

ПРОГНОЗ ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ ИНВАЗИОННЫХ НАСЕКОМЫХ – КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* (SAY, 1824) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) И КАРТОФЕЛЬНОЙ МОЛИ *PHTHORIMAEA OPERCULELLA* (ZELLER, 1873) (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

© 2024 Петросян В.Г.^{а, *, #}, Кривошеина М.Г.^а, Озерова Н.А.^б, Дергунова Н.Н.^а, Осипов Ф.А.^{а, #}

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

^б Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, Москва, 125315, Россия

e-mail: *petrosyan@sevin.ru

Эти авторы внесли равный вклад в работу

Поступила в редакцию 21.05.2024. После доработки 28.07.2024. Принята к публикации 06.08.2024

Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata*) и картофельная моль (*Phthorimaea operculella*) относятся к глобальному списку наиболее опасных инвазионных видов в мире, которые наносят значительный ущерб сельскому хозяйству. Однако сведения о характере их пространственного распространения в условиях текущего климата, экономического воздействия в России и будущих сдвигов ареалов в условиях глобального изменения климата до сих пор отсутствуют. На территории России эти два вида *L. decemlineata* и *P. operculella* были впервые обнаружены в 1960 г. и 1980 г., соответственно. В этом исследовании мы использовали методы ансамблевого моделирования (eSDM) для прогнозирования потенциального распространения насекомых-вредителей в России и обнаружили, что с глобальным изменением климата в будущем будет наблюдаться тенденция к расширению ареала в двух направлениях – с юга на север и с запада на восток. Представлены сценарии распространения видов в мире, современный и потенциальные ареалы с 2020 до 2100 г. с шагом 20 лет при реализации различных моделей и сценариев изменения климата в России. Приведены сведения о нативных ареалах, особенностях биологии, признаках поражения растения-хозяина и вредоносности, методах идентификации видов, векторах инвазии и оценки экономических ущербов. Прогнозные ареалы видов важны для разработки мер по минимизации будущих инвазий *L. decemlineata* и *P. operculella* и их отрицательных последствий.

Ключевые слова: модели и сценарии изменения климата, инвазионный вид, модели распространения вида, iSDM, eSDM, экологическая ниша, экономические потери.

DOI:10.35885/1996-1499-17-3-167-203

ВВЕДЕНИЕ

Биологические инвазии в условиях изменения климата признаны глобальной угрозой для биоразнообразия, функционирования экосистем и экономического развития во всём мире [Vitousek et al., 1997; Pimentel et al., 2000; Hulme, 2017]. Глобализация и происходящие преобразования окружающей среды, связанные с изменением климата и антропогенными факторами, повлияли на характер распределения организмов и изменение границ территорий, пригодных для обитания видов. Оценки влияния изменения климата на темпы и направления изменения ареалов инвазионных

насекомых особенно важны, поскольку они могут дать информацию для контроля и ограничения распространения насекомых-вредителей. Глобализация экономики также ускорила распространение инвазионных видов, что привело к серьёзным экономическим потерям. К наиболее опасным вредителям картофеля, имеющим глобальный инвазионный статус, относятся колорадский картофельный жук *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) и картофельная моль *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873) (Lepidoptera, Gelechiidae). В настоящее время эти два вида встречаются в тропических и

субтропических странах Южной, Центральной и Северной Америки, Африки, Австралии и Азии [Giordanengo et al., 2013; Самые опасные..., 2018]. Они обнаружены практически во всех районах производства картофеля по всему миру в более чем 40 странах [Flint, 1986; Rothschild, 1986; Kroschel, Koch, 1994; Giordanengo et al., 2013]. Картофель в мировом производстве продукции растениеводства (376 120 тысяч тонн) занимает одно из ведущих мест наравне с рисом (787 294 тысяч тонн) и пшеницей (770 877 тысяч тонн) [FAO, 2023]. По производству картофеля (18 296 тысяч тонн) Россия разделяет третье и четвертое места с США (18 582 тысяч тонн) после Китая (94 362 тысяч тонн) и Индии (54 230 тысяч тонн) [FAO, 2023].

Общая характеристика колорадского картофеля жука: диагностика, жизненный цикл, нативные и инвазионные ареалы, векторы инвазии, вредоносность

Колорадский картофельный жук *Leptotarsa decemlineata* (Say, 1824) является одним из ста самых опасных инвазионных видов на территории России и наносит значительный ущерб сельскому хозяйству, снижая урожай одной из самых востребованных культур – картофеля [Самые опасные..., 2018].

Диагностика и жизненный цикл. Колорадский жук имеет очень характерный облик, позволяющий легко отличить его от всех других представителей нашей фауны. Это жуки с длиной тела от 9 до 12 мм. Они имеют рыжую или бледно-жёлтую окраску; голова, передне-спинка, нижняя сторона тела и ноги покрыты чёрными пятнами, надкрылья с чёрным швом, каждое из них – с 5 чёрными продольными полосами [Giordanengo et al., 2013].

Колорадский жук зимует на стадии имаго. Весной жуки выходят из почвы и после недолгого питания через несколько дней могут откладывать яйца на растения. Жуки активны при температуре +14...+15 °С, для спаривания желательна температура не ниже +18 °С [Ушатинская, Пирковский, 1976; Giordanengo et al., 2013].

Колорадский жук характеризуется несколькими особенностями развития, которые

обеспечили ему успех в наращивании численности и расширении ареала. Имаго являются «долгожителями»: продолжительность жизни составляет от 1 года до 2–3 лет (в климатических зонах с одной генерацией в сезон). Самки отличаются высокой плодовитостью, они откладывают за сезон в среднем 300–400 яиц, но отдельные особи могут откладывать от 1000 до 3382 яиц [Kowalska, 1969]. Скорость развития яиц составляет около 5 суток. На стадии личинки у колорадского жука выделяют 4 личиночных возраста, в конце каждого возраста происходит линька. При температуре +18...+20 °С личиночное развитие завершается за 24 дня, а при более высоких температурах (+25°...+28 °С) оно происходит за 10–11 суток [Ушатинская, Кочетова, 1981]. Личинки 4-го возраста зарываются в почву на глубину 5–12 см, где жук проходит стадию предкуколки и куколки, которые делятся, соответственно, 3–15 и 8–15 суток. Хитиновые покровы взрослых жуков затвердевают через 4–7 дней после вылупления. Таким образом, средняя продолжительность жизненного цикла составляет от 33 суток до 76 суток в зависимости от климатических условий. Важной особенностью жизненного цикла бивольтинной части популяции является их способность впадать в диапаузу в середине лета в жаркий или сухой периоды. В это время взрослые жуки находятся в глубине почвы и борьба с ними затруднена.

Пищевая специализация жуков также сыграла заметную роль в его успешной инвазии. Имаго и личинки могут питаться не только на картофеле, но также и на многих видах растений семейства паслёновые (баклажаны, томаты, паслён сладко-горький, белена чёрная, белладонна, дурман и др.). Таким образом, колорадский жук способен осуществлять непрерывное развитие и завершать жизненный цикл в отсутствие картофеля на других культурных или диких видах паслёновых, что нивелирует положительный результат введения севооборота как меры профилактики по снижению численности вредителя.

Нативный ареал. Родиной фитофага является Сонорская зоогеографическая подобласть на севере Мексики и юге США. На этой территории на восточных склонах Скалистых

гор обитают несколько десятков видов жуков рода *Leptinotarsa*, питающихся на паслёне рогатом *Solanum rostratum*, паслёне каролинском *S. carolinense* и паслёне колючем *S. cornutum* [Say, 1824; Hsiao, 1978; Neck, 1983]. В нативном ареале насекомые редко достигают высокой численности из-за непродолжительности вегетационного периода в аридной климатической зоне [Balachowsky, Mesnil, 1936].

Инвазионный ареал в Северной Америке. История инвазии этого вида на территории Северной Америки, а впоследствии Евразии является одним из самых ярких примеров результатов интенсификации хозяйственной деятельности человека и развития международных торговых связей [Giordanengo et al., 2013]. Пути расселения жука на Североамериканском континенте описаны в работах многих авторов [Riley, 1876; Tower, 1900; Chittenden, 1907; Johnson, Ballinger, 1916; Strickland, 1937]. Известно, что жуки рода *Leptinotarsa* начали активно распространяться в начале XIX в., так как развитие торговли и перегоны скота способствовали расселению растений семейства паслёновые, а вместе с ними и питающихся на них насекомых. Вид *L. decemlineata* оказался наиболее устойчивым в новых условиях и стал распространяться по торговым путям. До 1840-х гг. его ареал оставался ограниченным; наиболее предпочитаемыми кормовыми растениями из диких паслёновых являлись *Solanum rostratum* и *S. cornutum*, но в 1840-е гг. в западной части Североамериканского континента получило широкое распространение земледелие и возделывание чилийского картофеля *Solanum tuberosum* на плантациях. Переход жука на питание культурным картофелем способствовал интенсивному размножению насекомых. Жук стал опустошать картофельные поля и стремительно продвигаться на восток со скоростью около 185 км в год, чему в определённой степени способствовали господствующие ветра, и освоил территорию США, а затем и Канады между 30° и 50° с. ш. Название «картофельный» и «колорадский» этот жук получил после того, как полностью опустошил картофельные поля в этом американском штате [Chittenden, 1907]. В 1874 г. колорадский жук достиг побережья Атлан-

тического океана и, поскольку картофель имел важное продовольственное значение и экспортировался, возникла угроза его завоза в Европу. Особую опасность вредитель представлял для стран Европы, на территории которых широко возделывался картофель. Был установлен строгий карантинный досмотр кораблей, прибывающих в Европу, что позволило отсрочить появление колорадского картофельного жука примерно на 2 года. Уже с 1876 г. отдельные особи вредителя были найдены в портах Германии, Англии и Голландии. Примерно до 1916 г. шла успешная работа по выявлению и ликвидации обнаруженных очагов [Chittenden, 1907; Иванчик, Ижевский, 1981; Колорадский картофельный жук..., 1981; Casagrande, 1985].

Инвазионный ареал в Европе. Первый очаг вредителя на территории Европы был выявлен в 1877 г. в окрестностях г. Мюльхайма (Германия, земля Северный Рейн-Вестфалия). В том же году ещё 16 очагов было обнаружено вблизи г. Торгау (Германия, земля Саксония) [Schwartz, 1932, 1936; Колорадский картофельный жук..., 1981]. Благодаря небольшим территориям, заражённым вредителем (4–5 га), очаги удалось успешно ликвидировать. В это же время очаги колорадского жука стали появляться и в других странах Европы, таких как Англия, Голландия, Польша. В результате проводимых карантинных и истребительных мероприятий жук не мог натурализоваться на территории Европы более 40 лет, с 1876 по 1916 г. Однако сдержать распространение вредителя не удалось. Первый незамеченный очаг колорадского жука появился в 1916–1918 гг. во Франции, как предполагают, в результате непреднамеренной интродукции на американских судах в порт Бордо [Feuertaud, 1950]. Вредитель начал расселяться, и был замечен только после того, как оккупировал сотни квадратных километров. Несмотря на меры по ликвидации вредителя, полностью его уничтожить не удалось.

К 1930 г. ареал жука увеличился в 4 раза, по сравнению с 1922 г. Наиболее быстро в 1931–1935 гг. распространение происходило на север и восток в направлении господствующих ветров. К 1935 г. вид достиг и успешно преодолел границы смежных с Франци-

ей государств и расселился на территории Испании, Бельгии, Люксембурга, Германии, Швейцарии, Голландии. От появления первых очагов до сплошного заселения территории обычно проходило менее двух лет [Schwartz, 1939; Богданов-Катьков, 1947].

Расширение ареала происходило особенно быстро в годы Второй мировой войны в отсутствие действенного контроля. За годы войны жук расселился в Германии до р. Одер. В Италии и Португалии он появился в 1943 г.

Во второй половине 1940-х гг. *L. decemlineata* был обнаружен в Венгрии, из Польши и Венгрии проник в Чехословакию, а из Италии попал в Югославию. Вредитель проник почти во все страны, граничащие с Францией и Германией, а также в Швецию [Wegorek, 1957]. Очаги вредителя были зарегистрированы в Финляндии, Швеции, Ирландии, Норвегии, Великобритании. К началу 1950-х гг. ареал жука приблизился к западным границам СССР [Колорадский картофельный жук..., 1981].

Формирование инвазионного ареала в России и сопредельных государствах. Первые очаги вредителя, обнаруженные в Львовской обл. Украинской ССР в 1949 г., были успешно ликвидированы [Масляков, Ижевский, 2010]. Но с 1953 г. колорадский жук стал перелетать в Калининградскую обл. из Польши по воздуху. В 1954–1956 гг. насекомые неоднократно в большом количестве выбрасывались волнами на побережье Балтийского моря, заносились ураганами в Латвию, Литву, а также в Гродненскую и Брестскую области Белоруссии, их обнаруживали в Молдавии и Закарпатской обл. Украины. В итоге к 1960 г. вредитель успешно натурализовался во всех западных республиках СССР, а в 1980-е гг. проник в Закавказье, Казахстан и Узбекистан [Иванчик, Ижевский, 1981].

Временем появления колорадского жука на территории России считается вторая половина 1960-х гг., когда он был впервые обнаружен в Брянской и Смоленской областях. В течение 15 лет он полностью натурализовался во всех возделывающих картофель районах европейской части России. Особенно интенсивное расширение ареала наблюдалось в 1975 г., когда вместе с вагонами, гружёнными соломой,

он попал на Южный Урал. К 1980 г. отдельные очаги были отмечены в Челябинской, Кемеровской, Омской и Новосибирской областях [Лебедев, 1980]. С 2000 г. жук встречается в Приморском крае. Также известны факты проникновения вредителя в Хабаровский край, Амурскую обл. и на о. Сахалин [Мацшина, Рогатных, 2013]. Очаги вредителя регистрируются в Северной Осетии, Башкортостане, Свердловской обл. К настоящему времени ареал стабилизировался, и на территории России жук встречается во всей зоне возделывания картофеля между 33° и 60° с. ш.

Таким образом, за 170 лет *L. decemlineata* превратился из безобидного жука-листоеда, питавшегося дикими растениями семейства паслёновых в горах Колорадо в Северной Америке, в главного вредителя окультуренного картофеля и стал одним из наиболее опасных факторов сельского хозяйства XX в., в значительной степени снижающих урожай картофеля.

Векторы инвазии. В распространении жука на территории континентов большую роль сыграли антропогенные факторы. Вид повсеместно следовал за картофелем – излюбленной кормовой культурой. Насекомые перемещались на кораблях, по железным и автомобильным дорогам вместе с картофелем или случайно попадая с другими грузами.

Природные факторы тоже имеют большое значение в расселении вредителя. При попадании насекомых в морскую воду они успешно выживали и, выбрасываемые на берег, расселялись на новых территориях. Интродукция имаго происходит также с воздушными потоками: в воздухе жуки подхватываются ветром и переносятся на большие расстояния – до 350 км во время ураганов [Иванчик, Ижевский, 1981]. В штиль жуки способны пролетать до 1 км в сутки [Чигарёв, Молчанова, 1967]. На территории России в 1969–1970-е гг. скорость естественного продвижения жука составляла от 78 до 174 км в год [Иванчик, Ижевский, 1981].

Вредоносность вида. Колорадский жук наносит вред картофелю на личиночной стадии. Личинки жука ведут открытый образ жизни, являются фитофагами и питаются листьями картофеля. Личинки I и II возраст-

та питаются группами на верхушках побегов. Личинки III и IV возраста расползаются по растению, на котором они вылупились, а также переходят на соседние растения, продолжая активно поедать листья. При температуре +20 °С одна личинка от момента выхода из яйца до окончания питания обычно потребляет около 1.3 г листьев [Ушатинская, Кочетова, 1981]. Такая интенсивность питания в некоторых случаях приводила к полному уничтожению надземной части растений.

На основании многолетних исследований были установлены основные экологические требования колорадского жука к условиям размножения, развития и зимовки. Это позволило выделить 3 зоны возможного распространения и различной вредоносности жука на территории России [Санин, 1976; Будин, Власова, 1977, Фасулати, 2005].

Зона 1. Территории с условиями, наиболее благоприятными для развития, где жук может развиваться в 2–3 поколениях в год. Численность популяций вредителя в этой зоне может резко возрастать и обуславливать как высокую вредоносность в данной зоне, так и служить источником заражения соседних зон при разлёте насекомых. К этой зоне относятся Астраханская, Волгоградская, Белгородская, Воронежская, Самарская, Курская, Орловская, Пензенская, Ростовская, Тамбовская, Саратовская, Самарская области, Краснодарский и Ставропольский края, республики Калмыкия, Дагестан, Кабардино-Балкария, Северная Осетия – Алания. Численность вредителя в этой зоне за сезон может возрастать в 200 раз.

Зона 2. Территории с относительно благоприятными условиями развития, где вредитель развивается в одном поколении и успешно зимует. В эту зону входят Владимирская, Ивановская, Калининградская, Калужская, Костромская, Липецкая, Новгородская, Нижегородская, Московская, Оренбургская, Псковская, Рязанская, Смоленская, Тульская, Ярославская, Ульяновская области, южная часть Тверской обл., юг Свердловской и Челябинской областей, республики Марий Эл, Башкортостан, Мордовия, Чувашия, Татарстан, Еврейская автономная область, юг Амурской обл., юг Хабаровского края, Приморский край, юго-запад о. Сахалина.

Зона 3. С неблагоприятными условиями для развития, где колорадский жук может размножаться в летний период, но полностью отмирает в зимний период из-за низких температур почвы. В этой зоне возможно существование отдельных очагов вредителя в летний период в результате интродукции с транспортом, при разлёте из южных районов. Считается, что в данной зоне вредоносность не может достигать хозяйственно ощутимого уровня. В эту зону входят южные районы Архангельской, Вологодской, Ленинградской, Мурманской областей, республики Коми, Карелия, северная часть Пермской и Тверской областей, северная часть Свердловской обл., Тюменская, Кемеровская, Новосибирская, Омская, Томская, Иркутская, Читинская, Камчатская, Магаданская области, Алтайский край, Красноярский край, Бурятия, Тыва, Якутия, большая часть Хабаровского края и Сахалинской обл.

Общая характеристика картофельной моли: диагностика, жизненный цикл, нативный и инвазионный ареалы, векторы инвазии, вредоносность

Картофельная моль *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873) – серьёзный вредитель паслёновых, наносящий урон таким культурам, как картофель, баклажаны, томаты, перец, физалис, табак [Жимерикин, Дудов, 2009; Giordanengo et al., 2013].

Диагностика и жизненный цикл. Картофельная моль – это мелкая бабочка светло-серого цвета с крыльями, сложенными кровлеобразно. Передние крылья широколанцетовидные, в размахе 12–15 мм. Яйцо овальной формы, длиной 0.4–0.6 мм, шириной до 0.4 мм, вначале жемчужно-белое, затем желтеет и темнеет. Взрослая гусеница желтовато-розовая или желтовато-зелёная с бледной продольной полосой посередине спины, длиной 10–13 мм. Куколка коричневая, длиной 5.5–6.5 мм. Развивается в шелковистом коконе серовато-серебристого цвета, длиной до 10 мм [Giordanengo et al., 2013; Самые опасные..., 2018; Krivosheina, Ozerova, 2021].

Жизненный цикл от яйца до имаго длится 22–30 дней летом и до 2–4 месяцев зимой. Летальными температурами для всех стадий

вредителя являются температуры воздуха ниже $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ и выше $+36\text{ }^{\circ}\text{C}$. Оптимальные условия: температура $+22\dots+26\text{ }^{\circ}\text{C}$ при влажности воздуха 70–80%. В природных условиях моль встречается на территориях, где средняя годовая температура не опускается ниже $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$. [Broodryk, 1971; Rondon, 2010]. В Краснодарском крае развивается в 3–4 генерациях, а на юге Украины – 4–5, в тропиках за год может развиваться до 14 поколений.

Так как у этого вида отсутствует диапауза, картофельная моль способна размножаться без перерывов при подходящих температурах и наличии корма. Такие условия гарантированы в овощехранилищах, где насекомые развиваются и размножаются зимой, если температура выше $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Симчук, Сметник, 1984; Львовский, Пискунов, 1999; Dogramaci et al., 2008].

В природных условиях зимуют закончившие развитие гусеницы или куколки в коконах в поверхностном слое почвы на глубине 3–5 см или на поражённых клубнях. Бабочки вылетают в конце апреля – мае и встречаются до конца октября и живут около 10 дней. Они активны не только в ночное, но и в дневное время. Для своевременного их обнаружения используют феромонные ловушки. Самки откладывают яйца, по 2–3, на нижнюю поверхность листьев, в хранилищах – кучками на глазки клубней. Одна самка может отложить от 150 до 290 яиц. В зависимости от окружающей температуры яйца развиваются 5–30 дней. При постоянной неблагоприятной температуре от $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ при сроке более 4 месяцев яйца погибают. Гусеницы питаются листьями и клубнями, реже – стеблями. В листьях они выедают ткани под эпидермисом, а в клубнях проделывают извилистые ходы, которые постепенно заполняются экскрементами. Поверхность клубней при этом покрывается рубцами, деформируется и гнивет.

Гусеницы могут переходить с картофеля на другие растения семейства паслёновые, в том числе на сорные, и наоборот. Они могут повреждать плоды томатов, баклажанов и других паслёновых. В одном плоде может питаться несколько гусениц. Листья табака сильно повреждаются в период сушки,

а клубни картофеля – в период хранения на складах.

Развитие гусениц продолжается 10–14 дней. Окукливание происходит внутри малозаметных коконов длиной около 1 см, расположенных в различных укрытиях (под мусором, на мешках, в щелях полов) или в поверхностном слое почвы на глубине 3–5 см, а также в клубнях картофеля. Стадия куколки летом продолжается 4–6 дней, а развитие одного поколения длится 3–4 недели. Большое число поколений приводит к их перекрыванию по времени, так что в природе во время вегетационного периода можно встретить одновременно все стадии развития вредителя. Весной при посадке картофеля вредитель вместе с клубнями вновь попадает на поля. В целом вред, наносимый этой молью в полевых условиях, значительно меньше того, который она причиняет в хранилищах, где она способна размножаться беспрерывно [Rondon, 2010].

Нативный ареал. Родиной картофельной моли является Южная и Центральная Америка. Большая часть ареала вида приходится на экваториальный и тропический климатические пояса [Graft, 1917; Самые опасные ..., 2018].

Инвазионный ареал. В Южной и Центральной Америке картофельная моль вредила табаку и картофелю ещё во времена древних индейских цивилизаций. В 1856 г. она была обнаружена в Калифорнии, затем в Орегоне. С XIX в. она стала распространяться по всему миру [Самые опасные..., 2018].

История проникновения моли в Европу не совсем ясна. Самые ранние упоминания о вредителе относятся к 1906 г., когда он был обнаружен в Италии. Следующее упоминание о картофельной моли относится к Испании (1926). В других странах Европы вредитель обнаружен позднее: Франция (1933), Болгария (1950), Румыния (1958), Италия (Сардиния, 1961; Сицилия, 1961), Нидерланды (1968), Албания (1968). Примерно в то же время вредитель зарегистрирован в Азии – в Китае (1937), Грузии (1938), Японии (1957), Иордании (1965) и Ираке (1970). В 1980–1990-е гг. ареал моли в Европе и Азии расширился. Она проникла на Украину (1980), в Турцию (1987), Португалию (1978), Великобританию

(1983), Грецию (1992), Иран (1992), на Кипр (1993), Мальту (1994), в Сербию (1994), Данию (1994), Израиль (1995), Австрию (1995), Исландию (1996), Хорватию (1996), Азербайджан (2003), Узбекистан (2009), Туркменистан (2009), Словению (2010), Македонию (2015), Молдову (2017) и Венгрию (2017) [ЕРРО, 2014; Horváth et al., 2017; Самые опасные ..., 2018; Krivosheina, Ozerova, 2021]. Известны очаги вредителя в странах Африки, в Новой Зеландии и Австралии. Таким образом, картофельную моль можно считать настоящим космополитом, успевшим распространиться по всем населенным материкам планеты. Однако в настоящее время во многих странах Европы очаги вредителя считаются локализованными или уничтоженными [IPPC, 2013].

Инвазионный ареал в России. Картофельная моль в России и сопредельных странах была долгое время карантинным объектом. После интродукции моли в г. Поти (Грузия) в 1938 г. были отмечены многочисленные случаи завоза вредителя с клубнями картофеля, листьями табака и другой растительной продукцией, а также в ручной клади пассажиров. Особенно много заражённых грузов было отмечено в портах Черноморского побережья. В 1980 г. вредитель был обнаружен в Крыму, в 1981 г. – в Краснодарском крае, в 1996 г. – в Республике Адыгея. В Ростовской обл. моль была зарегистрирована в 2002 г., в Ставропольском крае – в 2006 г. К настоящему времени в естественных условиях отмечена в Астраханской, Ростовской, Волгоградской областях, Ставропольском крае, республиках Крым, Адыгея, Башкортостан и Карачаево-Черкесия. Многократная интродукция вредителя с 1999 г. происходила на территорию Южного Приморья, однако вплоть до 2008 г. моль выявляли только в хранилищах [Sinev, 2019]. По неподтверждённым данным, вредитель мог быть интродуцирован на территорию Саратовской обл. и Республики Калмыкия [Лебедев, 2016; Мамедова, Гусейнов, 2011; Обиджанов, Ходжаев, 2014].

Векторы инвазии. Естественное распространение картофельной моли ограничивается её невысокой способностью к разлёту. Основной путь инвазии – непреднамеренная интродукция человеком при перевозке

клубней картофеля, свежих плодов томатов и баклажанов, табака и другой сельскохозяйственной продукции, заражённой вредителем, а также случайные перемещения имаго при транспортировке, в том числе с тарой и в ручной клади пассажиров [Самые опасные..., 2018; Krivosheina, Ozerova, 2021].

Вредоносность. Гусеницы серьёзно повреждают растения из семейства паслёновые: картофель, баклажаны, табак, томаты, перец, физалис. Из дикорастущих паслёновых отмечены на дурмане, никандре, паслёне, белене, дерезе и др. Известно, что в США в полевых условиях повреждение картофеля молью достигало 25%, а томатов – 57% [Симчук, Сметник, 1984; Масляков, Ижевский, 2010]. В Японии и Индии вредитель уничтожает 60–80% табака в поле и картофеля в неохлаждаемых хранилищах. На юге Украины на летней посадке картофеля заселённость растений вредителем достигает 75%, а повреждённость клубней – 60% [Масляков, Ижевский, 2010]. Повреждённые листья табака непригодны для изготовления сигар. Клубни картофеля с ходами и экскрементами гусениц под кожей плохо хранятся, загнивают, теряют товарный вид и качество [Мельникова, 1984].

По данным 2010 г. северная граница потенциального ареала картофельной моли на территории России проходила по линии: г. Астрахань – центральная часть Цимлянского вдхр. – г. Каменец-Шахтинский (Ростовская обл.) [Масляков, Ижевский, 2010]. Для картофельной моли, как и для колорадского жука, выделены три зоны (постоянной, периодической и низкой) вредоносности. В постоянной зоне (I) вредитель не вымерзает во время зимовки, и южная граница зоны совпадает с изотермой средней температуры января на поверхности почвы, превышающей 0 °С. В зоне (II) периодической вредоносности средняя температура января на поверхности почвы колеблется в пределах 0–4 °С, и вредитель периодически вымерзает. В зоне низкой вредоносности (III) основная часть популяции вредителя за зиму вымерзает, а северная граница зоны совпадает с границей потенциального ареала вредителя.

В результате многолетних исследований на территории России в период 1980–2022

гг. были очерчены географические границы трёх зон по степени вредоносности двух видов вредителей, которые были определены, исходя из оптимальных физиологических потребностей для размножения (температура, влажность, холодоустойчивость и др.) и распространения. Эти данные на многие годы определили разную стратегию борьбы с вредителем в этих зонах [Самые опасные..., 2018]. Однако наблюдающиеся в настоящее время глобальные изменения климата на планете привели к необходимости перепроверки и корректировки границ зон распространения и, как результат, возможной вредоносности жука и моли на территории России. Широкое распространение вредителей картофеля на территории России и наличие факторов, способствующих будущему распространению, в значительной степени объясняется особенностью выращивания. Например, производство картофеля в России, по-прежнему, в значительной степени концентрируется в частном секторе: в личных подсобных хозяйствах (ЛПХ) и в фермерских, крестьянских хозяйствах [Приданников и др., 2022]. Низкая урожайность (9.4–11.1 т/га) картофеля объясняется тем, что в ЛПХ картофель выращивается в монокультуре, игнорируется систематическая борьба с вредителями и болезнями. Это не только сказывается на урожайности и качестве выращиваемой продукции, но подобные посадки картофеля могут являться потенциальными очагами накопления и распространения вредных инвазионных видов. Если история их распространения и встречаемость в России хорошо описаны [Самые опасные..., 2018], то экономическое их воздействие и скорости и направления изменения ареалов в России в условиях изменения климата до сих пор недостаточно изучены.

Цель исследования – предсказать регионы, подходящие для будущих вторжений вредителей картофеля – колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* и картофельной моли *Phthorimaea operculella* на территории России с 2020 до 2100 г. с шагом 20 лет при реализации различных моделей и сценариев изменения климата, и оценить потенциальный экономический ущерб от этих вредителей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа данных мы использовали два блока моделей: модели пространственного распространения видов (блок 1) и модели оценки экономического ущерба (блок 2).

БЛОК 1. Модели пространственного распространения видов

Для построения моделей пространственного распространения видов *L. decemlineata* и *P. operculella* был использован комплексный подход, состоящий из шести этапов: (1) анализ глобальных моделей и сценариев изменения климата Шестой генерации CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) [IPCC, 2021] для выбора альтернативных будущих тенденцией их изменений с 2020 до 2100 г.; (2) выбор набора проксимальных биоклиматических переменных, определяющих пространственное распространение видов в условиях текущего и будущего климата; (3) проверка автокоррелированности точек находок с учётом выбранных предикторных переменных; (4) построение индивидуальных моделей (iSDM) с использованием набора альтернативных методов моделирования и оценка их производительности; (5) построение ансамблевых моделей (eSDM) в условиях текущего климата и при различных сценариях изменения климата; (6) оценка динамики ареала видов при реализации различных моделей и альтернативных сценариях изменения климата.

Выбор альтернативных моделей и сценариев будущих изменений климата в период с 2021 до 2100 г.

Для оценки влияния глобальных изменений климата на динамику ареала видов был выбран набор 12 из 40 глобальных климатических моделей Шестой генерации CMIP6 (Coupled Model Intercomparison Project 6) [IPCC, 2021], которые охватывают весь диапазон изменения показателя долгосрочной равновесной чувствительности климата (ECS) от 1.8 до 5.6 [Meehl et al., 2020]. Равновесная чувствительность климата определяется как изменения глобальной средней температуры приземного воздуха в результате удвоения concentra-

ции углекислого газа (CO₂), после которого система океан – атмосфера – морской лёд достигнет равновесия. Отобранные нами модели в зависимости от показателя ECS разделены на три группы: высокочувствительные 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); умеренночувствительные 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 низкочувствительные 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 всех 12 моделей были созданы растровые слои для различных сценариев изменения климата SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0 и SSP5-8.5 (SSPx-y) (Shared Socioeconomic Pathway – SSP) [IPCC, 2021] с разрешением 2.5 arc min (~5000 м) для периода 2020–2100 гг. с шагом 20 лет. Для получения основных тенденций изменения ареалов видов в рамках трёх групп моделей изменения климата использовались усреднённые (Hsens, Msens, Lsens) модели изменения климата с 2020 по 2100 г. с шагом 20 лет.

Выбор набора проксимальных биоклиматических переменных, определяющих пространственное распространение видов

Для выбора переменных текущего климата из набора WorldClim 2.1 (<http://worldclim.org/version2>) [Fick, Hijmans, 2017] с разрешением 2.5 arc minute (~ 5000 м) была использована двухэтапная процедура. Описание двухэтапной процедуры отбора переменных приведено в литературе [Petrosyan et al., 2023a]. На первом этапе, из климатических переменных Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_02 (средняя суточная амплитуда температуры, °C), Bio_03 (изотермичность (=Bio_02/Bio_07 (x100)), %), Bio_04 (стандартное отклонение температуры *100,

%), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), Bio_06 (минимальная температура самого холодного месяца года, °C), Bio_07 (годовая амплитуда температуры (=Bio_05-Bio_06), °C), Bio_08 (средняя температура самой влажной четверти года, °C), Bio_09 (средняя температура самой сухой четверти года, °C), Bio_10 (средняя температура самой тёплой четверти года, °C), Bio_11 (средняя температура самой холодной четверти года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, mm), Bio_13 (сумма осадков в самом влажном месяце года, mm), Bio_14 (сумма осадков в самом сухом месяце года, mm), Bio_15 (коэффициент вариации осадков, %), Bio_16 (сумма осадков во влажной четверти года, mm), Bio_17 (сумма осадков в сухой четверти года, mm), Bio_18 (сумма осадков в самой тёплой четверти года, mm), Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, mm) [Fick, Hijmans, 2017] выбирались первые две проксимальные переменные с помощью метода анализа главных компонент (PCA), далее из набора были исключены те переменные, между которыми парный коэффициент корреляции Спирмана был больше 0.72 по абсолютному значению [Bellard et al., 2013] с помощью R-пакета ENMTools [Warren et al., 2010]. На втором этапе мультиколлинеарность оценивали по показателю VIF (фактор инфляции вариации) с помощью R-пакета usdm. Предикторная переменная считается мультиколлинеарной и исключается из модели, если VIF >5 [Guisan et al., 2017].

Проверка автокоррелированности точек находок с учётом выбранных предикторных переменных

Данные по распространению вредителей были получены из публикаций, включающих присутствия видов с указанными точными географическими координатами [Самые опасные..., 2018]. При создании набора точек находок (ТН) также были использованы записи из международных баз данных CAB International (Centre for Agriculture and Bioscience International) [CABI..., 2024], EPPO European and Mediterranean Plant Protection Organization [EPPO..., 2024], GBIF (Global Biodiversity Information Facility [GBIF..., 2024], которые

были дополнены сведениями по распространению вредителей на территории России и сопредельных стран на основании материалов, отобранных из коллекций Зоологического института РАН. Наборы точек находки из разных источников, включая записи из GBIF, ранее были опубликованы в работе [Petrosyan et al., 2023b]. Объединённые записи из различных источников для двух видов *L. decemlineata*, *P. operculella* включали 544 (404 нативной и 140 инвазионной частей ареала) и 52 (31 нативной и 21 инвазионной частей ареала) точки находки видов, соответственно. В настоящее время не существует установленной методологии оценки пространственной автокорреляции точек находок с использованием данных только о присутствии [Guisan et al., 2017], поэтому для разреживания ТН мы использовали подход, который успешно применяется в других исследованиях [Václavík et al., 2012; Petrosyan et al., 2019, 2020, 2023a].

Построение индивидуальных моделей (iSDM) с использованием набора альтернативных методов и оценка их производительности

Для получения более точных моделей мы использовали ансамблевый подход, который отличается от применения простых индивидуальных моделей как высокой точностью, так и меньшей дисперсией. Преимущество использования ансамблевых моделей достаточно хорошо представлено в литературе [Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2023a]. Хотя в литературе существуют споры относительно эффективности ансамблевых моделей, тем не менее, последние специальные исследования показали, что ансамблевое моделирование с настроенными оптимальными параметрами индивидуальных моделей показывают наиболее высокую производительность [Valavi et al., 2022]. Ансамблевые модели в нашей работе построены с использованием семи 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 выборок ТН 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 точки присутствия (ТН) и псевдо-отсутствия (ПО), поэтому для каждой реализации были сгенерированы 1000 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].

Построение ансамблевых моделей (eSDM) в условиях текущего климата и его изменения

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 (SSPx-y), чтобы получить центральную тенденцию изменения ареала вида в период 2021–2100 гг. с шагом 20 лет. При создании ансамблевых моделей мы исключали те прогнозные индивидуальные модели (iSDM), у которых оценка качества модели была низкой, т. е. $TSS \leq 0.8$ [Bellard et al., 2013; Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023a]. Существует ряд способов объединения нескольких моделей iSDM. В нашей работе используется два релевантных варианта объединения в ансамбль – усреднение по комитету (committee averaging – CA) и взвешенное среднее (weighted mean – WM). Если при создании ансамблевой модели в пакете Biomod2 выбрана опция CA, то вероятности модели пригодности сначала преобразуются в бинарные карты качественные/некачественные, используя порог, определяемый max TSS [Petrosyan et al., 2023a]. Далее оценка ансамбля определяется средним значением

бинарных прогнозов. Если прогноз близок к 0 или 1, то все модели согласованно прогнозируют 0 или 1, соответственно. Если прогноз составляет около 0.5, то половина моделей предсказывает 1, а другая половина 0. Интересной особенностью меры CA является то, что она даёт как прогноз, так и меру неопределённости. Если в Biomod2 выбрана опция WM, тогда пакет возвращает взвешенные (точнее, взвешенную сумму) значения оценок вероятности пригодности каждого локалитета ансамблевой модели, т. е. чем лучше модель, тем большее значение она имеет в ансамбле. Поскольку заранее не известно, какой способ объединения iSDM при построении eSDM лучше, мы сначала строили модели двух типов eSDM (CA) и eSDM (WM). Затем для получения результирующей eSDM мы оценивали качество модели каждого из типов объединения iSDM, используя метрики KAPPA, TSS, AUC, и выбирали лучший вариант.

Эти процедуры привели к созданию одной карты eSDM в условиях текущего климата и 48 eSDM карт для каждого вида в условиях будущих изменений климата (поскольку мы использовали три группы моделей глобального изменения климата, 4 сценария и 4 периода динамики). Для окончательной проверки качества eSDM моделей использовали индекс Бойса (Bind) [Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006]. У индекса Бойса отсутствуют некоторые недостатки, имеющиеся у индекса AUC [Lobo et al., 2008]. Метрики KAPPA и TSS не имеют таких ограничений, как AUC, однако для их оценки необходима случайная генерация точек ПО, что уменьшает точность этих метрик. Преимущество Bind по сравнению с AUC, KAPPA и TSS заключается в том, что для его расчёта необходимы данные только о ТН, поэтому он оценивает качество моделей более корректно. Преимущества использования этого индекса были показаны в предыдущих исследованиях [Hirzel et al., 2006; Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2019, 2020, 2023a, 2023b]. Мы рассчитали Bind для каждого из 10 запусков eSDM, а затем усреднили значения, чтобы получить окончательные оценки качества моделей.

Оценка динамики ареалов видов 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 – приобретения (Gain), потери (Loss), изменения (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 разнице 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) (SSPx-y) и периодов времени (2040, 2060, 2080, 2100) проводили с помощью трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Эти 4 сценария (SSPx-y) 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.

БЛОК 2. Модель оценки экономического ущерба

Хотя картофель повреждают свыше 60 видов вредителей, однако среди них наиболее вредоносными и распространёнными являются – колорадский жук, золотистая картофельная нематода (*Globodera rostochiensis*) и картофельная моль [Анисимов и др., 2009; Приданников и др., 2022]. Остальные вредители многоядны и имеют сравнительно ограниченное распространение, но в годы, благоприятные для их развития, также могут вызывать значительные потери урожая картофеля. Эко-

номические потери, вызванные *L. decemlineata* ($i=1$) и *P. operculella* ($i=2$) определяются с помощью следующей общей модели:

$$D = \sum_{i=1}^2 \left(\sum_{j=1}^3 A_{ij} + \sum_{j=1}^3 B_{ij} + \sum_{j=1}^3 C_j \right),$$

где D – общий годовой экономический ущерб от двух вредителей; A_{ij} – годовые экономические затраты на пестициды для j -й культуры ($j = 1$ – картофель, $j = 2$ – баклажан, $j = 3$ – томат) против i -го вида вредителя; B_{ij} – годовые экономические затраты на выполнение защитных мероприятий для j -й культуры для i -го вида вредителя, C_j – годовой экономический ущерб, связанный с потерями урожайности i -й культуры.

Для определения A_{ij} использовалась следующая формула

$$A_{ij} = S_{ij} \times Z_{ij},$$

где S_{ij} – общая площадь (га) обработки пестицидами для j -й культуры от i -го вида вредителя; Z_{ij} – удельная затрата на обработку пестицидами (руб./га). Справочная информация по затратам обработки пестицидами были получены из обзорных публикаций [Говоров и др., 2015; Захаренко, 2021]. Общая площадь возделывания различных культур в России получена из Федеральной службы государственной статистики [Росстат..., 2023a].

Годовые экономические затраты на выполнение защитных мероприятий для j -й культуры для i -го вида вредителя определяется по формуле

$$B_{ij} = S_{ij} \times (Y_{ij} + G_{ij} + R_{ij} + M_{ij} + P_{ij}),$$

где S_{ij} – площадь проводимых защитных мероприятий для j -й культуры для i -го вида вредителя; Y_{ij} – затраты средств на оплату труда обслуживающего персонала, руб./ед. наработки (на 1 га) для j -й культуры для i -го вида вредителя; G_{ij} – затраты средств на горюче-смазочные материалы работающей техники (руб./га) для j -й культуры для i -го вида вредителя; R_{ij} – затраты средств на ремонт и техническое обслуживание (руб./га) для j -й культуры для i -го вида вредителя; M_{ij} – затраты средств на амортизацию (руб./га) техники для j -й культуры для i -го вида вредителя; P_{ij} – прочие прямые затраты средств на основные и вспомогательные материалы (руб./га) для

j -й культуры для i -го вида вредителя. Нормативные показатели издержек представлены в работе [Захаренко, 2021].

Годовой экономический ущерб, связанный с потерями урожайности i -й культуры определяется по формуле:

$$C_j = S_j \times K_j \times L_j \times N_j,$$

где S_j – площадь возделывания j -й культуры (га), K_j – урожайность культуры j (ц/га), L_j – потери урожая j -й культуры от вредителей при проведении защитных мероприятий (%), N_j – цены производителей сельскохозяйственной продукции j . Площади возделывания, урожайность, потери урожайности и средние цены были получены из Федеральной службы государственной статистики и литературы [Пуздря, Исаева, 2023; Росстат..., 2023b].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Разреживание предикторных переменных для построения индивидуальных моделей

После выполнения процедуры разреживания и случайного отбора точек присутствия (ТН) для моделирования был проведён анализ характера распределения ТН (см. методику, шаг 2) с помощью среднего индекса ближайшего соседа (ANNI). Для каждого вида были отобраны подвыборки, которые различались по количеству ТН (n) и минимальными расстояниями между ними (Dpt). Для всех подвыборок индекс ANNI примерно равен 1, т. е. имелось случайное распределение. Индексы ANNI для ТН *L. decemlineata* в нативной и инвазионной частях ареала равны: ANNI=0.99 ($z=0.06$; $P=0.94$, $n=39$, Dpt=144 км для нативной части ареала в Северной Америке); ANNI=0.9 ($z=1.69$; $P=0.09$, $n=110$, Dpt=175 км для инвазионной части ареала в Северной Америке); ANNI= 0.92 ($z=0.96$; $P=0.33$, $n=38$, Dpt=313 км для инвазионной части ареала в России (рис. 1). Индексы ANNI для ТН *P. operculella* в нативной и инвазионной частях ареала равны: ANNI=0.89 ($z=1.37$; $P=0.17$, $n=29$, Dpt=172 км для нативной части ареала в Южной Америке); ANNI=0.86 ($z=1.6$; $P=0.11$, $n=38$, Dpt=190 км для инвазионной части ареала в Северной Америке); ANNI=

0.76 ($z=1.17$; $P=0.08$, $n=15$, $D_{pt}=204$ км для инвазионной части ареала в России (рис. 1). Отобранные таким образом два сокращённых набора ТН (DS_{Ld} , DS_{Po}) включали данные о местах находок *L. decemlineata* и *P. operculella* в нативной и инвазионной частях их ареала и содержали 187 и 82 ТН, соответственно. Сокращённые наборы ТН, включённые в DS_{Ld} , DS_{Po} , DS_{Nv} , составляли 3.5% и 10% от полного набора точек 5309 и 813, соответственно. Размещение отобранных ТН для двух видов представлено на карте (рис. 1).

Диаграммы PCA анализа точек находок (DS_{Ld} , DS_{Po}) и фоновых точек из области обучения с использованием предикторных переменных Bio_01, Bio_02, ..., Bio_19 представлены в экологическом пространстве, которое задано первыми двумя осями PCA (рис. 2).

Из рисунка видно, что большая ось эллипсоида (рис. 2 В) приблизительно параллельна к Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм) (рис. 2 А, Б) и меньшая – Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C) (рис. 2 А, Б). По этой причине первые две предикторные переменные для двух видов выбраны Bio_19 и Bio_05. Эти переменные на рисунке 2 В выделены синим цветом. В набор предикторных переменных для видов также были включены Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_02 (средняя суточная амплитуда температуры, °C), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм). Для выбранных переменных все парные ранговые коэффициенты корреляции Спирмана меньше 0.72 по

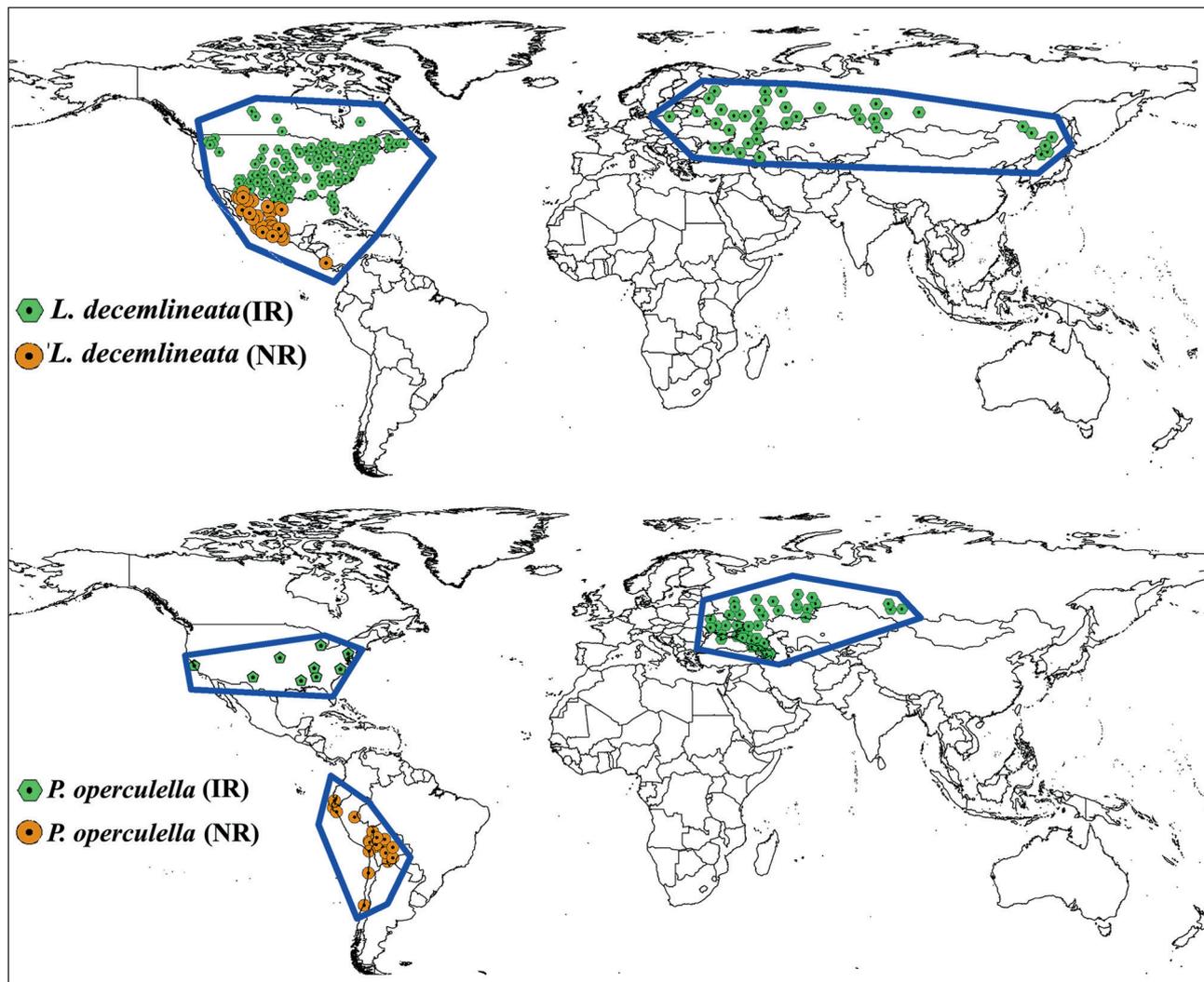


Рис. 1. Точки находок насекомых (*L. decemlineata*, *P. operculella*), использованные для создания SDM с указанием областей обучения моделей. Синие линии – области обучения моделей SDM, NR и IR – нативная и инвазионная части ареала, соответственно.

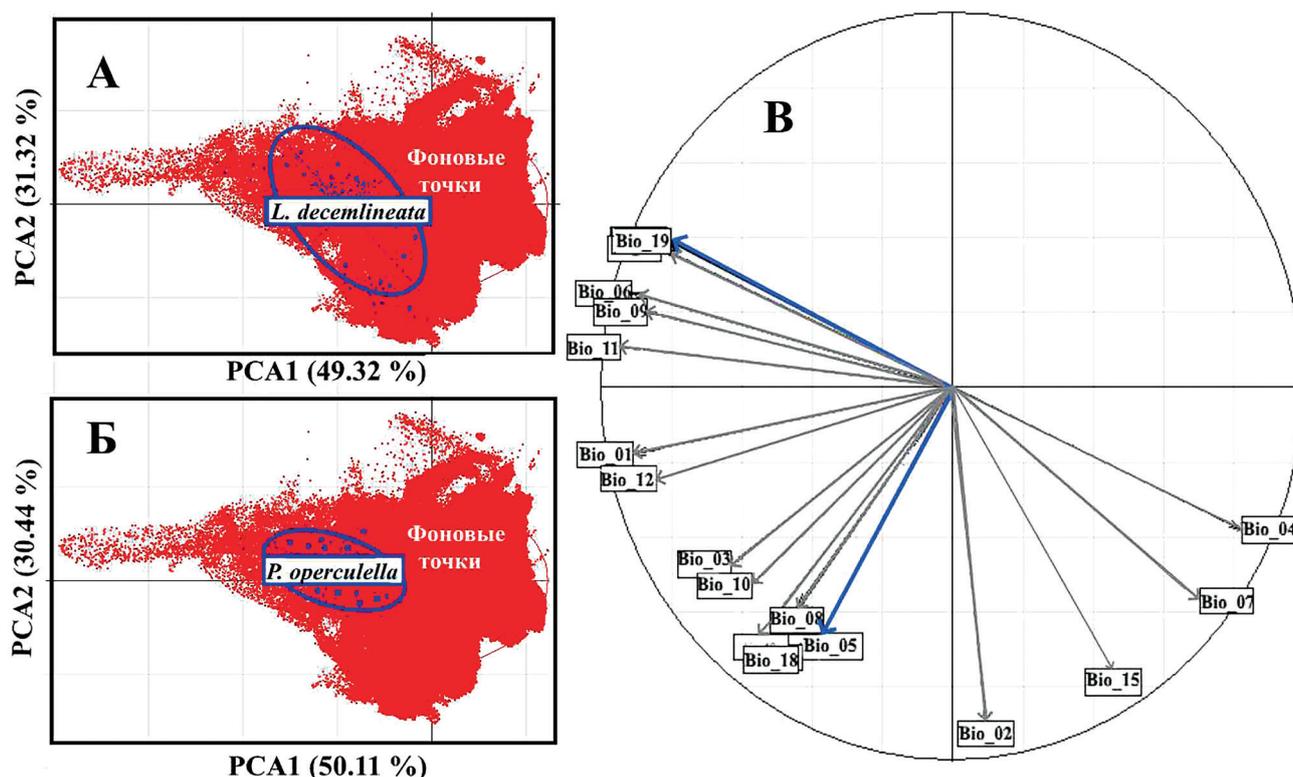


Рис. 2. Распределение точек находок (ТН) *L. decemlineata* и *P. operculella* в экологическом пространстве, определяемом первыми двумя осями PCA (А, Б) и корреляционным кругом (В) выбранных биоклиматических переменных. На А, Б: красным указаны фоновые точки, синим – ТН. На В: синим выделены переменные, отобранные для построения моделей.

абсолютному значению и коэффициенты VIF для переменных меньше 5.

Определение оптимальных параметров индивидуальных моделей

Оптимальные параметры для построения семи индивидуальных моделей (iSDM), определялись с помощью пакета *Biomod2* (таблица 1). Из таблицы видно, что для построения GLM моделей для обоих видов используются полиномиальные (**type** = 'polynomial') модели. Однако они различаются степенями полиномов, а именно: при построении GLM для *L. decemlineata* допускаются полиномы третьей степени без взаимодействия переменных, а для *P. operculella* допускаются полиномы первого порядка.

При построении модели GAM для *L. decemlineata* и *P. operculella* процесс сглаживания не контролируется, т. е. **select** = **False**, но они отличаются по параметру **k**. Этот параметр **k** – размерность базиса, используемого для представления сглаженного члена.

При построении GBM для *L. decemlineata* требуется большее количество «деревьев –

n.trees» 2000 (в том числе и итераций), чем для *P. operculella* (1250). Для *L. decemlineata* также требуется больше количество узлов (9) чем для «деревьев» *P. operculella* (8). Тот факт, что GBM для *L. decemlineata* обучаются медленнее, чем для *P. operculella*, виден из значений параметра **shrinkage**, который для *L. decemlineata* равен 0.001, а для *P. operculella* **shrinkage** = 0.05. Другими словами, GBM для *P. operculella* обучается быстрее и менее сложная модель, чем для *L. decemlineata*.

Из оптимальных параметров моделей FDA следует, что степени взаимодействия предикторных переменных, которые определяются параметром **degree**, для этих моделей различаются: *L. decemlineata* – **degree**=2, *P. operculella* – **degree**=1. Если **degree**=1, то взаимодействие переменных не допускается. Параметр **nprune** – это максимальное количество членов в сокращённой модели, т. е. указывает на количество кусочно-линейных (шарнирных) функций, необходимых для построения модели. Этот параметр используется для установки верхнего предела на размер модели и сокращения времени поис-

ка. Этот параметр указывает, что для *L. decemlineata* используется большее количество кусочно-линейных функций (11), чем для *P. operculella*.

Оптимальные параметры модели «случайного леса» (RF) для видов различаются только по параметру **mtry**. Параметр **mtry** – количество переменных, случайно выбранных в качестве кандидатов предикторов при каждом разбиении, для *L. decemlineata* составляет 4, а для *P. operculella* принимает значения 2. Здесь можно заметить, что если значение **mtry** для *P. operculella* не сильно отличается от значения по умолчанию, то для *L. decemlineata* этот параметр существенно отличается от значения по умолчанию.

Модели, построенные с помощью искусственных нейронных сетей (ANN) для двух видов, различаются как по количеству нейронов в скрытом слое, так и по величине весов

ослабления (**weight_decay**). Количество нейронов в скрытом слое для *L. decemlineata* равно 6, а *P. operculella* – 8. Веса ослабления для *L. decemlineata* также отличаются от аналогичного параметра для *P. operculella* (табл. 1).

Оценки оптимальных параметров моделей MaxEnt наглядно показывают, что параметр регуляризации RM существенно отличается от значения по умолчанию 1. Значения RM MaxEnt моделей для видов не отличаются RM=3, однако набор классов функций преобразований, используемый для построения моделей SDM, существенно различается (табл. 1). Если для моделей *L. decemlineata* используются два типа преобразований (**Linear, Quadratic**), то для *P. operculella* используется полный набор функций преобразований, доступных в MaxEnt (**Linear, Quadratic, Product, Threshold, Hinge**).

Таблица 1. Оптимальные параметры индивидуальных моделей, определённые с помощью функции тонкой настройки параметров `Biomod2.tuning*` с использованием предикторных переменных `Bio_01, Bio_02, Bio_05, Bio_12, Bio_19**`

Название iSDM	Оптимальные параметры
<i>L. decemlineata</i>	
GLM	type = 'polynomial'; interaction.level = 0; myFormula = <i>L. decemlineata</i> ~ Bio_01 + I(Bio_01^2) + I(Bio_01^3) + Bio_02 + I(Bio_02^2) + I(Bio_02^3) + Bio_05 + I(Bio_05^2) + I(Bio_05^3) + Bio_12 + I(Bio_12^2) + I(Bio_12^3) + I(Bio_19^3)
GAM	type = 's_smoother', k = -1, select = FALSE
GBM	n.trees = 2000; interaction.depth = 9; shrinkage = 0.001; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 2; nprune = 11
RF	ntree = 500; mtry = 4, nodesize = 5, maxnodes = NULL
ANN	size = 6; weight decay = 0.05
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = FALSE; Threshold = FALSE; Hinge = FALSE, RM = 3
<i>P. operculella</i>	
GLM	type = 'polynomial'; interaction.level = 0; myFormula = <i>P. operculella</i> ~ Bio_01 + Bio_02 + Bio_12 + Bio_01×Bio_02 + Bio_01×Bio_05 + Bio_01×Bio_12 + Bio_01×Bio_19 + Bio_02×Bio_05 + Bio_02×Bio_12 + Bio_05×Bio_12 + Bio_05×Bio_19
GAM	type = 's_smoother', k = 3, select = FALSE
GBM	n.trees = 1250; interaction.depth = 8; shrinkage = 0.05; bag.fraction = 0.5; cv.folds = 3
FDA	degree = 1; nprune = 4
RF	ntree = 500; mtry = 2; nodesize = 5; maxnodes = NULL
ANN	size = 8; weight decay = 0.1
MaxEnt	Linear = TRUE; Quadratic = TRUE; Product = TRUE; Threshold = TRUE; Hinge = TRUE, RM = 3

*Оценка качества индивидуальных и ансамблевых моделей с оптимальными параметрами приведена в специальном разделе (см. ниже); ** Bio_01 (средняя годовая температура, °C), Bio_02 (средняя суточная амплитуда температуры, °C), Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), Bio_19 (сумма осадков в самой холодной четверти года, мм).

Оценка относительной важности переменных для созданных индивидуальных и ансамблевых моделей

Столбиковые диаграммы важности переменных, построенных на основе десяти реализаций для двух видов представлены на рисунке 3. Из рис. 3 видно, что для индивидуальных моделей iSDM обоих видов наиболее важной переменной ($VarI_1$) является Bio_01 (средняя годовая температура, °C): в iSDM для *L. decemlineata* и *P. operculella* значения важности составляют $VarI_1 = 0.88 \pm 0.09$ и $VarI_1 = 0.73 \pm 0.09$, соответственно. Второй важной переменной для моделей iSDM обоих видов является переменная Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца

года, °C) ($VarI_5$): для *L. decemlineata* – $VarI_5 = 0.34 \pm 0.1$ и для *P. operculella* – $VarI_5 = 0.52 \pm 0.2$. Третьей важной переменной для iSDM обоих видов является Bio_12 (годовая сумма осадков, мм) ($VarI_{12}$). Причём в iSDM для обоих видов средние значения относительной важности переменной Bio_12 не различаются *L. decemlineata* – $VarI_{12} = 0.28 \pm 0.09$ и *P. operculella* – $VarI_{12} = 0.28 \pm 0.2$. Для ансамблевых (результатирующих) моделей eSDM первой важной переменной является Bio_01, мера важности этой переменной составляет *P. operculella* – $VarI_1 = 0.81 \pm 0.09$ и *L. Decemlineata* – $VarI_1 = 0.75 \pm 0.14$. Вторая важная переменная для ансамблевых моделей различается (рис. 3).

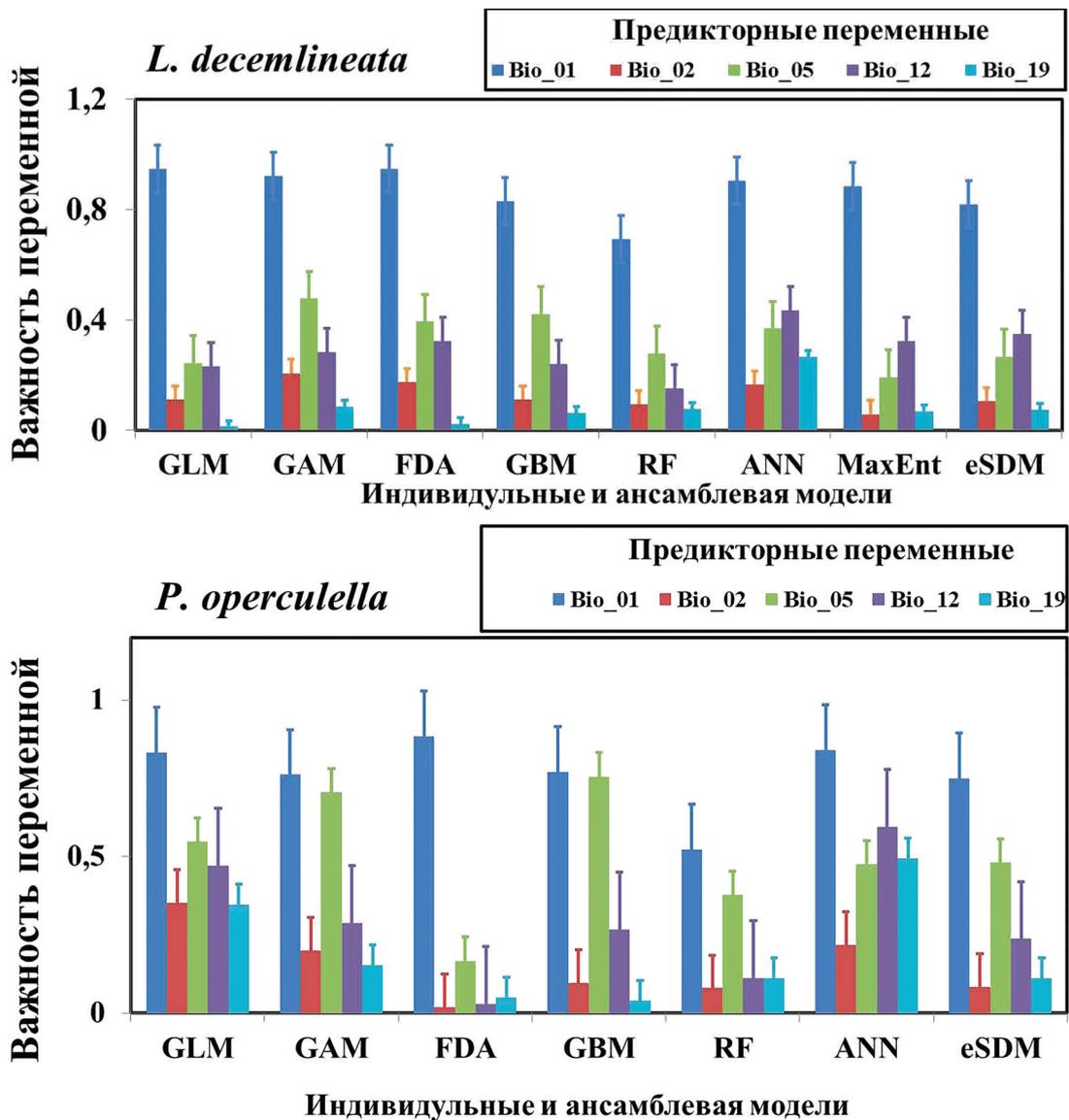


Рис. 3. Относительная важность переменных в созданных индивидуальных (iSDM) и ансамблевых (eSDM) моделях; описание переменных Bio_01, Bio_02, Bio_05, Bio_12, Bio_19 представлено в табл. 1.

Если для eSDM *L. decemlineata* второй важной переменной является Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), то для eSDM *P. operculella* второй важной переменной является Bio_05 (максимальная температура самого тёплого месяца года, °C), как для индивидуальных моделей iSDM этого вида (рис. 3). Из этого можно утверждать, что для *P. operculella* максимальная температура самого тёплого месяца года, важнее годовой суммы осадков.

Хотя мы приводим сравнительный анализ относительной важности различных переменных в ансамблевых моделях, тем не менее, из рис. 3 видно, что мера важности переменных существенно больше нуля, т. е. для построения адекватных моделей распространения видов рекомендуется использовать весь набор выбранных переменных.

Сравнительный анализ ниш видов

Биоклиматические ниши видов представлены зонами толерантности видов к абиотическим факторам окружающей среды (рис. 4). Толерантность видов к каждой предикторной переменной была оценена с использованием полного набора ТН из нативной и инвазивной частей ареала. Центроиды ниш *L. decemlineata* и *P. operculella* по среднегодовой температуре существенно отличаются друг от друга ($t=23.6$, $P \ll 0.01$). Среднегодовая температура (Bio_01) для *L. decemlineata* и *P. operculella* составляет 9.3 ± 4.0 °C и 21.3 ± 3.3 °C, соответственно. Сдвиг центроида ниш по средней суточной амплитуде температуры (Bio_02) для видов *L. decemlineata* и *P. operculella* составляет 11.4 ± 2.8 °C и 13.9 ± 2.7 °C, соответственно ($t=6.7$; $P \ll 0.01$). Существенный сдвиг центроидов ниш *L. decemlineata* (28.6 ± 4.4) и *P. operculella* (34.4 ± 3.1) также выполняется для максимальной температуры самого тёплого месяца (Bio_05) года ($t=10.8$, $P \ll 0.01$). Данные реализованных ниш видов показывают, что также существует различие между суммарными осадками (Bio_12) ($t = 4.22$, $P \ll 0.01$). Однако местообитания не различаются суммарными осадками в самой холодной четверти года (Bio_19) ($t = -0.27$, $P = 0.79$). Хотя графики кривых отклика для пяти переменных в моделях GLM, GAM, GBM, FDA, RF, ANN и MaxEnt были

построены на основе сокращённого набора ТН, они правильно определяют зоны толерантности видов к факторам среды. Из проведённых оценок реализованных экологических ниш видов следует, что местообитания *P. operculella* характеризуются более тёплым и влажным климатом, чем *L. decemlineata*.

Оценка качества индивидуальных и ансамблевых моделей, построенных с помощью различных стратегий объединения индивидуальных моделей

Оценка качества индивидуальных моделей и ансамблевых моделей, выполненная с помощью трёх метрик TSS, AUC, KAPPA, представлена на рис. 5. Проведённые оценки показывают, что качество индивидуальных iSDM для *L. decemlineata* в терминах метрик TSS, AUC и KAPPA принимают достаточно высокие значения: TSS варьирует от 0.87 до 0.93, AUC – от 0.95 до 0.98, KAPPA – от 0.71 до 0.83. Если принимать во внимание существующие пороговые значения для «хороших» (TSS=0.6–0.8, AUC=0.8–0.9, KAPPA=0.4–0.75) и «отличных» (TSS=0.8–1.0, AUC=0.9–1.0, KAPPA>0.75) iSDM [Allouche et al., 2006; Guisan et al., 2017; Petrosyan et al., 2023a], то можно утверждать, что модели iSDM по TSS и AUC относятся к «отличным» моделям, а по KAPPA две модели относятся к «отличным» и пять к «хорошим» моделям. Созданные ансамблевые модели по двум стратегиям объединения (eSDM (WM) и eSDM (CA)) также относятся к «хорошим» и «отличным» моделям. Однако WM-стратегия объединения iSDM показала лучшие результаты в терминах трёх метрик. При стратегии объединения WM все показатели качества моделей соответствовали «отличным» моделям. Поэтому стратегия объединения WM была выбрана для построения результирующих ансамблевых моделей. Для этой стратегии объединения метрики качества моделей равны: TSS=0.97, AUC=0.998, KAPPA=0.8.

Оценки метрик iSDM показывают, что качество индивидуальных моделей для *P. operculella* в терминах метрик TSS, AUC и KAPPA также принимают достаточно высокие значения: TSS варьирует от 0.90 до 0.96, AUC – от 0.96 до 0.99, KAPPA – от 0.72 до 0.89. Можно утверждать,

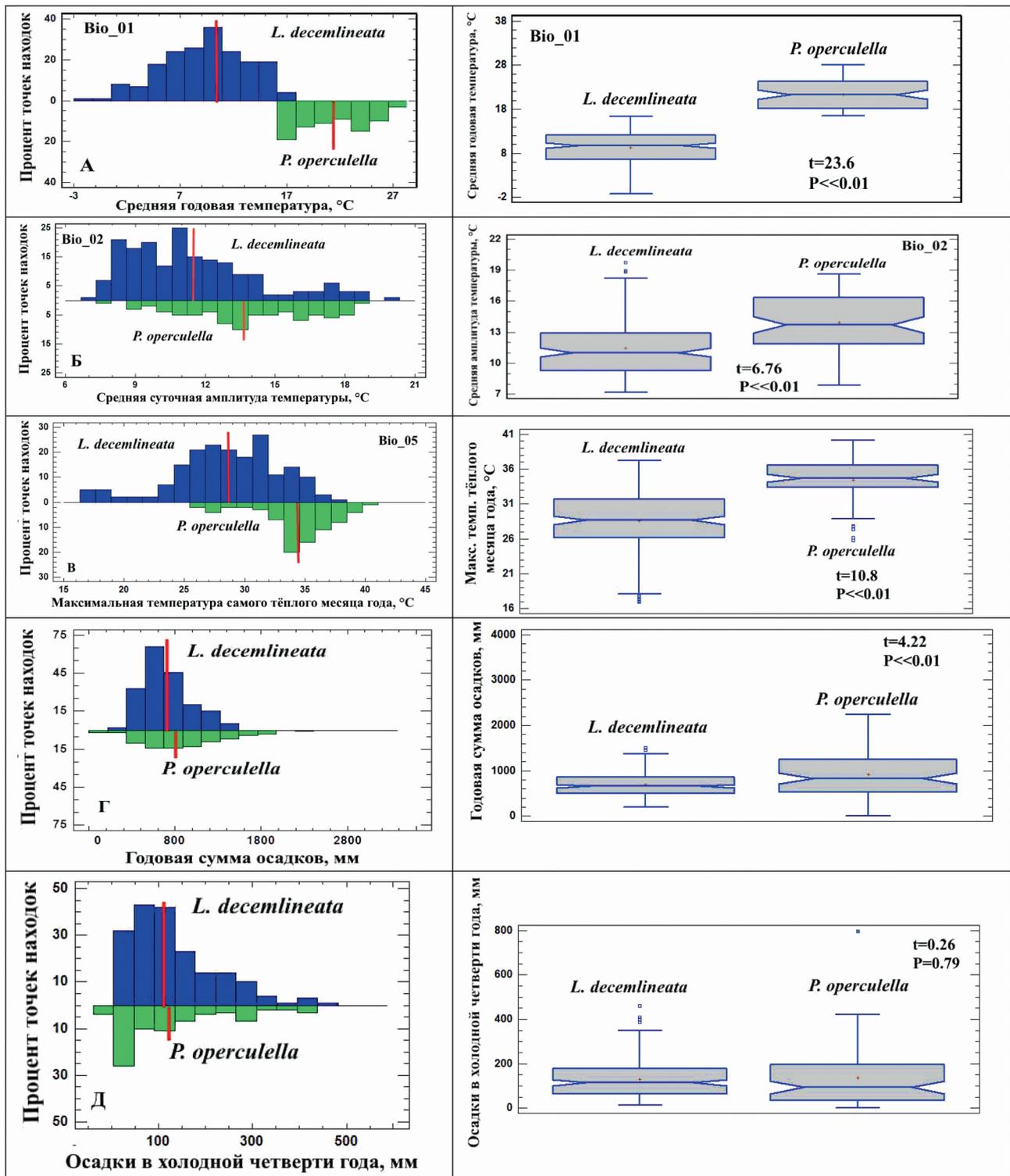


Рис. 4. Гистограммы распределения видов вдоль градиентов окружающей среды; описание переменных Bio_01, Bio_02, Bio_05, Bio_12, Bio_19 представлено в табл. 1.

что модели iSDM по TSS и AUC относятся к «отличным» моделям, а по KAPPA две модели относятся к «отличным» и пять к «хорошим» моделям. Для *P. operculella* созданные ансамблевые модели по двум стратегиям объединения eSDM (WM) и eSDM (CA) относятся к «отличным» моделям. Для этого вида также WM-стратегия объединения iSDM показала

лучшие результаты в терминах трёх метрик. При WM-стратегии объединения метрики качества моделей равны: TSS=0.99, AUC=0.999, KAPPA=0.84, а для CA-стратегии объединения – TSS=0.985, AUC=0.998, KAPPA=0.80. Поэтому стратегия объединения WM была выбрана для построения результирующих ансамблевых моделей.

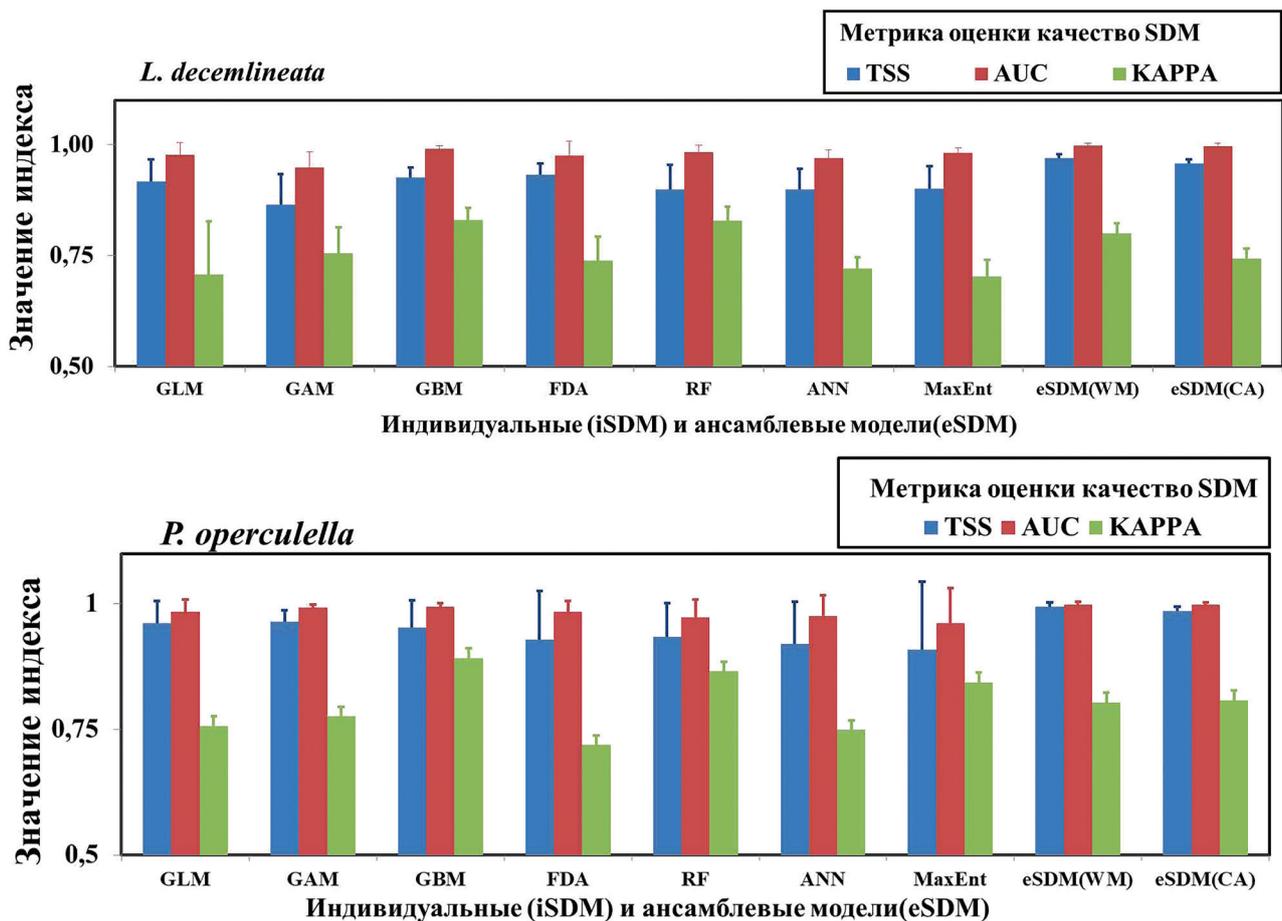


Рис. 5. Столбиковые диаграммы оценок качества индивидуальных и ансамблевых моделей по трём метрикам: AUC, TSS, KAPPA.

Для надёжности проецирования моделей, построенных в условиях текущего климата в новые климатические условия, проводили дополнительную проверку качества моделей с помощью индекса Бойса (Bind) (см. методику). Мы получили приемлемые оценки индексов пригодности eSDM для видов: *L. decemlineata* ($Bind = 0.88 \pm 0.09$) и *P. operculella* ($Bind = 0.98 \pm 0.02$).

Модели потенциального пространственного распространения видов на территории России в условиях текущего климата

Карта пригодности местообитаний колорадского жука, построенная с применением ансамблевого моделирования (рис. 6 А), и её сравнение с современными известными местами обитания жука на территории России [Самые опасные..., 2018] показывает, что в настоящее время все климатически пригодные местообитания в значительной степени расположены в европейской части России и

на юге азиатской части России. Достаточно наглядно видно, что существуют ограниченные локалитеты вида на Дальнем Востоке (Приморский край и Сахалинская обл.). На карте также отмечены климатически подходящие местообитания на юге Камчатки, хотя этот вид в этом регионе пока не обнаружен.

Сравнение карты потенциального ареала картофельной моли, построенной с помощью ансамблевой модели (рис. 6 Б), с имеющимися картами ареала вида [Самые опасные..., 2018] показывает, что климатически пригодные местообитания намного шире, чем это представлено в литературе. При сравнении потенциальных ареалов этих двух видов (рис. 6 А и 6 Б) можно обнаружить, что ареал картофельной моли сдвинут на юг, по сравнению с колорадским жуком. Из рис. 6 Б видно, что высоко климатически пригодные местообитания *P. operculella* в основном расположены в южных и центральных регионах европейской части России и нескольких регионах азиатской части.

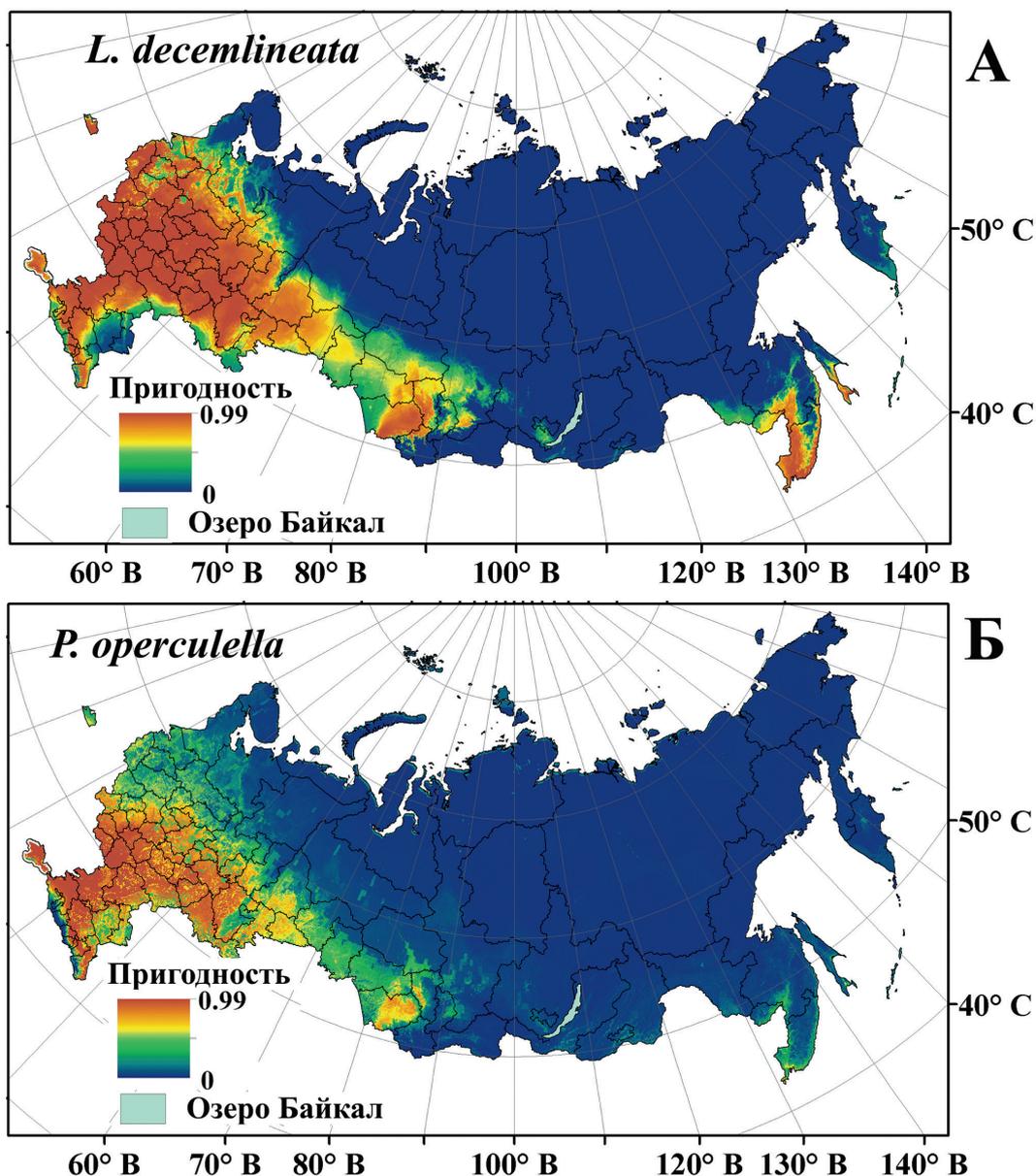


Рис. 6. Потенциальные ареалы двух видов в условиях текущего климата. Коричневая окраска указывает территорию с высокой прогнозируемой пригодностью среды обитания (пригодность ≥ 0.6), более тёмная коричневая окраска – территорию с самой высокой пригодностью среды обитания (пригодность ≥ 0.8), жёлтый цвет – умеренную пригодность среды обитания (пригодность = 0.4–0.6), зелёная окраска – низкую пригодность среды обитания (пригодность = 0.2–0.4), а светло-голубой и тёмно-синий цвет – крайне низкую пригодность среды обитания (пригодность = 0.0–0.2).

Оценки изменения ареалов видов под влиянием глобальных изменений климата

Сравнительный анализ оценок изменения (Change=Gain-Loss) пригодных местобитаний видов показывает, что значения этой метрики по времени зависит как от чувствительности моделей (Hsens, Msens, Lsens), так и от сценария (SSPx-y) изменения климата (таблица 2). Из этой таблицы следует, что модели дисперсионного анализа достаточно хорошо описывают (*L. decemlineata* – $R^2=99.6\%$; *P. operculella* – $R^2=97.2\%$) влияние

основных факторов и их взаимодействие на метрику изменения пригодных территорий. Кроме высоких показателей R^2 также не наблюдается серийная корреляция между остатками по статистике Дурбина – Ватсона ($P_{dw}>0.06$).

Изменения площадей пригодных территорий *L. decemlineata* и *P. operculella* под влиянием глобального изменения климата в зависимости от чувствительности моделей (GCM – Hsens, Msens, Lsens) и сценариев (SSPx-y) во времени представлены в рис. 7.

Таблица 2. Трёхфакторный дисперсионный анализ (GLM ANOVA) изменения площади ареалов видов в зависимости от основных факторов – типа Модели (GCM), Сценариев (SSPx-y), Периода, и взаимодействия факторов

Источник	DF	<i>L. decemlineata</i>		<i>P. operculella</i>	
		F	P	F	P
Модель (GCM)	2	114	<<0.01	100	<<0.01
Сценарии (SSPx-y)	3	323	<<0.01	45	<<0.01
Период (P)	3	759	<<0.01	147	<<0.01
Модель × Период	6	12	<<0.01	2.6	<<0.01
Сценарии × Период	9	71	<<0.01	5.6	<<0.01
Модель × Сценарии	6	4.4	0.01	3.5	0.02
		R ² =99.6%, DW=1.9; Pdw=0.06		R ² =97.2%, DW=2.2; Pdw=0.3	

Примечание. DF – степень свободы, F – отношение, P – уровень значимости, R² – мера адекватности, DW – статистика Дурбина – Ватсона, Pdw – значимость серийной корреляции остатков.

Карты, показывающие пространственное распространение видов и изменения площа-

дей климатически пригодных территорий показаны на рисунках 8–13.

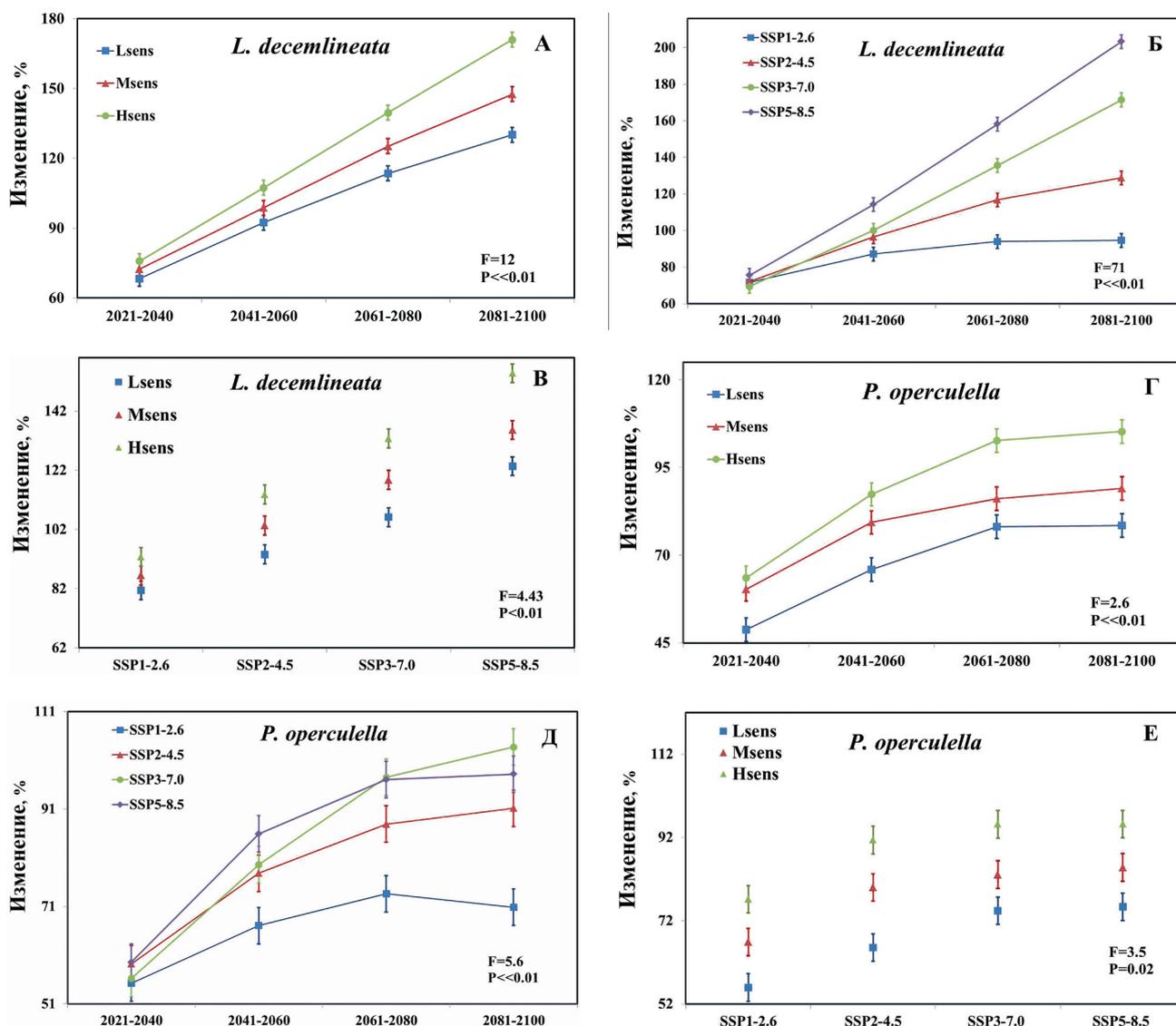


Рис. 7. Сравнительный анализ изменения площадей ареалов *L. decemlineata* и *P. operculella* в рамках трёх групп моделей и четырёх сценариев глобального изменения климата с применением трёхфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с фиксированными эффектами. Средние значения представлены с 95-процентными доверительными интервалами Тьюки.

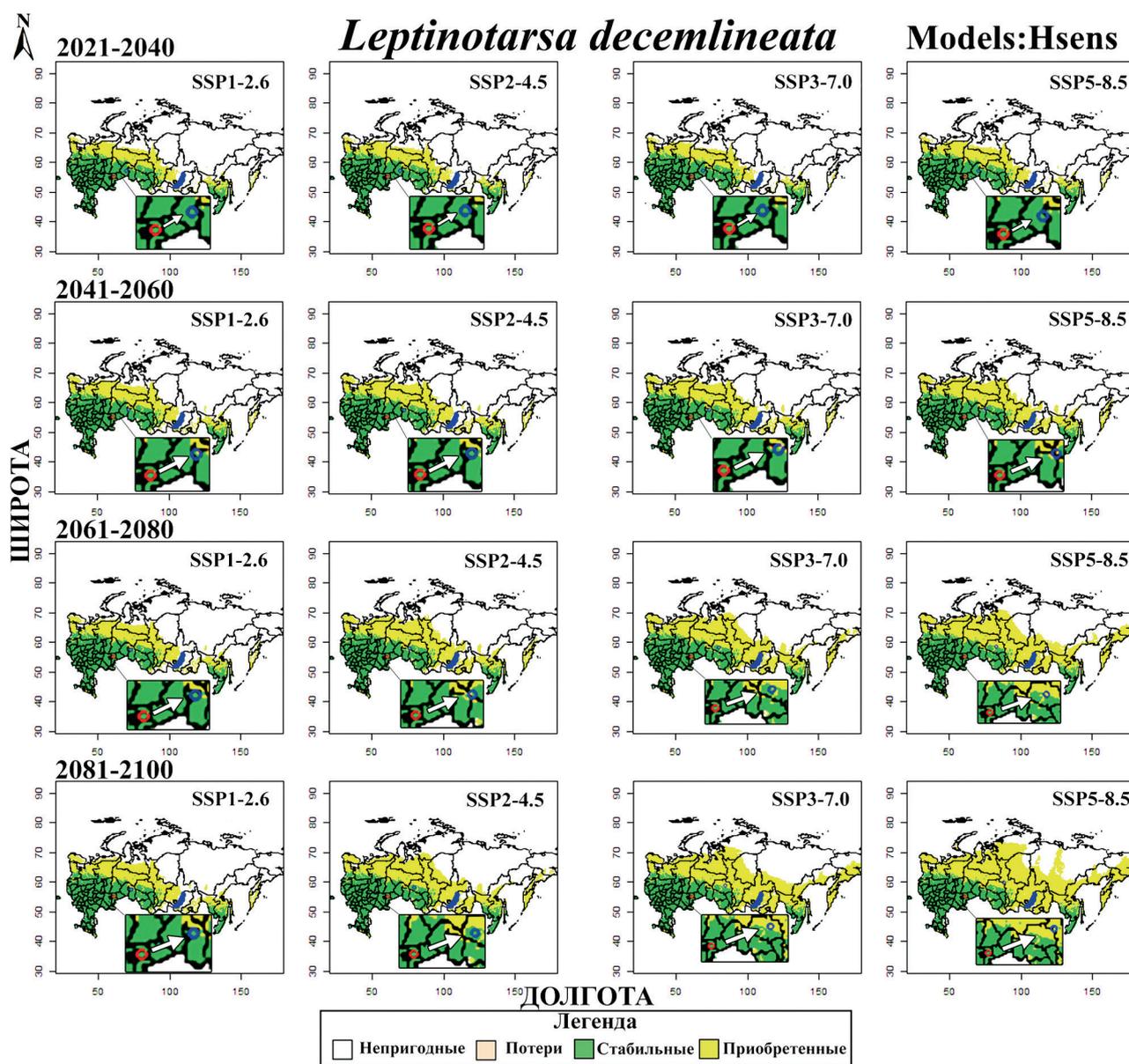


Рис. 8. Динамика изменения потенциального ареала колорадского жука (*L. decemlineata*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации высокочувствительных (Hsens) моделей и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Красные и синие точки показывают расположение центроидов современного ареала и при реализации сценариев изменения климата, белая стрелка указывает направление смещения центроидов.

Из рис. 7 и табл. 2 следует, что статистически значимые различия выявляются как по основным факторам (*L. decemlineata* – Модель: $F = 114$, $P \ll 0.01$, Сценарии: $F = 323$, $P \ll 0.01$; Период: $F = 759$, $P \ll 0.01$; *P. operculella* – Модель: $F = 100$, $P \ll 0.01$, Сценарии: $F = 45$, $P \ll 0.01$; Период: $F = 147$, $P \ll 0.01$), так и по взаимодействиям факторов (*L. decemlineata*: Модель \times Период: $F = 12$, $P \ll 0.01$, Сценарии \times Период: $F = 71$, $P \ll 0.01$, Модель \times Сценарии: $F = 4.4$, $P \ll 0.01$; *P. operculella* – Модель \times Период: $F = 2.6$, $P \ll 0.01$, Сценарии \times Период: $F = 5.6$, $P \ll 0.01$, Модель \times Сценарии: $F = 3.5$, $P = 0.02$).

Средние значения изменения площади ареала *L. decemlineata* по всем моделям и сценариям в России к 2100 г. составляют 149.6% (± 8.1). Для группы моделей Lsens, Msens, Hsens изменения площади ареала этого вида к 2100 г. составляют 130.1% (± 14.2), 147.6% (± 14.2) и 171.8% (± 1.6), соответственно (рис. 7А). Эти же показатели для другого вида значительно ниже. Например, средние значения изменения площади ареала *P. operculella* по всем моделям и сценариям в России к 2100 г. составляют 90.9% (± 3.1). Для группы моделей Lsens, Msens, Hsens изменения площади ареала этого вида к 2100 г. составляют 78.5%

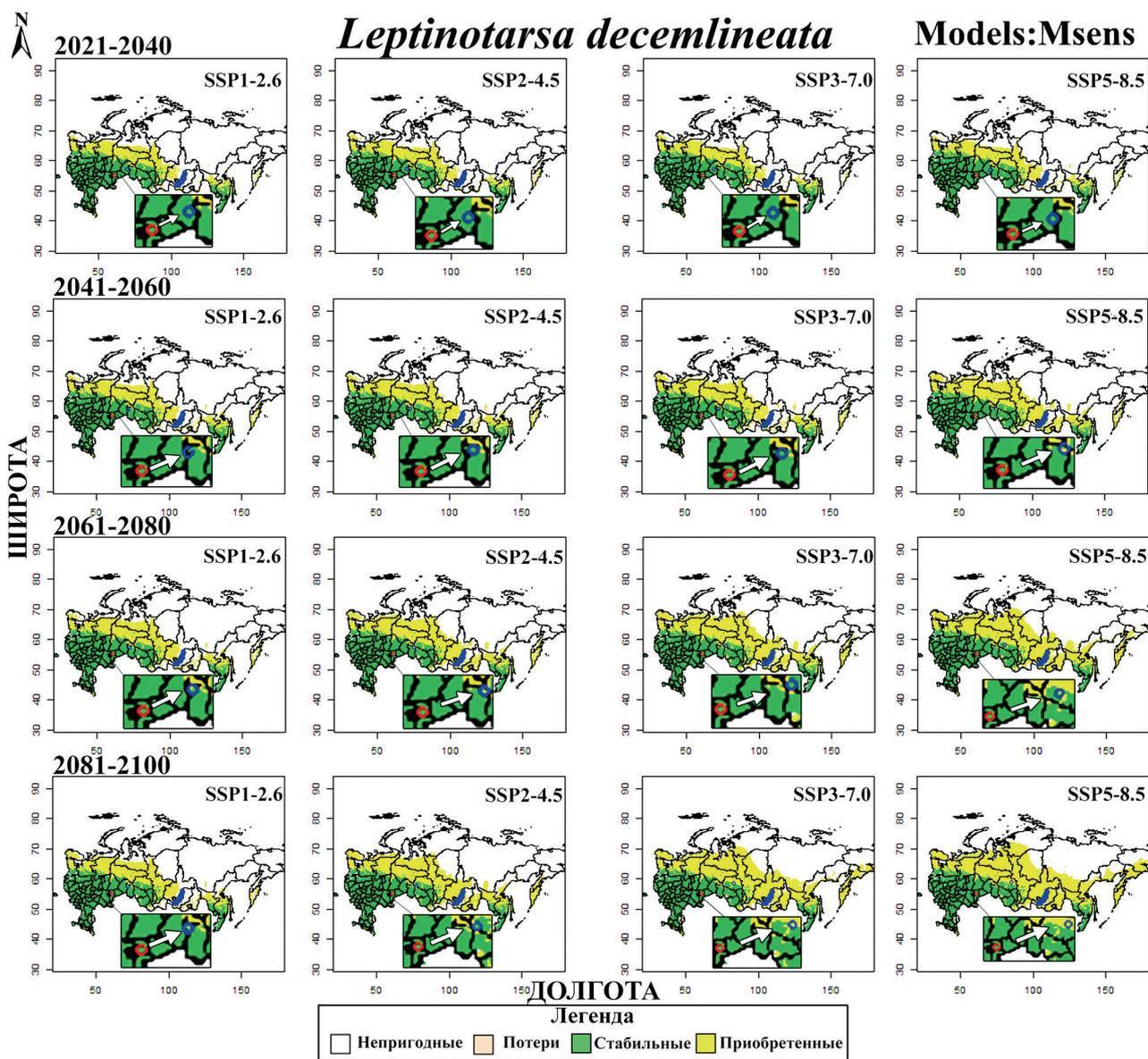


Рис. 9. Динамика изменения потенциального ареала колорадского жука (*L. decemlineata*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации умеренно чувствительных (Msens) моделей и сценариев SSPx-у изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

(± 5.2), 89.1% (± 5.2) и 105.3% (± 5.2), соответственно (рис. 7 Г).

Изменения площади ареалов двух видов по сценариям SSPx-у (SSP1-2.6, SSP2-4.5, SSP3-7.0, SSP5-8.5) показывают, что наибольшее значение достигается к 2100 г. для SSP5-8.5 (*L. decemlineata* – 203%; *P. operculella* – 98.2%), а наименьшее для SSP1-2.6 (*L. decemlineata* – 94.6%, *P. operculella* – 70.8%), то есть наиболее агрессивный сценарий изменения климата (SSP5-8.5) приводит к изменению ареалов *L. decemlineata* и *P. operculella* в 2 и 1.5 раза, соответственно, больше по сравнению с умеренным сценарием (SSP1-2.6) (рис. 7 Б, Д). Для других сценариев SSP2-4.5 и

SSP3-7.0 эти показатели занимают промежуточное положение и составляют 128.8% и 171.5% (*L. decemlineata*) и 91.1% и 103.7% (*P. operculella*), соответственно. Из рисунков следует, что изменения площади ареалов значительно отличаются для всех групп моделей и сценариев за исключением одного сценария SSP1-2.6 для низкочувствительной (Lsens) модели (рис. 7 В, Е).

Карты, представленные на рис. 8–14, указывают, что глобальное потепление будет способствовать расширению климатически подходящих местообитаний двух видов. Более того, эти карты показывают, что центры ареалов видов будут двигаться с юга на

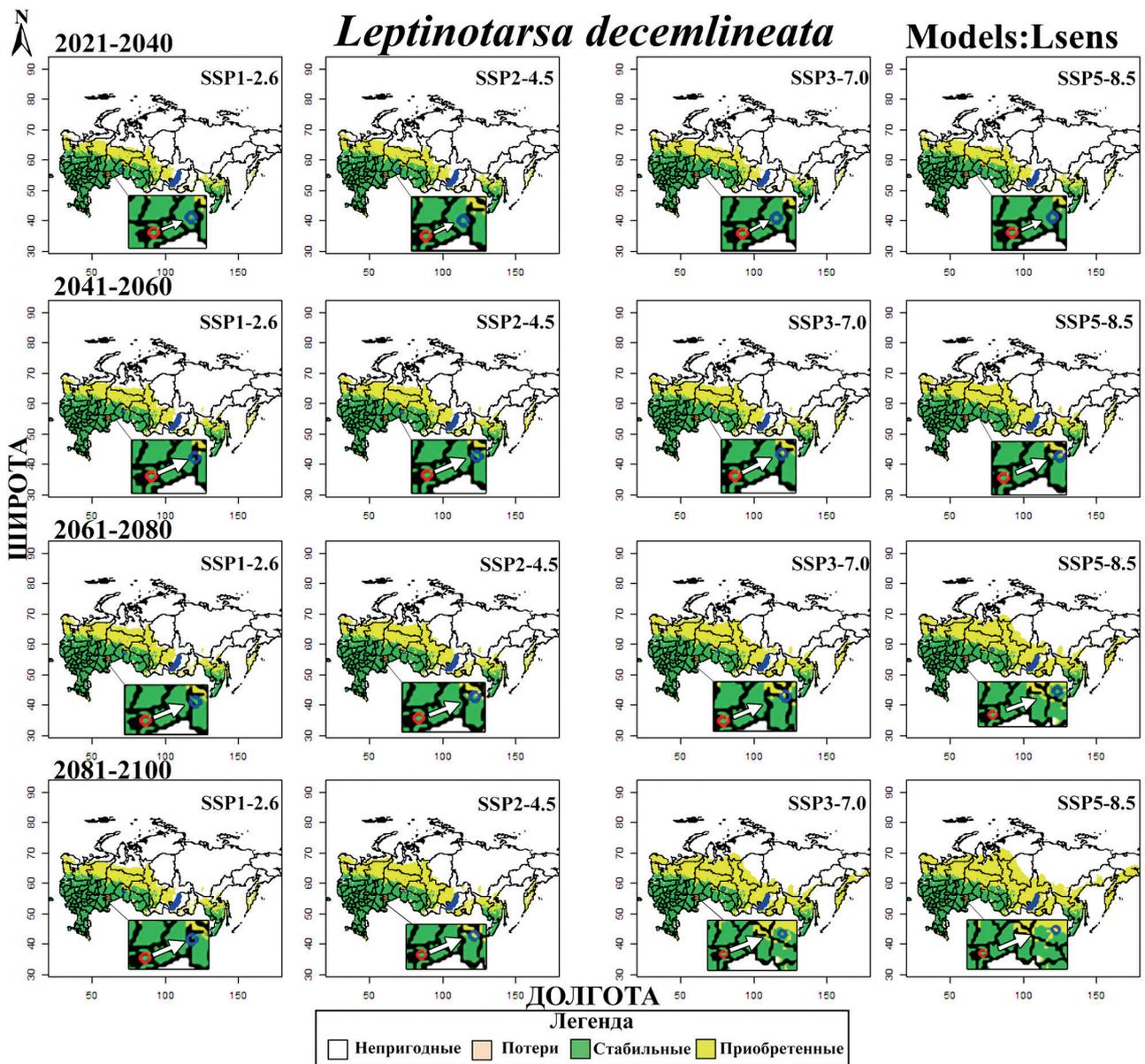


Рис. 10. Динамика изменения потенциального ареала колорадского жука (*L. decemlineata*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации низкочувствительных (Lsens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

север и с запада на восток (рис. 14). Оценки показывают, что сдвиг центроидов ареалов по широте (Slat) для высокочувствительных (Hsens) моделей (рис. 8, 11) за десятилетие для *L. decemlineata* и *P. operculella* составляет 51 км и 76 км, соответственно (рис. 14А), а для других моделей Lsens, Msens (рис. 9, 10, 12, 13) они составляют: для *L. decemlineata* – 41 км и 44 км, соответственно, и для *P. operculella* – 66 км и 67 км, соответственно (рис. 14 А). Из рисунка 14 Б также видно, что сдвиги по широте значительно различаются для разных сценариев SSPx-у (рис. 14 Б). Важно отметить, что сдвиги цен-

тридов ареалов с запада на восток (Slong) и с юга на север (Slat) значительно различаются (*L. decemlineata* – Hsens: Slong = 158 км, Msens: Slong = 143 км, Lsens: Slong = 127 км; *P. operculella* – Hsens: Slong = 76 км, Msens: Slong = 45 км, Lsens: Slong = 32 км) (рис. 14 В) друг от друга. Если для *L. decemlineata* сдвиг по долготе в 3 раза больше сдвига по широте, то для *P. operculella* это правило не выполняется. Для картофельной моли сдвиг центроида по долготе меньше, чем по широте. Из рисунка 14 Г также видно, что сдвиги по долготе значительно различаются для разных сценариев SSPx-у. Общее расстоя-

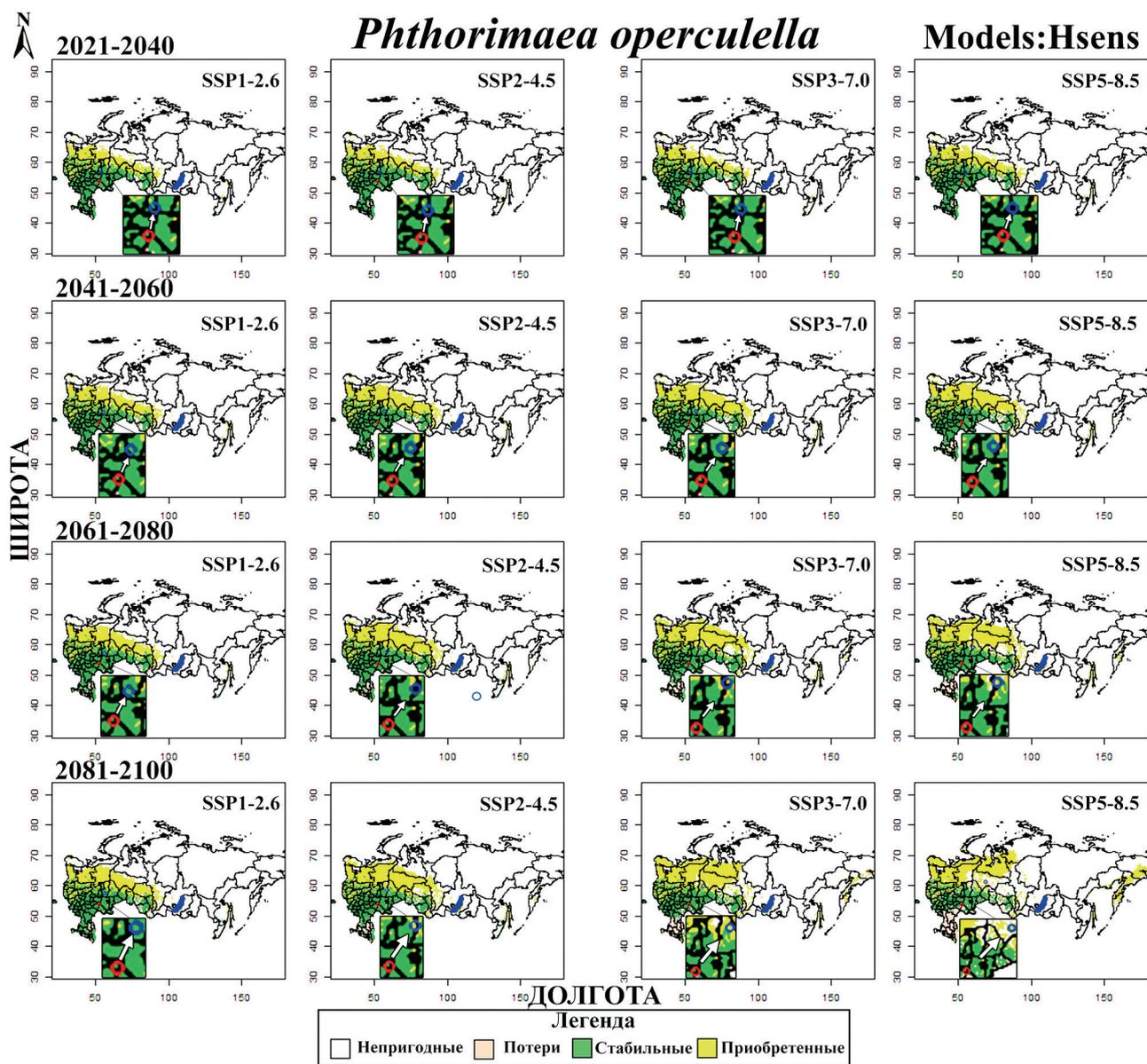


Рис. 11. Динамика изменения потенциального ареала картофельной моли (*P. operculella*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации высокочувствительных (Hsens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

ние сдвига центроидов (Dist) за десятилетие вида *L. decemlineata* для всех моделей разной чувствительности значительно больше *P. operculella* (*L. decemlineata* – от 129 до 159 км, *P. operculella* – от 73 до 104 км) ($P=0.03$) (рис. 14 Д). Значимое различие сдвигов центроидов видов также выполняется для различных сценариев изменения климата (рис. 14 Е, $P < 0.01$). Общее расстояние сдвига ареалов за десятилетие при различных сценариях изменения климата для *L. decemlineata* изменяется в диапазоне от 91 км до 189 км, а для *P. operculella* – от 52 км до 121 км.

Оценка экономических потерь

Оценки экономических потерь мы проводили для двух категорий производителей: сельскохозяйственных организаций (СО) и крестьянских фермерских хозяйств (КФХ) в условиях текущего климата; поскольку в частных хозяйствах населения технологии выращивания культур и меры борьбы с вредителями не всегда соблюдаются на должном уровне, то экономическая оценка такой категории затруднительна. Общая площадь выращивания картофеля в 2023 г. в России у СО и КФХ составляла 164 968 га и 135 154 га при

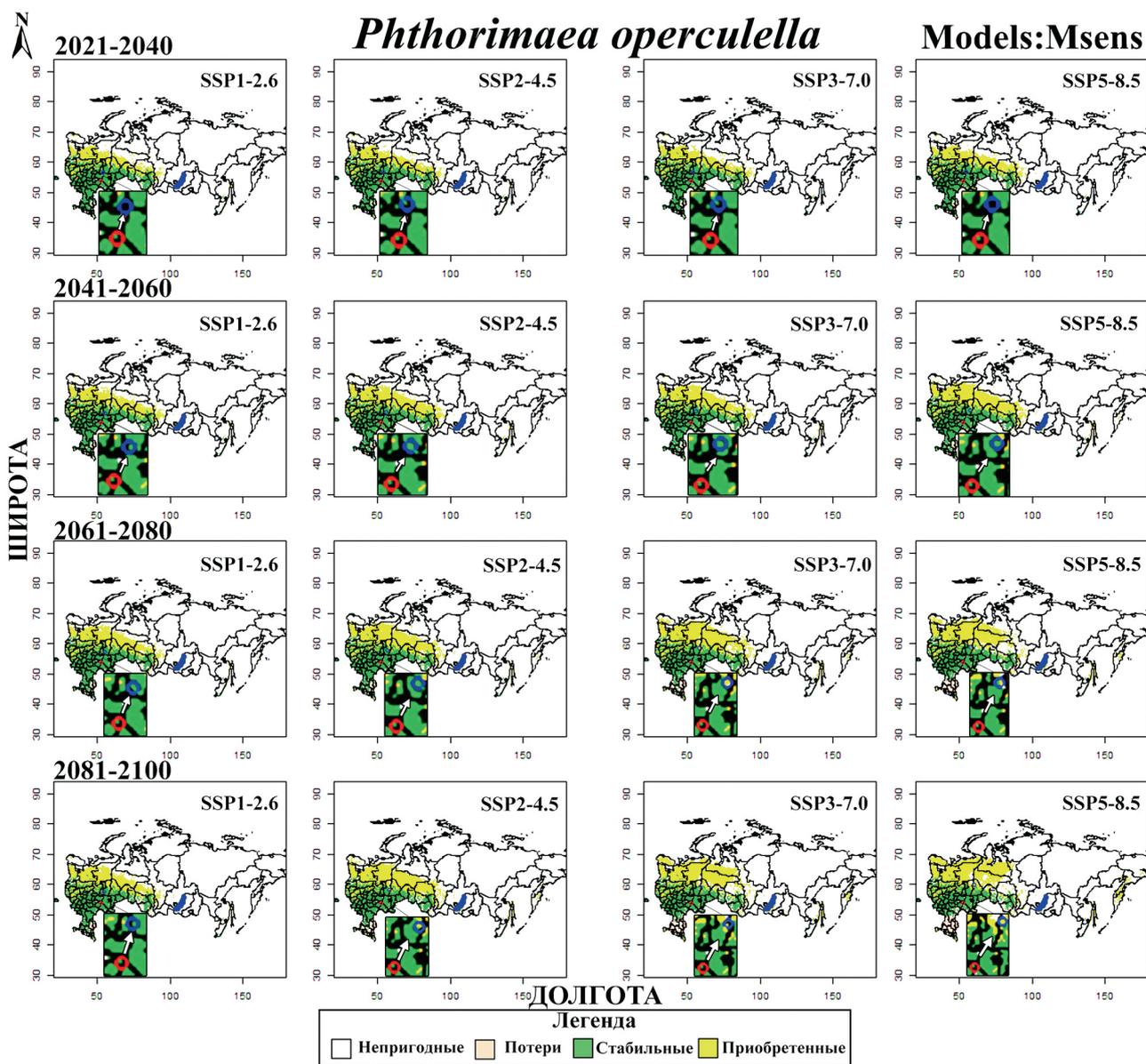


Рис. 12. Динамика изменения потенциального ареала картофельной моли (*P. operculella*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации умеренночувствительных (Msens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

урожайности 31.571 т/га и 25.089 т/га, соответственно. Средние экономические затраты на пестициды, трудозатраты на единицу площади и потери урожая по нашим оценкам у СО и КФХ составляли на гектар 53.12 \$ США и 44.73 \$ США, соответственно. Общая площадь выращивания томатов на открытом грунте в 2023 г. в России у СО и КФХ составляли 8313 га и 8471 га при урожайности 714.1 т и 566.3 т, соответственно. Средние экономические затраты на пестициды, трудозатраты на единицу площади и потери урожая у СО и КФХ составляли на гектар 13.91 \$ США и 12.95 \$ США, соответственно. Выращива-

ние баклажанов на открытом грунте в 2023 г. в России у СО и КФХ составляли 163.2 га и 1425.2 га при урожайности 256 т и 210 т, соответственно. Экономические потери у СО и КФХ составляли на гектар 62.99 \$ США и 53.49 \$ США. Общие экономические потери от вредителей для картофеля, томатов и баклажанов составляли 14.8 млн \$ США, 0.225 млн \$ США и 0.08 млн \$ США, соответственно. По нашим оценкам, общие потери от вредителей в 2023 г. составляли 15.12 млн \$ США. Если предположить, что экономические потери в частных хозяйствах населения не меньше средних значений потери у СО и

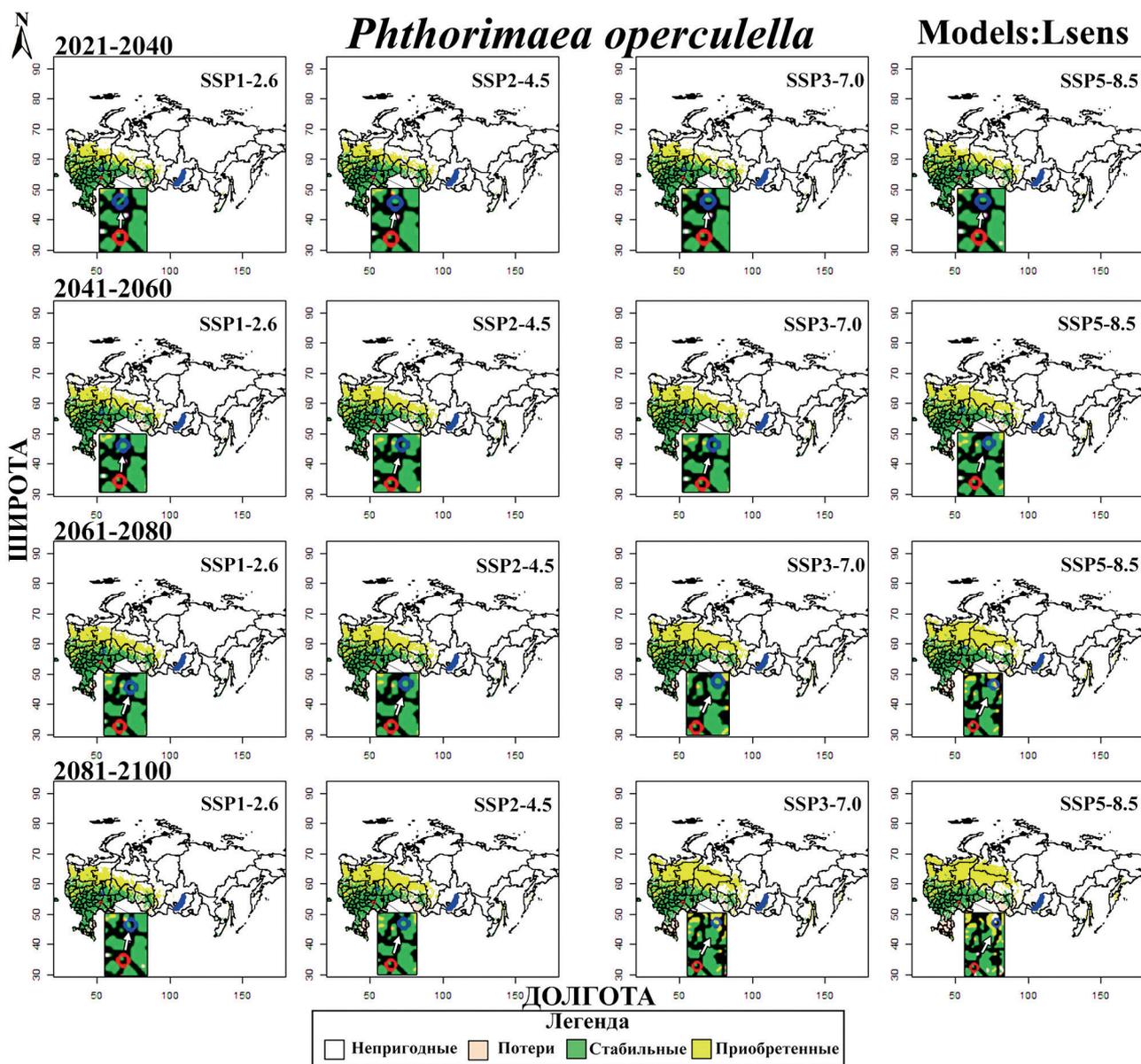


Рис. 13. Динамика изменения потенциального ареала картофельной моли (*P. operculella*) в России с 2021 по 2100 г. при реализации низкочувствительных (Lsens) моделей и сценариев SSPx-у глобального изменения климата. Все обозначения такие же, как в рис. 8.

КФХ, тогда общий потенциальный экономический ущерб на площади возделывания картофеля (1 077 170 га), томатов (61 021 га) и баклажанов (10 324 га) на открытых грунтах в России будет составлять 54.12 млн \$ США ежегодно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Почему выбор сокращённого набора точек находок и разреживание предикторных переменных необходимы для построения SDM?

Учёт влияния пространственной автокорреляции (ПА) точек присутствия (ТН) на эффективность создаваемых моделей важен

для улучшения прогнозов биологических инвазий в условиях изменения климата. Пространственная автокорреляция входит в наши дни в число важных, но ещё недостаточно решённых вопросов экологического моделирования [Dormann et al., 2007, Václavík et al., 2012]. Предполагается, что игнорирование ПА точек находок, а также предикторных переменных, может приводить к неправильной оценке их влияния на пространственное распространение видов [Guisan et al., 2017]. Игнорирование проблемы ПА приводит к неточному прогнозированию, за которым может последовать неправильная оценка риска инвазий и планирования природоохранных

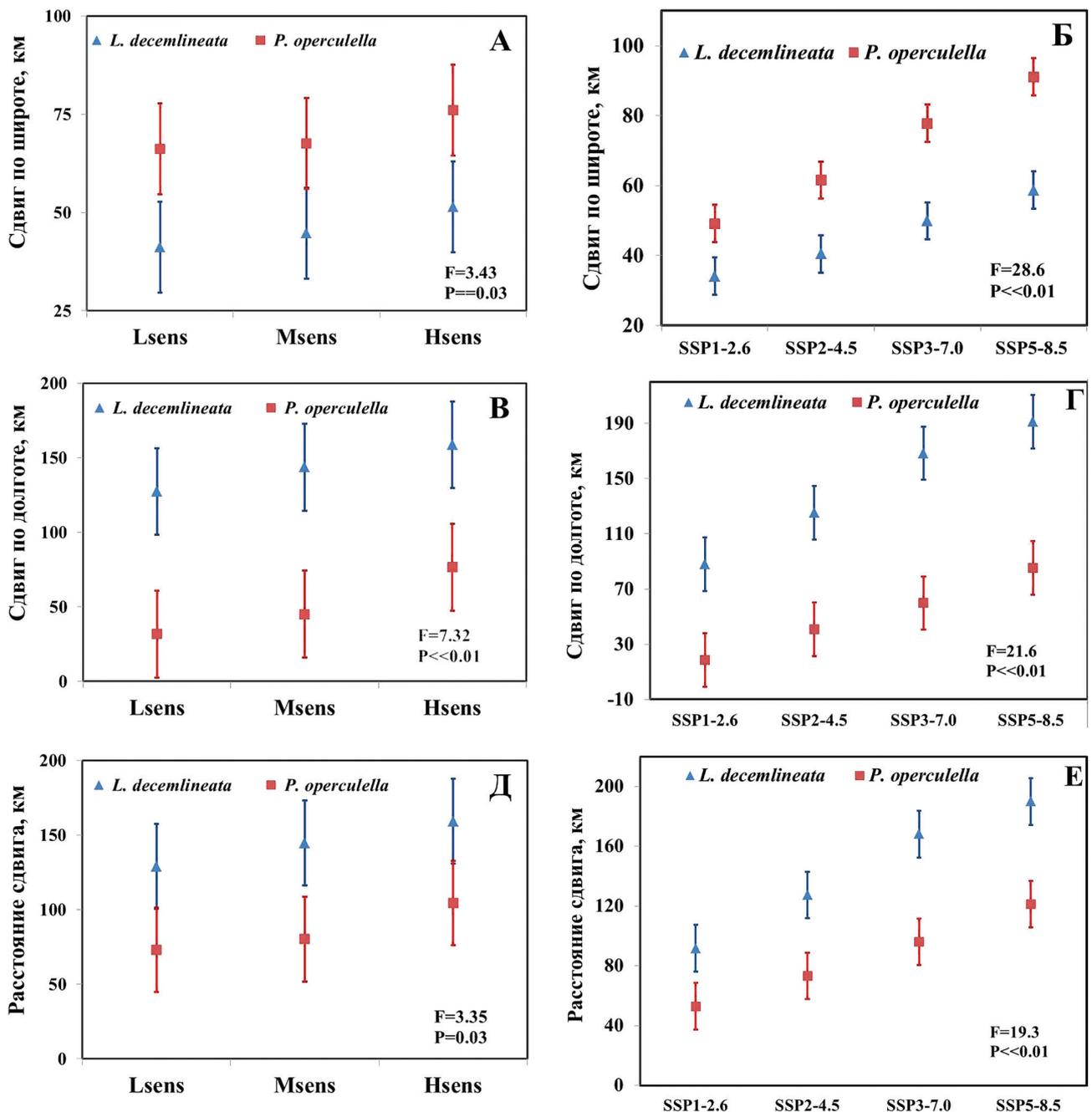


Рис. 14. Сдвиги центроидов по широте (А, Б), долготе (В, Г) и общего расстояния (Д, Е) ареалов видов при реализации различных моделей по чувствительности и четырёх сценариев SSPx-у глобального изменения климата.

мероприятий. В нашем исследовании для решения проблемы ПА мы использовали подход, который включает пространственное разреживание ТН (т. е. сокращение ТН) и проверку случайного распределения сокращённого набора ТН с помощью среднего индекса ближайшего соседа (ANNI) в области обучения и калибровки моделей. Выполнение условия случайного распределения точек находок важно, поскольку существующие методы построения индивидуальных моделей предполагают выполнение этого условия.

При этом количество ТН сократилось для *L. decemlineata* и *P. operculella* с 5309 и 813 до 183 и 82, соответственно, т. е. сокращённые записи составляли 3.5% и 10% от полного набора ТН. При этом минимальные расстояния между ТН для *L. decemlineata* и *P. operculella* составляли 110–313 км и 172–204 км, соответственно. Хотя в литературе не существует строгого правила определения количества точек находок, необходимого для построения SDM, тем не менее, большинство исследователей сходятся во мнении, что точность мо-

дели сильно снижается при наличии менее 30 ТН, в то время как влияние размера выборки обычно становится менее критичным при наличии более 50 ТН [Thibaud et al., 2014; Guisan et al., 2017]. Из этого можно сделать вывод, что в нашем исследовании решение задачи снижения ПА между ТН привело к существенному сокращению количества точек, но их осталось достаточно для построения iSDM и eSDM.

Многочисленные исследования показывают, что выбор набора предикторных переменных среды для построения корректных моделей SDM должен подвергаться предварительной тщательной оценке [Dormann et al., 2013; Warren et al., 2014]. Например, SDM, построенные в условиях текущего климата с использованием нескольких сильно коллинеарных переменных, подвержены повышенному риску чрезмерной подгонки и пере-параметризации, и они могут себя вести неожиданно при прогнозировании на другие временные периоды в условиях изменения климата. Кроме того, использование большого набора переменных или небольшого подмножества может значительно повлиять на прогнозные модели. Подходы к сокращению переменных могут уменьшить избыточную подгонку моделей и улучшить их переносимость, однако относительные достоинства различных подходов плохо охарактеризованы и продолжают изучаться [Araújo, Guisan, 2006; Braunisch et al., 2013]. В целом, переменные могут быть сокращены либо статистически, либо путём отбора переменных с учётом экологических особенностей видов, которые будут важны с учётом физиологических особенностей организмов для повышения гибкости и эффективности построенных SDM. В нашем случае мы использовали комплексный подход, включающий: 1) предварительный анализ с помощью построения PCA-моделей для выбора проксимальных двух важнейших переменных, 2) дополнительный анализ парных коэффициентов корреляции Спирмена и мультиколлинеарности по показателю VIF (фактор инфляции вариации) для выбора окончательного набора переменных. Важно отметить, что список выбранных переменных содержит Bio_01 (средняя годовая температура, °C) и

Bio_12 (годовая сумма осадков, мм), которые являются базовыми для глобальных моделей изменения климата, и эффективность их использования при построении моделей распространения показана для различных таксономических групп [Bellard et al., 2013; Petrosyan et al., 2023b].

Почему выбранные переменные важны для прогноза инвазии насекомых в условиях изменения климата?

Наш анализ показал, что среди переменных, определяющих индивидуальные (iSDM) и ансамблевые (eSDM) модели видов, пять переменных являются наиболее важными – Bio_01, Bio_2, Bio_05, Bio_12, Bio_19. Важность этих переменных для видов подтверждается проведёнными многочисленными полевыми исследованиями в разных частях ареала видов [Ушатинская, Пирковский, 1976; Ушатинская, Кочетова, 1981, Giordanengo et al., 2013]. Например, показано, что жуки активны при температуре 14–15 °C, а для спаривания необходима температура не ниже 18 °C. Важность переменных температуры (Bio_01, Bio_2, Bio_05) также выражается тем, что в зависимости от температуры тёплого периода года меняется длительность развития личинок. Известно, что при температуре 18–20 °C личиночное развитие завершается за 24 дня, а при 25–28 °C оно может составлять 10–11 суток [Ушатинская, Кочетова, 1981]. В целом от температуры зависит продолжительность жизненного цикла жука, который варьируется в диапазоне от 33 до 76 суток. Ранее исследователями для описания трёх зон возможного распространения колорадского жука [Будин, Власова, 1977] были использованы климатические переменные, которые коррелируют с биоклиматическими переменными Bio_05 и Bio_19. В первой зоне жук может развиваться в 2–3 поколениях в год. Во второй зоне вредитель развивается в одном поколении и успешно зимует. В третьей зоне жук может размножаться в летний период, но полностью отмирает в зимний период из-за низких температур почвы. Таким образом, определялись северные границы распространения жука в европейской и азиатской частях России. Поскольку жук зимует на стадии имаго в почве на глубине 5–12

см [Feuertaud, 1938], сумма осадков в самой холодной четверти года играет важную роль для обеспечения необходимой температуры для их выживания.

Ранее существующие данные позволили установить области распространения картофельной моли в природных условиях, которые определяются годовой изотермой от 10 °С до 36 °С. Данные показывают, что летальные температуры для всех стадий жизненного цикла от яйца до имаго вредителя – ниже –4 и выше +36 °С [Самые опасные..., 2018, Veukema, Zaag 1990]. По данным некоторых исследований, оптимальный диапазон температур для откладки яиц составляет 20–30 °С, нижний предел – 11 °С, а верхний предел – 39 °С [Broodryk, 1971]. Этот вид реагирует на неблагоприятные условия и впадает в диапаузу [Mitchell, 1978], которая приводит к прекращению развития на короткие периоды при низких температурах, а дальнейшее развитие возобновляется при улучшении климатических условий.

Важность использования переменных Bio_05 и Bio_12 для моделирования, в частности, можно объяснить тем, что оптимальные условия для развития моли определяются температурой и влажностью, которые коррелируют с переменными Bio_05 и Bio_12. Оптимальная температура и влажность воздуха изменяются от 22 до 26 °С и от 70 до 80 %, соответственно [Самые опасные..., 2018]. Анализ литературных данных по картофельной моли также позволяет выделить три зоны (постоянной, периодической и низкой) вредоносности. В зоне низкой вредоносности основная часть популяции вредителя за зиму вымерзает, в периодической зоне – вымерзает периодически.

Проведённый краткий анализ литературных данных климатических переменных, оказывающих влияние на все жизненные циклы вредителей, показывает достаточно хорошее соответствие с результатами, полученными с помощью анализа реализованных экологических ниш в нативной и инвазионной частях ареалов с помощью PCA (рис. 1, 2). Например, если максимальная температура самого тёплого месяца года (Bio_05) обеспечивает успешное размножение видов

(для *L. decemlineata* – 28.6±4.4 и *P. operculella* – 34.4±3.1, рис. 4) летом, то сумма осадков в самой холодной четверти года (Bio_19) зимой обеспечивает оптимальный температурный режим для зимующих организмов в почве на глубине от 5 до 12 см для *L. decemlineata* и от 3 до 5 см для *P. operculella*.

Карты потенциального распространения видов в условиях текущего климата

Ансамблевое моделирование является мощным инструментом для определения реализованных экологических ниш и прогнозирования потенциального распространения видов в географическом пространстве. Достаточно высокие и согласованные значения метрик (TSS, KAPPA, AUC, Youse) пригодности моделей iSDM и eSDM позволяют утверждать, что выбранные нами предикторные переменные являются важными для определения пространственного распространения видов. Основываясь на наших результатах, мы можем предложить набор биоклиматических переменных, обуславливающих распространение *L. decemlineata* и *P. operculella* как на территории России, так и в глобальном масштабе. Построенные модели iSDM и eSDM в условиях текущего климата показали, что их потенциальные ареалы существенно различаются. Прогнозный потенциальный ареал *L. decemlineata* охватывает юг, центральную часть Европейской России, юго-западную область азиатской части России и дальневосточные регионы России. Субъекты РФ, которые были выделены как зоны высокой и умеренной вредоносности жука на территории страны подтверждаются построенной картой в условиях текущего климата (см. раздел Вредоносность колорадского жука, рис. 6 А). Эти зоны (1 и 2) характеризуются благоприятными условиями для развития до трёх поколений в год. Карта также позволяет уточнить список регионов, в которых отсутствуют условия для развития и вредного воздействия жука. По нашему мнению, из списка третьей зоны должны быть исключены Читинская, Камчатская, Магаданская области, Красноярский край и республики Бурятия, Тыва и Якутия, поскольку на территории этих субъектов практически отсутствуют пригодные места

для развития колорадского жука в условиях текущего климата (рис. 6 А). В отличие от колорадского жука к первой зоне вредоносности для картофельной моли можно относить следующие субъекты РФ: Крым, Краснодарский и Ставропольский края, Астраханская, Ростовская, Курганская области, Республики Адыгея, Башкортостан, Калмыкия, Карачаево-Черкесия и юг Приморского края (рис. 6 Б). Субъекты РФ, расположенные в центральной и восточной части Европейской России, включая Белгородскую, Калужскую, Курскую, Липецкую, Орловскую, Оренбургскую, Пензенскую, Рязанскую, Самарскую, Саратовскую, Тамбовскую, Тульскую, Ульяновскую, Воронежскую области, республики Мордовия, Чувашия, Татарстан, можно относить ко второй зоне вредоносности. К зоне низкой вредоносности относятся субъекты, расположенные на севере центральной части Европейской России.

Существуют ли различия влияния на динамику ареалов видов между альтернативными моделями и сценариями изменения климата?

Результаты анализа показали, что пригодные площади для вредителей различаются для разных моделей и сценариев изменения климата, что указывает на рост неопределённости характера и скорости распространения видов при изменении климата. С другой стороны это означает, что для понимания процессов инвазии вида и для выявления наиболее чувствительных регионов вторжения нельзя ограничиваться отдельными моделями и сценариями. Различия между разными сценариями SSPx-у в основном связаны с изменениями концентраций парниковых газов, особенно с влиянием концентрации CO₂ на температуру [Petrosyan et al., 2023a]. Реализация сценария SSP1-2.6 (*L. decemlineata* – 94.6%, *P. operculella* – 70.8%) или, в худшем случае, SSP2-4.5 (*L. decemlineata* – 128.8%, *P. operculella* – 91.1%) максимально замедлит экспансии видов. С другой стороны, рост высокого потребления ископаемого топлива по сценариям SSP5-8.5 приведёт к сдвигу ареалов на северо-восток (рис. 14) и увеличению пригодных площадей на 203% (*L. decemlin-*

eata) и 98.2% (*P. operculella*). В целом оценки показывают, что увеличение потенциально пригодных территорий для *L. decemlineata* и *P. operculella* при наиболее агрессивном сценарии изменения климата (SSP5-8.5) в 2 и 1.5 раза больше по сравнению с умеренным сценарием (SSP1-2.6), соответственно. Общее расстояние сдвига ареалов за десятилетие при различных сценариях изменения климата для *L. decemlineata* составляет от 91 км до 189 км, а для *P. operculella* – от 52 км до 121 км. Наблюдаемое значимое различие сдвига ареалов этих двух видов связано с различием климатических ниш, т. е. местообитания *P. operculella* характеризуются более тёплым и влажным климатом, чем *L. decemlineata* (рис. 4). Различие толерантности вида к температуре выражается в том, что если смещение ареала колорадского жука в условиях различных моделей и сценариев охватывает европейскую и азиатскую части России (рис. 8–10), то сдвиг ареала картофельной моли в основном наблюдается в европейской части России (рис. 11–12). Кроме этого, различие толерантности видов к влажности воздуха выражается различием потери местообитаний видов при реализации различных моделей и сценариев изменения климата. Если средние потери местообитаний для *L. decemlineata* к 2100 г. по сравнению с текущим климатом составляют 0.191%, то для *P. operculella* потери составляют 20%. Это связано с разницей темпов изменений температуры и осадков, т. е. изменения влажности воздуха. 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, т. е. происходит уменьшение степени увлажнения территорий и увеличение аридизации всей территории России [Petrosyan et al., 2023a], т. е. уменьшается индекс 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. В результате изменения климата картофельная моль может потерять климатически пригодные местообитания на юге европейской части России.

Воздействие на экономику

Недавние исследования в штате Мичиган (США) показали, что затраты на борьбу с колорадским жуком составляют 35–74 \$ США на 1 га [Grafius, 1997], если не будет резистентность жуков к пестицидам. В нашем случае для площадей СО и КФХ наши оценки 53.12 \$ США и 44.73 \$ США достаточно хорошо согласуются с вышеуказанными показателями. Хотя оценка, полученная в Китае, показала, что затраты составляют 24 \$ США [Liu et al., 2012], что значительно ниже наших оценок. Авторы этой работы считают, что различие китайских оценок от американских может быть связано с различием экономического уровня, затратами труда между двумя странами и резистентностью видов к пестицидам. Экономические потери, вызванные резистентностью вредителей к пестицидам, могут быть в 4–9 раз выше, чем в противном случае, по данным Grafius [1997]. Впервые о резистентности колорадского жука к пестицидам в штате Мичиган было сообщено в 1984 г., и, начиная с 1991 г., она стала причиной серьёзных экономических проблем. Исследования, проведённые Мичиганской комиссией по картофельной промышленности в период с 1991 по 1994 г., документально подтверждали увеличение затрат на борьбу с колорадским жуком и потерь урожая в результате устойчивости жука к пестицидам. Например, в 1991 г. и позже средние затраты на борьбу с жуком по штату достигали 306 \$ США на 1 га. Причём в наиболее пострадавших районах затраты достигали 412 \$ на 1 га. В отличие от 35–74 \$ США на 1 га на верхнем полуострове Мичигана, где резистентность жука не была выработана. Потери урожая составили 12.2% по штату, и 20.5% в серьёзно пострадавших районах. При этом затраты составили 13.3 млн \$ США в 1994 г., т. е. 13.7% от стоимости урожая. Существующие данные указывают, что затраты будут продолжать накапливаться, поскольку относительно недорогие пестициды перестают быть эффективными, а новые разработанные препараты обходятся в 5 раз дороже [Grafius, 1997; Liu et al., 2012]. По этим причинам в России затраты от потери урожая картофеля, томатов и баклажанов значительно больше по срав-

нению с китайскими оценками. Исходя из потенциального распространения колорадского жука в Китае, средние потери урожая на единицу площади в пределах распространения колорадского жука с учётом усилий по борьбе составили 14.01 \$ га⁻¹ для картофеля, 40.96 \$ га⁻¹ для баклажана, и 3.41 \$ га⁻¹ для томата [Liu et al., 2012]. Общий потенциальный экономический ущерб в Китае, вызванный колорадским жуком, оценивается в 235 млн \$ США в год, которое значительно больше, чем в России (54.12 млн \$ США). Это различие связано со значительным различием площадей, занимаемых тремя культурами в Китае, которые составляют 3 229 000, 213 400 и 317 200 га для картофеля, баклажана и томата, соответственно. Итого, площади, занимаемые культурами в Китае в 3 раза больше по картофелю, в 5 раз больше по томату и в 20 раз больше по баклажану. Важно отметить, что если в настоящее время минимальные потери в России составляют 54.12 млн \$ США, то при отсутствии совершенствования пестицидов эти затраты могут увеличиваться от 4 до 9 раз, т. е. затраты могут составлять от 216 до 486 млн \$ США в год.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Колорадский картофельный жук и картофельная моль относятся к списку наиболее опасных инвазионных видов на территории России, наносящих значительный ущерб сельскому хозяйству. Началом интродукции колорадского жука на территории России считается 1960 г., после чего в течение 15 лет он вселился во все возделывающие картофель районы европейской части России, и, далее, к 1980 г. вид натурализовался в западных регионах азиатской части России (южный Урал, Кемеровской и Новосибирской областях), а к 2000 г. вид натурализовался в Приморском крае. Данные мониторинга показывают, что к концу 2020 г. вид уже зарегистрирован в Хабаровском крае, Амурской обл. и на о. Сахалин. Натурализация картофельной моли происходила в 1980 г. в Крыму, и к настоящему времени вид уже натурализован практически во всех южных регионах европейской части России. Эти два вида хорошо адаптировались и, несмотря на карантинные мероприятия

по предотвращению распространения, локализации очагов, ареалы их продолжают расширяться и продвигаться в северо-восточном направлении. По результатам полевого мониторинга выяснилось, что площадь участков, заселённых данными видами вредителей, растёт, а степень заражённости отдельных районов не снижается в условиях текущего климата. Однако характер изменения ареалов этих видов в условиях изменения климата отличается из-за различий их экологических ниш. Показано, что если изменение ареала колорадского жука будет происходить в европейской и азиатской частях России, то изменение ареала картофельной моли будет преимущественно происходить в европейской части России. Причём, модельные оценки показали, что скорость расширения ареалов в значительной степени зависит от чувствительности моделей (Hsens, Msens, Lsens) и сценариев (SSPx-y) изменения климата.

Модельные оценки экономических потерь от вредителей в 2023 г. в сельскохозяйственных организациях и фермерских крестьянских хозяйствах составляют 5.12 млн \$ США. Если предположить, что экономические потери в частных хозяйствах населения не меньше средних значений потерь у сельскохозяйственных организаций и фермерских крестьянских хозяйств, тогда общий потенциальный экономический ущерб на площади возделывания картофеля (1 077 170 га), томатов (61 021 га) и баклажанов (10 324 га) на открытых грунтах в России будет составлять 54.12 млн \$ США.

Созданные прогностические модели, разработанные в этой работе, могут быть использованы для организации мониторинга, контроля численности и дальнейшего ограничения распространения видов в условиях изменения климата.

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 государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ FFER-2021-0010, АААА-А18-118042490055-7, АААА-А18-118042490057-1) и ИИЕТ РАН (№ 122031600400-5). 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

- Анисимов Б.В., Белов Г.Л., Варицев Ю.А. и др. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. М.: Картофелевод, 2009. 272 с.
- Богданов-Катьков Н.Н. Руководство к практическим занятиям по общей энтомологии. 6-е изд. М.; Л.: Гослитиздат; ОГИЗ, 1947. 356 с.
- Будин К.З. Власова В.А. Зоны возможной акклиматизации колорадского жука // Картофель и овощи. 1977. № 9. С. 35–36.
- Говоров Д.Н., Живых А.В., Ипатов Н.В. Защита растений в Российской Федерации: сколько стоит, что даёт? // Защита и карантин растений. 2015. Т. 12. С. 7–8.
- Жимерикин В.Н., Дудов М.В. Картофельная моль в поле и хранилище // Защита и карантин растений. 2009. № 4. С. 32–34.
- Захаренко В.А. Современное состояние и перспективы экономики применения пестицидов в агроэкосистемах России // *Агрехимия*. 2021. № 5. С. 68–83.
- Иванчик Е.П., Ижевский С.С. История формирования ареала колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say и его современное состояние // Колорадский картофельный жук, *Leptinotarsa decemlineata* Say. М.: Наука, 1981. С. 11–27.
- Колорадский картофельный жук. Филогения, морфология, физиология, экология, адаптация, естественные враги. М.: Наука, 1981. 377 с.
- Лебедев В.А. Государственная служба по карантину растений // Защита растений. 1980. № 5. С. 40–42.
- Лебедев С.Н. Картофельная моль – вредитель карантинного значения на полях Крыма // Известия сельскохозяйственной науки Тавриды. 2016. Т. 7. № 170. С. 37–40. [Lebedev S.N. Potato moth – a quarantine

- pest in the fields of Crimea // Transactions of Taurida Agricultural Science. 2016. 7 (170). С. 37–40.]
- Львовский А.Л., Пискунов В.И. Сем. Gelechiidae – Выемчатокрылые моли // Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / Отв. ред. В.И. Кузнецов. Т. 3. Чешуекрылые. Ч. 2. СПб.: Наука, 1999. С. 46–90.
- Мамедова С.Р. Гусейнов К.Г. Биоэкологические особенности картофельной моли в условиях Азербайджана // Защита и карантин растений. 2011. № 7. С. 36–37. [Mamedova S.R., Husseinov K.G. Bioecological features of potato moth in Azerbaijan // Plant protection and quarantine. 2011. No. 7. P. 36–37.]
- Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России. М.: ИГРАН, 2010. 124 с.
- Мацшина Н.В., Рогатных Д.Ю. Инвазия колорадского жука на Дальнем Востоке // Вестник защиты растений. 2013. № 4. С. 64–68.
- Мельникова Р.Г. Обследование паслёновых на выявление картофельной моли в Крымской области // Материалы Всесоюзного совещания «Новые методы обнаружения и подавления карантинных вредителей, болезней и сорняков». М., 1984. С. 21–23.
- Обиджанов Д.А., Ходжаев Ш.Т. Картофельная моль – новый вредитель паслёновых в Узбекистане // Защита и карантин растений. 2014. № 11. С. 43–44. [Obidzhanov D.A., Khodzhaev Sh.T. Potato Moth – New Solanaceous Pest in Uzbekistan // Plant protection and quarantine. 2014. 11. 43–44.]
- Придаников М.В., Зиновьева С.В., Худякова Е.А., Лиманцева Л.А., Осипов Ф.А., Дергунова Н.Н., Петросян В.Г. Прогноз динамики ареала картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) (Nematoda, Heteroderidae) в условиях глобального изменения климата на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. № 3. С. 135–159. [Pridannikov M.V., Zinovieva S.V., Khudyakova E.A., Limantseva L.A., Osipov F.A., Dergunova N.N., Petrosyan V.G. Range Dynamics of Potato Cyst Nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) (Nematoda, Heteroderidae) under Conditions of Global Climate Change in Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. 13. 510–529.] <https://doi.org/10.1134/S2075111722040099>.
- Пуздря Ф.Ф., Исаева Л.М. Эффективность производства картофеля в ООО «Мечта» Костромского района Костромской области // Картофель и овощи. 2023. № 10. С. 29–31. <https://doi.org/10.25630/PAV.2023.40.39.003>.
- Росстат (Федеральной службы государственной статистики). 2023а // (https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/29_cx-2023.xlsx).
- Росстат (Федеральной службы государственной статистики). 2023б // (https://28.rosstat.gov.ru/storage/mediabank/27_2_8.htm?ysclid=lvqei3kpgn246725114).
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Отв. ред. Ю.Ю. Дребуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Санин В.А. Колорадский жук. М.: Колос, 1976. 109 с.
- Симчук П.А., Сметник А.И. К изучению биологии картофельной моли в условиях Крымской области // Материалы Всесоюзного совещания «Новые методы обнаружения и подавления карантинных вредителей, болезней и сорняков». М., 1984. С. 36–38.
- Ушатиная Р.С., Пирковский Г.Г. Экология и физиология колорадского жука. М.: Наука, 1976. С. 132.
- Ушатиная Р.С., Кочетова Н.И. Размножение и индивидуальное развитие колорадского жука // Колорадский картофельный жук. М.: Наука, 1981. С. 54–71.
- Фасулати С.Р. Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Ареалы и зоны вредоносности основных сорных растений, вредителей и болезней с/х культур. СПб.: ВИЗР, 2005. С. 62–65.
- Чигарёв Г.А., Молчанова В.А. Использование метода радиомаркировки при изучении эффективности весенних обследований посевов картофеля и расселения перезимовавшего колорадского жука // Труды ВИЗР. 1967. Вып. 27. С. 75–81.
- Allouche O., Tsoar A., Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) // J. Appl. Ecol. 2006. 46. 1223–1232. [CrossRef]
- Araújo M.B., Guisan A. Five (or so) challenges for species distribution modeling // J. Biogeogr. 2006. 33. 1677–1688.
- Balachowsky A., Mesnil L. Les insects nuisibles aux plantes cuclives // *Chrysomela decemlineata*. 1936. 2. P. 1289–1303.
- Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., Courchamp F. Will climate change promote future invasions? // Global Change Biology. 2013. 19 (12). 3740–3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>.
- Beukema H.P., van der Zaag D.E. Introduction to Potato Production // J. Agric. Sci. 1990. 116. 169–169.
- 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>.
- Boyce M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E., Schmiegelow F.K.A. Evaluating resource selection functions // Ecological Modelling. 2002. 157. 281–300.
- Braunisch V., Coppes J., Arlettaz R., Suchant R., Schmid H., Bollmann K. Selecting from correlated climate variables: a major source of uncertainty for predicting species distributions under climate change // Ecography. 2013. 36. 971–983.
- Broodryk S.W. Ecological investigations on the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae) // Phytophylactica. 1971. 3. 73–84.
- CABI (Centre for Agriculture and Bioscience International) // (www.cabi.org). Проверено 1.08.2024.
- Casagrande R.A. The “Iowa” potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* // Bull. Entomol. Soc. Am. 1985. 31. 27–29.
- Chittenden F.H. The Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // U. S. Dept. Agr. Bur. Entomol. Circ. 1907. Vol. 87. P. 1–15.
- De Martonne E. Traite de Geographie Physique. 11. Paris: Colin, 1925. 496 p.

- Dogramaci M., Rondon S.I., DeBano S.J. The effect of soil depth and exposure to winter conditions on survival of the potato tuberworm // *Phthorimaea operculella* Entomologia Experimentalis et Applicata. 2008. 129 (3). 332–339. DOI 10.1111/j.1570-7458.2008.00780.x
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Carré G. C.G., García Márquez J.R., Gruber B., Lafourcade B., Leitaó P.J., Münkemüller T., McClean C.J., Osborne P.E., Reneking B., Schröder B., Skidmore A.K., Zurell D., Lautenbach S. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance: open access // *Ecography*. 2013. 36 (1). 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Dormann C.F., McPherson J.M., Araújo M.B., Bivand R., Bollinger J., Carl G., Davies R.G., Hirzel A., Jetz W., Kissling D., Kühn I., Ohlemüller R., Peres-Neto P.R., Reineking B., Schröder B., Schurr F.M. & Wilson R. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distribution data: a review // *Ecography*. 2007. 30. 609–628.
- Döscher R., Acosta M., Alessandri A., Anthoni P., Arneth A., Arsouze T., Bergmann T., Bernadello R., Bousetta S., Caron L.-P., Carver G., Castrillo M. The EC-Earth3 Earth Stem Model for the Climate Model Intercomparison Project 6 // *Geosci. Model Dev. Discuss.* [preprint]. 2021. <https://doi.org/10.5194/gmd-2020-446>.
- EPPO European and Mediterranean Plant Protection Organization // (www.eppo.int). Проверено 1.08.2024.
- EPPO, 2014. PQR database. Paris, France: European and Mediterranean Plant Protection Organization // Retrieved from: <http://www.eppo.int/DATABASES/pqr/pqr.htm>.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) 2023. World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2023. Rome // (<https://doi.org/10.4060/cc8166en>) (2023) FAOSTAT. <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>.
- Feytaud J. Sur l'écologie du Doryphore // *Landwirtsch. Jahrb. Schweiz*. 1938. 22. P. 698.
- Feytaud J. Le Doryphore a la conquete de l'Europe // In: Proc. VIII Intern. Congr. Entomol. Stockholm, 1950. P. 643–646.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. 37 (12). 4302–4315.
- Flint M. Integrated pest management for potatoes in the Western United States // *Pub.* 3316. Univ. of Cal. 1986. P. 1–146.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility) // (www.gbif.org). Проверено 1.08.2024.
- Giordanengo P., Vincent C., Alyokhin A. Insect Pests of Potato. Global Perspectives on Biology and Management, 2013, Faculty and Staff Monograph Publications. 3. https://digitalcommons.library.umaine.edu/fac_monographs/3
- Grafius E. Economic impact of insecticide resistance in the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) on the Michigan potato industry // *Journal of Economic Entomology*. 1997. 90. P. 1144–1151.
- Graft J.E. The potato tuber moth // *Tech. Bull. USDA*. 1917. 427. 58.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. Habitat Suitability and Distribution Models. Cambridge University Press: Cambridge, UK, 2017. P. 496. <https://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>.
- Hirzel A.H., Lay G.L., Helfer V., Randin C., Guisan A. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences // *Ecological Modelling*. 2006. 199. P. 142–152. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLMOD-EL.2006.05.017>
- Horváth D., Fazekas I., Keszthelyi S. *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873), first record of an invasive pest in Hungary (Lepidoptera, Gelechiidae) // *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*. 2017. 52 (1). 117–122. Retrieved from: <https://akademiai.com/doi/abs/10.1556/038.52.2017.006>.
- Hsiao T. Host plant adaptations among geographic populations of the Colorado potato beetle // *Entomol. Exp. App.* 1978. 24. 437–447.
- Hulme P.E. Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options // *Biol Rev Camb Philos Soc*. 2017. Aug; 92 (3). 1297–1313.
- IPCC. Sixth Assessment Report of the IPCC Working Group I. 2021 // (<https://www.ipcc.ch/assessment-report/ar6/>). Проверено 14.08.2022.
- IPPC, 2013. *Phthorimaea operculella* absent in Denmark. IPPC Official Pest Report, No. DNK- 16/1. (Rome, Italy: FAO) Retrieved from: <https://www.ippc.int/>
- Johnson P.M., Ballinger A.M. Life history studies of the Colorado potato beetle // *J. Agr. Res.* 1916. Vol. 20. P. 917–92.
- 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>
- Kowalska T. Fecundity of the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) in relation to ecological factors // *Ekol. pol. Ser. A*. 1969. Vol. 17. 10. P. 167–184.
- Krivosheina M. G., Ozerova N.A. Invasive insect potato tuber moth *Phthorimaea operculella*: stages of distribution in Russia and prognosis // *IOP Conf. Ser.: Earth and Environmental Sciences*. 2021. Vol. 867. P. 012069. doi:10.1088/1755-1315/867/1/012069.
- Kroschel J., Koch W. Studies on the population dynamics of the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera: Gelechiidae) in the Republic of Yemen // *Journal of Applied Entomology*. 1994. 118. P. 327–341.

- Liu N., Li Y., Zhang R. Invasion of Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*, in China: dispersal, occurrence, and economic impact // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2012. 143 (3). 207–217. doi:10.1111/j.1570-7458.2012.01259.x
- Lobo J.M., Jimenez-Valverde A., Real R. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models // *Global Ecology and Biogeography*. 2008. 17. 145–151.
- Meehl G.A., Senior C.A., Eyring V., Flato G., Lamarque J.-F., Ronald J. Stouffer R.J., Taylor K.E., Schlund M. Context for interpreting equilibrium climate sensitivity and transient climate response from the CMIP6 Earth system models // *Science Advances*. 2020. 6 (26): eaba1981. https://doi.org/10.1126/sciadv.aba1981.
- 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.
- Mitchell B.L. The biological control of potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) in Rhodesia // *Rhodesia Agric. J.* 1978. 75 (3). 55–58.
- Neck R.W. Foodplant ecology and geographical range of the Colorado potato beetle and a related species (*Leptinotarsa* spp.) (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Coleop. Bull.* 1983. 37. 177–182.
- 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 dahli* and Its Parental Bisexual (*D. portschinskii*, *D. mixta*) Rock Lizards in the Caucasus // *Mathematics*. 2020. 8. 1329. https://doi.org/10.3390/math8081329.
- Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // *Biology*. 2023a. 12. 1034. https://doi.org/10.3390/biology12071034.
- Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Varshavskiy A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // *Neobiota*. 2023b. 82. 23–56. https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R., Morrison D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States // *BioScience*. 2000. 50. 53–65.
- Riley C.V. Potato pests being an illustration account of the Colorado potato beetle and the other insect foes of the potato in North America with suggestion for their repression and methods, for their destruction. N. Y.: Orange. Judd Co., 1876. P. 108.
- Rondon S.I. The Potato Tuberworm: A Literature Review of Its Biology, Ecology, and Control // *American journal of potato research*. 2010. 87. P. 149–166. DOI 10.1007/s12230-009-9123-x
- Rothschild G.H.L. The potato moth: an adaptable pest of short term cropping systems // In: *The ecology of exotic plants and animals*. Ed. R.L. Kitching. Brisbane: Wiley., 1986. P. 144–162.
- Saint-Martin D., Geoffroy O., Voltaire A., Cattiaux J., Briant 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/
- Say T. Description of *Doryphora 10-lineata* n. sp. *J. Philadelphia // Acad. Nat. Sci.* 1824. 3. 453.
- Schwartz M. Der Kartoffelkäfer // *Flugbl. biol. Reichsant. Land, und Forstw.* 1932. No. 120. S. 1–4.
- Schwartz M. Der Kartoffelkäfer. Abwehrkampf in den europäischen Ländern // *Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.* 1936. No. 16. S. 45–46.
- Schwartz M. Die Ausbreitung des Kartoffelkäfers in Deutschland 1938. – C. r. IV Conf. Intern. pour l'étude de la Lutte en Commun contre le Doryphore, Wageningen, 2–4. II. 1939. Verslagen Meded. Pflanzenziekt. Dienst. 1939. No. 94. S. 65–69.
- Séférian R., Nabat P., Michou M., Saint-Martin D., Voltaire 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.
- Sinev S.Yu. Catalogue of the Lepidoptera of Russia. St.-Petersburg: Zoological Institute RAS, 2019. 448 p.
- Strickland E.H. The northern limits for potato beetle infestation (*Leptinotarsa decemlineata*) // *Sci. Agr.* 1937. Vol. 17. No. 7. P. 447–450.
- 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 19.
- Thibaud E., Petitpierre B., Broennimann O., Davison A. C., Guisan A. Measuring the relative effect of factors affecting species distribution model predictions // *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. 5 (9). 947–955.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. BIO-MOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions // *Ecography*. 2009. Vol. 32. P. 369–373.
- Tower W.L. On the origin and distribution of *Leptinotarsa decemlineata* Say, and the part that some of the climatic factors have played in its dissemination // *Proc. Amer. Assoc. Adv. Sci.* 1900. Vol. 42. P. 21–43.

- 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>
- Valavi R., Guillera-Arroita G., Lahoz-Monfort J.J., Elith J. Predictive performance of presence-only species distribution models: a benchmark study with reproducible code // *Ecological Monographs*. 2022. 92 (1). e01486. [10.1002/ecm.14](https://doi.org/10.1002/ecm.14)
- Vitousek P.M., Dantonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. Introduced species: a significant component of human-caused global change // *New Zealand Journal of Ecology*. 1997. 21. 1–16.
- 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/rnam-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](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x)
- Warren D. L., Wright A.N., Seifert S.N., Shaffer H.B. Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern // *Divers. Distrib.* 2014. 20. 334–343.
- Wegorek W. Badania nad biologią i ekologią stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // *Roczn. nauk roln.* 1957. W. 74-A-2. S. 135–185.

RANGE DYNAMICS OF THE INVASIVE INSECT PESTS COLORADO POTATO BEETLE *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* (SAY, 1824) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) AND POTATO MOTH *PHTHORIMAEA OPERCULELLA* (ZELLER, 1873) (LEPIDOPTERA, GELECHIIDAE) IN RUSSIA UNDER CONDITIONS OF GLOBAL CLIMATE CHANGE

© 2024 Petrosyan V.G.^{a,*,#}, Krivosheina M.G.^a, Ozerova N.A.^b, Dergunova N.N.^a, Osipov F.A.^{a,#}

^a Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia

^b Vavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 125315, Russia
e-mail: *petrosyan@sevin.ru

[#]These authors contributed equally

Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) and potato moth (*Phthorimaea operculella*) belong to the global list of the most dangerous invasive species in the world, which cause significant damage to agriculture. However, the pattern of their spatial distribution under the current climate, economic impacts in Russia, and future range dynamics under global climate change have not yet been described. In Russia, these two species *L. decemlineata* and *P. operculella* were first reported in 1960 and 1980, respectively. In this study, we used ensemble modeling (eSDM) methods to predict the potential distribution of insect pests in Russia and found that with global climate change in the future, there will be a trend of range expansion in two directions, from south to north and from west to east. The scenarios of species distribution in the world, current and potential ranges from 2020 to 2100 with a step of 20 years under different models and scenarios of climate change in Russia are presented. Information on native ranges, features of biology, characteristics of host plant damage and harmfulness, methods of species identification, vectors of invasion and estimation of economic damages is given. Predicted species ranges are important for developing measures to minimize future invasions of *L. decemlineata* and *P. operculella* and their harmful effects.

Keywords: climate change models and scenarios, invasive species, species distribution models, iSDM, eSDM, ecological niche, economic loss.