

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ГРАНИЦЫ АРЕАЛОВ ВРЕДИТЕЛЕЙ И ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ, И РАСЧЕТНЫЕ МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЯ АРЕАЛОВ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ КЛИМАТА

*Е.Н. Попова ^{*1), 2)}, И.О. Попов ¹⁾*

¹⁾Россия, 107258 Москва, ул. Глебовская, д. 20Б, Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, *en_popova@mail.ru

²⁾Россия, 109017 Москва, Старомонетный пер., 29, Институт географии РАН,

Реферат. Выделены основные климатические факторы, влияющие на распространение и экологические свойства вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений. Дан обзор климатических критериев, определяющих размножение, развитие и границы ареалов отдельных их представителей. Выполнено обобщение способов расчета зависимости биологических параметров различных организмов от климатических переменных. Показано, что вслед за климатическим потеплением на территории России расширились и границы ареалов и зон массового размножения отдельных видов. Для рассчитанного с помощью различных моделей будущего климата, показаны возможные изменения климатического ареала колорадского жука при разном протекании дальнейшего климатического потепления.

Ключевые слова. Климатические факторы, методы моделирования, ареалы, экология, вредители, возбудители болезней, сельское хозяйство, изменение климата, перспективная оценка.

CLIMATIC FACTORS DETERMINING RANGES OF AGRICULTURAL PESTS AND AGENTS OF PLANT DISEASES AND MODEL METHODOLOGY FOR ASSESSMENT OF CHANGE IN RANGES

E.N. Popova ^{1), 2)}, I.O. Popov ¹⁾

¹⁾Institute of Global Climate and Ecology of Roshydromet and RAS, 20B, Glebovskaya str., 107258 Moscow, Russia, *en_popova@mail.ru

²⁾Institute of Geography of RAS, 29, Staromonetnij per., 109017 Moscow, Russia.

Abstract. The main climatic factors influencing distribution and ecological features of agricultural pests and agents of plant diseases are identified. A review of climatic criteria determining reproduction, development and range boundaries for some of them is presented. Methods for calculations of biological parameters of some organisms from climatic variables are summarized. It is shown that climate warming over Russia was followed by an expansion of ranges and mass reproduction zones of some species. For future climates produced by various models under different global warming scenarios, possible changes in climatic range of Colorado potato beetle are computed.

Key words. Climatic factors, model methodologies, ranges, ecology, pests, diseases' agents, agriculture, climate change, projection.

Введение

Распространение всех живых организмов зависит от совокупности целого ряда биотических и абиотических факторов, важнейшими из которых являются погодные условия, определяющие климат конкретной географической территории. Наиболее значимые из них – это температура и влажность. Ареал каждого вида ограничивают свои температурные и влажностные критерии, при изменении которых жизнедеятельность представителей вида существенно угнетается, а достижение некоторого критического их значения приводит к исчезновению вида или невозможности его вселения в данный регион. Существуют как стенобионтные (приспособленные к узкому спектру колебаний условий окружающей среды), так и эврибионтные виды (способные выдерживать значительные колебания изменений в окружающей среде) (Одум, 1975). Однако для всех живых организмов существуют свои минимумы, оптимумы и максимумы, соответствующие определенным значениям того или иного фактора. При этом выделяют как летальные минимумы и максимумы, приводящие к гибели организмов, так и нелетальные, при которых особи вида выживают, но их развитие прекращается. На рис. 1 показана зависимость наиболее важных стадий развития организма от количественного значения конкретного фактора, выраженная параболической кривой, максимум которой соответствует наиболее благоприятному значению (Гиляров, 1990, Бигон и др., 1989).

Наблюдаемые в последние десятилетия климатические изменения, выражающиеся, прежде всего, в увеличении среднегодовой температуры приземного воздуха и изменении характера увлажнения территорий приводят к тому, что границы ареалов и зон массового размножения вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур также смещаются. Косвенно этому может служить и изменение зон произрастания климатозависимых культурных растений, являющихся для них источником пищи. Вредители и возбудители болезней сельскохозяйственных растений постепенно заселяют, и в дальнейшем будут заселять, все пригодные для их проживания регионы, поэтому необходимо тщательно изучать их экологию, в частности их поведение, развитие и способность выживать при различных значениях температуры и влажности, а также оценивать изменение этих значений в различных сельскохозяйственных регионах России и соседних стран, особенно на границах их современных ареалов.

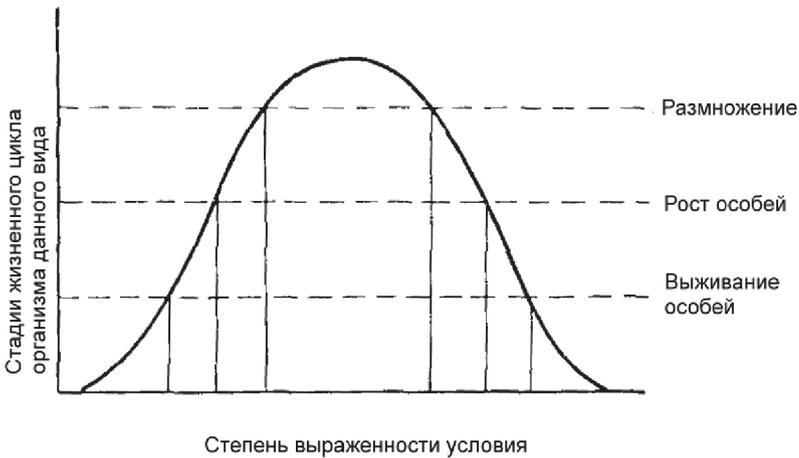


Рис. 1. Зависимость проявлений жизнедеятельности организмов данного вида от степени выраженности внешнего условия. Интервал, в пределах которого особи могут размножаться, обычно предопределяет те условия, в которых возможно длительное существование вида (Бигон и др., 1989).

Данные и методы

Зависимость вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур от температуры и методы ее определения

От температуры окружающей среды особенно зависят организмы, самостоятельно не вырабатывающие тепловую энергию. Это – пойкилотермные организмы (температура тела которых зависит от окружающей среды) или, по более точному определению, эктотермы (организмы, поддерживающие температуру тела за счет внешних источников тепла) (Бигон и др., 1989). К ним относится большинство известных вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур, наиболее опасные из которых – насекомые, грибы, оомицеты, вирусы, бактерии и нематоды. Для них губительны как экстремально низкие, так и экстремально высокие значения температуры окружающей среды. Крайние минимум и максимум температур нижнего и верхнего пессимумов (наихудших условий окружающей среды) называют нижним и верхним порогом развития вида (биологическим нулем).

Наиболее часто применяемыми критериями для оценки влияния температурного режима на распространение и развитие биологических объектов являются такие прикладные климатические индексы, как сумма активных и сумма эффективных температур воздуха или почвы (тот или иной критерий используют в зависимости как от местообитания вида – подземного или наземного, так и от поставленных перед исследователем задач).

Под суммой активных температур подразумевается сумма среднесуточных температур выше определенного температурного порога (обычно $>10^{\circ}\text{C}$) за заданный временной период: $\sum T_{>10^{\circ}\text{C}}$

Сумма эффективных температур, также являющаяся одной из наиболее часто применяемых размерных величин при описании температурных критериев развития эктотермных организмов, представляет собой интеграл превышения текущей температурой воздуха или почвы некоторого порогового значения t_0 (нижний температурный порог развития вида) за временной период, необходимый для развития вида: $\sum(t_n - t_0)$, и определяется по формуле (Blunk, 1923):

$$C = (t_n - t_0) \cdot D, \quad (1)$$

где t_n – температура окружающей среды; t_0 – нижний температурный порог развития вида; D – продолжительность развития.

Размерность величин суммы активных и эффективных температур есть [$^{\circ}\text{C} \times \text{время}$]. Иногда, в том случае, если эти прикладные климатические индексы вычисляются, исходя из среднесуточных значений температуры окружающей среды, то по традиции сумма эффективных и/или активных температур дается просто в $^{\circ}\text{C}$. Для суммы эффективных температур в зависимости от условий проведения эксперимента часто используют также размерности «градусо-дни», «градусо-сутки» и «градусо-часы».

Биологическое значение этих двух величин заключается в том, что они показывают количество тепла, необходимое для развития зависящих от температуры окружающей среды живых организмов. Сумма активных температур выше 10°C имеет более широкое применение в агроэкологии и биогеографии, так как она определяет границы ареалов и зон массового размножения многих животных и растений и является критерием выделения целых биоклиматических поясов по тепловому режиму (Шашко, 1967; Димо, Розов, 1974). Сумма эффективных температур в значительной степени видоспецифична, это – количество тепловой энергии, необходимое для развития данного вида. Только эффективные температуры могут вывести организм из «нулевого состояния» и активизировать в нем физиологические процессы. Бигон с соавторами предложили в качестве аналога сумм эффективных температур использовать термин «физиологическое время» определяемое, как некую комбинацию времени и температуры, требуемую эктотермам. Если температура падает ниже порога развития эктотермного вида, то это время «останавливается» (Бигон и др., 1989).

Сумма эффективных температур, необходимая для развития каждого вида-эктотерма – величина относительно постоянная, если остальные условия среды находятся в оптимуме и нет каких-либо осложняющих факторов. Эта закономерность получила название «правила суммы температур». Данное правило выражается в виде следующей формулы (Blunk, 1923; Peairs, 1927):

$$(t - t_0) \cdot D = (t' - t_0) \cdot D' = const, \quad (2)$$

где t и t' – активные температуры в $^{\circ}\text{C}$, D и D' – продолжительности развития при этих температурах, t_0 – нижний,

холодовой, порог развития. Разности между активными температурами и порогом развития – эффективные температуры.

Определив экспериментальным путем продолжительность развития выбранного вида при двух заданных температурах можно рассчитать нижний температурный порог развития этого вида по формуле:

$$t_o = \frac{t \times D - t' \times D'}{D - D'} \quad (3)$$

Другими важными температурными величинами, ограничивающими распространение эктотермных вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур, помимо сумм активных и эффективных температур, являются:

- среднегодовая температура воздуха или почвы, °C;
- среднемесячная температура воздуха или почвы самого холодного месяца года (обычно января), °C;
- среднемесячная температура воздуха или почвы самого теплого месяца года (обычно июля), °C;
- самая низкая (холодная) температура воздуха или почвы в течение одного года или ряда лет, °C;
- самая высокая (теплая) температура воздуха или почвы в течение одного года или ряда лет, °C;
- количество дней в году с самой холодной температурой воздуха или почвы в течение одного года или ряда лет, сут;
- количество дней в году с самой теплой температурой воздуха или почвы в течение одного года или ряда лет, сут;
- продолжительность безморозного периода, т.е. количество дней в году, когда температура воздуха превышает значение 0°C, сут;
- продолжительность периода, т.е. количество дней в году, когда температура воздуха превышает нижнее или верхнее пороговое значение развития вида, сут;

При исследовании влияния различных факторов, зависящих от температуры окружающей среды, на эктотермные живые организмы обычно используют величину, обратную продолжительности развития D , которая показывает скорость протекания того или иного процесса V и имеет размерность [ед. времени⁻¹], что означает, какая доля от общей продолжительности рассматриваемого периода

протекания биологического процесса приходится на единицу времени (Винберг, 1968):

$$V = 1/D \quad (4)$$

На основе этой формулы можно рассчитывать скорость развития определенной стадии жизненного цикла, скорость потребления кислорода, скорость метаболизма и т.п.:

$$D \cdot (t - t_0) = \text{const} = 1/k \quad (5)$$

$$1/D = k(t - t_0) = kt - kt_0 = kt - a, \text{ где } a = kt_0 \quad (6)$$

Отсюда получаем:

$$V = kt - a, \quad (7)$$

где $k, a - \text{const}$

Это правило, выраженное линейной функцией, также как и правило суммы температур выполняется при условии, что остальные факторы окружающей среды находятся в оптимуме и $t_0 < t < t_{\max}$, где t_{\max} и t_0 – верхний и нижний пороги развития вида соответственно.

При $t \sim t_0$ или $t \sim t_{\max}$ функция отклоняется от линейной и общая зависимость скорости от температуры принимает вид S-образной кривой (рис. 2). В этом случае зависимость скорости биологических процессов от внешней температуры может быть выражена с помощью других уравнений (Винберг, 1968, 1983).

1. Скорость биологических процессов при значениях температуры, существенно меньших t_{\max} , обычно в диапазоне 0–20°C, хорошо описывает следующая показательная функция ее зависимости от температуры t :

$$V_2/V_1 = \alpha^{(t_2 - t_1)}, \quad (8)$$

где V_2 и V_1 – скорости биологических процессов при температурах t_2 и t_1 соответственно, $a - \text{const}$. При $t_1 = 0$ эта формула выглядит следующим образом:

$$V = V_0 \alpha^t. \quad (9)$$

Если прологарифмировать уравнение (8), то оно превратится в линейную функцию зависимости логарифма скорости от температуры, которая может быть графически представлена в виде прямой линии:

$$\log V_2 = \log V_1 + (t_2 - t_1) \log \alpha \quad (10)$$

Если взять $\alpha = Q_{10}^{1/10}$, то получим:

$$V_2/V_1 = Q_{10}^{(t_2 - t_1)/10}, \text{ или} \quad (11)$$

$$\log Q_{10} = 10(\log V_2 - \log V_1)/(t_2 - t_1) \quad (12)$$

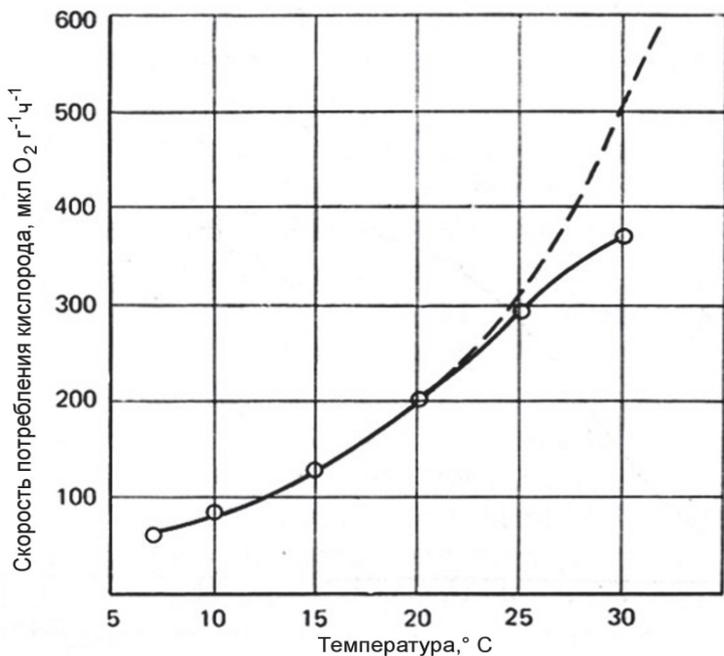


Рис. 2. Скорость потребления кислорода колорадским жуком. Сплошная линия — эмпирическая кривая зависимости скорости потребления кислорода колорадским жуком от температуры. Штриховая линия — теоретическая кривая, построенная на основе показательной функции зависимости скорости потребления кислорода колорадским жуком от температуры (Marzusch, 1952).

Коэффициент Q_{10} показывает, во сколько раз увеличится скорость биологических процессов (развития, дыхания, метаболизма и т.д.) эктотермных организмов при увеличении температуры t на 10°C . В диапазоне температур, близком к $0-25^\circ\text{C}$ в экологии выполняется правило, сходное с правилом Вант-Гоффа, а именно, что при увеличении температуры на каждые 10°C , скорость

метаболических реакций у различных эктотермов возрастает в 2,2-2,5 раза или: $Q_{10} = 2,2 \div 2,5$. При дальнейшем увеличении температуры это правило не соблюдается, а эмпирическая кривая отклоняется от теоретической (рис. 2). Так, скорость потребления кислорода колорадским жуком возрастает по мере повышения температуры (сплошная линия). На большей части охваченного температурного интервала с повышением температуры на каждые 10°C эта скорость увеличивается в 2,5 раза ($Q_{10} = 2,5$). Штриховая линия показывает, как выглядел бы график, если бы коэффициент Q_{10} при самых высоких температурах не понижался, а сохранял бы постоянное значение, равное 2,5.

2. При температурных значениях, превышающих нижний порог развития вида и стремящихся к максимальным значениям t_{max} , скорость биологических процессов хорошо описывается с помощью показательной функции от обратной абсолютной температуры (уравнение Вант-Гоффа – Аррениуса):

$$V = V_0 e^{-E_a/RT}, \quad (13)$$

где E_a – энергия активации рассматриваемого биологического процесса, Дж • моль⁻¹, R – универсальная газовая постоянная, равная 8,3 Дж•моль⁻¹•(град К)⁻¹, T – абсолютная температура в градусах Кельвина (град К), равная $t (^{\circ}\text{C}) + 273,15$

Таким образом, E_a/RT – безразмерный коэффициент, передающий ускорение процесса с возрастанием температуры. Уравнение (13) после логарифмирования также как и уравнение (8), превращается в линейную функцию зависимости скорости интересующего нас биологического процесса от обратной абсолютной температуры:

$$\ln V = \ln V_0 - E_a/RT \quad (14)$$

Приведенные выше уравнения зависимости скорости различных биологических процессов от температуры у эктотермных организмов показывают, каким жизненно важным компонентом является для них температура.

Влияние влажности на вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур и методы ее определения

Вода, наряду с температурой, является важным экологическим фактором в жизни организмов. Вода – основа протоплазмы клеток и

межклеточного вещества. Только при наличии воды в организме протекают физиологические и метаболические процессы. Благодаря растворенным в воде веществам поддерживается осмотическое давление клеточных и тканевых жидкостей и межклеточный обмен.

По отношению к влажности различают эвригигробионтные и стеногигробионтные организмы. Эвригигробионтные способны жить при значительных колебаниях влажности, а стеногигробионты – выживают в узком диапазоне колебаний влажности. Также живые организмы подразделяются на три основные экологические группы:

1. Гигрофильные – влаголюбивые, приспособленные к обитанию в условиях высокой влажности (на болотах, во влажных лесах, по берегам водоемов, во влажной почве). Механизмы регуляции их водного обмена слабо развиты или вообще отсутствуют. К этой группе относятся многие почвенные нематоды, в том числе фитопаразитические. К влаголюбивым переносчикам болезней принадлежат и грибы, и оомицеты одним из которых является переносчик фитофтороза – *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary.

2. Ксерофильные – сухолюбивые, не переносящие высокой влажности и способные выдерживать сухость воздуха в сочетании с высокой температурой. У них хорошо развиты механизмы регуляции водного обмена и приспособления к удержанию воды в теле. К этой группе относятся некоторые представители насекомых – вредителей сельскохозяйственных культур, в частности, саранчовые. Они получают воду с пищей, а также избегают дефицита влаги путем отложения жиров, при окислении которых образуется небольшое количество воды.

3. Мезофильные – организмы, обитающие в условиях умеренной влажности и сравнительно легко переносящие ее колебания. Эта группа самая многочисленная, к ней относятся и многие насекомые, в том числе опасный вредитель картофеля и некоторых других овощных культур – колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* Say).

Совокупность всех процессов поступления, передвижения и расхода воды на территории конкретного географического региона определяет его водный режим. Основным источником поступления влаги служат атмосферные осадки, количество и распределение которых во времени зависят от климата данной местности и метеорологических условий отдельных лет. Однако живые организмы могут получать воду и из других источников –

близлежащих водоемов, грунтовых вод, конденсата водяного пара из атмосферы, почвенной влаги, растений. Наиболее часто используемыми критериями для оценки влияния увлажненности территории на живые организмы являются:

- количество атмосферных осадков за определенный период (год, вегетационный период, сезон, период с суммой активных или эффективных температур, выше заданного порога), мм;
- относительная влажность воздуха (r) – отношение фактического парциального давления водяного пара P к давлению насыщенного водяного пара P^S при данной температуре, выраженное в процентах:

$$r = P/P^S \cdot 100\% \quad (15)$$

Этот показатель, например, играет важную роль в жизнедеятельности и проявлении вредоносности оомицета *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, вызывающего наиболее опасное заболевание картофеля и томатов во всем мире – фитофтороз:

- влажность почвы, выраженная в % от полной полевой влагоемкости (ППВ), то есть того количества воды, которое необходимо для заполнения всего порового пространства почвы. Этот критерий имеет первостепенное значение для вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных культур или их промежуточных стадий, обитающих в почве (фитопаразитические нематоды, личинки насекомых);
- продолжительность почвенных и атмосферных засух, определяемая числом дней без осадков в течение определенного временного интервала (год, месяц и т.д.) и связанная с этим показателем продолжительность осадков, т.е. число дней с осадками за тот же период;
- степень неравномерности в годовом распределении осадков, характеризующаяся показателем неравномерности w :

$$w = (\sum |m_i - R/12|)/R, \quad (16)$$

где R – годовая сумма осадков, $\sum|m_i - R/12|$ – сумма абсолютных величин разностей между количеством осадков каждого месяца и 1/12 частью годовой суммы осадков (Хромов, Петросянец, 2012).

При изучении ареала распространения того или иного вида важно оценивать и близость или удаленность различных водоемов (рек, прудов, озер), которые также могут стать для них источником влаги. Для обитающих в почве популяций фитопаразитических нематод важным критерием оценки их распространения является уровень залегания грунтовых вод, зависящий от геоморфологического характера местности (Романенко, 2000).

При анализе влияния влаги на живые организмы важно также учитывать и температурный режим среды обитания. Соотношение температуры и влажности характеризует климат конкретной территории и важно для выбора популяцией вида станции обитания. Фактор влажности, как правило, имеет первостепенное значение для распространения вида вблизи южных границ ареала, тогда как северные границы в большей степени определяются температурными критериями (Гиляров, 1990).

Для оценки совокупного влияния температуры и влажности на данной территории чаще всего используют следующие коэффициенты:

– гидротермический коэффициент (ГТК) Селянинова (1928):

$$\text{ГТК} = \frac{r}{0,1\sum T_{>10^{\circ}}}, \quad (17)$$

где r – сумма осадков за выбранный временной период с температурой воздуха, превышающей 10°C , а $\sum T_{>10^{\circ}}$ – сумма активных температур воздуха выше 10°C за тот же период;

– радиационный индекс сухости (ИС) Будыко (1948):

$$\text{ИС} = R/Lr,$$

где R – годовой радиационный баланс подстилающей поверхности, Lr – сумма тепла, необходимая для испарения годового количества осадков r на той же площади (L – скрытая теплота парообразования).

Модельные методы оценок влияния климатических факторов на численность и возможные границы ареалов и зон массового размножения вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений в условиях наблюдаемых и ожидаемых климатических изменений

Основой современных методов оценки последствий изменения климата для вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений является построение агроклиматических моделей, которые отражают как количественные взаимосвязи численности изучаемого биологического объекта и конкретных погодных условий, так и его возможное пространственное распространение и/или область массового размножения в зависимости от значений климатических показателей. Одно из направлений математического моделирования – построение уравнений, характеризующих взаимосвязи в системах: «растение – вредитель – среда обитания» или «вредитель – урожай», которые позволяют количественно описать наблюдаемые в них взаимоотношения (Вольвач, 1987; Малинина, 1984; Полуэктов и др., 1981; Сагитов и др., 1987; Ройтман и др., 2002).

Другим методом моделирования является картографический метод, который заключается в том, что полученные с помощью расчетных моделей ряды данных наносятся на картографическую основу и сравниваются визуально. С помощью таких моделей также можно оценивать произошедшие за разные временные периоды изменения выбранных климатических параметров, оказывающих наиболее существенное влияние на распространение и развитие вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений, в заданный временной интервал.

В качестве исходной метеорологической информации для оценки последствий изменения климата для вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений на территории России и стран бывшего СССР используются ряды среднесуточных значений данных измерений температуры воздуха и количества осадков (мм), полученные из сети метеорологических станций международного

обмена, расположенных на территории России и соседних стран. Такие ряды периодически размещаются на сайте Всероссийского института гидрометеорологической информации – Мирового центра данных (ВНИИГМИ-МЦД Росгидромета) в сети Интернет для свободного использования (<http://www.meteo.ru>). Результаты и методика расчета и определения изменений климата для подобных моделей представлены в следующих работах: Семенов, Гельвер, 2002, Семенов и др., 2006, Ясюкевич и др., 2007, 2011; Попова, Попов, 2009; Попова, 2011.

Основой для выделения параметров модели служат имеющиеся в различных литературных источниках данные о распространении и массовых вспышках размножения вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений на территории России и соседних стран, а также значения различных климатических величин, определяющие их распространение, размножение и развитие. При исследовании зависимости того или иного вида от климатических факторов и их изменения во времени часто выделяют так называемый «климатический ареал» – часть пространства, где условия климата допускают устойчивое существование вида. Для его выделения используют как известные климатические параметры, определяющие границы ареала вида, так и подобранные при сопоставлении сформировавшихся устойчивых границ ареала вида с изолиниями климатических величин, проходящих в непосредственной близости от этих границ.

В дальнейшем для выбранных климатических величин, определяющих климатический ареал вида, рассчитывают средние значения за исследуемый период (или периоды). На основе полученных пространственных и временных рядов климатических данных строят климатические карты, которые потом сравнивают с картами распространения и зон массового размножения изучаемого патогенного вида. Данный метод позволяет, как уточнять современные климатические границы распространения и массового размножения отдельных биологических объектов, так и прогнозировать их дальнейшее смещение при изменении отдельных климатических величин или их совокупности.

Результаты и обсуждение

Моделирование границ ареалов и зон массового размножения отдельных вредителей сельскохозяйственных растений, формирующихся в условиях глобальных климатических изменений

В качестве объектов исследования мы взяли два наиболее опасных вида насекомых-вредителей сельскохозяйственных растений на территории России – итальянского пруса (*Calliptamus italicus* L.) – представителя саранчовых и колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say), причиняющих значительный ущерб сельскому хозяйству. Для выяснения возможного смещения границ их ареалов и зон массового размножения были проведены модельные картографические оценки на основе имеющихся данных о температурных критериях, ограничивающих возможное распространение и массовое размножение этих двух видов.

Для построения климатического ареала, ограничивающего массовое размножение и развитие итальянского пруса в северном направлении, выбраны следующие параметры:

- сумма активных среднесуточных температур воздуха ($> 10^{\circ}\text{C}$) должна быть больше или равна 2250°C (Попова, Попов, 2009);
- количество осадков за вегетационный период с мая по сентябрь должно составлять менее 400 мм (Никитенко, 2004).
- В качестве критериев возможного ограничения ареала колорадского жука на территории России использованы:
- сумма эффективных температур воздуха, составляющая 360°C при нижнем пороге $11,5^{\circ}\text{C}$, которая необходима для развития хотя бы одной генерации вредителя (Злотников, 1967);
- среднегодовая температура воздуха, находящаяся в пределах от 0 до 20°C (Trouvelot, 1936).

Далее на основе выбранных величин были построены модельные климатические ареалы итальянского пруса и колорадского жука за два временных периода: 1951-1970 гг. и 1991-2010 гг. (рис. 3, 4). На построенных картах видно существенное продвижение границ климатических ареалов вредителей в северном и северо-восточном направлениях, что свидетельствует о потеплении

климата на этих территориях. Незначительное сокращение климатического ареала итальянского пруса в районе Северного Кавказа связано с увеличением в этом регионе количества осадков.

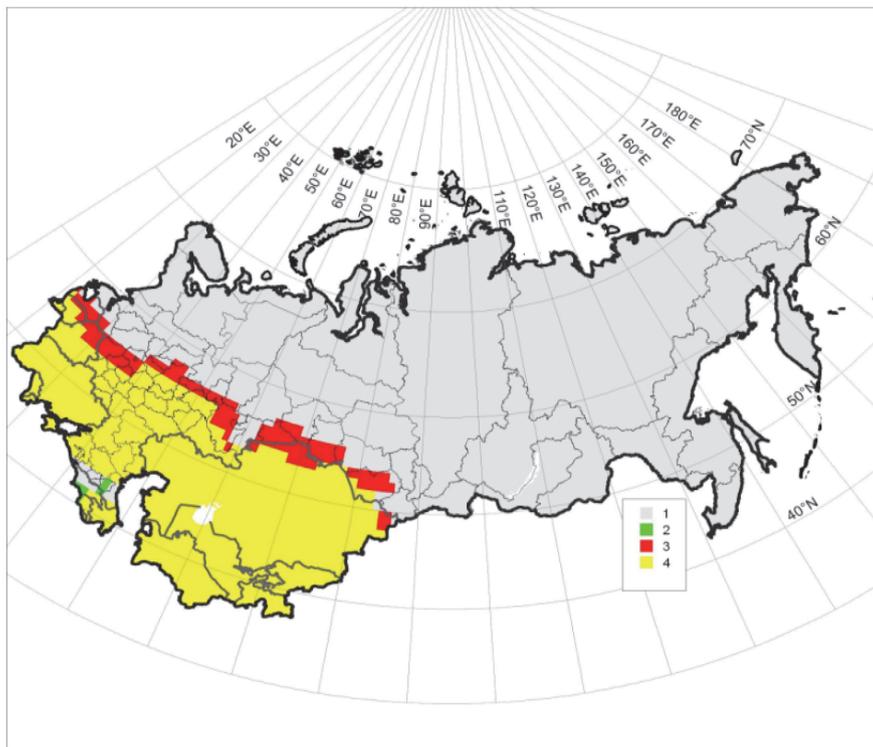


Рис. 3. Изменение модельного климатического ареала итальянского пруса (*Calliptamus italicus* L.) на территории России и соседних стран в 1991-2010 гг. по сравнению с периодом 1951-1970 гг.

1 – территория вне границ климатического ареала итальянского пруса в оба периода; 2 – территория сокращения климатического ареала итальянского пруса в 1991-2010 гг. по сравнению с периодом 1951-1970 гг.; 3 – территория приращения климатического ареала итальянского пруса в 1991-2010 гг. по сравнению с периодом 1951-1970 гг.; 4 – территория климатического ареала итальянского пруса в оба периода

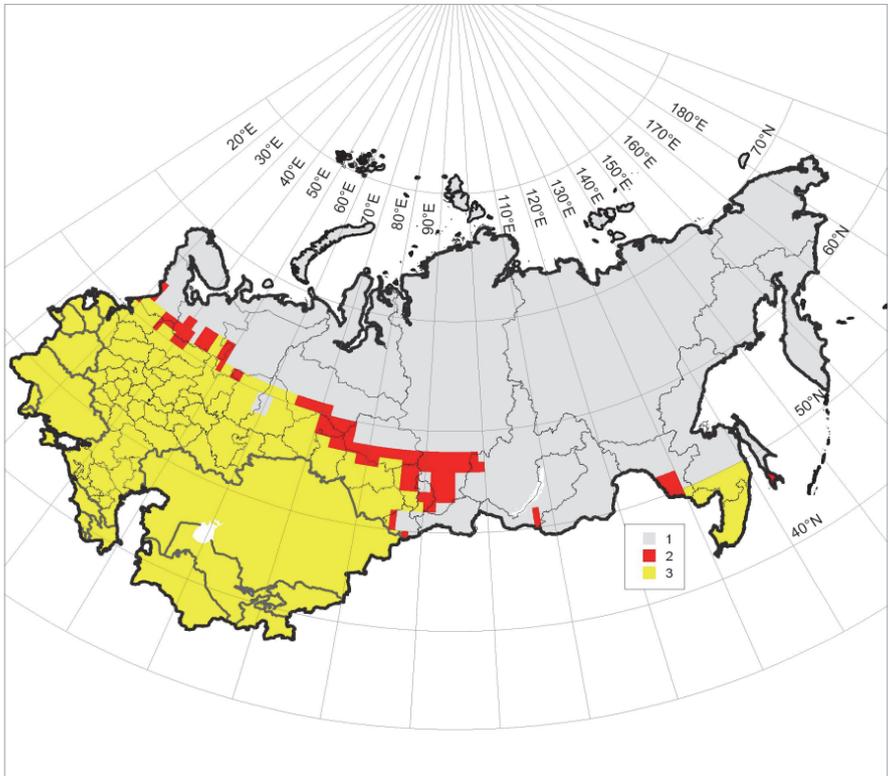


Рис. 4. Изменение климатического ареала колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на территории России и соседних стран в 1991-2010 гг. по сравнению с 1951-1970 гг.

1 – территория вне границ климатического ареала в оба указанных периода; 2 – территория приращения климатического ареала в 1991-2010 гг. по сравнению с 1951-1970 гг.; 3 – территория, входящая в климатический ареал в оба периода времени.

Полученные модельные данные по изменению границ зоны массового размножения итальянского пруса вполне согласуются с данными экологических и сельскохозяйственных наблюдений за состоянием и географическим местонахождением популяций этого опасного насекомого-вредителя. Так, зафиксировано появление и массовое размножение итальянского пруса в тех районах, где ранее его распространение не отмечалось или носило спорадический

характер. Это характерно для Среднего Поволжья (Татарстан, Пензенская, Самарская и Ульяновская области), южного Урала (Башкортостан, Челябинская и Оренбургская области), юга Сибири (Алтайский край, Омская, Новосибирская и Оренбургская области), южных областей Центрально-Чернозёмного района (Белгородская и Воронежская области). Именно в этих районах в последние годы наблюдаются вспышки массового размножения вредных саранчовых (Сергеев, 2010; Долженко, 2011; Саранчовые вредители, 2012).

Другой вредитель – колорадский жук – также значительно продвинулся далее на север и распространился в ряде районов, где его акклиматизация ранее считалась невозможной. Это юг Карелии, Архангельской области, Республики Коми – до 62-63° с.ш. Но более значительно в последние годы расширился ареал колорадского жука в восточном направлении, на территории Сибири, где нами отмечено увеличение его климатического ареала (рис. 4). В настоящее время расселение колорадского жука на территории Сибири достигло южных районов Красноярского края, куда вредитель проник в последние годы (Павлюшин и др, 2009; Рябова 2011). Именно здесь, у границы с Иркутской областью заканчивается его климатический ареал, сформировавшийся в период 1991-2010 гг. Если тенденция дальнейшего потепления климата сохранится и в последующие годы, то колорадский жук сможет благополучно продолжить свое продвижение в восточные и северо-восточные районы РФ. Заселение колорадским жуком Приморского края и его появление в Амурской области и Хабаровском крае, наблюдаемое в последние годы (Мацишина, 2012; Вредители и болезни картофеля, 2012), согласно рассчитанному по выбранным температурным критериям климатическому ареалу вполне закономерно и является следствием природных возможностей колорадского жука, заселяющего доступные для него регионы. В дальнейшем, исходя из полученного модельного ареала, колорадский жук может продвинуться в северном направлении на Дальнем Востоке, а также заселить южную часть острова Сахалин. Кормовая база вряд ли станет ограничивать дальнейшее распространение колорадского жука и итальянского пруса, потому что являющийся основным источником питания для колорадского жука картофель имеет более широкий ареал (к тому же колорадский жук способен питаться и на некоторых других видах пасленовых растений (Ясюкевич и др., 2007)), а пищевые предпочтения саранчовых достаточно разнообразны.

Прогнозирование дальнейших изменений климатических величин и связанных с ними границ климатических ареалов вредителей сельскохозяйственных растений на территории России

Наблюдаемое в настоящее время смещение границ климатических ареалов опасных вредителей сельскохозяйственных растений на территории России, о чем было сказано в предыдущей главе, ставит перед нами закономерный вопрос, до каких же пределов могут увеличиться эти границы в будущем? Ответ на этот вопрос очень важен при планировании своевременных защитных мероприятий, которые позволят снизить потери урожая при вторжении этих биологических объектов в новые регионы. Для прогнозирования и оценки дальнейшего изменения климатических ареалов вредителей может быть предложено несколько методов. Один из них – метод линейной экстраполяции. Он заключается в следующем. Выбираются два временных интервала. На основе имеющихся климатических данных рассчитываются средние климатические значения и/или прикладные климатические индексы (например, сумма активных или эффективных температур) за каждый из этих периодов, которые затем интерполируются на центры квадратов градусной сетки $1^\circ \times 1^\circ$, как показано в работе (Семенов и др., 2006). Затем рассчитывается разность между средними значениями за оба эти периода. Далее эта разность прибавляется ко всем значениям более позднего временного интервала, и строятся новые ряды данных, отображающие прогнозные значения климатических параметров, которые будут наблюдаться в следующий промежуток времени. Таким образом, данный метод позволяет оценить изменения климатических значений и связанных с ними границ климатических ареалов вредителей сельскохозяйственных растений при условии, что в дальнейшем климат будет изменяться таким же образом, как это наблюдалось за

прошедшие годы, т.е. при условии сохранения наблюдаемого линейного тренда. Подобная методика была применена при расчете дальнейшего расширения ареала колорадского жука (*L. decemlineata*) на территории России (Попова, Семенов, 2013).

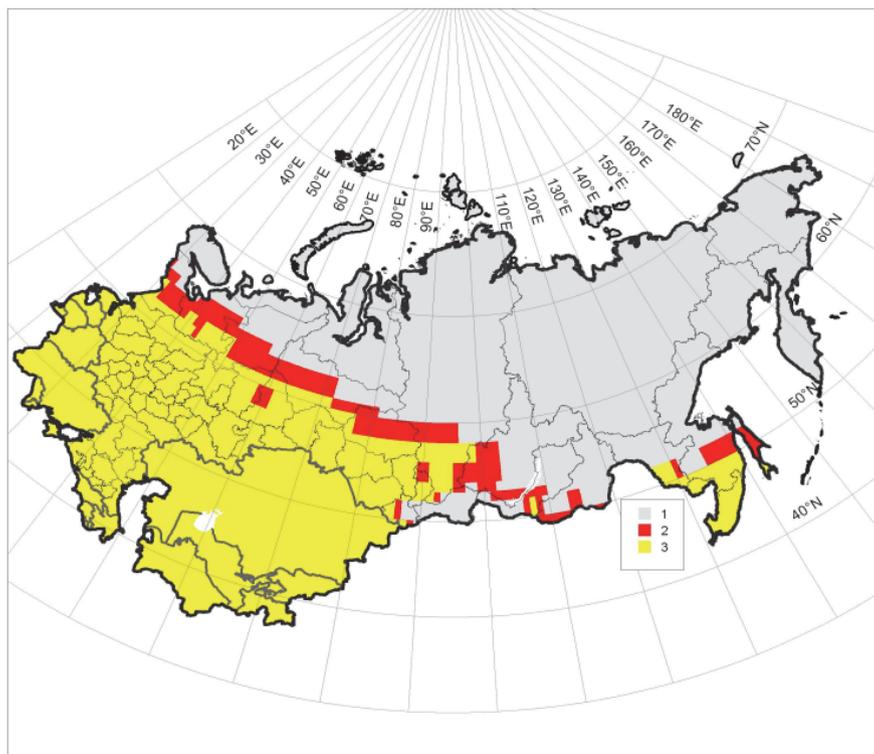


Рис. 5. Потенциальное изменение климатического ареала колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на территории России и соседних стран в 2031-2050 гг. по сравнению с 1991-2010 гг. при сохранении наблюдаемых тенденций изменения климата.

1 – территория вне границ климатического ареала в оба указанных периода; 2 – территория приращения климатического ареала в 2031-2050 гг. по сравнению с 1991-2010 гг.; 3 – территория, входящая в климатический ареал в оба периода времени.

При этом на основе разности значений за периоды 1951-1970 гг. и 1991-2010 гг. было оценено возможное изменение климатического ареала *L. decemlineata*, рассчитанного по перечисленным в предыдущем разделе критериям, которое будет наблюдаться в период 2030-2050 гг. (рис. 5).

Следующий метод оценки изменения климата и, как следствие, изменения климатических ареалов вредителей сельскохозяйственных растений заключается в моделировании новых климатических показателей, полученных из расчета, что средняя за базовый период температура воздуха в каждой ячейке квадратов с выбранным разрешением ($1^{\circ}\times 1^{\circ}$, $5^{\circ}\times 5^{\circ}$ и т.д.) на исследуемой территории увеличится на определенную величину. В самом простом случае при аппроксимированной оценке эта величина будет одинаковой для всего выбранного пространства, при более точном анализе она будет варьировать в зависимости от особенностей местных климатических условий, учтенных тем или иным способом. Нами были рассчитаны прогнозируемые климатические величины, которые будут наблюдаться при увеличении средней по сравнению с периодом 1991-2010 гг. температуры воздуха на 1°C , $1,3^{\circ}\text{C}$ и $1,5^{\circ}\text{C}$, в каждой ячейке градусной сетки $1^{\circ}\times 1^{\circ}$ на территории России и сопредельных стран. На основе полученных значений был смоделирован новый климатический ареал колорадского жука по тем же критериям. На рисунках (рис. 6 а-в) показано закономерное расширение этого ареала при различном увеличении средней среднегодовой температуры воздуха. Климатический ареал колорадского жука, соответствующий увеличению средней среднегодовой температуры воздуха на $1,3^{\circ}\text{C}$ (6б) наиболее сходен с тем, который был рассчитан нами методом линейной экстраполяции для периода 2030-2050 гг. Это вполне объяснимо, так как мы использовали данные за период, когда линейный тренд температуры воздуха имел сходную величину. Так в целом по России прирост среднегодовой температуры приземного воздуха за 100 лет (1907-2006 гг.) составил $1,29^{\circ}\text{C}$, а за последние десятилетия (1976-2006гг.) – $1,33^{\circ}\text{C}$ (Оценочный доклад..., 2008а).

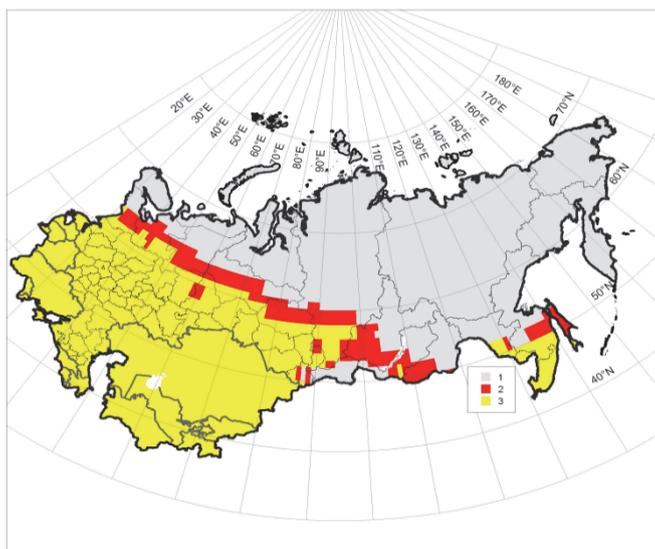


Рис. 6а.

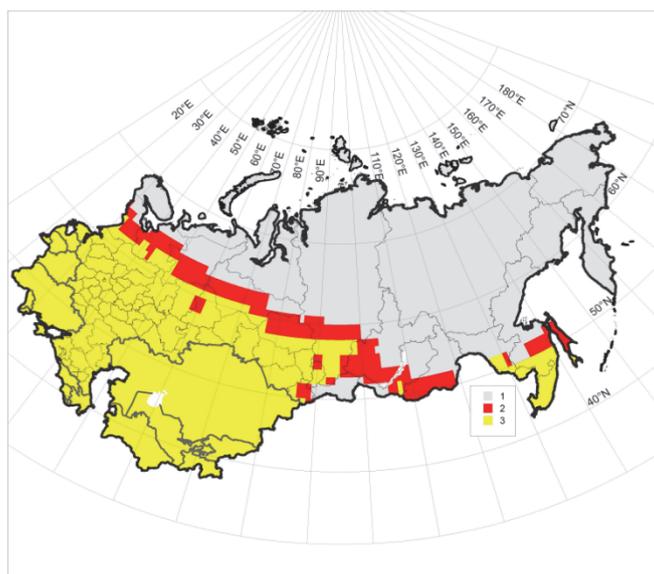


Рис. 6б.

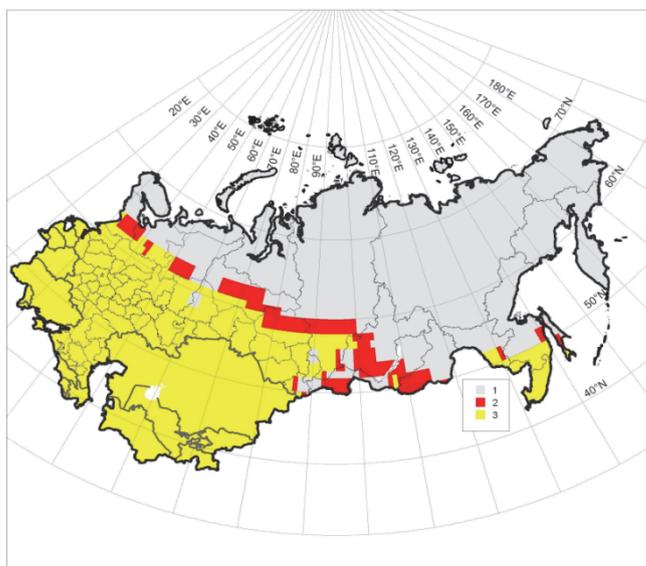


Рис. 6в.

Рис. 6 (а, б, в). Потенциальное расширение климатического ареала колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на территории России и соседних стран при увеличении средней среднегодовой температуры воздуха на 1°C (а), 1,3°C (б) и 1,5°C (в) по сравнению с нормой 1991-2010 гг. 1 – территория вне границ климатического ареала колорадского жука; 2 – территория приращения климатического ареала колорадского жука при увеличении температуры воздуха; 3 – территория, входящая в климатический ареал как до, так и после увеличения температуры воздуха.

Наиболее сложный и трудоемкий метод прогнозирования будущих климатических изменений связан с созданием различных математических моделей. Методы такого модельного анализа могут быть весьма разными, но все они основаны на информации о «теоретической» зависимости состояния объекта

$$\bar{q}(t) = (q_1(t), q_2(t), \dots, q_L(t))$$

от климатических $\bar{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_K(t))$

и неклиматических $\bar{y}(t) = (y_1(t), y_2(t), \dots, y_M(t))$ параметров среды:

$\bar{q} = \Phi(\bar{x}, \bar{y})$, где Φ – некоторая вектор-функция (Методы оценки..., 2012). Чем точнее учтены все факторы и степень их влияния на

состояние выбранного объекта, тем точнее будет работать данная модель и тем реалистичнее будет сделанный с ее помощью прогноз. Для прогнозирования будущих климатических изменений и их последствий, в том числе связанных с изменениями состояния различных вредителей сельскохозяйственных растений, используют динамические модели природных систем. Под этим термином подразумевается вычислительная схема, позволяющая определять состояние природной системы в следующий момент времени, исходя из ее состояния в предыдущий момент (моменты) времени, а также учитывая внешние воздействия на систему. Наиболее сложными математическими моделями, относящимися к группе динамических, являются модели общей циркуляции атмосферы и океана (МОЦАО). С помощью этих моделей количественно описывается изменение во времени глобального климата со значительным пространственным разрешением. Они с очень большой степенью подробности учитывают свойства основных компонентов климатической системы Земли – гидросферы, атмосферы, почвы и биосферы, процессы, в них протекающие, а также их взаимодействия между собой и с внешними системами (в частности, с излучением Солнца). Несколько таких моделей создано в ведущих мировых климатических центрах (Climate Change 2007, 2007a). Принимая современное состояние климатической системы Земли за начальное условие, МОЦАО запускают, как правило, на мощных суперкомпьютерах и получают траекторию эволюции климатической системы в будущем (Методы оценки..., 2012). Для оптимизации полученных с помощью таких моделей прогностических данных применяют «ансамблевый» подход, при котором одновременно используют несколько МОЦАО, а затем результаты расчетов усредняют. При проведении расчетов используют различные сценарии антропогенного воздействия на климатическую систему Земли, в которых учитываются разные режимы глобальных антропогенных эмиссий парниковых газов в атмосферу и степень будущего радиационного воздействия. С помощью полученных в результате запуска подобных моделей или их «ансамбля» климатических данных можно также рассчитать и предполагаемое изменение климатических ареалов различных сельскохозяйственных вредителей. Для построения прогнозируемого таким способом климатического ареала колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) были использованы данные,

полученные в Главной геофизической обсерватории им. А.И. Воейкова (ГГО) и являющиеся осреднением результатов расчетов по 31 МОЦАО, которые участвуют в проекте сравнения глобальных климатических моделей (CMIP5: Coupled Model Intercomparison Project – Phase 5) и используют современные сценарии антропогенного воздействия на климатическую систему Земли семейства RCP – Representative Concentration Pathways (Moss et al., 2008). Для своих расчетов мы выбрали климатические данные, соответствующие сценарию RCP8,5, который предполагает наиболее высокий уровень увеличения значений факторов, ведущих к общему потеплению климата, а именно, что радиационное воздействие в 2100 году будет более $8,5 \text{ Вт/м}^2$, а концентрация парниковых газов, соответствующая CO_2 -эквиваленту, превысит 1370 ppm (Riahi, 2007; Moss et al., 2008). Прогнозируемый климатический ареал колорадского жука, построенный по вышеуказанным данным, относится к периоду, когда средняя по ансамблю глобальная температура воздуха увеличится на 2°C по отношению к доиндустриальному уровню, что соответствует увеличению этой температуры на $1,5^\circ\text{C}$ по сравнению с уровнем 1981-2000 гг. и является неким критическим порогом дальнейшего потепления климата (рис. 7). По взятому нами сценарию RCP8.5 это произойдет в 2028-2047 гг.. Для сравнения на карте показан ареал колорадского жука для базового периода 1981-2000 гг., рассчитанный по температурным данным, взятым из работы (Rienecker et al., 2011) и используемый в модельном анализе, подготовленном ГГО, в качестве начальных условий при запуске моделей (рис. 7). При данной модельной оценке наблюдается не только уже отмеченное по другим расчетам расширение климатического ареала колорадского жука в северном и северо-восточном направлениях, но и его сокращение на юге. Это связано с тем, что при потеплении климата в соответствии с подобными модельными расчетами, среднегодовая температура воздуха превысит в этих районах значение 20°C , которое является верхним порогом, ограничивающим распространение *Leptinotarsa decemlineata*. При построении предполагаемого климатического ареала колорадского жука по ранее приведенным оценкам изотерма среднегодовой температуры воздуха 20°C проходила вне пределов изучаемого географического пространства (рис. 5-6 а-в).

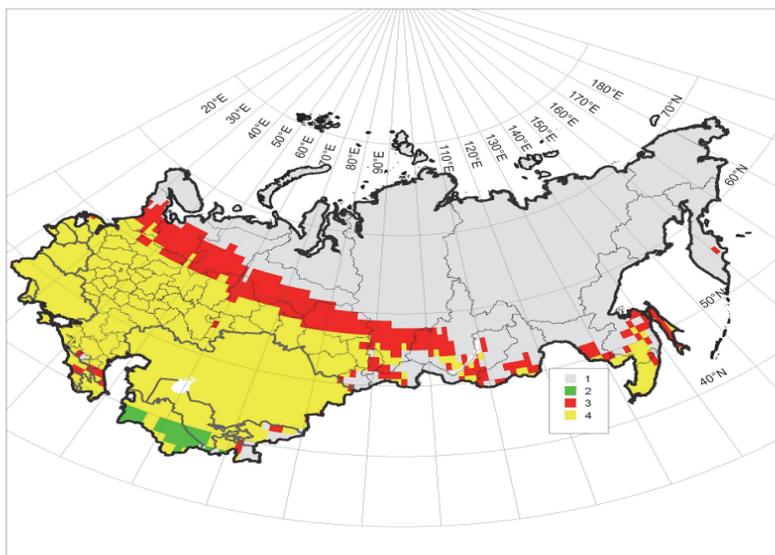


Рис. 7. Потенциальные изменения климатического ареала колорадского жука на территории России и соседних стран, рассчитанные на основе климатических данных, полученных при использовании 31 модели МОЦАО по сценарию RCP8.5. Расчет производили относительно базового периода 1981-2000 гг. Потенциальные изменения относятся к временному интервалу 2028-2047 гг., когда согласно вышеуказанным модельным данным произойдет увеличение среднегодовой температуры воздуха на 2°С по сравнению с доиндустриальным периодом.

1 – территория вне ареала вредителя; 2 – территория сокращения климатического ареала вредителя при увеличении среднегодовой температуры воздуха; 3 – территория приращения климатического ареала вредителя при увеличении среднегодовой температуры воздуха; 4 – часть климатического ареала вредителя, оставшаяся неизменной в оба исследуемых периода

Заключение

Большинство вредителей и возбудителей сельскохозяйственных растений, являясь эктотермными организмами, существенно зависят от температуры окружающей среды. Другой важный фактор в их распространении и развитии – характер увлажнения территории. Наблюдаемые в последние десятилетия климатические изменения,

связанные, в первую очередь, с общим потеплением климата и изменением количества выпадающих осадков, неизбежно приводят к смещению границ ареалов и зон массового распространения отдельных вредителей и возбудителей сельскохозяйственных растений в ставшие более пригодными для их проживания регионы. По большинству расчетов, в том числе с помощью ансамбля сложных физико-математических моделей, климатические изменения на территории России в XXI веке, в основном, будут продолжаться, а, возможно, и превосходить по своим масштабам и интенсивности тенденции, наблюдавшиеся в последнюю четверть XX, начале XXI веков (Climate Change 2007, 2007a, b, c; Оценочный доклад..., 2008a, б; Moss R. et al., 2008.). Это значит, что будут расширяться и границы ареалов многих вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений, как показано нами с помощью различно проведенных вычислений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. –М.: Мир. Т. 1. 667 С.
2. Будыко М.И. 1948. Испарение в естественных условиях. –Л.: Гидрометеиздат. 136 С.
3. Винберг Г.Г. 1968. Зависимость скорости развития от температуры. В кн.: Методы определения продукции водных животных. Методическое руководство и материалы. Под ред. Г.Г.Винберга. Минск: Высшая школа. 248 С.
4. Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии. Общая биология. Т. 44. № 1. С. 31-42
5. Вольвач В.В. 1987. Моделирование влияния агрометеорологических условий на развитие колорадского жука. –Л.: Гидрометеиздат. 240 С.
6. Вредители и болезни картофеля. 2012. Фитосанитарный мониторинг. Защита растений. Официальный сайт ФГБУ «Россельхознадзор», www.rosselhocenter.ru/index.../380-vrediteli-i-bolezni-kartofelya.
7. Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология. –М.: Изд-во МГУ. 191 С.
8. Димо В.Н., Розов Н.Н. 1974. Термические критерии как основа фациально-провинциального разделения почв. Почвоведение. № 5. С. 12-22.
9. Долженко В.И. 2011. Фитосанитарная обстановка по саранчовым вредителям и луговому мотыльку по состоянию на июнь 2011 года. Фитосанитарный мониторинг 2011. Сайт РАСХН, отдел защиты растений: greenport.ru/fitosanitaryj-monitoring.html.
10. Злотников М.Д. 1967. Возможный ареал распространения и сроки развития колорадского жука в Европейской части СССР. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та защиты растений. Вып. 27. С. 68-74.
11. Малинина В.Г. 1984. Математическая модель агроэкосистемы картофель – вредитель – среда обитания. Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. к. т. н. –Л.: 19 С.

12. Мацишина Н.В. 2012. Особенности биологии и экологии колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say, 1824) (Coleoptera, Chrysomelidae) в Приморском крае. Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. к.б.н. Владивосток. 19 С.
13. Методы оценки последствий изменения климата для физических и биологических систем. 2012. Под ред. С.М. Семенова. –М.: НИЦ «Планета». 512С.
14. Никитенко Ю.В. 2004. Совершенствование системы мер борьбы с вредными саранчовыми (Orthoptera, Acridoidea) в условиях Ставропольского края. Диссертация на соиск. уч. ст. к.б.н. Ставрополь. 185 С.
15. Одум Ю. 1975. Основы экологии. –М.: Изд-во «Мир». 740 С.
16. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2008а. Том I. Изменения климата. –М.: Росгидромет. 227 С.
17. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. 2008б. Том II. Последствия изменений климата. –М.: Росгидромет. 288 С.
18. Павлюшин В.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р., Вилкова Н.А. 2009. Колорадский жук: распространение, экологическая пластичность, вредоносность, методы контроля. Приложение к журналу «Защита и карантин растений». № 3. 32 С.
19. Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швыгов Н.А. 1981. Динамические модели экологических систем. –Л.: Гидрометеиздат. 286 С.
20. Попова Е.Н. 2011. Изменение биоклиматических показателей на территории России в последние десятилетия. В кн.: Девятое сибирское совещание по климату-экологическому мониторингу. Материалы Рос. конф. 3-6 октября 2011 г. Томск: изд-во Аграф-Пресс. С. 64-66.
21. Попова Е.Н., Попов И.О. 2009. Вредные саранчовые на юге России и климатические факторы, влияющие на их размножение и распространение. В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 22. –М.: ИГКЭ. С. 124-146.
22. Попова Е.Н., Семенов С.М. 2013. Современные и ожидаемые изменения границ климатического ареала колорадского жука в России и соседних странах. Метеорология и гидрология. № 7. С. 103-110.
23. Ройтман В.А., Молоканова И.А., Казаков Б.Е., Беэр С.А., Перевертин К.А. 2002. К методологии изучения взаимодействующих паразитарных систем. В сб.: Теоретические и прикладные проблемы паразитологии. Труды Ин-та паразитологии. Отв. Ред. С.А. Беэр. Т. XLIII. –М.: Наука. С. 183-194.
24. Романенко Е.Н. 2000. Фауна почвенных нематод и почвенно-экологические закономерности их распространения. Диссертация на соиск. уч. ст. к.б.н. –М.: 267 С.
25. Рябова Н.В. 2011. Влияние экологических факторов на структуру и динамику численности популяции колорадского жука в условиях Кемеровской области. Диссертация на соиск. уч. ст. к.б.н. Кемерово. 185 С.
26. Сагитов А.О., Васильев С.В., Перевертин К.А. 1987. Методика по обработке данных полевого опыта и построению прогностических моделей с использованием вычислительной техники. Алма-Ата: изд-во «Кайнар». 41 С.

27. Саранчовые вредители. 2012. Фитосанитарный мониторинг. Защита растений. Официальный сайт ФГБУ «Россельхознадзор», www.rosselkhozcenter.ru/index.php/.../231-saranchovye-vrediteli.
28. Селянинов Г.Т. 1928. О сельскохозяйственной оценке климата. Труды по с.-х. метеорологии. Вып. 20. С. 169-178.
29. Семенов С.М., Гельвер Е.С. 2002. Изменение годового хода среднесуточной температуры воздуха на территории России в XX веке. Доклады РАН. Сер. Геофизическая. Т. 386. № 3. С. 389-394.
30. Семенов С.М., Ясюкевич В.В., Гельвер Е.С. 2006. Выявление климатогенных изменений. –М.: Издательский центр «Метеорология и гидрология». 324 С.
31. Сергеев М.Г. 2010. Вредные саранчовые России и сопредельных регионов: прошлое, настоящее, будущее. Защита и карантин растений. № 1. С. 18-22.
32. Хромов С.П., Петросянц М.А. 2012. Метеорология и климатология. –М.: Изд-во Моск. университета. 582 С.
33. Шашко Д.И. 1967. Агроклиматическое районирование СССР. –М.: «Колос». 336С.
34. Ясюкевич В.В., Попова Е.Н., Гельвер Е.С., Ривкин Л.Е. 2007. Влияние климатических факторов на формирование ареала колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 21. –С.-Пб.: Гидрометеоиздат. С. 348-379.
35. Ясюкевич В.В., Давидович Е.А., Титкина С.Н., Попова Е.Н., Ясюкевич Н.В. 2011. Изменения климата во второй половине XX века – начале XXI века и связанные с ними изменения потенциального ареала колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say). В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.24. –С.-Пб.: Гидрометеоиздат. С. 354-370.
36. Blunk M. 1923. Die Entwicklung von *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago. Ztschr. Wisst. Zool. Bd. 121. S. 115-117.
37. Climate Change 2007, 2007a. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Solomon S.D., Qin M., Manning Z., Chen M., Marquis K.B., Averyt M., Tignor M., Miller H.L. (Eds.)) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 996 P.
38. Climate Change 2007, 2007b. Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, (Parry M.L., Canziani O.F., Palutikof J.P., van der Linden P.J., Hanson C.E., Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, UK. 976 P.
39. Climate Change 2007, 2007c. Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Metz B., Davidson O.R., Bosch P.R., Dave R., Meyer L.A. (Eds.)), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 841 P.
40. Marzusch K. 1952. Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung winterschlafender Kartoffelkäfer. Journal of comparative physiology. ISSN 1432-1351. V. 34. № 1. P. 75-92.
41. Moss R., Babiker M., Brinkman S., Calvo E., Carter T., Edmonds J. et al. 2008. IPCC Expert Meeting Report: Towards New Scenarios for Analysis of Emissions, Climate Change, Impacts, and Response Strategies. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva. 132 P.

42. Peairs L. 1927. Some phases of the relation of temperature to the development of Insects. *Bull. West. Vd. Agr. Exper. Sta.* V. 208. P. 1-62.
43. Trouvelot B. 1936. Le doryphore de pomme de terre en Amérique du Nord. *Ann. epiphyt. N. S. V. 1.* P. 277-336.
44. Riahi K., Gruebler A., Nakicenovic N. 2007. Scenarios of long-term socioeconomic and environmental development under climate stabilization. *Greenhouse Gases – Integrated Assessment. Special Issue of Technological Forecasting and Social Change.* V.74. №7. P.887-935. doi:10.1016/j.techfore.2006.05.026.
45. Rienecker M.M., Suarez M.J., Gelaro R., Todling R., Bacmeister J., Liu E., Bosilovich M.G., Schubert S.D., Takacs L., Kim G.-K., Bloom S., Chen J., Collins D., Conaty A., da Silva A., Gu W., Joiner J., Koster R.D., Lucchesi R., Molod A.M., Owens T., Pawson S., Pegion P., Redder C.R., Reichle R., Robertson F.R., Ruddick A.G., Sienkiewicz M., Woollen J. 2011. MERRA – NASA’s Modern-Era Retrospective. *Anal. Res. Appl., J. Climate.* V. 24. P. 3624-3648, doi:10.1175/JCLID-11-00015.1.