

УДК 574 : 574.3 : 57.0545 : 595.754

© Д. Л. Мусолин и А. Х. Саулич

**РЕАКЦИИ НАСЕКОМЫХ
НА СОВРЕМЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА:
ОТ ФИЗИОЛОГИИ И ПОВЕДЕНИЯ ДО СМЕЩЕНИЯ АРЕАЛОВ**

[D. L. MUSOLIN a. A. Kh. SAULICH. RESPONSES OF INSECTS TO THE CURRENT
CLIMATE CHANGE: FROM PHYSIOLOGY AND BEHAVIOUR TO RANGE SHIFTS]

Понятие «изменение климата» еще два десятилетия назад представляло только ограниченный академический интерес, однако в настоящее время понимание важности проблемы стремительно меняется, и ее уже рассматривают как одну из серьезнейших (Houghton, 2004; Rosenzweig et al., 2008; Рамсторф, Шельнхубер, 2009; Соколов, 2010). Термин относится к любым изменениям климата во времени, как по естественным причинам, так и в результате деятельности человека (IPCC, 2007a).

Потепление климата в последние десятилетия является неоспоримым фактом и подтверждено наблюдениями за повышением глобальной средней температуры воздуха и океана, таянием снега и льда на больших площадях, повышением глобального среднего уровня моря и многими другими климатическими показателями (Houghton, 2004; IPCC, 2007a; Рамсторф, Шельнхубер, 2009). Так, с начала инструментального определения температуры Земли (1880 г.) средняя планетарная температура воздуха и океана повысилась к настоящему времени примерно на 0.8 °С, а десятилетие 2000—2009 гг. было самым теплым за этот период (GISS, 2010). Столетний линейный тренд повышения температуры за 1906—2005 гг. составляет 0.74 °С, его величина за последние 50 лет (1956—2005 гг.) почти вдвое превысила аналогичную величину за последние 100 лет, что свидетельствует об ускорении процесса потепления (IPCC, 2007a). Рост температуры наблюдается по всему земному шару и более значителен в высоких широтах (Houghton, 2004; IPCC, 2007a).

Повышение температуры — не единственный компонент такого сложного и многогранного явления, как изменение климата. За период 1990—2005 гг. наблюдался значительный рост количества осадков в восточных частях Северной и Южной Америки, северной части Европы, северной и центральной частях Азии, тогда как в Сахели, Средиземноморье, южной части Африки и в некоторых районах Южной Азии отмечено уменьшение количества осадков. Меняются состав атмосферы, частота и масштаб различных погодных и сезонных явлений (в том числе аномалий), прочие характеристики климата (Houghton, 2004; IPCC, 2007a; Рамсторф, Шельнхубер, 2009; Уткина, Рубцов, 2009).

Поскольку изменения большинства климатических компонентов невелики и постепенны, во многих случаях и реакция биоты в каждый отдельный год умеренна или малозаметна. Однако их постепенные накопления за

продолжительный период могут приводить к серьезным последствиям — например, к локальному вымиранию популяций, десинхронизации процессов в сообществе и т. д. (Malcolm et al., 2006; Schwartz et al., 2006; Møller et al., 2008).

РЕАКЦИИ НАСЕКОМЫХ НА ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА И МЕТОДОЛОГИЯ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Реакции насекомых на изменение климата чрезвычайно разнообразны и обусловлены многими причинами (Harrington, Stork, 1995; Bale et al., 2002; Walther et al., 2002; Parmesan, Yohe, 2003; Уткина, Рубцов, 2009; Соколов, 2010). Во-первых, само изменение климата связано с целым рядом факторов среды, основные из которых — температура, состав атмосферы и осадки. Изменение одного климатического параметра влечет за собой сопряженные изменения других параметров. Во-вторых, насекомые как пойкилотермные организмы не могут не реагировать на изменение температурных условий, и разные виды, безусловно, по-разному отвечают на воздействия окружающей среды в зависимости от их экологических особенностей, жизненного и сезонного циклов, трофических связей, физиологических оптимумов, пределов толерантности и т. д.

Изучение реакций насекомых на современное изменение климата сопряжено с целым рядом методических сложностей и ограничений. Изменения основных параметров климата происходят обычно очень медленно и постепенно, им свойственны сезонные, годовые и более продолжительные циклические флуктуации, поэтому для выявления устойчивых тенденций необходимы точные данные за длительные периоды времени. Измерения метеорологических показателей должны проводиться в идентичных условиях, что не всегда возможно обеспечить. Так, многие пригородные метеостанции, на которых наблюдения проводились десятилетиями, вошли в пределы мегаполисов, и к фоновому потеплению добавляется достаточно сильный локальный фактор — так называемый «эффект теплового острова» (Kato, 1996; Houghton, 2004; IPCC, 2007a, 2007b).

Серьезную проблему при изучении реакций насекомых на изменение окружающих условий представляет отсутствие сведений для сравнительного анализа. Фенологические данные доступны лишь в некоторых регионах, где наблюдения за сезонными изменениями в природе широко распространены среди населения (например, в Северной Европе). Однако и там насекомые становятся объектами фенологических исследований значительно реже, чем, например, растения или птицы. Важными индикаторами реакции насекомых на изменение климата (в частности, на его потепление) могли бы быть изменения границ видовых ареалов, но точные нынешние и особенно прежние границы ареалов оказываются известными чрезвычайно редко. Еще бóльшую сложность представляет анализ каких-либо физиологических реакций организмов в ответ на многолетние изменения условий среды. Ни одно исследование, касающееся этой стороны проблемы, пока не смогло выявить комплексную реакцию вида на потепление климата или изменение других параметров среды. Дополнительная методическая трудность заключается в том, что полностью отсутствуют единые методики исследований — как при сравнении исторических данных с современными, так и при проведении лабораторно-полевых исследований или создании математических моделей.

Тем не менее накопленный к настоящему времени объем информации позволяет выделить 6 категорий реакций насекомых на изменение климата: изменения 1) ареалов, 2) численности, 3) фенологии, 4) вольгинизма, 5) морфологии, физиологии, поведения и 6) взаимоотношений с другими видами и в структуре сообществ (Musolin, 2007). Далее кратко рассмотрены

наиболее яркие примеры из этих категорий. Поскольку интересы авторов в большей степени связаны с исследованием экологии полужесткокрылых (Heteroptera), особое внимание там, где это возможно, уделено именно этому отряду насекомых.

1. Изменения ареалов

Изменения ареалов отдельных видов являются наиболее легко регистрируемыми и, вероятно, наименее противоречивыми индикаторами реакции биоты на потепление (Parmesan, 2001; Shoo et al., 2006; Соколов, 2010; Thomas, 2010). Если в каком-то хорошо исследованном северном регионе отмечен новый, более южный вид, и это происходит на фоне повышения температуры в регионе, то часто с достаточной уверенностью можно утверждать, что между этими явлениями есть связь. Нередко расширение ареала связано с биологической инвазией. Потепление климата усложняет анализ причинно-следственных связей и обостряет серьезность связанных с инвазией проблем (Smith et al., 2007; Ward, Masters, 2007; Walther et al., 2009).

Границы ареалов могут претерпевать изменения разного рода. В Северном полушарии в ответ на потепление распространение вида обычно расширяется к северу, а в горах — вверх. Считается, что изменение температуры на 2 °C эквивалентно изменению климатических условий на 600 км в широтном направлении и на 330 м по вертикали (Parry, 1989 — цит. по: Harrington et al., 2001). Однако в силу тех или иных причин ареалы могут смещаться в разных направлениях. Так, например, даже в Северном полушарии могут смещаться западные и восточные границы, а южная может оставаться неизменной, продвигаться к югу или отступать, т. е. фактически тоже продвигаться на север (Parmesan, 2001). В Южном полушарии потепление климата должно вызывать продвижение южной границы ареала к югу.

Наиболее часто смещения ареалов в настоящее время регистрируют у чешуекрылых (Warren, 1992; Mikkola, 1997; Burton, 1998; Parmesan et al., 1999; Parmesan, 2001; Hill et al., 2002; Sparks et al., 2006; Pöyry et al., 2009) и стрекоз (Hickling et al., 2005; Dingemanse, Kalkman, 2008), нередко такие сведения приводят и для полужесткокрылых. Хотя не во всех случаях изменения границ ареалов и инвазий потепление климата является основной причиной (Scudder, Foottit, 2006), часто именно оно позволяет видам занять новые территории или акватории (Musolin, Fujisaki, 2006; Musolin, 2007). Недавно несколько южно-европейских видов полужесткокрылых были зарегистрированы как новые на севере Европы; среди них *Deraeocoris flavilinea* (Nau, Brooke, 2003), *Tuponia brevirostris* и *Tuponia mixticolor* (Barclay, Nau, 2003), *Eurydema ornata*, *Cymatia rogenhoferi*, *Sigara iactans* и *Naucoris maculatus* (B. S. Nau, личное сообщение), *Brachycarenum tigrinus* (= *Rhopalus tigrinus*), *Stictopleurus punctatonevrosus* (Jones, 2004; Flanagan, Coldwell, 2008). Некоторые из этих видов сумели обосноваться в новых для себя регионах. Это дало основания считать, что климатический фактор (вместе с международной торговлей, в том числе растительными материалами) и серия теплых летних сезонов и мягких зим сыграли определенную роль в расширении к северу ареалов этих видов (Nau, 1997; Kirby et al., 2001; Aukema, 2003; Jones, 2004; Flanagan, Coldwell, 2008).

Расширение ареалов отдельных видов может привести к обогащению локальной фауны, особенно в высоких широтах. Потепление климата, вероятно, ускоряет этот процесс. Так, с 1987 по 1996 г. достаточно хорошо изученная фауна полужесткокрылых графства Бедфордшир на северо-востоке Великобритании пополнялась в среднем на 1.5 вида в год, но в одном только 1996 г. сразу 10 новых, в основном ксерофильных, видов было добавлено к списку фауны графства (Nau, 1997).

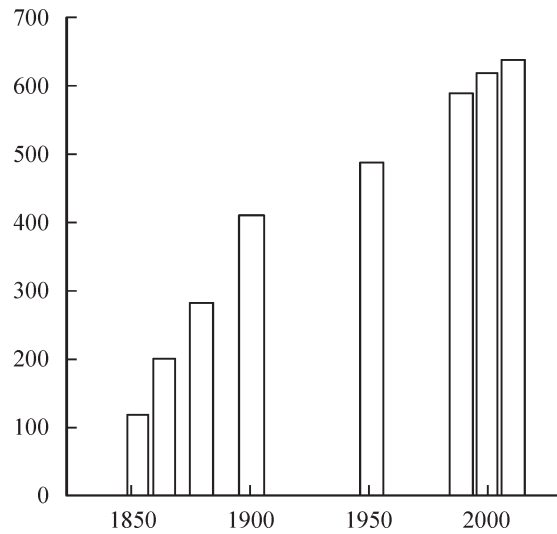


Рис. 1. Динамика общего количества зарегистрированных видов полужесткокрылых (Heteroptera) в фауне Нидерландов (по: Aukema 2003; Aukema et al., 2005; Musolin, 2007; Aukema, Hermes, 2009).

Список полужесткокрылых Великобритании за период 1973—1998 гг. увеличился на 17 видов наземных и водных клопов из 5 семейств, и 15 видов из 7 семейств, ранее уже распространенных в Великобритании, заметно расширили свои ареалы (Kirby et al., 2001). Среди разнообразных факторов, которые потенциально могли вызвать эти изменения в фауне полужесткокрылых, на первое место ставят изменение климата или как минимум необычно теплые погодные условия в указанный период (Kirby et al., 2001; Southwood et al., 2003).

Аналогичные тенденции отмечены в изменении фауны Нидерландов. Несколько видов полужесткокрылых фауны Южной Европы были недавно (после 1980 г.) отмечены как новые для этой страны, например *Cymatia rogenhoferi*, *Brachyarthrum limitatus*, *Conostethus venustus*, *Reuteria marqueti*, *Coriomeris scabricornis*, *Eurydema ornata* и *Stagonomus pusillus* (Aukema, 1989, 2003; Aukema et al., 2005). Национальный список фауны полужесткокрылых Нидерландов увеличился с 119 видов в 1853 г. до 610 видов в 2002 г. и 629 видов в 2009 г. (рис. 1; Aukema, 2003; Aukema et al., 2005; Aukema, Hermes, 2009). Если быстрый начальный рост списка видов следует отнести на счет первичной инвентаризации фауны, то появление новых видов примерно с 1980 г., скорее всего, связано с антропогенным влиянием и/или потеплением климата. Детальный анализ изменения фауны за 1980—2002 гг. показал, что за этот период в стране было зарегистрировано 27 новых видов. Появление 17 из них объясняется расширением ареалов более южных видов, вероятнее всего, вызванным потеплением климата (рис. 2; Aukema, 2003; Musolin, 2007). Такое предположение подтверждается тем, что 70.2 % находок этих видов приходится на самые континентальные провинции страны.

Похожая ситуация складывается на территории Австрии. При анализе данных за 25 лет (1982—2006 гг.) было показано, что фауна полужесткокрылых увеличилась на 84 вида (рост списка на 9.4 % до 896 видов), т. е. в среднем добавлялось более 3 видов в год (Rabitsch, 2008b). При этом 68 % видов не были выявлены раньше из-за трудностей определения или скрытого образа жизни, тогда как остальные 32 % действительно являются новыми для страны. Считается, что 18 видов акклиматизировались в Австрии.

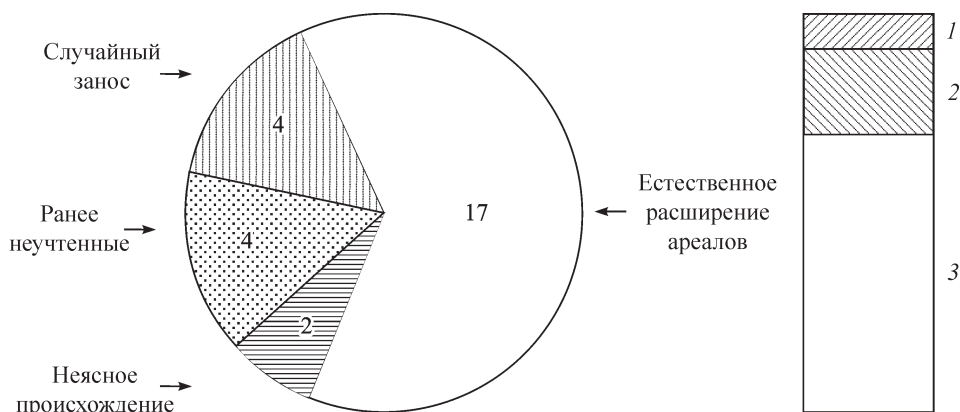


Рис. 2. Структура изменений фауны полужесткокрылых (Heteroptera) Нидерландов в 1980—2002 гг. (по: Aukema, 2003; Musolin, 2007).

Круговая диаграмма показывает 4 категории новых для фауны страны видов и их количество. 1, 2, 3 — распределение 17 естественно расширивших ареал видов по зональным группам провинций, где они были впервые зарегистрированы (см. детали в: Aukema, 2003; Musolin, 2007).

Большинство из них (14 видов) сумело достигнуть Австрии, благодаря нынешним благоприятным для них климатическим условиям. Естественный ареал этих видов — Средиземноморье, в связи с чем процесс обогащения фауны был назван «медитерранизацией» («mediterrization») фауны. Среди факторов, способствующих этому процессу, кроме климата названы интродукция растений, транспорт и изменения местообитаний (Rabitsch, 2008a, 2008b).

Приведенные примеры показали, что в трех европейских странах с отлаженной системой мониторинга состояния энтомофауны происходят сходные изменения в фауне полужесткокрылых. Нет оснований для уверенности в том, что эти изменения связаны только с потеплением климата, однако и исключить этот фактор нельзя: данные показывают, что во всех названных странах в XX в. климат претерпел сходные изменения и температура в среднем повысилась на 1 °C (Böhm et al., 2001; Hulme et al., 2002; Verbeek, 2003).

Новые находки широко распространенного в тропиках, субтропиках и регионах теплого климата щитника *Nezara viridula* периодически регистрируют в Европе (Rabitsch, 2008a), где этот вид распространен в Германии и южнее (Panizzi et al., 2000). Еще 50 лет назад считалось маловероятным, что этот теплолюбивый щитник сможет обосноваться на Британских о-вах (Southwood, Leston, 1959), однако несколько колоний *N. viridula* были найдены в пригороде Лондона в 2003 г. (Barclay, 2004; Shardlow, Taylor, 2004) и как минимум успешно пережили зиму 2003/04 г. (M. V. L. Barclay, личное сообщение). Высказано предположение, что колонизация стала возможной из-за нынешнего потепления (Shardlow, Taylor, 2004).

Ярким доказательством смещения границы ареала в ответ на потепление может служить расселение щитника *Nezara viridula* в Японии. На архипелаге распространены два вида рода *Nezara*: незара восточная *Nezara antennata* и незара зеленая *N. viridula* (Tomokuni et al., 2003). *Nezara antennata* широко распространен в Японии. Его ареал охватывает острова Окинава, Кюсю, Сикоку, Хонсю и Хоккайдо (Tomokuni et al., 2003; Rider, 2006; Ferrari et al., 2010). *Nezara viridula* имеет обширный и постоянно расширяющийся ареал. Родиной этого вида считают Эфиопскую зоогеографическую область (Hokkanen, 1986; Jones, 1988), откуда он проник сначала в Азию и сравнительно недавно — в Европу и Северную и Южную Америку (Kavari et al., 2006). Сейчас он широко распространен в тропических и субтропиче-

ских регионах Евразии, Африки, Австралии, Северной и Южной Америки (Todd, 1989; Panizzi et al., 2000; Musolin, 2007; Ferrari et al., 2010). Центральная часть Японии лежит на северной границе ареала *N. viridula* в Азии. Таким образом, *N. viridula* распространен в южной части ареала *N. antennata* (Oho, Kiritani, 1960; Yukawa, Kiritani, 1965; Tomokuni et al., 2003).

В пределах своих ареалов эти виды занимают сходные экологические ниши. В зоне перекрытия ареалов они встречаются совместно, в природе нередко отмечали спаривание между этими двумя видами, однако отложенные яйца оказывались неоплодотворенными (Kiritani et al., 1963; Yukawa et al., 2007; собственные наблюдения). Известно, что в зоне симпатрического распространения *N. viridula* нередко может практически полностью вытеснить *N. antennata* всего за несколько лет (Sameshima, 1960; Kiritani et al., 1963; Musolin, 2007; Yukawa et al., 2007; Tougou et al., 2009). В некоторых случаях при изменении комплекса условий *N. antennata* способен восстановить как свою численность, так и локальное доминирование в зоне симпатрического распространения (Yukawa et al., 2007).

В 1961—1962 гг. было проведено широкомасштабное полевое обследование в центральном районе о-ва Хонсю, где распространены оба вида. Его результаты показали, что северная граница ареала *N. viridula* в центральной Японии проходит по префектуре Вакаяма (примерно 34.1° с. ш.; рис. 3, а). При этом, *N. antennata* доминирует в северной и центральной частях провинции (и везде севернее), а *N. viridula* занимает юг префектуры и большую часть прибрежной зоны. Поскольку зона симпатрического распространения этих двух видов совпадает с изотермой +5 °С (средняя температура самого холодного месяца в году; обычно это январь), было высказано предположение, что январская температура является главным фактором, определяющим северную границу распространения *N. viridula* в Японии (Kiritani et al., 1963).

Другое широкомасштабное полевое исследование в 2006—2007 гг. (Tougou et al., 2009) ставило целью определить современную северную границу ареала *N. viridula* и проанализировать ее динамику за прошедшие 45 лет на основе сравнения с результатами начала 60-х годов XX в. (Kiritani et al., 1963). Было обследовано 6 префектур в центральной Японии. В трех самых северных точках префектуры Вакаяма в начале 1960-х гг. был зафиксирован только *N. antennata* (рис. 3, а). Через 45 лет *N. viridula* не только уже присутствовал, но и численно доминировал в этом районе (рис. 3, б). Более того, этот вид был обнаружен еще в двух точках, расположенных дальше от берега океана и ближе к горам, т. е. в традиционном местообитании более холодоустойчивого *N. antennata*.

Обследование в лежащей к северу префектуре Осака показало, что *N. viridula* уже достаточно широко распространен и там: вид был зарегистрирован в 11 из 14 обследованных точек и доминировал в 8 из 10 точек, где были отмечены оба вида. В трех расположенных к северу и дальше от побережья префектурах (Нара, Киото и Сига), несмотря на интенсивный поиск, в 2006—2007 гг. был обнаружен только *N. antennata*. И наконец, в самой восточной из обследованных префектур (Миэ) *N. viridula* был найден только в одной из 9 точек, расположенной в 16 км от берега океана (рис. 3, б).

Сравнение данных полевого обследования 1999—2007 гг. с аналогичными данными 1961—1962 гг. показало, что за последние 45 лет северная граница ареала *N. viridula* в центральной Японии значительно продвинулась к северу (рис. 3; Tougou et al., 2009). В меридиональном направлении продвижение границы ареала на север достигло примерно 85 км. Таким образом, средняя скорость продвижения границы ареала составила 1.9 км в год.

Чем могло быть обусловлено продвижение северной границы ареала *N. viridula* на север? Обычно среди факторов, ограничивающих распространение насекомых, основными считают климатические (в первую очередь —

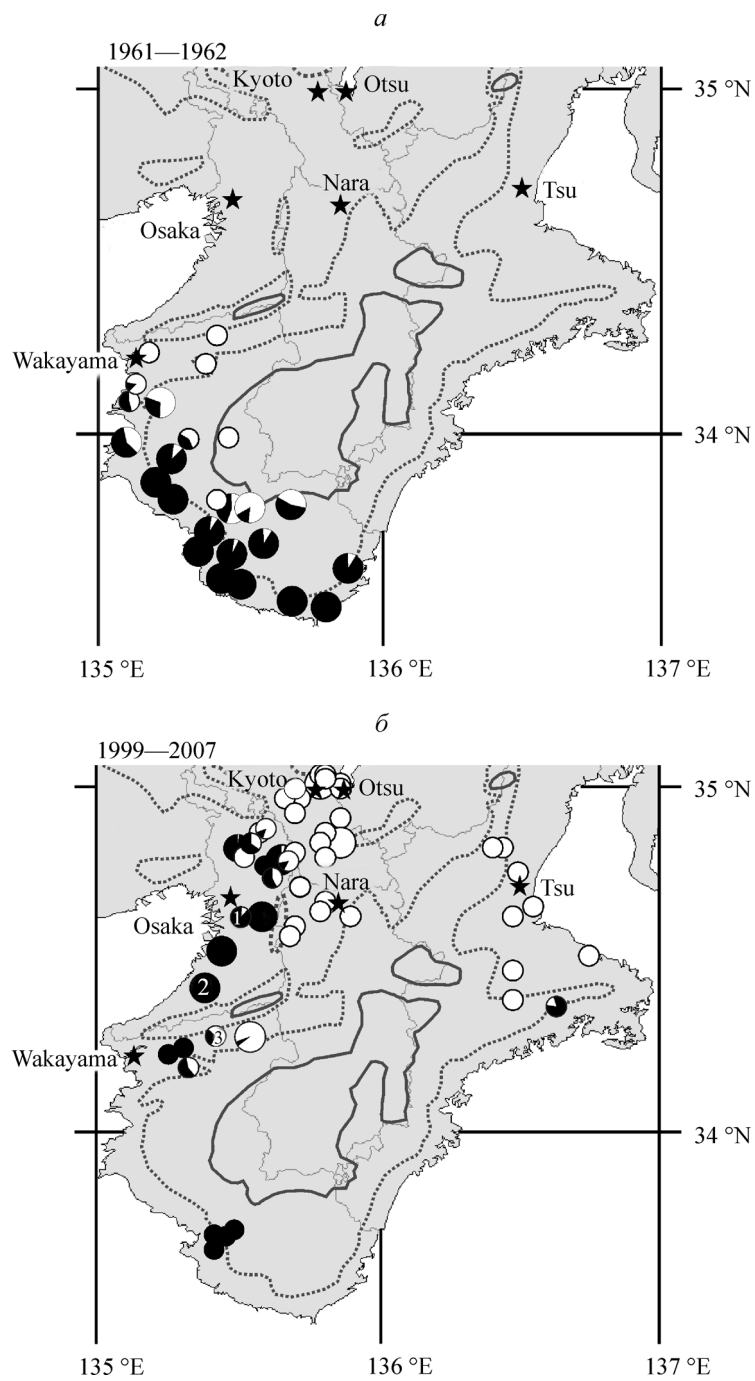


Рис. 3. Распространение и относительная встречаемость 2 видов щитников рода *Nezara* в центральной Японии в начале 60-х годов XX в. (а) и в 1999—2007 гг. (б) (по: Tougou et al., 2009). Черные кружки — *Nezara viridula*, светлые кружки — *N. antennata* (маленькие — 1—50 особей, большие — более 50 особей). Пунктир — 500 м над ур. м., сплошная линия — 1000 м над ур. м. Цифрами показаны дополнительные точки сбора (1999—2003 гг.; см. Tougou et al., 2009).

температурные) условия, наличие пищи и доступных подходящих местообитаний (станций). В случае с *N. viridula* наличие пищи вряд ли является ограничивающим фактором, поскольку этот вид, хотя и предпочитает бобовые другим семействам растений, все же является широким полифагом, питаясь как на одно-, так и на двудольных растениях (Oho, Kiritani, 1960; Todd, 1989; Panizzi et al., 2000). Способность заселять разнообразные дикорастущие и культивируемые виды растений, а следовательно, и разнообразные местообитания, делает маловероятной ситуацию, при которой ареал вида был бы ограничен отсутствием подходящих станций.

Сумма эффективных температур также в данном случае не может ограничивать ареал с севера, поскольку даже рядом с северной границей ареала (например, в префектурах Вакаяма и Осака) вид развивается не в одном, а в двух или даже трех поколениях в год (Kiritani et al., 1963; Musolin, Numata, 2003a, 2003b; Kiritani, 2011). Необычная аналогичная ситуация, при которой виды развивались поливольтинно на границе своего ареала, известна для *Orius strigicollis* и *Eccritotarsus catarinensis* (Musolin et al., 2004; Coetzee et al., 2007), хотя большинство потенциально поливольтинных видов полужесткокрылых и других насекомых у северной границы ареала моновольтинны или даже семивольтинны (см.: Danks, 1987; Saulich, Musolin, 1996).

Определение зимней смертности имаго *N. viridula* в 16 разных местообитаниях на протяжении 6 сезонов показало, что смертность варьирует у этого вида в широких пределах, различна у самцов и самок, зависит от мест зимовки (вид растения, на котором происходит зимовка), размера и окраски имаго (Kiritani et al., 1962, 1966). Однако наиболее важным фактором, влияющим на успешность зимовки, оказалась температура. Только 2.5 % имаго смогли пережить суровую зиму 1962/63 г., когда средняя температура января была +2.9 °C, а в менее суровые зимы смертность была значительно ниже (35—60 %) (Kiritani et al., 1966; Kiritani, 1971; Musolin, 2007). Зимняя смертность оказалась обратно пропорциональной средней температуре января, и понижение температуры на 1 °C вызывало повышение зимней смертности приблизительно на 15 %. Данные более поздних исследований, выполненных по другой методике и в более теплые зимы, хорошо соответствуют описанной тенденции (Musolin, 2007).

Анализ климатических данных прошлого показал, что условия зимовки *N. viridula* в центральной Японии стали значительно мягче за последние десятилетия. Так, среднемесячная температура в январе—феврале, отмеченная на 5 из 6 ближайших крупных метеостанций, была на 1.03—1.91 °C выше в 1998—2007 гг., чем в 1960—1969 гг. (Tougo et al., 2009). Среднее количество холодных дней (с температурой ниже +5 °C) в январе—феврале, по данным тех же 5 метеостанций, значимо уменьшилось. Средний абсолютный годичный минимум температуры также вырос, и разница составила 1.4—3.0 °C (Tougo et al., 2009).

Сравнение климатических данных за 2003—2007 гг. с картой распространения *N. viridula* и *N. antennata* в 2006—2007 гг. (см. рис. 3, б) показало, что относительная встречаемость *N. viridula* была ниже или вид отсутствовал севернее параллели 34.6° с. ш., там, где средняя температура января была ниже +5 °C, количество холодных дней превышало 26 и средний абсолютный годичный минимум температуры был ниже -3.0 °C. Таким образом, основными факторами, определяющими северную границу ареала *N. viridula*, являются средняя температура января и количество холодных дней (Tougo et al., 2009).

Итак, 2 широкомасштабных полевых обследования, проведенные в центральной Японии с промежутком в 45 лет, в совокупности с данными экофизиологических исследований *N. viridula* позволили не только документиро-

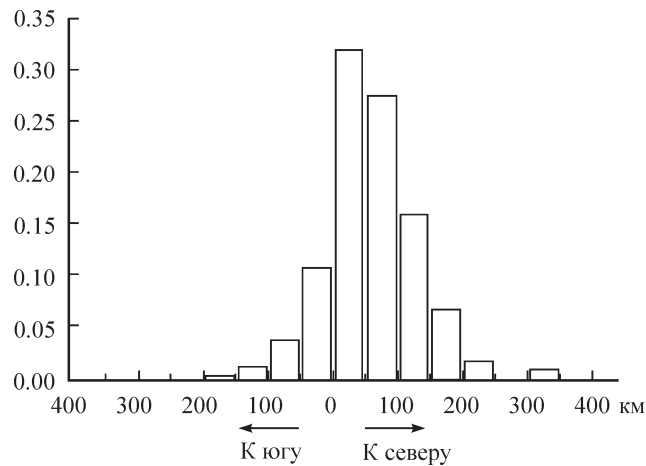


Рис. 4. Смещения северных границ ареалов в группе из 329 распространенных в Великобритании видов беспозвоночных и позвоночных животных примерно за 25 лет (по: Hickling et al., 2006; Thomas, 2010).

По оси ординат — доля видов.

вать продвижение к северу северной границы ареала *N. viridula* в центральной Японии, но и предложить объяснение причин изменения ареала этого вида. Наблюдаемое в последние десятилетия повышение средних температур зимних месяцев (в первую очередь повышение средней температуры самого холодного месяца до критического для *N. viridula* уровня +5 °C) и снижение продолжительности холодного периода значительно смягчили и таким образом улучшили условия для зимовки имаго *N. viridula* в регионе. Очевидно, что успешная зимовка позволяет виду прочно обосноваться на новой для него территории.

В заключение этого раздела приведем результаты самого обширного из выполненных к настоящему времени исследований, в котором рассмотрена динамика северных границ ареалов большого количества беспозвоночных и позвоночных животных, распространенных в Британии (Hickling et al., 2006). Исследования, охватившие не отдельные виды, а большие таксономические или экологические их группы, представляют более объективную картину, так как не оставляют за рамками виды с нейтральной реакцией на потепление и виды, реакция которых не соответствует ожидаемой (Parmesan, 2006; Thomas, 2010). В данном случае из 329 видов (16 крупных таксонов), соответствующих строгим критериям надежности данных, за 25-летний период (в разных группах с 1960 по 2000 г.) у 275 (83.6 %) северные границы ареалов сдвинулись к северу, у 2 (0.6 %) — остались стабильными, и у 52 видов (15.8 %) они сдвинулись к югу (рис. 4). Среднее для всех видов смещение северной границы ареала составило 31—60 км (средние для разных подгрупп). По результатам этого же исследования, у 227 видов (69.0 %) границы высотного распространения поднялись, тогда как у 102 видов (31.0 %) они понизились. Среднее для всех видов смещение в высотном направлении составило 25 м (Hickling et al., 2006). Статистически значимое смещение границ к северу и вверх было обнаружено у видов 12 из 16 крупных таксонов (Hickling et al., 2006).

Отступление (втягивание) границ ареала зафиксировать и доказать значительно труднее, чем появление вида в новых районах при расширении ареала (Thomas et al., 2006). Вероятно, отступления границ происходят реже, чем их расширение (Parmesan, Yohe, 2003). Тем не менее специальное

исследование показало, что из 21 вида чешуекрылых, для которых были детальные данные по расположению границы при отступлении ареала, 17 (81 %) в последние десятилетия демонстрировали отступление в широтном или высотном направлениях — явление, сопоставимое со смещением противоположных границ ареалов (Thomas et al., 2006).

2. Изменения численности

Кажется очевидным, что насекомые как пойкилотермные организмы должны развиваться лучше и быстрее при повышенной температуре и в результате этого иметь более высокую численность при потеплении климата. Однако поскольку в условиях умеренного климата кратковременные колебания местных температур всегда существенны и часто перекрывают устойчивый, но слабый тренд роста средних температур, наглядно показать влияние потепления на численность или плотность популяции того или иного вида всегда трудно. Экспериментальные данные на этот счет практически отсутствуют, а модели немногочисленны. Тем не менее одно из таких исследований, проведенное в Великобритании с анализом данных за 1974—1992 гг., показало, что численность обычных и широко распространенных видов бабочек повысилась за этот период, хотя это могло быть обусловлено не только потеплением климата, но и рядом других факторов (Pollard et al., 1995). Более поздний анализ в основном того же набора данных выявил ярко выраженную зависимость колебаний численности популяции (и их тренды) от погодных условий у 28 из 31 вида (Roy et al., 2001). На основании этих результатов была построена модель, описывающая динамику популяций подвыборки из 8 видов в условиях одного из сценариев потепления климата в Великобритании к 2080 г., из них пять показали тренд на повышение численности, один вид — тренд на снижение численности, и два вида — отсутствие какого-либо выраженного тренда. Таким образом, даже виды, численность которых в высокой степени зависит от погодных (и климатических) условий, вероятно, будут реагировать на дальнейшее потепление климата по-разному (Harrington et al., 2001).

Изучение влияния потепления на численность тлей показало, что большие количества этих сосущих насекомых попадали в ловушки весной и в начале лета после более теплых зим; правда, это касалось только видов, зимующих в активном состоянии (Harrington et al., 1990, 1995). При этом более поздние сезонные максимальные значения численности у этих же видов были ниже после более теплых зим, чем после более холодных, что, вероятно, связано с численностью и активностью естественных врагов тлей (Entwistle, Dixon, 1989; Harrington et al., 2001). Разработанная модель предсказывает, что к концу XXI в. значительно снизится численность злаковых тлей на юге Великобритании, и это произойдет в основном под влиянием изменений в режиме температуры воздуха и атмосферных осадков (Newman, 2005).

Полевой эксперимент с несколькими видами *Auchenorrhyncha* выявил возможность повышения их численности при потеплении, хотя влияние осадков и других факторов тоже не исключено (Masters et al., 1998). Возросшую численность или плотность популяции при повышении температуры в полевом эксперименте отмечали также у арктической тли *Acyrtosiphon svalbardicum* (Strathdee et al., 1993), псиллиды *Strophingia ericae* (Miles et al., 2003) и пенницы *Neophilaenus lineatus* (Whittaker, Tribe, 1998), а у тли *Obtusicauda coweni* численность не изменялась (Adler et al., 2007).

Экспериментальное исследование сообщества хирономид показало, что повышение температуры в водоеме вызвало снижение общей численности

этих насекомых; их таксономическое разнообразие осталось прежним, но набор видов изменился (Tixier et al., 2009).

В целом, хотя условия полевых экспериментов кажутся наиболее приближенными к естественным, есть опасность системных ошибок, когда, например, источник тепла привлекает насекомых с окружающих участков, и это искажает результат эксперимента (Moise, Henry, 2010).

3. Изменения фенологии

Изменения в фенологии, вероятно, регистрируются чаще других реакций биоты на потепление климата, отчасти в связи с тем, что даты посева и сбора урожая на протяжении столетий документировались в сельскохозяйственной практике, так же как регистрировались фенофазы ключевых видов растений и животных в ботанических садах и заповедниках (Menzel, 2000; Menzel et al., 2006; Parmesan, 2006; Estrella et al., 2007; Соколов, 2010). По некоторым видам имеются очень продолжительные ряды наблюдений. Так, даты начала цветения сакуры *Prunus jamasakura* в Киото (Япония) документированы с XI в. (Aono, Omoto, 1994), что позволило выявить ярко выраженный тренд более раннего начала цветения с 50-х годов XX в. (Menzel, Dose, 2005).

У многих чешуекрылых проявляется высокий уровень корреляции начала весеннего лёта в природе с температурой, поэтому неудивительно, что в Великобритании на фоне повышения средних весенних температур на 1.5 °C за 1976—1998 гг. лёт 26 из 35 видов чешуекрылых начинался в более ранние сроки, причем эта зависимость была статистически значимой как минимум у 13 видов (Roy, Sparks, 2000). Наиболее ярко это проявилось у *Anthocharis cardamines* (сдвиг начала лёта на 17.5 дня) и *Vanessa atalanta* (сдвиг на 36.3 дня). Аналогичный тренд зафиксирован у всех 17 массовых видов чешуекрылых, включенных в анализ в Испании (Stefanescu et al., 2003). Начало лёта 70 % из 23 видов бабочек в центральной Калифорнии за 31 год также сдвинулось в среднем на 24 дня (Forister, Shapiro, 2003). Анализ показал, что климатические факторы объясняют 85 % изменчивости даты начала лёта у этих видов, и теплые сухие зимы сдвигают лёт на более ранние сроки.

Значительные фенологические сдвиги зафиксированы в 1960—2004 гг. и у стрекоз в Великобритании. Они составили в среднем 1.51 дня на декаду или 3.08 дня на 1 °C повышения температуры (Hassall et al., 2007).

Влияние потепления климата на фенологию исследовано достаточно подробно у тлей. Была обнаружена ярко выраженная отрицательная корреляция между зимними температурами и первой регистрацией многих видов тлей в ловушках на территории Великобритании (Harrington et al., 1990, 1995). При этом связь с весенними температурами не так ярко выражена (Harrington et al., 1990), что определяется особенностями зимовки голоциклических и аголоциклических видов тлей. Для *Myzus persicae* каждый дополнительный градус в средней температуре января—февраля сдвигает начало весенних миграций приблизительно на 2 недели (Bale et al., 1992; Woivod, Harrington, 1994). Другое исследование включало 29 видов тлей и на основе результатов наблюдений в Европе моделировало влияние дальнейшего потепления климата на фенологию тлей. Реакции отдельных видов сильно варьировали в зависимости от их жизненных циклов и растений-хозяев (травянистых или древесных). В целом модель предсказывает смещение начала лёта в среднем на 8 дней в течение ближайших 50 лет (Harrington et al., 2007).

Сравнительное экспериментальное исследование 3 видов прямокрылых во Внутренней Монголии (Китай) показало, что хотя искусственное потеп-

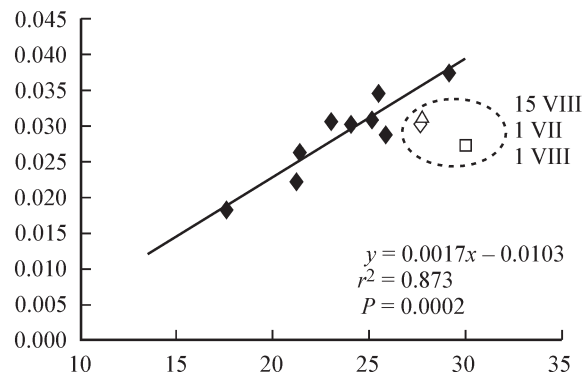


Рис. 5. Влияние температуры на скорость развития личинок самок *Nezara viridula* (по: Musolin et al., 2010).

По оси абсцисс — средняя температура за период личиночного развития в каждой из 12 серий эксперимента в квазиприродных условиях и условиях моделирования потепления (+2.5 °C). Уравнение и линия регрессии соответствуют совокупности из всех точек, за исключением 3 серий, объединенных эллипсом и соответствующих условиям симуляции потепления в самый жаркий период лета (см. детали в: Musolin et al., 2010).

ление ускорило отрождение личинок из яиц, диапауза нивелировала этот фенологический сдвиг. Каждый из включенных в исследование видов (*Dasyhippus barbipes*, *Oedaleus asiaticus* и *Chorthippus fallax*) имел свою сезонную приуроченность активного развития и покоя и специфически реагировал на потепление (Guo et al., 2009).

Данные по представителям других отрядов насекомых единичны, что свидетельствует больше не об отсутствии реакции на потепление климата, а о слабой изученности проблемы.

Безусловно, смещаются не только календарные сроки начала теплого сезона, но и все дальнейшее летнее развитие. При этом фенофазы, связанные с окончанием сезонного развития, наоборот, обычно отодвигаются на более поздние сроки, что в результате приводит к удлинению периода активного развития (у растений — сезона вегетации, у насекомых — периода лёта и активности: Menzel, 2000; Sparks, Menzel, 2002; Linderholma, 2006; Parmesan, 2006). Как и в случаях с любыми другими из рассмотренных реакций, тенденции могут различаться у разных видов и в разных географических регионах (Parmesan, 2006). Так, выявлена значимая корреляция: с увеличением широты усиливается смещение весенних фенофаз на более ранние сроки. Однако, как показывает анализ, широтная составляющая объясняет только 3.5 % этих изменений (Parmesan, 2007).

Нельзя исключить, что фенологические реакции на потепление у отдельных видов насекомых будут отличаться от типичных, что, например, уже известно у растений: экспериментальное повышение температуры сдвигало фазу цветения одних видов на более ранние сроки, но при этом задерживало ее у других видов (Sherry et al., 2007).

Данных по влиянию потепления климата на фенологию полужесткокрылых крайне мало. Есть указание о том, что с помощью светоловушек удалось зарегистрировать более ранний лёт щитников *Plautia crossota*, *Glaucias subpunctatus* и *Halyomorpha halys* в Японии, что связывают с повышением температуры ранней весной (Ohira, 2003; Kiritani, 2006). Отмечены изменения фенологии полужесткокрылых и в Европе, однако эти данные пока не опубликованы (Rabitsch, 2008b, p. 320).

Изменения в фенологии удалось показать в двух экспериментах, моделирующих потепление климата. Так, в Европе в рамках полевого эксперимента в луговом сообществе было обнаружено ускорение эмбриогенеза, личиночно-

Таблица 1

Потенциальные эффекты потепления климата на фенологию и параметры жизненного цикла *Nezara viridula* в разные сезоны (по: Musolin et al., 2010)

Фенология и параметры жизненного цикла	Сезоны года				
	весна	начало лета	конец лета	осень	зима
Постдиапаузное восстановление активности и начало репродукции	+ (*)				
Личиночное развитие	+	+	—	+	
Физическое состояние личинок и имаго	+ / 0	+ / 0	—	+	
Размер окрыляющихся имаго	0	0	—	+	
Репродуктивный выход	+	+ / 0	— / 0	+	
Связанное с диапаузой изменение окраски имаго	+ / 0			+	+
Продолжительность жизни имаго	+	— / 0	—	+	+
Выживаемость имаго	+ / 0	— / 0	—	+	+

Примечание. Эффект потепления климата: + — положительный, — — отрицательный, 0 — нейтральный, * — зависит от доступности пищи.

го развития и начала локальных миграций у некоторых полужесткокрылых в ответ на воздействие повышенных температур (Roth, Masters, 2000).

В проведенной в Японии серии экспериментов со щитником *Nezara viridula* было показано, что потепление на 2.5 °C неоднозначно скажется на сроках сезонного развития в разные периоды года. Весной потепление значительно сдвинет на более ранние сроки постдиапаузное развитие и начало репродукции, а в начале и в конце лета — ускорит личиночное развитие (табл. 1; Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010). Однако в середине лета — в самый жаркий период года — даже умеренное потепление может оказать негативный эффект, задержать развитие личинок и, таким образом, сказаться на фенологии (рис. 5, табл. 1; Musolin et al., 2010). Сложные взаимозависимости диапаузы, зимней окраски и выживаемости зимой не потеряют своей значимости для *N. viridula* и других видов со сходным образом жизни и при дальнейшем изменении климата в умеренном поясе, однако, вероятно, насекомым придется изменять такие эко-физиологические черты, как временная приуроченность индукции диапаузы и связанных с этим физиологических изменений или пределы толерантности (Bradshaw, Holzapfel, 2008).

4. Изменения вольтинизма

Логично предположить, что если потепление климата приводит к более раннему возобновлению сезонного развития весной, ускоренному развитию в течение лета, более позднему прекращению активности осенью и уходу на зимовку, то по крайней мере некоторые виды с факультативной диапаузой и поливольтинным сезонным циклом могли бы увеличить количество поколений в году (Bale et al., 2002). В первую очередь это касается видов, у которых в теплые годы часть популяции образует дополнительное поколение (так называемое неполное поколение). В таком случае суммы эффективного тепла хватает для дополнительного поколения только у наиболее ранних и/или быстро развивающихся особей. Моновольтинный сезонный цикл у потенциально поливольтинных видов (т. е. видов с факультативной диапаузой,

вольгинизм локальных популяций которых ограничен температурными условиями) свидетельствует о том, что эти виды смогут периодически или постоянно давать второе поколение. Такое развитие событий смоделировано, например, для короеда-типографа *Ips typographus* в Скандинавии. Сейчас этот вид в регионе почти всегда развивается только в одном поколении, но потепление климата, как показывают расчеты, приведет к значительным изменениям в фенологии и сезонной динамике вида. В результате «граница бивольгинизма» у *I. typographus* сдвинется примерно на 600 км к северу, и этот вид в регионе будет почти всегда развиваться в двух поколениях (Jönsson et al., 2007, 2009; Lange et al., 2010).

Согласно этой же логике была разработана модель, которая, опираясь на средние значения нижнего температурного порога и температурной константы (суммы эффективных температур) более чем 400 видов насекомых, клещей и нематод, позволила определить количество дополнительных поколений у беспозвоночных при потеплении климата (Yamamura, Kiritani, 1998; Kiritani, 2006, 2007). Эти (во многом упрощенные) расчеты показывают, что повышение температуры на 1 °C позволит дать дополнительное полное поколение только трипсам, перепончатокрылым и клещам, и 2 поколения — тлям, тогда как у большинства других групп рассмотренных насекомых и нематод количество завершенных поколений останется прежним (рис. 6). При повышении температуры на 2 °C полное дополнительное поколение будут давать уже чешуекрылые, полужесткокрылые, равнокрылые (за исключением тлей) и нематоды. В среднем 2 ежегодных дополнительных поколения будут давать в этих условиях двукрылые и перепончатокрылые, 3 — трипсы и клещи, и 4 — тли.

Применение формулы, предложенной К. Ямамурой и К. Киритани (Yamamura, Kiritani, 1998) с использованием температурных параметров развития *Nezara viridula* из разных источников (Kariya, 1961; Nonaka, Nagai, 1978; Musolin, Numata, 2003a), показало, что повышение температуры на 2.0—2.5 °C может привести к развитию одной дополнительной полной генерации *N. viridula* в центральной Японии (точнее, 0.97—1.34 дополнительной генерации при использовании разных данных; неопубликованные данные). Однако ситуация с этим видом, очевидно, более сложная. Как уже отмечалось, потепление вызовет не только ускорение личиночного развития и созревания имаго весной и осенью, но также и подавление развития и замедление скорости роста личинок во второй половине лета (рис. 5, табл. 1; Musolin et al., 2010). Ускоряющие процессы (сдвиг на более ранние сроки начала яйцекладки после зимовки, ускоренное личиночное развитие в начале лета и осенью, укороченный преовипозиционный период в начале лета) могут обеспечить сдвиг фенологических событий примерно на 31 день вперед, однако общая задержка из-за угнетения развития во второй половине лета может составить примерно 24 дня. Таким образом, ускорение развития и удлинение периода активности *N. viridula* в одних поколениях будут почти полностью компенсироваться задержками из-за угнетения развития в других поколениях, что делает маловероятным развитие дополнительного полного поколения в сезоне. При этом следует помнить, что потепление происходит и будет происходить неравномерно в разные фазы суточного и сезонного циклов; оно, например, более выражено зимой, чем летом (Kato, 1996; IPCC, 2007b).

Смоделировать подобный эффект потепления климата на основе экспериментально определенных температурных норм развития насекомых проще, чем обнаружить реальное изменение количества поколений, развивающихся в сезоне. Однако сравнительный анализ данных показал, что вольгинизм некоторых видов все же меняется. Так, дополнительная полная генерация в последние годы зафиксирована у листовертки *Lobesia botrana* в

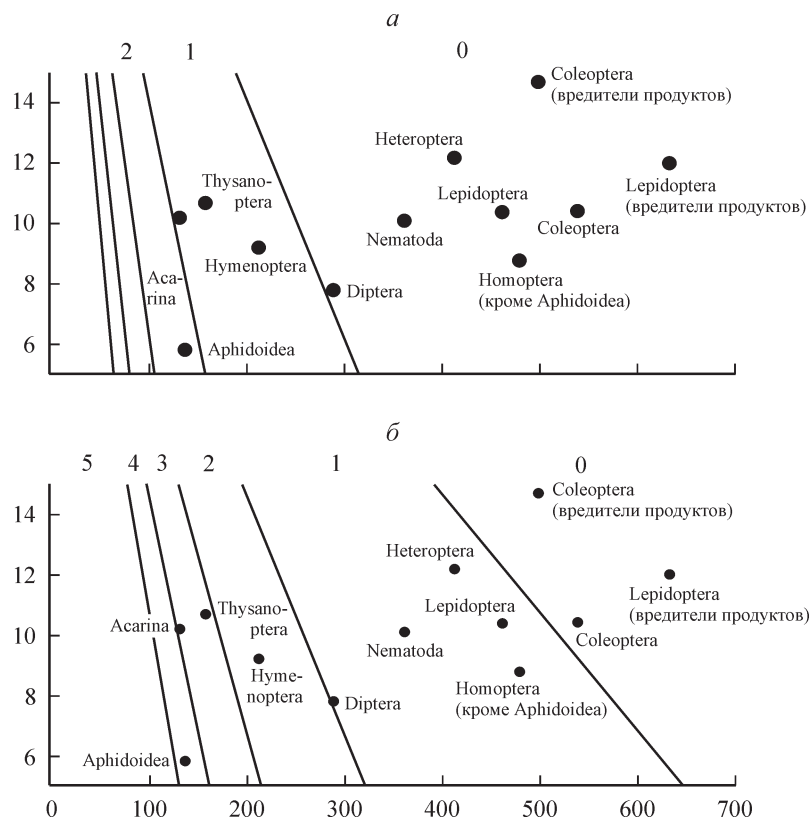


Рис. 6. Влияние потепления климата на вольтинизм беспозвоночных (по: Yamamura, Kiritani, 1998).

Цифры над графиками указывают расчетное количество дополнительных ежегодных поколений, которое могут иметь представители разных групп насекомых, клещей и нематод при потеплении климата на 1 (а) и 2 °С (б). Группы вредителей продуктовых запасов показаны отдельно. По оси абсцисс — сумма эффективных температур, гр.-дн.; по оси ординат — нижний температурный порог развития, °С.

Испании (Martín-Vertedor et al., 2010). Кроме того, по данным динамики и фенологии лета 263 видов чешуекрылых в Центральной Европе с середины XIX в. по настоящее время частота завершения дополнительного поколения у значительной части поливольтинных видов возросла, а 44 вида вообще увеличили количество ежегодных поколений после 1980 г. (Altermatt, 2010).

Подобный эффект обнаружен и на примере японской популяции инвазивного вида — американской белой бабочки *Hypphantria cunea*. В г. Фукуи (36.04° с. ш., 136.13° в. д.) этот вид был впервые обнаружен в 1974 г. (Nakata, 1996). До первой половины 90-х годов XX в. сезонный цикл его был в основном бивольтинным (Gomi, Takeda, 1996), однако повторное исследование в 2002 г. показало, что к этому времени часть популяции перешла к тривольтинному циклу (Gomi et al., 2007). Авторы доказали, что изменения в вольтинизме сопряжены с изменениями параметров фотопериодической реакции (ФПР) и происходят на фоне повышения температуры воздуха и соответственно аккумуляруемой суммы эффективных температур относительно нижнего температурного порога развития локальной популяции *H. cunea* (Gomi et al., 2007).

5. Изменения в морфологии, физиологии и поведении

Обсуждавшиеся выше изменения фенологии и вольтинизма происходят (и, вероятно, будут происходить при дальнейшем потеплении климата) не только из-за смещения временных (сезонных) границ развития, но и из-за физиологических реакций, и в первую очередь — ускорения преимагинального развития и созревания имаго под прямым воздействием температуры. Повышение температуры вызывает не только более раннее начало или возобновление развития в сезоне, но и обуславливает более высокие темпы роста и развития и, вероятно, скорости всех физиологических процессов. Однако доказать, что насекомые сейчас в природных условиях развиваются быстрее, чем они это делали раньше, чрезвычайно сложно, в первую очередь из-за того, что межгодовые вариации температурных условий значительно превышают и маскируют тренд на повышение температуры из-за потепления климата. Не проще выявить и другие физиологические, морфологические или поведенческие реакции на потепление, хотя очевидно, что все они в разной степени выражены (Helmuth et al., 2005). Ситуация усложняется тем, что даже у пойкилотермных организмов динамика изменения температуры тела не всегда тесно скоррелирована с динамикой температуры воздуха, наиболее часто анализируемого климатического параметра (Helmuth et al., 2010).

Высказано предположение, что все особенности поведения дающих периодические вспышки массового размножения насекомых-вредителей изменятся под влиянием дальнейшего потепления климата, что повлечет за собой серьезные экологические и хозяйственные последствия (Logan et al., 2003). Недавно это было показано на примере изменения ареала и динамики численности пядениц *Operophtera brumata* и *Epirrita autumnata* в Фенноскандии (Jepsen et al., 2008).

Хорошо известно, что существует функциональная зависимость между размерами тела и длительностью развития животных, с одной стороны, и температурой — с другой. В нескольких исследованиях было показано, что на фоне текущего потепления климата происходит уменьшение размеров тела у животных, и это рассматривается как реакция именно на повышение температуры (например, у птиц: Yom-Tov et al., 2006; Teplitsky et al., 2008). В других случаях наблюдается обратная реакция (Chamaillé-Jammes et al., 2006; Tryjanowski et al., 2006). Исследование 52 популяций 22 видов позвоночных показало, что только у 6 популяций 3 видов (*Mustela erminea*, *M. vison* и *M. frenata*) есть статистически значимый тренд изменения размера тела (в 3 популяциях — увеличение, в 3 — уменьшение размера), причем даже в пределах одного вида (*M. erminea*), но в разных природных зонах реакции разнятся (Meiri et al., 2009).

Реакции пойкилотермных животных на потепление должны быть выражены еще сильнее в силу большей зависимости их роста и развития от температуры. Более 80 % исследований показывает, что повышение температуры ведет к уменьшению размеров насекомых (Atkinson, 1994). Недавнее исследование музейных материалов с юга США продемонстрировало, что за период с 1928 по 1988 г. средний размер имаго населяющих ручьи водных жуков-вертячек *Gyretes sinuatus* не уменьшился, а, наоборот, увеличился на 8 %, а отношение длины тела к его ширине (относительное удлинение) возросло на 6 %. Однако противоречия здесь нет, так как район исследований относится к тем немногим регионам планеты, где наблюдается похолодание, а не потепление. Увеличение размера и пропорции тела жуков статистически значимо связано с понижением среднегодовых температур (Vabbin-Fenske et al., 2008).

У арктического паука *Pardosa glacialis* ярко выражен половой диморфизм (самки крупнее самцов). Исследование в Гренландии показало, что связанное с потеплением более раннее таяние снега за 2 года развития этого медленно развивающегося вида приводит к увеличению разницы в размерах между полами, так как самки растут интенсивнее самцов (Noye et al., 2009).

Более позднее сезонное понижение температуры и наступление осени позволяют пойкилотермным организмам дольше быть активными. Чтобы полностью использовать эту сезонную возможность, необходимо сокращение порога ФПР индукции диапаузы у поливольтинных видов. Подобное изменение реакции было обнаружено, например, у американской белой бабочки *Hyrphantria cunea* в Японии (Gomi et al., 2007). Значение порога ФПР у популяции этого вида из г. Фукуи при +25 °С за 7 лет (с 1995 по 2002 г.) понизилось на 14 мин. Это привело к более поздней индукции диапаузы и, как уже отмечалось, к изменению вольтинизма популяции с преимущественно бивольтинизма на преимущественно тривольтинизм (Gomi et al., 2007).

Глубокий анализ влияния изменений климата на параметры ФПР проведен на материалах, полученных при изучении сезонного развития разных географических популяций комара *Wyeomyia smithii* в Северной Америке. Фотопериодические реакции у многих популяций этого вида очень точно определяли с 1972 по 1996 г. Сравнение порогов ФПР оказалось возможным для 7 популяций и показало, что во всех 7 случаях значение порогов, определенных в 1996 г., оказалось ниже, чем в 1972 г. Средняя разница в парах составила 14.8 ± 4.4 мин (статистически значимая разница; Bradshaw, Holzapfel, 2001). Кроме того, для каждой популяции была определена ее широта, скорректированная на высоту местности (altitude-corrected latitude), определена зависимость порога ФПР от географической широты местобитания и проведен ковариационный анализ. Он показал, что линия географического тренда более поздних порогов ФПР (1996 г.) имеет более острый угол наклона, чем линия более ранних порогов ФПР (1972 г.), что свидетельствует о том, что сдвиг к более коротким («южным») порогам со временем был значительнее в северных широтах. У популяции, обитающей на широте 50° с. ш., критический порог понизился с 15 ч 47 мин (в 1972 г.) до 15 ч 11 мин (в 1996 г.), что соответствует 9-дневной задержке в формировании диапаузы осенью. На основе этих экспериментов, выполненных в идентичных, строго контролируемых условиях, сделан вывод о том, что наследственно закрепленные изменения параметров ФПР являются следствием потепления, и изменения такого масштаба могут происходить очень быстро (уже через 5 лет: Bradshaw, Holzapfel, 2001, 2008). При этом подчеркивается, что все известные к настоящему времени генетические изменения в ответ на текущее потепление климата отражают отбор, связанный с оптимизацией времени наступления тех или иных сезонных событий (фенофаз: возобновление активности, сезонный покой и т. п.), и ни в одном случае не было показано, что генетические изменения затрагивают температурные оптимумы, устойчивость к высоким температурам или иные физиологические параметры (Bradshaw, Holzapfel, 2008).

В связи с этим особый интерес представляет изучение изменений, связанных с сезонностью, например контролем диапаузы, скорости роста, полиморфизма. Однако чтобы выявить эти изменения нужны очень точные исследования и сравнительный материал за прошлые годы. Попытка выявить изменения в параметрах ФПР индукции диапаузы и детерминации крыловых форм была предпринята в Японии, где сравнили указанные ФПР у популяции водомерки *Aquarius paludum* из г. Кочи, определенные в 1991 г. и повторно у той же популяции в 1999—2002 гг. (Harada et al., 2005). Через десятилетие, за которое температура в регионе постепенно повысилась приблизительно на 0.5 °С, пороги ФПР разных процессов у водомерок сократи-

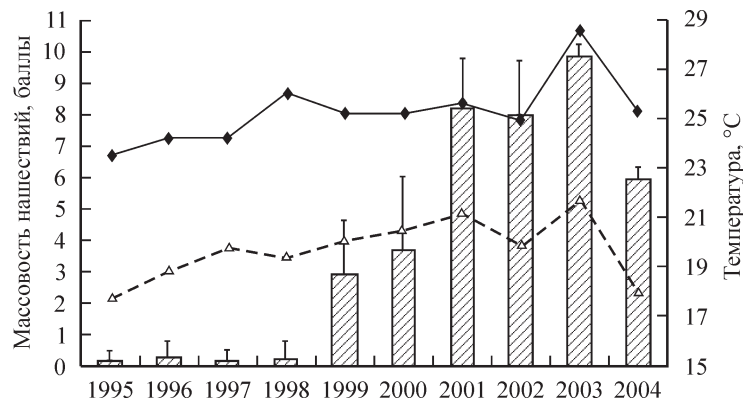


Рис. 7. Влияние температуры на массовость нашествий клопа *Arocatus melanocephalus* в городские постройки в г. Модена, Италия (по: Maistrello et al., 2006).

Массовость нашествий (= «интенсивность инфеcтаций», mean \pm SD; n = 45) в 1995—2004 гг. показана гистограммой (ось слева). Приведены также средние температуры мая (пунктир) и лета (июнь—август, сплошная линия), ось справа.

лись приблизительно на 30—45 мин. Кроме того, вероятно, была утрачена чувствительность к фактору постепенного сокращения светового дня, а именно это свойство сильно влияло на ФПР индукции диапаузы и детерминации крыловых форм в 1991 г. (пороги этих реакций возрастали на 1 ч; Harada, Numata, 1993). В повторном исследовании личинки *A. paludum* не реагировали на фактор постепенности изменения длины дня, возможно из-за того, что они росли быстрее в более теплых условиях (Harada et al., 2005). Полученные в 1999—2002 гг. значения порогов реакций соответствовали более поздней индукции диапаузы и большей доле полнокрылых особей, что должно давать преимущества во всех трех поколениях водоемки при колонизации новых водоемов в случае их высыхания и при перелетах к местам зимовки. Авторы непосредственно связывают полученные данные с потеплением климата, хотя представленные результаты все же требуют дополнительной проверки.

Поведенческие реакции полужесткокрылых на потепление климата пока тоже ограничены лишь одним примером. В конце 90-х годов XX в. в г. Модена и других городах Италии было отмечено, что летом в периоды особенно жаркой погоды имаго клопа *Arocatus melanocephalus* проявляли необычное поведение — в массе скапливались в домах, чего до 1998 г. не наблюдали (Maistrello et al., 2006). Эта тенденция усилилась в начале первого десятилетия XXI в. (рис. 7) на фоне ярко выраженного повышения температуры в регионе начиная приблизительно с 1980 г. Так, средняя летняя температура в Модене в 2003 г. была $+28.6^{\circ}\text{C}$, тогда как средняя летняя температура за 1860—2002 гг. составила только $+23.4 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$. Резко увеличилось и количество экстремально жарких дней (с суточным максимумом выше $+30.0^{\circ}\text{C}$): в среднем с 26 дней в год за 1860—2002 гг. до 78 дней в 2003 г. Анализ данных за период 1975—2004 гг. показал, что массовость скоплений *A. melanocephalus* в домах была значимо и позитивно скоррелирована со средними температурами как за отдельные весенне и летние месяцы, так и за более длительные периоды (весна, лето, осень, весь год: рис. 7; Maistrello et al., 2006). Сезонный цикл этого вида включает летнюю диапаузу (эстивацию). В связи с этим высказано предположение, что экстремально жаркая погода летом в последние несколько лет неблагоприятна для эстивации *A. melanocephalus* в обычных местах (под листьями или в трещинах коры платана) и стимулирует имаго к поиску более прохладных стадий. В результате они устремляются в постройки.

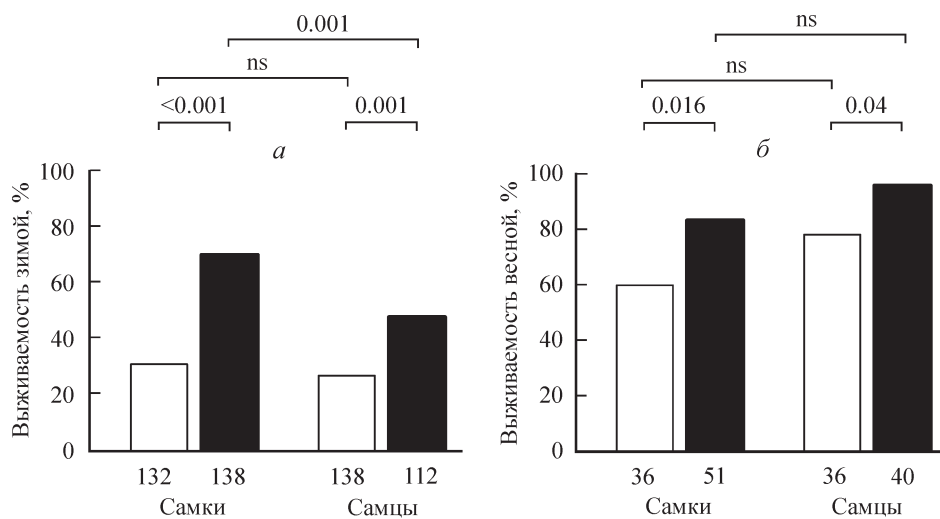


Рис. 8. Влияние условий симуляции потепления (+2.5 °С) на выживаемость имаго щитника *Nezara viridula* в течение зимы (а — с 1 декабря по 1 апреля) и весны (б — с 1 апреля по 12 мая) в Японии (по: Takeda et al., 2010).

Светлые столбцы — квазиприродные условия, темные столбцы — условия симуляции потепления. Размер выборки (n) указан под гистограммой. Величина P теста Фишера (Fisher's exact test) приведена над гистограммой для каждой пары данных.

Зима является критическим сезоном для выживания многих видов насекомых умеренного пояса (Leather et al., 1993). Считается, что немалое количество видов, которые сейчас расширяют свои ареалы, смогли сделать это в основном или исключительно благодаря тому, что зимы у северной границы ареалов стали мягче (Crozier, 2004; Tougou et al., 2009). Доказательством этому, в частности, служат и результаты экспериментов, в которых моделировалось потепление климата на 2.5 °С (Takeda et al., 2010). Оказалось, что в таких условиях выживаемость имаго обоих полов клопа *Nezara viridula* повышается как зимой, так и весной (рис. 8), при этом более крупные самки имели более высокие шансы для успешной зимовки (Musolin et al., 2010). Однако, что более важно, дополнительные 2.5 °С симуляции потепления на протяжении зимних месяцев значительно повысили шансы успешной зимовки как крупных, так и мелких имаго и позволили мелким самкам достичь того же уровня выживаемости зимой, который демонстрировали крупные самки в квазиприродных условиях (Musolin et al., 2010). Это дает основание предположить, что если потепление климата продолжится и в дальнейшем, то не только крупные, но и мелкие имаго *N. viridula* будут успешно зимовать, что создаст предпосылки для более резкого роста численности в начале вегетационного периода. Несомненно, что экологические реакции насекомых видоспецифичны. Для одних видов повышение зимних температур может быть негативным (например, за счет уменьшения высоты снежного покрова и, следовательно, его защитной роли для зимующих в подстилке насекомых: Vale, Hayward, 2010), но выявленная в эксперименте с *N. viridula* тенденция, вероятно, типична для многих насекомых.

В этом же эксперименте показано, что моделирование потепления оказывало значимое влияние на плодовитость в начале лета как у перезимовавших особей, так и у молодых имаго нового поколения (Musolin et al., 2010). Эти самки жили и размножались дольше, чем самки в квазиприродных условиях, что, вероятно, происходило отчасти благодаря смягчению температурных условий зимовки. Хотя эта тенденция не всегда проявляется даже

у одного вида (Takeda et al., 2010), данные экспериментов подтверждают ранее высказанное предположение, что потепление климата может стимулировать размножение насекомых в начале вегетационного периода и таким образом увеличить экономическое значение некоторых насекомых-вредителей (Kiritani, 2007).

6. Изменения во взаимоотношениях с другими видами и в структуре сообществ

Рассмотренные последствия изменения климата (и в первую очередь — изменения в распространении, фенологии и физиологических реакциях насекомых), естественно, будут видоспецифичными. Однако поскольку виды существуют не изолированно, а направление и интенсивность реакции будут различаться у видов даже в ответ на одни и те же изменения среды, во многих случаях будут нарушены устоявшиеся взаимоотношения между видами в сообществах.

Так, неравномерность смещения ареалов у насекомых и их растений-хозяев может привести к нарушению трофических связей, как было показано на примере бабочки-монофага *Boloria titania* и ее кормового растения *Polygonum bistorta* (Schweiger et al., 2008). С учетом разных сценариев изменения климата было спрогнозировано, что ареал *B. titania* может расшириться на 124—258 %, если одновременно не будет ограничено распространение кормового растения, в противном же случае насекомое может потерять до 52—75 % своего нынешнего ареала. Таким образом, потепление климата и вызванное им неравномерное изменение ареалов фитофагов и их кормовых растений могут нарушить существующие трофические связи в экосистемах (Schweiger et al., 2008).

Исследований, охватывающих реакции на потепление климата не одного, а нескольких взаимодействующих видов или целого сообщества, очень мало. В одном из таких проектов изучали — вместе и в разных комбинациях — 3 вида дрозофил (*Drosophila melanogaster*, *D. subobscura* и *D. simulans*) и их паразитоида (*Leptopilina boulardi*) в лабораторном микрокосме, в разных частях которого температуру поддерживали в пределах +15...+30 °C. Включение паразитоида в систему влияло не только на численность, но и на распределение и конкурентные взаимоотношения между видами дрозофил — оно отличалось от того распределения, которое складывалось при отсутствии паразитоида. Сделан вывод о том, что потепление может привести к неожиданным изменениям в распространении и численности разных видов насекомых, особенно если они связаны взаимодействиями и способны мигрировать (disperse). Сами по себе два последних фактора (межвидовые взаимоотношения и способность мигрировать) могут влиять на распространение и численность видов. По нынешним ареалам трудно судить о том, как эти ареалы изменятся при потеплении климата. Авторы подчеркивают особую сложность и сложность взаимоотношений между видами и важность обратных связей (Davis et al., 1998a, 1998b).

Разработана математическая модель, аппроксимирующая ряд популяционных параметров тли *Sitobion avenae* и хищной коровки *Coccinella septempunctata*, по отдельности и в условиях, когда эти два вида сосуществуют (Skirvin et al., 1997). Были протестированы 9 температурных режимов, в том числе симулирующих потепление. Модель предсказывает, что потепление вызовет снижение численности тлей и в меньшей степени — коровок. Эффект присутствия коровок, проявляющийся в подавлении численности тлей, должен наиболее ярко проявиться в условиях более интенсивного потепления.

В полевом эксперименте в США исследовали влияние разных температур, состава атмосферы и количества осадков на энтомофауну заброшенного поля (Villalpando et al., 2009). Из 3 факторов на состав энтомофауны сильнее всего влияла температура. Нагрев значительно повысил встречаемость трипсов, но уменьшил разнообразие и равномерность представленных морфовидов (morphospecies). При повышении температуры встречаемость небольшого количества доминирующих видов повысилась, однако встречаемость других видов понизилась. Сделан вывод о том, что потепление может изменить структуру сообществ насекомых преимущественно через влияние на наиболее чувствительные виды (Villalpando et al., 2009).

Совершенно другой подход был использован в исследовании, проведенном в Австралии. Качественный и количественный состав фауны членистоногих-консортов акации *Acacia falcata* определяли вдоль протяженного широтного градиента (от 35° 53' ю. ш. до 25° 45' ю. ш., всего 1150 км), полагая, что численность (обилие) и биомасса разных трофических групп членистоногих увеличится при продвижении из зоны умеренного климата к тропикам и это в некоторой степени может соответствовать потенциальной реакции сообщества членистоногих на ожидаемое потепление климата. Однако никакого устойчивого тренда численности по трофическим группам обнаружено не было. Слабую широтную зависимость демонстрировала биомасса хищников (снижение от тропиков к умеренной зоне), но такой реакции по другим группам зафиксировано не было. Высказано предположение, что потенциальное смещение климатических зон, возможно, не вызовет осязаемого изменения структуры сообществ на уровне трофических групп, хотя смену видовой структуры внутри этих групп, несомненно, следует ожидать (Andrew, Hughes, 2005).

Множество исследований показало, что потепление климата вызывает смещение фенофаз на более ранние сроки у многих, хотя и не всех видов животных и растений (Bale et al., 2002; Parmesan, Yohe, 2003; Root et al., 2003; Parmesan, 2006, 2007; Harrington et al., 2007; Musolin, 2007). Если смещения фенофаз неравные, то это может грозить потерей временной синхронизации между разными видами и трофическими уровнями, т. е. между представителями одного вида, их пищевым ресурсом и/или хищниками и паразитами. Чтобы выжить, потребители должны адаптироваться к фенологическому сдвигу предыдущего трофического уровня (своего пищевого ресурса), а нижний трофический уровень может использовать эту асинхронность для ухода от прессы со стороны более высокого трофического уровня (Visser, Both, 2005; Visser et al., 2006; van Asch, Visser, 2007; Møller et al., 2008; Both et al., 2009). Эта проблема была исследована на примере трофической цепи: дуб (*Quercus robur*) — листогрызущие чешуекрылые (*Tortrix viridana* и *Operophtera brumata*) — насекомоядные птицы (*Cyanistes caeruleus*, *Parus major*, *Parus ater* и *Ficedula pyroleuca*) и хищник (*Accipiter nisus*). Фенологические данные за 1988—2005 гг. показывают, что распускание почек дуба сместилось на более ранние сроки в среднем на 0.17 дня/год (статистически незначимо), тогда как за период 1985—2005 гг. пик численности филлофагов и вылупления птенцов 4 видов насекомоядных птиц сдвинулся на более ранние сроки в среднем на 0.75 дня/год и 0.36...0.5 дня/год соответственно. Сроки вылупления птенцов хищника не изменились за период 1985—2004 гг. (Both et al., 2009). Даты пиков численности филлофагов скоррелированы с датами распускания почек дуба, как и даты вылупления птенцов насекомоядных птиц — с датами пика биомассы гусениц, однако реакции потребителей были слабее реакций пищи/жертвы. Реакция хищника тоже была слабее реакции насекомоядных птиц, но даты вылупления птенцов хищника не были скоррелированы с датами максимальной доступности насекомоядных птиц. В результате синхронность между потребностью и доступностью

пищи ухудшается с течением времени как для насекомоядных птиц, так и для хищника. Потеря синхронности может иллюстрировать как неспособность более высоких трофических уровней полностью адаптироваться к потеплению климата, так и попытку насекомоядных птиц выйти из-под прессы хищников. В более общем виде это исследование показывает, насколько реакция сообщества сложнее реакций отдельных входящих в него видов.

Исследование нимфалиды *Euphydryas aurinia* и ее паразита — бракониды *Cotesia bignellii* в условиях, моделирующих потепление климата в Англии, показало, что повышение температуры (в тестируемых пределах) значимо влияет на сроки развития хозяина, но не паразита. Однако этой разницы в реакции было недостаточно для того, чтобы десинхронизировать развитие паразита с развитием его хозяина (Klarwijk et al., 2010).

ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА: НЕГАТИВНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЛЯ НАСЕКОМЫХ

Предполагается, что многие виды насекомых умеренного климата получают те или иные преимущества от повышения температуры (Deutsch et al., 2008). Тем не менее ряд экспериментов показывает, что ситуация может быть не такой прямолинейной. Например, выраженные задержки личиночного развития *Nezara viridula*, меньший размер, ослабленное физическое состояние окрылившихся имаго, укороченная продолжительность их жизни в жаркий сезон (рис. 5, табл. 1; Musolin et al., 2010; Takeda et al., 2010) дают основания предположить, что повышенные температуры, действие которых испытали на себе личинки и молодые имаго в одном из экспериментальных режимов, находятся вне пределов зоны температурного оптимума этого вида, и потенциал устойчивости к тепловому шоку ограничен. Не исключено, что неблагоприятный эффект связан не столько с резким или хроническим температурными стрессами, испытываемыми личинками или имаго *N. viridula*, сколько с подавлением жизнедеятельности симбиотических бактерий, населяющих пищеварительный тракт *N. viridula*, под воздействием суточных температурных максимумов (Musolin et al., 2010). Кажется неожиданным, что северные популяции теплолюбивого вида с широким (в том числе охватывающим тропики и субтропики) ареалом могут находиться под угрозой стресса от повышенных температур, однако полученные данные показывают, что это может быть так. Иными словами, реакция на потепление климата может быть неожиданной и неоднозначной, особенно в регионах с жарким летом. Вероятно, виды или популяции из регионов холодного или умеренного климата обладают достаточной фенотипической пластичностью, чтобы выжить и успешно развиваться в условиях потепления, тогда как виды или популяции, уже в настоящее время испытывающие стресс от высоких сезонных температур в умеренном климате или в более теплых климатических зонах, имеют очень ограниченное «пространство для маневра», поскольку испытываемые ими температуры уже сейчас могут быть близкими к их верхним температурным порогам. Без реакции на генетическом уровне даже умеренное потепление подвергнет эти виды серьезному физиологическому стрессу (Vale, Hayward, 2010).

Ранее негативное влияние потепления на биоту было показано или смоделировано в нескольких исследованиях. Так, Ньюман (Newman, 2005) спрогнозировал, что к концу XXI века значительно снизится численность злаковых тлей на юге Великобритании и это произойдет в основном под влиянием изменений в режиме температуры и атмосферных осадков. Показано также, что повышенные температуры, связанные с изменением климата, приводят к физиологическому стрессу и снижению реализованного репро-

дуктивного потенциала у листоеда *Chrysomela aeneicollis* (Dahlhoff et al., 2008), продуктивности риса (Peng et al., 2004), показателей роста деревьев в зоне умеренного климата (Jump et al., 2006) и в тропиках (Feeley et al., 2007). Ожидается, что потепление климата может оказать заметное влияние на фитнес отдельных видов или экологических групп, и такое влияние будет закономерно различным в разных географических широтах (Deutsch et al., 2008). Как показано на примере *N. viridula*, вызванное потеплением угнетение развития насекомых может быть не только опосредованным (через изменения в режиме осадков или влияние на растения-хозяева, как это предполагалось ранее — см.: Newman, 2005, Feeley et al., 2007), но и прямым воздействием температуры на насекомых (или, вероятно, на систему насекомое—симбионты). Насколько, как именно и как быстро насекомые смогут адаптироваться к меняющимся условиям, остается неясным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Накопленные к настоящему моменту данные очень разнятся по содержанию, но позволяют предположить, что влияние потепления климата на насекомых и биоту в целом будет комплексным и различающимся в зависимости

Таблица 2

Ожидаемые реакции насекомых в условиях дальнейшего потепления климата (по: Musolin, 2007, с изменениями)

Категории реакций	Сценарии потепления климата	
	незначительное потепление (<2 °C)	значительное потепление (>2 °C)
Ареалы	Изменяются у некоторых видов, особенно у тех, которые способны летать на дальние расстояния или связаны с антропогенными местобитаниями либо декоративными растениями	Изменяются у многих видов
Численность	Изменится у поливольтинных видов с пластичными сезонными циклами	Изменится в зависимости от реакции сообщества
Фенология	Незначительный или умеренный сдвиг фенологии в начале вегетативного сезона на более ранние сроки	Значительные сдвиги фенологии в начале вегетационного сезона на более ранние сроки и умеренные сдвиги в конце сезона — на более поздние сроки
Вольтинизм	Дополнительная генерация у некоторых поливольтинных видов с пластичными сезонными циклами	Дополнительные одна или большее число генераций у некоторых поливольтинных и моновольтинных видов с пластичными сезонными циклами (с факультативной диапаузой)
Морфология, физиология и поведение	Слабые или недиагностируемые изменения	Заметные изменения (например, параметров фотопериодической реакции)
Структура сообщества	Незначительные изменения	Увеличение обилия видов, значительные изменения

сти как от скорости потепления, так и от экологических особенностей разных видов и регионов, ими заселяемых (Walther et al., 2002; Reemer et al., 2003; Hickling et al., 2006; Deutsch et al., 2008). Даже в пределах одного вида или популяции реакции будут различаться между разными параметрами и в разные сезоны (табл. 1 и 2). Так, например, потепление может оказать негативный эффект на личиночное развитие в жаркий сезон летом, но ускорить развитие осенью и/или обеспечить более благоприятные условия для имаго во время зимовки (табл. 1). Все это в целом окажет влияние на популяционную динамику конкретных видов и на взаимоотношения с другими компонентами биоценоза. При этом необходимо помнить, что насекомые будут испытывать на себе влияние потепления климата через изменение не только температуры, но и всего комплекса внешних условий, и изменения эти не будут одинаковыми на протяжении всех сезонов. Растения-хозяева, конкуренты, хищники, паразиты и симбионты будут так или иначе реагировать на сезонные изменения многих физических и биологических факторов среды, индивидуально и в комплексном взаимодействии. Все это делает прогнозирование последствий потепления или любого изменения внешних условий чрезвычайно сложным и трудно предсказуемым.

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной программы поддержки ведущих научных школ (проект НШ-3332.2010.4), Благотворительного «Фонда Инессы» и гранта 245268 ISEFOR (FP7 2007—2013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Рамсторф Ш., Шельнхубер Х. Й. Глобальное изменение климата: диагноз, прогноз, терапия. Пер. с нем. Д. К. Трубочанинова. М.: ОГИ, 2009. 272 с. (ориг. издание: Rahmstorf S., Schellnhuber H. J. Der Klimawandel — Diagnose, Prognose, Therapie. München: Verlag C. H. Beck oHG, 2007. 144 S.).
- Соколов Л. В. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Изд-во ТЕССА, 2010. 344 с.
- Уткина И. А., Рубцов В. В. Современные представления о влиянии изменения климата на лесных филофагов // Романовский М. Г. (отв. ред.). Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов: теория и эксперимент. (Памяти А. И. Уткина). М.: Ин-т лесоведения РАН, КМК, 2009. С. 286—312.
- Adler L. S., de Valpine P., Harte J., Call J. Effects of long-term experimental warming on aphid density in the field // J. Kansas Ent. Soc. 2007. Vol. 80. P. 156—168.
- Altermatt F. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths // Proc. Roy. Soc. Ser. B. 2010. Vol. 277, N 1685. P. 1281—1287.
- Andrew N. R., Hughes L. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: implications for future impacts of climate change // Austral. Ecol. 2005. Vol. 30. P. 281—297.
- Aono Y., Omoto Y. Temperature trends in Kyoto since the eleventh century based on records of cherry blooms // Nogyo Kisho (Agric. Meteorol.). 1994. Vol. 49. P. 263—272 (in Japanese).
- Atkinson D. Temperature and organism size — a biological law for ectotherms? // Adv. Ecol. Res. 1994. Vol. 25. P. 1—58.
- Aukema B. Annotated checklist of Hemiptera—Heteroptera of The Netherlands // Tijdschr. Ent. 1989. T. 132. P. 1—104.
- Aukema B. Recent changes in the Dutch Heteroptera fauna (Insecta: Hemiptera) // Reemer M., van Helsdingen P. J., Kleukers R. M. J. C. (eds). Changes in ranges: Invertebrates on the move. Leiden: European Invertebrate Survey, 2003. P. 39—52. (Proc. of the 13th Intern. Colloquium of the European Invertebrate Survey. Leiden, 2—5 September 2001).
- Aukema B., Bos F., Hermes D., Zeinstra P. Nieuwe en interessante Nederlandse wantsen II, met een geactualiseerde naamlijst (Hemiptera: Heteroptera) // Nederl. Faun. Med. 2005. Vol. 23. P. 37—76. (In Dutch; with English summary).

- Aukema B., Hermes D. Nieuwe en interessante nederlandse wantsen III (Hemiptera: Heteroptera) // *Nederl. Faun. Med.* 2009. Vol. 31. P. 53—88. (In Dutch; with English summary).
- Babin-Fenske J., Anand M., Alarie Y. Rapid morphological change in stream beetle museum specimens correlates with climate change // *Ecol. Ent.* 2008. Vol. 33. P. 646—651.
- Bale J. S., Harrington R., Howling G. G. Aphids and winter weather I. Aphids and climate change // *Proc. 4th Eur. Congr. Ent., Budapest, Vol. 1.* Budapest: Hungarian Natural History Museum, 1992. P. 139—143.
- Bale J. S., Hayward S. A. L. Insect overwintering in a changing climate // *J. Expt. Biol.* 2010. Vol. 213. P. 980—994.
- Bale J. S., Masters G. J., Hodkinson I. D. and 16 other authors. Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores // *Glob. Change Biol.* 2002. Vol. 8. P. 1—16.
- Barclay M. V. L. The green vegetable bug *Nezara viridula* (L., 1758) (Hem.: Pentatomidae) new to Britain // *The Ent. Record and J. Variation.* 2004. Vol. 116. P. 55—58.
- Barclay M. V. L., Nau B. S. A second species of Tamarisk bug in Britain, *Tuponia brevisrostris* Reuter, and the current status of *T. mixticolor* (A. Costa) (Hem., Miridae) // *Ent. Mon. Mag.* 2003. Vol. 139. P. 176—177.
- Böhm R., Auer I., Brunetti M., Maugeri M., Nanni T., Schöner T. Regional temperature variability in the European Alps: 1760—1998 from homogenized instrumental time series // *Int. J. Climatol.* 2001. Vol. 21. P. 1779—1801.
- Both C., van Asch M., Bijlsma R. G., van den Burg A. B., Visser M. E. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? // *J. Animal Ecol.* 2009. Vol. 78. P. 73—83.
- Bradshaw W. E., Holzapfel C. M. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2001. Vol. 98. P. 14509—14511.
- Bradshaw W. E., Holzapfel C. M. Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters // *Molec. Ecol.* 2008. Vol. 17. P. 157—166.
- Burton J. F. The apparent effects of climate changes since 1850 on European Lepidoptera // *Memoires de la Societé royale d'Entomologie de Belgique.* 1998. Vol. 38. P. 125—144. (Proc. of the 11th European Congress on Lepidoptera. Malle (Belgium), 22—26 March 1998).
- Chamaillé-Jammes S., Massot M., Aragon P., Clobert J. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara* // *Glob. Change Biol.* 2006. Vol. 12. P. 392—402.
- Coetzee J. A., Byrne M. J., Hill M. P. Predicting the distribution of *Eccritotarsus catarinensis*, a natural enemy released on water hyacinth in South Africa // *Ent. Exp. Appl.* 2007. Vol. 125. P. 237—247.
- Crozier L. Warmer winters drive butterfly range expansion by increasing survivorship // *Ecology.* 2004. Vol. 85. P. 231—241.
- Dahlhoff E. P., Fearnley S. L., Bruce D. A., Gibbs A. G., Stoneking R., McMillan D. M., Deiner K., Smiley J. T., Rank N. E. Effects of temperature on physiology and reproductive success of a montane leaf beetle: Implications for persistence of native populations enduring climate change // *Phys. Biochem. Zool.* 2008. Vol. 81. P. 718—732.
- Danks H. V. *Insect Dormancy: An Ecological Perspective.* Ottawa: Biological Survey of Canada. 1987. 440 p. (Monograph Ser. No 1).
- Davis A. J., Jenkinson L. S., Lawton J. H., Shorrocks B., Wood S. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming // *Nature.* 1998a. Vol. 391. P. 783—786.
- Davis A. J., Lawton J. H., Shorrocks B., Jenkinson L. S. Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change // *J. Animal Ecol.* 1998b. Vol. 67. P. 600—612.
- Deutsch C. A., Tewksbury J. J., Huey R. B., Sheldon K. S., Ghalambor C. K., Haak D. C., Martin P. R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2008. Vol. 105. P. 6668—6672.

- Dingemanse N. J., Kalkman V. J. Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands // *Ecol. Ent.* 2008. Vol. 33. P. 394—402.
- Entwistle J. C., Dixon A. F. G. The effect of augmenting grain aphid (*Sitobion avenae*) numbers in a field of winter wheat in spring on the aphid's abundance in summer and its relevance to the forecasting of outbreaks // *Annals Appl. Biol.* 1989. Vol. 114. P. 397—408.
- Estrella N., Sparks T. H., Menzel A. Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 1737—1747.
- Feeley K. J., Wright S. J., Nur Supardi M. N., Kassim A. R., Davies S. J. Decelerating growth in tropical forest trees // *Ecol. Letters.* 2007. Vol. 10. P. 461—469.
- Ferrari A., Schwertner C. F., Grazia J. Review, cladistic analysis and biogeography of *Nezara Amyot*, Serville (Hemiptera: Pentatomidae) // *Zootaxa.* 2010. N 2424. P. 1—41.
- Flanagan J., Coldwell J. *Stictopleurus punctatonevus* (Hemiptera: Rhopalidae) new to Yorkshire and a summary review of other Rhopalidae in Yorkshire // *Sorby Record (UK).* 2008. N 44. P. 33—37.
- Forister M. L., Shapiro A. M. Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California // *Glob. Change Biol.* 2003. Vol. 9. P. 1130—1135.
- GISS (Goddard Institute of Space Studies) [Интернет документ]. 2009: Second warmest year on record; End of warmest decade. 2010. [URL: <http://www.nasa.gov/topics/earth/features/temp-analysis-2009.html>]
- Gomi T., Nagasaka M., Fukuda T., Hagihara H. Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change // *Ent. Exp. Appl.* 2007. Vol. 125. P. 179—184.
- Gomi T., Takeda M. Changes in life-history traits in the fall webworm within half a century after introduction to Japan // *Functional Ecol.* 1996. Vol. 10. P. 384—389.
- Guo K., Hao S.-G., Sun J. S., Kang L. Differential responses to warming and increased precipitation among three contrasting grasshopper species // *Glob. Change Biol.* 2009. Vol. 15. P. 2539—2548.
- Harada T., Nitta S., Ito K. Photoperiodic changes according to global warming in wing-form determination and diapause induction of a water strider, *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae) // *Appl. Ent. Zool.* 2005. Vol. 40. P. 461—466.
- Harada T., Numata H. Two critical day lengths for the determination of wing forms and the induction of adult diapause in the water strider, *Aquarius paludum* // *Naturwissenschaften.* 1993. Vol. 80. 430—432.
- Harrington R., Bale J. S., Tatchell G. M. Aphids in a changing climate // Harrington R., Stork N. E. (eds). *Insects in a changing environment.* London: Acad. Press, 1995. P. 125—155.
- Harrington R., Clark S. J., Welham S. J., Verrier P. J., Denholm C. H., Hullé M., Maurice D., Rounsevell M. D., Cocu N. European Union EXAMINE Consortium. Environmental change and the phenology of European aphids // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 1550—1564.
- Harrington R., Fleming R. A., Woiwod I. P. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted? // *Agric. Forest Ent.* 2001. Vol. 3. P. 233—240.
- Harrington R., Stork N. E. (eds). *Insects in a changing environment.* London: Acad. Press, 1995. 536 p.
- Harrington R., Tatchell G. M., Bale J. S. Weather, life cycle strategy and spring populations of aphids // *Acta Phytopathol. Ent. Hungarica.* 1990. Vol. 25. P. 423—432.
- Hassall C., Thompson D. J., French G. C., Harvey I. F. Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 933—941.
- Helmuth B., Broitman B. R., Yamane L., Gilman S. E., Mach K., Mislan K. A. S., Denny M. W. Organismal climatology: Analyzing environmental variability at scales relevant to physiological stress // *J. Exp. Biol.* 2010. Vol. 213. P. 995—1003.

- Helmuth B., Kingsolver J. G., Carrington E. Biophysics, physiological ecology, and climate change: Does mechanism matter? // *Ann. Rev. Physiol.* 2005. Vol. 67. P. 177—201.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Fox R., Thomas C. D. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards // *Glob. Change Biol.* 2006. Vol. 12. P. 450—455.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Thomas C. D. A northward shift of range margins in British Odonata // *Glob. Change Biol.* 2005. Vol. 11. P. 502—506.
- Hill J. K., Thomas C. D., Fox R., Telfer M. G., Willis S., Asher G. J., Huntley B. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: Implications for future ranges // *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* 2002. Vol. 269. P. 2163—2171.
- Hokkanen H. Polymorphism, parasites, and the native area of *Nezara viridula* (Hemiptera, Pentatomidae) // *Ann. Entomol. Fennici.* 1986. Vol. 52. P. 28—31.
- Houghton J. *Global warming. The complete briefing.* 3rd edn. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2004. 382 p.
- Høye T. T., Hammel J. U., Fuchs T., Toft S. Climate change and sexual size dimorphism in an Arctic spider // *Biol. Lett.* 2009. Vol. 5. P. 542—544.
- Hulme M., Jenkins G. L., Lu X. and 9 other authors. *Climate change scenarios for the United Kingdom: The UKCIP02 scientific report.* Norwich (U.K.): Tyndall Centre for Climate Change Research, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, 2002. 120 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). *Climate Change 2007: Synthesis report. Contribution of Working groups I, II and III to the Fourth Assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Geneva, Switzerland: IPCC, 2007a. 104 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). *Climate Change 2007: The physical science basis. Summary for policymakers. Contribution of working group I to the Fourth Assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Geneva, Switzerland: IPCC, 2007b. 18 p.
- Jepsen J. U., Hagen S. B., Ims R. A., Yoccoz N. G. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion // *J. Animal Ecol.* 2008. Vol. 77. P. 257—264.
- Jones R. A. *Brachycarenum tigrinus* (Schilling) (Hemiptera: Rhopalidae) new to Britain // *British J. Ent. Nat. Hist.* 2004. Vol. 17. P. 137—141.
- Jones W. A. World review of the parasitoids of the southern green stink bug *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) // *Ann. Ent. Soc. Amer.* 1988. Vol. 81. P. 262—273.
- Jönsson A. M., Appelberg G., Harding S., Barring L. Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus* // *Glob. Change Biol.* 2009. Vol. 15. P. 486—499.
- Jönsson A. M., Harding S., Barring L., Ravn H. P. Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden // *Agric. Forest Meteorol.* 2007. Vol. 146. P. 70—81.
- Jump A. S., Hunt J. M., Peñuelas J. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica* // *Glob. Change Biol.* 2006. Vol. 12. P. 2163—2174.
- Kariya H. Effect of temperature on the development and the mortality of the southern green stink bug, *Nezara viridula* and the oriental green stink bug, *N. antennata* // *Jap. J. Appl. Ent. Zool.* 196. Vol. 15. P. 191—196.
- Kato H. Statistical method for separating urban effect trends from observed temperature data and its application to Japanese temperature records // *J. Meteorol. Soc. Jap.* 1996. Vol. 74. P. 639—653.
- Kavar T., Pavlovčić P., Sušnik S., Meglič V., Virant-Doberlet M. Genetic differentiation of geographically separated populations of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) // *Bull. Ent. Res.* 2006. Vol. 96. P. 117—128.
- Kirby P., Stewart A. J. A., Wilson M. R. True bugs, leaf- and planthoppers, and their allies // *Hawksworth D. L. (ed.). The changing wildlife of Great Britain and Ireland.* London: Taylor & Francis, 2001. P. 262—299. (Systematics Association Special Volume Series, 62).

- Kiritani K. Distribution and abundance of the southern green stink bug, *Nezara viridula* // Proc. of the Symposium on Rice Insects. Tokyo: Tropical Agricultural Research Center, 1971. P. 235—248.
- Kiritani K. Predicting impact of global warming on population dynamics and distribution of arthropods in Japan // *Popul. Ecol.* 2006. Vol. 48. P. 5—12.
- Kiritani K. The impact of global warming and land-use change on the pest status of rice and fruit bugs (Heteroptera) in Japan // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol. 13. P. 1586—1595.
- Kiritani K. Impacts of global warming on *Nezara viridula* and its native congeneric species. *J. Asia-Pacific Ent.* 2011. Vol. 14. P. 221—226.
- Kiritani K., Hokyo N., Kimura K. Differential winter mortality relative to sex in the population of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (Pentatomidae, Hemiptera) // *Jap. J. Appl. Ent. Zool.* 1962. Vol. 6. P. 242—246.
- Kiritani K., Hokyo N., Kimura K. Factors affecting the winter mortality in the southern green stink bug, *Nezara viridula* L. // *Ann. Soc. Ent. France. Nouvelle Série.* 1966. Vol. 2. P. 199—207. (*Sunn Pest Memoirs.* Vol. 9).
- Kiritani K., Hokyo N., Yukawa J. Co-existence of the two related stink bugs *Nezara viridula* and *N. antennata* under natural conditions // *Res. Popul. Ecol.* 1963. Vol. 5. P. 11—22.
- Klapwijk M. J., Gröbler B. C., Ward K., Wheeler D., Lewis O. T. Influence of experimental warming and shading on host—parasitoid synchrony // *Glob. Change Biol.* 2010. Vol. 16. P. 102—112.
- Lange H., Økland B., Krokene P. To be or twice to be? The life cycle development of the spruce bark beetle under climate change // Minai A. A., Braha D., Bar-Yam Y. (eds). *Unifying themes in complex systems. Part 2.* Berlin: Springer Verlag, 2010. P. 251—258. (*Proc. of the 6th International Conference on Complex Systems*).
- Leather S. R., Walters K. F. A., Bale J. S. *The ecology of insect overwintering.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. 255 p.
- Linderholm H. W. Growing season changes in the last century // *Agric. Forest Meteorol.* 2006. Vol. 137. P. 1—14.
- Logan J. A., Régnière J., Powell J. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics // *Frontiers Ecol. Environ.* 2003. Vol. 1. P. 130—137.
- Maistrello L., Lombroso L., Pedroni E., Reggiani A., Vanin S. Summer raids of *Arocatus melanocephalus* (Heteroptera, Lygaeidae) in urban buildings in Northern Italy: Is climate change to blame? // *J. Thermal Biol.* 2006. Vol. 31. P. 594—598.
- Malcolm J. R., Liu C., Nelson R. P., Hansen L., Hannah L. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots // *Conserv. Biol.* 2006. Vol. 20. P. 538—548.
- Martín-Vertedor D., Ferrero-García J. J., Torres-Vila L. M. Global warming affects phenology and voltinism of *Lobesia botrana* in Spain // *Agric. Forest Ent.* 2010. Vol. 12. P. 169—176.
- Masters G. J., Brown V. K., Clarke I. P., Whittaker J. B., Hollier J. A. Direct and indirect effects of climate change on insect herbivores: Auchenorrhyncha (Homoptera) // *Ecol. Ent.* 1998. Vol. 23. P. 45—52.
- Meiri S., Guy D., Dayan T., Simberloff D. Global change and carnivore body size: data are stasis // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2009. Vol. 18. P. 240—247.
- Menzel A. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996 // *Intern. J. Biometeorol.* 2000. Vol. 44. P. 76—81.
- Menzel A., Dose V. Analysis of long-term time series of the beginning of flowering by Bayesian function estimation // *Meteorol. Zeitschrift.* 2005. Vol. 14. P. 429—434.
- Menzel A., Sparks T. H., Estrella N. and 31 other authors. European phenological response to climate change matches the warming pattern // *Glob. Change Biol.* 2006. Vol. 12. P. 1969—1976.
- Mikkola K. Population trends of Finnish Lepidoptera during 1961—1996 // *Ent. Fenn.* 1997. Vol. 3. P. 121—143.
- Miles J. E., Bale J. S., Hodkinson I. D. Effects of temperature elevation on the population dynamics of the upland heather psyllid *Strophingia ericae* (Curtis) (Homoptera: Psylloidea) // *Glob. Change Biol.* 2003. Vol. 3. P. 291—297.

- Moise E. R. D., Henry H. A. L. Like moths to a street lamp: Exaggerated animal densities in plot-level global change field experiments // *Oikos*. 2010. Vol. 119. P. 791—795.
- Møller A. P., Rubolini D., Lehikoinen E. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2008. Vol. 105. P. 16 195—16 200.
- Musolin D. L. Insects in a warmer world: Ecological, physiological and life-history responses of true bugs (Heteroptera) to climate change // *Glob. Change Biol*. 2007. Vol. 13. P. 1565—1585.
- Musolin D. L., Fujisaki K. Changes in ranges: Trends in distribution of true bugs (Heteroptera) under conditions of the current climate warming // *Russ. Ent. J*. 2006. Vol. 15. P. 175—179.
- Musolin D. L., Numata H. Photoperiodic and temperature control of diapause induction and colour change in the southern green stink bug *Nezara viridula* // *Physiol. Ent.* 2003a. Vol. 28. P. 65—74.
- Musolin D. L., Numata H. Timing of diapause induction and its life-history consequences in *Nezara viridula*: is it costly to expand the distribution range? // *Ecol. Ent.* 2003b. Vol. 28. P. 694—703.
- Musolin D. L., Tougou D., Fujisaki K. Too hot to handle? Phenological and life-history responses to simulated climate change of the southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) // *Glob. Change Biol*. 2010. Vol. 16. P. 73—87.
- Musolin D. L., Tsytsulina K., Ito K. Photoperiodic and temperature control of reproductive diapause induction in the predatory bug *Orius strigicollis* (Heteroptera: Anthracoridae) and its implications for biological control // *Biol. Control*. 2004. Vol. 31. P. 91—98.
- Nakata M. Control of the fall webworm, *Hyphantria cunea* Drury, in Japan // *Shokubutsuboueki Shiryokan Shiryo*. 1996. Vol. 9. P. 1—93. (in Japanese).
- Nau B. S. Range-changes in some species of Hemiptera—Heteroptera in Bedfordshire // *Ent. Mon. Mag.* 1997. Vol. 133. P. 261—262.
- Nau B. S., Brooke S. E. The contrasting range expansion of two species of *Deraeocoris* (Hemiptera—Heteroptera: Miridae) in south-east England // *British J. Ent. Nat. Hist.* 2003. Vol. 16. P. 44—45.
- Newman J. A. Climate change and the fate of cereal aphids in Southern Britain // *Glob. Change Biol*. 2005. Vol. 11. P. 940—944.
- Nonaka K., Nagai K. Studies on the biology of pentatomids and their control. 6. Developmental rate of the southern green stink bug // *Proc. Assoc. Plant Protection Kyushu*. 1978. Vol. 24. P. 80—81. (in Japanese).
- Ohira Y. Outbreak of the stink bugs attacking fruit trees in 2002 // *Shokubutsu Boeki [Plant Protection]*. 2003. Vol. 57. P. 164—168. (in Japanese).
- Oho N., Kiritani K. Bionomics and control of the southern green stink bug // *Shokubutsu Boeki [Plant Protection]*. 1960. Vol. 14. P. 237—241. (in Japanese).
- Panizzi A. R., McPherson J. E., James D. G., Javahery M., McPherson R. M. Stink bugs (Pentatomidae) // Schaefer C. W., Panizzi A. R. (eds). *Heteroptera of economic importance*. Boca Raton: CRC Press, 2000. P. 421—474.
- Parmesan C. Detection of range shifts: General methodological issues and case studies using butterflies // Walter G.-R., Burga C. A., Edwards P. J. (eds). «Fingerprints» of climate change: Adapted behaviour and shifting species ranges. New York: Kluwer Acad. / Plenum Publ., 2001. P. 57—76.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Ann. Rev. Ecol., Evol., Syst.* 2006. Vol. 37. P. 637—669.
- Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming // *Glob. Change Biol*. 2007. Vol. 13. P. 1860—1872.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C. and 10 other authors. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming // *Nature*. 1999. Vol. 399. P. 579—583.
- Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 37—42.
- Parry M. L. The potential impact on agriculture of the 'greenhouse effect' // Bennett R. M. *The 'greenhouse effect' and UK agriculture*. Reading, the UK: Centre for Agricultural Strategy, 1989. P. 27—46. (CAS Paper 19).

- Peng S., Huang J., Sheehy J. E., Laza R. C., Visperas R. M., Zhong X., Centeno G. S., Khush G. S., Cassman K. G. Rice yields decline with higher night temperature from global warming // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2004. Vol. 101. P. 9971—9975.
- Pollard E., Moss D., Yates T. J. Population trends of common British butterflies at monitored sites // *J. Appl. Ecol.* 1995. Vol. 32. P. 9—16.
- Pöyry J., Luoto M., Heikkinen R. K., Kuussaari M., Saarinen K. Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies // *Glob. Change Biol.* 2009. Vol. 15. P. 732—743.
- Rabitsch W. Alien true bugs of Europe (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) // *Zootaxa*. 2008a. N 1827. P. 1—44.
- Rabitsch W. The times they are a-changin': Driving forces of recent additions to the Heteroptera fauna of Austria // Grozeva S., Simov N. (eds). *Advances in Heteroptera research (Festschrift in honour of 80th anniversary of Michail Josifov)*. Sofia; Moscow: Pensoft Publ., 2008b. P. 309—326.
- Reemer M., van Helsdingen P. J., Kleukers R. M. J. C. (eds). *Changes in ranges: Invertebrates on the move*. Leiden: European Invertebrate Survey, 2003. 137 p. (Proc. 13th Intern. Colloquium of the European Invertebrate Survey. Leiden, 2—5 September 2001).
- Rider D. A. Family Pentatomidae Leach, 1815 // Aukema B., Rieger C. (eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic region*. Vol. 5. Pentatomomorpha II. Wageningen, The Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 2006. P. 233—414.
- Root T. L., Price J. T., Hall K. R., Schneider S. H., Rosenzweig C., Pounds J. A. Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 57—60.
- Rosenzweig C., Karoly D., Vicarelli M. and 11 other authors. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change // *Nature*. 2008. Vol. 453. P. 353—357.
- Roth S., Masters G. Effects of climate change on the Heteropteran community in calcareous grasslands. British Ecological Society Grant Report Database, 2000 [<http://www.britishecologicalsociety.org/grants/reports/archives.php>]
- Roy D. B., Rothery P., Moss D., Pollard E., Thomas J. A. Butterfly numbers and weather: Predicting historical trends in abundance and the future effects of climate change // *J. Animal Ecol.* 2001. Vol. 70. P. 201—217.
- Roy D. B., Sparks T. H. Phenology of British butterflies and climate change // *Glob. Change Biol.* 2000. Vol. 6. P. 407—416.
- Sameshima (Samejima) T. Infestation and damage caused by the southern green stink bug // *Shokubutsu Boeki [Plant Protection]*. 1960. Vol. 14. P. 242—246. (in Japanese).
- Saulich A. H., Musolin D. L. Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera) // *Eur. J. Ent.* 1996. Vol. 93. P. 507—518.
- Schwartz M. W., Iverson L. R., Prasad A. M., Matthews S. N., O'Connell R. J. Predicting extinctions as a result of climate change // *Ecology*. 2006. Vol. 87. P. 1611—1615.
- Schweiger O., Settele J., Kudrna O., Klotz S., Kühn I. Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species // *Ecology*. 2008. Vol. 89. P. 3472—3479.
- Scudder G. G. E., Foottit R. G. Alien true bugs (Hemiptera: Heteroptera) in Canada: Composition and adaptations // *Can. Ent.* 2006. Vol. 138. P. 24—51.
- Shardlow M. E. A., Taylor R. Is the Southern Green Shield Bug, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) another species colonising Britain due to climate change? // *Brit. J. Ent. Nat. Hist.* 2004. Vol. 17. P. 143—146.
- Sherry R. A., Zhou X., Gu S., Arnone III J. A., Schimel D. S., Verburg P. S., Wallace L. L., Luo Y. Divergence of reproductive phenology under climate warming // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. Vol. 104. P. 198—202.
- Shoo L. P., Williams S. E., Hero J. M. Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? // *Austr. Ecol.* 2006. Vol. 31. P. 22—29.
- Skirvin D., Perry J., Harrington R. The effect of climate change on an aphid—coccinellid interaction // *Glob. Change Biol.* 1997. Vol. 3. P. 1—11.

- Smith R. M., Baker R. H. A., Malumphy C. P., Hockland S., Hammon R. P., Ostojá-Starzewski J. C., Collins D. W. Recent non-native invertebrate plant pest establishments in Great Britain: origins, pathways, and trends // *Agric. Forest Ent.* 2007. Vol. 9. P. 307—326.
- Southwood T. R. E., Henderson P. A., Woivod I. P. Stability and changes over 67 years — the community of Heteroptera as caught in a light-trap at Rothamsted, UK // *Eur. J. Ent.* 2003. Vol. 100. P. 557—561.
- Southwood T. R. E., Leston D. Land and water bugs of the British Isles. London: Frederick Warne and Co., 1959. 436 p.
- Sparks T. H., Huber K., Dennis R. L. H. Complex phenological responses to climate warming trends? Lessons from history // *Eur. J. Entomol.* 2006. Vol. 103. P. 379—386.
- Sparks T. H., Menzel A. Observed changes in seasons: an overview // *Intern. J. Climatol.* 2002. Vol. 22. P. 1715—1725.
- Stefanescu C., Penuelas J., Filella I. Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin // *Glob. Change Biol.* 2003. Vol. 9. P. 1494—1506.
- Strathdee A. T., Bale J. S., Block W. C., Coulson S. J., Hodgkinson I. D., Webb N. R. Effects of temperature elevation on a field population of *Acyrtosiphon svalbardicum* (Hemiptera: Aphididae) on Spitsbergen // *Oecologia.* 1993. Vol. 96. P. 457—465.
- Takeda K., Musolin D. L., Fujisaki K. Dissecting insect responses to climate warming: Overwintering and post-diapause performance in the southern green stink bug, *Nezara viridula*, under simulated climate-change conditions // *Physiol. Ent.* 2010. Vol. 35. P. 343—353.
- Teplitsky C., Mills J. A., Alho J. S., Yarrall J. W., Merilä J. Bergmann's rule and climate change revisited: Disentangling environmental and genetic responses in a wild bird population // *Proc. Natnl. Acad. Sci. USA.* 2008. Vol. 105. P. 13 492—13 496.
- Thomas C. D. Climate, climate change and range boundaries // *Diversity and Distributions.* 2010. Vol. 16. P. 488—495.
- Thomas C. D., Franco A. M. A., Hill J. K. Range retractions and extinction in the face of climate warming // *Trends Ecol. Evol.* 2006. Vol. 21. P. 415—416.
- Tixier G., Wilson K. P., Williams D. D. Exploration of the influence of global warming on the chironomid community in a manipulated shallow groundwater system // *Hydrobiol.* 2009. Vol. 624. P. 13—27.
- Todd J. W. Ecology and behavior of *Nezara viridula* // *Ann. Rev. Ent.* 1989. Vol. 34. P. 273—292.
- Tomokuni M., Yasunaga T., Takai M., Yamashita I., Kawamura M., Kawasawa T. A field guide to Japanese bugs: Terrestrial heteropterans. Tokyo: Zenkoku Nosen Kyoiku Kyokai, 1993. 384 p. (in Japanese).
- Tougou D., Musolin D. L., Fujisaki K. Some like it hot! Rapid climate change promotes changes in distribution ranges of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* in Japan // *Ent. Exp. Appl.* 2009. Vol. 130. P. 249—258.
- Tryjanowski P., Sparks T., Rybacki M., Berger L. Is body size of the water frog *Rana esculenta* complex responding to climate change? *Naturwissenschaften.* 2006. Vol. 93. P. 110—113.
- van Asch M., Visser M. E. Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony // *Ann. Rev. Ent.* 2007. Vol. 52. P. 37—55.
- Verbeek K. (ed.). De Toestand van het Klimaat in Nederland 2003. De Bilt: Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, 2003. 32 p. (in Dutch).
- Villalpando S. N., Williams R. S., Norby R. J. Elevated air temperature alters an old-field insect community in a multifactor climate change experiment // *Glob. Change Biol.* 2009. Vol. 15. P. 930—942.
- Visser M. E., Both C. Shifts in phenology due to global climate change: The need for a yardstick // *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* 2005. Vol. 272, N 1581. P. 2561—2569.
- Visser M. E., Holleman L. J. M., Gienapp P. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird // *Oecologia.* 2006. Vol. 147. P. 164—172.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. Eco-

- logical responses to recent climate change // *Nature*. 2002. Vol. 416. P. 389—395.
- Walther G.-R., Roques A., Hulme P. E. and 26 other authors. Alien species in a warmer world: Risks and opportunities // *Trends in Ecol. Evol.* 2009. Vol. 24. P. 686—693.
- Ward N. L., Masters G. J. Linking climate change and species invasion: An illustration using insect herbivores // *Glob. Change Biol.* 2007. Vol 13. 1605—1615.
- Warren M. S. The conservation of British butterflies // Dennis R. L. H. (ed.). *The Ecology of Butterflies in Britain*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press, 1992. P. 246—274.
- Whittaker J. B., Tribe N. P. Predicting numbers of an insect (*Neophilaenus lineatus*: Homoptera) in a changing climate // *J. Anim. Ecol.* 1998. Vol. 67. P. 987—991.
- Woiwod I. P., Harrington R. Flying in the face of change // Leigh R. A., Johnson A. E. (eds). *The Rothamsted Insect Survey. Long term research in agricultural and ecological sciences*. Wallingford (UK): CABI, 1994. P. 321—342.
- Yamamura K., Kiritani K. A simple method to estimate the potential increase in the number of generations under global warming in temperate zone // *Appl. Ent. Zool.* 1998. Vol. 33. P. 289—298.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S., Wright J., Thorne C. J. R., du Feu R. Recent changes in body weight and wing length among some British passerine birds // *Oikos*. 2006. Vol. 112. P. 91—101.
- Yukawa J., Kiritani K. Polymorphism in the southern green stink bug // *Pacific Insects*. 1965. Vol. 7. P. 639—642.
- Yukawa J., Kiritani K., Gyoutoku N., Uechi N., Yamaguchi D., Kamitani S. Distribution range shift of two allied species, *Nezara viridula* and *N. antennata* (Hemiptera: Pentatomidae), in Japan, possibly due to global warming // *Appl. Ent. Zool.* 2007. Vol. 42. P. 205—215.

Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет
имени С. М. Кирова и
Санкт-Петербургский государственный
университет.

Поступила 5 VIII 2011.

SUMMARY

Climate change (and first of all rising temperature) is currently considered one of the most serious global challenges facing mankind. Here we review diversity of insect responses to the current climate warming, with particular focus on true bugs (Heteroptera). Insects as ectotherms are bound to respond to the temperature change and different species respond differently depending on their physiological and ecological peculiarities, seasonal cycles, trophic interactions, etc. Insect responses to climate warming can be divided into six categories: changes in (1) ranges, (2) abundance, (3) phenology, (4) voltinism, (5) morphology, physiology, and behavior, and (6) relationships with other species and changes in the structure of communities. It is easier to notice and record changes in ranges and phenology than other responses. Range shifts have been reported more often in Lepidoptera and Odonata than in other insect orders. We briefly outline the history and eco-physiological background of the recent range limit change in the Southern green stink bug *Nezara viridula* (Heteroptera, Pentatomidae) in central Japan. Range expansion in individual species can lead to enrichment of local faunas, especially at high latitudes. Phenological changes include not only advances in development in spring but also shifts in phenology later in the season. The phenophases related to the end of the active season usually shift to the later dates, thus making longer the period of active development. This might have both positive and negative consequences for the species and populations. Similarly to any other responses, the tendencies in phenological changes might differ among species and climatic zones. The proven cases of change in voltinism are rare, but such examples do exist. Application of models

based on thermal parameters of development suggests that a 2 °C warming will result in increased number of annual generations in many species from different arthropod taxa (up to three or four additional generations in Thysanoptera, Aphidoidea and Acarina). The warming-mediated changes in physiology, morphology or behavior are difficult to detect and prove, first of all because of the absence of reliable data for comparison. Nevertheless, there are examples of changes in photoperiodic responses of diapause induction and behavioral responses related to search of shelters for summer diapause (aestivation). Because individual species do not exist in isolation in the wild and direction, magnitude, and strength of responses to climate change differ in different species even in response to the same environmental changes, it is expected that in many cases the current stable relationships between species will be affected. Thus, inequality in range shifts in insects and their host plants might lead to disruptions of trophic interactions close to the species' range limits. Studies that cover responses to the climate warming of more than one interrelated species or whole communities are extremely rare. The loss of synchrony in seasonal development of community members might indicate inability of the higher trophic levels to fully adapt to climate warming or an attempt of the lower trophic level to escape from the pressure of the higher trophic levels. It is generally supposed that many insect species in the Temperate Climate Zone will benefit in one or another way from the current climate warming. However, there is some experimental evidence of an opposite or at least much more complex response and for some species or populations the influence of the warming might be deleterious. It is suggested that species or populations from the cold or temperate climate have enough phenotypic plasticity to survive under the conditions of climate warming, whereas species and populations, which already suffer from the stress under seasonal temperature extremes in the warmer regions, might have limited "space for manoeuvre", because the current temperatures are close to their upper thermal limits. Without genetic changes, even moderate warming will put these species or populations under serious physiological stress. The accumulated data suggest that the responses to the climate warming of insects and biota as a whole will be complex and different depending on the rate of warming, ecological peculiarities of species and regions. Even within one species or population, different physiological responses will differ in their nature, direction, and magnitude, particularly, in different seasons. Thus, for example, the warming might have a negative effect on nymphal development in a hot season, but accelerate growth and development in a colder season and/or ensure milder and more favorable conditions for overwintering of adults. All these will affect population dynamics of particular species and relationships among different members of ecosystems. We should keep in mind that (1) not only individual but almost all species of insects will be affected, (2) temperature is not the only changing component of the climatic system and (3) responses will be different in different seasons. Host plants, phytophagous insects, their competitors, symbionts, predators, parasites and pathogens will not only respond individually to climate changes, but also individual responses will further affect other responses making reliable prediction extremely complicated. Responses are expected to (1) be species- or population-specific, (2) concern basically all aspects of organism/species biology and ecology (individual physiology, population structure, abundance, local adaptations, phenology, voltinism, and distribution), and (3) have scales ranging from an undetectable cell level to major distribution range shifts or regional extinctions. The scale of insect responses will depend on the extent and rate of the climate warming. Slight to moderate warming might cause responses only in limited number of species with more flexible life cycles, whereas substantial temperature increase might do so in a greater number of different species and ecological groups.