

Зоологические исследования

УДК 595.78(470.51)(045)

Д.А. Адаховский

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ И СТРУКТУРЫ АРЕАЛОВ ДНЕВНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA, PAPILIONOIDEA) НА ТЕРРИТОРИИ УДМУРТИИ

В статье проводится анализ зонально-ландшафтного распределения и структуры ареалов дневных чешуекрылых на территории Удмуртской Республики. Зональные показатели динамики видового богатства чешуекрылых на территории региона имеют следующий вид: южная тайга – 100 видов, подтайга в целом – 122 вида, в том числе северная полоса подтайги – 107 видов, южная полоса подтайги – 119 видов. В основе зонального тренда лежит заметное участие в региональной фауне краеареальных представителей. Общие показатели численного участия структурно-ареалографических групп в составе фауны имеют следующий вид: в регионе располагаются в пределах генерализированной части ареала – 46 видов; близ периферии ареала – 22 вида; на границе ареала – 42 вида; на периферии ареала – 13 видов. Основную долю чешуекрылых, находящихся в маргинальных частях своих ареалов составляют южные по происхождению суббореальные (степные и неморальные) и суббореально-субтропические представители (72 вида). Существенно меньше доля таких видов среди северных географических групп – гипоарктической и бореальной (16 видов). Важнейшими биохорологическими единицами, определяющими условия распространения и локализации булавоусых являются возвышенности, боровые ландшафты на песках, а также долины крупных и средних рек южной части региона.

Ключевые слова: дневные чешуекрылые, Удмуртия, зонально-ландшафтное распределение, структура ареалов.

DOI: 10.35634/2412-9518-2021-31-3-250-262

Вопросы, связанные с установлением характера распространения и размещения организмов и их совокупностей, остаются актуальными и рассматриваются в рамках биогеографических и экологических исследований. Это связано с востребованностью сведений о характере и закономерностях размещения биоты и её компонентов в рамках работ по изучению и охране биоразнообразия, таксономическом и экологическом картографировании, биогеографическом районировании, установлении структуры видового населения. Общепризнанной является значимость хорологического подхода при всестороннем изучении биоты и её элементов, позволяющего синтезировать комплекс специфичных исторических и экологических аспектов, интерпретируя возможности и условия распространения организмов в рамках параметров географической, ландшафтной и биоценотической среды.

Хорологический анализ биоты в общем смысле состоит в оценке географических особенностей распространения входящих в её состав элементов путём их ареалографического анализа. С другой стороны, можно рассматривать особенности распределения организмов и их совокупностей в рамках ландшафтно-зональной неоднородности конкретных территорий. Данный подход может быть положен в основу структурно-ареалографического анализа, рассматривающего особенности хорологии видов с позиций ареалогии.

Несмотря на современный прогресс биогеографии в целом, положение дел в ареалогии как разделе, связанном с большим спектром вопросов установления и концептуального осмысления феноменологии географического распространения организмов, в том числе касающихся их распределения в пределах занятой территории, а также структуры и принципов проведения границ ареалов видов во многом остаются открытыми [1; 2].

В полной мере всё вышесказанное применимо и по отношению к такой наиболее изученной группе беспозвоночных России, как булавоусые чешуекрылые. К настоящему времени опубликовано несколько современных сводок по фауне дневных чешуекрылых территории нашей страны [3-7], однако исследования группы во многих регионах ещё находятся на стадии инвентаризационных работ, что во многом сдерживает получение объективных данных по детализации ареалов и картине распространения видов в целом. Этим обуславливаются и ограниченная представленность региональных и макрорегиональных карт размещения видов [8-10], а также возможности использования булавоусых

при зоогеографическом районировании [11-13]. Ярким примером реализации макрорегионального картографического подхода в изучении булавоусых является зарубежный опыт [14; 15], позволяющий активно использовать хорологические материалы в разнообразных прикладных целях, в первую очередь связанных с вопросами комплексной охраны и оценками рисков существования представителей группы [16; 17].

В Удмуртии дневные чешуекрылые – также одна из наиболее изученных групп беспозвоночных, что отражено в целом ряде наших работ обобщающего плана, посвященных региональной фауне, зоогеографии, экологии и вопросам их охраны [18-21]. Целью данной статьи является характеристика особенностей распространения чешуекрылых на фоне ландшафтной и зональной неоднородности территории региона, а также анализ структуры ареалов видов.

Материалы и методы исследований

В основу работы положены результаты многолетних фаунистических исследований булавоусых чешуекрылых Удмуртии, полученные более чем за тридцатилетний период, на протяжении которого автором с привлечением данных энтомологов-любителей В.С. Окулова (г. Ижевск) и С.К. Селзнёва (г. Глазов) проведены сборы и исследования населения чешуекрылых в 181 пункте, в совокупности охватывающие все административные районы республики. В зависимости от степени полноты изучения населения булавоусых точки сбора материалов подразделялись на пункты разового изучения (проб фауны) – всего 115, периодического изучения – 58 и постоянного мониторинга – 8.

При планировании и проведении фаунистических работ на территории региона большое внимание уделялось учёту ландшафтной и зональной структуры его территории. В частности, распределение точек сбора материала преследовало цель наиболее полного выявления видового состава чешуекрылых в рамках конкретных фаун, синонимичных понятию конкретных флор, как совокупностей видов в рамках однородных по своим условиям и характеристикам флористических выделов различного объёма [22; 23]. В наших исследованиях под конкретными фаунами понимались фауны булавоусых чешуекрылых индивидуальных ландшафтов, представляющих собой низшие иерархические единицы геосистем регионального уровня [24], выделенных в рамках ландшафтного районирования территории Удмуртии [25]. Целесообразность использования индивидуальных ландшафтов основывается на однородности их геологического субстрата, орографии, почвенного и растительного покрова, а также уровня и характера антропогенной трансформации. Указанное, как и отсутствие в их пределах ландшафтных рубежей, позволяет рассматривать ландшафты этого уровня в качестве выделов, которым пространственно соответствуют элементарные фауны (элементарные зоохороны по О.Л. Крыжановскому [26]), подверженные в том числе процедуре районирования. Признано, что учёт ландшафтно-зональных особенностей территорий наиболее важен при выделении зоохоронов низшего уровня [27].

Всего с высокой степенью полноты было установлено видовое богатство чешуекрылых 26 индивидуальных ландшафтов (из 39) в составе всех 11 физико-географических районов Удмуртской Республики (далее УР). В зональном отношении распределение пунктов изучения чешуекрылых имеет следующий вид: южная тайга – 32, подтайга – 149, в том числе северная полоса подтайги – 58, южная полоса подтайги – 91. Возрастание хорологической дробности фаунистических работ в южной части Удмуртии связано с ростом разнообразия группы, увеличением биоценотической неоднородности и комплексности территории, обусловленной ландшафтными факторами, антропогенной трансформацией растительности, а также усложнением типологической и индивидуальной ландшафтной картины в целом.

Итогом данного направления исследований стал объёмный массив материалов и картографических данных, позволяющий, с учётом информации по биотопическим и трофическим связям, достаточно объективно установить характер зонального и ландшафтного размещения видов по территории региона. Важное значение придавалось также оценке современной динамики и тенденций распространения булавоусых по территории УР, Вятско-Камского междуречья (далее ВКМ) и востока лесной зоны в целом [10; 28].

При установлении структуры ареалов булавоусых Удмуртии мы опирались на представления К.Б. Городкова [29] о системе краевых образований в топографии видов. При анализе макромасштабной хорологии булавоусых использовались важнейшие общероссийские сводки по их распространению [5; 7], а также региональные работы, в первую очередь касающиеся близких в секторном отношении территорий северо-востока европейской части России [10; 30] и лесостепного Заволжья [31; 32].

На основании схемы ботанико-географического районирования европейской части России, территория УР входит в состав Камско-Печёрско-Западносибирской таёжной провинции Евразийской таёжной области [33], примыкая с юга к Восточно-европейской лесостепной провинции Европейской степной области (по субширотному отрезку р. Камы от впадения р. Белой). В отношении характера зональной растительности территория УР относится к югу лесной зоны [34] в составе подзон южной тайги и подтайги. Основу растительности южной тайги составляют приуральские темнохвойные (еловые, елово-пихтовые местами с липой) мелкотравные бореальные, неморально-травяные широко-травные и широко-травно-крупнотравные леса с участием сибирского высокотравья и папоротников. Подтаёжная коренная зональная растительность более разнообразна и образована приуральскими неморально-травяными хвойно-широколиственными (липово-елово-пихтовыми, широколиственно-пихтово-еловыми) лесами. В силу данного фактора она объективно подразделяется на северную (сложные еловые леса) и южную (хвойно-широколиственные леса) полосы. Растительность последней имеет выраженные неморальные и отчасти лесостепные черты. В целом же характерной особенностью хвойных лесных сообществ региона является обогащённость их широколиственными породами и неморальной группой растений в целом [35].

Более частный и конкретный характер имеют схемы ботанико-географического районирования Удмуртии, предложенные учёными региона [36; 37]. Достаточно однозначно мнение авторов в отношении специфики растительности юго-восточной части республики, характеризующейся низкой облесённостью и ярким проявлением процессов остепнения. Анализ условий локализации реликтовых элементов различного возраста во флоре Удмуртии показывает, что характерной чертой региональной флоры является длительный период её формирования, что в связи с внеледниковым положением территории ВКМ способствовало её развитию в сторону обогащения [36]. Очевидно, повышенный уровень остепнения ландшафтов ВКМ (в особенности юго-востока республики), сложившийся на основании исторических, зональных и антропогенных процессов и условий, должен рассматриваться более комплексно, подчёркивая особый статус данной территории, сравнимый с широко известными островными и кластерными лесостепными ландшафтами Предуралья (Красноуфимская, Мясогутовская и Кунгурская лесостепи) [38]. В этом находит отражение и единство процессов ценогенеза биоты Урала с прилегающими с запада и востока равнинными территориями, накладывающее отпечаток на явления, связанные с зональностью фитоценозов [39; 40].

Заметным компонентом лесной растительности региона, во многом определяющим специфические особенности природы региона, выступают олиготрофные сосновые леса на песчаных почвообразующих породах. Территориально и экологически боры тесно связаны с древнеаллювиальными надпойменно-террасовыми отложениями долин рек и водораздельными эоловыми массивами. Диагностическим признаком сосновых лесов УР и ВКМ в целом является постоянное участие в их составе южноборовых, лесостепных и степных видов. По этим чертам боры региона могут быть отнесены к гемибореальным лесным сообществам [41; 42].

Большое значение при оценке внутрорегиональных условий распространения организмов имеет учёт ландшафтной структуры территории, в частности выделение структур, способствующих локализации, консервации и продвижению биотических элементов в современных и исторических условиях. В соответствии с современными представлениями, территория республики относится к ландшафтной области Высокого Заволжья, объединяющей закамско-заволжские эрозионно-пластовые возвышенные равнинные регионы лесной, лесостепной и степной зон [24]. Рельеф Удмуртии в целом характеризуется высокой расчленённостью, что отвечает его эрозионной зрелости и положению во внеледниковом секторе Русской равнины. На коренных склонах речных долин и уступах разновысотных поверхностей выравнивания возвышенностей широкое распространение получил склоновый тип местности, наиболее ярко проявляющийся в пределах тёплых румбов. Выраженная асимметрия северных и южных склонов является реликтовой, связанной с активизацией эрозионных, склоновых процессов в перигляциальных условиях при высокой интенсивности инсоляции [43]. В качестве базовых орографических элементов территории ВКМ выступают возвышенности и понижения – низины, низменности и равнины [44]. К наиболее крупным и оформленным относятся Верхнекамская, Красногорская, Тыловайско-Мултанская, Сарапульская и Можгинская возвышенности. К орографическим депрессиям относятся Чепецкая, Центрально-Удмуртская и Кырыкмасская низины, Кильмезская и Камско-Бельская низменности, Привятская равнина. Низменности служат местами распространения песчаных отложений эоловой и древнеаллювиальной аккумуляции. В соответствии со схемой типологического ландшафтного районирования

УР [25] в её пределах выделены следующие основные группы видов ландшафтов: возвышенные и низменные на коренных пермских породах различного происхождения, возвышенные и низменные на песчаных отложениях, долинные.

Результаты и их обсуждение

Общее количество булавоусых чешуекрылых, приводимых для территории Удмуртии за весь период изучения её фауны, составляет 137 видов [45]. Из них 123 вида образуют стабильный компонент фауны, образуя устойчивые во времени и пространстве популяционные группировки. Ареалографическая структура фауны чешуекрылых, опирающаяся на специфику широтно-зонального распределения видов, образована участием представителей следующих комплексов: гипоарктический – 6 видов (4,9 % от состава фауны), бореальный – 7 видов (5,7 %), температурный – 25 видов (20,3 %), температурно-субтропический – 47 видов (38,2 %), суббореальный (включая суббореально-субтропический) – 33 вида (26,8 %), полизональный – 5 видов (4,1 %). Характерной чертой региональной фауны является повышенное участие южных по происхождению и распространению суббореальных видов, что даёт возможность её отнесения к группе южнолесных бореально-суббореальных [46]. В силу выраженного зонально-экологического и исторического обогащения всех биотических компонентов юга лесной зоны востока европейской части южными элементами, роль данной группы в составе региональной фауны высока и в целом имеет дифференциальный характер, подчеркиваемый спецификой ландшафтно-биотопической картины распределения видов. Основным региональным оптимумом для представителей данного комплекса является юго-восток территории Удмуртии, характеризующийся преобладанием широколиственных, лесостепных и остепнённо-луговых растительных сообществ. К базовым широтным комплексам булавоусых фауны относятся температурный и температурно-субтропический, образованные широкоареальными на протяжении умеренного и значительной доли субтропического пояса, видами. Большинство из них в условиях региона имеют экологический оптимум, входя в состав основных биотопических группировок – лесной, лугово-лесной и луговой.

К элементам с северным распространением относятся представители гипоарктического и бореального комплексов. Основной областью распространения гипоарктических видов являются южные тундры и лесотундры. В южной части своих равнинных ареалов (на территории лесной зоны и частично лесостепи) эти виды свойственны экстразональным биотопам верховых и переходных болот. Преимущественно северной половиной региона ограничено и распространение большинства представителей бореального комплекса чешуекрылых, ареалы которых занимают области тайги (равнинной и горной) с оптимумом в её центральной и северной частях.

На основании всего объёма собранного к настоящему времени материала специфика зонально-ландшафтного распространения дневных чешуекрылых на территории Удмуртии может быть представлена в следующем виде:

I. **Относительно равномерно распространённые по всей территории республики виды, с учётом их естественной биотопической приуроченности** (55): *Pyrgus malvae*, *P. serratulae*, *Carterocephalus palaemon*, *Thymelicus lineola*, *Ochlodes sylvanus*, *Papilio machaon*, *Leptidea sinapis*, *L. juvernica*, *Aporia crataegi*, *Pieris brassicae*, *P. napi*, *P. rapae*, *Pontia daplidice*, *Anthocharis cardamines*, *Colias hyale*, *Gonepteryx rhamni*, *Limenitis populi*, *Polygonia c-album*, *Nymphalis vaualbum*, *N. xanthomelas*, *N. antiopa*, *Aglais urticae*, *A. io*, *Vanessa atalanta*, *V. cardui*, *Arashnia levana*, *Melitaea athalia*, *M. britomartis*, *Argynnis paphia*, *Fabriciana adippe*, *Speyeria aglaja*, *Brenthis ino*, *Issoria lathonia*, *Boloria euphrosyne*, *B. dia*, *Lasiommata maera*, *Coenonympha glycerion*, *Maniola jurtina*, *Hyponephele lycaon*, *Aphanthopus huperanthus*, *Thecla betulae*, *Satyrium pruni*, *S. w-album*, *Lycaena phlaeas*, *L. virgaureae*, *L. hippothoe*, *Cupido argiades*, *C. alcetas*, *Celastrina argiolus*, *Plebejus argus*, *Eumedonia eumedon*, *Aricia artaxerxes*, *Cyaniris semiargus*, *Polyommatus amandus*, *P. icarus*.

II. Виды, распространённые преимущественно или исключительно в центральной и южной частях Удмуртии, в пределах северной и южной подтайги (44 вида). На основании особенностей зонально-ландшафтных связей и уровня встречаемости представителей данной группы она может быть подразделена на следующие подгруппы:

1) **Виды, распространённые по всей территории республики, однако, тяготеющие к её южной и центральной частям и характеризующиеся спорадичностью размещения на севере региона, в первую очередь в южной тайге** (18): *Pyrgus alveus*, *Thymelicus sylvestris*, *Hesperia comma*, *Iphiclides podalirius*, *Euchloe ausonia*, *Apatura ilia*, *Limenitis camilla*, *Neptis sappho*, *Melitaea aurelia*,

M. phoebe, Argynnis laodice, Fabriciana niobe, Lopinga achine, Coenonympha pamphilus, Callophris rubi, Lycaena dispar, L. tityrus, Glaucopsyche alexis.

2) Виды, преимущественно ограниченные югом и юго-востоком республики (южная полоса подтайги), с изолированными местонахождениями в северной половине региона (в северной полосе подтайги и южной тайге) (7 видов): *Carcharodus floccifera, Muschampia tesselum, Coenonympha arcania, Melanargia russiae, Phengaris alcon, P. telejus, P. arion.*

3) Виды, распространённые в южной и юго-восточной части республики (южная полоса подтайги), а также в пределах боровых экосистем региона в северной подтайге (6 видов): *Colias myrmidone, Melitaea cinxia, M. didyma, Brenthis daphne, Lycaena alciphron, Plebejus idas.*

4) Виды, распространённые только в южной и юго-восточной части республики в пределах южной подтайги (9 видов): *Erynnis tages, Carcharodus alceae, Heteropterus morpheus, Erebia eathiope, Minois dryas, Favonius quercus, Satyrium spini, S. ilicis, Phengaris nausithous.*

5) Виды, ограниченные в распространении крайним югом республики и связанные с долинами крупных рек, Камы и Вятки (4 вида): *Zerynthia polyxena, Cupido minimus, Plebejus argyrognomon, Polyommatus daphnis.*

III. **Виды, распространённые исключительно в пределах области боровых экосистем региона** (3). На основании особенностей встречаемости и ландшафтных связей представителей данной группы она может быть подразделена на следующие подгруппы:

1) Распространённые пределы северной и южной подтайги (2 вида): *Parnassius apollo, Boloria selenis.*

2) Распространённые только в полосе северной подтайги (1 вид): *Coenonympha tullia.*

IV. **Виды, распространённые преимущественно или исключительно в северной части Удмуртии** (21). На основании особенностей встречаемости и ландшафтных связей представителей данной группы она может быть подразделена на следующие подгруппы:

1) Виды, распространённые по всей территории республики, с выраженной или повышенной спорадичностью в южной части региона (8 видов): *Carterocephalus silvicola, Driopa mnemosyne, Apatura iris, Euphydryas maturna, Melitaea diamina, Boloria selene, Pararge aegeria, Coenonympha hero.*

2) Виды, распространённые преимущественно в северной половине республики (в южной тайге и северной полосе подтайги республики) с локалитетами в её южной части (южная полоса подтайги) (10 видов): *Leptidea morsei, Colias palaeno, Boloria eunomia, B. titania, B. thore, B. aguilonaris, Lasiommata petropolitana, Erebia ligea, Lycaena helle, Agriades optilete,*

3) Виды, распространённые преимущественно в южной тайге и отчасти в северной полосе подтайги республики (2 вида): *Euphydryas intermedia, Aricia nicias.*

4) Виды, распространённые только в южной тайге республики (1 вид): *Erebia euryale.*

Таким образом, фауна булавоусых УР характеризуется сложной пространственной структурой, определяемой спецификой зонально-ландшафтного распределения видов. В качестве обобщающего показателя, отражающего неоднородность размещения булавоусых по территории региона, выступает зональный (подзонально-полосной) тренд видового состава группы, имеющий следующий характер: южная тайга – 100 видов, подтайга в целом – 122 вида, в том числе северная полоса подтайги – 107 видов, южная полоса подтайги – 119 видов.

В качестве показателей, отражающих закономерности внутрирегионального размещения видов, может быть использована характеристика их распространения в системе базовых структурных элементов ареалов, в частности прохождения в пределах региона границ и маргинальных зон ареалов. Структурно-ареалографический состав региональной фауны булавоусых приводится в табл.

Состав группы булавоусых, располагающихся в УР в пределах генерализированной части своего ареала вдали от периферии, образован следующими широкоареальными представителями температурного, температурно-субтропического и полизонального комплексов: *Pyrgus malvae, Carterocephalus palaemon, Thymelicus lineola, Hesperia comma, Ochloides sylvanus, Driopa mnemosyne, Papilio machaon, Leptidea sinapis L. juvernica, Aporia crataegi, Pieris brassicae, P. rapae, P. napi, Anthocharis cardamines, Goneteryx rhamni, Limenitis populi, Polygonia c-album, Nymphalis xanthomelas, Nymphalis antiopa, Aglais urticae, Araschnia levana, Euphydryas maturna, Melitaea athalia, Melitaea diamina, Argynnis paphia, Fabriciana adippe, Speyeria aglaja, Brenthis ino, Boloria euphrosyne, Coenonympha glycerion, Maniola jurtina, Aphantopus hyperantus, Satyrium pruni, Callophris rubi, Lycaena virgaureae, Lycaena hippothoe, Cupido argiades, Celastrina argiolus, Plebejus argus, P. idas, Eumedonia eumedon, Aricia*

artaxerxes, *Cyaniris semiargus*, *Polyommatus amandus*, *Polyommatus icarus*. К видам, демонстрирующим положительную динамику распространения по территории УР и лесной зоны востока европейской части, относятся *Papilio machaon* и, вероятно, *Leptidea juvernica*.

Структурно-ареологический состав фауны дневных чешуекрылых Удмуртии

Структурно-ареологические группы	Число видов	%
Виды, располагающиеся в пределах генерализированной части своего ареала вдали от периферии (границы)	46	37,4
Виды, располагающиеся в пределах генерализированной части своего ареала: вблизи от периферии (границы):		
– близ северной периферии;	16	
– близ южной периферии;	3	
– близ северной и южной периферии.	3	
Всего:	22	17,9
Виды, находящиеся на границе ареала:		
– на северной границе;	37	
– на южной границе.	5	
Всего:	42	34,1
Виды, область распространения которых в регионе располагается на периферии ареала:		
– на северной периферии (регулярные мигранты);	4	
– на южной периферии;	8	
– на восточной периферии.	1	
Всего:	13	10,6

Виды, располагающиеся в пределах генерализированной части своего ареала вблизи от периферии (границы), подразделены на следующие группы:

1. Виды, ареалы которых располагаются близ северной периферии (границы): *Pyrgus alveus*, *P. serratulae*, *Thymelicus sylvestris*, *Limenitis camilla*, *Nymphalis vaualbum*, *Aglais io*, *Issoria lathonia*, *Boloria dia*, *Lasiommata maera*, *Coenonympha pamphilus*, *Hyponphele lycaon*, *Thecla betulae*, *Satyrium w-album*, *Lycaena phlaeas*, *Cupido alcetas*, *Glaucopsyche alexis*. Группа объединяет суббореальные, суббореально-субтропические и температурно-субтропические виды, распространённые по всей территории УР и достаточно континуально ограниченные в северном направлении южной тайгой востока европейской части. К видам, демонстрирующим положительную динамику распространения на территории УР и лесной зоны востока европейской части, относятся: *Pyrgus alveus*, *P. serratulae*, *Thymelicus sylvestris*, *Limenitis camilla*, *Aglais io*, *Issoria lathonia*, *Boloria dia*, *Coenonympha pamphilus*, *Hyponphele lycaon*, *Lycaena dispar*, *Glaucopsyche alexis*.

2. Виды, ареалы которых располагаются близ южной периферии (границы): *Carterocephalus silvicola*, *Boloria selene*, а также, очевидно, *Leptidea morsei*. Первые два вида являются гипоаркто-температными, с оптимумами ареалов в пределах всей таёжной зоны, тяготеющими к северной и центральной частям ВКМ и ограниченные в южном направлении лесостепной зоной Заволжья. Нескольким особняком, очевидно, должна рассматриваться ареология *Leptidea morsei*, свойственного большей частью югу лесной зоны [7] с ограниченным количеством находок в лесостепи.

3. Виды, ареалы которых располагаются близ северной и южной периферии (границы): *Apatura iris*, *Pararge aegeria*, *Coenonympha hero*. Характер распространения данных чешуекрылых на востоке европейской части своеобразен и отличается зональной суженностью, будучи ограничен преимущественно югом лесной зоны, смешанными лесами и южной тайгой. Формирование картины ареалов данных видов судя по всему имеет климатическую и антропогенную обусловленность, проявляющуюся в продвижении неморального комплекса в таёжную зону при потеплениях и снижении его позиций на границе лесостепной зоны в современных условиях [47]. Так, современный оптимум ареала температурно-субтропического вида *Pararge aegeria* на востоке европейской части, по видимому, ограничен южной тайгой, что обуславливает низкий уровень встречаемости в регионах юга лесной зоны [48], включая подтайгу ВКМ, а также среднюю тайгу [10]. Напротив, в центре европейской части России и в лесостепном Предволжье вид находится в прогрессивном состоянии, ак-

тивно расселяясь и эвритописируя по разнообразным лесным угольям [49]. Вполне вероятно, что ареалографический статус вида на востоке европейской части впоследствии будет меняться.

Чешуекрылые, располагающиеся в регионе на границе ареала, могут быть подразделены на следующие группы с указанием в скобках периферийных областей распространения на территории УР.

1. Виды, располагающиеся на северной границе ареала: *Erynnis tages*, *Carcharodus alceae*, *Carcharodus floccifera* (северная подтайга и южная тайга), *Muschampia tessellum* (северная подтайга и южная тайга), *Heteropterus morpheus*, *Zerynthia polyxena*, *Parnassius apollo*, *Iphiclides podalirius* (северная подтайга и южная тайга), *Euchloe ausonia* (южная тайга), *Colias myrmidone* (боровые экосистемы северной подтайги), *Apatura ilia* (южная тайга), *Neptis sappho* (северная подтайга и южная тайга), *Melitaea britomartis* (южная тайга), *Melitaea aurelia* (южная тайга), *M. cinxia* (боровые экосистемы северной подтайги) *M. didyma* (боровые экосистемы северной подтайги), *M. phoebe* (боровые экосистемы северной подтайги и южная тайга), *Argynnis laodice* (южная тайга), *Fabriciana niobe* (южная тайга), *Brenthis daphne* (боровые экосистемы северной подтайги), *Lopinga achine* (южная тайга), *Coenonympha arcania* (северная подтайга), *Erebia aethiops*, *Minois dryas*, *Melanargia russiae* (северная подтайга), *Favonius quercus*, *Satyrium spini*, *S. ilicis*, *Lycaena dispar* (южная тайга), *Lycaena alciphron* (боровые экосистемы северной подтайги), *L. tityrus* (боровые экосистемы северной подтайги и южная тайга), *Phengaris nausithous*, *P. alcon* (северная подтайга и южная тайга), *P. teleius* (северная подтайга и южная тайга), *P. arion* (северная подтайга и южная тайга), *Plebejus argyrognomon*, *Polyommatus daphnis*.

К данной группе относятся в первую очередь представители суббореального комплекса с оптимумами ареалов в пределах лесостепной и степной зон. Опорными элементами территориальной локализации и сохранения южных по происхождению видов на территории региона выступают эрозионные возвышенности, характеризующиеся развитием экстразональных и зонально-экстразональных склоновых остепнённо-луговых и гемибореальных лесных сообществ; боровые ландшафты с элементами остепнения; меридионально и субмеридионально ориентированные долины крупных и средних рек юга республики, растительность которых относится к неморальному типу. Подавляющее большинство южных краеареоальных видов имеет ландшафтно-экологический оптимум в пределах юго-восточной части региона, целый ряд представителей характеризуется относительно обширными периферическими частями ареалов, связанными с боровыми экосистемами севера подтайги и, отчасти, экстра- и интразональными сообществами южной тайги. Картина распространения многих видов, особенно в периферической части ареала, очевидно, указывает на черты реликтовости их местных популяций, что требует отдельного детального рассмотрения.

К видам, демонстрирующим положительную динамику распространения на территории УР и лесной зоны востока европейской части в целом, относятся: *Erynnis tages*, *Carcharodus alceae*, *Heteropterus morpheus*, *Iphiclides podalirius*, *Euchloe ausonia*, *Apatura ilia*, *Neptis sappho*, *Melitaea britomartis*, *M. aurelia*, *M. cinxia*, *M. didyma*, *M. phoebe*, *Lopinga achine*, *Coenonympha arcania*, *Minois dryas*, *Melanargia russiae*, *Lycaena tityrus*.

2. Виды, располагающиеся на южной границе ареала: *Boloria thore*, *B. titania*, *Erebia ligea*, *E. euryale*, *Aricia nicias*. К данной группе относятся бореомонтанные виды, имеющие наиболее стабильные ландшафтные и ценоотические позиции в южной тайге и отчасти боровых ландшафтах севера подтайги Удмуртии и ВКМ с оптимумом ареала в таёжной и горно-таёжной зонах Урала и Приуралья. В пределах южной подтайги региона большинство из них находится в пессимальных условиях, связанных с антропогенной фрагментацией и прогрессивной деградацией таёжно-лесной растительности, что обуславливает выраженность у большинства представителей (*Boloria thore*, *B. titania*, *Erebia ligea*, *Aricia nicias*) негативной динамики распространения.

Виды, находящиеся в регионе на периферии ареала, могут быть подразделены на следующие группы:

1. Регулярные южные суббореально-субтропические мигранты с обширной периферией в пределах лесной зоны и отчасти более северных территорий: *Vanessa atalanta*, *V. cardui*. Биологические особенности данных видов определяют наличие сезонных миграций, связанных с невозможностью или ограниченной возможностью перенесения ими зимнего периода на большей или значительной части умеренного пояса. В связи с этим они характеризуются инвазивными стратегиями существования. К данной группе в значительной степени можно отнести и такие виды, как *Pontia daplidice*, *Colias hyale*, характеризующиеся преимущественно миграционным возобновлением в лесной зоне.

2. Виды, располагающиеся на южной периферии ареала: *Colias palaeno*, *Euphydryas intermedia*, *Boloria eunomia*, *B. aquilonaris*, *Lasiommata petropolitana*, *Coenonympha tullia*, *Lycaena helle*, *Agriades optilete*. В состав данной группы входят в первую очередь представители гипоарктического комплекса с оптимумом ареала в лесотундре и северной тайге. На юге лесной зоны данные виды, как правило, располагаются в пределах реликтовых болотных изолятов. Таёжно-лесной характер периферии имеют бореомонтанные виды *Euphydryas intermedia* и *Lasiommata petropolitana* с оптимумом в горной и средней тайге востока европейской части. Ландшафтно-биотопическими структурами локализации и сохранения данных видов выступают олиго-мезотрофные болотно-лесные сообщества южной тайги и боровые ландшафты.

3. Виды, располагающиеся на восточной периферии ареала: *Boloria selenis*. В пределах европейской части вид имеет реликтовый характер распространения и на юге лесной зоны востока европейской части тесно связан с боровыми экосистемами.

Заключение

В ходе анализа установлено, что размещение булавоусых по территории Удмуртской Республики носит комплексный характер и во многом определяется фаунистическим составом группы, включающей значительную долю дифференциальных представителей, отличающихся выраженной спецификой зонального и ландшафтного распределения. К перечню основных групп чешуекрылых, отличающихся неравномерностью пространственного распределения, относится комплекс суббореально-субтропических лесостепных и степных видов, тяготеющих к южной половине региона, а также гипоарктические и бореальные представители региональной фауны южно-таёжного и борового типов зонально-ландшафтной преференции. Это определяет наличие выраженного тренда видового богатства булавоусых с максимальным количеством видов в полосе южной подтайги региона (119; около 97 % состава фауны). По направлению к северу происходит довольно резкое снижение количества видов (до 107 в северной полосе подтайги и 100 в южной тайге), что определяется прохождением в регионе северных пределов распространения суббореальных видов. Противоположный тренд, определяемый увеличением в северном направлении количества бореальных и гипоарктических видов, выражен значительно меньше в связи с малым числом данных представителей в региональной фауне.

Структурно-ареалогический анализ булавоусых Удмуртии показал, что 46 видов (37,4 %) располагается в пределах генерализированной части своего ареала, вдали от периферии, 77 видов (62,6 %) располагаются в маргинальных частях ареалов в пределах ВКМ, в том числе вблизи от границы – 22, на границе – 42, на периферии ареала – 13. Удельная доля видов, располагающихся в пределах северных маргинальных частей ареалов, составляет 74,0 % (57 видов), южных – 20,8 % (16 видов). Основную долю краеареальных представителей составляют суббореальные виды, в регионе распространенные только в юго-восточной части республики.

К важнейшим биохорологическим единицам территории Удмуртии, определяющим условия распространения и локализации дифференциальных групп булавоусых, относятся возвышенности, боровые ландшафты, а также долины крупных и средних рек в первую очередь южной половины региона, являющиеся проводниками на север лесостепной растительности и связанным с ней комплексом булавоусых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коблик Е.А., Лаппо Е.Г., Редькин Я.А., Томкович П.С., Калякин М.В. Прикладная ареалогия – наше слабое звено // Зоол. журн. 2011. Т. 90, вып. 7. С. 835-845.
2. Жирков И.А. Био-география. Общая и частная: суши, моря и континентальные водоёмы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 568 с.
3. Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Devyatkin A.L., Kaabak L.V., Korolev V.A., Murzin V.S., Samodurov G.D., Tarasov E.A. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Sofia: Pensoft, 1997. 480 p.
4. Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Churkin S.V., Dantchenko A.V., Devyatkin A.L., Murzin V.S., Samodurov G.D., Zhdanko A.B. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Sofia: Pensoft, 2000. 576 p.
5. Львовский А.Л., Моргун Д.В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 442 с.
6. Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 424 с.

7. Корб С.К., Большаков Л.В. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilioniformes) бывшего СССР // Эверсманния. 2011. Вып. 2. 124 с.
8. Тихонов В.В., Страдомский Б. В. Кузнецов Г. В., Андреев С. А. Бабочки Кавказа и Юга России. URL: <http://www.babochki-kavkaza.ru> (дата обращения: 21.08.2021).
9. Горбач В.В. Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Карелии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2013. 254 с.
10. Татаринев А.Г. География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 255 с.
11. Куренцов А.И. Зоогеография Дальнего Востока на примере распространения чешуекрылых – Rhopalocera. Л.: Наука, 1974. 160 с.
12. Мартыненко А.Б. Зоогеографическое деление Приморского края, основанное на особенностях распространения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 2000. Вып. X. С. 17-52.
13. Татаринев А.Г. Закономерности формирования и динамика аркто-бореальной фауны и населения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea) на примере европейского Северо-Востока России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2020. 42 с.
14. Kudrna O. The distribution atlas of European butterflies. Naturschutzbund Deutschland e.V. & Gesellschaft für Schmetterlingsschutz e.V. in co-operation with Apollo Books. Nr. 20, 2002. 343 p.
15. Kudrna O., Harpke A., Lux K. et al. Distribution Atlas of Butterflies in Europe. Gesellschaft für Schmetterlingsschutz e.V. Halle, 2011. 576 p.
16. Settele J., Kudrna O., Harpke A. et al. Climatic risk atlas of European butterflies. Biorisk 1 (*Special Issue*) Sofia - Moscow: Pensoft. 2008. 710 p.
17. Van Swaay C., Cuttelod A., Collins S. et al. European Red List of Butterflies. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2010. URL: <http://www.bookshop.europa.eu> (дата обращения: 19.08.2021).
18. Адаховский Д.А. Ареалографическая структура и зонально-региональные особенности фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2010. Т. 20, вып. 2. С. 16-25.
19. Адаховский Д.А. Экологическая характеристика дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии. Топический аспект // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2014. Т. 24, вып. 4. С. 44-55.
20. Адаховский Д.А. Созологический анализ дневных бабочек (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2017. Т. 27, вып. 2. С. 180-190.
21. Адаховский Д.А. Экологическая характеристика дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) Удмуртии. Трофический аспект // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2018. Т. 28, вып. 2. С. 137-146.
22. Толмачёв А.И. Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с.
23. Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3-22.
24. Исаченко А.Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высш. шк., 1991. 366 с.
25. Стурман В.И. Ландшафты Удмуртии // Геоэкологические проблемы Удмуртии. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1997. С. 104-124.
26. Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. 237 с.
27. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
28. Адаховский Д.А. Процессы динамики ареалов дневных бабочек (Lepidoptera: Papilioniformes) на территории Вятско-Камского междуречья и Удмуртии // Тр. Казанского отделения Русского энтомологического общества. Материалы докладов чтений памяти профессора Э.А. Эверсманна. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2018. Вып. 5. С. 38-42.
29. Городков К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства // Энтомологическое обозрение. 1986. Т. 65, № 1. С. 81-95.
30. Татаринев А.Г., Кулакова О.И., Мазеева А.В. Суббореальные элементы в лепидоптерофауне (Lepidoptera) европейского Северо-Востока // Вестн. Перм. ун-та. Сер.: Биология. 2020. № 2. С. 136-144.
31. Anikin V.V., Sachkov S.A., Zolotuhin V.V. Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis: from P. Pallas to present days. Munich – Vilnius: Museum Witt Munich, 2017. 696 p.
32. Петров Н.Г., Шулаев М.В., Шулаев Н.В. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) фауны Республики Татарстан // Вестн. Оренбургского гос. пед. ун-та. Биологические науки. 2017. Т. 21, № 1. С. 34-42.
33. Лавренко Е.М., Исаченко Т.И. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. Всесоюзн. Географ. Общества. 1976. Т. 108, № 6. С. 469-483.
34. Сафронова И.Н., Юрковская Т.К., Микляева И.М., Огуреева Т.Н. Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» Масштаб 1 : 8 000 000 // Серия карт природы для высшей школы. М.: ЭКОР, 1999.

35. Баранова О.Г. Заметки к геоботаническому районированию Удмуртской республики // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 2018. № 3. С. 229-237.
36. Шадрин В.А. Обогащение флоры Удмуртии: миграции, локализации, предпосылки и условия // Вестн. Удм. ун-та. 1999. № 5-2. С. 13-33.
37. Баранова О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. Ижевск: Удм. гос. ун-т, 2002. 199 с.
38. Макунина А.А. Ландшафты Урала. М.: Изд-во МГУ. 1974. 160 с.
39. Князев М.С., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н. Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 10. С. 1276-1292.
40. Овёснов С.А. К флористическому районированию востока европейской России // Вестн. Перм. ун-та. 2007. № 5 (10). С. 15-19.
41. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. М.: Наука, 2004. С. 13-62.
42. Ермаков Н.Б. Ботанико-географические особенности климатических зонально-секторных подразделений гемибореальных лесов Северной Азии // Тр. Заповедника «Тигирекский». 2005. Вып. 1. С. 198-207.
43. Бутаков Г.П. Плейстоценовый перигляциал на востоке Русской равнины. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1986. 144 с.
44. Илларионов А.Г. Основные черты орографии. Рельеф / География Удмуртии: природные условия и ресурсы. Ижевск: Удм. ун-т, 2009. Ч. 1. С. 20-39.
45. Адаховский Д.А. Дополнения к фауне дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Удмуртии и Кировской области с общими замечаниями по фауне Вятско-Камского междуречья в целом // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2019. Т. 29, вып. 4. С. 544-548.
46. Адаховский Д.А. Особенности широтной географической структуры региональных фаун дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoformes) Русской равнины на градиенте зональных условий лес-степь // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2016. Т. 26, вып. 3. С. 66-82.
47. Захарова Е.Ю. Фенотипическая изменчивость сеницы *Coenonympha hero* (L.) (Lepidoptera, Satyridae) в центральной части ареала // Энтомологическое обозрение. 2017. Т. ХСVI, вып. 2. С. 272-285.
48. Корб С.К., Пожогин Д.А., Затаковой А.А., Тальяк Р.Е. Опыт инвентаризации фауны чешуекрылых Нижегородской области и его применение к составлению Красной книги региона (Insecta: Lepidoptera) // Nature Conservation Reserch. Заповедная наука. 2017. 2 (1). С. 57-72.
49. Большаков Л.В., Ручин А.Б., Семишин Г.Б. Чешуекрылые Мордовского заповедника: (аннотированный список видов). Часть 1. Булавоусые и геометроидные (Lepidoptera: Papilionoformes, Geometriformes) / под ред. О.Г. Горбунова; Комиссия Российской академии наук по сохранению биологического разнообразия (Секция заповедного дела), Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, ФГБУ «Заповедная Мордовия». М.: ФГБУ «Заповедная Мордовия», 2018. 92 с.

Поступила в редакцию 17.09.2021

Адаховский Дмитрий Александрович, старший преподаватель кафедры экологии и природопользования ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»
426034, Россия, г. Ижевск, ул. Университетская, 1 (корп. 1)
E-mail: garda2009@rambler.ru

D.A. Adakhovskiy

ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF DIURNAL LEPIDOPTERA (LEPIDOPTERA: HESPERIOIDEA, PAPILIONOIDEA) RANGES IN UDMURTIA

DOI: 10.35634/2412-9518-2021-31-3-250-262

The article analyzes the zonal landscape distribution and the structure of the diurnal lepidoptera ranges on the territory of the Udmurt Republic. The zonal indicators of the dynamics of the species richness of lepidoptera in the region have the following form: the southern taiga – 100 species, the subtaiga as a whole-122 species, including the northern band of the subtaiga-107 species, the southern band of the subtaiga-119 species. The zonal trend is based on the significant participation of the regional fauna of the regional representatives. The general indicators of the numerical participation of structural and arealographic groups in the fauna are as follows: 46 species are located within the generalized part of the area in the region; 22 species are located near the periphery of the area; 42 species are located on the border of the area; 13 species are located on the periphery of the area. The main share of lepidoptera located in the marginal parts of their ranges is made up of southern subboreal (steppe and non-morale) and subboreal-subtropical representatives (72 species). The proportion of such species among the northern geographical groups – the Hypo-Arctic and boreal (16 species) is significantly lower. The most important biochorological units that determine the conditions for the distri-

bution and localization of bulavous are uplands, forest landscapes on the sands, as well as the valleys of large and medium-sized rivers in the southern part of the region.

Keywords: diurnal Lepidoptera, Udmurtia, zonal-landscape distribution, area structure.

REFERENCES

1. Koblik E.A., Lappo E.G., Red'kin Ya.A., Tomkovich P.S., Kalyakin M.V. [Applied arealogy is our weak link] in *Zool. zhurn.* 2011, vol. 90, iss. 7, pp. 835–845. (in Russ.).
2. Zhirkov I.A. *Bio-geografiya. Obshchaya i chastnaya: sushi, morya i kontinental'nyh vodoyomov* [Biogeography. The General and the particular: sushi, sea and continental waters], Moscow: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2017. 568 p. (in Russ.).
3. Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Devyatkin A.L., Kaabak L.V., Korolev V.A., Murzin V.S., Samodurov G.D., Tarasov E.A. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Sofia: Pensoft, 1997. 480 p.
4. Tuzov V.K., Bogdanov P.V., Churkin S.V., Dantchenko A.V., Devyatkin A.L., Murzin V.S., Samodurov G.D., Zhdanko A.B. Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Sofia: Pensoft, 2000. 576 p.
5. L'vovskii A.L., Morgun D.V. *Bulavousye cheshuekrylye Vostochnoj Evropy* [Macular Lepidoptera of Eastern Europe], Moscow: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2007. 442 p. (in Russ.).
6. *Katalog cheshuekrylyh (Lepidoptera) Rossii* [The catalogue of butterflies (Lepidoptera) of Russia], St. Peterburg; Moscow: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2008. 424 p. (in Russ.).
7. Korb S.K., Bol'shakov L.V. [Catalogue of the Mace-tailed Lepidoptera (Lepidoptera, Papilioniformes) of the former USSR], in *Evversmanniya*. 2011, iss. 2, pp. 3-124 (in Russ.).
8. Tihonov V.V., Stradomskij B.V., Kuznetsov G.V., Andreev S.A. Babochki Kavkaza i Juga Rossii [Butterflies of the Caucasus and Southern Russia], Available at: <http://www.babochki-kavkaza.ru> (accessed: 21.08.2021) (in Russ.).
9. Gorbach V.V. *Fauna i ekologiya bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) Karelii* [Fauna and ecology of Lepidoptera Rhopalocera (Lepidoptera: Hesperioidea et Papilionoidea) of the Republic of Karelia], Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2013. 254 c. (in Russ.).
10. Tatarinov A.G. *Geografiya dnevnykh cheshuekrylykh evropejskogo Severo-Vostoka Rossii* [Geography of diurnal Lepidoptera of the European North-East of Russia], Moscow: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2016. 255 p. (in Russ.).
11. Kurencov A.I. *Zoogeografiya Dal'nego Vostoka na primere rasprostraneniya cheshuekrylykh – Rhopalocera* [Zoogeography of the Far East on the example of the distribution of Lepidoptera-Rhopalocera], Leningrad: Nauka, 1974. 160 p. (in Russ.).
12. Martynenko A.B. *Zoogeograficheskoe delenie Primorskogo kraya, osnovannoe na osobennostyah rasprostraneniya bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Diurna)* [Zoogeographic division of the Primorye territory based on the distribution features of bulavous Lepidoptera (Lepidoptera, Diurna)], in *Chteniya pamyati Alekseya Ivanovicha Kurencova*. 2000, iss. X, pp. 17-52. (in Russ.).
13. Tatarinov A.G. [Regularities of the formation and dynamics of the Arctic-boreal fauna and population of club-eared lepidoptera (Lepidoptera, Papilionoidea) on the example of the European North-East of Russia: Author's abstract. dis. ... doct. biol. of sciens], St. Peterburg, 2020. 42 p. (in Russ.).
14. Kudrna O. The distribution atlas of European butterflies. Naturschutzbund Deutschland e.V. & Gesellschaft für Schmetterlingsschutz e.V. in co-operation with Apollo Books. Nr. 20, 2002. 343 p.
15. Kudrna O., Harpke A., Lux K. et al. Distribution Atlas of Butterflies in Europe. Gesellschaft für Schmetterlingsschutz e.V. Halle, 2011. 576 p.
16. Settele J., Kudrna O., Harpke A. et al. Climatic risk atlas of European butterflies. Biorisk 1 (*Special Issue*) Sofia – Moscow: Pensoft. 2008. 710 p.
17. Van Swaay C., Cuttelod A., Collins S. et al. European Red List of Butterflies. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2010. URL: <http://www.bookshop.europa.eu> (дата обращения: 19.08.2021)
18. Adakhovskiy D.A. [Structure of areas both zone and regional features of fauna butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of Udmurtia], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya. Nauki o Zemle*, 2010, vol. 20, iss. 2, pp. 16-25 (in Russ.).
19. Adakhovskiy D.A. [Ecological characteristic of diurnal butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of Udmurtia. Topical aspect], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya. Nauki o Zemle*, 2014, vol. 24, iss. 4, pp. 44-55 (in Russ.).
20. Adakhovskiy D.A. [Threatened analysis of diurnal butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) in the Udmurt Republic], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya. Nauki o Zemle*, 2017, vol. 27, iss. 2, pp. 180-190 (in Russ.).
21. Adakhovskiy D.A. [Ecological characteristics of daytime butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) in the Udmurt Republic. Trophic aspect], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya. Nauki o Zemle*, 2018, vol. 28, iss. 2, pp. 137-146 (in Russ.).

22. Tolmachev A.I. *Vvedenie v geografiyu rasteniy* [Introduction to Plant Geography], Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1974, 244 p. (in Russ.).
23. Yurtsev B.A. *Flora kak prirodnaya sistema* [Flora as a natural system], in *Byull. MOIP. Otd. biol.* 1982, vol. 87, iss. 4, pp. 3-22 (in Russ.).
24. Isachenko A.G. *Landshaftovedenie i fiziko-geograficheskoe rayonirovanie* [Landscape science and physical and geographical zoning], Moscow: Vysshaya shkola Publ., 1991, 366 p. (in Russ.).
25. Sturman V.I. *Landshafty Udmurtii* [Landscapes of Udmurt Republic], in *Geo'kologicheskie problemy Udmurtii*, Izhevsk: Udmurt. Univ., 1997, pp. 104 – 124 (in Russ.).
26. Kryzhanovskiy O.L. *Sostav i rasprostranenie entomofaun zemnogo shara* [Composition and distribution of entomofauna of the globe], Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2002. 237 p. (in Russ.).
27. Chernov Yu.I. *Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyy mir sushy* [Natural zonality and wildlife of the land], Moscow: Mysl' Publ., 1975, 222 p. (in Russ.).
28. Adakhovskiy D.A. *Protsessy dinamiki arealov dnevnykh babochek (Lepidoptera: Papilioniformes) na territorii Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya i Udmurtii* [Processes of dynamics of diurnal butterfly ranges (Lepidoptera: Papilioniformes) on the territory of the Vyatka-Kama interfluvium and Udmurtia], in *Mater. dokladov chtenii pamyati professora E'. A. Eversmanna "Trudy Kazanskogo otdeleniya Russkogo e'ntomologicheskogo obshchestva"*, Kazan': Kazan. Univ., 2018, iss. 5, pp. 38-42 (in Russ.).
29. Gorodkov K.B. *Trekhmernaya klimaticheskaya model' potentsial'nogo areala i nekotorye ee svoystva. 2.* [Three-dimensional climate model of the potential area and some of its properties. 2.], in *Entomologicheskoe obozrenie*, 1986, vol. 65, no. 1, pp. 81–95 (in Russ.).
30. Tatarinov A.G., Kulakova O.I., Mazeeva A.V. [Subboreal geographical elements of the macrolepidoptera fauna of the European Northeast of Russia], in *Vestn. Perm. Univ. Ser.: Biologiya*, 2020, no. 2, pp. 136-144 (in Russ.).
31. Anikin V.V., Sachkov S.A., Zolotuhin V.V. *Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis: from P. Pallas to present days*, Munich – Vilnius: Museum Witt Munich, 2017, 696 p.
32. Petrov N.G., Shulaev M.V., Shulaev N.V. [The catalogue of diurnal butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) in the fauna of the Republic of Tatarstan], in *Vestn. Orenburgskogo gos. ped. un-ta. Biologicheskie nauki.* 2017, vol. 21, no. 1, pp. 34-42 (in Russ.).
33. Lavrenko E.M., Isachenko T.I. *Zonal'noe i provintsial'noe botaniko-geograficheskoe razdelenie evropeyskoy chasti SSSR* [Zonal and provincial Botanical and geographical division of the European part of the USSR], in *Izv. Vsesoyuzn. Geograf. Obshchestva*, 1976, vol. 108, no. 6, pp. 469–483 (in Russ.).
34. Safronova I.N., Yurkovskaya T.K., Miklyaeva I.M., Ogureeva T.N. *Karta «Zony i tipy poyasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territoriy» Masshtab 1 : 8 000 000* [Map "zones and types of vegetation zones in Russia and neighboring territories" Scale 1 : 8 000 000], in *Seriya kart prirody dlya vysshey shkoly*, Moscow: E'KOR Publ., 1999. (in Russ.).
35. Baranova O.G. [The notes to geobotanical zoning of the Udmurt Republic], in *Vestn. Perm. un-ta. Ser. Biologiya*, 2018, no. 3, pp. 229-237 (in Russ.).
36. Shadrin V.A. *Obogashchenie flory Udmurtii: migratsii, lokalizatsii, predposylki i usloviya* [The enrichment of the flora of Udmurtia: migration, location, prerequisites and conditions], in *Vestn. Udmurt. Univ.*, 1999, no. 5-2, pp. 13-33 (in Russ.).
37. Baranova O.G. *Mestnaya flora Udmurtii: analiz, konspekt, okhrana* [Local flora of Udmurtia: analysis, synopsis, protection], Izhevsk: Udmurt. Gos. Univ., 2002, 199 p. (in Russ.).
38. Makunina A.A. *Landshafty Urala* [Landscapes of The Urals], Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1974, 160 p. (in Russ.).
39. Knyasev M. S., Solotareva N. V., Podgaevskaya E. N. [Relict forest-steppe plots in the East Urals], in *Bot. zhurn.*, 2012, vol. 97, no. 10, pp. 1276-1292 (in Russ.).
40. Ovesnov S.A. [On floristic zoning of the East of the European Russia], in *Vestn. Perm. Univ.*, 2007, no. 5 (10), pp. 15-19 (in Russ.).
41. Zaugol'nova L.B., Morozova O.V. *Rasprostranenie i klassifikatsiya nemoral'no-boreal'nykh lesov. Kniga 2* [Distribution and classification of non-morally boreal forests. Book 2], in *Vostochnoevropejskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'* [Forests of Eastern Europe: Holocene history and modern times], Moscow: Nauka Publ., 2004, pp. 13-62 (in Russ.).
42. Ermakov N.B. [Plant geographical peculiarities of bioclimatic zonal subdivisions of hemiboreal forests of Northern Asia], in *Tr. Zapovednika «Tigirekskiy»*, 2005, iss. 1, pp. 198-207 (in Russ.).
43. Butakov G.P. *Pleistotsenovyy periglyatsial na vostoke Russkoy ravniny* [Pleistocene periglacial in the East of the Russian plain], Kazan': Kazan. Univ., 1986, 144 p. (in Russ.).
44. Illarionov A.G. *Osnovnye cherty orografii. Rel'ef* [Main features of orography. The topography], in *Geografiya Udmurtii: prirodnye usloviya i resursy* [Geography of the Udmurt Republic: natural conditions and resources], Izhevsk: Udmurt. Univ., 2009, vol. 1, pp. 20 – 39 (in Russ.).
45. Adakhovskiy D.A. [Additions to the fauna of diurnal Lepidoptera (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) of Udmurtia and the Kirov region with remarks on the fauna of the Vyatka-Kama interfluvium], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya. Nauki o Zemle.* 2019, vol. 29, iss. 4, pp. 544-548 (in Russ.).

46. Adakhovskiy D.A. [Features of latitudinal geographical structure of the regional faunas of diurnal Lepidoptera (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) of the Russian plain at the gradient of forest-steppe conditions], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biologiya. Nauki o Zemle*, 2016, vol. 26, iss. 3, pp. 66-82 (in Russ.).
47. Zakharova E.Yu. [Phenotypic variation of the scarce heath, *Coenonympha hero* (L.) (Lepidoptera, Satyridae) in Central part of its range], in *Entomologicheskoe obozrenie*. 2017, vol. XCVI, iss. 2, pp. 272-285 (in Russ.).
48. Korb S.K., Pozhogin D.A., Zatakovoy A.A., Talyak R.E. [The butterfly fauna of the Nizhny Novgorod region inventarisation experience (Insecta: Lepidoptera) and its use for the regional red data book building], in *Nature Conservation Reserch. Zapovednaya nauka*. 2017, 2 (1), pp. 57-72 (in Russ.).
49. Bol'shakov L.V., Ruchin A.B., Semishin G.B. *Cheshuekrylye Mordovskogo zapovednika: (annotirovannyi spisok vidov). CHast' 1. Bulvovsye i geometroidnye (Lepidoptera: Papilionoformes, Geometriformes) (annotirovannyi spisok vidov)* [Lepidoptera of the Mordovian reserve: (annotated list of species). Part 1. Bulbous and geometroid (Lepidoptera: Papilionoformes, Geometriformes)], Gorbunov O.G. (ed), Moscow: FGBU "Zapovednaya Mordoviya", 2018, 92 p. (in Russ.).

Received 17.09.2021

Adakhovskiy D.A., Senior lecturer at Department of ecology and nature management
Udmurt State University
Universitetskaya st., 1/1, Izhevsk, Russia, 426034
E-mail: garda2009@rambler.ru