

УДК 574.22+574.91

**БОЛОТОВ Иван Николаевич**, доктор биологических наук, заместитель директора по научным вопросам Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор более 100 научных публикаций, в т. ч. 8 монографий (в соавт.)

**ФРОЛОВ Артём Андреевич**, аспирант Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 6 научных публикаций

### **МОДЕЛИРОВАНИЕ АРЕАЛА И АНАЛИЗ ВКЛАДА ФАКТОРОВ В КЛИМАТИЧЕСКУЮ НИШУ *PARNASSIUS MNEMOSYNE* L. 1758 (*LEPIDOPTERA: PAPILIONIDAE*)**

Методами геоинформационного моделирования уточнены границы ареала бабочки черной аполлон, или мнемозина (*Parnassius mnemosyne* Linnaeus 1758), занесенной в Красную книгу. Определено, в какой степени территории, входящие в этот ареал, подходят для обитания вида по климатическим параметрам. По данным о 3130 точках наблюдения и отловов, полученным из Российского музея центров биоразнообразия Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН, публикаций и базы данных глобального фонда биоразнообразия GBIF и 19 биоклиматическим параметрам из открытой базы «WorldClim» с помощью метода максимальной энтропии выполнен многомерный анализ климатической ниши, выделены факторы, оказывающие наибольшее влияние на современное распространение мнемозины. Главными климатическими факторами, влияющими на распространение *P. mnemosyne* на всей территории ареала вида, являются следующие факторы среды в совокупности: годовая сумма осадков (положительная зависимость, 50,7 % вклада в модель), минимальная температура самого холодного месяца (отрицательная зависимость, 19,7 % вклада), средняя годовая температура (положительная зависимость, 12,5 % вклада). При этом следует учитывать, что изученные климатические факторы определяют ареал вида как напрямую, так и через кормовую базу (растения разных видов рода *Corydalis* DC, 1805, необходимые для питания олиготрофных гусениц мнемозины). Проведено прогнозирование возможного изменения ареала по разным сценариям изменения климата для середины и второй половины XXI века. Согласно полученным прогнозам, территория подходящих местообитаний и климатических оптимумов в течение века может сместиться на северо-восток относительно современного ареала бабочки, при этом ожидается увеличение пригодных площадей на территории центральной и северо-западной России и уменьшение в некоторых точках современных климатических оптимумов в центральной и южной Европе.

**Ключевые слова:** *Parnassius mnemosyne*, геоинформационные системы, метод максимальной энтропии, булавоусые чешуекрылые, подходящие местообитания.

**Введение.** Черный аполлон, или мнемозина, *Parnassius mnemosyne* Linnaeus 1758 – один из первых видов среди чешуекрылых, который был признан нуждающимся в специальных мерах охраны [1]. Начиная с XVIII века во многих частях разорванного ареала вида *Parnassius mnemosyne* происходило вымирание отдельных популяций, а также общее снижение численности [2], обусловленное исчезновением кормовых растений и уменьшением площадей открытых биотопов. Эти процессы тесно связаны с изменением и увлажнением климата. Важную роль играет также антропогенная нагрузка – сенокосение, выжигание сухой травы, противопожарное опаживание лесных опушек [3]. Наиболее северные популяции мнемозины живут на территории Архангельской области – в карстовых районах Беломорско-Кулойского плато и Тиманской возвышенности. Самая северная в мире популяция обитает на севере Беломорско-Кулойского плато между 65°35' и 66°03' с. ш., в низовьях рек Сояна и Кулой [4, 5].

Для анализа возможностей восстановления исчезающих популяций, а также для разработки путей их защиты необходимы теоретические представления о характере экологической ниши и адаптационном потенциале данного вида.

Экологические ниши видов могут быть формализованы разными способами. Чаще всего ниша определяется через способы, позволяющие редуцировать многомерность факторов, например, ординация сообществ или моделирование ареала вида из полученных параметров среды [6, 7].

Моделирование ареала распространения напрямую соотносит широкий диапазон параметров ниши с существующим или потенциальным ареалом вида [8]. В настоящее время этот метод широко применяется для изучения пространственных закономерностей разнообразия видов [9, 10], а также положения ареалов видов в прошлом [11, 12] или его предсказания в будущем [13, 14].

В последние годы появились работы, в которых предлагаются различные прогнозные модели изменений распространения мнемозины в связи с возможными климатическими рисками [15, 16]; анализ базируется на западноевропейской части ареала. Но наиболее достоверны модели, учитывающие положение северной границы распространения вида в пределах всего ареала. Прежде нами была собрана информация об области распространения наиболее северных популяций мнемозины, и главным ограничивающим фактором для расселения бабочек признан ареал кормового растения гусениц – растений рода хохлатка *Corydalis* DS, 1805 [4]. Климатические факторы могут действовать на мнемозин как напрямую, так и косвенно, через кормовую базу.

В данной работе мы использовали самую полную информацию о местообитании вида, включающую данные о точках с европейской, российской, центрально-азиатской и ближневосточной частей ареала мнемозины, для получения наиболее достоверной модели климатических предпочтений и возможного распространения (фундаментальной климатической ниши) в настоящем времени и в середине и второй половине XXI века.

**Материалы и методы.** Исследования и картирование местообитаний *P. mnemosyne* проводились на основе материала Российского музея центров биоразнообразия Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (Russian Museum of the Biodiversity Hotspots, международная аббревиатура – RMBH) по 27 уникальным локалитетам, литературных данных о 144 точках на территории России и бывших советских республик и 128 точках на территории других стран Европы и Азии, а также открытой базы данных GBIF<sup>1</sup> (2831 точка наблюдений и отловов после 1950 года). Общее количество собранных местообитаний составило 3130 точек (данные доступны по прямому запросу авторам).

<sup>1</sup>Информационный фонд глобального биоразнообразия. URL: <http://www.gbif.org> (дата обращения: 05.02.2015).

Вычисление и анализ параметров климатической ниши для *P. mnetosyne* проводились с помощью языка программирования для статистической обработки данных R [17].

Для биоклиматического моделирования были получены данные 19 биоклиматических переменных из глобальной базы климатических данных «WorldClim» [18] с разрешением 2,5 мин. дуги. Манипуляции со слоями ГИС проводились в программах «DIVA-GIS» [19] и «Quantum GIS» [20].

Данные по наблюдениям *P. mnetosyne* из литературы, базы GBIF и Российского музея центров биоразнообразия Севера Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН были объединены в общую матрицу, и для каждого наблюдения были получены величины каждой из биоклиматических переменных (пакет raster) [21]. Мультиколлинеарность величин переменных была редуцирована исключением наиболее коррелирующих между собой переменных (значения квадрата коэффициента корреляции Пирсона  $R^2 > 0,75$ ), как было предложено в [22].

Учитывая, что различные возможности для наблюдений/отловов для различных областей могут дать ложные сигналы климатических предпочтений [6], данные наблюдений и отловов *P. mnetosyne* были редуцированы с помощью применения пространственного фильтра для выбора случайного местообитания в каждой ячейке карты размером  $0,5 \times 0,5^\circ$ . Для этого использовалась функция «gridSample» из пакета «DISMO» [23] для R.

Прогнозирование потенциального ареала проводилось с помощью программы MAXENT 3.3.3k<sup>2</sup> с параметрами, установленными по умолчанию, и отключенными функциями «hinge» для увеличения точности прогноза [24]. Было создано 20 моделей с 1000 максимальных итераций в каждой, качество моделей оценивалось с помощью ROC-кривых (кривых рабочих характеристик приемника) и значений площади под кривой (AUC). Относительная важность

вклада каждой переменной оценивалась значениями «складного ножа» (jackknife) в процессе последовательного удаления переменных.

Для прогнозирования изменения ареала *P. mnetosyne* в ближайшем будущем использовались различные сценарии изменения климата при изменении содержания парниковых газов в атмосфере (репрезентативные пути концентрации) RCP2.6 и RCP8.5, названные по возможному диапазону значений радиационного воздействия в 2100 году относительно доиндустриальных значений (2,6 и 8,5 Вт/м<sup>2</sup> соответственно) [25, 26], для 2050 (средние значения для 2041–2060 годов) и 2070-го (среднее для 2061–2080 годов) годов. Данные значений биоклиматических переменных с разрешением 2,5 минуты дуги, спрогнозированные для этих сценариев, были взяты с веб-сайта <http://worldclim.org>.

**Результаты и обсуждение.** Для квантификации климатической ниши *P. mnetosyne* использовались 19 слоев биоклиматических переменных для ГИС, редуцированные с помощью анализа интеркорреляций до следующих десяти:

- ВЮ1 – среднегодовая температура,
- ВЮ2 – среднемесячная температура,
- ВЮ3 – изотермичность (ВЮ2 / ВЮ7) · 100),
- ВЮ5 – максимальная температура теплого месяца,
- ВЮ6 – минимальная температура холодного месяца,
- ВЮ7 – амплитуда годовой температуры (ВЮ5 – ВЮ6),
- ВЮ8 – средняя температура самого влажного квартала,
- ВЮ9 – средняя температура самого сухого квартала,
- ВЮ12 – количество осадков за год,
- ВЮ15 – сезонность осадков.

После применения пространственного фильтра из 3130 точек местообитаний *P. mnetosyne* было получено 397, которые были использованы для моделирования ареала.

<sup>2</sup>Maxent Software for Species Habitat Modeling. URL: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/> (дата обращения: 05.02.2015).

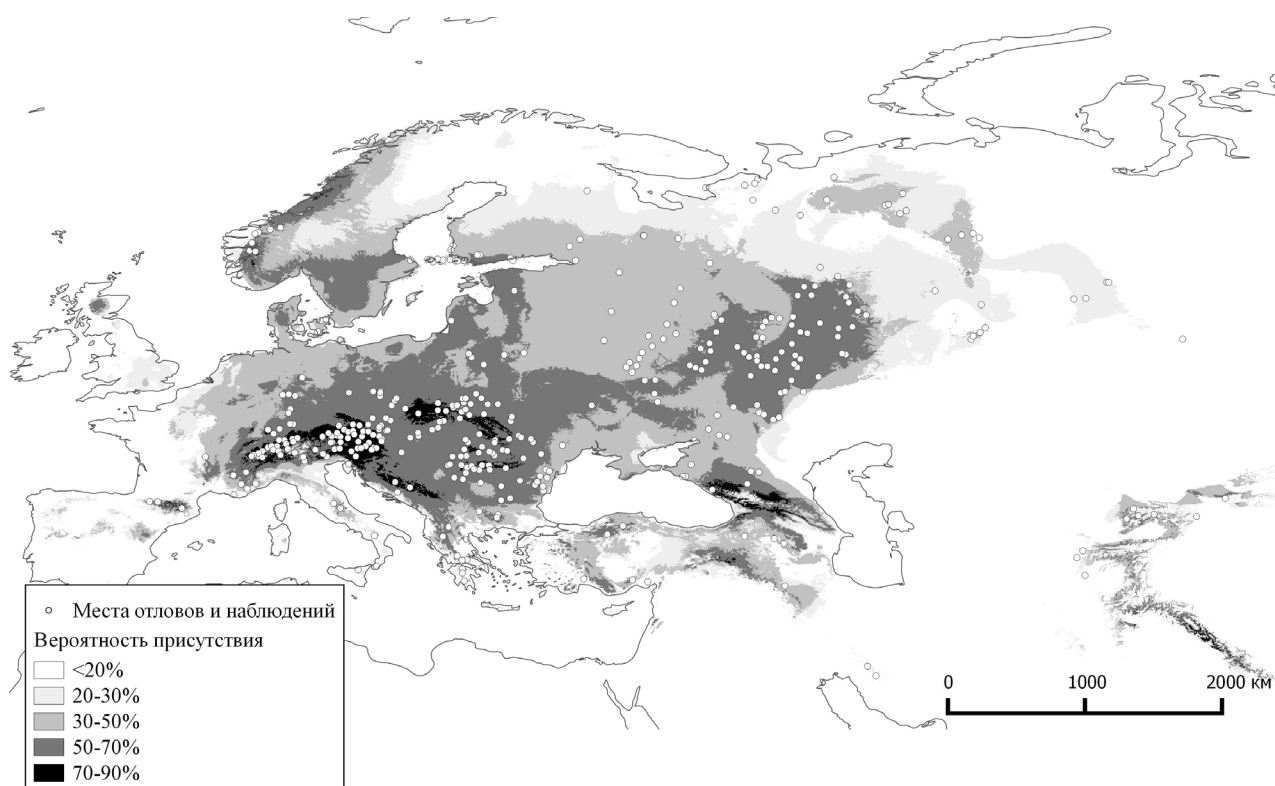


Рис. 1. Результат моделирования ареала подходящих климатических условий для *P. mnemosyne*

Всего было просчитано 20 моделей возможного распространения, на рис. 1 показана усредненная модель вероятного присутствия вида в каждой точке на карте для современных условий среды. Среднее значение AUC составило  $0,911 \pm 0,021$ , что является относительно высоким значением, позволяющим говорить о надежности модели. Процент вклада каждой переменной в модель представлен в таблице.

Наибольшее влияние на современное распространение мнемозины оказывают общая влажность (годовая сумма осадков BIO12 – 50,7 % вклада в модель) и температура (минимальная температура самого холодного месяца BIO6 – 19,7 %, средняя годовая температура BIO1 – 12,5 %), важность этих переменных подтверждается также результатами jackknife-теста.

Кривые зависимости уровня предсказываемой степени пригодности местообитания

**АНАЛИЗ ВКЛАДА ПЕРЕМЕННЫХ  
В МОДЕЛЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *P. MNEMOSYNE***

Переменная	Вклад, %	Важность при пермутации
BIO12	50,7	47,8
BIO6	19,7	7,3
BIO1	12,5	11,1
BIO7	8,6	20,6
BIO3	4,8	4,1
BIO9	1,6	4,0
BIO2	1,4	3,1
BIO15	0,3	0,5
BIO8	0,2	0,7
BIO5	0,1	0,9

от значения переменных (рис. 2) показали, что уровень пригодности местообитаний растет нелинейно с увеличением количества годовых осадков и уменьшением минимальной температуры самого холодного месяца при значениях с  $-50$  до  $-23$  °С с резким скачком, уменьшающем пригодность, при диапазоне от  $-22$  до  $-18$  °С.

По результатам анализов самой малозначительной переменной оказалась ВЮ8 (средняя температура самой влажной четверти года).

Четыре рассчитанных проекции климатических условий, подходящих для *P. тнеотуспе*, для разных сценариев изменения климата в 2050 и 2070 годах показаны на рис. 3.

**Потенциальный ареал мнемозины.** В целом полученные нами зоны подходящих значений укладываются в границы предложенного ранее ареала расселения мнемозины [27, 28]. Разумеется, необходимо учитывать, что в климатической модели отсутствуют такие ограничения для естественного расселения бабочек, как отсутствие/присутствие кормовых растений, географические барьеры, антропогенная нагрузка, поэтому настоящий ареал мнемозины гораздо больше фрагментирован. Однако анализ данной модели способен показать возможные территории, подходящие для заселения видом, а также важен для оценки возможности восстановления численности в популяциях, находящихся под угрозой исчезновения.

Визуальный анализ полученной карты показал, что оптимальными для черного аполлона являются условия центральной и южной Европы с максимумом в восточных Альпах и некоторых регионах Кавказа (70–90 %), близки к оптимальным (50–70 %) на территории восточной и северной Европы, на юге Швеции и западе Норвегии, в Центральной России, на юго-востоке Турции и горах Центральной Азии. На территории России кроме этого существует зона с крайне низкими уровнями вероятного обитания (<30 %), разрывающая ареал на западную и восточную части. Она располагается большей частью на территориях центра и юга Архангельской области и включает в себя точки сбора и наблюдений бабочек

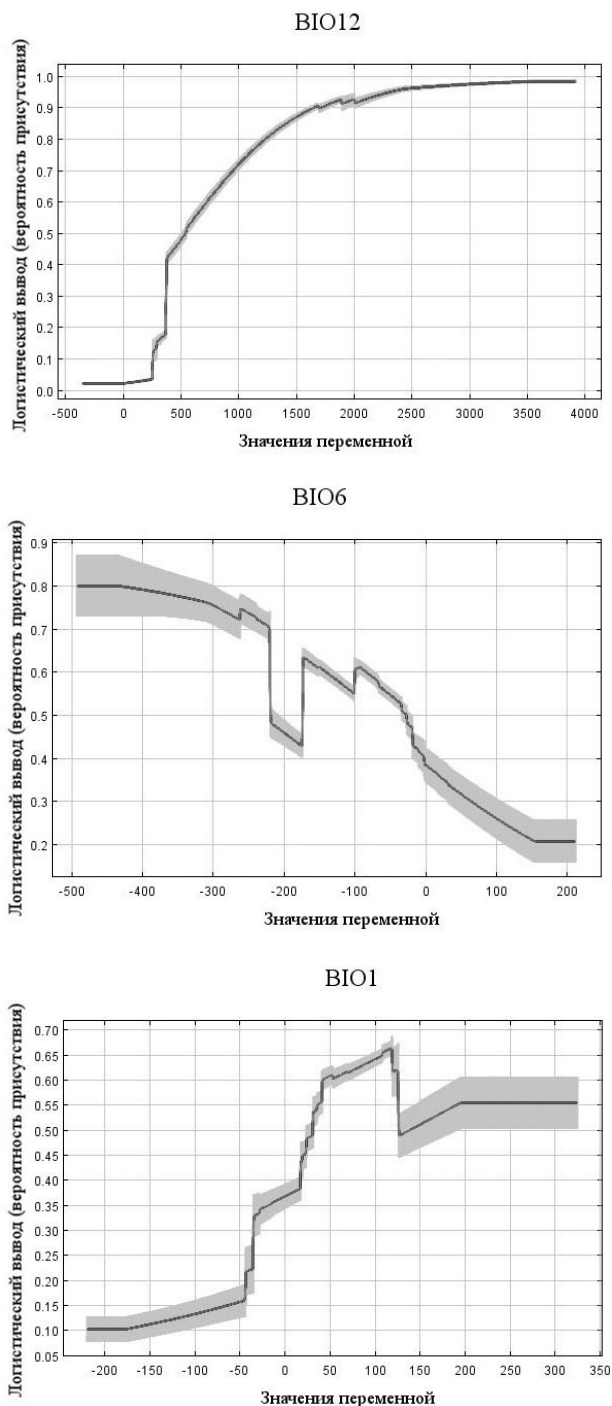


Рис. 2. Кривые влияния значения переменных на вероятность присутствия вида в модели

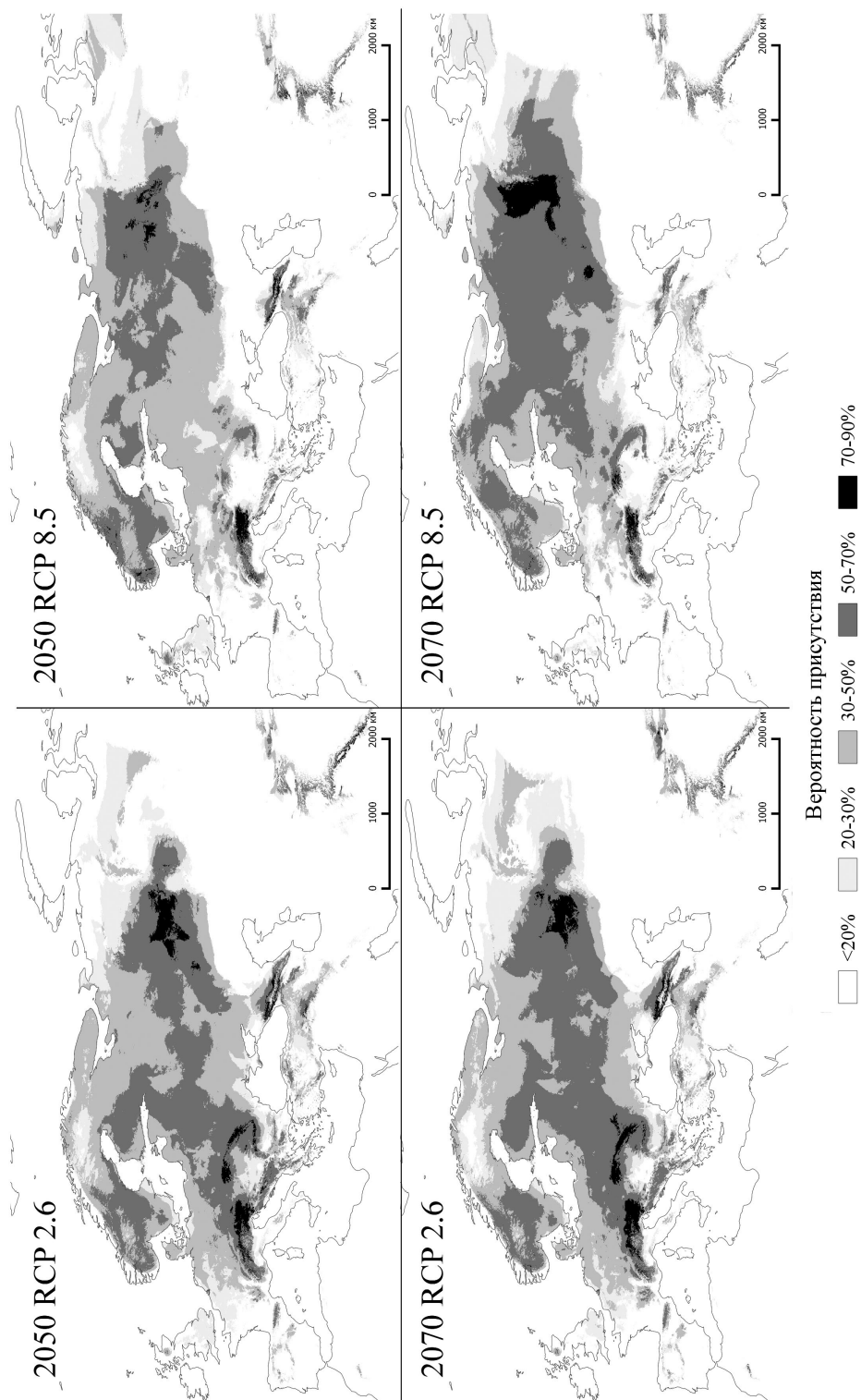


Рис. 3. Проекция современной модели подходящих для *R. tletosuze* климатических условий на разные сценарии изменения климата в 2050–2070 годах

в Пинежском заповеднике, Соянском заказнике и на Зимнем берегу Белого моря [5], что говорит о высокой нетипичности мнемозин для общего климатического фона. Район Беломорско-Кулойского плато известен как рефугиум для различных реликтовых видов животных и растений – как холодолюбивых гляциальных (арктоальпийские элементы биоты), так и более южных атлантических (неморальные элементы). Примерами гляциальных реликтовых видов могут служить дриады *Drias punctata* и *D. octopetata*, ивы *Salix myrsinites* и *S. reticulata* [29, 30], стрекозы *Coenagrion glaciale* и *C. hylas* [31], жужелицы *Pterostichus brevicornis* и *Bembidion yuconum* [32] и др. Среди атлантических реликтов помимо *P. mnemosyne* и их кормовых растений *Corydalis solida* и *C. capnoides* можно указать растения *Stellaria nemorum*, *Cypripedium calceolus*, *Paeonia anomala* [29, 30], голубянок *Everes alcatas*, *Aricia nicias* и *Cupido minimus* [33], жужелиц *Calosoma investigator*, *Lebia cruxminor* и *Badister lacertosus* [32]. Совместное существование в этом районе реликтовых видов с принципиально различными экологическими требованиями возможно благодаря наличию в карстовых ландшафтах участков как с положительными, так и с отрицательными аномалиями теплообеспеченности по отношению к зональному фону [34].

Бабочки из Республики Коми, южной части Ненецкого автономного округа и северного Урала обитают в зонах, климатически подходящих для мнемозин с диапазоном вероятностей 30–50 %. Восточная граница российской части ареала, находящаяся в Тюменской области, имеет еще более низкие значения – 20–30 %.

Полученные нами зависимости, такие как рост уровня пригодности местообитаний с увеличением количества годовых осадков и уменьшением минимальной температуры самого холодного месяца, могут говорить о неизвестном ранее свойстве яиц и зимующих личинок переносить очень низкие температуры (–50°) в холодный период, однако низкие температуры зимой играют высокую роль для мнемозины только в сочетании с другими выявленными

важными факторами – годовой суммой осадков и средней годовой температурой.

*Возможные изменения ареала мнемозины в XXI веке.* В четырех рассчитанных проекциях климатических условий, подходящих для *P. mnemosyne*, для разных сценариев изменения климата в 2050 и 2070 годах (рис. 3) можно отметить тенденцию к смещению ареала на северо-восток. Так, в сценарии с умеренным потеплением RCP2.6 (при уменьшении объемов выбросов парниковых газов до минимального) к 2050 году практически вся европейская часть России и весь Скандинавский п-ов станут пригодными для обитания мнемозин, при этом количество пригодных местообитаний на Апеннинском п-ове может уменьшиться. Самые северные современные местообитания на Беломорско-Кулойском плато, в целом не входящие сейчас в категорию климатически подходящих, станут пригодны с уровнем вероятности около 50 %. Однако по этому сценарию уменьшится площадь местообитаний современных бабочек из Республики Коми и Ненецкого автономного округа, т. к. полоса пригодных климатических условий, в которых они проживают в настоящее время, сместится на юго-восток.

По остальным сценариям для 2050 и 2070 годов обширные территории в России могут стать пригодными для *P. mnemosyne* без угрозы для современных популяций на севере ареала. Климатические модели для сценариев RCP2.6 2050 года и RCP2.6 2070 года сходны и предсказывают экспансию мнемозин на восток и север без значительного уменьшения подходящих зон в других частях, кроме территории на севере Балканского п-ова. Можно также выделить увеличивающуюся зону подходящих условий вблизи Алтая, где сейчас обитают близкородственные мнемозине виды *P. ariadne* и *P. stubbendorffii*.

При росте выбросов парниковых газов с нынешней скоростью (сценарий RCP8.5) в 2070 году не только весь Скандинавский полуостров, но и вся территория Русской равнины и Уральские горы станут оптимальны по климатическим параметрам для обитания

мнемозины, а северная граница подходящих параметров достигнет о. Южный архипелага Новая Земля. При этом может произойти резкое уменьшение численности южно-европейских, средиземноморских и некоторых турецких популяций. Однако необходимо учитывать, что настолько сильное изменение климата приведет к коренной перестройке всех современных экосистем и реальный ареал распространения вида в будущем предсказать невозможно. Поэтому нельзя забывать о важности учета изменения ареалов кормовых растений мнемозины, т. к. во многом граница распространения этого вида определяется присутствием пищевых ресурсов для гусениц бабочки. Таким образом, климатические факторы среды, влияющие на расселение популяций в настоящем и будущем, могут оказывать воздействие на вид не только напрямую, но и косвенно, через кормовую базу.

**Заключение.** Таким образом, согласно анализу ареала мнемозины по методу максимальной энтропии, главными климатическими факторами, влияющими на ее распространение, являются годовая сумма осадков, минимальная температура самого холодного месяца и средняя годовая температура. Рассмотренные климати-

ческие факторы не являются лимитирующими на всей территории распространения [4], однако могут оказывать влияние косвенно – через кормовую базу. Полученные нами границы ареала мнемозины большей частью согласуются с предложенными ранее [4, 27]. Наиболее оптимальные климатические условия для вида отмечены на территории центральной и южной Европы с максимумом в восточных Альпах и некоторых регионах Кавказа. Точки сбора и наблюдений бабочек в Архангельской области не входят в число территорий климатического оптимума, что может отчасти объяснять низкую численность данных популяций в некоторые годы, а также подтверждает роль Беломорско-Кулойского плато как рефугиума для различных реликтовых видов. Полученные прогнозы изменения ареала бабочек вследствие возможных изменений климата в середине и второй половине XXI века предсказывают смещение территории климатических оптимумов на северо-восток от современного ареала с увеличением пригодных площадей на территории центральной и северо-западной России и уменьшение в некоторых точках современных климатических оптимумов в центральной и южной Европе.

## Список литературы

1. Goldmann J. Der Fang von Parnassius mnemosyne verboten! // Int. Entomol. Zeitschrift. 1911. № 5. 234 с.
2. Татаринцов А.Г., Долгин М.М. Фауна европейского Северо-Востока России. Булавоусые чешуекрылые. СПб., 1999. Т. VII, ч. 1.
3. Полумордвинов О.А., Шубаев С.В. Материалы к распространению, экологии и биологии парусника мнемозины *Driopa mnemosyne* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Papilionidae) на территории Пензенской области // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2007. Т. 3, № 7. С. 308–313.
4. Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Rykov A.M., Frolov A.A., Kogut Y.E. Northern Boundary of the Range of the Clouded Apollo Butterfly *Parnassius mnemosyne* (L.) (Papilionidae): Climate Influence or Degradation of Larval Host Plants? // Nota Lepidopterol. 2012. Т. 36, № 1. С. 19–33.
5. Рыков А.М. Современное распространение мнемозины (*Driopa mnemosyne*) в Архангельской области // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: материалы докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 16–20 ноября 2009 г. Сыктывкар, 2009. С. 370–373.
6. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions // Ecol. Modell. 2006. Т. 190, № 3-4. С. 231–259.
7. Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araujo M.B. BIOMOD – a Platform for Ensemble Forecasting of Species Distributions // Ecography (Cop.). 2009. Т. 32, № 3. С. 369–373.
8. Soberón J., Nakamura M. Niches and Distributional Areas: Concepts, Methods, and Assumptions // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2009. Т. 106. Suppl. P. 19 644–19 650.



9. Wiens J.J., Graham C.H., Moen D.S., Smith S.A., Reeder T.W. Evolutionary and Ecological Causes of the Latitudinal Diversity Gradient in Hylid Frogs: Treefrog Trees Unearth the Roots of High Tropical Diversity // *Am. Nat.* 2006. T. 168, № 5. С. 579–596.
10. Svenning J.C., Fitzpatrick M.C., Normand S., Graham C.H., Pearman P.B., Iverson L.R., Skov F. Geography, Topography, and History Affect Realized-to-Potential Tree Species Richness Patterns in Europe // *Ecography (Cop.)*. 2010. T. 33, № 6. С. 1070–1080.
11. Nogués-Bravo D., Rodríguez J., Hortal J., Batra P., Araújo M.B. Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth // *PLoS Biol.* 2008. T. 6, № 4. P. 685–692.
12. Hugall A., Moritz C., Moussalli A., Stanisic J. Reconciling Paleodistribution Models and Comparative Phylogeography in the Wet Tropics Rainforest Land Snail *Gnarosophia bellendenkerensis* (Brazier 1875) // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002. T. 99, № 9. P. 6112–6117.
13. Pearman P.B., D'Amen M., Graham C.H., Thuiller W., Zimmermann N.E. Within-Taxon Niche Structure: Niche Conservatism, Divergence and Predicted Effects of Climate Change // *Ecography (Cop.)*. 2010. T. 33, № 6. P. 990–1003.
14. Engler R., Randin C.F., Thuiller W., Dullinger S., Zimmermann N.E., Araújo M.B., Pearman P.B., Le Lay G., Piedallu C., Albert C.H., Choler P., Coldea G., De Lamo X., Dirnböck T., Gégout J.C., Gómez-García D., Grytnes J.A., Heegaard E., Høistad F., Nogués-Bravo D., Normand S., Puşcaş M., Sebastià M.T., Stanisci A., Theurillat J.P., Trivedi M.R., Vittoz P., Guisan A. 21st Century Climate Change Threatens Mountain Flora Unequally Across Europe // *Glob. Chang. Biol.* 2011. T. 17, № 7. P. 2330–2341.
15. Araújo M.B., Luoto M. The Importance of Biotic Interactions for Modelling Species Distributions Under Climate Change // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2007. T. 16, № 6. P. 743–753.
16. Settele J., Kudrna O., Harpke A., Kuehn I., van Swaay C., Verovnik R., Warren M., Wiemers M., Hanspach J., Hickler T., Kühn E., van Halder I., Veling K., Vliegenthart A., Wynhoff I., Schweiger O., Kühn I. Climatic Risk Atlas of European Butterflies. Sofia; Moscow, 2008.
17. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2014.
18. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very High Resolution Interpolated Climate Surfaces for Global Land Areas // *Int. J. Climatol.* 2005. T. 25, № 15. P. 1965–1978.
19. Hijmans R., Guarino L. Computer Tools for Spatial Analysis of Plant Genetic Resources Data: 1. DIVA-GIS // *Plant Genet. Resour.* 2001. № 127. P. 15–19.
20. QGIS Geographic Information System. 2009.
21. Etten R.J.H., van Raster J. Geographic Analysis and Modeling With Raster Data. 2012.
22. Habel J.C., Schmitt T., Meyer M., Finger A., Rödder D., Assmann T., Zachos F.E. Biogeography Meets Conservation: the Genetic Structure of the Endangered Lycaenid Butterfly *Lycaena Helle* (Denis & Schiffermüller, 1775) // *Biol. J. Linn. Soc.* 2010. T. 101, № 1. P. 155–168.
23. Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elithdismo J. Species Distribution Modeling. 2014.
24. Austin M. Species Distribution Models and Ecological Theory: A Critical Assessment and Some Possible New Approaches // *Ecol. Modell.* 2007. T. 200. P. 1–19.
25. Moss R., Babiker M., Brinkman S., Calvo E. Towards New Scenarios for Analysis of Emissions, Climate Change, Impacts, and Response Strategies. 2008.
26. Weyant J., Azar C., Kainuma M., Kejun J., Nakicenovic N., Shukla P.R., Yohe G., La Rovere E. Report of 2.6 Versus 2.9 Watts/m<sup>2</sup> RCPP Evaluation Panel. Geneva, 2000.
27. Weiss J.-C. The Parnassiinae of the World. P. 3. Canterbury, U.K., 1999.
28. Gratton P., Konopiński M.K., Sbordoni V. Pleistocene Evolutionary History of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): Genetic Signatures of Climate Cycles and a “Time-Dependent” Mitochondrial Substitution Rate // *Mol. Ecol.* 2008. T. 17, № 19. P. 4248–4262.
29. Симачёва Е.В. Флористический комплекс Пинежского государственного заповедника и его роль в сохранении реликтов Беломорско-Кулойского плато: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1989. 19 с.
30. Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразии и георазнообразии в карстовых областях. Архангельск, 2000.
31. Bernard R.R., Daraž B.B. Relict Occurrence of East Palaearctic Dragonflies in Northern European Russia, With First Records of Coenagrion Glaciale in Europe (Odonata: Coenagrionidae) // *Int. J. Odonatol.* 2010. T. 13, № 1. P. 39–62.
32. Мохнаткин А.С., Зезин И.С., Филиппов Б.Ю. Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) различных биоценозов карстового ландшафта юго-восточной части Беломорско-Кулойского плато // *Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки.* 2010. № 4.

33. Болотов И.Н. Многолетние изменения фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) северной тайги на западе Русской равнины // Экология. 2004. Т. 35, № 2. С. 141–147.

34. Шварцман Ю.Г., Болотов И.Н. Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области плейстоценовых материковых оледенений. Екатеринбург, 2008.

## References

1. Goldmann J. Der Fang von Parnassius mnemosyne verboten! *Int. Entomologische Zeitschrift*, 1911, no. 5, 234 p.
2. Tatarinov A.G., Dolgin M.M. *Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Bulavousye cheshuekrylye* [Fauna of the European North-East of Russia. Rhopalocera Lepidopterans]. Saint Petersburg, 1999. Vol. 7, part. 1.
3. Polumordvinov O.A., Shibaev S.V. Materialy k rasprostraneniyu, ekologii i biologii parusnika mnemosiny Driopa mnemosyne (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Papilionidae) na territorii Penzenskoy oblasti [Materials for Distribution, Ecology and Biology of Sailfish Mnemosyne Driopa mnemosyne (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Papilionidae) in the Penza Region]. *Izvestia Penzenskogo gosudarstvennogo ped. Univ. imeni V.G. Belinskogo*, 2007, vol. 3, no. 7, pp. 308–313.
4. Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Rykov A.M., Frolov A.A., Kogut Y.E. Northern Boundary of the Range of the Clouded Apollo Butterfly Parnassius mnemosyne (L.) (Papilionidae): Climate Influence or Degradation of Larval Host Plants? *Nota Lepidopterol*, 2012, vol. 36, no. 1, pp. 19–33.
5. Rykov A.M. Sovremennoe rasprostranenie mnemosiny (Driopa mnemosyne) v Arkhangel'skoy oblasti [Modern Distribution of Mnemosyne (Driopa mnemosyne) in the Arkhangelsk Region]. *Problemy izucheniya i ohrany zhivotnogo mira na Severe: materialy dokl. Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya, 16–20 noyabrya 2009 g.* [The Problems of Study and Conservation of Wildlife in the North: Proc. of the Sci. Conf. with Int. Participation. Syktyvkar, Komi Republic, Russia, 16-20 November, 2009]. Syktyvkar, 2009, pp. 370–373.
6. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions. *Ecol. Model.*, 2006, vol. 190, no. 3–4, pp. 231–259.
7. Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. BIOMOD – a Platform for Ensemble Forecasting of Species Distributions. *Ecography*, 2009, vol. 32, no. 3, pp. 369–373.
8. Soberón J., Nakamura M. Niches and Distributional Areas: Concepts, Methods, and Assumptions. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2009, vol. 106, pp. 19644–19650.
9. Wiens J.J., Graham C.H., Moen D.S., Smith S.A., Reeder T.W. Evolutionary and Ecological Causes of the Latitudinal Diversity Gradient in Hylid Frogs: Treefrog Trees Unearth the Roots of High Tropical Diversity. *Am. Nat.*, 2006, vol. 168, no. 5, pp. 579–596.
10. Svenning J.C., Fitzpatrick M.C., Normand S., Graham C.H., Pearman P.B., Iverson L.R., Skov F. Geography, Topography, and History Affect Realized-to-Potential Tree Species Richness Patterns in Europe. *Ecography*, 2010, vol. 33, no. 6, pp. 1070–1080.
11. Nogués-Bravo D., Rodríguez J., Hortal J., Batra P., Araújo M.B. Climate Change, Humans, and the Extinction of the Woolly Mammoth. *PLoS Biol.*, 2008, vol. 6, no. 4, pp. 685–692.
12. Hugall A., Moritz C., Moussalli A., Stanisci J. Reconciling Paleodistribution Models and Comparative Phylogeography in the Wet Tropics Rainforest Land Snail *Gnarosophia bellendenkerensis* (Brazier 1875). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2002, vol. 99, no. 9, pp. 6112–6117.
13. Pearman P.B., D'Amen M., Graham C.H., Thuiller W., Zimmermann N.E. Within-Taxon Niche Structure: Niche Conservatism, Divergence and Predicted Effects of Climate Change. *Ecography*, 2010, vol. 33, no. 6, pp. 990–1003.
14. Engler R., Randin C.F., Thuiller W., Dullinger S., Zimmermann N.E., Araújo M.B., Pearman P.B., Le Lay G., Piedallu C., Albert C.H., Choler P., Coldea G., De Lamo X., Dirnböck T., Gégout J.C., Gómez-García D., Grytnes J.A., Heegaard E., Høistad F., Nogués-Bravo D., Normand S., Puşcaş M., Sebastià M.T., Stanisci A., Theurillat J.P., Trivedi M.R., Vittoz P., Guisan A. 21st Century Climate Change Threatens Mountain Flora Unequally Across Europe. *Glob. Chang. Biol.*, 2011, vol. 17, no. 7, pp. 2330–2341.
15. Araújo M.B., Luoto M. The Importance of Biotic Interactions for Modelling Species Distributions Under Climate Change. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 2007, vol. 16, no. 6, pp. 743–753.
16. Settele J., Kudrna O., Harpke A., Kuehn I., van Swaay C., Verovnik R., Warren M., Wiemers M., Hanspach J., Hickler T., Kühn E., van Halder I., Velling K., Vliegthart A., Wynhoff I., Schweiger O., Kühn I. *Climatic Risk Atlas of European Butterflies*. Sofia; Moscow, 2008.
17. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. 2014.
18. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very High Resolution Interpolated Climate Surfaces for Global Land Areas. *Int. J. Climatol.*, 2005, vol. 25, no. 15, pp. 1965–1978.

19. Hijmans R., Guarino L. Computer Tools for Spatial Analysis of Plant Genetic Resources Data: 1. DIVA-GIS. *Plant Genetic Resources*, 2001, no. 127, pp. 15–19.
20. *QGIS Geographic Information System*. 2009.
21. Etten R.J.H., van Raster J. *Geographic Analysis and Modeling with Raster Data*. 2012.
22. Habel J.C., Schmitt T., Meyer M., Finger A., Rödder D., Assmann T., Zachos F.E. Biogeography Meets Conservation: the Genetic Structure of the Endangered Lycaenid Butterfly *Lycaena Helle* (Denis & Schiffermüller, 1775). *Biol. J. Linnean Soc.*, 2010, vol. 101, no. 1, pp. 155–168.
23. Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J., Elithdismo J. *Species Distribution Modeling*. 2014.
24. Austin M. Species Distribution Models and Ecological Theory: a Critical Assessment and Some Possible New Approaches. *Ecol. Model.*, 2007, vol. 200, pp. 1–19.
25. Moss R., Babiker M., Brinkman S., Calvo E. *Towards New Scenarios for Analysis of Emissions, Climate Change, Impacts, and Response Strategies*. 2008.
26. Weyant J., Azar C., Kainuma M., Kejun J., Nakicenovic N., Shukla P.R., Yohe G., La Rovere E. *Report of 2.6 Versus 2.9 Watts/m2 RCPP Evaluation Panel*. Geneva, 2000.
27. Weiss J.-C. *The Parnassiinae of the World*. P. 3. Canterbury, UK, 1999.
28. Gratton P., Konopiński M.K., Sbordoni V. Pleistocene Evolutionary History of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): Genetic Signatures of Climate Cycles and a “Time-Dependent” Mitochondrial Substitution Rate. *Molecular Ecology*, 2008, vol. 17, no. 19, pp. 4248–4262.
29. Simacheva E.V. *Floristicheskiy kompleks Pinezhskogo gosudarstvennogo zapovednika i ego rol' v sokhranении reliktoov Belomorsko-Kuloyskogo plato: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Floristic Complex of Pinezhsky State Reserve and Its Role in the Preservation of the White Sea-Kuloi Plateau Relics: Cand. Biol. Sci. Dis. Abs.]. Vilnius, 1989. 19 p.
30. *Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika (severnaya tayga ETR, Arkhangel'skaya oblast')*. *Bioraznoobrazie i georaznoobrazie v karstovykh oblastyakh* [Structure and Dynamics of Natural Components of Pinezhsky Reserve (the Northern Taiga, Arkhangelsk Region). Biodiversity and Geological Diversity in the Karst Areas]. Arkhangelsk, 2000.
31. Bernard R.R., Daraž B.B. Relict Occurrence of East Palaearctic Dragonflies in Northern European Russia, With First Records of Coenagrion Glaciale in Europe (Odonata: Coenagrionidae). *Int. J. of Odonatol.*, 2010, vol. 13, no. 1, pp. 39–62.
32. Mokhnatkin A.S., Zezin I.S., Filippov B.Yu. Naselenie zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) razlichnykh biotsenozov karstovogo landshafta yugo-vostochnoy chasti Belomorsko-Kuloyskogo plato [The Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) Population of Different Biocenosis of the Karst Landscape of the South-Eastern Part of the White Sea–Kuloi Plateau]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) univ. Ser.: Estestvennye nauki*, 2010, no. 4.
33. Bolotov I.N. Mnogoletnie izmeneniya fauny bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Diurna) severnoy taygi na zapade Russkoy ravniny [Long-Term Changes of Butterflies Fauna (Lepidoptera, Diurna) of the Northern Taiga on the West of the Russian Plain]. *Ekologiya*, 2004, vol. 35, no. 2, pp. 141–147.
34. Shvartsman Yu.G., Bolotov I.N. *Prostranstvenno-vremennaya neodnorodnost' taezhnogo bioma v oblasti pleystotsenovykh materikovykh oledeneniya* [Spatio-Temporal Heterogeneity of the Taiga Biome in the Pleistocene Continental Glaciations]. Yekaterinburg, 2008.

***Bolotov Ivan Nikolaevich***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

***Frolov Artem Andreevich***

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

### MODELLING OF DISTRIBUTION AREA AND ANALYSIS OF FACTORS CONTRIBUTION IN CLIMATIC NICHE OF *PARNASSIUS MNEMOSYNE* L. 1758 (LEPIDOPTERA: PAPILIONIDAE)

The paper by the geoinformation method clarifies the boundaries of distribution range and locations of a red-listed butterfly Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne* Linnaeus 1758). The territorial suitability of the area for the species habitation with respect to the climatic variables is determined. According to the data from 3130 observation sites and captures obtained from the Russian Museum of

the Biodiversity Hotspots of the Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, literature data, GBIF base and 19 bioclimatic variables from WorldClim base the multidimensional analysis of climatic niche by maximum entropy method was carried out as well as the factors affecting the present Clouded Apollo distribution are clarified. The main climatic affecting factors of *P. mnemosyne* distribution at the species area territory are the next: the annual precipitation (positive dependence, the contribution of this variable is 50.7 %), minimum temperature of the coldest month (negative dependence, the contribution of this variable is 19.7 %), average yearly temperature (positive dependence, the contribution of this variable is 12.5 %). All of the observed climatic factors can affect on the distribution area both directly and through the food reserve - different plants of genus *Corydalis* DC, 1805, essential for a Clouded Apollo oligotroph lepidopterous larva. We conducted the forecasting of distribution range change through the middle and the second part of the 21<sup>st</sup> century using different climate change scenarios. According to the prognoses the territory of suitable habitat and climatic optima can be shifted into the northeastern direction. The probable distribution areas may increase in the central and northwestern territories of Russia and some declining may occur in the present climatic optima at the Central and Southern Europe.

**Keywords:** *Parnassius mnemosyne*, geoinformation systems, maximum entropy method, butterflies, suitable habitat.

*Контактная информация:*

Болотов Иван Николаевич

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23;

*e-mail:* inepnas@yandex.ru

Фролов Артём Андреевич

*адрес:* 163000, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23;

*e-mail:* artem.frolov@iepn.ru

Рецензент – *Филиппов Б.Ю.*, доктор биологических наук, доцент, проректор по научной работе Северного (Арктического) федерального университета имени М.В. Ломоносова