

## Биоклиматическое моделирование пространственного распределения *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Papilionidae) на Алтае

### Bioclimatic modelling of the spatial distribution of *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Papilionidae) in the Altai, Russia

П.Ю. Малков\*, \*\*, А.В. Каранин\*  
P.Yu. Malkov\*, \*\*, A.V. Karanin\*

\* Горно-Алтайский государственный университет, ул. А.Н. Ленкина 1, Горно-Алтайск 649000 Россия. E-mail: malkovi@bk.ru, vedmedk@bk.ru.

\* Gorno-Altai State University, Lenkina Str. 1, Gorno-Altai 649000 Russia.

\*\* Государственный природный биосферный заповедник «Катунский», ул. Заповедная 1, Республика Алтай, с. Усть-Кокса 649490 Россия.

\*\* Katunskiy State Nature Biosphere Reserve, Zapovednaya Str. 1, Altai Republic, Ust-Koksa 649490 Russia.

**Ключевые слова:** *Parnassius apollo*, аполлон, ареал, Алтай, моделирование, метод максимальной энтропии, MaxEnt.

**Key words:** *Parnassius apollo*, *Apollo* butterfly, area, Altai, modeling, MaxEnt.

**Резюме.** На основе метода максимальной энтропии построены вероятностные модели современного, прошлого и будущего распространения обыкновенного аполлона *Parnassius apollo* (Lepidoptera, Papilionidae) на Алтае. Оценка предиктивной ценности 19 биоклиматических и 3 топографических факторов показывает, что пространственное распределение вида в наибольшей мере согласуется с тремя из них: количеством осадков в самом холодном и самом тёплом кварталах и средней температурой наиболее тёплого квартала. Определена оптимальная, субоптимальная и пессимальная в климатическом отношении среда обитания аполлона на Алтае. Выявлено, что изменения ареала вида в прошлом были разнонаправленными, и его расширение в одной части могло совпадать с одновременным сокращением в другой. Прогноз пространственного размещения *P. apollo* в будущем свидетельствует о том, что к 2070 г. ареал не останется стабильным, но направленность и интенсивность изменений будет зависеть от того, какой из сценариев изменений климата (RCP) реализуется в действительности.

**Abstract.** Probability models of the past, current and future range of *Apollo*, *Parnassius apollo* (Lepidoptera, Papilionidae), in the Altai Mts are constructed by means of the maximum entropy method. Evaluation of the predictive capacity of 19 bioclimatic and 3 topographic factors has shown that the spatial distribution of the species mostly correlate with three of these factors: precipitation level in the coldest and the warmest quarters of the year, and the average temperature of the warmest quarter of the year. The optimal, suboptimal and worst climatic environments for *Apollo* in Altai were identified. Changes in the range of the species in the past were shown to be multidirectional, with expansions and withdrawals taking place simultaneously in different regions.

The prognosis for its spatial distribution in the future suggests an unstable range, its outline in 2070 depending upon which scenario of the climate change takes place.

## Введение

Выявление закономерностей территориального размещения биологических таксонов представляет собой одну из классических и ключевых задач биогеографии [Ravkin, Lukianova, 1976; Mordkovich, 2005; Sergeev, 2010]. В последние десятилетия в рамках ареалогического направления активно развиваются разнообразные методы моделирования распространения видов (нейронные сети, BIOCLIM, метод максимальной энтропии и др.), позволяющие с вероятностных позиций оценивать вклады различных факторов среды в формирование ареала [Zimmermann et al., 2010]. Концептуально такие подходы базируются на представлениях об экологической нише как о функциональной единице, которую можно отразить через многомерное пространство экологических переменных [Hutchinson, 1957], а ареал понимается как её географическая проекция. Необходимые условия существования вида определяются с помощью оценки степени корреляции данных о местах его присутствия (в некоторых моделях и отсутствия) с переменными окружающей среды. Такие модели имеют определённые ограничения, например они не всегда позволяют отличить фактический ареал от потенциального, и их построение, особенно без учёта статистической и предмет-

ной составляющей, не гарантирует положительного результата. Тем не менее, они признаны эффективным инструментом для биогеографических исследований разной направленности. В частности, при изучении булавоусых чешуекрылых моделирование применялось с целью оценки воздействия локальных негативных факторов на распределение видов [De Groot et al., 2009], сопоставления природоохранного значения сведений о распространении и численности [Gutiérrez et al., 2013], выявления потенциального распространения инвазивных видов [Braby et al., 2014; Noor et al., 2017], реконструкции истории формирования ареалов [Marta et al., 2016], прогноза отклика на глобальные климатические изменения [Settele et al., 2008; Bolotov, Frolov, 2015; Davis, Cipollini, 2016; Obregon et al., 2016; Fisher et al., 2018; Wells, Tonkyn, 2018].

В качестве объекта моделирования в данном исследовании выбран обыкновенный аполлон *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) — один из наиболее известных и одновременно уязвимых представителей бабочек семейства Papilionidae в Палеарктике. На протяжении в целом обширного ареала, раскинувшегося в широтном направлении от Пиренеев до Забайкалья, а в долготном — от Фенноскандии до Кавказа, Средней и Центральной Азии, вид имеет типичное очаговое распространение, проявляющееся в наличии достаточно чётко изолированных элементарных и географических популяций. В европейской части аполлон во многих очагах сокращает площади мест обитания и численность (для отдельных территорий это отмечалось уже во второй половине XIX века [Dabrowski, 2008]), что определило необходимость его включения в международные природоохранные документы, в частности списки МСОП, СИТЕС и Бернской конвенции. Аналогичные тенденции в последнее время стали отмечаться и в азиатской части ареала, например на юге Западно-Сибирской равнины [Volgin, Yakovlev, 2018]. Согласно экспертным оценкам численность и область распространения аполлона на Алтае относительно стабильны [Krasnaya kniga..., 2017], однако многолетних работ, подтверждающих или отвергающих эту точку зрения, не проводилось.

В представленной публикации обсуждаются вероятностные модели настоящего, прошлого и будущего ареала *P. apollo* для территории Российского Алтая. Проводится проверка их согласованности со сведениями более общего характера для реконструкции истории и формулировки прогноза.

## Материалы и методы

Для моделирования пространственного распределения аполлона использованы алгоритмы метода максимальной энтропии [Phillips et al., 2006], реализованные в программе MaxEnt 3.4.1 ([http://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent](http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent)). Основой при таком подходе служат зарегис-

трированные в системе географических координат данные о присутствии вида (отсутствие игнорируется), причём метод высокоэффективен при анализе с неполным набором информации [Elith et al., 2011]. Суть моделирования сводится к оценке вероятностей отклонения фактического распределения от «ожидаемого» (максимально близкого к равномерному) с учётом ограничений, обусловленных неполнотой информации о фактическом распределении. В процессе анализа определяются вклады факторов в распределение вида и путём экстраполяции вероятностей выявляются участки географического пространства с параметрами, в той или иной степени удовлетворяющими модели. Качество моделей оценивается на основе непараметрического статистического критерия AUC. Для оценки вклада признаков в формирование ареала предусмотрено несколько статистических инструментов (перестановочный ресэмплинг (permutation), метод «складного ножа» (jackknife), графический анализ отклика), позволяющих количественно оценивать изменения в модели при последовательном удалении или добавлении переменных.

Фактической основой послужили данные о географических координатах мест обитания аполлона на Алтае. Сведения собраны П.Ю. Малковым в ходе полевых исследований 1995–2018 гг. во всех географических провинциях. Начиная с 2011 г. координаты регистрировали непосредственно в природе с помощью GPS/ГЛОНАСС навигаторов, более ранние местонахождения определены в программе Google Earth на основе дневниковых записей. Всего включено 29 авторских точек и 4 точки по материалам студентов Горно-Алтайского госуниверситета (сборы И.Х. Усманова, Р.Н. Бахтушкиной). Кроме того, частично задействованы литературные источники, в которых есть подробная пространственная привязка локалитетов [Kosterin, 1994; Yakovlev, Nakonechnyi, 2001; Bondarenko, 2003; Yakovlev, 2004]. В случае совпадения авторских и литературных точек оставляли первые, так как даже достаточно подробное словесное описание обычно не позволяет с полной уверенностью определить точное местоположение популяции. В общей сложности объём исходных данных составил 38 локалитетов. Для оценки прогностической значимости моделей выборочную совокупность случайным образом разделяли на обучающую (75 %) и тестируемую (25 %).

В факторное пространство включено 19 биоклиматических переменных из глобальной климатической базы WorldClim (<http://www.worldclim.org>) с разрешением 30" для современной, голоценового оптимума (около 6 тыс. лет назад) и будущих сценариев. В той же базе взяты слои, характеризующие климатические условия последнего ледникового максимума (около 22 тыс. лет назад) с разрешением 2,5'. Климат прошлого определялся на основе трёх моделей глобальной циркуляции, разработанных в различных климатологических центрах: CCSM4 (National

Center for Atmospheric Research, США), MPI-ESM-P (Max Planck Institute for Meteorology, Германия) и CNRM-CM5 (Centre National de Recherches Météorologiques, Франция). Сравнение показало, что различия между этими моделями по Алтаю не принципиальны, хотя для некоторых участков земной поверхности выбор модели может существенно влиять на реконструкции [Varela et al., 2015]. Для прогноза изменения ареала в будущем (2070 г.) использована модель CCSM4 для четырёх сценариев RCP (репрезентативных траекторий концентраций). Каждый из сценариев основан на прогнозе прибавки радиационного отклика к 2100 г. по сравнению с доиндустриальными условиями (2,6; 4,5; 6,0; 8,5 Вт/м<sup>2</sup>) [Gent et al., 2011]. Согласно сценариям вероятные оценки увеличения глобальной температуры к концу 2100 г. составят: 0,2–1,8 °C (RCP 2,6), 1,0–2,6 °C (RCP 4,5), 1,3–3,2 °C (RCP 6,0), 2,6–4,8 °C (RCP 8,5). Топографические характеристики (абсолютная высота, крутизна и экспозиция склонов) определены на основе цифровой модели рельефа SRTMGL3 разрешением 3" (<https://lpdaac.usgs.gov/node/524>). В качестве рабочего допущения принято, что топографические переменные в обсуждаемом диапазоне времени остаются неизменны.

Затем извлекли информацию о значениях всех факторов в местах обнаружения аполлона и для нивелирования эффекта коллинеарности исключили коррелированные переменные ( $r > 0,80$ ), так как в случае игнорирования этой процедуры проявляются существенные различия в оценках вклада признаков по исходным данным и после перестановочного теста. Кроме того, удалены факторы, содержащие, судя по статистическим показателям, большое количество «шума».

В итоге набор факторов редуцирован до следующих семи переменных: среднемесячная суточная амплитуда температуры, изотермальность, среднегодовая амплитуда колебания температуры, средняя температура наиболее тёплого квартала, количество осадков в самом тёплом квартале, количество осадков в самом холодном квартале, крутизна склона.

Визуализацию итоговых карт ареалов осуществляли в программе QGIS (<https://qgis.org>).

## Результаты и обсуждение

**Вклад факторов среды в распространение *Parnassius apollo*.** Показатель AUC в итоговой модели составил 0,945 для обучающей выборки и 0,957 для тестовой выборки, что интерпретируется как отличное качество модели [Swets, 1988]. Кроме того, это означает, что пространственное распределение *P. apollo* хорошо объясняется применёнными факторами и введения дополнительной информации не требуется.

Судя по результатам моделирования, наибольшее влияние на распространение вида на Алтае оказывают три биоклиматических фактора: количество

осадков в самом холодном квартале (49,0 % вклада), количество осадков в самом тёплом квартале (24,5 %) и средняя температура самого тёплого квартала (20,6 %). Вклад прочих переменных оказался незначительным. Анализ представленных на рис. 1 графиков позволяет утверждать, что климатический оптимум аполлона на Алтае характеризуется наличием не более 40 мм осадков в самом холодном и 220–290 мм в самом тёплом квартале, при средней температуре 14–22 °C в самом тёплом квартале. Благо-

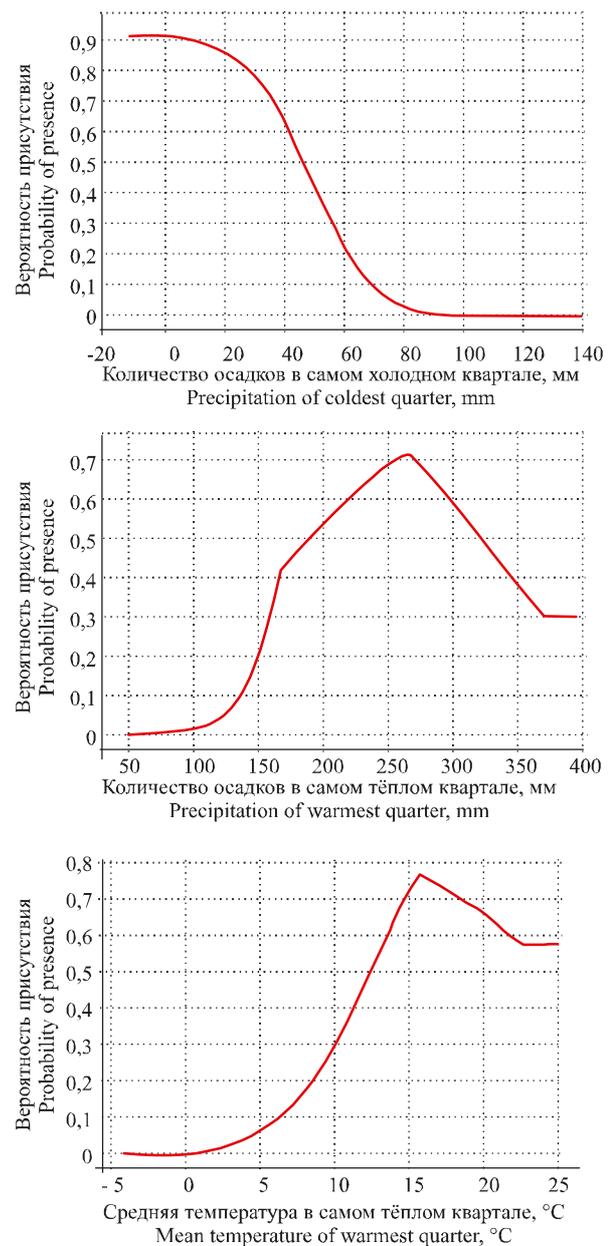


Рис. 1. Кривые отклика, показывающие взаимосвязь между вероятностью присутствия *Parnassius apollo* и тремя главными факторами.

Fig. 1. Response curves showing the relationships between the probability of the presence of a *Apollo* butterfly and the three top predictors.

приятность этого диапазона, видимо, обусловлена не только экологическими требованиями аполлона, но и спецификой кормовых растений гусениц, к которым принадлежат различные виды очитков *Sedum* и местами горноколосник колючий *Orostachys spinosa* [Korshunov, 2002]. Верхние значения влажности оказывают лимитирующее влияние на их распространение, так как будучи суккулентами, они плохо переносят застой влаги в почвенном субстрате. Правда некоторые очитки произрастают и в наиболее влажной северо-восточной части Алтая [Krylov, 1903], но там они представлены небольшими популяциями и приурочены к обрывистым скальным обнажениям, что, по-видимому, обеспечивает естественный сток влаги из почвы. В более аридных частях Алтая кормовые растения гусениц распространены значительно шире и местами образуют крупные заросли, в том числе на выложенных поверхностях. Зависимость от средней температуры в самом тёплом квартале сопряжена с количеством эффективных температур, необходимых для успешного осуществления цикла индивидуального развития аполлона. При этом она, конечно, сложнее, чем простая функциональная связь, поскольку известно [Descimon et al., 2005], что зимующие внутри хориона гусеницы первого возраста массово вылупляются после того как температура поднимается выше 20 °C и наиболее чувствительны к холодным сухим

периодам, когда не могут питаться, быстро обезвоживаются и умирают. Гусеницы последних возрастов, наоборот, более чувствительны к высоким температурам, которые повышают вероятность заболеваний.

**Современный ареал.** Картографическая модель современного распределения *P. apollo* на Алтае в целом согласуется с опубликованными за период более 100 лет сведениями о местах обнаружения вида [Tshikolovets et al., 2009]. Модель показывает, что участки с наибольшей вероятностью присутствия представляют собой долины крупных (Катунь, Чуя, Чулышман, Башкаус) и средних (Аргут, Урсул, Кадрин, Сумульта, Айлагуш и др.) рек, а также прилегающие горные склоны в пределах среднегорного высотного пояса во внутренних частях Алтая (рис. 2). Климатическая специфика этих территорий в значительной мере определяется наличием горных фенів, которые оказывают выравнивающее воздействие на мезоклимат, тем самым уменьшая возможность проявления заморозков [Sukhova, Rusanov, 2004]. В пределах северной периферии Алтая условия для аполлона менее благоприятны, в том числе и в горно-долинных ландшафтах. Вероятность присутствия вида здесь не выше пессимального уровня. Анализ климатических растров показывает, что это связано с большим количеством осадков в тёплое время года при примерно сходном с оптимальными

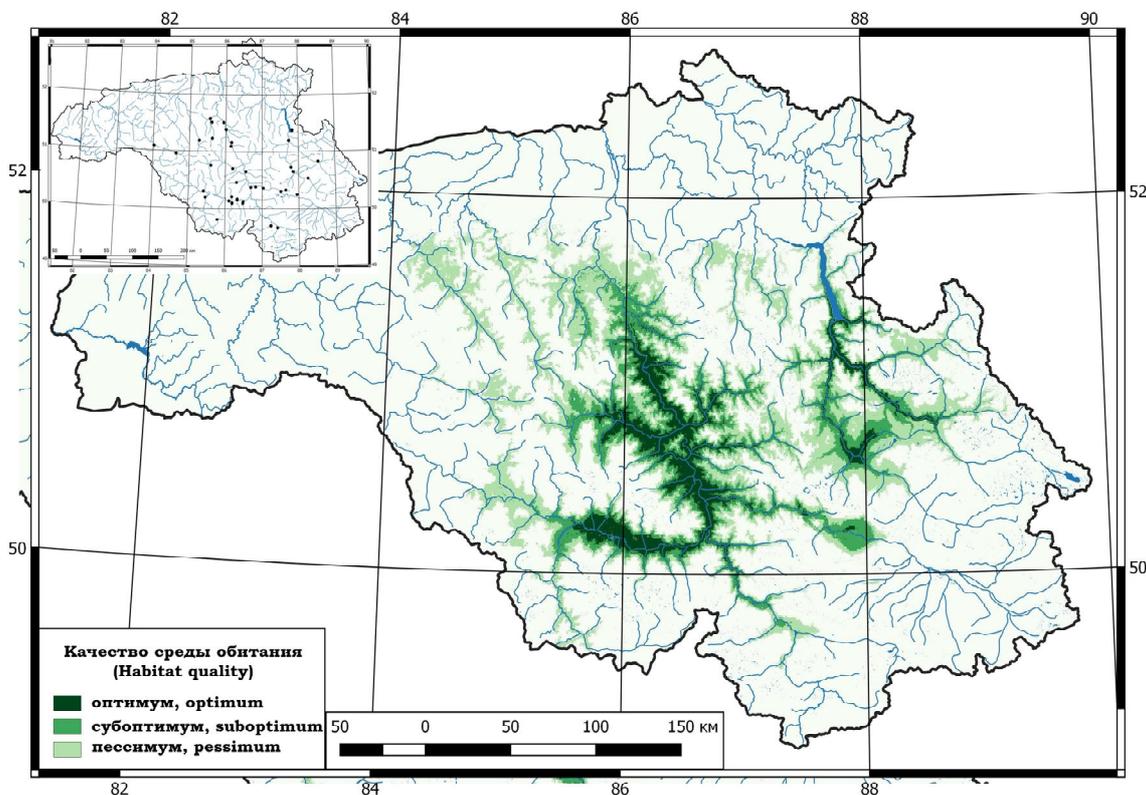


Рис. 2. Вероятностная модель современного ареала *Parnassius apollo* на Алтае и места его фактического обнаружения  
Fig. 2. Probabilistic model of the current range of *Parnassius apollo* in Altai and localities of its actual findings.

участками ареала температурном режиме. Полученная модель, по-видимому, вполне адекватно отражает биоклиматические предпочтения подвида *P.a. alpherakyi* Krulikovsky, 1906 и явно занижает вероятность присутствия *P.a. regius* Lukhtanov, 1997, свойственного северо-западной части рассматриваемой территории. Из несоответствий фактического распределения *P.a. alpherakyi* и модели следует отметить очень низкую оценку вероятности пребывания в ландшафтах бассейна среднего течения Чарыша, где он в действительности обитает [Krasnaya kniga..., 2006]. Возможной причиной этому может быть либо более низкое качество среды и иммиграционный характер присутствия особей, либо гибридное происхождение этого очага обитания. Вторых, модель с невысокой вероятностью, но всё же прогнозирует наличие вида в среднегорных ландшафтах бассейна верхнего течения Бии, где он пока не обнаружен. Хотя мы не можем полностью исключить того, что некоторые важные климатические переменные отсутствуют в модели, это можно рассматривать как указание на отсутствие *P. apollo* в приемлемой среде обитания. Кроме того, необходимо учитывать, что в действительности ареал аполлона фрагментирован в значительно большей степени, поскольку модель напрямую не учитывает такой важный для естественного расселения фактор, как наличие кормовых растений и совершенно не принимает во внимание антропогенную нагрузку. Для оценки значимости этих процессов необходимы дополнительные знания о рассредоточении аполлона между наиболее крупными очагами в зоне оптимума.

**Реконструкция ареала.** Предполагается, что род *Parnassius* возник в Лавразии в начале палеогена [Nakonieczny et al., 2007], а центр его последующей эволюционной радиации был связан с горными массивами Центральной Азии [Nazari et al., 2007]. Активное расселение аполлона за пределами очага видообразования происходило в межледниковые фазы плейстоцена и в голоцене [Todisco et al., 2010].

Результаты моделирования для позднеледниковой оледенения показывают, что в эту эпоху на Алтае полностью отсутствовали подходящие климатические условия для обитания аполлона. Основным лимитирующим фактором — дефицит температур в тёплое время года, исключающий возможность реализации онтогенеза. Значительные ледовые массы занимали в то время на Алтае не только хребты, но и межгорные котловины, представлявшие собой ледниково-подпрудные водоёмы или ледоёмы [Baker et al., 1993; Butvilovsky, 1993; Okishev, 2011]. На свободных пространствах растительный покров был сформирован лесотундрами и тундростепями [Chlachula, 2001], нехарактерными для *P. apollo*. В литературе есть обоснованная точка зрения о интерстадиальных или даже третичных рефугиумах растительности, располагавшихся в ледниковые фазы в низкогорьях Алтая и отличавшихся, судя по всему, более мягкими климатическими условиями (напри-

мер, [Kuminova, 1960]). Однако выживание в этих рефугиумах такого теплолюбивого, соотносительно с условиями оледенения в Сибири, вида как аполлон представляется маловероятным, даже если предположить, что разрешающая способность модели не позволяет учитывать их климатическую специфику. По мнению В.В. Бутвиловского [Butvilovsky, 1993] проблема рефугиумов объясняется возможностью возобновления древнего растительного покрова путём прорастания ранее захороненных и вставших в анабиоз семян растений при попадании их в благоприятную обстановку вследствие размыва древних отложений. Понятно, что подобное в принципе невозможно для насекомых. Сказанное хорошо согласуется с географической изменчивостью митохондриального маркера COI у аполлона, так как популяции на восточной периферии ареала, в отличие от европейских, кавказских и ближневосточных, генетически однотипны [Todisco et al., 2010], что можно объяснить только постгляциальным расселением вида в центрально- и североазиатском регионе и сравнительно недавней изоляцией подвидов. Кроме того, результат косвенно подтверждается анализом распространения неморальных чешуекрылых, у которых западносибирско-дальневосточные дизъюнкции приурочены не к третичному времени или межледниковью, а представляют собой остатки единых в голоценовом оптимуме ареалов [Dubatolov, Kosterin, 2000].

В последней фазе атлантического времени среднего голоцена, судя по результатам моделирования, на значительной части Алтая сложились благоприятные климатические условия для *P. apollo* (рис. 3). Его ареал, видимо, занимал не только ключевые очаги современного обитания, но и существенно выходил за их пределы. Анализ климатических растров и литературных сведений о палеоклимате среднего голоцена позволяют считать, что атлантический оптимум выделялся более тёплым температурным режимом на всей рассматриваемой территории [Evseeva, Zhilina, 2010] и меньшим, в сравнении с современными условиями, количеством осадков в предгорно-низкогорном поясе. Особенно нетривиальна сравнительно высокая оценка присутствия аполлона в то время на северо-востоке Алтая, где сейчас практически повсеместно господствуют подтаёжные и таёжные ландшафты, и вид имеет самое ограниченное распространение. Кажется маловероятным, что аполлон даже в наиболее сухую палеоклиматическую фазу атлантического времени занимал всю обозначенную на северо-востоке территорию, так как необходимым условием для успешного освоения пространства выступает согласованное или более раннее расселение кормовых растений, в том числе против градиента высот. Последовавшая в суббореальный период и сохранившаяся до настоящего времени высокая увлажнённость на северо-востоке явилась негативным фактором для существования вида. Из явно изолированных популяций в литературе имеет-

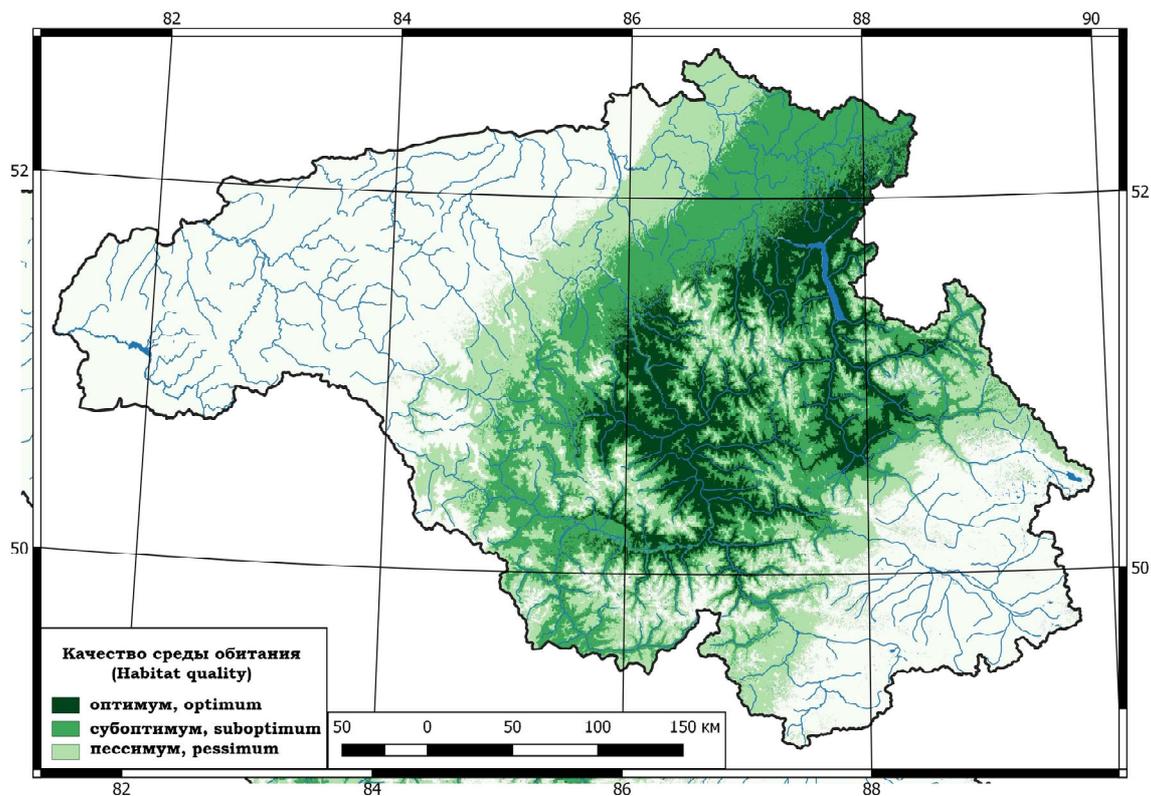


Рис. 3. Вероятностная модель ареала *Parnassius apollo* на Алтае в среднем голоцене  
 Fig. 3. Mid Holocene distribution probabilistic model of Apollo butterfly in Altai

ся указание только на локалитет «Турошак» [Tshikolovets et al., 2009]. Кроме того, крупные «аполлоподобные» бабочки визуально наблюдались П.Ю. Малковым на одном из участков дороги Турошак–Каяшкан, но это мог быть как обыкновенный аполлон, так и номийон *P. nomion* Fisher de Waldheim, 1824. Большинство современных мест обитания на северо-востоке Алтая расположены в остепнённых ландшафтах южной оконечности Телецкого озера, то есть территориально и климатически связаны с внутренними районами. На севере и северо-западе Алтая климатическая обстановка в это время, видимо, способствовала разделению и формированию подвидов *P.a. alpherakyi*, *P.a. regius* и *P.a. meinhardi* Sheljuzhko, 1924.

**Возможные изменения ареала в XXI веке.** Карты вероятного ареала аполлона к 2070 г. демонстрируют, что в различных частях Алтая вектор прогнозируемых изменений (сокращение/расширение) не совпадает и интенсивность процессов будет зависеть от того, какой из сценариев RCP фактически реализуется (рис. 4). Наиболее благоприятно для *P. apollo*, судя по всему, умеренное потепление, которое проявится в случае осуществления RCP 2.6. Климатическая обстановка на Алтае в такой ситуации будет приблизительно совпадать по использованным в модели факторам с условиями атлантического оптимума в среднем голоцене.

Следовательно, можно ожидать аналогичных изменений и в ареале аполлона. В случае же реализации более агрессивных сценариев ситуация не столь однозначна. Прослеживаются две негативные тенденции: ухудшение климатических условий для *P. apollo* в северных и северо-западных предгорьях и частично низкогорьях, а также снижение вероятности присутствия вида в зоне современного оптимума во внутренней части Алтая. Указанные тенденции особенно чётко проявляются при сценарии RCP 8.5. В то же время видна и обратная тенденция, а именно значительное увеличение площадей субоптимальной климатической зоны аполлона.

## Заключение

Таким образом, среднемасштабное картографическое моделирование на основе метода максимальной энтропии с применением климатических переменных позволяет получить новую информацию о закономерностях пространственного распределения *P. apollo* на Алтае. Судя по результатам моделирования генеральными факторами, с приемлемой степенью полноты характеризующими среду обитания вида, выступают: количество осадков в самом холодном и самом тёплом квартале, а также средняя температура самого тёплого квартала. Наиболее значительные по площади оптимумы среды обитания

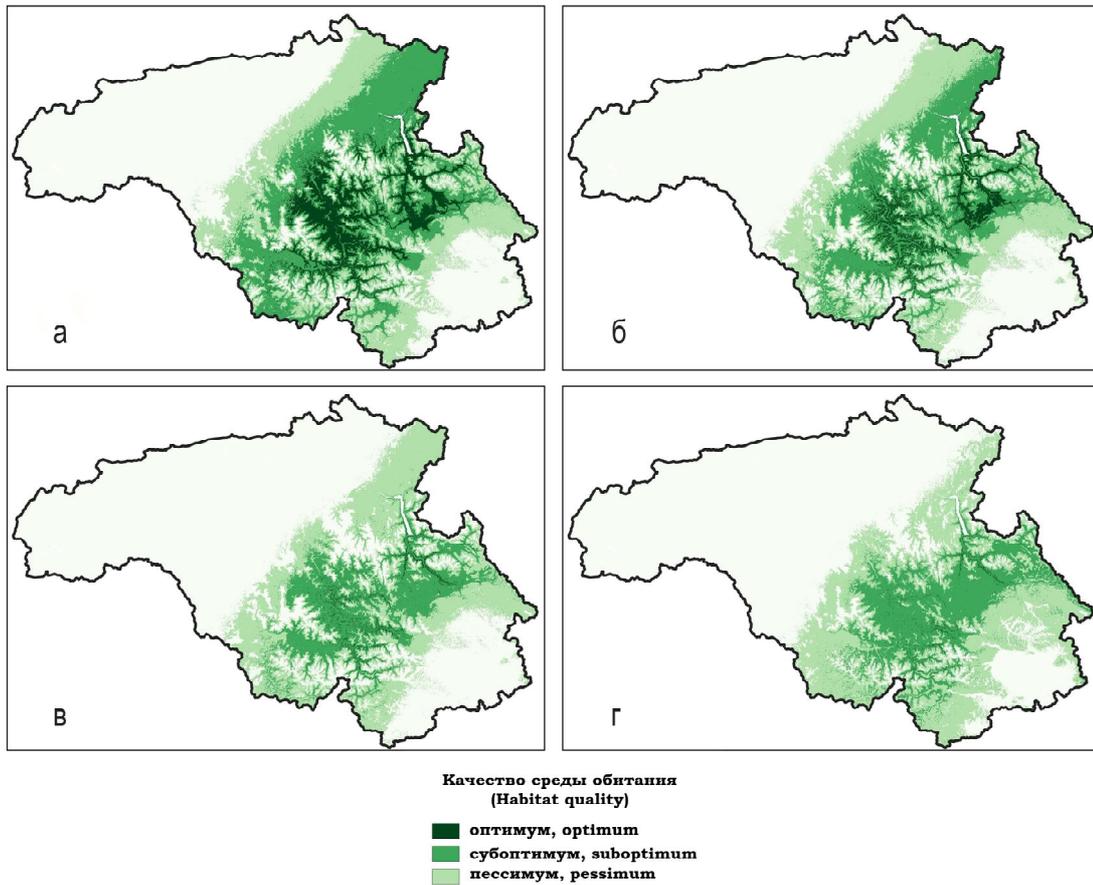


Рис. 4. Вероятностные модели изменения ареала *Parnassius apollo* на Алтае к 2070 г.: а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.

Fig. 4. Future distribution probabilistic models of Apollo butterfly in Altai (2070 year): а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.

аполлона расположены во внутренних частях Алтая и приурочены, главным образом, к горным долинам и прилежащим склонам в среднегорье. Периферийные районы отличаются менее благоприятными климатическими условиями, и с природоохранной точки зрения их можно рассматривать как наиболее уязвимые. Неплохая согласованность полученной модели палеоареала аполлона в плейстоцене и среднем голоцене с более общими палеогеографическими данными позволяет думать, что биоклиматические требования подвидов, как минимум *P.a. alpherakyi*, остаются относительно постоянными со времени их изоляции. При этом вектор изменений ареала в разных частях Алтая, судя по полученным результатам, был разнонаправленным в зависимости от климатических условий, и расширение ареала в одной части могло совпадать с одновременным сокращением в другой. Полученные прогнозы динамики пространственного размещения аполлона в связи с глобальными климатическими изменениями свидетельствуют о том, что ареал вида на Алтае, видимо, не останется стабильным, однако направленность и интенсивность изменений будет

зависеть от того, какой из моделируемых сценариев реализуется в действительности.

### Благодарности

На завершающем этапе работа финансировалась из средств государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации 5.5702.2017/8.9.

### Литература

Baker V.R., Benito G., Rudoy A.N. 1993. Paleohydrology of late Pleistocene superflooding, Altai mountains, Siberia // Science. Vol.259. P.348–350.

Bolotov I.N., Frolov A.A. 2015. Modelirovanie areala i analiz vklada faktorov v klimaticheskuiu nishu *Parnassius mnemosyne* L. 1758 (Lepidoptera: Papilionidae) // Arctic Environmental Research. No.1. P.56–67. [In Russian].

Bondarenko A.V. 2003. Bulavovysye cheshuekrylye Yugo-Vostochnogo Altaia (kadastr). Gorno-Altaiisk. 203 p. [In Russian].

Braby M.F., Bertelsmeier C., Sanderson C., Thistleton B.M. 2014. Spatial distribution and range expansion of the Tawny Coster butterfly, *Acraea terpsicore* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Nymphalidae), in South East Asia and Australia // Insect conservation and diversity. Vol.7. No.2. P.132–143.

- Butvilovsky V.V. 1993. Paleogeografiya poslednego oledeneniia i golocena Altaia: Sobytiino-Katastroficheskaia model'. Tomsk. 253 p. [In Russian].
- Chlachula J. 2001. Pleistocene climate change, natural environments and palaeolithic occupation of the Altai area, west-central Siberia // *Quaternary International*. Vol.80. P.131–167.
- Dabrowski J.S. 2008. Ups and downs of (*Parnassius apollo* Linnaeus, 1758) in the Tatra National Park Poland and problems of its reintroduction // *Atalanta*. Vol.39. No.1–4. P.327–336.
- Davis S.L., Cipollini D. 2016. Range, genetic diversity and future of the threatened butterfly, *Pieris virginiensis* // *Insect Conservation and Diversity*. Vol.9. No.6. P.506–516.
- De Groot M., Rebušek F., Grobelnik V., Govediè M., Salamun A., Verovnik R. 2009. Distribution modelling as an approach to the conservation of a threatened alpine endemic butterfly (Lepidoptera: Satyridae) // *European Journal of Entomology*. Vol.106. No.1. P.77–84.
- Descimon H., Bachelard P., Boitier E., Pierrat V. 2005. Decline and extinction of *Parnassius apollo* populations in France-continued // *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*. Vol.1. P.114–115.
- Dubatolov V.V., Kosterin O.E. 2000. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions // *Entomologica Fennica*. Vol.11. P.141–166.
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // *Diversity and Distributions*. Vol.17. No.1. P.43–57.
- Evseeva N.S., Zhilina T.N. 2010. Paleogeografiia kontsa pozdnego pleistotsena i golotsena (korreliatsiia sobytii). Tomsk. 180 p. [In Russian].
- Fisher A., Saniee K., van der Heide C., Griffiths J., Meade D., Villablanca F. 2018. Climatic Niche Model for Overwintering Monarch Butterflies in a Topographically Complex Region of California // *Insects*. Vol.9. No.4. 17 p.
- Gent P.R., Danabasoglu G., Donner L.J., Holland M.M., Hunke E.C. 2011. The community climate system model version 4 // *Journal of Climate*. Vol.24. No.19. P.4973–4991.
- Gutiérrez, D., Harcourt J., Díez S.B., Illán J.G., Wilson R.J. 2013. Models of presence-absence estimate abundance as well as (or even better than) models of abundance: the case of the butterfly *Parnassius apollo* // *Landscape ecology*. Vol.28. No.3. P.401–413.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding Remarks // *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology «Population Studies: Animal Ecology and Demography»*. Vol. 22. P.415–427.
- Korshunov Yu.P. 2002. Bulavousye cheshuekrylye Severnoi Azii. M: KMK. 424 p. [In Russian].
- Kosterin O.E. 1994. Butterflies (Lepidoptera, Diurna) of the Katunskii mountain range, Central Altai // *Actias*. Vol.1. P.45–76.
- Krasnaia kniga Altaiskogo kraia. Tom 2. 2006. Barnaul. 211 p. [In Russian].
- Krasnaia kniga Respubliki Altai (zhivotnye). 2017. Gorno-Altai. 368 p. [In Russian].
- Krylov P.N. 1903. Flora Altaia i Tomskoi gubernii: Papilionaceae – Corneae. Tomsk. Vol.2. 546 p. [In Russian].
- Kuminova A.V. 1960. Rastitelnyi pokrov Altaia. Novosibirsk. 452 p. [In Russian].
- Marta S., Lacasella F., Gratton P., Cesaroni D., Sbordoni V. 2016. Deciphering range dynamics: effects of niche stability areas and post glacial colonization on alpine species distribution // *Journal of Biogeography*. Vol.43. No.11. P.2186–2198.
- Mordkovich V.G. 2005. Osnovy biogeografii. M.: KMK. 236 p. [In Russian].
- Nakoneczny M., Kedziorski A., Michalczyk K. 2007. Apollo butterfly (*Parnassius apollo* L.) in Europe—its history, decline and perspectives of conservation // *Functional Ecosystems and Communities*. Vol.1. No.1. P.56–79.
- Nazari V., Zakharov E.V., Sperling F.A. 2007. Phylogeny, historical biogeography, and taxonomic ranking of Parnassiinae (Lepidoptera, Papilionidae) based on morphology and seven genes // *Molecular phylogenetics and evolution*. Vol.42. No.1. P.131–156.
- Noor S., Othman N.L., Abang F., Dieng H. 2017. Spatial Distribution and Range Expansion of an Exotic Butterfly *Acraea terpsicore* (Linnaeus, 1758) (Nymphalidae: Heliconiinae) in Borneo // *American Scientific Research Journal for Engineering, Technology and Sciences*. Vol.38. No.2. P.168–193.
- Obregón R., Haeger J.F., Jordano D. 2016. Effects of climate change on three species of *Cupido* (Lepidoptera, Lycaenidae) with different biogeographic distribution in Andalusia, southern Spain // *Animal Biodiversity and Conservation*. Vol.39. No.1. P.115–128.
- Okishev P.A. 2011. Relief i oledenenie Russkogo Altaia. Tomsk. 382 p. [In Russian].
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecological modeling*. Vol.190. No.3–4. P.231–259.
- Ravkin Yu.S., Lukianova I.V. 1976. Geografiia pozvonochnykh iuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri ptitsy, melkie mlekopitaiushchie i zemnovodnye. Novosibirsk. 360 p. [In Russian].
- Sergeev M.G. 2010. Issledovatel'skie podkhody klassicheskoi i sovremennoi biogeografii vklad rossiiskikh entomologov // *Entomologicheskoe obozrenie (Entomological Review)*. Vol.89. No.1. P.150–177. [In Russian].
- Settele J., Kudrna O., Harpke A., Kühn I., Van Swaay C. 2008. Climatic risk atlas of European butterflies. Sofia-Moscow: Pensoft. 712 p.
- Sukhova M.G., Rusanov V.I. 2004. Klimat landshaftov Gornogo Altaia i ikh otsenka dlia zhiznedeiatel'nosti cheloveka. Novosibirsk. 150 p. [In Russian].
- Swets J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems // *Science*. Vol.240. P.1285–1293.
- Todisco V., Gratton P., Cesaroni D., Sbordoni V. 2010. Phylogeography of *Parnassius apollo*: hints on taxonomy and conservation of a vulnerable glacial butterfly invader // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol.101. No.1. P.169–183.
- Tshikolovets V.V., Yakovlev R.V., Kosterin O.E. 2009. The Butterflies of Altai, Sayans and Tuva (South Siberia). Kyiv-Pardubice. 374 p.
- Varela S., Lima-Ribeiro M.S., Terribile L.C. 2015. A short guide to the climatic variables of the last glacial maximum for biogeographers // *PloS ONE*. Vol.10. No.6. 15 p.
- Volgin I., Yakovlev R. 2018. Novoe mestonakhozhdenie *Parnassius apollo meinhardi* Sheljuzhko 1924 (Lepidoptera, Papilionidae) v Altaiskom krae (Rossiia, Yuzhnaia Sibir) // *Acta Biologica Sibirica*. Vol.4. No.1. P.22–23. [In Russian].
- Wells C., Tonkyn D. 2018. Changes in the geographic distribution of the Diana fritillary (*Speyeria diana*: Nymphalidae) under forecasted predictions of climate change // *Insects*. Vol.9. No.3. 20 p.
- Yakovlev R.V. 2004. Bulavousye cheshuekrylye (Lepidoptera, Rhopalocera) ploskogoria Ukok (Yugo-Vostochnyi Altai) // *Evrasiatskii entomologicheskii zhurnal (Eurasian Entomological Journal)*. Vol.3. No.1. P.69–78. [In Russian].
- Yakovlev R.V., Nakonechnyi A.N. 2001. Bulavousye cheshuekrylye (Lepidoptera, Rhopalocera) Kuraiskogo khrebra (Altai) // *Russian Entomological Journal*. Vol.10. No.2. P.179–187. [In Russian].
- Zimmermann N.E., Edwards T.C., Graham C.H., Pearman P.B., Svenning J.C. 2010. New trends in species distribution modelling // *Ecography*. Vol.33. No.6. P.985–989.