



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-373-401>
<https://zoobank.org/References/FF3CD45D-C2D7-4250-A668-46F13111D98A>

УДК 595.789: 591.15 (470.1/.2)

Географическая изменчивость и подвидовой статус перламутровки *Clossiana thore* (Hübner, 1803) на европейском Северо-Востоке России

О. И. Кулакова✉, А. Г. Татаринов

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, ул. Коммунистическая, д. 28,
167982, г. Сыктывкар, Россия

Сведения об авторах

Кулакова Оксана Ивановна

E-mail: kulakova@ib.komisc.ru

SPIN-код: 2177-6437

Scopus Author ID: 23094006200

ResearcherID: A-8864-2016

Татаринов Андрей Геннадьевич

E-mail: tatarinov.a@ib.komisc.ru

SPIN-код: 6350-1746

Scopus Author ID: 52364855200

ResearcherID: I-6959-2016

Права: © Авторы (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Количественный анализ изменчивости внешних признаков позволил обоснованно разделить популяции перламутровки *C. thore* с европейского Северо-Востока России на два подвида. В Большеземельской тундре и на севере Урала распространен относительно мелкий и темный подвид *C. thore transuralensis* (Sheljuzhko, 1931) (= *C. thore arctomontanus* Bogdanov, 2003 syn. nov.): длина переднего крыла самцов 16,5–20,5 мм, у самок 17,5–21 мм, черный рисунок расплывчатый, покрывает более 50 % верхней стороны передних крыльев бабочек и более 75 % поверхности задних. Южнотаежные популяции относятся к подвиду *C. thore excellens* (Krulikowsky, 1893), особи которого отличаются относительно крупными размерами (длина крыла самцов 18–23 мм, у самок 18,5–23,5 мм), выглядят более яркими и светлыми, так как зачерненность верхней стороны их крыльев менее 75 %.

Ключевые слова: перламутровка *Clossiana thore*, географическая изменчивость, подвид, крыловой рисунок, нигризм, Урал, Большеземельская тундра, Северные Увалы

Geographical variation and subspecific status of Thor's Fritillary *Clossiana thore* (Hubner, 1803) in northeastern European Russia

О. I. Kulakova✉, A. G. Tatarinov

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28
Kommunisticheskaya Str., 167982, Syktyvkar, Russia

Authors

Oksana I. Kulakova

E-mail: kulakova@ib.komisc.ru

SPIN: 2177-6437

Scopus Author ID: 23094006200

ResearcherID: A-8864-2016

Andrey G. Tatarinov

E-mail: tatarinov.a@ib.komisc.ru

SPIN: 6350-1746

Scopus Author ID: 52364855200

ResearcherID: I-6959-2016

Copyright: © The Authors (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. Quantitative analysis of geographic variation in *Clossiana thore* supports the recognition of two subspecies in northeastern European Russia. *C. thore transuralensis* (Shel.) occurs in the Bolshezemelskaya tundra and Ural Mountains (Northern, Subpolar, and Polar Urals). It is characterized by a smaller size (male forewing length 16.5–20.5 mm; female 17.5–21 mm), extensive wing nigrism (>50 % forewing and >75 % hindwing surface coverage), with submarginal black spots elongated along veins. Southern taiga populations belong to *C. thore excellens* (Krul.), exhibiting larger size (male forewing 18–23 mm; female 18.5–23.5 mm) and reduced nigrism (<75 % wing surface), with more contrasting pattern elements.

Keywords: *Clossiana thore*, geographical variation, subspecies, wing pattern, nigrism, Ural Mountains, Bolshezemelskaya tundra, Severnye Uvaly (the Northern Ridge)

Введение

Перламутровка *Clossiana thore* (Hübner, 1803) — трансевразийский субаркто-бореомонтанный вид, территориальное распределение которого на северо-востоке Европы очень неравномерное (рис. 1). Она входит в состав фонового ядра топических группировок булавоусых чешуекрылых горно-лесного и подгольцевого поясов растительности Среднего, Северного, Приполярного и Полярного Урала (Татаринов 1999a; 1999b; 2016; Татаринов, Долгин 2001; Татаринов, Кулакова 2007a; 2017; 2018; 2020; Татаринов, Горбунов 2014), весьма обычна в равнинных интразональных местообитаниях Большеземельской тундры (Татаринов, Кулакова 2005; 2007b; 2010). Пока нет исчерпывающих сведений о ландшафтно-биотопическом распределении вида в Малоземельской тундре, но, судя по материалам с ее восточной окраины в районе Голодной Губы (Татаринов, Кулакова 2013a), оно здесь принципиально не отличается от Большеземельской тундры. Под вопросом остается распространение перламутровки *C. thore* на Северном Тимане (Тиманской тундре) и п-ове Канин. Локальные популяции вида обнаружены на Среднем и Южном Тимане и в Западном Притиманье, на Северных и Вятских Увалах, Верхнекамской возвышенности (Чарушина, Шернин 1974; Адаховский 2001; 2021), а вот в таежной зоне Печорской и Двинско-Мезенской низменностей этот вид пока не выявлен (Kozlov et al. 2014; Татаринов 2016).

Региональные популяции перламутровки *C. thore* исследователи (Tuzov et al. 2000; Gorbunov 2001; Коршунов 2002; Богданов 2003; Tuzov, Bozano 2006; Львовский, Моргун 2007; Gorbunov, Kosterin 2007; Корб, Большаков 2011; Tshikolovets 2011; Моргун, Ковалев 2016; Дубатов и др. 2019) в разное время относили к четырем подвидовым формам: *borealis* Staudinger, 1861, *excellens* Krulikowsky, 1893 (= *splendida* Krulikowsky, 1895), *transuralensis* Sheljuzhko, 1931, *arctomontanus* Bogdanov, 2003. В таксономическом диагнозе

этих форм фигурируют размеры бабочек, зачерненность жилок, форма и размер черных пятен в субмаргинальной области и общий уровень зачерненности верхней стороны крыльев, а также тусклый и размытый рисунок на исподе задних крыльев. К сожалению, упомянутые авторы крайне слабо использовали возможности количественного описания фенотипических различий между выборками вида из разных местонахождений. Это главным образом и послужило причиной путаницы в подвидовой номенклатуре перламутровки *C. thore*. Между тем анализ географической изменчивости размерных признаков имаго, параллельно с изучением окраски и структуры крылового рисунка, весьма успешно применялся при решении проблем подвидовой систематики некоторых чешуекрылых, например, сатирид *Coenonympha tullia* (Müll.) (Turner 1963; Porter 1980; Захарова и др. 2006), *Erebia euryale* (Esp.) (Татаринов, Долгин 1999; Cupedo 2010; Татаринов, Кулакова 2013b), *Erebia pandrose* (Brkh.) (Cupedo 2007), *Oeneis jutta* (Hbn.) (Кулакова, Татаринов 2011) и других.

Цель настоящей работы — количественными методами проанализировать географическую изменчивость перламутровки *C. thore* и на этой основе установить подвидовую принадлежность ее популяций на северо-востоке Русской равнины и в северных областях Урала.

Материал и методика

Материалом для данной статьи послужили серии имаго перламутровки *C. thore*, собранные авторами в период с 1992 г. по 2023 г. в 10 географических точках (локалитетах) северо-востока Русской равнины, Северного, Приполярного и Полярного Урала (рис. 1). На восточном макросклоне Полярного Урала (урочище Красный Камень) материал собирался в течение пяти полевых сезонов. В общей сложности на предмет фенотипической изменчивости были изучены 663 экз. имаго данного вида (435 экз. самцов и 228 экз. самок) из 14 выборок (табл. 1).

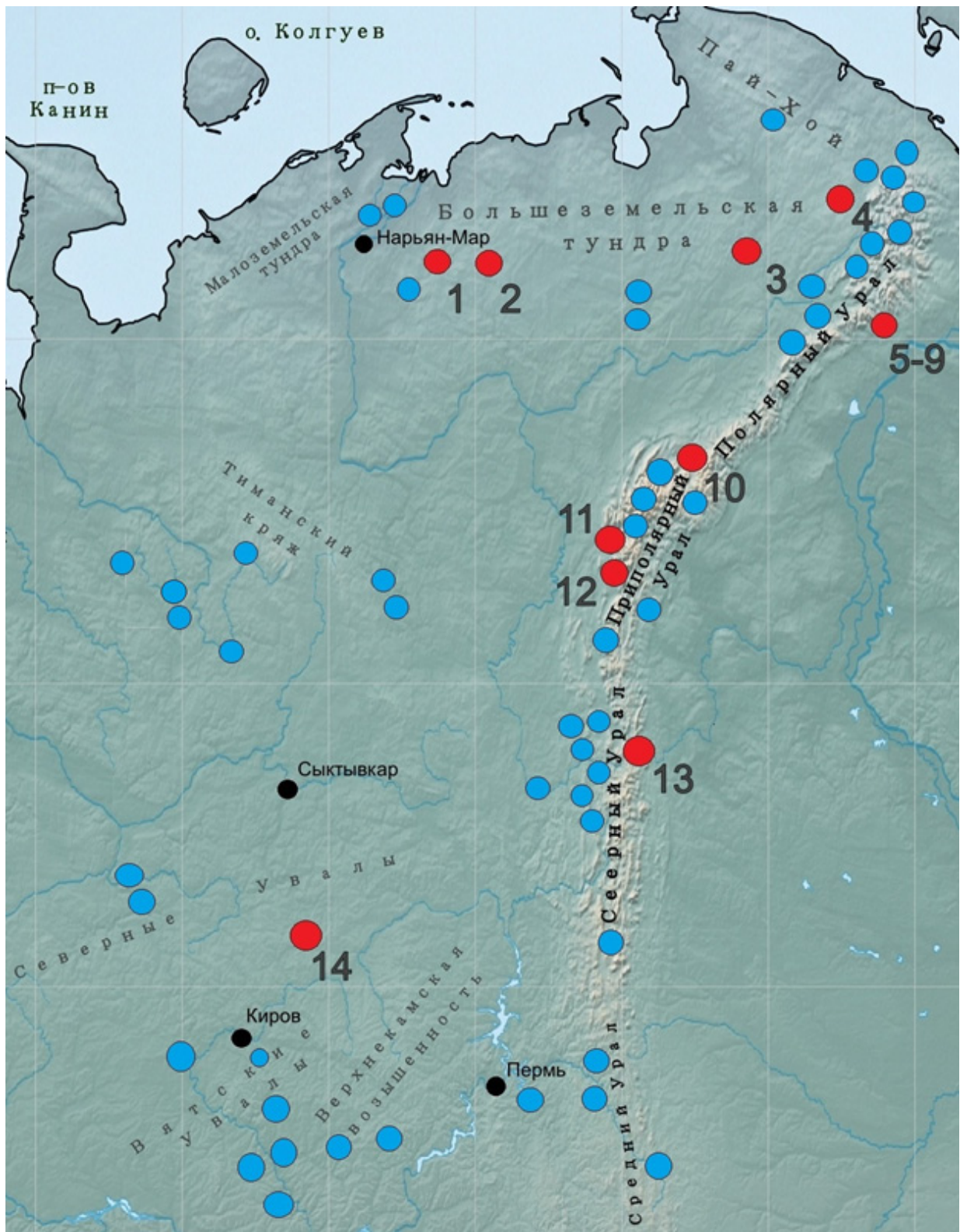


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Цветными кружками обозначены места находок вида по данным разных авторов (см. в тексте), красным выделены географические точки, в которых взяты выборки 1–14 (см. в табл. 1) для количественного анализа

Fig. 1. Study area map. Colored circles indicate literature records (see text); red marks denote sampling locations for quantitative analysis (see Table 1 for sampling location profiles 1–14).

Таблица 1

Места, годы сбора и объем обработанного материала

Table 1

Sampling locations, collection years, and specimen numbers of *Clossiana thore* (Hbn.)

№ п/п	Место сбора	Год	N, экз.	
			♂	♀
1	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, верхнее течение р. Шапкина, подзона южной тундры, 67.569 с. ш., 54.940 в. д.	2003	32	19
2	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, местечко Янгеч-Мыльк, подзона южной тундры, 67.403 с. ш., 55.367 в. д.	1997	23	14
3	Ненецкий АО, Большеземельская тундра, среднее течение р. Большая Роговая, оз. Коматы, подзона южной тундры, 67.570 с. ш., 62.131 в. д.	2009	18	–
4	Республика Коми, Полярное Предуралье, нижнее течение р. Хальмер-Ю, подзона южной тундры, 68.129 с. ш., 64.697 в. д.	2004	27	11
5	Ямало-Ненецкий АО, Полярный Урал, среднее течение р. Собь, ур. Красный Камень, полоса лесотундры, 66.907 с. ш., 65.737 в. д.	1994	23	12
6	Ямало-Ненецкий АО, Полярный Урал, среднее течение р. Собь, ур. Красный Камень, полоса лесотундры, 66.907 с. ш., 65.737 в. д.	2001	21	15
7	Ямало-Ненецкий АО, Полярный Урал, среднее течение р. Собь, ур. Красный Камень, полоса лесотундры, 66.907 с. ш., 65.737 в. д.	2008	24	19
8	Ямало-Ненецкий АО, Полярный Урал, среднее течение р. Собь, ур. Красный Камень, полоса лесотундры, 66.907 с. ш., 65.737 в. д.	2019	38	27
9	Ямало-Ненецкий АО, Полярный Урал, среднее течение р. Собь, ур. Красный Камень, полоса лесотундры, 66.907 с. ш., 65.737 в. д.	2023	26	11
10	Республика Коми, Приполярный Урал, хребет Северные Малды, среднее течение р. Кожим, подзона крайнесеверной тайги, горно-лесной пояс, 65.405 с. ш., 60.636 в. д.	2000	17	–
11	Республика Коми, Приполярный Урал, среднее течение р. Малый Паток, подзона северной тайги, горно-лесной пояс, 64.301 с. ш., 58.977 в. д.	1995	53	25
12	Республика Коми, Приполярный Урал, хребет Ууты, среднее течение р. Щугор, подзона северной тайги, горно-лесной пояс, 64.020 с. ш., 59.470 в. д.	1996	48	21
13	Республика Коми, Северный Урал, хребт Яны-Пупу-Ньер, подзона средней тайги, подгольцовый пояс, 62.106 с. ш., 59.088 в. д.	1992	38	27
14	Республика Коми, Северные Увалы, верхнее течение р. Мытец, подзона южной тайги, 59.770 с. ш., 50.303 в. д.	2023	64	18

Камеральная обработка материала включала измерение длины переднего крыла бабочек и диаметра субмаргинальных черных пятен на верхней стороне крыльев (рис. 2), а также оценку уровня нигризма верхней стороны крыльев. Визуальным осмотром особей было ограничено изучение зачерненности жилок на верхней стороне крыльев и рисунка на исподе задних крыльев.

Длину переднего крыла бабочек (LF) измеряли с правой стороны от основания субкостальной жилки до его вершины (апекса) на бинокулярном микроскопе Olympus SZ61 с окуляр-микрометром. Анализ географической изменчивости этого размерного признака проводился с использованием одномерного дисперсионного анализа (ANOVA), множественные попарные сравнения проводили с применением апосте-

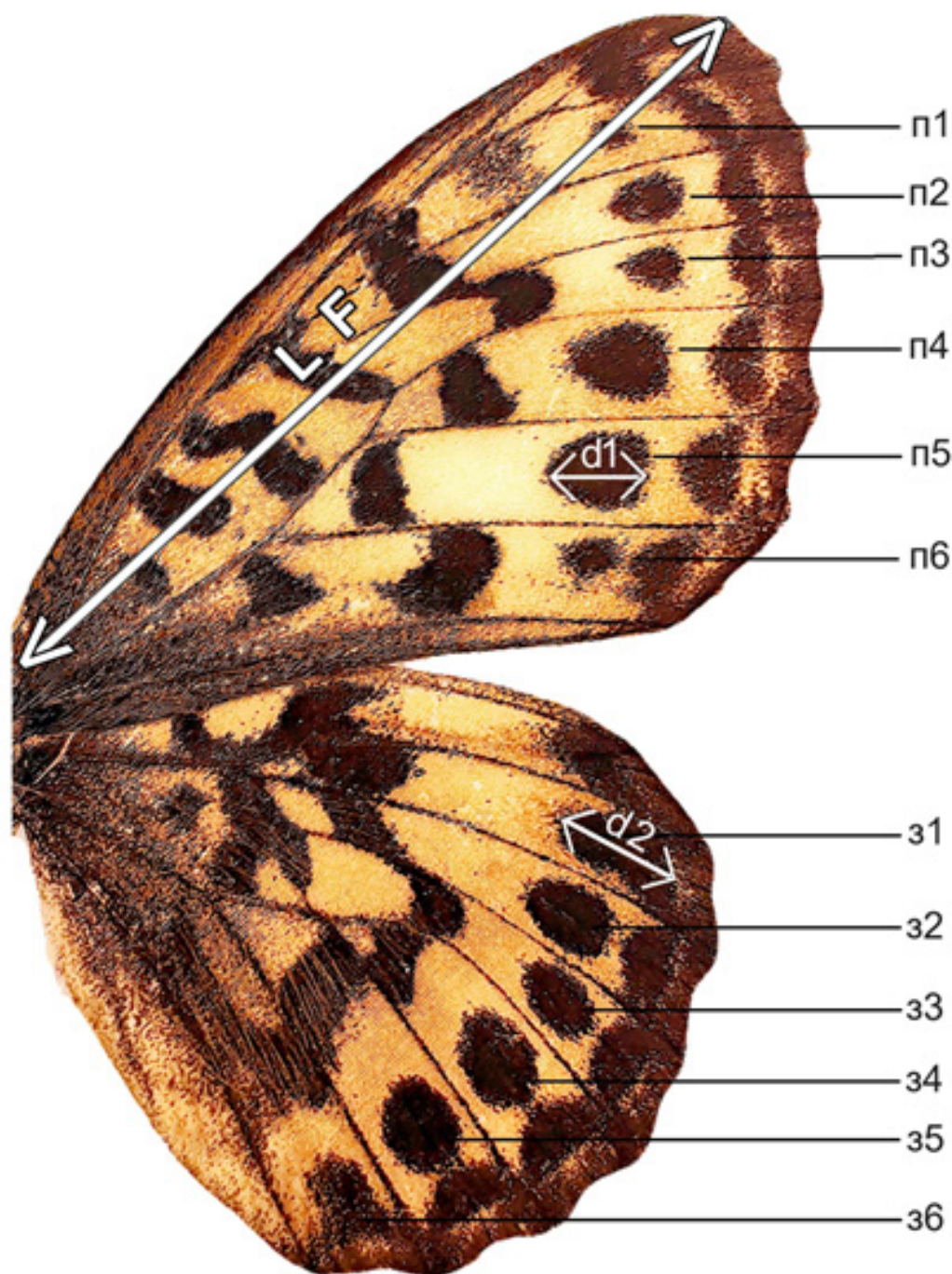


Рис. 2. Верхняя сторона крыльев перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.). LF — измеряемая длина переднего крыла; p1–p6 — субмаргинальные пятна переднего крыла; z1–z6 — субмаргинальные пятна заднего крыла; d1 — диаметр (большая полуось) субмаргинального пятна; d2 — большая полуось слившихся субмаргинального и маргинального пятен

Fig. 2. Dorsal wing morphology of *Clossiana thore* (Hbn.). *Clossiana thore* (Hbn.): LF — forewing length; p1–p6 — forewing submarginal spots; z1–z6 = hindwing submarginal spots; d1 — major axis of the submarginal spot; d2 — major axis of the merged submarginal-marginal spots

риорного критерия Тьюки. Нормальность распределения оценивалась с помощью теста Шапиро — Уилка (W). Выборки самцов и самок из разных местонахождений анализировались отдельно.

На Аппаратно-программном комплексе микроскопии и микроанализа АПК МиМ СТЕРЕО V.2 обмерялись шесть черных субмаргинальных пятен на переднем и заднем крыле в поле между жилками R и M₁ (п1, з1), M₁ и M₂ (п2, з2), M₂ и M₃ (п3, з3), M₃ и Cu₁ (п4, з4), Cu₁ и Cu₂ (п5, з5), Cu₂ и A (п6, з6). Форма пятен у бабочек в выборках варьировала от почти круглой до овальной. У овальных пятен измерялся больший диаметр (большая полуось) (d1). В случае, когда субмаргинальное пятно полностью сливалось с пятном маргинального (краевого) ряда, измерялась большая полуось слившихся пятен (d2).

Анализ географической изменчивости размерных признаков — длины переднего крыла и диаметра субмаргинальных пятен — проводился с помощью линейного дискриминантного анализа (LDA), который уже использовался при диагностике видов-двойников и подвидов животных, в том числе и чешуекрылых (Мейер, Дитятев 1989; Захарова и др. 2006).

Анализ изменчивости такого важного в подвидовом диагнозе перламутровки

отдельных особей или же, как в случае с перламутровкой *C. thore*, проявляться на уровне популяций, географических и экологических рас и даже служить видовым признаком.

Бабочки в выборках ранжировались по равнодистанционной 5-балльной шкале: I балл получали экземпляры, у которых черный рисунок занимал до 5 % площади крыловой пластинки (в исследованном материале таковых нет), II балла — 5–25 %, III — 25–50 %, IV — 50–75 % и V — 75–100 %. В изучении географической изменчивости перламутровки *C. thore* предложенный способ позволяет уйти от неясных трактовок уровня нигризма крылового рисунка бабочек и сделать количественные описания различий между выборками по данному признаку.

Расчеты и графические построения выполняли в программах PAST 5.0, Statistica 10.0, ImageJ v.1.53e, Microsoft Office Excel 2019.

Результаты анализа географической изменчивости признаков

Результаты измерений длины переднего крыла имаго в выборках перламутровки *C. thore* приведены в таблице 2 и для наглядности представлены в виде диаграмм на рисунке 3. Все выборки прошли проверку на нормальность с помощью теста Шапиро — Уилка (W):

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
♂	0,95	0,95	0,95	0,95	0,82	0,97	0,96	0,96	0,98	0,98	0,96	0,94	0,92	0,91
♀	0,94	0,89	—	0,89	0,95	0,96	0,95	0,87	0,91	—	0,93	0,95	0,90	0,94

C. thore признака, как нигризм крыльев имаго, включал подсчет % (проективное покрытие) зачерненности верхней стороны переднего и заднего правых крыльев. Напомним, что о явлении нигризма в лепидоптерологии принято говорить, когда черные элементы крылового рисунка бабочек (пятна, полосы, перевязи, штрихи) заметно увеличиваются в размерах, как бы расплываются (растекаются) по основному более светлому фону и часто сливаются между собой в разных комбинациях (Яхонтов 1935). Это может быть результатом аберративной изменчивости

Дисперсионный анализ (ANOVA) выявил значимые географические различия ($F = 15, 31, df = 25, p < 0,01$) по размерам бабочек между выборками обоих полов с Северных Увалов, Полярного Урала и Большеземельской тундры: южнотаежные бабочки крупнее южнотундровых и полярноуральских (табл. 3, 4). Кроме того, обнаружили значимые различия по длине крыла самцов между популяционными группировками Большеземельской тундры и северотаежных провинций Приполярного и Северного Урала.

Таблица 2
Результаты измерений длины переднего крыла в выборках перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.)

Table 2
Forewing length measurements of *Clossiana thore* (Hbn.) specimens

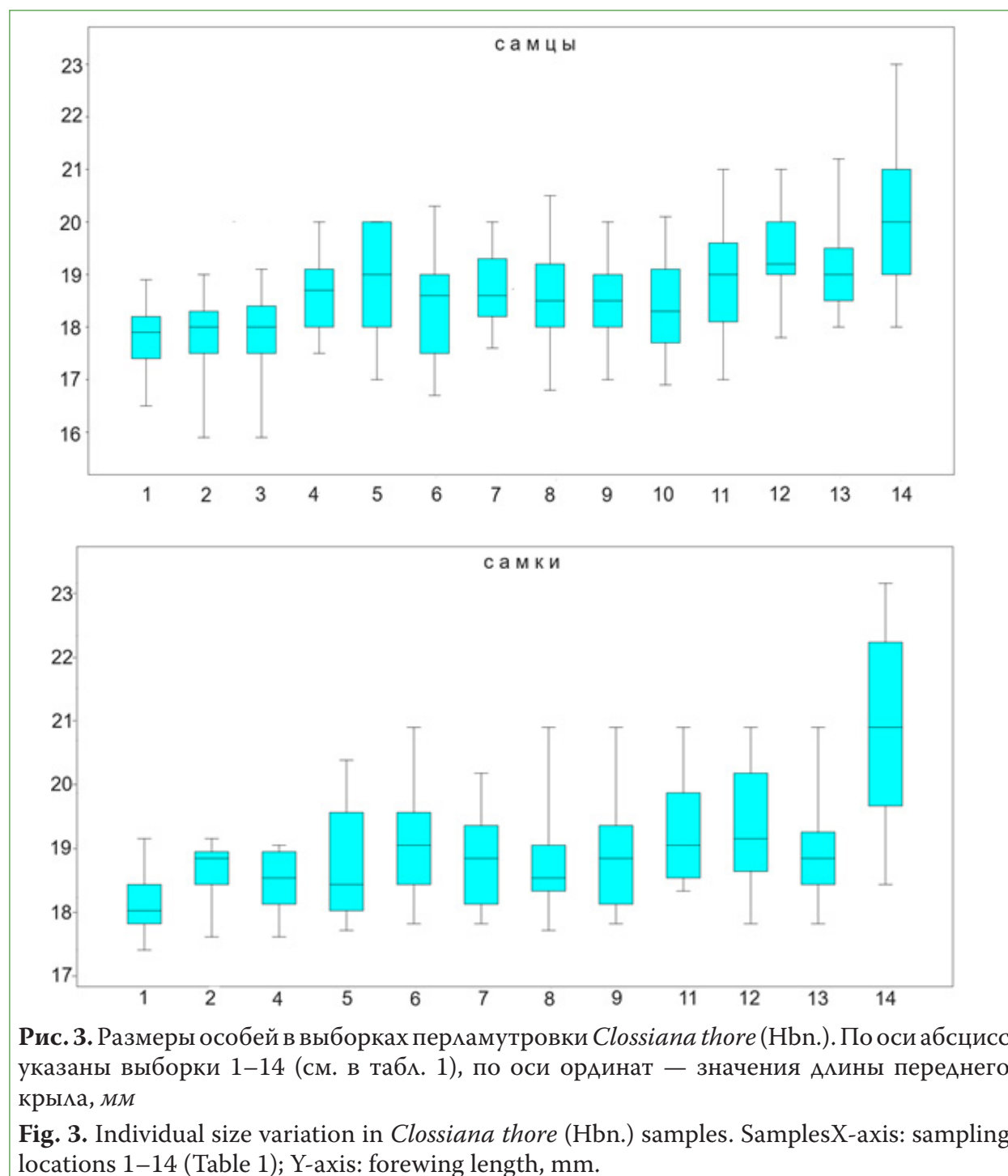
Выборка		Значения длины крыла, мм			D	σ
		min	max	$x \pm m$		
1	♂	16,5	18,9	$17,86 \pm 0,10$	0,102	0,334
	♀	17,6	19,3	$18,27 \pm 0,09$	0,163	0,403
2	♂	15,9	19,0	$17,83 \pm 0,15$	0,532	0,729
	♀	17,8	19,3	$18,82 \pm 0,11$	0,166	0,407
3	♂	15,9	19,1	$17,90 \pm 0,19$	0,601	0,775
4	♂	17,5	20,0	$18,60 \pm 0,14$	0,501	0,708
	♀	17,8	19,2	$18,68 \pm 0,14$	0,221	0,477
5	♂	17,0	20,0	$18,80 \pm 0,28$	1,171	1,082
	♀	17,9	20,5	$18,98 \pm 0,24$	0,685	0,828
6	♂	16,7	20,3	$18,32 \pm 0,26$	1,031	1,015
	♀	18,0	21,0	$19,23 \pm 0,22$	0,699	0,863
7	♂	17,6	20,0	$18,74 \pm 0,13$	0,416	0,645
	♀	18,0	20,3	$19,01 \pm 0,15$	0,453	0,673
8	♂	16,8	20,5	$18,63 \pm 0,16$	0,917	0,957
	♀	17,9	21,0	$19,01 \pm 0,17$	0,775	0,880
9	♂	17,0	20,0	$18,47 \pm 0,14$	0,481	0,694
	♀	18,0	21,0	$19,05 \pm 0,28$	0,760	0,872
10	♂	16,9	20,1	$18,35 \pm 0,21$	0,689	0,830
11	♂	17,0	21,0	$18,86 \pm 0,16$	1,231	1,102
	♀	18,5	21,0	$19,37 \pm 0,15$	0,476	0,691
12	♂	17,8	21,0	$19,39 \pm 0,10$	0,567	0,753
	♀	18,0	21,0	$19,53 \pm 0,17$	0,701	0,831
13	♂	18,0	21,2	$19,01 \pm 0,13$	0,605	0,778
	♀	18,0	21,0	$19,09 \pm 0,15$	0,669	0,818
14	♂	18,0	23,0	$19,95 \pm 0,14$	1,232	1,110
	♀	18,6	23,2	$21,01 \pm 0,36$	2,164	1,471

Примечание. Выборки 1–14 см. в таблице 1. D — стандартное отклонение, σ — дисперсия.

Несмотря на то, что на широтном градиенте от Северного до Полярного Урала у обоих полов наблюдается незначительное уменьшение размеров особей, говорить о выраженном географическом тренде и клинальном характере данного признака не позволяют низкие значения коэффициента аппроксимации R^2 (рис. 4). Размеры особей одной популяции в разные годы могут заметно варьировать, вероятно, в зависимости от погодных условий конкретного вегетационного периода. Об этом свидетельствует разброс средних значений длины переднего крыла в выборках разных лет из популяционной группиров-

ки урочища Красный Камень на восточном макросклоне Полярного Урала.

Результаты обмеров субмаргинальных пятен на верхней стороне крыльев имаго в выборках перламутровки *C. thore* приведены в таблице 5. Выборки по данным признакам в целом прошли тест на нормальность (рис. 5). Результаты линейного дискриминантного анализа (LDA) размерных признаков (длина переднего крыла, диаметр шести субмаргинальных пятен на передних крыльях и шести — на задних) свидетельствуют о существовании достоверных географических отличий между выборками с южнотаежной провинции Се-



верных Увалов, с одной стороны, и большеземельскими и горноуральскими — с другой (рис. 6). Все значения обобщенных расстояний Махалонобиса статистически значимы по F-критерию при $p < 0,01$. Дополнительно для наглядности по матрице обобщенных расстояний Махалонобиса методом невзвешенного попарного связывания (UPMGA) была построена дендрограмма (рис. 7). На ней также видно, что четко обособилась выборка 14 из юж-

нотажной провинции Северных Увалов, особи в которой отличаются крупными размерами и относительно небольшими и округлыми субмаргинальными пятнами на верхней стороне крыльев, как правило, не сливающимися с угловатыми пятнами маргинального ряда.

Суммарная частота встречаемости в выборках особей с разным уровнем нигризма крыльев приведена на рисунках 8, 9. Среди самцов в уральских и большеземельских

Результаты апостериорного теста Тьюки попарных различий по длине крыла между выборками самцов перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.)

Таблица 3

Table 3

Tukey's HSD post-hoc test results for male *Clossiana thore* (Hbn.) forewing length comparisons

Выборка	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1		1	1	0,1338	0,01061	0,8436	0,02473	0,1048	0,4291	0,7747	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
2	0,1471		1	0,1011	< 0,01	0,7851	0,01716	0,07798	0,3572	0,7061	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
3	0,2493	0,3964		0,2067	0,02016	0,9191	0,04436	0,1662	0,5597	0,8707	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
4	4,259	4,406	4,01		1	0,9974	1	1	1	0,9992	0,9992	0,08291	0,9359	< 0,01
5	5,378	5,525	5,129	1,119		0,8079	1	1	0,9885	0,8707	1	0,4839	0,9999	< 0,01
6	2,643	2,79	2,393	1,617	2,735		0,9168	0,9944	1	1	0,6548	< 0,01	0,2332	< 0,01
7	5,046	5,193	4,796	0,7862	0,3324	2,403		1	0,9982	0,952	1	0,321	0,9985	< 0,01
8	4,388	4,535	4,139	0,1289	0,9897	1,746	0,6573		1	0,998	0,9997	0,1072	0,9587	< 0,01
9	3,493	3,64	3,244	0,7663	1,885	0,8504	1,552	0,8951		1	0,9552	0,01401	0,6435	< 0,01
10	2,814	2,961	2,564	1,446	2,564	0,171	2,232	1,575	0,6794		0,7392	< 0,01	0,3014	< 0,01
11	5,705	5,852	5,456	1,446	0,3274	3,063	0,6598	1,317	2,212	2,892		0,6565	1	< 0,01
12	8,765	8,912	8,515	4,505	3,387	6,122	3,719	4,377	5,272	5,951	3,059		0,959	0,5891
13	6,578	6,725	6,328	2,318	1,2	3,935	1,532	2,189	3,085	3,764	0,8723	2,187		< 0,01
14	11,95	12,1	11,7	7,694	6,575	9,31	6,908	7,565	8,46	9,139	6,248	3,188	5,375	

Примечание. Полуужирным шрифтом выделены статистически значимые различия.

Результаты апостериорного теста Тьюки попарных различий по длине крыла между выборками самок перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.)

Таблица 4

Table 4

Tukey's HSD post-hoc test results for female *Clossiana thore* (Hbn.) forewing length comparisons

Выборка	1	2	4	5	6	7	8	9	11	12	13	14
1		0,7601	0,9609	0,3651	0,04153	0,3169	0,3046	0,2301	< 0,01	< 0,01	0,1681	< 0,01
2	2,686		1	1	0,9582	1	1	0,9997	0,7583	0,363	0,9988	< 0,01
4	2,001	0,6846		0,9966	0,7518	0,9938	0,9928	0,9821	0,4154	0,1244	0,9614	< 0,01
5	3,48	0,7939	1,478		0,9994	1	1	1	0,9738	0,7581	1	< 0,01
6	4,706	2,02	2,704	1,226		0,9997	0,9998	1	1	0,9969	1	< 0,01
7	3,587	0,9014	1,586	0,1075	1,118		1	1	0,9833	0,8037	1	< 0,01
8	3,616	0,9301	1,615	0,1362	1,09	0,02868		1	0,9854	0,8151	1	< 0,01
9	3,807	1,121	1,805	0,3269	0,899	0,2194	0,1907		0,9943	0,8814	1	< 0,01
11	5,376	2,69	3,375	1,896	0,6702	1,789	1,76	1,569		1	0,9982	< 0,01
12	6,17	3,484	4,169	2,69	1,465	2,583	2,554	2,364	0,7944		0,931	< 0,01
13	3,999	1,313	1,998	0,5195	0,7063	0,412	0,3833	0,1926	1,377	2,171		< 0,01
14	13,43	10,74	11,43	9,947	8,721	9,839	9,81	9,62	8,051	7,256	9,427	

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены статистически значимые различия.

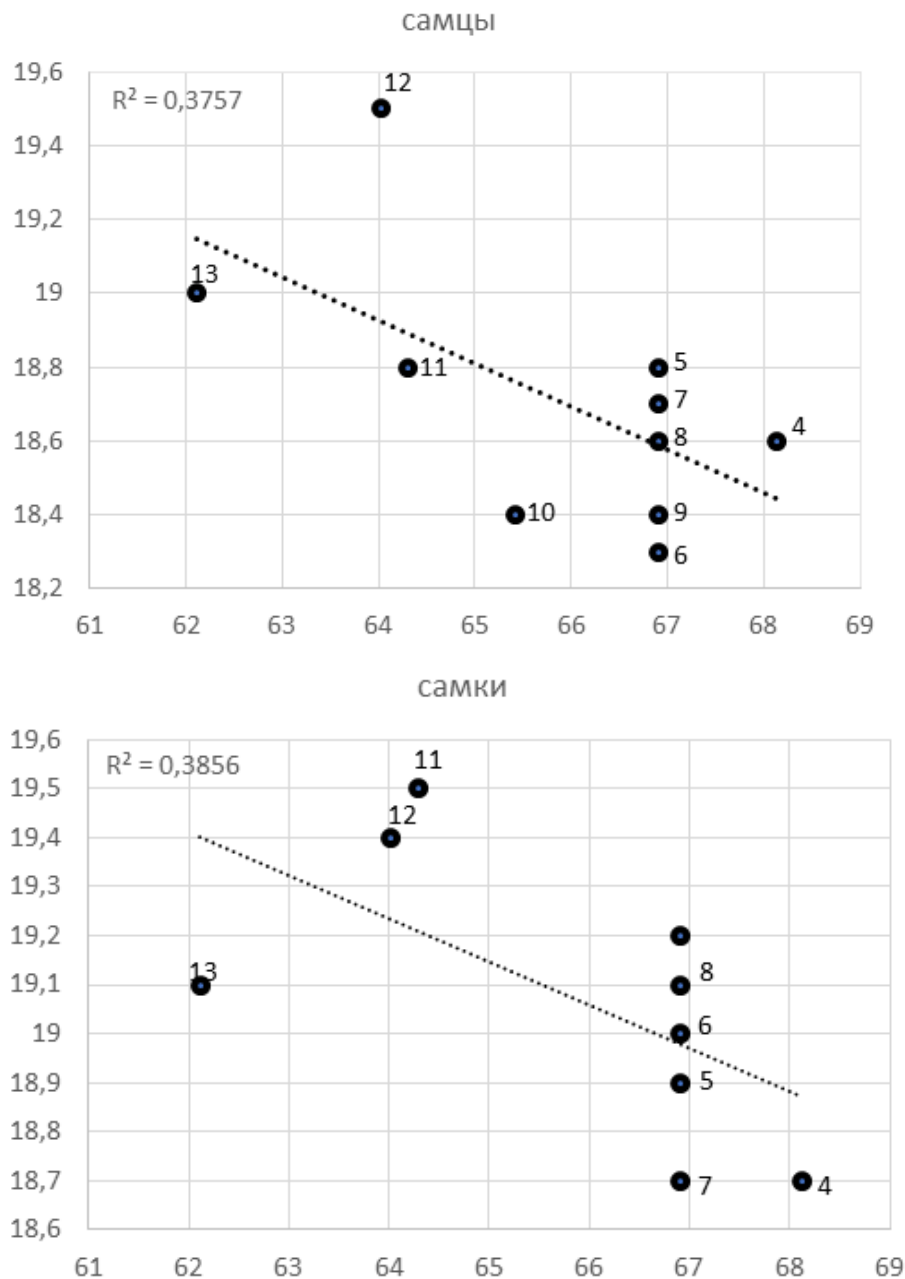


Рис. 4. Географическая изменчивость длины переднего крыла в уральских выборках перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.). По оси абсцисс указаны градусы с. ш., по оси ординат — значения средней длины крыла, мм. Выборки 4–12 см. в табл. 1. Пунктиром обозначена линия тренда

Fig. 4. Latitudinal variation in forewing length of Ural *C. thore* populations. The abscissa X-axis: latitude (°N); Y-axis: mean forewing length (mm; sampling locations 4–12, Table 1). Dotted line indicates trend.

группировках преобладают бабочки, у которых передние крылья зачернены на 50–75 %, причем на Урале увеличивается к югу доля еще более темных особей (балл V). Самки, наоборот, незначительно «светлеют» в данном направлении. Сильнее других элементов крылового рисунка расплываются темные пятна в субмаргинальной

области между жилками $M_3-Cu_1-Cu_2-A$ и частично постдискальная и дискальная перевязи между жилками Cu_2-A . На их фоне заметно выделяется выборка из южнотаежной провинции Северных Увалов, в которой преобладают самцы с зачернением передних крыльев на 25–50 %, а среди самок в равных долях встречаются бабоч-

Таблица 5
Средний диаметр субмаргинальных пятен на верхней стороне переднего (п) и заднего (з) крыльев в выборках перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.), мм

Mean diameters (mm) of dorsal submarginal wing spots in <i>Clossiana thore</i> (Hbn.) populations															Table 5
Выборка	п1	п2	п3	п4	п5	п6	з1	з2	з3	з4	з5	з6			
1	♂	1,48±0,45	2,11±0,07	1,48±0,04	2,60±0,06	2,72±0,06	2,32±0,07	2,99±0,07	2,71±0,07	3,26±0,05	3,42±0,04	3,51±0,04	3,09±0,04		
	♀	1,49±0,05	2,23±0,05	1,96±0,06	2,99±0,08	3,18±0,06	2,27±0,05	3,28±0,04	3,58±0,03	3,21±0,03	3,55±0,04	3,47±0,04	3,14±0,03		
2	♂	0,95±0,04	1,72±0,08	1,10±0,08	2,43±0,07	2,57±0,07	1,67±0,14	2,94±0,09	2,73±0,07	2,77±0,11	3,17±0,08	3,22±0,09	2,70±0,09		
	♀	1,24±0,05	1,46±0,05	1,26±0,05	2,44±0,04	2,74±0,05	1,71±0,06	3,64±0,05	3,81±0,06	3,08±0,03	4,02±0,03	3,99±0,03	3,52±0,05		
3	♂	1,66±0,12	1,72±0,08	1,46±0,12	2,46±0,12	2,78±0,10	2,57±0,12	2,21±0,11	2,79±0,09	2,74±0,11	3,05±0,12	3,08±0,07	2,80±0,09		
4	♂	1,57±0,04	2,53±0,05	1,93±0,04	3,18±0,03	3,35±0,03	3,13±0,03	3,60±0,03	3,77±0,02	3,83±0,03	3,85±0,02	3,84±0,02	3,48±0,03		
	♀	1,43±0,09	2,09±0,07	1,56±0,09	3,16±0,07	3,35±0,06	2,05±0,08	3,26±0,07	3,52±0,06	2,89±0,06	3,86±0,08	3,78±0,06	3,23±0,05		
5	♂	1,38±0,03	2,08±0,07	1,66±0,06	3,02±0,04	3,29±0,04	2,87±0,05	3,06±0,03	3,56±0,03	3,80±0,03	3,91±0,02	3,94±0,02	3,49±0,04		
	♀	1,53±0,07	2,21±0,06	1,66±0,06	2,48±0,05	3,41±0,11	2,41±0,07	3,17±0,06	3,48±0,07	3,30±0,06	3,73±0,05	3,63±0,05	3,24±0,05		
6	♂	1,41±0,04	2,16±0,05	1,80±0,05	3,10±0,03	3,25±0,03	2,96±0,06	3,20±0,04	3,41±0,04	3,14±0,04	3,43±0,05	3,39±0,05	2,99±0,05		
	♀	1,35±0,04	2,22±0,05	1,44±0,05	2,73±0,04	3,06±0,03	2,47±0,07	3,50±0,06	3,82±0,04	3,41±0,06	3,83±0,04	3,83±0,05	3,39±0,06		
7	♂	1,37±0,04	2,42±0,06	1,96±0,06	3,15±0,05	3,26±0,04	2,86±0,05	3,32±0,04	3,62±0,03	3,29±0,04	3,77±0,04	3,78±0,04	3,26±0,04		
	♀	1,28±0,03	2,03±0,04	1,04±0,03	2,46±0,04	2,92±0,06	2,26±0,06	3,39±0,06	3,74±0,05	3,22±0,05	3,98±0,03	3,88±0,02	3,45±0,05		
8	♂	1,19±0,03	1,59±0,04	1,17±0,03	2,96±0,03	3,11±0,03	2,72±0,04	3,26±0,04	3,39±0,04	3,15±0,04	3,51±0,03	3,59±0,03	3,25±0,03		
	♀	1,21±0,03	2,01±0,05	1,04±0,03	3,02±0,05	3,14±0,06	2,73±0,07	3,47±0,05	3,75±0,04	3,19±0,04	3,91±0,06	3,84±0,04	3,39±0,06		
9	♂	1,41±0,05	2,03±0,07	1,57±0,06	3,17±0,05	3,33±0,04	2,56±0,06	3,34±0,04	3,58±0,03	3,26±0,03	3,71±0,04	3,82±0,03	3,44±0,03		
	♀	1,44±0,08	2,02±0,06	1,15±0,07	3,03±0,05	3,21±0,06	2,89±0,06	3,46±0,05	3,56±0,06	3,09±0,06	3,87±0,03	4,07±0,09	3,42±0,05		
10	♂	1,43±0,06	2,48±0,05	2,35±0,07	2,92±0,06	3,01±0,06	2,63±0,07	2,98±0,09	3,06±0,10	2,87±0,11	3,28±0,09	3,32±0,07	3,06±0,09		
11	♂	1,36±0,04	2,28±0,04	1,62±0,05	3,11±0,04	3,23±0,05	2,85±0,04	3,47±0,03	3,24±0,03	3,02±0,02	3,71±0,03	3,85±0,03	3,51±0,03		
	♀	1,27±0,05	2,18±0,06	1,06±0,03	3,03±0,05	3,30±0,04	2,63±0,07	3,41±0,03	3,23±0,04	2,60±0,05	3,73±0,04	3,74±0,04	3,21±0,05		
12	♂	1,42±0,03	2,31±0,04	1,89±0,04	2,86±0,04	3,56±0,05	2,22±0,05	2,98±0,04	3,38±0,04	3,12±0,04	3,52±0,04	3,65±0,04	3,34±0,04		
	♀	1,38±0,04	2,15±0,05	1,13±0,04	2,64±0,05	3,21±0,06	2,51±0,08	3,62±0,05	3,85±0,06	3,30±0,05	4,03±0,04	4,04±0,03	3,45±0,05		
13	♂	1,02±0,03	1,74±0,06	1,12±0,05	2,51±0,05	2,73±0,06	1,83±0,11	3,01±0,07	2,87±0,06	2,86±0,08	3,11±0,06	3,28±0,06	2,66±0,07		
	♀	1,09±0,03	1,58±0,06	1,11±0,03	2,77±0,05	2,77±0,06	1,52±0,06	3,19±0,06	3,39±0,07	2,59±0,08	3,54±0,10	3,57±0,11	3,06±0,11		
14	♂	1,02±0,03	1,31±0,03	0,87±0,03	2,44±0,06	2,56±0,02	1,01±0,05	1,48±0,05	1,79±0,04	1,54±0,04	1,84±0,03	1,95±0,03	1,80±0,02		
	♀	0,98±0,03	1,28±0,05	1,01±0,04	2,10±0,05	2,13±0,04	1,02±0,03	1,33±0,06	1,64±0,06	1,47±0,05	2,04±0,04	1,91±0,04	1,62±0,04		

Примечание. Расположение на крыльях субмаргинальных пятен п1–п6, з1–з2 см. на рисунке 2.

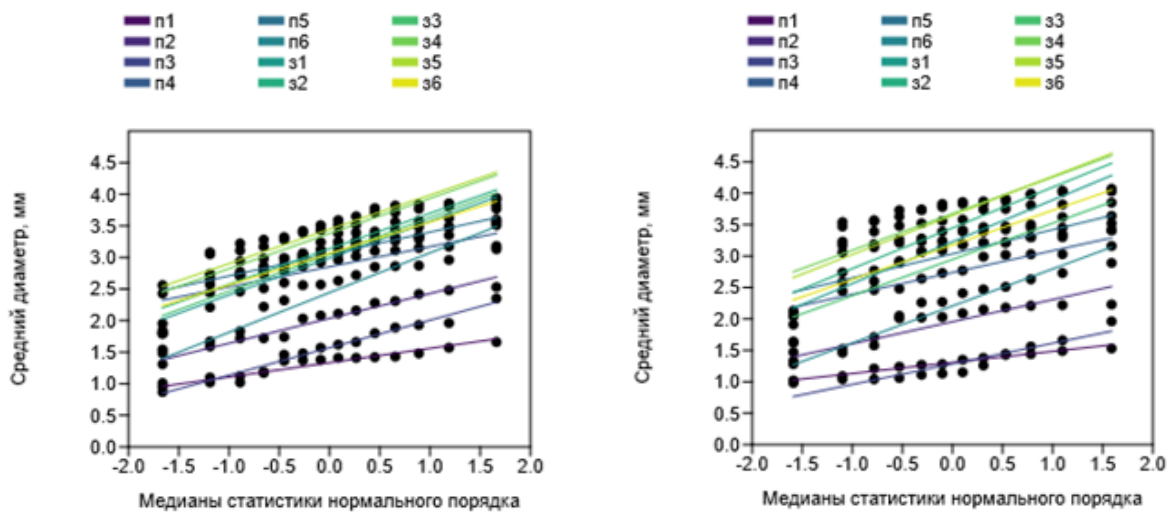


Рис. 5. Графики проверки распределения выборок перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.) на нормальность (нормальной вероятности) по диаметру субмаргинальных пятен на верхней стороне крыльев. Обозначения пятен п1–п6, з1–з6 см. на рис. 2

Fig. 5. Normality tests (probability plots) for dorsal submarginal spot diameters (p1–p6, z1–z6; see Fig. 2) in *Clossiana thore* (Hbn.) wings

ки с зачернением передних крыльев на 25–50 % и 50–75 %. В целом у особей обоих полов данной выборки черный рисунок сохраняет четкую прорисовку, свойственную большинству перламутровок.

Нигризм задних крыльев бабочек в уральских и большеземельских выборках выражен значительно сильнее, чем передних: преобладают особи с зачернением более 75 % их поверхности (балл V). Крыло в базальной и дискальной областях под жилкой M_1 , включая центральную ячейку, у них полностью черное, постдискальная перевязь расширена и смыкается с прикорневым зачернением, субмаргинальные овальные пятна сильно увеличены в размерах и обычно сливаются с пятнами маргинального ряда. У большинства особей из популяции южнотаежной провинции Северных Увалов черный рисунок на заднем крыле, как и на переднем, четкий и занимает менее 75 % его поверхности, а черные пятна субмаргинального ряда сохраняют обособленность от маргинальных пятен.

Сравнение выборок перламутровки *C. thore* по уровню нигризма бабочек методом кластерного анализа (UPMGA, эвклидово расстояние) показало четкое обо-

сложение популяционной группировки южной тайги Северных Увалов от группировок северных областей горного Урала и Большеземельской тундры (рис. 10).

Визуальный осмотр бабочек в анализируемых выборках перламутровки *C. thore* выявил высокую индивидуальную изменчивость зачерненности жилок на верхней стороне крыльев. Мы не видим возможности формализовать и количественно описать географические различия по данному признаку между выборками, что ставит под сомнение его использование в таксономическом диагнозе. Можно лишь констатировать, что чем выше общий уровень нигризма крыльев, тем выше зачерненность жилок.

Рисунок на нижней стороне задних крыльев у большинства особей перламутровки *C. thore* из большеземельских и уральских выборок действительно выглядит тусклым и несколько размытым в сравнении с бабочками из южнотаежной провинции Северных Увалов. Однако количественно проанализировать эти географические различия также не представляется возможным, поэтому данный признак можно использовать лишь как дополнение в таксономических описаниях.

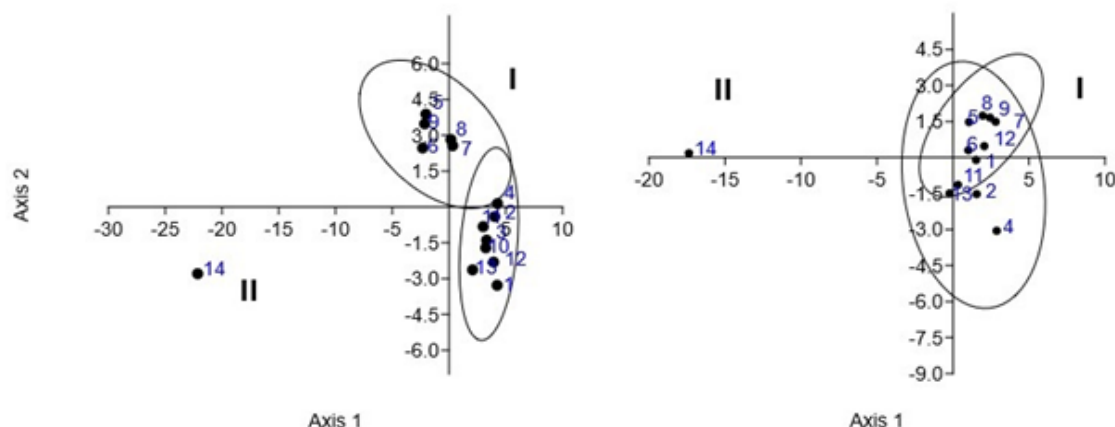


Рис. 6. Результаты дискриминантного анализа (LDA) длины переднего крыла и диаметра субмаргинальных пятен на верхней стороне крыльев в выборках перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.). Выборки 1–14 см. в табл. 1. I — *C. thore transuralensis* (Shel.); II — *C. thore excellens* (Krul.)

Fig. 6. Linear discriminant analysis (LDA) of forewing length and dorsal submarginal spot diameters in *Clossiana thore* (Hbn.) (sampling locations 1–14, Table 1). I — *C. thore transuralensis* (Shel.); II — *C. thore excellens* (Krul.)

Обсуждение таксономического статуса форм

Количественный анализ географической изменчивости длины крыльев убедительно показал, что бабочки перламутровки *C. thore* из южнотажной провинции Северных Увалов достоверно крупнее особей в популяционных группировках северных областей Урала и Большеземельской тундры. Кроме того, особи из южной тайги Русской равнины заметно «светлее» уральских и большеземельских, что является еще одним весомым аргументом в пользу того, чтобы разделить исследованные выборки *C. thore* на две группы.

Надо заметить, что уменьшение размеров и потемнение крылового рисунка на широтном и высотном градиентах среды наблюдается и у некоторых других перламутровок. Например, это четко проявляется у перламутровки *Clossiana selene* ([Denis et Schiffermüller], 1775), мелкие и темные бабочки которой с Полярного Урала в свое время были описаны как подвид *C. selene obscurum* (Sedykh, 1977). Выраженное потемнение крыльев отличает и

натурализовавшихся в последние десятилетия на Полярном Урале особей перламутровки *Brenthis ino* (Rottemburg, 1775). Оба вида широко распространены на Русской равнине и Урале, поэтому географическая изменчивость внешних признаков у них может носить клинальный характер, что ставит под вопрос целесообразность диагностирования и выделения подвидов на этой основе (Терентьев 1957; 1965; Большаков 1968; Майр 1971; и др.). В случае с перламутровкой *C. thore* мы, очевидно, имеем дело с видовой метапопуляцией на юге таежной зоны и в подтаежных лесах Русской равнины, географически изолированной от горно-уральских и большеземельских тундровых популяций. Во всяком случае такая картина распространения вида на северо-востоке Европы складывается на основе имеющихся фаунистических материалов. Географическая изоляция вкупе с комплексом значимых фенотипических различий, как известно, является весомым аргументом для подвидовой дифференциации популяций.

Подвидовая номенклатура региональных популяций перламутровки *C. thore*

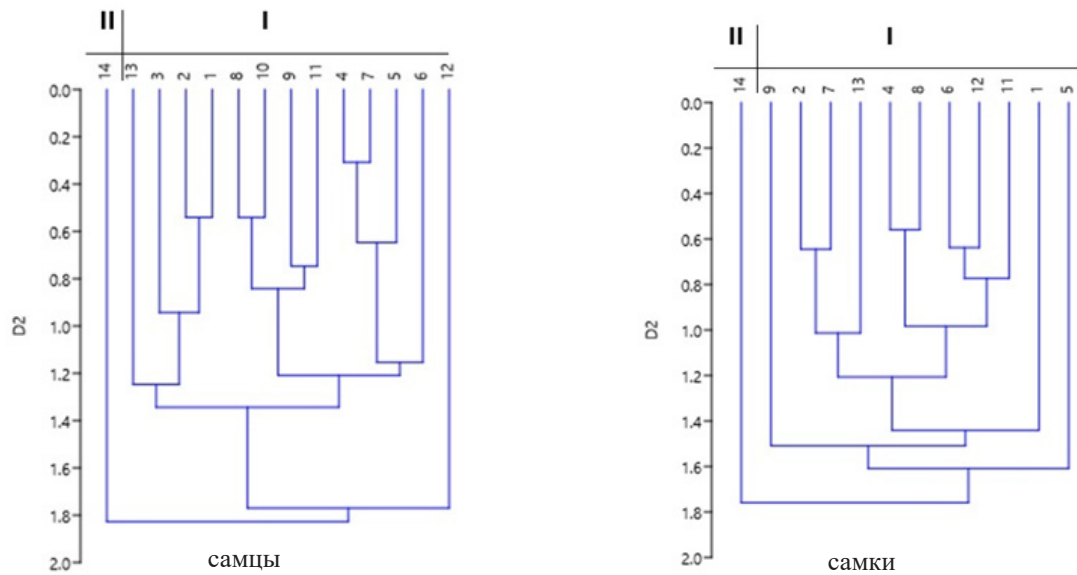


Рис. 7. Результаты кластерного анализа обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2) между выборками перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.) по размерным признакам.

Выборки 1–12 см. в табл. 1. I — *C. thore transuralensis* (Shel.); II — *C. thore excellens* (Krul.)

Fig. 7. Cluster analysis (Mahalanobis D^2 distances) of *Clossiana thore* (Hbn.) samples based on morphological measurements (sampling locations 1–12, Table 1). I — *C. thore transuralensis* (Shel.); II — *C. thore excellens* (Krul.)

осложнена неясными первоописаниями некоторых таксонов. Прежде всего это касается формы *borealis*, которая была выделена О. Штаудингером (Staudinger 1861a; 1861b) на основе окраски крыльев трех экземпляров вида с территории Норвегии и очень краткого описания варитетов из Лапландии в работе Ж. А. Буадюваля (Boisduval 1840). Позже ареал этой формы был расширен до Алтая и бассейна р. Амур (Staudinger 1871), она была включена в каталоги и атласы чешуекрылых конца XIX в. — начала XX в. (Гофман 1897; Seitz 1906) и с тех пор во многих публикациях (Pekkarinen 1977; Горбунов, Ольшванг 1993; Tuzov et al. 2000; Gorbunov 2001; Коршунов 2002; Богданов 2003; Tuzov, Bozano 2006; Львовский, Моргун 2007; Gorbunov, Kosterin 2007; Корб, Большаков 2011; Tshikolovets 2011; Моргун, Ковалев 2016; и др.) фигурировала в ранге подвида. В качестве диагностирующего признака новой формы О. Штаудингер указал более светлую и яркую окраску крыльев, чем у особей из популяций номинативного альпийского подвида (табл. 7). Описав лапландских бабочек как

«Varietas multo dilutior», Ж. А. Буадюваль (Boisduval 1840: 18), очевидно, также подразумевал осветленный, будто бы «сильно разбавленный» основной фон их крыльев, отличный от зачерненного фона у центральноевропейских особей. Лапландия (Lapponia), упомянутая в работе Ж. А. Буадюваля (Boisduval 1840) и традиционно обозначаемая в качестве типового местонахождения подвида таксона *borealis* Stg., как историко-географическое понятие трактуется по-разному. В самом широком смысле под этим названием рассматривают всю территорию на севере Фенноскандии от западного побережья Норвегии до Кольского п-ова включительно (в этих границах ее именуют еще Северным Калоттом). В других случаях под Лапландией подразумевают бывшую шведскую провинцию, к моменту выхода работы Ж. А. Буадюваля в 1840 г. уже разделенную на две части: оставшуюся в Швеции провинцию Лапланд и финскую провинцию Лаппи. Из-за этих терминологических разночтений считаем необходимым уточнить типовое местонахождение формы *borealis* Stg., тем

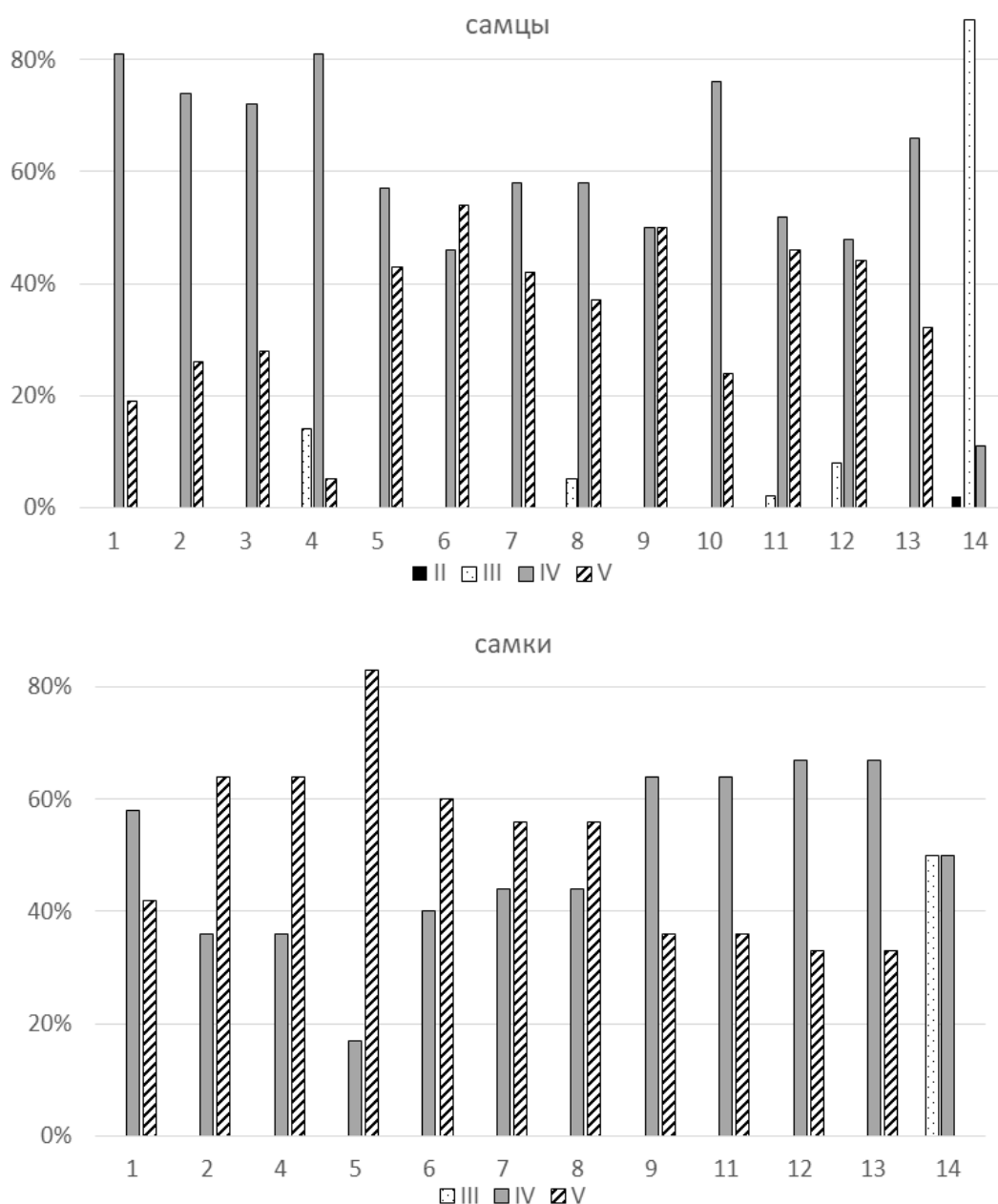


Рис. 8. Частота встречаемости особей с разным уровнем нигризма передних крыльев в выборках перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.). Баллы шкалы проективного покрытия поверхности крыла черным цветом II–V см. в тексте

Fig. 8. Frequency distribution of forewing nigrism levels in *Clossiana thore* (Hbn.) populations (scale II–V; see text)

более что в описании О. Штаудингера имеется вполне определенная географическая привязка. В своей работе он сообщил, что три экземпляра вида были пойманы где-то между оз. Маттисватнет (Mattisvatn, Mattisvatnet) и г. Эйби (Eiby, Eibydal). Это район в провинции (фюльке) Тромс-ог-Финнмарк, коммуна Алта (Альта) на севере Норвегии (Staudinger 1861b: 351). Таким

образом, типовое местонахождение подвидового таксона *borealis* Stg. можно уточнить как «...<der Weg> von Matiswand nach Eibidal...», Финнмарк, Алта, Норвегия.

В XX в. из Скандинавии был описан еще один подвидовой таксон *scandinavica* Rygger & Schneider, 1921 (типовое местонахождение «Scandinavian»), который в настоящее время считается синонимом

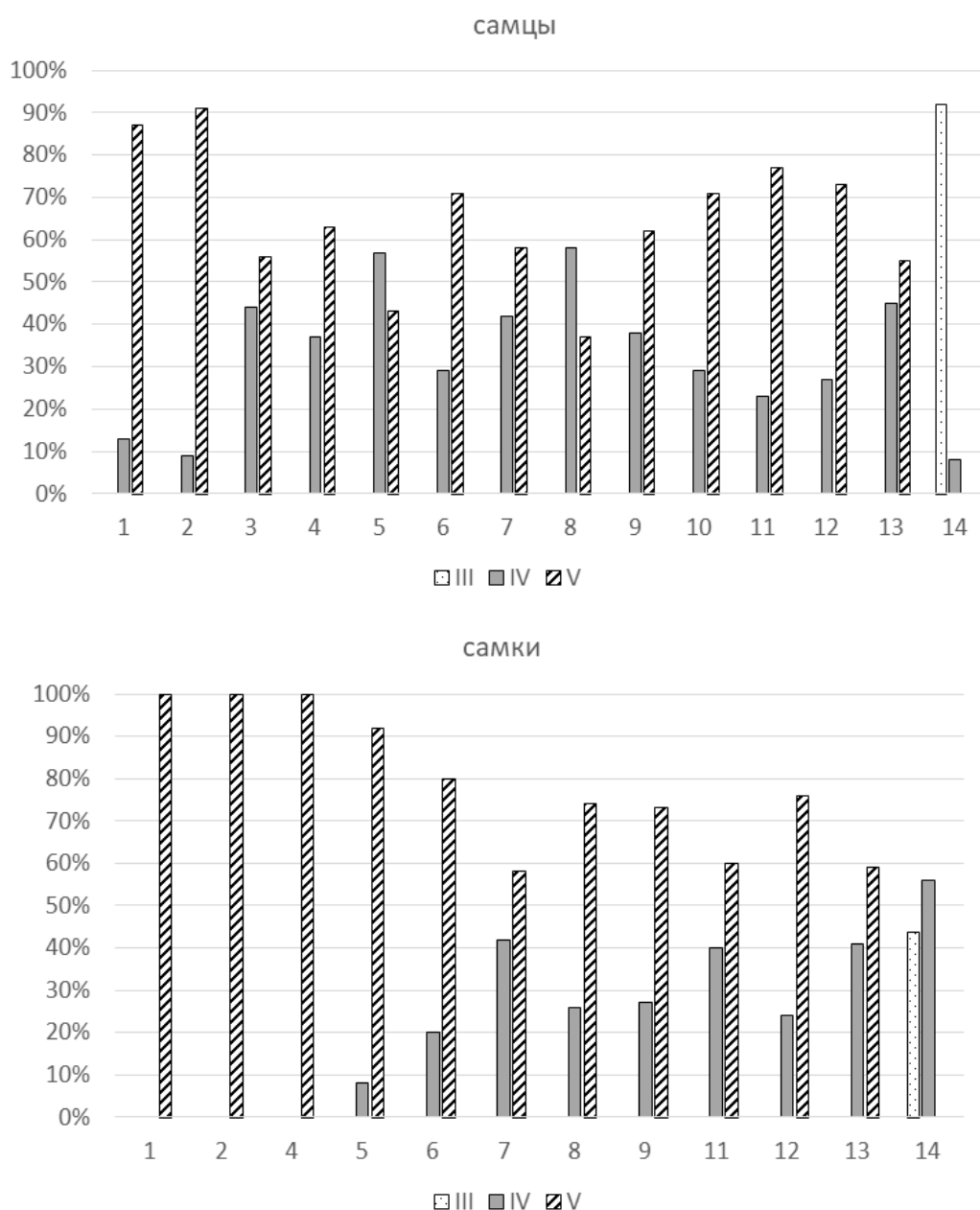


Рис. 9. Частота встречаемости особей с разным уровнем нигризма задних крыльев в выборках перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.). Баллы шкалы проективного покрытия поверхности крыла черным цветом III–V см. в тексте

Fig. 9. Frequency distribution of hindwing nigrism levels in *Clossiana thore* (Hbn.) populations (scale III–V; see text)

формы *borealis* Stg. (Pekkarinen 1977; Tuzov, Bozano 2006; Tshikolovets 2011). С юго-востока Финноскандии выделена форма *carelia* Valle, 1935 (типовое местонахождение «Ladoga»), которая отличается от ранее описанных скандинавских форм большими размерами и более темной окраской крыльев бабочек, что сближает ее с номинативным подвидом (Pekkar-

inen 1977). Тем не менее, некоторые авторы (Tuzov, Bozano 2006; Tshikolovets 2011) данный таксон также сводят в синонимы подвидовой формы *borealis* Stg.

На данном этапе исследований мы присоединяемся к мнению авторов (Pekkarinen 1977; Богданов 2003; Tuzov, Bozano 2006; Tshikolovets 2011), которые рассматривают форму *borealis* Stg. в ранге подвида с

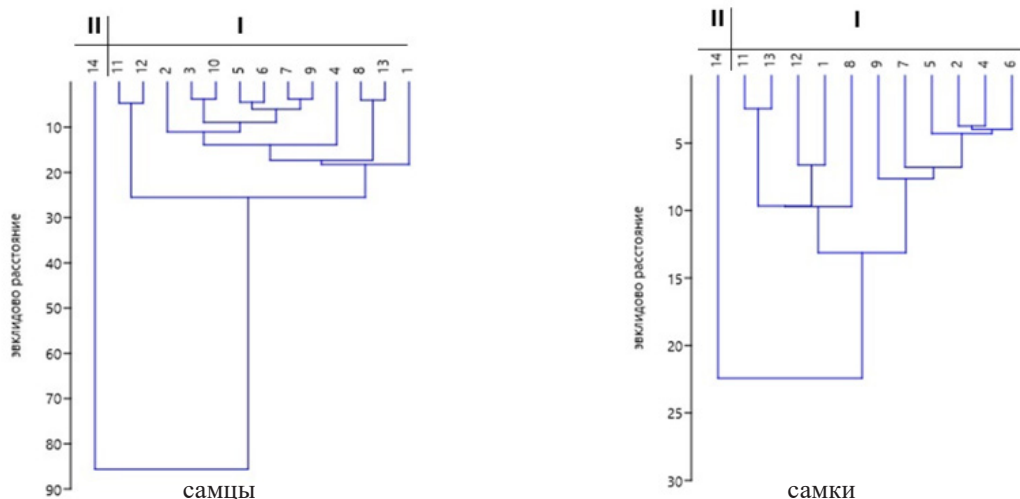


Рис. 10. Результаты кластерного анализа выборок перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.) по уровню нигризма бабочек. Выборки 1–12 см. в табл. 1. I — *C. thore transuralensis* (Shel.); II — *C. thore excellens* (Krul.)

Fig. 10. Cluster analysis of *Clossiana thore* (Hbn.) samples by nigrism levels (sampling locations 1–12, Table 1). I — *C. thore transuralensis* (Shel.); II — *C. thore excellens* (Krul.)

ареалом, охватывающим центр и горную область Скандинавского п-ова, а также Лапландию в широком понимании этого термина (север Норвегии, Швеции, Финляндии и Кольского п-ова). Однако надо заметить, что в отсутствие должного, математически обоснованного анализа географической изменчивости фенноскандинавских популяций *C. thore* единственным весомым аргументом в пользу этой точки зрения может служить лишь их некоторая географическая разобщенность с популяционными группировками вида на Русской равнине и Урале. Например, неясным остается уровень и значимость внешних различий между формой *borealis* Stg. и подвидовой формой *exsellens* Krul., в диагнозе которой также фигурирует светлый и яркий основной фон крыльев, меньшая зачерненность крылового рисунка и близкие размерные характеристики бабочек (табл. 3).

Характерные внешние признаки бабочек *C. thore*, распространенных в области Северных Увалов, позволяют их отождествлять с формой *exsellens* Krul. Географическая локализация популяционных группировок также говорит в пользу этого. Типовое местонахождение данного подвидового таксона точно определить

нельзя, так как в его первоописании автор лишь сообщил, что вид *C. thore* редок в окрестностях г. Малмыжа, а экземпляры из Вятской губернии и Казани заслуживают выделения в особую форму (табл. 7). Указание «Patria: Rossia orientalis», которое иногда приводится в этом качестве (Tuzov, Vozano 2006), очевидно, надо относить ко всему ареалу подвидовой формы. Бабочки из окрестностей г. Малмыж двумя годами позже были описаны как варитет *splendida* Krulikowsky, 1895, который в настоящее время считается синонимом таксона *exsellens* Krul. (Tuzov 1993). На наш взгляд, в данной ситуации типовым местонахождением последнего правильным будет считать географический район, обозначенный в названии работы Л. Круликовского (Kroulikowsky 1893): «Gouvernement de Wiatka», Вятская губерния. Данной точки зрения придерживаются и другие авторы (Gorbu-nov 2001; Моргун, Ковалев 2016).

Восточноевропейские популяционные группировки *C. thore*, в которых преобладают особи с выраженными признаками формы *exsellens* Krul., вполне допустимо рассматривать в ранге подвида, в границы ареала которого вслед за Д. В. Моргуном и С. В. Ковалевым (Моргун, Ковалев 2016) мы включаем юг таежной зоны и зоны сме-

Таблица 7

Первоописания и диагноз подвиговых форм *Clossiana thore* (Hbn.),
приводившихся для европейского Северо-Востока России

Table 7

Original descriptions and diagnostic characters of *Clossiana thore* (Hbn.) subspecies in
northeastern European Russia

Название таксона, автор и год описания	Первоописание таксона и его диагностирующие признаки (в интерпретации разных авторов)
1	2
<i>borealis</i> Staudinger, 1861	Оригинальное описание: «Am 30 Juli fanden wir auf dem Wege vom Mathisvand nach dem Ejbydal auf den Blüthen der Valeriana officinalis drei ganz schlechte Stücke dieser Art. Diese hochnordischen sind viel lichter als die Exemplare aus den Alpen, und nähern sich den von Kindermann im Altai gefangenen Stücken, die allerdings auf der Oberseite noch gelber sind. Schon Boisduval bezeichnet in seinem "Index et Genera etc." p. 18 diese nordische Form als "var. multo dilutior", und ich fasste sie nebst der aus dem Altai stammenden Form in meinem Catalog unter der Bezeichnung: v. Borealis zusammen» (Staudinger 1861b: 351). Типовое местонахождение: «Lapponia» (Boisduval 1840), «...<der Weg> von Matiswand nach Eibidal» (Staudinger 1861b), Финнмарк, Алта, Норвегия. Описания других авторов: «In <i>borealis</i> Stg. the ground-color is essentially paler, more leather-yellow, but much reduced by the confluent black markings, which are especially heavy in the median area» (Seitz 1906: 234). «<i>Ssp. borealis</i> Stgr. T.L. Lapland found throughout Scandinavia. Slightly paler ground color, distinct dark brown markings. Hind-wing underside more evenly coloured, lacking state-violet brown in discal and marginal area. The most southerly forms resemble the valid form best, having more contrasting colouring on wing upperside. Marginal spots on wing upperside often fuse with marginal band. Basal area often dark extending to discal band» (Henriksen, Kreutzer 1982: 80). «In N. Scandinavia, <i>borealis</i> Staudinger: wing upperside space ground colour slightly paler; wing upperside postdiscal black markings much reduced; hind-wing underside paler, pale discal and marginal spots obscure: individuals with wing upperside dark markings closely resembling nominate form recur in most Lapland colonies» (Tolman, 2001: 167). «UPF: black postdiscal oval, often contact to black submarginal spots. Coecum about half as long as opening slot of aedeagus» (Gorbunov 2001: 198). «Основная окраска верха обоих крыльев самцов и самок бледно-желтая. Темные элементы рисунка верха крыльев развиты нормально, у некоторых экземпляров несколько более интенсивно в базальной и дискальной областях обоих крыльев. Основная окраска низа переднего крыла песочно-желтая, низа заднего крыла — коричнево-охристая. Светлая дискальная перевязь низа заднего крыла иногда имеет четкий темный обвод с обеих сторон, особенно заметный у полетавших экземпляров» (Богданов 2003: 130). «...Wing upperside ground colour paler, black markings and dark suffusion reduced; hind-wing underside paler and less contrasted; in Fennoscandia individuals and populations with darker wing upperside resembled nominate <i>thore</i>, are found: f. <i>carelia</i>» (Tuzov, Bozano 2006: 43). «...Отличается от номинативного интенсивным развитием темного, иногда размытого рисунка верхней стороны крыльев...» (Львовский, Моргун 2007: 238). «Differs from the nominotypical subspecies from the Alps, in that UPS are slightly paler with a distinct black pattern, the UPF black postdiscal spots oval, often contacting the black submarginal spots, UNH more evenly coloured. In this subspecies, melanistics are not rare in which the UPS black pattern elements prevail overwhelmingly in area on the fulvous elements» (Gorbunov, Kosterin 2007: 162). «<i>B. t. borealis</i> представлен особями с интенсивным развитием темного, иногда размытого рисунка на верхней стороне крыльев. Сходные признаки характеризуют также карельский таксон <i>B. t. karelia</i>, у особей которого основная окраска верха крыльев песочно-желтая, несколько светлее, чем у экземпляров номинативного подвида. Все темные элементы рисунка верха обоих крыльев развиты очень интенсивно, но при этом производят впечатление несколько размытых; жилки затемнены» (Моргун, Ковалев 2016: 32).

Таблица 7. Продолжение

Table 7. Continuation

1	2
<i>excellens</i> Krulikowsky, 1893	Оригинальное описание: «...Var. major, alis laete fulvis, maculis nigris permagnis distinctissimis. Cette variété est plus grande et plus éclatante que ne le sont le type et la var. Borealis Stgr. Les taches noires sont comparativement très grandes et très détachées. La saupoudration noirâtre des ailes, propre à deux formes anciennes, ne se retrouve chez l'Excellens jamais» (Kroulikowsky 1893: 187). Типовое местонахождение: «Gouvernement de Wiatka» (Kroulikowsky 1893), Вятская губерния. Описания других авторов: «...отличается более светлым фоном и нормальным развитием черного рисунка на верхней стороне крл., а также незатемненными жилками» (Львовский, Моргун 2007: 328). «<i>B. t. excellens</i> отличается в целом более светлым фоном и умеренным развитием черного рисунка на верхней стороне крыльев, а также незатемненными жилками» (Моргун, Ковалев 2016: 32).
<i>transuralensis</i> Sheljuzhko, 1931	Оригинальное описание: «Der Grundton ist bedeutend greller, mehr rötlich als bei den asiatischen Rassen und erinnert etwas an den Grundton der Nominatform. Besonders auffallend ist die enorme Entwicklung der schwarzen Zeichnungen der O'seite aller Flügel. Die schwarze Marginalbezeichnung ist sehr breit, erweitert sich stets bis zu den Flecken der submarginalen Reihe und fließt oft mit diesen ganz zusammen. Die Flecke dieser Reihe sind sehr groß, oft etwas länglich ausgezogen. Die Flecke der M.-Reihe sind ebenfalls groß und fließen auf beiden Flügeln in eine intensive breite Binde zusammen. Auch die übrigen Flecke sind vergrößert. Die dunkle basale Beschuppung der Hfl. ist verstärkt. Bei einzelnen Stücken wird die Verschwärzung noch dadurch verstärkt, daß gewisse Zeichnungselemente miteinander konfluieren. Nur 1 ♀ meiner Serie ist von den übrigen Stücken recht verschieden; es ist auffallend hell und hat die dunklen Zeichnungen sehr mäßig entwickelt. Auf der Vfl'useite sind die dunklen Flecke viel kleiner und bilden (auch bei den am stärksten gezeichneten Stücken) keine zusammenhängenden Binden. Die Useite der Hfl. ist sehr intensiv und kontrastreich gefärbt. Die violetten Zeichnungen sind sehr deutlich, wobei die am Außenrande gelegenen violetten Flecke eine zusammenhängende Binde bilden. Die gelbe M-Binde ist leicht grünlich getönt und breiter als bei der Nominatform und den bekannten asiatischen Rassen» (Sheljuzhko 1931: 47). Типовое местонахождение: «Umgegend von Tobolsk: am Dorfe Durinina und Mostovoj» (Sheljuzhko 1931). Описания других авторов: «Основная окраска верха обоих крыльев самцов и самок охристо-рыжая. Все элементы темного рисунка верха крыльев нормально развиты. Жилки незатемненные. Темные пятна субмаргинального ряда верха задних крыльев едва заметно вытянуты. Основная окраска низа передних крыльев охристо-желтая, задних — коричнево-бурая, местами с легким желтоватым налетом» (Богданов 2003: 132). «...На Урале, в Ниж. и Ср. Приобье встречаются особи с довольно расширенным черным рисунком и овальными, вытянутыми вдоль жилок пятнами на внешнем поле...» (Коршунов 2002: 272). «...Ups ground colour deep ochreous-orange; ups black markings well developed; uph black postdiscal spots very stretched, their lengths exceeding almost twice their width» (Tuzov, Bozano 2006: 43). «Особи <i>B. t. transuralensis</i> характеризуются интенсивной темной окраской верхней стороны крыльев (расширенными темными элементами рисунка). Однако, в отличие от экземпляров иных подвидов, затемнение на жилках отсутствует. Все элементы рисунка низа задних крыльев сглажены, выглядят менее контрастными, чем у большинства экземпляров номинативного подвида» (Моргун, Ковалев 2016: 33).

Таблица 7. Окончание
Table 7. End

1	2
<i>arctomontanus</i> Bogdanov, 2003	Оригинальное описание: «Голотип. Самец. Длина переднего крыла 19 мм. Окраска верха обоих крыльев охристо-оранжевая, насыщенная. Все элементы темного рисунка верха обоих крыльев развиты очень интенсивно, но, в отличие от экземпляров номинативного подвида, затемнение на жилках практически отсутствует. Темные точки субмаргинального ряда сильно вытянуты. Их длина почти вдвое превышает ширину. Основная окраска низа переднего крыла охристо-желтая, низа заднего крыла — коричнево-бурая, с легким желтоватым налетом. Светлая дискальная перевязь низа заднего крыла оливково-желтая. Все элементы рисунка низа задних крыльев сглажены, выглядят менее контрастными, чем у большинства экземпляров номинативного подвида. Длина переднего крыла паратипов самцов 17–20 мм, самок 17,5–22 мм. Интенсивность развития темных элементов рисунка верха обоих крыльев варьирует от некоторой редукции до практически полного поглощения основного фона. При этом жилки всегда остаются незатемненными» (Богданов 2003: 130–131). Типовое местонахождение: «Полярный Урал, ур. Красный Камень, 141-й км ж/д Сейда — Лабытнанги» (Богданов 2003).

шанных и широколиственных лесов Русской равнины от Белоруссии и Литвы на западе до среднего Поволжья, Вятско-Камского междуречья и Среднего Приуралья включительно. Это подтверждает и внешний вид особей из локальной популяции в Ярославской области, фото которых приведены в работе вышеупомянутых авторов. В рамках этой обширной территории подвид *C. thore exsellens* (Krul.) характеризуется крайне фрагментированным ландшафтно-биотопическим распределением. Создается впечатление, что здесь сохранились лишь остаточные популяционные изоляты некогда крупной географической популяции, микроэволюционная история которой отлична от уральской, фенноскандинавской и альпийской.

Анализ географической изменчивости размерных признаков и уровня нигризма крыльев бабочек показал отсутствие значимых внешних отличий между горными уральскими и большеземельскими тундровыми популяционными группировками *C. thore*, поэтому нет никакого сомнения, что все они принадлежат к одному подвиду. С восточного макросклона Полярного Урала относительно недавно был описан подвид *C. thore arctomontanus* Bogdanov, 2003, таксономический диагноз которого соответствует фенотипическим характеристикам наших выборок из Большеземель-

ской тундры, Полярного, Приполярного и Северного Урала. Тем не менее, отнести их к данному подвиду считаем преждевременным, так как комплекс основных диагностирующих признаков таксона *arctomontanus* Bogd. во многом совпадает с признаками описанной ранее подвидовой формы *transuralensis* Sheljuzhko, 1931 (табл. 7). Для решения данного номенклатурного вопроса необходимо прежде всего проанализировать фенотипическую изменчивость особей имаго вида из типового местонахождения формы *transuralensis* Shel. и других таежных районов и гипоарктической зоны Западной Сибири, а затем сравнить их с уральскими и большеземельскими особями по использованной нами методической схеме. На данном этапе исследований оба таксона мы относим к одному подвиду, в основе диагноза которого лежат относительно небольшие размеры и выраженный нигризм крылового рисунка бабочек, и по принципу приоритета оставляем за ним название *C. thore transuralensis* Sheljuzhko, 1931 (= *C. thore arctomontanus* Bogdanov, 2003 syn. nov.).

Заключение

Количественный анализ географической изменчивости внешних признаков перламутровки *C. thore* позволил вполне обоснованно разделить ее популяции, рас-



Рис. 11. Бабочки перламутровки *Clossiana thore* (Hbn.) в естественной среде обитания. а–в — *C. thore transuralensis* (Shel.): Ямало-Ненецкий АО, восточный макросклон Полярного Урала, урочище Красный Камень; г–е — *C. thore excellens* (Krul.): Республика Коми, Северные Увалы, верхнее течение р. Мытец

Fig. 11. *Clossiana thore* (Hbn.) in their natural habitat. а–b — *C. thore transuralensis* (Shel.): Yamalo-Nenets Autonomous District, eastern macroslope of the Polar Urals, Krasny Kamen tract; г–е — *C. thore transuralensis* (Shel.): Komi Republic, Northern Uvaly, upper reaches of the Mytets River

пространенные на европейском Северо-Востоке России, на два подвида.

По нашему мнению, в тундровой зоне и полосе лесотундры Русской равнины, а также на Северном, Приполярном и Полярном Урале распространен подвид *C. thore transuralensis* Sheljuzhko, 1931 (= *C. thore arctomontanus*

Bogdanov, 2003 syn. nov.), основными дифференцирующими признаками которого являются относительно небольшие размеры (длина переднего крыла самцов 16,5–20,5 мм и 17,5–21 мм у самок) и высокий уровень нигризма верхней стороны крыльев: слившиеся и вытянутые (до 4,2 мм) вдоль жилок

субмаргинальные и маргинальные пятна, расширенные, как бы расплывшиеся другие темные элементы рисунка покрывают более 50% поверхности передних крыльев и более 75% поверхности задних (рис. 11 а, б). В диагнозе данного подвида можно дополнительно использовать такую визуально заметную фенотипическую особенность, как несколько размытый и тусклый рисунок на нижней стороне задних крыльев (рис. 11 в).

Южнотаежные популяционные группировки перламутровки с Северных и Вятских Увалов относим к подвиду *C. thore excellens* (Krulikowsky, 1893), большинство бабочек которого в общем отличаются относительно крупными размерами (длина крыла самцов 18–23 мм и 18,5–23,5 мм у самок), выглядят более яркими и светлыми, желтовато-рыжими за счет менее выраженных и четко очерченных черных элементов рисунка, что свойственно большинству представителей подсемейства Argynninae. Черные пятна субмаргинального ряда на верхней стороне крыльев менее вытянуты вдоль жилок, почти округлые и в общем сохраняют обособленность от пятен маргинального ряда, зачерненность верхней стороны передних и задних крыльев у них не превышает 75% поверхности (рис. 11 г, д). Рисунок на нижней стороне задних крыльев более четкий (рис. 11 е).

Специально отметим, что указанные диагностирующие признаки подвидов корректно применять только при исследовании репрезентативных выборок (серий) имаго, особи в которых отобраны случайно, в одном местонахождении и в достаточном для количественного анализа объеме. К сожалению, практика описания таксонов видовой группы по единичным экземплярам и без должного математического обоснования и эколого-географического анализа широко распространена среди отечественных

лепидоптерологов, что зачастую приводит к номенклатурной путанице и перегружает валидные таксоны синонимами.

По причине отсутствия репрезентативного материала остается неясным вопрос подвидовой принадлежности малочисленных локальных популяций *C. thore* с Южного Тимана, западного Притиманья, Камской возвышенности и юга Вятско-Камского междуречья. Предварительно, основываясь на вероятных историко-фаунистических сценариях в регионе и визуальной оценке единичных особей, относим их к подвиду *C. thore excellens* (Krul.). Совсем нет данных о фенотипическом облике и географической изменчивости популяций вида на Пай-Хое, в Малоземельской тундре, на Среднем и Северном Тимане, п-ове Канин, что не позволяет делать какие-либо предположения об их подвидовой принадлежности.

В последние десятилетия в микросистематику чешуекрылых все шире внедряются методы молекулярно-генетической диагностики и филогеографии. В связи с этим таксономический диагноз, исторический сценарий и картину современного территориального размещения подвидов перламутровки *C. thore* на северо-востоке Европы во многом может дополнить и скорректировать анализ гаплотипического разнообразия выборок из разных местонахождений.

Финансирование

Работа выполнена в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН в рамках государственного задания по теме «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского Северо-Востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды», гос. рег. № 125013101229-9.

Литература

- Адаховский, Д. А. (2001) Итоги и перспективы эколого-фаунистических исследований булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии. *Вестник Удмуртского университета*, вып. 7, с. 125–131.
- Адаховский, Д. А. (2021) Новые данные по видовому составу и распространению булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) на территории Удмуртии. *Наука Удмуртии*, № 3 (95), с. 3–9.

- Богданов, П. В. (2003) Замечания по систематике перламутровки *Clossiana thore* (Hübner, 1806) (Lepidoptera, Nymphalidae) с описанием нового подвида с Полярного Урала. В кн.: А. И. Ключкина (ред.). *Труды Государственного Дарвиновского музея. Вып. 7*. М.: Государственный Дарвиновский музей, с. 127–141.
- Большаков, В. Н. (1968) О соотношении клинальной изменчивости и структуры вида. *Зоологический журнал*, т. 47, вып. 6, с. 807–815.
- Горбунов, П. Ю., Ольшванг, В. Н. (1993) Фауна дневных бабочек Уральского Заполярья. В кн.: А. С. Уточкин (ред.). *Фауна и экология насекомых Урала*. Пермь: Изд-во Пермского государственного университета, с. 19–34.
- Гофман, Э. (1897) *Атлас бабочек Европы и отчасти русско-азиатских владений*. СПб.: Изд-во А. Ф. Девриена, 356 с.
- Дубатолов, В. В., Львовский, А. Л., Стрельцов, А. Н. (2019) Семейство Nymphalidae. В кн.: С. Ю. Синёв (ред.). *Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России*. 2-е изд. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 214–223.
- Захарова, Е. Ю., Кулакова, О. И., Татаринов, А. Г. (2006) Географическая изменчивость *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России. *Евразийский энтомологический журнал*, т. 5, вып. 2, с. 165–172.
- Корб, С. К., Большаков, В. Н. (2011) Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) бывшего СССР. 2-е изд. *Эверсмания. Энтомологические исследования в России и соседних регионах*, прил. 2, 124 с.
- Коршунов, Ю. П. (2002) *Булавоусые чешуекрылые Северной Азии*. М.: КМК, 424 с.
- Кулакова, О. И., Татаринов, А. Г. (2011) К познанию географической изменчивости сатириды *Oeneis jutta* (Hübner, [1806]) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России. *Энтомологическое обозрение*, т. 90, вып. 2, с. 278–294.
- Львовский, А. Л., Моргун, Д. В. (2007) *Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы*. М.: КМК, 443 с.
- Майр, Э. (1971) *Принципы зоологической систематики*. М.: Мир, 454 с.
- Мейер, М. Н., Дитятев, А. Э. (1989) Применение линейного дискриминантного анализа в диагностике видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Microtinae). *Зоологический журнал*, т. 68, № 7, с. 119–129.
- Моргун, Д. В., Ковалев, С. В. (2016) Исследование популяции *Boloria thore* (Hübner, [1803]) (Lepidoptera: Nymphalidae) на юге Ярославской области с замечаниями по распространению, экологии и систематике вида. *Эверсмания. Энтомологические исследования в России и соседних регионах*, вып. 47–48, с. 31–34.
- Татаринов, А. Г. (1999a) К характеристике видового разнообразия дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Diurna) национального парка «Югыд-Ва». В кн.: *Беспозвоочные европейского Северо-Востока*. Сыктывкар: Полиграфсервис, с. 45–53.
- Татаринов, А. Г. (1999b) К характеристике видового разнообразия дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Diurna) Печоро-Илычского заповедника. В кн.: *Беспозвоочные европейского Северо-Востока*. Сыктывкар: Полиграфсервис, с. 54–64.
- Татаринов, А. Г. (2016) *География дневных чешуекрылых европейского Северо-Востока России*. М.: КМК, 255 с.
- Татаринов, А. Г., Горбунов, П. Ю. (2014) Структура и пространственная организация фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Урала. *Зоологический журнал*, т. 93, № 1. с. 108–128. <https://doi.org/10.7868/S004451341401019X>
- Татаринов, А. Г., Долгин, М. М. (1999) К познанию внутривидовой изменчивости бархатницы *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России. *Энтомологическое обозрение*, т. 78, вып. 1, с. 155–162.
- Татаринов, А. Г., Долгин, М. М. (2001) *Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России*. СПб.: Наука, 244 с.
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2005) Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) Большеземельской тундры. *Евразийский энтомологический журнал*, т. 4, вып. 4, с. 331–337.
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2007a) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: нижнее течение р. Хальмер-Ю. В кн.: М. М. Долгин (ред.). *Беспозвоочные европейского Северо-Востока России*. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, с. 256–265. (Труды Коми научного центра УрО РАН. № 183).
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2007b) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: верхнее течение реки Шапкина. *Вестник Поморского университета. Серия «Естественные и точные науки»*, № 1 (11), с. 70–79.

- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2010) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) европейского севера России: Падимейские озера, верхнее течение р. Большая Роговая. *Вестник Поморского университета. Серия «Естественные и точные науки»*, № 1, с. 72–80.
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2013а) Чешуекрылые и стрекозы Голодной Губы (Малоземельская тундра). В кн.: Н. М. Николаева (сост.). *Озеро Голодная Губа. Заказник Нижнепечорский*. Нарьян-Мар: Ненецкий краеведческий музей, с. 22–27.
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2013b) К вопросу о географической изменчивости чернушки *Erebia euryale* (Esper, [1805]) (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Севере России. *Зоологический журнал*, т. 92, № 6, с. 664–681. <https://doi.org/10.7868/s0044513413040168>
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2017) Локальные фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) европейского севера России: верхнее течение реки Кары. *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*, № 1 (199), с. 36–43. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2017.1\(199\).4](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2017.1(199).4)
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2018) *Высшие чешуекрылые Печоро-Илычского заповедника и национального парка «Югыд ва»*. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 156 с. <https://doi.org/10.31140/book-2018-01>
- Татаринов, А. Г., Кулакова, О. И. (2020) Ландшафтная и региональная активность булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) восточноевропейской Гипоарктики. *Известия Коми научного центра УрО РАН. Серия «Экспериментальная биология и экология»*, № 3 (43), с. 15–27.
- Терентьев, П. В. (1957) О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. *Вестник Ленинградского университета*, № 21, с. 75–81.
- Терентьев, П. В. (1965) Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости. В кн.: С. С. Шварц (ред.). *Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюзного совещания*. Свердловск: Уральский филиал Академии наук СССР, с. 3–20.
- Чарушина, А. Н., Шернин, А. И. (1974) Отряд Lepidoptera — Чешуекрылые. В кн.: А. И. Шернин (ред.). *Животный мир Кировской области. Т. 2*. Киров: Изд-во Кировского государственного педагогического института имени В. И. Ленина, с. 351–477.
- Яхонтов, А. А. (1935) *Наши дневные бабочки. Определитель. Пособие для средней школы*. М.: Госучпедгиз, 160 с.
- Boisduval, J. A. (1840) *Genera et index methodicus Europaeorum Lepidopterorum*. Paris: Roret Publ., 238 p.
- Cupedo, F. (2007) Geographical variation and Pleistocene history of the *Erebia pandrose* – *sthenno* complex (Nymphalidae; Satyrinae). *Nota lepidopterologica*, vol. 30, no. 2, pp. 329–353.
- Cupedo, F. (2010) A revision of the infraspecific structure of *Erebia euryale* (Esper, 1805) (Nymphalidae: Satyrinae). *Nota lepidopterologica*, vol. 33, no. 1, pp. 85–106.
- Gorbunov, P. Yu. (2001) *The butterflies of Russia: Classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea)*. Ekaterinburg: Thesis Publ., 320 p.
- Gorbunov, P. Yu., Kosterin, O. (2007) *The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature. Vol. 2*. Moscow: Rodina & Fodio, Aidis Producers House Publ., 408 p.
- Henriksen, H. J., Kreutzer, I. (1982) *The butterflies of Scandinavia in nature*. Odense: Scandinavisk Bogforla Publ., 215 p. <https://doi.org/10.1163/9789004631694>
- Kozlov, M. V., Kullberg, J., Zverev, V. E. (2014) Lepidoptera of Arkhangelsk oblast of Russia: A regional checklist. *Entomologica Fennica*, vol. 25, no. 3, pp. 113–141. <https://doi.org/10.33338/ef.48266>
- Kroulikowsky, L. (1893) Les Rhopaiocères du Gouvernement de Wiatka (de la Russie orientale). *Societas Entomologica*, no. 24, p. 187.
- Pekkarinen, A. (1977) Notes on the biology and taxonomy of *Clossiana thore* (Hb.) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Annales Entomologica Fennica*, vol. 43, pp. 3–6.
- Porter, K. (1980) A quantitative treatment of clinal variation in *Coenonympha tullia* (Müller) (Lep., Satyridae). *Entomologist's Monthly Magazine*, vol. 116, pp. 71–82.
- Rygge, J., Schneider, J. (1921) Maaiselvns Insektfauna. II. Lepidoptera. *Sparre. Tromso Museum Aarsih*, no. 44, pp. 1–59.
- Seitz, A. (1906) *The Macrolepidoptera of the World. Vol. 1: The Macrolepidoptera of the Palearctic Fauna. Tome 1: Diurnals*. Stuttgart: Fritz Lehmann Verlag, 379 p.
- Sheljuzhko, L. (1931) Zwei neue Brenthis-Rassen aus West-Sibirien. *Internationale Entomologische Zeitschrift*, vol. 25, no. 5, pp. 45–47.
- Staudinger, O. (1861a) *Catalog der Lepidopteren Europa's und der Angrenzenden Länder. I. Macrolepidoptera*. Dresden: Dr. O. Staudinger und Königl. Hofbuchhandlung von Hermann Burdach Publ., 84 p.

- Staudinger, O. (1861b) Reise nach Finnmarken. I. Macrolepidoptera. *Entomologische Zeitung*, vol. 22, pp. 342–404.
- Staudinger, O. (1871) *Catalog der Lepidopteren des Europaeischen Faunengebiets. I. Macrolepidoptera*. Dresden: Dr. O. Staudinger und Königl. Hofbuchhandlung von Hermann Burdach Publ., 200 p.
- Tshikolovets, V. V. (2011) *Butterflies of Europe and the Mediterranean area*. Pardubice: Tshikolovets Publ., 544 p.
- Turner, J. R. G. (1963) A quantitative study of a Welsh colony of the Large Heath Butterfly, *Coenonympha tullia* Müller (Lepidoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology*, vol. 38, no. 7-9, pp. 101–112.
- Tuzov, V. K. (1993) *The synonymic list of butterflies from the ex-USSR*. Moscow: Rosagroservice Publ., 73 p.
- Tuzov, V. K., Bozano, G. C. (2006) *Guide to the Butterflies of the Palearctic Region. Nymphalidae. Pt 2. Tribe Argynnini: Boloria, Proclossiana, Clossiana*. Milano: Libreria della Natura Publ., 72 p.
- Tuzov, V. K., Bogdanov, P. V., Churkin, S. V. et al. (2000) *Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 2. Libytheidae, Danaidae, Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae*. Sofia; Moscow: Pensoft Publ., 580 p.

References

- Adakhovskij, D. A. (2001) Itogi i perspektivy ekologo-faunisticheskikh issledovanij bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Rhopalocera) Udmurtii [Results and prospects of ecological and faunistic studies of Rhopalocera butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of Udmurtia]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta — Bulletin of Udmurt University*, no. 7, pp. 125–131. (In Russian)
- Adakhovskiy, D. A. (2021) Novye dannye po vidovomu sostavu i rasprostraneniyu bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) na territorii Udmurtii [New data on the species composition and distribution of club-eared lepidoptera (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) on the territory of Udmurtia]. *Nauka Udmurtii*, no. 3 (95), pp. 3–9. (In Russian)
- Bogdanov, P. V. (2003) Zamechaniya po sistematike perlamutrovki *Clossiana thore* (Hübner, 1806) (Lepidoptera, Nymphalidae) s opisaniem novogo podvida s Polyarnogo Urala [Notes on the taxonomy of the nacreous *Clossiana thore* (Hübner, 1806) (Lepidoptera, Nymphalidae) with a description of the subspecies from the Polar Urals]. In: A. I. Klyukina (ed.). *Trudy Gosudarstvennogo Darvinovskogo muzeya [Proceedings of the State Darwin Museum]. Iss. 7*. Moscow: State Darwin Museum Publ., pp. 127–141. (In Russian)
- Boisduval, J. A. (1840) *Genera et index methodicus Europaeorum Lepidopterorum [Types and methodical index of European Lepidoptera]*. Paris: Roret Publ., 238 p. (In French)
- Bolshakov, V. N. (1968) O sootnoshenii klinal'noj izmenchivosti i struktury vida [On the relationship of clinal variability and species structure]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 47, no. 6, pp. 807–815. (In Russian)
- Charushina, A. N., Shernin, A. I. (1974) Otryad Lepidoptera — Cheshuekrylye [Lepidoptera]. In: A. I. Shernin (ed.). *Zhivotnyj mir Kirovskoj oblasti [Wildlife of the Kirov region]. Vol. 2*. Kirov: Kirov State Pedagogical Institute named after V. I. Lenin Publ., pp. 351–477. (In Russian)
- Cupedo, F. (2007) Geographical variation and Pleistocene history of the *Erebia pandrose* – *sthenno* complex (Nymphalidae; Satyrinae). *Nota lepidopterologica*, vol. 30, no. 2, pp. 329–353. (In English)
- Cupedo, F. (2010) A revision of the infraspecific structure of *Erebia euryale* (Esper, 1805) (Nymphalidae: Satyrinae). *Nota lepidopterologica*, vol. 33, no. 1, pp. 85–106. (In English)
- Dubatolov, V. V., Lvovsky, A. L., Streltsov, A. N. (2019) Semejstvo Nymphalidae [Family Nymphalidae]. In: S. Yu. Sinev (ed.). *Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii [Catalogue of the Lepidoptera of Russia]*. 2nd ed. Saint Petersburg: Zoological Institute RAS Publ., pp. 214–223. (In Russian)
- Gorbunov, P. Yu., Olshvang, V. N. (1993) Fauna dnevnnykh babochek Ural'skogo Zapolyar'ya [The butterfly fauna of the Transpolar Urals]. In: A. S. Utochkin (ed.). *Fauna i ekologiya nasekomykh Urala [Fauna and ecology of insects of the Urals]*. Perm: Perm State University Publ., pp. 19–34. (In Russian)
- Gorbunov, P. Yu. (2001) *The butterflies of Russia: Classification, genitalia, keys for identification (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea)*. Ekaterinburg: Thesis Publ., 320 p. (In English)
- Gorbunov, P. Yu., Kosterin, O. (2007) *The Butterflies (Hesperioidea and Papilionoidea) of North Asia (Asian part of Russia) in Nature. Vol. 2*. Moscow: Rodina & Fodio, Aidis Producers House Publ., 408 p. (In English)
- Henriksen, H. J., Kreutzer, I. (1982) *The butterflies of Scandinavia in nature*. Odense: Scandinavisk Bogforla Publ., 215 p. <https://doi.org/10.1163/9789004631694> (In English)
- Hofmann, E. (1897) *Atlas babochek Evropy i otchasti russko-aziatskikh vladenij [Atlas of butterflies of Europe and partly Russian-Asian possessions]*. Saint Petersburg: A. F. Devrien's Publ., 356 p. (In Russian)

- Korb, S. K., Bolshakov, L. G. (2011) Katalog bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Papilioniformes) byvshego SSSR [A catalogue of butterflies (Lepidoptera: Papilioniformes) of the former USSR]. 2nd ed. *Eversmanniya. Entomologicheskie issledovaniya v Rossii i sosednikh regionakh — Eversmannia*, suppl. 2, 124 p. (In Russian)
- Korshunov, Yu. P. (2002) *Bulavouslye cheshuekrylye Severnoj Azii [Butterflies of Northern Asia]*. Moscow: KMK Scientific Press, 424 p. (In Russian)
- Kozlov, M. V., Kullberg, J., Zverev, V. E. (2014) Lepidoptera of Arkhangelsk oblast of Russia: A regional checklist. *Entomologica Fennica*, vol. 25, no. 3, pp. 113–141. <https://doi.org/10.33338/ef.48266> (In English)
- Kroulikowsky, L. (1893) Les Rhopaiocères du Gouvernement de Wiatka (de la Russie orientale) [The Rhopaiocera of the Wiatka Government (from Eastern Russia)]. *Societas Entomologica*, no. 24, p. 187. (In French)
- Kulakova, O. I., Tatarinov, A. G. (2011) K poznaniyu geograficheskoy izmenchivosti satiridy *Oeneis jutta* (Hübner, [1806]) (Lepidoptera, Satyridae) na evropejskom Severo-Vostoke Rossii [To the knowledge of the geographic variation of the satyrid *Oeneis jutta* (Hübner, [1806]) (Lepidoptera, Satyridae) in the Northeast of European Russia]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, vol. 90, no. 2, pp. 278–294. (In Russian)
- L'vovskij, A. L., Morgun, D. V. (2007) *Bulavouslye cheshuekrylye Vostochnoj Evropy [Papilionoidea of Eastern Europe]*. Moscow: KMK Scientific Press, 443 p. (Opredeliteli po flore i faune Rossii [Keys to the flora and fauna of Russia]. Iss. 8). (In Russian)
- Mayr, E. (1971) *Printsipy zoologicheskoy sistematiki [Principles of systematic zoology]*. Moscow: Mir Publ., 454 p. (In Russian)
- Meier, M. N., Dityatev, A. E. (1989) Primenenie linejnogo diskriminantnogo analiza v diagnostike vidov-dvojniov obyknovennoj polevki (Rodentia, Microtinae) [The use of linear discriminant analysis in the diagnosis of sibling species of the common vole (Rodentia, Microtus)]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 68, no. 7, pp. 119–129. (In Russian)
- Morgun, D. V., Kovalev, S. V. (2016) Issledovanie populyatsii *Boloria thore* (Hübner, [1803]) (Lepidoptera: Nymphalidae) na yuge Yaroslavskoj oblasti s zamechaniyami po raspro-straneniyu, ekologii i sistematike vida [Research of the *Boloria thore* (Hübner, [1803]) (Lepidoptera: Nymphalidae) population in the south of Yaroslavl Province, with the notes on its distribution, ecology and systematic]. *Eversmanniya. Entomologicheskie issledovaniya v Rossii i sosednikh regionakh — Eversmannia*, no. 47–48, pp. 31–34. (In Russian)
- Pekkarinen, A. (1977) Notes on the biology and taxonomy of *Clossiana thore* (Hb.) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Annales Entomologica Fennica*, vol. 43, pp. 3–6. (In English)
- Porter, K. (1980) A quantitative treatment of clinal variation in *Coenonympha tullia* (Müller) (Lep., Satyridae). *Entomologist's Montly Magazine*, vol. 116, pp. 71–82. (In English)
- Rygge, J., Schneider, J. (1921) Maaiselvsn Insektfauna. II. Lepidoptera [Maaiselven's insect fauna. II. Lepidoptera]. *Sparre. Tromso Museum Aarsih*, no. 44, pp. 1–59. (In Swedish)
- Seitz, A. (1906) *The Macrolepidoptera of the World. Vol. 1: The Macrolepidoptera of the Palearctic Fauna. Tome 1: Diurnals*. Stuttgart: Fritz Lehmann Verlag, 379 p. (In English)
- Sheljuzhko, L. (1931) Zwei neue Brenthis-Rassen aus West-Sibirien [Two new Brenthis breeds from Western Siberia]. *Internationale Entomologische Zeitschrift*, vol. 25, no. 5, pp. 45–47. (In German)
- Staudinger, O. (1861a) *Catalog der Lepidopteren Europa's und der Angrenzenden Länder. I. Macrolepidoptera [Catalog of the Lepidoptera of Europe and the Neighboring Countries. I. Macrolepidoptera]*. Dresden: Dr. O. Staudinger und Königl. Hofbuchhandlung von Hermann Burdach Publ., pp. 1–84. (In German)
- Staudinger, O. (1861b) Reise nach Finnmarken. I. Macrolepidoptera [Journey to Finnmark. I. Macrolepidoptera]. *Entomologische Zeitung*, vol. 22, pp. 342–404. (In German)
- Staudinger, O. (1871) *Catalog der Lepidopteren des Europaeischen Faunengebiets. I. Macrolepidoptera [Catalog of Lepidoptera of the European Fauna Area. I. Macrolepidoptera]*. Dresden: Dr. O. Staudinger und Königl. Hofbuchhandlung von Hermann Burdach Publ., 200 p. (In German)
- Tatarinov, A. G. (1999a) K kharakteristike vidovogo raznoobraziya dnevnykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Diurna) natsional'nogo parka "Yugyd-Va" [To characterize the species diversity of diurnal lepidoptera (Lepidoptera, Diurna) of the Yugyd-Va National Park]. In: *Bespozvonochnye evropejskogo Severo-Vostoka [Invertebrates of the European Northeast]*. Syktyvkar: Poligrafservis Publ., pp. 45–53. (In Russian)
- Tatarinov, A. G. (1999b) K kharakteristike vidovogo raznoobraziya dnevnykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Diurna) Pechoro-Ilychskogo zapovednika [To characterize the species diversity of butterflies (Lepidoptera, Diurna) Pechora-Ilych Nature Reserve]. In: *Bespozvonochnye evropejskogo Severo-Vostoka [Invertebrates of the European Northeast]*. Syktyvkar: Poligrafservis Publ., pp. 54–64. (In Russian)

- Tatarinov, A. G. (2016) *Geografiya dnevnykh cheshuekrylykh evropejskogo Severo-Vostoka Rossii* [Butterfly geography of the European North-East of Russia]. Moscow: KMK Scientific Press, 255 p. (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Dolgin, M. M. (1999) K poznaniyu vnutrividovoj izmenchivosti barkhatnitsy *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) na evropejskom Severo-Vostoke Rossii [To the knowledge of the infraspecific variation of the satyrid *Erebia euryale* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) in the North-East of European Russia]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, vol. 78, no. 1, pp. 155–162. (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Dolgin, M. M. (2001) *Vidovoe raznoobrazie bulavouslykh cheshuekrylykh na evropejskom Severo-Vostoke Rossii* [Butterfly diversity on the European North-East of Russia]. Saint Petersburg: Nauka Publ., 244 p. (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Gorbunov, P. Yu. (2014) Struktura i prostranstvennaya organizatsiya fauny bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Rhopalocera) Urala [Structure and spatial organization of the butterfly fauna (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Ural Mountains]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 93, no. 1, pp. 108–128. <https://doi.org/10.7868/S004451341401019X> (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2005) Bulavousye cheshuekrylye (Lepidoptera, Rhopalocera) Bol'shezemel'skoj tundry [Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Bolshezemelskaya tundra in the northeast of the European part of Russia]. *Evrazijskij entomologicheskij zhurnal — Eurasian Entomological Journal*, vol. 4, no. 4, pp. 331–337. (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2007a) Lokal'nye fauny bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) evropejskogo Severa Rossii: nizhnee techenie r. Khal'mer-Yu [Local faunas of Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the European North of Russia: The lower reaches of the Halmer River]. In: M. M. Dolgin (ed.). *Bespozvonochnye evropejskogo Severo-Vostoka Rossii* [Invertebrates of the European North-East of Russia]. Syktyvkar: Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., pp. 256–265. (Trudy Komi nauchnogo tsentra UrO RAN [Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences]. No. 183). (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2007b) Lokal'nye fauny bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) evropejskogo Severa Rossii: verkhnee techenie reki Shapkina [Local faunas of Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the European North of Russia: Head reaches of the Shapkina River]. *Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya "Estestvennye i tochnye nauki" — Vestnik of Pomor University. Series "Natural Sciences"*, no. 1 (11), pp. 70–79. (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2010) Lokal'nye fauny bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) evropejskogo Severa Rossii: Padimejskie ozera, verkhnee techenie r. Bol'shaya Rogovaya [Local faunas of Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea) in the European North of Russia: Padimey lakes, head reaches of the Bolshaya Rogovaya River]. *Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya "Estestvennye i tochnye nauki" — Vestnik of Pomor University. Series "Natural Sciences"*, no. 1, pp. 72–80. (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2013a) Cheshuekrylye i strekozy Golodnoj Guby (Malozemel'skaya tundra) [Lepidoptera and dragonflies of the Golodnaya Lake (Malozemelskaya tundra)]. In: N. M. Nikolaeva (comp.). *Ozero Golodnaya Guba. Zakaznik Nizhnepechorskij* [Golodnaya Guba Lake. Nizhnepechorsky Nature Reserve]. Naryan-Mar: Nenets Museum of Local Lore Publ., pp. 22–27. (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2013b) K voprosu o geograficheskoy izmenchivosti chernushki *Erebia euryale* (Esper, [1805]) (Lepidoptera, Satyridae) na evropejskom Severe Rossii [To knowledge of geographic variation of *Erebia Euryale* (Esper [1805]) (Lepidoptera, Satyridae) in the European North of Russia]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 92, no. 6, pp. 664–681. <https://doi.org/10.7868/s0044513413040168> (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2017) Lokal'nye fauny bulavouslykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Rhopalocera) evropejskogo severa Rossii: verkhnee techenie reki Kary [Local faunas of butterflies (Lepidoptera: Rhopalocera) in the European North of Russia: Head reaches of the Kara River]. *Vestnik Instituta biologii Komi NTs UrO RAN — Vestnik of Institute of Biology of Komi Scientific Center of Ural Branch of RAS*, no. 1 (199), pp. 36–43. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2017.1\(199\).4](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2017.1(199).4) (In Russian)
- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2018) *Vysshie cheshuekrylye Pechoro-Ilychskogo zapovednika i natsional'nogo parka "Yugyd va"* [Macrolepidoptera of the Pechora-Ilych Reserve and the Yugyd Va National Park]. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 156 p. <https://doi.org/10.31140/book-2018-01> (In Russian)

- Tatarinov, A. G., Kulakova, O. I. (2020) Landshaftnaya i regional'naya aktivnost' bulavousykh cheshuekrylykh (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) vostochnoevropejskoj Gipoarktiki [Landscape and regional activity of Butterflies (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) of the East European Hypoarctic zone]. *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN. Seriya "Eksperimental'naya biologiya i ekologiya" — Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology"*, no. 3 (43), pp. 15–27. (In Russian)
- Terent'ev, P. V. (1957) O primenimosti ponyatiya "podvid" v izuchenii vnutrividovoj izmenchivosti [On the applicability of the concept of "subspecies" in the study of intraspecific variability]. *Vestnik Leningradskogo universiteta*, no. 21, pp. 75–81. (In Russian)
- Terent'ev, P. V. (1965) Metodicheskie soobrazheniya po izucheniyu vnutrividovoj geograficheskoy izmenchivosti [Methodological considerations for the study of geographical variability]. In: S. S. Shwarts (ed.). *Vnutrividovaya izmenchivost' nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh i mikroevolyutsiya. Trudy Vsesoyuznogo soveshchaniya [Intraspecific variability of terrestrial vertebrate animals and microevolution. Proceedings of the All-Union conference]*. Sverdlovsk: Ural Branch of the USSR Academy of Sciences Publ., pp. 3–20. (In Russian)
- Tshikolovets, V. V. (2011) *Butterflies of Europe and the Mediterranean area*. Pardubice: Tshikolovets Publ., 544 p. (In English)
- Turner, J. R. G. (1963) A quantitative study of a Welsh colony of the Large Heath Butterfly, *Coenonympha tullia* Müller (Lepidoptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology*, vol. 38, no. 7-9, pp. 101–112. (In English)
- Tuzov, V. K. (1993) *The synonymic list of butterflies from the ex-USSR*. Moscow: Rosagroservice Publ., 73 p. (In English)
- Tuzov, V. K., Bozano, G. C. (2006) *Guide to the Butterflies of the Palearctic Region. Nymphalidae. Pt 2. Tribe Argynnini: Boloria, Proclossiana, Clossiana*. Milano: Libreria della Natura Publ., 72 p. (In English)
- Tuzov, V. K., Bogdanov, P. V., Churkin, S. V. et al. (2000) *Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera). Vol. 2. Libytheidae, Danaidae, Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae*. Sofia; Moscow: Pensoft Publ., 580 p. (In English)
- Yakhontov, A. A. (1935) *Nashi dnevnye babochki. Opredelitel'. Posobie dlya srednej shkoly [Our day butterflies. The determinant. A manual for secondary schools]*. Moscow: Gosuchpedgiz Publ., 160 p. (In Russian)
- Zakharova, E. Yu., Kulakova, O. I., Tatarinov, A. G. (2006) Geograficheskaya izmenchivost' *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera, Satyridae) na evropejskom Severo-Vostoke Rossii [Geographic variability of *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera, Satyridae) in the European North-East of Russia]. *Evrazijskij entomologicheskij zhurnal — Eurasian Entomological Journal*, vol. 5, no. 2, pp. 165–172. (In Russian)

Для цитирования: Кулакова, О. И., Татаринов, А. Г. (2025) Географическая изменчивость и подвидовой статус перламутровки *Clossiana thore* (Hübner, 1803) на европейском Северо-Востоке России. *Амурский зоологический журнал*, т. XVII, № 2, с. 373–401. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-373-401>

Получена 25 декабря 2024; прошла рецензирование 27 мая 2025; принята 28 мая 2025.

For citation: Kulakova, O. I., Tatarinov, A. G. (2025) Geographical variation and subspecific status of Thor's Fritillary *Clossiana thore* (Hubner, 1803) in northeastern European Russia. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVII, no. 2, pp. 373–401. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2025-17-2-373-401>

Received 25 December 2024; reviewed 27 May 2025; accepted 28 May 2025.