

<https://doi.org/10.25221/kurentzov.34.13>

<https://elibrary.ru/dljbbx>

<https://zoobank.org/References/C8EDCE44-2CD2-48E7-8A98-C48E81AF934F>

**ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПЯТНИСТОГО  
ОЛЕНЯ (*CERVUS NIPPON*) НА ФАУНУ ПЯДЕНИЦ (LEPIDOPTERA:  
GEOMETRIDAE) ОСТРОВА АСКОЛЬД (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)**

Е.А. Беляев

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО  
РАН, г. Владивосток  
E-mail: beljaev@biosoil.ru

**Аннотация.** В результате сравнения списков видов пядениц (Lepidoptera: Geometridae), собранных на острове Аскольд (залив Петра Великого, Российский Дальний Восток) в 1878–1873 гг. и в 2021 г., был выявлен низкий уровень их пересечения (43,4%). Сделана попытка объяснить значительную историческую смену фауны пядениц воздействием на экосистемы острова местной популяции пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck, 1838), подверженной резким подъемам численности, которые приводят к существенному повреждению растительного покрова острова. На основании сравнительных ареалогического и экологического анализов старого и нового списков пядениц острова не выявлено изменений, которых можно связать с непосредственным влиянием оленей на население пядениц на острове Аскольд. Тем не менее, высокий темп смены фауны пядениц на острове может быть объяснен резким сокращением численности чешуекрылых в периоды высокой численности оленей, вовлекающий местные популяции бабочек в "водоворот вымирания".

**Ключевые слова:** насекомые, олени, островные экосистемы, залив Петра Великого, Россия.

**HISTORICAL ANALYSIS OF THE IMPACT OF THE SIKA DEER  
(*CERVUS NIPPON*) POPULATION ON THE GEOMETRID MOTHS FAUNA  
(LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE) OF THE ASKOLD ISLAND  
(PRIMORSKY KRAI)**

E.A. Beljaev

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of  
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia.  
E-mail: beljaev@biosoil.ru

**Abstract.** Comparing of check lists of species of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) collected on the Askold Island (Peter the Great Bay, Russian Far East) in 1878–1873 and in 2021, revealed a low level of their intersection at 43.4%. An attempt to explain the significant historical change in the moth fauna by the impact on the ecosystems of the island of the local population of sika deer (*Cervus nippon* Temminck, 1838) was made. These deer here trends to episodic sharp increases in numbers, leading to significant damage to the vegetation cover on the island. Based on comparative areaological and ecological analyses of the old and new lists of geometrid moths, no changes have been identified that can be linked with the direct influence of deer on the population of the moths on the Askold Island. However, strong decline numbers of individuals during periods of high deer abundance, which draw indigenous populations of moths into an "extinction whirlpool", can explain the high rate of change of the moth fauna on the island.

**Keywords:** insects, deer, island ecosystems, Peter the Great Bay, Russia.

## ВВЕДЕНИЕ

Переизбыток крупных травоядных млекопитающих может приводить к существенным изменениям в структуре растительности, таким как потеря подлеска и преобладание несъедобных видов растений. Эти изменения оказывают значительное неблагоприятное воздействие на экосистему, включая косвенное каскадное воздействие на других животных, в том числе на насекомых (Bressette et al., 2012; Teichman et al., 2013; Foster et al., 2014).

Среди неодомашенных копытных к избыточному росту численности склонны виды семейства Оленевых (Cervidae). Имеются работы по влиянию на экосистемы перевыпаса благородного оленя (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) в Великобритании, белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780)), рифового оленя (*Odocoileus virginianus clavium* Barbour & G. M. Allen, 1922) и оленя вапити (*Cervus canadensis* (Erxleben, 1777)) в Северной Америке, и пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck, 1838) в Японии (Stewart, 2001; Barrett, Stiling, 2007; Kleintjes et al, 2007; Bressette et al. 2012; Teichman et al. 2013; Iida et al., 2016a; Iida et al., 2016b, Yama et al., 2019).

Как следует из этих работ, влияние перевыпаса в основном сводится к сокращению трофических ресурсов для насекомых-фитофагов, питающихся листвой, и изменению её химического состава, приводящим к косвенному каскадному воздействию на экосистему в целом. В результате наблюдаются изменения видового богатства, состава и численности насекомых, и могут происходить их фенотипические изменения, связанные с адаптацией к дефициту трофических ресурсов.

Остров Аскольд известен как первое на Дальнем Востоке место вольного содержания пятнистого оленя, преимущественно ради получения пантов – незрелых рогов, как ценного лекарственного сырья, используемого в восточной медицине. Пятнистый олень потребляет очень широкий круг растений. В.Е. Присяжнюк и Н.П. Присяжнюк (1974: 21-24) пишут: «На острове Аскольд олени поедают 97 видов высших растений ... Почти все древесно-кустарниковые породы поедаются оленями с жадностью ..., подрост и подлесок на острове сильно разрежены. ... Только два вида – граб и рододендрон – еще достаточно

обильны на острове и поедаются оленями в значительном количестве. ... К осени большая часть возобновления оказывается стравленной, а поросли бывают уничтожены полностью. ... Из травянистых растений в кормовой рацион оленей входят 63 вида. ... Осенью олени охотно поедают осоку (*Carex* L.) и травянистую ветошь, подбирают опавшие листья деревьев и кустарников. С установлением снежного покрова они, разгребая снег, добывают зелёную осоку, осмунду (*Osmunda* L.) и сухие листья деревьев ...».

За полтора века, со времени первых сведений М.И. Янковского (1881) по пятнистому оленю на острове Аскольд, его численность была подвержена здесь нескольким резким колебаниям (обзор см. Беляев, 2023). В периоды высокой численности олени наносили существенный ущерб растительности острова, выедая практически всю доступную им зелёную фитомассу, а также растительный опад, что можно называть экологической катастрофой, охватывавшей почти весь остров. Современная лесная растительность острова имеет характерный "олений" облик парковых древостоев с почти отсутствующим подлеском и разреженным травяным покровом, представленным в основном ядовитыми для оленей видами растений.

Периодическое масштабное объединение растительности оленями приводило к резкому сокращению ресурсов кормовых растений для насекомых-фитофагов (частично поедаемых вместе растениями, на которых они сидят), а питание растительным опадом приводило к гибели их зимующих стадий. Оба эти фактора могли оказывать негативное влияние на устойчивость популяций насекомых на острове, приводя к их вымиранию.

Целью работы является попытка оценить влияние погрызы оленями растительности острова на видовой состав пядениц острова Аскольд на основе сравнения современной его фауны со списком видов, сформированном на основании сборов бабочек 150-летней давности. Следует отметить, что остров Аскольд представляет уникальную в мировом масштабе возможность для проведения такого исторического анализа.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор научного материала на острове Аскольд проводился с 10 по 15 июля и с 31 июля по 6 августа 2021 г. на базе полевого лагеря слёта «Аскольд и Дир», установленного на прибрежном валу вдоль бухты западнее мыса Ступенчатого. Сборы чешуекрылых велись ежедневно в вечернее и ночное время на белый полотняный экран, освещаемый лампой типа ДРВ (400 ватт), и в 1 автоматическую световую ловушку, оборудованную малогабаритной люминесцентной лампой (6 ватт), питаемой от перезаряжаемого аккумулятора ёмкостью 10 ампер-часов. Экран был стационарно размещён в дубово-широколиственном лесу на краю суходольной поляны в 0,6 км южнее мыса Ступенчатого (60°46'47" N, 114°20'50" E). Ловушка устанавливалась в травяных ассоциациях в различных местах вдоль берега на расстоянии до 0,7 км к востоку и до 0,5 км к западу от мыса Ступенчатого. Собранные на острове Аскольд материалы по пяденицам хранятся в ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии (Владивосток).

Исторический список, основанный на сборах братьев Ф. Дёррис и Г. Дёррис, и М.И. Янковского, произведенных в 1877–1883 гг., был составлен по результатам ревизии публикаций В. Гедеманна (Hedemann, 1879, 1881a, 1881b), Ш. Обертюра (Oberthür, 1879, 1880), Г. Христофа (Christoph, 1881) и О. Штаудингера (Staudinger, 1892, 1897). Наиболее полная коллекция пядениц с острова Аскольд, ранее принадлежавшая О. Штаудингеру, была ревизована автором в ходе работ в месте ее хранения (Museum für Naturkunde Berlin, Германия).

Результаты современных и исторических сборов пядениц опубликованы в отдельной работе (Беляев, 2023). В современный список вошло 126 видов. С целью корректного сравнения списков из 146 видов исторического списка было отобрано 112 видов среднетлетней фенологической группы, сроки лёта имаго пядениц которой совпадают со временем проведения современных сборов пядениц на острове (июль и начало августа). Обоснование корректности сравнения обоих списков как достаточно репрезентативных выборок местной фауны пядениц приведены в цитируемой выше работе (Беляев, 2023).

С целью сравнительного зоогеографического и экологического анализов современного и исторического списков пядениц, были проведены типизация из ареалов и распределение трофических связей их гусениц по гильдиям дендрофилов и хорто-тамнофилов, связанным с разными ярусами растительности (Беляев, 2023). Типизация ареалов проведена на основании идей К.Б. Городкова (Городков 1984, 1985, 1986, 1992), модифицированных в приложении к пяденицам Е.А. Беляевым (Беляев 2011; Беляев и др. 2022a, 2022b). Кормовые растения гусениц пядениц взяты из Аннотированного каталога насекомых Дальнего Востока России (Беляев, 2016), с небольшими дополнениями новейшими данными.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении старого и нового списков обращает на себя внимание низкий уровень их пересечения. Общий список среднетлетней фенологической группы лёта пядениц составил 166 видов, из которых только 72 вида представлены в обоих списках, что даёт 43,4% пересечения старого и нового списков (рис. 1).

Что может быть причиной такой существенной исторической смены фауны пядениц на острове?

1. Низкое пересечение старого и нового списков может объясняться текущим трендом изменением климата. По данным сайта Meteoblue (2023), среднегодовая температура на острове Аскольд только за период с 1979 по 2021 годы в усредненном тренде выросла на 1,5 °C (с +5,6° до +7,1°).

Для оценки возможного влияния текущего тренда изменения климата на население пядениц острова виды из каждого списка были распределены по трём большим ареалогическим группам по критерию преимущественной климатической зоны обитания: температурной – широкоареальная группа; суббореальной семиаридной – центральноевразийско-дальневосточная группа; и суббореально-субтропической мезофильной – дальневосточная группа.

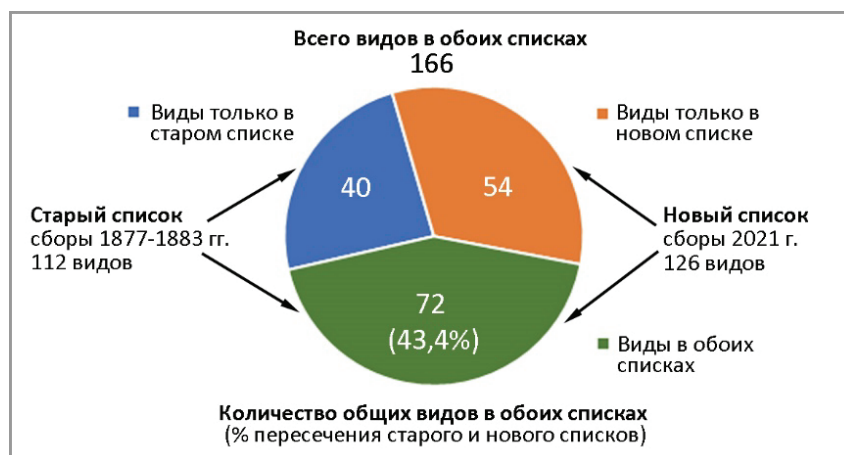


Рис. 1. Пересечение старого (сборы 1877–1883 гг.) и нового (сборы 2021 г.) списков видов пядениц острова Аскольд.

В относительных величинах в новом списке оказалось на 2,0% меньше видов широкоареальной группы, на 1,5% меньше видов центральноевразийско-дальневосточной группы и, соответственно, на 3,5% больше видов дальневосточной группы (рис. 2). Это изменение соотношения участия в пользу наиболее теплолюбивой восточноазиатской группы суббореально-субтропических видов лежит в соответствии с текущим трендом потепления климата. Однако незначительность этого изменения по сравнению с различием между старым и новым списками, составляющими почти половину их общего видового состава, не позволяет признать изменение климата ведущей причиной такого различия.

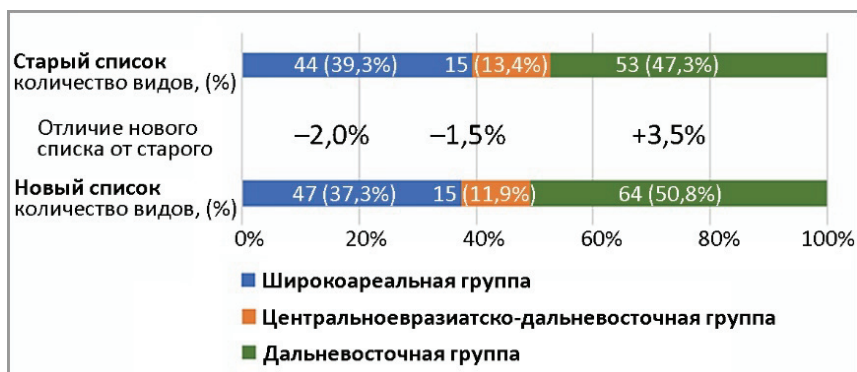


Рис. 2. Соотношение основных ареалогических групп пядениц острова Аскольд в старом и в новом списках.

2. Низкое пересечение старого и нового списков может быть объяснено влиянием катастрофических потрав оленями растительности острова. Такие потравы могли приводить к масштабным вымираниям островных популяций пядениц, неполностью компенсируемым притоком бабочек с континентальной суши. М. Ниеминен (Niemiinen 1996b) показал, что характеристики растений-хозяев оказывают решающее влияние на риск исчезновения местных популяций бабочек: чем более предсказуемы и стабильны пищевые ресурсы, тем меньше риск исчезновения.

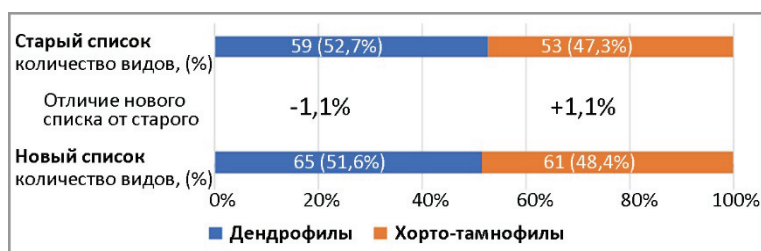


Рис. 3. Соотношение гильдий пядениц острова Аскольд, связанных с разными ярусами растительности, в старом и в новом списках.

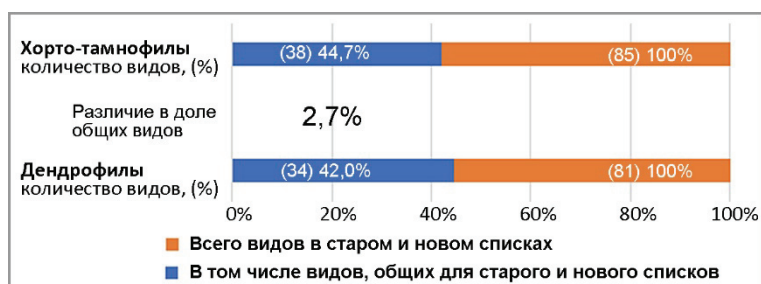


Рис. 4. Пересечения старого и нового списков видов пядениц острова Аскольд по гильдиям, связанным с разными ярусами растительности.

Для оценки этого влияния виды пядениц из каждого списка были распределены по двум большим экологическим группам (гильдиям), связанным с разными ярусами растительности: – дендрофилов и хорто-тамнофилов. Виды первой группы пядениц, развиваясь преимущественно в кронах деревьев, слабо подвержены непосредственному влиянию поедания растительности оленями. Виды второй группы страдают от истребления кормовых растений и непосредственно уничтожаются при кормлении оленей зеленой массой. Соответственно, следует ожидать исторически большего видового богатства и большей устойчивости видовой композиции дендрофилов по сравнению с хорто-тамнофилами.

В относительных величинах в новом списке оказалось на 1,1% меньше видов дендрофилов, и, соответственно, на 1,1% больше видов хорто-тамнофилов (рис. 3). Этот тренд является обратным по отношению к ожидаемому, но, в силу крайней незначительности отличий, он не может быть признан значимым. Пересечения старого и нового списков видов пядениц острова Аскольд по гильдиям, связанным с разными ярусами растительности, отличаются всего на 2,7% (рис. 4), что указывает на очень существенную и почти одинаковую по объему историческую смену видового состава в каждой из них за полтора века.

С учетом низкого уровня пересечения видового состава старого и нового списков, такая высокая стабильность участия в фауне острова ярусных гильдий пядениц может быть объяснена исторической устойчивостью биоценотической структуры острова, а значительная смена видового состава в каждой из гильдий – ограниченной "емкостью среды" на острове для каждой из них.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Остров Аскольд представляет уникальную возможность для проведения исторического анализа изменения фауны чешуекрылых за последние полтора века, тем более, в сочетании с историей местной популяции пятнистого оленя, являющегося ландшафтообразующим фитофагом на острове.

Согласно теории островной биогеографии, богатство и состав биоты островов определяется соотношением темпа их колонизации и темпа вымирания резидентных популяций. В отношении ночных чешуекрылых было установлено, что структура их населения и миграции на архипелаге малых островов Балтийского моря у юго-западного побережья Финляндии находится в соответствии с этим допущением (Nieminen M. 1996a; Nieminen, Hanski 1998).

Среднелетняя фауна пядениц острова Аскольд за полтора века сменилась перемерено на 1/3 от ее состава во второй половине XIX века (современными исследованиями не выявлено 40 видов, выявлено впервые 54 вида). Выявленный темп смены фауны интуитивно воспринимается как высокий.

Изменение климата не может быть признано причиной такой смены, поскольку ареалогический анализ показал небольшое (3,5%) смещение количества видов в новом списке в сторону дальневосточных суббореально-субтропических видов в соответствии с текущим климатическим трендом, которое не сопоставимо по масштабу с различием между старым и новым списками.

Анализ выборок видов, связанных как с сильно повреждаемым, так и слабо повреждаемым оленями ярусами растительности, не выявил отчетливой связи исторической смены видового состава пядениц с соответствующим ярусом. Таким образом, фактор периодической потравы растительности острова оленями, по-видимому, не повлиял на исторически сложившуюся биоценотическую структуру экологических ниш острова. Возможно, это связано с тем, что биота Аскольда исторически адаптирована к присутствию на нем сильно флуктуирующей популяции пятнистого оленя, поскольку он населял этот остров до периода завозов оленей с материка и их вольного содержания.

Таким образом, прямого влияния оленей на население пядениц на острове Аскольд в исторической ретроспективе не выявлено. Тем не менее, показано, что поедание растительности оленями значимо отражается на составе сообщества бабочек, причем в течение нескольких лет после прекращения действия фактора (Kleintjes et al., 2007). Высокий уровень поедания растительности копытными отрицательно влияет на численность чешуекрылых (Foster et al., 2014). Бабочки имеют более низкую численность на участках с высокой плотностью оленей (Iida et al., 2016a). Эти выводы соответствуют нашим наблюдениям за летом пядениц на свет на острове Аскольд, где численность чешуекрылых была значительно ниже, чем в соседних районах южного Приморья, в том числе по нашим наблюдениям на других островах залива Петра Великого.

Известно, что изолированные малые популяции стоят перед реальной угрозой вымирания по следующим основным причинам: 1) накоплению генетических проблем вследствие потери генетического разнообразия, родственного скрещивания и дрейфа генов; 2) демографических колебаний из-за случайного изменения соотношения в уровнях рождаемости и смертности; 3) критических флуктуаций численности, связанных с хищниками, конкуренцией, заболеваниями и природными катастрофами (Примак, 2002). Чем меньше становится популяция, тем больше она подвержена риску критического воздействия приращенных факторов, которые создают тенденцию к еще большему сокращению её размеров вплоть до полного исчезновения. Такая тенденция названа "водоворотом вымирания" (Gilpin, Soule, 1986).

Популяции насекомых-фитофагов на острове Аскольд отвечают условиям формирования "водоворота вымирания", так как ограничены небольшой площадью острова, изолированы от регулярного внешнего пополнения генофонда достаточно широким морским проливом, а также периодически попадают под действие природной катастрофы, к которой можно отнести периоды высокой численности пятнистого оленя.

В целом, переизбыток крупных травоядных приводит к уменьшению биоразнообразия лесного сообщества (Bressette et al., 2012.), гомогенизации биологических сообществ и к снижению устойчивости экосистемы (Iida et al., 2016a). Следовательно, эпизодические сильные поедания растительности оленями могли служить дестабилизирующим фактором для экосистемы острова в целом, вызывая каскадные процессы, в том числе приводящие к вымиранию местных популяций насекомых.

Наличие Аскольде нестабильной популяции пятнистых оленей – фактора, который может запускать процессы "водоворота вымирания" для местных популяций насекомых-фитофагов, представляется правдоподобным объяснением выявленного темпа исторической смены фауны пядениц на острове. Однако этот вывод нельзя считать доказанным, поскольку нет сведений о нормальном темпе смены фауны чешуекрылых на подобных островах со слабо повреждаемой растительностью, с которыми можно было бы сравнить полученные результаты.



## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность со-организаторам Исторического научно-краеведческого слета дальневосточной молодежи «Аскольд и Дир» на о. Аскольд, председателю Межрегионального фонда поддержки Молодежных инициатив «Гатянин день – Приморье» О.В. Некрасовой (Владивосток), настоятелю Храма Порт-Артурской иконы Пресвятой Богородицы и руководителю отдела по работе с молодежью Приморской митрополии иерею Дмитрию Винокурову (Владивосток), и главному ученому секретарю Дальневосточного отделения РАН, академику В.В. Богатову (Владивосток) за содействие в проведении исследований, положенных в основу данной работы. Автор также сердечно благодарит супругу, д.б.н. М.Г. Пономаренко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток), за неоценимую деловую и моральную поддержку научных исследований и полевых работ.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации для ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, тема № 121031000151-3.

## ЛИТЕРАТУРА

**Беляев Е.А. 2011.** Фауна и хорология пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Дальнего Востока России. *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Дополнительный том. Анализ фауны и обций указатель названий.* Владивосток: Дальнаука. С. 158–183.

**Беляев Е.А. 2016.** Сем. Geometridae – Пяденицы. *Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. 2. Чешуекрылые (Lepidoptera).* Владивосток: Дальнаука. С. 518–666.

**Беляев Е.А. 2023.** Фауна пядениц (Lepidoptera: Geometridae) острова Аскольд 150 лет спустя: исторический анализ. *Биота и среда природных территорий*, 11(1): 5–50.

**Беляев Е.А., Василенко С.В., Дубатов В.В. 2022а.** Фауна пядениц (Lepidoptera, Geometridae) восточного Сихотэ-Алиня в районе Ботчинского заповедника I. История исследований и подсемейства Archiearinae, Ennominae, Desmobathrinae, Geometrinae. *Амурский зоологический журнал*, 14(3): 531–557.

**Беляев Е.А., Василенко С.В., Дубатов В.В. 2022б.** Фауна пядениц (Lepidoptera, Geometridae) восточного Сихотэ-Алиня в районе Ботчинского заповедника II. Подсемейства Larentiinae, Sterrhinae и зоогеографический анализ. *Амурский зоологический журнал*, 14(4): 676–707.

**Городков К.Б. 1984.** Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. *Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас.* Л.: Наука. С. 179–221.

**Городков К.Б. 1985.** Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. I. *Энтомологическое обозрение*, 64(2): 295–310.

**Городков К.Б. 1986.** Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II. *Энтомологическое обозрение*, 65(1): 81–95.

**Городков К.Б. 1992.** Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири. *Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera).* Л.: Зоологический институт РАН. С. 45–55.

- Примак Р. 2002.** *Основы сохранения биоразнообразия.* М.: Издательство Научного и учебно-методического центра. 256 с.
- Присяжнюк В.Е., Присяжнюк Н.П. 1974.** Пятнистые олени (*Cervus nippon* Temm.) на острове Аскольд. *Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический*, 79(3): 16–27.
- Янковский М.И. 1881.** Остров Аскольд. *Известия Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского географического общества*, 12(2–3): 82–87, + карта. URL: <https://elibrary.ru/handle/123456789/213481> (дата обращения: 10.01.2023).
- Barrett M.A., Stiling P. 2007.** Relationships among key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecological Research*, 22: 268–273.
- Bressette J.W., Beck H., Beauchamp V.B. 2012.** Beyond the browse line: complex cascade effects mediated by white-tailed deer. *Oikos*, 121: 1749–1760.
- Christoph H. 1881 («1880»).** Neue Lepidopteren des Amurgebietes. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 55(3): 33–121.
- Foster C.N., Barton P.S., Lindenmayer D.B. 2014.** Effects of large native herbivores on other animals. *Journal of Applied Ecology*, 51: 929–938.
- Gilpin M. E., Soule M.E. 1986.** Minimum viable populations: Processes of species extinction. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Massachusetts, Sunderland: Sinauer Associates. P. 19–34.
- Hedemann W. 1879.** Beitrag zur Lepidopteren-Fauna des Amur-Landes. *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, [1878], 14: 506–516.
- Hedemann W. 1881a.** Beitrag zur Lepidopteren-Fauna des Amur-Landes (Fortsetzung). *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, 16: 43–57, Taf. 10.
- Hedemann W. 1881b.** Beitrag zur Lepidopteren-Fauna des Amur-Landes (Fortsetzung). *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, 16: 242–262, «241–256» [257–272], Taf. 13.
- Iida T., Soga M., Hiura T., Koike S. 2016a.** Life history traits predict insect species responses to large herbivore overabundance: a multitaxonomic approach. *Journal of Insect Conservation*, 20: 295–304.
- Iida T., Soga M., Koike S. 2016b.** Effects of an increase in population of sika deer on beetle communities in deciduous forests. *ZooKeys* 625: 67–85.
- Kleintjes Neff P. K., Fettig S. M., VanOverbeke D. R. 2007.** Variable response of butterflies and vegetation to elk herbivory: an enclosure experiment in ponderosa pine and aspen-mixed conifer forests. *The Southwestern Naturalist*, 52: 1–14.
- Nieminen M. 1996a.** Migration of Moth Species in a Network of Small Islands. *Oecologia*, 108(4): 643–651.
- Nieminen M. 1996b.** *Metapopulation dynamics of moths. PhD thesis.* Department of Ecology and Systematics, Division of Population Biology, University of Helsinki, Finland. 109 p.
- Nieminen M., Hanski I. 1998.** Metapopulations of moths on islands: a test of two contrasting models. *Journal of Animal Ecology* 67: 149–160.
- Oberthür Ch. 1879.** *Diagnoses d'espèces nouvelles de Lépidoptères de l'île Askold.* Rennes: Imprimerie C. Oberthür et fils, 16 p.
- Oberthür Ch. 1880.** Faune Lépidoptères de l'île Askold. Première Partie. *Études d'entomologie: Faunes entomologiques. Descriptions d'insectes nouveaux ou peu connus*, 5: ix–x, 1–88, pls 1–9.
- Meteoblue. 2023.** *Simulated historical climate & weather data for Askold.* URL: [https://www.meteoblue.com/en/weather/historyclimate/climatemodelled/askold%27d\\_russia\\_2051319](https://www.meteoblue.com/en/weather/historyclimate/climatemodelled/askold%27d_russia_2051319) (Accessed on: 20.01.2023).

**Staudinger O. 1892.** Die Macrolepidopteren des Amurgebietes. *Mémoires sur les Lépidoptères Rédigés par N. M. Romanoff*, 6: 83–659.

**Staudinger O. 1897.** Die Geometriden des Amurgebietes. *Deutsche Entomologische Zeitschrift. «Iris»*, 10: 1–122.

**Stewart A. 2001.** The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. *Forestry*, 74: 259–270.

**Teichman, K.J., Nielsen S.E., Roland J. 2013.** Trophic cascades: linking ungulates to shrub-dependent birds and butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 82: 1288–1299.

**Yama H., Soga M., Evans M., Iida T., Koike Sh. 2019.** The Morphological Changes of Moths on Nakajima Island, Hokkaido, Japan. *Environmental Entomology*, 48(2): 291–298.