

С.К. Корб

г. Нижний Новгород, Русское энтомологическое общество (Нижегородское отделение)

Иссык-Кульский плейстоценовый рефугиум и его значение в формогенезе булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes)

S.K. Korb. Issyk-Kul pleistocene refuge and its value in the butterflies formgenesis (Lepidoptera: Papilioniformes).

SUMMARY. An analysis of the history of the Issyk-Kul refuge is proposed, this refuge has a great importance in the origin of modern butterfly fauna of Middle Asia. This refuge is not only one of the major formgenetic centers in the region, but also a transit territory for migration routes of many species in the post-glacial and interglacial time. The details of glaciation in refuge had a very strong influence on formgenesis: mutagenic factors here were particularly strong especially UV-rays (hypothetically twice exceeds the current intensity), and extreme temperature fluctuations. It is shown that four genera of butterflies originated from this refuge. The high degree of endemism and modern high rate of species endemism are evidences held in this region the active formgenetic processes. Evolution of vegetation is closely associated with the butterflies formgenesis; it was shown that the formgenetical activity is more typical for oligophages and polyphages. Formgenetical processes affects mainly middle mountainous forms of insects, which is directly related to the nature of glaciation: ice-free was a narrow zone near mirror of lake Issyk-Kul to about 2000 m. Allocated 3 formgenesis peaks in refuge: pre-glacial (100 - 70 thousand years ago), glacial (30 - 24 thousand years ago) and postglacial (about 15 thousand years ago).

urn:lsid:zoobank.org:pub:603D7CD3-F4D2-42F3-BD6D-A8D2CE7674C3

Введение

Значение рефугиумов в формогенезе горных насекомых трудно переоценить. Если равнинные виды, обитающие в условиях относительного мутагенного покоя, в рефугиумах в основном консервируются без скачкообразных (за редкими исключениями) эволюционных изменений, то рефугиумы в горах служат мощными площадками формогенеза в силу огромного количества различных факторов, инициирующих и в значительной степени продвигающих мутагенез. Это, прежде всего, УФ-излучение, сильные перепады температур во время суточных и сезонных циклов, изменения трофической базы и др. Именно поэтому в горных рефугиумах мы наблюдаем большое разнообразие эндемичных и субэндемичных таксонов.

Значение формогенетических центров в становлении горных среднеазиатских фаун отмечал еще Г. Грумм-Гржимайло [Groum-Grshimaïlo, 1890], выделивший территорию Памира в самостоятельный формогенетический центр. С.К. Корб [1997] кратко обосновал существование в Средней Азии еще двух формогенетических центров, связанных с плейстоценовыми рефугиумами: Ферганский и Иссык-Кульский. О существовании Туранского аридного формогенетического центра булавоусых чешуекрылых писал А.Б. Жданко [1998]. В целом, территория Иссык-Кульского рефугиума входит в Тянь-шаньский подцентр Туркестанского центра формогенеза арбореальных и эремальных элементов [de Lattin, 1967].

Характеристика района исследований и его фауны

Иссык-Кульский рефугиум – это горные склоны Иссык-Кульской котловины: северный склон хр. Терскей Ала-Тоо, южный склон хр. Кунгей Ала-Тоо, восточный склон Киргизского хр. (Боомское ущелье) (Рис. 1). Зеркало озера Иссык-Куль находится на высоте 1609 м н.у.м. Склоны хребтов, относящиеся к рефугиуму, пологие, имеют глубокие расчленения в виде длинных ущелий. Оледенение сохранилось на обоих окружающих озеро хребтах, расположено в виде отдельных ледников на высотах выше 3800 м (хр. Кунгей Ала-Тоо) и 4000 м (хр. Терскей Ала-Тоо). В части Киргизского хр., относящейся к рефугиуму, оледенение не сохранилось. Вертикальная поясность явно выражена на хр. Кунгей Ала-Тоо и Киргизском; хр. Терскей Ала-Тоо имеет мозаичный тип поясности в силу разнообразия и сильной расчлененности микроклиматических условий его биотопов [Корб, *в печати*]. Заметим, что наибольшее число эндемичных и субэндемичных таксонов видовой группы в Иссык-Кульском рефугиуме обнаружено именно на северных склонах хр. Терскей Ала-Тоо: основной причиной этого является отмеченная выше мозаичность поясности и биотопической составляющей северного макросклона хр. Терскей Ала-Тоо.

Фауна булавоусых чешуекрылых Иссык-Кульского рефугиума является одной из наиболее полно изученных в Средней Азии. Имеются как обзорные работы о Diurna Северного Тянь-Шаня (в который входит территория Иссык-Кульского рефугиума) [Корб, 2000, 2012а, 2013] и Киргизии [Tshikolovets, 2005; Тогопов, Zhdanko, 2006, 2009], так и работы об отдельных горных хребтах, окружающих оз. Иссык-Куль [Корб, 1994, 2009, *в печати*]. При подготовке настоящей работы были использованы перечисленные источники и данные автора, полученные в экспедициях 1993 – 2010 гг. Современная фауна Rhopalocera Иссык-Кульского рефугиума включает 175 видов (Таб. 1), из которых 8 видов – эндемичные, а 7 – субэндемичные. Количество эндемичных и субэндемичных подвидов: 24 и 10 соответственно.

Таким образом, количество эндемичных видов составляет 4,6 % фауны, субэндемичных – 4,0 %; эндемичных подвидов 13,5 %, субэндемичных – 5,7 %. Расчет коэффициента видового эндемизма [Korb, 2005] в Иссык-Кульском рефугиуме дает показатель 0.35 что позволяет нам уверенно говорить о рефугиуме как о формогенетическом центре (при значении коэффициента эндемизма более 0.33 территория может считаться формогенетическим центром [Korb, 2005]).

Рефугиум находится в среднегорном поясе, что говорит в пользу того, что формогенетические процессы здесь протекали главным образом в зоне зеркала озера. Четвертичное оледенение Средней Азии вызвало резкий поворот в

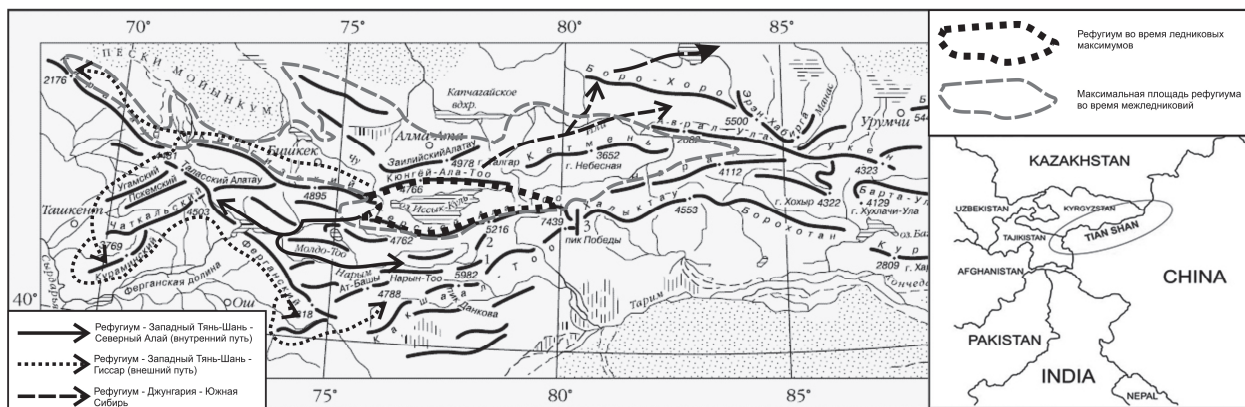


Рис. 1. Иссyk-Кульский рефугиум и соседние территории: флуктуации площади, пути миграций (из: Большая Советская Энциклопедия, том Т).

направлении развития органического мира этого региона и Палеарктики в целом. Похолодание климата, особенно в горных районах, при аридизации в постледниковье значительно усложнило процесс адаптации как животных, так и растений. Для понимания адаптационных процессов насекомых-фитофагов наиболее востребованными являются данные палеоботаники.

Краткое описание истории рефугиума и основные мутагенные факторы

Ксерофилизация, начавшаяся еще в середине третичного периода, в четвертичном периоде стала разворачиваться с высокой скоростью. Это самое главное следствие четвертичного оледенения в Средней Азии. Очевидно, что это сыграло решающую роль в развитии растительности данного региона. Под влиянием развития ледников и снежников растительность оказалась отесненной вниз и на каменистые склоны прилежащих водораздельных высот. В Северном Тянь-Шане во времена стадиялов оледенения, имевшего покровный характер, растительность гор могла сохраниться лишь в самой нижней их зоне. Это доказывается находждением высокогорных растений в более низких поясах [Коровин, 1962]. Фитофаги, тесно связанные с растительностью, могли сохраняться только при условии наличия их кормовой базы. Заметим попутно, что эндемиков-монофагов среди Papilioniformes в фауне Иссyk-Кульского рефугиума относительно немного: это лишь представители семейства Papilionidae (*Kreizbergius boedromius* (Püngeler, 1901), *K. priamus* (Врук, 1914), и др.); остальные эндемичные и субэндемичные таксоны этой территории – либо олигофаги, либо полифаги [Тоголов, Zhdanko, 2006, 2009]; узкоареальные олигофаги в условиях локальных популяций, как правило, ведут себя как монофаги. Это говорит в пользу того, что в условиях плейстоценового оледенения формогенез шел по пути максимальной экологической специализации.

Четвертичное оледенение в Северном Тянь-Шане носило покровный характер [Герасимов, Марков, 1939; Марков и др., 1965; Соломина, 1999]. Однако как современные [Соломина, 1999; Чистяков и др., 2000], так и более ранние [Марков и др., 1965] палеогеологи сходятся во мнении, что характер распространения морен и трогов на склонах хребтов, окружающих оз. Иссyk-Куль, говорит о том, что оледенение не достигало зеркала озера и не опускалось ниже 1800 м. Таким образом, побережье озера представляло собой широкую и относительно плоскую полосу приледниковых растительных формаций, отступающих от береговой линии в некоторых местах на расстояния до 15 км. Растительный покров этой полосы, согласно данным Е.П. Коровина [1962], был значительно обогащен альпийскими видами растений, тогда как среднегорные виды, не выдерживая конкуренции с приспособленными к условиям низких температур представителями альпийской флоры, здесь в большинстве своем исчезали. Однако это справедливо лишь отчасти: в тех местах, где граница оледенения проходила достаточно далеко от береговой линии озера, влияние низких температур нивелировалось водными массами озера, перераспределявшими солнечное тепло; здесь вполне могли сохраняться типичные северотяньшанские среднегорные растения, что хорошо иллюстрируется мозаичным характером распространения современных растительных формаций на этой территории [op. cit.]. Не следует упускать из внимания и колебания уровня озера Иссyk-Куль [Бердовская и др., 1987]. Трансгрессии озера во времена межледниковий «выдавливали» реликтовые фауну и флору в прилежащие районы, что приводило к их смешению с фаунами и флорами соседних регионов; впоследствии продукты таких смешиваний «втягивались» обратно на территорию рефугиума по время ледниковых максимумов, когда происходили регрессии озера. Такие процессы, собственно, и являлись той «помпой», которая приводила в движение весь этот гигантский флуктуирующий механизм. К сожалению, в наших руках нет ископаемых останков насекомых, которые могли бы подтвердить или опровергнуть гипотезу Иссyk-Кульской «помпы». Поэтому мы вынуждены констатировать лишь ее высокую вероятность.

Наиболее важными мутагенными факторами в Иссyk-Кульском рефугиуме являлись интенсивное ультрафиолетовое излучение и температурные флуктуации. Известно, что ультрафиолет, после ионизирующих и радиоактивных излучений, является самым сильным физическим мутагеном [Гершензон, 1991]. Его интенсивность на высоте 1600 – 1800 м (высотный профиль Иссyk-Кульского рефугиума во время последнего оледенения) была весьма высока – значительно выше, чем на высотах, близких к уровню моря [Korb, 2005; Корб, 20126]. В сочетании с резкими изменениями температур от высоких к низким (как суточными, так и сезонными), УФ-излучение в Иссyk-Кульском рефугиуме являлось основным фактором, обуславливавшим интенсивные мутагенные процессы во время четвертичных оледенений.

Склоны хребтов, ориентированных в сторону оз. Иссyk-Куль, имеют крутизну, близкую к 45°. Собственно, УФ-излучение на единицу поверхности в зоне, свободной ото льда, складывается из нескольких частей: непосредственно прямое излучение Солнца; отраженное от льда и чистого снега излучение (около 80 % его отражается этими поверхностями

[Мейр, Зейтц, 1952]); вторично отраженное от воды оз. Иссык-Куль излучение. Таким образом, суммарная интенсивность УФ-излучения в точке поверхности рефугиума должна рассчитываться по формуле

$$P = P_1 + P_2 + P_3$$

где P – общая интенсивность УФ-излучения, P_1 – интенсивность прямого УФ излучения (100 %), P_2 – интенсивность отраженного от льда УФ-излучения (80 %), P_3 – интенсивность вторично отраженного от воды УФ-излучения.

P_3 – наименьшее из учитываемых нами значений. Вода поглощает до 60 % УФ-излучения [Мейр, Зейтц, 1952] – таким образом, 40 % излучения рассеиваются в окружающем пространстве.

Суммируя цифры, мы получим:

$$P = 100 + 80 + 40 = 220 \%;$$

это приблизительная интенсивность УФ-радиации в отдельной точке Иссык-Кульского рефугиума во время четвертичного оледенения в солнечный день. Однако эти цифры справедливы для уровня моря; с увеличением высоты на 300 м интенсивность УФ-излучения прирастает на 4 % [Рябцев, 1998]. Таким образом, на высоте зеркала оз. Иссык-Куль прирост интенсивности УФ излучения будет составлять уже 21 %, а общая интенсивность достигнет 241 %. У нижней границы оледенения эта цифра может быть еще больше: до 245 – 247 %. Не следует воспринимать эти цифры как окончательные и абсолютно точные: неровности рельефа и особенности расположения снегов и льдов без сомнений сильно влияли на перераспределение УФ-излучения в отдельных зонах Иссык-Кульского рефугиума. Поэтому следует заключить, что *УФ-излучение в зоне Иссык-Кульского рефугиума в зависимости от расположения конкретного местонахождения превышало норму для его высоты в 1,5 – 2,5 раза*. Таким образом, интенсивность УФ-излучения в рефугиуме во время последнего оледенения делала его основным мутагенным фактором; температурные флуктуации стоят после него на втором месте. Температурный режим на границах оледенения можно сравнить с современным температурным режимом в субнивальном поясе: несмотря на то, что нижний предел ледника расположен значительно ниже, безморозный период здесь, в силу огромных масс льда, в ночное время отсутствовал [Синицын, 1965].

Краткая история развития фауны рефугиума

Ранее нами было показано, что некоторые роды булавоусых чешуекрылых, имеющие в настоящее время широкое распространение в среднеазиатском регионе, произошли из Иссык-Кульского рефугиума [Корб, 1997]. Этими родами с иссык-кульским происхождением являются: *Lyela* Swinhoe, 1908, *Hyponephele* Muschamp, 1915, *Athamanthia* Zhdanko, 1983, *Neolycaena* de Nicéville, 1890. Данные роды не являются в данный момент эндемиками или субэндемиками Иссык-Кульского рефугиума: их представители смогли успешно расселиться по территории Средней Азии в постледниковье в те отрезки времени, когда отступления ледников вкупе с интенсивной аридизацией климата позволили им сделать это.

Один из наиболее сложных родов булавоусых чешуекрылых с несомненно иссык-кульским происхождением – *Neolycaena* de Nicéville 1890. В составе этого рода за последние 20 лет неоднократно произвоились важные таксономические изменения: начиная от описания многочисленных таксонов видовой группы и заканчивая разделением рода на подроды (в понимании некоторых авторов – на роды) *Neolycaena* и *Rhymnaria* Zhdanko 1983. Действительно, род можно разделить на две группы видов, отличающиеся друг от друга строением бахромок крыльев (у *Neolycaena* она одноцветная, у *Rhymnaria* пятнистая) и гениталий (форма вальвы и ункуса у самцов, сужение антрума у самок). Однако общность плана строения бабочек обеих групп не позволяет разделять их на уровне отдельных родов; обе группы обладают несомненно общим происхождением, что доказывается как их морфологией, так и трофическими связями гусениц (растения рода *Caragana*). Поэтому род *Neolycaena* следует делить на подроды *Neolycaena* и *Rhymnaria*. Попутно замечу, что статус ряда из перечисленных видов спорен [Корб, Большаков, 2011], однако таксономическая ревизия не является целью настоящей работы; нам более интересен анализ распространения отдельных фенотипов именно как продуктов формогенеза в Иссык-Кульском рефугиуме и прилегающих территориях.

Род включает следующие виды [Корб, Большаков, 2011]:

Подрод *Neolycaena* (5 видов): *N. sinensis* (Alphéraky, 1881) (распространение: горы Средней Азии, Джунгарии и Юго-Восточного Казахстана), *N. olga* Lukhtanov, 1999 (Суусамырская долина: хр. Суусамыртоо), *N. pretiosa* (Lang, 1884) (Гиссаро-Алай; имеются также указания вида из окр. оз. Сонг-Куль в Центральном Тянь-Шане), *N. churkini* Zhdanko, 2001 (Западный Тянь-Шань), *N. gulchaensis* (Weidenhoffer, 2000) (Алай).

Подрод *Rhymnaria* (18 видов): *N. rhymnus* (Eversmann, 1832) (Юго-Восточная Европа, Южный Урал и Зауралье, Алтай, Саяны, Джунгария), *N. falkovitchi* Zhdanko et Korshunov, 1985 (Северный Алтай, Восточный Саян), *N. davidi* (Oberthür, 1881) (горы Южной Сибири, Северной Монголии и Северо-Восточного Китая, Восточный Тибет), *N. zhdankoi* Churkin, 2006 (хр. Молдо-Тоо), *N. sajana* Zhdanko, [1996] (Восточный Саян), *N. aeto* Zhdanko, [1996] (Дарваз), *N. iliensis* (Grum-Grshimailo, 1891) (Чу-Илийские горы), *N. tengstroemi* (Erschoff, 1874) (пустыни Южного и Восточного Казахстана, Западный и Северный Тянь-Шань), *N. kasakhstana* Lukhtanov, 1990 (Западный Казахстан: п-ов Мангышлак), *N. submontana* Zhdanko, [1996] (Тянь-Шань, Гиссаро-Дарваз, Алай, Саур, Тарбагатай), *N. musa* Zhdanko et Yakovlev, 2001 (Монголия: аймак Ховд), *N. suusamyra* Korb, 2010 (Внутренний Тянь-Шань: Суусамырская долина), *N. urru* (Zhdanko, 2005) (Тарбагатай), *N. carbonaria* (Grum-Grshimailo, 1890) (Гиссаро-Дарваз), *N. eckweileri* Lukhtanov, 1993 (Джунгария, хр. Заилийский Алатау), *N. connae* Evans, 1932 (Белуджистан), *N. baidula* Zhdanko, 2000 (Внутренний Тянь-Шань), *N. baitenovi* (Zhdanko, 2012), **comb.n.** (хр. Сырдарынский Каратау).

В подроде *Neolycaena* s.str. известно 5 видов, имеющих в основном среднеазиатское распространение; только 1 вид подрода расселился за пределы Средней Азии: *N. sinensis*, который известен из Джунгарии и Северо-Западного Китая (Синьцзян-Уйгурский АО). Наиболее примитивным рисунком крыльев в подроде обладает *N. sinensis*: срединная белая перевязь на нижней поверхности заднего крыла сплошная, пятна не фрагментированы. *N. olga* внутри подрода – второй по примитивности крылового рисунка вид: пятна срединной белой перевязи объединяются в три – четыре фрагмента попарно, разделенных по жилкам. Особняком в подроде стоят таксоны *N. gulchanensis* и *N. pretiosa*. Обладая бесспорно прогрессивным крыловым рисунком (вплоть до редукции некоторых пятен на нижней поверхности заднего крыла), их распространение выбивается из общей картины подрода: они обладают островным ареалом на большом удалении от ареалов остальных видов подрода. Исходя из того, что наиболее примитивным рисунком в подроде обладает *N. sinensis*, а также из анализа распространения видов подрода, центром происхождения *Neolycaena* s.str. является Иссык-Кульский рефугиум. Расселение предковой формы подрода происходило через Боомское ущелье, по северным склонам хребтов

Таблица 1

Булавоусые чешуекрылые Иссык-Кульского рефугиума

Обозначения: Э.П. – статус эндемичности подвида; Э.В. – статус эндемичности вида. В таблице: с – субэндемик; э – эндемик; К – хр. Кунгей Ала-Тоо; Т – хр. Терскей Ала-Тоо; Кир – восточная часть Киргизского хр

	Вид	Подвиды	Э.П.	Э.В.	Распространение
1	<i>Carcharodus alceae</i> (Esper, 1780)	<i>alceae</i>	-	-	К
2	<i>Spialia orbifer</i> (Hübner, 1823)	<i>lugens</i> Staudinger, 1886	-	-	К
3	<i>Syrichthus tessellum</i> (Hübner, 1803)	<i>nigricans</i> Mabille, 1909	-	-	Р
4	<i>S. nobilis</i> (Grum-Grshimailo, 1893)	<i>nobilis</i>	-	-	Т
5	<i>S. proteus</i> (Staudinger, 1886)	<i>proteus</i>	-	-	К
6	<i>S. antonia</i> (Speyer, 1879)	<i>antonia</i>	-	-	Кир
7	<i>Pyrgus sidae</i> (Esper, [1782])	<i>Статус не ясен</i>	-	-	К
8	<i>P. malvae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>anubis</i> Korb, 2000	-	-	Р
9	<i>P. alpinus</i> (Erschoff, 1874)	<i>alpinus</i>	-	-	Р
10	<i>Thymelicus lineola</i> (Ochsenheimer, 1808)	<i>lineola</i>	-	-	Р
11	<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)	<i>mixta</i> Alphéraky, 1881	-	-	Р
12	<i>Papilio machaon</i> Linnaeus, 1758	<i>centralis</i> Staudinger, 1886	-	-	Р
13	<i>Parnassius apollonius</i> (Eversmann, 1847)	<i>alpinus</i> Staudinger, 1881	с	-	К, Т, Кир (зап.ч.)
14	<i>P. tianschanicus</i> Oberthür, 1879	<i>tianschanicus</i>	с	-	Р
15	<i>P. actius</i> (Eversmann, 1843)	<i>minutus</i> Verity, [1911]	э	-	Т
		<i>dubitabilis</i> Verity, [1911]	-	-	К
16	<i>P. apollo</i> (Linnaeus, 1758)	<i>transiliensis</i> Eisner, 1966	с	-	Р
17	<i>Driopa mnemosyne</i> (Linnaeus, 1758)	<i>orientalis</i> Rothshild, 1918	с	-	Р
18	<i>Kreizbergius boedromius</i> (Püngeler, 1901)	<i>martiniheringi</i> Bryk et Eisner, 1930	э	с	К
		<i>prasolovi</i> Kreuzberg, 1986	с		Т (центр. ч.)
		<i>boedromius</i>	с		Т (вост. ч.)
19	<i>Koramius delphius</i> (Eversmann, 1843)	<i>albulus</i> Honrath, 1889	-	-	Р
20	<i>K. patricius</i> (Niepelt, 1911)	<i>kardakoffi</i> Bryk et Eisner, 1930	э	-	К (центр. ч.)
21	<i>K. priamus</i> (Bryk, 1914)	<i>priamus</i>	э	э	Т (вост. ч.)
22	<i>Leptidea sinapis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Статус не ясен</i>	-	-	Р
23	<i>L. descimoni</i> Mazel, 2004	<i>descimoni</i>	э	э	Т (вост. ч.)
24	<i>L. cf. reali</i> Reissinger, 1990	<i>mazeli</i> Bolshakov, 2001	э	-	Т (вост. ч.)
25	<i>Colias cocandica</i> Erschoff, 1874	<i>cocandica</i>	-	-	Р
26	<i>C. grieshuberi</i> Korb, 2004	<i>grieshuberi</i>	э	э	Р
27	<i>C. erate</i> (Esper, 1808)	<i>erate</i>	-	-	Р
34	<i>C. romanovi</i> Grum-Grshimailo, 1885	<i>romanovi</i>	-	-	Р
35	<i>C. staudingeri</i> Alphéraky, 1881	<i>staudingeri</i>	с	-	Т (вост. ч.)
		<i>pamira</i> Grum-Grshimailo, 1890	-	-	К, Т (зап. ч.)
36	<i>C. thisoa</i> Ménétrière, 1832	<i>aeolides</i> Grum-Grshimailo, 1890	-	-	Р
37	<i>Gonepteryx rhamni</i> (Linnaeus, 1758)	<i>tianschanica</i> Nekrutenko, 1970	-	-	Р
38	<i>Anthocharis cardamines</i> (Linnaeus, 1758)	<i>alexandra</i> Hemming, 1933	-	-	Р
39	<i>Euchloe ausonia</i> (Hübner, 1803)	<i>transiens</i> Verity, 1908	-	-	Р
40	<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>tianschanica</i> Rühl, [1893]	-	-	Р
41	<i>Metaportia leucodice</i> (Eversmann, 1843)	<i>morosevitshae</i> Sheljuzhko, 1907	-	-	Р
42	<i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus 1758)	<i>ottonis</i> Röber, 1907	-	-	Р
43	<i>P. banghaasi</i> Sheljuzhko, 1936	<i>kirgizskana</i> Korb, 2002	с	-	К, Т (вост. ч.)
44	<i>P. napi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>bryonides</i> Sheljuzhko, 1910	-	-	Р
45	<i>P. rapae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>debilis</i> Alphéraky, 1889	-	-	Р
46	<i>Pontia daplidice</i> (Linnaeus, 1758)	<i>daplidice</i>	-	-	Р
47	<i>P. chloridice</i> (Hübner, 1808)	<i>chloridice</i>	-	-	Т
48	<i>P. callidice</i> (Hübner, 1800)	<i>kalora</i> Moore, 1865	-	-	Р
49	<i>Libythea celtis</i> (Laicharting, 1782)	<i>platooni</i> Korb, 2005	-	-	К
50	<i>Neptis rivularis</i> (Scopoli, 1763)	<i>ludmilla</i> Herrich-Schäffer, 1856	-	-	Р
51	<i>Argynnis pandora</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>pasargades</i> Fruhstorfer, 1908	-	-	Р
52	<i>A. paphia</i> (Linnaeus, 1758)	<i>angustia</i> Churkin et Pletnev, 2012	-	-	Р
53	<i>A. niobe</i> (Linnaeus, 1758)	<i>orientalis</i> Alphéraky, 1881	-	-	Р
54	<i>A. adippe</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>tianshanica</i> Alphéraky, 1881	-	-	Р
55	<i>A. aglaja</i> (Linnaeus, 1758)	<i>vitatha</i> Moore, 1874	-	-	Р
56	<i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)	<i>lathonia</i>	-	-	Р
57	<i>Brenthis ino</i> (Rottemburg, 1775)	<i>trachalus</i> Fruhstorfer, 1916	-	-	Т, К
58	<i>B. hecate</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>alaica</i> Staudinger, 1886	-	-	К
59	<i>Boloria erubescens</i> (Staudinger, 1881)	<i>erubescens</i>	-	-	Р
60	<i>B. generator</i> (Staudinger, 1886)	<i>generator</i>	-	-	Р

61	<i>Polygonia interposita</i> (Staudinger 1881)	<i>interposita</i>	-	-	P
62	<i>P. egea</i> (Cramer, 1771)	<i>undina</i> Grum-Grshimailo, 1890	-	-	P
63	<i>Nymphalis vaulbum</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>arbustris</i> Churkin et Zhdanko, 2002	-	-	K
64	<i>N. xanthomelas</i> ([Denis et Schiffermüller], 1775)	<i>hazara</i> Wyatt et Omoto, 1966	-	-	K
65	<i>N. antiopa</i> (Linnaeus, 1758)	<i>antiopa</i>	-	-	P
66	<i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>urticae</i>	-	-	P
67	<i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)	<i>io</i>	-	-	P
68	<i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)	<i>cardui</i>	-	-	P
69	<i>Euphydryas alexandrina</i> (Staudinger, 1887)	<i>alexandrina</i>	c	-	K
70	<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1777)	<i>turkestanica</i> Sheljuzhko, 1929	-	-	P
71	<i>M. ala</i> Staudinger, 1881	<i>ala</i>	-	-	P
72	<i>M. fergana</i> Staudinger, 1882	<i>paradoxa</i> Churkin et Tuzov, 2000	c	-	K
		<i>terskeana</i> Lukhtanov, 1994	c	-	T
73	<i>M. minerva</i> Staudinger, 1881	<i>minerva</i>	-	-	K
74	<i>M. asteroida</i> Staudinger, 1881	<i>filipjevi</i> Churkin, Kolesnichenko et Tuzov, 2000	-	-	K
		<i>uitasica</i> Wagner, 1913	э	-	T
75	<i>M. phoebe</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>saturata</i> Staudinger, 1892	-	-	K
76	<i>M. sibina</i> Alphéraky, 1881	<i>sibina</i>	c	-	T (вост. ч.)
		<i>rama</i> Higgins, 1941	-	-	K, T (зап. ч.)
77	<i>M. arduinna</i> (Esper, 1784)	<i>evanescens</i> Staudinger, 1886	-	-	P
78	<i>Lasiommata maera</i> (Linnaeus, 1758)	<i>maera</i>	-	-	K
79	<i>Marginarge eversmanni</i> (Eversmann, 1847)	<i>eversmanni</i>	-	-	P
80	<i>Melanargia russiae</i> (Esper, 1783)	<i>russiae</i>	-	-	K, вост. ч. T
81	<i>M. parce</i> Staudinger, 1882	<i>parce</i>	-	-	P
82	<i>Triphysa phryne</i> (Pallas, 1771)	<i>striatula</i> Elwes, 1899	-	-	K (зап. ч.)
83	<i>Lyela myops</i> (Staudinger, 1881)	<i>myops</i>	-	-	T (зап. ч.)
84	<i>Chortobius tullia</i> (Müller, 1764)	<i>caeca</i> Staudinger, 1886	c	-	K
85	<i>C. pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>pamphilus</i>	-	-	P
86	<i>C. mahometanus</i> (Alphéraky, 1881)	<i>mahometanus</i>	c	c	P
87	<i>C. sunbecca</i> (Eversmann, 1843)	<i>alexandra</i> Heyne, 1894	c	-	P
88	<i>Paralasa kusnezovi</i> (Avinov, 1910)	<i>issykkuli</i> Lukhtanov, 1999	э	-	K, T (зап. ч.)
		<i>ekinchi</i> Korb, 2008	э	-	T (вост. ч.)
89	<i>Erebia mopsos</i> Staudinger, 1886	<i>alexandra</i> Staudinger, 1877	-	-	K
		<i>melanops</i> Christoph, 1889	-	-	T
90	<i>E. turanica</i> Erschoff 1877	<i>laeta</i> Staudinger, 1881	c	-	K
		<i>jucunda</i> Püngeler, 1903	э	-	T
91	<i>E. kalmuca</i> Alphéraky, 1881	<i>kalmuca</i>	-	-	T
92	<i>E. radians</i> Lang, 1884	<i>radians</i>	-	-	K
93	<i>E. mongolica</i> Erschoff, 1888	<i>mongolica</i>	-	-	P
94	<i>Karanasa regeli</i> (Alphéraky, 1881)	<i>regeli</i>	c	c	K, T (вост. ч.)
95	<i>K. wilkinsi</i> (Erschoff, 1884)	<i>dublitzkyi</i> O.Bang-Haas, 1927	c	c	K (вост. ч.), T (зап. ч.)
96	<i>K. latefasciata</i> (Grum-Grshimailo, 1902)	<i>obscurior</i> Avinov et Sweadner, 1951	э	c	K (центр. ч.)
97	<i>Oeneis tarpeia</i> (Pallas, 1771)	<i>rozhdstvenskyi</i> Korb et Yakovlev, 1997	-	-	K (вост. ч.)
98	<i>O. hora</i> Grum-Grshimailo, 1888	<i>hora</i>	-	-	P
99	<i>Hipparchia autonoe</i> (Esper, 1783)	<i>autonoe</i>	-	-	P
100	<i>Minois dryas</i> (Scopoli, 1763)	<i>septentrionalis</i> Wnukowsky, 1929	-	-	K
101	<i>Arethusana arethusana</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>arethusana</i>	-	-	K
102	<i>Chazara briseis</i> (Linnaeus, 1764)	<i>fergana</i> Staudinger, 1886	-	-	P
103	<i>C. enervata</i> (Staudinger, 1881)	<i>enervata</i>	-	-	P
104	<i>C. heydenreichi</i> (Lederer, 1853)	<i>heydenreichi</i>	-	-	P
105	<i>C. kaufmanni</i> (Erschoff, 1874)	<i>eitschbergeri</i> Lukhtanov, 1999	э	-	P
106	<i>Pseudochazara esperi</i> (Koçak, 1981)	<i>mercurius</i> Staudinger, 1887	-	-	K
107	<i>P. turkestanica</i> (Grum-Grshimailo, 1893)	<i>turkestanica</i>	-	-	P
108	<i>Satyryus ferula</i> (Fabricius 1793)	<i>altaica</i> Grum-Grshimailo 1893	-	-	K
109	<i>Hyponephele przhewalskyi</i> Dubatolov, Sergeev et Zhdanko, 1994	<i>przhewalskyi</i>	э	c	T (вост. ч.)
		<i>bosteriana</i> Korb, 2011	c	-	K, Кир, T (зап. и ц. ч.)
110	<i>H. lupina</i> (Costa, 1836)	<i>intermedia</i> Staudinger, 1886	-	-	P
111	<i>H. interposita</i> (Erschoff, 1874)	<i>interposita</i>	-	-	K (вост. ч.)
112	<i>H. dysdora</i> (Lederer, 1869)	<i>dysdora</i>	-	-	P
113	<i>H. rueckbeili</i> (Staudinger, 1887)	<i>rueckbeili</i>	c	c	T (вост. ч.)

114	<i>H. issykkuli</i> Samodurov, 1996	<i>issykkuli</i>	э	э	Т (зап. ч.)
115	<i>H. germana</i> (Staudinger, 1887)	<i>germana</i>	с	с	К
116	<i>H. naricina</i> (Staudinger, 1870)	<i>naricina</i>	-	-	К, Т (зап. ч.)
117	<i>H. kirghisa</i> (Alphéraky, 1881)	<i>kirghisa</i>	с	-	К (вост. ч.), Т (вост. ч.)
		<i>terskeana</i> Lukhtanov, 1999	э		К (зап. ч.), Т (зап. ч.)
118	<i>H. naubidensis</i> (Erschoff, 1874)	<i>naubidensis</i>	-	-	Р
119	<i>Polycaena tamerlana</i> Staudinger, 1886	<i>tamerlana</i>	-	-	Р
120	<i>P. timur</i> Staudinger, 1886	<i>timur</i>	с	с	К, Т
121	<i>Thecla betulae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>betulae</i>	-	-	К
122	<i>Fixsenia acaudata</i> (Staudinger, 1901)	<i>balasagyna</i> Korb, 2011	с	-	Р
123	<i>Neolycaena submontana</i> Zhdanko, 1994	<i>submontana</i>	-	-	К
124	<i>N. sinensis</i> (Alphéraky, 1881)	<i>sinensis</i>	с	с	К, Т (вост. ч.)
125	<i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)	<i>sibirica</i> Heyne, 1895	-	-	К
126	<i>Tomares fedtschenkoi</i> (Erschoff, 1874)	<i>fedtschenkoi</i>	-	-	К
127	<i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus, 1761)	<i>oxiana</i> Grum-Grshimailo, 1890	-	-	Р
128	<i>L. thersamon</i> (Esper, 1784)	<i>persica</i> Bienert, 1870	-	-	Р
129	<i>L. solskyi</i> (Erschoff, 1874)	<i>fulminans</i> Grum-Grshimailo, 1888	-	-	Р
130	<i>L. dispar</i> (Haworth, 1802)	<i>chonkyz</i> Korb, 2013	-	-	К
131	<i>L. alciphron</i> (Rottemburg, 1775)	<i>naryna</i> Oberthür, 1910	-	-	К
132	<i>L. splendens</i> (Staudinger, 1881)	<i>splendens</i>	-	-	Р
133	<i>L. virgaureae</i> (Linnaeus, 1758)	<i>virgaureae</i>	-	-	К, Т (вост. ч.)
134	<i>L. margelanica</i> (Staudinger, 1881)	<i>gaudibunda</i> Korb, 2012	с	-	Т
135	<i>Athamanthia dimorpha</i> (Staudinger, 1881)	<i>eitschbergeri</i> Lukhtanov 1993	э	с	Т
136	<i>A. issykkuli</i> Zhdanko, 1990	<i>issykkuli</i>	э	э	Т
137	<i>Lampides boeticus</i> (Linnaeus, 1767)	<i>boeticus</i>	-	-	К, Т
138	<i>Cupido buddhista</i> (Alphéraky, 1881)	<i>buddhista</i>	-	-	Р
139	<i>C. osiris</i> (Meigen, 1829)	<i>osiris</i>	-	-	К
140	<i>C. prosecusa</i> (Erschoff, 1874)	<i>prosecusa</i>	-	-	Р
141	<i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>argiolus</i>	-	-	К
142	<i>Pseudophilotes vicrama</i> (Moore, 1865)	<i>cashmirensis</i> Moore, 1874	-	-	Р
143	<i>Scolitantides orion</i> (Pallas, 1771)	<i>johanseni</i> Wnukowsky, 1934	-	-	К
144	<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)	<i>alexis</i>	-	-	Р
145	<i>G. aeruginosa</i> (Staudinger, 1881)	<i>aeruginosa</i>	-	-	К
146	<i>Phengaris alcon</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>imitator</i> Tuzov, 2000	-	-	Р
147	<i>P. arion</i> (Linnaeus, 1758)	<i>naruena</i> Courvoisier, 1911	-	-	Р
148	<i>P. cyanecula</i> (Eversmann, 1848)	<i>sauron</i> Korb, 2003	-	-	К (зап. ч.)
149	<i>Turanana panaegides</i> (Staudinger, 1886)	<i>tshatkalica</i> Stshetkin, 1984	-	-	К (зап. ч.)
150	<i>T. tatjana</i> Zhdanko, 1984	<i>tatjana</i>	-	-	К (зап. ч.)
151	<i>Plebeius argus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>clarasiatica</i> Verity, 1931	-	-	Р
152	<i>P. idas</i> (Linnaeus, 1758)	<i>idas</i>	-	-	Р
153	<i>P. christophi</i> (Staudinger, 1874)	<i>christophi</i>	-	-	К
154	<i>P. maracandicus</i> (Erschoff, 1874)	<i>planorum</i> Alphéraky, 1881	э	-	Р
155	<i>Alpherakya sarta</i> (Alphéraky, 1881)	<i>sarta</i>	-	-	К, Т
156	<i>Aricia agestis</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>maakherai</i> Korb, 2005	-	-	Р
157	<i>Aricia artaxerxes</i> (Fabricius, 1793)	<i>scythissa</i> Nekrutenko, 1985	-	-	Р
158	<i>Rueckbeilia fergana</i> (Staudinger, 1881)	<i>fergana</i>	-	-	Р
159	<i>Afarsia kungeyana</i> Korb, 2010	<i>kungeyana</i>	э	э	К
160	<i>Glabroculus cyane</i> (Eversmann, 1837)	<i>ella</i> Bollow, 1931	с	-	Т
161	<i>G. elvira</i> (Eversmann, 1854)	<i>elvira</i>	-	-	Кип
162	<i>Eumedonia eumedon</i> (Esper, 1780)	<i>antiqua</i> Staudinger, 1900	-	-	Р
163	<i>E. persephatta</i> (Alphéraky, 1881)	<i>persephatta</i>	-	-	Р
164	<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	<i>altaiana</i> Tutt, 1909	-	-	Р
165	<i>Agriades pheretiades</i> (Eversmann 1843)	<i>nuriyana</i> Korb, 2012	э	-	Р
166	<i>Polyommatus amandus</i> (Schneider, 1792)	<i>amandus</i>	-	-	Р
167	<i>P. thersites</i> (Cantener, 1835)	<i>orientis</i> Sheljuzhko, 1910	-	-	Р
168	<i>P. ripartii</i> (Freyer, 1830)	<i>colemani</i> Lukhtanov et Dantchenko, 2002	-	-	Р
169	<i>P. damon</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	<i>merzbacheri</i> Courvoisier, 1913	-	-	К, Т
170	<i>P. rueckbeili</i> (Forster, 1960)	<i>rueckbeili</i>	э	э	Т (вост. ч.)
		<i>gorthaur</i> Korb, 2009	э		Т (зап. ч.)
171	<i>P. actinides</i> (Staudinger, 1886)	<i>weidenhofferi</i> Eckweiler, 1997	э	э	К
172	<i>P. venus</i> (Staudinger, 1886)	<i>wiskotti</i> Courvoisier, 1910	-	-	Р
173	<i>P. eros</i> (Ochsenheimer, 1908)	<i>napaea</i> Grum-Grshimailo, 1891	-	-	Р
174	<i>P. icadius</i> (Grum-Grshimailo, 1890)	<i>candidus</i> Zhdanko, 2000	-	-	Р
175	<i>P. icarus</i> (Rottemburg, 1775)	<i>turensis</i> Heyne, [1895]	-	-	Р

Киргизского (в направлении Западного Тянь-Шаня – Суусамырской долины) и Кунгей Ала-Тоо – Заилийского Алатау (в направлении Джунгария – Саур – Тарбагатай – Монгольский Алтай).

Миграционный путь Боомское ущелье – северный макросклон Киргизского хр. – Западный Тянь-Шань – Суусамырская долина проходил по среднегорным биотопам, бабочки этого рода не обладают летными качествами для преодоления гребней высоких хребтов (хотя вероятность ветрового переноса не следует исключать). Протяженность пути расселения по данному маршруту, таким образом, составила более 800 км. Очевидно, что часть предковой популяции образовывала местные изоляты, остальная часть вымерла на большей части маршрута в силу увеличения аридизации климата (виды являются обитателями среднегорных ландшафтов, не приспособлены для выживания в аридных условиях). Вполне вероятно нахождение еще не описанных видов или подвидов подрода из крупнейших ущелий Киргизского хребта, в которых имеются все условия для выживания и эволюционирования предковой формы. Это, например, ущелья Шашми (возможно нахождение популяций, максимально близких к *N. sinensis*), Иссык-Ата, Чон-Куурчак, Кара-Балта, Кегети.

Второй миграционный путь (Боомское ущелье – северные склоны хр. Кунгей Ала-Тоо и Терской Алатау – Джунгария – Саур – Тарбагатай – Монгольский Алтай) был, очевидно, значительно экстремальнее, чем путь первый; современный климат этой территории сильно аридизирован, отдельные популяции могут существовать только в условиях мезофилизированных горных котловин или речных долин. Нахождение еще не описанных видов подрода в Сауре и Тарбагатае вполне вероятно.

Обитающие в Гиссаро-Алае и Дарвазе виды *N. pretiosa* и *N. gulchaensis* стоят несколько особняком внутри подрода. Форма ункуса, строение вальвы и тегумена этих видов обладают общими чертами и отличают их от других видов подрода: ункус резко загнут кверху (почти под углом 90°), вальва имеет складку в средней части, тегумен шлемовидный (у других представителей подрода он куполовидный). Происхождение этих видов от общего предка, расселившегося из Иссык-Кульского рефугиума, бесспорно. Сомнения возникают в реконструкции путей переселения их предковых форм. Скорее всего, это был путь Западный Тянь-Шань – Ферганская долина – Гиссаро-Дарваз, однако бабочки вполне могли расселиться и через долину р. Нарын (Орто-Токойская депрессия – долина Нарына – Казарманская впадина – Алай). Второй путь менее вероятен в силу того, что при его реализации бабочкам требовалось преодолеть два участка с высотами более 2500 м, однако возможность ветрового переноса не следует исключать.

В подрode *Rhymnaria* также выделяются три группы видов по географическому распространению: среднеазиатско-южноказахстанская группа (*N. aeto*, *N. carbonaria*, *N. connae*, *N. eckweileri*, *N. iliensis*, *N. submontana*, *N. zhdankoi*, *N. baidula*, *N. tengstroemi*, *N. kasakhstana*, *N. urru*, *N. baitenovi*), сибирско-монгольская группа (*N. davidi*, *N. falkovitchi*, *N. sajana*) и группа с европейско-казахстанско-сибирским распространением (*N. rhymnus*). Очевидно, что последняя группа является вторичным продуктом расселения второй, поэтому вполне может рассматриваться в ее составе. Многочисленность среднеазиатско-южноказахстанских видов говорит об активности формообразовательных процессов и об относительной молодости здесь подрода. Вполне вероятно, что Южноказахстанско-Среднеазиатский регион был заселен представителями подрода уже после того, как закончились процессы оледенения; этому немало способствовала аридизация климата (представители подрода, в отличие от *Neolycaena* s.str., предпочитают аридизированные биотопы). Иссык-Кульский рефугиум послужил лишь временным резерватом и стартовой площадкой для последующих расселений представителей подрода на территории Средней Азии.

Другим родом булавоусых чешуекрылых, история которого тесно связана с Иссык-Кульским рефугиумом, является *Athamanthia* Zhdanko, 1983, для которого характерно наибольшее видовое разнообразие на территории Северного Тянь-Шаня (Таб. 2), а наиболее примитивные его представители локально встречаются по берегам озера Иссык-Куль, в Иссык-Кульском рефугиуме. Это *A. dimorpha eischbergeri* Lukhtanov, 1993 и *A. issykkuli* Zhdanko, 1990. Анализируя крыловую рисунки, строение гениталий самцов и распространение, можно проследить три ветви эволюции: первая

Таблица 2

Видовой состав и распространение голубянок рода *Athamanthia* Zhdanko, 1983

<i>Вид</i>	<i>Распространение</i>
<i>A. athamantis</i> (Eversmann, 1854)	Степи и пустыни Казахстана от Приаралья до оз. Зайсан
<i>A. alexandra</i> (Püngeler, 1901)	Северный и Западный Тянь-Шань, среднее течение р. Сырдарья, Южный Гиссар
<i>A. dilutior</i> (Staudinger, 1881)	Западный и Внутренний Тянь-Шань, Алай
<i>A. infera</i> (Nekrutenko, 1984)	хр. Каржантау (Западный Тянь-Шань)
<i>A. dimorpha</i> (Staudinger, 1881)	Юго-Западный Алтай, Северный, Западный и Восточный Тянь-Шань, Саур, Тарбагатай, Джунгария
<i>A. namanganica</i> Lukhtanov, 2000	Западный Тянь-Шань
<i>A. issykkuli</i> Zhdanko, 1990	хр. Терской Ала-Тоо (Северный Тянь-Шань)
<i>A. eischbergeri</i> Lukhtanov, 1993	хр. Терской Ала-Тоо (Северный Тянь-Шань)
<i>A. churkini</i> Zhdanko, 2000	Суусамырская долина (Внутренний Тянь-Шань)
<i>A. phoenicurus</i> (Lederer, 1872)	Копет-Даг, Северный и Центральный Афганистан, Иран, Ирак, Малая Азия, Закавказье
<i>Athamanthia rushmanica</i> Zhdanko, 1990	Западный Памир
<i>Athamanthia sogdiana</i> Zhdanko, 1990	Южный Гиссар
<i>A. japhetica</i> (Nekrutenko et Effendi, 1983)	Закавказье
<i>A. sergetitovi</i> Korb, 2012	хр. Сырдарьинский Каратау (Западный Тянь-Шань)

связана с расселением бабочек в низкогорные местообитания Турана и Передней Азии (вплоть до Турции), вторая – с экспансией в высокогорья и среднегорья Средней Азии (вплоть до Гиндукуша), третья – с расселением в низкогорьях Средней Азии. Род еще плохо исследован, уверенно можно предполагать нахождение еще не описанных его видов в таких регионах Средней Азии, как Внутренний Тянь-Шань и Алай. Именно эти территории, через Нарынский рефугиум, выполнявший роль вторичного центра расселения, связывают формогенетический очаг рода с более южными территориями Средней Азии.

Выделяется 2 группы видов *Athamanthia*: виды, имеющие горное среднеазиатско-центральноазиатское распространение и вертикальное распространение не ниже среднегорного, и виды, распространенные в пустынных районах Средней и Передней Азии и в Закавказье. Вероятнее всего, расселение предка *Athamanthia* происходило из формогенетического центра в двух независимых направлениях: первое, наиболее примитивным современным представителем которого является *A. athamantis*, расселялось через Боомское ущелье на территорию Турана и далее по долинам рек – на юг, где виды вторично заняли низкогорно-среднегорные ландшафты. Адаптивная радиация такого типа сопровождалась интенсивным формогенезом, приведшим к формированию закавказских и переднеазиатских среднегорных эндемиков во время верхне-плейстоценового оледенения.

Второй путь расселения – приспособление к большим абсолютным высотам; шло через долину рек Чу и Джумгал, Сонг-Кельскую котловину, и, через долину р. Нарын – в высокогорья Внутреннего Тянь-Шаня и Алая. Далее род расселялся на юг и запад, где в результате последних ледниковых изоляций на территории Западнопамирского рефугиума образовалось несколько высокогорных узколокальных эндемиков. Скорее всего, адаптация к большим абсолютным высотам происходила стала возможной благодаря наличию в Западном Памире растений того же рода, на котором кормятся гусеницы *Athamanthia* в других местах ареала: *Atraphaxis spinosa* L. [Zhdkanko, 1997].

Таким образом, Иссык-Кульский плейстоценовый рефугиум является одним из наиболее значимых формогенетических центров Средней Азии. Его значение, однако, этим не ограничивается: территория рефугиума расположена в самом центре миграционных путей многих видов насекомых. Миграции осуществлялись (и осуществляются в настоящее время) в двух основных направлениях – из Сибири (через Джунгарию и Саур-Тарбагатай) в горы Средней Азии и обратно. В совокупности с активными формогенетическими процессами миграции оказали огромное влияние на становление современных фаун насекомых среднеазиатского региона, особенно – его северной и центральной частей. Об этом говорит характер распространения эндемичных и субэндемичных видов и подвидов булавоусых чешуекрылых на территории Иссык-Кульского рефугиума. Современная фауна насекомых гор Средней Азии является смешанным продуктом аллохтонного и автохтонного формогенеза, что неоднократно отмечалось разными исследователями.

Вопрос о возрасте расхождений видов внутри родов Иссык-Кульского происхождения остается дискуссионным. Если принять во внимание возраст резкой смены климата с гумидного на аридный на территории Тянь-Шаня (около 15 тыс. лет) [Романовский, Шатравин, 2009], то это и есть «линия отсчета» формирования современных очагов распространения ксерофильных видов; этот возраст следует считать базовым при расчете возраста молодых видов и подвидов указанных родов. При этом совершенно необходимо определиться с тем, какие виды считать молодыми, а какие – нет, так как возможности расселений существовали и до смены гумидного климата на аридный на севере Средней Азии, и во время нее, и после. В частности, такими событиями являлись колебания уровня воды в Каспийском море [Shovkoon, 2010] (1 – 1.5 млн. лет назад), осушение мелководного моря Тетис [Жданко, 1998] (50 – 20 млн. лет назад), и т.п. В истории Иссык-Кульского рефугиума ключевыми климатическими событиями являлись максимумы оледенений и следовавшие за ними потепления и трансгрессии озера, к которым и следует привязывать основные периоды активизаций мутагенеза, и которые инициировали очередные волны миграций. Для севера Средней Азии разными авторами указывается разное количество ледниковых максимумов: от двух [Иванов, 1950] в Джунгарском Алатау до четырех [Федорович, Тин-сян, 1960] в Восточном Тянь-Шане. Новейшие данные [Шатравин, 2007] показывают, что на территории Северного Тянь-Шаня в верхнем плейстоцене было только одно оледенение с 3 стадиями: Первый стадиал, 74 – 70 тыс. лет назад; Второй стадиал, 54 – 52 тыс. лет назад; Третий стадиал, 24 – 22 тыс. лет назад; для наших построений используются именно эти данные.

В условиях такой картины оледенений Тянь-Шаня ключевое значение приобретает история озера Иссык-Куль. Главная особенность Иссык-Куля, отличающая его от многих аналогичных водоемов материка, состоит в огромной массе незамерзающей воды. Этот феномен объясняется накоплением за летний период большого количества солнечного тепла. В палеозойский и мезозойский периоды территорию, где ныне находится Иссык-Кульская впадина и обрамляющие ее хребты, длительное время покрывало внутриматериковое море Тетис, исчезнувшее, но создавшее здесь мощную толщу осадочных пород. Около 20 млн лет назад по причине компенсационного прогиба и тектонических перемещений данного участка земной коры здесь возник обширный озерный водоем, по площади значительно превосходящий акваторию нынешнего Иссык-Куля. Очертания, близкие к современным, озеро приобрело сравнительно недавно — около 100 тыс. лет назад [Романовский, 1990].

Исходя из всего, сказанного выше, возраст Иссык-Кульского рефугиума составляет приблизительно 100 тыс. лет. Складчатость и современный высокогорный рельеф хребтов Терскей Ала-Тоо и Кунгей Ала-Тоо, а также впадина Иссык-Куля образовались в течение неогена и четвертичного периода. За это время консервация видов происходила в нем как минимум 4 раза: во время первого верхнеплейстоценового максимума оледенения (около 74 – 70 тыс. лет назад), во время второго верхнеплейстоценового максимума оледенения (52 – 50 тыс. лет назад), во время последнего верхнеплейстоценового максимума оледенения (около 24 – 22 тыс. лет назад) и во время резкой смены гумидного постледникового климата Тянь-Шаня на аридный (около 15 тыс. лет назад). Если эта гипотеза верна, в фауне булавоусых чешуекрылых Иссык-Кульской котловины и окружающих ее гор должны сосуществовать продукты всех четырех консерваций.

Продукты последней консервации – среднегорные и высокогорные таксоны (аридизация климата не отразилась на условиях сверхвысокогорий, низкогорья в рефугиуме отсутствуют), эндемичные для территории рефугиума. Это *Melitaea fergana paradoxa* Churkin et Tuzov, 2000, *M. f. terskeana* Lukhtanov, 1994, *M. asteroida uitasica* Wagner, 1913,

Paralasa kusnezovi issykkuli Lukhtanov, 1999, *P. k. ekinchi* Korb, 2008, *Erebia turanica jucunda* Püngeler, 1903, *Karanasa latifasciata obscurior* Avinoff et Sweadner, 1951, *Chazara kaufmanni eitschbergeri* Lukhtanov, 1999, *Hyponephele kirghisa terskeana* Lukhtanov, 1999, *Athamanthia dimorpha eitschbergeri* Lukhtanov, 1993, *Plebeius maracandicus planorum* (Alphéraky, 1881), *Agriades pheretiades nuriyana* Korb, 2012, *Polyommatus actinides weidenhofferi* Eckweiler, 1997. Кроме того, к продуктам этой консервации следует отнести некоторые подвиды, имеющие субэндемичное распространение, но однозначно связываемые нами с Иссык-Кульским рефугиумом и расселившиеся из него в недавнем прошлом: *Leptidea* cf. *reali mazeli* Bolshakov, 2006, *Pieris banghaasi kirgizskana* Korb, 2001, *Chortobius sunbecca alexandra* Heyne, 1894, *Hyponephele przhewalskyi bosteriana* Korb, 2011, *Lycaena margelanica gaudibunda* Korb, 2012, *Glabroculus cyane ella* (Bollow, 1931). Все эти таксоны связывают особенности их экологии: они являются мезофилами и сохранились только в тех местах Иссык-Кульского рефугиума, где имеются пригодные для их обитания гумидные условия.

Предпоследняя верхнелейстоценовая консервация, как выше сказано, имела место 24 – 22 тыс. лет назад. Законсервированные в приледниковой зоне среднегорные и высокогорные виды активно мутировали под влиянием УФ-излучения и температурных флуктуаций, расселялись по территории рефугиума во времена небольших потеплений и продолжали мутагенез в новых очагах. Примером такого вида, имевшего в рефугиуме исходно единый ареал, рассеченный впоследствии на несколько частей, в которых формообразование шло независимо, являются подвиды *Polyommatus rueckbeili* (Forster, 1960): номинативный, населяющий восточную часть хр. Терской Ала-Тоо, и *P. r. gorthaur* (Korb, 2009), населяющий западную часть того же хребта. Непреодолимым препятствием для популяций этого вида стали широкие долины горных рек Тамга и Барскоон, по которым ледник широкими языками спускался почти до зеркала озера. Распространенные в широких равнинных полосах Иссык-Кульской котловины *Leptidea descimoni* Mazel, 2004, *Hyponephele issykkuli* Samodurov, 1996, *Athamanthia issykkuli* Zhdanko, 1990, *Afarsia kungeyana* Korb, 2010 являются продуктами эволюции широко распространенных предковых форм, обитающих и сейчас на территории рефугиума или в его соседних областях: *Leptidea* cf. *reali* Reissinger, 1989, *Hyponephele dysdora* (Lederer, 1853), *Athamanthia dimorpha* (Staudinger, 1881), *Afarsia sieversi* (Christoph, 1873).

Консервации во время первого и второго максимумов (74 – 70 и 54 – 52 тыс. лет назад) сопровождалась, скорее всего, активными миграционными волнами. Благодаря этим миграциям в фауну Северного Тянь-Шаня проникли, в частности, элементы сино-тибетского и южносибирского происхождения: *Parnassius actius minutus* Verity, [1911], *Kreuzbergius boedromius boedromius* (Püngeler, 1901), *K. b. prasolovi* (Kreuzberg, 1986), *Koramius patricius kardakoffi* (Bryk et Eisner, 1930), *K. priamus* (Bryk, 1914).

Количество миграционных волн за время существования рефугиума невозможно оценить. О том, насколько активно шли миграционные процессы, можно судить по указаниям некоторых сибирских видов с территории Иссык-Кульского рефугиума и среднеазиатских видов из гор Южной Сибири в начале прошлого века: *Sachaia tenedius* (Eversmann, 1851) [Staudinger, Rebel, 1901; Мейнгард, 1908] в восточной части хр. Кунгей Ала-Тоо, в настоящее время он здесь не отмечен; *Parnassius actius* (Eversmann, 1843) [Elwes, 1899] из смежных с Усть-Каменогорском районов, в настоящее время он здесь не отмечен; и др. Я намеренно выбрал именно эти примеры: бабочки настолько специфичны, а приводившие их авторы настолько авторитетны, что ошибка определения полностью исключается.

Выводы

1. Иссык-Кульский рефугиум имеет возраст приблизительно 100 тыс. лет.
2. За время существования рефугиума консервация видов происходила в нем как минимум 4 раза: во время первого плейстоценового стадиала (около 74 – 70 тыс. лет назад), во время второго плейстоценового стадиала (около 54 – 52 тыс. лет назад), во время последнего плейстоценового стадиала (около 24 – 22 тыс. лет назад) и во время резкой смены гумидного постледникового климата на аридный (около 15 тыс. лет назад).
3. В Иссык-Кульском рефугиуме и окружающей его территории должны сосуществовать продукты всех четырех консерваций.
4. Миграционные процессы оказывали и продолжают оказывать большое влияние на фауногенез региона.
5. Фауна булавоусых чешуекрылых Северного Тянь-Шаня является продуктом как аллохтонного, так и автохтонного формогенеза.
6. В качестве мутагенных факторов особенно сильно были выражены УФ-излучение, в среднем двукратно превышавшее текущую интенсивность, и сильные температурные флуктуации (как суточные, так и сезонные).
7. Формогенетическая активность более характерна для олигофагов и полифагов, имевших возможность сначала временного, а затем и постоянного перехода к развитию на несвойственных для них видах растений.
8. Формогенетические процессы затрагивали в основном среднегорные формы булавоусых чешуекрылых.
9. Флуктуации ареала рефугиума, происходившие под влиянием трансгрессий и регрессий озера Иссык-Куль, служили дополнительным механизмом перемешивания реликтовой фауны рефугиума с фаунами прилегающих регионов и давали дополнительный материал для формогенеза автохтонного типа.

Благодарности. Автор сердечно признателен Л.В. Большакову (г. Тула), В.В. Аникину (Саратовский государственный университет) и В.В. Золотухину (Ульяновский педагогический университет) за критическое прочтение рукописи и ряд ценных пожеланий, дополнений и замечаний, В.А.Кривохатскому (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за критическую рецензию на данную работу, позволившую значительно улучшить и дополнить ее.

Литература

Бердовская Г.Н., Лийва А.А., Ринне Т.С. 1987. Геохронологические рубежи развития озера Иссык-Куль в позднеплейстоценовое время // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. Тр. XII Конгресса ИНКВА. М.: Наука. С. 114–123.

- Герасимов И.П., Марков К.К. 1939. Четвертичная геология (Палеогеография четвертичного периода). М.: Госучпедгиз. 364 с.
- Гершензон С.М. 1991. Мутации. Киев: Наукова думка. 112 с.
- Деренко М.В., Малиарчук Б.А. 2001. В поисках прародины американских аборигенов // Природа. № 1. С. 12–18.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР. М.: МГУ. 243 с.
- Жданко А.Б. 1998. Обзор голубянок рода *Neolycaena* de Niceville, 1890 (Lepidoptera, Lycaenidae) с описанием новых подвигов // Энтомол. обозрение. Т. 77 (3). С. 639–662.
- Зубаков В.А. 1990. Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеоздат. 222 с.
- Иванов А.Х. 1950. Современные ледники и следы древних оледенений в восточной части Джунгарского Алатау // Изв. Всесоюз. геогр. общества. Т. 82 (4). С. 354–366.
- Корб С.К. 1994. Вертикальное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) на Киргизском хребте // Зоол. журнал. Т. 73 (7-8). С. 123–132.
- Корб С.К. 1997. К познанию фауногенеза булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Средней Азии // Там же. Т. 76 (9). С. 1046–1058.
- Корб С.К. 2000. Очерк фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Северного Тянь-Шаня // Там же. Т. 79 (7). С. 824–832.
- Корб С.К. 2009. Фауна дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) хребта Кунгей Ала-Тоо (Северный Тянь-Шань) // Там же. Т. 88 (9). С. 1079–1089.
- Корб С.К. 2012а. Дневные бабочки (Lepidoptera: Papilioniformes) Северного Тянь-Шаня. Часть 1. Семейства Hesperidae, Papilionidae, Pieridae, Libytheidae, Satyridae / Эверсмания. Отд. вып. 3. Тула: Гриф и К. 84 с.
- Корб С.К. 2012б. Новые данные по систематике и распространению булавоусых чешуекрылых с заметками по генезису фауны Средней Азии (Lepidoptera: Papilionoidea) // Эверсмания. Вып. 29–30. Тула: Гриф и К. С. 8–14.
- Корб С.К. 2013. Дневные бабочки (Lepidoptera: Papilioniformes) Северного Тянь-Шаня. Часть 2. Семейства Nymphalidae, Riodinidae, Lycaenidae / Эверсмания. Отд. вып. 4. Тула: Гриф и К. 74 с.
- Корб С.К., Большаков Л.В. 2011. Каталог булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Papilioniformes) бывшего СССР. Издание второе, переработанное и дополненное / Эверсмания. Отд. вып. 2. Тула: Гриф и К. 124 с.
- Коровин Е.П. 1962. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН Узб. ССР. 231 с.
- Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. 1965. Четвертичный период. М.: Изд-во МГУ. 435 с.
- Мейнгард А. 1908. Список коллекции чешуекрылых из Семиречья // Изв. Имп. Томск. ун-та. Т. 30. С. 1–39.
- Мейр А., Зейтц З. 1952. Ультрафиолетовое излучение. М.: Изд-во иностр. лит. 459 с.
- Романовский В.В. 1990. Озеро Иссык-Куль как природный комплекс. Фрунзе: Илим. 156 с.
- Романовский В.В., Шатравин В.И. 2009. Палеогляцио-климатическая реконструкция позднего плейстоцена и голоцена по отложениям бессточных высокогорных озер Тянь-Шаня и Памира // Тез. докл. Междунар. конф. «Снижение риска природных катастроф в горах», Бишкек 15 – 18 сент. 2009 г. Бишкек: Илим. С. 29–30.
- Рябцев А. Н. 1998. Ультрафиолетовое излучение // Физическая энциклопедия. Т. 5. Гл. ред. А. М. Прохоров. М.: Бол. Российская энциклопедия. С. 221
- Синицын В.М. 1965. Древние климаты Евразии. Ч. 1. Палеоген и неоген. Л.: Изд-во ЛГУ. 167 с.
- Соломина О.Л. 1999. Горное оледенение Северной Евразии в голоцене. М.: Научный мир. 272 с.
- Федорович Б. А., Тин-сян Я. 1960. Новые данные о характере и количестве оледенений китайской части Тянь-Шаня // Природные условия Сынцзяна. М.: Изд-во АН СССР. С. 80–99.
- Чистяков А.А., Макарова Н.В., Макаров В.И. 2000. Четвертичная геология. М.: ГЕОС. 303 с.
- Чумаков И.С. 1993. Радиометрическая шкала для позднего кайнозоя Паратетиса // Природа. № 12. С. 68–75.
- Шатравин В.И. 2007. Реконструкция плейстоценового и голоценового оледенений Тянь-Шаня с новых исходных позиций // Климат, ледники и озера Тянь-Шаня: путешествие в прошлое. Бишкек: Илим. С. 26–46.
- de Lattin G., 1967. Grundriss der Zoogeographie. Jena: Ver. G. Fischer. 602 S.
- Dupont-Nivet G., Krijgsman W., Langereis C.G., Abels H.A., Dai S., Fang X. 2007. Tibetan plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition // Nature. № 445. P. 635–638.
- Elias S.A., Crocker B. 2008. The Bering Land Bridge: a moisture barrier to the dispersal of steppe-tundra biota? // Quaternary Science Reviews. DOI: 10.1016/j.quascirev.2008.09.011. 11 p.
- Elwes H. 1899. On the Lepidoptera of the Altai mountains // Trans R. Entomol. Soc. London. 1899. P. 295–367.
- Grum-Grshimaïlo G. 1890. Le Pamir et sa faune lépidoptérologique // Mém. Lépid. T. 4. 575 p.
- Korb S.K. 2005. Faunagenesis der Tagfalter Bergmittelasiens: Analyse, Problemen, Rekonstruktion (Lepidoptera: Rhopalocera). Niizhny Novgorod: S.Korb press. 161 S.
- Shovkoon D.F. 2010. A new subspecies of *Hyles siehei* (Püngeler) from the deserts of Central Asia (Sphingidae) // Nota lepid. Vol. 33 (2). P. 67–79.
- Staudinger O., Rebel H. 1901 Catalog der Lepidopteren des palaearktischen Faunengebietes. Berlin: Friedländer. 411 S.
- Talavera G., Lukhtanov V.A., Pierce N.E., Vila R. 2012. Establishing criteria for higher-level classification using molecular data: the systematics of *Polyommatus* blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) // Cladistics. DOI: 10.1111/j.1096-0031.2012.00421.x. 27 p.
- Toropov S.A., Zhdanko A.B. 2006. The butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) of Dzhungar, Tien Shan, Alai and Eastern Pamirs. Vol. 1. Papilionidae, Pieridae, Satyridae. Bishkek: Al Salam. 384 p.
- Toropov S.A., Zhdanko A.B. 2009. The butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) of Dzhungar, Tien Shan, Alai and Eastern Pamirs. Vol. 2. Danaidae, Nymphalidae, Libytheidae, Riodinidae, Lycaenidae. Bishkek: Al Salam. 378 + XIII p.
- Tshikolovets V.V. 2005. The butterflies of Kyrgyzstan. Brno – Kyiv: Tshikolovets press. 511 p.
- Zhdanko A.B. 1997. Lycaenid foodplants in Kazakhstan and Middle Asia (Lepidoptera, Lycaenidae) // Atalanta. Vol. 28 (1/2). P. 97–110.

Поступила в редакцию 23.10.2013, доработана 7.05.2014

РЕЗЮМЕ. Предлагается анализ истории Иссык-Кульского рефугиума, имеющего большое значение в становлении и развитии современной фауны булавоусых чешуекрылых Средней Азии. Данный рефугиум не только является одним из основных формогенетических центров этого региона, но также и транзитной территорией на маршрутах расселения многих видов в межледниковое и постледниковое время. Особенности оледенения рефугиума оказали очень сильное влияние на формогенез: в качестве мутагенных факторов здесь особенно сильно были выражены УФ-излучение, гипотетически двукратно превышавшее современную интенсивность, и сильные температурные флуктуации (как суточные, так и сезонные). Показано, что 4 рода булавоусых чешуекрылых происходят из данного рефугиума. Высокая степень современного эндемизма и высокий коэффициент видового эндемизма являются доказательствами проходивших здесь активных формогенетических процессов. Особенности эволюции растительного покрова тесно связаны с формогенезом булавоусых чешуекрылых: показано, что формогенетическая активность более характерна для олигофагов и полифагов. Формогенетические процессы затрагивали в основном среднегорные формы насекомых, что непосредственно связано с характером оледенения: свободной от льда была неширокая полоса от зеркала озера Иссык-Куль до нижней границы льдов (около 2000 м н.у.м.). Выделено 3 всплеска формогенеза в рефугиуме: предледниковый (100 – 70 тыс. лет назад), ледниковый (30 – 24 тыс. лет назад) и постледниковый (около 15 тыс. лет назад). Библ. 42.