

**Макроэнтомологический анализ:
методика, возможности и примеры применения
для реконструкции климата и природной обстановки
четвертичного периода северо-востока Сибири**

С. А. КУЗЬМИНА^{1,2}

¹ Международный консалтинг по палеонтологии Ледникового периода
Эдмонтон, провинция Альберта, Канада

² Музей Ледниковый период
Москва, ВВЦ, павильон 71, Россия
E-mail: svkuz@yandex.ru

Статья поступила 26.10.2016

Принята к печати 28.01.2017

АННОТАЦИЯ

Проведен макроэнтомологический анализ преимущественно наземных видов насекомых с твердым наружным скелетом (Coleoptera, некоторые Hymenoptera, Homoptera, реже другие отряды). Метод показал большой потенциал при проведении реконструкций природной обстановки и климата антропогена во всем мире; накоплен также объемный материал по Сибири. Однако анализ публикаций показывает, что изученность ископаемых насекомых Сибири неравномерна, в основном на севере и в центре Западной Сибири и на Северо-Востоке. Остальная территория остается практически неизученной. В связи с этим описана методика сбора и обработки образцов, приведены примеры палеореконструкций. Насекомые в ряде случаев позволяют проводить более детальные реконструкции, чем традиционные ботанические методы. Применение макроэнтомологического анализа особенно эффективно для выявления различий во внешне однообразных травянистых сообществах, характерных для холодных эпох плейстоцена.

Ключевые слова: насекомые, жесткокрылые, плейстоцен, голоцен, реконструкции климата и природной обстановки.

Фрагменты насекомых нередко встречаются в рыхлых континентальных отложениях, начиная с неогена. Уже более 60 лет в разных странах изучаются четвертичные насекомые, публикуются статьи, монографии и разделы в энциклопедиях. Результаты бывают необычайно интересны. Напри-

мер, насекомые позволяют выявить кратковременные климатические колебания, на которые не успевает реагировать обладающая определенной инерционностью лесная растительность [Сооре, 1987]. На северо-востоке Сибири четвертичные насекомые позволили провести намного более детальные ре-

конструкции природной обстановки, чем это получалось с помощью спорово-пыльцевого анализа [Киселев, 1981; Кузьмина, Пономаренко, 2001]. Однако работ, где бы использовались насекомые четвертичного периода, не так много, макроэнтомологический анализ используется не в полную силу, что, безусловно, обедняет наши знания. Причиной этого может являться недостаток информации о его возможностях. Цель работы – описание метода и его возможностей в палеоэкологических исследованиях, а также знакомство с ним широкого круга специалистов.

ОСОБЕННОСТИ МАКРОЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Насекомые как палеонтологический объект

Насекомые – самая массовая и разнообразная группа среди всего животного и растительного мира. Их роль в биоценозах огромна, и, казалось бы, они должны занимать достойное место в палеоэкологических исследованиях. Но практика не совсем соответствует теоретическим ожиданиям – работ с использованием насекомых относительно немного. В немалой степени это вызвано тафономическими причинами. Будучи преимущественно наземными существами с непрочным скелетом, насекомые не слишком хорошо представлены в ископаемом состоянии. Древние насекомые сохраняются как инклюзы в янтарях или в тонких озерных осадках в виде отпечатков, т. е. в особых условиях захоронения.

Ситуация с четвертичными насекомыми несколько иная. Небольшой по геологическим меркам промежуток времени, прошедший со временем их гибели, дает палеонтологу возможность найти фрагменты в начальных стадиях посмертных изменений, когда ископаемые остатки еще не стали реальными фосилиями. Поэтому, в рыхлых континентальных четвертичных отложениях их содержится на порядок больше, чем в древних метаморфизированных породах. Но и здесь преимущество в захоронении получают пресноводные виды.

Макро- и микроэнтомологические методы

Тафономическое преимущество водных насекомых привело к некоторой неравномерности в их изучении и применении на практике. Всего в четвертичной палеоэкологии применяются два метода, основанные на изучении субфоссильных насекомых. Первый – широко распространен в палеолимнологии, он основан на изучении головных капсул личинок двукрылых семейства Chironomidae [Nazarova et al., 2015]. Всех прочих насекомых (а их по числу видов гораздо больше) можно отнести к сфере интересов второго метода. В эту категорию попадают наземные насекомые, и прежде всего жесткокрылые.

Высокая роль жесткокрылых или жуков (Coleoptera) побудила Л. Н. Медведева [Медведев, Воронова, 1977] назвать метод “coleopterологический анализ”. Но это название не прижилось, так как кроме жуков в образцах встречаются другие насекомые, такие как клопы, муравьи, бабочки, мухи. Попадаются также остатки, не имеющие отношения к насекомым: панцирные клещи, пауки, дафнии, иногда даже губки или черви и для полноты картины желательно не обходить вниманием и их.

Другая особенность метода это то, что по размерной категории данные ископаемые вместе с семенами попадают в разряд макрофоссилей. Например, головные капсулы хирономид нередко встречаются в образцах и отмечаются в списках фаун. Но специалист по жукам не будет делать специальный препарат, чтобы разглядеть зубчики, для него сама капсула уже находится в ряду мельчайших объектов, с которым приходится иметь дело. Пожалуй, не будет ошибкой назвать наш метод макроэнтомологическим, чтобы отличить его от микроэнтомологического, который имеет дело с хирономидами.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МАКРОЭНТОМОФАУНЫ В МИРЕ И В СИБИРИ

Макроэнтомологический метод в четвертичной палеонтологии сформировался в современном виде в конце 1960-х гг. XX в. Ископаемых насекомых находили и раньше, но

описывали как стандартные палеонтологические объекты, нередко с выделением новых видов, которые впоследствии оказались ревизованы. Подробно история метода описана в ряде монографий [Киселев, 1981; Elias, 1994; Kiselev, Nazarov, 2009; Kuzmina, 2015a]. В России к исследованиям приступили практически одновременно с пионерными работами в Канаде. Интересно, что изучение обширной территории бывшего СССР началось именно с Сибири [Грушевский, Медведев, 1962]. По мере накопления материала четвертичного периода, стало понятно, что силами энтузиастов энтомологов здесь не обойтись, возникла необходимость в специалистах.

Материал начал поступать в руки геологов как побочный результат обширных промывочных работ, проводимых с целью добывчи ископаемых грызунов (используемых для биостратиграфии). Промывка производилась через относительно крупноячеистое сито (1 мм), отчего состав энтомофауны обеднялся за счет мелких видов, и более грубым способом, иногда с применением мотопомпы. В южных разрезах при грубой промывке от насекомых ничего не остается, но на северо-востоке Сибири сохранность ископаемых в мерзлоте исключительно хорошая, а среди жуков нередки крупные виды с особо жесткими покровами.

Важную роль сыграли также субъективные обстоятельства. В 1970-х гг. на Северо-Востоке страны работала обширная Колымская экспедиция с участием А. В. Шера, который не только инициировал массовую промывку породы, но и старался максимально использовать весь полученный материал. Хитиновые фрагменты выбирали из промывки и посыпали на определение в Канаду, где тогда начинал активную деятельность Дж. Мэтьюз, сотрудник геологической службы. Он уже имел опыт определения четвертичных насекомых из вечной мерзлоты. Таким образом, первые определения сибирских четвертичных жуков сделаны в Канаде [Matthews, 1974a]. Но, будучи добросовестным ученым, Дж. Мэтьюз определил незнакомый материал осторожно. В его рукописном отчете напротив многих номеров коллекции стоит отметка “незнакомый мне сибирский вид”.

Этот опыт подтолкнул А. В. Шера к идеи о подготовке российского специалиста. Подходящим кандидатом, уже работавшим с четвертичными насекомыми, но не севера, а относительно умеренных широт оказался С. В. Киселев [Киселев, 1973] в Свердловске (ныне Екатеринбург).

С поступлением С. В. Киселева в аспирантуру Палеонтологического института в Москве, начинаются работы по целенаправленному сбору четвертичных насекомых из рыхлых отложений Якутии и Чукотки. С. В. Киселев набрал огромное количество материала в первое же лето, проведенное в низовьях р. Колыма. Кроме того, все прочие отряды Колымской экспедиции, по просьбе А. В. Шера, начали промывать породу специально на насекомых через мелкоячеистое сито. Такие совместные усилия принесли отличные результаты – менее чем за 10 лет ископаемая энтомофауна Колымской низменности заняла достойное место в четвертичной палеонтологии [Киселев, 1981, 1982, 1987].

Удачный пример С. В. Киселева вдохновил других исследователей. В 1980-х гг. начался расцвет метода на территории бывшего СССР: насекомые Колымской низменности стали предметом дипломной работы автора данной статьи, в Белоруссии успешно стал работать В. И. Назаров, а в Казахстане – Ф. Г. Бидашко. Сейчас (в связи с не имеющими отношения к науке обстоятельствами) эти работы прекращены везде кроме Сибири.

ИЗУЧЕННОСТЬ ТЕРРИТОРИИ СИБИРИ

На карте изученности четвертичных насекомых России (рис. 1) четко выделяются две области концентрации местонахождений: Приморские низменности Якутии и Западной Чукотки, а также Западная Сибирь в бассейне р. Обь. Все прочие районы, включая более доступные, характеризуются только единичными точками. Европейская Россия в карту не включена, поскольку в ней работ проводилось совсем мало. Эта карта отражает скорее не объективное распределение ископаемой фауны, а области интереса конкретных исследователей. В 1970–1980-х гг. наблюдалось взрывообразное появление работ по Колымской низменности,

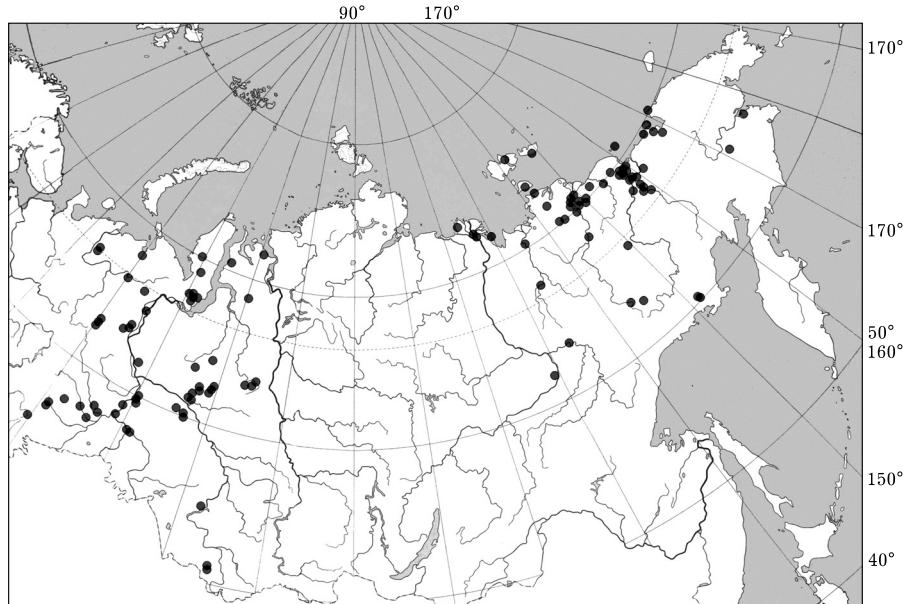


Рис. 1. Степень изученности разных районов востока России. Заметны концентрации местонахождений в Западной Сибири и в Северной Якутии

а затем Яно-Индигирской низменности и Чукотки, связанное с деятельностью С. В. Киселева (полный список его работ приведен в [Kiselev, Nazarov, 2009]), а также С. А. Кузьминой [1989].

Позже Якутские приморские низменности и Чукотка стали настолько труднодоступны, что исследования здесь затормозились, хотя и не прекратились совсем [Питулько и др., 2007, 2013; Kuzmina et al., 2011; Zanina et al., 2011; Зиновьев и др., 2015]. В конце 1990-х гг., при участии С. А. Кузьминой, на карте появилась новая область изученности – дельта р. Лена и пролив Дмитрия Лаптева, что связано с проведением совместных российско-немецких исследований вечной мерзлоты в регионе [Kuzmina, 2015a].

С конца 1980-х гг. наблюдается интенсивное освоение местонахождений Западной Сибири [Зиновьев, 1988, 1990; Ерохин, Зиновьев, 1991]. Е. Б. Зиновьев продолжает активно работать в этом районе, отчего список изученных местонахождений постоянно пополняется (<https://ipaе.uran.ru/user/160>).

Кроме северо-востока Восточной Сибири и севера Западной Сибири, где макроэнтомологический метод вошел в практику, по мере возможности осваиваются новые райо-

ны. Четвертичных насекомых можно найти практически везде, не обязательно в вечной мерзлоте. Например, больше всего местонахождений с ними известно в Великобритании, где сложился центр четвертичной энтомологии и работал основатель метода Р. Куп [Cooper, 1959, 1961, 1978, 1979].

В Сибири перспективными районами являются центральная Якутия, юг Западной Сибири (его начинают осваивать энтомологи из Новосибирска) [Чернышев и др., 2013; Legalov et al., 2016, Zinoviev et al., 2016] и золотоносные области верховьев Колымы и Индигирки. На Аляске и Юконе немалая доля исследований проведена именно на искусственных обнажениях. Каждый год золотые прииски открывают нечто новое, так как динамика обнаженности здесь на порядок выше, чем среди естественных разрезов. В Сибири этот источник пока мало используется. По тем образцам (Усть-Нера, Усть-Омчуг), которые удалось получить [Kiselev, Nazarov, 2009; Кузьмина, неопубл.] создается впечатление, что природная обстановка в верховьях Индигирки и Колымы значительно отличалась от Приморских низменностей Якутии. Изучение этих областей позволило бы получить более полную картину распределения природных зон в четвертичное время.

ВОЗМОЖНОСТИ МЕТОДА

В основе макроэнтомологического метода лежит принцип актуализма: понимание прошлого осуществляется с помощью знаний о настоящем. В случае с четвертичными насекомыми он работает особенно хорошо [Coore et al., 1961; Hopkins et al., 1971; Matthews, 1974b, 1976; Coore, 1978, 2004]. Насекомые эволюционируют относительно медленно [Angus, 1983; Fikáček et al., 2011], вымершие виды из четвертичных отложений описываются редко [Hayashi, Sota, 2014], хотя у каждого исследователя есть в коллекции материал, который вызывает сомнения. Среди сибирских четвертичных насекомых тоже имеются остатки, чья принадлежность к современным видам стоит под вопросом [Киселев, 1981; Kuzmina, 2015a], но число их невелико и заметной роли в комплексах они не играют.

Если же виды современные, мы знаем их экологические предпочтения и используем это знание в реконструкциях. В общих чертах макроэнтомологический метод работает как палинологический: определяется видовой состав, выделяются основные экологические группы, вычисляются проценты и даже (если разрез опробован подробно) строятся похожие диаграммы.

Недостатки макроэнтомологического метода по сравнению с палинологическим таковы: трудоемкость отбора проб в поле, меньшая детальность опробования разреза (на каждую пробу нужен немалый объем породы), невозможность работать с керном из озерных осадков. Преимущества состоят в более точном определении ископаемых остатков (их часто удается определить до вида и даже до подвида) и дополнительных возможностях при реконструкциях. Насекомые более чутко, чем растительность, реагируют на природную обстановку. Кроме того, они более мобильны, и во время межледниковых теплолюбивые виды имеют шансы заселить территорию раньше, чем она успевает зарастти лесом. Так, в Британии оказались выявлены кратковременные периоды потеплений, которые по растительности никак не отличались [Coore et al., 1971; Coore, 1981, 1987].

В Западной Европе и в Северной Америке на основе изучения насекомых определяются палеотемпературы. Их первые оценки

появились еще в ранних работах Р. Купа [Coore, 1961; Coore et al., 1961]. Сейчас этот метод, детально разработанный, получил название метода “взаимного наложения климатических полей” (The Mutual Climatic Range Method – MCR). Его основой является определение температурных диапазонов, оптимальных для жизнедеятельности каждого вида, с применением данных метеостанций и карт ареалов [Atkinson et al., 1987; Elias, 1994].

В Сибири возможность применения MCR ограничивается недостаточной изученностью современной энтомофауны, хотя первые результаты запланированных работ по использованию этого метода уже опубликованы [Sher et al., 2002; Алфимов и др., 2003]. Для более широкого применения метода необходимо провести объемную техническую работу – собрать сведения о современных находках жуков, встречающихся в ископаемом состоянии, чтобы создать подробные карты ареалов.

Интересно, что в Европе и Северной Америке для определения температур используются далеко не все виды из списка ископаемых. Предпочтение отдается хищным жукам, отчего главную роль в MCR играют представители семейств Carabidae и Staphylinidae. Это ограничение вызвано тем, что фитофаги теоретически могут следовать за лесной растительностью, которая, согласно исследованиям Р. Купа, не всегда успевает за изменением климата.

В Сибири, где большинство фитофагов связано с открытыми травянистыми биотопами, основную роль при оценке палеотемператур играют именно они, прежде всего жуки семейств Curculionidae и Chrysomelidae [Алфимов и др., 2003]. Это методическое различие следует учитывать при сравнении списков, нередко в специализированных работах приводится только тот материал, на основании которого делаются выводы.

МЕТОДИКА ОТБОРА ОБРАЗЦОВ

Отбор образцов для макроэнтомологического анализа в районах развития вечной мерзлоты имеет свои особенности, которые необходимо учитывать, чтобы работа имела реальный научный результат. Недостаток информации о том, как получить полноценную



Рис. 2. Отбор образцов на макроэнтомологический анализ: 1 – расчистка разреза; 2 – отбор рыхлых отложений; 3 – отбор мерзлых отложений с помощью топора; 4 – промывка простым ситом в 1980-х гг.; 5 – образец после промывки в усовершенствованном сите; 6 – рабочее место у реки; 7 – рабочее место на карьере в жаркий день

пробу, препятствует широкому распространению метода, несмотря на его замечательные результаты в деле палеореконструкций.

Для хорошей реконструкции необходимо иметь в наличии ряд образцов из одного разреза и они должны содержать много фрагментов насекомых, желательно около сотни или более. Редко когда концентрация насе-

комых в породе настолько велика, что достаточное количество остатков удается выбрать из стандартного образца размером в один пробный мешочек. Такая порода хорошо заметна в разрезе, она переполнена хитином настолько, что насекомые видны невооруженным глазом и без промывки. Если их сразу не видно, то породу нужно про-

мывать, а исходный объем измеряется десятками литров. В процессе промывки становится понятно, есть ли в слое насекомые и насколько их много. Это, пожалуй, основная трудность полевой части метода (рис. 2).

Остальные требования к отбору проб стандартны для работ с рыхлыми отложениями: разрез необходимо очистить от перемещенной породы, сделать описание, разобраться в строении, только после этого наметить места для проб. Но требование большого объема усложняет задачу. Для того чтобы тестируемая порода оказалась более или менее одного возраста, лучше всего ее брать из небольшого вертикального интервала по простирианию слоя, поэтому расчистка разреза должна быть максимально широкой.

Необходимо принять меры для предупреждения загрязнения пробы современным материалом. Это стандартное требование для любого метода четвертичной палеонтологии, где современные и ископаемые организмы похожи. Так как насекомые активно передвигаются, в том числе зарываются в грунт, они имеют повышенный шанс случайно попасть в образец. Чтобы этого не произошло, стоит избегать сухой трещиноватой породы, даже если видно, что она переполнена ископаемыми фрагментами. В идеале, надо расчистить обнажение “до мерзлоты” и дать стенке немного оттаить. В такую, уже рыхлую, но все еще сырую и холодную землю, насекомые не заползают.

Далее образцы обогащаются на месте путем промывки. Мелкие минеральные частицы и тонкий растительный детрит уходят, остается крупный песок, гравий, веточки, корешки, семена и насекомые.

Конструкция инструмента для промывки может быть различной, в зависимости от ситуации. Если работа на разрезе предполагает частые перемещения со всем грузом, то желательно сделать облегченное сито. Например, обтянуть капроновой сеткой корзину из тонких металлических прутьев. Такое сито работает достаточно эффективно, но для длительного использования не годится.

Для массовой стационарной промывки лучше подходит более прочный и тяжелый инструмент. В нашей практике использовалась деревянная рама, размером примерно 50 × 40 см, с высотой стенки 10–15 см, с дном из метал-

лической сетки с ячейкой 0,4 мм. Оказались полезными некоторые дополнения и усовершенствования (ручки, ремни, боковые отверстия, затянутые сеткой). Наличие боковых отверстий особенно важно при промывке глинистой породы, когда дно быстро забивается и вода перестает поступать (см. рис. 2, 4–6).

Техника промывки предполагает, что вода поступает в сито снизу, через затянутое сеткой дно для предотвращения загрязнения образца современными членистоногими, поскольку промывать приходится в самых разных водоемах, от моря до лужи. Иногда проще заливать породу в ведре водой, размешивать палкой, и сливать взвесь на сито сверху. При таком способе можно добавить в воду моющее средство (стиральный порошок, шампуни), что уменьшает время промывки глинистой породы в десятки раз. Но вода должна быть чистой, например, ее предварительно фильтруют через еще более тонкое сито, чтобы избежать попадания современных насекомых и их фрагментов.

Оставшийся после промывки концентрат сушится и упаковывается. Сейчас в практике прижились пластиковые пакеты, но при работе в поле предпочтительно складывать промытую породу в традиционные матерчатые мешочки. При этом образец продолжает сохнуть (отчего вес еще более уменьшается), а современные насекомые в него не заползают. Желательно, чтобы перед отправкой груза пробы содержались максимально сухими, иначе ткань может заплесневеть.

ОБРАБОТКА ОБРАЗЦОВ В ЛАБОРАТОРИИ

В помещении, где современные насекомые не имеют возможности попасть в образец, пробы вынимают из мешочек и оставляют сушиться в любой подходящей емкости. Пока они еще слегка влажные, их полезно аккуратно размять руками, чтобы разбить комки. Образец должен стать рыхлым, готовым к просеиванию через систему почвенных сит. Традиционно выбираются сита с размером ячейки 5, 2, 1, 0,2 мм. Фракция крупнее 5 мм выбрасывается после беглого осмотра с целью обнаружения особо крупных надкрыльев (рис. 3, 4). Фракция от 5 до 2 мм внимательно просматривается невооруженным гла-

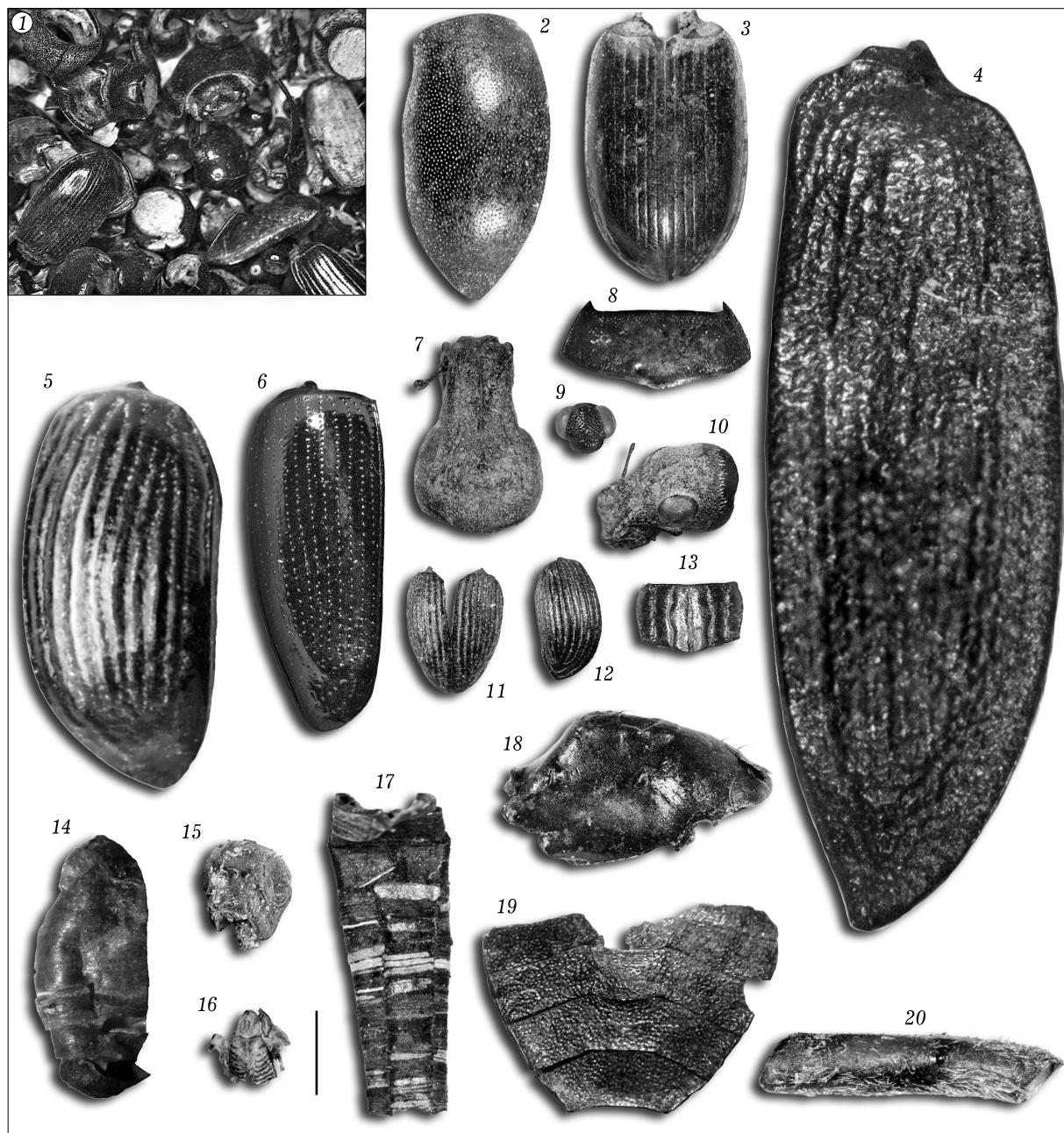


Рис. 3. Примеры ископаемых насекомых из разрезов северо-восточной Сибири.

1 – общий вид образца, 2–13 – жесткокрылые (Coleoptera): 2 – надкрылье пильольщика *Morychus viridis* Kuzm. et Korot. (Byrrhidae); 3 – соединенные надкрылья жужелицы *Pterostichus (Cryobius) brevicornis* (Kby.) (Carabidae); 4 – надкрылье жужелицы *Carabus kolymensis* Kryzh. et Bud. (Carabidae); 5 – надкрылье листоеда *Chrysolina subsulcata* Mnnh. (Chrysomelidae); 6 – надкрылье вертчаки *Gyrinus natator* L. (Gyrinidae); 7 – голова долгоносика *Stephanocleonus eruditus* Faust (Curculionidae); 8 – переднеспинка плавунца *Agabus moestus* (Curt.) (Dytiscidae); 9 – голова стафилиниды *Stenus sp.* (Staphylinidae); 10 – голова долгоносика *Sitona borealis* Kor. (Curculionidae); 11 – соединенные надкрылья долгоносика *Isochnus arcticus* Kor. (Curculionidae); 12 – надкрылье долгоносика *Pseudoprotapion astragali* Payk. (Brentidae); 13 – переднеспинка водолюба *Helophorus splendidus* Sahlb. (Hydrophilidae); 14 – псевдокуколка мясной мухи (Diptera, Sarcophagidae); 15 – голова мухи (Diptera, Brachycera); 16 – голова цикадки (Hemiptera, Cicadellidae); 17 – домик личинки ручейника (Trichoptera, Brachycentridae); 18 – грудь муравья *Camponotus herculeanus* L. (Hymenoptera, Formicidae); 19 – брюшко клопа (Hemiptera, Pentatomidae); 20 – нога паука (Arachnida, Araneae). Шкала 1 мм

зом под лампой, извлекаются крупные и средние остатки (см. рис. 3, 1). Мелкие фракции изучаются под бинокуляром (см. рис. 3, 9). Насекомые выбираются вручную, хотя существуют усовершенствованные методики с применением керосина [Бидашко, 1987; Elias, 1994]. Однако опыт показал, что в северных образцах содержатся насекомые слишком хорошей сохранности, они могут оказаться тяжелыми, массивными, забиваться породой, отчего не всплывают ни в керосине, ни даже в воде. В южных районах, где насекомые в породе становятся тонкими и хрупкими, метод флотации работает хорошо.

Хранение насекомых осуществляется в зависимости от сохранности материала и места размещения коллекции. Например, для зоологического музея фрагменты наклеивают на уголки и накалывают на энтомологические булавки, таким образом они вписываются в систему энтомологических коллекций. Однако в обычной практике это делать необязательно. Рабочие коллекции хранятся в пробирках, коробках или микропалеонтологических камерах. Хрупкие образцы держат в консервирующих жидкостях, образцы хорошей сохранности хранят сухими (см. рис. 3, 1).

Пока еще не созданы определители по четвертичным насекомым, а те, которые есть по современным насекомым, для нашего материала не подходят, так как в них рассматриваются такие признаки, как строение лапок, волосков или гениталий. Четвертичные насекомые обычно сохраняются в виде разрозненных фрагментов: головы, переднеспинки, надкрылья, сегменты груди или брюшка, редко ноги, причем нередко невозможно понять, к одному или разным экземплярам эти части тела относятся.

В идеале, определение четвертичных насекомых должно происходить путем сравнения с современными коллекциями, для чего нужно много времени проводить в крупных музеях, особенно когда район новый и фауна незнакомая. Постепенно у исследователя накапливается сравнительный ископаемый материал и набирается своя коллекция современных насекомых, а также база изображений. На северо-востоке Сибири четвертичная энтомофауна (особенно из криохронов) до-

статочно монотонна, видовой состав не слишком велик (порядка 200 видов), что позволяет исследователю не утонуть в бесконечном разнообразии насекомых. Некоторые примеры показаны на рис. 3.

Коллекция ископаемых насекомых северо-востока Сибири сейчас насчитывает сотни тысяч экземпляров. Появилась потребность в систематизации материала, для чего создана компьютерная база данных [Kuzmina, 2014]. Теперь легко найти ответ на вопрос – где и когда в геологической летописи появился тот или иной вид, являлся ли он редким или массовым. В ближайших планах стоит создание объединенной базы данных по Берингии. Первые шаги уже сделаны, в частности, опубликована статья с обзором местонахождений и сравнением энтомофаун [Кузьмина, Мэтьюз, 2012].

ПРОБЛЕМЫ И МЕТОДЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ИСКОПАЕМЫХ ЭНТОМОФАУН

Некоторые ключевые виды

Пилольщик *Morychus viridis*. Нередко образцы, взятые из лессовидных отложений верхнего плейстоцена, обладают интересной особенностью – при обилии насекомых почти все остатки принадлежат к одному виду. Этот вид, жук пилольщик *Morychus viridis* Kuzm. et Korot. (см. рис. 3, 2) занимает исключительное положение в плейстоценовых энтомофаунах. В 1970-х гг., когда образцы колымских ископаемых жуков первый раз попали в руки исследователей, обилие зеленоватых блестящих надкрыльев вызвало недоумение. Никто не знал, что это такое и как такие образцы интерпретировать.

Л. Н. Медведев, первым столкнувшись с подобными образцами, отнес остатки к редкому алтайскому виду пилольщиков рода *Chrysobyrhulus*, Дж. Мэтьюз определил их до рода *Morychus*, заметив, что на Юконе встречаются похожие остатки. С. В. Киселев нашел несколько современных жуков, очень похожих на ископаемых на Западной Чукотке. Они сидели на песчаном пляже местной реки. Значит ли это, что явный плейстоценовый доминант оказался прибрежным видом? Или жук являлся холодостойким эври-

топом, достигшим расцвета в условиях экстремального климата при отсутствии конкурентов, а ныне доживает свой век, укрывшись на Алтае?

Внимательное изучение морфологии жука и работа с музеинными коллекциями позволило сделать заключение, что плейстоценовый материал принадлежит не к редкому алтайскому виду, а к новому виду рода *Morychus* – *M. viridis* [Кузьмина, Коротяев, 1987]. Жук не относится к распространенным видам, в музеиных коллекциях обнаружились экземпляры всего из трех районов: дельты р. Лена, Западной Чукотки и Магаданской обл. Причем только найденные С. В. Киселевым на Западной Чукотке несколько жуков собраны на пляже, все остальные происходят из реликтовых степных участков далеко от воды.

Специальные работы, организованные Д. И. Берманом на площади реликтовых степей [Берман, Мордкович, 1979; Берман, 1990; Берман, Алфимов, 1998; Берман и др., 2001; Berman et al., 2011], позволили собрать тысячи экземпляров нового вида. Жук оказался строгим стенотопом, резким доминантом своего специфического сообщества, состоящего из ксерофильных осочковников и тонкой пленки мха. Такие сообщества образуются в особых условиях – при неглубоком снеговом покрове или его отсутствии, в континентальном климате. Осочковники с реликтовыми жуками-пиллюльщиками занимают вершины сопок, края террас и прочие элементы рельефа в тундре или северной тайге, где ветер сдувает снег. Подобные местообитания изолированы и не занимают большой площади в современной обстановке. Но в плейстоцене, судя по исключительному обилию *M. viridis* почти во всех образцах от дельты р. Лена до Чукотки, ксерофильные осочковники являлись обычным элементом ландшафтного покрова. Б. А. Юрцев дал ему особое название – криоксерофитная степь [Берман и др., 2001].

Долгоносик *Stephanocleonus eruditus*. Другими необычными членами плейстоценовых комплексов насекомых являются долгоносики рода *Stephanocleonus*, прежде всего *S. eruditus* Faust (см. рис. 3, 7). Если реликтовые пиллюльщики хоть редко, но встречаются в тех районах северо-востока, где их извлекают из разрезов, то долгоносики *Stephanocleonus*

в тундре или лесотундре не живут вообще. Самая северная область их современного распространения это реликтовые степи Центральной Якутии, а основной ареал находится на юге Сибири. Регулярное присутствие *Stephanocleonus* в плейстоценовых энтомофаунах позволяет сделать парадоксальное утверждение, что летняя температура во время криохронов на северо-востоке Сибири оказывалась выше, чем в современной тундре. Минимум, который выдерживает степной долгоносик, – это 12 °C среднениольской температуры при особо высокой прозрачности воздуха, разреженном растительном покрове и прочих факторах, которые обеспечивают прогрев почвы [Алфимов и др., 2003].

Долгоносик *Isochnus arcticus*. Еще один важный для палеореконструкций вид – долгоносик *Isochnus arcticus* Kor. (см. рис. 3, 11). Это арктический вид, толерантный к низким температурам и не требовательный к прогреву почвы. Личинка жука развивается в листьях карликовых арктических ив, но его ареал не совпадает с ареалом растения-хозяина. *I. arcticus* приурочен к крайне суровым местам, таким как о-в Врангеля или о-ва Канадского Арктического архипелага. В небольших количествах этот вид присутствует во многих плейстоценовых комплексах. В нескольких энтомофаунах он резко доминирует.

Впервые отмечена аномально высокая концентрация *I. arcticus* в разрезе Быковского полуострова около Тикси [Sher et al., 2005]. Пик арктических долгоносиков четко совпал со временем последнего ледникового максимума. Похожий пик в том же интервале наблюдался на разрезе Буор-Хая в дельте р. Лена [Wetterich et al., 2008]. Детальное опробование разреза на р. Майн, Чукотка, далеко отстоящего от двух предыдущих, тоже показало заметное увеличение доли *I. arcticus* в энтомофауне во время последнего оледенения (рис. 4, арктическая группа), хотя произошло это чуть раньше [Kuzmina et al., 2011]. Можно с уверенностью сказать, что долгоносик *I. arcticus* является хорошим индикатором серьезных похолоданий, и только недостаток образцов из соответствующих интервалов не позволил заметить этого раньше.

Общий состав ископаемых энтомофаун

Кроме нескольких ключевых видов, о которых речь шла выше, существует ряд других насекомых, важных для построения палеореконструкций. Прежде всего, это жесткокрылые жуки трех крупных семейств: Carabidae (жукачи), Curculionidae (долгоносики), Chrysomelidae (листоеды). Среди жужелиц особенно важную роль играют представители типичного тундрового подрода *Pterostichus* (*Cryobius*). В настоящее время они живут в тундре (некоторые доходят почти до арктических пустынь), а также в северной тайге, где занимают тундроподобные биотопы, такие как болота или берега водоемов. Жужелицы *Pterostichus* (*Cryobius*) spp. присутствуют практически во всех ископаемых энтомофаунах, образовавшихся как в криохронах, так и в термохронах. Это однозначно указывает, что климат на Северо-Востоке являлся достаточно холодным на протяжении всего четвертичного периода. Ни в один из межледниковых циклов здесь не наблюдалось реальное потепление, с появлением, допустим, широколиственных лесов.

Другая характерная жужелица, *Curtonotus alpinus* (Payk.) также заметна и в криохronах, и в термохронах, тогда как в современной обстановке практически не выходит за пределы тундровой зоны. Хотя семейство Carabidae состоит в основном из хищников, *C. alpinus* относится к фитофагам и питается злаками. Не удивительно, что она так обильна в плейстоценовых травянистых сообществах.

Среди листоедов и долгоносиков преобладают виды, характерные для сухих травянистых биотопов. В современных тундрах их обилие и разнообразие намного ниже, чем в ископаемых фаунах. Некоторые виды сейчас в тундре уже не живут, другие обитают только на реликтовых степных участках, многие виды стали редкими. Исключением являются только связанные с ивами долгоносики рода *Lepyrus* и несколько тундровых листоедов рода *Chrysolina*, их роль в современных и ископаемых энтомофаунах примерно одинакова.

Кроме жуков макроэнтомологический анализ имеет дело с представителями других

отрядов. Например, большой вклад в дело реконструкций природных обстановок прошлого вносят муравьи (см. рис. 3, 18). Как правило, они попадаются в интерглациальных фаунах, и иногда в больших количествах. Муравьи обычно связаны с лесными экосистемами. Их заметное участие в ископаемых энтомофаунах однозначно указывает на таежные условия. Вместе с муравьями мы отмечаем жуков-кошедов и прочих насекомых, непосредственно связанных с древесной растительностью, теплолюбивых жужелиц, распространение которых связано с лесной зоной.

Разделение на экологические группы

Для удобства интерпретации ископаемых комплексов насекомых, применяется такое понятие, как экологическая группа. Еще пионеры метода [Киселев, 1981; Matthews, 1983] пытались разделить ископаемую энтомофауну на экологические группы и использовать эту классификацию для сравнения разных комплексов. Автором система доработана, упорядочена и унифицирована [Sher, Kuzmina, 2007; Kuzmina, 2015a].

Экологическая группа является условной категорией, в которую объединяются виды со сходными требованиями к природной обстановке. Название группы (степные, луго-степные, кустарниковые и так далее, см. рис. 4), в какой-то мере отражает природную обстановку, индикатором которой являются входящие в нее виды насекомых. Но корреляция не является однозначной. Любая система в живой природе в некоторой степени условна, а данная в особенности, так как она создавалась как инструмент для палеореконструкций. Например, кустарниковые насекомые включают такие виды, обитающие на кустарниках, как долгоносики родов *Lepyrus* или *Dorytomus*. Но сюда не входят обитающие на арктических ивах долгоносики *Isochnus arcticus*, которые вместе с некоторыми листоедами образуют арктическую группу. В этом и состоит условность, создающая удобство для реконструкций. Если по формальным признакам *I. arcticus* включить в кустарниковую группу, пики похолоданий на

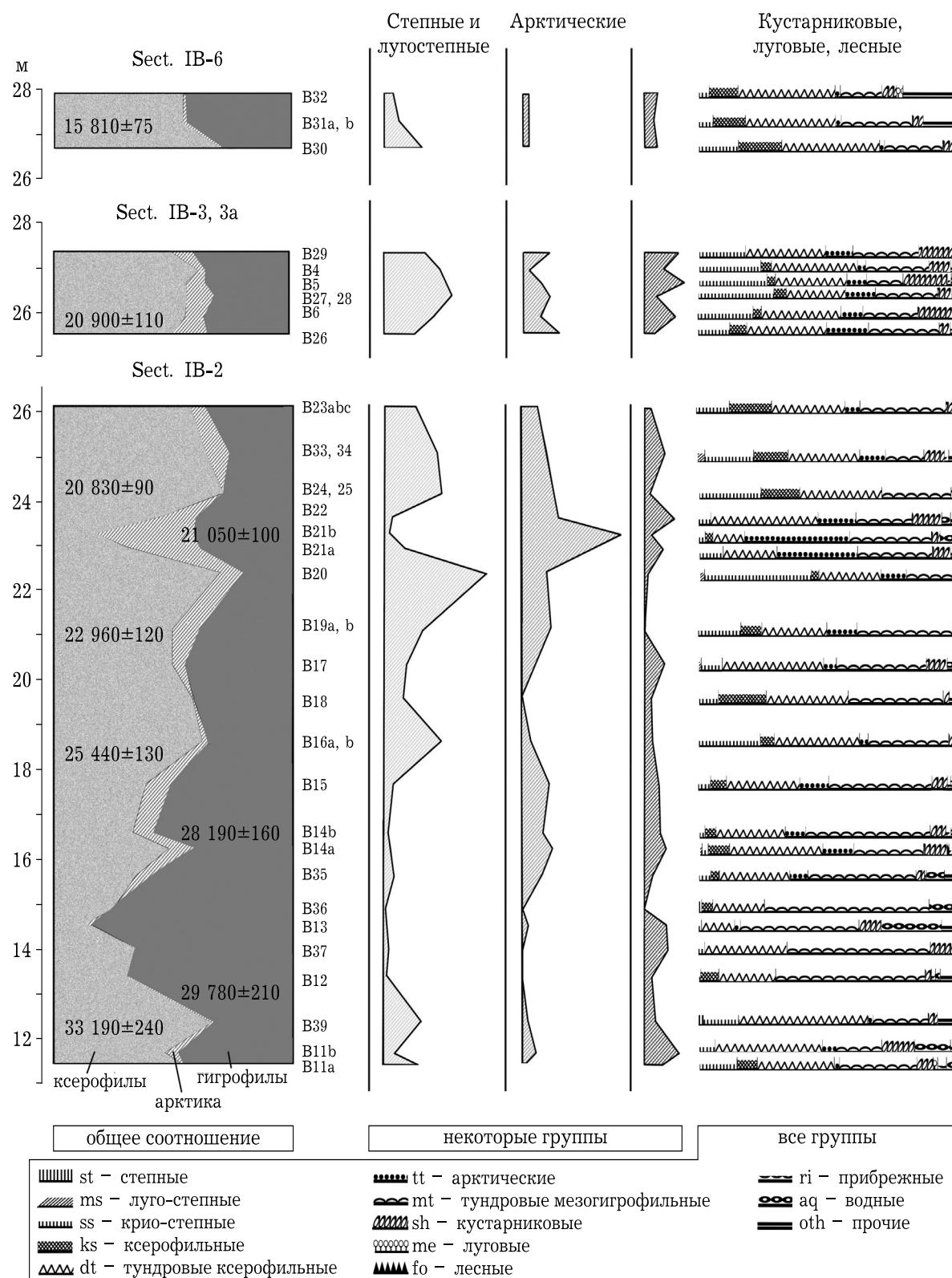


Рис. 4. Пример последовательности энтомофауны позднего плейстоцена из разреза Ледовый Обрыв на р. Майн. Диаграмма построена с применением экологических групп и позволяет выявить изменения природной обстановки. Возраст указан в радиоуглеродных датировках

Различия в комплексах ископаемых насекомых

графиках будут пропущены. Здесь на первом месте оказывается не кормовое растение (тем более, что ареал долгоносика значительно уже, чем у ив, на которых он питается), а способность вида выживать в исключительно суровых условиях.

Экологические группы позволяют сравнивать комплексы насекомых и делать это, по возможности, наглядно. Так, в публикациях появились графики (см. рис. 4), сходные со спорово-пыльцевыми диаграммами. Математический аппарат применяется самый простой. Количество особей каждой группы складывается, после чего вычисляется процент от общего количества особей в комплексе. Число особей (MNI – minimal number of individuals) не равно числу остатков, так как скелет насекомого распадается на части. Минимальное их количество высчитывается при допущении, что все те части скелета, которые теоретически могли принадлежать одному насекомому, ему принадлежали. В реальности особей могло существовать больше. Примерно также оценивается реальное число позвоночных животных на основании находок отдельных костей.

На графике обычно в начале помещается колонка с соотношением экологических группировок по принципу ксерофилы – гигрофилы. В ксерофилы объединяются следующие группировки: степные, луго-степные, криостепные, интразональные и тундровые. Во вторую группу попадают все остальные группировки, кроме арктической. Этую группу невозможно отнести ни к гигрофильному, ни к ксерофильному ряду, поэтому приходится рассматривать ее отдельно.

Таким образом, дается представление о принципиальном характере смены травянистых сообществ – тундроподобных (гигрофильных) или тундростепных (ксерофильных). На других графиках показывается изменение отдельных групп, важных именно для этого разреза. Например, в разрезе Ледовый Обрыв на Чукотке, который иллюстрирует рис. 4, лесных насекомых практически нет, поэтому специальная кривая по ним не построена. В тех разрезах, где лесная группа хорошо представлена, она обязательно показана. В конце диаграммы приводится исходный материал – график соотношения всех экологических групп.

Большая часть изученных на северо-востоке Сибири комплексов насекомых плейстоцена принадлежит к криохронам [Kuzmina, 2015a]. Эти комплексы указывают на существование преимущественно безлесных ландшафтов, относящихся к разным типам тундростепей [Кузьмина, Пономаренко, 2001]. Комплекс может являться богатым по числу особей, но с ограниченным числом видов. Между собой энтомофауны криохронов очень схожи, видовой состав практически одинаков, а отличия заключаются только в процентном соотношении разных экологических группировок.

Во время термохронов комплексы насекомых заметно меняют характер. Энтомофауны становятся более богатыми, существенно вырастает видовое разнообразие и исчезает резкое доминирование какого-либо вида [Kuzmina, Sher, 2006]. Начинают попадаться виды, с которыми раньше не приходилось сталкиваться, каждый новый образец отличается по видовому составу от предыдущего.

Энтомофауны показывают, что во время термохронов плейстоцена природная обстановка отличалась от современной. На основании этого можно сделать заключение, что ранее существовал более теплый климат, чем сейчас, например, во время последнего межледникова [Kuzmina, 2015b], но главное отличие заключается не в этом, а в неизменном присутствии элементов тундростепного сообщества. Они исчезают из палеонтологической летописи только в середине голоцене [Kuzmina, Sher, 2006]. Таким образом, в ландшафтном покрове сохранялась некоторая преемственность, позволяющая травянистым сообществам с богатым комплексом плейстоценовых млекопитающих, быстро восстанавливаться при очередном похолодании.

ОБЛАСТИ ПРИМЕНЕНИЯ МАКРОЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Основной областью применения метода является создание реконструкций природной обстановки и климата прошлого. По этому признаку он является одним из инструмен-

тов климатостратиграфии, а насекомые нашли место в стратиграфическом справочнике [Киселев, 1982]. Кроме чисто прикладных задач, реконструкции, выполненные по насекомым, играют важную роль в понимании природы вымерших безаналоговых сообществ. Насекомые, после млекопитающих, послужили вторым веским доводом в пользу тундростепной теории [Matthews, 1979, 1982; Киселев, 1981; Шер, 1982; Sher, 1997; Кузьмина, Пономаренко, 2001; Kuzmina, 2015a].

Результаты макроэнтомологического анализа четвертичных отложений постепенно начинают входить в практику работ по современной биогеографии. Только при учете ископаемого материала создается реальная картина становления современной энтомофауны. Такие публикации уже появились, они посвящены как истории всего комплекса насекомых [Зиновьев и др., 1996, 2001; Зиновьев, 1997; Zinov'yev, 2014], так и истории отдельных видов [Кузьмина, Перковский, 2001; Цепелев и др., 2013; Чернышев и др., 2013; Борисова и др., 2014; Зиновьев и др., 2014; Legalov et al., 2016].

Низкая скорость эволюционных изменений насекомых позволяет использовать метод для палеореконструкций, но делает его малопригодным для биостратиграфии четвертичного периода. Тем не менее морфологические изменения иногда удается уловить. Пока подобных работ мало [Matthews, 1974a, 1976; Гилев и др., 2010], но потенциальное их значение для понимания механизмов эволюции весьма велико.

Насекомые изучаются в некоторых смежных с энтомологией областях. Например, среди прочего материала, они собираются при проведении археологических раскопок. Во всем мире археологическая энтомология занимает достойное место [Elias, 1994; Pringle, 2010]. В Сибири данное направление пока еще не слишком развито. Исключением являются работы на Янской стоянке, где специально собирались насекомые [Питулько и др., 2007, 2013; Зиновьев и др., 2015] и в Горново на Урале [Danukalova et al., 2016]. Отдельные исследования посвящены совсем недавней истории, например, изучение остатков насекомых со стоянки Баренца на Новой Земле [Hakbijl, De Groot, 1997].

Другая смежная область, где находит применение макроэнтомологический анализ, – изучение уникальных захоронений крупных млекопитающих, в том числе трупов, шерсти и навоза. В этой области Сибирь лидирует в мире, причем уже достаточно давно [Грунин, 1973; Медведев, Воронова, 1977; Киселев и др., 1982; Borodin et al., 2001; Zinov'yev, 2011; Кириллова и др., 2015; Kirillova et al., 2016].

Кроме того, насекомые найдены в таком необычном месте, как норы ископаемых сурчиков, ставших объектами специального изучения относительно недавно, как в Сибири, где они описаны лишь из единичных разрезов [Губин и др., 2003; Zanina et al., 2011], так и на Юконе, где их распространение достаточно широко [Zazula et al., 2005, 2007, 2011]. Норы интересны не только как необычный палеонтологический объект, но и как источник материала уникальной сохранности. Именно в них обнаружены плейстоценовые семена, которые удалось прорастить и довести до цветения [Yashina et al., 2012].

Желательно получить ископаемую ДНК насекомых, но материал метода (хитин) не совсем подходит для подобных исследований, а остатки мягких тканей встречаются редко. С другой стороны, насекомые очень обильны в экосистемах, и их ДНК имеет неплохой шанс сохраниться в мерзлой породе. Для этой цели на Чукотке в 2004 г. отбирались образцы [Kuzmina et al., 2011], но результаты пока не получены. Здесь наиболее перспективным источником могут послужить норы сурчиков, так как в них сохранность наиболее хорошая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Макроэнтомологический анализ демонстрирует хорошие результаты при проведении реконструкций природных обстановок прошлого, но малая численность специалистов и недостаточная информация о методе препятствуют его более широкому применению.

Изученность ископаемых энтомофаун Сибири неравномерна (см. рис. 1), остаются еще обширные белые пятна в Центральной Якутии, на Таймыре, юге Сибири. Многие разрезы в традиционных районах (северо-восток Сибири) нуждаются в более детальном опро-

бовании, чтобы уловить кратковременные климатические изменения.

Метод имеет большой потенциал и новые направления для развития. Насекомые могут принести дополнительную информацию для археологов (что в Сибири пока еще мало практикуется), зоогеографов и специалистов по эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Алфимов А. В., Берман Д. И., Шер А. В. Тундростепные группировки насекомых и реконструкция климата позднего плейстоцена низовий Колымы // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 281–300.
- Берман Д. И. Современные местообитания жука-пилольщика *Morychus viridis* (Coleoptera, Byrrhidae) и реконструкция природной среды плейстоцена Северо-Востока СССР // ДАН СССР. 1990. Т. 310, № 4. С. 1021–1023.
- Берман Д. И., Алфимов А. В. Реконструкция климатов позднего плейстоцена азиатской и центральной Берингии по энтомологическим данным // Вестн. ДВО РАН. 1998. № 1. С. 27–34.
- Берман Д. И., Алфимов А. В., Мажитова Г. Г., Гришкан И. Б., Юрцев Б. А. Холодные степи северо-восточной Азии. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2001. 183 с.
- Берман Д. И., Мордкович В. Г. Энтомологические особенности приполярных степей Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 1. С. 39–45.
- Бидашко Ф. Г. Комплексная методика сбора остатков насекомых с использованием флотации керосином и некоторые рекомендации по подготовке остатков насекомых к определению // Зоол. журн. 1987. Т. 66, № 7. С. 1086–1089.
- Борисова Е. В., Дудко Р. Ю., Гурина А. А., Зиновьев Е. В., Цепелев К. А., Легалов А. А. Первые находки *Tychius alexii* (Коротяев, 1991) (Coleoptera, Curculionidae) в современной и плейстоценовой фаунах Сибири // Евразият. энтомол. журн. 2014. № 13 (2). С. 163–164.
- Гилев А. В., Зиновьев Е. В., Васильев А. Г. Анализ изменений морфологии головной капсулы муравьев *Formica lemani* Bondroit, 1917 в Западной Сибири за последнюю тысячу лет методами геометрической морфометрии // Сиб. экол. журн. 2010. № 5. С. 739–744.
- Грунин К. Я. Первая находка личинок желудочного овода мамонта *Cobboldia (Mamontia, subgen. n.) rusanovi* sp. n. (Diptera, Gasterophilidae) // Энтомол. обозр. 1973. Т. 52, № 1. С. 228–233.
- Грушевский И. И., Медведев Л. Н. Предварительные данные применения колеоптерологического анализа для изучения континентальных отложений Северной Якутии // Сб. ст. по палеонтологии и биостратиграфии. НИИГА, 1962. Вып. 28. С. 38–42.
- Губин С. В., Занина О. Г., Максимович С. В., Кузьмина С. А., Зажигин В. С. Реконструкция условий формирования отложений ледового комплекса по результатам изучения позднеплейстоценовых нор грызунов // Криосфера Земли. 2003. № 3. С. 13–22.
- Ерохин Н. Г., Зиновьев Е. В. Позднеплейстоценовые комплексы ископаемых насекомых из местонахождений Среднего и Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск, 1991. С. 18–22.
- Зиновьев Е. В. Жесткокрылые местонахождения протока Мега // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 119–122.
- Зиновьев Е. В. Четвертичные энтомофауны центра Западно-Сибирской равнины // Четвертичный период: методы исследований, стратиграфия и экология: 7-е Всесоюз. совещ.: тез. докл. Таллин, 1990. Т. 2. С. 18–19.
- Зиновьев Е. В. Изменение видового разнообразия насекомых в связи с динамикой климата Южного Ямала в голоцене // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне: мат-лы конф. Екатеринбург, 1997. С. 83–90.
- Зиновьев Е. В., Гилев А. В., Хантемиров Р. М. Изменения энтомофаун Южного Ямала в связи с динамикой северной границы леса в голоцене // Энтомол. обозр. 2001. Т. 80, № 4. С. 843–851.
- Зиновьев Е. В., Ерохин Н. Г., Ломакин Д. Е. К изучению истории формирования современной энтомофауны полуострова Ямал // Проблемы общей и прикладной экологии: мат-лы молодежн. конф. Екатеринбург, 1996. С. 61–69.
- Зиновьев Е. В., Изварин Е. П., Иванов А. В., Улитко А. И. Нахodka остатков навозника *Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Geotrupidae) в позднеплейстоценовых орнитогенных захоронениях на Среднем Урале (Кунгурско-Красноуфимская лесостепь) // Евразият. энтомол. журн. 2014. Т. 13, № 1. С. 11–14.
- Зиновьев Е. В., Павлова Е. Ю., Питулько В. В. Граница плейстоцена и голоцена западной части Яно-Индигирской низменности по энтомологическим данным (на примере Янской стоянки) // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: мат-лы IX Всерос. совещ. по изучению четвертичного периода (г. Иркутск, 15–20 сентября 2015 г.). Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2015. С. 170–173.
- Кириллова И. В., Шидловский Ф. К., Котов А. А., Фадеева Е. О., Чернова О. Ф., Жаров А. А., Лаптева Е. Г., Зиновьев Е. В., Трофимова С. С., Занина О. Г. Ископаемая шерсть как новый источник данных о ледниковой биоте // ДАН. 2015. Т. 460, № 5. С. 1–4.
- Киселев С. В. Позднеплейстоценовые жесткокрылые Западного Урала // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 70–73.
- Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые северо-востока Сибири. М.: Наука, 1981. 116 с.
- Киселев С. В. Насекомые // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982. Полутом 1. С. 241–245.
- Киселев С. В. Палеоэнтомологический анализ // Руководство по изучению новейших отложений / учеб. пособие. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. С. 190–194.
- Киселев С. В., Друк А. Я., Криволуцкий Д. А. О фауне жуков и панцирных клещей из захоронений ма-

- МОНТОВ // Юрийский мамонт. М.: Наука, 1982. С. 44–53.
- Кузьмина С. А. Позднекайнозойские насекомые бассейна р. Алазеи (Колымская низменность) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1989. Т. 64. № 4. С. 42–55.
- Кузьмина С. А., Перковский Е. Э. Среда обитания *Cholevinus sibiricus* (Coleoptera, Leiodidae) в плеистоцене // Вестн. зоол. 2001. № 3. С. 31–38.
- Кузьмина С. А., Коротяев Б. А. Новый вид жуков-пильщиков рода *Morychus* Er. (Coleoptera, Byrrhidae) с Северо-Востока СССР // Энтомол. обзор. 1987. Т. 66, № 2. С. 342–344.
- Кузьмина С. А., Мэтьюз Д. В. Позднекайнозойские насекомые Берингии // Евразиат. энтомол. журн. 2012. Т. 11, прил. 1. С. 59–97.
- Кузьмина С. А., Пономаренко А. Г. Палеоэнтомологические данные об условиях обитания мамонтов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 279–286.
- Медведев Л. Н., Воронова Н. Н. Колеоптерологический анализ геологических разрезов мамонтовых кладбищ в северной Якутии // Мамонтовая фауна Русской равнины и Восточной Сибири. Л.: Наука, 1977. С. 72–77.
- Питулько В. В., Павлова Е. Ю., Кузьмина С. А., Никольский П. А., Басилян А. Э., Тумской В. Е., Анисимов М. А. Природно-климатические изменения на Яно-Индигирской низменности в конце каргинского времени и условия обитания людей верхнего палеолита на севере Восточной Сибири // Докл. РАН. Сер. географ. 2007. Т. 417, № 1. С. 103–108.
- Питулько В. В., Павлова Е. Ю., Кузьмина С. А., Никольский П. А., Басилян А. Э., Анисимов М. А. Ландшафтно-климатические изменения в районе Янской палеолитической стоянки в позднем неоплейстоцене – голоцене на западной части Яно-Индигирской низменности // Вестн. СВНЦ СО РАН. 2013. № 1. С. 16–29.
- Цепелев К. А., Зиновьев Е. В., Дудко Р. Ю., Чернышев С. Э., Легалов А. А. Мертвоеды (Coleoptera, Silphidae) позднего дриаса на реке Чик (верхний плеистоцен Сибири) // Евразиат. энтомол. журн. 2013. Т. 12, № 1. С. 27–34.
- Чернышев С. Э., Цепелев К. А., Дудко Р. Ю., Зиновьев Е. В., Легалов А. А. Жуки пильщики (Coleoptera, Byrrhidae) позднего плеистоцена в местонахождениях юга Западно-Сибирской равнины // Там же. № 2. С. 109–119.
- Шер А. В. История тундростепных биоценозов северо-восточной Азии // XI Конгресс ИНКВА, Москва, авг. 1982: тез. докл. М., 1982. Т. 1. С. 296–297.
- Angus R. B. Evolutionary stability since the Pleistocene illustrated by reproductive compatibility between Swedish and Spanish *Helophorus lapponicus homson* (Coleoptera, Hydrophilidae) // Biol. Journ. Linn. Soc. 1983. N 19. P. 17–25.
- Atkinson T. C., Briffa K. R., Coope G. R. Seasonal temperature in Britain during the past 22 000 years, reconstructed using beetle remains // Nature. 1987. N 325. P. 587–592.
- Berman D., Alfimov A., Kuzmina S. Invertebrates of the relict steppe ecosystems of Beringia, and the reconstruction of Pleistocene landscapes // Quaternary Sci. Rev. 2011. Vol. 30, N 17–18. P. 2200–2219.
- Borodin A. V., Strukova T. V., Trofimova S. S., Zinoviev E. V. Reconstruction of mammoth environments at different stages of the Pleistocene in the West-Siberian Plain // The World of Elephants: Proc. of the 1st Int. Congr. Rome, 2001. Rome, 2001. P. 267–271.
- Coope G. R. A Late Pleistocene insect fauna from Chelford, Cheshire // Proc. Roy. Soc. London, B. 1959. Vol. 151. P. 70–86.
- Coope G. R. On the study of glacial and interglacial insect faunas // Proc. Linnean Soc. London. 1961. Vol. 172. P. 62–65.
- Coope G. R. Constancy of insect species versus inconstancy of Quaternary environments. Diversity of Insect Faunas // Symp. Roy. Entomol. Soc. London, 9. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1978. P. 176–187.
- Coope G. R. Late Cenozoic fossil Coleoptera; evolution, biogeography and ecology // A. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 247–267.
- Coope G. R. Episodes of local extinction of insect species during the Quaternary as indicators of climatic changes // The Quaternary in Britain. Oxford: Pergamon Press, 1981. P. 216–221.
- Coope G. R. The response of Late Quaternary insect communities to sudden climatic changes // Organisation of communities. Past and Present. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1987. P. 421–438.
- Coope G. R. Several million years of stability among insect species because of, or in spite of, Ice Age climatic instability? Published online 14 January 2004.
- Coope G. R., Shotton F. W., Strachan I. A. Late Pleistocene fauna and flora from Upton Warren, Worcestershire // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1961. Vol. B 244. P. 379–421.
- Coope G. R., Morgan A., Osborne P. J. Fossil Coleoptera as indicators of climatic fluctuations during the Last Glaciation in Britain // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1971. Vol. 10. P. 87–101.
- Danukalova G., Kurmanov R., Yakovlev A., Osipova E., Zinov'yev E., Arslanov K. Palaeoenvironment of the Middle and Upper Neopleistocene at the Gornovo Upper Palaeolithic site (Southern Ural foreland, Russia) // Quaternary Int. 2016. Vol. 420C. P. 24–46.
- Elias S. A. Quaternary Insects and Their Environments. Washington: Smithsonian Institution Press, 1994.
- Fikáček M., Prokin A., Angus R. B. A long-living species of the hydrophiloid beetles: *Helophorus sibiricus* from the early Miocene deposits of Kartashevo (Siberia, Russia) // ZooKeys. 2011. Vol. 130. P. 239–254.
- Hakbijl T., De Groot M. Insect Remains from Willem Barents' 1596 Arctic Exploration preserved in "Het Behouden Huys", Novaya Zemlya – with notes on the medicinal use of Cantharides. Studies in Quaternary Entomology – An Inordinate Fondness for Insects / eds. A. C. Ashworth, P. C. Buckland, J. P. Sadler // Quaternary Proc. 1997. Vol. 5. P. 129–134.
- Hayashi M., Sota T. Quaternary donaciine beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in Japan: Colonization and divergence patterns inferred from fossil and molecular data // Quaternary Int. 2014. Vol. 341. P. 255–266.
- Hopkins D. M., Matthews J. V., Wolfe J. A., Silberman M. L. A Pliocene flora and insect fauna from the Bering Strait region // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1971. Vol. 9. P. 211–231.

- Kirillova I. V., van der Plicht J., Gubin S. V., Zanina O. G., Chernova O. F., Lapteva E. G., Trofimova S. S., Zinov'yev E. V., Zharov A. A., Fadeeva E. O., van Kolfschoten T., Shidlovskiy F. K., Kotov A. A. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions // *Boreas*. 2016. Vol. 45. P. 455–469.
- Kiselev S. V., Nazarov V. I. Late Cenozoic Insects of Northern Eurasia // Ltd., Paleontological Journal Supplement. Vol. 43, N 7. Moscow: Pleiades Publishing, 2009. P. 723–850.
- Kuzmina S. New approach to the Quaternary studies: QINSIB – the database of Siberian fossil insects // *Quaternary Int.* 2014. Vol. 18, N 341. P. 283–293.
- Kuzmina S. A. Quaternary Insects and Environment of the Northeastern Asia // Ltd., Paleontological Journal Supplement. Vol. 49, N 7. Moscow: Pleiades Publishing, 2015a. P. 1–189.
- Kuzmina S. Insect faunal response to environmental changes during the last interglacial in Western Beringia // *Quaternary Int.* 2015b. N 379. P. 106–117.
- Kuzmina S., Sher A. Some features of the Holocene insect faunas of northeastern Siberia // *Quaternary Sci. Rev.* 2006. Vol. 25, N 15–16, P. 1790–1820.
- Kuzmina S., Sher A., Edwards M., Haile J., Yan E., Kotov A., Willerslev E. The Late Pleistocene environment of the eastern West Beringia based on the principal section at the Main River, Chukotka // *Ibid.* 2011. Vol. 30. P. 17–18.
- Legalov A. A., Dudko R. Yu., Zinov'yev E. V. Sub-fossil weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the central part of West Siberia provide evidence of range expansion during the last glaciations // *Quaternary Int.* 2016. Vol. 420. P. 233–241.
- Matthews J. V. Jr. Fossil insects from the Early Pleistocene Olyor suite (Chukochya River Kolymian lowland, USSR) // Geological Survey of Canada, Papers. 1974a. Vol. 74–1A. P. 207–211.
- Matthews J. V. Jr. Quaternary environments at Cape Deceit (Seward Peninsula, Alaska): Evolution of a tundra ecosystem // *Geol. Soc. Am. Bull.* 1974b. Vol. 85. P. 1353–1384.
- Matthews J. V. Jr. Evolution of the subgenus *Cyphelophorus* (Genus *Helophorus*, Hydrophilidae): description of two new fossil species and discussion of *Helophorus tuberculatus* Gyll. // *Can. J. Zool.* 1976. Vol. 54. P. 653–673.
- Matthews J. V. Jr. Beringia during the Late Pleistocene: arctic-steppe or discontinuous herb-tundra? A review of the paleontological evidence // *Paleoecology of the arctic-steppe mammoth biome*; 8–17 June 1979. Preprint, N 81. Geol. Surv. Canada. 1979. 60 p.
- Matthews J. V. Jr. East Beringia during Late Wisconsin time: Arctic steppe or fell-field? A review of the biotic evidence // *Paleoecology of Beringia*. N.Y.: Academic Press, 1982. P. 127–150.
- Matthews J. V. Jr. A method for comparison of northern fossil insect assemblage // *Géographie Physique et Quaternaire*. 1983. Vol. 37, N 3. P. 297–306.
- Nazarova L., Self A., Brooks S. J., van Hardenbroek M., Herzschuh U., Diekmann B. Northern Russian chironomid-based modern summer temperature data set and inference models // *Global and Planetary Change*. 2015. N 134. P. 10–25.
- Pringle H. Using old insects to sleuth out new clues to ancient cultures // *Science*. 2010. Vol. 330. P. 752.
- Sher A. V. Beringida: Land, sea, and the evolution of cryoxeric environments and faunas // Beringian Paleoenvironments Workshop. Program and abstracts, Florissant, Colorado, 20–23, September 1997. P. 145–148.
- Sher A., Kuzmina S. Beetle records: Late Pleistocene of Northern Asia // *Encyclopedia of Quaternary Science* / ed S. Elias. Elsevier, 2007. Vol. 1. P. 246–267.
- Sher A. V., Kuzmina S. A., Kuznetsova T. V., Sulerzhitsky L. D. New insights into the Weichselian environment and climate of the Eastern-Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals // *Quaternary Sci. Rev.* 2005. Vol. 24. P. 533–569.
- Sher A., Alfimov A., Berman D., Kuzmina S. Attempted reconstruction of seasonal temperature for the Late Pleistocene Arctic Lowlands of north-eastern Siberia based on fossil insects // Sixth Queen Workshop, Spiez, Switzerland, 24–28, May 2002. Workshop Abstracts. 2002. P. 50–51.
- Wetterich S., Kuzmina S., Andreev A. A., Kienast F., Meyer H., Schirmeister L., Kuznetsova T., Sieralta M. Palaeoenvironmental dynamics inferred from late Quaternary permafrost deposits on Kurungnakh Island, Lena Delta, Northeast Siberia, Russia // *Quaternary Sci. Rev.* 2008. Vol. 27, N 15–16. P. 1523–1540.
- Yashina S., Gubin S., Maksimovich S., Yashina A., Gakhova E., Gilichinsky D. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2012. Vol. 109. P. 4008–4013.
- Zanina O. G., Gubin S. V., Kuzmina S. A., Maximovich S. V., Lopatina D. A. Late-Pleistocene (MIS 3–2) palaeoenvironments as recorded by sediments, paleosols, and ground-squirrel nests at Duvanny Yar, Kolyma lowland, northeast Siberia // *Quaternary Sci. Rev.* 2011. Vol. 30 (17). P. 2107–2123.
- Zazula G. D., Froese D. G., Westgate J. A., LaFarge C. A., Mathewes R. W. Paleoecology of Beringian “packrat” middens from central Yukon Territory // *Quaternary Res.* 2005. Vol. 63. P. 189–198.
- Zazula G. D., Froese D. G., Elias S. A., Kuzmina S., Mathewes R. W. Arctic ground squirrels of the mammoth-steppe: paleoecology of Late Pleistocene middens (~24 000–29 450 ^{14}C yr BP), Yukon Territory, Canada // *Quaternary Sci. Rev.* 2007. Vol. 26. P. 979–1003.
- Zazula G. D., Froese D. G., Elias S. A., Kuzmina S., Mathewes R. W. Early Wisconsinan (MIS 4) Arctic ground squirrel middens and a squirrel-eye-view of the mammoth-steppe // *Ibid.* 2011. Vol. 30, N 17–18. P. 2220–2237.
- Zinov'yev E. V. Sub-fossil beetle assemblages associated with the “mammoth fauna” in the Late Pleistocene localities of the Ural Mountains and West Siberia // *ZooKeys*. Sofia; Moscow: Pensoft Publishers, 2011. Vol. 100. P. 149–169.
- Zinov'yev E. V. Disjunctive areas of insects as a reflection of environmental peculiarities of Northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene // *Quaternary of Urals: Global trends and Pan-European Quaternary records: International conference INQUA-SEQS, 2014 (Ekaterinburg, Russia, September 10–16, 2014)*. Ekaterinburg. 2014. P. 186–187.

Zinovyev E. V., Dudko R. Y., Gurina A. A., Prokin A. A.,
Mikhailov Y. E., Tsepelev K. A., Tshernyshev S. E.,
Kostyunin A. A., Kireev M. S., Legalov A. A. First

records of sub-fossil insects from Quaternary deposits
in the southeastern part of West Siberia, Russia //
Quaternary Int. 2016. Vol. 420. P. 221–232.

Macro-Entomological Analysis: Methods, Opportunities and Examples of Paleoenvironmental Reconstructions of Quaternary in the Northern-Eastern Siberia

S. A. KUZMINA^{1,2}

¹ *International Ice Age Paleontology Consulting
Edmonton, Alberta*

² *Ice Age Museum
Moscow, All-Russian Exhibition Centre, hall 71
E-mail: svkuz@yandex.ru*

The macro-entomological method deals mostly with terrestrial species of insects that have hard exoskeleton (Coleoptera, some Hymenoptera and Homoptera, and sometimes other Orders). The method shows great potential in paleoenvironmental and paleoclimatic reconstructions of Quaternary in the world and in Siberia in particular. However the review of scientific publications shows that the fossil insects from Siberia are studied unevenly in different regions. The most studied sites are located in the north and in the middle parts of Western Siberia and in the northern-east of Eastern Siberia. The rest of Siberia is still almost unstudied. The main purpose of this paper is to present the macro-entomological method (sampling, laboratory treatment, applications) to a wide community of researches. In many cases insects enable more accurate paleoreconstructions than traditional paleobotanical methods. The macro-entomological method is especially effective in recognition of differences in superficially monotonous grassland communities which are typical for cold periods of Pleistocene.

Key words: insects, Coleoptera, Pleistocene, Holocene, climate and environment reconstructions.