На правах рукописи

Зиновьев Евгений Витальевич

ФАУНЫ НАСЕКОМЫХ УРАЛА И ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ В ЧЕТВЕРТИЧНОМ ПЕРИОДЕ

03.02.04 – зоология

03.02.08 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Екатеринбург

2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных УрО РАН

Научный консультант: доктор биологических наук, доцент
Бородин Александр Васильевич

Официальные оппоненты: **Катаев Борис Михайлович,** доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Зоологический институт Российской академии наук», ведущий научный сотрудник Зоологического музея

Дедюхин Сергей Викторович, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное учреждение высшего образования «Удмуртский государственный университет», профессор кафедры ботаники, зоологии и биоэкологии

Филиппов Борис Юрьевич, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное автономное научное учреждение «Центр социологических исследований», временно исполняющий обязанности директора

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Защита состоится «22» декабря 2020 года в 11-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, www.ipae.uran.ru

Автореферат разослан «…» _____2020

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В настоящее время все более актуальными становятся работы по изучению истории формирования современной биоты, определению ее исторических корней. Для реконструкции изменений животного и растительного мира используется целый спектр методов, среди которых ведущую роль имеет анализ палеонтологического материала, позволяющий напрямую выявлять этапы становления современных фаун и флор. Особое место в этих исследованиях занимает анализ истории животного населения планеты в четвертичный период (последние 2 млн. лет), когда произошло окончательное формирование природной зональности в ее нынешних границах. Одной из наиболее многочисленных групп наземных животных в четвертичных отложениях являются насекомые, обладающие высокой степенью таксономического и биотопического разнообразия, играющие ведущую роль в трансформации органического вещества биосферы. Анализ динамики наземных фаун насекомых основывается главным образом на изучении фрагментов жесткокрылых (Coleoptera), как одной из наиболее полно представленных групп в палеонтологической летописи четвертичного периода (Coope, 1970; Schwert, Ashworth, 1988; Elias, 1994, 1999; Киселев, 1981; Sher, Kuzmina, 2007; Kuzmina, 2015; Назаров, 1984 и др.). Морфологическая стабильность представителей отряда Coleoptera на протяжении последних 1-2 млн. лет, возможность детальной идентификации по изолированным фрагментам и четкая приуроченность конкретных видов к строго определенным условиям среды делает их незаменимой группой для палеоэкологических и палеофаунистических реконструкций. Особое значение подобного рода исследования имеют на территории Северной Евразии, где в наибольшей степени выражены процессы трансформации природных сообществ в зависимости от глобальных климатических изменений и соответствующего развития и деградации ледниковых образований. Выбор региона (Урал и Западная Сибирь) определяется как своеобразием его геологической истории, так и ролью как биогеографического перекрестка в формировании современных биомов северного полушария между Европой, и Восточной Сибирью (Зажигин, 1980; Sher, 1984; Hewitt, 2001; Пространственно-типологическая…, 2009 и др.).

Цель работы: Выявить исторические корни и закономерности изменений фаун насекомых Урала и Западно-Сибирской равнины в неоплейстоцене и голоцене в контексте ландшафтно-климатических изменений Северной Евразии.

Задачи:

1. На основе анализа современного распространения и экологических требований видов насекомых из четвертичных отложений разработать методы и подходы для анализа плейстоценовых и голоценовых энтомокомплексов исследуемого региона.
2. Выделить элементарные фауны насекомых, провести их классификацию и определить их хронологическое и пространственное распространение для целей биохронологии и биостратиграфии.
3. Оценить пространственно-временные изменения типов фаун для отдельных геологических этапов плейстоцена и голоцена.
4. Установить сопряженность динамики фаун насекомых с другими компонентами наземной биоты.
5. Выявить исторические корни современных энтомофаун Урала и Западно-Сибирской равнины, определить пути их формирования, выделить группы насекомых в соответствии с плейстоценовой историей региона.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Предложена классификация типов четвертичных фаун на основе сопоставления современного широтного распространения и экологических требований представленных в них видов. Она позволяет унифицировать палеонтологические данные на основании сопоставления конкретных фаун из плейстоценовых и голоценовых отложений с современными энтомокомплексами.
2. Динамика энтомофаун региона в плейстоцене и голоцене четко соотносится с ландшафтно-климатическими изменениями, реконструированными на основе палеоботанических методов и истории фаун млекопитающих. Энтомокомплексы Урала и Западной Сибири, соотносимые с периодом окончания позднего неоплейстоцена (завершающая стадия МИС3, 38-26 т. л. н.), имеют четко выраженные региональные различия.
3. Время становления современных фаун насекомых совпадает с периодом 11-8 тысяч лет назад, когда часть видов, обычных в плейстоценовых местонахождениях, сместила области распространения к востоку и юго-востоку от изучаемого региона, другие сдвинули ареалы к северу или югу в пределах региона или остались на месте,

войдя в состав современных энтомокомплексов. В последних представлено значительное число насекомых, не найденных или редких в четвертичных отложениях Урала, центра и севера Западной Сибири.

4. Сопоставление энтомологических и териологических данных выявило сходство регионального распределения насекомых и млекопитающих в период от 35 до 26 т. л. н. и распространения открытых «гиперзональных» или «гиперборейных» ландшафтов. Показана тождественность динамики энтомо- и териофаун при формировании современной природной зональности.

Научная новизна. Впервые получен массовый палеоэнтомологический материал из четвертичных отложений Урала, северной и центральной частей Западно-Сибирской равнины. Проведена классификация неоплейстоценовых и голоценовых фаун региона, она использована для анализа изменений в составе энтомокомплексов за последние 740000 лет. Для позднеплейстоценовых отложений центра Западно-Сибирской равнины приводится описание специфических фаун жуков, не имеющих современных аналогов; в Северной Евразии комплексы схожего типа отмечены только для юга Западной Сибири. Определены предварительные широтные границы распределения насекомых исследуемой территории в период около 38-26 тысяч лет назад, описаны региональные особенности энтомокомплексов Северной Евразии этого времени. Проведено сопоставление динамики фаун насекомых, мелких млекопитающих и растительных сообществ в позднем неоплейстоцене и голоцене.

Теоретическая и практическая значимость. Воссоздание истории формирования фауны насекомых как составной части животного населения региона основано на привлечении массива палеонтологических данных из плейстоценовых и голоценовых отложений. Анализ собранного материала дает возможность связать между собой результаты соответствующих исследований Европы и Восточной Сибири для получения целостной картины изменения фаун насекомых в позднем квартере. Кроме того, эти результаты позволят уточнять и конкретизировать выводы, полученные на основе анализа фрагментов других животных, а также растений. Это даст возможность более полно понять процессы формирования биоты Северной Евразии в недавнем геологическом прошлом.

Работы являются частью комплексных исследований современного состояния и истории формирования фаун ряда особо Охраняемых Природных территорий (ЗПП

«Сибирские увалы», 2002-2004 гг.; ПП «Самаровский чугас», 2004, 2006-2007 гг.). Полученные данные учитывались в том числе и при составлении ряда региональных Красных книг: Красная книга Среднего Урала (1996), Красная книга ЯНАО, 2012; Красная книга ХМАО-Югры (2003, 2013).

Степень достоверности и апробация результатов исследования. Материалы диссертационной работы были представлены на Всесоюзных и международных совещаниях: VII Всесоюзное совещание по изучению четвертичного периода, (Таллинн, 1990), IV Всесоюзное карабидологическое совещание (Кишинев, 1990); IV, IX и X Всероссийские совещания по изучению четвертичного периода (Сыктывкар, 2005, Иркутск, 2015, Москва, 2017); Первый международный конгресс «The World of Elephants» (Roma, 2001); Первое международное мамонтовое совещание (Санкт-Петербург, 1995); Международная конференция «European Middle Palaeolithic during MIS8–MIS3» (Wolbrom, Poland, 2012); Международная конференция "Биологическое разнообразие азиатских степей" (Костанай, 2005), Международная конференция INQUA-SEQS «Quaternary stratigraphy and paleontology of the Southern Russia: connection between Europe, Africa and Asia» (Ростов-на-Дону, 2010); XVIII INQUA Congress «Quaternary sciences – the view from the mountains» (Bern, Switzerland, 2011); Вторая Российская научная конференция «Динамика экосистем в голоцене» (Екатеринбург, 2010); годовое совещание INQUA-SEQS (Ekaterinburg, 2014); 8-ая Европейская палинологическая конференция (Budapest, 2010); XIV и XV Европейские карабидологические совещания (Blagoevgrad, 2007; Westerbork, 2009); XV Всероссийский съезд РЭО (Новосибирск, 2017), других совещаниях и конференциях. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 19-04-00963 и 19-04-00966).

Личный вклад автора. В основу работы легли материалы 30-летних палеоэнтомологических исследований автора, проведенных в лабораториях филогенетики и биохронологии и исторической экологии Института экологии растений и животных УрО РАН. Личный вклад заключается в постановке проблемы, разработке методики исследований, организации полевых работ и личном участии в них, отборе проб, их последующем разборе, определении найденных фрагментов насекомых, и последующей интерпретации полученных списков. Автором проанализирован материал из 86 местонахождений, а также проведено обобщение

имеющихся литературных данных, сформулированы основные научные положения работы и выводы.

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из введения, шести глав, выводов, и двух приложений. Диссертация изложена на 289 страницах основной части и 115 страниц приложений. Основной текст включает 20 рисунков, 9 таблиц, в двух приложениях помещено 36 таблиц. Список литературы включает 520 источников, из них 237 на иностранных языках.

Публикации по теме исследования. По теме диссертации опубликовано 106 работ, из них 31 – в изданиях, входящих в Перечень ВАК, в том числе 15 статей в журналах, индексируемых WoS и Scopus, главы в 2 монографиях, 58 – в других сборниках и 15 – в тезисах и докладах конференций.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследуемый регион включает в себя Западно-Сибирскую равнину, Урал и прилегающую к нему территорию Большеземельской тундры, его большая часть характеризуется выравненностью рельефа. Здесь представлены три основных биома – тундровый, таежный и степной, а также две переходные зоны – лесотундровая и лесостепная. Последние определяются рядом авторов, в частности В. Г. Мордковичем (2005, 2014) в качестве самостоятельных природных зон.

Формирование современной природной зональности региона происходило в неоплейстоцене и голоцене, то есть на протяжении последних 790 тысяч лет. В неоплейстоцене (0,79-0,01 млн. лет назад) происходила последовательная смена холодных и теплых периодов. Они сопоставляются с Морскими Изотопными Стадиями (МИС), выделяемыми по содержанию изотопов $^{\delta 18}$O кислорода в раковинах планктонных и бентосных форамифер, четко коррелирующих с периодами потеплений и похолоданий (Shackleton, Opdyke 1977; Mangerud, 1989 и др.). Неоплейстоцену соответствуют Морские Изотопные Стадии 19-2, голоцену – МИС1. Окончательное формирование современной природной зональности произошло в голоцене, то есть на протяжении последних 10 тысяч лет.

Глава 2. АНАЛИЗ СОВРЕМЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАСЕКОМЫХ НА ТЕРРИТОРИИ УРАЛА, ЦЕНТРА И СЕВЕРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

2.1 Основные термины и понятия, используемые при изучении современных энтомокомплексов

При характеристике видового состава как современных жесткокрылых, так и их находок в отложениях нами используется термин «фауна» или «фаунистический комплекс» (энтомокомплекс). Согласно Ю. С. Равкину (2012), фауна – это список видов, встреченных на той или иной территории, а фаунистический состав – соотношение (доля) видов или особей разных типов фауны (комплексов видов) в населении той или иной территории. При характеристике палеонтологического материала нами используются следующие термины: элементарная фауна, соответствующая таксономическому составу конкретной пробы, и локальная фауна как совокупность элементарных фаун из одного и того же слоя, взятого по его простиранию, в том числе и из нескольких близлежащих местонахождений (Смирнов, 2006).

2.2 Энтомофауны региона как отражение природной зональности региона исследований

На основе сопоставления литературных данных (Чернов, 1978; Чернов и др., 2002; Козырев и др., 2001; Бухкало и др., 2009; Чернов и др., 2014; Ухова, Ольшванг, 2014 и др.) и результатов собственных исследований (Козырев, Зиновьев, 2000; Зиновьев, Нестерков, 2003; Зиновьев, 2007 и др.) дается характеристика энтомокомплексов основных природных зон Урала, центральной и северной частей Западно-Сибирской равнины.

Для современных энтомофаун региона характерны следующие черты:

1. Четкое соотнесение границ зональных комплексов насекомых с границами биомов, имеющими хорошо выраженную широтную направленность на территории Западно-Сибирской равнины; характерный для каждого из этих биомов набор видов представлен уже на уровне элементарных и локальных фаун. В пределах Уральской горной страны высотная поясность обуславливает наличие экстразональных горно-тундровых (гольцовых) группировок, включающих целый ряд арктических видов, не встречающихся в таежных лесах (*Amara alpina, Pterostichus vermiculosus* и др.).

2. Широкое распространение интразональных комплексов насекомых в пределах бореальной (таежной) зоны Западно-Сибирской равнины, что связано с развитием соответствующих ландшафтов (типа болот и пойм рек). Часто болотные группировки жуков приурочены к плакорным участкам (верховым болотам), тогда как в приречных лесах долин рек представлены зональные таежные комплексы.

3. Доминирование в составе региональных фаун насекомых (в частности, жуков) Урала и Западной Сибири западнопалеарктических видов по сравнению с центрально- и восточнопалеарктическими видами, причем это справедливо как для хищников, населяющих напочвенный ярус (жужелицы), так и для фитофагов (долгоносики). При этом доля европейских видов среди жужелиц, как активных неспециализированных хищников, населяющих преимущественно напочвенный ярус, выше, нежели среди долгоносиков, связанных с различными типами растительных ассоциаций. Целый ряд центральнопалеарктических видов жуков на западе пересекает Уральский хребет, заселяя территорию Восточной части Русской равнины.

4. Слабая степень специфичности энтомофаун региона – здесь отмечено крайне малое число эндемичных (2 для семейства Carabidae, 3 – для Chrysomelidae и 1 – для Cantharidae) и субэндемичных форм, причем все они приурочены исключительно к Уральской горной стране. На территории Западно-Сибирской равнины пока описан единственный субэндемичный вид жужелиц, *Pterostichus akozyrevi*.

5. Наличие целого ряда изолированных участков ареалов жесткокрылых на территории Урала, центра и севера Западной Сибири, основные части которых находятся вне рассматриваемой территории или за пределами тех природных зон, где эти виды встречаются в настоящее время. Часть из этих изолятов имеет широтный характер (находки лесных видов в степях или тундрах, степных – в тундре и тайге), а часть – меридиональный (изоляты ряда восточно- и центральнопалеарктических видов к западу от своих западных рубежей).

2.3 Группы насекомых в соответствии с их современным распространением и экологическими требованиями

Для целей формализации имеющихся сведений нами предпринята попытка свести все разнообразие комплексов насекомых (в данном случае жесткокрылых) к нескольким типам. Тип фауны понимаем как комплексы животных, представленные в конкретных выборках (пробах) и позволяющие реконструировать сходные типы

ландшафтно-климатических условий и принадлежащих приблизительно к сходным типам биомов. Каждая региональная фауна анализируется по соотношению в ней нескольких групп насекомых на основании привлечения литературных сведений по их современному распространению и экологическим требованиям (Городков, 1984, 1992; Крыжановский, 1976, 1987, 2002; Мордкович, 2005; Silfverberg, 2004 и др.).

Широтные группы насекомых. Соотносятся с одной (арктические, бореальные, суббореальные), двумя (арктобореальные, лесные, населяющие как бореальные, так и неморальные леса и т.д.) природными зонами. Также выделяется полизональная группа, включающая виды, распространение которых не совпадает с конкретными природными зонами.

Долготные (меридиональные) группы. Определяют зоогеографическое положение конкретных видов, то есть их приуроченность к разным секторам Палеарктики в соответствии с классификацией К. Б. Городкова (1984; 1992). Выделяются транспалеарктические, западно-, центрально- и восточнопалеарктические виды.

Экологические группы. Нами использована классификация, применяемая в работах С. А. Кузьминой (Kuzmina, 2015; Sher, Kuzmina, 2007 и др.) для характеристики экологических требований представленных таксонов в качестве дополняющей характеристики конкретных видов. Поскольку данная схема разработана прежде всего для Северо-Восточной Сибири, то в нашем регионе учитывалась специфика распространения ряда включенных в нее видов именно на территории Урала и Западной Сибири, несколько отличающаяся от того, что описано в работах С. А. Кузьминой.

Ярусные группы насекомых. Определяют зоогеографическое положение конкретных видов, то есть их приуроченность к разным секторам наземных биогеоценозов. Выделяются обитатели водоемов, напочвенного, травяно-кустарничкового, кустарникового и древесного ярусов. Данная классификация использована при проведении статистических расчетов.

Все эти классификации являются независимыми друг от друга. На примере отложений периода окончания МИС3 проведен статистический анализ энтомокомплексов по четырем перечисленным группам с целью выявления степени их возможной сопряженности.

2.4 Типы фаун насекомых

Обобщение данных по современному состоянию энтомокомплексов региона, анализ их приуроченности к различным типам зональных и азональных ландшафтов позволили автору провести классификацию фаун жуков, соотносимых с основными типами биомов. За основу берутся характеристики элементарных энтомофаун, представляющих конкретные зональные или азональные сообщества. Для каждой из природных зон выделяется наиболее типичное соотношение таксонов надвидового ранга, набор наиболее характерных видов, специфика ярусного распределения насекомых. Большое значение уделяется видам, четко ограниченным в своем современном распространении границами конкретной природной зоны.

На основании приведенных данных была составлена классификация типов четвертичных энтомофаун. Она основана на соотношении широтных и экологических групп в конкретной выборке или элементарной фауне по терминологии Н. Г. Смирнова (2006). Выделено пять типов, сопоставленных с современными зональными комплексами жуков (для каждого из них дается ландшафтная характристика).

1. Арктический (А). Преобладают виды арктической и арктобореальной широтных групп, в составе экологического спектра – тундровой группы. В ряде случаев могут присутствовать интразональные и, единично, степные компоненты. По ландшафтным характеристикам фауны данного типа делятся на арктические тундровые ($А_т$), интразональные ($А_и$) и тундростепные ($А_{ст}$).

2. Субарктический (СБ). Близок к предыдущему типу. При доминировании арктических и арктобореальных насекомых отмечаются находки бореальных жуков, в том числе связанных с древесной растительностью, а также целого ряда суббореальных степных жесткокрылых. Фауны этого типа далятся на субарктические тундровые, соответствующие современным энтомокомплексам южных тундр ($СА_т$), лесотундровый ($СА_{л-т}$), тундростепной ($СА_{т-с}$) и интразональный ($СА_и$).

3. Бореальный (Б). Доминируют полизональные и бореальные виды, арктические отсутствуют, арктобореальные немногочисленны, единичны или отсутствуют. Часто большинство фрагментов насекомых отнесено к группе «прочие», при том, что в составе экологического спектра доминируют представители интразональной группы. Подразделяется на северо- (СевБ), средне- (СрБ) и южнобореальный (ЮБ), а согласно ланндшафтным характеристикам – на бореальный лесной ($Б_л$, $СевБ_л$. $СБ_л$, $ЮБ_л$) и бореальный интразональный ($Б_и$, $СевБ_и$. $СБ_и$, $ЮБ_и$).

4. Неморальный (Н). При схожих с бореальным типом характеристиках, встречаются виды-индикаторы неморальных лесных и интразональных биотопов в пределах соответствующей природной зоны. Арктические и арктобореальные виды отсутствуют. Фауны неморального типа не описаны для изучаемого региона, однако известны из ряда местонахождений Западной и Восточной Европы.

5. Суббореальный (СубБ). Преобладают суббореальные степные и интразональные виды, единично встречаются бореальные виды. Арктические и арктобореальные виды полностью отсутствуют. Делится на суббореальный лесостепной ($СубБ_{лс}$), степной ($СубБ_{с}$) и интразональный ($СубБ_{и}$).

Глава 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА ИЗ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Анализ исторического развития фаун насекомых региона основывается на изучении палеонтологического материала из плейстоценовых и голоценовых отложений Урала, Северного Предуралья, центральной и северной частей Западно-Сибирской равнины. Спецификой данного исследования является работа с нефоссилизированными фрагментами насекомых.

3.1 История и современное состояние четвертичной энтомологии

Первые публикации, посвященные насекомым из четвертичных отложений, известны с конца XIX – начала XX веков (Scudder, 1895, 1898; Debray, 1874, 1878 и др.). В настоящее время большинство исследований в этом направлении, проводится в Европе, Северной Америке, в меньшей степени в Азии, Австралии и Новой Зеландии. На территории России и стран СНГ наиболее хорошо исследована Северо-Восточная Сибирь (Киселев, 1981; Kuzmina, 2015 и др.), Беларусь (Назаров, 1984 и др.), Казахстан (Бидашко, 1994 и др.), для Западно-Сибирской равнины известно несколько работ (Киселев, 1973, 1988 и др.). Наибольшее число публикаций посвящено двум группам – жесткокрылым (Coleoptera) и двукрылым (Diptera, Chirionomidae) вследствие их многочисленности в четвертичных отложениях и возможности достаточно детального определения по изолированным фрагментам. Анализ литературных данных показывает высокую информационную ценность анализа остатков насекомых из четвертичных отложений не только для воссоздания динамики конкретных таксонов, но и палеоэкологических, в том числе палеоклиматических реконструкций.

3.2 Особенности тафономии насекомых

В разделе даны основные принципы и понятия, используемые при характеристике палеонтологического материала, а также основные закономерности захоронения остатков насекомых в различных типах неконсолидированных (рыхлых) отложений, характерных для плейстоцена и голоцена. Хитиновые покровы при благоприятных условиях могут сохраняться в течение нескольких миллионов лет – наиболее древние находки химически сохранившегося хитина из олигоценовых отложений Германии датированы периодом 24,7 млн. л. н. (Preservation of chitin..., 1997).

Рассмотрены механизмы формирования захоронений остатков насекомых, а также термины, позволяющие описывать разные стадии этого процесса. Местонахождения неоплейстоценовых и голоценовых насекомых разделены на несколько типов в соответствии с их генезисом (Геологический словарь…, 1978): а) аллювиальные (формируются в поймах рек); б) озерно-аллювиальные (формируются по берегам озер); в) болотные (погребенные торфяники); г) зоогенные (погадки птиц, ископаемые экскременты барсуков); д) пещерные (верхние слои отложений); е) антропогенные (культурные слои археологических памятников).

Использование энтомологического материала из отложений разного генезиса необходимо в первую очередь для составления обобщенных данных о характере истории фаун в прошлом. Это аналогично составлению сводных фаунистических списков современных насекомых, для чего используются результаты разных методов сбора, несопоставимых в количественном плане, но позволяющих получить информацию на качественном уровне.

В отложениях четвертичного периода подавляющее большинство анализируемых фрагментов относится к отряду Coleoptera, что позволило Л. Н. Медведеву (Грушевский, Медведев, 1962) ввести в научный оборот термин «колеоптерологический анализ». Широкое использование представителей этой группы для целей палеоэкологических и палеофаунистических реконструкций обусловлено следующими причинами:

1. Хитиновые покровы жуков достаточно плотные, хорошо сохраняются в рыхлых породах в отличие от многих других групп насекомых.

2. Фрагменты представителей отряда Coleoptera по своей структуре, плотности и химическому составу идентичны современным формам и несут на себе

значительное число признаков, позволяющих определять их на родовом и видовом уровнях. При этом для жуков характерно постоянство морфологического строения покровов, позволяющее относить найденные фрагменты к ныне живущим видам.

3. Для жесткокрылых характерна высокая степень таксономического и экологического разнообразия.

Помимо жуков, в работе приведены данные по муравьям (Formicoidea), представленным в отложениях в виде головных капсул из нескольких местонахождений, отнесенных главным образом к голоцену. В отдельных местонахождениях попадаются фрагменты полужесткокрылых, в частности связанных с водными и околоводными биотопами, таких как представители семейств Corixidae и Saldidae (род *Chiloxanthus* и др.).

Сохранность насекомых как отражение тафономических особенностей. Хитиновые фрагменты из местонахождений разного генезиса и разных типов вмещающей породы характеризуются разной степенью сохранности. Автором была разработана классификация типов сохранности остатков насекомых на примере склеритов жуков (Зиновьев, 1997), выделено несколько типов: деформированность, вторичная скульптура, раздробленность и степень истонченности. Предполагалось, что это зависит от времени пребывания во вмещающей породе, однако проведенные нами дальнейшие исследования подобной закономерности не выявили. Например, даже в отложениях среднего неоплейстоцена (МИС9) степень сохранности существенно различается в зависимости от генезиса отложений. Сейчас данная классификация используется для вычленения как переотложенных, так и привнесенных позднее современных форм, способных в значительной степени исказить картину видового состава исходных комплексов.

3.3 Методика сбора и обработки энтомологического материала из четвертичных отложений

Отбор проб и обработка материала осуществляется по стандартным методикам, принятым для данного типа анализа (Киселев, 1987; Жерихин и др., 2009). Она включает в себя поиск и описание местонахождений, где содержатся остатки насекомых; отбор образцов в поле; последующую просушку в лабораторных условиях и просеивание через колонки почвенных сит; извлечение хитина из концентрата; промывка и монтировка фрагментов на энтомологические булавки или специально приготовленные плашки для последующей идентификации.

3.4 Методы таксономической идентификации

Традиционным методом определения материала из четвертичных отложений является сопоставление изолированных фрагментов с эталонными коллекциями современных насекомых тех таксонов, к которым они предварительно отнесены (на уровне семейства и рода). Это основывается на факте морфологической стабильности насекомых (по крайней мере, жуков) в неоплейстоцене. Исходя из этого, идентификация извлеченных остатков основывается на подборе представителей тех видов, которые наиболее хорошо подходили бы по размерам, скульптуре, форме найденным в конкретных пробах элементам экзоскелета. Для этих целей использованы материалы, хранящиеся в коллекции автора, коллекциях ИЭРиЖ УрО РАН, ЗИН РАН, Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск). Часть фрагментов передавалась на определение специалистам по соответствующим группам насекомых.

При составлении таксономических списков насекомых учитывалось число особей по правилу их минимального числа, представленных в конкретной выборке (пробе). Для каждого вида указывалась его характеристика в соответствии со спецификой его современного распространения и также занимаемой им экологической ниши. Для этого привлекались как литературные данные, так и оригинальные сведения, полученные автором в ходе сбора современного энтомологического материала на территории региона.

3.5 Реконструкции природных сообществ по палеонтологическим данным

Сведения, полученные при анализе современных насекомых, использованы в палеоэкологических интерпретациях видовых списков насекомых из голоценовых и плейстоценовых отложений. Каждый энтомокомплекс из конкретной пробы относится к одному из типов фаун (выделенных на современном энтомологическом материале), таких как арктический, субарктический, бореальный. Поскольку часть из них не имеет современных аналогов, нами выделен еще один тип, определенный нами в качестве перигляциального (П). В его составе преобладают суббореальные степные виды, однако присутствуют как бореальные (в том числе ксилобионтные), так и арктические и арктобореальные виды, но выпадают наиболее значимые степные компоненты, такие как чернотелки и другие характерные для степей таксоны. Принимая всю условность самого определения «перигляциальный», этот термин все

же использован нами при характеристике четвертичных фаун в качестве условного обозначения комплексов, принципиально отличающихся от современных. Фауны данного типа подразделяются на перигляциальный лесо-лугостепной ($П_{ллс}$) и лугостепной, то есть без участия ксилобионтных видов ($П_{лс}$).

Следующим этапом является воссоздание условий, соответствующих одной или нескольким фациям как элементарным единицам ландшафтной классификации (Исаченко, 1991). В каждом захоронении представленный набор видов характеризует, как правило, несколько таких фаций, позволяющих воссоздавать ландшафты более высокого уровня (урочища) с возможной экстраполяцией на уровень макроклимата.

3.6 Использование насекомых в биостратиграфии

Ввиду морфологической стабильности насекомых в плейстоцене, среди них нет видов, которые можно использовать в качестве руководящих форм. В биостратиграфии они используются (наряду со спорово-пыльцевым и карпологическим анализами) для реконструкции сообществ. Отнесение же того или иного слоя к конкретному периоду по энтомологическим данным осуществлялось в случае, когда рассматриваемый энтомокомплекс соответствовал кратковременному эпизоду четвертичной истории, отличному от предыдущих и последующих периодов, однако для подтверждения этого по возможности использовались методы определения абсолютного возраста.

3.7 Статистическая обработка результатов

В настоящей работе анализ материала сводится в первую очередь к расчету процентного соотношения особей тех или иных таксонов и определению их долей в каждой из проб. С этим учетом делаются заключения о доминировании тех или иных групп в конкретной выборке (Назаров, 1984; Бидашко, 1994). Для энтомокомплексов из местонахождений, отнесенных к периоду окончания МИС3 – началу МИС2 (34-25 т. л. н.) проведена оценка их различий с использованием метода главных компонент (PCA) и кластерного анализа. Для этих целей использована программа PAST – бесплатный статистический пакет, разработанный для палеонтологических исследований. Статистически обрабатывался материал из 15 местонахождений, расположенных в широтном градиенте от 70°с.ш. (т. Сёяха) до 54°с.ш. (т. Горнова). В качестве исходного материала приводились усредненные данные по каждому местонахождению, то есть суммарное число особей каждого

таксона (это касается разрезов, откуда взято по нескольку проб). При расчетах распределения по широтному, экологическому и меридиональному компонентам не учитывалась группа «прочие», включающая недостаточного определенные таксоны, для которых неясна широтная, экологическая, ярусная или меридиональная характеристика. Для кластерного анализа использован алгоритм UPGMA, в качестве меры различия объектов использовано эвклидово расстояние; рассчитывалось соотношение широтных, экологических и меридиональных групп. В случае применения метода главных компонент (PCA) отдельно анализировалось соотношение широтных, меридиональных и ярусных групп, а также широтных, меридиональных и экологических групп для оценки степени различия полученных результатов.

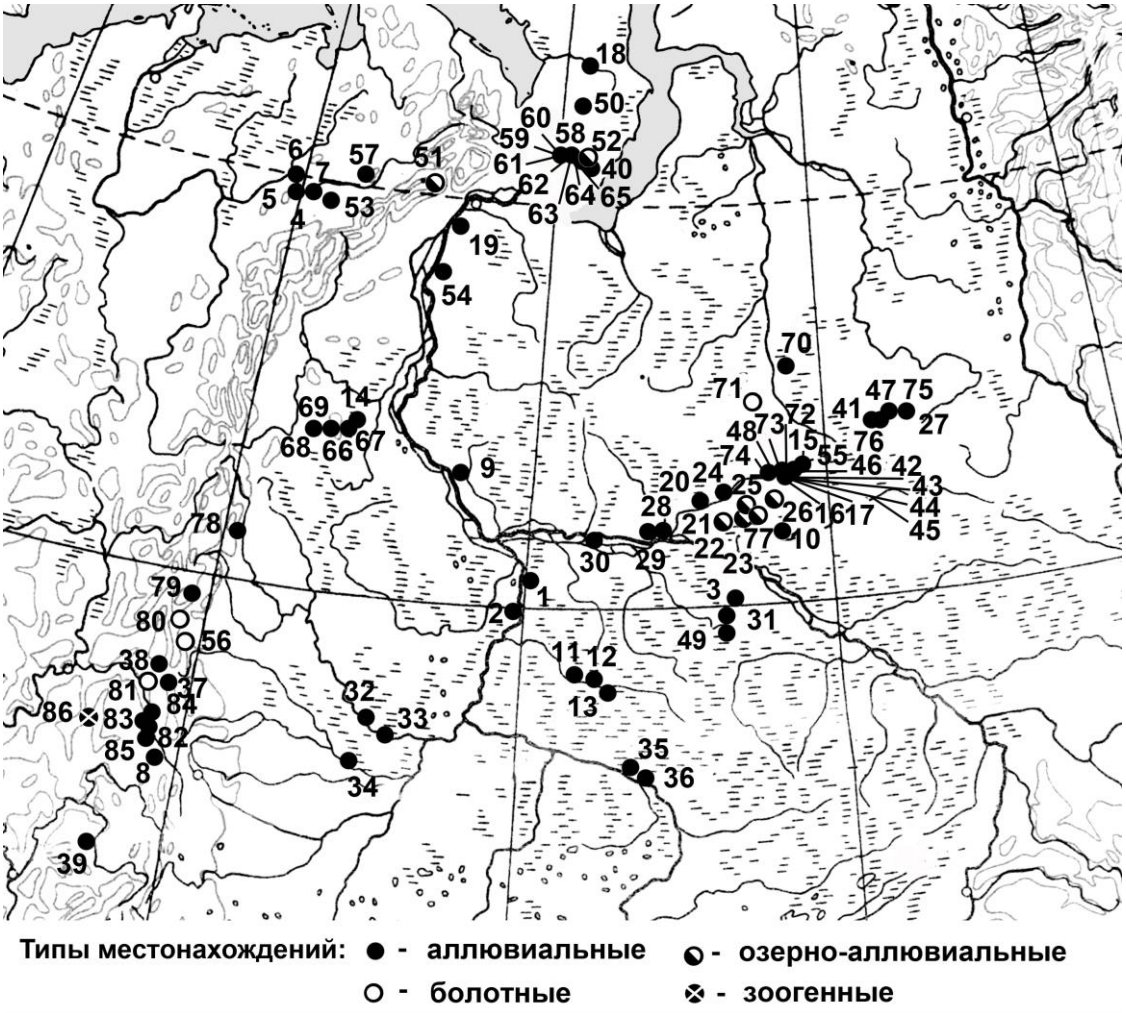
Глава 4. ХАРАКТЕРИСТИКА СОБРАННОГО МАТЕРИАЛА

Изучен энтомологический материал из 86 местонахождений, расположенных на территории Западной Сибири, Урала, а также долин рек Печора и Шапкина (рисунок 1). Географическое положение местонахождений, описание слоев, откуда взяты пробы, а также их тип (аллювиальный, озерно-аллювиальный, болотный, зоогенный) даны в приложении А.

К раннему неоплейстоцену (МИС 19-12), отнесена 1 точка (Чембакчинский яр), к среднему (МИС11-6) – 8 (Чембакчинский яр, Семейка, Кульеган-2251, Шапкина-1113, Шапкина-1109, Шапкина-1104, Ручей Вёртный-1102, Пречесноковский карьер), началу позднего неоплейстоцена (МИС5-4) – 9, концу позднего неоплейстоцена (МИС3-2) – 31, рубежу поздний неоплейстоцен-голоцен (МИС2-1) – 4, голоцену (МИС1) – 34.

4.1 Группы беспозвоночных, представленные в четвертичных отложениях региона

Исследовано 82832 фрагмента беспозвоночных, отнесенных к 23302 особям, рассчитанным по правилу их минимального числа. 6380 таксонов определено до уровня вида (27% от общего числа особей), до уровня вида, но с использованием открытой номенклатуры – 4757 (20%), до уровня подрода –



1 – Чембакчинский яр; 2 – Семейка; 3 – Кульеган-2251; 4 – Шапкина-1113; 5 – Шапкина-1109; 6 – Шапкина-1104; 7 – Ручей Вёртный-1102; 8 – Пречесноковский карьер; 9 – Карымкарский торфяник; 10 – Белая гора; 11 – Шахматовка I; 12 – Шахматовка II; 13 – Ярсино; 14 – Лесмиеган-9140/2; 15 – Аган-3076; 16 – Аган-3093; 17 – Аган-4068; 18 – Сёяха-Мутная; 19 – «430 км Оби»; 20 – Аганский увал-1286/2.; 21 – Аганский увал-1287/1; 22 – Аганский увал-1097/2; 23 – Аганский увал-1097/9; 24 – Аганский увал-1281; 25 – Аганский увал-1290/2; 26 – Аганский увал-1001/3; 27 – Зеленый остров; 28 – Мега-2169; 29 – Мега-2172; 30 – Локосово; 31 – Кульеган-2247; 32 – Андрюшино; 33 – Нижняя Тавда; 34 – Мальково; 35 – Скородум; 36 – Казаковка; 37 – Никитино; 38 – Шурала; 39 – Горнова; 40 – Тюрседа Хадыта; 41 – Мертвая горка; 42 – Аганский увал-1094; 43 – Аган-1082/1; 44 – Аган-1082/2; 45 – Аган-1082/3; 46 – Аган-1077/1; 47 – Большая Горка; 48 – Аган-1075/2; 49 – Кульеган-2241; 50 – Нгоюн; 51 – Озеро Перевальное; 52 – Нюлсавэйто; 53 – Шапкина-1102; 54 – Ванзеват; 55 – Аган-4068/2; 56 – Горбуновский торфяник; 57 – Море-Ю (обн.14); 58 – Яхаядато.; 59 – Яхаеларпэйто; 60 – Порсыяха-1; 61 – Ядаяходыяха-1; 62 – Ядаяходыяха-4; 63 – Ядаяходыяха-5; 64 – Ядаяходыяха-8; 65 – Тэва; 66 – Лесмиеган–9132; 67 – Лесмиеган-9142/2; 68 – Лесмиеган-9146/2; 69 – Лесмиеган-9168/1; 70 – Етыпур; 71 – Ноябрьск; 72 – Аган-3081; 73 – Аган-1065; 74 – Ватьеган; 75 – Эллееганский перекат; 76 – Черничный ручей; 77 – Аганский увал-2; 78 – Шипичное; 79 – Черемухово; 80 – Богословский карьер; 81 – Шигирский торфяник; 82 – Чусовая-1; 83 – Чусовая-2; 84 – Чусовая-3; 85 – Чусовая-4; 86 – Усть-Лог

Рисунок 1 – Местонахождения насекомых из неоплейстоценовых и голоценовых отложений региона

1449 (6%), рода – 5983 (26%), семейства – 3294 (14%), отряда – 1439 (6%). Самой многочисленной группой были жуки (Coleoptera), отнесенные к 22707 особям или 97% от общего числа насекомых в исследованных точках, для них была проведена наиболее детальная идентификация до уровня рода и вида. В меньшей степени присутствуют фрагменты отрядов Hymenoptera, Hemiptera, Diptera, Trichoptera, единично – куколок Lepidoptera. В ряде точек отмечены остатки Arachnida. В свою очередь, среди жуков самыми массовыми группами были представители семейств Carabidae, Staphylinidae, Apionidae, Curcilionidae.

4.2 Фауны насекомых из плейстоценовых и голоценовых местонахождений региона

Приводится описание элементарных фаун из 86 изученных местонахождений (Рисунок 1). Каждое описание включает в себя общий анализ таксономического списка (Приложение Б) по соотношению в нем широтных и экологических групп, приводятся наиболее значимые виды насекомых. Для каждого тафоценоза приводится тип фауны и его ландшафтная характеристика.

Глава 5. ДИНАМИКА ЭНТОМОФАУН РЕГИОНА В НЕОПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Дается обобщение данных, приведенных в главе 4, сопоставление исследованных энтомокомплексов с фаунами насекомых из геологически одновозрастных местонахождений других регионов Северной Евразии, в том числе с целью выявления черт сходства и различия в тех случаях, где это возможно. На этом основании делается попытка определения места фаун Урала и Западной Сибири в ходе динамики климата и ландшафтов Северной Евразии.

5.1 Ранний неоплейстоцен (МИС19-12)

Характеристика природных условий раннего неоплейстоцена воссоздана на примере единственного многослойного местонахождения Чембакчинский яр, откуда описан скелет трогонтериевого слона (*Mammuthus trogonterii*) и остатков мелких млекопитающих (Трогонтериевый слон..., 2004). Показано чередование энтомокомплексов субарктического и северобореального интразонального типов.

5.2 Средний неоплейстоцен (МИС11-6)

В среднеплейстоценовых слоях этого разреза установлено чередование арктических, субарктических и арктобореальных фаун жуков. Подобная картина показана для местонахождения, Кульеган-2251, также отнесенного к среднему неоплейстоцену. Полученные данные соответствуют результатам палеоботанических исследований, проведенных для разреза Кульеган-2251 (Zinovyev, 2006). Таким образом, среднеплейстоценовые комплексы жуков указывают на условия как холодного (Чембакчинский яр, часть проб в пределах многослойного разреза Кульеган-2251, точки Шапкина-1109 и 1104), так и теплого (точка «ручей Вёртный», часть проб в пределах разреза Кульеган-2251) климата.

5.3 Поздний неоплейстоцен (МИС5-2)

Данный период характеризуется большим числом выявленных местонахождений – 40. В случае определения абсолютного возраста (на основе радиоуглеродного датирования) существует возможность проведения межрегиональных корреляций, на основе которых можно выявить положение фаун того или иного хроносреза в системе существовавшей тогда природной зональности.

К теплым периодам МИС5, таким как МИС5е или МИС5с, достоверно отнесено два местонахождения на основании абсолютных (TL или Th/U) датировок. К МИС5е отнесен торфяной прослой точки Карымкарский торфяник (Нижнее Приобье) на основании приведенной для него термолюминесцентной даты в 131±31 т. л. н. (Архипов, Волкова, 1994), а к МИС5с (стадиал брёруп) – ископаемая палеопочва из нижней части разреза Белая гора (среднее течение р. Вах) на основании Th/U даты в 103+/-9/7 тыс. л. н. (Late Pleistocene paleosols..., 2019). Для них отмечена схожая последовательность смены энтомокомплексов. В отложениях, подстилающих казанцевские слои, описаны комплексы жуков, указывающие на холодный климат. В нижней части Карымкарского торфяника указан только субарктический комплекс жуков из слоя, подстилающего торфяную толщу с TL датой в 131±31 т. л. н. (Архипов, Волкова, 1994), откуда описаны фауны жуков бореального типа с присутствием жужелицы *Trechus secalis* (Зиновьев, 2012). Данный вид использован нами в качестве маркера теплого климата, так как в настоящее время этот вид встречается к югу от 61° с.ш. и характерен в основном для голоценовых отложений в пределах средней и южной тайги. В точке Белая гора наблюдается последовательная

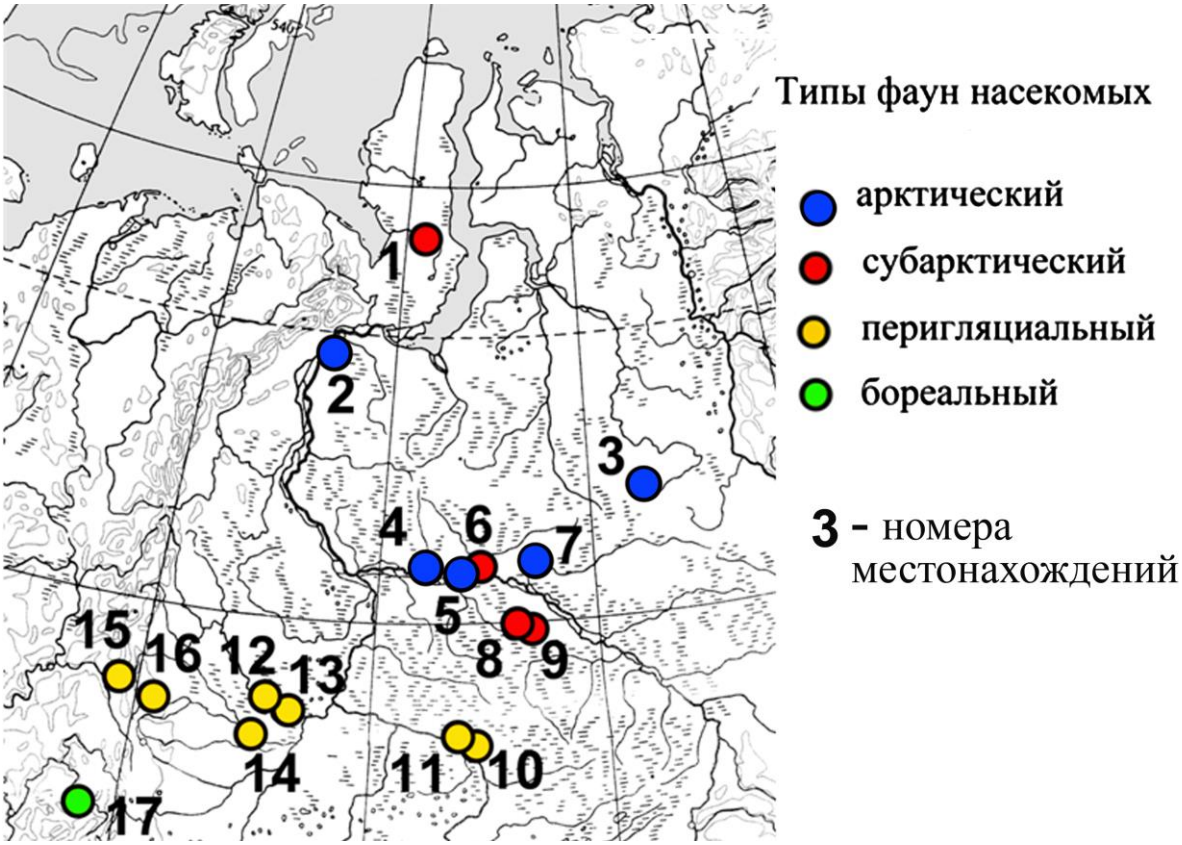
смена арктических, субарктических и бореальных комплексов вверх по разрезу, причем в составе комплекса жуков из слоя, соответствующего слою с Th/U датой в 103+/-9/7 т. л. н., также отмечены фрагменты *T. secalis*, тогда как среди растений подобных термофильных видов не отмечено, хотя семенная флора указывает присутствие древесной растительности (Late Pleistocene paleosols..., 2019).

Полученные данные сопоставлены с результатами энтомологических исследований из геологически одновозрастных отложений Западной и Восточной Европы, Северного Казахстана и Северо-Восточной Сибири (Coope, 2010; Ponel, 1995; Бидашко, Проскурин, 1984; Назаров, 1984; Kuzmina, 2015; Walkling, Coope, 1996 и др.). Установлено, что влияние раннеказанцевского потепления на видовой состав энтомокомплексов выражено именно в западной и центральной частях континента (Западная и Восточная Европа). В геологически одновозрастных отложениях Восточной Сибири (т. Алазея) в составе комплексов насекомых также отмечаются лесные виды жуков и муравьев (Kuzmina, 2015).

В отложениях, сопоставленных с окончанием МИС5 и началом МИС4, с территории Нижнего, Среднего Приобья и Нижнего Прииртышья описаны фауны арктического и субарктического типов, отражавшие условия холодного климата.

Наиболее представительные данные получены для энтомокомплексов периода окончания МИС3 – начала МИС2 (35-28 т. л. н.). Использован материал из 17 местонахождений, расположенных в широтном градиенте от Среднего Ямала до Среднего Прииртышья (Рисунок 2). Геологическая одновозрастность местонахождений подтверждена радиоуглеродными датировками.

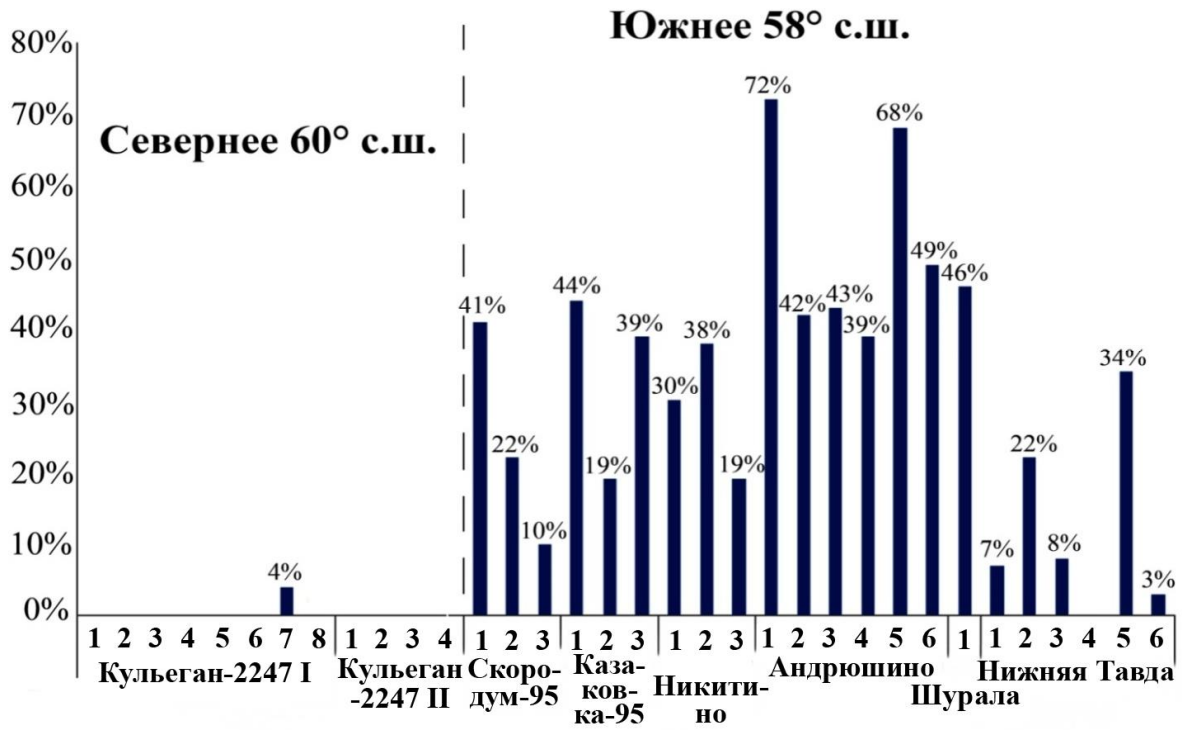
В северной части Урала и Западно-Сибирской равнины (широтный отрезок 73-62°с.ш.) комплексы жуков отнесены к арктическому и субарктическому типам и соответствуют населению современных тундр, однако в составе этих фаун единично представлены степные виды (*Chrysolina aeruginosa, Ch. perforara, Coniocleonus ferrugineus*). На отрезке от 62° до 59° с.ш. в составе субарктических комплексов появляются отдельные бореальные лесные, в том числе ксилобионтные виды (*Phloeotribus spinulosus, Callirus albosparsus*), увеличивается число и таксономическое разнообразие суббореальных степных видов (*Poecilus ravus, Stephanocleonus eruditus* и др.). Для местонахождений, расположенных к югу от 58° с.ш., описаны преимущественно перигляциальные комплексы жуков,



Местонахождения: 1. – Сёяха-Мутная (^{14}C дата 35124±1130 калибр.л.н.); 2. – 430 км Оби (28531±1709 кал. л. н.); 3. – Зеленый остров (26669±681 кал. л. н.); 4. – Локосово (27439±857 кал. л. н.); 5. – Мега-2169 (31079±520 кал. л. н.); 6. – Мега-2172 (37826±25198 кал. л. н.); 7. – Аганский увал-1290/2 (28015±883 кал. л. н.); 8. –Кульеган-2247, расчистка I (дата 26091±553 кал. л. н.); 9. – Кульеган -2247, расчистка II (31428±346 кал. л. н.); 10. – Казаковка (сопоставлена с т. Скородум-95); 11. – Скородум-95 (31208±505 кал. л. н.); 12. – Андрюшино (36622±1355 кал. л. н.); 13. – Нижняя Тавда (29587±863 и 32081±294 кал. л. н.); 14. – Мальково (35782±559 кал. л. н.); 15. – Шурала (32164±227 кал. л. н.); 16. – Никитино (29306±710 и 32992±739 кал. л. н.); 17. – Горнова (33320±335 и 34040±1200 кал. л. н.)

Рисунок 2 – Фауны жуков Урала, центра и севера Западной Сибири из отложений периода окончания МИС3

где доминируют суббореальные степные жесткокрылые, среди которых преобладают долгоносики рода *Otiorhynchus* (Рисунок 3), отнесенные преимущественно к видам *O. altaicus* и *O. ursus*, населяющим зональные степи Казахстана и Средней Азии. В составе фаун данного типа также отмечены арктобореальные (*Pterostichus* (*Cryobius*) spp., *Amara torrida*, *Diacheila polita*) и, единично, арктические насекомые (*Amara alpina*); ксилобионтные виды немногочисленны. Комплексы жуков перигляциального типа отмечены и в местонахождениях современного Верхнего Приобья (Позднеплейстоценовые жесткокрылые...., 2018).



цифры по оси X обозначают номера проб

Рисунок 3 – Содержание долгоносиков рода *Otiorhynchus* в местонахождениях изучаемого региона, отнесенных к временному интервалу 30-24 тысяч лет назад

Специфика комплексов этого типа заключается в следующем: а) южные границы ареалов арктических и арктобореальных видов жесткокрылых в настоящее время на достигают 58°с.ш. по равнинам; б) виды-галофилы (*Pogonus*) сейчас встречаются гораздо южнее – в лесостепях (где есть соленые озера) и степях; в) наиболее массовые долгоносики рода *Otiorhynchus* (*O. altaicus, O. ursus* и др.) населяют степные районы Центральной Азии (Легалов и др., 2015); г) бореальные виды (в том числе непосредственно связанные с лесами) немногочисленны, хотя в настоящее время именно они доминируют в составе локальных и региональных фаун центра Западно-Сибирской равнины (Бухкало и др., 2011; Зиновьев, 2007 и др.).

Можно предполагать, что на территории Урала и Западной Сибири рубеж между арктическими и субарктическими фаунами с одной стороны и перигляциальными с другой проходил между 59° и 58° с. ш.

В настоящей работе проведена визуализация полученных данных из 15 местонахождений отнесенных к периоду окончания МИС3 – началу МИС2 с использованием программы PAST. Для этих фаун производился анализ по методу главных компонент (Рисунки 4А и 4Б), а также кластерный анализ. В эти расчеты не

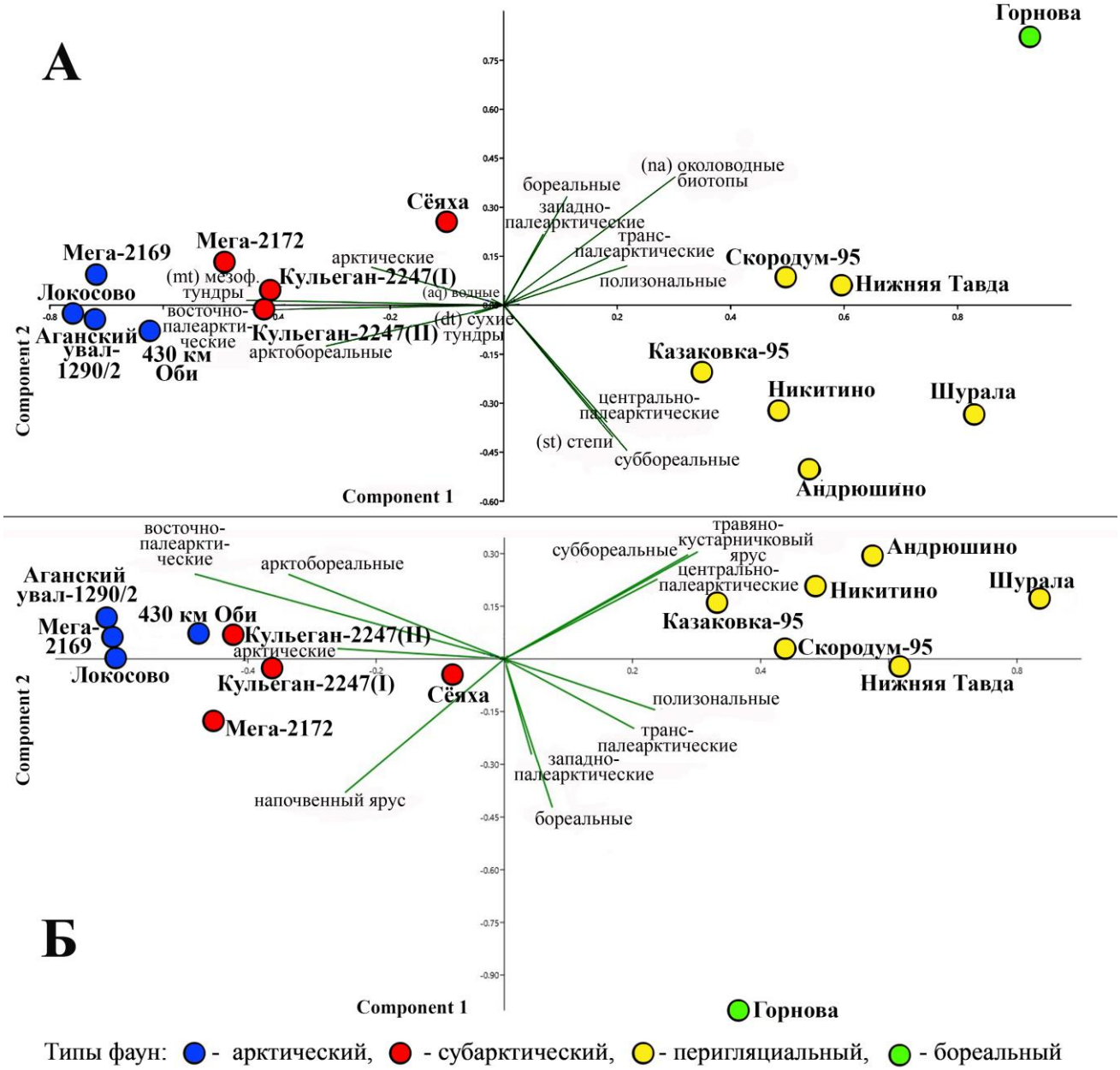


Рисунок 4 – Распределение фаун насекомых из местонахождений периода окончания МИС3-начала МИС2, рассчитанное по методу главных компонент с учетом соотношения широтных, меридиональных и экологических (по классификации С. А. Кузьминой) групп (А), меридиональных, широтных и ярусных групп (Б)

включены две точки – Зеленый остров (вследствие малой выборки) и Мальково (ввиду того, что часть материала пока находится на обработке в Институте систематики и экологии СО РАН, г. Новосибирск). Расчеты по методу главных компонент составлялись по соотношению широтных, меридиональных, экологических (Рисунок 4А) и ярусных (Рисунок 4Б) групп.

В результате было установлено, что энтомокомплексы местонахождений, отнесенные к перигляциальному типу (Казаковка, Скородум-95, Андрюшино, Нижняя Тавда, Шурала и Никитино) образовали четко обособленные группы в

обоих случаях (рисунки 4А и 4Б). При этом несколько обособленное положение энтомкомплексов точек Скородум-95 и Нижняя Тавда объясняется наличием в их составе большого числа видов, имеющих современное полизональное распространение (типа долгоносиков *Tournotaris bimaculatus*) и связанных с интразональными биотопами.

Комплексы насекомых из северных районов также образовали отдельную группу, куда попали фауны как арктического, так и субарктического типов. Группировка насекомых точки Сёяха находится ближе к оси X. Это объясняется наличием в ее составе значительного числа полизональных видов, часть из которых нехарактерна для современных тундр (например, радужницы рода *Donacia*). Энтомокомплекс точки Горнова, отнесенный к бореальному типу, расположен отдельно от остальных местонахождений.

Схожие данные были получены по результатам кластерного анализа, рассчитанного по соотношению широтных, экологических и меридиональных групп.

Таким образом, использование метода главных компонент и кластерного анализа показало обособленность комплексов жуков перигляциального типа от других групп фаун, расположенных к северу от 59°с.ш. Можно предполагать, что между 58° и 60° с.ш. проходила граница в пределах так называемой позднеплейстоценовой гиперзоны, которая по терминологии Н. Г. Смирнова (1994; 2001 и др.) носит название «гиперборейной».

Полученные данные соотнесены с реконструкциями, приведенными для севера Западной Сибири (Архипов, Волкова, 1994; Лаухин и др., 2008 и др.). Согласно данным В. В. Писаревой и М. А. Фаустовой (2007) на территории Западно-Сибирской равнины в период 28-26 т. л. н. к северу от широтного отрезка Оби располагались ландшафты типа лесотундр, а к югу – редкостойных елово-березовых лесов с сосной сибирской и лиственницей. Энтомологические же данные показывают, что к югу от 58°с.ш. на данной территории располагались открытые ландшафты типа лугостепей с редко стоящими деревьями или лесными колками.

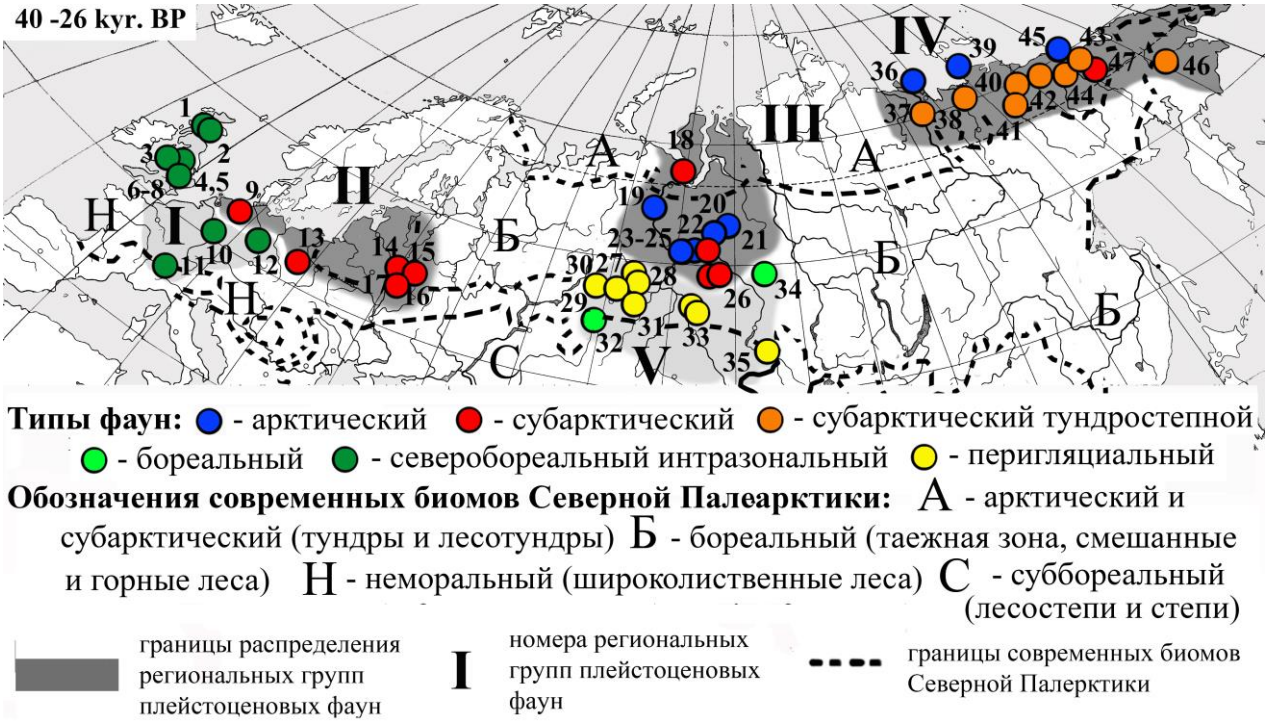
Полученные данные были сопоставлены с материалами из геологически одновозрастных местонахождений других регионов северной Евразии.

Западная, Центральная и Восточная Европа. На территории Западной Европы известно несколько местонахождений в Англии, Франции, Нидерландах, Швейцарии, а в Центральной и Восточной Европе это точки на территории Польши и Беларуси (Coope et al., 1971, Coope, 2002, Weichselian Late Pleniglacial..., 1998; Ponel, 1995; Назаров, 1984 и др.). На основании анализа данных из 16 европейских местонахождений, ассоциированных с временным интервалом 40-26 т. л. н., можно предполагать, что разнообразие арктических и арктобореальных насекомых в это время уменьшалось по мере продвижения к западу. Если западноевропейские фауны содержат в своем составе ограниченное число арктобореальных видов жуков (*Elaphrus lapponicus, Amara alpina* и др.), то в составе энтомокомплексов местонахождений Peelo и Bełchatów появляются арктические (*Pterostichus vermiculosus, Tachinus arcticus*) и арктобореальные (*Pterostichus tundrae, Bembidion dauricum* и др.) виды (Coope, 1969; Weichselian Late Pleniglacial..., 1998). На рубеже, соответствующем территории современной Беларуси, помимо арктических и арктобореальных видов, появляются отдельные степные виды жуков, имеющие современное восточнопалеарктическое и центральнопалеарктическое распространение (*Poecilus major, Stephanocleonus eruditus, Coniocleonus ferrugineus*).

Восточная Сибирь. Анализ восточносибирских фаун основан на обобщении литературных сведений (Киселев, 1981; Kiselyov, Nazarov, 2009; New insights..., 2005; Kuzmina, 2015 и др.), а также использовании оригинальных данных, полученных автором при обработке местонахождения Янская стоянка (Яна-RHS) (Зиновьев и др., 2015 и др.). Описанные фауны характеризуются преобладанием арктических и арктобореальных жесткокрылых, наличием значительного числа восточносибирских степных видов, а также высоким содержанием в ряде местонахождений остатков пилюльщика *Morychus viridis*; который в ряде местонахождений достигает 90% от общего числа особей. Долгоносики рода *Otiorhynchus* практически отсутствуют или единичны.

Обобщение полученных данных позволило произвести районирование континента периода окончания МИС3 на основе представленности в разных его частях конкретных типов фаун насекомых. Было выделено пять групп региональных фаун (Рисунок 5).

Западноевропейская группа (фауны I на Рисунке 5) включает в себя местонахождения, расположенные на территории современной Западной Европы,



Местонахождения: 1 – Sourille; 2 – Balglas Burn; 3 – Coleshill; 4,5 – Four Ashes (секции 2 и 45); 6 – Brandon Terrace; 7 – Great Billing; 8 – Trapstone; 9 – Peelo; 10 – Salzgitter-Lebensdedt; 11 – Le Grande Pile; 12 – Gossau; 13 – Bełchatów; 14 – Дричалук (н); 15 – Коневичи; 16 – Михалиново; 17 – Рубежница; 18 – Сёяха-Мутная; 19 – 430 км Оби; 20 – Зеленый остров; 21 – Аганский увал-1290/2; 22 – Аганский увал-1287/1; 23 – Локосово; 24, 25 – Мега (т. 2172 и 2169); 26 – Кульеган-2247 (расчистки I и II); 27 – Андрюшино; 28 – Нижняя Тавда; 29 – Шурала; 30 – Никитино; 31 – Нижняя Тавда; 32 – Горнова; 33 – Скородум и Казаковка; 34 – Нэптэннэ; 35 – Калистратиха; 36- Буор-Хая; 37 – Мамонтовая Хайота; 38 – Яна RHS; 39 – Большой Ляховский; 40 - Шаманово; 41 - Сыпной яр; 42 – Алазея; 43 - Дуванный яр; 44 - Алешкина заимка. 45 – Приморский; 46 – Ледовый обрыв; 47 – Молотковский камень. **Группы фаун:** I – Западноевропейская, II – Центрально-восточноевропейская, III – Западносибирская, IV – Восточносибирская, V – Центральнопалеарктическая

Рисунок 5 – Региональные позднеплейстоценовые группы фаун насекомых периода окончания МИС3 – начала МИС2 и их сопоставление с современной природной зональностью (ориг. данные, с использованием сведений из Osborne, 1973; Ponel, 1995; Назаров, 1979, 1984; Киселев, 1981; Flora, fauna..., 2004; Late Saalian..., 2004; New insights..., 2005; An MIS3 age..., 2007; The Late Pleistocene environment..., 2011; Kuzmina, 2015; Жесткокрылые …, 2017 и др.)

представленные в них комплексы жуков отнесены к северобореальному интразональному типу, близкие к современным энтомокомплексам Северной Фенноскандии. Поскольку положение этих местонахождений соответствует современному биому широколиственных лесов, то данные группировки жуков могут указывать на более холодный по сравнению с современным климат.

Центрально-восточноевропейская группа (фауны II на Рисунке 5) включает в себя местонахождения, расположенные от территории современных Нидерландов до Беларуси. Характерной особенностью энтомокомплексов этой группы является наличие в них арктических, арктобореальных и суббореальных видов, имеющих современное восточнопалеарктическое распространение и проникавших далеко к западу от границ их современных ареалов. Территориально местонахождения этой группы соответствуют современным биомам широколиственных и смешанных лесов. Видовой состав энтомокомпелксов этих местонахождений отражает условия очень холодного климата, существовавшего в том числе и вблизи формирующихся ледников на территории современной Фенноскандии (The last Eurasian ice sheets…, 2016).

Западносибирская группа (фауны III на Рисунке 5) включает в себя энтомокомплексы из точек, расположенные на территории севера современной Западно-Сибирской равнины. В них представлены фауны субарктического лесотундрового, субарктического интразонального и арктического тундрового типов, отражавшие существование очень холодного климата и соответствующих ему открытых ландшафтов типа современных тундр и лесотундр. Это принципиально отличает их от современных энтомофаун на этих территориях и может свидетельствовать о сходстве существовавших на них типах ландшафтов, аналогичных современным тундрам и лесотундрам.

Восточносибирская группа (фауны IV на Рисунке 5) включает местонахождения, расположенные к востоку от р. Лены. Описаны арктические и субарктические фауны жуков с присутствием значительного числа восточнопалеарктических степных видов, а также высоким содержанием пилюльщика *Morychus viridis* в ряде местонахождений. Этот вид считается индикатором позднеплейстоценовых тундростепных ландшафтов (Берман, 1990). Доминируют виды жуков, имеющие современное восточнопалеарктическое распространение. Большинство местонахождений, в которых представлены эти фауны, соответствуют восточному резко континентальному сектору современной Северной Палеарктики по районированию А. Ф. Емельянова (1974).

Центральнопалеарктическая группа (фауны V на Рисунке 5). Фауны перигляциального и единично бореального типов, сочетающие в своем составе арктические, арктобореальные и суббореальные степные виды. Одной из

доминирующих групп являются долгоносики рода *Otiorhynchus*, близкие к *O. altaicus*. Комплексы насекомых перигляциального типа описаны только с территории центральной и южной частей Западно-Сибирской равнины, а также Среднего Урала (т. Шурала) и Зауралья (т. Никитино, Андрюшино, Нижняя Тавда и Мальково). В Западной и Восточной Европе, а также в Северо-Восточной Сибири фауны такого типа не найдены, несмотря на значительное число собранного материала, относящегося к периоду окончания МИС3.

Полученные данные указывают на отличие природных условий периода окончания МИС3 - начала МИС2 от современной природной зональности. Фауны центрально-восточноевропейской и западносибирской групп могут отражать широкое распространение ландшафтов типа современных тундр и лесотундр, а западноевропейской – северобореальных лесов, что в корне отличается от современного распределения природных зон на этих территориях. Фауны центральнопалеарктической группы показывают широкое распространение открытых пространств на месте современных бореальных лесов.

Полученные данные позволяют скорректировать имеющиеся сведения о распространении в период окончания МИС3 растительных сообществ на территории Центральной части Северной Евразии, воссозданные по результатам палинологического анализа. Согласно В. В. Писаревой и М. А. Фаустовой (2007), на территории Западно-Сибирской равнины в период 28-26 т. л. н. к северу от Широтной Оби располагались ландшафты типа лесотундр, а к югу – редкостойных елово-березовых лесов с сосной сибирской и лиственницей. Энтомологические же данные показывают, что к югу от 58°с.ш. на данной территории располагались ландшафты типа лугостепей, причем древесная растительность не являлась определяющей, доминировали, скорее всего, луговые и лугово-степные растительные сообщества.

К периоду максимума и окончания последнего оледенения (МИС2) отнесено несколько местонахождений в северной части региона на основании радиоуглеродных дат, еще несколько точек с территории Среднего Приобья (в том числе с Аганского увала) – на основании стратиграфического положения и сопоставления слоев с точкой Аганский увал-1290/2. В составе энтомокомплексов из перечисленных местонахождений отмечено доминирование арктических и арктобореальных видов жуков, характерных для современных тундр. Какие-либо бореальные и степные виды в перечисленных точках не найдены. В

местонахождениях периода Максимума Последнего Оледенения (начало-середина МИС2) на территории центральной и северной частей региона представлены арктические фауны, тогда как комплексы перигляциального типа описаны только для южной части Западно-Сибирской равнины (Гурина и др., 2017). Сравнение энтомологического материала из отложений Европы, Западной и Восточной Сибири показало, что континентальность климата была выше в сравнении с современной. Керофильные виды жуков, имеющие современное восточнопалеарктическое распространение, на западе достигали пределов Восточной Европы (Назаров, 1984).

Полученные данные хорошо согласовываются с результатами палеоботанических и палеотериологических исследований, проведенных для разных регионов Северной Евразии (Архипов, Волкова, 1994; Волкова и др., 2002; Маркова, Пузаченко, 2008; Tarasov et al., 2000 и др.), показывающих широкое распространение открытых (безлесных) тундроподобных пространств на территориях, свободных от покровных ледников.

Комплексы жуков из местонахождений Среднего Приобья, отнесенные к периоду 10,8-10,7 т. л. н., отнесены к северобореальному типу. Их видовой состав отражал несколько более холодный по сравнению с современным климат. На это указывают находки ряда арктобореальных видов (*Diacheila polita, Carabus odoratus* и др.), достоверно отсутствующих в Среднем Приобье в настоящее время. В то же время для точки Нгоюн описаны фауны арктического типа, а для местонахождении Буньково (калибр. 14С дата 13,5 т. л. н.) на реке Чик (Новосибирская обл.) – фауна насекомых перигляциального типа с высоким содержанием долгоносиков *Otiorhynchus* группы *O. altaicus*, а также представителей родов *Stephanocleonus* и *Coniocleonus* (Zinovyev et al., 2016; Legalov и др., 2016). Сопоставление с литературными данными из геологически одновозрастных местонахождений Европы позволяет предполагать, что подъем температуры на рубеже 13-12 т. л. н. отражен именно на примере данной точки.

На рубеже поздний неоплейстоцен-голоцен в составе энтомокомплексов произошли следующие изменения:

1. Арктические и субарктические группировки жуков после окончания последнего оледенения сместили свои границы к северу, заняв территории современных тундр. Из их состава исчезли степные и отдельные бореальные виды жуков.

2. Энтомокомплексы перигляциального типа исчезли как единое целое с данной территории при формировании современной природной зональности, за счет того, что многие виды, составлявшие их основу, сместили свои ареалы к востоку, юго-востоку, югу или к северу и северо-востоку.

3. Постепенное формирование комплексов современного облика началось в период после 15 т. л. н. При этом резкий температурный скачок (позднедриасовое похолодание) пока еще не нашел отражения в соответствующих фаунах региона в отличие от геологически одновозрастных местонахождений Западной Европы.

5.4 Голоцен (МИС1)

Комплексы жуков из голоценовых местонахождений региона в целом соответствуют современным зональным и азональным фаунам данного региона, то есть указывают на принципиально сходные с современными климатические условия. Исключение составляют местонахождения Южного Ямала, вскрытые в долинах рек Ядаяходыяха и Порсыяха (Зиновьев и др., 2001). В них обнаружено значительное число бореальных лесных видов, в частности короедов *Phoelotribus spinulosus, Orthotomicus suturalis, Polygraphus sp.,* непосредственно указывающих на наличие в раннем-среднем голоцене достаточно развитой древесной растительности (ель, лиственница). Это хорошо соотносится с остатками стволов соответствующих деревьев в тех же самых слоях.

На территории же таежной зоны Урала и Западной Сибири комплексы жуков из голоценовых местонахождений отнесены к бореальному и интразональному типам и представлены теми же видами, что встречаются на этих территориях и в настоящее время. В то же время изменения типов лесной растительности, показанные на основе палинологических данных (Панова, 1996 и др.), не могут быть подтверждены энтомологическими материалами. Это связано с тем, что подавляющее большинство захоронений насекомых в голоцене связано, прежде всего, с интразональными биотопами, – поймами рек с развитой травяно-кустарничковой растительностью (препятствующей попаданию видов с участков плакоров) и болотами.

Исключение составляет материал из зоогенных (орнитогенных) захоронений. В частности, на примере позднеголоценового местонахождений Усть-Лог показано, что в период позднего голоцена (2,7 кал. т. л. н.) на территорию Среднего Предуралья проникали некоторые неморальные виды жуков, связанные с гумидным климатом, такие, как навозник *Trypocopris vernalis* (Находка остатков..., 2014).

5.5 Группы жуков по степени представленности в четвертичных отложениях и современных фаунах региона

Сравнение палеонтологических данных и специфики современного распространения, представленных в четвертичных отложениях жуков позволило выделить в составе фаун жесткокрылых изучаемого региона несколько групп (Таблица 1).

Таблица 1 – Изменения ареалов жуков при формировании современных энтомокомплексов региона.

Виды, представленные в неоплейстоценовых отложениях региона, но достоверно отсутствующие в составе современных фаун Coleoptera данного региона**.**	Сместили ареалы к югу (*Otiorhynchus altaicus, O. ursus, Chrysolina perforata* и др.);
	Сместили ареалы к востоку (*Pterostichus mirus, Poecilus ravus, Stepahnocleonus eruditus*, и др.).
Виды, не найденные в неоплейстоценовых отложениях региона, но обитающие в современных зональных и азональных сообществах.	Западнопалеарктические лесные и полизональные виды, (*Carabus glabratus, C. granulatus, Limodromus assimile, Chrysolina varians* и др.);
	Центральнопалеарктические виды, имеющие сплошные ареалы (*Carabus aeruginosus, Pterostichus dilutipes*) центрально- и восточнопалеарктические виды, имеющие на данной территории изоляты или фрагментированные ареалы (*Carabus vietinghoffi, C. hummeli, Pterostichus drescheri, Pristius olgae* и др.
Виды, представленные в неоплейстоценовых фаунах региона и обитающие на данной территории в настоящее время.	Изменили ареалы к северу (*Pterostichus costatus, Tachinus arcticus, Lepyrus nordenskjoeldi* и др.).
	Фрагментация ареалов (*Carabus sibiricus*),
	Ареалы не изменились (*Trechus rivularis, Pterostichus diligens, Phoelotribus spinulosus* и др.).

Среди 334 таксонов жуков, представленных в плейстоценовых и голоценовых отложениях региона и определенных до видового уровня, 139 (42% от общего числа видов) остались на исследуемой территории в составе современных фаун, 54 (16%) сместили ареалы к северу (в тундры и лесотундры) и 28 (8%)– к югу (в степи и лесостепи). 18 (5%) видов встречаются вне Урала и Западной Сибири, сместив ареалы

к востоку и юго-востоку. 95 (28%) видов жуков найдены только в голоценовых отложениях, они представлены и в составе современных фаун на этой территории.

Доминирование в составе современных фаун региона видов с западнопалеарктическими типами ареалов может отражать вероятную экспансию жуков именно с западного направления. Благодаря этому Западно-Сибирская равнина оказалась заселена преимущественно видами жуков с западнопалеарктическим типом современного распространения. Многие из них составили основу современных энтомокомплексов таежной зоны (*Pterostichus oblongopunctatus*, *Trechus secalis* и др.), лесостепи и степи (*Tanymecus palliatus*, *Harpalus anxius* и др.). В позднеплейстоценовых же энтомокомплексах доминировали центрально- и восточнопалеарктические виды жесткокрылых.

Глава 6. СРАВНЕНИЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ С ДРУГИМИ КОМПОНЕНТАМИ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ И ГОЛОЦЕНОВЫХ БИОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И УРАЛА

6.1 Сопоставление с палеоботаническими данными

В большинстве местонахождений исследуемого региона не выявлено принципиальных противоречий между энтомологическими и карпологическими данными, то есть насекомые и растения позволяют реконструировать сходные условия. Однако в ряде случаев наблюдаются несоответствия между результатами этих методов. Например, в местонахождении Белая гора (МИС5с) наличие в пробе остатков термофильной жужелицы *Trechus secalis* не подтверждено соответствующими находками теплолюбивых видов растений (Rusakov et al., 2018). Что касается сопоставления с палинологическими данными, то в большинстве случаев результаты палинологического и спорово-пыльцевого анализа не противоречат друг другу. Это показано на примере среднеплейстоценового местонахождения Кульеган-2251 и голоценового – Нюлсавэйто (Панова и др., 2010). В ряде случаев наблюдаются несоответствия между энтомологическими и палинологическими данными. Например, комплексам жуков арктического типа соответствуют находки пыльцы древесных в местонахождениях южного уступа Аганского увала (Материалы к характеристике..., 1994). Для голоценовых отложений насекомые часто являются менее чувствительными индикаторами климатических

изменений по сравнению с результатами палинологического анализа, динамика энтомокомплексов проявляется только на границах природных зон.

Несоответствия энтомологических и ботанических данных можно объяснить тем, что растительность в большей степени способна к переотложению и переносу на большие расстояния, нежели остатки насекомых, а также вероятностью нахождения конкретных видов в таких типах ландшафтах, где они сейчас не обитают. В ряде случаев насекомые позволяют говорить о находках отдельных видов растений, не представленных в составе карпологических флор или спорово-пыльцевых спектров (в силу особенностей семян или пыльцевых зерен, не сохраняющихся в породе).

6.2 Сопоставление с териологическими данными

Результаты энтомологического анализа сопоставлялись с териологическими данными из тех же отложений, для сравнения использованы представители подсемейства Arvicolonae семейства Cricetinae. Данная группа очень широко представлена в четвертичных отложениях и традиционно используется для целей палеофаунистики, палеогеографии, стратиграфии плейстоцена и голоцена (Смирнов, 1993, 1994, 2001; Смирнов и др., 1986 и др.). В ряде местонахождений региона остатки полевок и насекомых извлекались из одних и тех же слоев. Представители подсемейства Arvicolinae по своей трофической приуроченности являются фитофагами, обитают на поверхности почвы, переходя на травяно-кустарничковый и кустарниковый ярусы. При этом, как и для насекомых, для млекопитающих в целом и арвиколин в частности, существует набор видов, характерных только для той или иной природной зоны, являющихся индикаторными для конкретных ландшафтно-климатических условий.

На исследуемой территории существует целый ряд местонахождений, где наблюдаются одновременные находки как костного материала, так и остатков насекомых. Хронологически они отнесены к раннему-среднему (Чембакчинский яр, Семейка, Кульеган-2251) и позднему неоплейстоцену в пределах МИС5 (Шахматовка I, Шахматовка II, Ярсино) и МИС3 (430 км Оби, Аганский увал-1290/2, Скородум, Никитино, Шурала, Нижняя Тавда). Представленные в отложениях этих периодов энтомо- и териокомплексы показывают принципиальное сходство по соотношению широтных групп.

Сопоставление энтомологических данных с имеющимися в литературе сведениями по динамике фаун мелких млекопитающих (Смирнов, 1994, 2001; Borodin, 1996; Бородин, Косинцев, 2001 и др.) позволило получить сравнительные характеристики неоплейстоценовых терио- и энтомокомплексов, сопоставляемых с периодом окончания МИС3 (по Borodin et al., 2013). Так, на участке между 72°и 61° с.ш. арктическим и субарктическим фаунам жуков соответствовали териокомплексы тундроподобных ландшафтов. Между 60° и 56° с.ш. в отложениях региона представлены безаналоговые или дисгармоничные териокомплексы, соответствовавшие энтомофаунам перигляциального типа. И, наконец, на территории Урала и Западной Сибири к югу от 56° с.ш. представлены териофауны лесостепного и степного облика, в которых отсутствуют лемминги, им соответствовали перигляциальные энтомокомплексы с доминированием долгоносиков *Otiorhynchus altaicus, O. ursus* и других. Сходство широтного распределения энтомо- и териокомплексов на изучаемой территории позволяет предполагать, что к северу от 60°с.ш. ландшафты были ближе к современным тундрам или лесотундрам (точнее, редколесьям с тундровой растительностью). К югу от этой широты они могли определяться в качестве перигляциальных лугостепей или лесо-лугостепей, не имевших каких-либо современных аналогов. Аналогичные выводы сделаны и на палеоботаническом материале, в том числе из местонахождений, содержащих остатки млекопитающих, насекомых, а также карпологический материал (Смирнов, 1993, 1994; Borodin, 1996; Кривоногов, 1988 и др.). Видовой состав насекомых данной территории мог соответствовать териофаунам «гиперборейной» зоны центральной части Северной Евразии (Смирнов, 1994, 2001 и др.).

Отсутствие принципиальных отличий энтомологических и териологических данных связано с тем, что представители этих групп были разными компонентами одних и тех же природных сообществ, существовавших в прошлом на данной территории.

Смена ландшафтно-климатических условий на рубеже поздний неоплейстоцен – голоцен привела к разным реакциям животных, населявших перигляциальные или «гиперборейные» сообщества. Для крупных млекопитающих имели место как вымирания отдельных видов, так и изменения ареалов остальных представителей мегафауны. Для мелких млекопитающих происходила динамика ареалов (Бачура, Косинцев, 2010 и др.), сопровождавшаяся эволюционными процессами в виде

изменения некоторых морфологических признаков, в частности, деталей строения коренных зубов (Бородин, 2012 и др.). Для насекомых на протяжении плейстоцена характерна морфологическая стабильность, реакцией же на изменения ландшафтно-климатических условий является именно динамика областей их распространения. В случае же наличия непреодолимых барьеров (гор, ледников или крупных водоемов) могли происходить так называемые локальные вымирания отдельных популяций на некоторых частях ареалов при сохранении вида как такового (Ashworth, 1997).

Сопоставление териологических и энтомологических данных позволило нам выявить виды мелких млекопитающих подсемейства Arvicolinae и жесткокрылых, изменивших сходным образом свои ареалы при становлении современной природной зональности на рубеже позднего неоплейстоцена и голоцена.

Сокращение (смещение) ареалов к северу, в пределы современных тундр (и лесотундр). Среди мелких млекопитающих это *Dicrostonyx torquatus, Lemmus sibiricus, Microtus middendorffi,* среди жуков – *Pterostichus costatus, Amara alpina, Chrysolina cavigera* и др. Часть арктических и арктобореальных видов жуков (*Pterostichus vermiculosus, Amara alpina*) и полевок (*Microtus middendorffii*), сохранили изолированные участки в горных тундрах Урала.

Сокращение (смещение) ареалов к югу, востоку или юго-востоку, в пределы современных степей и полупустынь. Среди мелких млекопитающих это *Eolagurus luteus, Lagurus lagurus, Ellobius talpinus,* среди жуков - *Poecilus ravus, Otiorhynchus altaicus, Stephanocleonus leucopterus* и др.

Разделение некогда сплошных ареалов на серию изолятов (образование мозаичного ареала) в тундрах и степях. Мелкие млекопитающие - *Microtus gregalis***,** жуки - *Carabus sibiricus*.

Сохранение видов на территории современной таежной зоны. Мелкие млекопитающие – *Cletrionomys rutilus, C. rufocanus, Microtus agrestis, M. schisticolor, Arvicola terrestris*, среди жуков это виды с разными характеристиками ареалов – как бореальные (*Pterostichus mannerheimi, P. diligens, Trechus rivularis* и др.), так и полизональные (*Notaris aethiops, Tournotaris bimaculatus, Hydrobius fuscipes* и др.).

Экспансия видов с запада, заселение зональных и интразональных сообществ. Среди мелких млекопитающих это *Cletrionomys glareolus, Microtus arvalis* (sensu lato), среди насекомых – *Poecilus lepidus, Pterostichus oblongopunctatus, Cychrus caraboides, Harpalus anxius, Eusomus ovulum* и др.

ВЫВОДЫ

1. На основании данных по современному распространению и экологическим требованиям насекомых проведена классификация энтомофаун, использованная при изучении материала из четвертичных отложений Урала, Большеземельской тундры, северной и центральной частях Западно-Сибирской равнины. Выделено шесть типов, из которых пять соответствуют современным зональным сообществам (арктический, субарктический, бореальный, суббореальный и неморальный), тогда как перигляциальный не имеет аналогов среди современных энтомокомплексов. В плейстоценовых и голоценовых отложениях исследуемого региона представлены арктический, субарктический, бореальный и перигляциальный типы.

2. С исследуемой территории описано 86 местонахождений четвертичных насекомых (отнесенных преимущественно к отряду Coleoptera), большинство из которых (78) отнесено к позднему неоплейстоцену и голоцену; ранним неоплейстоценом датирована одна точка (Чембакчинский яр), средним – 8 местонахождений.

3. На примере многослойных разрезов раннего, среднего и начала позднего неоплейстоцена показана четко выраженная смена энтомокомплексов, указывающая на чередование условий холодного и теплого климата, который в ряде случаев был даже мягче современного. Это соотносится как с палеоботаническими данными по этому региону, так и с результатами энтомологических исследований из геологически одновозрастных местонахождений из других регионов Северной Евразии.

4. Для периода окончания МИС3 - начала МИС2 (38-26 калибр. т. л. н.) реконструированы черты широтной зональности в условиях холодного и сухого климата. К северу от 59°с. ш. описаны арктические и субарктические фауны, к югу от 58°с. ш. – специфические перигляциальные комплексы с доминированием центральнопалеарктических долгоносиков рода *Otiorhynchus*. Выделено четыре группы фаун насекомых Северной Палеарктики – западноевропейская, европейско-западносибирская, восточносибирская и уральско-западносибирская. Энтомомплексы перигляциального типа описаны только с территории Среднего Урала, Зауралья, центральной и южной частей Западно-Сибирской равнины.

5. Существенные изменения видового состава насекомых произошли на рубеже позднего неоплейстоцена-голоцена (МИС2-1), то есть около 11-8 тысяч лет назад. В это время часть видов исчезла из данного региона, сместив свои ареалы к востоку и югу, другая сохранилась в его северной части, заняв современные тундры и лесотундры. Ряд таксонов жуков, входивших в состав четвертичных фаун, остался в составе современных фаун соответствующих территорий, где населяет лесные и интразональные биотопы. Значительное число видов жесткокрылых, обычных для современных лесных и степных фаун Урала и Западной Сибири, не представлено в четвертичных отложениях региона.

6. Энтомокомплексы из голоценовых отложений (от 8 тысяч лет до современности) аллювиального, озерно-аллювиального и болотного генезиса в целом схожи с современными фаунами насекомых с этих же территорий. Климатические изменения, диагностируемые на палинологическом материале, проявляются только в составе энтомофаун из местонахождений, расположенных на границах природных зон (тундра-лесотундра-северная тайга). В ряде зоогенных местонахождений Среднего Урала и Южного Ямала обнаружены виды, указывающие на более теплый (гумидный) климат.

7. Сопоставление результатов изучения насекомых и млекопитающих из отложений, сопоставляемых с периодом окончания МИС3 (35-24 т. л. н.) позволило выявить схожие региональные особенности широтного распределения энтомо- и териофаун, соответствующих широкому распространению открытых «гиперборейных» ландшафтов. Среди насекомых и мелких млекопитающих выделены группы со сходными типами изменений видовых ареалов на рубеже поздний неоплейстоцен-голоцен.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

1. **Зиновьев Е. В.** Изменения энтомофаун Южного Ямала в связи с динамикой северной границы леса в голоцене / Е. В. Зиновьев, А. В. Гилев, Р. М. Хантемиров // Энтомологическое обозрение. – 2001. – Т.80. – № 4. – С. 843-851.

2. **Зиновьев Е. В.** Жесткокрылые окрестностей горы Неройки (Приполярный Урал) / Е. В. Зиновьев, А. Ю. Малоземов //Сибирский экологический журнал. – 2002. – Т. 9. – № 6. – С. 703-710.

3. **Зиновьев Е. В.** Фауна жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Висимского заповедника / Е. В. Зиновьев, Н. Л. Ухова //Вестник Челябинского Государственного Педагогического Университета. – 2003. – Т.10. – № 4. – С. 7-32.

4. О динамике растительности и экологических условий на Полярном Урале в голоцене / Н. К. Панова, В. Янковска, О. М. Корона, **Е. В. Зиновьев** // Экология. – 2003. – № 4. – С. 248-260.

5. **Зиновьев Е. В.** Раннеплейстоценовые насекомые Чембакчинского яра (Нижнее Прииртышье) / Е. В. Зиновьев // Евразиатский энтомологический журнал. – 2003. – Т. 1. – № 1. – С. 17-24.

6. **Зиновьев Е. В.** Характеристика позднекаргинских энтомокомплексов Нижнего Прииртышья на примере местонахождений Скородум-95 и Казаковка-95 / Е. В. Зиновьев // Евразиатский энтомологический журнал. – 2003. – Т. 2. – № 2. 2003. – С. 83-93.

7. **Зиновьев Е. В.** Материалы к характеристике раннеголоценовых энтомокомплексов Среднего Приобья / Е. В. Зиновьев // Евразиатский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4. – № 4. – С. 283–292

8. **Zinovjev E. V.** Problems of ecological interpretation of Quaternary insect faunas from the central part of Northern Eurasia / E. V. Zinovjev // Quaternary Science Reviews. – 2006. – Vol. 25. – P. 1821-1840.

9. **Зиновьев Е. В.** Материалы по фауне жесткокрылых Среднего Приобья / Е. В. Зиновьев // Вестник Оренбургского Государственного Университета. Приложение "Биоразнообразие и биоресурсы". – 2006. – Т. 4. – С. 44-47.

10. Гилев А. В. Анализ изменений морфологии головной капсулы муравьев Formica lemani Bondroit, 1917 в Западной Сибири за последнюю тысячу лет методами геометрической морфометрии / А. В. Гилев, **Е. В. Зиновьев,** А. Г. Васильев // Сибирский экологический журнал. – 2010. – № 5. – С. 739-744.

11. Динамика растительности и экологических условий в голоцене на Южном Ямале (по данным комплексного анализа отложений реликтового торфяника) / Н. К. Панова, С. С. Трофимова, Т. Г. Антипина, **Е. В. Зиновьев**, А. В. Гилев, Н. Г. Ерохин // Экология. – 2010 – № 1. – С. 22-30.

12. **Zinovyev E. V.** Sub-fossil beetle assemblages associated with the “mammoth fauna” in the Late Pleistocene localities of the Ural Mountains and West Siberia. / E. V. Zinovyev // ZooKeys. – 2011. – Vol. 100. P. 149–169.

13. Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: Connection between Europe and Asia / A. Borodin, E. Markova, **E. Zinovyev**, T. Strukova, M. Fominykh, S. Zykov // Quaternary International. – 2013. – Vol. 284. – P. 132-150

14. **Зиновьев Е. В.** Энтомологическая характеристика отложений казанцевского (эемского) межледниковья позднего плейстоцена, вскрытых в местонахождении Карымкарский сор (Нижнее Приобье) / Е. В. Зиновьев // Евразиатский энтомологический журнал. – 2012. – Т. 11. – № 5. – С. 401-409.

15. **Зиновьев Е. В.** Фауна напочвенных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Берёзовского заказника (Нижнее Приобье) / Е. В. Зиновьев**,** Э. К. Акопян // Вестник Алтайского государственного аграрного ун-та. – 2013. – Т. 100. – № 2. – С. 60-66.

16. Жуки-мертвоеды (Coleoptera, Silphidae) позднего дриаса на реке Чик (верхний плейстоцен Сибири) / К. А. Цепелев, А. А. Легалов, **Е. В. Зиновьев,** Р. Ю. Дудко, С. Э. Чернышёв // Евразиатский энтомологический журнал. – 2013. – Т. 12. – № 1. – С. 27-34.

17. Жуки-пилюльщики (Coleoptera, Byrrhidae) позднего плейстоцена в местонахождениях юга Западно-Сибирской равнины / С. Э. Чернышёв, К. А. Цепелев, Р. Ю. Дудко, **Е. В. Зиновьев,** А. А. Легалов // Евразиатский энтомологический журнал. – 2013. – Т. 12. – № 2. – С. 109-119.

18. Первые находки Tychius alexii (Korotyaev, 1991) (Coleoptera, Curculionidae) в современной и плейстоценовой фаунах Сибири / Е. В. Борисова, Р. Ю. Дудко, А. А. Гурина, **Е. В. Зиновьев,** К. А. Цепелев, А. А. Легалов // Евразиатский энтомологический журнал. – 2013. – Т. 13. – № 2. – С. 27-34.

19. Находка остатков навозника Trypocopris vernalis (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Geotrupidae) в позднеголоценовых орнитогенных захороненниях на Среднем Урале (Кунгурско-Красноуфимская лесостепь) / **Е. В. Зиновьев**, Е. П. Изварин, А. В. Иванов, А. И. Улитко // Евразиатский энтомологический журнал. – 2014. – Т. 13/ – № 1. – С. 11-14.

20. First records of sub-fossil insects from Quaternary deposits in the southeastern part of Western Siberia, Russia / **E. V. Zinovyev**, R. Yu. Dudko, A. A. Gurina, A. A. Prokin, Yu. E. Mikhailov, K. A. Tsepelev, S. E. Tshernyshev, A. A. Kostyunin, M. S. Kireev, A. A. Legalov // Quaternary International. – 2016. – Vol. 420. – P. 221-232.

21. Palaeoenvironment of the Middle and Upper Neopleistocene at the Gornovo Upper Palaeolithic site (Southern Ural foreland, Russia) / G. Danukalova, R. Kurmanov, A. Yakovlev, E. Osipova, **E. Zinovyev,** Kh. Arslanov // Quaternary International. – 2016. – Vol. 420. – P. 24-46

22. Биоразнообразие жесткокрылых насекомых Западной Сибири: новые данные о долгоносикообразных жуках (Coleoptera, Curculionoidea: Rhynchitidae, Brentidae, Curculionidae) / А. А. Легалов, Р. Ю. Дудко, А. А. Гурина, С.Э. Чернышев, **Е. В. Зиновьев**, М.С. Киреев, Н.Б. Никитский // Евразиатский энтомологический журнал. – 2015 – Т. 14. – № 5. – С. 401-408

23. Legalov A. A. Sub-fossil weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the central part of West Siberia provide evidence of range expansion during the last glaciations / A. A. Legalov, R. Yu. Dudko, **E. V. Zinovyev** // Quaternary International. – 2016. – Vol. 420. – P. 233-241

24. **Зиновьев Е. В.** Обзор местонахождений позднеплейстоценовых и голоценовых насекомых Нижнего Приобья и прилегающих к нему территорий / Е. В. Зиновьев // Вестник НВГУ. – 2016. – № 2. – С. 23-35.

25. Насекомые в аллювиальных отложениях позднего голоцена на реке Алей, Алтайский край / А. А. Гурина, Р. Ю. Дудко, **Е. В. Зиновьев**, В. К. Зинченко, С. Э. Чернышев, А. А. Легалов // Евразиатский энтомологический журнал. – 2016. – Т. 15. – № 6. – С. 555-562.

26. First results from the Late Pleistocene paleosols in northern Western Siberia: Implications for pedogenesis and landscape evolution at the end of MIS3 / V. Sheinkman, S. Sedov, L. Shumilovskikh, E. Korkina, S. Korkin, **E. Zinovyev**, A.Golyeva // Quaternary International. – 2016. – Vol. 418. – P. 132-146

27. Позднеплейстоценовые энтомокомплексы разреза Белая Гора (Западная Сибирь, р. Вах) и их экологическая характеристика / **Е. В. Зиновьев**, А. В. Бородин, С. С. Трофимова, В. С. Шейнкман, А. В. Русаков, С. Н. Седов, Р. А. Бобков // Евразиатский энтомологический журнал. – 2016. – Т. 15. – № 5. – С. 483-498.

28. Late Pleistocene paleosols in the extra-glacial regions of Northwestern Eurasia: Pedogenesis, post-pedogenic transformation, paleoenvironmental inferences / A. Rusakov, S. Sedov, V. Sheinkman, D. Dobrynin, **E.Zinovyev,** S.Trofimova, F. Maksimov, V. Kuznetsov, M. Korkka, S. Levchenko // Quaternary International. – 2019. – Vol. 501. – P. 174-192.

29. Late Pleistocene taphocoenosis of insects and small mammals from the Upper Reaches of the Ob River / A. A. Gurina, R. Yu. Dudko, **E. V. Zinovyev**, A. V.Borodin, S. E. Tshernyshev, A. A. Legalov // Paleontological Journal. – 2018. – Vol. 52. – No.13. – P. 1596–1608.

30. Palaeoenvironment of MIS5 in the North of Western Siberia, reconstructed on the sub-fossil insect, crustacean and plant macrofossil data / **E. V. Zinovyev**, A. V. Borodin, A. A. Kotov, S. E. Korkin // Quaternary International. – 2019. –Vol. 534. – P. 171-182.

31. **Зиновьев Е.В.** Голоценовые насекомые Урала, центра и севера Западно-Сибирской равнины / Е. В. Зиновьев // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – № 5. – С. 528–543.

32. **Монографии:** Трогонтериевый слон Нижнего Иртыша. / П. А. Косинцев, Н. Е. Бобковская, А. В. Бородин, **Е. В. Зиновьев**, А. И. Некрасов, С. С. Трофимова – Екатеринбург: Изд-во «Волот». – 2004. – 244 С. Коллективная монография, доля автора - 20%.

33. Флора и фауна Природного Парка "Самаровский Чугас". Энтомофауна. / Е. В. Колтунов, Е. В. Зиновьев, С. В. Залесов, А. В. Гилев – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. – 2009. 178 С. Коллективная монография, доля автора - 40%.

Подписано в печать: 08.09. 2020 г. Формат 60x84 1/16.
Объем 2 авт. л. Бумага офсетная. Тираж 100 экз. Заказ № …

Отпечатано в типографии ИПЦ УрФУ 620000, г. Екатеринбург,
ул. Тургенева, 4