

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

УДК 592"626"(212)

Е. В. Зиновьев
Екатеринбург, РоссияОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ
И ГОЛОЦЕНОВЫХ НАСЕКОМЫХ НИЖНЕГО ПРИОБЬЯ
И ПРИЛЕГАЮЩИХ К НЕМУ ТЕРРИТОРИЙ

Аннотация. В статье приводятся обобщенные данные по четвертичным насекомым из 29 местонахождений северной части Западно-Сибирской равнины и прилегающих территорий (Урал и Большеземельская тундра). На основе палеонтологических данных сделана попытка реконструкции развития фаун насекомых в позднем плейстоцене и голоцене (130 тысяч лет назад). Показано, что динамика энтомокомплексов соответствует основным этапам развития природных сообществ региона, реконструированным на основе палеоботанических данных. В частности, для периода последнего межледникового (130—115 тысяч лет назад) описаны фауны, где содержатся маркеры теплого климата, такие как жужелица *Trechus secalis*. Возможно, что именно в этот период ряд бореальных (*Cychrus caraboides*, *Chlaenius costualtus*) видов жуков сильно продвинули свои ареалы к северу по сравнению с их современным распространением. Последующее похолодание (вплоть до начала голоцена, т.е. около 10 тысяч лет назад) обусловило присутствие в фаунах региона криофильных (арктических тундровых и арктобореальных) видов жуков. В период Максимум Последнего оледенения (от 20 до 17 тысяч лет назад) эти комплексы отражали даже более суровые по сравнению с современными климатические условия. В голоцене из отложений аллювиального и болотного генезиса описаны фауны насекомых, аналогичные современным, на этих же территориях. В тех же голоценовых отложениях, которые ассоциированы с остатками полуископаемой древесины, отмечаются находки ксилобионтных и лесных подстилочных форм, достоверно отсутствующих здесь в настоящее время. Это полностью соответствует представлениям о продвижении к северу древесной растительности в голоценовый климатический оптимум (6-5 тысяч лет назад). Полученные данные сопоставлены с результатами палеоботанических исследований, а также с характером современных энтомофаун региона.

Ключевые слова: насекомые; история фаун; поздний плейстоцен; голоцен; Западная Сибирь; Урал.

Сведения об авторе: Евгений Витальевич Зиновьев, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории филогенетики и биохронологии.

Место работы: Институт экологии растений и животных УрО РАН.

Контактная информация: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202, e-mail: zin62@mail.ru.

Введение. Изучение истории формирования региональных фаун является важной составной частью энтомологических исследований. Для этого существует несколько методов реконструкции этого процесса, одним из которых является палеонтологический. Он основан на анализе фрагментов насекомых из отложений четвертичного периода, что дает возможность привязывать находки конкретных видов к определенному этапу недавнего геологического прошлого. Палеонтологические данные позволяют получать совершенно уникальную информацию, касающуюся распространения как отдельных видов, так и фаунистических комплексов в целом. Помимо этого, анализ энтомологического материала позволяет делать выводы о специфике природных условий тех или иных периодов плейстоцена и голоцена, причем наиболее эффективно эти данные используются в сопоставлении с анализом остатков животных и растений из тех же самых слоев. В ряде случаев именно сравнение результатов энтомологического, карпологического и палинологического анализов позволяет получить максимально точные выводы о характере ландшафтно-климатических условий различных регионов. В частности, материал по насекомым использовался при характеристике условий форми-

рования плейстоценовых и голоценовых отложений Среднего Приобья (Зиновьев 2005), Нижнего Прииртышья (Косинцев и др. 2004), Среднего Зауралья (Зиновьев, Корона, Стефановский 2007, Стефановский и др. 2002) и Южного Урала (Danukalova et al. in press).

На территории севера Западно-Сибирской равнины известен целый ряд мест, где найдены остатки насекомых, причем часть из них была описана в работах С. В. Киселева (Киселев 1988; Киселев, Друк, Криволицкий 1982; Ерохин, Зиновьев 1991).

Целью настоящей работы является воссоздание истории формирования фауны жуков северной части Западно-Сибирской равнины на основе обобщения палеоэнтомологических данных, полученных для местонахождений, расположенных на территории Нижнего Приобья и полуострова Ямал, а также ряда прилегающих территорий (Большеземельской тундры, Полярного Урала, Среднего Приобья). Для этого использованы как литературные данные, приведенные в работах С. В. Киселева (Киселев 1988, Киселев, Друк, Криволицкий 1982) В. И. Назарова (1989) и Н. Г. Ерохина (1988), так и сведения, полученные на основе сборов сотрудников Института экологии растений и животных УрО РАН.

Материал и методика. Материал был собран в результате полевых работ, проведенных сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН. В 1991 г. работы проводились совместно с геологом Федоровской геологосъемочной партии Тюменской Комплексной Геологоразведочной Экспедиции В. И. Кудриным, в 1996 г. — вместе с лабораторией дендрохронологии ИЭРиЖ УрО РАН. Кроме того, использованы данные, полученные в 1995 г. для Большеземельской тундры Н. Г. Смирновым, в 2005 г. — автором работы вместе с С. В. Зыковым (последним взяты пробы из голоценового местонахождения Ванзеват в низовьях Оби). Обработка образцов в полевых и камеральных условиях производилась по стандартным методикам, принятым для энтомологического анализа (Киселев 1987). При определении найденных фрагментов использовались эталонные коллекции Института экологии, а также Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург). Часть остатков жесткокрылых (главным образом представляющих семейство Curculionidae) была определена Б. А. Коротяевым (Зоологический Институт РАН, г. Санкт-Петербург) и А. А. Легаловым (Институт Систематики и Экологии Животных СО РАН, г. Новосибирск).

Экологические интерпретации видовых списков насекомых произведены с учетом их современного зонального распространения и биотопических требований. Для этих целей использованы литературные данные (Чернов 1978, 1980; Коротяев 1980; Киселев 1981; Legalov 2010 и др.) и сведения, полученные на основе сборов насекомых с территории Урала и Западной Сибири, осуществленных сотрудниками Института Экологии растений и животных, в том числе и автором данной работы (Зиновьев, Ольшванг 2003; Зиновьев, Нестерков 2003; Зиновьев, Малоземов 2002; Зиновьев и др. 2004). При характеристике типов фаун использована классификация, разработанная ранее автором (Zinovyev 2006, Косинцев и др. 2004).

Хронология событий позднего неоплейстоцена приведена на основе литературных данных (Архипов, Волкова 1994; Астахов 2009; Bassinot et al. 1994; Hedges et al. 2016). В работе при характеристике хронологии мы привязываемся не только к региональной стратиграфической шкале, но и к изотопно-кислородным стадиям (определяемым как Морские Изотопные стадии), используемым для определения смены теплых и холодных эпох на основе данных глубоководного бурения (Bassinot et al. 1994). Для теплых периодов (или периодов интенсивного потепления) используется термин «термохрон», а для холодных, соответственно, «криохрон» (Зубаков 1978).

Характеристика района исследований.

Исследуемый район расположен в пределах нескольких природных зон — тундровой и таежной, между которыми находится зона предтундровых редколесий или лесотундра.

Современная энтомофауна региона детально описана в литературе (Ломакин, Зиновьев 1997; Ольшванг 1992; Андреева, Еремин 1991; Зиновьев, Ольшванг 2003; Рябицев 1998; Legalov 2010 и др.). В ее составе насчитывается не менее 600 видов из 34 семейств (Зиновьев, Ольшванг 2003). Оно определяется как широтной зональностью Западно-Сибирской равнины, так и широким распространением пойменных ландшафтов, а также горных массивов Уральского хребта. В северной части региона (арктические и типичные тундры) представлены относительно бедные по видовому составу тундровые фауны жуков (Рябицев 1998). Южнее, в подзоне южных или кустарничковых тундр, в состав энтомокомплексов входят как полизональные, так и отдельные бореальные виды жуков, связанные с кустарниковыми зарослями в поймах рек (жужелицы *Pterostichus adstrictus* Esch., *Amara brunnea* Gyll. и др.). К югу (территория предтундровых редколесий) в фаунах представлены как арктические и арктобореальные виды, так и значительное число собственно бореальных видов, связанных с лесами, в северобореальных лесах исчезают многие арктические насекомые. Видовой состав энтомокомплексов северной тайги представлен зональными лесными видами, а также отдельными арктобореальными видами жуков (*Pterostichus brevicornis* Kby., *P. montanus* Motsch и др.). По долине Оби на север проникает значительное число термофильных видов, связанных с интразональными сообществами. К ним, в частности, отнесены такие жужелицы как *Limodromus longiventris* (Mnsh.), *L. krynickii* (Sperk.), *Panagaeus cruxmajor* L., *Oodes helopioides* F., *Trechus rubens* (F.) и другие, основные ареалы которых лежат гораздо южнее (Самко 1930; Kryzhanovskij et al. 1995; Зиновьев, Ольшванг 2003; Зиновьев 2007). На Урале, напротив, по горным тундрам далеко на юг проникает целый ряд арктических видов, таких как жужелицы *Carabus truncatocollis* Esch., *Pterostichus vermiculosus* (Men.), *Amara alpina* Pauc. и ряд других. Эти виды, в частности, обнаружены в горных тундрах горы Неройки (Зиновьев, Малоземов 2002). На Южном Ямале и в Нижнем Приобье отмечен ряд степных видов жуков, в частности, жужелиц *Carabus sibiricus* F.-W. и *Polistichus connexus* (Geoffr.) (Зиновьев, Ольшванг 2003, Козырев, Козьминых, Есюнин 2000; Самко 1932), листоед *Chrysolina exathematica* s/sp. *gemmifera* Motsch. (Mikhailov 2000). Кроме того, на Полярном Урале известен

ряд изолятов восточносибирских видов, таких как *Carabus vietinghoffi* Ad., *Cryptocephalus orochena* (Jacobs.) и других. Уральские горы являются меридиональным барьером для распространения ряда арктических и аркто-бореальных видов с востока на запад (*Pterostichus sublaevis* (J.Sahlb.), *P. agonus* G.Horn, *Coniocleonus zherichini* Ter-Min.), или их распространение к западу ограничивается территорией Большеземельской тундры (жужелицы *Carabus kantaikensis* Gehin (= *C. ermaki* Lutschn.), *Pterostichus costatus* (Men.)) (Козырев, Козьминых, Есюнин 2002; Kryzhanovskij et al. 1995).

Обзор изученных местонахождений. В настоящей работе приводятся данные по 29 местонахождениям, расположенным на большой территории — от Большеземельской тундры и Полярного Урала до Гыданского полуострова на востоке (Юрибей) и поселка Карымкары на юге (рис. 1). Часть материала была описана в литературе С. В. Киселевым (Киселев 1988; Киселев, Друк, Кривошукский 1982), В. И. Назаровым (1989) и Н. Г. Ерохиным (1988). В работу не включен ряд местонахождений региона, приведенных в работе С. В. Киселева (1988), откуда взяты слишком малые выборки или они не имеют точных датировок. Хронологически приведенный в настоящей работе материал приурочен к позднему неоплейстоцену и голоцену.

В пределах изучаемой территории известно несколько местонахождений, относящихся к следующим периодам:

1. Казанцевский термохрон (Морские Изотопные Стадии 5e-5c — от 130 до 115 тысяч лет назад),
2. Позднеказанцевское похолодание (МИС 5b-5a — 113—105 тысяч лет назад),
3. Окончание средневалдайского времени (Морской Изотопной стадии 3 — от 34 до 24 тысяч лет назад)
4. Сартанский (поздневалдайский) криохрон (МИС 2 — от 24 до 11 тысяч лет назад).

К казанцевскому термохрону отнесены слои местонахождения Карымкарский торфяник (точка 1 на рис. 1), неоднократно описанного в литературе (Никитин 1970; Генералов 1986; Архипов, Волкова 1994). Прослой суглинистого материала из толщи торфяника (откуда и был взят палеоэнтотомологический материал) имеет термоллюминесцентную дату 130 ± 31 тыс. лет (Архипов, Волкова 1994), т.е. самое начало казанцевского времени. По видовому составу комплексы насекомых хорошо соотносятся с данными палинологического и карпологического анализов, известными из литературы (Никитин 1970; Генералов 1986 и др.). В линзе намывного детрита, непосредственно подстилающей слои торфа, отмечено значитель-

ное число арктобореальных видов, таких как жу-желицы подрода *Cryobius* рода *Pterostichus*, а также пиллюльчики рода *Morychus*, высокое содержание которых характерно именно для криофильных (арктических, субарктических) фаун. Выше по разрезу эти виды исчезают, в самой торфяной толще энтомокомплексы представлены бореальными и политзональными видами, среди которых выделяется термофильная жужелица *Trechus secalis* (Payk.) (Зиновьев 2012).

На территории Урала и Западной Сибири есть еще несколько точек, отнесенных к МИС 5d-e, где были найдены остатки насекомых. В работе С. В. Киселева (1988) указываются находки насекомых из керна скважины местонахождения Большая Хета (бассейн реки Енисей), находящегося на крайнем востоке Западно-Сибирской равнины (точка 2 на рис. 1). Несмотря на указание автором принадлежности данных отложений к казанцевскому периоду, у нас пока нет иных данных, безусловно подтверждающих подобные датировки. Найденный здесь энтомокомплекс отнесен к субарктическому лесотундровому типу, представлен арктическими (*Pterostichus vermiculosus*, *Amara alpina*, *Tachinus* cf. *arcticus* Motsch.), арктобореальными (*Stereocerus haematopus*) и бореальными видами жуков (*Pterostichus (Phonias)* sp. (скорее всего, принадлежащих к *Pterostichus diligens* Sturm, *Cymindis vaporariorum* (L.)). Представленный комплекс отражает условия современных южных тундр. Это может говорить о несколько более теплом, по сравнению с современным, климате, однако не настолько теплом, который мог бы способствовать развитию древесной растительности и соответствующих группировок насекомых. К сожалению, отсутствие надежной датировки не позволяет нам говорить о том, действительно ли данная фауна существовала в условиях MIS 5e.

К казанцевскому термохрону предположительно отнесено несколько точек на востоке полуострова Гыдан и описанных в работе С. В. Киселева (1988) под обобщающим названием «Дорофеевский» (точка 3 на рис. 1). Сбор материала был осуществлен О. Н. Станицевой (ПГО «Севморгео» НИИГА). Из семи точек к этому периоду можно отнести, по крайней мере, две, называемые как «Обнажение 203» и «Обнажение 204». Энтомокомплексы из них резко отличаются от современных группировок насекомых на этой территории, главным образом, за счет наличия ряда термофильных элементов, ареалы некоторых из них даже близко не подходят к Гыданскому полуострову. В частности, в пробе 1 «Обнажения 204» найдены остатки бореальных насекомых: жужелиц *Cychrus caraboides* (L.) и *Chlaenius costulatus* Motsch. Находки этих видов однознач-

но указывают на формирование отложений в условиях достаточно теплого климата, обеспечившего проникновение этих видов к северу на территории, где они сейчас не встречаются в принципе. Однако, здесь также отсутствуют надежные датировки, позволяющие однозначно связывать эти местонахождения именно с микулинским временем.

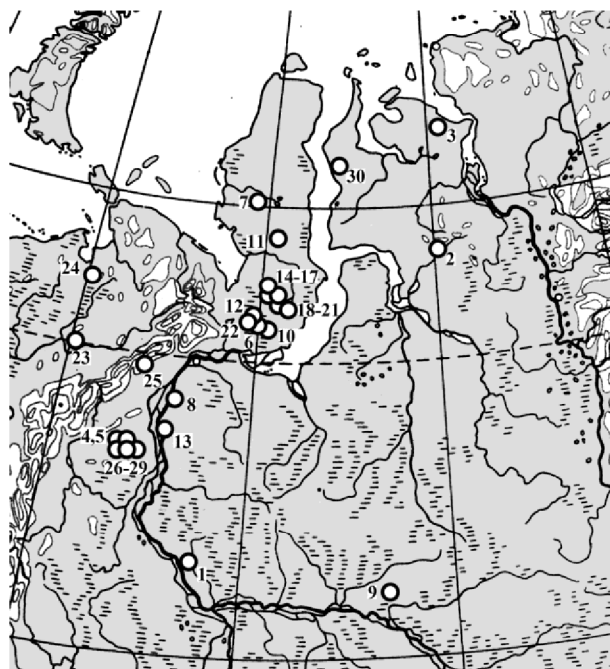


Рис. 1. Географическое положение изученных местонахождений:

1 — Карымкары; 2 — Большая Хета; 3 — Дорофеевский; 4 — Лесмиеган-9140/2; 5 — Лесмиеган-9160; 6 — Лябтосе; 7 — Сёяха-Мутная; 8 — 430 км Оби; 9 — Аганский увал-1290/2; 10 — Тюрседа-Хадьта; 11 — Нгоюн; 12 — Нюлсавэйто; 13 — Ванзеват; 14 — Порсыяха-1; 15 — Порсыяха-2; 16 — Яхайдато; 17 — Яхаерарпэйто; 18 — Ядаяходьяха-1; 19 — Ядаяходьяха-4; 20 — Ядаяходьяха-5; 21 — Ядаяходьяха-8; 22 — Тэва; 23 — Шапкина-1102; 24 — Море-Ю; 25 — Озеро Перевальное; 26 — Лесмиеган-9132; 27 — Лесмиеган-9142/2; 28 — Лесмиеган-9146/2; 29 — Лесмиеган-9168/1; 30 — Юрибей.

Таким образом, энтомологические данные из отложений, датированных окончанием среднего — началом позднего неоплейстоцена, позволяют выделить несколько этапов развития климата, отраженных в составе фаун конкретных местонахождений. Так, завершающая стадия тазовского оледенения (Морская Изотопная Стадия 6) на территории Нижнего Приобья характеризовалась прохладным климатом, затем началось потепление, фиксирующееся как по палеоботаническим, так и по энтомологическим данным (точка Карымкары). Энтомокомплексы местонахождений вблизи пос. Дорофеевский и Большая Хета, по всей вероятности, также могут быть сопоставлены с казанцевским термохроном (МИС 5e-d). Остальные же местонахождения (Лесмиеган-9140/2

и Лесмиеган-9160, точки 4 и 5 на рис. 1) представляют более холодный, возможно, завершающий этап казанцевского времени, сопоставляемый с временным интервалом от 113 000 до 105 000 лет назад (Adams et al. 1999; Van Andel, Tzedakis 1996; Bassinot et al. 1994). Однако это утверждение должно подтверждаться абсолютными датировками.

На Ямале самым древним местонахождением насекомых можно считать точку Лябтосе (точка 6 на рис. 1), возраст которой определен древнее 33 000 лет (в соответствии с радиоуглеродной датировкой, сделанной для данного местонахождения). В его составе преобладают геми- и эвартические, в меньшей степени аркто-бореальные виды, причем здесь отмечены жуки-долгоносики *Sitona borealis* Kor. и *Isochnus arcticus* Kor, распространенные в настоящее время восточнее изучаемого региона — на западном Таймыре (Чернов 1973, 1978). При сопоставлении энтомокомплекса данной точки с современным состоянием энтомофауны данной территории показано принципиальное сходство с населением Coleoptera южной части подзоны типичных тундр.

К периоду окончания МИС 3 отнесен энтомокомплекс точки на реке Сёяха-Мутная (Средний Ямал, точка 7 на рис. 1), описанный В. И. Назаровым (неопубликованные данные) и датированный по радиоуглероду 30700 ± 1100 (UPI-716). Насекомые, найденные в этой точке, представляют арктический тип фауны, однако интересным представляется присутствие здесь фрагментов радужниц родов *Donacia* и *Plateumaris*, нехарактерных для современных тундр, что может говорить о несколько более теплом по сравнению с современным климате.

К этому же временному интервалу отнесен энтомокомплекс местонахождения «430 км Оби» (точка 8 на рис. 1), описанный С. В. Киселевым (1988), датированный по радиоуглероду как 24000 ± 500 лет (Бородин и др. 1994). В его составе преобладают арктические виды жуков. Наиболее массовым видом является жужелица *Amara alpina*, содержание которого составляет в 1 и 2 пробах соответственно 15,8% и 8,4% от общего числа выявленных особей насекомых. В небольшом количестве найдены суббореальные степные компоненты, такие как *Carabus sibiricus*, считающийся, скорее, тундро-степным или аркто-суббореальным видом, *Chrysolina perforata* Gebl. и *Ch. aeruginosa* Fald.

Тафоценоз данного местонахождения сопоставлен с синхронной точкой, расположенной гораздо южнее — на южном уступе Аганского увала, в местонахождении Аганский увал-1290/2 (радиоуглеродная дата $23\ 300 \pm 500$ лет, точка 9 на рис. 1) (Бородин и др. 1994). Сравнение энтомо-

комплексов этих местонахождений показало значительное сходство состава найденных в них видов насекомых — в обеих точках преобладают арктические тундровые формы (жужелицы *Pterostichus sublaevis*, *P. costatus*, *Amara alpina* и др.) и аркто-бореальные виды. Последние представлены в основном видами подрода *Cryobius* рода *Pterostichus*, в частности, близкими к виду *P. pinguedineus* (Esch.). В целом же можно предположить, что доминирование холодолюбивых насекомых в составе рассматриваемых тафоценозов являлось следствием существования холодного и сухого климата на территории как Нижнего Приобья, так и Аганского увала в период окончания каргинского межледниковья — начала сартанского оледенения.

В то же время, отмеченные в точке «430 км Оби» суббореальные степные виды (*Carabus sibiricus*, *Chrysolina perforata* и *Ch. aeruginosa*, долгоносики рода *Coniocleonus*, в том числе *C. ferrugineus* (Fahr.)), отсутствуют в составе энтомокомплексов местонахождения Аганский увал-1290/2. Возможно, что подобные различия отражают локальные мезоклиматические особенности: в районе 430 были представлены сухие, прогреваемые солнцем участки, тогда как на территории, соответствующей местонахождению Аганский увал-1290/2, их не было. Тем не менее, *Carabus sibiricus* отмечен в составе энтомокомплекса точки Аганский увал-1097/9, не имеющей радиоуглеродной даты, но по представлениям геологов ТКГРЭ синхронной местонахождению номер 1290/2.

К периоду последнего оледенения (МИС 2) отнесены энтомокомплексы местонахождения Тюрседа-Хадыта на Южном Ямале (точка 10 на рис. 1). Здесь отмечено доминирование гемии и эварктических видов насекомых, в частности, стафилина *Tachinus arcticus*, обитающего в типичных и арктических тундрах. Преобладание арктических элементов в составе энтомокомплекса данного местонахождения (расположенного в подзоне южных тундр) позволяет делать предположение о существовании более суровых климатических условий в период, непосредственно предшествующий современному.

Местонахождений насекомых, достоверно датированных периодами поздне- и послеледниковья, на изучаемой территории практически нет. Исключение составляет точка Нгоюн на Среднем Ямале (точка 11 на рис. 1). Основанием для ее отнесения к завершающему периоду позднего неоплейстоцена служат радиоуглеродные датировки: нижняя часть разреза имеет дату 14 208±192 лет (ИЭРЖ-177), средняя — 11 226±172 (ИЭРЖ-176) и верхняя — 10 688±240 лет (ИЭРЖ-175) (Трофимова, Корона 1996). Энтомо-

комплексы местонахождения Нгоюн однотипны и по своему видовому составу более всего близки к населению типичных тундр (Ерохин, Зиновьев 1991), их видовой состав сходен с группировками насекомых точки Лябтосе, однако отсутствует целый ряд аркто-бореальных видов (*Sitona borealis*, *Isochnus arcticus* и др.). В то же время арктический облик энтомокомплексов местонахождения Нгоюн противоречит результатам карпологического анализа, проведенного для данного местонахождения и показывающего наличие здесь древесной растительности (Трофимова, Корона 1996).

К началу голоцена отнесено местонахождение Нюлсавэйто на Южном Ямале (точка 12 на рис. 1). Средние слои имеют радиоуглеродные даты 5 620 ± 188 (ИЭРЖ-67к), нижние — 7 291 ± 219 (ИЭРЖ-71с) и 8 179 ± 231 (ИЭРЖ-72) (Панова и др. 2010). Комплексы насекомых, выделенные из торфяных отложений данной точки, схожи между собой и в целом характерны для современных болот севера таежной зоны Западно-Сибирской низменности, здесь доминируют полизональные виды, единично присутствуют арктобореальные насекомые, такие как щелкун *Hypnoidus arcticus* Gandeze. Найденные в торфяных отложениях виды муравьев подсемейств Formicidae и Myrmecidae могут быть обитателями как лесотундры и кустарниковой (южной) тундры, так и таежной зоны. В составе же энтомокомплекса из нижнего слоя, подстилающего торфяную толщу (не имеющего радиоуглеродной даты), доминируют арктобореальные виды жуков, населяющие южные тундры и лесотундры (жужелицы *Diacheila polita* (Fald.), *Pterostichus* cf. *tundrae* Tsch., *Pt. ventricosus* Esch., *Pt.* cf. *pinguedineus*). Видовой состав данного тафоценоза позволяет предполагать, что эти отложения формировались в условиях более холодного климата по сравнению с лежащими выше торфяниками (Панова и др., 2010).

Отложения раннего голоцена вскрыты в местонахождении Ванзеват в Нижнем Приобье (точка 13 на рис. 1). Исследован торфяник, для которого получена радиоуглеродная дата 8 350±300 лет (В-7064, J. S. Waterhouse, данные предоставлены Л. И. Агафоновым). Непосредственно под слоем торфа обнаружены слои с остатками насекомых, возраст которых определен не менее чем 9—10 тысяч лет. В этих слоях отмечены бореальные (*Pterostichus adstrictus* Esch.) и полизональные виды жуков. Отличительной чертой энтомокомплекса является относительно высокое содержание листоедов подсемейства Alticinae, а также других видов, связанных с ивами (листоеды рода *Gonioctena* и др.). При этом арктические виды не обнаружены. Все это позво-

ляет отнести данные комплексы к бореальному лесному и бореальному пойменному типам.

Для среднего и позднего голоцена Южного Ямала описан ряд местонахождений насекомых с рек Яда-Яходаяха, ее притока — Порсыяхи, а также Хадыга-яха (местонахождение Тэва). На реках Яда-Яходаяха и Порсыяха остатки насекомых описаны из слоев, ассоциированных с фрагментами полуископаемой древесины. Для каждого из деревьев получена дендрохронологическая дата, слои же сопоставлены с гибелью соответствующих деревьев (Зиновьев, Корона 1999; Зиновьев, Гилев, Хантемиров 2001).

В долине реки Порсыяха известно три местонахождения голоценовых насекомых — Яхаядато, Яхаеларпэйто (названные по одноименным озерам в верховьях реки Порсыяха), Порсыяха-1 и Порсыяха-2 (точки 14—17 на рис. 1). Все они датированы по древесине периодом около 3 000 лет до нашей эры (около 5 000 лет назад). В составе энтомокомплексов рассмотренных местонахождений преобладают полизональные насекомые, часть из которых ограничена пределами современной таежной зоны (*Pterostichus diligens* (Sturm), *Patrobus assimilis* Chd.). В местонахождениях Яхаядато и Порсыяха-1 найден короед *Phthorophloeus spinulosus* Rey., непосредственно связанный с елью. Кроме того, во всех пробах отмечено значительное число остатков муравьев рода *Formica*, что также характерно именно для современных лесных сообществ. При этом арктические элементы (жужелицы *Amara glacialis* Mnnh., *Pterostichus vermiculosus*, *Amara alpina*), обитающие на данной территории в настоящее время, в пробах отсутствуют. Таким образом, энтомокомплексы этих точек отнесены к северобореальному лесному типу и позволяют реконструировать условия типа современных северотаежных лесов, где водятся все найденные виды насекомых. Эти выводы соответствуют результатам карпологического анализа, проведенного для этих же местонахождений. Сопоставление энтомологических и палеоботанических данных говорит о существовании около пяти тысяч лет назад на территории Южного Ямала более теплого по сравнению с современным климата (Зиновьев, Корона 1999). Это вызвало продвижение к северу хвойных лесов северотаежного типа (Васильчук, Петрова, Серова 1983; Панова 1990 и др.).

Аналогичные данные получены и для местонахождений в среднем течении реки Яда-Яходаяха на Южном Ямале. В работе рассмотрены данные из четырех точек — Ядаяходьяха-1, Ядаяходьяха-4, Ядаяходьяха-5 и Ядаяходьяха-8 (точки 18—21 на рис. 1). Для них также получены даты по гибели деревьев, находящихся в этих слоях, тогда как энтомологический материал

брался из намывного детрита вблизи их корней. Приведенные датировки в определенной степени можно считать условными и в будущем они должны быть подтверждены радиоуглеродными датировками. В то же время нужно учитывать, что наличие в детрите фрагментов насекомых-ксилобионтов и лесных подстилочных форм само по себе уже могло быть следствием его синхронности с периодом гибели дерева.

В местонахождении Ядаяходьяха-1 (дата гибели дерева определена как 1794 г. до н.э.) доминируют полизональные и бореальные виды, арктические и аркто-бореальные немногочисленны. Среди бореальных насекомых присутствует короед *Orthotomicus suturalis* (Gyll.), непосредственно связанный с лиственницей (Старк 1952). Арктические насекомые немногочисленны, они представлены единственным эвразийским стафилином *Tachinus arcticus*. Несмотря на присутствие этого вида, данный энтомокомплекс может быть отнесен к северобореальному пойменно-лесному типу, а среднегодовые температуры были, по всей видимости, на 1—2°C теплее по сравнению с современными.

В составе широтно-зонального спектра местонахождения Ядаяходьяха-4 присутствуют аркто-бореальные, бореальные и полизональные виды насекомых, арктические виды единичны. Часть бореальных лесных жуков, найденных в данном местонахождении, встречаются на территории Южного Ямала, где они населяют пойменные заросли ольхи (жужелицы *Amara brunnea* Gyll., *Cymindis vaporariorum* L.); другие на изучаемой территории пока не обнаружены (жужелица *Trechus rivularis* Gyll); при этом не отмечены дендробионтные формы, например, короеды. Полученные данные позволяют реконструировать природные условия, сходные с современными, но более суровые в сравнении с климатом термического оптимума голоцена. Период гибели дерева, ассоциированного с данным слоем (3 533 г. до н.э.), соответствует теплоте времени, сопоставляемому с позднеатлантическим термическим максимумом (Зиновьев, Гилев, Хантемиров 2001; Александровский и др. 1991). Характеристика же природных условий, основанная на энтомологических данных, позволяет воссоздать природные условия типа современных лесотундр.

В точке Ядаяходьяха-5 исследован материал из двух проб в нижней части разреза. Пробе 1 соответствует дерево, дата гибели которого отнесена по дендрохронологической шкале к 638 г. до н.э. (Зиновьев, Гилев, Хантемиров 2001). В пробе 1 преобладают аркто-бореальные и полизональные виды жесткокрылых при значительном числе бореальных насекомых. Арктические виды жуков единичны. В составе бореальной группы присут-

ствуют фрагменты короёда *Phthorophloeus spinulosus*, связанного с елью (Старк 1952). Данный энтомокомплекс отнесен к субарктическому лесотундровому типу, на основании чего можно говорить о несколько более мягких условиях по сравнению с современными (температуры, как минимум, на 2°C выше). Во второй пробе данного местонахождения несколько выше содержание арктических видов, представленных в том числе эвразийским стафилином *Tachinus* cf. *arcticus*. Бореальные виды присутствуют, однако здесь не найдены ксилобионтные формы, непосредственно доказывающие наличие здесь древесной растительности. Тафоценоз пробы 2 следует отнести скорее к субарктическому тундровому типу.

В Ядяходыяха-8 исследована проба из слоя, соответствующего дереву с датой гибели 3 769 г. до н.э. (Зиновьев, Гилев, Хантемиров 2001). В этом местонахождении доминируют бореальные виды насекомых, представленные в том числе и дендробионтными видами (жуки-короёды *Phthorophloeus spinulosus*, *Hylugrops palliatus* Gyll., *Polygraphus* sp.). Это является доказательством наличия на данном участке лесных сообществ. При этом *Ph. spinulosus* связан исключительно с елью, тогда как другие виды обитают и на лиственнице (Старк 1952). Среди других насекомых индикаторным для лесных местообитаний является муравей *Formica aquilonia* Yagr. С лесной подстилкой могли быть связаны и некоторые арктобореальные виды, такие как жужелицы *Pterostichus brevicornis* и *Diacheila polita*. В соответствии с полученными данными энтомокомплекс местонахождения Ядяходыяха-8 отнесен к северобореальному лесному типу, отражающему существование участка елово-лиственничные леса.

В среднеголоценовом местонахождении Тэва (точка 22 на рис. 1, возраст определен в пределах 6 000 лет), описанном Н. Г. Ерохиным (1988), преобладают полизональные и арктобореальные виды насекомых; здесь же отмечены как арктические (*Pterostichus sublaevis*), так и бореальные лесные формы (*Sericoda bogemanni* (Gyll.), *Hyllobius albosparsus* Boh., *Camponotus herculeanus* (L.)). Представленный в этом местонахождении энтомокомплекс отражал, судя по всему, существование хвойных (скорее, лиственничных) лесов северобореального типа, которые могли быть продвинуты к северу как минимум на 50 км по сравнению с современной границей их распространения (Ерохин, 1988).

К раннему голоцену отнесен комплекс местонахождения Шапкина-1102, расположенного в Большеземельской тундре на левом берегу одноименной реки Шапкина в 7 км к юго-западу от устья реки Вэснию (точка 23 на рис. 1); слой с

остатками насекомых имеет радиоуглеродную дату 7 030±110 лет (ГИН-9443дт) (Смирнов и др. 1999). Для обоих образцов, взятых из этого слоя, отмечено доминирование бореальных и полизональных видов насекомых с транспалеарктическими типами ареалов (*Clivina fossor* (L.), *Platynus mannerheimi* (Dej.), *Acidota crenata* (F.), *Plagioderma versicolora* (L.), *Notaris aethiops* F. и др.), а также присутствие ряда аркто-бореальных форм (*Bembidion hastii* C.R.Sahlb., *B. bipunctatum* (L.), *Pterostichus brevicornis*, *P. (Cryobius) sp.* и др.). Одной из преобладающих групп являются виды гидробионтного подсемейства Helminae, входящего в состав семейства Dryopidae, связанные с проточными водоемами. Кроме них в точке отмечен целый ряд видов, населяющих лесную подстилку и являющихся одним из индикаторов наличия лесных участков (жужелицы *Calathus micropterus* Duft., *Amara brunnea*), а также ксилофаги — капюшонщик *Stephanopachys* sp., долгоносик *Hyllobius* sp., короёд *Phthorophloeus spinulosus*. Сюда же включены обитатели древесных грибов (*Triplax* sp.) и трухлявой древесины (щелкун *Denticollis linearis* (L.)). По соотношению таксонов надвидового уровня и ландшафтных групп энтомокомплексы данного местонахождения целесообразнее всего отнести к северобореальному лесному типу фаун, а среднегодовые температуры теплее современных на 2°C. Таким образом, рассматриваемые энтомокомплексы отражают существование на территории современной Большеземельской тундры в раннем голоцене лесных сообществ северотаежного типа, распространенных в настоящее время южнее Северного Полярного круга.

Энтомокомплекс местонахождения Море-Ю (точка 24 на рис. 1), расположенного в Большеземельской тундре (правый берег реки Вэснию, у ее впадения в реку Море-Ю) предварительно отнесен к среднему голоцену. В пробе, взятой на глубине 8,5 м, отмечено полное отсутствие как арктических, так и ксилобионтных бореальных видов. По соотношению зонально-широтных групп насекомых данный энтомокомплекс можно отнести к интразональному пойменному типу, т.е. населению заболоченных биотопов в пойме реки, приуроченной, скорее всего, к бореальной зоне. Высокое содержание стафилинид подсемейства Omaliinae, а также жужелицы *Pterostichus diligens*, предпочитающей заболоченные леса, отражает существование заболоченных биотопов. С пойменными участками на песчаных почвах связан навозничек *Aegialia* cf. *abdita* Nikr., а с ивами — листоед *Plagioderma versicolora*, с березой — долгоносик *Trichapion simile* Kby. Энтомологические данные отражают существование за-

болоченной поймы реки в пределах северной части современной бореальной зоны.

На Полярном Урале известно голоценовое местонахождение «озеро Перевальное», расположенное в восточной части массива Рай-Из (Панова и др. 2003) (точка 25 на рис. 1). Нижние слои данного местонахождения (с глубин 140—160 см и 180—190 см) имеют радиоуглеродные даты, соответственно, $9\ 030 \pm 80$ (LU-6425) и $9\ 270 \pm 110$ (LU-6424) лет. Из голоценового торфа описаны комплексы насекомых, аналогичные тем, что представлены на этой территории в настоящее время, арктические и арктобореальные виды здесь не представлены. При этом ксилобионтные насекомые обнаружены только в средних и нижних частях данного местонахождения, что согласуется с данными палинологического и карпологического анализов, указывающих на преобладание здесь древесной растительности (Панова и др. 2003).

В среднем течении реки Лесмиеган (приток р. Сыни) насекомые найдены в четырех точках, отнесенных к среднему и позднему голоцену — Лесмиеган-9132, Лесмиеган-9142/2, Лесмиеган-9146/2 и Лесмиеган-9168/1 (точки 28—29 на рис. 1). Возраст определен на основе принадлежности изученных местонахождений к геоморфологическому уровню пойменной террасы; радиоуглеродные даты для этих точек не были получены. Основу рассмотренных энтомокомплексов составляют бореальные лесные (жужелицы *Pterostichus mannerheimi* (Dej.), *P. diligens*, *Notiophilus fasciatus* Maekl., *Amara brunnea* и др.), арктобореальные (*Agonum bicolor* (Dej.), *Pterostichus (Cryobius)* sp.), а также полизональные гигрофильные виды (*Bembidion obliquum* Ol., *Patrobus septentrionis* Dej., *P. assimilis*, *Agonum fuliginosum* (Pz.), *Cercyon* spp., *Olophrum* spp., *Acidota crenata* и др.). Это указывает на определенное сходство сообществ, существовавших на территории долины реки Лесмиеган в среднем и позднем голоцене с современными экосистемами этого района (поскольку ареалы всех найденных видов охватывают территорию современной северотаежной зоны, куда и входит эта территория).

Выявленные же различия между группировками насекомых можно объяснить особенностями локальных местообитаний, существовавших на месте каждого из местонахождений. Так, анализ биотопических требований видов, найденных в точке Лесмиеган-9132 (возраст которого определен как средний голоцен), позволяет реконструировать сообщества типа заболоченных берегов стариц, соседствовавших с участками лесной растительности. Основанием для этого является преобладание видов, населяющих околородные и заболоченные участки с мягкими почвами и раз-

витой травянистой растительностью (жужелицы *Blehtsa multipunctata* L., *Pelophila borealis* (Payk.), *Asaphidion pallipes* (Duft.), *Bembidion cf. transparens* (Gehl.), *Trechus rivularis*, *Agonum versutum* Sturm, стафилиниды трибы Omaliini, представляющие, в частности, род *Olophrum*), а также форм, связанных с водоемами (вертячки *Gyrinus* spp., плавунцы родов *Hydroporus* и *Agabus*, водолубы *Hydrobius fuscipes* (L.), *Enochrus* sp.) и околородной растительностью (радужницы родов *Donacia* и *Plateumaris*, долгоносик *Bagous cf. lutilentus* (Gyll.)). Здесь же отмечены и жуки, непосредственно связанные с лесами, например, жужелица *Pterostichus mannerheimi*, короеды семейства *Scolytidae*. Арктобореальные *Pterostichus brevicornis*, *P. montanus*, *Agonum bicolor* в пределах таежной зоны также входят в состав населения лесных сообществ (Зиновьев и др. 2004).

В местонахождении Лесмиеган-9142/2 по разрезу наблюдается смена группировок насекомых, которую можно связать с определенными сукцессионными изменениями. Так, энтомокомплекс нижней пробы данного местонахождения (глубина взятия 1,05—1,25 м) позволяет реконструировать участки типа заболоченных берегов и стариц реки. На это указывают находки гигрофильных и гидробионтных видов жуков (жужелиц *Patrobus assimilis*, *P. septentrionis*, *Bembidion cf. dentellum* (Thunb.), *Pterostichus nigrita* (Payk.), водолуба *Hydrobius fuscipes*, плавунцов *Agabus (Gaurodytes)* sp., а также стафилинид рода *Olophrum*). Это же можно сказать и о группировке жесткокрылых образца 3 (гл. 0,8—0,95 м), где также преобладают стафилиниды рода *Olophrum*, а также плавунцы рода *Hydroporus*, а кроме них найдены интразональные *Agonum versutum* и *A. fuliginosum*. В пробе, взятой с глубины 0,45—0,8 м, наряду с болотными жуками (*Olophrum* spp., *Hydroporus* sp., *Agonum fuliginosum* и др.) обнаружены лесные виды (*Amara brunnea*, *Notiophilus fasciatus* и *Pterostichus brevicornis*), отсутствующие в предыдущих образцах, что может говорить об осушении существовавшего здесь болота и развитии лесной растительности. И, наконец, в современной подстилке найдены арктобореальные и бореальные виды (*Pterostichus montanus*, *Ips* sp., *Hypnodioides rivularis* и др.), на данной территории связанные исключительно с лесами. Таким образом, анализ насекомых точки Лесмиеган-9142/2 дает основания утверждать, что в процессе формирования слоев данного местонахождения на этой территории произошла смена болотных местообитаний лесными.

Энтомокомплексы местонахождений Лесмиеган-9146/2 и Лесмиеган-9168/1 отражают существование биотопов типа песчаных берегов рек с

разреженным растительным покровом. На это указывает относительно высокое содержание в обеих точках навозничка *Aegialia abdita* (чье содержание составляет 14,3% от общего числа особей в местонахождении Лесмиеган-9146/2 и 9,93% — в точке Лесмиеган-9168/1), а также находки жукелиц *Bembidion litorale* (Ol.), *B. (Odontium) sp.*, *B. quadrimaculatum* (L.), *Agonum bicolor* и других. При этом такие насекомые, как стафилиниды *Olophrum* spp., плавунцы *Hydroporus* spp. и *Gaurodytes* spp. немногочисленны, а жуки, связанные с водной растительностью, отсутствуют вовсе.

И, наконец, в позднеголоценовом местонахождении Юрибей на западе Гыданского полуострова С. В. Киселевым (Киселев, Друк, Криволицкий 1982) была описана фауна жуков, аналогичная современной на этой же территории и представленная исключительно арктическими и арктобореальными видами жуков.

Обсуждение результатов. Несмотря на большое число местонахождений четвертичных насекомых, представленных на изучаемой территории, они приурочены в основном к отложениям позднего неоплейстоцена и голоцена, поскольку более древние слои имеют преимущественно водный и водно-ледниковый генезис (Астапов и др. 2000; Волкова и др. 2002). В свою очередь, неоплейстоценовые слои на территории северной части Западно-Сибирской равнины, Полярного Урала и Большеземельской тундры не очень богаты находками насекомых; большинство местонахождений имеет голоценовый возраст. При этом обнаруженные комплексы хорошо соотносятся со спецификой природных условий, реконструированной по другим палеонтологическим данным.

Так, жуки из отложений, соответствующих теплой фазе казанцевского межледниковья (около 130 тыс. лет), также указывают на относительно теплый климат, маркером которого является жукелица *Trechus secalis* в слоях Карымкарского торфяника, что не противоречит палинологическим данными из этого же местонахождения. Малое же число остатков в изученных пробах объясняется тем, что данные слои формировались в условиях торфяных болот, которые в ряде случаев сами по себе крайне бедны насекомыми; данная особенность показана и для современных болотных фаун, в частности, на Среднем Урале и в Зауралье. Возможно, что в это время (казанцевский термохрон) далеко на север проходил ряд бореальных видов жуков, таких как жукелицы *Sychrus caraboides* и *Chlaenius costulatus* и целого ряда других.

С завершающей стадией казанцевского времени, характеризующейся понижением темпера-

туры воздуха, ассоциированы холодные (арктические и субарктические) фауны насекомых из местонахождений долины реки Лесмиеган.

Энтомокомплексы окончания средневалдайского времени (МИС 3) интервала около 30 тыс. лет назад показывают несколько более мягкий климат, тогда как для периода последнего оледенения (МИС 2), напротив, позволяют предполагать смещение границ природных зон к югу (на примере Среднего и Южного Ямала). Это вполне согласуется с имеющимися в литературе представлениями о палеогеографии этого времени на территории Западно-Сибирской равнины (Архипов, Волкова 1994).

Для рубежа поздний плейстоцен-голоцен (стадиалы бёллинг-аллерёд-поздний дриас — 14—11 тыс. лет назад) для Среднего Ямала показана идентичность фауны жуков с современными тундровыми энтомокомплексами этой же территории, тогда как растительность включала в себя лесные элементы.

Динамика энтомокомплексов в голоцене хорошо прослеживается на примере местонахождений Южного Ямала, расположенных вблизи современной северной границы распространения древесной растительности. Изменения в видовом составе голоценовых фаун насекомых четко связываются с процессами изменения этой границы. В то же время в низовьях Оби (р. Лесмиеган) голоценовые комплексы насекомых аналогичны современным с этой же территории, и какие-либо изменения связаны с сукцессионными процессами (облесение или заболачивание конкретных участков).

Согласно литературным данным (Васильчук, Петрова, Серова 1983; Панова 1990), наиболее благоприятными для распространения лесной растительности на севере региона (Южный и Средний Ямал) были атлантический (8—6 тыс. лет назад или 6 000—4 000 гг. до н.э.) и начало суббореального периодов (5—4 тыс. лет назад); в соответствии с дендрохронологическими данными, с ними соотносятся интервалы 5 500—4 500 и 3 900—1 700 гг. до н.э. (Хантемиров, Шиятов 1999). В это время лесная растительность проникла на север до Среднего Ямала, а на территории Южного Ямала существовали леса северотаежного типа (Васильчук, Петрова, Серова 1983); с этим же временем соотносятся процессы заболачивания данной территории и образование торфяников. Именно этим промежуткам соответствуют бореальные лесные и интразональные болотные фауны насекомых с участием ксилобионтных видов жуков, таких как короеды *Phthorophloeus spinulosus*, *Orthotomicus suturalis* и других. Можно предполагать, что продвижение к северу древесной растительности в этот период

сопровождалось заселением данной территории лесными группировками насекомых.

Следующий за атлантическим суббореальный период характеризуется понижением температуры воздуха и отступлением к югу лесной растительности. Для Южного Ямала данный процесс начался около 1 800 г. до н.э. Именно этим периодом датируются фауны насекомых, где наблюдается совместное нахождение бореальных лесных и арктических тундровых видов насекомых. Среди последних наиболее интересным является присутствие в соответствующих точках эвразийского стафилина *Tachinus arcticus*, не обнаруженного на Южном Ямале, но многочисленного в центральной и северной частях полуострова. По дендрохронологическим данным, именно с этим временем соотносится один из неблагоприятных периодов для произрастания древесной растительности — 800—200 гг. до н.э. (Хантемиров, Шиятов 1999). В то же время, данному периоду соответствует бореальная лесная фауна из местонахождения, датированного по найденному в нем дереву 683 г. до н.э. Это можно связать с сохранением отдельных лесных фаун на данной территории, соответствовавших изолированным участкам лесной растительности.

В последующем за суббореальным субатлантическом периоде отмечается дальнейшее понижение температуры воздуха и распространение тундровых ландшафтов (Васильчук, Петрова, Серова 1983; Панова 1990). Этому соответствует интервал 200—700 гг. н.э. (т.е. 1 800—1 300 лет назад), неблагоприятный для произрастания древесной растительности на Южном Ямале (Хантемиров, Шиятов 1999). Возможно, именно в это время произошло окончательное исчезновение лесо-таежных группировок насекомых с территории Южного Ямала и прилегающих районов По-

лярного Урала (при сохранении отдельных лесных видов, связанных с экстразональными лесными и кустарниковыми сообществами). Можно сказать, что именно в субатлантическом периоде произошло окончательное формирование энтомокомплексов территории Нижнего Приобья и прилегающих регионов (включая Большеземельскую тундру) в целом, которые соотносятся с границами современной природной зональности. При этом в северной части региона сохранился целый ряд нехарактерных для тундр компонентов (например, степняков), которые однозначно указывают на широкое распространение открытых пространств в Западной Сибири в холодные периоды плейстоцена

Благодарности. Сбор полевого материала для этой работы стал возможен благодаря сотрудничеству с Тюменской Комплексной Геологоразведочной Экспедицией и Западно-Сибирским Научно-Исследовательским Геологоразведочным Нефтяным Институтом (ЗапСибНИГНИ, г. Тюмень). Сбор материала из Большеземельской тундры стал возможен благодаря члену-корреспонденту РАН Н. Г. Смирнову, с Южного Ямала — сотрудничеству с лабораторией дендрохронологии ИЭРЖ УрО РАН и личному содействию д-ра биологических наук Р. М. Хантемирова, а также сотрудникам ИЭРЖ УрО РАН д.б.н. А. В. Бородину и Н. Г. Ерохину. В Нижнем Приобье сборы проведены к.б.н. С. В. Зыковым (ИЭРЖ УрО РАН), и сотрудником лаборатории дендрохронологии ИЭРЖ УрО РАН д.б.н. Л. И. Агафоновым. В определении материала неоценимая помощь была оказана д.б.н. Б. А. Коротяевым (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург), д.б.н. А. А. Легаловым (ИСЭЖ СО РАН, г. Новосибирск), и к.б.н. С. Д. Вершининой (ИЭРЖ УрО РАН, г. Екатеринбург).

ЛИТЕРАТУРА

- Александровский А. Л., Анненков В. В., Глушко Е. В., Истомина Э. Г., Николаев В. И., Постников А. В., Хотинский Н. А. 1991. Антропогенные индикаторы в пыльцевых спектрах голоценовых отложений // Источники и методы исторических реконструкций изменений окружающей среды // Итоги науки и техники. Серия «Палеогеография». Т. 8. Москва: ВИНТИ, 7—18.
- Андреева Т. Р., Еремин П. К. 1991. Эколого-фаунистический обзор жуков (Coleoptera, Carabidae) Южного Ямала // Экологические группировки жуков (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 3—17.
- Архипов С. А., Волкова В. С. 1994. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. Новосибирск: НИЦ ОИГТМ СО РАН, 1—105.
- Астапов А. П., Генералов П. П., Некрасов А. И., Черепанов Ю. П., Файбусович Я. Э. 2000. Новая стратиграфическая схема неоген-четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины (Тюменская область) // Вестник недропользователя Ханты-Мансийского автономного округа 5 // <http://www.oilnews.ru/magazine/2000-05.html> (Дата обращения 01.03.2016).
- Астахов В. И. 2009. Средний и поздний неоплейстоцен ледниковой зоны Западной Сибири: проблемы стратиграфии и палеогеографии // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода 69, 8—24.
- Бородин А. В., Зиновьев Е. В., Быкова Г. В., Корона О. М. 1994. Материалы к характеристике наземных экосистем бассейна реки Аган, Аганского и Сибирских увалов в позднечетвертичное время. Деп. в ВИНТИ 11.01.1994, № 83-В94 1994.
- Васильчук Ю. К., Петрова Е. А., Серова А. К. 1983. Некоторые черты палеогеографии голоцена Ямала. // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. Т. 52. Москва: Наука, 73—89.
- Волкова В. С., Архипов С. А., Бабушкин А. Е., Кулькова И. А., Гуськов С. А., Кузьмина О. Б., Левчук Л. К., Михайлова И. В., Сухорукова С. С. 2003. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кайнозой Западной Сибири. Новосибирск: СО РАН.
- Генералов П. П. 1986. Верхний плейстоцен низовий Оби // Стратиграфия неогена и плейстоцена севера Западной Сибири. Тюмень: ЗапСибНИГНИ, 56—77.
- Ерохин Н. Г. 1988. Находки остатков жесткокрылых в позднечетвертичных отложениях Южного Ямала // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 123—126.

- Ерохин Н. Г., Зиновьев Е. В. 1991. Позднеплейстоценовые комплексы ископаемых насекомых из местонахождений Среднего и Южного Ямала // Экологические группировки жукелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 18—22.
- Зиновьев Е. В. 2005. Материалы к характеристике раннеголоценовых энтомокомплексов Среднего Приобья // Евразийский энтомологический журнал 4(4), 283—292.
- Зиновьев Е. В. 2007. Локальные фауны жукелиц (Coleoptera: Trachypachidae, Carabidae) Среднего Приобья и прилегающих территорий // Биологические ресурсы и природопользование. Вып. 10. Сургут: Дефис, 134—148.
- Зиновьев Е. В. 2012. Энтомологическая характеристика отложений казанцевского (земского) межледниковья позднего плейстоцена, вскрытых в местонахождении Карымкарский сор (Нижнее Приобье) // Евразийский энтомологический журнал 11(5), 401—409.
- Зиновьев Е. В., Бельская Е. А., Гилев А. В., Золотарев М. П. 2004. Особенности фауны беспозвоночных природного парка «Сибирские Увалы» // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: Сб. науч. тр. ПП «Сибирские Увалы». Вып. 3. Нижневартовск: Приобье, 44—57.
- Зиновьев Е. В., Корона О. М. 1999. Реконструкция природных условий термического оптимума голоцена Южного Ямала на примере трех местонахождений долины реки Порсыяха // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене: Сб. науч. тр. Екатеринбург: Екатеринбург, 61—67.
- Зиновьев Е. В., Малоземов А. Ю. 2002. Жесткокрылые окрестностей горы Неройки (Приполярный Урал) // Сибирский экологический журнал. Т. 9. № 6, 703—710.
- Зиновьев Е. В., Нестерков А. В. 2003. Новые данные к изучению четвертичных насекомых территории Заповедно-Природного парка «Сибирские Увалы» // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: Сб. науч. тр. ЗПП «Сибирские Увалы». Вып. 2. Нижневартовск: Приобье, 66—82.
- Зиновьев Е. В., Ольшванг В. Н. 2003. Жуки севера Западно-Сибирской равнины, Приполярного и Полярного Урала // Биологические ресурсы Полярного Урала 3(П). Салехард, 37—60.
- Зиновьев Е. В., Гилев А. В., Хантмиров Р. М. 2001. Изменения энтомофаун Южного Ямала в связи с динамикой северной границы леса в голоцене // Энтомологическое обозрение. Т. 80(4), 843—851.
- Зубаков В. А. 1978. Введение в палеогеографию плио-плейстоцена: Учеб. пособие. Ленинград: ЛГПИ.
- Зубаков В. А.; Борзенкова И. И. 1983. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Ленинград: Госгидрометиздат.
- Киселев С. В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. Москва: Наука.
- Киселев С. В. 1987. Отбор образцов на палеоэнтомологический анализ // Комплексные биостратиграфические исследования: Учебное пособие / Каплин П. А. (ред.). Москва: Московский ун-т.
- Киселев С. В. 1988. Плейстоценовые и голоценовые жесткокрылые Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 97—118.
- Киселев С. В., Друк А. Я., Криволицкий Д. А. 1982. О фауне жуков и панцирных клещей из захоронений мамонтов // Юрибейский мамонт. Москва: Наука, 44—53.
- Козырев А. В., Козьмин В. О., Есюнин С. Л. 2000. Состав локальных фаун жукелиц (Coleoptera, Carabidae) Урала и Приуралья // Вестник Пермского ун-та. Серия «Биология». Вып. 2, 165—215.
- Коротяев Б. А. 1980. Материалы по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Северо-Востока СССР // Исследования по энтомофауне Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 23—50.
- Косинцев П. А., Бобковская Н. Е., Бородин А. В., Зиновьев Е. В., Некрасов А. И., Трофимова С. С. 2004. Трогонтериевый слон Нижнего Иртыша. Екатеринбург: Волот.
- Ломакин Д. Е., Зиновьев Е. В. 1997. Фауна жукелиц (Coleoptera, Carabidae) полуострова Ямал // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск: Рифей, 3—15.
- Назаров В. И. 1989. Климат голоцена некоторых районов СССР (по данным энтомологии) // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. Москва: Наука, 76—79.
- Никитин В. П. 1970. Четвертичные флоры Западной Сибири (семена и плоды) // История развития растительности внеледниковой зоны Западносибирской низменности в позднеплиоценовое и четвертичное время. Москва: Наука, 245—312.
- Ольшванг В. Н. 1992. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука. Уральское отделение.
- Панова Н. К. 1990. Новые данные к палеоэкологии и истории растительности Южного Ямала в голоцене // Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология. VII Всесоюзное совещание: Тез. докл. Т. I. Таллинн: ИГ АН Эстонии, 45—46.
- Панова Н. К., Трофимова С. С., Антитина Т. Г., Зиновьев Е. В., Гилев А. В., Ерохин Н. Г. 2010. Динамика растительности и экологических условий в голоцене на Южном Ямале (по данным комплексного анализа отложений реликтового торфяника) // Экология 1, 22—30.
- Панова Н. К., Янковская В., Корона О. М., Зиновьев Е. В. 2003. О динамике растительности и экологических условий на Полярном Урале в голоцене // Экология 4, 248—260.
- Рябцев А. В. 1997. Карабидофауна нижнего течения р. Полуй // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Екатеринбург, 190—192.
- Рябцев А. В. 1998. Население и экология жукелиц на севере Ямала. Автореф. ... канд. биол. наук. Лябытнанги, 1998.
- Самко К. П. 1930. Заметки о скакунах и жукелицах (Coleoptera: Cicindelidae et Carabidae) Тобольской фауны // Бюллетень общества изучения края при Музее Тобольского Севера. Вып. 2. С. 23—32.
- Смирнов Н. Г., Андреичева Л. Н., Корона О. М., Зиновьев Е. В., Головачев И. Б., Павлов П. Ю., Хуфтхаммер А.-К. 1999. Материалы к характеристике биоты Приуральской Субарктики в голоценовом оптимуме // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене: Сб. науч. тр. Екатеринбург: Екатеринбург, 23—60.
- Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. 1986. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. Москва: Наука.
- Старк В. Н. 1952. Короеды // Фауна СССР. Москва: АН СССР.
- Зиновьев Е. В., Корона О. М., Стефановский В. В. 2007. Реконструкция условий формирования позднеплейстоценовых отложений местонахождения Андрушино (низовья реки Тавды) по энтомологическим и карпологическим данным // Уральский геологический журнал. Т. 56(2), 27—43.
- Стефановский В. В., Зиновьев Е. В., Трофимова С. С., Струкова Т. В. 2002. Никитино-парастратотипический разрез режевского аллювиального комплекса в Среднем Зауралье // Уральский геологический журнал. Т. 25(1), 7—19.
- Трофимова С. С., Корона О. М. 1996. Палеокарпологические данные о растительности Среднего Ямала в позднем плейстоцене — раннем голоцене // Проблемы общей и прикладной экологии: Материалы молодежной конф. Екатеринбург: Екатеринбург, 256—261.
- Хантмиров Р. М., Шиятов С. Г. 1999. Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене // Экология 3, 163—169.
- Чернов Ю. И. 1973. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Вып. 2. Ленинград: Наука, 166—179.

- Чернов Ю. И. 1978. Структура животного населения Субарктики. Москва: Наука.
- Чернов Ю. И. 1980. Жизнь тундры. Москва: Мысль.
- Adams J., Maslin M., Thomas E. 1999. Sudden climate transitions during the Quaternary // *Progress in Physical Geography*. Vol. 23(1), 1—36.
- Bassint F. C., Labeyrie L. D., Vincent E., Quidelleur X., Shackleton N. J., Lancelot Y. 1994. The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama magnetic reversal // *Earth and Planetary Science Letters*. Vol. 126(1-3), 91—108.
- Danukalova G., Kurmanov R., Yakovlev A., Osipova E., Zinovyev E., Arslanov Kh. 2015. Palaeoenvironment of the Middle and Upper Neopleistocene at the Gornovo Upper Palaeolithic site (Southern Ural foreland, Russia) // *Quaternary International* // <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.049> (Дата обращения 01.04.2016).
- Hughes A. L. C., Gyllencreutz R., Lohne Ø. S., Mangerud J., Svendsen J. I. 2016. The last Eurasian ice. The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama sheets – a chronological database and time-slice reconstruction, DATED-1 // *Boreas*. Vol. 45(1), 1—45.
- Kryzhanovskiy O. L., Belousov I. A., Kabak I. I., Kataev B. M., Makarov K. V., Shilenkov V. G. 1995. A Checklist of the Ground-beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sophia-Moscow: Pensoft.
- Legalov A. A. 2010. Annotated checklist of species of superfamily Curculionoidea (Coleoptera) from Asian part of the Russia // *Amurian zoological journal*. Vol. II(2), 93—132.
- Mikhailov Yu. E. 2010. New distributional records of Chrysomelidae from the Urals and Western Siberia [on some “less interesting” faunistic regions] (Insecta: Coleoptera) // *Faunistische Adhandlungen (Staatliches Museum für Teirkunde, Dresden)*. Vol. 22, 23—37.
- Van Andel T. H., Tzedakis P. C. 1996. Palaeolithic landscapes of Europe and environs: 150,000-25,000 years ago: an overview. // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 15, 481—500.
- Zinovyev E. V. 2006. Problems of ecological interpretation of Quaternary insect faunas from the central part of Northern Eurasia // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 25, 1821—1840.

REFERENCES

- Alexandrovsky A. L., Annenkov V. V., Glushko E. V., Istomina E. G., Nikolaev V. I., Postnikov A. V., Khotinsky N. A. In: *Itogi nauki i tekhniki. Seriya “Paleogeografiya”* [Results of science and technology. Paleogeography]. Moscow: VINITI, vol. 8 (1991): 7—18. (In Russian).
- Andreeva T. P., Eremin P. K. In: *Ekologicheskiye gruppировки zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v estestvennykh i antropogennykh landshvartakh Urala* [Ecological groups of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in natural and man-made landscapes of the Urals]. Sverdlovsk, Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR, 1991. Pp. 3—17. (In Russian).
- Arkipov S. A., Volkova V. S. *Geologicheskaya istoriya, landshafty i klimaty pleistotsena Zapadnoy Sibiri* [Geological history, landscapes and climates of the Pleistocene in Western Siberia]. Novosibirsk: Scientific and Research Center Joint Institute of Geology, Geophysics and Mineralogy, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 1994. Pp. 1-105. (In Russian)
- Astapov A. P., Generalov P. P., Nekrasov A. I., Cherepanov Yu. P., Faibusovich Ya. E. In: *Vestnik nedropolzovatelya Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga* [Bulletin of the mineral developer of Khanty-Mansi Autonomous Area]. Vol. 5 (2000). Available at <http://www.oilnews.ru/magazine/2000-05.html> (Accessed on March 1, 2016). (In Russian).
- Astakhov V. I. In: *Bulleten komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda* [Bulletin of the Commission for Quaternary Research]. Vol. 69 (2009), 8-24. (In Russian).
- Borodin A. V., Zinoviev E. V., Bykova G. V., Korona O. M. *Mateialy k kharakteristike nazemnykh ekosistem basseina reki Agan, Ganskogo i Sibirskogo uvalov v pozdnechetvertichnoye vremya* [Materials for the characterization of terrestrial ecosystems of the Agan River basin, Agan and Siberian ridges in the Late Quaternary period]. Dep. in VINITI on 11.01.1994, No. 83-B94, 1994. (In Russian).
- Vasilchuk Yu. K., Petrova E. A., Serova A. K. In: *Bulleten komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda* [Bulletin of the Commission for Quaternary Research]. Moscow: Nauka. Vol. 52 (1983): 73-89. (In Russian).
- Volkova V. S., Arkipov S. A., Babushkin A. E., Kulkova I. A., Guskov S. A., Kuzmina O. B., Levchuk L. K., Mikhailova I. V., Sukhorukova S. S. *Stratigrafiya neftegazonosnykh basseinov Sibiri. Kainozoy Zoadnoy Sibiri* [Stratigraphy of Siberian oil and gas basins. Cenozoic era in Western Siberia]. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2003. (In Russian).
- Generalov P. P. In: *Stratigrafiya neogena i pleistotsena severa Zapadnoy Sibiri* [Stratigraphy of Neogene and Pleistocene periods in the North of Western Siberia]. Tyumen: ZapSibNIGNI, 1986. Pp. 56-77. (In Russian).
- Erokhin N. G. In: *Vostremennoye sostoyaniye i istoriya zhivotnogo mira Zapadno-Sibirskoy nizmennosti* [The current state and history of the animal world of the West Siberian Plain]. Sverdlovsk: Ural Branch of USSR Academy of Sciences, 1988. Pp. 123-126. (In Russian).
- Erokhin N. G., Zinoviev E. V. In: *Ekologicheskiye gruppировки zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v estestvennykh i antropogennykh landshvartakh Urala* [Ecological groups of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in natural and man-made landscapes of the Urals]. Sverdlovsk, Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR, 1991. Pp. 18-22. (In Russian).
- Zinoviev E. V. In: *EvrAziatskiy entomologicheskii zhurnal* [Eurasian journal of entomology]. Vol. 11 (5) (2012): 401-409. (In Russian).
- Zinoviev E. V. In: *Biologicheskiye resursy i prirodopolzovaniye* [Biological resources and management of nature]. Surgut: Defis. Vol. 10 (2007): 134-148. (In Russian).
- Zinoviev E. V. In: *EvrAziatskiy entomologicheskii zhurnal* [Eurasian journal of entomology]. Vol. 11 (5) (2012): 401-409. (In Russian).
- Zinoviev E. V., Belskaya E. A., Gilev A. V., Zolotarev M. P. In: *Ekologicheskiye issledovaniya vostochnoy chaste Sibirskikh Uvalov: Sbornik nauchnykh trudov PP “Sibirskiy Uvaly”* [Ecological studies the eastern part of the Siberian ridges: Proceedings of Natural Park “Sibirskiy Uvaly”]. Nizhnevartovsk: Priobje. Vol. 3 (2004): 44-57. (In Russian).
- Zinoviev E. V., Korona O. M. In: *Biota Priuralskoy Subarktiki v pozdnem pleistotsene i golotsene. Sbornik nauchnykh trudov* [Biota of Transural Subarctic region in the Late Pleistocene and Holocene: Proceedings]. Yekaterinburg: Yekaterinburg, 1999. Pp. 61-67. (In Russian).
- Zinoviev E. V., Malozemov A. Yu. In: *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal* [Siberian journal of ecology]. Vol. 9, No. 6 (2002): 703-710. (In Russian).
- Zinoviev E. V., Nesterkov A. V. In: *Ekologicheskiye issledovaniya vostochnoy chaste Sibirskikh Uvalov: Sbornik nauchnykh trudov PP “Sibirskiy Uvaly”* [Ecological studies the eastern part of the Siberian ridges: Proceedings of Natural Park “Sibirskiy Uvaly”]. Nizhnevartovsk: Priobje. Vol. 2 (2003): 66-82. (In Russian).
- Zinoviev E. V., Olshvang V. N. In: *Biologicheskiye resursy Polyarnogo Urala* [Biological resources of the Polar Urals]. Salekhard. Vol. 3 (II) (2003): 37-60. (In Russian).
- Zinoviev E. V., Gilev A. V., Khantemirov R. M. In: *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological review]. Vol. 80(4) (2001): 843-851. (In Russian).
- Zubakov V. A. *Vvedeniye v paleogeografiyu plio-pleistotsena: Uchebnoye posobiye* [Introduction to the Plio-Pleistocene paleogeography: A textbook]. Leningrad: LGPI, 1978. (In Russian).
- Zubakov V. A., Borzenkova I. I. *Paleoklimaty pozdnego kainozoya* [Paleoclimates of the Late Cenozoic period]. Leningrad: Gosgidrometizdat, 1983. (In Russian).
- Kiselev S. V. *Pozdnekainozoiyskiye zhestokrylyye Severo-Vostoka Sibiri* [Late Cenozoic beetles of Northeast Siberia]. Moscow: Nauka, 1981. (In Russian).

- Kiselev S. V.* In: Kompleksniye biostratigraficheskiye issledovaniya: Uchebnoye posobiye [Complex biostratigraphic studies: A textbook]. Moscow: Moscow University, 1987. (In Russian).
- Kiselev S. V.* In: Svreemnoyeye sostoyaniye i istoriya zhivotnogo mira Zapadno-Sibirskoy Nizmennosti [The current state and history of the animal world of the West Siberian Plain]. Sverdlovsk: Ural Branch of USSR Academy of Sciences, 1988. Pp. 97-118. (In Russian).
- Kiselev S. V., Druk A. Ya., Krivolutsky D. A.* In: Yuribeskij mamont [Yuribei mammoth]. Moscow: Nauka, 1982. Pp. 44-53. (In Russian).
- Kozyrev A. V., Kozminykh V. O., Esyunin S. L.* In: Vestnik Permskogo universiteta. Seriya "Biologiya" [Bulletin of Perm State University. Biology]. Vol. 2, (2000): 165-215. (In Russian).
- Korotyayev B. A.* In: Issledovaniya po entomofaune Severo-Vostoka SSSR [Studies of entomofauna in the Northeast USSR]. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, 1980. Pp. 23-50. (In Russian).
- Kosintsev P. A., Bobkovskaya N. E., Borodin A. V., Zinoviev E. V., Nekrasov A.I., Trofimova S. S.* Trogonterievyy slon Nizhnego Irtysha [Trogonterian elephant of the Lower Irtysh River]. Yekaterinburg: Volot, 2004. (In Russian).
- Lomakin D. E., Zinoviev E. V.* In: Materialy po istorii i sovremennomu sostoyaniyu fauny severa Zapadnyy Sibiri [Materials on the history and current state of the fauna of the North Western Siberia]. Chelyabinsk: Rifev, 1997. Pp. 3-15. (In Russian).
- Nazarov V. I.* In: Paleoklimaty poznednednikoviya i golotsena [Paleoclimates of the Late Glacial pPeriod and Holocene]. Moscow: Nauka, 1989. Pp. 76-79. (In Russian).
- Nikitin V. P.* In: Istoriya razvitiya rastitelnosti vnednikovoy zony Zaoadno-Sibirskoy nizmennosti v poznednepliotensivnoy i chetvertichnoy vremya [History of vegetation of the off-glacier West Siberian lowland zone in the Late Pliocene and Quaternary Period]. Moscow: Nauka, 1970. Pp. 245-312. (In Russian).
- Olshvang V. N.* Struktura i dinamika naseleniya nasekomykh Yuzhnogo Yamala [Structure and dynamics of insect populations of the Southern Yamal]. Yekaterinburg: Nauka. Ural branch, 1992. (In Russian).
- Panova N. K.* In: Chetvertichnyy period metody issledovaniya, stratigrafiya i ekologiya. VII Vsesoyuznoye soveshchaniye: Tezisy dokladov [Holocene Quaternary period: Research methods, stratigraphy and ecology. VII All-Union Conference: Abstracts]. Vol. I. Tallinn: Estonian Academy of Sciences, 1990. Pp. 45-46. (In Russian).
- Panova N. K., Trofimova S. S., Antipina T. G., Zinoviev E. V., Gilev A. V., Erokhin N. G.* In: Ekologiya [Ecology]. Vol. 1 (2010): 22-30.
- Panova N. K., Yankovska V., Korona O. M., Zinoviev E. V.* In: Ekologiya [Ecology]. Vol. 4 (2003): 248-260. (In Russian).
- Ryabitsev A. V.* In: Problemy izucheniya bioraznoobraziya na populyatsionnom i ekosistemnom urovne. Materialy konferentsii molodykh uchennykh [Problems of studying biodiversity at the population and ecosystem levels. Proceedings of the conference of young researchers]. Yekaterinburg: Yekaterinburg, 1997. Pp. 190-192. (In Russian).
- Ryabitsev A. V.* Naseleniye i ekologiya zhuzhelits na severe Yamala: Avtoref... kand. biol. nauk. [Population and ecology of ground beetles in the north of Yamal: An abstract of the thesis for the degree of Candidate of Biological Sciences]. Labytnangi, 1998. (In Russian).
- Samko K. P.* In: Bulletin obshchestva izucheniya kraya pri Muzeje Tobolskogo Severa [Bulletin of the society of regional studies at the Museum of Tobolsk North]. Vol. 2 (1930): 23-32. (In Russian).
- Smirnov N. G., Andreicheva L. N., Korona O. M., Zinoviev E. V., Golovachyov I. B., Pavlov P. Yu., Khufthammer A. K.* In: Biota Priural'skoy Subarktiki v pozdnem pleistotsene i golotsene. Sbornik nauchnykh trudov [Biota of Transural Subarctic region in the Late Pleistocene and Holocene: Proceedings]. Yekaterinburg: Yekaterinburg, 1999. Pp. 23-60. (In Russian).
- Smirnov N. G., Bolshakov V. N., Borodin A. V.* Pleistotseniyye gryzuny severa Zapadnoy Sibiri [Pleistocene rodents of the North West Siberia]. Moscow: Nauka, 1986. (In Russian).
- Stark V. N.* In: Fauna SSSR [Fauna of the USSR]. Moscow: Academy of Sciences of the USSR, 1952. (In Russian).
- Zinoviev E. V., Korona O. M., Stefanovsky V. V.* In: Uralskiy geologichesky zhurnal [Ural journal of geology]. Vol. 56 (2) (2007): 27-43. (In Russian).
- Stefanovsky V. V., Zinoviev E. V., Trofimov S. S., Strukova T. V.* In: Uralskiy geologichesky zhurnal [Ural journal of geology]. Vol. 25 (1) (2002): 7-19. (In Russian).
- Trofimova S. S., Korona O. M.* In: Problemy obshchey i prikladnoy ekologii. Materialy molodezhnoy konferentsii [Problems of general and applied ecology. Proceedings of the youth conference]. Yekaterinburg: Yekaterinburg, 1996. Pp. 256-261. (In Russian).
- Khantemirov R. M., Shiyatov S. G.* In: Ekologiya [Ecology]. Vol. 3 (1999): 163-169. (In Russian).
- Chernov Yu. I.* In: Biotsenozy taimyrskoy tundry i ikh produktivnost [Biogeocoenoses of Taimyr tundra and their productivity]. Leningrad: Nauka. Vol. 2 (1973): 166-179. (In Russian).
- Chernov Yu. I.* Struktura zhivotnogo naseleniya Subarktiki [Structure of Subarctic animal population]. Moscow: Nauka, 1978. (In Russian).
- Chernov Yu. I.* Zhizn tundry [The life of tundra]. Moscow: Mysl, 1980. (In Russian).
- Adams J., Maslin M., Thomas E.* 1999. Sudden climate transitions during the Quaternary. In: Progress in Physical Geography. Vol. 23(1): 1-36.
- Bassint F. C., Labeyrie L. D., Vincent E., Quidelleur X., Shackleton N. J., Lancelot Y.* The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama magnetic reversal. In: Earth and Planetary Science Letters. Vol. 126(1-3) (1994): 91-108.
- Danukalova G., Kurmanov R., Yakovlev A., Osipova E., Zinovyev E., Arslanov Kh.* Palaeoenvironment of the Middle and Upper Neopleistocene at the Gornovo Upper Palaeolithic site (Southern Ural foreland, Russia). In: Quaternary International, 2015. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.08.049> (Accessed on April 1, 2016).
- Hughes A. L. C., Gyllencreutz R., Lohne Ø. S., Mangerud J., Svendsen J. I.* The last Eurasian ice. The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama sheets – a chronological database and time-slice reconstruction, DATED-1. In: Boreas. Vol. 45(1) (2016): 1-45.
- Kryzhanovskij O. L., Belousov I. A., Kabak I. I., Kataev B. M., Makarov K. V., Shilenkov V. G.* A Checklist of the Ground-beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sophia-Moscow: Pensoft, 1995.
- Legalov A. A.* Annotated checklist of species of superfamily Curculionioidea (Coleoptera) from Asian part of the Russia. In: Amurian zoological journal. Vol. II(2) (2010): 93-132.
- Mikhailov Yu. E.* New distributional records of Chrysomelidae from the Urals and Western Siberia [on some "less interesting" faunistic regions] (Insecta: Coleoptera). In: Faunistische Adhandlungen (Staatliches Museum fur Teirkunde, Dresden). Vol. 22 (2010): 23-37.
- Van Andel T. H., Tzedakis P. C.* Palaeolithic landscapes of Europe and environs: 150,000-25,000 years ago: an overview. In: Quaternary Science Reviews. Vol. 15 (1996): 481-500.
- Zinovyev E. V.* Problems of ecological interpretation of Quaternary insect faunas from the central part of Northern Eurasia. In: Quaternary Science Reviews. Vol. 25 (2006): 1821-1840.

E. V. Zinoviev
Yekaterinburg, Russia

REVIEW OF LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE LOCALITIES OF INSECTS FROM THE NORTH WESTERN SIBERIA AND THE URALS

Abstract. The paper generalizes the sub-fossil insect data from the 29 localities dated by the Late Pleistocene and Holocene, situated in the Northern part of West Siberia Plain and adjacent territories (the Urals and Bolshezemelskaya tundra). Based on the paleontological data, we try to reconstruct the development of entomofaunas during the Late Pleistocene and Holocene (130 thousand years ago). The dynamics of insect faunas corresponds to the main stages of development of the natural communities of this region, reconstructed on the basis of paleobotanical data. In particular, we described sub-fossil insect faunas with warm climate markers (such as ground beetles *Trechus secalis*) for the Last (Eemian) interglacial period (130—115 thousand years ago). It is possible that some boreal beetle species (*Cychrus caraboides*, *Chlaenius costualtus*) changed their areas northwards in comparison with their modern distribution. Subsequent cooling (until the beginning of the Holocene, about 10 thousand years ago) caused the occurrence of cryophilic (arctic, tundra and subarctic) insects. During the Maximum of the Last glaciation (from 20 to 17 thousand years ago) these complexes reflected severe cold and dry climatic conditions. Insect assemblages from the Holocene layers of alluvial and boggy genesis show similarities with modern insect faunas from these territories. We found boreal species (xylobionts and forest duff inhabitants) in the same Holocene sediments associated with the remains of sub-fossil wood. These species are not found in modern insect communities of the Southern Yamal. These data correspond to the advancing northwards woody vegetation during the Holocene climatic optimum (6–5 thousand years ago). The sub-fossil insect data were compared with the results of paleobotanical studies, as well as with modern insect faunas from this area.

Key words: sub-fossil insects; history of faunas; Late Pleistocene; Holocene; Western Siberia; the Urals.

About the author: Evgeniy Vitalievich Zinoviev, Candidate of Biological Sciences (PhD), Senior Researcher at the Laboratory of Phylogenetics and Biochronology.

Place of employment: Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences.

УДК 595.763.21

Е. А. Еремеев, А. М. Псарев
Бийск, Россия

ЖУКИ-МЕРТВОЕДЫ (COLEOPTERA: SILPHIDAE) ГОРОДСКИХ ЛЕСОВ ГОРОДА БИЙСКА

Аннотация. Исследования проводились в двух изолированных хвойных лесных массивах г. Бийска, испытывающих разную степень антропогенного воздействия. Было выявлено 15 видов двух подсемейств Silphidae. Отмечено различие в доминировании видов в зависимости от антропогенного прессинга: в пригородном лесном массиве доминантами были *Silpha carinata*, *S. obscura*, в промышленной зоне — *Oiceoptoma thoracicum*, *Nicrophorus vespillo*, *N. vespilloides*. В целом обследованные участки показали высокую степень фаунистического сходства. Из трех выделенных биотопических групп — лесной, лугово-степной и эвритопной — в лесу промышленной зоны города Бийска встречались представители всех трех, в Амуро-Орловском лесу — только представители лесной и эвритопной групп. Сравнительный анализ фауны сильфид обследованных биотопов в каждом из лесных массивов показал, что различия между ними больше выражены в лесу промышленной зоны, что можно объяснить выраженной фрагментацией местообитаний.

Ключевые слова: жуки-мертвоеды; Silphidae; хвойные леса; биологическое разнообразие.

Сведения об авторах: Евгений Алексеевич Еремеев¹, аспирант кафедры биологии, младший научный сотрудник лаборатории систематики и экологии животных; Александр Михайлович Псарев², доктор биологических наук, профессор кафедры биологии.

Место работы: ^{1,2}Алтайская государственная академия образования им. В.М. Шукшина.

Контактная информация: ¹, ²659333, Алтайский край, г. Бийск, ул. Короленко, д. 53, тел. +79333100441, ¹e-mail: engkent007eu@gmail.com; тел. +79039487082, ²e-mail: apsarev@mail.ru.

Введение. Изучению видового состава жесткокрылых, влияния урбанизации на видовое разнообразие и его характеристики в последнее время уделяется большое внимание (Sattler et al. 2010), однако число работ, затрагивающих сапрофильный комплекс жесткокрылых городских территорий, невелико (Еремеева 2006; Лябзина, Узенбаев 2002; González-Hernández et al. 2013; Ulrich et al. 2007; Wolf, Gibbs 2004). Между тем, изучение закономерностей формирования ком-

плексов жуков-мертвоедов чрезвычайно интересно, так как помимо известной роли в утилизации органических остатков, эти жесткокрылые могут выступать в качестве биоиндикаторов состояния экосистем (Гонгальский и др. 2002; Пушкин 2009).

Сведения о современной фауне сильфид на территории Алтайского края опубликованы нами ранее (Еремеев, Псарев 2010; Псарев, Зинченко 2015). Данное сообщение содержит результаты