

УДК 595.76

**РЕГИОНАЛЬНЫЕ СПИСКИ НАСЕКОМЫХ, ИСКОПАЕМАЯ
ЛЕТОПИСЬ И ИСТОРИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЭНТОМОФАУНЫ
(НА ПРИМЕРЕ БАССЕЙНА РЕКИ ОЛД КРОУ,
СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ ЮКОН, КАНАДА)**

© 2022 г. С. А. Кузьмина

Палеонтологический институт РАН им. А. А. Борисяка
ул. Профсоюзная, 123, Москва, 117647 Россия
e-mail: svkuz@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.01.2022 г.

После доработки 9.05.2022 г.

Принята к публикации 9.05.2022 г.

Менее половины локальной фауны насекомых на севере Юкона имеет корни в плейстоцене, остальные виды – недавние иммигранты преимущественно из других регионов Восточной Берингии. Изменения произошли в результате разрушения тундростепных ландшафтов на границе плейстоцена и голоцена. Восстановить историю происхождения современной региональной фауны исключительно по ее составу невозможно.

Ключевые слова: поздний кайнозой, тундростепь, жесткокрылые, палеореконструкции.

DOI: 10.31857/S0367144522020125, **EDN:** HLBEMP

В четвертичных отложениях регулярно присутствуют фрагменты экзоскелета жуков и других насекомых с прочными покровами (муравьи, клопы, некоторые другие отряды). Макроэнтомологический метод уже имеет солидную историю и традиции (Сооре, 1968; Morgan A., Morgan A. V., 1990; Elias, 1994; Kiselev, Nazarov, 2009; Kuzmina, 2015; Кузьмина, 2017).

Насекомые относительно мало изменились за последние 2.5 млн лет (Сооре, 1968). Среди четвертичных насекомых описаны вымершие виды (Angus, 1997; Kuzmina, Korotyaev, 2019), но они крайне немногочисленны и известны в ископаемом состоянии с очень ограниченных территорий. Подавляющее большинство четвертичных насекомых относится к современным видам, для которых известны (или могут быть изучены) экологические и климатические предпочтения. При этом считается, что насекомые достаточно консервативны в экологических требованиях и реагируют на изменения в окружающей среде путем миграций в более благоприятные для данного вида условия (Сооре, 1994). Таким образом, ископаемые остатки насекомых позволяют проводить реконструкции климата и природных обстановок прошлого, используя принцип актуализма, широко применяемый в четвертичной палеонтологии (Шер, 1990).

С самого начала применения метода получила популярность идея о масштабных миграциях видов (Coore, 1979, 1990, 2004). Самый яркий пример Р. Купа (Coore, 1979) – это ископаемые остатки жука-навозника рода *Drepanocerus* Кбу., найденные в Лондоне во время раскопок на Трафальгарской площади, притом что современные жуки этого рода не встречаются севернее Сахары. Фауна крупных млекопитающих с Трафальгарской площади также указывает на значительно более теплый климат во время межледниковья, поэтому несоответствие ареалов современных и ископаемых жуков в данном случае не вызывает удивления.

После работ Р. Купа представление о том, что ареалы насекомых менялись очень значительно, широко распространилось. Позже пришло понимание необходимости более осторожно относиться к гипотетическим сдвигам границ ареалов. Ревизия современных и плейстоценовых ареалов 10 семейств водных жуков (Abellán et al., 2011) показала, что 80 % встречавшихся на Британских островах в плейстоцене видов живут там и сейчас. Некоторые случаи локального вымирания водных видов на Британских островах объясняются влиянием хозяйственной деятельности человека. Иногда выводы о значительных миграциях британских водных жуков были сделаны на основе неточного определения фоссилий (Abellán et al., 2011).

Другие примеры пересмотра таксономической принадлежности ископаемых остатков и, как следствие, сокращение дистанции гипотетических миграций, известны для американских и сибирских жуков. Дж. Мэттьюз (Matthews, Telka, 1997) нашел в среднеплиоценовых отложениях карьера Лост Чикен (Lost Chicken) на Аляске голову долгоносика, которого определил как *Otibazo* sp. Этот пример попал в справочное издание по четвертичному периоду (Elias, 2007) и даже в популярную литературу как свидетельство удивительной способности бескрылого и слепого жука совершать миграции между Японией и Аляской. Однако позже был описан похожий современный долгоносик *Alaocybites egorovi* Grebennikov из Приморья, у которого, как и у ископаемого экземпляра, глаз редуцирован до одной фасетки (Grebennikov, 2010). Другие представители рода *Alaocybites* Gilb. обитают в Калифорнии, и логично предположить присутствие в ископаемой фауне Аляски жука рода *Alaocybites*, имевшего в плиоцене более широкое распространение, чем ныне.

В Сибири отметим историю с пилюльщиком *Morychus viridis* Kuzm. et Kor. Этот жук – один из самых массовых видов в плейстоцене Северо-Восточной Азии, однако таксономическая принадлежность ископаемых выяснилась не сразу, что заметно исказило палеорекострукции. Остатки своеобразных зеленых пилюльщиков изначально были правильно отнесены к роду *Morychus* Er. (Киселев, 1973, 1974, 1976; Шер и др., 1977) и попали в списки как *M. aeneus* F. Далее вышла работа (Медведев, Воронова, 1977) по мамонтовым кладбищам Якутии, где массовых зеленых пилюльщиков авторы определили как *Chrysobryrrhulus rutilans* Motsch. Авторы отметили при описании *Ch. rutilans*: «Сибирский вид, известный с Алтая, Прибайкалья и нижней Лены; по-видимому, довольно широко распространенный по Восточной Сибири нет оснований предполагать ошибку в определении вида и тем более рода, так как нами были просмотрены все палеарктические виды пилюльщиков, напоминающие данный вид» (Медведев, Воронова, 1977, с. 74–75).

Вслед за этой работой С. В. Киселев (1981) начал определять остатки массовых ископаемых зеленых пилюльщиков с Колымской низменности как *Ch. rutilans* и сделал предположение, что и ископаемые пилюльщики с Аляски и Юкона относятся к тому

же виду (Киселев, 1981, с. 22). Однако определение материала и из Сибири, и из Северной Америки как *Ch. rutilans* было ошибочным.

Изучение голотипа *Ch. rutilans*, хранящегося в Зоологическом музее МГУ, и экземпляров этого вида в коллекции Зоологического института РАН (Кузьмина, Коротяев, 1987) показало, что материал с Северо-Востока Азии (к востоку от низовьев Лены) относится к эндемичному виду рода *Morychus*, который был описан как *Morychus viridis* Kuzm. et Kor., тогда как *Ch. rutilans* распространен только в горах Южной Сибири и Северной Монголии. Ревизия современного и ископаемого материала позволила сделать следующие выводы. 1. В ископаемом состоянии *Ch. rutilans* пока не найден. 2. В комплексах ископаемых насекомых северо-восточной Сибири и Чукотки в массе встречаются остатки *Morychus viridis*. 3. Остатки из Северной Америки относятся к роду *Morychus*, они имеют отличия как от американских видов, так и от *Morychus viridis*, и их видовая принадлежность пока неясна. После описания нового вида из Северо-Восточной Азии определения ископаемых материалов изменились, теперь в списках из этого региона (Kiselev, Nazarov, 2009; Kuzmina, 2015) приводится *M. viridis*; соответственно, существенно изменились палеореконструкции и масштаб предполагаемых миграций.

Изучение ископаемых остатков долгоносиков, ранее относившихся к южносибирскому *Phyllobius crassus* Motsch. (Киселев, 1981), под сканирующим электронным микроскопом, в результате чего удалось найти остатки чешуек, показало ошибочность этого определения. Многочисленные остатки бескрылых ископаемых *Phyllobius* из разрезов северо-востока Сибири и Западной Чукотки относятся к трем видам подрода *Angarophyllobius* Kor. et Egorov: двум вымершим (*Ph. sheri* Kuzm. et Kor. и один пока не описанный) и одному реликтовому – *Ph. kolymensis* Kor. et Egorov (Kuzmina, Korotyaev, 2019), известному сейчас только из бассейна верхней Колымы.

Тем не менее, четвертичные энтомофауны нередко действительно включали виды, которые в современной обстановке разделены территориально. Такое смешение, причем не только насекомых, но и млекопитающих, происходило в плейстоценовых берингийских тундростепях.

Берингия объединяет свободные от покровных оледенений массивы суши на северо-востоке Азии (Западная Берингия) и на северо-западе Северной Америки (Восточная Берингия); поскольку уровень моря в холодные эпохи плейстоцена был ниже современного, берингийская суша включала также часть шельфа арктических морей (Sher, 1984). Несмотря на существование сухопутного моста между Евразией и Северной Америкой в плейстоцене, энтомофауны Западной и Восточной Берингии заметно различаются (Кузьмина, Мэттьюз, 2012).

В этой работе мы приводим сведения из важного региона в Восточной Берингии – долины р. Олд Кроу (Old Crow), для которого известны и ископаемая летопись (одна из самых полных в Берингии), и состав современной энтомофауны. Сравнение позволяет понять, как изменилась фауна за промежуток времени около 200 тыс. лет и насколько соответствуют наши представления о происхождении современной фауны региона ее реальной истории.

Материал был собран во время двух комплексных экспедиций в нижнем течении р. Олд Кроу на северо-западе канадской территории Юкон (рис. 1, I) в 2007 и 2008 гг. Геологическая часть – описания разрезов, анализ ископаемой фауны и реконструкции

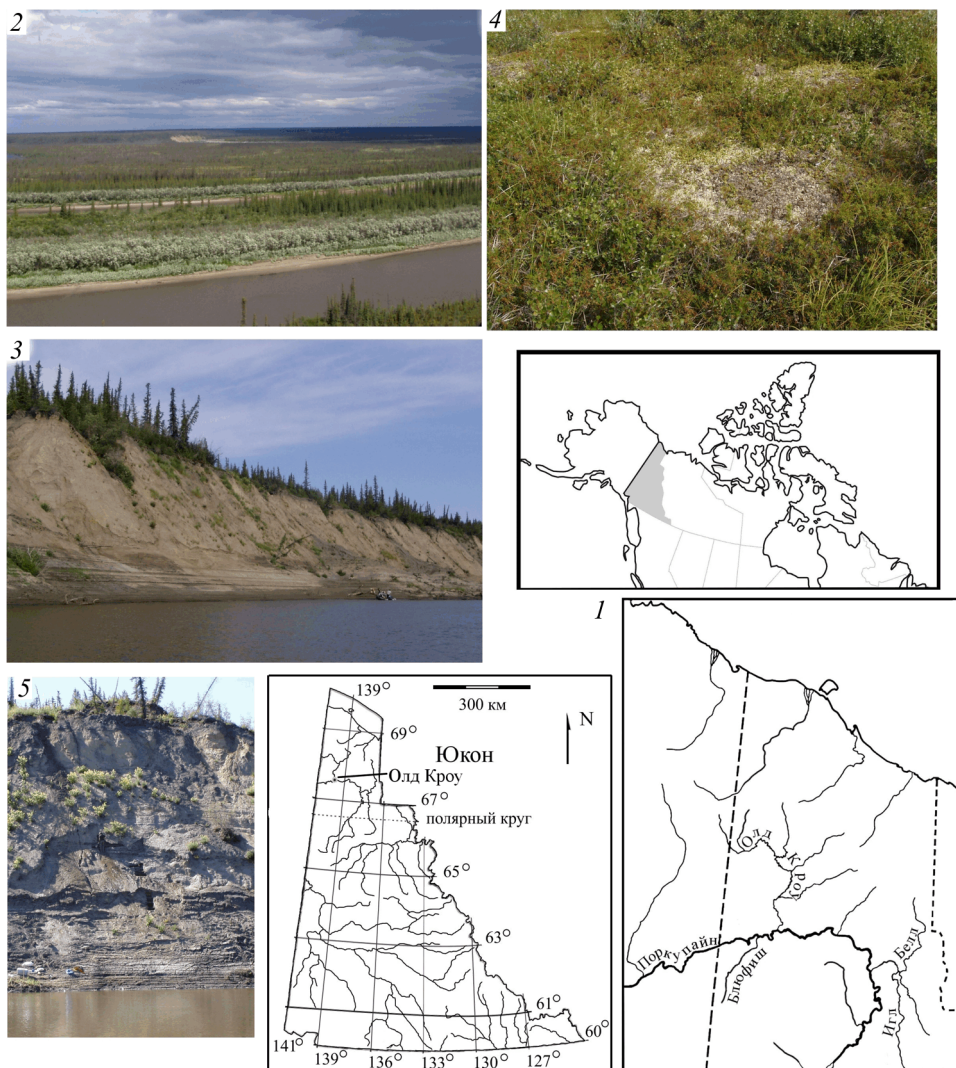


Рис. 1. Схема (1) и особенности района исследования:

2 – долина р. Олд Кроу с полосой кустарника и елового леса; 3 – покрытые еловым лесом речные обрывы, где проводились сборы материала по четвертичным насекомым; 4 – участок тундры вне долины; 5 – работа на разрезе.

палеообстановок – приведена в работе Кузьминой с соавт. (Kuzmina et al., 2014). Список современных насекомых, собранных автором попутно с геологическими работами, публикуется впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика района исследований

Река Олд Кроу (Old Crow) расположена в обширной низине (Old Crow Flat). В долине реки растут высокие кусты ивы и ольхи (рис. 1, 2), имеются участки еловой тайги (рис. 1, 3), но ос-

новная часть низменности занята тундрой (рис. 1, 4) с множеством озер, как это характерно для севера Юкона. Климат континентальный, с холодной зимой, относительно теплым летом и небольшим количеством осадков. По данным погодного сайта правительства Канады (http://www.climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals), среднегодовая температура в пос. Олд Кроу -8.98°C , самый холодный месяц – январь (средняя температура -31.1°C), самый теплый – июль (средняя температура $+14.6^{\circ}\text{C}$), среднее количество осадков за год – 265.5 мм, преимущественно в виде снега. Снежный покров в Олд Кроу держится с сентября по май.

Разрезы на р. Олд Кроу (рис. 1, 3, 5) содержат богатую и неплохо изученную фауну четвертичных насекомых (Matthews, 1975; Morlan, Matthews, 1978; Matthews et al., 1990; Schweger et al., 1995; Matthews, Telka, 1997; Kuzmina et al., 2014).

Насекомые играют важную роль в региональной стратиграфии, так как позволяют проводить палеорекострукции и привязывать разрез к общей климатической кривой плейстоцена (Schweger, 1989; Schweger, Matthews, 1991). Основным стратиграфическим репером в районе является вулканический пепел Олд Кроу (Old Crow tephra (Westgate et al., 1983, 2013)) возрастом 124 ± 10 тыс. лет (Preece et al., 2011). Наши образцы собраны как ниже, так и выше пепла, они охватывают период со второй половины среднего плейстоцена по конец позднего плейстоцена.

В конце плейстоцена в летописи локальной наземной фауны случился перерыв – территория была затоплена оз. Олд Кроу. Это озеро (Schweger, 1989) занимало обширную площадь, заходя также в бассейн р. Блюфиш, оно было покрыто льдом круглый год, отчего его отложения не содержат никаких органических включений.

В голоцене в районе Олд Кроу началось образование мощных торфяников. В торфе найдены преимущественно остатки муравьев.

Сбор материала

Список современных и ископаемых видов насекомых, известных из региона, приведен в табл. 1. Современные насекомые собраны автором в 2007, 2008 и 2015 гг. около пос. Олд Кроу в долине р. Поркупайн (Porcupine) и рядом с разрезами на р. Олд Кроу с применением ручного сбора, кошени и почвенных ловушек. Ловушки были установлены в пойме реки от уреза воды до полосы высокого кустарника, в еловом лесу, в долине реки и в тундре на плакоре. На степных участках Юкона автор собирал насекомых в июне и июле 2009 г. вместе с канадской коллегой А. Телкой (A. Telka). Основное внимание было уделено окрестностям оз. Клуане (Kluane Lake) на юго-западе Юкона, откуда уже были известны интересные сборы реликтовых плейстоценовых видов (Берман и др., 2001).

Ископаемых насекомых извлекали путем промывки породы через сито. Сито сделано из деревянной рамки размером $50 \times 40 \times 10$ см, дно рамки затянато металлической сеткой с ячейкой со стороной 0.4 мм. Масса породы составляла 10–50 кг на образец в зависимости от концентрации ископаемых. При промывке вода поступает через дно сита, благодаря чему уходят в основном тяжелые минеральные частицы, а легкая фракция остается в промывке. Таким образом, большинство мелких объектов, обладающих плавучестью, при промывке не теряется.

Современные насекомые определялись по следующим руководствам: Lindroth, 1961–1969; Bright, Bouchard, 2008, и с помощью эталонных коллекций в Энтомологическом музее Э. Г. Стрикленда Университета Альберты (E. H. Strickland Entomological Museum, University of Alberta, Edmonton, Canada).

Таксономический состав современной и ископаемой энтомофауны в низовьях р. Олд Кроу

Список современных насекомых включает 128 видов, относящихся к 79 родам из 32 семейств 3 отрядов. Из них к жукам принадлежат 124 вида из 77 родов 28 семейств, к перепончато-

Таблица 1. Состав современной и плейстоценовой фаун насекомых района Олд Кроу (из современных сборов включены только те виды, остатки которых могли быть найденными в ископаемом состоянии). Жирным шрифтом выделены номера общих для двух фаун видов

N	Плейстоценовые	Современные
Отряд COLEOPTERA, Сем. GYRINIDAE		
1	<i>Gyrinus minutus</i> F.	
2	<i>G. opacus</i> C. Sahlb.	<i>G. opacus</i> C. Sahlb.
3	<i>G. pectoralis</i> LeC.	
4	<i>G. marinus</i> Gyll.	
5	<i>G. wallisi</i> Fall	
Сем. CARABIDAE		
1	<i>Nebria gyllenhali</i> (Sch.)	<i>Nebria gyllenhali</i> (Sch.)
2	<i>N. nivalis</i> (Payk.)	<i>N. nivalis</i> (Payk.)
3	<i>Notiophilus sylvaticus</i> Dej.	
4	<i>N. borealis</i> Har.	
5	<i>N. semistriatus</i> Say	<i>Notiophilus semistriatus</i> Say
6	<i>Pelophila borealis</i> (Payk.)	
7	<i>Carabus</i> cf. <i>chamissonis</i> Fisch.	
8	<i>C. vietinghoffii</i> Adams	
9	<i>Blethisa catenaria</i> Brown	
10	<i>B. multipunctata</i> (L.)	
11	<i>Diacheila polita</i> (Fald.)	
12		<i>Elaphrus purpurans</i> Hausen
13	<i>Elaphrus angusticollis</i> R. Sahlb.	<i>E. angusticollis</i> R. Sahlb.
14	<i>E. clairvillei</i> Kby.	
15	<i>E. trossulus</i> Sem.	
16	<i>Dyschirius dejeanii</i> Putz.	<i>Dyschirius dejeanii</i> Putz.
17	<i>D. melancholicus</i> Putz.	
18	<i>D. politus</i> (Dej.)	
19		<i>Trechus apicalis</i> Motsch.
20		<i>Asaphidion alaskanum</i> Wickh.
21	<i>Bembidion umiatense</i> Lth.	
22	<i>B. semistriatum</i> (Hald.)	
23	<i>B. patrulee</i> Dej.	
24		<i>Bembidion foveum</i> Motsch.
25		<i>B. inaequale</i> Say
26		<i>B. intervertor</i> Lth.
27		<i>B. mutatum</i> Gemm.
28		<i>B. hastii</i> C. Sahlb.
29		<i>B. gratiosum</i> Cas.

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
30	<i>Bembidion dauricum</i> (Motsch.)	<i>B. dauricum</i> (Motsch.)
31	<i>B. yukonum</i> Fall	<i>B. yukonum</i> Fall
32		<i>B. semipunctatum</i> (Don.)
33	<i>B. arcticum</i> Lth.	<i>B. arcticum</i> Lth.
34		<i>B. rupicola</i> (Kby.)
35		<i>B. obscurellum</i> (Motsch.)
36	<i>B. poppii</i> Net.	<i>B. poppii</i> Net.
37	<i>B. complanulum</i> (Mann.)	
38	<i>B. planatum</i> (LeC.)	
39	<i>B. morulum</i> LeC.	
40	<i>B. cf. acutifrons</i> LeC.	
41	<i>B. concretum</i> Cas.	
42	<i>B. concolor</i> (Kby.)	
43	<i>B. roosevelti</i> Pic	
44		<i>B. grapii</i> Gyll.
45		<i>B. petrosum</i> Gebl.
46		<i>B. quadrimaculatum</i> (L.)
47		<i>B. transversale</i> Dej.
48	<i>Patrobus septentrionis</i> Dej.	
49	<i>P. foveocollis</i> (Eschz.)	
50		<i>Harpalus fuscipalpis</i> (Sturm)
51		<i>H. lewisii</i> LeC.
52		<i>H. somnulentus</i> Dej.
53	<i>Harpalus amputatus</i> Say	
54	<i>H. alaskensis</i> Lth.	
55	<i>H. opacipennis</i> (Hald.)	
56	<i>Dicheirotrichus mannerheimi</i> R. Sahlb.	
57		<i>Cymindis unicolor</i> Kby.
58	<i>Cymindis cribricollis</i> Dej.	
59		<i>Agonum bicolor</i> (Dej.)
60		<i>A. cupreum</i> Dej.
61	<i>Agonum affine</i> Kby.	
62	<i>A. consimile</i> (Gyll.)	
63	<i>A. retractum</i> LeC.	
64	<i>A. sordens</i> Kby.	
65	<i>A. superioris</i> Lth.	

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
66	<i>Agonum</i> cf. <i>mutatum</i> (Gemm. et Har.)	
67	<i>A. corvus</i> (LeC.)	
68	<i>A. cupripenne</i> (Say)	
69	<i>Sericoda quadripunctata</i> (DeG.)	
70	<i>Poecilus (Derus) nearcticus</i> (Lth.)	
71	<i>Pterostichus (Bothriopterus) lustrans</i> LeC.	
72	<i>P. (Bothriopterus) adstrictus</i> Eschz.	<i>Pterostichus (Bothriopterus) adstrictus</i> Eschz.
73	<i>P. (Cryobius) brevicornis</i> (Kby.)	<i>P. (Cryobius) brevicornis</i> (Kby.)
74	<i>P. (Cryobius) arcticola</i> (Chaud.)	<i>P. (Cryobius) arcticola</i> (Chaud.)
75	<i>P. (Cryobius) barryorum</i> Ball	
76	<i>P. (Cryobius) empetricola</i> (Dej.)	
77	<i>P. (Cryobius) hudsonicus</i> LeC.	
78	<i>P. (Cryobius) gerstlensis</i> Ball	
79	<i>P. (Cryobius) kotzebuei</i> Ball	
80	<i>P. (Cryobius) parasimilis</i> Ball	
81	<i>P. (Cryobius) pinguedineus</i> (Eschz.)	<i>P. (Cryobius) pinguedineus</i> Eschz.
82	<i>P. (Cryobius)</i> cf. <i>similis</i> Mann.	
83	<i>P. (Cryobius) tareumiut</i> Ball	
84	<i>P. (Cryobius) ventricosus</i> (Eschz.)	<i>P. (Cryobius) ventricosus</i> (Eschz.)
85		<i>P. (Cryobius) riparius</i> (Dej.)
86	<i>P. (Lenapterus) agonus</i> Horn	
87	<i>P. (Lenapterus) costatus</i> (Mén.)	
88	<i>P. (Lenapterus) vermiculosus</i> (Mén.)	
89	<i>P. (Metallophilus) sublaevis</i> J. Sahlb.	
90	<i>Stereocerus haematopus</i> (Dej.)	<i>Stereocerus haematopus</i> (Dej.)
91	<i>Amara (Amarocelia) erratica</i> (Duft.)	<i>Amara (Amarocelia) erratica</i> (Duft.)
92	<i>A. (Amarocelia) patruelis</i> Dej.	<i>A. (Amarocelia) patruelis</i> Dej.
93	<i>A. (Amarocelia) laevipennis</i> Kby.	
94	<i>A. (Amarocelia) interstitialis</i> Dej.	
95		<i>A. (Amarocelia) ellipsis</i> (Cas.)
96		<i>A. (Xenocelia) discors</i> Kby.
97	<i>A. (Bradytus) glacialis</i> (Mann.)	<i>A. (Bradytus) glacialis</i> (Mann.)
98	<i>A. (Curtonotus) alpina</i> (Payk.)	
99	<i>A. (Curtonotus) bokori</i> Csiki	<i>A. (Curtonotus) bokori</i> Csiki
100		<i>A. (Curtonotus) hyperborea</i> Dej.
101	<i>A. (Curtonotus) lacustris</i> LeC.	

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
Сем. DYTISCIDAE		
1	<i>Agabus antennatus</i> Leech	
2	<i>A. affinis</i> (Payk.)	
3	<i>A. anthracinus</i> Mann.	
4	<i>A. confinis</i> (Gyll.)	
5	<i>A. colymbus</i> Leech	
6	<i>A. erichsoni</i> Gemm. et Har.	
7	<i>A. moestus</i> (Curt.)	
8	<i>A. infuscatus</i> Aubé	
9	<i>A. seriatus</i> (Say)	
10	<i>A. serricornis</i> (Payk.)	
11	<i>Colymbetes dolabratus</i> (Payk.)	
12		<i>Colymbetes dahuricus</i> Aubé
13	<i>Hydroporus morio</i> Aubé	<i>Hydroporus morio</i> Aubé
Сем. HYDROPHILIDAE		
1	<i>Helophorus splendidus</i> J. Sahlb.	
2	<i>H. oblongus</i> LeC.	
3	<i>Hydrobius fuscipes</i> (L.)	<i>Hydrobius fuscipes</i> (L.)
4	<i>Cercyon limbatus</i> Mann.	
Сем. LEIODIDAE		
1	<i>Hydnobius luggeri</i> Hatch	<i>Hydnobius luggeri</i> Hatch
2	<i>Agathidium angulare</i> Mann.	<i>Agathidium angulare</i> Mann.
3	<i>Anisotoma errans</i> W. Brown	
4	<i>Leiodes</i> sp.	
5		<i>Catops egenus</i> (Horn)
6	<i>Catops alsiosus</i> (Horn)	
7		<i>Colon magnicolle</i> Mann.
8	<i>Colon</i> sp.	
Сем. SILPHIDAE		
1	<i>Thanatophilus dispar</i> (Hbst.)	<i>Thanatophilus dispar</i> (Hbst.)
2	<i>Th. lapponicus</i> (Hbst.)	<i>Th. lapponicus</i> (Hbst.)
3		<i>Th. sagax</i> Mann.
Сем. STAPHYLINIDAE		
1	<i>Acidota quadrata</i> (Zett.)	
2	<i>Arpedium cribratum</i> Faul.	

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
3	<i>Eucnecosum tenue</i> (LeC.)	<i>Eucnecosum tenue</i> (LeC.)
4	<i>Geodromicus verticalis</i> (Say)	
5	<i>Microedus laticollis</i> (Mann.)	
6	<i>Olophrum latum</i> Maekl.	
7	<i>O. boreale</i> Payk.	
8	<i>O. rotundicolle</i> C. Sahlb.	
9	<i>Coryphium hyperboreum</i> (Maekl.)	
10	<i>Micralymma brevilingue</i> Schiødte	
11	<i>Megarthus arcuatus</i> Hatch	
12	<i>Proteinus</i> sp.	
13	<i>Kalissus nitidus</i> LeC.	
14	<i>Lordithon fungicola</i> Campb.	
15	<i>Tachinus brevipennis</i> J. Sahlb.	
16	<i>T. angustatus</i> Horn	
17	<i>Tachyporus borealis</i> Campb.	
18	<i>T. inornatus</i> Campb.	
19		<i>Dinaraea planaris</i> Maekl.
20		<i>Phloeonomus lapponicus</i> (Zett.)
21	<i>Aleochara</i> sp.	
22	<i>Myllaena insomnis</i> Cas.	
23		<i>Boreophilia nearctica</i> Lohse
24	<i>Boreophilia fusca</i> (C. Sahlb.)	
25		<i>Philhygra</i> sp.
26	<i>Gymnusa pseudovariegata</i> Klimas.	
27	<i>G. atra</i> Cas.	
28	<i>Atheta hyperborea</i> Brun.	
29		<i>Bledius confusus</i> LeC.
30	<i>Dimetrota</i> sp.	
31	<i>Euconnus longiceps</i> Fall	
32		<i>Lordithon thoracicus</i> (F.)
33		<i>Palporus nitidulus</i> (F.)
34	<i>Stenus</i> sp.	<i>Stenus</i> sp.
35	<i>Lathrobium punctulatum</i> LeC.	
36	<i>L. sibiricum</i> Fauv.	
37	<i>Philonthus subvirescens</i> C. Thoms.	<i>Philonthus subvirescens</i> C. Thoms.
38	<i>Ph. duplicatus</i> Bern. et Sch.	

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
39	<i>Philonthus aurulentus</i> Horn	
40	<i>Ph. instabilis</i> Horn	
41	<i>Ph. politus</i> (L.)	
42	<i>Ph. theveneti</i> Horn	
43	<i>Ph. varians</i> (Payk.)	
44	<i>Ph. vulgatus</i> Cas.	
45	<i>Quedius frigidus</i> Smet.	
46	<i>Q. simulator</i> Smet.	
Сем. SCARABAEIDAE		
1	<i>Aegialia lacustris</i> LeC.	<i>Aegialia lacustris</i> LeC.
2		<i>Ae. terminalis</i> W. Brown
3	<i>Aphodius consentaneus</i> LeC.	
4	<i>A. pectoralis</i> LeC.	
5	<i>A. borealis</i> Gyll.	
Сем. SCIRTIDAE		
1	<i>Cyphon variabilis</i> Thumb.	<i>Cyphon variabilis</i> Thumb.
Сем. BYRRHIDAE		
1		<i>Byrrhus eximius</i> LeC.
2	<i>Morychus</i> aff. <i>aeneolus</i> (LeC.)	
3	<i>Simplocaria metallica</i> (Sturm)	<i>Simplocaria metallica</i> (Sturm)
4	<i>Curimopsis albonotata</i> (LeC.)	
5	<i>C. echinata</i> (LeC.)	
Сем. HETEROCERIDAE		
1	<i>Lanternarius brunneus</i> (Melsh.)	
2		<i>Lanternarius sinuosus</i> Pach.
Сем. ELATERIDAE		
1	<i>Denticollis varians</i> Germ.	<i>Denticollis varians</i> Germ.
2		<i>D. denticornis</i> (Kby.)
3		<i>Negastrius striatulus</i> (LeC.)
4	<i>Hypnoidus bicolor</i> (Eschz.)	<i>Hypnoidus bicolor</i> (Eschz.)
5		<i>H. rivularius</i> (Gyll.)
6		<i>Berninelsonius hyperboreus</i> (Gyll.)
7		<i>Ctenicera pygmaea</i> (V. D.)
8		<i>C. ochreipennis</i> (LeC.)
9		<i>Drasterius debilis</i> LeC.

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
		Сем. CANTHARIDAE
1		<i>Rhagonycha mandibularis</i> (Kby.)
		Сем. ANOBIIDAE
1		<i>Hemicoelus gibbicollis</i> (LeC.)
		Сем. CLERIDAE
1		<i>Necrobia violacea</i> (L.)
		Сем. NITIDULIDAE
1		<i>Eपुरaea aestiva</i> (L.)
		Сем. CRYPTOPHAGIDAE
1		<i>Atomaria ephippiata</i> Zimm.
		Сем. COCCINELLIDAE
1		<i>Hippodamia tredecimpunctata</i> (L.)
2	<i>Hippodamia arctica</i> (Schn.)	
3		<i>H. quinquesignata</i> (Kby.)
4		<i>Coccinella trifasciata</i> L.
5		<i>C. transversoguttata</i> Fald.
6		<i>C. fulgida</i> Wats.
7	<i>Coccinella</i> sp.	
8		<i>Adalia bipunctata</i> (L.)
		Сем. CORYLOPHIDAE
1		<i>Sericoderus lateralis</i> Gyll.
		Сем. LATRIDIIDAE
1	<i>Corticaria fenestralis</i> (L.)	<i>Corticaria fenestralis</i> (L.)
2	<i>C. linearis</i> (Payk.)	
3	<i>Enicmus</i> sp.	
4		<i>Stephostethus cinnamopterus</i> (Mann.)
		Сем. MORDELLIDAE
1		<i>Mordellistena unicolor</i> LeC.
		Сем. TENEBRIONIDAE
1		<i>Blapstinus substriatus</i> Champ.
		Сем. ANTHICIDAE
1	<i>Anthicus nigrinus</i> Mann.	<i>Anthicus nigrinus</i> Mann.
2		<i>A. haldemani</i> LeC.

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
Сем. CERAMBICIDAE		
1		<i>Monochamus scutellatus</i> (Say)
2		<i>Acmaeops proteus</i> (Kby.)
3		<i>Tetropium parvulum</i> Cas.
Сем. BRUCHIDAE		
1		<i>Kytorhinus prolixus</i> (Fall)
Сем. CHRYSOMELIDAE		
1	<i>Donacia cazieri</i> Marx	
2	<i>D. distincta</i> LeC.	
3	<i>D. hirticollis</i> Kby.	
4	<i>D. proxima</i> Kby.	
5	<i>Plateumaris robusta</i> (Sch.)	
6		<i>Bromius obscurus</i> (L.)
7	<i>Cassida</i> sp.	
8	<i>Chrysolina septentrionalis</i> (Mén.)	
9	<i>Ch. subsulcata</i> (Mann.)	
10		<i>Entomoscelis americana</i> W. Brown
11	<i>Phaedon oviformis</i> (LeC.)	
12		<i>Phaedon armoraciae</i> (L.)
13	<i>Crepidodera digna</i> Parry	
14		<i>Phratora hudsonia</i> W. Brown
15		<i>Altica ambiens</i> LeC.
16		<i>Phyllotreta zimmermanni</i> (Crotch)
17		<i>Ph. ramosoides</i> E. H. Smith
18		<i>Hippuriphila canadensis</i> W. Brown
19	<i>Galeruca rudis</i> (LeC.)	<i>Galeruca rudis</i> (LeC.)
Сем. BRENTIDAE		
1	<i>Eutrichapion viciae</i> (Payk.)	<i>Eutrichapion viciae</i> (Payk.)
2	<i>Loborhynchapion cyanitinctum</i> (Fall)	
Сем. CURCULIONIDAE		
1	<i>Tournotaris bimaculata</i> (F.)	
2	<i>Notaris puncticollis</i> (LeC.)	
3		<i>Grypus equiseti</i> (F.)
4	<i>Procas lecontei</i> Bedel	

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
5	<i>Ceutorhynchus subpubescens</i> LeC.	<i>Ceutorhynchus subpubescens</i> LeC.
6		<i>C. neglectus</i> Blatch.
7	<i>Lepidophorus lineaticollis</i> Kby.	<i>Lepidophorus lineaticollis</i> Kby.
8	<i>L. thulius</i> (Kiss.)	
9	<i>Sitona aquilonius</i> Bright	<i>Sitona aquilonius</i> Bright
10		<i>S. lineellus</i> (Bonsd.)
11	<i>Hypera diversipunctata</i> (F. P. Schrank)	
12	<i>Connatichela artemisiae</i> R. Anderson	
13	<i>Coniocleonus confusus</i> (R. Anderson)	
14	<i>C. parshus</i> (R. Anderson)	
15	<i>C. zherichini</i> T.-M. et Kor.	
16	<i>Lepyrus canadensis</i> Cas.	<i>Lepyrus canadensis</i> Cas.
17	<i>L. nordenskioldi</i> Fst.	<i>L. nordenskioldi</i> Fst.
18		<i>L. gemellus</i> Kby.
19	<i>Hylobius</i> sp.	
20	<i>Pissodes fiskei</i> Hopk.	
21	<i>Dorytomus</i> sp.	
22	<i>Isochnus flagellum</i> (Eric.)	
23	<i>I. arcticus</i> (Kor.)	
24	<i>Orchestes mixtus</i> (Blatch.)	
25	<i>O. testaceus</i> (Müll.)	
26		<i>Listronotus maculicollis</i> (Kby.)
27		<i>Acalyptus carpini</i> (Hbst.)
Сем. CURCULIONIDAE, подсем. SCOLYTINAE		
1	<i>Scolytus piceae</i> (Swaine)	
2	<i>Polygaphus rufipennis</i> (Kby.)	
3	<i>Phloeosinus cupressi</i> Hopk.	
4	<i>Cryphalus ruficollis</i> Hopk.	
5	<i>Carphoborus andersoni</i> Swaine	
6	<i>Xylechinus montanus</i> Black.	
Отряд HYMENOPTERA, сем. FORMICIDAE		
1	<i>Myrmica</i> sp.	
2	<i>Formica neorufibarbis</i> Emery	

Таблица 1 (продолжение)

N	Плейстоценовые	Современные
3		<i>Formica podzolica</i> Franc.
4	<i>Camponotus herculeanus</i> (L.)	<i>Camponotus herculeanus</i> (L.)
Отряд HETEROPTERA , сем. SALDIDAE		
1	Saldidae gen. indet.	<i>Saldula pallipes</i> F.
Отряд HETEROPTERA , сем. PENTATOMIDAE		
1	<i>Aelia americana</i> Dall.	<i>Aelia americana</i> Dall.

Примечание. В таблице названия *Mesotrichapion alaskanum* (Fall) и *Mesotrichapion cyanitinctum* (Fall), приведенные ранее в списке ископаемых Олд Кроу (Kuzmina et al., 2014), исправлены на *Eutrichapion viciae* (Payk.) и *Loborhynchapion cyanitinctum* (Fall) согласно современной классификации (Bousquet et al., 2013; Alonso-Zarazaga et al., 2017).

крылым – 2 таксона 1 семейства, к клопам – 2 таксона 2 семейств. Следует уточнить, что мы собирали только тех насекомых, остатки которых, судя по предыдущему опыту, встречаются в ископаемом состоянии, а их сохранность позволяет определение до вида. Остальные насекомые, например двукрылые, весьма обильные в современной энтомофауне, игнорировались, потому что в ископаемом состоянии они представлены очень скудно в силу тафономических причин.

В ископаемом состоянии найдено 205 видов насекомых, относящихся к 105 родам 21 семейства тех же трех отрядов; из них к жукам принадлежат 200 видов из 100 родов 18 семейств, к перепончатокрылым – 3 вида муравьев 3 родов; найдены также 2 вида клопов из 2 родов 2 семейств.

В табл. 1 видно, что в современной фауне жуков гораздо лучше представлены мелкие семейства, в то время как в списке ископаемых основное видовое разнообразие ограничено крупными семействами: Carabidae, Staphylinidae и Curculionidae. Жуки-короеды (Curculionidae: Scolytinae) в современной фауне не были собраны, хотя, несомненно, обитают в бореальном лесу в долинах рек (на деревьях есть вызванные ими повреждения). В ископаемой фауне короеды представлены неплохо. Этот пример показывает, как ископаемая летопись нивелирует случайные факторы, такие как колебания численности группы по сезонам и годам.

Водные насекомые были встречены не во всех плейстоценовых пробах. Их присутствие зависит от типа отложений: в осадках водного генезиса они обычны, среди ископаемых есть несколько видов жуков – вертячек (Gyrinidae), водолюбов и плавунцов. В эоловых отложениях водные насекомые отсутствуют или единичны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение современной и ископаемой энтомофаун в районе исследований

Основные задачи работ, в которых описывались ископаемые энтомофауны Олд Кроу (Matthews, 1975; Kuzmina et al., 2014), были в области геологии, насекомые в них использовались в качестве метода климатостратиграфии. В изученный интервал попали по крайней мере два эпизода потепления (термохрона по терминологии исследований четвертичного периода) – МИС7 и МИС5е, но резкой реакции фауны насекомых на

изменения климата не наблюдалось. Основной фон оставался неизменным – доминирование тундровых ксерофильных видов и присутствие индикаторов тундростепей. Лесные насекомые играли более заметную роль во время термохронов, но их доля не превышала 10 %, и только в раннем голоцене лесная группа стала доминантом. К концу плейстоцена содержание ксерофильных (тундровых и степных) элементов энтомофаун немного увеличилось.

Современная и ископаемая энтомофауны в районе Олд Кроу (см. табл. 1) имеют как сходные черты, так и явные отличия. В ископаемой фауне (рис. 2) лучше всего представлены остатки жуков, они доминируют как по численности особей, так и по видовому разнообразию. Муравьи встречаются редко, но в раннем голоцене их количество резко возрастает; муравьи отчетливо доминируют в населении долинного леса Олд Кроу и сейчас.

Ископаемая фауна (205 таксонов) в целом более разнообразна, чем современная (128 таксонов), особенно это заметно среди представителей семейств Carabidae, Staphylinidae и Curculionidae. Отчасти более высокое видовое разнообразие можно объяснить обобщением списков из интервалов разного возраста. Если сравнивать современную фауну и комплекс ископаемых только одного образца, разнообразие будет сопоставимым.

Современная фауна содержит представителей нескольких семейств (см. табл. 1), в ископаемом состоянии не найденных. Общих для ископаемой и современной фаун видов в наших сборах оказалось всего 43, это 21 % от ископаемой фауны и 34 % от современной. Таким образом, хотя все ископаемые насекомые, собранные в Олд Кроу, принадлежат к современным видам, и большинство из них найдено в современной фауне Аляски и Юкона, разница с современной локальной фауной довольно существенная.

Некоторые виды, отмеченные на Олд Кроу в ископаемом состоянии, отсутствуют на Юконе в настоящее время; например, *Kalissus nitidus* LeC. сейчас обитает на тихоокеанском побережье Британской Колумбии (Campbell, 1978). В ископаемой фауне найдены по меньшей мере три вида долгоносиков рода *Coniocleonus* Motsch., из них только *C. zherichini* T.-M. et Kor., 1977 (= *Stephanocleonus stenothorax* R. Anderson, 1987) обитает ныне в бассейне реки Блюфиш, немного южнее Олд Кроу.

В ископаемой фауне весьма обычен жук-пилюльщик *Morychus* aff. *aeneolus* (LeC.), характерный элемент плейстоценовых энтомофаун Аляски и Юкона. Таксономический статус ископаемой формы остается не совсем ясным (например, в работах Дж. Мэттьюза она фигурирует как *Morychus* sp.), хотя все исследователи, имевшие дело с этим видом, отлично умеют его распознавать (Дж. Мэттьюз и А. Телка, личное сообщение). Морфологически эти пилюльщики оставались неизменными, начиная с раннего плейстоцена; из современных видов они более всего сходны с *M. aeneolus* (LeC.), отличаясь от него менее выраженным плечевым бугорком. Не исключено, что в плейстоцене была широко распространена короткокрылая форма *M. aeneolus*. В любом случае, современные пилюльщики рода *Morychus* на Олд Кроу никем пока собраны не были, тогда как в ископаемом состоянии они присутствуют регулярно и в большом количестве.

Значительная разница наблюдается в составе сем. Chrysomelidae. В ископаемом состоянии хорошо представлены Donaciinae (роды *Donacia* F. и *Plateumaris* Thoms.),



Рис. 2. Образцы ископаемых остатков жесткокрылых из разрезов Олд Кроу.

1 – надкрылье жука *Pterostichus costatus* (Mén.), 2 – надкрылье жука *P. vermiculosus vermiculosus* (Mén.), 3 – надкрылье листоеда *Chrysolina septentrionalis* (Mén.), 4 – надкрылье пильолищника *Morychus* aff. *aeneolus* (LeC.), 5 – надкрылье стафилиниды *Kalissus nitidus* LeC., 6 – голова долгоносика *Sitona aquilonius* Bright, 7 – переднеспинка долгоносика *Connatichela artemisiae* R. Anderson, 8 – сросшиеся надкрылья долгоносика *Lepidophorus thulius* (Kissinger), 9 – сросшиеся надкрылья долгоносика *L. lineaticollis* Kby., 10 – голова долгоносика *Coniocleonus zherichini* T.-M. et Kor., 11 – голова долгоносика *C. confusus* (R. Anderson). Масштабная линейка – 1 мм.

а в современных сборах они отсутствуют, хотя эти листоеды обычны на севере. Следует при этом учесть, что сейчас сборы проводились в долине реки с достаточно быстрым течением, где нет подходящей для *Dopaciinae* водной и прибрежной растительности, а в плейстоцене осадконакопление периодически происходило в условиях озер и стариц.

В современных сборах много луговых листоедов и насекомых из некоторых других семейств, а в ископаемом состоянии они редки. Такие отличия кажутся случайными, если не принимать во внимание тот факт, что ископаемые жуки происходят из интервала в более чем 200 тыс. лет. За это время должны были смениться самые разные типы ландшафтов, включая луга, но в ископаемой летописи мы этого не видим.

Тундровые виды, такие как жужелицы из подродов *Cryobius* Chaud. и *Lenapterus* O. Berlov рода *Pterostichus* Bon.; *Amara* (*Curtonotus*) *alpina* Payk., долгоносик *Isochnus arcticus* (Kor.), богаче представлены в ископаемой фауне. Хотя сейчас в районе Олд Кроу тоже развита тундра (за исключением речных долин), во времена холодных эпох плейстоцена, очевидно, здесь было существенно холоднее. Никаких реликтов арктических тундр даже в холодных стациях здесь не осталось, как не осталось реликтов степных комплексов, кроме экологически пластичного (Anderson, 1997) долгоносика *Lepidophorus lineaticollis* Kby.

Некоторые плейстоценовые виды из разрезов Олд Кроу ныне живут южнее, но в пределах Юкона. Так, долгоносик *Connatichela artemisiae* R. Anderson (рис. 3, 3) собран автором в большом количестве на степных участках около г. Вайтхорс (Whitehorse) и оз. Клуане (Kluane Lake) (рис. 3, 1), редкий ныне и обычный в плейсто-



Рис. 3. Степной участок около оз. Клуане (1), юго-западный Юкон, и населяющие его жесткокрылые (сборы 2009 г.) (2–4 – Curculionidae, 5 – Byrrhidae).

2 – *Sitona aquilonius* Bright, 3 – *Connatichela artemisiae* R. Anderson, 4 – *Lepidophorus lineaticollis* Kby.,
5 – *Morychus aeneolus* (LeC.). Масштабная линейка – 1 мм.

цене *Lepidophorus thulius* (Kiss.) (рис. 2, 8) собран Д. И. Берманом (Берман и др., 2001, как *Vitavitus thulius* Kiss.) около оз. Клуане, долгоносик *Coniocleonus zherichini* найден автором около оз. Клуане. Кроме перечисленных видов в степях около оз. Клуане автором собраны многочисленные *L. lineaticollis* (рис. 3, 4) и несколько десятков *Sitona aquilonius* Bright (рис. 3, 2); местами попадались в большом количестве пиллююшички *Morychus aeneolus* (рис. 3, 5) с разной степенью выраженности плечевого бугорка. У некоторых экземпляров пиллююшички плечевой бугорок сглажен, и их надкрылья очень сходны с плейстоценовыми остатками. Все эти виды встречены в плейстоцене Олд Кроу, в 670 км севернее.

Степи на восточной стороне оз. Клуане (см. рис. 3, 1) можно было бы считать реликтовым плейстоценовым ландшафтом, сохранившим до наших дней уникальный комплекс насекомых, если бы не одно обстоятельство. В плейстоцене юго-запад Юкона был покрыт льдом, а в голоцене развитие ландшафта на восточном берегу оз. Клуане началось с кустарниковой тундры, которая сменилась еловым лесом, и только в конце голоцена, приблизительно 3300–2600 лет назад, здесь появились степи, что, скорее всего, связано с деятельностью человека (Stuart et al., 1989). Получается, что реликтовые плейстоценовые жуки пришли в подходящее для них местообитание из других областей и в узком смысле реликтами данной местности не являются. Но облик степей юго-западного Юкона, несомненно, имеет черты сходства с плейстоценовыми ландшафтами.

ВЫВОДЫ

Итак, ископаемая фауна показывает иную историю развития локальной фауны насекомых, чем можно было бы предположить, рассматривая только современное население. Мы не смогли бы догадаться, что в плейстоцене на Олд Кроу обитали виды из степей юго-западного Юкона (реликтовые степи сейчас здесь отсутствуют) одновременно с видами из арктических тундр, что луговой биотоп сформировался только в голоцене, что тундростепной биом с данной территории никуда не исчезал даже в периоды потеплений (Kuzmina et al., 2014), хотя МИС 5 считается более теплым временем, чем нынешнее (Shackleton et al., 2004).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит канадских и американских коллег: Д. Фроза (D. Froese), Б. Янсен (B. Jensen), Г. Зазулю (G. Zazula), Э. Халл (E. Hall), Ф. Калмелса (F. Calmels), Р. Мак-Фи (R. Mac-Phee), К. Флеминг (C. Fleming) за помощь в полевых работах в 2007 и 2008 гг. и ныне покойную А. Телку (A. Telka) за участие в сборах современных насекомых на юго-западе Юкона. Автор также благодарит Б. М. Катаева за помощь при работе со списками жужелиц.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Полевые работы финансировались в рамках программы международного полярного года (IPY) ID No: 292, А. Автор благодарит Российский фонд фундаментальных исследований (проект № 20-04-00165) за финансирование, позволившее завершить эту работу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берман Д. И., Коротяев Б. А., Алфимов А. В. 2001. Материалы по фауне долгоносиков (Coleoptera: Arionidae, Curculionidae) горных степей провинции Юкон (Канада) в связи с плейстоценовой историей Берингии. Зоологический журнал **80** (11): 1321–1326.
- Киселев С. В. 1973. Позднеплейстоценовые жесткокрылые Зауралья. Палеонтологический журнал **4**: 70–73.
- Киселев С. В. 1974. К изучению плейстоценовых жесткокрылых Колымской низменности. Бюллетень МОИП, отд. геол. **5**: 149.
- Киселев С. В. 1976. Местонахождение четвертичных насекомых на р. Крестовке (Колымская низменность). Бюллетень МОИП, отд. геол. **2**: 150.
- Киселев С. В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука, 116 с.
- Кузьмина С. А. 2017. Макроэнтомологический анализ: методика, возможности и примеры применения для реконструкции климата и природной обстановки четвертичного периода северо-востока Сибири. Сибирский экологический журнал **4**: 381–398. [Kuzmina S. A. 2017. Macroentomology analysis: Methods, opportunities, and examples of reconstructions of paleoclimatic and paleoenvironmental conditions in the Quaternary of the Northeastern Siberia. Contemporary Problems of Ecology **10** (4): 336–349. <https://doi.org/10.1134/S1995425517040035>].
- Кузьмина С. А., Коротяев Б. А. 1987. Новый вид жуков-пилольщиков рода *Morychus* Er. (Coleoptera, Vyrthidae) с Северо-Востока СССР. Энтомологическое обозрение **66** (2): 342–344.
- Кузьмина С. А., Мэттьюс Дж. В. 2012. Позднекайнозойские насекомые Берингии. Евразийский энтомологический журнал **11** (1): 59–97.
- Медведев Л. Н., Воронова Н. Н. 1977. Колеоптерологический анализ геологических разрезов мамонтовых кладбищ в северной Якутии. В кн.: А. Н. Световидов (ред.). Мамонтовая фауна Русской равнины и Восточной Сибири. Л.: Наука, с. 72–77.
- Шер А. В. 1990. Актуализм и дисконформизм в изучении экологии плейстоценовых млекопитающих. Журнал общей биологии **51** (2): 163–177.
- Шер А. В., Гитерман Р. Е., Закигин В. С., Киселев С. В. 1977. Новые данные о позднекайнозойских отложениях Колымской низменности. Известия АН СССР, сер. геол. **5**: 69–83.
- Abellán P., Benetti C. J., Angus R. B., Ribera I. 2011. A review of Quaternary range shifts in European aquatic Coleoptera. Global Ecology and Biogeography **20**: 87–100. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00572.x>
- Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlavác P., Korotyaev B., Lyal C. H. C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N. N. 2017. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Monografías Electrónicas S.E.A. **8**: 1–729. <http://sea-entomologia.org/monoelec.html>
- Anderson R. S. 1997. Weevils (Coleoptera: Curculionoidea, excluding Scolytinae and Platypodinae) of the Yukon. In: H. V. Danks, J. A. Downes (eds). Insects of the Yukon. Ottawa: Biological Survey of Canada, p. 523–562.
- Angus R. B. 1997. Challenges and rewards in the identification of Pleistocene fossil beetles, with the description of a new species of *Hydraena* Kugelann (Coleoptera: Hydraenidae) from the Hoxnian Interglacial. Quaternary Proceedings **5**: 5–14.
- Bousquet Y., Bouchard P., Davies A. E., Sikes D. S. 2013. Checklist of beetles (Coleoptera) of Canada and Alaska. Second edition. ZooKeys **360**: 1–402. <https://doi.org/10.3897/zookeys.360.4742>
- Bright D. E., Bouchard P. 2008. The Weevils of Canada and Alaska: Vol. 2. The Broad-Nosed Weevils of Canada and Alaska (Coleoptera: Curculionidae, Entiminae). The Insects and Arachnids of Canada. Part 25. Ottawa, Ontario: NRC Research Press, 327 p.
- Campbell J. M. 1978. New species and records of New World Micropeplidae (Coleoptera). Canadian Entomologist **2** (110): 1247–1258.
- Coope G. R. 1968. An insect fauna from Mid-Weichselian deposits at Brandon. Warwickshire Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences **254** (796): 425–456.
- Coope G. R. 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography and ecology. Annual Review of Ecology and Systematics **10**: 247–267.

- Coope G. R. 1990. The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera. In: F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debusche (eds). *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Dordrecht: Kluwer, p. 203–215.
- Coope G. R. 1994. The response of insect faunas to glacial-interglacial climatic fluctuations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* **344**: 19–26.
- Coope G. R. 2004. Several million years of stability among insect species because of, or in spite of, ice age climatic instability? *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B: Biological Sciences*, 359, p. 209–214. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1393>
- Elias S. A. 1994. *Quaternary Insects and Their Environments*. Washington, DC; London: Smithsonian Institution Press, 284 p.
- Elias S. A. 2007. Beetle records: late Tertiary and early Quaternary. In: S. A. Elias (ed.). *Encyclopedia of Quaternary Science*. Amsterdam: Elsevier, p. 163–172.
- Grebennikov V. V. 2010. First *Alaocybites* weevil (Insecta: Coleoptera: Curculionidae) from the Eastern Palaearctic: a new microphthalmic species and generic relationships. *Arthropod Systematics & Phylogeny* **68**: 331–365.
- Kiselev S. V., Nazarov V. I. 2009. Late Cenozoic insects of Northern Eurasia. *Pleiades Publishing Ltd., Paleontological Journal Supplement* **43** (7): 1–128. <https://doi.org/10.1134/S0031030109070016>
- Kuzmina S. A. 2015. Quaternary insects and environment of the Northeastern Asia. *Pleiades Publishing Ltd., Paleontological Journal Supplement* **49** (7): 1–189. <https://doi.org/10.1134/S0031030115070011>
- Kuzmina S., Froese D. G., Jensen B. J. L., Hall E., Zazula G. D. 2014. Middle Pleistocene (MIS 7) to Holocene fossil insect assemblages from the Old Crow basin, northern Yukon, Canada. *Quaternary International* **341**: 216–242. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2013.10.025>
- Kuzmina S. A., Korotyayev B. A. 2019. A new species of the weevil genus *Phyllobius* Germar, 1824 (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from the Pleistocene of northeastern Siberia. *Invertebrate Zoology* **16** (2): 154–164. <https://doi.org/10.15298/invertzool.16.2.04>
- Lindroth C. H. 1961–1969. The ground beetles (Carabidae, excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska, pts. I–VI. *Opuscula Entomologica* 1961, suppl. 20, p. 1–208; 1963, suppl. 24, p. 209–408; 1966, suppl. 29, p. 408–648; 1968, suppl. 33, p. 649–944; 1969, suppl. 34, p. 945–1192; suppl. 35, p. I–XLIII.
- Matthews J. V., Jr. 1975. Insects and plant macrofossils from two Quaternary exposures in the Old Crow-Porcupine region, Yukon Territory, Canada. *Arctic and Alpine Research* **7** (3): 249–259.
- Matthews J. V., Jr. 1983. A method for comparison of northern fossil insect assemblages. *Géographie Physique et Quaternaire* **37**: 297–306.
- Matthews J. V., Jr., Schweger C. E., Janssens J. A. 1990. The last (Koy-Yukon) interglaciation in the northern Yukon: evidence from Unit 4 at Ch'ijee's Bluff, Bluefish Basin. *Géographie physique et Quaternaire* **44**: 341–362.
- Matthews J. V., Jr., Telka A. 1997. Insect fossils from the Yukon. In: H. V. Danks, J. A. Downes (eds). *Insects of the Yukon*. Ottawa: Biological Survey of Canada, p. 911–962.
- Morgan A., Morgan A. V. 1990. Beetles. In: B. G. Warner (ed.). *Methods in Quaternary Ecology*. Geoscience Canada Reprint Ser. 5. Geological Association of Canada, p. 113–126.
- Morlan R. E., Matthews J. V., Jr. 1983. Taphonomy and paleoecology of fossil insect assemblages from Old Crow River (CRH-15), Northern Yukon Territory, Canada. *Géographie Physique et Quaternaire* **37** (2): 147–157.
- Preece S. J., Pearce N. J. G., Westgate J. A., Froese D. G., Jensen B. J. L., Perkins W. 2011. Old Crow tephra: a single cataclysmic eruption near the end of MIS 6 across eastern Beringia. *Quaternary Science Reviews* **33**: 2069–2090.
- Schweger C. E. 1989. The Old Crow and Bluefish basins, northern Yukon: development of the Quaternary history. In: L. D. Carter, T. D. Hamilton, J. P. Galloway (eds). *Late Cenozoic History of the Interior of Alaska and the Yukon*, vol. 1026. United States Geological Survey Circular, p. 30–33.
- Schweger C. E., Matthews J. V., Jr. 1991. The last (Koy-Yukon) interglaciation in the Yukon: comparisons with Holocene and interstadial pollen records. *Quaternary International* **10** (12): 85–94.
- Shackleton N. J., Sánchez-Goni M. F., Pailler D., Lancelot Y. 2003. Marine Isotope Substage 5e and the Eemian Interglacial. *Global and Planetary Change* **36** (3): 151–155.

- Sher A. V. 1984. The role of Beringian Land in the development of Holarctic mammalian fauna in the Late Cenozoic. In: V. L. Kontrimavichus (ed.). *Beringia in the Cenozoic Era*. New Delhi: Amerind Publ. Co. Pvt. Ltd., p. 296–316.
- Stuart G. S. L., Helmer J. W., Hills L. V. 1989. The Holocene paleoecology of Jenny Lake Area, Southwest Yukon, and its Implications for prehistory. *Arctic* **42** (4): 347–353.
- Westgate J. A., Hamilton T. D., Gorton M. P. 1983. Old Crow tephra: a new late Pleistocene stratigraphic marker across north-central Alaska and western Yukon Territory. *Quaternary Research* **19**: 38–54.
- Westgate J. A., Pearce G. W., Preece Sh. J., Schweger Ch. E., Morlan R. E., Pearce N. J. G., Perkins T. W. 2013. Tephrochronology, magnetostratigraphy and mammalian faunas of Middle and Early Pleistocene sediments at two sites on the Old Crow River, northern Yukon Territory, Canada. *Quaternary Research* **79**: 75–85. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yqres.2012.09.003>

LOCAL INSECT FAUNA, THE HISTORY OF ITS ORIGIN, AND FOSSIL RECORD
(AN EXAMPLE FROM THE OLD CROW RIVER BASIN,
NORTH-WESTERN YUKON, CANADA)

S. A. Kuzmina

Key words: Late Cenozoic, steppe-tundra, Coleoptera, paleoreconstructions

S U M M A R Y

Less than a half of the modern insect fauna in the northern Yukon has the roots in the Pleistocene; others are recent immigrants from different regions mainly from the East Beringia. The changes have happened as a result of the destruction of the steppe-tundra environment at the Pleistocene/Holocene border. The recent regional insect fauna list alone does not give base for the reconstruction of its origin.