

УДК 565:574.2

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ИЗОТОПНОГО АНАЛИЗА ХИТИНА НАСЕКОМЫХ И ПРЕСНОВОДНЫХ РАКООБРАЗНЫХ ИЗ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ И РЕКОНСТРУКЦИИ ПРИРОДНОЙ ОБСТАНОВКИ

© 2025 г. Е. И. Изюмова^а, С. А. Кузьмина^{б, *}, Д. С. Копылов^{б, с}, А. В. Чабовский^а,
А. В. Тиунов^а, А. А. Котов^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

^бПалеонтологический институт РАН им. А.А. Борисяка, Москва, 117647 Россия

^сЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162600 Россия

*e-mail: svkuz@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.08.2024 г.

После доработки 15.11.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Впервые был проведен анализ изотопного состава хитина (по углероду и азоту) для наземных и водных плейстоценовых членистоногих из местонахождения Олд Кроу на северо-западе Юкона, охватывающего слой от среднего плейстоцена до голоцена. Среди ископаемых было проанализировано около сотни фрагментов долгоносиков *Lepidophorus lineaticollis* (Coleoptera, Curculionidae), некоторых жу-желиц (Coleoptera, Scarabidae), а также остатки пресноводных ракообразных – эфиппиумы *Daphnia* cf. *rulax* (Branchiopoda, Daphniidae). Распределение изотопов показывает различия между наземными и пресноводными организмами. Если динамика изотопного состава эфиппиумов пресноводных ракообразных имеет некий долговременный тренд, который может быть объяснен общими климатическими трендами и изменениями ландшафта, то надкрылья растительноядных жуков показывают более сложную динамику, возможно, осложненную локальными флуктуациями, связанными с заселением ими разных биотопов и использованием разных пищевых ресурсов в разные фазы плейстоцена.

Ключевые слова: Берингия, тундростепь, Coleoptera, Cladocera, Daphnia, палеореко́нструкции

DOI: 10.31857/S0031031X25020051, EDN: DBWLHW

ВВЕДЕНИЕ

Необходимость понимания последствий естественных и антропогенных изменений биоты планеты усиливает интерес к палеоэкологическим реконструкциям, основанным на исследовании ископаемых остатков различных животных. Изучение комплексов ископаемых насекомых (Elias, 1994; Kiselev, Nazarov, 2009; Кузьмина, 2017) и пресноводных ракообразных (Kotov et al., 2019; Neretina et al., 2021) позволяет сделать выводы о природной обстановке прошлого, опираясь на таксономический состав палеосообществ и соотношение представителей индикаторных групп, отражающих состояние различных абиотических и биотических параметров палеосреды.

Развитие современных инструментальных методов, в частности, изотопного анализа (Michener, Lajtha, 2007), открывает новые перспективы для реконструкции окружающей среды и климата позднего кайнозоя. Относительная молодость четвертичных остатков дает возможность работать с фрагментами экзоскелета беспозвоночных, которые остались практически неизменными. Даже если хитин испытал неизбежную со временем деградацию, его изотопный состав позволяет делать выводы о некоторых параметрах природной обстановки, что находит применение в археологии и четвертичной геологии (Schimmelmann et al., 1986; Miller et al., 1993; Eliot Smith et al., 2023). Инструментальный анализ палеонтологических материалов критически важен для пополнения знаний об образе жизни вымерших животных и о функционировании

сообществ, не имеющих полных современных аналогов. В палеоэкологических работах чаще всего используется изотопный анализ легких элементов: водорода, кислорода, углерода, азота, реже – серы (Zachedler et al., 2018). Каждый из этих элементов имеет свои особенности круговорота, паттерны распространения в окружающей среде и особенности фракционирования в трофических сетях, поэтому изучение различных элементов позволяет отвечать на некоторые вопросы о строении экосистем прошлого и жизни отдельных видов. Так, на соотношениях изотопов кислорода основана современная стратиграфия четвертичного периода (Pillans, Naish, 2004; Grossman, Joachimski, 2020).

Соотношения изотопов $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ отражают, прежде всего, характер питания организмов, о котором можно судить по “трофическому обогащению” – закономерному увеличению концентраций ^{15}N и незначительному увеличению или сохранению доли ^{13}C в тканях животных с повышением трофического уровня в пищевой цепи (Post, 2002; Тиунов, 2007). Изотопный анализ применяется для исследования широкого круга вопросов в области биологии и экологии современных членистоногих, в т.ч. насекомых: пищевых предпочтений, пищевых стратегий, положения в пищевой сети, взаимоотношений “хищник-жертва”, особенностей расселения различных видов (Hyodo, 2015; Quinby et al., 2020).

Попытки применения изотопных методов для исследования ископаемых насекомых теоретически проводились (Hodgins et al., 2001; Elias, 2006; Zalewski et al., 2012; Quinby et al., 2020), но эти работы посвящены, в основном, методике и изучению современных насекомых как эталона для палеореконструкций. Были также проведены единичные работы по оценке возможности использования изотопного состава остатков микроскопических ракообразных, в т.ч. эфиппиумов (видоизмененных личиночных экзувиев с покоящимися яйцами) ветвистоусых ракообразных семейства Daphniidae в палеоэкологических реконструкциях (Schilder et al., 2015; Van Handenbroek et al., 2018).

Целью работы было сопоставить долгосрочные тренды динамики изотопного состава субфоссильных остатков наземных и пресноводных членистоногих. Локация, откуда происходит материал, должна отвечать ряду требований: 1) наличие одного или нескольких разрезов, охватывающих длительный промежуток времени, включая теплые и холодные периоды плейстоцена; 2) наличие достоверных временных маркеров

и хорошая изученность разреза, в т.ч. палеорекострукции; 3) богатая коллекция ископаемых насекомых и детальность опробования; 4) наличие одного или нескольких массовых видов, которые были встречены во всех образцах; 5) наличие остатков водных беспозвоночных; 6) хорошая сохранность материала (желательно из района, где развита вечная мерзлота).

Несмотря на наличие богатой коллекции ископаемых насекомых Северо-Восточной Сибири (Западная Берингия), ни один разрез не отвечал всем шести требованиям. Основной проблемой оказалось отсутствие ракообразных в самых полных классических разрезах, по старой методике они не выбирались. Тогда пришлось обратить внимание на северо-запад Юкона (Восточная Берингия), где нам довелось поработать в 2007–2008 гг. Разрезы на р. Олд Кроу (Old Crow) уже достаточно хорошо изучены (Kuzmina et al., 2014; Кузьмина, 2022), они охватывают временной интервал со среднего плейстоцена до голоцена, включают в себя термохроны и криохроны; в них найден прослой вулканического пепла, который случит четким временным маркером; они содержат богатую фауну ископаемых насекомых, в т.ч. массовые виды, и, самое главное, среди ископаемых обнаружены не только сухопутные насекомые, но и пресноводные ракообразные.

Стоит подчеркнуть именно методический характер данной работы. Изотопный анализ углерода и азота на достаточно обширном материале субфоссильных ракообразных и насекомых никто ранее не проводил. Авторы не могли заранее предсказать результаты исследования и ожидали, что оно принесет больше новых вопросов, чем ответов, и попутно укажет на направление дальнейших поисков.

Работы в окрестностях Олд Кроу проходили в сотрудничестве с общиной местных жителей племени Гвидчин (Vuntut Gwitchin First Nation), которые обеспечили логистику работ. Мы благодарим канадских и американских коллег: Д. Фрозе (D. Froese), Б. Енсен (B. Jensen), Г. Зазулю (G. Zazula), Э. Халл (E. Hall), Ф. Кальмеля (F. Calmels), Р. Мак-Фи (R. Mac-Phee), К. Флеминг (C. Fleming), и жителей пос. Олд Кроу, особенно С. Чарли (S. Charlie) и Х. Фроста (H. Frost) за помощь в полевых работах в 2007 и 2008 гг., и А. Телку (A. Telka) за помощь в сборе современных насекомых Юкона в 2009 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования – бассейны рр. Олд Кроу и Блюфиш (Bluefish) (северо-запад территории Юкон, Канада) – относится к восточной части Берингии (рис. 1). Стратиграфия и хронология четвертичных отложений Олд Кроу опираются на данные по крупным и мелким млекопитающим, ископаемому вулканическому пеплу и радиоуглеродным датировкам (Harrington, 1978; Morlan, 1996; Preece et al., 2011), а также макроостаткам растений, спор и пыльцы, которые позволяют привязать разрез к общей климатической кривой плейстоцена (Schweger, Matthews, 1991). Разрезы бассейнов рр. Олд Кроу и Блюфиш ранее были достаточно подробно охарактеризованы фауной насекомых, начиная с плиоцена (Matthews et al., 2019), а особенно хорошо – в плейстоцене (Matthews, 1975; Matthews, Telka, 1997, Kuzmina et al., 2014, 2015).

Материал (рис. 2) был собран в ходе двух комплексных экспедиций в 2007–2008 гг. Геологические разрезы CRH 11, CRH 12, CRH 44, REM 78 и NH 68–10 представляют собой береговые обрывы р. Олд Кроу высотой до 35 м (рис. 2, а). Разрез Хидден Блафф (Hidden Bluff) находится в бассейне р. Блюфиш, где распространены более древние отложения, чем на Олд Кроу (Schweger, 1989). Стратиграфические подразделения разрезов приведены в табл. 1 и проиллюстрированы на рис. 2, б. Подробные описания разрезов Олд Кроу приведены ранее (Kuzmina et al., 2014). Из разреза Хидден Блафф отобрали только отдельные образцы остатков жуков позднелистоценового возраста (более древнего, чем основная серия).

Остатки ископаемых насекомых и других беспозвоночных (рис. 3) извлекали путем промывки породы весом 10–50 кг на образец (в зависимости от концентрации ископаемых в нем)

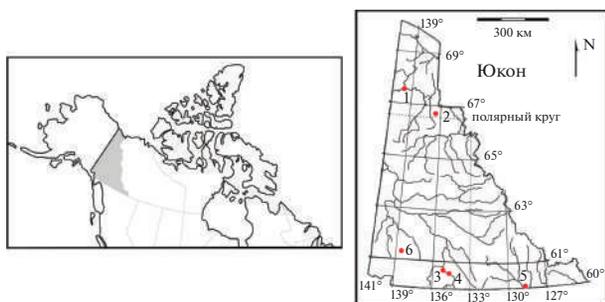


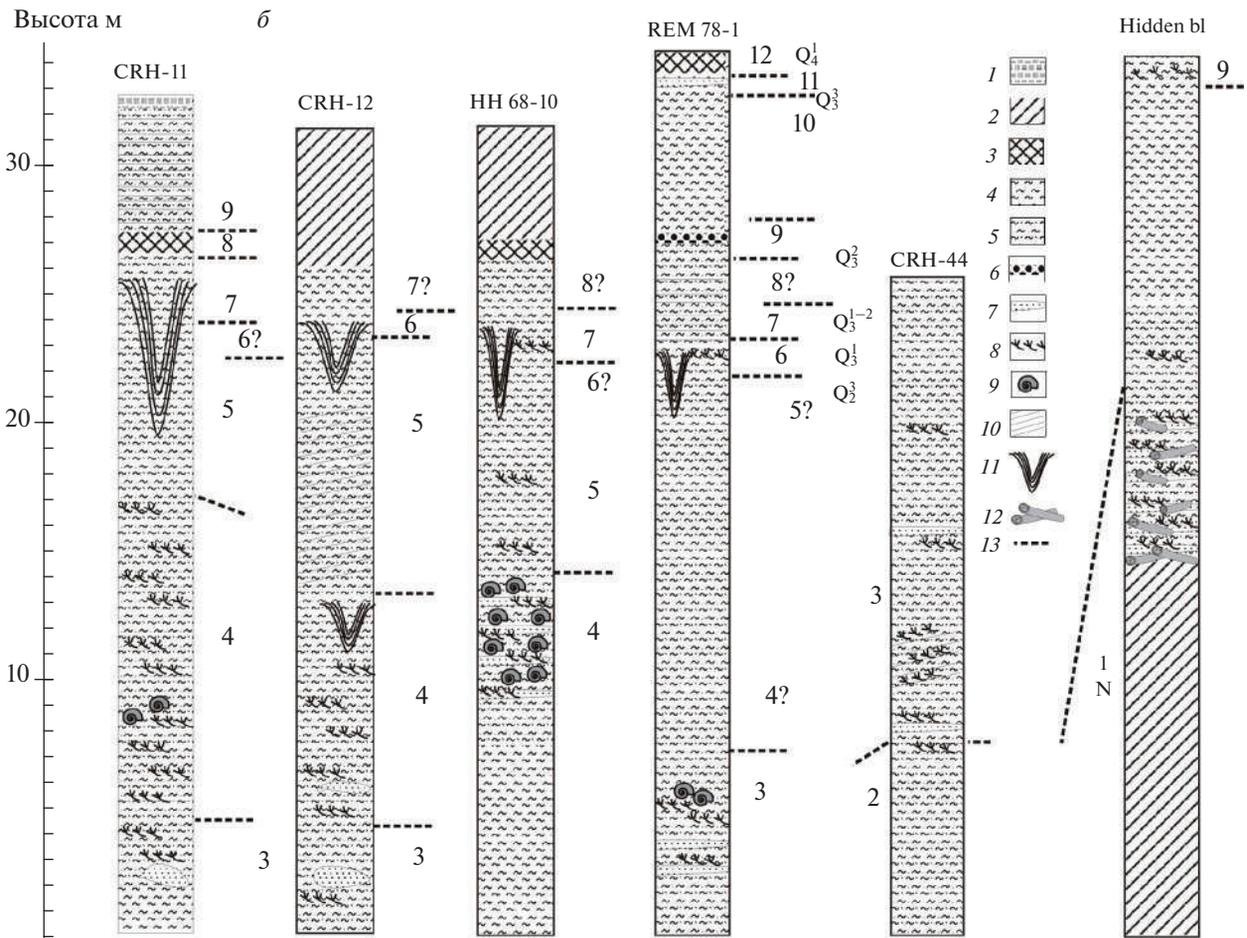
Рис. 1. Схема расположения разрезов и мест сбора современных насекомых: 1 – пос. Олд Кроу (Old Crow), 2 – Игл Плейн (Eagle Plain), 3 – Вайтхорс (Whitehorse) аэропорт, 4 – долина р. Юкон (Yukon) около г. Вайтхорс, 5 – Ватсон Лейк (Watson Lake), 6 – степь около оз. Клуане (Kluane).

через сито с размером ячеек 0.4 мм. Анализ ископаемой фауны насекомых и реконструкции палеообстановок непосредственно по образцам из этих разрезов приведены в работе С.А. Кузьминой и др. (Kuzmina et al., 2014), а находки ракообразных описаны в публикации методического плана (Kotov et al., 2019). Для анализа были использованы также современные жуки, собранные в июне–июле 2008, 2009 и 2015 гг. с помощью почвенных ловушек (рис. 4), кошени и ручного лова в различных биотопах, и современные эфиппиумы дафний, собранные во временном водоеме в известковом карьере около пос. Олд Кроу.

Материал для изотопного анализа был взят из 58 образцов, отобранных из пяти разрезов на р. Олд Кроу и одного разреза в басс. р. Блюфиш; возраст опробованных горизонтов приведен в табл. 1. Образцы расположены во временном порядке от древних к молодым. Следует иметь в виду, что для образцов из слоев старше конца позднего плейстоцена идеально точная временная привязка невозможна, поскольку они относятся к запредельному для радиоуглеродного анализа возрасту (> 45 тыс. лет). Возраст основных страт в Олд Кроу известен по совокупности признаков, в т.ч. по составу фаун грызунов и наличию вулканического пепла. Возраст вулканического пепла Old Crow tephra (OCT) оценивается как начало позднего плейстоцена 124 ± 10 ka (Preece et al., 2011), или как конец среднего плейстоцена 202.9 ± 9.5 ka (Burgess et al., 2019); в любом случае пепел является региональным маркером последнего межледникового (МИС5е), что делает геохронологию разреза более точной, чем любого аналогичного разреза в Сибири, где подобных маркеров нет.

Выбор материала для изотопного анализа определялся, в первую очередь, обилием остатков того или иного таксона. Среди насекомых предпочтение отдано самому массовому виду, долгоносику *Lepidophorus lineaticollis* Kirby (рис. 3, а, з), доминирующему почти во всех плейстоценовых комплексах насекомых из Олд Кроу (Kuzmina et al., 2014). Обилие этого вида позволило исследовать по пять “особей” (фрагментов экзоскелета) из большинства образцов.

Рис. 2. Рыхлые четвертичные отложения р. Олд Кроу (разрез NH 88) (а) и схема разрезов Олд Кроу и Хидден Блафф (б). Обозначения: 1 – современная почва, 2 – задернованные участки, 3 – торф, 4 – алевроит, 5 – песчаный алевроит, 6 – гравий, 7 – линзы песка, 8 – растительный детрит, 9 – раковины пресноводных моллюсков, 10 – слоистость, 11 – псевдоморфозы по жилам льда, 12 – крупные стволы деревьев, 13 – границы горизонтов.



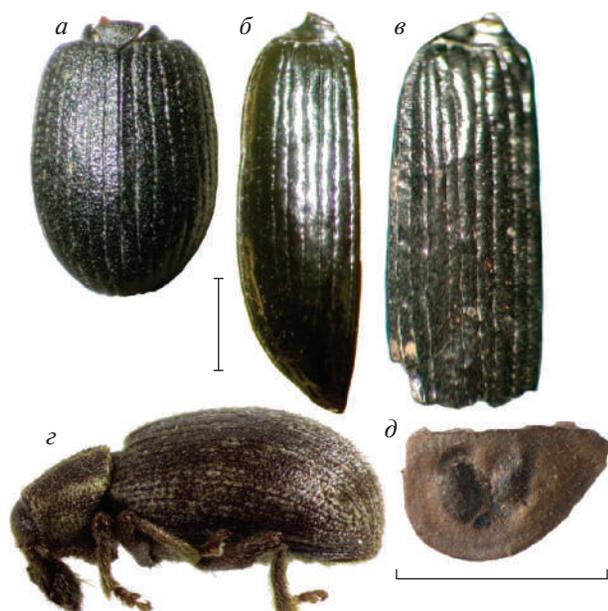


Рис. 3. Объекты изотопного анализа: *a* – *Lepidophorus lineaticollis*, соединенные надкрылья, обр. OC-B35; *б* – *Pterostichus* (*Cryobius*) sp., левое надкрылье, обр. OC-B5; *в* – *Pterostichus* sp., левое надкрылье, обр. OC-B10; *г* – современный *Lepidophorus lineaticollis*; *д* – эфиппиум *Daphnia* (*Daphnia*) cf. *pulex*, обр. OC-B45. Масштабная линейка – 1 мм.

Для анализа отбирали любые фрагменты, которые можно было аккуратно идентифицировать до вида, но предпочтение отдавали надкрыльям. При промывке образцы были освобождены от загрязняющих частиц породы. Помимо остатков обильного *L. lineaticollis*, в ряде образцов удалось выбрать остатки хищных жукелиц *Pterostichus Bonelli*, 1810 (рис. 3, *б*, *в*) и *Elaphrus Fabricius*, 1775.

Эфиппиумы пресноводных рачков рода *Daphnia* (*Daphnia*) cf. *pulex* (Linnaeus) (рис. 3, *д*) были представлены не по всему разрезу; в частности, они отсутствовали в нижних слоях. Для анализа были использованы все доступные образцы, по возможности по пять фрагментов из каждого образца.

Образцы подвергали изотопному анализу без выделения химически чистого хитина. Такой подход считается правомочным (Hodgins et al., 2001) и применяется во многих современных палеоэкологических исследованиях (Van Hardenbroek et al., 2018). У современных жуков фрагменты надкрыльев массой 150–300 мкг отделяли с помощью пинцета. Все образцы заворачивали в стандартные оловянные капсулы для изотопного анализа поштучно. Взвешивание проводили на весах Mettler Toledo с точностью ± 1 мкг. Измерения проводили на двух

аналогичных изотопных масс-спектрометрах Thermo Delta V Plus в центре коллективного пользования Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН, г. Москва) и Thermo Delta V Advantage в центре коллективного пользования Череповецкого государственного ун-та (г. Череповец). Погрешность измерений находилась в пределах 0.2‰ для углерода и 0.1‰ для азота. В качестве лабораторных стандартов применяли казеин B2155, глутаминовую кислоту USGS-40 и измельченные волосы USGS-42.

Для того чтобы оценить изменчивость концентраций C и N в зависимости от возраста остатков, были использованы линейные модели [функция *lm* в среде R4.3.2 (R Core Team)]. Зависимыми переменными были относительные показатели концентрации C и N ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ соответственно), а фактором – порядковый номер слоя, отражающий его возраст (см. табл. 1). На некоторые слои приходилось очень мало проб (1–2), поэтому такие слои пришлось объединить друг с другом или с соседними слоями так, чтобы получилось не менее трех проб на один объединенный слой. Поскольку наборы исходных слоев с недостаточным числом проб различались между *L. lineaticollis* и *D. cf. pulex*, наборы объединенных слоев также не совпадали: для *L. lineaticollis* были исследованы объединенные слои 1, 2–3, 4, 5, 6, 7, 8–12, 13; для *D. cf. pulex* – слои 4, 5, 6–7, 8–9 и 13; нумерация всегда начиналась с более древних слоев, слой 13 соответствует современным образцам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основной объект исследования – долгоносики *L. lineaticollis* – встречается на всем протяжении исследованного периода. Значения $\delta^{13}\text{C}$ надкрыльев долгоносиков демонстрируют заметные колебания средних от слоя к слою и значительную дисперсию в каждом слое (рис. 5). Концентрация $\delta^{13}\text{C}$ значительно меняется со временем ($F_{7,58} = 4.6$, $p = 0.0004$), снижаясь по сравнению с базовым, самым древним слоем уже в четвертом слое (различия на грани значимости: $p = 0.05$) и оставаясь на этом уровне в более молодых слоях с дальнейшим резким падением в современных образцах (слой 13) (рис. 7, *а*). Значения $\delta^{15}\text{N}$ также испытывают очень сильные колебания от слоя к слою ($F_{7,58} = 4.0$, $p = 0.001$) при значительной дисперсии внутри слоев (рис. 6; 7, *б*). Повышение $\delta^{15}\text{N}$ по сравнению с самым древним слоем отмечено в поздних слоях (слой 6: $p = 0.04$ и слои 8–12: $p = 0.06$,

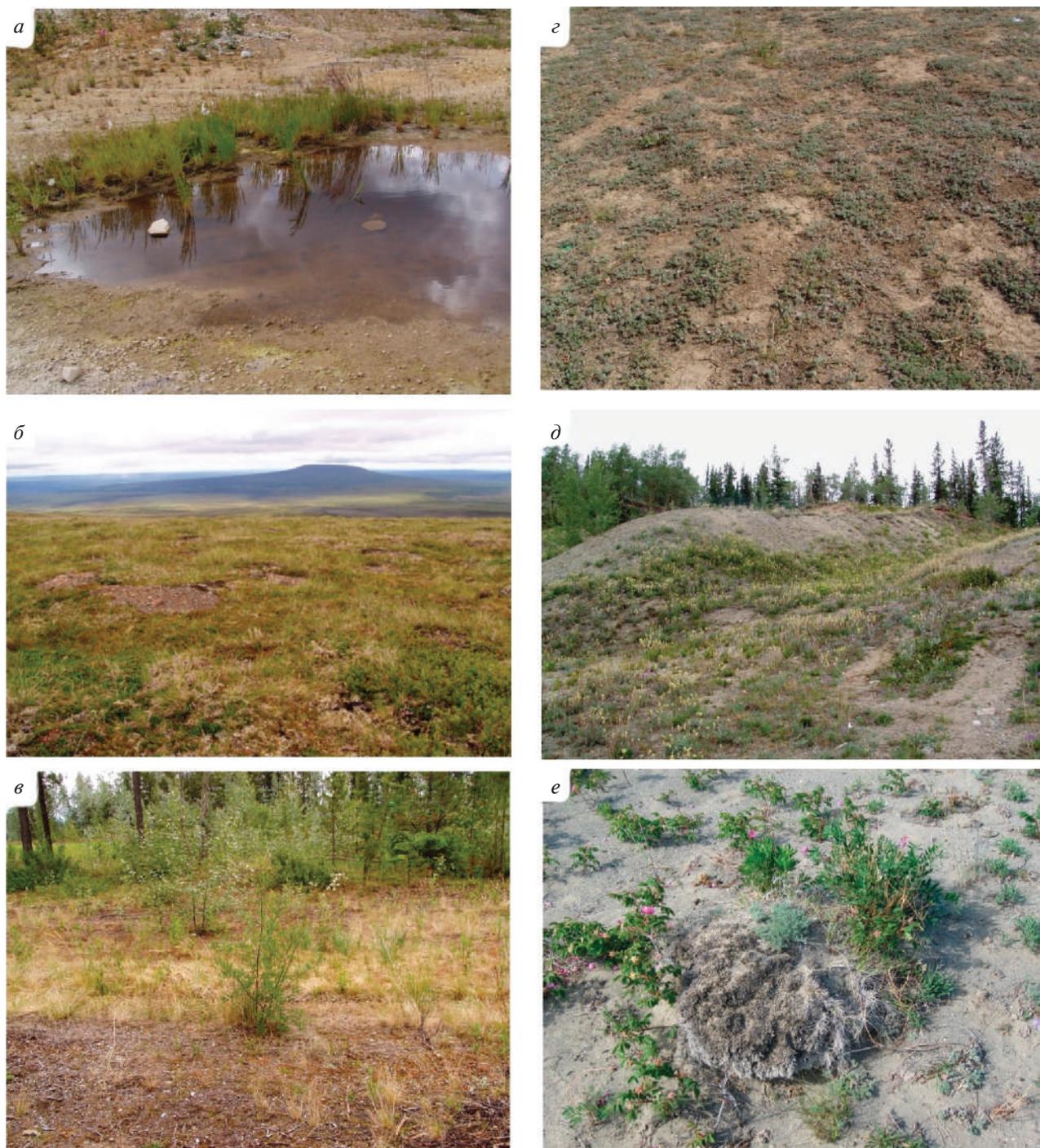


Рис. 4. Места сбора современных насекомых и ракообразных: *а* – временный водоем около пос. Олд Кроу; *б–г* – места обитания современных *Lepidophorus lineaticollis*: *б* – сухой участок в тундре, Игл Плейн, *в* – лес с участками открытой почвы, Ватсон Лейк, *г* – степной участок около аэропорта Вайтхорс, Юкон; *д* – луго-степной склон в долине р. Юкон около Вайтхорса; *е* – карликовый шиповник на степном участке около оз. Клуане.

значение p близко к достоверному) с последующим снижением до значений, статистически неотличимых от таковых в исходном слое.

Величина $\delta^{15}\text{N}$ у хищных жуков в среднем на 3–5‰ выше, чем у *Lepidophorus lineaticollis*, что соответствует характерной разнице между

хищными и травоядными животными. К сожалению, выборки жуков были слишком малы для адекватной интерпретации динамики их изотопного состава.

Если остатки жуков присутствуют во всех образцах, остатки дафний встречаются

Таблица 1. Положение образцов в разрезах Олд Кроу (2-12) и Хидден Блафф (1)

N слоя	Возраст, тип отложений	Порода	Природная обстановка	Номера образцов					НВ-
				ОС-...					
				CRH		НН	REM	CRH	
11	12	68	78	44					
		название разреза номер разреза							
12	Q ₄ ¹ (7 ka)	торф	лес и участки тундры				50		
11	Q ₃ ³ аллювиально-пой- менные	песок с растительным детритом	тундростепь?				56		
10	Q ₃ ³ озерные	голубовато-серая глина	оледенение	нет					
9	Q ₃ ² (40-44 ka) аллювиально-озерные	песчаный алеврит с раст. детритом, гравий	тундростепь	12			51		40
8	Q ₃ ² аллювиально- пойменные	намывной торф	тундростепь с заметным участием леса	7 8					
7	Q ₃ ¹⁻² озерные, эоловые	алеваит почти без включений	тундростепь	48 9 28		36 35	54 55		
6	Q ₃ ¹ МИС5е озерные	псевдоморфозы по жилам льда, раст. детрит	тундростепь с заметным участием леса		24 20		37 38		
Вулканический пепел Олд Кроу (Old Crow tephra) 124±10 ka									
5	Q ₂ ³ эоловые	алеваит почти без включений	тундростепь	10 16 15 11 13	19 25 47 27 27a 21	33 34			
4	Q ₂ ³ МИС6? аллювиально-озерные	алеваит с раст. детритом, в НН 68-10 с раковинами пресноводных моллюсков	тундростепь, единичные лесные виды	23 14 6 4 5 17	29 22 46 2 6	32 31 30		45 44 43	
3	Q ₂ ³ МИС7? озерные, аллювий	глина с шишками ели, древесиной и моллюсками, в CRH 44 алеврит с ветками и шишками ели	тундростепь с участием леса	49 1 2 3	18		53 53a 52	42	
2	Q ₂ ³ МИС8? аллювий, эоловые	алеваит с растительным детритом	Тундростепь, доминирование <i>Lepidophorus lineaticollis</i>					42a	
1	N аллювий	песок и алеврит со стволами деревьев	Тундростепь и участие леса						39

Примечание. N – неогеновый период, Q – четвертичный период, нижний индекс обозначает подразделение периода (1 – нижний плейстоцен, 2 – средний плейстоцен, 3 – поздний плейстоцен, 4 – голоцен), верхний индекс – положение внутри подраздела. Порядок от древних отложений к молодым. МИС – морская изотопная стадия, четные номера – холодные эпохи, нечетные – теплые. МИС5е – последнее межледниковье.

только в породе, накопление которой произошло в водной среде. Эфиппиумы ветвистоусых полностью отсутствуют в верхних слоях, относящихся к самому позднему плейстоцену (11) и раннему голоцену (12) (табл. 1). Все эфиппиумы принадлежат к группе видов *Daphnia cf. pulex* Leydig, питающихся преимущественно путем фильтрации водорослей и бактерий из толщи воды. Средние показатели $\delta^{13}\text{C}$ эфиппиумов демонстрируют значительную изменчивость

по слоям ($F_{4,24} = 3.7, p = 0.02$) и отчетливый неуклонный тренд в сторону увеличения $\delta^{13}\text{C}$ со временем, которая становится значимо более высокой по сравнению с самым древним слоем в более молодых слоях, немного снижаясь затем в современных пробах (рис. 7, в). Величины $\delta^{15}\text{N}$ также значимо варьируют между слоями ($F_{4,24} = 5.6, p = 0.002$), сначала повышаясь со временем, а затем резко снижаясь в современных образцах до базового уровня. Однако, в отличие

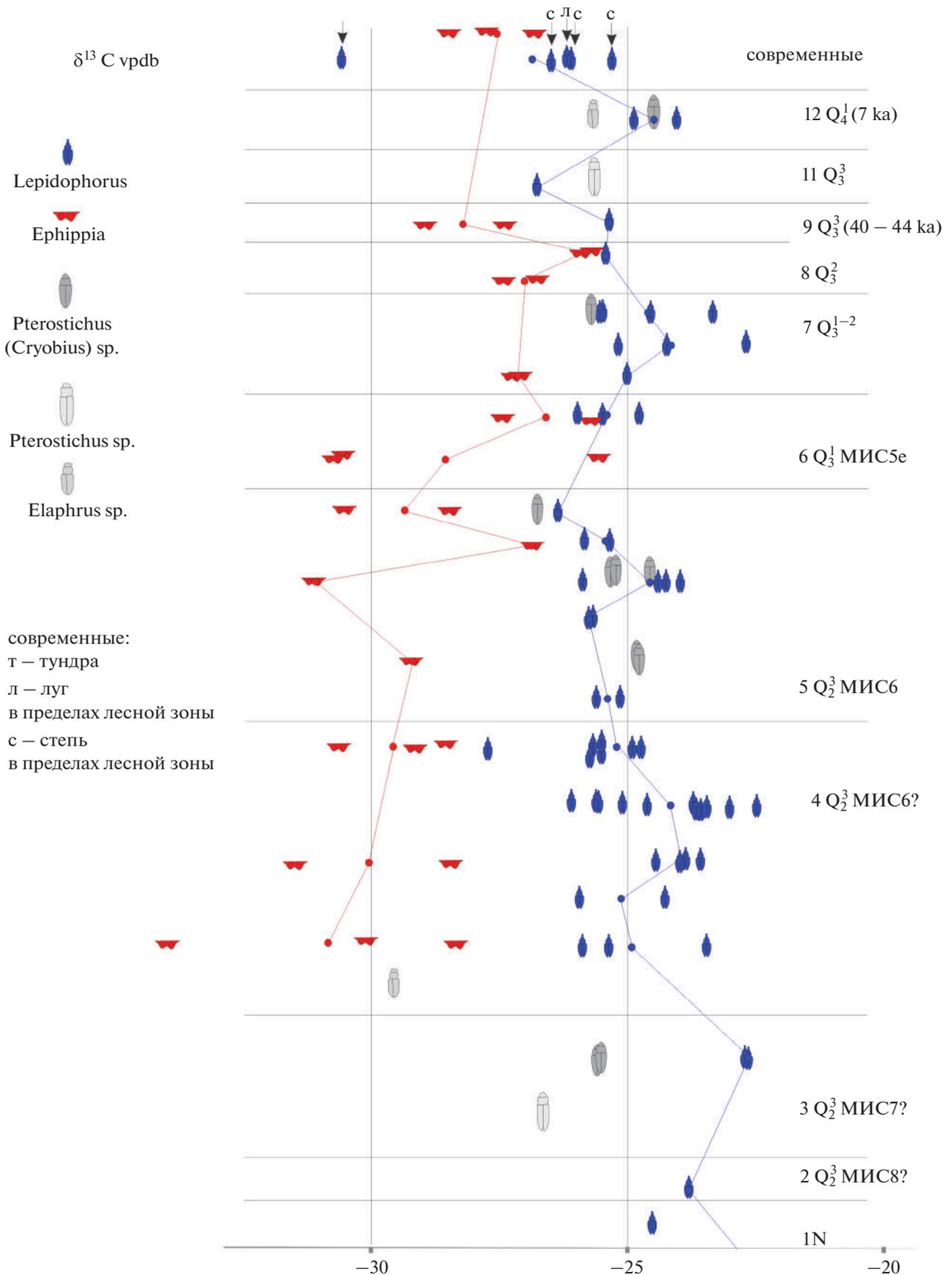


Рис. 5. Динамика $\delta^{13}C$ в остатках членистоногих по слоям отложений (см. табл. 1). Синие значки и линия – *Lepidophorus lineaticollis*; красные значки и линия – *Daphnia (Daphnia) cf. pulex*.

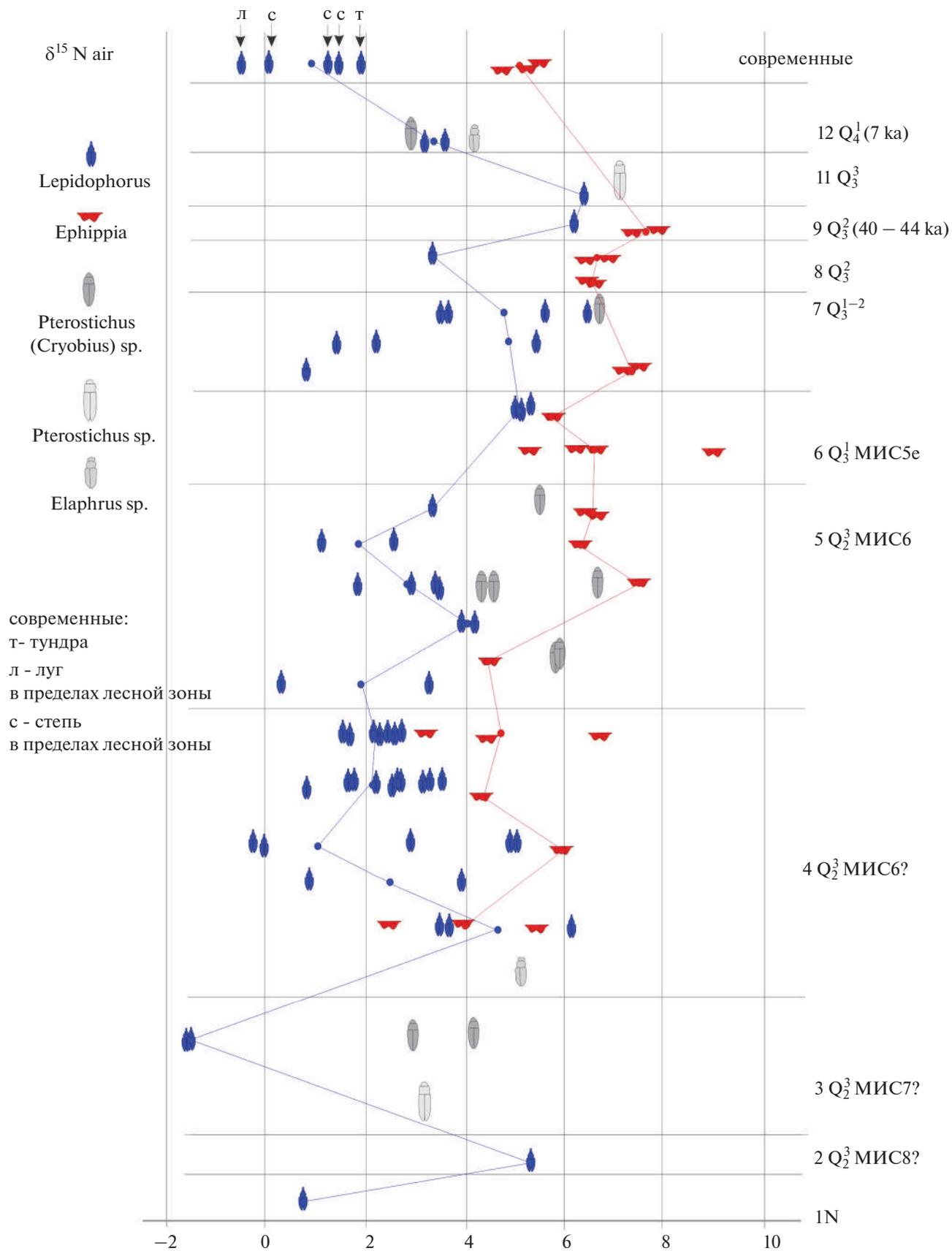


Рис. 6. Динамика $\delta^{15}\text{N}$ в остатках членистоногих по слоям отложений (см. табл. 1). Синие значки и линия – *Lepidophorus lineaticollis*; красные значки и линия – *Daphnia (Daphnia) cf. pulex*.

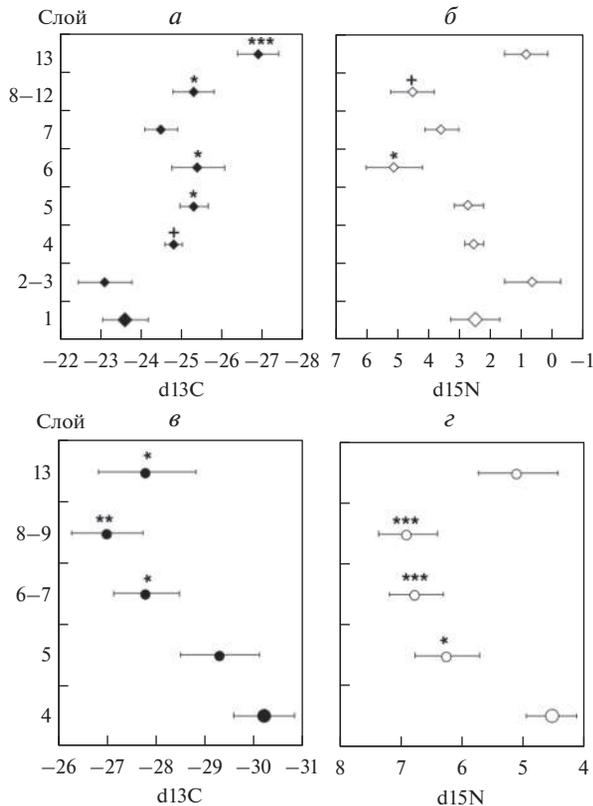


Рис. 7. Динамика $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ (среднее \pm ст. ошибка среднего) по слоям (по возрасту отложений — см. табл. 1) для *Lepidophorus lineaticollis* (а, б) и *Daphnia* (*Daphnia*) cf. *pulex* (в, з); а, в — $\delta^{13}C$; б, з — $\delta^{15}N$. Слои, статистически значительно отличающиеся по изотопному составу от референтного слоя = первого (самого древнего) (1 для *Lepidophorus* и 4 для *Daphnia*) по результатам дисперсионного анализа в линейных моделях изотопного состава помечены звездочками (* — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$). Знаком “+” отмечены близкие к значимым различия ($p < 0.07$). По оси ординат — порядковый номер комбинированного слоя от самого древнего внизу до современного сверху.

от ^{13}C , концентрация ^{15}N растет не постепенно, а значимым скачком уже в слое 5 и остается на том же высоком уровне вплоть до спада в современных пробах.

ОБСУЖДЕНИЕ

История климатических изменений в четвертичном периоде восстанавливалась по сведениям из сотен разрезов по всему миру, коралловым рифам, данным океанического бурения и бурения льда Антарктиды и Гренландии. В результате получена достаточно четкая картина изменений климата за последние 2.5 млн лет, причем все события по возможности привязываются к эталонной кривой морских изотопных стадий МИС (сделанных по изотопам кислорода). Вместо традиционных стратиграфических

подразделений все чаще употребляются термины МИС, где четные числа соответствуют холодным эпохам, а нечетные теплым. Возрастные рамки каждой стадии хорошо известны.

Однако когда изучается конкретный разрез, начинаются проблемы с корреляцией событий, выявленных в данном месте, с общей шкалой. Исключение составляют только последние 36 тыс. лет, когда радиоуглеродный метод позволяет получать достоверные значения абсолютного возраста. В разрезах на р. Олд Кроу ситуация более ясная, чем где-либо еще, т.к. имеется маркер границы среднего и верхнего плейстоцена — ОСт, и чуть выше прослеживается горизонт псевдоморфоз по ледяным жилам. Псевдоморфозы по ледяным жилам образуются в результате протаивания льда и служат маркерами потеплений, фауна насекомых также указывает на потепление (Kuzmina et al., 2014). Ниже ОСт залегают породы среднего плейстоцена (подтверждено фауной грызунов), в низах разреза по фауне насекомых выявлен еще один пик потепления. Логично сопоставить его со стадией МИС7 (последнее потепление среднего плейстоцена), но однозначной уверенности в этом нет; возможно, это стадия МИС9, а МИС7 в разрезе пропущена. Поэтому на нашей схеме (рис. 2) некоторые временные интервалы обозначены с вопросом.

Эти неизбежные неточности не позволяют проводить однозначную корреляцию палеонтологической летописи Олд Кроу, графика изменений $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ и общей шкалы четвертичного периода, однако история изменений климата отражена в составе фауны насекомых и локальная картина нам более или менее ясна.

Хотя в настоящее время отсутствуют работы, суммирующие тренды изменения величины $\delta^{13}C$ и $\delta^{15}N$ в окружающей среде за последние ~ 200 тыс. лет на севере Северной Америки в целом, можно получить косвенную информацию о них, поскольку величины $\delta^{13}C$ и $\delta^{18}O$ в неорганической фракции (т.е. в атмосфере и углероде карбонатов) находятся в достаточно стабильной прямой зависимости (Clark, Fontes, 1990; Wang et al., 2002). Тренды величины $\delta^{18}O$ в атмосфере относительно хорошо изучены: в интервале примерно 120 тыс. л. — 15 тыс. л. наблюдалось постепенное повышение $\delta^{18}O$ от 3 до 5 ‰, а в интервале от 15 тыс. л. до современности — падение обратно до 3‰. Сходные закономерности следовало бы ожидать и в динамике изотопного состава наших объектов. Действительно, повышение доли тяжелого углерода в течение позднего

плейстоцена (от МИС5е до середины МИС2) отмечено нами для ракообразных, но у жуков доля тяжелого углерода падает.

В целом изотопный состав углерода и азота надкрылий *Lepidophorus lineaticollis* соответствует трофической группе “наземных травоядных” жуков (Hodgins et al., 2001). Заметим, что современные *L. lineaticollis* из разных местообитаний (рис. 5) показывают существенную дисперсию изотопного состава, как и жуки из разных горизонтов по возрасту. Интересно, что термохрон МИС5е, хорошо заметный по изменению комплексов насекомых [в них резко снижается доля *L. lineaticollis* (Kuzmina et al., 2014)], по изотопному составу мало выделяется, но дисперсность почти отсутствует.

L. lineaticollis очень обычен для плейстоценовой энтомофауны Юкона и Аляски. Его высокая численность, видимо, характерна для тундростепных ландшафтов (Matthews, 1983; Кузьмина, 2017), хотя строгая приуроченность к последним была поставлена под сомнение рядом авторов (Берман и др., 2001; Bright, Bouchard, 2008) из-за того, что в современных условиях жуки были встречены не только в сухих стациях, но и по берегам рек в листовом опаде.

Действительно, жук достаточно эвритопный. Сборы современных насекомых одного из авторов (С. Кузьминой) на Аляске и Юконе показывают, что *L. lineaticollis* предпочитает открытые сухие местообитания (рис. 4, б–г) и достигает высокой численности на реликтовых степях, в частности около г. Вайтхорс и на берегу оз. Клуане, но есть и исключения. Жуки неплохо осваивают антропогенные ландшафты: отмечены нами в гравийных карьерах недалеко от г. Доусон (Dawson), на обочинах дорог в лесу недалеко от пос. Фаро (Faro), в молодом осиннике, выросшем после пожара у пос. Бренберн (Braenburn). Скорее всего, для развития почвенной личинки *L. lineaticollis* нуждается в нарушенных местообитаниях с открытой, достаточно прогреваемой почвой, и именно это обстоятельство является главным лимитирующим фактором распространения вида.

L. lineaticollis использует в пищу некоторые виды розоцветных. В антропогенном ландшафте жуки были замечены на листьях декоративного миндаля, завезенного из Юго-Восточной Азии, на малине и клубнике (Bright, Bouchard, 2008), т.е. они способны осваивать широкий спектр кормовых растений. Ареал *L. lineaticollis* включает в себя Аляску, Юкон, Северо-Западные территории и север Британской Колумбии, что

говорит о высокой холодоустойчивости данного вида.

Плейстоценовые тундростепи полностью отвечали экологическим требованиям *L. lineaticollis*, а в современной обстановке вид приспосабливается к пище и биотопам, которые он может разыскать уже в современных ландшафтах.

Очевидно, что рацион *L. lineaticollis* мог включать в себя как травянистые, так и кустарниковые растения. Среди северной растительности имеются кустарниковые розоцветные. В тундрах Аляски и Юкона нередко встречается спирея. Малина легко осваивает бывшие пустоши и первое время оставляет участки открытой почвы. На степных участках Юкона (рис. 4, е) можно встретить низкорослый шиповник, растущий одиночными кустиками. Такой биотоп резко отличается от обычного места произрастания шиповника в лесу. Успех вида в плейстоцене может быть объяснен его способностью осваивать как тундровые, так и степные элементы мозаичного тундростепного ландшафта, о чем могут свидетельствовать значительные колебания $\delta^{13}\text{C}$. Причем во время термохрона МИС5е изотопы указывают на скорее травянистую пищу, тогда как в ландшафте распространились деревья и кустарники. Скорее всего, во время потепления *L. lineaticollis* уходил на реликтовые степные участки, склоны южной экспозиции или недавние пожары.

Известно, что содержание ^{15}N в трофических сетях может существенно варьировать в зависимости от местоположения точки сбора и локальных условий среды (Korobushkin et al., 2014; Sena-Souza et al., 2020). Вариации величин $\delta^{15}\text{N}$ современных особей *L. lineaticollis* в зависимости от местообитаний относительно невелики (рис. 5). В субфоссильных материалах часто наблюдается сильный разброс внутри каждого временного интервала, а также очень резкие колебания средних в течение исследованного периода. Опосредованный эффект климата на величину $\delta^{15}\text{N}$ хорошо известен для плейстоценовой мегафауны (Bocherens, 2003; Drucker, 2015).

Изменения изотопного состава эфиппиумов ветвистоусых ракообразных в сторону увеличения содержания как тяжелого углерода, так и тяжелого азота, может отражать тенденцию изменения типа водоема от озера к мелкому пруду или даже луже и их последующему пересыханию. В отличие от жуков, изотопный состав ветвистоусых ракообразных отражает изотопный состав пищи, имеющей как автохтонное

(фотосинтез водорослей), так и аллохтонное (поступление из наземных экосистем) происхождение (Toming et al., 2013; Berggren et al., 2014, 2015). Причем аллохтонного углерода больше в небольшом водоеме.

Неуклонное увеличение $\delta^{13}\text{C}$ в эфиппиумах дафний со временем в целом соответствует предполагаемому изменению типа водоемов. Имеется ряд свидетельств, что нижние слои разреза на Олд Кроу – преимущественно озерного происхождения (Kuzmina et al., 2014), для которого характерен более легкий углерод по сравнению с отложениями малых водоемов. Напротив, относительно верхние слои разреза имеют эоловое происхождение, в них включены линзы породы, сформировавшейся в условиях мелких, скорее всего, временных водоемов, однако без их заболачивания, которое повлекло бы за собой резкое обеднение тяжелым углеродом, вследствие интенсивного метаногенеза (France, Schlaepfer, 2000). Неуклонное увеличение $\delta^{13}\text{C}$ (рис. 7, в) может быть объяснено увеличением доли аллохтонного углерода наземного происхождения (France, Schlaepfer, 2000). Именно на временном интервале, соответствующем нашим слоям 7–9, в период похолодания и аридизации (конец МИС5 – МИС4), озерное осадконакопление сменилось на преимущественно эоловое и, возможно, произошло некоторое засоление водоемов, препятствовавшее их заболачиванию (Kuzmina et al., 2014). Скорее всего, все вышеперечисленные факторы действовали в совокупности, увеличивая долю тяжелого углерода в эфиппиумах дафний.

Большие значения $\delta^{15}\text{N}$ характерны для более эвтрофных водоемов с большими концентрациями азотфиксирующих цианобактерий (Gu et al., 1996), вклад которых в малых водоемах был, вероятно, более значим, чем в более крупных озерах на ранних этапах формирования разрез. Повышенное содержание ^{15}N у различных животных может также указывать на более аридные условия (Groß-Schmolders et al., 2019); в нашем случае, на сезонное пересыхание водоемов. Период максимальных значений $\delta^{15}\text{N}$ (слои 6–9) приходится на более холодный и сухой поздний плейстоцен (Q_3). Однако у дафний скачок $\delta^{15}\text{N}$ наблюдается уже в пятом слое, относящемся к более раннему периоду (Q_2). Связь пика $\delta^{15}\text{N}$ с температурой достаточно сложная и неоднозначно интерпретируется разными авторами, изучавшими плейстоценовую мегафауну, поскольку на изменения $\delta^{15}\text{N}$, помимо глобальных климатических факторов, влияют и локальные

факторы, такие как состав пищи (Fox-Dobbs et al., 2008; González-Guarda et al., 2017). Закономерные изменения изотопного состава эфиппиумов дафний свидетельствуют о произошедших изменениях типа водоемов в районе исследования, что предполагает комплексный характер причин этих изменений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные задачи предшествующих работ, где описывались ископаемые энтомофауны Олд Кроу (Matthews, 1975; Kuzmina et al., 2014), лежали в области географии; информация по остаткам насекомых в основном была использована в качестве метода климатостратиграфии. В изученный интервал попали, по крайней мере, два термохрона – МИС7 и МИС5е, но резкой реакции фауны насекомых на изменения климата выявлено не было. Основной “фон” энтомофаун оставался неизменным – это доминирование тундровых ксерофильных видов и присутствие индикаторов тундростепей, причем с возрастом роль ксерофильных (тундровых и степных) элементов энтомофаун немного усиливалась (Кузьмина, 2022), что свидетельствует в пользу общего осушения региона в течение исследованного периода.

Было показано, что анализ изотопного состава хитиновых остатков позволяет выявить дополнительные особенности уникальной плейстоценовой биоты. При этом если динамика изотопного состава эфиппиумов пресноводных ракообразных имеет некий долговременный тренд, который может быть объяснен общими климатическими трендами и изменениями ландшафта, то надкрылья растительноядных жуков показывают более комплексную динамику, возможно, осложненную локальными флуктуациями, связанными с заселением ими разных биотопов и использованием разных пищевых ресурсов в разные фазы плейстоцена.

Исследование показало, что доминировавший в плейстоцене долгоносик *Lepidophorus lineaticollis* использовал удачную стратегию выживания в меняющихся условиях. Во время термохронов (в неблагоприятных для себя тяжелых условиях) жук осваивал нарушенные местообитания и переходил на травянистую пищу, а во время криохронов активно расселялся по открытым пространствам, где питался и на травах, и на кустарниках. Способность пережить неблагоприятные условия не только в уникальных рефугиях позволила виду неплохо адаптироваться и к современным ландшафтам.

Пока получены только первые результаты в изучении изотопов из хитина, и для их осмысления, упорядоченности и практического использования необходимо продолжить работу в нескольких направлениях. В первую очередь нам представляется важным сделать следующие шаги: 1) проследить изменения изотопов во времени у пилюльщика *Morychus viridis* Kuzmina et Korotyaev. Этот жук играет такую же, как *L. lineaticollis* в Восточной Берингии, роль доминанта и, временами, супердоминанта в плейстоценовых тундростепях Западной Берингии. Однако *M. viridis* строгий стенобионт и в современной фауне встречается редко и локально. 2) Проследить распределение изотопов у современных *M. viridis* и *L. lineaticollis* в зависимости от местообитания. 3) Посмотреть изменения изотопов во времени у жуликов из числа распространённых в плейстоцене всей Берингии видов *Curtonotus alpinus* (Paykull), *Pterostichus brevicornis* (Kirby), и листоедов *Chrysolina septentrionalis* (Ménétriés). 4) Провести аналогичную работу с остатками водных жуков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Полевые работы финансировались в рамках программы Международного полярного года (IPY) ID No: 292. Изотопные исследования жуков проведены за счет гранта Российского фонда фундаментальных исследований 20-04-00165, исследования ракообразных – в рамках проекта Российского научного фонда 22-14-00258.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной статьи заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берман Д.И., Алфимов А.В., Мажитова Г.Г. и др.* Холодные степи Северо-Восточной Азии. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2001. 179 с.
- Кузьмина С.А.* Макроэнтомологический анализ: методика, возможности и примеры применения для реконструкции климата и природной обстановки четвертичного периода северо-востока Сибири // Сибирский экол. журн. 2017. № 4. С. 381–398.
- Кузьмина С.А.* Региональные списки насекомых, ископаемая летопись и история происхождения энтомофауны (на примере бассейна реки Олд Кроу, северо-западный Юкон, Канада) // Энтотомол. обозрение. 2022. Т. 101. № 2. С. 353–374.
- Туунов А.В.* Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. Т. 4. С. 475–489.
- Berggren M., Bergström A.-K., Karlsson J.* Intraspecific autochthonous and allochthonous resource use by zooplankton in a Humic Lake during the transitions between winter, summer and fall // PLoS ONE. 2015. V. 10. № 3. P. e0120575.
- Berggren M., Ziegler S.E., St-Gelais N.F. et al.* Contrasting patterns of allochthony among three major groups of crustacean zooplankton in boreal and temperate lakes // Ecology. 2014. V. 95. № 7. P. 1947–1959.
- Bocherens H.* Isotopic biogeochemistry and the palaeoecology of the Mammoth steppe fauna // Deinsea. 2003. V. 9. № 1. P. 57–76.
- Burgess S.D., Coble M.A., Vazquez J.A. et al.* On the eruption age and provenance of the Old Crow tephra // Quatern. Sci. Rev. 2019. V. 207. P. 64–79.
- Clark I.D., Fontes J.-C.* Paleoclimatic reconstruction in northern Oman based on carbonates from hyperalkaline groundwaters // Quatern. Res. 1990. V. 33. № 3. P. 320–336.
- Drucker D.G.* The isotopic ecology of the Mammoth steppe // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 2022. V. 50. № 1. P. 395–418.
- Elias S.A.* Quaternary insects and their environments. Washington, L.: Smithsonian. Inst. Press, 1994. 294 p.
- Elias S.A.* Quaternary beetle research: the state of the art // Quatern. Sci. Rev. 2006. V. 25. № 15. P. 1731–1737.
- Elliott Smith E.A., Braje T.J., Gobalet K.W. et al.* Archaeological and stable isotope data reveal patterns of fishing across the food web on California's Channel Islands // The Holocene. 2023. V. 33. № 4. P. 446–458.
- Fox-Dobbs K., Leonard J.A., Koch P.L.* Pleistocene megafauna from eastern Beringia: Paleocological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. V. 261. № 1. P. 30–46.
- France R.L., Schlaepfer M.A.* ¹³C and ¹⁵N depletion in components of a foodweb from an ephemeral boreal wetland compared to boreal lakes: putative evidence for microbial processes // Hydrobiologia. 2000. V. 439. № 1. P. 1–6.
- González-Guarda E., Domingo L., Tornero C. et al.* Late Pleistocene ecological, environmental and climatic reconstruction based on megafauna stable isotopes from northwestern Chilean Patagonia // Quatern. Sci. Rev. 2017. V. 170. P. 188–202.
- Grosbois G., Vachon D., Del Giorgio P.A. et al.* Efficiency of crustacean zooplankton in transferring allochthonous carbon in a boreal lake // Ecology. 2020. V. 101. № 6. P. e03013.
- Groß-Schmolders M., Sengbusch P.V., Leifeld J. et al.* δ¹³C and δ¹⁵N as indicators for peatland hydrology // Geophys. Res. Abstr. 2019. V. 21. EGU2019-12247.

- Grossman E.L., Joachimski M.M. Oxygen isotope stratigraphy // Geologic Time Scale. V. 1. Elsevier, 2020. P. 279–307.
- Gu B., Schelske C.L., Brenner M. Relationship between sediment and plankton isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and primary productivity in Florida lakes // Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sci. 1996. V. 53. № 4. P. 875–883.
- Harington C.R. Quaternary Vertebrate Faunas of Canada and Alaska and Their Suggested Chronological Sequence. National Museums of Canada. Ottawa: Syllogeus, 1978. 114 p.
- Hodgins G.W.L., Thorpe J.L., Coope G.R. et al. Protocol development for purification and characterization of sub-fossil insect chitin for stable isotopic analysis and radiocarbon dating // Radiocarbon. 2001. V. 43. № 2A. P. 199–208.
- Hyodo F. Use of stable carbon and nitrogen isotopes in insect trophic ecology // Entomol. Sci. 2015. V. 18. № 3. P. 295–312.
- Kiselev S.V., Nazarov V.I. Late Cenozoic insects of northern Eurasia // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 7. P. 723–850.
- Korobushkin D.I., Gongalsky K.B., Tiunov A.V. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests // Rapid Commun. in Mass Spectrometry. 2014. V. 28. № 11. P. 1303–1311.
- Kotov A.A., Kuzmina S.A., Frolova L.A. et al. Ehippia of the Daphniidae (Branchiopoda: Cladocera) in Late Caenozoic deposits: untapped source of information for palaeoenvironment reconstructions in the Northern Holarctic // Invertebr. Zool. 2019. V. 16. № 1. P. 183–199.
- Kuzmina S.A. Quaternary insects and environment of northeastern Asia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 7. P. 679–867.
- Kuzmina S.A., Froese D.G., Jensen B.J.L. et al. Middle Pleistocene (MIS 7) to Holocene fossil insect assemblages from the Old Crow basin, northern Yukon, Canada // Quatern. Intern. 2014. V. 341. P. 216–242.
- Lischke B., Mehner T., Hilt S. et al. Benthic carbon is inefficiently transferred in the food webs of two eutrophic shallow lakes // Freshwater Biol. 2017. V. 62. № 10. P. 1693–1706.
- Matthews J.V. Insects and plant macrofossils from two Quaternary exposures in the Old Crow-Porcupine Region, Yukon Territory, Canada // Arctic and Alpine Res. 1975. V. 7. № 3. P. 249–259.
- Matthews J.V. A method for comparison of northern fossil insect assemblages // Géograph. physique et Quatern. 2007. V. 37. № 3. P. 297–306.
- Matthews J.V., Telka A. Insect fossils from the Yukon // Insects of the Yukon. Biological Survey of Canada, 1997. P. 911–962.
- Matthews J.V., Telka A., Kuzmina S.A. Late Neogene insect and other invertebrate fossils from Alaska and Arctic/Subarctic Canada // Invertebr. Zool. 2019. V. 16. № 1. P. 126–153.
- Michener R.H., Lajtha K. Stable isotopes in ecology and environmental science. 2nd ed. Malden, Mass.: Blackwell, 2008. 566 p.
- Miller R.F., Voss-Foucart M.-F., Toussaint C. et al. Chitin preservation in Quaternary Coleoptera: preliminary results // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1993. V. 103. № 3–4. P. 133–140.
- Morlan R.E. Late and middle Pleistocene vertebrate fossils from Old Crow Basin, Locality CRH 15, northern Yukon Territory // Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals. Toronto: Univ. Toronto Press, 1996. P. 483–521.
- Neretina A.N., Golobova M.A., Neplyukhina A.A. et al. Crustacean remains from the Yuka mammoth raise questions about non-analogue freshwater communities in the Beringian region during the Pleistocene // Sci. Rep. 2020. V. 10. № 1. P. 859.
- Pillans B., Naish T. Defining the Quaternary // Quatern. Sci. Rev. 2004. V. 23. № 23–24. P. 2271–2282.
- Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions // Ecology. 2002. V. 83. № 3. P. 703–718.
- Preece S.J., Pearce N.J.G., Westgate J.A. et al. Old Crow tephra across eastern Beringia: a single cataclysmic eruption at the close of Marine Isotope Stage 6 // Quatern. Sci. Rev. 2011. V. 30. № 17–18. P. 2069–2090.
- Quinby B.M., Creighton J.C., Flaherty E.A. Stable isotope ecology in insects: a review // Ecol. Entomol. 2020. V. 45. № 6. P. 1231–1246.
- R Core Team. The R Project for Statistical Computing. 2024. <https://www.R-project.org/> (accessed on 02 February 2024).
- Schilder J., Tellenbach C., Möst M. et al. The stable isotopic composition of Daphnia ehippia reflects changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of food and water // Biogeosciences. 2015. V. 12. № 12. P. 3819–3830.
- Schimmelmann A., DeNiro M.J., Poulicek M. et al. Stable isotopic composition of chitin from arthropods recovered in archaeological contexts as palaeoenvironmental indicators // J. Archaeol. Sci. 1986. V. 13. № 6. P. 553–566.
- Schweger C.E. The Old Crow and Bluefish basins, Northern Yukon: Development of the Quaternary history // Late Cenozoic History of the Interior Basins of Alaska and the Yukon. U.S. Geol. Surv. 1989. Circ. 1026. P. 30–33.
- Schweger C.E., Matthews J.V. The last (Koy-Yukon) interglaciation in the Yukon: Comparisons with Holocene and interstadial pollen records // Quatern. Intern. 1991. V. 10–12. P. 85–94.
- Sena-Souza J.P., Houlton B.Z., Martinelli L.A., Bielefeld Nardoto G. Reconstructing continental-scale variation in soil $\delta^{15}\text{N}$: a machine learning approach in South America // Ecosphere. 2020. V. 11. № 8. P. e03223.
- Toming K., Tuvikene L., Vilbaste S. et al. Contributions of autochthonous and allochthonous sources to dissolved organic matter in a large, shallow, eutrophic lake with a highly calcareous catchment // Limnol. & Oceanogr. 2013. V. 58. № 4. P. 1259–1270.

Van Hardenbroek M., Chakraborty A., Davies K.L. et al. The stable isotope composition of organic and inorganic fossils in lake sediment records: Current understanding, challenges, and future directions // *Quatern. Sci. Rev.* 2018. V. 196. P. 154–176.

Wang R.L., Scarpitta S.C., Zhang S.C. et al. Later Pleistocene/Holocene climate conditions of Qinghai–Xizhang Plateau (Tibet) based on carbon and oxygen

stable isotopes of Zabuye Lake sediments // *Earth Planet. Sci. Letters.* 2002. V. 203. № 1. P. 461–477.

Zachleder V., Vítová M., Hlavová M. et al. Stable isotope compounds – production, detection, and application // *Biotechnol. Advances.* 2018. V. 36. № 3. P. 784–797.

Zalewski M., Dudek D., Godeau J.-F. et al. Stable isotopic research on ground beetles. Review of methods // *Baltic J. Coleopterol.* 2012. V. 12. P. 91–98.

Application of Isotopic Analysis of Insect and Freshwater Crustacean Chitin from Quaternary Sediments and Reconstruction of Natural Environments

E. I. Izyumova¹, S. A. Kuzmina², D. S. Kopylov^{2,3}, A. V. Tchabovsky¹, A. V. Tiunov¹, A. A. Kotov¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, 119071, 119071 Russia*

²*Borisyak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

³*Cherepovets State University, Cherepovets, 162600 Russia*

An analysis of the isotopic composition of chitin (oxygen and nitrogen) was made for the terrestrial and freshwater Pleistocene arthropods for the first time for the same paleolocality, the Old Crow River in northwestern Yukon, representing layers from Middle Pleistocene to Holocene. About a hundred fragments of arthropods were tested among the fossils, including the weevils *Lepidophorus lineaticollis* (Coleoptera, Curculionidae), some ground beetles (Coleoptera, Carabidae), as well as the ephippia of freshwater crustacean *Daphnia* cf. *pulex* (Branchiopoda, Daphniidae). An isotope analysis of modern representatives of the same arthropods from different regions of the Yukon was made for comparison. Isotopic lines show differences between terrestrial and freshwater animals. The isotopic composition of freshwater crustaceans allows to see the difference between cold and warm time intervals. Herbivorous beetles show a more complex picture, possibly associated with the adaptation to different biotopes and host plants, which allowed the species to survive during climate and environment fluctuations.

Keywords: Beringia, steppe-tundra, Coleoptera, Cladocera, *Daphnia*, environmental reconstructions