

# Четвертичная палеоэнтомология: 10 лет на юге Западной Сибири

А.А.Гурина<sup>1</sup>, Р.Ю.Дудко<sup>1</sup>, Е.В.Зиновьев<sup>2</sup>, А.А.Легалов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия)

<sup>2</sup>Институт экологии растений и животных УРО РАН (Екатеринбург, Россия)

Насекомые, благодаря высокой численности и видовому разнообразию, а также чувствительности к изменениям окружающей среды, служат хорошими индикаторами ландшафтно-климатических условий как современных, так и прошедших эпох. Насекомые четвертичного периода относительно хорошо изучены в северных регионах, а на юге Западной Сибири они исследуются только с 2012 г. Материал из более чем двух десятков местонахождений четвертичных насекомых, обнаруженных в этом регионе, позволил выделить несколько типов энтомофаун. Среди них особенно выделяется так называемая «отиоринхусная» фауна, обитавшая в тундро-степях на юге Западно-Сибирской равнины во время максимума последнего оледенения. Уникальное сочетание видов свидетельствует об экстремальной контрастности микроклиматических условий позднего плейстоцена даже в сравнении с современными аналогами из экстраконтинентальных регионов. Пришедшее в голоцене потепление привело к уменьшению континентальности и резкой смене видового состава насекомых. Голоценовые энтомокомплексы очень близки к современным, за исключением видов, связанных с хозяйственной деятельностью человека.

**Ключевые слова:** ископаемое биоразнообразие, насекомые, плейстоцен, голоцен, Западная Сибирь.

**К**лимат нашей планеты постоянно меняется. В четвертичном периоде, который начался 2.5 млн лет назад и продолжается в настоящее время, он претерпевал изменения от сильных похолоданий до значительных потеплений. Последние наиболее значимые изменения климата произошли примерно 11.7 тыс. лет назад. К тому времени последнее плейстоценовое оледенение, максимум которого приходился на 26.5–19 тыс. лет назад, закончилось, и пришло время потепления, сменившееся голоценом. Благодаря изучению соотношения изотопов кислорода в глубоководных ядрах, ученые разделили четвертичный период на морские изотопные стадии (МИС).

Последняя стадия, в которой мы живем, МИС-1, как и другие нечетные стадии, характеризует теплые периоды, а предшествующая ей МИС-2 и другие четные стадии — холодные. Изменение климата в сторону потепления привело к исчезновению большого числа видов животных, обитавших в эпоху плейстоцена. Наиболее известные среди них — мамонты, уменьшение численности которых началось еще в плейстоцене, а к 4 тыс. лет назад они прекратили свое существование. Подобная участь постигла и шерстистых носорогов, большерогих оле-

ней, пещерных львов и других представителей мегафауны, однако многие другие группы животных благополучно пережили смену эпох. Насекомые очень чувствительны к изменениям окружающей среды, именно поэтому они могут служить отличным индикатором ландшафтно-климатических условий. У насекомых достаточно прочный покров, поэтому их остатки сохраняются долгое время в мерзлоте или в анаэробных условиях.

Еще недавно изучение насекомых в плейстоценовых и голоценовых отложениях нашей страны ограничивалось районами севера и северо-востока [1, 2]. На территории Западно-Сибирской равнины такие исследования начались в конце 1960-х — начале 1970-х годов, в том числе и благодаря работам Сергея Викторовича Киселёва [3, 4]. Исследования насекомых из четвертичных отложений проводятся с 2012 г. и на юге Западной Сибири\*, и за прошедшее десятилетие собран и частично обработан значительный материал из равнинных и предгорных территорий. Он дает пред-

\* О первых результатах этих исследований см.: Легалов А.А., Дудко Р.Ю. Первые находки четвертичных насекомых на юге Западной Сибири. Природа. 2016; 10: 90–92.

ставление о том, какие насекомые обитали на этой территории в различные периоды относительно недавнего прошлого, а анализ биотопической приуроченности видов позволил дополнить существующие реконструкции ландшафтов и природной обстановки этих мест.

К 2022 г. с юга Западной Сибири получен энтомологический материал из 21 местонахождения (рис.1). Они представляют из себя обрывистые берега рек с горизонтальными слоями различных осадков. При этом насекомые сохраняются чаще в слоях синих или темно-серых глин с включениями намывного растительного детрита (рис.2, 3). Извлечение остатков насекомых производилось с использованием методики, разработанной Расселом Купом в 1959 г. [5], которая дополнялась по мере развития метода [6]. Суть метода заключается в извлечении нужных образцов породы и разделении ее на фракции с помощью набора сит с различным размером ячеек. Остатки насекомых затем выбираются под бинокулярным микроскопом. Сложность заключается в хрупкости фрагментов, поэтому мы используем мокрую фильтрацию. Кроме того, зачастую концентрация насекомых в породе очень мала, поэтому на каждом местонахождении приходится прорабатывать десятки и сотни литров породы.

Полученные остатки насекомых обычно представляют собой изолированные фрагменты их внешнего скелета: надкрылья, головы, грудные и брюшные сегменты, ноги, членики усиков и т.д. (рис.4), но для исследователей наиболее ценными считаются те из них, по которым возможно определение вида насекомого (рис.5, 6). Сохранность фрагментов зависит от условий захоронения, возраста отложе-



**Гурина Анна Александровна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории филогении и фауногенеза Института систематики и экологии животных СО РАН. Специалист в области четвертичной палеоэнтомологии.  
e-mail: auri.na@mail.ru



**Дудко Роман Юрьевич**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник той же лаборатории. Специалист в области четвертичной палеоэнтомологии, а также фауногенеза и систематики жесткокрылых насекомых.  
e-mail: rdudko@mail.ru

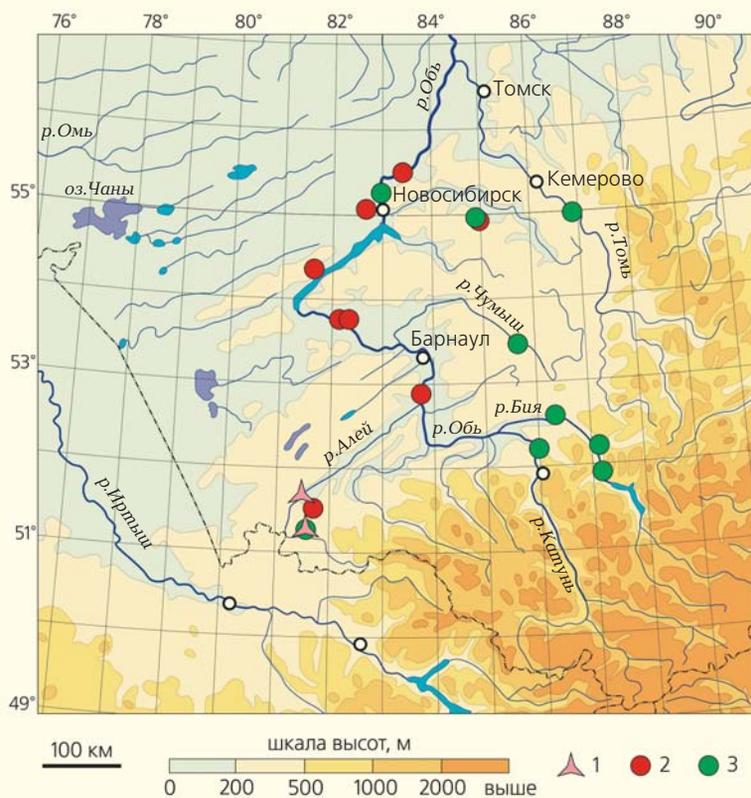


Рис. 1. Карта известных местонахождений насекомых на юге Западной Сибири и соответствующие им энтомокомплексы. Энтомокомплексы: 1 — голоценовые, 2 — позднплейстоценовые «отиоринхусные», 3 — прочие.



**Зиновьев Евгений Витальевич**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории филогенетики и биохронологии Института экологии растений и животных УРО РАН. Специалист в области четвертичной палеоэнтомологии.  
e-mail: zin62@mail.ru



**Легалов Андрей Александрович**, доктор биологических наук, заведующий лабораторией филогении и фауногенеза Института систематики и экологии животных СО РАН. Специалист в области палеоэнтомологии, а также филогении и систематики жесткокрылых насекомых.  
e-mail: fossilweevils@gmail.com



Рис.2. Работа на местонахождении Новая Суртайка.

ний, а также свойств самих фрагментов — степени их склеротизации. Наиболее прочные (хорошо склеротизированные) покровы характерны для отряда жесткокрылых, или жуков. Именно эта группа лучше других представлена в исследованных отложениях, хотя в некоторых пробах многочисленными были фрагменты перепончатокрылых и клопов, а также пупарии мух. Помимо лучшей представленности в отложениях, высокое значение жесткокрылых в анализе энтомофаун обусловлено возможностью определения многих фрагментов до вида или видовой группы.

Определение собранного материала показало, что комплексы видов насекомых из различных местонахождений и слоев заметно различаются в зависимости от возраста отложений и географического расположения. Возраст определялся, в основном, радиоуглеродным методом. Большая часть исследованных материалов относится к позднему плейстоцену, преимущественно времени максимума последнего оледенения (МИС-2) и концу МИС-3. Три местонахождения отнесены к концу голоцена (МИС-1), также представлены слои времени дегляциации (плейстоцен-голоценовому переходу) и более ранние отложения (МИС-5). На состав энтомокомплексов влияет также географическая широта местности (представлены местонахождения от 51 до 55.5°с.ш.), но в еще большей степени — удаленность от горных регионов (см. рис.1). Наиболее изучены на данный момент насекомые из отложений юга Западно-Сибирской равнины, имеющие возраст МИС-3 и МИС-2. Представленная в них так называемая «отиоринхусная» энтомофауна очень специфична, не имеет близких аналогов ни в современной, ни в иско-



Рис.3. Слои синих глин с включениями растительного детрита и остатками насекомых.



Рис.4. Фрагменты внешнего скелета насекомых, выбранные из промытой породы.

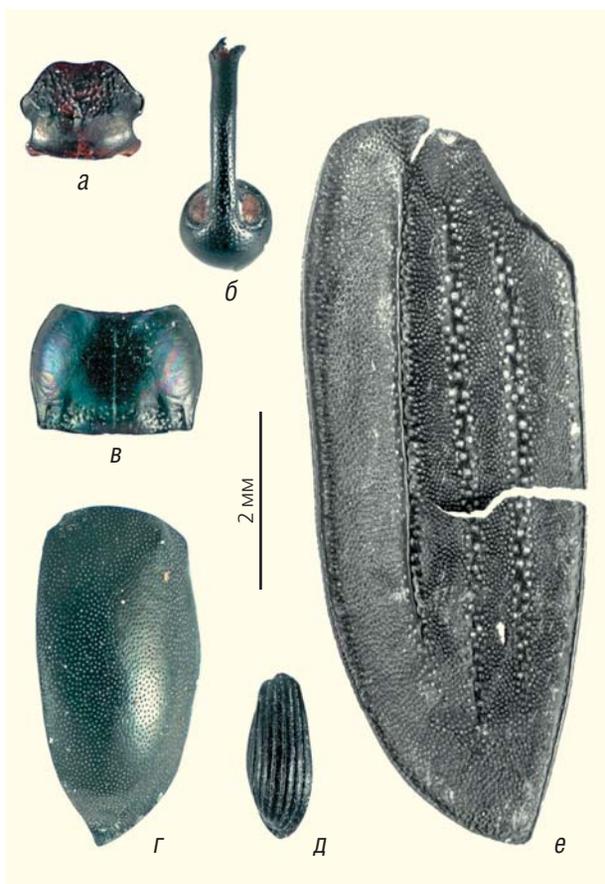


Рис.5. Примеры позднеплейстоценовых насекомых «отиоринхусных» фаун: а — *Aphodius multiplex* (Scarabaeidae), б — *Notaris aethiops* (Curculionidae), в — *Pogonus punctulatus* (Carabidae), г — *Morychus ostasiaticus* (Byrrhidae), д — *Hemitrichapion alexandri* (Brentidae), е — *Aclypea sericea* (Silphidae).

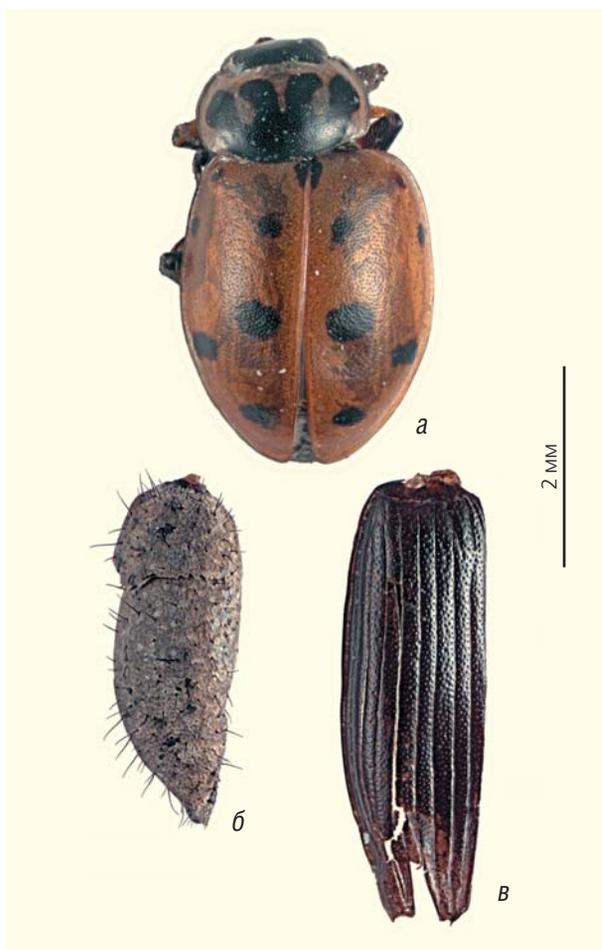


Рис.6. Примеры голоценовых насекомых юга Западной Сибири: а — *Hippodamia variegata* (Coccinellidae), б — *Cycloderes pilosulus* (Curculionidae), в — *Ophonus puncticollis* (Carabidae).

паемой фауне других регионов и поэтому наиболее подробно обсуждается в данной статье. Также ниже приводятся сведения по голоценовым комплексам насекомых, очень близким к современным и контрастно отличающимся от плейстоценовых.

### «Отиоринхусная» фауна насекомых позднего плейстоцена

**Характерные черты.** Из местонахождений юго-востока Западно-Сибирской равнины, отнесенных к МИС-2 и концу МИС-3 (30–14 тыс. лет назад), получены комплексы насекомых, в составе которых присутствуют и обычно преобладают остатки нескольких видов жуков-долгоносиков рода отиоринхус (скосари). Особенно характерный для этих отложений вид — скосарь *Otiorhynchus bardus* (рис.7) — в настоящее время имеет локальный ареал в пределах Центрального и Восточного Казахстана. Преобладание отиоринхусов (в некоторых пробах они составляют более 50% фрагментов) — не только характерная, но и наиболее заметная черта этих энтомокомплексов, поэтому соответствующую им фауну иногда называют «отиоринхусной» [6, 7]. В отложениях эта энтомофауна представлена преимущественно жесткокрылыми, или жуками. Их определение показало, что большинство фрагментов относится к существующим ныне видам (определено более 330 видов из 20 семейств), некоторые представители показаны на рис.5. Наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства жуков-слоников (Curculionidae) и жужелиц (Carabidae), они преобладают во всех изученных местонахождениях, а всего в «отиоринхусных» фаунах каждое семейство представлено более чем 100 видами. В большинстве местонахождений присутствуют также навозники (Scarabaeidae: Aphodiinae), листоеды (Chrysomelidae), смяеды (Brentidae: Apioninae), мертвоеды (Silphidae), пилюльщики (Byrrhidae). Экологический состав довольно разнообразен: характерно преобладание степных и наличие тундровых видов, почти всегда хорошо представлен околводный комплекс, в том числе виды — обитатели берегов соленых озер. Лесные, луговые и водные жуки присутствуют только в некоторых местонахождениях. Хищные и растительноядные жуки представлены примерно в равных соотношениях, среди последних часто встречаются виды — монофаги травянистых растений различных семейств, что косвенно свидетельствует о высоком разнообразии травяного яруса. В некоторых местонахождениях умеренно многочисленны и разнообразны сапрофаги и детритофаги, питающиеся остатками растений

и животных, а также экскрементами последних. Современное распространение видов из «отиоринхусных» энтомокомплексов значительно отличается от позднплейстоценового. Большинство видов отсутствует в современной фауне региона.



Рис.7. Скосарь *Otiorhynchus bardus* — характерный обитатель позднего плейстоцена юга Западно-Сибирской равнины. Современный экземпляр из Восточного Казахстана и ископаемые надкрылья из местонахождения Кизиха-1.

Часть из них распространены на Западно-Сибирской равнине значительно севернее местонахождений и свойственны зонам тундры и тайги. Другие, наоборот, распространены в южных регионах — в зоне степей или полупустынь. Третья группа распространена в восточных регионах, в том числе в степных котловинах гор Южной Сибири.

Помимо сходства, выявлены и некоторые различия энтомокомплексов, в зависимости от географического положения местонахождения, а также возраста и условий формирования отложений. Так, например, наблюдается постепенное выклинивание холодолюбивых видов в южном направлении: в Дубровино (Новосибирская область) (55.5°с.ш.), как и в более северных местонахождениях, достаточно многочисленны тундровые виды: жужелицы *Diacheila polita*, *Bembidion* cf. *fellmanni*, *Pterostichus* (*Cryobius*) spp., долгоносик *Lepyrus nordenskioldi* и др. [8]. В более южных местонахождениях Калистратиха и Кизиха-2 (Алтайский край) (53–51.5°с.ш.) из северных видов отмечены только жужелица *Nebria* cf. *nivalis*, долгоносик *Otiorhynchus politus* и некоторые другие, характерные для таежной (но не тундровой) зоны [9]. Представленность гумидных лесных и луговых видов, в целом чуждых тундро-степям, несколько возрастает по мере приближения к горным территориям [6]. Неожиданно высокое их участие в энтомокомплексах отложений на р.Сузун, имеющих различный возраст, позволило сделать вывод о существовании здесь небольшого рефугиума лесной фауны [10]. Интересно, что в местонахождении Сузун относительно многочисленны и разнообразны навозники рода *Aphodius*, развивающиеся в экскрементах млекопитающих, особенно копытных. Это косвенно свидетельствует о благоприятных условиях для этих животных.

**Временные (хронологические) и пространственные границы.** Ввиду значительной неполноты летописи по четвертичным насекомым, территории и время существования тех или иных фаунистических комплексов выявлены не полностью. Это относится и к «отиоринхусным» фаунам. Известные энтомокомплексы этого типа датируются 36.5–16 тыс. лет назад и относятся к холодному времени, а именно окончанию умеренно теплого интерстадиала МИС-3, когда ледник на севере Европы уже начал расти, и времени максимума последнего оледенения МИС-2. Более молодые энтомокомплексы юго-востока Западно-Сибирской равнины времени дегляциации (таяния ледника) (12.6–14 тыс. лет назад) уже имеют мало общего с ушедшей «отиоринхусной» фауной [11].

Пространственно «отиоринхусные» фауны занимают территорию южной части Западно-Сибирской равнины и Предуралья: 51–58°с.ш., 56–85°в.д. [7, 12]. Северная граница определена наиболее точно, поскольку позднеплейстоценовые энтомокомплексы севернее 60°с.ш. относятся к арктическому типу и принципиально отличаются от «отиоринхусных» [6, 7, 13]. А вот западная и особенно восточная и южная границы отражают лишь известные сведения ввиду отсутствия данных по позднеплейстоценовым насекомым сопредельных регионов.

**Реконструкция условий.** Исходя из экологических предпочтений видов «отиоринхусных» фаун можно реконструировать несколько типов биотопов: степные, тундровые, лесные (преимущественно еловые и березовые), луговые, околородные и засоленные. Их сочетание возможно только в условиях сухого и холодного резко континентального климата. Преобладали, вероятно, степные ландшафты с разнообразной травянистой растительностью. Тундровые или тундро-подобные сообщества формировались в понижениях рельефа при условии существования вечной мерзлоты. Леса не образовывали природной зоны, имели очень ограниченное распространение и, вероятно, были приурочены к поймам рек. Интразональная луговая растительность также формировалась в речных и озерных долинах. Сухой климат способствовал засолению бессточных озер.

Подобные тундро-степные ландшафты, которые в научной литературе также называются перигляциальными, холодными, криоаридными или криофитными степями, вероятно, в ледниковые эпохи были широко распространены на внутриконтинентальных территориях. Но что собой представляли тундро-степи, как в них могли обитать виды, имеющие совершенно разные экологические предпочтения, и насколько они отличались от современных ландшафтов — главные загадки плейстоцена.

Наибольшее затруднение в интерпретации результатов вызывают температурные требования ряда жуков. Одни (жужелицы *Diacheila polita*, подвид *Cryobius* и др.) развиваются в экстремально холодных биотопах, другие (жуки-мертвоеды *Aclypea bicarinata* и *A.sericea*, жуки-слоники рода *Stephanocleonus* и др.) — в теплых, хорошо прогреваемых. Эти жуки не способны к дальним перелетам (большинство вообще не летает, так как имеет редуцированные крылья), поэтому теплые и холодные биотопы должны были располагаться по соседству. Контрастность микроклиматических условий напрямую связана с континентально-

стью климата. Чем выше континентальность, тем больше разницы температур: лета и зимы, дня и ночи, воздуха и верхних слоев почвы (на открытых участках).

**Современные аналоги.** В наше время наибольшей континентальностью климата отличается Северо-Восточная Сибирь, в особенности северо-восток Якутии, где находятся полюса холода Оймякон и Верхоянск. Высока континентальность также в горах Южной Сибири, особенно в межгорных котловинах, в которых барьерный эффект влияния горных хребтов на воздушный перенос значительно усилен котловинным эффектом. Именно в этих регионах сохранились реликтовые тундро-степные сообщества — остатки ледниковых эпох. Сохранилась ли там плейстоценовая «отиоринхусная» фауна Западно-Сибирской равнины?

Сравнение «отиоринхусных» энтомокомплексов с современными фаунами регионов с экстраконтинентальным климатом показало их слабое сходство с фауной Северо-Восточной Сибири и довольно высокое — с горами Южной Сибири, причем около 15 видов из отложений в настоящее время являются эндемиками межгорных котловин Южной Сибири. В особенности выделяется Юго-Восточный Алтай. В этом небольшом регионе обитает 50–60% видов из позднеплейстоценовых энтомокомплексов. Степные и тундровые виды насекомых здесь обитают совместно, в особенности на высотах 2200–2400 м, где степной пояс гор постепенно сменяется тундровым, а лесных видов совсем немного, поскольку лиственные леса занимают очень ограниченные территории и не образуют сплошного пояса [14]. Можно также отметить значительное разнообразие видов рода *Otiorhynchus*, которые весьма многочисленны в некоторых биотопах. Высокое сходство современной флоры, а также фауны млекопитающих именно этого региона с плейстоценовой тундро-степью отмечали и другие исследователи [15]. Таким образом, современные долгоносики Юго-Восточного Алтая — наиболее близкий аналог плейстоценовых «отиоринхусных» фаун Западной Сибири. Но вот насколько близким? И почему оставшиеся 40–50% видов жесткокрылых отсутствуют в этом регионе? Неподходящие современные условия или исторические причины не позволили им освоить этот регион?

Однозначных ответов на эти вопросы нет, но помимо черт сходства, фауна Юго-Восточного Алтая обладает и рядом отличий. Так, набор видов рода *Otiorhynchus*, в том числе и самые характерные для плейстоцена Западно-Сибирской рав-

нины *O. bardus* и *O. af. ursus*, на Юго-Восточном Алтае отсутствуют. Напротив, семейство жуков-чернотелок, представленное в котловинах Южной Сибири большим числом видов и преобладающее по численности среди всех напочвенных жуков в значительной части степных биотопов [16], в «отиоринхусных» энтомокомплексах большинства местонахождений отсутствует или представлено одним видом — *Centorus rufipes*, приуроченным к берегам соленых озер.

Но наиболее принципиальное отличие, на наш взгляд, заключается в распределении некоторых видов из «отиоринхусных» фаун на территории Юго-Восточного Алтая. Некоторые, наиболее теплолюбивые виды (*Aclypea sericea*), здесь обитают только на самом днище Чуйской котловины — на высоте около 1800 м. Другие, наиболее криофильные виды (*Diacheila polita*, *Pterostichus brevicornis*), напротив, встречаются только на плато Укок или в поясе горных тундр с абсолютными высотами 2400 м над ур. м. и выше [12]. Выходит, что даже на Юго-Восточном Алтае — горном регионе с экстраконтинентальным климатом, где мозаичность ландшафтов обусловлена множеством факторов, включая макрорельеф, не все крио- и термофильные виды могут встречаться совместно. В позднем плейстоцене юга Западной Сибири эти виды обитали совместно на равнинной территории, и контрастность температур в местообитаниях здесь осуществлялась только при участии мезо- и микрорельефа. Из этого сделан вывод, что континентальность климата во время существования «отиоринхусных» фаун на Западно-Сибирской равнине была значительно выше, чем сейчас реализуется в регионах, наиболее близких по климатическим условиям.

## Голоцен

Голоценовые энтомокомплексы юга Западно-Сибирской равнины изучены значительно хуже позднеплейстоценовых. Пока известно лишь три местонахождения на самом юге изучаемого региона (рис. 6), все они относятся к концу голоцена. Представленные в этих отложениях остатки насекомых в целом имеют лучшую сохранность, чем плейстоценовые (хотя исключения нередки). В некоторых случаях особи даже не распались на отдельные фрагменты (рис. 6, а). В изученных местонахождениях преобладали жуки, но перепончатокрылые и клопы были представлены лучше, чем в большинстве плейстоценовых энтомокомплексов.

Энтомокомплексы вблизи д. Захарово на р. Алей представлены видами, обитающими на юге Запад-

ной Сибири и сегодня. Преимущественно это виды, обычные для региона, но также есть и несколько редких видов (*Olisthopus sturmii*, *Omaloplia spiraeae*, *Aphodius frater*). Их присутствие в отложениях может означать существование благоприятных условий для этих видов в прошлом, но может быть связано с их преимущественным попаданием в захоронение, обусловленным местообитаниями или особенностями биологии. Интересное, хотя и предсказуемое отличие от современной энтомофауны Алтайского края — отсутствие в энтомокомплексе рудеральных видов, свойственных нарушенным местообитаниям, преобладающим сейчас в регионе. Таким образом, в отложениях выявляется энтомофауна, существовавшая до начала активной деятельности человека.

Сравнение голоценовых энтомокомплексов с позднелайстоценовыми «отиоринхусными» фаунами юга Западной Сибири показало, что большая часть видов никогда не отмечалась в энтомокомплексах плейстоцена. Отмечено лишь несколько общих видов: пилульщик *Porcinolus murinus* (Byrrhidae), листоед *Pachnephorus tessellatus* (Chrysomelidae), слоник *Otiorhynchus unctuosus* (Curculionidae) и жулицица *Olisthopus sturmii* (Carabidae). Такая резкая смена видового состава насекомых в отложениях отражает принципиальные отличия климатических и, как следствие, биотопических условий конца плейстоцена и голоцена на юге Западно-Сибирской равнины.

\* \* \*

Таким образом, в четвертичных отложениях юга Западной Сибири найдены десятки местонахождений насекомых. Остатки насекомых, преимущественно жесткокрылых, сохранились здесь в слоях синих глин различного возраста. В равнинной части региона в конце плейстоцена обитала своеобразная «отиоринхусная» фауна насекомых, которая резко отличается от современной фауны Западно-Сибирской равнины. Наиболее близкий современный аналог «отиоринхусных» энтомокомплексов — фауна Юго-Восточного Алтая, которая, однако, проявляет с ними как черты сходства, так и отличия. По сочетанию видов «отиоринхусной» фауны реконструируются преобладающие открытые тундро-степные ландшафты, а леса занимали лишь ограниченные территории. Климат в это время был холодным и сухим, экстраконтинентальным. Пришедшее в голоцене потепление привело к уменьшению континентальности и резкой смене видового состава насекомых. Голоценовые энтомокомплексы очень близки к современным, за исключением рудеральных видов, появление которых связано с хозяйственной деятельностью человека.

Насколько быстро произошел в регионе переход от плейстоценовых «отиоринхусных» энтомофаун к почти современным голоценовым? Что в это время было в горных регионах? Какие насекомые обитали в более ранних периодах? Исследования четвертичных насекомых продолжаются. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №16-04-01049 и 19-04-00963), а также программы фундаментальных научных исследований (проект № FWSG-2021-0004).

## Литература / Reference

1. Киселев С.В. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М, 1981. [Kiselev S.V. Late Cenozoic Coleoptera of North-East Siberia. Moscow, 1981. (In Russ.)]
2. Kuzmina S.A. Quaternary Insects and Environment of Northeastern Asia. Paleontol. J. 2015; 49 (7): 679–867. DOI:10.1134/S0031030115070011.
3. Киселев С.В. Позднеплейстоценовые жесткокрылые Зауралья. Палеонтологический журнал. 1973; 4: 70–73. [Kiselev S.V. Late Pleistocene Coleoptera of the Trans-Urals. Paleontol. J. 1973; 4: 70–73. (In Russ.)]
4. Киселев С.В. Плейстоценовые и голоценовые жесткокрылые Западной Сибири). Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988; 97–118. [Kiselev S.V. Pleistocene and Holocene beetles from West Siberia. Sovremennoe sostojanie i istorija zhivotnogo mira Zapadno-Sibirskoi nizmennosti. Sverdlovsk, 1988; 97–118. (In Russ.)]
5. Coore G.R. A late Pleistocene insect fauna from Chelford, Cheshire. Proc. Roy. Soc. Lond. 1959; 151(942): 70–86. Available at: [www.jstor.org/stable/83127](http://www.jstor.org/stable/83127).
6. Gurina A.A., Dudko R.Yu., Prosvirov A.S. et al. Coleoptera assemblages from the Quaternary deposits of Kizikha river, the southernmost late Pleistocene insects of the West Siberian Plain. Invertebrate Zoology. 2019; 16(2): 165–182. DOI:10.15298/invertzool.16.2.05.
7. Zinoviyev E.V. Sub-fossil beetle assemblages associated with the “mammoth fauna” in the Late Pleistocene localities of the Ural Mountains and West Siberia. ZooKeys. 2011; 100: 149–169. DOI:10.3897/zookeys.100.1524.
8. Gurina A.A., Dudko R.Yu., Tshernyshev S.E. et al. Late Pleistocene insects from the Dubrovino site at Ob River (West Siberia, Russia) and their paleoenvironmental significance. Palaeontologia Electronica. 2019; 22.1.3A: 1–18. DOI:10.26879/914.
9. Gurina A.A., Dudko R.Yu., Zinoviyev E.V. et al. Late Pleistocene taphocoenosis of insects and small mammals from the upper reaches of the Ob River. Paleontol. J. 2018; 52(13): 1610–1622. DOI:10.1134/S003103011813004X.

10. Гурина А.А., Дудко Р.Ю., Легалов А.А., Зиновьев Е.В. Позднеплейстоценовый рефугиум лесных жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в новосибирском Приобье. Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Материалы науч. онлайн-сессии, 19–22 апреля 2021 г. Новосибирск, 2021; 252–254. [Gurina A.A., Dudko R.Yu., Legalov A.A., Zinovyev E.V. Late Pleistocene refugium of forest beetles (Coleoptera) in the Ob River Region of Novosibirskaya oblast. Proceedings of the Online Scientific Session “Paleontology, stratigraphy and paleogeography of the Mesozoic and Cenozoic in boreal regions proceedings of the online scientific session dedicated to the 110th anniversary of the birth of corresponding member of the USSR Academy of Sciences Vladimir Nikolaevich Saks”. Novosibirsk, April 19–22, 2021. Novosibirsk, 2021; 252–254. (In Russ.)]
11. Гурина А.А., Дудко Р.Ю., Легалов А.А., Зиновьев Е.В. Динамика энтомокомплексов юго-востока Западно-Сибирской равнины как отражение климатических изменений на рубеже поздний неоплейстоцен – голоцен. Материалы V Всероссийской научной конференции с международным участием «Динамика экосистем в голоцене» (к 100-летию Л.Г. Динесмана). М., 2019; 81–83. [Gurina A.A., Dudko R.Yu., Legalov A.A., Zinovyev E.V. Dynamics of entomocomplexes of the southeast of the West Siberian Plain as a reflection of climatic changes at the Late Neopleistocene – Holocene boundary. Dynamics of Ecosystems in the Holocene (on the 100th anniversary of L.G. Dinesman): Materials of V All-Russian Conference with International Participation, Moscow, November 11–15, 2019. Moscow: 2019; 81–83. (In Russ.)]
12. Dudko R.Yu., Danukalova G.A., Gurina A.A. et al. Insects and molluscs of the Late Pleistocene at the Gornovo site (Southern Ural foreland, Russia): New data on palaeoenvironment reconstructions. Quaternary International. 2021; 1–24. DOI:10.1016/j.quaint.2021.10.003.
13. Зиновьев Е.В. Региональные особенности комплексов жуков севера Европы и Сибири в период окончания позднего плейстоцена (34–24 тыс. лет назад). XV съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. Новосибирск, 2017; 203–204. [Zinovyev E.V. Regional Peculiarities of Beetle Assemblages in Northern Europe and Siberia at the End of the Late Pleistocene. XV Congress of the Russian Entomological Society. Novosibirsk, 2017; 203–204. (In Russ.)]
14. Дудко Р.Ю., Маталин А.В., Федоренко Д.Н. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Юго-Восточного Алтая. Зоологический журнал. 2010; 89(11): 1312–1330. [Dudko R.Yu., Matalin A.V., Fedorenko D.N. The ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of Southeastern Altai. Zoologicheskyy Zhurnal. 2010; 89(11): 1312–1330. (In Russ.)]
15. Chytrý M., Horsák M., Danihelka J. et al. A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia. Boreas. 2019; 48: 36–56. DOI:10.1111/bor.12338.
16. Мордкович В.Г. Население жужелиц и чернотелок (Coleoptera, Carabidae, Tenebrionidae) Курайской и Чуйской котловин Юго-Восточного Алтая как показатель особенностей местных почв. Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск, 1968; 178–208. [Mordkovich V.G. The population of ground beetles and dark beetles (Coleoptera, Carabidae, Tenebrionidae) in the Kurai and Chuya basins of the Southeastern Altai as an indicator of the characteristics of local soils. Animal population of soils in treeless biogeocenoses of the Altai-Sayan mountain system. Novosibirsk, 1968; 178–208. (In Russ.)]

## Quaternary Palaeoentomology: 10 Years in the South of Western Siberia

A.A.Gurina<sup>1</sup>, R.Yu.Dudko<sup>1</sup>, E.V.Zinovyev<sup>2</sup>, A.A.Legalov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS (Novosibirsk, Russia)

<sup>2</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS (Yekaterinburg, Russia)

Insects are good indicators of the landscape and climatic conditions of both modern and past eras due to their high abundance and species diversity, as well as their sensitivity to environmental changes. Quaternary insects are relatively well studied in the northern regions, while in the south part of Western Siberia they have been studied only since 2012. Material from more than two dozen localities of Quaternary insects found in this region provides us opportunity to distinguish several types of entomofauna. The “otiorhynchus” fauna which inhabited tundra-steppes in the southern part of the West Siberian Plain during the maximum of the last glaciation is especially conspicuous. The unique combination of species testifies to the extreme contrast of microclimatic conditions of the Late Pleistocene, even in comparison with modern analogues from extracontinental regions. The warming of the Holocene resulted in a decrease in continentality and a distinct change in the species composition of insects. Holocene entomocomplexes are very close to modern ones, with the exception of species associated with human economic activity.

**Keywords:** fossil biodiversity, insects, Pleistocene, Holocene, Western Siberia.