

На правах рукописи

ГУРИНА
Анна Александровна

ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ ЮГО-ВОСТОКА
ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

03.02.05 – энтомология

АВТОРАФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2019

Работа выполнена в лаборатории филогении и фауногенеза
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: **Легалов Андрей Александрович**
доктор биологических наук

Официальные оппоненты: **Дедюхин Сергей Викторович**
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Удмуртский государственный университет», Институт естественных наук, доцент кафедры ботаники, зоологии и биоэкологии

Лузянин Сергей Леонидович
кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Кемеровский государственный университет», Институт биологии, экологии и природных ресурсов, доцент кафедры «Экология и природопользование»

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

Защита состоится 23 апреля 2019 года в 10:00 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе 11.

Факс+7(383)217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН и на сайте eco.nsc.ru
Автореферат разослан « » 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Четвертичный период – самый молодой этап в геологической истории Земли. От третичного периода он отделен на основании двух важных факторов: появление человека и его культуры и резкое изменение климата, приведшее к образованию и широкому распространению ледниковых покровов в Северном полушарии (Чистяков и др., 2000). Процесс глобального изменения климата продолжается и в настоящее время. В связи с этим изучение климатических особенностей прошлого играет важную роль в прогнозировании возможных будущих изменений. Среди всех живых организмов, населяющих нашу планету, насекомым принадлежит одно из первых мест, как по числу видов, так и по численности (Тарасов, 1996). Насекомые являются неотъемлемой частью биогеоценоза и занимают особое место среди палеонтологических материалов, используемых для реконструкции палеообстановки. На протяжении тысячелетий, в связи с изменениями факторов окружающей среды, насекомые покидали одни территории и осваивали другие. Сопоставление их современного распространения с местами ископаемых находок позволяет судить о произошедших изменениях климатических условий.

Для фрагментов насекомых, найденных в четвертичных отложениях, характерна малая вероятность переотложения, поэтому все найденные в захоронении фрагменты соответствуют возрасту формирования отложения (Киселев, 1981; Назаров, 1984). Подавляющее большинство плейстоценовых видов сохранилось в современной фауне (Назаров, 1984). Наиболее хорошая сохранность прослеживается у представителей отряда жесткокрылых (Coleoptera) (Киселев, 1981), что позволяет определить многие остатки до вида. Анализ экологии и местообитаний видов, обнаруженных в позднем плейстоцене, дает исключительно ценную информацию для реконструкции ландшафтных и климатических изменений в течение времени.

Ранее исследования четвертичных энтомокомплексов России были сосредоточены на территории северо-восточных регионов страны и таёжной зоны Западной Сибири, что обусловлено обилием и хорошей сохранностью фрагментов на данной территории (Кузьмина, 2017). Южная часть Западной Сибири является областью широкого распространения четвертичных отложений различных литогенетических типов (Жданова, 2009). На этой территории проводились исследования видового состава позднплейстоценовых моллюсков, млекопитающих и растений, а насекомые оставались практически не изученными.

Степень разработанности. В настоящее время в литературе имеются многочисленные работы, посвященные находкам позднечетвертичных отложений насекомых на территории Северной Америки, Европы, севера и северо-востока Сибири (Сооре, 1959; Elias et al., 1996; Кузьмина, 2001; Зиновьев, 2003). Для территории юго-востока Западно-Сибирской равнины данные по четвертичным палеознтомофаунам отсутствуют.

Цель исследования – выявить и охарактеризовать комплексы жесткокрылых насекомых из позднечетвертичных отложений юго-востока Западно-Сибирской равнины.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1. Показать, что насекомые присутствуют в четвертичных отложениях юго-востока Западно-Сибирской равнины.
2. Охарактеризовать таксономический состав жесткокрылых из палеознтомокомплексов исследуемого региона и установить их биотопическую приуроченность.
3. Провести анализ современных ареалов видов из тафоценозов.
4. Выявить регионы, современная фауна которых, сходна с четвертичными энтомокомплексами исследуемого региона.
5. Провести сравнение позднеплейстоценовых энтомокомплексов Западно-Сибирской равнины в широтном градиенте.
6. По энтомологическим данным провести реконструкцию природных условий исследуемой территории. Сопоставить полученные результаты с реконструкциями, основанными на других группах живых организмов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В позднем плейстоцене юго-востока Западно-Сибирской равнины выявлена фауна жесткокрылых, не имеющая современных аналогов. Для нее характерно сочетание степного комплекса видов с присутствием тундровых элементов, а также доминирование видов рода *Otiorynchus*, в особенности *O. altaicus* и *O. ursus*.
2. Большая часть видов из позднеплейстоценовых местонахождений отсутствует в современной фауне региона. К настоящему времени их ареалы сместились в северном, южном или восточном направлениях.

Научная новизна. Впервые выявлены насекомые в четвертичных отложениях юга Западно-Сибирской равнины.

Впервые из позднечетвертичных отложений Западной Сибири приводится 73 вида жесткокрылых насекомых.

Охарактеризованы комплексы жесткокрылых позднего плейстоцена и голоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины.

Впервые по палеоэнтомологическим данным на территории юга Западной Сибири прослежено последовательное изменение климата от конца каргинского межстадиала (МИС-3) до современности.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты работы позволяют показать трансформацию энтомофауны юго-востока Западно-Сибирской равнины в конце плейстоцена – голоцене, выявить ее специфику и установить связи современной и ископаемой фауны. Полученные данные могут быть использованы для палеогеографических и палеоэкологических реконструкций природной обстановки исследуемого региона в позднем плейстоцене и голоцене, а также для детализации и уточнения региональных биостратиграфических схем.

Степень достоверности результатов. Собран репрезентативный материал с использованием стандартных методик палеонтологических исследований. Для определения материалов использовались коллекции насекомых Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск), Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург) и Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург). Правильность определений подтверждена квалифицированными специалистами по различным группам жесткокрылых. Представленные реконструкции не противоречат имеющимся фактам и являются наиболее вероятными.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на лабораторных и межлабораторных семинарах ИСиЭЖ СО РАН, на XII (XLIV) Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Образование, наука, инновации: вклад молодых исследователей» (Кемерово, 2017) и XV съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 2017).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 6 из списка ВАК, включая 3 из Web of Science Core Collection.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, изложена на 129 страницах, включает 3 приложения, 18 рисунков и 24 таблицы. В списке литературы 144 источника, из них 31 на иностранных языках.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в составлении плана исследований и сборе полевого материала. Камеральная обработка большей части материала проведена лично автором. Анализ и обобщение материала осуществлялись автором при

консультациях с научным руководителем и ведущими специалистами по четвертичной энтомологии.

Благодарности. Автор благодарит научного руководителя А.А. Легалова за постоянную помощь, советы, поддержку на протяжении всех этапов работы и за определение материала. Автор выражает искреннюю благодарность Р.Ю. Дудко за неоценимую помощь, обучение и поддержку в период написания диссертации, как во время полевых выездов, так и во время технической обработки материала, а также за определение материала. Автор глубоко признателен С.Э. Чернышёву за помощь в понимании теоретических аспектов и определение материалов. Автор благодарен Е.В. Зиновьеву за содержательное обсуждение работы и критические замечания. Автор глубоко признателен В.К. Зинченко, Ю.Е. Михайлову и А.А. Прокину за определение материалов.

Отдельная благодарность моим родным: И.Н. Виноградовой, А.А. и Н.О. Гуриным и Т.А. Пластун за безграничное терпение и веру в достижение результата. И глубокая признательность близким мне людям за вовремя оказанную поддержку в период написания диссертации.

Исследования выполнены при частичной финансовой поддержке РФФИ: гранты № 16-04-01049-а и № 19-04-00963-а.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ НАСЕКОМЫХ РОССИИ

На основе анализа литературных данных приводятся сведения о степени изученности четвертичных насекомых в России.

Показано, что основная масса работ в этой области проводилась на территории Северо-Восточной Сибири и Севера Дальнего Востока, севере Западной Сибири и Урале, а также на юго-востоке европейской части России и сопредельных странах (Белоруссия, Казахстан). На территории юга Западной Сибири изучение четвертичных энтомофаун, до последнего времени, не проводилось.

Глава 2. РЕГИОН, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Регион исследований

На основании литературных источников даётся краткая характеристика растительности и климата природных зон юго-востока Западно-Сибирской равнины.

2.2. Методы отбора и обработки проб из отложений

Извлечение остатков насекомых из отложений производилось с использованием методики, описанной Купом (Coore, 1959), в последующем неоднократно дополняемой рядом исследователей (Coore, 1959, 1968, 1969, 1970; Shotton, Osborne, 1965; Coore, Osborne, 1968; Matthews, 1968; Медведев. 1968; Morgan, 1969, 1988; Ashwonh, Brophy, 1972, Назаров, 1984, Киселев, 1987, Гурина и др., 2016). Первоначальная сортировка фрагментов по семействам и частичное определение проводились автором. Определение видов производилось специалистами по группам: Brentidae, Curculionidae, Tenebrionidae – А.А. Легалов; Carabidae – Р.Ю. Дудко, Е.В. Зиновьев; Silphidae – В.К. Зинченко, А.А. Легалов; Hydrophilidae – А.А. Прокин, В.К. Зинченко; Heteroceridae, Helophoridae, Gyridae – А.А. Прокин; Scarabaeidae – В.К. Зинченко; Malachiidae, Vyrthidae – С.Э. Чернышёв; Chrysomelidae – Ю.Е. Михайлов; прочие Coleoptera – А.А. Легалов, Р.Ю. Дудко, С.Э. Чернышёв, Е.В. Зиновьев.

Возраст отложений определялся радиоуглеродным методом по содержанию ^{14}C в растительных остатках (Кулькова, 2011). Для семи проб определение возраста производилось М.А. Кульковой в РГПУ им. А. Герцена, Санкт-Петербург. Для пробы Буньково определение возраста проводилось в ЦКП «Геохронологии Кайнозой», Новосибирск. В работе приводятся некалиброванные радиоуглеродные даты, поскольку в большинстве публикаций по региону исследования калибровка не проводилась.

2.3. Использованные материалы

С целью поиска местонахождений позднечетвертичной энтомофауны на юго-востоке Западно-Сибирской равнины сотрудниками Института систематики и экологии животных СО РАН и Института экологии растений и животных УрО РАН (Е.В. Зиновьев, А.А. Легалов, Р.Ю. Дудко, Е.Р. Дудко, А.А. Гурина и К.А. Цепелев) с 2012 по 2014 гг. были исследованы речные обрывы по берегам рек: Обь, Алей, Устьянка, Кизиха, Чик. В результате найдены восемь местонахождений. Дубровино (19444±150 лет назад), Буньково (11550 ± 125 лет назад), Калистратиха (24438±350 лет назад), Кизиха-1 (13455±150 лет назад), Кизиха-2 (26094±400 лет назад), Устьянка-1(10150±200лет назад; 10806±100 лет назад), Устьянка-2 (не датировано), Захарово-1 (153±25 лет назад), Захарово-2 (танатоценоз, с предположительным возрастом 20-30 лет). Точки взятия проб отражены на карте (Рисунок 1).

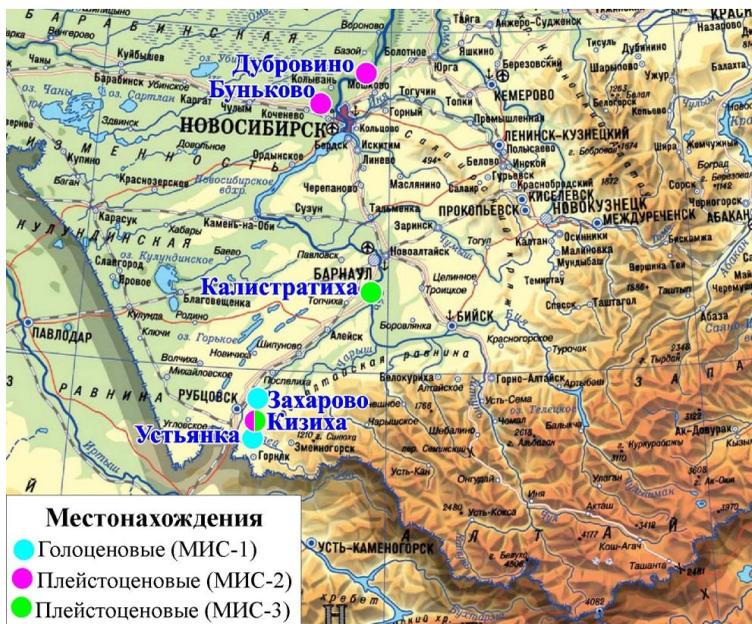


Рис. 1. Карта местонахождений.

Глава 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖЕСТКОКРЫЛЫХ ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Из всех проб, взятых на исследуемой территории, получено 4856 фрагментов ископаемых насекомых четырех отрядов (Coleoptera, Hymenoptera, Heteroptera и Diptera) разной степени сохранности. 94% остатков принадлежит жесткокрылым, а 6% разделили между собой представители перепончатокрылых (Pamphiliidae, Formicidae, Sphecidae), Heteroptera и Diptera. Наиболее богатый материал получен из захоронений Калистратиха (491 фрагмент), Дубровино (1459 фрагментов), Буньково (1278 фрагментов) и Устьянка-1 (595 фрагментов). Комплекс жесткокрылых представлен 184 видами из 14 семейств. В местонахождениях преобладают представители двух семейств: долгоносиков (особенно в плейстоценовых энтомокомплексах) и жуелиц (особенно в голоценовом энтомокомплексе) (Рисунок 2). Минимальное число особей для этих семейств составляет: Curculionidae – 778 экз. (41% от общего числа особей), Carabidae – 343 экз. (18% от общего числа

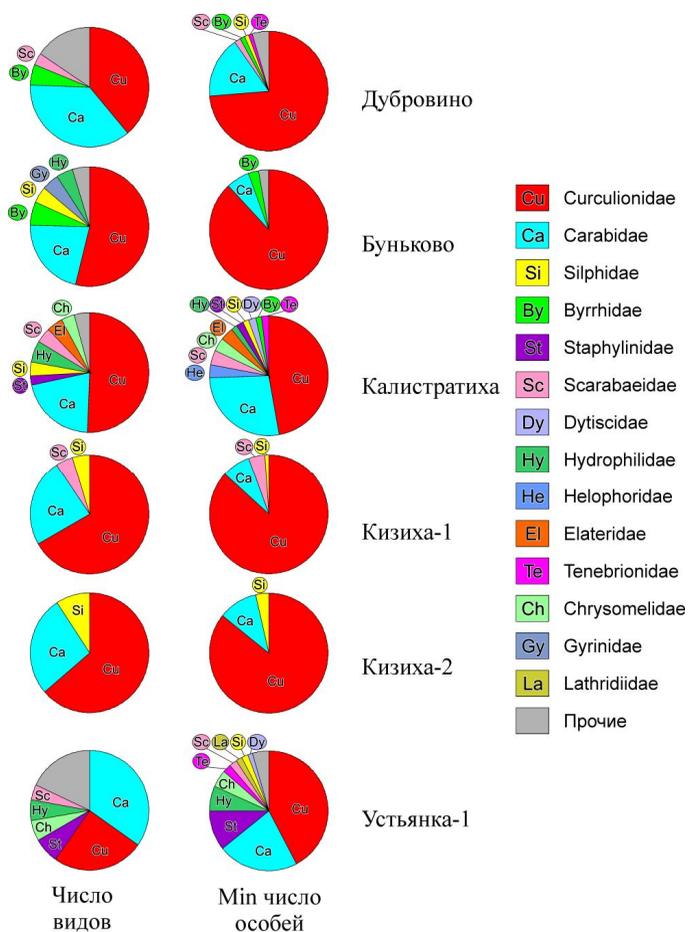


Рис. 2. Соотношение семейств жесткокрылых в четвертичных отложениях юго-востока Западной Сибири.

особей), оставшийся 41% приходится на представителей 12 семейств (Scarabaeidae, Silphidae, Tenebrionidae, Coccinellidae, Hydrophilidae, Helophoridae, Chrysomelidae, Gyrinidae, Byrrhidae, Melyridae, Histeridae, Eucinetidae). 73 вида жесткокрылых ранее не приводились для позднечетвертичных отложений. По числу видов в отложениях преобладают представители трех родов долгоносиков *Otiorhynchus* (13 видов), *Stephanocleonus* (11 видов), *Phyllobius* (7 видов) и двух родов жулиц *Bembidion* (16 видов) и *Pterostichus* (7 видов). Наиболее многочисленными в отложениях являются два близких вида долгоносиков

рода *Otiorhynchus*: *O. altaicus* и *O. ursus*, составляющие до 89% фрагментов в пробах. Тот факт, что род *Otiorhynchus* широко представлен в отложениях как по числу видов, так и по количеству фрагментов, указывает на существование на территории юга Западно-Сибирской равнины «отиоринхусной» фауны, впервые описанной Е.В. Зиновьевым (Zinoviev, 2011) для плейстоцена Среднего Зауралья и Прииртышья.

По типу питания большая часть палеознтомофауны (52%) относится к растительноядным жукам, в том числе 5 видов (3%) бриофагов. Хищники представлены 51 видом (33%). Комплекс копро-, некро-, детритофагов составил 6%.

Представленные палеознтомокомплексы охватывают временной интервал с конца каргинского межстадиала до позднего голоцена, что соответствует 1, 2 и 3 морским изотопным стадиям (МИС). Позднеплейстоценовые энтомокомплексы характеризуются присутствием холодолюбивых видов, не характерных для изучаемой территории с начала голоцена до настоящего времени. Из наиболее древнего периода (МИС-3) репрезентативная выборка имеется для тафоценоза Калистратиха (24438±350 лет назад). В палеознтомофауне Калистратихи преобладают степные виды, при этом отмечены также виды лугового комплекса. Холодолюбивые виды, свойственные интразональным биотопам тундровой и таежной зон, представлены единично (*Nebria* cf. *nivalis*, *Notaris aethiops*). По этим данным реконструирован умеренно холодный и сухой климат и преобладание степных ландшафтов. Несмотря на сравнительно маленькую разницу в возрасте (5 тыс. лет), более молодой тафоценоз Дубровино (19444±150 лет назад) попадает в период сартанского похолодания. Здесь, по сравнению с тафоценозом Калистратиха, заметно увеличение доли холодолюбивых видов, свойственных тундровой зоне (*Lepyrus nordenskioldi*, *Pterostichus* (*Cryobius*) spp.), а также присутствие таежных видов. Присутствие видов *Hylobius piceus* и *Pissodes insignatus*, обитающих на лиственнице, указывает на присутствие участков лиственничных лесов или отдельных деревьев. Эти различия энтомокомплексов могут быть обусловлены двумя причинами – разницей в возрасте либо географическим расположением местонахождений. Сартанское похолодание гораздо меньше отразилось на местонахождении Кизиха-1 (13455±150 лет назад), что, скорее всего, объясняется его более южным распространением. В этом тафоценозе преобладают степные и луговые виды. Наиболее холодолюбивый вид – *Curtonotus torridus*. Ещё более молодое захоронение Буньково (11550 ± 125 лет назад), расположенное в Новосибирском Приобье, по видовому и экологическому составу жесткокрылых сходно с Дубровино. Здесь также реконструированы сухие холодные степи с присутствием луговой и древесной растительности в поймах. Голоценовые местонахождения

представляют совершенно иную картину. В тафоценозе Устьянка-1, датированном началом голоцена (10150 ± 200 и 10806 ± 100 лет назад), установлено отсутствие холодолюбивых форм. В тафоценозе преобладают жесткокрылые, связанные со степными биотопами, а также выявлен богатый комплекс галобионтов. Видов, приуроченных к древесной растительности, не отмечено. По этим данным реконструирован теплый и сухой климат. Тафоценозы Захарово-1 и Захарово-2 представляют обедненный вариант фауны, обитающей на исследуемой территории в настоящее время.

Попарное сравнение видового состава палеоэнтомокомплексов показывает в целом невысокие значения коэффициентов сходства. Поскольку число видов в различных тафоценозах сильно различается, более информативную картину показывает коэффициент Шимкевича-Симпсона (Рисунок 3). Из графа видно, что плейстоценовые энтомокомплексы относительно близки между собой, но сильно отличаются от голоценовых.

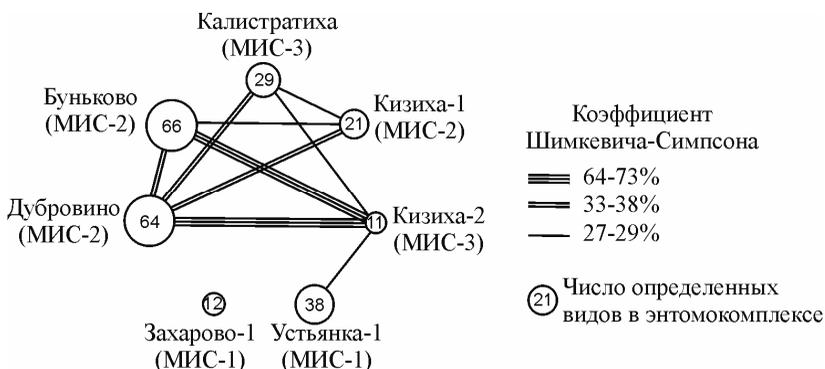


Рис. 3. Граф сходства палеоэнтомокомплексов по видовому составу.

Глава 4. СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ЭНТОМОФАУН

4.1. Современное распространение позднеплейстоценовых жесткокрылых

Сопоставление современной энтомофауны исследуемого региона с изученными палеоэнтомокомплексами показало, что только 36% найденных нами позднеплейстоценовых видов обитают сейчас в исследуемом регионе. Остальные 64% не представлены в современных энтомокомплексах региона. Это указывает на значительное изменение

ареалов насекомых с позднего плейстоцена до наших дней. Исходя из современных ареалов видов, найденных в отложениях, можно выделить три основных направления изменения ареалов: северное, южное и восточное.

Северную группу составляют виды, которые на Западно-Сибирской равнине обитают к северу от исследованных местонахождений. Ареалы этих видов, помимо северных территорий, могут включать также и горные регионы юга (Южный Урал, горы Южной Сибири и Дальнего Востока России, Северная Монголия). Виды этой группы приурочены к зонам тайги (12 видов) и тундры (13 видов). Вероятно, смещение ареалов обусловлено тем, что виды предпочитают более холодные условия обитания по сравнению с современными.

Южную группу составляют виды, имеющие различные ареалы, расположенные южнее исследованных локалитетов. 9 видов в настоящее время распространены в аридных ландшафтах Евразии довольно широко. Другие виды имеют более локальные ареалы: степи Центрального Казахстана и Западного Алтая (7 видов), горы Средней Азии и Южного Алтая (*Bembidion kokandicum*), предгорья западной части Алтае-Саянской горной системы (*Otiorhynchus wittmeri*), юго-восток Русской равнины, Центральный Казахстан и Юго-Восточный Алтай (*Aclypaea sericea*), Западный и Центральный Алтай (*Hemitrichapion alexandri*). Смещение ареалов в южном направлении, по-видимому, обусловлено не температурными показателями, а показателями влажности. Повышение влажности климата на территории Западно-Сибирской равнины в голоцене привело к смещению ареалов сухолюбивых видов в более засушливые регионы.

Третью группу образуют виды, распространенные восточнее исследуемого региона. Преимущественно, эту группу составляют виды, предпочитающие континентальный климат и обитающие в сухих и холодных ландшафтах. 25 видов в настоящее время более или менее широко распространены в центральной и восточной Палеарктике. Более интересно обнаружение в плейстоценовых энтомокомплексах Западно-Сибирской равнины 15 видов, имеющих в настоящее время локальные ареалы в межгорных котловинах Алтае-Саянской горной системы. По всей видимости, причиной локальности ареалов этих видов является их приуроченность к каким-либо условиям среды, реализуемых сейчас в межгорных котловинах. Таким образом, возможно предположить, что климатические условия межгорных котловин Алтае-Саянской горной системы наиболее близки к тем, что были в исследованных тафоценозах.

Смещение ареалов двух видов заметно отличается от общих трендов. *Cymindis arctica* в настоящее время обитает только на территории Северо-Восточной Якутии, а *Bembidion tibiale*, найденный в местонахождении

Калистратиха, в настоящее время обитает западнее исследуемого региона – в горах Европы, Турции и Кавказа.

49 видов, найденных в отложениях, в настоящее время находятся в оптимуме ареала, либо довольно обычны в определенной части исследуемого региона. Большинство это полизональные виды с транспалеарктическим распространением.

4.2. Современное распространение насекомых из голоценовых местонахождений

В отличие от плейстоценовых, большинство видов из голоценовых тафоценозов обитают в регионе и сейчас. Особенно это относится к позднеголоценовым энтомокомплексам Захарово-1 и Захарово-2. Однако в раннеголоценовом местонахождении Устьянка-1 все же заметно смещение ареалов 12 видов (32%) в южном направлении. Эти виды более или менее широко распространены в степной зоне Евразии, либо обитают в горах Средней Азии и Южного Алтая (*Lebia punctata*), Саура и Тарбагатая (*Cribramara cribrata*), Казахского мелкосопочника и Западного Алтая (*Otiorhynchus altaicus*, *O. ursus*). Факт смещения ареалов значительной части видов из рассматриваемого местонахождения говорит о вероятном отличии климатических условий раннего голоцена и современности. Смещение ареалов в южном направлении может свидетельствовать как о более теплом, так и о более сухом климате. Поскольку видов северной группы здесь практически не найдено, можно предположить, что климат был, по крайней мере, не холоднее современного, а скорее всего – и теплее, и суше.

4.3. Сравнение позднечетвертичных энтомокомплексов с современными региональными фаунами

Представленное выше распространение современных насекомых выявляет смещение ареалов позднеплейстоценовых насекомых в северном, восточном и южном направлениях, а раннеголоценовых насекомых – в южном. Для того чтобы найти регионы, современная энтомофауна которых сходна с позднечетвертичной энтомофауной юго-востока Западной Сибири, проводилось сравнение изученных палеоэнтомокомплексов с энтомофаунами различных районов центральной и восточной Палеарктики. В первую очередь, сравнение проводилось с фаунами разных природных зон Западно-Сибирской равнины (степной, лесостепной, юга таёжной и тундровой). Поскольку многие виды, найденные в тафоценозе, обитают в настоящее время восточнее исследуемой территории, то для сравнения с современными энтомофаунами восточной части России взяты фауны регионов Северо-

Восточной Сибири и Забайкалья. Учитывая, что наиболее массовые в отложениях виды обитают в настоящее время на территории Казахского мелкосопочника, этот регион также использован в сравнении. Многие виды, в том числе эндемичные, в настоящее время встречаются на Алтае, соответственно для сравнения были взяты фауны Северо-Восточного и Юго-Восточного Алтая. Сравнение современных фаун проводилось со всеми изученными палеоэнтомокомплексами, но наиболее репрезентативны четыре тафоценоза (3 плейстоценовых и 1 раннеголоценовый), откуда выявлены богатые видовые комплексы (Рисунок 4).

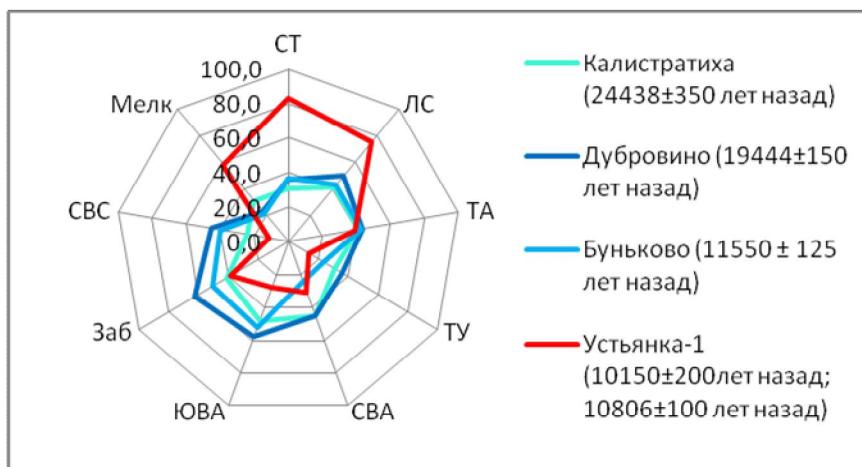


Рис. 4. Доля видов позднечетвертичных энтомокомплексов в современных региональных фаунах. СТ, ЛС, ТА, ТУ – степная, лесостепная, таежная и тундровая зоны Западно-Сибирской равнины соответственно, СВА – Северо-Восточный Алтай, ЮВА – Юго-Восточный Алтай, Заб – Забайкалье, СВС – Северо-Восток Сибири, Мелк – Казахский мелкосопочник.

Позднеплейстоценовые энтомокомплексы показывают невысокое или умеренно высокое сходство (22–62%) видового состава со всеми рассмотренными региональными фаунами. Это говорит о том, что энтомофауна позднего плейстоцена Западной Сибири представляла собой комплекс видов, не обитающих ныне на одной территории, что может быть обусловлено специфичностью климатических условий в конце плейстоцена. В то же время заметно довольно высокое сходство рассмотренных палеоэнтомокомплексов с фаунами Юго-Восточного Алтая (48–58%) и Забайкалья (41–62%). Этот факт, в сочетании с обсуждаемым ранее присутствием в тафоценозах эндемичных котловинных видов Алтае-

Саянской горной системы, подтверждает вывод об относительном сходстве климатических условий и ландшафтов межгорных котловин Алтае-Саянской горной системы и, в частности, Юго-Восточного Алтая с условиями юго-востока Западной Сибири позднего плейстоцена.

Энтомокомплекс раннеголоценового местонахождения Устьянка-1 имеет высокое сходство с современной энтомофаунами лесостепной и, особенно, степной зон Западно-Сибирской равнины (75 и 83% соответственно). Такое высокое значение индексов сходства показывает, что уже в самом начале голоцена в регионе сформировалась фауна, близкая к современной. При этом большинство видов из тафоценоза Устьянка-1 не отмечалась в позднеплейстоценовых местонахождениях региона, лишь 9 видов встречались хотя бы в одном из исследованных нами тафоценозов. Следует отметить, что четыре из этих видов (*Poecilus* cf. *ravus*, *Notaris aethiops*, *Otiorhynchus altaicus*, *O. ursus*) отсутствуют в современной фауне региона. Таким образом, энтомокомплекс Устьянка-1 включает преимущественно виды современной фауны степной зоны Западной Сибири с незначительным участием видов, характерных для конца позднего плейстоцена. Учитывая возраст этого местонахождения (10150 ± 200 , 10806 ± 100 лет назад) и, сравнивая его с позднеплейстоценовым местонахождением Буньково (11550 ± 125 лет назад), можно сделать вывод о быстрой и значительной смене энтомофауны в регионе.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

5.1. Положение исследованных палеоэнтомокомплексов в четвертичных энтомофаунах Западно-Сибирской равнины

Полученные нами данные по югу Западно-Сибирской равнины дополнили известные ранее сведения по позднечетвертичным энтомокомплексам севера и средней части Западно-Сибирской равнины. (Зиновьев и др., 2007; Zinovyev, 2011; Borodin et al., 2013; Зиновьев, 2016). Были прослежены особенности изменения энтомофаун от Среднего Ямала до юго-восточной оконечности Западно-Сибирской равнины в позднем плейстоцене. Для территории Западно-Сибирской равнины реконструированы открытые ландшафты, формирующие две природных зоны – тундровую и степную, граница между которыми проходила по 58–60° с.ш. Видовой состав тундровой зоны позднего плейстоцена во многом сходен с современным, хотя в южной части в отложениях единично присутствуют степные виды. Позднеплейстоценовая степная зона по составу жесткокрылых значительно отличается от современной зоны

степей. В частности, в состав фаун входили виды, характерные для современных тундр, особенно в северной части зоны. Кроме того, в степной зоне позднего плейстоцена доминировали виды рода *Otiorynchus* (особенно *O. altaicus* и *O. ursus*), отсутствующие в современных степях Западно-Сибирской равнины. Наличие видов этого комплекса указывает на существование в позднем плейстоцене на исследуемой территории безаналоговой отиоринхусной фауны (Zinovyev, 2011).

5.2. Сравнение результатов палеоэнтомологического анализа с реконструкциями, полученными с помощью других палеонтологических методов

Полученные нами результаты во многом подтверждают данные по смене растительных сообществ в позднем плейстоцене. Сочетание палеоботанических и палеоэнтомологических данных показало присутствие на юге Западной Сибири в МИС-3 более тёплых климатических условий по сравнению с МИС-2, а также позволило проследить неоднократные колебания климата в период от 22000 до 11000 лет назад. Помимо этого, данные по крупным и мелким млекопитающим, подтверждают разделение позднеплейстоценовых природных зон по 60° с.ш.

ВЫВОДЫ

1. Показано, что в позднечетвертичных отложениях юго-востока Западно-Сибирской равнины присутствуют остатки насекомых. Всего найдено восемь тафоценозов, в которых собрано 4856 фрагментов насекомых.

2. Из позднечетвертичных местонахождений выявлено 187 видов жесткокрылых. Наиболее разнообразный видовой состав палеоэнтомокомплексов установлен для местонахождений Буньково (66 видов), Дубровино (63) и Устьянка (40). По числу фрагментов и количеству видов преобладают долгоносики и жужелицы. В энтомокомплексах позднего плейстоцена особую роль играли виды рода *Otiorhynchus*, составляющие до 55% от общего числа особей.

3. В изученных энтомокомплексах преобладают виды степного комплекса. Луговой комплекс представлен в меньшей мере. Для выявленных позднеплейстоценовых энтомофаун характерно также присутствие тундрового комплекса. Лесные виды представлены единично.

4. 64% видов, выявленных в позднеплейстоценовых энтомокомплексах, отсутствуют в современной фауне региона. К настоящему времени они сместили ареалы в северном, южном или восточном направлениях. 83% видов раннеголоценового местонахождения Устьянка обитают в исследуемом регионе и в настоящее время.

5. Показано, что некоторые виды – эндемики степных котловин Алтае-Саянской горной системы в позднем плейстоцене встречались на юге Западно-Сибирской равнины.

6. Позднеплейстоценовые энтомокомплексы юго-востока Западно-Сибирской равнины близки (41–62% сходства) к современным энтомофаунам Юго-Восточного Алтая и Забайкалья.

7. Позднеплейстоценовые энтомофауны исследуемого региона и средней части Западно-Сибирской равнины (до 58° с.ш.) сходны и характеризуются преобладанием видов, приуроченных к холодным степям, и доминированием видов рода *Otiorhynchus*. Более северные позднеплейстоценовые комплексы контрастно отличаются от исследованных и близки к современным арктическим фаунам.

8. По энтомологическим данным из местонахождений, отнесенных к МИС-2 и МИС-3, установлен климат холоднее и суше современного, причем для отложений конца МИС-3 теплее и несколько влажнее, чем для МИС-2. Для юго-востока Западно-Сибирской равнины в позднем плейстоцене реконструируются открытые ландшафты тундростепного типа. Эти реконструкции согласуются с другими палеонтологическими данными.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в журналах из списка ВАК:

1. Gurina, A.A. Late Pleistocene taphocoenosis of insects and small mammals from the upper reaches of the Ob River / A.A. Gurina, R.Yu. Dudko, E.V. Zinovyev, A.V. Borodin, S.E. Tshernyshev, A.A. Legalov // *Paleontological Journal*. – 2018. – Vol. 53. No. 13. – P. 1610–1622.

2. Gurina, A.A. Late Pleistocene insects from the Dubrovino site at Ob River (West Siberia, Russia) and their paleoenvironmental significance / A.A. Gurina, R.Yu. Dudko, S.E. Tshernyshev, E.V. Zinovyev, A.A. Legalov // *Palaeontologia Electronica*. – 2019. – Vol. 22. Iss. 1. No. 2A. – P. 1–18.

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

4. Гурина, А.А. Насекомые в аллювиальных отложениях позднего голоцена на реке Алей, Алтайский край / А.А. Гурина, Р.Ю. Дудко, Е.В. Зиновьев, В.К. Зинченко, С.Э. Чернышёв, А.А. Легалов // *Евразийский энтомологический журнал*. – 2016. – Т. 15. Вып. 6. – С. 555–562.

5. Легалов, А.А. Биоразнообразие жесткокрылых насекомых Западной Сибири: новые данные о долгоносикообразных жуках (Coleoptera, Curculionoidea: Rhynchitidae, Brentidae, Curculionidae) / А.А. Легалов, Р.Ю. Дудко, А.А. Гурина, С.Э. Чернышёв, Е.В. Зиновьев, М.С. Киреев, Н.Б. Никитский // *Евразийский энтомологический журнал*. – 2015. – Т. 14. Вып. 5. – С. 401–408.

6. Борисова, Е.В. Первые находки *Tychius alexii* (Korotyaev, 1991) (Coleoptera, Curculionidae) в современной и плейстоценовой фауне Сибири / Е.В. Борисова, Р.Ю. Дудко, А.А. Гурина, Е.В. Зиновьев, К.А. Цепелев, А.А. Легалов // *Евразийский энтомологический журнал*. – 2014. – Т. 13. Вып. 2. – С. 196–198.

Статьи в других научных изданиях

7. Гурина, А.А. Позднеплейстоценовые жесткокрылые (Coleoptera) в отложениях верхнего течения реки Оби / А.А. Гурина, Р.Ю. Дудко, Е.В. Зиновьев, С.Э. Чернышев, А.А. Легалов // В сборнике: XV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Материалы съезда. – Новосибирск. – 2017. – С. 140–141.

8. Дудко, Р.Ю. Жесткокрылые (Coleoptera) в позднеплейстоценовых отложениях на реке Иша в предгорьях северного Алтая / Р.Ю. Дудко, А.А. Гурина, Е.Р. Дудко, Е.В. Зиновьев, С.Э. Чернышев, А.А. Легалов // В сборнике: XV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Материалы съезда. – Новосибирск. – 2017. – С. 166–167.

9. Легалов, А.А. Изменения ареалов долгоносикообразных жуков с позднего плейстоцена до настоящего времени / А.А. Легалов, Р.Ю. Дудко, А.А. Гурина, Е.В. Зиновьев // В сборнике: XV съезд Русского энтомологического общества. Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Материалы съезда. – Новосибирск. – 2017. – С. 289–290.

10. Гурина, А.А. Насекомые в позднеплейстоценовых местонахождениях Новосибирской области / А.А. Гурина, Р.Ю. Дудко, Е.В. Зиновьев, С.Э. Чернышев, А.А. Легалов // Актуальные вопросы биологии и наук о земле: теоретические и прикладные аспекты: Материалы симпозиума XII (XLIV) Международной научно-практической конференции «Образование, наука, инновации: вклад молодых исследователей». – Т. 8, № 1. – Кемерово. – 2017. – С. 146–148.

11. Zinovyev, E.V. First records of the sub-fossil insects from quaternary deposits in the southeastern part of Western Siberia / E.V. Zinovyev, R.Yu. Dudko, A.A. Gurina, K.A. Tsepelev, S.E. Tshernyshev, A.A. Legalov // In: The Quaternary of the Urals: global trends and Pan-European Quaternary records. International conference INQUA-SEQS. Ekaterinburg, Russia, September 10–16, 2014. – Ekaterinburg. – 2014. – P. 184–186.