

7. *The report of the World Wildlife Fund (WWF). International Arctic program of the world wildlife Fund. Company Nuka Research and Planning Group. LLC. Oslo, Norway. October 2007.*

8. *Oil spill. Problems related to the elimination of the consequences of oil spills in the Arctic seas.* 30 p.

9. Reshnyak, V. I., Zhigulsky, V. A. Influence of dispersion-phase characteristics on the process of burning fuel-water emulsions. *Collection of scientific papers of the St. Petersburg State University of Water Communications.* St. Petersburg, 2006.

10. Drugov, Yu. S., Rodin, A. A. *Environmental analyzes during oil spills and oil products.* Moscow, BINOM. Laboratoryya znaniy Publ., 2017, 2nd ed., revised. and add, 270 p.

ВКЛЮЧЕНИЯ В БАЛТИЙСКОМ ЯНТАРЕ ИНДИКАТОРОВ НАЗЕМНОЙ ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОБСТАНОВКИ В ПАЛЕОГЕНЕ СЕВЕРНОЙ ЕВРОПЫ¹

Смирнова Анна Викторовна, заведующая научно-экспозиционным отделом, Калининградский музей янтаря, Российская Федерация, 236016, г. Калининград, пл. Маршала Василевского, 1, e-mail: smirnit@gmail.com.

На основе изучения включений в балтийском янтаре выделены группы индикаторов геоэкологической обстановки в палеосообществе верхнеэоценового «янтарного» леса. Используются данные по экологии рецентной фауны балтийского янтаря и данные по нецелостным органическим включениям (пыльца, звёздчатые волоски дубовых, детрит), в т. ч. ихнофоссилий (копролиты). Были выделены индикаторы: климатической обстановки, сезонности, палеоландшафта (доминирующих и нетипичных биотопов), господствовавших типов водоёмов, таксономического состава и ярусности леса, пастбищных и детритных цепей питания. Анализ выделенных маркеров позволил предпринять попытку палеорекострукции биогеоценоза «янтарного» леса. Лес представлял собой смешанное хвойно-широколиственное сообщество, произраставшее в условиях тёплого сезонного климата. Основными биотопами были тенистые сильноувлажнённые участки леса, богатые разлагающейся органикой, в основном в виде мёртвой древесины. В ландшафте присутствовало большое количество медленнотекущих и стоячих водоёмов. Доминирующими цепями питания определены детритные цепи.

Ключевые слова: балтийский янтарь, эоцен, включения беспозвоночных, ископаемые организмы, «янтарный» лес, индикация среды, биогеоценоз, реконструкция палеосреды, палеоклимат, сезонность

BALTIC AMBER INDICATORS OF TERRESTRIAL GEOLOGICAL SETTING IN PALEOGENE NORTHERN EUROPE DURING

Smirnova Anna V., Head of Research Department, Kaliningrad Regional Amber Museum, 1 Marshala Vasilevskogo Sq., 236016, Kaliningrad, Russia, e-mail: smirnit@gmail.com

Based on the study of the inclusions in Baltic amber there have been identified groups of indicators of geological setting in paleoecoenosis of the amber forest in the late Eocene. The identification relies on data on modern animal ecology presented in Baltic amber and data on incomplete organic inclusions (pollen, stellate hairs of the oak, detritus), including trace fossils (coprolites). The following indicators have been identified: climatic environment, seasonality, paleo-landscape (dominant and rare biotopes), prevailing types of lakes, taxonomic composition and forest stratification, grazing and detritus food chains. The analysis of the identified markers has made it possible to attempt the paleontological reconstruction of biogeocoenosis of the “amber forest”. The forest was a mixed coniferous-broad-leaved community that grew in a warm, seasonal climate. The main biotopes were shady and very wet forest areas, rich in decaying organic matter, mostly dead woods. The landscape was abundant in slow-moving and standing lakes. Detritus food chains have been identified as prevailing.

Keywords: Baltic amber, Eocene, invertebrate inclusions, fossils, amber forest, bioindication, biogeocoenose, reconstruction of paleontological environment, paleoclimate, climate seasonality

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-05-00207) (This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No. 19-05-00207)).

Балтийский янтарь – окаменелая смола ископаемых хвойных деревьев, бывших частью смешанного лесного сообщества – «янтарного» леса, возраст которого нами принимается как верхнеэоценовый [1; 4]. Ареал «янтарного» леса находился на севере современной Палеарктики, занимая территорию Фенносарматии. Границы ареала совпадали с западными границами современного Скандинавского полуострова, северным побережьем эоценового моря с юга, на востоке достигали современного Урала, крайняя северная граница была ограничена климатическими условиями [5]. «Янтарный» лес существовал в условиях густой речной сети. Месторождение янтаря сформировалось путём переноса накопленных в почве кусков смолы крупной водной артерией и аккумуляцией их в авандельте, располагавшейся в районе современной юго-восточной Прибалтики.

В конце палеоцена, на фоне господствовавшей в начале палеогена теплой биосферы, на Земле началось резкое повышение температуры как вод океана, так и поверхности континентов, которое затронуло начало эоценовой эпохи [6]. Это обусловило значительное расширение субтропических зон в направлениях к полюсам и проникновение их в высокие широты. Процесс сопровождался значительным уменьшением градиента температур между климатическими поясами. В Северной Европе господствовал теплый гумидный климат – паратропический, проявлявшийся в слабой сезонности, безморозном зимнем периоде, высокой влажности и летними температурами, сравнимыми с современными субтропическими [5]. Потепление оказало глобальное влияние на палеоэкологические системы Земли в целом, на разнообразие биоты, как сухопутной, так и водной.

Феномен «янтарного» леса как сообщества, не имеющего современных аналогов, вероятно, был определён общеклиматической обстановкой на севере Европы в период эоцена. Часть захороненной биологической продукции этого сообщества в виде отложений ископаемой смолы представляет собой крупнейшее месторождение балтийского янтаря, отличающееся высоким содержанием захороненных ископаемых организмов и превосходящее по количеству и разнообразию наземной биоты любой из известных лагерштеттов.

Нами предпринята попытка на основе изучения живого компонента составить общее представление об условиях существования экосистемы «янтарного» леса. Для этого была рассмотрена возможность использовать в качестве индикаторов биологические включения, имеющие узкую экологическую амплитуду и зависимость от абиотического компонента.

Ранее для решения этой задачи использовались только морфологически целостные организмы. Нами впервые был задействован дополнительный ресурс в виде нецелостных включений, т. е. различных фрагментов биологического происхождения: пыльцы, звездчатых волосков, копролитов, древесины разной степени разложения и др., обладающих большим информационным потенциалом.

Работа базируется на материале в виде образцов балтийского янтаря с органическими включениями из коллекций Калининградского музея янтаря, Музея Мирового океана (г. Калининград), частных собраний – всего 5585 ед., которые содержат 10 591 экз. целостных, 4 933 экз. нецелостных включений.

1. Индикаторы палеоклиматической ситуации

Данная группа включает ряд термофильных организмов, характерных для южных широт и обладающих высокой степенью приуроченности к определённому температурно-влажностному режиму.

Отряд Isoptera (32 экз. – здесь и далее указано количество экземпляров в коллекциях). Термиты – типичные представители фауны влажных тропиков, широтное распространение которых не выходит за годовую изотерму +10 °С. В балтийском янтаре обнаружено семейство термитов со строго тропической приуроченностью – Mastotermitidae (рис. 1) [3]. Данная группа является также индикатором сезонности (см. ниже).

Отр. Embioptera (3). Эмбии – тропическая группа, в умеренном климате присутствует только в самых тёплых зонах.

Отр. Phasmatodea (10). Палочники обитают преимущественно в тропиках и субтропиках. Не выдерживают устойчивых отрицательных температур в ночное время суток, способны выжить при кратковременном снижении до минус 3 °С.

Отр. Mantodea (5). Богомолы сем. Chaeteessidae, Mantoididae представлены исключительно в тропических и субтропических районах Неотропиков и полностью отсутствуют в умеренных широтах [7].

Отр. Dermaptera (5). Уховертки распространены в тропиках, субтропиках и на юге умеренного пояса. Сем. Labiduridae из балтийского янтаря имеет исключительно циркумтропическое и субтропическое распространение.



Рис. 1. Современный ареал сем. Mastotermitidae.
Точкой обозначено месторождение балтийского янтаря

Отр. Hymenoptera, сем. Formicidae, *Iridomyrmex* (89). Самый массовый род муравьев в балтийском янтаре, обитает в тропических зонах Малайзии, Индии, Индонезии, Австралии.

Отр. Psosoptera (37). Сеноеды сем. Sphaeropsocidae распространены в субтропиках и тропиках, Неотропиках и Австралийском регионе.

Отр. Lepidoptera (67). Чешуекрылые сем. Sorptomorphidae – тропическое семейство, представлено в Индии, Мадагаскаре, Новой Гвинее.

Отр. Coleoptera, сем. Dermestidae (23). Кожееды – ксерофилы, выдерживают минимальную температуру 10 °С.

Отр. Thysanoptera (37), сем. Adiheterothripidae, *Holarthrotrips* – облигатный обитатель цветов финиковой пальмы *Phoenix dactylifera*. Род *Heliothrips* обитает исключительно в тропических и субтропических зонах.

Отр. Blattoptera (47). Тараканы – термофильный и гигрофильный отряд с пониженной холодостойкостью, распространённый в районах с жарким и влажным климатом.

Palmaceae (3) – в виде отпечатков листьев пальмы на янтаре.

2. Индикаторы сезонности

Пыльца (рис. 2). Было исследовано 3843 образца балтийского янтаря с биологическими включениями, пыльца обнаружена в 66 образцах (1,71 %).

Из 6 722 экз. включений флоры и фауны совместно с пылью обнаружено 149 экз. (2,21 %). Для анализа частоты совместной встречаемости пыльцы и включений насекомых были выбраны семейства массовой встречаемости жесткокрылых и двукрылых (без учёта роений), как самые распространённые в балтийском янтаре и обладающие большей репрезентативностью (таб.).

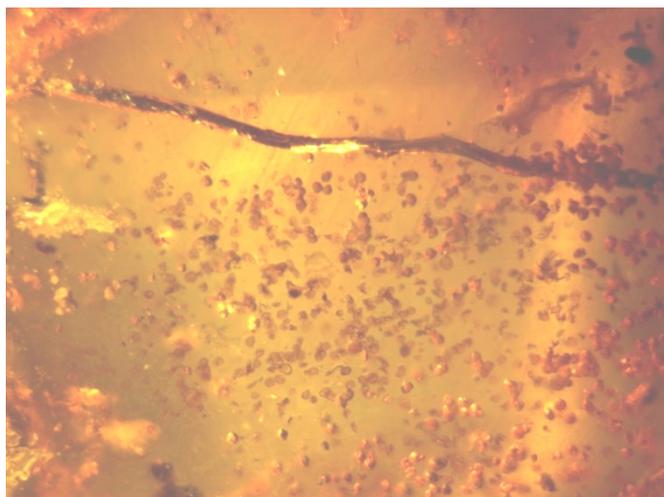


Рис. 2. Включения пыльцы в балтийском янтаре (здесь и далее – фото Манукяна А. Р.)

Таблица

Сининкклюзы пыльцы и некоторых семейств отря. Diptera, Coleoptera в балтийском янтаре

Семейство	Экз. в коллекциях	% к общему числу представителей отряда	Экз. совместно с пыльцой	%
Отр. Coleoptera				
Scirtidae	316	15,35	5	1,58
Elateridae	299	14,52	14	4,68
Отр. Diptera				
Sciaridae	693	21,9	2	0,28
Chironomidae	619	19,6	2	0,32
Ceratopogonidae	523	16,55	2	0,38
Dolichopodidae	476	15,06	3	0,63
Mycetophilidae	385	12,24	6	1,55

Обнаружено, что частота совместного захоронения некоторых семейств (Col., Elateridae; Dip., Dolichopodidae, Mycetophilidae) с пыльцой выше, чем у других семейств этих отрядов со схожей экологией. Такую диспропорцию, как нам кажется, трудно объяснить тафономическими особенностями. Звёздчатые волоски (см. ниже), представляющие собой микрофоссилии со сходным с пыльцой тафономическим потенциалом (небольшой массой и возможностью ветрового переноса), достаточно равномерно распределены в захоронениях как с семействами жесткокрылых, так и двукрылых (от 43 до 55 %).

Явные диспропорции в захоронениях с пыльцой, возможно, демонстрируют совпадение фаз пыления с массовым лётном определённых семейств. Это значит, что период пыления в «янтарном» лесу был кратковременным и носил сезонный характер.

Некоторые отряды насекомых практически не встречаются с пыльцой. Термиты (32) с пыльцой не обнаружены, в то же время 23 экз. захоронены совместно со звёздчатыми волосками. Ручейники (138) совместно с пыльцой захоронены только в одном случае, а совместно с волосками дуба – в 94. Вероятно, период выхода из воды имаго ручейников и брачного лета термитов не совпадал с сезоном пыления в лесу.

Аутосининкклюзы (случаи совместного захоронения представителей одного ранга в одном камне) рассматриваются нами как косвенные индикаторы сезонности. Обнаружено четыре аутосининкклюза массовой встречаемости сем. Sciaridae (100, 50, 20, 20 экз. в каждом), три – сем. Mycetophilidae (21, 20, 20), два – сем. Phoridae (100, 50) и сем. Ceratopogonidae (100, 20), один случай сем. Chironomidae (35) и Dolichopodidae (30). Эти случаи, вероятно, представляют собой брачное роение, носившее сезонный характер. Пыльца в этих аутосининкклюзах не обнаружена, за исключением одного камня с роением 50 экз. сем. Phoridae.

Звездчатые волоски (нецелостные включения в виде многолучевых волосков растительного происхождения, рис. 3). Волоски образовывались в большом количестве на молодых почках и бутонах дубов и затем разносились ветром [2]. Волоски дуба, которые обнаружены в 3 667 образцах янтаря, рассматриваются нами как индикаторы весенне-летнего сезона.



Рис. 3. Звездчатые волоски в балтийском янтаре



Рис. 4. Включение термита в балтийском янтаре

Отр. *Isoptera* (рис. 4). Все экземпляры термитов, обнаруженные в балтийском янтаре – крылатые, что свидетельствует о сменяемости дождливого и сухого сезонов.

3. Индикаторы ландшафта

3.1. Индикаторы доминирующих биотопов леса

Разлагающаяся древесина, в том числе древесный опад. Sciaridae (902): *Bradysia*, *Trichosia*; Ceratopogonidae (652): *Forcipomyia*; Collembola (317); Elateridae (299): *Ampedus*; Aderidae (187); Psychodidae (135): *Trichomyia*; Limoniidae (87): *Elephantomyia*, *Gnophomyia*, *Lipsothrix*; Cecidomyiidae (77): *Frirenia*, *Heteropeza*, *Peromyia*; Eucnemidae (65): *Dromeolus*, *Hylis*, *Microrhagus*; Scolytidae (62): *Hylastites*; Blattoptera (47): Blaberidae; Isoptera (32): *Reticulitermes*; Formicidae: *Prenolepis* (12); Silvanidae (12): *Cathartosilvanus*; Embiodea (3); Lepidoptera, Scardiinae, сем. Oecophoridae, *Schiffermuelleria*; Zopheridae (1): *Pycnomerus*; Bibionidae (1): *Hesperinus*, *Plecia*; Xylophagidae и др.

Лесная подстилка. Blattodea; Collembola; Sciaridae; Bibionidae: Penthetria; Limoniidae: *Pilaria*, *Limonia*; Cecidomyiidae: *Bryocrypta*, *Lestremia*, *Porricondyla*; чешуекрылые сем. Micropterigidae, *Micropterix*; муравьи (*Stenammina*) и др.

Участки леса, поросшие мхом и лишайником. Чешуекрылые сем. Micropterigidae; подсем. Meessiinae; жесткокрылые сем. Elateridae: *Athous*; двукрылые сем. Ceratopogonidae: *Serromyia*; Limoniidae: *Adelphomyia*; Chironomidae: *Chaetocladius*, *Paraboreochlus*; Tipulidae: *Dolichopeza* и др.

Берега водоемов, в том числе болот. Стрекозы подотр. Zygoptera; Silvanidae: *Airaphilus*; Malachiidae: *Colotes*; Ceratopogonidae: *Brachypogon*, *Culicoides*; Limoniidae: *Rhabdomastix*; Dolichopodidae: *Campsicnemus*; слепни (*Haematopota*) и др.

3.2. Индикаторы открытых и/или ксерофильных станций

Редколесье и разреженный древостой, опушки, лесные поляны, в т. ч. хорошо прогреваемые солнцем. Сетчатокрылые сем. Ascalaphidae, чешуекрылые сем. Psychidae, подсем. Мутмесозелинае; муравьи *Formica* (25), *Lasius* (39), *Tetramorium*; жесткокрылые сем. Chrysomelidae (11); Cerambycidae: *Nothorhina* (1); Dermestidae; двукрылые сем. Syrphidae (10); Limoniidae: *Dicranoptycha* и др.

Открытые ландшафты, в т. ч. луговые биотопы. Auchenorrhyncha: Dictyopharidae; Scaptiidae: *Anaspis* (1) и др.

Засушливые и полузасушливые станции. Цикадовые сем. Issidae; Tettigometridae; двукрылые сем. Bombyliidae: Cythereinae; Therevidae и др.

Косвенными индикаторами открытых ландшафтов могут служить паразиты прямокрылых, и, в частности, саранчовых – сем. Bombyliidae: Cythereinae; Strepsiptera: Мутмесолоцидае и др.

4. Индикаторы систематического состава «янтарного» лесного сообщества**4.1. Индикаторы присутствия хвойных**

Жесткокрылые сем. Cerambycidae: *Spondylis*, *Pogonocherus*, *Paracorymbia* (обитали на сосновых, в т.ч. пихте, ели, лиственнице, кипарисовых); Scolytidae: *Cryphalus* (на сосновых), *Hylastes*, *Hylastites* (на сосне, ели), *Hylurgops*, *Phloeosinus* (на кипарисовых); Bostrichyidae: *Stephanopachys* (на сосне, ели, лиственнице); тли (Aphididae: *Mindarus* (на пихте, ели, можжевельнике); сетчатокрылые (14) сем. Hemerobiidae; хермесы *Adelges* (монофаги на ели и лиственнице); кокцидовые *Matsucoccus* (на сосне); Нут., Siricidae (2; на сосне).

4.2. Индикаторы смешанно-широколиственных лесов

Auchenorrhyncha: Derbidae; муравьи *Liometopum*, *Aphaenogaster*; Limoniidae: *Adelphomyia*, *Rhipidia* и др.

4.3. Индикаторы лиственных лесов

Щетинкохвостки *Allacrotelsa* (дуб); чешуекрылые сем. Bucculatricidae (дуб, береза, клен, каштан), Nepticulidae; жесткокрылые сем. Cerambycidae: *Clytus* (дуб, бук, каштан); Cupedidae; Zopheridae: *Xylolaemus* (дуб, бук); Eucnemidae: *Microrhagus* (дуб, бук), *Fornax* (вяз); Scolytidae: *Taphrorychus* (бук, граб, дуб); двукрылые Syrphidae: *Myolepta* и др.

4.4. Индикаторы древесно-кустарникового яруса

Сетчатокрылые сем. Coniopterygidae; Auchenorrhyncha: Aphrophoridae; Issidae; Malachiidae; Syrphidae: *Myolepta*, *Criorhina* (спирея, бузина) и др.

4.5. Индикаторы травяного яруса

Чешуекрылые Typhoniinae; трипсы (Anaphothrips, злаковые и осоковые); Auchenorrhyncha: Dictyopharidae, Delphacidae (злаковые и осоковые); Syrphidae: *Syrphus* (разнотравье); Empididae: *Gloma* и др.

5. Индикаторы водоёмов**5.1. Индикаторы присутствия водоёмов**

Семейства массовой встречаемости жесткокрылых – Scirtidae (316) и вторые по встречаемости семейства двукрылых – Chironomidae (657), Ceratopogonidae (652) в личиночной стадии развития были связаны с водоёмами.

5.2. Индикаторы стоячих и медленно текущих водоёмов

В фауне балтийского янтаря представлены обитатели стоячих и слабопроточных вод, озер: стрекозы сем. Lestidae; веснянки сем. Taeniopterygidae, Nemouridae; поденки (*Anaetris*, *Baetisca Paraleptophlebia Siphonurus*; *Heptagenia*, *Paraleptophlebia*); ручейники (*Agraylea*, *Holocentropus*, *Molanna*, *Nyctiophylax*); Chironomiidae: *Apsectrotanypus* (холодные озера); *Prodiamesa*, *Coelotanypus*, *Phaenopsectra* (в мутных стоячих), *Zalutschia*; и др.; заболоченных водоёмов: Chironomiidae: *Lasiodiamesa*; Ceratopogonidae: *Serromyia*; Limoniidae: *Cheilotrichia* и др.

5.3. Индикаторы временных водоемов, в т. ч. фитотельматов

Ручейники *Trichostegia*; Ceratopogonidae: *Dasyhelea*; Culicidae: *Aedes*; Chironomidae: *Chaetocladius* и др.

5.4. Индикаторы текущих рек, в том числе крупных

Поденки сем. Ametropodidae, Metretopodidae: *Metretopus*, Oligoneuriidae; ручейники *Setodes*, *Neureclipsis* (на равнинных спокойных) и др. Малые реки и ручьи: Chironomidae: *Parachaetocladius*, *Stempellina*; ручейники Rhyacophilidae, и др. Холодноводные реки и ручьи: ручейники *Wormaldia*; поденки сем. Ameletopsidae, *Rhithrogena*; веснянки *Lednia* (в горных талых источниках) и др.

5.4. Индикаторы солоноватых водоёмов

Ceratopogonidae: *Leptoconops*; Chironomidae: *Stempellina* и др.

5.5. Индикаторы гигропетрических зон

Dytiscidae: *Hydrotripes*; Chironomidae: *Pseudorthocladius*; Limoniidae: *Geranomyia*, *Dicranomyia Dactylolabis*; Empididae: *Chelifera* и др.

5.6. Индикаторы водных макрофитов

Поденки *Siphonurus*, *Baetis*; стрекозы сем. Calopterygidae; Culicidae: *Coquillettia* и др.

6. Индикаторы пищевых цепей

6.1. Пастбищные цепи

Фитофаги: чешуекрылые (67, 11 – в личиночной стадии) – минёры листьев, стеблей, питание растительными соками; сем. Chrysomelidae (8) – потребляли зелёные листья, корни деревьев; Diprionidae (6) – хвою сосен. Потребители пыльцы и нектара: сем. Bombyliidae, сирфиды и др. Лимфофаги – тли; цикадовые и др. Мох потребляли комары-лимонииды (*Dactylolabis*); ручейники (Hydroptilidae); чешуекрылые (*Sabatinka*) и др. Водоросли – подёнки (Baetidae); веснянки (Leuctridae) и др.

Фитофаги представлены в янтаре в незначительном количестве. Присутствие их в сообществе подтверждают находки копролитов (249 случаев совместного захоронения). Максимальная встречаемость обнаружена с обитателями стволов деревьев: коллемболами (15,24 %), двукрылыми сем. Dolichopodidae (8,19 %). Трудно даётя интерпретации большое число захоронений копролитов с жуками-скрытниками (Latridiidae) – 7,5 %; и двукрылыми сем. Phoridae – 12,96 %.

Зоофаги. Хищники мелких членистоногих, обитавших на стволах деревьев: скорпионницы (*Panorpa*, *Bittacus*), муравьи (*Iridomyrmex*, *Liometopum* – 14, *Formica* – 24, *Lasius* – 39); жесткокрылые сем. Cleridae (16); Elateridae: *Cardiophorus*; двукрылые сем. Dolichopodidae: *Medetera*; Empididae (64): *Tachydromia* и др. В древесине: Tysanoptera (52), *Phloeothrips*; Cleridae; Xylophagidae (1), в т. ч. в гниющей – Empididae: *Rhamphomyia*; Therevidae: *Thereva*; Rhagionidae (11): *Rhagio*, *Chrysopilus* и др. В водоемах: Megaloptera: Corydasialidae; стрекозы (1) сем. Calopterygidae; жесткокрылые сем. Scirtidae; Dytiscidae (1); двукрылые сем. Chironomidae, *Prodiamesa*; Limoniidae: *Pilaria*, *Phylidorea*; веснянки Perlidae, Perlodidae; ручейники Rhyacophilidae, Psychomyiidae, *Holocentropus* и др.

Паразиты. Представлены отр. Strepsiptera; двукрылыми сем. Acroceridae (3); Bombyliidae; Chironomidae: *Buchonomyia* (паразит личинок ручейников); перепончатокрылыми сем. Ichneumonidae (74), Braconidae (58) и др., а также паразитами пресноводных губок Neuroptera, *Sisyra* и гематофагами: Ceratorogonidae, Culicidae (7), Rhagionidae: *Symphoromyia*, слепнями и др.

6.2. Индикаторы детритных цепей

Главными агентами разложения мортмассы в экосистеме «янтарного» леса выступали деструкторы – сапрофаги. Сапроксилофаги представлены потребителями древесины на разной стадии деструкции: коллемболы; термиты сем. Mastotermitidae; двукрылые – сем. Bibionidae; Ceratorogonidae: *Forcipomyia*; Limoniidae: *Rhipidia*; Sciaridae: *Bradysia*, *Trichosia*; жесткокрылые – сем. Aderidae; Cerambycidae: *Paracorymbia*, *Strangalia*; Scaptiidae: *Anaspis*; Eucnemidae: *Hilis*, *Ceratus* и др. Разлагающийся мох, шишки, хвою утилизировали коллемболы; Sciaridae: *Lycoriella*, *Bradysia*. Лесной опад, как свежий, так и перепревший: тараканы (верхний ярус), многие Limoniidae; Scatopsidae; Sciaridae: *Sciara*; Scarabaeidae: *Ataenius* и др. Сапрофаги в водоемах – поденки сем. Siphonurus; веснянки сем. Taeniopterygidae и др., потреблявшие разлагающуюся в воде органику. Животный детрит утилизировали кожееды (*Dermestes*, *Megatoma*, *Phradonoma*, *Trogoderma*), тараканы, сирфиды (*Volucella*); фориды (*Diplonevra*) и др.

Индикатор присутствия грибной биоты (мицелий, плодовые тела, споры, различные гнили). Вторичные деструкторы, редуценты, трудно идентифицируемы в янтаре. Индикаторами их присутствия служат мицетофаги: жесткокрылые сем. Mucetophagidae (126), Latridiidae (54); Eucnemidae (65); двукрылые: Mucetophilidae (385); Sciaridae: *Cratyna*, *Epidapus*, *Lycoriella*; Auchenorrhyncha: Achilidae и др.

Косвенный индикатор присутствия редуцентов – древесный детрит в разной степени разложения (рис. 5), который обнаружен в 1 200 образцах янтара из 3 678 (32,6 %). Структурированная древесина с полным сохранением волокон обнаружена в 150 образцах; неструктурированная, переработанная грибами, фрагментами размером менее 0,5 мм – в 1 050 образцах.

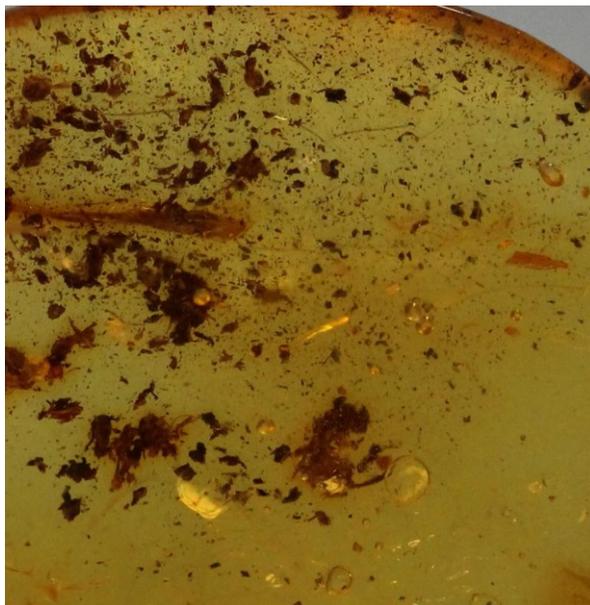


Рис. 5. Древесный детрит в балтийском янтаре

Сопутствующая детриту фауна состоит из ксилобионтов, обитавших на разных стадиях разложения коры и древесины: отр. Coleoptera – 612 экз.; Formicidae – 200; Sciaridae – 129; Collembola – 95; Mycetophilidae – 90; Blattodea – 16; Isoptera – 11; Myriapoda – 1 и др.

Обсуждение. Стойкая связь биоты с абиотическим компонентом геоценоза была нами использована для выделения индикаторов экологического состояния палеосообщества «янтарного» леса.

Присутствие в балтийском янтаре значительной доли тропического и субтропического элемента, трофически связанного с теплолюбивой флорой, доказывает господство тёплых климатических условий и отсутствие длительных периодов отрицательных температур. Когерентность совместных захоронений некоторых таксонов с типичными маркерами весеннего периода рассматривается нами как признак сезонности климата территории, занятой сообществом.

Доминирующими биотопами «янтарного» леса были тенистые, сильно увлажнённые участки, богатые разлагающейся органикой, именно с этими биотопами ассоциированы все семейства массовой встречаемости балтийского янтара. О присутствии в ландшафте большого количества водоёмов свидетельствует значительная доля фауны, связанная в своём онтогенезе с водной средой. Анализ экологической приуроченности аквальной фауны демонстрирует преобладание в рельефе медленно текущих и стоячих водоёмов. Индикаторы холодноводных водоёмов с быстрым течением обнаружены в незначительном количестве, что свидетельствует о нетипичности таких водотоков в ландшафте «янтарного» леса.

Фауна, приуроченная к открытым пространствам, представляет собой немногочисленную группу и нами рассматривается как индикатор нетипичных для сообщества биотопов: редколесных ландшафтов, опушечных стаций, хорошо прогреваемых и освещаемых солнцем полей.

Присутствие в янтаре большого количества фрагментов древесного детрита доказывает депонирование в стволах деревьев значительной доли биомассы сообщества, которая нуждалась в переработке детритофагами. В фауне балтийского янтара доля редуцентов заметно преобладает над консументами, что говорит о доминировании детритных цепей питания над пастбищными и подтверждает вывод о присутствии в ландшафте «янтарного» леса увлажнённых биотопов со значительным содержанием разлагающихся древесных остатков.

Список литературы

1. Александрова, Г. Н. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1 / Г. Н. Александрова, Н. И. Запорожец // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2008. – Т. 16, № 3. – С. 75–96.
2. Bachofen-Echt, A. Der Bernstein und seine Einschlüsse / A. Bachofen-Echt. – Wien : Springer Verlag, 1949. – 204 S.
3. Engel, M. Termites (Isoptera): Their Phylogeny, Classification, and Rise to Ecological Dominance / M. Engel, D. Grimaldi, K. Krishna // American Museum Novitates. – 2009. – № 3650. – P. 1–27.
4. Perkovsky, E. E. A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples / E. E. Perkovsky, A. P. Rasnitsyn, A. P. Vlaskin, M. V. Taraschuk // African Invertebrates – 2007. – Vol. 48 (1). – P. 229–245.
5. Weitschat, W. Atlas der Pflanzen und Tiere in baltischen Bernstein / W. Weitschat, W. Wichard. – München : Verlag Friedrich Pfeil, 1998. – 256 S.
6. Zachos, J. C. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present / J. C. Zachos, M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, K. Billups // Science. – 2001. – Vol. 292. – P. 686–693.
7. Zherikhin, V. V. Order Mantida Latreille, 1802. The mantises / V. V. Zherikhin // History of Insects / A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke. – Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 2002. – P. 273–276.

References

1. Aleksandrova, G., Zaporozhets, N. Palinologicheskaya kharakteristika verkhnemelovych i paleogenovykh otlozenij Sambijskogo poluostrova (Kaliningradskaya oblast). Statya 1 [Palynological characteristics of Upper Cretaceous and Paleogene deposits on the west of the Sambian Peninsula (Kaliningrad region), Part 1]. *Stratigrafiya i Geologicheskaya korrelyatsiya* [Stratigraphy and Geological Correlation], 2008, vol. 16, no. 3, pp. 75–96.
2. Bachofen-Echt, A. The amber and its inclusions. Wien, Springer Verlag Publ., 1949, 204 p.
3. Engel, M., Grimaldi, D., Krishna, K. Termites (Isoptera): Their Phylogeny, Classification, and Rise to Ecological Dominance. *American Museum Novitates*, 2009, no. 3650, pp. 1–27.
4. Perkovsky, E. E., Rasnitsyn, A. P., Vlaskin, A. P., Taraschuk, M. V. A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples. *African Invertebrates*, 2007, vol. 48 (1), pp. 229–245.
5. Weitschat, W., Wichard, W. Atlas of plants and animals in Baltic amber. München, Verlag Friedrich Pfeil Publ., 1998, 256 p.
6. Zachos, J. C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. Trends, Rhythms and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 2001, vol. 292, pp. 686–693.
7. Zherikhin, V. V. Order Mantida Latreille, 1802. The mantises. *Rasnitsyn, A. P., Quicke, D. L. J. History of Insects*. Dordrecht, Kluwer Academic Publ., 2002, pp. 273–2 p.