

УДК 56.017.2

**А. Р. Манукян, Л. А. Жиндарев, Т. В. Шаплыгина  
А. В. Смирнова, И. И. Волкова**

**ПАЛЕОФАУНА ДОМИНИКАНСКОГО ЯНТАРЯ:  
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ,  
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ**

49

На основании литературы и результатов собственных исследований проанализированы и обобщены данные по палеофауне доминиканского янтаря – крупнейшего месторождения ископаемых организмов миоценового возраста. Рассмотрены география и стратиграфия, изучена история исследования, сделана попытка синхронизации палеофауны с другими лагерштеттами. Показано отсутствие эндемизма на уровне семейства. Связи с мезозойскими лагерштеттами всецело связаны с современной неотропической фауной. Из ископаемых сообществ наиболее очевидное сходство обнаружено для балтийского янтаря. Фаунистические связи с рецентными сообществами более отчетливо выражены, чем с каким-либо из известных лагерштеттов, что дает основание для характеристики «доминиканской» фауны как наиболее близкой к современной.

Recently published papers and our own research results have enabled the authors to generalize the data on the paleofauna of Dominican amber, the largest deposit of the Miocene age fossil organisms. The research tasks included geographic and stratigraphic examinations, the study of research history and an attempt of synchronization of paleofans with other Lagerstätten. The authors show the absence of endemism at the family level. The Mesozoic Lagerstätten are linked to the modern Neotropical fauna. The most obvious similarities among the fossil communities are found in the Baltic amber. Faunistic relations with recent communities are more pronounced than with any of the known Lagerstätten. It gives grounds for characterizing the Dominican fauna as the closest to the modern one.

**Ключевые слова:** доминиканский янтарь, лагерштетты, включения, палеофауна.

**Keywords:** Dominican amber, Lagerstätten, inclusions, paleofauna.

Познавательный потенциал ископаемых беспозвоночных животных, в частности насекомых, в палеонтологии исключительно высок. В ряде случаев они являются надежными индикаторами климата и палеоэкологической обстановки, поскольку многие виды способны существовать лишь в определенном узком диапазоне экологических условий и чутко реагируют на изменения среды. Несмотря на то, что беспозвоночные животные начиная с пермского периода составляют значительную часть былых биосфер [4], этот ресурс остается не до конца оценен



и осмыслен. В палеонтологической летописи беспозвоночные животные, в частности насекомые, представлены двумя основными типами захоронений — прямое захоронение в осадочных отложениях и в ископаемых контейнерах. Первый способ преобладает, отражает преимущественно водную и околоводную ситуацию. При втором, непрямом типе, живые организмы сначала попадают в ископаемый контейнер, который в свою очередь подвергается фоссилизации. Наиболее распространенным типом ископаемого контейнера являются ископаемые смолы или янтари. Прямое и непрямое захоронение имеют разнонаправленную селективность, иногда даже противоположную. Последнее отчетливо отражается на размерной избирательности: если при прямом захоронении крупноразмерные живые объекты имеют больше шансов быть захороненными, то во втором наблюдается обратная ситуация. Несмотря на взаимодополняющие свойства ископаемых прямого и непрямого захоронений, палеофауна ископаемых смол (янтарей) рассматривается преимущественно изолированно, вне контекста общей палеонтологической летописи. Синхронизация этих типов захоронений, а также янтарей различного географического происхождения — актуальная научно-фундаментальная задача. Эти два типа захоронений, дополняя друг друга, при совместном рассмотрении могут наиболее полноценным образом характеризовать наземную экологическую ситуацию — как околоводную (прямое захоронение), так и наземную континентальную (непрямое захоронение). В данной работе предпринята попытка синхронизации палеофаун двух крупнейших лагерштеттов — балтийского и доминиканского янтарей на основе результатов собственных исследований и обобщения литературных сведений.

Местонахождения ископаемых беспозвоночных животных кайнозоя известны из более чем 100 географических точек Земли [2], из них только 46 местонахождений можно отнести к лагерштеттам, то есть категории важнейших [4]. Среди них доминиканский янтарь признан в качестве второго по значимости источника после крупнейшего лагерштетта — балтийского янтаря [1].

Тафономия палеофауны беспозвоночных животных в доминиканском янтаре подчиняется тем же закономерностям, которые характерны для всех прочих разновидностей ископаемых смол. В доминиканском янтаре, как в других ископаемых смолах, несмотря на обилие ископаемых организмов, исходная фауна представляется в существенно искаженных пропорциях. При изолированном рассмотрении это лишает доминиканский янтарь самостоятельной познавательной ценности. Однако именно благодаря таким свойствам возможна синхронизация с фаунами других лагерштеттов и, следовательно, наблюдение динамики изменений палеосообществ в исторической ретроспективе.

Таким образом, фауна доминиканского янтаря — особая страница палеонтологической летописи Земли. Значение этого лагерштетта не ограничивается только определением генезиса антильской фауны, оно имеет более значимое научно-фундаментальное значение. Эта палеофауна наилучшим образом отражает кризисные экологические явления при глобальных климатических перестройках на границе «палеоген — неоген».



## Материал и методика

Исследовано более 300 минералогических образцов и 123 единиц доминиканского янтаря с биологическими включениями из коллекции Геолого-Палеонтологического Института и Музея Гамбургского университета, Германия; 4 экземпляра колумбийского и 2 экземпляра доминиканского копалов из Калининградского музея янтаря. Привлечен также сравнительный материал балтийского янтаря из государственных коллекций Калининградского Музея янтаря и Музея Мирового океана — около 10 тыс. образцов. Номенклатура растительных и животных включений проводится по [36]. Ниже даны результаты таксономических исследований:

- *Bryophyta* — 2, *Angiospermaea* — 6 (из них цветок *Hymenaea* — 1, лист *Hymenaea* — 1, *Angiospermaea indet.* — 4);
- *Diplopoda* — 2 (*Julidae* — 1, *Siphonophoridae* — 1);
- *Chilopoda* — 1;
- *Arachnida*, *Pseudoscorpionidae* — 1 (форезия, транспортный хозяин *Coleoptera*, *Platipodidae*);
- *Insecta*: *Archaegnatha* — 2, *Ephemeroptera* — 1, *Orthoptera* — 2; *Blattodea* — 1; *Isoptera* — 16 (*Nasitermitidae* — 1, личинки — 3, крылатые имаго — 12); *Dermaptera* — 1; *Psocoptera* — 1; *Homoptera*, *Auchenorrhyncha* — 2; *Neuroptera*, *Asclaphidae* — 1; *Coleoptera* — 13 (*Anobiidae* — 2, *Curculionidae* — 1, *Platipodidae* — 6, *Scolytidae* — 1, *Coleoptera fam.1, fam.2, fam.3*); *Hymenoptera* — 8 (*Chalcidoidea* — 2, *Formicidae* — 12, *Apoidea* — 2); *Diptera* — 7 (*Limoniidae* — 1, *Mycetophilidae* — 1, *Anisopodidae* — 1, *Acroceridae* — 1, *Phorodae* — 4).

## География, стратиграфия и история изучения доминиканского янтаря

Гаити — второй по площади остров Большого Антильского архипелага, одну треть территорий которой занимает Республика Гаити, две трети — Доминиканская Республика. Особенности геологического строения Республики Гаити дают основание полагать наличие янтареносных пластов, однако территория не обследована и точные данные отсутствуют. Единственные достоверные сведения приводят М. Сендерсон и Т. Фарр [32] — о незначительных проявлениях в Центральном департаменте Республики близ Маисада, где янтарь был найден в линзах бурого угля.

В Доминиканской республике наиболее богатая янтареносная провинция находится в Северных Кордильерах (Северная провинция), где в различных точках горного хребта Кордильера-Септентриональ производится активная добыча янтаря (рис. 1). Менее продуктивные месторождения находятся в Восточной янтареносной провинции на северо-востоке Доминиканской Республики (рис. 2).

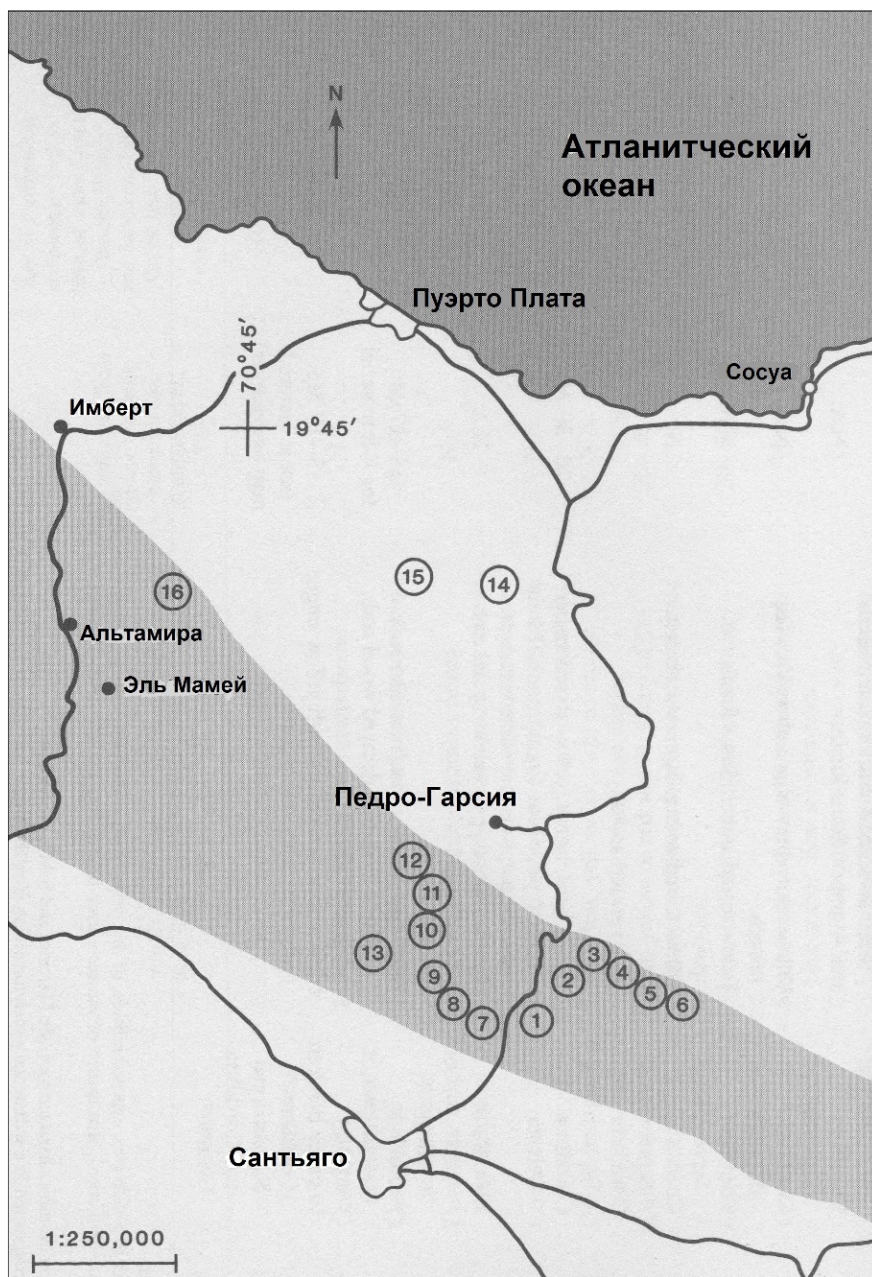


Рис. 1. Северная янтареносная провинция

Месторождения:

- 1 – Palo Quemado; 2 – Las Cacaos; 3 – La Toca; 4 – La Cumbre; 5 – Carlos Diaz;  
6 – Villa Trina; 7 – Los Higos; 8 – La Búcara; 9 – Aguacate; 10 – Palo Alto;  
11 – Las Auyamas; 12 – Los Aguitos; 13 – El Arroyo; 14 – Juan de Nina;  
15 – El Naranjo; 16 – Pescado Bobo

Источник: [28] с изменениями.

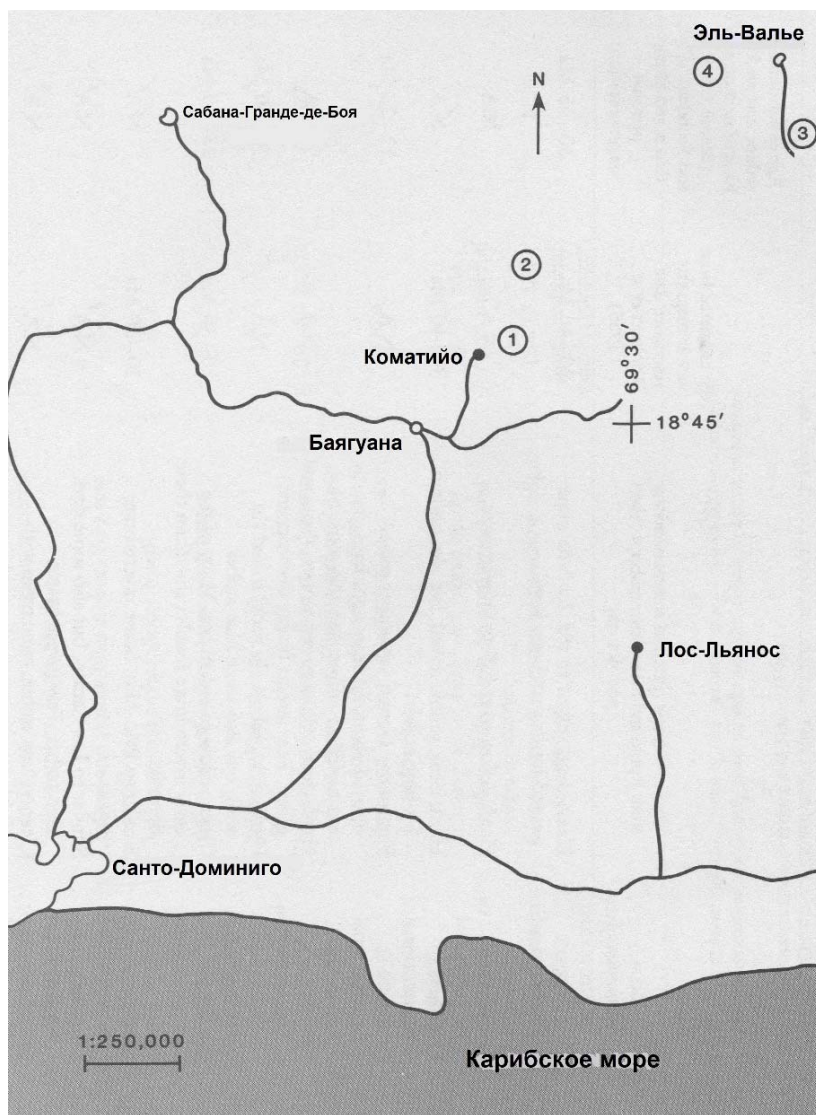


Рис. 2. Восточная янтареносная провинция  
Месторождения:  
1 – Comatillo; 2 – Sierra de Agua; 3 – La Medita; 4 – Ya Nigua

Источник: [28] с изменениями.

В месторождениях формации Ла Тока в Северных Кордильерах и Восточных Кордильерах (Восточное месторождение) добыча ведется в масштабах, близких к промышленным. На равнинах юго-восточной провинции Монте-Плата, близ Баяганы, Сабаны де ла Мер, а также к северу и юго-западу от Восточных Кордильер (рис. 2) известны менее значимые залежи.

На севере янтарь встречается в слоях ниже-средне миоценового формации Ла Тока, характеризующейся чередованием мергелей, аг-



риллита и морского песчаника с обломками раковин *Pecten burdigalensis* и *P. beudanti*. Мощность формации в целом составляет 1200 м, при этом янтарь находится лишь в верхнем 300-м слое. Янтарь в северном месторождении распределен неравномерно, встречается отдельными линзами в тонких, содержащих бурый уголь, относительно твердых отложениях песчаника.

В Восточной провинции янтарь залегает главным в формации Янигуа, где мощность янтареносного пласта достигает 100 м (рис. 2). Формация состоит из относительно мягких пород, залегает в глинистых глауконитовых песках с залежами бурого угля. Янтарь здесь распределен также неравномерно — как в глине, так и в угле. Фоссилии, обнаруженные в этих слоях — останки черепах, крокодилов и моллюсков, — указывают на то, что эти месторождения формировались в прибрежно-морской зоне.

Абсолютный возраст доминиканского янтаря из различных месторождений, согласно оценкам, варьировался от 50 млн лет в Северном месторождении до 20–15 млн лет в Восточных Кордильерах. Только к концу 1990-х гг. благодаря современным геологическим исследованиям выяснилось, что северное и восточное месторождения янтаря образовались в пределах единого осадочного бассейна, существовавшего с нижнего до среднего миоцена, то есть примерно 15–20 млн лет назад (бурдигальский ярус). Древний бассейн был разрушен тектоническими процессами [21], что привело к образованию Северного и Восточного месторождений.

Добывают доминиканский янтарь шахтным способом, используется исключительно ручной труд. В Западных Кордильерах шахты находятся на высоте около 800 м, в Восточных Кордильерах — в долинах. Называются они обычно в соответствии с близлежащими деревнями, наиболее продуктивные из них: Пало Альто, Ла Тока, Ла Кумбре в Северных Кордильерах и Эль Кабао, Эль Вале в Восточных Кордильерах [6].

В Восточных Кордильерах, в долине Эль Вале, шахты вертикальные. После удаления охрового цвета пустой породы старатели извлекают материал из глины серо-голубого цвета. Добыча ведется только в сухой сезон года, точное количество ежегодно добываемого сырья в Доминиканской Республике неизвестно.

В цветовой гамме доминиканского янтаря отсутствуют характерные для балтийского подкорково-внутриствольного происхождения непрозрачные молочно-белые матовые (в том числе «бастардные») фракции [8]. Редко встречаются цветовые разновидности, не известные в балтийском янтаре, — светящиеся зеленые или синие камни. Происхождение такой необычной окраски было обусловлено пребыванием янтаря в условия повышенного давления и температуры вследствие вулканической активности и тектонического давления. Аналогичные процессы происходят при искусственном колорировании балтийского янтаря в автоклавах.

Первое упоминание наличия ископаемых организмов содержится в работе В. Лонгвеллера [25], геологическое описание месторождений было опубликовано позже, в 1960 г. [32]. Более ранние сообщения только констатировали наличие янтаря на Гаити, касались главным обра-



зом культурно-этнографического наследия доколумбовского периода. Какого-либо целенаправленного интереса к палеофауне янтаря в этот период не наблюдалось. Долгие годы доминиканский янтарь был обойден вниманием также коммерсантов, поскольку Пальмникенское месторождение полностью обеспечивало потребность ювелирной промышленности. В конце 40-х гг. XX в. на западных рынках образовался дефицит сырья, что привело к возрастанию коммерческого интереса к доминиканскому янтарю, и вслед за этим пришло понимание его значения как источника палеонтологической информации. С середины 50-х гг. активно изучались геология, физические и химические свойства, печатные работы по палеонтологии появились несколько позже.

В 1960 г. в журнале *Science* была опубликована работа М. Сандерсона и Т. Ферра [32], где впервые были показаны научная значимость и перспективы изучения доминиканской свиты. Во многом благодаря этой публикации начинаются исследовательские работы по геологии и палеобиологии доминиканского янтаря. Вскоре были определены возраст янтаря Нового Света [11; 23].

С накоплением знаний о доминиканском янтаре ситуация постепенно меняется, вскоре появляются работы по систематике отдельных групп, растет число обнаруженных и описанных таксонов. О возрастании интереса к фауне доминиканского янтаря среди энтомологов свидетельствует устойчивый рост числа публикаций (рис. 3).

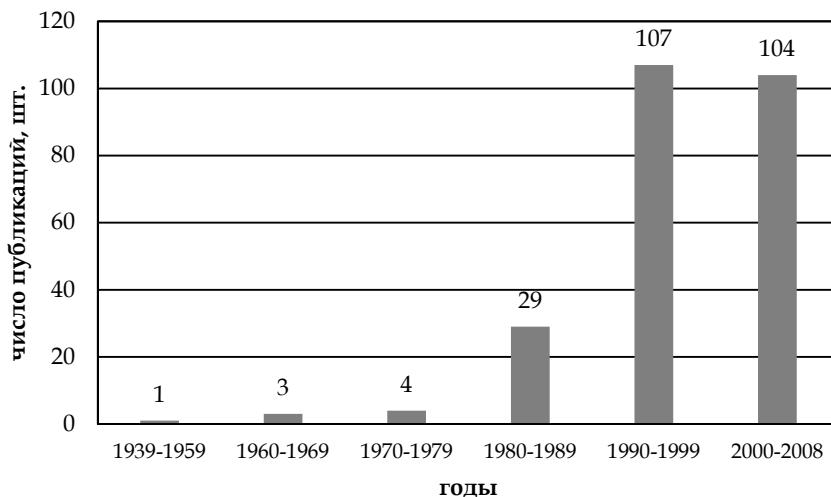


Рис. 3. Число публикаций по доминиканскому янтарию по десятилетиям на активной фазе изучения

Сравнительное количество публикаций также свидетельствует об активном интересе к этой фауне. Так, только в 2007 г. была опубликована 191 статья по палеоэнтомологии, из них 90 — по ископаемым смолам и 101 — по всем «неянтарным» ископаемым беспозвоночным.

По количеству публикаций доминиканский янтарь на стадии активного исследования уступает только балтийскому, что является свидетельством описательного этапа изучения «доминиканской» фауны.

В дальнейшем и по сей день наблюдается резкое падение количества публикаций, что вызвано выходом из описательной стадии изучения. Немаловажную роль в снижении интереса к этой палеофауне сыграло переключение интереса исследователей на бирманский янтарь — относительно новый источник палеоэнтомологической информации.

### Возраст и ботаническое происхождение

Сравнительно быстро было выяснено ботаническое происхождение доминиканского янтаря. Были привлечены различные методы исследования: инфракрасная спектromетрия [33], ядерный магнитный резонанс [13; 23], пиролитическая масс-спектрометрия [30], генетические, сравнительно биологические [27] и др.

Результаты этих исследований не подтвердили хвойное происхождение доминиканского янтаря и указали в пользу другого растительного объекта — бобового растения из рода *Нуменаеа* (семейство *Fabaceae*). В 1991 г. был обнаружен и описан вид-производитель доминиканского янтаря — ископаемый вид *Нуменаеа protera* [27]. Род *Нуменаеа* — группа тропических бобовых растений, в настоящее время известно 48 видов. Все виды приурочены к американским тропическим областям — встречаются на Карибских островах, в Мексике, Бразилии и Колумбии. Исключение составляет один вид — *H. verrucosa*, который в настоящее время встречается только на восточном побережье Африки. Исследование генетического материала, полученного из хлоропластов листьев *H. protera* классического месторождения Ла Тока в Доминиканской Республике, дал неожиданный результат — было обнаружено генетическое родство производителя доминиканского янтаря с биогеографически отдаленным восточноафриканским видом *H. verrucosa*. Таким образом, было доказано африканское происхождение производителя доминиканского янтаря. Удалось восстановить древний ареал *H. protera*; по современной классификации ареалов вид *H. protera* имел пантропическое распространение. Реконструкция древнего ареала *Нуменаеа protera* показана на рисунке 4.



Рис. 4. Ареал *Нуменаеа protera* в миоцене





Биогеографическое сходство фауны Антильских островов и южноафриканских территорий проявляется также в доминиканской палеофауне. Ряд факторов способствовал интенсивному обмену между материками. Согласно А. Грехему [18], на границе «палеоген — неоген» расстояние между Африкой и Антильскими островами было заметно меньше — от  $1/3$  до  $2/3$  современного. Ветровая активность и океанические течения имели бóльшую интенсивность. В совокупности это создавало непрерывно действующий обменный процесс между Южной Африкой и Антильскими островами. По аналогии с современным видом *H. verrucosa* ископаемый вид *H. protera* был эдификатором сообществ генезиса доминиканского янтаря.

Первый вид из доминиканского *Proplebeia dominicana* был описан в [37], эту дату можно обозначить как начало описательной стадии изучения доминиканского ископаемого комплекса. В 70—80-е гг. прошлого века описание фауны идет нарастающими темпами, особая активность имела место в последние два десятилетия. К настоящему времени изученность фауны отдельных групп насекомых можно считать исчерпывающей: опубликованы данные по семейству *Periscelididae* (*Diptera*) [37], отряду *Isoptera* [16], монография по пчелам [14] и другие, пока еще немногочисленные таксономические обзоры.

В 1992 г. вышла монографическое обобщение Дж. Пойнара «Жизнь в янтаре» [28]. В этой книге был дан анализ фаун всех более или менее значимых ископаемых смол, а сведения по доминиканскому янтарию были обобщены впервые. Некоторые положения этой книги критиковались [38], но работа Дж. Пойнара, наряду с монографией Д. Гримальди [19], по сей день остается самым цитируемым источником по ископаемым животным в янтарях.

В 1994 г. другим североамериканским энтомологом Н. Эвенхайзом [17] завершена каталогизация мировой, в том числе и «доминиканской» фауны ископаемых двукрылых. Несмотря на то, что труд посвящен только отряду *Diptera*, работа Н. Эвенхайза внесла значительный вклад в познание «доминиканской» фауны. Отряд *Diptera* — наиболее разнообразная и численно доминирующая группа в ископаемых смолах. Благодаря обобщению Эвенхайза стало возможным рассмотрение «доминиканской» фауны отряда *Diptera* в общем контексте эволюции жизни на Земле. Таксономический каталог фауны доминиканского янтаря был опубликован А. Арилло и В. Ортуно [10]: было систематизировано более 400 видов. Кроме родового и видового состава авторы привели практически всю существующую пока еще немногочисленную синонимику, а также место хранения типовых материалов.

Таким образом, «доминиканская» палеофауна прошла стадию описания в достаточно короткий промежуток времени — от первого описанного вида до первого обобщения на уровне открытой систематики понадобилось менее 30 лет, до первого систематического каталога — чуть более 40 лет.

К настоящему времени в доминиканском янтаре уже известен 521 вид насекомых, из них для 505 типовой стратой является доминиканский янтарь. Валидные виды распределяются по отрядам следующим обра-



зом: отряд *Archaeognatha* (1 вид), отряд *Zygentoma* (5), отряд *Ephemeroptera* (4), отряд *Odonata* (1); отряд *Plecoptera* (1), отряд *Zoraptera* (2), отряд *Embiopoptera* (2); отряд *Isoptera* (5); отряд *Orthoptera* (11); отряд *Hemiptera* (67), отряд *Neuroptera* (12); отряд *Strepsiptera* (7); отряд *Coleoptera* (104), отряд *Hymenoptera* (106), отряд *Trichoptera* (22), отряд *Lepidoptera* (3); отряд *Siphonaptera* (1), *Diptera* (167).

В этимологии названий видов наиболее часто используются связанные с географическим положением месторождения доминиканского янтаря. Так, слово *antilia* использовалось в 10 названиях, из них 3 идентичных названия *antilleana* были использованы в одном и том же семействе *Ceratopogonidae* — в родах *Dasyhelea*, *Forcipomyia* и *Stilobezzia*. В семействе *Anisopodidae* название *antillea* использовалось трижды. В 41 видовом названии используется название Доминиканской Республики в различных вариациях: *dominicana*, *dominica*, *dominicanensis*, *dominicapum* и др. В честь палеонтомологов Дж. Пойнара и Д. Гримальди названо 13 и 10 видов соответственно. В будущем неосторожное использование географических названий и персоналий может стать причиной различных таксономических казусов, образования омонимов и др.

Количество описанных видов и родов может дать приблизительную оценку вклада отдельных систематиков в описание доминиканского комплекса. Бесспорными лидерами в этой области являются североамериканские исследователи. Дж. Пойнар (Университет штата Орегон, США) описал более 126 таксонов, практически из всех отрядов насекомых, Д. Гримальди (Американский музей естественной истории, США) — 54 таксона, преимущественно из отряда *Diptera*. М. Энгелем (Университет штата Канзас, США) описано более 38 таксонов, главным образом из отрядов *Hymenoptera* и *Neuroptera*. Из европейских энтомологов наибольший вклад в изучение фауны доминиканского янтаря внесли польский энтомолог Р. Шацкевский (Гданьский университет, Польша) — более 30 видов из семейства *Ceratopogonidae* (*Diptera*) и С. Поденас (Вильнюсский университет, Литва) — более 14 видов из семейства *Limoniidae*.

Главнейшие исследовательские центры изучения фауны доминиканского янтаря находятся в США, здесь же находятся крупнейшие музейные коллекции, обеспечивающие накопление и хранение материалов. Значимость этих собраний также определяется хранением типовых материалов как главных носителей таксономической информации. Ниже приведен список наиболее значимых собраний.

**1. Американский Национальный Музей естественной истории, Вашингтон, США** — 5500 единиц, из них 43 голотипа, описанных из доминиканского янтаря видов.

**2. Естественно-исторический Музей, Штуттгарт, Германия** — 4600 единиц.

**3. Коллекция беспозвоночных животных штата Флорида, Гейневилл, США** — 3500 единиц, 11 голотипов.

**4. Американский Музей Естественной истории, Нью-Йорк, США** — 2000 единиц, 137 голотипов.

**5. Университет штата Орегон, США** — 139 голотипов.



6. Музей сравнительной зоологии, Гарвардский Университет, Кембридж, США — 28 голотипов, все из семейства *Formicidae* (*Hymenoptera*).

7. Музей Естественной Истории, Лондон, Англия — 630 единиц, 11 голотипов.

8. Геолого-Палеонтологический Институт и Музей, Гамбургский Университет, Германия — 325 единиц, 4 голотипа.

Остальные типовые материалы хранятся в более малочисленных фондах коллекций музеев естественно-исторического направления, университетов и научно-исследовательских учреждений.

**Доминиканская Республика:** Музей доминиканского янтаря, Пуэрто Плата — 2 голотипа, описанных Дж. Пойнаром двух видов мутилид (*Hym.*, *Mutillidae*).

**Бразилия:** Медицинский центр, Бело Горизонта — 2 голотипа из семейства *Psychodidae*.

**США:** Музей Бишопа, Гонолулу — голотип *Sceloenopla dominicana* (*Coleoptera*); Естественно-исторический музей М. Фильда, Чикаго — 3 голотипа стафилинид (*Coleoptera*); Естественно-историческая служба штата Иллинойс, Институт естественных ресурсов — хранится голотип первого описанного из доминиканского янтаря вида, пчелы *Proplebeia dominicana*; Естественно-исторический музей Канзасского Университета — голотип вида *Sialis casca* (*Megaloptera*); Университет Центральной Флориды, Орlando — голотип вида *Krocrites reflexa* (*Hemiptera*, *Cicadellidae*); Университет штата Флорида, Гейнесвилл — голотип *Discocoris dominicanus* (*Hemiptera*, *Thaumastocoridae*); Академия Наук штата Калифорния, Сан-Франциско — 3 голотипа.

**Канада:** Энтомологический Музей, Квебек — 5 (все из отряда *Orthoptera*).

**Франция:** Естественно-исторический Музей, Париж — голотип *Oeclidius browni* (*Hem.*, *Kinnaridae*).

**Австрия:** Естественно-исторический Музей, Вена — голотип *Oligocixia electrina* (*Hem.*, *Cixiidae*); Краеведческий Музей Инсбрука — голотип вида *Mezira scheveni* (*Hem.*, *Aradidae*).

**Испания:** Музей Науки, Барселона — 4 голотипа; Естественно-исторический Музей, Валенсия — голотип вида *Otroacizzia soriae* (*Psyllidae*).

**Швейцария:** Институт окружающей среды, Базельский университет — 3 голотипа; Музей Естественной истории, Базель — голотип *Lepthorax praecreolus* (*Hym.*, *Formicidae*).

**Германия:** Институт Палеонтологии, Автономный Университет, Берлин — голотип *Sceloenopla dominicana* (*Col.*, *Chrysomelidae*); Музей в Хофхайм-ам-Таунус — голотип вида *Succinarisemus scheveni* (*Dip.*, *Psychodidae*); Музей Дж. Зенкенберга, Франкфурт-на-Майне — голотип вида *Electromyrmosoccus abductus* (семейство *Pseudococcidae*); Хильдесхаймский Университет — 2 голотипа.

**Италия:** Естественно-научный Музей, Турин — 7 голотипов из отряда *Hymenoptera*.

**Польша:** Естественно-исторический Музей, Краков — голотип *Oliarus kulickae* (*Hemiptera*, *Cixiidae*).



**Китай:** Ханчжойский университет — голотип вида *Archaeopristocera mikii* (Нум., *Bethylidae*).

В 6 частных коллекциях хранится небольшое число типовых экземпляров:

- **колледж** Дж. Ворка, Орегон, США — 3 голотипа;
- **колледж** Д. Ландберга, компания «Amberica West», Колорадо, США — 4 вида из семейства *Dermestidae* (*Coleoptera*);
- **колледж** М. Переза, Доминиканская Республика — голотип вида *Trypoxylon dominicanum* (Нум., *Sphacidae*);
- **колледж** Я. Шевена, Хаген, Германия — голотип вида *Stichotrema dominicanum* (*Strepsiptera*);
- **колледж** Э. Морона, Турин, Италия — голотип *Euglossa moronei* (Нум., *Apoidea*);
- **колледж** Ф. Витали, Генуя, Италия — 4 вида из отряда *Coleoptera*;
- **колледж** Р. Шадзевского, Гданьск, Польша — голотип вида *Stilobezzia dominicana* (*Dip.*, *Ceratopogonidae*).

60

#### Характеристика палеофауны доминиканского янтаря на уровне открытой систематики

Уступая балтийскому янтарю по общему объему запаса и добычи, доминиканский янтарь значительно превосходит по встречаемости ископаемых организмов. По нашим данным в наиболее «насекомоносной» фракции слоистого янтаря количество камней с цельными включениями составляет не более 6 %, в то время как встречаемость в доминиканском превосходит почти в десятикратном размере (рис. 5). Более того, содержанием включений в одном камне (так называемые сининклюзы [22]) доминиканский янтарь превосходит балтийский в 3–4 раза (рис. 6–7).

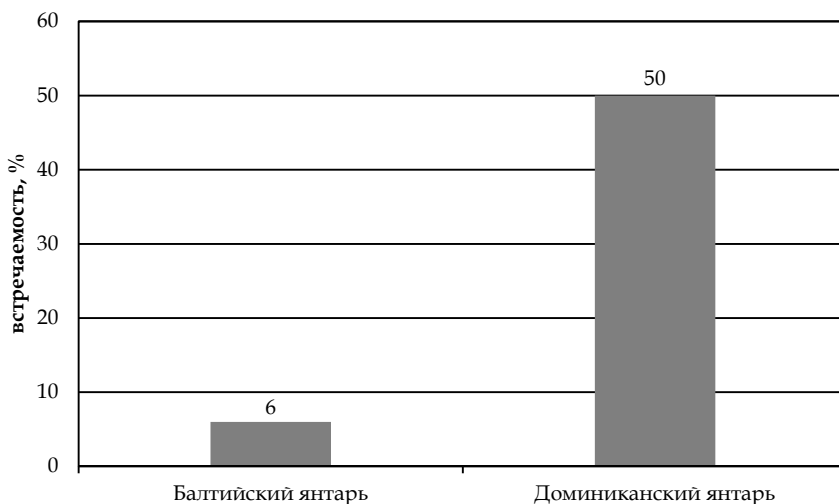


Рис. 5. Встречаемость камней с включениями в доминиканском и балтийском янтаре



Рис. 6. Встречаемость сининклюзов в балтийском янтаре по материалам Музея янтаря (Калининград) и число / доля кусков балтийского янтаря, содержащих включения

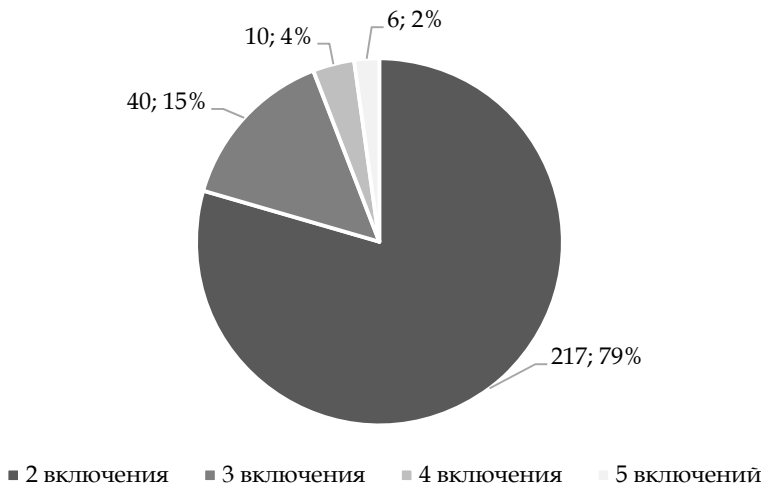


Рис. 7. Соотношение камней с различным количеством сининклюзов в балтийском янтаре по материалам Музея янтаря (Калининград) и число / доля камней, содержащих включения

Различия доминиканского и балтийского янтареи проявляются также при рассмотрении встречаемости позвоночных животных. Если находки включений пресмыкающихся, в частности подотряда *Lacertilia*, достаточно обычное явление для доминиканского янтаря, то в балтийском янтаре известно не более 10 находок за всю 200-летнюю историю изучения. Для доминиканского янтаря известна находка земноводного (*Eleutherodactylus sp.*, *Amphibia*, *Leptodactylidae* [29]), в других ископа-



емых смолах, включая балтийский янтарь, земноводные не отмечались. «Доминиканская» палеофауна характеризуется массовой встречаемостью насекомых, характерных исключительно для тропиков и неизвестных (или крайне малочисленных) в «балтийской» фауне. Анализ на уровне ключевых таксонов группы отрядов выявляет очевидные различия: во всех изученных образцах доминиканского янтаря были обнаружены рабочие особи термитов (отряд *Isoptera*), которые отсутствуют в балтийском; многочисленные находки в доминиканском янтаре безжальных пчел (*Hymenoptera, Apoidea, Meliponini*), которые являются характерным тропическим элементом, также отсутствуют в балтийском; в доминиканском янтаре богато и разнообразно представлены высшие семейства чешуекрылых (*Lepidoptera*), которые неизвестны в балтийском.

Перечисленные и другие особенности встречаемости насекомых ключевых экологических групп иллюстрируют отличия условий формирования доминиканского и балтийского янтарей. В частности, рабочие термиты перераспределяя органику, аэрируя почвенный профиль ускоряют работу детритных пищевых цепей и таким образом обеспечивают существование главных эдификаторов тропического леса. Без специализированных опылителей как *Proplebeia dominicana* невозможно воспроизводство низшего яруса леса.

#### Характеристика палеофауны доминиканского янтаря на родовом уровне

Родовой состав представлен 521 родами насекомых, из них только 68 родов не дошли до наших дней (13%), рецентный элемент отчетливо доминирует — 453 рода, или около 87% фауны. Отличия от балтийского янтаря, где доля рецентного элемента оценивается в пределах 50% [7], очевидны (рис. 8).

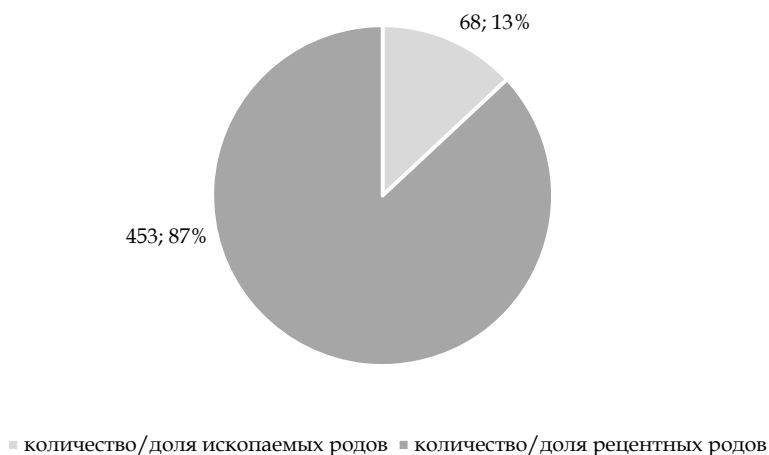


Рис. 8. Соотношение рецентных и ископаемых родов в доминиканском янтаре



Роды мелового происхождения — малочисленная, но очень важная для понимания эволюции сообщества группа. Связи этих родов с разными лагершкеттами показаны на рисунке 9. Связи доминиканского янтаря с мезозойскими палеофаунами иллюстрируют представлены ограниченным числом родов — всего 7 родов. Переход «бирманский — балтийский — доминиканский — мексиканский» представлен единственным мирмекофильным родом *Trichomyia* (Diptera, Psychodidae), в настоящее время распространенным в неотропиках [9]. Африканско-восточный азиатский род *Culicoides* (Dip., Ceratopogonidae) известен во всех крупных янтарных лагершкеттах: бирманском (верхний альб — ранний сеномен [12], в янтаре из Нью-Джерси (туронский ярус США [15]).

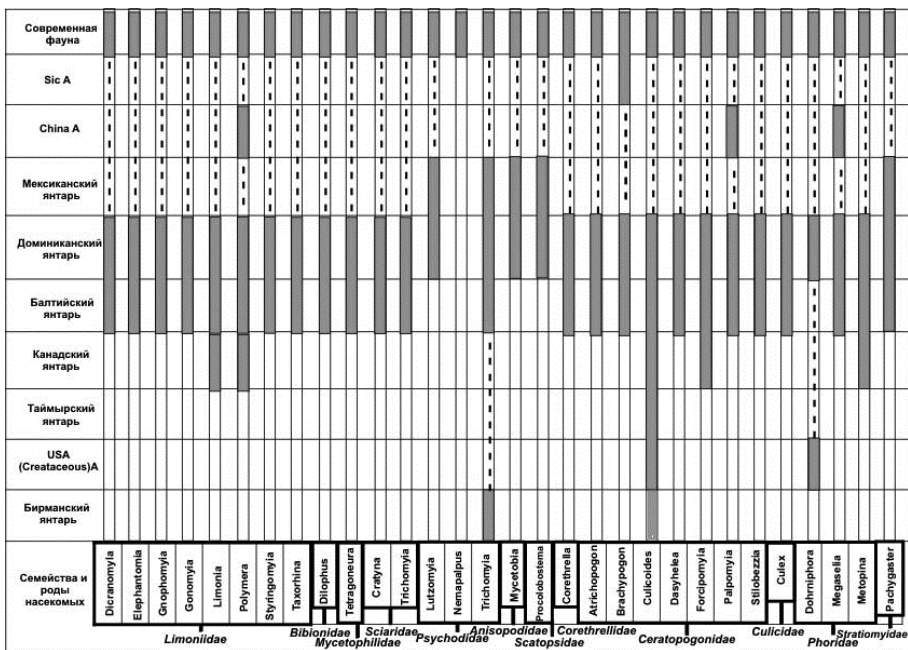


Рис. 9. Родовые связи «доминиканской» фауны

Очевидно, что в палеогене роды *Trichomyia* и *Culicoides* имели всеевропейское распространение, сокращение ареала произошло лишь в неогене. Исключение составляет распространенный ныне преимущественно в Южном полушарии род *Dohrniphora* (Dip., Phoridae), сокращение ареала которого произошло раньше, вероятно, на переходе «мезозой — кайнозой», об этом может свидетельствует отсутствие находок в балтийском янтаре. Среди мезозойских янтарей наиболее очевидные связи обнаружены для канадского янтаря (кампанский ярус [34]) — роды *Limonia*, *Polymera* (Dip., Limoniidae), *Forcipomyia* (Dip., Ceratopogonidae) и *Metopina* (Dip., Phoridae).

Среди родов, имеющих связи с другими смолами, большая часть родов имеет эоценовое происхождение. В палеонтологической летописи



си они впервые появляются в балтийском янтаре [5]. Переходы «балтийский янтарь — доминиканский янтарь» оказались наиболее многочисленными — 24 рода. В географически близком и одновозрастном мексиканском янтаре количество общих родов значительно меньше — 5 родов. Примечательно, что среди рассматриваемых таксонов отсутствуют ископаемые роды. Возможно, по мере изучения фаун смол такие роды могут быть обнаружены.

**Эндемизм.** Роды, встречающиеся «только здесь», специфический элемент фауны — это вымершие роды, которые возникли и вымерли в период образования доминиканского янтара. К этой группе относится 67 родов. Типовой стратой для всех является доминиканский янтарь. Рецентные роды, которые в палеонтологической летописи впервые появляются в доминиканском янтаре, — наиболее многочисленная группа. Она включает 255 родов. Эти роды в других, более ранних ископаемых смолах пока неизвестны.

Таким образом, результаты нашего исследования доминиканского янтара указывают на ярко выраженный эндемизм на уровне родовой группы и полное отсутствие на уровне семейства. Связи с мезозойскими фаунами едва присутствуют и всецело связаны с современной неотропической фауной. Из ископаемых сообществ наиболее очевидное сходство обнаружено для балтийского янтара (25 общих родов). Фаунистические связи с рецентными сообществами (в том числе и с фаунами копалов) более отчетливо выражены, чем с верхнеэоценовыми лагершеттами, что дает основание для характеристики «доминиканской» фауны как наиболее близкой к современной из всех известных лагершеттов.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта №19-05-00207 «Палеогеографическая и палеоэкологическая реконструкции сообществ янтареносного леса как модель глобальных климатических событий в верхнем эоцене».*

#### Список литературы

1. Богдасаров М. А. Янтарь и другие ископаемые смолы Евразии. Брест, 2010.
2. Говорушко С. М. Энциклопедия взаимодействия человека и насекомых. Владивосток, 2019.
3. Жерихин В. В. История биота тропических дождевых лесов // Журнал общей биологии. 1993. Т. 54, №6. С. 659—666.
4. Жерихин В. В., Пономаренко А. Г., Расницын А. П. Введение в палеоэнтомологию. М., 2008.
5. Манукян А. Р. Изменения видового и родового состава насекомых в палеогене как отражение глобальных климатических событий // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. 2010. С. 143—144.
6. Манукян А. Р., Вайшат В. Доминиканский янтарь — окно в прошлое Земли // Наука и Жизнь. 2010. №3. С. 76—80.
7. Родендорф Б. Б., Жерихин В. В. Палеонтология и охрана природы // Природа, 1974. №5. С. 82—91.
8. Савкевич С. С. Янтарь. Л., 1970.
9. Araújo M. X., Bravo F. A new species of *Trichomyia* (Diptera: Psychodidae: Trichomyiinae) and report of antennal sensilla in adult // Papéis Avulsos de Zoologia. 2018. Vol. 58.





10. Arillo A., Ortuño V.M. Catalogue of fossil insect species described from Dominican amber (Miocene) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B.* 2005. Vol. 352. P. 1–68.
11. Baroni Urbani C., Saunders J.B. The fauna of the Dominican Republic amber: the present status of knowledge // *Proc. 9th Caribbean Geological Conference.* Santo Domingo, 1980. P. 213–223.
12. Cruickshank R.D., Ko K. Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, northern Myanmar // *Journal of Asian Earth Sciences.* 2003. Vol. 21, iss. 5. P. 441–455.
13. Cunningham A., Gay I.D., Oehlschlager A.C., Langenheim J.H. <sup>13</sup>C NMR and IR analyses of structure, aging and botanical origin of Dominican and Mexican ambers // *Phytochemistry.* 1983. Vol. 22, iss. 4. P. 965–968.
14. Engel M.S. A monograph of the Baltic Amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2001, №259.
15. Engel M.S. Two ensign wasps in Cretaceous amber from New Jersey and Myanmar (Hymenoptera: Evaniidae) // *Polskie Pismo Entomologiczne.* 2006. Vol. 75, iss. 3. P. 443–454.
16. Engel M.S., Grimaldi D.A., Krishna K. A synopsis of Baltic amber termites (Isoptera) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B.* 2007. Vol. 372. P. 1–20.
17. Evenhuis N.L. *Catalogue of the Fossil Flies of the World (Insecta: Diptera).* Leiden, 1994.
18. Graham A. Modern processes and historical factors in the origin of the African element in Latin America // *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 2006. Vol. 93, №2. P. 335–339.
19. Grimaldi D.A. *Amber: window to the past.* N. Y., 1996.
20. Grimaldi D.A., Mathis W.N. Fossil periscolididae (Diptera) // *Proceedings of the Entomological society of Washington.* 1993. Vol. 95, iss. 3. P. 383–403.
21. Iturralde-Vinent M.A., MacPhee R.D.E. Age and paleogeographical origin of Dominican amber // *Science.* 1996. Vol. 273, iss. 5283. P. 1850–1852.
22. Koteja J. Syninclusions // *Wrosteck Inclusion.* 1989. №8. P. 7–8.
23. Lambert J.B., Frye J.S. and Poinar G.O. Amber from the Dominican Republic: analysis of nuclear magnetic resonance spectroscopy // *Archaeometry.* 1985. Vol. 27, iss. 1. P. 43–51.
24. Langenheim J.H. Present status of botanical studies of ambers // *Botanical Museum Leaflets, Harvard University.* 1964. Vol. 20. P. 225–287.
25. Lengweiler W. Minerals in the Dominican Republic // *Rocks and Minerals.* 1939. Vol. 14, iss. 7. P. 212–213.
26. Penálover E., Grimaldi G. New data on Miocene butterflies in Dominican amber (Lepidoptera, Riodinidae & Nymphalidae) with the description of a new nymphalid // *American Museum Novitates.* 2006. №3519. P. 1–17.
27. Poinar G.O. *Hymenaea protera* sp. n. (Leguminosae, Caesalpinioideae) from Dominican amber has African affinities // *Experientia.* 1991. Vol. 47. P. 1075–1082.
28. Poinar G.O. *Life in Amber.* Stenford, 1992.
29. Poinar G.O., Cannatella D.C. An Upper Eocene frog from the Dominican Republic and its implications for Caribbean biogeography // *Science.* 1987. Vol. 237, iss. 4819. P. 1215–1216.
30. Poinar G.O., Heverkamp J. Use of pyrolysis mass spectrometry in the identification of amber samples // *Journal of Baltic Studies.* 1985. Vol. 16, iss. 3. P. 210–221.
31. Ross A.J. The history of the Amber Collection at The Natural History Museum, London // *Amber in Collections. Amberif 2004, 11<sup>th</sup> International Fair of Amber Jewellery and Gemstones, 11<sup>th</sup> Seminar.* Gdańsk, 2004. P. 7–9.
32. Sanderson M.W., Farr T.H. Amber with insects and plant inclusions from the Dominican Republic // *Science.* 1960. Vol. 131, iss. 3409. P. 1313.
33. Schlee D., Glöckner W. Bernstein // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C.* 1978. Vol. 8. P. 1–72.



34. Sidorchuk E. A., Behan-Pelletier V.M. Megeremaeus cretaceous new species (Acari: Oribatida), the first oribatid mite from Canadian amber // The Canadian Entomologist. 2017. Vol. 149. P. 277–290.

35. Weitschat W. Amber collection of the Geological-Palaeontological Institute & Museum, University of Hamburg (Germany) // Amber in Collections. Amberif 2004, 11<sup>th</sup> International Fair of Amber Jewellery and Gemstones, 11<sup>th</sup> Seminar. Gdańsk, 2004. P. 10–12.

36. Weitschat W., Wichard W. Atlas of Plants and Animals in Baltic Amber. München, 2002.

37. Wille A., Chandler L. C. A new stingless bee from the Tertiary of the Dominican Republic (Hymenoptera, Meliponini) // Revista de Biología Tropical. 1964. Vol. 12, iss. 2. P. 187–195.

38. Woodruff R. E. Life or death in amber? // Insecta Mundi. 1994. Vol. 8, iss. 3. P. 136–142.

### Об авторах

Андраник Рафаелович Манукян — канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Калининградский областной музей янтаря, Россия.

E-mail: manukyan@list.ru

Леонид Алексеевич Жиндарев — д-р геогр. наук, ведущ. науч. сотр., Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия.

E-mail: LZhindarev@yandex.ru

Татьяна Владимировна Шапльгина — канд. геогр. наук, доц., Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Россия.

E-mail: TSHaplygina@kantiana.ru

Анна Викторовна Смирнова — зав. научно-экспозиционным отделом, Калининградский областной музей янтаря, Россия.

E-mail: smirnit@gmail.com

Ирина Игоревна Волкова — канд. геогр. наук, доц., Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Россия.

E-mail: IVolkova@kantiana.ru

### The authors

Dr Andranik R. Manukyan, Senior Research Scientist, Amber Museum, Russia.

E-mail: manukyan@list.ru

Prof. Leonid A. Zhindarev, Moscow State University, Russia.

E-mail: LZhindarev@yandex.ru

Dr Tatiana V. Shaplygina, Associate Professor, I. Kant Baltic Federal University, Russia.

E-mail: TSHaplygina@kantiana.ru

Anna V. Smirnova, Head of the Scientific and Exposition Department, Amber Museum, Russia.

E-mail: smirnit@gmail.com

Dr Irina I. Volkova, Associate Professor, I. Kant Baltic Federal University, Russia.

E-mail: IVolkova@kantiana.ru