

УДК 565+56.074.6:551.781.43(477)

К ПОЗНАНИЮ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЯНТАРНОГО ЛЕСА ПО ДАННЫМ СИНИНКЛЮЗОВ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В РОВЕНСКОМ ЯНТАРЕ (ПОЗДНИЙ ЭОЦЕН УКРАИНЫ)

© 2012 г. Е. Э. Перковский*, А. П. Расницын**, А. П. Власкин*, С. П. Расницын***

*Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев
e-mail perkovsky@fromru.com

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
Natural History Museum, London
e-mail: rasna36@yahoo.com

***Москва, e-mail: s.p.rasn@mail.ru

Поступила в редакцию 17.05.2011 г.

Принята к печати 25.05.2011 г.

Проанализирован состав сининклюзов в трех репрезентативных выборках позднеэоценового ровенского янтаря. Статистический анализ показал устойчивую связь трех пар таксонов во всех трех выборках, а именно комаров Chironomidae и Ceratorogonidae (звонцы и мокрецы), двукрылых Doli-chopodidae и длиннохоботных тлей Germaraphis, клеща Glaesacarus rhombeus и двукрылых зоны Scia-ga (Sciaroidea, Tipuloidea и др.). Первая пара интерпретируется как представляющая группировку насекомых аэропланктона, вторая – обитателей стволов янтарного дерева, третья – группировку потребителей мертвой древесины. Полученные результаты носят предварительный характер, но они подтверждают важность изучения сининклюзов как инструмента познания структуры древних сообществ.

С момента опубликования Яном Котеей (Koteja, 1989) понятия сининклюд (syninclusion) и предложений о потенциале этого явления как научного инструмента, это понятие вошло в обиход палеобиологов. Растет понимание того, что анализ сининклюзов действительно представляет один из ключевых способов познания структуры биоценозов древних ископаемых лесов (Kutscher, Koteja, 2000; Sontag, 2003; Perrichot, Girard, 2009; Weitschat, 2009; Wichard, 2009). Данная работа продолжает наши исследования в этом направлении (Perkovsky et al., 2003, 2007, 2010a, b; Перковский, 2006, 2007, 2008, 2010; Perkovsky, 2007, 2008, 2009a, b), выполненные на материале включений в ровенском янтаре (южный одновозрастный аналог балтийского янтаря; подробнее см. Perkovsky et al., 2007). В данной работе уточнены определения использованных включений, расширены подходы и исправлены некоторые методические ошибки предыдущей публикации (Perkovsky et al., 2010a).

Недавние исследования показали, насколько сильно состав включений зависит от весовых фракций (размера кусков) янтаря (Perkovsky, 2009b; Перковский, 2010). Было показано, например, что специализированные дендробионтные муравьи, такие как Stenobethylus goepperti (Mayr), составляют более высокую долю в выборках муравьев из мелкой фракции янтаря, чем в более крупных кусках, в то время как относительные генералисты

(преимущественно герпетобионтные) Lasius schiefferdeckeri Mayr демонстрируют противоположную тенденцию. Чем больше размер кусков янтаря, тем выше шанс их происхождения со ствола дерева, а не с его тонких веток. Указанные тенденции свидетельствуют, что S. goepperti был более склонен посещать крону дерева, чем L. schiefferdeckeri, который был, вероятно, более привязан к стволу и, возможно, к толстым ветвям дерева. Это позволяет предполагать, что насекомые и другие членистоногие, чаще попадающие в сининклюзы с S. goepperti или, наоборот, с L. schiefferdeckeri, также предпочитали соответственно крону или ствол янтарного дерева.

Распределение семейств двукрылых насекомых также оказалось зависимым от фракции (размеров куска) янтаря (Perkovsky et al., 2010a, tabl. 1, 2). Таблицы показывают различные формы этой зависимости, но наиболее очевидно уменьшение представленности звонцов (Chironomidae) в крупных кусках янтаря и противоположная тенденция, демонстрируемая двукрылыми зонами Sciaga (по Larsson, 1978), т.е. летающими ближе к земле (подробнее см. ниже). Эта зависимость легко объяснима, если справедлива упомянутая гипотеза о происхождении крупных кусков янтаря преимущественно с нижней части янтарного дерева. Обобщая сказанное, можно предположить, что мелкие куски янтаря происходят с различных частей янтарного

Таблица 1. Фактическая доля изученных групп по партиям янтаря

Инклюзы (всего)	Партия (1)			Партия (2)			Партия (3)		
	N	Доля 1	Доля 2	N	Доля 1	Доля 2	N	Доля 1	Доля 2
Chironomidae	41	0.0337	0.1577	59	0.0596	0.2287	295	0.2312	0.3558
Ceratopogonidae	17	0.0140	0.0654	7	0.0071	0.0271	88	0.0690	0.1061
Dolichopodidae	30	0.0246	0.1154	14	0.0141	0.0543	175	0.1371	0.2111
Sciara zone Diptera	82	0.0673	0.3154	50	0.0505	0.1938	431	0.3378	0.5199
Formica	—	—	—	—	—	—	14	0.0110	0.0169
Lasius	—	—	—	—	—	—	19	0.0149	0.0229
Ctenobethylus	7	0.0057	0.0148	—	—	—	51	0.0400	0.0615
Germaraphis	10	0.0082	0.0211	10	0.0101	0.0388	34	0.0266	0.0410
Glaesacarus	9	0.0074	0.0190	10	0.0101	0.0388	26	0.0204	0.0314
Всего кусков янтаря	1218	—	—	990	—	—	1276	—	—
Всего с инклюзами	260	—	—	258	—	—	851	—	—

дерева и представляют лучшую ловушку для аэропланктона и вообще для членистоногих, не ограниченных стволом дерева или приземным слоем воздуха, чем крупные куски янтаря. Учитывая это, мы предприняли анализ сининклюзов в надежде показать закономерные отклонения их состава от случайного.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мы проанализировали состав сининклюзов членистоногих в коллекции ровенского янтаря, сформированной без предварительного отбора включений и, соответственно, более или менее точно отражающей исходный состав включений, почему она и характеризуется как репрезентативная выборка. Коллекция хранится в Институте зоологии им. И.И. Шмальгаузена Национальной академии наук Украины, более подробно она описана Е.Э. Перковским с соавторами (Perkovsky et al., 2007, 2010b). Весь янтарь происходит из карьера Пугач в Клесове Ровенской обл. Для дальнейшей анализа были сформированы три совокупности (табл. 1):

(1) партия необработанного янтаря (16.77 кг) весом не менее 5 г (до обработки, соответственно более 3.5 г после обрезки и полировки, поскольку янтарь при обработке теряет приблизительно треть своего веса; см. Perkovsky, 2009b), из которой исключены загрязненные и непрозрачные куски (табл. 2);

(2) партия янтаря весом 2–5 г до обработки (соответственно, 1.3–3.5 г после обрезки и полировки); непрозрачные куски исключены (табл. 3); и

(3) партия весом ≥ 4.5 г после обработки (крупные куски; табл. 4).

Партии (1) и (2) формировались, включая как инклюзный, так и пустой янтарь. Третья партия (крупные куски) создавалась до того, как были

сформулированы задачи настоящего исследования, и составлена только кусками янтаря с включениями. Для компенсации этого упущения была оценена пропорция кусков с инклюзами животного происхождения среди всех кусков с инклюзами в репрезентативной коллекции балтийского янтаря Войцеха Каландыка, хранящейся в Музее янтарных включений кафедры беспозвоночных Гданьского университета (Sontag, 2003; в предыдущих публикациях – коллекция Сонтаг). Эта коллекция составлена в целом из кусков янтаря того же веса, что и наша третья партия: минимальный вес кусков необработанного янтаря 6.8 г в партии (3), вычисленный по минимальному весу ≥ 4.5 г после обработки, достаточно хорошо соответствует среднему сырому весу 11 г в коллекции Каландыка. Данные по последней позволяют рассчитать пропорцию камней с инклюзами животного происхождения по отношению ко всем крупным кускам янтарей, в которых таких инклюзов нет, но есть инклюзы растительного происхождения (хотя бы звездчатые волоски), как 1 : 0.54. Используя эту пропорцию, получаем предположительное исходное общее число кусков янтаря в партии (3) как $851 \times 1.54 = 1276$.

Для анализа были выбраны наиболее массовые или особо интересные группы членистоногих. В частности, были взяты:

- Комары звонцы (сем. Chironomidae), одна из самых массовых групп двукрылых в янтарях;
- Мокрецы (сем. Ceratopogonidae);
- “Двукрылые зоны Sciara”, экологическая группировка, выделенная С. Ларсоном (Larsson, 1978) и объединяющая группы, связанные с лесной подстилкой, мертвой древесиной и другим разлагающимся растительным субстратом, преимущественно микофаги, летающие по большей части низко над землей (различные Tipuloidea, Sciaridae, Mycetophilidae s.l., Cecidomyiidae, Psy-

Таблица 2. Состав сининклюзов в партии (1)

Сининклюзы	N	Фактическая доля 1	Теоретическая доля 1	Фактическая доля 2	Теоретическая доля 2
Chironomidae и Ceratopogonidae	6	0.0049	0.0005	0.0231	0.0103
Chironomidae и Dolichopodidae	3	0.0025	0.0008	0.0115	0.0182
Chironomidae и Sciara zone Diptera	20	0.0164	0.0023	0.0423	0.0497
Chironomidae и Stenobethylus	3	0.0025	0.0002	0.0063	0.0023
Chironomidae и Germaraphis	4	0.0033	0.0003	0.0085	0.0033
Chironomidae и Glaesacarus	2	0.0016	0.0002	0.0042	0.0030
Ceratopogonidae и Dolichopodidae	5	0.0041	0.0003	0.0106	0.0075
Ceratopogonidae и Sciara zone Diptera	9	0.0074	0.0001	0.0190	0.0206
Ceratopogonidae и Stenobethylus	1	0.0008	0.0001	0.0021	0.0010
Ceratopogonidae и Germaraphis	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae и Glaesacarus	1	0.0008	0.0001	0.0021	0.0012
Dolichopodidae и Sciara zone Diptera	12	0.0098	0.0017	0.0254	0.0364
Dolichopodidae и Stenobethylus	1	0.0008	0.0001	0.0021	0.0017
Dolichopodidae и Germaraphis	2	0.0016	0.0002	0.0042	0.0024
Dolichopodidae и Glaesacarus	1	0.0008	0.0002	0.0021	0.0022
Sciara zone Diptera и Stenobethylus	6	0.0049	0.0004	0.0127	0.0047
Sciara zone Diptera и Germaraphis	4	0.0033	0.0005	0.0085	0.0066
Sciara zone Diptera и Glaesacarus	4	0.0033	0.0005	0.0085	0.0060
Stenobethylus и Germaraphis	0	0	0	0	0
Stenobethylus и Glaesacarus	1	0.0008	0.0000	0.0021	0.0003
Germaraphis и Glaesacarus	0	0	0	0	0
Всего кусков с инклюзами	260				
Всего кусков янтаря	1218				

Таблица 3. Состав сининклюзов в партии (2)

Сининклюзы	N	Фактическая доля 1	Теоретическая доля 1	Фактическая доля 2	Теоретическая доля 2
Chironomidae и Ceratopogonidae	2	0.0020	0.0004	0.0077	0.0062
Chironomidae и Dolichopodidae	3	0.0030	0.0008	0.0116	0.0124
Chironomidae и Sciara zone Diptera	7	0.0071	0.0030	0.0271	0.0443
Chironomidae и Germaraphis	2	0.0020	0.0006	0.0077	0.0089
Chironomidae и Glaesacarus	2	0.0020	0.0006	0.0077	0.0089
Ceratopogonidae и Dolichopodidae	0	0	—	0	—
Ceratopogonidae и Sciara zone Diptera	2	0.0020	0.0004	0.0077	0.0053
Ceratopogonidae и Germaraphis	1	0.0010	0.0001	0.0039	0.0010
Ceratopogonidae и Glaesacarus	0	0	—	0	—
Dolichopodidae и Sciara zone Diptera	3	0.0030	0.0007	0.0116	0.0105
Dolichopodidae и Germaraphis	2	0.0020	0.0001	0.0077	0.0021
Dolichopodidae и Glaesacarus	1	0.0010	0.0001	0.0039	0.0021
Sciara zone Diptera и Germaraphis	2	0.0020	0.0005	0.0077	0.0075
Sciara zone Diptera и Glaesacarus	3	0.0030	0.0005	0.0116	0.0075
Germaraphis и Glaesacarus	0	0	—	0	—
Всего кусков с инклюзами	258				
Всего кусков янтаря	990				

chodidae и Phoridae); далее цитируются как “Sciara zone Diptera”;

- Муравьи *Formica* spp., *Lasius schiefferdeckeri* Mayr и *Stenobethylus goerperti* (Mayr), далее цитируемые соответственно как *Formica*, *Lasius* и *Stenobethylus*;

- Длиннохоботные тли рода *Germaraphis* Heie, важные своими предположительно тесными сим-

биотическими связями с муравьями (подробнее об этом см. Перковский, 2010);

- Массовый во всех европейских позднеэоценовых янтарях клещ *Glaesacarus rhombeus* (Koch et Berendt, 1854), представляющий, как недавно выяснилось, вымерший эндемичный род и семейство (Sidorchuk, Klimov, 2011).

Корреляция использованных таксонов по данным их сининклюзов оценивалась с помощью

Таблица 4. Состав сининклюзов в партии (3)

Инклюзы и сининклюзы	N	Фактическая доля 1	Теоретическая доля 1	Фактическая доля 2	Теоретическая доля 2
Chironomidae и Ceratopogonidae	40	0.0313	0.0159	0.0470	0.0358
Chironomidae и Dolichopodidae	41	0.0321	0.0317	0.0482	0.0713
Chironomidae и Sciara zone Diptera	117	0.0917	0.0781	0.1375	0.1756
Chironomidae и Formica	1	0.0008	0.0025	0.0012	0.0057
Chironomidae и Lasius	4	0.0031	0.0034	0.0047	0.0077
Chironomidae и Stenobethylus	13	0.0102	0.0092	0.0153	0.0208
Chironomidae и Germaraphis	15	0.0117	0.0062	0.0176	0.0138
Chironomidae и Glaesacarus	6	0.0047	0.0047	0.0070	0.0106
Ceratopogonidae и Dolichopodidae	19	0.0149	0.0095	0.0223	0.0213
Ceratopogonidae и Sciara zone Diptera	44	0.0345	0.0233	0.0517	0.0512
Ceratopogonidae и Formica	0	0	—	0	—
Ceratopogonidae и Lasius	1	0.0008	0.0010	0.0012	0.0023
Ceratopogonidae и Stenobethylus	3	0.0023	0.0028	0.0035	0.0062
Ceratopogonidae и Germaraphis	3	0.0023	0.0018	0.0035	0.0029
Ceratopogonidae и Glaesacarus	1	0.0008	0.0014	0.0012	0.0032
Dolichopodidae и Sciara zone Diptera	71	0.0556	0.0556	0.0834	0.1041
Dolichopodidae и Formica	1	0.0008	0.0015	0.0012	0.0034
Dolichopodidae и Lasius	5	0.0039	0.0020	0.0059	0.0046
Dolichopodidae и Stenobethylus	6	0.0047	0.0055	0.0070	0.0123
Dolichopodidae и Germaraphis	11	0.0086	0.0036	0.0129	0.0082
Dolichopodidae и Glaesacarus	5	0.0039	0.0028	0.0059	0.0063
Sciara zone Diptera и Formica	3	0.0023	0.0037	0.0035	0.0083
Sciara zone Diptera и Lasius	8	0.0063	0.0050	0.0094	0.0113
Sciara zone Diptera и Stenobethylus	16	0.0125	0.0135	0.0188	0.0303
Sciara zone Diptera и Germaraphis	16	0.0125	0.0090	0.0188	0.0202
Sciara zone Diptera и Glaesacarus	17	0.0133	0.0069	0.0200	0.0155
Formica и Lasius	1	0.0008	0.0002	0.0012	0.0004
Formica и Stenobethylus	1	0.0008	0.0004	0.0012	0.0010
Formica и Germaraphis	1	0.0008	0.0003	0.0012	0.0007
Formica и Glaesacarus	2	0.0016	0.0002	0.0023	0.0005
Lasius и Stenobethylus	1	0.0008	0.0006	0.0012	0.0013
Lasius и Germaraphis	2	0.0016	0.0004	0.0023	0.0009
Lasius и Glaesacarus	1	0.0008	0.0003	0.0012	0.0007
Stenobethylus и Germaraphis	1	0.0008	0.0011	0.0012	0.0024
Stenobethylus и Glaesacarus	2	0.0016	0.0008	0.0023	0.0018
Germaraphis и Glaesacarus	1	0.0008	0.0005	0.0012	0.0012
Всего кусков с инклюзами	851				
Всего кусков янтаря	1276				

критерия χ^2 с использованием программного обеспечения Statistica 6.0 (2010). Непосредственно для оценки степени сопряженности таксонов — компонентов сининклюза использовались отношение теоретической и фактической долей соответствующих сининклюзов с учетом их достоверности (табл. 5–10 и рис. 1). Фактическая доля — это отношение наблюдаемого числа камней с соответствующим сининклюзом к общему числу камней в выборке (фактическая доля 1) или к числу камней с

инклюзами в той же выборке (фактическая доля 2). Теоретическая доля — это произведение аналогичных долей для инклюзов, составляющих соответствующий сининклюз. Например, фактическая доля 1 для сининклюзов Chironomidae и Ceratopogonidae в партии 1 (0.0049, см. табл. 2) равна фактически найденному числу таких сининклюзов (6), деленному на число камней в партии 1 (1218, см. табл. 1), а фактическая доля 2 для тех же сининклюзов (0.0231, см. табл. 2) равна отношению того

Таблица 5. Отношение фактической и теоретической долей сининклюзов: партия (1), все камни. В табл. 5–10: полужирным подчеркнутым шрифтом даны значения при $P < 0.005$, полужирным при $P < 0.01$, подчеркнутым курсивом при $P < 0.025$, курсивом при $P < 0.05$, подчеркнутым прямым шрифтом при $P < 0.1$, прямым шрифтом при $P > 0.1$. Затенены значения, отраженные на соответствующей схеме связей (см. рис. 1)

	1	2	3	4	5	6	7
1. Chironomidae	–	10.48	<u>2.97</u>	7.25	12.73	11.88	<u>6.60</u>
2. Ceratopogonidae		–	11.94	7.86	–	–	–
3. Dolichopodidae			–	5.94	–	8.12	–
4. Sciara zone Diptera				–	12.73	5.94	6.60
5. Ctenobethylus					–	–	–
6. Germaraphis						–	–
7. Glaesacarus							–

Таблица 6. Отношение фактической и теоретической долей сининклюзов: партия (1), только камни с инклюзами

	1	2	3	4	5	6	7
1. Chironomidae	–	<u>2.24</u>	0.63	1.55	<u>2.72</u>	<u>2.54</u>	1.41
2. Ceratopogonidae		–	<u>2.55</u>	<u>1.68</u>	–	–	–
3. Dolichopodidae			–	1.27	–	<u>1.73</u>	–
4. Sciara zone Diptera				–	2.72	1.27	1.41
5. Ctenobethylus	<0.1			<0.1	–	–	–
6. Germaraphis	<0.1					–	–
7. Glaesacarus							–

же числа (6) к числу инклюзных камней в той же коллекции (260, см. табл. 1). Соответственно, теоретическая доля 1 для тех же сининклюзов (0.0005, см. табл. 2) равна произведению долей общего числа камней с Chironomidae (0.0337, см. табл. 1) и с Ceratopogonidae (0.0140, см. табл. 1) от общего числа камней в этой партии (1218, см. табл. 1). Аналогично, теоретическая доля 2 для той же пары (0.0103, см. табл. 2) равна произведению подобных долей (соответственно, 0.1577 и 0.0654, см. табл. 1), но уже от числа инклюзных камней в той же партии (260, см. табл. 1).

В предыдущей нашей публикации (Perkovsky et al., 2010a) для оценки степени корреляции ошибочно использовалось само значение χ^2 . Более корректно использовать для этой цели отношение теоретической и фактической долей. Значение этого отношения, близкое к единице (приблизительное равенство теоретической и фактической долей), свидетельствует о независимом поведении соответствующих таксонов и их случайном попадании в один и тот же натек смолы, впоследствии превратившийся в кусок янтаря. Значение, существенно превышающее единицу (когда фактическая доля выше теоретической), указывает на повышенную вероятность их попадания в один и тот же натек смолы, т.е. на предпочтение ими одних и тех же условий или на их прямую экологическую зависимость, например, в случае той или иной формы симбиоза (мутуализм, паразитизм и т.п.). В противоположном случае, когда фактическая доля

относительно мала, можно предполагать обитание соответствующих групп в существенно разной обстановке. На данном рекогносцировочном этапе исследования, направленном прежде всего на проверку продуктивности данного подхода, оценка экологических отношений проводилась только по наличию значительного превышения фактической доли над теоретической.

Достоверность полученных значений, оцениваемая как вероятность (P) случайного появления данного числа сининклюзов соответствующих таксонов, показана различными шрифтами в табл. 5–10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего необходимо остановиться на результатах, указывающих на существование определенных методических проблем. В частности, сопоставление результатов расчета по полному числу камней в выборке и по числу только инклюзных камней (при исключении пустых, т.е. кусков янтаря без инклюзов) показывает, что соответствующие цифры существенно различны, но, как и следовало ожидать, вполне пропорциональны (табл. 5–10), так что их графическая интерпретация практически идентична (ср. рис. 1, а и 1, б; 1, в и 1, г; 1, д и 1, е). При этом обнаруживается четкая тенденция в различиях как по степени корреляции анализируемых таксонов (отношение фактической и теоретической долей соответствующих си-

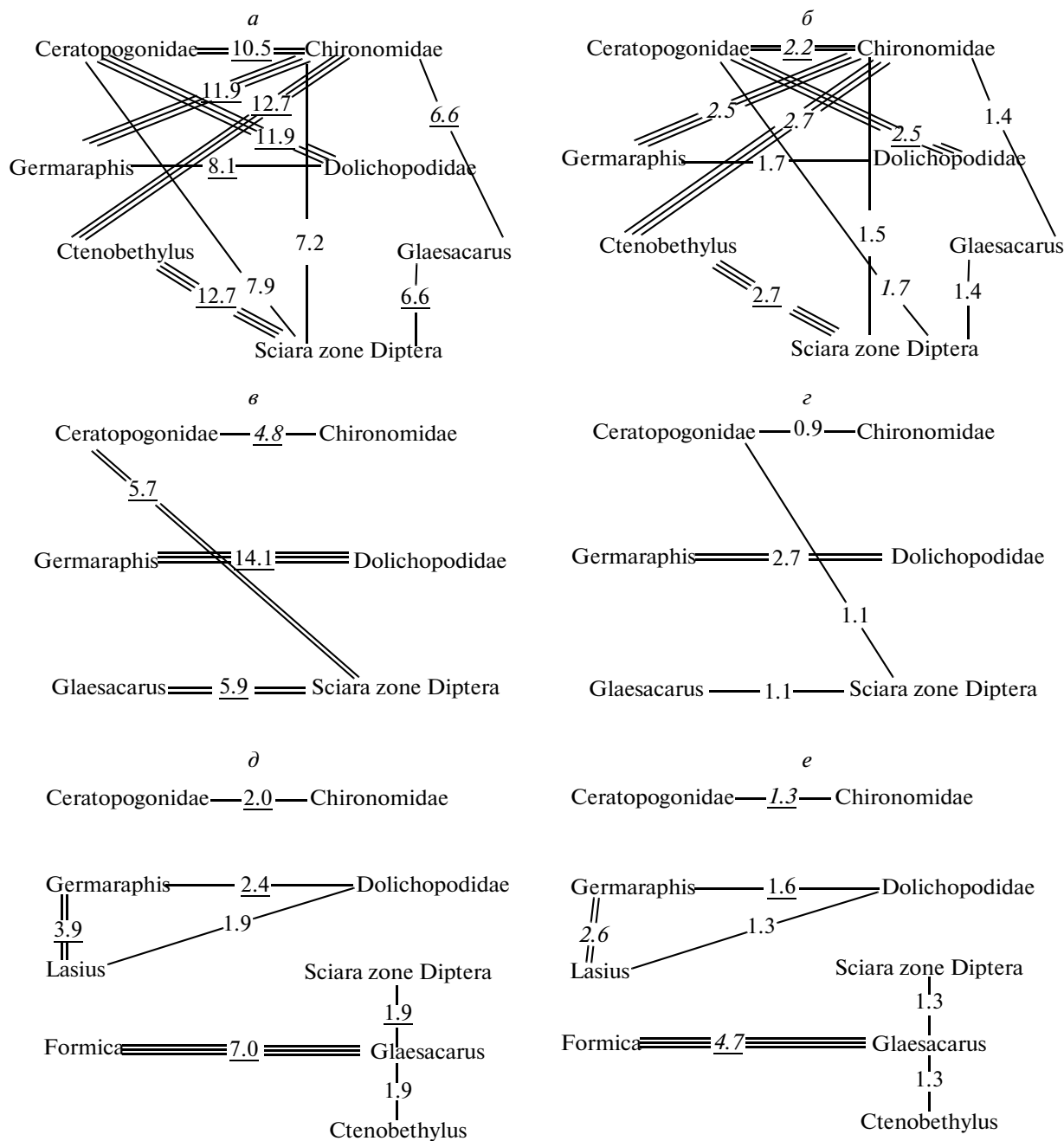


Рис. 1. Схемы связей между компонентами сининклюзов в изученных выборках (по данным табл. 5–10): *a* – выборка 1, все камни (см. табл. 5); *б* – то же, только инклюзные (см. табл. 6); *в* – выборка 2, все камни (см. табл. 7); *г* – то же, только инклюзные (см. табл. 8); *д* – выборка 3, все камни (см. табл. 9); *е* – то же, только инклюзные (см. табл. 10). Во всех случаях число линий между компонентами сининклюзов отражают градации силы связи (величины отношения фактической и теоретической доли соответствующих сининклюзов в выборке), цифры при линиях – отношение фактической и теоретической доли, начертания цифр отражают значимость этих значений так же, как в указанных таблицах.

нинклюзов), так и по статистической значимости значений корреляции (интервалы значений *P*, отраженные графическим начертанием цифр в табл. 5–10 и на рис. 1). В частности, полные выборки всегда демонстрируют более сильную корреляцию между соответствующими компонентами

сининклюзов и более высокую значимость показателя корреляции (меньшие значения *P*). Это указывает на преимущество полных выборок.

Одновременно заслуживает внимания сам факт, что корреляция между компонентами сининклюзов в полных выборках оказалась гораздо

Таблица 7. Отношение фактической и теоретической долей сининклюзов: партия (2), все камни

	1	2	3	4	5	6
1. Chironomidae	–	<u>4.79</u>	<u>3.60</u>	<u>2.35</u>	<u>3.36</u>	<u>3.36</u>
2. Ceratopogonidae		–	–	<u>5.66</u>	–	–
3. Dolichopodidae			–	<u>4.24</u>	<u>14.14</u>	–
4. Sciara zone Diptera				–	3.96	<u>5.94</u>
5. Germaraphis					–	–
6. Glaesacarus						–

Таблица 8. Отношение фактической и теоретической долей сининклюзов: партия(2), только камни с инклюзами

	1	2	3	4	5	6
1. Chironomidae	–	0.94	0.73	0.48	0.70	0.70
2. Ceratopogonidae		–	–	1.10	–	–
3. Dolichopodidae			–	0.86	2.69	–
4. Sciara zone Diptera				–	0.83	1.12
5. Germaraphis					–	–
6. Glaesacarus						–

выше, чем в выборках инклюзных камней. Он указывает на существование некоего дополнительного фактора, создающего корреляцию всех компонентов сининклюзов. Этот фактор достаточно очевиден – какие-то общие свойства смолы, влияющие на вероятность образования инклюзов (вероятность попадания организмов в смолу и сохранения в ней) и их последующего обнаружения. Это может быть открытое положение натека смолы, его прозрачность, длительность сохранения оптимальной вязкости и т.п. Тот факт, что подобная специфика инклюзной смолы (“потенциал инклюзности”) выявляется описанными выше расчетами, представляется весьма важным. Он указывает новое направление анализа палеобиологии ископаемых смол и смолоносных сообществ. Однако эта перспектива выходит за рамки данной работы, и ее реализация по необходимости откладывается на будущее.

Вернемся к основному предмету нашего исследования. Прежде всего, приходится констатировать значительный разброс в распределении связей одноименных таксонов в разных выборках,

особенно наиболее мощных связей, показанных на рис. 1 тройными линиями. Ни в одном случае такие связи не повторяются в том же статусе в разных выборках (ср. рис. 1, *a, в, д* и 1, *б, г, е*). Дело может быть в том, что наиболее тесные биоценотические связи чаще развиваются между более специализированными и менее массовыми группами, и для выявления таких связей нужен более обильный материал, чем тот, что доступен нам на нынешнем пилотном этапе нашего проекта. Косвенным подтверждением этого предположения служит тот факт, что некоторые из сильных связей дублируются, порой как еще более сильные, в других выборках, но только на материале уникальных сининклюзов. Таковы, например, связи *Lasius* – *Germaraphis* и *Lasius* – *Dolichopodidae*, явственные (особенно первая) в выборке (3) и подтвержденные уникальными сининклюзами в выборке (1). Однако регулярный учет уникальных сининклюзов в анализе невозможен, так как среди них слишком много случайных, делающих систему связей хаотичной.

Таблица 9. Отношение фактической и теоретической долей сининклюзов: партия (3), все камни

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Chironomidae	–	<u>1.97</u>	1.01	<u>1.17</u>	–	0.91	1.10	0.93	1.00
2. Ceratopogonidae		–	<u>1.57</u>	<u>1.48</u>	–	–	0.85	1.28	–
3. Dolichopodidae			–	<u>1.20</u>	–	<u>1.92</u>	0.86	<u>2.36</u>	1.40
4. Sciara zone Diptera				–	0.63	1.25	0.93	<u>1.39</u>	<u>1.94</u>
5. Formica					–	–	–	–	<u>7.01</u>
6. Lasius						–	–	<u>3.95</u>	–
7. Ctenobethylus							–	–	1.92
8. Germaraphis								–	–
9. Glaesacarus		–						–	–

Таблица 10. Отношение фактической и теоретической долей сининклюзов: партия(3), только камни с инклюзами

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Chironomidae	–	1.31	0.68	0.78	–	0.61	0.73	1.27	0.67
2. Ceratopogonidae		–	1.05	1.01	–	–	0.57	1.21	–
3. Dolichopodidae			–	0.80	–	1.28	0.57	1.57	0.93
4. Sciara zone Diptera				–	0.42	0.83	0.62	0.93	1.29
5. Formica					–	–	–	–	4.68
6. Lasius						–	–	2.63	
7. Stenobethylus							–	–	1.28
8. Germaraphis								–	–
9. Glaesacarus									–

Учитывая сказанное, в анализе приходится опираться не на наиболее сильные или на статистически наиболее значимые связи, а на устойчиво повторяющиеся связи, воспроизводящиеся на материале разных выборок. Таковых немного: это корреляция Chironomidae и Ceratopogonidae, Dolichopodidae и Germaraphis, Sciara zone Diptera и Glaesacarus. Правдоподобна, хотя и слабее обоснована связь Lasius – Germaraphis и Lasius – Dolichopodidae (см. выше). Весьма вероятна также корреляция Formica – Glaesacarus, весьма мощная и значимая по данным выборки (3), единственной, где оказались задействованными эти не самые обычные в янтарях муравьи.

Большинство указанных коррелирующих пар и троек таксонов сравнительно легко интерпретируются, причем чаще биотопически, чем трофически. Так, комары-звонцы и мокрецы – это мелкие воздушные насекомые, фактически аэропланктон, вряд ли имеющий какие-то специализированные связи с какими-то другими из использованных в анализе групп членистоногих. Dolichopodidae и Germaraphis – это очевидные обитатели стволов деревьев, а возможно связанные с ними муравьи рода Lasius ныне известны как симбионты длиннохоботных тлей рода Stomaphis Walker, современных аналогов Germaraphis (Heie, Wegierek, 2009). В последнем случае связь может быть не только топической, но и трофической.

Корреляция двукрылых приземного яруса (Sciara zone Diptera) и клеща Glaesacarus также, вероятно, топическая (самый нижний уровень янтарного леса, включая нижнюю часть янтарного дерева, где и происходило захоронение). Связь муравьев рода Formica с указанными двукрылыми и клещом, если она действительно имеет место (см. выше), тоже топическая. Непонятно только, почему эта и предшествующая коррелятивные группы не обнаруживают сильных связей между собой, хотя они попадали в смолу в одном и том же лесном ярусе, а частью и обитали непосредственно на янтарном дереве. Действительно, бескрылые и малоподвижные Glaesacarus и Germaraphis слишком обычны в

янтаре, чтобы можно было их заподозрить в аллохтонности. Возможно, эти коррелятивные группы представляют топически подобные группировки из разных вариантов янтарного леса, скажем, различающихся по влажности или по ценотической структуре сообщества. Хорошо известно, что янтарь собирается в места захоронения с обширных территорий, где представлены разнообразные варианты сообществ (Жерихин, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Статистический анализ состава сининклюзов в ровенском янтаре позволяет выделить определенные топические и, частично, трофические группировки древнего биоценоза. Он подтверждает сделанные ранее (Perkovsky et al., 2010a) выводы о существовании в ровенском янтарном лесу группировки аэропланктона, представленной комарами-звонцами и мокрецами, и двух различных группировок обитателей и посетителей стволов янтарных деревьев, именно Dolichopodidae–Germaraphis (– Lasius?) и Sciara zone Diptera–Glaesacarus (– Formica?). Параметры расхождения двух последних группировок еще предстоит выяснить: возможно, они представляют разные типы (варианты) древнего янтарного леса. Использованный метод продуктивен и заслуживает более широкого применения.

Авторы благодарны Р. Шадзевскому (Prof. Ryszard Szadziewski) и Э. Сонтаг (Dr. Elżbieta Sontag) из Гданьского университета (Гданьск, Польша) за возможность ознакомиться с коллекцией Каландыка. Для АПР работа поддержана Программой Президиума РАН “Происхождение и эволюция гео-биологических систем”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жерихин В.В. Тафономия: закономерности захоронения насекомых и их сохранности // Введение в палеоэнтомологию. М.: КМК, 2008. С. 119–253.
 Перковский Е.Э. Встречаемость сининклюзов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Homoptera,

- Aphidinea) в саксонском и ровенском янтарях // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 72–74.
- Перковский Е.Э. Сининклюзы муравьев *Lasius schiefferdeckeri* (Hymenoptera, Formicidae) и тлей рода *Germaraphis* (Homoptera, Aphidinea) в ровенском и саксонском янтаре // Вестн. зоол. 2007. Т. 41. № 2. С. 181–185.
- Перковский Е.Э. Первая находка сининклюза муравья *Lasius schiefferdeckeri* (Hymenoptera, Formicidae) и тли *Germaraphis* (Homoptera, Aphidinea) в балтийском янтаре // Вестн. зоол. 2008. Т. 42. № 2. С. 180.
- Перковский Е.Э. Распределение тлей рода *Germaraphis* (Homoptera, Aphidinea) в ровенских янтарях различного веса и их сининклюзы с муравьями // Вестн. зоол. 2010. Т. 44. № 1. С. 55–62.
- Heie O.E., Wegierek P. A classification of the Aphidomorpha (Hemiptera: Sternorrhyncha) under consideration of the fossil taxa // Redia. 2009. V. 92. P. 69–77.
- Koteja J. Syninclusions // Wrosteck. 1989. № 8. P. 7–8.
- Kutscher M., Koteja J. Coccids and aphids (Hemiptera: Coccinea, Aphidinea), prey of ants (Hymenoptera, Formicidae): evidence from Bitterfeld amber // Pol. Pismo Entomol. 2000. V. 69. № 2. P. 179–185.
- Larsson S.G. Baltic amber – a paleontological study // Entomonograph. 1978. V. 1. P. 1–192.
- Perkovsky E.E. First occurrence of syninclusion of ant *Ctenobethylus goepperti* (Mayr) (Hymenoptera, Formicidae) and matsucoccid (Homoptera, Matsucoccidae) in Rovno amber // Russ. Entomol. J. 2007 (2006). V. 15. № 4. P. 419–420.
- Perkovsky E.E. First occurrence of syninclusion of ants *Lasius schiefferdeckeri* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) and aphids *Germaraphis unguolata* Heie (Homoptera, Aphidinea) in amber (Klesov) // Russ. Entomol. J. 2008. V. 17. № 2. P. 207–208.
- Perkovsky E.E. On finding a single-clawed aphid, *Germaraphis unguolata* (Homoptera, Aphidinea), in a syninclusion with the ant *Monomorium mayrianum* (Hymenoptera, Formicidae) in the Saxonian Amber // Paleontol. J. 2009a. V. 43. № 9. P. 1006–1007.
- Perkovsky E.E. Differences in ant (Hymenoptera, Formicidae) species composition between weight fractions of Rovno Amber // Paleontol. J. 2009b. V. 43. № 9. P. 1087–1091.
- Perkovsky E.E., Zosimovich V.Yu., Vlaskin A.P. Rovno amber fauna: a preliminary report // Acta zool. cracov. 2003. V. 46 (suppl. – Fossil Insects). P. 423–430.
- 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 // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. № 1. P. 229–245.
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Rasnitsyn S.P. Community structure in the amber forest as revealed by the study of the arthropod syninclusion in the Rovno amber (Late Eocene of Ukraine) // Acta geol. sin. 2010a. V. 84. P. 954–958.
- Perkovsky E.E., Zosimovich V.Yu., Vlaskin A.P. Rovno amber // Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits / Ed. Penney D. Manchester: Siri Sci. Press, 2010b. P. 116–136.
- Perrichot V., Girard V. A unique piece of amber and the complexity of ancient forest ecosystems // Palaios. 2009. V. 24. P. 137–139.
- Sidorchuk E.A., Klimov P.B. Redescription of the mite *Glaesacarus rhombeus* (Koch & Berendt, 1854) from Baltic amber (Upper Eocene): evidence for female-controlled mating // J. Syst. Palaeontol. 2011. V. 9. № 2. P. 183–196.
- Sontag E. Animal inclusions in a sample of unselected Baltic amber // Acta zool. cracov. 2003. V. 46 (Suppl. – Fossil Insects). P. 431–440.
- Statistica 6.0. 2010. <http://software.informer.com/getfree-statistica-6.0/>.
- Weitschat W. Jäger, Gejagte, Parasiten und blinde Passagiere – Momentaufnahmen aus dem Bernsteinwald // Denisia. 2009. V. 26. P. 243–256.
- Wichard W. Taphozöosen im baltischen Bernstein // Denisia. 2009. V. 26. P. 257–266.

Contribution to the Study of the Structure of Amber Forest Communities Based on Analysis of Syninclusions in the Rovno Amber (Late Eocene of Ukraine)

E. E. Perkovsky, A. P. Rasnitsyn, A. P. Vlaskin, S. P. Rasnitsyn

The composition of syninclusions was analyzed in three representative samples of the Late Eocene Rovno amber. Statistical analysis revealed a stable connection between three pairs of taxa in all three samples, viz., the midges Chironomidae and Ceratopogonidae; the flies Dolichopodidae and aphids *Germaraphis*; and the mite *Glaesacarus rhombeus* and *Sciara* zone dipterans (Sciarioidea, Tipuloidea, etc.). The first pair is interpreted as representing the assemblage of aeroplankton insects; the second, the assemblage of dwellers of the trunks of amber trees; and the third pair, the assemblage of dead wood consumers. The results, although provisional, support the idea that the study of syninclusions is a useful instrument for understanding the structure of past communities.

Keywords: Amber forest communities, syninclusions, Late Eocene, Rovno Amber, Ukraine.