

## НОВЫЕ СИННИКЛЮЗЫ МУРАВЬЕВ ЭОЦЕНОВЫХ ЯНТАРЕЙ ЕВРОПЫ В СВЕТЕ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Дубовиков Д.А., Жарков Д.М.

Санкт-Петербургский государственный университет,  
биологический факультет, г. Санкт-Петербург  
*d.dubovikoff@spbu.ru, towalkd@gmail.com*

Смешанный характер «тропических» и «умеренных» фаунистических элементов в эоценовых сообществах наблюдается в разных частях света, включая Балтику, США, Шпицберген, Канаду, Великобританию, Арктику, Австралию (Archibald, Farrell, 2003). Впервые это отметил, более ста лет назад, великий американский энтомолог Уильям Мортон Уилер (Wheeler, 1910). При изучении фауны муравьев в Балтийском янтаре, он отметил странный набор родов муравьев из разных климатических зон. В настоящее время такое сочетание «тропических» и «умеренных» родов муравьев в одних и тех же биотопах неизвестно. Уилер предположил, что, либо различия по географической широте или по высоте н.у.м. в янтарных лесах были достаточными для появления двух разных фаун, которые сосуществовали вместе, либо формирование янтара происходило во время последовательных смен более теплых и ранних Ориентальных, Австралийских фаун на более холодные и поздние Палеарктические (Wheeler, 1915). Стюарт Арчибалд и Брайан Фаррелл назвали эти предположения «дилеммой Уилера» (Archibald, Farrell, 2003).

Брайан Дейли отверг первую гипотезу, которая подразумевала довольно высокие горы (более 2000 м) на месте произрастания янтарного леса, что противоречит палеогеоморфологическим исследованиям. Он выдвинул гипотезу (и оказался прав) о климате центральной и северной Европы позднего эоцена, не имеющем аналогов в настоящее время (Daley, 1972). В эоцене на всей Земле был особый, «вымерший» климат – относительно однородный, безморозный, жаркий и влажный, что и позволяло им сосуществовать (Zachos, 2001, Westerhold, 2020). Также обе гипотезы отвергаются многочисленными находками синниклюзов (включения разных организмов в одном куске янтара) насекомых и других беспозвоночных из разных климатических зон. Например, Александр Григорьевич Радченко и Евгений Эдуардович Перковский описали находку муравьев: современного тропического

рода *Oecophylla* Smith F., 1857 (рабочий †*O. brischkei* Mayr, 1868) с современным голарктическим *Lasius* Fabricius, 1804 (четыре рабочих †*L. schiefferdeckeri* Mayr, 1868), которые в настоящее время вместе не встречаются (Radchenko, Perkovsky, 2021). Здесь мы сообщаем о новых интересных находках сининклюзов муравьев в эоценовых янтарях Европы в свете их значения для палеоэкологического анализа фауны.

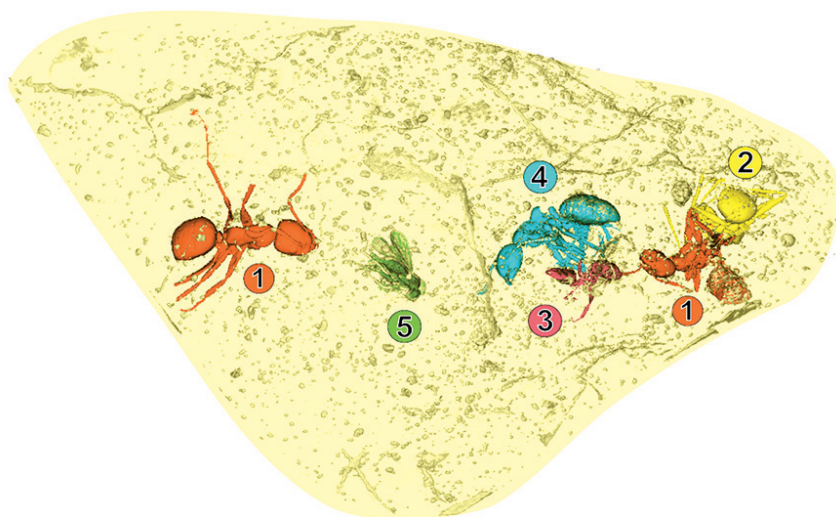
†*Prionomyrmex* Mayr, 1868 – вымерший род муравьев подсемейства Мургмесиінае обнаружен в балтийском янтаре вместе с рецентным голарктическим родом *Lasius*. †*Prionomyrmex* известны с позднего эоцена (†*P. longiceps* Mayr, 1868; †*P. janzeni* Baroni Urbani, 2000; †*P. gusakovi* Radchenko & Perkovsky, 2020) и позднего олигоцена (†*P. wappleri* Dlussky, 2012). Эти муравьи внешне очень похожи на представителей рецентного примитивного рода *Nothomyrmecia* Clark, 1934, однако отличаются наличием у первого рода перетяжки между III и IV абдоминальными сегментами. Ареал подсемейства Мургмесиінае в настоящее время ограничен Австралией и Новой Каледонией. Можно предположить, что образ жизни †*Prionomyrmex* был похож на таковой у современных представителей подсемейства Мургмесиінае. Рабочие фуражировали ночью на земле и деревьях поодиночке, питаются падью, охотятся на членистоногих, убивая их жалом. Интересно то, что *Nothomyrmecia* наиболее активны в холодное время года, холодными ночами при температуре 5–10 °С (Hölldobler, Taylor, 1983), возможно, потому что в это время они сталкиваются с наименьшим количеством конкурентов, включая более многочисленные виды дневных муравьев, таких как *Camponotus* Mayr, 1861 и *Iridomyrmex* Mayr, 1862. Это может объяснять то, что †*Prionomyrmex* продолжали существовать на территории Европы до более прохладного (по сравнению с эоценом) позднего олигоцена (Длусский, 2012), в отличие от многих других «тропических» родов муравьев. Нами изучен экземпляр JDC-9597R из Ровенского янтара (коллекция Йонаса Дамзена) с 3 рабочими †*L. schiefferdeckeri*.

†*Agroecomyrmex duisburgi* Wheeler, 1910 – вымерший вид муравьев подсемейства Агроэсомургмесиінае так же обнаружен в балтийском янтаре вместе с рецентным голарктическим родом *Lasius*. В настоящее время подсемейство Агроэсомургмесиінае представлено двумя видами: *Tatuidris tatusia* Brown & Kempf, 1968, встречающийся в подстилке не-отропических лесов в Центральной и Южной Америки и *Ankylomyrma coronacantha* Bolton, 1973, предположительно древесные муравьи из западной и центральной Африки. †*Agroecomyrmex* по многим морфологическим признакам более схожи с *Ankylomyrma*, чем с сильно специализированными *Tatuidris*, которые демонстрируют некоторые уникальные признаки для муравьев в целом. Это может указывать на

древесный образ жизни ископаемого †*A. duisburgi*, по аналогии с *A. coronacantha*. Явными признаками этого являются плоские мандибулы с 5 зубцами, смещенные назад относительно большие и сложные глаза и защитные шипы. Так же выпуклые глаза на боках головы могут свидетельствовать о ночном образе жизни †*A. duisburgi*. Кроме того, более открытый лабиомаксиллярный комплекс с более длинными максиллярными и лабиальными щупиками, типичен для муравьев, ведущих надземный, а не подземный образ жизни. В ходе работы нами изучены 4 экземпляра (два из них с сининклюзами).

†*Bradoponera meieri* Mayr, 1868 – вымерший вид, входящий в так называемую понероморфную группу подсемейств, в составе подсемейства Proceratiinae, обнаруженный в биттерфельдском янтаре совместно с †*Formica flori* Mayr, 1868, и в балтийском янтаре совместно с †*L. schiefferdeckeri*. Большинство рецентных таксонов муравьев из подсемейства Proceratiinae и понероморфной группы в целом, являются тропическими или субтропическими. Хотя подавляющее большинство понероморф обитают в почве и подстилке, и они почти никогда не взбираются по стволам деревьев – исключением могут являться †*Bradoponera*. Это предположение выдвинул Геннадий Михайлович Длусский на основе того, что в отличие от других видов понероморф, обильно представленных в янтаре крылатыми самками и самцами, †*B. meieri* представлены в янтаре в основном рабочими и самцами (30 из 32 известных экземпляров) (Dlussky, 2009). Преобладание крылатых особей в большинстве находок ископаемых видов понероморфной группы указывает на то, что эти муравьи жили в подстилке или верхнем слое почвы, взбираясь на деревья только во время брачного полета. Преобладание бескрылых особей у †*B. meieri* говорит о том, что эти муравьи обычно ходили по стволам деревьев. Вполне вероятно, что они строили гнезда внутри естественных полостей в мертвой древесине или в подвешенной почве, накапливающейся на эпифитах, как в случае с некоторыми рецентными тропическими Ponerinae. Современным аналогом вымерших †*Bradoponera* может являться тропический род мелких муравьев – *Discothyrea* Roger, 1863, который морфологически очень схож с ископаемым родом. Хоть они и обитают в основном в подстилке, некоторые виды *Discothyrea* были пойманы во время ночной фуражировки на ветках кустов и деревьев. Нами изучено 4 рабочих и один самец в сининклюзах с †*L. schiefferdeckeri*.

Интересной находкой, представленной на рисунке, является небольшой кусок балтийского янтара, содержащий четыре разных вида муравьев, три из которых являются доминантами в эоценовом янтарном лесу (†*C. goepperti* (3), †*L. schiefferdeckeri* (2), †*Y. geinitzi* (1)) и



**Рис.** Четыре вида муравьев в одном куске балтийского янтаря. 1 – †*Yantaromyrmex geinitzi* (Mayr, 1868); 2 – †*Lasius schiefferdeckeri* (Mayr, 1868); 3 – †*Ctenobethylus goepperti* (Mayr, 1868); 4 – †*Dolichoderus tertarius* (Mayr, 1868); 5 – Diptera.

один экземпляр самого массового в балтийском янтаре вида из этого рода †*Dolichoderus tertarius*, Mayr, 1868. По-видимому, они попали в смолу на тропе, посещая колонию тлей.

Сининкклюзы муравьев в янтарях указывают на смешанный характер биотопов в позднем эоцене Европы. Мы считаем, что в эоценовой фауне было четко выраженное ярусное и временное распределение видов, где в дневное время доминировала «умеренная» фауна, а в ночное «тропическая». Интересно то, что †*L. schiefferdeckeri* – второй по численности остатков вид в европейских янтарях (10–26% от остатков муравьев), встречается совместно с другими видами намного чаще чем †*Ctenobethylus goepperti* Mayr, 1868, который является первым по количеству остатков (24–49%) (Длусский, Расницын, 2007). По-видимому, †*C. goepperti*, как современные *Liometopum* Mayr, 1861, имели большую численность семей, образуя большие древесные гнезда и фуражировали, спускаясь на землю. В свою очередь, †*L. schiefferdeckeri* были герпетобионтами или хортобионтами, но с высокой численностью семей, активно посещающие ветви, и стволы деревьев и поэтому чаще попадали в смолу в разных местах, на разных ярусах янтароносного дерева.

Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации в соответствии с соглашением № 075-15-2022-322 от 22.04.2022 о предоставлении гранта в виде субсидий из федерального бюджета Российской Федерации. Грант предоставлен для государственной поддержки создания и развития Научного центра мирового уровня “Агротехнологии будущего”.

## Литература

- Длусский Г.М. 2012. Новые ископаемые муравьи подсемейства Мурмециінае (Hymenoptera, Formicidae) из Германии // Палеонтол. журн. № 3. С. 65-69.
- Длусский Г.М., Расницын А.П. 2007. Палеонтологическая летопись и этапы эволюции муравьев // Успехи совр. биол. Т. 127. № 2. С. 118-134.
- Archibald S.B., Farrell B.D. 2003. Wheeler’s dilemma // Acta Zoologica Cracoviensia. Vol.46 (Supplement Fossil Insects). P.17-23.
- Daley B. 1972. Some problems concerning the Early Tertiary climate of southern Britain // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. Vol.11. Iss.3. P.177-190.
- Dlussky, G.M. 2009. The ant subfamilies Ponerinae, Cerapachyinae and Pseudomyrmecinae (Hymenoptera, Formicidae) in the Late Eocene ambers of Europe. Paleontological Journal 43:1043-1086.
- Hölldobler B., Taylor R.W. 1983. “A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark”. Insectes Sociaux. Vol. 30. No. 4: P. 384-401. doi:10.1007/BF02223970.
- Radchenko A.G., Perkovsky E.E. 2021. Wheeler’s dilemma revisited: first *Oecophylla-Lasius* syninclusion and other ants syninclusions in the Bitterfeld amber (late Eocene) // Invert. Zool. Vol.18. No.1. P.47-65.
- Westerhold T., Marwan N., Drury A.J. et al. 2020. An astronomically dated record of Earth’s climate and its predictability over the last 66 million years // Science. No.369. P.1383-1387.
- Wheeler W.M. 1910. Ants, their structure, development and behaviour. Columbia University Biological Series 9. New York. 663 p.
- Wheeler, W. M. The ants of the Baltic Amber. 1915. // «Schr. Phys.-Okon. Ges. Königsb.» Vol. t.55. P. 1-142.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // Science. Vol. 292, No. 5517. P. 686-693.

# NEW SYNINCLUSIONS OF EUROPEAN EOCENE AMBER ANTS IN A VIEW OF PALEOECOLOGICAL DATA

Dubovikoff D. A., Zharkov D. M.

Saint Petersburg State University, Biological Faculty, Saint Petersburg

We report new interesting findings of ant syninclusions in the Eocene ambers of Europe. We discuss such findings as, †*Prionomyrmex* (Mayr, 1868) with †*Lasius schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Agroecomyrmex duisburgi* (Wheeler, 1910) with †*L. schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Bradoponera meieri* (Mayr, 1868) with †*Formica flori* (Mayr, 1868), †*Bradoponera meieri* (Mayr, 1868) with †*L. schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Gesomyrmex hoernesii* (Mayr, 1868) with †*F. flori* (Mayr, 1868), †*Procerapachys annosus* (Wheeler, 1915) with †*L. schiefferdeckeri* (Mayr, 1868), †*Tetraoponera simplex* (Mayr, 1868) with †*Ctenobethylus goepperti* (Mayr, 1868). We consider that in the Eocene fauna there was a clearly defined types and temporal distribution of ant species, where the “moderate” fauna dominated during the day, and the “tropical” one at night.