

На правах рукописи

Смирнова Анна Викторовна

**РЕКОНСТРУКЦИЯ НАЗЕМНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИТУАЦИИ
В ПАЛЕОГЕНЕ ПО МАТЕРИАЛАМ ВКЛЮЧЕНИЙ
В БАЛТИЙСКОМ ЯНТАРЕ**

Специальность: 1.6.21. Геоэкология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата географических наук

Калининград – 2024

Работа выполнена в Высшей школе живых систем ОНК «Институт медицины и наук о жизни (МЕДБИО)» Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта», г. Калининград

- Научный руководитель** – *Жиндарев Леонид Алексеевич, доктор географических наук, ведущий научный сотрудник кафедры геоморфологии и палеогеографии географического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова*
- Официальные оппоненты** – *Никифоров Сергей Львович, доктор географических наук, главный научный сотрудник, руководитель Отдела геоморфологии, геофизики и биогеохимии Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН*
- Дубовиков Дмитрий Александрович, кандидат биологических наук, доцент кафедры прикладной экологии Санкт-Петербургского государственного университета*
- Ведущая организация** – *Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва*

Защита состоится «14» июня 2024 года в 11:00 на заседании диссертационного совета 24.1.049.02 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт географии Российской академии наук» по адресу: 119017, Москва, Старомонетный пер., д. 29, стр. 4.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института географии РАН по адресу: 119017, Москва, Старомонетный пер., д. 29, стр. 4, и на сайте Института: <http://igras.ru/defences>.

Автореферат разослан «_____» _____ 2024 года.

Отзывы на автореферат (в электронном виде и на бумажных носителях в одном экземпляре, заверенные подписью и печатью) просим направлять по адресу: 119017, Москва, Старомонетный пер., д. 29, стр. 4, Диссертационный совет 24.1.049.02, e-mail: d00204603@igras.ru.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат географических наук



Е.А. Белоновская

Общая характеристика работы

Актуальность исследования. Балтийский янтарь – важный источник знаний о наземной экологической ситуации на территории Северной Европы в палеогене. Янтарь – ископаемая смола хвойных деревьев обширного лесного сообщества – эоценового «янтарного» леса. Янтарь характеризуется высоким содержанием и хорошей сохранностью включений ископаемых организмов, среди которых преобладают насекомые. Высокая численность, большое таксономическое разнообразие и узкая экологическая специализация насекомых позволяют использовать их как климатические и биотопические индикаторы природных условий территории, занятой «янтарным» лесом.

Балтийский янтарь имеет более чем двухсотлетнюю историю изучения, описано более 4300 видов животных [Szadziowski et al., 2018]. Большой массив данных по ископаемым янтаря накоплен за последние десятилетия. Несмотря на высокую изученность, до настоящего времени остаются открытыми многие вопросы об экологических условиях, существовавших на территории леса. Обобщение накопленных знаний о таксономическом составе и систематизация значительных объемов фактического материала создают основу для решения широких, обобщающих вопросов функционирования «янтарного» леса как цельной экосистемы, построения палеореконовструкций и воссоздания экологических условий на территории леса. Палеореконовструкции экологических условий прошлых эпох – важное условие для понимания процессов, происходящих в современности и обоснованного прогноза их будущего развития.

Объект исследования: палеогеновая экосистема «янтарный» лес.

Предмет исследования: включения ископаемых организмов, их фрагментов и ихнофоссилий в балтийском янтаре.

Цель работы: реконструкция наземной экологической ситуации в «янтарном» лесу на основе всестороннего анализа включений в балтийском янтаре.

Для достижения цели решались следующие **задачи**:

1. Обобщить разрозненные данные и составить сводку известных на сегодня таксонов насекомых балтийского янтаря.
2. Выделить включения-индикаторы: климатические, биотопические и трофические.
3. Определить основные биотопы «янтарного» леса, их геоэкологические характеристики, пространственное распределение и иерархию.
4. Выявить климатические (температурные и сезонность) условия «янтарного» леса.

5. Провести биогеографический анализ фауны янтаря, показать связи с современными географическими областями.

Материалы и методы исследования. Работа базируется на 11 400 экземпляров (далее – экз.) органических включений, выявленных в 6889 образцах (далее – обр.) балтийского янтаря, хранящихся в государственных собраниях Калининградского музея янтаря, Музея Мирового океана (Калининград, Россия) и в пяти каталогизированных частных коллекциях. Как информационный источник использовались также ихнофоссилии и нецелостные растительные фрагменты (в 1854 обр.). Полученный фактический материал обработан с применением программ Excel, Access, Corel Photo Paint, Helicon Focus и др.

Данные о таксономическом составе, условиях местообитаний и географическом распределении современных таксонов балтийской фауны получены из литературных источников (более 400 источников, Приложение № 1).

Созданы базы данных:

1. База данных органических включений (растений и животных) балтийского янтаря, включающая 11169 записей – на материалах коллекций.

2. Свод рецентных и ископаемых таксонов класса Insecta балтийского янтаря (1366 родов) с указанием зоогеографических областей распространения современных таксонов – на основе данных литературных источников и собственных данных.

В работе использовались метод индикации, а также актуалистический, картографический, сравнительно-географический и количественный (для определения частоты встречаемости и совместной встречаемости ископаемых) методы.

Положения, выносимые на защиту

1. Территория «янтарного» леса включала три основных биотопа и переходные зоны. Доминировал лесной биотоп (39% родов), в границах которого наиболее широко была развита увлажненная и затененная «Сциара-зона». В водно-прибрежном биотопе (22%) преобладали стоячие водоёмы и медленно текущие реки, что указывает на преобладание равнинного рельефа. Открытые биотопы (6%) существовали локально и кратковременно. Границы между биотопами были размыты, широко была развита переходная зона «Лес-открытые пространства» (19%).

2. Комплекс фауны, способной существовать только в условиях круглогодичных положительных температур, составляет 10,7% родов, что свидетельствует о безморозной зиме. Специфика захоронений растительных фрагментов (пыльцы и волосков дуба) указывает на присутствие слабовыраженной сезонности.

3. Наиболее обширная группа фауны балтийского янтаря распространена ныне всесветно (194 рода; 28,5%), вторая по численности – фауна Палеарктики, Неарктики и Голарктики (24%), минимальная доля – у австралийской фауны (0,9%). Реликтовые комплексы «янтарного» леса сохранились в Южной и Юго-Восточной Азии, в том числе в Гималайском регионе, а также на западе Неарктики и юге Афротропиков.

Научная новизна. Обобщен известный к настоящему времени таксономический состав класса Insecta балтийского янтаря (1366 родов, из них 705 современных (далее – совр.) и 661 ископаемый (далее – ископ.)). На основе собственной методики оценки вероятности совместной встречаемости организмов доказано доминирование в биогеоценозе леса специфического участка – «Сциара-зоны», для нее установлены связи с окружающими ландшафтами.

Выявлено таксономическое и фактическое преобладание в «янтарном» лесу фауны стоячих водоёмов (30% родов) и медленно текущих рек. Определена доля узкоспециализированной термофильной фауны (10,7%).

Впервые проведен анализ зоогеографического распределения «балтийской» фауны, установлены доли фауны в современных географических областях.

Соответствие диссертации паспорту специальности. Работа соответствует паспорту специальности 1.6.21 Геоэкология пункту 10. Исторические (палеоэкологические и палеоклиматические) реконструкции и прогноз современных изменений природы и климата.

Личный вклад автора. Соискателем определена актуальность исследования, сформулирована цель и обозначены основные задачи. Сбор материала, основные результаты и выводы, изложенные в работе, получены самостоятельно. Предварительная обработка фактического материала проведена частично научными консультантами, анализ данных проведен самостоятельно диссертантом.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, из них одна – в изданиях, рекомендованных ВАК по данной специальности, одна – в журнале, индексируемом в БД Scopus.

Апробация работы. Материалы диссертации использовались на конференциях: LXIV сессия Палеонтологического общества «Фундаментальная и прикладная палеонтология» (г. Санкт-Петербург, 2-6 апреля 2018 г.), IV Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (г. Владивосток, 9–15 сентября 2019 г.), IV международная научно-практическая конференция «Регионы в условиях глобальных изменений» (г. Калининград, 22–23 октября 2020 г.), V международная конференция «Концептуальные и прикладные

аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных» (Томск, 26–28 октября 2020 г.), XVI съезд Русского энтомологического общества (г. Москва, 22-26 августа 2022 г.), V Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (г. Новосибирск, 21-25 августа 2023 г.), Международная научно-практическая конференция «Балтийский янтарь и смолы мира» в рамках XI Международного Балтийского Морского форума (г. Калининград, 25 - 30 сентября 2023 г.).

Результаты исследований были применены в цикле научно-просветительских выставок, выступлениях в СМИ, в научно-методических докладах для экскурсоводов в Музее янтаря и в Национальном парке "Куршская коса".

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, пяти глав, заключения, приложения №1 «Таксономический, экологический и зоогеографический свод фауны балтийского янтаря», приложения №2 «Картографический материал».

Благодарности. Автор глубоко признателен научному руководителю д.г.н. Л.А. Жиндареву за помощь в подготовке и написании работы. Благодарю д.г.н. Э.А. Лихачеву, к.б.н. А.Р. Манукяна, к.г.н. И.И. Волкову и д.г.-м.н. Е.В. Краснова за многочисленные консультации. Автор благодарен руководству и сотрудникам Калининградского музея янтаря за предоставленную возможность работать с коллекцией.

Работа поддержана грантом РФФИ № 19–05–00207 «Палеогеографическая и палеоэкологическая реконструкции сообществ янтареносного леса как модель глобальных климатических событий в верхнем эоцене».

Основное содержание

Глава 1. История изучения фауны балтийского янтаря

Выделены основные этапы изучения включений в янтаре и охарактеризованы существующие на сегодня палеорекострукции древней экосистемы. На первом этапе происходили формирование коллекций и описания основных групп флоры и фауны «янтарного» леса [Goepfert, Berendt, 1845; Mayr, 1868; Klebs, 1889 и др.]. Второй этап – XX век – период интенсивного изучения и описания основных групп беспозвоночных. Появилось большое количество работ, посвященных решению узких проблем в основном таксономического характера. Была инвентаризирована флора янтаря [Czeczott, 1961], появились фундаментальные обобщения в области геологии и минералогии янтаря [Савкевич, 1974, Катинас, 1974]. Впервые как целостный биогеоценоз «янтарный» лес был описан в обобщающей работе Ларссоном [Larsson, 1978]. В 1998 году опубликован атлас

флоры и фауны янтаря, где рассмотрены проблемы хронологии, генезиса янтаря и климатических условий леса [Wichard, Weitschat, 1998].

XXI век – период узкоспециализированных описаний таксонов: Coleoptera [Кирейчук, Пойнар, 2007; Kirejtshuk, 2011; Alekseev, 2013, 2017; Brunke et al., 2019; Legalov, 2016, 2022, 2023; Чернышев, 2020 и др.], Diptera [Evenhuis, 2017; Szadziwski, 2008; Wagner, 2017, Гричанов, Негрбов, 2018 и др.], Hymenoptera [Длусский, Расницын, 2007; Engel, 2009; Dlussky, Rasnitsyn, 2009; Perkovsky, 2016; Belokobylskij et al., 2021; Расницын, Манукян, 2023; Zharkov et al, 2023 и др.], Isoptera [Engel et al, 2009 и др.], Neuroptera [Wichard, 2016 и др.], Odonata [Bechly, Wichard, 2008], Phasmatodea [Zompro, 2001 и др.], Trichoptera [Wichard, Neumann, 2008; Мельницкий, Иванов, 2013] и др.

Рассматривались проблемы тафономии ископаемых смол [Жерихин, 1980, 1997; Жерихин, Сукачева, 1989, 1992; Martínez-Delclòs et al, 2004; Жерихин, Еськов, 2006 и др.], анализировались закономерности совместной встречаемости и частоты встречаемости ископаемых [Sontag, 2003; Hoffeins, Hoffeins, 2003; Перковский, 2012; Дубовиков, Жарков, 2022 и др.], а также особенности захоронений ихнофоссилий [Nuorteva, Kinnunen, 2008 и др.]. Возраст янтаря в настоящее время оценивается как позднеэоценовый (приабонский) [Григялис, Бурлак, 1996; Александрова, Запорожец, 2008а,б; Мычко, 2022 и др.].

Лес характеризовался как обширная территория, занятая густым лесом и редко встречающимися открытыми участками [Larsson, 1978]. Последние данные по включениям флоры свидетельствуют о более широком распространении открытых участков [Sadowska, 2017, Sadowska et al., 2022a]. Отмечались ярусность, полидоминантность и гумидность сообщества [Алексеев, Алексеев, 2016]. Специфичный биотоп леса «Сциара-зона» рассматривался в общих чертах [Larsson, 1978; Vaiciulyte, 2001; Перковский и др., 2012].

Гипотезы о гористом ландшафте базировались на одновременном присутствии в янтаре флоры и фауны тропических и умеренных зон [Ulmer, 1912; Ander, 1942; Czechtz, 1961; Larsson, 1978 и др.]. «Янтарный» лес представлялся как сочетание затопленных низменностей, равнин и гор [Kohlman-Adamska, 2001]. Признаком присутствия гор рассматривается современное распространение некоторых таксонов в горах [Schmidt et al., 2016; Staniczek et al., 2017]. Как равнинный или слабохолмистый ландшафт леса был описан на основе комплексного экологического анализа флоры и фауны жесткокрылых янтаря [Алексеев, Алексеев, 2017].

Уже в XIX веке отмечался термофильный характер растительности [Goerpert, Berend, 1845; Conwentz, 1890 и др.]. Климат описывался как влажный теплоумеренный и

сезонный [Жерихин, 1998], паратропический [Wichard, Weitschat, 1998], равномерный, с низкой сезонностью и мягкой зимой [Archibald, Farrell, 2003 и др.]. Выделялись климатические индикаторы: термиты [Engel et al, 2007], тропические стрекозы [Bechly, Wichard, 2008; Wichard, 2016], некоторые жесткокрылые [Vitali, Damgaard, 2016; Schmidt, Michalik, 2017; Bogri et al, 2018; Brunke et al., 2019; Bukejs, 2019] и др. Результаты обзора фауны жесткокрылых позволили охарактеризовать климат как влажный, теплый, со среднегодовой t 10–20 °С и с мягкой зимой [Alekseev, 2017].

В последние годы знание о биологическом и таксономическом разнообразии «янтарного» леса стало намного шире. Современная степень изученности позволяет обобщить данные на уровне целого сообщества и использовать их для реконструкций ландшафтно-климатических условий леса.

Глава 2. Материалы и методика. Характеристика исследуемого материала

В работе исследована экологическая ситуация на территории «янтарного» леса (рис. 1) – позднеэоценового смолоносного сообщества, существовавшего на западной части Руссо-Скандии [Kosmowska-Ceranowicz, 1991; Григялис, Бурлак, 1996 и др.]. С запада и юга территория леса была ограничена морем, северная граница определена климатическими факторами, восточная – границами водосборного бассейна палеореки (Эридан), осуществлявшей сбор и транспортировку смолы в дельту, где сформировалось концентрированное месторождение балтийского янтаря.

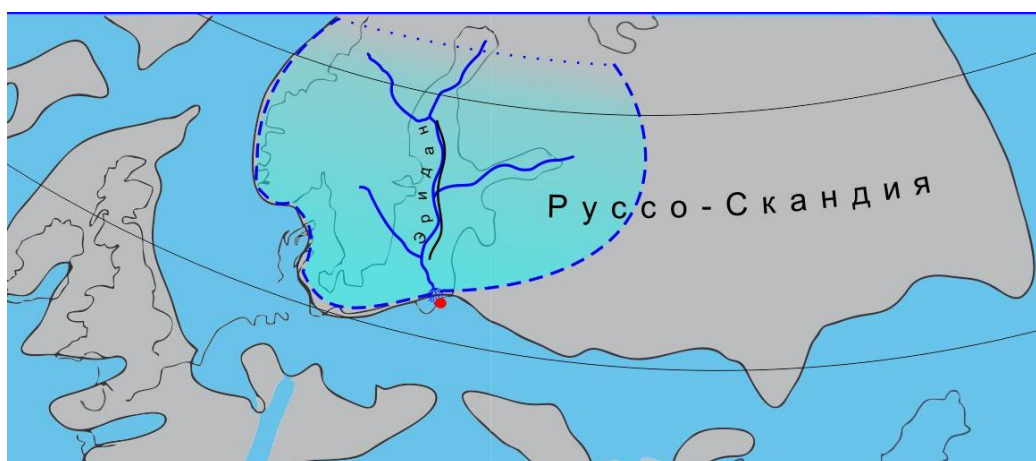


Рисунок 1 – Палеогеографическая карта-схема Европы в позднем эоцене [по: Kosmowska-Ceranowicz, 1991; Блажчишин, Катинас, 1992; Харин, Лукашина, 2002, с изменениями]. Пунктиром обозначены гипотетические границы исследуемой территории – «Янтарного» леса, точкой – месторождение балтийского янтаря.

2.1. *Материалы и методика.* Использована составленная автором таксономическая сводка насекомых балтийской фауны, включающая 360 семейств (далее – сем.), из них 14 ископ.; 1366 родов: 705 совр. и 661 ископ.

Для решения задачи выявления биотопических, климатических и трофических индикаторов применялся метод актуализма. В качестве индикаторов использовались таксоны преимущественно на родовом уровне с узкой экологической специализацией (специалисты).

Для выявления основных биотопов леса и их экологических характеристик применялся метод индикации. Как индикаторы лесного биотопа рассмотрены беспозвоночные, связанные с подстилкой, древесиной и грибами, стволом и кроной; водно-прибрежного биотопа – с водоёмами и берегами; индикаторы открытых биотопов – насекомые, местообитанием которых были безлесные хорошо освещаемые и прогреваемые лугоподобные участки. Как индикаторы переходных зон использована фауна, на разных стадиях развития занимавшая местообитания с различными экологическими условиями. Доминирование биотопов определялось на основе генерализации данных о таксономическом разнообразии фауны и частоты встречаемости таксонов-индикаторов в янтаре. Пространственное распределение биотопов устанавливалось на основе анализа совместной встречаемости организмов.

Как климатические индикаторы использованы данные по современным родам, обитающим на территориях со средней температурой самого холодного зимнего месяца выше 0 °С. Присутствие сезонных изменений установлено на основе закономерностей совместных захоронений пыльцы и волосков дубовых.

Для решения задачи определения современного географического распределения фауны были привлечены данные о местообитании таксонов «балтийской» фауны в современных географических областях – ареалы 680 совр. родов.

2.2. *Характеристика исследуемого материала.* В работе использованы 6889 обр. янтара, в которых содержатся включения 11 400 экз. животных, из них насекомых – 9443 экз. В 4961 обр. содержится один экз., в 1928 обр. – более одного экз. включений (сининклюдзы – по терминологии Koteja, 1989).

Выделены три типа встречаемости включений в янтаре [Смирнова, 2019b]: 1. массовая встречаемость – организмы, обнаруженные более, чем в 100 обр.; 2. средняя встречаемость – от 50 до 100 обр.; 3. единичная встречаемость – менее 50 экз.).

Индикаторные растительные фрагменты (включения волосков дубовых) содержатся в 1729 обр., включения фрагментов древесины (детрита) – в 1105 обр., включения пыльцы – в 66 обр., копролиты – в 86 обр.

Глава 3. Биотопическая структура «янтарного» леса

На основе данных о местообитании и трофических связях ископаемых организмов определены три основных биотопа исследуемого объекта и описаны параметры геоэкологической обстановки [Смирнова, 2024].

3.1. Лесной биотоп. Обнаружены индикаторы лесного биотопа – 274 совр. рода (39% фауны), местообитанием личинок и имаго которых были лесная подстилка, древесина, грибы и крона. Установлена доля фауны *лесной подстилки* 11% (79 родов), выявлено обильное присутствие в янтаре ее главного индикатора – сциарид (более 1000 экз.). В *разлагающейся древесине* обитало 157 родов (см. п. 3.1.2.), в *грибах* – 72 рода. С *прочей разлагающейся органикой* были связаны 44 рода, из них с животной – 15, в том числе 8 – в экскрементах и трупах. В совокупности с разлагающейся животной и растительной органикой было связано более 210 родов (30% фауны).

Крона. Обнаружены фитофаги, специализированные на питании как на хвойных (хвоя, шишки), так и на лиственных, в том числе тропических, растениях и др. Как индикаторы присутствия и активности редко встречающейся фауны кроны рассмотрены захоронения копролитов (в 73 обр., совместно со 134 экз. включений). Их высокое содержание (в более чем 5% образцов) выявлено в захоронениях дендро- и мицетобионтов, что указывает на осыпание копролитов вдоль стволов деревьев (рис. 2). Низкое – в захоронениях амфибионтов: хирономид (0,15%) и трясинников (0,7%), что носит закономерный характер.

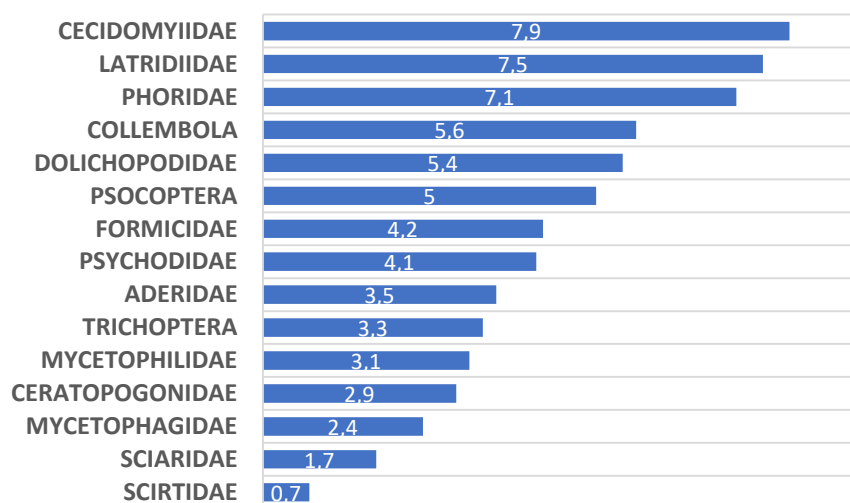


Рисунок 2 – Содержание копролитов в захоронениях (в %)

3.1.1. Доминирующий биотоп леса «Сциара-зона». Установлен самый массовый таксон балтийского янтаря – сем. Sciaridae (1119 экз., 10,5% всех включений животных в балтийском янтаре) [Смирнова, 2019b], специализированно связанный с лесной подстилкой, гниющей древесиной и грибами. Местообитание сциарид – затененная и увлажненная зона нижнего яруса леса. Массовость сциарид была возможна только при доминировании благоприятных для их развития экологических условий. Таким образом, «Сциара-зона» может быть признана доминирующим биотопом леса.

Экологические условия «Сциара-зоны» установлены в три этапа.

Этап 1. Выявлены сининклюзы сциарид, установлено количество совместных захоронений («Sciaridae-ориктоценозы», SO) (табл. 1).

Таблица 1 – Сининклюзы сциарид, указано количество совместных захоронений (SO)

Таксон	SO	Таксон	SO
Ceratopogonidae	35	Scirtidae	11
Mycetophilidae	34	Empididae	10
Dolichopodidae, Formicidae	30	Aderidae, Limoniidae, Thysanoptera	9
Collembola, Elateridae	23	Mycetophagidae, Sternorrhyncha	8
Chironomidae	21	Auchenorrhyncha, Mordellidae	7
Psychodidae	18	Phoridae	6
Scraptiidae	16	Isoptera, Blattodea, Ptiliidae	5
проч. Coleoptera	16	Lepidoptera, Pseudoscorpionidae	4
Staphylinidae	15	прочие Diptera	4
Cecidomyiidae, Trichoptera	13	Keroplastidae, Psocoptera	3
Hymenoptera, кроме Formicidae	13	Orthoptera	2

Этап 2. Определен состав сообщества «Сциара-зоны». Было введено понятие «Вероятность захоронения со сциаридами» (P_{Sciara}), равное соотношению числа совместных захоронений таксона со сциаридами (SO) к числу совместных захоронений с насекомыми в целом («Insecta-ориктоценоз», IO): $P_{Sciara} = \frac{SO}{IO} \times 100\%$ (табл. 2).

Таблица 2 – Вероятность совместных захоронений беспозвоночных со сциаридами (P_{Sciara} , %)

таксон	P_{Sciara} , %	Таксон	P_{Sciara} , %
Thysanoptera	56	Chironomidae	21
Ptiliidae	55	Dolichopodidae	20
Scraptiidae	47	Formicidae, Staphylinidae, Blattodea	19
Mycetophagidae, Keroplastidae	42	Lepidoptera, Limoniidae, Phoridae	18
Pseudoscorpionidae	36	Elateridae	17
Cecidomyiidae/ Empididae	32/31	Aderidae, Collembola	16
Isoptera	28	Scirtidae	15
Psychodidae	24	Trichoptera	14
Mycetophilidae, Mordellidae	23	Ceratopogonidae	13

В сообщество включены организмы, обладавшие высокой (>30%) и средней P_{Sciara} (>15%). Таксоны низкой P_{Sciara} (<15%) населяли соседние территории, они случайно попадали в захоронения сциарид и не включены в сообщество. Исключительные случаи представляют *Dip.*, *Ceratorogonidae* и термиты. *Ceratorogonidae* обладают парадоксально низкой P_{Sciara} при максимально высоком числе *SO*, что объяснимо их широким распространением в лесу из-за обилия увлажненных местообитаний. Термиты имеют высокую P_{Sciara} , но захоронения исключительно крылатых термитов указывают на случайность их нахождения в «Сциара-зоне».

Этап 3. Для определения экологических условий «Сциара-зоны» использованы данные о предпочитаемых местообитаниях участников сообщества: 1) лесной биотоп (нижний ярус: подстилка, мох, стволы деревьев, гниющая древесина); 2) переходная зона «Лес-открытые пространства» (травянистый и кустарниковый ярусы редколесий и опушки); 3) открытый биотоп; 4) водно-прибрежный биотоп. Местообитания личинок и имаго были рассмотрены отдельно.

Установлено очевидное преобладание в сообществе «Сциара-зоны» фауны, связанной с лесом. К лесным местообитаниям приурочены все организмы с P_{Sciara} выше 30%. Выявлены широкие связи личинок (рис. 3) с разлагающейся растительной органикой (древесиной и подстилкой), что было возможно только в условиях высокой влажности и затенённости «Сциара-зоны».



Рисунок 3 – Экологические связи обитателей «Сциара-зоны» на стадии личинки

У имаго выявлены более широкие пространственные связи (рис. 4), они посещали переходную зону и открытые биотопы. Это указывает на близкое соседство влажных тенистых и более освещенных открытых участков. Таким образом установлено, что «Сциара-зона» не располагалась глубоко в лесу в удалении от опушки и редколесья, как это описывалось ранее [Larsson, 1978].

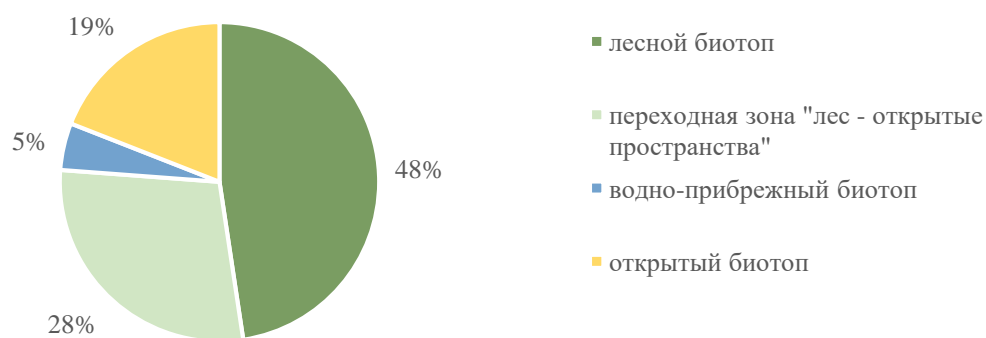


Рисунок 4 – Экологические связи обитателей «Сциара-зоны» на стадии имаго

Не зафиксировано случаев совместной встречаемости сциарид с фауной, приуроченной к открытым пространствам (сирфиды, слепни и др.). Самые слабые связи со «Сциара-зоной» установлены для фауны, обитавшей в водоёмах и прибрежных участках. Вероятно, в пределах зоны отсутствовали признаки затопленности леса.

3.1.2. Особенности деструкции древесины и индикаторы стадий разрушения.

Обнаружены индикаторы деструкции древесины в «янтарном» лесу [Смирнова, 2018b]. Древесный детрит содержится в 1105 из 3704 исследованных обр. Выделены два типа: микродетрит (неструктурированные фрагменты менее 0,5 мм) и макродетрит (структурированные, более 0,5 мм) (табл. 3). Содержание детрита в янтаре варьируется от низкого до высокого (табл. 3).

Таблица 3 – Количественное содержание микро- и макродетрита в янтаре на 1 см²

Вид детрита	Количество обр. янтара с:			Всего
	низким содержанием (<10 фр. на 1 см ²)	средним содержанием (10–20 фр.)	высоким содержанием (> 20 фр.)	
Микродетрит	293	274	140	707
Макродетрит	36	14	18	68

Установлено явное преобладание в янтаре индикатора финальных стадий разложения древесины – микродетрита. Содержание макродетрита, индикатора ранней стадии разложения, определено как незначительное.

Обнаружены индикаторные комплексы беспозвоночных трех стадий разрушения коры и пяти стадий древесины. Установлено значительное участие таракановых в деструкции древесины и иной органики. Выявлены явные признаки их тесной

биотопической и трофической связи со смолоносным деревом: в янтаре тараканы представлены на всех стадиях развития – от оотеки до половозрелых (47 экз.); древесный детрит содержится в 46% обр. с включениями тараканов.

Основные деструкторы современных термофильных лесов – термиты – обнаружены исключительно крылатыми особями (31 экз.). Доказано обитание термитов вне исследуемой территории и исключено их участие в деструкции древесины в «янтарном» лесу.

3.2. Водно-прибрежный биотоп. Выявлены индикаторы водно-прибрежного биотопа – 158 родов (22 %). В стоячих водоёмах обитало 32% родов, в текучих – 38%, адаптированы к обитанию как в стоячих, так и текучих водах – 30% (рис. 5).

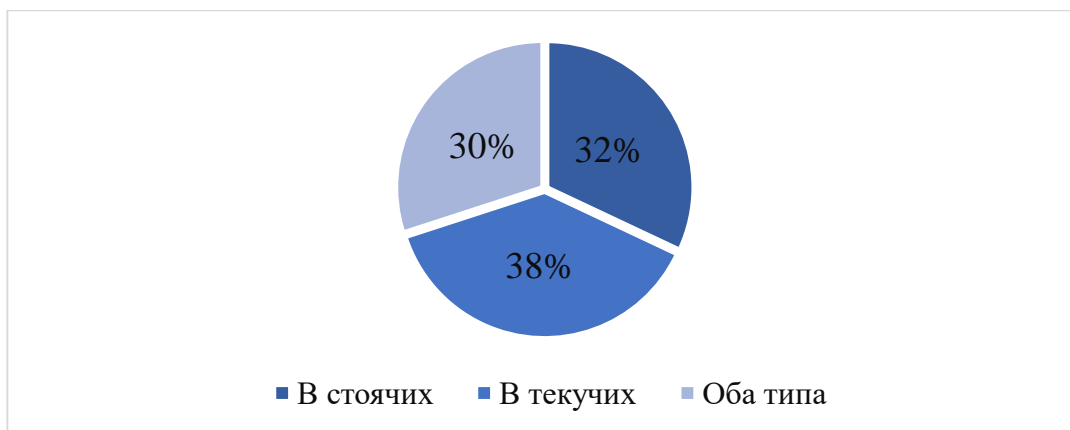


Рисунок 5 – Распределение фауны по типам водоемов (в %)

3.2.1. Стоячие водоемы. Выявлены индикаторы стоячих водоёмов – 47 родов. Наиболее широко были распространены болота и экологически схожие участки ландшафта, местообитание известно для 45 родов (30% водной фауны). Местообитанием 24 родов могли быть обособленные микрэкосистемы – *временные водоёмы* (лужи, фитотельматы и др.). Выявлены индикаторы присутствия фитотельматов (в пазухах листьев, вокруг соплодий и соцветий – 10 родов). Доказано существование особой разновидности водоёмов – дендротельматов (скоплений воды в стволах деревьев). Обнаружены геологические образцы (2 обр.), маркирующие присутствие дендротельматов.

3.2.2. Текучие воды. Выявлено местообитание в текучих водах для 55 родов. Выделены две группы индикаторов: 1. индикаторы холодноводных рек с быстрым течением – 10 родов (18% фауны текучих вод), выявлена единичная встречаемость в янтаре организмов этой группы; 2. индикаторы рек со спокойным и медленным течением – 23 рода (42%), представлены массово встречающимися в янтаре организмами: хирономиды (663 экз.), жуки-трясинники (315) и большая часть совр. родов ручейников (237 экз.).

3.3. Открытые биотопы. Обнаружены индикаторы открытых биотопов – обитатели хорошо освещаемых и прогреваемых безлесных лугоподобных участков, занятых кустарниковой и травянистой растительностью – 42 рода, эти организмы занимают самую незначительную долю – 6% фауны янтаря. Яркие индикаторы – гелиофильные и ксерофильные сем. Asilidae, Bombyliidae, Tabanidae и др. Присутствие участков с кустарниково-травянистой растительностью маркируют 26 родов (62% обитателей открытых биотопов), с травянистой растительностью – 5 родов (12%). Выявлена фауна, облигатно связанная с растительностью открытых луговых пространств: кипрейными, злаковыми и осоковыми; а также саранчовые и их паразиты.

Присутствовали специфичные местообитания – субстраты с низким уровнем влажности. Выявлена ксеро- и мезофильная фауна (5 родов), местообитанием которой были сухие песчаные почвы и сухая древесина.

3.4. Переходные зоны. Установлено присутствие в ландшафте леса двух типов переходных зон между биотопами. В качестве индикаторов переходных зон использованы организмы, обитавшие на разных стадиях своего развития на экологически разграниченных участках.

3.4.1. Переходная зона «Лес-открытые пространства». Обнаружено 137 родов (19% фауны янтаря), местообитанием личинок которых был лесной биотоп: мертвая древесина (59 родов), подстилка (18), грибы (19) и др., а имаго обитало на деревьях, кустарниках и траве опушек и редколесий.

3.4.2. Переходная зона «Лес-водоемы» – 25 родов, личинки развивались в лесу (древесина, подстилка), имаго – в прибрежной зоне.

3.5. Пространственное распределение биотопов «янтарного» леса (на основе анализа совместной встречаемости организмов). Обнаружены случаи совместной встречаемости организмов (СВ) – захоронения в янтаре несколько экз. ископаемых (сининклюзов).

3.5.1. Совместная встречаемость индикаторов лесного и водно-прибрежного биотопов. Для выявления признаков соседства *лесных и водно-прибрежных биотопов* использована СВ массово распространенных и экологически узкоспециализированных индикаторов леса (сем. Sciaridae) и водоемов (сем. Chironomidae) [Смирнова, 2024]. Для Sciaridae зафиксировано 367 случаев СВ в 222 обр. янтаря, для Chironomidae – 160 случаев СВ в 100 обр. В таблице 4 показаны сининклюзы сциарид и хирономид, количество случаев совместной встречаемости и процент захоронений со сциаридами (слева) и хирономидами (справа).

Таблица 4 – Сининклюзы Sciaridae и Chironomidae

Sciaridae			Chironomidae			
Сининклюзы	Кол-во экз.	%		%	Кол-во экз.	Сининклюзы
Dip., Ceratopogonidae	35	9,5%	1.	11,9%	19	Dip., Ceratopogonidae
Dip., Mycetophilidae	34	9,3%	2.	8,8%	14	Hym., Formicidae
Hym., Formicidae	30	8,2%	3.	6,3%	10	Col., Scirtidae
Dip., Psychodidae	18	4,9%	4.	5,6%	9	Trichoptera
Collembola	17	4,6%	5.	5,0%	8	Dip., Psychodidae
Col., Scaptiidae	16	4,4%	6.	3,8%	6	Dip., Mycetophilidae
Trichoptera	13	3,5%	7.	3,1%	5	Collembola
Dip., Cecidomyiidae	12	3,3%	8.	1,9%	3	Dip., Cecidomyiidae
Col., Scirtidae	11	3,0%	9.	1,3%	2	Blattodea
Thysanoptera	9	2,5%	10.	1,3%	2	Thysanoptera
Col., Mycetophagidae	8	2,2%	11.	1,3%	2	Col., Scaptiidae
Blattodea	5	1,4%	12.	0,6%	1	Col., Mycetophagidae
Всего узко-специализированных	208	56,7%		51%	81	Всего узко-специализированных
Isoptera	5	1,3%	13.	0%	0	Isoptera
Прочие	154	42%	14.	49%	79	Прочие
Всего	367	100%		100%	160	Всего

Установлено явное преобладание индикаторов лесного биотопа в захоронениях сциарид (свыше 58% сининклюзов, рис. ба), у хирономид их доля ниже (48%, рис. бб). В свою очередь, в захоронениях хирономид значительно выше доля индикаторов водно-прибрежного биотопа (47%). Очевидны различия и в количестве сининклюзов – обитателей открытых пространств, доля которых значительно выше в захоронениях сциарид (рис. б). Сининклюзы термитов, обитавших за пределами «янтарного» леса, обнаружены только у сциарид.

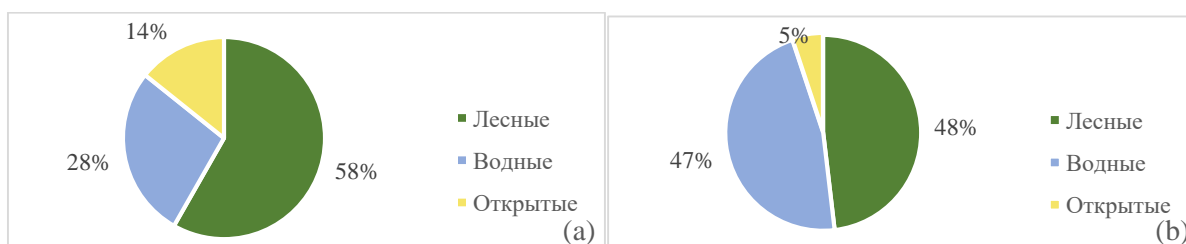


Рисунок 6 – Доля индикаторов биотопов в захоронениях сем. Sciaridae (а) и Chironomidae (б)

3.5.2. Совместная встречаемость индикаторов открытых и полуоткрытых пространств. Рассмотрены сининклюзы фауны *полуоткрытых и открытых биотопов*. Установлено, что более чем в 60% захоронений содержатся влаголюбивые организмы.

Глава 4. Климатические условия «янтарного» леса

4.1. Температурный режим. Рассмотрены данные о местообитаниях в разных климатических зонах 680 родов, среди которых были обнаружены климатические индикаторы первого и второго порядка [Смирнова, 2017с; Смирнова, 2020; Смирнова и др., 2020b]:

I. Климатические *индикаторы первого порядка* – организмы, обитающие на территориях со средней температурой самого холодного зимнего месяца выше 0 °С и не способные выживать в условиях отрицательных зимних температур.

II. *Индикаторы второго порядка* включают: а) современные таксоны, ареал распространения которых затрагивает юг умеренной зоны; б) ископаемые, близкородственные таксоны которых обитают исключительно в условиях зим с положительными температурами. Данные этой группы имеют дополнительное подтверждающее значение.

Выявлено 102 индикатора, из них 73 – первого порядка, 29 – второго порядка. По степени устойчивости к минимальной зимней температуре индикаторы распределены следующим образом (табл. 5).

Таблица 5. Устойчивость индикаторов к зимним температурам

Таксоны-индикаторы	Минимальная зимняя температура				Всего
	Выше 0 °С	Выше 8 °С	Выше 16 °С	Выше 24 °С	
1 порядка	21	43	8	1	73
2 порядка	11	11	6	1	29

Установлено, что положительные зимние температуры были необходимым условием выживания в «янтарном» лесу для 10,7 % совр. и известной на сегодня фауны янтаря (73 из 680 родов).

Выявлены дополнительные индикаторы теплых климатических условий: облигатные связи рода *Holarthrothrips* (Thysanoptera) с цветками ксерофильной пальмы *Phoenix dactylifera*; отпечатки листьев пальмовых (3 экз.); широкое распространение фитотельматов и разнообразие их фауны.

Выявлено 90 совместных захоронения теплолюбивых и холодоустойчивых организмов, которые объясняются экологической пластичностью фауны умеренных широт, меньшей требовательностью к климатическим условиям и способностью выдерживать больший диапазон температур.

4.2. Сезонность. Были исследованы включения пыльцы (в 66 из 3703 обр., совместно с 145 включениями членистоногих) и фрагментов опушения почек *Quercus* spp., т.н.

«звездчатых волосков» (в 1758 из 3888 обр., совместно с 3500 включениями), обладающими сходным тафономическим потенциалом [Смирнова, 2020]. Для выявления сезонной зависимости был проведен анализ частоты захоронений пыльцы и волосков совместно с таксонами массовой встречаемости отр. Diptera, часто встречающихся отр. Coleoptera, отр. Isoptera и Trichoptera (табл. 6).

Таблица 6 – Содержание пыльцы и волосков в захоронениях

Семейство	экз.	% от числа отряда	экз. с пыльцой	% экз. с пыльцой	экз. с волосками	% экз. с волосками
Отр. Coleoptera – 1882 экз.						
Elateridae	280	14,8	14	5	154	55
Scirtidae	302	16,0	5	1,6	129	43
Aderidae	172	9,1	2	1,1	78	45
Отр. Diptera – 1675 экз.						
Sciaridae	243	14,5	2	0,8	144	59
Chironomidae	87	5,2	2	2,3	50	57
Ceratopogonidae	287	17,1	2	0,7	182	63
Dolichopodidae	264	15,7	3	1,1	163	61
Mycetophilidae	223	13,3	6	2,7	132	59
Isoptera						
	34	100	0	0	23	68
Trichoptera						
	139	100	1	0,7	95	68

Установлены различия в содержании пыльцы в захоронениях. Содержание пыльцы значительно выше в захоронениях сем. Elateridae (5%), Chironomidae (2,3%) и Mycetophilidae (2,7%). (табл. 6). Вероятно, период пыления совпадал с периодом активности взрослых особей этих семейств. Содержание волосков в захоронениях организмов достаточно равномерное – в пределах 43–68%. Это указывает на вероятно более продолжительный период распространения в лесу волосков, в течение которого большее число таксонов успевало пройти фазы развития личинка-имаго.

Отдельно рассмотрены организмы с сезонной зависимостью жизненного цикла – термиты и ручейники. В их захоронениях пыльца обнаружена единично (0,7% у ручейников) или отсутствует вовсе (0% у термитов), содержание волосков одинаковое (68%) и незначительно превышает стандартный показатель. Это можно интерпретировать как признак протяженности периода распространения волосков и совпадения его с периодом лета термитов и взрослых особей ручейников.

Глава 5. Зоогеографическое распределение фауны балтийского янтаря

Изучены данные о зоогеографическом распределении 680 родов балтийского янтаря [Смирнова, 2023б]. Выделено три типа распространения (рис. 7):

1. всесветно распространенные (обитающие в 6 областях, включая Австралию) – 194 рода;

2. мультирегиональные (обитающие в 2–5 областях) – 381 род;

3. представленные в одной зоогеографической области – 105 родов.

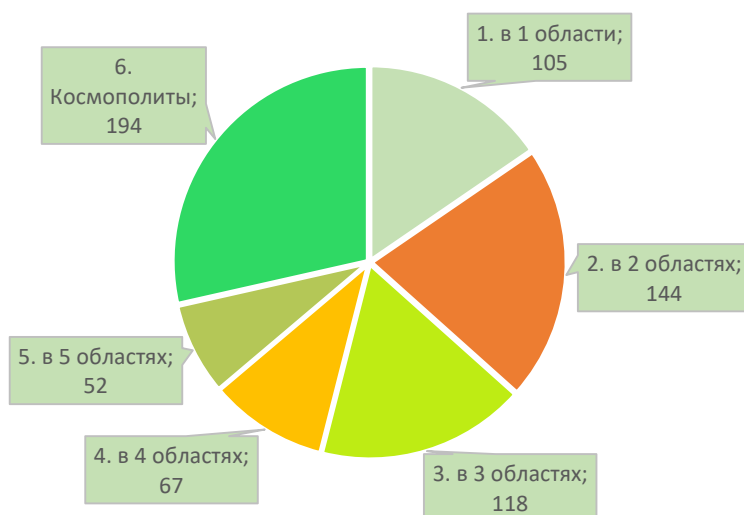


Рисунок 7 – Зоогеографическое распределение фауны балтийского янтаря. Указано количество родов

5.1. Фауна всесветного распространения (космополиты) – самый многочисленный комплекс включает 194 рода (28,5% родов).

5.2. Мультирегиональная фауна.

Фауна двух областей – 144 рода (21,2% фауны), из них в Голарктике – 94 рода (13,8%); Палеарктике и Ориентальной обл. – 17; Неарктике и Неотропиках – 9; в прочих – до пяти родов.

Фауна трех областей – 118 родов (17,4%), четырех областей – 67 родов (9,9%).

Фауна пяти областей – 52 рода (7,6%).

5.3. Фауна одной зоогеографической области. На рис. 8 показано количество родов, обитающих в каждой из этих областей.



Рисунок 8 – Зоогеографическое распределение родов, обитающих строго в одной области

Установлено, что исключительно в Палеарктике обитает 51 род (7,5%). Выявлено три типа распространения: широкое палеарктическое (33 рода), строгое западно-палеарктическое (15), строгое восточно-палеарктическое (3). Установлено, что все рода западно-палеарктического распространения впервые встречаются в палеонтологической летописи в балтийском янтаре. В Неарктике – 18 родов (2,6%), Ориентальной обл. – 11 (1,6%), Афротропиках – 10 (1,4%), Неотропиках – 9 (1,3%), Австралийской обл. – 6 (0,9%).

Выявлены локальные области, где сохранились отдельные элементы «балтийской» фауны: 1. Восточная и Юго-Восточная Азия, в том числе Гималайский регион и сопредельные территории [Manukyan, Smirnova, 2021]; 2. Западная Неарктика – три таксона (1 рец. и 2 ископ.); 3. Юг Афротропиков – шесть (3 рец. и 3 ископ. рода).

Заключение

Обобщение всех имеющихся данных о разнообразии таксономических групп насекомых балтийского янтара позволило установить основные параметры экологических условий, существовавших на территории континентальной части северной Европы в палеогене. Полученные сведения касаются территории «янтарного» леса – эоценового сообщества, где происходило образование большого количества захоронений разнообразных групп членистоногих. В работе использован важнейший источник данных о наземной экологической обстановке этого периода – органические включения в балтийском янтаре.

Выводы:

1. Территория «янтарного» леса включала три находившихся во взаимосвязи биотопа: лесной, водно-прибрежный, открытый и переходные зоны между ними.

2. Установлена иерархия биотопов и переходных зон: доминировал лесной биотоп (274 рода; 39% фауны); субдоминанты: водно-прибрежный биотоп (158 родов; 22%) и переходная зона «Лес-открытые пространства» (137 родов; 19%); второстепенный – открытый биотоп (42 рода; 6%).

3. Обосновано выделение специфичного биотопа – «Сциара-зона». Доказано, что зона не располагалась в глубине леса как предполагалось ранее, а соседствовала с более освещёнными и сухими полуоткрытыми пространствами. Уточнены основные экологические условия зоны: а) увлажнённость и затенённость, на что указывает значительный объём разлагающейся органики (лесная подстилка, древесина и т.д.); б) отсутствие признаков сильной обводнённости. Установленная массовость главного индикатора – сем. Sciaridae (более 1000 экз.) указывает на доминирование «Сциара-зоны» в лесном биотопе.

4. Установлены специфические особенности функционирования экосистемы «янтарного» леса: 1) отсутствие основных деструкторов современных термофильных лесов – термитов; 2) наличие стабильного и мощного слоя лесной подстилки, о чем свидетельствует таксономическое разнообразие фауны подстилки (79 родов – более 11% родов). Хорошо развитая подстилка явным образом отличает экосистему «янтарного» леса от современных тропических лесов, где происходит быстрая утилизация опада, а подстилка слабая или отсутствует вовсе.

5. Выявлено явное доминирование сапробионтов (210 родов), что указывает на большие объёмы накапливавшегося органического вещества. Самый крупный комплекс сапрофагов (157 родов) был связан с разлагающейся древесиной. Установлено присутствие индикаторов всех стадий разрушения коры (сколитидная, церамбицидная и пирохроидная) и древесины (лимексилонидная, церамбицидная, луканидная, формицидная и лумбрицидная). Древесный детрит, индикатор многостадийного процесса деструкции, обнаружен в 30% обр. янтаря. Установлено явное доминирование микродетрита – сильно разложившихся фрагментов древесины. Древесина на начальной стадии разрушения содержится только в 6% обр. с детритом. Активность редко встречающихся в янтаре обитателей кроны маркирует выявленная специфика захоронений копролитов.

6. Широко были распространены заболоченные водоёмы и экологически схожие участки ландшафта, где обитало 30% гидробионтов (45 родов). Установлено таксономическое и фактическое преобладание обитателей стоячих водоёмов (47 родов) и медленно текучих рек (23 рода), что указывает на равнинный ландшафт территории. Фауна рек с быстрым течением представлена 10 родами и включает экземпляры единичной встречаемости.

7. Фауна временных водоёмов (24 рода) указывает на присутствие водных объектов, существовавших непродолжительное время, но достаточное для полного цикла развития их обитателей. Это было возможно только в сильно увлажнённых и затенённых участках леса и при продолжительном периоде положительных температур, которые обеспечивали высокую скорость жизненного цикла насекомых.

8. Выявленная слабая представленность фауны открытых биотопов указывает на безусловное присутствие таких участков, но как временно существовавших и территориально ограниченных (локальных) безлесных пространств, занятых кустарниками и травянистой растительностью. Открытые биотопы не существовали как самостоятельные биогеоценотические единицы, а представляли собой фазу развития леса, нарушенную в результате внешних обстоятельств (ветровалов, пожаров и др.).

8. Установлена мозаичность леса. Анализ совместной встречаемости организмов показывает территориальную близость лесного биотопа с полуоткрытыми и открытыми пространствами. В глубине леса существовали ограниченные по площади безлесные участки, переувлажнённые участки леса (условно водные) и условно открытые («внутренние» опушки). В открытых ландшафтах установлено присутствие различных участков, как сухих, так и переувлажнённых, обусловленных отрицательными формами рельефа (например, присутствием низин).

Переходы как между биотопами, так и локальными внутренними участками характеризовались плавностью. Доказана территориальная протяжённость переходной полуоткрытой зоны «Лес-открытые пространства» (137 родов, 19% фауны), представлявшей собой редколесье и опушку с развитой кустарниковой растительностью.

9. Установлена доля термофильной фауны (10,7% родов), способной существовать только в условиях положительных зимних температур. Прочая фауна не обладала узкой экологической специализацией и могла обитать в более широком диапазоне температур. Термофильные таксоны, обитающие ныне в Северном полушарии, тяготеют к районам средиземноморского климата.

11. Особенности захоронений пыльцы и волосков дубовых свидетельствуют о слабовыраженной сезонности – присутствии краткосрочного весеннего и более протяжённого весенне-летнего сезона.

12. Выделены географические комплексы фауны балтийского янтаря:

– наиболее обширная группа (194 родов, 28,5%) ныне распространена всесветно и обитает на всех материках, за исключением Антарктиды;

– вторая по объёму группа – фауна Палеарктики и Неарктики (163 рода, 24%), из них голарктическая группа – 94 рода (13,8%), строго палеарктическая – 51 род (7,5%), строго неарктическая – 18 родов (2,6%).

– наименьшая группа – австралийская (0,9%). Это самая древняя часть фауны «янтарного» леса, широко, возможно всесветно, распространённая в прошлые геологические эпохи.

13. Некоторые элементы экосистемы «янтарного» леса сохранились в виде комплексов в Южной и Юго-Восточной Азии (включая Гималаи и сопредельные территории), юге Афротропиков и западе Неарктики. Западно-палеарктическая группа – специфичный комплекс, зародившийся в «янтарном» лесу, переживший похолодания в убежищах и повторно заселивший эту территорию. Напротив, Южная и Юго-Восточная Азия, особенно Гималайский регион, не затронутые глобальными климатическими изменениями,

способствовали сохранению элементов экосистемы. Вероятно, природные условия именно этого региона наилучшим образом отражают условия существования «янтарного» леса.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 19 работ.

1. **Смирнова А. В.** Включения в балтийском янтаре индикаторов наземной геоэкологической обстановки в палеогене Северной Европы // Геология, география и глобальная энергия. Научно-технический журнал. 2020. №1 (76). – С.154-162.
2. Manukyan A.R., **Smirnova A.V.** New Data on the Family Siricidae (Hymenoptera, Symphyta) in Baltic Amber // Paleontological Journal. 2021. Vol. 55, No. 2. – P. 157–165.
3. Манукян А.Р., **Смирнова А.В.** Концепция экспонирования и комплектования коллекции включений в янтаре (Калининградский Музей янтара) // Актуальные вопросы деятельности академических естественно-научных музеев. Материалы III Всероссийской научно-практической конференции. – Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2016. – С. 94–99.
4. **Смирнова А. В.** Таксономический состав коллекции ископаемых членистоногих (Arthropoda) Калининградского музея янтара // XV Съезд Русского энтомологического общества: материалы съезда (г. Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.). – Новосибирск: Изд-во «Гарамонд», 2017а. – С. 454–455.
5. **Смирнова А. В.** Включения в балтийском янтаре как маркеры прогнозирования экологических событий Крайнего Севера // Проблемы Арктического региона: тезисы докладов XVI Международной научной конференции студентов и аспирантов (г. Мурманск, 16 мая 2017 г.). – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2017б. – С. 108–109.
6. **Смирнова А. В.** Включения в балтийском янтаре как маркеры прогнозирования экологических событий Крайнего Севера // Проблемы Арктического региона: труды XVI Международной научной конференции студентов и аспирантов. – Мурманск: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Полярный геофизический институт", 2017с. – С. 186–187.
7. **Смирнова А. В.** Современные способы промышленной обработки балтийского янтара // Геммология: VIII Всероссийская научная конференция с международным участием (г. Томск, 23–25 ноября 2017 г.) – Томск: Томский ЦНТИ, 2017d. – 208 с.
8. **Смирнова А. В.** Коллекции включений в балтийском янтаре как материал для экологической реконструкции «янтарного» леса // Коллекция в пространстве культуры: материалы международной научной конференции – Калининград, 2018а. – С. 63–64.
9. **Смирнова А. В.** Фрагменты смолоносного дерева и сопутствующая фауна в балтийском янтаре (предварительные результаты исследования) // Фундаментальная и прикладная

- палеонтология. Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2018b. – С. 113–114.
10. **Смирнова А. В.** Закономерности совместной встречаемости перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) и других насекомых в балтийском янтаре // IV Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (Владивосток, 9–15 сентября 2019 г.): тезисы докладов. – Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2019а. – С. 182–183.
 11. **Смирнова А. В.** Влияние экологических факторов на захоронение насекомых в балтийском янтаре // Геология в развивающемся мире: сб. науч. трудов (по материалам XII Междунар. науч.-практ. конф. студ., асп. и молодых ученых). Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – Пермь, 2019b. – С. 116–119.
 12. Манукян А. Р., Жиндарев Л. А., Шаплыгина Т. В., **Смирнова А. В.**, Волкова И. И. Палеофауна доминиканского янтара: современное состояние изученности, сравнительный анализ // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Сер.: Естественные и медицинские науки. 2020а. № 2. – С. 49–66.
 13. **Смирнова А. В.**, Жиндарев Л. А., Волкова И. И., Шаплыгина Т. В. Тропические и субтропические климатические индикаторы в фауне балтийского янтара // Балтийский регион - регион сотрудничества. Регионы в условиях глобальных изменений: материалы IV международной научно-практической конференции (Калининград, 21–23 октября 2020 года). Том 4, ч. 3. – Калининград: Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта, 2020b. – С. 94–100.
 14. Манукян А. Р., **Смирнова А. В.** Филогенетическая линия наездников-ихневмонид подсемейства Pherhombinae-Townesitinae-Hybrizoninae (Hymenoptera, Ichneumonidae) в балтийском янтаре // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных. – Томск: Издательство Томского государственного университета, 2020с. – С. 107–110.
 15. Жиндарев Л. А., Манукян А. Р., **Смирнова А. В.**, Волкова И. И., Шаплыгина Т. В. Фаунистический мониторинг беспозвоночных животных в национальном парке «Куршская коса» // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса». Сборник научных статей. ФГБУ «Национальный парк "Куршская коса"». – Калининград, 2021. – С. 52–58.
 16. **Смирнова А. В.** Новые данные по коллекции Юргена Фрича в Калининградском музее янтара // XVI съезд Русского энтомологического общества (Москва, 22–26 августа 2022 г.). Тезисы докладов – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. – С. 144.

17. **Смирнова А. В.** Ископаемые перепончатокрылые насекомые (Hymenoptera) в коллекции Калининградского музея янтаря // V Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (Новосибирск, 21–25 августа 2023 г.): тезисы докладов. – Новосибирск: ИПЦ НГУ, 2023а. – С. 134.
18. **Смирнова А.В.** Зоогеография фауны насекомых балтийского янтаря // Балтийский морской форум: материалы XI Международного Балтийского морского форума 25–30 сентября 2023 года [Электронный ресурс]: Международная научно-практическая конференция «Балтийский янтарь и смолы мира». – Калининград: Изд-во БГАРФ ФГБОУ ВО «КГТУ», 2023 б. – С. 362–368.
19. **Смирнова А.В.** Эоценовый «янтарный» лес. Реконструкция по данным включений в балтийском янтаре // Гидро-био-геоморфологические системы: болота, озера, лагуны, дельты и «янтарный лес» / Отв. ред. Э.А. Лихачёва, В.В. Афанасьев. М.: Медиа-ПРЕСС, 2024. – С. 125–143.