

УДК 541.11

FAGACEAE В ЭОЦЕНОВОЙ ПАЛИНОФЛОРЕ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ: НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ТАКСОНОМИИ И МОРФОЛОГИИ

© 2020 г. Н. Н. Нарышкина^{a, *}, Т. А. Евстигнеева^{b, **}

^aИнститут географии РАН, Москва, Россия

^bФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН, Владивосток, Россия

*e-mail: naryshkina.natali@gmail.com

**e-mail: evstigneeva@biosoil.ru

Поступила в редакцию 14.03.2019 г.

После доработки 03.06.2019 г.

Принята к публикации 03.06.2019 г.

С помощью СЭМ изучены дисперсные пыльцевые зерна Fagaceae из эоценовых отложений юга Приморского края. Выявлено 14 типов пыльцевых зерен Fagaceae: один из них относится к вымершему роду *Eotrigonobalanus*, четыре типа отнесено к подсемейству *Castaneoideae*, два типа – к роду *Fagus* и семь типов – к роду *Quercus*, среди которых четыре – пыльца листопадных дубов (*Quercus*), один – вечнозеленых дубов (*Cyclobalanoides*), и два типа – пыльца вечнозеленых жестколистных дубов (*Heterobalanus*). Присутствие пыльцы вымершего рода *Eotrigonobalanus* для изученного региона установлено впервые. Полученные данные свидетельствуют о значительном разнообразии семейства Fagaceae в эоцене Приморского края.

Ключевые слова: *Eotrigonobalanus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Fagus*, *Quercus*, эоцен, Приморье

DOI: 10.31857/S0031031X20040121

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Fagaceae включает 10 родов: *Fagus* L., *Nothofagus* Blume, *Trigonobalanus* Forman, *Castanopsis* (D. Don) Spach., *Castanea* L., *Lithocarpus* Blume, *Quercus* L., *Chrysolepis* Hjelmquist, *Colombobalanus* Lozano, *Cyclobalanopsis* Oerst. (APG, 2003, 2009). Представители Fagaceae играют важную роль в экосистемах Северного полушария, часто доминируя в умеренных, субтропических и тропических областях с центром разнообразия в тропиках Юго-Восточной Азии (Soepadmo, 1972; Crepet, Daghighian, 1980; Меницкий, 1984, Kubitzki, 1993; Zhou, 1999; Manos, Stanford, 2001; Menitsky, 2005). Разнообразие на видовом уровне (Manos et al., 2001, 2008) равномерно распределяется между сезонными субтропическими и вечнозелеными тропическими лесами Центральной Америки (род *Quercus*) и лесами южной части континентальной Азии и Малайского архипелага (подсемейство *Castaneoideae* Oerst.). Ископаемые находки Fagaceae (цветки и плоды *Archaeofagacea futabensis* Takahashi, Friis, Herendeen et Crane из отложений раннего коньяка Японии; Takahashi et al., 2008) известны с конца мелового периода. Пыльцевые зерна *Archaeofagacea futabensis* по морфологическим признакам схожи с такими у современных *Castaneoideae*. Однако заметную роль в растительных сообществах представители Fagaceae стали играть только в

палеогене (Grímsson et al., 2015, 2016). В эоцене сформировались все современные роды этого семейства. Наиболее типичными представителями семейства Fagaceae в эоценовых палинофлорах юга Приморского края являлись *Quercus gracilis* Boitz., *Q. graciliformis* Boitz., *Q. conferta* Boitz., *Q. forestdalensis* Trav., *Quercites sparsus* (Mart.) Samoil., а также представители *Fagus*, *Castanea* и *Castanopsis* (Баскакова, Громова, 1982; Болотникова, 1988; Верховская, Кундышев, 1989; Павлюткин, Петренко, 2010). Отметим, что исследования пыльцевых зерен с помощью только светового микроскопа не дают полной информации, необходимой для их точной идентификации. Использование сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) в оценке ископаемых пыльцевых зерен открывает новые перспективы, как для таксономических, так и для эволюционных и палеоэкологических исследований (Liu et al., 2007; Naryshkina, Evstigneeva, 2009; Denk et al., 2012; Evstigneeva, Naryshkina, 2012, 2013; Tekleva et al., 2014; Grímsson et al., 2015, 2016; Hofmann, Gregor, 2018; и др.).

Цель настоящей работы – выявить особенности морфологического строения ископаемых пыльцевых Fagaceae с помощью СЭМ, определить их более точное систематическое положение и установить таксономическое разнообразие буковых в эоцене юга Приморского края.

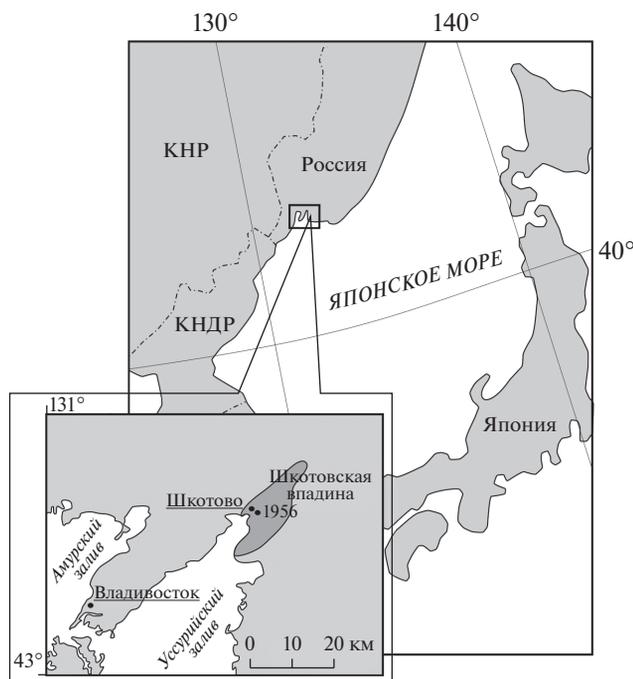


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1956 – точка отбора образцов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект 16-04-01241 и по теме Госзадания №0148-2019-0005 (регистрационный номер 01201352491).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили коллекционные образцы из эоценовых отложений, вскрытых скважиной 1956 (рис. 1) в пределах угловской свиты Шкотовской впадины (юг Приморского края). Ранее Н.Б. Верховская и А.С. Кундышев (1989) провели детальный анализ таксономического состава и количественных характеристик спорово-пыльцевых спектров этих отложений.

Палинологический материал был изучен с помощью сканирующего электронного микроскопа Zeiss Merlin в Центре коллективного пользования ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Для изучения особенностей строения скульптуры ископаемых дисперсных пыльцевых зерен было отобрано семь образцов с преобладанием пыльцы *Fagaceae* (1956 SH/345, 1956 SH/431, 1956 SH/455, 1956 SH/475, 1956 SH/480, 1956 SH/490, 1956 SH/492). Далее материал отмывали от глицерина и наносили на столик для СЭМ. Затем в напылителе Quorum Q150 объекты в вакууме покрывались хромом. Всего было исследовано 34 фоссильных пыльцевых зерна. Терминология для описания морфологии пыльцевых зерен дана ранее (Halbritter et al., 2018).

Образцы № 5 1956 SH/305, 1956 SH/315, 1956 SH/325, 1956 SH/335, 1956 SH/345, 1956 SH/405, 1956 SH/431, 1956 SH/439, 1956 SH/455, 1956 SH/475, 1956 SH/480, 1956 SH/490, 1956 SH/492 хранятся в палеоботанической коллекции № 5 (1956 SH) “Биоресурсной коллекции” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток).

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

В результате детального исследования дисперсных пыльцевых зерен определены следующие представители семейства *Fagaceae* (табл. 1).

Под *Eotrigonobalanus* Walther et Kvaček

Eotrigonobalanus sp. (табл. XI, фиг. 1, 2; см. вклейку), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговато-сфероидальные, соотношение длины полярной оси и экваториального диаметра (P/E) = 1.3; полярная ось 20.0–21.1 мкм, экваториальный диаметр около 10.4–15.8 мкм; трехбороздные, борозды длинные, около 16.3 мкм. Скульптура поверхности морщинистая, тонкие скульптурные элементы скручиваются и переплетаются, формируя более крупные морщины – косы. Длина струй 0.7–1.4 мкм, ширина 0.1–0.2 мкм.

С р а в н е н и е. Для ископаемых пыльцевых зерен *Eotrigonobalanus* характерно большое разнообразие размера, формы и типа скульптурных элементов (Grímsson et al., 2015). Пыльца *Eotrigonobalanus* описана из отложений палеоцена–эоцена Австрии (Hofmann, Zetter, 2010; Hofmann et al., 2011), эоцена юга Русской равнины (Викулин, Нарышкина, 2015), эоцена Западной Гренландии (Grímsson et al., 2015), палеоцена Западной Гренландии (Grímsson et al., 2016), эоцена Германии (Hofmann, Gregor, 2018), олигоцена Центральной Европы (Denk et al., 2012).

Обнаруженные нами пыльцевые зерна *Eotrigonobalanus* по скульптуре наиболее схожи с пыльцой из отложений олигоцена Центральной Европы (Denk et al., 2012), палеогена (средний эоцен) юга Русской равнины (Викулин, Нарышкина, 2015) и эоцена Западной Гренландии (Grímsson et al., 2015). Это первое описание пыльцы *Eotrigonobalanus* для юга Приморского края.

ПОДСЕМЕЙСТВО CASTANEOIDEAE OERST.

Castaneoideae sp. 1 (aff. *Castanea*) (табл. XI, фиг. 3, 4), исследовано три пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, P/E = 1.6; полярная ось 11.0–13.3 мкм, экваториальный диаметр 6.6–8.2 мкм; трехбороздноорые, борозды длинные, около 9.0 мкм. Скульптура сглажено морщинистая, об-

Таблица 1. Распространение пыльцы *Fagaceae* по разрезу скважины 1956

Морфотипы	Глубина, см						
	345	431	455	475	480	490	492
<i>Eotrigonobalanus</i> sp.						+	+
<i>Castaneoideae</i> sp. 1 (aff. <i>Castanea</i>)	+					+	
<i>Castaneoideae</i> sp. 2 (aff. <i>Castanopsis cuspidata</i>)				+	+		
<i>Castaneoideae</i> sp. 3 (aff. <i>Castanopsis/Lithocarpus</i>)				+			
<i>Castaneoideae</i> sp. 4 (aff. <i>Castanopsis/Lithocarpus</i>)							+
<i>Fagus</i> sp. 1 (aff. <i>Fagus japonica</i>)	+		+				
<i>Fagus</i> sp. 2						+	+
<i>Quercus</i> sp.1 (aff. <i>Quercus</i> , секция <i>Lobatae</i>)		+				+	
<i>Quercus</i> sp. 2 (aff. <i>Quercus</i> , секция <i>Lobatae</i>)	+	+					
<i>Quercus</i> sp. 3 (aff. <i>Quercus</i>)	+		+			+	
<i>Quercus</i> sp. 4 (aff. <i>Quercus</i> , секция <i>Cerris</i>)				+	+		
<i>Quercus</i> sp. 5 (aff. <i>Cyclobalanoides</i>)		+					
<i>Quercus</i> sp. 6 (aff. <i>Heterobalanus</i>)		+			+	+	
<i>Quercus</i> sp. 7 (aff. <i>Heterobalanus</i> , секция <i>Ilex</i>)		+					+

разована гладкими, короткими морщинами 0.7 мкм длиной и 0.3 мкм шириной, края скульптурных элементов нечетко выраженные, формируют слабый рельеф. Между морщинами имеются перфорации.

С р а в н е н и е. Пыльцевые зерна со сглаженной скульптурой характерны для рода *Castanea* (Grímsson et al., 2015; Нарышкина, 2016; Нарышкина, Евстигнеева, 2017).

Castaneoideae sp. 2 (aff. *Castanopsis cuspidata*) (табл. XI, фиг. 5, 6), исследовано три пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, эллипсоидальные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора продолговатые, P/E = 1.5; полярная ось 18.0–20.2 мкм, экваториальный диаметр 11.1–14.4 мкм; трехборозднооровые, борозды длинные, около 13.6 мкм. Скульптура поверхности морщинистая, образована узкими морщинами до 0.1 мкм и длиной до 1.0 мкм. Скульптурные элементы расположены близко друг к другу и пересекаются между собой.

С р а в н е н и е. Ископаемые пыльцевые зерна с подобным типом скульптуры были описаны из голоценовых отложений Японии и Японского моря и определены как *Castanopsis cuspidata*

Schottky (Miyoshi, 1983; Нарышкина, Евстигнеева, 2017).

Castaneoideae sp. 3 (aff. *Castanopsis/Lithocarpus*) (табл. XI, фиг. 7, 8), исследовано одно пыльцевое зерно. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговато-сфероидальные, P/E = 1.3; полярная ось 15.6 мкм, экваториальный диаметр 12.0 мкм; трехборозднооровые, борозды длинные, около 8.6 мкм. Скульптура поверхности крупно морщинистая, образована морщинами длиной до 1.4 мкм и шириной 0.3 мкм со сглаженным рельефом. Между морщинами имеются перфорации.

С р а в н е н и е. Пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 3 крупнее по размеру, чем *Castaneoideae* sp. 1 и имеют более длинные скульптурные элементы. В целом скульптура современных пыльцевых зерен *Castaneoideae* в СЭМ описывается как струйчатая или слабо морщинистая (Van Benthem et al., 1984; Wang, Chang, 1991; Denk et al., 2012; Grímsson et al., 2015). Ранее нами для некоторых видов *Castanopsis* и *Lithocarpus* скульптура также описывалась как морщинистая, сформированная широкими и гладкими морщинами (Нарышкина, 2016; Нарышкина, Евстигнеева, 2017).

Castaneoideae sp. 4 (aff. *Castanopsis/Lithocarpus*) (табл. XI, фиг. 9, 10), исследовано одно пыльцевое зерно. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, $P/E = 1.7$; полярная ось 15.9 мкм, экваториальный диаметр 9.5 мкм; трехборозднооровые, борозды длинные, около 14.9 мкм. Скульптура поверхности морщинисто-струйчатая, образована морщинами длиной 1.4–2.2 мкм и шириной 0.2–0.3 мкм, с четкими границами, хорошо выраженным рельефом и хаотично пересекающимися.

С р а в н е н и е. Обоснованием для выделения *Castaneoideae* sp. 4 послужило отличие в длине (1.4–2.2 мкм) и степени приподнятости скульптурных элементов (морщин), формирующих поверхность и характер залегания от таковых у *Castaneoideae* sp. 3 (табл. XI, фиг. 7, 8).

ПОДСЕМЕЙСТВО FAGOIDAE К. КОСН

Род *Fagus* L.

Fagus sp. 1 (aff. *Fagus japonica*) (табл. XII, фиг. 1, 2; см. вклейку), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора округлые, $P/E = 1.1$; полярная ось 27.8–31.3 мкм, экваториальный диаметр 22.4–27.5 мкм; трехборозднооровые, борозды короткие, поры хорошо заметны. Скульптура поверхности морщинистая, образована широкими (около 0.3 мкм) морщинами, длиной до 0.1 мкм. Морщины между собой перекрещиваются или сливаются, расположены хаотично и имеют вторичную скульптуру в виде поперечных складочек.

С р а в н е н и е. Морщинистая скульптура с широкими перекрещивающимися и выступающими морщинами характерна для рода *Fagus* (Pragłowski, 1982; Denk, 2003; Grímsson et al., 2015, 2016). Наибольшее сходство скульптуры исследованных нами ископаемых пыльцевых зерен *Fagus* sp. 1 было обнаружено со скульптурой пыльцевого зерна *Fagus japonica* Maxim. (Denk, 2003).

Fagus sp. 2 (табл. XII, фиг. 3, 4), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора округлые, $P/E = 1.2$; полярная ось 23.6–31.3 мкм, экваториальный диаметр 23.5–26.7 мкм; трехборозднооровые, борозды короткие, поры хорошо заметны. Скульптура поверхности морщинистая, морщины 0.5–0.6 мкм шириной и длиной до 1.9 мкм. Морщины между собой перекрещиваются или сливаются,

расположены хаотично и имеют вторичную скульптуру – шероховатую или гранулярную.

С р а в н е н и е. Обоснованием для выделения морфотипа *Fagus* sp. 2 послужило отличие размеров скульптурных элементов (морщин), формирующих поверхность, и различие во вторичной скульптуре. Морщины более длинные и широкие, чем у ископаемых пыльцевых зерен *Fagus* sp. 1 (табл. XII, фиг. 1, 2). Вторичная скульптура поверхности пыльцевых зерен *Fagus* sp. 1 – в виде поперечных складочек, тогда как у *Fagus* sp. 2 она шероховатая или гранулярная.

Род *Quercus* L.

Quercus sp. 1 (aff. *Quercus*, секция *Lobatae*) (табл. XII, фиг. 5, 6), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, эллипсоидальные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора продолговатые, $P/E = 1.8$; полярная ось 26.5–29.2 мкм, экваториальный диаметр 18.2–21.8 мкм; трехбороздные, длина борозд около 24.5 мкм. Скульптура крупноморщинистая, образована крупными, гладкими морщинами шириной более 1.5 мкм. Между морщинами имеются перфорации.

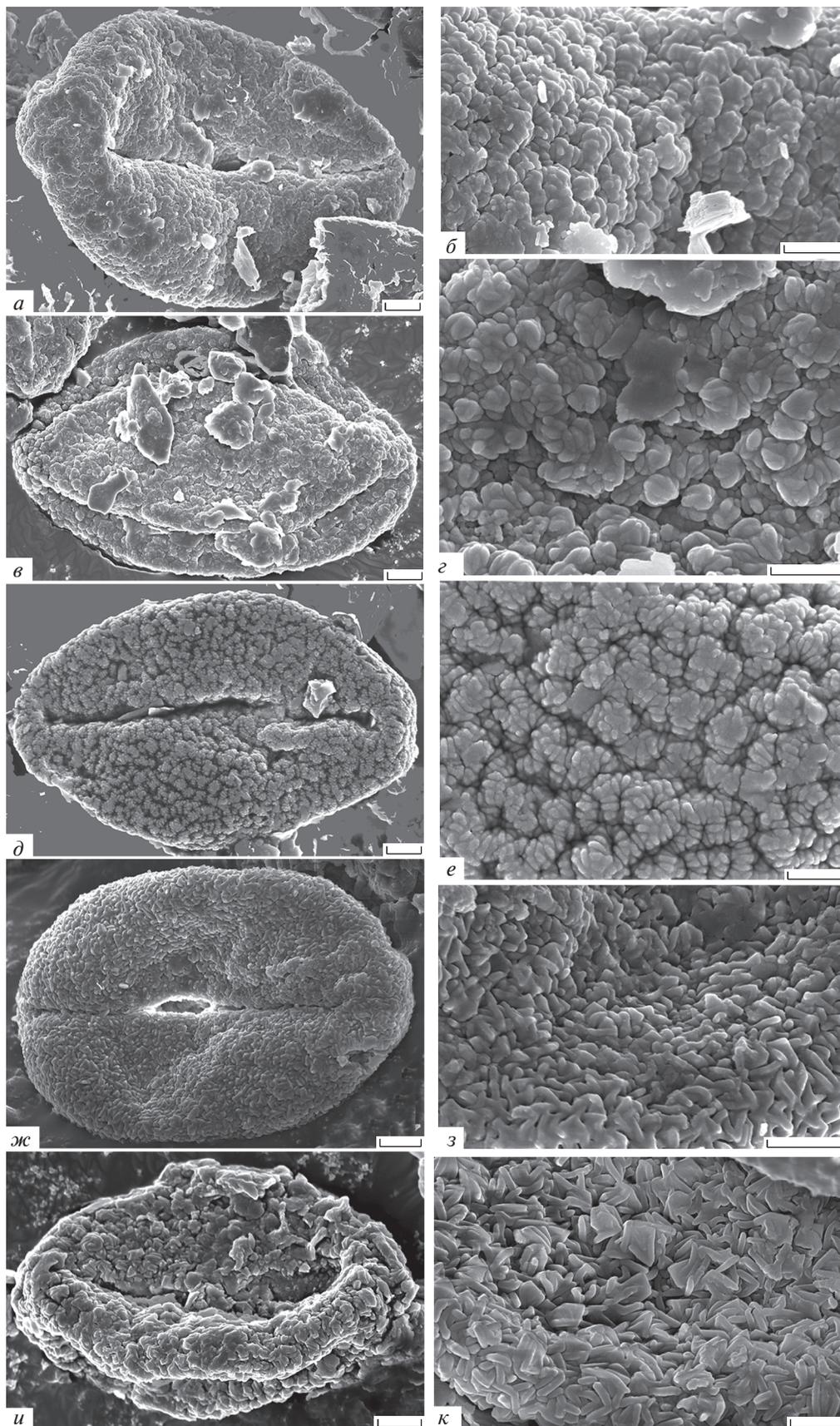
С р а в н е н и е. В эоценовых отложениях Гренландии (Grímsson et al., 2015) пыльца с подобным типом скульптуры была определена как *Quercus* sp. 3 (aff. Group *Lobatae*).

Quercus sp. 2 (aff. *Quercus*, секция *Lobatae*) (табл. XII, фиг. 7, 8), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, эллипсоидальные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора – продолговатые, $P/E = 1.6$; полярная ось 28.8–30.0 мкм, экваториальный диаметр 15.4–23.3 мкм; трехбороздные, длина борозд около 20.2 мкм. Скульптура морщинистая, морщины гладкие, шириной до 0.7 мкм. Между морщинами хорошо заметны перфорации.

С р а в н е н и е. Этот тип пыльцевых зерен сходен с таковым у ряда видов *Quercus* секции *Lobatae* из Северной Америки (Solomon, 1983). Пыльца с подобным типом скульптуры была обнаружена также в эоценовых отложениях Западной Гренландии (Grímsson et al., 2015) и западной части Северной Америки (Bouchal et al., 2014).

Quercus sp. 3 (aff. *Quercus*) (рис. 2, а, б), исследовано шесть пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, $P/E = 1.66$; полярная ось 20.8–22.5 мкм, эк-

Рис. 2. Ископаемые пыльцевые зерна *Quercus*, ФНЦ Биоразнообразия РАН № 5 1956; юг Приморского края; эоцен; СЭМ: а, б – *Quercus* sp. 3 (aff. *Quercus*), инт. 490 см: а – общий вид, б – скульптура поверхности; в, г – *Quercus* sp. 4 (aff. *Quercus*, секция *Cerris*), инт. 480 см: в – общий вид, г – скульптура поверхности; д, е – *Quercus* sp. 5 (aff. *Cyclobalanoides*), инт. 431 см: д – общий вид, е – скульптура поверхности; ж, з – *Quercus* sp. 6 (aff. *Heterobalanus*), инт. 431 см: ж – общий вид, з – скульптура поверхности; и, к – *Quercus* sp. 7 (aff. *Heterobalanus*, секция *Plex*), инт. 431 см: и – общий вид, к – скульптура поверхности. Длина масштабной линейки: а, в, д, ж, и – 2 мкм; б, г, е, з, к – 1 мкм.



ваториальный диаметр 10.5–18.8 мкм; трехбороздные, борозды длинные, около 18.6 мкм. Скульптура бородавчато-складчатая, образована бородавками, объединяющимися в складки шириной до 0.5 мкм. Между крупными складками имеются перфорации.

Сравнение. Подобный тип скульптуры характерен для пыльцевых зерен некоторых современных видов подрода *Quercus* L. (листопадные дубы) подсекции *Quercus* (Нарышкина, 2015).

Quercus sp. 4 (aff. *Quercus*, секция *Cerris*) (рис. 2, в, г), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, Р/Е = 1.7; полярная ось 21.7–25.5 мкм, экваториальный диаметр 12.6–15.3 мкм; трехбороздные, длина борозд 20.0 мкм. Скульптура мелкобородавчатая, бородавки довольно плотно распределены по поверхности и усложнены поперечными морщинками.

Сравнение. Подобный тип скульптуры был описан для пыльцевых зерен *Quercus cerris* L. подсекции *Cerris* (Smit, 1973; Van Benthem et al., 1984; Нарышкина, 2015).

Quercus sp. 5 (aff. *Cyclobalanoides*) (рис. 2, д, е), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, Р/Е = 1.6; полярная ось 23.3–23.5 мкм, экваториальный диаметр 13.7–14.6 мкм; трехбороздные, длина борозд около 18.7 мкм. Скульптура морщинисто-бородавчатая, образована бородавками с хорошо заметной гранулярной структурой. Бородавки, объединяясь, образуют морщинистую скульптуру.

Сравнение. Тип скульптуры (морщинисто-бородавчатый с гранулами) характерен для пыльцы некоторых современных видов вечнозеленых дубов (Liu et al., 2007; Denk, Grimm, 2009; Нарышкина, 2015).

Quercus sp. 6 (aff. *Heterobalanus*) (рис. 2, ж, з), исследовано четыре пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с полюса трехлопастные, с экватора продолговатые, Р/Е = 1.7; полярная ось 17.9–21.2 мкм, экваториальный диаметр 10.8–13.6 мкм; трехбороздные, длина борозд около 15.9 мкм. Скульптура мелкоморщинистая, с вертикально или горизонтально направленными кончиками скульптурных элементов (палочковидные).

Сравнение. Ранее нами (Нарышкина, 2015) такой тип скульптуры был описан как *Heterobalanus* — тип, характерный для пыльцевых зерен видов подрода *Heterobalanus* Oerst. (вечнозеленые жестколистные дубы).

Quercus sp. 7 (aff. *Heterobalanus*, секция *Ilex*) (рис. 2, и, к), исследовано два пыльцевых зерна. Пыльцевые зерна одиночные, в очертании с экватора продолговатые, Р/Е = 1.9; полярная ось 18.3–22.4 мкм, экваториальный диаметр 10.6–

11.5 мкм; трехбороздные, длина борозд около 13.9 мкм. Скульптура мелкоморщинистая, состоит из заостренных, вертикально направленных палочковидных скульптурных элементов.

Сравнение. Скульптура характерна для пыльцевых зерен *Q. phillyreoides* A. Gray и *Q. engleriana* Seem. подсекция *Ilex* (Smit, 1973; Liu et al., 2007; Нарышкина, 2015). В отличие от предыдущего пыльцевого типа *Quercus* sp. 6, кончики скульптурных элементов, формирующих скульптуру *Quercus* sp. 7, длиннее и острее.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате детального исследования дисперсных пыльцевых зерен из эоценовых отложений юга Приморского края выделено 14 морфотипов *Fagaceae*: один из них относится к вымершему роду *Eotrigonobalanus*, четыре отнесены к подсемейству *Castaneoideae*, два — к роду *Fagus* и семь — к роду *Quercus*.

Использование СЭМ позволило более точно определить систематическое положение ряда таксонов. Так, пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 2 и *Fagus* sp. 1 показали наибольшее сходство с пыльцевыми зернами современных видов — *Castanopsis cuspidata* и *Fagus japonica*, соответственно. Пыльцевые зерна *Quercus* sp. 4 и *Quercus* sp. 6–7 идентифицированы до уровня секций — *Cerris* и *Ilex*.

Интерес представляет сопоставление полученных нами палинологических результатов с данными по макрофлоре Приморского края. Так, пыльцевые зерна вымершего рода *Eotrigonobalanus* впервые обнаружены и описаны нами для юга Приморского края. В листовой флоре раннего олигоцена Краскино (юг Приморского края) также отмечен *Eotrigonobalanus* sp. (Павлюткин и др., 2014). Эти данные позволяют утверждать, что *Eotrigonobalanus* произрастал на данной территории уже в эоцене—олигоцене. Считается, что он был типичным представителем вечнозеленых лесов палеогена и процветал в различных местообитаниях (Walther, 2000).

В палеогеновых флорах юга Приморского края широко представлено подсемейство *Castaneoideae*: *Castaneoideae* sp. 1 (aff. *Castanea*), *Castaneoideae* sp. 2 (aff. *Castanopsis cuspidata*), *Castaneoideae* sp. 3–4 (aff. *Castanopsis/Lithocarpus*). Пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 1 (aff. *Castanea*) определены только до рода. Макрофлора более разнообразна. Так, в палеогеновых (эоцен — ранний олигоцен) листовых флорах юга Приморского края установлено несколько видов *Castanea*, например, *C. tanaii* Huzioka, *C. longifolia* Borsuk, *C. miomollissima* Hu et Chaney, *C. sachalinensis* Kodrul (Красилов, Алексеенко, 1977; Кундышев,

Петренко, 1987; Ахметьев, 1993; Аблаев, 2000; Павлюткин, 2007; Павлюткин и др., 2014).

Пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 2 схожи с пыльцевыми зернами современного вида *C. cuspidata*. В раннеолигоценовой листовой флоре Краскино были описаны представители вымершего рода *Fagopsis*: *F. nipponica* Tanai и *F. primorica* Pavlyutkin (Павлюткин и др., 2014). Й. Бучал и др. (Bouchal et al., 2014), описывая пыльцевые зерна *Fagopsis* из отложений западной части Северной Америки, указывал на их наибольшее сходство с таковыми у современных видов *Castaneoideae*, в частности, по типу микроскульптуры они близки к *Castanopsis cuspidata*. Кроме того, из отложений верхнего олигоцена Южного Китая описана древесина *Castanopsis nanningensis* Huang, Jin, Quan et Oskolski, имеющая наибольшее сходство с современным видом *C. cuspidata* (Huang et al., 2018). Вероятнее всего, в палеогене на территории востока Азии произрастал предковый вид *C. cuspidata*.

Типы пыльцевых зерен *Castaneoideae* sp. 3–4 на данном этапе изучения удалось идентифицировать только до группы родов *Castanopsis/Lithocarpus*. Листовые отпечатки *Castanopsis* и *Lithocarpus* также известны из эоцен–олигоценовых отложений Приморского края (Кундышев, Петренко, 1987; Павлюткин, 2007; Павлюткин и др., 2014).

Род *Fagus* L. представлен двумя типами пыльцевых зерен – *Fagus* sp. 1 (aff. *Fagus japonica*) и *Fagus* sp. 2. В листовой флоре палеогена юга Приморского края также отмечено несколько видов *Fagus*, в том числе и близких к *F. japonica*. Известен, например, *F. antipovii* Neeg (Штемпель, 1926; Аблаев, 2000; Павлюткин, Петренко, 2010; Павлюткин и др., 2014), который, по данным Т. Танаи (Tanai, 1974), является предковым видом для *F. srenata* Blume и *F. japonica*. Обнаружен также и *F. paleojaponica* Tanai et Опое в отложениях эоцена–нижнего олигоцена (Красилов, Алексеенко, 1977). В раннеолигоценовой листовой флоре Краскино описан *F. cf. paleosrenata* Okutsu, близкий к двум видам бука: *F. paleosrenata* и *F. stuxbergii* (Nath.) Tanai (Павлюткин и др., 2014), а также *F. cf. evenensis* Cheleb., близкий к современному виду *F. engleriana* Seem, произрастающему в Центральном Китае. В настоящее время *F. japonica* относится к подроду *Engleriana* и произрастает на территории Корейского п-ова и в Японии (о-ва Хонсю, Кюсю и Сикоку). Вероятнее всего, в палеогене на юге Приморского края уже произошла дифференциация буков на уровне подродов.

Род *Quercus* в эоценовой палинофлоре юга Приморского края среди *Fagaceae* играет более заметную роль и насчитывает семь морфотипов пыльцевых зерен. Он представлен тремя линиями: листопадные дубы подрода *Quercus* – *Quer-*

cus sp. 1–4, вечнозеленые дубы подрода *Cyclobalanoides* – *Quercus* sp. 5 и вечнозеленые жестколистные дубы подрода *Heterobalanus* – *Quercus* sp. 6–7. Особый интерес вызывают пыльцевые зерна *Quercus* sp. 1 и sp. 2. По морфологическим признакам выделенные морфотипы близки к некоторым видам секции *Lobatae* североамериканских красных дубов. Пыльцевые зерна с подобным типом скульптуры были идентифицированы с помощью СЭМ также в эоценовых отложениях Гренландии, Северной Европы и западной части Северной Америки (Bouchal et al., 2014; Grímsson et al., 2015; Denk et al., 2017). В эоценовой листовой флоре юга Приморского края описан *Q. kobatakei* Tanai et Yokoyama (Алексеенко, Красилов, 1980), по строению эпидермы близкий к некоторым видам подродов *Protobalanus* (юг Северной Америки) и *Egythobalanus* (Средиземноморье). Пыльцевые зерна *Quercus* sp. 3 и sp. 4 (секция *Cerris*) могут рассматриваться как индикаторы присутствия в палеофлорах листопадных дубов.

По листовой флоре палеогена (эоцен–олигоцен) юга Приморского края к секции *Cerris* отнесены ископаемые *Q. pseudocastanea* Goepp. (Ахметьев, Манчестер, 2000), *Q. ussuriensis* Krysh. (Ахметьев, 1988; Tanai, Uemura, 1994; Фотьянова, 1997; Павлюткин и др., 2014) и *Q. kraskinensis* Pavlyutkin (Павлюткин, 2015).

Представители вечнозеленых жестколистных дубов *Heterobalanus* (в том числе, секция *Plex* Loud.), вероятно, также присутствовали в растительности эоцена–олигоцена юга Приморского края. Пыльца этих дубов была идентифицирована нами как в нижней, так и верхней части разреза (табл. 1). Это подтверждают и данные по макрофлоре. Так, листья *Q. chekryzhovii* Pavlyutkin из раннеолигоценовой флоры Краскино (юг Приморского края) сравнивались с современным *Q. incana* Roxb. – представителем секции *Plex* (Павлюткин, 2015). В этой же флоре был обнаружен отпечаток листа *Quercus* sp., имеющий сходство с современными видами *Q. lanata* Smith и *Q. franchetii* Scan, также входящими в состав секции *Plex* (Павлюткин и др., 2014).

Таким образом, результаты исследования дисперсных пыльцевых зерен хорошо сопоставимы с данными по макрофлоре, что свидетельствует о значительном разнообразии семейства *Fagaceae* в эоценовой растительности Приморского края. В составе эоценовых флор Приморья были представлены почти все роды семейства: *Fagus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Quercus*, а также вымерший род *Eotrigonobalanus*. Наибольшее разнообразие отмечено для рода *Quercus*, что подтверждает мнение Л.И. Фотьяновой (1997) о дифференциации на подродовые категории рода *Quercus* к позднему эоцену на территории Востока Азии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аблаев А.Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2000. 117 с.
- Алексеев Т.М., Красилов В.А. Строение эпидермиса и систематическое положение дубов с лопастными листьями из миоцена Приморья // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 118–124.
- Ахметьев М.А. Кайнозойские флоры Восточного Сихотэ-Алиня. М.: ГИН АН СССР, 1988. 48 с.
- Ахметьев М.А. Фитостратиграфия континентальных отложений палеогена и миоцена внетропической Азии. М.: Наука, 1993. 143 с. (Тр. ГИН РАН. Вып.475).
- Ахметьев М.А., Манчестер С.Р. Новый вид *Paleosarpinus* (Betulaceae) из палеогена Восточного Сихотэ-Алиня // Палеонтол. журн. 2000. № 4. С. 107–112.
- Баскакова Л.А., Громова Н.С. Фитостратиграфическое расчленение палеогеновых отложений Юго-Западного Приморья // Сов. геол. 1982. № 11. С. 68–77.
- Болотникова М.Д. Палинологическая характеристика и возраст угленосных отложений Чернышевского бурогольного месторождения (Южное Приморье) // Тихоокеан. геол. 1988. № 4. С. 101–105.
- Верховская Н.Б., Кундышев А.С. Физиономические особенности спорово-пыльцевых спектров и их использование в стратиграфии // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 128–134.
- Викулин С.В., Нарышкина Н.Н. Представители семейства Буковых (Fagaceae) в палиофлоре палеогена юга Русской равнины // Геология и биоразнообразие мезозойско-кайнозойских отложений юга России. Матер. Всеросс. научно-практ. конф. 20–24 июля 2015 г. / Ред. Пинчук Т.Н. Горячий Ключ, 2015. С. 50–56.
- Красилов В.А., Алексеев Т.М. Смена растительных сообществ в палеогене и неогене Южного Приморья / Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 7–17.
- Кундышев А.С., Петренко Т.И. О возрасте Болотнинской ископаемой флоры Южного Приморья // Палинология Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 53–59.
- Меницкий Ю.Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 315 с.
- Нарышкина Н.Н. Морфология пыльцы восточноазиатских представителей рода *Quercus* (Fagaceae) // Ботан. журн. 2015. Т. 100. № 9. С. 873–885.
- Нарышкина Н.Н. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов термофильных буковых (Fagaceae) // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. Вып. 15. Владивосток: Ботан. сад–ин-т ДВО РАН, 2016. С. 54–56.
- Нарышкина Н.Н., Евстигнеева Т.А. Пыльца Castaneoidae (Fagaceae) из голоценовых отложений Японского моря // Палеонтол. журн. 2017. № 3. С. 97–106.
- Павлюткин Б.И. Эоценовая усть-давыдовская флора юга Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2007. 148 с.
- Павлюткин Б.И. Род *Quercus* (Fagaceae) в раннеолигоценовой флоре Краскино (Приморский край) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 103–110.
- Павлюткин Б.И., Петренко Т.И. Стратиграфия палеоген–неогеновых отложений Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2010. 164 с.
- Павлюткин Б.И., Чекрыжов И.Ю., Петренко Т.И. Геология и флоры нижнего олигоцена Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2014. 236 с.
- Фотьянова Л.И. Лопастно-зубчатые дубы в эоцене Восточной Азии // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 103–112.
- Штемпель Б.М. Угловский район. Отчет о геологическом исследовании осенью 1924 г. // Матер. геол. полезн. ископ. Дальнего Востока. 1926. № 45. С. 1–88.
- APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. V. 141. № 4. P. 399–436.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc. 2009. V. 161. № 2. P. 105–121.
- Bouchal J., Zetter R., Grímsson F., Denk T. Evolutionary trends and ecological differentiation in early Cenozoic Fagaceae of western North America // Amer. J. Bot. 2014. V.101. P. 1–18.
- Crepet W.L., Daghighian Ch.P. Castaneoid inflorescences from the Middle Eocene of Tennessee and diagnostic Value of pollen (at the subfamily level) in the Fagaceae // Amer. J. Bot. 1980. V. 67. P. 739–757.
- Denk T. Phylogeny of Fagus L. (Fagaceae) based on morphological data // Plant Syst. Evol. 2003. V. 240. P. 55–81.
- Denk T., Grimm G.W. Significance of pollen characteristics for infrageneric classification and phylogeny in *Quercus* (Fagaceae) // Int. J. Plant Sci. 2009. V. 170. P. 926–940.
- Denk T., Grimm G.W., Manos P.S. et al. An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns // Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus *Quercus* L. V. 7 / Eds. Gil-Pelegrín E., Peguero-Pina J., Sancho-Knapik D. Cham: Springer, 2017. P. 13–38.
- Denk T., Grímsson F., Zetter R. Fagaceae from the early Oligocene of Central Europe: Persisting new world and biogeographic links // Rev. Palaeobot. Palynol. 2012. V. 169. P. 7–20.
- Evsstigneeva T.A., Naryshkina N.N. Holocene vegetation changes on the north-eastern coast of the Korean Peninsula based on the palynological data // Acta Palaeobot. 2012. V. 52. № 1. P. 147–155.
- Evsstigneeva T.A., Naryshkina N.N. Mid-Holocene vegetation and environments on the northeastern coast of the Korean Peninsula // Botanica Pacifica. 2013. V. 2. № 1. P. 27–34.
- Grímsson F., Grimm G.W., Zetter R., Denk T. Cretaceous and Paleogene Fagaceae from North America and Greenland: evidence for a Late Cretaceous split between *Fagus* and the remaining Fagaceae // Acta Palaeobot. 2016. V. 56. № 2. P. 247–305.
- Grímsson F., Zetter R., Grimm G.W. et al. Fagaceae pollen from the early Cenozoic of West Greenland: revisiting Engler's and Chaney's Arcto-Tertiary hypotheses // Plant Syst. Evol. 2015. V. 301. P. 809–832.
- Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F. et al. Illustrated Pollen Terminology. Springer, 2018. 483 p.
- Hofmann C.-C., Gregor H.-J. Scanning electron microscope and light microscope investigations of pollen from an atypical mid-Eocene coal facies in Stolzenbach mine (PreußenElektra) near Borken (Kassel, Lower Hesse, Germany) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2018. V. 252. P. 41–63.
- Hofmann C.-C., Mohamed O., Egger H. A new terrestrial palynoflora from the Palaeocene / Eocene boundary in the

- northwestern Tethyan realm (St. Pankraz, Austria) // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2011. V. 166. P. 295–310.
- Hofmann C.-C., Zetter R. Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timeryakh Formation, Vilui Basin (Siberia) // *Grana.* 2010. V. 49. P. 170–193.
- Huang L., Jin J., Quan C., Oskolski A.A. Mummified fossil woods of Fagaceae from the upper Oligocene of Guangxi, South China // *J. Asian Earth Sci.* 2018. V. 152. P. 39–51.
- Kubitzki K. Fagaceae // *The families and genera of vascular plant. V. 2* / Eds. Kubitzki K.J., Rohwer G., Bittrich B. N.Y.: Springer, 1993. P. 301–309.
- Liu Y.-S., Zetter R., Ferguson D.K., Mohr B.A.R. Discriminating fossil evergreen and deciduous *Quercus* pollen: A case study from the Miocene of eastern China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2007. V. 145. P. 289–303.
- Manos P.S., Cannon C.H., Oh S.H. Phylogenetic relationships and taxonomic status of the paleoendemic Fagaceae of western North America: recognition of a new genus, *Notholithocarpus* // *Madrono.* 2008. V. 55. P. 181–190.
- Manos P.S., Stanford A.M. The biogeography of Fagaceae: tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the Northern Hemisphere // *Intern. J. Plant Sci.* 2001. V. 162. P. 77–93.
- Manos P.S., Zhou Z.-K., Cannon C.H. Systematics of Fagaceae: phylogenetic test of reproductive trait evolution // *Intern. J. Plant Sci.* 2001. V. 162. P. 1361–1379.
- Menitsky Y.L. Oaks of Asia. Enfield, New Hampshire: Sci. Publ., 2005. 549 p.
- Miyoshi N. Pollen morphology of the genus *Castanopsis* (Fagaceae) in Japan // *Grana.* 1983. V. 22. P. 19–21.
- Naryshkina N.N., Evstigneeva T.A. Sculpture of pollen grains of *Quercus* L. from the Holocene of the south of the Sea of Japan // *Paleontol. J.* 2009. V. 43. № 10. P. 1309–1315.
- Praglowski J. Fagaceae L.: Fagoideae // *World Pollen Spore Flora.* V. 11. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1982. P. 1–28.
- Smit A. A scanning electron microscopical study of the pollen morphology in the genus *Quercus* // *Acta Bot. Neerl.* 1973. V. 22. P. 655–665.
- Soepadmo E. Fagaceae // *Flora Malesiana. Ser. 1.* 1972. V. 7. Pt 2. P. 265–401.
- Solomon A.M. Pollen morphology and plant taxonomy of red oaks in Eastern North America // *Amer. J. Bot.* 1983. V. 70. P. 495–507.
- Takanashi M., Friis E.M., Herendeen P.S., Crane P.R. Fossil flowers of Fagales from the Kamikitaba locality (Early Cretaceous; Late Cretaceous) of Northeastern Japan // *Intern. J. Plant Sci.* 2008. V. 169. P. 899–907.
- Tanai T. Evolutionary trend of the genus *Fagus* around the northern Pacific Basin // *Symp. on Origin, Phytogeogr. of Angiosperms. Birbal Sahni Inst. Palaeobot., Spec. Publ.* 1974. V. 1. P. 62–83.
- Tanai T., Uemura K. Lobed oak leaves from the Tertiary of East Asia with reference to the oak phytogeography of the Northern Hemisphere // *Trans. Proc. Paleontol. Soc. Japan. N.S.* 1994. № 4. P. 343–365.
- Tekleva M.V., Naryshkina N.N., Evstigneeva T.A. Fine structure of *Quercus* pollen from the Holocene sediments of the Sea of Japan // *Plant. Syst. Evol.* 2014. V. 300. № 8. P. 1877–1893.
- Van Benthem F., Clarke G.C.S., Punt W. Fagaceae. The Northwest European pollen flora // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1984. V. 42. P. 87–110.
- Walther H. Floristic relationship between North and Central America and Europe in the Eocene // *Acta Univ. Carol. Geol.* 2000. V. 44. P. 51–57.
- Wang P.-L., Chang K.-T. The pollen morphology in relation to taxonomy and phylogeny of Fagaceae // *Acta Phytotaxon. Sin.* 1991. V. 29. № 1. P. 60–62.
- Zhou Z.K. Fossils of the Fagaceae and their implications in systematics and biogeography // *J. Syst. Evol.* 1999. V. 37. P. 369–385.

Объяснение к таблице XI

Все: ФНЦ Биоразнообразия РАН № 5 1956; юг Приморского края, эоцен, СЭМ.

Фиг. 1, 2. Ископаемые пыльцевые зерна *Eotrigonobalanus* sp., инт. 490 см: 1 – общий вид, 2 – скульптура поверхности.

Фиг. 3, 4. Ископаемые пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 1 (aff. *Castanea*), инт. 490 см: 3 – общий вид, 4 – скульптура поверхности.

Фиг. 5, 6. Ископаемые пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 2 (aff. *Castanopsis cuspidata*), инт. 475 см: 5 – общий вид, 6 – скульптура поверхности.

Фиг. 7, 8. Ископаемые пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 3 (aff. *Castanopsis/Lithocarpus*), инт. 475 см: 7 – общий вид, 8 – скульптура поверхности.

Фиг. 9, 10. Ископаемые пыльцевые зерна *Castaneoideae* sp. 4 (aff. *Castanopsis/Lithocarpus*), инт. 492 см: 9 – общий вид, 10 – скульптура поверхности.

Длина масштабной линейки: фиг. 1, 5, 7, 9, 10 – 2 мкм; 2, 3, 4, 6, 8 – 1 мкм.

Объяснение к таблице XII

Все: ФНЦ Биоразнообразия РАН № 5 1956; юг Приморского края, эоцен, СЭМ.

Фиг. 1, 2. Ископаемые пыльцевые зерна *Fagus* sp. 1 (aff. *Fagus japonica*), инт. 345 см: 1 – общий вид, 2 – скульптура поверхности.

Фиг. 3, 4. Ископаемые пыльцевые зерна *Fagus* sp. 2, инт. 490 см: 3 – общий вид, 4 – скульптура поверхности.

Фиг. 5, 6. Ископаемые пыльцевые зерна *Quercus* sp. 1 (aff. *Quercus*, секция *Lobatae*), инт. 431 см: 5 – общий вид, 6 – скульптура поверхности.

Фиг. 7, 8. Ископаемые пыльцевые зерна *Quercus* sp. 2 (aff. *Quercus*, секция *Lobatae*), инт. 345 см: 7 – общий вид, 8 – скульптура поверхности.

Длина масштабной линейки: фиг. 1, 5, 7, 8 – 2 мкм; 2, 4, 6 – 1 мкм; 3 – 3 мкм.

Fagaceae in the Eocene Pollen Flora of the South of the Primorskii Region: New Data on Taxonomy and Morphology

N. N. Naryshkina, T. A. Evstigneeva

Fossil dispersed pollen grains of Fagaceae from Eocene sediments in the south of Primorskii Region were studied with a scanning electron microscope. Fourteen types of Fagaceae pollen were identified: one type represented an extinct genus *Eotrigonobalanus*, four types were related to the subfamily Castaneoideae, two types belonged to the genus *Fagus* and seven types—to the genus *Quercus*, four of which were produced by deciduous oaks *Quercus*, one—by an evergreen *Cyclobalanoides*, and two types—by *Heterobalanus*. This is the first report of *Eotrigonobalanus* pollen from Primorskii Region. The data obtained indicate a significant diversity of the Fagaceae family in the Eocene of Primorskii Region.

Keywords: *Eotrigonobalanus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Fagus*, *Quercus*, Eocene, Primorskii Region

