

УДК 565.796:551.781.4

## ПЕРВАЯ НАХОДКА СПОР РЖАВЧИННОГО ГРИБА (PUCCINIALES) ИЗ СРЕДНЕЭОЦЕНОВОГО САХАЛИНСКОГО ЯНТАРЯ

© 2021 г. Ю. Я. Тихоненко<sup>a, \*</sup>, В. П. Гаевая<sup>a</sup>, М. Н. Сухомлин<sup>b</sup>, М. С. Игнатов<sup>c, d</sup>,  
Д. В. Василенко<sup>e, f</sup>, Е. Э. Перковский<sup>g</sup>

<sup>a</sup>Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев, Украина

<sup>b</sup>Учебно-научный центр “Институт биологии и медицины” Киевского национального университета им. Т. Шевченко,  
Киев, Украина

<sup>c</sup>Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия

<sup>d</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>e</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

<sup>f</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

<sup>g</sup>Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, Украина

\*e-mail: [yu.ya.tykhonenko@gmail.com](mailto:yu.ya.tykhonenko@gmail.com)

Поступила в редакцию 29.12.2019 г.

После доработки 19.02.2020 г.

Принята к публикации 21.03.2020 г.

В образце среднеэоценового сахалинского янтаря обнаружены споры гриба, весьма схожие с телиоспорами представителей рода *Nyssopsora* Arthur (порядок Pucciniales). Морфологические признаки спор в исследованном образце янтаря в целом отвечают таковым в описании телиоспор современного вида *Nyssopsora trevesiae* (Gäum.) Tranzschel, паразитирующего на растениях семейства Araliaceae: на *Trevesia sunaica* Miq., о-ва Ява и Суматра, и на *Brassaiopsis ciliata* Dunn в Южном Китае. Можно предположить, что растение, на котором образовались телиоспоры из исследованного образца янтаря, скорее всего, принадлежит к группе родов *Trevesia* – *Brassaiopsis*. Современные виды этих родов характерны для подлеска влажных лесов от Гималаев до Индонезии, что подкрепляет палеофаунистические данные о достаточно теплом и влажном климате сахалинского янтарного леса.

**Ключевые слова:** *Nyssopsora trevesiae*, телиоспоры, Araliaceae, найбутинская свита, сахалинский янтарь

**DOI:** 10.31857/S0031031X2101013X

### ВВЕДЕНИЕ

В 1972 г. сотрудниками Палеонтологического ин-та АН СССР (ПИН) в окрестностях пос. Стародубское на восточном побережье Южного Сахалина была собрана большая коллекция янтаря, в которой было найдено 838 экз. насекомых (Жерихин, 1978). Вопрос о возрасте сахалинского янтаря долгое время оставался спорным. В.В. Жерихин (1978) на основании косвенных данных определял его в широких пределах – от палеоцена (даний, 62–65.5 млн лет) до среднего эоцена (42–47 млн лет). Т.М. Кодрул (1999), основываясь на геологических и палеоботанических данных, убедительно обосновала среднеэоценовый возраст найбутинской свиты, в которой сахалинский янтарь найден *in situ*.

В течение долгого времени сахалинский янтарь специально не изучался; достаточно сказать, что первые паук, жук и ихневмоноид из сахалинского янтаря были описаны лишь недавно

(Marusik et al., 2018; Казанцев, Перковский, 2019; Davidian et al., 2021). Повторный просмотр сахалинского янтаря из коллекций ПИН РАН, начатый Е.Э. Перковским и продолженный В.В. Мартыновым (Славянск, Украина), почти удвоил число известных инклюзов. К наиболее интересным находкам, помимо упомянутых выше, принадлежат самые древние энциртиды (Симутник, 2014, 2015), первая мирмицина из современного рода (Radchenko, Perkovsky, 2016), древнейшая азиатская педогенетическая галлица (Fedotova, Perkovsky, 2016), первая цикаделлида из азиатских кайнозойских янтарей (Dietrich, Perkovsky, 2019). Впервые были описаны и растительные остатки из сахалинского янтаря, а именно, мхи (Ignatov, Perkovsky, 2013); в настоящей статье описываются ржавчинные грибы из этой биоты.

Мы считаем своим приятным долгом выразить благодарность А.П. Расницыну и И.Д. Сукачевой (ПИН) за возможность обработки сахалинского материала, В.В. Мартынову (Славянск) за обна-

ружение данного включения при разборке янтаря, А.П. Власкину (Ин-т зоологии НАНУ, Киев) за шлифовку образца, А.А. Оскольскому (Ботанический музей, Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова РАН, С.-Петербург) за ценные замечания и комментарии о возрасте аралиевых, а также Н.П. Масловой (ПИН) за конструктивные замечания и предложения. Исследование поддержано грантом РФФИ № 19-04-00046 (ДВ).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описанные в статье споры происходят из образца ПИН, № 3387/973 (сининклюд — самка *Chitonomidae*), собранного в пос. Стародубское в 1972 г. и хранящегося в коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, колл. № 3387. Фотографии сделаны на световом микроскопе проходящего света Olympus C41 (объективы 10× и 20×), с дополнительной подсветкой сверху оптоволоконным осветителем Motic, с цифровой камерой Infinity 2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В образце обнаружены споры гриба, весьма схожие с телиоспорами представителей рода *Nyssopsora* Arthur (порядок Pucciniales). Они лежат в толще янтаря довольно тесной группой из семи спор вне связи с субстратом, на котором они образовались. Каждая состоит из трех клеток, одна из которых, базальная, несколько превышает по размерам апикальные. Очертаниями споры напоминают почти равнобедренные треугольники с закругленными углами, слегка перетянутые у клеточных перегородок (табл. XII, фиг. 1–3; см. вклейку). Споры окрашенные, но полупрозрачные, так что клеточные перегородки хорошо видны. Размеры спор составляют 33–38 × 34–37 мкм. Ножек телиоспор не наблюдается. Внешние оболочки всех клеток покрыты многочисленными простыми придатками, длиной до 6–7 мкм, некоторые из них у верхушки крючковато изогнуты (табл. XII, фиг. 2, 3). Часть придатков, очевидно, была оторвана течением смолы, и споры окружены ореолом из их обломков.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Ржавчинные грибы (порядок Pucciniales) — группа облигатных паразитов сосудистых растений, насчитывающая около 7800 современных видов (Kirk et al., 2008) и характеризующаяся сложной морфологией и онтогенезом: в строгой последовательности сменяют друг друга пять типов спороношения, причем у многих видов жизненный цикл происходит со сменой питающего растения. Ряд ржавчинников являются возбудителями опасных болезней культурных растений.

Такие особенности этой группы организмов поддерживают значительный интерес микологов к ее исследованию. На сегодня накоплен огромный фактический материал об их видовом составе и распространении. В то же время, данные об их ископаемых остатках очень немногочисленны и разрозненны (Debey, Ettingshausen, 1857; Dilcher, 1965; Wolf, 1969; Tiffney, Barghoorn, 1974; Ramanujam, Ramachar, 1980). Вследствие этого в современных работах (McTaggart et al., 2016; Aime et al., 2018) время возникновения порядка Pucciniales и дивергенции его основных клад калибруется, главным образом, на основе возраста питающих растений и ископаемых остатков грибов других групп. По последним данным, ржавчинные грибы отделились от их ближайших родственников около 215–230 млн лет назад, т.е., значительно позже момента возникновения семенных растений, но до появления ранних Pinaceae (Aime et al., 2018).

Споры из исследованного образца янтаря, несомненно, принадлежат одному из представителей рода *Nyssopsora*. Телиоспоры ржавчинников из родов *Triphragmium* Link и *Triphragmiopsis* Naumov также состоят из трех клеток, но их оболочка бородавчатая, а не покрыта придатками.

Род *Nyssopsora* был выделен в 1906 г. Д. Артюром (Arthur, 1906). В течение XX в. появилось несколько монографических обработок этого таксона (Lütjeharms, 1937; Monoson, 1974; Lohsomboon et al., 1990). В последней работе для рода приведено девять видов; в диагнозе телиоспоры описываются как “borne singly on pedicels, composed of 3 cells, arranged as one basal cell attached with pedicels and two cells above, walls pigmented, bearing conspicuous projections, entire or branched at the tips” (Lohsomboon et al., 1990, с. 909). Еще один вид этого рода был описан позже из Панамы (Carvalho Junior et al., 2014).

Описанные нами споры напоминают телиоспоры современного вида *Nyssopsora trevesiae* (Gäum.) Tranzschel. Из всех известных на сегодня видов *Nyssopsora* только у *N. trevesiae* и *N. echinata* (Lév.) Arthur придатки телиоспор, как правило, не имеют разветвлений на верхушке, но у *N. echinata* они значительно длиннее (до 18 мкм), а сами телиоспоры намного темнее, чем у *N. trevesiae*. Морфологические признаки телиоспор в исследованном образце янтаря в целом отвечают таковым в описании *N. trevesiae*: “teliospores 3-celled, trigonal-subglobose or pyriform, not at all or slightly constricted at the septa, 24–37 × 25–36 μm (av. 31 × 29 μm); walls uniformly 0.5–2.5 μm (av. 1 μm), golden-brown to cinnamon-brown, with 10–23 spines in each spore, usually sharply pointed or rarely bifurcated at the tips, 2–9 μm long (av. 6 μm)” (Lohsomboon et al., 1990, с. 911). Из отличий можно указать лишь то, что

некоторые придатки, хотя и не разветвлены, но на верхушке крючковато изогнуты.

Функция придатков на оболочке телиоспор ржавчинных грибов остается не совсем ясной, но существует предположение, что они служат не для улучшения плавучести спор в воздухе, а, скорее, способствуют непреднамеренному переносу спор путем запутывания в щетинках на ногах и теле насекомых (Savile, 1989). С некоторой вероятностью можно предположить, что попавшее в смолу насекомое сумело освободиться, но оставило в ней часть запутавшихся в его щетинках спор.

На Дальнем Востоке России в настоящее время известен лишь один вид рода *Nyssopsora* — *N. asiatica* Lütjeh., развивающийся на видах рода *Aralia* L. и отмеченный на Южных Курилах, юге о. Сахалин и в Приморском крае (Азбукина, 2005). Придатки на оболочке его телиоспор на вершине якоревидно разветвлены, что отличает его от гриба в исследованном образце янтаря.

В образце янтаря нет заметных растительных включений, но, принимая во внимание, что ржавчинные грибы являются облигатными паразитами сосудистых растений, а виды *Nyssopsora* довольно узко специализированы к отдельным представителям порядков *Apiales* и *Sapindales*, все же можно сделать некоторые предположения о систематической принадлежности растения, на котором образовались исследованные телиоспоры.

Данные о субстратной и географической приуроченности современных видов рода *Nyssopsora* можно суммировать следующим образом. На растениях порядка *Apiales* отмечено шесть видов: *N. asiatica* (семейство *Araliaceae* в Китае, на Дальнем Востоке России и в Японии), *N. citriobati* Syd. (семейство *Pittosporaceae* в Австралии), *N. clavelliosa* (Berk.) Arthur (семейство *Araliaceae* в Канаде и США), *N. echinata* (семейство *Apiaceae* в Европе и западной части Северной Америки), *N. thwaitesii* (Berk. et Broome) Syd. (семейство *Araliaceae* в Китае, Индии, Индонезии, Таиланде, на Филиппинах и Шри Ланке) и *N. trevesiae* (семейство *Araliaceae* в Китае и Индонезии). На растениях порядка *Sapindales* зарегистрировано четыре вида: *N. cedrelae* (Hori) Tranzschel (семейства *Anacardiaceae*, *Meliaceae* и *Simaroubaceae* в Индии, Китае, Корее, на Тайване и в Японии), *N. formosana* (Sawada) Lütjeh. (семейство *Sapindaceae* в Китае, на Тайване и в Японии), *N. koelreuteriae* (Syd. et P. Syd.) Tranzschel (семейство *Sapindaceae* в Китае и Японии) и *N. panamensis* A.A. Carvalho et E. Esquivel (семейство *Anacardiaceae* в Бразилии и Панаме).

Центром видового разнообразия (и, очевидно, происхождения) рода *Nyssopsora* является Восточная Азия, где отмечено шесть видов. В Северной Америке и Южной Азии зарегистрировано

по два вида, в Европе, Австралии и Южной Америке — по одному представителю этого рода.

Следует отметить, что питающие растения современных видов рода *Nyssopsora* принадлежат к двум (и только к двум) филогенетически отдаленным друг от друга порядкам (*Sapindales* и *Apiales*). Отметим также, что семейство *Pittosporaceae* долгое время относили к порядку *Rosales*, и лишь сравнительно недавно оно было окончательно отнесено к порядку *Apiales* (Plunkett et al., 1996; Chandler et al., 2007), хотя по наличию секреторных каналов их сближали гораздо ранее (Van Tieghem, 1884): такие каналы — очень стабильный признак у высших *Apiales* (не случайно они все распознаются в природе по запаху). Паразитирование на его представителях одного из видов рода *Nyssopsora* свидетельствовало об этом еще со времени описания этого гриба в 1938 г. (Sydow, 1938). Все известные виды на представителях *Sapindales* развивают, кроме телиев, еще и урединии, в то время как все паразиты *Apiales* принадлежат к микроцикловым видам и образуют только телии. Основываясь на этом, В.Г. Траншель (1925) высказал предположение, что микроцикловые виды произошли от полноцикловых с урединиями и телиями на сапиндовых и эциальной стадией на аралиевых или зонтичных, и что *N. cedrelae* и *N. koelreuteriae* могут быть разнохозяинными и развивать эции на видах семейства *Araliaceae* или *Apiaceae*. Однако наблюдениями в природе это до сих пор не было подтверждено и, кроме того, экспериментально доказано, что вид *N. cedrelae* образует эции типа *Uredo*, урединии и телии на одном и том же питающем растении, то есть, является однохозяинным (Kakishima et al., 1984). Как *Apiales*, так и *Sapindales* отделились от своих сестринских клад еще в конце раннего мела (Nicolas, Plunkett, 2014) или в позднем мелу (Patel et al., 2000; Muellner-Riehl et al., 2016), поэтому временные рамки для датирования происхождения рода *Nyssopsora* остаются очень широкими.

Современный вид *N. trevesiae* паразитирует на растениях семейства *Araliaceae*: на *Trevesia sundaca* Miq. в Индонезии (Lütjeharms, 1937; Lohsomboon et al., 1990) и на *Brassaiopsis ciliata* Dunn (= *Euaraliopsis ciliata*) в Южном Китае (Zhuang, Wei, 2009). Можно предположить, что растение, на котором образовались телиоспоры из исследованного образца янтаря, скорее всего, принадлежит к группе *Trevesia* Vis. — *Brassaiopsis* Decne. et Planch. Это, в свою очередь, подтверждает палеофаунистические указания на достаточно теплый и влажный климат сахалинского янтарного леса (Baranov et al., 2015). Современные виды упомянутых родов характерны для подлеска влажных субтропических и тропических лесов, протянувшихся от Гималаев через Китай, Таиланд, Вьетнам до Индонезии. Согласно данным молекуляр-

ной хронологии, группа родов *Trevesia*–*Brassaiopsis* существует как отдельная клада семейства *Araliaceae* с раннего эоцена (Valcárcel et al., 2014), что согласуется с возрастом исследованного образца янтаря. Дивергенция этой группы на роды *Trevesia* и *Brassaiopsis* произошла в миоцене около 20 млн лет назад (Mitchell, Wen, 2005).

В обобщающей монографии, посвященной палеогеновой флоре Южного Сахалина (Кодрул, 1999), нет данных о представителях *Trevesia*–*Brassaiopsis* (как и о других видах семейства *Araliaceae*), однако, в разделе этой работы “*Plantae incertae sedis*” для найбутинской и снежинкинской свит среднего эоцена Сахалина приведены отпечатки листьев “*Broussonetia*” cf. *kamtschatica*. По мнению Т.М. Кодрул, по ряду морфологических признаков найденные образцы отличаются от видов рода *Broussonetia*, что не позволяет уверенно отнести их к этому роду. По типу жилкования, сходной морфологии листовых пластинок и зубчатости края листа они ближе к представителям семейства *Araliaceae*. Нам также представляется, что данное описание во многом отвечает признакам, характерным для современной группы *Trevesia*–*Brassaiopsis*. Очевидно, таксономическое положение “*Broussonetia*”, как и указывает Кодрул, требует дальнейшего изучения.

Самые древние достоверные аралиевые имеют ранне- и среднеэоценовый возраст (Dillhoff et al., 2005; Martínez-Millán, 2010), причем самые древние надежно определимые до рода (среднеэоценовые) листья принадлежат к современному роду *Dendropanax Decne. et Planch.* (Mitchell et al., 2012), известному из Восточной и Юго-Восточной Азии, Центральной и Южной Америки. Данные молекулярной филохронологии указывают на середину эоцена как время диверсификации субклад восточноазиатских аралиевых (Li, Wen, 2014), или же на эоцен для большинства клад аралиевых и границу эоцена и олигоцена для *Asian Palmate clade* (Nicolas, Plunkett, 2014). Наша находка свидетельствует в пользу первой, более ранней датировки, и нет больших сомнений, что дальнейшие находки подтвердят более древний возраст семейства аралиевых.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбукина З.М. Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Грибы. Том 5. Ржавчинные грибы. Владивосток: Дальнаука, 2005. 616 с.
- Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 165. 198 с.
- Казанцев С.В., Перковский Е.Э. Новый род жуков-мягкотелок (Insecta: Coleoptera: Cantharidae: Cantharinae) из сахалинского янтаря // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 84–87.
- Кодрул Т.М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина. М.: Наука, 1999. 150 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 519).
- Симутник С.А. Первая находка энциртиды (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae) в сахалинском янтаре // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 46–49.
- Симутник С.А. Описание двух новых монотипических родов энциртид (Hymenoptera, Chalcidoidea: Encyrtidae) по самцам из среднеэоценового сахалинского янтаря // Энтотомол. обозр. 2015. Т. 94. № 2. С. 463–466.
- Траншель В.Г. К систематике и биологии рода *Triphragmium* auct. (*Triphragmium* Link, *Triphragmiopsis* Naumov, *Nyssopsora* Arthur) // Журн. Русс. ботан. об-ва. 1925. Т. 8. С. 123–132.
- Aime M.C., Bell C.D., Wilson A.W. Deconstructing the evolutionary complexity between rust fungi (Pucciniales) and their plant hosts // Stud. Mycol. 2018. V. 89. P. 143–152.
- Arthur J.C. Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen // Rés. Sci. Congr. Intern. Bot. Vienne (1905). Jena: Fischer, 1906. P. 331–348.
- Baranov V., Andersen T., Perkovsky E.E. Orthoclads from Eocene Amber from Sakhalin (Diptera: Chironomidae, Orthocladiinae) // Insect Syst. Evol. 2015. V. 46. № 4. P. 359–378.
- Chandler G.T., Plunkett G.M., Pinney S.M. et al. Molecular and morphological agreement in Pittosporaceae: phylogenetic analysis with nuclear ITS and plastid trnL–trnF sequence data // Austral. Syst. Bot. 2007. V. 20. № 5. P. 390–401.
- Davidian E.M., Kaliuzhna M.O., Perkovsky E.E. First aphidiine species (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) described from Sakhalinian amber // Acta Palaeontol. Pol. 2021 (in press).
- Debey M.H., Ettingshausen A. Die urweltlichen Thallophyten des Kreidegebirges von Aachen und Maestricht // Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1857. Bd 16. P. 131–214.
- de Carvalho Junior A.A., Esquivel Rios E., Piepenbring M. A new species of *Nyssopsora* (Pucciniales) from Panama // Nova Hedwigia. 2014. V. 99. Iss. 1–2. P. 65–70.
- Dietrich C.H., Perkovsky E.E. First record of Cicadellidae (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha) from Eocene Sakhalinian amber // ZooKeys. 2019. V. 886. P. 127–134. <https://doi.org/10.3897/zookeys.886.3882>
- Dilcher D.L. Epiphyllous fungi from Eocene deposits in western Tennessee, U.S.A. // Palaeontogr. B. 1965. V. 116. S. 1–54.
- Dillhoff R.M., Leopold E.B., Manchester S.R. The McAbee flora of British Columbia and its relation to the Early–Middle Eocene Okanagan Highlands flora of the Pacific Northwest // Can. J. Earth Sci. 2005. V. 42. P. 151–166.
- Fedotova Z.A., Perkovsky E.E. A new genus and species of gall midges of the supertribe Heteropezidi (Diptera, Cecidomyiidae) found in Eocene amber from Sakhalin // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 1033–1037.
- Ignatov M.S., Perkovsky E.E. Mosses from Sakhalinian amber (Russian Far East) // Arctoa. 2013. V. 22. P. 79–82.
- Kakishima M., Sato T., Sato S. Notes on two rust fungi – *Pileolaria klugkistiana* and *Nyssopsora cedrelae* // Trans. Mycol. Soc. Jap. 1984. V. 25. P. 355–359.

- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. Dictionary of the Fungi (10th ed.). Wallingford, UK: CAB International, 2008. 771 p.
- Li R., Wen J. Phylogeny and biogeography of Asian Schefflera (Araliaceae) based on nuclear and plastid DNA sequence data // J. Syst. Evol. 2014. V. 52. № 4. P. 431–449.
- Lohsomboon P., Kakishima M., Ono Y. A revision of the genus *Nyssopsora* (Uredinales) // Mycol. Res. 1990. V. 94. № 7. P. 907–922.
- Lütjeharms W.J. Vermischte Mykologische Notizen I. Ueber die Gattung *Nyssopsora* (Pucciniaceae) // Blumea. 1937. Suppl. I (J.J. Smith Jubilee Vol.). P. 142–161.
- Martínez-Millán M. Fossil record and age of Asteridae // Bot. Rev. 2010. V. 76. P. 83–135.  
https://doi.org/10.1007/s12229-010-9040-1
- Marusik Yu.M., Perkovsky E.E., Eskov K.Yu. First records of spiders (Arachnida: Aranei) from Sakhalinian amber with description of a new species of the genus *Orchestina* Simon, 1890 // Far East. Entomol. 2018. № 367. P. 1–9.
- McTaggart A.R., Shivas R.G., van der Nest M.A. et al. Host jumps shaped the diversity of extant rust fungi (Pucciniales) // New Phytologist. 2016. V. 209. P. 1149–1158.
- Mitchell A., Li R., Brown J.W. et al. Ancient divergence and biogeography of *Raukua* (Araliaceae) and close relatives in the southern hemisphere // Austral. Syst. Bot. 2012. V. 25. P. 432–446.
- Mitchell A., Wen J. Phylogeny of *Brassaiopsis* (Araliaceae) in Asia based on Nuclear ITS and 5S-NTS DNA sequences // Syst. Bot. 2005. V. 30. № 4. P. 872–886.
- Monoson H.L. The species *Triphragmium*, *Nyssopsora*, and *Triphragmiopsis* // Mycopathol. Mycol. Applicat. 1974. V. 52. № 2. P. 115–131.
- Muellner-Riehl A.N., Weeks A., Clayton J.W. et al. Molecular phylogenetics and molecular clock dating of Sapindales based on plastid *rbcL*, *atpB* and *trnL-trnF* DNA sequences // Taxon. 2016. V. 65. № 5. P. 1019–1036.
- Nicolas A.N., Plunkett G.M. Diversification times and biogeographic patterns in Apiales // Bot. Rev. 2014. V. 80. № 1. P. 30–58.
- Patel S., Chang R., Jackson A. et al. Apiales: Fossil Records, 2000. https://ucmp.berkeley.edu/anthophyta/asterids/apiales/apialesfr.html, accessed February 17, 2019.
- Plunkett G.M., Soltis D.E., Soltis P.S. Higher level relationships of Apiales (Apiaceae and Araliaceae) based on phylogenetic analysis of *rbcL* sequences // Amer. J. Bot. 1996. V. 83. № 4. P. 499–515.
- Radchenko A.G., Perkovsky E.E. The ant *Aphaenogaster dluskyana* sp. nov. (Hymenoptera, Formicidae) from the Sakhalin amber — the earliest described species of an extant genus of Myrmicinae // Paleontol. J. 2016. V. 50. № 9. P. 936–946.
- Ramanujam C.G.K., Ramachar P. Recognizable spores of rust fungi (Uredinales) from Neyveli lignite, Tamil Nadu // Rec. Geol. Surv. India. 1980. V. 113. № 5. P. 80–85.
- Savile D.B.O. Raveneliaceae revisited // Can. J. Bot. 1989. V. 67. P. 2983–2994.
- Sydow H. Neue oder bemerkenswerte australische Micromyceten // Ann. Mycologici. 1938. V. 36. P. 295–313.
- Tiffney B.H., Barghoorn E.S. The fossil record of the fungi // Occas. Pap. Farlow Herb. 1974. V. 7. P. 1–42.
- Valcárcel V., Fiz-Palacios O., Wen J. The origin of the early differentiation of Ivies (*Hedera* L.) and the radiation of the Asian Palmate group (Araliaceae) // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 70. P. 492–503.
- Van Tieghem P. Sur la structure et les affinités des Pittosporées // Bull. Soc. Bot. France. 1884. V. 31. P. 384–385.
- Wolf F.A. A rust and an alga in an Eocene sediment from western Kentucky // T. Elisha Mitchell Soc. 1969. V. 85. P. 57–58.
- Zhuang J.-Y., Wei S.-X. Notes on some rust fungi from southern China // Mycosystema. 2009. V. 28. № 5. P. 630–636.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–3. Телиоспоры ржавчинного гриба *Nyssopsora* из образца сахалинского янтаря, экз. ПИН, № 3387/973. Длина масштабной линейки — 30 мкм.

The First Record of the Rust Fungus Spores from Middle Eocene Sakhalin Amber

Yu. Ya. Tykhonenko, V. P. Hayova, M. N. Sukhomlyn, M. S. Ignatov,  
D. V. Vasilenko, E. E. Perkovsky

Fungus spores very similar to the teliospores of the genus *Nyssopsora* Arthur (Pucciniales) were found in the sample of Sakhalinian amber. Morphological features of the spores in the examined amber sample in general correspond to those in the description of the teliospores of the extant species *Nyssopsora trevesiae* (Gäum.) Tranzschel, which parasitizes Araliaceae plants: *Trevesia sundaica* Miq. in Java and Sumatra and *Brassaiopsis ciliata* Dunn in Southern China. It can be assumed that the plant on which those teliospores were formed most likely belongs to the *Trevesia* Vis. — *Brassaiopsis* Decne. et Planch. group. Extant species of these genera are characteristic for the undergrowth of humid forests from the Himalayas to Indonesia, which confirms paleofaunistic data about rather warm and humid climate of Sakhalinian amber forest.

*Keywords:* *Nyssopsora trevesiae*, teliospores, Araliaceae, Naibuchi Formation, Sakhalinian amber

