

УДК 581.844+561.47]:551.782(571.61)

ИСКОПАЕМАЯ ДРЕВЕСИНА *ULMUS PRIAMURICA* SP. NOV. (*ULMACEAE*) ИЗ МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЕРКОВЕЦКОГО БУРОУГОЛЬНОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ, ПРИАМУРЬЕ

© 2018 г. Н. И. Блохина, О. В. Бондаренко

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток,
e-mail: blokhina@biosoil.ru

Поступила в редакцию 15.09.2016 г.

Принята к печати 17.02.2017 г.

Описан новый вид *Ulmus priamurica* sp. nov. (*Ulmaceae*), установленный по анатомическим признакам ископаемой древесины из отложений сазанковской свиты (верхи среднего – верхний миоцен) Ерковецкого буроугольного месторождения, Амурская область. Новый вид характеризуется рядом признаков строения древесины современных видов рода *Ulmus* – *U. japonica* и *U. americana*. Ископаемая древесина ильма обнаружена на российском Дальнем Востоке впервые.

DOI: 10.7868/S00031031X18020137

ВВЕДЕНИЕ

Род *Ulmus* L. (*Ulmaceae*) широко распространен в палеогеновых и неогеновых флорах, в том числе и российского Дальнего Востока (РДВ). Тем не менее, в ископаемом состоянии остатки ильма как на РДВ, так и в целом на территории бывшего СССР представлены в основном отпечатками листьев и пылью, тогда как остатки ископаемой древесины крайне редки. До настоящего времени была описана древесина только одного ископаемого вида, *Ulmium palibinii* Jarmolenko, имеющая признаки анатомического строения представителей современного рода *Ulmus* (Ярмоленко, 1941). Кроме этого, в ископаемом состоянии обнаружены древесные остатки *Ulmus japonica* (Rehder) Sargent [синоним *U. davidiana* var. *japonica* (Rehder) Nakai] и *U. laciniata* (Trautvetter) Mayr (Бондаренко, 2006). Вид *Ulmium palibinii* был установлен А.В. Ярмоленко (1941) по ископаемой древесине из олигоценовых отложений майкопской свиты вблизи с. Верхний Перекушкюль на р. Сумгаит (Азербайджан). Ярмоленко (1941) отметил близость этого вида представителям рода *Ulmus* из серии *Nitentes*. Позже В.Д. Нащокин (1968) описал ископаемую древесину *Ulmium palibinii* из олигоценовых отложений бельской свиты в среднем течении р. Кемь, Красноярский край. И.А. Шилкина (Ископаемые цветковые..., 1982) перевела *U. palibinii* в род *Ulmoxylon* Kaiser (*U. palibinii* [Jarmolenko] Shilkina) и отнесла к этому виду также древесные остатки из нижнемиоценовых отложений урочища Кампасский Бор на правом берегу р. Тым,

правого притока р. Оби, Томская область. Ископаемая древесина *Ulmus japonica* и *U. laciniata* была обнаружена О.В. Бондаренко (2006) в отложениях суйфунской свиты Павловского буроугольного месторождения (Приморский край), которые традиционно рассматривались как плиоценовые (Решения..., 1994; Угольная база..., 1997), но с понижением уровня границы неогеновой и четвертичной систем до 2.6 (2.588) млн лет стали датироваться ранним плейстоценом.

В тихоокеанском регионе, за пределами РДВ, ископаемая древесина ильма изучена значительно лучше. Анатомические признаки древесины ильма отмечены у ископаемых древесных остатков, описанных из олигоценовых отложений штата Британская Колумбия, Канада – *Ulmium protoracemosum* (Penhallow) Nagalhard, *U. protoamericanum* (Penhallow) Nagalhard и *U. columbianum* (Penhallow) Nagalhard, а также из плиоценовых отложений штата Калифорния, США – *U. simrothi* (Platen) Edwards (цит. по: Kłusek, 2012).

Ископаемая древесина, относимая к роду *Ulmus*, описана из ряда местонахождений в Восточной Азии и Северной Америке. В частности, сходство с древесиной современных ильмов *U. laciniata*, *U. parvifolia* Jacquin, *U. sieboldii* Daveau var. *coreana* Nakai (= *U. parvifolia*) и *U. macrocarpa* Hance обнаружено у ископаемой древесины *U. crystallophora* Watari из нижнемиоценовых отложений префектур Акита, Фукусима и Исикава на о-ве Хонсю, Япония (Watari, 1952) и провинции Кёнсан-Пукто на Корейском п-ове (Jeong et al., 2009).

На территории США ископаемая древесина ильма *U. danielii* Wheeler et Manchester (Wheeler, Manchester, 2002, 2007) описана из средне- и верхнеэоценовых отложений, а *U. woodii* Wheeler et Manchester и cf. *Ulmus* (Wheeler, Manchester, 2007) из верхнеэоценовых отложений штата Орегон. *U. woodii* имеет некоторое сходство с современными ильмами из секции *Trichoptelea* подрода *Oreoptelea*, в то время как у cf. *Ulmus* обнаружены некоторые ксилотомические признаки современного вида *U. lanceifolia* Roxburgh ex Wallich (Wheeler, Manchester, 2007). Три вида ильма — *U. miocenica* Prakash et Barghoorn, *U. pacifica* Prakash et Barghoorn (Prakash, Barghoorn, 1961a; Wheeler, Dillhoff, 2009) и *U. baileyana* Prakash et Barghoorn (Prakash, Barghoorn, 1961b; Wheeler, Dillhoff, 2009) — описаны по ископаемым древесным остаткам, найденным в миоценовых отложениях штата Вашингтон. Ископаемый вид *U. miocenica* наиболее близок к современному *U. americana* L. (Prakash, Barghoorn, 1961a), однако, по мнению Е. Уиллер (Wheeler, Manchester, 2007; Wheeler, Dillhoff, 2009), у него наблюдаются также признаки и других североамериканских видов, в частности, *U. alata* Michaux, *U. crassifolia* Nuttall, *U. serotina* Sargent и *U. thomasi* Sargent. У ископаемого вида *U. pacifica* отмечены некоторые признаки современного *U. mexicana* (Liebmann) Planchon (Prakash, Barghoorn, 1961a), но, согласно Уиллер (Wheeler, Dillhoff, 2009), этот вид более близок к современным ильмам *U. crassifolia* и *U. thomasi*. Наконец, *U. baileyana* имеет значительное сходство с современным североамериканским видом *U. rubra* Muhlenberg (= *U. fulva* Michaux) (Prakash, Barghoorn, 1961b), однако Уиллер (Wheeler, Dillhoff, 2009) отмечает его близость к *U. parvifolia*.

Новый вид, *U. priamurica* sp. nov. представляет собой первую находку ископаемой древесины ильма в Приамурье. Вид установлен по анатомическим признакам ископаемой древесины из миоценовых отложений Еркувецкого бурогоугольного месторождения (Амурская область) и характеризуется наличием признаков современных видов *U. japonica* и *U. americana*.

В настоящее время *U. japonica*, ильм японский или долинный, произрастает в континентальной части Северо-Восточной Азии (в Бурятии, Забайкальском и Приморском краях и Амурской обл. России, в Монголии, ряде провинций Северного, Северо-Восточного, Восточного и Центрального Китая и на Корейском п-ове), а также на о. Сахалин и в Японии на о-вах Хоккайдо, Хонсю, Кюсю и Сикоку (Грудзинская, 1991; Fu et al., 2003). Ареал вида *U. americana* охватывает Северную Америку от Новой Шотландии (Канада) на востоке до Альберты (Канада) и Монтаны (США) на западе и от Флориды и Техаса (США) на юге до Нью-Брансуика и Манитобы (Канада) на севере (Sherman-Broyles et al., 1997).

В пределах Еркувецкого бурогоугольного месторождения остатки ильма в отложениях сазанковской свиты (верхи среднего — верхний миоцен) представлены исключительно пыльцой и древесиной. Тем не менее, остатки листьев *Ulmus*, в том числе напоминающие листья современных видов *U. japonica* и *U. americana*, довольно многочисленны в палеогеновых и неогеновых отложениях РДВ. В частности, признаки *U. japonica* отмечены у ископаемых видов: *U. protojaponica* Tanai et Onoe — представителя позднеолигоценовых—раннемиоценовых флор Западного Сахалина (Ископаемые цветковые..., 1982), миоценовых флор Южного Приморья (Ископаемые цветковые..., 1982; Павлюткин, 2001, 2002) и Приамурья (Варнавский и др., 1988), а также *U. austromaritima* Pavlyutkin из позднего миоцена Южного Приморья (Павлюткин, 2002). Некоторое сходство с *U. americana* обнаружено у ископаемого вида *U. carpinoides* Goepfert из позднего миоцена Приморья (Павлюткин, 2002).

Авторы благодарны Т. В. Кезиной (Амурский гос. ун-т, г. Благовещенск) за помощь в проведении полевых исследований. Работа поддержана грантом № 16-04-01241 Российского фонда фундаментальных исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Описанная древесина *Ulmus* собрана авторами во время полевых работ в 2012 г. на втором и третьем участках угольного разреза “Южный” Еркувецкого бурогоугольного месторождения (Амурская обл.), расположенного в 75 км восточнее г. Благовещенск в северо-западной части Зейско-Буреинского осадочного бассейна. Древесина происходит из светло-серых или беловатых песков верхней части сазанковской свиты, возраст которой датируется концом среднего — поздним миоценом (Решения..., 1994).

Отложения сазанковской свиты широко распространены на площади Еркувецкого месторождения, однако, как правило, малопродуктивны для проведения спорово-пыльцевого анализа, поскольку не содержат прослоев глин и бурых углей (Кезина, 2012). В бедных спорово-пыльцевых спектрах преобладает пыльца *Betulaceae*, *Pinaceae* и травянистых растений, тогда как пыльца таксоидея, тсуги и теплолюбивых покрытосеменных (*Juglans* L., *Pterocarya* Kunth, *Carpinus* L., *Plex* L.) присутствует в незначительных количествах (Кезина, Литвиненко, 2007). Другие остатки растений представлены неопределимым растительным детритом и встречаются на площади месторождения крайне редко. Ископаемые древесины являются единственными из определяемых макроостатков растений, обнаруженных в отложениях сазанковской свиты на Еркувецком месторождении.

Богатые сборы растительных остатков из сазанковской свиты были сделаны А. М. Камаевой в долинах рек Зея и Амур (Варнавский и др., 1988). Как характерные представители сазанковской флоры указываются *Pinus nagajevii* Vasskovsky, *Salix* sp., *S. parasachalinensis* Tanai et N. Suzuki, *Populus sambongsii* Huzioka et K. Suzuki, *P. americana* (Lesquereux) LaMotte, *Betula protoermanii* Endo, *Comptonia naumannii* (Nathorst) Tanai, *Pterocarya asymmetrosa* Konno, *Quercus miovariabilis* Heer et Chaney, и *Acer nordenskioldii* Nathorst, а также *Ulmus protojaponica* Tanai et Onoe (Варнавский и др., 1988).

В палинокомплексе сазанковской свиты Ерковецкого месторождения преобладают покрытосеменные, из них довольно разнообразны *Alnus* Miller, *Betula* L., *Salix* L. и широколиственные *Fagus* L., *Ulmus* и *Juglans*. Широко представлена пыльца трав и кустарников, тогда как пыльца *Magnolia* L., *Castanea* Miller, *Myrica* L., *Carya* Nuttall, *Celtis* L., *Rhus* L., *Acer* L., *Plex* и *Liquidambar* L. встречается редко. Присутствует пыльца водных растений *Tapa* L., *Nelumbo* Adanson и *Nymphaeaceae*. Значительно участие спор мхов, плаунов и водных папоротников. Роль голосеменных весьма существенна, доминируют *Tsuga* (Endlicher) Carrière, *Picea* A. Dietr., *Pinus* L., и *Larix* Mill. (Мамонтова, 1977; Варнавский и др., 1988; Кезина, 2001).

Изученная ископаемая древесина (образцы №№ ER22/2-96 и ER22/3-115) темно-коричневого цвета, слабо лигнитизированная, 2,0–8,5 × 7,0–10,5 см в диаметре и 8,5–15,5 см длиной, с хорошо различимыми невооруженным глазом годичными кольцами 0,59–4,62 мм шириной. Колл. № 22 хранится в Федеральном научном центре биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (ФНЦ Биоразнообразия).

Предварительная обработка ископаемой древесины (размягчение и уплотнение) с последующим изготовлением из нее прозрачных срезов в трех взаимно перпендикулярных направлениях, поперечном, радиальном и тангентальном, выполнены по методике, детально описанной в работах Н. И. Блохиной и О. В. Бондаренко (2016а, б). Срезы были изготовлены при помощи санного микротомы Leica SM2010R; всего был исследован 31 срез. Микроскопическое изучение и микрофотографирование анатомических структур проводились с помощью световых биологических микроскопов серий МИКМЕД (ЛОМО, Россия) и Axioskop 40 (Carl Zeiss, Германия). При описании анатомического строения древесины использовалась терминология, изложенная в работе А. А. Яценко-Хмелевского (1954) и адаптированная к руководству “IAWA List ...” (1989).

СИСТЕМАТИКА

СЕМЕЙСТВО ULMACEAE MIRBEL, 1815

Род *Ulmus* L., 1753

Ulmus priamurica Blokhina et O. V. Bondarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–11 (см. вклейку)

Название вида — от Приамурья.

Голотип — ФНЦ Биоразнообразия, колл. 22, обр. № ER22/3–115, ископаемая древесина; Амурская обл., Ерковецкое бурогольное месторождение, угольный разрез “Южный”, третий участок; сазанковская свита, верхи среднего — верхний миоцен; обозначен здесь (табл. IX, фиг. 1–11).

Diagnosis. Wood ring-porous. Growth rings distinct. Earlywood vessels in 1–2 almost continuous tangential bands, latewood vessels in wavy tangential to diagonal (oblique) bands of 3–6 vessels. Earlywood vessels 66–176 × 120–218 µm in diameter, latewood vessels 19–30 µm in diameter. Vessel elements 160–288 µm in length. Vessel walls 3.0–3.5 µm thick. Simple perforation plates. Intervessel pitting alternate, with up to 20 bordered pits per width of vessel; pits 6–10 µm in diameter. Helical thickenings in narrow vessel elements, also in vascular tracheids. Thin-walled tyloses common in earlywood vessels. Axial parenchyma scanty paratracheal and marginal; parenchyma strands of 4–6 cells. Fibre walls 4.0–4.5 µm thick. Rays uniseriate to 6-seriate, 1–50 cells high, homocellular, composed of procumbent cells; multiseriate rays sometime with uniseriate ends of 1–4 cells. Storied structures absent.

Описание. Древесина кольцесосудистая, состоит из члеников сосудов, сосудистых трахеид, волокон либриформа, клеток осевой (тяжевой) и лучевой паренхимы. Годичные кольца широкие, 0,59–4,62 мм шириной; граница годичного кольца выражена отчетливо, пограничная полоска состоит из двух-трех слоев сплюснутых радиально волокон, мелких сосудов и клеток терминальной паренхимы. Ранняя древесина представлена почти непрерывным кольцом из одного-двух тангентальных слоев крупных просветов сосудов (табл. IX, фиг. 1, 2). Переход от ранней древесины к поздней резкий. Просветы сосудов поздней древесины вместе с сосудистыми трахеидами образуют волнистые тангентальные и косо расположенные полосы из трех-шести сосудов шириной, образуя характерный “ульмоидный” рисунок (табл. IX, фиг. 1, 2). В очень широких годичных кольцах древесина с тенденцией к полукольцесосудистости — переход от ранней древесины к поздней более постепенный (табл. IX, фиг. 2).

Очертания просветов сосудов ранней древесины округлые и овальные, радиально вытянутые. В большинстве просветов ранней и в некоторых просветах поздней древесины имеются

тиллы с тонкими оболочками (табл. IX, фиг. 1). Диаметр сосудов ранней древесины радиальный 66–176 мкм, тангентальный 120–218 мкм; поздней древесины – 19–30 мкм. Толщина стенок сосудов 3.0–3.5 мкм. Членики крупных сосудов ранней древесины короткие, без клювиков; членики узких сосудов поздней древесины с короткими и длинными клювиками. Длина члеников сосудов 160–288 мкм.

Перфорационные пластинки сосудов простые (табл. IX, фиг. 3, 4), располагаются на поперечных стенках, в узких сосудах – на скошенных стенках. Межсосудистая поровость очередная (табл. IX, фиг. 4, 5). Поры крупные, 6–10 мкм в диаметре, окаймленные, сближенные и сомкнутые; очертания пор округлые, овальные и шестиугольные, отверстия шелевидные, доходящие до окаймления. По ширине стенки сосуда в ранней древесине до 20 пор, в поздней – две–четыре поры. В узких сосудах имеются спиральные утолщения (табл. IX, фиг. 4). Среди сосудов поздней древесины располагаются сосудистые трахеиды с крупными окаймленными порами и спиральными утолщениями (табл. IX, фиг. 3, 4).

Осевая (тяжевая) паренхима (табл. IX, фиг. 3) скудная паратрахеальная – отдельные паренхимные клетки, ассоциированные в своем расположении с сосудами, более обильная в поздней древесине, и терминальная; в тяже паренхимы по четыре–шесть клеток, ширина клеток 20–24 мкм, высота – 40–48 мкм. Поры между клетками осевой паренхимы и сосудами округлые и овальные, располагаются одним-двумя вертикальными рядами по высоте клетки.

Волокна либриформа находятся преимущественно в поздней древесине; волокна несептированные, с простыми, мелкими, редко расположенными порами; стенки волокон толстые, 4.0–4.5 мкм.

Лучи гомогенные, однорядные – шестирядные (табл. IX, фиг. 6, 10, 11). Высота однорядных лучей 1–15 клеток, многорядных лучей – 14–50 клеток, или 320–496 мкм. На поперечном срезе лучи при встрече с сосудами изгибаются, при переходе из одного годичного кольца в другой немного расширяются. На тангентальном срезе однорядные лучи линейные, многорядные – веретеновидные, иногда с короткими однорядными окончаниями протяженностью от одной до четырех клеток. На радиальном срезе лучи составлены из лежащих клеток (табл. IX, фиг. 8, 9), длина которых (20–44 мкм) в три–четыре раза превышает их высоту (8–12 мкм), иногда в краевых слоях луча встречаются отдельные квадратные клетки, которые никогда не образуют непрерывный слой. Поры между сосудами и клетками лучей такого же типа, как и на стенках

сосудов, располагаются поры одним-двумя рядами по высоте клетки луча (табл. IX, фиг. 7). Ярусность в расположении волокон либриформа, лучей и осевой паренхимы не обнаружена.

Сравнение и замечания. При сравнении с современными видами можно отметить наибольшее сходство у исследованной ископаемой древесины с древесиной ильмов *Ulmus japonica* и *U. americana*, характеризующихся отчетливо выраженной кольцесосудистостью, представленной не более чем двумя слоями крупных просветов сосудов ранней древесины, и гомогенными одно-шестирядными лучами (табл. 1). Тем не менее, изученная древесина отличается от древесины этих видов меньшим диаметром сосудов и волокон либриформа, а также отсутствием вазикентрической паренхимы и ярусного расположения осевой паренхимы (табл. 1). Кроме того, изученная ископаемая древесина отличается от древесины *U. japonica* более короткими лучами, измеренными в мкм, а от древесины *U. americana* – более длинными лучами, измеренными в мкм, и меньшей протяженностью однорядных окончаний многорядных лучей (табл. 1). К сожалению, в имеющихся ксилотомических описаниях обоих видов не указано число пор по ширине стенки сосуда (табл. 1), что не позволило провести сравнение по этому признаку.

Среди известных ископаемых древесин для сравнения выбраны древесные остатки с отчетливо выраженной кольцесосудистостью, имеющие анатомические признаки ильма и отнесенные к видам *Ulmoxylon palibinii*, *U. marchesonii* Biondi, *Ulmus crystallophora*, *U. miocenica* и *U. baileyana*. От всех этих видов изученная древесина отличается очень мелкими сосудами поздней древесины и наличием спиральных утолщений на стенках узких сосудов (табл. 2).

Кроме того, от древесины *Ulmoxylon palibinii* изученная древесина отличается меньшим числом слоев просветов крупных сосудов в годичных кольцах и меньшим их диаметром, меньшим числом рядов пор по ширине стенки сосуда, более узкими лучами, меньшей протяженностью однорядных окончаний у многорядных лучей и отсутствием вазикентрической древесинной паренхимы при наличии терминальной и скудной паратрахеальной паренхимы; в описании *U. palibinii* не указаны длина члеников сосудов, диаметр пор на стенках сосудов, высота однорядных лучей в клетках, а также высота однорядных и многорядных лучей в мкм и число клеток в тяже паренхимы (табл. 2).

От вида *U. marchesonii* новый вид отличается меньшим числом слоев просветов крупных сосудов в годичных кольцах и меньшим их диаметром,

Таблица 1. Сравнительно-анатомическая характеристика ископаемой древесины *Ulmus priamurica* sp. nov. и древесины близких современных представителей рода *Ulmus* L.

Анатомические признаки	<i>Ulmus priamurica</i> sp. nov.	<i>Ulmus japonica</i> (Rehder) Sargent (= <i>U. davidiana</i> var. <i>japonica</i> (Rehder) Nakai) (Ворошилова, Снежкова, 1984; Атлас ..., 1992; Yu, 1953; Zhong et al., 1992; Wheeler, Manchester, 2007)	<i>Ulmus americana</i> L. (Атлас ..., 1992; Wheeler et al., 1989; Wheeler, Manchester, 2007)
1	2	3	4
Число слоев крупных просветов сосудов ранней древесины:	1–2	1–2	1(2)
непрерывный слой	+	+	+
прерывистый слой	+ –	+	–
Тангентальный диаметр сосудов, мкм:			
ранней древесины	120–218	106–322	147–237
поздней древесины	19–30	25–70	25–70
Диаметр пор на стенках сосудов, мкм	6–10	8–12	8–12
Число пор по ширине стенки сосуда	до 20	?	?
Толщина стенок сосудов, мкм	3.0–3.5	2.0–5.0	2.0–4.0
Длина члеников сосудов, мкм	160–288	350	246
Толщина стенок волокон либриформа, мкм	4.0–4.5	2.0–8.0	3.0–8.0
Лучи:			
гомогенные	+	+	+
слабо гетерогенные	–	–	–
ширина лучей (в клетках)	1–6	1–6	1–6
высота лучей (в клетках)	1–50	1–50	?
высота лучей, мкм	320–496	420–560	183–373
протяженность однорядных окончаний многорядных лучей (в клетках)	1–4	2–4	1–9
Древесинная паренхима:			
терминальная	+	+	+
скудная паратрахеальная	+	+	–
вазицентрическая	–	+	+
число клеток в тяже паренхимы	4–6	2–6	2–5
Тиллы	+	+	+
Спиральные утолщения на стенках:			
широких сосудов	–	–	–
узких сосудов	+	+	+
сосудистых трахеид	+	+	+
Ярусность в расположении осевой паренхимы	–	+ –	+ –

Примечание: (+) – признак присутствует, (–) – отсутствует, (+ –) – встречается редко, (?) – нет данных.

более узкими лучами, меньшей высотой многорядных лучей, наличием тилл в сосудах и отсутствием кристаллов в осевой паренхиме; в описании

U. marchesonii не указаны длина члеников сосудов, число рядов пор по ширине стенки сосуда, высота однорядных лучей в клетках, протяженность

Таблица 2. Сравнительная характеристика анатомического строения ископаемой древесины *Ulmus priamurica* sp. nov. и древесины близких ископаемых видов

Анатомические признаки	<i>Ulmus priamurica</i> sp. nov.	<i>Ulmoxylon palibinii</i> (Jarmolenko) Shilkina (Ярмоленко, 1941; Нащокин, 1968; Ископаемые цветковые..., 1982)	<i>Ulmoxylon marchesonii</i> Biondii (Biondii, 1981; Sakala, 2002; Kłuzek, 2012)	<i>Ulmus crystallophora</i> Watari (Watari, 1952; Jeong et al., 2009)	<i>Ulmus miocenica</i> Prakash et Barghoorn (Prakash, Barghoorn, 1961a; Wheeler, Dillhoff, 2009)	<i>Ulmus baileyana</i> Prakash et Barghoorn (Prakash, Barghoorn, 1961b; Wheeler, Dillhoff, 2009)
1	2	3	4	5	6	7
Число слоев крупных просветов сосудов ранней древесины	1–2	2(3)	1–3	2–4	1(2)	3–4
Тангентальный диаметр сосудов, мкм:				3		
ранней древесины	120–218	(200)250–300(400)	(65)145–295(348)	20	81–179	160–256
поздней древесины	19–30	(30)40–60	25–165	100	30–70	50–160
Длина члеников сосудов, мкм	160–288	?	?	150–330	153–367	130–460
Диаметр пор на стенках сосудов, мкм	6–10	?	10	7–10	8–10	9–11
Число пор по ширине стенки сосуда	до 20	до 30	?	?	?	?
Лучи:						
гомогенные	+	+	+	+	+	+
слабо гетерогенные	–	–	–	–	–	–
ширина лучей (в клетках)	1–6	1–4(5–8)	1–6(7)	1–6	1–4	1–6
высота лучей (в клетках):						
однорядных	1–15	?	?	4–9(12)	1–10(14)	2–10
многорядных	14–50	20–30(50)	15–60	?	40	?
высота лучей, мкм:						
однорядных	?	?	?	80–240	?	?
многорядных	320–496	?	55–830	1020	760	1130
протяженность однорядных окончаний многорядных лучей (в клетках)	1–4	1–6	?	?	?	?
Древесинная паренхима:						
терминальная	+	–	+	–	+	+
метатрахеальная скудная	–	–	–	+	+	+
паратрахеальная	+	–	+	–	+	+
вазицентрическая	–	+	–	+	–	–
число клеток в тяже паренхимы	4–6	?	?	?	4–8 и более	4
Сосудистые трахеиды	+	+	+	+	+	+
Волокна либриформа	+	+	+	+	+	+
Тиллы	+	+	–	?	+	+
Спиральные утолщения на стенках:						
широких сосудов	–	+	–	–	–	–
узких сосудов	+	+	+	+	+	+
сосудистых трахеид	+	–	–	–	–	–
Кристаллы в осевой паренхиме	–	–	+	+	+	+

Примечание: (+) – признак присутствует, (–) – отсутствует, (?) – нет данных.

однорядных окончаний у многорядных лучей и число клеток в тяже паренхимы (табл. 2).

От *Ulmus crystallophora* исследованная ископаемая древесина отличается меньшим числом слоев просветов крупных сосудов в годичных кольцах и меньшим их диаметром, более низкими многорядными лучами, отсутствием метатрахеальной и вазикентрической древесинной паренхимы при наличии терминальной и скудной паратрахеальной паренхимы, а также отсутствием кристаллов в осевой паренхиме; в описании *U. crystallophora* не указано число рядов пор по ширине стенки сосуда, высота многорядных лучей в клетках и протяженность у этих лучей однорядных окончаний, число клеток в тяже паренхимы и наличие тилл (табл. 2).

От древесины *U. miocenica* новый вид отличается большим диаметром просветов крупных сосудов, более широкими и высокими лучами, более короткими члениками сосудов, меньшей высотой многорядных лучей, измеренных в микронах, и меньшим числом клеток в тяже осевой паренхимы, а также отсутствием метатрахеальной древесинной паренхимы и кристаллов в осевой паренхиме; в описании *U. miocenica* не указаны число рядов пор по ширине стенки сосуда, протяженность однорядных окончаний у многорядных лучей, а также высота однорядных лучей, измеренных в микронах (табл. 2).

От *U. baileyana* изученная древесина отличается меньшим числом слоев просветов крупных сосудов в годичных кольцах, более короткими члениками сосудов, меньшей высотой многорядных лучей, измеренных в микронах, большим числом клеток в тяже паренхимы, отсутствием метатрахеальной древесинной паренхимы и кристаллов в осевой паренхиме. В описании *U. baileyana* не указаны число рядов пор по ширине стенки сосуда, высота многорядных лучей в клетках и протяженность у этих лучей однорядных окончаний, а также высота однорядных лучей, измеренных в микронах (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наличие простых перфорационных пластинок, очередной межсосудистой поровости, преимущественно паратрахеальной осевой паренхимы, несептированных волокон либриформа с простыми порами, лучей, состоящих главным образом (обычно целиком) из лежащих клеток, а также одинаковый размер пор между сосудами и клетками лучей и пор на стенках сосудов характерны для представителей семейства *Ulmaceae* (Паланджян, 1953; Sweitzer, 1971; Wheeler, Manchester, 2007). Многие из этих ксилотомических признаков характерны и для представителей семейства *Cannabaceae*

(включая *Celtidaceae*), однако лучи у них гетерогенные (Wheeler, Manchester, 2007). У изученной ископаемой древесины лучи гомогенные, состоящие из лежащих клеток, что, наряду с вышеуказанными признаками, позволяет отнести ее к древесине *Ulmaceae*.

Такие признаки, как кольцесосудистый тип древесины, наличие спиральных утолщений на стенках сосудов, не очень широких (не более восьми клеток) только гомогенных лучей характерны для представителей рода *Ulmus* (Паланджян, 1953; Sweitzer, 1971; Wheeler et al., 1989; Атлас древесины..., 1992; Zhong et al., 1992; Wheeler, Manchester, 2007). Исследованная ископаемая древесина имеет все признаки анатомического строения древесины этого современного рода.

В настоящее время на территории РДВ произрастают *U. japonica*, *U. laciniata*, *U. macrocarpa* и *U. pumila* L. (Грудзинская, 1991), характерные также и для современной флоры Китая и Кореи (Fu et al., 2003), кроме того, *U. japonica* и *U. laciniata* распространены в Японии, а в Монголии — *U. japonica*, *U. macrocarpa* и *U. pumila* (Fu et al., 2003). Древесина этих современных видов, как и исследованная ископаемая древесина, отчетливо выраженного кольцесосудистого типа. Однако у *U. laciniata*, *U. macrocarpa* и *U. pumila* имеются семирядные лучи, тогда как у *U. japonica*, как и у исследованной древесины, ширина лучей не превышает шести клеток (Zhong et al., 1992; Wheeler, Manchester, 2007). Кроме того, у *U. macrocarpa* и *U. pumila* сосу́ды ранней древесины образуют до трех тангентальных полос (Zhong et al., 1992; Wheeler, Manchester, 2007), у *U. laciniata* большое число клеток (до 12) в тяже паренхимы и очень высокие (до 90 клеток) лучи (Ворошилова, Снежкова, 1984).

У произрастающих в Китае ильмов с кольцесосудистым типом древесины, таких как *U. changii* W. C. Cheng и *U. uyematsui* Hayata, ширина лучей не превышает пяти клеток (Zhong et al., 1992; Wheeler, Manchester, 2007), а у *U. parvifolia* имеются семирядные лучи и сосу́ды ранней древесины образуют до трех тангентальных полос (Wheeler, Manchester, 2007). Для *U. castaneifolia* Hemsley характерен кольцесосудистый до полукольцесосудистого тип древесины (Wheeler, Manchester, 2007), а *U. lanceifolia* имеет даже рассеяннососудистую древесину (Zhong et al., 1992; Wheeler, Manchester, 2007).

Древесина у североамериканских ильмов кольцесосудистого типа, за исключением *U. crassifolia*, у которого кольцесосудистость выражена не отчетливо и, кроме того, имеются очень мелкие (62–118 мкм в тангентальном диаметре) сосу́ды ранней древесины, лучи до

восьми клеток шириной и характерна ярусность в расположении осевой паренхимы (Wheeler et al., 1989; Wheeler, Manchester, 2007). У *U. alata*, *U. rubra*, *U. serotina* и *U. thomasi* имеются семярядные лучи; кроме того, у *U. rubra* сосуды ранней древесины образуют до пяти тангентальных полос, а для *U. serotina* и *U. thomasi* характерна ярусность в расположении осевой паренхимы (Wheeler et al., 1989; Wheeler, Manchester, 2007). У *U. americana* ширина лучей не превышает шести клеток, как и у исследованной ископаемой древесины, а сосуды ранней древесины образуют одну, иногда две тангентальные полосы (Wheeler et al., 1989; Wheeler, Manchester, 2007).

Следуя принятой в палеоксилотомии практике наименования ископаемых древесных остатков, ископаемую древесину ильма описывали под родовыми названиями *Ulminium* Unger и *Ulmoxydon* Kaiser (Ископаемые цветковые..., 1982). Под названием *Ulminium* описан ряд остатков, сходных по характерному рисунку расположения сосудов поздней древесины в виде волнистых тангентальных полос с древесиной семейства *Ulmaceae*, причем некоторые эти остатки сопоставимы с древесиной самого рода *Ulmus*, однако часть их относится к древесине представителей других родов (Нащокин, 1968). В частности, под названием *Ulminium* описываются древесины семейства *Lauraceae*, поскольку типовой вид рода *Ulminium* — *U. diluviale* Unger, установленный Ф. Унгером (Unger, 1842) по анатомическим признакам ископаемой древесины из олигоцена Богемии (Чехия), был отнесен Й. Феликсом (Felix, 1883) к семейству лавровых — *Laurinoxylon diluviale* (Unger) J. Felix (Ископаемые цветковые..., 1982; Dupéron et al., 2008). Применение формального рода *Ulminium* ведет к ошибкам, и в настоящее время это название не используется для наименования ископаемых древесин с анатомическими признаками ильмовых (Ископаемые цветковые..., 1982).

В сравнительном анализе использованы ископаемые древесные остатки, как относящиеся непосредственно к древесине представителей рода *Ulmus*, так и описанные под названием *Ulmoxydon*, из тихоокеанского региона (*Ulmus crystallophora*, *U. miocenica* и *U. baileyana*) и Сибири (*Ulmoxydon palibinii*), характеризующиеся, как и исследованная ископаемая древесина, отчетливо выраженной кольцесосудистостью. Древесные остатки из эоцена штата Орегон и миоцена штата Вашингтон (США) не включены

в сравнительный анализ, поскольку у них другой тип древесины.

В то же время, для сравнения использованы ископаемые древесные остатки *Ulmoxydon marchesonii* Biondi из миоцена Италии (Biondi, 1981), нижнего миоцена Чехии (Sakala, 2002) и среднего миоцена Польши (Kłusek, 2012). Древесина этого вида, как и изученная ископаемая древесина, характеризуется кольцесосудистым типом, кроме того, по данным Я. Сакалы (Sakala, 2002), у этого вида наблюдаются ксилотомические признаки не только современного европейского ильма *Ulmus carpinifolia* Gleditsch, но также китайских (*U. parvifolia* и *U. macrocarpa*) и североамериканских (*U. americana* и *U. rubra*) видов. Другие же представители *Ulmoxydon* с кольцесосудистой древесиной, описанные из Европы, например, *Ulmoxydon* sp. cf. *Ulmus carpinifolia* из олигоцена Румынии (Iamandei et al., 2012) и миоцена Венгрии (Greguss, 1969), *U. scabroides* Greguss из миоцена Венгрии (Greguss, 1969), *U. kersonianum* Starostin et Trelea из миоцена Молдавии (Starostin, Trelea, 1969) и *U. cf. kersonianum* из олигоцена Чехии (Koutecky, Sakala, 2015), а также *U. lapidariorum* (Unger) Felix из олигоцена Франции (Privé-Gill et al., 2008) имеют ксилотомические признаки только современных европейских ильмов.

Поскольку исследованная ископаемая древесина имеет все характерные признаки анатомического строения древесины современного рода *Ulmus*, то с учетом хорошей сохранности она отнесена к древесине именно рода *Ulmus*, а не формального *Ulmoxydon*. Однако из-за имеющихся отличий изученная древесина не отождествима с древесиной ни одного из видов *Ulmus*, она описана как древесина нового ископаемого вида ильма, имеющего ряд признаков строения древесины современных *U. japonica* и *U. americana*.

Материал. Колл. 22, обр. №№ ER22/2-96 и ER22/3-115 (голотип); всего два образца.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас древесины и волокон для бумаги / Ред. Е. С. Чавчавадзе. М.: Изд-во “Ключ”, 1992. 336 с.
- Блохина Н.И., Бондаренко О.В. Ископаемая древесина *Laricioxylon erkovetskiense* sp. nov. (Pinaceae) из миоценовых отложений Ерквецкого буроугольного месторождения (Приамурье) // Палеонтол. журн. 2016а. № 4. С. 98–106.
- Блохина Н.И., Бондаренко О.В. Ископаемая древесина *Pinus priamurensis* sp. nov. (Pinaceae) из миоценовых

- отложений Ерковецкого буроугольного месторождения (Приамурье) // Палеонтол. журн. 2016б. № 3. С. 101–108.
- Бондаренко О.В. Ископаемые древесины из плиоцена Южного Приморья. Автореф. дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 20 с.
- Варнавский В.Г., Седых А.К., Рыбалко В.И. Палеоген и неоген Приамурья и Приморья. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. 184 с.
- Ворошилова Г.И., Снежкова С.А. Древесина лесообразующих и сопутствующих пород Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1984. 156 с.
- Грудзинская И.А. Вязовые – Ulmaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5 / Ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1991. С. 95–100.
- Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Ulmaceae – Betulaceae / Ред. А.Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1982. 216 с.
- Кезина Т.В. Палинокомплексы миоцена Приамурья, их стратификация и связь с литофациями // Эволюция жизни на Земле. Томск: Изд-во НТЛ, 2001. С. 349–351.
- Кезина Т.В. Палиностратиграфия осадочных отложений позднего маастрихта – кайнозоя Верхнего Приамурья. Благовещенск: Изд-во Амурск. гос. ун-та, 2012. 41 с.
- Кезина Т.В., Литвиненко Н.Д. Палиностратиграфия Ерковецкого буроугольного месторождения (Зейско-Буринский осадочный бассейн) // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 4. С. 42–62.
- Мамонтова И.Б. Миоценовая флора Амуро-Зейской депрессии // Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 35–41.
- Нащокин В.Д. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. М.: Наука, 1968. 175 с.
- Павлюткин Б.И. Позднемиоценовая флора Териховки, Южное Приморье. Владивосток: Дальнаука, 2001. 128 с.
- Павлюткин Б.И. Позднемиоценовая флора Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2002. 192 с.
- Паланджян В.А. Строение древесины сем. Ильмовых в связи с их эволюцией и систематикой // Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР. Т. 9: Вопросы лесного хозяйства и лесоразведения в Арм. ССР. 1953. С. 121–178.
- Решения IV Межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья. Региональная стратиграфическая схема палеогеновых и неогеновых отложений материковой части Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во Хабаровского гос. горно-геол. предприятия, 1994. Схема 37. С. 1–34.
- Угольная база России. Т. 5. Кн. 1. Угольные бассейны и месторождения Дальнего Востока (Хабаровский край, Амурская область, Приморский край, Еврейская АО) / Ред. В.Ф. Череповский. М.: Изд-во ЗАО Геоинформмарк, 1997. 371 с.
- Ярмоленко А.В. Ископаемые древесины майкопской свиты Юго-Восточного Закавказья // Флора и систематика высших растений / Ред. К.Б. Шишкина. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 7–34 (Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. Вып. 5).
- Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с.
- Biondi E. *Ulmoxylon marchesonii* n. sp. di legno fossile rinvenuta sui Monti Sibillini (Appennino Centrale) // Studi Trentini di Sci. Natur. – Acta Biologica. 1981. V. 58. P. 77–91.
- Duperon J., Duperon-Laudoueneix M., Sakala J., De Franceschi D. *Ulmium diluviale* Unger: Historical data on the discovery and new study // Ann. Paléontol. 2008. V. 94. P. 1–12.
- Felix J. Untersuchungen fossile Hölzer // Z. Deutsch. Geol. Ges. 1883. Bd 35. S. 59–91.
- Fu L., Xin Y., Whittemore A. Ulmaceae // Flora of China. V. 5 (Ulmaceae through Basellaceae) / Eds. Z. Wu, P.H. Raven, D. Hong. Beijing: Sci. Press; St. Louis: Missouri Bot. Garden Press., 2003. P. 1–19.
- Greguss P. Tertiary Angiosperm Woods in Hungary. Budapest: Akad. Kiado, 1969. 151 p.
- Iamandei S., Iamandei E., Frunzescu D., Brănoiu G. New petrified woods from the Curvature Carpathians // Rom. J. Earth Sci. 2012. V. 86. № 2. P. 67–89.
- IAWA List of Microscopic Features for Hardwood Identification / Eds. E. Wheeler, P. Baas, P.E. Gasson // IAWA Bull.n.s. 1989. V. 10. № 3. P. 1–219.
- Jeong E.K., Kim K., Suzuki M., Kim J.W. Fossil woods from the Lower Coal-bearing Formation of the Janggi Group (Early Miocene) in the Pohang Basin, Korea // Rev. Palaeobot. Palynol. 2009. V. 153. P. 124–138.
- Kłusek M. Silicified angiosperm wood from the Middle Miocene of Poland: *Ulmoxylon* in the Neogene cover of the Holy Cross Mountains, southern Poland // Acta Palaeobot. 2012. V. 52. № 2. P. 359–367.
- Koutecky V., Sakala J. New fossil woods from the Paleogene of Doupovské hory and České středohoří Mts. (Bohemian Massif, Czech Republic) // Acta Mus. Nat. Pragae. Ser. B: Hist. Natur. 2015. V. 71. № 3–4. P. 377–398.
- Prakash U., Barghoorn E.S. Miocene fossil woods from the Columbia Basalts of Central Washington. I. // J. Arn. Arboret. 1961a. V. 42. P. 165–203.
- Prakash U., Barghoorn E.S. Miocene fossil woods from the Columbia Basalts of Central Washington. II. // J. Arn. Arboret. 1961b. V. 42. P. 347–362.
- Privé-Gill C., Cao N., Legrand Ph. Fossil wood from alluvial deposits (reworked Oligocene) of Limagne at Bussières

- (Puy-de-Dôme, France) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2008. V. 149. P. 73–84.
- Sakala J. First record of fossil angiosperm wood (Ulmoxylon, Ulmaceae) from the famous locality of Bílina (Czech Republic, Early Miocene) // C.R. Palevol. 2002. V. 1. P. 161–166.
- Sherman-Broyles S.L., Barker W.T., Schulz L.M. Ulmaceae Mirbel – elm family // Flora of North America North of Mexico. V. 3. (Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae). N. Y., Oxford: Oxford Univ. Press., 1997. P. 368–380.
- Starostin G., Trelea N. Studiu paleoxilologic al florei din Miocenul Moldovei (Paleoxilologic study of the flora from the Miocene of Moldavia) // Anal. Ști. Univ. “Al.I. Cuza” din Iasi (ser. noua). Sect. IIa: Biol. 1969. V. 15. № 2. P. 447–451.
- Sweitzer E.M. Comparative anatomy of Ulmaceae // J. Arn. Arboret. 1971. V. 52. № 4. P. 523–585.
- Unger F. Über die Untersuchung fossiler Stämme holzartiger Gewächse // N. Jb. Miner., Geogn., Geol.u. Petrefaktenkunde. 1842. S. 149–178.
- Watari S. Dicotyledonous woods from the Miocene along the Japan-sea side of Honshu // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo Sect. III (Bot.). 1952. V. 6. № 3. P. 97–134.
- Wheeler E.A., Dillhoff T.A. The Middle Miocene fossil wood flora from Vantage, Washington // IAWA J. 2009. Suppl. 7. P. 1–101.
- Wheeler E.A., LaPasha C.A., Miller R.B. Wood anatomy of elm (Ulmus) and hackberry (Celtis) species native to the United States // IAWA Bull.n.s. 1989. V. 10. № 1. P. 5–26.
- Wheeler E.A., Manchester S.R. Woods of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon, USA // IAWA J. 2002. Suppl. 3. P. 1–188.
- Wheeler E.A., Manchester S.R. Review of the wood anatomy of extant Ulmaceae as context for new reports of late Eocene Ulmus woods // Bull. Geosci. 2007. V. 82. № 4. P. 329–342.
- Wiegrefe S.J., Sytsma K.J., Guries R.P. The Ulmaceae, one family or two? Evidence from chloroplast DNA restriction site mapping // Plant Syst. Evol. 1998. V. 210. P. 249–270.
- Yu C.H. Xylotomy of the timbers of Northeastern China I. Dicotyledonous woods // Acta Bot. Sin. 1953. V. 2. № 1. P. 228–230.
- Zhong Y., Baas P., Wheeler E.A. Wood anatomy of trees and shrubs from China. IV. Ulmaceae // IAWA Bull.n.s. 1992. V. 13. P. 419–453.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–11. Древесина *Ulmus priamurica* sp. nov., голотип ER22/3–115: 1 – поперечный срез, годовичные кольца, расположение сосудов, резкий переход от ранней древесины к поздней; 2 – поперечный срез, широкое годовичное кольцо, расположение сосудов, переход от ранней древесины к поздней; 3 – радиальный срез, узкие сосуды, сосудистые трахеиды, тяж осевой паренхимы; 4 – радиальный срез, спиральные утолщения на стенках узких сосудов и сосудистых трахеид, простая перфорационная пластинка, межсосудистая поровость; 5 – радиальный срез, межсосудистая поровость; 6 – тангентальный срез, короткий четырехрядный луч; 7 – радиальный срез, сосудисто-лучевая поровость; 8 – радиальный срез, однородный луч, сосудисто-лучевая поровость; 9 – радиальный срез, сосудисто-лучевая поровость, поры на поперечных и тангентальных стенках лучевых клеток; 10 – тангентальный срез, пятирядный луч с однорядными окончаниями; 11 – тангентальный срез, шестирядный луч с однорядными окончаниями; Амурская обл., Ерковецкое бурогольное месторождение, угольный разрез “Южный”, третий участок; сазанковская свита, верхи среднего – верхний миоцен.

Fossil wood of *Ulmus priamurica* sp. nov. (Ulmaceae) from the Miocene of the Erkovetskii brown coal field, Amur region, Russia

N. I. Blokhina, O. V. Bondarenko

A new species, *Ulmus priamurica* sp. nov. (Ulmaceae), identified on the basis of anatomical features of fossil wood from the Sazanka Formation (upper Middle Miocene – Upper Miocene) of the Erkovetskii Brown Coal Field (Amur Region) is described. The new species shares some characters with the extant elms of the genus *Ulmus* – *U. japonica* and *U. americana*. This is the first record of fossil wood of *Ulmus* in the Amur Region.

Keywords: *Ulmus*, Ulmaceae, wood anatomy, upper Middle Miocene – Upper Miocene, Amur Region, Russia.