

УДК 561:551.77(571.6)

<https://doi.org/10.25221/kl.66.1>

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РОДА *BETULA* L. (BETULACEAE) НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ В КАЙНОЗОЕ

Н.И. Блохина

*Федеральный научный центр Биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток*

Впервые выполнен анализ имеющихся палеоботанических данных и на его основе прослежено изменение таксономического разнообразия рода *Betula* на территории российского Дальнего Востока в кайнозое.

Ключевые слова: *Betula*, Betulaceae, российский Дальний Восток, кайнозой

TAXONOMIC DIVERSITY OF THE GENUS *BETULA* L. (BETULACEAE) IN THE RUSSIAN FAR EAST IN THE CENOZOIC

N.I. Blokhina

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS,
Vladivostok, Russia*

The analysis of available paleobotanical data was carried out for the first time and the change of taxonomic diversity of the genus *Betula* in the Russian Far East in the Cenozoic was traced on its basis.

Key words: *Betula*, Betulaceae, Russian Far East, Cenozoic

ВВЕДЕНИЕ

Берёза (род *Betula* L., семейство Betulaceae – Берёзовые) широко распространена в Северном полушарии, произрастая от горных районов субтропиков (отдельные виды) до арктической тундры, однако ареал большинства видов приурочен к умеренным областям. Многие виды берёзы являются важнейшими лесообразующими породами, в значительной мере определяющими облик и

видовой состав лиственных и хвойно-лиственных (смешанных) лесов умеренной и умеренно-холодной зон Евразии и Северной Америки. На территории России берёза принадлежит к числу наиболее распространённых древесных пород. По данным В.А. Недолужко и А.К. Скворцова (1996) на российском Дальнем Востоке (РДВ) произрастают 12 видов берёзы: *Betula alba* L., *B. costata* Trautv., *B. davurica* Pall., *B. exilis* Sukaczew, *B. ermanii* Cham., *B. fruticosa* Pall., *B. lanata* (Regel) V.N. Vassil., *B. maximowicziana* Regel, *B. middendorffii* Trautv. et C.A. Mey., *B. ovalifolia* Rupr., *B. platyphylla* Sukaczew и *B. schmidtii* Regel. Однако в настоящее время *B. lanata* рассматривается как разновидность *B. ermanii* Cham. s. l., *B. exilis* является подвидом *B. nana* L. s. l., а *B. platyphylla* – синонимом *B. pendula* Roth (Скворцов, 2002).

А.К. Скворцов (2002), разработавший новую систему рода *Betula*, разделил его на четыре подрода: *Sinobetula* А.К. Skvortsov, *Nipponobetula* А.К. Skvortsov, *Asperae* Nakai ex А.К. Skvortsov (секции *Asperae*, *Chinenses* (Nakai) Chen, *Lentae* Regel emend. А.К. Skvortsov) и *Betula* (секции *Acuminatae* Regel, *Dahuricae* Regel, *Costatae* Regel, *Apterocaryon* Spach, *Betula*). По системе Скворцова (2002), *B. schmidtii* относится к секции *Asperae* подрода *Asperae*; остальные произрастающие на РДВ берёзы принадлежат подроду *Betula*, в том числе *B. maximowicziana* относится к секции *Acuminatae*, *B. davurica* – к секции *Dahuricae*, *B. costata* и *B. ermanii* s.l. – к секции *Costatae*, *B. fruticosa*, *B. middendorffii*, *B. nana* и *B. ovalifolia* – к секции *Apterocaryon*, а *B. alba* и *B. pendula* – к секции *Betula*.

Согласно ревизии рода *Betula*, предпринятой К. Ashburner и Н.А. McAllister (2013), данный род подразделяется на четыре подрода: *Nipponobetula* (секция *Nipponobetula*), *Asperae* (секция *Asperae* с подсекциями *Asperae* и *Chinenses* (Nakai) Chen и секция *Lentae*), *Acuminatae* (секция *Acuminatae*) и *Betula* (секции *Dahuricae*, *Costatae*, *Betula*, *Apterocaryon*). Таким образом, в системе рода *Betula*, предложенной этими авторами, отсутствует монотипный подрод *Sinobetula*, выделенный Скворцовым (2002) на основе изученного им вида *Betula gynoterminalis* Hsu et C.J. Wang. Этот вид включён в состав подрода *Asperae* и отнесён к подсекции *Asperae* секции *Asperae*. Для секции *Acuminatae* принят ранг подрода, а секции *Chinenses* и *Asperae* в ранге подсекций объединены в секцию *Asperae*. В соответствии с системой Ashburner и McAllister (2013) произрастающие на РДВ берёзы относятся к трём подродам: *Asperae* (*B. schmidtii*), *Acuminatae* (*B. maximowicziana*) и *Betula* (*B. alba*,

B. costata, *B. davurica*, *B. ermanii* s.l., *B. fruticosa*, *B. middendorffii*, *B. nana*, *B. ovalifolia*, *B. pendula*).

Несмотря на некоторые различия обе рассмотренные выше классификации рода *Betula* в целом весьма сходны. В настоящей работе использована система рода *Betula*, предложенная Скворцовым (2002). Цель работы – на основе анализа имеющихся палеоботанических данных проследить изменение таксономического разнообразия рода *Betula* на РДВ в кайнозое.

ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Принадлежность *Betula* растительных макроостатков, а также пыльцы из отложений верхнего мела весьма сомнительна и не обоснована (Chen et al., 1999). Тем не менее, в позднемеловых палинофлорах известна пыльца, напоминающая пыльцу *Betula*, описанная под родовыми названиями *Betulaceoipollenites* R. Potonié, *Betulaepollenites* R. Potonié и *Betulapollenites* Triergart – более поздний синоним *Betulaepollenites* (Potonié, 1960). Однако пыльца *Betulaceoipollenites* характеризуется признаками, которые встречаются у пыльцы как представителей семейства *Betulaceae*, причём не только рода *Betula*, но и подсемейства *Coryloideae*, так и у пыльцы представителей семейства *Muricaceae*, поэтому она не может быть достоверно отнесена к пыльце берёзовых (Potonié, 1960; Chen et al., 1999).

Для пыльцы *Betulapollenites* (= *Betulaepollenites*) характерны признаки, которые встречаются у подавляющего большинства представителей рода *Alnus* Mill. и только у единичных *Betula* (Chen et al., 1999). Таким образом, под описание *Betulapollenites* подпадает пыльца в целом представителей подсемейства *Betuloideae* Gray (Potonié, 1960; Chen et al., 1999). На РДВ пыльца *Betulapollenites* представлена в маастрихтских палинофлорах Сахалина (Takahashi, Saiki, 1995), переходных маастрихт–датских острова Шикотан Малой Курильской гряды (Маркевич и др., 2012), а также позднемаастрихтских – раннепалеоценовых палинофлорах Зейско-Буреинского бассейна, Приамурье (Флора и динозавры..., 2001).

В палеоценовой флоре штата Вайоминг и ряда других местонахождений США указывается вид *Betula stevensonii* Lesquereux, описанный по листовым остаткам (Brown, 1962). Однако, по мнению S.R. Manchester (2014), который провёл ревизию

североамериканской палеоценовой флоры, изученной R.W. Brown, принадлежность этого вида семейству Betulaceae является сомнительной и тем более некорректно сравнение его листовых остатков с листьями *Betula*. В палеоцене пока не обнаружены и плоды, достоверно принадлежащие *Betula* (Manchester, 2014). То же самое можно сказать и о пыльце.

Однако, по данным Т.Н. Болотниковой и Г.А. Фандюшкина (1993), пыльца *Betula* впервые появляется на РДВ в раннепалеоценовой палинофлоре Чукотки, хотя её участие ещё весьма незначительно. В дальнейшем сведения этих авторов были использованы без какого-либо анализа в работе А.Ф. Fradkina et al. (2005). Тем не менее, по устному сообщению палеопалинолога В.С. Маркевич (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток), вероятность принадлежности палеоценовой пыльцы именно *Betula* весьма сомнительна и, скорее всего, в данном случае имеет место ошибочность определения; пыльца, достоверно принадлежащая *Betula*, впервые появляется не ранее эоцена.

По-видимому, наиболее ранним палеоботаническим свидетельством *Betula*, описанным по остаткам листьев, может являться вид *B. rariuscula* Budantsev (Буданцев, 2006), представленный в раннеэоценовой флоре Западной Камчатки. Л.Ю. Буданцев (2006) сближает его с современными североамериканскими видами *B. lenta* L. и *B. lutea* Michx. (ныне является синонимом *B. alleghaniensis* Britton), входящими, согласно системе Скворцова (2002), в секцию *Lentae* подрода *Asperae*.

По данным Manchester (2014), наиболее достоверно относятся к *Betula* растительные макроостатки из среднего эоцена. В частности, это листья *B. leopoldae* Wolfe et Wehr из отложений штата Вашингтон, датированных началом среднего эоцена (Wolfe, Wehr, 1987). Наряду с листьями, репродуктивные органы *B. leopoldae* описаны из среднего эоцена штата Британская Колумбия, Канада (Crane, Stockey, 1987), позже листовые остатки *B. leopoldae* были обнаружены в несколько более древних отложениях, датированных концом раннего – началом среднего эоцена (Dillhoff et al., 2013). Согласно P.R. Crane и R.A. Stockey (1987), вид *B. leopoldae* наиболее близок современному североамериканскому виду *B. alleghaniensis*, который Скворцов (2002) включил в секцию *Lentae* подрода *Asperae*. Ископаемая древесина *Betula clarnoensis* Scott et Wheeler из среднего эоцена штата Орегон (США), имеет сходство в анатомическом строении с

древесиной современных представителей секции *Costatae* подрода *Betula* (Scott, Wheeler, 1982; Wheeler, Manchester, 2002).

В кайнозойской флоре РДВ род *Betula* представлен довольно широко, и растительные остатки, принадлежащие берёзе, достаточно многочисленны на территории региона в отложениях кайнозойского возраста. Однако в настоящей работе использованы только те публикации, авторы которых для ископаемых таксонов указали близкие современные виды: М.А. Ахметьев (1973); Т.Н. Байковская (1974); В.Н. Синельникова и др. (1976); А.И. Челебаева (1978, 2005); Ископаемые цветковые ... (1982); В.К. Варнавский и др. (1988); Л.И. Фотьянова (1988); Буданцев (1997, 2006); А.Г. Аблаев и И.В. Васильев (1998); Б.И. Павлюткин (2001, 2002); О.В. Бондаренко (2006); Павлюткин и др. (2014); Н.И. Блохина и Бондаренко (2017). Сведения об ареалах современных видов взяты из работ: В.А. Недолужко и А.К. Скворцов (1996), J.J. Furlow (1997), P. Li and A.K. Skvortsov (1999), И.Ю. Коропачинский и Т.Н. Встовская (2002), K. Shaw et al. (2014). Возрастная датировка отложений, содержащих растительные остатки *Betula*, указана согласно современным данным, в том числе для Сахалина взята из работы Ю.Б. Гладенкова с соавт. (2002), а для территории Приморья – из работы Павлюткина и Т.И. Петренко (2010).

Как видно из таблицы, таксономическое разнообразие *Betula* на РДВ постепенно возрастает к среднему – позднему эоцену. К этому времени, в дополнение к *B. rariuscula* с признаками современных представителей из секции *Lentae* подрода *Asperae*, появляются берёзы, имеющие некоторое сходство с видами из секции *Chinenses* подрода *Asperae* и секции *Costatae* подрода *Betula*. С начала миоцена род *Betula* получает широкое распространение и становится одним из доминантов в палеофлорах РДВ (Буданцев, 1997). В отложениях, датированных поздним миоценом *Betula* представлена не только листьями, в том числе с сохранившейся кутикулой – *B. subpubescens* Goerpp. (Павлюткин, 2001, 2002), но и с плодушками серёжками – *Betula* sp. 1 (ex. sect. *Costatae* (Regel) Koehne), чешуями с плодущих серёжек – *Betula* sp. 2, *Betula* sp. 3 и *Betula* sp. 4, а также крылёнными односеменными орешками – *Betula* sp. 2 (Ахметьев, 1973). Ископаемая древесина *Betula* – *B. erkovetskiensis* Blokhina et O.V. Bondarenko, описана из отложений среднего – верхнего миоцена Приамурья (Блохина, Бондаренко, 2017), а *Betula* aff.

Таблица. Ископаемые *Betula* в кайнозойской флоре российского Дальнего Востока и близкие современные виды [Table. Fossil *Betula* in the Cenozoic flora of the Russian Far East and nearest modern species].

Ископаемый таксон – Fossil taxon		Ближайший современный вид – Nearest modern species				
Название Name	Геологический возраст Geological age	Местонахождение Locality	Название Name	Секция Section	Подрод Sugenus	Ареал Area
1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula</i> aff. <i>davurica</i> Pall. (Бондаренко, 2006)	Ранний плейстоцен Early Pleistocene	Южное Приморье Southern Primory'e	<i>B. davurica</i> Pall.	Dauricae Regel	<i>Betula</i>	Забайкалье, юг РДВ, СВ Китай, Монголия, Корея, Япония
			<i>B. ardua</i> Fořjan. (Синельникова и др., 1976)	Asperae (Nakai) Kuzen.		
<i>Betula kamtschatica</i> Fořjan. (Синельникова и др., 1976)	Поздний миоцен – ранний плиоцен Late Miocene – Early Pliocene	Западная Камчатка Western Kamchatka	<i>B. excelsa</i> Pursh (= <i>B. papyrifera</i> Marshall)	Betula	<i>Betula</i>	Северная Америка
			<i>B. papyrifera</i> Marshall			
			<i>B. occidentalis</i> Hook.			
<i>Betula</i> cf. <i>thor</i> Knowlt. (Синельникова и др., 1976)			<i>B. japonica</i> Siebold ex H.J.P. Winkl. (= <i>B. papyrifera</i> Marshall)			
			<i>B. grossa</i> Siebold et Zucc.	Lentae Regel emend. A.K. Skvortsov	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Япония
<i>Betula</i> sp. 1 (Синельникова и др., 1976)			<i>B. globispica</i> Shirai	Chinenses (Nakai) Chen		

Таблица (продолжение) [Table (continuation)].

1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula</i> sp. 4 (Ахметьев, 1973)			<i>B. utilis</i> D. Don	Costatae Regel	<i>Betula</i>	Китай, Индия, Непал, Бутан, Афганистан
			<i>B. jacquemontii</i> Sparrch (= <i>B. utilis</i> var. <i>jaquemontii</i> (Sparrch) H.J.P. Winkl.)			
<i>Betula</i> sp. 3 (Ахметьев, 1973)		Северо-Восточный Сихотэ-Алинь North-Eastern Sikhote-Alin	<i>B. lenta</i> L.	Lentae Regel emend. A.K. Skvortsov	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Северная Америка
			<i>B. costata</i> Trautv.			Приморье, юг Хабаровского края, СВ Китай, север Кореи
<i>Betula</i> sp. 2 (Ахметьев, 1973)	Поздний миоцен Late Miocene		<i>B. albosinensis</i> Burkill	Costatae Regel	<i>Betula</i>	Китай
			<i>B. prochorowii</i> Kuzen. et Litv. (= <i>B. ermanii</i> Cham. var. <i>lanata</i> Regel)			
			<i>B. nigra</i> L.			
<i>Betula</i> sp. 1 (ex sect. <i>Costatae</i> (Regel) Koehne (Ахметьев, 1973)			<i>B. ermanii</i> Cham.	Dahuricae Regel		Северная Америка
			<i>B. grossa</i> Siebold et Zucc. <i>B. ulmifolia</i> Siebold et Zucc. (= <i>B. grossa</i> Siebold et Zucc.)	Lentae Regel emend. A.K. Skvortsov	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	РДВ, Китай, север Кореи, Япония

Таблица (продолжение) [Table (continuation)].

1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula</i> sp. (ex. sect. <i>Costatae</i> (Regel) Koehne (Ахметьев, 1973)			<i>B. acuminatifolia</i> V.N. Vassil. (= <i>B. grossa</i> Siebold et Zucc.) <i>B. grossa</i> Siebold et Zucc.	<i>Lentae</i> Regel emend. A.K Skvortsov	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Япония
<i>Betula kruzhtofovichii</i> Akhmet. (Ахметьев, 1973)		Северо-Восточный Сихотэ-Алинь North-Eastern Sikhote-Alin	<i>B. ermanii</i> Cham. <i>B. albosinensis</i> Burkill	<i>Costatae</i> Regel	<i>Betula</i>	РДВ, Китай, север Кореи, Япония Китай
<i>Betula palibinii</i> Akhmet. (Ахметьев, 1973)			<i>B. schmidtii</i> Regel	<i>Asperae</i> (Nakai) Kuzen.	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Юг Приморья, СВ Китай, север Кореи, Хонсю (Япония) Северная Америка
<i>Betula</i> cf. <i>onbarensis</i> Tanai et Onoe (Байковская, 1974)	Поздний миоцен Late Miocene		<i>B. lenta</i> L. <i>B. grossa</i> Siebold et Zucc. var. <i>ulmifolia</i> Makino (= <i>B. grossa</i> Siebold et Zucc.)	<i>Lentae</i> Regel emend. A.K. Skvortsov		Япония
<i>Betula palibinii</i> Akhmet. (Байковская, 1974)		Южное Приморье Southern Primorye	<i>B. albosinensis</i> Burkill	<i>Costatae</i> Regel		Китай
<i>Betula protoermanii</i> Endo (Байковская, 1974)			<i>B. ermanii</i> Cham.		<i>Betula</i>	РДВ, Китай, север Кореи, Япония
<i>Betula subpubescens</i> Goerr. (Байковская, 1974)			<i>B. pubescens</i> Ehrh.	<i>Betula</i>		Северная Америка

Таблица (продолжение) [Table (continuation)].

1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula</i> sp. (cf. <i>Betula gmelinii</i> Bunge) (Байковская, 1974)			<i>B. gmelinii</i> Bunge <i>B. humilis</i> Schrank (= <i>B. fruticosa</i> Pall.)	Артегаруон Sprach	<i>Betula</i>	Восточная Сибирь, Китай, Монголия Забайкалье, Восточная Сибирь, СВ Китай, Монголия, Корея
<i>Betula vera</i> Brown (Байковская, 1974)			<i>B. lutea</i> Michx. (= <i>B. alleghaniensis</i> Britton)	Lentae Regel emend. A.K. Skvortsov	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Северная Америка
<i>Betula</i> sp. (Байковская, 1974)			<i>B. grossa</i> Siebold et Zucc.			Япония
<i>Betula</i> sp. (Павлюткин, 2001)			<i>B. baeumkeri</i> H.J.P. Winkl. (= <i>B. luminifera</i> H.J.P. Winkl.)	Acuminatae Regel		
<i>Betula utschuifunensis</i> Pavlyutkin (Павлюткин, 2001)	Поздний миоцен Late Miocene	Южное Приморье Southern Primorye	<i>B. albosinensis</i> Burkill <i>B. albosinensis</i> Burkill	Costatae Regel	<i>Betula</i>	Китай
<i>Betula terekhovkana</i> Pavlyutkin (Павлюткин, 2001)			<i>B. chinensis</i> Maxim. <i>B. excelsa</i> Pursh (= <i>B. papyrifera</i> Marshall) <i>B. lanata</i> (Regel) V. N. Vassil. (= <i>B. ermanii</i> Cham. var. <i>lanata</i> Regel)	Chinenses (Nakai) Chen Betula Costatae Regel	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov <i>Betula</i>	Китай, Корея Северная Америка Восточная Сибирь, юг РДВ, Китай

Таблица (продолжение) [Table (continuation)].

1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula cf. ovalifolia</i> Rupr. (Павлюткин, 2002)	Поздний миоцен Late Miocene	Южное Приморье Southern Primorye	<i>B. ovalifolia</i> Rupr.	Артеосаргун Sprach	<i>Betula</i>	Забайкалье, ЮВ Сибири, РДВ, СВ Китай, Корея, Япония
<i>Betula pliorlatyptera</i> Nummel (Павлюткин, 2001)			<i>B. ovalifolia</i> Rupr.			
<i>Betula palaeoschmidtii</i> Pavlyutkin (Павлюткин, 2001)			<i>B. schmidtii</i> Regel			
<i>Betula subpubescens</i> Гоерр. (Павлюткин, 2002)			<i>B. schmidtii</i> Regel			
<i>Betula protoeritmanii</i> Endo (Варнавский и др., 1988)	Средний – поздний миоцен Middle – Late Miocene	Приамурье Amur River Region	<i>B. eritmanii</i> Cham.	Costatae Regel	<i>Betula</i>	Северная Америка
<i>Betula erkovetskiensis</i> Blokh. et O.V. Bondarenko (Блохина, Бондаренко, 2017)			<i>B. davurica</i> Pall.			
<i>Betula sp.</i> (cf. <i>Betula corylifolia</i> Regel et Maxim.) (Синельникова и др., 1976)			<i>B. nigra</i> L. <i>B. papyrifera</i> Marshall			
	Средний миоцен Middle Miocene	Западная Камчатка Western Kamchatka	<i>B. corylifolia</i> Regel et Maxim.	<i>Betula</i>	<i>Nipponobetula</i> A.K. Skvortsov	Япония
				Dauricae Regel		Северная Америка

Таблица (продолжение) [Table (continuation)].

1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula</i> sp. (cf. <i>Betula globispica</i> Shirai) (Челебаева, 1978)		Восточная Камчатка Eastern Kamchatka	<i>B. globispica</i> Shirai	Chinenses (Nakai) Chen	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Япония
<i>Betula kavaylensis</i> Cheleb. (Ископаемые цветковые..., 1982)	Средний миоцен Middle Miocene	Центральная Камчатка Central Kamchatka	<i>B. grossa</i> Siebold et Zucc. <i>B. lenta</i> L. <i>B. lutea</i> Michaux (= <i>B. alleghaniensis</i> Britton) <i>B. luminifera</i> H.J.P. Winkl. <i>B. costata</i> Trautv.	Lentae Regel emend. A.K. Skvortsov Acuminatae Regel Costatae Regel		
<i>Betula glehnii</i> Baik. (Байковская, 1974, Фотьянова, 1988)			<i>B. humilis</i> Schrank (= <i>B. fruticosa</i> Pall.)	Аптеросауон Spach	<i>Betula</i>	Приморье, юг Хабаровского края, СВ Китай, север Кореи
<i>Betula tioluntinifera</i> Hu et Chaney (Байковская, 1974)	Поздний олигоцен-ранний миоцен Late Oligocene - Early Miocene	Западный Сахалин Western Sakhalin	<i>B. luminifera</i> H.J.P. Winkl. <i>B. alnoides</i> Buch.-Ham. ex D. Don <i>B. albosinensis</i> Burkill	Acuminatae Regel Costatae Regel		
<i>Betula palibinii</i> Akhmet. (Байковская, 1974)						Китай

Таблица (продолжение) [Table (continuation)].

1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula protoglobispica</i> Tanai et Onoe (Байковская, 1974)	Поздний олигоцен–ранний миоцен Late Oligocene – Early Miocene	Западный Сахалин Western Sakhalin	<i>B. globispica</i> Shirai	Chinenses (Nakai) Chen	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Япония
<i>Betula</i> cf. <i>shiragica</i> Huzioka (Байковская, 1974)						
<i>Betula miomaximowicziana</i> Endo (Фотьянова, 1988)	Ранний олигоцен Early Oligocene	Северо-Восточное Приморье North-Eastern Primorye	<i>B. maximowicziana</i> Regel	Acuminatae Regel	<i>Betula</i>	Юг о. Кунашир (РДВ), Япония
<i>Betula inaequilateralis</i> Raviyutkin (Павлюткин и др., 2014)						
<i>Betula yongprikensis</i> Huzioka (Аблаев, Васильев, 1998; Павлюткин и др., 2014)	Южное Приморье Southern Primorye	Северо-Восточное Приморье North-Eastern Primorye	<i>B. davurica</i> Pall.	Dauricae Regel	<i>Betula</i>	Забайкалье, юг РДВ, СВ Китай, Монголия, Корея, Япония
						РДВ, Китай, север Кореи, Япония

Таблица (окончание) [Table (end)].

1	2	3	4	5	6	7
<i>Betula acutidentata</i> Вудантс. (Буданцев, 1997)	Поздний эоцен Late Eocene	Западная Камчатка Western Kamchatka	<i>B. costata</i> Trautv.	Costatae Regel	<i>Betula</i>	Приморье, юг Хабаровского края, север Кореи, СВ Китай
<i>Betula irvajamensis</i> Cheleb. (Челебаева, 2005)	Средний – поздний эоцен Middle – Late Eocene		<i>B. lutea</i> Michx (= <i>B. alleghaniensis</i> Britton)	Lentae Regel emend. A.K. Skvortsov	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Северная Америка
			<i>B. utilis</i> D. Don	Costatae Regel	<i>Betula</i>	
<i>Betula rariuscula</i> Вудантс. (Буданцев, 2006)	Ранний эоцен Early Eocene		<i>B. chinensis</i> Maxim.	Chinenses (Nakai) Chen	<i>Asperae</i> Nakai ex A.K. Skvortsov	Северная Америка
			<i>B. lenta</i> L.	Lentae Regel emend. A.K. Skvortsov		
			<i>B. lutea</i> Michx (= <i>B. alleghaniensis</i> Britton)			

Примечание: В скобках указаны принятые в настоящее время названия близких современных видов
 [Note: In parentheses, the currently accepted names of closely related modern species are indicated].

davurica обнаружена в отложениях нижнего плейстоцена Южного Приморья (Бондаренко, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализируя данные по ископаемым представителям рода *Betula*, приведённые в таблице, можно предположить, что на территории РДВ берёзы появились, возможно, в раннем эоцене. Изменение таксономического разнообразия рода *Betula* на РДВ в кайнозойе показано на рисунке.

Первые *Betula* имели признаки современных видов из секции *Lentae* подрода *Asperae*. В среднем – позднем эоцене появились берёзы с признаками современных представителей секции *Chinenses* подрода *Asperae* и секции *Costatae* подрода *Betula*. В раннем олигоцене подрод *Betula*, вероятно, пополнился берёзами с признаками современных видов из секции *Dahuricae*. К раннему миоцену таксономическое разнообразие подрода *Betula*, по-видимому, расширилось за счёт представителей, имеющих признаки современных берёз из секций *Acuminatae* и *Apterocaryon*. В среднем миоцене на РДВ произрастали также берёзы с признаками монотипного ныне подрода *Nipponobetula*; в дальнейшем они не встречены на данной территории. К началу позднего миоцена, вероятно, появились берёзы с признаками современных видов из секции *Betula* (подрод *Betula*), а несколько позже из секции *Asperae* (подрод *Asperae*). Берёзы из секций *Asperae* (подрод *Asperae*), а также *Costatae*, *Dahuricae*, *Acuminatae*, *Apterocaryon* и *Betula* (подрод *Betula*) произрастают на РДВ и ныне, тогда как представители секций *Lentae* и *Chinenses* подрода *Asperae* постепенно исчезли с данной территории, по-видимому, в плиоценовое или в послеплиоценовое время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые выполнен анализ имеющихся палеоботанических данных и прослежено изменение таксономического разнообразия рода *Betula* на РДВ в кайнозойе.

Первые представители рода *Betula* появились на РДВ, возможно, в раннем эоцене. Однако высокого таксономического разнообразия этот род достиг в среднем миоцене. В это время на территории РДВ произрастали представители трёх подродов: *Nipponobetula*, *Asperae* и *Betula*, при этом подрод *Asperae* был представлен вида-

Рисунок. Изменение таксономического разнообразия рода *Betula* на российском Дальнем Востоке в кайнозое [Figure. Change of taxonomic diversity of the genus *Betula* in the Russian Far East in the Cenozoic].

Геологический возраст Geological age	Название таксона – Taxon									
	Подрод – Subgenus					Section – Section				
	<i>Nippono- betula</i>		<i>Asperae</i>			<i>Betula</i>				
	Lentae	Chinenses	Asperae	Costatae	Dahurica	Acuminatae	Arterocaryon	Betula	Arterocaryon	Betula
Современный Recent			-----		-----	-----	-----	-----		-----
Поздний миоцен–ранний плиоцен Late Miocene–Early Pliocene		-----								
Поздний миоцен Late Miocene		-----								
Средний–поздний миоцен Middle–Late Miocene										
Средний миоцен Middle Miocene										
Поздний олигоцен–ранний миоцен Late Oligocene–Early Miocene										
Ранний олигоцен Early Oligocene										
Поздний эоцен Late Eocene										
Средний–поздний эоцен Middle–Late Eocene										
Ранний эоцен Early Eocene										

ми, относящимися к двум секциям (*Lentae* и *Chinenses*) из трёх, а подрод *Betula* – видами четырёх секций (*Costatae*, *Dahurica*, *Acuminatae* и *Arterocaryon*) из пяти. К началу позднего миоцена появились и представители пятой секции (*Betula*) подрода *Betula*.

В позднем миоцене, несмотря на отсутствие представителей подрода *Nipponobetula*, разнообразие *Betula* также велико, поскольку появляются представители секции *Asperae* (подрод *Asperae*). Таким образом, в это время на РДВ произрастали представители всех секций как подрода *Asperae*, так и подрода *Betula*.

Формирование таксономического разнообразия рода *Betula* в современном объёме, по-видимому, начинает происходить в плиоценовое или в послеплиоценовое время, когда с территории РДВ исчезают представители секций *Lentae* и *Chinenses* подрода *Asperae*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом № 16-04-01241 Российского фонда фундаментальных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Аблаев А.Г., Васильев И.В.** Миоценовая краскинская флора Приморья. 1998. Владивосток: Дальнаука. 107 с.
- Ахметьев М.А.** Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М.: Наука, 1973. 124 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 247).
- Байковская Т.Н.** Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л.: Наука, 1974. 143 с.
- Блохина Н.И., Бондаренко О.В.** Ископаемая древесина *Betula erkovetskiensis* sp. nov. (Betulaceae) из миоценовых отложений Ерковецкого бурогоугольного месторождения (Приамурье) // Палеонтол. журн. 2017. № 4. С. 103–114.
- Болотникова Т.Н., Фандюшкин Г.А.** Палеоген Беринговского каменноугольного бассейна. Стратиграфия, угленакопление. Владивосток: Дальнаука, 1993. 134 с.
- Бондаренко О.В.** Ископаемые древесины из плиоцена Южного Приморья // Автореф. дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 20 с.
- Буданцев Л.Ю.** Позднеоценовая флора Западной Камчатки. СПб.: Изд-во «Петро-РИФ», 1997. 114 с. (Тр. БИН РАН. Вып. 19).
- Буданцев Л.Ю.** Раннепалеогеновая флора Западной Камчатки. СПб.: Наука, 2006. 160 с. (Тр. БИН РАН. Вып. 22).

- Варнавский В.Г., Седых А.К., Рыбалко В.И.** Палеоген и неоген Приамурья и Приморья. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. 184 с.
- Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И., Маргулис Л.С., Сальников Б.А.** Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: ГЕОС, 2002. 225 с.
- Ископаемые** цветковые растения СССР. Т. 2. Ulmaceae – Betulaceae / Под ред. акад. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1982. 216 с.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. 707 с.
- Маркевич В.С., Можеровский А.В., Терехов Е.П.** Палинологическая характеристика малокурульской свиты (маастрих – даний), о. Шикотан // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2012. Т. 20. № 5. С. 65–76.
- Недолужко В.А., Скворцов А.К.** Сем. Березовые – Betulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8 / Отв. ред. С.С. Харкевич. СПб.: Наука, 1996. С. 9–28.
- Павлюткин Б.И.** Позднемиоценовая флора Териховки, Южное Приморье Владивосток: Дальнаука, 2001. 128 с.
- Павлюткин Б.И.** Позднемиоценовая флора Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2002. 192 с.
- 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.
- Синельникова В.Н., Фотьянова Л.И., Челебаева А.И., Скиба Л.А., Лупкина Е.Г., Чепалыга А.Л., Друщиц Ю.Г.** Мио-плиоцен Западной Камчатки (эрмановская свита и палеонтологическое обоснование ее возраста). М.: Наука, 1976. 280 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 294).
- Скворцов А.К.** Новая система рода *Betula* L. – Береза // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 5. С. 73–76.
- Флора** и динозавры на границе мела и палеогена Зейско-Буреинского бассейна. / Отв. ред. Е.В. Бугдаева. Владивосток: Дальнаука, 2001. 162 с.
- Фотьянова Л.И.** Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена (на примере Сахалина и Камчатки). М.: Наука, 1988. 190 с. (Тр. ГИН АН СССР. Т. 231).
- Челебаева А.И.** Миоценовые флоры Восточной Камчатки (флора стратотипа корфовской серии). М.: Наука, 1978. 156 с.
- Челебаева А.И.** Описание ископаемых растений // Гладенков Ю.Б., Синельникова В.Н., Челебаева А.И., Шанцер А.Е. Биосфера–экосистема–биота в прошлом Земли. Экосистемы кайнозой Северной Пацифики. Эоцен–олигоцен Западной Камчатки и сопредельных районов (К 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера). М.: ГЕОС, 2005. С. 227–367. (Тр. ГИН РАН. Вып. 540).

- Ashburner K., McAllister H.A.** The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2013. 431 pp.
- Brown R.W.** Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains // U.S. Geol. Survey Professional Paper. 1962. N 375. P. 1–119.
- Chen Zhi-Duan, Manchester S.R., Sun Hai-Ying.** Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany // American Journ. Bot. 1999. Vol. 86. N 8. P. 1168–1181.
- Crane P.R., Stockey R.A.** *Betula* leaves and reproductive structures from the Middle Eocene of British Columbia, Canada // Canadian Journ. Bot. 1987. Vol. 65. N 12. P. 2490–2500.
- Dillhoff R.M., Dillhoff T.A., Greenwood D.R., DeVore M.L., Pigg K.B.** The Eocene Thomas Ranch flora, Allenby Formation, Princeton, British Columbia, Canada // Botany. 2013. Vol. 91. P. 514–529.
- Fradkina A.F., Grinenko O.V., Laukhin S.A., Nechaev V.P., Andreev A.A., Klimanov V.A.** Chapter 6. Northeastern Asia // A.A. Velichko and V.P. Nechaev (eds.) Cenozoic Climatic and Environmental Changes in Russia. Boulder, Colorado (USA): The Geological Society of America, 2005. Special Paper. No. 382. P. 105–120.
- Furlow J.J.** Betulaceae Gray // Flora of North America North of Mexico. V. 3. (Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae) / FNA Editorial Committee (Eds.). New York and Oxford: Oxford Univ. Press., 1997. P. 507–538.
- Manchester S.R.** Revisions to Roland Brown's North America Paleocene flora // Acta Musei Nationalis Pragae. 2014. Ser. B. Historia Naturalis. Vol. 70. N 3–4. P. 153–210.
- Li P., Skvortsov A.K.** Betulaceae // Flora of China. V. 4 (Cycadaceae through Fagaceae) / Wu Z.Y., Raven P.H. (Eds.). Beijing: Science Press, St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1999. P. 286–313.
- Potonié R.** Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae // Beihefte zum Geologischen Jahrbuch. 1960. Heft 39. S. 1–189.
- Scott R.A., Wheeler E.A.** Fossil woods from the Eocene Clarno Formation of Oregon // IAWA Bull. N.s. 1982. Vol. 3. N 3–4. P. 135–154.
- Shaw K., Strtch L., Rivers M., Roy S., Wilson B., Govaerts R.** The Red List of Betulaceae. Richmond, UK: Botanic Gardens Conservation International, 2014. 68 pp.
- Takahashi M., Saiki K.** Maastrichian Angiospermous Pollen Records from Sakhalin, Russia // Journ. Plant Research. 1995. Vol. 108. P. 47–52.
- Wheeler E. A., Manchester S.R.** Woods of the Middle Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon, USA // IAWA Journ. 2002. Suppl. 3. P. 1–188.
- Wolfe J.A., Wehr W.C.** Middle Eocene Dicotyledonous Plants from Republic, Northeastern Washington // U.S. Geol. Survey Bull. 1987. N 1597. P. 1–25.