

Реконструкция зональной растительности востока Азии в раннем эоцене

Олеся Владимировна Бондаренко^{1✉}, Татьяна Анатольевна Евстигнеева¹,
Резеда Зинуровна Аллагуватова¹, Александр Александрович Жмеренецкий¹,
Торстен Утешер^{2,3}

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО
РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

²Зенкенбергский исследовательский институт и музей естественной истории,
Франкфурт-на-Майне, 60325, Германия,

³Институт наук о Земле, Университет Бонна, Бонн, 53115, Германия
✉ Автор-корреспондент, e-mail: laricioxylon@gmail.com

Получена 17 ноября 2023 г.; принята к публикации 29 февраля 2024 г.

Аннотация. Впервые для раннего эоцена востока Азии установлены унифицированные типы зональной растительности и прослежены их изменения с севера на юг. Реконструкция основана на анализе 48 палинофлор из раннеэоценовых местонахождений, расположенных между 75° и 19° с. ш., с использованием метода IPR (Integrated Plant Record). В результате получены количественные показатели относительных пропорций зональных компонентов растительности. Согласно нашим данным, по широтному градиенту в направлении с севера на юг наблюдается увеличение пропорции вечнозелёных растений и трав, но уменьшение хвойных и листопадных растений; изменений в пропорциях ксерофитных растений не обнаружено. Смешанный мезофитный лес являлся широко распространённым и доминирующим типом зональной растительности. В целом основные изменения растительных биомов демонстрируют плавную и слабо выраженную дифференциацию на две растительные зоны: смешанный мезофитный лес – севернее ~50° палеошироты, и более тёплые типы зональной растительности (широколиственный вечнозелёный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозелёным лесами), наряду со смешанным мезофитным лесом – южнее ~50° палеошироты. Полученные пространственные паттерны растительности согласуются с климатическими данными.

Ключевые слова: количественная реконструкция, компоненты растительности, типы растительности, широтная зональность.

Reconstruction of zonal vegetation of East Asia in the early Eocene

Olesia V. Bondarenko^{1✉}, Tatiyana A. Evstigneeva¹, Rezeda Z. Allaguvatova¹,
Aleksandr A. Zhmerenetsky¹, Torsten Utescher^{2,3}

¹Federal Research Center for Terrestrial Biodiversity of East Asia, Far Eastern Branch of the
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

²Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Frankfurt M., 60325, Germany,

³Institute for Geosciences, University of Bonn, Bonn, 53115, Germany

✉ Corresponding author, e-mail: laricioxylon@gmail.com

Received November 17, 2023; accepted February, 2024

Abstract. For the first time, unified types of zonal vegetation are established for the early Eocene in east of Asia and their changes in space are traced. The reconstruction is based on the analysis of 48 palynofloras from the early Eocene localities situated from 75 to 19° N using Integrated Plant Record (IPR) vegetation analysis. In the results, quantitative parameters of the relative proportions of vegetation components are obtained. According to our data, along the latitudinal gradient from north to south, there is an increase in evergreen plants and herbs, but a decrease in conifers and deciduous plants, and no changes in the proportions of xerophytic plants. Mixed mesophytic forest is a widespread and dominant type of zonal vegetation. In general, the main changes in plant biomes show a very shallow and weakly pronounced differentiation into two plant zones: mixed mesophytic forest, north of ~50° paleolatitude, and warmer types of zonal vegetation (broadleaved evergreen forest and an ecotone between mixed mesophytic and broadleaved evergreen forests),

in addition to mixed mesophytic forest, south of $\sim 50^\circ$ paleolatitude. The resulting spatial patterns of vegetation are consistent with climatic inferences.

Keywords: quantitative reconstruction, vegetation components, vegetation types, latitudinal zonation.

Введение

Растительность является наиболее значимым компонентом и неотъемлемой частью структурной и функциональной организации любой экосистемы, поэтому именно её изменения отражают экологическую ситуацию региона. В настоящее время растительный покров Азии представляет собой одно из интереснейших мировых явлений, как с точки зрения биологического разнообразия, так и с точки зрения организации экосистем. На этой территории, очень контрастной по топографии, климату и почве, растительность также весьма неоднородная – от тундры до влажных тропических и сезонных лесов. Более того, две крупные флористические области – Циркумбореальная и Восточноазиатская – граничат и частично перекрываются примерно по 50° с. ш. (Тахтаджян 1978; Крестов 2006). Изучение их взаимодействия во времени и пространстве позволит понять общие закономерности флорогенеза.

Флористические паттерны Северного полушария в палеогене описывали ранее (Ахметьев 2004; Wolfe 1985; Mai 1995; Sewall et al. 2000; Collinson, Hooker 2003), однако эти реконструкции были основаны на различных качественных методах и ограниченном количестве оцениваемых местонахождений ископаемых флор, но экстраполировались на большие территории. Например, Дж. А. Вольф (Wolfe 1985) использовал только 25 флор для палеоцена – раннего эоцена, при этом местонахождения в Азии вообще не рассматривались. Согласно большинству этих реконструкций тропическая растительность доходила почти до 60° палеошироты.

В недавнее время разработано несколько методов для реконструкции палеорастительности на основе большого количества ископаемых флор, направленных на стандартизацию процедуры, чтобы получить воспроизводимые и сопоставимые результаты, а также обеспечить пространственную интерполяцию растительного покрова. Например, был проделан количественный анализ данных о разнообразии функциональных типов растений на основе 145 опубликованных флор из глобально распространённых эоценовых местонахождений для выявления основных закономерностей растительности (Utescher, Mosbrugger 2007). Согласно этой реконструкции биомы имели зональное расположение. Однако в этой работе для всего эоцена были использованы лишь 27 азиатских флор, включая Центральную Азию. С применением 80 флор реконструирована структура эоценовой растительности в Китае (Li et al. 2022).

Обобщающие работы по палеорастительности Восточной Сибири и Дальнего Востока России (ДВР) до сих пор отсутствуют. Конечно, наряду с многочисленными таксономическими исследованиями, в литературе часто встречаются отдельные факты о растительности в прошлом, но чаще всего это только субъективные оценки, указывающие лишь на общий характер локальной растительности. Эти исследования дают лишь некоторое представление о региональной растительности и её эволюции, так как оперируют качественными характеристиками и учитывают только местные условия. Количественные данные для Восточной Сибири и ДВР до сих пор почти отсутствуют. В последнее время для некоторых регионов Восточной Сибири и ДВР были проведены единичные исследования, выявившие изменения растительности на протяжении палеогена (Bondarenko et al. 2019, 2022; Bondarenko, Utescher 2023b).

Таким образом, наши знания об эволюции растительности на востоке Азии в раннем эоцене все ещё фрагментарны и дискуссионны. Тем не менее подобные исследования необходимы для сравнения с результатами других моделей растительности.

Цель данного исследования – получить количественные показатели относительных пропорций компонентов растительности на основе палеоботанических данных с применением метода IPR (Integrated Plant Record), установить типы зональной растительности и проследить их изменение в пространстве для раннего эоцена на востоке Азии.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили 48 палинофлор из континентальных отложений раннего эоцена востока Азии от 75 до 19° с. ш. (рис. 1). Таксономические списки составлены по работам В. Г. Варнавского с соавторами (1988), О. В. Гриненко с соавторами (1989), А. Ф. Фрадкиной (1995), Т. М. Кодрул (1999), Л. И. Фотьяновой с соавторами (2001),

Т. В. Кезиной (2005), Б. И. Павлюткина, Т. И. Петренко (2010) и Ч. Квана с соавторами (Quan et al. 2012a, b). Возраст вмещающих отложений принят в соответствии с комплексными региональными стратиграфическими схемами Восточной Сибири и ДВР: северо-востока России (Гриненко и др. 1997), Приамурья (Кезина 2005), Сахалина (Гладенков и др. 2002), Приморья (Павлюткин, Петренко 2010) и Китая (Quan et al. 2012a, b).

В нашем исследовании для реконструкции палеорастительности применён комплексный анализ растительности (Integrated Plant Record, IPR), предложенный для унифицированной оценки зональной растительности на основе палеоботанических данных (Kovar-Eder, Kvaček 2003). Для отражения ключевых экологических характеристик ископаемой флоры были предложены 13 основных таксономико-физиогномических групп (табл. 1), называемых компонентами (Teodoridis et al. 2011), включающих зональные, азональные типы растительности и проблематичные таксоны (элементы с неопределённым таксономико-физиогномическим родством), как обозначено в таблице 1.

Азональные компоненты и проблематичные таксоны мы исключили из последующих расчетов. Все близкородственные современные аналоги ископаемых таксонов каждой флоры отнесены нами к этим выделенным 13-ти компонентам (табл. 1). Далее для них рассчитывались относительные пропорции компонентов (рис. 2).

Пропорции компонентов BLD, BLE и SCL+LEG рассчитывались как соотношение одного из компонентов к сумме зональных древесных покрытосеменных, например:

$$\text{BLDprop} = \text{BLD}/(\text{BLD}+\text{BLE}+\text{SCL}+\text{LEG}+\text{ZONPALM}+\text{ARBFERN}) * 100\%$$

Мы дополнительно рассчитали относительную пропорцию компонента:

$$\text{CONIFprop} = \text{CONIF}/(\text{CONIF}+\text{BLD}+\text{BLE}+\text{SCL}+\text{LEG}+\text{ZONPALM}+\text{ARBFERN}) * 100\%$$

Пропорция компонента ZONALHERB рассчитывается как соотношение суммы зональных трав к сумме всех зональных компонентов, т. е.:

$$\text{ZONALHERBprop} = (\text{D-HERB}+\text{M-HERB})/(\text{CONIF}+\text{BLD}+\text{BLE}+\text{SCL}+\text{LEG}+\text{ZONPALM}+\text{ARBFERN}+\text{D-HERB}+\text{M-HERB})$$

На основании относительных пропорций компонентов выделены шесть зональных типов растительности, которые приведены в таблице 2 (Kovar-Eder, Kvaček

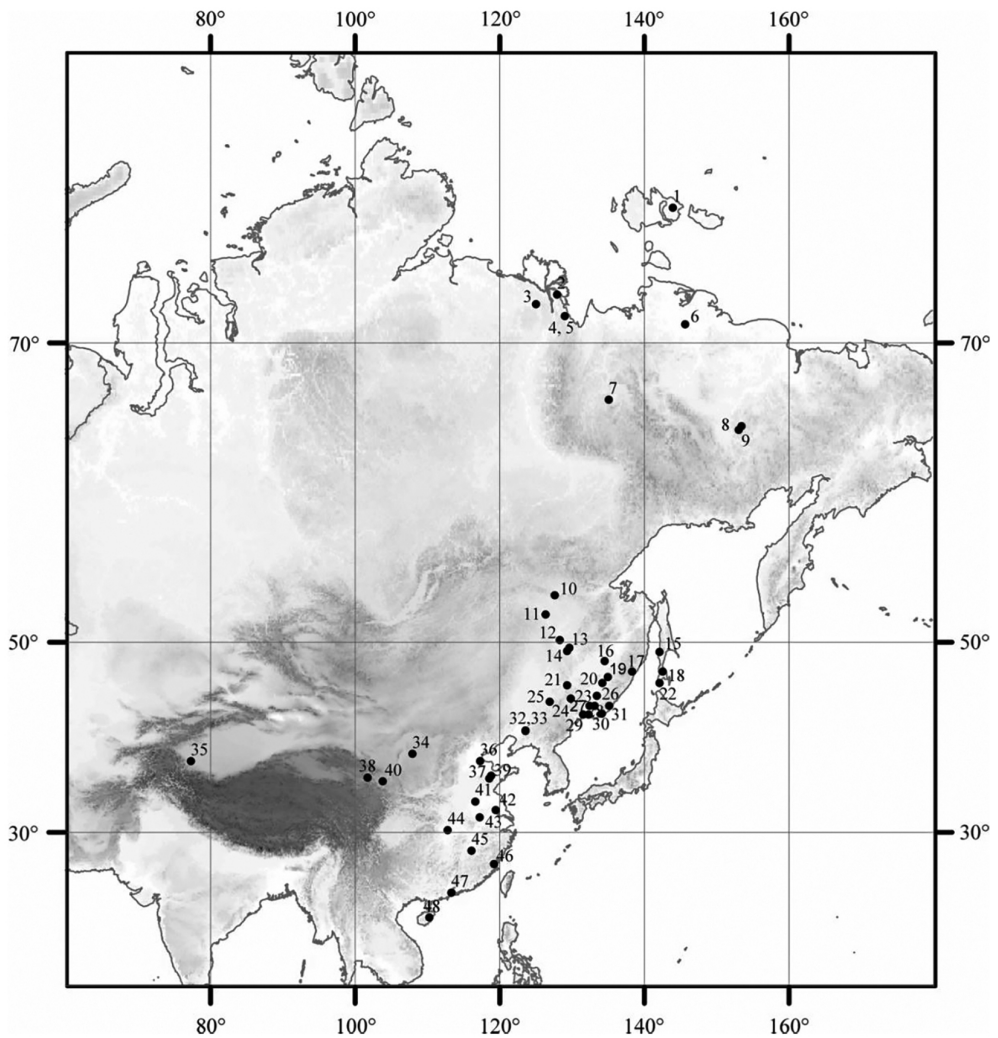


Рис. 1. Карта, показывающая расположение местонахождений раннеэоценовых палинофлор на востоке Азии.

1 – Новосибирские острова; 2 – Быковская протока; 3 – Кенгдей; 4, 5 – Кунга; 6 – озеро Тастах; 7 – Диринг-Юрюе; 8 – Шаманиха; 9 – Медвежьи озера; 10 – Снежнегорское; 11 – Ушумунский; 12 – Ерквотцы; 13 – Райчихинск; 14 – Свободное; 15 – Снежинка; 16 – Бирофельд; 17 – озеро Тони; 18 – Красноярка; 19 – Алчан; 20 – Бикин; 21 – Лучегорск; 22 – Крильон; 23 – Yilan; 24 – Крыловский; 25 – Hualin; 26 – Shulan; 27 – Реттиховка; 28 – Арсеньевка; 29 – Тавричанка; 30 – Смоляниново; 31 – ключ Угольный; 32, 33 – Fushun; 34 – Etuoке; 35 – Shache; 36 – Huanghua; 37 – Changle; 38 – Xining; 39 – Wutu; 40 – Lanzhou; 41 – Luanchuan; 42 – Gaoyou; 43 – Hefei; 44 – Jianghai; 45 – Qingjiang; 46 – Donghai; 47 – Zhujiang 48 – Changchang.

Fig. 1. Map showing locations of the early Eocene palynofloras of east of Asia.

1: Novosibirskie Islands; 2: Bykovskaya Chanel; 3: Kengdei; 4, 5: Kunga; 6: Tastakh Lake; 7: Diring-Yuryue; 8: Shamanikha; 9: Medvezhie Lakes; 10: Snezhnegorskoe; 11: Ushumunskii; 12: Erkovtsy; 13: Raichikhinsk; 14: Svobodnoe; 15: Snezhinka; 16: Birofel'd; 17: Toni Lake; 18: Krasnoyarka; 19: Alchan; 20: Bikin; 21: Luchegorsk; 22: Crillon; 23: Yilan; 24: Krylovskii; 25: Hualin; 26: Shulan; 27: Rettikhovka; 28: Arsenievka; 29: Tavrichanka; 30: Smolyaninovo; 31: klyuch Ugil'nyi; 32, 33: Fushun; 34: Etuoке; 35: Shache; 36: Huanghua; 37: Changle; 38: Xining; 39: Wutu; 40: Lanzhou; 41: Luanchuan; 42: Gaoyou; 43: Hefei; 44: Jianghai; 45: Qingjiang; 46: Donghai; 47: Zhujiang; 48: Changchang.

Табл. 1. Отнесение к основным компонентам близкородственных современных аналогов ископаемых таксонов на примере раннеэоценовой палинофоры на р. Снежинка (Сахалин). Таксономический список приведен по Т. М. Кодрул (1999).

Table 1. Attribution to the main components of closely related modern analogs of fossil taxa using the example of the early Eocene palynoflora on the Snezhinka River (Sakhalin Island). The taxonomic list is given according to T. M. Kodrul (1999).

Ископаемый таксон Fossil taxon	Близкородственный современный аналог Nearest Living Relatives	Зональные компоненты Zonal components								Азональные компоненты Azonal components			Проблематичные таксоны Problematic taxa	
		CONIF	BLD	BLE	SCL	LEG	ZON PALM	ARB FERN	D-HERB	M-HERB	AZW	AZNW		AQU
<i>Alnus</i> sp.	<i>Alnus</i> Mill.	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0
<i>Betula</i> sp.	<i>Betula</i> L.	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0
<i>Carya</i> sp.	<i>Carya</i> Nutt.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Casuarina</i> sp.	<i>Casuarina</i> L.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cedrus</i> sp.	<i>Cedrus</i> Trew	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Engelhardia</i> sp.	<i>Engelhardia</i> Lesch. ex Blume	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Interpollis</i> sp.	неизвестен	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juglans</i> sp.	<i>Juglans</i> L.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrica</i> sp.	<i>Myrica</i> L.	0	0.5	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platanocarya</i> sp.	<i>Platanocarya</i> Siebold et Zucc.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Podocarpus</i> sp.	<i>Podocarpus</i> L'Her. ex Pers.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus</i> sp.	<i>Quercus</i> L.	0	0.25	0.25	0.25	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0
<i>Sequoia</i> sp.	<i>Sequoia sempervirens</i> (D. Don) Endl.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taxodium</i> sp.	<i>Taxodium</i> Rich.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Trema</i> sp.	<i>Trema</i> Lour.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ulmoidesipites</i> sp.	Ulmaceae Mirb.	0	0.33	0	0.33	0	0	0	0	0	0.33	0	0	0
<i>Ulmus</i> sp.	<i>Ulmus</i> L.	0	0.33	0	0.33	0	0	0	0	0	0.33	0	0	0
<i>Zelkova</i> sp.	<i>Zelkova</i> Spach	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего: 18	*14.07	4	6.91	2.25	0.91	0	0	0	0	0	2.91	0	0	0

Компоненты: CONIF – хвойный; BLD – широколиственный листопадный; BLE – широколиственный вечнозеленый; SCL – широколиственный вечнозеленый; LEG – бобовоцветный; ZONPALM – зональные пальмы; ARBFERN – древовидные папоротники; D-HERB – ксерофитные травы; M-HERB – мезофитные травы; AZW – азональный древесный; AZNW – азональный недревесный; AQUA – водный; * – сумма зональных компонентов.

Components: CONIF: conifer; BLD: broadleaved deciduous; BLE: broadleaved evergreen; SCL: sclerophyllous; LEG: legume-like; ZONPALM: zonal palm; ARBFERN: arborescent fern; D-HERB: dry herbaceous; M-HERB: mesophytic herbaceous; AZW: azonal woody; AZNW: azonal non-woody; AQUA: aquatic; *: sum of zonal components.

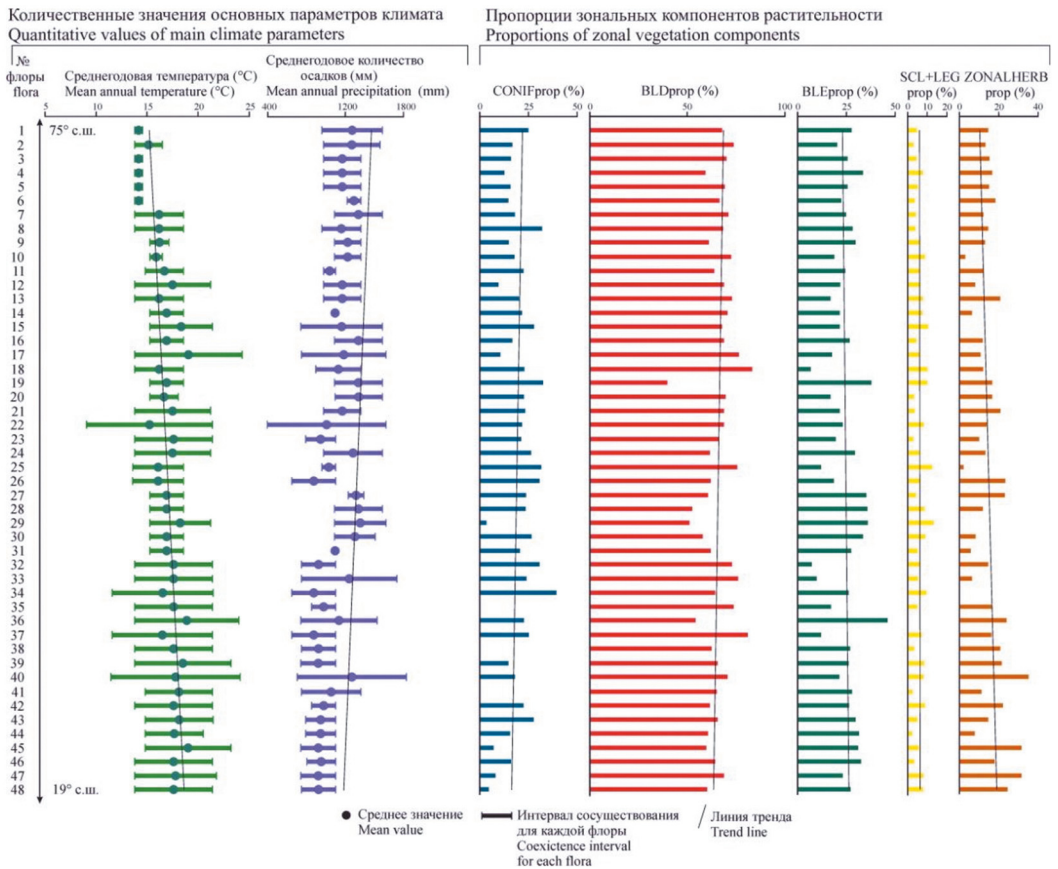


Рис. 2. Рассчитанные для каждой палинофлоры относительные пропорции компонентов растительности с реконструированными интервалами и средними значениями среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков.

Fig. 2. Relative proportions of vegetation components calculated for each palynoflora with reconstructed intervals and mean values of mean annual temperature and mean annual precipitation.

2007; Kovar-Eder et al. 2008). Дополнительно были предложены экотоны между зональными типами растительности (Teodoridis et al. 2011). Рассчитанные относительные пропорции компонентов использовались для определения типа зональной растительности в соответствии с пропорциями, приведёнными в таблице 2.

Результаты считаются достоверными при условии, что в выборке будет не менее 10 зональных таксонов близкородственных современным аналогам ископаемых растений (Kovar-Eder et al. 2008). Достоверность результатов возрастает с увеличением числа зональных таксонов, и этот порог повысили до 15 зональных таксонов (Kovar-Eder, Teodoridis 2018). Пространственное распределение реконструированных зональных типов растительности показано на палеогеографической карте (рис. 3). Для технической подготовки карт и определения палеоширот использовались Сервис реконструкции тектонических плит ODSN для возраста 55 млн лет и программа ArcMAP 10.4.

Результаты

На основе анализа 48 палинофлор получены количественные показатели для применения комплексного анализа растительности. Число ископаемых таксонов в исследованных флорах изменяется от 11 до 97, а число зональных таксонов

Табл. 2. Зональные типы растительности (по Teodoridis et al. 2011; Kovar-Eder, Teodoridis 2018).

Table 2. Zonal vegetation types identified (from Teodoridis et al. 2011; Kovar-Eder, Teodoridis 2018).

Тип растительности Vegetation type	Пропорции зональных древесных компонентов Zonal woody component proportions			Пропорции зональных травянистых компонентов Zonal herbaceous component proportions
	BLD	BLE	SCL+LEG	MESO+DRY HERB
Широколиственный листопадный лес Broadleaved deciduous forest (BLDF)	> 80%			≤ 30%
Экотон между широко- лиственным листо- падным и смешанным мезофитным лесами Ecotone BLDF/MMF	75–80%	< 30%		
Смешанный мезо- фитный лес Mixed mesophytic forest (MMF)			< 20%	< 30%
Экотон между смешанным мезо- фитным и широколи- ственным вечнозелёным лесами Ecotone MMF/BLEF		30–40%		
Широколиственный вечнозелёный лес Broadleaved evergreen forest (BLEF)	< 80%		(SCL+LEG) < BLE	< 25%
Полувлажный склеро- фитный лес Subhumid sclerophyllous forest (ShSF)		> 40%	≥ 20%	< 30%
Ксерофитное редколесье Xeric open woodland		< 30%		30–40%; MESO HERB > DRY HERB до 10% общего числа зональных трав
Ксерофитный луг или степь Xeric grassland or steppe		< 30%	≥ 20%	≥ 40%

Компоненты: BLD – широколиственный листопадный древесный; BLE – широколиственный вечнозелёный древесный; SCL – ксерофитный древесный; LEG – бобовоподобный древесный; MESO HERB – мезофитные травы; DRY HERB – ксерофитные травы.

Components: BLD: broadleaved deciduous woody; BLE: broadleaved evergreen woody; SCL: sclerophyllous woody; LEG: legume-like woody; MESO HERB: mesophytic herbaceous; DRY HERB: dry herbaceous.

близкородственных современных аналогов ископаемых растений варьирует от 10.66 до 75.56, за исключением одной флоры (35 Shache, рис. 1), включающей всего 7.96 зональных таксонов. Это указывает на высокий уровень достоверности результатов.

Рассчитанные для определения зональных типов растительности пропорции компонентов показаны на рисунке 2. Пропорции компонента CONIF варьируют от 3.6 до 39.2%, в некоторых флорах этот компонент отсутствует. По широтному градиенту

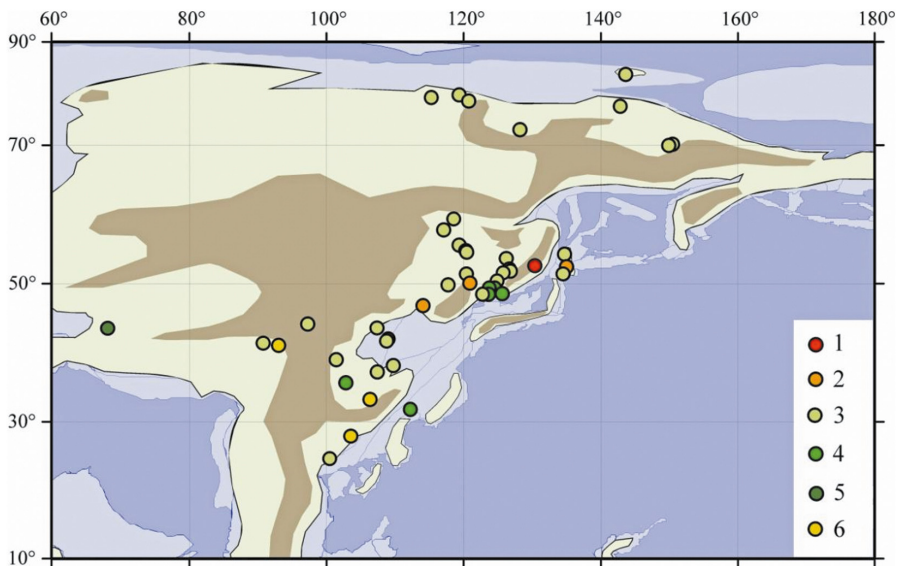


Рис. 3. Пространственное распределение установленных типов зональной растительности востока Азии в раннем эоцене.

Типы зональной растительности: 1 – широколиственный листопадный лес; 2 – экотон между широколиственным листопадным и смешанным мезофитным лесами; 3 – смешанный мезофитный лес; 4 – экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозелёным лесами; 5 – широколиственный вечнозелёный лес; 6 – редколесье.

Fig. 3. Spatial distribution of established zonal vegetation types of east of Asia in the early Eocene. Zonal vegetation types: 1: Broadleaved deciduous forest (BLDF); 2: ecotone BLDF/MMF; 3: mixed mesophytic forest (MMF); 4: ecotone MMF/BLEF; 5: broadleaved evergreen forest (BLEF); 6: open woodland.

наблюдается существенное уменьшение компонента CONIF в направлении с севера на юг. Пропорции компонента BLD самые высокие и составляют 39.7–83.2%, этот компонент присутствует во всех флорах. По широтному градиенту наблюдается заметное уменьшение компонента BLD с севера на юг. Пропорции компонента BLE колеблются в пределах от 6.8 до 45.9%, этот компонент также присутствует во всех флорах. По широтному градиенту наблюдается некоторое увеличение компонента BLE с севера на юг. Пропорции ксерофитного компонента SCL+LEG очень низкие и не превышают 13.2%. По широтному градиенту с севера на юг участие ксерофитного компонента практически не меняется. Количество трав (компонент ZONALHERB) изменяется от 2.1 до 35.1%, этот компонент присутствует в большинстве проанализированных флор. По широтному градиенту наблюдается значительное увеличение компонента ZONALHERB с севера на юг.

На основании рассчитанных нами относительных пропорций компонентов в соответствии с табл. 2, для раннего эоцена востока Азии были установлены четыре зональных типа растительности и два экотона. Из 48 флор, 31 флора отнесена к смешанному мезофитному лесу. Для флор этого зонального типа растительности характерны следующие пропорции компонентов: BLD от 60.3 до 73.9%, BLE – 7.3–29.7%, SCL+LEG – 2.5–10.4% и 0–24.6% трав. Три флоры отнесены к редколесью и характеризуются самыми высокими пропорциями компонента ZONALHERB – выше 30%. Две флоры отнесены к широколиственному листопадному лесу из-за

высоких пропорций компонента BLD – выше 80%. Восемь флор отнесены к экотону между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами, три флоры – к экотону между широколиственным листопадным и смешанным мезофитным лесами. Экотон характеризуется промежуточными пропорциями всех компонентов.

Что касается пространственного распределения реконструированных зональных типов растительности (рис. 3), то смешанный мезофитный лес очень широко распространён и является преобладающим. Более тёплые типы зональной растительности (широколиственный вечнозелёный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами) располагаются в основном южнее 50° палеошироты. Самые холодные типы зональной растительности (широколиственный листопадный лес и экотон между широколиственным листопадным и смешанным мезофитным лесами) встречаются в узком диапазоне ~45–55° палеошироты. Редколесья находятся южнее ~45° палеошироты.

Обсуждение

Низкие пропорции компонента ZONALHERB (рис. 2) свидетельствуют о наличии на востоке Азии в раннем эоцене преимущественно лесной растительности. По типу жизненной формы преобладали деревья, на которые приходится более 70% в большинстве флор. И даже в трех местонахождениях (40 Lanzhou, 45 Qingjiang и 47 Zhujiang; рис. 1), где реконструируются редколесья, на долю деревьев приходится не менее 65%. Наши результаты не противоречат данным, полученным другими исследователями. Наличие более или менее густой лесной растительности в северных регионах соответствует предыдущим глобальным реконструкциям эоценовой растительности (Ахметьев 2004; Wolfe 1985; Collinson, Hooker 2003; Utescher, Mosbrugger 2007).

В раннем эоцене деревья достигали высокого разнообразия (до 70–80%) даже севернее 55° палеошироты, в зоне современной тундры (Utescher, Mosbrugger 2007). При этом для Китая указывается более открытый характер растительности с раннего до позднего эоцена (Li et al. 2022). Это согласуется с реконструкцией, где для некоторых южных регионов указываются широколиственные вечнозелёные кустарники или даже саванны (Sewall et al. 2000). По нашим данным, свидетельств снижения доли древесных растений в средних и нижних широтах не наблюдается, хотя это может быть связано с отсутствием известных палинофлор, расположенных западнее в глубь континента. В то же время отмечается тенденция к резкому снижению древесной составляющей для Западной Сибири, но не ранее позднего эоцена (Porova et al. 2013). Таким образом, сомкнутый лесной покров, вероятно, существовал в целом на востоке Азии на протяжении всего раннего палеогена.

Большинство травянистых растений в проанализированных флорах представлены папоротниками, тогда как травянистые покрытосеменные в них встречаются реже, что в целом соответствует глобальным данным (Utescher, Mosbrugger 2007). Покрытосеменные травы стали более распространенными в олигоцене (Болотникова 1979; Mai 1995; Porova et al. 2013). Для папоротников не получено никакой интерпретируемой картины распределения. Многие виды папоротников являются фациальными элементами и отражают местные условия среды (Utescher, Mosbrugger 2007). При этом травянистые растения представлены преимущественно мезофитными травами, что совпадает с данными о высокой влажности на востоке Азии на протяжении раннего эоцена (Bondarenko, Utescher 2023a).

Основные несоответствия касаются именно типа лесной растительности. Согласно нашим результатам, растительный покров на исследуемой территории в раннем эоцене принципиально отличался от современного. Несмотря на то, что нами были выделены четыре типа зональной растительности и два экотона (рис. 3), растительность в раннем эоцене была значительно более однородной по сравнению с современной. Наши результаты указывают на то, что смешанный мезофитный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами являются основными растительными биомами. Смешанный мезофитный лес распространён даже в очень высоких широтах, в то время как экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозеленым лесами и широколиственный вечнозелёный лес приурочены к регионам южнее $\sim 50^\circ$ палеошироты. Очевидно, что наличие широколиственного вечнозелёного леса предполагается и для Южного Китая, однако и здесь много флор относится к более умеренному, по сравнению с ожидаемым, типу смешанного мезофитного леса. Доля ксерофитного компонента в целом невелика, даже в средних широтах, где различные авторы предполагают сезонно-засушливые условия (Li et al. 2022). Тем не менее все местонахождения, где нами реконструируются редколесья, расположены южнее $\sim 45^\circ$ палеошироты (рис. 3).

В начале раннего эоцена леса в высоких широтах были преимущественно сосново-широколиственными с заметным участием вечнозелёных таксонов. К концу раннего – началу среднего эоцена отмечается резкое увеличение пыльцы вечнозелёных покрытосеменных растений (Гриненко и др. 1989; Фрадкина 1995). На Сахалине ранний эоцен характеризовался развитием широколиственных лесов с преобладанием широколиственных лесов умеренного и теплоумеренного пояса с примесью теплолюбивых таксонов, значительную роль также играли хвойные из семейства *Taxodiaceae* (Кодрул 1999). На юге Приморья в раннем эоцене К. К. Флёров с соавторами (1974) предполагают наличие буйной субтропической прибрежной растительности с возможным распространением там мангровых зарослей. Однако С. М. Тащи с соавторами (1996) ставят под сомнение такие выводы и реконструируют умеренно-тёплую растительность. По нашим данным, раннеэоценовая растительность Приморья была теплоумеренной и субтропической (Bondarenko et al. 2019).

К настоящему времени опубликованы различные реконструкции эоценовой растительности Китая. Однако подробная эволюция структуры растительности в Китае в эоцене всё ещё обсуждается, по-видимому, из-за неопределённостей, связанных с точностью датирования, диапазоном площадей и методологией. Разногласия заключаются в том, что имела ли растительность Китая чёткое разделение на три широтные зоны или была дифференцирована с востока на запад. Одни считают, что эоценовая растительность на территории Китая имела чётко выраженную зональность: на севере располагалась субтропическая влажная зона, в середине – (суб) тропическая (семи)аридная зона, и на юге – тропическая влажная зона (Sun, Wang 2005). Другие отмечают заметное различие растительности между Восточным и Западным Китаем, сохранявшееся на протяжении всего эоцена (Ma et al. 2012). Есть мнение, что центральный Китай в раннем эоцене в целом характеризовался наличием южных субтропических лесов, но при этом на западе располагалась более засушливая, а на восточном побережье – более влажная растительная зона (Xie et al. 2022). Ещё одна реконструкция растительности также указывает на аналогичную дифференциацию растительности с востока на запад, при этом в южных районах Китая в эоцене не наблюдается однозначной тропической растительности (Li et al. 2022). Реконструированный китайскими авторами характер растительности раннего

эоцена совпадает с нашими результатами, показывающими снижение градиента среднегодового количества осадков от восточных прибрежных районов к западному континентальному региону (Bondarenko, Utescher 2023a).

Растительность востока Азии в раннем эоцене была более теплолюбивой и однородной даже по сравнению с палеоэоценом. Об этом аспекте эоценовой растительности сообщалось и ранее. По данным Дж. А. Вольфа (Wolfe 1985) и М. А. Ахметьева (2004), в раннем эоцене тропическая и паратропическая растительность была широко распространена, до $\sim 60^\circ$ палеошироты. С другой стороны, сообщалось о преобладании умеренно-теплолюбивой растительности, произраставшей во влажных условиях, для средних широт Северного полушария в раннем и среднем эоцене, за исключением более склерофитной растительности, ограниченной небольшими территориями в более низких широтах (Utescher, Mosbrugger 2007). Большинство рассматриваемых флор в высоких широтах действительно характеризуются высокими пропорциями компонента BLE (рис. 2). Однако даже в ранне- и среднеэоценовых флорах, которые были классифицированы как «паратропические» (Wolfe 1985), умеренные внетропические листопадные элементы также могут достигать высокого разнообразия (Utescher, Mosbrugger 2007). Распределение умеренной растительности, а именно смешанного мезофитного леса и умеренного смешанного хвойного леса в реконструкции Т. Утешера и В. Мосбрюггера (Utescher, Mosbrugger 2007), примерно соответствует зональному распределению полярного широколиственного листопадного и паратропического лесов в реконструкции Дж. А. Вольфа (Wolfe 1985). Кроме того, разделение на хвойный лес в самых высоких северных широтах и преимущественно широколиственный листопадный тип в северных средних широтах, как было предложено Дж. А. Вольфом (Wolfe 1985), также совпадает с реконструкцией Т. Утешера и В. Мосбрюггера (Utescher, Mosbrugger 2007).

Ещё одна модель растительности была представлена для Северного полушария в раннем эоцене, в которой растительность имеет чётко выраженную зональность: полярный широколиственный листопадный лес в высоких и средних широтах, смешанная растительность из широколиственных листопадных элементов умеренного пояса с элементами от умеренно-тёплых до субтропических в средних широтах, а также широколиственный вечнозелёный лес, произраставший во влажном и тропическом климате на юге Китая (Collinson, Hooker 2003). Единичные находки термофильных флор были отмечены в Японии и на Камчатке, но, по нашим данным, чёткое зональное расположение растительных поясов не прослеживается. В частности, отсутствуют флоры, имеющие выраженный тропический характер (за исключением 36 Huanghua; рис. 1 и 3). С другой стороны, реконструкции палеоклимата выявили более низкий уровень температуры для южной части исследуемой территории в раннем эоцене, частично более прохладный, чем в настоящее время (Utescher, Mosbrugger 2007; Utescher et al. 2011; Spicer et al. 2014; Jin et al. 2017; Bondarenko et al. 2022), что могло бы объяснить реконструированный нами более умеренный, по сравнению с ожидаемым, тип растительности.

Эоценовые паратропические дождевые леса Северного полушария не эквивалентны современной тропической растительности и содержат смесь термофильных и умеренных таксонов, не встречающихся в современных лесах (Collinson, Hooker 2003; Utescher, Mosbrugger 2007). При этом высокое разнообразие современных тропических таксонов наблюдается во многих внетропических флорах раннего и среднего эоцена (Utescher, Mosbrugger 2007). Однако большинство эоценовых флор, расположенных к северу и югу от 15° в Северном и Южном полушариях,

соответственно, следует характеризовать как внетропические на основании интерпретации их фитосоциологических спектров и доминирующих типов древесных растений (Utescher, Mosbrugger 2007). Более того, вблизи палеоэкватора (~2,6° палеошироты в Северном полушарии) указывалось на существование в раннем эоцене влажных тропических лесов (Srivastava et al. 2023). Таким образом, настоящий тропический дождевой лес с элементами, ограниченными тропическим климатом, вероятно, имел такое же широтное распространение в эоцене, как и ныне (Utescher, Mosbrugger 2007). В целом, распространение теплолюбивой растительности в высокие широты, широкое распространение мангровых зарослей и наличие лесной растительности в полярных регионах совпадают с широтным температурным градиентом, составляющим лишь около трети от современного (Wolfe 1978; Greenwood, Wing 1995) или даже меньше (Bondarenko, Utescher 2022). В то время как тропические температуры, очевидно, были примерно на современном уровне, в высоких широтах было теплее более чем на 10 °C (Zachos et al. 1994; Greenwood, Wing 1995)

М. А. Ахметьев (2004) предположил наличие в раннем эоцене ксерофитной растительности от Приамурья до северной и центральной частей Китая (флоры 26 Shulan, 35 Shache, 36 Huanghua, 39 Wutu, 40 Lanzhou; рис. 1). В Южном Китае отмечались вечнозелёные леса со склерофитными элементами (Prell et al. 1998; Collinson, Hooker 2003; Utescher, Mosbrugger 2007; Li et al. 2022), что совпадает с выделением засушливой зоны в том же регионе. Недавно опубликованная реконструкция осадков для раннего эоцена выявила чёткую границу, расположенную на ~50° палеошироты, которая разделяет регионы с более высоким количеством осадков на севере и более низким, более сезонно распределённым, количеством осадков на юге (Bondarenko, Utescher 2023a). Распространение болотных таксонов (*Glyptostrobus* Endl., 1847 и *Taxodium* Rich., 1810) хорошо коррелирует с более влажной зоной, расположенной севернее ~50° палеошироты, а наличие ксерофильного таксона (*Ephedra* L., 1753) соответствует более «засушливой» зоне, расположенной южнее ~50° палеошироты (Bondarenko, Utescher 2023a). Наши данные подтверждают существование относительно более «засушливого» региона в средних широтах Восточной Азии в раннем эоцене, однако интенсивность и продолжительность засушливого сезона могли варьироваться в зависимости от местонахождения ископаемой флоры. Более того, данные для раннего эоцена позволяют предположить, что этот регион являлся сезонно засушливым, поэтому здесь все еще выпадало достаточно осадков для поддержания лесной растительности.

Более полное представление о взаимосвязи раннеэоценовой и современной растительности на исследуемой территории можно получить при нанесении климатических оболочек, рассчитанных по флорам (Bondarenko, Utescher 2022, 2023a), на схему, изображающую современные растительные биомы в поле среднегодовых температур и количества осадков (Whittaker 1975; рис. 4). Как видно на рис. 4, отмеченная область средних минимальных и максимальных значений среднегодовых температур и количества осадков для раннего эоцена востока Азии соответствует четырем современным растительным биомам: тропическим листопадным и умеренным лесам, саванне и степи. Диаграмма соответствует сравнительно умеренному уровню среднегодового количества осадков в раннем эоцене (Bondarenko, Utescher 2023a). По данным этого анализа самый южный сектор исследованного региона частично относится к современным секторам степи/саванны, но для большинства местонахождений исследованных ископаемых флор реконструируется лес.

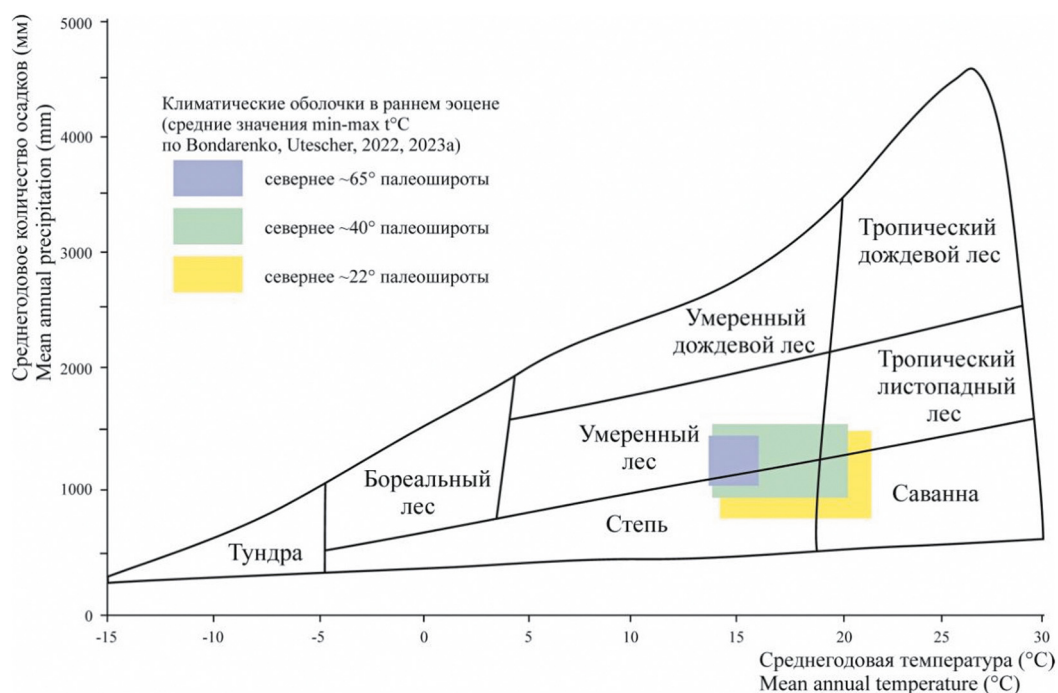


Рис. 4. Современные растительные биомы на осях среднегодовой температуры и среднегодового количества осадков (по: Whittaker, 1975). Выделенные области показывают среднюю годовую температуру и среднегодовое количество осадков, реконструированные для раннего эоцена востока Азии (по: Bondarenko, Utescher 2022, 2023a).

Fig. 4. Modern plant biomes on axes of mean annual temperature and mean annual precipitation (adapted from Whittaker, 1975). The highlighted areas show mean annual temperature and mean annual precipitation reconstructed for the early Eocene in east of Asia (from Bondarenko, Utescher 2022, 2023a).

При нанесении климатических оболочек, рассчитанных по отдельным флорам (Bondarenko, Utescher 2022), на схему, изображающую современную лесную растительность в поле среднегодовых температур и разницы температур (Wolfe 1979; рис. 5), видно, что из-за высокого уровня температуры и низкой сезонности в раннем эоцене проанализированные флоры располагаются в верхнем левом углу карты (рис. 5), в области современных широколиственных вечнозеленых лесов и наиболее прохладных частей паратропических лесов, тогда как современные смешанные мезофитные леса, сравнимые с реконструированными фитоценозами, существуют в более прохладных условиях и отчасти при более выраженной сезонности температуры. С одной стороны, высокие значения среднегодовой температуры могут объяснить появление термофильных типов растительности даже в высоких широтах; с другой стороны, это свидетельствует о том, что кайнозойские фитоценозы существенно отличались от современных, и поэтому следует с осторожностью относиться к сравнениям их климатической оболочки.

Заключение

Таким образом, можно констатировать, что смешанный мезофитный лес являлся широко распространенным и доминирующим типом зональной растительности в раннем эоцене на востоке Азии. В целом, основные изменения растительных биомов демонстрируют очень плавную дифференциацию на две растительные

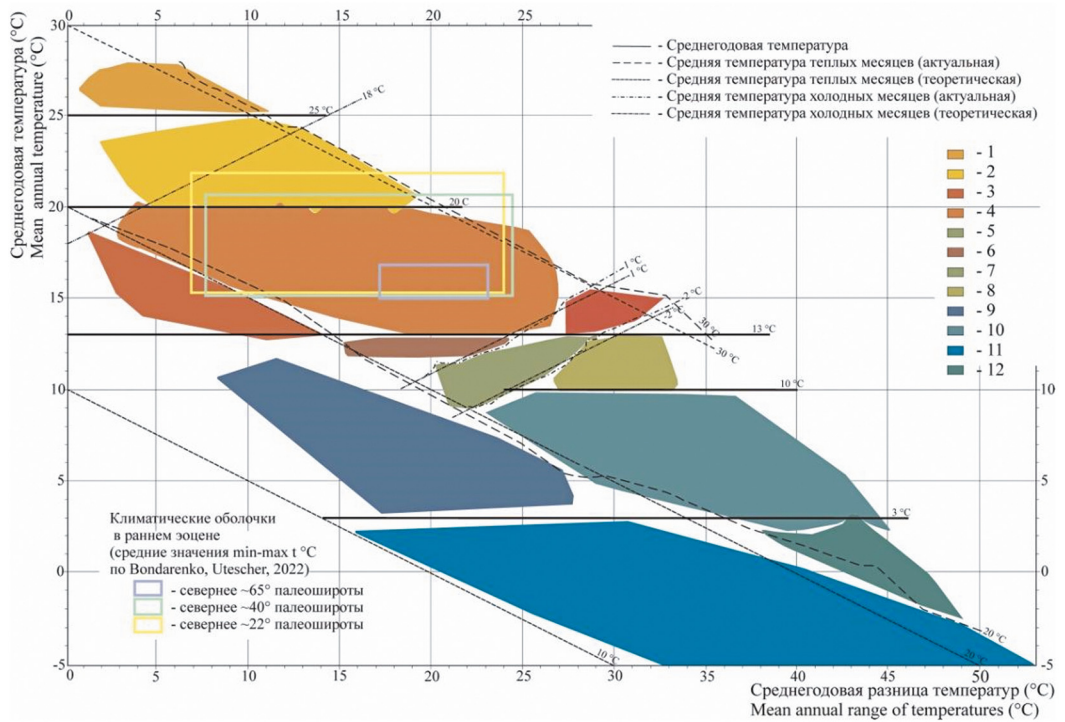


Рис. 5. Современные лесные биомы на осях среднегодовой температуры и среднегодовой разницы температур (по: Wolfe, 1979). Выделенная область показывает среднегодовую температуру и среднегодовую разницу температур, реконструированные для раннего эоцена востока Азии (Bondarenko, Utescher 2022).

Современные влажные и мезофитные леса (по: Wolfe, 1979): 1 – тропический дождевой; 2 – паратропический дождевой; 3 – микрофильный широколиственный вечнозелёный; 4 – нотофильный широколиственный вечнозелёный; 5 – смешанный широколиственный вечнозелёный и листопадный; 6 – смешанный широколиственный вечнозелёный и хвойный; 7 – смешанный мезофитный; 8 – смешанный широколиственный листопадный; 9 – смешанный хвойный; 10 – смешанный северный лиственный; 11 – тайга; 12 – простой широколиственный листопадный.

Fig. 5. Modern forest biomes on axes of mean annual temperature and mean annual range of temperature (adapted from Wolfe, 1979). The highlighted area shows mean annual temperature and mean annual range of temperature reconstructed for the early Eocene in east of Asia (Bondarenko, Utescher 2022).

Modern humid to mesic forests (adapted from Wolfe, 1979): 1: tropical rain; 2: paratropical rain; 3: microphyllous broadleaved evergreen; 4: notophyllous broadleaved evergreen; 5: mixed broadleaved evergreen and deciduous; 6: mixed broadleaved evergreen and coniferous; 7: mixed mesophytic; 8: mixed broadleaved deciduous; 9: mixed coniferous; 10: mixed northern deciduous; 11: taiga; 12: simple broadleaved deciduous.

зоны: смешанный мезофитный лес севернее $\sim 50^\circ$ палеошироты, и более теплые типы зональной растительности, а именно: широколиственный вечнозелёный лес и экотон между смешанным мезофитным и широколиственным вечнозелёным лесами (в дополнение к смешанному мезофитному лесу), южнее $\sim 50^\circ$ палеошироты. В условиях очень тёплого климата раннего эоцена теплолюбивые смешанные мезофитные леса с разнообразными широколиственными вечнозелёными растениями локально встречались и в очень высоких широтах. В Южном Китае предполагается наличие широколиственного вечнозелёного леса, однако, по нашим данным, многие

местонахождения в данном регионе характеризуются более умеренными, по сравнению с ожидаемыми, типами зональной растительности. Возможной причиной этого является наличие высотной поясности, которая влияла на растительную зональность, по крайней мере, в южных районах Китая, расположенных на некотором расстоянии от тихоокеанского побережья. С другой стороны, реконструкции палеоклимата выявили более низкий уровень температуры для южной части исследуемой территории в раннем эоцене, частично более прохладный, чем в настоящее время, что также могло бы объяснить более умеренный реконструированный тип зональной растительности. Для решения этой проблемы необходимы новые детальные исследования хорошо датированных флор.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Н. И. Блохиной (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за ценные замечания в ходе написания статьи. Эта работа является вкладом в NECLIME (Neogene Climate Evolution in Eurasia). Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда № 22-27-00098, <https://rscf.ru/project/22-27-00098/>

Литература (References)

- Ахметьев М. А.** 2004. Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Труды ГИН РАН. Вып. 550. – Москва: Наука. С. 8–47. (**Akhmetiev M. A.** 2004. The Paleocene and Eocene Global Climate. Paleobotanical evidences. In: Climate in the Epochs of Major Biospheric Transformations. Trudy GIN RAN. Vol. 550. Moscow: Nauka, pp. 8–47. [In Russian].)
- Болотникова М. Д.** 1979. Спорово-пыльцевые комплексы третичных отложений западного побережья Японского моря. – Москва: Наука. 196 с. (**Bolotnikova M. D.** 1979. Spore-pollen complexes of Tertiary sediments of the western coast of the Sea of Japan. Moscow: Nauka, 196 pp. [In Russian].)
- Варнавский В. Г., Седых А. К., Рыбалко В. И.** 1988. Палеоген и неоген Приамурья и Приморья. – Владивосток: ДВО АН СССР. 184 с. (**Varnavskii V. G., Sedykh A. K., Rybalko V. I.** 1988. Paleogene and Neogene of the Amur Region and Primorye. Vladivostok: Izdatel'stvo DVO AN SSSR, 184 pp. [In Russian].)
- Гладенков Ю. Б., Баженова О. К., Гречин В. И., Маргулис Л. С., Сальников Б. А.** 2002. Кайнозой Сахалина и его нефтегазность. – Москва: ГЕОС. 225 с. (**Gladenkov Yu. B., Bazhenova O. K., Grechin V. I., Margulis L. S., Salnikov B. A.** 2002. The Cenozoic Geology and the Oil and Gas Presence in Sakhalin. Moscow: GEOS, 225 pp. [In Russian].)
- Гриненко О. В., Жарикова Л. П., Фрадкина А. Ф.** и др. 1989. Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО АН СССР. 184 с. (**Grinenko O. V., Zharikova L. P., Fradkina A. F.** et al. 1989. The Paleogene and Neogene of the North-Eastern USSR. Yakutsk: Yakut Scientific Center SB AS USSR, 184 pp. [In Russian].)
- Гриненко О. В., Сергеенко А. И., Белолубский И. Н.** 1997. Стратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России // *Отечественная геология*. № 8. С. 14–20. (**Grinenko O. V., Sergeenko A. I., Belolubskiy I. N.** 1997. Stratigraphy of the Paleogene and Neogene deposits of the North-East of Russia. *Otechestvennaya geologiya* 8: 14–20. [In Russian].)
- Кезина Т. В.** 2005. Палиностратиграфия угленосных отложений позднего мела и кайнозоя Верхнего Приамурья. – Владивосток: Дальнаука. 206 с. (**Kezina T. V.** 2005. Palynostratigraphy of coal deposits of the Late Cretaceous and Cenozoic of the Upper Amur River Region. Vladivostok: Dalnauka, 206 pp. [in Russian].)
- Кодрул Т. М.** 1999. Фитостратиграфия палеогена южного Сахалина. Труды ГИН РАН, Вып. 519. – Москва: Наука. 150 с. (**Kodrul T. M.** 1999. Paleogene stratigraphy of South Sakhalin. Trudy GIN RAN, Vol. 519. Moscow: Nauka, 150 pp. [In Russian].)
- Крестов П. В.** 2006. Растительный покров и фитогеографические линии Северной Пацифики: автореферат дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05. – Владивосток. 42 с. (**Krestov P. V.** 2006. Vegetation cover and phytogeographic lines of the Northern Pacific: avtoreferat dis. ... dokt. boil. nauk: 03.00.05. Vladivostok, 42 pp. [In Russian].)

- Павлюткин Б. И., Петренко Т. И.** 2010. Стратиграфия палеоген – неогеновых отложений Приморья. – Владивосток: Дальнаука. – 164 с. (**Pavlyutkin B. I., Petrenko T. I.** 2010. Stratigraphy of Paleogene – Neogene sediments in Primorye. Vladivostok: Dalnauka, 164 pp. [In Russian].)
- Тахтаджян А. Л.** 1978. Флористические области Земли. – Ленинград: Наука. 247 с. (**Takhtadzhyan A. L.** 1978. The floristic regions of the world. Leningrad: Nauka, 247 pp. [In Russian].)
- Таци С. М., Аблаев А. Г., Мельников Н. Г.** 1996. Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. – Владивосток: Дальнаука. 168 с. (**Tashchi S. M., Ablaev A. G., Mel'nikov N. G.** 1996. Cenozoic basin of the Western Primorye and adjacent territories of China and Korea. Vladivostok: Dalnauka, 168 pp. [In Russian].)
- Флёров К. К., Беляева Е. И., Яновская Н. М.** и др. 1974. Зоогеография палеогена Азии. Труды ПИН АН СССР, т. 146. – Москва: Наука. 277 с. (**Flerov K. K., Belyaeva E. I., Yanovskaya N. M.** et al. 1974. Zoogeography of the Paleogene of Asia. Trudy PIN AN SSSR, Vol. 146. Moscow: Nauka, 277 pp. [In Russian].)
- Фотьянова Л. И., Серова М. Я., Гальверсен В. Г., Жаров А. Э., Грохотова Н. М., Тузов В. П.** 2001. Опорный разрез палеогеновых отложений полуострова Крильон (Южный Сахалин, р. Китосия) // *Стратиграфия. Геологическая корреляция*. Т. 9. № 2. С. 58–76. (**Fotjanova L. I., Serova M. Ya., Gal'versen V. G., Zharov A. E., Grokhotova N. M., Tuzov V. P.** 2001. The Paleogene Reference section of the Crillon Peninsula (the Kitosiya River, Southern Sakhalin). *Stratigraphy and Geological Correlation* 9(2): 58–76. [In Russian].)
- Фрадкина А. Ф.** 1995. Палиностратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Северо-Востока России. Труды ОИГГМ СО РАН. Вып. 806. – Новосибирск: Сибирское отделение РАН. – 82 с. (**Fradkina A. F.** 1995. Palynostratigraphy of Paleogene and Neogene sediments of North-East Russia. Trudy OIGGM SB RAS. Vol. 806. Novosibirsk: SO RAN, 82 pp. [In Russian].)
- Bondarenko O. V., Blokhina N. I., Utescher T.** 2019. Major plant biome changes in the Primorye Region (Far East of Russia) during the Paleogene. *Botanica Pacifica* 8(1): 3–18. <https://doi.org/10.17581/bp.2019.08106>
- Bondarenko O. V., Blokhina N. I., Evstigneeva T. A., Utescher T.** 2022. Short-term climate and vegetation dynamics in Delta Lena River (northern Yakutia, Eastern Siberia) during the early Eocene. *Palaeoworld* 31(3): 521–541. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2021.09.006>
- Bondarenko O. V., Utescher T.** 2022. Early Paleogene continental temperature patterns and gradients over eastern Eurasia // *Journal of Asian Earth Sciences* 239: 105401. <https://doi.org/10.1016/j.jseae.2022.105401>
- Bondarenko O. V., Utescher T.** 2023a. Early Paleogene precipitation patterns over East Asia: Was there a monsoon after all? *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. <https://doi.org/10.1007/s12549-023-00586-y>
- Bondarenko O. V., Utescher T.** 2023b. Late early to early middle Eocene climate and vegetation change at Tastakh Lake (northern Yakutia, Eastern Siberia). *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 103(2): 277–301. <https://doi.org/10.1007/s12549-022-00530-6>
- Collinson M. E., Hooker J. J.** 2003. Paleogene vegetation of Eurasia: framework for mammalian faunas. *Deinsea* 10: 41–83.
- Greenwood D. R., Wing S. L.** 1995. Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* 23: 1044–1048. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1995\)23<1044:ECCLAT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1995)23<1044:ECCLAT>2.0.CO;2)
- Jin J. H., Herman A. B., Spicer R. A., Kodrul T. M.** 2017. Palaeoclimate background of the diverse Eocene floras of South China. *Science Bulletin* 62: 1501–1503. <https://doi.org/10.1016/j.scib.2017.11.002>
- Kovar-Eder J., Kvaček Z.** 2003. Towards vegetation mapping based on the fossil plant record. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 46(4): 7–13.
- Kovar-Eder J., Kvaček Z.** 2007. The integrated plant record (IPR) to reconstruct Neogene vegetation: the IPR-vegetation analysis. *Acta Palaeobotanica* 47(2): 391–418.
- Kovar-Eder J., Jechorek H., Kvaček Z., Parashiv V.** 2008. The Integrated Plant Record: an essential tool for reconstructing Neogene zonal vegetation in Europe. *Palaios* 23: 97–111. <https://doi.org/10.2110/palo.2006.p06-039r>

- Kovar-Eder J., Teodoridis V.** 2018. The middle Miocene central European plant record revisited widespread subhumid sclerophyllous forests indicated. *Fossil Imprint* 74(1–2): 115–134. <https://doi.org/10.2478/if-2018-0009>
- Li Q. J., Utescher T., Liu Y. S. (Ch.), Ferguson D., Jia H., Quan C.** 2022. Monsoonal climate of East Asia in Eocene times inferred from an analysis of plant functional types. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 601: 111138. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2022.111138>
- Ma Y., Tao M., Chen F.** 1995. The red bed spore-pollen assemblages and geological age from Zheerzhuang of Yaojie, Gansu. *Acta Sedimentologica Sinica* 13: 64–72.
- Mai D. H.** 1995. Tertiary vegetations Geschichte Europas. G. Fisher, 600 pp.
- Popova S., Utescher T., Gromyko D. V., Mosbrugger V., Herzog E., François L.** 2013. Vegetation change in Siberia and the northeast of Russia during the Cenozoic Cooling: a study based on diversity of plant functional types. *Palaios* 28: 418–432. <https://doi.org/10.2110/palo.2012.p12-096r>
- Prell W. L., Wang P., Blum P.** 1998. South China Sea. – ODP Leg 184 Prospectus. 34 pp.
- Quan C., Liu (Y. S.) C., Utescher T.** 2012a. Eocene monsoon prevalence over China: A palaeobotanical perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 365–366: 302–311. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.09.035>
- Quan C., Liu (Y. S.) C., Utescher T.** 2012b. Paleogene temperature gradient, seasonal variation and climate evolution of northeast China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 313–314: 150–161. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.10.016>
- Sewall J. O., Sloan L. C., Huber M., Wing S.** 2000. Climate sensitivity to changes in land surface characteristics. *Global and Planetary Change* 26: 445–465.
- Spicer R. A., Herman A. B., Liao W., Spicer T. E. V., Kodrul T., Yang J., Jin J.** 2014. Cool tropics in the Middle Eocene: evidence from the Changchang Flora, Hainan Island, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 412: 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.07.011>
- Srivastava G., Bhatia H., Verma P., Singh Y. P., Utescher T., Mehrotra R. C.** 2023. High rainfall afforded resilience to tropical rainforests during Early Eocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 628: 111762. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111762>
- Sun X., Wang P.** 2005. How old is the Asian monsoon system? Palaeobotanical records from China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 222: 181–222.
- Teodoridis V., Kovar-Eder J., Marek P., Kvaček Z., Mazouch P.** 2011. The integrated plant record vegetation analysis: internet platform and online application. *Acta Musei Nationalis Pragae, Ser. B67(3–4)*: 159–165.
- Utescher T., Bruch A. A., Micheels A., Mosbrugger V., Popova S.** 2011. Cenozoic climate gradients in Eurasia a palaeo-perspective on future climate change? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 247: 243–271. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.031>
- Utescher T., Mosbrugger V.** 2007. Eocene vegetation patterns reconstructed from plant diversity – A global perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 304: 351–358. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.10.022>
- Whittaker R. H.** 1975. *Communities and Ecosystems*. – 2nd ed. N.Y.; London: MacMillan Publ. Co., Inc., 387 pp.
- Wolfe J. A.** 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist* 66: 694–703.
- Wolfe J. A.** 1979. Temperature Parameters of Humid to Mesic Forests of Eastern Asia and Relation to Forests of Other Regions of the Northern Hemisphere and Australasia. In: Professional paper (Geological Survey, No 1106). U.S.: Govt. Print. Off., 37 pp.
- Wolfe J. A.** 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. *The carbon cycle and atmospheric CO₂; Natural variations Archean to Present, Geophysical Monograph* 32: 357–375.
- Xie Y. L., Wu F. L., Fang X. M.** 2022. A transient south subtropical forest ecosystem in central China driven by rapid global warming during the Paleocene – Eocene Thermal Maximum. *Gondwana Research* 101: 192–202. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2021.08.005>
- Zachos J. C., Stott L. D., Lohmann K. C.** 1994. Evolution of early Cenozoic marine temperatures. *Paleoceanography* 9: 353–387.