

УДК 561.628.2:581.844+551.781(571.66)

## ИСКОПАЕМАЯ ДРЕВЕСИНА ENGELHARDIOXYLON MAMETICUM SP. NOV. (JUGLANDACEAE) ИЗ ПАЛЕОГЕНА КАМЧАТКИ

© 2002 г. Н. И. Блохина, А. М. Попов, С. А. Снежкова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток  
Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток,  
Дальневосточный государственный университет, Владивосток

Поступила в редакцию 10.07.2000 г.

Принята к печати 09.01.2001 г.

Впервые в России обнаружена ископаемая древесина энгельгардиевых. Новый вид *Engelhardioxylon mameticum* sp. nov. из олигоцена бассейна р. Эгичнинваям (Маметчинский п-ов, Камчатка) характеризуется сочетанием анатомических признаков древесины современных представителей подсемейства *Engelhardioideae* (семейство *Juglandaceae*). Прослежена онтогенетическая изменчивость структурных признаков изученной древесины от сердцевины к периферии.

Описанная в статье древесина нового ископаемого вида *Engelhardioxylon mameticum* sp. nov. обнаружена на Маметчинском п-ове (восточное побережье Пенжинской губы, северо-западная Камчатка) на левом берегу р. Эгичнинваям (вблизи ее устья) в 1998 г. во время экспедиции, организованной Дальневосточным геологическим институтом ДВО РАН и Токийским университетом (Япония). Древесина происходит из олигоценовых терригенных отложений южнинской свиты (Геологическая карта..., 1985). Севернее Маметчинского п-ова, в нижнем течении р. Таловка, из туфоалевролитов нижней части свиты по листовым отпечаткам установлены: *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Tsuga* sp., *Myriophyllum* sp., *Cercidiphyllum* sp. и др. В верхней части свиты обнаружены отпечатки *Equisetum* sp., *Tsuga* sp., *Picea* sp., *Metasequoia occidentalis*, *Arundo* sp., *Alnus schmalhauseni* Grub., *Betula* sect. *Costatae* Rgl., *Carpinus* ex gr. *laxiflora* Blume, *Zelkova ungeri* Kov., *Ulmus* sp., *Acer* sp., *Cyclocarya* sp. и др. (Геологическая карта..., 1985).

Экземпляр древесины черного цвета, очень плотный, минерализованный, 7x8 см в поперечнике и 7 см в длину, с сохранившейся сердцевиной и хорошо различимыми невооруженным глазом тридцатью годичными кольцами от 0.3 до 2.1 мм шириной. Обломок представляет собой часть ствола или крупной ветки. На примере *Engelhardioxylon mameticum* впервые для энгельгардиевых предпринята попытка проследить онтогенетическую изменчивость структурных признаков древесины по направлению от сердцевины к периферии (по радиусу ствола) и выяснить, в каком возрасте у этого вида формировалась зрелая древесина. Для микроскопического исследования древесины изготовлено по направлению от серд-

цевины к периферии 32 прозрачных шлифа: 3 – в поперечном, 8 – в радиальном и 21 – в тангентальном направлениях.

Роды *Engelhardia* Lesch. ex Blume, *Oreomunnea* Oest. и *Alfaroa* Standl. из семейства *Juglandaceae* A. Rich. ex Kunth, объединенные в трибу *Engelhardieae* Mann., относили либо к подсемейству *Juglandoideae* Leroy вместе с трибами *Juglandaeae* Nakai и *Hicorieae* Mann. (Manning, 1978; Тахтаджян, 1987), либо к подсемейству *Platycaryoideae* Mann. (цит. по Ильинская, 1990). Однако в древесине *Engelhardieae*, наряду с простыми, присутствуют лестничные перфорации, а остальные *Juglandaceae* имеют лишь простые перфорации (Kribs, 1927; Heimsch, Wetmore, 1939; Manchester, Wheeler, 1993). *Engelhardieae* отличается от *Juglandaeae* и *Hicorieae* строением соцветия, прицветника и пыльцевых зерен (Ильинская, 1990). В древесине *Platycaryoideae* имеются сосудистые трахеиды и спиральные утолщения на стенках сосудов (Kribs, 1927; Heimsch, Wetmore, 1939; Page, 1981). Весьма своеобразно у *Platycaryoideae* строение пыльцевых зерен (Куприянова, 1965), имеются отличия от других ореховых и по морфологическим признакам (Ильинская, 1990). Согласно И.А. Ильинской (1990), триба *Engelhardieae* – обособленная ветвь семейства *Juglandaceae*, выделенная ею в самостоятельное подсемейство *Engelhardioideae* (Mann.) Пјинскаја.

Современные *Engelhardia*, *Oreomunnea* и *Alfaroa* очень близки друг к другу. Род *Oreomunnea* долгое время относили к *Engelhardia*; американской секцией *Engelhardia* считали род *Alfaroa* (цит. по Жилин, 1980). По классификации У.И. Маннинга (Manning, 1978) род *Engelhardia* включает шесть видов, объединенных им в две секции: *Engelhardia* Mann. и *Psilocarpeae* Nagel emend. Leroy,

последняя представлена одним видом – *E. goxburghiana* Wall. (синонимы: *E. wallichiana* Lindl. ex DC., *E. chrysolepis* Hance, *E. fenzellii* Merr. и *E. formosana* Hayata (Tang, 1932; цит. по Heimsch, Wetmore, 1939; Manning, 1978). Однако Ильинская (1990) перевела *Engelhardia goxburghiana* в род *Alfaroa*, а позже (Ископаемые цветковые..., 1994) выделила в самостоятельный монотипный род *Alfaropsis* Пјинскаја. В настоящей работе принята точка зрения Ильинской, выделяющей самостоятельное подсемейство *Engelhardioideae* с родами *Engelhardia*, *Oreomunnea*, *Alfaroa* и *Alfaropsis*.

С учетом данных по эволюции структурных признаков древесины внутри семейства *Juglandaceae* (Heimsch, Wetmore, 1939), и систематике этого семейства (Manning, 1978; Ильинской (1990; Ископаемые цветковые..., 1994), можно предположить, что в начале эволюционного ряда по степени специализации анатомических признаков древесины, вероятно, будут находиться *Alfaroa*, *Oreomunnea* и *Alfaropsis* и далее по возрастающей: *Engelhardia* – *Cyclocarya* – *Pterocarya* – *Juglans* – *Carya* – *Platycarya*. Подобные выводы в целом получены и по данным палинологии (Болотникова, 1975в, 1978), морфологии цветка, строению плода, соцветий (Manning, 1978). Род *Platycarya*, самый примитивный по морфологии пыльцевых зерен, но наиболее эволюционно продвинутый по анатомии древесины и морфологии цветка, – наиболее яркий пример гетеробатмии, проявляющейся в семействе *Juglandaceae* (Ильинская, 1953; Болотникова, 1975б, в; Manning, 1978).

Ареал современной *Engelhardia* включает северную Индию, юго-восточный Китай, Индо-Китай и Филиппины (Manning, 1978; Ильинская, 1990), характеризующиеся муссонным теплоумеренным и тропическим климатом. Энгельгардии – листопадные и вечнозеленые деревья высотой до 47 м (изредка до 60 м) при диаметре ствола до 3 м, произрастающие обычно в горах на высоте до 2200 м над уровнем моря. *Oreomunnea* и *Alfaroa* распространены в Мексике и Центральной Америке, а последняя и в Колумбии, в составе горных тропических лесов на высоте 900–1000 м над уровнем моря и предпочитают влажные местообитания. Вечнозеленые деревья ореомуннеи достигают в высоту 48 м при диаметре ствола 70 см, а альфарои – одни из самых крупных в тропиках Вост-Индии (Жилин, 1980). *Alfaropsis* растет в восточном Пакистане, Южном Китае, Вьетнаме и на островах Тайвань, Борнео и Суматра (Manning, 1978; Ильинская, 1990).

Однако в палеогене и начале неогена *Engelhardia* была широко распространена в северной полушарии (Ахметьев и др., 1973; Болотникова, 1975б; Ильинская, 1990). Пыльца ее постоянно встречается в третичных отложениях российского Дальнего Востока (РДВ), особенно в его юж-

ной части, но представлена здесь единично или в количестве до 1.5%. Наиболее ранние достоверные находки пыльцы *Engelhardia* на РДВ относятся к палеоцену Южного Приморья (Болотникова, 1975а, б). В палеоценовых спорово-пыльцевых спектрах РДВ пыльцы энгельгардии много, в эоцене ее количество постепенно сокращается, а в олигоцене она встречается уже единично (Болотникова, 1975б). В отличие от пыльцы, макроостатков *Engelhardia* найдено очень мало. На РДВ описана только *E. koreanica* Oishi, установленная также в Корее и Японии. Возраст флороносных слоев с остатками *Engelhardia* указывается от раннего олигоцена (даже конца позднего эоцена) до среднего миоцена включительно (Аблаев, 1978; Аблаев, Васильев, 1998; Аблаев и др., 1990, 1993; Ахметьев и др., 1973; Болотникова, 1975а; Красилов, 1989; Красилов, Алексеенко, 1977; Фотьянова, 1997; Huzioka, 1972; Oishi, 1936; Tanai, 1961; Tanai, Uemura, 1983, 1994 и др.). Однако вид *E. koreanica*, резко отличающийся от европейских и североамериканских *Engelhardia*, обнаруживает наибольшую близость с современной *E. goxburghiana* и переведен Ильинской в род *Alfaropsis* – *A. koreanica* (Oishi) Пјинскаја (Ископаемые цветковые..., 1994).

На Камчатке находки энгельгардиевых указаны южнее Маметчинского п-ова в составе палеоцен – раннеэоценовой чемурнаутской флоры, относимой некоторыми авторами (Буданцев, 1989), к среднему – позднему эоцену. В районе бухты Чемурнаут среди растительных отпечатков отмечена *Engelhardia*, а южнее бухты, на побережье между мысами Геткилнин и Ребро, в верхнем палинокомплексе – пыльца *Engelhardia* и *Alfaroa* (Серова и др., 1989). Пыльца *Alfaroa* притсутствует и в эоцен – олигоценых пыльцевых спектрах Нижнебикинской впадины Южного Приморья (Кундышев, Верховская, 1989).

*Oreomunnea* пока не встречена в ископаемом состоянии. По мнению Ильинской (1990), к ней близок ископаемый род *Paleocarya* Sap. Однако С.Р. Манчестер (цит. по Ильинская, 1990) отнес к *Paleocarya* все ископаемые остатки плодов из рода *Engelhardia*, *Oreomunnea* и *Alfaroa*. Тем не менее, плоды *Engelhardia* и *Oreomunnea* хорошо различаются и род *Paleocarya*, по-видимому, следовало бы оставить в первоначальном объеме (Ильинская, 1990; Ископаемые цветковые..., 1994).

Помимо *Paleocarya*, в подсемейство *Engelhardioideae* входят еще три вымерших рода, два из них установлены по отпечаткам крылатых плодов. Это *Paleooreomunnea* Dilcher, Potter et Crepet и *Paraengelhardia* Berry (цит. по Ильинская, 1990), а также *Engelhardioxylon* Manchester (Manchester, 1983), установленный по древесине. До настоящего времени по древесине было описано только три вида: *Engelhardioxylon nutbedensis* Manchester и *E. texana* Manchester из среднего эоцена США

**Таблица 1.** Возрастная изменчивость рядности лучей от сердцевины к периферии у *Engelhardioxylon mameticum* sp.nov. до формирования зрелой древесины

| Рядность лучей | Число последовательных слоев прироста от сердцевины к периферии |     |      |     |     |     |     |     |      |      |       |       |       |       |       |
|----------------|---|-----|------|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                | 0-1   | 1-2 | 2-3  | 3-4 | 4-5 | 5-6 | 6-7 | 7-8 | 8-9  | 9-10 | 10-11 | 11-12 | 12-13 | 13-14 | 14-15 |
| 1-рядные       | +   | +   | +    | +   | +   | +   | +   | +   | +    | +    | +     | +     | +     | +     | +     |
| 2-рядные       | +---  | +-- | +    | +   | +   | +   | +   | +   | +    | +    | +     | +     | +     | +     | +     |
| 3-рядные       | -   | -   | +--- | +-- | +   | +   | +   | +   | +    | +    | +     | +     | +     | +     | +     |
| 4-рядные       | -   | -   | -    | -   | -   | -   | -   | -   | +--  | +--  | +     | +     | +     | +     | +     |
| 5-рядные       | -   | -   | -    | -   | -   | -   | -   | -   | +--- | +--- | +--   | +--   | +--   | +--   | +--   |

Примечание. (+) – признак присутствует; (-) – отсутствует; (+-) – встречается редко; (+--) – крайне редко.

(Manchester, 1983), а также *E. macrocrystallosum* Gottwald из верхнего эоцена Германии (Gottwald, 1992).

Авторы благодарны А.А. Коляде (ЗАО “Корякгеолдобыча”) за консультации по геологии Корякского нагорья, К.П. Новиковой (БПИ ДВО РАН) – за фотопечать, В.З. Неумывакину (ДВГИ ДВО РАН) – за помощь при изготовлении шлифов и Э.А. Уиллер (E.A. Wheeler; North Carolina State University, USA) – за присланную статью по древесине ореховых.

**Род Engelhardioxylon Manchester, 1983**

*Engelhardioxylon mameticum* Blokhina et Snezhkova, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1–20 (см. вклейку)

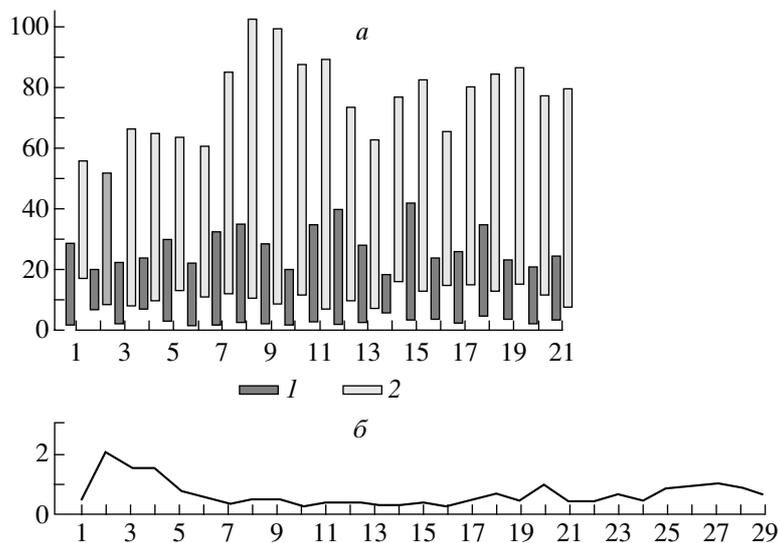
Название вида – от п-ова Маметчинский.

Голотип – Биолого-почвенный институт ДВО РАН, экз. № 15a/1; п-ов Камчатка, Пенжинская губа, п-ов Маметчинский, левый берег р. Эс-

гичнинваям, вблизи ее устья; южнинская свита, олигоцен.

**Diagnosis.** Wood diffuse-porous to semi-ring-porous. Growth rings distinct, marked by 24 rows of flattened fibers and parenchyma. Vessels solitary, in radial multiples or clusters of 2–5 vessels. Perforation plates both simple and scalariform, the later with 4–20 bars. Intervessel pits crowded alternate, hexagonal, about 3.6–4.8(6) mkm. Vessel-ray pits small, rounded or some horizontally elongate. Axial parenchyma metatracheal – in short wavy tangential bands of 1(2) cells wide and terminal; in longitudinal sections in strand of up to 6–8 cells. Rays heterocellular; uni- to 4-seriate, the later with 1–2 layers of 5-seriate cells. Uniseriate rays 2–42 cells and multiseriate ones 7–103 cells high. Multiseriate rays with uniseriate ends of up to 23 cells or only of 2–3 cells. Pith fleets are present. Pith solid, not chambered.

**Описание.** Древесина рассеяннососудистая в широких годичных кольцах, с тенденцией к по-



**Рис. 1.** Возрастная изменчивость высоты лучей (А) и ширины годичных колец (Б) от сердцевины к периферии у *Engelhardioxylon mameticum* sp. nov. По оси абсцисс: число последовательных слоев прироста древесины от сердцевины к периферии. По си ординат: А – высота лучей (в клетка): 1 – однорядных, 2 – многорядных; Б – ширина годичных колец (мм).

лукольцесосудистости, которая проявляется в узких годичных кольцах (табл. X, фиг. 1, 2). Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид, клеток тяжевой и лучевой паренхимы.

Годичные кольца отчетливые, пограничная полоска состоит из 2–4 слоев радиально сплюснутых волокон и паренхимы. Возрастная изменчивость ширины слоев прироста древесины от сердцевины к периферии отражена на рис. 1. Переход от ранней древесины к поздней в широких годичных кольцах постепенный: просветы сосудов незначительно уменьшаются в размерах и несколько более заметно – в количестве; в узких годичных кольцах переход от ранней древесины к поздней более заметен: просветы сосудов уменьшаются как в размерах, так и в количестве, хотя и незначительно.

Сосуды многочисленные, тонкостенные, на поперечном сечении одиночные, парные, в радиальных цепочках и группах по 2–5. Очертания просветов сосудов в основном овальные, вытянутые радиально, реже – угловатые и округлые, но сильно сдавлены; диаметр сосудов примерно 38 × 77 мкм. Членики сосудов с длинными и короткими клювиками или без них (табл. X, фиг. 16).

Перфорационные пластинки простые в широких сосудах и лестничные – в узких (табл. X, фиг. 16, 18). Лестничные перфорационные пластинки с 4–20 узкими перекладинами. Межсосудистая поровость очередная (табл. X, фиг. 13). Поры крупные, диаметром 3.6–4.8 (6) мкм, сомкнутые, шестиугольные, с включенными овальными (до щелевидных) отверстиями. Сосудисто-лучевая поровость представлена мелкими округлыми и слегка вытянутыми горизонтально овальными порами (табл. X, фиг. 10).

Тяжевая паренхима обильная, метатрахеальная – в виде коротких однослойных, реже двухслойных тангентальных цепочек и терминальная; в тяже паренхимы по 6–8 клеток (табл. I, фиг. 15).

Лучи многочисленные, одно-четырёхрядные (табл. X, фиг. 5–7, 9, 19), иногда в четырёхрядных лучах встречаются одно-двухслойные пятирядные участки. С возрастом увеличивается рядность лучей (табл. 1). Начиная с девятого годичного кольца присутствуют лучи всех указанных типов рядности. Однорядные лучи линейные, многорядные – веретеновидные. Высота однорядных лучей варьирует от 2 до 42 клеток, многорядных – от 8 до 66 слоев клеток с первого по шестое годичное кольцо и с 7 до 103 слоев клеток – с седьмого кольца прироста и далее. Возрастная изменчивость высоты лучей от сердцевины к периферии представлена на рис. 2. Многорядные лучи с однорядными окончаниями из 2–23 клеток (табл. X, фиг. 8), при этом с одиннадцатого годичного кольца преобладают лучи с короткими однорядными окончаниями из 2–3 клеток.

Форма лучевых клеток на тангентальном сечении различна у однорядных и многорядных лучей и изменяется у тех и других от сердцевины к периферии. Однорядные лучи с первого по третье годичное кольцо состоят из овальных, вытянутых вдоль луча клеток (табл. X, фиг. 6). Начиная с четвертого годичного кольца, среди них появляются квадратные клетки, иногда почти полностью составляющие луч (табл. X, фиг. 12).

Многорядные участки в лучах состоят из овальных и многоугольных клеток. С первого по третье годичное кольцо преобладают овальные клетки (табл. X, фиг. 7, 8), в пятом годичном кольце соотношение овальных и многоугольных клеток выравнивается, а с девятого годичного кольца многоугольные клетки преобладают (табл. X, фиг. 5, 9, 11, 14, 19). Однорядные окончания у многорядных лучей с первого по третье годичное кольцо состоят из овальных, вытянутых вдоль луча клеток. В четвертом слое прироста среди них иногда присутствуют квадратные клетки, а в пятом соотношение овальных и квадратных клеток выравнивается. Начиная с десятого годичного кольца, квадратные клетки преобладают над овальными.

До девятого годичного кольца однорядные лучи преобладают в поле зрения, с девятого по четырнадцатое годичное кольцо соотношение однорядных и многорядных лучей примерно одинаковое, а с пятнадцатого слоя прироста преобладают многорядные лучи. Во всех годичных кольцах имеются сдвоенные лучи; с пятого по восемнадцатое годичное кольцо присутствуют сближенные лучи (табл. X, фиг. 20).

Лучи гетерогенные, состоят из лежащих, квадратных и стоячих клеток (табл. X, фиг. 17). Стоячие клетки располагаются по краям лучей, как правило, одним слоем; высота клеток в 2–2.5 раза превышает их ширину. Лежачие клетки преобладают в составе лучей, их длина в 2–3, реже 4–6 раз превышает высоту. Квадратные клетки встречаются среди лежащих и стоячих клеток.

Волокнистые трахеиды тонкостенные, но поры на их стенках не сохранились. С восьмого по десятое кольцо на тангентальных сечениях обнаружены сердцевинные повторения (табл. X, фиг. 4). Сердцевина несептированная (табл. X, фиг. 3).

**С р а в н е н и е.** Описанная ископаемая древесина имеет признаки анатомического строения древесины современных представителей подсемейства *Engelhardioideae*, объединяющего роды *Engelhardia*, *Alfaroa*, *Oreomunnea* и *Alfaropsis*, трудно различимые между собой по анатомии древесины.

Ископаемые древесины *Engelhardioideae*, описанные из среднего эоцена США (Manchester, 1983), – *Engelhardioxylon nutbedensis* (шт. Орегон) и *E. texana* (шт. Техас) отличаются от исследованной древесины значительно меньшим количеством

**Таблица 2.** Сравнительная характеристика анатомического строения древесины представителей рода *Engelhardioxylon* Manchester

| Анатомические признаки   | <i>Engelhardioxylon</i><br>Manchester sp.nov. | <i>Engelhardioxylon</i><br>nutbedensis<br>Manchester, 1983 | <i>Engelhardioxylon</i><br>texana Manchester,<br>1983 | <i>Engelhardioxylon</i><br>macrocrystallosum<br>Gottwald, 1992 |
|--|---|--|---|--|
| Годичные кольца  | +   | ?  |   | –  |
| Тип расположения сосудов:  |   |  |   |  |
| – рассеянососудистый   | +   | +  | +   | +  |
| – полукольцесосудистый   | +–  | –  | –   | –  |
| Сосуды:  |   |  |   |  |
| – одиночные  | +   | +  | +   | +  |
| – количество сосудов в цепочке                                   | 2–5   | 2–4  | 2–4   | 2–4  |
| Просветы сосудов:  |   |  |   |  |
| – округлые   | +   | +  | +   | +  |
| – овальные   | ++  | ++   | ++  | +  |
| – угловатые  | +   | ?  | ?   |  |
| Тиллы  | ?   | +  | +   | +  |
| Количество перекладин в лестничной перфорационной пластике       | 4–20  | 1–3  | 1–10  | 2–4  |
| Межсосудистая поровость:   |   |  |   |  |
| – супротивная  | –   | –  | –   | –  |
| – переходная   | –   | –  | –   | –  |
| – очередная  | +   | +  | +   | +  |
| – диаметр пор, мкм   | ?   | 7  | 5–6   | 6  |
| Тяжевая паренхима:   |   |  |   |  |
| – терминальная   | ?   | ?  | ?   | ?  |
| – метатрахеальная  | +   | +  | +   | +  |
| – ширина тангентальных полосок на поперечном сечении (в клетках) | 1(2)  | 1–2  | 1–3   | 1–2 (3)  |
| – количество клеток в тяже                                       | 6–8   | 8  | ?   | ?  |
| Лучи:  |   |  |   |  |
| – однорядные   | +   | +  | +   | +  |
| – двурядные  | +   | +  | +   | +  |
| – трехрядные   | +   | +  | +   | +–   |
| – четырехрядные  | +   | +  | +   | –  |
| – пятирядные   | +–  | –  | –   | –  |
| Высота лучей (в клетках):  |   |  |   |  |
| – однорядные   | 2–42  | ?  | ?   | 2–8  |
| – многорядные  | 7–103   | ?  | ?   | ?  |
| Однорядные окончания многорядных лучей                           | 2–23  | 1–7  | 1–6   | ?  |

Примечание. (+) – признак присутствует; (–) – отсутствует; (++) – преобладает; (+–) – встречается редко; (?) – нет данных.

перекладин в лестничных перфорационных пластинках, более короткими однорядными окончаниями у многорядных лучей, а также наличием только одно-четырёхрядных лучей (без пятирядных участков) и отсутствием полукольцесосудистого типа расположения сосудов (табл. 2).

*E. macrocrystallosum* из верхнего эоцена Германии (Gottwald, 1992) отличается значительно меньшим количеством перекладин в лестничных перфорационных пластинках, более узкими многорядными лучами, очень короткими однорядными

лучами и наличием кристаллов в лучевой паренхиме (табл. 2).

**З а м е ч а н и я.** Сочетание метатрахеальной тяжевой паренхимы в виде узких волнистых тангентальных полосок, одиночных или собранных в короткие радиальные цепочки сосудов с рассеянососудистым до полукольцесосудистого типом расположения, очередной межсосудистой поровости, одно-пятирядных гетерогенных лучей и отсутствие агрегатных лучей характерно для семейства Juglandaceae.

Среди Juglandaceae подсемейство Engelhardioideae характеризуется рассеяннососудистым до полукольцесосудистого типом древесины, тонкостенными сосудами, несептированной сердцевинной, наличием, наряду с простыми, лестничных перфораций, а также отсутствием спиральных утолщений и кристаллов (Manchester, Wheeler, 1993), хотя есть указания на редкую встречаемость кристаллов в тяжелой и лучевой паренхиме (Kribs, 1927; Heimsch, Wetmore, 1939; Müller-Stoll, Mädler, 1960). Однако наличие простых и лестничных перфораций – основной диагностический признак этого подсемейства, отличающий его от других Juglandaceae.

В то же время входящие в подсемейство роды почти не различимы между собой по анатомии древесины, хотя попытки их разделения неоднократно предпринимались. Д.А. Крибс (Kribs, 1927) предлагал в качестве отличительных признаков использовать процентное соотношение простых и лестничных перфораций, количество перекладин в лестничных перфорационных пластинках и наличие кристаллов в тяжелой или лучевой паренхиме. Хеймш и Ветмор (Heimsch, Wetmore, 1939) для разграничения Engelhardia и Alfargoa пытались применить толщину стенок сосудов и угловатость очертаний их просветов. По их данным, у Engelhardia просветы сосудов более округлые, у некоторых видов – только округлые; у Alfargoa преобладают одиночные сосуды, а у Engelhardia соотношение одиночных сосудов и сосудов в радиальных цепочках примерно одинаковое. Лестничные перфорации наиболее часто встречаются у Alfargoa, реже – у Oreomunnea и значительно реже – у Engelhardia (у последней приурочены только к узким сосудам). Эти же авторы приводят для Engelhardia 1–9 и более перекладин в лестничной перфорационной пластинке, а для Alfargoa – до 12 и более перекладин. Однако, по данным Мюллер–Штоль и Мёдель (Müller–Stoll, Mädler, 1960), у Engelhardia не более 4 перекладин (чаще одна), тогда как у Oreomunnea 3–5(9) перекладин; у Alfargoa кристаллы часто встречаются в лучевой паренхиме и очень редко – в тяжелой, у Oreomunnea кристаллы часто имеются в тяжелой паренхиме и редко – в лучевой. Для Oreomunnea характерно присутствие желатинозных волокон, а у Alfargoa они встречаются только в древесине веток. У одних видов Engelhardia сосудисто-лучевая и сосудисто-паренхимная поровость представлена только мелкими полуокаймленными порами, у других видов – мелкими полуокаймленными и простыми сильно вытянутыми горизонтально (лестничными) порами, а у Alfargoa – только лестничными порами (Heimsch, Wetmore, 1939).

По мнению Манчестера (Manchester, 1983), вышеупомянутые признаки весьма изменчивы внутри каждого рода и не могут являться диагностическими на родовом уровне. Поэтому он предложил

использовать родовое название Engelhardioxylon для ископаемых древесин Juglandaceae с признаками всех современных родов Engelhardioideae.

Из верхнего эоцена шт. Небраска (США) была описана древесина Juglandaceae с простыми и лестничными перфорациями, отличающаяся, однако, от древесины Engelhardioideae наличием вазичентрических трахеид и тенденцией к кольцесосудистости с диагональным расположением сосудов (Wheeler, Landon, 1992). Эти признаки сближают установленный этими авторами формальный род Manchesteroxylon Wheeler et Landon, с современными Platycaryoideae. В отличие от последних, у Manchesteroxylon нет спиральных утолщений на стенках сосудов и кристаллов в лучевой паренхиме. Род Manchesteroxylon характеризуется (Wheeler, Landon, 1992) анатомическими признаками древесины, сочетание которых не встречается у современных представителей семейства Juglandaceae.

Анализ возрастной изменчивости анатомических признаков строения древесины Engelhardioxylon mameticum, выполненный по направлению от сердцевинной к периферии, позволил выявить следующие закономерности:

- начиная с четвертого годичного кольца, у этого вида в составе однорядных лучей появляются, в дополнение к овальным, квадратные клетки;

- в девятом годичном слое прироста в многорядных участках лучей клетки многоугольной формы начинают количественно преобладать над овальными клетками;

- с десятого годичного кольца в однорядных окончаниях многорядных лучей квадратные клетки уже преобладают в количественном отношении по сравнению с овальными клетками;

- лучи всех типов рядности, характерные для зрелой древесины E. mameticum, появляются с девятого годичного кольца;

- с одиннадцатого годичного кольца преобладают многорядные лучи с очень короткими однорядными окончаниями;

- с пятнадцатого годичного кольца многорядные лучи начинают количественно преобладать в поле зрения по сравнению с однорядными лучами.

Можно предположить, что становление зрелой древесины, признаки которой используются в диагностике и систематике, у E. mameticum происходит в течение 9–11 (15) лет. В дальнейшем анатомические признаки не изменяются или изменяются очень незначительно в зависимости от особенностей роста дерева.

У современных Engelhardioideae отчетливые годичные кольца образуются при произрастании в теплоумеренном климате; у видов, распространенных в тропическом климате, годичные кольца отсутствуют. Однако у последних может перио-

дически уменьшаться деятельность камбия, что приводит к образованию более толстостенных волокнистых трахеид, создающих видимость годичных колец (Heimsch, Wetmore, 1939).

Наличие у исследованной древесины отчетливых годичных колец со сравнительно широкой (до четырех слоев) полоской радиально сплюснутых волокон и тенденцией к полукольцесосудистому типу распределения сосудов свидетельствует о произрастании *E. mameticum* в условиях выраженной сезонности. При этом постепенный (до несколько более заметного в узких годичных кольцах) переход от ранней древесины к поздней предполагает в целом сравнительно ровный в течение года теплоумеренный климат. Присутствие лестничных перфораций характеризует достаточную влажность.

Наличие большого количества перекладин в лестничных перфорационных пластинках свидетельствует о большей примитивности древесины *E. mameticum* по сравнению с древесиной *Engelhardioxylon* из Северной Америки и Европы. С другой стороны, более широкие многорядные лучи и встречающийся у *E. mameticum* полукольцесосудистый тип распределения сосудов являются эволюционно более продвинутыми признаками по сравнению с таковыми у европейского и североамериканских видов *Engelhardioxylon*. Таким образом, в развитии анатомических признаков у *E. mameticum* наблюдается явление гетеробатмии.

М а т е р и а л. Голотип.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аблаев А.Г.* Геология и история флор побережий Японского моря. М.: Наука, 1978. 192 с.
- Аблаев А.Г., Васильев И.В.* Миоценовая Краскинская флора Приморья. Владивосток: Дальнаука, 1998. 107 с.
- Аблаев А.Г., Лю Зин Му, Худик В.Д., Лю Ен Хва.* Хамчжинская биота неогена Кореи. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1990. 68 с.
- Аблаев А.Г., Син Ен У, Васильев И.В., Лю Зин Му.* Миоцен севера Кореи и юга Приморья (слои с *Engelhardtia*). Владивосток: Дальнаука, 1993. 140 с.
- Ахметьев М.А., Братцева Г.М., Климова Р.С.* О возрастных аналогах энгельгардтиевых слоев Кореи в Приморье // Докл. АН СССР. 1973. Т. 209. № 1. С. 167–170.
- Болотникова М.Д.* О возрасте энгельгардтиевых слоев Дальнего Востока // Ископаемые флоры Дальнего Востока. Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. 1975а. Нов. сер. Т. 27. № 130. С. 93–98.
- Болотникова М.Д.* Пыльца рода *Engelhardtia* Loesch из палеогеновых и неогеновых отложений юга Дальнего Востока // Ископаемые флоры Дальнего Востока. Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. 1975б. Нов. сер. Т. 27. № 130. С. 99–108.
- Болотникова М.Д.* Эволюция ореховых по данным палинологии // Биологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975в. С. 62–65.
- Болотникова М.Д.* Морфология и эволюция пыльцы Juglandaceae Kunth // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1978. С. 44–49.
- Буданцев Л.Ю.* Ископаемая флора и флоростратиграфия палеогена Западной Камчатки // Вопр. палеофлор. и стратигр. Л.: Наука, 1989. С. 17–31.
- Геологическая карта СССР. Масштаб 1:1000000 (новая серия). Объяснительная записка. Лист Р-58, 59 – Каменское. Л.: Изд-во Мингео СССР, 1985. 182 с.
- Жилин С.Г.* Порядок ореховые (Juglandaceae) // Жизнь растений. Т. 5. Часть 1. М.: Просвещение, 1980. С. 329–342.
- Ильинская И.А.* Монография рода *Pterocarya* Kunth // Флора и систематика высших растений. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 7–123. (Тр. БИН АН СССР. Сер. I. Вып. 10).
- Ильинская И.А.* К систематике и филогении семейства Juglandaceae // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 702–803.
- Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. Т. 3. Leitneriaceae – Juglandaceae / Ред. Л.Ю. Буданцев. СПб.: Изд-во БИН РАН, 1994. 118 с.
- Красилов В.А.* Кайнозой Дальнего Востока: геодинамическая схема, опорные разрезы, флорогенез // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. С. 23–33.
- Красилов В.А., Алексеенко Т.М.* Смена растительных сообществ в палеогене и неогене Южного Приморья // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 7–17.
- Кундышев А.С., Верховская Н.Б.* О возрасте угленосных отложений Нижнебикинской впадины // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. С. 121–127.
- Курпянова Л.А.* Палинология сережкоцветных (Amentiferae). М.-Л.: Наука, 1965. 215 с.
- Серова М.Я., Фотьянова Л.И., Фрадкина А.Ф.* Морские и континентальные даний-палеоценовые отложения Северо-Западной Камчатки // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. С. 186–199.
- Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Фотьянова Л.И.* Лопастно-зубчатые дубы в эоцене Восточной Азии // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 103–112.
- Gottwald H.* Holzer aus marinen Sanden des Oberen Eozan von Helmstedt (Niedersachsen) // Palaeontogr. Abt. B. 1992. Bd 225. Lfg. 1–3. S. 27–103.
- Heimsch C., Wetmore R.H.* The significance of wood anatomy in the taxonomy of the Juglandaceae // Amer. J. Bot. 1939. V. 26. № 8. P. 651–660.
- Huzioka K.* The Tertiary floras of Korea // J. Min. Coll. Akita Univ. Ser. A. 1972. V. 5. № 1. P. 1–83.
- Kribs D.A.* Comparative anatomy of the woods of the Juglandaceae // Tropical woods. 1927. № 12. P. 16–21.
- Manchester S.R.* Fossil wood of the Engelhardiaceae (Juglandaceae) from the Eocene of North America: *Engelhardioxylon* gen. nov. // Bot. Gaz. 1983. V. 144. № 1. P. 157–163.
- Manchester S.R., Wheeler E.A.* Extinct juglandaceous wood from the Eocene of Oregon and its implication for the xylem

- evolution in the Juglandaceae // IAWA Journ. 1993. V. 14. № 1. P. 103–111.
- Manning W.E.* The classification within the Juglandaceae // Ann. Missouri Bot. Gard. 1978. V. 65. № 4. P. 1058–1087.
- Muller-Stoll W.R., Madel E.* Juglandaceen-Holzer aus dem Tertiär des pannonischen Beckens // Senckenberg. lenth. 1960. Bd. 41. № 1/6. S. 255–295.
- Oishi S.* On the genus Engelhardia and its occurrence in the Paleogene of Korea // J. Geol. Soc. Japan. 1936. V. 43. № 508. P. 132–144.
- Page V.M.* Dicotyledonous wood from the Upper Cretaceous of Central California. III. Conclusions // J. Arnold Arbor. 1981. V. 62. № 4. P. 437–455.
- Tanai T.* Neogene floral change in Japan // J. Fac. Sci. Hokk. Univ. Ser. 4. 1961. V. 11. № 2. P. 119–398.
- Tanai T., Uemura K.* Engelhardia fruits from the Tertiary of Japan // J. Fac. Sci. Hokk. Univ. Ser. 4. 1983. V. 20. № 2–3. P. 249–260.
- Tanai T., Uemura K.* Lobed oak leaves from the Tertiary of East Asia with reference to the oak phytogeography of the Northern Hemisphere // Trans. Proc. Paleontol. Soc. Japan. N.S. 1994. № 173. P. 343–365.
- Tang J.* Timber studies of Chinese trees. III. Identification of some important hardwoods of South China by their gross structure. I // Bull. Fan Mem. Inst. Biol. 1932. V. 3. № 17. 338 p.
- Wheeler E.A., Landon J.* Late Eocene (Chadronian) dicotyledonous woods from Nebraska: evolutionary and ecological significance // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. V. 74. № 3/4. P. 267–282.

### Объяснение к таблице I

Фиг. 1–20. Engelhardioxylon mameticum sp. nov., голотип № 15a/1: 1,2 – поперечный срез, рассеянносудистый (1) и полукольцесудистый (2) тип расположения сосудов (×26); 3 – поперечный срез, сердцевина и первое годичное кольцо (×35); 4 – тангентальный срез, сердцевинное повторение (×35); 5 – тангентальный срез, трехрядный луч в девятом годичном кольце (×155); 6 – тангентальный срез, однорядный луч в первом годичном кольце (×206); 7 – тангентальный срез, двурядный луч в третьем годичном кольце (×206); 8 – тангентальный срез, длинное однорядное окончание у двурядного луча, девятое годичное кольцо (×206); 9 – тангентальный срез, двурядный луч в девятом годичном кольце (×103); 10 – радиальный срез, сосудисто-лучевая поровость (×826); 11, 12 – тангентальный срез, форма лучевых клеток у двурядного (11) и однорядного (12) луча, девятнадцатое годичное кольцо (×206); 13 – радиальный срез, межсосудистая поровость (×826); 14 – тангентальный срез, широкая часть луча с пятирядными слоями, одиннадцатое годичное кольцо (×206); 15 – тангентальный срез, тяжевая паренхима (×206); 16 – радиальный срез, членик сосуда с простой перфорацией и длинным клювиком (×206); 17 – радиальный срез, гетерогенный луч (×206); 18 – радиальный срез, лестничная перфорационная пластинка (×826); 19 – тангентальный срез, четырехрядный луч с пятирядными слоями, девятое годичное кольцо (×103); 20 – тангентальный срез, сближенные лучи в одиннадцатом годичном кольце (×206).