

НОВЫЕ ВИДЫ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ ИЗ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАЙСАНСКОЙ ВПАДИНЫ (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

© 2020 г. А. Л. Аверьянова^{1,*}, Син Яову²

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия

² Тропический ботанический сад Сишунбаньна (АН КНР)
Менлунь, префектура Мэнгла, 666303, КНР

*e-mail: AAveryanova@binran.ru

Поступила в редакцию 15.05.2019 г.

После доработки 02.12.2019 г.

Принята к публикации 03.12.2019 г.

Описаны новые виды покрытосеменных *Alnus chaybulakensis* sp. nov., *Quercus borissovii* sp. nov. и *Hemiptelea kryshstofovichii* sp. nov. из позднеэоценовой и раннеолигоценовой флор Зайсанской впадины (Восточный Казахстан), из них для двух последних видов впервые представлены валидизирующие описания. Эти таксоны входили в число теплоумеренных листопадных элементов палеофлоры, занявших на границе эоцена и олигоцена доминирующее положение, а затем, в олигоцене, полностью вытеснивших вечнозеленую растительность впадины.

Ключевые слова: ископаемые покрытосеменные, *Quercus*, *Alnus*, *Hemiptelea*, эоцен, олигоцен, Казахстан, Зайсанская впадина

DOI: 10.31857/S0006813620010044

ВВЕДЕНИЕ

Зайсанская впадина (Восточный Казахстан) представляет собой межгорный прогиб, ограниченный системами Южного Алтая на севере и Саур-Тарбагатая на юге, выполненный континентальными кайнозойскими отложениями (рис. 1). В палеогене и неогене на территории Джунгарской депрессии, частью которой является впадина, располагалось обширное Гобийское озеро; в результате его чередующихся ингрессий и регрессий образовалась толща осадочных отложений общей мощностью более 2000 м (Vorison, 1983), заключающих в себе разнообразный флористический и фаунистический ископаемый материал.

Насыщенность разрезов ископаемым материалом хорошей сохранности позволила определить систематический состав ряда локальных палеогеновых флор и характеристики климата впадины, при котором они существовали (Ijinskaja, 1986; Averyanova, 2014). На границе эоцена и олигоцена Зайсанская впадина входила в экотонную зону, проходившую по границе Тетисовой и Борреальной палеогеновых областей (Akhmetiev, 1993). Этим объясняется одновременное присутствие в пограничных локальных флорах как теплолюбивых вечнозеленых (*Dryophyllum* Debey,

Laugaceae и др.), так и теплоумеренных таксонов (Salicaceae, Betulaceae, Fagaceae).

Ревизия систематических списков для раннего олигоцена (Akhmetiev, 1991; Ijinskaja, 1991) выявила два таксона из местонахождения на г. Киин-Кериш (кустовская свита), не имевшие описаний и не опубликованные валидно. В данной статье мы публикуем описания этих двух видов. Также приводится описание ископаемой ольхи из чайбулакской (местонахождение “Паром-1”) и среднеаксырской подсвиты аксырской свиты (г. Кара-Бирюк).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проведенное исследование базируется на палеоботанических коллекциях из верхнего эоцена–нижнего олигоцена, собранных с 1927 по 1965 г. Б.А. Борисовым, В.К. Василенко, В.С. Ерофеевым, И.А. Ильинской, А.И. Москвитиним и М.Ф. Нейбург, и хранящихся в Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург). Растительные остатки представлены преимущественно отпечатками листьев, в единичных случаях встречаются отпечатки облиственных побегов и репродуктивных органов; расположение отпечатков преимущественно в одной плоскости и хорошая сохранность свидетель-

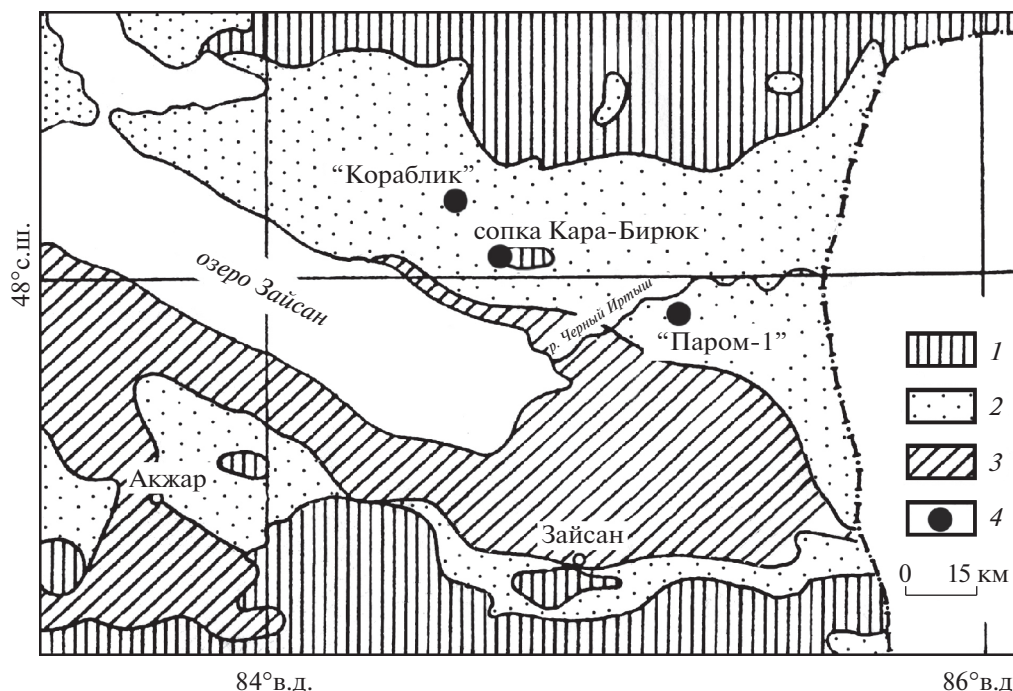


Рис. 1. Расположение местонахождений ископаемых растений в Зайсанской впадине (по: Borisov, 1963, с изменениями). 1 – палеозойские отложения; 2 – палеоцен-миоценовые отложения; 3 – плиоценовые отложения; 4 – местонахождения ископаемых растений.

Fig. 1. Map of fossil floras localities in Zaisan Depression (according to: Borisov, 1963, modified). 1 – Paleozoic; 2 – Paleocene-Miocene; 3 – Pliocene; 4 – plant fossils localities.

ствуют о захоронении вблизи места произрастания, без значительного переноса.

Сравнительно-морфологическое исследование как отпечатков, так и гербарного материала проводилось с привлечением стереоскопических микроскопов моделей МБС-2 и МС-2 при увеличении $\times 5-15$ раз. Диагностические признаки документировались рисунками, сделанными по стандартной методике прорисовки снимка, и фотографиями (фотокамера Canon EOS 60D).

СТРАТИГРАФИЯ И ВОЗРАСТ ФЛОРОНОСНЫХ СЛОЕВ

Представление о стратиграфических границах и датировке палеогеновых свит Зайсанской впадины основаны на данных региональных стратиграфических и палеомагнитных исследований (Borisov, 1963, 1983; Suleimanova, 1999), дополненных выводами о возрасте ископаемых флоры и фауны (Gabunia et al., 1983; Iljinskaja et al., 1983; Gabunia, 1984; Iljinskaja, 1986). Согласно утвержденной стратиграфической схеме данного региона (Yakhimovich et al., 1993), отложения с ископаемыми растениями, в том числе с описанными ниже видами, входят в состав восточно-зайсанской серии по Б.А. Борису (Borisov, 1963), охватывающей верхний эоцен (чайбулакская, кзылсайская и нижняя подсвита аксырской свиты) и весь оли-

гоцен (средняя и верхняя подсвита аксырской свиты, кустовская и буранская свиты) (табл. 1).

Чайбулакская свита (обнажена в местонахождении “Паром-1”) в магнитостратиграфической схеме Зайсанской впадины (Suleimanova, 1999) целиком охватывается ортозоной n-Саржира, коррелированной с хроном C17n (Berggren et al., 1995), лежащим в основании позднего эоцена. Миоспоровый комплекс чайбулакской свиты сопоставляется Л.А. Пановой (Panova, 1965) с комплексами кумского горизонта (средний–поздний эоцен) Прикаспия; чайбулакская палинофлора характеризуется ею как разнообразная в систематическом отношении и, при этом, резко отличная от спорово-пыльцевых комплексов из нижележащих отложений. Среднеэоценовая макрофлора Зайсанской впадины также очень заметно отличается от чайбулакской.

Граница эоцена и олигоцена в Зайсанской впадине, по мнению большинства исследователей (Yakhimovich et al., 1993; Krashennnikov et al., 1998), основанном на магнитостратиграфических исследованиях, а также на данных по ископаемым растениям и позвоночным, находится в интервале от верхов нижне- до низов среднеаксырской подсвит. Она пролегает в нижней трети ортозоны n-Калкан, вблизи ее границы с нижележащей ортозоной г-Онучтениз. Последняя соот-

Таблица 1. Стратиграфическое расчленение верхнеэоценовых-олигоценых отложений Зайсанской впадины и положение местонахождений ископаемых растений (по: Borisov, 1963; Yachimovich et al., 1993)
Table 1. Stratigraphic scheme of the Upper Eocene-Oligocene sediments of Zaissan Depression and fossil floras localities (according to: Borisov, 1963; Yachimovich et al., 1993)

Стратиграфическая единица Stratigraphical unit	Серия/Series	Свита и подсвита, суммарная мощность отложений, м Formation and subformation, overall width, m	Региональная ортозона Regional orthozone	Преобладающие породы Dominant rocks	Местонахождения ископаемых растений и их координаты Localities of fossil plants and their coordinates	Номер коллекции БИН РАН Number of the collection BIN RAS
Олигоцен/Oligocene Верхний эоцен/Upper Eocene	Восточно-зайсанская/East-Zaissan	Буранская Buran (19.6)	г-Шиликты (r-Shilikty)	пески, алевриты sands, aleurites		
		Кустовская Kusto (45.1)	г-Акколкан г-Akkolkan	алеуриты, тонкозернистые пески aleurites, fine-grained sands	г. Киин-Кериш, “Кораблик” Kiin-Kerish Mt., “Korablick” (47°59' N, 84°47' E)	999, 999A
пограничный интервал border layers	Аксыирская/Аксыир (74)	Верхняя подсвита Upper subformation				
		Средняя подсвита Middle subformation	п-Калкан n-Kalkan		сопка Кара-Бирюк Kara-Biruck Mt. (48°12' N, 84°51' E)	987
		Нижняя подсвита Lower subformation	г-Онучтениз г-Onuchteniz	глины, алевриты clays, aleurites		
Верхний эоцен Upper Eocene	Восточно-зайсанская/East-Zaissan	Кызылкаинская Kysylkain (18.6)	п-Аккум n-Akkum			
			г-Аиршоны п-Сарыкум г-Теректы г-Airshony n-Sarykum г-Terekty	пески, алевриты sands, aleurites		
			г-Онучтениз г-Onuchteniz			
		Чайбулакская Chaibulak (15.5)	пг-Саржира пг-Sarzhira	алеуриты, глины, пески aleurites, clays, sands	“Паром-1” “Parom-1” (47°59' N, 84°47' E)	989

ветствует началу хрона C13r мировой шкалы магнитных аномалий, в пределах которого проводится граница верхнего эоцена–нижнего олигоцена (стратотип Массиньяно; Premoli-Silva, Jenkins, 1993). Таким образом, флороносный горизонт сопки Кара-Бирюк (нижняя часть средней подсвиты аксыирской свиты, ортозона п-Калкан) мы относим к пограничным эоцен-олигоценым слоям, вероятнее, к верхнему эоцену. Последнее подтверждается присутствием в ископаемой флоре этого местонахождения представителей *Dryophyllum*, рода, характерного для верхнего эоцена впадины и полностью отсутствующего в более поздних отложениях.

Магнитостратиграфические исследования кустовской свиты (Suleimanova, 1999) показали, что последняя, а также верхнеаксыирская подсвита аксыирской свиты составляют единый ортохрон г-Акколкан, сопоставляемый с хроном C12r мировой шкалы (ранний олигоцен). В.М. Чхиквадзе (Chkhikvadze, 1973) отмечает большое сходство представителей герпетофауны из этой свиты с олигоценными видами соседних с Зайсанской впадиной регионов. Палеофлора кустовской свиты (Akhmetiev, 1991; Пјинская, 1991; собственные наблюдения автора) резко отличается по систематическому составу как от эоценовых, так и от миоценовых зайсанских ископаемых флор. На основа-

нии этих данных для кустовской свиты нами принимается раннеолигоценовый возраст (рюпель).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТДЕЛ MAGNOLIOPHYTA

КЛАСС MAGNOLIOPSIDA

Сем. FAGACEAE

Род *Quercus* L., 1753

Quercus borissoviae Iljinskaja ex Averyanova, sp. nov.

Табл. I, 1–3

Quercus borissoviae Iljinskaja in Ахметьев, 1991, Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины: 41, пом. nud.

Название вида дано в честь Бориса Александровича Борисова, геолога, в течение многих лет работавшего в Зайсанской впадине, автора стратиграфической схемы этой территории.

Holotype: leaf impression, specimen No 322, collection No 999A [BIN]; Eastern Kazakhstan, Zaissan Depression, Kiin-Kerish Mountain, flora of locality “Korablik”, Lower Oligocene, Kusto Formation. – Plate I, 1.

Description. Leaves elliptic-ovate, 5.5–8 cm long and to 2.7–4 cm wide with slightly cordate base. Margin coarsely toothed, teeth obtuse with short acute apex, apical side convex, rarely straight, basal side long, convex, occasionally with small additional teeth; sinuses rounded, rarely angular. Midvein up to 1 mm in leaf base, thinning up to the apex. Secondary veins in 5–6 pairs, straight in the lower part of the leaf, slightly arcuate in the upper part, craspedodromous. Angles of divergence of secondary veins decrease towards the leaf apex. Tertiary veins sinuous or slightly curved, diverge from secondary veins obliquely, or at a right angle, often dichotomous.

Голотип: отпечаток листа, экз. 322, кол. № 999А [БИН]; Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, гора Киин-Кериш, флора останца “Кораблик”, нижний олигоцен, кустовская свита. – Табл. I, 1.

Описание. Листья овальные или овально-яйцевидные, 5.5–8 см дл. и 2.7–4 см шир. (табл. I, 1, 2). Основание слабосердцевидное. Край крупнозубчатый с единичными дополнительными зубцами. Зубцы низкие куполообразные, с прямой или выпуклой апикальной, и заметно более длинной выпуклой базальной стороной, с коротким толстым остроконечием на верхушке. Выемки между зубцами округлые, в единичном случае – угловатые. Главная жилка почти прямая, около 1 мм толщиной в основании, почти прямая, слегка извилистая, к верхушке истончается. Вторичные жилки в числе 5–6 пар, в нижней половине листа прямые, в верхней – слегка дуговидные, редко слегка отогнутые у края листа, нижняя пара жилок развернута почти на 180°, две следующие – на 90°, а в верхушке листа – на 60°. Третичные жилки

лестничные и ветвисто-лестничные, редкие, 3–4 на 1 см, отходят от вторичных косо, реже под прямым углом, извилистые или коленчато изогнутые, нередко дихотомирующие (табл. I, 3).

Сравнение. Вид не обнаруживает сходства ни с одним из известных ископаемых дубов. Из современных видов к *Quercus borissoviae* близок средиземноморский переднеазиатский *Q. aegilops* L. (табл. I, 4), от которого описываемый вид отличается слабой извилистостью главной жилки, очень короткими щетинками зубцов и дуговидно изогнутыми вторичными жилками в верхней половине листа. Подобная дуговидность наблюдается, однако, у подвида *Q. aegilops* ssp. *ithaburensis* (DeCaisne) Eig. Этот засухоустойчивый листопадный дуб может встречаться одиночно в составе сосновых или платановых лесов, но чаще образует дубравы на низких высотах (до 500–1000 м над уровнем моря) (Menitsky, 1984). С упомянутым современным видом И.А. Ильинская (Iljinskaja, 1982) сближает ископаемый *Q. ussuriensis* Kryshch.; однако, последний резко отличается краем с крупными лопастевидными зубцами, тогда как у листьев *Q. borissoviae* зубцы низкие.

Распространение. Зайсанская впадина, Восточный Казахстан, кустовская свита, нижний олигоцен.

Материал. Голотип и кол. 999, экз. 38 с противоотпечатком 38А, кол. 999А, экз. 78, местонахождение “Кораблик”, кустовская свита.

Представители рода *Quercus*, достоверно известные на территории бывшего СССР с начала палеоцена (Fossil..., 1982), в Зайсанской впадине впервые зафиксированы в нижнем олигоцене, где составили, наряду с видами *Castanopsis* (D. Don) Sprach, самую обильно представленную группу растений. Здесь они пришли на смену каштанодубам (род *Dryophyllum* Debey) – характерным для позднего эоцена вечнозеленым Fagaceae, полностью исчезнувшим к началу олигоцена. Последние, возможно, стояли в основании олигоценового разнообразия буковых на территории впадины, хотя нельзя исключить, что они представляли собой тупиковую ветвь эволюции, освободившую экологическую нишу для дубов и каштанов при смене климатических условий.

Сем. Betulaceae

Род *Alnus* Mill., 1754

Alnus chaybulakensis Averyanova, sp. nov.

Табл. II, 1–7

Название вида – от латинской транслитерации чайбулакской свиты, к которой относится типовое местонахождение описываемого вида.

Holotype: leaf impression, specimen 19, collection 989 [BIN]; Eastern Kazakhstan, Zaissan depression,

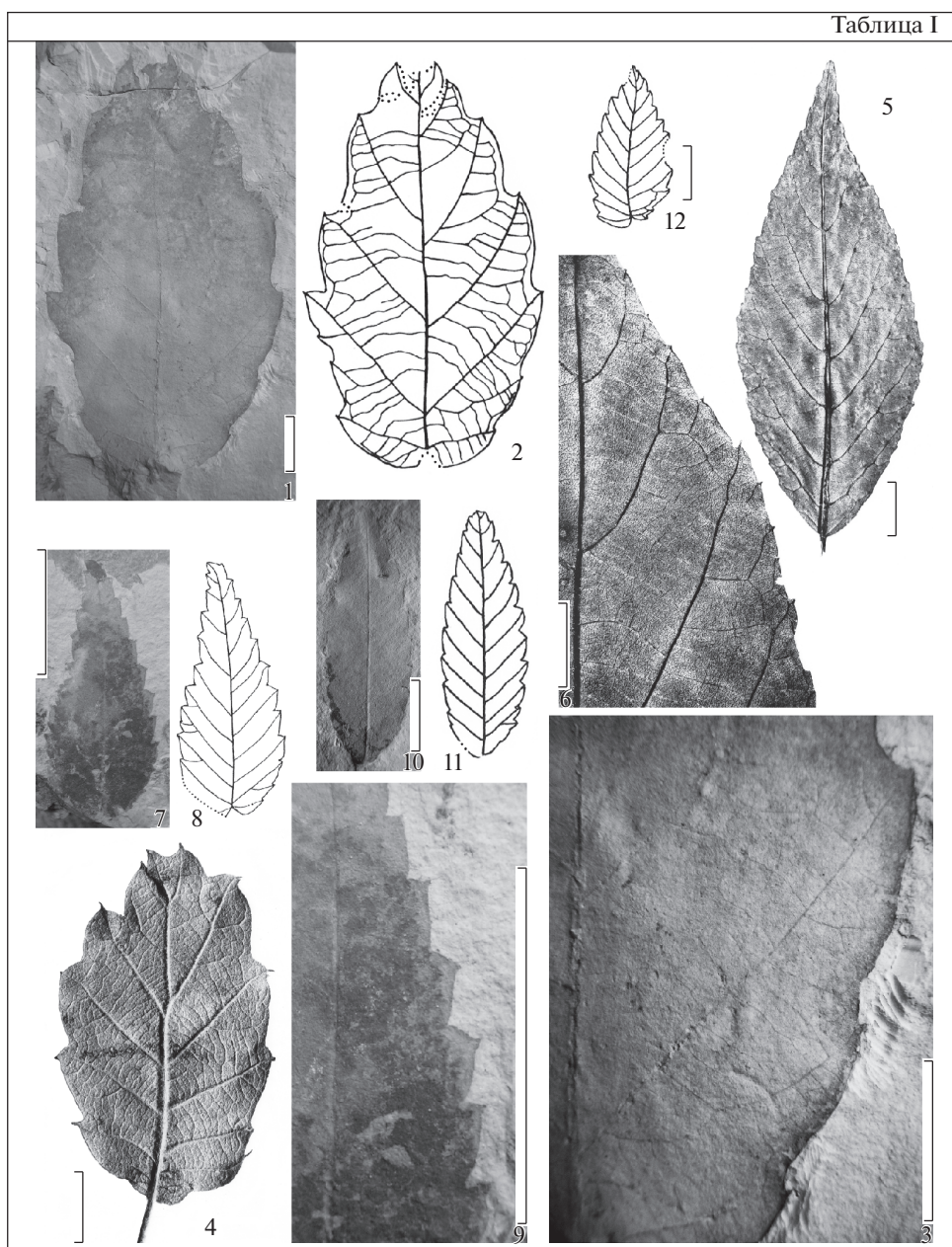


Таблица I. 1–3 – *Quercus borissovii* Iljinskaja ex Averyanova, sp. nov.: 1, 2 – экз. 322, 3 – край листа; кол. 999A [БИН], Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, гора Киин-Кериш, флора останца “Кораблик”, кустовская свита, нижний олигоцен.

4 – *Quercus aegilops* L., современный лист. [БИН] Албания, 4 XII 1955, коллектор: А.Л. Тахтаджян.

5, 6 – *Alnus japonica* Sieb. et Zucc., современный лист. [БИН] Japan, 22 II 1913, № 46382, коллектор: Т. Makino: 5 – общий вид листа, 6 – край листовой пластинки.

7–12 – *Hemiptelea kryshstofovichii* Iljinskaja ex Averyanova, sp. nov.: 7, 8 – экз. 3, 9 – он же, край листовой пластинки; 10, 11 – экз. 50; кол. 999A [БИН]; 12 – экз. 231; кол. 4337 [БИН], Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, гора Киин-Кериш, флора останца “Кораблик”, кустовская свита, нижний олигоцен.

Масштабная линейка – 1 см.

Plate I. 1–3 – *Quercus borissovii* Iljinskaja ex Averyanova, sp. nov.: 1, 2 – specimen 322, 3 – leaf margin; coll. 999A [BIN], Eastern Kazakhstan, Zaissan Depression, Kiin-Kerish Mt., flora of “Korablik” remnant, Lower Oligocene, Kusto Formation.

4 – *Quercus aegilops* L., leaf (modern species). [BIN] Albania, 4 XII 1955, coll. A.L. Takhtajan.

5, 6 – *Alnus japonica* Sieb. et Zucc., leaf (modern species). [BIN] Japan, 22 II 1913, № 46382, coll. T. Makino: 5 – leaf, general view, 6 – detail of leaf margin.

7–12 – *Hemiptelea kryshstofovichii* Iljinskaja ex Averyanova, sp. nov.: 7, 8 – specimen 3, 9 – specimen 3, detail of leaf margin; 10, 11 – specimen 50; coll. 999A [BIN]; 12 – specimen 231; coll. 4337 [BIN], Eastern Kazakhstan, Zaissan Depression, Kiin-Kerish Mt., flora of “Korablik” remnant, Kusto Formation, Lower Oligocene.

Scale bar – 1 cm.

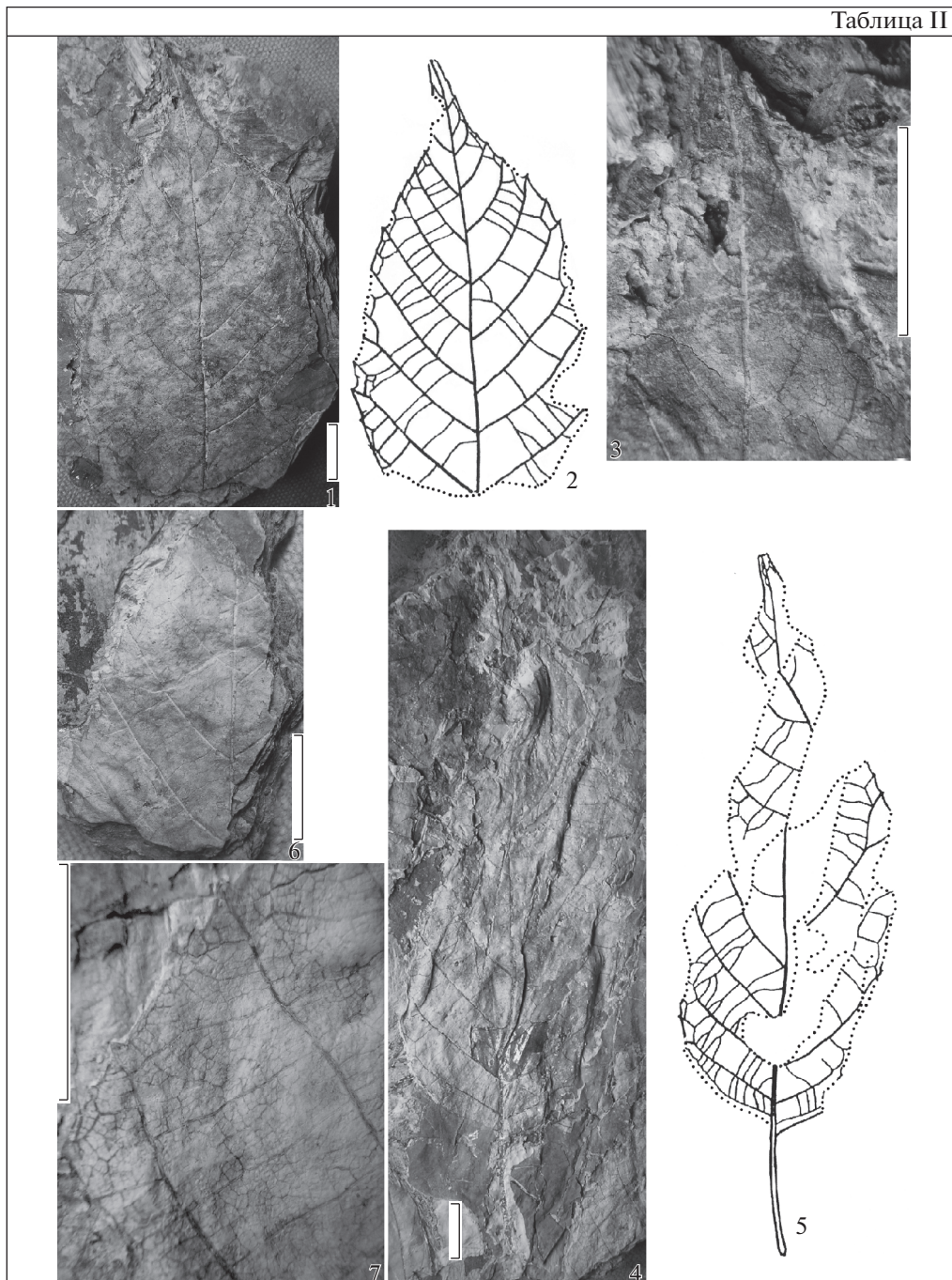


Таблица II. 1–7 – *Alnus chaybulakensis* Averyanova, sp. nov.: 1–3 – голотип экз. 19: 1, 2 – общий вид листа, 3 – верхушка листа; 4, 5 – экз. 18б; 6 – экз. 45; 7 – экз. 18а, деталь края листа; кол. 989 [БИН], Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, местонахождение “Паром-1”; чайбулакская свита, верхний эоцен.

Масштабная линейка – 1 см.

Plate II. 1–7 – *Alnus chaybulakensis* Averyanova, sp. nov.: 1–3 – holotype, specimen 19: 1, 2 – leaf, general view, 3 – leaf apex; 4, 5 – specimen 18b; 6 – specimen 45; 7 – specimen 18a, detail of leaf margin; coll. 989 [BIN], Eastern Kazakhstan, Zaissan Depression, locality “Parom-1”; Chaybulak Formation, Upper Eocene.

Scale bar – 1 cm.

locality “Parom-1”, Upper Eocene, Chaybulak Formation. – Plate II, 1.

Description. Leaves oblong-elliptical, 6–11 cm long and 2.7–5 cm wide. Base rounded-cuneate. Apex

gradually narrowing, attenuate. Leaf margin, except apex, dentate. Teeth usually 2 per 1 cm of the margin, up to 1 mm high, acute, with 1–2 intermediate usually smaller teeth. Midvein straight, gradually thinning to-

ward apex. Secondary veins 10–13 pairs, slightly up-curving, opposite or subopposite, 2–3 times thinner than midvein, ending craspedodromously, with conspicuous straight branching near the leaf margin, connected with tertiary vein from upper secondary vein; from these connection points the branchlets diverge into intermediate teeth. Infrabasal veins thin, connecting with secondary veins by arcuate loops. Tertiary veins 3–5 per 1 cm, distinct, diverging nearly at a right angle from the secondary veins, straight or slightly geniculately bending, sometimes dichotomous. Petiole up to 3 cm long, near 1 mm thick.

Голотип: отпечаток листа, экз. 19, кол. 989 [БИН]; Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, местонахождение “Паром-1”, верхний эоцен, чайбулакская свита. — Табл. II, 1.

Описание. Листья продолговатоэллиптические, 6–11 см длины, 2.7–5 см ширины (табл. II, 1, 2). Верхушка постепенно сужающаяся, оттянутая (табл. II, 3). Основание ширококлиновидное (табл. II, 4, 5). Край листа, за исключением самого кончика, зубчатый; зубцы, в которых кончаются вторичные жилки, в числе около 2 на 1 см края, в верхушке более частые, направленные вверх, до 1 мм высотой, с прямой апикальной стороной и прямой или слегка вогнутой базальной стороной (табл. II, 6). Между этими зубцами имеются 1–2 более мелких, реже равных им по размеру зубчиков. Главная жилка около 0.8 мм толщиной в основании листа, почти прямая, в верхушке истончается в 3–4 раза. Вторичные жилки в числе 10–13 пар, слегка или заметно дуговидные. Нижние из них супротивные или попарно сближенные, в 2–3 раза тоньше главной, отходят от нее через интервал 0.8–1.3 см под углом 40–50° (в верхушке через 0.3–0.7 см и под 25–35°) и оканчиваются в зубцах краспедодромно, давая у края вверх прямое ответвление, обычно параллельное краю. Ответвление это соединяется под тупым углом с третичной жилкой, отходящей от вышележащей вторичной жилки; из вершины угла отходит прямая или слегка дуговидная веточка в промежуточный зубчик. На экз. 18а (кол. 989) одна из вторичных жилок ветвится в 1 см от края (табл. II, 4, 5). В основании листовой пластинки имеется пара тонких жилок, соединяющихся анастомозами с нижними вторичными жилками. Третичные жилки в количестве 3–5 на 1 см, хорошо заметные, прямые или слегка коленчато изогнутые, иногда дихотомирующие, отходят перпендикулярно, реже косо ко вторичным. Жилки четвертого порядка отходят перпендикулярно третичным, местами параллельные, а местами в середине интервала коленчато соединяются или образуют сеть из мелких 4–5-угольных ячеек, а местами —

изломанную жилку, параллельную третичным, проходящую в середине интервала (табл. II, 7). Черешок до 3 см длины.

Сравнение. Новый вид по характеру зубчатости близок к листьям *Alnus neuburgiae* (Baik.) Iljinskaja, описанным из раннеолигоценовой флоры г. Ашутас Зайсанской впадины и известным здесь также из позднего эоцена (г. Киин-Кериш, флора “Василенко”) и раннего олигоцена (флора останца “Кораблик”) (Iljinskaja, 1986), а за пределами Зайсанской впадины обычным, по мнению Б.И. Павлюткина (Pavlytkin, 2002, 2005), в среднем (ханкайская флора) и позднем (усть-суйфунская флора) миоцене Приморья. Отличаются листья *A. chaybulakensis* от последнего вида более узкой и продолговатой формой всего листа и его основания, а также постепенно сужающейся оттянутой верхушкой, в то время как у *A. neuburgiae* верхушка сужается в оттянутый кончик, основание листа широкое, округлое до слабосердцевидного. Среди отпечатков *A. neuburgiae* из флоры “Кораблик” г. Киин-Кериш иногда встречаются узкие листья с клиновидным основанием, сходным с сохранившимся у одного из наших листьев (экз. 18б, кол. 989), а также, как исключение — с оттянутой верхушкой, однако у них вторичные жилки редкие и не сближенные при основании.

От характерной для олигоцена Зайсанской впадины *A. schmalhausenii* Grub. (Kryshtofovich et al., 1956) описываемый вид отличается разноточностью и меньшим количеством промежуточных зубцов, которых у первого вида может быть до семи в одном интервале (Baikovskaja, 1974), обычно более заметными третичными жилками; кроме того, у листьев *A. schmalhausenii* часто присутствуют базископические ответвления от вторичных жилок, не характерные для *A. chaibulakensis*.

Из современных представителей рода к *A. chaybulakensis* наиболее близки виды из секции *Naplostachys* Czer.; С.К. Черепанов (Czerepanov, 1954) выделял последнюю как наиболее примитивную в пределах рода. Наибольшее сходство — по форме листа, оттянутой верхушке, характеру зубчатости и жилкования — наблюдается с *A. japonica* Sieb. et Zucc. (табл. I, 5, 6). У последнего вида, однако, вторичные жилки отходят под меньшим углом и входят в зубцы чаще апикально, а их число не превышает 7–8 пар. *A. japonica* распространена в теплоумеренных лесах Приморья, Кореи, Китая и Японии, предпочитает влажные местообитания на низких высотах.

Два других вида из того же ряда *Japonicae* секции *Naplostachys*, а именно, *A. trabeculosa* Hand.-Mazz. (Iljinskaja, 1991) и *A. maritima* (Marsh.) Muhl., менее схожи с новым видом. Так, *A. maritima* отличается от *A. chaybulakensis* притупленными зубцами, более узким основанием листа, вер-

хушкой, оттянутой в короткий широкий кончик, и малым числом вторичных жилок, не превышающим девяти пар. Отличия описанного вида от *A. trabeculosa* те же, что и от *A. neuburgiae*.

Распространение. Чайбулакская свита и средняя подсвита аксыирской свиты, верхний эоцен, Зайсанская впадина, Восточный Казахстан.

Материал. Голотип и кол. 989, экз. 18а, 18б, 24, 45, 80, чайбулакская свита, местонахождение "Паром-1"; кол. 987, экз. 16, средняя подсвита аксыирской свиты, г. Кара-Бирюк.

Виды семейства Betulaceae (*Alnus* L., *Betula* L. и *Corylus* L.) заняли заметное положение в древней флоре впадины, начиная с раннего олигоцена. Первые же, еще немногочисленные, находки представителей этого семейства датируются серединой позднего эоцена. К ним относится и описанный вид *Alnus*. Все ископаемые ольхи из Зайсанской впадины, отличаясь деталями строения листа, имеют, тем не менее, достаточно близкие морфотипы листовой пластинки, которые характеризуются набором признаков (яйцевидная форма, мелкие, равные или почти равные по размеру зубцы, острая, часто оттянутая верхушка листа), типичных для современных представителей секции *Naiplostachys*. Последняя включает, по мнению С.К. Черепанова (Czerapanov, 1954) наиболее древние примитивные виды рода.

Сем. ULMACEAE

Род *Hemiptelea* Planch., 1872

Hemiptelea kryshstofovichii Iljinskaja ex Averyanova, sp. nov.

Табл. I, 7–12

Hemiptelea kryshstofovichii Iljinskaja, 1986, Проблемы палеоботаники: 92, пом. nud.; Ахметьев, 1991, Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины: 41, пом. nud.

Название вида дано в честь Африкана Николаевича Криштофовича, палеоботаника, геолога, ботаника.

Holotype: leaf impression, specimen 3, collection 999A [BIN]; Eastern Kazakhstan, Zaissan Depression, Kiin-Kerish Mountain, flora of locality "Korablik", Lower Oligocene, Kusto Formation. — Plate I, 7.

Description. Leaves 1.9–3.7 cm long, 0.9–1.3 cm wide, oblong to oblong-ovate. Base rounded, rounded-cuneate or slightly cordate. Apex gradually narrowing with obtuse tip. Teeth with convex sides, somewhat overlap; basal side rarely with small tooth. The tooth at the leaf apex equal to or smaller than adjacent ones. Veins much more conspicuous on the lower leaf surface imprints. Midvein straight, thinning up to the apex. Secondary veins in 10–11 pairs, more or less straight, craspedodromous. Branchings going into si-

nuses are of the same thickness as tertiary veins. Inter-alar veins sometimes are present. Tertiary veins very thin, diverge obliquely to the secondary veins, forming big meshes.

Голотип: отпечаток листа, экз. 3, кол. № 999А [БИН]; нижний олигоцен, кустовская свита; Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, гора Киин-Кериш, флора останца "Кораблик". — Табл. I, 7.

Описание. Листья продолговатые до продолговатояйцевидных, от 1.9 см длины при ширине 0.9 см до 3.7 и 2.6 см длины при ширине 1.3 см (табл. I, 7, 8, 10–12). Основание округлоклиновидное или округлое с небольшой выемкой в месте прикрепления черешка, или слабосердцевидное. Верхушка постепенно сужающаяся с притупленным кончиком. Зубец на верхушке листа обычно меньше соседних боковых, реже равен им. Зубцы с выпуклыми сторонами, единичные — с дополнительными зубчиками на базальной стороне, основания соседних зубцов слегка налегают друг на друга, верхушки зубцов расположены на уровне бухты, или же несколько ниже ее (табл. I, 9). Главная жилка тонкая, нитевидная на верхней и более заметная на нижней поверхности листа. Вторичные жилки слабо заметные на верхней поверхности листовой пластинки и относительно четкие на нижней, в числе 10–11 пар, прямые, оканчивающиеся в зубцах, развернуты в нижней части листа при округлоклиновидном основании на 100–110°, при округлом основании нижняя короткая пара развернута на 180°, а при слабосердцевидном — на 190°; в средней части листа они составляют угол 80–90°, в верхушке — 60–70°. Ответвления в бухту заметны на нижней поверхности листовой пластинки, по толщине не отличаются от третичных жилок. В широких интервалах встречаются единичные вставочные жилки, доходящие до дна бухты. Третичные жилки редкие, проходящие косо ко вторичным.

Сравнение. У рода *Hemiptelea* по остаткам листьев описаны два вида, из них *H. iljinskiae* Kutuzk. (Kutuzkina, 1973) из позднего сармата Краснодарского края не проявляет сходства с *H. kryshstofovichii*, а описание второго, *H. paradavidii* Chen из верхнего эоцена Сычуаня (Chen et al., 1983), проиллюстрировано фотографиями, не позволяющими провести сравнение.

Листья описываемого вида очень сходны с листьями современной *H. davidii* (Hance) Planch. из монотипного рода; это листопадное дерево или кустарник, распространенный в Китае и Южной Корее, где произрастает на низменностях, и в предгорьях на высоте до 2000 м над уровнем моря (Schneider, 1906). Наблюдается также определенное сходство листьев *H. kryshstofovichii* с таковыми у *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch (Losina-Losinskaja, 1951); отличает их от последней бóльшая в

среднем вытянутость пластинки, постепенно сужающаяся верхушка с притупленным кончиком, зубцы, имеющие иногда дополнительный зубчик, верхушечный зубец, равный или меньший по размеру, чем соседние боковые, более многочисленные и частые вторичные жилки, отсутствие или слабая выраженность ответвлений в бухты, более тонкие третичные жилки.

Распространение. Кустовская свита, нижний олигоцен, Восточный Казахстан, Зайсанская впадина.

Материал. Кол. № 999А, экз. 3, 50, кол. № 4337, экз. 231а с противоотпечатком 231Аа, местонахождение “Кораблик”, кустовская свита.

Род *Hemiptelea* в ископаемом виде ранее был известен только из среднего—верхнего миоцена (Fossil..., 1982; Pavlyutkin, 2007). Таким образом, находка из Зайсанской впадины имеет самый древний возраст для территории СНГ. Интересно, что именно в пограничный эоцен-олигоценый период во впадине уже присутствовали, наряду с родом *Hemiptelea*, два очень близких к нему рода подсемейства Ulmoideae — *Zelkova* Spach и *Ulmus* L. (Zavada, Kim, 1996), что свидетельствует об обособлении этих трех таксонов не позднее конца эоцена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные виды входят в число теплоумеренных листопадных представителей палеофлоры Зайсанской впадины, роль которых по сравнению с более древними эпохами заметно возросла на границе эоцена и олигоцена. После закрытия меридионального Тургайского пролива и связанного с этим постепенного похолодания климата из зайсанских флор полтавского, по А.Н. Криштофовичу, экологического типа (Kryshstofovich, 1955) исчезли такие характерные эоценовые таксоны, как *Broussonetia neuburgiae* (Ижinskaja) Ижinskaja et Averyanova, *Dryophyllum* spp., *Euptelea zaisanica* Ижinskaja et Averyanova, *Lindera vassilenkoi* Ижinskaja, *Ungnadia kryshstofovichii* Ижinskaja и др. На смену им в начале олигоцена пришли теплоумеренные *Comptonia acutiloba* Brongn., Salicaceae, Betulaceae (Akhmetiev, 1991; Ижinskaja, 1991), а также особенно характерные для рюпельской флоры Зайсанской впадины многочисленные буковые. Последние подробно изучались И.А. Ильинской (Ижinskaja, 1991). Таким образом, к концу миоцена в Зайсанской впадине установилась мезофильная хвойно-широколиственная тургайская флора, в типичном виде известная из отложений г. Ашутас (Kryshstofovich et al., 1956).

Характерной особенностью флоры Зайсанской впадины, относящейся к промежутку от эоцена до раннего олигоцена, является высокая степень эндемичности, проявляющаяся порой даже

на уровне отдельных местонахождений. Лишь в единичных случаях мы можем наблюдать преемственность таксонов; среди них можно упомянуть, например, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Periploca borissovii* (Ижinskaja) Averyanova, роды *Alnus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Populus*. В то же время основу локальных флор составляют, как правило, виды, не встреченные за пределами конкретного местонахождения. Как отмечали еще В.С. Корнилова (Kornilova, 1966) и С.Г. Жилин (Zhilin, 1974), физико-географическая обстановка Призайсанья, очевидно, отличалась от остальной территории Казахстана. Это способствовало формированию и развитию в палеогене своеобразной растительности, не имеющей аналогов как на территории современного Казахстана, так и за ее пределами (Averyanova, 2012).

Подобная же картина постоянно меняющихся флор с неустойчивым систематическим составом наблюдалась в это время и на западе Казахстана (Akhmetiev, 2011), где связывалась с влиянием эвстатического фактора. Несомненно, это влияние сыграло роль и для Зайсанской впадины. Дальнейшее изучение зайсанских коллекций олигоценного и миоценового возраста сможет дать понимание динамики климата и эволюции растительного мира на данной территории вплоть до окончательного становления тургайского типа растительности в конце миоцена.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность Владимиру Николаевичу Смирнову, оказавшему неоценимую помощь в работе с коллекционным фондом.

Работа выполнена в рамках темы госзадания № АААА-А19-119021190031-8 Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН и поддержана грантом РФФИ № 19-55-53010 ГФЕН_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Averyanova] Аверьянова А.Л. 2012. Позднеэоценовая флора Зайсанской впадины (Восточный Казахстан). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 24 с.
- Averyanova A.L. 2014. The climatic changes in Zaisan depression (Eastern Kazakhstan) on the Eocene-Oligocene border based on CLAMP-analysis. — In: Proceedings of the IPPC 2014. Padova. P. 9.
- [Akhmetiev] Ахметьев М.А. 1991. Сравнение раннеолигоценовой флоры Киин-Кериша с другими палеогеновыми флорами. Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины. Л. С. 37–56.

- [Akhmetiev] Ахметьев М.А. 1993. Фитостратиграфия континентальных отложений палеогена и миоцена Внетропической Азии. М. 142 с.
- [Akhmetiev] Ахметьев М.А. 2011. Проблемы стратиграфии и палеогеографии палеогена средних широт Центральной Евразии. — Геология и геофизика. 52 (10): 1367–1387.
- [Baikovskaja] Байковская Т.Н. 1974. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л. 196 с.
- Berggren W.A., Kent D.V., Swisher C., Aubry M. 1995. A revised cenozoic Geochronology and chronostratigraphy. Special publication. 54: 129–212.
- [Borisov] Борисов Б.А. 1963. Стратиграфия верхнего мела и палеоген-неогена Зайсанской впадины. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер. 94: 11–75.
- [Borisov] Борисов Б.А. 1983. Биостратиграфия континентальных палеогеновых отложений Зайсанской впадины. Стратиграфия фанерозоя СССР. Л. С. 89–97.
- Chen Ming-hong, Kong Zhao-chen, Chen Ye. 1983. On the discovery of the old Tertiary flora in western Sichuan Plateau and its significance. — Acta Bot. Sin. 25 (5): 482–491.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1954. Монография рода ольха — *Alnus* Mill. s.l. Дис. ... канд. биол. наук. Л. 544 с.
- [Chkhikvadze] Чхиквадзе В.М. 1973. Третичные черепашки Зайсанской котловины. Тбилиси. 100 с.
- [Fossil...] Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Ulmaceae–Betulaceae. 1982. Л. 216 с.
- [Gabunia] Габуния Л.К. 1984. Краткий обзор фауны палеогеновых млекопитающих Зайсанской впадины. — В кн.: Флора и фауна Зайсанской впадины. Тбилиси. С. 115–123.
- [Gabunia et al.] Габуния Л.К., Гуреев А.А., Ефимов М.Б., Сычевская Е.К., Толстикова Н.В., Чхиквадзе В.М., Шевырева Н.С., Борисов Б.А. 1983. Фауна палеогена Зайсанской впадины. — В кн.: Стратиграфия фанерозоя СССР. Л. 98–115.
- [Ijinskaja] Ильинская И.А. 1982. *Quercus ussuriensis* Krysh. — В кн.: Ископаемые цветковые. Т. 2. Л. С. 94.
- [Ijinskaja] Ильинская И.А. 1986. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен. — В кн.: Проблемы палеоботаники. Л. С. 84–112.
- [Ijinskaja] Ильинская И.А. 1991. Связи раннеолигоценовой флоры горы Киин-Кериш с современной флорой. — В кн.: Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины. Л. С. 15–36.
- [Ijinskaja et al.] Ильинская И.А., Кянсеп-Ромашкина Н.П., Панова Л.А., Борисов Б.А. 1983. Палеогеновая флора Зайсанской впадины. — В кн.: Стратиграфия фанерозоя СССР. Л. С. 116–127.
- [Kornilova] Корнилова В.С. 1966. Очерк истории флоры и растительности Казахстана. — В кн.: Растительный покров Казахстана. Т. 1. Алма-Ата. С. 37–190.
- [Krashenninikov et al.] Крашенинников В.А., Ахметьев М.А., Борисов Б.А., Запорожец Н.И., Серова М.Я., Яхимович В.Л. 1998. Опорные разрезы гра-
ницы эоцена и олигоцена на территории бывшего СССР. Разрез Киин-Кериш (впадина озера Зайсан, Юго-Восточный Казахстан). Геологические и биотические события позднего эоцена — раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Часть II. Геологические и биотические события. М. С. 169–172.
- [Kryshstovovich] Криштофович А.Н. 1955. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. — Вопросы геологии Азии. Т. 2. М. С. 824–844.
- [Kryshstovovich et al.] Криштофович А.Н., Палибин И.В., Шапаренко К.К., Ярмоленко А.В., Байковская Т.Н., Грубов В.И., Ильинская И.А. 1956. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. БИН АН СССР. 8 (1): 1–180.
- [Kutuzkina] Кутузкина Е.Ф. 1973. Род *Hemiptelea* (Ulmaceae) в позднесарматской флоре Северного Кавказа. — Бот. журн. 58 (6): 876.
- [Losina-Losinskaja] Лозина-Лозинская А.С. 1951. Семейство Ulmaceae Mirb. — Ильмовые. Деревья и кустарники СССР. Т. II. М.; Л. С. 493–523.
- [Menitsky] Меницкий Ю.Л. 1984. Дубы Азии. Л. 316 с.
- [Panova] Панова Л.А. 1965. Новые данные о палеогеновых и неогеновых спорово-пыльцевых комплексах Зайсанской впадины. — Тр. ВСЕГЕИ. 115: 41–58.
- [Pavlyutkin] Павлюткин Б.И. 2002. Позднемиоценовая флора юга Приморья. Владивосток. 192 с.
- [Pavlyutkin] Павлюткин Б.И. 2005. Среднемиоценовая ханкайская флора Приморья. Владивосток. 216 с.
- [Pavlyutkin] Павлюткин Б.И. 2007. Эоценовая усть-давыдовская флора юга Приморья. Владивосток. 148 с.
- Premoli-Silva I., Jenkins D.G. 1993. Decision on the Eocene-Oligocene boundary stratotype. — Episodes. 16 (3): 379–382.
- Schneider C.K. 1906. Illustriertes Handbuch de Laubholzkunde. Band I. Jena. 810 p.
- [Suleimanova] Сулейманова Ф.И. 1999. Шкала геомагнитных инверсий и основные черты развития геомагнитного поля в кайнозой (по опорным разрезам Зайсанской впадины и Восточно-Европейской платформ). Дис. ... докт. геол.-минер. наук. Уфа. 361 с.
- [Yakhimovich et al.] Яхимович В.Л., Борисов Б.А., Сулейманова Ф.И., Данукалов Н.Ф. 1993. Магнито-стратиграфическая шкала кайнозоя Зайсанской котловины и ее биостратиграфическое обоснование. Уфа. 67 с.
- Zavada M.S., Kim M. 1995. Phylogenetic analysis of Ulmaceae. — Pl. Syst. Evol. 200: 13–20.
- [Zhilin] Жилин С.Г. 1974. Третичные флоры Устюрта. Л. 124 с.

New Paleogene Angiosperm Species of Zaissan Depression (Eastern Kazakhstan)

A. L. Averyanova^{a,#} and Xing Yaowu^b

^a Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^b Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences

Mengla 666303, China

[#]e-mail: AAveryanova@binran.ru

New Paleogene dicotyledonous species from Late Eocene and Early Oligocene floras of Zaissan Depression (Eastern Kazakhstan) are described: *Quercus borissoyii* sp. nov., *Alnus chaybulakensis* sp. nov. and *Hemiptelea kryshstofovichii* sp. nov. These taxa belong to the warm-temperate deciduous elements of the paleoflora, which became dominant at the Eocene-Oligocene boundary, and later, in Oligocene, completely displaced the evergreen vegetation of Zaissan Depression.

Keywords: *Quercus*, *Alnus*, *Hemiptelea*, Eocene, Oligocene, Kazakhstan, Zaissan Depression, paleobotany

ACKNOWLEDGMENTS

The author is deeply grateful to Vladimir Nikolaevich Smirnov for his invaluable assistance during work with collections.

The work was carried out within the framework of the institutional research project no. AAAA-A19-119021190031-8 of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences and supported by the Russian Foundation for Basic Research, project № 19-55-53010 ГФЕН_a.

REFERENCES

- Averyanova A.L. 2012. Upper Eocene flora of Zaissan depression (Eastern Kazakhstan). Abstr. Cand. Diss. St. Petersburg. 24 p. (In Russ.).
- Averyanova A.L. 2014. The climatic changes in Zaissan depression (Eastern Kazakhstan) on the Eocene-Oligocene border based on CLAMP-analysis. — In: Proceedings of the IPPC 2014. Padova. P. 9.
- Akhmetiev M.A. 1991. [The comparison of Lower Oligocene flora of Kiin-Kerish Mountain with other Paleogene floras]. The forming of Eocene-Miocene flora of Kazakhstan and Russian plain. Leningrad. P. 37–56 (In Russ.).
- Akhmetiev M.A. 1993. Phytostratigraphy of the continental Paleogene and Miocene sediments of Extra-tropical Asia. Moscow. 142 p. (In Russ.).
- Akhmetiev M.A. 2011. Problems of stratigraphy and paleogeography of the Paleogene of the middle latitudes of Central Eurasia. — *Geology and Geophysics*. 52 (10): 1367–1387 (In Russ.).
- Baikovskaja T.N. 1974. Upper Miocene flora of Southern Primorye. Leningrad. 196 p. (In Russ.).
- Berggren W.A., Kent D.V., Swisher C., Aubry M. 1995. A revised cenozoic Geochronology and chronostratigraphy. — Special publication. 54: 129–212.
- Borisov B.A. 1963. Stratigraphy of Upper Cretaceous and Paleogene-Neogene of Zaissan depression. Proceedings of VSEGEI, nov. ser. 94: 11–75 (In Russ.).
- Borisov B.A. 1983. [Biostratigraphy of the continental Paleogene deposits of Zaissan depression]. — In: The Phanerozoic stratigraphy of the USSR. Leningrad. P. 89–97 (In Russ.).
- Chen Ming-hong, Kong Zhao-chen, Chen Ye. 1983. On the discovery of the old Tertiary flora in western Sichuan Plateau and its significance. — *Acta Bot. Sin.* 25 (5): 482–491 (In Eng.).
- Czerepanov S.K. 1954. Monography of the genus *Alnus* Mill. s.l. Abstr. Cand. Diss. Leningrad. 544 p. (In Russ.).
- Chkhikvadze V.M. 1973. The tertiary turtles of Zaissan depression. Tbilisi. 100 p. (In Russ.).
- Fossil flowering plants of the USSR. Vol. 2. Ulmaceae-Betulaceae. 1982. Leningrad. 216 p. (In Russ.).
- Gabunia L.K. 1984. The summary survey into the Paleogene mammalian faunas of Zaissan depression. — In: The flora and fauna of Zaissan depression. Tbilisi. P. 115–123 (In Russ.).
- Gabunia L.K., Gureev A.A., Efimov M.B., Sychevskaja E.K., Tolstikova N.V., Chkhikvadze V.M., Shevyreva N.S., Borisov B.A. 1983. The Paleogene fauna of Zaissan depression. — In: The Phanerozoic stratigraphy of the USSR. Leningrad. P. 98–115 (In Russ.).
- Iljinskaja I.A. 1982. [*Quercus ussuriensis* Kryshst.] Fossil Dicotyledons, vol. 2. Leningrad. P. 94. (In Russ.).
- Iljinskaja I.A. 1986. The changes of the flora of Zaissan depression from the Cretaceous up to Miocene. [Problems of Paleobotany]. Leningrad. P. 84–112 (In Russ.).
- Iljinskaja I.A. 1991. The relations of Lower Oligocene flora of Kiin-Kerish Mountain with modern flora. — In: The forming of Eocene-Miocene flora of Kazakhstan and Russian plain. Leningrad. P. 15–36 (In Russ.).
- Iljinskaja I.A., Kyansep-Romashkina N.P., Panova L.A., Borisov B.A. 1983. Paleogene flora of Zaissan depression. — The Phanerozoic stratigraphy of the USSR. Leningrad. P. 116–127 (In Russ.).
- Kornilova V.S. 1966. Essay on the history of flora and vegetation of Kazakhstan. — *Vegetation of Kazakhstan*. V. 1. Alma-Ata. P. 37–190 (In Russ.).

- Krashennikov V.A., Akhmetiev M.A., Borisov B.A., Zaporozhets N.I., Serova M.Y., Yakhimovich V.L. 1998. Reference sections of the Eocene-Oligocene boundary strata on the territory of the former Soviet Union. The Kiin-Kerish section (the Zaissan lake depression, South-Eastern Kazakhstan). – In: Late Eocene-Early Oligocene geological and biotical events on the territory of the former Soviet Union. Part II. The geological and biotical events. Moscow, P. 169–172 (In Russ.).
- Kryshstofovich A.N. 1955. The development of botanical and geographical areas of the Northern Hemisphere. – Problems of geology of Asia. V. 2. Moscow. P. 824–844 (In Russ.).
- Kryshstofovich A.N., Palibin I.V., Shaparenko K.K., Yarmolenko A.V., Baikovskaja T.N., Grubov V.I., Iljinskaja I.A. 1956. The Oligocene flora of the Ashutas Mountain in Kazakhstan. – Trudy Botanicheskogo Instituta Rossiyskoy Akademii Nauk SSSR. 8 (1): 1–180 (In Russ.).
- Kutuzkina E.F. 1973. *Hemiptelea* genus (Ulmaceae) in Upper Sarmatian flora of Northern Caucasus. – Botanicheskii zhurnal. 58(6): 876 (In Russ.).
- Losina-Losinskaja A.S. 1951. The family Ulmaceae Mirb. – Trees and shrubs of USSR. Vol. 2. Moscow, Leningrad. P. 493–523 (In Russ.).
- Menitsky Yu.L. 1984. The oaks of Asia. Leningrad. 316 p. (In Russ.).
- Panova L.A. 1965. The new data on the Paleogene and Neogene spore-pollen assemblages of Zaissan depression. – Trudy VSEGEI. 115: 41–58 (In Russ.).
- Pavlyutkin B.I. 2002. Late Miocene flora of the South Primorye. Vladivostok. 192 p. (In Russ.).
- Pavlyutkin B.I. 2005. The Mid-Miocene Khanka flora of the Primorye. Vladivostok. 216 p. (In Russ.).
- Pavlyutkin B.I. 2007. The Eocene Ust'-Davydovka flora of the South Primorye. Vladivostok. 148 p. (In Russ.).
- Premoli-Silva I., Jenkins D.G. 1993. Decision on the Eocene-Oligocene boundary stratotype. – Episodes. 16 (3): 379–382.
- Schneider C.K. 1906. Illustriertes Handbuch de Laubholzkunde. Band I. Jena: 810 p.
- Suleimanova F.I. 1999. The scale of geomagnetic inversions and the main features of the development of geomagnetic field in Cenozoic (based on the key sections of Zaissan Depression and East-European platform). Doct. Sci. Ufa. 361 p. (In Russ.).
- Yakhimovich V.L., Borisov B.A., Suleimanova F.I., Danukalov N.F. 1993. Magnitostatigraphic scale of Cainozoic of Zaissan depression and its biostratigraphic scale validation. Ufa. 67 p. (In Russ.).
- Zavada M.S., Kim M. 1995. Phylogenetic analysis of Ulmaceae. – Pl. Syst. Evol. 200: 13–20.
- Zhilin S.G. 1974. Tertiary floras of Ustiurt. Leningrad. 124 p. (In Russ.).