

Палеоэкологические и палеоклиматические аспекты представителей семейства *Betulaceae* S.F. Gray в кайнозойских флорах Казахстана

Шаһизада Акмагамбет^{1*}, Айжан Жамангара¹, Саида Нигматова², Руслан Муратов¹

¹Международный университет Астана, Астана, Казахстан; ashakhizada@gmail.com, kashagankizi@mail.ru, qazruslan@gmail.com

²Институт геологических наук имени К. И. Сатпаева; Алматы, Казахстан; nigmatova@mail.ru

*Корреспонденция: ashakhizada@gmail.com

Аннотация. Изучение представителей семейства *Betulaceae* в кайнозойских флорах Казахстана важно для реконструкции эволюции умеренных лесов и палеоклимата Центральной Азии. На основе 121 образца из 11 местонахождений выполнен морфолого-архитектурный анализ листьев родов *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus* и *Ostrya*, позволивший выделить гигрофильные (ольха, лещина) и мезофильные (береза, граб, хмелеграб) экоморфы. Диагностическими признаками стали характер жилкования, форма пластинки и край листа, что обеспечило точную таксономическую привязку. Количественные реконструкции методами Coexistence Approach и Joint Probability Density Function для раннего миоцена выявили умеренно-тёплый климат со среднегодовой температурой $12.3 \pm 1.5^\circ\text{C}$ и осадками около 830 ± 140 мм/год. Комплексный подход позволил проследить не только климатические тренды, но и связанную с ними динамику развития растительных сообществ. Сравнение данных по флорам Ержиланская, Джунгарского Актау и Кушука показало пространственный градиент усиления континентальности к северу. Установлен тренд на усиление сезонности и аридизации в миоцене, особенно в северных районах, что выразилось в смене гигрофильных сообществ более ксерофитными. Полученные данные согласуются с глобальными процессами орогенеза, в частности, с поднятием Тибетского нагорья, повлиявшим на циркуляцию атмосферы. Морфологическая стабильность и высокая экологическая пластичность березовых подтверждают их ценность как надёжных биоиндикаторов. Таким образом, исследование устанавливает четкую взаимосвязь между изменчивостью морфологических признаков у древних *Betulaceae* и эволюцией палеосреды, что вносит вклад в общую картину кайнозойской эволюции Центральной Азии.

Цитирование: Акмагамбет, Ш., Жамангара, А., Нигматова, С., Муратов Р. (2025). Палеоэкологические и палеоклиматические аспекты представителей семейства *Betulaceae* S.F. Gray в кайнозойских флорах Казахстана. *Journal of Ecology and Sustainability*, 153(1), 7-19. https://doi.org/10.32523/0kxqs53_1

Академический редактор:
Зандыбай А.

Поступила: 04.12.2025
Исправлена: 15.12.2025
Принята: 18.12.2025
Опубликована: 30.12.2025



Copyright: © 2025 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY NC) license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>).

Ключевые слова: *Betulaceae*; палеофлора; Казахстан; миоцен; олигоцен; морфология листьев; Coexistence Approach.

1. Введение

Изучение ископаемых флор Казахстана имеет ключевое значение для реконструкции экологической и климатической

истории Центральной Азии, поскольку именно растительные остатки позволяют проследить пространственно-временные изменения растительного покрова и оценить реакцию флористических комплексов на климатические колебания (Takhtajan, 1966; Akhmetiev & Beniamovski, 2009; Utescher et al., 2014). Особую роль в этих исследованиях играют древесные покрытосеменные растения, чувствительно реагирующие на изменения температуры, влажности и сезонности климата. Среди них семейство *Betulaceae* S.F. Gray выделяется как один из стабильных и широко распространённых компонентов мезофильных и умеренно-влажных флор северного полушария на протяжении кайнозоя (Crane, 1981; Mai, 1995; Manchester, 1999).

На территории Казахстана представители родов *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus* и *Ostrya* в полной мере представлены преимущественно в ископаемых флорах, где они формируют значимую часть древовидных и кустарниковых сообществ. В современной флоре страны семейство *Betulaceae* представлено значительно беднее: широко распространены виды рода *Betula*, тогда как роды *Alnus* и *Corylus* представлены лишь единичными видами, а *Carpinus* и *Ostrya* в естественном состоянии отсутствуют (Kornilova, 1963; Rayushkina, 1993; Nigmatova, 1998; Koblanova et al., 2024; Mukhtubayeva et al., 2024). Однако, несмотря на существенный объём накопленных материалов, систематические, экологические и палеоклиматические характеристики этих таксонов остаются изученными неполно. Большинство предыдущих работ было ориентировано преимущественно на определение видов и их стратиграфическое положение (Kornilova, 1963; Rayushkina, 1974), тогда как функциональные морфологические признаки, отражающие адаптацию к климатическим условиям, рассматривались фрагментарно.

Между тем современные исследования показывают, что архитектура листа - тип жилкования, зубчатость края, угол отхождения и плотность вторичных жилок - является важным индикатором как таксономической принадлежности, так и экологических предпочтений растений (Hickey, 1973; Ellis et al., 2009; Perre et al., 2017). Эти признаки позволяют сопоставлять ископаемые флоры с современными аналогами и проводить количественные реконструкции климата по палеофлористическим данным (Mosbrugger & Utescher, 1997; Utescher et al., 2014).

Казахстан обладает уникальными палеоген-неогеновыми палеоботаническими местонахождениями - Ашутас, Ержилансай, Кушук, Кумбулак, Алтын-Шокысу и др., охватывающими временной диапазон от позднего эоцена до позднего миоцена (Kornilova, 1963; Rayushkina, 1993; Akhmetiev, 1993; Averyanova, 2018). Эти флоры фиксируют переход от гумидных субтропических растительных сообществ к умеренно-континентальным формациям, отражая региональные процессы аридизации (Akhmetiev & Beniamovski, 2009; Popova et al., 2019).

Актуальность исследования определяется отсутствием комплексных работ, посвящённых представителям семейства *Betulaceae* в кайнозойских флорах Казахстана, необходимостью уточнения их морфолого-экологических и адаптивных характеристик в условиях климатической динамики кайнозоя, а также высокой востребованностью надёжных количественных палеоклиматических реконструкций для региона.

Цель исследования - выявить экологические особенности и адаптивные признаки представителей *Betulaceae* в кайнозойских флорах Казахстана и установить их значение как индикаторов древних климатических условий.

Новизна исследования заключается в комплексном подходе к изучению представителей *Betulaceae*, который ранее не применялся в отношении кайнозойских флор Казахстана. Впервые проведена систематизация и анализ материалов из 11 местонахождений олигоцена-миоцена, включающих 121 морфологически хорошо сохранившийся образец, что обеспечивает репрезентативную базу для выявления закономерностей внутри- и межвидовой изменчивости.

Впервые выполнен детальный морфолого-архитектурный анализ листьев *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus* и *Ostrya* на основе стандартизированной методики Manual of Leaf Architecture (Ellis et al., 2009), что позволило уточнить диагностические признаки таксонов и определить спектр их экологических предпочтений.

Дополнительную новизну составляет применение двух современных методов количественной палеоклиматической реконструкции - Coexistence Approach (CA) и Joint Probability Density Functions (JPDF) - впервые использованных для *Betulaceae* Казахстана. Это позволило получить согласованные и статистически надёжные параметры климата олигоцен–миоцена и уточнить региональные модели аридизации и сезонности.

Исследование расширяет представления о морфологическом разнообразии *Betulaceae*, уточняет их экологическую нишу в древних флорах Казахстана и создаёт новую основу для реконструкции палеоклиматических условий Центральной Азии.

2. Материалы и методы

Материалы для исследования получены из опубликованных и фондовых источников по кайнозойским флорам Казахстана и включают коллекции из ключевых местонахождений: Джунгарский Актау, Ержилансай, Кушук, Киин-Кериш, Ашугас, Зайсанская впадина, Алтын-Шокысу, Кумбулак, Тще-Бас, Калмакпай и Науш (Kornilova, 1963; Rayushkina, 1993; Nigmatova, 1998; Averyanova et al., 2024; Akmagambet et al., 2024, Akmagambet et al., 2025). Всего проанализировано 121 коллекционный образец, относящийся к представителям семейства *Betulaceae* (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*) из 11 местонахождений, что обеспечивает репрезентативность выборки для анализа морфологического разнообразия и экологических предпочтений таксонов.

Определение систематической принадлежности образцов выполнено на основе морфологических признаков листовых пластинок с использованием современных определителей, сравнительных коллекций и диагностических критериев жилкования, формы основания, вершины и края листа, а также индекса формы (L/W) и характера зубчатости (Crane, 1981; Liu, 1996; Kvaček & Walther, 1989; Ellis et al., 2009; Hickey, 1973). Для анализа архитектуры листьев применялась стандартизированная методика Manual of Leaf Architecture (Ellis et al., 2009).

Для каждого образца регистрировались основные морфолого-архитектурные признаки:

- тип жилкования (пinnатое, крюковидное, броздчатое);
- угол отхождения вторичных жилок;
- число вторичных жилок на 1 см края листа;
- форма, выраженность и плотность зубцов.

Морфометрические измерения выполнялись по цифровым фотографиям с использованием программы ImageJ 1.54g, позволяющей получать высокоточную количественную оценку параметров листовых пластинок. Дополнительно для каждого экземпляра рассчитывались длина и ширина пластинки, индекс вытянутости (L/W), относительная длина черешка и частота зубцов.

Статистическая обработка данных включала расчёт средних значений, стандартных отклонений (SD), стандартных ошибок (SE) и межгруппового сравнения. Для выявления статистически значимых различий между родами применялись критерий Стьюдента (t-test) и дисперсионный анализ (ANOVA) на уровне значимости $p < 0,05$. Эти процедуры обеспечивают объективность оценки морфологической изменчивости и повышают надёжность выводов.

Для реконструкции палеоклиматических условий использованы методы Coexistence Approach (CA) (Mosbrugger & Utescher, 1997; Utescher et al., 2014) и Joint Probability Density Functions (JPDF) (Kühl et al., 2002; Willard et al., 2019). Оба подхода основаны на анализе ареалов ближайших современных аналогов (nearest living relatives) ископаемых таксонов. Выбор этих двух взаимодополняющих методов обусловлен целью повышения надёжности

реконструкций. Метод СА является стандартным для палеофлористических исследований Евразии и позволяет определить чёткие интервалы (амплитуды) климатических параметров, в пределах которых могли сосуществовать все таксоны флоры (Utescher et al., 2014). Метод JPFD, будучи вероятностным, уточняет наиболее вероятные средние значения внутри этих интервалов и предоставляет статистические доверительные диапазоны, что особенно важно при работе с флорами, имеющими смешанный экологический сигнал (Kühl et al., 2002). Совместное применение СА и JPFD позволяет нивелировать ограничения каждого из методов в отдельности и получить более сбалансированную и статистически обоснованную количественную оценку палеоклимата. С помощью этих методов оценивались климатические параметры - среднегодовая температура (MAT), температура самого холодного месяца (CMT), самого тёплого месяца (WMT) и годовое количество осадков (MAP). Расчёты выполнены с использованием актуальной версии базы данных Palaeoflora Database (Utescher, Bruch & Mosbrugger, 2024). Применение СА позволило выделить интервалы климатических условий, а JPFD обеспечил уточнённые средние значения и доверительные диапазоны, что повысило точность интерпретации климатических тенденций.

Сочетание этих методов позволило получить согласованные результаты для ключевых местонахождений Казахстана (Ержилансай, Джунгарский Актау, Кушук) и подтвердило общие тренды аридизации и усиления сезонности в олигоцене–миоцене, согласующиеся с современными региональными моделями палеоклимата Центральной и Восточной Азии (Zhao et al., 2022). При подготовке текста рукописи использовались инструменты автоматизированной языковой корректуры (ChatGPT и др.) исключительно для редактирования формулировок, устранения стилистической избыточности и повышения читабельности. Все научные данные - морфолого-архитектурные измерения, таксономические определения, статистическая обработка, применение методов СА/JPFD и их интерпретация - выполнены авторами самостоятельно, которые полностью несут ответственность за содержание исследования.

3. Результаты

Изученные отпечатки листьев из кайнозойских флор Казахстана относятся к родам *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus* и *Ostrya*, представленных в 11 местонахождениях, включая Джунгарский Актау, Ержилансай, Кушук, Киин-Кериш, Ашутас и Зайсанскую впадину.

Все экземпляры демонстрируют хорошо сохранившиеся признаки архитектуры листа: пиннатое жилкование, наличие вторичных жилок, отходящих под углом 40–55°, и мелкопильчатый край пластинки (рисунок 1–4).

Листья рода *Betula* (рисунок 1Б) характеризуются яйцевидной формой с клиновидным основанием и двоякопильчатым краем. Вторичные жилки отходят от средней жилки под острым углом и делятся на 2–3 ветви вблизи края, что типично для мезофильных видов (Crane, 1981; Liu, 1996).

Alnus (рисунок 1А) отличается округлой формой пластинки с притуплённой вершиной и неравнолопастным контуром зубцов (Rayushkina, 1993; Kornilova, 1963).

Средняя длина листа - (51.8 ± 7.3) мм, ширина - (33.2 ± 5.6) мм, соотношение L/W = 1.56 ± 0.14 (n = 121), что соответствует мезофильному типу растительности (Ellis et al., 2009; Peppe et al., 2017).

Corylus (рис. 1В) и *Carpinus* (рисунок 1Г) встречаются реже, главным образом во флоре Кушука, и демонстрируют признаки адаптации к более тёплым и влажным условиям — тонкие пластинки, широкие зубцы и выраженную трипартитную жилковую систему. *Ostrya* характеризуется плотным жилкованием и слабо выраженной зубчатостью, что отражает адаптацию к умеренно сухим условиям.

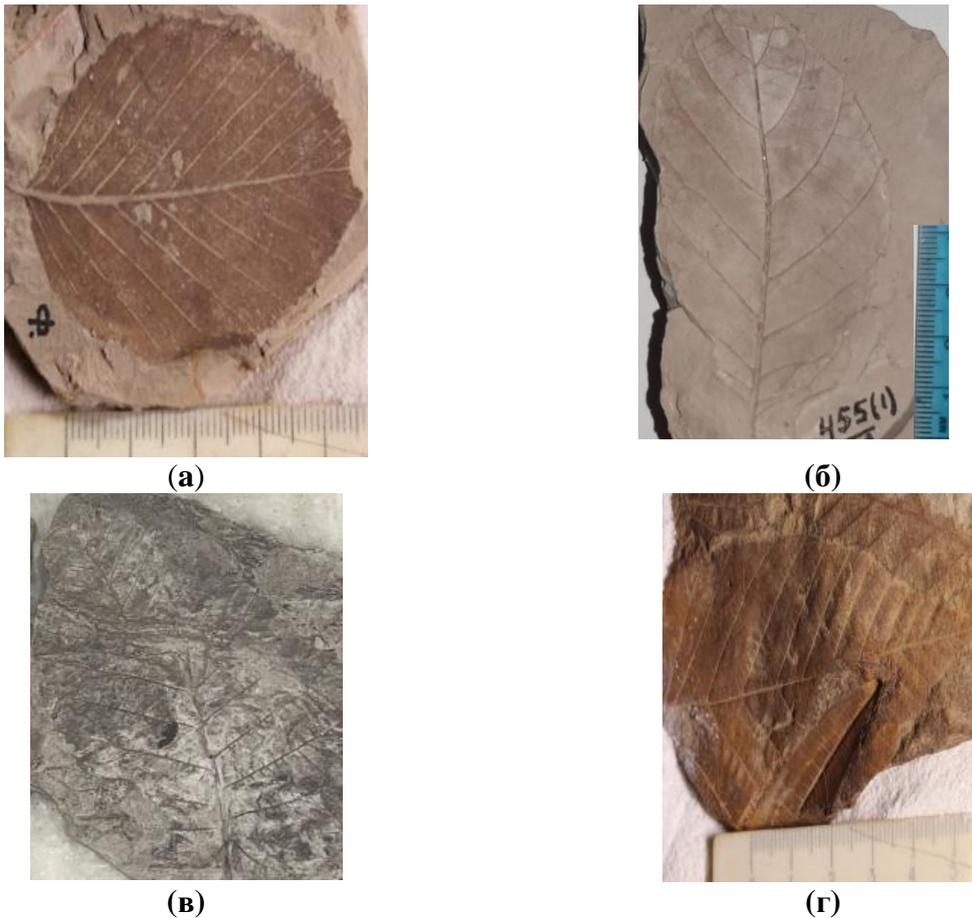


Рисунок 1. Листовые отпечатки представителей семейства *Betulaceae* из олигоцен–миоценовых отложений Казахстана, демонстрирующие диагностические морфолого-архитектурные признаки листьев. Фото Ш. Акмагамбет

а) *Betula prisca* Ett. Образец № 2113/951 из местонахождения Ашутас (олигоцен).

б) *Alnus paleojaponica* Weyland. Образец № 455/26а из флоры Ержилансая (ранний миоцен).

в) *Corylus jarmolenkoi* Grub. Образец № 15/42 из местонахождения.

г) *Carpinus oxiana* Zhil. Образец № 1031/6 из Тще-Бас (олигоцен)

Анализ формы и жилкования выявил наличие как мезофильных, так и умеренно гигрофильных форм. Таксоны *Alnus* и *Corylus* связаны с пойменными местообитаниями и заболоченными участками, что указывает на существование постоянного увлажнения и мягкого климата (Rayushkina, 1993; Kornilova, 1963). В то же время *Betula* и *Carpinus* отражают более широкий экологический диапазон - от прибрежно-долинных до склоновых ландшафтов, устойчивых к сезонной засухе.

Сравнение морфологических признаков с современными аналогами показывает, что листовая архитектура древних берёз была менее специализированной, с более плотным жилкованием и частыми анастомозами, что указывает на высокую транспирационную активность и влажный микроклимат (Ellis et al., 2009; Perre et al., 2011).

Таким образом, по морфологическим данным можно выделить два эколого-морфологических типа:

1) Гигрофильный тип (*Alnus*, *Corylus*) - характерен для влажных долинных местообитаний (рисунок 1А, 1В).

2) Мезофильный тип (*Betula*, *Carpinus*, *Ostrya*) - приурочен к умеренно влажным, хорошо дренированным участкам (рисунок 1Б, 1Г).

Количественная реконструкция климатических параметров выполнена методами Coexistence Approach (CA) и Joint Probability Density Function (JPDF).

Метод CA основан на определении перекрывающихся диапазонов климатических параметров ближайших современных аналогов (NLRs) таксонов флоры, что позволяет установить интервал возможных значений для палеоклимата исследуемого местонахождения.

Метод JPDF, в свою очередь, использует статистическое распределение вероятностей по всему множеству NLRs, обеспечивая уточнённые средние значения климатических показателей. Результаты расчётов показали, что для флор Ержилансая, Джунгарского Актау и Кушук, относящихся к раннему миоцену, реконструируются умеренно-тёплые и относительно влажные климатические условия (таблица 1). Для Ержилансая характерны более высокие температуры и влажность, в то время как Кушук отличается большей континентальностью и пониженным количеством осадков. Джунгарский Актау занимает промежуточное положение между ними.

Таблица 1. Реконструированные климатические параметры по методам CA и JPDF для трёх местонахождений Казахстана

Параметр	Ержилансай (CA, мин–макс)	Джунгарский Актау (CA, мин–макс)	Кушук (CA, мин–макс)	Среднее \pm SD (JPDF)
МАТ (°С)	11,5 – 15,0	10,0 – 15,8	9,2 – 13,5	12,3 \pm 1,5
СМТ (°С)	0,0 – 5,2	–2,5 – 4,0	–3,0 – 2,5	1,0 \pm 1,8
WMT (°С)	22,5 – 27,0	20,1 – 26,4	19,8 – 25,0	23,8 \pm 1,6
МАР (мм/год)	750 – 1150	600 – 1100	550 – 900	830 \pm 140

Результаты расчётов показали, что для флор Ержилансая, Джунгарского Актау и Кушук, относящихся к раннему миоцену, реконструируются умеренно-тёплые и относительно влажные климатические условия (таблица 1). Для Ержилансая характерны более высокие температуры и влажность, в то время как Кушук отличается большей континентальностью и пониженным количеством осадков. Джунгарский Актау занимает промежуточное положение между ними.

Во всех исследованных флорах установлено присутствие представителей семейства *Betulaceae* - *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*, что свидетельствует об их устойчивой экологической амплитуде и способности адаптироваться к изменению климатических условий в пределах Казахстана в кайнозое.

Анализ показал, что климат Ержилансая отличался более мягкими зимами и большим количеством осадков, что согласуется с наличием во флоре термофильных и мезофильных элементов (*Taxodium dubium*, *Glyptostrobis europaeus*, *Magnolia ingfieldii*). Для Кушук, напротив, характерно уменьшение термофильных форм и увеличение доли мезоксерофитов (*Betula dryadum*, *Ulmus carpinooides*), что отражает усиление континентальности и аридизации в северной части Казахстана в раннем миоцене.

Таким образом, полученные результаты подтверждают постепенное развитие континентального климата в направлении с юга на север и с запада на восток в пределах Центрального Казахстана, а также демонстрируют роль *Betulaceae* как надёжного палеоклиматического индикатора, отражающего температурно-влажностные колебания региона.

4. Обсуждения

Представители семейства *Betulaceae* на протяжении всего кайнозоя сохраняли устойчивое присутствие в ископаемых флорах Казахстана, что делает их надёжными индикаторами палеоклиматических условий (Kornilova, 1963; Rayushkina, 1993; Akhmetiev & Beniamovski, 2009; Utescher et al., 2014). Благодаря широкой экологической амплитуде и морфологической консервативности, *Betulaceae* демонстрируют высокую адаптивность к изменениям влажности и температуры, отражая ключевые климатические тенденции региона (Mai, 1995; Reppe et al., 2011; Averyanova et al., 2024).

Анализ флористических комплексов Ержиланская, Кушука и Джунгарского Актау подтверждает ключевую роль представителей *Betulaceae* (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*) в формировании древостоя палеолесов Центрального Казахстана (Rayushkina, 1993; Akmagambet et al., 2024). При этом их соотношение служит индикатором палеоэкологических условий. Доминирование гигрофильных родов *Alnus* и *Corylus* во флоре Ержиланская (рисунок 1Б) коррелирует с реконструированными для этого разреза наиболее высокими значениями среднегодового количества осадков (МАР: 750–1150 мм/год; табл. 1) и указывает на стабильно влажные, вероятно, пойменные местообитания (Utescher et al., 2014). В противоположность этому во флоре Кушука отмечается увеличение доли более ксероморфных форм (*Betula dryadum*, *Ostrya*), что согласуется с минимальными для исследованных разрезов значениями МАР (550–900 мм/год; табл. 1) и отражает тренд на усиление сезонности и аридизации климата в раннем–среднем миоцене региона, описанный в ряде современных исследований (Popova et al., 2017; Barbolini et al., 2020; Zhamangara et al., 2025). Эти данные согласуются с наблюдениями по флорам Восточного Казахстана и Центральной Европы (Mai, 1995; Averyanova et al., 2024), где *Betulaceae* также являлись доминирующими элементами мезофильных сообществ в условиях тёплого умеренного климата. Таким образом, *Betulaceae* можно рассматривать как надёжную модельную группу для количественных палеоклиматических реконструкций, основанных на морфолого-архитектурных признаках и методах СА и JPDF (Mosbrugger & Utescher, 1997; Köhl et al., 2002; Utescher et al., 2014).

Реконструкции, выполненные методами СА и JPDF, показывают, что климат олигоцен–миоценовых флор Казахстана характеризовался умеренно тёплыми и влажными условиями, с МАТ ≈ 12 °С, МАР ≈ 800 –850 мм/год и относительно мягкой зимой (СМТ ≈ 1 °С). Эти показатели согласуются с региональными реконструкциями по территориям Средней Азии, Западного Китая и Тибетского нагорья (Zhao et al., 2022). По мере перехода от олигоцена к миоцену наблюдается постепенное снижение среднегодовой температуры и уменьшение осадков, что указывает на развитие континентальности и усиление сезонности. Сопоставление результатов, полученных методами СА и JPDF, показало их высокую согласованность: метод СА фиксирует устойчивые интервалы климатических значений, тогда как JPDF уточняет средние значения с учётом вероятностного распределения экологических параметров (Kühl et al., 2002; Willard et al., 2019).

Флора Ержиланская отражает наиболее гумидные условия, характеризующиеся доминированием *Alnus* и *Corylus* - типичных представителей пойменных сообществ. Флора Кушука, напротив, указывает на усиление аридности и сезонности, что подтверждается преобладанием *Betula* и *Ostrya* - групп, характерных для более открытых лесостепных и сухих биотопов. Подобное направление климатических изменений - от гумидных к более сухим и континентальным - подтверждается независимыми данными по палеотемпературам и моделированию глобальных климатических тенденций в Центральной Азии (Zhao et al., 2022; Willard et al., 2019). Эти процессы, вероятно, были связаны с прогрессивным поднятием Тибетского нагорья, что существенно повлияло на циркуляцию воздушных масс и режим осадков в регионе (Akhmetiev, 1993; Mosbrugger et al., 2005).

Полученные палеоклиматические параметры согласуются с ключевыми тенденциями климатической эволюции Центральной Евразии, описанными в независимых paleo-проху

данных. Поздний олигоцен характеризовался тёплым и влажным климатом с невысокой континентальностью, что подтверждается результатами из Цайдамского и Таримского бассейнов (Yang et al., 2024; Zhao et al., 2022). Широкое распространение и морфологическое разнообразие *Betulaceae* в кайнозое Евразии, от Болгарии до Восточной Азии, подтверждается находками орешков *Ostrya* в олигоцене Китая (Wang et al., 2020) и эоцене Шэньси (Huang et al., 2025), листьев *Alnus* в эоцене Тибета (Xu et al., 2019), а также данными по роду *Carpinus* в кайнозое Болгарии (Vozukov et al., 2020). Это подчеркивает важность данного семейства как индикатора палеосреды на континентальном уровне.

Переход к раннему–среднему миоцену сопровождался усилением сезонности и аридизации, что согласуется с орографическим поднятием Центрально-Азиатских горных систем и изменениями атмосферной циркуляции (Barbolini et al., 2020; Popova et al., 2017). Реконструированные параметры СА и JPDF для Казахстана демонстрируют аналогичную динамику: понижение влажности и сдвиг температурных интервалов, что подтверждается флорами Дунгании, Восточного Казахстана и Тянь-Шаня (Averyanova et al., 2024; Rayushkina, 1993). Таким образом, представители семейства *Betulaceae* демонстрируют высокую чувствительность к климатическим изменениям и служат надёжными биоиндикаторами палеоклиматической динамики кайнозоя (Utescher et al., 2014; Mosbrugger & Utescher, 1997).

Сходные значения температур и осадков зафиксированы для неогеновых флор Тибета (Zhao et al., 2022) и Арктики (Willard et al., 2019), что указывает на синхронность климатических колебаний на континентальном уровне. Таким образом, флоры Казахстана отражают региональное проявление глобальных процессов, связанных с перестройкой атмосферной циркуляции, орографическими изменениями и усилением аридизации Евразии в олигоцене–миоцене.

Несмотря на высокую статистическую устойчивость полученных данных, исследование имеет ряд ограничений. Во-первых, анализ основан на ограниченном количестве морфологически хорошо сохранившихся образцов, что может частично влиять на точность таксономических определений и оценку внутривидовой изменчивости. Во-вторых, отдельные местонахождения требуют дополнительного уточнения стратиграфического положения и возрастной корреляции слоёв, что позволит повысить разрешающую способность реконструкций и уточнить последовательность флористических изменений во времени.

5. Заключение

Исследование представителей семейства *Betulaceae* из 11 кайнозойских местонахождений Казахстана (121 образец) позволило выявить закономерности морфологической изменчивости, экологической приуроченности и климатических предпочтений данных таксонов. Применение морфолого-архитектурного анализа в сочетании с количественными методами Coexistence Approach (СА) и Joint Probability Density Functions (JPDF) обеспечило надёжную реконструкцию климатических параметров олигоцен–миоценовых флор региона.

Флористические комплексы, включающие *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus* и *Ostrya*, характеризуются сочетанием мезофильных и гигрофильных форм, что указывает на существование разнообразных биотопов - от пойменно-заболоченных до умеренно сухих дренированных ландшафтов. Средние реконструированные климатические показатели по методу JPFD составили: MAT \approx 12 °C, MAP \approx 830 мм/год, CMT \approx 1 °C, WMT \approx 24 °C, что отражает умеренно тёплые и влажные условия с мягкой зимой и выраженной сезонностью.

Анализ пространственного распределения флористических комплексов показал постепенное усиление континентальности и аридизации климата от олигоцена к миоцену, сопровождавшееся сокращением доли гигрофильных таксонов (*Alnus*, *Corylus*) и увеличением участия мезофитных форм (*Betula*, *Carpinus*, *Ostrya*). Эти изменения

согласуются с региональными и глобальными тенденциями, обусловленными тектоническими процессами и поднятием Тибетского нагорья, повлиявшими на циркуляцию воздушных масс и распределение осадков (Kühl et al., 2002; Willard et al., 2019; Zhao et al., 2022).

Научная значимость работы заключается в комплексном применении морфолого-архитектурных и количественных методов для уточнения адаптивных особенностей *Betulaceae* и их палеоклиматической интерпретации (Akmagambet et al., 2025; Zhamangara et al., 2025). Полученные результаты дополняют существующие представления о динамике растительного покрова Центральной Азии в кайнозое и могут быть использованы для сопоставления флористических комплексов смежных регионов Евразии.

Дальнейшее развитие исследований предполагает расширение выборки ископаемого материала, уточнение стратиграфических границ местонахождений и применение дополнительных методов, таких, как CLAMP и изотопный анализ, для независимого подтверждения реконструированных климатических параметров. Полученные данные имеют не только палеоботаническое, но и геоэкологическое значение, способствуя уточнению региональных климатических моделей и оценке долгосрочных тенденций аридизации, что соответствует задачам грантового проекта ИРН AP22686786.

6. Вспомогательный материал: нет вспомогательного материала.

7. Вклады авторов

Концептуализация - Ш.А.; методология - Ш.А.; валидация - А.Ж., С.Н.; формальный анализ - Ш.А.; исследование - Ш.А.; ресурсы - С.Н.; курирование данных - Ш.А.; написание - подготовка оригинального черновика - Ш.А.; написание - рецензирование и редактирование - Р.М., А.Ж., С.Н.; визуализация - Р.М. Все авторы прочитали и согласились с опубликованной версией рукописи.

8. Информация об авторе

Жамангара, Айжан - кандидат биологических наук, доцент, Международный университет Астана, ул. Кабанбай батыра, 8, Астана, Казахстан, 010000; kashagankyzy@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2348-1711>

Акмагамбет, Шахизада - автор для корреспонденции, магистр биологии, преподаватель, Международный университет Астана, ул. Кабанбай батыра, 8, Астана, Казахстан, 010000; ashakhizada@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-6330-4800>

Нигматова, Саида - доктор геолого-минералогических наук, доцент, научный сотрудник, Институт геологических наук им. К.И. Сатпаева, ул. Сатпаева, 22а, Алматы, Казахстан, 050000; nigmatova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3199-1658>

Муратов, Руслан - PhD, экология, декан Высшей школы естественных наук, Международный университет Астана, ул. Кабанбай батыра, 8, Астана, Казахстан, 010000; qazruslan@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-6763-2825>

9. Финансирование: Исследование выполнено при поддержке Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан в рамках грантового проекта ИРН AP22686786 «Применение количественных методов при палеофлористическом анализе и реконструкции палеоклимата на территории Казахстана на границе олигоцена и миоцена».

10. Благодарности: Авторы выражают признательность сотрудникам Института ботаники и фитоинтродукции (г. Алматы), Астанинского ботанического сада (г. Астана) и лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург, Россия) за предоставленные фондовые материалы, консультации и помощь при определении

ископаемых образцов. Отдельная благодарность коллегам Международного университета Астана за методическую поддержку и содействие в подготовке статьи.

11. Конфликты интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Исследование проведено исключительно в научных целях, и ни одна из сторон не имеет финансовой или личной заинтересованности, которая могла бы повлиять на результаты или интерпретацию данных.

12. Список литературы

1. Akhmetiev, M. A., & Beniamovski, V. N. (2009). Turgaysky strait as a factor of biogeographic differentiation (Turgajskij proliv kak faktor biogeograficheskoy differenciacii in Russian). *Stratigraphy and Geological Correlation*, 17(6), 3–25.
2. Akmagambet, Sh. B., Nigmatova, S. A., & Zhamangara, A. K. (2024). Reconstruction of the Early Oligocene climate of Kiyin-Kerish using the Coexistence Approach (Qiin-Kerish florasy negizinde erte oligotsen klimatynyn rekonstruktsiyasyn zhasauda Coexistence Approach ädisin qoldanu in Kazakh). *Bulletin of the L.N. Gumilyov ENU. Chemistry. Geography. Ecology Series*, 149(4), 134–147. <https://doi.org/10.32523/2616-6771-2024-149-4-134-147>
3. Akmagambet, S., Zhamangara, A., Myrzagaliyeva, A., Muratov, R., Adamzhanova, Zh., Samarkhanov, T., Zadagali, A., & Kakabayev, A. (2025). Climate evolution from the Miocene to the present in central and southeastern Kazakhstan: Evidence from Aktau Mountain and Kushuk localities. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 23(4), 893–902. <https://doi.org/10.22124/CJES.2025.9206>
4. Averyanova, A. L., Tarasevich, V. F., Popova, S. S., Utescher, T., & Mosbrugger, V. (2024). The Late Oligocene flora of Aschudasty, Zaisan Depression (East Kazakhstan). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 327, 105138. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2024.105138>
5. Barbolini, N., Woutersen, A., Dupont-Nivet, G., Silvestro, D., Tardif, D., Coster, P. M. C., & Hoorn, C. (2020). Cenozoic evolution of the steppe-desert biome in Central Asia. *Science Advances*, 6(41). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb8227>
6. Bozukov, V., Kovacova, M., & Ivanov, D. (2020). New Data to the Cenozoic History of the Genus *Carpinus* (Betulaceae) in Bulgaria. *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*, 73(7). <https://doi.org/10.7546/CRABS.2020.07.10>
7. Crane, P. R. (1989). Early fossil history and evolution of the Betulaceae. Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae. Volume 2. *Higher Hamamelidae. Systematic Association*, 40, 87-116.
8. Ellis, B., Daly, D. C., Hickey, L. J., Johnson, K. R., Mitchell, J. D., Wilf, P., & Wing, S. L. (2009). *Manual of Leaf Architecture*. Cornell University Press.
9. Hickey, L. J. (1973). *Classification of the architecture of dicotyledonous leaves*. *American Journal of Botany*, 60(1), 17–33.
10. Huang, J., Jia, H., Yan, R. F., Meng, X. N., Han, Z. C., Dong, T. Q., & Quan, C. (2025). Fossil involucres and a nutlet of *Ostrya* (Betulaceae) from the upper Eocene of Shaanxi and their biogeographic implications. *Palaeoworld*, 200955. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2025.200955>
11. Koblanova, S., Mukhtubayeva, S., Kakimzhanova, A., Orazov, A., Dyussebekova, D., & Abileva, G. (2024). Diversity of birch and alder forests in the Kostanay region of Kazakhstan. *Forests*, 15(10), 1680. <https://doi.org/10.3390/f15101680>
12. Kornilova, V. S. (1963). Main stages of the Cenozoic flora development in Kazakhstan: Dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences based on published works [Osnovnye etapy razvitiya kainozoiskikh flor v Kazakhstane: Doklad pri soiskanii uchenoy stepeni doktora biologicheskikh nauk po sovokupnosti opublikovannykh rabot in Russian].

13. Köhl, N., Gebhardt, C., Litt, T., & Hense, A. (2002). Probability density functions as a conceptual basis for the estimation of climate parameters from fossil plant assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162(3–4), 263–275. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00241-0](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00241-0)
14. Liu, Y. S. (1996). Foliar architecture of Betulaceae and a revision of Chinese betulaceous megafossils. *Palaeontographica Abteilung B*, 23–57.
15. Li, X. Y., Nam, G. S., Li, S. F., Averyanova, A., Yang, Y., Yoon, M. B., & Jia, L. B. (2025). Fossil evidence and ecological niche modelling reveal trait evolution and biogeography of the. *Journal of Palaeogeography*, 1(100251).
16. Manchester, S. R. (1999). Biogeographical relationships of North American Tertiary floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86(2), 472–522. <https://doi.org/10.2307/2666183>
17. Mosbrugger, V., & Utescher, T. (1997). The coexistence approach: A method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 134(1–4), 61–86. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(96\)00154-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(96)00154-X)
18. Mukhtabayeva, S., Razhanov, M., Daribay, T., Adamzhanova, Z., Zhamangara, A., Nurushev, M., & Akmagambet, S. (2024). Prospects for the introduction of *Betula pendula* f. *dalecarlica* (LF) CK Schneid. in akmolinsk region, Kazakhstan. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 22(4), 981–986. <https://doi.org/10.22124/CJES.2024.8119>
19. Nigmatova, S. A. (1998). Fossil flora of Erzhilansay, Turgay Depression [Iskopaemaya flora Erzhilansaya (Turgajskaya vpadina) in Russian]. PhD dissertation abstract, Institute of Botany, Almaty.
20. Nigmatova, S., Zhamangara, A., Akmagambet, S., Madyarova, I., Abubakirova, N., Kashaganov, K., & Zadagali, A. (2023). Possibilities for Reconstructing the Paleoclimate of the Paleogene and Neogene based on the Study of Fossil Flora (Using the Example of the Paleoflora of the Uly-Zhilanshik River). *Bulletin of the L.N. Gumilyov Eurasian National University. Chemistry. Geography. Ecology Series*, 145(4), 71–82. <https://doi.org/10.32523/2616-6771-2023-145-4-71-82>
21. Peppe, D. J., Royer, D. L., Cariglino, B., Oliver, S. Y., Newman, Sh., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J. M., Correa, E., Curran, E. D., Erickson, J. M., Hinojosa, L. F., Hoganson, J. W., Iglesias, A., Jaramillo, C. A., Johnson, K. R., Jordan, G. J., Kraft, N. J. B., Lovelock, E. C., Lusk, Ch., H., Niinemets, U., Penuelas, J., Rapson, G., Wing, S. L., & Wright, I. J. (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: Global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190(3), 724–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x>
22. Popova, S., Utescher, T., & Mosbrugger, V. (2017). Cenozoic vegetation gradients in Central Eurasia and climatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 467, 69–82. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.09.016>
23. Rayushkina, G. S. (1974). Late Oligocene flora of Kalmakkpai (Pozdneoligotsenovaya flora Kalmakkpaya (Zajsanskaya vpadina) in Russian). *Fauna i Flora iz Mezokainozoja Yuzhnogo Kazakhstana*, 6, 142–160.
24. Rayushkina, G. S. (1993). *Miocene flora of Dzhungar Aktau* (Miozenovaya flora Dzhungarskogo Aktau (Ilijskaya vpadina) in Russian). Academy of Sciences of the KazSSR.
25. Takhtadzhyan, A. L. (1966). System and phylogeny of flowering plants (Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy in Russian) (pp. 135–137).
26. Utescher, T., Bruch, A. A., Erdei, B., Ivanov, D., & Mosbrugger, V. (2014). The Coexistence Approach - Theoretical background and practical considerations. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 94(4), 541–573. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.05.031>
27. Willard, D. A., Donders, T. H., Reichgelt, T., Greenwood, D. R., Sangiorgi, F., Peterse, F., Nierop, K. G. J., Frieling, J., Schouten, S., & Sluijs, A. (2019). Arctic vegetation,

- temperature, and hydrology during Early Eocene transient global warming events. *Global and Planetary Change*, 178, 139–152. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.04.011>
28. Yang, T., Cai, J. H., Dai, Y. Z., Chen, H. Y., Han, L., Zhang, L., & Li, W. J. (2024). Megafossils of Betulaceae from the Oligocene of Qaidam Basin and their paleoenvironmental and phytogeographic implications. *Plant Diversity*, 46(1), 12–24. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2023.03.007>
29. Zhao, J., Li, S., Farnsworth, A., Valdes, P. J., Reichgelt, T., Chen, L., Zhou, Z., & Su, T. (2022). The Paleogene to Neogene climate evolution on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Science China Earth Sciences*, 65(7), 1339–1352. <https://doi.org/10.1007/s11430-021-9932-2>
30. Zhamangara, A. K., Akmagambet, Sh. B., & Nigmatova, S. A. (2025). Paleoclimate analysis of the Early Miocene in the Kushuk locality. *Bulletin of the L. N. Gumilyov ENU. Chemistry. Geography. Ecology Series*, 150(1), 171–184. <https://doi.org/10.32523/2616-6771-2025-150-1-171-184>
31. Zhamangara, A., Akmagambet, S., Nigmatova, S., Madyarova, I., Kashaganov, K., Zadagali, A., & Bayshashov, B. (2025). The Early Miocene Paleoclimate of Erzhilansay: Interpretation of Climatic Parameters Using Modern Methods. *Sustainability*, 17(1), 143. <https://doi.org/10.3390/su17010143>
32. Wang, T. X., Huang, J., Ding, W. N., Del Rio, C., Su, T., & Zhou, Z. K. (2020). Fossil involucre of *Ostrya* (Betulaceae) from the early Oligocene of Yunnan and their biogeographic implications. *Palaeoworld*, 29(4), 752–760. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2019.11.004>
33. Xu, H., Su, T., & Zhou, Z. K. (2019). Leaf and infructescence fossils of *Alnus* (Betulaceae) from the late Eocene of the southeastern Qinghai–Tibetan Plateau. *Journal of Systematics and Evolution*, 57(2), 105–113. <https://doi.org/10.1111/jse.12463>

Қазақстанның кайнозой флораларындағы *Betulaceae* тұқымдасы өкілдерінің экологиялық және морфологиялық ерекшеліктері

Шаһизада Ақмағамбет, Айжан Жамангара, Саида Нигматова, Руслан Муратов

Аңдатпа. Қазақстанның кайнозой флорасындағы *Betulaceae* тұқымдастарын зерттеу қоңыржай орман эволюциясын және аймақтық палеоклиматты қалпына келтіру үшін өте маңызды. Осы тұқымдасқа жататын 121 жапырақ іздері бар үлгілерде (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*) морфо-архитектуралық талдауы негізгі жүйкелену мен жапырақ жиегінің сипаттамаларына негізделген гигроморфты және мезоморфты экоморфтарды анықтады. Ерте миоцен үшін бірге өмір сүру тәсілі және бірлескен ықтималдық тығыздығы функциясы арқылы сандық реконструкциялар орташа жылы климатты көрсетеді (МАТ: $12,3 \pm 1,5^\circ\text{C}$, МАР: ~ 830 мм/жыл). Морфологиялық және ықтималдық әдістердің интеграциясы палеоклиматтық сандық бағалау үшін сенімді негіз болды. Деректерді салыстыру континентальдылықтың артуының солтүстікке қарай градиентін және миоценнің маусымдылық пен құрғақшылыққа қарай тенденциясын көрсетеді, бұл гигрофилді қауымдастықтардан ксероморфты қауымдастықтарға ауысумен ерекшеленеді. Бұл нәтижелер жаһандық орогендік оқиғаларға, әсіресе атмосфералық айналымды өзгерткен Тибет үстіртінің көтерілуіне сәйкес келеді. *Betulaceae* морфологиялық тұрақтылығы мен экологиялық пластикалығы олардың биоиндикатор ретіндегі сенімділігін растайды. Демек, сипатталған үлгілер Орталық Азиядағы флоралық өзгерістерді өзара байланыстыру үшін құнды анықтамалық болып табылады. Бұл зерттеу тұқымдастың морфологиялық өзгергіштігі мен палеоэкологиялық эволюциясы арасындағы айқын байланысты орнатады, бұл Орталық Азиядағы кайнозой динамикасын түсінуге айтарлықтай үлес қосады.

Түйін сөздер: *Betulaceae*; кайнозой флоралары; палеоклиматтық реконструкция; морфология; Қазақстан.

Ecological and morphological characteristics of *Betulaceae* representatives in the Cenozoic floras of Kazakhstan

Shahizada Akmagambet, Aizhan Zhamangara, Saida Nigmatova, Ruslan Muratov

Abstract. The study of *Betulaceae* in Kazakhstan's Cenozoic floras is crucial for reconstructing temperate forest evolution and regional paleoclimate. Morpho-architectural analysis of 121 leaf imprints specimens (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya*) identified hygromorphic and mesomorphic ecomorphs based on key venation and margin characteristics. Quantitative reconstructions via the Coexistence Approach and Joint Probability Density Function for the Early Miocene indicate a moderately warm climate (MAT: $12.3 \pm 1.5^\circ\text{C}$, MAP: ~ 830 mm/year). The integration of morphological and probabilistic methods provided a robust framework for paleoclimatic quantification. Data comparison reveals a northward gradient of increasing continentality and a Miocene trend towards greater seasonality and aridity, marked by a shift from hygrophilous to more xeromorphic communities. These findings align with global orogenic events, particularly the Tibetan Plateau uplift, which altered atmospheric circulation. The morphological stability and ecological plasticity of *Betulaceae* confirm their reliability as bioindicators. Consequently, the described patterns offer a valuable reference for correlating floral changes across Central Asia. This research establishes a clear link between the family's morphological variability and paleoenvironmental evolution, contributing significantly to understanding Cenozoic dynamics in Central Asia.

Keywords: *Betulaceae*; Cenozoic flora; paleoclimate reconstruction; leaf morphology; Kazakhstan.