

УДК 502.4:581.524.34(571.63)

В.М. Урусов
Л.И. Варченко

V.M. Urusov
L.I. Varchenko

**РЕФУГИУМЫ ФЛОРЫ И СМЕНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
В ЗАПОВЕДНИКЕ «КЕДРОВАЯ ПАДЬ» (ПРИМОРЬЕ)**

**THE REFUGIUMS OF THE FLORA AND CHANGE OF VEGETATION
IN THE RESERVE “CEDAR PAD” (PRIMORYE)**

Рефугиумы флоры заповедника «Кедровая Падь» тяготеют к нижней половине низкогорий зоны, в особенности к шлейфам, в т.ч. крутых склонов, и приречным скалам, а также к закрытым от зимних ветров распадкам (макротермные неморальные флороценоотипы), а также вершинам водораздельных хребтов и верхним третям их теневых склонов на высоте от 450 м над ур. м., а отчасти на теневых скалах у русла р. Кедровая (ультратраежные и субальпийские виды). В связи с особенностями рельефа и человеческой активностью, тяготеющей на севере Хасанского района Приморья к морскому берегу, на протяжении тысячелетий в бассейне р. Кедровая по рубеж второго тысячелетия н.э. преобладали таежные экосистемы. Надёжными маркерами термофильного биоразнообразия в заповеднике являются *Hepatica asiatica*, *Brachybotrys paridiformis*, *Corydalis fumariifolia* и в меньшей мере *Viola rossii* (*V. diamanitiaca*), не выходящие за пределы влажных экотопов и в холодные эпохи приуроченные к речным долинам и шлейфам склонов.

Введение. Очень важны в уцелении термофильных видов ориентация склонов, защита от зимних (северо-западных и западных) ветров, режим увлажнения, который может благоприятствовать как ксеро-мезофильной, так и гигромезофильной растительности. Макротермная флора в Приморье в основном приурочена к 42–43° с.ш., т. е. Хасанскому, Шкотовскому, Партизанскому административным районам, островам залива Петра Великого Японского моря, микрорайону Владивостока, но её разнообразие и частота встречаемости обусловлены в т. ч. древней и современной выраженностью лесных и луговых пожаров и формами человеческой деятельности. Причём преобладание охоты и рыболовства способствуют уцелению видов. Именно поэтому хвойные «Кедровой Пади» удалены от моря всего лишь на 7 км, а по правым притокам р. Раздольная не менее чем на 17 км.

«Кедровая Падь» относится к старейшим русским заповедникам, в котором инвентаризация флоры, растительности и фауны в основном закончена. С начала XX столетия здесь гербаризировали крупнейшие ботаники России, а в 60-е годы XX в. по микофлоре и флоре высших растений защищены диссертации. Описание новых видов и даже родов растений, а также растений, новых для территории РФ, отсюда всё ещё продолжается. К началу наших исследований (1973 г.) выявленное биологическое разнообразие (БР) флоры сосудистых растений заповедника составляло 835 видов, наличие 18 из которых было необходимо подтвердить новыми сборами (Нечаева, 1972), к окончанию (1978 г.) – свыше 900 видов (Макаров и др., 1982). К 2005 г. в заповеднике установлено наличие 918 видов сосудистых растений из 453 родов и 122 семейств (Кожевников и др., 2006). Наши сборы совместно с В.В. Макаровым и В.А. Недолужко не только существенно расширили список высших растений, но и позволили дать прогноз поиска новых для конкретной флоры видов и примерно определить её полный объём.

Исследования состояния и ретроспективной динамики фитоценозов заповедника начались весной 1977 г., когда структура растительного покрова, основные типы леса были уже приведены в известность (Попов, Васильев, 1961; Васильев, 1965, 1972; Васильев, Панкратов, Панов, 1965 и др.).

Поэтому в дальнейшем планировалось сосредоточиться на генезисе, устойчивости и эволюционной оценке биогеоценозов территории с целью: 1) выявления факторов, обеспечивающих стабильность сообществ и БР в целом (флористическое разнообразие) в конкретных условиях рельефа, тепла и влаги, в том числе обусловленных биологией размножения и способами распространения видов разных жизненных форм; 2) установления динамики ценозов и её скорости; 3) установления эталонных или климаксовых сообществ для главных экологических ниш, хозяйственной и природоохранительной ценности этих сообществ; 4) разработки мероприятий по защите эталонных сообществ; 5) составления списка биогеоценозов наивысшей сложности, продуктивности, хозяйственной ценности и рекомендаций по восстановлению таких цено-

зов.

Материал и методика. Динамика фитоценозов изучалась по географическим профилям. Проанализировано распределение формаций, ассоциаций и видов-индикаторов определённых типов леса с учётом экологических ниш (рис. 1-3). В узловых ассоциациях выявлено количественное соотношение различных ценоэлементов по микрогруппировкам и ярусам растительности. Специально исследованы тенденции и причины смен доминантов различных жизненных форм и породосмены. Обращено внимание на распределение и состояние интразональных группировок, их взаимоотношения и связи с окружающими ассоциациями. Составлены карты ареалов ряда бореальных и субальпийских видов, а также наиболее теплолюбивых из неморальных ценоэлементов, причём существенно уточнены, в частности, их ценолитические связи в заповеднике и высотные пределы распределения.

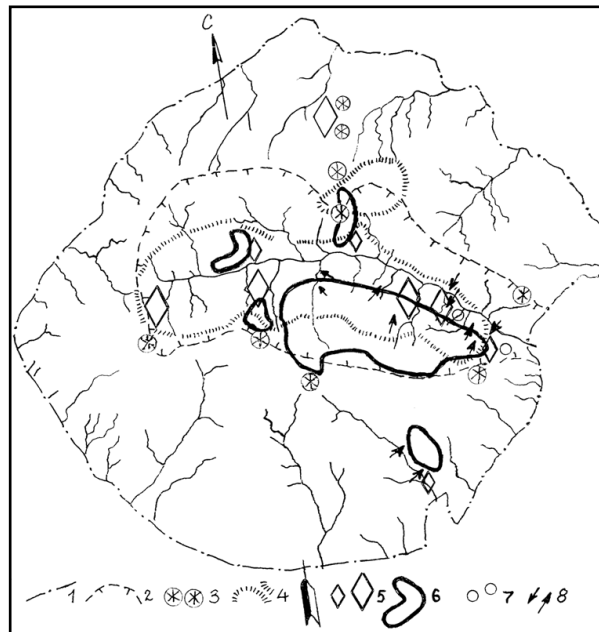


Рис. 1. Ценоэлементы чернопихтарников в заповеднике «Кедровая Падь». Основные ценопопуляции. *Brachybotrys* и *Hepatica* наиболее тесно связаны с убежищами *Abies holophylla* позднего плейстоцена: 1 – граница заповедника, 2 – водосбор р. Кедровая, 3 – основные вершины (400–700 м над ур. м.), 4 – чернопихтарники и широколиственные леса с массовым подгоном *Abies holophylla*, 5 – *Brachybotrys paridiformis*, 6 – *Hepatica asiatica*, 7 – *Oxalis obtriangulata*, 8 – *Viola rossii* (= *V. diamantiaca*?)

Обнаруженный консолидированный (неморально-бореальный и бореально-субальпийский) характер большинства ассоциаций, чёткие закономерности ценолитической принадлежности интразональных сообществ, наконец, местонахождения деревьев-долгожителей и их остатков позволили сделать определённые выводы как о динамике растительного покрова в последнее тысячелетие нашей эры, так и его состоянии в позднем и среднем – в понимании М.И. Нейштадта (1952) – голоцене.

Материал по отдельным растениям урочища и в особенности динамике экосистем за последние тысячелетия отчасти публиковался (Урусов, Недолужко, 1979; Урусов, Лауве, 1980; Урусов, 1985, 1988). В.М. Урусовым (1990) опубликованы и диагнозы новых видов *Corydalis* из «Кедровой Пади».

Объект исследований. «Кедровая Падь» - самый южный заповедник России, находящийся на 43°06' с.ш. и 131°28' в.д. Он относится к Сучанско-Владивостокскому горно-приморскому округу области Восточно-Азиатских хвойно-широколиственных лесов (Колесников, 1961), к тёплому, избыточно влажному с очень холодной зимой климатическому району (Агроклиматические..., 1973). Климат можно охарактеризовать как муссонно-континентальный с начинающейся в первой декаде марта ясной сухой весной, избыточно влажным, включающим и сентябрь, летом, продолжительной сухой осенью и относительно холодной зимой.

Несмотря на небольшую площадь (18 тыс. га), климатические условия различаются весьма существенно, причём северная периферия территории значительно суше. «Кедровая Падь» представляет окру-

жёнными горами высотой 500–700 м над ур. м. овальный бассейн небольшой реки с открытой к юго-востоку, навстречу морским ветрам, суженной в нижней части долиной. Собственно территория заповедника отстоит от Амурского залива Японского моря на 4–7 км и имеет среднюю протяжённость около 16 км. В центральной и южной части она увлажняется особенно сильно, т. к. приносимые муссонами дождевые облака задерживаются горами. В результате в долине р. Кедровой осадков выпадает примерно в 1,5 раза больше, чем на соседней, находящейся в 14 км к северо-западу от метеопоста заповедника Барабашской метеостанции – свыше 1000 мм в год. В середине мая – первой половине лета здесь же особенно часты туманы и прохладно. Как и вообще в низкогорьях Хасанского района, зимой снеговой покров неглубок и стабилен до марта лишь в верхней половине северных склонов. Амплитуда суточных температур может превышать 20 °С. При многолетнем абсолютном минимуме температур –26,6 °С (пос. Барабаш) днём в декабре-январе температура воздуха часто близка к нулевой. В августе-сентябре бывают периоды, когда растительность страдает от недостатка влаги. В целом необходимо отметить контрастность как климата, так и экологических условий при общем большом количестве тепла и влаги и продолжительном лете (период вегетации около 200 дней с суммой активных температур свыше 2600 °С, среднегодовая температура +4 °С).

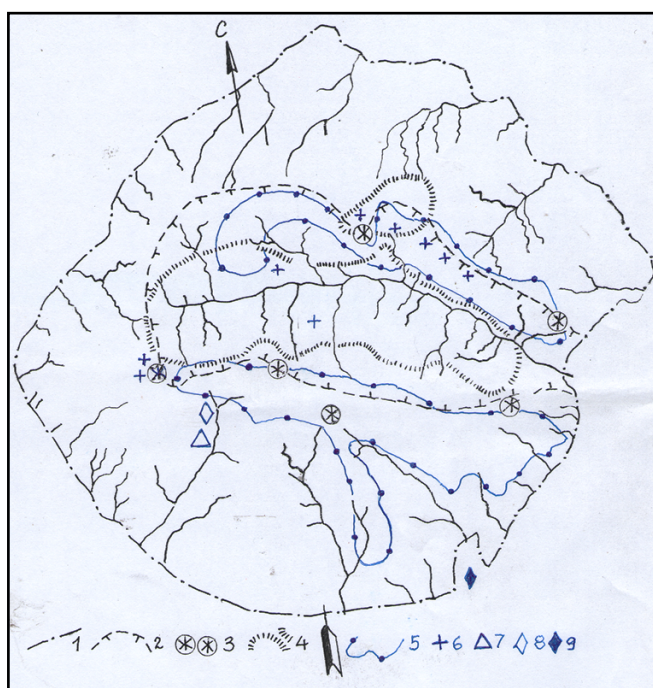


Рис. 2. Ценоэлементы суховатых хвойно-широколиственных лесов макротермных эпох плейстоцена в заповеднике «Кедровая Падь»: 1 – границы заповедника, 2 – водосбор р. Кедровая, 3 – основные вершины (400–700 м над ур. м.), 4 – чернопихтарники и широколиственные леса с массой подроста и подгона *Abies holophylla*, 5 – *Veratrum maackii*, 6 – *Lilium cernuum*, 7 – изолят *Rhododendron schlippenbachii*, 8 – изолят *Quercus dentata*, 9 – изолят *Q. aliena*

Таким образом, выраженный горный рельеф с инсолируемыми и теневыми склонами, скалами и задерживающими туманы и низкую облачность глубокими долинами, перепады температуры и влажности создают широкую мозаику экологических ниш, представляя возможность для существования различных видов и их сообществ.

Высокая увлажнённость благоприятствует сохранению сложных лесных ценозов (прежде всего на северных склонах) и богатой травянистой растительности в значительной мере бореальных (чозенники, ивняки, тополёвники, ольшаники) долинных лесов. Грабово-лиановые чернопихтово-широколиственные леса маньчжурского типа здесь всегда включают элементы как японо-корейской флоры, так и бореальные *Abies nephrolepis* Maxim., *Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom., *Acer barbinerve* Maxim., *A. ukurunduense* Trautv. et Mey. и др. Варианты широколиственно-хвойных ценозов с присутствием самых теплолюбивых для российского Дальнего Востока *Betula schmidtii* Regel, *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey, *Arisaema peninsulae* Nakai (= *A. japonicum* Blume), *Girardenia cuspidata* Wedd., *Aralia continentalis* Kitag., *Viola extremiorientalis* Worosch. et Pavlova, *V. rossii* Hemsl. (= *V. diamantiaca* Nakai), а также лиан *Actinidia giraldii* Diels, *A. polyga-*

та (Sieb. et Zucc.) Maxim. сменяются у гребней хребтов остаточными елово-пихтовыми насаждениями (*Picea ajanensis* Fisch. (= *P. komarovii* V. Vassil.), *Abies nephrolepis*) зеленомошного, заманихового, мелкотравного типов с *Betula lanata* V. Vassil., *Acer komarovii* Pojark., *A. ukurunduense* и эпизодическим присутствием японо-корейских и маньчжурских видов. Однако соседствующие с таёжными и даже субальпийскими комплексами инсолируемые скалы заняты группировками ксерофитов (вернее – ксеромезофитов) разных жизненных форм, флор и ареалогических групп.

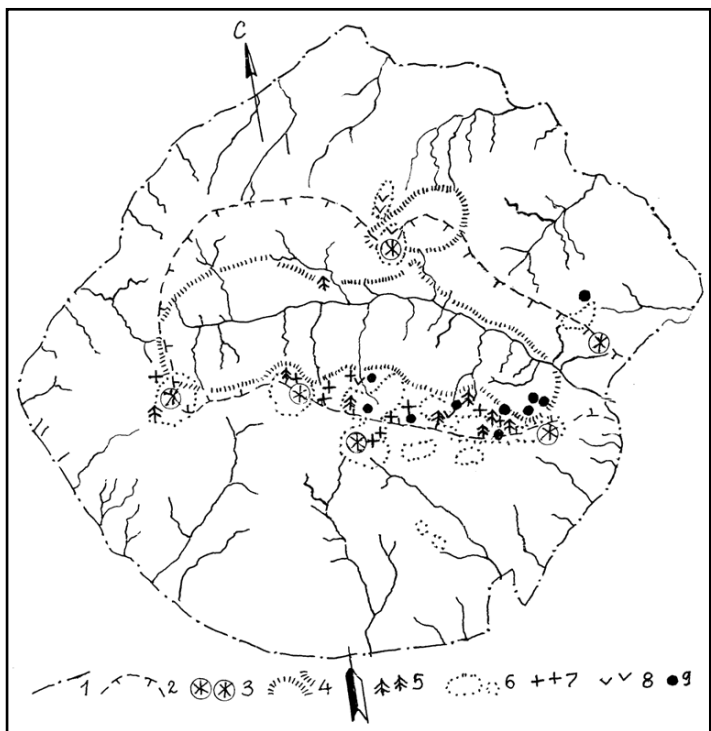


Рис. 3. Сосредоточение таёжных элементов в заповеднике «Кедровая Падь»: 1 – границы заповедника, 2 – водосбор р. Кедровая, 3 – основные вершины заповедника, 4 – чернопихтарники и широколиственные леса с массовым подгоном *Abies holophylla*, 5 – синузии *Picea komarovii*, 6 – *Betula lanata* в дубово-каменноберёзовых лесах водоразделов, 7 – *Oplopanax elatus*, 8 – *Lycopodium serratum*, 9 – *Clintonia udensis*

Таким образом, в комплексности, объединённости контрастных ценоэлементов, в сохранении относительно наиболее теплолюбивых, незначительно представленных в нашей стране японо-корейских элементов мы видим главную особенность современной флоры «Кедровой Пади». Всё ещё широкий набор экологических ниш обеспечивает здесь чередование лишайниковых «тундр» каменных развалов, фрагментов зарослей сухолюбивых кустарников, свежих дубрав, папоротниковых и лиановых хвойно-широколиственных лесов и аналогичных сырой тайге Сахалина и Курильских островов группировок. Причём в последних ряд растений морфологически и, на наш взгляд, филогенетически выполняет переход между соответствующими викарными видами. Природа явного сходства некоторых островных (включая Южные Курилы) ценозов и ценозов заповедника, как и близость островным наших морфологических форм *Picea ajanensis*, *P. komarovii*, *Abies nephrolepis*, *A. x sachalinensis*, *Betula lanata*, *Juglans mandshurica*, некоторых клёнов, наконец, аралиевых и зонтичных, ждёт специального изучения. Не только нам и Р.И. Коркишко известно, что орех с берегов зал. Петра Великого и в заповеднике, впрочем, как и аралия высокая, здесь уже представлены в т.ч. формами, идентичными ореху Зибольда и аралии Шмидта Сахалина и Курил. 80% территории «Кедровой Пади» покрыто лесами. Н.Г. Васильевым выделено 8 типов хвойных лесов чернопихтовой, кедровой и белопихтовой формаций и не менее 17 типов формаций лиственных и широколиственных: горные дубняки, ясенёвники из *Fraxinus pynchophylla* Hance, липняки, группы типов белоберёзовых, железоберёзовых и каменноберёзовых лесов, долинные леса из ив, *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts., *Alnus tinctoria* Sarg., *A. japonica* Sieb. et Zucc., *Fraxinus mandshurica* Rupr. Распространены также редколесья, кустарниковые заросли и луга, относительно стабильные на южном внешнем макросклоне. Хвойные леса в настоящее вре-

мя занимают 2100 га. Зональной формацией являются лиановые чернопихтово-широколиственные массивы (*Abies holophylla* Maxim.), площадь которых лесоустройством 1956 г. определена в 1823 га и к настоящему времени несколько возросла, как и белопихтово-еловых лесов. *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. доминирует лишь на 50 га. Территориально преобладают дубняки.

Коренные леса и другие автохтонные типы растительности, включая ценозы скал, занимают, по нашим данным, только около 18 % территории. Прослеживаются антропогенные и естественные смены как типов растительности, так и доминантов лесных формаций. Развитие антропогенных смен, однако, нельзя отнести только к 20-м годам прошлого столетия, как полагает Н.Г. Васильев (1972). И направление и скорость сукцессий, действующих на протяжении многовековых периодов, неоднократно менялись. Проявляясь как результирующая процессов смены растительности при изменении климата и формировании новых климаксовых биогеоценозов и, с другой стороны, изменений под влиянием периодических пожаров, сукцессии достаточно сложны и приводят к возникновению и сообществ парадоксально пёстрого видового состава (Урусов, Лауве, 1980), и гибриднему смешению в некоторых родах, на что обратил внимание ещё В.Л. Комаров (1901, 1903).

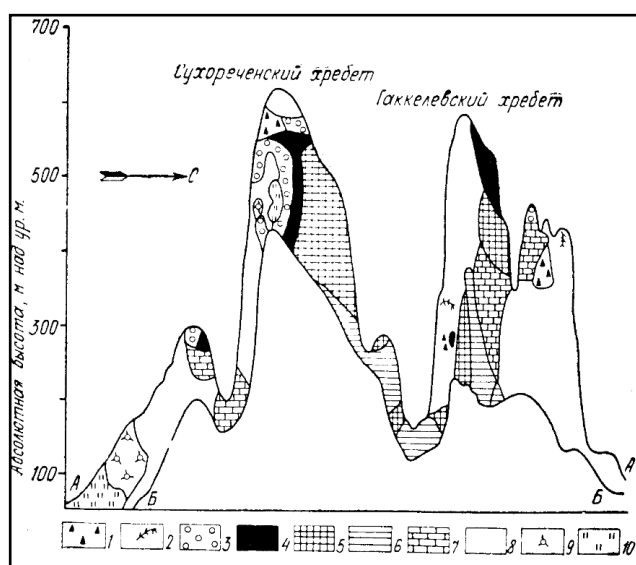


Рис. 4. Современное распределение формаций и их фрагментов на географическом профиле, ориентированном с юга на север, по линиям: кл. Дорожный – высота 610,3 м на Сухореченском хр. – г. Чалбан (абс. высота 576,2 м над ур. м.) – хр. Три Сестры (высота северной вершины 429,1 м) (АА) и русло Сухой Речки – кл. Первый Золотой – перевал Гаккелевского хр., 238,3 м – кл. Покидово (ББ). Горизонтальный масштаб – в 1 см 1 км: 1 – каменные развалы с фрагментами лишайниковых тундр, 2 – стелющиеся группировки *Juniperus dahurica* (= *Sabina davurica*), 3 – каменноберезняки с дубом и клёнами, 4 – елово-пихтовые (на Гаккелевском хр. теперь пихтовые) зеленомошные, мелкопапоротниковые и заманиховые леса с тисом, 5 – кедрово-белопихтарники и чернопихтарники с *Abies nephrolepis* + *Taxus cuspidata*, 6 – лиановые чернопихтарники и их новейшие дериваты, 7 – широколиственные леса с дубом, 8 – дубняки, 9 – заросли субальпийско-бореальных (слева – в основном на хребте Сухореченский) и неморальных кустарников, 10 – горные луга с преобладанием неморальных элементов

К автохтонным типам растительности и формациям относятся сообщества, появление которых не связано с миграциями растений в ближайшие исторические эпохи, катастрофами и антропогенными влияниями. В «Кедровой Пади» они представлены, начиная с вершин хребтов, крутых и обрывистых склонов, реликтами лишайниковых и лишайниково-моховых тундр по глыбистым развалам, фрагментами субальпийских кустарниковых группировок и их аналогов [стелющиеся заросли *Juniperus davurica* Pall. = *Sabina davurica* (Pall.) Ant., синузии *Syringa wolfii* C.K. Schneid., *Echinopanax elatum* Nakai и бореальных кустарников], ксерофильным разнотравьем и кустарниково-разнотравными группировками влажных и сухих скал, а также коренными лесами. В горной и равнинной (долина р. Кедровой) фратриях выражены коренные формации 1) *Abies holophylla*, 2) *Pinus koraiensis*, а также 3) частично коренная *Alnus tinctoria*. Только в горах – 1) *Betula lanata* и 2) *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*, образующих в верхней трети северного склона Сухореченского хр. объединённые сообщества, в равнинной фратрии – 1) ив, 2) *Alnus japonica*, 3) *Chose-*

nia arbutifolia. В целом, автохтонные типы растительности и формации не очень многочисленны (их, соответственно, 4 и, включая можжевельниковую, – 9). Они занимают от долей гектара (можжевельниковая), нескольких гектаров (фрагменты реликтовых тундр, травянистых и кустарниковых сообществ), нескольких их десятков (кедровая) или сотни (еловая, ив, чозениевая) до нескольких сотен (каменноберёзовая и ольховая) и 2 тыс. га (чернопихтовая).

Результаты исследований. Дубовые (*Quercus mongolica* Fisch.) и другие широколиственные леса, лещинно-леспедецевые заросли (*Corylus heterophylla* Fisch., *Lespedeza bicolor* Turcz.) и большинство лугов носят производный характер, но их возраст колеблется, по нашим данным, в широких пределах и может измеряться столетиями. Особенности экологии можжевельниковых зарослей, каменноберезняков, хвойных формаций, современное положение формаций и их фрагментов, а также синузий субальпийских и бореальных видов в рельефе, о чём отчасти мы уже говорили (Урусов, 1974; Урусов, Лауве, 1980), их морфология и структура позволяют предположить, что с позднего плейстоцена на территории наблюдалась замена можжевельниковых и других группировок субальпийских и бореальных кустарников каменноберезняками. В свою очередь, каменноберезняки постепенно обогащались видами пояса горной тайги, замещающей их ниже по скалам. Даже в позднем голоцене особенная влажность бассейна р. Кедровая обеспечивала стабильность бореально-субальпийских и бореальных ценозов. Они преобладали, по крайней мере, с современной высоты 50–100 м над ур. м. С этих отметок не только на северных, но и на южных склонах синузии *Syringa wolfii*, некоторых спирей и фрагменты белопахтарников-зеленомошников типичны и в настоящее время (см. рис. 4). Их сохранению способствуют скалы и обрывистые склоны, каменные развалы, речные протоки, ручьи, т.е. более или менее надёжная защита от низовых пожаров.

Неморальные формации в рассматриваемый период были локализованы по бортам речных долин и на инсолируемых склонах, где общее изменение климата сказывалось в наибольшей мере. Видимо, они были представлены чернопихтовой и кедровой тайгой с участием доминантов подчинённых ярусов, образовавших собственные формации уже гораздо позже. Эти сложные многоярусные сообщества не могли не включать бореальные элементы, т.к. исходными типами растительного покрова и «Кедровой Пади» и вообще приморской части Восточно-Маньчжурских гор в их современных границах являются горные тундры, субальпийские группировки и тайга (Урусов, Лауве, 1980). Хвойно-широколиственные насаждения были обширней на внешних склонах Сухореченского хр. Но главной особенностью ценотической ситуации среднего и позднего голоцена явились активизация почвообразования на верхнем пределе растительности, вертикальные подвижки всех растительных поясов (лесных сначала в виде инфильтрации ценоэлементов, а позже – перемещения вверх формаций-эдификаторов) и образование сообществ объединённого состава.

В конце позднего голоцена и первом тысячелетии нашей эры в высотном интервале 100(150) – (250) 300(350) м над ур. м. сформировались своеобразные кедрово-чернопихтово-белопахтовы леса, где фактически *Abies holophylla* заняла место *Picea ajanensis* (северные экспозиции) и *P. koraiensis* Nakai. Образование лесов комплексного состава на месте можжевельниковой и каменноберёзовой формаций, а также горной тайги шло в процессе гологенетических смен, которые провоцировались, ускорялись послепожарными породосменами, из-за активизации человеческой активности ставшими особенно частыми примерно с VII в. (Окладников, 1959). По середине XVII в. формируются более устойчивые к резким перепадам увлажнения леса, в которых получают всё большее участие виды, легко восстанавливающиеся вегетативно. Ценозы упрощаются, нивелируются. Не только на внешних склонах хребтов, но и внутри заповедника (даже до средней части северного склона Сухореченского хр.) приобретают самостоятельное развитие дубовая, железноберёзовая, ясенева (*Fraxinus rhynchophylla*), липовая (*Tilia amurensis* Rupr., *T. tagnetii* C.K. Schneid.) формации. Распространение *Quercus mongolica* связано с увеличением антропогенных влияний, прежде всего учащением пожаров. Возможно, к этому времени вторичные широколиственные леса территории сформировались впервые. По наличию мощных стволов *Quercus mongolica* и *Betula schmidtii* в возрасте 350–500 лет и их остатков, в том числе и на оптимально влажных участках подножий хребтов, правомерно заключить, что в прошлом был период, когда пирогенная деградация растительности была существенней, чем непосредственно перед организацией заповедника. До резкого уменьшения плотности населения на побережье залива Петра Великого в середине XVII в. дубово-железноберёзовые леса в среднем течении р. Кедровая занимали большие, чем теперь, площади. С этого времени интенсивно восстанавливаются берёзы (преимущественно сохраняющаяся на скалах и обильно семяносеющая *Betula schmidtii*), *Alnus tinctoria*, *Fraxinus rhynchophylla*, в глубине речного бассейна – *Larix x lubarskii* Sukacz., под полог которых сразу же внедряются *Pinus koraiensis*, *Abies holophylla*. Расширение лиственничников в Восточно-Маньчжурских го-

рах имело место дважды – в древности, в результате вулканической деятельности, на излившихся породах (Анерт, 1928; Сурин, 1934) и гарях и в текущем тысячелетии в период нарастания плотности населения и в особенности с XVI–XVII вв., когда лиственницей и мелколиственными породами после гарей возобновились громадные площади сосновых, кедрово-широколиственных и елово-пихтовых лесов (Барабаш, 1883; Стрельбицкий, 1897; Гарин, 1916).

В течение 200 лет хвойные вновь проходят до берега моря. *Pinus koraiensis*, по сведениям старожилов, сохранялся на возвышенностях в устье р. Кедровой до конца 20-х годов XX столетия (данные собраны к. б. н. М.В. Раковой для летописи природы заповедника за 1978 г.). Этому способствовала поздняя прокладка дорог вдоль побережья: древняя дорога, а позже почтовый тракт шёл непосредственно через перевалы «Кедровой Пади». В настоящее время от сплошных чернопихтово-кедровых массивов по берегу Амурского залива, существовавших в 1860 г. (Будищев, 1883), остались насаждения в санаторной зоне г. Владивостока и – ближайший к заповеднику пункт – на мысе Песчаном.

Отмечавшаяся высокая жизнеспособность *Abies holophylla* в условиях заповедника (Кабанов и др., 1972) нашла подтверждение в её быстром восстановлении после рубок и пожаров начала 40-х годов XX века в восточной части Сухореченского хр. (шлейф северного склона). В то же время, в западной части хребта, несмотря на лучшую сохранность формации, вид возобновляется слабо, что подтверждает необходимость биогеоценотического подхода при изучении восстановительных сукцессий заповедных массивов.

Особенностью производных ценозов «Кедровой Пади» является их более недавняя и поэтому более очевидная, чем на удалённых от моря, лежащих вне пределов зоны туманов участках, сборность, консолидированность состава, выраженность бореального или, по крайней мере, квазибореального ядра видов, которые в травяном покрове обычно доминируют или образуют обширные синузии. Травянистые ценоэлементы собственно чернопихтарников и дубрав (*Brachybotrys paridiformis* Maxim., *Oxalis obtriangulata* Maxim., *Asarum sieboldii* Mig., *Melampyrum roseum* Maxim., ксеромезофильные и мезофильные осоки, лилейные, фиалки и др.) территориально распространены менее значительно и в пояс горной тайги и *Betula lanata* не проходят, доминируя в основном на обрывистых подножиях склонов и по их нижним третям. Такое распределение эдификаторов дубравного ряда позволяет предполагать фестончатость группировок с их участием в прошлом и относительно позднее объединение в единый растительный пояс.

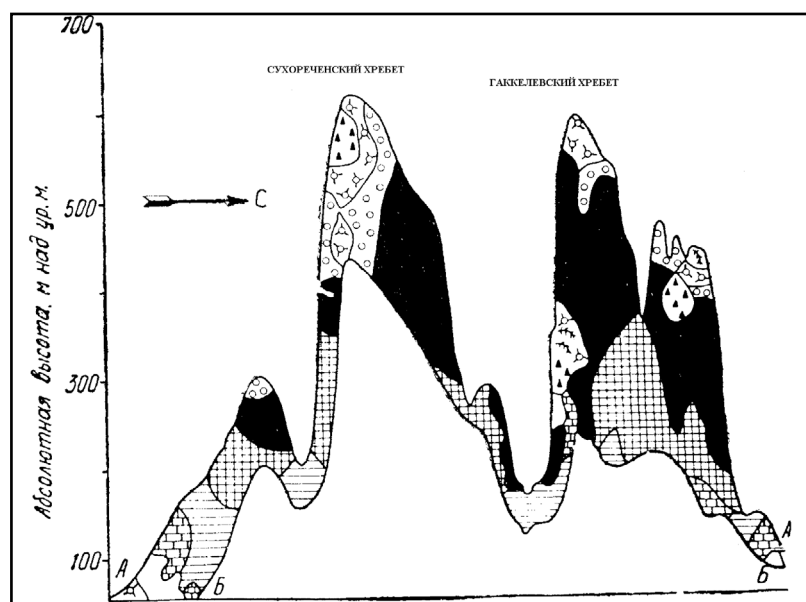


Рис. 5. Распределение формаций и их фрагментов в середине прошлого тысячелетия. Территория и обозначения те же, что и на рис. 4

Таким образом, мы располагаем достаточными данными, чтобы считать преобладавшими в «Кедровой Пади» в первом тысячелетии н. э., (т. е. очень поздно по сравнению с окружающими территориями) каменноберезняки и варианты елово-пихтовых лесов (рис. 5). Долина р. Кедровая, шлейфы склонов и северный склон Сухореченского хр. до высоты примерно 200 м над ур. м. были заняты лиановыми чернопихтарниками с фестончатой верхней границей. Выше располагались белопихтово-кедровые леса с присутствием

пихты цельнолистной в нижней части. На внешних склонах заповедника они подымались до высоты 350 м, внутренних – 250–270 м. За ними шла собственно горная тайга, уже обогащённая в нижнем поясе внедрившимися в неё *Pinus koraiensis*, *Betula costata* Trautv., *B. schmidtii*, *Tilia amurensis*, *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Deutzia amurensis* (Regel) Airy-Schow, *Berberis amurensis* Maxim. и др. О широком распространении тихоокеанской тайги свидетельствует распределение *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc. в возрасте 300–700 лет и его сухостоя. Причём тис частично пережил несколько породосмен и участвует в кедрово-чернопихтово-широколиственных лесах с *Carpinus cordata* Blume, пришедших на смену тайге. По возрасту тиса можно установить продолжительность некоторых этапов смены доминантов: видимо, вместе с каменноберезняками исходные для лесного типа растительности, а в прошлом в зоне туманов приокеанического высокогорья климаксовые елово-пихтовые заманиховые зеленомошники с тисом сменяются белопихтово-кедровыми насаждениями за 300–600 (800) лет. Т. е. замена *Picea ajanensis*, некоторых мелколиственных пород, *Acer barbinerve*, *A. komarovii*, *A. ukurunduense* кедром и широколиственными деревьями – длительный процесс. Хотя анемохор *Abies holophylla* внедряется в сообщества обогащённой тайги только на последнем этапе, именно она, являясь эдификатором, определяет облик и строение нового климаксового сообщества объединённого состава.

Крайняя медленность гологенетической смены тайги лесами с доминированием сосны кедровой корейской, неравномерность и даже некоторая обратимость данного процесса отмечалась нами и в центральных хребтах Среднего Сихотэ-Алиня. Но там, во-первых, происшедшее изменение климата всё-таки менее значительно, во-вторых, слабее давление внедряющихся элементов из-за их относительной многочисленности, в-третьих, всё ещё велики сами территории, на которые распространяются породосмены.

На северном склоне гологенетические смены пород определённо вели к сокращению площадей каменноберезняков и заманиховых ельников-зеленомошников в пользу лесов с содоминированием бореальных и неморальных хвойных. Под влиянием пожаров распространились широколиственно-еловые леса с *Abies nephrolepis* и кленово-сиренево-трескуновые заросли с этой пихтой, в которые облегчено проникновение *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla*. Далее формировались белопихтово-кедровые и чернопихтово-кедрово-белопихтовые леса. Последние, как уже говорилось, являются соответствующими климату. Их развитие в лиановые чернопихтарники и широколиственно-дубовые ценозы связано с пожарами.

Достаточная влажность разнокустарникового, кленово-чубушникового и папоротникового чернопихтарников и наличие на ряде участков самосева *Abies nephrolepis* позволяют допустить возможность восстановления чернопихтово-кедрово-белопихтовых лесов.

При породосменах, хотя частично и в более медленном темпе, но всё же происходят смены доминантов в подлеске и травяном покрове. На северном склоне, в особенности на доступных палам площадях, типична замена синузий *Syringa wolfii*, *Thelycrania alba* (L.) Pojark., *Echinopanax elatum*, *Abelia coreana* Nakai, жимолостей на чубушниково-дейциевый подлесок с *Corylus mandshurica* Maxim., *Weigela praecox*. В живом напочвенном покрове зелёные мхи, *Equisetum hiemale* L., плауны замещаются *Oxalis acetosella* L. и квазибореальными *Waldsteinia ternata* (Steph.) Frisch, майниками, *Paris hexaphylla* L., некоторыми василистниками и хохлатками, позднее – неморальными *Smilacina hirta* Maxim., *Lilium distichum* Nakai, *Convallaria keiskei* Mig., *Hylomecon vernalis* Maxim. Наконец, получают распространение *Brachybotrys paridiformis*, *Oxalis obtriangulata*, *Viola rossii*. Среди выходов скал и камней бореальные кустарники и травы сохраняются на всех абсолютных высотах. И если в нижних частях склонов в «Кедровой Пади» наблюдается чередование времени и пространства ценотически контрастных синузий и аспектов трав и мозаика кустарниковых синузий, то уже в их верхней половине квазибореальные и бореальные виды преобладают, а неморальные встречаются спорадически. Вообще же следует подчеркнуть консолидированность состава всех ассоциаций Сухореченского хр., в средней части которого на северном склоне против базы заповедника в 1978 г. находился разнокустарниковый широколиственный лес с актинидиями и грабом. Первый ярус формировали дуб монгольский, ольха красильная, берёзы маньчжурская и даурская (чёрная), бархат амурский, второй – клёны Комарова и ложнозибольдов, ясень горный, трескун амурский, вишня сахалинская (Саржента), граб сердцелистный, берёза Шмидта. В подлеске учтены дейция амурская, чубушник тонколиственный, сирень Вольфа, вейгела ранняя, рододендрон остроконечный. Живой напочвенный покров также включал ультранеморальные, неморальные, бореальные и ультрабореальные виды.

Обсуждение результатов исследования. В начале текущего тысячелетия в бассейне р. Кедровой южный мегасклон занимали островные каменноберезняки, единый массив белопихтарников, расчленённый в нижний трети чернопихтово-широколиственными, дубово-чернопихтовыми и дубово-железоберёзовы-

ми лесами обрывистых участков (рис. 6). Вследствие нарастания тепла стали обычными *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg., *Tilia amurensis*, *Phellodendron amurense* Rupr., *Acer mono* Maxim., а также *Betula costata*. При естественном ходе смен в дальнейшем здесь мог встречаться новый зональный тип лесной растительности с значительным участием или преобладанием *Picea koraiensis*, как это имеет место в центральных хребтах Восточно-Маньчжурской горной страны (Сурин, 1934) и отмечено нами на крайнем северо-западе Пограничного района Приморья. В «Кедровой Пади» накопления *Picea koraiensis*, присутствующей теперь в виде единичных деревьев, не последовало из-за влияния периодических пожаров.

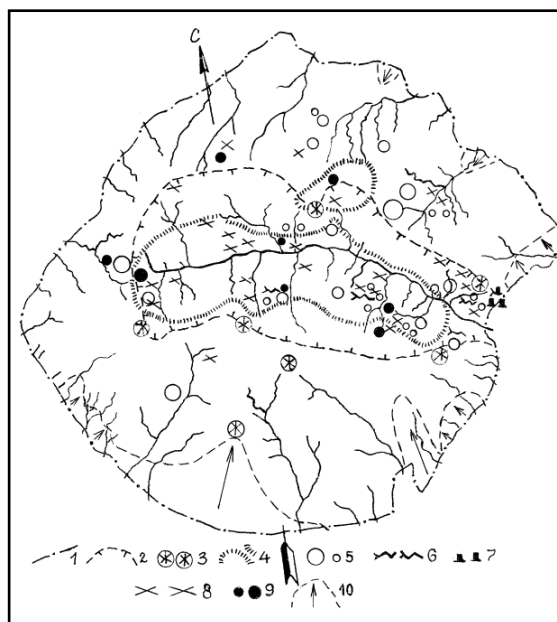


Рис. 6. В заповеднике «Кедровая Падь» *Aralia continentalis* и *Panax ginseng* маркируют территории, флористическое богатство которых в течение не менее чем последнего тысячелетия н. э. сохранялось относительно полно даже в случае проникновения пожаров: 1 – граница заповедника, 2 – водосбор р. Кедровая, 3 – основные вершины, 4 – лиановно-грабовые чернопихтарники, 5 – местопроизрастания *Betula schmidtii* с отдельными выделами с её преобладанием, 6 – валёж *Betula schmidtii* в возрасте до 1000 лет, 7 – пни *Betula schmidtii* рубки 1940-х гг., 8 – местопроизрастания *Aralia continentalis*, 9 – установленные к 1980 г. местопроизрастания *Panax ginseng*, 10 – контуры современных лесолуговых пожаров

При пирогенной деградации белопихтарников возникают сиренево (*Syringa wolfii*) – актинидиевые (*Actinidia kolomikta* Maxim.) заросли с *Abies nephrolepis*, *Betula lanata*, *Acer ukurunduense*, которые представлены в заповеднике и сейчас. На их горях поселяются берёзы (причём в начале тысячелетия это были *Betula costata*, *Populus davidiana* Dole, *P. maximoviczii* A. Henry, *Salix abscondita* Laksch), другие бореальные породы. Под их полог постепенно внедряются кедр и дуб, появление которых возможно и в ходе климатогенных смен. Микроклимату южного склона наиболее соответствуют чернопихтово-широколиственные леса с нижним древесным ярусом из *Acer pseudosieboldianum* (Pax) Kom. или при большой крутизне дубово-чернопихтовые.

В конечном итоге по южному борту долины р. Кедровая к XVII в., видимо, получили развитие разнотравные и в небольшой степени полынно-разнотравные луга. Злаковые, как и сейчас, могли быть приурочены к внешнему мегасклону Сухореченского хр. Таёжные массивы оказались расчленёнными и оттеснёнными в распадки, к каменным развалам и вершине Гаккелевского хр. Однако каменноберезняки и белопихтарники южного склона, в отличие от формаций Сухореченского хр., за последующие столетия не смогли восстановиться сколько-нибудь полно: сказалось очень значительное общее увеличение тепла, поддерживавшее рефугиумы теплолюбивых, несмотря на пожары уцелевшие здесь по крайней мере на двух довольно обширных участках (см. рис. 7). Существенно упрочила позиции лишь формация пихты цельнолистной, обеспечив широкое развитие чернопихтово-дубовой кленово-разнокустарниковой ассоциации, границы которой можно проследить по дубнякам с *Acer pseudosieboldianum*.

В XX в. немногие участки высокогорной растительности оказались как бы законсервированными на каменных развалах, по их периферии и в других убежищах от огня. Почти исключительно бореальными по

составу остались лишь фрагменты белопихтарников-зеленомошников с *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *Acer ukurunduense*, *Syringa wolfii*, *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. После их уничтожения в группировки с сиренью и клёном проникают *Aralia elata* (Mig.) Seem., *A. continentalis* Kitag., *Liquistrina amurensis* Rupr., *Phellodendron amurense*, неморальные лианы и широколиственные. Каменноберёзняки южного склона, собственно, представляют каменноберёзово-дубовые леса, в которых со временем в ходе эндогенетических процессов получит преобладание дуб, как это уже произошло на ряде территорий.

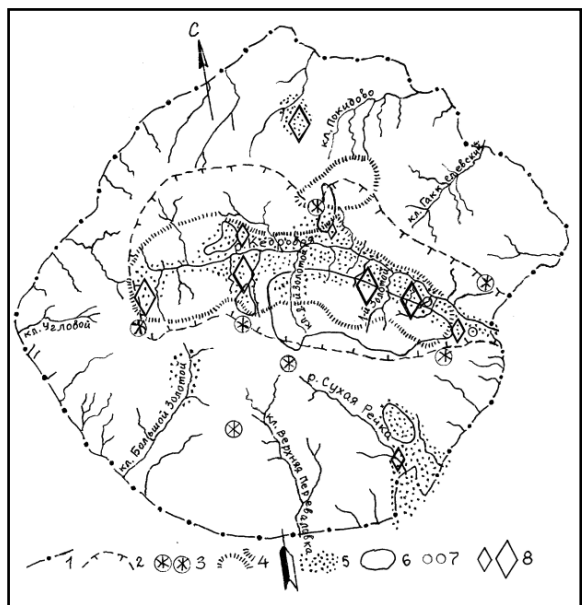


Рис. 7. Позднеплейстоценовые рефугиумы ультранеморальных флороценофитов «Кедровой Пади»: 1 – границы заповедника, 2 – водосбор р. Кедровая, 3 – основные вершины, 4 – лианово-грабовые чернопихтарники, 5 – дислокация рефугиумов; ценопопуляции: *Hepatica asiatica* (6), *Oxalis obtriangulata* (7), *Brachybotrys paridiformis* (8)

Чернопихтарники и дубняки с пихтой цельнолистной и кедром в нижней части бассейна Кедровой быстро разрушились, сменяясь порослевыми широколиственными молодняками с обилием лиан (*Actinidia arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch., *A. kolomikta*, *A. polygama*, *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Vitis amurensis* Rupr., в более сухих местах *Ampelopsis brevipedunculata* (Maxim.) Trautv., ломоносы), дубняками, ясенёвниками и железноберёзками в процессе сингенетических смен, а в начале сороковых годов – рощами *Aralia elata* и зарослями *Lespedeza bicolor*, *Corylus heterophylla*, которые на Гаккелевском хр., однако, больших площадей не занимали. Лианово-кустарниковые группировки, оказавшиеся теперь в основном под пологом дубовых и липовых лесов, всё ещё широко представлены, по крайней мере, на протяжении 4 км заповедной долины и её бортов. Эта часть «Кедровой Пади» в 20–30-е и 40–50-е годы XX в. являлась по существу актинидиевой падью.

В целом периодические пожары обеспечили преобладание и длительную устойчивость пород, легко возобновляющихся порослью. Причём внешние южные склоны Сухореченского хр. всё ещё заняты лещинниками с участием лесных лиан и трав. На южном склоне Гаккелевского хр. преобладают дубняки, унаследовавшие от таёжных и хвойно-широколиственных предшественников преимущественно папоротниковый, майниковый, хлорантовый травяной покров, в данный период сменяющийся на осоково-марьянниковый. Рябинниковый и рододендрон-таволговый с *Syringa wolfii* подлесок замещается лещинно (*Corylus mandshurica*) – леспедециевым с *Weigela praecox*. К востоку от центра заповедника дубово-чернопихтовые леса с *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. и мезофильными неморальными травами сохранились незначительно по распадкам ключей или на небольшой высоте над долиной р. Кедровая.

Лесная растительность равнинной фратрии развивалась в процессе формирования дерново-аллювиальных почв и лесных террас от мертвопокровных периодически подтопляемых ассоциаций ив через чозениевую формацию (с ивами, тополями, *Ulmus japonica*, бореальными селезёночниками, *Anemone amurensis* Kom., *Corydalis ambigua* Cham. et Schlecht., *C. humaricifolia* Maxim., *C. pallida* Pers., *C. ussuriensis* Aparina, аспектирующими в апреле - начале мая, *Caltha silvestris* Worosch., создающей аспект в течение 3 недель мая, и неморальными травами, аспектирующими с ранней весны) первой надпойменной террасы в ольшаник с

чозенией (на севере заповедника – тополёвник), позднее немногими теплолюбивыми широколиственными породами, в свою очередь, сменяемыми чернопихтово-кедрово-широколиственным лесом с *Juglans mandshurica* Maxim., *Phellodendron amurense*, *Carpinus cordata* Blume, *Ligustrina amurensis*, *Celastrus flagellaris* Rupr., другими неморальными лианами, кустарниками, травами и небольшим, часто спорадическим участием бореальных видов всех жизненных форм. Видимо, ещё в позднем голоцене как климаксовый в долине Кедровой формировался кустарниково-папоротниковый елово-пихтарник с немногими лианами, но иногда уже обширными (особенно с середины периода) синузиями неморальных инфильтратов, смыкающимися с исторически молодыми в «Кедровой Пади» неморальными ценозами бортов речной долины.

В настоящее время пирогенное разрушение сложного комплекса долинных хвойно-широколиственных лесов вызывает изменения, обратные эндо- и экологическим. Фитоценозы упрощаются вновь до ольшаников и ивняков, далее следует смена типа растительного покрова на луговой со сложноцветными до 2 и зонтичными до 3 м высоты. Значительное развитие формации *Alnus tinctoria* и тот факт, что хвойно-широколиственные леса в долине Кедровой специально даже не отмечены (Васильев, 1972), обусловлены именно существенностью деградации лесов здесь. В прошлом восстановительные сукцессии вели к формированию насаждений с лиственницей, ещё сохранившейся в виде отдельных деревьев.

Внедрение неморальных элементов в первично, по крайней мере, таёжные ассоциации шло через пойму Кедровой и другие речные долины. В настоящее время неморальные кустарники и травы создают аспект уже в непосредственной близости от устья сразу за литоральной растительностью и вместе с ней. В 1976 г. в насаждениях ив, чозении, ольхи японской у побережья отмечены *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, *Onoclea sensibilis* L., *Osmunda cinnamomea* L., *Neomolinia fauriei* (Hanck.) Honda, *N. manshurica* (Maxim.) Honda, *Asrisaema amurense* Maxim., *A. peninsulae* Nakai, *Disporum viridescens* (Maxim.) B. Fedtsch., *Convolvularia keiskei* Mig., *Dioscorea nipponica* Makino, *Brachybotrys paridiformis*, фиалки и др. Весной 1978 г. здесь же учтены *Carex siderosticta* Hance, *Gagea nakaiana* Kitag., *Allium monanthum* Maxim., *Lilium distichum*, *Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker, *Caltha sylvestris*, *Eranthis stallata* Maxim., *Anemone amurensis*, *A. litoralis* Juz., *A. raddeana* Regel, *A. umbrosa* C.A. Mey., *Ranunculus ussuriensis* Kom., *Hylomecon vernalis*, *Corydalis ambigua*, *C. buscnii* Nakai, *C. remota* Fisch., *C. repens* Mandl et Muehld., *C. pallida*, *C. ussuriensis*, *Cardamine leucantha* (Tausch) O.E. Schulz, *Chrysosplenium pilosum* Maxim., *Ch. ramosum* Maxim., *Ch. sinicum* Maxim. Консолидированность состава ценозов так отчетливо ещё и потому, что вследствие большой влажности пирогенная деградация проявляется слабей.

Наличие в пойме р. Кедровая от её устья комплекса литоральных, неморальных и бореальных элементов, которые со сходной полнотой проявляются вновь только в других поймах, но всей береговой линии не свойственны, подтверждает наши положения: 1) о более полных вертикальных миграциях по речным каньонам и долинам, где всегда имеются пригодные для заселения участки большей или меньшей величины; 2) о малой существенности, начиная с плейстоцена, меридиональных миграций растительности для восточной окраины Азии в целом (Урусов, 1974). Возвышенные мысы в большей степени сохраняют бореальные виды, таким образом, ещё и потому, что были в стороне от главных миграционных путей. В то же время, представляя убежища от пожаров, они иногда несут и крайне редкие для Приморья неморальные и ультра-неморальные растения более южных флор (*Partenocissus tricuspidata* (Sieb. et Zucc.) Planch., *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi и др.), в долинах уже погибшие.

Причины смен растительного покрова и смещения высотных поясов растительности разбираются в ряде работ (Бобров, 1972, 1978, 1980; Правдин, 1972; Урусов, 1974, 1978а, 1979; Урусов, Лауве, 1980), где они связываются с опусканием края материка и послеледниковым изменением климата. Естественные и антропогенные смены подробно рассмотрены Г.Э. Куренцовой (1973). Допуская недавнюю небольшую морскую трансгрессию, Куренцова всё же считает, что за современную береговую линию на затопленную территорию простирался растительный покров, аналогичный имеющему место сейчас, упуская принципиально иную вертикальную зональность, механизмы породосмен (инфильтрации, сегрегации и объединения, образование переходных и устойчивых консолидированных ценозов), молодость и климатической ситуации, и нынешней структуры растительных сообществ.

Инфильтрация в выше лежащие зоны приводит к образованию консолидированных группировок не только на стыках формаций и поясов. Черты и объединённости, и сегрегированности в большей или меньшей степени проявляют все ценозы. В Хасанском районе это явление в целом аналогично интрогрессии флор (Бобров, 1961), хотя и менее отчетливо географически.

Характерным признаком интрогрессии флор (в нашем случае приокеанической охотского типа, про-

ходящей по горам РФ на Корейский п-ов; преобладающей западней маньчжурской; внедряющейся с востока и юга японо-корейской низкогорной) является естественная гибридизация видов. В «Кедровой Пади» кроме гибридных лиственницы и майника обнаружены единичные гибриды берёз и тополей. Это связано как раз с объединением в составе одной ассоциации до 6 и даже 8 или 10 представителей одного и того же рода, в том числе и давно разошедшихся по разным экологическим нишам. Причём из-за образования переходных по свойствам экологических ниш обеспечивается устойчивость консолидированных сообществ и возникают условия, способствующие гибридизации.

Есть мнение, что обычная в заповеднике *Alnus tinctoria* – гибридный цикл *Alnus japonica* и *A. hirsuta* Turcz. (Воробьёв, 1968; Бобров, 1980). Этот вид и цветущая позже *Alnus japonica* (перекрывание сроков цветения у аномально цветущих индивидуумов всё-таки наблюдается) в заповеднике гибридов не дают. Нам известно лишь одно дерево с переходными признаками листьев и коры. Очень редки и гибридные экземпляры берёз. Видимо, относительно чаще смешиваются *Betula davurica* Pall. и *B. lanata*. Их гибриды легко определяются по лохматой коричнево-серой отслаивающейся широкими кольцами коре и крупным широкояйцевидным листьям промежуточной формы. Ниже верхней трети северного склона Сухореченского хр. они нам пока не известны. На хр. Три Сестры и северном склоне г. Чалбан у вершины изредка отмечаются экземпляры, признаки которых выполняют переход между берёзами шерстистой и Шмидта (тёмная, более рыхлая, чем у железной берёзы, кора, яйцевидно-овальные листья). Почка гибридных берёз в той или иной степени опушены. Изредка встречающиеся у пос. Барабаш экземпляры гибридного тополя имеют голые или почти голые листовые черешки длиной до 3 см и эллиптические короткозаострённые листья величиной 10 x 5–7 см и могли возникнуть при смешении в заповеднике пока не обнаруженного *Populus suaveolens* Fisch. и *P. maximowiczii* A. Henry.

В долине Сухой Речки довольно обычен дуб с мощными опушенными побегами, почками и листьями, но голыми плюсками, классифицируемый как гибрид *Quercus dentata* Thunb. и *Q. mongolica* (Flora Koreana, 1972). Такие особи дуба изредка встречаются на побережье по Лазовский р-н включительно. Так же, как *Alnus tinctoria* и *Pinus x funebris* Kom., морфологически они сравнительно однородны и производят впечатление самостоятельного вида. Но, в целом, в «Кедровой Пади» составленные твёрдо установленными гибридами достаточно плотные популяции древесных пород нам не известны: потому что загадочный дуб Сухой Речки при специальном морфологическом анализе оказался изолятом *Quercus alivena* Bl. и чётко отличен от *Q. x mc-kormickii* Carr. Классические образцы гибридного дуба Мак-Кормика нам предоставила сотрудница Тихоокеанского института географии ДВО РАН Е.П. Кудрявцева, собравшая его в т. ч. на о-ве Рейнеке, Амурский залив Японского моря (Урусов, Кудрявцева, Чипизубова, 2001). Масштабов, аналогичных проявляющимся у лиственниц и берёз Среднего Сихотэ-Алиня, гибридизация достигает у трав, отчасти, в роде *Corydalis* Medic.

Не исключено, что *Alnus tinctoria* заповедника и *Quercus «dentata»* его дальних окрестностей сложились в результате древней гибридизации (до позднего плейстоцена), тогда как тополя и берёзы дали гибриды только что, объединившись в одних ассоциациях в основном уже в позднеголоценовое время. Возможность гибридного смешения этих видов существует на протяжении жизни 2-5 поколений. Если у шиповников (*Rosa rugosa* Thunb. x *R. davurica* Pall.), майников, хохлаток, крестовников (*Senecio litvinovii* Schischk. x *S. cannabinifolius* Less.) из-за интрогрессии и гибридизации неморальных видов с бореальными явно начинают складываться переходные популяции, которые отчасти сейчас (*Maianthemum x intermedium* Worosch.) и тем более в перспективе взятые сами по себе можно будет рассматривать как виды, то это как раз доказывает значимость для явления не столько возраста совместного произрастания, сколько количества сменившихся поколений.

Остановимся подробнее на положении у клубненосных хохлаток. Наличие массы гибридных индивидуумов в пределах долины р. Кедровая прослеживается в апреле-первой половине мая, когда в одних и тех же ценозах и одновременно цветут неморальные *Corydalis repens*, *C. woroschilovii*, *C. remota*, *C. fumariifolia* и бореальные *C. ambigua* и *C. ussuriensis*. Вступают в интрогрессию *C. fumariifolia* и формы *C. repens*, гибридизируют *C. fumariifolia* и *C. ambigua*, *C. ambigua* и *C. remota*. Морфологическая вариабильность расширяется из-за повторной гибридизации видов с гибридами, в частности, гибрида дымянковолистной и обманчивой хохлаток с ползучей и этого же гибрида с сомнительной. Однако гибридизируют не все представители секции *Pesgallinacaus* Lrmisch. Нам не известны достоверные гибриды у *C. ussuriensis* и вновь описанных нами хохлаток (Урусов, 1990). Со средних частей склонов, где преобладают бореальные *Pergallinaceus*, гибриды исчезают: т. е. чем продолжительней существование рефугиума, тем ярче выражены в нём интрогрес-

сия и гибридизация. И долины рек Кедровая и Сухая Речка наглядно демонстрируют это правило.

Каким образом травянистые растения с нелетучими и не переносимыми животными семенами смогли достаточно широко распространиться – вскрыло скрупулёзное изучение биологии видов, начатое в «Кедровой Пади» с 1975 г. В ряде случаев распространителями могут оказаться воды ливневых дождей, насекомые (Ракова, 1980), наконец, организмы, перемещающие гумус при своей жизнедеятельности.

При изучении смен типов растительного покрова и доминантов в «Кедровой Пади» выявлена гораздо бо́льшая, чем представлялось первоначально, общность видов растений Сухореченского и Гаккелевского хр., южных и северных склонов, разных абсолютных высот, обеспеченная единством флоры и растительности территории в позднем плейстоцене и начале и первой половине голоцена. На Гаккелевском хр. пока не найдены только бореальные *Picea ajanensis* и *Echinopanax elatum* и квазибореальный *Acer komarovii* (Урусов, Недолужко, 1979). Более значительная сегрегированность таёжной растительности и вообще влаголюбивых элементов связана с повышенной сухостью Гаккелевского хр., северный склон которого лежит за пределами зоны интенсивных летних туманов. Поэтому разрушение хвойных формаций северной половины заповедника шло интенсивней и зашло дальше. Вообще же элиминация субальпийских элементов произошла при подъёме лесов и поглощении высокогорного кустарникового пояса тайгой. Бореальные элементы, несмотря на изменение климата, часто могут сохраняться наиболее полно. Поэтому и в Хасанском районе, и в целом в низкогорьях сопредельной Маньчжурии выражен фон бореальных ценоэлементов, на который как бы «нанесены» неморальные виды и формации. Данное явление обусловило пестроту состава описанных ассоциацией (Скворцов, 1930, 1932; Лукашкин, 1933; Гордеев, Жернаков, 1953), в заповеднике из-за отсутствия степных видов и вообще позднего начала породосмен даже гораздо менее широкоую.

По крайней мере, ухудшение и периодизация плодоношения пока ослабляют позиции сравнительно небольшого числа бореальных элементов (тис, лиственница, заманиха, зимолоубка, в меньшей мере ели). Но они сравнительно быстро гибнут при пожарах, вытеснении экологически и ценотически замещающими видами, из-за изменившихся отношений в биогеоценозах: *Symplocarpus foetidus* Salisb. «Кедровой Пади» практически полностью уничтожен кабанями.

Флора неморальных и в особенности ультранеморальных высших растений сохранилась на территории вообще частично в связи с затрудненностью инфильтрации под полог тайги, полным затоплением морем прежних экологических ниш, видимо, частичным несоответствием биологии новым условиям, наконец, что особенно существенно, из-за её децимации в стадиалы. Мы имеем дело с её хотя и вновь объединёнными в формации, но существенно сегрегированными элементами. Поэтому ряд растений, относимых нами сейчас к неморальным или ультранеморальным элементам с известной долей условности, может принадлежать полностью уничтоженным в Приморье формациям и высотным растительным поясам. На наш взгляд, с ними и связаны находки новых для территории видов и сомнительных видов, наконец, описание новых для науки «неморальных» видов с Японского побережья. И эти находки пока будут продолжаться.

Широкое развитие на юге Приморья неморальных формаций в их современном виде, включая формации *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (в заповеднике отсутствует), *Abies holophylla*, *Quercus dentata*, не противоречит выводу о недавней преобладающей бореальности крупных пространств и медленному темпу происходящих за века климатогенных экогенетических смен. Явление неморализации стоит в связи с недавностью затопления площадей, где располагались наиболее сложные сообщества, с пространственно небольшими (до нескольких километров) перемещениями видов в послеледниковую эпоху (Урусов, 1974). Ведь «положение островов вблизи побережья Южного Приморья стабилизировалось во второй половине голоцена, т. е. 3–4 тыс. лет тому назад» (Куренцова, 1973. Однако Галина Эразмовна вдвое омолодила это событие. Не следует также забывать, что приостановление пожаров в Южном Приморье, как и на Корейском п-ове, приводит к смене лугово-степного «лунного ландшафта» безлесных гор (Вебель, 1890) зарослями лещины и широколиственными лесами за сравнительно небольшой период (Урусов, 1978).

Заключение. Считаю необходимым отметить, что несмотря на полноту изученности флоры и растительности заповедника, в обильных и объёмных соответствующих публикациях пока не нашли отражения следующие важные особенности его растительного покрова:

1. Флора территории в целом и конкретные ценозы в частности представляют высшую для Азиатской части РФ степень консолидации разнородных элементов в речных долинах и на нижних частях склонов под защитой от зимних ветров. Высокое разнообразие сосудистых растений, требовательных к теплу, маркируют *Hepatica asiatica* и *Brachybotrys paridiformis*, видимо, прочно связанные с лиановыми чернопихтарниками Маньчжурии.

2. Из-за особой влажности водосбора р. Кедровая и малонаселённости микрорайона в заповеднике преобладают относительно молодые экосистемы, возникшие в позднем голоцене и (в основном) в новейшее время в процессе преобразования экологических ниш и консолидации ценозов и целых формаций, как это отмечалось для края в работах Е.Г. Боброва и наших. Причём состав и структура ценотически пёстрых экосистем всё ещё находятся в динамике, преобразуются в особенности в долине р. Кедровая и на теневых склонах.

3. Исторически первичными для территории в современных её границах являются фрагменты горных реликтовых лишайниковых тундр, субальпийских кустарниковых группировок, расчленённые пояса каменистых берегов и тайги (их фестоны). Неморальные формации также не являются пришлыми, но прежде, ещё в среднем голоцене и, возможно, начале позднего, они находились на ныне затопленных морем территориях и восстановились путём объединения инфильтратов, при этом поглотив таёжные элементы.

В начале – середине первого тысячелетия нашей эры «Кедровая Падь» была занята однородной преимущественно бореальной растительностью + темнохвойно-широколиственные леса долинно-низкогорных рефугиумов БР. В конце периода бореальные формации преобладали с высоты 150–200 м над ур. м. На внешних склонах хребтов неморальные, в частности, дубовые, формации поднимались гораздо выше.

Вследствие особенностей распределения высотных поясов в позднем плейстоцене – среднем голоцене и дальнейшего смещения их верхних границ подвергшимися наибольшей сегрегации нужно считать неморальные и ультранеморальные элементы. Исчезновение ряда субальпийских видов, например, на Сухореченском хр., произошло уже в позднем голоцене и в наше время в ходе их гологенетической смены тайгой.

4. Современный тип организации растительности крайне молод (его возраст в основном менее 1500–800 лет), а климаксовые экосистемы (лианово-многокустарниковый чернопихтарник с *Abies nephrolepis*, *Pinus koraiensis* и широколиственными породами, дубово-чернопихтовый лес с клёнами и майниками) только формируются на базе изменённых ниш из элементов разных формаций и флор.

5. Пирогенная деградация горнотаёжных и объединённых ценозов усилилась к концу X–XI столетиях. С XVI в. и в начале XVII в. началось восстановление лесной растительности. Роль хвойных и ряда мезогигрофильных широколиственных элементов возросла в «Кедровой Пади», по крайней мере, вторично.

6. В связи с вновь возникшей сближенностью экологических ниш, становлением в процессе вековых и послепожарных смен ценозов объединённого состава, сжатостью звеньев экологических профилей в одной ассоциации произрастает до 10 представителей отдельных родов, обычно распределённых по разным высотным зонам. Возникают гибридационные процессы, особенно выраженные у травянистых растений (майники, хохлатки, фиалки и др.).

7. Целые популяции древесных пород гибридогенного происхождения, морфологически выровненные и типично рассматриваемые как хорошие виды, возникли в более ранние периоды, чем голоцен. Позднеголоценовое и новейшее смешение неизолированных генетически видов обеспечило наличие единичных, как правило, очень редких гибридных индивидуумов и широкую, но, за немногими исключениями, пока не сформировавшую морфологически однородных типов гибридацию у трав и таких кустарников, как шиповники.

Таким образом, во флоре заповедника и вообще юга Дальнего Востока чётко различаются гибридогенные виды, оформившиеся, скорее всего, не позже начала плейстоцена, и гибридное потомство недавно контактирующих родственных видов. Величина гибридных экземпляров берёз позволяет предполагать наличие эффекта гетерозиса.

8. Гологенетические смены доминантов длятся от 100–200 до 400–600 лет и, несомненно, убастриваются пожарами или вообще осуществляются в процессе послепожарных смен. При ослаблении пожаров климаксовые сообщества восстанавливаются медленно, т.к. неустойчивые дубовые и железоберёзовые леса в «Кедровой Пади» существуют до 600 лет, начиная распадаться с 400–300-летнего возраста.

9. В горных лесах пожары расчищают место для *Abies holophylla*, *Phellodendron amurense*, *Tilia amurensis*, *T. taqueti*, в долинных – отчасти ускоряют формирование широколиственно-хвойных лесов, в основном консервируя чозенники и ольшаники. Однако именно пожары замедляют выработку нового климаксового лесного сообщества с объединением разнородных ценоэлементов и ведут к ксерофитизации живого напочвенного покрова (в том числе флоры эфемероидов) и подлеска.

10. На большей части заповедника климатические условия уже не благоприятствуют восстановлению *Taxus cuspidata* и *Oplopanax elatus*. В то же время, *Picea ajanensis*, *Abies nephrolepis*, ряд влаголюбивых клёнов способны возобновляться на особенно влажных участках северных склонов, в том числе (*Abies*

nephrolepis) и в чернопихтарниках, а к западу от «Кедровой Пади» - на вершинах среднегорных плато Маньчжурии. В целом же, в современном климате получают преимущество мезофильные и ксеромезофильные виды и виды широких экологических амплитуд. Поэтому для лесопромышленных целей в районе нужно привлекать пихту цельнолистную, местные сосну и лиственницу. Их введение должно быть четко дифференцировано по экологическим профилям с учётом влажности почвы и воздуха в течение всего периода вегетации.

11. Переходный характер экологических ниш северных и пологих южных склонов в низкогорьях Хасанского района обеспечивает устойчивость наиболее сложных лесных ценозов с десятками видов древесных и кустарниковых пород, а также лиан, принадлежащих и к таёжным, и к наиболее теплолюбивым неморальным формациям, что, в принципе, открывает широкие возможности для интродукции, садово-паркового строительства и (за пределами зоны интенсивных летних туманов) в определённой мере промышленного садоводства.

Прочность консолидированных сообществ может быть связана и с некоторым обратным ходом климата в последние столетия, стабилизировавшим, в частности, елово-кедровые леса и ослабившим продвижение кедра вверх в Среднем Сихотэ-Алине. Однако с 1970-х гг. позиции «кедра» в последнем макрорайоне упрочились.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Приморского края. – Л.: Гидрометеиздат, 1973. – 148 с.
- Анерт Э.Э.** Северная Маньчжурия как одна из наименее изученных стран земного шара // Изв. общ. изуч. Маньчжурского края, 1928. – № 7. – С. 24–32.
- Барабаш.** Записки о Маньчжурии. // Сб. геогр., топогр. и статист. материалов по Азии. – СПб., 1983. – Вып. 1. – С. 68–98.
- Бобров Е.Г.** Интрогрессия и гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Бот. журн., 1961. – Т. 46, № 3. – С. 313–327.
- Бобров Е.Г.** Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова // Бот. журн. 1972. – Т. 57, № 8. – С. 865–879.
- Бобров Е.Г.** Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. – 188 с.
- Бобров Е.Г.** Некоторые черты новейшей истории флоры и растительности южной части Дальнего Востока // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 2. – С. 172–184.
- Будищев А.Ф.** Описание лесов Приморской области // Сб. главнейш. офиц. док. по упр. Вост. Сиб. Т. 5. Леса Приморского края, Иркутск, 1883. – вып. 1. – 537 с.
- Васильев Н.Г.** Леса заповедника «Кедровая Падь» // Лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1965. – вып. 1 – С. 97–140.
- Васильев Н.Г.** Растительность заповедника «Кедровая Падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая Падь». – Владивосток. 1972. – С. 17–42.
- Васильев Н.Г., Панкратов А.Г., Панов Е.Н.** Заповедник «Кедровая Падь». – Владивосток, 1965. – 86 с.
- Вебель.** Поездка в Корею летом 1889 г. // Сб. геогр., топогр. и стат. материалов по Азии. – СПб., 1890. – Вып. 41. – С. 143–252.
- Воробьев Д.П.** Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1968. – 277 с.
- Гарин Н.Г.** По Корее, Маньчжурии и Ляодунскому полуострову. Полн. Собр. Соч. М., 1916. – Т. 5. – 135 с.
- Кабанов Н.Е., Васильев Н.Г., Горовой П.Г., Васильева Л.Н.** История организации заповедника «Кедровая Падь» и основные итоги ботанических и лесоводственных исследований в нем // Флора и растительность заповедника «Кедровая Падь». – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – С. 7–16.
- Кожевников А.Е., Коркишко Р.И., Кожевникова З.В.** Значение государственного биосферного заповедника «Кедровая Падь» для охраны биоразнообразия сосудистых растений в Приморском крае // Растительный и животный мир заповедника «Кедровая Падь». – Владивосток: Дальнаука, 2006. – С. 11–26.
- Колесников Б.П.** Растительность // Дальний Восток, 1961. – С. 206–250.
- Комаров В.Л.** Флора Маньчжурии. – СПб, 1901. – Т. 1. – 559 с.; 1903. – Т. 2 – 787 с.; 1907. – Т. 3. – 853 с.
- Куренцова Г.Э.** Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. – Новосибирск: Наука, 1973. – 230 с.
- Макаров В.В., Недолужко В.А., Урусов М.А.** Дополнения к флоре заповедника «Кедровая Падь» // Бюл. ГБС АН СССР, 1982. – Вып. 123. – С. 47–51.
- Нейштадт М.И.** О корейском кедре на Дальнем Востоке как «реликте» третичного времени // ДАН СССР, 1952. – Т. 86, № 2. – С. 425–428.

- Нечаева Т.М.** Конспект флоры заповедника «Кедровая Падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая Падь». – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. – С. 43–88.
- Окладников А.П.** Далекое прошлое Приморья. – Владивосток: Примиздат, 1959. – 292 с.
- Попов Н.А., Васильев Н.Г.** Типы дубовых лесов в заповеднике «Кедровая Падь» // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. – Владивосток, 1961. – вып. 3. – С. 153–184.
- Правдин Л.И.** Закономерности внутривидовой изменчивости сосны (*Pinus L.*) и ели (*Picea A. Dietr.*) // Доклады учёных – участников Междунар. симпоз. – Пушкино: ВНИИЛ и МЛХ, 1972. – С. 16–25.
- Ракова М.В.** О редком дальневосточном виде фиалки *Viola rossii* (Violaceae) // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 7. – С. 994–1000.
- Стрельбицкий.** Из Хунчуна в Мукден и обратно. – СПб., 1897. – 160 с.
- Сурин В.И.** Район области Яньцзидао // Вестник Маньчжурии, 1934. – № 6–8. – С. 14–19.
- Урусов В.М.** Биогеоценозы Севера и некоторые черты формирования дальневосточных флор // Биологические проблемы Севера: Матер. VI симпоз. – Якутск, 1974. – Т. 3 – С. 3–6.
- Урусов В.М.** Ценогическая роль, состояние и пути сохранения можжевельников и других хвойных кустарников Приморья // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978а. – С. 73–99.
- Урусов В.М.** Сосновые леса полуострова Гамова и основные черты их динамики // Там же, 1978б. – С. 45–66.
- Урусов В.М.** Эколого-биологические особенности *Microbiota decussata* Kom. (Cupressaceae) // Бот. журн., 1979. – Т. 64, № 3. – С. 362–376.
- Урусов В.М., Лауве Л.С.** О высотных поясах растительности и формационных реликтах в связи с изменением климата и морской трансгрессией // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 2. – С. 185–197.
- Урусов В.М., Недолужко В.А.** Клён Комарова на юге Приморья // Бюлл. ГБС АН СССР, 1979. – Вып. 113. – С. 59–63.
- Урусов В.М.** Смены растительного покрова побережий юга Дальнего Востока в связи с проблемами географического районирования // Динамика растительности юга Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 27–43.
- Урусов В.М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 356 с.
- Урусов В.М.** Новые виды рода хохлатка *Corydalis* (Papaveraceae) из Южного Приморья // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – С. 104–109.
- Урусов В.М., Кудрявцева Е.П., Чипизубова М.Н.** Новые для флоры России виды и гибриды растений из Приморского края // Исследования и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. – Владивосток: ДВО РАН, 2001. – Вып 5. – С. 174–182.
- Flora Koreana, 1, 1972, Phyongyang. – 277 p.

SUMMARY

The refugiums of the “Kedrovaya Pad” reserve flora gravitate toward the lower half of low-hill terrains of the area, especially, to plumes including steep slopes and to riverine cliffs as well as to protected against winter winds notches (macro-thermal nemoral floral cenotypes) and, in addition, to tops of dividing ridges and upper thirds of their shady slopes at heights of 450 m above sea level and, partly, on the shady cliffs near the Kedrovaya River bed (ultra-taiga and subalpine species). In connection with peculiarities of the relief and human activities gravitating, in the northern Khasan district, toward the sea shore, the taiga ecosystems prevailed within the Kedrovaya River over a period of several millennia up until the second millennium BC. The reliable markers of the thermophilic biodiversity in the reserve are *Hepatica asiatica*, *Brachybotrys paridiformis*, *Corydalis fumariifolia* and, to a lesser extent, *Viola rossii* (diamantiaca), contained within the confines of humid ecotopes and associated with the river valleys and slope plumes during the cold periods.