

УДК 574:551.86/81(571.6)

В.М. Урусов
Л.И. Варченко

V.M. Urusov
L.I. Varchenko

ДИНАМИКА И ЭВОЛЮЦИЯ ФЛОР И ЛАНДШАФТОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ (МЕЗОЗОЙ-КАЙНОЗОЙ). ПОДВЕДЕНИЕ ИТОГОВ

DYNAMICS AND EVOLUTION OF FLORA AND LANDSCAPES OF RUSSIAN FAR EAST (MESOZOIC-CENOZOIC). CONCLUSIONS

Рассмотрены важнейшие факторы формирования флор и ландшафтов Дальнего Востока (ДВ) в эпохи: 1) от закрытия праокеана Тетис к миоцену (с северным обрамлением этого океана и сегодня связана дислокация видов родов *Taxus*, *Cedrus*, *Pinus* – в особенности разных секций двухвойных сосен, *Lotos*); 2) формирования флор в эпоху перемещения материковых плит в мезозое с надвиганием флоры древней Китайской платформы на кайнозойскую складчатость востока Азии; 3) переформирования ландшафтов и флор Восточной Азии её гигантскими динамическими морфоструктурами центрального типа (Кулаков, 1986; Смирнов, 1959, 1963), выходящими за пределы как Китайской, так и Сибирской платформ и работающими как макрорефугиумы биоты десятки млн лет не только в пределах целых областей и провинций флоры, но и отдельных флористических районов, охватывающих иногда только части достаточно древних горных массивов или межгорных впадин, в т. ч. Восточно-Маньчжурских гор, Сихотэ-Алиня, Приханковья и т. д.; 4) переформирования флор четвертичными зонами гибридообразования и в целом гибридогенеза, который во второй половине квартера в сущности заменил не успевающую за изменением глобального климата адаптивную эволюцию и привёл к децимации целых подобластей макротермных флор. Адаптивная эволюция, в значительной мере связанная с морфоструктурными отдельностями Евразии и даже эволюцией – перестройкой водосборов в Маньчжурии и Северной Пацифике (Смирнов, 1954, 1955; Махинов, 1995), со второй половины миоцена и в плейстоцене сменяется интродукцией флор, ценозов и видов при быстрой смене ландшафтов в системе межстадиал-стадиал, а генерализационные процессы в видообразовании закономерно сменяют гибридизация (Урусов, 1998а), макротермные флоры сжимаются, уступая место сибирским флорам или высокогорным флорам собственных макроструктур, что и положено нами в основу нового флористического районирования ДВ.

Флоры и ландшафты ДВ в широком смысле формировались под влиянием смещения литосферных плит, региональной тектоники, мегаморфоструктурных перестроек внутри морфоструктур центрального типа (МЦТ) разных порядков, включая Арктическую МЦТ Г.И. Худякова (1988), окружающую Северный Ледовитый океан и как структура первого порядка, повлиявшую на становление Циркумбореальной области флоры акад. А.Л. Тахтаджяна (1978), и инициировавшие оформление провинциальных и субпровинциальных флор МЦТ 3–5-го порядков А.П. Кулакова (1986). Разработка иерархии, генезиса и рудообразования МЦТ разных порядков – мы считаем – одно из самых значительных достижений геоморфологической школы Тихоокеанского института географии ДВО РАН, которое не менее важно для познания эволюции флор и конкретных ценофлор ДВ и АТР. Причём макроэволюция биоты ДВ в основном завершается к квартеру, сменяясь её отдельными эпизодами на осыхающем шельфе окраинных морей в эоплейстоцене-позднем плейстоцене в связи с регрессией Мирового океана и субконтинентализацией Сахалина, Кунашира и Хоккайдо, а также сужением курильских проливов, заменяясь гибридогенезом в эпоху ротации климата в системе оледенений или похолоданий и межледниковий или потеплений, видимо, с периода 1,2 и 0,50–0,01 млн лет назад. Мы неоднократно освещали отдельные моменты флорогенеза (Урусов, 1988, 1998а, б; Урусов, Лобанова, Варченко, 2005, 2007; Урусов, Варченко, 2013), например, исследуя становление современных хвойных региона и видов гибридной природы. И теперь впервые попытаемся конспективно изложить полученные результаты для мезозоя-кайнозоя, потому что время подводить итоги.

Цель: составить конспект эволюционных этапов, событий и их вызвавших факторов косной и биокосной природы. Подтвердить изложенное графикой, схемами, цифрами. Очертить роль древней Китайской платформы в формировании автохтонных и переходных флор Восточно-азиатской флористической области. Уточнить географию последней, исходя из географии МЦТ и гибридных видов.

Задачи.

1. Рассмотреть роль закрытия или смыкания в своей западной зоне в отдельные моря праокеана Тетис в формировании низкоширотных флор и растительных формаций Евразии и среднеширотных флор ДВ.
2. Рассмотреть досеверопацифические флоры Азии и Америки как имеющие общее раннекайнозойское ядро. Отметить близость западно-североамериканских бореальных флор и тайги ДВ как консервантов высокогорных элементов-долгожителей, подтверждающих решение таксономических проблем в контексте идей В.Н. Ворошилова (1980).
3. Показать, что МЦТ разных порядков работают в течение млн лет как макрорефугиумы флор и ландшафтов, как эволюционные ядра, в т. ч. поздне мелового и олигоценового возраста. Проанализировать активизацию видообразования в зонах контакта глобального уровня море-берег, лес-степь, лес-субальпы и сделать заключение о реальности макроэволюции здесь даже в четвертичное время.
4. Связать переформирование речных бассейнов ДВ и в геологическом прошлом соседних территорий (на уровне конкретных водосборов, регионов и макрорегионов) с обменом видами, флорами и ландшафтами.
5. Древняя гибридизация у сосудистых растений нами связывается с усушкой Центральной Азии и надвиганием лесостепей и степей на мезофиты, в т. ч. дубравной зоны (Урусов, 2002).
6. Показать, что позднечетвертичные смещения границ флористических областей и провинций являются действующим фактором гибридообразования. В эпоху климатических ротаций системы стадиял-межстадиял образование гибридов заменяют адаптивную эволюцию.
7. В связи с открытыми авторами фактами уточнить границы Восточноазиатской флористической области А.Л. Тахтаджяна (1978) и её отдельных провинций.
8. Определить роль спорово-пыльцевых флор и реконструкция современных и древних ландшафтов и возникающие при этом опасности.

Материал и методика. Использованы литературные обзоры по динамике континентальных плит, в т. ч. авторов данной статьи, по закрытию праокеана Тетис и формированию Северной Пацифики, по МЦТ разных порядков, эволюция которых обоснована геоморфологами Тихоокеанского института географии ДВО РАН, а её связь с эволюцией биоты, надеемся, уже доказана геологами и нами (Худяков, Кулаков, Тащи, 1980; Кулаков, 1986; Худяков, 1988; Ежов, Андреев, 1989; Урусов, 1988; Урусов, Лобанова, Варченко, 2005). Несколько более молодым, но тоже относящимся к древнейшим этапам флорогенеза ДВ является примыкание Китайской платформы к Сибирской и формирование переходной зоны кайнозойской складчатости вдоль современного восточного края Азии (Смирнов, 1959 : 20) (рис. 1), что и даёт основание считать относительно молодыми флоры Японии и Приохотья. Впрочем, изменчивость видов берёз, орехов, аралиевых, кленовых, липовых материка как раз шире, чем у их гомологов на островах, именно по этой причине.

Теперь коснёмся перестройки гидрологической сети Амура и Праамура, освещавшейся в научной периодике русской Маньчжурии по крайней мере с 1940-х гг. и почти забытой как конкурирующая школа геологами СССР. Динамика водосборных бассейнов и гидрологической сети рассмотрена по работам А.М. Смирнова (1954, 1955, 1958), М.В. Пиотровского (1960), Ю.Ф. Чемякова (1964), А.Н. Махинова (1995), смена ландшафтов изучена по литературным источникам (Бискэ, 1975; Красилов, 1985; Тащи и др., 1996) и собственной реконструкции ретроспективы (Урусов, Варченко, 2011, 2012).

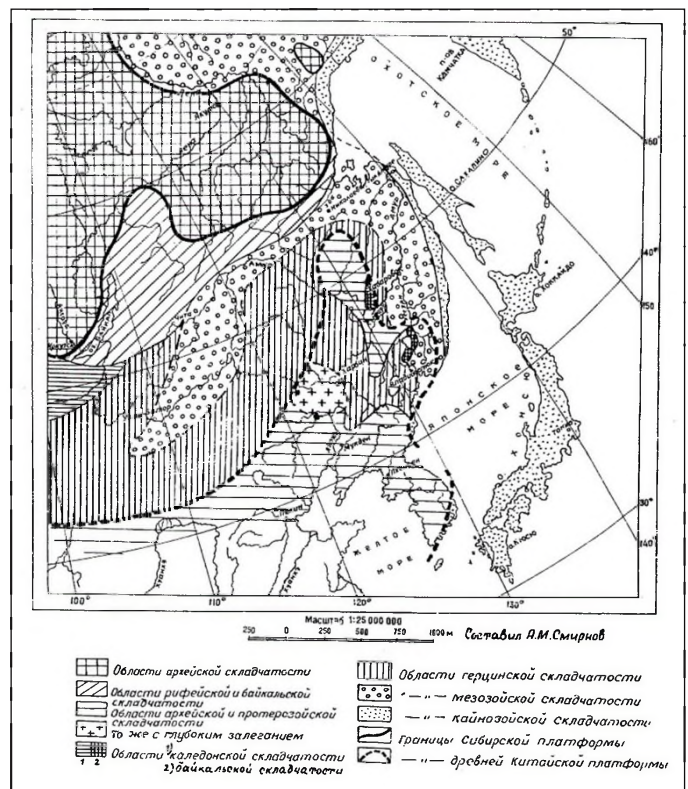


Рис. 1. Надвигание древней Китайской платформы на Сибирскую платформу с заложением внутренних зон герцинской и мезозойской складчатости и периферийной кайнозойской складчатости, по А.М. Смирнову (1959)

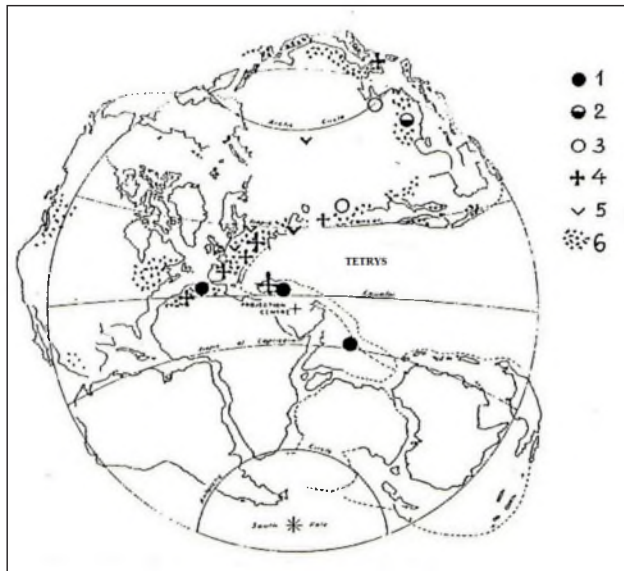


Рис. 2. Побережья палеоокеана Тетис как зона распространения таксонов: 1 – *Cedrus*; 2 – *Pseudolarix*; 3 – древние формы *Larix*; 4 – виды *Pinus* ряда *Nigrae Kondr.*; 5 – находки остатков чёрных сосен в олигоцен-миоценовых отложениях (Бобров, 1978); 6 – *Taxus*

вимый с вкладом в тайгу, её биологическое разнообразие (БР), например, в пределах восстановленной для доледниковой эпохи Маньчжурской флористической провинции (= Амурской МЦТ 3-го порядка А.П. Кулакова). Но если мы будем сравнивать её эволюционный эффект с таковым Арктической МЦТ Г.И. Худякова и Азиатской МЦТ 1-го порядка Б.В. Ежова (Ежов, Андреев, 1989 : 18), то различия скорее всего можно считать не явными. Хотя за Арктической МЦТ остаётся и расширяющее её ареал приуроченное к западному сектору Голарктики (мезозой-мел) смещение Северного полюса (Зоненшайн, Кузьмин, 1993 : 167; Урусов, 1998а : 74).

Результаты. 1. Формирование флор и ландшафтов зоны закрытия праокеана Тетис, заложение широтного простираения которого связано с периодом 600–500 млн лет назад в конце докембрия, а закрытие – с надвиганием с юга древних платформ Гондваны. Закрывшийся – с уцелеванием ряда внутренних морей – Тетис по ранний миоцен включительно определял географию предков реликтовых хвойных и многих лиственных пород – вот отсюда экзотические сосны вдоль северного берега Тетиса от Средиземноморья до Кореи, Японии и Приморья в России (рис. 2). Это прослеживается в особенности с мела (более 130 млн лет назад) по эоцен – более 50 млн лет назад, а также в олигоцене – раннем миоцене, когда появились по крайней мере многие хвойные ДВ (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007). Проанализируем распространение видов рода *Taxus*. Во-первых, он маркирует северные территории в средних широтах и древнюю периферию аридных областей (по горным хребтам). Причём от Европы

«Шаг» эволюции видов и ландшафтов ДВ определялся как непродолжительный в геологическом времени только в ряде родов и семейств и молодых подвидов у можжевельников (Урусов, 1981, 1988а, б; 2002; Урусов, Лобанова, Варченко, 2007). Однако ландшафтная зональность, давшая, например, тайгу, доказательно отнесена В.В. Татаринковым (1992) к раннему мелу-мелу.

В целом использованный нами метод можно назвать ретроспективно-аналитической и тектонико-палеоботанической реконструкцией флор и ландшафтов с привязкой к адаптивной и – в основном в плейстоцене – гибридогенной [даже «интродуктивной», имея в виду скрещивание в природе не ближайшее родственных форм (Бобров, 1980)] эволюции. Флористическое районирование акад. А.Л. Тахтаджяна (1978) нами сопряжено с границами МЦТ 1–3 порядков и разработкой М.Г. Попова (1963, 1969) о «последовательном приполярном возникновении зональных флор, позже сползающих» к югу. Действительно, Арктическая МЦТ 1-го порядка Г.И. Худякова (1988) внесла большой вклад в формирование Циркумбореальной области, не сопоста-

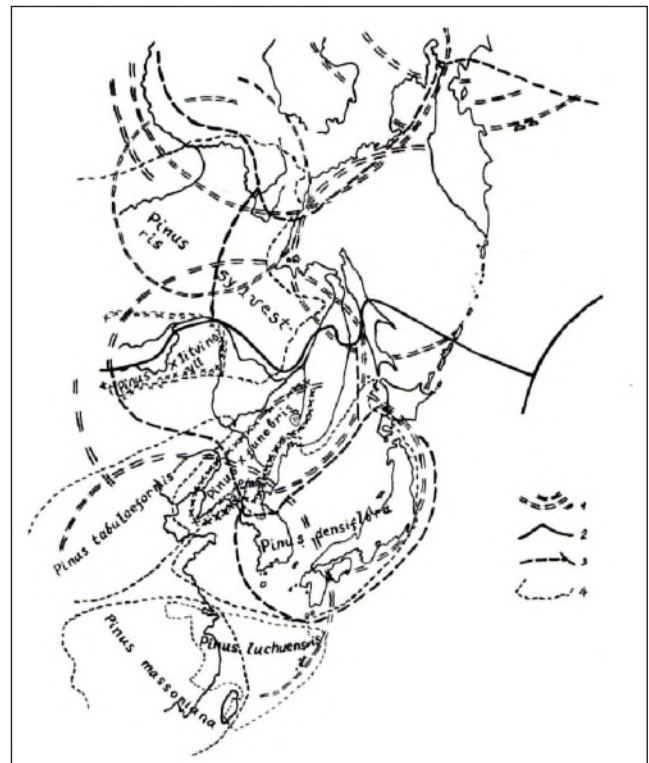


Рис. 3. Современные представления об ареалах двухвойных сосен Восточной Азии на сетке флористических границ А.Л. Тахтаджяна (1978) и мегаморфоструктур центрального типа (МЦТ) А.П. Кулакова (1986 и др.).

Условные обозначения: 1 – контуры МЦТ 3-го порядка (в холодные эпохи плейстоцена МЦТ являются макрорефугиумами биологического разнообразия); границы: 2 – флористических областей; 3 – флористических провинций; 4 – ареалов сосен (гибридные таксоны не всегда приурочены к зонам перекрытия контуров МЦТ)

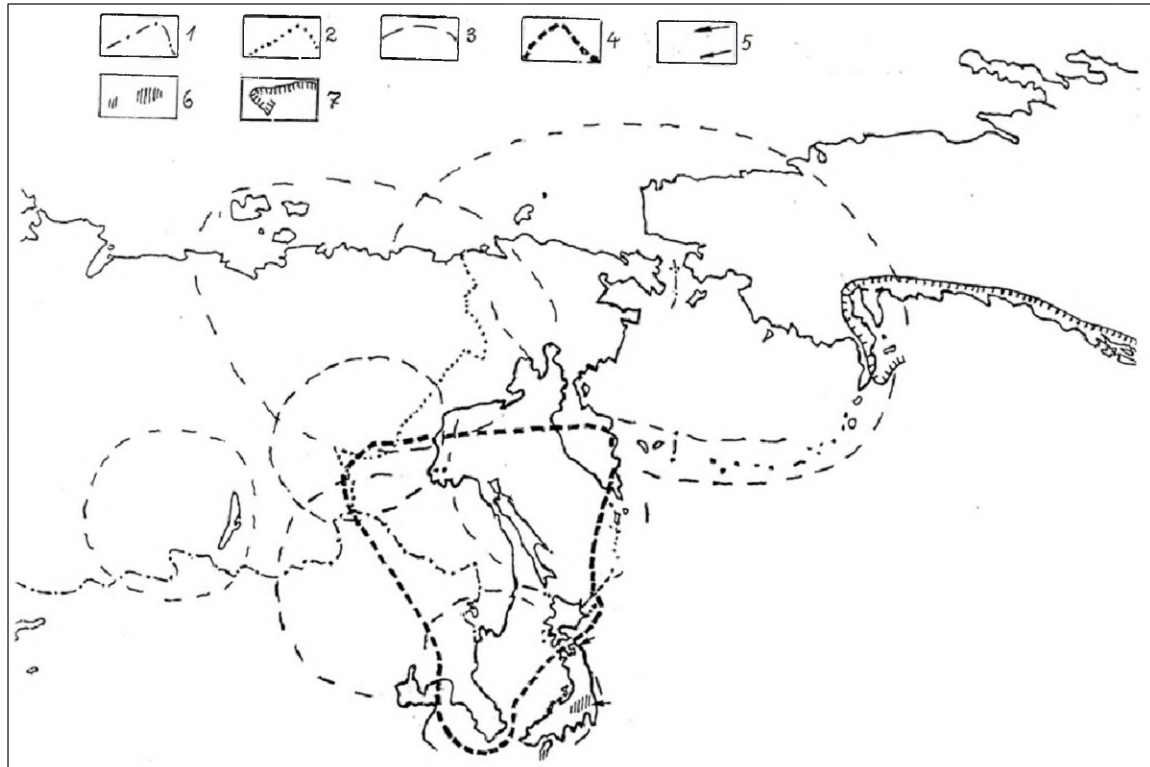


Рис. 4. Ели секции *Casicta* Маурт в Северной Пацифике. Условные обозначения. Границы: 1 – России и 2 – её Дальнего Востока; 3 – гигантских морфоструктур. Ареалы елей: 4 – аянской группы (*Picea ajanensis*, *P. microsperma*, *P. komarovii*, *P. x kamtschatcensis*), 5 – *P. jezoensis*; 6 – вероятно гибридной (стрелками указаны локальные местопроизрастания, на юге Японии скорее культурные); 7 – *P. chondoensis* (штриховка), *P. sitchensis* (многоточие)

через Кавказ, Гималаи, Южный Китай и древнюю Китайскую платформу в целом до Маньчжурии, Кореи и примыкающей кайнозойской складчатой периферии в Японии растут древовидные тисы, сменяющиеся в Северном Сихотэ-Алине, на Сахалине, на Курилах (от средней части о-ва Итуруп по о-в Кетой), на западе о-ва Хонсю и в Канаде кустарниками *T. nana* (ДВ) и *T. canadensis*. Близость кустарниковых тисов ДВ и Канады отмечал ещё акад. В.Л. Комаров (1901).

Примыкание Китайской платформы к Сибирской. Событие отнесено к мезозою, когда более 100 млн. лет назад Китайская платформа сомкнулась с Евразийской с образованием внутренних и внешних зон складчатости, что особенно важно для видообразования у сосновых, липовых, буковых, кленовых. Причём более молодая кайнозойская складчатость безусловно способствовала вселению в периферийную зону нового материка древних, в значительной мере близких *Pinus tabulaeformis*, двухвойных видов, давших начало целому ряду викариантов, различающихся количеством смоляных каналов в хвое и их пристенным (под эпидермисом) или паренхиматическим расположением. Причём практически каждому окраинному морю ДВ (в широком его понимании) свойственны особые, даже эндемичные виды сосен, различающиеся морфологией и анатомией генеративных органов и листового аппарата, а также числом и расположением смоляных каналов (Лауве, 1977, 1978; Урусов, 1999, 2002) (см. рис. 3).

Простираение Китайской платформы в Русской и Китайской Маньчжурии достаточно легко проследить по ландшафтам и рефугиумам *Pinus koraiensis*, *Quercus dentata*, *Ulmus japonica*, *Lespedeza bicolor*, по наличию длиннохвойных гибридов *Larix*, а также *Picea ajanensis*, её гибридов, *P. koraiensis*, *P. x manchurica* (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007). Уже на юго-западе Бурятии в предгорьях Малханского хребта по крайней мере среди травянистых многолетников мы всегда отмечаем типичные для Маньчжурии виды. Вот так Китайская платформа повлияла на переходную область, впрочем, как и Сибирская платформа на флору Приморья и Сахалина.

2. Вот что интересно – изолированная в горах средней части японского о-ва Хонсю *Picea chondoensis* практически идентична *P. sitchensis* с западного побережья Канады и США (Урусов, Варченко, 2011) (рис. 4). Так до какой же широты древняя суша Берингии и подверглась океанизации, если на рис. 4 мы видим береговую черту эоцена на 57–60° с. ш., а гомологичные ельники на 36° с. ш.? И стоит ли объединять такие,

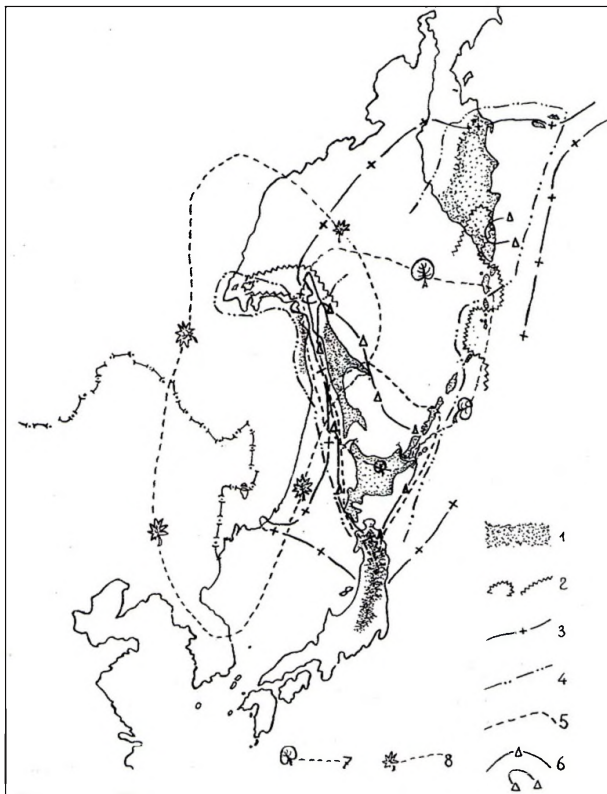


Рис. 5. Область дальневосточного крупнотравья и ареалы её ведущих видов: 1 – крупнотравная область; ареалы: 2 – *Lysichiton kamtschaticense*; 3 – *Filipendula camtschatica*; 4 – *Heracleum dulce*; 5 – *Reynoutria sachalinensis*; 6 – *Aconogonon weyrichii*; 7 – *Petasites amplus*; 8 – *P. tatewakianus*

ницы растительности (Урусов, 1998; Урусов, Лобанова, Варченко, 2005, 2007; Урусов и др., 2010, 2011). Например, в Сихотэ-Алине для гольцев И.Б. Вышиним (1990) выявлен эндемизм сосудистых растений на уровне 14 %, по новым данным (Вриц, 2008) высокогорными эндемиами горной страны являются рододендроны Боброва и сихотинский (последний может быть прародителем рододендронов остроконечного и даурского) и некоторые другие виды, доводя долю узкоареальных субальпийцев до 16 %, для супралиторали и берегового комплекса – 20 %, для флоры крупнотравных лугов – 24 % (наши данные).

Зоны активной некогерентной эволюции всегда приурочены к верхним и нижним пределам растительности на географических профилях МЦТ, когерентной – зонам контакта типов растительного покрова (Урусов, 1998а : 54). В этой связи высокий эндемизм крупнотравных экосистем может быть связан только с некогерентной эволюцией в пределах погружающейся территории с усиливающейся микротермностью периода вегетации при не суровой снежной зиме (рис. 5).

Однако вряд ли крупнотравные виды ДВ

разделённые океаном многие млн лет викарианты? И если стоит, то что делать с викарными заманихами, аралиями, берёзами? Ответим кратко – прочитайте соответствующие таксономические принципы В.Н. Ворошилова (1980, 1982). Хотя бы вот этот: «Если подвиды не встречаются в одном ареале, то виды, хотя бы и очень близкие, могут встречаться в одном ареале» (Ворошилов, 1980 : 25).

3. Динамика и тектоника морфоструктур и, отчасти, зон контакта глобального уровня. Эта проблема разобрана впервые для науки именно в наших работах (Урусов, Лобанова, Варченко, 2005) и заслуживает детализации в аспекте региональной тектоники, когда идёт воздымание куполов МЦТ или осушение шельфа окраинных морей, как по тектоническим причинам, так и в связи с усыханием Мирового океана в ледниковья. Тектоника обеспечивает однонаправленное изменение среды на верхнем и нижнем пределах растительности, а новые пространства ресурсов в виде мозаики экотопов и даже экотоннов дают возможность выжить возникающим расам, подвидам и видам в т. ч. сосудистых растений. Вот поэтому мы обращаем Ваше внимание на микро- и макроэволюционные процессы берегов и верхней гра-

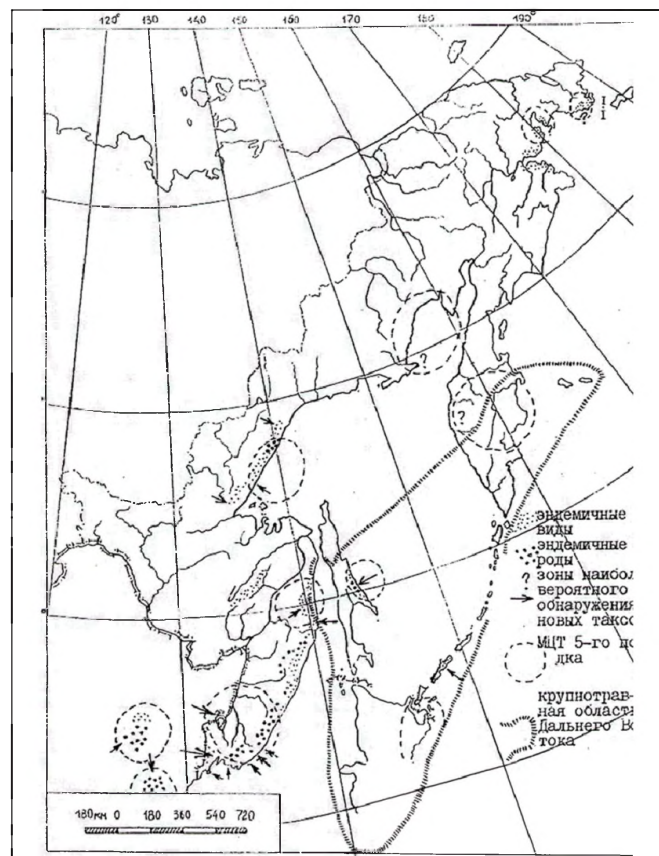


Рис. 6. Локализация современных эндемиков и зоны наиболее вероятного обнаружения новых для науки таксонов подвидового и видового ранга совпадают между собой и с МЦТ 5-го порядка

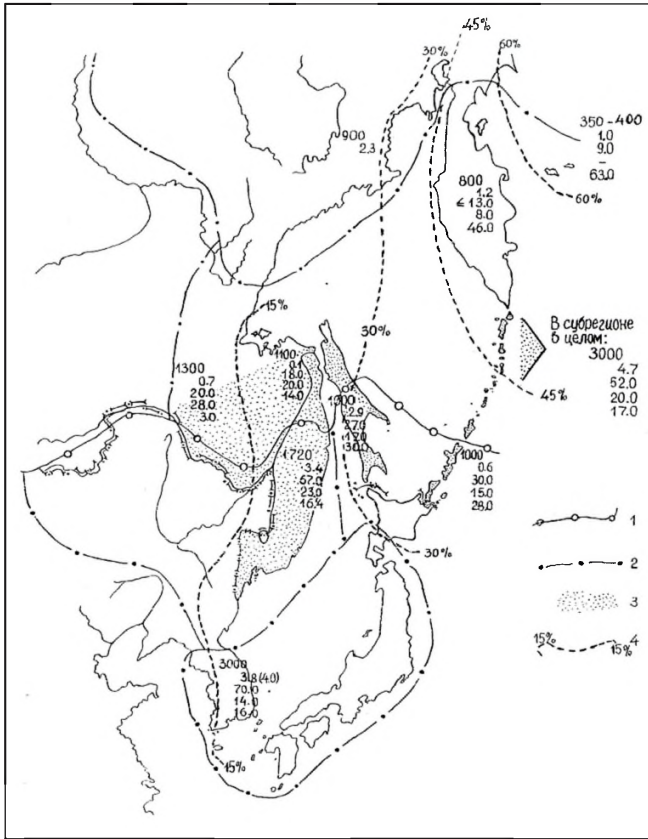


Рис. 7. Характеристики флоры юга ДВ и соседних субпровинциальных флор (от Камчатского полуострова до полуострова Корея). Порядок оценки флоры (приводится столбиком) сверху вниз: общее количество видов сосудистых растений на географической территории в составе флористической провинции; % эндемов; % неморального ценоэлемента; % инвазивных видов; % видов общих с Северной Америкой.

Условные обозначения: 1 – границы флористических областей (по А.Л. Тахтаджяну, 1978); 2 – флористических провинций; 3 – изучаемая территория; 4 – районы, где доля общих с Северной Америкой видов не менее 15, 30, 45, 60 %

1–3- го порядков с диаметром от тысяч км до 1 тыс. км, но и более локальные структуры рельефа являются узлами адаптивной эволюции биоты и очагами эндемизма. Например, если МЦТ 1–2-го порядков в Северном полушарии и на ДВ обеспечивают становление характерных хвойных, буковых, аралиевых, а также иногда даже половину видового разнообразия в родах овсяница, келерия, очиток, остролодочник, роза, тимьян, дендрантема и др. (см. рис. 9), то структуры 4–5 порядков индуцируют появление узких эндемов – они «работают» как микрорефугиумы, связанные с горными системами и котловинным обрамлением озёр диаметром в несколько десятков км – первые сотни км, что имеет место на юго-востоке Чукотского п-ова и юге Приморья (см. рис. 8). Причём МЦТ 5-го порядка и их эндемы в Средней Маньчжурии (система р. Сунгари), в зоне оз. Ханка (Приморье), у оз. Мерклина (Кожевников, Железнов, 1995), находившегося в современном Беринговом проливе (Чукотка) окружают древние водоёмы, теперь уцелевшие только отчасти.

Динамика МЦТ однотипна: возникшие млн и даже десятки и сотни млн лет назад как растущие купола рельефа к мелу-олигоцену они как правило проседают в центре, образуя низменности и даже окраинные моря (Кулаков, 1986). В пределах МЦТ 3-го порядка формируются характерные для флористических провинций виды растений, возраст которых обычно не моложе миоценового. Результативным по доле эндемичных форм эволюционный процесс здесь оказался, во-первых, в околобереговом обрамлении крупных водоёмов, во-вторых, на верхнем пределе лесов. Работает эта система за счёт особенностей адаптивной эво-

моложе позднего плиоцена. То есть их возраст около 2,5 млн лет. И если бы он был существенно больше, мы бы имели крупнотравные экосистемы на Алеутских о-вах и частично на Аляске (см. рис. 6). С другой стороны, мы действительно имеем достаточно много общих с Аляской, Канадой, западом США видов во флоре ДВ – до 45 % на Камчатке, 15 % в Приморье (рис. 7), но это привет от олигоцена-эоцена, дрейфа материков. Потому что квартал и тем более поздний плейстоцен с его ротацией климата за 90–110 тыс. лет не обеспечил бы подвижку растений Северной Америки на тысячи километров к западной зоне ДВ.

Морфоструктурные истоки флористического районирования акад. А.Л. Тахтаджяна и динамика границ провинциальных флор. МЦТ 1–3 порядков в своём развитии обеспечивают этапность флоро- и ценогенеза и определяют границы флористических областей и провинций, в несколько сокращённом виде представленные на схеме А.Л. Тахтаджяна (1978) (см. рис. 8). «Мегаморфоструктуры центрального типа – это наиболее крупные представители иерархического ряда МЦТ, широко распространённые на планетах земной группы и на Земле и приуроченные к различным региональным структурам-щитам, платформам, вулканическим и рифтовым поясам, эпигеосинклинальным системам и т. д. Для всех МЦТ характерны следующие черты строения: глубинные «очаги», конусовидное или грибовидное тело, система радиально-концентрических глубинных «каркасных» разломов и конформное им пространственное расположение геологических формаций, структур и форм рельефа. Крупные МЦТ отличаются также значительной древностью, неоднократной тектоно-магматической активизацией...» (Кулаков, 1998 : 193).

Вполне закономерно, что не только МЦТ

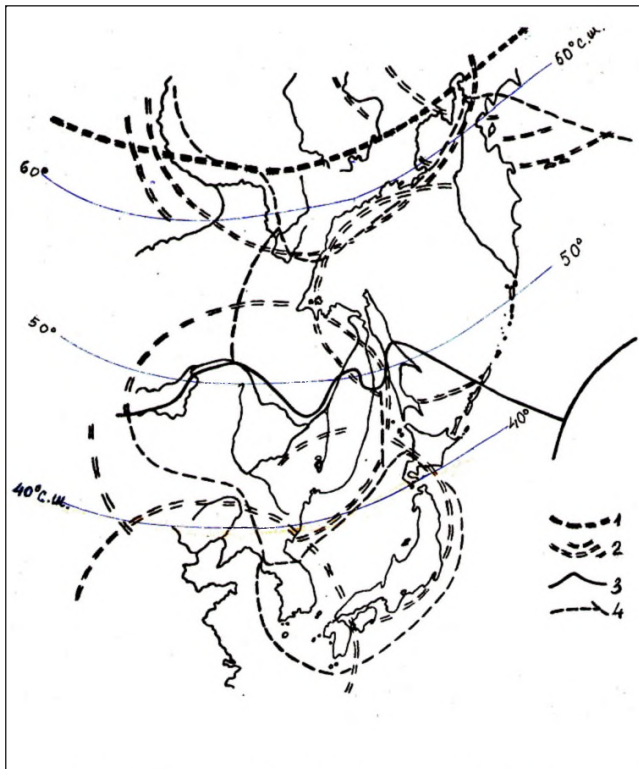


Рис. 8. Границы флористических областей и провинций не только Восточной Азии определяются простиранием морфоструктур центрального типа (МЦТ). Зоны наложения и сближения МЦТ оконтуривают территории, где возможно уточнение флористического районирования.

Границы и контуры: 1 – МЦТ 1-го порядка (Арктическая МЦТ по Г.И. Худякову, 1988); 2 – МЦТ 3-го порядка по А.П. Кулакову, 1986; 3 – флористических областей и 4 – флористических провинций по А.Л. Тахтаджяну, 1978

гибридизационный процесс) и неравномерно как для секторов, ограниченных региональными разломами, так и их зон, нарастая к береговой черте. Это прослежено по сообществам субальпийского эндемичного стланика *Microbiota decussata*, оказавшимся у с. Каменка (Дальнегорский р-н, Приморье) даже на высоте чуть более 100–150 м над ур. м. (Двужильный В.В., Двужильный Г.В., 2003; Урусов, Лобанова, Варченко, 2007) вместо обычных 1200–1500 м.

Мы знаем и более контрастные примеры: субальпийский стланик-почвообразователь *Taxus nana* в средней части о-ва Итуруп и на Средних Курилах практически выходит к первым десяткам метров над ур. м., *Sabina sargentii* – тоже субальпиец – на Сахалине, Кунашире и Итурупе типична для приморских скал, морских террас, междунных понижений вдоль берегов, но на о-ве Шикотан, где суша в плейстоцене-голоцене только погружалась (без чередования воздыманий и опусканий), как и на древних вулканах типа Пэктусана в Корее занимает господствующие вершины, *Sabina davurica* ssp. *maritima* в Лазовском районе Приморья тоже выходит к супралиторали (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007). Значит, в холодные эпохи при отступлении моря, осушении современного шельфа в стадиалы до глубины 120–130 м (Короткий, 1981; Короткий и др., 1996), а в условиях погружения окраины региона практически до древней зоны субальп (на 1000 м и более) на супралиторали ускорился эволюционный процесс, захвативший и субальпийские кустарники, «передвинувший» их эволюцию к ксеричности и отчасти к относительной макротермности. Вот эта передвижка свойств делает прибрежные стланицы субальпийского генезиса юга ДВ благодарным материалом для альпинариев средних широт Евразии.

Есть основания считать, что в корейско-сахалинско-японском регионе по крайней мере с позднего миоцена по рубеж зоплейстоцена морфоструктурный фактор формировал викарианты низкогорной арбофлоры в родах *Alnus*, *Juglans*, *Quercus*, *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*, *Phellodendron* и, разумеется, у таких травяни-

люции в своеобразной, даже уникальной среде химизма воздуха и почвы (Качур, 1973, 1976; Максимова, 1982; Урусов и др., 2010, 2011), радиации, стрессированности физиологии репродуктивного процесса, выражающегося в т.ч. и в форме полиплоидных таксонов по меньшей мере от Памира и Алтая до Сихотэ-Алиня и Кореи (Соколовская, Стрелкова, 1938; Куминова, 1960, 1963; Пробатова, Селедец, Соколовская, 1984; Урусов и др., 2010, 2011). Это сближает нас с точкой зрения О.В. Квитко (2009) на ускорение мутагеназа пихты сибирской на верхней границе леса в горах Южной Сибири в особенности в высокогорье Саяна и открывает перспективу пристального изучения эволюции в зонах контакта глобального уровня, подробно нами пока не рассматриваемой. Отметим, однако, увеличение на порядки частоты мутаций в береговой зоне окраинных морей и в субальпах (Урусов и др., 2010, 2011; Урусов, Варченко, 2013).

Вмещающие окраинные моря ДВ МЦТ 3-го порядка с миоцена погрузились на 1,0–1,5 км с перегибом к югу и континентальному склону. Причём погружение Сахалина на юге только за плейстоцен составило 800 м и меньше вдвое на севере. В Восточно-Маньчжурских горах погружение значительней на 43° с. ш., что и затрудняет выявление высокогорных эндемов, поглощённых тайгой. В Сихотэ-Алине также погружение значительней на юге, что и обусловило древний высокогорный эндемизм, в частности находку Д.Л. Вриц (2008) вечнозелёного низкорослого *Rhododendron bobrovii* Wrisch. и частично в Дальнегорском районе, имеет генетический смысл (убыстряя или ступёвывая микроэволюцию и

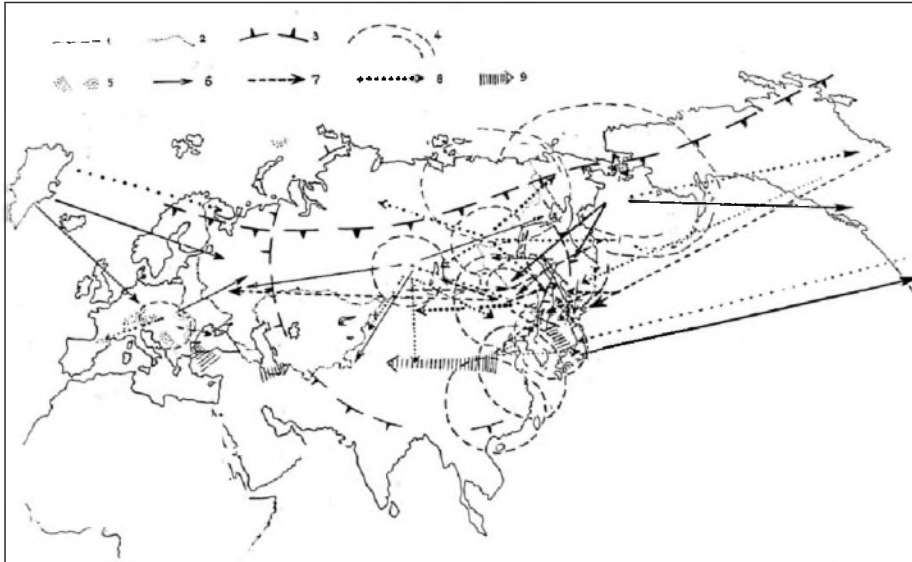


Рис. 9. Роль гигантских морфоструктур центрального типа (МЦТ) неравноценна в формировании ландшафтных флористических элементов. Границы: 1 – России и бывшего СССР; 2 – ДВ. Контуры МЦТ: 3 – Арктической 1-го и Азиатской 1-го или 2-го порядка; 4 – контуры МЦТ 3-го порядка; 5 – автохтонные стланиковые сосны горная и др. Пути расселения флор: 6 – таёжных; 7 – неморальных; 8 – субальпийских; горно-тундровых; 9 – субтропических

экстразональных голубично-ерниковых (*Vaccinium uliginosum* + *Betula ovalifolia*) марей: в южной половине Восточно-Маньчжурских гор и в Пограничном районе Приморья они, типичные для высокогорий КНДР, смещаются в нижний пояс низкогорий в межгорные долины с выклиниванием холодных грунтовых вод. Здесь или на небольшом удалении в стадиалы находился верхний предел растительности со сфагнумом, сабельником, бузульниками сибирским, длинноножковым, катевбинским, Шмидта, борцом большеносым, горечавкой трёхцветной, касатиком гладким, микротермными осоками, вейниками, ивами черничной, коротконожковой, пятичичинковой. Эти кочкарниково-разнокустарниково-разнотравно-осоковые субальпийские группировки с участием как бореальных, так и дубравных видов и хвоща топяного окружены в т. ч. белоберёзово-дубовыми лесами и дериватами леспедцевых сосняков с абрикосом маньчжурским и ильмом крупноплодным с вишней железистой (= вишенька В.А. Недолужко). В их живом напочвенном покрове легко выделяются характерные недавно – около 100 лет назад – сменённым коренным соснякам *Pinus x funebris* осока низенькая, лилия понижающаяся, горичники (или китагавии) пайшанский и формозский и (внимание!) майник двулистный, напоминающий о белоберёзово-еловых экосистемах завершившегося примерно 12 тыс. лет назад стадиала, когда ельники и тайга здесь почти господствовали.

4. Перестройка гидрологической сети Амура

стых многолетников, как китагавии побережья и предстепья. Вот откуда происходят эндемы зоны заплеска Кореи и Восточной Маньчжурии. Ускорившееся к рубежу плейстоцена погружение края материка и осыхающий – по крайней мере в позднем плейстоцене – шельф способствовали сдвигу высотно-зональных ландшафтов, гибридации как в горах (*Betula x paraermanii*, *B. x ulmifolia*), так и в низкогорьях в родах *Abies*, *Larix*, *Picea*. В Восточно-Маньчжурской горной стране эти гибриды представлены как массовыми (*Larix*, *Picea*), так и угасающими популяциями (*Abies x sachalinensis*).

Очень близко к дислокации субальпийских стлаников окраины ДВ распределение

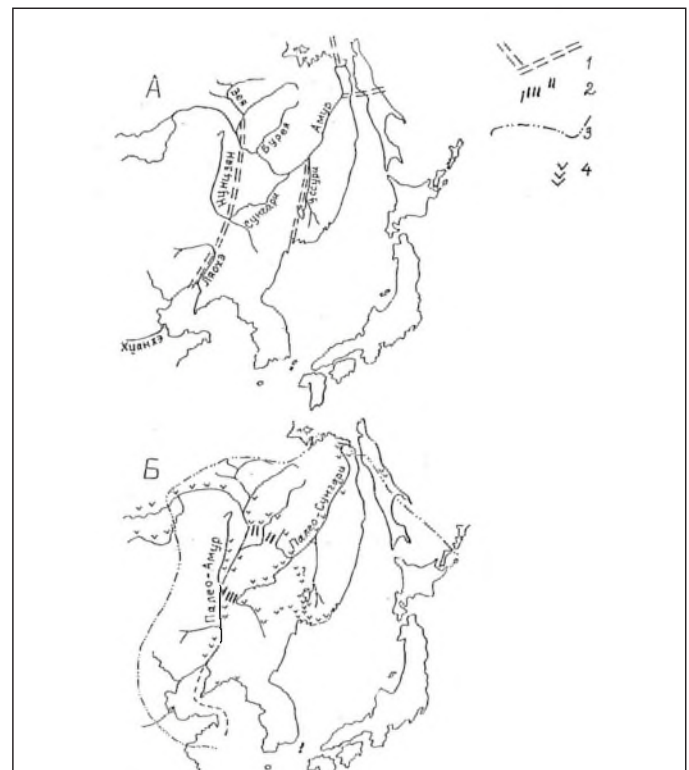


Рис. 10. Предполагаемые направления стока Амура в прошлом (А) и вероятный рисунок речной сети бассейна Амура в дочетвертичное время (Б), по литературным данным (Смирнов, 1954; Пиотровский, 1960; Чемяков, 1964; Махинов, 1995), Условные обозначения: 1 – направления стока в разные эпохи; 2 – зоны перестройки речной сети предположительно в миоцене; 3 – граница ареала *Quercus mongolica*; 4 – современные популяции *Papaver amurense* и ближайшие родственных видов

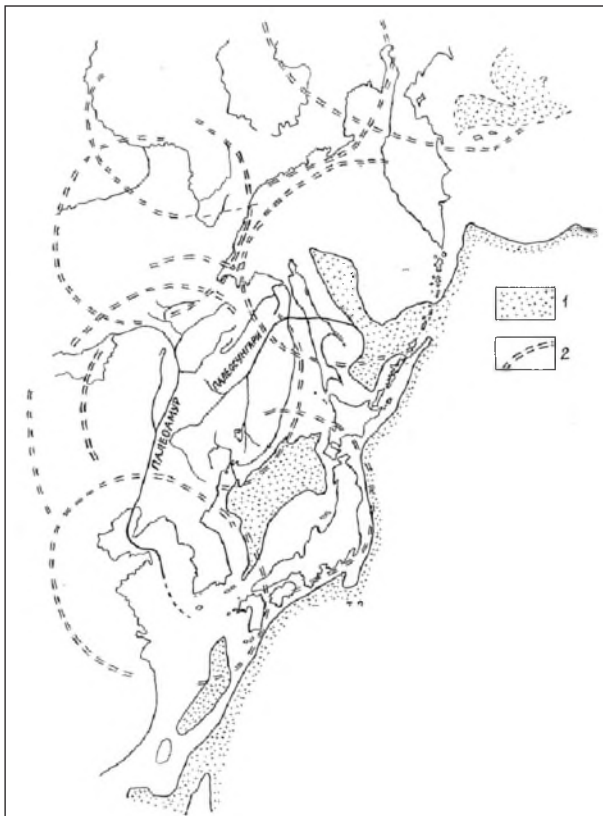


Рис. 11. Окраинные моря и граница океана (заштрихованы) в Дальневосточном регионе в позднем миоцене и к плиоцену. Условные обозначения: 1 – акватории морей и океана; 2 – контуры морфоструктур центрального типа, по А.П. Кулакову, 1986

результате четвертичных поднятий, в частности, водораздела Сунляо оформлен рисунок современной речной сети Маньчжурской равнины: «эти движения продолжают и сейчас, на что указывают редкие землетрясения (например, в Суйхуа в мае 1941 г.) и извержения вулканов в историческое время (в 1720–1722 гг. в группе Удалянчи)».

Рассмотрим современную северную зону Тихого океана. Здесь, как и в Маньчжурии в мезозое-кайнозое, шла перестройка речной сети на суше. Потому что ареалы супралиторальных видов Северной Пацифики, как и ареалы елей рода *Picea ajanensis* (объединение ели аянской с *P. jezoensis* всё же недоразумение), тоже можно считать маркёрами достаточно низкоширотного северного берега Пацифики в миоцене (рис. 12).

5. Эволюция биоты в зонах контакта глобального уровня. У берега химизм почвы и воздуха (Качур, 1973) определяет, даже диктует перевес полиплоидии в макроэволюционном процессе (Пробатова и др., 1984). В этом же мы видим причину молодого видообразования в зоне заплеска и в целом на осыхающем шельфе, ши-

ра и Праамура. Проблема решена учёными русского Харбина в 1940–1950-е гг., когда было показано, что Амурский бассейн в миоцене распадался по крайней мере на стекающий в Жёлтое или даже Восточно-Китайское море Палеоамурский и ориентированный на более сжатое, чем сейчас, Охотское море Палеосунгарийский (см. рис. 10, 11).

Перестройка речной сети вызывалась тектоническими воздыманиями и погружениями в Средней и Северной Маньчжурии в миоцене-позднем миоцене, что маркируется как данными геологии и географии (Смирнов, 1954, 1955, 1958; Пиотровский, 1960; Чемяков, 1964; Махинов, 1995), так и эндемизмом двустворчатых моллюсков (Затравкин, Богатов, 1987) и расселением характерных песчаным наносам и речным аллювиям видов трав и деревьев (Урусов, 1998а) (рис. 12).

Рассматривая геологическое строение Маньчжурской равнины в палеозое-мезозое (юра-мел) и в четвертичное время, А.М. Смирнов (1954) пришёл к выводу о фундаментальной перестройке стока р. Сунгари из-за поднятий конца мела (поздний мезозой), окончательно оформивших горное обрамление впадины в среднем течении реки с изменением её стока с юго-западного направления на современное северо-восточное. При этом «весь бассейн Сунгари-Нонни включился в бассейн Амура». В

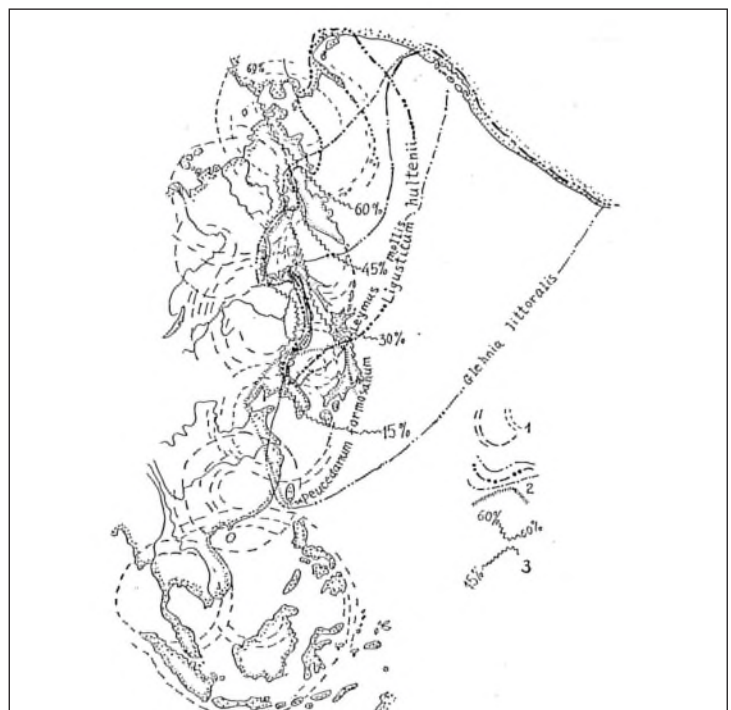


Рис. 12. Сосудистые растения экотопа супралиторали сформировались внутри ныне исчезнувших, затопленных морем блоков суши и расселились на береговой периметр радиально из немногих генцентров. Условные обозначения: 1 – границы МЦТ 3-го порядка, 2 – ареалы супралиторальных форм и 3 – процент видов сосудистых растений в местных флорах, общих с Северной Америкой

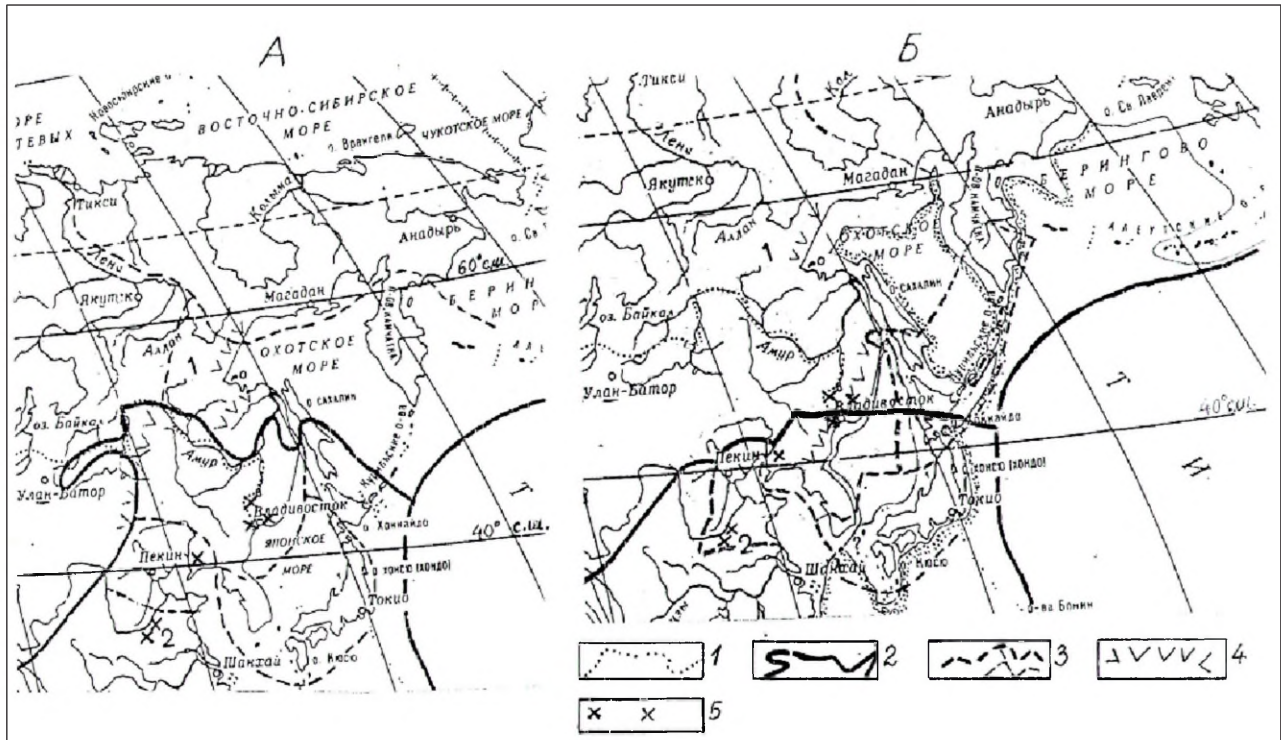


Рис. 13. Современные (А) и ледниковые – позднеледниковые (Б) границы флористических областей и провинций на Дальнем Востоке (Урусов, Петропавловский, Добрынин, 2005, с. 37) свидетельствуют о грандиозных перемещениях к востоку и юго-востоку гигрофильных и мезогигрофильных флор и формаций растительности в связи с глобальным похолоданием и «усыханием» климата, в т.ч. в эпохи стадиялов.

Условные обозначения: 1 – границы России; 2 – флористических областей; 3 – флористических провинций; 4 – интенсивного океанического влияния; 5 – популяции современных двухвойных сосен со следами гибридизации с океанической сосной Тунберга *Pinus thunbergiana*

рина которого в Южном Приморье достигала десятков км и даже 140 км в заливе Петра Великого при гляцио-эвстатической (ледниковой) регрессии моря на 110–130 м (Короткий, 1981; Урусов, 1988): как раз в ареале множества супралиторальных эндемов, например, розы Максимовича, остролодочников, гетеропаптусов, дендратем.

В горах новообразования скорей всего обусловлены всплеском мутаций, вызванных солнечной радиацией, которая здесь превышает низкогорную в 1,5 раза и более. О.В. Квитко (2009) для потомства пихты сибирской на границе леса в высокогорьях Западного Саяна выявила увеличение патологических митозов и микроядер по крайней мере в 1,5–2 раза. К этому стоит добавить дальневосточное гибридообразование в подпоясе субальпийских ельников, которые при более внимательном изучении предстают темнохвойно-широколиственным лесом с пихтой сахалинской, тисом, кедром корейским, гибридной берёзой лжеэрмана (= *Betula costata* x *B. lanata*), достигающей громадных размеров, вишней Максимовича, клёнами ложнозибольдовым (!), Комарова (!), зеленокорым и жёлтым, липой Таке, чубушником, заманихой (!), актинидиями, копытнем Зибольда, кислицей обыкновенной, майником широколистным, ластовнем неприятным, вальдштейнией, осоками.

Если эндемизм берегов, в том числе и за счёт галофильных полиплоидов, которых здесь от 40 % от общего числа видов – *Calamagrostis deschampsoides*, *C. epigeios* ssp. *extremiorientalis*, *Hierochloa glabra*, *Poa macrocalyx*, *Zoysia japonica*, *Orostachys iwawange*, *Trifolium pacificum*, *Artemisia littoricola* (Пробатова и др., 1984), – составляет 9–20 %, эндемизм высокогорий 14 % – в первую очередь из-за обилия мутаций, во вторую очередь – из-за таксонов-субальпийцев полиплоидной природы, то в промежуточной зоне тайги, смешанных темнохвойно-широколиственных и смешанных неморальных лесов эндемиков около 1–2 %. И только при учёте скальных известняковых эндемиков местный эндемизм лесной зоны возрастает до 6 %, например, на древних барьерных рифах бассейна р. Партизанская (= р. Сучан) в Приморье.

Попытаемся понять особенности видообразования в зонах контакта: в верхней зоне возраст эндемиков субальпий позднемеловой-олигоценый, что обосновала ещё Г.Э. Куренцова (1968, 1973) + небольшая доля (до

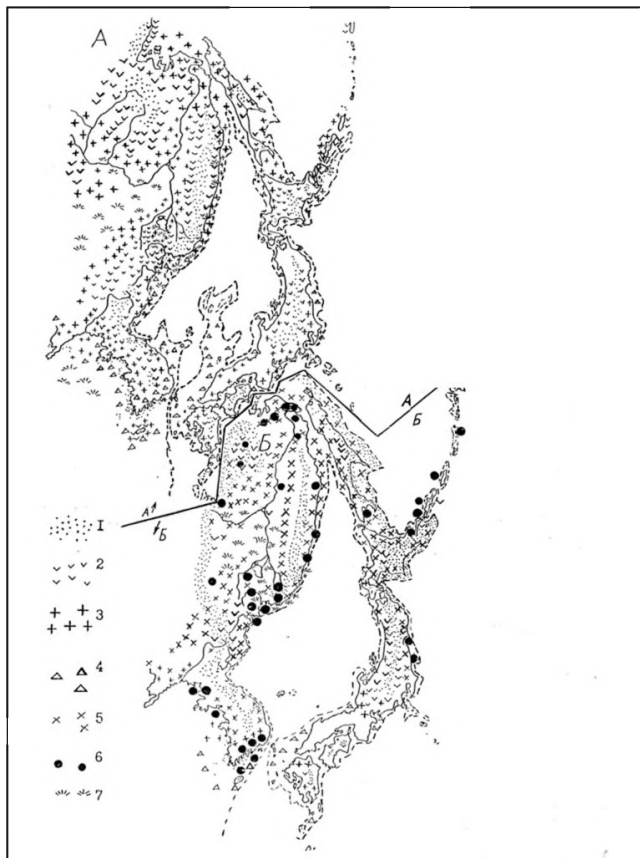


Рис. 14. Очертания суши ДВ и положение ландшафтных зон непосредственно перед крупным прогибанием ложа Японского моря на рубеже квартала (А) и (Б). Суша дана пунктиром как синтез данных геологов и географов (Урусов, 1988). Условные обозначения: 1 – субальпийская растительность с сабиной Саржента, сабиной даурской, микробиотой перекрёстнопарной, душекиями; 2 – тайга; 3 – неморальные леса, включая хвойно-широколиственные с соснами густоцветковой, погребальной, кедровой корейской, пихтой цельнолистной; 4 – субтропические леса с *Pinus thunbergiana*; 5 – консолидированные леса (последний этап посттектонической консолидации); 6 – главные рефугиумы флоры позднего плейстоцена; 7 – лесостепные комплексы растительности

Rubus komarovii, *Sorbus schneideriana*, *Lonicera maximowiczii*, в низкогорно-прибрежном *Alnus japonica*, *Betula schmidtii*, *Rosa maximowicziana*, *Celastrus orbiculata*, *Tilia koreana*, *T. divaricata*, *T. mandshurica*, *Fraxinus rhynchophylla* и т. д.

6. Гибридизация в геологические века до плейстоцена дала хорошо оформленные виды типа *Pinus x funebris*, происходящей из среднего миоцена (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007), и обусловлена глобальным усыханием климата в Монголии и на юго-западе Маньчжурии и смещением на юго-восток первоначально-го ареала сосны, близкой к *P. tabulaeformis*, или тождественной ей, а также проседанием гор со смещением вверх видов низкогорий.

7. Интрогрессивный (ледниковый) этап адаптивной эволюции. В системе оледенение-межледниковые оборот ротации климата около 100 тыс. лет (Урусов, 1988, 1998а). Затруднение для адаптивной эволюции прежде всего заключается в том, что «шаг» микроэволюции при расчётном достижимом уровне (а это подвид) 350–400 тыс. лет. И такой возраст имеют выделенные В.М. Урусовым (1981) подвиды можжевельников *Juniperus rigida* ssp. *litoralis* и *Sabina davurica* ssp. *maritima*. Вид формируется за время большее на порядок. Гибридизация, интрогрессия, формирование сингамеонов в этом случае помогают выжить субтро-

10 %) четвертичных новообразований этой группы растений, включая гибридные. В нижней зоне преобладают плиоценовые и четвертичные эндеми и эндемичные подвиды, возникшие в позднем плейстоцене при осушении шельфа окраинных морей. В зоне собственно тайги и смешанного хвойно-широколиственного леса возраст характерных видов в основном миоценовый, но отчасти – для хвойных с особенно широкими ареалами – эоценовый. Известные отсюда эндеми чаще миоценовые, но могут быть и несколько более молодыми.

Но проблема промежуточного (не берегового и не высокогорного) эндемизма может решаться и по-другому. Потому что обильные здесь характерные виды также являются эндеми как внутренних, так и внешних кольцеобразных зон МЦТ 3–1-го порядков. Значит, динамизм МЦТ многие млн лет назад преобразовал предшествующие исходные формы в отвечающие зонам активного (повышенного по меньшей мере) мутагенеза. И это обернулось становлением маньчжурской флоры внутреннего кольца Амурской МЦТ 3-го порядка А.П. Кулакова (1986), а существенно раньше – Арктической МЦТ 1-го порядка Г.И. Худякова (1988). Характерные виды последней, видимо, после мела отражают результат адаптивной эволюции преимущественно в высокогорной альпийской гларктической и таёжной гларктической (гипоарктической) зонах.

Так что характерные виды – это тоже эндеми, но чаще древнейшие, выдержавшие «критику временем» и широко расселившиеся, а узкие эндеми – молодые формы или древние формы, не нашедшие для себя крупного и единого пространства ресурсов. Возьмём, например, образцом 1-й категории видов характерные виды кедровников ДВ ряда собственно *Pinus koraiensis*, *Eleutherococcus senticosus*, *Corylus mandshurica*, *Betula mandshurica*, *B. costata*, *Acer mono*, *A. mandshuricum*, *A. barbinerve*, *Phellodendron amurense* и т. п.

Для второй категории в высокогорном варианте, разумеется, будут *Microbiota decussata*, *Alnus mandshurica*, *Rhododendron bobrovii*, *Rh. sichotense*,

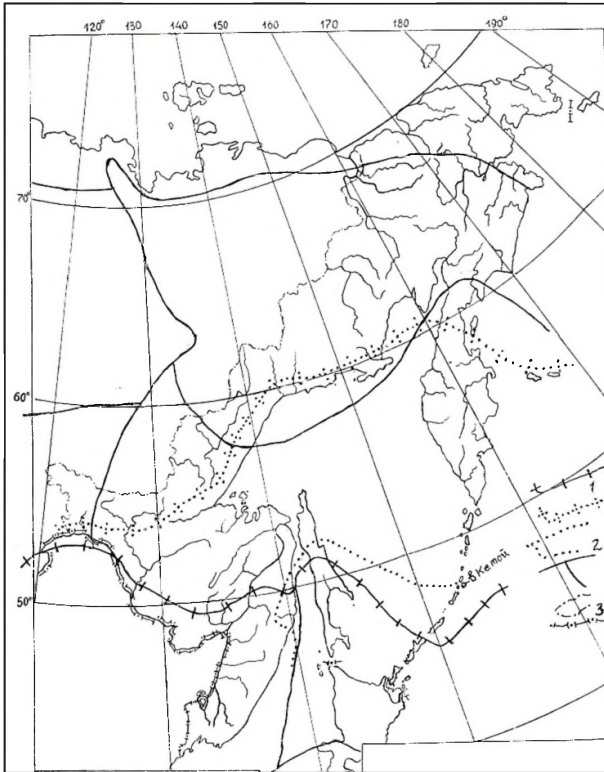


Рис. 15. Некоторые уточнения границ Восточноазиатской флористической области и провинций флоры Дальнего Востока России: сплошные линии – границы по схеме А.Л. Тахтаджяна (1978), точечные линии – по нашей версии. Условные обозначения. Границы: 1 – флористических областей, 2 – флористических провинций, 3 – Дальневосточного региона (без Якутии) и Российской Федерации

предстепня налицо. И возвращение к теплолюбивым предкам при сохранении их генетической информации гибридами возможно по меньшей мере у двухвойных сосен, лиственниц, ясеней, на Сахалине – берёз.

В холодные периоды позднего плейстоцена, а возможно и около 1,2 млн лет назад даурская и маньчжурская флоры надвигались соответственно на Приморье, Сахалин и Курилы, провинции теплолюбив сжимались, сохраняясь на юге (см. рис. 13), ультраморальные маньчжурские и корейские виды уцелевали в убежищах (Урусов, Варченко, 2012). Вдоль морских акваторий формировались консолидированные леса из видов контрастного генезиса при часто незначительном участии *Abies holophylla*, *Pinus koraiensis*, *P. densiflora*, *Larix olgensis*, *Betula costata* (см. рис. 14). Вот поэтому палинологам, воссоздающим ландшафты рубежа голоцена по спорово-пыльцевым спектрам прошедших эпох, берега юга ДВ представляются покрытыми однозначно бореально-тундровыми экосистемами (Короткий и др., 1996) несмотря на пестроту флороценотивов и гибридов здесь и в пики оледенений. На Сахалине, Кунашире, побережье Татарского пролива, в высоких горах Сихотэ-Алиня гибридизировали жёлтая и каменная берёзы, местные и сибирские лиственницы (Урусов, 2002). При этом возникли в т. ч. высокоценные гибридные таксоны, отличающиеся особенно быстрым ростом (*Abies x sachalinensis*, *Larix x maritima*, *Pinus x densi-thunbergii*, *P. x funebri-thunbergiana*, *Betula x paraermanii*). Причём эти гибриды в росте и продуктивности по крайней мере в культурах опережают чистые линии родительских видов. Тем более и на севере Сихотэ-Алиня созданные дичками посадки *Larix x maritima* имеют годичный прирост стволовой древесины около 15 м³/га! Гибридная *Abies x sachalinensis* накапливает по 6–8 м³/га/год стволовой древесины, *Larix x lubarskii* – по 8–12, *Pinus x densi-thunbergii* – по 5–6.

Подведём некоторый итог по данному узлу эволюции.

Если мы имеем гибридные таксоны с признаками, средними для родительских видов, – мы имеем дело с устоявшимися таксонами типа *Picea x manchurica* (= *P. koraiensis* x *P. obovata*). Но не редки варианты, когда в популяции обнаруживаются и идентичные родительским особи. Это характерно, например, *Abies*

пическим дубам, клёнам, актинидиям, даже хвойным, в оптимальных микроклиматах сохранившим наследственные свойства хотя бы на уровне восстанавливающихся при расщеплении гибридов родительских форм. Возьмём для примера *Actinidia giraldii* (Урусов, Варченко, 2012 : 64), вопреки позиции Д.П. Воробьёва (1968), Н.Н. Качуры (Харкевич, Качура 1981), Т.Г. Буч (1991) и нашему исследованию (Урусов, 2002) поспешно отнесённую дендрологом В.А. Недолужко (1995) к формам изменчивости *Actinidia arguta*. Действительно: часть неморальных и ультраморальных видов юга ДВ и соседних стран обладают очень широкой изменчивостью по особой причине. Уже к рубежу плейстоцена они отчасти вступили в гибридизацию с макротермными викариантами субтропических видов (Урусов, 2002).

За 100 тыс. лет климат в системе оледенение-межледниковье, или стадиял-межстадиял (Величко, 1973), меняется от гумидного до микротермного аридного (тундрового и лесотундрового с лесами в убежищах) с понижением среднегодовой температуры на юге Приморья с 8 (теперь 6) до 1–2 °С. Суммы активных температур снижались при этом от 3000 до 2000 °С. Причём в Приморье с его относительно низкими широтами (в пределах 42–46° с. ш.) южные склоны теплей северных как минимум на 20 % и в настоящий период находятся в условиях летнего перегрева и пересыхания, где даже *Pinus densiflora*, *P. x funebris*, *Larix x lubarskii* оставляют инсолируемые крутосклоны из-за периодического усыхания возобновления даже вне зоны палов. Экотопы, соответствующие биологии потерянных элементов почти субтропического

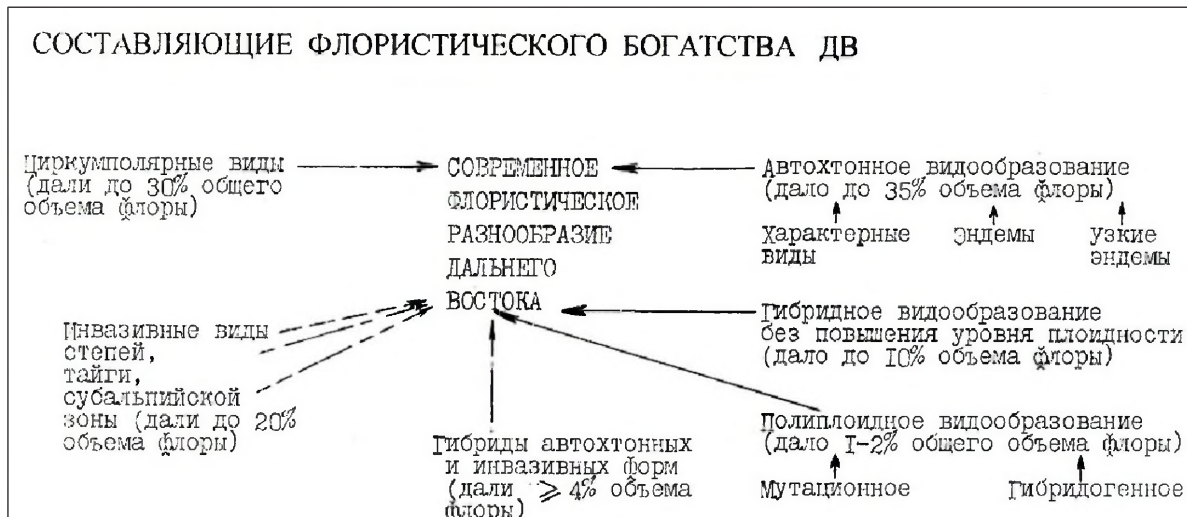


Рис. 16. Составляющие флористического разнообразия ДВ на севере и юге региона являются преимущественно автохтонными видами и, во вторую очередь на севере и третью очередь на юге, циркумполярными, связанными с глобальными процессами видообразования в Циркумбореальной флористической области А.Л. Тахтаджяна (1978)

х *sachalinensis* (= *A. nephrolepis* x *A. mayriana*), когда перед нами практически смесь приближающихся к родителям и удаляющихся от них форм и популяций. Это сингамеоны. Однако в ходе макроклиматической ротации, как правило, нарастает доля особей, приближающихся по морфологическим признакам и биологии к тому из родителей, которому наиболее благоприятен современный климат. То есть мы имеем мятниковую гибридизацию с устойчивостью промежуточных признаков именно в стадиалы (Урусов, 2001, 2002). Исследование географии максимумов современного биологического разнообразия позволило нам заключить, что в бассейнах рек, стекающих с Восточно-Маньчжурских гор (юго-запад Приморья, северо-восток КНДР) они, во-первых, приурочены к обрывам морского берега и узким каньонам, обязательно защищенным

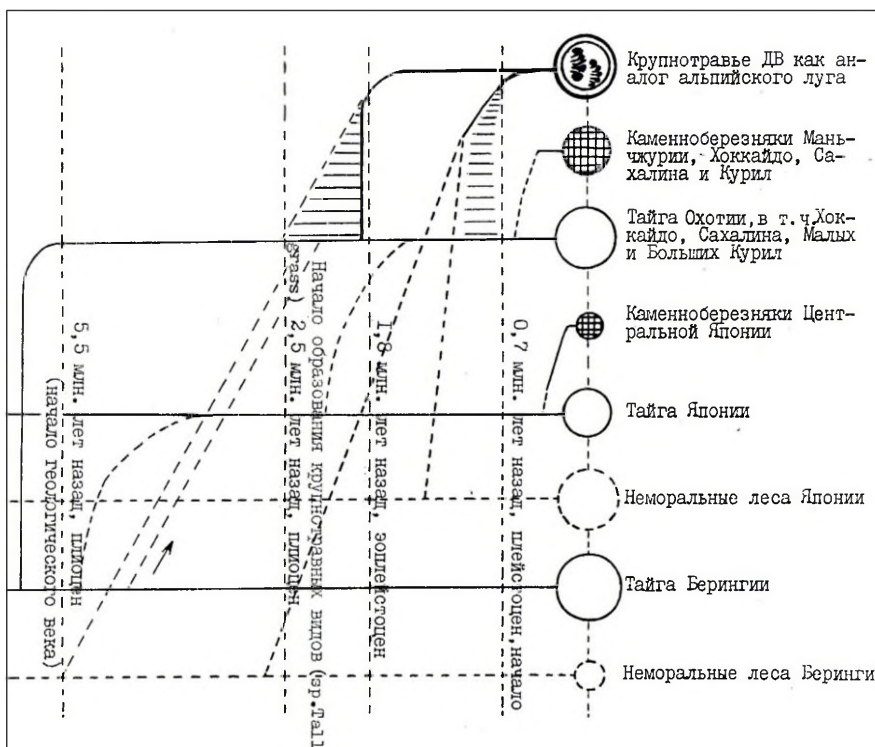


Рис. 17. Происхождение крупнотравья ДВ на фоне событий филоценогенеза и деградации таёжных и подтаёжных лесов в холодные периоды плейстоцена и, может быть, эоплейстоцена как аналог альпийского луга, возникший из лесных форм в климате приокеанических псевдоалп эпохи стадиалов

от холодных муссонов северо-западного направления, во-вторых, к глубинным верховьям рек, также защищенным от зимнего ветра. Здесь уцелевают макротермные дубравные виды и даже цено типы зимнеголых предсубтропических лесови особенно сложные гибриды, возникшие на рубеже плейстоцена [*Pinus* x *densi-thunbergii*, *P. x funebri-thunbergiana*, *Larix x lubarskii*, теперь доминирующие в лесопосадках провинции Хэйлунцзян КНР наряду с ещё более быстро растущей *Pinus x litvinovii* (= *P. tabulaeformis* x *P. sylvestris*) и позднее – во второй половине плейстоцена (*Fraxinus densata* x *F. rhynchophylla*, *F. densata* x *F. sieboldii*, *F. stenopterus* x *F. densata*, *Lespedeza cyrtobotrya* x *L. bicolor* на рясовых берегах юга Приморья, *Betula x paraermanii* = *B. costata* x *B. lanata* на берегу Татарского пролива и в среднегорьях Сихотэ-Алиня)].

8. Уточнение флористических границ на ДВ. Колебание флористических границ особенно заметно на северо-востоке Сихотэ-Алиня, где в Советскогаванском и Ванинском районах преобладают леса из *Abies x sachalinensis*, *A. mayriana*, *Betula x paraermanii*. Дальневосточные виды елей, лиственниц, берёз и рябин преобладают на Камчатке и побережье Магаданской области. А поэтому, во-первых, приходится расширить границы Сахалино-Хоккайдской провинции и, во-вторых, включить в Восточноазиатскую флористическую область А.Л. Тахтаджяна большую часть его Охотско-Камчатской провинции, исключив её из Циркумбореальной флористической области в связи с доминированием автохтонных дальневосточных и северопацифических видов, эдифицирующих ландшафты (см. рис. 15, 16). Весьма наглядны восточноазиатские корни флоры окраины Азии без Чукотки и по набору формирующих её МЦТ 3-го порядка и их роль в генезисе ценозов, который далеко не сибирский даже в пределах Камчатки (Толмачёв, 1974) (см. рис. 17).

9. Спорово-пыльцевые спектры как маркёры ландшафтной ситуации вызывали вопросы далеко не только у Л.И. Дорофеева (1965). Л.М. Борзова (1978), Б.И. Сёмкин, В.М. Урусов (Урусов, 1988, 1996) тоже анализировали репрезентативность заключений палинологов по поводу состава и структуры реконструируемых ценозов. После появления статей по субфоссильным флорам Нижнего Приамурья, Саян, Сахалина, Сихотэ-Алиня, Приханковья это стало реальным и обнаружило зависимость как современного, так и древнего пыльцевого дождя от повторяемости дождей в период пыления, направления ветра, перемывания пыльцы погребённых почв. Ясно, что там, где в начале вегетации, вернее, во время цветения растений дожди идут почти ежедневно – высокогорья, побережья, острова – пыльцевые флоры действительно являются калькой ландшафта (Савина, 1976, 1981; Боярская, Чернюк, 1978; Урусов, 1988) и наоборот пыльцевые флоры не соответствуют реальному составу экосистем, когда пыльцевые диаграммы района обеспечивает перенос в него микрофоссилий, например, муссоном с юго-востока (Алешинская, Шумова, 1978; Борзова, 1978; Короткий и др., 1983). Так что проверка пыльцевых флор (микрофоссилий) макрофоссилиями в ряде случаев обязательна. Это относится, например, к сведениям об исчезновении *Pinus pumila* на острове Шикотан, Малые Курилы (Разжигаева и др., 2013). Но на Шикотане обширная зона древних высокогорий маркируется *Sabina sargentii* и в низкогорных условиях оказалась в связи с погружением хр. Витязь уже в голоцене (Сергеев, 1976; Урусов, Чипизубова, 2000, а пыльца кедрового стланика как и *Quercus crispula* принесена ветром. Вот поэтому на Шикотане нет сухих груздей, ещё уцелевших в пихтарниках Итурупа там, где дуб выпал из состава лесов тысячелетия назад.

Новизна. Установлены динамические (дрейф материков), тектонические и геоморфологические аспекты адаптивной эволюции в связи с тектоникой материковых плит и динамикой разнопорядковых морфоструктур центрального типа. Вскрыты фундаментальные причины флористических различий на уровне областей и провинций. Установлены «шаг» (т. е. продолжительность во времени) микро- и макроэволюционного подвидо- и видообразования у сосудистых растений и причины перехода к интрогрессивному видообразованию.

Выводы

1. Особенности распределения древних родов и видов в т. ч. на ДВ обусловлены ландшафтами северного обрамления праокеана Тетис, закрывшегося к первой половине кайнозоя. Примыкание древней Китайской платформы к Евразийской платформе всё ещё определяет ядро и направления инвазии ультранеморальных цено типов по складчатой периферии этой платформы практически до Забайкалья и Камчатского п-ова.

2. В мелу-олигоцене и к миоцену сформированы характерные виды *Pinaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Araliaceae*, *Tiliaceae*, *Actinidiaceae*, приуроченные к гигантским МЦТ 3-го порядка.

3. МЦТ разных порядков являются не только убежищами биоты, но и очагами уникальной некогерентной эволюции в зонах контакта глобального уровня и когерентной эволюции в пределах линейки типичных экотопов.

4. «Шаг» адаптивной микроэволюции до ранга подвида включает временной отрезок не менее 350–400 тыс. лет, до видового ранга – как минимум первые млн лет.

5. Простирание флористических областей и провинций акад. А.Л. Тахтаджяна всё ещё соответствует географии МЦТ 1–3-го порядков, однако, сдвинутой на юг в стадиалы.

6. Дочетвертичную гибридизацию на ДВ (в его широком понимании) вызывали усыхание Центральной Азии и её периферии и смещение низкогорных растительных комплексов вверх в связи с тектоническим погружением.

7. В системе оледенение-межледниковье адаптивная эволюция из-за ротации климата за 100–110 тыс. лет заменена гибридогенным, или интрогрессивным видообразованием, подробно рассмотренным Е.Г.

Бобровым (Ботанический ин-т АН СССР).

8. В ДВ регионе России флористическое районирование А.Л. Тахтаджяна (1978) следует уточнить за счёт включения в Восточноазиатскую флористическую область зон, обрамляющих окраинные моря МЦТ 3-го порядка и расширения Сахалино-Хоккайдской флористической провинции вслед за её ландшафтными экосистемами.

9. Субфоссильные флоры часто довольно далеки от состава и структуры современных местных ландшафтов именно потому, что пыльцевое облако соответствует урочищу только при ежедневных в период цветения дождях и реальное присутствие видов на территории должно подтверждаться макроостатками растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Алёшинская З.В., Шумова Г.М.* Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры Приханкайской равнины // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 60–66.
- Бискэ С.Ф.* Палеоген и неоген Крайнего Северо-Востока СССР. – Новосибирск: Наука, 1975. – 268 с.
- Бобров Е.Г.* Об интрогрессивной гибридизации и её значении в эволюции растений // Бот. журн., 1980. – Т. 65, № 8. – С. 1065–1070.
- Борзова Л.М.* О закономерностях формирования пыльцевых спектров в Восточном Сихотэ-Алине // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 6–71.
- Боярская Т.Д., Чернюк А.В.* Субфоссильные и голоценовые спорово-пыльцевые спектры долины нижнего течения Амура // Палинологические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 72–76.
- Буч Т.Г.* Actinidiaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1991. – Т. 5. – С. 117–119.
- Величко А.А.* Природный процесс в плейстоцене. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
- Воробьёв Д.П.* Деревья и кустарники Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1968. – 277 с.
- Ворошилов В.Н.* К методике флористических обработок (на примере изучения флоры Дальнего Востока) // Бюлл. ГБС АН СССР, 1980. – Вып. 117. – С. 20–26.
- Ворошилов В.Н.* Методические аспекты изучения флоры советского Дальнего Востока: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1982. – 32 с.
- Вриш Д.Л.* Предварительная информация о новых таксонах рода *Rhododendron* L. Сихотэ-Алиня (Российский Дальний Восток) // Актуальные проблемы ботаники Армении: Матер. междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию Ин-та ботаники. – Ереван, 2008. – С. 76–80.
- Вышин И.Б.* Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – 116 с.
- Деужильный В.В., Деужильный Г.В.* О находке микробиоты перекрёстнопарной в Дальнегорском районе // Растения в муссонном климате: Матер. III междунар. науч. конф. – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2009. – С. 64–65.
- Дорофеев П.И.* О некоторых проблемах истории флоры // Бот. журн., 1965. – Т. 50, № 11. – С. 1509–1522.
- Ежов Б.В., Андреев В.Л.* Оруденение в морфоструктурах центрального типа мантийного заложения. – М.: Наука, 1989. – 126 с.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В.* Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. – 153 с.
- Зоненшайн Л.П., Кузьмин М.И.* Палеогеодинамика. – М.: Наука, 1993. – 192 с.
- Качур А.Н.* Некоторые данные о химическом составе атмосферных осадков приморской части Среднего Сихотэ-Алиня // Природа и человек. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. – С. 149–153.
- Качур А.Н.* Некоторые особенности химического состава осадков в связи с техногенезом // Геохимия зоны гипергенеза и техническая деятельность человека. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 28–48.
- Квитко О.В.* Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской: Автореф. дисс.... канд. биол. наук. – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2009. – 19 с.
- Кожевников Ю.П., Железнов Н.К.* Берингия: история и эволюция. – М.: Наука, 1995. – 383 с.
- Комаров В.Л.* Флора Маньчжурии. – СПб., 1901. – Т. 1. – 559 с.
- Короткий А.М.* Палеогеографические рубежи плейстоцена: принципы выделения, обоснование возраста и корреляция // Развитие природной среды в плейстоцене. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 5–28.
- Короткий А.М., Пушкарёв В.С., Гвоздёва И.Г.* Биофациальный анализ современных отложений горных рек (ретроспективный аспект) // Палеогеографический анализ и стратиграфия антропогена Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 5–26.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарёв В.С.* и др. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). – Владивосток: ДВО РАН, 1996. – 57 с.
- Красилов В.А.* Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. – М.: Наука, 1985. – 240 с.
- Кулаков А.П.* Морфоструктура востока Азии. – М.: Наука, 1986. – 175 с.

- Кулаков А.П.** Мегаморфоструктурная эволюция окраин континентов – следствие эволюции Земли // Структурная организация и взаимодействие упорядоченных социоприродных систем. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – С. 192–203.
- Куминова А.В.** Растительный покров Алтая. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 450 с.
- Куминова А.В.** Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1963. – Т. 4. – С. 438–461.
- Куренцова Г.Э.** Реликтовые растения Приморья. – Л.: Наука, 1968. – 72 с.
- Куренцова Г.Э.** Естественные и антропогенные смены растительности Приамурья и Южного Приморья. – М.: Новосибирск, 1973. – 230 с.
- Лауве Л.С.** Сравнительное морфолого-анатомическое исследование листового аппарата некоторых видов сосен секции *Euritys* Sprach // Природная флора Дальнего Востока (биология, использование, охрана). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. – С. 141–147).
- Лауве Л.С.** Характеристика эпидермиса хвои некоторых видов сосен секции *Euritys* Sprach // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1878. – С. 124–128.
- Макимова В.Ф.** Фитоиндикация в системе океан-континент // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. – М.: Наука, 1982. – С. 149–162.
- Махинов А.Н.** Долинный морфолитогенез в бассейне Нижнего Амура и закономерности формирования аккумулятивного рельефа: Дисс.... докт. геогр. наук. – Хабаровск: ИВ и ЭП ДВО РАН, 1995. – 351 с.
- Недолужко В.А.** Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – 208 с.
- Пиотровский М.В.** К вопросу об истории формирования долины нижнего течения р. Амур // Перспективы комплексного использования водных лесных и кормовых ресурсов Нижнего Амура. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 20–24.
- Попов М.Г.** Основы флорогенетики. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 133 с.
- Попов М.Г.** Растительный мир Сахалина. – М.: Наука, 1969. – 136 с.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П., Соколовская А.П.** Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. – Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1984. – Вып. 1. – С. 89–116.
- Разжигалева Н.Г., Белянина Н.И., Ганзей Л.А.** и др. Происхождение и эволюция реликтовых лиственничников острова Шикотан (Малая Курильская гряда) в голоцене // География и природные ресурсы, 2013. – № 2. – С. 125–131.
- Савина Л.Н.** Новейшая история лесов Западного Саяна. – Новосибирск: Наука, 1976. – 157 с.
- Савина Л.Н.** Изменение таёжных лесов в связи с перестройкой климата и возможности прогнозирования // Актуальные вопросы исследования лесов Сибири: Тез. докл. Всесоюз. конф. – Красноярск: ИЛ и СО АН СССР, 1981. – С. 144–145.
- Сергеев К.Ф.** Тектоника Курильской островной системы. – М.: Наука, 1976. – 239 с.
- Смирнов А.М.** Основные вопросы геологии Маньчжурии // Зап. Харбин. Общества естествоиспытателей и этнографов. 1954. – Вып. 13. – С. 1–58.
- Смирнов А.М.** Развитие рельефа и гидрологической сети Маньчжурской равнины // Зап. Харбин. Общества естествоиспытателей и этнографов, 1955. – Вып. 15. – С. 1–10.
- Смирнов А.М.** Развитие рельефа и гидрологической сети Маньчжурской равнины // Чжунго Дисы Цзы Яньчзю. – Пекин: 1958 (на китайск. яз.). – 10 с.
- Смирнов А.М.** Геологическое развитие и структурные особенности зоны сочленения Китайской платформы и Тихоокеанского складчатого пояса: Дисс. ... геолого-минералог. наук. – Владивосток, 1959. – 310 с.
- Смирнов А.М.** Сочленение Китайской платформы с Тихоокеанским складчатым поясом. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 160 с.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С.** Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая // ДАН СССР, 1938. – Т. 21, № 1–2. – С. 21–25.
- Татаринев В.В.** Сингамеон елей Восточно-Европейской равнины. – М.: Деп. ВИНТИ (№143–1392), 1992. – 335 с.
- Тахтаджян А.Л.** Флористические области земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Тащи С.М., Аблаев А.Г., Мельников Н.Г.** Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 168 с.
- Толмачёв А.И.** Введение в географию растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
- Урусов В.М.** Новые внутривидовые таксоны можжевельников из Приморья // Бюлл. ГБС АН СССР. 1981. – Вып. 122. – С. 52–56.
- Урусов В.М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 356 с.
- Урусов В.М.** География биологического разнообразия Дальнего Востока (сосудистые растения). – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 245 с.
- Урусов В.М.** География и палеогеография видообразования в Восточной Азии (сосудистые растения). – Владивосток: ДВО РАН, 1998а. – 167 с.

- Урусов В.М.* Новые гены антропогена: молодое видообразование на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВО РАН, 1998б. – 46 с.
- Урусов В.М.* Сосны и сосняки Дальнего Востока. – Владивосток: Изд-во ВГУЭС. 1999. – 385 с.
- Урусов В.М., Чипизубова М.Н.* Растительность Курил: вопросы динамики и происхождения. – Владивосток: Изд-во: ВГУЭС, 2000. – 303 с.
- Урусов В.М.* О маятниковой гибридизации у сосудистых растений в системе стадиал-межстадиал в Евразии // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. – Владивосток: ДВО РАН, 2001. – Вып. 5. – С. 206–222.
- Урусов В.М.* Гибридизация в природной флоре Дальнего Востока и Сибири (причины и перспективы использования). – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 230 с.
- Урусов В.М., Варченко Л.И.* Об эволюции биоты в береговой зоне дальневосточных морей // Вестник КрасГАУ, 2013. – № 11. – С. 187–194.
- Урусов В.М., Варченко Л.И.* Плоскохвойные ели Северной Пацифики: география, морфология, эволюция, экология // Вестн. КрасГАУ, 2011. – № 8. – С. 88–93.
- Урусов В.М., Варченко Л.И.* Растительность района Владивостока. – Владивосток: Дальнаука, 2012. – 152 с.
- Урусов В.М., Варченко Л.И.* Южноприморские леса с северокорейскими флористическими элементами: география, происхождение, судьба // Вестн. КрасГАУ, 2012. – № 12. – С. 66–73.
- Урусов В.М., Варченко Л.И., Вриц Д.Л., Прокопенко С.В.* и др. Владивосток – юг Приморья: вековая и современная динамика растительности. – Владивосток: Дальнаука, 2010–2011. – 420 с.
- Урусов В.М., Лобанова И.И., Варченко Л.И.* Геоморфологический аспект эволюции и биогеографии востока Азии // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – Вып. 6. – С. 88–110.
- Урусов В.М., Лобанова И.И., Варченко Л.И.* Хвойные российского Дальнего Востока – интересные объекты изучения, охраны, разведения и использования. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 440 с.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. – М.: Наука, 1981. – 234 с.
- Худяков Г.И.* Антиподальные структуры земли и их эволюция // Тихоокеанский ежегодник, 1988. – С. 85–91.
- Худяков Г.И., Кулаков А.П., Тащи С.М.* Новые аспекты морфотектоники северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса // Геолого-геоморфологические конформные комплексы Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 7–24.
- Чемехов Ю.Ф.* История развития речной сети в бассейне Амура // Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1964. – № 1. – С. 81–93.

SUMMARY

A consideration of the most important development factors of the Far East flora and landscapes in the following epochs is given: 1) from closing former Tethys Ocean (to the Miocene); 2) the movement of continental plates in the Mesozoic with thrusting ancient Chinese platform flora on the Cenozoic folding of the eastern Asia; 3) reshaping landscapes and floras of East Asia of its huge dynamic central type morphostructures (Kulakov, 1986; Smirnov, 1959 1963); 4) reshaping floras by the quaternary hybrid-forming zones and generally hybridogenesis, which in the second half of the Quaternary replaced adaptive evolution.