

УДК 581.524/527:574(571.6)

Эволюция видов и ландшафтов как функция тектонических процессов и разномасштабной динамики климата

Evolution of species and landscapes as a function of tectonic processes and the different scale climate dynamics

В. М. Урусов¹, Л. И. Варченко²

V. M. Urusov, L. I. Varchenko

¹Дальневосточный федеральный университет, 690091, г. Владивосток, Океанский пр-т, 19. E-mail: semkin@mail.ru

²Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7

Реферат. Выявлена связь адаптивной и гибридогенной эволюции с морфоструктурным планом Земли, динамикой морфоструктур, тектоникой, зонами контакта глобального уровня, изоляцией и преимущественным выживанием новообразований, которые даже при грандиозном геологическом возрасте маркируют бывшие рефугиумы биоты.

Summary. Communication of adaptive and gibridogenny evolution with the morfostrukturny plan of Earth, dynamics morfostrukturns, tectonics, zones of contact of global level, isolation and a primary survival of new growths is revealed, which even at grandiose geological age mark former refugiuma of a biota.

Введение

Рассматривая узловые моменты эволюции флор и ландшафтов Дальнего Востока (Урусов, Врищ, Варченко, 2014), мы не могли не остановиться на роли зон контакта глобального уровня на макро- и микро-эволюционные процессы, зависящие не только от радиационного баланса, мозаики экотопов и общих характеристик макроклимата, химизма почвы и воздуха, напряжённости (стрессуемости) репродукционно-го процесса, механизмов популяционных волн, репродуктивной и физической изоляции (Урусов, Варченко, 2011) и географии эндемизма, обусловленной прежде всего положением древних высокогорий, древних и современных берегов морей и особо крупных водоёмов и водотоков.

Цель работы: очертить главные зоны видообразования и эндемизма и их связь с морфотектоникой «лика» Земли; оценить возможности и темп стрессуемой физиологии биоты высокогорий и побережья, подчеркнуть роль гибридообразования в системе стадиал-межстадиал.

Мы по-прежнему уверены в роли, даже ведущей роли разнопорядковых орографических комплексов (морфоструктур центрального типа, или МЦТ) Г. И. Худякова, А. П. Кулакова, С. М. Тащи (1980), А. П. Кулакова (1973, 1986) в результате адаптивной эволюции хотя бы потому, что они, во-первых, формируют надёжнейшую изоляцию новообразованных форм от родительских популяций хотя бы в процессе воздымания МЦТ в мезозое-кайнозое, во-вторых, обеспечивают надёжные пути расселения видов по воздымающимся горным системам или по краю аркто-монтанных пустынь, если идёт глобальное похолодание, по мостам суши, пульсирующим как из-за тектонических движений, так и при осыхании шельфа из-за колебания уровня Мирового океана, например, в ритме оледенений и межледниковий, в-третьих, формируют единства эволюционных процессов и их векторов хотя бы в зонах полярных Арктической и Антарктической МЦТ 1-го порядка, открытых Г. И. Худяковым (Худяков, 1988 и др.), основоположником геоморфологической школы Тихоокеанского института географии ДВО РАН, и МЦТ 1–2-го порядков Б. В. Ежова и В. Л. Андреева (1989). Это определяет главные черты и ареал Голарктического царства акад. А.Л. Тахтаджяна (1978) и структуру его флористических областей, усложнённую макропроцессами эволюции биоты в пределах МЦТ 2-го и 3-го порядков (Урусов, Врищ, Варченко, 2014) (рис. 1), что позволило нам существенно сдвинуть к северо-востоку границу Восточноазиатской флористической области и к северо-западу, северу и северо-востоку её Сахалино-Хоккайдской флористической провинции (рис. 2).

Материал и методика

Разделявший Лавразию и Гондвану в палеозое праокеан Тетис простирался от Атлантики до Тихого океана (570 – более 60 млн. л. н.). В палеогене и отчасти в неогене (67–30 млн. л. н.) северное побережье праокеана разделено поднятием хребтов Альпийско-Гималайского горного пояса, где разломы горных систем явились спусковым механизмом возникновения высокогорного эндмизма (Урусов, 1998), возраст которого мы неоднократно обсуждали (Урусов, 1988; Урусов, Лобанова, Варченко, 2007) хотя бы в связи с особой древностью пльоризональных эдификаторов в т. ч. из хвойных. Геологический возраст хвойных, уточнявшийся нами для ДВ в частности по палеоботаническим фототаблицам (т. е. ископаемым макрофоссилиям – работы Л. И. Фотьяновой, М. Я. Серовой, С. М. Тащи, А. Г. Аблаева, Н. Г. Мельникова, Г. М. Пименова) всерьёз анализировался до нас вовсе не автором блестящих обзоров англоязычных палеоботанических статей В. А. Красиловым (1977 и др.), а скорей только В. В. Татариновым (1992).

Для субрегиона юга Дальнего Востока России (ДВ) и сопредельных стран нами прослежено совпадение основных провинций флоры схемы акад. А. Л. Тахтаджяна (1978 и др.) и гигантских концентрических структур рельефа, открытых геоморфологической школой Тихоокеанского института географии ДВО РАН (Кулаков, 1986, 1998 и др.; Худяков, Кулаков, Тащи, 1980 и др.) и имеющих в т.ч. и более чем тысячекилометровые диаметры. В эпохи воздымания МЦТ их автохтонная биота более или менее интенсивно осваивает сопредельные территории, за миллионы лет продвигаясь и более чем на 1 тыс. км (рис. 3). Как в пределах гигантских морфоструктур 3-го порядка, так и в границах флористических провинций упрощение ландшафтов и экосистем и снижение биологического разнообразия наблюдается по направлению от периферии к центру даже в случае, если центры морфоструктур уже заняты окраинными морями, например, Охотским, Японским, Жёлтым. Однако на востоке и юго-востоке Азии это правило действует преимущественно

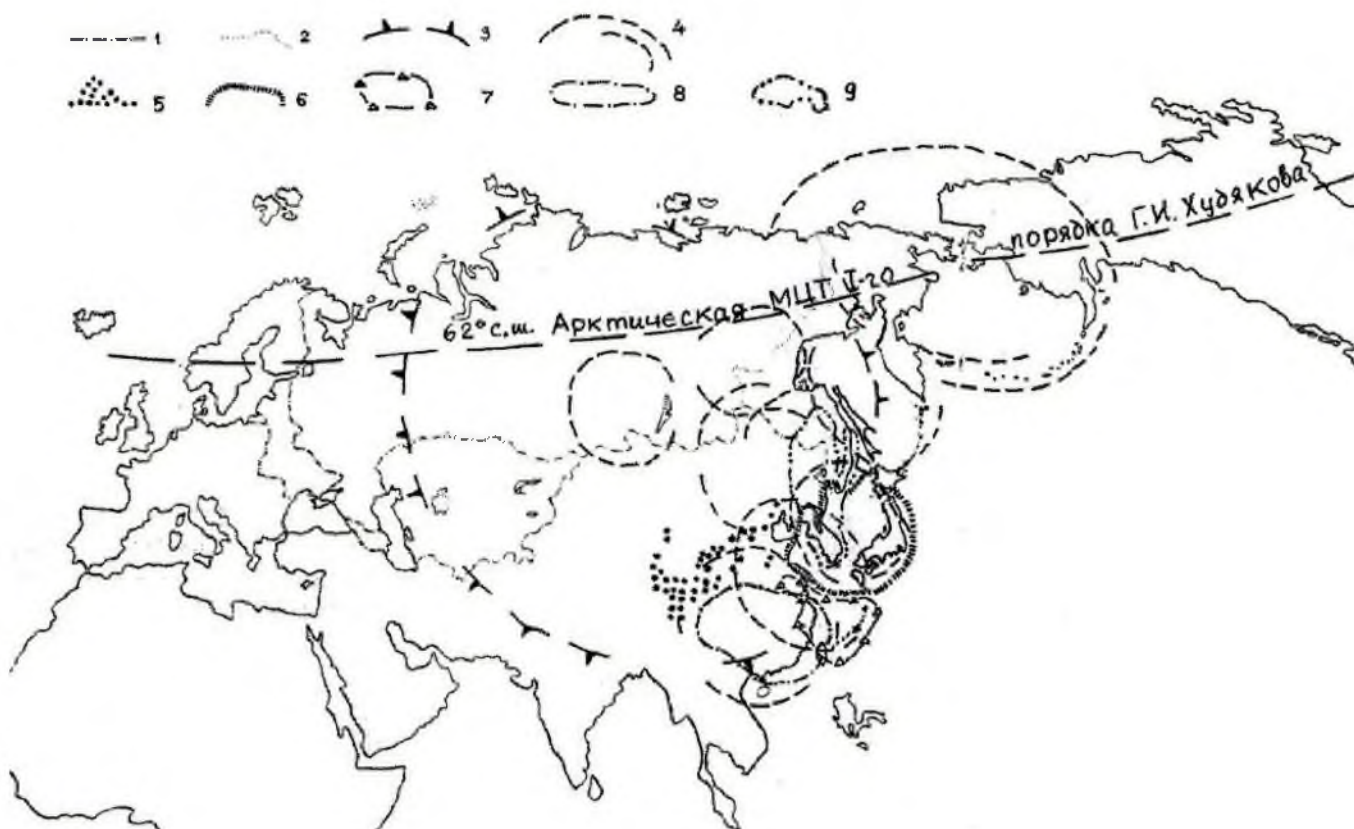


Рис. 1. Морфоструктуры центрального типа (МЦТ) 3-го порядка всё ещё определяют географию по крайней мере восточноазиатских сосен секции *Euritys* Sprach. Их современное разнообразие приурочено к Корейской и – в меньшей степени – Наньлинской, или Восточно-Китайской МЦТ. Судя по палеоботаническим материалам, до похолоданий антропогена эндемичные двуххвойные сосны были характерны и МЦТ северной половины Дальнего Востока.

Границы: 1 – России и бывшего СССР, 2 – ДВ, 3 – Азиатской МЦТ 2-го порядка, 4 – МЦТ 3-го порядка. Это Берингская, Охотская, Алданская, Ангарская, Амурская, Японская, Корейская, Наньлинская МЦТ.

Ареалы сосен: 5 – *Pinus tabulaeformis*, 6 – *P. densiflora*, 7 – *P. luchuensis*, 8 – *P. massoniana*, 9 – *P. koraiensis*.

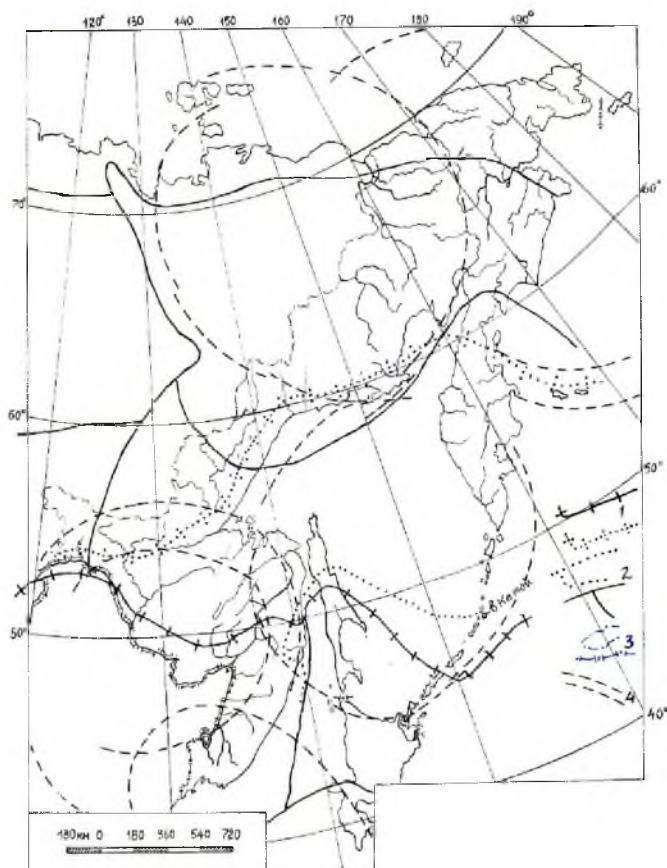


Рис. 2. Флористическое районирование акад. А.Л. Тахтаджяна – установлено нами – по крайней мере для Дальнего Востока России и соседних стран – это безусловно производное, или функция гигантских морфоструктур центрального типа (МЦТ) 3-го порядка Берингской на северо-востоке, Колымской, Охотской, Амурской, Японской. Границы флористических областей (1) и провинций (2) в виде сплошных линий по А.Л. Тахтаджяну и с нашими уточнениями в точечном варианте; Дальнего Востока и России (3), МЦТ 3-го порядка в разработке А.П. Кулакова (4).

нозелёных рододендронов, наконец, пихты сахалинской, по нашим данным, достаточно широко расселённой как в Сихотэ-Алине, так и – в виде изолятов и примеси к горным белопихтарникам, например, заповедника «Кедровая Падь» – в Восточно-Маньчжурских горах. Расширение ареала этого вообще-то гибридогенного таксона на запад – по крайней мере до второй половины плейстоцена – не может не совпадать с эпохами океанизации климата или межстадиалами. Мы находим этому косвенное подтверждение и в том, что тайга из пихты сахалинской в Ванинском и Советскогаванском р-нах Хабаровского края удалена от тайги собственно о-ва Сахалина не более чем на первые сотни км, которые вид мог преодолеть за 10–20 тыс. лет при возрасте северной части Татарского пролива, отчлняющего Сахалин не более 7 тыс. лет (Велижанин, 1976). Однако появление *Abies × sachalinensis* в Сихотэ-Алине скорее всего связано с ландшафтными перестройками более отдалённых эпох и побережьем к югу от современного пролива Невельского.

А теперь автохтонная растительность высокогорий ДВ, включающая эндемичные микробиоту (*Microbiota decussata*), стланиковый тис (*Taxus nana*), можжевельник, вернее сабину Саржента, мякю цельнолистную, поповиюкодонии Уемуры и узкоплодную, некоторые рододендроны, полыни, дендрантемы, бузульники, соссоуреи, эдельвейсы и т. п. Во-первых, прослеживается связь эндемичных форм с морфоструктурами 4–5-го порядков, т. е. горными сооружениями диаметром от нескольких десятков до первых сотен км, во-вторых, их расселение в пределах генетически связанных горных сооружений, в-третьих, эндемы высокогорий обнаруживаются (даже постоянно) на низкогорных и прибрежных территориях ДВ, что связа-

но в направлении на запад: потому что западные зоны гигантских МЦТ потеряли биоту – во всех видах её организации – в большей мере, чем восточные зоны, в связи с более выраженным к центру материка глобальным иссушением и похолоданием в т.ч. в стадии кватерна. Вот поэтому проблема охраны флористического богатства – преимущественно проблема востока и юго-юго-востока Амурской, Японской, Корейской и в меньшей мере Охотской МЦТ 3-го порядка. К ней, этой проблеме, мы надеемся вернуться в ближайшее время.

Итак, по периферии морфоструктур сложные лесные ландшафты и разнообразие высотных поясов растительности определяет самое высокое биоразнообразие целой флористической провинции, а в центре морфоструктуры располагаются предстепь, степь, даже содистые степи, на побережье морей – консолидированный супралиторальный комплекс, в котором лугово-степные виды могут преобладать (Урусов, 1993), а уровень эндемизма у сосудистых растений – около 6 % и более – свидетельствует о длительной изоляции именно степей и предстепья внутри морфоструктур. Поэтому становится понятным ничтожный эндемизм флор Командор и Курил, которые являются не столько маркерами погружившихся под уровень океана «мостов» суши, сколько остатками в древности непериферийных пространств древних морфоструктур (рис. 4).

Обсуждение результатов исследований

На ДВ автохтонными являются как ландшафты степей и лугостепей и ксеромезофильных лесов предгорий, как правило неморальных, так и ландшафты приокеанической тайги, маркируемой ареалами видов тиса, падуба, позднецветущих веч-

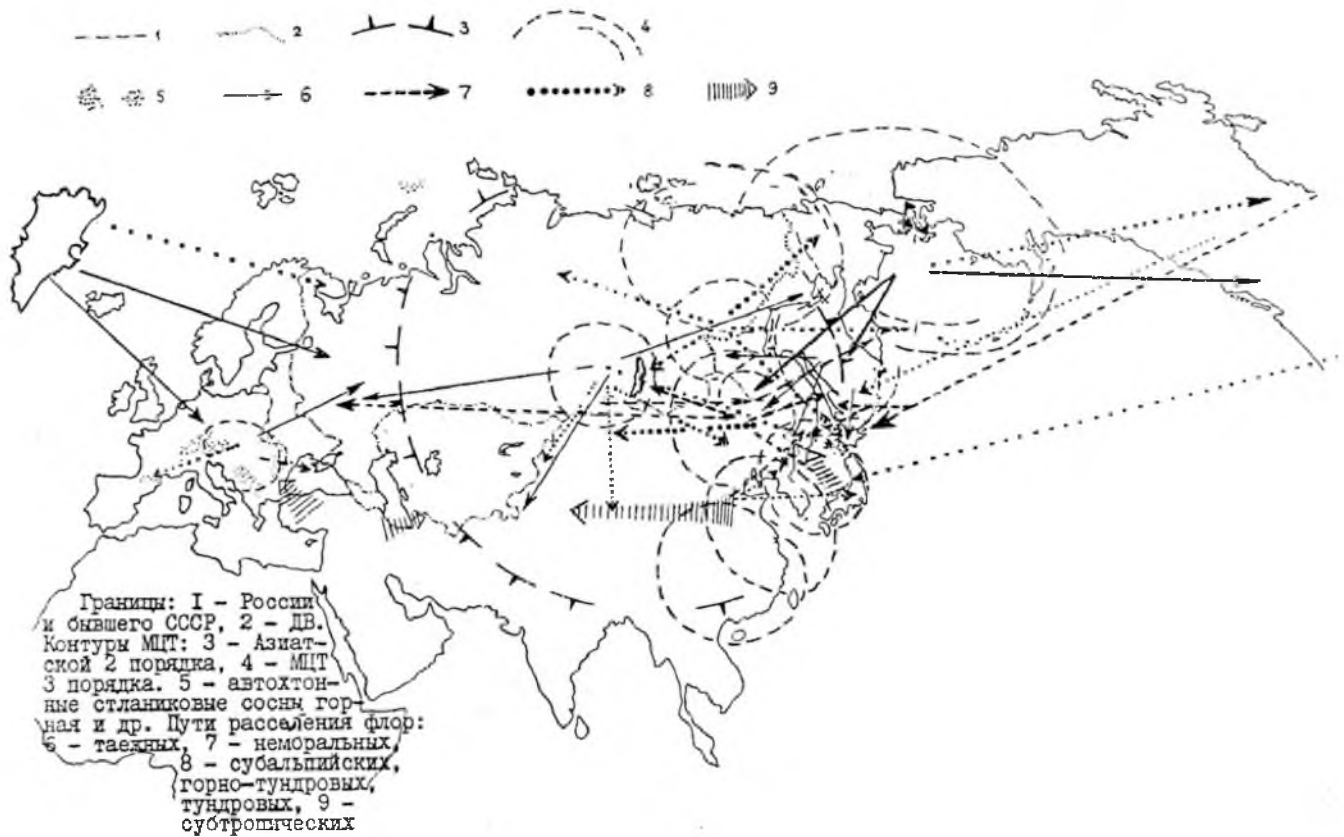


Рис. 3. Роль гигантских морфоструктур центрального типа (МЦТ) неравноценна в формировании ландшафтных флористических элементов. В зоне Гренландия-Скандинавия, в Ангарской, Берингийской, Охотской, в меньшей степени Амурской (Сунгарийской) МЦТ с мела по рубеж кайнозоя формируются таёжные флоры и во вторую очередь тундровые (вначале, возможно, по олигоцен тундровые флоры являются аркто-монтанными эндемичными). Яно-Колымская и Алданская МЦТ дали флоры субальпийцев и тундр, Амурская – неморальных лесов (в олигоцене-миоцене), Японская, Корейская, Восточно-Китайская МЦТ – субтропические флоры Восточной Азии (мел).

но не столько с их расселением сюда в стадиалы, сколько с особенностями тектоники (Урусов, 1979, 1996 и др.). Подчеркнём, что не имеющая распространителей её семян микробиота могла оказаться в низкогорной зоне Черниговского, Ольгинского, Дальнегорского районов Приморья только в связи с тектоническим погружением Сихотэ-Алиня. Точно то же установлено нами для видов-субальпийцев (сабина Саржента и др.) Сахалина и Курил, сменивших высокогорные экотопы на прибрежные дюны и скалы, ещё до последнего (ближайшего к квартеру) горообразования на юге Сахалинской области. Сползание дальневосточного края Азии под уровень океана началось как минимум в миоцене (Кулаков, 1973), в сумме к рубежу плейстоцена (700 тыс. л. н.) составила не менее 1,5 км при скорости погружения около 1 мм в год, но непосредственно перед плейстоценом ускорилось, а в районе теперь подводного хребта Витязь (зона Малых Курил) продолжилось и в голоцене (Сергеев, 1976). Вот поэтому поиск новых эндемиков – «старичков» скорее будет успешен на Джугджуре, Сихотэ-Алине, особенно Северном, в Восточно-Маньчжурских горах и на немногих древнейших блоках суши на Больших Курилах и Шикотане. Плиоцен – четвертичные эндемичные скорее тяготеют к побережьям, отчасти смешавшись с эндемиками высокогорий из-за неравномерного погружения блоков суши, например, в Ольгинском и Дальнегорском районах Приморья. Здесь на уровне региональных разломов древний субальпийский пояс сполз к морю (Атлас Приморского края, 1998, с. 16–17).

Обратимся к проблеме эндемизма и неоэндемиков Курил. Здесь, во-первых, интересны таксоны, сформировавшиеся в разделённых в древности высокогорьях (в т. ч. это относится к низкорослым курильским бамбукам), во-вторых, молодые узкоареальные таксоны, происходящие из ландшафтов нижнего уровня, объединявшихся или единых на начальных этапах четвертичных ротаций суши (например, акониты), в частности её тектонических воздыманий. Последние не свойственны о-ву Шикотан, Малым Курилам и подводному хребту Витязь в целом. В то же время биота Малых Курил не особо богата как наследница лишь около 8 тыс. л. назад снизившегося высокогорья.

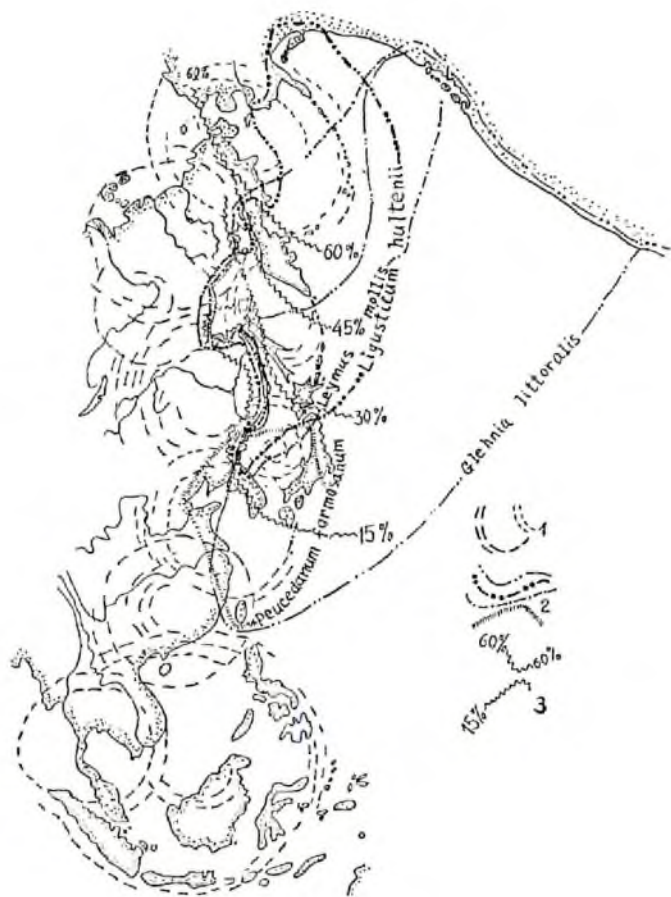


Рис. 4. Сосудистые растения экотопа супралиторали сформировались внутри ныне исчезнувших, затопленных морем блоков суши и расселялись на береговой периметр радиально из немногих генцентров: 1 – границы МЦТ 3-го порядка, 2 – ареалы супралиторальных форм и 3 – процент видов сосудистых растений в местных флорах, общих с Северной Америкой.

цию климата за 90–110 тыс. лет, которая оказалась «не по зубам» для слишком медленной адаптивной эволюции.

В Сихотэ-Алине высокогорная и горно-таёжная флоры совмещают черты собственно маньчжурской (*Microbiota decussata*, *Syringia wolfii*, *Bergenia pacifica* и т. д.) с некоторыми отголосками преодолённой сахалино-хоккайдской и даже колымской (*Taxus nana*, *Abies × sachalinensis*, *Klintonia udensis*, даже *Ilex rugose*, *Rhododendron brachycarpum*; массовый в центральной части на севере горной страны *Pinus pumila*, а также район Совгавани, где наряду с *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Schisandra chinensis* уцелели занимающие тысячи гектаров массивы *Abies × sachalinensis* с участием *A. mayriana*, *Lonicera sachalinensis*, *Vaccinium praestans*). Сахалино-Хоккайдские высокогорья и среднегорья несут собственно автохтонную флору тисовых стлаников и сазовников с клёном Чоноски, рододендромом Чоноски + обширную группу охотско-камчатских видов *Sorbus sambucifolia* + колымский *Pinus pumila* + гибриды охотско-камчатских и собственно японских стлаников (*Pinus pumila × P. parviflora = P. × pentaphylla*, *Juniperus formosana × J. sibirica = J. × nipponica*) и берёз (*Betula ermanii × B. costata = B. × ulmifolia*; *B. tauschii × B. maximovicziana*).

По И. Ю. Коропачинскому (1976) в арборифлоре Алтая и Саян (юг Западной Сибири) из 267 видов, включая 65–70 очень мелких, в гибридизации участвует 33 % (гибридизируют представители 34 % семейств и 22 % родов. В.Н. Стародубцевым (1991) сходные данные получены для ветрениц, а нами для хвойных ДВ. Если вычленить древние сравнительно редкие гибриды, то квартал с его ротацией климата в системе стадиял-межстадиял и ландшафтными сдвигами на уровне гибридных таксонов и сингамеонов, во-первых, заменил адаптивную эволюцию гибридизацией и «интрогрессией» (Бобров, 1961, 1972 и др.), во-вторых, на уровне гибридных таксонов сохраняет гены преодолённых из-за климатических перестроек в т.ч. древней-

Маятник ландшафтных подвижек и смен в антропогене, в системе стадиял-межстадиял, безусловно, осложнил как ландшафтную ситуацию и структуру ландшафтов ДВ, так и структуру и состав экосистем, обеспечив в т.ч. экстразональность аркто-альпийцев и обширность послеледниковых ареалов циркумполярных и изолированных к эоцену (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007) елей-эупиций (рис. 5) и сосен родства *Pinus sylvestris* (рис. 6), получивших возможность закрепиться на иловатых и в особенности песчаных наносах после таяния льдов (Колесников, 1945, 1946), т. е. постгляциальных. Подчеркнём, что чередование оледенений – межледниковий не только замедляет и даже останавливает адаптивную эволюцию, но заменяет её гибридизацией как при смещении вертикальных растительных зон при похолоданиях и потеплениях, так и при выходе ландшафтных экосистем из ледниковых рефугиумов, перекрывании их в зонах сближения МЦТ прежде всего 3-го порядка. Причём наблюдаются как относительно узкие – шириной до первых сотен км – зоны взаимодействия провинциальных флор в пределах подвижек границ флористических провинций – их маркируют в т.ч. субмеридиональные зоны гибридизации и интрогрессии (Бобров, 1978 и др.), например, у *Larix*, – так и протяжённые потоки инвазивных видов и флористических комплексов из Даурии к берегам Охотского и Японского морей, некие «трубы», проводящие степные формы из Забайкалья к океану, что, на наш взгляд особенно отчётливо в бассейнах рр. Амур и Раздольная. Интрогрессия и гибридизация, разумеется, являются ответом биоты на рота-



Рис. 5. Ели секции Еурисеа Евразии и Северной Америки, безусловно связанные с Арктической МЦТ Г.И. Худякова и деструкцией её лесных ландшафтов в т. ч. в зонах Гренландия-Англия, Камчатка – запад Аляски. Границы бывшего СССР и России (1), Дальнего Востока без Якутии (2). Северный полярный круг – $66^{\circ}33'$ с. ш. (3), Арктическая МЦТ Г. И. Худякова – 62° с. ш. (4). Ареалы елей секции Еурисеа Евразии и Северной Америки циркумполярного простираения в древности, включая ель сибирскую *Picea obovata* и её гибриды (5). Ели средних широт корейская *P. koraiensis* (6), Глена *P. glehnii* (7), Шренка *P. schrenkiana* (8).

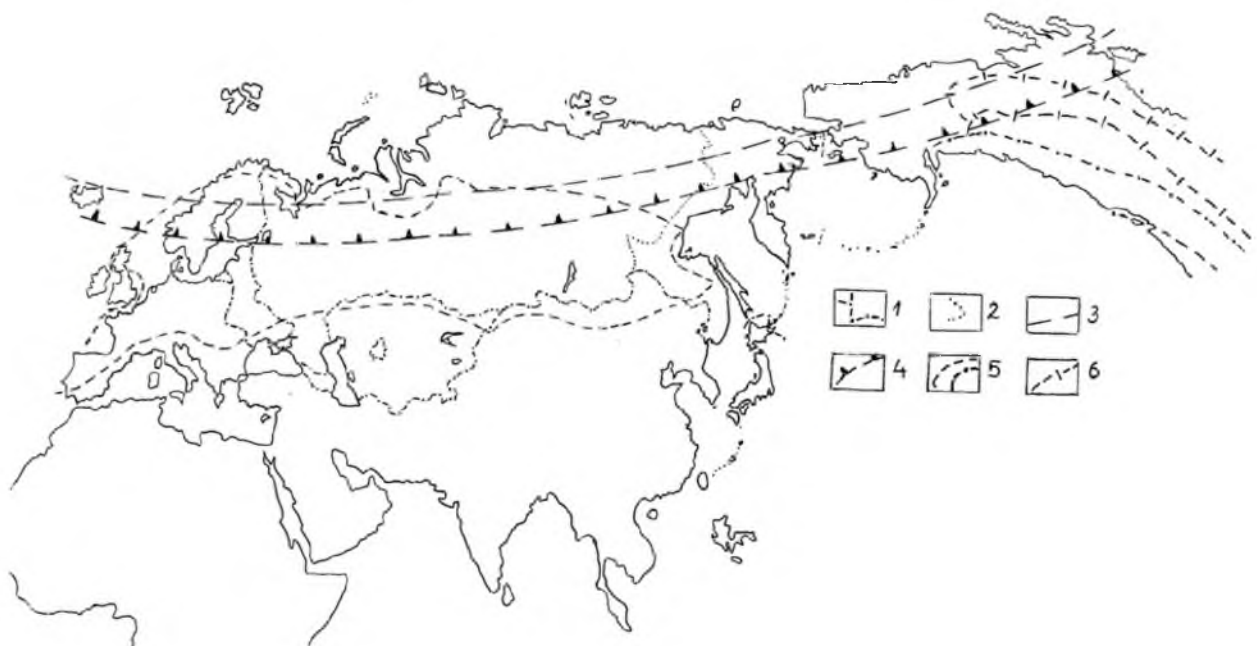


Рис. 6. Сосна обыкновенная и родственные ей сосны мелового гипоарктического генезиса изначально формировались в пределах Арктической МЦТ 1-го порядка Г. И. Худякова: 1 – границы России и бывшего СССР, 2 – Дальний Восток без Якутии, 3 – Северный полярный круг (65° с. ш.), 4 – Арктическая МЦТ. Ареалы сосен обыкновенной *Pinus sylvestris* (евразийский вид) и скрученной *P. contorta* (Северная Америка) – 5, сосны Муррея (*P. murrayana*) – 6.

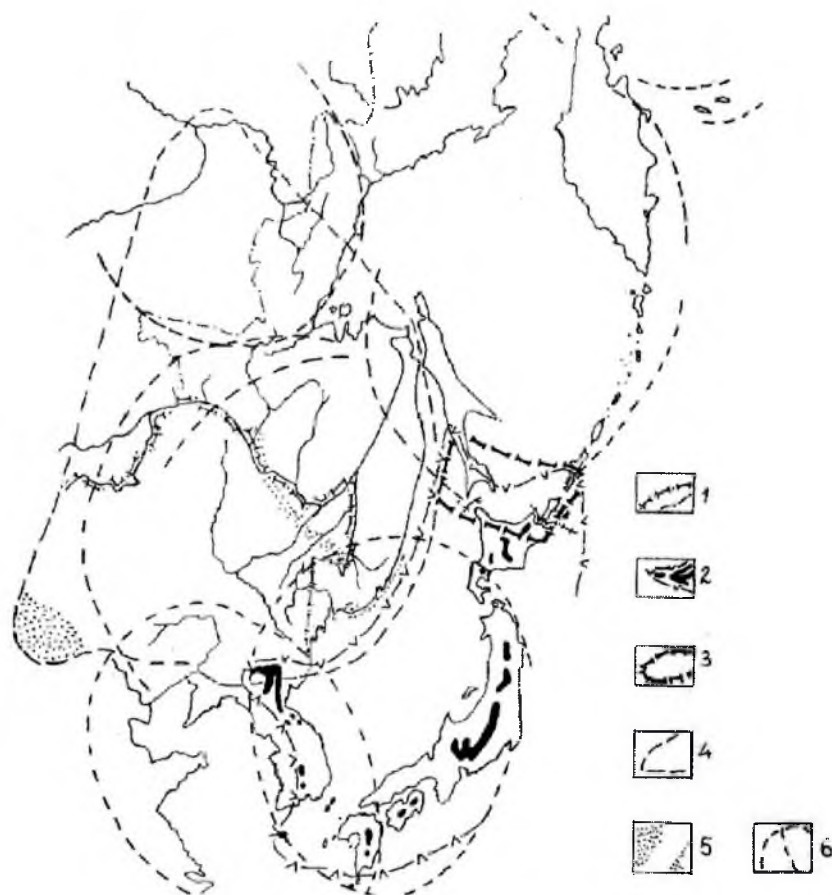


Рис. 7. Видовые ареалы сабиновых можжевельников Дальнего Востока, включая зарубежные страны.

1 – границы России и Дальнего Востока без Якутии; 2 – сабина Саржента *Sabina sargentii* и основные субальпы с её произрастанием; 3 – сниженные – прибрежных пляжей и морских террас – популяции сабины Саржента; 4 – сабина даурская *Sabina davurica*; 5 – распространение морского подвида сабины даурской *S. davurica* ssp. *maritima* и близких этому подвиду форм в общем ареале *S. davurica*.

вого предстепья, распространение которого по восток Сибири связано с миоценом. Некоторый обратный ход ландшафтных смен сейчас – свидетельство развития и углубления ситуации межстадиала.

На уровне научного предвиденья разработанная нами идея связки развития МЦТ и макромасштаба адаптивной эволюции предвосхищена М.Г. Поповым (1969 и др.), придававшим первостепенное значение возникновению зональных флор последовательно в высоких широтах со «спуском» их в низкоширотную зону. Однако М. Г. Попов ошибся хотя бы в том, что счёл арктическую флору наиболее молодой, а флорообразующий эффект МЦТ 3-го порядка, например, Ангарской, Охотской, Алданской, Японской и Корейской, разумеется, не мог и предвидеть.

Более чем тысячекilометровые в диаметре, МЦТ 3-го порядка крайне важны для понимания в т.ч. особенностей распределения высокогорных и береговых эндемиков ДВ. Причём первые являются наиболее древними, например, меловая сабина Саржента (*Sabina sargentii*), маркирующая контур Японской МЦТ (рис. 7), мел-олигоценовая *Microbiota decussata*, обрамляющая восток Амурской МЦТ, характерная в результате тектонического прогиба всему периметру Охотского моря *Sorbus sambucifolia*, происходящая из позднего олигоцена – раннего миоцена. Перед нами ряд высокогорных и подгольцовых эндемиков и близких к ним по компактности генерализованных ареалов видов, приуроченных как к верхнему пределу растительности, так и субальпийскому лесному поясу.

Амурская МЦТ в силу грандиозной площади образовала, с одной стороны, несколько групп высокогорных эндемиков, из которых д. б. н. А. Е. Кожевников (2007) особо выделяет Буреинский генцентр и его Амгунь-Буреинскую подгруппу, в границах которых найдены или к которым тяготеют эндемичные роды,

ших макротермных форм. В данном контексте всё сказанное относится и к соседним с ДВ флорам Китая и Кореи.

Считаем, что все растительные сообщества, коренные для бассейна современного Охотского моря, являются по меньшей мере мезоигрофильными, а автохтонные степи древней суши Охотии выявляются не на уровне сообществ, а только их отдельных элементов. Охотия важна как родина пихты Майра, лиственницы камчатской, елей Глена и мелкосеменной, наконец, целого комплекса лизихитоновой тайги и сазовников. А вот бассейн Японского моря всё ещё сохраняет оригинальный степной по генезису комплекс древеснеющих трав, стебли которых живут 10–20 сезонов по крайней мере в их нижних 2/3. Значит – перед нами полукустарники, формирующие уникальное предстепье вокруг большей части периметра Японского моря – «гмелинополынные» В. П. Селедца (1981 и др.). Это, на наш взгляд, уравнивает Виталия Павловича с крупнейшими геоботаниками второй половины XX в., с той же Г. Э. Куренцовой (1962, 1973 и др.) или Б. П. Колесниковым (1956, 1969 и др.). Гмелинополынные – это форпост дубового, сосново-дубового и древесно-кустарникового предстепья, распространение которого по восток Сибири связано с миоценом. Некоторый обратный ход ландшафтных смен сейчас – свидетельство развития и углубления ситуации межстадиала.

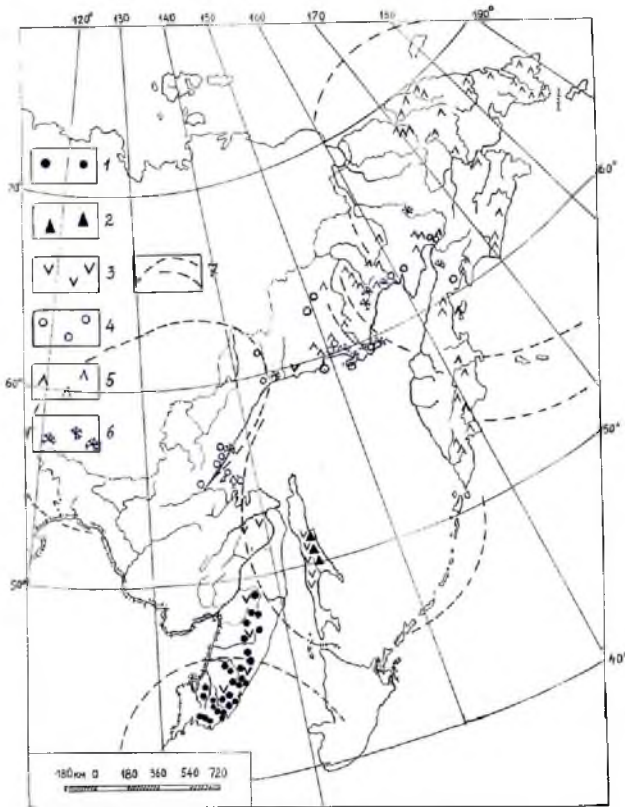


Рис. 8. Ареалы эндемичных для Дальнего Востока России родов сосудистых растений: 1 – микробиота, 2 – миякея, 3 – поповиокодония, 4 – астрокодон, 5 – эрмания, 6 – магадания, 7 – контуры МЦТ 3-го порядка.

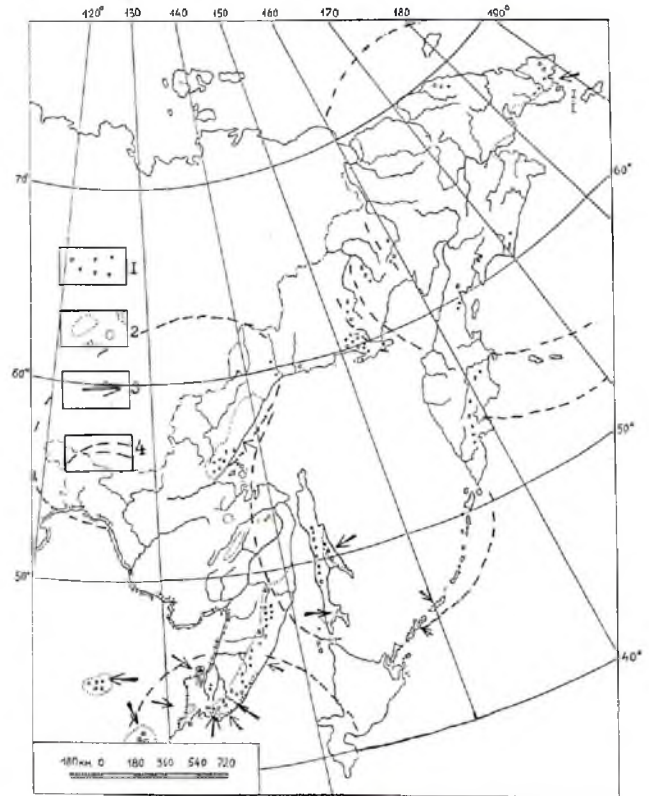


Рис. 9. Основные районы распространения на Дальнем Востоке эндемичных родов (I) и видов (2) сосудистых растений. 3 – зоны, перспективные на открытие новых эндемичных видов, 4 – контуры МЦТ 3-го порядка.

как *Astrocodon*, *Popoviocodonia*, *Acelidanthus*. Эндемичный сахалинский род *Miyakea* А. Е. Кожевников счёл маркером особой древности области горного сахалинского эндемизма, в которую сместились и молодые эндемичные роды *Acelidanthus* и *Popoviocodonia* (рис. 8).

К Сихотэ-Алинскому генцентру эндемизма мы относим микробиоту, душекию маньчжурскую *Duschekia mandshurica* всё-таки не идентичную рябине бузинолистной, *Sorbus schneideriana*, *Lonicera maximowiczii*, *Bergenia pacifica* и ещё целый ряд видов. Однако наиболее знаменитой насельницей данной МЦТ является низко-среднегорная сосна кедровая корейская *Pinus koraiensis*, обнимающая линейку достаточно тёплых и влажных макроклиматов с суммой активных температур 2–3 тыс. градусов Цельсия и не подходящая для культуры за пределами области маньчжурского муссонно-континентального климата (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007) в отличие от «корейки» *Abies holophylla* (Корейская МЦТ) и камчатско-сахалинской *A. gracilis*, пихте сахалинской *A. × sachalinensis* (= *A. nephrolepis* × *A. mayriana*) не тождественной (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007 и др.) (Охотская МЦТ А. П. Кулакова).

Следующей за приамурским, точнее приамурско-приморским высокогорьем средоточием эндемов являются супралитораль и берега залива Петра Великого (зПВ) в ареале эндемичных гетеропаппусов и *Rosa maximowicziana*, япономорских эндемов и береговых эндемов Приохотья + береговые эндемы оз. Ханка, ареалы которых отчасти размывы из-за смещений береговой полосы (Урусов, Варченко, 2013). У моря эндемов и менее компактно расселённых полуэндемов даже до 20 % от флоры ценотипа из-за увеличения плоидности, которая весьма подробно изучена Н. С. Пробатовой, В. П. Селедцом, А. П. Соколовской (1984), а также этими авторами в содружестве с В. Ю. Баркаловым и Э. Г. Рудыкой (2005). Здесь произрастают молодые подвиды и виды хвойных (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007), полиплоидные облигатные виды супралиторали и береговых скал, вошедшие у А.Е. Кожевникова (2007) в Япономорскую географическую группу эндемов с подгруппами от Хасанской до Сихотэ-Алинско-Сахалинской. В генерализованном варианте мы имеем так называемые географические виды В. Н. Ворошилова (Ворошилов, 1980 и др.), довольно ча-

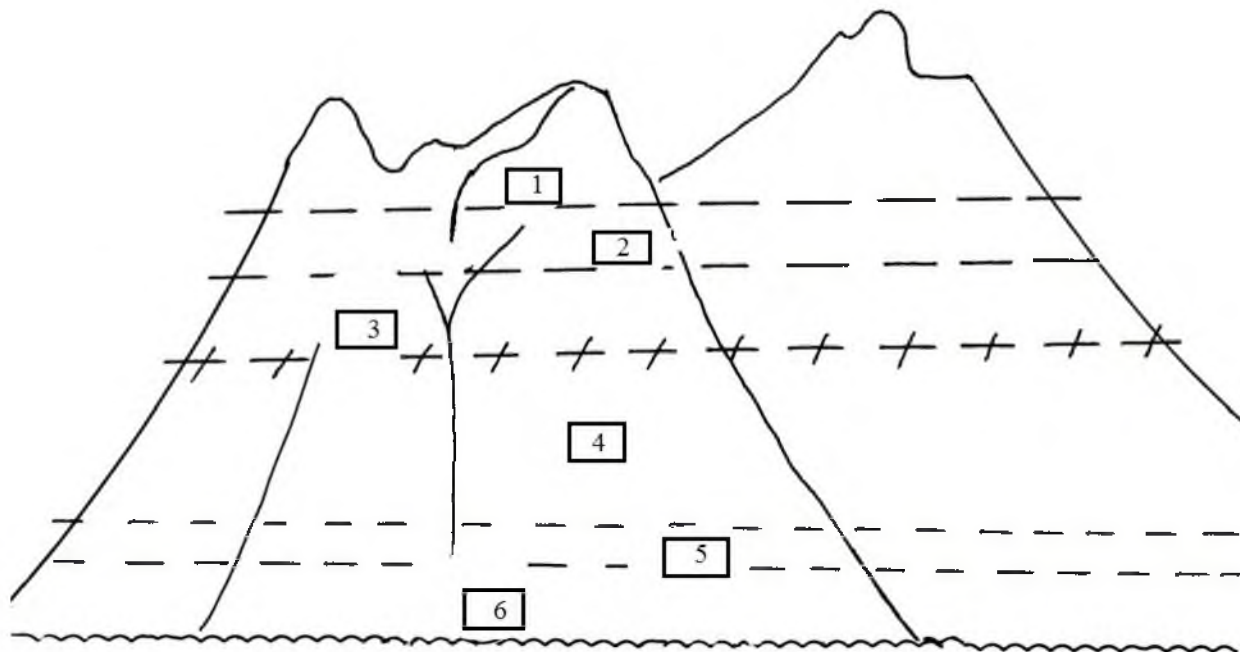


Рис. 10. Зоны высокого эндемизма обусловлены положением верхнего предела растительности в миоцене-позднем плиоцене (1) и мелу-олигоцене (2), эндемы и полуэндемы поглощённого из-за проседания восточной окраины Азии древнего подгольцового леса, нулевой эндемизм (4) и почти 20 % в основном молодых эндемов (6). Пояснения в тексте.

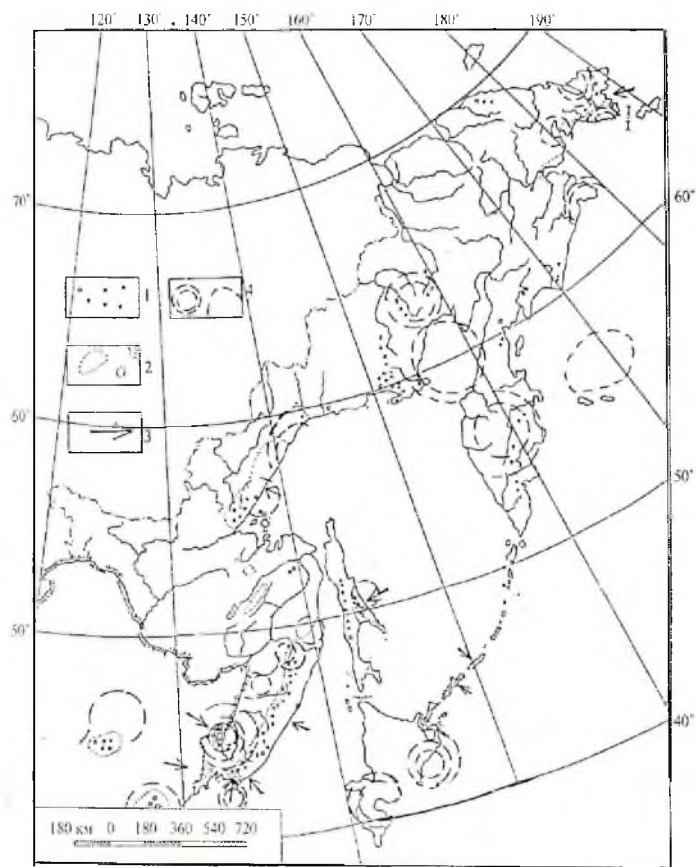


Рис. 11. Основные районы распространения на Дальнем Востоке эндемичных родов (1) и видов (2) сосудистых растений. 3 – зоны, перспективные на открытие новых эндемичных видов, 4 – контуры МЦТ 4–5-го порядков, известных к 1980-м годам.

сто упускаемые нами. Но их время ещё придёт. Вот что важно: 1) между высокогорьем и берегами эндемы удивительно малочисленны (рис. 9) и сменяются третичными характерными видами с некоторым количеством экстразональных древних сообществ и их реликтовых форм на известняковых скалах (Верхолат, 1980 и др.; Гурзенков, 1969 и др.; Урусов, 1996; Урусов и др., 2010/2011) и гибридами эпохи активного погружения суши на рубеже плейстоцена вследствие наложения поднимающегося хвойно-широколиственного леса на тайгу [таким образом возникли *Betula × paraermanii* = *B. lanata* × *B. costata* (Урусов, 2002 и др.) и некоторые другие гибриды], 2) временной люфт между эндемами высокогорий и побережья составляет до 30 и более млн. лет, что не может не отражать некий штиль в адаптивной эволюции, сменившийся её ускорением на переходе к кварталу и адаптивным гибридогенезом в плейстоцене-голоцене. Поэтому «пустыня» эндемизма между берегом и высокогорьем вполне понятна (рис. 10).

Вот что стоит упомянуть: супралиторальные виды азиатских и американских берегов Северной Пацифики формировались по типу ханкайских эндемов и береговых видов локальных водотоков отдалённых геологических веков. К циркумсеверопацифическим супралиторальным сосудистым растениям отно-



Рис. 12. 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).

сятся, по крайней мере, *Ligusticum hulthenii*, *Glehnia litoralis*, ареалы которых обусловлены единством древнего берега в очень отдалённые геологические века. Единство ландшафтов на родовом уровне прослежено со времён первых работ В.Л. Комарова при изучении аралиевых, ароидных, берёзовых, сосновых в т.ч. и нами. Причём виды-викарианты иногда практически неразличимы [как *Taxus brevifolia* и *T. nana*, *Picea sitchensis* и *P. hondoensis*, а также, например, *Oplopanax horridus* и *O. elatus*, *Panax quinquefolium* и *P. ginseng*, *Aralia racemosa* и *A. cordata* + *A. continentalis*, *A. mandshurica* и *A. spinosa* (Урусов, Лобанова, Варченко, 2007; Урусов, Варченко, 2011)].

Поясним графику на рис.10 с его зонами контакта глобального уровня на современном и древнем пределе растительности (по крайней мере, на востоке Азии граница растительности поднималась весь плейстоцен в т.ч. в ледниковые эпохи) и на берегах с молодыми эндемиками из-за предшествовавшего километрового погружения суши и пульсации береговых территорий (наступление – отступление Мирового океана в системе стадиал-межстадиал. Перед нами высотно-зональные ландшафты высокого и почти отсутствующего эндемизма в связи с динамикой гигантских МЦТ школы Г. И. Худякова, А. П. Кулакова, С. М. Тащи (ТИГ ДВО РАН) мы сводим к следующему: 1 – древние эндеми-субальпийцы (в т.ч. вновь открываемые узкие эндеми олигоценового возраста ряда *Rhododendron bobrovii* Vrihzc (Врищ, 2008; Врищ и др., 2010)); их в ценолите до 14–16 %; 2 – эндеми современной границы леса, унаследованные от олигоцен-плиоценовой альпийской тайги (до 10–12 %); 3 – эндеми и полуэндеми поглощённого из-за проседания края Азии микротермного леса, более полно, чем в Приморье, представленные в корейском секторе Восточно-Маньчжурских гор, включая вулкан Пэктусан (менее 4 % данного ценолита; эндемизм связан с мощными блоками просевшего купола МЦТ 3-го порядка); 4 – «пустыня» эндемиков, эндемизм которой около 1 % за счёт таких узкоареальных реликтов, как *Actinidia giraldii* (это среднегорно-низкогорные полидоминантные леса); 5 – экстраординарные эндеми известняковых скал + местные гибриды (5–6 % и более от скального ценолита – здесь продолжают находить новые виды); 6 – эндеми берегов, включая супралиторальный и каньонный комплексы (до 20 % от общего объёма данного флороценолита).

Итак, в фазе активного воздымания МЦТ 3–5-го порядков (Кулаков, 1986 и др.) сформированы наиболее древние эндеми как обширных, так и локальных высокогорий. Узкоэндемичные шиповники и другие супралиторальные виды ДВ, например, на берегах зПВ Японского моря (в частности *Rosa maximowiczii*, *Oxytropis ruthenicum*, *Dendranthema erubescens*, может быть, *D. nakdongense*, *D. coreanum*, *Heteropappus saxomarinus* и др.) скорее всего происходят из погружившейся в море МЦТ 5-го порядка, занимавшей часть суши и акватории зПВ к югу от о-вов Русский и Аскольд (рис. 11).

Воздымание МЦТ обеспечивает изоляцию экосистем и их популяций на верхнем пределе жизни. Родительские популяции смещаются на более тёплые этажи высокогорья или консервируются. За миллионы лет модификационная изменчивость «просеивается» популяционными волнами, дав как характерные для ряда высокогорий, так и приуроченные к конкретным хребтам стланики и подгольцовые виды разных жизненных форм. Этот процесс был единым как в Арктике, так и в основном погребённой теперь подо льдами

Антарктике, в высоких горах Приамурья Амурской МЦТ, Ангарской, Алданской, Японской и прочих МЦТ 3-го порядка, где зоны контакта глобального уровня выражены в высокогорье с его преобладающей адаптивной эволюцией.

Наоборот, на контакте с морями и крупными водоёмами, а также на переходе леса в степь или пре-рию: 1) ускоряется мутагенез, в особенности при подсолении воздуха и почв морскими туманами; 2) в целом ускоряется эволюция из-за особой физиологии стрессируемого репродуктивного цикла; 3) становится мас-совой полиплоидия, выраженная почти у 40 % супралиторальных видов (Пробатова, Селедец, Соколовская, 1984), что и обеспечило ускоренную макроэволюцию; 4) идёт становление модификаций, которым для пере-хода в наследственно стойкие подвиды достаточно 300–400 тыс. лет, в виды – 1–2 млн. лет; 5) установлена ускоренная, иногда массовая гибридизация, например, у шиповников, можжевельников, мятликов, овсяниц.

Будем считать, что субальпийская зона не только самая древняя как остатки свода к нашему време-ни просевшего купола МЦТ 1–3 и даже 5-го порядков, более консервативная по сравнению с относительно молодой прибрежной или пристепной, сформированной погружением рельефа на последних этапах разру-шения МЦТ, но и лишена такого мощного химического мутагена, как солёность почвы и воздуха, хотя сол-нечная радиация в высокогорьях усилена в разы. Однако на побережьях есть свои тормозящие эволюцию факторы – контакт новообразований с родительскими формами, уничтожение экотопов размывом (в осо-бенности при подъёме уровня Мирового океана), обрушение берегов или их облесение. Но является фак-том, что скорость становления полиплоидных форм на побережье на порядки выше, чем видообразование как результат адаптивной эволюции. И значит – морские побережья даже за плейстоцен-голоцен накопили интересные для исследования и культуры мутации. А вот родовой эндемизм обязан своим существованием древним, но появившимися разновременно высокогорьям, впрочем, как и меловые и олигоценные эндемы и полуэндемы (*Microbiota decussata*, *Sabina sargentii* и пр.): это результат изоляции горных стран в фазе рас-членения сводов МЦТ. Вряд ли более молодыми являются эндемичные роды трав ДВ.

Выводы

Адаптивная эволюция обусловлена динамическими процессами на уровне морфоструктур разного порядка, открытых геоморфологами института географии ДВО РАН. Гибридогенная эволюция в значитель-ной мере маятниковый процесс, обусловленный относительно кратковременными ротациями климата в си-стеме стадиял-межстадиял, за которым нормальная адаптивная эволюция не поспевает.

Вполне вероятно, что в зонах контакта глобального уровня и перехода форм уцелевания и организа-ции биоты главным фактором эволюции является стрессирование физиологии генеративных процессов на уровне ценопопуляций видов в особых, а именно крайних, периферийных условиях среды. Напомним, что «наиболее распространено, вероятно, смещение ниш у относительно генерализованных видов к периферии пространства ресурсов у границ ареала, подтверждением чему служат частые случаи интенсивного формо-образования в периферических изолятах» (Шенброт, 1984).

Предоставляющие ресурсы для «центробежно направленного действия отбора» (Шенброт, 1984) зоны не ограничиваются контактом континента и океана: физические (излучения разных типов, понижения и повышения температуры и влажности в т. ч. с высокой скоростью + стрессирование физиологии), физи-ко-химические за счёт действия особых минералов и субстратов, химические (полихлорбифениды, азоти-стая кислота и др. канцерогены), биологические, включая вирусы, мутагены действуют очень активно и в высокогорьях и в береговых условиях, к ним приближённых вследствие контакта с надолго замерзающими морями, солоноватыми и пресными обширными водоёмами. Если общий фон мутаций определяется дина-мизмом солнечных активности и радиации, то учащение мутаций в зонах перехода, такие явления, как вы-раженный именно здесь меланизм у животных, стланиковость, сизый налёт, интенсивная опушенность по-верхности всех частей организма иногда даже вместе у растений, вызываются другими факторами – хими-ческими мутагенами, стрессируемой физиологией репродуктивного процесса. По крайней мере, планетар-ной динамикой мутаций и особым разнообразием эдактопов это не объяснить.

В. Ф. Максимова (1982) вслед за А. Н. Качуром (1973, 1976 и др.) по характеристикам древостоев бе-регов среднего Сихотэ-Алиня выделяет прибрежную (0–5 км), переходную (5–25), континентальную (25–50 км) зоны. Причём «формообразующее влияние моря на древесную растительность – кустарниковая форма роста установлена для узкой полосы шириной 70–100 м. Ионов морского происхождения – хлора и натрия на удалении 2 км от моря выпадает в 2–8 раз больше, чем в следующей полосе (Качур, 1973, 1976 и др.), вы-зывая снижение продуктивности и жизнеспособности даже у дуба монгольского. Вплоть до отмирания надземной

части его возобновления (вот и причина «кустарниковой формы роста» дуба у моря, вернее, одна из причин). А т. к. подрост других пород хлоридно-натриевые и хлоридно-кальциевые осадки – по крайней мере, в отдельные годы – полностью уничтожают, то не обязательно человек является «автором» береговых дубняков. Человек, таким образом, их только основной «автор».

Именно поэтому наиболее крупными вкладчиками в эндемизм флоры ДВ являются даже не высокогорья на верхнем пределе растительности, а берега окраинных морей, а это супралиторально-луговой и отчасти лесной и лугово-пойменный комплексы эндемов А. Е. Кожевникова (2007), которые мы бы назвали супралиторально-степными эндемиами, а также аркто-монтанный комплекс эндемов этого же автора и комплекс эндемов крупнотравья (Урусов, 1993 и др.). Причём при общем уровне эндемизма около 6 % (у А. Е. Кожевникова – 10,8 %), эндемиков супралиторального комплекса и береговых скал – около 20 % от общего объёма данного флороценопита, аркто-монтанных – примерно столько же [для гольцев Сихотэ-Алиня И.Б. Вышиным (1990) выявлен 14%-й эндемизм], крупнотравного флороценопита – до 25 % (Урусов, 1993) при 10%-м эндемизме флоры крупнотравных лугов. Следовательно, в занимающих не более, чем первые проценты суши зонах перехода мутагенез результативней в разы, а мутации случаются на порядки чаще. Добавим к этому наличие свободных для заселения субстратов. Ценопиты Голарктики и Субарктики по их доле в региональной флоре едва уступают таковой автохтонных экосистем ряда МЦТ 3-го порядка и вдвое многочисленней гибридов и полиплоидов (рис. 12).

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас Приморского края. – Владивосток: Дальпресс (макетирование ТИГ ДВО РАН), 1998. – 50 с.
- Бобров Е. Г.** Интрогрессия и гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Бот. журн., 1961. – Т. 16, № 3. – С. 313–327.
- Бобров Е. Г.** Интрогрессивная гибридизация, формирование и смены растительного покрова // Бот. журн., 1972. – Т. 57, № 8. – С. 865–879.
- Бобров Е. Г.** Лесообразующие хвойные СССР. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
- Верхолат В. П.** Флора известняковых обнажений юга Приморья // Ботанические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 40–54.
- Велижанин А. Г.** Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана // ДАН СССР, 1976. – Т. 231, № 1. – С. 205–207.
- Ворошилов В. Н.** К методике флористических обработок (на примере изучения флоры Дальнего Востока) // Бюл. ГБС АН СССР, 1980. – Вып. 117. – С. 20–26.
- Вриц Д. Л.** Предварительная информация о новых таксонах рода *Rhododendron* L. Сихотэ-Алиня (Российский Дальний Восток) // Актуальные проблемы ботаники Армении: материалы междунар. конф., посвящ. 70-летию Ин-та ботаники. – Ереван, 2008. – С. 76–80.
- Вриц Д. Л., Майоров И. С., Урусов В. М., Варченко Л. И.** Экология видов и форм рододендронов Сихотэ-Алиня // Вестник ТГЭУ, 2010. – № 4(56). С. 110–124.
- Вышин И. Б.** Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – 116 с.
- Гурзенков Н. Н.** Кариологические характеристики некоторых эндемиков флоры Приморья и Приамурья // Комаровские чтения БПИ ДВФ СО АН СССР. – Владивосток, 1969. – Вып. XV, XVI, XVII. – С. 73–85.
- Ежов Б. В., Андреев В. Л.** Орудение в морфоструктурах центрального типа мантийного заложения. – М.: Наука, 1989. – 126 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. 149–154.
- 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.
- Кожевников А. Е.** Эндемичный элемент во флоре российского Дальнего Востока // Комаровские чтения БПИ ДВО РАН. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – Вып. LIV(54). – С. 8–81.
- Колесников Б. П.** Обыкновенная сосна (*Pinus sylvestris* L.) на юго-восточной границе своего ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. Нов. сер., 1945. – Т. 50, № 516. – С. 112–125.
- Колесников Б. П.** Сосна как порода для агролесомелиоративных работ на юге Приморья // Тр. Горнотаёжной станции ДВ базы АН СССР, 1946. – Т. 5. – С. 275–286.
- Колесников Б. П.** Кедровые леса Дальнего Востока. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 262 с.
- Колесников Б. П.** Растительность // Южная часть Дальнего Востока. – М.: Наука, 1969. – С. 206–250.
- Коропачинский И. Ю.** Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области: Автореф. дисс... д-ра биол. наук. – Красноярск: ИЛиД, 1976. – 65 с.
- Красилов В. А.** Эволюция и биогеография. М.: Наука, 1977. – 256 с.

- Кулаков А. П.** Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. Новосибирск: Наука, 1973. – 187 с.
- Кулаков А. П.** Морфоструктура востока Азии. – М.: Наука, 1986. – 175 с.
- Кулаков А. П.** Мегаморфоструктурная эволюция окраин континента – следствие эволюции Земли // Структурная организация и взаимодействие упорядоченных социоприродных систем. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – С. 192–203.
- Куренцова Г. Э.** Растительность Приханкайской равнины и окружающих её предгорий. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 139 с.
- Куренцова Г. Э.** Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. – Новосибирск: Наука, 1973. – 230 с.
- Максимова В. Ф.** Фитоиндикация в системе океан-континент // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. – М.: Наука, 1982. – С. 149–162.
- 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 БПИ ДВНЦ. – Владивосток, 1984. – Вып. XXXI. – С. 89–116.
- Пробатова Н. С., Селедец В. П., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г.** Основные итоги и перспективы изучения биоразнообразия сосудистых растений в контактной зоне «материк-океан» (российский Дальний Восток) // Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока. – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2005. – С. 112–135.
- Селедец В. П.** Растительность острова Большой Пелис // Цветковые растения Дальневосточного морского заповедника. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 115–129.
- Сергеев К. Ф.** Тектоника Курильской островной системы. – М.: Наука, 1976. – 239 с.
- Стародубцев В. Н.** Ветреницы: систематика и эволюция. – Л.: Наука, 1991. – 200 с.
- Техтаджян А. Л.** Флористические области земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Татаринов В. В.** Сингамеон елей Восточно-Европейской равнины. – М.: Деп. ВИНТИ (№143-1392). 1992. – 335 с.
- Урусов В. М.** Эколого-биологические особенности *Microbiota decussata* Kom. (Cupressaceae) // Бот. журн. 1979. – Т. 64, №3. – С. 362–376.
- Урусов В. М.** Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 356 с.
- Урусов В. М.** Структура разнообразия и происхождение флоры и растительности юга Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – 129 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. – Владивосток: ВГУЭС, 1998. – 167 с.
- Урусов В. М.** Гибридизация в Природной флоре Сибири и Дальнего Востока (причины и перспективы использования). – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 230 с.
- Урусов В. М., Лобанова И. И., Варченко Л. И.** Хвойные российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 440 с.
- Урусов В. М., Варченко Л. И., Врищ Д. Л.** и др. Владивосток – юг Приморья: вековая и современная динамика растительности. – Владивосток: Дальнаука, 2010/2011. – 420 с.
- Урусов В. М., Варченко Л. И.** Плоскохвойные ели Северной Пацифики: география, морфология, эволюция // Вестн. КрасГАУ, 2011. – № 8. – С. 88–93.
- Урусов В. М., Варченко Л. И.** Об эволюции биоты в береговой зоне дальневосточных морей // Вестн. КрасГАУ, 2013. – № 11. – С. 187–194.
- Урусов В. М., Врищ Д. Л., Варченко Л. И.** Узловые моменты эволюции флор и ландшафтов Дальнего Востока в мезозое-кайнозое // Геогр. вестн. Пермского гос. ун-та, 2014. – № 3(30). – С. 26–37.
- Худяков Г. И.** Антиподальные структуры земли и их эволюция // Тихоокеанский ежегодник. – Владивосток: ДВО АН СССР, 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.
- Шенброт Г. И.** Организация сообществ как фактор, определяющий направление и темпы эволюции видов // Макроэволюция: материалы I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. – М.: Наука, 1984. – С. 170–172.