

7. Лунев Б.С. Террасы средней Камы и их картирование // Геоморфология и новейшая тектоника Волго-Уральской области и Южного Урала. Уфа, 1960. С. 199–203.
8. Матарзин Ю.М. Гидрология водохранилищ. Пермь, 2003. 296 с.
9. Матарзин Ю.М., Мацкевич И.К. Вопросы морфометрии и районирования водохранилищ // Вопросы формирования водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. Пермь, 1970. С. 27–45.
10. Печеркин И.А. Геодинамика побережий Камских водохранилищ. Пермь, 1966. Ч. 1. 199 с.
11. Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.

O.A. Perevoshchikova, V.G. Kalinin

TO ESTIMATE THE SPATIAL BOTTOM RELIEF HETEROGENEITY OF VALLEY RESERVOIRS (ON EXAMPLE OF KAMSKOE)

The analysis of the morphological features of the Kamskoe reservoir based on digital elevation models (DEM) of the bottom and the cross sections profiles, constructed throw one km along the length of the main ples of the Kamskoe reservoir from hydroelectric dam to the zone of wedging backwater is done. Proved the validity of using morphometric dimensionless coefficients, that reflect the ratio of the areas and depths within the parts, as criteria for zoning valley reservoirs.

Key words: reservoir; morphology; morphometry; DEM of bottom; zoning.

Olga A. Perevoshchikova, Assistant of Department of Physical Geography and Landscape Ecology, Perm State University; 15 Bukireva, Perm, 614990, Russia; perevoshchikova@mail.ru

Vitaly G. Kalinin, Doctor of Geography, Professor of Department of Physical Geography and Landscape Ecology, Perm State University; 15 Bukireva, Perm, 614990, Russia; vgkalinin@gmail.com

УДК 581.524/527:574(571.6)

В.М. Урусов, Д.Л. Врищ, Л.И. Варченко

УЗЛОВЫЕ МОМЕНТЫ ЭВОЛЮЦИИ ФЛОР И ЛАНДШАФТОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА В МЕЗОЗОЕ-КАЙНОЗОЕ

Рассмотрены важнейшие факторы формирования флор и ландшафтов Дальнего Востока (ДВ) в эпохи адаптивной эволюции: 1) от закрытия праокеана Тетис (к миоцену); 2) перемещения материковых плит в мезозое с надвиганием флоры древней Китайской платформы на кайнозойскую складчатость востока Азии; 3) переформирования ландшафтов и флор Восточной Азии в зонах контакта глобального уровня ее гигантскими динамическими морфоструктурами центрального типа [18; 32; 33]. Выявлено, что в миоцене, и в особенности квартере, начинается эпоха интродукции видов и флор, переформирования флор четвертичными зонами гибридообразования и в целом гибридогенеза, который во второй половине квартера заменил адаптивную эволюцию.

Ключевые слова: праокеан Тетис; закрытие; морфоструктуры; тектоника; зоны контакта; адаптации; эндемы; эволюция; ротация климата; гибридизация.

Этой статьей авторы завершают более чем тридцатилетнее исследование эволюции флор и ландшафтов Дальневосточного региона. В основном в квартере гибридогенез привел к децимации

© Урусов В.М., Врищ Д.Л., Варченко Л.И., 2014

Урусов Виктор Михайлович, доктор биологических наук, профессор кафедры экологии Дальневосточного федерального университета; 690091, г. Владивосток, Океанский проспект, 19; smirnova.osa@yandex.ru

Врищ Дина Лукинична, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Ботанического сада-института ДВО РАН; 690024, г. Владивосток, ул. Маковского, 142; petrop5@mail.ru

Варченко Лариса Ивановна, научный сотрудник лаборатории биогеографии и экологии Тихоокеанского института географии ДВО РАН; 690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7; semkin@tig.dvo.ru

целых подобластей макротермных флор, их замене микротермными неморальными и переходными к бореальным флорам флорами, однако, с уцелеванием предсубтропических видов и формаций в старицах рек, у горячих источников, в микроразнообразиях с повышенной теплообеспеченностью.

Адаптивная эволюция, в значительной мере связанная с морфоструктурными отдельностями Евразии, прежде всего их тектоникой, и даже эволюцией – перестройкой водосборов в Маньчжурии и Северной Пацифике [24; 29; 30], со второй половины миоцена и в плейстоцене сменяется интрогрессией флор, ценозов и видов при быстрой смене ландшафтов в системе межстадиал-стадиал, а генерализационные процессы в видообразовании закономерно сменяет гибридизация [38].

Флоры и ландшафты Дальнего Востока (ДВ) в широком смысле формировались под влиянием смещения литосферных плит, региональной тектоники, мегаморфоструктурных перестроек внутри морфоструктур центрального типа (МЦТ) разных порядков, включая Арктическую МЦТ [51], окружающую Северный Ледовитый океан и как структур первого порядка повлиявших на становление Циркумбореальной области флоры акад. А.Л. Тахтаджяна [35], и инициировавшие оформление провинциальных и субпровинциальных флор МЦТ 3–5-го порядков д.г.н. А.П. Кулакова [18]. 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. Причем макроэволюция биоты ДВ в основном завершается к кварталу, сменяясь ее 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 0,5–0,01 млн лет назад. Мы неоднократно освещали отдельные моменты флорогенеза [37; 38; 39; 42; 43; 48], например, исследуя становление современных хвойных региона и видов гибридной природы. Обратимся к изложению полученных результатов флорогенеза для мезозоя–кайнозоя.

Цель: составить конспект эволюционных этапов, событий и их вызвавших факторов косной и биокосной природы, установить роль древней Китайской платформы и гигантских морфоструктур центрального типа (МЦТ) в формировании автохтонных и переходных флор и флористических провинций Восточно-Азиатской флористической области.

Задачи:

1. Показать 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 д.б.н. В.Н. Ворошилова [5].

3. Показать, что МЦТ разных порядков работают в течение млн лет как макрорефугиумы флор и ландшафтов, как эволюционные ядра в т.ч. позднемиоценового и олигоценевого 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. Определить связь переформирования речных бассейнов ДВ и в геологическом прошлом соседних территорий (на уровне конкретных водосборов, регионов и макрорегионов) с обменом видами, флорами и ландшафтами.

5. Рассмотреть древнюю и четвертичную гибридизации у сосудистых растений, связанные соответственно с усушкой климата Центральной Азии и надвиганием ксероморфных ландшафтов на леса, перестройку состава и структуры экосистем в позднем плейстоцене как важных и отчасти ведущих факторов видообразования, в особенности гибридообразования.

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 ее связь с эволюцией биоты, надеемся, уже доказана геологами и нами [9; 18; 37; 42; 50; 51].

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 [32] (рис. 1), что и дает основание считать относительно молодыми флоры Японии и Приохотья. Впрочем, изменчивость видов берез, орехов, аралиевых, кленовых, липовых материка как раз шире, чем у их гомологов на островах, именно по этой причине.

Теперь коснемся 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 [29 – 31], М.В. Пиотровского [26], Ю.Ф. Чемякова [52], А.Н. Махинова [24].

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 «интрогрессивной», имея в виду скрещивание в природе, не ближайшее родственных форм [1]) эволюции.

Действительно, Арктическая МЦТ 1-го порядка Г.И. Худякова [51] внесла большой вклад в формирование Циркумбореальной области, не сопоставимый с вкладом в тайгу, ее биологическое разнообразие (БР), например, в пределах восстановленной для доледниковой эпохи Маньчжурской флористической провинции (= Амурской МЦТ 3-го порядка д.г.н. А.П. Кулакова). Но если мы будем сравнивать ее эволюционный эффект с таковым Арктической МЦТ Г.И. Худякова и Азиатской МЦТ 1-го порядка Б.В. Ежова [9], то различия скорее всего можно считать не явными. Хотя за Арктической МЦТ остается и расширяющее ее ареал приуроченное к западному сектору Голарктики (мезозой-мел) смещение Северного полюса [11; 38].

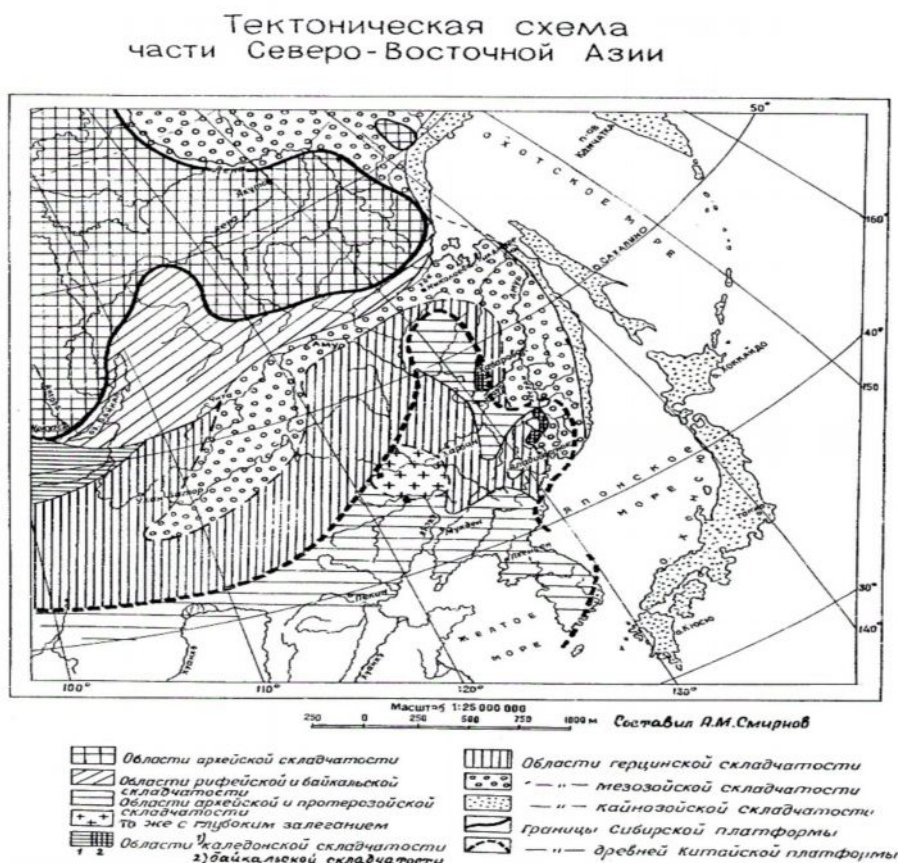


Рис. 1. Надвигание древней Китайской платформы на Сибирскую платформу с заложением внутренних зон герцинской и мезозойской складчатости и периферийной кайнозойской складчатости (по д.г.-м. н. А.М. Смирнову [32])

Результаты исследования и их обсуждение

1. Формирование флор и ландшафтов зоны закрытия праокеана Тетис, заложение широтного простирающего которого связано с периодом 600–500 млн л. н. 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. Это прослеживается в особенности с мела (более 130 млн л. н.) по эоцен – более 50 млн л. н., а также в олигоцене – раннем миоцене, когда появились, по крайней мере, многие хвойные ДВ [43]. Проанализируем распространение видов рода *Taxus*. Во-первых, он маркирует северные территории в средних широтах и древнюю периферию аридных областей (по горным хребтам). Причем от Европы 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 еще акад. В.Л. Комаров [15].

Примыкание Китайской платформы к Сибирской. Событие отнесено к мезозою, когда более 100 млн л. н. Китайская платформа сомкнулась с Евразийской с образованием внутренних и внешних зон складчатости, что особенно важно для видообразования у сосновых, липовых, буковых, кленовых. Причем более молодая кайнозойская складчатость, безусловно, способствовала вселению в периферийную зону нового материка древних, в значительной мере близких *Pinus tabulaeformis*, двуххвойных видов, давших начало целому ряду викариантов, различающихся количеством смоляных каналов в хвое и их пристенным (под эпидермисом) или паренхиматическим расположением. При этом практически каждому окраинному морю ДВ (в широком его понимании) свойственны особые, даже эндемичные виды сосен, различающиеся морфологией и анатомией генеративных органов и листового аппарата, в т.ч. числом и расположением смоляных каналов [21; 22; 40; 41] (рис. 2).

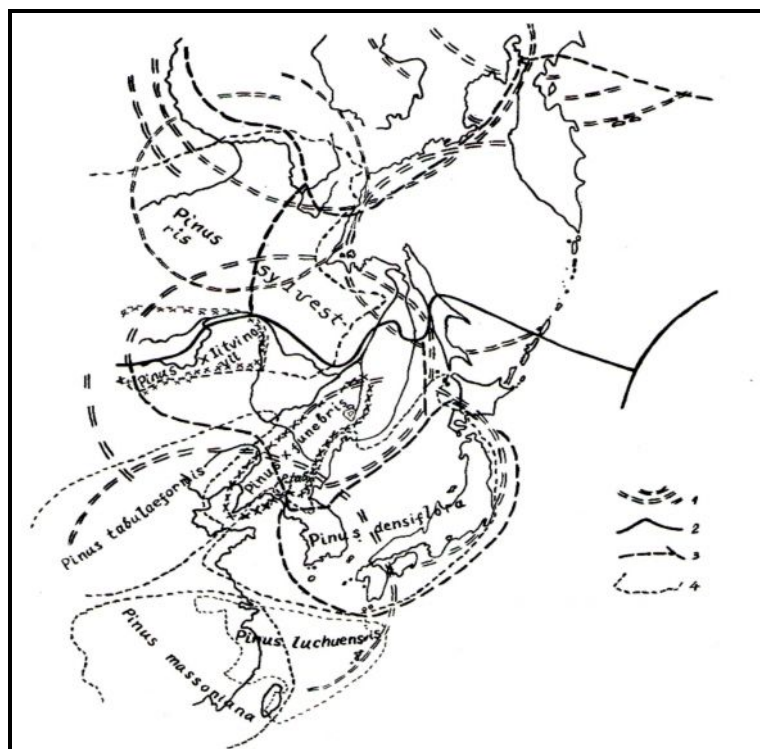


Рис. 2. Современные представления об ареалах двуххвойных сосен Восточной Азии на сетке флористических границ А.Л. Тахтаджяна [35] и мегаморфоструктур центрального типа (МЦТ) А.П. Кулакова [18]:

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

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*, ее гибридов, *P. koraiensis*, *P. x manchurica* [43]. 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. Следует отметить, что изолированная в горах средней части японского о-ва Хонсю *Picea chondoensis* практически идентична *P. sitchensis* с западного побережья Канады и США [45] (рис. 3). В связи с этим возникает вопрос: до какой широты древняя суша Берингии 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, разделенные океаном многие млн лет викарианты? И если стоит, то что делать с викарными заманихами, аралиями, березами? Ответим кратко – прочитайте соответствующие таксономические принципы д.б.н. В.Н. Ворошилова [5; 6]. Приведем один из них: «Если подвиды не встречаются в одном ареале, то виды, хотя бы и очень близкие, могут встречаться в одном ареале» [5].

3. Динамика и тектоника морфоструктур в связи с эволюцией биоты и – отчасти – зон контакта глобального уровня. Эта проблема разобрана впервые для науки именно в наших работах [63 и др.] и заслуживает детализации в аспекте региональной тектоники, когда идет 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 экотонных дают возможность выжить возникающим расам, подвидам и видам, в т.ч. сосудистым растениям.

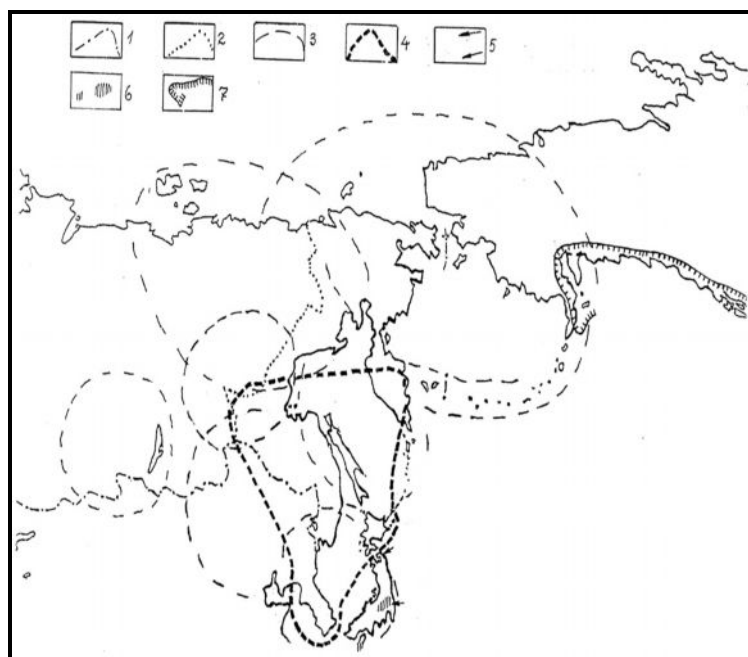


Рис. 3. Ели секции Casicta Мауг в Северной Пацифике. Связь ареалов этих елей с гигантскими структурами рельефа 3-го порядка [18] осложнена древней динамикой ареалов, сместившихся на юг Колымской МЦТ уже в ледниковое время

Границы: 1 – России и 2 – ее Дальнего Востока; 3 – гигантских морфоструктур. Ареалы: 4 – елей аянской группы (*Picea ajanensis*, *P. microsperma*, *P. komarovii*, *P. x kamtschatcensis*); 5 – *P. jezoensis* (вероятно гибридной – стрелками указаны локальные местопроизрастания, на юге Японии – скорее культурные), 6 – штриховка – *P. chondoensis*; 7 – *P. sitchensis*

Морфоструктурные истоки эволюции видов сосудистых растений и флористического районирования акад. А.Л. Тахтаджяна и динамика границ провинциальных флор

МЦТ 1-3-го порядков в своем развитии обеспечивают этапность флоро- и ценогенеза и определяют границы флористических областей и провинций, в несколько сокращенном виде представленные на схеме акад. А.Л. Тахтаджяна [35] (рис. 4). Мегаморфоструктуры центрального типа – это наиболее крупные представители иерархического ряда МЦТ, широко распространенные на планетах земной группы и на Земле и приуроченные к различным региональным структурам-штам, платформам, вулканическим и рифтовым поясам, эпигеосинклинальным системам и т.д. Вполне закономерно, что не только МЦТ 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. Чем древней МЦТ, тем обширней зона влияния ее биоты на спектр материковых флор. Вот почему М.Г. Попов [27] прав, подчеркивая значение Арктики, а на деле Арктической МЦТ в формировании высокоширотных видов Восточного и Западного полушарий Земли.

Результативным по доле эндемичных форм эволюционный процесс оказался, во-первых, в околобереговом обрамлении крупных водоемов, во-вторых, на верхнем пределе лесов. Работает эта система за счет особенностей адаптивной эволюции в своеобразной, даже уникальной среде химизма воздуха и почвы [12; 13; 23; 44], радиации, стрессуемости физиологии репродуктивного процесса, выражающегося в т.ч. и в форме полиплоидных таксонов по меньшей мере от Памира и Алтая до Сихотэ-Алиня и Кореи [34; 19; 20; 28; 44]. Это сближает нас с точкой зрения О.В. Квитко [14] на ускорение мутагенеза 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 [44; 48].

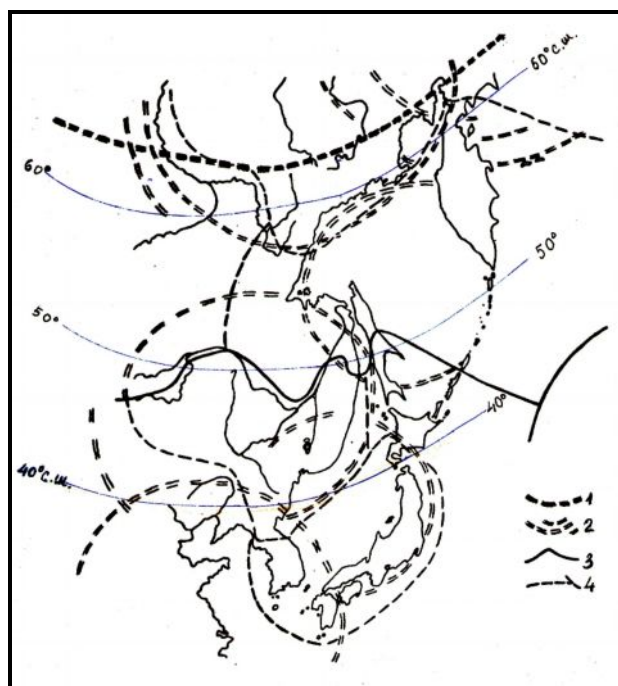


Рис. 4. Границы флористических областей и провинций не только Восточной Азии определяются простираем морфоструктур центрального типа (МЦТ). Зоны наложения и сближения МЦТ оконтуривают территории, где возможно уточнение флористического районирования

Границы и контуры: 1 – МЦТ 1-го порядка (Арктическая МЦТ Г.И. Худякова [51]); 2 – МЦТ 3-го порядка А.П. Кулакова [18]; 3 – флористических областей и 4 – флористических провинций акад. А.Л. Тахтаджяна [35]

Вмещающие окраинные моря ДВ МЦТ 3-го порядка с миоцена погрузились на 1,5–1 км с перегибом к югу и континентальному склону. Причем 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, поглощенных тайгой.

В Сихотэ-Алине также погружение значительней на юге, что и обусловило древний высокогорный эндемизм, в частности находку к.б.н. Д.Л. Врищ [8] вечнозеленого низкорослого *Rhododendron bobrovii* Wrisch., и частично в Дальнегорском районе Приморья. Погружение имеет и генетический смысл (убыстряя или стусеывающая микроэволюцию и гибридационный процесс) и отмечается неравномерно.

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, междюнных 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 [43]. Значит, в холодные эпохи при отступлении моря, осыхании современного шельфа в стадиалы до глубины 120–130 м [16; 17], 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 стланцы 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 эоплейстоцена морфоструктурный фактор формировал викарианты низкогорной арборифлоры в родах *Alnus*, *Juglans*, *Quercus*, *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*, *Phellodendron* и, разумеется, у таких травянистых 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, гибридазации 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*).

4. Перестройка гидрологической сети Амура и Праамура. Проблема решена учеными русского Харбина в 1940–1950-е гг., когда было показано, что Амурский бассейн в миоцене распадался, по крайней мере, на стекающий в Желтое или даже Восточно-Китайское море Палеоамурский и ориентированный на более сжатое, чем сейчас, Охотское море Палеосунгарийский (рис. 5).

Перестройка речной сети вызывалась тектоническими воздыманиями и погружениями в Средней и Северной Маньчжурии в миоцене-позднем миоцене, что маркируется как данными геологии и географии [29–31; 24; 26; 52], так и эндемизмом двустворчатых моллюсков [10] и расселением характерных песчаным наносам и речным аллювиям видов трав и деревьев [38]. Подобное размещение облигатных супралиторальных сосудистых растений отмечено нами и для Северной Пацифики в пределах берегов ДВ, Аляски и Канады.

Рассмотренные направления стока Амура не противоречат структуре ареалов и палеоареалов близкородственных видов от двустворчатых моллюсков [16] до эдификаторов флористических провинций как на уровне лесной растительности, так и песчаных наносов вдоль рек. В нашем случае последнее – распространение растений песчаных наносов – особенно важно для понимания прагидрографии Амура.

Рассматривая геологическое строение Маньчжурской равнины в палеозое-мезозое (юра-мел) и в четвертичное время, А.М. Смирнов [44] пришел 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 ее стока с юго-западного направления на современное северо-восточное. При этом «весь бассейн Сунгари-Нонни включился в бассейн Амура». В 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)».

5. Эволюция биоты в зонах контакта глобального уровня. У берега химизм почвы и воздуха [12] определяет, даже диктует перевес полиплоидии в макроэволюционном процессе [28]. В этом же мы видим причину молодого видообразования в зоне заплеска и в целом на осыхающем шельфе, ширина

которого в Южном Приморье достигала десятков км и даже 140 км в заливе Петра Великого при гляциоэвстатической (ледниковой) регрессии моря на 110–130 м [16; 37]: как раз в ареале множества супралиторальных эндемиков, например, розы Максимовича, остролодочников, гетеропаппусов, дендрантем.



Рис. 5. Предполагаемые направления стока Амура в прошлом (А) и вероятный рисунок речной сети бассейна Амура в дочетвертичное время (Б), по литературным данным [24; 26; 29; 52], не противоречат структуре ареалов и палеоареалов близкородственных видов от двустворчатых моллюсков [10] до эдификаторов флористических провинций как на уровне лесной растительности, так и песчаных наносов вдоль рек. В нашем случае последнее – распространение растений песчаных наносов – особенно важно для понимания прагидрографии Амура:

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 родственные виды

В горах новообразования скорее всего обусловлены всплеском мутаций, вызванных солнечной радиацией, которая здесь превышает низкогорную в 1,5 раза и более. О.В. Квитко [14] 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.

Если эндемизм берегов, в том числе и за счет галофильных полиплоидов, которых здесь от 40% от общего числа видов – *Calamagrostis deschampsoides*, *C. epigeios* ssp. *extremiorientalis*, *Hierochloa glabra*, *Poa macrocalyx*, *Zoysia japonica*, *Orostachys iwarenge*, *Trifolium pacificum*, *Artemisia littoricola* [28], – 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 учете скальных известняковых эндемиков местный эндемизм лесной зоны возрастает до 6%, например на древних барьерных рифах бассейна р. Партизанская (= р. Сучан) в Приморье. Вот так проясняется механизм адаптивной эволюции видов сосудистых растений, макроуровень которой определяется не только стрессуемой репродукцией в зонах контакта глобального уровня, но и смещением этих зон за громадные периоды времени в связи с динамикой МЦТ.

В высокогорном варианте, разумеется, эндемичны *Microbiota decussata*, *Alnus mandshurica*, *Rhododendron bobrovii*, *Rh. sichotense*, *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. И все же *Rhododendron sichotense* в его карликовой модификации на первой морской террасе оз. Благодатное (юг Тернейского района Приморья) не обладает наследственной низкорослостью (вывод Д.Л. Вришц), что укладывается в новизну современной экологической ситуации данного побережья, подтверждает громадные периоды времени, необходимые как для видо-, так и подвидообразования на морских берегах. То есть здесь нужна еще на порядки большая продолжительность отбора в подобной или близкой среде, чтобы получить подвид или вид. То же самое можно сказать о карликовых модификациях *Lilium pensylvanicum* в субальпах горы Снежная (Сихотэ-Алинь) – дать им еще не менее 300 тыс. лет однонаправленного отбора и таких же жестких популяционных волн, что имели место в погружившихся в море горах Охотии – и мы будем иметь аналог низкорослости, закрепленной на уровне подвида или вида, как у *Lilium sachalinensis* Vrihszc [7].

6. Гибридизация в геологические века до плейстоцена дала хорошо оформленные виды типа *Pinus x funebris*, происходящей из среднего миоцена [43], кроме того, она обусловлена глобальным усыханием климата в Монголии и на юго-западе Маньчжурии и смещением на юго-восток первоначального 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–межледниковье оборот ротации климата около 100 тыс. лет [37; 38]. Затруднение для адаптивной эволюции прежде всего заключается в том, что «шаг» микроэволюции при расчетном достижимом уровне (а это подвид) – 350–400 тыс. лет. И такой возраст имеют выделенные В.М. Урусовым [36] подвиды можжевельников *Juniperus rigida* ssp. *litoralis* и *Sabina davurica* ssp. *maritima*. Вид формируется за на порядок большее время. Гибридизация, интрогрессия, формирование сингамеонов в этом случае помогают выжить субтропическим дубам, кленам, актинидиям, даже хвойным, в оптимальных микроклиматах сохранившим наследственные свойства хотя бы на уровне восстанавливающихся при расщеплении гибридов родительских форм. Возьмем для примера *Actinidia giraldii* [46], вопреки позиции Д.П. Воробьева [4], Н.Н. Качуры [49], Т.Г. Буч [2] и нашему исследованию [41], поспешно отнесенную дендрологом д.б.н. В.А. Недолужко [25] к формам изменчивости *Actinidia arguta*. Действительно, часть неморальных и ультранеморальных 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 [41].

За 100 тыс. лет климат в системе оледенение–межледниковье, или стадиал–межстадиал [3 и др.], 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°. Суммы активных температур снижались при этом от 3000° С до 2000°. Причем в Приморье с его относительно низкими широтами (в пределах 42–46° с.ш.) южные склоны теплее 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 предстепья, налицо. И возвращение к теплолюбивым предкам при сохранении их генетической информации гибридами возможно по меньшей мере у двухвойных сосен, лиственниц, ясеней, на Сахалине – берез.

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 ценотипов 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. Адаптивной эволюции для достижения ранга подвида нужен временной отрезок не менее 350–400 тыс. лет, видového ранга – как минимум первые млн лет.
5. 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).

Библиографический список

1. Бобров Е.Г. Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений // Бот. журнал. 1980. Т. 65. №8. С. 1065–1070.
2. Буч Т.Г. *Actinidiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 117–119.
3. Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.
4. Воробьев Д.П. Деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с.
5. Ворошилов В.Н. К методике флористических обработок (на примере изучения флоры Дальнего Востока) // Бюлл. ГБС АН СССР. 1980. Вып. 117. С. 20–26.
6. Ворошилов В.Н. Методические аспекты изучения флоры советского Дальнего Востока: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1982. 32 с.
7. Вриц Д.Л. Лилии Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1972. 111 с.
8. Вриц Д.Л. Предварительная информация о новых таксонах рода *Rhododendron* L. Сихотэ-Алиня (Российский Дальний Восток) // Актуальные проблемы ботаники Армении: матер. Межд. конф., посвящ. 70-летию Ин-та ботаники. Ереван, 2008. С. 76–80.
9. Ежов Б.В., Андреев В.Л. Оруденение в морфоструктурах центрального типа мантийного заложения. М.: Наука, 1989. 126 с.
10. Затравкин М.Н., Богатов В.В. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 153 с.
11. Зоненшайн Л.П., Кузьмин М.И. Палеогеодинамика. М.: Наука, 1993. 192 с.
12. 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.
13. 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.
14. Квитко О.В. Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2009. 19 с.
15. Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1901. Т. 1. 559 с.
16. 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.
17. Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С. и др. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен). Владивосток: ДВО РАН, 1996. 57 с.
18. Кулаков А.П. Морфоструктура востока Азии. М.: Наука, 1986. 175 с.
19. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.
20. Куминова А.В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Матер. по истории флоры и растительности СССР. 1963. Т. 4. С. 438–461.
21. Лауве Л.С. Сравнительное морфолого-анатомическое исследование листового аппарата некоторых видов сосен секции *Eurpitys* Spach // Природная флора Дальнего Востока (биология, использование, охрана). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 141–147.
22. Лауве Л.С. Характеристика эпидермиса хвои некоторых видов сосен секции *Eurpitys* Spach // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 124–128.
23. Максимова В.Ф. Фитоиндикация в системе океан-континент // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 149–162.
24. Махинов А.Н. Долинный морфолитогенез в бассейне Нижнего Амура и закономерности формирования аккумулятивного рельефа: дис. ... докт. геогр. наук. Хабаровск: ИВ и ЭП ДВО РАН, 1995. 351 с.

25. Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 208 с.
26. 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.
27. Попов М.Г. Растительный мир Сахалина. М.: Наука, 1969. 136 с.
28. Пробатова Н.С., Селедец В.П., Соколовская А.П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. Вып. 31. Владивосток: БПИ ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 89–116.
29. Смирнов А.М. Основные вопросы геологии Маньчжурии // Записки Харбинского общества естествоиспытателей и этнографов. 1954. Вып. 13. С. 1–58.
30. Смирнов А.М. Развитие рельефа и гидрологической сети Маньчжурской равнины // Записки Харбинского общества естествоиспытателей и этнографов. 1955. Вып. 15. С. 1–10.
31. Смирнов А.М. Развитие рельефа и гидрологической сети Маньчжурской равнины (на китайск. яз.) // Чжунго Дисы Цзы Яньчзю. Пекин, 1958. 10 с.
32. Смирнов А.М. Геологическое развитие и структурные особенности зоны сочленения Китайской платформы и Тихоокеанского складчатого пояса: дис.... канд. геолого-минералог. наук. Владивосток, 1959. 310 с.
33. Смирнов А.М. Сочленение Китайской платформы с Тихоокеанским складчатым поясом. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 160 с.
34. Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая // ДАН СССР. 1938. Т. 21, №1-2. С. 21–25.
35. Тахтаджян А.Л. Флористические области земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.
36. Урусов В.М. Новые внутривидовые таксоны можжевельников из Приморья // Бюлл. ГБС АН СССР. 1981. Вып. 122. С. 52–56.
37. Урусов В.М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 356 с.
38. Урусов В.М. География и палеогеография видообразования в Восточной Азии (сосудистые растения). Владивосток: ДВО РАН, 1998а. 167 с.
39. Урусов В.М. Новые гены антропогена: молодое видообразование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО РАН, 1998б. 46 с.
40. Урусов В.М. Сосны и сосняки Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 1999. 385 с.
41. Урусов В.М. Гибридизация в природной флоре Дальнего Востока и Сибири (причины и перспективы использования). Владивосток: Дальнаука, 2002. 230 с.
42. 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.
43. 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.
44. Урусов И.М., Варченко Л.И., Вриц В.Л. и др. Владивосток – юг Приморья: вековая и современная динамика растительности. Владивосток: Дальнаука, 2010–2011. 420 с.
45. Урусов В.М., Варченко Л.И. Плоскохвойные ели Северной Пацифики: география, морфология, эволюция, экология // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2011. №8. С. 88–93.
46. Урусов В.М., Варченко Л.И. Растительность района Владивостока. Владивосток: Дальнаука, 2012. 152 с.
47. Урусов В.М., Варченко Л.И. Южноприморские леса с северокорейскими флористическими элементами: география, происхождение, судьба // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2012. №12. С. 66–73.
48. Урусов В.М., Варченко Л.И. Об эволюции биоты в береговой зоне дальневосточных морей // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2013. №11. С. 187–194.
49. Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с.

50. 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.

51. Худяков Г.И. Антиподальные структуры земли и их эволюция // Тихоокеанский ежегодник. 1988. С. 85–91.

52. Чемяков Ю.Ф. История развития речной сети в бассейне Амура // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1964. №1. С. 81–93.

V.M. Urusov, D.L. Vrisch, L.I. Varchenko

**NODAL POINT OF THE EVOLUTION OF FLORA AND LANDSCAPES OF THE FAR EAST
IN THE MESOZOIC ERA-CAINOZOE**

Considered the most important factors of floras and landscapes of the Far East in the era of adaptive evolution: 1) from closing praocena Tethys (Miocene); 2) the movement of continental plates in the Mesozoic with thrusting flora ancient Chinese platform Cenozoic orogeny east Asia; 3) reshaping landscapes and floras of East Asia in the contact zones of the global level of its huge dynamic morphostructures central type. In the Miocene and Quaternary particular era begins introgression species and floras, reshaping floras quaternary gibridoobrazovaniya zones and generally hybridogenesis, which in the second half of the Quaternary replaced adaptive evolution.

Key words: praocena Tethys; closing; morphological structure; tectonics; contact area; adaptation; endemically; evolution; rotation climate; hybridization.

Victor M. Urusov, Doctor of Biology, Professor of Department of Ecology, Far Eastern Federal University; 19, Oceansky avenue, Vladivostok, 690091, Russia; smirnova.osa@yandex.ru

Dean L. Vrisch, Candidate of Biology, Leading Researcher, Botanical Garden-Institute Far Eastern Branch of the Russian Academy of Science; 142, Makovsky st., Vladivostok, 690024, Russia; petrop5@mail.ru

Larisa I. Varchenko, Research Worker, Laboratory of Biogeography and Ecology, Pacific Institute of Geography Far Eastern Branch of the Russian Academy of Science; 7, Radio st., Vladivostok, 690041, Russia; semkin@tig.dvo.ru