

На правах рукописи



Петренко Татьяна Яковлевна

**КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА АРЕАЛОВ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ-
ДОМИНАНТОВ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

1.5.9. – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2025

Работа выполнена на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук» (БСИ ДВО РАН)

Научный руководитель:

Корзников Кирилл Александрович,

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории геоботаники Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук»

Официальные оппоненты:

Аненхонов Олег Арнольдович – доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук.

Котлов Иван Павлович – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биогеоценологии им. В.Н. Сукачёва Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук.

Ведущая организация: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Биологический факультет).

Защита состоится _____ 2025 г. на заседании диссертационного совета 24.1.022.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук» (ГБС РАН) по адресу: 127279, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4, конференц-зал. Факс: +7 (499) 977-91-72. С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте www.gbsad.ru. Автореферат разослан «__» _____ 2025 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Рябченко Андрей Сергеевич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Климат Земли претерпевал изменения на протяжении всей геологической истории планеты. Последнее и самое значительное понижение температуры произошло в период позднего плейстоцена, 25-19 тыс. л. н. (максимум последнего оледенения), когда температура в приземных слоях атмосферы была в среднем на 6 °С ниже современной. Последовавшее потепление ознаменовало окончание ледникового периода и достигло своего пика в период голоценового оптимума ~8 тыс. л. н. (Westerhold et al., 2020). С конца XIX века инструментально зафиксирован резкий рост температуры приземного слоя атмосферы, особенно выраженный в умеренной и арктической зонах (IPCC, 2023), в том числе в пределах Северо-Восточной Азии (СВА).

Изменения климата влекут за собой трансформацию растительного покрова. В условиях СВА это проявляется в увеличении частоты и интенсивности пожаров, масштабных ветровалов и усыхания древостоев в результате вспышек насекомых-вредителей (Dale et al., 2001; Vozmishcheva et al., 2019; Korznikov et al., 2022; Altman et al., 2024). Происходят изменения в сезонной вегетационной активности растительности (Chu et al., 2019) и годовичного радиального прироста деревьев (Yu et al., 2011; Zhu et al., 2015; Ukhvatkina et al., 2023). Кроме того, изменение температурного режима и режима осадков оказывает прямое воздействие на распространение видов растений (Chen et al., 2011).

В контексте современных климатических трендов важной научной задачей является моделирование климатогенных изменений растительности. В исследовательской практике последнего десятилетия сформировался и хорошо зарекомендовал себя подход моделирования распространения видов (Species Distribution Modelling, SDM (Guisan et al., 2013, Franklin, 2013)).

Хвойные вечнозеленые виды деревьев в СВА выполняют функции основных доминантов, определяют структуру и динамику большей части наземных экосистем, а на Дальнем Востоке России (ДВР) являются значимыми объектами лесопользования. Получаемые в последние десятилетия данные свидетельствуют об изменениях их состояния и физиологических параметров роста, что большинством авторов связывается с климатическими изменениями (Yu et al., 2011; Wang et al., 2019; Altmanova, 2025 и др.). Таким образом, применение подхода SDM для определения основных биоклиматических параметров, лимитирующих развитие ключевых доминантов лесных сообществ, и создание актуальных, ретроспективных и прогнозных моделей их потенциального распространения приобретает особую актуальность.

Степень разработанности темы исследования. В настоящее время модели потенциального распространения разработаны для ряда древесных видов СВА (Sakaguchi et al., 2010; Shitara et al., 2018; Yun et al., 2018; Zhao et al. 2021; Sun et al., 2021; Shitara et al., 2021; Duan et al., 2022; Yoo et al., 2022). В основе большинства этих моделей лежит стандартный подход SDM с использованием биоклиматических индексов bio-1 – bio-19 из базы WorldClim (Hijmans et al., 2005). В результате большинство из этих моделей сложно поддаются интерпретации и зачастую некорректно отражают распространение видов.

Для хвойных деревьев СВА предпринимались попытки создания моделей потенциального распространения зарубежными учеными, включая прогнозные модели для *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim. (Yun et al., 2018), *Abies holophylla* Maxim. (Yoo et al., 2022) и ретроспективные модели *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. (Shitara et al., 2021). Но точность их результатов низка из-за малого числа данных с материковой части ареалов видов или ограничения области моделирования в рамках административных границ.

Объектами данного исследования являются вечнозеленые деревья-доминанты темнохвойных бореальных и северных умеренных лесов Северо-Восточной Азии: *Abies holophylla*, *Abies nephrolepis*, *Abies sachalinensis* F.Schmidt, *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carriere и *Pinus koraiensis*.

Цель исследования – выявление закономерностей динамики потенциального распространения вечнозеленых деревьев-доминантов лесных экосистем Северо-Восточной Азии (*Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis* и *Pinus koraiensis*) путем моделирования климатических ниш на основе факторов тепло- и влагообеспеченности региона с конца плейстоцена до 2070 года.

Задачи.

1. Создать биоклиматические модели потенциального распространения основных вечнозеленых деревьев-доминантов лесных экосистем Северо-Восточной Азии при помощи алгоритма «случайный лес» (Random Forest) на основе значений индексов континентальности, теплообеспеченности, холодоустойчивости и годовых сумм осадков в виде дождя и снега.
2. Интерполировать полученные модели на климатические условия прошлого – максимум последнего оледенения (~22 тыс. л. н.) и климатический оптимум голоцена (~6 тыс. л. н.), и будущего – на 2070 г. в рамках оптимистичного (RCP2.6) и пессимистичного (RCP8.5) сценариев глобального изменения температуры приземного слоя атмосферы.
3. Проанализировать историю формирования современных ареалов видов с максимума последнего оледенения, выявить плейстоценовые рефугиумы.
4. Проанализировать тенденции пространственного изменения областей потенциального распространения вечнозеленых доминантов лесных экосистем до 2070 года и

определить участки с благоприятным климатом для создания лесных культур с учетом ожидаемых климатических изменений.

5. Выявить климатически приемлемые участки для существования исследуемых видов со времени максимума последнего оледенения, которые сохранятся до 2070 г. согласно климатической обстановке в рамках двух сценариев глобального потепления RCP2.6 и RCP 8.5.

Научная новизна работы. Разработаны оригинальные реконструкции потенциального распространения основных вечнозеленых деревьев-доминантов лесных экосистем Северо-Восточной Азии (*Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis* и *Pinus koraiensis*) для времени максимума последнего оледенения (~22 тыс. л. н.) и климатического оптимума голоцена (~6 тыс. л. н.). Впервые созданы и визуализированы в виде картографических материалов прогностические модели потенциального распространения вышеупомянутых видов на 2070 г. в соответствии с двумя контрастными сценариями глобального изменения климата. Впервые выявлены перспективные районы для создания лесных плантаций, где к 2070 году ожидаются оптимальные биоклиматические условия для роста и развития исследуемых видов. Впервые определены участки, где климатические условия были благоприятными для распространения видов с максимума последнего оледенения и сохранятся пригодными до 2070 года согласно моделям глобального изменения климата.

Теоретическая значимость. Полученные реконструкции потенциального распространения на время максимума последнего оледенения (~22 тыс. л. н.) и климатического оптимума голоцена (~6 тыс. л. н.) дают представление о границах ареалов видов в прошлом, и могут служить основой при интерпретации результатов палеонтологических и археологических исследований. Также модели существенно дополняют реконструкции растительности, полученные на основе палинологических и филогеографических исследований.

Практическая значимость. Прогнозные модели распространения *Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *Pinus koraiensis* позволяют оценить потенциальные изменения границ ареалов видов в будущем в соответствии со сценариями глобального изменения климата. Выявлены климатически благоприятные зоны для создания лесных культур хвойных-доминантов лесных экосистем. Прогнозы следует принимать во внимание при проведении лесовосстановительных мероприятий и при подборе ассортимента растений для озеленения. Карты распространения *Abies holophylla* могут быть использованы в первую очередь для разработки комплекса мер по охране вида, а также для практических действий по сохранению чернопихтово-кедрово-широколиственных экосистем на юге Приморского края.

Положения, выносимые на защиту.

1. Область потенциального распространения видов вечнозеленых деревьев-доминантов северных умеренных лесов (*Abies holophylla* и *Pinus koraiensis*) за последние 22 тыс. лет. была наибольшей в период максимума последнего оледенения. Площадь области потенциального распространения 12 видов деревьев-доминантов темнохвойных бореальных лесов (*Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis*) в этот период изменялась незначительно (не более, чем на 1/3 по сравнению с современной). Климатически благоприятные территории располагались преимущественно вдоль побережья и на островных территориях.

2. К 2070 году ожидается значительный сдвиг области потенциального распространения *Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis* и *Pinus koraiensis* в северо-восточном направлении относительно современного и сокращение ареалов на юге. Благоприятными для этих видов станут прибрежные территории с хорошей влагообеспеченностью в центральной и северной частях Хабаровского края, на полуострове Камчатка, а для *Pinus koraiensis* в центральной части острова Сахалин.

3. У *Abies holophylla* выявлена климатически обусловленная тенденция сокращения ареала как на севере, так и на юге. При существующих изменениях климата благоприятные условия для вида сохраняться лишь в Маньчжуро-Корейских горах.

Апробация результатов исследования. Материалы были представлены на Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов – 2021» (Москва, 2021), на конгрессе молодых ученых Беларуси и России (Беларусь, Минск, 2023), на Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов – 2023» (Москва, 2023), на Всероссийской молодежной конференции «Plantae & Fungi» (Владивосток, 2023), Всероссийской научной конференции «Растения в муссонном климате – X» (Владивосток, 2024).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 печатных работ в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, в том числе 9 – в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, списка литературы и приложения. Работа изложена на 155 страницах машинописного текста, содержит 49 рисунков, 3 таблицы и приложение. Список литературы включает 306 источника, в том числе 235 иностранных.

Личный вклад соискателя. Основные результаты, представленные в диссертации, получены автором работы или при его активном участии. Вклад автора является определяющим на всех этапах исследования: постановка целей и задач, сбор данных,

геопозиционирование точек присутствия видов, создание карт потенциально распространения видов, анализ и обсуждение полученных результатов. Часть точек присутствия, которые использованы для создания SDM, была получена непосредственно автором в ходе полевых исследований в Приморском и Камчатском краях, на острове Сахалин и Южных Курильских островах. Создание алгоритма на языке Python было выполнено с участием к.ф.-м.н. Д.Е. Кислова.

Связь работы с научными программами. Исследование выполнено на базе Ботанического сада-института ДВО РАН в рамках государственного задания № 122040800089–2 («Растительный покров Восточной Азии и современные климатические тренды: интегративное моделирование на основе данных дистанционного зондирования и наземных исследований»), а также при частичной поддержке Российского научного фонда (проекты № 20–7400001 и № 22–24–00098).

Благодарности. Автор выражает признательность коллегам, близким и друзьям, без помощи и поддержки которых настоящая работа не состоялась бы. Отдельная благодарность научному руководителю к.б.н. Корзникову К.А. за высокий профессионализм, за формулирование генеральной концепции работы, за помощь в проведении исследования, за переданные знания и ценные замечания по диссертации. К.ф.-м.н. Кислову Д.Е. за помощь в методической части исследования. Д.б.н., чл.-корр. РАН Крестову П.В. за всестороннюю поддержку и рекомендации по работе. Дзизюровой В.Д. за помощь и поддержку в исследованиях. К.г.н. Дудову С.В. за ценные рекомендации и предложения по улучшению работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Природные условия Северо-Восточной Азии

Исследование охватывает Северо-Восточную Азию, которая включает притихоокеанские регионы России, Японский архипелаг, Корейский полуостров и северо-восточный Китай (Рис. 1). Эта территория обладает большим разнообразием природных условий, которые обусловлены близостью Тихого океана, муссонным характером циркуляции воздушных масс и сложным горным рельефом. Климатические показатели в разных районах варьируют в широких пределах: среднегодовая температура от +15°C на юге до -10°C на севере, сумма осадков от 400 до 2000 мм/год.

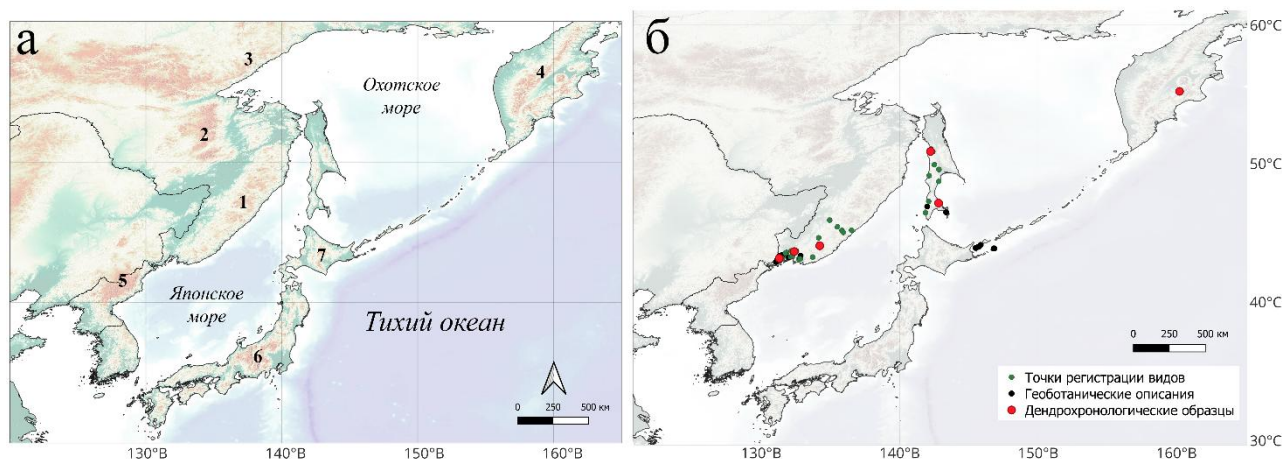


Рисунок 1. Область исследований: а – основные геоморфологические структуры, б – точки сбора собственных наблюдений.

Глава 2. Растительность Северо-Восточной Азии

Растительный покров Северо-Восточной Азии очень разнообразен, зональная растительность включает в себя сообщества от арктических тундр до теплоумеренных вечнозеленых лесов. На севере региона на зональных местообитаниях преобладают заросли *Pinus pumila* и редколесья *Larix gmelinii*. В более южных районах и ниже по высотной поясности доминируют каменноберезовые леса с *Betula ermanii* или *Betula lanata*. Темнохвойные бореальные леса из *Picea jezoensis*, *Abies sachalinensis* и *A. nephrolepis* имеют наибольшую экономическую ценность. Южнее зона бореальных лесов сменяется на зону северных умеренных хвойно-широколиственных лесов с *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla*, определяющими структуру и динамику одних из самых сложных и флористически богатых в умеренной зоне Северного полушария экосистем. На самом юге региона листопадные и смешанные хвойно-широколиственные леса сменяются вечнозелеными широколиственными лесами.

Глава 3. Материалы и методы

Объекты исследования – ключевые и экономически значимые вечнозеленые деревья-доминанты темнохвойных бореальных (*Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis*) и северных умеренных (*Abies holophylla* и *Pinus koraiensis*) лесов Северо-Восточной Азии. В работе принята глобальная концепция зональности Г. Вальтера (Walter, Breckle, 1989; Breckle, 2002), развитая в работах Э. Бокса (Box, Fujiwara, 2012; Box, 2016).

Выявление закономерностей пространственной динамики потенциальных ареалов видов в ответ на климатические изменения выполнено в рамках методологии моделирования распространения видов (Phillips et al., 2006; Franklin et al., 2013; Лисовский и др., 2020; Лисовский, Дудов, 2020). Точки присутствия были собраны из различных доступных источников: Global Biodiversity Information Facility (GBIF), гербарные коллекции LE, VGBI,

MW, VLA, массивы геоботанических описаний, собственные наблюдения, материалы дистанционного зондирования Земли, а также цифровые карты растительности КНР, Республики Кореи и Японии. Полученные данные были тщательно проверены на актуальность. После нескольких этапов фильтрации в анализ включено 157 точек присутствия *Abies holophylla*, 278 точек *A. nephrolepis*, 601 точка *A. sachalinensis*, 479 точек *Picea jezoensis* и 207 точек *Pinus koraiensis*. Точки сбора собственных полевых данных (геоботанические описания, точки регистрации видов и точки сбора дендрохронологических образцов) представлены на рисунке 1.

Из большого числа предикторов, используемых для моделирования распространения, путем количественных экспериментов были выбраны основные биоклиматические параметры тепло-, влагообеспеченности и степени континентальности региона, которые эффективно объясняют распределение растительности в Северо-Восточной Азии: тепловой индекс Кира (WKI), холодовой индекс Кира (CKI), индекс континентальности (IC), сумма осадков в виде дождя (Pp) и снега (Pn) (Kira, 1977; Nakamura et al., 2007).

Выявление нелинейных взаимосвязей между распространением видов и биоклиматическими переменными было выполнено с помощью метода машинного обучения «случайный лес», реализованного на языке программирования Python в пакете Scikit-learn (Pedregosa et al., 2011). Каждое дерево решений было построено на основе 2/3 подвыборки. Финальная модель случайного леса была построена на основе 100 деревьев решений. Оценка качества моделей была выполнена с помощью непрерывного индекса Бойса (Continuous Boyce Index). Разработанные модели были интерполированы на периоды максимума последнего оледенения (~22 тыс. л. н.), климатического оптимума голоцена (~6 тыс. л. н.), и на 2070 год согласно оптимистичному (RCP2.6) и пессимистичному (RCP8.5) сценариям климатических изменений. Для построения ретроспективных и прогнозных карт области потенциального распространения было выбрано 2 климатические модели: MIROC-ESM (Watanabe et al., 2011) и CCSM4 (Gent et al., 2011). Климатические параметры были вычислены на основе базы данных WorldClim 1.4, в которой представлен полный набор данных на все временные периоды с высоким пространственным разрешением (~1 км²). Ретроспективные модели дополнительно были верифицированы с помощью имеющихся палеоботанических данных. Современный отклик деревьев на климатические изменения был изучен методами дендроклиматологии на основе собственных данных. Каждая индивидуальная древесно-кольцевая хронология была стандартизирована для исключения неклиматического воздействия на прирост деревьев. На основе полученных индексов радиального прироста (Ring Width Index, RWI) были выявлены тенденции изменения прироста за последние 80 лет с помощью модифицированного метода Манна-Кендалла.

Для каждого предиктора получены кривые отклика в виде зависимости вероятности присутствия вида от значений климатических параметров. Особенности экологических условий местообитаний видов были выявлены с помощью метода главных компонент в среде Rstudio с помощью пакетов «factoextra» (Kassambara, Mundt, 2020) и «FactoMineR» (Le et al., 2008).

Для визуализации полученных результатов данные были приведены к бинарному виду. Пороговые значения вероятности присутствия вида были подобраны на основе оптимальных значений индекса maxSSS (Liu et al., 2013) и, в случае необходимости, откорректированы экспертным методом с шагом вероятности 0.1. Создание карт потенциального распространения условий среды, подходящих для присутствия вида, были выполнены с помощью программы QGIS3.16. Всего для каждого вида получено по 9 карт потенциального распространения.

Глава 4. Анализ климатических факторов

Анализ вклада предикторов в итоговые модели показал, что для распространения всех видов наибольшее значение имеет сумма осадков в виде дождя (Табл. 1). У *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* – это самый значимый фактор, а другие предикторы имеют примерно равный вклад. Для *Picea jezoensis* и *Abies holophylla* также критическое значение имеет сумма осадков в виде снега, а для *Abies sachalinensis* этот показатель является ведущим.

Таблица 1 - Вклад биоклиматических параметров в модель.

Вид	WKI	CKI	IC	Pp	Pn
<i>Pinus koraiensis</i>	0.181	0.163	0.175	0.304	0.177
<i>Picea ajanensis</i>	0.21	0.164	0.158	0.234	0.234
<i>Abies holophylla</i>	0.143	0.158	0.158	0.291	0.249
<i>Abies nephrolepis</i>	0.129	0.156	0.111	0.445	0.159
<i>Abies sachalinensis</i>	0.052	0.103	0.127	0.301	0.417

Примечания: Жирным выделены предикторы с наибольшим вкладом в модель.

Метод главных компонент выявил, что *Picea jezoensis* имеет самую широкую биоклиматическую нишу среди исследуемых видов, избегая лишь местообитания с высокой теплообеспеченностью (Рис. 2). Плотное скопление на координатной плоскости образуют точки островного вида *Abies sachalinensis*, распространение которого тесно связано с количеством осадков, в т.ч. снега. Минимальное количество осадков в виде снега для выживания вида составляет 100 мм/год, что для других видов является оптимальным значением (Рис. 3). Наиболее благоприятные условия для *Abies sachalinensis* образуются при наличии 250–400 мм осадков в виде снега в год. *Abies nephrolepis* распространена в относительно прохладных местообитаниях с более выраженной континентальностью. *Abies*

holophylla – самый теплолюбивый вид из представленных, его распространение тесно связано со значениями теплового индекса Кира (Рис.2). Помимо требовательности к количеству тепла, для вида важны стабильное увлажнение в летний период и минимальная мощность снегового покрова: оптимальные условия – 700–1500 мм/год в виде дождя и до 150 мм/год осадков в виде снега (Рис. 3). *Pinus koraiensis* занимает центральную часть на координатной плоскости (Рис. 2), вид распространён на местообитаниях с умеренными влаго- и теплообеспеченностью.

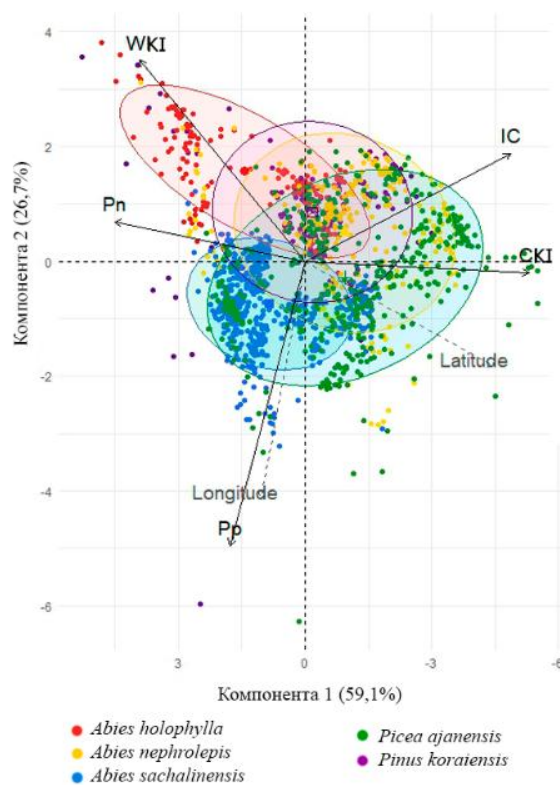


Рисунок 2. Биоклиматические ниши видов. WKI – тепловой индекс Кира, SKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pp – сумма осадков в виде дождя, Pn – сумма осадков в виде снега.

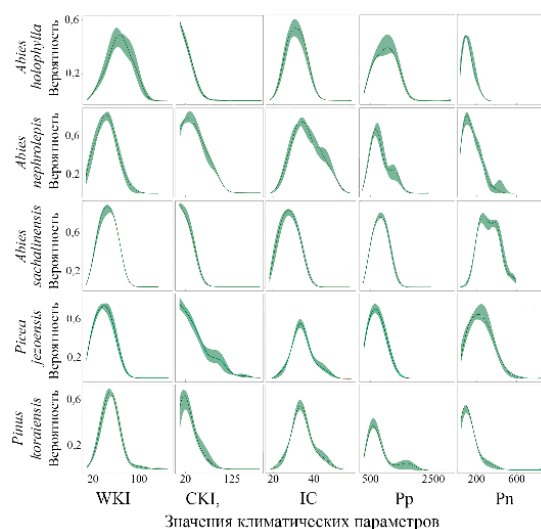


Рисунок 3. Кривые отклика по климатическим параметрам. WKI – тепловой индекс Кира, SKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Рр – сумма осадков в виде дождя, Рн – сумма осадков в виде снега.

Глава 5. Модели современного распространения видов

Карты современного потенциального распространения и площади областей потенциального распространения представлены в таблице 2 и на рисунке 4. Все созданные модели имеют высокую достоверность, индекс Бойса для *Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis* и *Picea jezoensis* равен 0.99, для *Pinus koraiensis* – 0.89. Выполнено сравнение цифровых моделей потенциального распространения видов, с картой растительности России (Карта растительности России, 2013), полученной на основе данных спутниковой системы TERRA-MODIS. Разработанные модели, как для бореальных, так и для умеренных видов, точно совпадают с результатами, полученными методами дешифровки спутниковых снимков.

Таблица 2. Площадь областей потенциального распространения видов.

	МПО		Оптимум голоцена		Наст. вр.	2070 г. RCP2.6		2070 г. RCP8.5	
	MIROC -ESM	CCSM4	MIROC -ESM	CCSM4		MIROC -ESM	CCSM4	MIROC -ESM	CCSM4
<i>Abies holophylla</i>	265.4	265.2	11.0	49.3	71.7	31.3	44.1	7.1	21.0
<i>Abies nephrolepis</i>	554.2	721.8	466.4	722.0	776.5	634.9	822.0	507.7	643.4
<i>Abies sachalinensis</i>	130.0	198.6	190.6	173.3	194.7	263.4	239.0	319.4	316.0
<i>Picea jezoensis</i>	456.5	546.3	322.2	494.3	513.0	581.8	614.3	483.8	625.1
<i>Pinus koraiensis</i>	586.5	479.3	163.5	349.4	303.8	337.6	397.8	397.8	377.2

Примечание: МПО – максимум последнего оледенения.

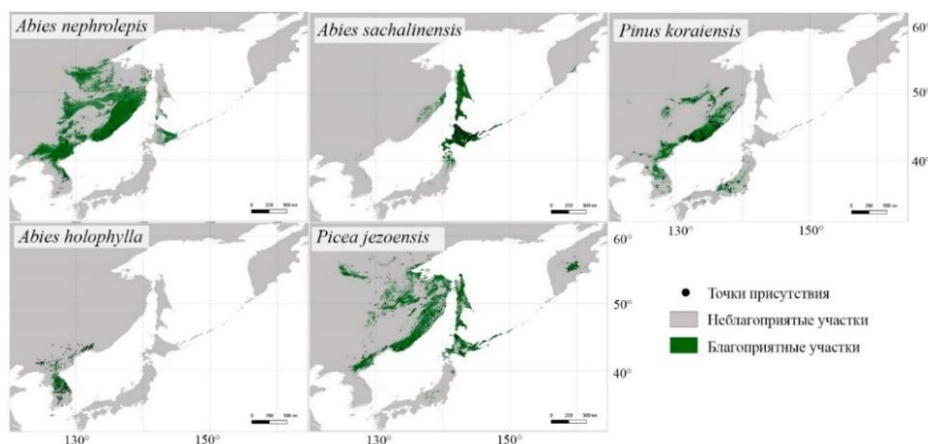


Рисунок 4. Карты современного потенциального распространения видов.

Глава 6. Потенциальное распространение видов во время максимума последнего оледенения (МПО, ~22 тыс. л. н.)

Значительная часть области потенциального распространения исследуемых видов во время МПО располагалась за пределами их современного ареала (Рис. 5). Благоприятные по климату территории находились преимущественно на побережье и островах, где дефицит влаги был менее выраженным. Граница области потенциального распространения доминантов

бореальных лесов была южнее 45-50° с. ш. Основной плейстоценовый рефугиум бореальных лесов находился в Маньчжуро-Корейских горах и на севере острова Хонсю. Полученные результаты моделирования подтверждаются многочисленными данными споро-пыльцевого анализа и макрофоссилий растений.

Основная область потенциального распространения *Pinus koraiensis* в период МПО покрывала территории между 30° и 43° с. ш., а площадь в 2 раза превышала современную (Рис. 5). Благоприятной была почти вся территория острова Хонсю, что подтверждается и находками макрофоссилий.

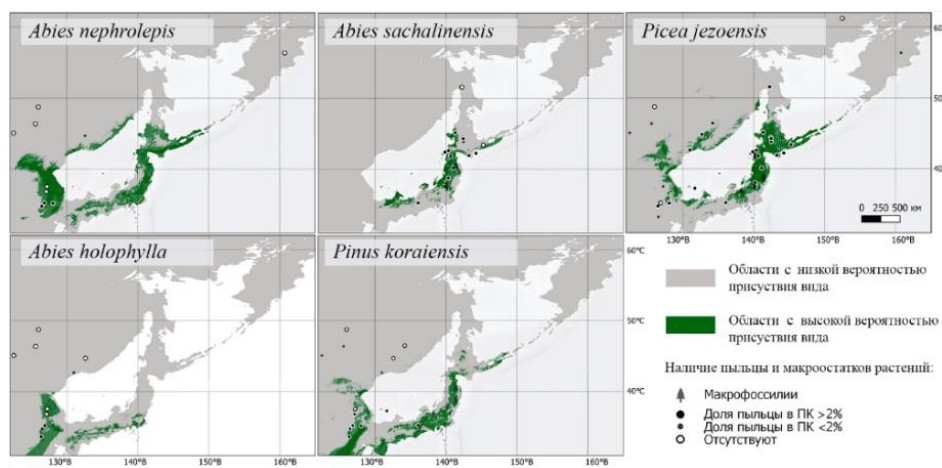


Рисунок 5. Карты потенциального распространения видов во время максимума последнего оледенения по модели CCSM4.

Обширная область потенциального распространения во время максимума последнего оледенения характерна и для *Abies holophylla*, площадь которой была в 4 раза больше современной. Основная причина такого широкого распространения хвойных доминантов северных умеренных лесов – трансгрессия мирового океана: осушение шельфовых зон Желтого и Японского и образование Цусимского сухопутного моста позволили *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla* занять значительные площади.

Глава 7. Потенциальное распространение видов во время климатического оптимум голоцена (ОГ, ~6 тыс. л. н.)

Климатический оптимум голоцена в Северо-Восточной Азии характеризовался более высоким температурным фоном, по сравнению с современным. Область потенциального распространения деревьев-доминантов темнохвойных лесов простиралась до 58° с. ш. (Рис. 6). Более теплый климат на полуострове Камчатка способствовал расселению *Picea jezoensis* из рефугиумов периодов МПО. *Picea jezoensis* распространилась по всему Сихотэ-Алиню, а в горах Северной Кореи и северо-восточного Китая находились изолированные от основного ареала популяции. К ОГ в виде рефугиума оказались существующие сейчас реликтовые

популяции *Picea jezoensis* subsp. *hondoensis* и изолированные популяции *Picea jezoensis* в горах Корейского полуострова.

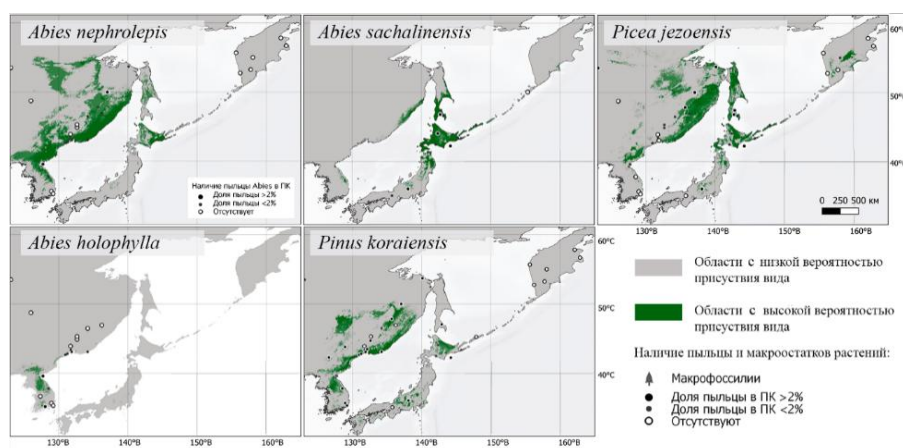


Рисунок 6. Карты потенциального распространения видов во время климатического оптимума голоцена по модели CCSM4.

Районы с благоприятными климатическими условиями для умеренных видов *Pinus koraiensis* и *Abies holophylla* к оптимуму голоцена сократились, многие участки суши после поднятия уровня мирового океана оказались затоплены. Область потенциального распространения *Abies holophylla* была крайне ограничена и охватывала только Маньчжуро-Корейские горы. С потеплением в конце плейстоцена началось активное расселение *Pinus koraiensis* с Корейского полуострова. К ОГ область потенциального распространения уже достигла северных районов горной системы Сихотэ-Алинь (Рис. 6), что подтверждается многочисленными палеобиологическими данными.

Глава 8. Прогнозирование распространения видов при современных изменениях климата

Общая тенденция динамики области потенциального распространения видов, ожидаемая к 2070 году: сокращение южной части ареалов и продвижение видов на северо-восток преимущественно вдоль побережья, где влагообеспеченность территорий выше. Сокращение благоприятных условий прогнозируется на юге Северо-Восточной Азии, где при потеплении деревья станут более уязвимы к различным факторам биотической и абиотической природы (Рис. 7). Вероятен переход популяций из зональных местообитаний в рефугиумы. Оптимальные климатические условия для бореальных хвойных видов сохранятся в горных районах центрального и северного Сихотэ-Алиня, на Буреинском, Становом хребте и хребте Джугджур (Рис. 7). Уже сейчас дендроклиматический анализ подтверждает изменения в радиальном приросте деревьев. На полуострове Камчатка, где ожидается расширение области потенциального распространения, в последние 40 лет происходит RWI *P. jezoensis*, а в центральной части острова Сахалин рост деревьев стабильный, значимый тренд не выявлен.

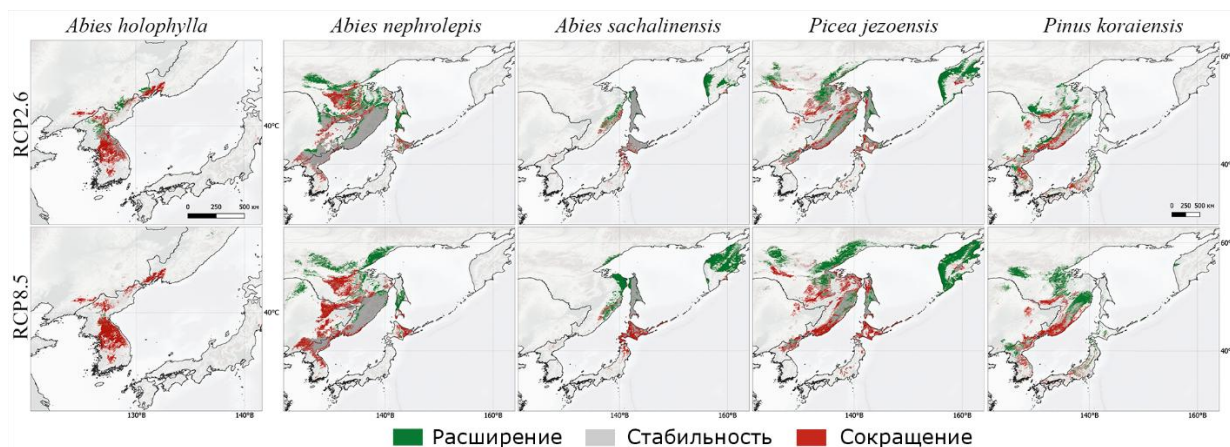


Рисунок 7. Прогнозные карты потенциального распространения видов на 2070 год по модели CCSM4.

Прогнозируемая к 2070 г. климатическая обстановка не вызовет существенного изменения границ области потенциального распространения *Pinus koraiensis* относительно современных. При реализации сценария RCP8.5 неблагоприятными по климату станут районы Черных гор, Борисовского плато и горной системы Чанбайшань. Оба сценария развития климата предполагают ухудшение условий для *Pinus koraiensis* в южной части Буреинского хребта и на Малом Хингане. Анализ ширины годичных колец показал, что рост деревьев на юге Сихотэ-Алиня в долинных местах последние 40 лет стабильный, хотя в горных районах происходит значимое снижение RWI. На острове Сахалин, где *Pinus koraiensis* растет в посадках с 1980 гг. отмечен небольшой тренд на увеличение RWI.

Наиболее существенное негативное воздействие климатические изменения окажут на *Abies holophylla*. Даже при реализации оптимистичного сценария площадь области потенциального распространения сократится в 2 раза к 2070 году. По пессимистичному сценарию благоприятные территории останутся лишь в верхнем поясе Маньчжуро-Корейских гор. Современная часть ареала, охватывающая Дальний Восток России по прогнозам потеряет пригодность. С высокой вероятностью *Abies holophylla* в будущем станет локальным эндемиком Маньчжуро-Корейских гор. В настоящее время рост деревьев на северной границе стабильный, хотя до 1980 г. наблюдалось увеличение RWI.

Полученные результаты показывают, что области потенциального распространения видов на период МПО практически не совпадают с прогнозируемыми ареалами на 2070 год. Сохранившиеся участки плейстоценовых рефугиумов с наиболее длительной историей существования находятся под угрозой исчезновения. Площадь таких участков у *Abies sachalinensis* по климатическому сценарию RCP2.6 по модели CCSM4 будет минимальной (7.5 тыс. км²). Согласно сценарию RCP8.5 по модели CCSM4 и обоим сценариям изменения климата по модели MIROC-ESM их вовсе не будет.

Полученные модели распространения видов на 2070 год (Рис. 7) следует применять для планирования работ по лесовосстановлению. К 2070 году для создания культур из *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis* оптимальными по климату станут юго-восток Хабаровского края, хребет Джугджур и территории в районе Станового хребта. Для *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* подходящей станет большая часть полуострова Камчатка. Для *Pinus koraiensis* благоприятные климатические условия появятся на Буреинском, Баджальском и Становом хребтах, а при реализации климатического сценария RCP8.5 – восточный макросклон хребта Джугджур и центральная часть острова Сахалин (модель MIROC-ESM). Для сохранения *Abies holophylla* необходимо создавать лесные культуры на юге Приморского края за пределами области прогнозируемого потенциального распространения для сохранения и наблюдения за состоянием и ответной реакции на климатические изменения.

Закключение. Изменения климата приводят к изменениям в растительном покрове и к сдвигу ареалов видов. В работе с помощью метода SDM была реконструирована динамика потенциальных распространения ключевых видов хвойных деревьев Северо-Восточной Азии с периода МПО (~22 тыс. л. н.) до современности и даны прогнозы потенциального распространения этих видов на 2070 г. согласно оптимистичному (RCP2.6) и пессимистичному (RCP8.5) сценариям изменения климата.

В период МПО в условиях холодного и сухого климата, благоприятные условия для всех исследуемых видов не распространялись севернее 45° с. ш. Трансгрессия уровня мирового океана и осушение шельфа Желтого и Японского морей позволили хвойным деревьям-доминантам умеренной зоны (*Abies holophylla* и *Pinus koraiensis*) занять большие площади по сравнению с их современным распространением. Площадь области потенциального распространения вечнозеленых деревьев бореальной зоны (*Abies nephrolepis*, *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis*), значительно не изменялась, их распространения было ограничено главным образом из-за дефицита влаги.

С потеплением в голоцене началась активная миграция растений из плейстоценовых рефугиумов в более северные районы. К оптимуму голоцена (~6 тыс. л. н.) области потенциального распространения исследуемых видов приняли очертания близкие к современным. Площадь области потенциального распространения северных умеренных видов сильно сократилась в результате регрессии Мирового океана: у *Pinus koraiensis* в 4 раза по модели MIROC-ESM, и на 100 тыс. км² по модели CCSM4, у *Abies holophylla* по модели MIROC-ESM площадь благоприятных местообитаний практически исчезла, по модели CCSM4 она сократилась в 5 раз.

При сохранении текущей тенденции увеличения температуры воздуха в ближайшие 50 лет ожидается сокращение южных популяций с одновременной экспансией исследуемых

видов на северо-восток, преимущественно вдоль побережья, где влагообеспеченность территорий выше. Результаты, полученные с помощью SDM, подтверждаются собственными данными по динамике радиального годового прироста деревьев за последние 80 лет.

Созданные карты потенциального распространения видов следует использовать при планировании мероприятий по искусственному лесовосстановлению. Для создания лесных культур из бореальных видов *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis* перспективными районами к 2070 году станут приморские районы Хабаровского края, а для *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* большая часть полуострова Камчатка. На севере Приморского края, в приморских районах на юге Хабаровского края, в пределах Буреинского нагорья, а также в центральных районах острова Сахалин целесообразно создание лесных культур из *Pinus koraiensis*.

Выводы

1. Наибольший вклад в модели потенциального распространения всех исследуемых видов вносят показатели влагообеспеченности территорий. В модели *Abies sachalinensis* ключевым фактором выступает сумма осадков в виде снега. В моделях других видов – сумма осадков в виде дождя. *Abies holophylla*, помимо достаточного увлажнения, требовательна и к высокой теплообеспеченности. В модели *Picea jezoensis* ведущую роль играют 3 климатических показателя: тепловой индекс Кира, количество осадков в виде дождя и в виде снега, вид имеет самую широкую биоклиматическую нишу.

2. Во время максимума последнего оледенения (~22 тыс. л. н.) вечнозеленые деревья-доминанты умеренных смешанных лесов имели наибольшую площадь потенциального распространения за весь период исследования. Понижение уровня океана определило принципиальную возможность существования этих видов в области современной шельфовой зоны Желтого и Японского морей. Площадь области потенциального распространения бореальных видов (*Abies nephrolepis*, *Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis*) изменялась незначительно по сравнению с современной, но происходил сильный географический сдвиг. Климатически благоприятные районы располагались преимущественно вдоль побережий и на островных территориях.

3. Общая тенденция динамики к 2070 году – сокращение ареалов видов на юге и значительное расширение границ областей потенциального распространения на северо-восток преимущественно вдоль побережья, где влагообеспеченность территорий выше. У *Abies holophylla* при наблюдаемых тенденциях изменения климата ожидается серьезная деградация как южных, так и северных популяций. Вероятнее всего, этот вид сохранится в виде узколокального эндемика Маньчжуро-Корейских горной системы.

4. Перспективные районы для создания лесных культур из *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis* и *Abies sachalinensis* – восточный макросклон хребта Джугджур и полуостров Камчатка. Культуры из *Pinus koraiensis* целесообразно создавать на севере Приморского края, на восточном макросклоне хребта Джугджур, а также в центральной части острова Сахалин.

5. Плейстоценовые климатические рефугиумы *Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis* и *Pinus koraiensis* при современных климатических изменениях сохранятся до 2070 года лишь в виде небольших участков преимущественно в верхних поясах Маньчжуро-Корейских гор и южной части Сихотэ-Алиня. Для *Picea jezoensis* с высокой вероятностью сохранятся участки на острове Хоккайдо, а для *Pinus koraiensis* – в центральной горной части острова Хонсю. Для *Abies sachalinensis* такие места практически исчезнут.

Перечень основных научных публикаций автора

В изданиях, включенных в базу данных Scopus и Web of Science:

1. Altman J., Ukhvatkina O.N., Omelko A.M., Macek M., Plener T., ... , Petrenko T.Y., Treydte K., Dolezal J. Poleward migration of the destructive effects of tropical cyclones during the 20th century // PNAS. – 2018. – Vol. 115, N. 45. – P. 11543-11548.

2. Petrenko T.Y., Korznikov K.A., Kislov D.E., Belyaeva N.G., Krestov P.V. Modeling of cold-temperate tree *Pinus koraiensis* (Pinaceae) distribution in the Asia-Pacific region: climate change impact // Forest Ecosystems. – 2022. – Vol. 9. – 100015.

3. Korznikov K.A., Petrenko T.Y., Kislov D.E., Krestov P.V., Doležal J. Predicting spruce taiga distribution in Northeast Asia using species distribution models: Glacial refugia, mid-Holocene expansion and future predictions for global warming // Forests. – 2023. – Vol. 14, N. 2. – 219.

4. Petrenko T., Dzizyurova V., Altman J., Doležal J., Kislov D., Korznikov K. Changes in Distribution Ranges of Abies Species Dominating in the Forests of Northeast Asia Since the Last Glacial Maximum // Journal of Biogeography. – 2024. – Vol. 52. – P. 599–620.

5. Korznikov K., Kislov D., Doležal J., Petrenko T., Altman J. Tropical Cyclones Moving into Boreal Forests: Relationships between Disturbance Areas and Environmental Drivers // Science of The Total Environment. – 2022. – 156931.

6. Dzizyurova V.D., Korznikov K.A., Petrenko T.Y., Dudov S.V., Krestov P.V. Assessment of the mixed coniferous broad-leaved forest canopy disturbance induced by typhoon Maysak (2020) using drone-borne images near Vladivostok, Russia // Botanica Pacifica. – 2022. – Vol. 11, N 2. – P. 81-87.

7. Korznikov, K.A., Kislov D.E., Petrenko T.Y., Dzizyurova V.D., Doležal J., Krestov P.V., Altman J. Unveiling the potential of drone-borne optical imagery in forest ecology: A study on

the recognition and mapping of two evergreen coniferous species // Remote Sensing. – 2023. – Vol. 15, N.18. – 4394

8. Korznikov, K.A., Altman J., Belyaeva N.G., Dzizyurova V.D., Kislov D.E., Linnik E.V., Petrenko T.Ya., Krestov P.V. 2024. Boreal to temperate forests transition within Kunashir Island (the Kuril Archipelago): Insights from the novel vegetation map // Botanica Pacifica. – 2024. – Vol. 13, N. 1. – 13109.

9. Korznikov, K.A., Dzizyurova V.D., Petrenko T.Ya. Broad-leaved and mixed cool-temperate forests from the class *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1969 on Kunashir Island (the Kurils archipelago) // Botanica Pacifica. – 2024. – Vol. 13, N. 2. – P.163–172.

В прочих изданиях:

1. Петренко Т. Я., Ухваткина О. Н., Омелько А. М., Жмеренецкий А. А. Развитие виргинильных растений *Picea ajnensis* (Lindl. et. Gord.) Fisch. ex. Cart в древостое девственного кедрово-широколиственного леса на территории южного Сихотэ-Алиня // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. – 2018. – Т. 18. – С.11-21.

2. Петренко Т.Я., Омелько А.М., Жмеренецкий А.А., Ухваткина О.Н., Сибирина Л.А. Формирование пространственной мозаики популяций *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в кедрово-широколиственных лесах на юге Российского Дальнего Востока // Растительные ресурсы, 2017. – Т. 4. – С.480-495.

3. Petrenko T. Ya., Ukhvatkina O. N., Omelko A. M., Zhmerenetsky A. A., Epifanova T. Y. Disturbance history in a late-successional Korean pine-broadleaved forest in the Southern Sikhote-Alin // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4, N. 3.

4. Петренко Т.Я. Биоклиматическое моделирование ареалов деревьев-доминантов бореальных темнохвойных лесов Северо-Восточной Азии // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2021». Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, Е.И. Зимакова. [Электронный ресурс] – М.: МАКС Пресс, 2021.

5. Дзизюрова В.Д., Петренко Т.Я., Кислов Д.Е., Корзников К.А. Биоклиматическое моделирование ареала *Abies holophylla* в северо-восточной Азии // Тезисы конференции "Растения в муссонном климате - IX": "Растительные системы в условиях глобальных изменений", 26 июня - 1 июля 2022 г., Владивосток, Россия. – С. 20

6. Петренко Т.Я. Динамика ареалов темнохвойных видов на Дальнем Востоке в ответ на климатические изменения // Сборник тезисов III молодёжной всероссийской научной конференции с международным участием «Plantae and Fungi», 25-29 сентября 2023 г.

7. Т. Я. Петренко, Д. Е. Кислов, В. Д. Дзизюрова, К. А. Корзников. Климатогенные изменения ареалов основных лесообразующих видов Российского Дальнего Востока //

Сборник материалов Конгресса молодых ученых Беларуси и России, Минск, 27–31 марта.
Минск: Беларуская навука, 2023. – С. 190-194.