

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

УДК 581.5

На правах рукописи



Петренко Татьяна Яковлевна

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

1.5.9 – Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Кирилл Александрович Корзников

Владивосток – 2025

Содержание

Введение.....	4
Глава 1. Природные условия Северо-Восточной Азии.....	15
1.1 Рельеф.....	15
1.2 Климатические условия.....	18
1.3 Характеристика почв	20
Глава 2. Растительность Северо-Восточной Азии.....	22
Глава 3. Материалы и методы.....	28
3.1 Объекты исследования и их биологические характеристики	28
3.2 Теоретическая основа моделирования распространения видов	33
3.3 Сбор данных	35
3.4 Моделирование потенциального распространения видов.....	40
3.5 Оценка современного климатического отклика деревьев	43
Глава 4. Анализ климатических факторов.....	47
4.1 Биоклиматические ниши видов	47
4.2 Вклад биоклиматических переменных в модели распространения видов	49
Глава 5. Модели современного распространения видов.....	50
5.1 Доминанты бореальных экосистем	50
5.1.1 Модель распространения <i>Abies nephrolepis</i>	50
5.1.2 Модель распространения <i>Abies sachalinensis</i>	51
5.1.3 Модель распространения <i>Picea jezoensis</i>	53
5.1.4 Сравнение карты актуальной растительности и моделей распространения.....	55
5.2 Доминанты северных умеренных экосистем	56
5.2.1 Модель распространения <i>Abies holophylla</i>	56
5.2.2 Модель распространения <i>Pinus koraiensis</i>	58
Глава 6. Потенциальное распространение видов во время максимума последнего оледенения (~22 тыс. л. н.).....	62
6.1 Доминанты бореальных экосистем	63

6.2 Вопросы миграции доминантов бореальных экосистем.....	70
6.2 Доминанты северных умеренных экосистем	74
Глава 7. Потенциальное распространение видов во время климатического оптимум голоцена (~6 тыс. л. н.)	79
7.1. Доминанты бореальных экосистем	80
7.2. Доминанты северных умеренных экосистем	84
Глава 8. Прогнозирование распространения видов при климатических изменениях	89
8.1 Модели потенциального распространения вечнозеленых деревьев – доминантов лесных экосистем к 2070 г.....	89
8.2 Рекомендации по ведению лесного хозяйства.....	111
Выводы	114
Заключение	116
Список литературы	119
Приложение	153

Введение

Климат Земли претерпевал изменения на протяжении всей геологической истории планеты. Ледниковые периоды со значительным похолоданием и масштабными оледенениями сменялись межледниковьями – периодами с теплым климатом, когда температура приземного слоя атмосферы и верхнего слоя воды Мирового океана существенно превышала современные показатели (Zachos et al., 2001; Bender, 2013). Глобальные изменения климата обусловлены множеством планетарных факторов, среди которых наибольшую значимость имеет газовый состав атмосферы, а также процессы континентального дрейфа и горообразования, извержения вулканов, системы глобальной циркуляции атмосферы и океанических течений (Manabe, Stouffer Street-Perrott, 1980; Perrott, 1990; Robock, 2000). Важное влияние оказывают и факторы космической природы: циклы солнечной активности (в т.ч. тысячелетний цикл Холлстатта) и циклические изменения движения Земли, такие как изменение наклона оси вращения планеты, эксцентриситета и прецессия ее орбиты и оси вращения (циклы Миланковича) (Hays et al., 1976; Berger, 1978; Zeebe, Kocken, 2024).

С середины палеогена (около 50 млн. л. н.) климат Земли начинает испытывать выраженное похолодание (Westerhold et al. 2020). Существенное снижение температуры воздуха в приземном слое атмосферы произошло в середине кайнозоя (около 15 млн. л. н.), что позволяет рассматривать современность как «кайнозойскую ледниковую эру» (Westerhold et al. 2020). Но даже в тот период температура у поверхности Земли была на 4 °C выше современной. Наиболее холодным временем кайнозоя стал плейстоцен (около 2,6 млн. – 11,6 тыс. л. н.) (Shackleton, Opdyke, 1977). Последняя ледниковая эпоха началась около 120 тыс. л. н., а максимум оледенения достиг своего пика в период около 26,5–19,0 тыс. л. н., когда температура воздуха была на 6 °C ниже современной (Clark et al., 2009). Последовавшее потепление ознаменовало окончание ледникового периода около 11,6 тыс. л. н. (Jones, Mann, 2004). Таким образом, эпоха голоцена – время очередного

межледниковья. Термический максимум голоцена пришелся на время атлантического периода и достиг своего пика около 8 тыс. л. н. (Haynes, Hönisch, 2020; Westerhold et al., 2020).

В настоящее время с конца XX в. наблюдается стремительное повышение температуры приповерхностного слоя атмосферного воздуха (IPCC, 2023). Это явление практически единогласно мировое научное сообщество связывает с парниковым эффектом. Помимо воздействия естественных природных факторов, основной вклад в потепление климата вносит антропогенное воздействие на окружающую среду, а именно эмиссия парниковых газов в атмосферу (Ruddiman, 2001; Karl, Trenberth, 2003).

В зависимости от количества выбросов парниковых газов в атмосферу Земли и, соответственно, интенсивности парникового эффекта, разработаны несколько глобальных сценариев изменения средней температуры воздуха в приземном слое атмосферы к 2100 г. Сценарий RCP2.6 (Representative Concentration Pathway) рассматривает увеличение среднего поступления тепла вследствие парникового эффекта на 2,6 Вт на 1 м² подстилающей поверхности, что подразумевает увеличение средней температуры воздуха на ~1,5–2 °С по сравнению с концом XX в. Этот сценарий считается благоприятным и часто к нему применяется эпитет «оптимистичный», его реализация подразумевает существенное сокращение выбросов всех парниковых газов и существенное поглощение углекислоты, например, лесными экосистемами. В отличие от него, самый негативный сценарий RCP8.5 подразумевает увеличение средней температуры воздуха на ~5 °С при отсутствии снижения интенсивности выбросов парниковых газов и называется «пессимистичный» (van Vuuren et al., 2011). В настоящее время этот сценарий выглядит более правдоподобно. Существуют и промежуточные сценарии глобального потепления с расчетом усреднённых величин изменения температуры воздуха в течение XXI в.

Наиболее выраженные изменения климата происходят в умеренной и арктической зонах (IPCC, 2023), в том числе в Северо-Восточной Азии – обширном регионе, который включает приокеанические области северо-

востока Евразии. В свою очередь, вышеупомянутые изменения в климатической системе приводят к различным трансформациям в растительном покрове. В Северо-Восточной Азии это проявляется в виде увеличения частоты пожаров, масштабных ветровалов (Shvidenko, Schepaschenko, 2013; Vozmishcheva et al., 2019; Korznikov et al., 2022; Altman et al., 2018; 2024) и вспышек насекомых-вредителей (Dale et al., 2001; Seidl et al., 2017; Altman et al., 2024). Происходят изменения сезонной вегетационной активности растений и растительных сообществ (Chu et al., 2019), сдвиги в сроках фенологических фаз (Liu et al., 2016, Bogachev et al., 2022), зафиксированы изменения радиального прироста деревьев, особенно в горных районах (Yu et al., 2011; Zhu et al., 2015; Ukhvatkina et al., 2023). Помимо этого, изменение температурного режима и режима осадков непосредственно влияют на распространение видов растений (Chen et al., 2011). Глобальные похолодания приводят к расширению ареалов микро- и мезотермных видов, тогда как потепления, напротив, способствуют уменьшению областей их распространения. Изменение в балансе осадков в виде дождя или снега, интенсивности испарения влаги приводят к смещению границ гумидных и аридных областей, и, как следствие, к изменению ареалов засухоустойчивых или влаголюбивых видов. Кроме того, изменение температуры и количества осадков вызывает колебания множества других климатических параметров, таких как сезонность метеорологических явлений или концентрация водяного пара в атмосфере, что критически влияет на распространение определенных таксономических групп растений.

Большую часть Северо-Восточной Азии покрывают бореальные хвойные леса, также известные как тайга. Зональная растительность южной и средней бореальной зоны представлена темнохвойными лесами из ели аянской (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carriere) и пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim.) в материковой части, и пихты сахалинской (*Abies sachalinensis* F.Schmidt) в островной части региона. Хотя для елово-пихтовых лесов Северо-Восточной Азии характерно относительно

невысокое видовое разнообразие и простая пространственная структура (Forest Vegetation..., 2003), они имеют колоссальное средообразующее значение и обладают высоким лесозаготовительным потенциалом. Активная заготовка древесины ели и пихты на Дальнем Востоке России ведется на протяжении последних 100 лет (Леса Дальнего Востока, 1969), а в Корее и Японии продолжается уже несколько столетий. В настоящее время наиболее интенсивные рубки еловых и елово-пихтовых лесов проводятся в центральной части хребта Сихотэ-Алинь и в нижнем течении р. Амур в Амурской области, Приморском и Хабаровском краях (Приходько и др., 2021). Вследствие чего площадь этих сообществ заметно сокращается.

Помимо лесозаготовок, сокращение площади темнохвойных экосистем региона обусловлено воздействием природных факторов. Начиная с середины XX в., активные процессы усыхания ельников в результате дефицита влаги отмечаются в континентальной части Дальнего Востока: общая площадь лесов с усохшими деревьями *Picea jezoensis* к 1970 гг. составляла 55 тыс. км² (Манько, Гладкова. 2001; Манько и др. 2009). Локальные очаги усыхания древостоев в конце прошлого века наблюдались и на острове Хоккайдо (Fukuda et al., 1997).

Дополнительными факторами сокращения площадей елово-пихтовых лесов являются внетропические циклоны (тайфуны), в ходе прохождения которых деревья погибают из-за вывала или облома ствола вследствие механического воздействия сильного ветра (Ishizuka et al., 1997). В 2014–2015 гг. тайфуны и циклоны привели к катастрофическим ветровалам на острове Сахалин и южных Курильских островах (Korznikov et al., 2019; Kislov, Korznikov, 2020). Ухудшение жизненного состояния *Picea jezoensis* усугубляется вспышками короеда-типографа (*Ips typographus japonicus* Niisima, 1909), который поражает ослабленные и даже здоровые деревья, произрастающие в окрестностях ветровальных участков, в результате чего происходит массовая гибель деревьев (Kislov et al., 2021).

В северной части умеренной природной зоны Северо-Восточной Азии широко распространены темнохвойные и смешанные леса с доминированием сосны корейской (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., т.н. «корейский кедр»). Основная часть этих экосистем сосредоточена в Приморском и Хабаровском краях, значительно меньшие по площади лесные массивы встречаются на территории Китая, Северной и Южной Кореи. Небольшие реликтовые рощи из *Pinus koraiensis* существуют в горах центральной части острова Хонсю.

Хвойно-широколиственные леса с *Pinus koraiensis* – сложные многоярусные сообщества с высоким уровнем биоразнообразия, экологическим и экономическим потенциалом (Колесников, 1956; Forest Vegetation..., 2003). Особое богатство отмечается на юге северных умеренных экосистем, где в качестве содоминанта выступает пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.) (Васильев, Колесников, 1962). Вследствие воздействия пожаров и интенсивных лесозаготовок в XIX–XX вв. коренные сообщества южных кедрово-широколиственных лесов сохранились в виде фрагментированных участков преимущественно на крайнем юге Дальнего Востока России. На Корейском полуострове и в северо-восточном Китае остались лишь небольшие и сильно нарушенные массивы (Forest Vegetation..., 2003).

Таким образом, в контексте постоянных изменений климата Земли и антропогенного воздействия важной современной научной задачей является прогнозирование изменения растительности, в том числе сдвига ареалов видов-доминантов лесных экосистем. Создание прогностических моделей распространения для доминирующих видов лесных сообществ становится особенно актуальным в связи с их эдификаторной ролью в экосистемах и значительным лесоэксплуатационным потенциалом. Понимание приемлемости климатической обстановки для конкретного вида крайне необходимо при планировании и осуществлении искусственных лесовосстановительных мероприятий и озеленения территорий. В полной мере эта проблема относится к региону Северо-Восточной Азии и упомянутым

выше вечнозеленым видам-доминантам бореальных и северных умеренных лесов – *Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis* и *Pinus koraiensis*.

Прогнозирование динамики ареалов вследствие изменения климатических параметров возможно при помощи методов моделирования распространения видов (Species Distribution Modelling, SDM) (Guisan, Zimmerman, 2000; Elith, Franklin, 2013; Лисовский, Дудов, 2020; Лисовский и др., 2020). Модели потенциальных ареалов, созданные с помощью SDM, основываются на предположении о строгой зависимости между распространением таксонов и ведущими параметрами среды, детерминирующими это распространение. Применительно к ареалам растений и растительных сообществ такими параметрами являются основные климатические показатели тепло- и влагообеспеченности. Установив зависимость между климатическими параметрами и распространением вида, возможно выполнять как прогнозное моделирование ареала, используя для этого значения, рассчитанные в рамках моделей глобального потепления, так и ретроспективное моделирование, применяя реконструкции климата в определенные временные периоды (Pearson, Dawson, 2003; Hijmans, Graham, 2006).

Необходимо отметить, что использование термина «моделирование распространения» является упрощением. Ареал любого таксона и распространение (хорология) растений внутри ареала определяются множеством факторов, среди которых климатические, топографические, исторические и биотические (Толмачев, 1974). Вовлечение в моделирование всего набора факторов невозможно по объективным причинам. Поэтому результат SDM, основанный на определенном наборе предикторов, корректнее называть «областью потенциального распространения», поскольку реальное распространение будет зависеть от множества факторов, неучтенных в модели. Результаты SDM, основанные на климатических факторах, также

известны как «модели климатической (биоклиматической) ниши» (climate envelope models) (Hijmans, Graham, 2006).

Еще одно важное замечание относительно использования результатов SDM заключается в том, что территории, на которых модели предсказывают исчезновение благоприятных климатических условий для определенного таксона, не предполагают полного исчезновения вида в краткосрочной перспективе. Популяции растений способны существовать в условиях умеренного стресса более или менее продолжительное время. Кроме того, локальные условия местности, топографические и эдафические особенности экотопов, способны поддерживать существование рефугиумов на протяжении многих поколений растений. Яркий пример – существование узколокальной пихты грациозной (*Abies gracilis* Kom.) на восточном побережье Камчатки (Farjon, Filer, 2013), которое не поддается корректному моделированию в соответствии с любой из современных климатических моделей. Другой, еще более показательный, пример несоответствия зонального климата факту присутствия вида – существование изолированной популяции тропического вида *Psilotum nudum* D.H.Scott (класс Psilotopsida) в подогреваемых внутренних теплом Земли вулканических экотопах на острове Кунашир (Баркалов, Якубов, 2007).

Цель данной работы – выявление закономерностей динамики потенциального распространения видов 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 исследования.

1. Создать биоклиматические модели потенциального распространения основных видов 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 приземной температуры воздуха.

3. Проанализировать историю формирования современных ареалов видов с максимума последнего оледенения, выявить возможные плейстоценовые рефугиумы.

4. Проанализировать тенденции пространственного изменения областей потенциального распространения анализируемых видов 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. *Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *Pinus koraiensis* – виды с высокой экономической значимостью. Прогнозные модели их распространения, разработанные в рамках исследования, 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

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 № 20–74–00001 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.

Глава 1. Природные условия Северо-Восточной Азии

1.1 Рельеф

Северо-Восточная Азия – обширный регион на востоке Евразийского материка. Для изучения климатогенной динамики хвойных вечнозеленых доминантов лесных экосистем региона была взята территория, включающая притихоокеанские регионы России (за исключением Магаданской области и Чукотки), Японские острова, Корейский полуостров и северо-восточные районы Китая в пределах провинций Цзилинь и Хейлунцзян (Рисунок 1). Область исследования расположена в пределах от 115° до 160° в. д. и от 30° до 60° с. ш. Регион омывают несколько морей: Охотское, Японское и Желтое. С востока островные территории и полуостров Камчатка омывает Тихий океан. Для Северо-Восточной Азии характерно большое разнообразие природных условий, что обусловлено в первую очередь близостью океана и комплексным, преимущественно горным, рельефом (Никольская, 1962; Forest Vegetation..., 2003).

Основные геоморфологические структуры отмечены на рисунке 1. Равнины занимают подчиненное положение и расположены в межгорных депрессиях и вдоль побережья (Гвоздецкий, Михайлов, 1978). Выделяют следующие типы рельефа (Дальний Восток..., 1961):

1. Высокогорный рельеф (более 2000 м) занимает небольшую часть Дальнего Востока. К нему относятся высокогорные вулканические конусы и вулканические хребты, а также складчатые альпийские системы.

2. Средневысотный рельеф (от 1000 до 2000 м) является преобладающим на исследуемой территории. К нему относятся средневысотные нагорья, массивы с альпийским комплексом форм и хребты с участием вулканических и складчатых структур.

3. Низкогорный рельеф (от 300 до 1000 м) также занимает значительную часть территории Северо-Восточной Азии, и включает в себя: низкие предгорные складчатые хребты, прилегающие к горным системам; разобщенные участки низкогорий; низкогорные массивы.

4. Эффузивные структурные плоскогорья и плато, которые варьируют по абсолютной высоте, и могут относиться к средневысотному, либо низкогорному рельефу.

5. Равнины, которые занимают небольшую часть Дальнего Востока и подразделяются на прибрежные (абразионные, абразионно-аккумулятивные и абразионно-аллювиальные) и межгорные равнины (аллювиальные, озерно-аллювиальные, ледниково-аллювиальные, эрозионно-аллювиальные и вулканические равнины).

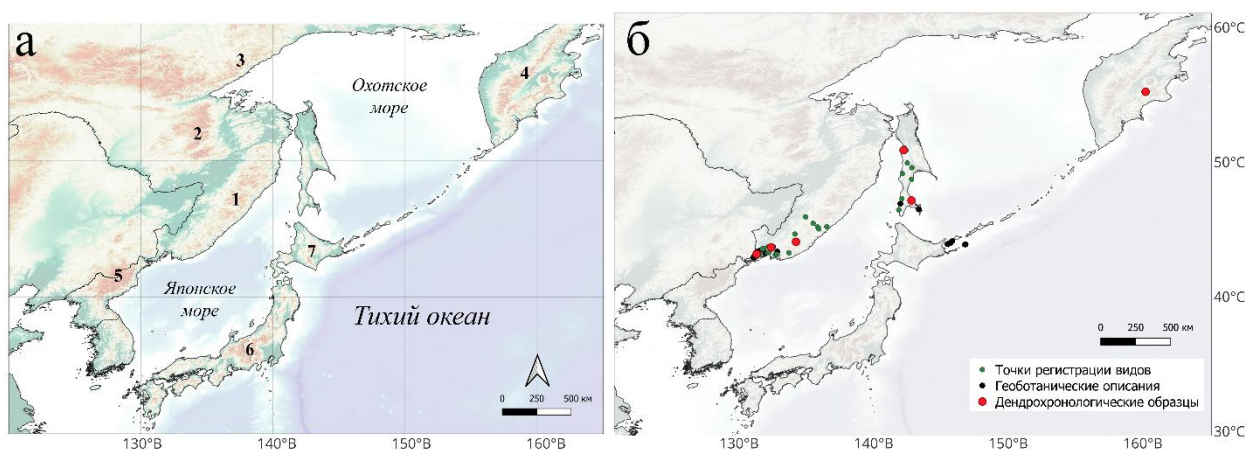


Рисунок 1. Область исследований: а – основные геоморфологические структуры, б – точки сбора собственных наблюдений. Цифрами отмечены: 1 – Сихотэ-Алинская горная система, 2 – Буреинское нагорье, 3 – хребет Джугджур, 4 – Срединный хребет, 5 – Маньчжуро-Корейская горная система, 6 – хребет Акаиси, 7 – хребты Токати и Хидака.

Основные хребты полуострова Камчатка – Срединный и Восточный. Оба хребта ориентированы в северо-восточном направлении. Длина Срединного хребта – 900 км, средние высоты – 1200–1400 м над ур. м., максимальная высота – 3607 м над ур. м. (Ичинская сопка). Восточный хребет расположен на восточном побережье, в длину 600 км. Максимальная высота – 2485 м (вулкан Кизимен). На Камчатке находится наивысшая точка Северо-Восточной Азии – вулкан Ключевская сопка (4850 м).

В центральной части Северо-Восточной Азии расположены Сихотэ-Алинская горная система, Буреинское нагорье, Большой и Малый Хинганский

хребты (Южная часть Дальнего Востока, 1961; Власова, 1986). Эти геоморфологические элементы относятся к среднегорному рельефу. Сихотэ-Алинский хребет расположен в Приморском и на юге Хабаровского края, его длина составляет почти 1200 км, ширина 250 км. Он простирается с юго-запада на северо-восток. В среднем, высоты вершин – 800–1200 м над ур. м. Самая высокая вершина – Тордоки-Яни, 2090 м. Хорошо развита речная сеть, наиболее крупные реки – Большая Уссурка, Бикин, Хор, Анюй, Самарга. Буреинское нагорье расположено на юго-западе Хабаровского края, наивысшая точка – Ям-Алинь, 2295 м. Хребет Джугджур расположен в Хабаровском крае вдоль охотского побережья и вытянут с юго-запада на северо-восток, длина хребта около 700 км, средние высоты гор – 1500–1700 м, максимальная высота – 1906 м над ур. м.

На юге исследуемого региона расположены Маньчжуро-Корейская и Восточно-Корейская горные системы. Маньчжуро-Корейские горы находятся в северо-восточном Китае, Северной Корее (хребет Чанбайшань, Северо-Корейские горы) и на юге Приморского края (Черные горы, Борисовское плато и Пограничный хребет). Самая высокая точка горной системы – гора Пэктусан (2744 м) находится на границе Северной Кореи и Китая (провинция Цзилинь). На востоке Южной Кореи расположена Восточно-Корейская горная система протяженностью около 600 км (горные хребты Тхэбэк и Кенсан), наивысшая точка – Чирисан (1915 м).

Из равнин на юге Северо-Восточной Азии находится Ханкайская равнина – озерно-донная равнина вокруг озера Ханка. К западу от горной системы Чанбайшань на территории КНР лежит Маньчжурская равнина.

В восточной части региона расположено множество островов. Наиболее крупные острова: Сахалин и острова Японского архипелага – Хонсю, Хоккайдо, Кюсю и Сикоку. Более мелкие острова: Курильские, Командорские, Шантарские и много мелких островов Японии. Большинство из них имеет вулканическое происхождение.

На Японских островах преобладает средневысотный горный рельеф. Большая часть гор на острове Хонсю высотой 2000–3000 м над ур. м., северную часть острова занимает хребет Оу, в центральной части расположены японские Альпы (горные хребты Хида, Кисо и Акаиси), самая высокая точка острова – вулкан Фудзияма (3776 м). На острове Хоккайдо доминирует среднегорный и низкогорный рельеф, основные горные хребты – Хидака, Токати. Наивысшая точка острова – гора Асахи (2290 м).

Рельеф острова Сахалин представлен средневысотными горами, низкогорьями и низменными равнинами. На севере острова расположена Северо-Сахалинская равнина. На юге острова преобладает горный рельеф, образованный двумя основными горными системами: Западно-Сахалинскими и Восточно-Сахалинскими горами. Наивысшая точка острова – гора Лопатина (1609 м), Набильский хребет Восточно-Сахалинских гор.

1.2 Климатические условия

Климатические условия Северо-Восточной Азии характеризуются значительной неоднородностью, обусловленной как широтной протяжённостью, так и взаимодействием океана и континента. В северной части региона преобладает арктический климат, в то время как на юге – умеренный и субтропический. С востока на запад климат изменяется от океанического, который формируется в результате воздействия Тихого океана, до ультраконтинентального. Основная климатическая черта региона – муссонный климат. В зимний период температура воздуха над океаном выше, чем над сушей, что вызывает формирование области высокого давления над материком и низкого давления над северной частью Тихого океана (Азиатский максимум) (Wang, 2006). В результате устанавливается зимний, или континентальный, муссон, при котором ветры дуют с материка в сторону океана, зима сухая, холодная и солнечная (Wang, 2006).

В летний период происходят существенные изменения. Воздух в материковой части нагревается сильнее, чем над океаном, что вызывает снижение атмосферного давления над сушей (Южноазиатский минимум), а

над более холодным океаном формируется зона повышенного давления. Это приводит к формированию летнего, или океанического, муссона, при котором ветры меняют направление и дуют с океана на сушу (Wang, 2006). Лето в регионе характеризуется влажной и прохладной погодой. Наиболее выражен муссонный климат на побережье и на юге Северо-Восточной Азии, тогда как вглубь материка и на север усиливаются континентальные черты климата (Дальний Восток..., 1961). Проникновение муссонного климата во внутренние районы ограничивают меридионально ориентированные горные системы (Wang, 2006).

Климатические показатели в разных частях Северо-Восточной Азии сильно различны. Среднегодовая температура на юге, например, в Токио или Шанхае, $+15^{\circ}\text{C}$, в то время как на севере в континентальных районах Дальнего Востока России – $+10^{\circ}\text{C}$. Самый жаркий месяц в году – июль в материковой части и август в прибрежной и островной частях. Средняя температура самого теплого месяца варьирует от $+25^{\circ}\text{C}$ на юге до $+10^{\circ}\text{C}$ на севере региона. Самый холодный месяц почти во всех районах – январь. Средняя температура самого холодного месяца составляет от 6°C на юге до -26°C на севере региона (Forest Vegetation..., 2003).

Количество осадков в год также значительно различается. Годовые суммы осадков варьируют от 400 мм/год на севере региона до 1500–2000 мм на юге, в некоторых прибрежных районах юга Японии этот показатель может достигать 4000 мм/год. Зимние и весенние месяцы в Северо-Восточной Азии засушливые, что способствует возникновению лесных пожаров. Большая часть осадков на юге выпадает в летний период в июле и августе, когда регион подвержен тропическим циклонам или тайфунам. Тропические циклоны – атмосферные вихри с пониженным атмосферным давлением в центральной части, характерные для западной части Тихого океана (Озерова, 2023). Они зарождаются в области Филиппинских островов и продвигаются в сторону Кореи и Японии, все чаще достигая территории северо-восточного Китая и

юга Дальнего Востока России. Тайфуны всегда сопровождаются сильным ветром и обильными ливневыми осадками (Peduzzii et al., 2012).

1.3 Характеристика почв

Почвы Северо-Восточной Азии отличаются большим разнообразием в результате различных географических, климатических условий и разнообразия растительности (Национальный атлас почв Российской Федерации, 2011; Герасимова, 2007). На полуострове Камчатка и на Курильских островах преобладают вулканические почвы, которые характеризуются слоистостью и полигенетичностью (Национальный атлас почв Российской Федерации, 2011). Они обладают высоким содержанием минеральных веществ, особым минералогическим составом с преобладанием легко выветривающихся минералов и присутствием аллофанов (Герасимова, 2007). Помимо этого, на Камчатке и в северной части региона широко распространены подбуры, которые встречаются в лиственных лесах и тундрах. Для них характерны промывной водный режим и хорошая аэрация (Карпачевский и др., 2009).

В центральной части Северо-Восточной Азии (юг Хабаровского края, Приморский край, остров Сахалин) преобладают ржавоземы, буроземы и подзолистые почвы (Национальный атлас почв Российской Федерации, 2011; Классификация и диагностика почв России, 2004; Почвы ландшафтов Приморья, 2020). Подзолистые почвы встречаются в таежной и тундровых зонах, характеризуются большой водопроницаемостью и малой водоудерживающей способностью, что обеспечивает хорошую аэрацию почв без застоя влаги (Герасимова, 2007). Ржавоземы формируются в условиях умеренного холодного климата и промывного водного режима. Преобладают на большей части Сихотэ-Алинской горной системы, где распространены бореальные темнохвойные леса. Это бедные почвы, слой гумуса у которых обычно не превышает 10 % от верхнего горизонта. Бурые лесные почвы (буроземы) образуются под широколиственными и смешанными лесами и

характерны для нижнего высотного пояса Сихотэ-Алиня. Это хорошо дренированные почвы с каменистыми включениями и достаточной аэрацией.

На территории северо-восточного Китая распространены темные луговые почвы, луговые черноземные почвы, лугово-болотные и глеевые луговые почвы, а в горных районах преобладают бурые лесные почвы (Atlas of physical geography of China, 2010). На Корейском полуострове доминируют бурые лесные, горные подзолистые, а также аллювиальные почвы (Korean Soil Information System). В Японии дополнительным фактором почвообразования, как и на полуострове Камчатке, является вулканическая активность (Hatano et al., 2020). Основные типы почв – бурые лесные, вулканические, подзолистые и торфяные почвы (Hatano et al., 2020).

Глава 2. Растительность Северо-Восточной Азии

Разнообразие природных условий Северо-Восточной Азии объясняет разнообразие и зональность растительности региона. В суровых условиях на севере распространены тундровые сообщества, которые образованы многолетними низкорослыми травянистыми растениями, карликовыми кустарниками и кустарничками, мхами и лишайниками, адаптированными к короткому вегетационному периоду (Forest Vegetation..., 2003; Нешатаева, 2009).

Отдельный пояс формируют плотные заросли из кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel – стелющегося дерева 4–5 м в высоту. Этот вид распространен на всей территории Дальнего Востока и Восточной Сибири. Преимущественно встречается в северных районах, таких как Магаданская область, Камчатский край, где встречается даже в долинах рек. В южной части ареала этот вид распространен только в горах на высоте от 500 м (горный хребет Сихотэ-Алинь) до 3200 м над ур. м. (остров Хонсю) (Forest vegetation..., 2003). Сообщества из *P. pumila* формируются в достаточно широком спектре экологических условий и на различных субстратах (Forest vegetation..., 2003; Нешатаева, 2009).

Южнее и ниже по высотному поясу тундровая растительность и заросли кедрового стланика сменяются лиственничными лесами из *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen. и ее внутривидовых таксонов. Эти леса занимают обширные территории от полуострова Камчатка до горных районов на севере Корейского полуострова и от Восточной Сибири до тихоокеанского побережья (Grishin, 1995; Forest vegetation..., 2003). Чаще всего лиственница образует монодоминантные леса, вид адаптирован к различным экологическим условиям. Сообщества из лиственницы формируются на самых разнообразных формах рельефа, от речных долин до горных склонов, и способны занимать местообитания с сильными нарушениями (Леса Дальнего Востока, 1969). Важный фактор распространения *Larix gmelinii* – лесные пожары, которые способствуют гибели других видов растений, что позволяет выжить более

светолюбивым деревьям лиственницы (Forest vegetation..., 2003). На севере лиственничники достигают широты 72 °, где деревья способны выживать в условиях вечной мерзлоты на почвах, оттаивающих лишь в летнее время на глубину 20–30 см (Леса Дальнего Востока, 1969).

Отдельный высотный пояс каменно-березовых лесов формируют деревья *Betula ermanii* Cham. Эти леса формируются в субокеаническом климате, который характеризуется холодным коротким летом и мягкой зимой (Forest vegetation..., 2003). *B. ermanii* распространена главным образом на полуострове Камчатка, на Командорских и Курильских островах, на Сахалине и Хоккайдо (Grishin, 1995; Forest vegetation..., 2003; Нешатаева, 2009). В материковой части ее заменяет близкий вид – *Betula lanata* (Regel) V.N. Vassil., распространенный в Приморском крае, на Охотском побережье и небольшими участками на горе Чанбайшань (Чурюлина, Бочарников, 2019).

Темнохвойные бореальные леса занимают второе место по площади после лиственничных и имеют наибольшее экономическое значение среди всех лесных сообществ Северо-Восточной Азии. Доминирующим видом в этих экосистемах является *Picea jezoensis* (Nakamura, Krestov, 2015). На северных границах ареала – в районе центральной камчатской депрессии (полуостров Камчатка) и на севере Хабаровского края – этот вид образует монодоминантные еловые леса (Нешатаева, 2009). Южнее *Picea jezoensis* формирует елово-пихтовые леса, где в качестве содоминантов выступают *Abies nephrolepis* в материковой части и *A. sachalinensis* в островной. Темнохвойные леса с елью и пихтой распространены в Хабаровском и Приморском краях, в горных районах Корейского полуострова, на острове Сахалин, Южных Курилах и в горной части острова Хоккайдо (Forest vegetation of..., 2003). В горах острова Хонсю известна эндемичная популяция *Picea jezoensis* subsp. *hondoensis* (Mayr) P.A.Schmidt, сохранившаяся с плейстоцена. Темнохвойные леса покрывают преимущественно горные склоны на высотах до 1500–2000 м над ур. м. (Forest vegetation..., 2003). Благоприятные климатические условия для средней и южной тайги

характеризуются среднегодовой температурой не выше 0 °С в большей части ареала, сумма осадков – 460–1250 мм/год (Forest vegetation..., 2003). Для этих лесов характерны простая одно- или двухъярусная структура древостоя и его высокая сомкнутость, слабо развитый кустарниковый ярус и хорошо развитый моховой покров (Forest Vegetation..., 2003). Помимо *Picea jezoensis* в Северо-Восточной Азии распространены еще несколько узкоареальных видов из рода *Picea*, образующих аazonальные сообщества. *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast. встречается на заболоченных местообитаниях в южной части острова Сахалин, на Южных Курилах (острова Кунашир и Шикотан), Хоккайдо и севере Хонсю; *Picea koraiensis* Nakai (юг Приморского края, Корейский полуостров) и несколько эндемичных видов Японских островов – *Picea maximowiczii* Regel ex Mast., *Picea koyamae* Shiras., *Picea torano* (Siebold ex K.Koch) Koehne, *Picea alcoquiana* (Veitch ex Lindl.) Carrière (Farjon, Filer, 2013).

Южнее и ниже по высотному поясу бореальные леса сменяются умеренными. В материковой части региона северные умеренные экосистемы представлены смешанными хвойно-широколиственными и широколиственными лесами. Основным доминирующим видом в этих сообществах является *Pinus koraiensis*, который формирует леса вместе с комплексом широколиственных и других хвойных видов (Крестов, 1997). Ареал северных умеренных экосистем с доминированием *Pinus koraiensis* охватывает юг Хабаровского края, Приморский край, северо-восточный Китай, Корейский полуостров, а также изолированная популяция известна из Японских Альп на острове Хонсю. Эти леса покрывают среднюю и нижнюю часть горных хребтов и образуют высотный пояс в пределах 800–1200 м над ур. м. в зависимости от широты (Forest vegetation..., 2003). Развитие хвойно-широколиственных лесов с *Pinus koraiensis* происходит в муссонном климате с холодной и сухой зимой и влажным теплым летом. По мере продвижения с севера на юг состав сообществ сменяется от бореального (где большую долю занимают *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis*) к более умеренному типу (Колесников, 1956). Для этих лесов характерна сложная пространственная

динамика, которая формируется в процессе роста деревьев и перехода их из одной стадии онтогенеза в другую (Omelko et al., 2018). Экосистемы в устойчивом состоянии способны к самоподдержанию благодаря гармонии и образованию естественных световых окон в пологе древостоя (Omelko et al., 2018). Чаще всего такие окна образуются в результате выпадения нескольких деревьев (Dziziurova et al., 22). Это позволяет успешно возобновляться растениям, непрерывно поддерживать сосуществование 15-30 видов деревьев с разными экологическими характеристиками и обеспечивает разновозрастность древостоя. В умеренных лесах такие нарушения происходят постоянно, а с периодичностью 40 и лет случаются достаточно массовые естественные нарушения (Petrenko et al., 2019).

В южной части Приморского края и далее до южной оконечности Корейского полуострова содоминантом *Pinus koraiensis* в хвойно-широколиственных первичных лесах является *Abies holophylla*. Смешанные леса с *Abies holophylla* являются одними из самых богатых по биоразнообразию и структуре лесных экосистем умеренной зоны Северного полушария. В составе такого сообщества на одном гектаре встречается до 25–30 видов деревьев и до 30 видов кустарников (Колесников, 1956). Хвойные виды здесь образуют сложный многовидовой комплекс вместе с такими широколиственными деревьями, такими как *Betula costata* Trautv., *Fraxinus mandshurica* Rupr., *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., *Phellodendron amurense* Rupr., *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Tilia amurensis* Rupr., *Tilia mandshurica* Rupr. & Maxim., *Ulmus japonica* (Rehder) Sander (Forest vegetation..., 2003). Кроме этого, в сообществах развиты одревесневающие лианы, среди которых встречаются *Actinidia arguta* (Siebold & Zucc.) Planch. ex Miq., *Actinidia kolomikta* (Maxim. & Rupr.) Maxim., *Actinidia polygama* (Siebold & Zucc.) Maxim., *Aristolochia manshuriensis* Kom., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Vitis amurensis* Rupr. Некоторые из них достигают высоты деревьев основного полога (Кудинов, 2004).

На нижних высотах плато Чанбайшань хвойно-широколиственный пояс представлен в большей степени сообществами из *Quercus mongolica* и *Pinus densiflora* Siebold & Zucc., которые формируют леса вместе с комплексом широколиственных видов, включая *Carpinus laxiflora* (Siebold & Zucc.) Blume, *Fraxinus rhynchophylla* Hance и несколькими видами рода *Acer* L. (Forest vegetation..., 2003). В островной части смешанные леса распространены в нижнем горном поясе на острове Хоккайдо, а также на севере острова Хонсю, где в состав древесного яруса входят *Quercus crispula* Vuk., *Fagus crenata* Blume and *Fagus japonica* Maxim (Kim, 1989; Forest vegetation..., 2003).

На юге Дальнего Востока значительные площади занимают вторичные дубовые сообщества пирогенного происхождения из *Quercus mongolica* (Добрынин, 2000). В этих лесах наряду с *Quercus mongolica* доминирует *Betula dahurica* Pall. – вид, который также имеет высокую устойчивость к пожарам. Успешное распространение дуба, помимо устойчивости к пирогенным воздействиям, поддерживается активным образованием поросли. Согласно оценкам, не менее 30 % хвойно-широколиственных лесов преобразованы во вторичные дубняки (Forest vegetation..., 2003). Вероятно, естественное происхождение дубняки имеют только на крайнем юге Приморья (Добрынин, 2000).

К югу хвойно-широколиственные леса сменяются листопадными широколиственными сообществами: дубовыми, буковыми, березовыми и ясеневыми (Леса Дальнего Востока, 1969; Forest vegetation..., 2003). Помимо *Quercus mongolica* в Северо-Восточной Азии большие площади занимают и другие виды из рода *Quercus*. *Quercus dentata* Thunb. – вид, широко распространенный в Китае, на Корейском полуострове, на крайнем юге Приморского края, а также на Японских островах. *Quercus crispula* Blume входит в состав смешанных, широколиственных и каменно-березовых лесов Японии, Южных Курил, юга острова Сахалина и Корейского полуострова, а также формирует чистые дубняки. *Quercus serrata* Murray образует

широколиственные леса Корейского полуострова и Японии (Forest vegetation..., 2003).

Помимо этого, на Корейском полуострове распространены леса из *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino, деревья которой образуют сообщества с участием *Quercus*. В северной части острова Хонсю распространены буковые леса из *Fagus crenata* Blume и *Fagus japonica* Maxim., а также буково-дубовые сообщества из *F. japonica* и *Quercus serrata*. На самом юге Северо-Восточной Азии, включая крайний юг Корейского полуострова и южную часть Японии, встречаются вечнозеленые лавровые и буковые леса (Yi, 2011; Карта растительности Японии, 2025).

Глава 3. Материалы и методы

3.1 Объекты исследования и их биологические характеристики

В данной работе растительность рассмотрена в рамках глобальной концепции биоклиматической зональности мира, разработанной Вальтером (Walter, Breckle, 1989; Breckle, 2002) и дополненной Боксом (Вох, 2016). Зоны Северо-Восточной Азии описаны более подробно Боксом и Фудживарой (Вох, Fujiwara, 2012). В качестве основных растительных зон Северо-Восточной Азии выделяют следующие: полярный, субполярный, бореальный, северный умеренный, типичный умеренный и южный умеренный.

Объектами настоящего исследования являются ключевые вечнозеленые деревья-доминанты темнохвойных бореальных (*Abies nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *Picea jezoensis*) и северных умеренных (*Abies holophylla* и *Pinus koraiensis*) лесных экосистем Северо-Восточной Азии (Рисунок 2). Эти виды обладают крайне важным экосистемным и экономическим значением для Российской Федерации и всей притихоокеанской Азии.

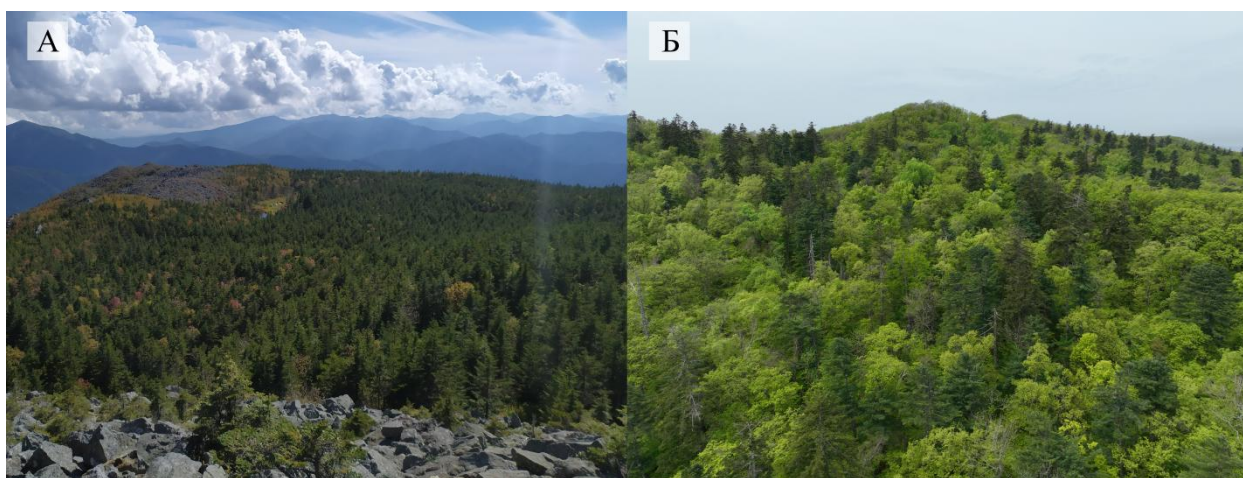


Рисунок 2. Исследуемые лесные экосистемы: а – бореальный темнохвойный лес, б – северный умеренный хвойно-широколиственный лес.

Abies holophylla – доминант южных кедрово-широколиственных лесов Северо-Восточной Азии (Рисунок 3). Достигает высоты 45–50 м, с диаметром ствола до 1,5–2,0 м. Кора дерева толстая, темно-бурая, с глубокими продольными трещинами. Молодые побеги желтовато-серые, почти голые. Хвоя жесткая, 2,5–4,0 см в длину, 2 мм в ширину, плоская, острая, темно-

зеленая. Шишки овально-цилиндрические, крупные, до 7–10 см длины и 3–4 см толщины. Семя 7–9 мм длины, с крылом до 9–12 мм. Продолжительность жизни достигает 400 лет. Этот вид является самым теплолюбивым среди изученных, предел морозостойкости от $-28,8^{\circ}\text{C}$ до $-23,3^{\circ}\text{C}$ (произрастает до V зоны морозостойкости) (Bannister, Neuner, 2001). Характеризуется средней теневыносливостью (Усенко, 2009).



Рисунок 3. *Abies holophylla*: ствол, листья, общий вид дерева.

Abies nephrolepis образует II ярус в темнохвойных лесах и входит в состав кедрово-широколиственных лесов (Рисунок 4). Достигает в высоту до 20–25 м, диаметр ствола до 35–45 см. Кора дерева гладкая, светло-серая, с многочисленными смоляными ходами. Молодые побеги опушенные. Хвоя плоская, мягкая, 2,0–3,5 см в длину, 2 мм шириной, сверху блестящая, снизу с двумя сизо-белыми полосками, на конце слегка раздвоена. Шишки овально-цилиндрические, тупые, 5–6 см в длину и 2,0–2,5 см в толщину, в молодом состоянии малиновые, при созревании буреют. Семенные чешуи почковидные с неравнозубчатым краем, до 8 мм в длину, 17 мм в ширину. Кроющие чешуйки значительно короче семенных, до 5,5 мм в длину. Семена 5–8 мм в длину. Продолжительность жизни составляет 150–180 лет. *Abies nephrolepis* обладает высокой теневыносливостью (Усенко, 2009). Произрастает до III зоны морозостойкости, предел от $-39,9^{\circ}\text{C}$ до $-34,4^{\circ}\text{C}$ (Bannister, Neuner, 2001).



Рисунок 4. *Abies nephrolepis*: ствол, листья, общий вид дерева.

Abies sachalinensis – островной вид, образует II ярус в сообществах с *Picea jezoensis*, *P. glehnii* и *Larix gmelinii* (Рисунок 5). Дерево достигает 25–30 м в высоту, ствол до 50–70 см в диаметре. Кора серая, гладкая, с возрастом темнеет. Молодые ветви густо опушенные. Хвоя длиной 2–4 см, шириной 2 мм, с заостренной, округлой или раздвоенной верхушкой, снизу с двумя белыми полосками. Шишки овально-цилиндрические, туповершинные, темно-коричневые, 6–8 см в длину. Семена обратноклиновидные, 4,0–5,5 см в длину с широким крылом, которое по длине почти равно семени. Семенные чешуи около 9 мм в длину. Основное отличие *Abies sachalinensis* от близкого материкового вида *Abies nephrolepis* – кроющие чешуйки длиннее семенных или чуть короче их, обычно 7–8 мм в длину, обратояйцевидные, по краю зубчатые. Продолжительность жизни составляет 180–200 лет. Вид более теплолюбивый, чем *Abies nephrolepis*, обитает до V зоны морозостойкости (предел морозостойкости от -28,8 °C до -23,3 °C) (Bannister, Neuner, 2001). Обладает высокой степенью теневыносливости (Усенко, 2009).

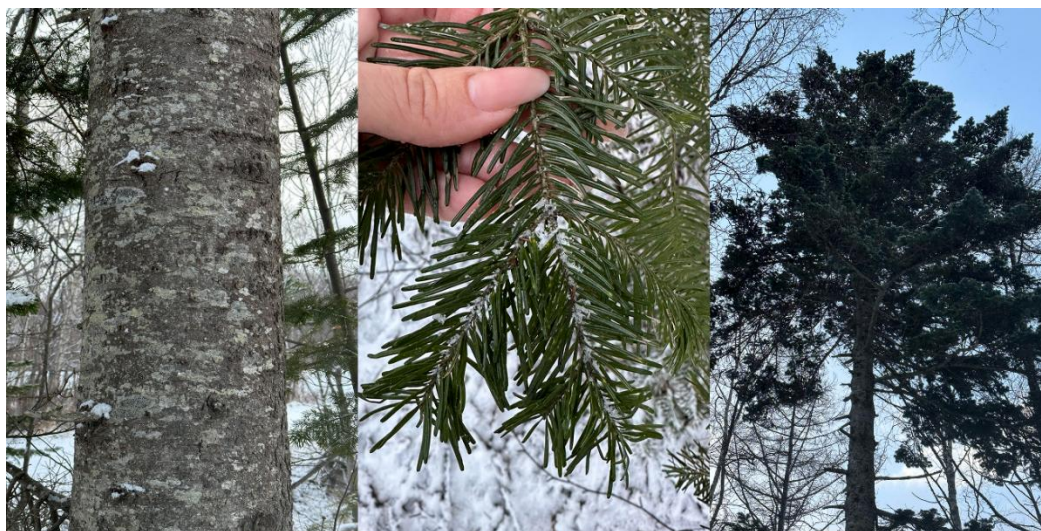


Рисунок 5. *Abies sachalinensis*: ствол, листья, общий вид дерева.

Picea jezoensis – основной доминант темнохвойных бореальных лесов, где образует I ярус, входит в состав северных кедрово-широколиственных лесов, а на севере ареала образует моnodоминантные сообщества (Рисунок 6). Дерево до 35 м в высоту, ствол до 120 см в диаметре. Кора темно-серая, с возрастом появляются округло-многоугольные пластинки, листовые подушечки направлены вниз. Молодые побеги голые. Хвоя до 2 см в длину, 2 мм в ширину, плоская, изогнутая, килеватая, остроконечная на нижней стороне с двумя сизыми полосками. Шишки овально цилиндрические, 3.5–8.0 см в длину, семенные чешуи с выемчатым краем, кроющие ланцетные, короткозубчатые. Семена 2,5 мм длиной, крыло 5–7 мм. Продолжительность жизни составляет 300–350 лет. *Picea jezoensis* – теневыносливый и холодолюбивый вид. Распространен до II зоны морозостойкости (предел морозостойкости от -45,6 °C до -40,0°C) (Bannister, Neuner, 2001).



Рисунок 6. *Picea jezoensis*: ствол, листья, общий вид дерева.

Pinus koraiensis — доминирующий вид в кедрово-широколиственных лесах северной умеренной зоны (Рисунок 7). Дерево достигает высоты 35–40 м, с диаметром ствола до 1,5 м. Кора коричневая, с красноватым оттенком. Молодые побеги красноватые, густо опушенные. Хвоя 8–15 см в длину, трехгранная, в почках по 5 хвоинок. Шишки крупные до 15 см в длину, созревают в течение 2 лет в сентябре – октябре, чешуи отогнуты к концу. Семена бескрылые до 15 мм длиной. Продолжительность жизни 350–450 лет, иногда достигает 500 лет. В молодом возрасте сосна корейская теневынослива, со временем потребность в свете увеличивается (Усенко, 2009). По морозостойкости распространяется до III зоны (предел морозостойкости от -39,9 °C до -34,4°C) (Bannister, Neuner, 2001).



Рисунок 7. *Pinus koraiensis*: ствол, листья, общий вид дерева.

Надо отметить, что это исследование ограничивается моделированием вечнозеленых хвойных видов, доминирующих в лесах региона, исключив *Larix gmelinii* – доминанта светлехвойных бореальных лесов. Этот вид – наиболее широко распространенное хвойное листопадное дерево в Северо-Восточной Азии, но моделирование потенциального распространения лиственницы с использованием метода SDM затруднено по двум причинам. Во-первых, *Larix gmelinii* обладает широкой экологической валентностью, что делает рост ее деревьев зависимым не столько от климата, сколько от истории нарушений, например, лесных пожаров, или от конкуренции с другими видами (Манько, 1987). Во-вторых, распространение лиственницы на большей части ареала сильно зависит от фактора многолетней мерзлоты. Именно подтаивание мерзлоты в летний период обеспечивает необходимую влагу для роста и развития деревьев, что делает возможным существование *Larix gmelinii* даже в условиях экстремально континентального климата с малым количеством осадков в летний период. При этом моделирование процессов формирования и динамики многолетней мерзлоты остается сложной задачей, а существующие модели очень сильно упрощены и включают множество неопределенностей (Saito et al., 2007; Lawrence et al., 2008; Yokohata et al., 2020; Langer et al., 2024). Таким образом, без учета фактора многолетней мерзлоты и нарушений других типов лесной растительности ретроспективное и прогнозное моделирование потенциального ареала лиственницы приводит к недостоверным результатам.

3.2 Теоретическая основа моделирования распространения видов

Для исследования климатогенной динамики ареалов вечнозеленых деревьев-доминантов лесных экосистем применен метод моделирования распространения видов (Species distribution models, SDM). Этот подход за последние десятилетия стал популярным в экологии растений и животных и позволяет решать различные задачи в области инвазий, охраны редких видов, эволюционной биологии и прогнозирования динамики распространения видов и сообществ (Guisan et al., 2013; Franklin, 2013; Guillera-Arroita et al., 2015;

Srivastava et al., 2019). В настоящее время разработан целый ряд методик для построения моделей SDM: обобщенные линейные и аддитивные модели, метод опорных векторов, а также методы машинного обучения (метод максимальной энтропии (MaxEnt), случайный лес, нейронные сети и др.) (Yee, Mitchell, 1991, Ferrier et al. 2002; Phillips, Anderson, Schapire, 2006; Franklin, 2013; Лисовский и др., 2020; Лисовский, Дудов, 2020).

При моделировании распространения видов путем SDM ареал вида понимается как гиперпространство экологических факторов (Elith, Franklin, 2013) в соответствии с концепцией фундаментальной экологической ниши Хатчинсона (Hutchinson, 1957). Фундаментальная экологическая ниша – заданное факторами среды пространство, которое занимают организмы при отсутствии конкуренции. В то время как реализованная ниша – это часть фундаментальной ниши, которая образуется в результате конкуренции вида с другими видами (Миркин, 2017). Современные методы SDM оперируют главным образом фундаментальной нишей, тогда как моделирование реализованных ниш представляет собой существенную методологическую трудность.

В качестве исходных данных для построения моделей используют точки присутствия – данные о местоположении вида (географические координаты), и значения параметров (климатических, топографических, орографических и др.), описывающих среду в местах распространения видов. Далее с помощью наиболее подходящей методики выявляют статистическую закономерность между присутствием вида и экологическими переменными (предикторами). Экстраполяция полученных взаимосвязей позволяет создать модель потенциального распространения вида в текущих условиях. На основе модели современного распространения таксона создаются прогнозные и ретроспективные модели в определенные временные периоды в зависимости от задач исследования.

3.3 Сбор данных

Точки присутствия

Точки присутствия – географические координаты мест фактического нахождения исследуемых видов – были собраны из различных доступных источников. Основной массив данных получен из открытой международной базы данных по биоразнообразию – Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <https://www.gbif.org/ru/>). Часть данных о распространении таксонов была собрана самостоятельно в результате полевых работ (142 локации, Рисунок 1б). Это как отдельные точки регистрации присутствия видов, так и координаты, взятые из собственных геоботанических описаний.

Помимо этого, в анализ были включены точки распространения по данным с гербарных этикеток из коллекций Ботанического сада-института ДВО РАН (VGBI), Ботанического института РАН им В. Л. Комарова (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (VLA), а также точки с цифровой версии обновленной карты растительности Китайской народной республики (Su et al., 2020) и карты растительности Японии (Карта растительности Японии, 2025). Существенные пробелы в данных о распространении видов на территории Северной Кореи были восполнены путем экспертного дешифрирования спутниковых снимков сверхвысокого разрешения на ресурсе GoogleEarth. В построении моделей были использованы только точки регистрации присутствия видов, без учета данных об их отсутствии. Точки охватывают всю область, где обитают виды, без ограничений в пределах административных или политических границ, что позволило получить более правдоподобные результаты.

В моделировании экологических ниш существует ряд проблем, связанных с достоверностью данных о распространении видов: пространственная неравномерность точек сбора данных, временная динамика ареалов, регистрация присутствия вида вне пригодных биотопов, трудности с выявлением видов, дублирование наблюдений (Лисовский и др., 2020). В то

же время, для хорошо идентифицируемых древесных видов с длительной продолжительностью жизни временная динамика ареалов и сложность в выявлении видов не актуальны. Основные трудности при сборе данных – пространственная неравномерность и регистрация таксона вне пригодных биотопов. Чтобы минимизировать эти искажения, весь полученный массив точек распространения прошел несколько этапов фильтрации. В первую очередь были исключены локалитеты с очевидным искусственным происхождением – лесные культуры и урбанизированные территории (сады, парки). На втором этапе из анализа были удалены точки присутствия, точность географической привязки которых менее 2 км. На последней стадии фильтрации выполнено разреживание точек для более равномерного распределения данных по всей области исследования с помощью пакета «geop», Python (<https://geopy.readthedocs.io/en/stable/>) с минимальным расстоянием между соседними точками 2 км. Такая дистанция обусловлена пространственным разрешением климатических данных, и задана так, чтобы в один пиксель попало не более 1 точки присутствия.

В результате, после подготовки исходных данных для построения моделей в анализ было включено 157 точек присутствия *Abies holophylla*, 278 точек *A. nephrolepis*, 601 точка *A. sachalinensis*, 479 точек *Picea jezoensis* и 207 точек *Pinus koraiensis*. Для оценки моделей использован метод случайной генерации точек псевдоотсутствия в заданной географической области вне точек присутствия (Barbet-Massin et al., 2012). Число точек псевдоотсутствия создано в 2,5 раза больше, чем число точек присутствия.

Климатические параметры

Еще один ключевой этап построения моделей – выявление факторов среды, лимитирующих распространение видов. В данной работе в качестве предикторов использованы только климатические факторы, что обусловлено широким географическим масштабом исследования и разнообразием условий среды, в которых распространены исследуемые виды.

В классических работах по SDM в качестве предикторов используют набор биоклиматических индексов bio1 – bio19 (Hijmans et al., 2005) и расширенный набор bio1 – bio35 (Nose et al., 2020), которые включают такие параметры, как среднегодовая температура, сумма осадков за год, средняя температура самого влажного квартала, сумма осадков в самый влажный месяц и т.д. Однако интерпретация подобных климатических данных с точки зрения экологии и географии растений затруднительна, а использование их для моделирования распространения растений некорректно. Например, среднегодовая температура воздуха в Хабаровске и на острове Беринга (Командорские острова) одинакова и составляет около +2,8 °C, в то время как зональная (то есть климатически обусловленная) растительность чрезвычайно отличается. Теплообеспеченность на острове Беринга настолько низкая, что исключает возможность роста прямостоящих древесных растений. Поэтому при построении моделей после анализа формальных биоклиматических индексов были выбраны биоклиматические параметры тепло- и влагообеспеченности, наибольший и статистически значимый вклад которых в распределение биоты и основных типов экосистем в Северо-Восточной Азии установлен и подтвержден рядом авторов (Kira, 1977; Rivas-Martinez et al., 1999; Nakamura et al., 2007, Korznikov et al., 2019) (Рисунок 8):

- тепловой индекс Кира (WKI)

$$WKI = \sum \max\{0, (T_i - 5)\},$$

где T_i – средняя температура в °C в i месяц

- холодовой индекс Кира (CKI)

$$CKI = -\sum \min\{0, (5 - T_i)\},$$

где T_i – средняя температура в °C в i месяц

- индекс континентальности (IC)

$$IC = T_{max} - T_{min}$$

- сумма осадков в жидком виде – сумма осадков в месяцы, когда температура выше 0 °C (P_p)

- сумма осадков в твердом виде – сумма осадков в месяцы, когда температура ниже 0 °C (P_n)

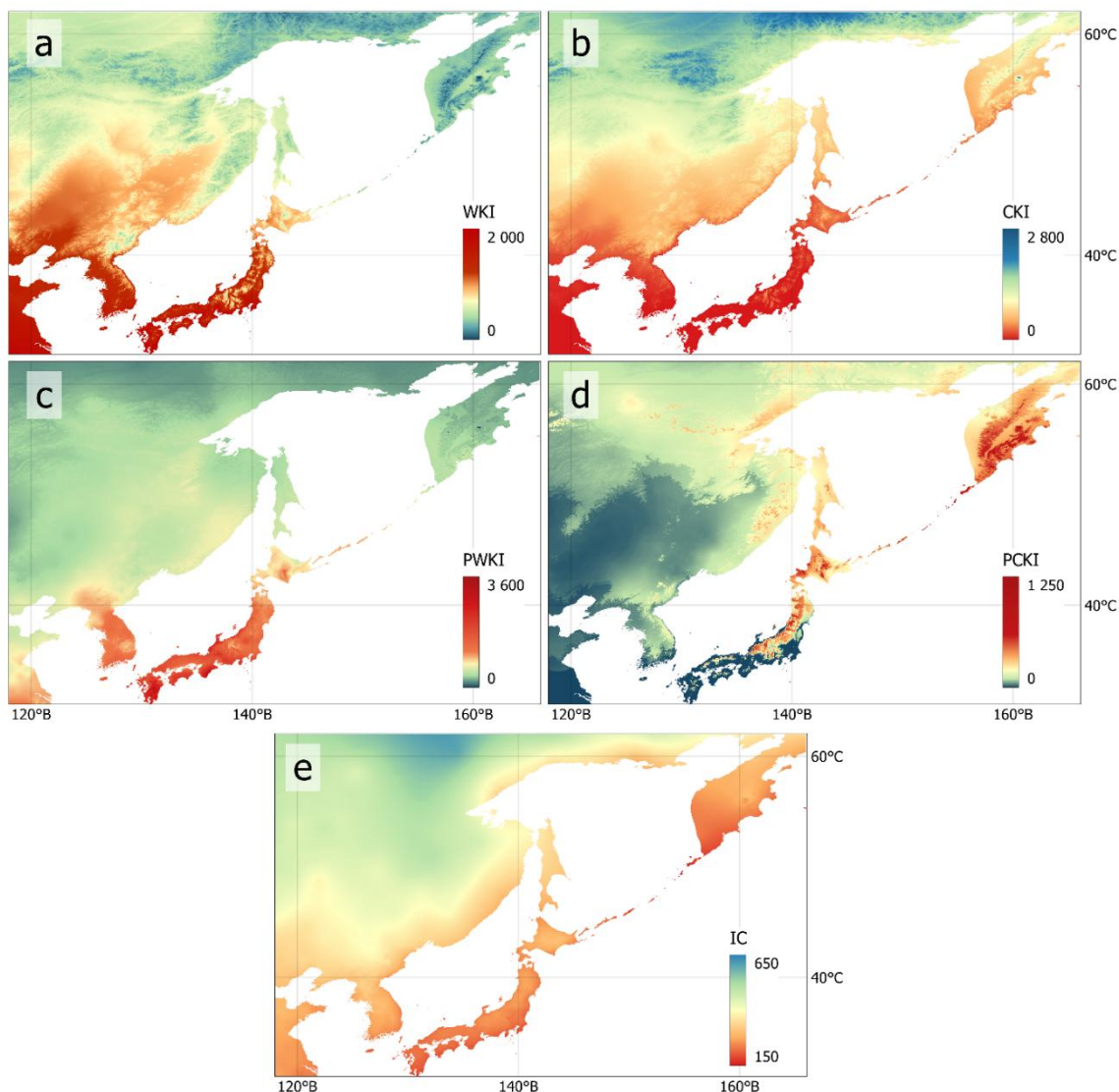


Рисунок 8. Распределение предикторов: а – тепловой индекс Кира, б – холодовой индекс Кира, с – сумма осадков в жидком виде, д – сумма осадков в твердом виде, е – индекс континентальности.

Для вычисления современных значений биоклиматических индексов использованы параметры среднемесячной температуры и суммы осадков из базы данных WorldClim 1.4 с максимальным доступным пространственным разрешением 30 угловых секунд ($\sim 0,0083^\circ$; $\sim 1 \text{ км}^2$) за период 1960–1990 гг. (www.worldclim.org/data/v1.4/paleo1.4.html, Hijmans et al., 2005). Значения климатических параметров WorldClim основаны на интерполяции данных с метеостанций с поправкой на рельеф. Версия базы данных 1.4 содержит

значения климатических параметров для времени максимума последнего оледенения и климатического оптимума голоцена, поэтому была использована вместо более новой версии 2.1.

Выбранные предикторы были проверены на мультиколлинеарность с помощью пакета PerformanceAnalytics в среде Rstudio (Petreson et al., 2014), основанной на языке программирования R (<https://www.r-project.org/>) (Рисунок 9). Максимальная корреляция наблюдается между холодовым индексом Кира и индексом континентальности (0,63), тогда как корреляция между остальными предикторами не превышала 0,5.

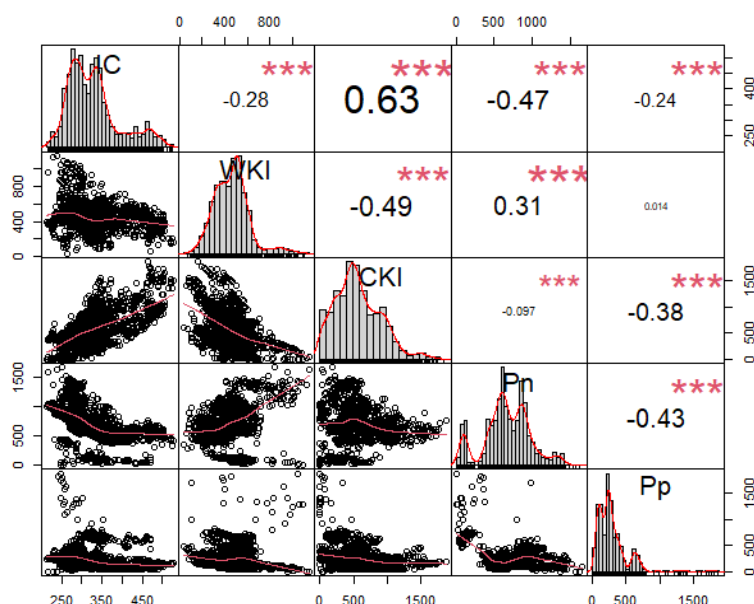


Рисунок 9. Корреляция между предикторами. IC – индекс континентальности, WKI – тепловой индекс Кира, CKI – холодовой индекс Кира, Pn – сумма осадков в твердом виде, Pp – сумма осадков в жидком виде. Звездочками отмечена достоверность корреляции.

Для визуализации биоклиматических ниш видов использован метод главных компонент (Principal component analysis, PCA), который позволил сократить размерность пространства факторов. PCA был выполнен в среде Rstudio с помощью пакетов «factoextra» (Kassambara, Mundt, 2020) и «FactoMineR» (Le et al., 2008). Для визуализации результатов анализа был использован пакет «ggplot2» (Wickham, 2016).

3.4 Моделирование потенциального распространения видов

Для выявления взаимосвязей между распространением видов и биоклиматическими переменными использован алгоритм машинного обучения «случайный лес» (Random forest, RF), реализованный с использованием библиотеки «Scikit-learn» на языке Python (Pedregosa et al., 2011). Этот подход имеет ряд преимуществ по сравнению с другими подходами, так как позволяет работать как с количественными, так и с качественными переменными, моделировать нелинейные зависимости, а также обладает гибкими настройками и возможностью оценки вклада каждого предиктора в модель.

Метод «случайный лес» основан на создании множества бинарных деревьев решений, генерируемых на подмножествах данных (в данном исследовании на основе 2/3 от исходной выборки). Для уменьшения вероятности переобучения максимальная глубина деревьев была ограничена до 10. Был использован метод классификации, при котором в каждом узле принималось решение на основании большинства деревьев. По результатам голосования была создана финальная модель случайного леса на основе 100 деревьев решений. Остальные параметры алгоритма, такие как число признаков для расщепления ветви дерева, минимальное количество элементов выборки для расщепления и минимальное число объектов в листьях, были заданы по умолчанию пакета Scikit-learn, в котором реализован алгоритм. Для каждого предиктора была получена кривая отклика, отражающая вероятности присутствия вида в зависимости от значений параметра.

Для оценки качества классификации наиболее часто используются метрики ROC (Receiver Operating Characteristics, графическое представление характеристик работы классификатора) и AUC (Area Under the Curve, представляет собой площадь под кривой ROC), которые характеризуют соотношение истинно положительных (true positive rate) и ложно положительных (false positive rate) результатов (Lobo et al., 2007). Однако эти показатели дают достоверную оценку при использовании данных как

присутствия, так и отсутствия вида. В настоящей работе в качестве исходных данных использованы только точки присутствия, а точки псевдоотсутствия были сгенерированы случайным образом вне точек распространения видов. В таком случае наиболее корректным и надежным, по сравнению с использованием стандартных метрик, считается непрерывный индекс Бойса (Continuous Boyce Index, CBI) (Boyce et al., 2002; Hirzel et al., 2006). Непрерывный индекс Бойса оценивает, насколько предсказания модели отличаются от случайного распределения точек присутствия вдоль градиента прогнозирования и принимает значения от -1 до +1. Значения, близкие к 1, указывают на хорошее соответствие модели реальному распределению присутствия вида, значения около 0 свидетельствуют о случайности прогноза, а отрицательные значения указывают на обратное предсказание. Расчеты CBI были выполнены в Python с использованием библиотеки «SciPy» (модуль «stats») путем 100 случайных разбиений набора данных на тренировочные (75 %) и тестовые (25 %) выборки. Оценка всех моделей показала высокую достоверность.

Для экстраполяции моделей распространения видов на прошлое и будущее использованы две глобальные климатические модели (Global climate models, GCMs), которые наилучшим образом отражают климатические условия Восточной Азии (Raju, Kumar, 2020), а также имеют полные данные в базе WorldClim v.1.4: MIROC-ESM (Model for Interdisciplinary Research on Climate), основанная на изменении количества осадков (Watanabe et al., 2011) и CCSM4 (Community Climate System Model), где за основу взят показатель максимальных температур (Gent et al., 2011).

Прогностическое моделирование выполнено в рамках сценариев выброса парниковых газов и их концентрацию в атмосфере к 2100 году (Representative Concentration Pathway, RCP). На данный момент существует 4 сценария климатических изменений: RCP2.6 – самый благоприятный сценарий, согласно которому среднегодовая планетарная температура увеличится на 0,3–1,7°C к 2100 г., а уровень радиационного воздействия

составит 2,6 Вт/м² (van Vuuren et al., 2011), сценарий RCP4.5 предполагает рост среднегодовой температуры на 1,7–3,2°C, а уровень радиационного воздействия составит 4,5 Вт/м² к 2100 г., RCP6.0 – сценарий, по которому температура увеличится на 2,0–3,7 °C, а уровень радиационного воздействия составит 6 Вт/м² к 2100 г., RCP8.5 – пессимистичный сценарий, согласно которому среднегодовая температура увеличится на 2,6–4,8°C, а уровень радиационного воздействия к 2100 году повысится до 8,5 Вт/м² (Riahi et al., 2011). В настоящей работе использовано 2 контрастных сценария: оптимистичный RCP2.6, реализация которого повлечет наименьшие изменения в климатической системе, хотя с учетом наблюдаемых трендов роста среднегодовых температур в последние годы этот сценарий маловероятен, и пессимистичный RCP8.5, наиболее соответствующий современным тенденциям глобального потепления.

Для визуализации полученных результатов SDM и оценки площадей потенциального распространения видов результат были представлены в бинарном виде, где 1 – благоприятные местообитания, 0 – неблагоприятные местообитания. Пороговые значения вероятности присутствия вида были подобраны на основе оптимальных значений индекса maxSSS (Maximizing the sum of sensitivity and specificity) (Liu et al., 2013). Индекс maxSSS помогает определить такой порог вероятности, который обеспечивает наилучший баланс между чувствительностью (sensitivity, доля правильно предсказанных точек присутствия среди всех фактических точек присутствия) и специфичностью (specificity, доля правильно предсказанных точек отсутствия среди всех фактических точек отсутствия) модели. Порог, при котором сумма чувствительности и специфичности максимальна, выбирается как оптимальный. В случае необходимости порог был откорректирован экспертным методом с шагом вероятности 0,1. В результате были выбраны такие значения, которые приближают современную модель распространения вида к известному контуру ареала вида. Если вероятность присутствия вида в определенной точке превышала этот порог, то место считалось

благоприятным (1). Полученные модели были визуализированы в виде картографических материалов с помощью программы QGIS3.16 (<https://qgis.org/ru/site/>).

В итоге для каждого вида построено 9 карт потенциального распространения на 4 временных периода: современность; конец плейстоцена, максимум последнего оледенения (~22 тыс. л. н.) – пик последнего глобального похолодания, которое является ключевым фактором формирования и распространения современной растительности; середина голоцена, климатический оптимум голоцена (~6 тыс. л. н.) – период максимального потепления в голоцене, в это время поверхность Земли приняла облик, близкий к современному; прогностические модели на 2070 год согласно двум сценариям климатических изменений: оптимистичный сценарий RCP2.6 и пессимистичный сценарий RCP8.5. Для дополнительной верификации ретроспективных моделей был проанализирован большой объем палеоботанических данных: микро- и макрофоссилий растений. Для выявления современных тенденций реакции деревьев-доминантов на климатические изменения были использованы методы дендрохронологии, основанные на анализе ширины годовых колец.

3.5 Оценка современного климатического отклика деревьев

Годичные кольца древесных растений – достоверный и высокоинформативный источник данных об окружающей среде, и в настоящее время является одним из основных инструментов для изучения климатического отклика деревьев и экосистем (Fritts, 1976; Sheppard, 2010; Camarero et al., 2015). Для оценки современной реакции деревьев на изменения климата были собраны данные в 7 точках в различных частях ареалов видов (Рисунок 16). Всего в анализ было взято 778 дендрохронологических образцов (кernов): 82 kernа *Picea jezoensis* с острова Сахалин и 505 kernов с центральной части полуострова Камчатка, 52 kernа с *Abies sachalinensis* с острова Сахалин, 34 kernа *Abies holophylla* с южного Сихотэ-Алиня, 60

образцов *Pinus koraiensis* с южного Сихотэ-Алиня, и 45 из лесных культур на юге острова Сахалин. Сбор образцов осуществлялся с 2017 по 2024 гг.

После сбора керны были предварительно обработаны: высушены, вклеены в деревянную рейку и отшлифованы с помощью ленточной шлифовальной машинки на наждачной ленте 600-800 grit или подрезаны скальпелем вручную. Полученные образцы были отсканированы в высоком разрешении (3200-4800 dpi) и далее на изображениях была измерена ширина годовичных колец с помощью программного обеспечения CooRecorder. Образцы с наиболее узкими годовичными кольцами были измерены на полуавтоматической установке LINTAB с использованием бинокля и с программного обеспечения TSAPWin. Точность измерений 0,01 мм. Для выявления ложных и выпавших годовичных колец была проведена перекрестная датировка в программе CDendro (Cybis Dendrochronology). Проверка качества и корректности датировки выполнена в программе COFECHA (Holmes, 1983) и в среде RStudio с помощью пакета «dplR» (Bunn et al., 2008).

Далее индивидуальные древесно-кольцевые хронологии были стандартизированы с целью исключения неклиматических трендов в приросте деревьев. Стандартизация рядов данных проведена в программе RStudio с применением пакета «detrendR» (Campelo, 2022). Для исключения длинноволнового тренда был использован метод относительного сглаживания «Spline» (сглаживание 35-67% относительно длины образца). Этот метод был выбран, в связи с тем, что исследуемые деревья в основном растут в лесу, где на их рост активное влияние оказывают рядом стоящие деревья, сильно ограничивая световой ресурс. Поэтому в течение жизни для деревьев характерны длительные неоднократные периоды увеличения и замедления радиального прироста. Для образцов, у которых характер роста объясняется преимущественно возрастным трендом, использовали метод негативной экспоненты («NegExp»). В результате после стандартизации измерений годовичного радиального прироста в миллиметрах были получены относительные величины – индексы радиального прироста (radial growth index,

RWI). Далее на основе отдельных хронологий для каждого вида в каждой точке были построены обобщённые древесно-кольцевые хронологии RWI. Надежность полученной хронологии была оценена с помощью показателя *expressed population signal* (EPS) (Wigley et al. 1984).

Для того, чтобы определить современные тренды RWI у деревьев, были взяты измерения за последние 80 лет и разбиты на 2 промежутка: с 1940 по 1979 гг. и с 1980 по настоящее время (последний год – год сбора образцов – был разным на разных точках). Такой временной промежуток связан с зафиксированным резким ростом температур воздуха в поверхностном слое атмосферы именно после 1980-х годов (IPCC, 2023). Далее для каждого отрезка была построена линейная регрессия. Для оценки значимости выявленных трендов изменения RWI использовался модифицированный тест Манна-Кендалла (Mann-Kendall test) в среде R с использованием пакета «modifiedmk» (Patakamuri, O'Brien, 2020), который в отличие от стандартного теста учитывает автокорреляцию данных.

Выявление климатических факторов, лимитирующих прирост деревьев, выполнено на основе дендроклиматического анализа в пакете «treeclim» в RStudio (Zang, Biondi, 2015). В качестве климатических параметров использовали следующие месячные параметры тепло- и влагообеспеченности территории: средняя, минимальная и максимальная температура, сумма осадков, и различные индексы засухи: откалиброванный индекс засухи Палмера (self-calibrating Palmer Drought Severity Index, scPDSI), стандартизированный индекс испарения осадков Standardized Precipitation Evapotranspiration Index (SPEI) и климатический индекс влажности Climate Moisture Index (CMI). Значения климатических параметров были взяты из базы данных CRU TS4.07 – Climatic Research Unit (CRU) Time-Series (TS) версия 4.07 (Harris et al., 2020). Параметры scPDSI были взяты из CRU TS версия 3.10, длина временного ряда с 1901 по 2009 г. Остальные параметры взяты в период с 1901 по 2023 гг. В результате между RWI и климатическими параметрами была вычислена корреляция Пирсона. Воздействие климатических

параметров на прирост текущего года учитывалось с июня прошлого года по сентябрь настоящего года.

Глава 4. Анализ климатических факторов

4.1 Биоклиматические ниши видов

Описание биоклиматических ниш видов выполнено на основе анализа главных компонент (Рисунок 10а, б) по двум первым компонентам, которые объясняют 85,8 % дисперсии (Рисунок 10в). Первая компонента включает совокупность 4-х климатических показателей: холодовой индекс Кира, индекс континентальности, сумма осадков в жидком виде и тепловой индекс Кира (Таблица 1). Во вторую компоненту наибольший вклад вносит сумма осадков в виде снега и, в меньшей степени, тепловой индекс Кира. Все климатические переменные имеют примерно равную значимость в анализе.

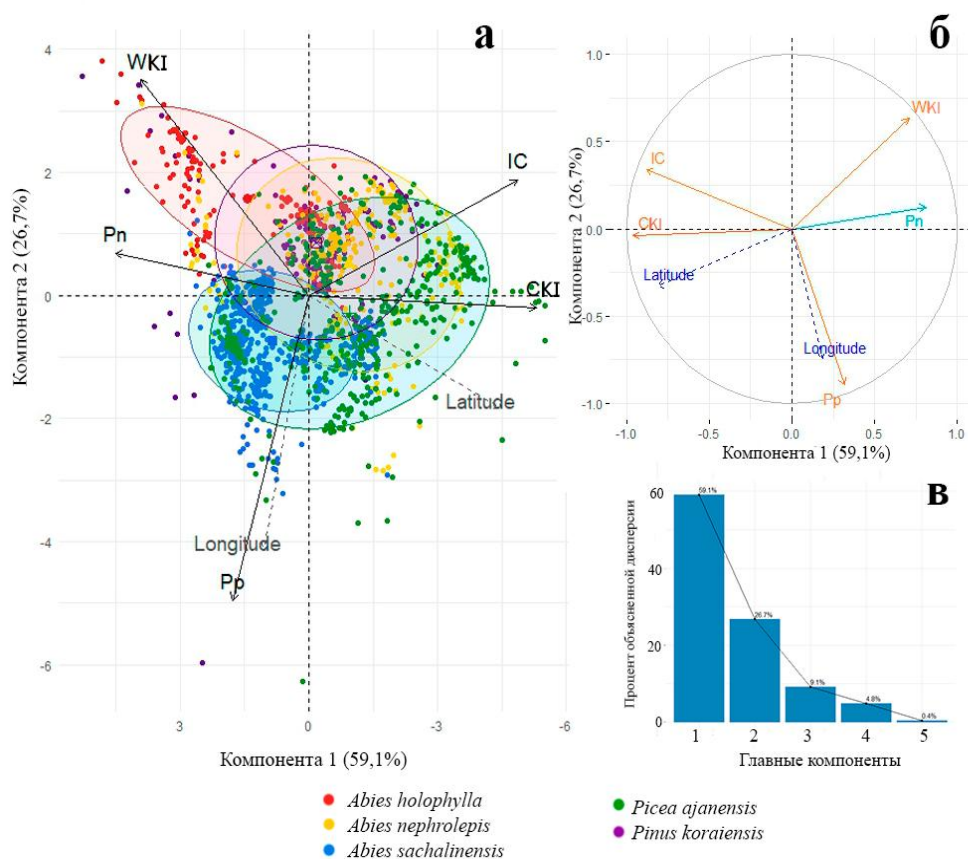


Рисунок 10. Анализ главных компонент: а – визуализация биоклиматических ниш видов, б – вклад предикторов в анализ, в – вклад компонент в анализ. Latitude – широта, Longitude – долгота. IC – индекс континентальности, WKI – тепловой индекс Кира, CKI – холодовой индекс Кира, Pn – сумма осадков в виде снега, Pp – сумма осадков в виде дождя.

Климатические факторы показывают тесную связь с географическим положением. С увеличением широты снижается теплообеспеченность территории (Рисунок 10б). По мере увеличения долготы возрастает количество осадков в виде дождя, что отражает переход от континентального климата с более засушливыми условиями к океаническому влажному (Рисунок 10б).

Таблица 1. Вклад климатических переменных в компоненту.

	Вклад климатических переменных в компоненту		Вклад переменных в анализ
	Компонента 1	Компонента 2	
WKI	0,707	0,633	20,984
CKI	-0,959	-0,036	21,485
Ic	-0,88	0,339	20,717
Pp	0,319	-0,895	21,051
Pn	0,813	0,126	15,763

Примечания: WKI – тепловой индекс Кира, CKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pp – сумма осадков в виде снега, Pn – сумма осадков в виде дождя.

Точки, соответствующие локалитетам *Picea jezoensis*, занимают довольно большую часть по координатной плоскости PCA, что отражает широкую экологическую амплитуду этого вида (Рисунок 10а). Облако точек расположено ближе к правому нижнему углу, где значения теплового индекса Кира ниже, а холодowego индекса выше, что отражает «холодолюбивость» вида и его устойчивость к низким температурам. *Abies sachalinensis* образует плотное скопление точек в левой нижней части координатной плоскости, что соответствует местообитаниям с высоким уровнем осадков, как в виде дождя, так и снега, характерных для островных территорий с океаническим климатом на самом востоке региона. Этот вид обладает относительно узкой биоклиматической нишей, которая не пересекается с другими видами, за исключением *Picea jezoensis*. Вместе эти виды образуют темнохвойные сообщества на островной части Северо-Восточной Азии. *Abies nephrolepis* – более континентальный вид и в пространстве занимает область с высокими показателями индекса континентальности и холодowego индекса Кира. *Abies*

holophylla, в свою очередь, представляет собой наиболее теплолюбивый вид, обитающий на южных широтах, распространение которого тесно связано с повышенными значениями теплового индекса Кира. *Pinus koraiensis* занимает центральное положение на плоскости и предпочитает местообитания с умеренными влаго- и теплообеспеченностью.

4.2 Вклад биоклиматических переменных в модели распространения видов

В данном разделе представлены значения вкладов предикторов в SDM всех видов. Сумма осадков в виде дождя – один из ведущих факторов в моделях для всех видов (Таблица 2). У *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis* – это самый значимый параметр, в то время как остальные переменные имеют примерно равный вклад. В моделях для *Picea jezoensis* и *Abies holophylla* также важную роль играет сумма осадков в виде снега, а у *A. sachalinensis* эта переменная имеет ведущую роль. Подробные данные по значениям климатических переменных благоприятных для роста деревьев каждого вида описаны в главе 5.

Таблица 2. Вклад биоклиматических индексов в итоговую модель.

Вид	WKI	CKI	IC	Pp	Pn
<i>Pinus koraiensis</i>	0,181	0,163	0,175	0,304	0,177
<i>Picea jezoensis</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

WKI – тепловой индекс Кира, CKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pp – сумма осадков в виде дождя, Pn – сумма осадков в виде снега.

Глава 5. Модели современного распространения видов

5.1 Доминанты бореальных экосистем

5.1.1 Модель распространения *Abies nephrolepis*

Оценка полученной модели потенциального распространения *Abies nephrolepis* по индексу Бойса составила 0,99, что говорит о высокой достоверности результата. Пороговое значение вероятности присутствия/отсутствия *Abies nephrolepis* при переходе к бинарному представлению результату – 0,7. Мультифакторный анализ климатических переменных показал, что наиболее значимый предиктор в модели *Abies nephrolepis* – сумма осадков в период с положительными температурами (Pr, вклад индекса – 0,445) (Таблица 2). Оптимальные значения этого показателя находятся в диапазоне от 500 до 1000 мм осадков в год (Рисунок 11). Остальные показатели имеют примерно равноценный вклад в итоговую модель.

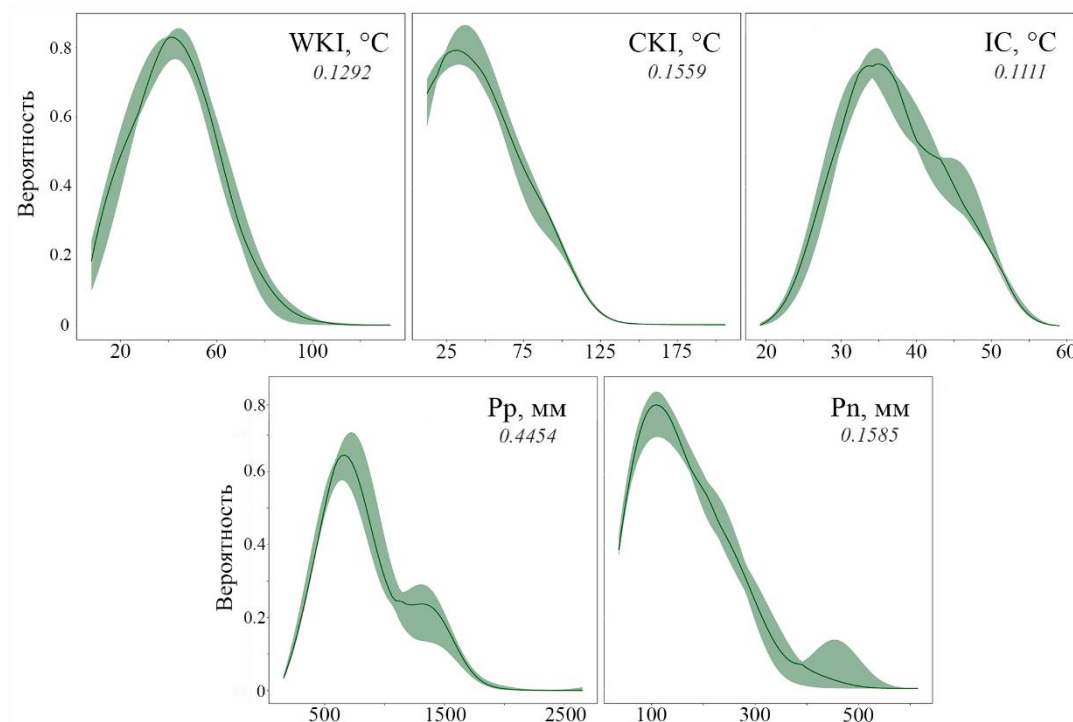


Рисунок 11. Кривые отклика *Abies nephrolepis*. WKI – тепловой индекс Кира, SKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pr – сумма осадков в виде дождя, Pn – сумма осадков в виде снега. Курсивом – вклад предиктора в модель.

Согласно полученным данным, *Abies nephrolepis* в современности имеет самую широкую область потенциального распространения среди исследуемых видов (776,5 тыс. км²) как вдоль широтного, так и долготного направления, включая участки от побережья до 123° в. д. вглубь континента (Рисунок 12). Модель показывает благоприятные местообитания для вида на Буреинском, Баджальском и хребте Турана, на всей территории горной системы Сихотэ-Алинь, а также в Северо-Корейских и Восточно-Корейских горах, уходя на юг до 35° с. ш. Помимо этого, подходящие условия отмечены на острове Хоккайдо и на юге острова Сахалин, где фактически распространен близкий вид *Abies sachalinensis*.

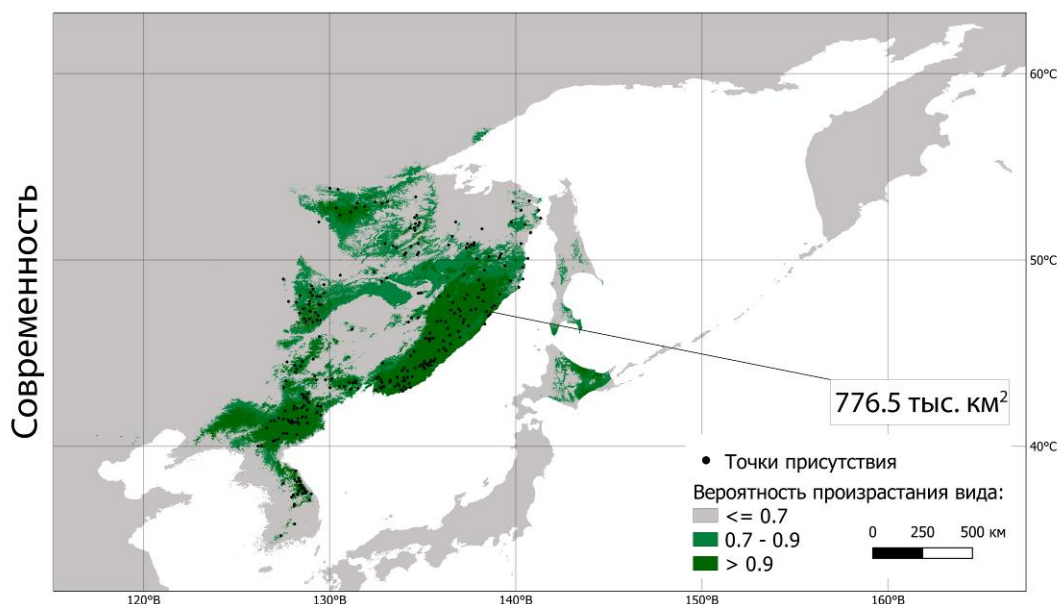


Рисунок 12. Карта современного распространения *Abies nephrolepis*.

5.1.2 Модель распространения *Abies sachalinensis*

Модель для *Abies sachalinensis* имеет высокую достоверность, индекс Бойса равен 0,99. Пороговое значение вероятности присутствия/отсутствия вида при переходе к бинарному результату – 0,8. Основной фактор, определяющий область распространения *Abies sachalinensis*, – количество осадков в виде снега (вклад предиктора в модель 0,417), в то время как вклад осадков в виде дождя в итоговую модель несколько ниже (0,301) (Таблица 2). Минимальное количество осадков в холодное время года для выживания вида составляет 100 мм/год, что для других видов является оптимальным значением

(Рисунок 13). Наиболее благоприятные условия для *Abies sachalinensis* образуются при наличии 250–400 мм осадков в виде снега в год.

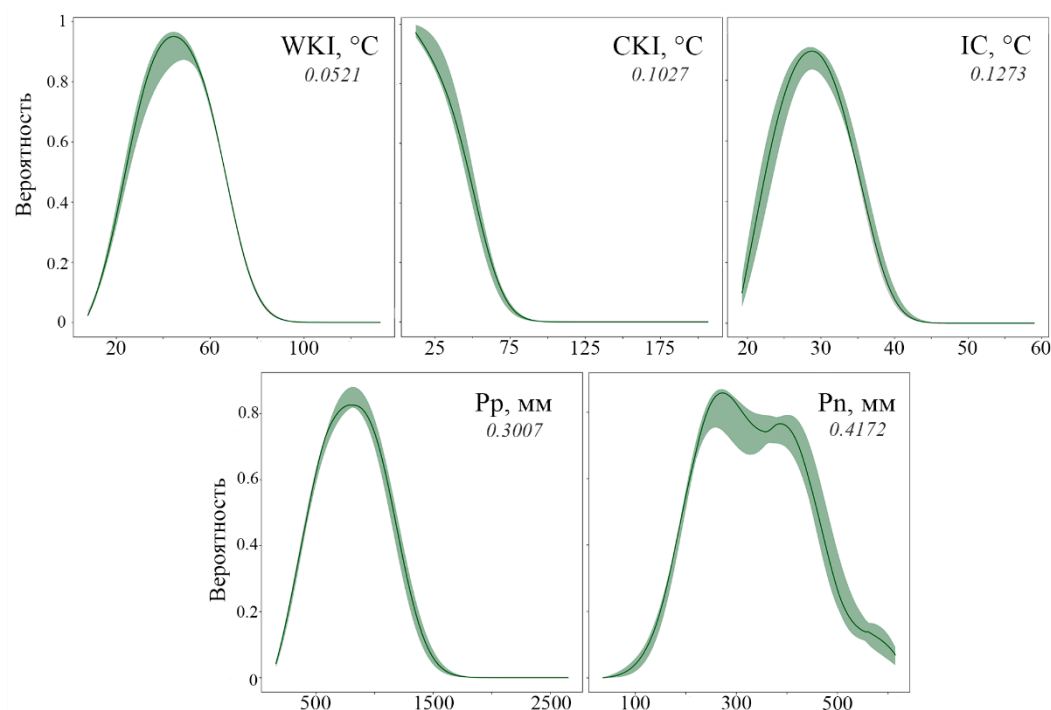


Рисунок 13. Кривые отклика *Abies sachalinensis*. WKI – тепловой индекс Кира, SKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pr – сумма осадков в виде дождя, Pn – сумма осадков в виде снега. Курсивом – вклад предиктора в модель.

Площадь области потенциального распространения островного вида *Abies sachalinensis* в настоящее время составляет 194,7 тыс. км² и охватывает север острова Хонсю, острова Хоккайдо, Сахалин и Южные Курилы (Итуруп, Кунашир, Шикотан и группу островов Хабомаи) (Рисунок 14). По полученным моделям на острове Итуруп пригодны территории до самой северной его оконечности. Однако фактическая область распространения этого вида прерывается несколько северо-восточнее залива Куйбышева (центральная часть Итурупа), в окрестностях оз. Лебединое (Баркалов, 2009), что обусловлено суровым локальным климатом и вулканической активностью. Ложноположительный результат наблюдается и на севере острова Хонсю.

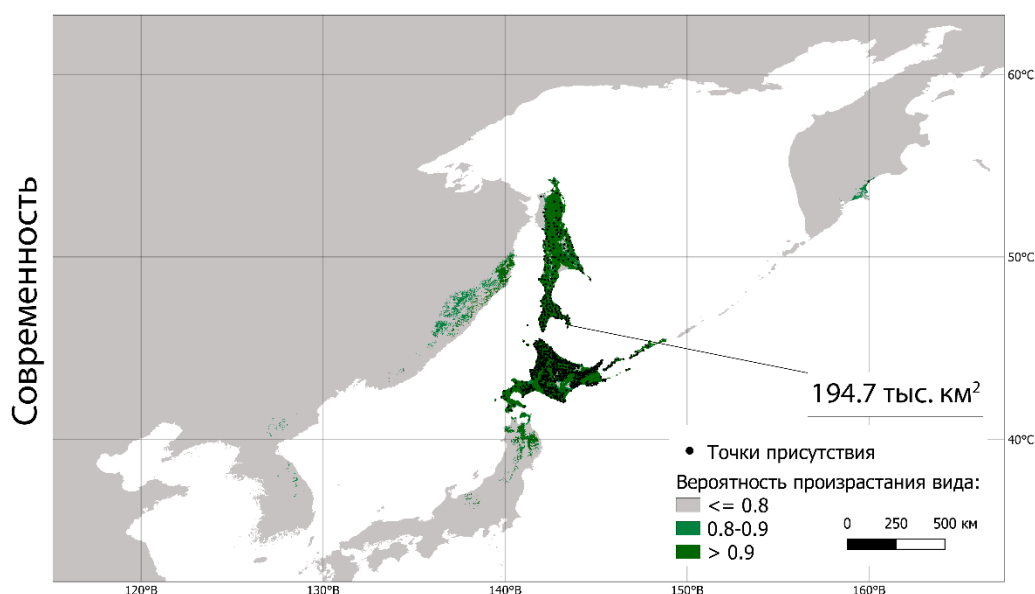


Рисунок 14. Карта современного распространения *Abies sachalinensis*.

Благоприятные по климату местообитания для *Abies sachalinensis* отмечены на материковой части (север Приморского края), где этот вид с высокой вероятностью может сосуществовать совместно с *Abies nephrolepis*, хотя достоверные подтверждения этому в виде гербарных образцов растений нам неизвестны. Наличие подобных областей с оптимальными условиями указывает на сходство экологических требований двух видов, а также на возможные миграционные процессы между материком и островами с обменом генетической информацией, особенно во время пиков похолодания, когда уровень моря понижался, а площадь суши увеличивалась.

5.1.3 Модель распространения *Picea jezoensis*

Оценка модели *Picea jezoensis* показала высокую достоверность результатов: индекс Бойса равен 0,99. Пороговое значение вероятности присутствия/отсутствия вида при переходе к бинарному результату – 0,43. На распространение *Picea jezoensis* оказывает влияние взаимодействие трех факторов в равной степени: сумма осадков в виде дождя, в виде снега и тепловой индекс Кира (Таблица 2, Рисунок 15). Холодовой индекс Кира и индекс континентальности имеют меньший вклад в SDM. Вид обладает самой широкой биоклиматической нишей среди исследуемых (Рисунок 10).

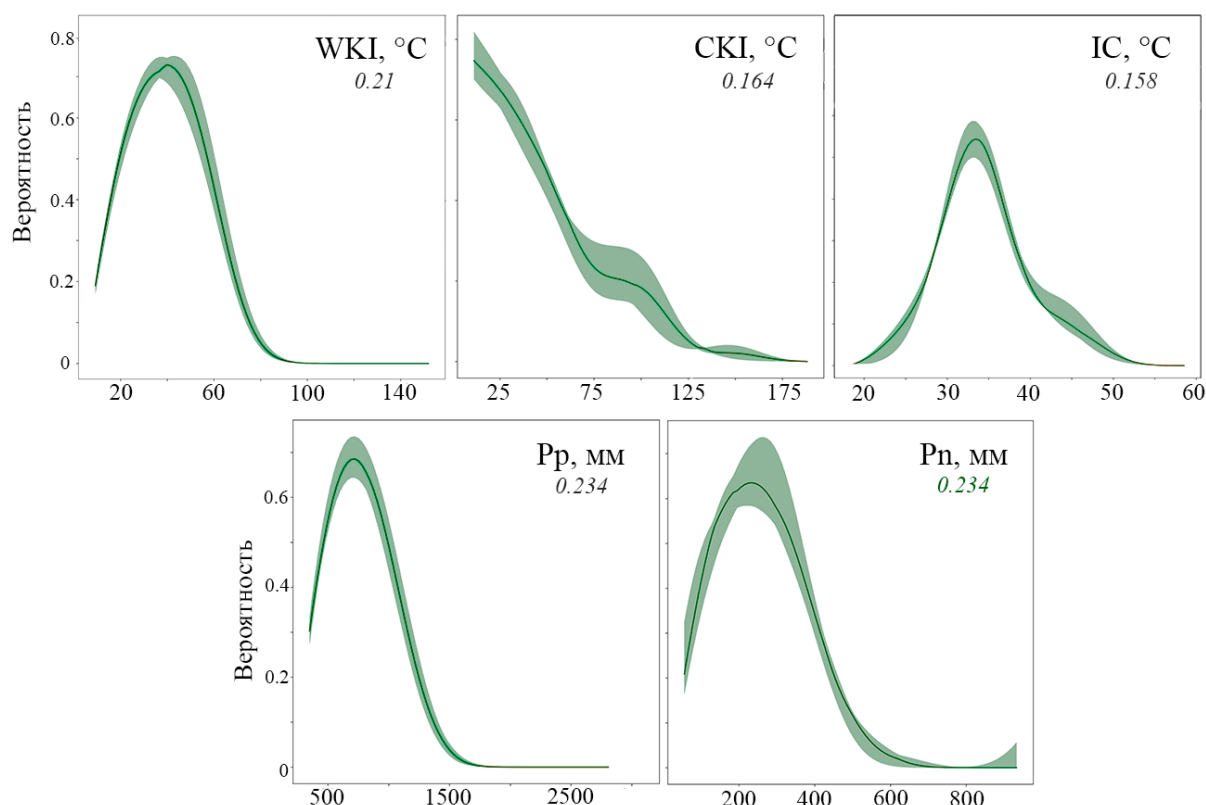


Рисунок 15. Кривые отклика *Picea jezoensis*. WKI – тепловой индекс Кира, SKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pr – сумма осадков в виде дождя, Pn – сумма осадков в виде снега. Курсивом – вклад предиктора в модель.

Современная площадь территории с оптимальными климатическими условиями для роста *Picea jezoensis* составляет 513 тыс. км² (Рисунок 16). Этот вид широко распространен как в широтном, так и в долготном направлениях. Потенциальный ареал покрывает горные системы Сихотэ-Алинь и Северо-Корейскую, Буреинский, Баджалский, Становой хребты и юго-восточную часть хребта Джугджур в материковой части, большую часть островов Сахалин и Хоккайдо.

Благодаря большей холодоустойчивости деревьев *Picea jezoensis* по сравнению с *Abies*, северная граница ее потенциального распространения достигает 54° с. ш. В этом районе деревья образуют чистые ельники и еловые леса с примесью *Larix gmelinii* (полуостров Камчатка, север Хабаровского края и полуостровов Шмидта на острове Сахалин) (Леса Дальнего Востока, 1969). На Курильских островах *Picea jezoensis* распространена только на юге острова

Итуруп до залива Доброе Начало (45° с. ш.) (Баркалов, 2009), хотя модели показывают благоприятные макроклиматические условия по всему острову и даже на более северном острове Уруп (Рисунок 16).

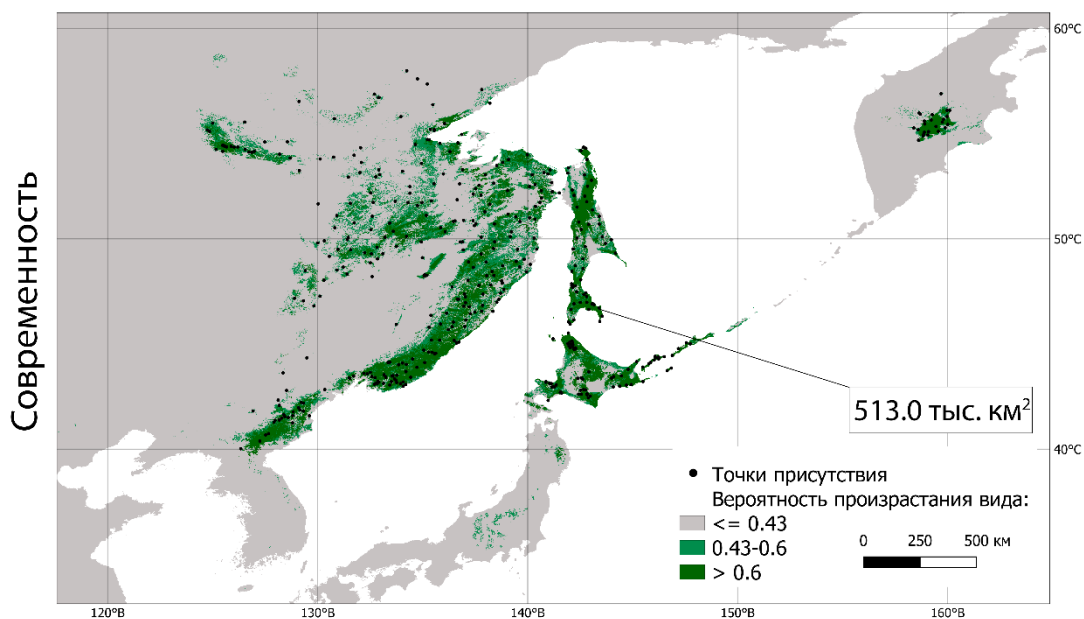


Рисунок 16. Карта современного распространения *Picea jezoensis*.

5.1.4 Сравнение карты актуальной растительности и моделей распространения

Бореальные елово-пихтовые леса Северо-Восточной Азии занимают обширные территории. Основной ареал этих лесов расположен в пределах от 40° до 56° с. ш. (Forest vegetation..., 2003). Сравнительный анализ карт на основе SDM с картой растительности России ИКИ РАН и ЦЭПЛ РАН (Карта растительности России, 2013), показал, что южная часть областей потенциального распространения *Abies nephrolepis* и *Picea jezoensis* совпадает с зоной смешанных хвойно-широколиственных лесов, где эти виды формируют сообщества совместно с комплексом широколиственных деревьев. Большая часть областей потенциального распространения этих видов соответствует классу «темнохвойные вечнозеленые леса» на карте.

Однако на отдельных участках результаты различны. На побережье Приморья, где для хвойных видов на картах потенциального распространения отмечены благоприятные по климату местообитания (Рисунки 12, 16), фактически преобладают лиственные леса (Карта растительности России,

2013). В большинстве своем это вторичные дубовые сообщества, возникшие в результате пожаров (Добрынин, 2000) или производные леса, сформировавшие после проведения промышленных рубок. На севере Приморья и в Хабаровском крае отдельные участки заняты светлехвойными лесами из лиственницы, которые также чаще всего имеют пирогенное происхождения. В центральной и северной частях острова Сахалин, где биоклиматические модели показывают благоприятные районы для темнохвойных лесов, доминируют леса из *Larix gmelinii*, что связано с почвенными условиями. Северо-Сахалинская равнина – результат тектонического поднятия дна Охотского моря и устья палео-Амура, где преобладают отложения в виде мелких песков и глин с заболоченными участками. Современная растительность этих территорий представляет собой эдафический климакс, где преобладают послепожарные лиственничные леса и редколесья. Несмотря на климатические условия, способствующие формированию темнохвойных лесов, на таких субстратах выживают лишь деревья *Larix gmelinii*. Елово-пихтовые леса в этой части острова встречаются только в местах выхода коренных пород.

5.2 Доминанты северных умеренных экосистем

5.2.1 Модель распространения *Abies holophylla*

Модель потенциального распространения *Abies holophylla* имеет высокую степень достоверности, индекс Бойса равен 0,99. Ведущим климатическим предиктором в модели выступает количество осадков в виде дождя (вклад – 0,291), второй фактор по значимости – осадки в виде снега (вклад – 0,249) (Таблица 2). По сравнению с бореальными видами *Abies*, деревья *Abies holophylla* наиболее теплолюбивые и требовательны к количеству осадков в теплое время года: оптимальные условия – 700–1500 мм/год в виде дождя и до 150 мм/год осадков в виде снега (Рисунок 17). Пороговое значение вероятности присутствия/отсутствия *Abies holophylla* при переходе к бинарному результату – 0,7.

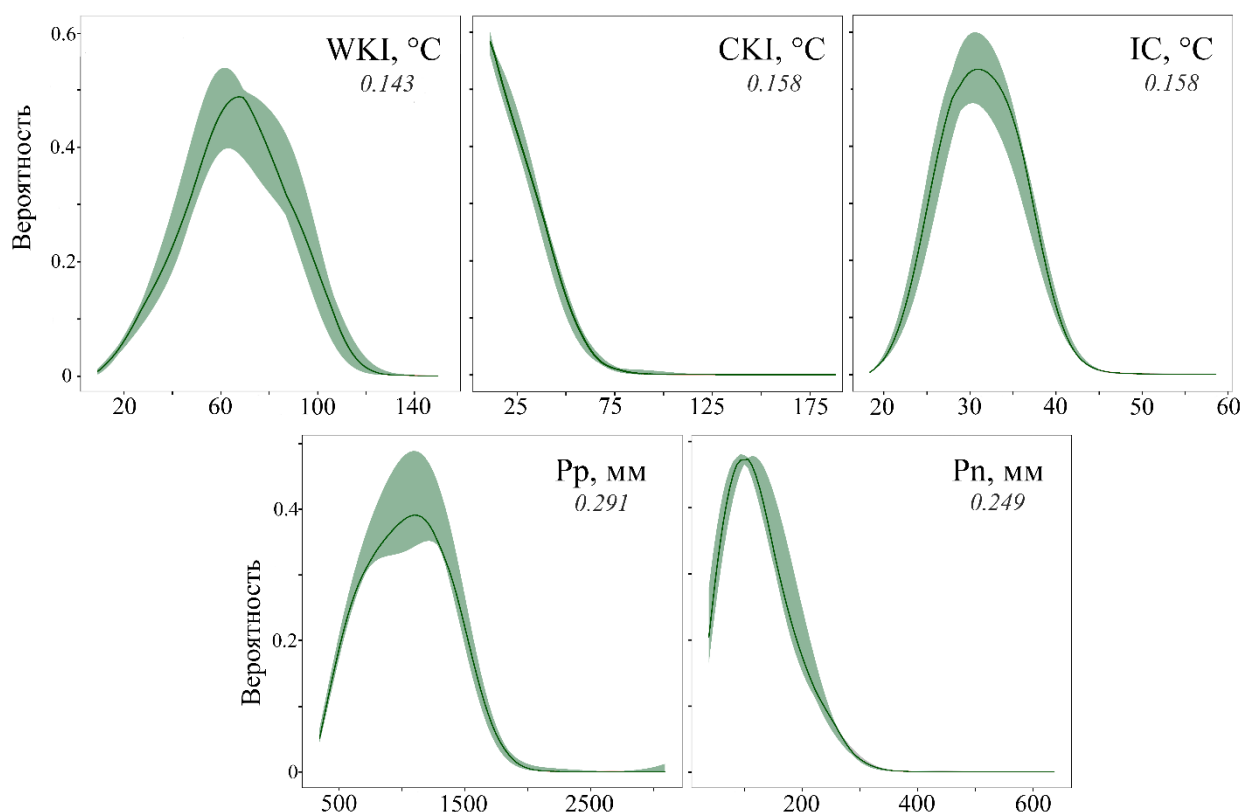


Рисунок 17. Кривые отклика *Abies holophylla*. WKI – тепловой индекс Кира, SKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pr – сумма осадков в виде дождя, Pn – сумма осадков в виде снега. Курсивом – вклад предиктора в модель.

Среди всех исследуемых видов *Abies holophylla* имеет наименьшую площадь современного потенциального распространения (всего 71,7 тыс. км²). Основная часть территорий с благоприятными условиями расположена на Корейском полуострове, а северная граница не продвигается выше 45° с. ш., заходя лишь на крайний юг Приморского края (Рисунок 18). Естественные лесные массивы с *Abies holophylla* сильно фрагментированы, особенно за пределами России. В России вид сохранился преимущественно на особо охраняемых природных территориях и нуждается в дополнительной охране. Помимо естественных факторов, ареал *Abies holophylla* ограничен из-за интенсивной антропогенной деятельности (рубки, пожары и преобразование земель под сельское хозяйство).

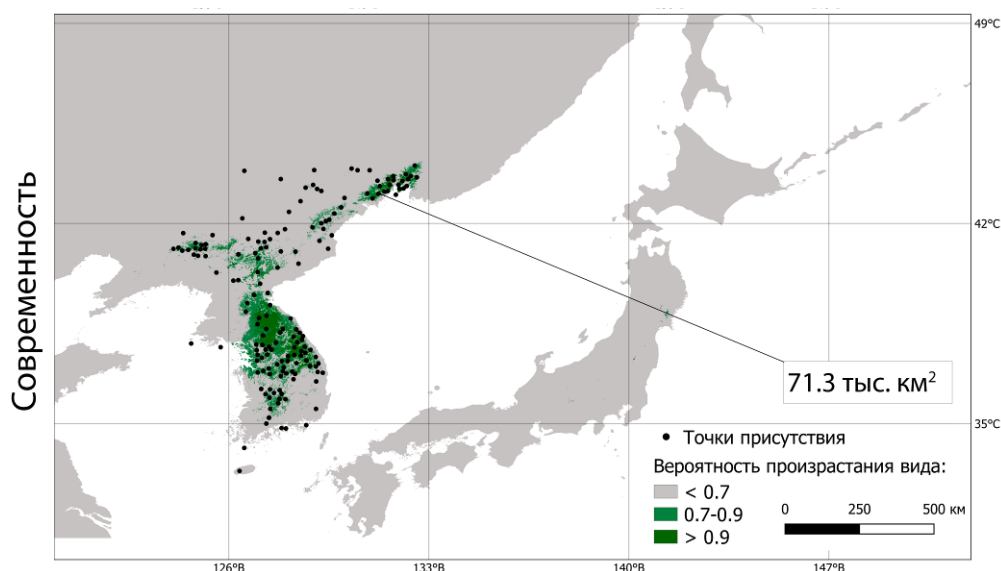


Рисунок 18. Карта современного распространения *Abies holophylla*.

5.2.2 Модель распространения *Pinus koraiensis*

Оценка модели потенциального распространения *Pinus koraiensis* показала высокую достоверность результатов – индекс Бойса составил 0,89. Пороговое значение вероятности присутствия/отсутствия вида при переходе к бинарному результату – 0,26. Наибольший вклад в модель потенциального распространения *Pinus koraiensis* вносит сумма осадков в виде дождя (вклад 0,304), в то время как остальные предикторы имеют примерно равноценную долю влияния (Таблица 2). Оптимальное количество осадков в теплое время года составляет от 500 до 1000 мм/год (Рисунок 19).

Площадь области потенциального распространения *Pinus koraiensis* в современных климатических условиях – 303,8 тыс. км², и включает Северо-Корейские и Восточно-Корейские горы, большую часть горной системы Сихотэ-Алинь и Становой хребет (Рисунок 20). Изолированная популяция находится в горных районах центральной части острова Хонсю, при этом подходящие климатические условия для роста деревьев вида намного шире, чем его фактическое распространение.

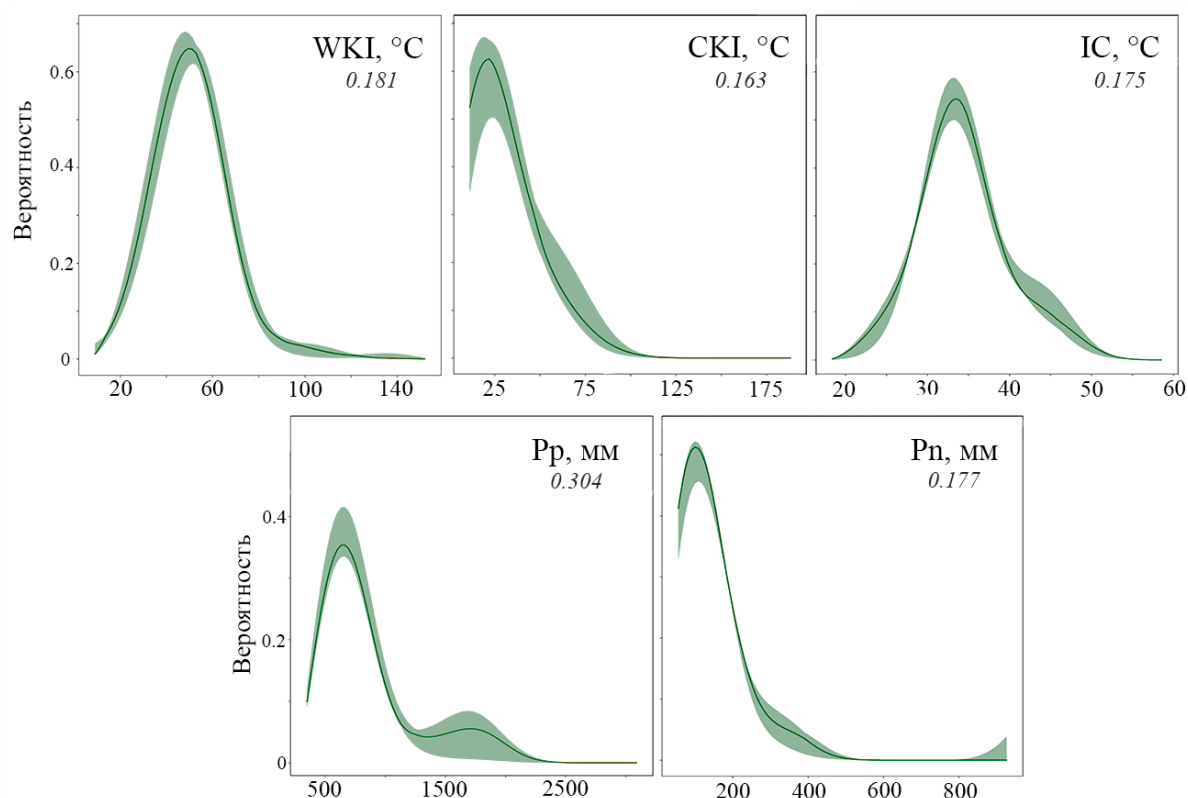


Рисунок 19. Кривые отклика *Pinus koraiensis*. WKI – тепловой индекс Кира, CKI – холодовой индекс Кира, IC – индекс континентальности, Pr – сумма осадков в виде дождя, Pn – сумма осадков в виде снега. Курсивом – вклад предиктора в модель.

Карта современного распространения *Pinus koraiensis*, полученная с использованием SDM (Рисунок 20), очень близка к реальным границам ареала вида и существенно отличается от ранее созданной климатической модели распространения *Pinus koraiensis* в работе Шитары с соавторами (Shitara et al., 2021). В рамках настоящего исследования территории островов Хоккайдо, Сахалин и южных Курил считаются непригодными для *Pinus koraiensis*, что соответствует реальному отсутствию вида в естественных сообществах. Общая площадь климатически подходящей территории в созданной модели (Рисунок 20) почти на 500 тыс. км² меньше, чем площадь, оцениваемая в модели Шитары (Shitara et al., 2021). Однако площадь высоко пригодных местообитаний в полученной модели на 100 тыс. км² больше. Повышенная точность SDM, полученной в рамках настоящего исследования, обусловлена использованием физиологически значимых биоклиматических индексов,

учитывающих теплообеспеченность территории и распределение осадков в виде дождя и снега в течение года, вместо стандартных показателей Wordclim 1.4 (bio1–bio19; Hijmans et al., 2005). Помимо этого, в данном исследовании существенно дополнены данные по распространению вида (точки присутствия) в континентальной части ареала на территории России, где в настоящее время расположена большая часть ареала *Pinus koraiensis*.

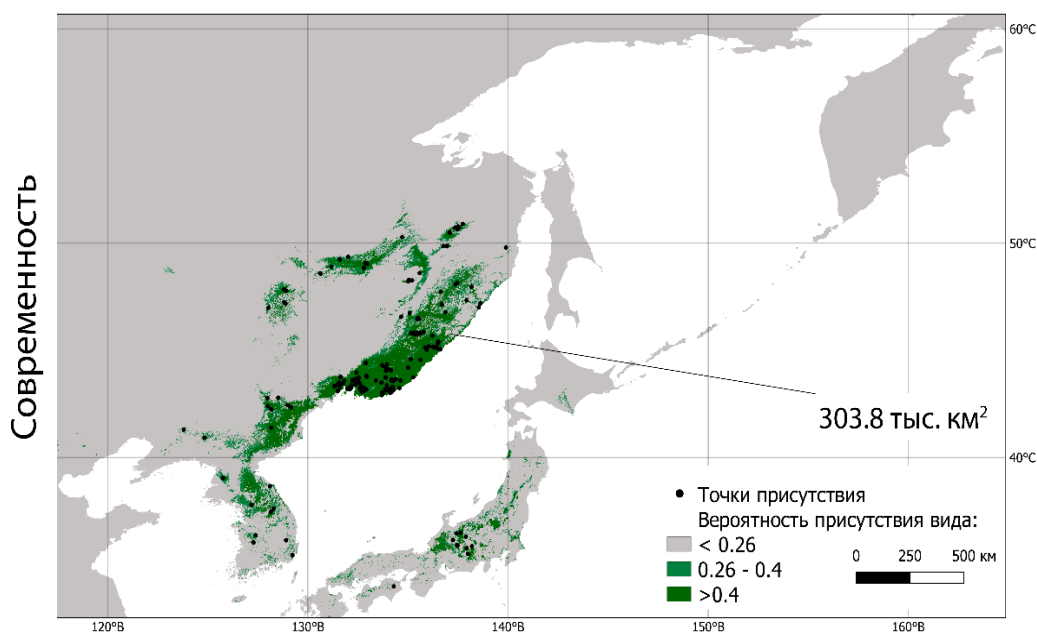


Рисунок 20. Карта современного распространения *Pinus koraiensis*.

Созданная модель потенциального распространения *Pinus koraiensis* в значительной степени соответствует карте актуальной растительности России, (Карта растительности России, 2013). Основное отличие нашей модели от карты ИКИ РАН И ЦЭПЛ заключается в растительности прибрежной зоны Приморского края. Как и в случае с бореальными видами, эта территория обозначена на карте растительности России как лиственные леса, тогда как созданная в данной работе SDM показывает климатически благоприятные участки для распространения *Pinus koraiensis* (Рисунок 20). Однако фактически эту территорию покрывают вторичные дубняки, сформировавшиеся в результате пожаров в хвойно-широколиственных лесах (Добрынин, 2000). В остальном модель *Pinus koraiensis* практически полностью совпадает с картой растительности России, включая горные

районы Сихотэ-Алиня, где пояс смешанных лесов сменяется темнохвойными бореальными лесами.

Согласно карте растительности Китая (Su et al., 2020) в горных районах северо-восточного Китая преобладают смешанные леса и темнохвойные леса, а северо-восточная китайская равнина занята сельскохозяйственными угодьями в основном однолетними культурными растениями (Su et al., 2020). Леса из *Pinus koraiensis* здесь остались, главным образом, на хребтах Малый Хинган и Чанбайшань на высоте 500–1300 м над ур. м. (Ma et al., 1992). По результатам SDM небольшие участки климатически благоприятных мест для обитания вида присутствуют в этих районах. На Корейском полуострове *Pinus koraiensis* единично встречается в пределах пояса листопадных лесов на высотах от 600 до 1050 м над ур. м. Область потенциального распространения *Pinus koraiensis* шире, чем актуальный ареал вида в Маньчжуро-Корейских горах, что связано с сильным антропогенным преобразованием естественных ландшафтов на этих территориях. В Японии на островах Хонсю и Сикоку вид встречается только в высокогорных районах до 2600 м над ур. м. (Kong, 2006).

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

Для климатических условий периода максимума последнего оледенения (25–15 тыс. л. н.) характерны масштабные щитовые ледники по всему северу Европы и Северной Америки (Lambeck et al., 2014). Однако, несмотря на суровый холодный и аридный климат, господствующий в северном полушарии, и значительное сокращение площади умеренных и бореальных лесов по всему миру (Prentice, 2011), в Северо-Восточной Азии сложилась более благоприятная обстановка. Сплошной ледовый щит здесь не формировался в течение всего Плейстоцена, а оледенения носили лишь локальный горно-долинный характер (Короткий и др., 1996; Короткий и др., 1999). В южной части региона ледники покрывали только высокогорные области, такие как г. Чанбайшань (2749 м над ур. м.), северные районы острова Хоккайдо и вершины Японских Альп на острове Хонсю. Уникальные экологические условия в притихоокеанской Азии способствовали сохранению многих видов растений (Krestov et al., 2010). Важным лимитирующим фактором, влияющим на географическое распространения растений в тот период, была аридизация климата, а не только лишь низкие температуры (Крестов и др., 2009).

Кроме отсутствия сплошного ледового покрова, важным фактором, определившим распределение растительности в позднем плейстоцене, была регрессия уровня мирового океана. Территории, которые в настоящее время являются шельфовыми зонами Желтого, Японского и Охотского морей, представляли собой обширные равнины с пологим рельефом (Sakaguchi et al., 2012). Таким образом, изменение границ суши открыло большие участки для распространения растений и животных, а также способствовало обмену генетической информацией между ранее изолированными популяциями (Qiu et al., 2011).

6.1 Доминанты бореальных экосистем

Во время максимума последнего оледенения климатически благоприятные области для распространения доминантов бореальных темнохвойных экосистем находились значительно южнее их современного положения в пределах от 35° до 45° с. ш. В лесах преобладали деревья рода *Picea* благодаря их большей устойчивости к засушливому и холодному климату по сравнению с деревьями из рода *Abies* (Igarashi, Zharov, 2011; Igarashi, 2013).

По модели MIROC-ESM площадь климатически пригодных мест для *Picea jezoensis* 22 тыс. л. н. составляла 456 тыс. км², что на 57 тыс. км² меньше современной (Приложение, Рисунок 1). Основная область потенциального распространения располагалась на территории Северной Кореи, на севере острова Хонсю и на юге острова Хоккайдо (Рисунок 21). Модель CCSM4 дает обратные результаты – область потенциального распространения была выше современной на 30 тыс. км² (513 тыс. км²), пригодными были большая часть Маньчжуро-Корейской горной системы, включая Борисовского плато и Пограничный хребет, побережье Японского моря (восточные склоны Сихотэ-Алинского хребта) до 50° с. ш., а также остров Хоккайдо, юг Сахалина, южные и центральные Курильские острова (Рисунок 21).

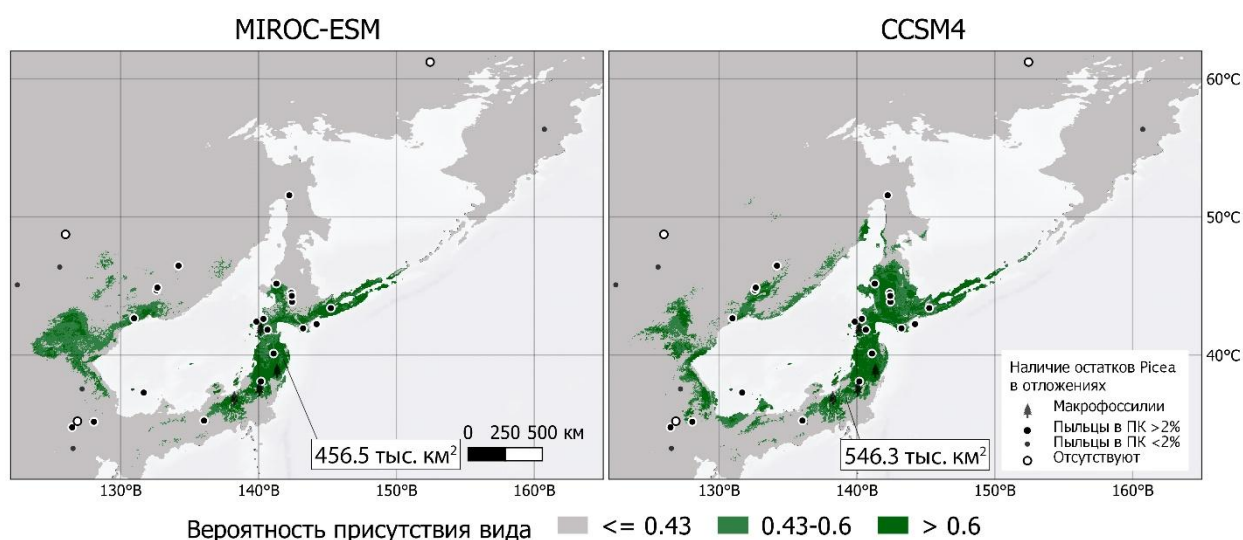


Рисунок 21. Область потенциального распространения *Picea jezoensis* во время максимума последнего оледенения. ПК – палинологический комплекс.

Климатические условия для распространения *Abies nephrolepis* были благоприятными, главным образом, на Корейском полуострове и в Японии, включая север острова Хонсю и юг Хоккайдо (Рисунок 22). По данным модели MIROC-ESM, площадь области потенциального распространения в период максимума последнего оледенения была на 200 тыс. км² меньше современной (554,2 тыс. км²) (Приложение, Рисунок 2). По модели CCSM4 площадь была всего на 55 тыс. км² меньше (721,8 тыс. км²), климатически благоприятными распознаны участки на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня вплоть до 48° с. ш., аналогично результатам по *Picea jezoensis* (Рисунок 22).

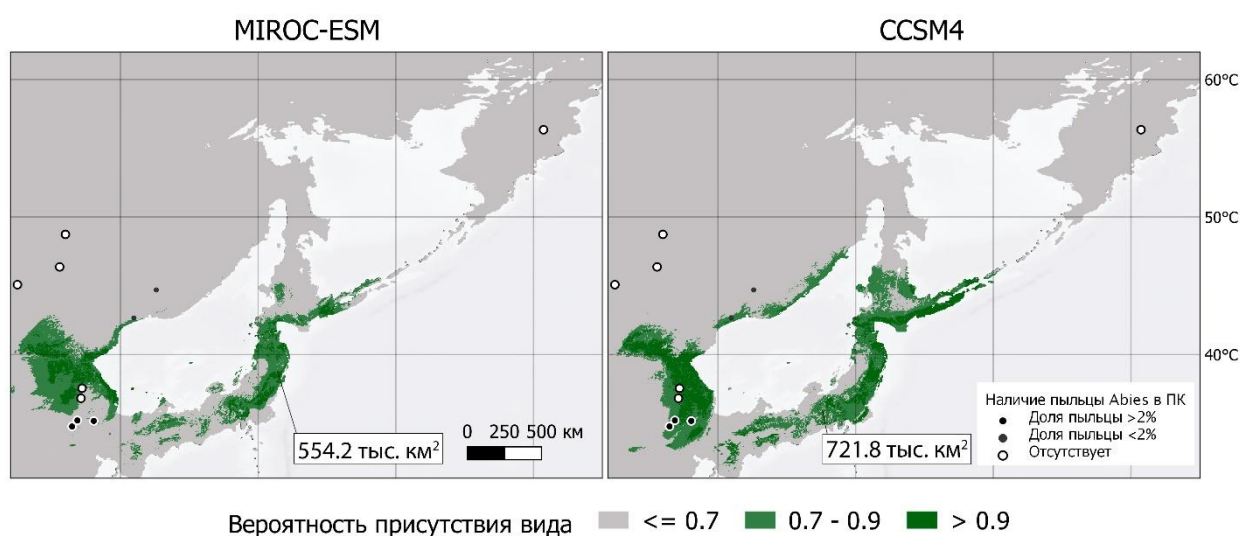


Рисунок 22. Область потенциального распространения *Abies nephrolepis* во время максимума последнего оледенения. ПК – палинологический комплекс.

Согласно реконструкциям, растительный покров Северо-Восточной Азии в это время был представлен светлохвойной тайгой и редколесьями из *Larix*, которые перемежались с рефугиумами темнохвойной тайги (Herzschuh, 2020). Высокая неоднородность растительности и, соответственно, разнообразие экологических условий поддерживались многочисленными популяциями мегафауны (Zimov et al., 2012). Результаты моделирования показывают, что в материковой части наиболее благоприятные условия для распространения вечнозеленых доминантов бореальных лесов складывались в прибрежных районах, где климат был менее засушливым. Но даже в прибрежных районах на самом юге российского Дальнего Востока

доминировали заболоченные луга, мари, сфагновые болота, лиственничные, березовые, ольховые и ивовые леса (Андерсон и др., 2017). Бореальные сообщества занимали лишь горные отроги и прибрежные увалы (Андерсон и др., 2017), что подтверждается и созданными в данном исследовании моделями (Рисунки 21, 22). Отсутствие палинологических данных для восточного склона Сихотэ-Алиня, вдоль побережья Японского моря (замкнутого водоема в период максимума последнего оледенения), не позволяет проверить распространение и северную границу ареалов видов в этом районе.

В континентальных районах, где климат более засушливый, фактор влагообеспеченности становится ключевым. Область потенциального распространения *Picea jezoensis* не продвигалась севернее 45° с. ш., а для более влаголюбивой *Abies nephrolepis* – 42° с. ш. (Рисунки 21, 22). Споро-пыльцевой спектр из нижнего течения реки Бикин (западный склон Сихотэ-Алиня) показывает доминирование березовых редколесий с лиственницей и с *Picea*, а также сфагновых болот с кустарниковой березой (Белянин, Белянина, 2018). *Abies* в это время здесь отсутствовала. Небольшое количество пыльцы *Abies* (вероятно, *Abies nephrolepis*) зафиксировано в районе озера Ханка близ границы России и Китая, где также отмечена пыльца *Picea* (вероятно, *Picea jezoensis*) (Белянин, Белянина, 2012). Эти данные согласуются с нашими результатами по климатической модели CCSM-4, которая, по всей видимости, более правдоподобно отражает ситуацию во время максимума последнего оледенения (Рисунки 21, 22).

В аридных континентальных районах северо-восточного Китая по данным палинологических исследований преобладала степная растительность, существующие леса представляли собой редколесья из *Larix* (Li et al., 2019). Широко была распространена травяная растительность с доминированием видов из семейства Poaceae. На хребте Чанбайшань доминировали мелколиственные леса из *Betula* и *Alnus* с примесью *Pinus* (Li et al., 2019), как и в центральной части Дальнего Востока России.

Основной плейстоценовый рефугиум бореальных лесов находился в Маньчжуро-Корейских горах (Рисунки 21, 22). Интерпретация палинологических спектров с южной части региона исследования затруднена, поскольку пыльца *Abies* может относиться сразу к нескольким видам – *Abies holophylla*, *Abies nephrolepis* и *Abies koreana* Е.Н. Wilson. Но анализ общей композиции палиноспектра позволяет с высокой вероятностью предположить о видовой принадлежности пыльцы. Наличие широколиственных умеренных видов (роды *Carpinus*, *Fraxinus*, *Phellodendron*, *Tilia*) свидетельствуют в пользу пыльцы умеренного вида *Abies holophylla*, а наличие бореальных видов (роды *Picea*, *Larix*) – в пользу *A. nephrolepis*. Впрочем, современные ареалы двух видов перекрываются, и вполне возможно их совместное сосуществование на одной и той же территории в прошлом. На востоке Корейского полуострова темнохвойные леса (*Picea*, *Larix*, *Abies*, *Pinus*, включая *Pinus koraiensis*) встречались в виде небольших участков на склонах, обращенных к морю, в средних и верхних высотах за исключением самых высоких горных вершин (Chung et al., 2017). Увеличение обилия пыльцы *Abies* во время максимума последнего оледенения по сравнению с предшествующим временем плейстоцена и голоценом заметно и в отложениях южной части Японского моря и на острове Чеджу (Jun et al., 2020, Yi et al., 2022). Наша модель показывает, что практически вся современная территория Корейского полуострова была пригодной для роста *Abies nephrolepis* (Рисунок 22, модель CCSM4). Южнее 35° с. ш. бореальные леса сменялись более теплолюбивыми видами *Taxus*, *Abies* и *Thuja* (Kong, 2000).

На севере исследуемого региона реконструкциям климатических условий и растительности во время максимума последнего оледенения посвящено сравнительно мало работ (Pendea et al., 2017). Известно, что еще с плиоцена и до наступления сильного похолодания виды из родов *Picea* и *Abies* повсеместно в небольшом количестве встречались на полуострове Камчатка (Брайцева и др., 1968; Скиба, 1975). При изменении климата растительность сменилась на тундровые и степные сообщества, представляющие

ландшафтный комплекс мамонтовой степи (Vereshchagin, Baryshnikov, 1991; Markova et al., 1995). В то же время в споро-пыльцевых спектрах фиксируется малое количество пыльцы *Picea* и *Larix* в области Центральной Камчатской депрессии, хотя и отмечается, что эти виды практически полностью исчезли из состава флоры (Брайцева и др., 1968; Dirksen et al., 2013). Наши модели в этом районе показывают ложноотрицательный результат и не выявляют этот рефугиум с благоприятными микроклиматическими условиями, которые позволили сохраниться *Picea jezoensis* и *Abies* на Камчатке (Рисунки 21, 22).

На островных территориях, благодаря повышенной влажности воздуха вблизи океана, складывались относительно благоприятные климатические условия. Потенциальный ареал *Abies sachalinensis* во время максимума последнего оледенения по модели MIROC-ESM занимал лишь север острова Хонсю (общая площадь – 130,0 тыс. км²) (Рисунок 23, Приложение, Рисунок 3). Согласно модели CCSM4, благоприятные по климату участки располагались несколько шире: помимо севера Хонсю потенциальные территории выявлены в прибрежных районах южного Хонсю, западного Хоккайдо и на южных Курильских островах (общая площадь – 198,6 тыс. км²). Совпадение участков потенциального распространения *Abies nephrolepis* и *A. sachalinensis* во время максимума последнего оледенения на севере острова Хонсю и на западном и юго-восточном побережья Хоккайдо указывает на схожие экологические предпочтения и возможность генетического обмена между популяциями этих видов в недавнем эволюционном прошлом (Рисунки 22, 23).

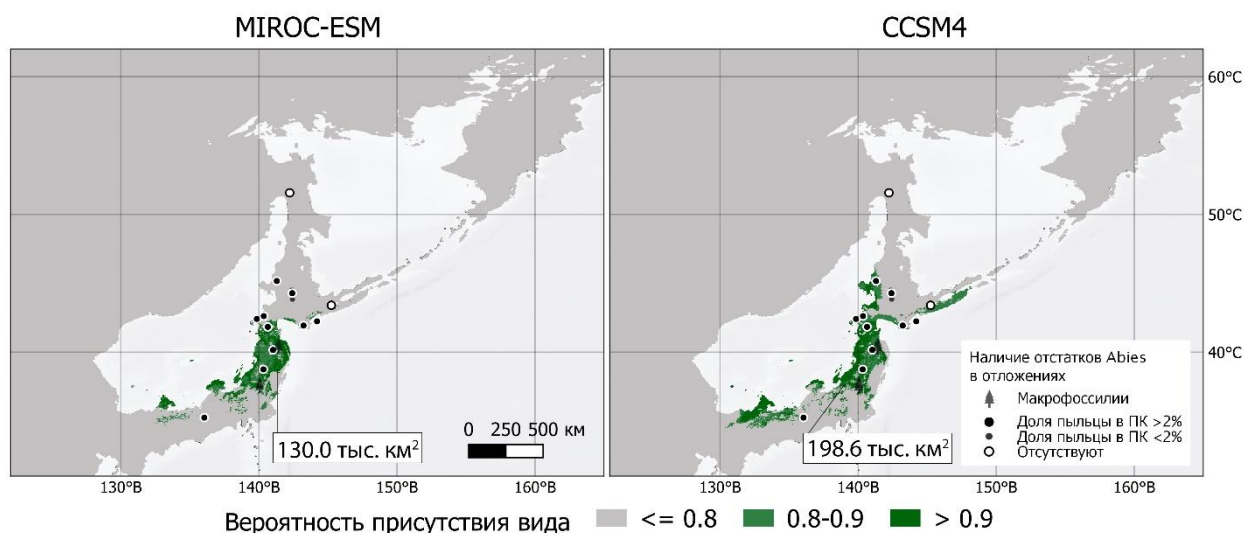


Рисунок 23. Область потенциального распространения *Abies sachalinensis* во время максимума последнего оледенения. ПК – палинологический комплекс.

Полученные карты потенциального распространения, особенно на основе модели CCSM4, согласуются с палинологическими реконструкциями с Японского архипелага: в позднем плейстоцене бореальные леса охватывали центральную часть острова Хонсю и юг Хоккайдо (Tsukada, 1985). Споропыльцевые спектры свидетельствуют о широком распространении *Abies* и *Picea* в центральной и южной Японии в период максимума последнего оледенения по сравнению с другими промежутками времени в плейстоцене и голоцене (Ooi, 2016; Hayashi et. al., 2017). Хотя пыльцевые зерна могут принадлежать и другим видам родов *Abies* и *Picea*, все же более вероятно распространение именно *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis* (Ooi, 2016). Помимо этого, на территории Японских островов проведены исследования макрофоссилий древесных растений, которые подтверждают распространение этих таксонов в центральной и северной частях Хонсю (Tsukada, 1983). Вероятно, от этой популяции произошел подвид *Picea jezoensis* ssp. *hondoensis*, который в настоящее время является высокогорным эндемиком острова. Схожее распространение или наличие изолированных популяции в горных районах острова Хонсю имеют и другие виды хвойных, такие как *Abies mariesii* Mast., *Abies veitchii* Lindley, и *Larix kaempferii* (Lamb.) Carrière и *Pinus koraiensis* (Okitsu, Momohara, 1997; Farjon, Filer, 2013).

На Хоккайдо в этот период преобладали лиственничные леса и редколесья, луговые сообщества и болота (Tsukada, 1983; Miura, Hirakawa, 1995; Igarashi, 2016). В северо-восточной и восточной частях острова доминировали тундровые сообщества и мелколиственные леса. В юго-восточной и западной частях климат был мягче, что способствовало распространению бореальных лесов из *Larix*, *Picea* и *Abies* (Tsukada, 1983; Igarashi, 2016), что подтверждается нашими моделями (Рисунки 21, 23).

Отсутствие палинологических данных возраста максимума последнего оледенения на большей части острова Сахалин не позволяет проверить северную границу распространения *Abies sachalinensis*. Пыльца *Abies* полностью исчезает из палиноспектра в локалитете Хоэ в центральной части Сахалина около 25 тыс. л. н. (Igarashi, Zharov, 2011; Igarashi, 2016). Но *Picea jezoensis* продолжила существовать здесь и во время максимума последнего оледенения, в споро-пыльцевых спектрах отмечается 15–20 % ее пыльцы (Igarashi, 2016). В то же время наши модели показывают неблагоприятные условия климата для вида и дают ложноотрицательный результат (Рисунок 23). Вероятно, в окрестностях пос. Хоэ в это время складывались довольно благоприятные микроклиматические условия для развития бореальных сообществ, состав палиноспектра схож с юго-восточной частью Японии в районе острова Кунашир (Igarashi, 2016).

Реконструкции растительности времени максимума последнего оледенения на Курильских островах отсутствуют. Наши модели предсказывают благоприятные макроклиматические условия для распространения *Picea jezoensis* на южных и центральных Курилах вплоть до острова Симушир (Рисунок 21). Аналогичные очертания области потенциального распространения характерны для *Abies sachalinensis*, хотя северный предел проходит несколько южнее, в районе о. Уруп (Рисунок 23). Ближайшая точка, где подтверждено присутствие пыльцы *Picea*, находится в районе полуострова Немуро (Igarashi, 2016). При этом пыльца *Abies* здесь отсутствует.

Снижение уровня мирового океана и открытие новых сухопутных территорий на бореальные виды существенно не повлияло – большая их часть оставалась непригодной для роста деревьев. Основным благоприятным районом для *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis* и *A. sachalinensis* стал сухопутный мост Соя между югом острова Сахалин и севером острова Хоккайдо, а также область в районе южных Курил и острова Хоккайдо. (Рисунки 21, 22, 23).

6.2 Вопросы миграции доминантов бореальных экосистем

Вопросам миграции деревьев-доминантов бореальных экосистем посвящено немало исследований, в которых используют в основном палинологический и филогеографический подходы. Эти методики имеют некоторые ограничения. Интерпретация филогеографических данных часто осложняется неоднородностью экологических условий и наличием островных территорий, которые многократно соединялись с материком во время оледенений (Harrison et al., 2001; Qiu et al., 2011), что в условиях Северо-Восточной Азии имеет особую актуальность. Палинологические данные дают представление о локальной обстановке и неравномерно распределены в пространстве. Применение этих методов совместно с SDM позволяет расширить понимание формирования и динамики растительности в прошлом.

Данные о расселении *Picea jezoensis* на севере региона довольно однозначны. Вид заселил полуостров Камчатка еще в середине четвертичного периода с материка (Potenko, Knysh, 2003). Пыльца *Picea* отмечена и на севере побережья Охотского моря в отложениях возрастом 36 тыс. лет (Lozhkin et al., 2008). Это говорит о том, что вид в более теплый период в прошлом был широко распространен по всей северной части Северо-Восточной Азии. С похолоданием *Picea jezoensis* стала отступать на юг и к максимуму последнего оледенения на севере достоверно сохранилась лишь в рефугиуме на полуострове Камчатка в Центральной Камчатской депрессии, где микроклиматические условия оставались благоприятными для ее роста (Dirksen et al., 2013).

Популяции *Picea jezoensis* на острове Сахалин и на Японских островах имеют довольно разнообразную генетическую структуру. Миотипы и гаплотипы *Picea jezoensis* var. *hondoensis* на острове Хонсю генетически ближе к популяции на Корейском полуострове (Aizawa et al., 2007). В то время как популяция с острова Хоккайдо значительно от них отличается, большее сходство генетической структуры выявлено с популяциями на острове Сахалин и на севере континентальной части ареала (Aizawa et al., 2007).

Во время максимума последнего оледенения область потенциального ареала располагалась значительно южнее современной, благоприятные по климату территории находились в северной и центральной частях Хонсю, а также в районе Цусимского пролива (Рисунок 21). Это говорит о высокой вероятности обмена генетической информацией между южными популяциями в недавнем прошлом, всего 22 тыс. л. н. Вероятно, изолированные друг от друга островные и материковые популяции *Picea jezoensis* неоднократно смешивались между собой во время похолоданий и потеплений климата. Во время ледниковых периодов происходило сближение южных популяций, а в межледниковья северных участков ареалов в районе Татарского пролива. Анализ микросателлитных локусов указывает на прохождение через череду бутылочных горлышек популяций на юге острова Сахалин и Хоккайдо (Aizawa et al., 2009), в том числе во время максимума последнего оледенения. В контексте данных нашего моделирования это явно сигнализирует о сохранении изолированных рефугиумов на островах Сахалин и Хоккайдо в это время, что подтверждается данными палинологических исследований (Igarashi, 2016).

Возможные сценарии расселения бореальных видов рода *Abies* по Северо-Восточной Азии обсуждаются до сих пор. Общее происхождение и близкое родство *Abies gracilis*, *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* доказано генетическими исследованиями (Semerikova et al., 2018). Эти таксоны входят в группу северо-восточных видов из секции *Balsamea* (Xiang et al., 2015; Semerikova, Semerikov, 2016; Semerikova et al., 2018). Согласно последним

данным, разделение предковых таксонов *Abies nephrolepis* и *A. sachalinensis* на самостоятельные виды произошло еще 600 тыс. л. н. (Semerikov, Semerikova, 2023). В работе Семериковой с соавторами показано, что *Abies sachalinensis* на острове Сахалин состоит из двух генетически различных групп: южной и северной (Semerikova et al., 2011; Semerikov, Semerikova, 2023). Южная популяция на острове генетически более разнообразная и ближе к популяциям с острова Хоккайдо и Курильских островов. Северная популяция *Abies sachalinensis* возникла в результате отделения непосредственно от *A. nephrolepis* около 300 тыс. л. н. (Semerikov, Semerikova, 2023). Согласно нашим моделям, потенциальные ареалы *Abies nephrolepis* и *A. sachalinensis* пересекались на юге во время максимума последнего оледенения (Рисунок 22, 23), вероятно, происходило переопыление и обмен генами между этими видами. Значительного сходства между *Abies sachalinensis* с острова Хоккайдо и материковым видом *Abies nephrolepis* не наблюдается (Semerikov, Semerikova, 2023), что скорее всего связано с отсутствием корейской *Abies nephrolepis* популяции в филогеографическом анализе видов. Таким образом, два вида с момента их разделения могли неоднократно встречаться и обмениваться генами во время пиков похолодания и потепления, как и популяции *Picea jezoensis*.

Другой вопрос связан с происхождением *Abies gracilis* – узколокального вида, известного с восточного побережья полуострова Камчатка в низовьях реки Новый Семячик (Farjon, Filer, 2013). Одни исследователи считают, что *Abies gracilis* ближе к *Abies sachalinensis*, а заселение полуострова Камчатка происходило через Курильские острова (Коропачинский Встовская, 2022; Semerikov, Semerikova, 2023). Реже *Abies gracilis* сближают с материковым видом *Abies nephrolepis* (Орлова, Фирсов, 2003). В современной систематике *Abies gracilis* относят к подвиду *Abies sachalinensis* – *Abies sachalinensis* var. *gracilis* (Ком.) Farjon (<https://powo.science.kew.org/>). В одной из последних работ Семерикова и Семериковой на основе анализа ядерных микросателлитных локусов этих трех видов выдвигается предположение, что

Abies gracilis произошла от северной популяции *Abies sachalinensis* с острова Сахалин (Semerikov, Semerikova, 2023). Помимо этого, авторы отмечают ряд других возможных сценариев распространения *Abies gracilis* на полуостров Камчатка. Один из них предполагает происхождение *Abies gracilis* от *Abies nephrolepis* путем миграции деревьев вдоль береговой линии Охотского моря до Камчатки. Согласно нашим моделям, этот вариант выглядит более правдоподобным.

Несмотря на оптимальные макроклиматические условия для распространения *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis* на севере острова Итуруп и на острове Уруп, в настоящее время эти виды здесь отсутствуют (Рисунок 14). Помимо этого, пыльцевые зерна *Picea* и *Abies* отсутствовали на центральных и северных Курилах и в более теплый период в середине голоцена, хотя отмечено присутствие широколиственных видов (*Quercus*, *Ulmus*) (Razjigaeva et al., 2019). В северной части острова Итуруп (озеро Лебединое) микрофоссилии доминантов бореальных темнохвойных лесов были зафиксированы в небольшом количестве лишь в промежутке 6,6–4,3 тыс. л. н. (Nazarova et al., 2023). Вероятно, отсутствие темнохвойных лесов на большей части Курильских островов вызвано неподходящими локальными метеорологическими условиями: большую часть года на островах преобладают сильные ветра и туманы, максимальная температура за год на северных островах не поднимается выше 10 °С (Ганзей, 2008). Даже на острове Уруп основной тип современной растительности – леса из *Betula ermanii* и заросли кедрового стланика (Ликсакова и др., 2021). Другими факторами, осложняющими такой путь заселения полуострова Камчатка, являются вулканическая активность и изолированность островов (Баркалов, 2009).

С другой стороны, в контексте обсуждения потенциального распространения и миграции *Abies* и *Picea* в материковой части в позднем плейстоцене любопытны палинологические спектры отложения озера Эликчан, расположенного к северу от Магадана (северное побережье Охотского моря). Пыльцевой спектр в отложениях возрастом более 36 тыс. л.

содержит пыльцу *Picea*, которая полностью пропадает из состава палиноспектра во время максимума последнего оледенения и более в нем не встречается (Lozhkin et al., 2008). Ближайшее современное местонахождение *Picea jezoensis* находится приблизительно в 800 км к юго-востоку (на 57,5° с. ш.). Современное распространение и исторические паттерны расселения *Picea jezoensis* весьма близки к ареалу *Abies*, в том числе и относительно изолированной популяции на Камчатке. Но *Picea jezoensis* все же более толерантный к холоду вид. Хотя пыльца *Abies* в отложениях озера Эликчан отсутствует, сам факт наличия пыльцы *Picea* в период холодного климата, далеко после максимума последнего межледниковья, позволяет ожидать присутствие там *Abies* в более теплое время плейстоцена и в период последнего ледниковья.

Таким образом, происхождение *Abies gracilis* на полуострове Камчатка от предковых популяций *Abies sachalinensis* и *Abies nephrolepis* с нижнего Амура гораздо более вероятно, чем миграция *Abies sachalinensis* на полуостров через острова Курильского архипелага. Палинологические данные дают убедительную основу о потенциальном распространении *Abies* вдоль континентального побережья Охотского моря, из бассейна реки Амур до Камчатки, с сильным сокращением ареала вида на этапе последнего похолодания плейстоцена, особенно в период максимума последнего оледенения.

6.2 Доминанты северных умеренных экосистем

Для деревьев-доминантов северных умеренных экосистем в период максимума последнего оледенения сложились более благоприятные условия, чем в современности. Основная область потенциального распространения *Pinus koraiensis* была расположена от 30° до 43° с. ш., включая лишь крайний юг Приморья (Рисунок 24). Площадь пригодных территорий в конце плейстоцена была максимальной за весь период исследования: 586,5 тыс. км² по модели MIROC-ESM и 479,3 тыс. км² по модели CCSM4 (Приложение, Рисунок 4). На материке потенциальный ареал *Pinus koraiensis* охватывал

главным образом южную часть Корейского полуострова (Рисунок 24). Хвойно-широколиственные леса с участием *Pinus koraiensis* занимали его западную и юго-западную части, где высота гор значительно меньше. Результаты нашего ретроспективного моделирования не согласуются с существующими гипотезами о возможном сохранении множественных северных рефугиумов *Pinus koraiensis* в течение максимума последнего оледенения в удаленных от моря районах на хребте Сихотэ-Алинь (Potenko, Velikov, 1998) и Большой Хинган (Bao et al., 2015). Напротив, модели подтверждают существование таких рефугиумов в пределах системы Маньчжуро-Корейских гор: вдоль побережья Японского моря до широты современного Владивостока (массив Черные горы, северо-восточная оконечность Маньчжуро-Корейских гор), на плоскогорье Чанбайшань с одноименной вершиной, а также южнее хребта Бэкдудэган (Aizawa et al., 2012; Kim et al., 2005; Tong et al., 2020). Наши результаты, в контексте известных данных о высоком уровне генетического разнообразия и присутствии уникальных аллелей в популяциях *Pinus koraiensis* в районе Чанбайшаня (Chung et al., 2017), позволяют говорить о существовании вида в рефугиумах Маньчжуро-Корейских гор с конца плейстоцена (Aizawa et al., 2012).

Севернее пыльца *Pinus* sect. *Haploxylon* отмечена в районе озера Ханка и нижнего течения реки Бикин (Белянин, Белянина, 2012; Belyanin, Belyanina, 2018). Однако при анализе сопутствующей флоры становится ясным, что в растительном покрове доминировали бореальные леса из *Picea* и *Larix*, *Betula* sect. *Nanae* и *Betula* sect. *Albae* и болотные сообщества, а значит пыльца принадлежит, скорее, *Pinus pumila*.

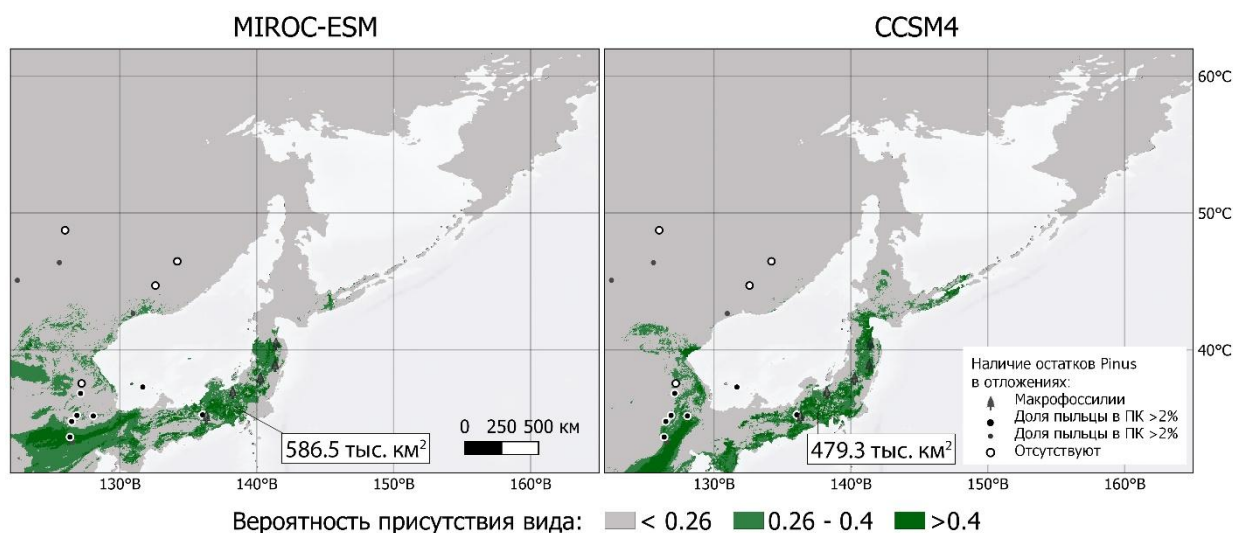


Рисунок 24. Область потенциального распространения *Pinus koraiensis* во время максимума последнего оледенения. ПК – палинологический комплекс.

Обе модели показывают, что благоприятные по климату территории были в Японии, включая почти весь остров Хонсю и север Хоккайдо (Рисунок 24). Анализ палинокомплексов и макрофиссилий подтверждает широкое распространение *Pinus koraiensis* в северной и центральной частях острова Хонсю в составе бореальных и умеренных лесов (Tsukada, 1983; Hayashi et. al., 2017). На Хоккайдо также были широко распространены представители рода *Pinus* (Igarashi, 2016), но общий состав палинокомплексов с учетом сопутствующих родов (роды *Larix*, *Picea* и *Betula*) говорит о том, что эта пыльца принадлежит скорее к *Pinus pumila*.

Если на севере острова Хонсю преобладали условия, оптимальные для бореальных экосистем, то его центральная и южная части были более подходящими для распространения умеренных лесов с *Pinus koraiensis* (Рисунок 24). Современные изолированные популяции этого вида в Японских Альпах являются реликтами конца плейстоцена (Momohara et al., 2016) и соответствуют зонам с оптимальными климатическими условиями для вида в период максимального оледенения (26,5–19 тыс. л. н.). Эти популяции, как и *Picea jezoensis* subsp. *hondoensis*, имеют уникальные митотипы, отличные от континентальных (Aizawa et al., 2012).

Широкое распространение во время максимума последнего оледенения характерно и для *Abies holophylla*: площадь потенциально пригодных территорий составляла 265,4 тыс. км² по обоим моделям, что в 4 раза превышает современную (Приложение, Рисунок 5). Вид встречался на участках значительно более южных, чем в настоящее время и отсутствовал на территории современного Дальнего Востока России (Рисунок 25). Основная область с благоприятными макроклиматическими условиями была расположена на юге современного Корейского полуострова и в южных районах Японии. Хотя пыльца *Abies* с юга Корейского полуострова не может быть точно отнесена к виду *Abies holophylla*, общий состав палиноспектров дает уверенные основания предполагать, что этот вид присутствовал на самом юге Северо-Восточной Азии (Jun et al., 2020; Yi et al., 2022).

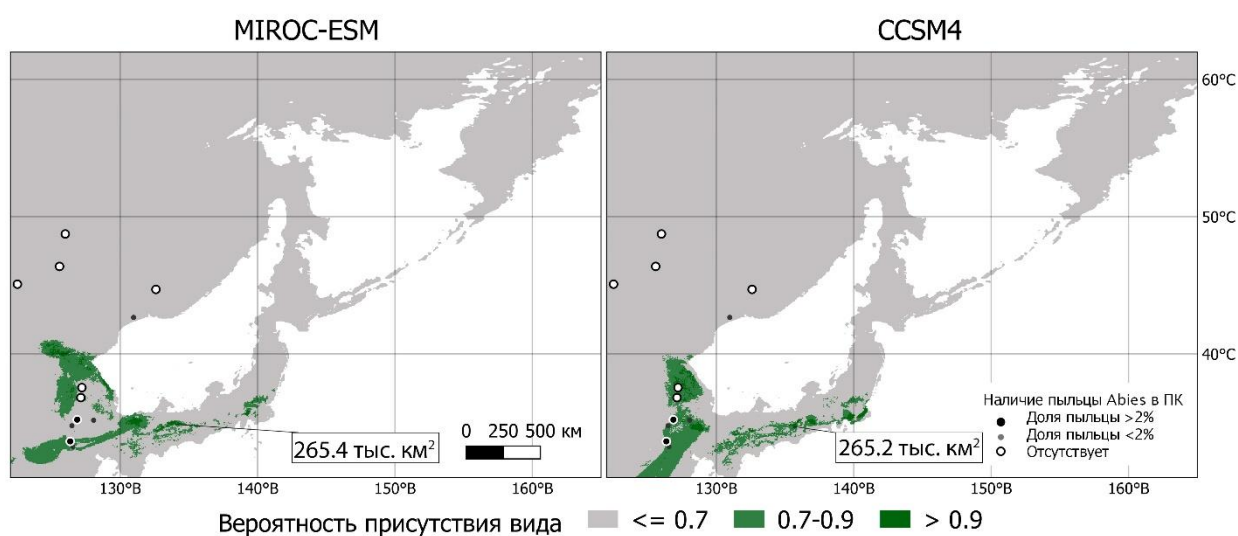


Рисунок 25. Область потенциального распространения *Abies holophylla* во время максимума последнего оледенения. ПК – палинологический комплекс.

Аналогичная динамика ареалов с максимальной площадью распространения в конце плейстоцена показана и для других видов деревьев умеренных лесов Восточной Азии: *Cryptomeria japonica* (Thunb. ex L.f.) D.Don (Kimura et al., 2014), *Kalopanax septemlobus* (Sakaguchi et al., 2010), *Pterocarya rhoifolia* Siebold & Zucc. (Sugahara et al., 2017). Основная причина такого широкого распространения доминантов северных умеренных лесных экосистем – увеличение площади суши вследствие трансгрессии мирового океана. Но

если для бореальных видов благоприятными стали территории, соединившие между собой острова Сахалин и Хоккайдо, где в настоящее время располагается пролив Лаперуза (Рисунки 21, 22, 23), то для умеренных видов новые местообитания появились между югом Корейского полуострова и Японского архипелага (Рисунки 24, 25), где образовался Цусимский сухопутный мост. Японское море было внутренним и связывалось с Восточно-Китайским морем лишь небольшим каналом шириной около 20 км (Park et al., 2000), что открыло достаточно обширные территории.

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

Климатический оптимум голоцена в Северо-Восточной Азии характеризовался более высоким температурным фоном по сравнению с современным. Потепление началось еще в раннем голоцене и достигло своего максимума в середине периода (8000–4500 тыс. л. н.). При этом максимум потепления в Северо-Восточной Азии произошёл примерно на 2 тыс. л. позже, чем в Европе и Америке (Zhang et al., 2022). 6 тыс. л. н. (временной срез, на который созданы SDM) в исследуемом регионе наоборот выявлен небольшой период похолодания (Микишин, Гвоздева, 1996; Zhang et al., 2022). Таким образом, необходимо учитывать, что полученные модели отражают потенциальное распространение видов не в пик потепления.

Реконструкции климата показывают, что среднегодовая температура воздуха в приповерхностном слое Земли во время оптимума голоцена превышала современную примерно на 1°C (Микишин, Гвоздева, 1996; Величко, 2012). На юге Северо-Восточной Азии этот показатель был выше: температура воздуха в Приморье была на 3–5 °C выше современной (Короткий и др., 1999), а на юге Корейского полуострова – на 2–3 °C (Sohn, 1984). Годовое количество осадков на юге Приморья составляло 1000–1200 мм (Короткий, Вострецов, 2002).

Изменения климатических условий от последнего оледенения до оптимума голоцена сопровождались трансформацией природных комплексов и сдвигом границ основных типов растительности. Результаты SDM показывают, что в период с максимума последнего оледенения до оптимума голоцена происходил самый значительный сдвиг ареалов видов (Приложение 6). Потепление, усиленное действием теплых океанических течений Куроисио и Соя, способствовало значительному продвижению теплолюбивой растительности на север, особенно вдоль западного побережья Тихого океана (Koizumi et al., 2003). В притихоокеанских районах этот процесс развивался быстрее и благодаря сохранению плейстоценовых рефугиумов (Крестов и др.,

2009). Одновременно с экспансией видов в полярном направлении шло исчезновение популяций в южной части ареала, где экосистемы бореальных и умеренных лесов замещались на более теплолюбивую растительность (Igarashi, 2011; Igarashi et al., 2013; Razjigaeva et al., 2013; Igarashi, 2016; Ooi, 2016).

7.1. Доминанты бореальных экосистем

В условиях потепления климата в голоцене ареал темнохвойных лесов значительно изменился, сместившись к северу. В составе бореальных сообществ происходило увеличение доли деревьев рода *Abies* (Igarashi, 2013; Razjigaeva et al., 2018). Область потенциального распространения *Picea jezoensis* 6 тыс. л. н. сократилась по сравнению с концом плейстоцена. По климатической модели MIROC-ESM площадь составляла всего 322,2 тыс. км², это минимальное значение для *Picea jezoensis* за весь период исследования (Приложение, Рисунок 1). По модели CCSM4 уменьшение площади пригодных территорий было менее резким, область потенциального распространения покрывала 494,3 тыс. км². Условия для роста деревьев *Picea jezoensis* были благоприятны почти на всей территории горной системы Сихотэ-Алинь и достигали охотоморского побережья (Рисунок 26).

Полученный результат подтверждают и данные споро-пыльцевого анализа. Пыльца *Picea*, датированная средним голоценом, встречается на всей протяженности горной системы Сихотэ-Алинь (Bazarova et al., 2008; Разжигаетова и др., 2016; Белянин, Белянина, 2018), хотя на юге ее количество сильно снижается (Razjigaeva et al., 2017; Razjigaeva et al., 2019). Изолированная популяция сохранялась в среднем и верхнем поясе Маньчжуро-Корейской горной системе в районе горы Чанбайшань, где вид встречается и в настоящее время. На севере благоприятным распознан участок на Буреинском нагорье (Рисунок 26), но отсутствие палеоботанических данных не позволяет подтвердить или опровергнуть распространение здесь *Picea jezoensis* в прошлом.

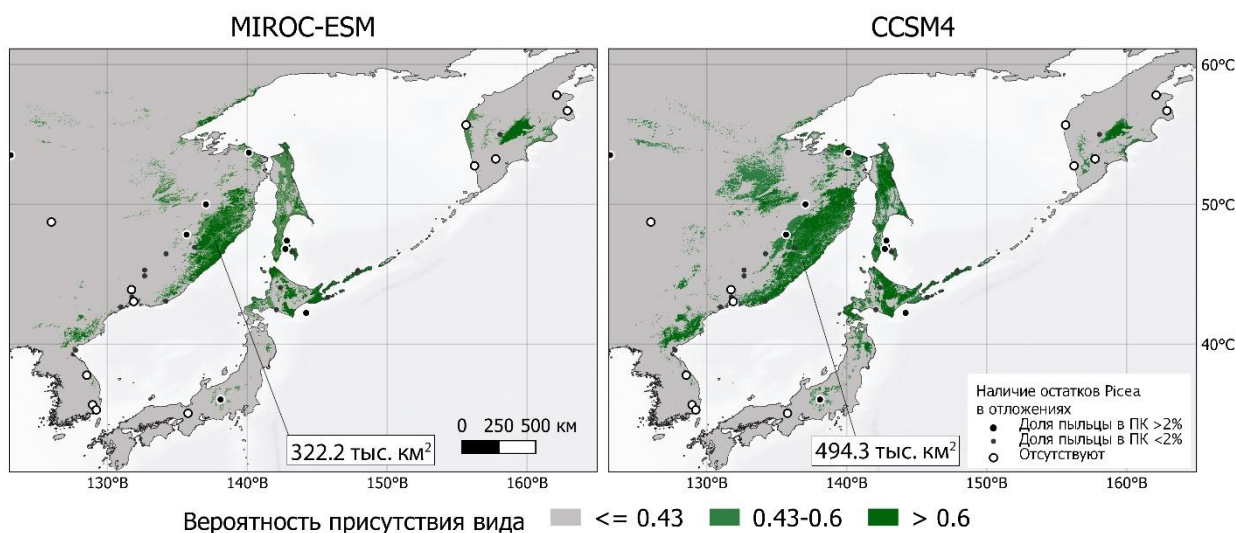


Рисунок 26. Область потенциального распространения *Picea jezoensis* во время климатического оптимума голоцена. ПК – палинологический комплекс.

Смягчение климатических условий способствовало расселению *Picea jezoensis* из рефугиумов, сохранившихся в течение максимума последнего оледенения, на полуострове Камчатка (Рисунок 26). Палинологические данные подтверждают распространение вида в оптимум голоцена только в центральной части полуострова (Dirksen et al., 2013), хотя климатически благоприятные зоны отмечены и за пределами Центральной Камчатской депрессии (западное побережье полуострова, юг Срединного хребта и побережье Кроноцкого залива). Но высокая конкурентная способность *Betula ertmanii* и географическая изоляция в виде высоких горных хребтов и вулканов не позволили *Picea jezoensis* распространиться шире. Улучшение климатических условий и более широкое распространение вида отмечается несколько позже, 3 тыс. л. н. (Dirksen et al., 2013). Однако считается, что «хвойный островок» – пятно елово-лиственничного леса в Центральной Камчатской депрессии – принял свой современный вид только 1800–800 л. н. во время Малой ледниковой эпохи, когда *Picea jezoensis* и *Larix cajanderi* смогли получить здесь преимущества над лиственными видами (Dirksen et al., 2013). Помимо этого, в центральной части полуострова Камчатка (окрестности пос. Мильково) была обнаружена в небольшом количестве (2 %) пыльца *Abies*

gracilis в горизонте почвы, датированном в 900 лет (Igarashi et al., 1999). Это может свидетельствовать о спорадическом распространении вида на полуострове в недавнем прошлом и о более благоприятных условиях для деревьев рода *Abies* в голоцене.

С поднятием уровня мирового океана и разделением материковой и островной части Северо-Восточной Азии в период голоценового оптимума произошла окончательная географическая изоляция южных популяций *Abies nephrolepis* и *A. sachalinensis*. В более теплом и влажном климате оба вида рода *Abies* сдвинулись к северу, и к голоценовому оптимуму их ареалы приняли очертания близкие к современным (Рисунки 27, 28). Несмотря на значительный географический сдвиг, площадь потенциального распространения *Abies nephrolepis* по модели CCSM4 не изменилась, хотя модель MIROC-ESM показывает сокращение ареала по сравнению с максимумом последнего оледенения почти на 100 тыс. км² (Приложение, Рисунок 2). Благоприятные для этого вида территории сохранились в районе Корейского полуострова, а также заняли большую часть юга Дальнего Востока России (Рисунок 27). Территория горной системы Сихотэ-Алинь, которая во время максимума последнего оледенения была непригодной, стала оптимальным районом для *Abies nephrolepis*. Палинологические данные, согласно которым *Abies* в небольшом количестве встречалась по всей Сихотэ-Алинской горной системе (Bazarova et al., 2009, Разжигаяева и др., 2016; Белянин, Белянина 2018), подтверждают результаты моделирования. Ложноотрицательный результат наблюдается в южной прибрежной части Охотского моря, где присутствие *Abies* отмечено 6 тыс. л. н. (Bazarova et al., 2009). В более континентальных районах (хребет Большой Хинган, водораздел р. Сунгари и бассейн р. Амур) пыльца *Abies* в составе растительности отсутствует.

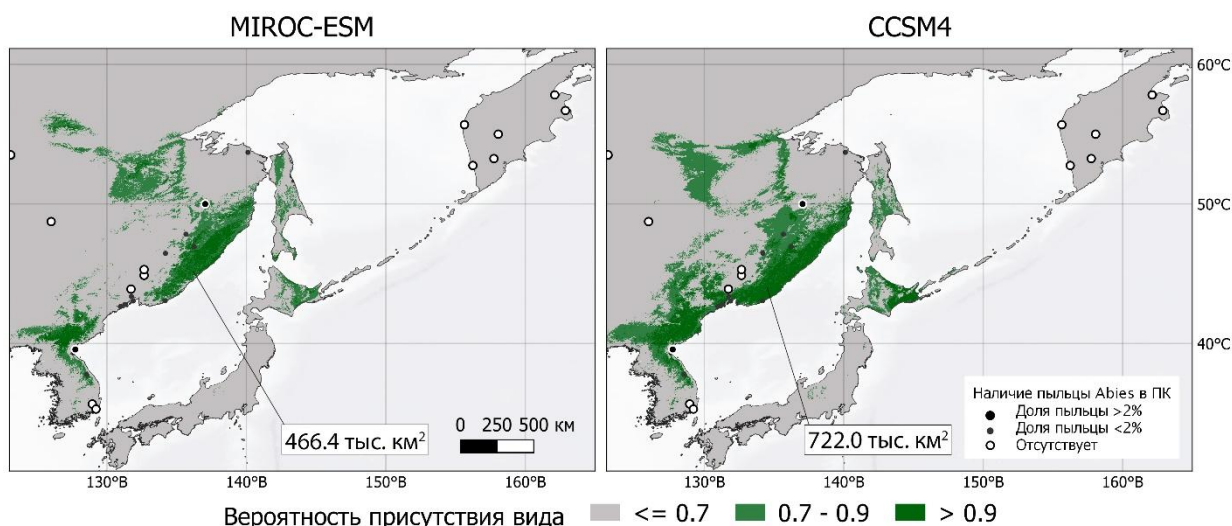


Рисунок 27. Область потенциального распространения *Abies nephrolepis* во время климатического оптимума голоцена. ПК – палинологический комплекс.

На Корейском полуострове в это время доминирует *Pinus* (главным образом *Pinus densiflora*), а также *Quercus* (Park, 2011; Evstegneeva, Naryshkina, 2013). Пыльца *Abies* зафиксирована в центральной и северной частях Маньчжуро-Корейских гор, но, вероятно, она принадлежит более теплолюбивому виду *Abies holophylla*. Результаты SDM показывают высокую вероятность присутствия *Abies nephrolepis* в этом районе в горных районах на средних и верхних высотах (Рисунок 27).

На островах за время от позднего плейстоцена до середины голоцена также произошли значительные изменения. В результате потепления климата потенциальный ареал *Abies sachalinensis* стал близок к современному, как географически, так и по площади: 190,6 тыс. км² и 173,3 тыс. км² по моделям MIROC-ESM и CCSM4 соответственно. Доминанты темнохвойных лесов стали покрывать большую часть островов Хоккайдо, Сахалин и Южных Курил (Рисунки 26, 28). К этому времени окончательно сформировалась реликтовая популяция *Picea jezoensis* subsp. *hondoensis* в Японских Альпах на острове Хонсю, которая существует до настоящего времени.

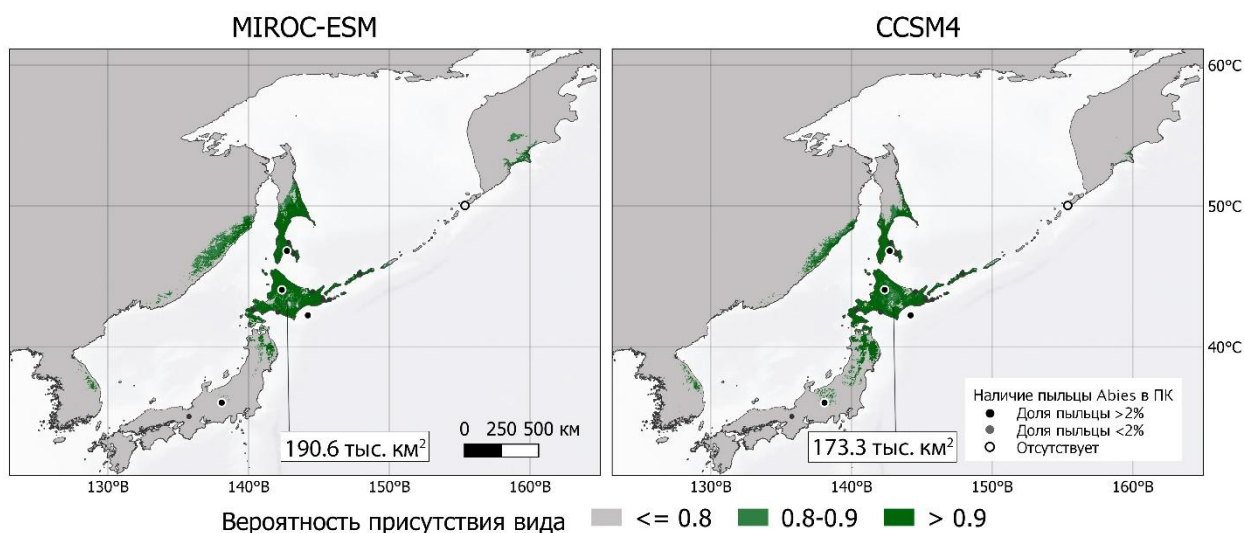


Рисунок 28. Область потенциального распространения *Abies sachalinensis* во время климатического оптимума голоцена. ПК – палинологический комплекс.

Палинологические исследования подтверждают распространение *Abies* в голоцене по всему острову Хоккайдо и на юге острова Сахалин (Igarashi, Zharov, 2011; Igarashi, 2016). На Южных Курильских островах пыльца *Abies* появляется в палиноспектрах на юге архипелага начиная со среднего голоцена (Razjigaeva et al., 2013), небольшое количество пыльцы зафиксировано в центральной части острова Итуруп (Nazarova et al., 2023). Также пыльцевые зерна *Abies* и *Picea* обнаружены в палиноспектрах центральных Курил, однако встречаются нерегулярно и в крайне малом количестве, что позволяет предположить их заносное происхождение с южных островов (Razjigaeva et al., 2013). На северных Курилах пыльца как *Abies*, так и *Picea* отсутствует (Ложкин и др., 2010).

7.2. Доминанты северных умеренных экосистем

Во многих литературных источниках отмечается, что умеренные сообщества в период оптимума голоцена имели более широкое распространение, чем в современности. Состав хвойно-широколиственных лесов на юге Приморья был разнообразнее и включал виды характерные для современной флоры севера островов Хонсю, юга Хоккайдо и Корейского полуострова южнее 40° с. ш. (Белянин и др., 2019). Ареалы теплолюбивых

широколиственных видов (*Carpinus cordata*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Quercus mongolica*, *Juglans* и др.) продвигались севернее, чем в настоящее время (Короткий, 2002; Микишин и др., 2008). В горных районах в составе смешанных лесов основным хвойным лесообразователем была *Pinus koraiensis*, тогда как виды *Picea* и *Abies* присутствовали лишь в незначительном количестве (Микишин и др., 2008).

По сравнению с поздним плейстоценом область потенциального распространения умеренных видов *Abies holophylla* и *Pinus koraiensis* к климатическому оптимуму голоцена сократилась (Рисунки 29, 30). Это было вызвано повышением уровня моря и затоплением многих благоприятных территорий. Область потенциального распространения *Abies holophylla* была крайне ограничена: по MIROC-ESM вид занимал всего 11,03 тыс. км², по модели CCSM4 49,3 тыс. км². Территории с благоприятным климатом располагались в южной и центральной частях Маньчжуро-Корейских гор (Рисунок 29).

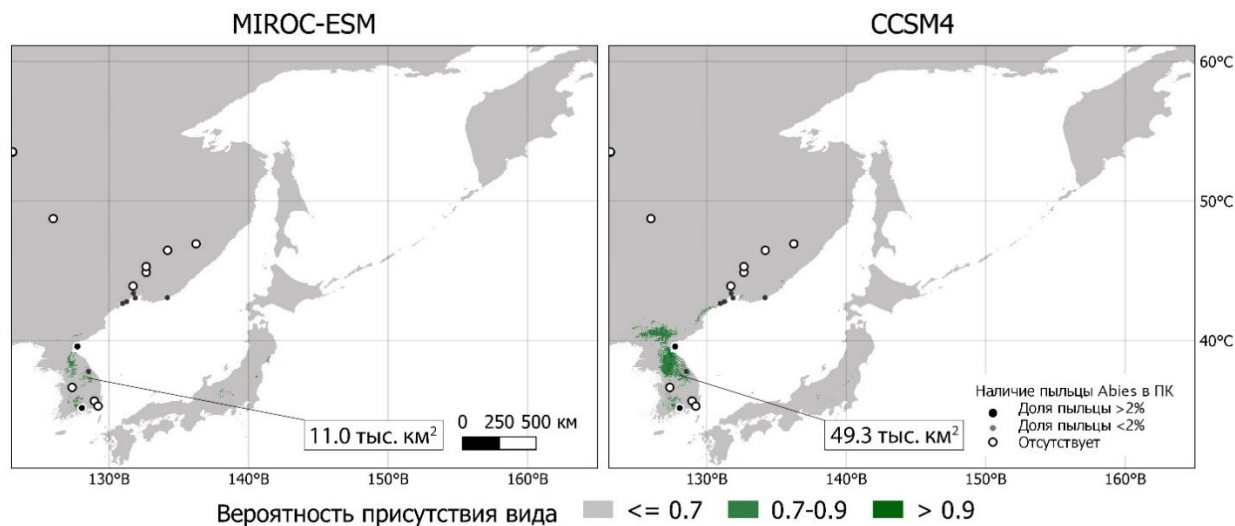


Рисунок 29. Область потенциального распространения *Abies holophylla* во время климатического оптимума голоцена. ПК – палинологический комплекс.

Микрофоссилии *Abies* на Корейском полуострове обнаружены во многих районах. По всей видимости большая часть этой пыльцы принадлежит именно *Abies holophylla*, т.к. сопутствующими родами являются *Pinus* sect.

Haploxyton, *Acer*, *Carpinus* и *Quercus*, *Castanopsis* (Kong, 2000, Chung, 2006), которые являются доминантами современных южных умеренных лесов с *Pinus koraiensis*. На крайнем юге Приморья благоприятные местообитания выявлены лишь по модели CCSM4 (Рисунок 29).

Результаты SDM для *Pinus koraiensis* в условиях климатического оптимума голоцена показывают резкое сокращение потенциального распространения вида согласно модели MIROC-ESM (Рисунок 30). Площадь благоприятных по климату территорий уменьшилась почти в 4 раза и к концу плейстоцена составила всего 163 тыс. км² (Приложение, Рисунок 4). Районы с оптимальными климатическими параметрами были изолированы друг от друга и находились преимущественно на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня, в северной и центральной частях Корейского полуострова, в центральной части островов Хонсю и Хоккайдо, а также на крайнем юго-востоке Сахалина.

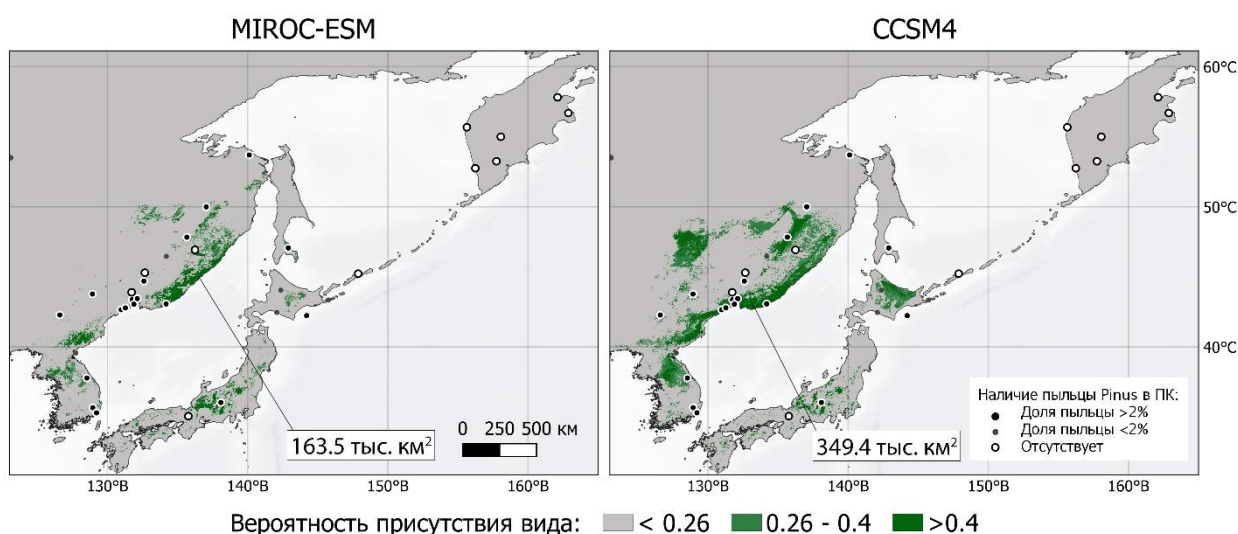


Рисунок 30. Область потенциального распространения *Pinus koraiensis* во время климатического оптимума голоцена. ПК – палинологический комплекс.

По модели CCSM4 область потенциального распространения *Pinus koraiensis* была шире (349,4 тыс. км²) и занимала территории от Корейского полуострова (37° с. ш.) до северной части Сихотэ-Алиня (50° с. ш.). Отдельный

район с благоприятными условиями находился в пределах современного северо-восточного Китая близ границы с Монголией (Рисунок 30).

Расселение *Pinus koraiensis* на материке при потеплении в конце плейстоцена происходило с Корейского полуострова. Палеоботанические данные свидетельствуют об экспансии вида во время голоцена в пределах большей части современного ареала, включая горные системы Сихотэ-Алинь, Малый Хинган и южную оконечность Буреинского хребта (Makinienko et al., 2008; Belyanin, Belyanina, 2019). На юге Приморья *Pinus koraiensis* встречалась в разном количестве в течение всего голоцена (Микишин и др., 2008; Андерсон и др., 2017). В южном Сихотэ-Алине ее появление отмечается 13,8–10,8 тыс. л. н. (Нейштадт, 1952). В палиноспектрах Маньчжуро-Корейских гор и на южном Сихотэ-Алине присутствие пыльцы становится значительным 11,0–10,5 тыс. л. н., деревья *Pinus koraiensis* образовывали темнохвойно-мелколиственные сообщества с *Quercus mongolica* и *Ulmus*, и в небольшой доле встречались в предгорьях среднего Сихотэ-Алиня в составе хвойно-широколиственных лесов с *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis* (Belyanin, Belyanina, 2019). Схожие по составу многовидовые широколиственные сообщества с небольшой примесью хвойных были распространены по юго-западному Приморью, в т.ч. по побережью озера Ханка (Белянин, Белянина, 2012, Lyashchevskaya et al., 2022). В более засушливых районах северо-восточного Китая и в горных районах Маньчжуро-Корейской системы широкое распространение *Pinus koraiensis* началось примерно 6–5 тыс. л. н. (Li et al. 2011; Stebich et al. 2015).

К оптимуму голоцена благоприятные по климату территории для *Pinus koraiensis* достигали уже северных районов Сихотэ-Алиня (Рисунок 30). Тем не менее, даже в среднем течении реки Бикин все еще доминировали лиственные леса, а на заболоченных участках лиственничники (Разжигаета и др., 2016). Хвойные виды, образующие темнохвойные бореальные и северные умеренные экосистемы, получили здесь широкое распространение примерно 2,5 тыс. л. н. (Разжигаета и др., 2016).

Согласно результатам данного исследования, благоприятные места для роста *Pinus koraiensis* сохранялись и на острове Хоккайдо, а также на крайнем юге острова Сахалин (Рисунок 30). По данным Ю.А. Микишина и И.Г. Гвоздевой (Микишин, Гвоздева, 1996) на юго-востоке Сахалина в голоцене действительно отмечается пыльца *Pinus koraiensis* и *Carpinus cordata*. На Хоккайдо также зафиксировано наличие пыльцы *Pinus* sect. *Haploxylon* (Igarashi, 2016), хотя эта пыльца может относиться как к *Pinus koraiensis*, так и к *Pinus pumila*. На острове Хонсю микрофоссилии *Pinus* обнаружены только в Японских Альпах (Oshima, 1997), где в настоящее время существует реликтовая популяция *Pinus koraiensis*.

После оптимума голоцена на территории всей Северо-Восточной Азии происходили небольшие климатические изменения: средневековый климатический оптимум в VIII–XIII вв. с небольшими похолоданиями в X–XI вв., малый ледниковый период в XII–XVI вв. (Sakaguchi, 1983, 1989; Park, 2011; Величко, 2012, Микишин и др., 2022). Но эти изменения не вызывали значительных изменений в границах ареалов этих видов, а влияли больше на изменение соотношения видов внутри сообществ (Razjigaeva et al., 2018).

Глава 8. Прогнозирование распространения видов при климатических изменениях

8.1 Модели потенциального распространения вечнозеленых деревьев – доминантов лесных экосистем к 2070 г.

Глобальные климатические изменения в Северо-Восточной Азии в настоящее время выражены преимущественно в сдвиге баланса режима осадков (Cheng et al., 2015; You et al., 2022). На региональном уровне установлено, что дефицит почвенной влаги играет ключевую роль для роста деревьев в умеренных лесах (Altmanova et al., 2025). В последнее десятилетие зафиксированы различные изменения в растительных сообществах в ответ на колебания климата: поднятие верхней границы леса в горах с одновременной элиминацией деревьев на нижних высотах (Koo et al., 2015; Du et al., 2018), изменение продолжительности вегетационного периода (Guo et al., 2022, Bogachev et al., 2022), сокращение площади бореальных экосистем (Kim, et al., 2019) и смещение областей распространения видов (Lee et al., 2020). Многочисленные дендрохронологические данные показывают изменение ширины радиального прироста под влиянием климатических факторов у *Pinus koraiensis* (Yu, et al., 2013; Wang et al., 2013; Zhu et al., 2015; Lyu et al., 2017; Wang et al., 2017; Gao et al., 2018; Sun et al., 2021; Wang et al., 2022), *Picea jezoensis* (Yu et al., 2006; Zhu et al., 2015; Gao et al., 2018; Zhua et al., 2018; Wang et al., 2022; Ukhvatkina et al., 2024) и *Abies nephrolepis* (Yu et al., 2010; Zhu et al., 2015). Большинство этих исследований сосредоточено в северо-восточном Китае (горы Чанбайшань, Сяосинъянь), где можно выделить три основных тренда: резкое изменение годового радиального прироста деревьев после 1960–1980-х годов, снижение радиального прироста у деревьев, произрастающих на более низких высотах над уровнем моря, и его увеличение у деревьев, растущих на большей высоте, а также доминирующая роль дефицита осадков как лимитирующего фактора, за исключением локальных участков, где основным ограничивающим параметром становится увеличение температуры воздуха. Помимо этого, с конца XX в. происходит процесс

усыхания темнохвойных лесов на Дальнем Востоке России (Манько, Гладкова, 2001) и в Японии (Fukuda et al., 1997), который усугубляется вспышками насекомых-вредителей (Kislov et al., 2021). Поскольку все исследуемые в настоящей работе виды являются чувствительными к влажности, количество осадков в виде дождя имеет высокий вклад в модели всех видов, а для *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis* значительное влияние также оказывают осадки в виде снега (Таблица 2), то современные изменения климата безусловно будут оказывать влияние на их распространение.

Основная область потенциального распространения бореальных елово-пихтовых лесов при ожидаемом потеплении будет сосредоточена в горных районах центрального и северного Сихотэ-Алиня, на Буреинском нагорье, Становом и хребте Джугджур. При росте среднегодовой температуры на 0,3–1,7 °C (RCP2.6) площадь благоприятных по климату территорий для *Abies nephrolepis* снизится почти на 150 тыс. км² по модели MIROC-ESM, хотя согласно модели CCSM4 она увеличится почти на 50 тыс. км² (Рисунок 31). При увеличении температуры на 2,6–4,8 °C (RCP8.5) серьезная деградация ареала ожидается по обоим климатическим моделям: уменьшение площади произойдет на 270 и 130 тыс. км² по моделям MIROC-ESM и CCSM4, соответственно. Географически сдвиг будет иметь северо-западное направление (Приложение, Рисунок 6). При реализации сценария RCP2.6 благоприятные климатические условия для *Abies nephrolepis* появятся на Становом хребте, а при RCP8.5 – на хребте Джугджур (Рисунок 32), где в настоящее время доминируют лиственничные леса, каменноберезняки и заросли кедрового стланика.

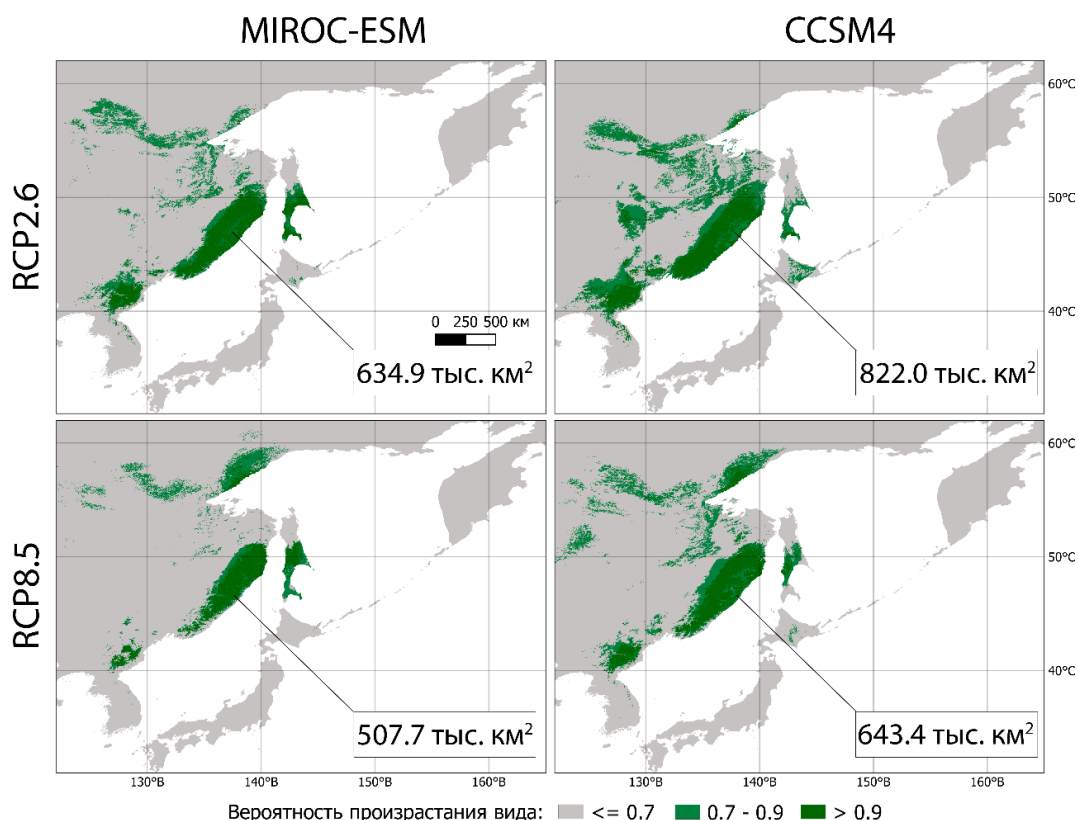


Рисунок 31. Карты потенциального распространения *Abies nephrolepis* к 2070 г.

Результаты моделирования потенциального распространения *Abies nephrolepis* на локальном масштабе на юге Корейского полуострова подтверждают значительную деградацию ареала вида (на 36,4 %) к 2070–2099 гг. (Yun et al., 2018). В горных регионах южной Кореи большинство пригодных местообитаний *Abies nephrolepis* будут утрачены (Lee et al., 2023). Под угрозой существования уже сейчас находятся южные популяции Маньчжуро-Корейских гор, которые имеют важное значение для сохранения вида *ex situ* (Рисунок 32, Woo et al., 2008; Seo et al., 2023). Помимо этого, сокращение ареала прогнозируется в западных районах: на Буреинском нагорье и на северо-востоке Китая (Рисунок 32). В случае значительного повышения температуры корейская популяция может стать изолированной и сохраниться лишь в виде дизъюнкции на средних и верхних высотах Маньчжуро-Корейских гор в пределах территории КНДР.

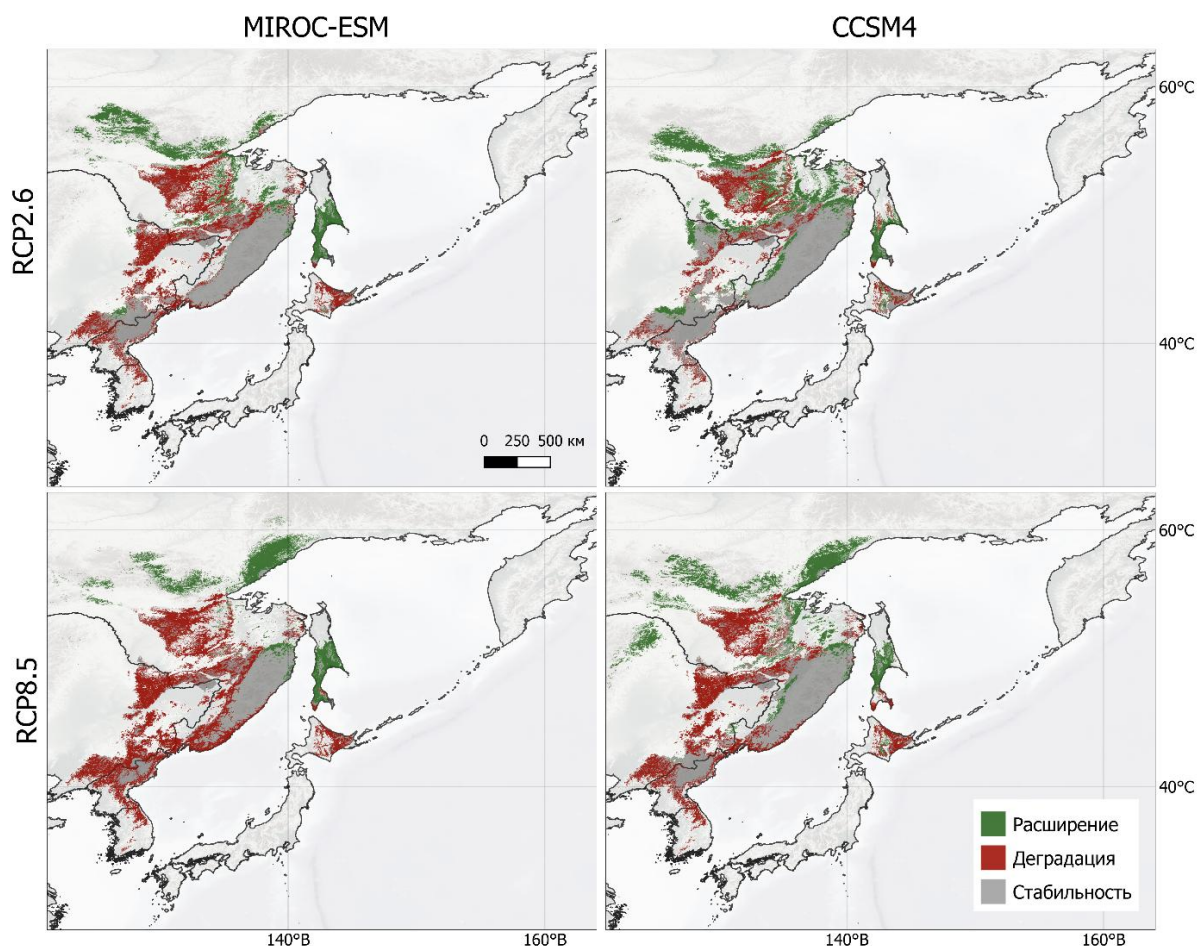


Рисунок 32. Области расширения и деградации потенциального распространения *Abies nephrolepis*, ожидаемые к 2070 г.

Особое внимание следует уделить участкам, где климатические условия остаются благоприятными с периода максимума последнего оледенения и сохраняются до 2070 года. Пересечение областей потенциального распространения *Abies nephrolepis* во всех временных срезах показывает сохранение небольших участков с благоприятным климатом преимущественно в районе Маньчжуро-Корейской горной системы (Рисунок 33). По модели CCSM4 такие территории сохраняются и по побережью Приморского края до 47° с. ш., даже по сценарию RCP8.5 их площадь составит 27 тыс. км² (Таблица 3). Популяции именно в этих районах могут стать качественным генетическим материалом для дальнейшего сохранения вида и лесных сообществ (Kim et al., 2023).

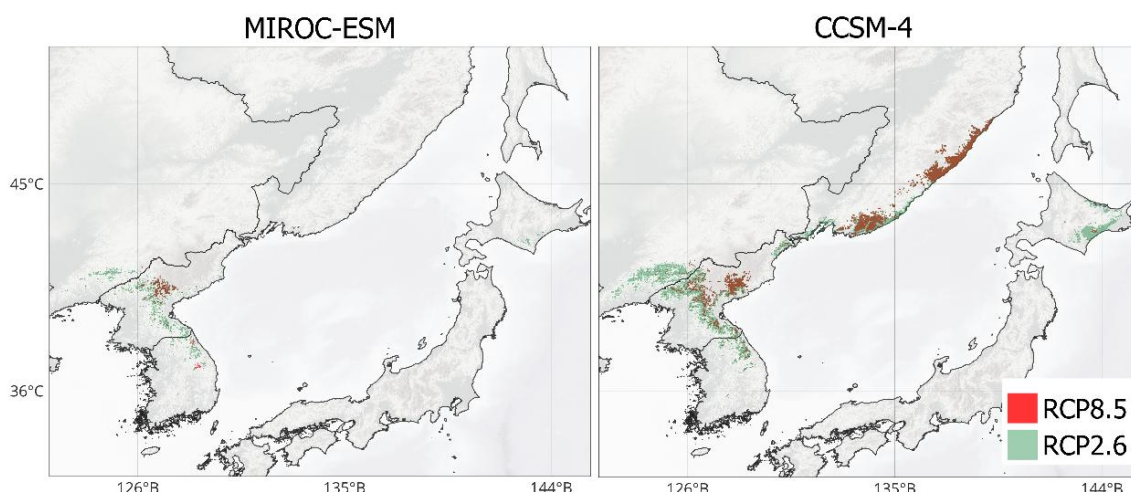


Рисунок 33. Области с благоприятным климатом для распространения *Abies nephrolepis*, существующие с максимума последнего оледенения, которые потенциально сохранятся до 2070 г.

Таблица 3. Площадь участков с благоприятными климатическими условиями, которые существуют со времени максимума последнего оледенения, и сохранятся до 2070 г., тыс. км²

	MIROC-ESM		CCSM4	
	RCP2.6	RCP8.5	RCP2.6	RCP8.5
<i>Abies holophylla</i>	0,39	0,013	11,03	1,98
<i>Abies nephrolepis</i>	10,40	2,70	65,49	26,92
<i>Abies sachalinensis</i>	0,02	0,00	7,49	0,07
<i>Picea jezoensis</i>	18,29	4,48	54,73	20,42
<i>Pinus koraiensis</i>	8,90	4,23	8,99	7,22

Для *Picea jezoensis* при незначительном росте температуры обе модели прогнозируют увеличение площади потенциального распространения вида к 2070 г. – по климатической модели MIROC-ESM на 60 тыс. км², по CCSM4 на 100 тыс. км² (Приложение, Рисунок 1). Благоприятной для роста останется почти вся горная система Сихотэ-Алинь (Рисунок 34). При реализации пессимистичного сценария модели дают различные результаты. MIROC-ESM предсказывает сильное сокращение ареала на юге, хотя общая площадь области с благоприятным климатом сократится всего на 30 тыс. км²

относительно современной. Модель CCSM4 дает положительную динамику с увеличением площади территорий более чем на 100 тыс. км².

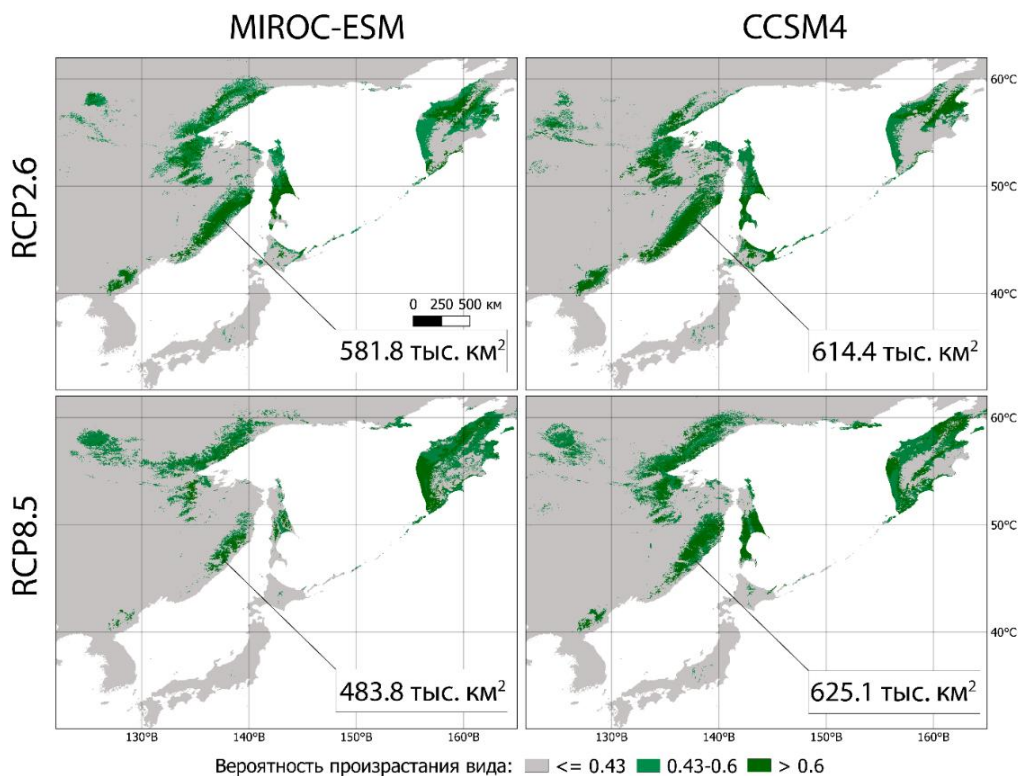


Рисунок 34. Карты потенциального распространения *Picea jezoensis* к 2070 г.

Расширение области потенциального распространения *Picea jezoensis* будет происходить за счет северо-восточных районов, включая хребет Джугджур и полуостров Камчатка (Рисунок 35). Анализ ширины годичных колец на Камчатке показывает, что с 1980-х годов у деревьев происходит достоверный рост индексов радиального прироста ($p\text{-value} = 0,001$, Рисунок 366). С другой стороны, положительный тренд начался после резкого снижения годового прироста в 1986 году, который мог быть связан с засухами (климатический индекс влажности СМІ в 1985 г. показывает резкое снижение в летний период, что отражает дефицит влаги) или с воздействием сильного извержения вулкана Безымянный в 1984-1985 гг. После 1986 г. прирост вернулся на прежний уровень и в настоящее время продолжает стабильно расти. Среди климатических факторов рост деревьев *Picea jezoensis* лимитируют температурные показатели в течение всего вегетационного

периода (с мая по август) (Рисунок 36б). Наибольшая достоверная положительная корреляция RWI выявлена с минимальными температурами в августе ($r=0,371$). В начале вегетационного сезона корреляция отмечена с максимальными температурами в мае ($r=0,286$) и июле ($r=0,305$). Корреляция RWI с максимальными температурами с мая по август составляет до 0,337. Таким образом, при сохранении тренда увеличения температур можно ожидать рост ширины годовых приростов деревьев, что подтверждает полученные модели (Рисунок 34). Параметры влагообеспеченности не имели достоверных связей с приростом *Picea jezoensis*. Небольшая достоверная положительная корреляция ($r=0,154$) выявлена лишь в августе. (Рисунок 36б).

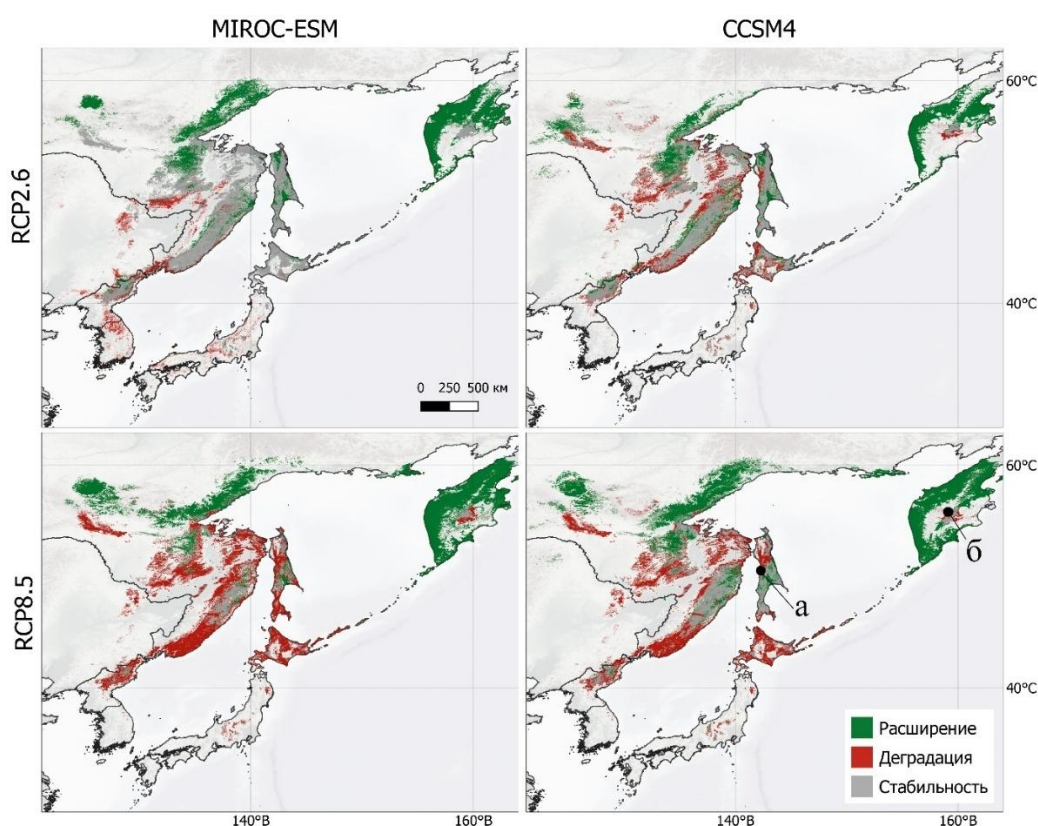


Рисунок 35. Области расширения и деградации потенциального распространения *Picea jezoensis*, ожидаемые к 2070 г. Черными точками отмечены локации, где были собраны данные для дендроклиматического анализа.

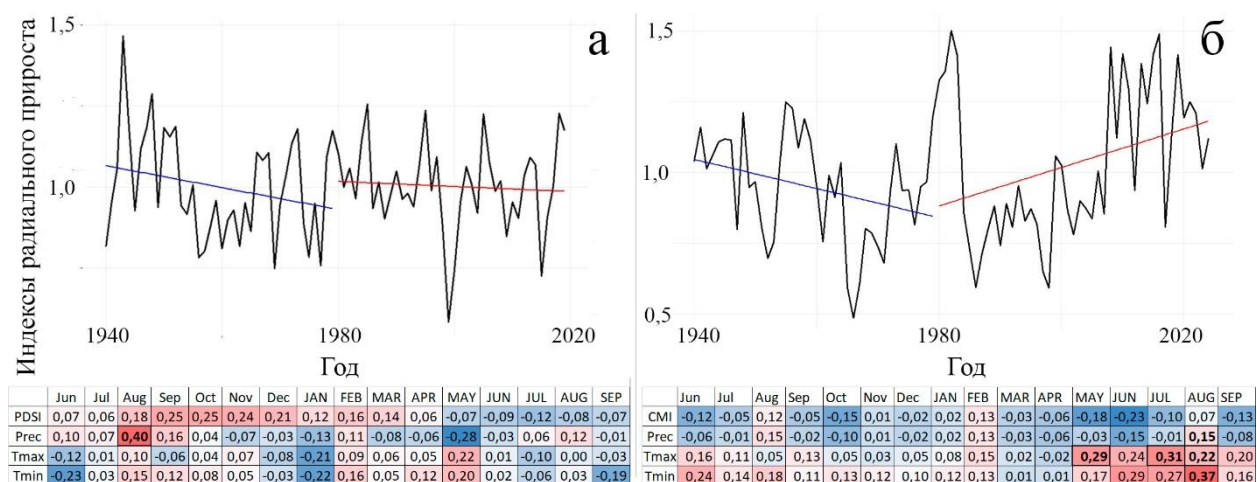


Рисунок 36. Изменение индексов радиального прироста *Picea jezoensis* и матрица корреляции индексов с климатическими параметрами: а – остров Сахалин, б – полуостров Камчатка. PDSI – индекс засухи Палмера, CMI – климатический индекс влажности, Prec – сумма осадков, Tmax – максимальная температура, Tmin – минимальная температура. Жирным выделены параметры с достоверной корреляцией ($p\text{-value} < 0,05$).

На острове Сахалин, где по моделям прогнозируется стабильное состояние популяции, за последние 80 лет значимого тренда RWI нет (Рисунок 36а). Из климатических параметров годичный прирост достоверно ограничен только осадками за август предыдущего года ($r=0,4$).

На юге, как в материковой, так и в островной части, прогнозируется значительное сокращение области потенциального распространения *Picea jezoensis* (Рисунок 35). Условия среды станут неблагоприятными на Корейском полуострове, на юге Сихотэ-Алиня, на Хоккайдо, а также в горах на острове Хонсю, где в настоящее время существует изолированная популяция *Picea jezoensis* subsp. *hondoensis*. Снижение радиального прироста у *Picea jezoensis* уже сейчас отмечено на нижних и средних высотах на Чанбайшане на границе Китая и Северной Кореи из-за роста температур в весенне-летний период (You et al., 2011). При этом на верхних высотах, где темнохвойные леса переходят в каменноберезовые, прирост деревьев *Picea jezoensis* положительно реагирует на климатические изменения (You et al., 2011). На юге Сихотэ-Алиня увеличение максимальных температур также

приводит к снижению прироста деревьев, что особенно выражено на нижних высотах горных склонов (Ukhvatkina et al., 2023). Помимо этого, прирост сильно зависит и от осадков в конце вегетационного периода.

К 2070 году сохранятся 3 основных участка, где благоприятные климатические условия для роста *Picea jezoensis* существуют с максимума последнего оледенения (Рисунок 37). Обе модели по разным климатическим сценариям показывают наличие биоклиматических рефугиумов в высокогорных районах Маньчжуро-Корейских гор на территории КНДР. Второй участок отмечен на побережье в центральной части горной системы Сихотэ-Алинь, третий – на островах Хоккайдо и южных Курилах. В центральной части острова Хонсю благоприятные места продолжают существовать лишь по сценарию RCP2.6. Общий размер этих популяций по модели MIROC-ESM 18 и 5 тыс. км², по модели CCSM4 55 и 20 тыс. км² по сценариям RCP2.6 и RCP8.5 соответственно (Таблица 3).

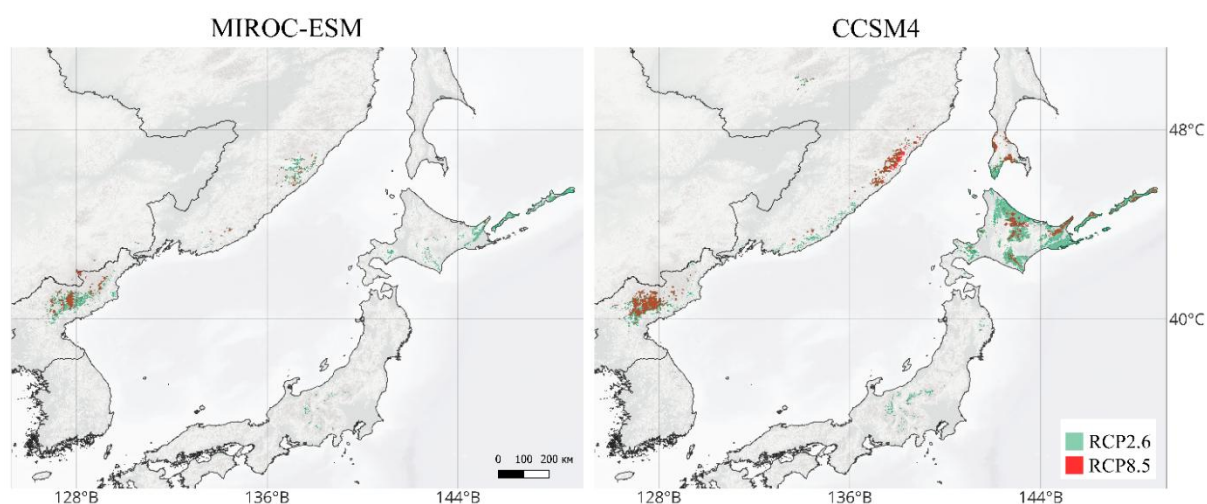


Рисунок 37. Области с благоприятным климатом для распространения *Picea jezoensis*, существующие с максимума последнего оледенения, которые потенциально сохранятся до 2070 г.

Прогнозы изменения потенциального распространения островного вида *Abies sachalinensis* свидетельствуют о положительной динамике, если учитывать только значения площади: при реализации сценария RCP2.6 территории с подходящим климатом увеличатся на 70 тыс. км² по модели

MIROC-ESM и на 45 тыс. км² по CCSM4 (Приложение, Рисунок 3). По сценарию RCP8.5 увеличение площади произойдет еще сильнее, примерно на 125 тыс. км² по обоим моделям. Однако фактическая область распространения этого вида, вероятно, будет уменьшаться. Основной прирост потенциально пригодных территорий будет происходить за счет полуострова Камчатка (Рисунок 38, 39). Но в реальности в таком временном масштабе распространение *Abies* по большей части Камчатки невозможно, так как единственный потенциальный центр распространения – ограниченно распространенный вид *Abies gracilis*, который растет лишь на участке 20 га в низовьях реки Малый Семячик на юго-востоке полуострова (Farjon, Filer, 2013). При реализации сценария RCP8.5 практически вся территория острова Хоккайдо станет непригодной для распространения *Abies sachalinensis* (Рисунок 39).

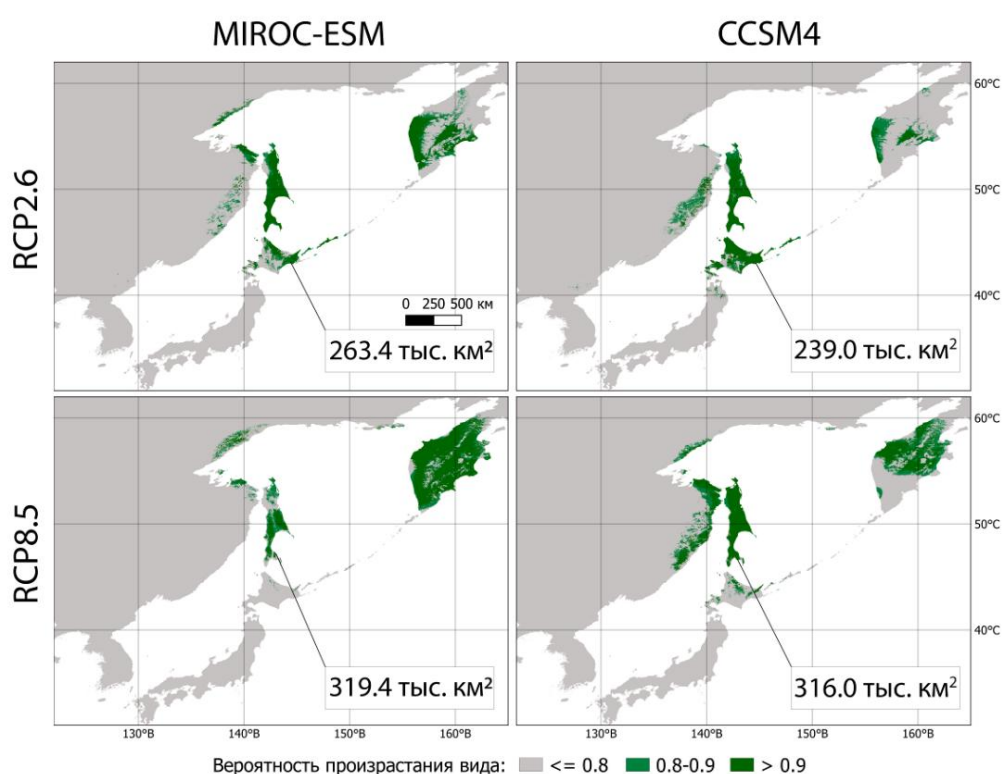


Рисунок 38. Карты потенциального распространения *Abies sachalinensis* к 2070 г.

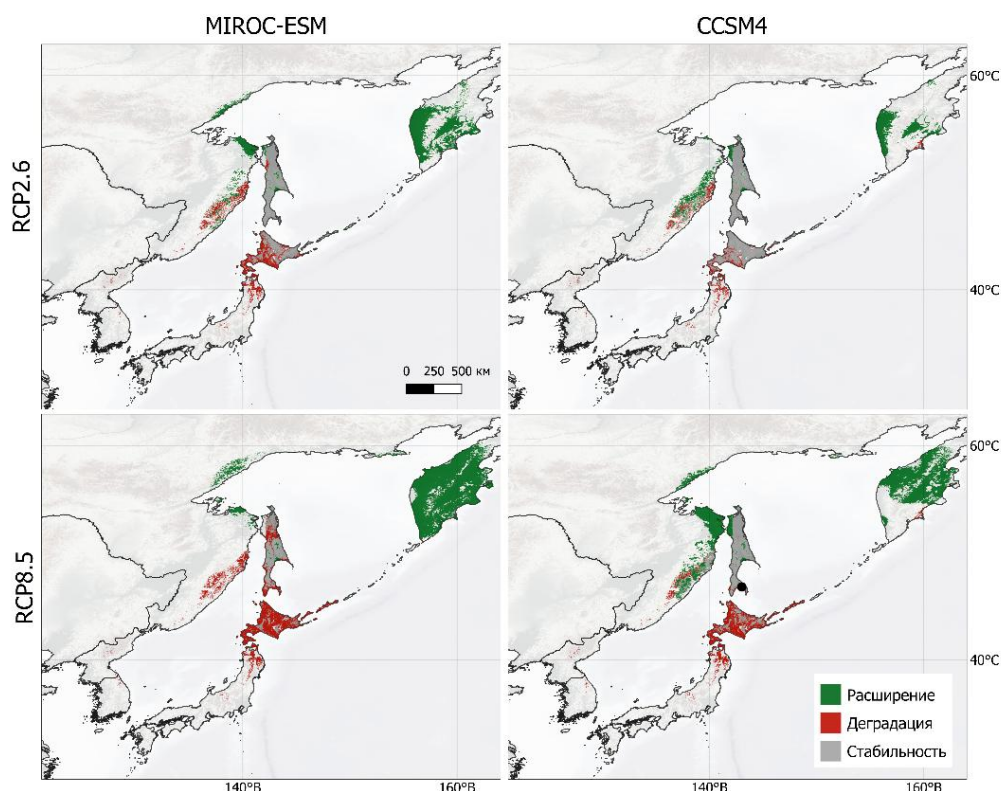
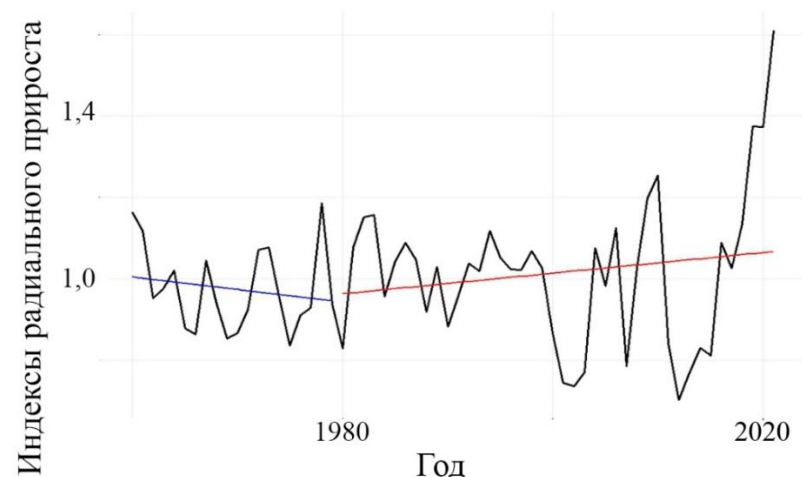


Рисунок 39. Области расширения и деградации потенциального распространения *Abies sachalinensis*, ожидаемые к 2070 г.

На юге острова Сахалин, где до 2070 года климатические условия для *Abies sachalinensis* будут стабильны даже при потеплении, RWI не имеет значимого тренда как до 1980-х годов, так и после (Рисунок 40). Прирост ограничивается главным образом индексом PDSI в осенне-зимний период ($r=0,317$) максимальными температурами предыдущего октября ($r=0,27$) и минимальными температурами августа текущего года ($r=0,29$).

Районы с непрерывно существующими благоприятными условиями для роста деревьев *Abies sachalinensis* со времени максимума последнего оледенения находятся под наибольшей угрозой (Таблица 3, Рисунок 41). Сохранение таких участков выявлено только при реализации климатического сценария RCP2.6 по модели CCSM4 на самом севере острова Хонсю и на южном побережье острова Хоккайдо (Рисунок 41) Эти популяции *Abies sachalinensis* нуждаются в особой охране.



	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	JAN	FEB	MAR	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP
PDSI	-0.25	-0.23	-0.23	-0.31	-0.28	-0.29	-0.31	-0.33	-0.30	-0.25	-0.25	-0.16	-0.18	-0.10	-0.01	-0.01
Prec	-0.08	-0.01	-0.03	-0.24	-0.01	-0.09	-0.17	-0.32	0.02	0.06	-0.02	0.16	-0.09	0.19	0.14	-0.06
Tmax	-0.11	-0.17	-0.25	-0.02	0.27	-0.04	0.18	0.09	-0.03	0.19	-0.02	0.23	-0.02	0.03	0.24	0.21
Tmin	-0.06	-0.20	-0.24	-0.12	0.16	-0.06	0.17	0.02	-0.05	0.15	0.05	0.25	0.04	0.10	0.29	0.15

Рисунок 40. Изменение индексов радиального прироста *Abies sachalinensis* и матрица корреляции индексов с климатическими параметрами. PDSI – индекс засухи Палмера, Prec – сумма осадков, Tmax – максимальная температура, Tmin – минимальная температура. Жирным выделены параметры с достоверной корреляцией ($p\text{-value} < 0,05$).

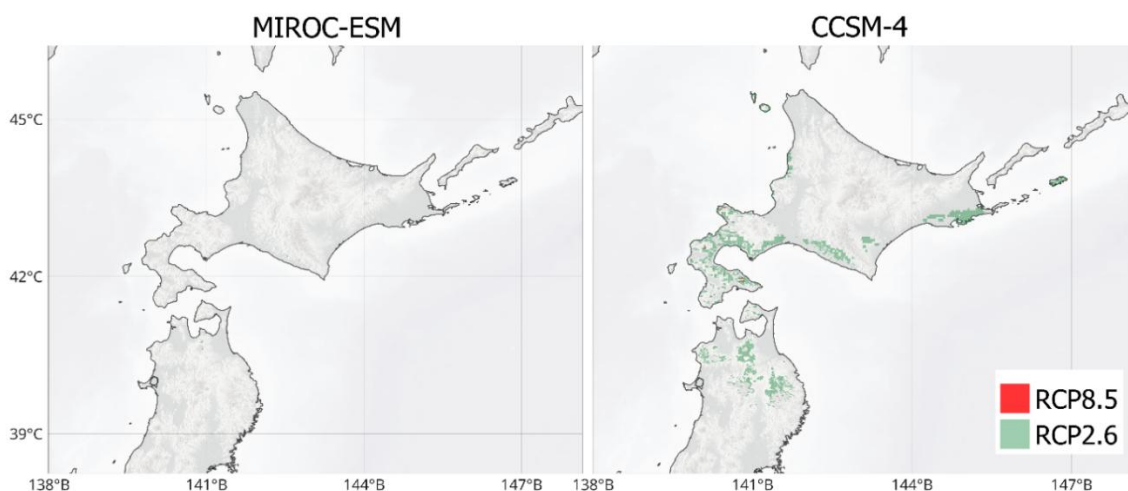


Рисунок 41. Области с благоприятным климатом для распространения *Abies sachalinensis*, существующие с максимума последнего оледенения, которые потенциально сохранятся до 2070 г.

На область потенциального распространения *Pinus koraiensis* прогнозируемые климатические изменения не окажут существенного воздействия (Рисунок 42). При реализации оптимистичного сценария (RCP2.6) произойдет небольшое расширение территорий, благоприятных по климату:

площадь увеличится на 35 тыс. км² по MIROC-ESM и почти на 100 тыс. км² по CCSM4. Сдвиг границ области потенциального распространения будет менее значительным, чем у бореальных видов (Приложение, Рисунок 6). Южная граница продолжит существовать в пределах севера Корейского полуострова и северо-востока Китая, тогда как северная сместится к центральной части Хабаровского края (Рисунок 42, 43). Благоприятные условия сформируются до залива Удская губа, а также в южной и центральной частях острова Сахалин. При сценарии RCP8.5 модель MIROC-ESM предсказывает увеличение оптимальных по климату территорий на 60 тыс. км², модель CCSM4 – снижение на 20 тыс. км².

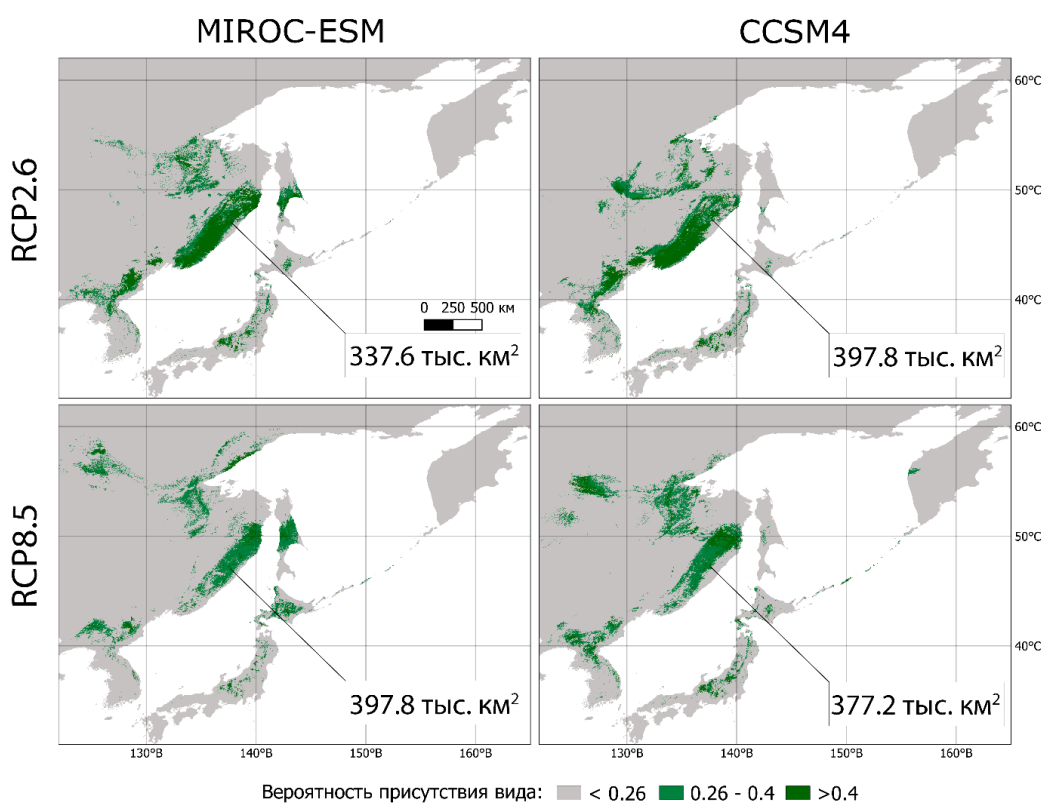


Рисунок 42. Карты потенциального распространения *Pinus koraiensis* к 2070 г.

Ухудшение климатических условий для роста *Pinus koraiensis*, согласно обоим сценариям изменения климата, произойдет в южной части Буреинского нагорья, на Малом Хингане, в Черных горах, на Борисовском плато и на большей части плоскогорья Чанбайшань (Рисунок 43). В Китае благоприятные территории для вида практически исчезнут, за исключением небольшого

участка в районе вершины Чанбайшань на границе с Северной Кореей. Исследования на северо-востоке Китая в горных районах в настоящее время показывают положительную корреляцию RWI *Pinus koraiensis* с температурами в июле и прогнозируют небольшое увеличение радиального прироста и продвижение деревьев в верхние высоты на смену *Picea jezoensis* и *Larix olgensis* (Wang et al., 2022).

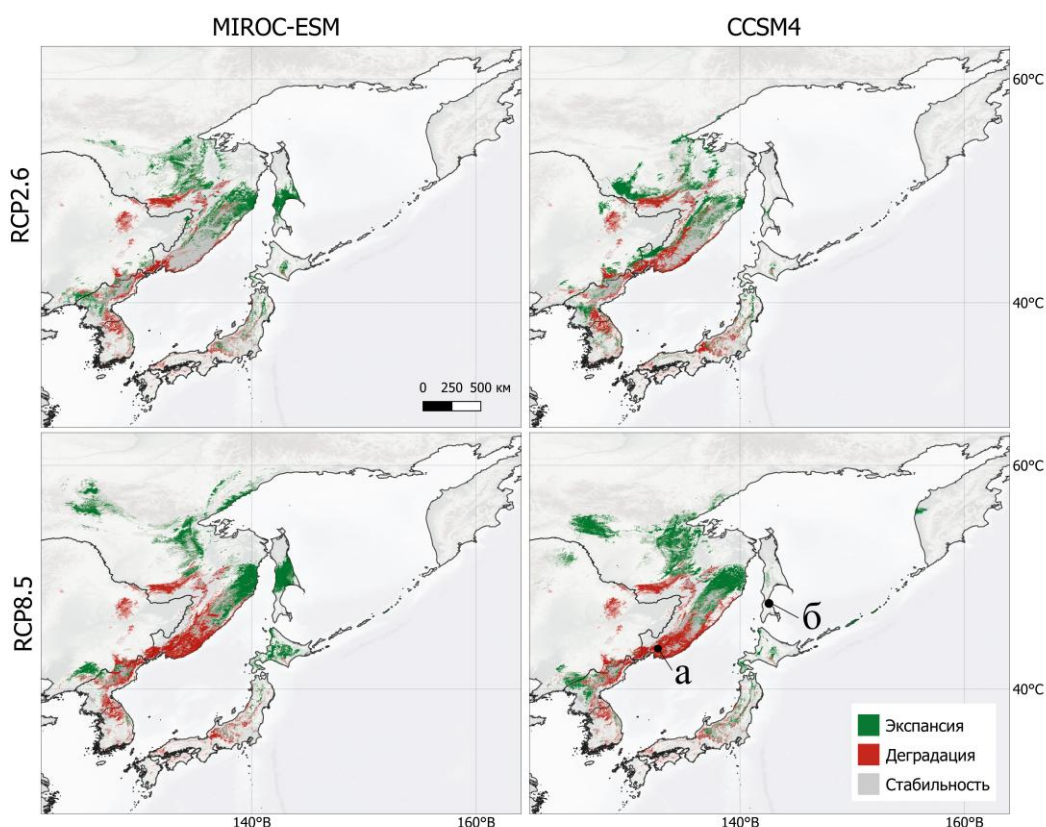


Рисунок 43. Области расширения и деградации потенциального распространения *Pinus koraiensis*, ожидаемые к 2070 г. Черными точками отмечены локации, где были собраны данные для дендроклиматического анализа.

На юге Приморского края, где по сценарию RCP2.6 климатически благоприятные условия сохраняться, а по RCP8.5 территории потеряют пригодность, дендрохронологический анализ показывает стабильное значение RWI в последние 40 лет. (Рисунок 44а). Прирост контролируется главным образом осадками в июне ($r = 0,30$) и июле ($r = 0,20$). При объединении этих двух месяцев, корреляция осадков с индексами прироста увеличивается до

0,38. Помимо этого, достоверная положительная корреляция RWI отмечается с температурными показателями марта ($r = 0,25$). По геоботаническим описаниям особи *Pinus koraiensis* в этой точке встречаются во всех ярусах сообщества, популяция находится в стабильном состоянии. При этом в горных районах южного Сихотэ-Алиня у деревьев наблюдается достоверное снижение прироста, которое вероятно вызвано дефицитом влажности.

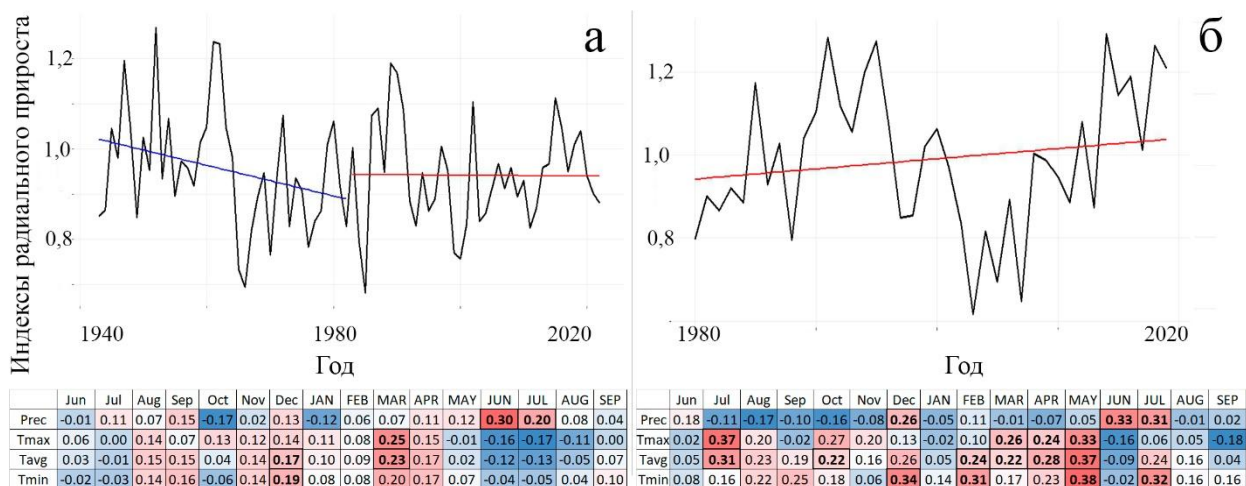


Рисунок 44. Изменение индексов радиального прироста *Pinus koraiensis* и матрица корреляции индексов с климатическими параметрами: а – Уссурийский заповедник, б – остров Сахалин. Prec – сумма осадков, Tmax – максимальная температура, Tavg – средняя температура, Tmin – минимальная температура. Жирным выделены параметры с достоверной корреляцией ($p\text{-value} < 0,05$).

На острове Сахалин, где модели показывают расширение области потенциального распространения к 2070 г. (Рисунок 43), *Pinus koraiensis* растет только в посадках (Еремин, Багдасарян, 2015). Обследование этих культур показало, что состояние деревьев удовлетворительное, особи успешно достигают стадии семеношения, под деревьями обнаружены шишки (Петренко, 2023). На участке лесных культур, где были выполнены геоботанические описания, возобновление и подрост сосны не обнаружены, хотя отдельные проростки были зарегистрированы примерно в 1 км от посадок, что говорит о потенциальной возможности распространения этого

вида на острове. Но основным барьером в распространении и прорастании семян сосны на острове вероятно является плотный покров из *Sasa* sp., которая активно занимает нарушенные места. Дендроклиматический анализ образцов из этой точки показывает, что прирост деревьев в настоящее время лимитируется как температурами в весенний период (с февраля по март, корреляция со средними температурами за весь период – 0,395), так и количеством осадков в летний период (в июне и июле, корреляция за весь период – 0,393). При этом в феврале рост ограничивают преимущественно минимальные температуры, а с марта по май – максимальные. Увеличение RWI 1980-х годов на юге Сахалина хоть и наблюдается (Рисунок 44б), но оно незначимо ($p\text{-value}=0,15$).

С учетом прогнозируемых изменений биоклиматические рефугиумы *Pinus koraiensis* с длительной историей существования продолжают существовать в южной части ареала, включая горные районы Корейского полуострова (Северо-Корейская горная система) и остров Хонсю, где в настоящее время существует изолированная популяция вида (Рисунок 45). Однако их площадь, особенно на материке, будет незначительной (Таблица 3).

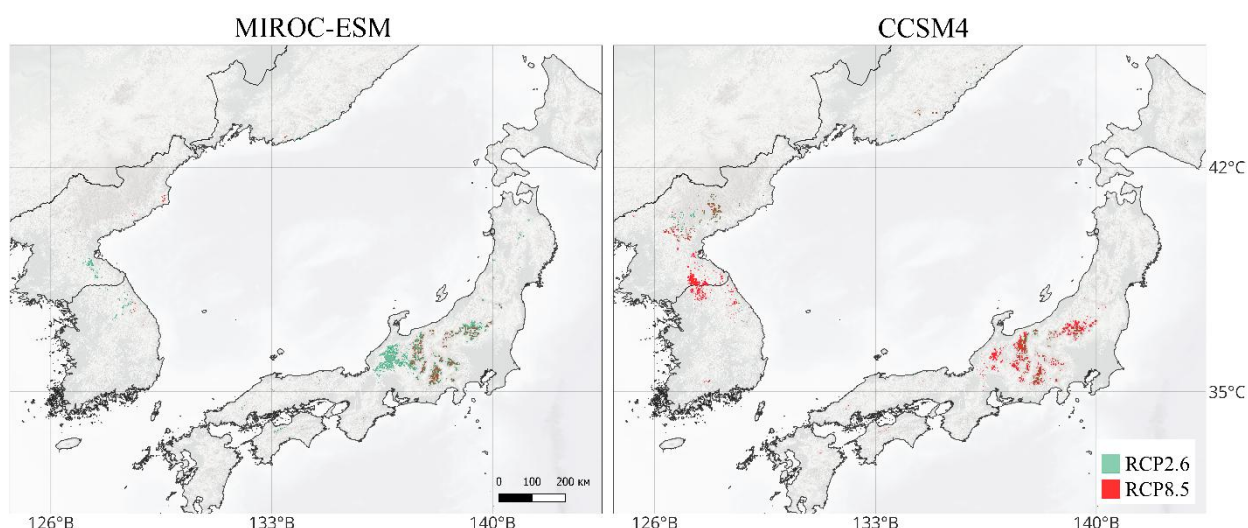


Рисунок 45. Области с благоприятным климатом для распространения *Pinus koraiensis*, существующие с максимума последнего оледенения, которые потенциально сохранятся до 2070 г.

Согласно прогнозам на основе SDM, у *Abies holophylla* ожидается наиболее значительное сокращение области потенциального распространения среди всех исследуемых видов. С учетом изменений климата, смещения границ области потенциального распространения вида на север в будущем происходить не будет (Рисунок 46). Климатические условия станут неблагоприятными как на юге, так и на севере современного ареала (Рисунки 47). Даже при реализации оптимистичного сценария (RCP2.6), область потенциального распространения сократится в 2 раза. При этом географический сдвиг будет меньше, чем у других видов (Приложение, Рисунок 5). По пессимистичному сценарию (RCP8.5) пригодные по климату места обитания *Abies holophylla* практически исчезнут, за исключением территорий в верхнем поясе Маньчжуро-Корейских гор (Рисунок 46). Исследования на юге Корейского полуострова подтверждают негативные тенденции: ожидается, что к 2040 году более 50 % местообитаний вида будут утрачены (Yoo et al., 2022).

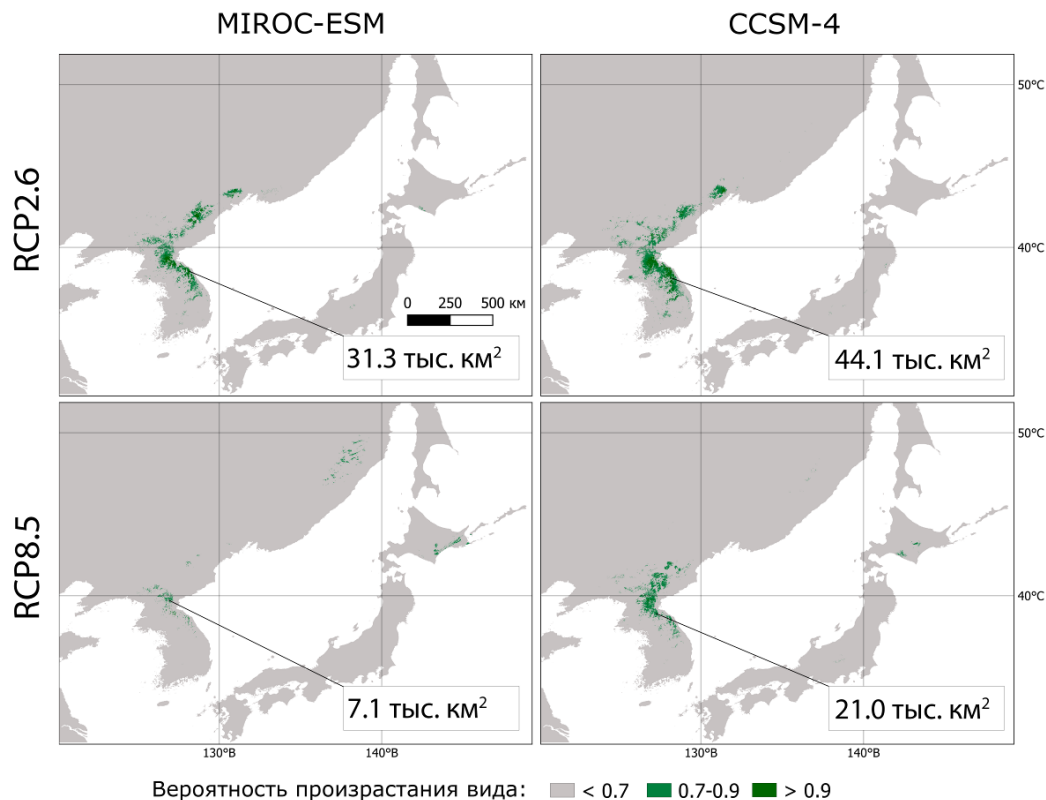


Рисунок 46. Карты потенциального распространения *Abies holophylla* к 2070 г.

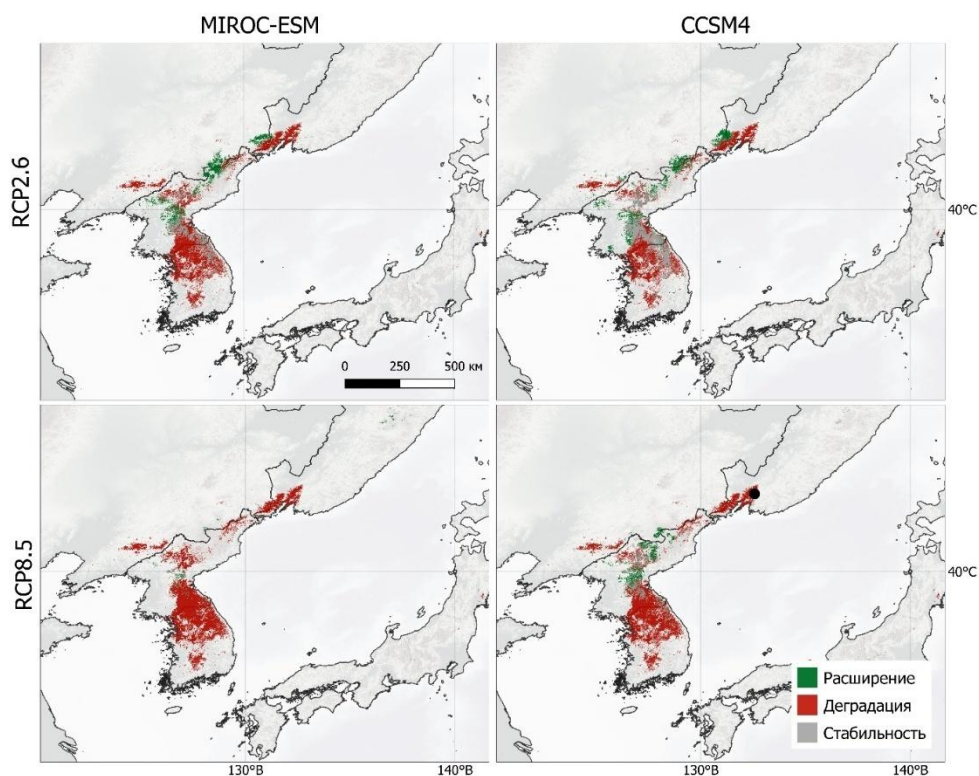


Рисунок 47. Области расширения и деградации потенциального распространения *Abies holophylla*, ожидаемые к 2070 г. Черной точкой отмечена локация, где были собраны данные для дендроклиматического анализа.

Современная часть ареала *Abies holophylla* на Дальнем Востоке России, где сохранились наиболее ненарушенные леса, также по прогнозам будет непригодной для роста деревьев (Рисунок 47). Дендроклиматический анализ показывает, что в настоящее время рост деревьев на северной границе ареала (территория Уссурийского государственного заповедника) стабильный, хотя до 1980 года наблюдалось значимое увеличение индексов радиального прироста ($p\text{-value}=5,08 \times 10^{-5}$) (Рисунок 48). Основным фактором, лимитирующим рост деревьев, являются температуры в холодный период года (с ноября по март). Несмотря на то, что в январе и феврале нет достоверной корреляции между RWI и температурами, с учетом всего промежутка с ноября по март корреляция составляет 0,265. Таким образом, с увеличением зимних температур условия для роста деревьев должны становиться более благоприятные. Геоботанические описания показывают, что *Abies holophylla*

встречается во всех ярусах, что говорит о стабильном состоянии популяции в настоящее время. При этом модели показывают снижение благоприятных по климату мест на северной границе (Рисунок 47), что видимо связано именно с балансом осадков и температур и увеличением засушливости региона, так как вид требователен к большому количеству осадков в теплое время года (Рисунок 10, 17). Помимо этого, достоверная отрицательная корреляция наблюдается с осадками в январе ($r = -0,28$). Кривые отклика *Abies holophylla* также показывают, что этот вид не приспособлен к местам с большим снежным покровом (Рисунок 17), что его значительно отличает от бореальных видов *Abies*.

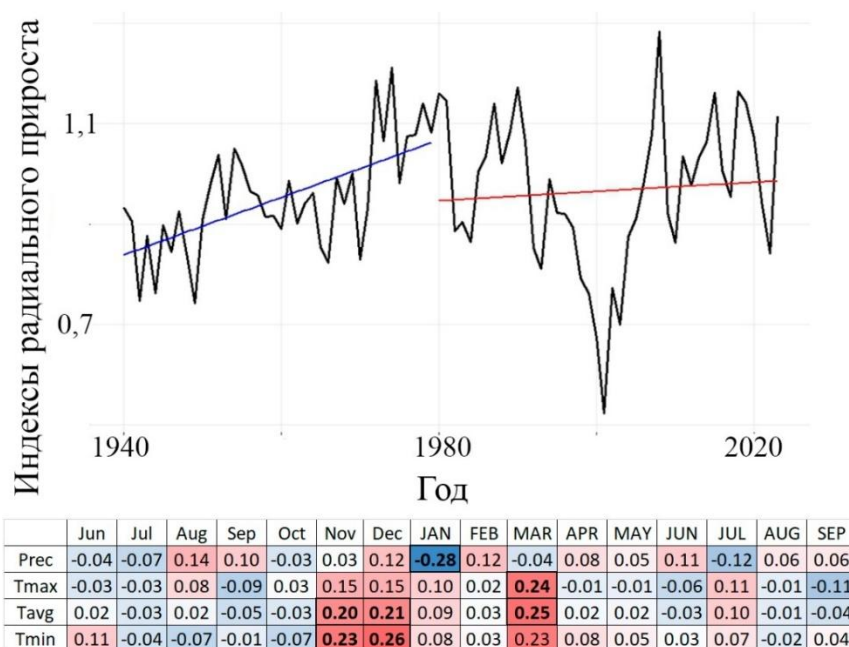


Рисунок 48. Изменение индексов радиального прироста *Abies holophylla* и матрица корреляции индексов с климатическими параметрами в Уссурийском заповеднике. Prec – сумма осадков, Tmax – максимальная температура, Tavg – средняя температура Tmin – минимальная температура. Жирным выделены параметры с достоверной корреляцией ($p\text{-value} < 0,05$).

Хотя в настоящее время деградации северных популяций не наблюдается, при значительном изменении климата и увеличении засушливости на юге региона, с большой вероятностью *Abies holophylla* станет узколокальным эндемиком Маньчжуро-Корейских гор и займет азональные

местообитания. Для сохранения и увеличения ареала необходимо принимать дополнительные меры защиты северных умеренных лесов: расширять площади особо охраняемых природных территорий, где этот вид находится в естественных условиях; прогнозировать и предотвращать пожары; использовать методы *ex situ*, аналогично стратегии сохранения *Abies nephrolepis* на юге Корейского полуострова (Kim et al., 2023).

Площадь участков, где климатические условия для роста *Abies holophylla* остаются благоприятными с периода максимума последнего оледенения и сохраняются до 2070 года крайне мала: по модели CCSM4 благоприятные условия останутся лишь в горах Северной Кореи (RCP2.6 – 11,027 тыс. км², RCP8.5 – 1,984 тыс. км²), а по модели MIROC-ESM практически полностью исчезнут (Рисунок 49, Таблица 3).

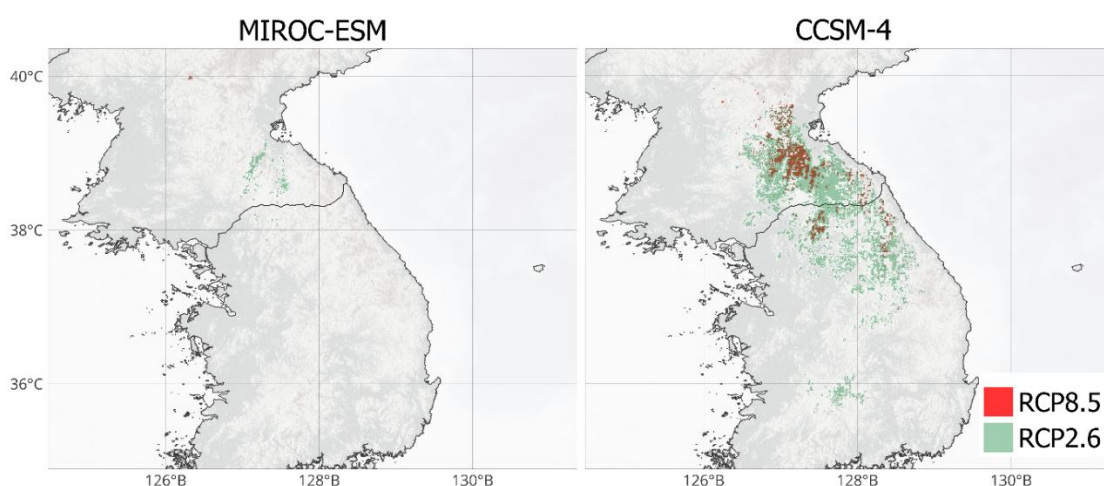


Рисунок 49. Области с благоприятным климатом для распространения *Abies holophylla*, существующие с максимума последнего оледенения, которые потенциально сохранятся до 2070 г.

Таким образом, в период следующих 50 лет будет происходить сильное изменение границ областей потенциального распространения видов. Климатические изменения будут оказывать различное воздействие, но общая тенденция климатогенной динамики видов: сокращение ареалов на юге и смещение их на северо-восток преимущественно вдоль побережья, где влагообеспеченность территорий выше (Приложение, Рисунок 6). Однако, оптимистичные прогнозы на будущее, не означают фактического

распространения видов на все благоприятные по климату территории. При анализе прогностических моделей необходимо учитывать не только площадь благоприятных местообитаний, но и скорость распространения видов, которая намного ниже, чем современные глобальные климатические изменения (Corlett, 2009). Учитывая это, площади темнохвойных бореальных и северных умеренных экосистем, вероятно, будут снижаться, не успевая за климатическими изменениями, особенно при реализации сценария RCP8.5. Также при дальнейшем увеличении температуры и изменении режима влагообеспеченности по пессимистичному сценарию *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis* и *Abies sachalinensis* не будут образовывать непрерывный покров на юге. При этом популяции как *Picea jezoensis*, так и *Abies nephrolepis* все же останутся в горных районах Корейского полуострова и северо-восточного Китая в виде дизъюнкций, где существуют со времени последнего максимума оледенения (Рисунки 31, 34).

Под угрозой находятся обширные части современных ареалов, где условия для существования видов станут неблагоприятными (Рисунки 32, 35, 39, 43, 47). Однако, эти участки не стоит рассматривать, как места обитания, которые однозначно будут утрачены. Локальные микроклиматические условия и устойчивость видов все же позволят деревьям существовать в отдельных районах в виде рефугиумов (например, как во время максимума последнего оледенения *Picea jezoensis* на полуострове Камчатка), но они будут сильно угнетены. В свою очередь такие ослабленные популяции будут более подвержены влиянию внешних негативных воздействий: болезням бактериальной и грибной природы, насекомым-вредителям, сильным ветрам и засухам (Choat et al., 2018). Эти участки ареалов видов нуждаются в мониторинге и дальнейшем изучении их реакции на глобальные климатические изменения.

Несмотря на обширные исследования в Китае и на Корейском полуострове, данные о влиянии климатических изменений на годичный радиальный прирост древесных видов в пределах уязвимых участков

российского Дальнего Востока остаются крайне ограниченными (Ukhvatkina et al., 2018; Ukhvatkina et al., 2023, Rubleva et al., 2024). Расширение сети дендрохронологических исследований временных рядов ширины годовых колец на этих территориях позволит выявить основные факторы, лимитирующие прирост в настоящее время, а также проследить их динамику за последние 50–100 лет и дать дальнейшие прогнозы развития этих экосистем.

С другой стороны, реакция взрослых деревьев и молодых особей одного вида на климатические параметры различна (Grubb, 1977). Молодые особи более чувствительны к изменениям в окружающей среде, в том числе к засухам (Cavender-Bares, Bazzaz, 2000), и имеют более узкую экологическую нишу (Jackson et al., 2009). Поэтому еще одним важным направлением для мониторинга уязвимых экосистем является изучение возобновления и выживаемости деревьев на первых стадиях онтогенеза. Существующие данные указывают, что повышение температуры способствует прорастанию семян, но снижает их выживаемость на более поздних стадиях онтогенеза (Fisichelli et al., 2014). Однако исследований на эту тему, особенно выполненных на территории Северо-Восточной Азии, практически нет (Zhu et al., 2012; Bell et al., 2014).

Помимо этого, ключевую роль в мониторинге лесных экосистем имеют методы дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ), предоставляя информацию о состоянии и динамике лесного покрова на региональном и глобальном масштабе. Космические снимки позволяют эффективно выявлять такие изменения, как пожары, ветровалы, вырубki, изменения видового состава сообществ, фенологии растений, активности фотосинтеза и сдвиг границ растительных сообществ (Барталев, 2007). Для оценки фотосинтетической активности и раннего выявления стресса у деревьев, вызванного засухой, заболеваниями или повреждением вредителями, применяют анализ вегетационных индексов, таких как NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), EVI (Enhanced Vegetation Index) и CVI

(Chlorophyll Vegetation Index) (Vicente-Serrano et al., 2016; Chu et al., 2023). В ряде работ методы ДЗЗ применяются совместно с дендроклиматическими подходами (Vicente-Serrano et al., 2016; Wang et al., 2021; Italiano et al., 2023).

8.2 Рекомендации по ведению лесного хозяйства

Особую экономическую ценность в Северо-Восточной Азии представляют виды, формирующие темнохвойные бореальные леса – *Picea jezoensis*, *Abies nephrolepis* и *A. sachalinensis*. В настоящее время они являются ключевыми объектами лесопользования, основные районы лесозаготовок охватывают центральную часть Сихотэ-Алинского хребта и нижнее течение р. Амур. При этом искусственное лесовосстановление на месте вырубок практически не производится, большая часть земель восстанавливается за счет естественного возобновления (Современное состояние лесов..., 2009). На юге Дальнего Востока в Приморском, Хабаровском крае и в Амурской области площади искусственных насаждений крайне малы (Приходько и др., 2021). В наибольшем масштабе лесовосстановление ведется на острове Сахалин, где, еще начиная с первой половины XX века, созданы лесные культуры как аборигенных, так и интродуцированных видов (Сабиров, 2022).

Несоответствие условий среды экологическим и биологическим особенностям древесных видов нередко приводит к низкой приживаемости, слабому росту и неудовлетворительному состоянию деревьев при создании искусственных насаждений (Рекомендации по производству лесных культур..., 1971). Например, *Pinus sylvestris* L. – вид, который наиболее активно использовался при лесовосстановлении в конце XX века по всему Дальнему Востоку (Современное состояние лесов..., 2009). Естественный ареал *Pinus sylvestris* покрывает большую часть умеренной зоны Евразии за исключением тихоокеанского побережья (Farjon, Filer, 2013). Но, несмотря на экологическую пластичность вида, его высокую устойчивость к пожарам и быстрый рост, деревья *Pinus sylvestris* плохо приспособлены к муссонному климату. Хвоя и молодые побеги подвержены физиологическому иссушению в результате воздействия морских ветров, негативное влияние оказывают

резкие перепады дневных и ночных температур в марте-апреле, а также повреждение мышевидными грызунами (Власова и др., 2010). Поэтому важно создавать лесные культуры с учетом благоприятных биоклиматических условий, специфичных для каждого вида.

Карты потенциального распространения древесных видов, созданные в рамках нашего исследования, могут стать основой для планирования лесохозяйственных мероприятий по созданию искусственных насаждений с учетом прогнозируемых климатических изменений. Начало создания лесных культур из деревьев родов *Abies*, *Picea* и *Pinus* в оптимальных условиях в ближайшие годы позволит получить зрелые древостои к 2050–2070 годам.

К 2070 году благоприятные по климату территории для создания лесных плантаций из *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis* (помимо области современного распространения) будут сосредоточены на юго-востоке Хабаровского края, на хребте Джугджур и на Становом хребте (Рисунки 38, 41). Для высадки культур из *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* благоприятной станет большая часть полуострова Камчатка (Рисунки 41, 43).

Для выращивания древесины *Pinus koraiensis* благоприятные районы к 2070 году будут включать Буреинское нагорье, Баджальский и Становой хребты (Рисунок 35). В условиях климатического сценария RCP8.5 перспективным станет западное побережье Охотского моря вдоль хребта Джугджур, а также центральная часть острова Сахалин (по модели MIROC-ESM) (Рисунок 35). Опыт создания лесных плантации *Pinus koraiensis* на Сахалине можно наблюдать уже сейчас, где 40–50 лет назад в качестве экспериментальных культур высажены деревья в Холмском, Анивском, Долинском районах и в окрестностях города Южно-Сахалинск (Еремин, Багдасарян, 2015). Деревья демонстрируют высокую продуктивность и адаптивность к местным условиям, успешно семеносят, встречаются одиночные жизнеспособные имматурные растения (Власова и др., 2010; Еремин, Багдасарян, 2015; Петренко, 2023). Хотя на склонах южной и юго-

западной экспозиции деревья *Pinus koraiensis*, как и *Pinus sylvestris*, имеют пониженную жизненность (Власова и др., 2010; Еремин, Багдасарян, 2015).

Несмотря на снижение площади потенциального ареала *Abies holophylla* в будущем, этот вид также следует применять при лесовосстановлении в регионе. Деревья *Abies holophylla* самые высокие среди всех представителей хвойных на Дальнем Востоке и обладают быстрой скоростью роста, что является большим преимуществом при подборе видов для создания культур (Рекомендации по производству лесных культур..., 1971). Для *Abies holophylla* следует создавать экспериментальные посадки на юге и в центральной части Приморского края для сохранения, акклиматизации и наблюдения за состоянием и реакции деревьев на климатические изменения. Опыт выращивания этого вида в северных районах края (Кавалеровский и Пожарский районы) подтверждает возможность его успешного культивирования, хотя смертность молодых деревьев высока из-за повреждений грызунами и насекомыми-вредителями (Гуков и др., 2017).

Для всех рассматриваемых видов важно учитывать локальные отрицательные факторы, такие как воздействие ветров, приносящие соленый воздух с морей и океанов, пожары и микроклиматические условия среды.

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.

Заключение

Постоянные колебания климата на планете приводят к изменениям в растительном покрове, в том числе к сдвигу границ распространения видов. В настоящей работе с помощью метода моделирования распространения видов реконструирована динамика областей потенциального распространения основных вечнозеленых деревьев-доминантов лесных экосистем Северо-Восточной Азии с периода максимума последнего оледенения (~22 тыс. лет назад) до современности и построены прогнозы потенциального распространения этих видов на 2070 г. согласно оптимистичному (RCP2.6) и пессимистичному (RCP8.5) сценариям изменения климата. В моделях всех исследуемых видов наибольший вклад вносит сумма осадков в месяцы с положительными средними температурами, а для *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis* ключевую роль играет и количество осадков в виде снега.

В период максимума последнего оледенения в условиях холодного и сухого климата благоприятные местообитания всех исследуемых видов не продвигались севернее 45° с. ш. Трансгрессия уровня мирового океана и открытие современной зоны шельфа Желтого и Японского морей позволили хвойным деревьям-доминантам северных умеренных экосистем (*Abies holophylla* и *Pinus koraiensis*) занять большие площади по сравнению с их современным распространением. В то время как деревья-доминанты бореальных темнохвойных лесов (*Abies nephrolepis*, *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis*), наоборот, имели меньшую площадь по сравнению с современной, их распространение было ограничено аридным климатом материковой части региона, где доминировали лиственный леса, тундростепи, лесотундровая и тундровая растительность.

С потеплением в голоцене началась активная миграция растений и их расселение из плейстоценовых рефугиумов в более северные районы. К оптимуму голоцена (~6 тыс. л. н.) области потенциального распространения всех исследуемых видов приняли очертания близкие к современным. Вероятно, виды проникали несколько севернее, чем отражено на наших

картах. Это связано с тем, что пик потепления в голоцене в Восточной Азии зафиксирован примерно на 2 тыс. лет позднее, чем в Европе и Америке, в то время как климатические модели построены на время максимального потепления в Европе. В целом поднятие уровня мирового океана, которое произошло с потеплением климата, привело к уменьшению площади суши, а значит и потенциально возможной для заселения наземными растениями территории.

В ближайшие 50 лет в зависимости от развития климатической обстановки, область потенциального распространения видов будет претерпевать серьезные изменения. Общая тенденция динамики ареалов: деградация на юге и продвижение на северо-восток преимущественно вдоль побережья, где влагообеспеченность территорий выше. Смещение областей потенциального распространения видов за последующие 50 лет будет сильнее, чем за предыдущие 6 тыс. л. со времени оптимума голоцена до современности. Под угрозой исчезновения в будущем находятся обширные участки, где климатические условия для распространения видов станут неподходящими. Вероятно, отдельные популяции продолжают существовать в местах с благоприятными микроклиматическими условиями, но деревья будут в угнетенном состоянии, а значит более подвержены различным болезням, насекомым-вредителям и менее устойчивы к экстремальным климатическим событиям.

Наиболее серьезное сокращение области потенциального распространения будет происходить у *Abies holophylla*. Даже при реализации оптимистичного сценария ее площадь к 2070 году сократится в 2 раза, хотя географический сдвиг будет меньше, чем у других видов. При более значительном потеплении отдельные благоприятные участки останутся лишь на средних высотах Маньчжуро-Корейских гор в Северной Корее. Для других видов прогнозы более благоприятные. При реализации оптимистичного климатического сценария у вечнозеленых деревьев-доминантов лесных экосистем произойдет увеличение площади потенциальных местообитаний

(кроме *Abies nephrolepis* по модели MIROC-ESM). По сценарию RCP8.5 у одних видов результаты SDM показывают расширение благоприятных местообитаний по сравнению с современным (*Picea jezoensis* по модели CCSM4, *Pinus koraiensis* и *Abies sachalinensis*), а у других наоборот сокращение (*Picea jezoensis* по модели MIROC-ESM и *Abies nephrolepis*). Области, где благоприятные по климату условия сохранялись с максимума последнего оледенения, продолжают и в будущем существовать главным образом в средних и верхних высотных поясах Маньчжуро-Корейских гор. Для *Picea jezoensis* и *Abies nephrolepis* такие участки останутся и на восточном склоне южного и центрального Сихотэ-Алиня, для *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* на Хоккайдо и южных Курилах, а для *Pinus koraiensis* в горах центрального Хонсю.

Учитывая исключительную экологическую и экономическую важность вечнозеленых деревьев-доминантов бореальных и северных умеренных экосистем Северо-Восточной Азии, полученные карты потенциального распространения видов следует принимать во внимание 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 юга Хабаровского края, в пределах Буреинского нагорья, а также в центральных районах острова Сахалин целесообразно создание лесных культур из *Pinus koraiensis*.

Список литературы

1. Андерсон, П. М. Эволюция растительного покрова западного побережья залива Петра Великого в позднем плейстоцене – голоцене / П. М. Андерсон, П. С. Белянин, Н. И. Белянина, А. В. Ложкин // Тихоокеанская геология. – 2017. – Т. 36. – № 4. – С. 206–215.
2. Атлас почв Кореи [Электронный ресурс]. – URL: <http://nationalatlas.ngii.go.kr/>. Дата обращения: 22.01.2025
3. База данных GBIF. Global Biodiversity Information Facility. [Электронный ресурс]. – URL: <https://www.gbif.org/>. Дата обращения: 22.01.2025
4. Баркалов, В. Ю. Флора Курильских островов / В. Ю. Баркалов. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 466 с.
5. Баркалов, В. Ю. Новый для России вид *Psilotum nudum* (Psilotaceae) с Курильских островов / В. Ю. Баркалов, В. В. Якубов // Бот. журн. – 2007. – Т. 92. – № 12. – С. 1946–1948.
6. Барталев, С. А. Разработка методов оценки состояния и динамики лесов на основе данных спутниковых наблюдений / С. А. Барталев. – Автореф. дисс. ... д-ра тех. наук. – 2007. – 48 с.
7. Белянин, П. С. Эволюция долинных экосистем нижнего течения р. Бикин в позднем плейстоцене–голоцене / П. С. Белянин, Н. И. Белянина // География и природные ресурсы. – 2018. – № 4. – С. 139–149.
8. Борисов, А. А. Климаты СССР / А. А. Борисов. – М.: Изд-во «Просвещение», 1967. – 294 с.
9. Белянин, П. С. К эволюции растительного покрова Приханкайской впадины и ее горного обрамления в позднем неоплейстоцене – голоцене (по палинологическим данным) / П. С. Белянин, Н. И. Белянина // Тихоокеанская геология. – 2012. – Т. 31. – № 2. – С. 96–100.
10. Белянин, П. С. Изменения растительности на Юге Российского Дальнего Востока в среднем и позднем голоцене / П. С. Белянин, П. М.

Андерсон, А.В. Ложкин, Н. И. Белянина, Х. А. Арсланов и др. // Известия РАН. Серия географическая. – 2019. – №2. – С. 69–84.

11. Брайцева, О. А. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки / О. А. Брайцева, И. В. Мелекесцев, И. С. Евтеева, Е. Г. Лупикина. – М.: Изд-во «Наука», 1968. – 245 с.

12. Васильев, Н. Г. Чернопихтово–широколиственные леса Южного Приморья / Н. Г. Васильев, Б. П. Колесников. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 147с.

13. Величко, А. А. Эволюционная география. Проблемы и решения: монография / А. А. Величко. – М.: ГЕОС, 2012. – 564 с.

14. Власова, Т. В. Физическая география материков. Часть 1 / Т. В. Власова. – М.: Просвещение, 1986. – 417 с.

15. Власова, И. И. Культуры сосны обыкновенной на Сахалине / И. И. Власова, В. М. Еремин, А. В. Копанина // Лесные ресурсы. – 2010. – С. 863–866.

16. Ганзей, К. С. Геосистемы Южных и Средних Курильских островов / К. С. Ганзей // Геогр. и природ. ресурсы. – 2008. – Т. 3. – С. 90–95.

17. Гвоздецкий, Н. А. Физическая география СССР. Азиатская часть: Учебник для студентов геогр. фак. ун-тов / Н. А. Гвоздецкий, Н. И. Михайлов. – М.: Мысль, 1978. – 512 с.

18. Герасимова, М. И. География почв России: Учебник / М. И. Герасимова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 312 с.

19. Гуков, Г. В. Пихта цельнолистная в Приморском крае (современное состояние, проблемы искусственного лесоразведения) / Г. В. Гуков., А. Н. Гриднев, Н. В. Гриднева // Успехи современного естествознания. Сельскохозяйственные науки. – 2017. – № 10. – С. 29–34.

20. Дальний Восток (физико-географическая характеристика) / под ред. Г. Д. Рихтер. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1961. – 441 с.

21. Добрынин, А. П. Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение). Т. 3 / А. П. Добрынин. – Владивосток: Дальнаука. – 2000. – Т. 3. – 260 с.
22. Еремин, В. М. Сосна кедровая корейская (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. – Pinaceae) на о. Сахалин / В. М. Еремин, А. С. Багдасарян // Международный научный журнал «Инновационная наука». Биологические науки. – 2015. – №7. – С. 22–28.
23. Карпачевский, Л. О. Почвы Камчатки / Л. О. Карпачевский, И. О. Алябина, Л. В. Захарихина, А. О. Макеев, М. С. Маречек, А. Ю. Радюкин, С. А. Шоба, В. О. Таргульян. – М.: Геос, 2009. – 224 с.
24. Карта растительности России [Электронный ресурс]. – URL: http://smiswww.iki.rssi.ru/files/maps/vegetation_cover_of_russia_2010_s.jpg. Дата обращения: 22.01.2025
25. Карта растительности Японии [Электронный ресурс]. – URL: <http://gis.biodic.go.jp/webgis/index.html>. Дата обращения: 22.01.2025
26. Классификация и диагностика почв России / Авторы и составители: Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. – Смоленск: Ойкумена, 2004. – 342 с.
27. Колесников, Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока / Б. П. Колесников. – М.–Л.: Тр. Дальневосточного филиала СО АН СССР. Сер. Ботаника, 1956. – 262 с.
28. Копотева, Т. А. Палеоклиматическая и палеоландшафтная записи в голоценовых отложениях среднего течения реки Бикин (Приморье) / Т. А. Копотева, Х. А. Арсланов, Ф. Е. Максимов, А. А. Старикова, В. В. Крупская // Тихоокеанская геология. – 2016. – Т. 35. – 5. – С. 86–100.
29. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2022. – 707 с.
30. Короткий, А. М. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен – плейстоцен) / А. М.

Короткий, Т.А. Гребенникова, В.С. Пушкарь и др.— Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та, 1996. — 56 с.

31. Короткий, А. М. Дальний Восток / А. М. Короткий, В. Г. Волков, Т. А. Гребенникова, Н. Г. Разжигаева, В. С. Пушкарь и др. // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеоцена до голоцена). — 1999. — С. 146–164.

32. Короткий, А. М. Палинологические характеристики и радиоуглеродные датировки верхнечетвертичных отложений Российского Дальнего Востока (низовье р. Амур, Приморье, о. Сахалин, Курильские острова) / А. М. Короткий // Позднечетвертичные растительность и климаты Сибири и Дальнего Востока (палинологическая и радиоуглеродная база данных). — 2002. — С. 257–369.

33. Короткий, А. М. Особенности развития природной среды в позднем вюрме — голоцене в нижнем течении реки Аввакумовки и сопредельных территориях / А. М. Короткий, Ю. Е. Вострецов // Глава в книге: Синие Скалы — археологический комплекс: опыт Описания многослойного памятника. — Владивосток: Дальнаука, 2002. — Ч. 1. Гл. 3. — С. 45–72.

34. Крестов, П. В. Основные черты фитоценоотического разнообразия широколиственно-кедровых лесов среднего Сихотэ-Алиня / П. В. Крестов // Комаровские чтения. — 1997. — N 44. — С. 108–126.

35. Крестов, П. В. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-восточной Азии / П. В. Крестов, В. Ю. Баркалов, А. М. Омелько, В. В. Якубов, Ю. Накамура и др. // Комаровские чтения LVI. — 2009. — С. 5–63.

36. Кудинов А. И. Широколиственно-кедровые леса южного Приморья и их динамика / А. И. Кудинов. — Владивосток: Изд-во «Дальнаука», 2004. — 369 с.

37. Куренцов, А. И. К вопросу об усыхании аянской ели в горах Сихотэ-Алиня / А. И. Куренцов // Комаровские чтения II. — 1950. — С. 3–19.

38. Леса Дальнего Востока / отв. ред. А. С. Агеенко. – М.: Лесн. пром–сть, 1969. – 389 с.
39. Ликсакова, Н. С. К растительности острова Уруп (Курильские острова) / Н. С. Ликсакова, Е. А. Глазкова, Е. Ю. Кузьмина // Ботанический журнал. – 2021. – Т. 106.– № 8.– С. 731–755.
40. Лисовский, А. А. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы / А. А. Лисовский, С. В. Дудов, Е. В. Оболенская // Журнал общей биологии. – 2020. – Т.81. №2. – С. 123–134.
41. Лисовский, А. А. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. Maxent / А. А. Лисовский, С. В. Дудов // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81. – №2. – С. 135–146.
42. Ложкин, А. В. Первая озерная летопись изменений климата и растительности северных Курил в голоцене / А. В. Ложкин, П. М. Андерсон, Н. А. Горячев, П. С. Минюк, А. Ю. Пахомов и др. // Доклады Академии наук. География. – 2010. – Т. 430. – № 4. – С. 541–543.
43. Манько, Ю. И. Ель аянская / Ю. И. Манько. – Л.: Наука. – 1987. – 280 с.
44. Манько, Ю. И. Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов / Ю. И. Манько, Г. А. Гладкова // Владивосток: Дальнаука, 2001. – 228 с.
45. Манько, Ю. И. Динамика усыхания пихтово-еловых лесов в бассейне р. Единка (Приморский край) / Ю. И. Манько, Г. А. Гладкова, Г. Н. Бутовец // Лесоведение. – 2009. – №1. – С. 3–10.
46. Микишин, Ю. А. Развитие природы юго–восточной части острова Сахалин в голоцене / Ю. А. Микишин, И. Г. Гвоздева // Владивосток: Изд–во Дальневосточного ун-та, 1996. – 130 с.
47. Микишин, Ю. А. Голоцен побережья юго–западного Приморья / Ю. А. Микишин, Т. И. Петренко, И. Г. Гвоздева, А.Н. Попов, Я. В. Кузьмин и др. // Научное обозрение. – 2008. – № 1. – С. 8–27.

48. Микишин, Ю. А. Палеоклиматы, растительность и геохронология ландшафтно–климатических изменений на побережье юго–западной окраины Сахалина в среднем–позднем голоцене / Ю. А. Микишин, А. О. Горбунов, И. Г. Гвоздева, М. В. Черепанова // Геосистемы переходных зон. – 2022. – Т. 6. – № 3. – С. 218–236.
49. Миркин, Б. М. Введение в современную науку о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – М.: ГЕОС, 2017. – 280 с.
50. Нейштадт, М. И. О корейском кедре на советском Дальнем Востоке, как «реликте» третичного времени / М. И. Нейштадт // Доклады АН СССР. – 1952. – Т. 86. – № 2. – С. 425–428.
51. Национальный атлас почв Российской Федерации / С. А Шоба. – М.: Астрель, 2011. – 631 с.
52. Нешатаева, В. Ю. Растительность полуострова Камчатка / В. Ю. Нешатаева // М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2009. – 537 с.
53. Никольская, В. В. Дальний Восток / В. В. Никольская. – М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1962. – 216 с.
54. Озерова, Н. А. Исследование особенностей эволюции тропических циклонов, влияющих на погоду Дальнего Востока России / Н. А. Озерова // Материалы XV Международной студенческой научной конференции «Студенческий научный форум» [Электронный ресурс]. – URL: <https://scienceforum.ru/2023/article/2018033590>><https://scienceforum.ru/2023/article/2018033590>. Дата обращения: 22.01.2025
55. Орлова, Л. В. К истории изучения пихты изящной (*Abies gracilis* Kom.) / Л. В. Орлова, Г. А. Фирсов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы IV научной конференции, 18–19 ноября 2003 г. Петропавловск-Камчатский. – С. 84–89.
56. Петренко, Т. Я. Плантации *Pinus koraiensis* на юге о. Сахалин: современное состояние и перспективы / Т. Я. Петренко, К. А. Корзников // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ–2023». – М.: МАКС Пресс, 2023.

57. Почвы ландшафтов Приморья: учебное пособие / О. В. Нестерова, Л. Н. Пуртова, Л. Т. Крупская, А. В. Назаркина, В. Н. Пилипушка, В. А. Семаль, В. Т. Старожилов, А. В. Брикманс. – Владивосток: Изд-во Дальневост. федерал. ун-та, 2020. – 136 с.
58. Приходько, О. Ю. Современное состояние лесного фонда Дальневосточного Федерального округа / О. Ю. Приходько, Т. А. Бычкова, Г. Е. Ким // Сибирский лесной журнал. – 2021. – № 1. – С. 21–29.
59. Разжигаева, Н. Г. Палеоклиматическая и палеоландшафтная записи в голоценовых отложениях среднего течения реки Бикин (Приморье) / Н. Г. Разжигаева, Л. А. Ганзей, Т. А. Гребенникова, Л. М. Мохова, А. М. Паничев, Т. А. Копотева, Х. А. Арсланов, Ф. Е. Максимов, А. А. Старикова, В. В. Крупская // Тихоокеанская геология. – 2016. – Т. 35. – № 5. – С. 86–100.
60. Рекомендации по производству лесных культур основных древесных пород в Приморье / отв. ред. Ю. И. Манько. – Владивосток: АН СССР ДВНЦ БПИ. – 74 с.
61. Сабиров, Р. Н. Искусственное восстановление лесов на острове Сахалин / Р. Н. Сабиров // Известия Санкт–Петербургской лесотехнической академии. – 2022. – Вып. 241. – С. 142–156.
62. Север Дальнего Востока / Отв. ред. Н. А. Шило. – М.: Наука, 1970. – 488 с.
63. Скиба, Л.А. История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое / Скиба, Л.А. – М.: Наука. – 1975. – 72 с.
64. Современное состояние лесов российского Дальнего Востока и перспективы их использования / под редакцией А.П. Ковалева. – Хабаровск: изд-во ДальНИИЛХ, 2009. – 470 с.
65. Тахтаджян, А. Л. Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1978. – 248 с.
66. Терлецкая, А. Т. Растительный покров Дальнего Востока: учеб. пособие / А. Т. Терлецкая. – Хабаровск: Изд-во Тихоокеанского гос. ун-та, 2013. – 116 с.

67. Толмачев, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Л.: Изд-во Ленинградского Ун-та, 1974. – 124 с.
68. Усенко, Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока: справочная книга / Н. В. Усенко. – Хабаровск : Приамурские ведомости, 2009. – 271.
69. Чурюлина, А.Г. Ареал березы шерстистой (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil) и влияние на него изменений климата / А.Г. Чурюлина, М.В. Бочарников // Геоэкология. – 2019. – № 56. – С. 133-144.
70. Шеметова, Н.С. Кедрово–широколиственные леса и их гари на восточных склонах среднего Сихотэ–Алиня / Н.С. Шеметова. – Владивосток: АК СССР, Сибирское отделение, 1970. – 104 с.
71. Южная часть Дальнего Востока / под ред. И. П. Герасимов. – М.: Наука, 1969. – 422 с.
72. Aizawa, M. Phylogeography of a northeast Asian spruce, *Picea jezoensis*, inferred from genetic variation observed in organelle DNA markers / M. Aizawa, H. Yoshimaru, H. Saito, T. Katsuki, T. Kawahara, K. Kitamura, F. Shi, M. Kaji // Molecular Ecology. – 2007. – Vol.16. – 3393–3405.
73. Aizawa, M. Range–wide genetic structure in a north–east Asian spruce (*Picea jezoensis*) determined using nuclear microsatellite markers / M. Aizawa, H. Yoshimaru, H. Saito, T. Katsuki, T. Kawahara, K. Kitamura, F. Shi, R. Sabirov, M. Kaji // Journal of Biogeography. – 2009. – Vol. 36. – P. 996–1007.
74. Aizawa, M. Phylogeography of the Korean pine (*Pinus koraiensis*) in northeast Asia: inferences from organelle gene sequences. / M. Aizawa, Z.–S. Kim, H. Yoshimaru // Journal of Plant Research. – 2012. – Vol. – 125. – P. 713–723.
75. Altman, J. Poleward migration of the destructive effects of tropical cyclons during the 20th century / J. Altman, O. N. Ukhvatkina, A. M. Omelko, M. Macek, T. Plener, V. Pejcha, T. Cerny, P. Petrik, M. Srutek, J.S. Song, A. A. Zhmerenetsky, A. S. Vozmishcheva, P. V. Krestov, T. Y. Petrenko, K. Treidte, J. Dolezal // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2018. – Vol. 115. – N. 45. – P. 11543–11548.

76. Altman, J. Global pattern of forest disturbances and its shift under climate change / J. Altman, P. Fibich, V. Trotsiuk, N. Altmanova // Sci. Total Environ. – 2024. – Vol. 915. – 170117.
77. Altmanová N., Fibich P., Doležal J. Spatial heterogeneity of tree-growth responses to climate across temperate forests in Northeast Asia // Agricultural and Forest Meteorology. – 2025. – Vol. 362. – 110355.
78. Atlas of physical geography of China. – The Sino Maps Press, 2010. [Electronic resource].– URL: <https://ikcest-drr.data.ac.cn/map/m845f>. – Date of access: 22.01.2025.
79. Bannister, P. Frost resistance and the distribution of conifers / P. Bannister, G. Neuner // Chapter in book Conifer cold hardiness. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. – P.3–22
80. Bao, L. Contributions of multiple refugia during the last glacial period to current mainland populations of Korean pine (*Pinus koraiensis*) / L. Bao, A. Kudureti, W. Bai, R. Chen, T. Wang, H. Wang, J. Ge // Scientific Reports. – 2015. – Vol. 5. – 18608.
81. Barbet-Massin, M. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? / M. Barbet-Massin, F. Jiguet, C.H. Albert, W. Thuiller // Methods in Ecology and Evolution. – 2012. – Vol. 3. – P. 327–338.
82. Bazarova, V.B. New pollen records of Late Pleistocene and Holocene changes of environment and climate in the Lower Amur River basin, NE Eurasia / V.B. Bazarova, M.A. Klimin, L.M. Mokhova, L.A. Orlova // Quaternary International. – 2008. – Vol. 179. – N. 1. – P. 9-19.
83. Bell, D.M. Early indicators of change: divergent climate envelopes between tree life stages imply range shifts in the western United States / D.M. Bell, J.B. Bradford, W.K. Lauenroth // Global Ecol. Biogeogr. – 2014. – Vol. 23. – P. 168–180.
84. Belyanin, P. S. Changes of the *Pinus koraiensis* distribution in the south of the Russian Far East in the postglacial time / P. S. Belyanin, N. A. Belyanina // Botanica Pacifica. – 2019. – Vol. 8. – N 1. – P. 19–30.

85. Bender, M. L. *Paleoclimate* / M. L. Bender. – Princeton: Princeton University Press, 2013. – 320 p.
86. Berger, A. Long-term variations of daily insolation and Quaternary climatic changes / A. Berger // *J. Atmos. Sci.* – 1978. – 35. – P. 2362-2367.
87. Bogachev, I.G. Climatic Prerequisites for the Naturalization of *Magnolia sieboldii* s.l. in Russia / I.G. Bogachev, S.P. Tvorogov, L.A. Kameneva // *Russ. J. Biol. Invasions.* – 2022. – Vol. 13. – P. 182–190.
88. Boyce, M. S. Evaluating resource selection functions / M. S. Boyce, P. R. Vernier, S. Nielsen, F. K. Schmiegelow // *Ecol. Model.* – 2002. – N. 157. – P. 281–300.
89. Box, E. O. A Comparative Look at Bioclimatic Zonation, Vegetation Types, Tree Taxa and Species Richness in Northeast Asia // E. O. Box, K. Fujiwara. – *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation.* – 2012. – Vol. 1. – N. 1. – P. 5–20.
90. Box, E. O. World bioclimatic zonation. / ed. E.O. Box // In book: *Vegetation structure and function at multiple spatial, temporal and conceptual scales.* – Cham, Switzerland: Springer International. – 2016. – P. 3–52.
91. Breckle, S.-W. *Walter's Vegetation of the Earth. The Ecological Systems of the Geo-Biosphere* / S.-W. Breckle – Springer Berlin, Heidelberg. – 2002. – 527 p.
92. Bunn, A. G. A dendrochronology program library in R (dplR) / A. G. Bunn // *Dendrochronologia.* – 2008. – V. 26. – N. 2. – P. 115-124.
93. Camarero, J. J. To die or not to die: early warning signals of dieback in response to a severe drought / J. J. Camarero, A. Gazol, G. Sanguesa–Barreda, J. Oliva, S. M. Vicente–Serrano // *J. Ecol.* – 2015. – Vol. 103. – P. 44–57.
94. Camarero, J. J. Back to the Future: The Responses of Alpine Treelines to Climate Warming are Constrained by the Current Ecotone Structure / J. J. Camarero, J. C. Linares, A. I. García-Cervigón et al. // *Ecosystems.* – 2017. – V. 20. P. 683–700.

95. Campelo F. detrendeR – A Graphical User Interface to process and visualize tree-ring data using R / F. Campelo, I. García-González, C. Nabais // *Dendrochronologia*. – 2012. – V. 30. – N. 1. – P. 57-60.
96. Cao, J. Species-specific and elevation-differentiated responses of tree growth to rapid warming in a mixed forest lead to a continuous growth enhancement in semi-humid Northeast Asia / J. Cao, H. Liu, B. Zhao, Z. Li, D.M. Drew, X. Zhao // *For. Ecol. Manag.* – 2019. – Vol. 448. – P. 76–84.
97. Castellaneta, M. Declines in canopy greenness and tree growth are caused by combined climate extremes during drought-induced dieback / M. Castellaneta, A. Rita, J. J. Camarero, M. Colangelo, F. Ripullone // *Sci. Total Environ.* – 2022. – Vol. 813. – 152666.
98. Cavender-Bares, J. Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees / J. Cavender-Bares, F.A. Bazzaz // *Oecologia*. – 2000. – Vol. 124. – P. 8–18.
99. Chen, I.-C. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming / I.-C. Chen, J. K. Hill, R. Ohlemuller, D. B. Roy, C. D. Thomas // *Science*. – 2011. – Vol. 333. – N. 6045. P. 1024–1026.
100. S. Cheng, X. Guan, J. Huang, F. Ji, R. Guo Long-term trend and variability of soil moisture over East Asia / *JGR: Atmospheres*. – 2015. – V. 120. – N. 17. – P. 8575–9042.
101. Choat, B. Triggers of tree mortality under drought / B. Choat, T.J. Brodribb, C.R. Brodersen, R.A. Duursma, R. López, B.E. Medlyn, // *Nature*. – 2018. – Vol. 558. – N. 7711. – P. 531–539.
102. Chu, H. NDVI-based vegetation dynamics and its response to climate changes at Amur-Heilongjiang River Basin from 1982 to 2015 / H. Chu, S. Venevsky, C. Wu, M. Wang // *Sci Total Environ.* – 2019. – Vol. 650. – N. 2. – P. 2051-2062.
103. Chung, C. Vegetation and climate changes during the Late Pleistocene to Holocene inferred from pollen record in Jinju area, South Korea / C. Chung, H. S. Lim, H. I. Yoon // *Geosciences Journal*. – 2006. – Vol. 10. – N. 4. – P. 423 – 431.

104. Chung, M.Y. The role of the Baekdudaegan (Korean Peninsula) as a major glacial refugium for plant species: a priority for conservation / M.Y. Chung, J. López-Pujol, M.G. Chung // *Biological Conservation*. – 2017. – Vol. 206. – P. 236–248.
105. Clark, P. U. The Last Glacial Maximum / P. U. Clark, A. S. Dyke, J. D. Shakun, A. E. Carlson, J. Clarke et al. // *Science*. – 2009. – Vol. 325. – N. 5941. – P. 710-714
106. Corlett, R.T. Seed Dispersal Distances and Plant Migration Potential in Tropical East Asia / R.T. Corlett // *Biotropica*. – 2009. – Vol. 41. – N. 5. – P. 592–598.
107. Dale, V.H. Climate Change and Forest Disturbances: Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides / V.H. Dale, L.A. Joyce, S. McNulty, R. P. Neilson, M. P. Ayres et al. // *BioScience*. – 2001. – Vol. 51. – N. 9. – P. 723–734.
108. Du, H. Warming-induced upward migration of the alpine treeline in the Changbai Mountains, northeast China / H. Du, J. Liu, M. Li, U. Büntgen, Y. Yang, L. Wang, Z. Wu, H.S. He // *Glob. Change Biol.* – 2018. – Vol. 25. N. 3. – P. 1256–1266.
109. Dirksen, V. Late Pleistocene to Holocene climate changes on Kamchatka, Russian Far East, inferred from pollen records / V. Dirksen, O. Dirksen // *Geophysical Research Abstracts*. – 2008. – Vol. 10.
110. Dirksen, V. Holocene vegetation dynamics and climate change in Kamchatka Peninsula, Russian Far East / V. Dirksen, O. Dirksen, B. Diekmann // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2013. – Vol. 190. – P. 48-65.
111. Duan, X. MaxEnt Modeling to Estimate the Impact of Climate Factors on Distribution of *Pinus densiflora* / X. Duan, J. Li, S. Wu // *Forests*. – 2022. – Vol. 13. – N. 3. – 402.
112. Dziziurova, V. D. Assessment of the mixed coniferous broad-leaved forest canopy disturbance induced by typhoon Maysak (2020) using drone-borne

images near Vladivostok, Russia / V. D. Dziziurova, K. A. Korznikov, T. Y. Petrenko, S. V. Dudov, P. V. Krestov // *Botanica Pacifica*. – Vol. 11. – N 2. – P. 81–87.

113. Elith, J. Species Distribution Modeling / J. Elith, J. Franklin // *Encyclopedia of Biodiversity*. – 2013. – Vol .6. – P. 693–705.

114. Evstigneeva, T. A. Mid-Holocene Vegetation and Environments on the Northeastern Coast of the Korean Peninsula / T. A. Evstigneeva, N. N. Naryshkina // *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. – 2013. – Vol. 2. – N. 1. – P. 27–34.

115. Farjon, A. An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status / A. Farjon, D. Filer. – Publisher: Brill. – 2013. – 512c.

116. Ferrier, S. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Species-level modelling. / S. Ferrier, G. Watson, J. Pearce, M. Drielsma // *Biodiversity and Conservation*. – 2002. – Vol. 11. – P. 2275–2307.

117. Fisichelli, N. First-year seedlings and climate change: species-specific responses of 15 north american tree species / N. Fisichelli, A. Wright, K. Rice, A. Mau, C. Buschena, P. B. Reich // *Oikos*. – 2014. – Vol. 123. –N. 11. P. 1331–1340.

118. Fonti, P. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings / P. Fonti, G. Arx, I. García-González, B. Eilmann, U. Sass-Klaassen, H. Gärtner, D. Eckstein // *New Phytol*. – 2010. – Vol. 185. – P. 42–53.

119. Forest Vegetation of Northeast Asia / J. Kolbek, M. Srutek, E. E. O. Box. – Springer, Netherlands, 2003. – 464 p.

120. Franklin, J. Species distribution models in conservation biogeography: Developments and challenges / J. Franklin // *Divers. Distrib*. – 2013. – Vol. 19. – N. 10. – P. 1217–1223.

121. Fritts, H. C. Tree Rings and Climate / H. C. Fritts. – Elsevier Inc., 1976. – 582 p.

122. Fukuda, K. Water Relations of Yezo spruce and Todo fir in Declined Stands of Boreal Forest in Hokkaido, Japan / K. Fukuda, Yu. Nishiya, M. Nakamura, K. Suzuki // J. For. Res. – 1997. – Vol. 2. – P. 79–84.
123. Gao, L. Sensitivity of Three Dominant Tree Species from the Upper Boundary of Their Forest Type to Climate Change at Changbai Mountain, Northeastern China / L. Gao, Y. Zhang, X. Wang, C. Zhang, Y. Zhao, L. Liu // Tree–Ring Research. – 2018. – Vol. 74. – N. 1. – P. 39–49.
124. Gent, P. R. The Community Climate System Model Version 4 / P. R. Gent, G. Danabasoglu, L. J. Donner, M. M. Holland, E. C. Hunke, S. R. Jayne, D. M. Lawrence, R. B. Neale, P. J. Rasch, M. Vertenstein // J. Clim. – 2011. – Vol. 24. – P. 4973–4991.
125. GeoPy's Documentation. [Electronic resource]. – URL: <https://geopy.readthedocs.io/en/stable/>. – Date of access: 22.01.2025.
126. Grishin, S. Y. The boreal forests of north-eastern Eurasia / S. Y. Grishin // Vegetatio. – 1995. – Vol. – 121. – P. 11–21.
127. Grubb, P. J. The maintenance of species–richness in plant communities: the importance of the regeneration niche / P. J. Grubb // Biological Reviews. – 1997. – Vol. 52. – P. 107–145.
128. Guisan, A. Predictive habitat distribution models in ecology / A. Guisan, N. E. Zimmermann // Ecological Modeling. – 2000. – Vol. 135. – N. 2. – P. 147–186.
129. Guisan, A. Predicting species distributions for conservation decisions / A. Guisan, R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe et al. // Ecology Letters. – 2013. – Vol. 16. – P. 1424–1435.
130. Guillera-Arroita, G. Matching distribution models to applications / G. Guillera-Arroita, J. J. Lahoz-Monfort, J. Elith, A. Gordon, H. Kujala, P. E. Lentini, M. A. McCarthy, R. Tingley, B. A. Wintle // Glob Ecol Biogeogr. – 2015. – Vol. 24. – P. 276–292.

131. Guo, Z. Trend Changes of the Vegetation Activity in Northeastern East Asia and the Connections with Extreme Climate Indices / Z. Guo, W. Lou, C. Sun, B. He // *Remote Sens.* – 2022. – Vol. 14. – N. 13. – 3151.
132. Harrison, S. Diversity of temperate plants in east Asia / S. Harrison, G. Yu, H. Takahara, I. C. Prentice. // *Nature.* – 2001. – Vol. 413. – N. 6852. – P. 129–130.
133. Harris, I. Version 4 of the CRU TS monthly high-resolution gridded multivariate climate dataset / I. Harris, T.J. Osborn, P. Jones, D. Lister // *Sci Data.* – 2020. – Vol. 7. – N. 109.
134. Hatano, R. The Soils of Japan / R. Hatano, H. Shinjo, Y. Takata. – Springer Nature Singapore Pte Ltd. – 2001. – 372 p.
135. Hayashi, R. Vegetation and endemic tree response to orbital-scale climate changes in the Japanese archipelago during the last glacial–interglacial cycle based on pollen records from Lake Biwa, western Japan / R. Hayashi, H. Takahara, Y. Inouchi, K. Takemura, Y. Igarashi. // *Rev. Palaeobot. Palynol.* – 2017. – Vol. 241. – P. 85–97.
136. Haynes L. L. The seawater carbon inventory at the Paleocene–Eocene Thermal Maximum / L. L. Haynes, B. Hönisch // *PNAS.* – Vol. 117. – N. 39. – 24088–24095
137. Hays, J. D. Variations in the Earth's Orbit: Pacemaker of the Ice Ages / J. D. Hays, J. Imbrie, N. J. Shackleton // *Science.* – 1976. – Vol. 194. – P. 1121–1132.
138. Hijmans, R.J. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas / R.J. Hijmans, S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones, A. Jarvis // *Int. J. Climatol.* – 2005. – Vol. 25. – P. 1965–1978.
139. Hijmans, R. J. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions / R.J. Hijmans, C.H. Graham // *Glob Chang Biol.* – 2006. – Vol. 12. – N. 12. – P. 2272–2281.

140. Hirzel, A.H. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences / A.H. Hirzel, L.G. Lay, V. Helfer, C. Randin, A. Guisan, // *Ecol. Model.* – 2006. – Vol. 199. – P. 142–152.
141. Herzsuh, U. Legacy of the Last Glacial on the present-day distribution of deciduous versus evergreen boreal forests / U. Herzsuh // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2020. – Vol. 29. – N. 2. – P. 198–206.
142. Holland, G. Recent intense hurricane response to global climate change / G. Holland, C.L. Bruyère // *Clim Dyn.* – 2014. – Vol. 42. – P. 617–627.
143. Holmse, R. L. Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement / R. L. Holmse // *Tree-Ring Bull.* – 1983. – V. 43. – P. 69-78.
144. Hutchinson, G.E. Concluding remarks / G.E. Hutchinson // *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* – 1957. – Vol. 22. – P. 415–427.
145. Igarashi, Y. Late Holocene Vegetation and Climate History in the Central Kamchatka from Fossil Pollen Record / Y. Igarashi, T. Sone, K. Yamagata, Y. D. Muravyev // *Cryosphere Studies in Kamchatka II. Proceedings of "The International Workshop of Cryospheric Studies in Kamchatka"*, January 12–14, 1998. – P. 125–130.
146. Igarashi, Y. Climate and vegetation in Hokkaido, northern Japan, since the LGM: Pollen records from core GH02–1030 off Tokachi in the northwestern Pacific / Y. Igarashi, M. Yamamoto, K. Ikehara // *J. Asian Earth Sci.* – 2014. – Vol. 40. – P. 1102–1110.
147. Igarashi, Y. Climate and vegetation change during the late Pleistocene and early Holocene in Sakhalin and Hokkaido, northeast Asia / Y. Igarashi, A. E. Zharov // *Quat. Int.* – 2011. – Vol. 237. – P. 23–31.
148. Igarashi, Y. Holocene vegetation and climate on Hokkaido Island, northern Japan / Y. Igarashi // *Quat. Int.* – 2013. – Vol. 290. – P.139–150.
149. Igarashi, Y. Vegetation and climate during the LGM and the last deglaciation on Hokkaido and Sakhalin Islands in the northwest Pacific / Y. Igarashi // *Quat. Int.* – 2016. – Vol. 425. – P. 28–37.

150. IPCC 2023: Summary for Policymakers. Climate Change 2023: Synthesis Report / Core Writing Team, H. Lee, J. Romero (eds.). – Switzerland, Geneva, IPCC. – P. 1-34.
151. Ishizuka, M. Secondary succession following catastrophic windthrow in a boreal forest in Hokkaido, Japan: the timing of tree establishment / M. Ishizuka, H. Toyooka, A. Osawa, H. Kushima, Y. Kanazawa, A. Sato // J. Sustain. For. – 1997. – Vol. 6, N3–4. – P. 367–388.
152. Italiano, S. S. P. Assessing Forest Vulnerability to Climate Change Combining Remote Sensing and Tree–Ring Data: Issues, Needs and Avenues / S. S. P. Italiano, J. J. Camarero, M. Colangelo, M. Borghetti, M. Castellaneta, M. Pizarro, F. Ripullone // Forests. – 2023. – Vol. 14. – 1138.
153. Jackson, S. T. Ecology and the ratchet of events: climate variability, niche dimensions, and species distributions / S. T. Jackson, J. L. Betancourt, R. K. Booth, S.T. Gray // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2009. – Vol. 106. – P. 19685–19692.
154. Jones, P. D. Climate over past millennia / P. D. Jones, M. E. Mann // Rev. Geophys. – 2004. – Vol. 42.
155. Jun, C. Pollen records of orbitally modulated variation in East Asian winter monsoon intensity and freshwater inflow to the Ulleung Basin of East Sea, South Korea, during the last glacial period / Jun C., S. Yi, C. Kim, C. H. Park, S. Lee. // Marine Geology. – 2020. – Vol. 430. – 106365.
156. Karl, T. R. Modern Global Climate Change / T. R. Karl, K. E. Trenberth // Science. – 2003. – Vol. 302. – N. 5651. – P. 1719-1723.
157. Kassambara, A. Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R Package Version 1.0.7. / A. Kassambara, F. Mundt. [Electronic resource]. – URL: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>. – Date of access: 22.01.2025.
158. Kim, J. W. A Phytosociological Study of Hokkaido Vegetation, Japan / J. W. Kim // The Korean Journal of Ecology. – 1989. – Vol. 12. – N. 2. – P. 109–122.

159. Kim, Z.S. Genetic variation of Korean Pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) at allozyme and RAPD markers in Korea, China and Russia / Z.S. Kim, J.W. Hwang, S.W. Lee, C. Yang, P. G. Gorovoy // *Silvae Genetica*. – 2005. – Vol. 54. – N. 1–6. – P. 235–246.
160. Kim, E.S. Change of subalpine coniferous forest area over the last 20 years / E.S. Kim, J.S. Lee, G.E. Park, J.–H. Lim // *J. Korean Soc. For. Sci.* – 2019. – Vol. 108. – P. 10–20.
161. Kim, S. Spatial genetic structure and seed quality of a southernmost *Abies nephrolepis* population / S. Kim, H. J. Lee, Y. G. Kim, K. Kang // *Sci. Rep.* – 2023. – Vol. 13. – 18419.
162. Kimura, M.K. Evidence for cryptic northern refugia in the last glacial period in *Cryptomeria japonica* / M.K. Kimura, K. Uchiyama, K. Nakao, Y. Moriguchi, L.S. Jose–Maldia, Y. Tsumura // *Ann. Bot.* – 2014. – Vol. 114. – N. 8. – P. 1687–1700.
163. Kira, T. A climatological interpretation of the Japanese vegetation zones / T. Kira // *Vegetation Science and Environmental Protection*. – 1977. – P. 21–30.
164. Kislov, D.E. Automatic windthrow detection using very–high–Resolution satellite imagery and deep learning / D.E. Kislov, K.A. Korznikov // *Rem. Sens.* – 2020. – Vol. 12. –N. 7. – 1145.
165. Kislov, D. E. Extending deep learning approaches for forest disturbance segmentation on very high–resolution satellite images / D.E. Kislov, K.A. Korznikov, J. Altman, A.S. Vozmishcheva, P.V. Krestov // *Remote. Sens. Ecol. Conserv.* –2021. –Vol. 7. – N. 3. – P. 355–368.
166. Koizumi, I. Diatom Record of the Late Holocene in the Okhotsk Sea / I. Koizumi, K. Shiga, T. Irino, M. Ikehara // *Marine Micropaleontology*. – 2003. – Vol. 49. – N. 1–2. P. 139–156.
167. Kong, W. Vegetational history of the Korean Peninsula / W. Kong // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2000. – Vol. 9. – N. 5. – P. 355–442.

168. Kong, W. Biogeography of Native Korean Pinaceae / W. Kong // Journal of the Korean Geographical Society. – 2006. – Vol. 41. – N. 1. – P. 73–93
169. Koo, K.A. Potential effects of climate change on the distribution of cold-tolerant evergreen broadleaved woody plants in the Korean Peninsula / K.A. Koo, W.-S. Kong, N.P. Nibbeling, C. S. Hopkinson, J. H. Lee // PLOS ONE. 2015. – Vol. 10. – N. 8. – e0134043.
170. Korean Soil Information System. Soil Classification Map. [Electronic resource]. – URL: <https://soil.rda.go.kr/eng/atlas/classification.do>. – Date of access: 22.01.2025.
171. Korznikov, K. A. The first record of catastrophic windthrow in boreal forests of South Sakhalin and the South Kurils (Russia) during October 2015 tropical cyclones / K. A. Korznikov, D. E. Kislov, N. G. Belyaeva // Botanica Pacifica. – 2019. – Vol. 9. – N. 1. – P. 31–38.
172. Korznikov, K. A. Modeling the bioclimatic range of tall herb communities in Northeastern Asia / K. A. Korznikov, D. E. Kislov, P. V. Krestov // Russ. J. Ecol. – 2019. – Vol. 50. – N. 3. – P. 241–248.
173. Korznikov, K. Tropical cyclones moving into boreal forests: Relationships between disturbance areas and environmental drivers / K. Korznikov, D. Kislov, J. Doležal, T. Petrenko, J. Altman // Science of the Total Environment. – 2022. – 156931.
174. Krestov, P. V. Phytogeography of higher units of forests and krummholz in North Asia and formation of vegetation complex in the Holocene / P.V. Krestov, A. M. Omelko, Y. Nakamura // Phytocoenologia. – 2010. – Vol. 40. – N. 1. – P. 41–56.
175. Lambeck, K. Sea level and global ice volumes from the Last Glacial Maximum to the Holocene / K. Lambeck, H. Rouby, A. Purcell, Y. Sun, M. Sambridge // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2014. – Vol. 111. – N. 43. – 15296-303.
176. Langer, M. The evolution of Arctic permafrost over the last 3 centuries from ensemble simulations with the CryoGridLite permafrost model / M. Langer, J.

Nitzbon, B. Groenke, L. Assmann, T. Schneider von Deimling et al. // *The Cryosphere*. – 2024. – Vol. 18. – N. 1. – P. 363–385.

177. Lawrence, D. M. Sensitivity of a model projection of near-surface permafrost degradation to soil column depth and representation of soil organic matter / D. M. Lawrence, A. G. Slater, V. E. Romanovsky, D. J. Nicolsky // *J. Geophys. Res.* – 2008. – Vol. 113. – F02011.

178. Le, S. FactoMineR: A Package for Multivariate Analysis / S. Le, J. Josse, F. Husson // *Journal of Statistical Software*. – 2008. – Vol. 25. – N. 1. P. 1–18.

179. Lee, S. Projecting the impact of climate change on the spatial distribution of six subalpine tree species in South Korea using a multi-model ensemble approach / S. Lee, H. Jung, J. Choi // *Forests*. – 2020. – Vol. 12. – N. 37.

180. Lee, S.-J. Climate Change Vulnerability Assessment and Ecological Characteristics Study of *Abies nephrolepis* in South Korea / S.-J. Lee, D.-B. Shin, J.-G. Byeon, S.-H. Oh // *Forests*. – 2023. – Vol. 14. – N. 855.

181. Li, C. Holocene vegetation and climate in Northeast China revealed from Jingbo Lake sediment / C. Li, Y. Wu, X. Hou // *Quat. Int.* – 2011. – Vol. 229. – P. 67–73.

182. Li, X. Vegetation pattern of Northeast China during the special periods since the Last Glacial Maximum / X. Li, C. Zhao, X. Zhou // *Sci. China Earth Sci.* – 2019. – Vol. 62. – P. 1224–1240.

183. Liu, C. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data / C. Liu, M. White, G. Newell // *J. Biogeogr.* – 2013. – Vol. 40. – P. 778–789.

184. Liu Q. Temperature, precipitation, and insolation effects on autumn vegetation phenology in temperate China / Q. Liu, Y. H. Fu, Z. Zeng, M. Huang, X. Li, S. Piao // *Glob Chang Biol.* – 2016. – Vol. 22. – P. 644–655.

185. Lobo, J. M. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models / J. M. Lobo, A. Jiménez-Valverde, R. Real // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2007. – Vol. 17. – P. 145–151.

186. Lyashchevskaya, M. S. Late Pleistocene–Holocene environmental and cultural changes in Primorye, southern Russian Far East: A review / M. S. Lyashchevskaya, V. B. Bazarova, N. A. Dorofeeva, C. Leipe // *Quat. Int.* – 2022. – Vol. 623. – P. 68–82.
187. Lyu, S. Different responses of Korean pine (*Pinus koraiensis*) and Mongolia oak (*Quercus mongolica*) growth to recent climate warming in northeast China / S. Lyu, X. Wang, Y. Zhang, Z. Li // *Dendrochronologia.* – 2017. – Vol. 45. – P. 113–122.
188. Ma, J. L. Geographic distribution of *Pinus koraiensis* in the world / J. L. Ma, L. W. Zhuang, D. Chen // *Journal of Northeast Forestry University.* – 1992. – Vol. 20. – N. 5. – P. 40–48.
189. Makinienko, M. Late Holocene vegetation changes and human impact in the Changbai Mountains area, Northeast China / M. Makohonienko, H. Kitagawa, T. Fujiki, Xin Liu, Y. Yasuda et al. // *Quat. Int.* – 2008. – Vol. 184. – N. 1. – P. 94–108.
190. Manabe, S. Sensitivity of a global climate model to an increase of CO₂ concentration in the atmosphere / S. Manabe, R. J. Stouffer // *J. Geophys. Res.* – 1980. – Vol. 85. – N. 10. – P. 5529–5554.
191. Markova, A. K. Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in northern Eurasia (PALEOFAUNA database) / A.K. Markova, N.G. Smirnov, A.V. Kozharinov, N.E. Kazantseva, A.N. Simakova, L.M. Kitaev // *Paleontol. Evol.* – 1995. – Vol. 28–29. – P. 5–145.
192. Maruyama, S. Paleogeographic maps of the Japanese Islands: Plate tectonic synthesis from 750 Ma to the present / S. Maruyama, Y. Isozaki, G. Kimura, M. Terabayashi // *The Island Arc.* – 1997. – Vol. 6. – P. 121–142.
193. Miura, H. Origin of fossil periglacial wedges in Northern and Eastern Hokkaido, Japan / H. Miura, K. Hirakawa // *J Geog.* – 1995. – Vol. 104. – P.189–224 (in Japanese).
194. Momohara, A. Paleovegetation and climatic conditions in a refugium of temperate plants in central Japan in the Last Glacial Maximum / A. Momohara,

A. Yoshida, Y. Kudo, R. Nishiuchi, S. Okitsu // Quat. Int. – 2016. – Vol. 425. – P. 38–48.

195. Nakamura, Y. Coniferous forests of the temperate zone of Asia / Y. Nakamura, P.V. Krestov // Coniferous forests (Ecosystems of the World). – 2005. – Vol. 6. – P. 163–220.

196. Nakamura, Y. Bioclimate and zonal vegetation in Northeast Asia: first approximation to an integrated study / Y. Nakamura, P.V. Krestov, A.M. Omelko // Phytocoenologia. – 2007. – Vol. 37 – N. 3–4. – P. 443–470.

197. Nazarova, L. The middle to Late Holocene environment on the Iturup Island (Kurils, North Western Pacific) / L. Nazarova, N. G. Razjigaeva, L. A. Ganzey, T. R. Makarova, M. S. Lyashevskaya et al. // Quat. Int. – 2023. – Vol. 644–645. – P. 5–20.

198. Noce, S. A new global dataset of bioclimatic indicators / S. Noce, L. Caporaso, M. Santini // Sci Data. – 2020. – Vol. 7. – N. 1. – 398.

199. Okitsu, S. Distribution of *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. in Japan / S. Okitsu, A. Momohara // Technical Bulletin of Faculty of Horticulture. – 1997. – Vol. 51. – P.137–145.

200. Omelko A. 2018. From young to adult trees: How spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine- broadleaved forest / A. Omelko, O. Ukhvatkina, A. Zhmerenetsky, L. Sibirina, T. Petrenko, M. Bobrovsky // Forest Ecology and Management. – Vol. 411. – P.46-66.

201. Ooi, N. Vegetation history of Japan since the last glacia based on palynological data / N. Ooi // Jpn. J. Histor. Bot. – 2016. – 25. – Vol. 1–2. – P. 1–101.

202. Oshima, H. Fossil Pollen Assemblages of Core Samples from Lake Suwa, Nagano Prefecture, and Their Correlation to Other Pollen Assemblages in Central Japan / H. Oshima, S. Tokunaga, K. Shimokawa, K. Mizuno, H. Yamazaki // Quat. Res. – 1997. – Vol. 36. – N. 3. – P. 165-182.

203. Park, S.-C. Last glacial sea-level changes and paleogeography of the Korea (Tsushima) Strait / S.-C. Park, D.-G. Yoo, C.-W. Lee, E.-I. Lee // *Geo-Marine Letters*. – 2000. – Vol. 20. – P. 64–71.
204. Park, J. A modern pollen-temperature calibration data set from Korea and quantitative temperature reconstructions for the Holocene / J. Park // *The Holocene*. – 2011. – 21. – N. 7. – P. 1125–1135.
205. Patakamuri S.K., O'Brien N. Modifiedmk: modified versions of Mann Kendall and Spearman's Rho trend tests [Electronic resource] – URL: <https://CRAN.R-project.org/package=modifiedmk> – Date of access: 22.01.2025.
206. Pearson, R. G. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? / R. G. Pearson, T. P. Dawson // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2003. – Vol. 12. – N. 5. – P. 361–371.
207. Pedregosa, F. Scikit-learn: Machine learning in Python / F. Pedregosa, G. Varoquaux, A. Gramfort, V. Michel, B. Thirion et al. // *J. Mach. Learn. Res.* – 2011. – Vol. 12. – P. 2825–2830.
208. Peduzzi, P. Global trends in tropical cyclone risk / P. Peduzzi, B. Chatenoux, H. Dao, A. De Bono, C. Herold et al. // *Nature Clim Change*. – 2012. – Vol. 2. – P. 289–294.
209. Pendea, I. F. Late Glacial to Holocene paleoenvironmental change on the northwestern Pacific seaboard, Kamchatka Peninsula (Russia) / I. F. Pendea, V. Ponomareva, J. Bourgeois, E. B. W. Zubrow, M. Portnyagin et al. // *Quat Sci Rev.* – 2017. – Vol. 157. – P. 14–28.
210. Peterson, B. G. PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis. R package version 1.3 / B. G. Peterson, P. Carl, K. Boudt, R. Bennett, J. Ulrich et al. – 2014. – 240.
211. Petrenko T. Ya. Disturbance history in a late-successional Korean pine-broadleaved forest in the Southern Sikhote-Alin / T. Ya. Petrenko, O. N. Ukhvatkina, A. M. Omelko, A. A. Zhmerenetsky, T. Y. Epifanova // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2019. – Vol. 4 (3).

212. Phillips, S. J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // *Ecol. Model.* – 2006. – Vol. 190. – P. 231–259.
213. Polezhaeva, M. A. Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia / M. A. Polezhaeva, M. Lascoux, V. L. Semerikov // *Mol. Ecol.* – 2010. – Vol. 19. – N. 6. – P. 1239–1252.
214. Potenko, V. V. Genetic diversity and differentiation of natural populations of *Pinus koraiensis* (Sieb. et Zucc.) in Russia / V. V. Potenko, A. V. Velikov // *Silvae Genet.* – 1998. – Vol. 47. – N. 4. – P. 202–208.
215. Potenko, V. V. Genetic variation of Yeddo spruce populations in Russia / V. V. Potenko, Y. D. Knysh // *Forest Genetics.* – 2003. – Vol. 10. – N. 1. – P. 55–64.
216. Plants of the World Online [Electronic resource]. – URL: <https://powo.science.kew.org/>. – Date of access: 22.01.2025.
217. Prentice, I. C. Global vegetation and terrestrial carbon cycle changes after the last ice age / I. C. Prentice, S. P. Harrison, P. J. Bartlein // *NewPhytologist.* – 2011. – Vol. 189. – P. 988–998.
218. Qiu, Y. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: Tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora / Y. Qiu, C. Fu, H. P. Comes // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2011. – Vol. 59. – N. 1. – P. 225–244.
219. QGIS3.16 [Electronic resource]. – URL: <https://qgis.org/ru/site/>. – Date of access: 22.01.2025.
220. Raju, K. S. Review of approaches for selection and ensembling of GCMs / K. S. Raju, D. N. Kumar // *J. Water Clim. Change.* – 2020. – Vol. 11. – N. 3. – P. 577–599.
221. Razjigaeva, N. G. Holocene climatic changes and vegetation development in the Kuril Islands / N. G. Razjigaeva, L. A. Ganzey, T. A. Grebennikova, N. I. Belyanina, L. M. Mokhova et al. // *Quat. Int.* – 2013. – Vol. 290–291. – P. 126–138.

222. Razjigaeva, N. G. Late Holocene environmental changes recorded in the deposits of paleolake of the Shkotovskoe Plateau, Sikhote–Alin Mountains, Russian Far East / N. G. Razjigaeva, L. A. Ganzey, L. M. Mokhova, T. R. Makarova, A.M. Panichev et al. // J. Asian Earth Sci. – 2017. – Vol. 136. – P. 89–101.
223. Razjigaeva, N.G. Landscape and environmental changes of Eastern Primorye coast at middle–late Holocene: climatic changes and human impact effects / N. G. Razjigaeva, L. A. Ganzey, T. A. Grebennikova, L. M. Mokhova, E. P. Kudryavtseva et al. // J. Asian Earth Sci. – 2018. – Vol. 158. – P. 160–172.
224. Razjigaeva, N. G. Climatic and human impacts on landscape development of the Murav'ev Amursky Peninsula (Russian South Far East) in the Middle/Late Holocene and historical time / N. G. Razjigaeva, L. A. Ganzey, M. S. Lyashevskaya, T. R. Makarova, E. P. Kudryavtseva // Quat. Int. – 2019. – Vol. 516. – P. 127–140.
225. Razjigaeva, N. G. Multiproxy record of late Holocene climatic changes and natural hazards from paleolake deposits of Urup Island (Kuril Islands, North–Western Pacific) / N. G. Razjigaeva, L. A. Ganzey, T. A. Grebennikova, N. I. Belyanina, K. S. Ganzei et al. // J. Asian Earth Sci. – 2019. – Vol. 181. – 103916.
226. Riahi, K. RCP 8.5–A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions / K. Riahi, S. Rao, V. Krey, C. Cho, V. Chirkov et al. // Clim. Chang. – 2011. – Vol. 109. P. – 33–57.
227. Rivas–Martí'nez, S. North American boreal and western temperate forest vegetation / S. Rivas–Martí'nez, D. Sa'nchez–Mata, M. Costa // Itinera Geobotanica. – 1999. – Vol. 12. – P. 5–316.
228. Robock, A. Volcanic eruptions and climate / A. Robock // Rev. Geophys. – 2000. – Vol. 38. – N. 2. – P. 191–219.
229. Rstudio [Electronic resource]. – URL: <https://www.r-project.org/>. – Date of access: 22.01.2025.
230. Rubleva, M. E. Climatic and disturbances influence on tree-rings of *Larix gmelinii* in the southeast coastal area / M. E. Rubleva, A. S. Vozmishcheva, S. N. Bondarchuk // Dendrochronologia. – 2024. – Vol. 88. – 126264.

231. Ruddiman, W. F. Earth's Climate, Past and Future / W. H. Freeman. – New York, 2001. – 465 p.
232. Saito, K. Evaluating a high-resolution climate model: Simulated hydrothermal regimes in frozen ground regions and their change under the global warming scenario / K. Saito, M. Kimoto, T. Zhang, K. Takata, S. Emori et al. // J. Geophys. Res. – 2007. – Vol. 112. – F02S11.
233. Sakaguchi, Y. Warm and Cold Stages in the Past 7600 Years in Japan and Their Global Correlation / Y. Sakaguchi // Bulletin of the Department of Geographical University of Tokyo. – 1983. – Vol. 15. – P. 1–31.
234. Sakaguchi, Y. Some Pollen Records from Hokkaido and Sakhalin, / Y. Sakaguchi // Bulletin of the Department of Geographical University of Tokyo. – 1989. – Vol. 21. – P. 1–17.
235. Sakaguchi, S. How did the exposed seafloor function in postglacial northward range expansion of *Kalopanax septemlobus*? Evidence from ecological niche modelling / S. Sakaguchi, S. Sakurai, M. Yamasaki, Y. Isagi // Ecol. Res. – 2010. – Vol. 25. – N. 6. – P. 1183–1195.
236. Sakaguchi, S. Climate oscillation during the Quaternary associated with landscape heterogeneity promoted allopatric lineage divergence of a temperate tree *Kalopanax septemlobus* (Araliaceae) in East Asia / S. Sakaguchi, Y. Qiu, Y. Liu, X. Qi, S. Kim // Mol. Ecol. – 2012. – Vol. 21. – N. 15. – P. 3823–3838.
237. SciPy. Python-based ecosystem of open-source software for mathematics, science, and engineering [Electronic resource]. – URL: <https://scipy.org/>. – Date of access: 22.01.2025.
238. Seidl, R. Forest disturbances under climate change / R. Seidl, D. Thom, M. Kautz, D. Martin-Benito, M. Peltoniemi et al. // Nature Clim Change. – 2017. – Vol. 7. – P. 395–402.
239. Semerikova, S.A. Post-glacial history and introgression in *Abies* (Pinaceae) species of the Russian Far East inferred from both nuclear and cytoplasmic markers / S. A. Semerikova, V. L. Semerikov, M. Lascoux // J. Biogeogr. – 201. – Vol. 38. – P. 326–340.

240. Semerikova, S.A. Phylogeny of firs (genus *Abies*, Pinaceae) based on multilocus nuclear markers (AFLP) / S.A. Semerikova, V.L. Semerikov // Russ J Genet. – 2016. – Vol. 52. – P. 1164–1175.
241. Semerikova, S. A. From America to Eurasia: a multigenomes history of the genus *Abies* / S. A. Semerikova, Y. Y. Khrunyk, M. Lascoux, V. L. Semerikov // Mol. Phylogenet. Evol. – 2018. – Vol. 125. – P. 14–28.
242. Semerikov, V. L. Genetic variation and population history of three related fir species *Abies sachalinensis*, *Abies nephrolepis* and *A. gracilis* (Pinaceae) revealed by nuclear microsatellites / V. L. Semerikov, S. A. Semerikova // Botanica Pacifica. – 2023. – Vol. 12. – N. 2. – P. 145–154.
243. Seo, H.-N. Selection of *Abies nephrolepis* Materials for Restoration of Genetic Diversity in Mt. Gariwangsan Degraded Area / H.-N. Seo, J.-H. Park, H.-I. Lim // Sustainability. – 2023. – Vol. 15. – 7749.
244. Shackleton, N. Oxygen isotope and palaeomagnetic evidence for early Northern Hemisphere glaciation / N. Shackleton, N. Opdyke // Nature. – 1977. – Vol. 270. – P. 216–219.
245. Sheppard, P.R. Dendroclimatology: Extracting climate from trees / P.R. Sheppard // WIREs Climate Change. – 2010. – Vol. 1. – P. 343–352.
246. Shitara, T. Formation of disjunct plant distributions in Northeast Asia: a case study of *Betula davurica* using a species distribution model / T. Shitara, Y. Nakamura, T. Matsui, I. Tsuyama, H. Ohashi et al. // Plant Ecol. – 2018. – Vol. 219. – P. 1105–1115.
247. Shitara, T. Climate change impacts on migration of *Pinus koraiensis* during the Quaternary using species distribution models / T. Shitara, S. Fukui, T. Matsui, A. Momohara, I. Tsuyama et al. // Plant Ecol. – 2021. – Vol. 222. – P. 843–859.
248. Shvidenko, A. Z. Climate Change and Wildfires in Russia / A. Z. Shvidenko, D. G. Schepaschenko // Contemp. Probl. Ecol. – 2013. – Vol. 6. – N. 7. – P. 683–692.

249. Simpson, G. G. World climate during the quaternary period / G. G. Simpson // Quart. J. R. Met. Soc. – 1934. – Vol. 60. – P. 425–478.
250. Srivastava, V. Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management / V. Srivastava, V. Lafond, V. C. Griess // CABI Reviews. – 2019. – P. 1-13.
251. Stebich, M. Holocene vegetation and climate dynamic of NE China based on the pollen record from Sihailongwan Maar Lake / M. Stebich, K. Rehfeld, F. Schlütz, P. E. Tarasov, J. Liu. // Quat. Sci. Rev. – 2015. – Vol. 124. – P. 275–289.
252. Street-Perrott, F. Abrupt climate fluctuations in the tropics: the influence of Atlantic Ocean circulation / F. Street-Perrott, R. Perrott // Nature. – 1990. – Vol. 343. – P. 607–612.
253. Su, Y. An updated Vegetation Map of China (1:1000000) / Y. Su, Q. Guo, T. Hu, H. Guan, S. Jin et al. // Sci. Bull. – 2020. – Vol. 65. – N. 13. – P. 1125–1136.
254. Sugahara, K. Quaternary range-shift history of Japanese wingnut (*Pterocarya rhoifolia*) in the Japanese Archipelago evidenced from chloroplast DNA and ecological niche modeling / K. Sugahara, Y. Kaneko, S. Sakaguchi, S. Ito, K. Yamanaka et al. // J. For. Res. – 2017. – Vol.22. – N. 5. – P. 282–293.
255. Sun, J. Predicting the Potential Habitat of Three Endangered Species of *Carpinus* Genus under Climate Change and Human Activity / J. Sun, L. Feng, T. Wang, X. Tian, X. He // Forests. – 2021. – Vol. 12. – 1216.
256. Sun, Y. Directional Variability in Response of *Pinus koraiensis* Radial Growth to Climate Change / Y. Sun, M. Henderson, B. Liu, H. Yan, // Forests. – 2021. – Vol. 12. – 1684.
257. Sun, Y. Slowdown tends to be greater for stronger tropical cyclones / Y. Sun, Z. Zhong, T. Li, L. Yi, Y. Shenathe // J. Clim. – 2021. – Vol. 34. – N. 14. – P. 5741–5751.
258. Sohn, P.K. The paleoenvironment of middle and upper Pleistocene Korea / P.K. Sohn. // In: The Evolution of the East Asian Environment. Vol. 4. (R. P. Whyte, ed.). – Univ. Hong Kong, Hong Kong. – 1984. – P. 877-893.

259. Taira A. Formation of Japanese Archipelago / Taira A. – Tokyo: Iwanami–shinsho, 1990. – 72 p.
260. Tong, Y. Ex situ conservation of *Pinus koraiensis* can preserve genetic diversity but homogenizes population structure / Y. Tong, W. Durka, W. Zhou, L. Zhou, D. Yu et al. // For. Ecol. Manag. – 2020. – Vol. 465. – 117820.
261. Tsukada, M. Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan / M. Tsukada // Quat. Res. – 1983. – Vol. 19. – N. 2. – P. 212-235.
262. Tsukada, M. Vegetation in prehistoric Japan: The last 20,000 years / M. Tsukada // In Windows on the Japanese Past: Studies in Archeology and Prehistory. – 1986. – P. 11–56.
263. Ukhvatkina, O. N. Autumn–winter minimum temperature changes in the southern Sikhote-Alin mountain range of northeastern Asia since 1529 AD. / O. N. Ukhvatkina, A. M. Omelko, A. A. Zhmerenetsky, T.Y. Petrenko // Clim. Past. – 2018. – Vol. 14. – P.57-71.
264. Ukhvatkina, O. N. Tree-ring-based spring precipitation reconstruction in the Sikhote-Alin' Mountain range / O. N. Ukhvatkina, A. M. Omelko, D. Kislov, A. Zhmerenetsky, T. Epifanova, J. Altman // Clim. Past. – 2021. – Vol. 17. – P. 951–967.
265. Ukhvatkina, O. N. Changes in the Dendroclimatic Response of the *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carriere along Altitudinal Gradient in the Southern Sikhote–Alin / O. N. Ukhvatkina, A. M. Omelko, Zhmerenetsky A. A. // Contemp. Probl. Ecol. – 2023. – Vol. 16. – N. 6. – P. 745–757.
266. Van Vuuren, D.P. RCP2.6: Exploring the possibility to keep global mean temperature increase below 2 C / D. P. Van Vuuren, E. Stehfest, M. G. J. den Elzen, T. Kram, J. Van Vliet et al. // Clim. Chang. – 2011. – Vol. 109. – P. 95–116.
267. Vereshchagin, N. K. The ecological structure of the ‘Mammoth Fauna’ in Eurasia / N. K. Vereshchagin, G. F. Baryshnikov // Ann. Zool. Fenn. – 1991. – Vol. 28. – P. 253– 259.
268. Vicente–Serrano, S. M. Diverse relationships between forest growth and the Normalized Difference Vegetation Index at a global scale / S. M. Vicente–

Serrano, J. J. Camarero, J. M. Olano, N. Martín–Hernández, M. Peña–Gallardo // Remote Sens. Environ. – 2016. – Vol. 187. – P. 14–29.

269. Vozmishcheva, A. S. Strong Disturbance Impact of Tropical Cyclone Lionrock (2016) on Korean Pine–Broadleaved Forest in the Middle Sikhote–Alin Mountain Range, Russian Far East / A. S. Vozmishcheva, S. N. Bondarchuk, M. N. Gromyko, D. E. Kislov, E. A. Pimenova // Forests. – 2019. – Vol. 10. – 1017.

270. Walter H. Ecological Systems of the Geobiosphere. Temperate and Polar Zonobiomes of Northern Eurasia / H. Walter, Breckle S.-W. – Springer Berlin, Heidelberg. – 1989. – 581 p.

271. Wang, B. The Asian Monsoon / B. Wang. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2006. – 845 p.

272. Wang, H. The impacts of climate change on the radial growth of *Pinus koraiensis* along elevations of Changbai Mountain in northeastern China / H. Wang, X. Shao, Y. Jiang, X. Fang, S. Wu // For. Ecol. Manag. – 2013. – Vol. 289. – P. 333–340.

273. Wang, X. Temperature signals in tree–ring width and divergent growth of Korean pine response to recent climate warming in northeast Asia / X. Wang, M. Zhang, Y. Ji, Z. Li, M. Li et al. // Trees. – 2017. – Vol. 31. – P. 415–427.

274. Wang, X. Recent rising temperatures drive younger and southern Korean pine growth decline / X. Wang, N. Pederson, Z. Chen, K. Lawton, C. Zhu et al. // Sci. Total Environ. – 2019. – Vol. 649. – P. 1105–1116.

275. Wang, H. The impacts of climate change on the radial growth of *Pinus koraiensis* along elevations of Changbai Mountain in northeastern China / H. Wang, X.–M. Shao, Y. Jiang, X.–Q. Fang, S.–H. Wu // For. Ecol. Manag. – 2013. – Vol. 289. – P. 333–340.

276. Wang, Z. Topographic patterns of forest decline as detected from tree rings and NDVI / Z. Wang, L. Lyu, W. Liu, H. Liang, J. Huang et al. // Catena. – 2021. – Vol. 198. – 105011.

277. Walsh, K. J. E. Tropical cyclones and climate change / K. J. E. Walsh, S. J. Camargo, T.R. Knutson, J. Kossin, T.-C. Lee et al. // Trop Cyclone Res Rev. – 2019. – Vol. 8. – N. 4. – P. 240–250.
278. Watanabe, S. MIROC-ESM 2010: Model description and basic results of CMIP5–20c3m experiments / S. Watanabe, T. Hajima, K. Sudo, T. Nagashima, T. Takemura, et al. // Geosci. Model Dev. – 2011. – Vol. 4. – P. 845–872.
279. Woo, L. S. Genetic variation in natural populations of *Abies nephrolepis* Max. in South Korea / L. S. Woo, Y. B. Hoon, H. S. Don, S. J. Ho, L. J. Joo // Ann. For. Sci. – 2008. – Vol. 65. – 302.
280. Westerhold, T. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years / T. Westerhold, N. Marwan, A. J. Drury, D. Liebrand, C. Agnini // Science. – 2020. – Vol. 369. – P. 1383–1387.
281. Wickham, H. ggplot2. Elegant Graphics for Data Analysis / H. Wickham. Springer Cham., 2016 – 260 p.
282. Wigley, T. M. L. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology / T. M. L. Wigley, K. R. Briffa, P. D. Jones // J. Appl. Meteorol. – Clim. 1984. – V. 23. – P. 201–213.
283. WorldClim. 1.4 Downscaled Paleo Climate [Electronic resource]. – URL: <https://www.worldclim.org/data/v1.4/paleo1.4.html>. – Date of access: 22.01.2025.
284. Xiang, Q. P. Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization, and biogeographic history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid, and mitochondrial genomes / Q. P. Xiang, R. Wei, Y. Z. Shao, Z. Y. Yang, X. Q. Wang et al. // Mol Phylogenet Evol. – 2015. – Vol. 341. – N. 2. – P.1–14.
285. Yee, T. W. Generalized additive models in plant ecology / T. W. Yee, N. D. Mitchell // J. Veg. Sci. – 1991. – Vol. 2. – P. 587–602.
286. Yi, S. Holocene Vegetation Responses to East Asian Monsoonal Changes in South Korea / S. Yi // In: Climate Change – Geophysical Foundations and Ecological Effects. – 2011. – P. 157–178.

287. Yi, S. Palynological implications for paleoenvironmental changes over the past 81,000 years on the Jeju Strait shelf, off southwestern Korea / S. Yi, C.-P. Jun, S.-W. Hong, J. Choi, J. C. Kim, et al. // Mar. Geol. – 2022. – Vol. 451. – 106876.
288. Yokohata, T. Model improvement and future projection of permafrost processes in a global land surface model / T. Yokohata, K. Saito, K. Takata, T. Nitta, Y. Satoh // Prog Earth Planet Sci. – 2020. – Vol. 7. – 69.
289. Yoo, Y. Development of a Methodology for the Conservation of Northern-Region Plant Resources under Climate Change / Y. Yoo; Y. Choi, H.I. Chung, J. Hwang, N. O. Lim et al. // Forests. – 2022. – Vol. 13. – 1559.
290. You, Q. Recent frontiers of climate changes in East Asia at global warming of 1.5°C and 2°C / Q. You, Z. Jiang, X. Yue, et al. // npj Clim Atmos Sci. – 2022. – V. 5. – N. 80.
291. Yu, D. P. Dendroclimatic response of *Picea jezoensis* along an altitudinal gradient in Changbai Mountains / D. P. Yu, Q. L. Wang, G. G. Wang, L. M. Dai // Science in China: Series E Technological Sciences. – 2006. – Vol. 49. – P. 150–159.
292. Yu, D. Climatic effects on radial growth of major tree species on Changbai Mountain / D. Yu, Q. Wang, Y. Wang, W. Zhou, H. Ding // Ann. For. Sci. – 2011. – Vol. 68. – P. 921–933.
293. Yu, D. Spatial variation and temporal instability in the climate–growth relationship of Korean pine in the Changbai Mountain region of Northeast China / D. Yu, J. Liu, B. J. Lewis, Z. Li, Z. Wangming et al. // For. Ecol. Manag. – 2013. – Vol. 300. – P. 96–105.
294. Yu, J. *Larix olgensis* growth–climate response between lower and upper elevation limits: an intensive study along the eastern slope of the Changbai Mountains, northeastern China / J. Yu, Q. Liu // J. For. Res. – 2020. – Vol. 31. – P. 231–244.
295. Yuan X. A global transition to flash droughts under climate change / X. Yuan, Y. Wang, P. Ji, P. Wu, J. Sheffield, J. Otkin // Science. – 2023. – Vol. 380. – P. 187–191.

296. Yun, J. Vulnerability of subalpine fir species to climate change: using species distribution modeling to assess the future efficiency of current protected areas in the Korean Peninsula / J. Yun, K. Nakao, I. Tsuyama, T. Matsui, Ch. Park, et al. // *Ecol Res.* – 2018. – Vol. 33. – P. 341–350.
297. Zachos J. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present / J. Zachos, M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, K. Billups // *Science.* – 2001. – V. 292. – 686.
298. Zeebe, R. E. Applying astronomical solutions and Milanković forcing in the Earth sciences / R. E. Zeebe, I. J. Kocken // *Earth-Sci. Rev.* – 2024. –104959.
299. Zang C., Biondi F. treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships / C. Zang, F. Biondi // *Ecography.* – 2014. – V. 38. – N. 4 – P. 431-436.
300. Zhang, W. Holocene seasonal temperature evolution and spatial variability over the Northern Hemisphere landmass / W. Zhang, H. Wu, J. Cheng, J. Geng, Q. Li et al. // *Nat Commun.* – 2022. – Vol. 13. –5334.
301. Zhao, Y. Predicting potential suitable habitats of Chinese fir under current and future climatic scenarios based on Maxent model / Y. Zhao, X. Deng, W. Xiang, L. Chen, S. Ouyang // *Ecol Inform.* – 2021. – 64. – 101393.
302. Zhao, Z. Comparison between optimized MaxEnt and random forest modeling in predicting potential distribution: A case study with *Quasipaa boulengeri* in China / Z. Zhao, N. Xiao, M. Shen, J. Li // *Sci. Total Environ.* – 2022. – Vol. 842. – 156867.
303. Zhu, K. Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change / K. Zhu, C.W. Woodall, J.S. Clark // *Glob Chang Biol.* – 2012. – Vol. 18. – P. 1042–1052.
304. Zhu, L. Influences of gap disturbance and warming on radial growth of *Pinus koraiensis* and *Abies nephrolepis* in Xiaoxing'an Mountain, Northeast China / L. Zhu, J. Yang, C. Zhu, X. Wang // *Chin. J. Ecol.* – 2015. – Vol. 34. – P. 2085–2095.

305. Zhu, L. Rapid warming induces the contrasting growth of Yezo spruce (*Picea jezoensis* var. *microsperma*) at two elevation gradient sites of northeast China / L. Zhu, D. J. Cooper, J. Yang, X. Zhang, X. Wang // *Dendrochronologia*. – 2018. – Vol. 50. – P. 52–63.

306. Zimov, S. Mammoth steppe: A high-productivity phenomenon / S. Zimov, N. Zimov, A. Tikhonov, F. Chapin // *Quat. Sci. Rev.* – 2012. – 57. – P. 26–45.

Приложение

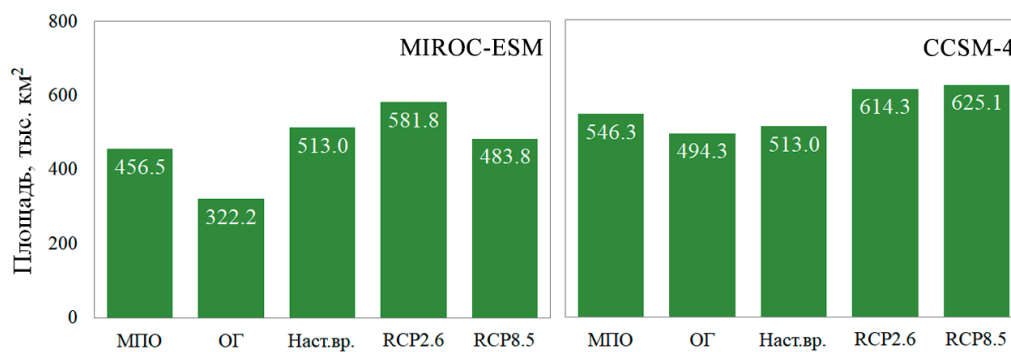


Рисунок 1. Динамика площади потенциального ареала *Picea jezoensis*. МПО – максимум последнего оледенения, ОГ – оптимум голоцена, Наст.вр. – настоящее время, RCP2.6 – 2070 г. по оптимистичному климатическому сценарию, RCP8.5 – 2070 г. по пессимистичному климатическому сценарию.

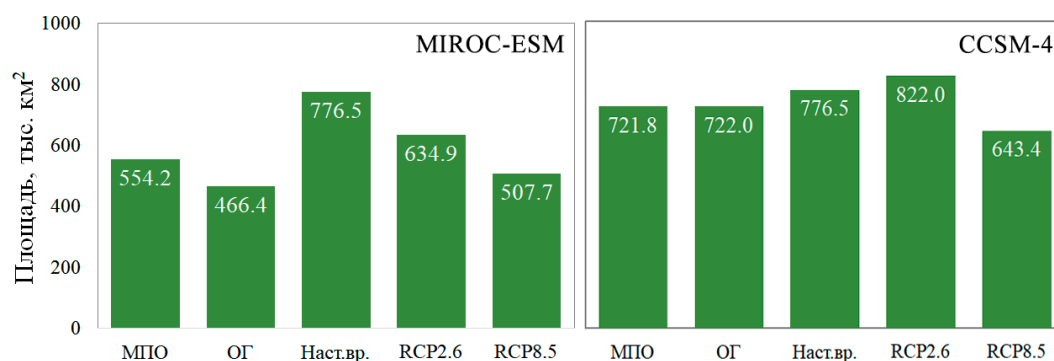


Рисунок 2. Динамика площади потенциального распространения *Abies nephrolepis*. МПО – максимум последнего оледенения, ОГ – оптимум голоцена, Наст.вр. – настоящее время, RCP2.6 – 2070 г. по оптимистичному климатическому сценарию, RCP8.5 – 2070 г. по пессимистичному климатическому сценарию.

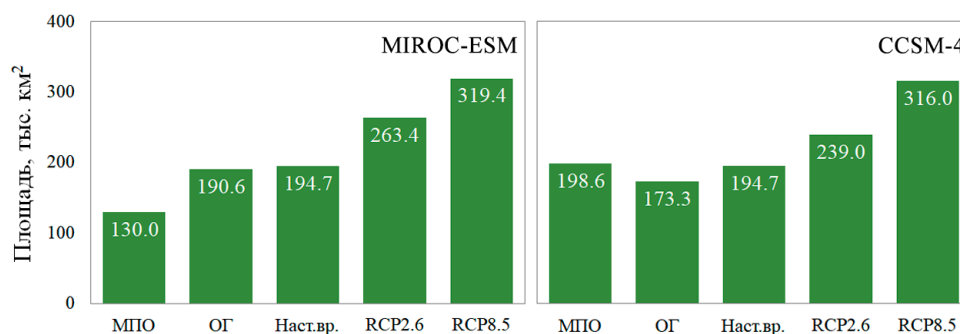


Рисунок 3. Динамика площади потенциального ареала *Abies sachalinensis*. МПО – максимум последнего оледенения, ОГ – оптимум голоцена, Наст.вр. –

настоящее время, RCP2.6 – 2070 г. по оптимистичному климатическому сценарию, RCP8.5 – 2070 г. по пессимистичному климатическому сценарию.

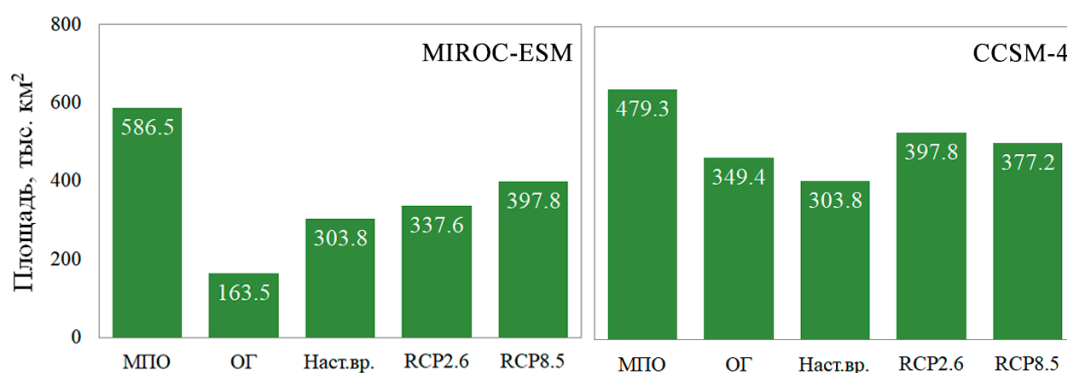


Рисунок 4. Динамика площади потенциального ареала *Pinus koraiensis*. МПО – максимум последнего оледенения, ОГ – оптимум голоцена, Наст.вр. – настоящее время, RCP2.6 – 2070 г. по оптимистичному климатическому сценарию, RCP8.5 – 2070 г. по пессимистичному климатическому сценарию.

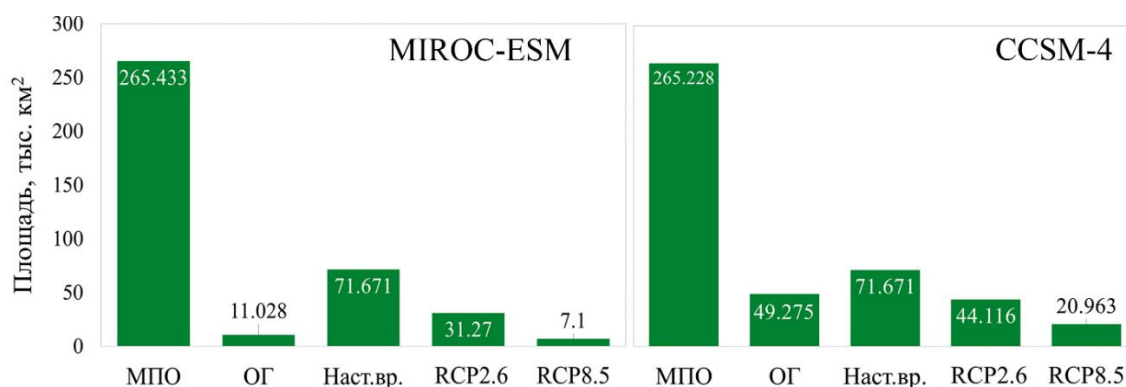


Рисунок 5. Динамика площади потенциального распространения *A. holophylla*. МПО – максимум последнего оледенения, ОГ – оптимум голоцена, Наст.вр. – настоящее время, RCP2.6 – 2070 г. по оптимистичному климатическому сценарию, RCP8.5 – 2070 г. по пессимистичному климатическому сценарию.

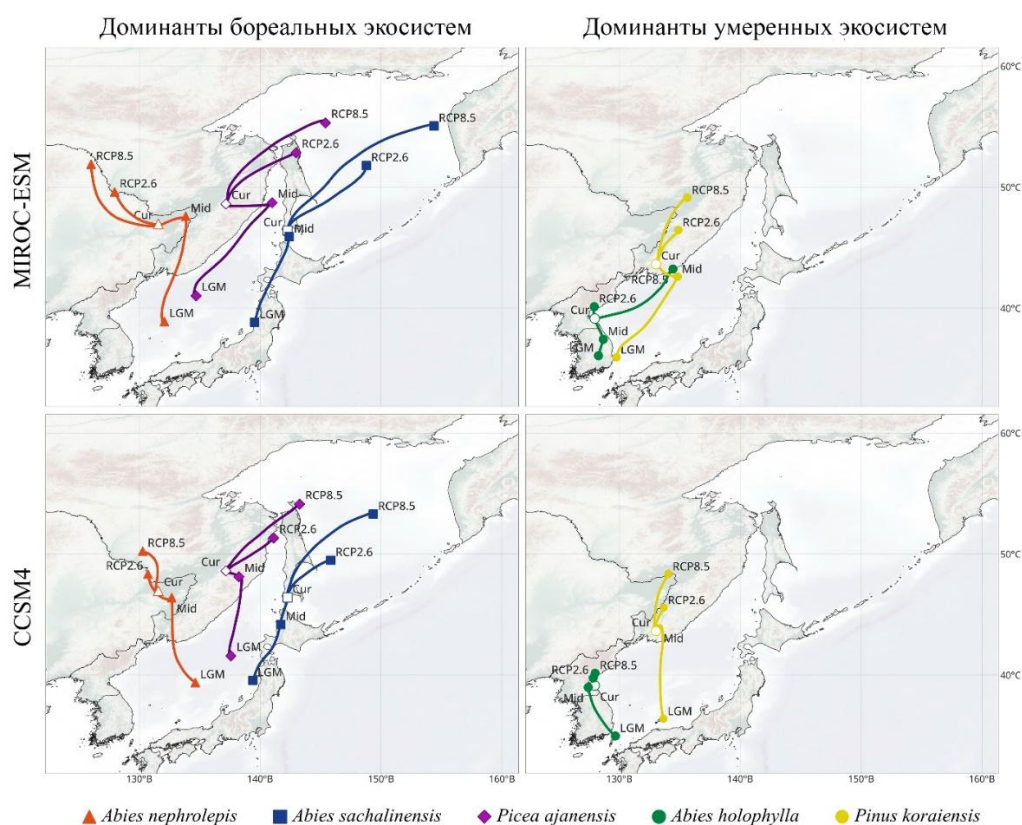


Рисунок 6. Траектории центроидов областей потенциального распространения исследуемых видов с максимума последнего оледенения до 2070 г. LGM – максимум последнего оледенения, Mid – оптимум голоцена, Cur – современность, RCP2.6 – 2070 г. по оптимистичному климатическому сценарию, RCP8.5 – 2070 г. по пессимистичному климатическому сценарию.

Таблица 1. Расстояние между центроидами области потенциальных ареалов исследуемых видов в различных временных срезах, км

		LGM – Hol	Hol – Cur	Cur – 2070г. RCP2.6	Cur – 2070г. RCP8.5
<i>Abies holophylla</i>	MIROC-ESM	154	200	110	707
	CCSM4	489	50	70	112
<i>Abies nephrolepis</i>	MIROC-ESM	976	185	398	681
	CCSM4	796	105	167	376
<i>Abies sachalinensis</i>	MIROC-ESM	820	57	765	1284
	CCSM4	549	251	435	920
<i>Picea jezoensis</i>	MIROC-ESM	989	282	624	935
	CCSM4	728	96	414	745
<i>Pinus koraiensis</i>	MIROC-ESM	860	185	346	644
	CCSM4	831	35	222	532

LGM – максимум последнего оледенения, Hol – оптимум голоцена, Cur – современность.