

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Дзизюрова Виолетта Дмитриевна

**Хвойно-широколиственные леса с *Abies holophylla* Maxim.:
разнообразие, география и перспективы охраны**

1.5.15. Экология

1.5.9. Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Москва – 2026

Диссертация подготовлена на кафедре экологии и географии растений биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель: *Дудов Сергей Валерьевич, кандидат географических наук.*

Официальные оппоненты: *Аненхонов Олег Арнольдович, доктор биологических наук. Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН, лаборатория флористики и геоботаники, главный научный сотрудник, заведующий.*
Бобровский Максим Викторович, доктор биологических наук, доцент. Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук», Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, лаборатория моделирования экосистем, ведущий научный сотрудник.
Котлов Иван Павлович, кандидат биологических наук. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, лаборатория биогеоценологии им. В.Н. Сукачева, старший научный сотрудник.

Защита диссертации состоится 31 марта 2026 г. в 15 часов 00 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.3 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: г. Москва, Ленинские горы, д.1 стр. 12, биологический факультет, аудитория М-1.

E-mail: paramonovata@my.msu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3753>.

Автореферат разослан ____ февраля 2026 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Т. А. Парамонова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Глобальные изменения климата и растущая антропогенная нагрузка приводят к сокращению мировой площади лесов (Potapov et al., 2017; Seidl et al., 2017; Villén-Peréz et al., 2020; Diaz, Malhi, 2022). Существенные потери лесов происходят в зоне умеренного климата — наиболее комфортной для проживания человека и, следовательно, подверженной интенсивной антропогенной трансформации (Dreiss, Volin 2020; Крестов и др., 2020). Более 88 % широколиственных и смешанных умеренных лесов мира в настоящее время в значительной степени преобразованы человеком (Mu et al., 2022). В данном контексте исключительную ценность представляют малонарушенные лесные экосистемы, способные обеспечивать условия сохранения исчезающих видов флоры и фауны, депонирование углерода, сохранение водных ресурсов, и выполнять другие экосистемные услуги (Foley et al., 2005; Watson et al., 2018). Для того чтобы определить, какие экосистемы уязвимы и нуждаются в приоритетных мерах по сохранению, а какие, напротив, устойчивы, необходимо понимание их разнообразия, закономерностей распространения и функционирования (Лебедева и др., 2002; Keith et al., 2022).

Хвойно-широколиственные леса с пихтой цельнолистной (*Abies holophylla* Maxim.) — одна из наиболее богатых экосистем северной умеренной зоны (Васильев, Колесников, 1962). Их ареал занимает Корейский полуостров, северо-восток Китая и юг Приморского края России (Васильев и Колесников, 1962; Kim, 1990; Kolbek et al., 2003a; Černý et al., 2015). В этих лесах обитает большое число редких и охраняемых видов растений и животных, включая дальневосточного леопарда (*Panthera pardus orientalis* (Schlegel 1857)) и амурского тигра (*Panthera tigris altaica* Temminck 1844). Указывается, что хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* нуждаются в особой охране (Крестов, Верхолат, 2003), а сама пихта цельнолиственная внесена в список видов, «близких к уязвимому положению», по данным Международного союза охраны природы (МСОП) (Katsuki et al., 2013).

К настоящему моменту хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* в значительной степени фрагментированы и замещены вторичными

малопродуктивными лесными сообществами и антропогенной нелесной растительностью (Krestov et al., 2006). Сохранившиеся участки лесов с *A. holophylla* подвергаются антропогенным нарушениям и пожарам (Крестов, Верхолат, 2003). Современные изменения климата представляют новую угрозу для этих лесов. Так, тропические циклоны, продвигающиеся вглубь материка, приводят к масштабным нарушениям их сообществ (Altman, 2018; Dziziurova et al., 2022). Многовидовой состав этих лесов обуславливает сложную естественную динамику и медленный процесс восстановления после нарушений (Ухваткина, Омелько, 2016). Для разработки рекомендаций по их сохранению и восстановлению необходима детальная инвентаризация, актуальная карта лесов с *A. holophylla* и выявление факторов, определяющих распространение отдельных сообществ.

Степень разработанности темы исследования. До исследований, проведенных в рамках данной работы, классификация хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* была слабо разработана и между синтаксономическими решениями разных авторов (Kim, 1992; Takeda et al., 1994; Гумарова и др., 1994, Krestov et al., 2006; Fujiwara, Harada, 2015) существовали противоречия.

Имеющиеся в литературе сведения об ареале хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и геоботанические карты не позволяли оценить площадь сохранившихся сообществ и степень их фрагментации. Так, в части работ (Васильев, Колесников, 1962; Крестов, Верхолат, 2003; Nakamura, Krestov, 2005) распространение этих лесов показано лишь схематично и недостаточно подтверждено наземными данными; другие авторы (Петропавловский, 2001; Zhang et al., 2007; Yi, 2001) рассматривают распространение отдельных видов смешанных лесов на территории отдельных стран, но не хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в целом; а имеющиеся карты растительности (Геоботаническая карта Приморского края, 1959; СВМЕС, 2000; Su et al., 2020) охватывают исследуемые леса только в пределах отдельных стран и имеют низкую точность, не позволяющую оценить их площадь. Это

обусловило необходимость составления актуальной карты лесов с *A. holophylla* во всем их ареале.

Для оценки уязвимости исследуемых лесов в отсутствие прямых показателей долгосрочной деградации можно сравнить их актуальную площадь с потенциальной, рассчитанной на основе результатов моделирования пригодности местообитаний (Keith et al., 2013). Ранее подобная оценка лесов с *A. holophylla* не проводилась.

Объект исследования — смешанные леса, образованные хвойными *A. holophylla* и *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. и комплексом лиственных видов деревьев: *Acer mono* Maxim, *A. pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *Carpinus cordata* Blume, *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Tilia amurensis* Rupr. и др. **Предмет исследования** — разнообразие и закономерности распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*.

Цель исследования — охарактеризовать разнообразие, особенности распространения и современное состояние хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla*.

Задачи:

1. Разработать классификацию хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и выявить их фитоценоотическое разнообразие.

2. Оценить видовое разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на разных уровнях организации (альфа-, бета- и гамма-) и факторы среды, его обуславливающие.

3. Разработать актуальную карту хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и оценить их современную сохранность во всем ареале.

4. Оценить потенциальное распространение хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* с применением методов математического моделирования на уровне сообществ.

5. Разработать практические рекомендации по сохранению и восстановлению хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*.

Методология, материалы и методы исследования. В основе работы — оригинальные полевые данные и данные дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ). Классификация лесов выполнена в рамках эколого-флористического подхода (Braun-Blanquet, 1964). Картографирование выполнено с использованием методов машинного обучения на основе спутниковых снимков среднего разрешения Landsat. Для моделирования области потенциального распространения исследуемых лесов использованы алгоритмы машинного обучения (случайный лес и градиентный бустинг) на основе топографических и биоклиматических предикторов. Для оценки состояния лесов с *A. holophylla* использованы критерии редкости и уязвимости экосистем Международного союза охраны природы (МСОП).

Научная новизна работы. На основе данных 369 геоботанических описаний проведена ревизия синтаксонов хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, выделенных ранее, и предложена классификация, включающая один новый подсоюз и три новых ассоциации. Впервые разработана карта исследуемых лесов во всем ареале по данным ДЗЗ из космоса. Показано, что в настоящее время смешанные хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* сильно фрагментированы и распространены в основном на особо охраняемых природных территориях (ООПТ). Наиболее крупные их фрагменты сохранились на территории России. Несмотря на документально подтвержденное сокращение их площади с середины XIX века, значительных изменений за последние два десятилетия выявлено не было.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Результаты исследования позволили пересмотреть объем класса *Quercetea mongolicae* Song ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023 — одного из двух основных классов лесной растительности континентальной Северо-Восточной Азии. Представленное аналитическое сравнение разнообразия хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* с их дериватами, а также другими смешанными лесами умеренной природной зоны подчеркивает высокий уровень разнообразия сохранившихся малонарушенных лесов. Результаты работы

являются научной основой для разработки первоочередных природоохранных мер: оптимизации территориальной охраны, формирования биологических коридоров, восстановления лесных экосистем и разработки природно-климатических решений.

Положения, выносимые на защиту:

1. Разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla* представлено пятью ассоциациями и двумя субассоциациями союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*, порядка *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis* и класса *Quercetea mongolicae*. Сообщества разных синтаксонов различаются по флористическому разнообразию, топографическим признакам местообитаний и континентальности климата. Малонарушенные леса с *A. holophylla* достоверно богаче по флористическому составу, чем их дериваты, представленные широколиственными и дубовыми лесами из *Quercus mongolica*.

2. Максимальные мировые площади хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и их наиболее крупные фрагменты сосредоточены на юге Приморского края в России на особо охраняемых природных территориях. Их актуальное современное распространение составляет около 20 % потенциально пригодных местообитаний. Литературные источники подтверждают значительное сокращение исследуемых лесов в историческом прошлом на всем ареале, включая Корейский полуостров, северо-восточный Китай и Приморский край России.

3. Хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* — редкая и уязвимая экосистема, нуждающаяся в охране. Высокая плотность копытных в местах сохранения наиболее крупных участков лесов и климатические изменения — факторы, способствующие деградации этих ценных лесов.

Личный вклад автора состоит в определении цели и задач исследования, организации и проведении полевых работ, обработке и интерпретации данных, теоретическом обосновании логики работы. Подготовка, написание и обсуждение текста диссертации выполнены лично автором. Результаты работы апробированы в ведущих рецензируемых научных журналах при ключевом

участии автора.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 научных работ в рецензируемых научных изданиях, из них 7 работ — в журналах, индексируемых в базе ядра РИНЦ по специальностям 1.5.15. Экология и 1.5.9. Ботаника отрасли биологических наук. Личный вклад автора в публикации по теме диссертации в работе [1] составил 0,473 печатных листа (п. л.) из 0,789 п. л., в работе [2] 0,203 п. л. из 0,676 п. л., в работе [3] 0,156 п. л. из 1,090 п. л., в работе [4] 1,109 п. л. из 3,696 п. л., в работе [5] 0,199 п. л. из 1,192 п. л., в работе [6] 0,491 п. л. из 1,964 п. л., в работе [7] 0,338 п. л. из 0,563 п. л.

Апробация работы. Результаты и основные положения работы доложены на девяти научных конференциях: Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (в 2021, 2023, 2024 и 2025 гг.), «Растения в муссонном климате IX: Растительные системы в условиях глобальных изменений (2022) и «Растения в муссонном климате X: Растительный генофонд востока Азии и климат» (2024); на 26-й Пущинской школе-конференции молодых ученых с международным участием «Биология — наука XXI века» (2023); III Молодежной всероссийской научной конференции с международным участием «Plantae et Fungi» (2023); VI (XIV) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (2025), а также на заседании кафедры экологии и географии растений МГУ им. М.В.Ломоносова.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, заключения, списка литературы (246 источников, в том числе 175 на иностранных языках) и четырех приложений. Общий объем работы составляет 202 страницы, включая приложения на 35 страницах, содержит 11 таблиц и 21 рисунок.

Благодарности. Выражаю благодарность научному руководителю к. г. н. С. В. Дудову за поддержку и помощь на всех этапах выполнения работы. Благодарю д. б. н., чл.-корр. РАН П. В. Крестова и к. б. н. К. А. Корзникова за помощь в сборе и анализе данных и ценные научные консультации по

результатам работы. За помощь в организации и проведении полевых работ благодарю Т. Я. Петренко и В. В. Ковалевского, а также всех участников экспедиций — за помощь в сборе полевых данных. Благодарю д. б. н. В. Г. Онипченко, д. б. н. В. Э. Федосова, д. б. н. А. П. Серегина и всех сотрудников кафедры экологии и географии растений МГУ за ценные знания, помощь в организации исследований, а также за создание дружелюбной и продуктивной атмосферы. Отдельная благодарность д. б. н. Н. Г. Улановой за чтение текста работы и советы по улучшению ее качества; к. б. н. В. П. Верхолат, к. б. н. Е. А. Марчук и В. С. Волкотруб — за ревизию определений собранных гербарных образцов сосудистых растений. Благодарю к. б. н. Е. В. Брагину и Общество сохранения диких животных (ОСДЖ) за повышение уровня знаний в области математической статистики и моделирования.

Работа поддержана Российским научным фондом (№ 22-24-00098) и Программой развития МГУ (проект № 23-Ш07-66).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Территория и объект исследований

Район исследований охватывает территорию северо-восточной Азии в пределах Маньчжурской природной области между 35–44° параллелями, где распространены хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* (Krestov et al., 2006; Огуреева и др., 2012) (рис. 1).

Исследуемые леса представляют зональную растительность южного Приморья, занимают небольшие площади в северо-восточном Китае (провинции Хэйлуцзян и Цзилинь) и Северной Корее, а в Южной Корее встречаются как элемент высотной поясности в горных районах (Крестов, Верхолат, 2003; Kolbek et al. 2003; Su et al., 2020).

Район исследований характеризуется муссонным вариантом влажного континентального климата, согласно классификации климатов Кеппена (Peel et al., 2007). В местах распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, преобладают бурые лесные слабонасыщенные почвы (Семаль 2007; Бояркин, Костенков, 2009; Liu et al., 2010; Kwon et al., 2021).



Рисунок 1. Район исследования. Точками отмечены места выполнения геоботанических описаний

Глава 2. Материалы и методы

В основе работы — 105 оригинальных геоботанических описаний хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и их дериватов, выполненных в 2020–2023 гг. на юге Приморского края. Размер временных пробных площадей составлял 20×20 метров. Также использовано 264 опубликованных и архивных описания, выполненных в период 1990–2018 в Приморском крае, КНДР и Республике Корея (Гумарова и др., 1994; Kim 1992; Петруненко, Дзизюрова, 2024; архивные данные БСИ ДВО РАН и Института ботаники Академии наук Чешской Республики). Все данные сведены в общую базу геоботанических описаний в программе TURBOWEG.

Классификация растительности проведена на основе метода Ж. Браун-Бланке в программе JUICE с применением алгоритмов «TWINSPAN» (Hill, 1979) и «modified TWINSPAN» (Roleček, 2009). Диагностические виды определены на основе значений встречаемости (класс константности $\geq \text{II}$) и «верности» с использованием коэффициента «phi» ≥ 0.30 (Chytrý et al., 2002). Установленные синтаксоны охарактеризованы в соответствии с Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021).

Для сообществ каждого синтаксона рассчитаны показатели альфа-, бета- и

гамма-разнообразие сосудистых растений (Whittaker, 1960). Условия местообитаний сообществ каждой ассоциации охарактеризованы с помощью морфометрических индексов рельефа, рассчитанных в геоинформационной системе SAGA 9.3.2 на основе цифровой модели рельефа (ЦМР) SRTM-30.

Проведена непрямая ординация геоботанических описаний методом многомерного неметрического шкалирования (NMDS) в программной среде R (пакет «vegan»). Рассчитана корреляция значений абиотических факторов среды с распределением описаний в ординационном пространстве.

Картографирование выполнено на основе спутниковых снимков Landsat GLAD ARD (≈ 30 м/пиксель) за 2001 и 2021 гг. методом контролируемой классификации с помощью программного пакета GLAD Tools 2.0 (Potapov et al., 2020) в два этапа: (1) создание маски лесов и (2) собственно классификация лесов (рис. 2). Обучающий набор данных создан на основе массива геоботанических описаний, литературных данных о распространении исследуемых лесов и точек находок диагностических видов из базы GBIF.



Рисунок 2. Блок-схема методики картографирования хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на основе данных GLAD Landsat ARD

Для классификации спутниковых изображений использовали ансамбль из

25 деревьев решений с применением бутстрепа. Итоговый класс определялся по медианной вероятности, рассчитанной по выходным данным всех деревьев. Каждое дерево обучалось на 20 % случайной выборки пикселей из обучающего набора.

Точность картографирования оценили по 1520 контрольным точкам стратифицированной случайной выборки с расчетом точности пользователя (англ. user's accuracy, UA) и производителя (producer's accuracy, PA). Точки верифицировали в программе Google Планета Земля с привлечением полевых данных. Фактические площади лесов рассчитали со статистической поправкой и 95 % доверительными интервалами (ДИ) в среде R.

Для моделирования потенциального распространения исследуемых лесов использовали два набора верифицированных данных об их присутствии/отсутствии (рис. 2). Первый набор включал по 500 точек присутствия и отсутствия, случайно распределенных в пределах целевых и фоновых полигонов обучающей выборки, использованной ранее для создания актуальной карты. Второй набор состоял из 905 точек присутствия и 613 точек отсутствия, полученных методом стратифицированной случайной выборки. В качестве предикторов модели мы использовали параметры рельефа (высота, уклон, экспозиция), рассчитанные по ЦМР SRTM-30, и климатические переменные из базы CHELSA (Karger et al., 2017): BIO7 (индекс континентальности), GDD5 (сумма температур > 5°C) и GSP (сумма осадков за вегетационный период). Мы использовали два алгоритма машинного обучения на основе деревьев решений: случайный лес (Breiman, 2001) и градиентный бустинг (Chen, Guestrin, 2016). Неопределенности прогнозирования были минимизированы путем создания консенсусной модели на основе выходных данных индивидуальных моделей.

Для визуализации результатов картографирования и постобработки мы использовали векторный слой с сеткой 10 × 10 км.

Глава 3. Разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Установлено восемь фитоценонов хвойно-широколиственных лесов с

A. holophylla, относящихся к классу *Quercetea mongolicae*, порядку *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis*, союзу *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*. Шесть фитоценонов отнесены к пяти ассоциациям с двумя субассоциациями. Два фитоценона затруднительно отнести к определенным синтаксонам, поэтому мы описали их как безранговые сообщества: *Carex drymophila–Abies holophylla* и *Magnolia sieboldii–Abies holophylla*.

Продромус хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*:

Класс *Quercetea mongolicae* Song ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023

Порядок *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis* Kim ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023

Союз *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* Kim ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023

Подсоюз *Eu-Carpino cordatae–Abietenion holophyllae* 2025

Mitello nudaе–Abietetum holophyllae Dzizyurova, Lisitsyna, Korznikov, Dudov, Petrenko et Krestov 2025

Асс. *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii* Petrunenko et Dzizyurova 2024

Асс. *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* Kim ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023

Субасс. *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae typicum* Kim ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023

Субасс. *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae* Gumarova, Prohorenko et Verkholat ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023.

Сообщество *Carex drymophila–Abies holophylla*

Сообщество *Magnolia sieboldii–Abies holophylla*

Подсоюз *Filipendulo palmatae–Juglandenion mandshuricae* Dzizyurova, Lisitsyna, Korznikov, Dudov, Petrenko et Krestov 2025

Асс. *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae* Gumarova, Prohorenko, Verkholat ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov, 2023

Асс. *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* Petrunenko et Dzizyurova 2024 nom. mut. nov.

Новый подсоюз *Filipendulo palmatae–Juglandenion mandshuricae*

объединяет две ассоциации: *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* и *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae*, сообщества которых характерны для эутрофных влажных экотопов. Новая ассоциация *Mitello nudaе–Abietetum holophyllae* объединяет сообщества исследуемых лесов на северной границе распространения с участием бореальных видов. Ассоциация *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* представляет собой мезофитные смешанные леса. Ассоциация *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii* объединяет исследуемые леса на скалистых хребтах с доминированием *Betula schmidtii* и *Quercus mongolica* (рис. 3).

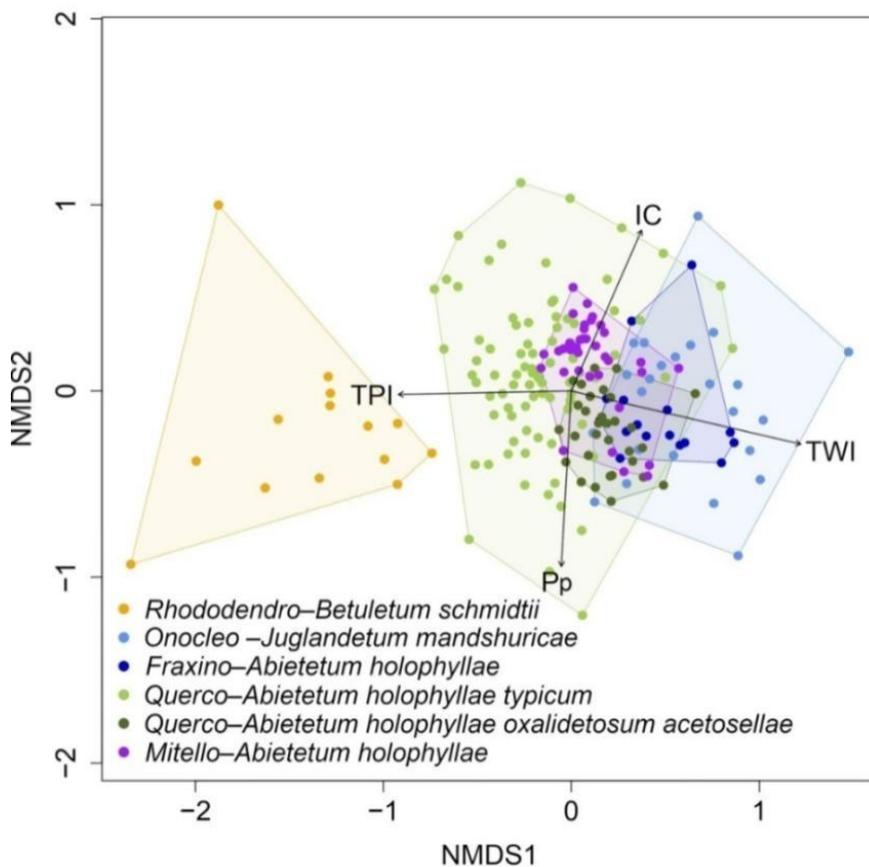


Рисунок 3. Результаты NMDS по данным геоботанических описаний с проекцией векторов факторов окружающей среды: IC — индекс континентальности, Pp — сумма осадков в месяцы со средней температурой выше 0°C, TPI — индекс топографического положения, TWI — индекс топографической влажности.

Наблюдаемое гамма-разнообразие сосудистых растений в исследуемых лесах Дальнего Востока России, рассматриваемых нами в рамках союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*, составило 460 видов. Прогнозируемое гамма-разнообразие — 651 ± 50 . С учетом безранговых сообществ, описанных по

данным с Корейского полуострова, наблюдаемое гамма-разнообразие лесов с *A. holophylla* увеличивается до 545 видов, а прогнозируемое — до 700 ± 40 видов.

Наблюдаемое гамма-разнообразие дериватов исследуемых лесов (дубовых и смешанных широколиственных лесов союза *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae*) составило 381 вид. Прогнозируемое гамма-разнообразие оценивается в 500 ± 19 видов.

Среднее альфа-разнообразие сообществ составило 59 видов для союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* и 51 вид для союза *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae*. Различия между союзами статистически значимы: сообщества *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* достоверно богаче по видовому составу.

Зональные хвойно-широколиственные леса ассоциации *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* включают наибольшее наблюдаемое гамма-разнообразие. При этом сообщества достаточно неоднородны как по видовому составу, что отражает высокое бета-разнообразие. Видовая насыщенность этих лесов средняя — альфа-разнообразие составляет 55 ± 14 видов сосудистых растений на пробную площадку (рис. 4).

Сообщества ассоциации *Mitello nudaе–Abietetum holophyllae*, распространенные в северной части ареала, характеризуются меньшим гамма-разнообразием (рис. 4). При этом они демонстрируют высшее альфа-разнообразие среди всех четырех исследованных ассоциаций, составляющее 68 ± 10 видов. Значения индекса Шеннона свидетельствуют о сравнительно небольшом числе доминирующих видов, а минимальные показатели бета-разнообразия указывают на высокую однородность состава сообществ в пределах ассоциации.

К числу наиболее разнообразных относятся леса ассоциации *Onocleostruthiopteridis–Juglandetum mandshuricae*, которые формируются на хорошо увлажненных выровненных участках и пологих склонах надпойменных террас. Среднее альфа-разнообразие в этих сообществах достигает 67 ± 12 видов

сосудистых растений. Прочие метрики биоразнообразия также демонстрируют высокие значения (рис. 4).

Наименьшее альфа-разнообразие обнаружено в сообществах *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii*, распространенных на крутых горных склонах (30 ± 11 видов сосудистых растений). При этом среди описанных сообществ этой ассоциации наблюдается высокая неоднородность видового состава (наиболее высокие показатели бета-разнообразия) (рис. 4).

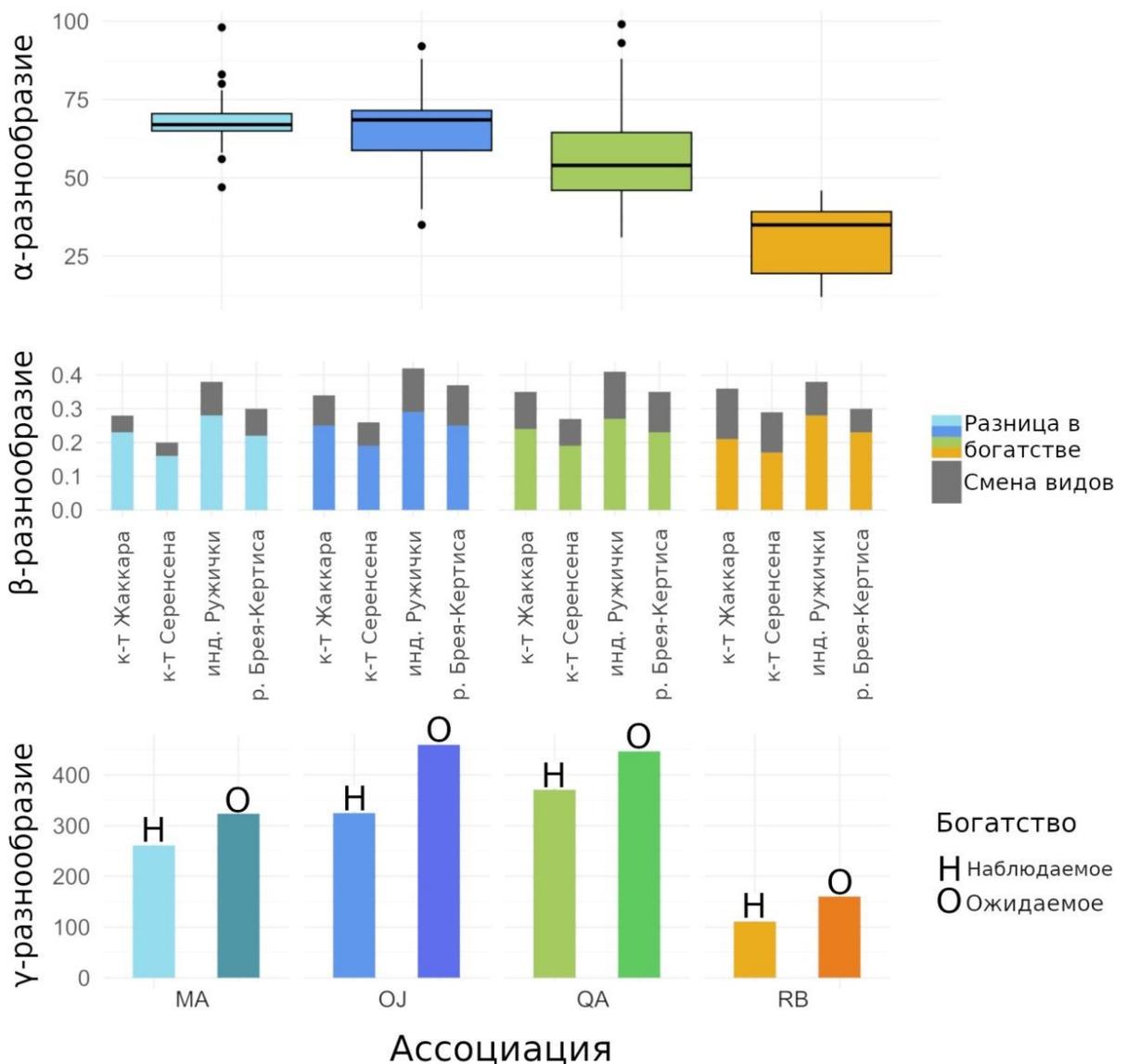


Рисунок 4. Биоразнообразие синтаксонов. MA — *Mitello nudae–Abietetum holophyllae*; OJ — *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae*; QA — *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae*; RB — *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii*.

Глава 4. Распространение хвойно-широколиственных лесов с

A. holophylla

Актуальное распространение

Согласно разработанной карте, общая площадь смешанных лесов с *A. holophylla* в 2021 году составила $4896,6 \pm 1524,7$ км² (табл. 1). На территории России присутствует 34,0 % всех лесов с *A. holophylla*, за ней следуют Северная Корея (31,4 %), Китай (29,9 %) и Южная Корея (4,7 %).

Общая точность карты высокая ($UA = 0,89 \pm 0,01$; $PA = 0,60 \pm 0,19$), однако она существенно варьирует между странами. Высшая точность достигнута для российской части ареала ($UA = 0,98 \pm 0,01$; $PA = 0,87 \pm 0,23$), что объясняется лучшей доступностью данных для обучения модели.

Сравнение карт по данным за 2001 и 2021 гг. показало отсутствие существенных изменений в распространении изучаемых лесов в XXI веке. Потери лесов с 2001 составили 27,5 км² (2 % от площади 2001 года). Заметна приуроченность сохранившихся лесов с *A. holophylla* к особо охраняемым природным территориям, где сохраняются 34 % общемировой площади этих лесов (рис. 5).

Площади, покрытые лесами с *A. holophylla*, высоко фрагментированы, причем фрагменты крупнее 450 га (> 5000 пикселей) сохранились только в России. Средняя площадь фрагмента здесь достигает 4773 га, а медианная — 9 га. Доля малых фрагментов минимальна и практически не влияет на общую площадь, в отличие от данных по другим странам (табл. 1).

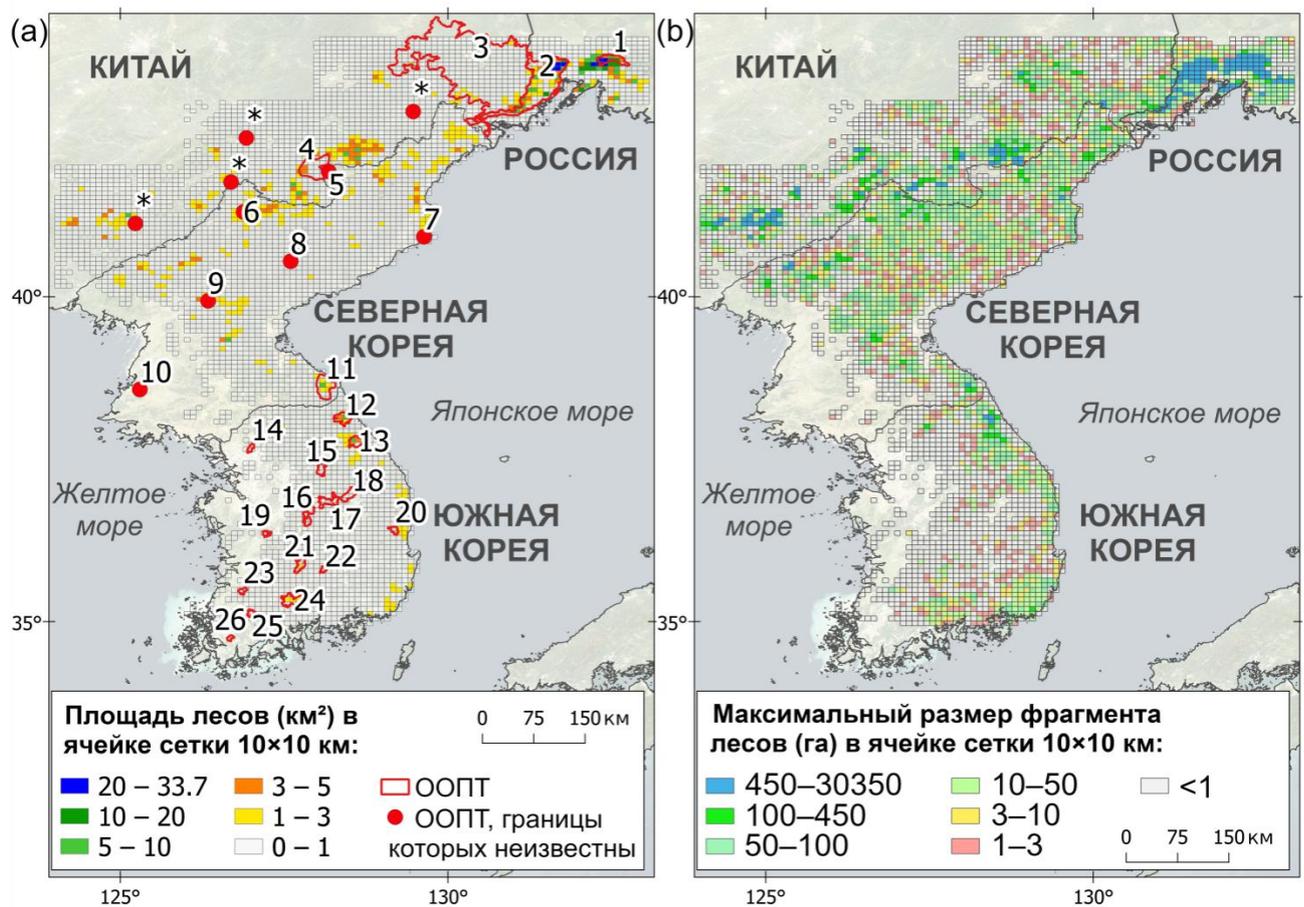


Рисунок 5. Карта хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* (а) и максимальный размер фрагмента (б) в 2021 г. в ячейках сетки 10×10 км.

Таблица 1. Характеристики карты лесов с *A. holophylla* в разных частях ареала

Страна	Расчетная площадь ± ДИ, км ²	Точность пользователя ± ДИ	Точность производителя ± ДИ	Средняя площадь фрагмента, га
Вся площадь	4896.6 ± 1524.7	0.89 ± 0.01	0.60 ± 0.19	390 га
Россия	1513.25 ± 394.44	0.98 ± 0.01	0.87 ± 0.23	4773
КНР	1330.9 ± 1229.39	0.84 ± 0.03	0.53 ± 0.20	27 га
КНДР	1394.82 ± 1281.35	0.82 ± 0.05	0.53 ± 0.49	16 га
Республика Корея	208.10 ± 20.39	0.72 ± 0.07	0.99 ± 0.01	7 га

Потенциальное распространение

Разработанные ансамблевые модели потенциального распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* демонстрируют высокое качество предсказания: значения метрик AUC и TSS варьируют в диапазонах 0,96–0,98 и 0,81–0,88 соответственно. Общая площадь потенциально пригодных местообитаний для исследуемых лесов составила в среднем $24\,262,9 \pm 1866,6$ км², что отражает вариабельность между подходами моделирования (рис. 6). Согласно различным моделям, наибольшие площади потенциально пригодных местообитаний для лесов с *A. holophylla* сосредоточены в Китае и КНДР (31–33 % и 31–35 % соответственно). На Россию приходится 20–25 % подходящих местообитаний, на Южную Корею — 5–8 %. Доля фактической площади хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, рассчитанной на основе выборки, относительно средней потенциальной площади составляет: 20,2 % — в мировом масштабе; 27,6 % — в России; 17,0 % — в Китае; 17,9 % — в Северной Корее; 11,9 % — в Южной Корее.

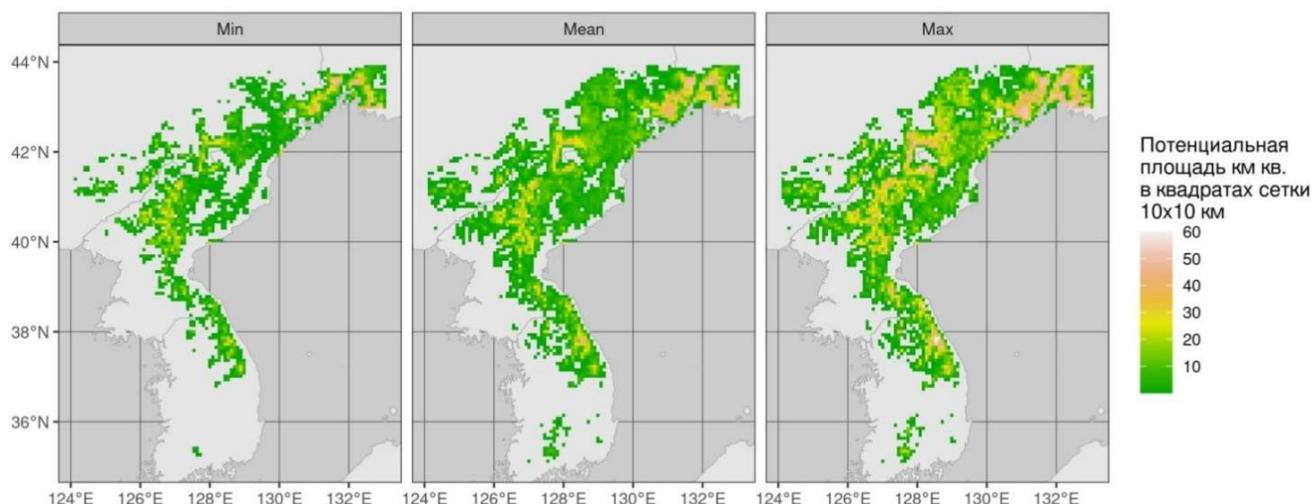


Рисунок 6. Минимальная, средняя и максимальная оценки площади, пригодной для произрастания хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Глава 5. Практическое применение результатов. Оценка уязвимости хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Для оценки степени уязвимости исследуемых лесов использованы пять количественных критериев, предложенные МСОП: А) сокращение ареала, В) ограниченное географическое распространение (редкость), С) деградация

абиотических условий, D) деградация биотических процессов и взаимодействий и E) риск разрушения экосистемы при кумулятивном воздействии негативных факторов.

В результате оценки по критериям А–Е, экосистема может быть внесена в одну из шести категорий Красного списка экосистем МСОП (табл. 2): «Исчезнувшие» (англ. Collapsed, CO), «Находящиеся на грани исчезновения» (Critically Endangered, CR), «Исчезающие» (Endangered, EN), «Уязвимые» (Vulnerable, VU), «Близкие к уязвимому положению» (Near Threatened, NT), «Находящиеся под наименьшей угрозой» (Least Concern, LC). Присвоенная категория информирует о необходимости принятия природоохранных мер (Keith et al., 2024). Отдельно выделяют категории «Недостаток данных» (Data Deficient, DD) и «Неоцененные» (Not Evaluated, NE).

Таблица 2. Пороговые значения для оценки рисков экосистемам по критериям МСОП

Критерий			Временной промежуток	CR	EN	VU
A1	C1	D1	Последние 50 лет	≥80 %	≥50 %	≥30 %
A2a	C2a	D2a	Ближайшие 50 лет	≥80 %	≥50 %	≥30 %
A2b	C2b	D2b	Любые 50 лет	≥80 %	≥50 %	≥30 %
A3	C3	D3	С 1750 г.	≥90 %	≥70 %	≥50 %
B1 (охват ареала)				≤2000 км ²	≤20000 км ²	≤50000 км ²
B2 (площадь экосистемы в пределах ареала)				≤200 км ²	≤2000 км ²	≤5000 км ²
B3 (число локалитетов)				1	≤20	≤50
E			Ближайшие 50 лет для CR и EN, 100 лет для VU	≥50 %	≥20 %	≥10 %

Критерий А. Литературные данные указывают на катастрофическое сокращение площади исследуемых лесов в историческом прошлом, что согласуется с результатами моделирования: фактическая площадь лесов составляет лишь 20,2 % от средней потенциальной (соответствует категории EN по подкритерию А3).

Критерий В. Подкритерии В1–В3 рассчитаны на основе карты согласно методике МСОП (Keith et al., 2024). Охват ареала (B1) составил 734 500 км²,

занимаемая площадь (B2) — 47 100 км². Оценка по критерию B3 (число локалитетов) не проводилась. Таким образом, критерий B не является определяющим для установления категории угрозы.

Оценка по критерию **C (деградация абиотической среды)** основана на опубликованных (Petrenko et al., 2022, 2025) прогнозах изменения потенциально пригодных ниш для ключевых видов исследуемых лесов — *Abies holophylla* и *Pinus koraiensis* к 2070 году (подкритерий C2) согласно климатическим моделям MIROC-ESM и CCSM-4 и двум сценариям изменения климата: RCP2.6 (потепление на 0,3–1,7°C к 2100 г.) и RCP8.5 (потепление на 2,6–4,8°C).

Прогнозируется существенное сокращение климатически пригодных местообитаний (> 50 %) к 2070 г. даже при оптимистичном сценарии потепления RCP2.6. При реализации пессимистичного сценария RCP8.5 существует высокий риск исчезновения участков с наиболее высоким генетическим разнообразием *A. holophylla*, которые существуют со времени плейстоценовых рефугиумов (Petrenko et al., 2025). Таким образом, по критерию C исследуемым лесам может быть присуждена одна из двух категорий EN или CR в зависимости от сценария изменения климата (табл. 2).

Критерий D. Ключевым индикатором деградации биотических взаимодействий в исследуемых лесах, по-видимому, выступает экспоненциальный рост плотности пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck, 1838), численность которого достигла исторического максимума в национальном парке «Земля леопарда» в 2023 г. и продолжает расти на всех ООПТ, где сохранились наиболее крупные фрагменты изучаемых лесов (Петров и др., 2024). Установлена четкая связь между высокой плотностью оленя, снижением разнообразия видов подлеска и угнетением возобновления видов деревьев, что подтверждает текущую деградацию экосистемы (табл. 3). Однако количественная оценка масштаба этой деградации на всем ареале исследуемых лесов и прогнозы на определенный отрезок времени для точной категоризации в рамках критерия D затруднены.

В условиях неоптимального менеджмента глобальные климатические

изменения и высокая степень фрагментации потенциально могут иметь кумулятивный эффект (**критерий Е**), однако его количественная оценка на данном этапе не была проведена.

Таблица 3. Биотические характеристики лесов на территориях с разной плотностью *C. nippon* на пробных площадках 400 м² (средние значения ± стандартное отклонение)

Локация	Число видов кустарников, шт.	Число видов наземного покрова, шт.	Покрываемость травяного яруса, %	Доля возобновляющихся видов древостоя до 50 см высотой, %	Доля возобновляющихся видов древостоя выше 50 см высотой, %	Плотность пятнистого оленя, 2023, ос./1000 га
Заповедник «Кедровая Падь»	3,2 ± 2,6	46,1 ± 10,5	33,0 ± 15,5	61,7 ± 12,4	29,8 ± 14,9	15,6
Уссурийский заповедник	10,2 ± 2,1	54,4 ± 6,5	49,1 ± 20,4	80,7 ± 17,2	60,9 ± 13,9	24,1
Нац. парк «Земля леопарда»	2,4 ± 2,6	38,2 ± 11,0	30,3 ± 23,6	64,1 ± 22,5	20,9 ± 26,3	70,5
Владивосток	6,5 ± 2,9	39,7 ± 10,8	39,6 ± 22,1	64,0 ± 21,9	50,5 ± 22,0	≈0,0

Итоговая категория МСОП. На основании критерия А3 (историческое сокращение > 70 %) смешанные леса с *A. holophylla* могут быть оценены как исчезающие (EN). При реализации пессимистичного климатического сценария эти леса могут оказаться на грани исчезновения (CR), что подтверждает их высокую природоохранную ценность.

Заключение

Результаты проведенного исследования дополнили представление о синтаксономии класса *Quercetea mongolicae* — одного из двух основных классов лесной растительности континентальной Северо-Восточной Азии. На всем ареале изучаемых лесов наблюдается тенденция их сохранения в границах

ООПТ. Историческая антропогенная деятельность привела к значительному сокращению площади и высокой фрагментации этих лесов. Тем не менее, существуют успешные примеры восстановления сообществ при условии отсутствия долгосрочных нарушений и проведении восстановительных мероприятий. Понимание закономерностей распространения и разнообразия лесов с *A. holophylla* позволит спланировать меры по восстановлению этих ценных сообществ.

По результатам работы сделаны следующие **выводы**:

1. Разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* представлено пятью ассоциациями и двумя субассоциациями союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*, относящегося к порядку *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis* класса *Quercetea mongolicae*.

2. Флористическое разнообразие малонарушенных лесов с *A. holophylla* представлено 545 видами сосудистых растений. Прогнозируемое видовое богатство — 700 ± 40 видов. Разнообразие дериватов этих лесов значимо ниже — 381 вид. Прогнозируемое видовое богатство вторичных лесов — 500 ± 19 видов. Альфа-разнообразие варьирует от 30 ± 11 до 68 ± 10 в сообществах разных ассоциаций. Рельеф, влагообеспеченность и континентальность климата статистически достоверно связаны с ординационными осями NMDS. Флористическое богатство, как правило, выше на пологих склонах речных террас и ниже на крутых каменистых склонах с маломощными почвами.

3. Актуальная карта смешанных лесов с *A. holophylla* (900 м^2 / пиксель) имеет точность пользователя $0,89 \pm 0,01$ и точность производителя $0,60 \pm 0,19$. Площадь смешанных лесов с *A. holophylla* в 2021 году, рассчитанная на основе оригинальной карты, составляет $4896,6 \pm 1524,7 \text{ км}^2$. Потери лесов с 2001 г. составили $27,5 \text{ км}^2$ (2 %). На долю России приходится 34 % мировой площади смешанных лесов с *A. holophylla*, далее следуют КНДР (31 %), КНР (30 %) и Южная Корея (5 %). Наиболее крупные фрагменты лесов сохранились в России в пределах особо охраняемых природных территорий, в среднем они в 200 раз превышают размеры таковых на территории других стран. Средний размер

фрагмента в России составляет 4773 га, в КНР — 27 га, в КНДР — 16 га, в Южной Корее — 7 га.

4. Наибольшие площади потенциально пригодных местообитаний для лесов с *A. holophylla* сосредоточены в Китае и Северной Корее (31–33 % и 31–35 % соответственно). На Россию приходится 20–25 % подходящих местообитаний, на Южную Корею — 5–8 %. Доля фактической хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, рассчитанной на основе выборки, относительно средней потенциальной площади составляет: 20,2 % — в мировом масштабе; 27,6 % — в России; 17,0 % — в Китае; 17,9 % — в Северной Корее; 11,9 % — в Южной Корее.

5. Хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* могут быть включены в Красный список экосистем МСОП как Исчезающие (EN) или Находящиеся на грани исчезновения (CR). Необходимо целенаправленное восстановление сообществ и поддержание биологических коридоров, которые будут способствовать сохранению биоразнообразия в регионе. Оригинальная карта служит ценным инструментом для этих целей.

**Список научных статей, опубликованных по теме диссертации в изданиях,
рекомендованных для защиты в диссертационном совете**

МГУ имени М.В.Ломоносова

1. **Dzizyurova V.D.**, Korznikov K.A., Petrenko T.Ya, Dudov S.V., Krestov P.V. Assessment of the mixed coniferous-broadleaved forest canopy disturbance induced by typhoon Maysak (2020) using drone-borne images near Vladivostok, Russia // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. — 2022. — V. 11, № 2. — P. 81–87. — EDN: QVBOZP — Q3, Импакт-фактор 0,281 (SJR)

2. Krestov P.V., **Dzizyurova V.D.**, Korznikov K.A. Validation of syntaxa names of the class *Quercetea mongolicae* — temperate mainland broadleaved and mixed forests of the Far East // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. — 2023. — V. 12, № 1. — P. 169–174. — EDN: XPYKVT — Q3, Импакт-фактор 0,281 (SJR).

3. Korznikov K.A., Kislov D.E., Petrenko T.Ya, **Dzizyurova V.D.**, Doležal J.,

Krestov P.V., Altman J. Unveiling the potential of drone-borne optical imagery in forest ecology: a study on the recognition and mapping of two evergreen coniferous species // *Remote Sensing*. — 2023. — V. 15, № 8. — P. 4394. — EDN: RIMQEF. — Q1, Импакт-фактор 1,019 (SJR).

4. Петруненко Е.А., Дзизюрова В.Д. Эколого-флористическая классификация лесной растительности заповедника Кедровая падь (Приморский край, Россия) // *Растительность России*. — 2024. — № 48. — С. 85–116. — EDN: BAPXQV. — K1, Импакт-фактор 1,161 (РИНЦ).

5. Petrenko T.Ya, **Dzizyurova V.D.**, Altman J., Doležal J., Kislov D.E., Korznikov K.A. Changes in distribution ranges of *Abies* species dominating in the forests of Northeast Asia since the Last Glacial Maximum // *Journal of Biogeography*. — 2025. — V. 52, № 3. — P. 599–620. — EDN: JGNHAC. — Q1, Импакт-фактор 1,438 (SJR).

6. Дудов С.В., Дзизюрова В.Д., Дудова К.В., Бочарников М.В. Экосистемный подход в охране природы: мировой опыт и перспективы для России // *Журнал общей биологии* — 2025. — Т. 86, № 2. — С. 83–99. — EDN: AIOZYM. — K1, Импакт-фактор 0,411 (РИНЦ).

7. **Dzizyurova V.D.**, Lisitsyna A.D., Korznikov K.A., Dudov S.V., Petrenko T.Ya, Krestov P.V. Diversity of South Manchurian mixed forests: alliance *Carpino cordatae-Abietion holophyllae*, class *Quercetea mongolicae* // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. — 2025. — V. 14, № 1. — P. 145–149. — EDN: CIHMSX. — Q3, Импакт-фактор 0,281 (SJR).