

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

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

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат географических наук
Дудов Сергей Валерьевич

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ	5
ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. ТЕРРИТОРИЯ И ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ	15
1.1 Физико-географическая характеристика района исследований	15
1.1.1 Геологическое строение и рельеф	16
1.1.2 Климат	18
1.1.3 Почвы	21
1.1.4 История развития растительности в кайнозое	21
1.2 Хвойно-широколиственные леса с <i>Abies holophylla</i>	25
1.2.1 История изучения хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	28
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	36
2.1 Сбор первичных данных о разнообразии и распространении хвойно-широколиственных лесов с <i>Abies holophylla</i>	36
2.2 Статистическая обработка данных	38
2.2.1 Классификация растительности	38
2.2.2 Анализ флористического разнообразия	40
2.2.3 Анализ факторов среды	43
2.2.4 Оценка влияния режима охраны на разнообразие хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	44
2.2.5 Ординация растительности	45
2.3 Картографирование	48
2.3.1 Данные дистанционного зондирования	48
2.3.2 Создание обучающих данных	50
2.3.3 Классификация данных дистанционного зондирования	52
2.3.4 Оценка качества карты	53
2.4 Оценка фрагментации	57
2.5 Оценка потенциального распространения хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	57
2.6 Оценка исторических изменений лесов с <i>A. holophylla</i>	60

ГЛАВА 3. РАЗНООБРАЗИЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С <i>ABIES HOLOPHYLLA</i>	60
3.1 Эколого-флористическая классификация лесов с <i>A. holophylla</i>	60
3.2 Характеристики синтаксонов	69
3.3 Сопоставление результатов классификации с ранее выделенными синтаксонами	81
3.4 Флористическое разнообразие лесов с <i>A. holophylla</i>	86
3.5 Экологические факторы, обуславливающие разнообразие хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	94
Выводы из главы 3	96
ГЛАВА 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С <i>ABIES HOLOPHYLLA</i>	97
4.1 Результаты картографирования	97
4.2 Закономерности распространения хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	102
4.3 Фрагментация хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	106
4.4 Потенциальное распространение хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	107
4.5 Изменения распространения хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i> в исторический период	110
Выводы из главы 4	112
ГЛАВА 5. ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ. ОЦЕНКА УЯЗВИМОСТИ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С <i>ABIES HOLOPHYLLA</i>	114
5.1 Мировой опыт оценки уязвимости экосистем	114
5.2 Влияние плотности популяции пятнистого оленя (<i>Cervus nippon</i>) на разнообразие хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i> юга Дальнего Востока России в условиях разного режима охраны	117
5.3 Оценка состояния хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	124
5.4 Рекомендации по сохранению хвойно-широколиственных лесов с <i>A. holophylla</i>	129
Выводы из главы 5	131
ВЫВОДЫ	133

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	135
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	136
ПРИЛОЖЕНИЕ 1	168
ПРИЛОЖЕНИЕ 2	194
ПРИЛОЖЕНИЕ 3	195
ПРИЛОЖЕНИЕ 4	201

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ

БСИ ДВО РАН — Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук

ГИС — географическая информационная система

ДДЗ — данные дистанционного зондирования

МСОП — Международный союз охраны природы

ООПТ — особо охраняемая природная территория

ПП — проективное покрытие

ЦМР — цифровая модель рельефа

AUC — area under the curve, площадь под ROC-кривой (метрика, используемая для оценки качества моделей бинарной классификации)

CI — confidence interval, доверительный интервал

CKI — coldness Kira's index (холодовой индекс Кира), сумма среднемесячных температур ниже 5°C

GLAD — Global Land Analysis and Discovery laboratory, лаборатория анализа изменения земной поверхности при факультете географических наук Университета штата Мэриленд

IC — index of continentality (индекс континентальности), разница между максимальной и минимальной среднемесячными температурами года

Landsat ARD — Landsat Analysis Ready Data, спутниковые данные Landsat, готовые к анализу

PA — producer's accuracy (точность производителя), метрика качества классификации, отражает ошибки II рода (когда класс пропущен)

Pn — precipitation in months with negative mean temperatures, сумма осадков за период с отрицательными среднемесячными температурами

POWO — номенклатурная база «Plant of the world online»

Pp — precipitation in months with positive mean temperatures, сумма осадков за период с положительными среднемесячными температурами

SDM — species distribution modeling, моделирование ареалов видов

SRTM — shuttle radar topography mission, радиолокационная топографическая миссия шаттла

TSS — true skill statistic (статистическая мера, используемая для оценки качества бинарных классификаций)

TWINSPAN — two-way indicator species analysis, двусторонний анализ на основе индикаторных видов

UA — user's accuracy (точность пользователя), метрика качества классификации, отражает ошибки I рода (ложноположительные результаты)

WKI — warmth Kira's index (тепловой индекс Кира), сумма среднемесячных температур выше 5°C

WMO — World Meteorological Organization (Всемирная метеорологическая организация)

ВВЕДЕНИЕ

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; Šerný 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 цельнолистная 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 *A. holophylla*.

Задачи:

1. Разработать классификацию хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и выявить их фитоценотическое 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 обнародованы 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.

Список научных статей, опубликованных по теме диссертации:

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 — Q4, 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: CИHMSX. — Q3, Импакт-фактор 0,281 (SJР).

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).

ГЛАВА 1. ТЕРРИТОРИЯ И ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1 Физико-географическая характеристика района 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).

Эти леса составляют зональную растительность южного Приморья в России, занимают небольшие площади в северо-восточном Китае (провинции Хэйлунцзян и Цзилинь) и Северной Корее, а в Южной Корее встречаются как элемент высотной поясности в горных районах (Васильев, Колесников, 1962; Крестов, Верхолат, 2003; Kolbek et al. 2003a; Su et al., 2020). На северной границе ареала они приурочены к нижним горным поясам (до 450 м над ур. м.), тогда как на юге поднимаются в верхние пояса выше 1000 м над ур. м. и встречаются в глубоких речных долинах (Kim, 1992; Kolbek et al., 2003a; Černý et al., 2015). Большая протяженность территории исследования (рис. 1.1) предопределяет существенное разнообразие природных условий.



Рисунок 1.1. Район исследования. Точками отмечены места выполнения геоботанических описаний, использованных в работе

1.1.1 Геологическое строение и рельеф

Основу геоморфологии района исследования составляют горная система Сихотэ-Алинь, Черные горы, Пограничный хребет, базальтовое Борисовское плато, вулканическое нагорье Чанбайшань и Восточно-Корейские горы, отражающие сложную тектоническую эволюцию региона (Kostak et al., 2003).

Горная система Сихотэ-Алинь формирует главный водораздел между побережьем Японского моря на востоке и рекой Уссури на западе. Средние высоты системы составляют 800–1200 м. Рельеф представлен преимущественно округлыми вершинами. Сихотэ-Алинь имеет сложное геологическое строение: западный склон и осевой хребет сложены протерозойскими габброидами, палеозойскими гнейсами, гранитами и кристаллическими сланцами,

перекрытыми мезозойскими (юрскими и меловыми) отложениями, в то время как восточный склон представляет собой Восточно-Сихотэ-Алинскую палеозойскую вулканическую дугу (Геологическая карта СССР, 1975; Иващинников, 1990, 1999; Kostak et al., 2003).

К западу от Ханкайской равнины рельеф образуют невысокие Черные Горы (средние высоты 400–700 м, высшая точка — г. Высотная, 996 м) и хребет Пограничный (400–700 м, г. Сторожевая, 984 м), а также базальтовое Борисовское (Шуфанское) плато (400–500 м, г. Пологая, 741 м). Плато глубоко расчленено оврагами (до 100–200 м) и речными долинами; здесь также многочисленны вулканические конусы высотой 250–300 м. Главные реки — Нарва, Рязановка, Кедровая и Туманная. Хребты сложены раннесилурийскими вулканогенными и кремнистыми отложениями, а также позднепермскими габброидами и диоритами, прорванными гранитными интрузиями; впадины заполнены кайнозойскими угленосными толщами (Геологическая карта СССР, 1975; Иващинников, 1990, 1999; Kostak et al., 2003).

Значительную роль в ландшафте района исследований играет Чанбайшаньское нагорье, ключевым элементом которого является стратовулкан Байтоушань (Пэктусан) на границе КНР и КНДР, сложенный щелочными трахитами и туфами. Его гранодиоритовое основание, обнажающееся на северо-востоке и юго-западе, перекрыто позднепалеозойскими, юрскими породами и осадочными комплексами (Kostak et al., 2003).

Северная часть Корейского полуострова имеет преимущественно горный рельеф (высшая точка — г. Пэктусан, 2744 м) с основными хребтами: Нангним, Мачхоллен, Тхэбэк, Собэк, Норен, Чарын, Масикрен, Кванджу, Хамген, Каннам, Чогюреен, Мехян, Енчжин и Мурак. Крупные реки западного стока (Ялуцзян, 790 км, Тэдонган, 439 км, Ханган, 514 км, Кымган, 401 км) впадают в Желтое море, а реки восточного стока (Нактонган, 525 км, Сомджинган, 212 км) — в Восточно-Китайское море. Кроме того, развита сеть коротких (<50 км) рек,

впадающих в Японское море (Park et al., 2014). Геологически большая часть полуострова относится к Сино-Корейской параплатформе с докембрийским фундаментом (гнейсы, граниты, кристаллические сланцы массивов Кванмо-бон, Нангним, Кенги, Реннам), протерозойскими осадочными комплексами (системы Мачхоллен, Санвон) и фанерозойским чехлом, характеризующимся трансгрессиями, гранитным магматизмом и интенсивным кайнозойским вулканизмом. Юго-восток полуострова входит в Катазиатский складчатый пояс (Kostak et al., 2003).

1.1.2 Климат

Район исследований относится к северной подзоне умеренной (неморальной) зоны согласно Глобальному биоклиматическому зонированию (Вох, 2016) и характеризуется муссонным вариантом влажного континентального климата, согласно классификации климатов Кеппена (Peel et al., 2007). На рисунке 1.2 приведены климадиаграммы, построенные по данным наблюдений на метеорологических станциях Владивосток (Россия; 43,12° с. ш., 131,92° в. д.; 189 м над ур. м.; WMO ID 31960) и Каннын (Республика Корея; 37,75° с. ш. 128,89° в. д.; 27 м над ур. м.; WMO ID 47105) за период с 1991 г. по 2020 г. включительно.

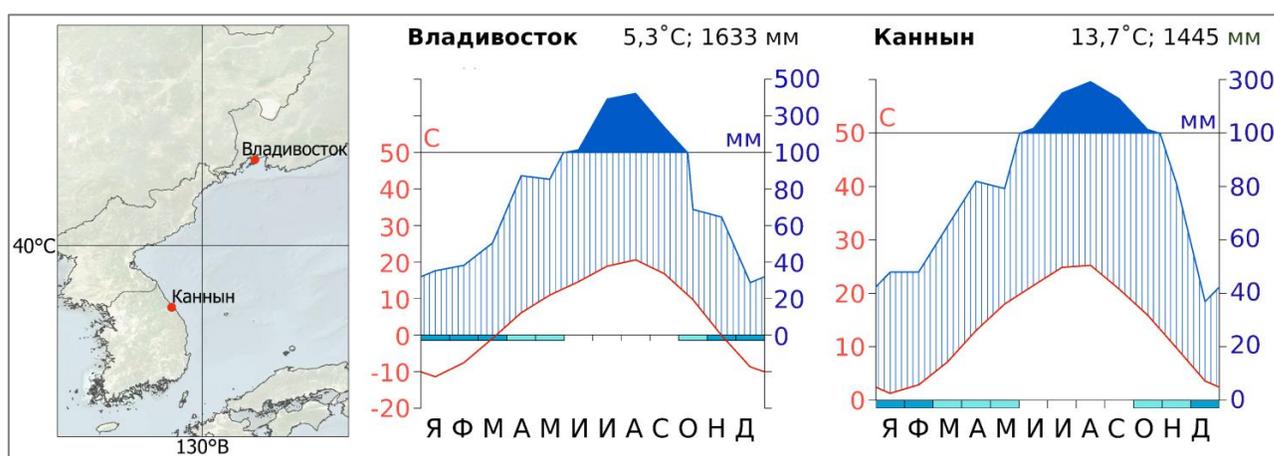


Рисунок 1.2. Климатодиаграммы по данным метеостанций Владивосток (Россия) и Каннын (Республика Корея), высота 1325 м

Среднегодовая температура и среднегодовое количество осадков за этот период составили: во Владивостоке — 5,3°C и 1633 мм; в Каннине — 13,7°C и 1445 мм. Осадки распределены в течение года неравномерно. Максимальное количество осадков выпадает в летне-осенний период (с июля по сентябрь), зимы холодные и малоснежные, с преобладанием континентальных воздушных масс (Peel et al., 2007). В отдельные годы снег не ложится вовсе.

Климатические условия обусловлены действием Восточноазиатского муссона (Ding, Chan, 2005), субтропического антициклона западной части Тихого океана (Choi, Kim, 2019), Северотихоокеанского круговорота (Ye et al., 2016), Арктической осцилляции (He et al., 2017) и Тихоокеанской декадной осцилляции (Guo et al., 2024).

Зональная дифференциация растительности Северо-Восточной Азии на границе океан-континент не вписывается в общие схемы фитогеографических закономерностей (Сочава, 1980; Крестов и др., 2009). Наибольшую роль в формировании растительности здесь играют тепло и доступность влаги в течение вегетационного сезона, что можно выразить через распределение биоклиматических индексов (рис. 1.3). В исследованиях растительного покрова Северо-Восточной Азии наиболее информативными себя показали следующие индексы: суммарное количество осадков в месяцы со средней температурой выше 0°C (количество осадков, выпадающих в виде дождя); суммарное количество осадков в месяцы со средней температурой ниже 0°C (количество осадков в виде снега); тепловой индекс Кира (сумма среднемесячных температур выше 5°C, отражающая продолжительность вегетационного сезона); холодовой индекс Кира (сумма среднемесячных температур ниже 5°C) и индекс континентальности (разность средних температур самого теплого и самого холодного месяцев года) (Kira, 1977; Nakamura, Krestov, 2005; Krestov, Mikhailo, 2007; Крестов и др., 2009; Petrenko et al., 2022, 2025).

Согласно биоклиматическому районированию северной Пацифики, для района исследования характерен умеренный приморский климат со следующими значениями биоклиматических индексов (по модулю): тепловой индекс Кира — 35–85°C, холодовой индекс Кира — 50–100°C, индекс континентальности — 25–40°C, сумма осадков в месяцы со среднемесячной температурой ниже 0 °C — 10–70 мм (Крестов, 2006; Крестов и др., 2009).

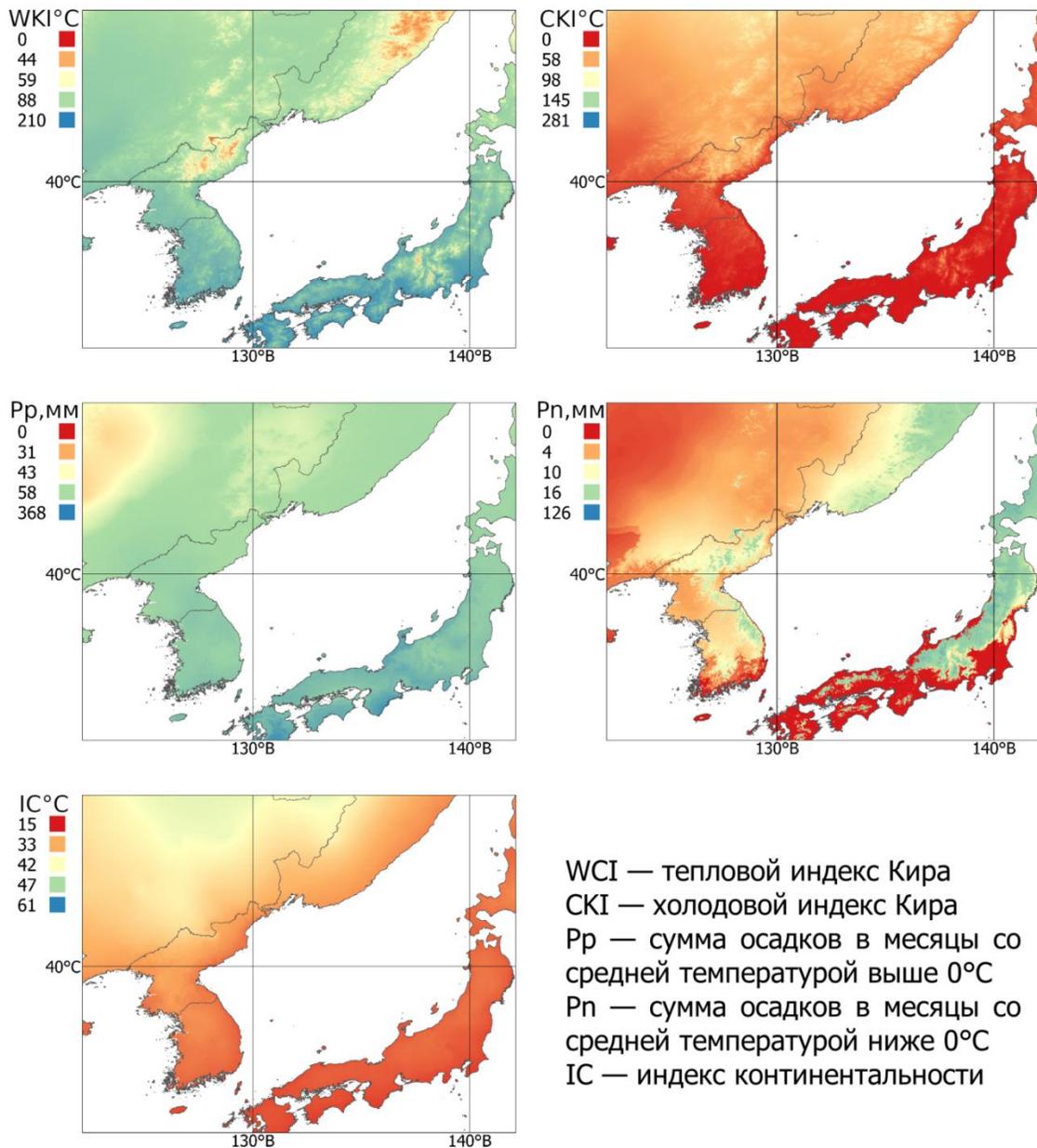


Рисунок 1.3. Значения основных биоклиматических индексов в районе исследования, квантили

1.1.3 Почвы

Северо-восточная Азия характеризуется значительной неоднородностью почвенного покрова, что обусловлено географическими, климатическими условиями и разнообразием растительности (Герасимова, Богданова, 2015; Cho et al., 2015). Под широколиственными и смешанными лесами, в частности, 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; Почвенно-географическая база данных России). Этот почвенный комплекс относится к группе неглубоких слабо развитых минеральных почв согласно Всемирной справочной базе данных по почвенным ресурсам (Mantel et al., 2023). Степень их скелетности зависит от крутизны склонов (Семаль 2007; Бояркин, Костенков, 2009). Содержание гумуса, как правило, высокое в верхних горизонтах (9,3–15,7 %), резко снижается под ними (1,0–3,9 %), и на глубине 80 см достигает 0,6 %. Верхняя толща почв сильно оглинена, нижняя имеет легкий гранулометрический состав. Реакция среды слабо-кислая (Бояркин, Костенков, 2009). На высоких террасах речных долин под хвойно-широколиственными лесами с *A. holophylla* встречаются аллювиально-дерновые почвы (Бояркин, Костенков, 2009). Мощность гумусового горизонта этих почв высокая и достигает 10–30 см (Бояркин, Костенков, 2009).

1.1.4 История развития растительности в кайнозое

Растительный покров района исследований имеет непрерывную историю развития в кайнозое с палеоцена (рис. 1.4) (Крестов и др., 2020). В это время в северном полушарии преобладал теплый гумидный климат, а растительный покров был сложен представителями однородной арктотретичной флоры, покрывавшей большую часть Евразии и Северной Америки вплоть до современной Арктики (Tiffney, 1985; Крестов и др., 2009). Глобальные трансформации крупных массивов суши и активный орогенез к концу

олигоцена привели к значительным климатическим изменениям, которые, в свою очередь, вызвали трансформацию растительного покрова. Проявления этой трансформации зачастую не совсем корректно относят к чрезвычайно комплексной группе явлений, обозначаемой термином «реликты третичного времени» (Крестов и др., 2009).

Эратема	Система	Отдел
кайнозойская	четвертичная — 1,8 —	голоцен
		плейстоцен
	неогеновая — 23 —	плиоцен
		миоцен
	палеогеновая — 65 —	олигоцен
		эоцен
палеоцен		

Рисунок 1.4. Стратиграфическая шкала кайнозоя. Указан возраст (млн. лет) нижних границ систем. Источник: Большая Российская энциклопедия

В миоцене произошло формирование Японского моря и обособление островов Японского архипелага и Сахалина, разрыв сухопутного моста между Азией и Америкой, формирование очертаний континентальных окраин, близких к современным, становление системы морских течений и муссонной циркуляции атмосферы, при этом климат был близким к современному (Куренцова, 1973; Крестов и др., 2009). В плиоцене происходили похолодания и континентализация климата во внутренних районах Азии, которые привели к практически полному исчезновению из растительного покрова теплолюбивых видов арктотретичной флоры (Толмачев, Юрцев, 1970; Белова, 1985). Однако все еще широко распространенными остались влагозависимые представители родов *Abies*, *Carya*, *Fagus*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga* и др. (Белова, 1985; Крестов и др., 2009).

Важнейшую роль в становлении биоты Северо-Восточной Азии сыграли неоднократные обмеления и осушения обширных участков морского шельфа в

плейстоцене, основной причиной которых были глобальные похолодания и оледенения (Крестов и др., 2009). Во время максимума последнего плейстоценового оледенения (26,5–19,0 тыс. л. н.) в северном полушарии установился холодный аридный климат (Ju et al., 2007; Clark et al., 2009). В результате формирования обширных ледниковых щитов на территориях Евразии и Северной Америки уровень Мирового океана понизился примерно на 130 метров по сравнению с современным (Yokoyama et al., 2018). При этом на всей территории современного распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* ледниковые щиты отсутствовали, что сделало этот район рефугиумом для плиоценовых реликтов (Куренцова, 1973; Krestov et al., 2010; Tang et al., 2018). Сложная орография и геология района исследования обеспечили разнообразие локальных местообитаний, способствующих сохранению разнообразных по экологии видов при климатических флуктуациях (Крестов и др., 2009).

Регрессия Мирового океана стала причиной обнажения обширных равнин, соединяющих Японский архипелаг, Сахалин и Южные Курилы с Евразийским континентом (Clark, Mix, 2002; Yokoyama et al., 2018). В настоящее время эти участки представляют собой шельфовые зоны Японского и Желтого морей (Yokoyama et al., 2018). В плейстоцене же эти территории были благоприятны для произрастания видов, образующих умеренные леса, в том числе *Kalopanax septemlobus* (Sakaguchi et al., 2010), *Pinus koraiensis* (Shitara et al., 2021; Petrenko et al., 2022) и *A. holophylla* (Petrenko et al., 2025), что подтверждается данными палеопалинологии (Jun et al., 2020; Yi et al., 2022). Ископаемые образцы и данные пыльцевого анализа свидетельствуют, что в среднем и начале позднего плейстоцена происходило чередование более теплых и более холодных, а также более сухих и более влажных периодов. Эти колебания вызывали смещения ареалов умеренных и бореальных видов и появление засухоустойчивых типов растительности в регионе (Крестов и др., 2009 по Igarashi, 1993).

Дальнейшие изменения климата в голоцене характеризовались общей тенденцией к потеплению, мезофитизации, сопровождались повышением уровня мирового океана и восстановлением мезотермной мезофитной растительности, многие доминанты которой пережили плейстоценовую аридизацию в рефугиумах (Крестов и др., 2009). Палеоботанические данные свидетельствуют о голоценовой экспансии *P. koraiensis* в пределах большей части современного ареала вида на материке (Makohonienko et al., 2008; Belyanin, Belyanina, 2019), включая горные системы Сихотэ-Алинь, Малый Хинган и южную часть Буреинского хребта (Petrenko et al., 2022). Площадь потенциально пригодных участков для *A. holophylla* с момента максимума последнего оледенения в плейстоцене до климатического оптимума голоцена (~9,5–5,5 тыс. лет назад), когда климат стал близок к современному, резко сократилась из-за повышения уровня мирового океана. Согласно моделям биоклиматической ниши, основное распространение *A. holophylla* в голоценовом оптимуме приходилось на центральную часть Корейского полуострова, там сохранились наиболее древние популяции этого вида (Petrenko et al., 2025). С середины голоцена площадь потенциально пригодных участков для произрастания *A. holophylla* почти не изменилась, однако произошло их смещение на север (Petrenko et al., 2025).

Долгая история развития растительности в регионе и адаптации видов, полученные в течение продолжительного времени в условиях контрастного климата, существенно увеличивают способность растений и растительного покрова в целом переживать долгие неблагоприятные периоды, вызванные климатическими изменениями (Крестов и др., 2020). Высокий уровень видового эндемизма и богатый реликтовый генофонд исследуемых лесов представляют большой интерес для современной селекции хозяйственно ценных растений (Крестов и др., 2020).

1.2 Хвойно-широколиственные леса с *Abies holophylla*

Объектом исследования являются хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* — сложные по составу растительные сообщества, образованные комплексом видов южно-маньчжурской флоры, северная граница которых проходит вблизи параллели 44° с. ш. (Krestov et al., 2006). В российской научной литературе их обозначают как южный вариант кедрово-широколиственных лесов (кедровников), ключевым видом которых является *Pinus koraiensis* (сосна корейская; народное название — кедр корейский) (Комаров, 1923; Колесников, 1956; Krestov et al., 2006). От двух других вариантов кедровников — типичного и северного — их отличает в первую очередь участие в пологе *A. holophylla* (пихты цельнолистной, или черной) и наличие в древостое нижнего яруса, образованного *Carpinus cordata* (грабом сердцелистным) и разными видами кленов: *Acer pseudosieboldianum* (кленом ложнозибольдовым), *A. tegmentosum* (кленом зеленокорым) и др. В отличие от северных кедровников, леса с *A. holophylla* никогда не образуют однопородных насаждений (Колесников, 1956).

В российской научной литературе используется устоявшийся термин для обозначения исследуемых лесов — чернопихтово-широколиственные леса или чернопихтарники (Васильев, 1938; Васильев, Колесников, 1962; Куренцова, 1973; Крестов, Верхолат, 2003; Петропавловский, Манько, 2011; Урусов, Варченко, 2013; Прокопенко, 2015 и др.). В литературных источниках о растительности Кореи исследуемые здесь хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* рассматривают как северный элемент зоны широколиственных лесов (Wang, 1961; Rim, 1963 по Černý et al., 2013).

Исследуемые леса имеют сложную вертикальную структуру, включающую 2–3 яруса с отдельными наиболее высокими «мачтовыми» деревьями *A. holophylla* и *P. koraiensis*, кроны которых возвышаются над

основным пологом (Васильев, Колесников, 1962; Kolbek et al., 2003a) (рис. 1.5 d).

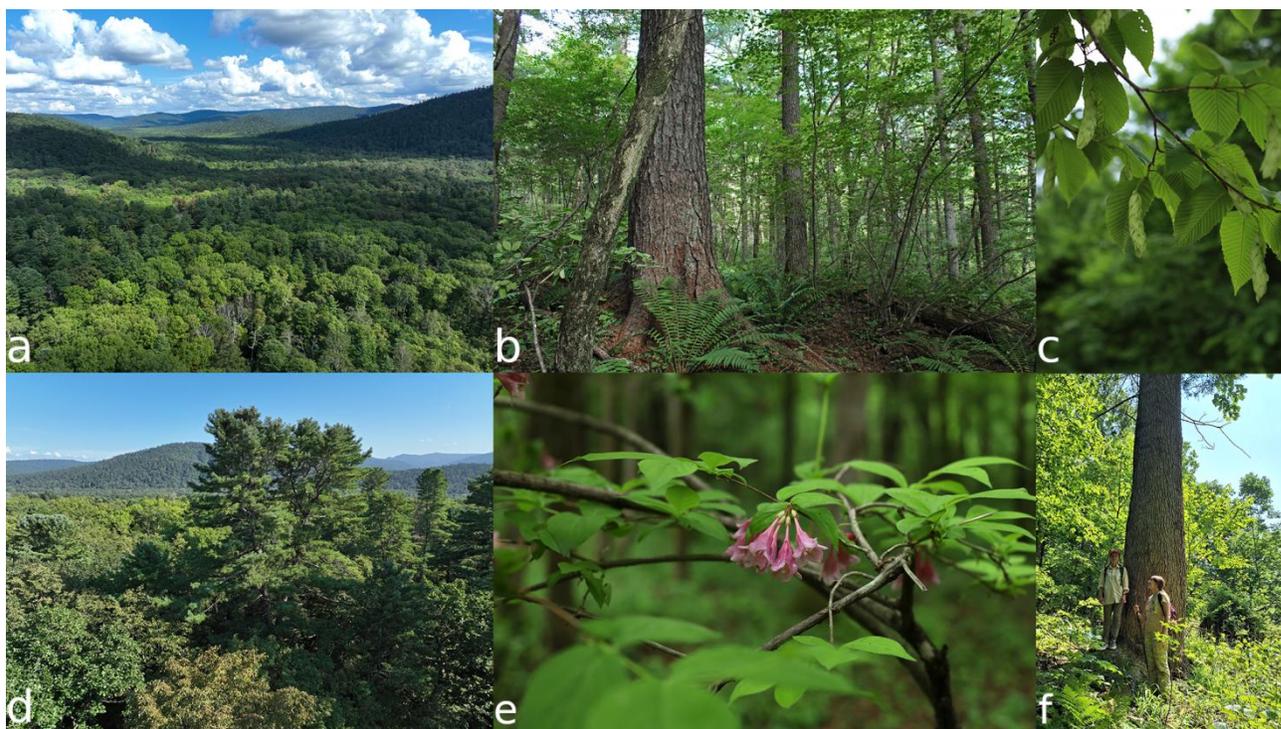


Рисунок 1.5. Черты хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla* (a–e — фото Т. Я. Петренко, f — фото автора; 2022–2024 гг.): a — общий вид исследуемых лесов на фотографии, сделанной с беспилотного летательного аппарата; b — сообщество с *A. holophylla* в Уссурийском заповеднике; c — *Carpinus cordata* (граб сердцелистный), доминант третьего древесного яруса; d — архитектура полога исследуемых лесов с мачтовыми деревьями *Pinus koraiensis* (сосна корейская) и *Abies holophylla* (пихта цельнолистная); e — *Weigela praecox* (вейгела ранняя), один из типичных видов подлеска; f — дерево *Abies holophylla*.

Кустарниковый и травяной ярусы хорошо развиты, кроме того, часто встречаются деревянистые лианы: *Actinidia* Lindl. spp. (актинидии), *Celastrus* L. spp. (древогубцы), *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. (лимонник китайский) и *Vitis amurensis* Rupr. (виноград амурский) (Васильев, Колесников, 1962; Комарова, 2012). Среди экологических групп растений, образующих исследуемые леса, преобладают мезофилы, причем их более теплолюбивые

представители (Васильев, Колесников, 1962). Моховый покров, как правило, не развит. Из часто встречающихся напочвенных мхов можно выделить *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr. (климациум древовидный) (Kolbek et al., 2003a).

История развития региона обусловила высокое флористическое разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*. Эти леса отличаются высоким уровнем видового эндемизма и богатым реликтовым генофондом (Novohm et al., 2019). С точки зрения флористического районирования (Тахтаджян, 1978), они относятся к маньчжурской провинции восточноазиатской флористической области бореального подцарства голарктического царства, границы которой определяет присутствие эндемичных видов: *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. (актинидия коломикта), *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv. (лещина разнолистная), *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. & Maxim.) Maxim. (элеутерококк колючий), *Fraxinus mandshurica* Rupr. (ясень маньчжурский), *Juglans mandshurica* Maxim. (орех маньчжурский), *Phellodendron amurense* Rupr. (бархат амурский), *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Schisandra chinensis*, *Tilia mandshurica* Rupr. & Maxim. (липа маньчжурская) и *Vitis amurensis*.

Как и другие смешанные растительные сообщества, хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* характеризуются естественными циклическими сменами состава древостоя (Васильев, Колесников, 1962). Лиственные деревья в среднем переходят на следующую возрастную стадию за 20 лет, тогда как хвойные — только за 40–60 (Колесников, 1956; Васильев, Колесников, 1962; Ukhvatkina et al. 2015). Отмечено, что если в составе древостоя доминируют деревья сосны корейской старшего поколения (160–200 лет), то поколение, приходящее ему на смену, может включать только лиственные или лиственные с примесью пихты цельнолистной, но не сосну корейскую (Колесников, 1956). Сосна корейская же в таких сообществах

присутствует только в подросте (Колесников, 1956). Разрушение верхнего полога древостоя, связанное с распадом преобладающего поколения хвойных, облегчает переход видов подроста на новые возрастные стадии (Васильев, Колесников, 1962). Таким образом, из-за различий в протяженности онтогенетических стадий видов-лесообразователей, естественная динамика лесов с *A. holophylla* включает стадии временного доминирования лиственных деревьев в пологе (Ukhvatkina et al., 2015).

1.2.1 История изучения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

История изучения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в России и на прилегающих территориях северо-восточного Китая берет начало в 1860-х гг., во время освоения этих мест российскими переселенцами (Будищев, 1867, 1898; Пястускевич, 1886). Первая лесоустроительная партия работала на юге Приморского края в 1860–1867 гг. под руководством А. Ф. Будищева, по ее результатам составлены подробные отчеты. Сложность использования этих материалов для анализа исторического распространения исследуемой экосистемы состоит в том, что первые исследователи преимущественно не различали типы смешанных хвойно-широколиственных лесов, а пихту цельнолиственную принимали за ель (Леса Дальнего Востока..., 2016). Однако анализ данных о распространении хвойно-широколиственных лесов в известном ареале *A. holophylla* позволяет сделать выводы об изменениях ареала исследуемых лесов за весь период освоения российскими переселенцами. Например, в своих отчетах А. Ф. Будищев (1867, 1898) отмечал обильные, пригодные в рубку смешанные леса вдоль российско-китайской границы, на полуострове Муравьева-Амурского и Русском острове. Интенсивная эксплуатация лесов и ежегодные рубки привели к обезлесению некоторых районов Приморского края уже спустя 20 лет: М. И. Пястускевич, работавший здесь в 1880 г., писал о критическом обезлесении этих территорий (Леса Дальнего востока..., 2016).

Целью исследований XX в. было создать иерархическую классификационную систему, имеющую возможность применения в лесном хозяйстве и учитывающую сложную динамику смешанных лесов. Первая научная классификация исследуемых лесов с *A. holophylla* была предложена Б. А. Ивашкевичем в 1915 г. Она положила начало развитию региональных подходов к классификации лесов Дальнего Востока с учетом их особенностей. Классификации кедровых лесов Дальнего Востока развивались в трех направлениях (Колесников, 1965):

1. Лесоводственные классификации (Ивашкевич, 1915–1916, 1927, 1933). В рамках лесоводственного подхода классификационные единицы устанавливали на основе данных о господствующей породе, типа рельефа (леса горные и долинные) и производительности. В качестве основной классификационной единицы рассматривали тип леса.

2. Ландшафтно-ботанические, или ландшафтно-географические классификации (Комаров, 1917; Савич, 1928, 1930). В рамках этого подхода классификационные единицы устанавливали на основе флористического состава доминантов всех ярусов и общего физиономического облика сообществ. При этом в работах отсутствует четкое определение основной классификационной единицы (типа леса). Так, у В. Л. Комарова (1917) это очень крупная категория, включающая все смешанные леса без дополнительного подразделения на категории. Также так называемые ландшафтно-ботанические классификации не учитывали влияние природного комплекса на строение и развитие растительных сообществ.

3. Фитоценологические (геоботанические) классификации (Кабанов, 1937; Васильев, 1938, 1938а). Это направление развилось на основе идей В. Н. Сукачева (1912, 1929). В основе этого подхода были признаки самой растительности как объективного индикатора условий местообитаний. Классификационные единицы устанавливали на основе данных о

господствующей породе с учетом обилия, флористического состава и экологического облика подчиненных ярусов. В разных работах в качестве основной классификационной единицы использовали тип леса, тип лесного биогеоценоза и лесную ассоциацию. При этом дальневосточные лесоводы понимали «ассоциацию» как синоним типа леса — более крупную комплексную единицу, нежели элементарная единица В. Н. Сукачева (1929). Преимуществом данного подхода была независимость от степени хозяйственной значимости сообществ. Равное внимание уделяли всем ярусам фитоценоза.

На данном этапе исследования носили мелкомасштабный характер: была проведена граница между хвойно-широколиственными лесами с *A. holophylla* и другими типами леса, охарактеризованы крупные классификационные единицы, но согласованной иерархической системы классификации, как и четкого определения основной классификационной единицы не было.

Затем на Дальнем Востоке России развитие получил так называемый генетический подход к классификации, учитывающий естественные возрастные смены состава фитоценозов (Колесников, 1956, 1958). В рамках данного подхода уделяли большое внимание вопросам динамики состава древесного и подчиненных ярусов, выделяя генетические (сукцессионные) ряды ассоциаций. Под основной классификационной единицей — типом леса — понимали тип естественных лесообразовательных процессов, присущий растительности определенного физико-географического района в условиях схожих типов рельефа. Классификация обеспечивала однородность в динамических процессах, при этом однородность флористического состава не принимали во внимание для отнесения фитоценозов к одному типу леса. Генетический подход позволил обобщить и детализировать идеи В. Н. Сукачева и Б. А. Ивашкевича (Колесников, 1956).

В рамках генетического подхода была разработана первая подробная классификация хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

(чернопихтарников) (Васильев, Колесников, 1962). Они были подразделены на два топографических комплекса (горные и долинные), пять групп и девять типов леса, сменяющих друг друга вдоль градиента увлажненности местообитаний (рис. 1.6).

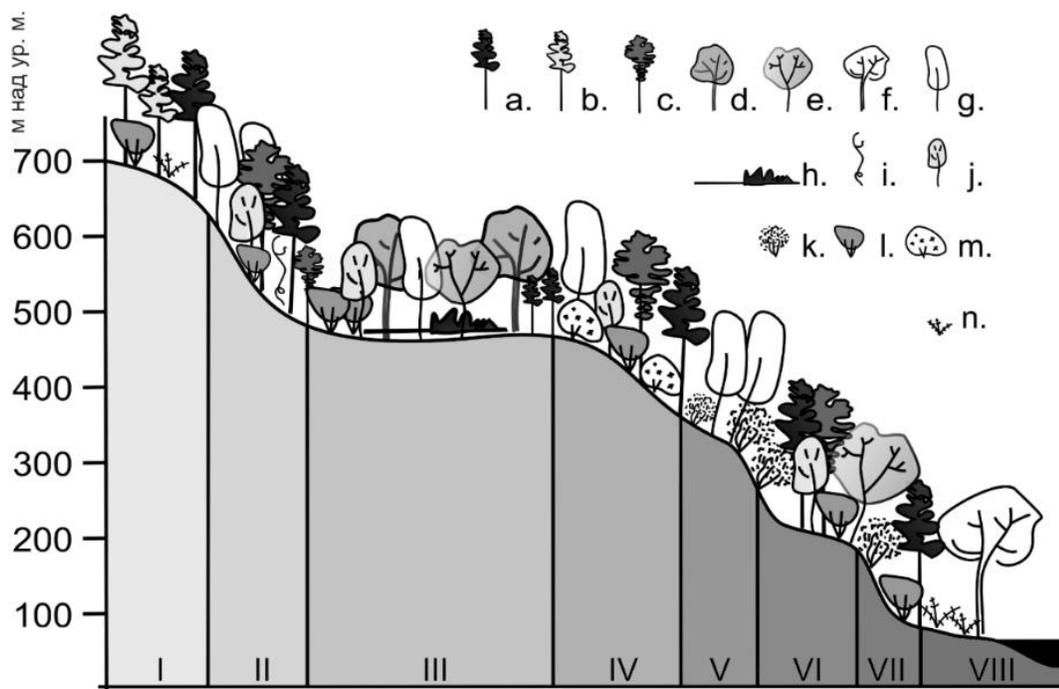


Рисунок 1.6. Типы хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* по данным Н. Г. Васильева и Б. П. Колесникова (1962). Условные обозначения: а) *Abies holophylla*, б) *Abies nephrolepis*, в) *Pinus koraiensis*, д) *Quercus mongolica*, е) *Acer* spp., ф) *Fraxinus mandshurica*, г) *Betula* spp., h) валеж *Abies holophylla*, и) лианы, j) *Carpinus cordata*, k) *Lespedeza bicolor*, l) *Corylus* spp., m) *Weigela florida*, n) папоротники. I) дренированные верхние части склонов всех экспозиций и водоразделы, II) средние части умеренно дренированных пологих и средней крутизны склонов всех экспозиций, III) умеренно дренированные выположенные участки склонов (здесь показана одна из стадий естественной динамики), IV) верхние и средние части дренированных склонов разной крутизны всех экспозиций, V) хорошо дренированные верхние крутые части южных склонов, VI) слабо дренированные склоны разной крутизны всех экспозиций, VII) дренированные крутые склоны речных террас, VIII) пологие слабо дренированные склоны речных долин.

Классификация чернопихтово-широколиственных лесов (Васильев, Колесников, 1962):

I. Сухие:

1. Чернопихтарники леспедцево-диервилловые приурочены к верхним крутым частям склонов преимущественно южных экспозиций;

II. Периодически-сухие:

2. Чернопихтарники лещинно-диервилловые приурочены к верхним и средним частям крутых и среднекрутых склонов всех экспозиций, до 400–500 м над уровнем моря;

III. Свежие:

3. Чернопихтарники с участием пихты белокорой приурочены к крутым и среднекрутым склонам всех экспозиций, до 650–700 м над уровнем моря;

4. Чернопихтарники разнокустарниковые с березой желтой приурочены к средним частям пологих и среднекрутых склонов всех экспозиций;

5. Чернопихтарники кленово-чубушниковые приурочены к пологим склонам и склонам средней крутизны всех экспозиций, плоским вершинам водораздельных хребтов, пологим верхним частям склонов;

IV. Влажные:

6. Чернопихтарники кленово-недотроговые встречаются в горах на склонах различных экспозиций;

7. Чернопихтарники кониограммовые встречаются в закрытых горных котловинах с выровненными склонами преимущественно южных экспозиций.

8. Чернопихтарники папоротниковые встречаются на речных террасах высоких уровней, переходящих в сположенные подножия горных склонов.

VI. Сырые:

9. Чернопихтарники сиренево-ясеневые занимают низкие участки речных террас, подтопляемые или кратковременно заливаемые речными водами.

Генетический подход учитывал особенности динамики сложных по составу и структуре лесов, однако у него были свои ограничения: необходимость предварительных многолетних исследований динамики,

большая ориентированность на экспертное мнение, размытые границы классификационных единиц.

С середины XX в. леса с *A. holophylla* стали объектом классификации в рамках эколого-флористического подхода Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964), широко используемого для классификации растительности других регионов Северо-Восточной Азии (Krestov, 2006; De Caceres, 2015). В основе этого подхода — положение об экологической специфичности растительных сообществ. Основным критерием выделения единиц растительности является флористический состав. Основная единица растительности — ассоциация — отличается свойственными ей диагностическими видами (видами с узкой экологической амплитудой), отображающими ее экологическое своеобразие. На основе общих диагностических видов ассоциации объединяют в союзы, порядки и классы, а также подразделяют на субассоциации, варианты и фации (Александрова, 1969 по Braun-Blanquet, 1964).

Среди диагностических видов различают характерные и дифференциальные виды. Характерные виды тесно связаны с определенным типом фитоценозов благодаря своей экологической специализации (Александрова, 1969 по Braun-Blanquet, 1964). Они встречаются только в одном синтаксоне или встречаются в этом синтаксоне чаще, чем в других. Дифференциальные виды по Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) «не имеют сильной социологической связи, поэтому не попадают в характерные виды», но присутствуют, как правило, в близких сообществах, объединяя их на основе каких-либо биотических, эдафических, микроклиматических или других факторов (Александрова, 1969 по Braun-Blanquet, 1964). Свойство диагностических видов в той или иной степени быть связанными с определенным типом фитоценозов называется верностью (Braun-Blanquet, 1964).

Р. Р. Гумарова с соавторами (1964) предложили эколого-флористическую классификацию лесов полуострова Муравьева-Амурского (окрестностей г. Владивостока), выделив леса с *A. holophylla* в отдельный союз с тремя ассоциациями. Другой союз и ассоциацию этих лесов предложил Дж. В. Ким (Kim, 1992), отмечая, однако, что работа выполнена на основе недостаточного объема данных. Позднее эти синтаксоны были валидизированы П. В. Крестовым с соавторами (Krestov et al., 2006, 2023).

К началу выполнения данной работы все классифицированные леса с *A. holophylla* на Дальнем Востоке России были отнесены к союзу *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* Kim ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023 порядка *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis* Kim ex Krestov et al. ex Krestov et al. 2023. Этот порядок объединяет широколиственные и смешанные леса, произрастающие во влажных условиях. Исключение составляют леса с *A. holophylla* и *Betula schmidtii* Regel (березой железной), синтаксономическое положение которых вызывало сомнения. Предполагалось, что эти леса принадлежат к еще не описанному союзу (Петруненко, Дзизюрова, 2024).

На больших пространствах смешанные леса с *A. holophylla* исчезли в результате вырубок и пожаров и были замещены вторичными дубовыми лесами союза *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae* Kim ex Krestov et al. ex Krestov et al. 2023 порядка *Lespedezo bicoloris–Quercetalia mongolicae* Krestov et al. ex Krestov et al. 2023, характеризуемого устойчивыми к пожарам мезо- и ксеромезофитными видами. Рассмотренные порядки относятся к классу *Quercetea mongolicae* Song ex Krestov et al. ex Krestov et al. 2023, объединяющему лесную растительность прохладно-умеренной зоны материковой части Северо-Восточной Азии в условиях влажного морского муссонного климата.

Т. Черни с соавторами (Černý et al., 2015) проклассифицировали естественную растительность Корейского полуострова в рамках подхода

Ж. Браун-Бланке до уровня союзов и подсоюзов. Они описали высокогорные хвойно-широколиственные леса Южной Кореи, образованные хвойными *A. holophylla* и *P. koraiensis*, и лиственными *Acer mono*, *A. tschonoskii* Maxim., *Carpinus cordata*, *Magnolia sieboldii* K. Koch, *Prunus padus* L. и *Tilia amurensis* Rupr. По составу эти леса соответствуют объекту нашего исследования. Авторы относят их к союзу *Rhododendro schlippenbachii–Quercion mongolicae* Song ex Takeda, Nakanishi et Choe 1994 порядка *Aceri pseudosieboldiani–Quercetalia mongolicae* Song ex Takeda, Nakanishi et Choe 1994, относящегося к классу *Quercetea mongolicae*. Этот порядок объединяет самые южные из прохладно-умеренных листопадных и смешанных лесов Азии, распространенных на территории Корейского полуострова.

Другой упомянутый Т. Черни с соавторами тип лесов, который может быть рассмотрен как вариант смешанных лесов с *A. holophylla*, — сообщества с карликовым бамбуком (*Sasamorpha borealis* (Hack.) Nakai) в подлеске. Авторы предполагают, что эти сообщества могут быть включены в союз *Lindero obtusilobae–Quercion mongolicae* Kim 1990 порядка *Aceri pseudosieboldiani–Quercetalia mongolicae*.

Информация о синтаксономическом разнообразии хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в Северной Корее ограничивается работой Дж. Колбека с соавторами (Kolbek et al., 2003), которые описали смешанные леса с *A. holophylla* и *Carpinus cordata* в верхних высотных поясах горы Мехянсан (600–1250 м). Авторы отнесли их к ассоциации *Vaccinio koreani–Quercetum mongolicae* Kim 1990 союза *Rhododendro schlippenbachii–Quercion mongolicae* Song ex Takeda et al. 1994, который относится к классу *Aceri pseudosieboldiani–Quercetalia mongolicae*. П. В. Крестов с соавторами (Krestov et al., 2006) уточнили границы субассоциации — *Vaccinio koreani–Quercetum mongolicae abietetosum holophyllae* Kim ex Krestov et al. 2006.

Несмотря на длительную историю изучения лесов с *A. holophylla*, их классификации были выполнены в разных подходах и основывались на ограниченных наборах данных с локальных территорий, а синтаксономическое положение и разнообразие этих сообществ и на Дальнем Востоке России, и на всем ареале, оставалось недостаточно изученным. Существовала необходимость в расширении базы данных для создания более полной и универсальной классификации хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на всем ареале.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Сбор первичных данных о разнообразии и распространении хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla*

В основе работы — 105 оригинальных геоботанических описаний хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и их дериватов, выполненных в летние месяцы 2020–2023 гг. в юго-западной части Приморского края: в национальном парке «Земля Леопарда», государственном природном заповеднике «Уссурийский», на лесном участке Ботанического сада-института ДВО РАН (БСИ ДВО РАН), в окрестностях г. Владивостока, поселков Тихое и Новая Москва.

Предварительно на основании дешифрирования спутниковых снимков, доступных в программе QGIS (QGIS.org, 2025) с использованием модуля QuickMapServices, а также анализа литературных источников по распространению исследуемых лесов (Геоботаническая карта Приморского края, 1959; Васильев, Колесников, 1962; Петропавловский, 2001; Крестов, Верхолат, 2003; Nakamura, Krestov, 2005; Марчук (ред.), 2021) были выбраны предполагаемые места выполнения геоботанических описаний. В ходе полевых работ некоторые точки были перенесены, а также выполнены дополнительные описания с целью более полного охвата разнообразных фитоценозов.

Географические координаты определяли для каждой пробной площади с помощью GPS-навигатора Garmin 64S.

Размер временных пробных площадей составлял 20×20 метров. В случаях более высокой мозаичности растительного покрова размер описываемой площади соответствовал площади выявления фитоценоза. На пробных площадях учитывали все виды сосудистых растений. Растения объединяли в ярусы и подъярусы сверху вниз: первый, второй и третий древесные ярусы, первый и второй кустарниковые, травяной ярус. Подрост и лианы относили к кустарниковому или травяному ярусам, в зависимости от высоты первых. Особи, превосходившие по высоте кустарниковый ярус, объединяли в отдельный ярус подроста. Молодые деревья, входившие по высоте в травяной ярус, относили к последнему.

Высоту деревьев определяли с помощью ультразвукового дальномера Haglof. Проективное покрытие (ПП) и сомкнутость крон устанавливали глазомерно в процентах. Виды растений, которые не удавалось определить в полевых условиях, закладывали в гербарий. Гербарные образцы определяли в лабораторных условиях БСИ ДВО РАН по определителям «Сосудистые растения...», тт. 1–8 (отв. ред. Харкевич, 1985–1996) и «Определитель сосудистых растений...» (Ворошилов, 1982). Геоботанические описания были оцифрованы в программах TURBOVEG (Hennekens, Scamenee, 2001) и Microsoft Excel 2013. Названия видов сосудистых растений приводятся в соответствии с номенклатурной базой «Plant of the world online» (POWO, 2025) за исключением *Acer mono* Maxim. вместо *Acer pictum* subsp. *mono* (Maxim.) H. Ohashi.

Также использовано 264 описания хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и их производных, выполненных в период 1990–2018 на территории заповедников «Кедровая Падь» и «Уссурийский», в окрестностях г. Владивостока, сел Горно-Таежное и Кравцовка, на г. Ливадийская (Пидан) (Россия), г. Хянджобонг (КНДР), в национальных парках Одэсан и Тогюсан и

других районах Республики Корея (Гумарова и др., 1994; Kim 1992; Петруненко, Дзизюрова, 2024; архивные данные БСИ ДВО РАН (Г. Э. Куренцова, П. В. Крестов, В. П. Верхолат, 1972–2006) и Института ботаники Академии наук Чешской Республики: (V. Vařant, T. Černý, J. Doležal, 2006–2018)).

Все данные сведены в общую базу геоботанических описаний в программе TURBOWEG. При количественной обработке данных, виды растений, представленные в разных ярусах, были объединены. Для классификации описаний хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* мы выбрали 227 описаний, используя в качестве критериев отбора наличие диагностических видов порядков *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis* и *Aceri pseudosieboldiani–Quercetalia mongolicae*, а также подчиненных им синтаксонов. Это позволило нам дифференцировать хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* от их производных пирогенных сообществ, относящихся к порядку *Lespedezo bicoloris–Quercetalia mongolicae* и союзу *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae*. Для последующего сравнения видового богатства лесов с *A. holophylla* и их производных, мы выбрали 107 описаний союза *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae*. Эти описания исключали виды известных диагностических комбинаций хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*. Из анализа исключено 35 описаний переходного типа, содержащих одновременно диагностические виды порядков и *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis*, и *Lespedezo bicoloris–Quercetalia mongolicae*.

2.2 Статистическая обработка данных

2.2.1 Классификация растительности

Классификация растительности играет ключевую роль в инвентаризации, изучении, мониторинге состояния и охране наземных экосистем (Mucina, 2019). Эколого-флористический подход Ж. Браун-Бланке, используемый для классификации растительности во многих странах мира, основан на полном

выявлении флористического состава и обеспечивает выделение чувствительных к климатическим изменениям классификационных единиц (Плугатарь и др., 2020). Классификация в рамках этого подхода позволяет анализировать текущие изменения в растительных сообществах для разработки стратегий сохранения биоразнообразия (Плугатарь и др., 2020).

Классификация геоботанических описаний проведена на основе метода Ж. Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1978) в программе JUICE (Tichý 2002). На первом этапе для кластеризации всех описаний был применен алгоритм «modified TWINSPAN» (англ. two-way indicator species analysis, двусторонний анализ на основе индикаторных видов; Roleček, 2009) со следующими параметрами: pseudospecies cut level — 10 с пороговыми значениями 0; 0,1; 0,3; 0,5; 1; 5; 15; 25; 50; 75, минимальный размер группы — 2, заданное число кластеров — 6, мера сходства — Симпсона. Затем к отдельным кластерам, полученным на первом этапе, был применен алгоритм «TWINSPAN» (Hill, 1979). Результаты применения алгоритмов представляют собой легко иерархическую систему, которая соответствует традиционным представлениям об иерархических отношениях между растительными сообществами. Полученные кластеры описаний были скорректированы сортировкой вручную.

Для каждого кластера были рассчитаны значения верности видов с использованием коэффициента «phi» (Chytrý et al., 2002), значения которого были скорректированы по результатам точного теста Фишера ($p > 0.05$). Использован параметр присутствия/отсутствия вида, все кластеры масштабированы до одинакового размера. Диагностические виды определены на основе значений верности ($\phi \geq 0.30$) и встречаемости (класс константности $\geq II$). Были использованы единые блоки диагностических видов без их подразделения на характерные и дифференцирующие.

Для итоговой интерпретации был выбран результат классификации с восемью кластерами описаний, поскольку дальнейшая кластеризация не давала

четких синтаксономических и экологических интерпретаций. Кластеры, полученные на первом этапе классификации, представляют собой фитоценоны — обобщенные безранговые фитоценозы (Миркин, 1989). На следующих этапах каждому фитоценону был присвоен соответствующий ранг. Экологическая специфика диагностических видов была уточнена по региональным экологическим шкалам для Приморского края (Тимощенкова, Комарова, 2001), сборнику «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996) и онлайн-ресурсу «Flora of China» (Brach, Song, 2006).

Результаты классификации представлены в синоптической таблице с равно-интервальной пятибалльной шкалой встречаемости (табл. 3.1). Установленные синтаксоны охарактеризованы в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Theurillat et al., 2021). Основные идеи кодекса заключаются в охране приоритетных прав авторов, впервые описавших какой-либо синтаксон, установлении строгих правил конструирования латинских названий и в требовании обязательного документирования описываемых синтаксонов списком диагностических видов и таблицами полных геоботанических описаний (Theurillat et al., 2021). Таким образом, кодекс позволяет избежать путаницы в синтаксонах и способствует развитию международного сотрудничества по вопросам классификации растительности смежных регионов (Миркин и др., 2001).

Для новых синтаксонов приведены таблицы геоботанических описаний в соответствии со шкалой проективного покрытия видов Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) с дополнительной категорией «г» для единичных особей (Dengler, Dembicz, 2023): «г» — единичные особи, 0,1 %; «+» — 0,2–1 %; «1» — 2–10 %; «2» — 11–25 %; «3» — 26–50 %; «4» — 51–75 %; «5» — 76–100 %.

2.2.2 Анализ флористического разнообразия

Для каждого синтаксона были рассчитаны показатели альфа-, бета- и гамма-разнообразия сосудистых растений (Whittaker, 1960). Альфа-

разнообразии, или флористическую насыщенность, рассчитывали как среднее число видов в описаниях синтаксона на стандартную пробную площадь (400 м²). Разброс числа доминирующих видов рассчитали с помощью индекса разнообразия Шеннона, представляющего собой экспоненту из индекса энтропии Шеннона с основанием e . Индекс Шеннона H' рассчитан с помощью функции `diversity()` пакета «vegan» (Oksanen et al. 2022) программной среды R версии 4.3.1 (R Core Team, 2025) по формуле:

$$H' = - \sum_i p_i \times \log_b p_i$$

где p_i — пропорциональное обилие видов i , b — основание десятичного логарифма.

Бета-разнообразие — разнообразие видов между местообитаниями в каждом фитоценозе, было оценено как сумма двух переменных: смены видов (англ. *species replacement* или *turnover*) и разницы в видовом богатстве (англ. *richness difference*). Смена видов, в первую очередь, обусловлена градиентами экологических факторов, а разница в видовом богатстве — различиями в абиотических условиях, приводящими к разному числу экологических ниш (Legendre, De Cáceres, 2013). Также на эти показатели разнообразия влияют конкуренция, нарушения и исторические события. Особым случаем разницы в видовом богатстве является вложенность (англ. *nestedness*), когда виды на более бедных участках являются строгим подмножеством видов, присутствующих на более богатых участках.

Мы рассчитали общее бета-разнообразие, смену видов и видовое богатство с использованием бинарных коэффициентов сходства Жаккара $= (b+c)/(a+b+c)$ и Сьеренсена $= (b+c)/(2a+b+c)$ (Podani, Schmera, 2011), а также их количественные эквиваленты: индекс Ружички $= (B+C)/(A+B+C)$ и расстояние Брея-Кертиса $= (B+C)/(2A+B+C)$, в основе которых:

- 1) общие виды (a : число общих видов; A : сумма значений покрытия всех видов, которые являются общими для участков 1 и 2);
- 2) виды, уникальные для участка 1 (b : число видов, уникальных для участка 1; B : сумма значений покрытия всех видов, которые являются уникальными для участка 1);
- 3) виды, уникальные для участка 2 (c : число видов, уникальных для участка 2; C : сумма значений покрытия всех видов, которые являются уникальными для участка 2).

Расчет всех индексов для оценки бета-разнообразия проведен с помощью функции `beta.div.comp()` пакета R «vegan».

Для оценки гамма-разнообразия для каждого синтаксона рассчитали наблюдаемое значение размера ценофлоры — число видов, встреченных на всех площадках, и ожидаемое значение пула видов с учетом темного разнообразия (видов, которые могли быть пропущены в процессе сбора данных) — прогнозное значение, полученное с учетом числа наиболее редких видов. Ожидаемое видовое богатство S_p рассчитали с помощью функции `srespool()` пакета R «vegan» по формуле, предложенной Chao A. (1987):

$$S_p = S_0 + \frac{a_1^2}{2a_2} \times \frac{N - 1}{N}$$

где S_0 — наблюдаемое число видов, a_1 и a_2 — число видов, встречающихся только в одном или только в двух описаниях, N — число геоботанических описаний в группе.

Для наглядного сравнения видового богатства и экологических условий среди синтаксонов мы использовали стандартные ящики с усами (англ. `box-and-whisker plots`), гистограммы и радиальные диаграммы с помощью соответствующих функций базовой графики и пакетов R.

2.2.3 Анализ факторов среды

Условия местообитаний сообществ каждой ассоциации были охарактеризованы с использованием морфометрических индексов рельефа, рассчитанных в ГИС SAGA 9.3.2 (Conrad et al., 2015) на основе цифровой модели рельефа SRTM-30. Использовали классические переменные: высоту над уровнем моря и уклон, аналитическое затенение рельефа с юга (южность) и с востока (восточность). Для определения относительного местоположения пробной площади вдоль топографического градиента (вершина хребта, середина склона или долина) использовали индекс топологического положения (Weiss, 2001). Кроме того, использовали индексы выровненности вершины хребта и выровненности дна долины (Gallant, Dowling, 2003) и топографический индекс (Beven, Kirkby, 1979).

Кроме того, были использованы климатические индексы (разрешение 30 угловых секунд, ≈ 1 км), рассчитанные на основе данных глобальной климатической модели WorldClim версии 2.0 (Fick, Hijmans, 2017). Список использованных параметров приведен в таблице 2.1.

Таблица 2.1. Географические и климатические характеристики хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

№	Предиктор	Описание
Климатические параметры		
1	WKI	Тепловой индекс Кира, сумма среднемесячных температур выше 5°C
2	Wind_max	Самая высокая месячная скорость ветра у поверхности Земли (на высоте 10 м)
3	IC	Индекс континентальности
4	Pp (PW)	Сумма осадков в месяцы со средней температурой выше 0°C
5	Pn (PC)	Сумма осадков в месяцы со средней температурой ниже 0°C
Географические параметры		
6	Altitude	Высота над уровнем моря
7	Slope	Уклон (°)
8	Eastness	Аналитическое затенение склонов с юга на север
9	Southness	Аналитическое затенение склонов с востока на запад
10	MRRTF	Индекс сглаженности вершины хребта

№	Предиктор	Описание
11	MRVBF	Индекс выровненности дна долины
12	TPI	Индексом топографического положения
13	TWI	Топографический индекс влажности

Для исключения мультиколлинеарности была построена корреляционная матрица с помощью функции `chart.Correlation()` пакета «PerformanceAnalytics» (Peterson et al., 2018) среды R. Для оценки влияния факторов окружающей среды на альфа-разнообразие были построены обобщенные линейные модели в R.

2.2.4 Оценка влияния режима охраны на разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Для эффективной охраны и восстановления хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* необходима оценка их состояния. Для разработки протокола оценки состояния этих сложных по составу и структуре лесов необходимо выявить биотические параметры, отражающие полноту связей между компонентами биоразнообразия. В качестве индикаторов состояния могут быть использованы характеристики состава и структуры сообществ: видовое богатство, участие или численность ключевых видов, вертикальная и горизонтальная структура, а также функциональные параметры (Bland et al., 2017).

Проведено сравнение состояния исследуемых лесов на Дальнем Востоке России по данным 67 геоботанических описаний со стандартных площадок. Исследования были проведены на территориях с разным охранным статусом: в государственном природном биосферном заповеднике «Кедровая падь», природном заповеднике «Уссурийский», в национальном парке «Земля леопарда» и в окрестностях г. Владивостока. В анализ вошли следующие параметры лесов: число ярусов, высота древостоя, сомкнутость древостоя, проективное покрытие травяного яруса, число видов деревьев, кустарников,

лиан, травянистых растений и всех видов, не превышающих по высоте травяной ярус, общее флористическое разнообразие, доля возобновляющихся видов деревьев, включая проростки и растения в ювенильном состоянии.

Была проведена проверка соответствия данных предпосылкам параметрического анализа (нормальность распределения и гомоскедастичность дисперсий), которая выявила их нарушение в большинстве случаев, в связи с чем для сравнения групп был применен непараметрический H-критерий Краскела-Уоллиса с последующим *post hoc*-тестом Данна с поправкой для множественных сравнений. Для параметров, распределение которых не отличалось от нормального, был применен однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Анализ проведен в среде R.

2.2.5 Ординация растительности

Ординация растительности — это упорядочение фитоценозов по градиентам факторов среды, отображаемых в виде осей, определяющих одномерное или многомерное пространство (Миркин, 1998). Методы ординации целесообразно использовать для установления и демонстрации экологических связей между классификационными единицами растительности и оценки взаиморасположения выделенных групп по отношению к факторам среды (Работнов, 1978). Методы ординации делятся на прямые (ординация по реальным факторам среды) и не прямые (упорядочение объектов вдоль направления изменения сходства между описаниями), одномерные (ординация вдоль одного фактора или одной оси) и многомерные (вдоль нескольких факторов или осей) (Работнов, 1978).

Для определения ведущих градиентов факторов и возможных различий между экологическими нишами сообществ, принадлежащих к разным ассоциациям и субассоциациям, была проведена не прямая ординация методом многомерного неметрического шкалирования (англ. *Non-metric Multidimensional Scaling*, далее NMDS). Исходными данными для не прямой ординации

послужила матрица $a \times b$, где a — число геоботанических описаний, а b — общее число видов, встреченных во всех описаниях. Геоботанические описания и отдельные виды рассматриваются как точки в многомерном пространстве, где встреченные виды / описания являются координатами этих точек. Задачей ординации является отображение этой многомерной картины на плоскости таким образом, чтобы графически показать взаимное расположение исследуемых объектов. Одним из основных условий при таком проецировании является сохранение расстояний между объектами (минимально возможное их искажение) (Новаковский, 2008).

Алгоритм NMDS моделирует размещение точек в некотором n -мерном пространстве таким образом, чтобы расстояния между точками в этом пространстве были как можно ближе к расстояниям, определенным для исходных объектов. Выявления осей максимального варьирования в данном случае не происходит. Для определения степени сходства между исходной (эмпирической) матрицей расстояний и матрицей расстояний между точками в пространстве (модельной) вводится показатель, называемый стрессом (Новаковский, 2008). Стресс, равный единице, обозначает полную тождественность сравниваемых матриц. Таким образом, задача ординации сводится к подбору таких координат точек в новом пространстве, чтобы величина стресса между матрицами была минимальной (Новаковский, 2008).

Ниже приведена схема работы алгоритма ординации методом NMDS:

1. Задается количество осей в модельном пространстве.
2. Рассчитывается матрица сходств между исследуемыми объектами $a \times b$.
3. В модельном пространстве случайным образом расставляются точки, соответствующие рассматриваемым объектам.
4. Вычисляется матрица евклидовых расстояний между этими точками — модельная матрица.

5. Вычисляется функция стресса между исходной и модельной матрицами.

6. Точки в модельном пространстве передвигаются таким образом, чтобы функция стресса уменьшалась. Если функция стресса стала меньше определенного значения (требуемое сходство между матрицами достигнуто), то работа алгоритма прекращается, если нет — алгоритм возвращается к пункту 3 (Новаковский, 2008; Oksanen et al. 2022).

Анализ был выполнен с использованием функции `metaMDS()` пакета «vegan» в программной среде R со следующими настройками: число осей ординации — 2, число итераций — 999, матрица несходства — расстояние Брея-Кертиса, собственные значения осей конвертированы в значения полусмен видового состава (см. справочную информацию о настройках функции `metaMDS`). В ординационный анализ не были включены безранговые сообщества, описанные на основе данных из Южной Кореи, так как для каждого из этих сообществ доступно менее 10 пробных площадей с географическими координатами.

Корреляция морфометрических индексов рельефа и климатических показателей с распределением описаний в ординационном пространстве была рассчитана с помощью функции `envfit()` пакета «vegan» и визуализирована посредством проекции векторов на результаты ординации.

Для фитосоциологического сравнения описанных нами ассоциаций союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* и опубликованных ранее ассоциаций класса *Quercetea mongolicae* мы провели NMDS, используя в качестве исходной матрицы значения классов константности видов из собственной синоптической таблицы и таблицы, опубликованной П. В. Крестовым с соавторами (Krestov et al., 2006).

2.3 Картографирование

2.3.1 Данные дистанционного зондирования

Спутниковые снимки среднего разрешения Landsat (≈ 30 м/пиксель) уже несколько десятилетий служат стандартной основой для картографирования растительности (Xie et al., 2008). Однако долгое применение ДДЗ для картографирования лесов имело ограничения, связанные с неоднородностью исходных данных (Maxwell et al., 2018). Значительный прогресс в создании геоботанических карт произошел с внедрением композитных продуктов Landsat, обеспечивающих глобальную согласованность данных.

Одним из таких продуктов является Landsat ARD (англ. Landsat Analysis Ready Data) — спутниковые данные Landsat, подготовленные лабораторией анализа изменений земной поверхности (англ. Global Land Analysis and Discovery, GLAD) университета Мэриленда (Potapov et al., 2020). Это глобальный композит преобработанных данных Landsat, организованный в виде сетки из ячеек размером $1^\circ \times 1^\circ$ географических координат (Potapov et al., 2020). Композит состоит из ежегодных 16-дневных временных рядов, созданных на основе наиболее качественных наблюдений с 1997 года по настоящее время. Данные нормализованы по поверхностной отражательной способности (для видимого, ближнего и коротковолнового инфракрасного диапазонов) (Potapov et al., 2020).

Лаборатория GLAD также предоставляет бесплатный программный пакет для обработки спутниковых данных Landsat — GLAD Tools 2.0 (Potapov et al., 2020). GLAD Tools работает как набор консольных утилит, интегрируемых в GIS-среды. Техническая основа GLAD Tools построена на комбинации открытых технологий: PERL используется как основной язык для управления скриптами (рекомендуются интерпретаторы Strawberry PERL или ActiveState PERL); C++/MinGW и GDAL — для обработки геоданных и компиляции; CART-модели (через tree.exe) — для машинного обучения в классификации

изменений ландшафта. GLAD Tools имеет сторонние зависимости: curl, wget (загрузка данных), R (статистика), OSGeo4W (геооперации). Полная документация доступна на портале GLAD вместе с примерами кода (Potapov et al., 2020).

В качестве основы картографирования мы использовали данные Landsat GLAD ARD для 2001 и 2021 гг. на всем известном ареале лесов с *A. holophylla* (41 ячейка сетки $1^{\circ} \times 1^{\circ}$, $\approx 368\,000$ км²). С помощью GLAD Tools 2.0 (Potapov et al., 2020) мы провели спектральные преобразования спутниковых снимков. Для этого из набора растров GLAD ARD были извлечены и рассчитаны следующие параметры: 1) поверхностная отражательная способность в видимом и ближнем инфракрасном диапазонах спектра; 2) нормализованный разностный вегетационный индекс (NDVI) (Tucker, 1979) и 3) нормализованный разностный индекс воды (NDWI) (Gao, 1996).

Данные об участках земной поверхности, закрытых облаками и дымкой, были скорректированы по безоблачным снимкам с помощью специализированного метода заполнения пробелов (англ. gap-filling). Для каждого проблемного пикселя были использованы безоблачные снимки за предыдущие четыре года (1997–2000 гг. для 2001 года и 2017–2020 гг. для 2021 года), если период без качественных наблюдений превышал один месяц.

Для каждого параметра был рассчитан набор значений, включая минимум, максимум, квартили, межквартильные средние значения (минимум–первый квартиль, первый–третий квартиль, третий квартиль–максимум) и диапазоны (от минимума до максимума, от минимума к медиане, от медианы к максимуму). Также был рассчитан набор показателей на основе NDVI, отражающий сезонные изменения этого параметра и ключевые фенологические стадии (начало, конец, пик вегетационного периода). Последовательность создания фенологических метрик подробно описана в публикации авторов метода (Potapov et al, 2020).

В качестве дополнительных данных для картографирования были использованы морфометрические топографические индексы (высота, уклон и экспозиция), рассчитанные с помощью GLAD Tools 2.0 на основе данных цифровой модели рельефа SRTM30 (англ. Shuttle Radar Topographic Mission, размер пикселя DEM около 30×30 м) (Farr et al., 2007; Watkins, 2018).

Для повышения качества картографирования была использована глобальная модель высот древесной растительности (Global Forest Canopy Height), созданная на основе данных Landsat для 2000–2020 гг., калиброванных с использованием высокоточных лазерных дальномерных наблюдений GEDI (Potapov et al., 2021). Для оценки изменений площади лесов, произошедших за 20 лет, мы использовали карту глобальных потерь лесов (Global Forest Change), разработанную на основе GLAD ARD и доступную в открытых источниках (Hansen et al., 2013).

2.3.2 Создание обучающих данных

Картографирование выполнено методом контролируемой классификации на основе растровых данных GLAD ARD. Классификация включала два последовательных этапа: (1) создание маски лесов и (2) собственно классификацию лесов (рис. 2.1). Для обучения алгоритма в QGIS 3.28.11 (QGIS.org, 2025) был создан набор обучающих выборок, который включал целевые полигоны — участки достоверно документированного произрастания смешанных лесов с *A. holophylla*; и фоновые полигоны — участки с подтвержденным отсутствием целевого типа растительности.



Рисунок 2.1. Блок-схема методики картографирования хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на основе данных GLAD Landsat ARD

Обучающий набор для маскирования лесов (классификации «лес / не лес») создан на основе визуальной интерпретации спектральных каналов и метрик, рассчитанных на основе спутниковых снимков Landsat, а также спутниковых изображений, доступных в программе Google Планета Земля (earth.google.com). Итоговые обучающие наборы для маскирования лесов включали: для 2001 года — 300 целевых полигонов (≈ 180 тыс. пикселей) и 360 фоновых полигонов (≈ 330 тыс. пикселей); для 2021 года — 280 целевых (≈ 160 тыс. пикселей) и 315 фоновых полигонов (≈ 120 тыс. пикселей).

Для дешифрирования хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* был создан отдельный обучающий набор на основе массива геоботанических описаний с геопривязками. Также были использованы литературные данные о распространении исследуемых лесов и точки находок диагностических видов из базы GBIF (Global Biodiversity Information Facility) — международной открытой платформы, предоставляющей свободный доступ к данным о биоразнообразии

(GBIF.org). Целевые полигоны соответствовали участкам с обязательным присутствием как хвойных, так и лиственных пород в составе полога. При создании выборки для 2021 года все источники данных, датированные более ранними годами, были проверены по актуальным снимкам для исключения территорий, где произошли изменения. Обучающий набор для 2001 года представлял собой адаптированную выборку 2021 года с верификацией спорных случаев путем сравнения с описаниями 1992–1996 гг. и анализа спутниковых снимков за 2001 г. для исключения неоднозначных участков. Фоновые полигоны включали различные типы лесов: сосняки из *Pinus densiflora* Siebold & Zucc., темнохвойные леса, вторичные лиственные леса и лиственничники. Итоговые обучающие наборы для классификации лесов включали: для 2001 года — 200 целевых (≈ 20 тыс. пикселей) и 650 фоновых полигонов (≈ 160 тыс. пикселей); для 2021 года — 250 целевых (≈ 30 тыс. пикселей) и 695 фоновых полигонов (≈ 150 тыс. пикселей).

2.3.3 Классификация данных дистанционного зондирования

Мы выполнили классификацию спутниковых изображений с помощью GLAD Tools 2.0 с использованием предложенного командой GLAD и широко апробированного (Tyukavina et al., 2015; Potapov et al., 2019, 2021; Khan et al., 2024) метода машинного обучения на основе ансамблей деревьев решений с применением бутстреп-агрегации (Breiman, 1996). Бутстреп-агрегация (бэггинг) — это метод обучения ансамбля деревьев решений, который повышает точность модели за счет агрегации нескольких элементов базового алгоритма. Как показано в оригинальном исследовании (Breiman, 1996), ансамбли с 25–50 деревьями обычно достигают оптимальной производительности для задач классификации с ограниченным числом классов. Метод демонстрирует убывающую отдачу: за пределами критической точки дополнительные деревья обеспечивают лишь незначительное снижение дисперсии. Для больших наборов

данных 10–25 деревьев обычно обеспечивают сопоставимую точность при сохранении вычислительной эффективности (Breiman, 1996).

На каждом этапе классификации был использован ансамбль из 25 деревьев решений, где каждое дерево было построено на основе случайной выборки, содержащей 20 % пикселей от полного обучающего набора данных. Затем на основе выходных данных всех деревьев решений была рассчитана медианная вероятность принадлежности к классу. Мы использовали низкий порог обрезки = 0,0001, позволивший получить результат с высокой точностью. Итоговая классификация позволила нам полностью разделить данные Landsat на классы. Таким образом, мы получили два класса картографирования с порогом бинаризации 0,5.

Для обеспечения высокого качества данных мы провели несколько итераций классификации с последующей оценкой точности, на каждом этапе вручную уточняя обучающие выборки до тех пор, пока результаты не стабилизировались. Результаты классификации были маскированы с помощью глобальной модели высот древесной растительности (Global Forest Canopy Height) с порогом 10 м.

Для визуализации и оценки изменений площади распространения исследуемых лесов мы использовали стандартную векторную сетку 10×10 км (Murray, 2017). Для расчета площади лесов в каждой ячейке векторной сетки мы использовали функцию `exact_extract()` пакета «`exactextractr`» (Baston et al., 2021) в среде программирования R версии 4.3.1 (R Core Team, 2025). При расчете внесена поправка на площадь с помощью функции `cellSize()` пакета «`terra`» (Hijmans, 2023).

2.3.4 Оценка качества карты

В рамках классического подхода к оценке точности классификации спутниковых изображений (Stehman, 2013; Olofsson et al., 2014; Tyukavina et al., 2015; Potapov et al., 2020) была реализована количественная оценка точности

картографирования хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla*. Для этого сформирована стратифицированная экзаменационная выборка, где в качестве единицы выборки использован пиксель Landsat. Результаты классификации лесов с *Abies holophylla* были разделены на пять тематических классов:

- 1) Леса, присутствовавшие исключительно в 2001 г.;
- 2) Леса, присутствовавшие исключительно в 2021 г.;
- 3) Стабильные лесные участки (присутствовавшие в оба периода);
- 4) Актуальное распространение лесов с *A. holophylla* (составной класс, объединяющий классы 1–3 за вычетом потерь по данным продукта Global Forest Loss (Hansen et al., 2013));
- 5) Другая растительность в пределах картографического охвата.

Объем выборки (1520 пикселей) был определен с учетом пропорций площадей классов и предварительных оценок стандартных отклонений точности (Olofsson et al., 2014, уравнение 12). Для компенсации дисбаланса в распределении классов (целевые леса занимают незначительную долю ареала) были целенаправленно увеличены доли пикселей редких классов. Распределение пикселей выборки по странам представлено в таблице 2.2.

Таблица 2.2. Схема экзаменационной выборки для оценки точности карты (в пикселях)

	Актуальное распространение лесов с <i>A. holophylla</i>			Другая растительность
	2001	2021	Стабильные участки	
Всего	307	333	416	464
Россия	80	102	238	81
КНР	67	73	75	172
КНДР	105	104	50	110
Южная Корея	55	54	53	101

Для каждого пикселя выборки были собраны справочные данные путем визуальной интерпретации временных рядов снимков высокого разрешения в Google Планета Земля с привлечением фенологических показателей NDVI на основе Landsat ARD. Каждому пикселю присвоена бинарная категория: 1 — хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla*, 2 — иные типы растительности. После оценки качества классификации на основе выборки мы повторно провели интерпретацию тех пикселей, справочные данные о которых не соответствовали классификации, отмечая, что представляет каждый спорный пиксель: лесные культуры, вырубки, парки и т.д.

На основе выборки построены матрицы ошибок, строки которых соответствуют референсным (истинным) классам, столбцы — предсказанным (классифицированным) классам. Диагональные элементы матрицы отражают частоту верной классификации (истинно положительные решения), а остальные элементы показывают число ошибочных решений по результатам классификации. Пример матрицы для составного класса актуального распространения лесов с *A. holophylla* приведен в Таблице 2.3.

Таблица 2.3. Матрица ошибок для составного класса актуального распространения лесов с *A. holophylla*

		Фактические данные (справочные данные выборки)		
		Актуальное распространение лесов с <i>A. holophylla</i>	Другая растительность	Сумма
Результат классификации	Актуальное распространение лесов с <i>A. holophylla</i>	898	127	1025
	Другая растительность	3	476	479
	Сумма	901	603	1504

Точность была оценена с применением коррекции на площадь (Olofsson et al., 2014) и включала точность пользователя (англ. user's accuracy, UA) и точность производителя (англ. producer's accuracy, PA). Точность пользователя — это доля площади, отнесенной к определенному классу на карте, которая фактически соответствует этому классу «на местности». Точность производителя — это доля площади, относящейся к определенной категории на местности, которая отображается на карте как эта категория.

Расчеты выполнены с использованием функции `olofsson()` пакета R «`mapaccuracy`» (Costa, 2024) которая также позволила оценить 95 % доверительные интервалы для UA, PA и площадей и территориальную дифференциацию показателей (по всему ареалу и отдельно для России, КНР, КНДР и Южной Кореи). Оценка качества картографирования на основе выборки позволяет статистическую поправку к оценке площади. Мы рассчитали фактические площади лесов разных классов в каждой стране с использованием той же функции `olofsson()`.

Показатели точности могут быть интерпретированы следующим образом: UA характеризует надежность карты для пользователя (вероятность соответствия картографированного класса реальному объекту), тогда как PA отражает эффективность детекции класса создателем карты (долю правильно нанесенных объектов от их общего присутствия на местности).

Для Приморского края также была проведена оценка качества дешифрирования лесов в ходе полевых выездов в четыре района их распространения: юго-западный (национальный парк Земля Леопарда), северо-западный (государственный природный заповедник «Уссурийский», северо-восточный (окрестности поселка «Новая Москва») и юго-восточный (Ливадийский хребет). Предварительно на основании результатов картографирования были выбраны места полевых наблюдений. В ходе полевых работ точками были отмечены наблюдаемые границы смены растительных

сообществ. Затем было поведено сопоставление ожидаемых и наблюдаемых границ распространения исследуемых лесов в программе QGIS.

2.4 Оценка фрагментации

Под фрагментацией понимают нарушение целостности природных экосистем, происходящее, как правило, вследствие антропогенных нарушений. При дроблении природных сообществ на фрагменты происходят разнонаправленные изменения в их таксономическом составе, структуре и функциональных параметрах (Haddad et al., 2015; Ma et al., 2023).

Для оценки уровня фрагментации хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на всем ареале мы рассчитали число изолированных фрагментов (без смежных пикселей по сторонам или углам), с использованием функций `get_patches()` и `lsm_p_area()` пакета «*landscapemetrics*» (Hesselbarth et al., 2019) программной среды R. Мы посчитали площадь каждого фрагмента и долю фрагментов, состоящих из одного пикселя, используя функции `sum()` и `length()` пакета «*terra*».

Для анализа фрагментированности исследуемых лесов в разных частях ареала мы рассчитали значения максимального размера патча в каждой ячейке сетки 10×10 км, используя функцию `exact_extract()` пакета «*exactextractr*» в R и сравнили результаты по странам.

2.5 Оценка потенциального распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Моделирование потенциального распространения видов и сообществ позволяет дать косвенную оценку степени трансформации экосистем и определить приоритетные территории для их сохранения в условиях антропогенного пресса и изменяющегося климата (Faleiro et al., 2013). В последнее время широко используются методы экологического моделирования ареалов (англ. *species distribution modeling, SDM*) (Guisan, Zimmermann, 2000; Elith et al., 2006), позволяющие с высокой вероятностью

спрогнозировать потенциально пригодные места обитания видов/сообществ на основе данных об их современном распространении и биоклиматических показателей, характеризующих исследуемую территорию.

Мы смоделировали потенциальное распространение исследуемых лесов, используя два набора верифицированных данных о присутствии/отсутствии сообществ этих лесов. Первый набор включал 500 точек (пикселей) присутствия и 500 точек отсутствия, случайно распределенных в пределах целевых и фоновых полигонов обучающей выборки, созданной для картографирования распространения исследуемых лесов в 2021 г. (раздел 2.3.2). Второй набор состоял из 905 точек присутствия и 613 точек отсутствия лесов с *A. holophylla*, полученных методом стратифицированной случайной выборки для оценки точности карты (раздел 2.3.4).

В качестве предикторов модели были использованы топографические параметры (высота, уклон, экспозиция), рассчитанные по ЦМР SRTM, и климатические переменные из базы CHELSA (Karger et al., 2017). Мы включили в анализ следующие переменные: BIO7 (разница между средней температурой самого теплого месяца (BIO5) и самого холодного месяца (BIO6)), GDD5 (Growing Degree Days, сумма температур > 5°C) и GSP (Growing Season Precipitation, сумма осадков за вегетационный период). Эффективность аналогичных климатических индексов (индекс континентальности, тепловой индекс Кира, количество осадков, выпадающих в виде дождя) при изучении формирования растительных сообществ Северо-Восточной Азии хорошо документирована (Kira, 1977; Nakamura et al., 2007; Krestov et al., 2009; Petrenko et al., 2025). В отличие от часто используемых в экологических моделях ареалов предикторов WorldClim bio1–bio19 (Hijmans et al., 2005) и расширенной версии bio1–bio30 (Noce et al., 2020), эти параметры являются физиологически значимыми для растений (Korznikov et al., 2018; Petrenko et al., 2025). Уровень мультиколлинеарности переменных, использованных в анализе, не превышал

0,7. Все растровые предикторы были приведены к единому пространственному разрешению (≈ 30 м, $0,00025^\circ \times 0,00025^\circ$), соответствующему результатам классификации ДДЗ (раздел 2.3.3).

Анализ нелинейных взаимосвязей между распространением исследуемых лесов и параметрами среды был выполнен в пакете R «biomod2» (Guéguen et al., 2025) с применением стратифицированной перекрестной проверки (Wenger & Olden, 2012; 5 повторов) при сохранении равного соотношения точек присутствия и отсутствия (по методу Rausell-Moreno et al., 2025).

Были использованы два алгоритма машинного обучения на основе деревьев решений: случайный лес (Random Forest; Breiman, 2001) и градиентный бустинг (XGBoost; Chen, Guestrin, 2016). Неопределенности прогнозирования были минимизированы путем создания консенсусной модели на основе выходных данных индивидуальных моделей (Araújo, New, 2007) в соответствии с передовым опытом SDM (Araújo et al., 2019). При разработке моделей были применены маски ограничения (англ. clamping masks). Параметры моделей приведены в приложении 3 (табл. П-3.1, П-3.2).

Для оценки качества моделей были применены три метрики: TSS (True Skill Statistic; Allouche et al., 2006), AUC (Area Under the Curve; Hanley, McNeil, 1982; Jiménez-Valverde, 2012) и индекс Бойса (Boyce et al., 2002). При построении ансамблей были отобраны модели с $AUC > 0,6$ и $TSS > 0,2$; ансамбли были сформированы на основе этих метрик. Для бинарных прогнозов были использованы все три метрики. Всего создано 12 бинарных прогнозных карт (2 набора данных \times 2 ансамбля моделей \times 3 порога бинаризации). На их основе мы оценили площадь потенциально пригодных территорий для хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в разных частях ареала. Кроме того, мы рассчитали площадь потенциального распространения лесов в каждой ячейке сетки 10×10 км с использованием функции `exact_extract()` пакета «`exactextractr`».

2.6 Оценка исторических изменений лесов с *A. holophylla*

Для оценки исторических изменений в распределении исследуемых лесов были оцифрованы все доступные картографические источники в программе QGIS 3.28.11. Была проведена интерпретация записей первых лесных экспедиций в российской части ареала хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в 1860-х и 1880-х годах. В частности, мы использовали отчеты А.Ф. Будищева (1867, 1883) и отчет лесной экспедиции М. И. Пястускевича (1886), который был впервые опубликован Ю.И. Манько (2016). Для стандартизации мы привязали оцифрованные карты к нашему картографическому продукту с помощью векторной сетки 10×10 км.

ГЛАВА 3. РАЗНООБРАЗИЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С *ABIES HOLOPHYLLA*¹

3.1 Эколого-флористическая классификация лесов с *A. holophylla*

В результате проведенного анализа было установлено восемь фитоценонов хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, относящихся к классу *Quercetea mongolicae*, порядку *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis*, союзу *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* (табл. 3.1). Шесть фитоценонов были отнесены к пяти ассоциациям с двумя субассоциациями. Два фитоценона

¹ Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в работах:

1) 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) (0,20/0,68).

2) 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) (1,11/3,70).

3) 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) (0,34/0,56).

затруднительно отнести к определенным синтаксонам, поэтому мы описали их как безранговые сообщества и дали общую характеристику с учетом рассчитанных для них диагностических видов.

Таблица 3.1. Комбинированная синоптическая таблица с классами константности и значениями верности (коэффициент $\phi \times 100$ — верхние индексы) для исследуемых лесов. Сокращения: *D.d.–Q.m.* — вид также является диагностическим видом союза *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae*; *Q.m.* — вид также является диагностическим видом класса *Quercetea mongolicae*

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
Число описаний	11	11	24	16	16	36	31	82
Сообщество «<i>Magnolia sieboldii–Abies holophylla</i>»								
<i>Ainsliaea acerifolia</i>	IV ^(77.8)
<i>Tripterygium regelii</i>	IV ^(77.8)
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	III ^(71.6)
<i>Sasamorpha borealis</i>	III ^(71.6)
<i>Magnolia sieboldii</i>	III ⁽⁶⁷⁾	.	.	.	I	.	.	.
<i>Rhododendron schlippenbachii</i>	III ⁽⁶⁷⁾	.	.	.	I	.	.	.
<i>Viburnum wrightii</i>	III ^(64.9)
<i>Viola diamantiaca</i>	III ^(60.6)	.	I	I
<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>japonica</i>	III ^(51.4)	.	.	.	I ^(14.6)	.	.	I
<i>Acer komarovii</i>	III ^(44.9)	.	.	.	I	I	.	I
<i>Meehania urticifolia</i>	II ^(57.7)
<i>Toxicodendron trichocarpum</i>	II ^(57.7)
<i>Disporum smilacinum</i>	II ^(53.9)	.	I
<i>Arachniodes miqueliana</i>	II ^(49.7)
<i>Aristolochia manshuriensis</i>	II ^(49.7)
<i>Neillia incisa</i>	II ^(49.7)
<i>Symplocos sawafutagi</i>	II ^(49.7)
<i>Acer ukurunduense</i>	II ^(31.3)	II ^(23.6)	.	I
Сообщество «<i>Carex drymophila–Abies holophylla</i>»								
<i>Carex drymophila</i>	.	V ^(93.3)	I
<i>Thalictrum tuberiferum</i>	.	V ^(79.6)	I	I
<i>Philadelphus schrenkii</i>	II ⁽¹⁵⁾	V ^(75.1)
<i>Syringa oblata</i> subsp. <i>dilatata</i>	.	V ⁽¹⁰⁰⁾
<i>Vicia ramuliflora</i>	.	IV ^(39.7)	I	II	I	I	II ^(13.6)	I

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Carex pediformis</i>	.	III ^(71.6)
<i>Trigonotis radicans</i> var. <i>sericea</i>	.	III ^(71.6)
<i>Muhlenbergia japonica</i>	.	III ^(63.9)	I
<i>Viburnum opulus</i> subsp. <i>calvescens</i>	.	III ^(59.2)	I
<i>Galium spurium</i>	.	III ^(53.2)	I ^(12.6)
<i>Pyrola japonica</i> (Q.m.)	.	III ⁽⁴⁸⁾	.	I	I	I	I	I
<i>Viola collina</i>	I	III ^(36.3)	I	I	I	.	I	I
<i>Polemonium villosum</i>	.	II ^(57.7)
<i>Iris uniflora</i>	.	II ^(49.7)
<i>Malus sieboldii</i>	I	II ^(47.6)	I
<i>Artemisia sylvatica</i>	.	II ^(45.4)	I
<i>Eleutherococcus sessiliflorus</i>	I	II ^(31.5)	I	.	.	I	I	I
Acc. Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae								
<i>Brachybotrys paridiformis</i>	I	.	V ^(79.4)	.	.	I	I	I
<i>Stellaria bungeana</i>	.	.	V ^(63.6)	I	.	I	II ^(10.5)	I
<i>Phlomoides maximowiczii</i>	.	.	IV ^(72.6)	.	.	I	.	I
<i>Oxalis obtriangulata</i>	.	.	IV ^(61.2)	I	.	I	I	I
<i>Geum aleppicum</i>	.	.	III ^(51.7)	I	.	.	.	I
<i>Lonicera maackii</i>	.	.	III ^(47.2)	II	.	I	.	I
<i>Viola acuminata</i>	I	II	III ^(23.1)	I	.	II	II	I
<i>Ranunculus japonicus</i>	.	.	II ⁽⁴⁴⁾	.	.	.	I	.
<i>Pseudostellaria japonica</i>	.	.	II ^(43.3)
<i>Chrysosplenium sinicum</i>	.	.	II ^(43.1)	.	.	I	.	I
<i>Geranium wilfordii</i>	.	I	II ^(36.9)	.	.	.	I	I
Acc. Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae								
<i>Equisetum hyemale</i>	.	.	I	V ^(76.7)	.	I	I	I
<i>Alnus hirsuta</i>	.	.	I	IV ⁽⁷³⁾	.	.	I	I
<i>Carex dispalata</i>	.	.	II ^(18.9)	IV ⁽⁶⁴⁾	.	I	.	.
<i>Prunus padus</i>	.	I	I	IV ^(59.2)	.	.	I	I
<i>Trigonotis radicans</i>	.	.	I	IV ^(53.1)	.	II	II	I
<i>Lilium distichum</i>	.	I	II	IV ^(41.4)	I	I	II	I
<i>Caltha palustris</i>	.	.	I ^(11.5)	III ^(48.6)	.	I	I	.
<i>Trisetum sibiricum</i>	.	.	.	II ^(54.7)	.	.	I	I
<i>Carex umbrosa</i> subsp. <i>pseudosabynensis</i>	.	.	.	II ⁽⁵¹⁾	.	I	I	.
<i>Platanthera metabifolia</i>	.	.	.	II ^(47.5)
<i>Lychnis fulgens</i>	.	.	.	II ⁽⁴⁴⁾	.	.	I	.
<i>Pleurospermum uralense</i>	.	.	I	II ^(36.2)	.	I	II ^(21.1)	I

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Pedicularis resupinata</i>	II ^(19.5)	.	I	II ^(31.8)	.	I	I	.
Подсоюз <i>Filipendulo palmatae–Juglandenion mandshuricae</i>								
<i>Sanicula rubriflora</i>	.	I	IV ^(43.8)	II	.	I	I	II
<i>Filipendula palmata</i>	.	I	IV ^(42.6)	IV ^(33.9)	.	I	II	I
<i>Carex accrescens</i>	.	.	IV ^(38.8)	III ^(21.3)	.	I	II	I
<i>Juglans mandshurica</i>	.	III	IV ^(20.4)	V ^(31.6)	I	II	IV ^(18.7)	II
<i>Athyrium crenuloserrulatum</i>	.	.	III ^(39.3)	II	.	I	I	I
<i>Onoclea struthiopteris</i>	.	.	III ^(28.3)	IV ^(35.9)	.	I	III ^(17.3)	I
<i>Phellodendron amurense</i>	.	I	III ^(23.7)	V ^(42.7)	I	I	II	II
<i>Dioscorea nipponica</i>	.	I	III ^(16.3)	IV ^(35.9)	.	II	II	II
<i>Carex uda</i>	.	.	II ^(31.4)	III ^(38.9)	.	I	I	.
<i>Aconitum alboviolaceum</i>	.	.	II ^(26.3)	III ^(33.2)	.	I	I	I
<i>Impatiens furcillata</i>	.	.	II ^(21.8)	II ^(38.6)	.	I	I	I
<i>Veratrum dahuricum</i>	.	.	II ^(20.8)	II ⁽²⁷⁾	.	I	I	.
<i>Clematis fusca</i>	.	I	II ⁽²⁰⁾	II ^(28.1)	.	I	I	I
<i>Anemonoides glabrata</i>	.	.	II	II ^(32.9)	.	I	I	I
Acc. <i>Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii</i>								
<i>Betula schmidtii</i>	I	.	.	.	V ^(84.4)	.	.	I
<i>Rhododendron mucronulatum</i>	I	.	I	.	V ^(82.6)	.	I	I
<i>Carex callitrichos</i> var. <i>nana</i> (D.d.–Q.m.)	I	.	I	I	V ^(64.8)	I	I	I
<i>Weigela florida</i>	.	.	I	.	III ^(66.4)	.	.	I
<i>Halosciastrum melanotilingia</i>	II ^(47.5)	.	.	.
<i>Lespedeza bicolor</i>	.	.	I	.	II ^(39.6)	I	I	I
<i>Artemisia keiskeana</i>	I	I	.	.	II ⁽³⁶⁾	I	.	I
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	I	.	.	.	II ^(33.9)	.	I	I
<i>Pyrola renifolia</i>	.	.	.	I	II ^(31.4)	I	I	I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	.	I	I	I	II ^(30.3)	I	I	I
Acc. <i>Mitello nudae–Abietetum holophyllae</i>								
<i>Lamium album</i> subsp. <i>barbatum</i>	.	.	III ⁽²⁰⁾	I	.	V ^(50.9)	III	I
<i>Hylodesmum podocarpum</i> subsp. <i>oxyphyllum</i>	IV ^(68.7)	I	II
<i>Circaea alpina</i>	.	II	I	I	I	IV ⁽⁴⁴⁾	I	II
<i>Urtica thunbergiana</i> subsp. <i>thunbergiana</i>	.	.	I	.	.	III ^(57.4)	I	I
<i>Chrysosplenium pilosum</i> var. <i>valdepilosum</i>	.	.	II ^(20.5)	.	.	III ^(45.8)	.	I
<i>Actinidia polygama</i>	I	.	I	I	.	III ^(43.4)	I	I
<i>Mitella nuda</i>	.	II	.	I	.	III ^(36.7)	I	I

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Athyrium monomachi</i>	II ^(57.6)	.	I
<i>Picea jezoensis</i>	.	.	.	I	.	II ^(51.1)	.	I
<i>Chelidonium asiaticum</i>	.	.	I	.	.	II ^(44.2)	.	I
<i>Abies nephrolepis</i>	.	.	I	I	I	II ^(39.9)	I	I
Субасс. <i>Quercu mongolicae</i>–<i>Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae</i>								
<i>Athyrium spinulosum</i>	.	II	I	II	II	I	IV ^(28.8)	II
<i>Paeonia obovata</i>	.	II	.	I	.	II	III ⁽³⁸⁾	I
<i>Dryopteris expansa</i>	.	.	I	II	I	I	III ^(33.9)	I
<i>Lathyrus humilis</i>	.	.	I	.	.	I	II ^(38.1)	I
<i>Campanula punctata</i>	.	II	I	I	.	I	II ^(30.3)	I
Субасс. <i>Quercu mongolicae</i>–<i>Abietetum holophyllae typicum</i>, and								
Асс. <i>Quercu mongolicae</i>–<i>Abietetum holophyllae</i> and								
Союз <i>Carpino cordatae</i>–<i>Abietion holophyllae</i>								
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	II	IV	IV	V ^(27.8)	I	V ^(21.2)	IV	V ^(15.2)
<i>Carpinus cordata (Q.m.)</i>	V	V	IV	IV	II	V ^(17.8)	V	V ^(14.7)
<i>Abies holophylla</i>	V	V	IV	V	IV	V	V	V ^(10.5)
<i>Kalopanax septemlobus</i>	II	I	II	III	III	III	V ^(27.1)	IV ^(17.1)
<i>Acer barbinerve</i>	III	V	III	V ^(22.5)	.	V ^(20.9)	V	IV
<i>Acer mandshuricum</i>	.	II	IV ^(23.6)	V ^(29.9)	.	V ⁽³¹⁾	III	III
<i>Carex ussuriensis</i>	.	V ^(35.9)	I	IV ^(23.8)	I	IV ^(21.7)	IV ^(20.7)	II
<i>Viburnum sargentii</i>	.	.	IV ^(22.2)	V ⁽³⁵⁾	I	III	V ^(37.2)	II
Порядок <i>Tilio amurensis</i>–<i>Pinetalia koraiensis</i>								
<i>Acer tegmentosum</i>	II	III	III	III	IV	V	V	IV ^(14.2)
<i>Aegopodium alpestre</i>	.	.	V ^(58.4)	I	I	II	I	III ^(14.5)
<i>Berberis amurensis</i>	I	I	III ^(22.6)	II	I	I	III ^(21.1)	II
<i>Betula costata</i>	.	.	III	IV ^(28.7)	.	IV ^(28.7)	IV ⁽²⁸⁾	II
<i>Carex auriculata</i>	.	.	V ^(23.1)	V ^(30.9)	I	V ^(29.4)	V ^(25.9)	IV
<i>Convallaria keiskei</i>	.	V ^(38.8)	II	IV	II	III	IV ^(19.3)	III
<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i>	III	V ^(25.3)	II	IV	IV	II	IV	III
<i>Diarrhena mandshurica</i>	.	III	V ^(34.5)	IV	.	II	IV ^(24.3)	III
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	.	IV	V	V	.	V ^(29.9)	V	IV
<i>Euonymus verrucosus</i>	.	V ^(28.8)	II	III	III	II	IV ^(15.6)	III
<i>Fraxinus chinensis</i> subsp. <i>rhynchophylla</i>	III	IV	II	III	II	II	V ^(23.9)	III
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	.	.	V	V ^(28.9)	II	V ^(28.9)	V ^(26.4)	V ^(17.4)
<i>Pinus koraiensis</i>	IV	V	III	IV	IV	V ^(20.9)	IV	V ^(11.1)
<i>Schisandra chinensis</i>	.	V	II	V ^(26.3)	IV	V	V ^(21.1)	IV
<i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i>	.	.	V	V ⁽³⁴⁾	I	V ^(27.7)	V ^(29.1)	IV

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Thalictrum filamentosum</i>	II	V	V	V	II	V ^(20.2)	V ^(20.2)	V
<i>Tilia amurensis</i>	V	V	V	V	V	V	V ^(11.8)	V
<i>Ulmus laciniata</i>	I	I	III	IV	.	V ^(38.1)	IV ^(22.7)	III
<i>Viola selkirkii</i>	I	III	II	IV	II	V ^(31.2)	IV	IV
<i>Waldsteinia maximowicziana</i>	.	IV ^(30.6)	II	III ^(19.1)	I	I	III ^(20.5)	I
Класс <i>Quercetea mongolicae</i>								
<i>Acer mono</i>	II	V	V	V	III	V ^(16.6)	V	V ^(16.6)
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	V	V	III	IV	V	V	V	V
<i>Actinidia arguta</i>	III	II	I	IV ^(20.4)	I	II	IV ^(24.6)	II
<i>Alniaria alnifolia</i>	I	IV	I	II	II	III	V ^(31.8)	III
<i>Athyrium yokoscense</i>	II	I	II	I	III ^(29.1)	I	II	I
<i>Carex siderosticta</i>	V	V	V	V	V	V	V ^(10.1)	IV
<i>Maianthemum dilatatum</i>	.	.	II	I	III	IV ^(25.9)	III	II
<i>Maianthemum japonicum</i>	.	I	III ^(19.8)	V ^(51.7)	.	I	III ^(15.6)	I
<i>Quercus mongolica</i>	V	V	IV	IV	V ^(16.9)	III	V ^(13.6)	IV
Константные виды								
<i>Aconitum szukinii</i>	.	.	III ^(15.1)	V ^(55.5)	.	I	IV ^(33.6)	I
<i>Aconitum stoloniferum</i>	.	.	II ^(25.5)	.	.	III ^(45.1)	I	I
<i>Actaea asiatica</i>	I	II	II	IV	I	III	III	III
<i>Actaea dahurica</i>	I	.	II ^(14.7)	III ⁽³²⁾	I	I	III ^(18.8)	I
<i>Actinidia kolomikta</i>	I	IV	II	V	III	V ^(18.3)	V ^(20.8)	IV
<i>Adiantum pedatum</i>	.	II	II	II	I	IV ^(27.9)	III	III
<i>Adoxa moschatellina</i>	.	.	II	IV ⁽³⁹⁾	.	I	III ^(31.8)	I
<i>Anemonoides udensis</i>	.	.	.	II ⁽³¹⁾	.	II ^(18.7)	I	I
<i>Aralia elata</i>	.	II ^(25.1)	I	I	.	II ^(15.7)	I	I
<i>Arisaema amurense</i>	II	I	V ^(34.5)	V ⁽³⁶⁾	.	III	IV	II
<i>Artemisia argyi</i> var. <i>argyi</i>	II	.	II	III ^(26.9)	.	I	III ^(22.9)	I
<i>Aruncus dioicus</i>	.	II	II	V ^(40.2)	I	III ^(12.6)	III	I
<i>Asarum sieboldii</i>	II	V	IV	IV	I	V ^(25.2)	IV	IV
<i>Asparagus schoberioides</i>	.	.	I ^(13.1)	II ^(25.1)	.	I	I	.
<i>Aster scaber</i>	I	.	I	II ^(22.6)	.	I	III ^(33.8)	I
<i>Astilbe chinensis</i>	III	.	IV ^(29.5)	IV ^(22.9)	.	II	III ^(11.6)	I
<i>Athyrium sinense</i>	.	.	III	V ^(41.8)	I	IV ^(16.5)	V ^(39.4)	III
<i>Betula pendula</i> subsp. <i>mandshurica</i>	.	II	I	III ^(23.5)	II	I	III ⁽²⁵⁾	I
<i>Cardamine leucantha</i>	.	III	IV ^(17.9)	V ^(30.5)	.	III	V ^(25.3)	II
<i>Carex lanceolata</i>	I	III	III	II	III ^(14.5)	I	III ^(15.8)	I
<i>Carex quadriflora</i>	.	.	II	III	I	III ^(19.4)	II	II
<i>Carex rhizina</i> subsp. <i>reventa</i>	.	.	I	IV ^(32.8)	I	IV ^(32.8)	III ^(19.3)	II
<i>Caulophyllum robustum</i>	.	.	III ^(21.1)	V ^(44.7)	.	II	III ^(18.3)	II

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Chrysosplenium pilosum</i>	.	I	I	III ^(30.2)	.	I	II ^(21.5)	I
<i>Cirsium schantarense</i>	.	I	I	IV ^(50.2)	.	I	II ^(18.2)	I
<i>Deparia pycnosora</i>	.	III	III ⁽¹²⁾	V ^(41.7)	.	II	III	II
<i>Deutzia parviflora</i> var. <i>parviflora</i>	.	I	II	IV	I	IV ^(25.4)	V ^(30.1)	III
<i>Diarrhena fauriei</i>	.	.	I	II ^(20.5)	.	I	II ^(21.5)	I
<i>Dryopteris goeringianum</i>	.	.	II	II	.	III ^(25.5)	II	I
<i>Euonymus alatus</i>	.	V ^(33.1)	III ^(11.7)	IV ⁽²³⁾	.	III	III ^(9.7)	I
<i>Euonymus macropterus</i>	II ^(23.8)	.	I	II ^(18.3)	I	.	I	I
<i>Euonymus sachalinensis</i>	II	I	I	II	II	IV ^(39.9)	II	I
<i>Filipendula glaberrima</i>	.	.	I	II ^(33.6)	.	I	I ^(16.6)	I
<i>Fraxinus mandshurica</i>	I	I	V ^(25.3)	V ^(28.4)	I	V ^(33.7)	III	III
<i>Galium davuricum</i>	I	IV	II	V ^(25.1)	.	IV ^(20.4)	IV ^(14.9)	III
<i>Heracleum dissectum</i>	.	.	III ^(20.4)	IV ^(40.9)	.	I	III ^(31.3)	I
<i>Hylomecon vernalis</i>	.	.	IV ^(24.2)	IV	.	IV ^(24.2)	IV	III
<i>Impatiens noli-tangere</i>	.	.	III ^(32.2)	II	.	III ^(22.2)	II	I
<i>Isodon excisus</i>	II	I	II	IV ^(31.3)	I	I	III ^(16.4)	I
<i>Lonicera chrysantha</i>	.	.	I	IV ^(30.7)	I	III ^(22.4)	III ^(21.4)	II
<i>Lonicera praeflorens</i>	.	V ^(25.1)	II	III	II	IV	IV ^(16.9)	III
<i>Maackia amurensis</i>	II	IV ^(33.4)	I	.	III	II	II	III ⁽⁸⁾
<i>Maianthemum bifolium</i>	.	V	II	IV	I	V ^(27.1)	IV ^(18.4)	IV
<i>Nabalus tatarinowii</i> subsp. <i>tatarinowii</i>	.	.	II	IV ^(24.9)	.	III ^(21.5)	IV ^(31.8)	II
<i>Osmundastrum cinnamomeum</i> subsp. <i>asiaticum</i>	.	I	I	IV ^(29.3)	II	I	IV ⁽³¹⁾	II
<i>Oxalis acetosella</i>	.	IV	III	V	I	V ^(27.7)	IV	IV
<i>Parasenecio hastatus</i>	.	I	IV ^(21.8)	IV ^(26.7)	.	IV ^(25.1)	III	II
<i>Parasenecio praetermissus</i>	I	III	III	IV	I	IV ⁽¹⁵⁾	III	III
<i>Paris verticillata</i>	.	III	I	III ^(21.2)	.	IV ^(33.2)	II	I
<i>Phegopteris connectilis</i>	.	II	I	IV ^(33.6)	II	I	III ^(18.3)	I
<i>Phryma nana</i>	I	V	II	III	I	V ^(25.6)	IV	V ^(20.8)
<i>Plagiorhegma dubium</i>	.	V ^(34.5)	I	IV ^(19.4)	.	II	IV ^(28.5)	II
<i>Polemonium chinense</i>	.	.	II ^(18.5)	I	.	II	III ^(37.6)	I
<i>Polystichum subtripteron</i>	.	.	.	III ^(26.9)	.	III ^(29.4)	II	II
<i>Prunus maximowiczii</i>	II	II	.	III	.	IV ^(22.5)	II	III ^(14.6)
<i>Pseudostellaria sylvatica</i>	.	IV	II	IV	I	IV	V ^(28.8)	III
<i>Pyrus ussuriensis</i>	I	.	I	III ^(33.4)	.	I	II ^(20.7)	I
<i>Rhamnus davurica</i>	.	I	II ^(18.7)	II ^(16.5)	.	I	II ^(14.2)	I
<i>Ribes mandshuricum</i>	.	II	II	IV	.	V ^(40.3)	IV ^(25.2)	III
<i>Ribes maximoviczianum</i>	.	.	I	II	I	V ^(48.4)	III ⁽²³⁾	II

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Rubia chinensis</i>	.	.	III ^(29.2)	I	.	II ^(15.9)	II	I
<i>Rubia cordifolia</i>	.	.	II	II	.	III ^(27.6)	II	I
<i>Rubus crataegifolius</i>	I	I	II	II ^(20.4)	I	I	I	I
<i>Saussurea subtriangulata</i>	.	.	II	IV ^(39.6)	I	II	IV ^(33.5)	I
<i>Scutellaria pekinensis</i> var. <i>ussuriensis</i>	.	.	IV ⁽²⁷⁾	III	I	III	III ^(20.1)	II
<i>Spiraea chamaedryfolia</i>	.	II	I	III ^(30.2)	I	I	III ^(23.1)	II
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	.	III	II	III ^(24.2)	.	II	II	II
<i>Urtica dioica</i> subsp. <i>holosericea</i>	.	I	I	II	.	II ^(14.4)	II	I
<i>Valeriana fauriei</i>	.	I	V ^(33.3)	IV ^(26.9)	.	II	V ^(41.2)	I
<i>Veronicastrum sibiricum</i>	.	I	I	II ^(24.4)	.	I	III ^(39.4)	I
<i>Viburnum sargentii</i>	.	.	IV ^(22.2)	V ⁽³⁵⁾	I	III	V ^(37.2)	II
<i>Vitis amurensis</i>	.	III	III	V ^(21.5)	I	V ⁽²¹⁾	V ^(25.9)	III
Союз Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae								
<i>Angelica cincta</i>	.	.	I	II	.	I	II ^(20.2)	I
<i>Bupleurum longiradiatum</i>	I	I	.	I	.	I	I	I
<i>Carex rhizina</i> subsp. <i>reventa</i>	.	.	I	IV ^(32.8)	I	IV ^(32.8)	III ^(19.3)	II
<i>Dictamnus dasycarpus</i>	.	I	I
<i>Fragaria orientalis</i>	.	I ^(33.1)	.	.	.	I	.	I
<i>Geranium maximowiczii</i>	.	.	I	I	.	I	II ^(33.9)	.
<i>Hemerocallis middendorffii</i>	I	.	I
<i>Polygonatum involucratum</i>	I	II	I	.	I	IV ^(36.6)	III	II
<i>Vicia amurensis</i>	.	I ^(28.4)
<i>Vincetoxicum ascyrifolium</i>	.	II ^(48.4)	I
Союз Corylo heterophyllae–Quercion mongolicae								
<i>Codonopsis lanceolata</i>	I	I	I	I
<i>Corylus heterophylla</i>	I
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	.	I	.	I	I	.	I
<i>Potentilla freyniana</i>	I
<i>Spodiopogon sibiricus</i>	I	.	.	.
<i>Veratrum maackii</i>	.	.	I
Прочие виды								
<i>Amphicarpaea edgeworthii</i>	.	I	II	.	I	I	II ^(20.9)	I
<i>Anemonoides umbrosa</i>	.	II	I	I	.	I	II ^(12.3)	I
<i>Betula dahurica</i>	.	III ^(32.7)	I	I	I	I	III ^(23.8)	I
<i>Celastrus flagellaris</i>	.	.	I	I	.	I	II ^(32.3)	I
<i>Lathyrus komarovii</i>	.	II	I	II	.	I	III ^(29.9)	I
<i>Lonicera maximowiczii</i>	.	.	.	I	.	II ^(28.3)	I	I
<i>Melica nutans</i>	.	.	I	II ^(24.1)	.	.	I	I
<i>Milium effusum</i>	.	I	I	II	.	I	II ^(15.3)	I

Номер фитоценона	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Moehringia lateriflora</i>	.	III	I	II	II	I	III ^(29.2)	I
<i>Osmorhiza aristata</i>	I	.	I	.	.	II	II	II ^(17.5)
<i>Populus suaveolens</i>	.	I	I	II ^(27.7)	.	I	I	.
<i>Potentilla fragarioides</i>	.	I	II	I	I	I	II ^(17.6)	I
<i>Prunus sargentii</i>	IV ^(43.3)	.	I	I	I	.	III ^(22.3)	I
<i>Symplocarpus renifolius</i>	.	.	.	I ⁽⁴¹⁾
<i>Solidago virgaurea</i>	II	.	I	II	II	I	II ^(19.6)	I
<i>Tilia mandshurica</i>	I	II	I	I	I	I	I	II ^(8.3)
<i>Viburnum burejaeticum</i>	.	II	I	II	.	I	.	I
<i>Vicia unijuga</i>	.	I	I	I	I	I	II ^(21.4)	I
<i>Viola orientalis</i>	.	I	I	.	II ^(28.3)	.	.	I

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

Ассоциация *Mitello nudae–Abietetum holophyllae* Dzyzyurova, Lisitsyna, Korznikov, Dudov, Petrenko et Krestov 2025

Ассоциация *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii* Petrunenko et Dzizyurova 2024

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

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

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

Сообщество *Carex drymophila–Abies holophylla*

Сообщество *Magnolia sieboldii–Abies holophylla*

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

Ассоциация *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae* Gumarova, Prokhorenko, Verkholat ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov, 2023

Ассоциация *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* Petrunenko et Dzizurova 2024 nom. mut. nov.

3.2 Характеристики синтаксонов

1. Сообщество «*Magnolia sieboldii–Abies holophylla*»

Диагностические виды: *Abies holophylla*, *Acer komarovii*, *Acer ukurunduense*, *Ainsliaea acerifolia*, *Arachniodes miqueliana*, *Aristolochia manshuriensis*, *Disporum smilacinum*, *Euonymus oxyphyllus*, *Hepatica nobilis* var. *japonica*, *Magnolia sieboldii*, *Meehania urticifolia*, *Neillia incisa*, *Rhododendron schlippenbachii*, *Sasamorpha borealis*, *Symplocos sawafutagi*, *Toxicodendron trichocarpum*, *Tripterygium regelii*, *Viburnum wrightii*, *Viola diamantiaca*.

Описание. Безранговое сообщество представляет собой южный вариант хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla* и *Magnolia sieboldii* в древостое с карликовым бамбуком (*Sasamorpha borealis*) в подлеске.

Разнообразие. Наблюдаемое видовое богатство — 150 видов сосудистых растений, ожидаемое — 200 ± 19 видов. Данные растительные сообщества встречаются в горах на юге Корейского полуострова на высотах от 650 до 1140 м над ур. м. на крутых склонах (30–35°) западной (реже северо-восточной) экспозиции (рис. 3.1).

2. Сообщество «*Carex drymophila–Abies holophylla*»

Диагностические виды: *Abies holophylla*, *Artemisia sylvatica*, *Carex drymophila*, *Carex pediformis*, *Eleutherococcus sessiliflorus*, *Galium spurium*, *Iris uniflora*, *Malus sieboldii*, *Muhlenbergia japonica*, *Philadelphus schrenkii*, *Polemonium villosum*, *Pyrola japonica*, *Syringa oblata* subsp. *dilatata*, *Thalictrum*

tuberiferum, *Trigonotis radicans* var. *sericea*, *Viburnum opulus* subsp. *calvescens*, *Vicia ramuliflora*, *Viola collina*.

Описание. Безранговое сообщество описано на основе геоботанических описаний из Северной и Южной Кореи. Характеризуется разными по экологии видами, и возможно имеет искусственные границы в связи с недостатком данных.

Разнообразие. Наблюдаемое видовое богатство — 159 видов сосудистых растений, ожидаемое — 211 ± 20 видов. Данные растительные сообщества были описаны на высотах от 75 до 250 м над ур. м. на склонах разной крутизны (5–25°) и экспозиции (рис. 3.1).

3.–4. *Filipendulo palmatae–Juglandenion mandshuricae* suball. nov. (табл. П-1.1 в приложении 1, описания 1–20)

Номенклатурный тип — *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* Petrunenko et Dzizurova 2024 nom. mut. (см. ниже).

Диагностические виды: *Aconitum alboviolaceum*, *Anemonoides glabrata*, *Athyrium crenuloserrulatum*, *Brachybotris paridiformis*, *Carex accrescens*, *Carex uda*, *Clematis fusca*, *Dioscorea nipponica*, *Filipendula palmata*, *Impatiens furcillata*, *Juglans mandshurica*, *Onoclea struthiopteris*, *Oxalis obtriangulata*, *Phellodendron amurense*, *Phlomooides maximowiczii*, *Sanicula rubriflora*, *Stellaria bungeana*, *Veratrum dahuricum*.

Синонимы: типы леса чернопихтарник папоротниковый, чернопихтарник кленово-недотроговый (Васильев, Колесников, 1962).

Состав и структура. Дрevesтой полидоминантный, представлен двумя–тремя ярусами. Первый ярус образуют деревья высотой 20–27 м. В первом ярусе наиболее обычны *Abies holophylla*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Pinus koraiensis*, *Tilia amurensis*. Второй ярус (12–15 м) образуют *Acer mono*, *A. pseudosieboldianum* и *Ligustrina amurensis*. Кроме того, в него входит подрост видов первого яруса: *Abies holophylla*, *Acer mono*, *Fraxinus mandshurica*,

Phellodendron amurense, *Ulmus laciniata*. Третий ярус (8–10 м) образуют *Acer mono* и *Carpinus cordata*. Кустарниковый ярус отличается высокими обилием и разнообразием видов, его образуют разные виды бересклетов (*Euonymus alatus*, *E. verrucosus*, *E. macropterus*) и жимолости (*Lonicera praeflorens*, *L. maakii*), а также *Berberis amurensis*, *Corylus sieboldiana* var. *mandshurica*, *Eleutherococcus senticosus*, *Philadelphus tenuifolius*, *Ribes maximoviczianum*, *Viburnum sargentii*, *Weigela praecox*, *Zabelia dielsii*, и др. Общее проективное покрытие видов травяного яруса в среднем составляет 50 %. Наиболее типичны следующие мезофитные виды: *Carex accrescens*, *Carex auriculata*, *Diarrhena mandshurica* и *Onoclea struthiopteris*. Значительно в нем участие мезогигро- и гигрофитов: *Aconitum alboviolaceum*, *Aconitum szukinii*, *Carex uda*, *Cardamine leucantha*, *Filipendula palmata*, *Sanicula rubriflora*, *Impatiens furcillata*, *Scutellaria pekinensis* var. *ussuriensis*.

Разнообразие. Флористическая насыщенность — от 40 до 89 (в среднем 68) видов на 400 м². Число зарегистрированных видов — 325. Ожидаемое видовое богатство — 460 ± 39 видов.

Экология. Сообщества обычно встречаются на речных террасах, вблизи пойм. Они занимают выровненные участки или пологие склоны (средний уклон 2°) с достаточным или избыточным увлажнением. Сообщества встречаются на высотах от 47 до 226 м над ур. м.

Распространение. Сообщества этой ассоциации встречаются в России, предположительно могут встречаться на северо-востоке Китая вблизи границы с Россией и в Северной Корее.

3. *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* Petrunenko et Dzizurova 2024 *nom. mut. nov.* (табл. П-1.1 в приложении 1, описания 1–10), замещенное название — *Matteuccio struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* Petrunenko et Dzizurova 2024.

Мы ввели поправку в название ассоциации согласно статье 45 Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (МКФН) (Theurillat et al., 2021), так как *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (название впервые опубликовано в 1866 г. в Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo 1: 235) является поздним синонимом *Onoclea struthiopteris* (L.) Roth (название впервые опубликовано в 1794 г. в Ann. Bot. (Usteri) 10: 54) (POWO, 2025). Согласно принципу приоритета, более раннее валидное название должно быть использовано в качестве имяобразующего таксона (Theurillat et al. 2021).

Номенклатурный тип — описание 13 в таблице 7 на стр. 106 (Петруненко, Дзизюрова, 2024) (= описание 10 в табл. П-1.1 в приложении 1).

Диагностические виды: *Brachybotris paridiformis*, *Chrysosplenium sinicum*, *Geranium wilfordii*, *Geum allepicum*, *Lonicera maackii*, *Oxalis obtriangulata*, *Phlomidoides maximowiczii*, *Pseudostellaria japonica*, *Ranunculus japonicus*, *Stellaria bungeana*, *Viola acuminata*.

Состав и структура. Древозостой представлен двумя–тремя ярусами. Первый и второй ярус образованы хвойными (*Abies holophylla*, *Pinus koraiensis*) и разнообразными видами лиственных деревьев (*Betula pendula* subsp. *mandshurica*, *Fraxinus rhynchophylla*, *F. mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *U. japonica*). Во втором ярусе практически всегда присутствует *Acer mono*. Для третьего яруса этот вид также характерен и встречается совместно с *Carpinus cordata*. В кустарниковом ярусе доминируют и часто встречаются *Eleutherococcus senticosus*, *Viburnum sargentii* и различные виды жимолости. Травяной ярус также характеризуется высоким видовым разнообразием, наиболее типичны *Aegopodium alpestre*, *Brachybotris paradiformis*, *Chrysosplenium sinicum*, *Onoclea struthiopteris*. Общее проективное покрытие видов травяного яруса в среднем составляет 50 %.

Разнообразие. Флористическая насыщенность — от 40 до 89 (в среднем 68) видов на 400 м². Число зарегистрированных видов — 273. Ожидаемое видовое богатство — 360 ± 26 видов.

Экология. Сообщества этой ассоциации занимают речные террасы вблизи пойм, с достаточным, но не избыточным увлажнением.

Распространение. Сообщества этой ассоциации встречаются в России, предположительно могут встречаться на северо-востоке Китая вблизи границы с Россией и в Северной Корее.

4. *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae* Gumarova, Prokhorenko, Verkholat ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023 (табл. П-1.1 в приложении 1, описания 11–20).

Номенклатурный тип — описание 22 в табл. 6 на стр. 111–117 (Krestov et al. 2006) (= описание 14 в табл. П-1.1 в приложении 1).

Диагностические виды: *Alnus hirsuta*, *Caltha palustris*, *Carex dispalata*, *Carex umbrosa* subsp. *pseudosabynensis*, *Equisetum hyemale*, *Lilium distichum*, *Lychnis fulgens*, *Pedicularis resupinata*, *Platanthera Metabifolia*, *Prunus Padus*, *Trigonotis radicans*, *Trisetum sibiricum*.

Синонимы: тип леса чернопихтарник сиренево-ясеневоый (Васильев, Колесников, 1962), *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae* Gumarova, Prokhorenko et Verkholat 1994, nom. ined.; *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae* Gumarova, Prokhorenko et Verkholat ex Krestov, Song, Nakamura et Verkholat, 2006, nom. inval. (МКФН ст. 3о, 5а).

Состав и структура. Сообщества этой ассоциации отличаются от сообществ предыдущей составом травяного яруса, который включает гигрофиты с широким ареалом, такие как *Caltha palustris*, *Equisetum hyemale* и *Pedicularis resupinata*. Также часто встречаются *Asparagus schoberioides*, *Clematis fusca* и *Filipendula glaberrima*.

Разнообразие. Мы не смогли оценить α - и β -разнообразие для сообществ этой ассоциации, поскольку она была охарактеризована преимущественно на основе архивных описаний, выполненных на пробных площадях (ПП) разного размера: от 400 до 2500 м². Для большинства описаний также отсутствуют точные географические координаты, в связи с чем анализ факторов среды был не возможен для этих сообществ. Число зарегистрированных видов — 228 видов. Ожидаемое видовое богатство — 286 ± 22 .

Экология. Сообщества этой ассоциации характерны для влажных местообитаний, обычно встречаются на пологих склонах с северной и восточной экспозицией или на ровных участках в нижних частях речных террас, вблизи пойм.

Распространение. Сообщества встречаются в России, предположительно могут встречаться на северо-востоке Китая вблизи границы с Россией и в Северной Корее.

5. *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii* Petrunenko et Dzizurova 2024 (табл. П-1.2 в приложении 1, описания 1–20)

Номенклатурный тип — описание 9 в табл. 6 на стр. 105 (Петруненко, Дзизюрова, 2024) (= описание 13 в табл. П-1.2 в приложении 1).

Диагностические виды: *Artemisia keiskeana*, *Betula schmidtii*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex callitrichos* var. *nana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Halosciastrum melanotilingia*, *Lespedeza bicolor*, *Pyrola renifolia*, *Rhododendron mucronulatum*, *Weigela florida*.

Синонимы: тип леса чернопихтарник леспедцево-вейгеловый (Васильев, Колесников, 1962).

Состав и структура. Дрevesтой обычно представлен двумя ярусами. В первом ярусе (12–28 м, в сред. 20 м высотой) преобладают *Betula schmidtii* и *Quercus mongolica*, им часто сопутствует *Betula pendula* subsp. *mandshurica*. Во втором ярусе (10–14 м, в сред. 12 м) часто доминирует *Acer pseudosieboldianum*.

Ему сопутствуют *Abies holophylla*, *Carpinus cordata* и *Tilia amurensis*. Доминантом и эдификатором кустарникового яруса (2–4 м высотой) является *Rhododendron mucronulatum*. Присутствие остальных видов кустарников менее значимо, чаще других встречаются *Corylus sieboldiana* var. *mandshurica*, *Euonymus verrucosus*, *Lespedeza bicolor* и *Weigela praecox*. В травяно-кустарничковом ярусе фон создают осоки — *Carex callitrichos* var. *nana* и *C. siderosticta*, помимо них обычны *Artemisia keiskeana* и *Halosciastrum melanotilingia*, а также молодые растения *Schisandra chinensis*. Покрытие низкое, в среднем 22 %.

Разнообразие. Флористическая насыщенность — от 12 до 46 (в среднем 29) видов на 400 м² (300 м² в случаях меньшей площади фитоценоза). Число зарегистрированных видов — 111. Ожидаемое видовое богатство — 161 ± 20 .

Экология. Эти сообщества встречаются в верхней и средней части крутых (до 35°) и умеренно крутых (10–20°) склонов северо-западной и северо-восточной экспозиции, а также на скалистых хребтах водоразделов. Обычно занимают большие высоты по сравнению с сообществами других ассоциаций хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на Дальнем Востоке России (рис. 3.1). Сообщества встречаются на высотах от 115 до 1029 м над ур. м.

Распространение. Сообщества встречаются в России и на Корейском полуострове.

6. *Mitello nudae–Abietetum holophyllae* ass. nov. (табл. П-1.3 в приложении 1, описания 1–20).

Номенклатурный тип — описание 16 в табл. 3 на стр. 164 (Dzizyurova et al., 2025) (= описание 16 в табл. П-1.3 в приложении 1).

Синонимы: тип леса чернопихтарник свежий с участием пихты белокорой (Васильев, Колесников, 1962).

Диагностические виды: *Abies holophylla*, *Abies nephrolepis*, *Actinidia polygama*, *Athyrium monomachi*, *Chelidonium asiaticum*, *Circaea alpina*,

Hylodesmum podocarpum subsp. *oxyphyllum*, *Lamium album* subsp. *barbatum*, *Mitella nuda*, *Urtica thunbergiana* subsp. *thunbergiana*.

Состав и структура. Древостой полидоминантный, образован деревьями разной высоты, слагающими три яруса. Средняя высота деревьев первого яруса — 29 м (от 20 до 36 м). Он образован лиственными *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis* и др., умеренными видами хвойных *Abies holophylla* и *Pinus koraiensis* к которым примешиваются бореальные *Abies nephrolepis* и *Picea jezoensis*. Второй ярус (15–26, в сред. 20 м высотой) образуют более молодые особи видов первого яруса: *Acer mono*, *Abies nephrolepis*, *Tilia amurensis* и др. В третьем ярусе (8–14, в сред. 11 м) преобладает *Carpinus cordata*, к нему примешиваются *Acer pseudosieboldianum*, *A. tegmentosum* и *A. ukurunduense*. В кустарниковом ярусе (0,7–1,5 м) доминируют с высоким постоянством *Deutzia parviflora*, *Eleutherococcus senticosus* и *Philadelphus tenuifolius*. Обычно присутствие *Syringa reticulata* subsp. *amurensis*. Часто встречаются молодые особи лиан *Actinidia* spp. и *Schisandra chinensis*, однако крупных размеров лианы в этих сообществах достигают редко. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 50 %. К видам южно-маньчжурской флоры (*Aconitum stoloniferum*, *Hylodesmum podocarpum* subsp. *oxyphyllum*, *Polygonatum involucreatum* и др.) здесь примешивается бореальный элемент (*Circaea alpina*, *Mitella nuda*). Часто присутствуют рудеральные виды: *Chelidonium asiaticum* и *Urtica thunbergiana* subsp. *thunbergiana*.

Разнообразие. Флористическая насыщенность — от 37 до 99 (в среднем 69) видов на 400 м². Число зарегистрированных видов — 261. Ожидаемое видовое богатство — 324 ± 20.

Экология. В отличие от сообществ других ассоциаций хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, которые преимущественно занимают северные и северо-западные склоны, сообщества *Mitello nudae–Abietetum holophyllae* встречаются на склонах всех экспозиций, кроме северной. Эти

сообщества обычно встречаются на пологих участках со средним уклоном 7°. Описания проводились на высотах от 191 до 450 метров над уровнем моря (рис. 3.1).

Распространение. Сообщества данной ассоциации распространены в Приморском крае, ближе к северной границе распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*.

7–8 *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* Kim ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov, 2023 (табл. П-1.4 приложения 1, описания 1–20)

Номенклатурный тип — описание 17 в табл. 6 на стр. 111–117 (Krestov et al., 2006) (= описание 9 в табл. П-1.4 приложения 1).

Диагностические виды: *Abies holophylla*, *Acer barbinerve*, *Acer mandshuricum*, *Carex ussuriensis*, *Carpinus cordata*, *Dryopteris crassirhizoma*, *Kalopanax septemlobus*, *Viburnum sargentii*.

Синонимы: *Campanulo punctatae–Quercetum mongolicae* Gumarova et al. 1994, nom. ined.; *Polysticho tripteron–Pinetum koraiensis* Gumarova et al. ex Krestov et al. ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023.

Состав и структура. Сообщества характеризуются сложной структурой древесного яруса и богатым видовым составом. Самые высокие деревья — неморальные хвойные *Abies holophylla* и *Pinus koraiensis* — выходят за пределы основного полога, достигая высоты 40–45 м. Первый ярус (27–33 м) в дополнение к более молодым *Abies holophylla* и *Pinus koraiensis* включает различные виды лиственных — *Betula davurica*, *Fraxinus mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *T. mandshurica*. Второй ярус (18–22 м), помимо вышеупомянутых видов, образуют *A. mono*, *A. tegmentosum*, *Acer mandshuricum*, *Alniaria alnifolia* и *Prunus sargentii*. Третий ярус достигает высоты 8–14 м и включает в себя *Acer pseudosieboldianum*, *Carpinus cordata*, *Fraxinus chinensis* var. *rhynchophylla*, а также более низкие экземпляры *Alniaria alnifolia* и *Prunus sargentii*. Кустарниковый ярус хорошо

развит, наиболее обычны *Acer barbinerve*, *Corylus sieboldiana* var. *mandshurica*, *Deutzia parviflora*, *Philadelphus tenuifolius*, *Lonicera praeflorens*. Регулярно встречаются деревянистые лианы: *Actinidia arguta*, *A. kolomikta*, *A. polygama*, *Schisandra chinensis*, *Vitis amurensis*. Травяной покров составляют разнообразные виды южно-маньчжурской флоры; их обилие зависит от густоты кустарникового яруса. Основные виды — *Carex lanceolata*, *Dryopteris crassirhizoma*, *D. goeringiana*, *Hylomecon vernalis*, *Polygonatum involucratum*, *Valeriana fauriei*, *Vicia subrotunda* и др.

Разнообразие. Флористическая насыщенность — от 31 до 98 (в среднем 55) видов на 400 м². Число зарегистрированных видов — 371. Ожидаемое видовое богатство — 447 ± 22 .

Экология. Сообщества этой ассоциации занимают в основном северные, северо-западные и северо-восточные склоны средней крутизны (5–15°) в районах с достаточным увлажнением. Эти леса встречаются на высоте от 65 до 389 метров над уровнем моря (рис. 3.1).

Распространение. Леса этого типа распространены в южных предгорьях Сихотэ-Алиня (горы Пржевальского, хребты Ливадийский и Макаровский), на полуострове Муравьева-Амурского (окрестности г. Владивостока), на Борисовском плато и, возможно, в Северной Корее. Распространение ассоциации в настоящее время ограничено небольшими участками из-за прошлых пожаров, приведших к образованию монодоминантных насаждений *Quercus mongolica*.

7. *Quercus mongolicae*–*Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae* Gumarova et al. ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov 2023 (табл. П-1.4 в приложении 1, описания 11–20)

Номенклатурный тип — описание 19 в табл. 6 на стр. 111–117 (Krestov et al., 2006) (= описание 16 в табл. П-1.4 в приложении 1).

Диагностические виды: *Athyrium spinulosum*, *Campanula punctata*, *Dryopteris expansa*, *Lathyrus humilis*, *Paeonia obovata*

Синонимы: *Polysticho tripteron–Pinetum koraiensis caricetosum reventae* Kim ex Krestov et al., 2023

Разнообразие. Число зарегистрированных видов — 249. Ожидаемое видовое богатство — 316 ± 24 .

Экология. Сообщества этой субассоциации представляют собой смешанные хвойно-широколиственные леса на стадиях послепожарной сукцессии, а видовой состав отражает адаптацию к этим условиям. От субасс. *typicum* отличается присутствием комплекса засухо- и пожароустойчивых видов: *Betula dahurica*, *Potentilla fragarioides*, *Vicia unijuga*.

Распространение. Сообщества распространены в России, и, предположительно, в Северной Корее и северо-восточном Китае.

8. *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae typicum* Kim ex Krestov, Dzizyurova et Korznikov, 2023 (табл. П-1.4 в приложении 1, описания 1–10)

Номенклатурный тип — описание 17 в табл. 6 на стр. 111–117 (Krestov et al., 2006) (= описание 9 в табл. П-1.4 в приложении 1).

Диагностические виды: *Abies holophylla*, *Acer barbinerve*, *Acer mandshuricum*, *Carex ussuriensis*, *Carpinus cordata*, *Dryopteris crassirhizoma*, *Kalopanax septemlobus*, *Viburnum sargentii*.

Синонимы: *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae aceretosum tegmentosae* Kim ex Krestov et al., 2023; *Polysticho tripteron–Pinetum koraiensis typicum* Kim ex Krestov et al., 2023.

Разнообразие. Число зарегистрированных видов — 333. Ожидаемое видовое богатство — 434 ± 29 .

Экология. Сообщества этой субассоциации представляют собой минимально нарушенные сообщества хвойно-широколиственных лесов с

A. holophylla на склонах всех экспозиций. Это типичные лесные насаждения без существенных признаков нарушения.

Распространение. Сообщества распространены в России, и, предположительно, в Северной Корее и северо-восточном Китае.

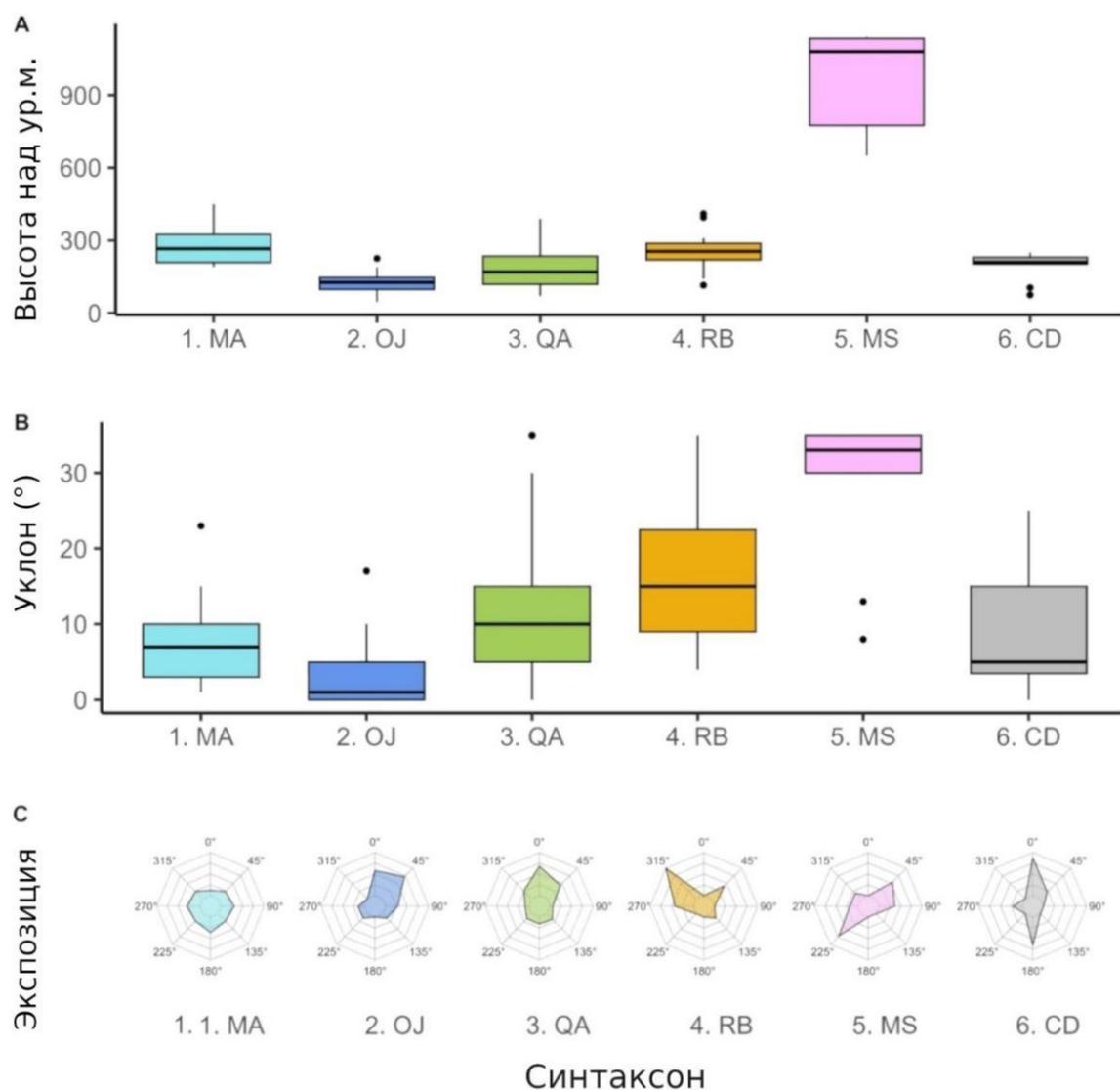


Рисунок 3.1. Положение сообществ в рельефе. Ассоциации и безранговые сообщества: MA — *Mitello nuda*–*Abietetum holophyllae*; OJ — *Onocleo struthiopteridis*–*Juglandetum mandshuricae*; QA — *Quercu mongolicae*–*Abietetum holophyllae*; RB — *Rhododendro mucronulati*–*Betuletum schmidtii*; MS — *Magnolia sieboldii*–*Abies holophylla*; CD — *Carex drymophila*–*Abies holophylla*.

3.3 Сопоставление результатов классификации с ранее выделенными синтаксонами

При классификации растительности заповедника «Кедровая падь» (Петруненко, Дзизюрова, 2024) синтаксономическое положение ассоциации *Rhododendro mucronulati–Pinion densiflorae* осталось неопределенным. Впоследствии с использованием данных из других районов мы выяснили, что по видовому составу эта ассоциация ближе к союзу *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*, чем к союзам *Corylo heterophyllae–Quercion mongolicae* и *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae*, несмотря на то, что номенклатурный тип ассоциации не содержит диагностических видов ни одного из перечисленных союзов (табл. 3.1). Флористическое сходство этой ассоциации с ассоциациями трех разных союзов класса *Quercetea mongolicae* отражено на ординационной диаграмме (стресс=0,11; рис. 3.2).

Мы описали два безранговых сообщества, выделенных преимущественно на основе данных из горных районов Южной Кореи. Хвойно-широколиственные леса с *Sasamorpha borealis* в подлеске (сообщество *Magnolia sieboldii–Abies holophylla*) соответствуют типу леса, который ранее был отнесен к союзу *Lindero obtusilobae–Quercion mongolicae* порядка *Aceri pseudosieboldiani–Quercetalia mongolicae* (Černý et al., 2015). Ранее в Корее также были описаны (Černý et al., 2015) высокогорные хвойно-широколиственные леса, характеризующиеся как видами южноманьчжурской флоры, так и более южными видами, такими как *Ainsliaea acerifolia* и *Tripterygium regelii*. Авторы рассматривали эти леса также в рамках союза *Lindero obtusilobae–Quercion mongolicae*. Эти сообщества соответствуют описанному здесь сообществу *Carex drymophila–Abies holophylla* forest comm. По нашим данным, эти леса встречаются на относительно низких высотах около 300–400 м над ур. м. в национальном парке Докюсан в Южной Корее.

Ординация и анализ диагностических видов показывают, что сообщества *Carex drymophila–Abies holophylla* должны быть отнесены к союзу *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* (рис. 3.2). Положение сообществ *Magnolia sieboldii–Abies holophylla* не так однозначно, но все же мы предлагаем рассматривать эти леса также в рамках союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* на основании большого числа диагностических видов союза в древесном ярусе.

Мы закрываем выделенную ранее субассоциацию *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae chryso splenietosum villosi* Petrunenko et Dzizurova 2024 nom. inval. на основании отсутствия видимых различий в блоках диагностических видов после дополнения базы геоботанических описаний данными, собранными вне заповедника «Кедровая падь».

Мы сводим в синонимы ассоциации *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* и *Polysticho tripteron–Pinetum koraiensis* Krestov, Dzizurova et Korznikov 2023 на основании общих блоков диагностических видов. Решение об объединении связано с тем, что при составлении синоптической таблицы не удалось обнаружить виды, характерные лишь для одного из кластеров. При расчете верности мы получили набор видов с высокими значениями верности для обоих кластеров. Кроме того, за исключением отличия в «верных» видах, затруднительно дать дифференцирующую характеристику кластерам, так как попавшие в них сообщества близки между собой по составу и экологии. Эти выводы сделаны в результате анализа 113 геоботанических описаний, охватывающих все части российского ареала хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*. Ординационная диаграмма (рис. 3.2) отражает флористическое сходство новых ассоциаций союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* (№ 5, обведены значками) с ранее выделенными и на текущий момент не валидными ассоциациями этого союза (№ 5 без контура).

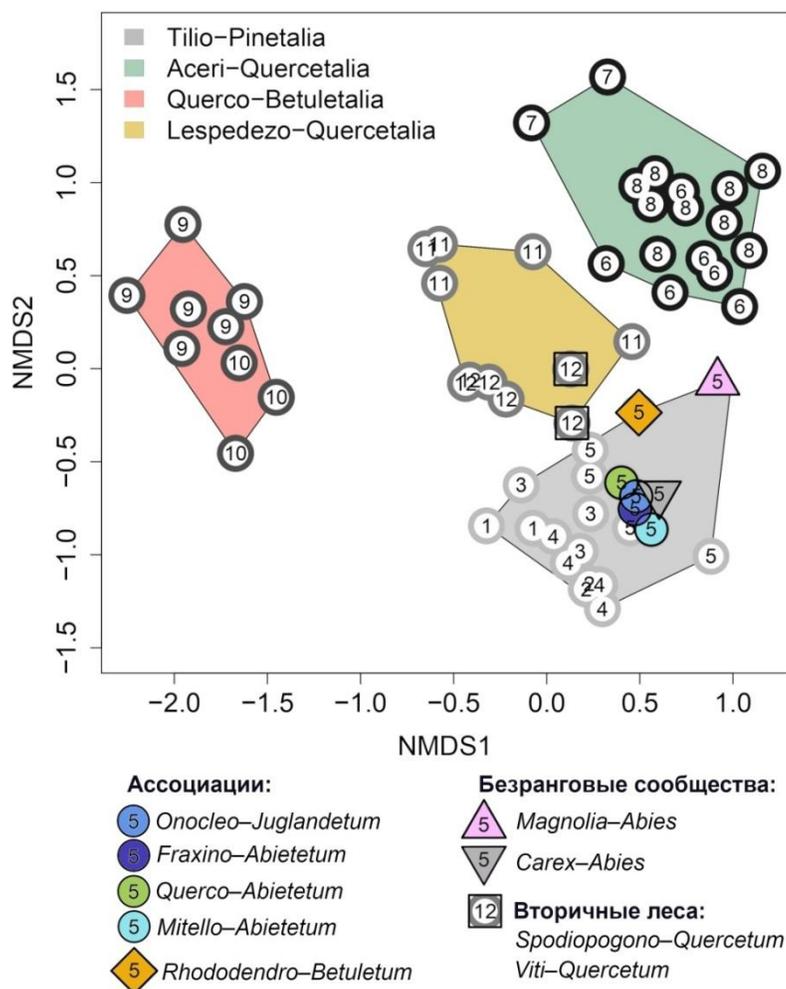


Рисунок 3.2. Результаты неметрического многомерного шкалирования новых ассоциаций (обведены значками), с ассоциациями классов *Quercetea mongolicae* и *Quero mongolicae-Betuletea davuricae*. Цифрами обозначены: союзы порядка *Tilia amurensis-Pinetalia koraiensis*: 1) *Rhododendro daurici-Pinion koraiensis*, 2) *Abieti nephrolepidis-Pinion koraiensis*, 3) *Tilio amurensis-Pinion koraiensis*, 4) *Phrymo asiaticae-Pinion koraiensis*, 5) *Carpino cordatae-Abietion holophyllae*; союзы порядка *Aceri pseudosieboldiani-Quercetalia mongolicae*: 6) *Rhododendro schlippenbachii-Quercion mongolicae*, 7) *Rhododendro mucronulati-Pinion densiflorae*, 8) *Lindero obtusiloba-Quercion mongolicae*; союзы порядка *Querco mongolicae-Betuletalia davuricae*: 9) *Kitagawio terebinthaceae-Betulion davuricae*, 10) *Ligulario fischeri-Betulion davuricae*; союзы порядка *Lespedezo bicoloris-Quercetalia mongolicae*: 11) *Corylo heterophyllae-Quercion mongolicae*, 12) *Dictamno dasycarpi-Quercion mongolicae*.

В классификации хвойно-широколиственных лесов *A. holophylla* на Дальнем Востоке России наблюдается преемственность. Типы лесов, которые выделяли Н. Г. Васильев и Б. П. Колесников (1962) в рамках генетической классификации, нашли отражение в рассмотренных нами синтаксонах (рис. 3.3).

Mitello nudaе–Abietetum holophyllae соответствует чернопихтарникам с пихтой белокорой (рис. 3.3 I) Н. Г. Васильева и Б. П. Колесникова (1962). Леса субассоциации *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae typicum* аналогичны по составу и занимаемым местообитаниям чернопихтарникам разнокустарниковым с березой желтой (более нарушенный вариант) и чернопихтарникам кленово-чубушниковым (менее нарушенный вариант) (рис. 3.3 II, III, VII), а *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae* — чернопихтарникам лещинно-диервилловым (рис. 3.3 IV). *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii*, судя по описанию Васильева и Колесникова (1962), соответствуют чернопихтарникам леспедцево-диервилловым экспозиций (рис. 3.3 V). *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* представляют, судя по всему, чернопихтарники кленово-недотроговые (рис. 3.3 VII), а *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae* — чернопихтарники сиренево-ясеневые, которые занимают низкие участки речных террас, подтопляемые или кратковременно заливаемые речными водами (рис. 3.3 VIII).

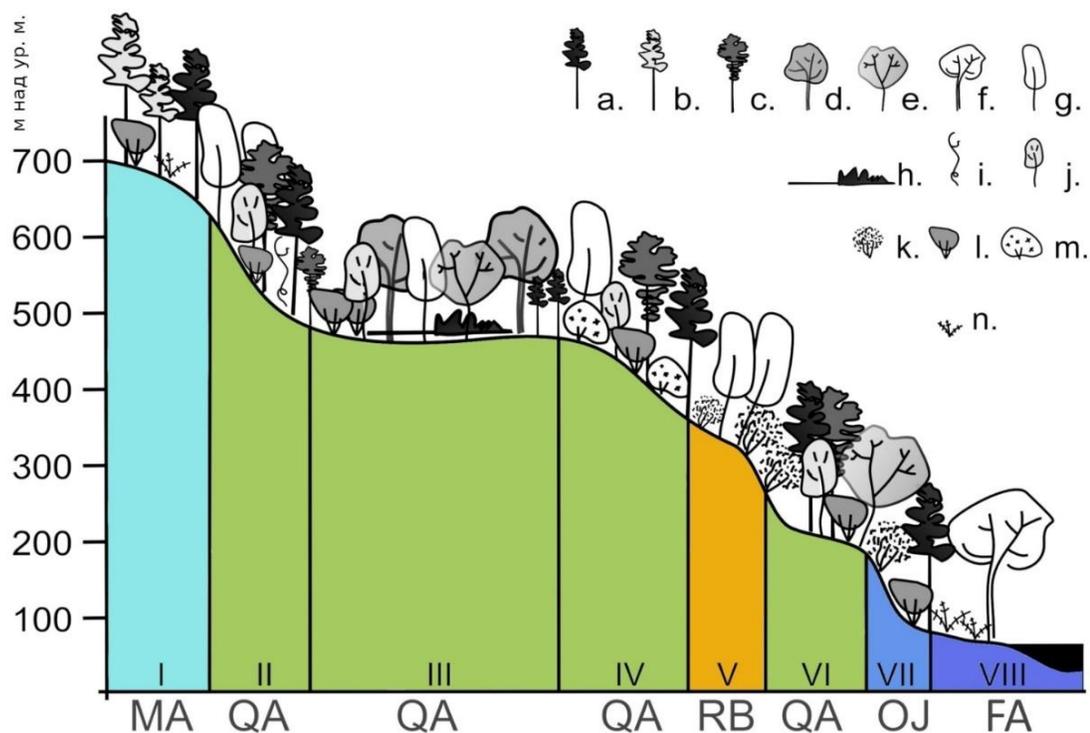


Рисунок 3.3. Типы чернопихтово-широколиственных лесов России по данным Н. Г. Васильева и Б. П. Колесникова (1962). Условные обозначения: а) *Abies holophylla*, б) *Abies nephrolepis*, в) *Pinus koraiensis*, д) *Quercus mongolica*, е) *Acer* spp., ф) *Fraxinus mandshurica*, г) *Betula* spp., h) валеж *Abies holophylla*, и) лианы, j) *Carpinus cordata*, k) *Lespedeza bicolor*, l) *Corylus* spp., m) *Weigela florida*, n) папоротники. I) дренированные верхние части склонов всех экспозиций и водоразделы, II) средние части умеренно дренированных пологих и средней крутизны склонов всех экспозиций, III) умеренно дренированные выположенные участки склонов (здесь показана одна из стадий естественной динамики), IV) верхние и средние части дренированных склонов разной крутизны всех экспозиций, V) хорошо дренированные верхние крутые части южных склонов, VI) слабо дренированные склоны разной крутизны всех экспозиций, VII) дренированные крутые склоны речных террас, VIII) пологие слабо дренированные склоны речных долин.

Синтаксоны: MA — *Mitello nudae–Abietetum holophyllae*; QA — *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae*; RB — *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii*; OJ — *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae*; FA — *Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae*

3.4 Флористическое разнообразие лесов с *A. holophylla*

Многие дальневосточные исследователи утверждали, что хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* (чернопихтово-кедрово-широколиственные леса) — самые богатые по флористическому разнообразию сообщества умеренного климата на территории бывшего СССР и одни из самых богатых умеренных лесов в мире (Васильев, Колесников, 1962; Куренцова, 1973; Крестов, Верхолат, 2003; Krestov et al., 2006). По предположениям Б. П. Васильева и Н. Г. Колесникова (1962), если учесть все виды травянистых растений, мохообразных и лишайников, то общий список видов, характеризующий состав исследуемых лесов, может достичь 1000 видов. По нашим данным, это число, вероятно, завышено.

По результатам наших исследований, наблюдаемое гамма-разнообразие сосудистых растений в исследуемых лесах Дальнего Востока России, рассматриваемых нами в рамках союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*, составляет 460 видов. Прогнозируемое гамма-разнообразие — 651 ± 50 . С учетом безранговых сообществ, описанных по данным с Корейского полуострова, наблюдаемое гамма-разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* увеличивается до 545 видов, а прогнозируемое — до 700 ± 40 видов.

Наблюдаемое гамма-разнообразие производных хвойно-широколиственных лесов — дубовых и смешанных широколиственных лесов союза *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae* составляет 381 вид. Прогнозируемое гамма-разнообразие — 500 ± 19 видов. Среднее значение альфа-разнообразия сообществ *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* составляет 59 видов, *Dictamno dasycarpi–Quercion mongolicae* — 51 вид. Сообщества союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* в среднем богаче с высокой степенью значимости (рис. 3.4).

Анализ флористического состава хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и их производных дал следующие результаты. Сообщества хвойно-широколиственных лесов союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae* образованы в среднем 7 ± 3 видами деревьев на площадку 400 м^2 и 9 ± 5 видами кустарников и деревянистых лиан. В этих лесах встречается 19 видов сосудистых растений, включенных в Красную книгу Российской Федерации (2024) и 27 видов, включенных в Красную книгу Приморского края (2008). Два вида имеют первую категорию Красной книги РФ «Находящиеся под критической угрозой исчезновения»: женьшень обыкновенный (*Panax ginseng*, сем. Araliaceae) и кирказон маньчжурский (*Aristolochia manshuriensis*, сем. Aristolochiaceae). Два вида относятся к категории «Исчезающие» — рододендрон Шлиппенбаха (*Rhododendron schlippenbachii*, Ericaceae) и можжевельник твердый (*Juniperus rigida*, Cupressaceae). Девять видов — к категории «Уязвимые»: береза железная, или Шмидта (*Betula schmidtii*, Betulaceae), галосциаструм Тилинга (*Halosciastrum melanotilingia*, Apiaceae), глянцелистник Макино (*Liparis makinoana*, Orchidaceae), дейция гладкая (*Deutzia glabrata*, Hydrangeaceae), калопанакс семилопастный (*Kalopanax septemlobus*, Araliaceae), пионы молочноцветковый (*Paeonia lactiflora*) и обратнойцевидный (*Paeonia obovata*, Paeoniaceae), рябчик уссурийский (*Fritillaria usuriensis*, Liliaceae) и тис остроконечный (*Taxus cuspidata*, Taxaceae). Остальные шесть видов, включенные в Красную книгу РФ, имеют категорию «Находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому». Среди них представители семейства орхидные (Orchidaceae) башмачки настоящий (*Cypripedium calceolus*) и крупноцветковый (*Cypripedium macranthos*), пыльцеголовник длинноприцветниковый (*Cephalanthera longibracteata*) и любка уссурийская (*Platanthera ussuriensis*), а также калина Райта (*Viburnum wrightii*, Viburnaceae) и осока пурпуровлагалищная (*Carex erythrobasis*, Cyperaceae).

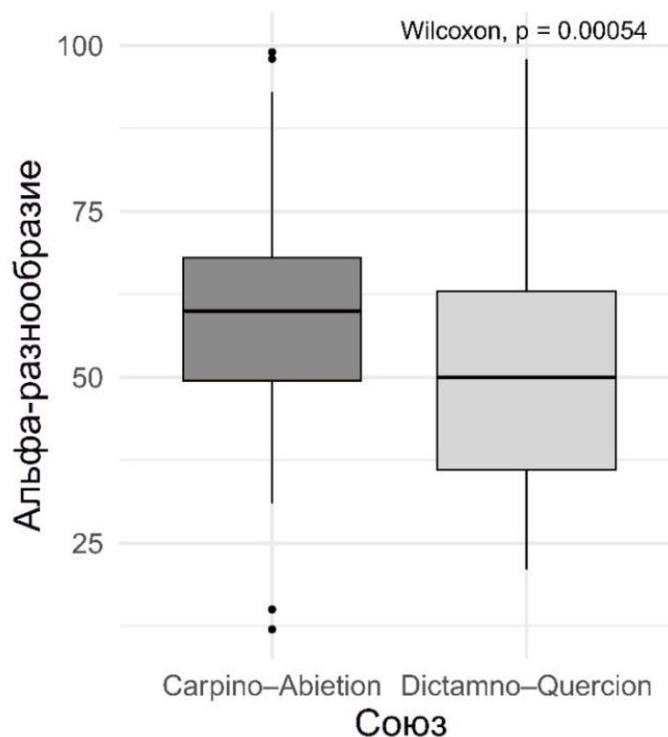


Рисунок 3.4. Альфа-разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* (союз *Carpino-Abietion*) и их производных (*Dictamno-Quercion*). Здесь и далее «ящик» — межквартильный размах, вертикальные линии — 1,5 межквартильных размаха, горизонтальная линия — среднее, точки — выбросы.

Вторичные широколиственные леса союза *Dictamno dasycarpi-Quercion mongolicae* в среднем образованы всего 3 ± 2 видами деревьев, а разнообразие кустарников в этих сообществах составляет в среднем 7 ± 5 видов. Деревянистые лианы во вторичных лесах, как правило, отсутствуют. В этих лесах встречается в два раза меньше краснокнижных видов: 10 видов включены в Красную книгу РФ (2024) и 14 видов — в Красную книгу Приморского края (2008). Среди видов, включенных в Красную книгу РФ, семь относятся к категории «Уязвимые»: береза Шмидта, галосциаструм Тилинга, гилодесмум Олдхэма (*Hylodesmum oldhamii*, Fabaceae), глянцилистник Макино, дейция гладкая, калопанакс семилопастный и пион обратнойцевидный. Остальные три относятся к категории «Находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому»:

башмачки настоящий и крупноцветковый, и пыльцеголовник длинноприцветниковый.

Зональные хвойно-широколиственные леса ассоциации *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* включают наибольшее наблюдаемое гамма-разнообразие. При этом сообщества достаточно неоднородны как по видовому составу, так и по вкладу видов, что отражает высокое бета-разнообразие. Видовая насыщенность этих лесов средняя — альфа-разнообразие составляет 55 ± 14 видов сосудистых растений (рис. 3.5, табл. 3.2).

Сообщества ассоциации *Mitello nudaе–Abietetum holophyllae*, распространенные в северной части ареала, включают меньше видов (гамма-разнообразие), чем мезофитные леса ассоциации *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* (рис. 3.5). При этом видовая насыщенность сообществ (альфа-разнообразие) *Mitello nudaе–Abietetum holophyllae* составляет 68 ± 10 видов. Мера разнообразия Шеннона свидетельствует о сравнительно небольшом числе доминирующих в сообществах видов. Сообщества ассоциации однородны между собой — для них выявлены наименьшие значения бета-разнообразия (табл. 3.2).

Одними из наиболее разнообразных среди хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* являются сообщества ассоциации *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae*, занимающие хорошо увлажненные выровненные участки и пологие склоны надпойменных террас. Альфа-разнообразие в этих лесах составляет в среднем 67 ± 12 видов сосудистых растений на площадку. Другие метрики биоразнообразия также имеют высокие значения (рис. 3.5). Сообщества неоднородны — для ассоциации получены высокие показатели бета-разнообразия (табл. 3.2).

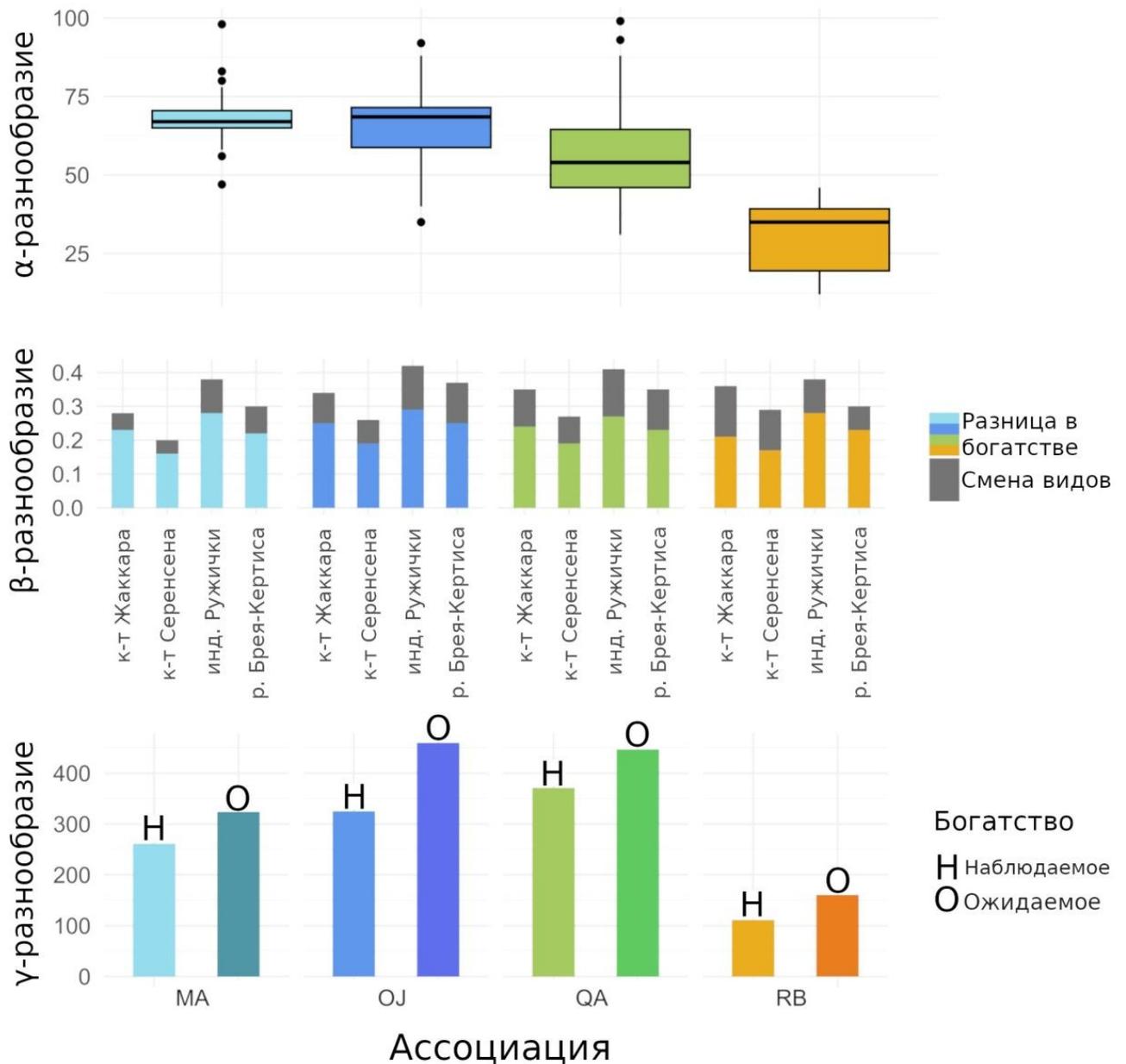


Рисунок 3.5. Биоразнообразие синтаксонов. MA — *Mitello nudae–Abietetum holophyllae*; OJ — *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae*; QA — *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae*; RB — *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii*.

Наименьшее среднее значение альфа-разнообразия обнаружено в сообществах *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii*, распространенных на крутых горных склонах с выходами камней, и составляет 30 ± 11 видов сосудистых растений. При этом среди описанных сообществ этой ассоциации

наблюдается высокая неоднородность видового состава (наиболее высокие значения коэффициентов Жаккара и Серенсена) (рис. 3.5).

Ранее было отмечено, что высокое видовое богатство характерно для кратковременно избыточно увлажненных низин и пологих склонов, а более низкое — на каменистых склонах со слабо развитыми почвами (Вох, Fujiwara, 2012). Полученные нами данные подтверждают эти выводы, а также являются доказательством того, что видовое богатство фитоценоза тесно связано с топографическим положением и характеристиками субстрата (Вох, Fujiwara, 2012).

Таблица 3.2. Параметры бета-разнообразия хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Синтаксон	Общее β -разнообразие	Смена видов	Видовое богатство
Коэффициент Жаккара			
<i>Mitello–Abietetum</i>	0,28	0,23	0,05
<i>Filipendulo–Juglandenion</i>	0,34	0,25	0,09
<i>Onocleo–Juglandetum</i>	0,34	0,28	0,06
<i>Fraxino–Abietetum</i>	0,27	0,19	0,08
<i>Quercu–Abietetum</i>	0,35	0,24	0,11
<i>Q.–A. typicum</i>	0,35	0,27	0,08
<i>Q.–A. oxalidetosum</i>	0,29	0,23	0,06
<i>Rhododendro–Betuletum</i>	0,36	0,21	0,15
Коэффициент Серенсена			
<i>Mitello–Abietetum</i>	0,20	0,16	0,04
<i>Filipendulo–Juglandenion</i>	0,26	0,19	0,07
<i>Onocleo–Juglandetum</i>	0,26	0,22	0,05
<i>Fraxino–Abietetum</i>	0,21	0,15	0,06
<i>Quercu–Abietetum</i>	0,27	0,19	0,08
<i>Q.–A. typicum</i>	0,27	0,21	0,06
<i>Q.–A. oxalidetosum</i>	0,21	0,16	0,05
<i>Rhododendro–Betuletum</i>	0,28	0,17	0,12
Индекс Ружички			
<i>Mitello–Abietetum</i>	0,37	0,28	0,10
<i>Filipendulo–Juglandenion</i>	0,42	0,29	0,13

Синтаксон	Общее β -разнообразие	Смена видов	Видовое богатство
Индекс Ружички			
<i>Onocleo–Juglandetum</i>	0,42	0,29	0,13
<i>Fraxino–Abietetum</i>	0,40	0,31	0,09
<i>Quercu–Abietetum</i>	0,41	0,27	0,14
<i>Q.–A. typicum</i>	0,41	0,28	0,13
<i>Q.–A. oxalidetosum</i>	0,36	0,30	0,06
<i>Rhododendro–Betuletum</i>	0,37	0,28	0,10
Расстояние Брея-Кертиса			
<i>Mitello–Abietetum</i>	0,30	0,22	0,08
<i>Filipendulo–Juglandenion</i>	0,37	0,25	0,12
<i>Onocleo–Juglandetum</i>	0,36	0,25	0,11
<i>Fraxino–Abietetum</i>	0,33	0,25	0,08
<i>Quercu–Abietetum</i>	0,35	0,23	0,12
<i>Q.–A. typicum</i>	0,35	0,24	0,11
<i>Q.–A. oxalidetosum</i>	0,29	0,24	0,05
<i>Rhododendro–Betuletum</i>	0,30	0,23	0,07

Хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla*, включающие 545 видов сосудистых растений, — одни из самых богатых среди лесов северной умеренной биоклиматической зоны (Васильев, Колесников, 1962; Крестов, Верхолат, 2003). Их разнообразие сравнимо с разнообразием видов умеренных лесов острова Хоккайдо (Япония) класса *Fagetea crenatae* Miyawaki, Ohba et Murase 1964, включающих 474 вида.

Наиболее богатые умеренные леса европейской части России принадлежат классам *Quercu roboris–Fagetea sylvaticae* Br.-Bl. & Vlieger in Vlieger 1937 и *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 (Прокопенко, 2013; Smirnova et al., 2017). Их гамма-разнообразие составляет 255 и 256 видов сосудистых растений соответственно (Smirnova et al., 2017). Таким образом, они включают на 45 % меньше видов, чем рассмотренные нами леса с *A. holophylla*. Региональный видовой пул умеренных лесов Эстонии, в три раза превышающей по площади район исследования, включает 270 видов сосудистых растений (Ingerpuu et al., 2001). Эти несоответствия можно

объяснить тем фактом, что ареал хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* не подвергался плейстоценовым оледенениям (Clark et al., 2009) в отличие от области распространения европейских неморальных лесов, которая испытала неоднократные наступления ледниковых щитов, серьезно снизивших площадь рефугиумов и биоразнообразие (Willis, Van Andel, 2004). Климатические реконструкции дополнительно подтверждают сохранение лесостепных ландшафтов на юге Приморья во время максимума последнего оледенения, что подтверждает долгосрочную стабильность рефугиумов изучаемых здесь лесов с *A. holophylla* (Evstigneeva et al., 2025).

Многие авторы отмечали сходство флор и растительности Восточной Азии и востока Северной Америки (Куренцова, 1973; Tiffney, 1985; Boufford, Spongberg, 1983; Vox, Fujiwara, 2012). Сравнение двух геоботанических описаний на площадках 400 м²: в хвойно-широколиственном лесу с *A. holophylla* в окрестностях Владивостока и в смешанном лесу с *Pinus strobus* в Бронте-Крик, к западу от Торонто, Онтарио (43° с.ш.) показало большое флористическое сходство на уровне семейств и родов. Флористическое богатство площадок достаточно велико в обоих случаях — 87 видов сосудистых растений в лесу с *A. holophylla* и 74 — в лесу с *Pinus strobus* (Vox, Fujiwara, 2012).

Недавно проведенные сравнительные исследования разнообразия умеренных лесов Северной Америки, Европы и Восточной Азии (Loidi et al., 2025), показали, что леса Восточной Азии имеют самое высокое видовое разнообразие древесных видов, в то время как леса Европы характеризуются наиболее высоким разнообразием трав. Для Северной Америки показан самый низкий средний филогенетический оборот, за ней последовали Восточная Азия и Европа. Исключительное разнообразие видов древесных растений, в частности голосеменных, а также папоротников в лесах Восточной Азии объясняется их палеоэндемизмом и длительной эволюцией в условиях стабильности геологического развития региона (Loidi et al., 2025).

Европейские леса, в отличие от восточноазиатских, обладают высоким разнообразием травянистых видов. Это разнообразие, вероятно, сформировалось благодаря двум основным факторам: 1) фильтрации видов и их диаспор в период после оледенения и 2) многовековому влиянию человека, изменившему состав и структуру растительности (Loidi et al., 2025). Выявленные закономерности подчеркивают общее эволюционное наследие всех умеренных лесов, возникшее в результате их формирования в биоклиматически сходных условиях.

3.5 Экологические факторы, обуславливающие разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на Дальнем Востоке России представлено на ординационной диаграмме (рис. 3.6). Первая ось (NMDS1) отражает градиент тепла и влажности, обусловленный дифференциацией рельефа. Вдоль градиента наблюдается последовательная смена сообществ ассоциаций от *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii* в самых сухих условиях до *Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae* в самых влажных условиях. NMDS1 показала сильную положительную связь со следующими переменными: тепловой индекс Кира (NMDS1 = 0,99, $p = 0,002$), индекс выровненности дна долины (NMDS1 = 0,99, $p = 0,001$), топографический индекс влажности (TWI) (NMDS1 = 0,97, $p = 0,001$) и сильную отрицательную связь с индексом топографического положения (TPI) (NMDS1 = -0,99, $p = 0,002$). Ассоциации *Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae* и *Mitello nudaе–Abietetum holophyllae* занимают промежуточное положение на ординационной диаграмме и демонстрируют высокую степень вложенности.

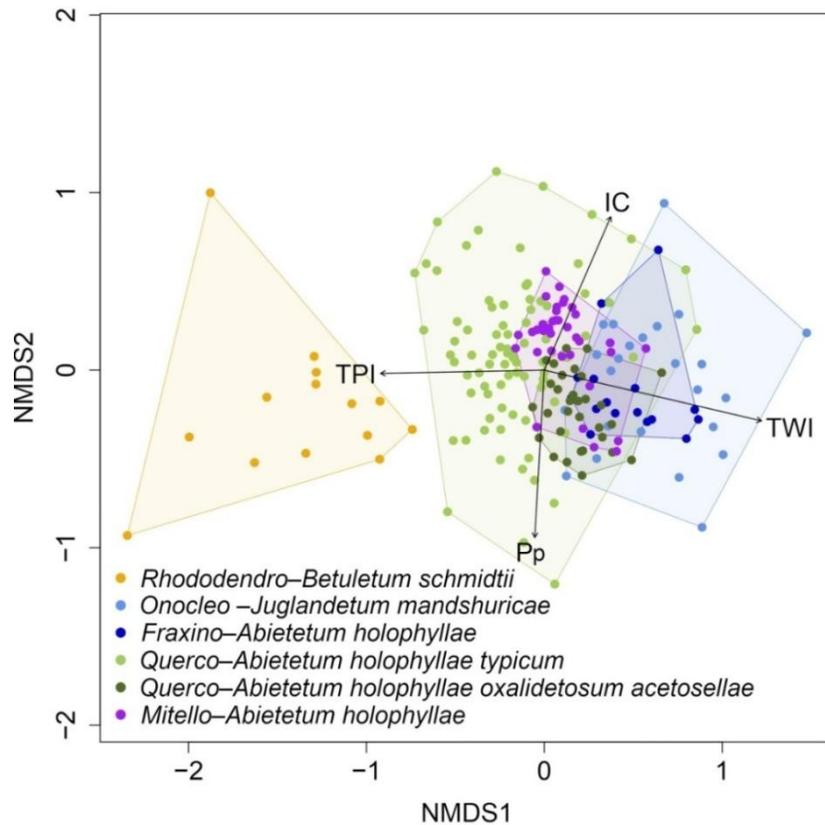


Рисунок 3.6. Результаты неметрического многомерного шкалирования (NMDS) по данным геоботанических описаний с проекцией векторов факторов окружающей среды (стресс 0,21): IC — индекс континентальности, Pp — сумма осадков в месяцы со средней температурой выше 0°C, TPI — индекс топографического положения, TWI — индекс топографической влажности. Длина каждого вектора пропорциональна значению коэффициента детерминации множественной линейной регрессии соответствующего показателя.

Вторая ось (NMDS2) отражает градиент континентальности: IC (индекс континентальности) показывает сильную положительную связь с осью (NMDS2 = 0,92, $p = 0,001$), в то время как Pp (сумма осадков в месяцы с положительными температурами) отрицательно коррелирует с этой осью (NMDS2 = -0,99, $p = 0,001$).

Такие исследуемые показатели, как сумма осадков в месяцы с отрицательными температурами и индекс сглаженности вершин хребтов не показали значимых корреляций с осями ординации.

Анализ связи альфа-разнообразия с климатическими и топографическими факторами не позволил выявить сильную связь ни с одним из 13 факторов, включенных в анализ (табл. 2.1). Выявлены слабые достоверные связи альфа-разнообразия с индексом континентальности IC ($R^2= 0,10$; $P<0,01$), южностью ($R^2= 0,12$; $P<0,01$) и индексом топографического положения ТРІ ($R^2= 0,06$; $P<0,01$).

Выводы из главы 3

Мы провели классификацию умеренных хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, относящихся к классу *Quercetea mongolicae*, порядку *Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis* и союзу *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*, в рамках подхода Ж. Браун-Бланке, и рассчитали метрики разнообразия для сообществ разных ассоциаций. Ассоциация *Quercus mongolicae–Abietetum holophyllae* представляет собой мезофитные смешанные леса, образованные *Abies holophylla*, *Pinus koraiensis* и комплексом лиственных видов деревьев. Новая ассоциация *Mitello nudae–Abietetum holophyllae* охватывает хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* на северной границе их распространения с участием бореальных видов. 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. Ассоциация *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii* объединяет хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* на скалистых хребтах с доминированием *Betula schmidtii* и *Quercus mongolica*.

По большей части за рамками этой работы остался вопрос о разнообразии хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* за пределами России. Однако рассмотренные здесь безранговые сообщества позволяют расширить представление о разнообразии исследуемых лесов на всем ареале: *Carex drymophila–Abies holophylla* и *Magnolia sieboldii–Abies holophylla*.

До сих пор не проведена инвентаризация исследуемых лесов в северо-восточном Китае и Северной Корее вблизи их границ с Россией. Хотя многие авторы предполагали, что в этих районах разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* аналогично таковому в России (Васильев, Колесников, 1962; Kim 1990; Гумарова и др., 1994; Крестов, Верхолат, 2003, Krestov et al., 2006), данные, подтверждающие это предположение, на текущий момент отсутствуют. Детальные исследования растительности северо-восточного Китая (Fujivara et al., 2015) не указывают на присутствие сообществ союза *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*. При этом в атласе растительности Китая (Su et al., 2020) показаны участки кедрово-широколиственных лесов с *A. holophylla* в провинциях Хэйлунцзян и Цзилинь.

Представленное аналитическое сравнение разнообразия хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и их производных, а также других смешанных лесов умеренной природной зоны подчеркивает флористико-растительное разнообразие исследуемых сообществ. Природоохранная ценность лесов с *A. holophylla* особенно высока, т.к. эти леса поддерживают высокие значения флористического разнообразия на разных уровнях: альфа-, бета- и гамма-. Присутствие в этих лесах различных жизненных форм, в том числе лиан, и сложная структура обеспечивают вертикальную непрерывность ассимилирующих органов (Крестов, Верхолат, 2003).

ГЛАВА 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С *ABIES HOLOPHYLLA*

4.1 Результаты картографирования

В результате классификации спутниковых изображений за 2001 и 2021 гг. мы получили два картографических продукта общей площадью 1372,7 км² и 1213,7 км² соответственно (приложение 2, табл. П-2.1). Расчет с поправкой на ошибки классификации показал близкие значения площадей с

пересекающимися 95 % доверительными интервалами (ДИ): $4145,4 \pm 1717,7$ км² (2001 г.) и $3977,3 \pm 1805,8$ км² (2021 г.). Анализ на основе стратифицированной случайной выборки точек выявил расхождения в классификации некоторых пикселей между периодами, хотя фактически они относились к целевому классу на протяжении всего времени наблюдений. Поскольку значимых изменений площади лесов за 20 лет не выявлено, карты обоих периодов были объединены с исключением участков потерь леса по данным Global Forest Change (Hansen et al., 2013), что повысило точность итоговой карты (ошибки производителя) (рис. 4.1, табл. 4.1).

В таблице 4.1 приведены площади, полученные по результатам картографирования, оценки точности карт и площади, рассчитанные на основе точности с доверительными интервалами.

Таблица 4.1. Точность пользователя (UA), точность производителя (PA) \pm 95 % доверительный интервал (CI) и стандартные ошибки (SE) для трех целевых классов, а также картографическая и расчетная оценки площади.

Класс	UA \pm CI	PA \pm CI	Площадь на карте, км ²	Расчетная площадь \pm CI (SE), км ²
2001	0,91 \pm 0,01	0,48 \pm 0,20	1372,7	4145,4 \pm 1717,7 (876,4)
2021	0,91 \pm 0,01	0,43 \pm 0,10	1213,7	3977,3 \pm 1805,8 (921,4)
Составной класс: актуальная площадь лесов с <i>A. holophylla</i>	0,89 \pm 0,01	0,60 \pm 0,19	2178,3	4896,6 \pm 1524,7 (777,9)

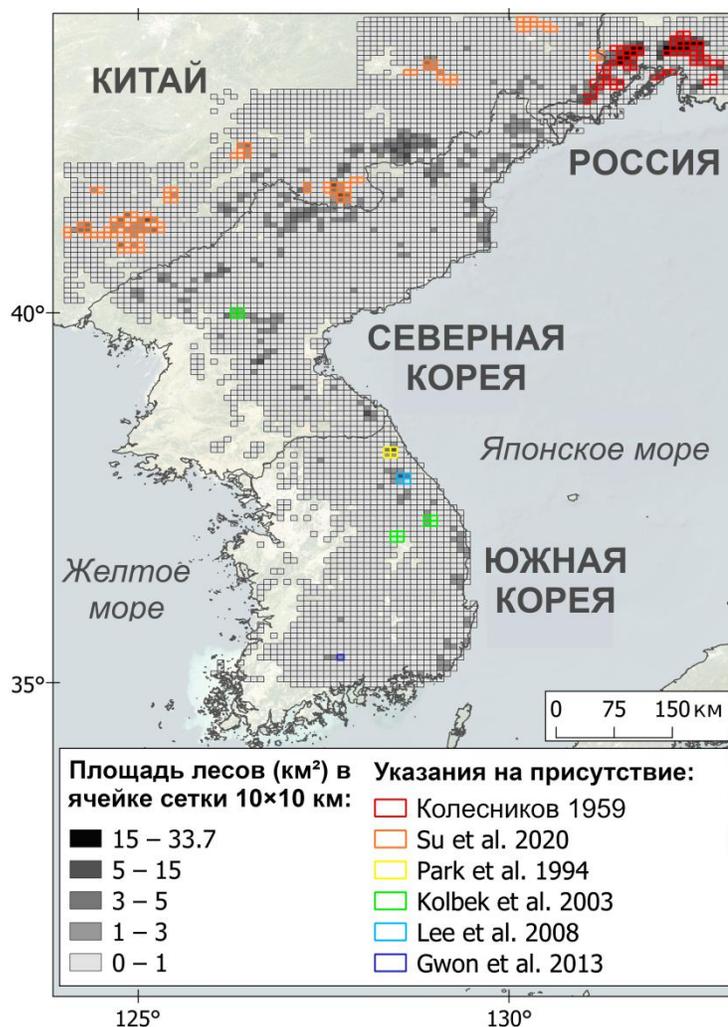


Рисунок 4.1. Сравнение оригинальной карты с литературными источниками по распространению хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Проверка результатов картографирования на основе стратифицированной выборки случайных точек дала следующие результаты. В классе «2001» 17 % точек представляли ошибки классификации (неправильно классифицированные темнохвойные и сосновые леса), и только 2 % составляли фактические потери лесов с *A. holophylla* в результате вырубок, связанных со строительством линейных объектов. Большинство (81 %) пикселей представляют собой стабильные во времени площади согласно интерпретации спутниковых снимков. Класс «2021» содержит 13 % ошибок классификации и всего 1 %

истинно восстановившихся лесов с *A. holophylla*, остальные 86 % — участки стабильного присутствия целевого класса хвойно-широколиственных лесов. Для класса «стабильные участки» ошибки классификации были минимальными (3 %), 97 % точек были идентифицированы как стабильные во времени леса с *A. holophylla*. Анализ выборки подтвердил, что наблюдаемые потери лесов с *A. holophylla* пространственно совпадают с данными Карты глобальных изменений лесов (Hansen et al. 2013).

Итоговая актуальная карта была создана путем агрегации результатов картографирования по данным за 2001 и 2021 гг. с исключением потерь с 2001 года согласно продукту Global Forest Change (Hansen et al., 2013). Полученная составная карта объединяет первичные и позднесукцессионные вторичные хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla*, но исключает вторичные широколиственные леса на основе отсутствия спектральных сигнатур хвойных в спутниковых наблюдениях. Карта доступна для визуализации и загрузки через репозиторий Zenodo (Dzizyurova et al. 2025a). Результирующая карта распространения лесов с *A. holophylla* демонстрирует высокую согласованность с ранее задокументированными закономерностями распространения (рис. 4.1).

По нашей оценке, общая площадь смешанных лесов *A. holophylla* в 2021 году составляет $4896,6 \pm 1524,7$ км² (95 % доверительный интервал). Трансграничное распределение показывает, что 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 %) (табл. 4.2). Потери исследуемых лесов с 2001 составили 27,5 км² (2 % от площади 2001 года). Итоговая карта имеет достаточно высокую точность: UA $0,89 \pm 0,01$ и PA $0,60 \pm 0,19$. При этом точность картографирования значительно различается в разных странах (табл. 4.2). В российской части ареала карта имеет самую высокую точность: UA $0,98 \pm 0,01$ и PA $0,87 \pm 0,23$, что обусловлено доступностью исходных данных для обучения (табл. 4.2).

Картографирование смешанных лесов методом классификации спутниковых снимков — методологически сложная задача. Как установлено в литературе по дистанционному зондированию, все тематические карты наземного покрова, созданные на основе спутниковых снимков, содержат неотъемлемые неточности (Olofsson et al., 2014). Это особенно актуально для смешанных лесов, где методологические проблемы возникают из-за их динамической природы — доминирующие виды деревьев претерпевают периодические сукцессионные изменения (Васильев, Колесников, 1962). Трансграничное положение лесов с *A. holophylla* способствует неоднородности доступных для обучения данных, что повлияло на качество картографирования. Соответственно, точность оценки площадей исследуемых лесов неоднородна на всем ареале. Эти ограничения повлияли на возможность оценки как актуальной площади лесов с *A. holophylla*, так и изменений за 20 лет. Неопределенности выходных данных также можно объяснить использованием спутниковых данных разных поколений: на 2001 год была составлена с использованием данных Landsat 5 и 7, тогда как мозаика 2021 года создана на основе Landsat 8. Различия в спектральном разрешении между этими спутниками повлияли на точность карт, создав расхождения в прогнозируемых лесных площадях.

Все это объясняет несоответствия между нашими результатами классификации спутниковых данных за 2001 и 2021 гг. В литературе встречаются примеры, подчеркивающие ограничения метода картографирования смешанных хвойно-широколиственных лесов с использованием методов машинного обучения (Olofsson et al., 2014; Nguen et al., 2023). Авторы подчеркивают необходимость экспертной проверки и наземной валидации, которые мы реализовали в нашем исследовании (Olofsson et al., 2014; Tyukavina et al., 2015, 2022; Potapov et al., 2020).

Таблица 4.2. Точность пользователя (UA), точность производителя (PA) \pm 95 % ДИ для комбинированной карты по странам, а также картографическая и выборочная оценки площади.

Страна	UA \pm ДИ	PA \pm ДИ	Картограф. площадь, км ²	Расчетная площадь \pm ДИ, км ²
Россия	0,98 \pm 0,01	0,87 \pm 0,23	840,3	1513,25 \pm 394,44
КНР	0,84 \pm 0,03	0,53 \pm 0,20	538,1	1330,9 \pm 1229,39
КНДР	0,82 \pm 0,05	0,53 \pm 0,49	617,1	1394,82 \pm 1281,35
Республика Корея	0,72 \pm 0,07	0,99 \pm 0,0001	207,4	208,10 \pm 20,39

4.2 Закономерности распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Заметна приуроченность сохранившихся лесов с *A. holophylla* к особо охраняемым природным территориям (ООПТ) (Zhang et al. 2022; WDPA, 2025). Более 34 % общемировой площади этих лесов сохранились на ООПТ. В России 66 % площадей исследуемых лесов перекрываются с ООПТ, тогда как в Южной Корее это перекрытие составило 25 %. В Китае и Северной Корее локалитеты смешанных лесов с *A. holophylla* постоянно встречаются вблизи ООПТ, хотя данные о точных границах последних были недоступны (рис. 4.2).

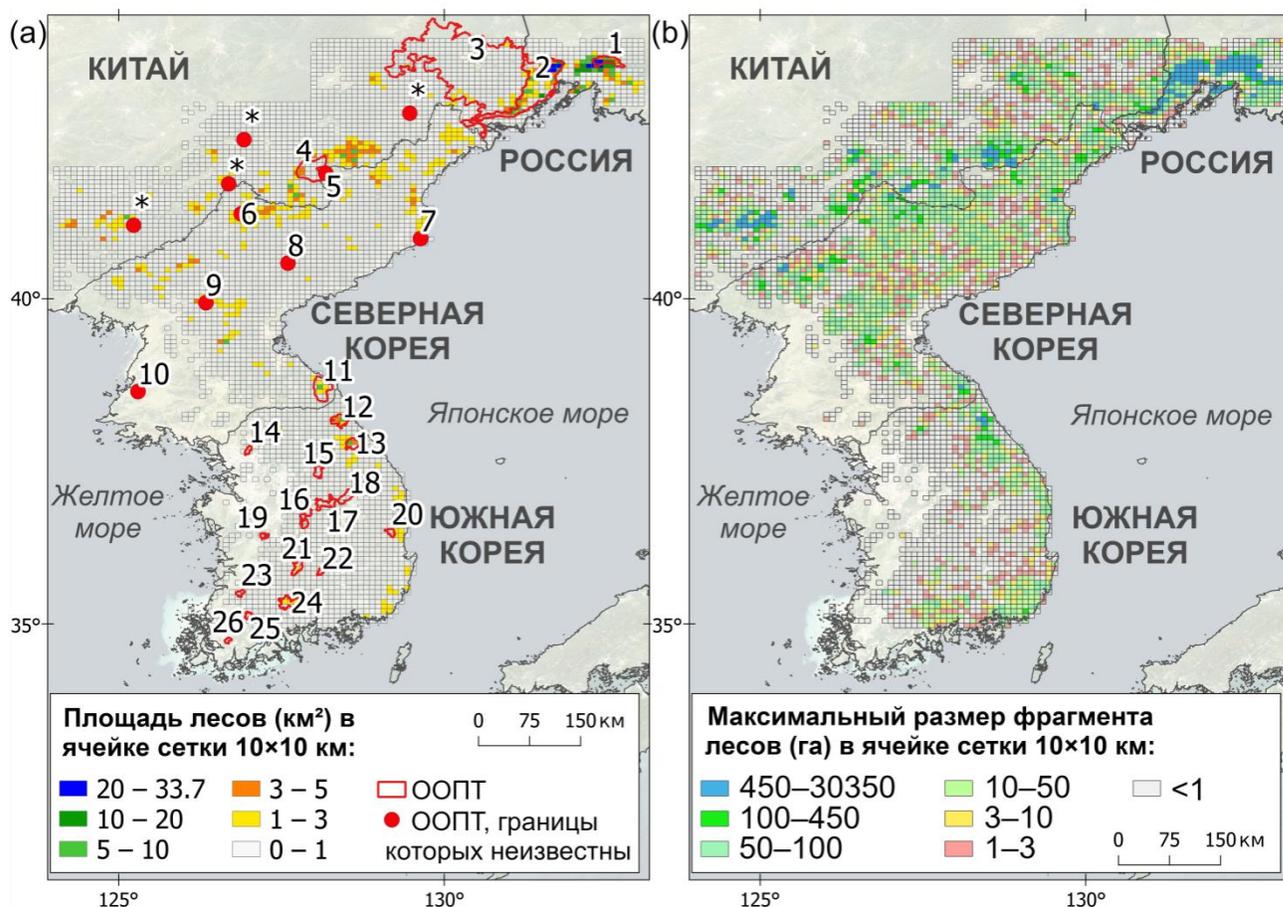


Рисунок 4.2. Карта хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* (а) и максимальный размер фрагмента (б) в 2021 г. в ячейках сетки 10×10 км. Охраняемые территории: I. Заповедники: 1) Уссурийский, 4) Чанбайшань, 6) Огасан, 7) Чильбосан, 9) Мехянсан. II. Национальные парки: 2) Национальный парк «Земля леопарда», включая заповедник «Кедровая падь», 3) Северо-восточный национальный парк тигра и леопарда, 5) Пэктусан, 8) Озеро Пуджон, 10) Куволь, 11) Кымган, 12) Сораксан, 13) Одэсан, 14) Пукхансан, 15) Чхаксан, 16) Соннисан, 17) Вораксан, 18) Собэксан, 19) Керенсан, 20) Чувансан, 21) Токюсан, 22) Каясан, 23) Нэджансан, 24) Чирисан, 25) Мудынсан, 26) Вольчхульсан. Звездочкой (*) обозначены охраняемые территории Китая с различным статусом, перечисленные в базе Guo и Cui (2015).

В России границы хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* с большой точностью совпадают с указанными в литературных источниках (Васильев, Колесников, 1962; Крестов, Верхолат, 2003) и подтверждены нашими многочисленными полевыми наблюдениями. Исторически смешанные

леса с *A. holophylla* доминировали в южной части Приморского края. По сравнению с Китаем и Корейским полуостровом, заселение и экономическое развитие Приморского края началось позже. Это способствовало сохранению участков хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, особенно тех, которые в настоящее время приурочены к ООПТ. Во многих случаях эта связь обратная: ООПТ были созданы в местах хорошо сохранившихся смешанных лесов, в которых, в том числе, где обитают дальневосточный леопард и другие редких и охраняемые виды. Самые крупные сохранившиеся малофрагментированные участки исследуемых лесов (до 4773 га) находятся в Уссурийском заповеднике и его окрестностях, в национальном парке «Земля леопарда» (на Борисовском плато и вдоль границы с Китаем) и в заповеднике «Кедровая Падь». Меньшие фрагменты также существуют вокруг Владивостока, но они сократились с 2001 года из-за вырубок леса для строительства.

В Китае границы выявленных хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* совпадают с выделами, обозначенными в атласе растительности Китая (Su et al., 2020). Исключением является крупный фрагмент в Яньбянь-Корейском автономном округе, где по данным атласа присутствуют кедрово-широколиственные леса без указания на присутствие в составе *Abies holophylla* и других видов изучаемых здесь лесов. Однако этот район подразумевает присутствие хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla*: существуют публикации (Jiang et al., 2011; Lin et al., 2024), подтверждающие присутствие в этом районе видов исследуемых нами лесов, таких как *Abies holophylla* и *Carpinus cordata*. Смешанные леса с *A. holophylla* на северо-востоке Китая более фрагментированы, чем в России, что обусловлено более продолжительной историей экономического развития (Yu et al., 2010; Zhao et al., 2014) и катастрофическими пожарами (Wang et al., 2006). Крупные фрагменты изучаемых лесов до 0,9 км² обнаружены в заповеднике Чанбайшань, в

городских уездах Хэлун и Линьцзян провинции Цзилинь, а также в Бэньси-Маньчжурском и Хуаньжэнь-Маньчжурском автономных уездах провинции Ляонин.

В КНДР предсказано около трети от общей площади, что согласуется с данными П. В. Крестова с соавторами (Krestov et al., 2006), которые предполагают широкое присутствие лесов с *A. holophylla* в этой стране. Однако точных данных об их распространении в КНДР мало. Они ограничены сообщениями об их присутствии в районе горы Мехян (Kolbek et al., 2003). Длительное антропогенное воздействие значительно повлияло на леса Северной Кореи, что привело к фрагментации первичных хвойно-широколиственных лесов. Фрагменты лесов с *A. holophylla* размером 0,9 км² были обнаружены в национальном парке Кымган, а также в уездах Бекдон, Пьенган-Пукто и Копунг, Чагандо. Резко сократился лесной покров Северной Кореи после 1980-х годов (Engler et al. 2014), в настоящее время политика лесного хозяйства КНДР направлена на лесовосстановление (Lee et al, 2014), однако время, необходимое для формирования устойчивой ценопопуляции, достигает в условиях кедрово-широколиственного леса 1000–1200 лет (Ухваткина, Омелько, 2016).

Границы участков хвойно-широколиственных с *A. holophylla* в Южной Корее по данным нашей карты соответствуют литературным источникам о распространении этих лесов в стране (рис. 4.2). Фрагментарное распространение этих лесов в Южной Корее более естественно, чем на севере ареала, так как здесь они встречаются преимущественно в верхних высотных поясах горных хребтов на высоте более 1000 м н.у.м. (Kolbek et al., 2003; Černý et al., 2015). Однако хозяйственное освоение этой территории также имеет длительную историю, в прошлом хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* были шире распространены в Южной Корее (Yu et al., 2010; Lee et al. 2012). В национальном парке Одэсан они широко распространены, другие малонарушенные участки наблюдаются в провинции Канвондо, например, на

горе Гаривансан, горе Чунвансан и горе Чомбонсан (Hong et al., 2001; Kang, 2003; Lee et al., 2012).

4.3 Фрагментация хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Площади, покрытые лесами с *A. holophylla*, высоко фрагментированы (рис. 4.2, табл. 4.3). Фрагменты крупнее 450 га (>5000 пикселей) сохранились только в России: на территории Уссурийского заповедника и его окрестностях, в национальном парке «Земля леопарда» (на Борисовском плато и вдоль границы с Китаем), в заповеднике «Кедровая Падь» и вблизи г. Владивосток. Фрагменты площадью более 100 га встречаются в Китае в пределах заповедника Чанбайшань, а также в городах уездного уровня Хэлун и Линьцзян провинции Цзилинь, и в Маньчжурских автономных уездах Бэньси и Хуаньжэнь провинции Ляонин. В Северной Корее подобные фрагменты расположены в пределах национального парка Кымгансан. В Южной Корее они обнаружены только в национальном парке Сораксан (Рис. 5b). В Южной Корее лесами с *A. holophylla* представлены преимущественно мелкими фрагментами (10–50 га) (табл. 4.3).

Анализ пространственного распределения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* по регионам позволил выявить значительные различия в степени фрагментации. Общая площадь всех фрагментов составляет 390 га при медианном размере отдельного фрагмента 1,8 га. При этом однопиксельные фрагменты (около 0,09 га) составляют 10 % от общего количества, но лишь 0,002 % от общей площади.

Россия демонстрирует принципиально иную картину по сравнению с другими регионами: средняя площадь фрагмента здесь достигает 4773 га, а медианная — 9 га. Доля малых фрагментов минимальна и практически не влияет на общую площадь. В Китае и Северной Корее наблюдается средний уровень фрагментации с медианными размерами фрагментов 1,8 га и 2,7 га соответственно. Доля мелких фрагментов здесь составляет 7–11 % по

количеству и около 0,04 % по площади в обоих случаях. Наибольшая степень фрагментации характерна для Южной Кореи, где медианный размер фрагмента составляет всего 0,9 га, а доля однопиксельных фрагментов достигает 14 % по количеству и 0,2 % по площади, что свидетельствует о крайне высокой фрагментации лесов в этом регионе.

Таблица 4.3. Площади фрагментов лесов с *A. holophylla* в разных частях ареала

	Площадь фрагмента, среднее значение	Площадь фрагмента, медиана	Доля малых предсказанных фрагментов (1 пиксель) от общего числа фрагментов	Доля малых предсказанных фрагментов (1 пиксель), от общей площади фрагментов
Вся площадь	4336 пикселей (390 га)	20 пикселей (1,8 га)	10 %	0,002 %
Россия	52473 пикселей (4773 га)	100 пикселей (9 га)	6 %	0,0001 %
КНР	296 пикселей (27 га)	20 пикселей (1,8 га)	11 %	0,04 %
КНДР	174 пикселей (16 га)	30 пикселей (2,7 га)	7 %	0,04 %
Республика Корея	78 пикселей (7 га)	10 пикселей (0,9 га)	14 %	0,2 %

4.4 Потенциальное распространение хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

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 (табл. П-3.3 в приложении 3). Общая площадь потенциально пригодных местообитаний для исследуемых лесов составила в среднем $24262,9 \pm 1866,6$ км² (среднее \pm 95 % доверительный

интервал), что отражает вариабельность между подходами моделирования (рис. 4.3, рис. П-3.1, П-3.2, в приложении 3).

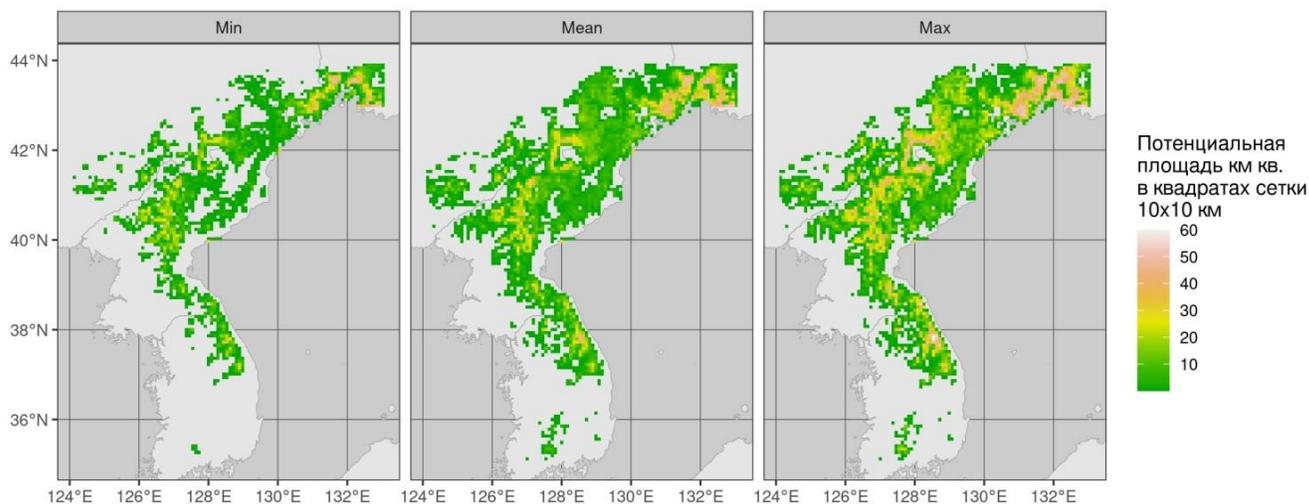


Рисунок 4.3. Минимальная, средняя и максимальная оценки площади, пригодной для произрастания хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Согласно различным моделям, 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 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 (табл. 4.4, рис. 4.3).

Потенциально пригодные местообитания для хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* распределены в среднем по 3045 ячейкам сетки 10×10 км (табл. 4.5), тогда как фактическое картографическое распространение охватывает 2534 ячейки (в расчет включены только ячейки с прогнозируемой

площадью >1 га). Соотношение фактического к потенциальному распределению в ячейках 10×10 км составляет: 74,8 % — в России; 75,4 % — в Китае; 88,7 % — в Северной Корее. В Южной Корее обнаружено расхождение между фактическим и прогнозируемым распределением (418 против 302 ячеек), что, вероятно, указывает на неточности модели.

Таблица 4.4. Доля фактической площади хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* (на основе выборки) относительно потенциальной площади

Регион	Минимум (%)	Среднее (%)	Максимум (%)
Вся площадь	13,3	20,2	36,3
Россия	20,9	27,6	45,5
КНР	11,1	17,0	32,2
КНДР	10,8	17,9	33,5
Республика Корея	6,8	11,9	29,3

Таблица 4.5. Прогнозируемая площадь распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* по странам

	Прогнозируемая площадь, км ²			Прогнозируемое распространение (в числе ячеек 10×10 км)		
	Мин.	Сред.	Макс.	Мин.	Сред.	Макс.
Всего	13 497,0	24 262,9	36 818,1	2 091	3 045	3 045
Россия	3 324,2	5 479,2	7 225,4	273	310	311
Китай	4 132,6	7 817,8	12 002,0	681	1 070	1 103
Северная Корея	4 160,3	7 805,9	12 945,1	894	1 214	1 245

	Прогнозируемая площадь, км ²			Прогнозируемое распространение (в числе ячеек 10×10 км)		
Республика Корея	709,1	1 747,3	3 046,6	152	302	329

4.5 Изменения распространения хвойно-широколиственных лесов с

A. holophylla в исторический период

Анализ показывает, что в XXI веке не произошло существенных изменений в распространении изучаемых лесов (рис. 4.2). Большая часть потерь произошла в более ранние периоды эксплуатации и освоения лесов (Пястушкевич, 1888; Yu et al., 2010; Kong et al., 2016). До начала интенсивного освоения человеком в конце XIX – начале XX вв., территория Южного Приморья была покрыта лиановыми хвойно-широколиственными лесами (Васильев, 1984). За последние 120 лет глобальная площадь хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* значительно сократилась из-за обширных лесозаготовок и пожаров (Крестов, Верховат, 2003; Yu et al., 2010). В период с 1900 по 2000 год деятельность человека привела к уничтожению больших массивов хвойно-широколиственных лесов, которые впоследствии были заменены вторичными лесами с более низким биоразнообразием (Krestov et al., 2006; Wang et al., 2021). В России крупные нарушения произошли между 1860-ми и 1880-ми годами, когда первые переселенцы расчистили огромные площади лесов (Будищев, 1868, 1898; Пястушкевич, 1888). К 1959 году распространение хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в России по большей части достигло своего нынешнего состояния (Геоботаническая карта Приморского края, 1959) (рис. 4.5). Впоследствии в некоторых районах эти леса подверглись вторичному распространению после более ранней вырубki лесов.

В северо-восточном Китае и на Корейском полуострове площадь хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* резко сократилась в первой половине

— середине XX века из-за интенсивного использования, связанного с политическими событиями (Lee et al., 2004), когда большие участки лесов были вырублены (Дудин, 2020). После вырубki лесов, вторичные лесные сообщества естественным образом восстановились на месте хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*, но продуктивность, природоохранная и экономическая значимость этих вторичных сообществ значительно ниже по сравнению с исходными лесами (Zhang, Ma, 2010).

На Корейском полуострове, согласно историческим записям, прослеживается сокращение ареала *Pinus koraiensis*, ключевого вида исследуемых лесов (Kong et al., 2016). В 1860-х гг. распространение *Pinus koraiensis* было приурочено к высокогорьям на северо-востоке Корейского полуострова, хотя к тому времени его распространение на севере уже было вторичным. К 1930 г. площадь распространения *Pinus koraiensis* на территории современной Республики Корея значительно сократилась (Kong et al., 2016), и распространение этого вида стало в большой степени совпадать с нашими результатами картографирования.

сокращению площади и высокой фрагментации этих лесов. Наблюдается выраженная тенденция их сохранения в пределах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) на всем протяжении ареала. В настоящее время многие территории, ранее занятые лесами с *Abies holophylla*, замещены вторичными лесами, сельскохозяйственными угодьями и антропогенной нелесной растительностью. Литературные источники подтверждают выявленную взаимосвязь между потенциальной и фактической площадями распространения.

Значимость сохранения хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla* отмечалась в каждом регионе их распространения, поэтому большая часть оставшихся лесных массивов сохраняется в ООПТ. Однако в глобальном масштабе эти леса сильно фрагментированы на удаленные друг от друга участки. Для восстановления этих ценных сообществ необходима оптимизация территориальной охраны и формирование биологических коридоров. Созданная карта служит ценным инструментом для достижения природоохранных целей.

ГЛАВА 5. ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ. ОЦЕНКА УЯЗВИМОСТИ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С *ABIES* *HOLOPHYLLA*²

5.1 Мировой опыт оценки уязвимости экосистем

В настоящее время в мировой науке активно развивается экосистемный подход к охране биоразнообразия, который фокусируется на взаимодействии между живыми организмами и их окружением, а не только на защите отдельных видов (Corlett, 2015). Этот подход основывается на понимании того, что экосистемы представляют собой сложные сети взаимосвязей и зависимостей, которые необходимо учитывать для эффективного сохранения биоразнообразия. Сохранность сообществ и экосистем способствует сохранению отдельных видов и поддержанию экосистемных функций, таких как регулирование климата, депонирование углерода и сохранение водных ресурсов (Díaz et al., 2019; Лукина и др., 2020).

² Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в работах:

- 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) (0,47/0,79).
- 2) 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) (0,16/1,09).
- 3) 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) (0,20/1,19).
- 2) 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) (0,49/1,96).

Аналогично Красным спискам редких видов, в мировой природоохранной практике разрабатывают Красные списки экосистем различного пространственного масштаба. Термин «экосистема» при всем разнообразии трактовок определяет взаимосвязь биотических и абиотических комплексов в рамках природного единства, поддерживаемого физико-химико-биологическими процессами в определенном пространстве (Tansley, 1935; Pickett, Cadenasso, 2002). Для того чтобы определить, какие типы экосистем уязвимы и нуждаются в приоритетных мероприятиях по сохранению, а какие, напротив, устойчивы, разработаны критерии оценок состояния экосистем и определены природоохранные категории их редкости и уязвимости.

Такие критерии сформулированы Международным союзом охраны природы (МСОП) в методических рекомендациях к созданию международного Красного списка экосистем (Rodríguez et al., 2012; Bland et al., 2017; Keith et al., 2024). В качестве критериев уязвимости рассматривают (рис. 5.1): А) сокращение ареала, В) ограниченное географическое распространение (редкость), включая географический охват ареала, площадь экосистемы в пределах ареала и число локалитетов экосистемы, С) деградацию 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. 5.1): «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 5.1. Пороговые значения для оценки рисков экосистемам по критериям МСОП

Критерий				CR	EN	VU
A1	C1	D1	Прошлое (последние 50 лет)	≥80 %	≥50 %	≥30 %
A2a	C2a	D2a	Будущее (ближайшие 50 лет)	≥80 %	≥50 %	≥30 %
A2b	C2b	D2b	Любой период продолжительностью 50 лет	≥80 %	≥50 %	≥30 %
A3	C3	D3	Исторический масштаб (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				Будущее (ближайшие 50 лет для CR и EN, 100 лет для VU) ≥50 %	≥20 %	≥10 %

Согласно рекомендациям МСОП, присуждение одной из категорий VU–CR на основе оценки по любому из критериев А, С, D и E является достаточным основанием для включения экосистемы в Красный список. Критерии группы В предлагается использовать только совместно с одним или несколькими другими критериями. Только подкритерий В1 (охват ареала) может быть использован самостоятельно при условии обнаружения процессов, которые могут привести к дальнейшему сокращению ареала или деградации биотических/абиотических взаимодействий в течение ближайших 20 лет (Keith et al., 2024).

Оценка состояния экосистемы по критериям МСОП — междисциплинарная научная задача, для решения которой используют разнообразные материалы и аналитические инструменты, в том числе данные дистанционного зондирования Земли и математическое моделирование (Дудов и др., 2025).

5.2 Влияние плотности популяции пятнистого оленя (*Cervus nippon*) на разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* юга Дальнего Востока России в условиях разного режима охраны

Для эффективной охраны и восстановления хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* необходима оценка их состояния и выявление наименее нарушенных участков. В настоящее время в России эти леса сохраняются преимущественно на ООПТ разных категорий охраны: в биосферном заповеднике «Кедровая падь», заповеднике «Уссурийский» и национальном парке «Земля леопарда». Участки хвойно-широколиственных лесов сохранились также на полуострове Муравьева-Амурского в окрестностях г. Владивостока. Это лесная территория Ботанического сада-института ДВО РАН (≈ 170 га), памятники природы «Семенной участок пихты цельнолистной» (99,96 га), «Участок пихты цельнолистной» (29,99 га) и «Пихтовый лес» (49,98 га; <https://карта.оцк.рф>), а также территории, не имеющие охранного статуса. С целью оценки влияния режима охраны на исследуемые леса, а также для оценки по критерию D красного списка экосистем МСОП (деградация биотических процессов и взаимодействий) был проведен сравнительный анализ состояния хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в четырех локациях Приморского края с разным режимом охраны (рис. 5.1).

Мы сравнили леса в разных локациях, используя биотические параметры, отражающие флористическое и структурное разнообразие и полноту возрастных спектров видов-лесообразователей. Также мы оценили долю возобновляющихся видов деревьев, разбив подрост на два возрастных состояния по высоте с порогом 50 см. Порог выбран как средняя высота травяного яруса в исследуемых сообществах. Полный список значимо различающихся по территориям биотических параметров приведен в таблице П-4.1 в приложении 4.



Рисунок 5.1. Территории распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в Приморском крае с разным режимом охраны. Точками отмечены места геоботанических описаний

Важным вопросом также является выбор эталонного сообщества для сравнения, поскольку зачастую состояние растительности оценивается именно относительно эталонного (Aronson et al. 1993; Pickett & Parker 1994; Aronson et al. 1995). На основе анализа литературных источников, мы приняли за эталон сообщество со следующими чертами (Васильев, Колесников, 1962; Гумарова и др., 1994; Крестов, Верхолат, 2003):

- 1) Вертикальная непрерывность ассимилирующих органов (выражены 6 вертикальных ярусов);
- 2) Высокое разнообразие видов деревьев (до 17);
- 3) Высокое разнообразие видов кустарников (до 20);
- 4) Высокое общее проективное покрытие травяного яруса (до 95%);

5) Полночленные возрастные спектры деревьев (присутствие особей всех возрастных состояний).

Наиболее близкие к эталонным хвойно-широколиственные леса обнаружены в Уссурийском заповеднике. Эта локация значимо отличается от всех остальных по нескольким параметрам: деревья здесь в среднем достигают большей высоты, высоко разнообразие деревянистых лиан, доля видов, образующих подрост, значимо выше (рис. 5.2).

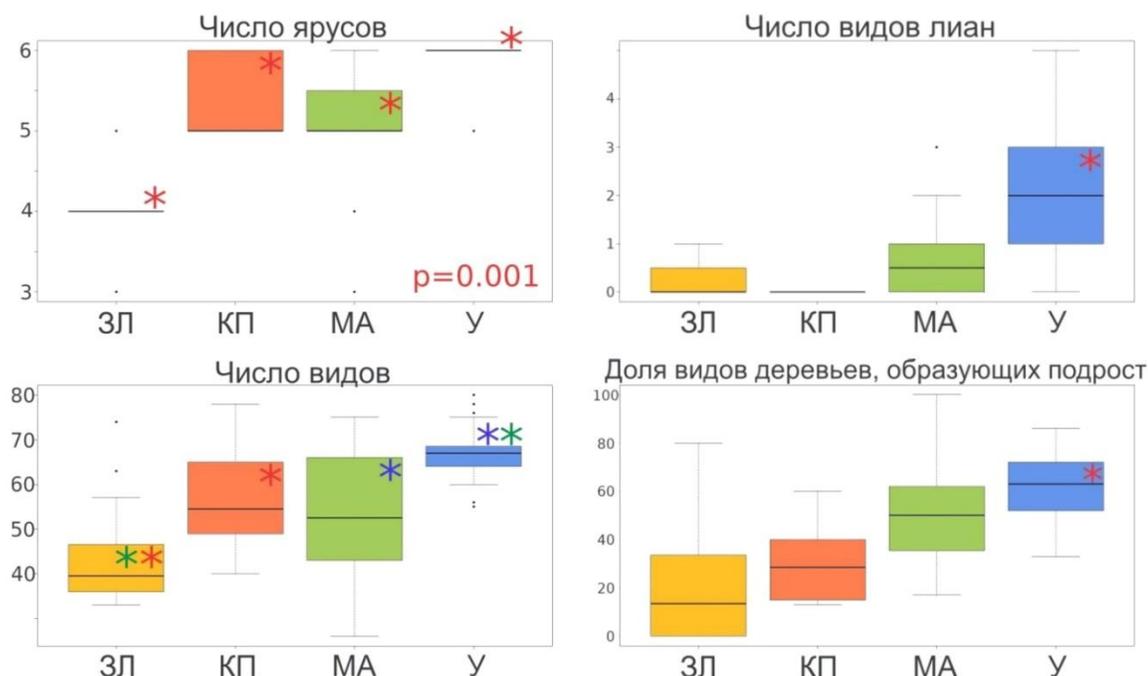


Рисунок 5.2. Сравнение биотических параметров хвойно-широколиственных лесов в четырех локациях: ЗЛ — национальный парк «Земля леопарда», КП — заповедник «Кедровая падь», МА — полуостров Муравьева-Амурского (окрестности г. Владивостока), У — заповедник «Уссурийский». Звездочками (*) одного цвета обозначены значимо различающиеся между собой территории. Если только одна территория имела значимые отличия от всех других, эта территория отмечена звездочкой.

Наибольшее число видов кустарников также обнаружено в Уссурийском заповеднике ($10,2 \pm 2,1$), наименьшее — в национальном парке «Земля леопарда» ($2,4 \pm 2,6$). Наибольшее разнообразие и проективное покрытие видов наземного покрова, включая травы, низкие кустарники и подрост деревьев,

также выявлено в Уссурийском заповеднике, расположенном на северной границе ареала исследуемых лесов. В национальном парке «Земля леопарда» выявлено наименьшее разнообразие видов наземного покрова (табл. 5.2).

Таблица 5.2. Биотические характеристики хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* на территориях с разным режимом охраны на пробных площадках 400 м² (средние значения ± стандартное отклонение). ЗЛ — национальный парк «Земля леопарда», КП — заповедник «Кедровая падь», МА — полуостров Муравьева-Амурского (окрестности г. Владивостока), У — заповедник «Уссурийский».

Локация	Число видов кустарников (шт.)	Число видов наземного покрова, включая травы и молодые особи кустарников и деревьев (шт.)	Покрывание 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)
КП	3,2 ± 2,6	46,1 ± 10,5	33,0 ± 15,5	61,7 ± 12,4	29,8 ± 14,9	15,6
У	10,2 ± 2,1	54,4 ± 6,5	49,1 ± 20,4	80,7 ± 17,2	60,9 ± 13,9	24,1
ЗЛ	2,4 ± 2,6	38,2 ± 11,0	30,3 ± 23,6	64,1 ± 22,5	20,9 ± 26,3	70,5
МА	6,5 ± 2,9	39,7 ± 10,8	39,6 ± 22,1	64,0 ± 21,9	50,5 ± 22,0	≈0,0

По доле деревьев, дающих подрост, не превышающий по высоте травяной ярус, значимо различались только две территории: Уссурийский заповедник, в сообществах которого зарегистрирована наибольшая доля (80,7 ± 17,2 %) возобновляющихся видов, и окрестности Владивостока, где возобновление было ниже (64,0 ± 21,9 %). Иная ситуация наблюдается при оценке доли возобновляющихся видов, подрост которых перешел на более позднюю возрастную стадию. Хотя Уссурийский заповедник (60,9 ± 13,9 %) и окрестности Владивостока (50,5 ± 22,0 %) демонстрируют сравнительно более

высокие значения, в «Кедровой пади» ($29,8 \pm 14,9 \%$) и особенно в «Земле леопарда» ($20,9 \pm 26,3 \%$) доля возобновляющихся видов, превышающих по высоте травяной ярус, значимо ниже. Это указывает на значительное затруднение перехода подроста из ювенильного в имматурное состояние в последних двух локациях (табл. 5.2).

Обследованные территории значимо различаются по плотности пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck, 1838), рассчитанной по данным авиаучетов 2023 г. (Петров и др., 2024, 2025). Чрезвычайно высокая плотность оленя обнаружена в «Земле леопарда» (70,5 особей/1000 га), средняя — в Уссурийском заповеднике (24,1 особей/1000 га) и заповеднике «Кедровая падь» (15,6 особей/1000 га). На полуострове Муравьева-Амурского (в окрестностях г. Владивостока) пятнистый олень в настоящее время отмечается лишь со статусом редких единичных заходов (Курдюков, 2023).

Умеренная плотность популяции оленя в Уссурийском заповеднике и охранный статус, вероятно, способствуют сбалансированности экосистемы (рис. 5.3). На этой территории наблюдаются высокие показатели по всем биотическим параметрам, включая высокое разнообразие, проективное покрытие травяного яруса и возобновление древостоя. В последние годы наблюдается рост популяции пятнистого оленя на территории заповедника. Так, по данным авиаучетов 2023 г. на территории Уссурийского заповедника учтено 945–982 особей пятнистого оленя, что в три раза превышает численность этого вида по сравнению с 2010–2011 гг. (Маслов, 2011; Петров и др., 2024).

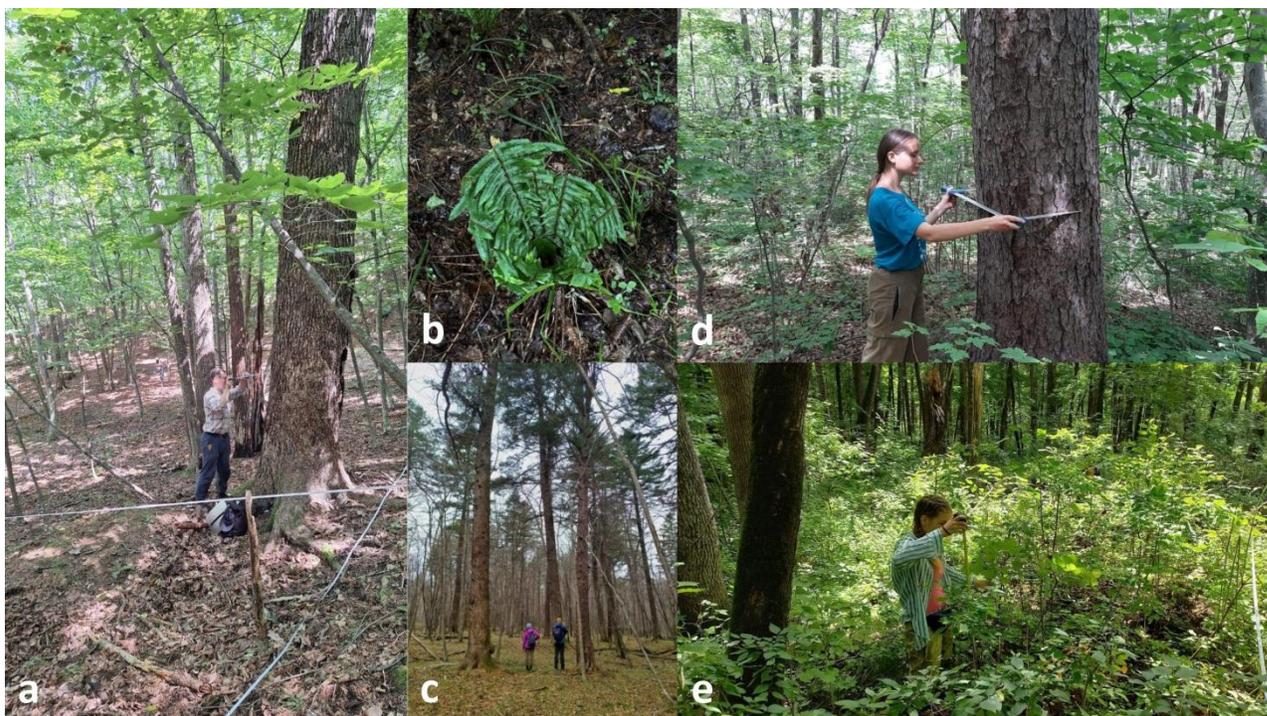


Рисунок 5.3. Лесные сообщества с *A. holophylla* в четырех локациях с разной плотностью пятнистого оленя (фото автора, 2021–2023 гг.): а — мертвопокровный лес и б — признаки скусывания в национальном парке «Земля леопарда», с — парковый лес в заповеднике «Кедровая падь», d — сообщество на полуострове Муравьева-Амурского, e — измерение высоты подроста в лесу Уссурийского заповедника

Для биосферного заповедника «Кедровая Падь» получены средние показатели по биоразнообразию и проективному покрытию травяного яруса. Возобновление древостоя на ранних возрастных стадиях здесь достаточно высокое (61,7 %), но затруднено на более поздних стадиях (29,8 %). Плотность оленя по данным авиаучетов низкая, но возможны миграции копытных с прилегающих территорий национального парка «Земля леопарда». Наблюдаемые на пробных площадях явления скусывания и вытаптывания подтверждают это предположение.

Леса национального парка «Земля леопарда» находятся в наиболее уязвимом состоянии, о чем свидетельствует крайне низкое видовое разнообразие и проективное покрытие кустарников и трав и низкий процент

возобновления древостоя с затруднением перехода семян на поздние возрастные стадии (20,9 % от числа видов деревьев в сообществе). Высокая плотность пятнистого оленя, вероятно, является ключевым фактором деградации лесов национального парка. В 2023 г. плотность и численность оленя на этой территории достигли исторического максимума: по сравнению с оценками 2005–2006 гг., плотность этого вида была на 40 % выше; по сравнению с оценками 2019 г., численность выросла на 25 % с 2019 г. и составила 28,9 тыс. особей при плотности 50,5 особей/1000 га. Благоприятные условия для роста популяции оленя создают мероприятия по зимней подкормке, проводимые в национальном парке (Петров и др., 2025). Олени выедают подлесок (кустарники, ювенильные деревья), препятствуя возобновлению леса и снижая разнообразие травяно-кустарникового яруса. Это создает угрозу для долгосрочной устойчивости хвойно-широколиственных лесов в национальном парке.

В окрестностях Владивостока наблюдается сравнительно низкое разнообразие видов растений наземного покрова, что может быть связано с антропогенным прессом. Возобновление деревьев на ранних возрастных стадиях здесь среднее (64,0 %), однако оно сохраняется при переходе на последующие возрастные стадии (50,5 %).

Полученные данные указывают на критическую ситуацию в национальном парке «Земля леопарда», вызванную высокой плотностью пятнистого оленя. Это приводит к нарушению естественного процесса возобновления лесов, что угрожает биоразнообразию и, в долгосрочной перспективе, самой экосистеме парка и его ключевым видам (включая дальневосточного леопарда).

Таким образом, для сохранения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* необходима система активных мер, направленная на снижение пресса пятнистого оленя. Мировой опыт показывает несколько путей:

1. Прямое регулирование численности через организованный отстрел, что является основной мерой снижения ущерба, наносимого *C. nippon* в Японии (Takatsuki, 2009).

2. Постепенный отказ от ежегодной биотехнии, с целью включить авторегуляторные процессы (Маслов, 2012)

3. Локальная защита критически важных участков лесовозобновления с помощью ограждений, что блокирует доступ оленей к семеносящим популяциям деревьев и позволяет подросту успешно развиваться (Avila et al., 2025).

Для территорий с экстремально высокой плотностью оленя, таких как национальный парк «Земля леопарда», где угроза целостности экосистемы ставит под вопрос долгосрочное сохранение местообитаний дальневосточного леопарда, комбинация возможных мер является наиболее перспективной. Наряду с этим, необходимым шагом должен стать пересмотр политики зимней подкормки, которая искусственно завышает емкость угодий и способствует дальнейшему росту популяции оленя (Петров и др., 2025). Только комплексный подход, сочетающий активное управление популяцией фитофага с точечными мерами защиты наиболее уязвимых элементов леса, может обеспечить долгосрочную устойчивость этих уникальных экосистем Дальнего Востока России.

5.3 Оценка состояния хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Мы применили критерии Красного списка экосистем МСОП для оценки уязвимости хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* (табл. 5.3). Разработанные карты (глава 4) послужили ключевым инструментом для оценки состояния этих лесов по географическим критериям (А и В).

Критерий А. Сокращение распространения. Сравнение карт, полученных по результатам классификации ДДЗ, показывает, что в XXI веке не произошло существенных изменений в распространении изучаемых лесов

(раздел 4.2). Текущее распространение хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* приурочено к ООПТ, поэтому в ближайшие годы не ожидается снижения их распространения. Таким образом, по подкритериям А1 и А2 исследуемые леса могут быть отнесены к категории LC (Находящиеся под наименьшей угрозой). При этом выявлено катастрофическое уменьшение площади в исторический период (подкритерий А3). Фактическая расчетная площадь составляет всего 20,2 % от средней потенциальной площади исследуемых лесов. Сравнение потенциально пригодного ареала ($28642,5 \pm 9094,5$ км²) с актуальной площадью ($4896,6 \pm 1524,7$ км²) в сочетании с анализом литературных данных о деградации лесов в период освоения региона позволяет сделать вывод о том, что в историческом масштабе площадь сократилась более чем на 50 % (разделы 4.4, 4.5). Таким образом, по подкритерию А3 леса с *A. holophylla* могут быть отнесены к категории EN (Исчезающие; табл. 5.3).

Таблица 5.2. Оценка уязвимости хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* по критериям МСОП

Критерий оценки			Результат оценки
Прошлое (последние 50 лет)	Будущее (ближайшие 50 лет)	Исторический масштаб (с 1750 г.)	
A1: LC	A2: LC	A3: EN	EN
C1: NE	C2: EN/CR	C3: NE	EN/CR
D1: DD	D2: DD	D3: DD	DD
	E: DD		DD
B1 — охват ареала: LC			LC
B2 — площадь экосистемы в пределах ареала: LC			
B3 — число локалитетов: NE			

Критерий В. Ограниченное географическое распространение (редкость). Параметры критерия В — охват ареала и площадь экосистемы были рассчитаны на основании полученной карты в ячейках сетки 10×10 км, согласно методическим рекомендациям МСОП (Keith et al., 2024). Охват ареала — это площадь выпуклого многоугольника, охватывающего все известные или предполагаемые фрагменты современного распространения экосистемы. Он составил 734500 км². Занимаемая площадь (В2) — число ячеек сетки 10×10 км в пределах охвата ареала, в которых выявлено присутствие экосистемы (> 1 % от площади ячейки). Занимаемая площадь составила 47100 км². Исследуемые леса имеют широкий географический охват, и оценки по подкритериям В1 и В2 не достигают пороговых значений для категорий VU, EN или CR (Уязвимые, Исчезающие, Находящиеся на грани исчезновения). По критерию В3 (число локалитетов) оценка не была проведена (NE). Под локалитетами понимают географически или экологически четко ограниченные области распространения экосистемы, удаленные друг от друга настолько, что катастрофическое событие в одном локалитете (лесной пожар, ветровал и т.п.) не представляет угрозу экосистеме в других локалитетах (Keith et al., 2024). Несмотря на то, что выявлена высокая степень фрагментации исследуемых лесов (раздел 4.3), для оценки по подкритерию В3 нужны дополнительные исследования. Следовательно, критерий В не является определяющим для присуждения категории редкости / уязвимости исследуемых лесов (табл. 5.3).

Критерий С. Деграция абиотической среды. Оценка по функциональному критерию С 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 С2) согласно климатическим моделям MIROC-ESM и CCSM-4 и двум сценариям изменения климата: оптимистичному RCP2.6 (потепление на 0.3–1.7°C к 2100 г.) и пессимистичному RCP8.5 (потепление на 2.6–4.8°C).

Прогнозы основаны на результатах моделирования ареалов видов (SDM) с использованием алгоритма «случайный лес», точек присутствия и псевдоотсутствия. Географические координаты точек присутствия получены из базы данных GBIF, с гербарных этикеток из коллекций Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова (LE), Ботанического сада-института ДВО РАН (VGBI), Московского государственного университета (MW, также инкорпорирован в GBIF), а также из цифровой карты растительности Китая (Su et al., 2020) и собственных наблюдений. В качестве предикторов использовали 5 биоклиматических индексов: тепловой индекс Кира (WKI), холодовой индекс Кира (CKI), индекс континентальности (IC), сумму осадков в жидком (Pp) и твердом (Pn) виде. При реализации различных климатических сценариев к 2070 году наблюдается тенденция к сокращению ареалов *A. holophylla* и *P. koraiensis* с пространственным сдвигом на север.

Прогнозируется существенное сокращение климатически пригодных местообитаний (>50 %) к 2070 г. даже при оптимистичном сценарии потепления (Petrenko et al., 2022, 2025). При реализации пессимистичного сценария 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 С исследуемым лесам может быть присуждена одна из двух категорий: EN (Исчезающие) или CR (Находящиеся на грани исчезновения) в зависимости от сценария изменения климата.

Критерий D. Деграция биотических процессов и взаимодействий.

Оценка по критерию D может быть основана на оценке степени фрагментации сообществ (раздел 4.3), поскольку при дроблении природных сообществ на фрагменты происходят разнонаправленные изменения в их таксономическом составе, структуре и функциональных параметрах (Haddad et al., 2015). Также ключевым индикатором деградации биотических

взаимодействий в исследуемых лесах, по-видимому, выступает экспоненциальный рост плотности пятнистого оленя (*Cervus nippon*; раздел 5.2), 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. 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. Таким образом, на текущий момент по критерию D мы присуждаем категорию DD (Недостаток данных).

Критерий Е. Кумулятивное воздействие негативных факторов.

Рассмотренные выше географические и функциональные факторы могут привести к утрате экосистемы не только по-отдельности, но и во взаимодействии, повышая вероятность ее утраты. В условиях неоптимального менеджмента глобальные климатические изменения и высокая степень фрагментации потенциально могут иметь кумулятивный эффект. Однако в настоящий момент мы не обладаем достаточными данными для количественной оценки по критерию Е на всем ареале. Дополнительные трудности вызывает дефицит данных о распространении и состоянии исследуемых лесов в Северной Корее и северо-Восточном Китае. Категория по критерию Е — DD (недостаток данных).

Итоговая категория МСОП. На основании критерия А3 (историческое сокращение >70 %) экосистема хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla* соответствует категории EN (Исчезающие — Endangered). Оценка по критерию С указывает на необходимость присуждения более высокой категоризации (CR — Находящиеся на грани исчезновения) в случае

реализации пессимистичного сценария потепления климата с увеличением на 2.6–4.8°C к 2070 г. Таким образом, леса имеют высокую природоохранную значимость.

5.4 Рекомендации по сохранению хвойно-широколиственных лесов с

A. holophylla

Хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* подверглись значительной фрагментации, вызванной преимущественно антропогенными факторами: рубками, пожарами и хозяйственным освоением территорий, что привело к существенному сокращению их исторического ареала. На месте коренных сообществ часто формируются вторичные смешанные широколиственные или моnodоминантные дубовые (*Q. mongolica*) леса, которые поддерживаются постоянным воздействием разрушающих факторов (Добрынин, 2000; Крестов, Верхолат, 2003). Однако длительная охрана без постоянных нарушений способствует преобразованию вторичных дубняков обратно в коренные хвойно-широколиственные леса (Добрынин, 2000). Это указывает на необходимость оптимизации территориальной охраны и создания биологических коридоров для восстановления этих ценных экосистем. Ценные фрагменты коренных хвойно-широколиственных лесов с пихтой цельнолистной (*A. holophylla*) сохранились на полуострове Муравьева-Амурского вблизи Владивостока. Признание особого природоохранного статуса этих сообществ позволит предотвратить фрагментацию оставшихся массивов новыми инфраструктурными проектами.

Учитывая, что естественное восстановление хвойно-широколиственных лесов может занимать более 1000 лет, а их регенерационный потенциал ограничен (Ухваткина, Омелько, 2016), требуются активные меры по лесовосстановлению. Адаптивная способность видов *A. holophylla* и *P. koraiensis* позволяет успешно подсаживать их во вторичные сообщества для восстановления хвойно-широколиственных лесов (Lee et al., 2004; Kiselyova et

al., 2021; Wang et al., 2021). Лесовосстановление и лесоразведение смешанными культурами — надежные климатические проекты; их реализация в России может предоставить инструмент для достижения цели сокращения выбросов парниковых газов в рамках Парижского соглашения (Романовская, 2023).

Масштабы создания культур пихты цельнолистной (*A. holophylla*) в Приморском крае крайне малы. Так, в 1999 г. на ее долю приходилось лишь 450 га (0,2 % всех лесопосадок) (Гриднева, 2009). Одним из районов создания культур *A. holophylla* в 1950–1960-е гг. был о. Русский — самый крупный остров залива Петра Великого Японского моря, где коренные хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* были полностью сведены в первой половине XX века. Показано, что посадки пихты стали «ядрами» восстановления условно-коренных хвойно-широколиственных геосистем о. Русский (Ганзей и др., 2019).

Для обеспечения устойчивого развития восстановленных лесов критически важно сочетать методы восстановления с эффективными мерами охраны (Kiselyova et al., 2021). Важен комплексный экосистемный подход к охране природы, предотвращающий разрушение лесов на ООПТ вследствие мероприятий, направленных исключительно на сохранение отдельных видов. В частности, чрезмерный рост популяций копытных на ООПТ может нарушать естественное возобновление растительных сообществ, что угрожает биоразнообразию и, как следствие, стабильности всей лесной экосистемы, включая редкие охраняемые виды. Необходимо строгое научное обоснование биотехнических мероприятий, реализуемых на ООПТ для поддержки популяций копытных — кормовой базы редких хищников. Сохранение богатых хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* является ключевой задачей для сохранения популяции редкого дальневосточного леопарда.

Сохранение разнообразия и целостности лесных местообитаний — ключ к поддержанию как биоразнообразия, так и стабильности сообществ (Lin et al.,

2024). Учитывая трансграничное положение исследуемых лесов, необходимо развитие международного сотрудничества и разработка новых природо-ориентированных решений, направленных на охрану, целевое восстановление и поддержание биологических коридоров. Это улучшит связность лесных участков и будет способствовать сохранению биоразнообразия в регионе (Griscom et al., 2017).

Выводы из главы 5

Современные методики охраны природы делают акцент на оценке уязвимости с использованием пространственных метрик, таких как площадь распространения и темпы сокращения (Keith et al. 2013, 2022). Оценки статуса экосистем на основе критерия значительных исторических потерь местообитаний поддерживаются Международным союзом охраны природы (МСОП) (Rodríguez et al., 2015). Наши оценки показывают, что хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* в пределах ареала потенциально сократились на 64–87 %, что согласуется с данными различных литературных источников. Такое сокращение указывает на высокий приоритет сохранения. Исследуемые леса, вероятно, следует классифицировать как уязвимые или находящиеся под угрозой исчезновения (Keith et al. 2013).

Сравнительный анализ состояния хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в четырех локациях Приморского края с разным режимом охраны показал значимые отличия биотических параметров. Наибольшее видовое разнообразие обнаружено в Уссурийском заповеднике, находящемся на северной границе ареала исследуемых лесов. Эта локация демонстрирует наилучшие показатели по всем параметрам биоразнообразия, состоянию травяного яруса и возобновлению древостоя. Умеренная плотность популяции пятнистого оленя на этой территории, вероятно, способствует сбалансированности экосистемы.

Защита разнообразия и целостности лесных местообитаний имеет решающее значение для поддержания разнообразия видов деревьев и стабильности сообществ лесов с *A. holophylla* (Lin et al., 2024). Новая карта может быть использована как основа для проектирования новых резерватов и биологических коридоров для повышения связности лесных территорий.

Приоритетными мерами сохранения и восстановления хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* является создание биологических коридоров для соединения изолированных фрагментов леса и улучшения связности ландшафта, контроль численности пятнистого оленя, особенно на ООПТ, для снижения пресса на подлесок и возобновление, целенаправленное лесовосстановление с использованием ключевых видов (*A. holophylla*, *P. koraiensis*) и долгосрочная охрана вторичных дубовых лесов (*Q. mongolica*) для перспективы их постепенной трансформации в коренные хвойно-широколиственные сообщества. Данные меры критически важны для сохранения этой исчезающей экосистемы, учитывая ее низкий потенциал к естественной регенерации и высокую уязвимость к текущим и будущим антропогенным и климатическим угрозам.

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 неметрического многомерного шкалирования. 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* ($900 \text{ м}^2 / \text{пиксель}$) 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 местообитаний, потенциально пригодных 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы провели ревизию синтаксонов хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и выяснили их принадлежность союзу *Carpino cordatae–Abietion holophyllae*. По результатам проведенной количественной классификации описаны три новых ассоциации и один подсоюз этих лесов. Результаты проведенного исследования дополнили представление о синтаксономии класса *Quercetea mongolicae* — одного из двух основных классов лесной растительности континентальной Северо-Восточной Азии. Рассмотренные фитоценоны смешанных лесов с *A. holophylla* Корейского полуострова создают задел для продолжения исследований разнообразия этих сообществ.

Представленное аналитическое сравнение разнообразия хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* и их производных, а также других смешанных лесов умеренной природной зоны подчеркивает флористико-растительное разнообразие исследуемых сообществ. Природоохранная ценность лесов с *A. holophylla* особенно высока, т.к. эти леса поддерживают высокие значения флористического разнообразия на разных уровнях: альфа-, бета- и гамма-. Все хвойно-широколиственные леса с *A. holophylla* Дальнего Востока России значительно различаются по флористическому составу и экологии местообитаний.

На всем ареале изучаемых лесов наблюдается тенденция их сохранения в границах ООПТ. Историческая антропогенная деятельность привела к значительному сокращению масштабов и площади и высокой фрагментации этих лесов. Тем не менее, существуют успешные примеры восстановления сообществ исследуемых лесов на территориях, ранее подвергавшихся рубкам и пожарам, при условии отсутствия долгосрочных нарушений и проведения восстановительных мероприятий. Понимание закономерностей распространения и разнообразия лесов с *A. holophylla* позволит спланировать меры по восстановлению этих ценных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова, В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах / В.Д. Александрова. — Л.: Наука, Ленинградское отделение. — 1969. — 273 с.
2. Белова, В.А. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири / В.А. Белова. — Новосибирск: Наука. — 1985. — 160 с.
3. Большая Российская энциклопедия [электронный ресурс]. Режим доступа: <https://old.bigenc.ru>. Дата обращения: 25.10.2025.
4. Бояркин, Р.В. Почвенный покров государственного заповедника «Кедровая падь» / Р. В. Бояркин, Н.М. Костенков // Вестник КрасГАУ. — 2009. — № 11. — С. 34–39.
5. Будищев, А.Ф. Описание лесов части Приморской области / А.Ф. Будищев // Записки Сибирского отдела ИРГО. — 1867. — Кн. 9–10. — С. 95–474.
6. Васильев, Н.Г. Чернопихтово-широколиственные леса южного Приморья / Н.Г. Васильев, Б.П. Колесников. — М.: Изд-во АН СССР. — 1962. — 149 с.
7. Васильев, Я.Я. Лесные ассоциации Супутинского заповедника ГТС / Я.Я. Васильев // Труды ГТС ДВФ СО АН СССР. — 1938. — Т. 2. — С. 5–136.
8. Васильев, Я.Я. Леса из цельнолистной пихты / Я.Я. Васильев // Природа. — 1938а. — № 9. — С. 59–62.
9. Ворошилов, В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока / В.Н. Ворошилов. — М.: Наука. — 1982. — 672 с.
10. Ганзей, К.С. Геоэкологическое состояние посадок пихты цельнолистной и их роль в восстановлении хвойно-широколиственных геосистем о-ва Русский / К.С. Ганзей, А.Г. Киселева, Н.Ф. Пшеничникова, М.С. Лящевская, И.М. Родникова, О.Н. Ухваткина, С.Г. Юрченко // География и

природные ресурсы. — 2019. — №. 2. — С. 59–68. DOI: 10.21782/GIPR0206-1619-2019-2(59-68)

11. Геоботаническая карта Приморского края. Масштаб 1:500 000 / Ред. Б.П. Колесников. — Хабаровск. — 1959. — 2 л.

12. Геологическая карта СССР. Масштаб 1:10000000 / Ред. С.А. Музылев. — М.: ВСЕГЕИ. — 1975. — 4 л.

13. Герасимова, М.И. Почвы в национальных атласах разных стран / М.И. Герасимова, М.Д. Богданова // Почвоведение. — 2015. — №. 9. — С. 1036–1036. DOI: 10.7868/S0032180X15090051

14. Гриднева, Н.В. Пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.) в Приморском крае (ресурсная оценка и перспективы интродукции) / Н.В. Гриднева // Автореф. дисс. канд. биол. наук. — Владивосток. — 2009. — 20 с.

15. Гумарова, Р.Р. Характеристика синтаксонов лесной растительности полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) / Р.Р. Гумарова, Н.Б. Прохоренко, В.П. Верхолат. — Владивосток: Биолого-Почвенный ин-т ДВ РАН. — 1994. — 95 с. — Деп. в ВИНТИ № 2891.

16. Добрынин, А.П. Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение) / А.П. Добрынин. — Владивосток: Дальнаука. — 2000. — 260 с. — (Тр. Ботан. садов ДВО РАН/ Гл. ред. В.А. Недолужко; Т. 3).

17. Дудин, П.Н. Русские концессии на реке Ялу, 1897–1903 гг.: кто и как формировал мнение Николая II о «корейском векторе» имперской политики на Дальнем Востоке в преддверии Русско-японской войны / П.Н. Дудин // Былые годы. Российский исторический журнал. — 2020. — № 57. — С. 1340–1358. DOI: 10.13187/bg.2020.3.1340

18. Дудов, С.В. Экосистемный подход в охране природы: мировой опыт и перспективы для России / С.В. Дудов, В.Д. Дзизюрова, К.В. Дудова, М.В.

Бочарников // Журн. общ. биол. — 2025. — Т. 86. — № 2. — С. 83–99. DOI: 10.31857/S0044459625020013

19. Ивашинников, Ю.К. Геологическое и геоморфологическое строение Приморья / Ю.К. Ивашинников // Географические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. — 1990. — С. 40–51.

20. Ивашинников, Ю.К. Физическая география Дальнего Востока России / Ю.К. Ивашинников. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. — 1999. — 324 с.

21. Ивашкевич, Б.А. Описание Восточной лесной концессии общества Китайской Восточной железной дороги и план хозяйства на нее / Б.А. Ивашкевич // Маньчжурский лес. Харбин. — 1915. — Вып. 1. — 503 с.

22. Ивашкевич, Б.А. Очерк лесов восточной горной Маньчжурии / Б.А. Ивашкевич // Известия Лесного института. — 1916. — Т. 30. — С. 103–232.

23. Ивашкевич, Б.А. Типы лесов Приморья и их экономическое значение / Б.А. Ивашкевич // Производительные силы Дальнего Востока. Растительный мир. — 1927. — Т.3. — С. 3–20.

24. Ивашкевич, Б.А. 1933. Дальневосточные леса и их промышленная будущность / Б.А. Ивашкевич. — Хабаровск: Дальневосточное краевое издательство. — 1933. — 169 с.

25. Кабанов, Н.Е. Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня / Н.Е. Кабанов // Труды ДВФ АН СССР. Сер. Ботан. М.; Л.: Изд-во АН СССР. — 1937. — Т. 2. — С. 273–332.

26. Колесников, Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока / Б.П. Колесников // Тр. ДВФ СО АН СССР. Сер. Бот. — Л.: Изд-во ДВФ СО АН СССР. — 1956. — Т. 2. — № 4. — 262 с.

27. Колесников, Б.П. О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР / Б.П. Колесников // Известия СО АН СССР. — 1958. — Т. 4. — 113 с.

28. Комаров, В.Л. Типы растительности Южно-Уссурийского края / В.Л. Комаров // Труды почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов азиатской России. Часть II. Ботанические исследования. 1913–1917. — Петроград. — 1917. — 296 с.
29. Комарова, Т.А. Кустарники и деревянистые лианы Южного Сихотэ-Алиня: развитие, продуктивность и экологическая толерантность / Т.А. Комарова. — 2012. — 203 с.
30. Кононова, Н.Н. Почвы / Н.Н. Кононова // Физическая география Приморского края. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. — 1990. — С. 117–134.
31. Корзников К.А., Моделирование биоклиматического ареала крупнотравных сообществ Северо-Восточной Азии / К.А. Корзников, Д.Е. Кислов, П.В. Крестов // Экология. — 2019. — Т. 3. — С. 196–204. DOI: 10.1134/S0367059719030090
32. Костенков, Н.М. Почвы и почвенные ресурсы юга Дальнего Востока и их оценка / Н.М. Костенков, В.И. Ознобихин // Почвоведение. — 2006. — Т. 5. — С. 517–526.
33. Красная книга Приморского края: растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. — Владивосток. — 2008. — 688 с.
34. Крестов, П.В. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья / П.В. Крестов, В.П. Верхолат. — Владивосток. — 2003. — 200 с.
35. Крестов, П.В. Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики / П.В. Крестов // Автореф. дисс. докт. биол. наук. — Владивосток. — 2006. — 42 с.
36. 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, К. Сато // Комаровские чтения. — 2009. — № 56. — С. 5–63.

37. Крестов, П.В. Коренные изменения наземных экосистем в России в XXI веке / П.В. Крестов, К.А. Корзников, Д.Е. Кислов // Вестник Российской академии наук. — 2020. — Т. 90. — №. 6. — С. 514–521. DOI: 10.31857/S0869587320060067

38. Курдюков, А.Б. Произрастание дикорастущего женьшеня настоящего *Panax ginseng* в черте городского округа Владивосток и о роли орнитохории в его сохранении / А.Б. Курдюков // Русский орнитологический журнал. — 2023. — Т. 32. — №. 2360. — С. 4909–4977.

39. Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья / Г.Э. Куренцова. — Новосибирск: Наука. — 1973. — 230 с.

40. Лукина, Н.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований / Н.В. Лукина, А.П. Гераськина, А.В. Горнов, Н.Е. Шевченко, А.В. Куприн и др. // Вопр. лесн. науки. — 2020. — Т. 3. — № 4. — С. 1–90. DOI: 10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90

41. Леса Дальнего Востока глазами первопроходцев / сост.: Ю.И. Манько, А.Ж. Пуреховский; науч. ред. Ю.И. Манько. — СПб.: Изд-во ДВ ЛЬВОВ. — 2016. — 512 с.

42. Марчук, Е.А. (ред.). Флора национального парка «Земля леопарда» (сосудистые растения) / Е.А. Марчук. — Москва: Физматлит. — 2021. — 376 с.

43. Маслов, М.В. Динамика численности изюбря (*Cervus elaphus* (L.)) и пятнистого оленя (*Cervus nippon* (Temm.)) на территории Уссурийского заповедника / М.В. Маслов // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. — 2011. — №. 9. — С. 91–89.

44. Маслов, М.В. Особенности обитания пятнистого оленя *Cervus nippon* (Temminck, 1838) в Уссурийском заповеднике: автореф. дис. ... канд. биол. наук / М.В. Маслов. — Владивосток: Биол.-почв. ин-т ДВО РАН. — 2012. — 22 с.
45. Миркин, Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, Г.С. Розенберг. — М.: Башкирский научный центр. — 1989. — 223 с.
46. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. — М.: Логос. — 2001. — 264 с.
47. Новаковский, А.Б. Методы ординации в современной геоботанике / А.Б. Новаковский // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. — 2008. — №. 10. — С. 2–8.
48. Огуреева, Г.Н. Разнообразие и охрана кедрово-широколиственных лесов Маньчжурской природной области / Г.Н. Огуреева, С.В. Дудов, Т.Ю. Каримова // Лесоведение. — 2012. — № 2. — С. 47–60. DOI: 10.1134/S1995425512070084
49. Петров, Т.А. Изменения численности диких копытных на юго-западе Приморского края / Т.А. Петров, Ю.А. Дарман, А.С. Титов, В.Б. Сторожук, П.Л. Сонин, Т.В. Марченкова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. — 2025. — Т. 10. — № 1. DOI: 10.21685/2500-0578-2025-1-2
50. Петров, Т.А. Численность диких копытных животных на территории Уссурийского заповедника и сопредельных охотничьих хозяйств по результатам авиаучета (2023 г.) / Т.А. Петров, Ю.А. Дарман, В.Б. Сторожук // Амурский зоологический журнал. — 2024. — Т. 16. — №. 3. — С. 731–746. DOI: 10.33910/2686-9519-2024-16-3-731-746
51. Петропавловский, Б.С. Карта лесов Приморья: преобладающие лесообразующие породы. Масштаб 1:1 000 000 / Б.С. Петропавловский. — Владивосток: Дальпресс. — 2001.

52. Петропавловский, Б.С. Леса Приморского края: состояние и пути оптимизации их охраны и использования / Б.С. Петропавловский, Ю.И. Манько // Леса и лесное хозяйство в современных условиях. — 2011. — С. 73–76.

53. Петруненко, Е.А. Эколого-флористическая классификация лесной растительности заповедника Кедровая падь (Приморский край, Россия) / Е.А. Петруненко, В.Д. Дзизюрова // Растительность России. — 2024. — № 48. — С. 85–116. DOI: 10.31111/vegrus/2024.48.85.

54. Плугатарь, Ю.В. Концепция классификации растительности России как отражение современных задач фитоценологии / Ю.В. Плугатарь, Н.Б. Ермаков, П.В. Крестов, Н.В. Матвеева, В.Б. Мартыненко, В.Б. Голуб, В.Ю. Нешатаева, В.Ю. Нешатаев, О.А. Аненхонов, И.А. Лавриненко, О.В. Лавриненко, В.В. Чепинога, Н.В. Синельникова, О.В. Морозова, Е.А. Белоновская, А.А. Тишков, Черненко Т.В., Кривобоков Л.В., М.Ю. Телятников, Е.Д. Лапшина, В.Г. Онипченко, Н.Е. Королева, М.М. Черосов, Ю.А. Семенищенков, Л.М. Абрамова, Т.М. Лысенко, М.А. Полякова // Растительность России. — 2020. — № 38. — С. 3–12. DOI: 0.31111/vegrus/2020.38.3

55. Почвенно-географическая база данных России [электронный ресурс]. Режим доступа: <https://soil-db.ru/map>. Дата обращения: 13.09.2025.

56. Прокопенко, С.В. Флороценоотипы растительности юга российского Дальнего Востока (на примере Южного Сихотэ-Алиня) / С.В. Прокопенко. — Raleigh: Lulu Press. — 2015. — 239 с.

57. Прохоренко, Н.Б. Флористическая классификация лесов полуострова Муравьев-Амурский / Н.Б. Прохоренко, Р.Р. Гумарова, В.П. Верхолат // Комаровские чтения. — 1996. — Вып. 42. — С. 79–100.

58. Пястускевич, М.И. Краткое описание лесов обследованной части Южно-Уссурийского края / М.И. Пястускевич // Леса Дальнего Востока глазами

первопроходцев / Под ред. Ю.И. Манько. — СПб.: Изд-во ДВ ЛЬВОВ. — 2016. — 512 с.

59. Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. — М.: Изд-во МГУ. — 1978. — 384 с.

60. Романовская, А.А. Подходы к реализации экосистемных климатических проектов в России / А.А. Романовская // Известия Российской академии наук. Серия географическая. — 2023 — Т. 87 — № 4. — С. 463–478. DOI: 10.31857/S2587556623040118

61. Савич, В.М. Типы растительного покрова севера Приморья. Вып. 1. Материалы по изучению колонизационных районов ДВК / В.М. Савич. — Владивосток. — 1928. — 52 с.

62. Савич, В.М. К характеристике растительного покрова Южно-Уссурийского края / В.М. Савич // Научные новости Дальнего Востока. — 1930. — № 2–3. — С. 31–35.

63. Семаль, В.А. Состав и структура почвенного покрова южной части Сихотэ-Алиня (на примере Уссурийского заповедника) / В.А. Семаль // Почвоведение. — 2007. — № 8. — С. 901–908.

64. Сочава, В.Б. Географические аспекты сибирской тайги / В.Б. Сочава. — Новосибирск: Наука. — 1980. — 256 с.

65. Сукачев, В.Н. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского окр. Якутской области. (Фитосоциологический очерк) / В.Н. Сукачев // Труды командированной по высочайшему повелению Амурской экспедиции. Ботанические исследования 1910 года. — 1912. — Т. 1. — Вып. 16. — 286 с.

66. Сукачев, В.Н. Сущность типа леса, как растительной ассоциации / В.Н. Сукачев // Труды по лесному опытному делу. — 1929. — Вып. 1. — С. 1–16.

67. Тимощенко, Е.В. Региональные экологические шкалы для Уссурийского заповедника (Приморский край) / Е.В. Тимощенко, Т.А. Комарова // Комаровские чтения. — 2001. — Вып. XLVIII. — С. 172–213.
68. Толмачев, А.И. История арктической флоры и ее связи с историей Северного Ледовитого океана / А.И. Толмачев, Б.А. Юрцев // Северный Ледовитый океан и его побережье в Кайнозое. — Л.: Гидрометеиздат. — 1970. — С. 87–100.
69. Урусов, В.М. Введение в Зеленую книгу Дальнего Востока России / В.М. Урусов, Л.И. Варченко // Состояние лесов и актуальные проблемы лесопользования. — 2013. — С. 418–420.
70. Ухваткина, О.Н. Особенности жизненной стратегии кедра корейского (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) в позднесукцессионном хвойно-широколиственном лесу южного Сихотэ-Алиня / О.Н. Ухваткина, А.М. Омелько // Вестник Томского государственного университета. Биология. — 2016. — № 4(36). — С. 164–179. DOI: 10.17223/19988591/36/10
71. Харкевич, С.С. Сосудистые растения советского Дальнего Востока: в 8 т. / С.С. Харкевич. — Л.: Наука. — 1985–1996.
72. Allouche, O. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) / O. Allouche, A. Tsoar, R. Kadmon // Journal of Applied Ecology. — 2006. — Vol. 43. — № 6. — P. 1223–1232.
73. Altman, J. Poleward migration of the destructive effects of tropical cyclones during the 20th century / J. Altman, O.N. Ukhvatkina, A.M. Omelko, M. Macek, T. Plener, V. Pejcha, J. Dolezal et al. // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2018. — Vol. 115. — № 45. — P. 11543–11548. — DOI: 10.1073/pnas.1808979115

74. Araújo, M.B. Ensemble forecasting of species distributions / M.B. Araújo, M. New // Trends in ecology & evolution. — 2007. — Vol. 22. — № 1. — P. 42–47. DOI: 10.1016/j.tree.2006.09.010.

75. Araújo, M.B. Standards for distribution models in biodiversity assessments / M.B. Araújo, R.P. Anderson, A.M. Barbosa, C.M. Beale, C.F. Dormann, R. Early, R.A. Garcia, et al. // Sci. Adv. — 2019. — Vol. 5. — P. 4858–4874. DOI: 10.1126/sciadv.aat4858

76. Aronson, J. On the need to select an ecosystem of reference, however imperfect: a reply to Pickett and Parker / J. Aronson, S. Dhillon, S., E. Le Floc'h // Restoration ecology 1995. — Vol. 3. — № 1. — P. 1–3.

77. Aronson, J. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. A view from the south / J. Aronson, C. Floret, E. Le Floc'h, C. Ovalle, R. Pontanier // Restoration ecology. — 1993. — Vol.1. — №1. — P. 8–17.

78. Avila, A.B. Multiple effects of capybaras on vegetation suggest impending impacts of Jaguar reintroduction / A.B. Avila, M.J. Corriale, D. Di Francescantonio, P.I. Picca, E. Donadio, M.S. Di Bitetti, ... & C. De Angelo // Applied Vegetation Science. — 2025. — Vol. 28. — №. 1. — P. e70017.

79. Baston, D. Package “exactextractr”. R Foundation for Statistical Computing [электронный ресурс] / D. Baston2023. Режим доступа: <https://cran.r-project.org/package=exactextractr>.

80. 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 — №1. — P. 19–30. DOI: 10.17581/bp.2019.08107

81. Beven, K.J. A Physically Based, Variable Contributing Area Model of Basin Hydrology / K.J. Beven, M.J. Kirkby // Hydrological Sciences Bulletin. — 1979. — Vol. 24. — P. 43–69. DOI: 10.1080/02626667909491834

82. Bland, L.M. Guidelines for the Application of IUCN Red List of Ecosystems Categories and Criteria, version 1.1. / L.M. Bland, D.A. Keith, R.M. Miller, N.J. Murray, J.P. Rodríguez (eds.). — Gland: IUCN. — 2017. — 99 p. DOI: 10.2305/IUCN.CH.2016.RLE.3.en

83. Boufford, D.E. Eastern Asian-eastern North American phytogeographical relationships—a history from the time of Linnaeus to the twentieth century / D.E. Boufford, S.A. Spongberg // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. — 1983. — P. 423–439.

84. 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*. — 2012. — Vol. 1. — № 1. — P. 5–20.

85. Box, E.O. World bioclimatic zonation / E.O. Box // *Vegetation structure and function at multiple spatial, temporal and conceptual scales*. — 2016. — P. 3–52.

86. Boyce, M.S. Evaluating resource selection functions / M.S. Boyce, P.R. Vernier, S.E. Nielsen, F.K. Schmiegelow // *Ecological modelling*. — 2002. — Vol. 157. — № 2–3. — P. 281–300. DOI:10.1016/S0304-3800(02)00200-4

87. Brach, A.R. eFloras: New directions for online floras exemplified by the Flora of China Project / A.R. Brach, H. Song // *Taxon*. — 2006. — Vol. 55 (1). — P. 188–192. DOI: <https://doi.org/10.2307/25065540>

88. Braun-Blanquet, J. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde* / J. Braun-Blanquet. — 3rd ed. — Wien: Springer Verlag, 1964. — 865 p. DOI: 10.1007/978-3-7091-8110-2

89. Breiman, L. Random forests / L. Breiman // *Machine learning*. — 2001. — Vol. 45. — P. 5–32.

90. Brooks, T.M. Measuring terrestrial area of habitat (AOH) and its utility for the IUCN Red List / T.M. Brooks, S.L. Pimm, H.R. Akçakaya, G.M. Buchanan, S.H. Butchart, W. Foden, C. Rondinini // *Trends in ecology & evolution*. — 2019. — Vol. 34(11). — P. 977–986. DOI: 10.1016/j.tree.2019.06.009

91. Černý, T. Environmental correlates of plant diversity in Korean temperate forests / T. Černý, J. Doležal, Š. Janeček, M. Šrůtek, M. Valachovič, P. Petřík, J. Altman, M. Bartoš, J.S. Song // *Acta Oecologica*. — 2013. — Vol. 47. — P. 37–45. — DOI: 10.1016/j.actao.2012.12.003
92. Černý, T. Classification of Korean forests: patterns along geographic and environmental gradients / T. Černý, M. Kopecký, P. Petřík, J.S. Song, M. Šrůtek, M. Valachovič, J. Altman, J. Doležal // *Applied Vegetation Science*. — 2015. — Vol. 18 — № 1. — P. 5–22. DOI: 10.1111/avsc.12124
93. Chao, A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability / A. Chao // *Biometrics*. — 1987. — Vol. 43. — P. 783–791.
94. Chen, G. Red list of China's forest ecosystems: A conservation assessment and protected area gap analysis / G. Chen, X. Wang, K. Ma // *Biological Conservation*. — 2020. — Vol. 248. — P. 1–9. — DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108636
95. Chen, T. Xgboost: A scalable tree boosting system / T. Chen, C. Guestrin // *Proceedings of the 22-nd acm sigkdd international conference on knowledge discovery and data mining*. — 2016. — P. 785–794.
96. Chinese Vegetation Map Editorial Committee (CVMEC), Chinese Academy of Sciences. Atlas of 1:1000000 Chinese Vegetation / CVMEC. — Beijing: Science Press. — 2000 (in Chinese).
97. Choi, W. Summertime variability of the western North Pacific subtropical high and its synoptic influences on the East Asian weather / W. Choi, K.Y. Kim // *Scientific Reports*. — 2019. — Vol. 9, № 1. — P. 7865.
98. Chytrý, M. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures / M. Chytrý, L. Tichý, J. Holt, Z. Botta-Dukát // *Journal of Vegetation science*. — 2002. — Vol. 13. — №. 1. — P. 79–90. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x

99. Chytrý, M. Red list of habitats of the Czech Republic / M. Chytrý, M. Hájek, M. Kočí, P. Pešout, J. Roleček, J. Sádlo, K. Chobot // *Ecological Indicators*. — 2019. — Vol. 106. — P. 105446. — DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105446
100. Clark, P.U. Ice sheets and sea level of the Last Glacial Maximum / P.U. Clark, A.C. Mix // *Quaternary Science Reviews*. — 2002. — Vol. 21. — №. 1-3. — P. 1–7. DOI: 10.1016/S0277-3791(01)00118-4
101. Clark, P.U. The last glacial maximum / P.U. Clark, A.S. Dyke, J.D. Shakun, A.E. Carlson, J. Clark, B. Wohlfarth, ... A.M. McCabe // *science*. — 2009. — Vol. 325. — №. 5941. — P. 710–714. DOI: 10.1126/science.1172873
102. Congalton, R.G. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data / R.G. Congalton // *Remote sensing of environment*. — 1991. — Vol. 37. — № 1. — P. 35–46. DOI: 10.1016/0034-4257(91)90048-B
103. Conrad, O. System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4 / O. Conrad, B. Bechtel, M. Bock, H. Dietrich, E. Fischer, L. Gerlitz, J. Wehberg, V. Wichmann, J. Böhner // *Geoscientific Model Development*. — 2015. — Vol. 8. — P. 1991–2007. DOI: 10.5194/gmd-8-1991-2015
104. Corlett R.T. The Anthropocene concept in ecology and conservation / R.T. Corlett // *Trends Ecol. Evol.* — 2015. — Vol. 30. — № 1. — P. 36–41. DOI: 10.1016/j.tree.2014.10.007
105. Costa, H. mapaccuracy: Unbiased Thematic Map Accuracy and Area / H. Costa // *CRAN: Contributed Packages*. — 2021.
106. De Cáceres, M. A comparative framework for broad scale plot based vegetation classification / M. De Cáceres, M. Chytrý, E. Agrillo, F. Attorre, Z. Botta-Dukát, J. Capelo, ... & S. K. Wiser // *Applied Vegetation Science*. — 2015. — Vol. 18. — №. 4. — P. 543–560.
107. Dengler, J. Should we estimate plant cover in percent or on ordinal scales? / J. Dengler, I. Dembicz // *Vegetation Classification and Survey*. — 2023. — Vol. 4. — P. 131–138. DOI: 10.3897/VCS.98379

108. Díaz, S.M. The global assessment report on biodiversity and ecosystem services: Summary for policy makers [Electronic resource] / S.M. Díaz, J. Settele, E. Brondízio, H. Ngo, M. Guèze, J. Agard, C. Zayas // Bonn: IPBES secretariat. — 2019. — 56 p. DOI: 10.5281/zenodo.3553579

109. Ding, Y., Chan, J.C.L. The East Asian summer monsoon: an overview / Y. Ding, J.C.L. Chan // Meteorog. Atmos. Phys. — 2005. — Vol. 89. — P. 117–142. DOI 10.1007/s00703-005-0125-z

110. Dreiss, L.M. Forests: temperate evergreen and deciduous / L.M. Dreiss, J.C. Volin // Terrestrial Ecosystems and Biodiversity. — 2nd edition. — CRC Press. — 2020. — P. 213–226.

111. Dzizyurova, V.D. Assessment of the mixed coniferous-broadleaved forest canopy disturbance induced by typhoon Maysak (2020) using drone-borne images near Vladivostok, Russia / V.D. Dzizyurova, K.A. Korznikov, T.Ya. Petrenko, S.V. Dudov, P.V. Krestov // Botanica Pacifica. — 2022. — T. 11, № 2. — C. 81–87. —DOI: 10.17581/bp.2022.11214.

112. Dzizyurova, V.D. A new map of South Manchurian mixed forests [Data set] / V.D. Dzizyurova, S.V. Dudov, T.Ya. Petrenko, P.V. Krestov, M.Yu. Grishchenko, K.A. Korznikov // Zenodo [электронный ресурс]. — 2024. DOI: 10.5281/zenodo.13982686

113. Egorov, A.V. Demonstration of percent tree cover mapping using Landsat Analysis Ready Data (ARD) and sensitivity with respect to Landsat ARD processing level / A.V. Egorov, D.P. Roy, H.K. Zhang, M.C. Hansen, A. Kommareddy // Remote Sensing. — 2018. — Vol. 10(2). — P. 209. DOI: 10.3390/rs10020209

114. Elith, J. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time / J. Elith, J.R. Leathwick // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. — 2009. — Vol. 40. — P. 677–697. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159

115. Eunsang, C. An assessment of remotely sensed surface and root zone soil moisture through active and passive sensors in northeast Asia / C. Eunsang, M. Choi, W. Wagner // *Remote Sensing of Environment*. — 2015. — Vol. 160. — P. 166–179. DOI: 10.1016/j.rse.2015.01.013
116. Evstigneeva, T.A. Climate and vegetation changes in southern Primorye (Russian Far East) since the Last Glacial Maximum: a quantitative analysis / T.A. Evstigneeva, O.V. Bondarenko, T. Utescher // *Palaeoworld*. — 2025. — Vol. 34. — №. 1. — P. 100870. DOI: 10.1016/j.palwor.2024.06.009
117. Eyre, T.J. BioCondition: A condition assessment framework for terrestrial biodiversity in Queensland. Assessment manual, Version 2.2. / T.J. Eyre, A.L. Kelly, V.J. Neldner, B.A. Wilson, D.J. Ferguson, M.J. Laidlaw, A.J. Franks // *Information Technology, Innovation and Arts, Brisbane*. — 2015.
118. Faleiro F.V. Defining spatial conservation priorities in the face of land-use and climate change / F.V. Faleiro, R.B. Machado, R.D. Loyola // *Biological Conservation*. — 2013. — Vol. 158. — P. 248–257. DOI: 10.1016/j.biocon.2012.09.020
119. Farr, T.G. The shuttle radar topography mission / T.G. Farr, P.A. Rosen, E. Caro, R. Crippen, R. Duren, S. Hensley, M. Kobrick, M. Paller, E. Rodriguez, L. Roth, D. Seal // *Reviews of Geophysics*. — 2007. — Vol. 45(2). — P. RG2004. DOI: 10.1029/2005RG000183
120. Fick, S.E. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas / S.E. Fick, R.J. Hijmans // *International Journal of Climatology*. — 2017. — Vol. 37(12). — P. 4302–4315. DOI: 10.1002/joc.5086
121. Foley, J.A. Global consequences of land use / J.A. Foley, R. DeFries, G.P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S.R. Carpenter, F.S. Chapin, M.T. Coe, G.C. Daily, H.K. Gibbs, J.H. Helkowski // *Science*. — 2005. — Vol. 309(5734). — P. 570–574. DOI: 10.1126/science.1111772

122. Gallant, J.C. A multiresolution index of valley bottom flatness for mapping depositional areas / J.C. Gallant, T.I. Dowling // *Water resources research*. — 2003. — Vol. 39. — № 12. DOI: <https://doi.org/10.1029/2002WR001426>

123. Galvão, L.S. Relationships between MODIS phenological metrics, topographic shade, and anomalous temperature patterns in seasonal deciduous forests of south Brazil / L.S. Galvão, F.M. Breunig [и др.] // *International Journal of Remote Sensing*. — 2015. — Vol. 36. — № 18. — P. 4501–4518. DOI: [10.1080/01431161.2015.1084432](https://doi.org/10.1080/01431161.2015.1084432)

124. Gao, B.C., NDWI — A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space / B.C. Gao // *Remote sensing of environment*. — 1996. — Vol. 58. — № 3. — P. 257–266.

125. GBIF Occurrence Download [электронный ресурс]. — 2023. DOI: [10.15468/dl.rgbe69](https://doi.org/10.15468/dl.rgbe69).

126. Goodrich, J. *Panthera tigris* / J. Goodrich, H. Wibisono, D. Miquelle, A.J. Lynam, E. Sanderson, S. Chapman, T.N.E. Gray, P. Chanchani & A. Harihar // *The IUCN Red List of Threatened Species 2022*. — 2022. — e.T15955A214862019. DOI: [10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T15955A214862019.en](https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T15955A214862019.en)

127. Griscom, B.W., Natural climate solutions / B.W. Griscom, J. Adams, P.W. Ellis, R.A. Houghton, G. Lomax, D.A. Miteva, ... J. Fargione // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2017. — Vol. 114 — № 44. — P. 11645–11650. DOI: [10.1073/pnas.1710465114](https://doi.org/10.1073/pnas.1710465114)

128. Guéguen, M. biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. R package version 4.3-3. / M. Guéguen, H. Blancheteau, W. Thuiller. — 2025. Режим доступа: <https://biomodhub.github.io/biomod2/>

129. Guisan, A. Predictive habitat distribution models in ecology / A. Guisan, N.E. Zimmermann // *Ecological Modelling*. — 2000. — Vol. 135. — P. 147–186. DOI: [10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)

130. Guo, R., Huang, J., Yu, H., Zhao, H., Hu, Z. Decadal modulation of temperature pattern over East Asia by Pacific Decadal Oscillation / R. Guo, J. Huang, H. Yu, H. Zhao, Z. Hu // *Atmospheric Research*. — 2024. — Vol. 300. — Art. № 107248. DOI: 10.1016/j.atmosres.2024.107248

131. Guo, Z. Establishment of nature reserves in administrative regions of mainland China / Z. Guo, G. Cui // *PLoS One*. — 2015. — Vol. 10(3). — P. e0119650. DOI:10.1371/journal.pone.0119650

132. Haddad, N.M. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems / N.M. Haddad, L.A. Brudvig, J. Clobert, K.F. Davies, A. Gonzalez, et al. // *Sci. Adv.* — 2015. — Vol. 1. — № 2. — Art. e1500052. DOI: 10.1126/sciadv.1500052

133. Hanley, J.A. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve / J.A. Hanley, B.J. McNeil // *Radiology*. — 1982. — Vol. 143. — № 1. — P. 29–36.

134. Hansen, M.C. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change [Electronic resource] / M.C. Hansen, P.V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S.A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S.V. Stehman, S.J. Goetz, T.R. Loveland // *Science*. — 2013. — Vol. 342. Режим доступа: <https://storage.googleapis.com/earthenginepartners-hansen/GFC-2023-v1.11/download.html>

135. He, S., Gao, Y., Li, F., Wang, H., He, Y. Impact of Arctic Oscillation on the East Asian climate: A review / S. He, Y. Gao, F. Li, H. Wang, Y. He // *Earth-Science Reviews*. — 2017. — Vol. 164. — P. 48–62. DOI: 10.1016/j.earscirev.2016.10.014

136. Hennekens, S.M. Turboveg, a comprehensive data base management system for vegetation data / S.M. Hennekens, J.H.J. Schaminée // *Journal of Vegetation Science*. — 2001. — Vol. 12. — P. 589–591. DOI: 10.2307/3237010

137. Hesselbarth, M.H. landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics / M.H. Hesselbarth, M. Sciaini, K.A. With, K. Wiegand, J. Nowosad // *Ecography*. — 2019. — Vol. 42. — № 10. — P. 1648–1657. DOI:10.1111/ecog.04617
138. Hijmans, R.J., Bivand, R., Dyba, K., Pebesma, E., Sumner, M.D. Terra [R Package] [электронный ресурс]. — 2023. Режим доступа: <https://rspatial.github.io/terra/>
139. Hill, M.O. TWINSPAN – A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes / M.O. Hill. — Ithaca, NY: Cornell University. — 1979.
140. Hobohm, C. Global endemics-area relationships of vascular plants / C. Hobohm, M. Janišová, M. Steinbauer, S. Landi, R. Field, S. Vanderplank, ... & A. Chiarucci / *Perspectives in Ecology and Conservation*. — 2019. — Vol. 17. — № 2. — P. 41–49. DOI: 10.1016/j.pecon.2019.04.002
141. Hong, K.N. Spatial Genetic Structure of Needle Fir (*Abies holophylla*) Seedlings on the Forest Gap Within a Needle Fir Forest at Mt. Odae in Korea / K.N. Hong, Y.C. Choi, B.Y. Kang, Y.P. Hong // *Journal of Korean Society of Forest Science*. — 2001. — Vol. 90. — № 4. — P. 565–572.
142. Ingerpuu, N. Relationships between species richness patterns in deciduous forests at the north Estonian limestone escarpment / N. Ingerpuu, K. Vellak, J. Liira, M. Pärtel // *Journal of Vegetation Science*. — 2003. — Vol. 14. — № 5. — P. 773–780. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02209.x
143. Igarashi, Y. History of Environmental Change in Hokkaido from the Viewpoint of Palynological Research / Y. Igarashi // *Biodiversity and Ecology in the Northernmost Japan*. — Sapporo: Hokkaido Univ. Press. — 1993. — P. 1–19.
144. Jiang, Z.Y. Cytoplasmic DNA variation in and genetic delimitation of *Abies nephrolepis* and *Abies holophylla* in northeastern China / Z.Y. Jiang, Y.L.

Peng, X.X. Hu, Y.F. Zhou, J.Q. Liu // Canadian Journal of Forest Research. — 2011. — Vol. 41. — № 7. — P. 1555–1561. DOI: 10.1139/x11-069

145. Jiménez-Valverde, A. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling / A. Jiménez-Valverde // Global Ecology and Biogeography. — 2012. — Vol. 21. — P. 498–507. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x

146. Ju, L. Simulation of the Last Glacial Maximum climate over East Asia with a regional climate model nested in a general circulation model / L. Ju, H. Wang, D. Jiang // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 2007. — Vol. 248. — №. 3–4. — P. 376–390. DOI: 10.1016/j.palaeo.2006.12.012

147. Kang, H.S. Distribution and regeneration strategies of *Kalopanax septemlobus* in the natural deciduous forest in Gangwon province, Korea: PhD. thesis / H.S. Kang. — Seoul: Seoul National University, 2003.

148. Karger, D.N. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas / D.N. Karger, O. Conrad, J. Böhrer, T. Kawohl, H. Kreft, R.W. Soria-Auza, ..., M. Kessler // Scientific data. — 2017. — Vol. 4. — №. 1. — P. 1–20. DOI: 10.1038/sdata.2017.122

149. Katsuki, T. *Abies holophylla* / T. Katsuki, D. Zhang & K. Rushforth // The IUCN Red List of Threatened Species. — 2013. — e.T42287A2969916. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T42287A2969916.en.

150. Keith, D.A. A function-based typology for Earth's ecosystems / D.A. Keith, J.R. Ferrer-Paris, E. Nicholson, M.J. Bishop, B.A. Polidoro, E. Ramirez-Llodra, M.G. Tozer, J.L. Nel, R. Mac Nally, E.J. Gregr, K.E. Watermeyer // Nature. — 2022. — Vol. 610(7932). — P. 513–518. DOI: 10.1038/s41586-022-05318-4

151. Keith, D.A. Guidelines for the application of IUCN Red List of Ecosystems Categories and Criteria: version 2.0 [электронный ресурс] / D.A. Keith, J.R. Ferrer-Paris, S.M.M. Ghoraba, S. Henriksen, M. Monyeki, N. Murray, E.

Nicholson, J. Rowland, A. Skowno, J.A. Slingsby, A.B. Storeng. — 2024. Режим доступа: <https://portals.iucn.org/library/node/51533>

152. Khan, A. Perennial snow and ice cover change from 2001 to 2021 in the Hindu-Kush Himalayan region derived from the Landsat analysis-ready data / Khan A. et al. // *Remote Sensing Applications: Society and Environment*. — 2024. — Vol. 34. — P. 101–192. DOI: 10.1016/j.rsase.2024.101192

153. Kim, J.W. A syntaxonomic scheme for the deciduous oak forests of South Korea / J.W. Kim // *Abstracta Botanica*. — 1990. — Vol. 14. — P. 51–81.

154. Kim, J.W. Vegetation of Northeast Asia, on the syntaxonomy and syng geography of the oak and beech forests: PhD Thesis / J.W. Kim. — Vienna: Vienna University. — 1992.

155. Kira, T. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones / T. Kira // *Vegetation science and environmental protection*. — 1977. — P. 21–30.

156. Kiselyova, A. Restoration prospects of *Abies holophylla* forests in the southern Russian Far East / A. Kiselyova, I. Rodnikova, O. Ukhvatkina, K. Ganzei, N. Pshenichnikova // *International Scientific Conference Fundamental and Applied Scientific Research in the Development of Agriculture in the Far East*. — 2021. — P. 514–521.

157. Kolbek, J. Comparison of forest syntaxa and types in Northeast Asia / J. Kolbek, M. Valachovič, N. Ermakov, Z. Neuhäuslová // *Forest Vegetation of Northeast Asia*. — 2003. — Vol. 28. — P. 409–423.

158. Kolbek, J. Forest vegetation of the Northern Korean Peninsula / J. Kolbek, I. Jarolímek, M. Valachovič // *Forest Vegetation of Northeast Asia*. — 2003a. — Vol. 28. — P. 263–362.

159. Kong, W.S. Historic vegetation and environmental changes since the 15th century in the Korean Peninsula / W.S. Kong, K.A. Koo, K. Choi, J.C. Yang, C.H. Shin, S.G. Lee // *Quaternary International*. — 2016. — Vol. 392. — P. 25–36. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.08.013

160. Kostak, M. Basic Geomorphological and Geological Characteristics of Northeast Asia / M. Kostak, P.V. Krestov, S. Okitsu // Forest Vegetation of Northeast Asia. — 2003. — Vol. 28. — P. 32—49.

161. Krestov, P.V. A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia / P.V. Krestov, J.-S. Song, Y. Nakamura, V.P. Verkholat // Phytocoenologia. — 2006. — Vol. 36. — P. 77–150. DOI: 10.1127/0340-269X/2006/0036-0077

162. Krestov, P. Bioclimate and zonal vegetation in Northeast Asia: first approximation to an integrated study / P. Krestov, A. Mikhailo // Phytocoenologia. — 2007. — Vol. 37. — P. 443–470. DOI: 10.1127/0340-269X/2007/0037-0443

163. 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(1). — P. 41–56. DOI: 10.1127/0340-269X/2010/0040-0440

164. 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. — N. 1. — P. 169–174. DOI: 10.17581/bp.2023.12109

165. Kwon, M. The 1:5000 Forest Soil Map: Current Status and Future Directions / M. Kwon, G. Kim, J. Jeong, C. Choi, G. Park, C. Kim, Y. Son // Journal of Korean Society of Forest Science. — 2021. — Vol. 110(4). — P. 479–495.

166. Lee, A.U. Natural restoration of deforested woodlots in South Korea / A.U. Lee, H.S. Kang, Y.D. Park // Forest Ecology and Management. — 2004. — Vol. 201(1). — P. 23–32. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.06.023

167. Lee, D.K. Forest restoration and rehabilitation in the Republic of Korea / D.K. Lee, P.S. Park, Y.D. Park // Restoration of boreal and temperate forests / Ed. by J.A. Stanturf. — Boca Raton: CRC Press. — 2005. — P. 383–396.

168. Lee, K. Spatial pattern and association of tree species in a mixed *Abies holophylla*–broadleaved deciduous forest in Odaesan National Park / K. Lee, S. Kim, Y. Shin, Y. Choung // *Journal of Plant Biology*. — 2012. — Vol. 55. — P. 242–250. DOI: 10.1007/s12374-011-0338-2

169. Lee, S.D. Degradation, urbanization, and restoration: A review of the challenges and future of conservation on the Korean Peninsula / S.D. Lee, A.J. Miller-Rushing // *Biological Conservation*. — 2014. — Vol. 176. — P. 262–276. DOI: 10.1016/j.biocon.2014.05.010

170. Legendre, P. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning / P. Legendre, M. De Cáceres // *Ecology Letters*. — 2013. — Vol. 16. — P. 951–963. DOI: 10.1111/ele.12141

171. Lin, L. Spatial Patterns and Associations of Tree Species in a Temperate Forest of National Forest Park, Huadian City, Jilin Province, Northeast China / L. Lin, X. Ren, H. Shimizu, C. Wang, C. Zou // *Forests*. — 2024. — Vol. 15. — P. 714. DOI: 10.3390/f15040714

172. Liu, M.G. Atlas of physical geography of China / M.G. Liu. — Beijing: Sinomap. — 2010. — 252 p.

173. Loidi, J. Biogeography and evolutionary patterns of temperate deciduous forests in the Northern Hemisphere / J. Loidi, J. Padullés Cubino, E. Fernández-Pascual, B. Jimenez-Alfaro, C. Marcenò, I. Biurrun, J.A. Campos, M. Chytry, H. Gholizadeh, ..., H. You // *Ecography* (in press).

174. Ma, J. Global forest fragmentation change from 2000 to 2020 / J. Ma, J. Li, W. Wu [et al.] // *Nature Communications*. — 2023. — Vol. 14. — P. 3752. DOI: 10.1038/s41467-023-39221-x

175. Mantel, S. World reference base for soil resources (WRB) / S. Mantel, S. Dondeyne, S. Deckers // *Encyclopedia of Soils in the Environment* / Ed. by M.J. Goss, M. Oliver. — 2nd ed. — Cambridge, MA: Academic Press. — 2023. — P. 206–217. DOI: 10.1016/B978-0-12-822974-3.00161-0

176. Makohonienko, M. Late Holocene vegetation changes and human impact in the Changbai Mountains area, Northeast China / M. Makinienko, H. Kitagawa, T. Fujiki, X. Liu, Y. Yasuda, H. Yin // *Quaternary International*. — 2008. — Vol. 184. — №. 1. — C. 94–108. DOI: 10.1016/j.quaint.2007.09.010

177. Maxwell, A.E., Warner, T.A., Fang, F. Implementation of machine-learning classification in remote sensing: An applied review // *International journal of remote sensing*. — 2018. — Vol. 39. — № 9. — P. 2784–2817. DOI: 10.1080/01431161.2018.1433343

178. Mu, H. A global record of annual terrestrial Human Footprint dataset from 2000 to 2018 / H. Mu, X. Li, Y. Wen, J. Huang, P. Du, W. Su, M. Geng [и др.] // *Scientific Data*. — 2022. — Vol. 9. — №1. — P. 176. DOI: 10.1038/s41597-022-01284-8

179. Mucina, L. Biome: evolution of a crucial ecological and biogeographical concept / L. Mucina // *New Phytologist*. — 2019. — Vol. 222. — №1. — P. 97–114 DOI: 10.1111/nph.15609

180. Murray, N.J. Global 10×10 km grids suitable for use in IUCN Red List of Ecosystems assessments (vector and raster format) / N.J. Murray. — 2017. DOI: 10.6084/m9.figshare.4653439.v1

181. Nakamura, Y., Krestov, P.V. Coniferous forests of the temperate zone of Asia // *Coniferous forests. Ser. Ecosystems of the World*. — 2005. — Vol. 6. — P. 163—220.

182. Nakamura, Yu. Bioclimate and zonal vegetation in Northeast Asia: first approximation to an integrated study. / Yu. Nakamura, P.V. Krestov, A.M. Omelko // *Phytocoenologia*. — 2007. — Vol. 37. — № 3–4. — P. 443–470. DOI: 10.1127/0340-269X/2007/0037-0443

183. Nguyen, T.T. Vegetation cover dynamics in the High Atlas Mountains of Morocco / T.T. Nguyen, N. Aderdour, H. Rhinane, A. Buerkert // *Remote Sensing*. — 2023. — Vol. 15. — № 5. — P. 1366. DOI: 10.3390/rs15051366

184. Noce S. A new global dataset of bioclimatic indicators / S. Noce, L. Caporaso, M. Santini // *Scientific data*. — 2020. — Vol. 7. — №. 1. — P. 398. DOI: 10.1038/s41597-020-00726-5
185. Olofsson, P. Good practices for estimating area and assessing accuracy of land change / P. Olofsson, G.M. Foody, M. Herold, S.V. Stehman, C.E. Woodcock, M.A. Wulder // *Remote Sensing of Environment*. — 2014. — Vol. 148. — P. 42–57. DOI: 10.1016/j.rse.2014.02.015
186. Olson, D.M. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth / D.M. Olson, E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V. Powell, E.C. Underwood [и др.] // *BioScience*. — 2001. — Vol. 51(11). — P. 933–938. DOI: 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2
187. Oksanen, J. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.64 [электронный ресурс] / J. Oksanen, G. Simpson, F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. Minchin, R. O'Hara et al. — 2022. — Режим доступа: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Дата обращения: 15.04.2025.
188. Park, S.J. Generality and specificity of landforms of the Korean peninsula, and its sustainability / S.J. Park // *Journal of the Korean geographical Society*. — 2014. — Т. 49. — №. 5. — С. 656–674.
189. Peel, M.C. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification / M.C. Peel, B.L. Finlayson, T.A. McMahon // *Hydrology and Earth System Sciences*. — 2007. — Vol. 11(5). — P. 1633–1644. DOI: 10.5194/hess-11-1633-2007
190. Peterson, B.G. Package «performanceanalytics» / B.G. Peterson, P. Carl, K. Boudt [и др.] // *R Team Cooperation*. — 2018. — Vol. 3. — P. 13–14.
191. Petrenko, T.Ya. Modeling of cold-temperate tree *Pinus koraiensis* (Pinaceae) distribution in the Asia-Pacific region: climate change impact / T.Ya. Petrenko, K.A. Korznikov, D.E. Kislov, N.G. Belyaeva, P.V. Krestov // *Forest Ecosystems*. — 2022. — Т. 9. — С. 100015. DOI: 10.1016/j.fecs.2022.100015

192. Petrenko, T.Ya. Changes in distribution ranges of *Abies* species dominating in the forests of Northeast Asia since the Last Glacial Maximum / T.Ya Petrenko, V.D. Dzizyurova, J. Altman, J. Doležal, D.E. Kislov, K.A. Korznikov // Journal of Biogeography. — 2025. — Vol. 52. — №. 3. — P. 599–620. DOI: 10.1111/jbi.15057

193. Pfadenhauer, J.S. Zonal Vegetation of the Humid Nemoral (Cool–Temperate) Zone / J.S. Pfadenhauer, F.A. Klötzli // Global Vegetation: Fundamentals, Ecology and Distribution. — Cham: Springer. — 2020. — P. 599–693. DOI: DOI:10.1007/978-3-030-49860-3_11

194. Pickett, S.T.A. Avoiding the old pitfalls: opportunities in a new discipline / S.T.A. Pickett, V.T. Parker // Restoration Ecology. — 1994. — Vol. 2. — P. 75–79.

195. Pickett, S.T.A. The ecosystem as a multidimensional concept: meaning, model, and metaphor / S.T.A. Pickett, M.L. Cadenasso // Ecosystems. — 2002. — Vol. 5. — № 1. — P. 1–10. DOI: 10.1007/s10021-001-0051-y

196. Plants of the World Online [электронный ресурс] / Royal Botanic Gardens, Kew. — 2025. Режим доступа: <http://www.plantsoftheworldonline.org>.

197. Podani, J. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data / J. Podani, D. Schmera // Oikos. — 2011. — Vol. 120. — P. 1625–1638. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x

198. Potapov, P. The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013 / P. Potapov, M.C. Hansen, L. Laestadius [и др.] // Science Advances. — 2017. — Vol. 3(1). — P. e1600821. DOI: 10.1126/sciadv.1600821

199. Potapov, P. Annual continuous fields of woody vegetation structure in the Lower Mekong region from 2000-2017 Landsat time-series / P. Potapov, A. Tyukavina, S. Turubanova [и др.] // Remote Sensing of Environment. — 2019. — Vol. 232. — P. 111278. DOI: 10.1016/j.rse.2019.111278

200. Potapov, P. Landsat analysis ready data for global land cover and land cover change mapping / P. Potapov, M.C. Hansen, I. Kommareddy [и др.] // *Remote Sensing*. — 2020. — Vol. 12. — P. 426. DOI: 10.3390/rs12030426
201. Potapov, P., Li, X., Hernandez-Serna, A., Tyukavina, A., Hansen, M.C., Kommareddy, A., Pickens, A., Turubanova, S., Tang, H., Silva, C.E., Armston, J. Mapping global forest canopy height through integration of GEDI and Landsat data // *Remote Sensing of Environment*. — 2021. — Vol. 253. — Art. 112165. DOI: 10.1016/j.rse.2020.112165
202. Potapov, P. The global 2000-2020 land cover and land use change dataset derived from the Landsat archive: first results / P. Potapov, M.C. Hansen, A. Pickens [и др.] // *Frontiers in Remote Sensing*. — 2022. — Vol. 3. — P. 856903. DOI: 10.3389/frsen.2022.856903
203. QGIS.org. QGIS Geographic Information System / QGIS Association. — 2025. Режим доступа: <http://www.qgis.org>
204. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing / R Foundation for Statistical Computing. — Vienna, 2025. Режим доступа: <https://www.R-project.org/>
205. Rausell-Moreno, A. Improving species distribution models by optimising background points: impacts on current and future climate projections / A. Rausell-Moreno, N. Galiana, B. Naimi, M.B. Araújo // *Ecological Modelling*. — 2025. — № 507. — P. 111177. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2025.111177
206. Ripley, B. Package 'nnet' / B. Ripley, W. Venables, M.B. Ripley. — R package version 7.3-12. — 2016. — P. 700.
207. Rodríguez, J.P. From Alaska to Patagonia: The IUCN Red List of the continental ecosystems of the Americas / J.P. Rodríguez, K.M. Rodríguez-Clark, D.A. Keith, E.G. Barrow, P. Comer, M.A. Oliveira-Miranda // *Oryx*. — 2012. — Vol. 46. — № 2. — P. 170–171. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0030605312000439>

208. Roleček, J. Modified TWINSPAN classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity / J. Roleček, L. Tichý, D. Zelený, M. Chytrý // *Journal of Vegetation Science*. — 2009. — Vol. 20(4). — P. 596–602. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x

209. 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.X. Qiu, Y.H. Liu, X.S. Qi, S.H. Kim, J. Han, Y. Takeuchi, J.R.P. Worth, M. Yamasaki, S. Sakurai, Y. Isagi // *Molecular Ecology*. — 2012. — Vol. 21. — №. 15. — P. 3823–3838. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2012.05652.x

210. Seidl, R. Forest disturbances under climate change / R. Seidl, D. Thom, M. Kautz [и др.] // *Nature Climate Change*. — 2017. — Vol. 7(6). — P. 395–402. DOI: 10.1038/nclimate3303

211. 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, H. Ohashi, N. Tanaka, T. Kamijo // *Plant ecology*. — 2021. — Vol. 222. — №. 7. — P. 843–859. DOI: 10.1007/s11258-021-01147-z

212. Smirnova, O.V. Nemoral Forests / O.V. Smirnova [et al.] // *European Russian Forests* / Eds.: O. Smirnova, M. Bobrovsky, L. Khanina. — Dordrecht: Springer. — 2017. — Vol. 15. — P. 333–476. — (Plant and Vegetation). DOI: 10.1007/978-94-024-1172-0_5

213. Stehman, S.V. Impact of sample size allocation when using stratified random sampling to estimate accuracy and area of land-cover change / S.V. Stehman // *Remote Sensing Letters*. — 2012. — Vol. 3. — P. 111–120. DOI: 10.1080/01431161.2011.597792

214. Stein, A.B. *Panthera pardus* (amended version of 2024 assessment) / A.B. Stein, P. Gerngross, H. Al Hikmani, G. Balme, L. Bertola, M. Drouilly, M.S. Farhadinia, L. Feng, A. Ghoddousi, P. Henschel, Y. Jhala, I. Khorozyan, A. Kittle, A.

Laguardia, S.-J. Luo, G. Mann, D. Miquelle, Z. Moheb, H. Raza, S. Rostro-García, S. Shivakumar, D. Song & H. Wibisono // The IUCN Red List of Threatened Species 2025. — 2025. — e.T15954A274970607. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2025-1.RLTS.T15954A274970607.en

215. Su, Y. An updated vegetation map of China (1:1000000) / Y. Su, Q. Guo, T. Hu [и др.] // Science Bulletin. — 2020. — Vol. 65(13). — P. 1125–1136. DOI: 10.1016/j.scib.2020.04.004

216. Takatsuki, S. Effects of sika deer on vegetation in Japan: a review / S. Takatsuki // Biological Conservation. — 2009. — V. 142. — №. 9. — P. 1922-1929. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.02.011

217. Takeda, Y. Phytosociological study on natural summergreen forests in Korea. / Y. Takeda, S. Nakanishi, D. Choe // Ecological Research. — 1994. — Vol. 9. — P. 21–32.

218. Tang, C.Q. Identifying long-term stable refugia for relict plant species in East Asia / C.Q. Tang, T. Matsui, H. Ohashi, Y.F. Dong, A. Momohara, S. Herrando-Moraira, ... & J. López-Pujol // Nature communications. — 2018. — T. 9. — №. 1. — P. 4488. DOI:10.1038/s41467-018-06837-3

219. Tansley, A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms / A.G. Tansley // Ecology. — 1935— Vol. 16. — № 3. — P. 284–307. DOI: 10.2307/1930070

220. Theurillat, J.-P. International code of phytosociological nomenclature / J.-P. Theurillat, W. Willner, F. Fernández González [и др.] // Applied Vegetation Science. — 2021. — Vol. 24(1). — P. 1–62. DOI: 10.1111/avsc.12491

221. Tichý, L. JUICE, software for vegetation classification / L. Tichý // Journal of Vegetation Science. — 2002. — Vol. 13(3). — P. 451–453. DOI:10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x

222. Tiffney, B.H. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America / B.H. Tiffney // Journal of the Arnold Arboretum. — 1985. — Vol. 66. — №. 1. — P. 73–94.

223. Tucker, C.J. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation / C.J. Tucker // Remote sensing of Environment. — 1979. — Vol. 8. — № 2. — P. 127–150.

224. Tyukavina, A. Aboveground carbon loss in natural and managed tropical forests from 2000 to 2012 / A. Tyukavina, A. Baccini, M.C. Hansen [и др.] // Environmental Research Letters. — 2015. — Vol. 10(7). — P. 074002. DOI:10.1088/1748-9326/10/7/074002

225. Tyukavina, A. Global trends of forest loss due to fire from 2001 to 2019 / A. Tyukavina, P. Potapov, M.C. Hansen [и др.] // Frontiers in Remote Sensing. — 2022. — Vol. 3. — P. 825190. DOI: 10.3389/frsen.2022.825190

226. Ukhvatkina, O.N. Natural disturbances regime as a factor of Korean pine-broadleaved forest stand shaping in the south of the Russian Far East / O.N. Ukhvatkina, A.M. Omelko, A.A. Zhmerenetsky, V.S. Gusev // Journal of Siberian Federal University. Biology. — 2015. — Vol. 8. — №. 4. — P. 441. DOI: 10.17516/1997-1389-2015-8-4-441-458

227. Venter, O. Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009 / O. Venter, E.W. Sanderson, A. Magrath [и др.] // Scientific Data. — 2016. — Vol. 3(1). — P. 160067. DOI: 10.1038/sdata.2016.67

228. Villén-Pérez, S. Global warming will affect the maximum potential abundance of boreal plant species / S. Villén-Pérez, J. Heikkinen, M. Salemaa, R. Mäkipää // Ecography. — 2020. — Vol. 43(6). — P. 801–811. DOI: 10.1111/ecog.04720

229. Wang, J. Use of direct seeding and seedling planting to restore Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) in secondary forests of Northeast China / J.

Wang, G.G. Wang, T. Zhang [и др.] // *Forest Ecology and Management*. — 2021. — Vol. 493. — P. 119243. DOI:10.1016/j.foreco.2021.119243

230. Watkins, D. 30-Meter SRTM tile downloader [электронный ресурс] / D. Watkins. — 2018. Режим доступа: <https://dwtkns.com/srtm30m/>. (Дата обращения: 17.08. 2023).

231. Watson, J.E.M. The exceptional value of intact forest ecosystems / J.E.M. Watson [и др.] // *Nature Ecology & Evolution*. — 2018. — Vol. 2. — P. 599–610. DOI: 10.1038/s41559-018-0490-x

232. Wenger, S.J. Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation / S.J. Wenger, J.D. Olden // *Methods in Ecology and Evolution*. — 2012. — Vol. 3. — №. 2. — P. 260–267. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00170.x

233. Westhoff, V. The Braun-Blanquet approach / V. Westhoff, E. van der Maarel // *Classification of plant communities*. — The Hague: Junk, 1978. — P. 287–399. DOI:10.1007/978-94-009-9183-5_9

234. Willis, K.J. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation / K.J. Willis, T.H. Van Andel // *Quaternary Science Reviews*. — 2004. — Vol. 23. — №. 23–24. — P. 2369–2387. DOI: 10.1016/j.quascirev.2004.06.002

235. Weiss, A. Topographic position and landforms analysis / A. Weiss // *ESRI user conference*. — San Diego. — 2001. — Vol. 200.

236. Wenger S.J. Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation / S.J. Wenger, J.D. Olden // *Methods in Ecology and Evolution*. — 2012. — V. 3. — №. 2. — P. 260–267. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00170.x>

237. Whittaker, R.H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California / R.H. Whittaker // *Ecological monographs*. — 1960. — Vol. 30. — № 3. — P. 279–338.

238. Xie, Y. Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review / Y. Xie, Z. Sha, M. Yu // *Journal of plant ecology*. — 2008. — Vol. 1 — №. 1. — P. 9–23. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtm005>

239. Ye, X., Zhang, W., Luo, M. The North Pacific gyre oscillation and East Asian summer precipitation / X. Ye, W. Zhang, M. Luo // *Atmospheric Science Letters*. — 2016. — Vol. 17, № 10. — P. 531–537.

240. Ye, Y. Land use change in Northeast China in the twentieth century: a note on sources, methods and patterns / Y. Ye, X.Q. Fang // *Journal of Historical Geography*. — 2009. — Vol. 35. — P. 311–329. DOI: [10.1016/j.jhg.2008.08.007](https://doi.org/10.1016/j.jhg.2008.08.007)

241. Yi, S. Holocene vegetation responses to East Asian monsoonal changes in South Korea / S. Yi // *Climate Change: Geophysical Foundations and Ecological Effects*. — Rijeka: InTech, 2011. — P. 157–178.

242. Yokoyama, Y. Rapid Glaciation and a Two-Step Sea Level Plunge Into the Last Glacial Maximum / Y. Yokoyama, T.M. Esat, W.G. Thompson, et al. // *Nature*. — 2018. — Vol. 559. — № 7715. — P. 603–607. DOI: [10.1038/s41586-018-0335-4](https://doi.org/10.1038/s41586-018-0335-4)

243. Yu, D. Forest management in Northeast China: history, problems, and challenges / D. Yu, L. Zhou, W. Zhou [и др.] // *Environmental Management*. — 2011. — Vol. 48. — P. 1122–1135. DOI: [10.1007/s00267-011-9633-4](https://doi.org/10.1007/s00267-011-9633-4)

244. Zhang, X. Quantitative assessment of the risk of human activities on landscape fragmentation: A case study of Northeast China Tiger and Leopard National Park / X. Zhang, X. Ning, H. Wang, X. Zhang, Y. Liu, W. Zhang // *Science of the Total Environment*. — 2022. — Vol. 851. — P. 158413. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2022.158413](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158413)

245. Zhang, X. Vegetation map of the People's Republic of China (1:1 000 000) / X. Zhang et al. — Beijing: Geology Publishing House, 2007.

246. Zhao, F. Effects of human disturbances on Korean pine coverage and age structure at a landscape scale in Northeast China / F. Zhao, H. He, L. Dai, J. Yang //

Ecological Engineering. — 2014. — Vol. 71(1). — P. 375–379. DOI:
10.1016/j.ecoleng.2014.07.072

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Классификация хвойно-широколиственных лесов с *Abies holophylla*

Таблица П-1.1. Подсоюз *Filipendulo palmatae–Juglandenion mandshuricae* suball. nov. (представлено по 10 описаний каждой ассоциации). Здесь и далее NA — нет данных.

Ассоциация	<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>										<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9**	10*	11	12	13	14*	15	16	17	18	19	20
№ описания в таблице																				
№ описания в базе данных	158	161	173	188	194	523	525	527	528	116	117	118	120	121	122	123	124	125	126	
Автор	VV	PE	PE	PE	PE	KR	KR, L ^v ,	PE	PE	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU	
Год	2005	2014	2015	2016	2016	2018	2018	2016	2016	1994	1994	1994	1993	1994	1994	1994	1994	1994	1994	
Размер пробной площади, м ²	400	400	400	400	400	400	400	900	900	NA	NA	NA	400	NA	NA	NA	NA	NA	NA	
Высота над ур. м. (м)	NA	117	47	83	98	123	NA	95	130	NA	NA	NA	130	NA	NA	NA	NA	NA	NA	
Экспозиция склона	NA	113	–	–	–	–	–	–	315	45	13	360	–	–	–	90	–	–	–	
Уклон	NA	2	0	0	0	0	0	0	5	7	5	5	0	0	0	2	0	0	0	
Сомкнутость крон, %	99	90	80	65	50	NA	NA	60	80	80	90	70	60	70	60	70	80	60	60	
Высота древостоя, м	NA	30	30	NA	NA	NA	NA	28	26	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	
ПП кустарн. яруса, %	80	10	10	15	11	NA	NA	30	15	55	35	11	30	15	40	10	55	15	30	
Высота кустарн. яруса, м	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	4.5	2.4	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	
ПП трав.-кустарн. яруса, %	NA	40	50	65	60	NA	NA	30	40	65	60	10	80	65	55	70	65	45	35	
Локация	KP	KP	KP	KP	KP	KP	KP	KP	KP	MA	MA	MA	MA	MA	MA	MA	MA	MA	MA	
Число видов в описании	71	61	69	74	65	60	35	59	66	110	101	100	88	111	91	104	91	97	90	

Ассоциация	<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>										<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>										
<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>																					
<i>Brachybotrys paridiformis</i>	+	+	+	+	r	1	1	+	+	1
<i>Chrysosplenium sinicum</i>	.	.	.	1	1	1	1	1	1
<i>Geranium wilfordii</i>	+	.	.	1	+	.	.	.	1
<i>Geum aleppicum</i>	+	+	.	+	+	.	.	.	r	+
<i>Oxalis obtusangulata</i>	+	+	+	+	+	.	.	r	r	.	.	+	+	+	.
<i>Phlomis maximowiczii</i>	+	.	.	+	+	1	1	1	+	1
<i>Stellaria bungeana</i>	1	+	+	1	+	1	1	+	1	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.
<i>Viola acuminata</i>	+	.	+	+	.	+	.	r	.	+	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.
<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>																					
<i>Alnus hirsuta</i>	1	.	1	+	1	+	+	1	+	+	1	+	.
<i>Caltha palustris</i>	+	.	.	1	1	+	.	+	1	1
<i>Carex dispalata</i>	1	.	.	1	1	.	.	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1
<i>Equisetum hyemale</i>	1	.	1	1	1	+	3	1	1	1	1
<i>Lilium distichum</i>	.	.	+	.	.	r	.	+	.	.	.	+	+	+	1	1	+	+	.	.	.
<i>Pedicularis resupinata</i>	+	+	.	+	+	.	+	.	.	+	+	.
<i>Prunus padus</i>	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trigonotis radicans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.
<i>Trisetum sibiricum</i>	+	+	+	.	.	.	+
<i>Filipendulo palmatae–Juglandetum mandshuricae</i>																					
<i>Aconitum alboboviolaceum</i>	+	+	.	.	r	.	.	r	+	+	+	.	1	+	+	.
<i>Athyrium crenuloserrulatum</i>	3	3	.	1	1	.	.	4	+	+	.	1	+	.	.
<i>Carex accrescens</i>	1	1	+	.	+	r	.	r	r	.	1	.	.	+	.	+	+
<i>Carex uda</i>	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	+	+	.	+	.	1	1	+	.	+	.
<i>Filipendula palmata</i>	+	.	.	+	+	r	.	+	+	r	+	.	1	1	+	1	+	1	1	+	.
<i>Impatiens furcillata</i>	+	.	.	+	1	.	+	+	.	+	.	+	1	.	+	.	.
<i>Juglans mandshurica</i>	3	.	.	1	1	3	.	3	.	1	+	+	+	1	3	+	.	1	+	+	.
<i>Onoclea struthiopteris</i>	3	.	1	1	3	.	.	.	+	+	1	+	.	1	1	1	+	.	.	+	.
<i>Phellodendron amurense</i>	1	1	.	1	1	.	.	.	1	.	+	+	+	1	1	1	+	4	3	.	.
<i>Sanicula rubriflora</i>	1	+	+	1	1	.	.	1	1	+	+	.	.	1	+	1	.	+	+	.	.
<i>Carpino cordatae–Abietetum holophyllae</i>																					
<i>Abies holophylla</i>	1	3	3	1	1	1	+	3	3	4	3	+	1	+	+	1	.
<i>Acer barbinerve</i>	.	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1
<i>Acer mandshuricum</i>	3	+	.	1	1	+	.	1	1	.	+	.	+	1	+	1	1	5	+	1	.
<i>Carex ussuriensis</i>	+	+	+	+	1	.	+	+	+	1	.
<i>Carpinus cordata</i>	.	3	1	1	+	.	.	1	1	1	4	3	1	1	+	+

Ассоциация	<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>	<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>
<i>Dryopteris goeringianum</i>	. + 1 . . + + . . + + . + + .
<i>Kalopanax septemlobus</i>	. + 1 1	+ + +
<i>Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis</i>		
<i>Acer tegmentosum</i>	. + 1 1 1	1 1 + . . + + . . +
<i>Aegopodium alpestre</i>	1 1 1 1 1 1 1 r + +	. . +
<i>Berberis amurensis</i>	. . 1 1 . . . 1 1 + . . . + + +
<i>Betula costata</i>	. 1 . 1 . 1 1 . . .	+ 1 1 . 1 . + + . .
<i>Carex auriculata</i>	3 1 + + 1 + . + . r	1 1 + 1 1 1 + 3 1 1
<i>Convallaria keiskei</i>	. . + r	1 1 1 + . . + . + +
<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i>	. . 1 . . 1 1 . . 1	. . . 1 1 . 1 + 1 1
<i>Diarrhena mandshurica</i>	. + + r + r . + r r	+ + + 1 . + . . + +
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	+ + 1 + + 1 1 1 . 1	1 . + + 1 1 . 1 1 1
<i>Euonymus verrucosus</i>	+ + +
<i>Fraxinus mandshurica</i>	+ r 1 1 1 1 . 1 1 1	3 3 5 1 1 4 4 1 4 4
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	+ 1 1 + + 1 1 1 . 1	3 1 1 1 1 1 1 1 1 1
<i>Pinus koraiensis</i>	. 1 . 1	+ 1 + + 1 . 1 . . 4
<i>Thalictrum filamentosum</i>	1 r 1 + 1 + + 1 . 1	1 1 1 1 1 + + 1 + 1
<i>Schisandra chinensis</i>	+ . 1 . . r . + . +	+ + + 1 1 + + + 1 +
<i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i>	1 . 1 1 1 4 1 1 1 .	1 1 1 3 1 3 1 4 5 1
<i>Ulmus laciniata</i>	. . . 1 . . . 1 1 1	. . 1 + + . + 3 + +
<i>Viola selkirkii</i> r . r	+ + . + . + + + . +
<i>Waldsteinia maximowicziana</i>	. . 1	1 1 + . 1 . . 1 1 1
<i>Quercetea mongolicae</i>		
<i>Acer mono</i>	5 1 3 4 1 3 1 1 1 1	1 3 1 3 4 5 1 1 + 3
<i>Actinidia arguta</i>	1 1 1 + + . + . . .
<i>Athyrium yokoscense</i>	. . 1 +	+
<i>Alniaria alnifolia</i> + +
<i>Carex siderosticta</i>	+ 1 + + + 1 . + r r	+ + 1 1 + + + + + +
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	+ 1 . + + . . + . .	4 1 1 1 1 + + 1 1 1
<i>Maianthemum japonicum</i>	. + + . . r . 1 . . .	1 + + + 1 1 + 1 + +
<i>Phegopteris connectilis</i>	1 + + . . + + . . +
<i>Pyrola japonica</i>
Прочие виды		
<i>Lamium album</i> subsp.	+ + . + + 1 1 . . +	. . . + . +

Ассоциация	<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>	<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>
<i>barbatum</i>		
<i>Rubia chinensis</i>	+ . . 1 + r . . . r +
<i>Aconitum stoloniferum</i>	. + . + . + +
<i>Chrysosplenium pilosum</i> var. <i>valdepilosum</i>	. + 1 . +
<i>Ranunculus japonicus</i>	. . . 1 + . . r
<i>Paris verticillata</i>	+ + . + + . + . . .
<i>Cirsium schantarense</i>	+ + . + . + . + + +
<i>Carex rhizina</i> subsp. <i>reventa</i>	+	+ + 1 1 1 1 + + 1 +
<i>Polystichum tripterum</i> + . . + 1 . . .
<i>Prunus maximowiczii</i>	1 . + . + . + + . .
<i>Actinidia kolomikta</i> 1 . .	+ 1 1 1 + + 1 . . +
<i>Plagiorhegma dubium</i> r	+ + + 1 . + + . + +
<i>Lonicera chrysantha</i>	. +	+ + + + 1 +
<i>Carex umbrosa</i> subsp. <i>pseudosabynensis</i>	1 1 1 1 + . . . + .
<i>Lychnis fulgens</i>	+ + . + . . + . . .
<i>Isodon excisus</i> 1 1 . . +	1 1 . + . + + + 1 1
<i>Symplocarpus renifolius</i> 1 . . . 4 . . 1
<i>Deutzia parviflora</i> var. <i>parviflora</i>	. 1	+ + 1 + . . + + . 1
<i>Ribes mandshuricum</i> 1 . + 1 1 +
<i>Osmundastrum cinnamomeum</i> subsp. <i>asiaticum</i>	. . 1	+ 3 4 + + . 1 . + 1
<i>Spiraea chamaedryfolia</i> + . 1 + . . + +
<i>Aruncus dioicus</i>	. + . . . 1 1 r . .	1 3 1 + 1 + 1 1 + 1
<i>Anemonoides udensis</i>	1 1 . . + +
<i>Betula pendula</i> subsp. <i>mandshurica</i>	. . 1 1 1 . . 3 1 1 +
<i>Euonymus sachalinensis</i>	1 1 +
<i>Pyrus ussuriensis</i> + + + 1 . . + + + .
<i>Filipendula glaberrima</i> 1 . . 1 1 1 . . .
<i>Euonymus macropterus</i> + . . + . +
<i>Solidago virgaurea</i> + + +
<i>Pleurospermum uralense</i> + . + + +
<i>Athyrium spinulosum</i>	+ + 1 . 1
<i>Platanthera metabifolia</i>	+ . . + + +
<i>Arisaema amurense</i>	1 1 + + r r . + + r	1 + + + 1 1 + 1 1 +
<i>Tilia amurensis</i>	1 1 1 1 1 5 4 1 . 1	3 1 1 4 3 . 1 + + 1

Ассоциация	<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>	<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>
<i>Cardamine leucantha</i>	+ + . + + + . r . r	+ + + 1 + + 1 + + +
<i>Deparia русносора</i>	+ + + . + + . 1 . 1	1 1 + 1 1 1 1 1 . +
<i>Viburnum sargentii</i>	1 . 1 1 . + + 1 1 .	3 1 1 + + . + + 1 1
<i>Hylomecon vernalis</i>	. 1 + + + 1 1 1 + .	. + . 1 1 1 + 1 + +
<i>Astilbe chinensis</i>	+ . + + . r r + . r	+ + + + + + + + . +
<i>Caulophyllum robustum</i>	. + 1 + . 1 1 1 . +	1 1 + + + + . + 1 1
<i>Athyrium sinense</i>	. . + . + 1 1 . . 1	1 + 1 1 1 1 1 1 1 +
<i>Aconitum sczukinii</i>	1 . + . + . . . + r	+ + + + + + + + + +
<i>Valeriana fauriei</i>	+ + + + + . . + . +	+ + + 1 + + . . + +
<i>Euonymus alatus</i>	+ . 1 + + . . + . .	+ + + + 1 + + 1 + +
<i>Parasenecio hastatus</i>	. + . + . r . r r r	+ + . + + + + + + +
<i>Scutellaria pekinensis</i> var. <i>ussuriensis</i>	+ + + + + 1 1 r + .	+ + + + . + + . . .
<i>Vitis amurensis</i>	+ . + + + r . . . 1	1 1 1 1 + . + . + +
<i>Asarum sieboldii</i>	+ + + + + . . + . .	. + . + + + + + + +
<i>Parasenecio praetermissus</i>	+ + . . + 1 1 . 1 1	+ + 1 . + + . . . +
<i>Saussurea subtriangulata</i>	. . + + . +	+ + + + + + + + . +
<i>Galium davuricum</i>	+ r	+ + + + + + + + + +
<i>Oxalis acetosella</i>	. + + + 1	+ + 1 . + 1 . + + 1
<i>Quercus mongolica</i>	. . 1 . . 1 1 1 . 1	+ 1 + 1 + . + . . 1
<i>Dioscorea nipponica</i>	+ + . 1 + + + + . + + . + + . +
<i>Heracleum dissectum</i>	+ . . . + r	+ + . + + + . 1 + +
<i>Impatiens noli-tangere</i>	+ + . + + 1 1 r . +	+ . . + +
<i>Maianthemum bifolium</i>	. + 1	+ 1 1 1 . 1 + + . 1
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	. 1 1 1 . .	+ 1 + + . . + . + 1
<i>Pseudostellaria sylvatica</i>	. . + r . .	+ + + + + + + . . +
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	1 . . 1 1	+ . 1 1 . 3 + 3 1 .
<i>Actaea dahurica</i>	. . . + . 1 1 . + +	+ + . + . . + + . .
<i>Carex lanceolata</i>	. . 1 + . 1 . r . .	. + 1 + + +
<i>Rhamnus davurica</i>	1 . 1 + + + . + + + + .
<i>Nabalus tatarinowii</i> subsp. <i>tatarinowii</i>	. + . +	+ . . + + 1 . + + +
<i>Adoxa moschatellina</i>	. + . + r	+ + . + + + + . . .
<i>Fraxinus chinensis</i> subsp. <i>rhynchophylla</i>	. . 1 + . + + . . .	+ + + + +
<i>Phryma nana</i>	. + + +	+ . + + . + . + . +
<i>Artemisia argyi</i> var. +	+ . + 1 . + . 1 + +

Ассоциация	<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>	<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>
<i>argyi</i>		
<i>Rubus crataegifolius</i>	. . . + + .	. . + + + + . + . +
<i>Rubia cordifolia</i> + . . + . r	. . . + + + . + + .
<i>Anemonoides glabrata</i>	. . 1 r . .	1 + . . 1 + . . + +
<i>Lonicera maackii</i>	1 . . 1 1 1 . . 1 + . 1 3 .
<i>Carex quadriflora</i>	+ 1 + + . 1 + +
<i>Actaea asiatica</i> r	+ + . + + . . . + +
<i>Adiantum pedatum</i>	. . + . . 1 1 . . +	. . . + + . + . . .
<i>Chrysosplenium pilosum</i>	+	+ . . + + + + . . +
<i>Veronicastrum sibiricum</i> r	+ + . + . + . + . .
<i>Lonicera praeflorens</i>	+ . . . + 1 1 + +
<i>Clematis fusca</i> 1 . .	+ + . . . + . + . +
<i>Aster scaber</i> r	. . . + . . . + + +
<i>Carex arnellii</i>	1 . . 1 1 . . 1 . . 1
<i>Populus suaveolens</i> 1 + + . 1 1 .
<i>Circaea lutetiana</i>	+ . . + + + + . .
<i>Polemonium chinense</i>	. . + + r .	+ + . . .
<i>Urtica dioica</i> subsp. <i>holosericea</i> r .	+ + 1 . . .
<i>Asparagus schoberioides</i> + . . + + + .
<i>Melica nutans</i>	+ r . .	. + + .
<i>Trillium species</i>	. . +	+ + . +
<i>Potentilla fragarioides</i>	. . + r	. . . + . +
<i>Ribes maximoviczianum</i> + . .	+ +
<i>Viburnum burejaeticum</i> + . . . + + .
<i>Lathyrus komarovii</i> + + +
<i>Adenocaulon himalaicum</i> + + +
<i>Veratrum dahuricum</i>	1 1 . . . +
<i>Milium effusum</i>	. . + + +
<i>Moehringia lateriflora</i> r	+ +
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> var. <i>sibiricum</i>	+ . + + .
<i>Bupleurum longiradiatum</i> + . . . + + .
<i>Vicia ramuliflora</i>	. . + + + . . .
<i>Maianthemum dilatatum</i> + . .	+ +
<i>Euphorbia esula</i> subsp. <i>esula</i> + + +

Ассоциация	<i>Onocleo struthiopteridis–Juglandetum mandshuricae</i>	<i>Fraxino mandshurici–Abietetum holophyllae</i>
<i>Diarrhena fauriei</i>	1 + . + . . .
<i>Ranunculus franchetii</i>	+ + +
<i>Cynanchum acuminatum</i>	. + . + +
<i>Betula dahurica</i> + + +
<i>Pseudostellaria japonica</i>	. + . . + +
<i>Amphicarpaea edgeworthii</i>	. + . . + r
<i>Galium pseudoasprellum</i>	. . . + + r
<i>Stipa pekinensis</i>	+	+ . . . +
<i>Thalictrum tuberiferum</i> + + r

Встречены в 1 или 2 описаниях: *Aconitum taigicola* 4: +, 8: 1; *Actinidia polygama* 13: +; *Adenophora pereskiiifolia* 8: r, 19: +; *Adonis amurensis* 15: +; *Agrimonia coreana* 5: +; *Agrimonia pilosa* 18: +; *Allium monanthum* 15: +; *Allium ochotense* 8: r; *Alnus japonica* 16: +; *Anemonoides amurensis* 15: +, 16: +; *Anemonoides species* 16: +; *Anemonoides umbrosa* 4: +, 19: +; *Angelica cincta* 18: +, 19: +; *Angelica dahurica* 9: +; *Aralia elata* 13: +, 14: +; *Artemisia sylvatica* 9: r; *Asyneuma japonicum* 18: +; *Athyrium filix-femina* 1: 1; *Campanula punctata* 13: +; *Carex filipes* var. *oligostachys* 1: +; *Carex species* 9: r; *Carpesium triste* 15: +, 16: +; *Celastrus flagellaris* 18: +; *Chelidonium asiaticum* 9: r; *Chloranthus quadrifolius* 10: +; *Chrysosplenium flagelliferum* 2: 1; *Chrysosplenium ramosum* 1: 1; *Circaea alpine* 12: +; *Circaea cordata* 2: +, 11: +; *Clematis brevicaudata* 18: +; *Clematis serratifolia* 19: +; *Corydalis buschii* 16: +; *Corydalis gigantea* 19: +; *Corydalis ochotensis* 9: r, 20: +; *Crawfordia volubilis* 14: +; *Cypripedium calceolus* 14: +; *Cypripedium macranthos* 14: +; *Deutzia glabrata* 6: 1, 7: +; *Diplazium sibiricum* 6: 1, 7: 1; *Disporum smilacinum* 3: +; *Disporum viridescens* 6: r; *Dryopteris expansa* 11: 1, 12: 1; *Equisetum pretense* 3: +, 17: +; *Equisetum sylvaticum* 14: +; *Euphorbia sieboldiana* 5: +; *Festuca extremiorientalis* 9: r; *Fritillaria usuriensis* 16: +; *Gagea nakaiana* 15: +, 16: +; *Galium spurium* 1: +; *Geranium maximowiczii* 3: +, 16: +;

Geranium species 8: r; *Geranium wlassovianum* 6: r, 7: r; *Hypericum ascyron* 20: +; *Kitagawia terebinthacea* 18: 1, 19: 1; *Lactuca raddeana* 11: +; *Lactuca triangulate* 10: r; *Lilium species* 4: +; *Liparis makinoana* 18: +; *Lonicera maximowiczii* 17: +, 18: +; *Lonicera ruprechtiana* 10: 1; *Melica grandiflora* 14: +; *Menispermum dauricum* 19: +; *Micranthes manchuriensis* 4: +, 16: +; *Onoclea sensibilis* 14: +, 17: +; *Oreorchis patens* 11: +, 12: +; *Persicaria dissitiflora* 9: +; *Persicaria thunbergii* 9: r; *Pilea mongolica* 5: +; *Polygonatum acuminatifolium* 10: r; *Polygonatum humile* 11: +; *Polygonum thunbergii* 16: +; *Potentilla centigrana* 17: +; *Primula sieboldii* 16: +; *Prunus sargentii* 11: 1, 12: +; *Pteridium latiusculum* 18: +; *Ranunculus grandis* 9: r; *Rhododendron mucronulatum* 10: r; *Salix arbutifolia* 9: 1; *Sanicula chinensis* 2: +, 18: +; *Saussurea grandifolia* 14: +; *Saussurea umbrosa* 13: +; *Schizachne purpurascens* subsp. *callosa* 12: +, 18: +; *Schizopepon bryoniifolius* 1: +, 9: r; *Sorbaria sorbifolia* 9: 1; *Synurus deltoids* 8: +; *Tilia mandshurica* 10: 1; *Urtica thunbergiana* subsp. *thunbergiana* 5: +, 9: 1; *Veratrum oxysepalum* 3: +, 8: 1; *Vicia unijuga* 10: r; *Viola collina* 6: r, 16: +; *Viola orientalis* 8: r; *Zabelia dielsii* 3: 1, 8: 1.

Координаты (с.ш., в.д.): 1 — 43.107, 131.52; 2 — 43.118, 131.49; 3 — 43.103, 131.54; 4 — 43.111, 131.53; 5 — 43.113, 131.52; 6 — 43.121, 131.41; 7 — 43.13215, 131.49687; 8 — 43.09885, 131.55197; 9 — 43.11831, 131.50774; 10 — 43.152, 131.50691; 14 — 43.252, 132.12; 11–13 и 15–20 — нет доступных данных.

Локация: КР — Государственный природный биосферный заповедник «Кедровая Падь», КВ — окрестности пос. Кравцовка, МА — п-ов Муравьева-Амурского (окрестности г. Владивостока).

Авторы описаний: DV — Дзизюрова Виолетта Дмитриевна, GU — Гумарова Резеда Раисовна и др. 1994, KR — Крестов Павел Витальевич, PE — Петруненко Екатерина Александровна, VV — Верхолат Валентина Павловна.

*Номенклатурный тип.

**Номенклатурный тип упраздненной субассоциации: *Matteuccio struthiopteridis* – *Juglandetum mandshuricae chrysosplenietosum villosi* Petrunenko et Dzizurova 2024.

Таблица П-1.2. Ассоциация *Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii*

Ассоциация	<i>Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii</i>													
№ описания в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13*	14
№ описания в базе данных	52	167	172	175	179	181	183	190	231	238	501	502	519	520
Автор		PE	DV, PT	KR, LA	DV, KR	DV, KR	PE	PE						
Год	2011	2014	2015	2015	2015	2015	2015	2016	2023	2023	2018	2018	2014	2014
Размер пробной площади, м ²	NA	300	400	300	400	300	300	300	400	400	400	400	300	300
Высота над ур. м. (м)	1029	142	288	115	170	220	253	264	288	410	310	255	395	248
Экспозиция склона	275	23	315	248	45	45	315	135	300	300	315	345	315	300
Уклон	19	NA	15	30	4	10	7	25	8	50	NA	NA	NA	15
Сомкнутость крон, %	NA	70	60	70	60	60	60	80	90	80	NA	NA	90	70
Высота древостоя, м	NA	25	20	19	23	24	19	28	24	13	12	NA	18	20
ПП кустарн. яруса, %	NA	20	15	30	10	25	30	25	20	20	NA	NA	80	40
Высота кустарн. яруса, м	NA	2	NA	2	2	2.5	2.5	2.5	3.5	3	2	NA	3.5	4
ПП трав.-кустарн. яруса, %	NA	15	20	10	20	20	30	15	30	40	20	NA	20	20
Локация	Kor	KP	NP	NP	NP	NP	KP	KP						
Число видов в описании	16	25	40	23	46	28	40	35	37	33	15	12	26	18

Ассоциация	<i>Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii</i>													
<i>Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii</i>														
<i>Betula schmidtii</i>	+	1	.	1	3	1	1	1	1	4	3	5	4	.
<i>Carex callitrichos</i> var. <i>nana</i>	.	2	+	1	+	1	+	+	2	1	1	1	2	2
<i>Rhododendron mucronulatum</i>	+	2	1	3	+	2	2	1	1	2	4	3	4	3
<i>Carpino cordatae–Abietion holophyllae</i>														
<i>Abies holophylla</i>	1	1	+	1	2	2	2	2	2	1
<i>Carpinus cordata</i>	+	.	.	2	1	1	.	.	1	.
<i>Kalopanax septemlobus</i>	.	1	+	.	1	+	1	1	r
<i>Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis</i>														
<i>Acer tegmentosum</i>	.	+	1	.	1	+	+	r	+	r	.	.	+	.
<i>Convallaria keiskei</i>	.	.	+	.	+	+	.	.	r
<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i>	.	.	1	2	+	1	1	1	1	+	.	.	1	r
<i>Euonymus verrucosus</i>	.	1	+	.	+	+	1	1	r	1
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	.	.	1	.	.	+	+	+	.	+
<i>Pinus koraiensis</i>	.	1	+	1	1	1	1	2	1	1
<i>Schisandra chinensis</i>	.	+	1	.	+	.	+	1	r	r	.	.	r	+
<i>Thalictrum filamentosum</i>	.	.	+	.	+	.	.	.	+	r
<i>Quercetea mongolicae</i>														
<i>Acer mono</i>	1	.	.	1	r	.	.	+	.	+
<i>Alniaria alnifolia</i>	.	1	.	.	1	.	+	1
<i>Athyrium yokoscense</i>	.	.	+	1	+	+	1	.	r	1	+	.	.	.
<i>Carex siderosticta</i>	.	+	1	1	1	1	1	1	1	1	r	1	1	1
Прочие виды														
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	+	2	2	4	1	3	2	2	4	2	.	r	2	1
<i>Quercus mongolica</i>	1	3	3	3	3	3	3	2	5	1	2	1	1	3
<i>Maianthemum dilatatum</i>	.	.	1	.	1	1	1	1	+	.	.	.	r	+
<i>Tilia amurensis</i>	3	1	2	1	1	.	2	2	r	1	.	1	1	2
<i>Acer komarovii</i>	.	+	.	.	+	1
<i>Actinidia kolomikta</i>	.	.	+	.	+	.	+	.	r	r	.	.	+	.
<i>Artemisia keiskeana</i>	.	.	+	1	.	.	+	.	.	1	1	.	.	.
<i>Athyrium spinulosum</i>	1	.	r	1
<i>Betula pendula</i> subsp. <i>mandshurica</i>	.	1	1	.	1	1	1
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	r	.	.	.
<i>Carex lanceolata</i>	.	r	1	.	1	.	1	+	.	+	.	.	.	r
<i>Euonymus sachalinensis</i>	+	r	.	r	.	.	.
<i>Fraxinus chinensis</i> subsp. <i>rhynchophylla</i>	.	1	.	+	+	.	+	1	+
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+	.	.	r	r	.	.	r	.
<i>Halosciastrum melanotilingia</i>	.	.	+	.	.	+	+	+
<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>japonica</i>	.	.	1	.	.	.	1	+
<i>Lespedeza bicolor</i>	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	r	.	.

Ассоциация	<i>Rhododendro mucronulati–Betuletum schmidtii</i>													
<i>Lonicera praeflorens</i>	.	.	1	.	+	.	1	.	+	r
<i>Maackia amurensis</i>	.	+	.	+	+	+	+	1	+
<i>Melampyrum roseum</i>	.	.	.	+	+	r	.	.
<i>Moehringia lateriflora</i>	.	+	.	.	+	.	.	+	r	r
<i>Osmundastrum cinnamomeum</i> subsp. <i>asiaticum</i>	+	1	+	+	+
<i>Parasenecio praetermissus</i>	.	+	+	1
<i>Phegopteris connectilis</i>	.	.	+	.	+	+	+
<i>Phellodendron amurense</i>	+
<i>Pyrola renifolia</i>	.	.	+	.	+	+	+
<i>Solidago dahurica</i>	r	.	.	.	r	r
<i>Solidago virgaurea</i>	.	.	+	.	+	+	+	r
<i>Viola orientalis</i>	.	.	+	.	+	.	.	+	r
<i>Weigela florida</i>	.	1	.	+	1	+	.	.	.	1	1	+	1	.

Встречены в 1 или 2 описаниях: *Achnatherum species* 9: r; *Actinidia arguta* 1: +, 5: +; *Adiantum pedatum* 10: r; *Aegopodium alpestre* 9: r, 10: r; *Agastache rugosa* 1: +; *Amphicarpaea edgeworthii* 8: +; *Aruncus dioicus* 11: +; *Asarum sieboldii* 7: +, 10: r; *Atractylodes lancea* 3: +, 7: +; *Berberis amurensis* 9: r; *Carex auriculata* 3: +; *Carex erythrobasis* 10: +; *Carex quadriflora* 7: +; *Carex rhizina* subsp. *reventa* 9: 1, 10: r; *Carex species* 8: +; *Carex ussuriensis* 10: r; *Circaea alpina* subsp. *caulescens* 10: +; *Corydalis ochotensis* 1: +; *Crepidiastrum chelidoniifolium* 1: +; *Dryopteris crassirhizoma* 11: r; *Dryopteris expansa* 5: +; *Fraxinus mandshurica* 3: 1, 10: r; *Gentiana zollingeri* 6: +; *Juglans mandshurica* 10: 1; *Kitagawia terebinthacea* 4: +, 12: r; *Lepisorus ussuriensis* 11: r, 12: +; *Lilium distichum* 10: r; *Lindera obtusiloba* 1: 2; *Liparis kumokiri* 5: +; *Lonicera chrysantha* 3: +, 7: 1; *Lysimachia europaea* 3: +, 7: +; *Magnolia sieboldii* 1: +; *Maianthemum bifolium* 10: +; *Orthilia secunda* 5: +; *Phellodendron amurense* 1: +; *Phryma nana* 5: +, 11: r; *Polemonium caeruleum* 11: r; *Polygonatum involucreatum* 4: +, 10: r; *Polygonatum odoratum* 4: +, 7: +; *Populus tremula* 2: +; *Potentilla fragarioides* 4: +; *Prunus sargentii* 5: 1; *Pteridium latiusculum* 9: r; *Pyrola japonica* 10: r; *Rhododendron schlippenbachii* 1: +; *Ribes maximoviczianum* 5: +; *Rubus crataegifolius* 9: r; *Saussurea grandifolia* 11:

r; *Saussurea subtriangulata* 5: +, 8: +; *Saxifraga rotundifolia* 10: r; *Schizachne purpurascens* subsp. *callosa* 11: r; *Scutellaria pekinensis* var. *ussuriensis* 2: +, 10: +; *Solidago dahurica* 9: r; *Spiraea chamaedryfolia* 11: +; *Spodiopogon sibiricus* 4: +; *Tilia mandshurica* 9: +; *Viburnum sargentii* 8: +; *Vicia ramuliflora* 13: r; *Vicia subrotunda* 4: +; *Vicia unijuga* 9: r; *Viola collina* 5: +; *Vitis amurensis* 5: +, 8: r; *Waldsteinia ternata* 2: +, 10: +; *Weigela subsessilis* 1: +; *Woodsia polystichoides* 11: r; *Woodsia taishanensis* 12: r.

Координаты (с.ш., в.д.): 1 — нет доступных данных; 2 — 43.103, 131.53; 3 — 43.091, 131.54; 4 — 43.10971, 131.53748; 5 — 43.09431, 131.54153; 6 — 43.0929, 131.54004; 7 — 43.09166, 131.544; 8 — 43.09885, 131.52211; 9 — 43.025019, 131.14911; 10 — 43.384752, 131.522053; 11 — 43.07783, 131.42659; 12 — 43.14592, 131.4958; 13 — 43.10831, 131.48776; 14 — 43.09653, 131.53224.

Локация: КР — Государственный природный биосферный заповедник «Кедровая Падь», Кор — Южная Корея, НР — Национальный парк «Земля леопарда».

Авторы описаний: DV — Дзизюрова Виолетта Дмитриевна, КР — Крестов Павел Витальевич, ЛА — Лисицына Анастасия Дмитриевна, РЕ — Петруненко Екатерина Александровна, РТ — Петренко Татьяна Яковлевна.

*Номенклатурный тип.

Таблица П-1.3. Ассоциация *Mitello nudaе–Abietetum holophyllae* ass. nov. (приведено 20 описаний)

Ассоциация	<i>Mitello nudaе–Abietetum holophyllae</i>																			
№ описания в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16*	17	18	19	20
№ описания в базе данных	80	82	130	135	143	148	290	292	293	294	295	296	297	298	299	301	304	305	306	310
Автор	GU	GU	GU	GU	KU	KU	VD	PE												

Ассоциация	<i>Mitello nudae–Abietetum holophyllae</i>																			
Год	1994	1994	1994	1994	1976	1976	2022	2022	2022	2022	2022	2022	2022	2022	2022	2014				
Размер пробной площади, м²	NA	NA	NA	NA	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400	400				
Высота над ур. м.	NA	NA	200	200	NA	NA	310	340	325	297	329	305	200	215	230	192				
Экспозиция склона	157	180	210	135	NA	NA	270	292	270	180	200	245	75	106	24	270				
Уклон	13	13	15	12	NA	NA	7	7	7	12	10	7	2	2	7	10				
Сомкнутость крон, %	70	70	99	99	NA	NA	40	40	65	60	40	30	60	50	30	60				
Высота древостоя, м	NA	NA	28	29	NA	NA	33	34	27	23	27	31	27	29	28	24				
ПП кустарн. яруса, %	10	5	30	3	NA	NA	50	1	30	15	20	20	25	25	30	10				
ПП трав.-кустарн. яруса, %	35	45	50	30	NA	NA	70	60	75	45	20	65	75	55	50	80				
Локация	MA	MA	SA	SA	KP	KP	UR	BP												
Число видов в описании	92	88	54	49	37	67	68	56	65	76	68	69	72	58	66	99				
<i>Mitello nudae–Abietetum holophyllae</i>																				
<i>Abies holophylla</i>	3	1	1	3	1	+	2	2	3	2	2	3	1	+	+	1	1	1	3	1
<i>Abies nephrolepis</i>	+	1	2	2	1	1	2	+	1	+	.
<i>Actinidia polygama</i>	.	+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	r	.
<i>Athyrium monomachi</i>	+	1	1	+	r	.	1	+	1	+	.	+	.	.
<i>Chelidonium asiaticum</i>	r	r	+	r	r
<i>Circaea alpina</i>	.	.	+	+	.	+	+	+	r	.	+	+	1	.	r	r	r	.	r	.
<i>Hylodesmum podocarpum</i> subsp. <i>oxyphyllum</i>	+	+	r	+	r	+	r	r	+	+	+	.	+	+	+	r
<i>Lamium album</i> subsp. <i>barbatum</i>	+	+	1	+	+	+	r	.	+	r	+	+	r	.	+	+	+	r	+	+
<i>Mitella nuda</i>	.	.	.	1	.	+	+	r	+	r	.	+	.	+	+	.
<i>Urtica thunbergiana</i> subsp. <i>thunbergiana</i>	.	.	1	r	+	.	3	.	r	r	.	r	r	r	.
<i>Carpino cordatae–Abietion holophyllae</i>																				
<i>Acer barbinerve</i>	.	.	1	1	+	1	2	+	2	r	+	+	1	1	+	1	+	+	+	r
<i>Acer mandshuricum</i>	.	.	1	1	+	+	1	1	+	+	+	1	+	+	1	+	1	1	+	.
<i>Carex ussuriensis</i>	.	+	+	.	1	+	.	r	+	+	+	+	r	+	+	+

Ассоциация	<i>Mitello nudae–Abietetum holophyllae</i>																			
<i>Carpinus cordata</i>	5	5	1	3	1	1	3	4	3	3	4	4	1	3	2	2	3	1	3	3
<i>Dryopteris goeringianum</i>	.	.	1	+	.	+	r	.	r	.	.	+	+	+
<i>Kalopanax septemlobus</i>	.	+	.	.	+	.	+	r	r	.	+	+	.	.	r	r	.	.	r	.
<i>Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis</i>																				
<i>Acer tegmentosum</i>	+	+	.	1	+	+	+	r	+	.	r	.	r	r	r	r	+	+	+	+
<i>Aegopodium alpestre</i>	1	+	.	.	+	+	.	.	2
<i>Betula costata</i>	.	1	.	1	+	1	1	.	r	3	r	r	2	r	3	1	.	1	+	.
<i>Carex auriculata</i>	1	+	1	+	.	+	+	+	.	+	r	r	1	1	+	+	+	1	+	+
<i>Convallaria keiskei</i>	+	+	.	+	r	.	.	.	r	+	+
<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i>	.	.	+	.	+	1	+	r	r	.	.
<i>Diarrhena mandshurica</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	+	1	+	1	+	1	1	+	+	+	+	1	1	+	1	1	+	+	+	1
<i>Euonymus verrucosus</i>	+	.	+	1	+	.	+	+	.	+	.	r	.	+
<i>Fraxinus mandshurica</i>	+	.	1	1	+	+	+	1	+	1	+	+	+	r	1	r	r	3	+	r
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	1	1	2	1	+	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Pinus koraiensis</i>	1	+	3	2	1	1	2	2	2	1	3	r	1	2	3	1	2	1	2	1
<i>Schisandra chinensis</i>	1	1	+	+	+	.	.	+	+	1	1	1	1	.	+	1	1	.	+	r
<i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i>	1	+	.	.	.	+	1	+	1	1	+	+	r	1	1	1	+	+	1	1
<i>Thalictrum filamentosum</i>	1	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	+	1	1	1	1	+	1	+	4
<i>Ulmus laciniata</i>	+	+	+	1	+	+	+	2	+	2	+	+	+	+	1	+	1	+	1	.
<i>Viola selkirkii</i>	+	.	+	.	+	+	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r
<i>Quercetea mongolicae</i>																				
<i>Acer mono</i>	+	+	4	2	+	1	2	+	1	2	1	1	1	2	2	3	1	1	2	1
<i>Actinidia arguta</i>	+	+	+	.	+	1	.	.	1	+	.	.	.
<i>Alniaria alnifolia</i>	+	+	.	.	+	.	.	.	+	r	.	.	+	+	r	+	r	+	+	r
<i>Carex siderosticta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	+	r	+	+	+	+	r
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	.	+	1	2	1	+	3	3	3	2	1	1	1	2	3	2	3	2	2	.
Прочие виды																				
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	1	+	.	.	+	+	1	.	r	1	2	1	1	.	1	1	1	+	1	1
<i>Maianthemum dilatatum</i>	+	+	.	+	.	.	r	r	+	+	+	r	+	+	.
<i>Tilia amurensis</i>	+	3	1	1	+	+	2	1	.	.	+	r	1	3	1	1	2	1	r	1
<i>Quercus mongolica</i>	3	4	+	1	.	.	1	.	.	r	r	r	r	.	r	3
<i>Ribes mandshuricum</i>	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	r	+	+	.
<i>Asarum sieboldii</i>	1	+	+	+	.	+	r	+	+	+	+	r	r	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oxalis acetosella</i>	.	.	+	+	1	+	1	1	1	+	+	+	+	1	+	+	+	1	+	1

Ассоциация	<i>Mitello nudae–Abietetum holophyllae</i>																				
<i>Phryma nana</i>	.	.	+	+	.	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Maianthemum bifolium</i>	.	1	+	+	1	1	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ribes maximoviczianum</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vitis amurensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	+	r	+	.	+	.	r	r	r	r	r
<i>Actinidia kolomikta</i>	+	+	+	+	+	r	+	+	1	1	+	1	1	+	.	r	r
<i>Deutzia parviflora</i> var. <i>parviflora</i>	.	+	+	.	.	+	.	r	+	.	.	+	1	r	1	1	1	r	+	+	+
<i>Carex rhizina</i> subsp. <i>reventa</i>	1	3	.	+	1	.	+	.	r	+	+	r	r	+	r	+	+	+	+	+	1
<i>Galium davuricum</i>	+	+	+	+	1	1	r	+	+	r	r	.	+	+	+	+
<i>Euonymus sachalinensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	.
<i>Hylomecon vernalis</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	1
<i>Polygonatum involucratum</i>	.	+	.	+	+	+	.	r	+	r	+	r	.	.	.	+	.	r	+	r	r
<i>Lonicera praeflorens</i>	+	+	+	+	.	1	.	r	r	+	1	+	+	1	r	1	+	.	+	.	.
<i>Athyrium sinense</i>	+	+	+	+	.	.	+	.	.	r	r	.	r	.	+	r	+	+	.	+	+
<i>Parasenecio hastatus</i>	+	+	+	+	.	+	.	r	+	+	r	r	.	+	r	r
<i>Adiantum pedatum</i>	.	.	1	+	.	+	1	1	1	+	r	.	.	+	+	+	1	.	+	+	+
<i>Parasenecio praetermissus</i>	.	1	+	.	.	.	1	1	1	.	+	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+
<i>Paris verticillata</i>	+	+	r	r	r	r	r	r	r	.	r	r	.	r	r	r	r
<i>Prunus maximowiczii</i>	.	+	+	.	.	.	r	r	.	r	+	+	r	.	+	r	.	.	1	.	.
<i>Pseudostellaria sylvatica</i>	+	+	+	r	r	r	r	.	+	r	r	.	r	r	r	r
<i>Nabalus tatarinowii</i> subsp. <i>tatarinowii</i>	+	.	+	.	+	+	.	.	r	+	.	+	r	.	.	1	r
<i>Actaea asiatica</i>	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	+	+
<i>Viburnum sargentii</i>	1	+	.	+	+	+	+	.	.	r	+	+	+	+	.	+
<i>Lonicera chrysantha</i>	.	+	.	.	+	1	.	r	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	r	r
<i>Cardamine leucantha</i>	+	+	1	+	.	.	r	.	.	r	+	+	.	.	r	.	.	+	+	+	+
<i>Polystichum subtripteron</i>	.	.	1	+	+	.	+	1	+	+	2	.	1	.	.	.
<i>Arisaema amurense</i>	+	+	1	.	.	+	+	.	.	+	.	r	r	r	.	.	.	r	.	.	.
<i>Rubia cordifolia</i>	+	.	+	.	.	+	r	.	r	r	+	.	.	.	r	r	r
<i>Aconitum stoloniferum</i>	r	.	r	+	r	r	+	+	r	r
<i>Impatiens noli-tangere</i>	+	.	+	+	r	r	r	r	+	.	r
<i>Aruncus dioicus</i>	+	+	r	+	r	+	1	r	+	+
<i>Scutellaria pekinensis</i> var. <i>ussuriensis</i>	+	+	+	+	1	+	r	.	.	r	r	.	.	.
<i>Carex quadriflora</i>	.	.	1	+	.	.	r	.	.	.	r	.	1	+	+	.	.	+	r	r	r
<i>Chrysosplenium pilosum</i> var. <i>valdepilosum</i>	+	+	+	r	+	r	.	r	.	r	r	r	.	.

Ассоциация	<i>Mitello nudaе–Abietetum holophyllae</i>
<i>Calamagrostis species</i> r . . + r .
<i>Solidago virgaurea</i>	. + . + . +
<i>Onoclea struthiopteris</i>	. + . + . +
<i>Cirsium schantarense</i>	. + . + . +
<i>Isodon excisus</i>	+ + . . . +
<i>Chrysosplenium pilosum</i>	+ + +
<i>Potentilla fragarioides</i>	1 + +
<i>Heracleum dissectum</i>	+ + r
<i>Aconitum species</i> r r r . .
<i>Milium effusum</i>	. . . + r . r r
<i>Phegopteris connectilis</i>	+ + + . +
<i>Lathyrus komarovii</i>	+ + +
<i>Cynanchum acuminatum</i>	+ + . 1
<i>Osmundastrum cinnamomeum subsp. asiaticum</i>	. . . + + . +
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> r . r . 1
<i>Diplazium sibiricum</i> + . r +

Встречены в 1 или 2 описаниях: *Aconitum alboviolaceum* 1: +, 6: +; *Aconitum sczukinii* 1: +, 2: +; *Aconitum volubile* 3: +, 4: +; *Actaea erythrocarpa* 13: +; *Adenophora pereskiifolia* 1: +; *Adonis amurensis* 20: +; *Adoxa moschatellina* 20: r; *Amphicarpaea edgeworthii* 1: +, 11: r; *Anemonastrum baicalense* 20: r; *Anemonoides amurensis* 20: r; *Anemonoides glabrata* 1: +; *Anemonoides raddeana* 20: +; *Anemonoides species* 9: r; *Angelica dahurica* 3: +, 4: +; *Anthriscus sylvestris* 5: +; *Artemisia keiskeana* 1: +; *Aster ageratoides* 7: r; *Aster scaber* 1: +, 2: +; *Asyneuma japonicum* 6: +, 20: r; *Athyrium crenuloserrulatum* 4: +; *Athyrium filix-femina* 3: +; *Athyrium yokoscense* 20: +; *Berberis amurensis* 4: +, 6: +; *Betula dahurica* 1: 1; *Betula pendula subsp. mandshurica* 2: +, 4: +; *Brachybotrys paridiformis* 20: 3; *Bupleurum longiradiatum* 1: +, 20: r; *Caltha palustris* 13: +; *Campanula glomerata subsp. speciosa* 4: +; *Campanula punctata* 1: +, 2: +; *Carex accrescens* 2: +, 20: 1; *Carex callitrichos var. nana* 2: +, 20: r; *Carex dispalata* 6: 1; *Carex erythrobasis* 20: r; *Carex lanceolata* 2: +; *Carex uda* 3: +; *Carex umbrosa subsp. pseudosabynensis* 1:

+; *Carpesium triste* 7: r, 10: +; *Celastrus flagellaris* 3: +; *Chelidonium majus* 3: +; *Chimaphila japonica* 4: +; *Chrysosplenium flagelliferum* 9: r; *Chrysosplenium ramosum* 3: +; *Chrysosplenium sinicum* 17: r; *Circaea cordata* 10: r; *Circaea lutetiana* 1: +, 2: +; *Climacium japonicum* 13: 1, 18: +; *Crataegus maximowiczii* 1: +; *Diarrhena fauriei* 1: 1; *Enemion raddeanum* 20: r; *Equisetum hyemale* 14: r, 18: r; *Euphorbia esula* subsp. *esula* 1: +; *Euphorbia sieboldiana* 10: r; *Filipendula glaberrima* 6: +; *Fimbripetalum radians* 20: r; *Gagea triflora* 20: r; *Gentiana zollingeri* 20: r; *Geranium maximowiczii* 1: +; *Hemerocallis middendorffii* 1: +; *Hypericum ascyron* 1: 1, 2: 1; *Lathyrus humilis* 1: +, 2: +; *Lespedeza bicolor* 2: +; *Lonicera maackii* 12: +; *Lysimachia clethroides* 1: +; *Lysimachia europaea* 13: +; *Maianthemum japonicum* 20: 1; *Malaxis monophyllos* var. *monophyllos* 5: +, 6: +; *Moehringia lateriflora* 2: +; *Ostericum maximowiczii* 4: +; *Oxalis obtriangulata* 20: r; *Panax ginseng* 17: r; *Paris quadrifolia* 3: +, 4: +; *Phedimus aizoon* 20: r; *Phellodendron amurense* 5: +, 7: 1; *Phlomis maximowiczii* 20: r; *Pleurospermum uralense* 20: +; *Polygonatum acuminatifolium* 20: 1; *Populus suaveolens* 1: +; *Populus tremula* 2: +; *Pyrola japonica* 5: +; *Pyrus ussuriensis* 1: +, 10: r; *Ranunculus franchetii* 20: r; *Rhamnus davurica* 18: +; *Sambucus racemosa* 11: r, 12: r; *Sanicula rubriflora* 3: 1; *Saussurea grandifolia* 20: 1; *Saussurea neoserrata* 13: +; *Sorbaria sorbifolia* 13: +, 16: +; *Spiraea betulifolia* 16: +; *Spiraea chamaedryfolia* 20: +; *Stellaria bungeana* 1: +; *Taxus cuspidata* 7: r; *Thalictrum minus* 11: +; *Tilia mandshurica* 18: +; *Veronicastrum sibiricum* 2: +; *Vicia subrotunda* 20: +; *Vicia unijuga* 1: +, 2: +; *Vicia venosa* 4: +; *Viola sachalinensis* 3: +; *Waldsteinia maximowicziana* 2: 1; *Zabelia dielsii* 3: +.

Координаты (с.ш., в.д.): 1–6 – нет доступных данных; 7 – 43.651261, 132.437569; 8 – 43.631115, 132.417643; 9 – 43.632931, 132.410937; 10 – 43.654154, 132.42374; 11 – 43.656075, 132.424085; 12 – 43.657102, 132.421042; 13 – 43.659368, 132.493777; 14 – 43.657461, 132.491701; 15 – 43.665058, 132.488809;

16 – 43.641303, 132.498381; 17 – 43.677578, 132.524205; 18 – 43.652, 132.5; 19 – 43.65, 132.49; 20 – 43.49969, 131.56081.

Локация: ВР – Борисовское плато, КР – Государственный природный заповедник «Кедровая Падь», МА – п-ов Муравьева-Амурского (окрестности г. Владивостока), SA – Сихотэ-Алинь, UR – Государственный природный заповедник «Уссурийския».

Авторы описаний: DV – Дзизюрова Виолетта Дмитриевна, GU – Гумарова Р. Р. и др. 1994, KU – Куренцова Галина Эразмовна, PE – Петруненко Екатерина Александровна.

*Номенклатурный тип.

Таблица П-1.4. Ассоциация *Quercus mongolicae–Abietetum holophyllae* (приведено по 10 описаний каждой субассоциации)

Субассоциация	<i>Quercus mongolicae–Abietetum holophyllae typicum</i>										<i>Quercus mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae</i>									
	1**	2	3	4	5	6	7	8	9*	10**	11	12	13	14	15	16*	17	18	19**	20
Номер описания в таблице	108	134	146	211	234	236	278	291	517	518	79	81	84	85	86	88	90	93	98	104
Номер описания в базе данных	GU	KR	KU	DV, PT	KR, LA	KR, LA	DV	DV, PT	Kim	Kim	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU	GU
Автор	1994	1994	1976	2023	2023	2023	2020	2022	1990	1990	1994	1994	1994	1994	1994	1992	1994	1994	1992	1994
Год	400	NA	400	400	400	400	400	400	750	750	NA	NA	NA	NA	NA	400	NA	NA	400	NA
Площадь описания м ²	125	200	NA	315	175	148	65	389	250	200	NA	NA	NA	NA	NA	140	NA	NA	180	NA
Высота над ур. м.	337	135	NA	NA	320	–	22	275	180	360	225	203	180	180	225	180	180	203	360	360
Экспозиция склона	10	15	NA	NA	10	0	5	7	2	15	15	20	10	12	12	40	12	16	80	5
Уклон	80	99	NA	70	50	70	20	30	NA	NA	50	70	80	50	60	80	70	90	80	80
Сомкнутость древостоя, %																				

Субассоциация	<i>Quercu mongolicae– Abietetum holophyllae typicum</i>								<i>Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae</i>											
Высота древостоя, м	NA	29	NA	28	32	26	29	32	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ПП куст. яр., %	35	10	NA	3	0	10	25	15	NA	NA	55	15	5	55	60	5	8	5	20	15
Высота трав.-кустарн. яруса, м	NA	NA	NA	1.5	–	5	1	1.5	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
ПП трав.-кустарн. яруса, %	25	20	NA	60	2	50	25	80	NA	NA	70	30	10	15	30	25	35	30	35	35
Локация	MA	SA	KP	NP	NP	NP	BGI	UR	UR	UR	MA									
Число видов	59	49	43	47	45	46	53	55	61	54	92	87	88	89	97	93	78	92	99	77
<i>Quercu–Abietetum oxalidetosum acetosellae</i>																				
<i>Campanula punctata</i>	+	+	+	+	+	+	.	1	.	.
<i>Dryopteris expansa</i>	+	+	1	.	1	1
<i>Lathyrus humilis</i>	+	+	+	1	+	+	.	+	1	+	.	.
<i>Quercu–Abietetum typicum, Quercu–Abietetum и Carpino cordatae–Abietion holophyllae</i>																				
<i>Abies holophylla</i>	1	1	+	3	3	2	3	2	1	2	1	1	1	1	5	1	3	5	1	+
<i>Acer barbinerve</i>	1	1	1	.	.	.	+	1	1	2	+	.	1	+	1	+	+	.	1	1
<i>Acer mandshuricum</i>	+	+	+	r	.	1	.	3	.	1	.	.	.	+	+
<i>Carex ussuriensis</i>	.	1	.	.	r	.	.	+	1	2	.	.	+	1	+	1	.	.	+	1
<i>Carpinus cordata</i>	5	1	.	1	3	2	3	3	1	2	4	5	+	4	5	5	4	1	3	4
<i>Dryopteris goeringianum</i>	.	.	1	r	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
<i>Kalopanax septemlobus</i>	+	1	.	r	1	r	+	+	+	.	+	1	+	1	+	+	+	1	1	1
<i>Tilio amurensis–Pinetalia koraiensis</i>																				
<i>Acer tegmentosum</i>	+	1	+	.	.	+	+	.	+	.	+	+	.	.	+	+
<i>Aegopodium alpestre</i>	.	.	1	+	+	1	+	.
<i>Berberis amurensis</i>	r	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+
<i>Betula costata</i>	1	.	.	.	r	.	.	+	.	.	+	+	.	1	+	1	+	.	4	3
<i>Carex auriculata</i>	+	+	1	+	.	+	+	1	.	.	.	+	1	1	+	1	1	1	1	1
<i>Convallaria keiskei</i>	.	+	+	+	.	+	1	+	.	1	+	1	1	+	+
<i>Corylus sieboldiana</i> var. <i>mandshurica</i>	.	1	1	+	+	+	.	1	+	1	.	.	1	1	+
<i>Diarrhena mandshurica</i>	+	.	+	.	.	.	+	.	+	1	+	+	.	+	+	+	.	+	.	+
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	1	.	1	r	.	.	+	1	.	+	+	+	+	+	1	+	.	+	+	+
<i>Euonymus verrucosus</i>	.	+	+	.	+	+	+	.	1	+	.	+	+	.
<i>Fraxinus mandshurica</i>	1	+	1	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	+	+
<i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i>	+	.	1	.	+	1	+	1	2	+	1	+	1	+	1	+	.	.	1	1

Субассоциация	<i>Quercu mongolicae– Abietetum holophyllae typicum</i>	<i>Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae</i>
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	1 1 1 + . . 2 1 + 1	1 1 1 + 1 + 1 1 1 1
<i>Pinus koraiensis</i>	3 3 + 2 1 1 3 1 2 3	+ . 1 + 1 1 1 + . .
<i>Schisandra chinensis</i>	1 + 1 . . . + + 1 +	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
<i>Thalictrum filamentosum</i>	1 1 . + r . 1 1 + 1	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
<i>Ulmus laciniata</i>	1 2 1 . +	. + + + + + + . . + +
<i>Viola selkirkii</i>	1 . 1 + r 1 + 1 + +	+ . + + + + + + + + +
<i>Waldsteinia maximowicziana</i> + . . . + .	+ 1 . . + . 1 . . 3
Quercetea mongolicae		
<i>Acer mono</i>	+ 1 + 3 1 2 1 1 + 1	+ 1 1 3 1 1 + 1 1 +
<i>Actinidia arguta</i>	1 . . . r + . . + .	+ + + + 1 + . . 1 1
<i>Alniaria alnifolia</i>	+ + . . 1 . + . + .	+ + + + + + + 1 + .
<i>Athyrium yokoscense</i> + . . +
<i>Carex siderosticta</i>	+ + . . + + + . + +	1 1 + 1 1 1 1 1 1 + +
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	1 . + 1 + r 2 3 + 2	. + + + 1 + + . 1 1
<i>Pyrola japonica</i> + + + . .
<i>Maianthemum japonicum</i> 1 + . + 1 + .
Прочие виды		
<i>Athyrium spinulosum</i>	+ . . 1	+ + + + 1 + 1 1 + +
<i>Paeonia obovata</i> +	+ + + + + . + + . +
<i>Viburnum sargentii</i>	. + + .	+ 1 + + . + + + + +
<i>Astilbe chinensis</i>	+ r	+ + . . . + + . + .
<i>Fraxinus chinensis subsp. rhyrachophylla</i> 1 + r . .	1 1 1 1 1 + + 1 . +
<i>Tilia amurensis</i>	1 1 + 1 3 1 2 + + +	1 3 1 1 3 1 + 1 3 1
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	1 4 . 2 r 1 . 1 2 +	1 + 1 1 + + 4 3 1 1
<i>Maianthemum bifolium</i>	. + + . + +	1 1 + . + 1 1 1 + +
<i>Quercus mongolica</i>	. 4 . . 2 . . . 3 1	4 3 5 1 3 4 3 4 + 1
<i>Parasenecio praetermissus</i>	+ . + 1 . . . + + +	+ + . + 1 . . 1 + +
<i>Phryma nana</i>	. . . 2 r . 2 1 + 1	+ . . + + + + 1 + +
<i>Oxalis acetosella</i>	1 . . 1 r . + 1 + 1 1 1 + + 1 1
<i>Asarum sieboldii</i>	+ . . . r . + + + +	+ + + + + 1 + 1 1 +
<i>Actinidia kolomikta</i>	1 2 + . +	1 + 1 + + 1 1 + 1 1
<i>Deutzia parviflora var. parviflora</i>	+ . 1 1 r r . + . +	+ . 1 + . + + + + +
<i>Lonicera praeflorens</i>	. + . r . . + . + +	+ + 1 + 1 + . + + .
<i>Ribes mandshuricum</i>	1 + + . +	. . + + + + . + + +

Субассоциация	<i>Quercus mongolicae– Abietetum holophyllae typicum</i>	<i>Quercus mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae</i>
<i>Hylomecon vernalis</i>	+ . + r . . 2 + 1 + . 1 1 1
<i>Prunus maximowiczii</i> r . +	. . + . + +
<i>Pseudostellaria sylvatica</i>	. . . r . r r . . .	+ + 1 + + + + 1 1 +
<i>Vitis amurensis</i>	1 + + . . r . r + +	+ + 1 1 1 + 1 + 1 1
<i>Actaea asiatica</i> + + +	+ + + . 1 . . . + +
<i>Galium davuricum</i>	. + . . . r . . + +	+ + + + + + + 1 + .
<i>Adiantum pedatum</i>	. . + 1 + . + + . +	. . + 1 .
<i>Maackia amurensis</i>	. + . . r . . . + +	. + 1 . + + . + . .
<i>Ribes maximoviczianum</i>	+ . 1 + + . . + 1
<i>Polygonatum involucratum</i>	. + . . r . 1 . . .	+ + + + 1 + . + . .
<i>Maianthemum dilatatum</i>	. . . r + . + + 1 1 + +
<i>Plagiorhegma dubium</i>	. +	+ + + + 1 1 1 1 . +
<i>Arisaema amurense</i>	+ . . + . . + + . . + . . 1 + .
<i>Athyrium sinense</i>	+ + . . .	1 + 1 + + + + 1 1 1
<i>Valeriana fauriei</i>	. . . r +	+ + + + + 1 + + + +
<i>Cardamine leucantha</i>	+ . . r . . + . + +	+ + + + 1 + . 1 1 .
<i>Nabalus tatarinowii subsp. tatarinowii</i> 1 . . .	+ + + . + + . + + +
<i>Saussurea subtriangulata</i>	+	+ + . . . + + . + +
<i>Aconitum szukinii</i>	+	+ + . + + + . . + +
<i>Osmundastrum cinnamomeum subsp. asiaticum</i>	+ + . . + 1 . + +
<i>Juglans mandshurica</i>	+ . . . 1 3	+ + 1 1 1 + . + + +
<i>Carex rhizina subsp. reventa</i>	. . 1 . . + . + . .	3 3 1 1 1 + 1 1 1 .
<i>Heracleum dissectum</i>	+	+ + + . . + + 1 . +
<i>Scutellaria pekinensis var. ussuriensis</i>	. . . r r 1	+ . + + . + . + + .
<i>Betula pendula subsp. mandshurica</i> 1 + 1 1 . + + . . +
<i>Moehringia lateriflora</i> + .	. + + + . . 1 + + +
<i>Adoxa moschatellina</i>	+ . . r . r + + . 1 + +
<i>Caulophyllum robustum</i>	+ + . .	. + . . . + . + + +
<i>Veronicastrum sibiricum</i> + + + + + . + . +
<i>Euonymus alatus</i> + +	+ . . + + + + + . .
<i>Artemisia argyi var. argyi</i>	. +	1 1 + 1 + +

Субассоциация	<i>Quercu mongolicae– Abietetum holophyllae typicum</i>	<i>Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae</i>
<i>Carex lanceolata</i>	. 2 + .	+ . + + + + . . . +
<i>Lonicera chrysantha</i>	. . 1 + . .	+ + + + + +
<i>Polemonium chinense</i> + .	+ . + . + . . + + + +
<i>Aster scaber</i>	+ + + + + + + + . .
<i>Spiraea chamaedryfolia</i>	. + +	+ + 1 . 1 . . + 1 .
<i>Lathyrus komarovii</i> + .	+ + . + + + + + + 1 .
<i>Phegopteris connectilis</i> + . + .	+ + 1 . 1 1
<i>Deparia pycnosora</i>	1 . 1 + 1 . + +
<i>Parasenecio hastatus</i>	+ + + + + + + . . + . .
<i>Isodon excisus</i> +	+ + + + + + . + + .
<i>Betula dahurica</i> 1 . . 1	+ . . + + . + 1 . .
<i>Prunus sargentii</i>	. . . + . . + . . .	+ + +
<i>Lamium album</i> subsp. <i>barbatum</i> r . .	+ + . + + . . + . .
<i>Aruncus dioicus</i> 2 + + . 1 +
<i>Onoclea struthiopteris</i>	. . . r + + .
<i>Actaea dahurica</i> + + + . . 1 . .
<i>Polystichum subtripteron</i>	1 1 . .	. + + + . + + . 1 .
<i>Solidago virgaurea</i>	+ . + + . + + . + +
<i>Phellodendron amurense</i>	. . . 1 1 2 + + . + + . . . +
<i>Vicia ramuliflora</i> + .	. + + + + + . . + .
<i>Carex accrescens</i>	. . 1 . . r + . . + + .
<i>Chrysosplenium pilosum</i>	+ . 1 + .
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	. . + . . 1 . . + .	+ . . . 1 . . 1 . .
<i>Paris verticillata</i> + . . +	. + + . + . . 1 . .
<i>Rubia chinensis</i> + . .	+ . . . + . + + + .
<i>Cirsium schantarense</i>	+ + + . . + + . + .
<i>Filipendula palmata</i>	+ . + +
<i>Pyrus ussuriensis</i>	+ . . . + . . + + +
<i>Geranium maximowiczii</i> + . + 1 + . .
<i>Dioscorea nipponica</i>	. + . r + .	+ + + . + . . + . .
<i>Viola acuminata</i> + .	+ . . + +
<i>Rubia cordifolia</i>	. . . r r r + . + . . + . . .
<i>Stellaria bungeana</i> + 1 . . + . .
<i>Celastrus flagellaris</i> + . + . . . + .
<i>Urtica dioica</i> subsp. <i>holosericea</i> + + . +

Субассоциация	<i>Quercu mongolicae– Abietetum holophyllae typicum</i>	<i>Quercu mongolicae–Abietetum holophyllae oxalidetosum acetosellae</i>
<i>sinicum</i>		

Встречены в 1 или 2 описаниях: *Acer ukurunduense* 1: +; *Aconitum alboviolaceum* 1: +, 3: +; *Aconitum axilliflorum* 6: r; *Aconitum ochotense* 3: +; *Aconitum stoloniferum* 8: r; *Aconitum taigicola* 7: +; *Adenocaulon himalaicum* 7: 2; *Adenophora pereskiifolia* 11: +, 13: +; *Agrimonia pilosa* 11: +; *Anemonoides glabrata* 1: +; *Anemonoides udensis* 18: +; *Artemisia keiskeana* 2: +; *Asarum heterotropoides* 12: +, 14: +; *Asparagus schoberioides* 18: +; *Athyrium monomachi* 8: +; *Betula schmidtii* 4: 1; *Calamagrostis arundinacea* 14: +; *Caragana ussuriensis* 2: +; *Carex disperma* 6: 1; *Carex drymophila* 9: 1, 10: 1; *Carex erythrobasis* 5: +, 6: 1; *Carex umbrosa* subsp. *pseudosabynensis* 17: +; *Carex vaginata* var. *petersii* 5: r; *Carpesium triste* 14: +; *Chimaphila japonica* 2: +; *Chloranthus quadrifolius* 15: 1, 18: +; *Circaea alpina* subsp. *caulescens* 5: r; *Circaea cordata* 9: 1; *Circaea lutetiana* 12: +, 14: +; *Codonopsis lanceolata* 12: +; *Crataegus maximowiczii* 12: +, 13: +; *Cynanchum acuminatum* 11: +, 12: +; *Dictamnus dasycarpus* 2: +; *Diplazium sibiricum* 6: r; *Dryopteris amurensis* 7: +; *Epipactis papillosa* 5: r, 15: +; *Equisetum pratense* 14: +; *Gagea nakaiana* 18: +; *Galium boreale* 13: +; *Galium maximowiczii* 6: r; *Geranium wilfordii* 7: +, 9: +; *Gymnocarpium dryopteris* 20: +; *Lactuca triangulata* 11: +; *Liparis kumokiri* 6: r; *Lonicera maackii* 3: +, 6: 1; *Lonicera maximowiczii* 3: 1, 15: +; *Lychnis fulgens* 18: +; *Malaxis monophyllos* var. *monophyllos* 4: r; *Malus mandshurica* 10: +; *Melampyrum setaceum* 2: +; *Micranthes manchuriensis* 16: +; *Monotropa hypopitys* 17: +; *Muhlenbergia japonica* 9: +; *Neottia papilligera* 18: +, 19: +; *Oxalis obtriangulata* 4: r; *Pedicularis resupinata* 11: +, 16: +; *Persicaria lapathifolia* 6: r; *Pilea mongolica* 6: 1; *Poa alta* 10: +; *Polystichum braunii* 19: +; *Populus suaveolens* 14: +; *Populus tremula* 14: +; *Prunus maackii* 3: +. *Prunus padus* 19: +; *Pseudogalium paradoxum* 4: r; *Pteridium latiusculum* 12: +; *Pyrola rotundifolia* 14: +, 19: +; *Ranunculus franchetii* 4: r; *Rhamnus davurica* 17: +; *Rhododendron mucronulatum* 2: +; *Rubus crataegifolius* 6: r, 13: +; *Sanicula*

chinensis 7: +; *Sanicula rubriflora* 3: +, 14: +; *Saxifraga rotundifolia* 4: r, 6: r; *Synurus deltoides* 14: +; *Trisetum sibiricum* 19: +; *Urtica thunbergiana* subsp. *thunbergiana* 3: +, 4: +; *Veratrum dahuricum* 19: +; *Viburnum burejaeticum* 3: +, 9: +; *Vicia venosa* 2: +; *Viola collina* 9: +, 15: +; *Viola rossii* 5: r, 6: r; *Viola sacchalinensis* 2: +; *Zabelia dielsii* 2: +, 13: +.

Координаты (с.ш., в.д.): 1 — 43.204, 131.99; 4 — 43.386412, 131.52299; 5 — 42.887267, 131.065794; 6 — 42.889475, 131.067057; 7 — 43.2180296, 131.9870343; 8 — 43.630768, 132.41906; 9 — 43.6, 132.2; 10 — 43.6, 132.; 16 — 43.187, 132; 19 — 43.212, 132.06; 2–3, 11–15, 17–18, 20 — нет доступных данных.

Локация: BGI — лесная территория БСИ ДВО РАН, КР — Государственный природный заповедник «Кедровая Падь», МА — п-ов Муравьева-Амурского (окрестности г. Владивостока), НР — национальный парк «Земля леопарда», SA — Сихотэ-Алинь, UR — Государственный природный заповедник «Уссурийский».

Авторы описаний: DV — Дзизюрова Виолетта Дмитриевна, GU — Гумарова Р. Р. и др. 1994, Kim — Kim J. W., 1990, KR — Крестов Павел Витальевич, KU — Куренцова Галина Эразмовна, LA — Лисицына Анастасия Дмитриевна, PE — Петруненко Екатерина Александровна, VV — Верхолат Валентина Павловна.

* Номенклатурный тип.

** Номенклатурный тип упраздненного синтаксона:

1** *Polysticho tripteron – Pinetum koraiensis typicum* Gumarova et al. ex Krestov et al., 2023;

10** *Quercu mongolicae – Abietetum holophyllae aceretosum tegmentosae* Kim ex Krestov et al., 2023;

19** *Polysticho tripteron – Pinetum koraiensis caricetosum reventae* Gumarova et al. ex Krestov et al., 2023.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Актуальное распространение хвойно-широколиственных лесов с

A. holophylla

Таблица П-2.1. Картографированная площадь (КП) и оценочная площадь (ОП) хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*. Для оценочной площади указаны 95 % доверительные интервалы в км².

Страта		«2001»	«2021»	«Стабильные участки»	Площадь
Общая площадь	КП	992,1	833.1	380.6	2178.3
	ОП				2791,5 ± 1496,2
Россия	КП	295,4	256.5	288.4	840.3
	ОП				1182,4 ± 427,6
Китай	КП	233,6	253.4	51.1	538.1
	ОП				746,4 ± 620,1
КНДР	КП	321,7	267.3	28.1	617.1
	ОП				1691,5 ± 1229,4
Южная Корея	КП	139,5	54.9	13.0	207.4
	ОП				104,5 ± 16,8

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Потенциальное распространение хвойно-широколиственных лесов с

A. holophylla

Таблица П-3.1. Оценочные показатели модели прогнозирования распространения лесов с *A. holophylla* на основе обучающей выборки (целевых/фоновых полигонов)

	Итерация №	Алгоритм	Метрика	Пороговое значение	Чувствительность	Специфичность	Калибровка	Валидация
1	RUN1	RF	ROC	634	99,515	100	1	0,546
2	RUN1	RF	TSS	606	99,757	99,733	0,995	0,011
3	RUN1	RF	Индекс Бойса	581	99,757	99,467	1	0,469
4	RUN1	Бустинг	ROC	486	92,233	65,867	0,857	0,406
5	RUN1	Бустинг	TSS	488	92,233	65,867	0,581	-0,022
6	RUN1	Бустинг	Индекс Бойса	472	92,233	65,867	0,918	-0,089
7	RUN2	RF	ROC	523	99,77	100	1	0,835
8	RUN2	RF	TSS	525	99,77	100	0,998	0,088
9	RUN2	RF	Индекс Бойса	545	99,539	100	1	0,677
10	RUN2	Бустинг	ROC	524	89,862	70,933	0,869	0,781
11	RUN2	Бустинг	TSS	522	89,862	70,933	0,608	0,171
12	RUN2	Бустинг	Индекс Бойса	504	89,862	70,667	0,982	0,83
13	RUN3	RF	ROC	529	100	99,733	1	0,81
14	RUN3	RF	TSS	529	100	99,733	0,997	0,436
15	RUN3	RF	Индекс Бойса	517	100	99,467	0,986	0,914
16	RUN3	Бустинг	ROC	499,5	86,269	80,267	0,903	0,794
17	RUN3	Бустинг	TSS	499,5	86,269	80,267	0,665	0,498
18	RUN3	Бустинг	Индекс Бойса	463	86,866	79,467	0,959	0,447
19	RUN4	RF	ROC	532	99,06	99,733	1	0,542
20	RUN4	RF	TSS	529	99,06	99,733	0,988	0,074
21	RUN4	RF	Индекс Бойса	517	99,06	99,2	0,924	0,479
22	RUN4	Бустинг	ROC	430	91,85	78,133	0,909	0,533

	Итерация №	Алгоритм	Метрика	Пороговое значение	Чувствительность	Специфичность	Калибровка	Валидация
23	RUN4	Бустинг	TSS	431,5	91,85	78,133	0,7	0,024
24	RUN4	Бустинг	Индекс Бойса	438	91,85	78,133	0,958	0,426
25	RUN5	RF	ROC	516	100	100	1	0,775
26	RUN5	RF	TSS	515	100	100	1	0,058
27	RUN5	RF	Индекс Бойса	527	100	100	1	0,721
28	RUN5	Бустинг	ROC	483,5	91,811	69,6	0,867	0,767
29	RUN5	Бустинг	TSS	483	92,06	68,8	0,614	0,411
30	RUN5	Бустинг	Индекс Бойса	777	38,462	95,2	0,937	0,752
31	RUN6	RF	ROC	549	99,324	100	1	0,826
32	RUN6	RF	TSS	550,5	99,324	100	0,993	0,414
33	RUN6	RF	Индекс Бойса	509	99,55	99,467	0,994	0,8
34	RUN6	Бустинг	ROC	504	87,613	70,933	0,856	0,682
35	RUN6	Бустинг	TSS	501	87,613	70,933	0,585	0,399
36	RUN6	Бустинг	Индекс Бойса	498	87,613	70,933	0,967	0,498
37	RUN7	RF	ROC	536	99,176	99,733	1	0,533
38	RUN7	RF	TSS	535	99,176	99,733	0,989	-0,013
39	RUN7	RF	Индекс Бойса	500	99,725	98,933	0,997	-0,13
40	RUN7	Бустинг	ROC	499,5	90,385	74,933	0,886	0,715
41	RUN7	Бустинг	TSS	501	90,385	74,933	0,653	0,264
42	RUN7	Бустинг	Индекс Бойса	472	90,659	73,6	0,959	0,9
43	RUN8	RF	ROC	536	99,654	99,733	1	0,489
44	RUN8	RF	TSS	548	99,308	100	0,993	0,02
45	RUN8	RF	Индекс Бойса	516	99,654	98,667	0,99	-0,148
46	RUN8	Бустинг	ROC	472,5	92,042	76,533	0,906	0,587
47	RUN8	Бустинг	TSS	455,5	92,388	76	0,684	0,006

	Итерация №	Алгоритм	Метрика	Пороговое значение	Чувствительность	Специфичность	Калибровка	Валидация
48	RUN8	Бустинг	Индекс Бойса	424	92,388	75,733	0,978	-0,064
49	allRun	RF	ROC	526	99,6	99,8	1	NA
50	allRun	RF	TSS	524	99,6	99,8	0,994	NA
51	allRun	RF	Индекс Бойса	526	99,6	99,8	0,959	NA
52	allRun	Бустинг	ROC	445,5	91,6	68,4	0,864	NA
53	allRun	Бустинг	TSS	444,5	91,6	68,4	0,6	NA
54	allRun	Бустинг	Индекс Бойса	431	91,6	68,4	0,95	NA

Таблица П-3.2. Оценочные показатели модели прогнозирования распространения лесов с *A. holophylla* на основе случайной стратифицированной выборки

	Итерация №	Алгоритм	Метрика	Пороговое значение	Чувствительность	Специфичность	Калибровка	Валидация
1	RUN1	RF	ROC	546	98,415	99,783	0,999	0,896
2	RUN1	RF	TSS	546	98,415	99,783	0,982	0,585
3	RUN1	RF	Индекс Бойса	555	98,018	100	0,999	0,97
4	RUN1	Бустинг	ROC	762	85,865	79,348	0,881	0,827
5	RUN1	Бустинг	TSS	758,5	85,865	79,348	0,652	0,612
6	RUN1	Бустинг	Индекс Бойса	720	86,262	78,043	0,874	0,687
7	RUN2	RF	ROC	584	97,9	100	0,999	0,898
8	RUN2	RF	TSS	586	97,9	100	0,979	0,608
9	RUN2	RF	Индекс Бойса	554	98,294	99,565	0,994	0,963
10	RUN2	Бустинг	ROC	645,5	82,94	81,957	0,876	0,864
11	RUN2	Бустинг	TSS	645,5	82,94	81,957	0,649	0,651
12	RUN2	Бустинг	Индекс Бойса	676	82,546	82,174	0,924	0,74
13	RUN3	RF	ROC	555	97,896	100	0,999	0,76
14	RUN3	RF	TSS	556	97,896	100	0,978	0,349
15	RUN3	RF	Индекс Бойса	545	97,896	99,783	0,997	0,918
16	RUN3	Бустинг	ROC	602,5	91,725	78,478	0,917	0,71

	Итерация №	Алгоритм	Метрика	Пороговое значение	Чувствительность	Специфичность	Калибровка	Валидация
17	RUN3	Бустинг	TSS	585	91,725	78,261	0,7	0,346
18	RUN3	Бустинг	Индекс Бойса	609	86,816	82,826	0,943	0,72
19	RUN4	RF	ROC	523	97,516	99,782	0,999	0,602
20	RUN4	RF	TSS	530	97,308	99,782	0,971	0,047
21	RUN4	RF	Индекс Бойса	518	97,723	98,911	0,998	0,661
22	RUN4	Бустинг	ROC	401	93,582	70,806	0,891	0,631
23	RUN4	Бустинг	TSS	402	93,582	70,806	0,644	0,22
24	RUN4	Бустинг	Индекс Бойса	581	82,609	81,481	0,961	0,363
25	RUN5	RF	ROC	559	98,734	100	1	0,836
26	RUN5	RF	TSS	556	98,861	99,783	0,987	0,565
27	RUN5	RF	Индекс Бойса	554	98,861	99,783	0,993	0,863
28	RUN5	Бустинг	ROC	513	88,861	75	0,872	0,842
29	RUN5	Бустинг	TSS	562	86,835	76,739	0,636	0,602
30	RUN5	Бустинг	Индекс Бойса	799	73,165	84,565	0,911	0,585
31	RUN6	RF	ROC	555	98,014	99,783	0,999	0,85
32	RUN6	RF	TSS	556	98,014	99,783	0,978	0,488
33	RUN6	RF	Индекс Бойса	564	97,73	100	0,974	0,966
34	RUN6	Бустинг	ROC	597	87,092	81,957	0,897	0,8
35	RUN6	Бустинг	TSS	597	87,092	81,957	0,69	0,528
36	RUN6	Бустинг	Индекс Бойса	589	87,092	81,957	0,908	0,702
37	RUN7	RF	ROC	530	98,336	98,913	0,999	0,807
38	RUN7	RF	TSS	530	98,336	98,913	0,972	0,419
39	RUN7	RF	Индекс Бойса	545	98,058	98,913	0,996	0,961
40	RUN7	Бустинг	ROC	716,5	79,057	87,174	0,91	0,779
41	RUN7	Бустинг	TSS	715,5	79,057	87,174	0,662	0,398

	Итерация №	Алгоритм	Метрика	Пороговое значение	Чувствительность	Специфичность	Калибровка	Валидация
4 2	RUN7	Бустинг	Индекс Бойса	683	79,196	86,957	0,989	0,734
4 3	RUN8	RF	ROC	544	98,196	99,129	0,999	0,672
4 4	RUN8	RF	TSS	545	98,196	99,129	0,973	0,054
4 5	RUN8	RF	Индекс Бойса	563	97,595	99,346	0,988	0,655
4 6	RUN8	Бустинг	ROC	567,5	85,17	79,739	0,892	0,497
4 7	RUN8	Бустинг	TSS	568,5	85,17	79,739	0,649	0,006
4 8	RUN8	Бустинг	Индекс Бойса	849	44,289	95,425	0,852	0,015
4 9	allRun	RF	ROC	542	98,564	99,674	0,999	NA
5 0	allRun	RF	TSS	556	98,343	99,837	0,982	NA
5 1	allRun	RF	Индекс Бойса	536	98,564	99,511	0,995	NA
5 2	allRun	Бустинг	ROC	525,5	86,961	78,63	0,878	NA
5 3	allRun	Бустинг	TSS	545	86,851	78,63	0,655	NA
5 4	allRun	Бустинг	Индекс Бойса	724	82,762	81,566	0,917	NA

Таблица П-3.3. Показатели качества ансамблевой модели прогнозирования распространения хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla*

Источник данных	Критерий	AUC	TSS	Индекс Бойса
Обучающая выборка (целевые/фоновые полигоны)	ROC	0,978	0,844	0,999
	TSS	0,964	0,812	0,994
Случайная выборка	ROC	0,987	0,884	1
	TSS	0,987	0,884	1

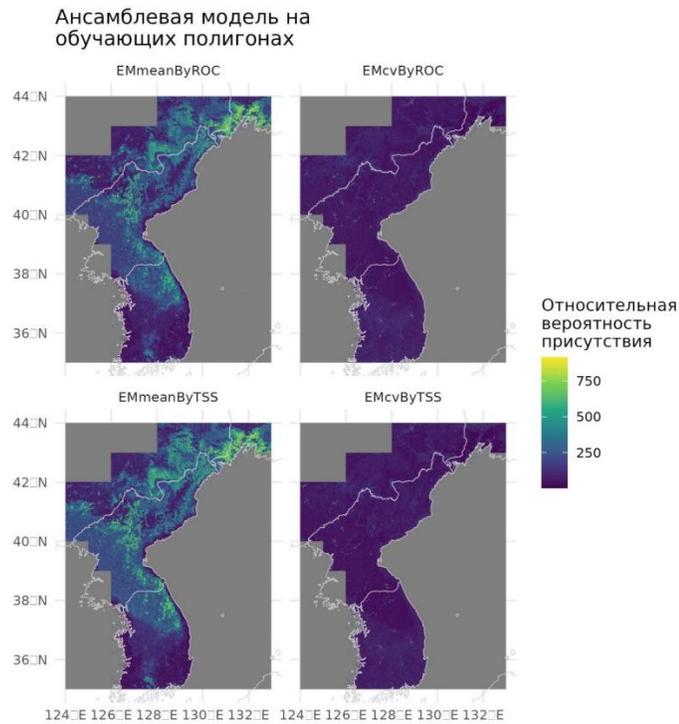


Рисунок П-3.1. Ансамблевые модели (среднее значение и коэффициент вариации), основанные на случайной выборке из целевых/фоновых полигонов

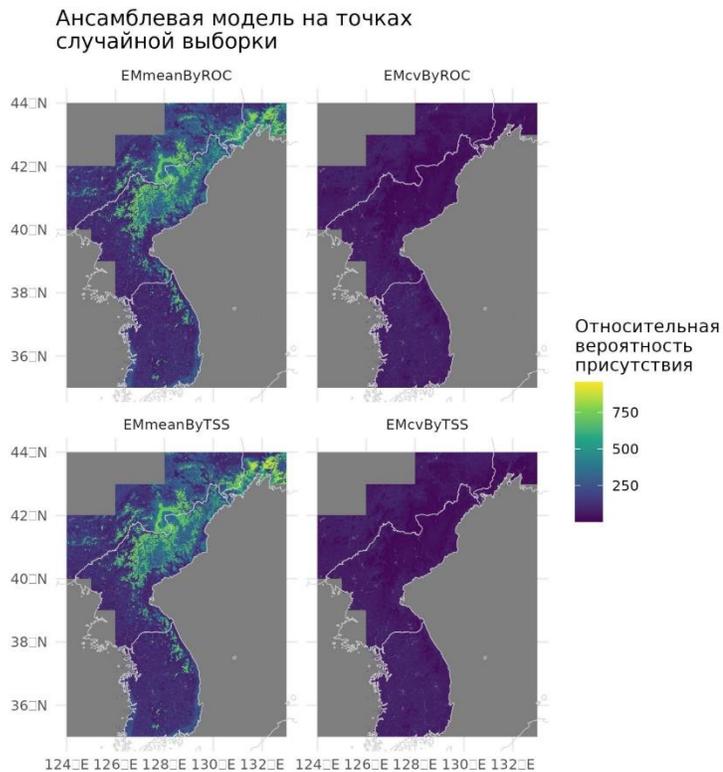


Рисунок П-3.2. Ансамблевые модели (среднее значение и коэффициент вариации), основанные на точках случайной выборки

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Влияние режима охраны на разнообразие хвойно-широколиственных лесов с *A. holophylla* в российской части ареала

Таблица П-4.1. Значимо различающиеся биотические параметры по территориям с разным охранным статусом. Сокращения: КП — биосферный заповедник «Кедровая падь», УЗ — заповедник «Уссурийский», ЗЛ — национальный парк «Земля леопарда», ВЛ — окрестности г. Владивостока, ДЯ — древесный ярус

	Параметр	Метод	Общее значение p	Локации	Z	Сырое значение p	Скорректированное значение p	Разница	Нижняя граница ДИ	Верхняя граница ДИ	Скорректированное значение p
1	Число ярусов	Kruskal-Wallis	1,12E-10	КП - ЗЛ	3,135	0,002	0,010				
2	Число ярусов	Kruskal-Wallis	1,12E-10	ЗЛ - ВЛ	-2,932	0,003	0,020				
3	Число ярусов	Kruskal-Wallis	1,12E-10	ЗЛ - УЗ	-6,846	7,60E-12	4,56E-11				
4	Число ярусов	Kruskal-Wallis	1,12E-10	ВЛ - УЗ	-4,248	2,16E-05	0,001				
5	Высота ДЯ	Kruskal-Wallis	1,55E-05	ЗЛ - УЗ	-3,698	0,001	0,001				
6	Высота ДЯ	Kruskal-Wallis	1,55E-05	ВЛ - УЗ	-4,565	5,00E-06	3,00E-05				
7	Сомкнутость ДЯ	Kruskal-Wallis	6,11E-06	КП - ЗЛ	-2,718	0,007	0,034				
8	Сомкнутость ДЯ	Kruskal-Wallis	6,11E-06	ЗЛ - ВЛ	5,158	2,50E-07	1,50E-06				
9	Сомкнутость ДЯ	Kruskal-Wallis	6,11E-06	ЗЛ - УЗ	2,838	0,005	0,027				
10	Сомкнутость ДЯ	Kruskal-Wallis	6,11E-06	ВЛ - УЗ	-2,762	0,006	0,034				
11	Сомкнутость ДЯ	ANOVA	0,028744	УЗ - ЗЛ				18,90	1,31	36,49	0,03
12	Общее число видов	Kruskal-Wallis	1,83E-06	ЗЛ - УЗ	-5,174	2,29E-07	1,38E-06				
13	Общее число видов	Kruskal-Wallis	1,83E-06	ВЛ - УЗ	-3,622	0,001	0,002				
14	Число видов деревьев	ANOVA	0,0248	ВЛ - КП				-2,93	-5,46	-0,40	0,02

1 5	Число видов кустов	Kruskal- Wallis	5,32E- 11	ЗЛ - ВЛ	-3,007	0,003	0,016				
1 6	Число видов кустов	Kruskal- Wallis	5,32E- 11	КП - УЗ	-4,940	7,80E- 07	4,68E- 06				
1 7	Число видов кустов	Kruskal- Wallis	5,32E- 11	ЗЛ - УЗ	-6,429	1,28E- 10	7,71E- 10				
1 8	Число видов кустов	Kruskal- Wallis	5,32E- 11	ВЛ - УЗ	-3,699	0,001	0,001				
1 9	Число видов лиан	Kruskal- Wallis	3,94E- 06	ЗЛ - УЗ	-4,637	3,54E- 06	2,12E- 05				
2 0	Число видов лиан	Kruskal- Wallis	3,94E- 06	ВЛ - УЗ	-4,016	5,92E- 05	0,001				
2 1	Число видов трав	Kruskal- Wallis	0,0002 98	ЗЛ - УЗ	-3,905	9,41E- 05	0,001				
2 2	Число видов трав	Kruskal- Wallis	0,0002 98	ВЛ - УЗ	-3,114	0,002	0,011				
2 3	Возобновл ение ювенильно е	Kruskal- Wallis	0,0040 97	ВЛ - УЗ	-3,144	0,002	0,010				
2 4	Возобновл ение имматурно е	Kruskal- Wallis	1,60E- 06	ЗЛ - ВЛ	-2,912	0,004	0,022				
2 5	Возобновл ение имматурно е	Kruskal- Wallis	1,60E- 06	КП - УЗ	-3,735	0,001	0,001				
2 6	Возобновл ение имматурно е	Kruskal- Wallis	1,60E- 06	ЗЛ - УЗ	-4,917	8,78E- 07	5,27E- 06				
2 7	Число видов наземного покрова	Kruskal- Wallis	1,16E- 06	ЗЛ - УЗ	-4,552	5,30E- 06	3,18E- 05				
2 8	Число видов наземного покрова	Kruskal- Wallis	1,16E- 06	ВЛ - УЗ	-4,701	2,59E- 06	1,55E- 05				