

УДК 574.1

## ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ В СВЯЗИ С РУБКАМИ И ПОЖАРАМИ

© 2022 г. А. В. Иванов<sup>a, b, \*</sup>, Е. В. Иванова<sup>a</sup>, С. В. Гамаева<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Приморская государственная сельскохозяйственная академия, Россия 692510 Уссурийск, ул. Блюхера, 44

<sup>b</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия 117234 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

\*e-mail: aleksandrgrg86@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2021 г.

После доработки 30.07.2021 г.

Принята к публикации 03.08.2021 г.

Определено разнообразие видов древостоя, подроста и подлеска, живого напочвенного покрова и таксоценов жужелиц лесных экосистем Южного Приморья различной степени нарушения. Оценки разнообразия получены на 13 постоянных пробных площадях в условно-коренных, нарушенных выборочными рубками и постпирогенных насаждениях. С помощью дисперсионного анализа установлено, что группы пробных площадей значительно отличаются по видовому составу древостоя, подроста и подлеска, индексам Шеннона древостоя, живого напочвенного покрова и таксоценов жужелиц. Индекс флористического сходства Жаккара для видов живого напочвенного покрова при сравнении пробных площадей внутри групп составил <0.1, между группами кедровников и дубняков 0.3–0.5, что указывает на радикальное изменение состава травянистых растений после пирогенной трансформации лесов. Численность особей жужелиц выше в дубовых лесах, но индекс Шеннона для жужелиц больше в кедровниках. Сделан вывод, что на юге Приморья выборочные рубки умеренной интенсивности существенно не изменяют видовой состав лесов, в то время как системные лесные пожары представляют угрозу их биологическому разнообразию.

*Ключевые слова:* биологическое разнообразие, видовое богатство, пожары, рубки, экосистемные услуги

DOI: 10.31857/S0367059722020044

Леса поддерживают и регулируют функционирование биосферы и с той или иной интенсивностью используются человеком, что в некоторых регионах имеет форму системного сведения лесных насаждений, например для сельского хозяйства [1]. На настоящем этапе развития человечества неизбежен компромисс между потреблением экосистемных услуг лесов и потреблением лесных ресурсов, прежде всего древесины. За последние десятилетия число научных исследований экосистемных сервисов лесов сильно увеличилось, что привело к ряду политических решений и снижению темпов обезлесения в мире [2–5].

Функции и услуги лесов находятся в тесной взаимосвязи с биологическим разнообразием сообществ видов живых организмов [6, 7]: с одной стороны, составляющие биоразнообразия имеют четкие определения и количественные выражения, а с другой “биоразнообразие – это сложная и многомерная концепция, которую трудно измерить и контролировать, особенно в крупных масштабах” [8]. Утрата биоразнообразия лесов сопряжена с угрозами биологической продуктивности, региональному климату, непосредственно

жизни и здоровью людей [7, 9]. Однако изменение способов и технологий лесопользования с учетом знаний об устойчивости связей между компонентами конкретных экосистем может снизить негативные последствия эксплуатации лесов [10, 11].

В зависимости от условий среды и характера возмущающего воздействия последствия пожаров и рубок для видового состава экосистем могут иметь противоположные результаты. Например, пожары, хотя и приводят к радикальным изменениям в экосистеме леса, могут как увеличивать, так и уменьшать разнообразие жужелиц [12–15]. В обзорной работе [17] эффект послерубочного увеличения биологического разнообразия лесов был отмечен в 38 из 145 исследований и сформулирован “парадокс нарушений”: рост возмущающих воздействий на леса в условиях изменения климата в целом может привести к ослаблению их экосистемных функций с одновременным увеличением биологического разнообразия.

Наше исследование посвящено изучению разнообразия некоторых компонентов хвойно-широколиственных лесов южной части Приморско-

го края в связи с регулярными лесными пожарами и выборочными рубками. Пожары в этом регионе — мощный фактор преобразования ландшафтов. Опубликованы сведения о пирогенной трансформации кедровников в Приморском крае на площади более 1.5 млн га [18]. В настоящее время большие площади к югу от г. Владивостока и западу от г. Уссурийска полностью лишились лесного покрова в связи с регулярными пожарами антропогенной природы [19]. На обширных территориях коренные хвойно-широколиственные леса трансформированы в насаждения дуба монгольского [19]. Последствия этих процессов с позиции утраты экосистемных функций и биологического разнообразия не описаны. В литературе чаще всего обсуждаются последствия однократного нарушения известной интенсивности. Мы рассматриваем системное действие лесных пожаров в течение десятилетий.

Цель работы — выявить характер изменения видового богатства лесных биоценозов под действием пожаров и выборочных рубок. Разнообразие лесов оценено для древостоев, подроста и подлеска, живого напочвенного покрова и таксоценов жуужелиц рода *Carabus*. Включение в анализ жуужелиц обусловлено отсутствием в регионе исследования подобных работ и признанным индикаторным значением этой группы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Район и пробные площади.** Исследование выполнено на лесном участке Приморской государственной сельскохозяйственной академии (ПГСХА) площадью 28 тыс. га, входящем в состав Уссурийского лесничества Приморского края. Он расположен в 30 км к востоку от г. Уссурийска и граничит на западе с Уссурийским заповедником (рис. 1). Участок имеет следующие особенности для исследований: пересеченный рельеф (горы Пржевальского); густая речная сеть; высокое естественное разнообразие типов леса, характерное для региона в целом; место стыка маньчжурской и охотской флор; наличие лесосек разной давности с различными видами и интенсивностями рубок; близость к Приханкайской равнине — открытой, безлесной территории, откуда приходят сельскохозяйственные палы. Климатические условия характеризуются длительным вегетационным периодом (более 150 дней), среднегодовой температурой 3.5–5.5°C и годовым количеством осадков 600–950 мм, что обуславливает относительно высокую продуктивность лесов [20].

Сеть дорог и населенных пунктов в западной части участка также способствовала трансформации коренных лесов с доминированием кедр корейского (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) и пихты цельнолистной (*Abies holophylla* Maxim.) во вторичные дубняки под влиянием пожаров [21, 22].

Уссурийский заповедник и прилегающая к нему территория лесного участка — это относительно нетронутые коренные хвойно-широколиственные леса. Таким образом, по участку в направлении с юго-запада на северо-восток проходит естественная граница между постпирогенными и коренными лесами. Это обстоятельство мы использовали при обосновании выбора мест расположения пробных площадей (ПП).

На территории лесного участка ПГСХА заложены 13 постоянных ПП: 4 — в северо-западной части участка, в дубняках; 9 — в юго-восточной части, в кедрово-пихтовых лесах, 4 из которых расположены на лесосеках 2000-х гг., где проходили выборочные рубки. На каждой ПП размером 50 × 50 м выполнено таксационное описание древостоя [23].

**Описание подроста, подлеска и живого напочвенного покрова.** На каждой ПП по углам закладывали по три учетные площадки размером 10 × 10 м, на которых определяли виды растений подроста (молодые растения видов деревьев-лесообразователей), подлеска (кустарники и деревья, не участвующие в формировании древостоя) и живого напочвенного покрова (травянистые растения) с указанием общего числа видов ( $N$ ) и общего проективного покрытия (ОПП). Описания выполнены в кедровниках в конце июня 2019 г., в дубняках — в конце июня 2020 г.

**Сбор жуужелиц** осуществляли с помощью ловушек Барбера в кедровниках в 2017 г., в дубняках — в 2020 г. На каждой ПП на прямолинейной трансекте через 2–3 м вровень с землей вкапывали 15 стаканчиков объемом 200 мл. В ловушки заливали 6%-ный яблочный уксус. Проверку выполняли еженедельно в июне–июле. Таким образом, на каждой ПП выполнено 9 сборов насекомых. По данным метеостанции “Тимирязевский”, в распределении тепла и осадков в указанные годы не было аномалий, а локальная сезонная динамика встречаемости жуков нивелируется частотой сборов. Учитывали только виды рода *Carabus*; в каждую дату сбора по каждому виду указывали число пойманных особей.

**Анализ данных.** Разнообразие оценивали с помощью индекса Шеннона ( $H$ ), используя натуральный логарифм [24, 25]. Практическое значение индекса Шеннона при анализе биоразнообразия показано в ряде работ [14, 25–27]. Флористическое сходство между пробными площадями характеризовали с помощью критерия Жаккара ( $J$ ). Значимость различий средних значений оценивали с помощью дисперсионного анализа.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Древостой.** Деление ПП в хвойно-широколиственных лесах на нарушенные и ненарушен-

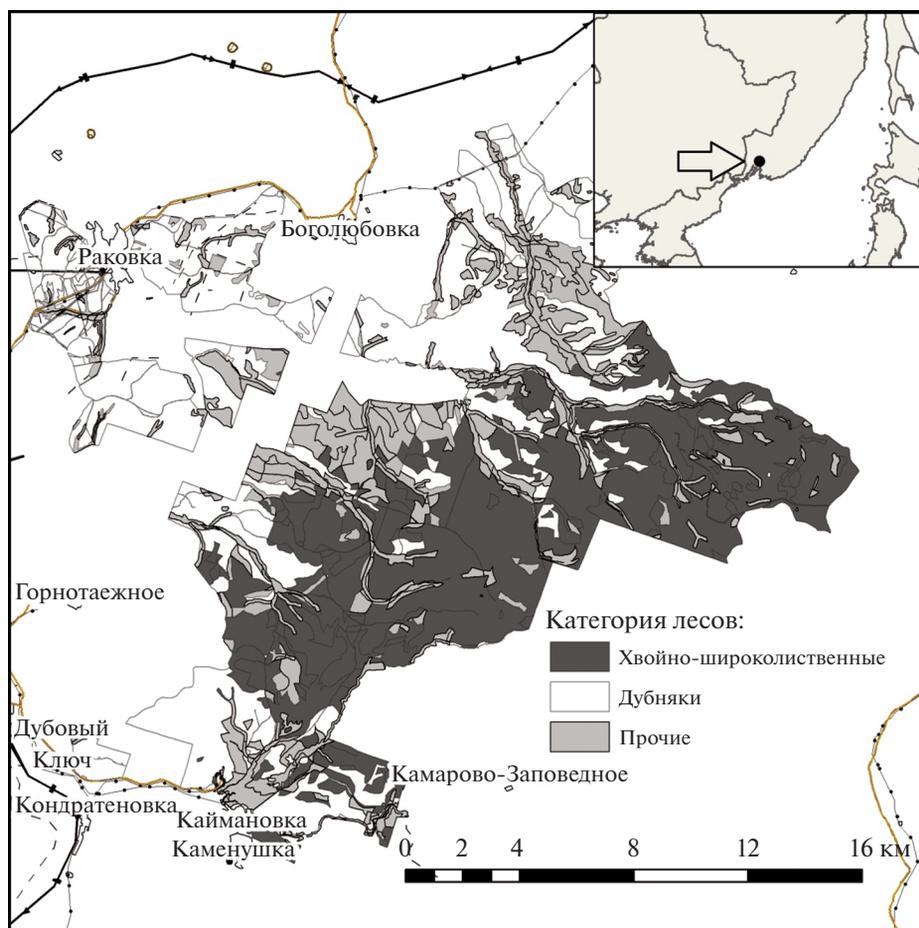


Рис. 1. Категории лесов на экспериментальном участке.

ные сделано по относительной степени изъятия запаса и внешним признакам (число пней, неравномерность размещения деревьев). В табл. 1 приведены состав насаждений и основные таксационные показатели насаждений на пробных площадях. Нарушающие воздействия изменяют видовой состав древостоя с одновременным уменьшением запаса древесины, а следовательно, и запаса углерода фитомассы.

В составе древостоев относительно ненарушенных и послерубочных лесов участвуют 8–14 видов, в то время как в дубняках 2–4 вида. Средний возраст насаждений не превышает 120 лет, что соответствует средневозрастным кедровникам. Постпирогенные древостои почти полностью образованы дубом монгольским, устойчивым к низовым пожарам. Средние запасы насаждений в относительно ненарушенных, послерубочных и послепожарных лесах составляют  $388 \pm 40$ ,  $216 \pm 41$  и  $204 \pm 37$  м<sup>3</sup>/га соответственно. Выборочные рубки, интенсивность которых не превышала 50% по запасу древесины, проводились на лесном участке в последние 15–40 лет, при этом, как будет показано далее, в целом здесь сохранена лес-

ная среда, характерная для кедровых и чернопихтовых лесов. К возрасту 90 лет средний диаметр дуба составляет 14–18 см, т.е. прирост биомассы низок. Индекс Шеннона различается между группами древостоев в несколько раз. В относительно ненарушенных, послерубочных и послепожарных лесах среднее значение  $H$  составило 1.77, 1.91, 0.50 соответственно. С помощью дисперсионного анализа получены значимые различия между группами лесов по числу видов ( $F = 24.1$ ;  $p < 0.001$ ), запасу древостоя ( $F = 7.0$ ;  $p < 0.05$ ), индексу Шеннона ( $F = 27.2$ ;  $p < 0.001$ ).

**Подрост, подрост и живой напочвенный покров.** Характеристики состояния подраста, подлеска и живого напочвенного покрова изменялись в следующих пределах: живой напочвенный покров:  $N = 19$ –42 шт., ОПП = 11.5–49.9%,  $H = 0.66$ –2.50; подрост и подлесок:  $N = 7$ –27 шт., ОПП = 14.8–79.2%,  $H = 0.66$ –2.66.; индекс Шеннона для подраста и подлеска в послепожарных дубняках значимо ниже, чем в кедровниках ( $F = 5.9$ ;  $p < 0.05$ ). В дубняках ярус кустарников разрежен. Большая часть проективного покрытия приходится на растения дуба монгольского высотой 1–

**Таблица 1.** Таксационная характеристика пробных площадей

ПП	Состав	<i>M</i> , м <sup>3</sup> /га	<i>G</i> , м <sup>2</sup> /га	<i>A</i> , лет	<i>D</i> , см	<i>H</i>
Относительно ненарушенные леса (группа 1)						
1	6П2Д1К1Лп + Бж, Г, Кл, Кпн, Я, Бх, Тр	506	42.4	83	42.7	1.53
2	6П2К1Бж1Кл + Лп, Г, Я, Бб	466	37.1	102	45.6	1.48
3	4Д3Лп2П1Я + Кл, П, Бч, Бб, Ил, Яб, Ма	333	33.7	118	31.4	1.65
4	3Лп2Д2Я1К1П1Бб + Кл, Ил, Бч, Ма, Бж, Кпн, Клм, Ор	324	34.0	102	33	2.04
5	3П2К2Бж1Лп1Кл1Г + Ор, Д, Ил, Кпн, Ма, Я, Бх, Тр	312	32.0	80	24.2	2.15
Леса после выборочных рубок (группа 2)						
1	4К2Лп1П1Кл1Бж1Г + Ил, Бх, Я, Тр, Чм	273	26.8	110	40	1.87
2	3Лп2Кл2Д1П1Кпн1Г + К, Бж, Ма, Клл, Бб, Я, Ил, Бж	207	23.1	105	34.6	2.20
3	3П2К2Лп1Бж1Кл1Г + Я, Ил, Тр, Ор	283	29.1	110	37.8	1.85
4	3К2П2Ил2Кл1Гр + Лп, Тр, Бж, Ма, Ор	105	10.3	94	31.1	1.70
Вторичные постпирогенные леса, дубняки (группа 3)						
1	6К2Д2Бч	305.2	37.6	80–90	18.5	0.99
2	10Д + Ос, Бч, К	128.2	17.4	80–90	14.1	0.27
3	9Д1К + Бч, Ос	182.4	25.7	80–90	16.1	0.56
4	10Д + Бч	200.4	26.3	80–90	16.3	0.17

Примечание. *M* – запас стволовой древесины; *G* – абсолютная полнота (сумма площадей сечений стволов на высоте 1.3 м); *A* – средний возраст; *D* – средний диаметр ствола доминирующего вида; *H* – индекс Шеннона. Виды деревьев: К – сосна кедровая корейская; П – пихта цельнолистная; Д – дуб монгольский; Лп – липы амурская и маньчжурская; Бж – береза желтая; Я – ясень маньчжурский; Ил – ильм японский; Бх – бархат амурский; Кпн – калопанакс семилопастный; Г – граб сердцелистный; Ор – орех маньчжурский; Бч – береза даурская; Бб – береза плосколистная; Ос – тополь дрожащий (осина); Кл – клен мелколистный; Клм – клен маньчжурский; Клл – клен ложнозибольдов; Ма – маакция амурская; Чм – черемуха Маака. После знака “+” приводятся виды, доля участия которых в составе насаждения по запасу не превышает 5%.

3 м с зонтичной формой кроны. Общее число видов подроста и подлеска в послепожарных дубняках примерно в 2 раза меньше, чем в относительно ненарушенных и послерубочных лесах ( $F = 32.4$ ;  $p < 0.001$ ).

При попарном сравнении списков видов трав между ПП внутри групп лесов (относительно ненарушенных, послерубочных и послепожарных) получены высокие значения индексов Жаккара (максимальное значение 0.76), что свидетельствует о высоком сходстве видового состава живого почвенного покрова. Сравнивая составы видов трав хвойно-широколиственных лесов и дубняков, мы получили значения индексов, близкие к нулю. Различия в величине общего проективного покрытия трав между тремя группами лесов незначимы, в то время как средние значения индекса Шеннона между группами значимо различаются ( $F = 4.9$ ;  $p < 0.05$ ), что объясняется распространением в дубняках чужеродных видов растений.

**Разнообразие видов рода *Carabus*.** Всего поймано 2397 экз. жуков рода *Carabus*, относящихся к 9 видам (табл. 2): к редким видам на всех участках относятся *C. macleayi*, *C. maakii*, *C. schrenkii* и *C. smaragdinus*, остальные 5 видов встречаются массово. Число видов максимально на ПП в ненарушенных лесах и минимально во вторичных

лесах. Количество пойманных особей в дубняках значительно больше: средние значения по группам ПП 1, 2, 3 – 160, 101 и 298 шт. соответственно. Однако некоторые виды, встречающиеся массово в кедровниках, в дубняках обнаружены лишь единично. Средние величины индекса Шеннона в относительно ненарушенных, послерубочных и послепожарных лесах составляют 1.35, 1.09 и 0.77 соответственно, при этом различия между группами лесов значимы ( $F = 16.0$ ;  $p < 0.001$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные нами древостои лесов после выборочной рубки характеризуются более высоким индексом Шеннона по сравнению с ненарушенными древостоями. Такое различие можно объяснить появлением в окнах древостоя после рубки как светолюбивых (береза плосколистная *Betula platyphylla* Sukaczev, осина *Populus tremula* L.), так и широколиственных видов. Появление этих видов повышает выровненность состава древостоя. Наоборот, в ненарушенных лесах велико господство крупных (до 40 м высотой) деревьев кедра и пихты, под пологом которых в подчиненном положении находятся широколиственные виды. Подобный эффект отмечен, например, при

**Таблица 2.** Встречаемость видов жуликов рода *Carabus* на пробных площадях (1–5)

Виды <i>Carabus</i>	Относительно ненарушенные леса					Леса после выборочных рубок				Постпирогенные дубняки			
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>C. macleayi</i> Blackburn	5				1								
<i>C. billbergi</i> Mannerheim	7	32	49	32	26	5	98	11	11	364	157	182	144
<i>C. careniger</i> Chaudoir	5	12	20	22	33	16	16	25	29	37	36	48	48
<i>C. granulatus</i> L.	7	13	38	45	7	3	6	19	31		1		1
<i>C. maackii</i> Mor.	1		1										
<i>C. schrenkii</i> Motsch.	1		3	3	4	2	1		2	1	3	6	7
<i>C. smaragdinus</i> Fischer			5	9	10	4	3	3	8			2	2
<i>C. venustus</i> Mor.	11	21	18	18	87	15	25	46	10	2	1	1	4
<i>C. vietinghoffi</i> Adams	42	11	33	163	7	1	11		2	35	74	11	25
Итого	79	89	167	292	175	46	160	104	93	439	272	250	231
Число видов	8	5	8	7	8	7	7	5	7	5	6	6	7

выборочных рубках в насаждениях дуба и сосны в Испании [28].

В дубняках видовое богатство живого напочвенного покрова выше, чем в кедровниках и пихтарниках. В связи с частыми низовыми пожарами в дубняках в них появляются не характерные для кедровников адвентивные виды. В американских Аппалачах пожары также стали причиной увеличения разнообразия видов растений в местных сообществах [38]. Однако когда пожары происходят системно и усиливаются изменениями климата, возникает риск полной утраты лесных экосистем, как это происходит в Юго-Восточной Азии [29].

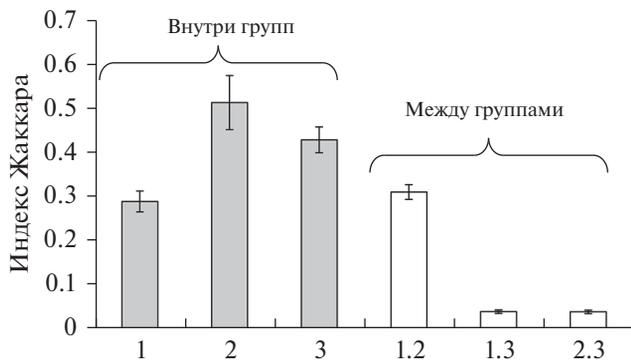
Повторяемость пожаров в дубняках на юге Приморья составляет не реже чем один раз в 10 лет, поэтому кустарниковый ярус не успевает сформироваться, а наиболее распространенные виды подроста и подлеска – это спутники гарей: леспедеца двуцветная (*Lespedeza bicolor* Turcz.), дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), осина (*Populus tremula* L.), береза даурская (*Betula dahurica* Pall.). Слабо развитый подлесок в дубняках является вторым фактором высокого видового богатства травянистых растений, поскольку приземный слой сообществ оказывается более освещенным.

Показатели разнообразия живого напочвенного покрова, подроста и подлеска между пробными площадями относительно ненарушенных и нарушенных выборочной рубкой лесов меньше отличаются. Это указывает на большой потенциал насаждений к восстановлению естественного облика, минуя промежуточные сукцессионные этапы. Выборочные рубки невысокой интенсивности не приводят к резким изменениям разнообразия в формации кедровых и чернопихтовых лесов. Например, рубка с интенсивностью 50% в лесах центральной Финляндии также не привела

к сильному изменению состава видов [30], а в лесах северной Мексики умеренная рубка значительно не повлияла на разнообразие древесных растений [10].

Средние значения индексов Жаккара при попарном сравнении списков видов травянистых растений внутри трех групп ПП, а также между группами ненарушенных и послерубочных лесов находятся в диапазоне 0.3–0.5 (рис. 2), что характеризует принадлежность всех пробных площадей этих групп лесов к одной формации. Сходство состава видов трав между послепожарными дубняками и другими лесами в несколько раз меньше. Следовательно, в дубняках и кедрово-пихтовых лесах произрастают преимущественно разные виды растений. При оценке флористического сходства насаждений на Алтае пороговое значение индекса Жаккара для сильного уровня сходства составило 0.5 [31]. Вероятно, с продвижением на юг это пороговое значение может уменьшаться в связи с увеличением числа видов. В нашем исследовании значение индекса >0.3 можно считать указывающим на сильное сходство.

Мы выявили виды растений, характерные преимущественно для хвойно-широколиственных лесов: оноклея чувствительная (*Onoclea sensibilis* L.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), копытень Зибольда (*Asarum sieboldi* Miq.), чистостник азиатский (*Osmundastrum asiaticum* Tagawa), триллиум Комарова (*Trillium komarovii* H. Nakai et Ko. Ito.), василистник нитчатый (*Thalictrum filamentosum* Maxim.), осока ржавопятнистая (*Carex siderosticha* Hance), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth ex Mert.), подмаренник даурский (*Galium dahuricum* Turcz. ex Ledeb.), адриантум стоповидный (*Adiantum pedatum* L.). Некоторые виды характерны преимущественно для дубняков: грушанка мясокрасная (*Pyrola in-*



**Рис. 2.** Средние значения индекса Жаккара при сравнении перечней видов внутри групп пробных площадей и между группами: 1 – относительно ненарушенные леса, 2 – послерубочные леса, 3 – послепожарные леса.

*carnata* Freyn), клевер люпиновидный (*Trifolium lupinaster* L.), лютик японский (*Ranunculus japonicus* Thunb.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Webb ex F.H. Wigg.), осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), очиток живучий (*Sedum aizoon* L.), полынь побегоносная (*Artemisia stolonifera* Kom.), ясенец мохнатоплодный (*Dictamnus dasycarpus* Turcz.).

Сезонная динамика встречаемости жужелиц на лесном участке ПГСХА описана ранее [32, 33]. Показано, что встречаемость определяется прежде всего фенологическими особенностями видов и осадками, обуславливающими влажность лесной подстилки и почвы. Насаждения дуба монгольского, почти чистые по составу, слабо устойчивы к листогрызущим насекомым. При фитопатологическом мониторинге насаждений лесного участка мы неоднократно фиксировали всплески численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) и зимней пяденицы (*Operophtera brumata* L.), личинки которых составляют кормовую базу жужелиц *Carabus*. Вероятно, высокая численность жужелиц в дубняках опосредованно является следствием нарушения структуры леса. При этом разнообразие, оцененное индексом Шеннона, в дубняках вдвое ниже по сравнению с хвойно-широколиственными лесами. Некоторые исследования, выполненные в других регионах, показывают негативное воздействие пожаров на разнообразие почвенной энтомофауны и объясняют это, в частности, изменением разнообразия условий на поверхности почвы после удаления фрагментов мертвой древесины и подстилки [16, 34–36]. При оценке влияния пожаров на сообщество жужелиц в листовенных лесах Великих озер [15] и штата Техас [14] установлено положительное воздействие прогораний на видовое богатство. Такие противоположные результаты, по-видимому, объясняются различными условиями

среды, прежде всего разными запасами мертвой древесины и режимом осадков.

В целом выборочные рубки интенсивностью до 40% в южном Сихотэ-Алине не изменяют биологического разнообразия четырех исследуемых в настоящей работе элементов леса. Системное действие пожаров на эти элементы неодинаково: в постпирогенных лесах мы зафиксировали уменьшение разнообразия древостоя, подроста и подлеска и увеличение разнообразия живого напочвенного покрова, которое является следствием радикальной смены растительных ассоциаций, что подтверждается анализом индексов Жаккара. Численность жужелиц оказалась выше в дубняках, но индекс Шеннона для таксоценов жужелиц здесь значительно меньше, чем в кедрово-широколиственных лесах.

В современных исследованиях биологическое разнообразие оценивается не само по себе, а в связи с экосистемными функциями лесов [6, 10, 16]. В ряде работ показана связь между запасами углерода в лесных экосистемах и их биоразнообразием [6, 7, 37]. Нами использовался только один показатель продуктивности лесов – запас насаждений. Описанные изменения видового богатства при трансформации кедрово-пихтовых лесов в дубняки связаны с двукратным уменьшением запаса насаждений (см. табл. 1). Лесные пожары в Южном Приморье, происходившие два последних столетия, не способствовали поддержанию биоразнообразия: здесь проявляются четкие градиенты наступления пирогенных лесов на коренные с полным исчезновением лесов на части территорий Хасанского и Ханкайского районов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разнообразие лесных экосистем на юге Приморья под действием выборочных рубок и лесных пожаров изменяется неодинаково. Выборочные рубки умеренной интенсивности в хвойно-широколиственных лесах не представляют серьезной угрозы их разнообразию; запасы биомассы здесь будут восстанавливаться с сохранением исходного видового состава древостоя. Для пирогенных вторичных лесов, возникающих на месте коренных насаждений с господством кедра корейского и пихты цельнолистной, характерен иной состав видов древостоя, подроста и подлеска, живого напочвенного покрова. Видовой состав жужелиц отличается слабо, однако общая их численность выше во вторичных лесах, а индекс Шеннона больше в коренных лесах. Многолетнее воздействие пожаров на хвойно-широколиственные леса ведет также к уменьшению запасов насаждений в среднем на 50%.

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № АААА-А18-

118052590019-7 “Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем” (полевые работы) и при поддержке проекта Российского научного фонда № 19-77-30015 “Разработка методов и технологии комплексного использования данных дистанционного зондирования Земли из космоса для развития системы национального мониторинга бюджета углерода лесов России в условиях глобальных изменений климата” (анализ данных).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Состояние лесов мира – 2020. Леса, биоразнообразие и люди. Рим, ФАО. 228 с.  
<https://doi.org/10.4060/ca8642gu>
2. Acharya R.P., Maraseni T., Cockfiel G. Global trend of forest ecosystem services valuation – An analysis of publications // *Ecosystem Services*. 2019. V. 39. P. 100979.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2019.100979>
3. Fiorini A.C., Mullally C., Swisher M., Putz F.E. Forest cover effects of payments for ecosystem services: Evidence from an impact evaluation in Brazil // *Ecological Economics*. 2020. V. 169. P. 106522.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2019.106522>
4. Cao S., Suo X., Xia C. et al. Net value of forest ecosystem services in China // *Ecological Engineering*. 2020. V. 142. P. 105645.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.105645>
5. Barua S.K., Boscolo M., Animon I. Valuing forest-based ecosystem services in Bangladesh: Implications for research and policies // *Ecosystem Services*. 2020. V. 42. P. 101069.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101069>
6. Felipe-Lucia M.R., Soliveres S., Penone C. et al. Land-use intensity alters networks between biodiversity, ecosystem functions, and services // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2020. V. 117. P. 28140–28149.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2016210117>
7. Лукина Н.В., Гераскина А.П., Горнов А.В. и др. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // *Вопросы лесной науки*. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.  
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90>
8. Watermeyer K.E., Guillera-Arroita G., Bal P. et al. Using decision science to evaluate global biodiversity indices // *Conservation Biology*. 2020. V. 25. P. 492–501. accepted article.  
<https://doi.org/10.1111/cobi.13574>
9. Gogoi A., Ahirwal J., Sahoo U.K. Plant biodiversity and carbon sequestration potential of the planted forest in Brahmaputra flood plains // *Journal of Environmental Management*. 2020. V. 280. P. 111671.  
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111671>
10. Monarrez-Gonzalez J.C., Gonzalez-Elizondo M.S., Marquez-Linares M.A. et al. Effect of forest management on tree diversity in temperate ecosystem forests in northern Mexico // *Plos one*. 2020. V. 15. P. 1–16.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233292>
11. Munks S.A., Chutera A.E., Koch A.J. ‘Off-reserve’ management in practice: Contributing to conservation of biodiversity over 30 years of Tasmania’s forest practices system // *Forest Ecology and Management*. 2020. V. 465. P. 117941.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117941>
12. Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. Effects of ecological factors on size-related traits in the ground beetle *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // *Russ. J. Ecol.* 2014. V. 45. Iss. 5. P. 414–420.
13. Sklodowski J.J. Three phases of changes in carabid assemblages during secondary succession in a pine forest disturbed by windthrow – results from the first 10 years of observations // *Insect Conservation and Diversity*. 2017. V. 10. P. 449–41.  
<https://doi.org/10.1111/icad.12237>
14. Michels G.J., Carney V.A., Jones E.N., Pollock D.A. Species diversity and qualitative assessment of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Three Riparian Habitats // *Environmental Entomology*. 2010. V. 39. P. 738–752.  
<https://doi.org/10.1603/EN09049>
15. Auclerc A., Le Moine J.M., Hatton P.-J. et al. Decadal post-fire succession of soil invertebrate communities is dependent on the soil surface properties in a northern temperate forest // *Science of the Total Environment*. 2019. V. 647. P. 1058–1068.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.041>
16. Thom D., Seidl R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests // *Biol. Rev.* 2015. V. 91. P. 760–781.  
<https://doi.org/10.1111/brv.12193>
17. Latty Erika F., Werner Shahla M., Mladenoff David J. et al. Response of ground beetle (Carabidae) assemblages to logging history in northern hardwood–hemlock forests // *Forest Ecology and Management*. 2006. V. 222. P. 335–347.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.028>
18. Корякин В.Н. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 359 с.
19. Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
20. Иванов А.В., Касаткин А.С., Мудрак В.П., Замолотчиков Д.Г. Надземная фитомасса древостоев хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // *Лесоведение*. 2018. № 6. С. 454–463.
21. Комаров В.Л. Типы растительности Южно-Уссурийского края // *Тр. Почв.-ботан. экспедиции по исслед. колонизац. районов Азиатской России*. М., 1917. Ч. II. Вып. 2.
22. Розенберг В.А., Колесников Б.П. Порослевые древесно-кустарниковые заросли малолесных районов Приморского края // *Вопросы реконструкции и повышения продуктивности лесов Дальнего Востока. Сер. ботанич. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1958. Т. IV (VI). С. 5–45.*
23. Ануцин Н.П. Лесная таксация: Учебник для ВУЗов. 5-е изд. М.: Лесная пром-сть, 1982. 552 с.

24. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. Биологическое разнообразие и методы его оценки. М.: Изд-во МГУ, 1999. 94 с.
25. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии: Сб. науч. тр. памяти А.И. Баканова. Тольятти: Самарский научный центр РАН, 2005. С. 91–129.
26. Bässler C., Förster B., Moning C., Müller J. The BIOKLIM Project: Biodiversity research between climate change and wilding in a temperate montane forest – The conceptual framework // *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz (For. Ecol., Landscape Res. & Nat. Conserv.)*. 2009. Heft (Iss.) 7. P. 21–33.
27. Stirling G. Empirical relationships between species richness, evenness and proportional Diversity // *American Naturalist*. 2001. V. 158. P. 286–299. <https://doi.org/10.1086/321317>
28. Martin-Queller E., Diez J.M., Ibanez I., Saura S. Effects of silviculture on native tree species richness: Interactions between management, landscape context and regional climate // *Journal of Applied Ecology*. 2013. V. 50. P. 775–785.
29. Sodhi N.S., Koh L.P., Brook B.W., Ng P.K.L. Southeast Asian biodiversity: an impending disaster // *Trends in Ecology and Evolution*. 2004. V. 19. № 12. P. 654–660. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.006>
30. Koivula Matti J., Venn Stephen, Hakola Pia, Niemelä Jari. Responses of boreal ground beetles (Coleoptera, Carabidae) to different logging regimes ten years post harvest // *Forest Ecology and Management*. 2019. V. 436. P. 27–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.047>
31. Тимошок Е.Е., Тимошок Е.Н., Райская Ю.Г. Биоразнообразие сосудистых растений в старовозрастных лесах Северо-Чуйского центра современного оледенения (Горный Алтай) // *Успехи современного естествознания*. 2018. № 11–2. С. 389–394.
32. Иванов А.В., Гамаева С.В., Панфилова Е.В. Оценка видового разнообразия растений и жужелиц на пробных площадях в кедрово-широколиственных насаждениях постпирогенного происхождения // *Сибирский лесной журн*. 2018. № 3. С. 73–82.
33. Панфилова Е.В., Ким Я.В., Иванов А.В. Видовое разнообразие жужелиц на лесном участке Приморской ГСХА // *Аграрный вестник Приморья*. 2017. № 3. С. 36–38.
34. Saint-Germain M., Larrivee M., Drapeau P. et al. Short-term response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to fire and logging in a spruce-dominated boreal landscape // *Forest Ecology and Management*. 2005. V. 212. P. 118–126.
35. Buckingham S., Murphy N., Gibb H. Effects of fire severity on the composition and functional traits of litter-dwelling macroinvertebrates in a temperate forest // *Forest Ecology and Management*. 2019. V. 434. P. 279–288. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.030>
36. Hammond J.H.E., Langor D.W., Spence J.R. Changes in saproxylic beetle (Insecta: Coleoptera) assemblages following wildfire and harvest in boreal *Populus* forests // *Forest Ecology and Management*. 2017. V. 401. P. 319–329. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.013>
37. Xu S., Eisenhauer N., Ferlian O. et al. Species richness promotes ecosystem carbon storage: evidence from biodiversity-ecosystem functioning experiments // *Proc. R. Soc. B*. 2020. V. 287. P. 2020–2063. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2063>
38. Reilly Matthew J., Wimberly Michael C., Newell Claire L. Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians // *British Ecological Society. Journal of Ecology*. 2005. V. 94. P. 118–130. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01055.x>