



АНАЛИЗ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ МОДЕЛИ УГЛЕРОДНОГО ЗАПАСА

Кожевникова М.В., Прохоров В.Е.,
Гафуров А.М., Котова Н.А., Тишин Д.В.,
Иванов М.А., Усманов Б.М.,* Сауткин И.С.

Казанский федеральный университет, Институт экологии,
биотехнологии и природопользования, Казань, Россия

*E-mail: busmanof@kpfu.ru

Аннотация

Исследование направлено на выявление предикторов накопления углерода в экосистемах класса *Carpino-Fagetea sylvaticae* в широколиственных лесах Республики Татарстан. Объектом исследования стали 10 пробных площадей, для которых выполнены комплекс геоботанических описаний, таксационных измерений и оценка биомассы по основным пулам сообщества (древостой, подлесок, мортмасса, травостой, опад, почва). Рассчитаны индексы функционального разнообразия (CWM, FDvar) для ключевых функциональных признаков: площади и массы листа, удельной листовой поверхности, плотности древесины и высоты растений. Для выявления значимых предикторов использованы методы анализа главных компонент, корреляционный анализ и линейная регрессия. Показано, что запасы углерода в исследуемых фитоценозах варьируют примерно от 190 до 335 т С/га, при среднем значении порядка 270–300 т С/га, при этом 76–86% углерода сосредоточено в древостое. Статистический анализ выявил, что наиболее значимым предиктором углеродной ёмкости является средневзвешенное значение удельной листовой поверхности (CWM_SLA), объясняющее свыше 80% вариации запасов углерода. На основе регрессионного моделирования определён суммарный запас углерода в широколиственных липовых лесах региона (около 35 Мт) и их ежегодный секвестрационный потенциал (порядка 210 тыс. т/год), что подтверждает эффективность использования функциональных признаков растительности для мониторинга углеродного баланса и планирования стратегий низкоуглеродного развития.

Ключевые слова:

запасы углерода, широколиственные леса, функциональное разнообразие, дистанционное зондирование, секвестрация углерода

Поступила в редакцию: 12.12.2025

Принято в печать: 25.12.2025

ANALYSIS OF THE FUNCTIONAL DIVERSITY OF BROADLEAF FORESTS IN THE REPUBLIC OF TATARSTAN FOR CARBON STOCK MODELING

Kozhevnikova M.V., Prokhorov V.E.,
Gafurov A.M., Kotova N.A., Tishin D.V.,
Ivanov M.A., Usmanov B.M., Sautkin I.S.

Kazan Federal University, Institute of Ecology,
Biotechnology, and Nature Management, Kazan, Russia

*E-mail: busmanof@kpfu.ru

Abstract

The study focuses on identifying predictors of carbon accumulation in ecosystems of the Carpino-Fagetea sylvaticae class in the broadleaf forests of the Republic of Tatarstan. The research object comprises 10 sample plots for which a set of phytosociological relevés, forest inventory measurements, and biomass assessments across the main community pools (tree stand, understory, deadwood, herb layer, litter, soil) was carried out. Indices of functional diversity (CWM, FDvar) were calculated for key functional traits, including leaf area and mass, specific leaf area, wood density, and plant height. To identify significant predictors, principal component analysis, correlation analysis, and linear regression were applied. The results show that carbon stocks in the studied phytocoenoses range from approximately 190 to 335 t C/ha, with a mean of about 270–300 t C/ha, and 76–86% of the carbon stored in the tree stand. Statistical analysis revealed that the most important predictor of carbon storage capacity is the community-weighted mean of specific leaf area (CWM_SLA), which explains more than 80% of the variation in carbon stocks. Based on regression modelling, the total carbon pool in the region's broadleaf linden forests was estimated at about 35 Mt, and their annual carbon sequestration potential at around 210 thousand t/year, confirming the effectiveness of using plant functional traits for carbon balance monitoring and for planning low-carbon development strategies.

Keywords:

carbon stocks, broadleaf forests, functional diversity, remote sensing, carbon sequestration

Received: 12.12.2025

Accepted: 25.12.2025

Цитировать | Cite as

DOI: <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-2> EDN: <https://www.elibrary.ru/btmnvs>

ВВЕДЕНИЕ

Климатические изменения требуют совершенствования методов мониторинга углеродного баланса. Перспективным направлением является учет функционального разнообразия растительности, а интеграция этих данных с дистанционным зондированием и машинным обучением открывает новые возможности для моделирования и управления экосистемами.

Способность к секвестрации варьируется в зависимости от состава сообществ и функциональных признаков растений (морфологических, физиологических, фенологических) [Díaz, Cabido 2001; Lavorel, Garnier 2002; Joswig *et al.* 2021]. Функциональные признаки растений, такие как высота, плотность древесины, специфическая площадь листа (SLA), содержание азота и другие, оказывают значительное влияние на углеродный цикл в целом и способность связывать и накапливать углерод, в частности. Высота растений и плотность древесины определяют объем биомассы и скорость разложения органических остатков, влияя на углеродные запасы в почве. Например, более высокие растения аккумулируют больше углерода, а плотная древесина дольше сохраняет его в экосистеме [Chave *et al.* 2005; Poorter *et al.* 2010]. Корневые системы способствуют длительному накоплению углерода за счет улучшения структуры почвы и увеличения содержания органического вещества [Rasse *et al.* 2005; Freschet *et al.* 2021]. Листовые признаки, такие как SLA, связаны с эффективностью фотосинтеза и скоростью разложения органических веществ [Wright *et al.* 2004; Cornwell *et al.* 2008].

Концепции массового соотношения и нишевой комплементарности объясняют роль доминирующих видов и разнообразия стратегий использования ресурсов в углеродной емкости экосистем. Согласно концепции массового соотношения, экосистемные процессы зависят от признаков доминирующих видов, таких как высота и плотность древесины [Grime 1998]. Нишевое разнообразие позволяет видам с различными функциональными стратегиями более эффективно использовать доступные ресурсы, увеличивая общую биомассу и запасы углерода, однако эффективность этих механизмов варьируется в зависимости от условий среды [Tilman *et al.* 1997; Mokany *et al.* 2008; Hong *et al.* 2022].

Роль биоразнообразия в углеродной емкости традиционно описывается концепциями массового соотношения (влияние признаков доминантов) и нишевой комплементарности (эффективность использования ресурсов разными стратегиями). Однако вклад этих механизмов может меняться в зависимости от условий среды.

Для оценки разнообразия применяются индексы CWM (средневзвешенные значения) и FDvar (функциональная дивергенция). Использование многофункциональных индексов позволяет учитывать сложные взаимодействия признаков, что критично для прогнозирования адаптации экосистем к новому климату. Современные пространственные модели на основе ДЗЗ позволяют масштабировать эти оценки, учитывая региональную специфику [Garnier *et al.* 2004; Mason *et al.* 2005].

Для более точной оценки секвестрационного потенциала экосистем применяются многофункциональные индексы, включающие несколько признаков одновременно [Villéger *et al.* 2008; Reich *et al.* 2012; Mouillot *et al.* 2013; Pascual *et al.* 2023]. В последние годы исследователи активно используют пространственные модели, основанные на данных дистанционного зондирования и функциональных признаках растений, учитывающие региональные особенности и динамику углеродных запасов [Chapin 2003; Körner 2006; Forzieri *et al.* 2022].

Наша гипотеза заключается в том, что запасы углерода лесов, сосредоточенные преимущественно в древостое, формируются в определенных экологических условиях. Индикатором этих условий выступает видовой состав травостоя, который может быть охарактеризован как отдельными функциональными признаками (ФП) видов, в него входящих, так и комплексными функциональными признаками сообщества в целом. Следовательно, определив взаимосвязь между ФП сообщества травостоя и общим запасом углерода на пробной площади в определенном типе экосистемы, по геоботаническим данным можно оценить депонирование углерода не проводя прямых измерений.

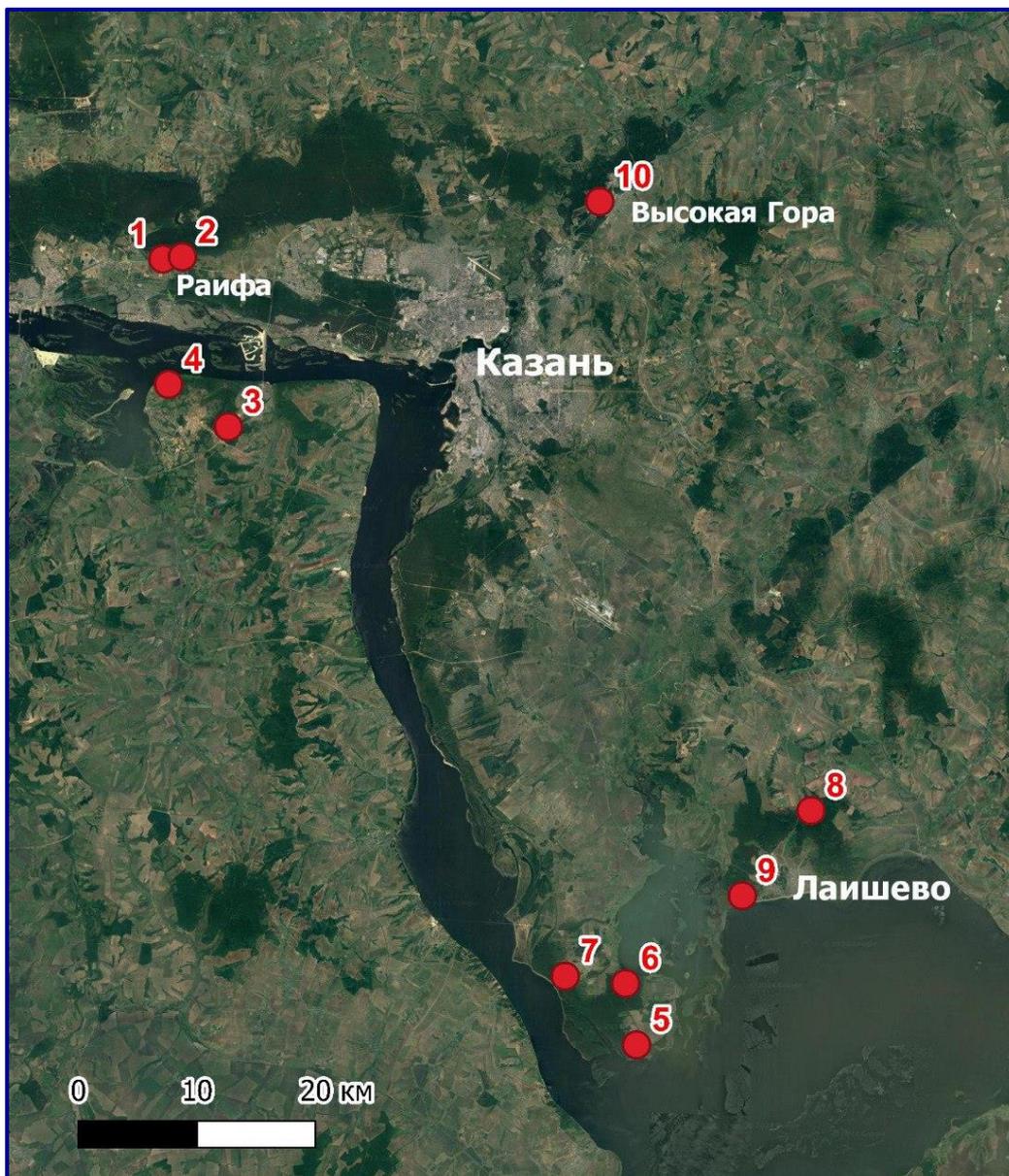
В рамках данного исследования была поставлена цель: выявить зависимость между величиной запаса углерода и индексами функционального разнообразия для экосистем широколиственных лесов Республики Татарстан. На основе выявленной зависимости, рассчитать запас углерода для всех пробных площадей, геоботанические описания которых есть в базе данных ФЛОРА [Prokhorov *et al.* 2017]. Используя полученные данные, а также результаты дешифрирования космоснимков, построить пространственную модель запаса углерода для широколиственных лесов.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для проведения исследования выбраны 10 площадей (рис. 1), схожих по составу растительности и экологическим условиям с мониторинговой площадкой лесного участка карбонового полигона «Карбон-Поволжье». Участки расположены в западной части Республики Татарстан и в геоморфологическом плане тяготеют к аллювиально-деллювиальным отложениям третьей террасы крупных рек.

Рисунок 1. Карта расположения 10 исследуемых площадей

Figure 1. Map of the location of the 10 studied areas



Площадки характеризуются аналогичным составом лесной растительности класса *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passa 1968 [Mucina *et al.* 2016] в системе Браун-Бланке [Braun-Blanquet 1932]. Важно, что почвенные условия на этих участках также сходны: это дерново-подзолистые почвы с многослойной структурой, что создает одинаковые условия для роста растений и стабильности экосистемных процессов, таких как минерализация органического вещества и трансформация азота.

Кроме того, выбранные участки имеют схожие гидрологические и климатические условия, что позволяет оценивать экосистемные процессы в условиях, максимально приближенных к исходным. Структурные и функциональные сходства, такие как возраст и форма деревьев, структура подлеска и травяного покрова, делают участки сравнимыми и позволяют проводить комплексный анализ экосистемных функций.

Характеристики выбранных участков представлены в Таблице 1.

Таблица 1. Описание исследуемых участков **Table 1. Description of the study areas**

№	Название	Населенный пункт	Широта	Долгота
1.	Раифа 1	ВКГПБЗ, Раифский участок	55.873280	48.708465
2.	Раифа 2	ВКГПБЗ, Раифский участок	55.875724	48.738267
3.	Пятидворка	Приволжское лесничество	55.746025	48.793113
4.	Введенка	Макарьевский лес	55.779033	48.714984
5.	Саралы	ВКГПБЗ, Саралинский участок	55.281954	49.333371
6.	Атабаево	ВКГПБЗ, Саралинский участок	55.325772	49.321635
7.	Тат Саралы	ВКГПБЗ, Саралинский участок	55.335260	49.236929
8.	Александровский	Александровское сельское поселение	55.458079	49.565205
9.	Лаишево	Лаишевское сельское поселение	55.394366	49.474642
10.	Высокая Гора	Красносельское сельское поселение	55.916215	49.285840

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ

Геоботанические описания выполнялись с указанием видового состава, положения в ярусе и характеристикой обилия видов. Всего было выполнено 10 геоботанических описаний, сделанных в период с 16.05.2024 по 03.07.2024, двумя авторами – Прохоров В.Е., Кожевникова М.В. Все заложенные пробные площади имеют одинаковый размер 50×50 м (2500 м²).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ ПО ПУЛАМ (ЭЛЕМЕНТАМ) СООБЩЕСТВА

Для оценки биомассы деревьев (DBH ≥ 5 см) и массы углерода в них, в качестве исходных данных использовался диаметр деревьев на высоте груди (DBH), который был измерен на участке 50×50 м при помощи мерной вилки Mantax, а также при помощи мобильного лазерного 3D сканера. GoSLAM RS100S – портативный SLAM-лидар с 16-канальным лазером, позволяющий получать облако 3D-точек без GNSS-приёмника. Сканер формирует 360°×285° поле зрения, обеспечивает скорость 320 тыс. точек/с, рабочий диапазон до 120 м и заявленную относительную точность расстояний порядка 1 см. Съёмка проводилась в режиме «с руки» с разрешением 1 см на 100 м. Обработка облака точек выполнялась в Lidar360 по общепринятой схеме. Для каждого дерева вычислялись высота H, DBH, средний диаметр кроны, площадь и объём кроны, координаты основания ствола и асимметричность кроны.

Биомасса дерева с листвой, ветвей и корней рассчитывается при помощи видоспецифических уравнений [Демаков *и др.* 2015]. Доля углерода в древесине принимается равной 0.5 [Пенман *и др.* 2003].

Для количественной оценки содержания углерода в травянистой растительности, производился укос всей надземной травянистой биомассы на шести площадках (0.5×0.5 м), случайным образом распределённых в пределах каждого участка 50×50 м во время пика вегетационного периода (лето). Собранный биомасса высушивалась естественным образом до воздушно-сухого состояния, затем взвешивалась. Содержание углерода в опаде принималось за 50% от сухой массы. Биомасса опада измерялась методом сбора на площадках 0.5×0.5 м; содержание углерода – 50% от сухой массы. Всего было обработано 60 площадок по уколу биомассы и 30 площадок по сбору опада.

Для определения содержания углерода в мортмассе у каждого фрагмента валежника и сухостоя измеряли общую длину, а также диаметры основания и вершины, определяли породу и стадию разложения согласно классификации М.Е. Тарасова [Тарасов 1999].

Для вычисления запаса углерода во фрагментах валежа использовали таблицу плотности валежа по классам разложения [Krankina, Harmon 1995].

Запасы углерода в мортмассе (валеж, сухостой) рассчитывались с учетом стадии разложения и плотности [Пенман *и др.* 2003]:

$$C = V \times D \times CF, \quad (1)$$

где V – объем ствола, рассчитывается по формуле конуса ($V=1/3\pi r^2 h$ (м³), где r – радиус ствола, h – высота ствола); D – плотность абсолютно сухой древесины, т сухого вещества/м³, согласно степени разложения и вида; CF – доля углерода в сухом веществе (по умолчанию = 0.5), т С/т сухого вещества.

Для сухостоя запас углерода проводился по формуле:

$$C = (V \times D \times BEF) \times (1+R) \times CF, \quad (2)$$

где BEF – коэффициент разрастания фитомассы [Пенман *и др.* 2003]; R – соотношение массы корней и побегов, безразмерная величина; принят 0.5.

Для оценки биомассы подлеска внутри каждой площади были заложены по 5 субплощадей размером 1x1 м, внутри которых штангенциркулем был измерен диаметр ствола на уровне груди, при помощи электронного высотомера Haglof EC II измерена высота. Запас древесины вычислен по формулам (1) и (2).

Запас почвенного углерода определяется количественно, путем сбора верхнего слоя почвы на глубине 5 см. На всех площадях 50x50 м отобрано по 5 образцов с помощью почвенного бура диаметром 2 см. Всего проанализировано 50 проб.

Определение общего органического углерода (C_{орг}) образцов почвы проводили на элементном анализаторе по принципу сухого сжигания (метод Дюма). Предварительная подготовка почвенных образцов включала воздушную сушку, удаление видимых растительных остатков и корней, а также измельчение и просеивание через сито с диаметром ячеек 0.5 мм для достижения гомогенности. Растительные образцы измельчали на лабораторной мельнице.

Для анализа использовали специализированный элементный анализатор ECS 8024 NC SOIL SPECIAL (NC Technologies, Италия). Перед измерениями прибор калибровали по сертифицированным стандартным образцам (ацетанилид, цистин). Навески подготовленной почвы или растительной биомассы массой 10-50 мг помещали в оловянные капсулы и сжигали в потоке кислорода при температуре 950°C. Образовавшийся диоксид углерода и азот детектировался с помощью встроенного ИК-детектора. Анализ выполнялся в соответствии с требованиями ГОСТ 23740–2016 «Грунты. Методы определения содержания органических веществ».

Процентное содержание органического углерода рассчитывалось автоматически по калибровочной кривой, контроль точности выполняли путём параллельного анализа образцов и использования стандартных образцов (ацетанилид, цистин) в каждой аналитической серии.

РАСЧЕТ ИНДЕКСОВ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Для доминирующих видов травянисто-кустарничкового яруса, проективное покрытие которых $\geq 25\%$ [Lavorel, Garnier 2002; Kattge *et al.* 2020] измерены высота (LH), параметры листьев (сырая масса (LM), сухая масса (LDW), содержание сухого вещества (LDMC), удельная площадь (SLA), толщина (LT)) и взят удельный вес древесины (WSG) из базы данных «Global wood density database» [Chave *et al.* 2009; Zanne *et al.* 2009]. Рассчитывались два индекса:

1. Доминирующие значения признаков на каждом участке выражаются как средневзвешенное по сообществу среднее (CWM), рассчитанное как усредненное значение признака в сообществе, взвешенное по обилию видов:

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i x_i, \quad (3)$$

где CWM (признак x) – CWM для признака x ; w_i – относительное покрытие вида i в сообществе и x_i – значение признака для вида i .

2. Разнообразие значений отдельных признаков выражается с помощью индекса функциональной дивергенции признаков (FDvar), который представляет собой дисперсию в значениях признаков, взвешенную по обилию каждого вида в сообществе:

$$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan(5V), \quad (4)$$

где 5 – масштабный коэффициент, используемый для деления индекса в диапазоне 0-1; V – взвешенная дисперсия признака x , выраженная как:

$$V = \sum_{i=1}^S w_i (\ln x_i - \overline{\ln x})^2, \quad (5)$$

Этот индекс рассматривает один признак за раз и использует относительное обилие каждого вида (w_i) для оценки его вклада в изменчивость сообщества. Среднее значение $\ln x_i$ взвешивается по обилию как:

$$\overline{\ln x} = \sum_{i=1}^S w_i \ln x_i \quad (6)$$

Значения FDvar находятся в диапазоне от 0 до 1.

Все компоненты функционального разнообразия рассчитывались с помощью статистического пакета FD для языка R [Laliberté, Legendre 2010].

ПОСТРОЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ МОДЕЛИ ЗАПАСА УГЛЕРОДА

Этап разведочного анализа (EDA) включал проверку на нормальность (тест Шапиро-Уилка), анализ корреляций и PCA для выбора предикторов. Для моделирования зависимости запаса углерода (c_sum) от индексов функционального разнообразия использовалась линейная регрессия с регуляризацией (Lasso-регрессия) для отбора значимых переменных:

$$c_sum = \beta_0 + \sum \beta_i \cdot FDi + \varepsilon, \quad (7)$$

Оптимизация модели включала оценку мультиколлинеарности (VIF) и кросс-валидацию (RMSE, MAE). Коэффициенты β_i позволили выявить ключевые функциональные признаки, влияющие на депонирование углерода.

Для пространственной экстраполяции в базу данных ФЛОРА были добавлены усредненные функциональные признаки видов. Для всех геоботанических описаний широколиственных лесов, схожих с модельными, рассчитаны индексы CWM и FDvar, а затем - прогнозируемые запасы углерода. Пространственная визуализация выполнена в QGIS 3.22 на основе классификации спутниковых снимков для класса *Carpino-Fagetea sylvaticae* (FAG).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ЗАПАСЫ УГЛЕРОДА ПО ПУЛАМ

Запас углерода на площадях колеблется от 190.35 тС/га (участок №5) до 335.51 тС/га (участок №6). Среднее значение – 268.283 тС/га. Исследований широколиственных лесов средней полосы России, где фиксировался бы запас углерода в экосистемы в целом, нам обнаружить не удалось. Наиболее близкие – исследования 60-летних липово-дубовых лесов в Воронежской области (Учебно-опытный лесхоз ВГЛТА) [Мартыненко 2004, 2005] и 96-летние хвойно-широколиственные леса Свердловской области [Уварова 2005, 2006]. Однако, и в них мы можем найти только данные по фитомассе наземной части. Сравнивая полученные нами данные по аналогичному показателю (величине надземной биомассы), можно констатировать, что на исследуемых площадях данная величина практически в 2 раза больше опубликованных значений. Среднее значение наземной биомассы древостоя на площадках – 266.88 тС/га, в то время как в Воронежской области – 150.5 тС/га, в Свердловской – 136.8 тС/га. При этом необходимо отметить, что липово-дубовый лес Воронежской области имел возраст 60 лет, тогда как средний возраст взрослых деревьев на исследуемых площадках – 90 лет. Лес в Свердловской области ближе по возрасту (96 лет), но, очевидно, с худшими лесорастительными условиями.

Наибольшая часть запаса углерода на площадях сосредоточена, ожидаемо, в древесное – 75.94–85.61% (табл. 2). Самые большие значения наблюдаются на мониторинговой площадке в Атабаево (282.06 тС/га), близкие к ней значения на площадке №10 (Высокая Гора – 281.18 тС/га) и площадке №1 (Раифа 1 – 261.02 тС/га). На остальных площадках значение запаса углерода в древесное колеблется от 193.46 тС/га (№8 Лаишево) до 238.43 тС/га (№4 Введенка).

Таблица 2. Запасы углерода (тС/га) по пулам для исследуемых площадок

Table 2. Carbon stocks (tC/ha) by pools for study sites

Пул углерода	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
древесной	262.02	186.93	199.71	238.43	144.55	282.06	217.05	193.46	200.14	281.18
подлесок	0.87	0.76	0.94	0.96	1.02	1.06	1.3	0.97	0.84	0.93
мортмасса	29.5	27.4	25.5	28.3	26.6	25.4	25.2	27.3	28.6	29.5
травостой	0.79	0.20	0.36	0.46	0.26	0.38	0.02	0.94	0.38	0.98
опад	1.17	1.00	0.99	0.93	1.00	1.07	0.98	0.97	0.98	1.03
почва	16.04	18.08	26.55	13.58	15.93	24.46	12.67	13.17	15.09	13.77
сумма	311.57	235.36	255.04	283.59	190.35	335.51	258.19	237.78	247.01	328.43

Следующим по размеру пулом углерода является мортмасса (куда входят валеж и сухостой). Он составляет от 13.97% (участок №5 Саралы) до 7.57% (Атабаево). Запасы в гумусном слое почвы (на глубину 5 см) составляют от 10.41% (площадь №3 – Пятидворка) до 4.20% (Высокая Гора). Запасы углерода во всех остальных пулах (подлесок, травостой и опад) не достигают и 1%.

ИНДЕКСЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ CWM и FDVAR

Средневзвешенные значения признаков (CWM) характеризуют разнообразие стратегий адаптации растений в зависимости от условий среды (табл. 3).

Анализ полученных значений функциональных признаков показал, что сообщество похоже как физиономически так и фитоценотически (т.е. состоящие из одинаковых видов со сравнимым обилием), за счет отличий в морфометрических показателях самих растений могут иметь, тем не менее разную функциональную структуру, реализуя разные экологические стратегии.

Таблица 3. Средневзвешенное по сообществу среднее значение признаков (CWM)

Table 3. Community-weighted average of features (CWM) (Cluster-weighted modeling)

№	LA	LM	LDW	H	LDMC	SLA	LT	WSG
1	106.81	1.93	0.32	14.78	251.87	312.26	0.25	0.42
2	258.78	3.72	1.28	13.95	443.91	212.03	0.22	0.45
3	275.07	4.07	1.44	18.74	383.13	236.59	0.15	0.43
4	29.65	0.27	0.1	20.32	424.26	344.87	0.09	0.42
5	22.92	1.48	0.16	20.29	111.9	149.56	0.7	0.42
6	161.15	2.23	0.54	24.33	250.91	386.31	0.16	0.42
7*	–	–	–	–	–	–	–	–
8	246.46	4.73	1.15	11.69	229.69	234	0.36	0.42
9	119.91	2.31	0.35	18.26	173.13	315.87	0.43	0.42
10	31.77	1.57	0.2	22.6	130.03	375.01	0.54	0.42

* Расчет индексов невозможен из-за низкого обилия видов в травостое

Площадь №5 На этой площади доминируют виды с мелкими, но очень толстыми листьями (LT 0.7 – максимум в выборке), при этом содержание сухого вещества в листьях (LDMC) минимальное. Такое сочетание нетипично. Обычно толстые листья сопровождается высоким LDMC. Возможно все

распространенные на этой площади растения имеют «суккулентный облик», обусловленный пониженным увлажнением.

Сообщества на площадях №6 и №10 объединены высокой средней высотой древостоя (CWM_H = 24.33 м и 22.6 м соответственно) и экстремально высокими значениями удельной листовой поверхности (CWM_SLA = 386.31 и 375.01 см²/г). Данные фитоценозы реализуют эксплерентную (быстрорастущую) стратегию. Высокие значения SLA свидетельствуют о производстве «дешевых» (с низкими затратами углерода) листьев с быстрой окупаемостью инвестиций, что характерно для ранних сукцессионных стадий или местообитаний с высоким уровнем ресурсов. Сообщество на Площади №8 отличается максимальной средневзвешенной площадью листа (CWM_LA = 246.46 см²) при минимальной высоте сообщества (CWM_H) = 11.69 м. Подобная структура характерна для сообществ, сформированных крупнолистными теневыносливыми видами. Увеличение площади листа является адаптацией к дефициту освещения.

Таким образом, исследуемые пробные площади демонстрируют широкий спектр экофизиологических стратегий: от высокорослых сообществ с быстрым оборотом биомассы (высокий CWM_SLA, высокий CWM_H) до ценозов с крупными листьями (адаптация к затенению).

Индекс FDvar является мерой функционального разнообразия, основанной на дисперсии значений признака в сообществе, взвешенной по относительному обилию видов. В отличие от средневзвешенных значений (CWM), которые характеризуют доминирующую стратегию, FDvar показывает, насколько виды в сообществе различаются между собой по данному признаку (табл. 4).

Таблица 4. Индекс функциональной дивергенции признаков (FDvar) **Table 4. Functional Feature Divergence Index (FDvar)**

№	LA	LM	LDW	H	LDMC	SLA	LT	WSG
1	0.91	0.92	0.88	1	0.69	0.73	0.77	0.001
2	0.9	0.84	0.78	0.97	0.64	0.82	0.73	0.2
3	0.54	0.54	0.6	0.95	0.62	0.64	0.19	0.1
4	0.41	0.34	0.43	0.97	0.6	0.64	0.11	0.001
5	0.25	0.08	0.18	0.94	0.27	0.34	0.31	0.001
6	0.97	0.97	1	0.97	0.6	0.67	0.59	0.001
8	0.93	0.83	0.88	0.98	0.59	0.74	0.8	0.001
9	0.89	0.5	0.5	0.94	0.58	0.82	0.87	0.001
10	0.23	0.03	0.27	0.95	0.33	0.45	0.27	0.001

Анализ индексов FDvar выявил существенную гетерогенность функциональной структуры исследованных сообществ. Выделяются сообщества с высокой функциональной дивергенцией (площади №1, №2, №5), предполагающие сложную организацию и множественность экологических ниш, и сообщества с низкой дивергенцией (площади №4, №6), где преобладает функциональная конвергенция видов под действием средовых фильтров.

ПОСТРОЕНИЕ МОДЕЛИ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА

1. С целью **первичного анализа распределения данных** построены гистограммы значений суммарного запаса углерода на площадках, индексов функционального разнообразия FDvar и CWM. Большая часть данных визуально имеет нормальное или близкое к нормальному распределение, за исключением индексов WSG.

2. Проверка переменных **тестом Шапиро-Уилка** дала следующие результаты. Переменные с нормальным распределением ($p > 0.05$): c_sum, CWM_LA, CWM_LM, CWM_LDW, CWM_H, CWM_LDMC, CWM_SLA, CWM_LT, FDvar_LM, FDvar_LDW, FDvar_H, FDvar_SLA, FDvar_LT.

Переменные с ненормальным распределением ($p \leq 0.05$): CWM_WSG, FDvar_LA, FDvar_LDMC, FDvar_WSG.

и корнях. Высокий CWM_SLA часто характерен для ранних и средних стадий сукцессии, где доминируют быстрорастущие виды. На этих стадиях часто наблюдается высокий чистый прирост биомассы. Возможно, ключевым является и тот факт, что высокий CWM_SLA и высокие запасы углерода могут быть совместным следствием благоприятных условий (богатые почвы, достаточное увлажнение), которые одновременно позволяют видам реализовывать «быструю» стратегию и накапливать большую фитомассу.

Предложена модель, где зависимой переменной является суммарный запас углерода, а независимой переменной – CWM_SLA. Результаты анализа такой модели представлены в таблице 5.

Таблица 5. Параметры оценки модели

Table 5. Model evaluation parameters

Остатки:				
Мин	1Q	Медиана	3Q	Макс
-38.410	-4.390	6.598	10.696	28.681
Коэффициенты:				
	Оценка	Стандартная ошибка	t значение	Pr(> t)
свободная константа	135.98951	26.68644	5.096	0.001406
CWM_SLA	0.55741	0.09041	6.165	0.000461
Остаточная стандартная ошибка: 20.67 при 7 степенях свободы.				
Множественный R ² : 0.8445, Скорректированный R ² : 0.8223				
F-статистика: 38.01 по 1 и 7 DF, p-значение: 0.0004605				

Результаты линейного регрессионного анализа с использованием предиктора CWM_SLA для объяснения переменной c_sum позволяют следующие выводы:

Распределение остатков указывает на наличие как отрицательных, так и положительных отклонений от предсказанных значений от -38.41 до 28.681.

Переменная CWM_SLA имеет статистически значимое влияние на запасы углерода ($p < 0.001$). В переменной c_sum 84.45% дисперсии объясняется переменной CWM_SLA, что является хорошим результатом. Скорректированный R² с учетом числа предикторов в модели показывает, что 82.23% дисперсии можно объяснить моделью. Результат F-statistic доказывает, что модель в целом статистически значима ($p < 0.001$).

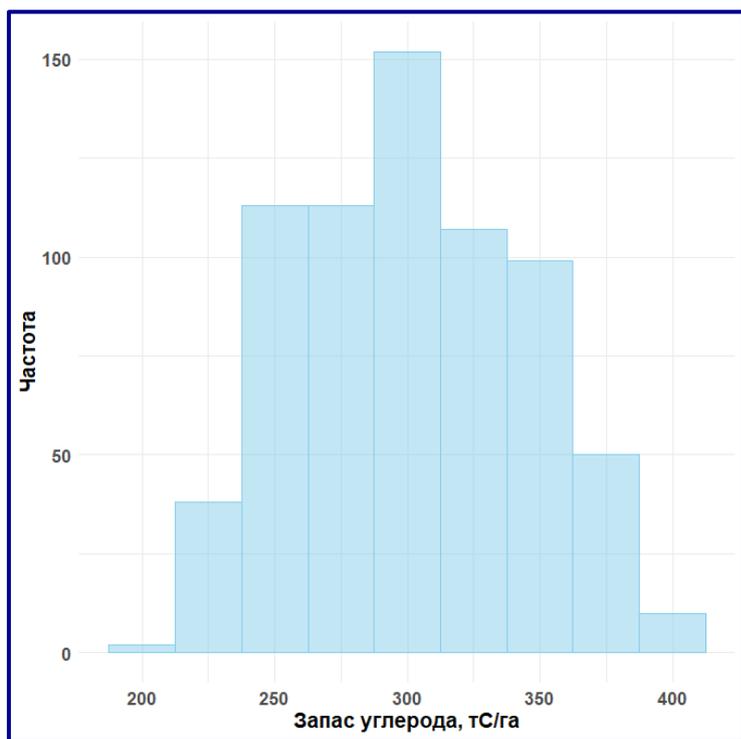
ФИНАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ.

Из базы данных ФЛОРА отобраны 684 геоботанических описания, схожих по флористическому составу с исходными 10 площадками. Поскольку исходные площади изначально выбирались как фитоценозы, относящиеся к классу *Carpino-Fagetea sylvaticae*, то из базы при помощи экспертной системы [Mucina *et al.* 2016] были отобраны все геоботанические описания, относящиеся к данному классу и с доминированием в древостое липы сердцевидной.

Модель с использованием CWM_SLA объясняет более 80% вариации c_sum и показывает, что CWM_SLA имеет статистически значимое влияние на c_sum . Модель является хорошей для предсказания запасов углерода на основе CWM_SLA.

Итоговое уравнение регрессии на основе разработанной модели имеет следующий вид:

$$\text{Запас углерода} = 135.98951 + 0.55741 \times \text{CWM_SLA} \quad (8)$$



Для каждой площадки рассчитаны значения функциональных признаков CWM SLA. Основываясь на уравнении регрессии, рассчитаны предсказанные значения запасов углерода для всех отобранных геоботанических описаний широколиственных лесов из БД ФЛОРА.

Гистограмма рассчитанных значений представлена на рисунке 4.

Рисунок 4. Гистограмма рассчитанных значений запаса углерода.

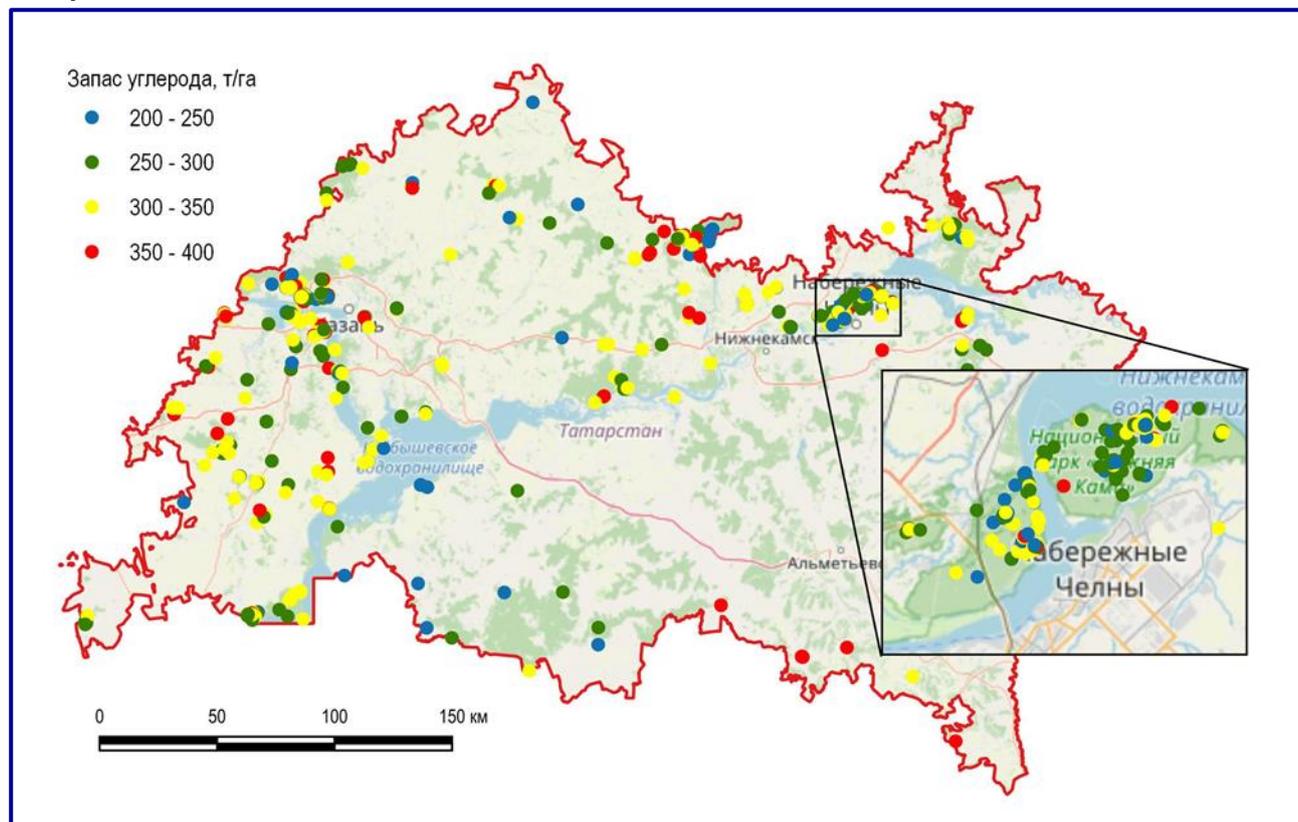
Figure 4. Histogram of calculated carbon reserve values.

Рассчитанные значения имеют нормальное распределение и изменяются от 211 до 395 тС/га, со средним значением и медианой 300 тС/га.

Пространственное распределение полученных при помощи модели запасов углерода в широколиственных лесах РТ представлено на рисунке 5.

Рисунок 5. Пространственное распределение рассчитанных при помощи регрессионной модели запасов углерода в широколиственных лесах РТ.

Figure 5. Spatial distribution of carbon reserves calculated using a regression model in broad-leaved forests of the Republic of Tatarstan.



Используя полученные среднестатистические значения запаса углерода 300 тС/га и вычисленную ранее площадь широколиственных лесов на территории РТ – 117309.69 га [Gafurov *et al.* 2024] получаем запас углерода в широколиственных липовых лесах РТ – 35 192 907 тонн или 35 Мт.

Используя значение годового чистого экосистемного обмена (NEE), полученное на мониторинговой станции лесного участка «Карбон-Поволжье», расположенного в фитоценозе класса *Carpino-Fagetea sylvaticae* в схожих с исследуемыми сообществами экологических условиях [Кожевникова *и др.* 2025] и данные по площади широколиственных лесов [Gafurov *et al.* 2024], получили значение ежегодной секвестрации углерода широколиственными лесами, относящимися к классу *Carpino-Fagetea sylvaticae*, на территории Республики Татарстан – 210 335 т·год⁻¹.

ВЫВОДЫ

Запас углерода на натурно измеренных площадях колеблется от 190.35 тС/га (участок №5) до 335.51 тС/га (участок №6). Среднее значение – 268.283 тС/га. Рассчитанные значения имеют нормальное распределение и изменяются от 211 до 395 тС/га, со средним значением и медианой 300 тС/га. Основная часть запаса углерода на пробных площадях сосредоточена в древостое, где его доля варьирует от 75.94 до 85.61%. В рамках исследованной выборки распределение рассчитанных значений запасов углерода не противоречит гипотезе о нормальном распределении, однако для подтверждения этого вывода требуется расширение выборочной совокупности. Доля мортмассы (сухой и валеж) составляет от 7.57 до 13.97%, запасы углерода в гумусовом горизонте почвы (0–5 см) – от 4.20 до 10.41%. Вклад всех остальных пулов (подлесок, травостой, опад) не превышает 1% от общего запаса.

Анализ средневзвешенных по сообществу значений функциональных признаков (CWM) выявил широкий спектр экофизиологических стратегий в исследованных фитоценозах – от высокорослых сообществ с быстрым оборотом биомассы (высокие значения CWM_SLA и CWM_H) до ценозов с крупными листьями, что может рассматриваться как адаптация к условиям затенения. Оценка индексов функционального разнообразия (FDvar) свидетельствует о существенной гетерогенности функциональной структуры исследованных сообществ, отражающей различия в занятии экологических ниш видами, слагающими фитоценозы.

В ходе регрессионного анализа установлена статистически значимая линейная зависимость между запасами углерода и индексом средневзвешенного значения удельной листовой поверхности (CWM_SLA) ($r = 0.92$; $p < 0.01$). Полученный результат подтверждает перспективность использования функциональных признаков растительности (в частности, CWM_SLA) в качестве предикторов при оценке углеродных запасов лесных экосистем.

Разработанная регрессионная модель была апробирована на геоботанических описаниях широколиственных лесов из базы данных «ФЛОРА». Предварительные расчеты позволяют предположить, что распределение прогнозных значений может соответствовать нормальному закону с модой в области 300 т·га⁻¹, однако данный вывод нуждается в верификации на независимых данных.

Интеграция полученных площадных данных и среднестатистических показателей удельного запаса углерода позволила получить предварительную оценку общего пула углерода в липовых лесах региона, составившую 35 192 907 т. Расчетная величина ежегодной секвестрации углерода широколиственными лесами, относящимися к классу FAG (*Carpino-Fagetea sylvaticae*), на территории Республики Татарстан достигла 210 335 т·год⁻¹. Полученные оценки указывают на потенциально значимую роль данных экосистем в региональном углеродном балансе, однако интерпретация абсолютных значений требует учета неопределенности, связанной с ограниченным объемом выборки и допущениями, принятыми при построении модели.

ОГРАНИЧЕНИЯ И НАПРАВЛЕНИЯ ДАЛЬНЕЙШИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Проведенное исследование носит пилотный характер, в связи с чем при интерпретации результатов и их использовании в практических целях (включая разработку стратегий низкоуглеродного развития) необходимо учитывать следующие ограничения:

Репрезентативность выборки. Выводы основаны на анализе 10 пробных площадей, что не позволяет в полной мере охватить все разнообразие широколиственных лесов региона. Для повышения надежности оценок требуется существенное расширение выборочной совокупности.

Неопределенность модели. Высокий коэффициент корреляции ($r = 0.92$) получен на ограниченных данных и может не воспроизводиться на независимых выборках. Необходима кросс-валидация модели с привлечением дополнительных геоботанических описаний и данных дистанционного зондирования.

Структурные признаки древостоя. В модель не включены такие значимые предикторы, как возрастная структура, сомкнутость крон, полнота древостоя и показатели лесорастительных условий, что ограничивает ее объяснительную способность.

Учет запасов углерода ограничен верхним горизонтом почвы (0–5 см), тогда как значительная часть почвенного органического углерода может быть сосредоточена в более глубоких слоях. Требуется совершенствование методики учета почвенного пула.

Аллометрические уравнения. Расчеты биомассы и углерода выполнены с использованием региональных аллометрических моделей, однако применение альтернативных уравнений может приводить к вариабельности итоговых оценок. Целесообразно тестирование чувствительности результатов к выбору аллометрических зависимостей.

Пространственно-временная динамика. Полученные оценки представляют собой «моментальный снимок» и не учитывают сукцессионную динамику, годовую флуктуацию продуктивности и долгосрочные изменения климатических условий.

Перспективы дальнейших исследований включают: увеличение числа пробных площадей с охватом всего разнообразия типов широколиственных лесов; сравнительный анализ различных аллометрических подходов и методов машинного обучения для повышения точности прогнозов; оценку неопределенности результирующих показателей с использованием байесовских методов и имитационного моделирования.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания в сфере научной деятельности, проект №FZSM-2024-0004.

Конфликт интересов | Conflicts of Interest

Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи. The authors declare no actual or potential conflicts of interest related to the publication of this article.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- ГОСТ 23740–2016. (2017) Грунты. Методы определения содержания органических веществ. Стандартинформ. Москва: 9
- Демаков Ю.П., Пуряев А.С., Черных В.Л., Черных Л.В. (2015) Использование аллометрических зависимостей для оценки фитомассы различных фракций деревьев и моделирования их динамики. *Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование*. (2 (26)): 19–36. EDN: [UBKTFJ](#)

- Кожевникова М.В., Аухадеев Т.Р., Авилов В.К., Тишин Д.В., Усманов Б.М., Прохоров В.Е., Ольчев А.В. (2025) Потоки парниковых газов на лесном мониторинговом участке полигона «Карбон-Поволжье». В: Гулев С.К., Ольчев А.В. (ред.) *Карбоновые полигоны: мониторинг, геоинформационные системы, секвестрационные технологии*. Научный мир. Москва: 77–84.
- Мартыненко С.Н. (2004) Депонирование углерода нагорными дубравами Воронежской области. *Актуальные проблемы лесного комплекса*. (8): 96–98. EDN: [UBMUND](#)
- Мартыненко С.Н. (2005) Дендрохронологические особенности депонирования углерода дубовыми насаждениями центральной лесостепи. Воронежская государственная лесотехническая академия. Воронеж: 234. [Диссертация на соискание степени кандидата сельскохозяйственных наук]
- Пенман Д., Гитарский М., Хираиши Т. и др. (ред.) (2003) Руководящие указания по эффективной практике для землепользования, изменений в землепользовании и лесного хозяйства. Всемирная метеорологическая организация. Женева, Швейцария
- Тарасов М.Е. (1999) Роль крупного древесного детрита в балансе углерода лесных экосистем Ленинградской области. Петербургский НИИ лесного хозяйства. Санкт-Петербург: 21. [Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук] EDN: [ZKKCKR](#)
- Уварова С.С. (2005) Динамика запасов фитомассы деревьев липы на примере Ачитского лесхоза Свердловской области. В: *Леса Урала и хозяйство в них: сборник научных трудов, выпуск 26*. Издательство Уральского государственного лесотехнического университета. Екатеринбург: 38–40.
- Уварова С.С. (2006) Рост и фитомасса древостоев липы в Свердловской области. Уральский государственный лесотехнический университет. Екатеринбург: 239. [Диссертация на соискание степени кандидата сельскохозяйственных наук] EDN: [NNVVSX](#)
- Braun-Blanquet J. (1932) *Plant sociology. The study of plant communities*. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York and London.: xviii + 439.
- Chapin F.S. (2003) Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*. **91**(4): 455–463. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg041> EDN: [LXVFKT](#)
- Chave J., Andalo C., Brown S., Cairns M.A., Chambers J.Q., Eamus D., Fölster H., Fromard F., Higuchi N., Kira T. et al. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*. **145**(1): 87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x> EDN: [LSZMOH](#)
- Chave J., Coomes D., Jansen S., Lewis S.L., Swenson N.G., Zanne A.E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*. **12**(4): 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x> EDN: [MHGAMH](#)
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N. et al. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*. **11**(10): 1065–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x> EDN: [LLJZCB](#)
- Díaz S., Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. **16**(11): 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2) EDN: [ARJBVV](#)
- Forzieri G., Dakos V., McDowell N.G., Ramdane A., Cescatti A. (2022) Emerging signals of declining forest resilience under climate change. *Nature*. **608**(7923): 534–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04959-9> EDN: [COFVKR](#)
- Freschet G.T., Pagès L., Iversen C.M., Comas L.H., Rewald B., Roumet C., Klimešová J., Zadworny M., Poorter H., Postma J.A. et al. (2021) A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements. *New Phytologist*. **232**(3): 973–1122. <https://doi.org/10.1111/nph.17572> EDN: [UPOXPL](#)
- Gafurov A., Prokhorov V., Kozhevnikova M., Usmanov B. (2024) Forest community spatial modeling using machine learning and remote sensing data. *Remote Sensing*. **16**(8): 1371. <https://doi.org/10.3390/rs16081371> EDN: [UBESCA](#)
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A. et al. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. **85**(9): 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>

- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. **86**(6): 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Hong P., Schmid B., De Laender F., Eisenhauer N., Zhang X., Chen H., Craven D., De Boeck H.J., Hautier Y., Petchey O.L. et al. (2022) Biodiversity promotes ecosystem functioning despite environmental change. *Ecology Letters*. **25**(2): 555–569. <https://doi.org/10.1111/ele.13936> EDN: XNIWSA
- Joswig J.S., Wirth C., Schuman M.C., Kattge J., Reu B., Wright I.J., Sippel S.D., Rüger N., Richter R., Schaeppman M.E. et al. (2021) Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nature Ecology & Evolution*. **6**(1): 36–50. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01616-8> EDN: OSCEHE
- Kattge J., Bönisch G., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Tautenhahn S., Werner G.D.A., Aakala T., Abedi M. et al. (2020) TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*. **26**(1): 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904> EDN: BXAOPJ
- Körner C. (2006) Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*. **172**(3): 393–411. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01886.x> EDN: LWMKIB
- Krankina O.N., Harmon M.E. (1995) Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Water, Air, & Soil Pollution*. **82**(1–2): 227–238. <https://doi.org/10.1007/BF01182836> EDN: QNJCHY
- Laliberté E., Legendre P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. **91**(1): 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lavorel S., Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. **16**(5): 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., Wilson J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. **111**(1): 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Mokany K., Ash J., Roxburgh S. (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*. **96**(5): 884–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x>
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H., Bellwood D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*. **28**(3): 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004> EDN: RHXNOP
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G. et al. (2016) Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. **19**(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257> EDN: XLIMMN
- Pascual U., Balvanera P., Anderson C.B., Chaplin-Kramer R., Christie M., González-Jiménez D., Martin A., Raymond C.M., Termansen M., Vatn A. et al. (2023) Diverse values of nature for sustainability. *Nature*. **620**(7975): 813–823. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06406-9> EDN: DZUCAP
- Poorter L., McDonald I., Alarcón A., Fichtler E., Licona J., Peña-Claros M., Sterck F., Villegas Z., Sasse-Klaassen U. (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*. **185**(2): 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x> EDN: NZNTEZ
- Prokhorov V., Rogova T., Kozhevnikova M. (2017) Vegetation Database of Tatarstan. *Phytocoenologia*. **47**(3): 309–313. <https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0172> EDN: PRXJYL
- Rasse D.P., Rumpel C., Dignac M.-F. (2005) Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*. **269**(1–2): 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y> EDN: AFHNZN
- Reich P.B., Tilman D., Isbell F., Mueller K., Hobbie S.E., Flynn D.F.B., Eisenhauer N. (2012) Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *Science*. **336**(6081): 589–592. <https://doi.org/10.1126/science.1217909> EDN: PLMONJ
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E. (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*. **277**(5330): 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300> EDN: COEXZL
- Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. **89**(8): 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>

- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M. *et al.* (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. **428**(6985): 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403> EDN: LIIMQJ
- Zanne A.E., Lopez-Gonzalez G., Coomes D.A., Ilic J., Jansen S., Lewis S.L., Miller R.B., Swenson N.G., Wiemann M.C., Chave J. (2009) Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum [Dataset]. <https://doi.org/10.5061/dryad.234>

REFERENCES

- GOST 23740-2016. (2017) Soils. Methods of laboratory determination of organic composition. Standartinform Publishing. Moscow: 9. (In Rus.)
- Demakov Yu.P., Puryaev A.S., Chernykh V.L., Chernykh L.V. (2015) Allometric dependences application to 1 assess phytomass of various fractions of trees and simulation of their dynamics. *Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management*. (2 (26)): 19–36. EDN: UBKTFJ (In Rus.)
- Kozhevnikova M.V., Aukhadeev T.R., Avilov V.K., Tishin D.V., Usmanov B.M., Prokhorov V.E., Olchev A.V. (2025) Greenhouse gas fluxes at the forest monitoring site of the “Carbon-Povolzhye” polygon [Potoki parnikovykh gazov na lesnom monitoringovom uchastke poligona “Karbon-Povolzhye”]. In: Gulev S.K., Olchev A.V. (eds.) *Carbon polygons: monitoring, geographic information systems, sequestration technologies [Karbonovyye poligony: monitoring, geoinformatsionnyye sistemy, sekvestratsionnyye tekhnologii]*. Nauchnyy Mir Publishing. Moscow: 77–84. (In Rus.)
- Martynenko S.N. (2004) Carbon deposition by upland oak forests of the Voronezh region [Deponirovaniye ugleroda nagornymi dubravami Voronezhskoy oblasti]. *Actual Problems of the Forest Complex [Aktualnyye problemy lesnogo kompleksa]*. (8): 96–98. EDN: UBMUND (In Rus.)
- Martynenko S.N. (2005) Dendrochronological features of carbon deposition by oak stands of the central forest-steppe [Dendrokronologicheskiye osobennosti deponirovaniya ugleroda dubovymi nasazhdeniyami tsentralnoy lesostepi]. Voronezh State Forestry Academy. Voronezh: 234. [Dissertation for the Degree of Candidate of Agricultural Sciences] (In Rus.)
- Penman J., Gytarsky M., Hiraishi T. *et al.* (eds.) (2003) Good practice guidance for land use, land-use change and forestry [Rukovodyashchiye ukazaniya po effektivnoy praktike dlya zemlepolzovaniya, izmeneniy v zemlepolzovanii i lesnogo khozyaystva]. World Meteorological Organization. Geneva, Switzerland. (In Rus.)
- Tarasov M.E. (1999) The role of coarse woody debris in the carbon balance of forest ecosystems of the Leningrad region [Rol krupnogo drevesnogo detrita v balanse ugleroda lesnykh ekosistem Leningradskoy oblasti]. St. Petersburg Research Institute of Forestry. St. Petersburg: 21. [Abstract of the Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences] EDN: ZKKCKR (In Rus.)
- Uvarova S.S. (2005) Dynamics of phytomass reserves of linden trees on the example of the Achit forestry of the Sverdlovsk region [Dinamika zapasov fitomassy derevyev lipy na primere Achitskogo leskhoza Sverdlovskoy oblasti]. In: *Forests of the Urals and management in them: collection of scientific papers, issue 26 [Lesy Urala i khozyaystvo v nikh: sbornik nauchnykh trudov, vypusk 26]*. Ural State Forestry University Publishing. Ekaterinburg: 38–40. (In Rus.)
- Uvarova S.S. (2006) Growth and phytomass of linden stands in the Sverdlovsk region [Rost i fitomassa drevostoyev lipy v Sverdlovskoy oblasti]. Ural State Forestry University. Ekaterinburg: 239. [Dissertation for the Degree of Candidate of Agricultural Sciences] EDN: NNVVSX (In Rus.)
- Braun-Blanquet J. (1932) Plant sociology. The study of plant communities. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York and London.: xviii + 439.
- Chapin F.S. (2003) Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*. **91**(4): 455–463. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg041> EDN: LXVFKT
- Chave J., Andalo C., Brown S., Cairns M.A., Chambers J.Q., Eamus D., Fölster H., Fromard F., Higuchi N., Kira T. *et al.* (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*. **145**(1): 87–99. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x> EDN: LSZMQH

- Chave J., Coomes D., Jansen S., Lewis S.L., Swenson N.G., Zanne A.E. (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*. **12**(4): 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x> EDN: MHGAMH
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N. *et al.* (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*. **11**(10): 1065–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x> EDN: LLJZCB
- Díaz S., Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. **16**(11): 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2) EDN: ARJBVV
- Forzieri G., Dakos V., McDowell N.G., Ramdane A., Cescatti A. (2022) Emerging signals of declining forest resilience under climate change. *Nature*. **608**(7923): 534–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04959-9> EDN: COFVKR
- Freschet G.T., Pagès L., Iversen C.M., Comas L.H., Rewald B., Roumet C., Klimešová J., Zadworny M., Poorter H., Postma J.A. *et al.* (2021) A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements. *New Phytologist*. **232**(3): 973–1122. <https://doi.org/10.1111/nph.17572> EDN: UPOXPL
- Gafurov A., Prokhorov V., Kozhevnikova M., Usmanov B. (2024) Forest community spatial modeling using machine learning and remote sensing data. *Remote Sensing*. **16**(8): 1371. <https://doi.org/10.3390/rs16081371> EDN: UBESCA
- Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A. *et al.* (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*. **85**(9): 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. **86**(6): 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Hong P., Schmid B., De Laender F., Eisenhauer N., Zhang X., Chen H., Craven D., De Boeck H.J., Hautier Y., Petchey O.L. *et al.* (2022) Biodiversity promotes ecosystem functioning despite environmental change. *Ecology Letters*. **25**(2): 555–569. <https://doi.org/10.1111/ele.13936> EDN: XNIWSA
- Joswig J.S., Wirth C., Schuman M.C., Kattge J., Reu B., Wright I.J., Sippel S.D., Rüger N., Richter R., Schaepman M.E. *et al.* (2021) Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nature Ecology & Evolution*. **6**(1): 36–50. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01616-8> EDN: OSCEHE
- Kattge J., Bönisch G., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Tautenhahn S., Werner G.D.A., Aakala T., Abedi M. *et al.* (2020) TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*. **26**(1): 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904> EDN: BXAOPJ
- Körner C. (2006) Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*. **172**(3): 393–411. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01886.x> EDN: LWMKIB
- Krankina O.N., Harmon M.E. (1995) Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Water, Air, & Soil Pollution*. **82**(1–2): 227–238. <https://doi.org/10.1007/BF01182836> EDN: QNJCHY
- Laliberté E., Legendre P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. **91**(1): 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lavorel S., Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. **16**(5): 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., Wilson J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. **111**(1): 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Mokany K., Ash J., Roxburgh S. (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*. **96**(5): 884–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01395.x>
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S., Mason N.W.H., Bellwood D.R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*. **28**(3): 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004> EDN: RHXNOP
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R.G. *et al.* (2016) Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of

- vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. **19**(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257> EDN: XLIMMN
- Pascual U., Balvanera P., Anderson C.B., Chaplin-Kramer R., Christie M., González-Jiménez D., Martin A., Raymond C.M., Termansen M., Vatn A. *et al.* (2023) Diverse values of nature for sustainability. *Nature*. **620**(7975): 813–823. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06406-9> EDN: DZUCAP
- Poorter L., McDonald I., Alarcón A., Fichtler E., Licona J., Peña-Claros M., Sterck F., Villegas Z., Sass-Klaassen U. (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*. **185**(2): 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x> EDN: NZNTEZ
- Prokhorov V., Rogova T., Kozhevnikova M. (2017) Vegetation Database of Tatarstan. *Phytocoenologia*. **47**(3): 309–313. <https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0172> EDN: PRXJYL
- Rasse D.P., Rumpel C., Dignac M.-F. (2005) Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*. **269**(1–2): 341–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y> EDN: AFHNZN
- Reich P.B., Tilman D., Isbell F., Mueller K., Hobbie S.E., Flynn D.F.B., Eisenhauer N. (2012) Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades. *Science*. **336**(6081): 589–592. <https://doi.org/10.1126/science.1217909> EDN: PLMONJ
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E. (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*. **277**(5330): 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300> EDN: COEXZL
- Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. **89**(8): 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M. *et al.* (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. **428**(6985): 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403> EDN: LIIMOJ
- Zanne A.E., Lopez-Gonzalez G., Coomes D.A., Ilic J., Jansen S., Lewis S.L., Miller R.B., Swenson N.G., Wiemann M.C., Chave J. (2009) Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum [Dataset]. <https://doi.org/10.5061/dryad.234>

Цитировать как

Кожевникова М.В., Прохоров В.Е., Котова Н.А., Тишин Д.В., Иванов М.А., Усманов Б.М., Сауткин И.С. (2025). Анализ функционального разнообразия широколиственных лесов Республики Татарстан для построения модели углеродного запаса. *Экобиотех.* **8**(3): 14–32. <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-2> <https://www.elibrary.ru/btmnvs>

Cited as

Kozhevnikova M.V., Prokhorov V.E., Kotova N.A., Tishin D.V., Ivanov M.A., Usmanov B.M., Sautkin I.S. (2025). Analysis of the functional diversity of broadleaf forests in the Republic of Tatarstan for carbon stock modeling. *Ecobiotech.* **8**(3): 14–32. <http://doi.org/10.31163/2618-964X/2026-2> <https://www.elibrary.ru/btmnvs>

Сведения об авторах

Мария Владимировна Кожевникова, к.б.н., Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: mvkozhevnikova@kpfu.ru, SPIN-код: [6744-3091](#), ORCID: [0000-0002-8771-5679](#), Scopus Author ID: [57195960381](#), WoS Research ID: [S-5694-2016](#)

Вадим Евгеньевич Прохоров, к.б.н., Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: Vadim.Prokhorov@kpfu.ru, SPIN-код: [8152-8529](#), ORCID: [0000-0001-8166-7269](#), Scopus Author ID: [56800147800](#), WoS Research ID: [B-5163-2016](#)

Артур Маратович Гафуров, к.г.н., Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: AMGafurov@kpfu.ru, SPIN-код: [2601-3486](#), ORCID: [0000-0002-0812-1750](#), Scopus Author ID: [56912176600](#), WoS Research ID: [S-3666-2016](#)

Наталья Андреевна Котова, Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: kotova.natalia90@gmail.com, SPIN-код: [5201-0670](#), ORCID: [0000-0002-1954-6308](#), Scopus Author ID: [57863157000](#), WoS Research ID: [JUV-5165-2023](#)

Денис Владимирович Тишин, к.б.н., Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: Denis.Tishin@kpfu.ru, SPIN-код: [3916-9347](#), ORCID: [0000-0002-4790-2840](#), Scopus Author ID: [36991781500](#), WoS Research ID: [L-5275-2013](#)

Максим Андреевич Иванов, к.б.н., Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: Maksim.Ivanov@kpfu.ru, SPIN-код: [5143-7224](#), ORCID: [0000-0002-1169-2319](#), Scopus Author ID: [56426765800](#), WoS Research ID: [AAA-7218-2020](#)

Буллат Мансурович Усманов, Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: BUsmanov@kpfu.ru, SPIN-код: [7136-0658](#), ORCID: [0000-0001-9354-1348](#), Scopus Author ID: [56149074900](#), WoS Research ID: [M-1910-2013](#)

Илья Сергеевич Сауткин, Казанский федеральный университет, Институт экологии, биотехнологии и природопользования, Казань, Россия. E-mail: ISSautkin@kpfu.ru, SPIN-код: [6719-2789](#), ORCID: [0000-0002-5051-7070](#), Scopus Author ID: [57200696483](#), WoS Research ID: [D-2522-2018](#)

Information About the Authors

Maria V. Kozhevnikova, Ph.D. in Biological Sciences, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: mvkozhevnikova@kpfu.ru, SPIN-code: [6744-3091](#), ORCID: [0000-0002-8771-5679](#), Scopus Author ID: [57195960381](#), WoS Research ID: [S-5694-2016](#)

Vadim E. Prokhorov, Ph.D. in Biological Sciences, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: Vadim.Prokhorov@kpfu.ru, SPIN-code: [8152-8529](#), ORCID: [0000-0001-8166-7269](#), Scopus Author ID: [56800147800](#), WoS Research ID: [B-5163-2016](#)

Artur M. Gafurov, Ph.D. in Geography Sciences, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: AMGafurov@kpfu.ru, SPIN-code: [2601-3486](#), ORCID: [0000-0002-0812-1750](#), Scopus Author ID: [56912176600](#), WoS Research ID: [S-3666-2016](#)

Natalia A. Kotova, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: kotova.natalia90@gmail.com, SPIN-code: [5201-0670](#), ORCID: [0000-0002-1954-6308](#), Scopus Author ID: [57863157000](#), WoS Research ID: [JUV-5165-2023](#)

Denis V. Tishin, Ph.D. in Biological Sciences, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: Denis.Tishin@kpfu.ru, SPIN-code: [3916-9347](#), ORCID: [0000-0002-4790-2840](#), Scopus Author ID: [36991781500](#), WoS Research ID: [L-5275-2013](#)

Maxim A. Ivanov, Ph.D. in Geography Sciences, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: Maksim.Ivanov@kpfu.ru, SPIN-code: [5143-7224](#), ORCID: [0000-0002-1169-2319](#), Scopus Author ID: [56426765800](#), WoS Research ID: [AAA-7218-2020](#)

Bulat M. Usmanov, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: BUsmanov@kpfu.ru, SPIN-code: [7136-0658](#), ORCID: [0000-0001-9354-1348](#), Scopus Author ID: [56149074900](#), WoS Research ID: [M-1910-2013](#)

Ilya S. Sautkin, Kazan Federal University, Institute of Ecology, Biotechnology and Nature Management, Kazan, Russia. E-mail: ISSautkin@kpfu.ru, SPIN-code: [6719-2789](#), ORCID: [0000-0002-5051-7070](#), Scopus Author ID: [57200696483](#), WoS Research ID: [D-2522-2018](#)