

---

# ИЗУЧЕНИЕ И РЕАБИЛИТАЦИЯ ЭКОСИСТЕМ

---

## THE STUDY AND REHABILITATION OF ECOSYSTEMS

---

УДК 574.587+578.087(282.247.431.2)+595.7(476)2

### ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЕГО ОЦЕНКА В ИССЛЕДОВАНИЯХ СИНЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СТАТИСТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ R

Г. Г. СУШКО<sup>1)</sup>, А. С. ТКАЧЁНОК<sup>1)</sup>, И. А. ЛИТВЕНКОВА<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>Витебский государственный университет им. П. М. Машерова,  
пр. Московский, 33, 210038, г. Витебск, Беларусь

Видовое разнообразие, хотя и является в настоящее время общепринятым показателем биоразнообразия, но не всегда отражает общую картину состояния и функционирования экосистем. Анализ функционального разнообразия сообществ, основанный на видовых признаках, все чаще используется для установления связи между функциями организмов на уровне экосистемы, а также выявления механизмов биотических реакций на изменения окружающей среды. Измерение функционального разнообразия является сложной задачей, так как большинство методик его расчета базируется на статистической среде R, а это требует навыков написания программного кода.

---

#### Образец цитирования:

Сушко ГГ, Ткачёнок АС, Литвенкова ИА. Функциональное разнообразие и его оценка в исследованиях синэкологии насекомых с использованием статистической среды R. *Журнал Белорусского государственного университета. Экология*. 2026;2:4–19.  
<https://doi.org/10.46646/2521-683X/2026-2-4-19>

#### For citation:

Sushko GG, Tkachenok AS, Litvenkova IA. Functional diversity and its assessment in insect synecology studies using the R statistical environment. *Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 2026;2:4–19. Russian.  
<https://doi.org/10.46646/2521-683X/2026-2-4-19>

---

#### Авторы:

**Геннадий Геннадьевич Сушко** – доктор биологических наук, профессор; заведующий кафедрой экологии и географии.  
**Анастасия Сергеевна Ткаченко** – студентка, факультет химико-биологических и географических наук.  
**Инна Александровна Литвенкова** – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры экологии и географии.

#### Authors:

**Gennadi G. Sushko**, doctor of science (biology), full professor; head of the department of ecology and geography.  
[gennadis@rambler.ru](mailto:gennadis@rambler.ru)  
**Anastasia S. Tkachenok**, student, faculty of chemical, biological and geographical sciences.  
[updown9700@gmail.com](mailto:updown9700@gmail.com)  
**Inna A. Litvenkova**, PhD (biology), docent; associate professor at the department of ecology and geography.  
[inna.litvenkova@yandex.ru](mailto:inna.litvenkova@yandex.ru)

С использованием собственных результатов исследований ассамблей жужелиц в нескольких типах сосновых лесов продемонстрированы этапы оценки функционального разнообразия в статистической среде R. Предложен программный код, доступный для использования начинающим исследователям. Детально рассмотрен протокол оценки функционального разнообразия, включающий расчет средневзвешенных по сообществу значений видовых признаков (community-weighted means, CWM), расчет индексов функционального разнообразия (функционального богатства (FRic), выравненности (FEve), дивергенции (FDiv) и квадратичной энтропии Pao (Rao's Q)), а также выполнение многомерных анализов RLQ и «четвертого угла» (fourth-corner). Обосновано использование соответствующих пакетов, включая FD и ade4.

**Ключевые слова:** экология сообществ; функциональное разнообразие; видовые признаки; индексы функционального разнообразия; RLQ; статистическая среда R.

**Благодарность.** Исследования выполнены при поддержке государственной программы научных исследований «Рациональное природопользование», подпрограммы 8.2. «Биоразнообразие и биоресурсы» на 2026–2030 гг. № ГР 20260389 от 27.03.2026.

## FUNCTIONAL DIVERSITY AND ITS ASSESSMENT IN INSECT SYNECOLOGY STUDIES USING THE R STATISTICAL ENVIRONMENT

G. G. SUSHKO<sup>a</sup>, A. S. TKACHENOK<sup>a</sup>, I. A. LITVENKOVA<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Vitebsk State University named after P. M. Masharov,  
33 Maskoŭski Avenue, Vitebsk 210038, Belarus

Corresponding author: G. G. Sushko (gennadis@rambler.ru)

Species diversity, although currently a widely used indicator of biodiversity, does not always reflect the overall state and functioning of ecosystems. Analysis of the functional diversity of communities based on species traits is increasingly used to establish relationships between the functions of organisms at the ecosystem level and to identify mechanisms of biotic responses to environmental change. Measuring functional diversity is a complex task, as most methods for calculating it are based on the R statistical environment, which requires programming skills. Using results of studies of ground beetle assemblages in several types of pine forests, we demonstrate the steps for assessing functional diversity in the R statistical environment. Programming code accessible to novice researchers is provided. A protocol for assessing functional diversity is discussed in detail. This protocol includes calculating community-weighted means (CWM) for species traits, calculating functional diversity indices (functional richness (FRic), evenness (FEve), divergence (FDiv), and Rao's Q), as well as performing multivariate RLQ and fourth-corner analyses. The use of relevant packages, including FD and ade4, is justified.

**Keywords:** community ecology; functional diversity; species traits; functional diversity indices; RLQ; R statistical environment.

**Acknowledgements.** The research was carried out with the support of the state scientific research program «Rational Use of Natural Resources», subprogram 8.2. «Biodiversity and Bioresources» for 2026–2030. No. GR 20260389, 2026 March 27.

### Введение

В настоящее время широкое распространение получила теория, которая сопоставляет экологическое сообщество со своеобразным «фильтром». Из огромного регионального набора видов (species pool) в определенное локальное сообщество попадают только те, которые прошли через сита абиотических факторов (климат, показатели почвы, условия водной среды и др.) и биотических взаимодействий (конкуренция, хищничество и др.) [1]. Если мы знаем функциональную роль вида в пространстве экологической ниши и его экологические предпочтения, то можем предсказать, пройдет ли он через определенные средовые фильтры. Данная теория, разработанная [Keddy, 1992], послужила мощным стимулом развития функциональной экологии. Она перевела фокус с видового разнообразия на признаки видов (длина тела, высота, размер семян, тип корневой системы и др.) и функциональное разнообразие [1]. В рамках теории предложено два направления – правило ассамблеи и правило отклика. Формирование специфической группировки видов (правило ассамблеи) связано с определенным сочетанием факторов среды местообитания. Только в случае если последние благоприятны для вида, он сможет войти в состав сообщества (правило отклика). Следовательно, внутри комплекса видов присутствуют определенные функциональные группы со сходным стратегиям выживания и экологическими предпочтениями.

**Функциональное разнообразие (Functional Diversity, FD)** – компонент биоразнообразия, который охватывает диапазон функциональных свойств видов в сообществе. Оно определяется как набор признаков видов (species traits), способствующих поддержанию различных экосистемных процессов и функций, влияющих на устойчивость организмов к воздействию окружающей среды и их репродуктивный потенциал [2].

До недавнего времени в отечественных эколого-ботанических и эколого-фаунистических исследованиях чаще всего применялась оценка экологической структуры сообществ по принадлежности видов к различным экологическим группам (на основе сходства функций или реакции на абиотические условия) и соотношению их, как правило, по относительному обилию. В настоящее время функциональная роль вида в экосистеме рассматривается не только с позиций круговорота веществ и трансформации энергии в экосистеме на основе типа питания и широты трофической специализации, но и в разрезе экосистемных услуг, адаптации к специфике факторов среды и экологических ниш, занимаемых видами. С экологической точки зрения, вид – это совокупность особей с фенотипическими и поведенческими признаками, определяющими, когда и где они могут обитать и как взаимодействуют с особями других видов [3]. Такой взгляд на вид как на совокупность признаков меняет подход экологов к измерению разнообразия, оценке сосуществования и восстановлению местообитаний [4].

Признак вида (species trait) – это любая измеримая характеристика особи вида, которая может быть морфологической (характер ветвления растений, размеры имаго насекомого), репродуктивной (количество и диаметр яиц), физиологической (устойчивость к температуре, предпочтение влажности), биохимической (путь фотосинтеза растений), поведенческой (ночной или дневной режим охоты) или фенологической (сроки цветения) [5; 6].

Видовое разнообразие, хотя и является в настоящее время общепринятым показателем биоразнообразия, не всегда отражает общую картину состояния и функционирования экосистем. В связи с этим важность оценки функционального разнообразия в наши дни не вызывает сомнения. Анализ, основанный на видовых признаках, все чаще используется для установления связи между функциями организмов и процессами на уровне экосистемы, а также выявления механизмов биотических реакций на изменения окружающей среды [7; 8]. Ряд исследований показал, что большие различия видов в использовании ресурсов приводят к улучшению функционирования экосистемы. Следовательно, ключевые различия должны заключаться в разнообразии функциональных признаков, определяющих, как организмы используют ресурсы. На этом основаны теоретические предсказания о том, что функционирование экосистемы улучшается с увеличением функционального разнообразия [9]. Это перекликается с тем, что устойчивость экосистемы повышается при увеличении видового разнообразия [2].

Хотя сама концепция функционального разнообразия относительно проста для понимания, ее растущая важность в исследованиях биоразнообразия показала, что измерение функционального разнообразия является сложной задачей [10]. Большинство методик расчета параметров функционального разнообразия базируется на статистической среде R, а это требует навыков написания программного кода. В связи с ростом числа исследований в данном направлении появляются все новые методы, которые требуют углубления в теорию статистического анализа. Кроме того, ведется поиск таксонов, подходящих для исследований функционального разнообразия сообществ как с позиций отклика на градиенты окружающей среды, так и с целью биоиндикации и мониторинга экологического состояния экосистем. Одним из наиболее часто используемых модельных таксонов для экологических исследований являются насекомые. Среди них жуки семейства жужелицы хорошо зарекомендовали себя как экологические индикаторы и модельные объекты для оценки особенностей биоразнообразия. Это связано с их невысокой мобильностью, значительной численностью в наземных экосистемах, а также высокой степенью изученности их экологии, включая видовые признаки, нацеленные на адаптацию к определенным условиям среды и выполнение функциональной роли в сообществе [11; 12]. В связи с этим цель данной работы: проанализировать методы оценки функционального разнообразия и на примере жесткокрылых семейства Carabidae разработать пошаговый алгоритм расчетов параметров функционального разнообразия с использованием статистической среды R. Данный алгоритм позволит дополнить оценку биоразнообразия с позиций функциональной роли видов, а также расширит потенциал жужелиц как биоиндикаторов в экологических исследованиях.

## Материалы и методы исследования

В последнее время количество публикаций, основанных на функциональном разнообразии и анализе видовых признаков жужелиц, неуклонно растет (рис. 1). За период с 2005 по 2025 в Google Scholar нами обнаружено 10200 статей по ключевым словам species traits, functional diversity, ground beetles, carabidae. На основании анализа метаданных были выбраны наиболее используемые методы оценки

функционального разнообразия [13–17]. Они включают анализ соотношения распределения видов по различным функциональным категориям, расчет индексов функционального разнообразия и оценку распределения функциональных признаков в зависимости от градиентов среды (фильтрация экологическими факторами). Функциональное разнообразие сообщества также описывают с помощью многомерного облака точек в пространстве признаков (то есть каждая координата соответствует измеренному признаку), причем каждая точка представляет собой особь или вид [10].

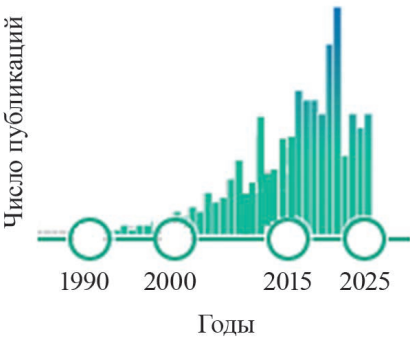


Рис. 1. Динамика роста числа научных статей в научной базе данных PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov>)  
Fig. 1. Dynamics of in the number of scientific articles in the database PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov>)

Для демонстрации алгоритма оценки функционального разнообразия и апробации разработанного программного кода использованы реальные данные полевых исследований жуужелиц в 2023 г. Материал собран в Витебском р-не Витебской обл. с мая по ноябрь с помощью почвенных ловушек в трех типах сосновых лесов (сосняк сфагновый, сосняк мшистый и сосняк черничный). В каждом типе леса получено по 10 выборок. Были измерены следующие факторы среды: pH, содержание (методом кондуктометрии) и влажность почвы, число видов высших сосудистых растений, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса (%) и высота растений данного яруса. Измерения выполнены с помощью кондуктометра для почвы *Hanna Instruments 98331* и pH-метра *Hanna Instruments 981030*. Для каждого выявленного вида был выбран набор из шести видовых (функциональных) признаков, отражающих основные аспекты экофизиологии и адаптации к местообитанию, согласно перечню, предложенному [Nolte, et al., 2019] [12]: длина тела, морфология задних крыльев, трофические предпочтения, стадия гибернации, предпочитаемые местообитания и режим влажности. Данные получены из литературных источников [18–20]. Для анализа изменчивости признаков мы сосредоточились на видах с более чем пятью особями во всей совокупности выборок. Детальная информация о видовых признаках приводится в табл. 1.

Таблица 1

Видовые признаки жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) и их экологическая характеристика

Table 1

Species traits of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) and their ecological characteristics

| Видовой признак    | Характеристика                                                                                | Экологическая роль в адаптации к местообитанию                   | Аббревиатура |
|--------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|--------------|
| Трофическая группа |                                                                                               |                                                                  |              |
| Зоофаги            | Хищные виды, распознающие добычу преимущественно с помощью обонятельных и тактильных стимулов | Связь с наличием доступных трофических ресурсов в местообитаниях | З            |
| Зоофитофаги        | Хищные виды, дополняющие свой рацион семенами травянистых растений                            |                                                                  | О            |
| Фитофаги           | Виды, питающиеся семенами травянистых растений                                                |                                                                  | Ф            |

Окончание табл. 1

Ending table 1

| Видовой признак                                                     | Характеристика                                                                                | Экологическая роль в адаптации к местообитанию                                                                                                                                                                         | Аббревиатура |
|---------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|
| Морфология крыльев                                                  |                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                        |              |
| Макроптерные виды                                                   | Виды с полностью развитыми задними крыльями                                                   | Способность к расселению при наличии развитых задних крыльев повышается                                                                                                                                                | М            |
| Брахиптерные виды                                                   | Виды с редуцированными или отсутствующими задними крыльями                                    |                                                                                                                                                                                                                        | Б            |
| Диморфные виды                                                      | Виды, у которых в популяциях только часть особей с полностью развитыми крыльями               |                                                                                                                                                                                                                        | Д            |
| Размеры имаго                                                       |                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                        |              |
| Виды с крупными размерами                                           | Виды с длиной тела более 15 мм                                                                | Виды с крупными размерами особей нуждаются в обширных, нефрагментированных и стабильных местообитаниях, большем количестве пищи в большей степени, чем виды с мелкими размерами                                        | Кр           |
| Виды с относительно крупными размерами                              | Виды с длиной тела от 10,1 до 15 мм                                                           |                                                                                                                                                                                                                        | К            |
| Виды со средними размерами                                          | Виды с длиной тела от 6 до 10 мм                                                              |                                                                                                                                                                                                                        | С            |
| Виды с мелкими размерами                                            | Виды с длиной тела менее 6 мм                                                                 |                                                                                                                                                                                                                        | М            |
| Стадия жизненного цикла, на которой происходит гибернация (зимовка) |                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                        |              |
| Личинка                                                             | Виды, у которых гибернация на стадии личинки                                                  | Личиночная стадия является наиболее уязвимой и подвергается большему влиянию флуктуаций факторов среды во время зимовки по сравнению с имаго                                                                           | Л            |
| Имаго                                                               | Виды, у которых гибернация на стадии имаго                                                    |                                                                                                                                                                                                                        | И            |
| Личинка и имаго                                                     | Виды, у которых гибернация на стадии личинки и имаго (личиночная стадия длится более 12 мес.) |                                                                                                                                                                                                                        | Л&И          |
| Предпочтения влажности                                              |                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                        |              |
| Гигрофильные виды                                                   | Виды, встречающиеся во влажных условиях местообитания                                         | Нарушение режима влажности при антропогенном вмешательстве и при изменении климата может приводить изменению видового разнообразия                                                                                     | Г            |
| Ксерофильные виды                                                   | Виды, встречающиеся в сухих условиях местообитания                                            |                                                                                                                                                                                                                        | К            |
| Мезофильные виды                                                    | Виды, встречающиеся в условиях средней влажности                                              |                                                                                                                                                                                                                        | М            |
| Биотопическая приуроченность                                        |                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                        |              |
| Лесные виды                                                         | Виды, встречающиеся преимущественно в лесах различных типов                                   | Обилие обитателей лесов зависит от качества условий обитания, тогда как увеличение числа различных микроместообитаний, в том числе открытых способствует распространению эвритопных видов и видов открытых пространств | Л            |
| Эвритопные виды                                                     | Виды, встречающиеся в широком спектре местообитаний                                           |                                                                                                                                                                                                                        | Э            |
| Виды открытых местообитаний                                         | Виды, встречающиеся на лугах, пастбищах и агроценозах.                                        |                                                                                                                                                                                                                        | О            |
| Болотные виды                                                       | Верховые и низинные болота и другие заболоченные местообитания                                |                                                                                                                                                                                                                        | В            |



Для статистической обработки были сформированы 3 таблицы данных в формате .csv: видов и их обилия (рис. 2а), видов и их признаков (рис. 2б), факторов среды (рис. 2в).

| a/a      |         |         |         |         |         |         |         |          |         |         |
|----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|---------|---------|
| habitat  | Ago.eri | Ama.bru | Ama.eur | Ama.ple | Ama.sim | Cal.err | Cal.mel | Cal.micr | Car.arv | Car.can |
| SosnMsh  | 0       | 0       | 4       | 1       | 0       | 0       | 0       | 2        | 21      | 0       |
| SosnMsh1 | 0       | 5       | 0       | 0       | 0       | 4       | 0       | 5        | 24      | 0       |
| SosnMsh2 | 0       | 2       | 0       | 3       | 2       | 1       | 0       | 5        | 47      | 0       |
| SosnMsh3 | 0       | 5       | 2       | 0       | 0       | 2       | 0       | 6        | 34      | 0       |
| SosnMsh4 | 0       | 0       | 0       | 3       | 1       | 0       | 0       | 8        | 31      | 0       |
| SosnMsh5 | 0       | 1       | 2       | 0       | 0       | 3       | 0       | 17       | 31      | 4       |

| б/б      |              |            |         |       |      |          | в/с      |            |           |              |      |              |            |
|----------|--------------|------------|---------|-------|------|----------|----------|------------|-----------|--------------|------|--------------|------------|
|          | ClassRazmera | WingsMorph | Zimovka | Diet  | Biot | Vlajnost | habitat  | plant rich | plant cov | plant height | pH   | soil el cond | soil moist |
| Ago.eri  | Sred         | Brachypt   | Imago   | Zooph | Wet  | Hygroph  | SosnMsh  | 1          | 7         | 9            | 3.91 | 13           | 9.81       |
| Ama.bru  | Sred         | Macropt    | Imago   | Phyt  | Les  | Mesoph   | SosnMsh1 | 1          | 4         | 8            | 4.11 | 12           | 10.12      |
| Ama.eur  | Krup         | Macropt    | Imago   | Phyt  | Otkr | Mesoph   | SosnMsh2 | 1          | 1         | 10           | 4.88 | 11           | 14.37      |
| Ama.ple  | Sred         | Macropt    | Imago   | Phyt  | Otkr | Mesoph   | SosnMsh3 | 1          | 2         | 7            | 6.4  | 13           | 8.79       |
| Ama.sim  | Sred         | Macropt    | Imago   | Phyt  | Otkr | Mesoph   | SosnMsh4 | 2          | 4         | 9            | 4.24 | 17           | 7.91       |
| Cal.err  | Sred         | Dimorph    | Lich    | Zooph | Evry | Xeroph   | SosnMsh5 | 2          | 9         | 9            | 4.13 | 12           | 10.35      |
| Cal.mel  | Sred         | Dimorph    | Lich    | Omn   | Wet  | Mesoph   | SosnMsh6 | 2          | 9         | 8            | 4.19 | 14           | 9.19       |
| Cal.micr | Sred         | Brachypt   | Lich    | Zooph | Les  | Mesoph   | SosnMsh7 | 2          | 5         | 6            | 4.17 | 12           | 7.09       |
| Car.arv  | Krupn        | Brachypt   | Imago   | Zooph | Les  | Mesoph   |          |            |           |              |      |              |            |

Рис. 2. Фрагмент анализируемых таблиц данных:

а) виды и их обилие, б) виды и их признаки, в) факторы среды (скриншот RStudio)

Fig. 2. Fragment of the analyzed data table:

a) species and their abundance, b) species and their traits, c) environmental variables (screenshot RStudio)

Все анализы выполнены в R 4.4.1 [21]. Для количественной оценки и сравнительной характеристики функциональных признаков мы использовали не число особей каждого вида, а их средние взвешенные значения по сообществу (community-weighted means, CWM). Расчеты CWM для шести различных функциональных признаков выполнены с помощью пакета FD [Laliberté, et al., 2014] [22]. Эта метрика сочетает значения функциональных признаков видов и их относительное обилие [6]. Формула, используемая для этого расчета:

$$CWM = \sum_{i=1}^S S_i \times W_i, \quad (1)$$

где  $S$  представляет собой общее количество видов,  $S_i$  – значение признака вида  $i$ , а  $W_i$  – относительное обилие вида  $i$ .

Оценка функционального разнообразия по совокупности анализируемых признаков выполнена с помощью индексов функционального богатства (FRic), выравненности (FEve), дивергенции (FDiv) и квадратичной энтропии Rao (Rao's Q) с использованием пакета FD [22]. Поскольку данные индексы могут коррелировать друг с другом, то перед их сравнительным анализом построена корреляционная матрица для снижения их числа в случае необходимости.

Для выявления изменчивости функциональных признаков в зависимости от измеренных факторов среды был использован многомерный анализ RLQ, который связывает три матрицы: переменных окружающей среды (R), видов и их обилий (L) и видов и их признаков (Q). Значимость взаимосвязи видовых признаков и факторов среды оценена с помощью метода «четвертого угла» (fourth-corner). Анализ выполнен с использованием пакета ade4 [23].

## Результаты исследования и их обсуждение

**Понятие функциональных признаков.** В литературе существует некоторая терминологическая путаница в отношении определения видовых признаков (species traits) и функциональных признаков (functional traits). Видовой признак – более широкое понятие, включающее любую характеристику, по которой один вид отличается от другого, а функциональные признаки – это подмножество признаков, которые напрямую влияют на выживание, рост, размножение вида или на его участие в экосистемных процессах. В публикациях чаще применяется понятие «видовой признак» (species trait) или просто признак (trait). Использование понятия видовой признак (с расшифровкой его значения для функционирования экосистемы и для адаптации вида в функциональном объеме экологической ниши), а не «функциональный признак», представляется вполне логичным.

Для наземных беспозвоночных предложено пять категорий признаков: морфология, питание, жизненный цикл, физиология и поведение. Данные признаки функциональны в том смысле, что их взаимодействие

с биотической и абиотической средой влияет на продуктивность и, следовательно, на адаптацию организма [10]. В литературе встречается мнение, что следует разделять видовые признаки и экологические предпочтения [10]. Например, разделение видов на группы по предпочтению режима влажности почвы не следует рассматривать с позиций функциональности. Однако виды, обитающие в различных условиях влажности, обладают определенным комплексом морфологических, физиологических и биохимических адаптаций, что связано с фенотипическими особенностями. Кроме того, определенные условия влажности вносят вклад в структуру экологической ниши. Это же можно сказать и о биотических предпочтениях.

**Индексы функционального разнообразия и их характеристика.** Начальным этапом оценки функционального разнообразия является анализ соотношения различных видовых признаков, играющих определенную функциональную роль в сообществе. Количественно видовые признаки оценивают по их CWM. В статистических терминах CWM характеризует центральную тенденцию, то есть преобладающее значение признака, а функциональное разнообразие характеризует разброс значений признаков и выражается индексами, многие из которых основаны на дисперсии. Обычно выделяют три главных аспекта для измерения функционального разнообразия: функциональное богатство (Functional Richness), функциональная выравненность (Functional Evenness) и функциональная дивергенция (Functional Divergence) [14].

**Функциональное богатство.** Это объем функционального пространства экологических ниш занятого видами в сообществе. Во многих случаях положительно коррелирует с видовым богатством. Однако в двух сообществах с одинаковым числом видов их функциональные признаки могут значительно различаться [16]. Оценка функционального богатства позволяет ответить на ряд вопросов. Например, какие экологические процессы и экосистемные услуги нарушаются, если вид вымирает или меняется состав сообщества, какое влияние данные условия среды оказывают на признаки видов и как функциональное разнообразие сообщества меняется в зависимости от сезона [3; 5; 7].

**Функциональная выравненность.** Количественно оценивает выравненность распределения относительного обилия видовых признаков. Значения близкие к 0 свидетельствуют о наличии нескольких доминантных видов со сходными значениями функциональных признаков. Напротив, значения близкие к 1 указывают на то, что виды равномерно по обилию и функционально равноудаленные. Функциональная выравненность демонстрирует насколько эффективно и регулярно ресурсы распределены между видами [16].

**Функциональная дивергенция.** В общих чертах функциональную дивергенцию можно охарактеризовать как степень различия между функциональными признаками видов. Данный показатель демонстрирует, насколько далеко от центра функционального пространства находятся наиболее многочисленные виды. Дивергенция видов по их функциональной роли позволяет видам сосуществовать, используя разные ресурсы (дифференциация ниш). Сообщества с высокой функциональной дивергенцией часто более эффективно используют ресурсы среды, что повышает их общую биомассу и устойчивость. Основные индексы для оценки функциональной дивергенции – индекс функциональной дивергенции (FDiv), индекс функциональной дисперсии (FDis) и индекс квадратичной энтропии Рао (Rao's Q) [15; 16]. FDiv позволяет оценить распределение обилия видов в многомерном пространстве функциональных признаков. Значения близкие к 0 свидетельствуют о том, что большинство доминантных видов имеют сходные функциональные признаки. Напротив, значения близкие к 1 указывают на то, что большинство доминантных видов имеют крайние значения функциональных признаков в функциональном пространстве. FDis отражает разброс видовых признаков, взвешенных по обилию. Чем больше в анализируемой выборке признаков, отклоняющихся от средних значений, формирующих центральную совокупность, тем выше их разброс. Rao's Q характеризует сумму попарных расстояний между видами, взвешенных по относительному обилию. Индекс напрямую зависит от вероятности встречи разных признаков в пространстве ниши и по алгоритму расчета сходен с индексом видового разнообразия Симпсона. Считается одним из наиболее точных многомерных индексов. Индексы Рао и FDis имеют сходный математический алгоритм расчетов, аналогичный расчету дисперсии, поэтому они считаются принципиально эквивалентными [15; 16].

Существуют и другие индексы оценки функционального разнообразия. Их достоинства и недостатки охарактеризованы в ряде работ [15]. В рамках данной публикации мы ограничимся индексами, которые охарактеризованы выше, так как они вычисляются с помощью функции dbFD пакета «FD» статистической среды R, который хорошо зарекомендовал себя в экологических исследованиях и является одним из самых используемых инструментов анализа функционального разнообразия.

**Категориальные переменные.** Расчет индексов функционального разнообразия наиболее прост, если используемые видовые признаки являются количественными переменными (масса, длина,

высота и т. д.). Однако, как и в нашем случае с жужелицами, мы часто имеем дело категориальными переменными (баллы размерных групп, отсутствие или наличие крыльев и т. д.). Рекомендуется преобразовывать набор данных с категориальными переменными с помощью матриц расстояний и методов ординации, которые допускают сочетание дискретных количественных и категориальных качественных переменных для входных данных анализа. Чаще всего применяют преобразование матрицы данных на основе расстояния Гауэра (Gower distance), а затем на основе преобразованной матрицы расстояний между признаками видов проводят анализ главных координат (PCoA). Рассчитанные значения осей PCoA далее используются в анализе [15].

**Анализ распределения функциональных признаков вдоль экологических градиентов.** Важным этапом анализа функционального разнообразия является выявление зависимостей распределения видовых признаков от определенных факторов среды местообитаний или их распределение вдоль экологических градиентов. Для этого используют различные методы ординации. В их числе анализ избыточности средних значений признаков видов, взвешенных по их численности (CWM-RDA), двойной канонический корреляционный анализ (db CCA), многомерный анализ трех массивов данных (RLQ) и др. [16]. Многомерный анализ RLQ, который часто используется для подобных исследований, связывает таблицу признаков видов (Q) с таблицей переменных окружающей среды на каждом участке исследований (R), используя таблицу обилия видов (L) в качестве связующего звена. Отсюда вытекает название метода. Он суммирует взаимную корреляцию между тремя таблицами (R, L и Q) в основные оси соответствия. Таким образом, анализ RLQ – это метод, позволяющий выявить как факторы среды способствуют наличию (отфильтровывают) в сообществе определенных признаков вида. Предварительным этапом анализа RLQ является проведение отдельного анализа каждой таблицы. К таблице обилий видов применяется корреляционный анализ. Для данных о видовых признаках и факторах среды, если все переменные являются количественными, применяется анализ главных компонент. В противном случае используется преобразование Хилла – Смита, позволяющее учитывать сочетание качественных и количественных переменных [17; 22].

RLQ часто комбинируют с анализом «четвертого угла» (Fourth-Corner). RLQ дает общую многомерную картину (ординацию), а метод четвертого угла обеспечивает статистическую проверку значимости отдельных связей между видовыми признаками и переменными окружающей среды. Проблема «четвертого угла» (fourth-corner problem) – это классическая аналитическая задача в экологии сообществ, суть которой заключается в поиске связи между факторами среды и признаками видов [23]. Среда не просто выбирает виды, она выбирает их качественные свойства (признаки), благодаря которым они попадают в сообщество. Название происходит из визуальной схемы взаимодействия трех исходных таблиц. «Четвертый угол» – это та недостающая матрица связей между 3 имеющимися. Представьте себе визуально три таблицы, расположенные под прямым углом друг к другу. Образовавшаяся пустота и есть четвертый угол [17].

**Расчет значений средневзвешенных значений видовых признаков по сообществу (CWM).** Для расчета CWM в R предусмотрен пакет FD (Functional Diversity). Он содержит основную функцию dbFD, которая предназначена для расчета CWM и многомерных индексов функционального разнообразия на основе видовых признаков. Функция dbFD выполняет ряд преобразований данных, размещенных в наших таблицах видовых признаков и обилий видов. Вспомогательная функция gowdis вычисляет индекс различий Гауэра для видовых признаков. Она работает с различными типами данных, которые характеризуют видовые признаки: количественные дискретные (длина в см, масса в г и др.), порядковые (принадлежность к одной из нескольких групп; например, брахиптерный, макроптерный или диморфный вид), номинальные или бинарные (отсутствие или наличие признака) и допускает наличие пропущенных значений (NA). Функция gowdis вызывается по умолчанию основной функцией dbFD. Также по умолчанию dbFD использует анализ главных координат (PCoA) для формирования осей PCoA. Для корректной работы функции необходимо подготовить две основные таблицы (см рис. 2а и 2б). Названия видов в обеих таблицах должны строго совпадать. Обратите внимание, что в наших данных каждый видовой признак состоит из нескольких уровней. Например, признаку длина тела соответствуют уровни – мелкий, средний, относительно крупный и крупный. Соответственно, мы создаем для каждого уровня отдельный столбец. Если данный вид принадлежит к одной из категорий, обозначаем его как 1. Во всех остальных ячейках, соответствующих виду ставим 0. Хотя в большинстве случаев каждый вид относится только к одной группе, бывает так, что видовой признак можно отнести к двум уровням. Тогда вводится фиктивная переменная с нечетким кодированием и каждому признаку присваивается значение 0,5. В нашем случае категориальные переменные переводятся в бинарные и признак кодируется как 1 и 0. В связи с этим мы использовали dummy dataset (dummy\$trait) или фиктивный набор данных, который имитирует структуру и свойства реальной информации. Если имеется



признак, соответствующий количественной дискретной переменной, например масса в граммах, то данные логарифмируют или подвергают z-трансформации.

**Расчет средневзвешенных значений видовых признаков.** Перед вычислением CWM обязательно следует проверить таблицы на наличие ошибок ввода и пропущенные значения. Таблицы видовых признаков (Traits\_W.csv) и видов, их обилия (Abund.csv) в формате .csv загружаем в RStudio, указав их расположение на жестком диске (в данном примере – C:\Users\Data). С помощью view() убеждаемся, что они загружены правильно. Для расчета взвешенного среднего используем пакет FD, а для построения графиков – sciplot, reshape2 и PMCMRplus. Программный код для вычисления CWM выглядит следующим образом:

```
traits <- read.csv("C:\Users\Data\Traits_W.csv", header = T, sep = ";", row.names = 1)
abund <- read.csv("C:\Users\Data\Abund.csv", header = T, sep = ";", row.names = 1)
rownames(abund) == rownames(traits)
abund <- as.matrix(abund)
res<-functcomp(traits,t(abund),CWM.type= "all")
write.csv2(res, " C:\Users\Data\res_CWM.csv", row.names = TRUE)
```

Получаем таблицу с рассчитанными CWM (рис. 3). Дадим название этой таблице CWM\_DB. Обратите внимание, что мы использовали аргумент CWM.type = «all». Он необходим для учета доли каждого признака, состоящего из нескольких категорий. Например, мы оцениваем способность вида к полету по его принадлежности к одной из 3 категорий (брахицерный, макроцерный или диморфный).

|           | ClassRazm | ClassRazm | ClassRazm | ClassRazm | WingsMor | WingsMor | WingsMor | Zimovka_I | Zimovka_I | Zimovka_L | Diet_Omn | Diet_Phyt | Diet_Zoop | Biot_Evry | Biot_Les | Biot_Otkr | Biot_Wet | Xeroph_Hy | Xeroph_M | Xeroph_Xe |
|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|----------|-----------|----------|-----------|
| SosnMsh   | 0.296296  | 0.648148  | 0         | 0.055556  | 0.462963 | 0.037037 | 0.5      | 0.666667  | 0.074074  | 0.259259  | 0.111111 | 0.092593  | 0.796296  | 0.314815  | 0.518519 | 0.166667  | 0        | 0         | 0.907407 | 0.092593  |
| SosnMsh1  | 0.211268  | 0.521127  | 0.028169  | 0.239437  | 0.507042 | 0.098592 | 0.394366 | 0.676056  | 0.070423  | 0.253521  | 0.126761 | 0.070423  | 0.802817  | 0.28169   | 0.619718 | 0.098592  | 0        | 0         | 0.929577 | 0.070423  |
| SosnMsh2  | 0.175926  | 0.62037   | 0.083333  | 0.12037   | 0.527778 | 0.055556 | 0.416667 | 0.703704  | 0.092593  | 0.203704  | 0.074074 | 0.064815  | 0.861111  | 0.324074  | 0.611111 | 0.064815  | 0        | 0.009259  | 0.944444 | 0.046296  |
| SosnMsh3  | 0.074074  | 0.685185  | 0.092593  | 0.148148  | 0.518519 | 0.064815 | 0.416667 | 0.5       | 0.12037   | 0.37963   | 0.074074 | 0.064815  | 0.861111  | 0.407407  | 0.546296 | 0.046296  | 0        | 0         | 0.962963 | 0.037037  |
| SosnMsh4  | 0.163265  | 0.642857  | 0.071429  | 0.122449  | 0.489796 | 0.05102  | 0.459184 | 0.489796  | 0.122449  | 0.387755  | 0.071429 | 0.040816  | 0.887755  | 0.367347  | 0.520408 | 0.112245  | 0        | 0.010204  | 0.938776 | 0.05102   |
| SosnMsh5  | 0.123077  | 0.684615  | 0.015385  | 0.176923  | 0.476923 | 0.069231 | 0.453846 | 0.407692  | 0.046154  | 0.546154  | 0.053846 | 0.023077  | 0.923077  | 0.461538  | 0.5      | 0.038462  | 0        | 0.007692  | 0.969231 | 0.023077  |
| SosnMsh6  | 0.147059  | 0.578431  | 0.088235  | 0.186275  | 0.509804 | 0.04902  | 0.441176 | 0.490196  | 0.147059  | 0.362745  | 0.117647 | 0.04902   | 0.833333  | 0.382353  | 0.568627 | 0.04902   | 0        | 0.009804  | 0.95098  | 0.039216  |
| SosnMsh7  | 0.128571  | 0.707143  | 0.05      | 0.114286  | 0.321429 | 0.107143 | 0.571429 | 0.314286  | 0.05      | 0.635714  | 0.035714 | 0.021429  | 0.942857  | 0.621429  | 0.342857 | 0.035714  | 0        | 0.014286  | 0.928571 | 0.057143  |
| SosnMsh8  | 0.242105  | 0.494737  | 0.063158  | 0.2       | 0.326316 | 0.210526 | 0.463158 | 0.463158  | 0.094737  | 0.442105  | 0.094737 | 0.042105  | 0.863158  | 0.421053  | 0.505263 | 0.052632  | 0.021053 | 0.021053  | 0.873684 | 0.105263  |
| SosnMsh9  | 0.232877  | 0.452055  | 0.041096  | 0.273973  | 0.561644 | 0.09589  | 0.342466 | 0.616438  | 0.041096  | 0.342466  | 0.109589 | 0.068493  | 0.821918  | 0.178082  | 0.767123 | 0.054795  | 0        | 0         | 0.958904 | 0.041096  |
| SosnCher  | 0.157895  | 0.385965  | 0.017544  | 0.438596  | 0.789474 | 0.017544 | 0.192982 | 0.368421  | 0         | 0.631579  | 0.017544 | 0         | 0.982456  | 0.052632  | 0.929825 | 0.017544  | 0        | 0.017544  | 0.982456 | 0         |
| SosnCher1 | 0.078125  | 0.46875   | 0.046875  | 0.40625   | 0.734375 | 0.109375 | 0.15625  | 0.375     | 0         | 0.625     | 0.046875 | 0.03125   | 0.921875  | 0.15625   | 0.84375  | 0         | 0        | 0.046875  | 0.890625 | 0.0625    |
| SosnCher2 | 0.094595  | 0.418919  | 0.013514  | 0.472973  | 0.716216 | 0.081081 | 0.202703 | 0.256757  | 0.013514  | 0.72973   | 0.013514 | 0.027027  | 0.959459  | 0.148649  | 0.837838 | 0.013514  | 0        | 0         | 0.932432 | 0.067568  |
| SosnCher3 | 0.088235  | 0.588235  | 0.029412  | 0.294118  | 0.779412 | 0.058824 | 0.161765 | 0.279412  | 0.029412  | 0.691176  | 0.058824 | 0         | 0.941176  | 0.147059  | 0.838235 | 0.014706  | 0        | 0.029412  | 0.941176 | 0.029412  |
| SosnCher4 | 0.170732  | 0.341463  | 0.012195  | 0.47561   | 0.621951 | 0.121951 | 0.256098 | 0.353659  | 0.04878   | 0.597561  | 0.036585 | 0.02439   | 0.939024  | 0.207317  | 0.780488 | 0.012195  | 0        | 0.012195  | 0.902439 | 0.085366  |
| SosnCher5 | 0.175676  | 0.297297  | 0.040541  | 0.486486  | 0.554054 | 0.256757 | 0.189189 | 0.310811  | 0.013514  | 0.675676  | 0.040541 | 0         | 0.959459  | 0.27027   | 0.716216 | 0.013514  | 0        | 0.027027  | 0.824324 | 0.148649  |

Рис. 3. Фрагмент таблицы с CWM видовых признаков (скриншот RStudio)

Fig. 3. Fragment of a table with CWM of species traits (screenshot RStudio)

Далее мы можем построить диаграммы размаха для визуализации различий каждого признака в различных типах леса, а также установить значимость различий с применением дисперсионного анализа (one-way ANOVA и тест Краскела – Уоллиса).

Для экономии места приведем пример кода для построения диаграмм размаха только по признаку – длина тела имаго. В самом начале создадим отдельный датафрейм B1\_body.size\_long для того, чтобы извлечь данные из сводной таблицы CWM\_DB с рассчитанными значениями CWM. Возьмем видовой признак размер тела имаго. В строке кода в квадратных скобках укажем номера строк, соответствующих определенному биотопу и номера столбцов, соответствующих переменной размера тела и

```
B1_body.size_long <- melt(CWM_DB[1:10,1:4], variable.name = "Group", value.name = "Value")
```

```
B1_bar <- bargraph.CI(x.factor = B1_body.size_long$Group, response = B1_body.size_long$Value, names.arg = short.names_size.class, col = Colors_B1, border = Colors_B1, ylim = c(0, 1.1), yaxt = "n", cex.names = 1.4, cex.lab = 1.4, ylab = expression(bold("Сосняк мшистый")), xlab = NA, main = expression(bold("Размерный класс")))
```

```
axis(2, at = seq(0, 1, by = 0.5), cex.axis = 1.4)
```

```
box()
```

```
xs<-as.numeric(B1_bar$xvals)
```

```
upper <- as.numeric(B1_bar$CI[2, 1, ])
```

```
text(x = xs, y = upper, cex = 1.4, pos = 3, labels = size.class.B1labels)
```

Теперь мы можем проанализировать распределение видовых признаков в разных местообитаниях. Например, можно констатировать, что в сосняке черничном возрастает представительство видов с крупными размерами и снижается обилие видов со средними размерами имаго. Везде преобладают брахицерные жуки, но в сосняке мшистом наиболее высокое значение CWM макроцерных видов и т. д. (рис. 4).

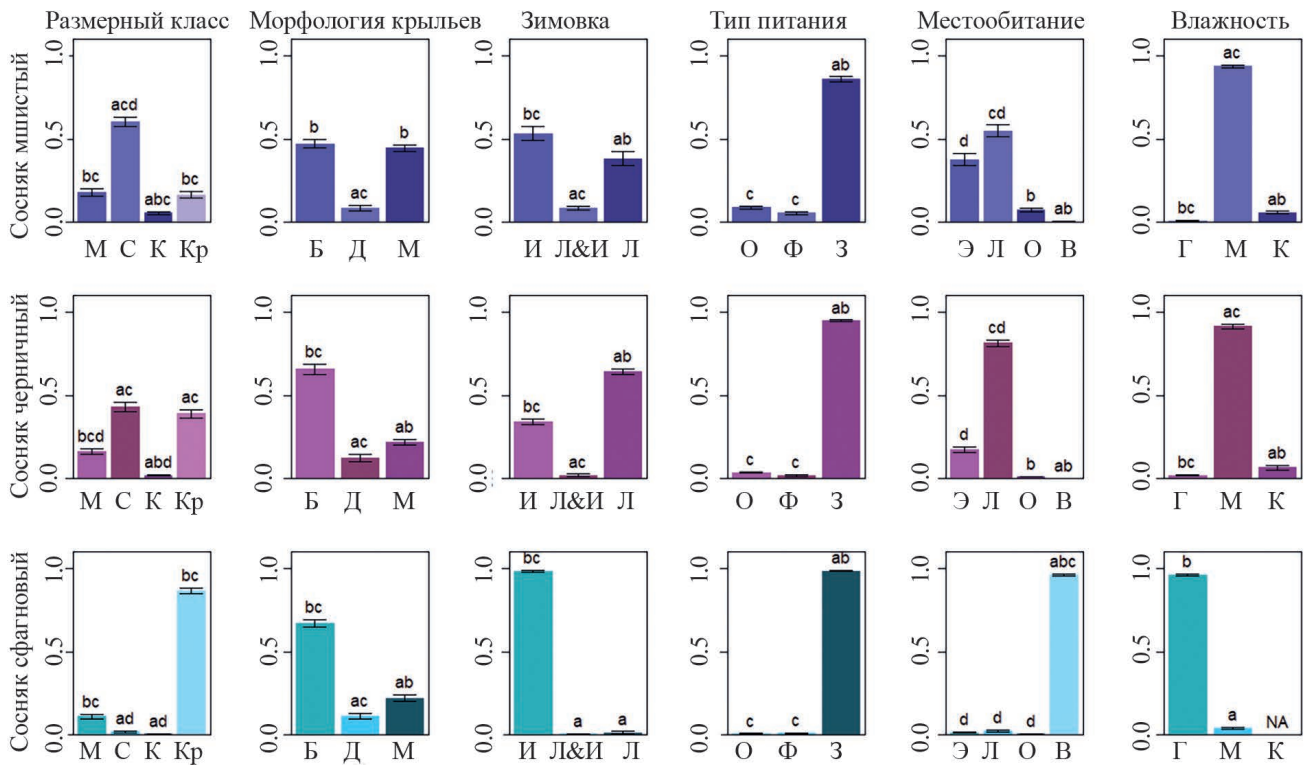


Рис. 4. Различия в средневзвешенных значениях признаков видов в ассамблеях жуков. Различные буквы указывают на статистически значимые различия между средними значениями в каждой категории признаков ( $p < 0,05$ ) (сокращения названий признаков см. в табл. 1)

Fig. 4. Differences in community weighted mean values of species traits in ground beetle assemblages. Different letters indicate statistically significant differences among means within each trait category ( $p < 0.05$ ) (for abbreviations of the trait types, see table 1)

**Расчет индексов функционального разнообразия.** Для расчета индексов (FRic, Feve, Fdis, Fdiv и RaoQ) используем пакет FD, а для построения графиков – sciplot, reshape2 и PMCMRplus. Таблицу со значениями видовых признаков преобразуем в матрицу расстояний (используем расстояние Гауэра). Обилия видов логарифмируем для снижения значимости видов с наиболее высокой численностью. Так как у нас есть нулевые значения, а логарифм  $1 = 0$ , преобразование выполним как  $\log(\text{abund}+1)$ . После вычисления индексов построим корреляционную матрицу для выявления индексов коррелирующих между собой и последующего исключения их из анализа. Обратите внимание, что для данных расчетов таблицу обилия видов необходимо транспонировать (используем команду t). Программный код для вычисления индексов выглядит следующим образом:

```
dist_matrix_1 <- gowdis(traits)
fd_results <- dbFD(x = dist_matrix_1, a = t(log(abund+1)), message = F, calc.CWM = F, stand.Fric = T)
important.indices <- cbind(fd_results$nb, fd_results$Fric, fd_results$Feve, fd_results$Fdiv, fd_results$Fdis, fd_results$RaoQ)
colnames(important.indices) <- c("NumbSpecies", "Fric", "Feve", "Fdiv", "Fdis", "Rao")
write.csv2(important.indices, "C:\\Users\\Data\\res_FD.csv", row.names = TRUE)
```

Получаем таблицу со значениями индексов функционального разнообразия (рис. 5).

|          | FRic     | FEve     | FDiv     | FDis     | Rao      |
|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| SosnMsh  | 0.389874 | 0.817979 | 0.867763 | 0.383831 | 0.162243 |
| SosnMsh1 | 0.544089 | 0.776087 | 0.854753 | 0.384369 | 0.155276 |
| SosnMsh2 | 0.593829 | 0.766101 | 0.822886 | 0.381725 | 0.154686 |
| SosnMsh3 | 0.580103 | 0.743086 | 0.807387 | 0.381859 | 0.15525  |
| SosnMsh4 | 0.622851 | 0.738414 | 0.829408 | 0.393553 | 0.16671  |
| SosnMsh5 | 0.620537 | 0.771265 | 0.81793  | 0.360638 | 0.14051  |

Рис. 5. Фрагмент таблицы значений индексов функционального разнообразия (скриншот RStudio)

Fig. 5. Fragment of the table of values of functional diversity indices (screenshot RStudio)

Далее построим корреляционную матрицу для выявления корреляций между индексами (рис. 6).  
Pairs(important.indices, pch = 20)

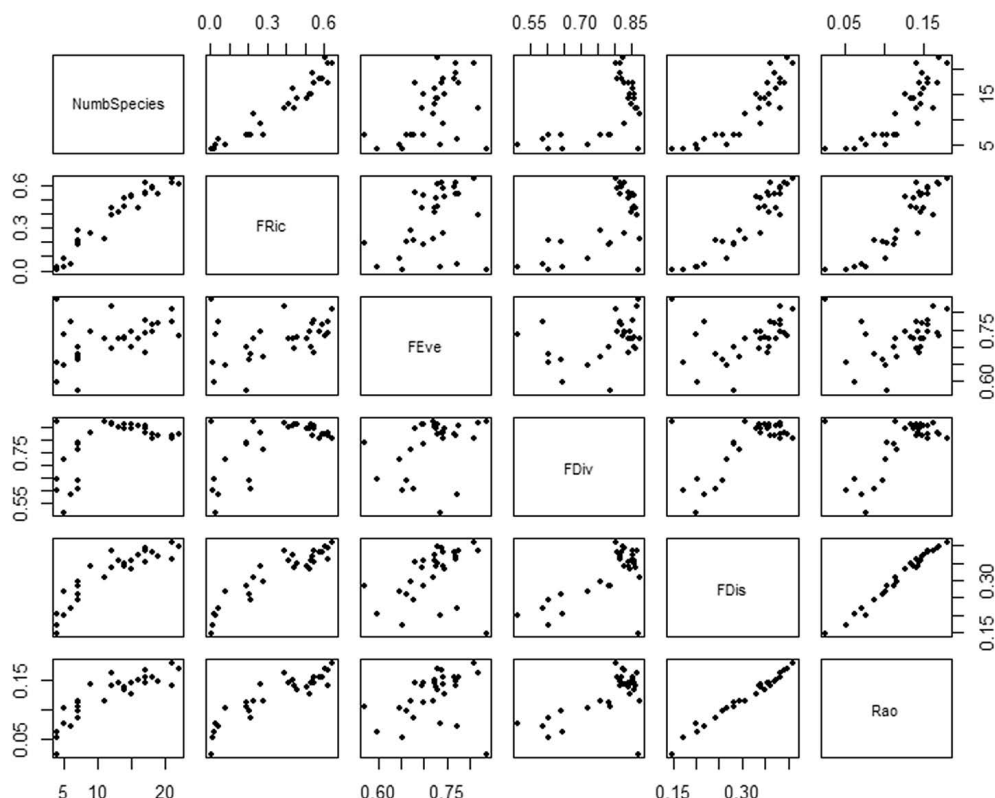


Рис. 6. Корреляционная матрица индексов функционального разнообразия

Fig. 6. Correlation matrix of functional diversity indices

Матрица корреляций показывает, что *Fric* положительно коррелирует с количеством видов, как и ожидалось, а *Fdis* и *Rao* дают очень похожие результаты. Поэтому *Fdis* исключаем из анализа. В большинстве исследований для характеристики функциональной дивергенции используют один из индексов. Чаще всего это – индекс квадратичной энтропии *Rao*. Для визуализации различий индексов в разных биотопах построим диаграммы размаха.

```
Fric <- FD_DB[1:10, 1, drop = F] # выбираем номера строк первого биотопа и указываем номер столбца,
из которого нужно взять данные
Fric$SosnCher <- FD_DB[11:20, 1] # аналогично делаем для второго и третьего биотопа
Fric$SosnSphag <- FD_DB[21:30, 1]
colnames(Fric) <- c("CM", "CЧ", "CC")
rownames(Fric) <- NULL
boxplot(as.matrix(Fric), xlab = expression(bold("Местообитания")),
        ylab = expression(bold("Функциональное богатство (Fric)")), col = hab_col, border = hab_col_wiskers)
# не забываем представить полученный датафрейм в виде матрицы с помощью команды as.matrix
```

Таким способом мы построили диаграмму размаха для индекса *Fric*. Для построения диаграмм для каждого индекса алгоритм остается прежним.

Диаграммы размаха (рис. 7) демонстрируют, что сосняки мшистые отличаются наиболее высокими показателями функционального богатства, выравненности и дивергенции по показателю квадратичной энтропии *Rao*.

Исследования взаимосвязей между функциональными признаками и факторами окружающей среды. Для исследования взаимосвязей между функциональными признаками и переменными окружающей среды используем комбинацию методов RLQ и четвертого угла (Fourth-Corner). Анализ RLQ выполняли с использованием 3 таблиц: «R» (переменные окружающей среды), «Q» (функциональные признаки) и «L» (обилие видов). Отсюда название метода RLQ. Для данного анализа в R разработан пакет *ade4* [23].

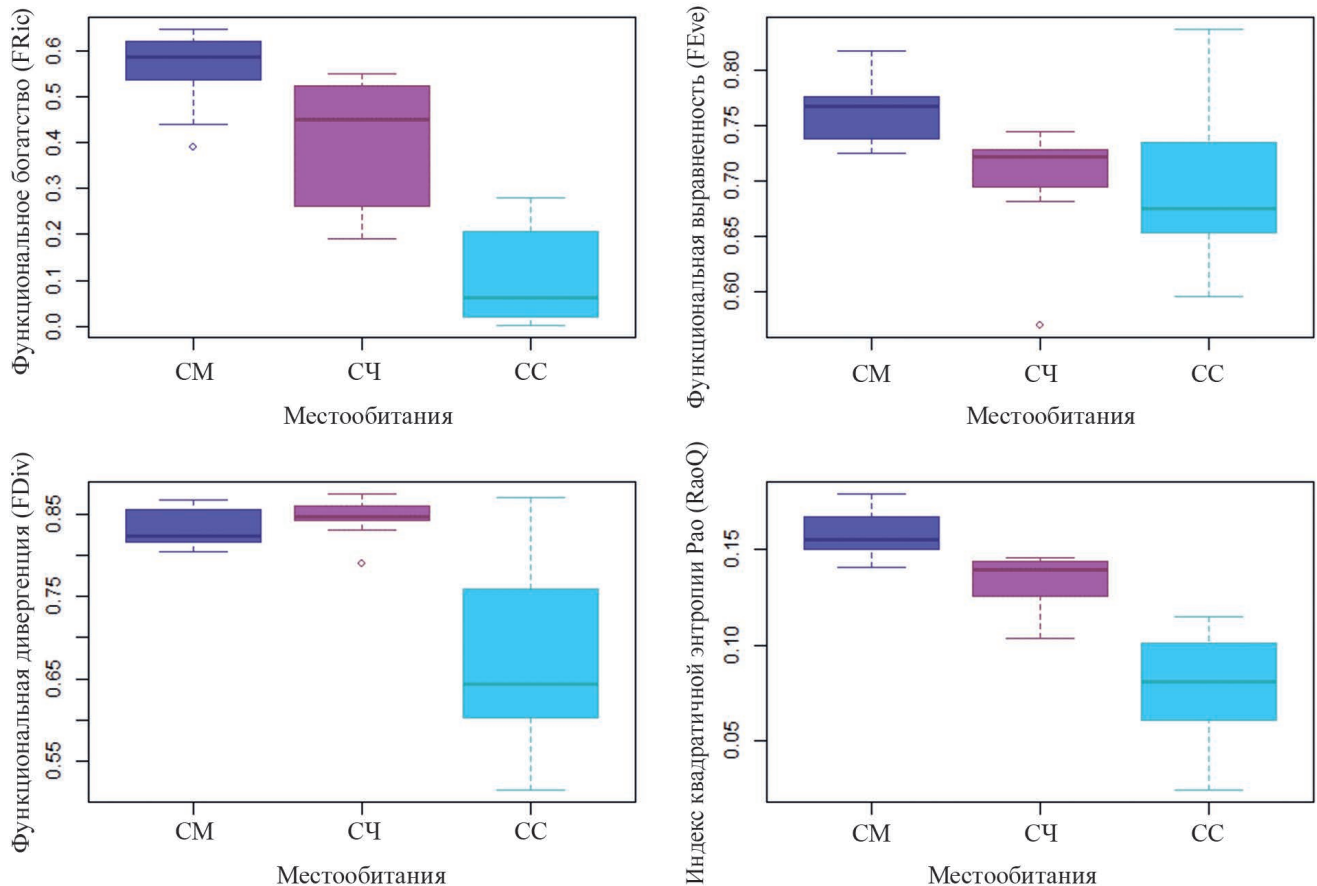


Рис. 7. Значения индексов функционального разнообразия в трех местообитаниях

Fig. 7. Values of functional diversity indices in three habitats

Предварительным этапом анализа RLQ является проведение отдельного анализа каждой таблицы. К таблице обилия видов применяется анализ соответствий (ординация CA) (функция `dudi.coa`). Для данных о видовых признаках используем функцию `dudi.hillsmith`, так как все переменные не являются количественными. В противном случае для таблиц с количественными переменными обычно применяют анализ главных компонент (функция `dudi.pca`). Таблица переменных среды содержит как количественные, так и категориальные переменные. В этом случае также используется функция `dudi.hillsmith`, позволяющая учитывать сочетание различных типов переменных.

```
L_matrix <- dudi.coa(abund, scannf = FALSE)
R_matrix <- dudi.hillsmith(env, row.w = L_matrix$lw, scannf = FALSE)
Q_matrix <- dudi.hillsmith(traits, row.w = L_matrix$sw, scannf = FALSE)
```

Таким способом мы получили на основе наших исходных таблиц три новых базы данных, которые будем использовать в дальнейшем анализе. Код для выполнения собственно анализа RLQ выглядит следующим образом:

```
rlq <- rlq(R_matrix, L_matrix, Q_matrix, scannf = FALSE)
summary(rlq)
```

Получаем результаты анализа RLQ

Projected inertia (%):

Ax1 Ax2 Ax3 Ax4 Ax5

95.543969 4.424505 0.015277 0.011512 0.003605

Eigenvalues decomposition:

Eig covar sdR sdQ corr

1 13.9914141 3.7405099 1.911287 2.139210 0.9148534

2 0.6479225 0.8049363 1.369884 1.615538 0.3637143

Inertia & coinertia R (R\_matrix):



```
Inertia max ratio
1 3.653019 3.710072 0.9846221
12 5.529602 5.531854 0.9995928
Inertia & coinertia Q (Q_matrix):
Inertia max ratio
1 4.576218 4.652629 0.9835768
12 7.186182 8.433556 0.8520940
Correlation L (L_matrix):
Corr max ratio
1 0.9148534 0.9754438 0.9378842
2 0.3637143 0.5619825 0.6471986
```

Прогнозируемая инерция (projected inertia) – это величина коинерции, объясняемая ординацией анализа за RLQ, который присваивает баллы видам, биотопам, видовым признакам и переменным окружающей среды вдоль ортогональных осей и дает графическое представление их соотношений. Первая ось RLQ 1 объясняет 95,54 % ковариации. Следовательно, логично интерпретировать только баллы первой оси (но аналогичную визуализацию можно провести и для последующих осей).

Далее выполним ординацию по трем таблицам измеренных факторов среды и видовых признаков. Анализ RLQ использует коэффициенты (\$c1) для получения линейной комбинации признаков (оценки видов \$lQ) и коэффициенты (\$l1) для получения линейной комбинации переменных окружающей среды (оценки участков \$lR).

```
s.arrow(rlq$l1)
s.arrow(rlq$c1)
s.label(rlq$c1, boxes = FALSE)
```

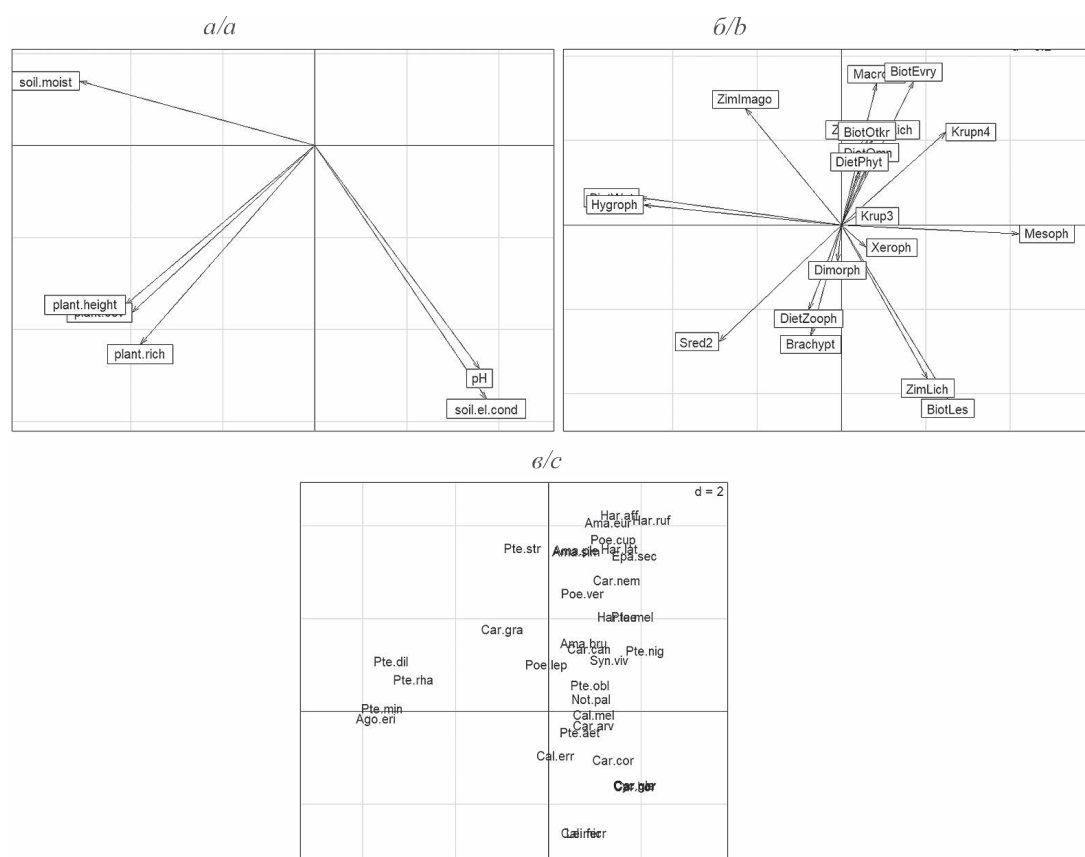


Рис. 8. Диаграммы RLQ-ординации: а) переменные среды, б) видовые признаки, в) обилие видов

Fig. 8. RLQ-ordination diagrams: a) environmental variables, b) species traits, c) species abundances

В нашем примере взаимосвязи между видовыми признаками и переменными окружающей среды можно суммировать с помощью первых двух осей RLQ (95,54 % и 4,42 % кросс-ковариации между признаками и факторами среды для осей 1 и 2 соответственно). Левая (отрицательная) часть первой оси RLQ

идентифицирует виды (*Pterostichus diligens*, *P. rhaeticus*, *P. minor*, *Agonum ericeti*, рис. 8в), гигрофильные, средних размеров, зимующие на стадии имаго, приуроченные к заболоченным местообитаниям (рис. 8б). Эти виды встречались в условиях повышенной влажности, при возрастании видового богатства растений, их проективного покрытия и высоты (рис. 8а). Правая часть оси выделяет мезофильные виды, приуроченные к лесам, зимующие на стадии личинки. Они ассоциированы с повышением pH и концентрации солей в почве. В их числе *Cychris caraboides*, *Carabus coriaceus*, *Calathus micropterus*, *C. erratus* и др. Вторая ось RLQ очертила круг эвритопных видов, способных к полету, которые не являются специализированными обитателями лесов и в наибольшей степени могут быть мигрантными. Среди них макроптерные виды родов *Amara* и *Harpalus*, а также эврибионт открытых пространств *Poecilus cupreus*.

Далее сделаем анализ четвертого угла. Сначала мы провели многомерный тест для оценки общей значимости взаимосвязей между видовыми признаками и измеренными факторами среды. Он базируется на двух моделях, которые позволяют избежать статистические ошибки I и II рода, и представлены как модель 2 и модель 4. Модели оценивают, влияет ли окружающая среда на распределение видов с фиксированными видовыми признаками (модель 2), и влияют ли видовые признаки на состав видовых ассамблей в биотопах (или в выборках, полученных в исследуемых местообитаниях) с данными факторами среды (модель 4). Для получения тестов без статистических ошибок применяется множественная пермутация: в модели 2 осуществляется перестановка выборок, то есть строк, тогда как в модели 4 – перестановка видов, то есть столбцов. Количество пермутаций можно указать в коде. Используемый код выглядит следующим образом:

```
randtest(rlq, modeltype = 6, nrepet = 9999)# мы использовали 9999 перестановок, так как большее количество будет замедлять работу
```

Результаты выглядят следующим образом

```
Test Obs Std.Obs Alter Pvalue
1 Model 2 14.64395 17.818370 greater 0.0001
2 Model 4 14.64395 2.922085 greater 0.0057
```

Так как для двух моделей  $p < 0,05$ , измеренные факторы среды значимо влияли на распределение видовых признаков в трех исследованных типах леса (модель 2: 0.0001; модель 4:  $p = 0.0057$ ). Далее выполняем собственно анализ четвертого угла. В программном коде используем тип статистики «D2». Данный тип применяется при сочетании переменных различных типов и является универсальным.

```
fort_1 <- fourthcorner(env, abund, traits, modeltype = 6, p.adjust.method.G = "none", p.adjust.method.D = "none", nrepet = 9999)
```

```
fort_adj<- p.adjust.4thcorner (fort_1, p.adjust.method.G = "fdr", p.adjust.method.D = "fdr") # корректируем значение p-уровня с помощью функции p.adjust.4thcorner
```

```
plot(fort_adj, alpha = 0.05, type = "table", stat = "D2")
```

Получаем диаграмму, которая демонстрирует значимые связи между видовыми признаками и факторами среды. Синие ячейки соответствуют отрицательным зависимостям, а красные – положительным. Далее получаем таблицу корреляций между первыми двумя осями RLQ для градиентов окружающей среды ( $A \times R1/A \times R2$ ) и признаками видов, корреляционную таблицу между первыми двумя осями RLQ для видовых признаков ( $A \times Q1$  и  $A \times Q2$ ) и переменными окружающей среды. Программный код выглядит следующим образом:

```
fortAxR<- fourthcorner.rlq(rlq, modeltype = 6, typetest = "Q.axes", nrepet = 9999,
p.adjust.method.G = "fdr", p.adjust.method.D = "fdr")
print(fortAxR, stat = «D2»)#используем для просмотра таблиц числовых результатов
fortAxQ<- fourthcorner.rlq(rlq, modeltype = 6, typetest = "R.axes", nrepet = 9999,
p.adjust.method.G = "fdr", p.adjust.method.D = "fdr")
print(fortAxQ, stat = «D2»)#используем для просмотра таблиц числовых результатов
plot(fortAxR, alpha = 0.05, type = "table", stat = "D2")#
plot(fortAxQ, alpha = 0.05, type = "table", stat = "D2")
```

Анализ четвертого угла продемонстрировал, что градиенты окружающей среды на уровне фитоценологических показателей (проективное покрытие, видовое богатство и высота растений) и влажности почвы отрицательно связаны с первой «осью признаков» ( $A \times Q1$ ) (рис. 9в), и эта ось связана с адаптацией видов к режиму влажности (рис. 9б). Напротив, две переменные среды на уровне показателей почвы (pH и концентрация солей) положительно связаны с этой осью (рис. 9в). Вторая ось ( $A \times R2$ ) не продемонстрировала значимых зависимостей. Корреляции видовых признаков с определенными факторами среды продемонстрированы на рис 9а. Таким образом, графические представления результатов анализа RLQ

дают понятие о многомерной структуре взаимосвязи видовых признаков и факторов среды, которые дополняют результаты анализа четвертого угла, базирующиеся на парных корреляциях видовых признаков и факторов среды.

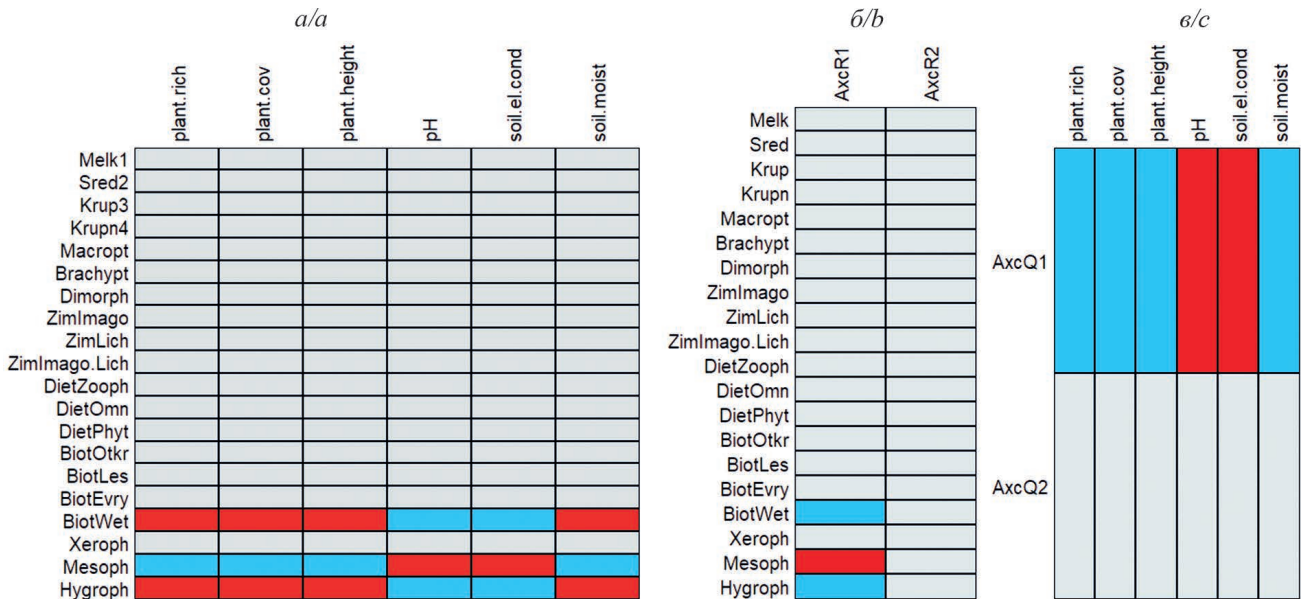


Рис. 9. Результаты комбинированного подхода, сочетающего анализ «четвертого угла» и анализ RLQ: а – корреляционная таблица бивариантных взаимосвязей между каждым признаком и каждой переменной окружающей среды; б – таблица корреляций между первыми двумя осями RLQ для градиентов окружающей среды (AxcR1/AxcR2) и признаками видов; в – корреляционная таблица между первыми двумя осями RLQ для видовых признаков (AxcQ1 и AxcQ2) и переменными окружающей среды

Fig. 9. Results of the approach combining the fourth corner analysis and the RLQ analysis:

a – correlation table of the bivariate relationships between each trait and each environmental variable;

b – correlation table between the first two RLQ axes for environmental gradients (A×R1/A×R2) and species traits;

c – correlation table between the first two RLQ axes for species traits (A×Q1 and A×Q2) and environmental variables

## Заключение

В наши дни R является общепризнанным стандартом в научных публикациях в мире и мощным инструментом анализа данных. Однако у биологов возникает проблема с написанием программного кода. Несмотря на то что в последнее время появилось много литературы на русском языке по R, отдельные вопросы требуют более детального рассмотрения. В частности, методика оценки функционального разнообразия. За последнее десятилетие интерес к функциональной экологии значительно возрос во всем мире. Разработан целый ряд индексов и методов многомерного анализа для исследований функционального разнообразия, которые в основном базируются на пакетах статистической среды R. Предложенный программный код и последовательность этапов оценки функционального разнообразия будут полезны для широкого круга исследователей экологии сообществ насекомых и биоразнообразия.

## Библиографические ссылки / References

1. Keddy PA. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*. 1992; 6:621–626. DOI:10.2307/2389969
2. Magurran AE, McGill BJ. Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford: Oxford University Press; 2011. 345 p.
3. McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 2006;21:178–185. DOI: 10.1016/j.tree.2006.02.002
4. Fukami T, Bezemer TM, Mortimer SR, van der Putten WH. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*. 2005;8:1283–1290. DOI:10.1111/j.1461-0248.2005.00829.x
5. Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*. 2011;48(5):1079–1087. DOI:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
6. Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*. 2006;78:481–501.
7. Hevia V, Martín-López B, Palomo S, García-Llorente M, deBello F, González JA. Trait-based approaches to analyze links between the drivers of change and ecosystem services: synthesizing existing evidence and future challenges. *Ecology and Evolution*. 2017;7:831–844. DOI: 10.1002/ece3.2692

8. Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*. 2013;16:106–115. DOI:10.1111/ele.12073
9. Díaz S, Cabido M. Vival difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 2001;16:646–655. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2
10. Wong MKL, Guénard B, Lewis OT. Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*. 2019;94(3):999–1022. DOI: 10.1111/brv.12488
11. Elek Z, Růžicková J, Ódor P. Functional plasticity of carabids can presume better the changes in community composition than taxon-based descriptors. *Ecological Applications*. 2022;32:e02460. DOI: 10.1002/eap.2460
12. Nolte D, Boutaud E, Kotze DJ, Schuldt A, Assmann T. Habitat specialization, distribution range size and body size drive extinction risk in carabid beetles. *Biodiversity and Conservation*. 2019;28:1267–1283. DOI: 10.1007/s10531-019-01724-9
13. deBello F, Carmona CP, Dias ATC, et al. Handbook of Trait-Based Ecology: From Theory to R Tools. Cambridge: Cambridge University Press; 2021. 308 p. DOI: 10.1017/9781108628426
14. Mammola S, Carmona CP, Guillaume T, Cardoso P. Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*. 2021;35:1869–1885. DOI: 10.1111/1365-2435.13882
15. Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*. 2010;80(3):469–484. DOI: 10.1890/08-2225.1
16. Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. 2005;111:112–118. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
17. Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. 2010;91:299–305. DOI: 10.1890/08-2244.1
18. Freude H, Harde K, Lohse GA. Die Käfer Mitteleuropas. Band 2. Adephaga 1. Carabidae (Laufkäfer). Heidelberg-Berlin: Spektrum-Verlag; 2004. 521 S. (German).
19. Lindroth CH. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica. Volume 15(1). Copenhagen: E. J. Brill Scandinavian Science Press Ltd; 1985. 225 p.
20. Lindroth CH. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica. Volume 15(2). Copenhagen: E. J. Brill Scandinavian Science Press Ltd; 1986. 271 p.
21. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing; 2021.
22. Laliberté E, Legendre P, Shipley B. FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. R package version 1.0–12. Vienna: R Foundation for Statistical Computing; 2026.
23. Dray S, Dufour AB, Chessel D. The ade4 package II: two-table and K-table methods. *R News*. 2007;7(2):47–52.

Статья поступила в редколлегию 06.03.2026.  
Received by editorial board 06.03.2026.