

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ: НОВАЯ ТЕХНИКА ВЫЧИСЛЕНИЯ ИЗМЕРЕНИЯ, ОСНОВАННАЯ НА РАССТОЯНИЯХ И УЧИТЫВАЮЩАЯ ВНУТРИВИДОВУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

© 2024 г. М. В. Ушаков*

Воронежский государственный университет, заповедник “Галичья гора”,
Россия, 399240, Липецкая обл., Задонский р-н, п/о Донское

*e-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Поступила в редакцию 22.11.2022 г.

После доработки 14.11.2023 г.

Принята к публикации 17.11.2023 г.

Предложена новая техника оценки функционального разнообразия, являющаяся по существу способом вычисления квадратичной энтропии Рао. В отличие от исходного способа расчета энтропии новый способ учитывает внутривидовую изменчивость и позволяет оценить такие полезные стороны функционального разнообразия, как функциональное богатство, функциональная выравненность, уникальность каждого вида, вклады в функциональное разнообразие внутривидовой изменчивости и каждого вида, и каждого признака в отдельности. Вместе с тем из-за особенностей вычисления предлагаемая техника может быть применима лишь для абсолютного учета всех организмов в рамках “островного” сообщества или же при сборе материала на основе фиксированного выборочного усилия. В статье приведен пример применения предлагаемой техники к реальным данным учетов грызунов.

Ключевые слова: функциональное разнообразие, альфа-разнообразие, квадратичная энтропия Рао, функциональное несходство видов

DOI: 10.31857/S0367059724020055 EDN: DKQUWK

Видовое разнообразие (*species diversity*), или экологическое разнообразие (*ecological diversity*), характеризует таксономический уровень биологического разнообразия и отражает многообразие форм жизни внутри сообщества. Предполагается, что его показатели описывают экологическую неоднородность занимаемой сообществом территории [1, 2]. Само сообщество составляют образующие его организмы и взаимодействия между ними, т.е. сообщество имеет эмерджентные свойства [3]. Традиционно видовое разнообразие описывается двумя элементами: видовым богатством (*species richness*) и видовыми обилиями (*species abundance*) [4]. Такое описание исходит из предположения, что все виды являются равноценными и только видовые обилия устанавливают важность вида, все особи одного вида не отличаются друг от друга и все обилия оценивались одинаковым способом.

Основанные на таком описании измерения видового разнообразия показали свою результативность при изучении некоторых проблем теоретической и прикладной экологии, например для объяснения причин закономерного и про-

гнозируемого изменения разнообразия с широтой [3, 5, 6] и его тесной связи с площадью [7]. Вместе с тем изучалось влияние видового разнообразия на функционирование экосистем [8–11]. Однако связь между ними оказалась спорной [12–16]. Наряду с этим были высказаны соображения, что процессы на уровне экосистемы зависят не от таксономического разнообразия, а от деятельности участвующих организмов [17]. Например, преобразование в Амазонии лесов в пастбища уменьшает биоразнообразие местных макробеспозвоночных, что приводит к преобладанию дождевого червя *Pontoscolex corethrurus* [18]. В свою очередь дождевой червь вызывает уплотнение почвы и уменьшение ее проницаемости, в результате происходит падение продуктивности пастбищ, и таким образом между наземными и почвенными сообществами устанавливается обратная связь. Поэтому знание деятельности организмов и ее отражение в мере разнообразия должны информировать экологов об экосистемных процессах [19]. Вследствие этого экологи заинтересовались идеей функционального несходства видов (*functional dissimilarity of species*) [20, 21].

Биологический смысл рассматриваемого здесь функционального α -разнообразия (или функционального местного разнообразия, *functional local diversity*), подобно традиционному α -разнообразию, связан с оценкой уровня сложности экосистемы, от которой зависят ее устойчивость и продуктивность. Однако в отличие от традиционного α -разнообразия, при котором сложность системы определяется количеством входящих в нее видов, функциональное α -разнообразие оценивается как разнообразие форм деятельности организмов, связанных с экосистемными процессами. Оценка функционального α -разнообразия позволяет улавливать изменения в проходящих в сообществах процессах в зависимости от уровня или масштаба воздействия, т.е. является мерой экосистемных функций.

Понятие “функциональное разнообразие” появилось в конце 90-х годов прошлого столетия в работе D. Tilman et al. [22], хотя, как показывают в своем обзоре L.M. Laureto et al. [23], сама идея функциональных различий между видами насчитывает уже много столетий. Функциональное разнообразие Тилман определил как “диапазон и значение тех видовых и организменных признаков, которые влияют на функционирование экосистемы” [24]. Поэтому оно может связывать морфологическую, физиологическую и фенологическую изменчивость на уровне особи с экосистемными процессами и закономерностями и включает в неявной форме некоторые механизмы экологических взаимодействий между видами [19].

Хотя формулируемая идея кажется вроде бы понятной, но поскольку функциональные признаки не определены (т.е. не ясно, что измерять), то возникает проблема в том, как оценивать функциональное разнообразие. Поэтому вначале измерение заключалось в простом подсчитывании количества функциональных групп (богатство функциональных групп, *functional group richness*) [24–26]. При этом функциональные группы составляли из функционально похожих, по мнению исследователя, таксонов. Отсюда богатство функциональных групп зависит от субъективности исследователя, а также от произвольности классификаций. У данного подхода имеются и другие недостатки [26, 27]. Вместе с тем влияние биоразнообразия на функционирование экосистемы отражается через признаки, а совокупность признаков определяет условия существования вида. Поэтому требуются непрерывные измерения, непосредственно исполь-

зующие количественные значения признаков. A.R. Solow и S. Polasky [28] предположили, что измерение разнообразия может быть характеристикой распределения точек в пространстве. J.S. Rosenfeld [30], по аналогии с экологической нишей из работы G.E. Hutchinson [29], охарактеризовал функциональное разнообразие как распределение видов в функциональном пространстве, т.е. в пространстве функциональных признаков.

Новое толкование функционального разнообразия и неопределенность того, как его измерять, при разработке мер в конечном итоге породила три группы: меры, основанные на значениях признаков (*trait-value-based*); меры, основанные на деревьях классификации (*dendrogram-based*); меры, основанные на матрице межвидовых расстояний (*distance-based*). Меры, основанные на значениях признаков, измеряют рассеяние видов в пространстве признаков (например, объем выпуклой оболочки, *convex hull volume*, *CHV* [31]; FD_{var} [32]) или взвешенные обилиями значения признаков (например, средневзвешенное по сообществу значение, *community-weighted mean*, *CWM* [33]). Меры, основанные на деревьях классификации, вычисляют длины ветвей функциональной дендрограммы, построенной с применением алгоритма кластеризации к матрице парных расстояний между видами (например, [34, 35]). Однако разные методы кластеризации ведут к разным результатам [36].

Меры, основанные на матрицах расстояний, не требуют кластеризации. B. Walker et al. [37] предложили *FAD* (разнообразие функциональных свойств, *functional attribute diversity*):

$$FAD = \sum_{h=1}^S \sum_{k=1}^S d_{hk},$$

которое представляет собой сумму расстояний d_{hk} между видами h и k ; S — число видов. В качестве d_{hk} предлагается использовать евклидово расстояние или расстояние на его основе. Поскольку *FAD* не удовлетворяет двум критериям (сохранения монотонности, *set monotonicity*, и двойников, *twinning*) из предложенных С. Ricotta [38] для мер функционального разнообразия, то для решения этой проблемы была представлена его модификация — *MFAD* (*modified functional attribute diversity* [39]). Видоизменение показателя заключается в том, что на первом этапе виды со сходными функциональными признаками объединяются в один функциональный вид (*functional species*) или функциональную единицу (*functional unit*). Затем

между функциональными видами вычисляется несходство с использованием метрики расстояний, изменяющихся от 0 до 1. В конце рассчитывается *FAD* для функциональных видов, который делится на число последних.

И *FAD*, и *MFAD* не учитывают видовые обилия и поэтому не в полной мере отражают структуру межвидовых отношений в сообществе. Наряду с ними были предложены меры [40–44], которые учитывают обилие видов. Для оценивания функционального разнообразия достаточно популярной стала квадратичная энтропия Рао (*Rao's quadratic entropy*) [45]:

$$Q = \sum_{h=1}^S \sum_{k=1}^S d_{hk} p_h p_k, \quad (1)$$

где Q — квадратичная энтропия Рао; d_{hk} — несходство между видами h и k ; S — число видов; p_h и p_k — обилие видов h и k соответственно. Квадратичная энтропия Рао толкуется как среднее расстояние между двумя случайно выбранными особями в сообществе [45]. Эта мера обнаруживает связь с другими мерами функционального разнообразия [40, 41, 44] или они из нее выводятся [46]. Когда все $d_{hk} = 1$, тогда мера функционального разнообразия сводится к индексу разнообразия Симпсона ($1 - \sum_{h=1}^S p_h^2$). Квадратичную энтропию Рао легко интерпретировать, и она удовлетворяет большинству критериев, предложенных Рикоттой. Однако, как и *FAD*, Q не удовлетворяет критерию сохранения монотонности. Этот критерий требует, чтобы при добавлении нового вида его значение не уменьшалось.

Для решения данной проблемы было предложено преобразовывать Q в “видовые эквиваленты” (*species equivalents*) [47, 48]. Однако для оценивания функционального α -разнообразия критерий сохранения монотонности кажется ложным. В самом деле, если в сообщество добавляется новый вид, являющийся функционально сходным с уже существующими, то среднее расстояние между видами будет уменьшаться, поскольку увеличится доля схожих видов и соответственно коротких расстояний, т.е. значение меры может стать меньше. Сохранение в этом случае расстояния, которое было до добавления вида, будет противоречить логике. На мой взгляд, критерий сохранения монотонности видится следствием подразделения биологического разнообразия на качественно отличающиеся таксономические единицы и является искусственным

привнесением такого деления в меры функционального разнообразия, где оно не должно иметь места. На это также указывают Z. Botta-Dukát [45] и С. Ricotta [38].

В оригинальном виде (формула 1) мера Q не учитывает внутривидовую изменчивость, поскольку сравнивает средние для видов значения признаков. Важность учета такой изменчивости в мерах функционального разнообразия высказывается разными экологами [49, 50], поскольку качественно и количественно различающиеся особи одного вида могут играть в сообществе разную функциональную роль.

В данной статье я предлагаю новую технику вычисления функционального разнообразия, являющегося по существу квадратичной энтропией Рао. Эта техника учитывает внутривидовую изменчивость и позволяет исследовать разные элементы функционального разнообразия, включая вклад разнокачественности особей в итоговую меру. Работа предлагаемой техники будет продемонстрирована на примере реальных данных учета грызунов в трех биотопах заповедника “Галичья гора”, и проверено предположение, что между сообществами грызунов существуют функциональные различия, которые определяются различиями между биотопами.

ТЕХНИКА ВЫЧИСЛЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО α -РАЗНООБРАЗИЯ

При измерении расстояний между особями по многим признакам ($X_1, X_2, X_3, \dots, X_T$) проблемой является масштаб признака, когда более крупномасштабные признаки изменяются сильнее, чем более мелкомасштабные. Для выравнивания масштабов признаки следует стандартизировать. В нашем случае стандартизация выполняется путем деления значения признака особи на его наибольшее значение в выборке среди всех особей анализируемых видов:

$$\text{st}X_{l,j} = \frac{\log(X_{l,j})}{\max(\log(X_j))}, \quad (2)$$

где $\text{st}X_{l,j}$ — стандартизированное значение логарифма X для j -го признака для l -й особи; $\max(\log(X_j))$ — наибольшее значение логарифма X для j -го признака среди всех особей анализируемых видов в выборке. Наибольшее значение стандартизированных признаков равно 1. Наименьшее значение при больших различиях между видами или особями будет стремиться к нулю, не достигая его.

При измерении несходства для непрерывных признаков обычно применяется евклидово расстояние. Однако в зависимости от количества признаков это расстояние изменяется нелинейно. Поэтому для вычисления несходства между двумя особями за основу было взято другое расстояние из семейства мер расстояний Минковского – расстояние Манхэттена, или расстояние городских кварталов (*city-block*):

$$d_{l,m} = \frac{|stX_{l,1} - stX_{m,1}| + |stX_{l,2} - stX_{m,2}| + \dots + |stX_{l,T} - stX_{m,T}|}{T} = \frac{\sum_{j=1}^T |stX_{l,j} - stX_{m,j}|}{T}. \quad (3)$$

Здесь $d_{l,m}$ – среднее по всем признакам stX_j расстояние Манхэттена между особями l и m ; T – число признаков. Это расстояние не зависит от количества используемых признаков и изменяется от 0 до 1.

Далее для каждой особи подсчитывается среднее расстояние от нее до всех других особей в выборке:

$$I_l = \frac{\sum_{m=1}^{N-1} d_{l,m}}{N-1}, \quad (4)$$

где I_l – среднее расстояние от особи l до всех других особей; $d_{l,m}$ – расстояние от особи l до особи m ; N – общее число особей в выборке.

Следующим шагом определяется среднее расстояние от вида h до всех других видов:

$$D_h = \frac{\sum_{l=1}^{N_h} I_l (l \in h)}{N_h}. \quad (5)$$

Здесь $l \in h$ означает, что особь l относится к виду h ; N_h – число особей вида h . Все полученные расстояния D_h уже взвешены обилиями через структуру матрицы расстояний $d_{l,m}$, но поскольку суммирование производится по видам, то акцент делается на своеобразии последних: чем сильнее вид отличается от других видов выборки, тем выше для него будет значение D_h . Поэтому этот показатель характеризует уникальность вида (*species uniqueness*) в анализируемой совокупности, и $D_h = 1$ будет

говорить о том, что вид полностью отличается от других видов выборки. Таким образом, этот показатель характеризует степень отличия экосистемной функции таксона от других членов совокупности.

Простым суммированием D_h получается мера функционального богатства (*functional richness*):

$$FR = \sum_{h=1}^S D_h, \quad (6)$$

где FR – функциональное богатство; S – количество видов в выборке. Мера изменяется от 0 до S . Если все виды будут полностью уникальными, то FR будет равно количеству видов в выборке.

Чтобы избавиться от влияния таксономического разнообразия, функциональное богатство делится на число видов. В итоге будет получена оценка функционального разнообразия (FD):

$$FD = \frac{FR}{S}. \quad (7)$$

Показатель функционального разнообразия изменяется от 0 до 1. Надо сказать, что ту же оценку можно было получить и другим путем: вычислив среднее значение всех расстояний I_l , полученных для всех особей l из формулы 4, т.е.

$$FD = \frac{\sum_{l=1}^N I_l}{N}, \quad (8)$$

где N – общее количество особей в выборке.

Формула для FD концептуально равнозначна формуле для Q :

$$FD = \frac{FR}{S} = \frac{\sum_{l=1}^N I_l}{N} \approx \sum_{h=1}^S \sum_{k=1}^S d_{hk} p_h p_k = Q, \quad (9)$$

при условии, что все d_{hk} изменяются в диапазоне от 0 до 1 и одинаково учитывают внутривидовую изменчивость. Чтобы это подтвердить, возьмем условную выборку из трех видов с тремя признаками: первый вид, содержащий 10 особей, имеет первый признак со значением 48, второй – со значением 36 и третий – со значением 13; второй вид из 7 особей имеет следующие значения признаков – 58, 40 и 23 соответственно, и третий вид из 3 особей – 60, 23 и 14 соответственно. Наша гипотетическая выборка не содержит внутривидовой изменчивости и подходит для вычисления Q Рао. После логарифмирования и стандартизации значений по формуле 2 и при-

менив формулы 3 и 1 было получено $Q = 0.052$. Для использования предлагаемого мной способа вычисления функционального разнообразия данные для гипотетических видов были клонированы в соответствии с их количеством в выборке, как показано в табл. 1, А. Затем были выполнены вычисления в соответствии с формулами 2–7. В результате было получено значение $FD = 0.059$, которое подтверждает высказанное выше утверждение, что FD концептуально равнозначно Q . Поэтому предлагаемая мера должна обладать теми же свойствами, что и квадратичная энтропия Рао, и имеет сходное толкование.

Влияние внутривидовой изменчивости на значение меры показывает другой пример. Был сгенерирован новый набор данных, в котором значения признаков трех гипотетических видов изменялись случайным образом, а их средние значения соответствовали вводным условиям предыдущего примера (см. табл. 1, Б). В результате было получено $FD = 0.074$. Отсюда следует, что внутривидовая изменчивость повышает функциональное разнообразие сообщества и оригинальная мера Q ее недооценивает.

По аналогии с видовым разнообразием D. Mouillot et al. [51] предложили рассматривать функциональное разнообразие как результат сочетания функционального богатства и функциональной выравненности (*functional evenness*). Похожую конструкцию функционального разнообразия сформулировали N.W. Mason et al. [42]. Под рассмотренным выше функциональным богатством понимается объем пространства, занимаемого видами в пространстве признаков. Эта мера отражает охват используемых сообществом ресурсов. Функциональная выравненность характеризует степень равномерности распределения частот видовых обилий в пространстве признаков и отражает эффективность использования ресурсов.

Для определения функциональной выравненности я предлагаю по каждому анализируемому признаку stX_j построение гистограммы для объединенного распределения особей всех видов выборки с вычислением частот встречаемости p особей в каждом размерном классе гистограммы. Далее для каждого признака вычисляется нормированная величина отклонений частот встре-

Таблица 1. Гипотетическая выборка данных из трех видов с тремя признаками: А – все особи каждого вида одинаковы; Б – для каждого вида для каждого признака были сгенерированы данные, имитирующие внутривидовую изменчивость, на основе распределений случайных чисел со средним значением, соответствующим значению признака из табл. А, и стандартным отклонением, равным 2.5

А			
Вид	Признак 1	Признак 2	Признак 3
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
3	60	23	14
3	60	23	14
3	60	23	14

Б			
Вид	Признак 1	Признак 2	Признак 3
1	49.53	41.19	14.81
1	47.41	33.69	18.16
1	43.00	38.63	15.45
1	45.19	37.57	8.46
1	48.27	33.80	11.80
1	50.57	36.22	16.52
1	46.76	39.15	9.50
1	50.69	38.24	15.44
1	48.07	34.62	12.44
1	47.27	37.18	9.69
2	56.31	37.94	23.20
2	58.89	41.22	22.13
2	56.15	41.51	25.52
2	55.00	41.89	21.80
2	56.00	39.89	28.01
2	61.47	41.30	23.28
2	55.01	42.19	23.35
3	59.81	23.77	12.63
3	62.55	24.27	15.25
3	57.47	19.54	16.79

чаемости особей в размерных классах от средней частоты встречаемости¹:

$$e_j = \sqrt{\frac{\sigma_{p_j}^2}{\bar{p}_j}}, \quad (10)$$

где $\sigma_{p_j}^2$ — дисперсия частот p размерных классов гистограммы для признака j ; $\bar{p}_j$ — среднее значение частоты встречаемости по всем размерным классам для признака j . Среднее значение частоты встречаемости можно определить как обратную величину от числа классов гистограммы. Функциональная выравненность определяется как

$$eFD = 1 - \sqrt[T]{e_1 \cdot e_2 \cdot e_3 \cdot \dots \cdot e_T} = 1 - \sqrt[T]{\prod_{j=1}^T e_j}, \quad (11)$$

где eFD — функциональная выравненность; T — число признаков. Хотя результат, полученный в соответствии с предложенной формулой, почти не зависит от количества классов в гистограмме, тем не менее для построения гистограммы рекомендую использовать число интервалов, разбивающих диапазон признака, равное 10. Показатель функциональной выравненности изменяется от 0 до 1. Когда особи анализируемых видов распределены по размерным классам диапазона признака крайне неравномерно, тогда показатель стремится к нулю. И наоборот, если все размерные классы представлены одинаково, тогда показатель примет значение 1.

Поочередно исключая из расчетов анализируемые виды, можно оценить вклад каждого вида h (*species contribution*) в итоговом показателе разнообразия:

$$sC_h = \frac{FR - sFR_h}{FR}. \quad (12)$$

Здесь sC_h — вклад вида h в функциональное разнообразие; sFR_h — функциональное богатство, полученное в результате исключения вида h .

Аналогично можно оценить вклад каждого признака j (*trait contribution*) в итоговом показателе разнообразия:

$$tC_j = \frac{FR - tFR_j}{FR}. \quad (13)$$

Здесь tC_j — вклад признака j в функциональное разнообразие; tFR_j — функциональное богатство, полученное в результате исключения признака j .

Функциональное разнообразие можно разложить на составляющие: те, которые задаются различиями между видами, и те, которые задаются внутривидовой изменчивостью:

$$FD = mFD + isFD, \quad (14)$$

где mFD — межвидовая компонента и $isFD$ — внутривидовая компонента. Для оценивания межвидовой компоненты исходные данные заменяются средними значениями признаков подобно тому, как показано в табл. 1, А. Затем по формулам 2–7 (или формулам 2, 3, 8) вычисляется mFD . В соответствии с формулой 14 путем вычитания mFD из FD оценивается $isFD$. Отсюда можно определить вклад внутривидовой изменчивости (*contribution of intraspecific variability*, isC) как

$$isC = \frac{FD - mFD}{FD} = \frac{isFD}{FD}. \quad (15)$$

Все вычисления осуществляли в программах StatSoft STATISTICA 7.0 и MathCAD 2014.

ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДАННЫЕ

В качестве примера реальных данных были использованы результаты учетов грызунов на территории заповедника “Галичья гора”, взятые из “Летописи природы” за 2019 г. [52]. Учеты проводились В.Ю. Недосекиным 3–4 сентября 2019 г. с помощью ловушко-линий в трех последовательно расположенных вдоль геоботанического профиля станциях урочища Морозова гора: нагорной дубраве, пойменном лугу и береговом сообществе. Нагорная дубрава после пожара 2010 г. главным образом состоит из поросли *Quercus robur* L. Пойменный луг в основном представлен корневищными и дерновинными злаками. Береговое сообщество по большей части состоит из *Salix euxina* I.V. Belyaeva и *Acer negundo* L. В каждой станции отработано по 100 ловушко-суток (выставлялось по 50 давилок типа Геро без трапиков с 5-метровым интервалом в линии в течение двух дней) [52]. В качестве приманки использовался черный хлеб, смоченный растительным маслом.

¹ Нормированную величину отклонений частот встречаемости особей в размерных классах от средней частоты встречаемости можно вычислить и с использованием индекса Шеннона–Уивера: $e_j = 1 - H'_j / H'_{\max} = 1 + \sum p_{ij} \log_{10}(p_{ij}) / \log_{10}(N)$. Здесь: H'_j — энтропия Шеннона для признака j ; $H'_{\max}$ — наибольшая возможная энтропия при равномерном распределении частот признака по N классам гистограммы; p_{ij} — частота встречаемости j -го признака в i -м классе гистограммы. Для $N = 10$ формула упрощается до $e_j = 1 + \sum p_{ij} \log_{10}(p_{ij})$.

Из метрических признаков у грызунов измеряли длину тела (L.), длину хвоста (L.cd.) и длину задней лапы (L.r.c.). Обобщенные результаты учетов по биотопам с усреднением измерений по возрастным группам зверьков приведены в табл. 2–4. Всего было отмечено пять видов грызунов

из двух семейств: европейская рыжая полевка *Myodes glareolus* Schreber, 1780 (сем. Cricetidae Fischer, 1817, подсем. Arvicolinae Gray, 1821), обыкновенная полевка *Microtus arvalis* Pallas, 1778, малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 (сем. Muridae Illiger, 1811), желто-

Таблица 2. Обобщенные результаты осеннего учета грызунов с помощью ловушко-линий в нагорной дубраве Морозовой горы в заповеднике “Галичья гора” с усреднением измерений по возрастным группам

Вид	Признак	Возрастные группы							
		juveniles		subadultus		adultus		общее	
		$X \pm S.E.$, мм	n	$X \pm S.E.$, мм	n	$X \pm S.E.$, мм	n	$X \pm S.E.$, мм	n
<i>Myodes glareolus</i>	L.	75.5 $\pm$ 0.50	2	95.2 $\pm$ 0.82	15	102.3 $\pm$ 1.80	9	96.2 $\pm$ 1.56	26
	L.cd.	34.8 $\pm$ 1.25		43.7 $\pm$ 0.62		45.6 $\pm$ 0.85		43.7 $\pm$ 0.71	
	L.r.c.	15.9 $\pm$ 0.15		16.9 $\pm$ 0.08		17.2 $\pm$ 0.13		17.0 $\pm$ 0.09	
<i>Microtus arvalis</i>	L.					115.0	1	115.0	1
	L.cd.					42.0		42.0	
	L.r.c.					16.1		16.1	
<i>Sylvaemus uralensis</i>	L.			89.1 $\pm$ 1.93	11			89.1 $\pm$ 1.93	11
	L.cd.			75.2 $\pm$ 2.17				75.2 $\pm$ 2.17	
	L.r.c.			19.7 $\pm$ 0.17				19.7 $\pm$ 0.17	
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	L.					100.3 $\pm$ 2.85	3	100.3 $\pm$ 2.85	3
	L.cd.					90.5 $\pm$ 3.12		90.5 $\pm$ 3.12	
	L.r.c.					24.2 $\pm$ 0.46		24.2 $\pm$ 0.46	
<i>Apodemus agrarius</i>	L.			89.0 $\pm$ 2.08	3	102.5 $\pm$ 3.50	2	94.4 $\pm$ 3.67	5
	L.cd.			68.9 $\pm$ 2.63		67.1 $\pm$ 3.65		68.1 $\pm$ 1.90	
	L.r.c.			17.9 $\pm$ 0.19		18.0 $\pm$ 0.25		17.9 $\pm$ 0.13	

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: L. — длина тела, L.cd. — длина хвоста, L.r.c. — длина задней лапы, $X \pm S.E.$ — среднее значение признака и его стандартная ошибка, n — число отловленных особей. Возрастные группы условно определяли по весу зверьков. Данные представлены в таком виде для того, чтобы показать, за счет чего возникает внутривидовая изменчивость; в вычислении функционального разнообразия возрастные группы не использовались.

Таблица 3. Обобщенные результаты осеннего учета грызунов с помощью ловушко-линий в пойменном лугу Морозовой горы в заповеднике “Галичья гора” с усреднением измерений по возрастным группам

Вид	Признак	Возрастные группы							
		juveniles		subadultus		adultus		общее	
		$X \pm S.E.$, мм	n	$X \pm S.E.$, мм	n	$X \pm S.E.$, мм	n	$X \pm S.E.$, мм	n
<i>Myodes glareolus</i>	L.								
	L.cd.								
	L.r.c.								
<i>Microtus arvalis</i>	L.	81.0 $\pm$ 2.42	4	93.6 $\pm$ 0.98	10	110.1 $\pm$ 3.20	10	98.4 $\pm$ 2.65	24
	L.cd.	26.3 $\pm$ 1.17		32.6 $\pm$ 0.67		36.8 $\pm$ 1.53		33.3 $\pm$ 1.04	
	L.r.c.	14.2 $\pm$ 0.09		15.4 $\pm$ 0.19		15.7 $\pm$ 0.25		15.4 $\pm$ 0.17	
<i>Sylvaemus uralensis</i>	L.			89.0	1			89.0	1
	L.cd.			75.2				75.2	
	L.r.c.			20.2				20.2	
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	L.								
	L.cd.								
	L.r.c.								
<i>Apodemus agrarius</i>	L.			89.2 $\pm$ 1.33	6			89.2 $\pm$ 1.33	6
	L.cd.			65.1 $\pm$ 1.36				65.1 $\pm$ 1.36	
	L.r.c.			17.5 $\pm$ 0.18				17.5 $\pm$ 0.18	

Таблица 4. Обобщенные результаты осеннего учета грызунов с помощью ловушко-линий в береговом сообществе Морозовой горы в заповеднике “Галичья гора” с усреднением измерений по возрастным группам

Вид	Признак	Возрастные группы							
		juveniles		subadultus		adultus		общее	
		$X \pm S.E., \text{ мм}$	n	$X \pm S.E., \text{ мм}$	n	$X \pm S.E., \text{ мм}$	n	$X \pm S.E., \text{ мм}$	n
<i>Myodes glareolus</i>	L.			99.5 ± 1.73	6	106.0 ± 3.06	3	101.7 ± 1.79	9
	L.cd.			45.3 ± 1.42		48.9 ± 1.37		46.5 ± 1.16	
	L.r.c.			17.0 ± 0.24		17.2 ± 0.15		17.1 ± 0.16	
<i>Microtus arvalis</i>	L.								
	L.cd.								
	L.r.c.								
<i>Sylvaemus uralensis</i>	L.			92.0 ± 0.65	24	97.0 ± 0.52	6	93.0 ± 0.65	30
	L.cd.			78.2 ± 0.83		80.6 ± 1.29		78.6 ± 0.73	
	L.r.c.			19.9 ± 0.17		20.4 ± 0.10		20.0 ± 0.14	
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	L.					104.0 ± 4.97	4	104.0 ± 4.97	4
	L.cd.					99.5 ± 3.40		99.5 ± 3.40	
	L.r.c.					24.9 ± 0.08		24.9 ± 0.08	
<i>Apodemus agrarius</i>	L.					96.0	1	96.0	1
	L.cd.					79.7		79.7	
	L.r.c.					21.4		21.4	

горлая мышь *S. flavicollis* Melchior, 1834 и полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, 1771. Все пять видов отловлены только в нагорной дубраве, где наиболее массовым видом была рыжая полевка. Всего в этой станции отловлено 46 зверьков. В береговом сообществе были пойманы 44 зверька, которые принадлежали к четырем видам; в сборе отсутствовала только обыкновенная полевка. Наибольшее количество зверьков пришлось на малую лесную мышь. В пойменном лугу был отловлен 31 зверек. Эта станция содержала лишь три вида грызунов: обыкновенную полевку, малую лесную и полевую мышей, при этом наиболее массовой была обыкновенная полевка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

К сожалению, имеющиеся данные учетов не содержат повторных сборов в однотипных биотопах. Следовательно, невозможно провести проверки различий между сообществами. По этой причине дальнейшие рассуждения носят характер возможных предположений, вытекающих из полученных значений.

Рассмотренные природные сообщества грызунов заповедника “Галичья гора” представляются довольно бедными. С точки зрения видового разнообразия (см. табл. 5) наиболее скудным выглядит сообщество в пойменном лугу: в нем отмечено всего три вида и отловлено наименьшее количество зверьков. Наиболее

Таблица 5. Видовое богатство и показатели функционального разнообразия трех сообществ грызунов в биотопах урочища Морозова гора заповедника “Галичья гора”

Показатель	Стация		
	нагорная дубрава	пойменный луг	береговое сообщество
<i>S</i>	5	3	4
<i>N</i>	46	31	44
<i>FR</i>	0.246	0.193	0.164
<i>FD</i>	0.049	0.064	0.041
<i>eFD</i>	0.677	0.707	0.686

Примечание. *S* – число видов, *N* – количество отловленных зверьков, *FR* – функциональное богатство, *FD* – функциональное разнообразие, *eFD* – функциональная выравненность.

разнообразным кажется сообщество в нагорной дубраве с наибольшими числом отмеченных видов и количеством отловленных зверьков.

Значения функционального богатства последовательно уменьшаются от нагорной дубравы (*FR* = 0.246) к береговому сообществу (*FR* = 0.164). Максимальные значения функционального разнообразия получены для пойменного луга (*FD* = 0.064), минимальные – для берегового сообщества (*FD* = 0.041). Грызуны пойменного луга также отличались наибольшими значениями функциональной выравненности (*eFD* = 0.707), а наименьшие ее значения были у грызунов нагорной дубравы (*eFD* = 0.677).

Таблица 6. Уникальность и вклад видов грызунов в функциональное разнообразие их сообществ в урочище Морозова гора заповедника “Галичья гора”

Вид	Стация								
	нагорная дубрава			пойменный луг			береговое сообщество		
	isC	D	sC	isC	D	sC	isC	D	sC
	0.103			0.154			0.098		
<i>Myodes glareolus</i>		0.036	0.248		—	—		0.056	0.530
<i>Microtus arvalis</i>		0.047	0.200		0.042	0.779		—	—
<i>Sylvaemus uralensis</i>		0.048	0.215		0.088	0.460		0.025	–0.084
<i>Sylvaemus flavicollis</i>		0.075	0.346		—	—		0.056	0.392
<i>Apodemus agrarius</i>		0.039	0.149		0.063	0.295		0.027	0.160

Примечание. isC — вклад внутривидовой изменчивости, D — уникальность вида, sC — вклад вида.

Грызуны пойменного луга также продемонстрировали наибольший вклад внутривидовой изменчивости в функциональное разнообразие (isC = 0.154; табл. 6). Наименьший вклад отмечен для грызунов берегового сообщества (isC = 0.098).

Для сообществ заповедника в целом была отмечена относительно невысокая уникальность составляющих его видов грызунов (см. табл. 6). Это вполне ожидаемо в связи с размерной и морфологической однотипностью их населения. Основная масса видов грызунов в нагорной дубраве имеет почти сходную уникальность, изменяясь в диапазоне от 0.036 до 0.048. Исключением является желтогорлая мышь с более высоким для нее значением $D = 0.075$. Скорее всего, это объясняется более длинными хвостами и задними лапами у этого вида по сравнению с другими грызунами сообщества (см. табл. 2). Вклад желтогорлой мыши в функциональное разнообразие также оказался наиболее высоким ($sC = 0.346$). У других видов он был меньше и изменялся от 0.149 до 0.245. В пойменном лугу наиболее уникальным видом стала малая лесная мышь ($D = 0.088$), также, видимо, из-за более длинных по сравнению с двумя другими видами хвостов и задних лап (см. табл. 3). Ее вклад в функциональное разнообразие ($sC = 0.460$) оказался выше, чем у желтогорлой мыши в дубраве. Но еще больший вклад ($sC = 0.779$) внесла наименее уникальная ($D = 0.042$) обыкновенная полевка, поскольку в выборке она была представлена наиболее разноразмерными особями (см. табл. 3). В береговом сообществе наибольший вклад ($sC = 0.530$) в функциональное разнообразие внесла рыжая полевка. На втором месте оказался вклад желтогорлой мыши ($sC = 0.392$). В сообществе эти два вида также показали сходную и наибольшую свою уникальность ($D = 0.056$). Интересно также, что фактическое наиболее низкое своеобра-

зие ($D = 0.024$) малой лесной мыши в сочетании с ее высокой представленностью и невысокой изменчивостью особей (см. табл. 4) приводит к уменьшению функционального разнообразия сообщества, что выражается в отрицательном вкладе вида ($sC = -0.084$).

Рассматривая вклад признаков в функциональное разнообразие, видно (см. табл. 7), что наибольший антивклад делает длина тела. Это можно объяснить невысоким разнообразием данного признака среди разных видов грызунов. Другими словами, у грызунов заповедника довольно однородные размеры тела. Длина задней лапы в сообществе грызунов луга также понижает функциональное разнообразие. Но из-за наличия в дубраве и береговом сообществе желтогорлой мыши, выделяющейся среди грызунов своими крупными значениями этого признака, итоговый вклад признака близок к нулю. Во всех трех сообществах главный вклад в функциональное разнообразие вносит длина хвоста, которая сильно изменяется у представителей двух семейств грызунов.

Таблица 7. Вклад признаков в функциональное разнообразие сообществ грызунов в урочище Морозова гора заповедника “Галичья гора”

Признак	Стация		
	нагорная дубрава	пойменный луг	береговое сообщество
L.	–0.249	–0.310	–0.301
L.cd.	0.301	0.425	0.244
L.r.c.	–0.052	–0.115	0.057

Примечание. L. — длина тела, L.cd. — длина хвоста, L.r.c. — длина задней лапы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Формула 1 для вычисления квадратичной энтропии Рао основана на том, что все особи одно-

го вида не отличаются друг от друга, и поэтому недооценивает внутривидовую разнокачественность особей. Предложенная в статье техника оценки функционального разнообразия позволяет устранить этот недостаток. На искусственном материале показано, что при отсутствии внутривидовой изменчивости получаемый показатель FD не отличается от традиционного значения Q . Вместе с тем включение в расчеты внутривидовой изменчивости приводит к увеличению этого показателя.

Применение предлагаемой мной техники к реальным данным трех сообществ грызунов заповедника “Галичья гора” показало, что внутривидовое разнообразие повысило функциональное разнообразие примерно на 10–15% (от $isC = 0.098$ – для берегового сообщества до $isC = 0.154$ – для пойменного луга). Видимо, именно относительно высокое внутривидовое разнообразие обеспечило наибольшее среди трех биотопов функциональное разнообразие для бедного видами сообщества грызунов из пойменного луга. Здесь грызуны также наиболее эффективно использовали ресурсы биотопа (значение функциональной выравненности).

Нагорная дубрава характеризуется более широким охватом используемых грызунами ресурсов (функциональное богатство). При этом эффективность их использования ниже, чем на пойменном лугу. Также здесь наблюдалось и низкое внутривидовое разнообразие.

Наименьшее значение функционального разнообразия характерно для грызунов берегового сообщества. Оно характеризуется и наиболее узким охватом используемых ресурсов, и низкой эффективностью их использования, и наименьшим внутривидовым разнообразием зверьков.

Исследования, посвященные функциональному разнообразию, традиционно обращаются к так называемым функциональным признакам, т.е. к таким признакам, которые каким-то образом должны быть связаны с экосистемными процессами, как их понимал D. Tilman (см. [24]). Например, считается, что такие признаки должны быть связаны с первичной продуктивностью или биогенным распадом органического вещества, динамикой питательных веществ и т.п. Более того, было предложено разделять функциональные признаки на признаки влияния (*functional effect traits*), т.е. те, через которые организмы оказывают влияние на экосистемные процессы, и

признаки ответа (*functional response traits*), т.е. те, через которые организмы реагируют на изменение среды [17, 53]. Однако на экосистемные процессы признаки сами по себе не влияют. Влияние оказывают организмы, которые являются их носителями. Поэтому признаки всего лишь характеризуют деятельность своего носителя. Они являются продуктом приспособления организма в ходе эволюции к меняющимся условиям обитания, и поэтому все они – функциональные. При этом через какие-то признаки организм действительно может прямо воздействовать на экосистемные процессы (например, через признаки роющих конечностей у животных), но в основном признаки являются маркерами экологической роли организма, и они могут быть одновременно и признаками влияния, и признаками ответа. Лишь в ходе исследования можно выяснить, какие это признаки. Предложенная техника позволяет провести изучение с точки зрения их связи с функциональным разнообразием.

Полученные значения tC свидетельствуют о том, что из рассмотренных признаков лишь длина хвоста вносит положительный вклад в функциональное разнообразие: наибольший вклад имеют грызуны пойменного луга, наименьший – берегового сообщества. Длина хвоста маркирует грызунов двух семейств. Семейство Muridae составляют преимущественно семеноядные длиннохвостые зверьки, приспособленные к полудревесному образу жизни [54, 55]. Для этих грызунов характерна сезонность в питании с переходами от поедания семян к потреблению зеленых частей растений. Подсемейство Arvicolinae семейства Cricetidae составляют короткохвостые норовые животные со смещением питания в сторону зеленоядности. У них зеленые части растений являются почти постоянным компонентом пищи (более семеноядная рыжая полевка в зимнее время переходит на поедание побегов и коры кустарников). Поэтому признак длины хвоста можно рассматривать как функциональный признак ответа в традиционном понимании. Три рассмотренных сообщества грызунов различаются по структуре питания, которая отражает различия в структуре растительности биотопов.

D. Schmera et al. [56] указывают на важность оценки вклада видов в функциональное разнообразие, особенно в отношении их значения для природоохранного применения. Полученные мной результаты обнаруживают линейное возрастание вклада вида в результате увеличения его уникальности. Так, после исключения

выбросов (наблюдений, выходящих за пределы 95%-ных доверительных интервалов) совокупные данные из табл. 6 хорошо аппроксимировались с помощью линейной регрессии $sC_h = 4.79D_h + 0.02$ ($R^2 = 0.75$, $F_{1,7} = 21.47$, $p = 0.002$). Исключение составили обыкновенная полевка из пойменного луга, рыжая полевка и малая лесная мышь из берегового сообщества. Они продемонстрировали другое влияние на вклад вида — через сочетание высокого обилия с внутривидовой изменчивостью.

Вклады видов отражают структуру их влияния на функциональное разнообразие сообщества. К сожалению, не понятно, как ее толковать. В нагорной дубраве все виды имеют почти равные вклады. Наоборот, сильно неравные вклады вносят грызуны пойменного луга и берегового сообщества. При этом нельзя утверждать, что вклад связан с величиной какого-то ресурса. Возможно, накопление данных и новые исследования смогут внести ясность в вопрос интерпретации вклада. Вполне определенно можно лишь сказать, что для функционального разнообразия значение имеет морфологическое (и, следовательно, экологическое) своеобразие вида.

Я считаю, что при анализе лучше использовать непрерывные метрические признаки, которые в большей степени отражают связь между онтогенезом особи и средой ее обитания. Дискретные признаки менее “экологичны” и в значительной мере определяются филогенезом таксона. Поэтому в измерение функционального разнообразия они, скорее, будут вносить некоторый статистический “шум”, не относящийся к разнообразию экологических условий.

Помимо преимуществ по сравнению с другими способами измерения функционального разнообразия, предложенная техника также имеет ограничения, усложняющие ее применение. Нельзя отдельно вычислить матрицу расстояний, добавить в нее внутривидовую изменчивость и затем перемножить на веса, задаваемые отдельно измеренными обилиями. Все вычисления производятся одновременно. Отсюда для применения техники и сравнимости результатов в исследовании должно либо выполняться абсолютное измерение и учет всех особей некоторого “островного” сообщества, либо сбор материала должен осуществляться на основе заданного выборочного усилия. В качестве выборочного усилия может использоваться, например, фиксированное расстояние, пройденное сборщиком, или

предопределенное время, которое он потратит на сбор материала, заданная учетная площадь, ловушко-линия фиксированной длины с заданным временем экспозиции и т.д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Функциональное разнообразие рассматривается как ключ к пониманию экосистемных процессов. Предложенная в статье новая техника вычисления функционального разнообразия, по существу являющегося квадратичной энтропией Рао, учитывает внутривидовую изменчивость, а также позволяет оценить и другие полезные стороны функционального разнообразия: функциональное богатство, функциональную выравненность, уникальность каждого вида, вклады в функциональное разнообразие внутривидовой изменчивости и каждого вида, и каждого признака отдельно.

На примере трех сообществ грызунов показана дискриминантная способность разложения функционального разнообразия на отдельные его составляющие, которая может помочь в изучении связи между элементами и экосистемными процессами. Например, наиболее высокое внутривидовое разнообразие, определяющее и самое высокое функциональное разнообразие, отличает самое бедное видами грызунов сообщество пойменного луга от двух других сообществ. Внутривидовое разнообразие грызунов пойменного луга обеспечило и наибольшую эффективность в использовании ресурсов биотопа. Главным источником внутривидовой изменчивости стала обыкновенная полевка, типичный вид травянистых биомов. Грызуны нагорной дубравы и берегового сообщества также имели свои особенности. При этом надо понимать, что анализируемые данные были лишь “мгновенным снимком” динамики экосистемных процессов. Более полную картину можно получить при анализе данных долговременных наблюдений.

Также обнаружено, что вклад вида в функциональное разнообразие может определяться либо морфологическим своеобразием организма, либо сочетанием его обилия с внутривидовой изменчивостью. Другими словами, своеобразие организма или его высокая изменчивость повышают сложность экосистемы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансирования работы не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных. Для анализа были использованы опубликованные данные.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. 1972. V. 21. № 2/3. P. 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
2. *MacArthur R.H.* Species packing and competitive equilibrium for many species // *Theoretical Population Biology*. 1970. V. 1. № 1. P. 1–11. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(70\)90039-0](https://doi.org/10.1016/0040-5809(70)90039-0)
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
4. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
5. Пуанка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
6. *Krebs C.J.* Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. N.Y.: Harper and Row, 1985. 800 p.
7. *MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967. 224 p.
8. *Engelhardt K., Ritchie M.* Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services // *Nature*. 2001. V. 411. № 6838. P. 687–689. <https://doi.org/10.1038/35079573>
9. *Jonsson M., Malmqvist B.* Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects // *Oikos*. 2000. V. 89. № 3. P. 519–523. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890311.x>
10. *Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P.* et al. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1995. V. 347. № 1321. P. 249–262. <http://doi.org/10.1098/rstb.1995.0025>
11. *Tilman D.* Biodiversity: population versus ecosystem stability // *Ecology*. 1996. V. 77. № 2. P. 350–363. <https://doi.org/10.2307/2265614>
12. *Huston M.* Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity // *Oecologia*. 1997. V. 110. P. 449–460. <https://doi.org/10.1007/s004420050180>
13. *Wardle D.A.* Biodiversity, ecosystems and interactions that transcend the interface // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. V. 14. № 4. P. 125–127. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01600-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01600-6)
14. *Schmid B.* The species richness–productivity controversy // *Trends in Ecology & Evolution*. 2002. V. 17. № 3. P. 113–114. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02422-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02422-3)
15. *Tilman D.* Distinguishing between the effects of species diversity and species composition // *Oikos*. 1997. V. 80. № 1. P. 185. <https://doi.org/10.2307/3546532>
16. *Lepš J., Brown V.K., Diaz Len T.A.* et al. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities // *Oikos*. 2001. V. 92. № 1. P. 123–134. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920115.x>
17. *Hooper D.U., Chapin III F.S., Ewel J.J.* et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge // *Ecological Monographs*. 2005. V. 75. № 1. P. 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
18. *Chauvel A., Grimaldi M., Barros E.* et al. Pasture damage by an Amazonian earthworm // *Nature*. 1999. V. 398. P. 32–33. <https://doi.org/10.1038/17946>
19. *Petchey O.L., O’Gorman E.J., Flynn D.F.B.* A functional guide to functional diversity measures // *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford: Oxford University Press, 2009. P. 49–59. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199547951.003.0004>
20. *Chapin III F.S., Walker B.H., Hobbs R.J.* et al. Biotic control over the functioning of ecosystems // *Science*. 1997. V. 277. № 5325. P. 500–504. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.500>
21. *Pavoine S., Ricotta C.* Measuring functional dissimilarity among plots: adapting old methods to new questions // *Ecological Indicators*. 2019. V. 97. P. 67–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.048>
22. *Tilman D., Knops J., Wedin D.* et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes // *Science*. 1997. V. 277. № 5330. P. 1300–1302. <http://dx.doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
23. *Laureto L.M., Cianciaruso M.V., Samia D.S.* Functional diversity: an overview of its history and applicability // *Natureza & Conservacao*. 2015. V. 13. P. 112–116. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>
24. *Tilman D.* Functional diversity // *Encyclopedia of Biodiversity*. San Diego: Academic Press, 2001. V. 3. P. 109–120. <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00132-2>
25. *Diaz S., Cabido M.* Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. V. 16. № 11. P. 646–655.

- [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
26. *Gitay H., Noble I.R.* What are functional types and how should we seek them? // *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. P. 3–19.
27. *Jaksić F.M., Medel R.G.* Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters // *Oecologia*. 1990. V. 82. P. 87–92.
<https://doi.org/10.1007/BF00318537>
28. *Solow A.R., Polasky S.* Measuring biological diversity // *Environmental and Ecological Statistics*. 1994. V. 1. № 2. P. 95–103.
<https://doi.org/10.1007/BF02426650>
29. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. V. 22. P. 415–427.
<http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
30. *Rosenfeld J.S.* Functional redundancy in ecology and conservation // *Oikos*. 2002. V. 98. № 1. P. 156–162.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>
31. *Cornwell W.K., Schwillk L.D., Ackerly D.D.* A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // *Ecology*. 2006. V. 87. № 6. P. 1465–1471.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:atthf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:atthf]2.0.co;2)
32. *Mason N.W.H., MacGillivray K., Steel J.B.* et al. An index of functional diversity // *Journal of Vegetation Science*. 2003. V. 14. № 4. P. 571–578.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x>
33. *Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S.* et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! // *Functional Ecology*. 2007. V. 22. № 1. P. 134–147.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
34. *Petchey O.L., Gaston K.J.* Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecology Letters*. 2002. V. 5. № 3. P. 402–411.
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
35. *Podani J., Schmera D.* On dendrogram-based measures of functional diversity // *Oikos*. 2006. V. 115. № 1. P. 179–185.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15048.x>
36. *Poos M.S., Walker S.C., Jackson D.A.* Functional diversity indices can be driven by methodological choices and species richness // *Ecology*. 2009. V. 90. № 2. P. 341–347.
<https://doi.org/10.1890/08-1638.1>
37. *Walker B., Kinzig A., Langridge J.* Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species // *Ecosystems*. 1999. V. 2. P. 95–113.
<https://doi.org/10.1007/s100219900062>
38. *Ricotta C.* A Note on functional diversity measures // *Basic and Applied Ecology*. 2005. V. 6. № 5. P. 479–486.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.02.008>
39. *Schmera D., Erős T., Podani J.* A measure for assessing functional diversity in ecological communities // *Aquatic Ecology*. 2009. V. 43. P. 157–167.
<https://doi.org/10.1007/s10452-007-9152-9>
40. *Laliberté E., Legendre P.* A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits // *Ecology*. 2010. V. 91. № 1. P. 299–305.
<https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
41. *Ricotta C., Szeidl L.* Towards a unifying approach to diversity measures: bridging the gap between the Shannon entropy and Rao's quadratic index // *Theoretical Population Biology*. 2006. V. 70. № 3. P. 237–243.
<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2006.06.003>
42. *Mason N.W., Mouillot D., Lee W.G.* et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity // *Oikos*. 2005. V. 111. № 1. P. 112–118.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
43. *Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D.* New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology // *Ecology*. 2008. V. 89. № 8. P. 2290–2301.
<https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
44. *de Bello F., Carmona C.P., Lepš J.* et al. Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms // *Oecologia*. 2016. V. 180. № 4. P. 933–940.
<https://doi.org/10.1007/s00442-016-3546-0>
45. *Botta-Dukát Z.* Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits // *Journal of Vegetation Science*. 2005. V. 16. № 5. P. 533–540.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
46. *Chiu C.-H., Chao A.* Distance-based functional diversity measures and their decomposition: A framework based on Hill numbers // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. № 7. Art. e100014.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100014>
47. *Ricotta C., Szeidl L.* Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy // *Theoretical Population Biology*. 2009. V. 76. № 4. P. 299–302.
<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2009.10.001>
48. *de Bello F., Lavergne S., Meynard C.N.* et al. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth // *Journal of Vegetation Science*. 2010. V. 21. № 5. P. 992–1000.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x>
49. *Cianciaruso M.V., Batalha M.A., Gaston K.J.* et al. Including intraspecific variability in functional diversity // *Ecology*. 2009. V. 90. № 1. P. 81–89.
<https://doi.org/10.1890/07-1864.1>
50. *de Bello F., Lavorel S., Albert C.H.* et al. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity // *Methods in Ecology and Evolution*. 2011. V. 2. № 2. P. 163–174.
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>

51. Mouillot D., Mason W.H., Dumay O. et al. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity // *Oecologia*. 2005. V. 142. № 3. P. 353–359. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7>
52. Летопись природы заповедника “Галичья гора” за 2019 год. Книга № 47. Воронеж: Заповедник “Галичья гора”, 2020. 139 с.
53. Hooper D., Buchmann N., Degrange V. et al. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning // *Biodiversity and Ecosystems Functioning: A Current Synthesis*. Oxford: Oxford University Press, 2002. P. 195–208.
54. Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А. и др. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 640 с.
55. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: 1995. 522 с.
56. Schmera D., Podani J., Erős T. Measuring the contribution of community members to functional diversity // *Oikos*. 2009. V. 118. № 7. P. 961–971. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17076.x>

FUNCTIONAL ALPHA DIVERSITY: A NEW DISTANCE-BASED MEASUREMENT CALCULATIONS TECHNIQUE THAT ACCOUNTS FOR INTRASPECIFIC VARIABILITY

M. V. Ushakov*

Voronezh State University, Galichya Mountain Nature Reserve, Lipetsk region, Zadonsky district, Donskoye village, 399240, Russia

*e-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Abstract — A new technique for assessing functional diversity is proposed, which is essentially a way to calculate Rao’s quadratic entropy. In contrast to the original method of calculating entropy, the new method takes into account intraspecific variability and allows us to evaluate other useful aspects of functional diversity, such as functional richness, functional evenness, the uniqueness of each species, and the contributions to functional diversity of intraspecific variability of each species and each trait separately. However, due to the peculiarities of the calculation, the proposed technique can only be applicable for an absolute count of all organisms within the “island” community or when collecting material based on a fixed sampling effort. The article provides an example of the application of the proposed technique to real rodent trapping data.

Keywords: functional diversity, alpha diversity, Rao’s quadratic entropy, functional dissimilarity of species