

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«УДМУРТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**ИНСТИТУТ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК**

**Кафедра ботаники, зоологии и биоэкологии**

**Направление подготовки магистратуры 06.04.01.02 биология  
(биоэкология)**

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА**

**МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ**

**на тему**

**«Функциональное разнообразие пауков Удмуртской Республики»**

Работу выполнил студент группы ОМ-06.04.01.02 -21

Созонтов Артём Николаевич / \_\_\_\_\_

Научный руководитель к.б.н., доцент

Ермолаев Иван Владимирович / \_\_\_\_\_

Заведующий кафедрой

доцент, д.б.н.

Науменко Николай Иванович

\_\_\_\_\_  
(решение о допуске)

«\_\_» \_\_\_\_\_ 20\_\_ г.

**Ижевск – 2020 г.**

## Содержание

Введение .....	4
Глава 1. Обзор литературы .....	7
1.1. Функциональное разнообразие, трейты и trait-based подход... Что все это значит? .....	7
1.2. Неужели функциональное разнообразие действительно та важно? .....	11
1.3. Что нового идея функционального разнообразия дает для понимания природы? .....	13
1.4. Что такое гильдии и функциональные группы? .....	16
1.5. Как изучать функциональное разнообразие? .....	18
1.6. Как измерять функциональное разнообразие? .....	24
1.7. Как сравнивать и выбирать индексы FD? .....	39
Глава 2. Природные условия региона исследования .....	44
Глава 3. Методика исследования и материалы .....	49
3.1. Охват территории исследований .....	49
3.2. Исследованные типы биотопов .....	50
3.3. Методы сбора пауков .....	60
3.4. Методы камеральной обработки материала .....	61
3.5. Методы количественной обработки данных .....	62
Глава 4. Результаты и обсуждение .....	66
4.1. Анализ топологии видов пауков в многомерном пространстве функциональных трейтов.....	66
4.2. Функциональное гамма-разнообразие биотопических группировок пауков .....	70
4.3. Функциональное альфа-разнообразие герпетобионтных комплексов пауков и его динамика.....	78
4.4. Зависимость показателей разнообразия от времени экспозиции почвенных ловушек .....	88

Выводы .....	92
Список литературы .....	94
Приложение А. Значения трейтов для пауков Удмуртии .....	110
Приложение Б. Использованные для расчётов скрипты R .....	118

## Введение

В связи с непрерывно возрастающей долей участия человека в происходящих в биосфере процессах чрезвычайно актуальны детальные исследования биологического разнообразия. Представляют неугасающий интерес первичные данные о биоразнообразии различных таксономических групп и географических регионов, служащие в дальнейшем как «точкой отсчета» для мониторинговых исследований, так и основой для фундаментальных исследований о паттернах биологического разнообразия и механизмах его формирования.

Элементарной единицей измерения биоразнообразия традиционно служил вид. Определение видов в пробе давало количество видов, их непосредственный список и распределение обилий, а также выводимые из этого многочисленные количественные меры оценки разнообразия, одно перечисление которых заняло бы весь объем, отведенный диссертации. При этом все виды по умолчанию считаются независимыми и равнонепохожими друг на друга по функциям, выполняемым ими в природе, на основании чего абсолютное большинство работ по биологическому разнообразию затрагивает лишь один его аспект – таксономический. В противовес ему существуют филогенетический и функциональный (в ботанике его иногда называют «структурный» или «типологический») аспекты разнообразия.

Представления о неравнозначности вклада видов в функционирование природных сообществ начали постепенно формироваться в середине XX века, в первую очередь в ботанике (Уиттекер, 1980). Действительно, таксономически различные виды могут выполнять в природе идентичные функции и занимать пересекающиеся или даже перекрывающиеся экологические ниши. Естественно, при аналогичных показателях числа видов и их обилий разнообразие будет выше в том сообществе, где экологические ниши видов будут более разнородны. На эту тему высказывался Ю.И. Чернов (1991), однако его идеи не нашли поддержки в среде отечественных зоологов

в своё время. За пределами России исследователи сосредоточили на различных аспектах биоразнообразия более пристальное внимание, и уже в первом десятилетии нашего века одна за другой стали выходить обобщающие публикации, подводящие определенный итог предыдущим исследованиям и становящиеся концептуальным базисом для последующих (см. например, Bremner et al., 2003; Mason et al., 2005; McGill et al., 2006; Petchey and Gaston, 2006; Tilman, 2001).

Публикаций, посвященных функциональному разнообразию пауков, насчитывается не более десятка (Cardoso et al., 2011; Corcuera et al., 2016; Gallé et al., 2018; Gallè et al., 2014; Gomes et al., 2017; Munévar et al., 2020; Schirmel et al., 2016), поэтому на данном этапе все исследования в данном направлении безусловно важны и интересны. Особую же актуальность приобретают исследования, во-первых, сопоставляющие таксономическое разнообразие с функциональным и сопутствующий этому прирост информации, и, во-вторых, имеющие региональный характер, что влечет за собой возможности использования полученных данных в региональных мониторинговых исследованиях. Обе эти особенности присутствуют в предлагаемой работе, **цель** которой – изучение функционального разнообразия пауков Удмуртской Республики и сопоставление его с таксономическим. Для достижения цели поставлены следующие **задачи**:

1. Рассмотрение топологии видов пауков в многомерном пространстве функциональных трейтов с перспективой выделения функциональных групп
2. Изучение функционального гамма-разнообразия биотопических группировок пауков и его связей с таксономическим разнообразием
3. Измерение и анализ функционального альфа-разнообразия аранеокомплексов герпетобия, выявление его сезонной динамики и связей с таксономическим разнообразием.
4. Оценить влияние длительности экспозиции почвенных ловушек на динамическую плотность и другие FD- и TD-показатели

В осуществлении данной работы неоценимую помощь оказали многие люди, которым я премного благодарен. Я выражаю признательность д.б.н. С.В. Дедюхину за руководство и поддержку на этапе моего становления как исследователя, д.б.н. С.Л. Есюнина за вовлечение в русло арахнологии и экологии, д.б.н. Е.Л. Воробейчику (Институт экологии растений и животных Уро РАН, Екатеринбург) и проф. Pedro Cardoso (Университет Хельсинки, Финляндия) за своевременное направление моих интересов в область функционального разнообразия и продвинутых методов обработки экологических данных, а также к.б.н. И.В. Ермолаева за согласие руководить подготовкой диссертации, выходящей за рамки традиционных для нашего университета представлений о биологическом разнообразии. В работе использованы сборы не только автора, но и систематические сборы студентов УдГУ – С.А. Широбоковой, К.С. Татаркина, Е.С. Широбоковой, А.В. Усковой, Я.А. Чувашевой и А.Н. Ижболдиной, которым я также чрезвычайно признателен.

## Глава 1. Обзор литературы

### 1.1. Функциональное разнообразие, трейты и trait-based подход... Что все это значит?

Традиционное изучение биологического разнообразия опирается в первую очередь на виды и, зачастую, распределения их обилий (Magurran, 2004). Однако в последние десятилетия многократно подвергалась критике за рассмотрение всех видов как равноудаленных друг от друга категорий и игнорирование того факта, что сообщества состоят из видов с разной эволюционной историей и разным набором экологических характеристик (функций, свойств) (Cardoso et al., 2014a, 2014b). Таким образом постепенно сформировался интерес к альтернативам таксономическому аспекту разнообразия (taxonomical diversity, =TD): функциональному (functional diversity, =FD) и филогенетическому (phylogenetic diversity, =PD) (Devictor et al., 2010; Meynard et al., 2011; Stegen & Hurlbert, 2011). Несмотря на то, что три эти аспекта разнообразия часто могут быть скоррелированы (Arnan et al., 2017; Pavoine et al., 2013), они раскрывают различные механизмы, отвечающие за происхождение и особенности биоразнообразия.

Экологи всегда группировали виды по сходству их функций, отношениям к условиям среды и другим характеристикам для решения непосредственных исследовательских задач (Cadotte et al., 2011). Согласно этому принципу, вид – это совокупность особей со сходным фенотипом и другими характеристиками (=трейтами), которые определяют когда, где и как они могут жить, как они взаимодействуют с особями других видов (McGill et al., 2006). Экологический взгляд на виды как на ансамбли трейтов модифицирует представления о разнообразии, его измерении и оценке, о сосуществовании видов и роли условий среды. Под трейтом подразумевается любое измеримое свойство видов и особей, имеющее смысл с точки зрения их существования и/или процессов в экосистеме (Devictor et al., 2010; Meynard et

al., 2011). По большому счёту, трейтами может быть что угодно – анатомо-морфологические, фенологические и поведенческие атрибуты, отражающие адаптации к различным рационам и местообитаниям, физиологические (температурный оптимум и резистентность, спектр перерабатываемой пищи), репродуктивные (число и размеры яиц) или поведенческие (миграционное, кормодобывающее поведение, забота о потомстве), жизненная форма и стратегия, функциональная группа, сукцессонный статус и многое другое (Schleuter et al., 2010).

Концепция, в которой характеристики видов считаются более осмысленным, чем видовое богатство или состав, называется **trait-based подход**. Отдельные его элементы применяются уже долгое время, но четкое оформление в самостоятельное направление произошло в начале прошлого десятилетия (Laureto et al., 2015) и с того времени наблюдается экспоненциальный рост числа публикаций (Schleuter et al., 2010), касающихся функционального разнообразия и/или trait-based подхода на примере самых разнообразных таксонов (от прокариот до летучих мышей) морских, пресноводных и наземных экосистем (рис. 1.1). При этом отмечается, что по состоянию на 2005 г. авторы порядка половины этих статей не утруждали себя формулировкой определения «функционального разнообразия» или ссылкой на него в литературе, полагаясь на интуитивное понимание термина и предположение, что все остальные понимают это сходным образом (Petchey and Gaston, 2006).

Конвенционального определения ФР до сих пор не существует (Schleuter et al., 2010), общепринято лишь, что функциональный подход основан на рассмотрении организмов в первую очередь с точки зрения их деятельности (функций) в сообществах и экосистемах, а не на их морфологических и эволюционных взаимоотношения (Petchey and Gaston, 2006). Д. Тильман предложил одно из первых формальных определений функционального разнообразия: «величины и размах тех характеристик организмов и видов, которые влияют на функционирование экосистем» (Tilman, 2001). Д. Шлёйтер



определяет его как «разнообразие характеристик видов в экосистемах» (Schleuter et al., 2010). О. Петчи и К. Гастон (2006) акцентируют внимание на особенности FD затрагивать не состав видов в сообществах и экосистемах, а набор их характеристик и реализуемых ими процессов. Д. Шлэйтер с соавторами также противопоставляют функциональное разнообразие таксономическому, подчеркивая, что FD измеряет распространение и пределы, в которых организмы действуют в сообществах и экосистемах (таким образом учитывается комплементарность и избыточность сосуществующих видов) и, в целом, считается лучшим предиктором продуктивности и устойчивости экосистем, чем TD (Schleuter et al., 2010).

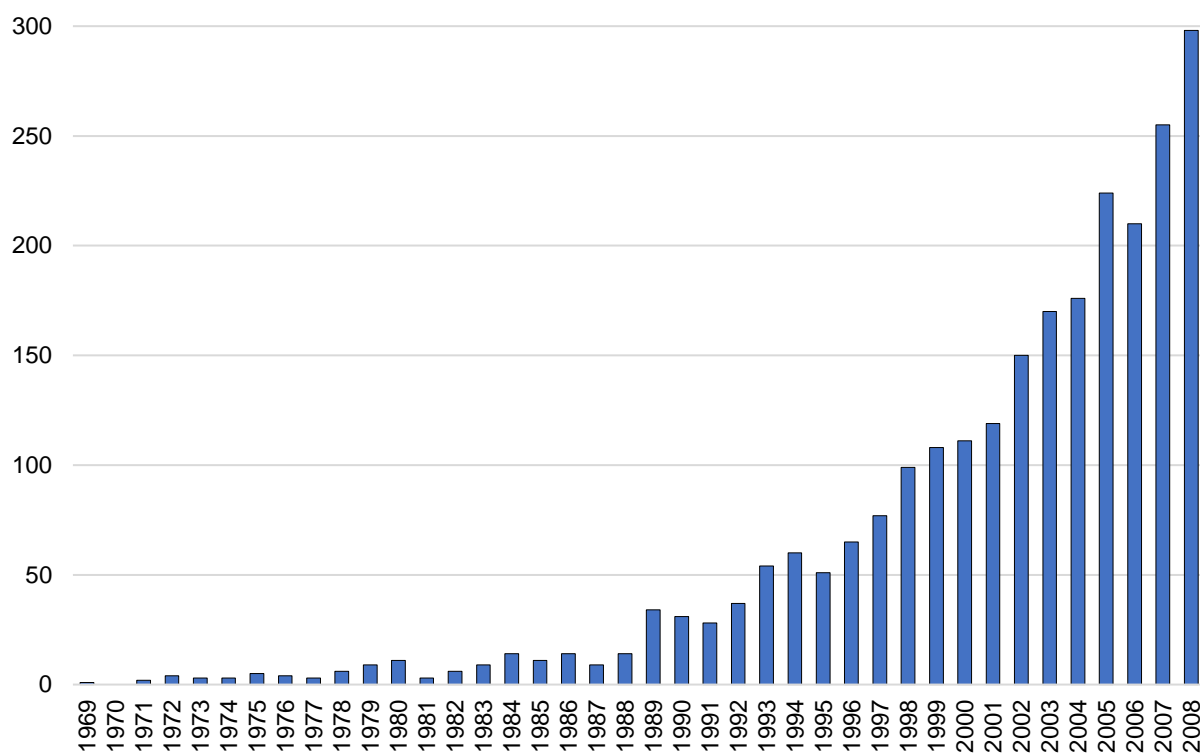


Рис. 1.1. Число публикаций, содержащих «функциональное разнообразие» в ключевых словах (по Shleuter et al., 2010)

В отечественной литературе есть немногочисленные примеры обсуждения аспектов разнообразия, базирующихся не только на биологических видах. Н.В. Лебедева с соавторами (Лебедева et al., 2004) подразделяют разнообразие на: 1) филетическое (таксономическое) – объединение по родству (TD+PD в понимании западных экологов) и 2)

типологическое (структурное) – объединение по всем остальным признакам, не сводимым к родственным отношениям (FD в западной науке). При этом, в отличие от зарубежных авторов, филогенетическое разнообразие не противопоставляется таксономическому, а объединяется с ним, что интуитивно воспринимается логичным. Тем не менее, TD всегда учитывает все таксономические категории как независимые и равнонепохожие друг на друга, даже если рассматриваются не только видовой, но и другие иерархические уровни: разнообразие родов, триб, семейств и др. Филогенетическое же разнообразие изначально базируется на представлении о сложной структуре родственных отношений между видами, формализация которой – самостоятельная нетривиальная задача, и в этом смысле PD значительно ближе к FD, чем к TD.

В действительности, противопоставление таксономического аспекта разнообразия более нетрадиционным его сторонам, FD и PD, носит не столь резкий характер. Оценки таксономического и типологического разнообразий дополняют друг друга (Лебедева et al., 2012, 2004). Описание таксономического разнообразия, обычно представляемое длинными систематическими списками, как правило, сопровождается перечислением значений ключевых трейтов для каждого таксона. Самостоятельная публикация таких первичных данных, т.н. «data paper», становится все более привычной формой представления научных результатов (Chavan et al., 2013; Chavan and Penev, 2011; Costello, 2009; Edmunds et al., 2013; Penev et al., 2017, 2009). С текущего года появляются прецеденты data paper, содержащих исключительно таблицы со значениями морфологических и экологических трейтов, например – пауков в полулистопадных лесах Атлантического региона (Munévar et al., 2020). Сопряженность таксономического и типологического разнообразий ложится в основу организации баз данных и банков информации об организмах (König et al., 2019; Penev et al., 2017; Wilkinson et al., 2016), коих становится все больше с каждым днём, в том числе и в России (Гребенников, 2016; Мелехин et al., 2013; Филиппова et al., 2017; Шашков and Иванова, 2012).

Однако информация о любом типе разнообразия поступает через виды как элементарные единицы биоразнообразия.

## **1.2. Неужели функциональное разнообразие действительно так важно?**

Особую значимость FD имеет в силу множества причин (Meynard et al., 2011), всесторонне рассмотрение которых могло бы претендовать на работу монографического характера, поэтому в данном обзоре ограничимся приведением лишь некоторых из них.

**Во-первых**, именно FD наилучшим образом отражает способность сообщества адаптироваться к изменениям условий окружающей среды с сохранением функционального потенциала и экосистемных сервисов (Meynard et al., 2011). Большую чувствительность показателей FD к градиентам условий среды по сравнению с TD отмечает и M.W. Cadotte (Cadotte et al., 2011). Справедливости ради надо сказать, что PD тоже имеет к этим свойствам сообществ непосредственное отношение, поскольку отражает накопленную эволюционную историю сообщества и способность генерировать новые эволюционные решения в ответ изменения среды (Faith, 2008; Forest et al., 2007).

**Во-вторых**, в рамках темы сохранения биоразнообразия, мониторинга и охраны заслуживают и функциональное, и филогенетическое разнообразие, а не только отдельные виды (Meynard et al., 2011), хотя, в силу т.н. «эволюционного консерватизма», FD может быть напрямую связано с PD и, опосредованно, с TD (Webb et al., 2002).

**В-третьих**, комплексное рассмотрение функционального и филогенетического разнообразия как самостоятельных его аспектов может пролить свет на происхождение и устройство сообществ. В ряде публикаций обсуждаются способы разграничения нишевых, нейтралистских процессов и средовой фильтрации (Cavender-Bares et al., 2009; Kraft et al., 2008; Meynard et al., 2011). Конкуренция обычно увеличивает FD в сообществе создавая

избыточную дисперсию трейтов на локальном уровне, а следом и PD, если эти трейты филогенетически консервативны. Средовые же фильтры пропускают в сообщества виды так или иначе преадаптированные и, следовательно, функционально схожие, создавая структуру населения, объясняемую лишь пространственными градиентами среды, и, если нишевой консерватизм велик, приводят к филогенетической кластеризации на региональном уровне. Если сильному градиенту среды сопутствуют средовые фильтры, то стоит ожидать и видовую, и функциональную сменяемость (но не изменение разнообразия). С другой стороны, если средовой фильтрации нет, то функциональную сменяемость ожидать не приходится, хотя видовая может присутствовать (Mouchet et al., 2010). Пространственное распределение разнообразия, в том числе и функционального, можно рассматривать в разных масштабах по отдельности и в сравнении: на локальном уровне можно наблюдать конкуренцию и случайное расселение, а региональном – средовую фильтрацию (Meunard et al., 2011).

Особенно интенсивно функциональное разнообразие изучается в центральной Европе, где чрезвычайно большая доля территории урбанизирована или занята сельскохозяйственными угодьями. В таких условиях важно понимать и прогнозировать разнообразие, а привлечение функционального аспекта дает дополнительную информацию. В частности, узкие невозделываемые полосы с травянистой растительностью или деревьями, называемые «линейные элементы ландшафта» являются важными резерватами разнообразия в силу меньшей нарушенности, лучших микроклиматических условий, наличия убежищ, а также функции расселительного коридора для многих организмов (Schirmel et al., 2016).

Изучение FD имеет и прикладное значение. В качестве примера можно привести естественную защиту растений от вредителей посредством интенсификации нисходящего контроля – более разнообразные хищники оказывают более интенсивное влияние на более широкий спектр вредителей (Greenop et al., 2018; Krauss et al., 2011; Schirmel et al., 2016). Собственно

говоря, биологический контроль за вредителями сельскохозяйственных культур – это крупное направление, в рамках которого почти все исследования реализуют принципы trait-based подхода, пусть даже и в неявной форме (Altieri and Nicholls, 2005; Maloney et al., 2003; Nyffeler and Sunderland, 2003; Sunderland, 1999; Symondson et al., 2002).

### **1.3. Что нового идея функционального разнообразия дала для понимания природы?**

В пределах функционального подхода существует огромное число экологических вопросов, обсуждаемых исследователями (Petchey and Gaston, 2006). Сугубо описательные из них могут рассматривать, например, широтные градиенты FD, более глубокие – затрагивать эволюционное и экологическое предопределение FD. Вызывают живой интерес закономерности распределения функционального разнообразия в пространстве (Biswas et al., 2016; Kissling et al., 2008). Фундаментальным представляется вопрос о общем и пространственном отношении между таксономическим, функциональным и филогенетическим аспектами разнообразия (Devictor et al., 2010; Meynard et al., 2011; Safi et al., 2011). В целом, все гипотезы о таксономическом разнообразии могут быть расширены до других аспектов разнообразия и протестированы соответствующим образом.

Большие успехи достигнуты в изучении функционального разнообразия птиц. Положительная корреляция TD с FD и PD на уровне альфа-разнообразия была известна и ранее, бета-разнообразию в этом контексте уделялось меньше внимания. В работе (Meynard et al., 2011) на примере гнездящихся птиц Франции впервые связываются одновременно три аспекта разнообразия (TD, FD, PD) со градиентами среды и с вовлечением альфа-, бета- и гамма- уровней разнообразия. Установлено, что умеренное воздействие человека повышает FD, а гетерогенность ландшафта – источник высокого бета-разнообразия. Пространственные и средовые факторы объясняли до 60% варьирования

разнообразия, особенно хорошо для филогенетического аспекта. Гамма-разнообразие коррелирует сильнее с альфа-, чем с бета-разнообразием, причем функциональное – сильно, филогенетическое – умеренно, таксономическое – слабо. В целом подтверждена применимость гипотез о таксономическом разнообразии по отношению к функциональному и филогенетическому аспектам.

Интересные результаты получены при применении trait-based подхода и для наземных членистоногих, в т.ч. пауков (Schirmel et al., 2016). Авторы отделяют К от R стратегов через такие трейты как большой размер тела, низкая расселительная активность, высокий уровень кормовой специализации. Изучая функциональный состав пауков и жуужелиц в ЛЭЛ (линейные элементы ландшафта, узкие полосы с луговой или древесной растительностью между сельхоз угодий), авторы ожидали, что R-стратегов будет больше в ЛЭЛ, чем в прилегающих полях, а в древесных ЛЭЛ больше, чем в травянистых. В отношении жуужелиц гипотеза подтвердилась полностью (в древесных ЛЭЛ жуужелицы были значимо крупнее), в отношении пауков – частично. Пауки в сообществах травянистых ЛЭЛ были крупнее, чем в древесных, что можно связать с более мягкими покровами тела, чем у жуужелиц. По этой причине пауки менее устойчивы к пересыханию, что особенно актуально для луговых ЛЭЛ, но крупные размеры тела частично смягчают это негативное воздействие.

На юге Венгрии сообщества пауков в ненарушенных степях имеют меньшее FD, чем в окружающих их участках: степях под антропогенным воздействием, естественных лесах, лесопосадках и лесных опушках (Gallé et al., 2018). Авторы объясняют это жарким и сухим микроклиматом в степях, что приводит к отбору максимально адаптивных к данным условиям видов, естественно, сходных по своим характеристикам, т.е. в данном случае можно наблюдать типичный пример средовой фильтрации.

Одна из самых значимых публикаций по функциональному разнообразию пауков – «глобальные закономерности состава гильдий и функционального

разнообразия пауков» (Cardoso et al., 2011), процитированная уже почти 500 раз. В ней определены принципы выделения гильдий пауков на основании таких трейтов как кормодобывающая стратегия, спектр жертв, вертикальная (ярусная) приуроченность и суточные ритмы активности. При этом стратегия кормодобычи была первостепенной характеристикой для выделения гильдий. Размер и фенология пауков тоже признаны важными трейтами, но не рассматривались по ряду причин. Все семейства пауков мира разделена на 8 базовых гильдий: 1) зондирующие тенетники, тенетники с 2) плоскими, 3) трехмерными и 4) колесообразными тенетами, 5) узкие специалисты, 6) засадники, 7) бегающие охотники и 8) прочие охотники. Гильдия «специалистов» является не истинной, а сборной гильдией, однако допустимо рассматривать ей представителей совместно в одной гильдии поскольку все они очень специализированы и явно не конкурируют с «полноценными» гильдиями. Установлено, что гильдии из семейств могут удовлетворительным образом служить суррогатами гильдий, собранных из отдельных видов, за исключением некоторых семейств, представители которых имеют принципиально различающийся образ жизни (Amphinectidae, Desidae, Dictyindae и Linyphiidae).

Сообщества пауков всего света авторы сравнивают по таксономическому и функциональному разнообразию. В тропиках разнообразие семейств выше, чем в умеренных регионах, но функциональное не отличается, что связано или с избыточностью функциональных ролей в тропиках (роль каждого таксона может быть частично или полностью скомпенсирована другим), или с лучшим разделением ресурсов. Такая экологическая избыточность может подчеркивать устойчивость экосистем к нарушениям, инвазивным видам и изменению климата. Горячие точки таксономического и функционального разнообразия могут не совпадать: сообщества в умеренных регионах могут быть более функционально разнообразны, чем в тропиках.

Гипотеза о большей стабильности функционального состава сообществ, нежели таксономического, подтвердилась: в глобальном масштабе состав

гильдий более стабилен чем таксономический, потому что распространение конкретных видов ограничено, но всем экосистемам необходима реализация примерно одних и тех же функций, реализуемых представителями соответствующих гильдий. В основе этого, по-видимому, лежит ограниченность распространения конкретных видов, но всем экосистемам необходимы примерно одинаковые сервисы, реализуемые представителями гильдий. Функциональное разнообразие пауков соотносено со структурой местообитаний. Обсуждаются гипотезы о позитивной связи функционального разнообразия с со сложностью среды и о несовпадении горячих точек таксономического и функционального разнообразия.

Несмотря на большое и увеличивающееся количество публикаций по функциональному разнообразию, в том числе на примере пауков, вопросов пока остается больше, чем ответов.

#### **1.4. Что такое гильдии и функциональные группы?**

В изучении FD важную роль играют такие понятия как гильдии и функциональные группы. Г.Е. Хатчинсон определил границы в пространстве ресурсов, назвав это экологической нишей (Hutchinson, 1959). Позже Р.Б. Рут, исходя из этого, назвал гильдиями группы видов, которые потребляют одинаковый тип природных ресурсов сходным образом (Root, 1967; Simberloff and Dayan, 1991). Современное определение гильдии с тех пор изменилось мало и звучит как нефилогенетические группы видов, потребляющих один или несколько важных ресурсов.

Параллельно с гильдиями существует понятие «функциональные группы» видов – имеющих одинаковые функции в экосистеме (Cardoso et al, 2011). На базовом уровне функциональные различия касаются преимущественно закономерностей потребления ресурса видами (Petchey, Gaston 2006), хотя можно рассматривать их более детально. Например, все опылители используют примерно один и тот же ресурс. Но они так же могут



разделяться по размерам (своим и опыляемых цветков, растений), эффективности опыления, фенологии и суточному режиму активности, морфологии опыляемых цветков и т.д.

О. Петчи и К. Гастон (2006) приводят пример самой базовой классификации функциональных групп, основанной на двух трейтах трофического характера. Организмы можно разделить на авто- и гетеротрофов по способу получения органического вещества (самостоятельно или из окружающей среды), и на фото- и хемотрофов, в зависимости от источника энергии. Еще одна классификация выделяет функциональные группы по занимаемому положению в трофической цепи: продуценты, травоядные (консументы 1 порядка), консументы 2+ порядка, паразиты и редуценты. При этом, например, консументы всех порядков могут быть разделены далее по собственным размерам и размерам своих жертв.

Применение термина гильдии или функциональные группы требует принципиально различных концептуальных оснований для разделения видов. Но при этом, если сосредоточиться на разделении ресурсов и выполнении сходных функций в экосистеме, то понятия «гильдии» и «функциональные группы» могут сильно пересекаться, что открывает некоторые новые возможности для практического применения. В частности, использование гильдий может быть чрезвычайно полезным при сравнении структуры сообществ отделенных регионов, таксономический состав которых принципиально различен.

Корректное выделение гильдий конечно же должно быть основано на целом комплексе трейтов, ведь в чем-то даже близкие виды могут сильно отличаться. Однако для большинства членистоногих по сей день ощущается явный недостаток экологической информации, а для многих видов имеется лишь морфологическое описание или даже первоописание. Одна лишь эта причина вынуждает признать, что оперировать характеристикой «семейство» лучше, чем ничем. В дополнение к этому, ведущие арахнологи считают, что, за редким исключением, на данном этапе развития науки наблюдается

тенденция выделять в одно семейство виды пауков, имеющие сходный образ жизни (Jocqué and Dippenaar-Schoeman, 2006). На этом основании П. Кардозо с в соавторстве с другими лидерами мировой арахнологии выдвинули гипотезу о достаточности единственного трейта «семейство» в качестве суррогата для определения гильдии, которую они же статистически доказали на реальных данных (Cardoso et al, 2011).

### **1.5. Как изучать функциональное разнообразие?**

Во всех публикациях, посвященным принципам изучения и измерения функционального разнообразия подчеркивают непрерывной ускоряющийся рост методов оценки функционального разнообразия (Laliberte and Legendre, 2010; Petchey and Gaston, 2006; Schleuter et al., 2010). Прежде всего надо помнить, что функциональный подход рассматривает виды через их значения нескольких (реже одного) трейтов (Meunard et al., 2011). Таким образом, сама по себе концепция FD легкодоступна для понимания, но измерение FD нетривиальная задача: если для TD требуется лишь видовая идентификация и подсчет особей, то исследователь FD имеет дело с более сложными многомерными облаками точек в пространстве трейтов, где точки — это виды или особи, а каждая ось это отдельный трейт, причём далеко не всегда выраженный количественно, что ещё более затрудняет восприятие топологии этой структуры.

Прежде чем приступить к исследованию FD, исследователю надо ответить на несколько вопросов. Какие трейты более важные в данном случае, какие менее важные, а какие не имеют значения? Сколько и какие трейты использовать? Как информацию о всех трейтах суммировать в меру FD? Число известных трейтов для растений чрезвычайно велико, для животных существенно меньше, но тоже немало. О. Петчи и К. Гастон небезосновательно считают, что выбор трейтов должен определяться целью исследования (Petchey and Gaston, 2002). Цель исследования определяет набор

рассматриваемых трейтов и выбор индекса, описывающего именно то, что нужно исследователю. Разные индексы отражают разные составляющие FD а также различаются другими свойствами (Schleuter et al., 2010). Поэтому чем детальнее сформулирована цель, тем больше возможностей для выбора оптимального набора трейтов и правильных ответов на другие вопросы.

**Сколько брать трейтов?** По-видимому, универсального конкретного ответа на этот вопрос не существует, их количество и состав должны определяться целями исследования, особенностью модельной группы, доступными возможностями и способностью объяснять и предсказывать процессы на экосистемном уровне. В фенетике, например, принято брать как можно больше трейтов (например, 60, а лучше больше). Увы, для такого количества трейтов FD не всегда имеются значения, особенно по неморфологическим трейтам. С морфологическими проще – их можно непосредственно измерить, но к функциям вида в экосистеме они имеют отношение далеко не всегда. O. Petchey и K. Gaston (2006) считают, что не существует ориентира по количеству рассматриваемых трейтов, и дают абстрактную рекомендацию включать в анализ важные трейты и не включать неважные. Больше трейтов надо брать для менее избыточного сообщества (FD чувствительно к изменениям видового богатства), меньше трейтов для более избыточного сообщества (изменения в числе видов меньше влияют на FD). Находятся в разработке количественные методы для определения оптимального числа трейтов. Пока что следует руководствоваться следующим логическим принципом: оптимальное число трейтов соответствует максимуму объяснительной силы FD.

**Получение значений трейтов.** Высококачественной считается непосредственная информация, например, о паттерне использования ресурсов, это – хард-трейты. Софт-трейты связаны с функционированием вида в экосистеме опосредованно, для растений это может быть, например, площадь, форма листа и другие. Использование софт-трейтов обычно снижает трудоемкость работы, в первую очередь по получению их значений (Petchey

and Gaston, 2006). Значения трейтов можно брать из любого источника: литературные и собственные экспериментальные данные, теоретические модели сообществ и экосистем, экспертное мнение. По значениям трейтов для растений литературы достаточно, для животных – пока нет. Однако с экспертными оценками надо быть осторожными: из одинаковых исходных данных и даже в рамках одной парадигмы различные исследователи могут получить различные выводы. Это подводит к заключению о необходимости рассматривать любые экспертные заключения (о принадлежности какого-либо вида определенной функциональной группе, о значениях трейтов, об особой важности каких-то трейтов или, напротив, неважности и исключении) – лишь как гипотезы, требующие тестирования (Petchey and Gaston, 2006).

Один вид как правило имеет единственное значение по каждому из трейтов. Но немаловажно, что в некоторых случаях значения трейтов могут варьироваться от особи к особи. Следует измерять единичное значение одной особи или среднее по нескольким? Если измерены несколько, то как внутривидовое варьирование трейта может быть включено в классификацию и анализ? Общий ответ состоит в том, что если внутривидовая изменчивость есть, то игнорировать это нельзя (Petchey and Gaston, 2006). Проблема может быть решена тремя способами: 1) величина варьирования (размах, дисперсия или другая оценка) включается как отдельный трейт; 2) учитываемой единицей становится каждая отдельная особь; 3) учитываемыми единицами становятся внутривидовые классы (размерные, возрастные, расы, морфы) и тогда значения трейтов для классов усредняются. Третий подход это компромисс между трудоемкостью и информативностью (Petchey and Gaston, 2006).

**Необходимость взвешивания трейтов.** Чисто вычислительной целью взвешивания может быть стандартизация значений разных трейтов, измеренных в разных шкалах и имеющих отличия на порядки. О. Петчи рекомендует z-преобразование трейтов для нормирования до среднего значения 0 и стандартного отклонения 1 (для случая равнозначимых трейтов),

но не все эксперты по FD безоговорочно поддерживают эту рекомендацию. Гипотетически, все способы взвешивания и трансформации имеют право на жизнь, но реально разные способы могут привести в итоге к различным классификациям. Более принципиальным является вопрос, который удобно рассмотреть на примере: используется 12 морфологических трейтов, 4 фенологических и 2 физиологических. В этом случае очевидно, что без дополнительных манипуляций всю картину будут определять морфологические трейты, превалируя над остальными. Для уравнивания морфологических трейтов, значения остальных могут быть, например, пропорционально увеличены: фенологические в 3 раза, физиологические в 6 раз. Также трейтам могут быть присвоены весовые коэффициенты в соответствии с их важностью друг относительно друга по отношению к функционированию экосистем. Вопрос взвешивания трейтов будет подробнее рассмотрен далее.

**Преобразования значений трейтов** следует по возможности избегать. Тем не менее, некоторые индексы не могут сработать, если хотя бы один из трейтов измеряется в отличной от прочих шкале. В противном случае такой трейт может иметь чрезмерно высокое или низкое значение в общей оценке (Schleuter et al., 2010). Пример: для трейта, значения которого отличаются на порядки (между собой и другими трейтами), можно применить логарифмирование. Другой путь – Z-преобразование всех трейтов к стандартизированному виду *Norm* (0, 1), но только в пределах всего датасета, а не одной или нескольких отдельных проб. Для индексов, считающих значения по каждому из трейтов в отдельности с последующим усреднением, трансформации данных не требуется. Более подробно о преобразовании см. в соответствующем обзоре (Lepš et al., 2006).

**Категориальные переменные** не могут быть подхвачены ни одним из индексов FD, за исключением основанных на матрицах расстояний (Schleuter et al., 2010). Допускается вариант преобразования датасета посредством формирования матрицы расстояний и последующей ординации. С.

Виллиджер, например, предлагает использовать расстояние Говера, а потом виртуальные оси, полученные методом главных координат (РСоА), использовать в качестве синтетических трейтов (Villéger et al., 2008). Причем можно брать все оси, а не ограничиваться одной или несколькими. Существует также возможность взвесить их пропорционально собственным значениям. Существуют и другие техники, комбинирующие количественные и категориальные переменные (Hill and Smith, 1976). Все эти преобразования нельзя назвать полностью корректными, но они широко применяются. Д. Шлэйтер изучил их свойства, заключив, что многомерные индексы более робастны и дают сопоставимый результат при различных преобразованиях данных (в первую очередь, из категориальных в количественные и обратно) (Schleuter et al., 2010).

Существует два подхода к измерению FD: упрощенный и комплексный, которые, впрочем, не лишены точек пересечения. Если учитывается один трейт, то методологических сложностей нет и в качестве оценки FD можно использовать среднее и дисперсию значений трейта, выраженного количественной переменной, или весь арсенал методов оценки TD, если трейт выражается через категориальную переменную. Работая с несколькими трейтами одновременно, можно выделить ряд функциональных групп, или гильдий, и, определив их состав и обилие, работать с ними как с TD. Это составляет сущность **упрощенного подхода**. Функциональные группы могут быть определены на основе некоторых поведенческих/морфологических характеристик, виды соотносятся с этими группами и далее к ним может применяться весь разработанный к сегодняшнему дню арсенал общепринятых методов измерения видового разнообразия (TD). Считается, что этот подход лучше подходит для макроэкологических исследований, поскольку принадлежность вида к какой-либо функциональной группе легкодоступна для широкого спектра таксонов. Для набора из нескольких трейтов существуют методы оценки FD через усреднение показателей по каждому из трейтов, что тоже можно отнести к упрощенному подходу. К ним относятся

функциональный размах, функциональное богатство (=количество функциональных групп), функциональная регулярность, функциональная дисперсия и другие.

**Комплексный подход** не требует компромиссов и допущений, каждый трейт здесь рассматривается как ось информационного пространства, а виды, соответственно значениям трейтов, различаются положением в пространстве трейтов. Расположение, разброс и рассеяние видов сообщества в пространстве трейтов отражает FD, и может быть количественно формализовано через множество индексов. Многие из них могут использовать информацию об относительных обилиях видов, что является несомненным преимуществом.

FD можно посчитать на основе специфических функциональных трейтов, измеренных для каждого вида (и даже для особи, если есть задача учесть и внутривидовую изменчивость). Этот подход имеет более высокое разрешение, но значения всех трейтов труднее получить, чем принадлежность видов к функциональным группам, и еще сложнее дальше обрабатывать и интерпретировать эту информацию. Поскольку большинство трейтов это непрерывные признаки, а таких признаков для описания используется множество, то обычные индексы измерения TD оказываются неприменимы.

Вне этих двух категорий можно рассматривать методы ординации. Для учета нескольких трейтовых измерений, кто-то применяет PCA или coinertia analysis (Bremner et al., 2003). Однако этот подход исключительно сравнительный и не отражает FD как оно есть, следовательно, не дает абсолютного понимания особенностей, причин и следствий FD. Сейчас для измерения FD адаптированы некоторые индексы TD либо разработаны специально. Они описывают два аспекта функционального разнообразия: 1) насколько функциональное пространство ниш заполнено (функциональное богатство) и 2) как именно оно заполнено (функциональные выравнивание и разброс) (Schleuter et al., 2010).

## 1.6. Как измерять функциональное разнообразие?

О. Петчи и К. Гастон (2006) делят методы оценки FD на 4 группы: 1) кол-во функциональных групп (проблематично, не рекомендуется), 2) на обобщении дистанций между видами в пространстве трейтов, 3) на основе дендрограмм (рекомендуется), 4) включающие информацию об обилиях видов. На наш взгляд эта классификация далека от оптимальной. Критерием разделения 3 групп служат частности алгоритмы расчёта. Четвертая группа выделена искусственно: большинство алгоритмов может использовать информацию об обилиях видов для оценки FD не только состава, но и структуры сообщества. Наиважнейшие же признаки – количество используемых трейтов и составляющая разнообразия (функциональное богатство, выравненность и расхождение) обсуждаются, но в классификации не задействованы (табл. 1.1).

Индексы FD могут быть разделены на дискретные и непрерывные (Petchey, Gaston 2006). Дискретные основаны на допущении, что расстояния между всеми видами бинарны (два вида – это абсолютно та же группа – 1, или другая – 0), тогда как непрерывные измеряют непрерывные расстояния непосредственно между каждым видом, что адекватнее отражает реальность и дает больше возможностей для последующего анализа. Этот критерий подробно обсуждается авторами, но в схему классификации индексов не входит по неясным причинам.

**Дискретные меры FD.** Число функциональных групп в сообществе это уже одна из самых простых мера функционального разнообразия, причем весьма распространенная. Наиболее часто она применяется, когда использованы только дискретные и тем более категориальные трейты. Впрочем, на непрерывных трейтах тоже можно получить дискретные меры FD посредством разбивки непрерывной шкалы трейта на классы (бины). Так или иначе, если вне зависимости от типов трейтов в результате получается конечное количество функциональных групп, то это количество и является



самой распространенной мерой FD. Существуют и другие дискретные меры FD, которые будут рассмотрены далее. Наиболее критичным недостатком такого подхода является очевидное игнорирование любых функциональных отличий между организмами, попавшими в одну функциональную группу.

Таблица 1.1. Сравнение индексов FD по (Petchey and Gaston, 2006)

Название	Описание	На чем рассчитывается	Количество трейтов	Учёт выравненности	Число видов? <sup>1</sup>	Монотонность	Кол-во допущений
Functional group richness	Число функциональных групп, представленных видами в сообществе	Иерархическая классификация	Много	Нет	Да	Да	4
Functional attribute diversity (FAD, Walker et al., 1999)	Сумма попарных дистанций между видами	Матрица расстояний	Много	Нет	Нет	Нет	2
Average functional attribute diversity (Heemsbergen, 2004)	Среднее попарных дистанций между видами	Матрица расстояний	Много	Нет	Да	Нет	2
FD (Petchey, Gaston, 2002b)	Сумма длин ветвей дендрограммы	Иерархическая классификация	Много	Нет	Да	Да	3
FDvar (Mason, 2003)	Дисперсия значений трейтов взвешенная на относительное обилие	Значения трейтов	Один	Да	Да	Да	1
Functional regularity (Mouillot, 2005)	Выравненность дистанций между видами и выравненность обилий	Значения трейтов	Один	Нет	Да	Да	1
Phenological complementarity – PC (Stevens, Carson, 2001)	Дисперсия сроков роста (развития?) вида	Значения трейтов	Один	Нет	Да	Нет	1
Quadratic entropy	Длины ветвей классификации, взвешенной на относительное обилие	Матрица расстояний	Много	Да	Да	Да	2

**Непрерывные меры FD.** Когда трейты представлены непрерывными или хотя бы дискретными количественными признаками, можно оценить FD не прибегая к разделению видов на функциональные группы. По существу, это

<sup>1</sup> Для хорошей меры ФД чистое число видов не должно играть роли если они функционально идентичны

сводится к измерению размаха между точками-видами в многомерном пространстве трейтов, с какими-либо последующими корректировками для соответствия меры FD исследовательским условиям и ожиданиям. В силу своих свойств, непрерывные меры FD имеют естественное преимущество перед дискретными (группирующими), т.к. адекватнее отражают реальность и дают больше возможностей для последующего анализа. Недостаток непрерывных мер – бесконечное число способов, которыми попарные расстояния могут быть обобщены. Разные алгоритмы обобщения по-разному реагируют на удаление и внесение видов, позволяют ли не позволяют учитывать обилия видов и отличаются другими свойствами.

**Индексы на матрицах сходства** используют попарные расстояния между видами сообщества. Сумма всех расстояний матрицы представляет собой Functional attribute diversity (FAD), а их среднее – Average functional attribute diversity (AFAD). Квадратная энтропия Рао (Rao's Q) работает примерно так же, но позволяет включать информацию об относительных обилиях видов. Все они широко распространены, математически просты, и требуют не так много теоретических допущений, как методы на иерархической классификации.

Алгоритмы свёртывания матриц попарных расстояний должны удовлетворять ряду критериев. Логично, что добавление нового вида должно увеличивать FD если он хоть чем-то функционально отличается от уже имеющихся, и оставлять FD неизменным, если нет никаких отличий от уже представленных там видов. Сложно представить, чтобы внесение нового вида снижало FD (по крайней мере до тех пор, пока не учитываются видовые обилия). Однако среднее расстояние (AFAD) легко может уменьшиться при внесении вида в сообщество. Этот феномен менее выражен для Rao's Q, чем для AFAD, и тем меньше, чем больше трейтов рассматривается. Еще один важный момент: алгоритмы свёртки матриц расстояний обрабатывают все эти расстояния как независимые, что может привести к удвоению некоторых отличий, не столь больших с точки зрения биологического смысла.

**Дендрограммные индексы** оценивают сходство организмов по значениям выбранных трейтов (через матрицу расстояний), выстраивают на этом основании систему, тщательно учитывающую все пары расстояний (Petchey, Gaston, 2006). Обычно это иерархическая кластеризация. Основанные на дендрограммах иерархической кластеризации индексы FD имеют две критически слабые стороны. 1) они рассчитываются по матрице расстояний между видами, но в дендрограмме используется далеко не вся информация из матрицы. Соответственно, при этом переходе теряется значительная часть информации. 2) Дендрограммные индексы не могут использовать информацию об обилиях видов, тогда как для всех остальных методов эта задача решена тем или иным способом. О. Петчи и К. Гастон упоминают об этих проблемах, но тем не менее настоятельно рекомендуют использовать дендрограммные индексы. Видимо исключительно потому, что дендрограммные индексы – это их собственная разработка.

**Сумма ветвей дендрограмм** (Petchey, Gaston, 2006). Этот подход требует принятия большего количества решений, например, об алгоритме кластеризации, мере расстояния, что является недостатками метода, усугубляющимся произвольностью или субъективностью при принятии этих решений. Однако такой метод удовлетворяет другим условиям, которым не удовлетворяют методы на матрицах попарных расстояний. В частности, это не-независимость некоторых пар расстояний, незначимые элиминируются при построении дендрограммы и препятствуют нецелесообразному с биологической точки зрения удвоению некоторых расстояний. Авторы считают это решающим преимуществом данных методов. Базовая методика работала с деревом, соединяющим все виды между собой, но, в конечном счете, не с корнем дендрограммы. Особенно этот нюанс критичен для многовидовых сообществ, в случае с которыми ветви, вероятнее всего, будут тянуться до самого корня. Улучшение связано с оценкой статистической значимости.

Предположение об иерархичности отношений между организмами – ещё один недостаток дендрограммных методов. Для проверки адекватности дендрограммы применяется коэффициент кофенетической корреляции (cophenetic correlation), который надо максимизировать, выбирая алгоритм кластеризации и метрику расстояния. Максимизация корреляции (даже в случаях, когда иерархическая структура не вызывает сомнений) позволит удостовериться, что длины ветвей максимально осмысленны с т.з. биологии и наилучшим образом отражают биологические различия между организмами.

Наиболее естественной выглядит классификация индексов FD Д. Шлэйтера (2010), основанная на двух параметрах. Первоочередное значение имеет измеряемая **составляющая разнообразия** – функциональное богатство, выравненность или расхождение. Очевидно, что функциональное разнообразие, как и таксономическое, имеет несколько по-разному измеряемых составляющих, из которых именно богатство, выравненность и расхождение обсуждаются чаще всего. Разделение FD на эти составляющие полностью поддерживается большинством ведущих специалистов по функциональному разнообразию (Laliberte, Legendre, 2010). Немаловажно также **количество рассматриваемых трейтов**, в соответствии с чем индексы могут быть многомерные, псевдомногомерные (группа предложена нами) и одномерные. Таким образом все существующие индексы могут быть разнесены по сетке из 6 (или 9) ячеек. Этой схемы мы и будем придерживаться в дальнейшем.

**1. Функциональное богатство (Fr)** – эти индексы измеряют насколько нишевое пространство заполнено представленными видами. Обычно это интерпретируется экологами как индикатор потенциальной заполненности/незаполненности и, следовательно, продуктивности, устойчивости к флуктуациям условий среды или инвазиям. Функциональное богатство, естественно, положительно связано с числом видов. Впрочем, два сообщества при равном числе видов могут значительно отличаться по Fr, если по функциональным трейтам виды в

одном сообществе сгруппированы теснее, чем в другом. Взвешивание видов по обилию/биомассе неприменимо к Fr. На число видов само по себе все индексы Fr реагируют строго положительно, тогда как Fe и Fd реагируют по-разному, но обычно нейтрально.

## **1.А. Одномерное функциональное богатство**

**1.1. Функциональный размах** – functional range (Mason et al., 2005) – отношение размаха трейтов в данной пробе к размаху трейтов в объединенных данных по всем пробам, варьируется от 0 до 1 и может применяться к трейтам разных шкал. Необходимо учитывать, что значение зависит не только от рассматриваемой пробы, но и от особенностей общего набора проб в выборке. У этого индекса обнаружены и другие проблемы, а потому предложена альтернатива (см. далее п. 1.2).

**1.2. Функциональное богатство одномерное** – functional richness one-dimensional (Schleuter et al., 2010). Вычисление индекса трудоемко, используется он редко, и потому в настоящем обзоре не обсуждается.

## **1.Б. Многомерное функциональное богатство**

**1.3. Функциональный объем** – functional volume (Cornwell et al., 2006) – объем пространства трейтов, выпуклой многомерной фигуры наименьшего объема, включающую все виды. Сложный алгоритм берет в качестве основания точки экстремальных значений трейтов и принимает их за вершины фигуры. Число видов должно превышать число трейтов.

**1.4. Функциональная дендрограмма** – functional dendrogram (Petchey and Gaston, 2002) в модификации (Mouchet et al., 2008). Индекс измеряет степень комплементарности видов на основе матрицы расстояний. Дендрограмма иерархической кластеризации берется для расчёта суммы длин ветвей, объединяющих представленные виды. Выбор меры расстояния и алгоритма кластеризации – отдельное решение, принимаемое исследователем.

**1.5. Функциональное богатство многомерное** – functional richness multidimensional (Schleuter et al., 2010). Как функциональный размах (functional range), так и функциональный объем (functional volume) не учитывают пробелов в пространстве трейтов, ориентируясь исключительно на крайние значения. Для устранения этого, авторы предложили данный эквивалент.

**2. Функциональная выравненность (Fe)** – измеряет, равномерно ли значения трейтов распределяются в пределах занятого пространства признаков, т.е. с равными расстояниями между ближайшими соседями и равными обилиями (высокий Fe обычно означает равномерное распределение, низкий указывает на существование отдельных облаков видов или обилий). Такие индексы часто используют для отражения недо- или перепотребления ресурсов, а вслед за этим – продуктивность, надежность и устойчивость к инвазиям. Все они в состоянии оперировать обилиями видов.

#### **2А. Одномерная функциональная выравненность**

**2.1. Функциональная выравненность одномерная** – functional evenness one-dimensional (Bulla, 1994) в модификации (Mouillot et al., 2005). Для каждого трейта в отдельности, индекс измеряет как равномерно значения всех представленных трейтов распределены. Можно применять к множеству трейтов, тогда значение выравненности будет усреднение функциональных выравненностей по всем рассмотренным в отдельности трейтам (псевдомногомерный вариант).

#### **2Б. Многомерная функциональная выравненность**

**2.2. Функциональная выравненность многомерная** – functional evenness multidimensional (Villéger et al., 2008). Многомерный эквивалент одномерной функциональной выравненности. Индекс использует взвешенные по обилию расстояния между всеми парами видов для получения, в первую очередь, минимального

покрывающего дерева (MST, остовное дерево неориентированного графа, имеющее минимальный возможный вес, где под весом дерева понимается сумма весов входящих в него рёбер), связывающего все виды в многомерном пространстве трейтов. Сам индекс затем считает регулярность длин ветвей MST, соответственно одномерной функциональной выравненности.

**3. Функциональное расхождение (Fd)** – индексы, измеряющие дисперсию функций видов и положение их кластеров в пространстве трейтов: высокое функциональное расхождение определяется кластеризацией видов и/или обилий на концах пространства трейтов. Индексы Fg применяются для оценки степени разделения ресурсов и, следовательно, конкуренции. Впрочем, они могут показывать и преобладание экстремальных (по набору своих трейтов) видов. Как и Fe, функциональная выравненность по умолчанию учитывает обилия видов.

### **3А. Одномерное функциональное расхождение**

**3.1. Функциональная логарифмическая дисперсия** – functional logarithmic variance (Mason et al., 2003). Функциональное расхождение можно посчитать как взвешенную по обилию функциональную дисперсию используя средние видовые значения, однако N. Mason предложил логарифмировать значения трейтов перед подсчетом дисперсии. Если трейтов несколько, то  $FD_{var}$  считается для каждого из них отдельно, а потом усредняется (псевдомногомерный вариант). Затем весьма желательно арктангенс преобразование для нормирования всех значений в интервал от 0 до 1. Если виды или обилия агрегированы где-то около среднего значения, то  $FD_{var}$  низкая. Если они расходятся на границы шкалы, то  $FD_{var}$  большая.

**3.2. Функциональная дисперсия модифицированная** – functional variance modified (Lepš et al., 2006) – аналог  $FD_{var}$  без логарифмирования, а потому способный работать с датасетами,

содержащими ноли. Поскольку такая оценка шкалозависимая, данные предварительно должны быть стандартизированы (центрирование и шкалирование по стандартному отклонению,  $sd$ ).

**3.3. Функциональное несходство** – functional unalikeablity (Kader and Perry, 2007). Вычисление трудоемко, используется редко, поэтому в настоящем обзоре не обсуждается.

**3.4. Функциональное расхождение одномерное** – functional divergence one-dimensional (Schleuter et al., 2010). Вычисление трудоемко, используется редко, поэтому в настоящем обзоре не обсуждается.

### **3Б. Многомерное функциональное расхождение**

**3.5. Квадратная энтропия Рао** – Rao's quadratic entropy (Rao, 1982) претендует на статус общепринятого индекса оценки функционального расхождения в случае множества трейтов. Индекс рассчитывается как взвешенная по обилию дисперсия расстояния между всеми парами видов. Индекс разнообразия Симпсона можно рассматривать как частный случай квадратно энтропии Рао при условии, что расстояние между особями = 0, если они относятся к одному виду, и 1, если к разным.

**3.6. Функциональное расхождение многомерное** – functional divergence multidimensional (Villegger et al., 2008) основано на вершинных видах выпуклой оболочки. Алгоритм сперва определяет центр тяжести это выпуклой оболочки, а затем считает взвешенное по обилию отклонение  $\Delta d$  каждого вида от центра тяжести. На последнем шаге алгоритм преобразует индекс для укладки в интервал от 0 до 1. Индекс небольшой, когда виды или обилия близки к центру тяжести, и большой, когда они расположены ближе к поверхности выпуклой оболочки. Применение данного индекса основывается на тех же допущениях, что и для функционального объема ( $FD_v$ , 1.3).



Таблица 1.2. Индексы FD по (Schleuter et al., 2010).

	Одномерные	Многомерные
<b>Богатство</b>	<p>1.1. Функциональный размах (functional range)</p> $\frac{\max_{s \in S_c}(X_{ts}) - \min_{s \in S_c}(X_{ts})}{\max_{s \in U_{S_c}}(X_{ts}) - \min_{s \in U_{S_c}}(X_{ts})}$	<p>1.3. Функциональный объем (functional volume)</p> <p>Объем внутри минимальной выпуклой поверхности, покрывающей все виды в пространстве трейтов</p>
	<p>1.2. Функциональное богатство одномерное (functional richness one-dimensional)</p> $\frac{\int \max_{s \in S_c}[1_{st}(x)] dx}{\int \max_{s \in U_{S_c}}[1_{st}(x)] dx}$	<p>1.4. Функциональная дендрограмма (functional dendrogram)</p> <p>Сумма длин ветвей функциональной дендрограммы</p> <p>1.5. Функциональное богатство многомерное (functional richness multidimensional)</p> $\int \max_{s \in S_c}(f_s(\mathbf{Z})) d\mathbf{Z}$ $f_s(\mathbf{Z}) = \exp \left[ -0.5(\mathbf{Z} - \mathbf{x}_s)^T \sum_s^{-1} (\mathbf{Z} - \mathbf{x}_s) \right]$
<b>Выравненность</b>	<p>2.1. Функциональная выравненность одномерная (functional evenness one-dimensional)</p> $\sum_{s=1}^{ S_c -1} \min \left[ \frac{ X_{ts+1} - X_{ts}  / (A_{ts+1} + A_{ts})}{\sum_{s=1}^{ S_c -1}  X_{ts'+1} - X_{ts'}  / (A_{ts'+1} + A_{ts'})}, \frac{1}{ S_c  - 1} \right]$	<p>2.2. Функциональная выравненность многомерная (functional evenness multidimensional)</p> $\frac{\sum_{e \in E} \min \left[ \frac{\text{dist}(e) / (A_e / A)}{\sum_{e' \in E} \text{dist}(e') / (A_{e'} / A)}, \frac{1}{ S_c  - 1} \right] - \frac{1}{ S_c  - 1}}{\frac{1}{ S_c  - 1}}$

<b>Расхождение</b>	<p>3.1. Функциональная логарифмическая дисперсия (functional logarithmic variance)</p> $\frac{2}{\pi} \tan^{-1} \left[ 5 \left( \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (\ln X_{ts} - \overline{\ln X_{ts}})^2 \right) \right]$	<p>3.5. Квадратная энтропия Рао (Rao's quadratic entropy)</p> $\sum_{s \in S_c} \sum_{s' \in S_c} \frac{A_s A_{s'}}{A^2} \text{dist}(s, s')$
	<p>3.2. Функциональная дисперсия модифицированная (functional variance modified)</p> $\sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (X_{ts} - \overline{X_{ts}})^2$	
	<p>3.3. Функциональное несходство (functional unalikeability)</p> $\text{FD}_{\text{cat}} = 1 - \sum_{l=1}^{L_t} \left( \frac{A_l}{A} \right)^2$	<p>3.6. Функциональное расхождение многомерное (functional divergence multidimensional)</p> $\frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta  d  + \overline{dG}}$
	<p>3.4. Функциональное расхождение одномерное (functional divergence one-dimensional)</p> $\frac{Q_1(Y_t) - Q_3(Y_t)}{\max_{s \in S_c}(X_{ts}) - \min_{s \in S_c}(X_{ts})}$	$\Delta d = \sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (dG_s - \overline{dG})$ $\Delta  d  = \sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A}  dG_s - \overline{dG} $

**Ординационный подход С. Виллиджера.** Для случаев, когда невозможно применить индексы  $FRic$  и  $FDiv$  в базовом варианте (трейтов больше, чем видов и/или трейты представлены категориальными данными), авторы предлагали использовать методы ординации. Алгоритм следующий: 1) на основе любой обоснованной меры расстояния строится матрица расстояний видов в пространстве трейтов; 2) матрица расстояний обрабатывается методом главных координат (рекомендуется PCoA); 3) полученные в результате координаты по виртуальным осям PCoA используются как новые синтетические трейты для подсчета FD (Laliberte and Legendre, 2010; Villéger et al., 2008).

В некоторых случаях PCoA возвращает отрицательные собственные значения осей. Такие оси нельзя использовать напрямую как трейты, но их исключение приводит к потере информации и смещению оценки FD (Laliberte and Legendre, 2010). Для решения этой проблемы существует три метода поправок: 1) добавить минимальное значение ко всем координатам для полного избавления от минусов; 2) возведение в квадрат; 3) извлечение квадратного корня из расстояний в матрице перед применением PCoA (работает не со всеми коэффициентами). Более подробно о поправках говорится в соответствующей статье (Legendre and Anderson, 1999). Еще одна проблема использования осей PCoA – стандартизация трейтов. Изначально предлагалось гомогенизировать измерения и придавать всем им равные веса. Однако это недостаток подхода, т.к. зачастую мы априори знаем, что одни трейты важнее других. В первоописании С. Виллиджера оси PCoA не преобразуются перед оценкой функционального разнообразия.

Интуитивно понятна логика оценки функционального разнообразия сообщества из  $S$  видов с  $T$  трейтами посредством оценки разброса (рассеяния)  $S$  точек в  $T$ -мерном пространстве. В одномерной статистике мера разброса может быть оценена через среднее абсолютное отклонение, сумму квадратов отклонений, дисперсию, стандартное отклонение или размах варьирования. С. Виллиджер с коллегами (2008) предложили полезный подход для раскрытия

отдельных аспектов ФД. Их индекс функционального богатства (FRic) оценивает рассеяние видов в пространстве трейтов через объем минимальной выпуклой поверхности, включающей все виды, что является многомерным аналогом размаха варьирования. Не отрицая пользу FRic, и не отказывая ему в праве на применение, Э. Лалибрет и П. Лъжандр справедливо отмечают, что размах нельзя считать адекватной оценкой степени варьирования, т.к. он чрезвычайно чувствителен к выбросам (Laliberte and Legendre, 2010). К тому же FRic никак не может вовлечь информацию об обилии видов. Соответственно, редкие виды с экстремальными значениями трейтов могут кардинально сместить оценку FD. Это свойство может быть нежелательным или желательным, в зависимости от целей исследования. FEve и FDiv, предложенные Виллиджером же, выглядят интереснее и могут оперировать обилиями видов. Однако и они, строго говоря, не оценивают рассеяние точек-видов внутри пространства трейтов (Laliberte and Legendre, 2010).

**Гибкий подход Э. Лалибрет и П. Лъжандра.** В 2010 году был предложен гибкий подход к измерению функционального разнообразия, основанный на матрицах расстояния и прекрасно справляющийся с любым количеством трейтов (Laliberte and Legendre, 2010). Новый индекс FDis представляет собой модификацию/обобщение подхода С. Виллиджера (Villegger et al., 2008), близок к квадратной энтропии Рао и является многомерным аналогом взвешенного среднего абсолютного отклонения, в котором веса – относительные обилия видов. FDis это среднее расстояние в многомерном пространстве трейтов от отдельных видов, до центроида всех видов, причем центр тяжести может смещаться, взвешиванием видов на их относительные обилия.

На основе доработки подхода Вилледжера, предлагается использовать многомерную дисперсию в варианте М. Андресона (Anderson, 2006) как многомерный индекс функциональной дисперсии – FDis. С этой точки зрения, FDis – среднее расстояние между отдельными видами и центроидом всех видов сообщества. Все нюансы подсчета многомерной дисперсии в пространстве главных координат PCoA, полученном из любой меры

расстояния или несходства, и способов обработки отрицательных собственных значений осей, подробно рассмотрены М.А. Андерсоном (2006). FDis вовлекает данные об обилии посредством взвешивания центроида:

$$\mathbf{c} = [c_i] = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j}$$

, где  $\mathbf{c}$  – вектор центроида в  $j$  измерениях трейтов,  $a_j$  – обилие вида  $i$ ,  $x_{ij}$  – значение трейта  $j$  для вида  $i$ . Формула предполагает, что все трейты количественные, но это не представляет никаких трудностей, если они уже получены через PCoA по матрице расстояний. Тогда FDis – взвешенное среднее расстояние от всех видов до взвешенного центроида:

$$\text{FDis} = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$$

, где  $a_j$  – обилие вида  $j$ ,  $z_j$  – расстояние от вида  $j$  до взвешенного центроида  $\mathbf{c}$ .

Обе две процедуры М. Андерсона (2006) естественным образом сдвигают положение центроида к более обильным видам и взвешивает дистанции до него пропорционально видовым обилиям. Когда все виды имеют равное обилие (или просто исходные данные бинарные), FDis это простая невзвешенная дистанция от видов до центроида, как было предложено изначально М. Андерсоном (2006). FDis не имеет верхнего лимита и требует как минимум 2 вида для расчётов. Для сообществ из одного вида FDis принимает значение 0.

С этой точки зрения, оригинальный подход Виллиджера (2008) это частный случай, когда все трейты количественные и используется Евклидово расстояние напрямую или преобразование через расстояние Говера и PCoA. Необходимо еще раз подчеркнуть, что мера расстояния может быть выбрана любая, исходя из каких-то частных задач (например, для специфических типов трейтов или особого способа работы с пропущенными значениями), хотя по умолчанию рекомендуется брать расстояние Евклида или Говера.

Решена проблема стандартизации трейтов, присутствовавшая в алгоритме С. Виллиджера (2008). В случае необходимости стандартизации

трейтов, это осуществляется перед расчётом матрицы расстояний между видами. Описываемый гибкий подход предполагает шкалирование осей PCoA до длины, равной корню из их собственных значений. Это логически соответствует тому факту, что первая ось всегда представляет наибольшую часть вариации, тогда как остальные оси – пропорционально меньшую ее долю. Для сравнения: алгоритм С. Вилижера допускает стандартизацию осей PCoA перед оценкой FD, это придаст равные веса всем виртуальным осям и, следовательно, искажает пространство трейтов и ведет к неверной оценке FD.

От числа видов FDis не зависит. Трейты могут быть любые – количественные, полуколичественные и качественные. Мера расстояния тоже может выбираться произвольно – исходя из целей исследования и особенностей датасета. Также к преимуществам относятся возможность придавать отдельным трейтам веса и обрабатывать датасеты, содержащие пропущенные значения.

Базовый алгоритм С. Виллиджера нормирует все трейты Z-преобразованием, что придает равные веса всем трейтам перед оценкой FD. Но взвешивание трейтов это полезная опция для оценки функционального разнообразия. Расстояние Говера может быть посчитано в варианте, придающем разные веса дескрипторам различных типов, как было предложено ранее (Legendre and Legendre, 1998) функцией `gowdis`. Типичный пример необходимости взвешивания трейтов: для такого качественного трейта растений как тип опылителей, каждый вид может иметь несколько значений одновременно – пчелы, мухи, бабочки и т.д. Такие трейты обычно переводят в несколько трейтов, имеющих бинарную шкалу – 1/0 – для каждого возможного значения. Однако без дополнительных преобразований совокупный вес всех виртуальных трейтов будет переоценен и значительно перевесит любой другой трейт. Разумный выход – придать всем виртуальным трейтам веса, обратно пропорциональные их количеству.

Фреймворк сразу реализован в виде пакета «FD» для R. Помимо оригинального FDis, пакет содержит функции для подсчета FRic, FEve & FDiv

(по Villeger et al., 2008), и еще три индекса: CWM – community-level weighted means of trait values (Lavorel et al., 2008), Rao's Q – квадратная энтропия Рао (Botta-Dukát, 2005; Rao, 1982) и FGR – functional group richness (Petchey, Gaston, 2006). Пакет «FD» содержит функцию `gowdis` для вычисления расстояния Говера с возможностью присвоения весов отдельным дескрипторам и рассматривать полуколичественные переменные как описывал Я. Подани (Podani, 1999). В функции «dbFD» этот вариант подсчёта расстояния используется по умолчанию.

### 1.7. Как сравнивать и выбирать индексы FD?

Определить оптимальные индексы ФД не так просто, поскольку не существует одного естественного способа корректно описать богатство, выравненность и расхождение, когда виды не соответствуют четко определенным, равноудаленным друг от друга классам, а описываются вектором значений нескольких трейтов.

Д. Шлэйтер с коллегами (2010) называют **точность** важнейшим критерием, предъявляемым к индексам FD, подразумевая под «точностью» соответствие свойств индекса его вербальному определению. Из индексов функционального богатства только одномерное и многомерное функциональное богатство ( $FR_{1s}$  и  $FR_{1m}$ ) адекватно ведут себя в синтетических тестах (№1 и №2), поскольку принимают во внимание пустые области в пространстве трейтов, а не только крайние значения. Последний из них предпочтительнее, т.к. может работать с множеством трейтов одновременно. Такие индексы как функциональный объем ( $FR_V$ ) и функциональный размах ( $FR_R$ ) снижаются только в случае изъятия видов с крайними значениями трейтов. Индексы О. Петчи (Petchey and Gaston, 2006) на функциональных дендрограммах дают результаты максимально удаленные от ожидаемых. Из индексов функциональной выравненности многомерный вариант дает более адекватные результаты, чем одномерная форма, хотя и не лишен проблем –

недостаточно чувствителен к изменениям в центре пространства трейтов. Все индексы функционального расхождения ведут себя ожидаемым образом, даже псевдомногомерные – усредняющие отдельные показатели по каждому из трейтов.

**Корреляция индексов** по умолчанию должна отсутствовать, т.к. разные индексы оценивают разные вещи: богатство, выравнивание и расхождение — это разные аспекты FD. Для 12 индексов это требование проверил Д. Шлэйтер синтетическими тестами (Schleuter et al., 2010). По результатам многомерного шкалирования, почти все индексы функционального расхождения коррелируют с первой осью, кроме  $FD_{var}$ , который коррелирует так же и со второй осью и вообще сближается с индексами функционального богатства больше, чем с индексами своей группы. Со второй осью коррелируют многие индексы функционального богатства ( $FR_R$ ,  $FR_V$  и отчасти  $FR_{Is}$ ). Третья ось сонаправлена с индексами выравнивания FE, а четвертая – с оставшимися индексами функционального богатства ( $FR_{Im}$ ,  $FR_D$ ). Таким образом индексы функционального расхождения формируют весьма однородную группу.

Тесты Д. Шлэйтера показали также, что классический индекс functional richness или не мог описать реальное функциональное богатство, или был скоррелирован с индексами функционального расхождения. Ему предложена альтернатива, учитывающая внутривидовую изменчивость и пустые области в нишевом пространстве. Большинство существующих индексов функциональной выравниваемости и расхождения удовлетворяют предъявляемым требованиям. Для категориальных переменных мы не рекомендуем смешивать дискретные и реально-значимые признаки (исключая индексы, основанные на мерах расстояния), поскольку функциональная выравниваемость и расхождение не имеют взаимозаменяемого значения для дискретных трейтов. Тем не менее, индексы видовой разнообразия могут применяться к категориальным трейтам или функциональным группам с целью описать функциональное богатство и выравниваемость.



**Включение видовых обилий.** Очевидно, что при одинаковом видовом богатстве, монодоминантное сообщество будет менее разнообразно, чем то, где обилия распределены равномернее. Этот же аргумент применим к функциональному разнообразию. Доказано теоретически и эмпирически: число видов и выравненность влияют на экосистемные процессы независимо друг от друга. Для одного категориального трейта методика подсчета полностью аналогична и легка для вычисления. Ситуация существенно усложняется, когда трейтов два и более. В обзоре Д. Шлэйтера представлены разные способы решения проблемы, а также напоминает, что выравненность и расхождение – это разные аспекты разнообразия (Schleuter et al., 2010). Исследователям рекомендуется в каждом случае однозначно прописывать какой аспект разнообразия имеется имеют в виду и какие подходы, индексы и их модификации были использованы.

Д. Шлэйтер, как, впрочем, и многие другие специалисты по функциональному разнообразию, отмечают, что главный критерий выбора индекса – цель исследования: что именно исследователь хочет измерять (Schleuter et al., 2010). Индексы функциональной выравненности и функционального расхождения адекватны своим названиям и подходят для использования. Индексы функционального богатства сильно различаются по своему качеству, базовым требованиям удовлетворяют лишь  $FR_{Is}$  и  $FR_{Im}$ . Многомерные синтетические тесты показали, что функциональное расхождение и выравненность сопряжены каждый с одной осью, а богатство – с тремя. Из этого Д. Шлэйтер делает вывод, что из индексов функционального богатства каждый измеряет что-то своё. Также высказано мнение, что  $FD_{var}$ ,  $FR_R$  и  $FR_V$  это в некотором роде смесь функционального богатства и расхождения.

Трансформация данных из категориальных в количественные это всегда, по синтетическим тестам, потеря информации. Один из путей – использовать многомерные индексы, основанные на матрицах расстояний (например, квадратная энтропия  $Pao$ ), и брать всегда расстояние Говера (Schleuter et al.,

2010). Альтернативный путь – предложенный Й. Лепсом подход, основанный на суммах пересечений по трейтам (Lepš et al., 2006).

Для категориальных переменных функциональные выравненность и расхождение измеряют примерно одно и то же. Если измеряется функциональное богатство, естественным образом положительно связанное с числом видов, то при анализе надо каким-либо способом разделить эффекты числа видов и функционального богатства. Индексы функционального расхождения вызывают меньше всего нареканий у Д. Шлэйтера, за исключением того, что некоторые из них все же коррелируют с индексами функционального богатства ( $FD_{var}$  с  $FR_R \& FR_V$ ,  $FD_s$  с  $FR_V$ ,  $FR_Q$  с  $FR_V$ ). Индексы функционального расхождения на матрицах расстояний позволяют смешивать категориальные, количественные и полуколичественные данные, а также учитывать внутривидовую изменчивость и относительные обилия видов, что более подробно обсуждает Й. Лепс (Leps et al., 2006). Таким образом, на основе всего вышесказанного, Шлэйтер настоятельно рекомендует или избегать категориальных трейтов, или использовать индексы на матрицах расстояний.

Синтетические тесты проводили и другие исследователи. Показано, что  $FDis$  умеренно коррелирует с  $FRic$  ( $r = 0.4$ ) и  $FDiv$  ( $r = 0.5$ ) и слабо – с  $FEve$  ( $r = 0.2$ ). Сильная положительная корреляция  $FDis$  с Rao's Q ( $r = 0.97$ ) вполне ожидаема, т.к. цель обоих индексов – оценить дисперсию видов, взвешенных по обилию, в пространстве трейтов (Laliberte and Legendre, 2010). Когда обилия – это частоты (например, количество особей вида), Rao's Q выражает среднее расстояние между двумя случайно взятыми из выборки особями. Важное преимущество  $FDis$  перед Rao's Q – в невзвешенном случае (наличие/отсутствие) открываются возможности для формального статистического теста отличий между двумя или более сообществами посредством основанной на расстояниях тесте гомогенности многомерной дисперсии (Anderson, 2006), что представляет собой многомерное расширение теста Левина на абсолютные отклонения (Levene, 1960).

FD<sub>is</sub> конструктивно не чувствительна к числу видов, может быть рассчитана на любой мере расстояния/несходства, может работать с любым количеством и типами трейтов, чувствительность к выбросам находится на приемлемом уровне, может учитывать обилия видов. Всем критериям удовлетворяет, кроме нормировки до интервала 0...1 (но и это решается, если значения трейтов стандартизируются перед вычислением) и критерию монотонности (подвыборка не может быть разнообразнее всей выборки) – очевидно, что если удален вид, близкий к центроиду, то функциональное разнообразие возрастет. Но последнее свойство не методологический просчёт, а уникальная характеристика, улавливающая экологический сигнал. FD<sub>is</sub> удовлетворяет критерию вогнутости по Рикотте (Ricotta, 2005): функциональное гамма разнообразие всегда больше усредненного по всем пробам альфа-разнообразия.

О. Петчи и К. Гастона интересует вопрос разграничения вкладов богатства и выравнивания в общую оценку функционального разнообразия (Petchey, Gaston, 2006). И как разные меры ФД реагируют на исчезновение особей? Когда наиболее обильны функционально далекие виды, исчезновение особей может даже привести к росту ФД (Rao's Q), что оценивает более бедные видами сообщества как более богатые функционально. Впрочем, из этого наблюдения пока рано делать какие-либо выводы.

На сегодняшний день лишь меры FD, основанные на обобщении попарных расстояний могут работать с обилиями видов. Но такие меры имеют некоторые нежелательные свойства, по мнению О. Петчи и К. Гастона. При этом основанные на дендрограммах меры FD не могут работать с обилиями видов. Считается, что связка из этих двух способов была бы наилучшим подходом, и есть основания надеяться, что такая комбинация будет разработана в обозримом будущем.

## Глава 2. Природные условия региона исследования

**Географическое положение.** Удмуртская Республика (далее УР) расположена на востоке Русской Равнины, на востоке граничит со Средним Предуральем. Площадь территории составляет 42 000 км<sup>2</sup>. Крайними точками являются: Зуевы Ключи с юга (55°52' СШ, 53°17' ВД, Каракулинский р-н), д. Сёва и река Сёва на севере (58°31' СШ, 52°56' ВД, Глазовский р-н), д. Васюки на западе (57°17'СШ, 51°9' ВД, Сюмсинский р-н) и д. Новокрещенка на востоке (56°18' СШ, 54°23' ВД, Камбарский р-н). Протяженность республики составляет 298 км с севера на юг и 200 км с запада на восток (Широбоков, 1972; Удмуртская Республика ..., 2000).

**Рельеф.** Рельеф как совокупность неровностей земной поверхности является одним из важнейших факторов, определяющих дифференциацию на природные комплексы и ландшафты (Рычагов, 2006; Илларионов, 2009), что имеет значение для всех региональных экологических исследований.

Рельеф УР слагается из ряда возвышенностей и низменностей и в целом его можно охарактеризовать как холмистую равнину, которая восточнее переходит в кряжи и увалы Предуралья. Самые высокие точки региона расположены на севере (до 331 м над у.м., Верхнекамская возвышенность) и на востоке (до 250 м н.у.м., Сарапульская возвышенность). Наименьшие отметки относятся к руслам Камы и Вятки (56 м). Наибольшая же площадь УР имеет отметки от 200 до 300 м н.у.м. На территории УР выделяют несколько водораздельных возвышенностей, естественными границами между которыми являются долины крупных и средних рек (Илларионов, 2009). Характерные особенности рельефа – выраженная ступенчатость в строении водоразделов, наличие останцовых форм рельефа, густое рассечение речными долинами с асимметрией склонов и распространение эрозионных процессов (Подсосова, 1972). Многообразие элементов рельефа республики является предпосылкой для формирования своеобразия и многообразия формирующихся на земной поверхности биологических объектов.

**Климат.** Климат УР – умеренно-континентальный. Лето теплое, зимний период – холодный, многоснежный и продолжительный. Многолетняя среднегодовая температура составляет от 1 до 2 °С по данным на 1972 г. (Дерюгина, Моргунова, 1972) и от 2 до 3 °С по данным на 2009 г. (Переведенцев и др., 2009) для северных и южных районов УР соответственно. При этом в обоих случаях авторы отмечают очень сглаженные температурные колебания в длительных временных промежутках и резкие неперiodические перепады температуры воздуха на отрезках до месяца и даже до нескольких дней, что является прямым проявлением выраженной континентальности климата.

Атмосферные осадки относятся к числу важнейших метеорологических явлений. Многолетнее среднегодовое количество осадков для Удмуртии составляет 574 мм, из которых 2/3 приходятся на теплый период года, а 1/3 – на холодный (397 и 176 мм соответственно). Месячные максимумы приходятся на летний сезон и составляют 70 и более мм (Шанталинский, Шерстюков, 2009).

**Водные ресурсы.** Удмуртская Республика покрыта густой сетью естественных и искусственных водных объектов, все они относятся к бассейнам рек Камы и Вятки. Суммарная протяженность всех водотоков составляет 30 000 км, из которых 19 000 приходится на водотоки протяженностью менее 10 км, а 8 000 – на малые реки (Рысин, 2009а). Полная совокупная длина Камы и Вятки – 4,5 тыс. км (Кузьминых, 1972). Средний многолетний сток Камы и Вятки – 65,7 км<sup>3</sup>, однако в этот показатель входят осадки со всего бассейна этих рек. Большое значение на природные условия и процессы оказывают также крупные искусственные водные резервуары, Нижнекамское водохранилище (площадь зеркала 2580 км<sup>2</sup>, объем 13 км<sup>3</sup>), Воткинское водохранилище (1120 км<sup>2</sup>, 9,3 км<sup>3</sup>), Ижевский (24 км<sup>2</sup>, 0,08 км<sup>3</sup>) и Воткинский (18 км<sup>2</sup>, 0,09 км<sup>3</sup>) пруды – самые большие (Рысин, 2009а). Крупные водоемы смягчают колебания температур, а на их склонах южной и

западной экспозиции формируются уникальные природные условия (География ..., 2009).

**Почвы.** Экологической ролью первостепенной значимости как важнейшего компонента всех наземных биоценозов и биосферы в целом обладают почвы. Через почву функционирует огромное множество экологических связей всех наземных организмов и биологических систем более высокого порядка (Рысин, 2009b). Почвы формируются в результате взаимодействия таких факторов, как климат, рельеф, почвообразующие породы, растительность и животный мир, время. Все большее значение в ходе исторического развития принимает антропогенный фактор почвообразования – деятельность человека.

На территории Удмуртии основные почвообразующие породы – покровные и карбонатные глины и суглинки, эоловые пески и супеси, а также аллювиальные и делювиальные отложения. На подавляющей части Удмуртии преобладают дерновые-подзолистые почвы с разной степенью подзолистости (Удмуртская Республика ..., 2000). Территория республики долгое время была покрыта хвойными лесами, выделявшими фульвовые кислоты, которые и придают почве подзолистые свойства. Наиболее характерны такие почвы для северных, западных и отчасти центральных районов УР, что, очевидно, связано с большим распространением хвойных лесов в этих районах по сей день. Серые лесные почвы формировались под лиственными лесами и луговой растительностью и более обычны в южных районах (Вараксин, Ковриго, 1972; Кузнецов, 1994).

**Флора и растительность.** Флора является качественной, а растительность – количественной составляющей растительного покрова. На территории Удмуртии произрастают около 2000 видов сосудистых растений, из которых порядка 1100 являются аборигенными, а остальные 900 оказались занесены в результате деятельности человека. По всем своим характеристикам местная флора принадлежит к бореально-умеренному типу (Баранова, 2009).

Территория Удмуртии относится преимущественно к подтаежной зоне, и вполне закономерно преобладание здесь зонального лесного типа растительности. Согласно современной ботанико-географической схеме районирования УР (Шадрин, 1999) северная её треть принадлежит подзоне южной тайги. Южная часть относится к полосе подтаёжных смешанных лесов, которая при этом делится на полосу смешанных широколиственно-хвойных с присутствием липы и полосу смешанных хвойно-широколиственных с присутствием дуба и лещины (Баранова и др., 2010). На крайнем юге республики наблюдается выраженная иррадиация северной лесостепи (Шадрин, 1999).

На сегодняшний день леса занимают 47 % площади УР. Основной породой лесных сообществ является ель, ещё 100 лет назад занимавшая до 86 % от всей площади республики. К настоящему времени многие участки первичных ельников возделываются человеком для сельскохозяйственных нужд либо же замещены сосной (16 %) и березой (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009). Сосновые леса произрастают на легких песчаных почвах и расположены преимущественно в центральной части Удмуртии, в бассейнах рек Кильмезь и Кама. Для южной трети Удмуртии характерны широколиственно-сосновые леса на склонах и возвышениях и широколиственные леса в долинах крупных рек, состоящие из осины, липы, дуба, вяза и клена (Ефимова и др., 1972; Баранова, Пузырев, 2012).

Луга занимают около 8 % площади УР (Государственный доклад ..., 2007), и почти всегда их происхождение связано с сельскохозяйственной деятельностью человека (Ефимова и др., 1972). Луга подразделяются на водораздельные, низинные и пойменные. Пойменные луга при реках заливаются в весеннее половодье. Водораздельные луга располагаются на возвышениях, склонах, а низинные – обычно в понижениях и имеют доступ к грунтовой влаге помимо атмосферной. Однако для всех лугов в нашей местности характерно преобладание злаков (Баранова, 2009). Следует отметить, что на территории Удмуртии происходят процессы остепнения как

по естественным причинам, так и в силу антропогенного воздействия; наиболее ярко это выражено на склонах с южной экспозицией (Шадрин, 1995, 1999).

Болота, занимающие не более 3% площади УР, бывают верховыми, низовыми и переходными, причем в литературе отмечается, что низовые преобладают по занимаемой площади (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009).

Значительная территория Удмуртии находится под пашнями (около 40 %) и пастбищами (5 %) (Кузнецов, 1994).

Таким образом, территория Удмуртии характеризуется разнообразием природных условий, определяемых её расположением на стыке ландшафтно-географических зон в пределах бореального экотона, неоднородностью рельефа и разновекторной хозяйственной деятельностью человека.



## Глава 3. Методика исследования и материалы

### 3.1. Охват территории исследований

Работа выполнена на основании материала, собранного в ходе полевых исследований на территории Удмуртии с 2007 по 2016 год (10 сезонов). Сборы осуществлялись в 20 районах Удмуртии из 25 (рис. 3.1).

Список мест исследований. **Ярский район:** 1) Перелом, 58,44N, 52,18E; 2) Бармашур, 58,28N, 52,11E; 3) Яр, 58,24N, 52,11E; **Глазовский район:** 4) Люм, 58,31N, 52,42E; 5) Солдырское городище, 58,15N, 52,75E; **Балезинский район:** 6) Сергино, 58,41N, 53,53E; **Кезский район:** 7) Кез, 57,91N, 53,72E; 8) С. Чепца, 57,89N, 53,41E; **Юкаменский район:** 9) Юкаменское, 57,89N, 52,25E; **Красногорский район:** 10) Красногорское, 57,72N, 52,52E; **Дебёсский район:** 11) Байгурезь, 57,65N, 53,76E; 12) Варни, 57,68N, 53,75E; **Игринский район:** 13) Новые Зятцы, 57,43N, 52,51E; 14) Чутырь, 57,36N, 53,25E; **Селтинский район:** 15) Селты, 57,30N, 52,13E; **Якшур-Бодьинский район:** 16) Старые Зятцы, 57,35N, 52,66E; 17) Сельчка, 57,08N, 53,21E; 18) Чернушка, 57,03N, 53,09E; 19) 25 км Якшур-Бодьинского тракта, 57,09N, 53,20E; 20) 16 км Якшур-Бодьинского тракта, 56,99N, 53,17E; 21) Снт «Сириус», 57,03N, 53,14E; 22) Скипидарка, 57,07N, 53,30E; **Шарканский район:** 23) Шаркан (ПП «Шарканский»), 57,30N, 53,87E; **Вавожский район:** 24) Вавож, 56,77N, 51,92E; 25) **Ижевск,** 56,85N, 53,23E; **Завьяловский район:** 26) Люкшудья, 56,96N, 53,02E; 27) Воложка, 56,93N, 53,08E; 28) Хохряки, 56,92N, 53,32E; 29) Кабаниха, 56,83N, 53,34E; 30) Докша (НП «Нечкинский»), 56,82N, 53,77E; 31) Гольяны (НП «Нечкинский»), 56,74N, 53,75E; 32) Гольяны, закамье (НП «Нечкинский»), 56,76N, 53,79E; **Воткинский район:** 33) Ледухи, 56,89N, 53,81E; 34) Биостанция «Сива», (6 км к Ю от с. Перевозное) (НП «Нечкинский»), 56,83N, 53,90E; 35) Устье Сивы, левый берег (НП «Нечкинский»), 56,82N, 53,91E; 36) Новый (НП «Нечкинский»), 56,82N, 54,08E; 37) Волковский (НП «Нечкинский»), 56,78N, 54,03E; **Можгинский район:** 38) Поршур, 56,29N, 52,06E; **Малопургинский район:** 39) Малая Пурга, 56,56N, 53,00E; **Сарапульский район:** 40) Макарово,

56,71N, 53,75E; 41) Нечкино, закамье (НП «Нечкинский»), 56,65N, 53,81E; 42) Дулесово, 56,55N, 53,78E; 43) р. Бима (в 6 к СЗ от д. Пинязь) 56,23N, 53,58E; 44) Соколовка, 56,27N, 56,27E; Кизнерский район: 45) Крымская Слудка, 56,00N, 51,43E; Алнашский район: 46) Старый Утчан, 56,17N, 52,32E; 47) Пирогово, 56,11N, 52,35E; 48) Голышурма, 56,00N, 52,71E; **Киясовский район:** 49) Байсары, 56,28N, 53,05E; Каракулинский район: 50) Быргында (ПП «Усть-Бельский»), 55,89N, 53,42; 51) Шигнанда (ПП «Усть-Бельский»), 55,89N, 53,45E; 52) Усть-Бельск (ПП «Усть-Бельский»), 55,90N, 53,51E; 53) Чеганда, 55,96N, 53,52E; 54) Маляши (ПП «Усть-Бельский»), 55,95N, 53,68E.

### 3.2. Исследованные типы биотопов

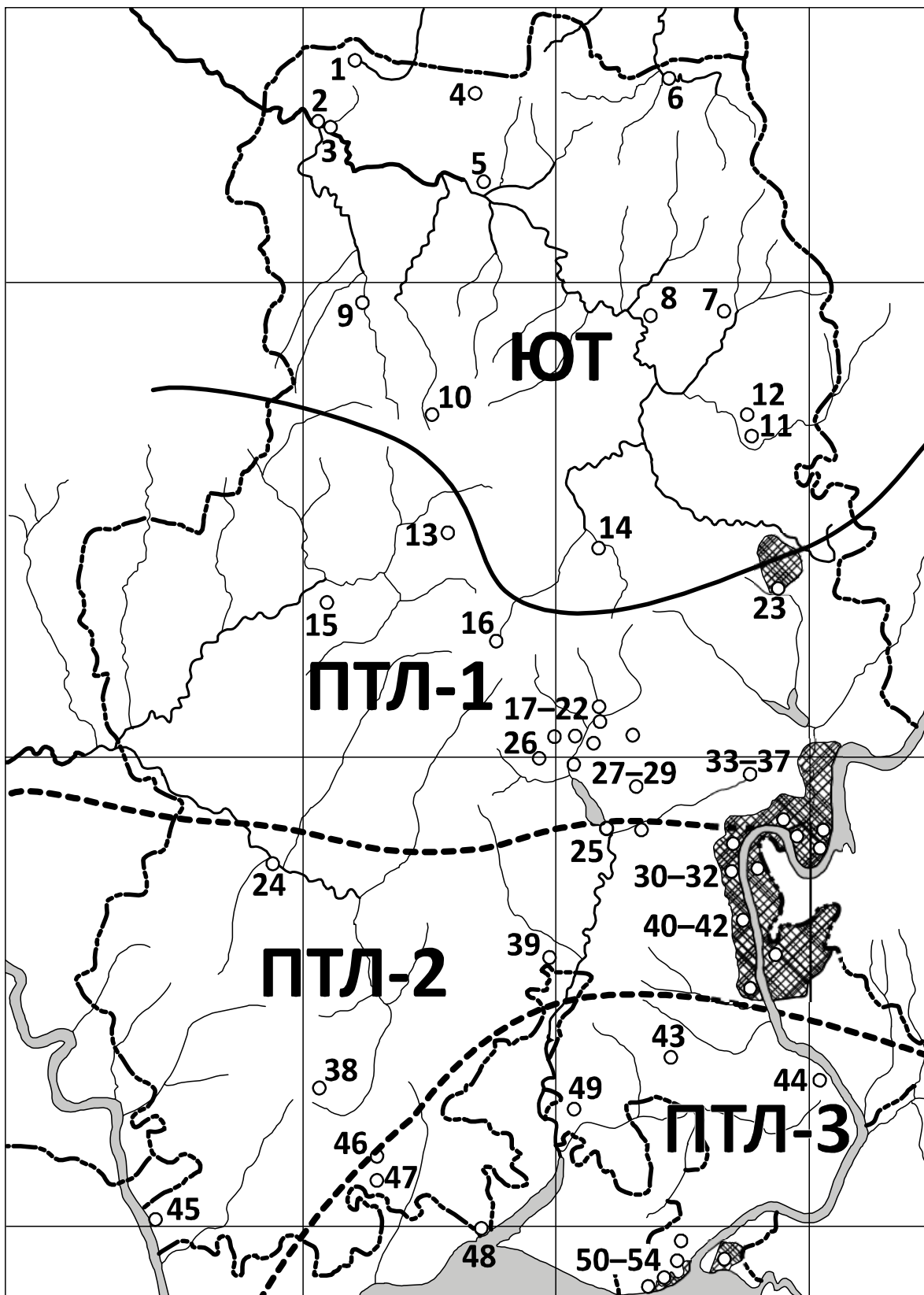
Подробные исследования (в том числе на стационарных площадках) были проведены в 21 типе биотопов. В совокупности они охватывают весь спектр основных зональных и интразональных биоценозов данной территории. Иерархическая классификация группировок пауков, населяющих их, представлена в таблице 3.1. Ниже приводятся описания исследованных типов биотопов.

**Пойменные дубравы (1).** Формируются узкими полосами на повышениях центральной поймы вдоль крупных рек и их притоков, в половодье периодически заливаются. Древостой достаточно густой, проективное покрытие крон не менее 70–80 %, формируется из дуба (*Quercus robur*), иногда с осинкой (*Populus tremula*, в первом ярусе наравне с дубом), вязами (*Ulmus glabra* или *U. laevis*, чаще в подросте), липой сердцевидной (*Tilia cordata*). Подстилочный слой хорошо выражен, состоит из различных растительных остатков, преимущественно – дубовых листьев. Травостой разреженный, часто встречаются обширные участки без травянистой растительности. В понижениях травостой может состоять из крапивы двудомной (*Urtica dioica*), таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*) и осоки дернистой (*Carex cespitosa*). На повышениях травостой более разнообразен. В

число доминантов входят будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), горошек лесной (*Vicia sylvatica*), щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys*) и другие (Зубарев, 1958; Ефимова и др., 1972).

**Уремные леса (2).** Произрастают на богатых и увлажненных почвах в понижениях прирусловых и притеррасных участков пойм. В древостое преобладает осина, в меньшем количестве встречаются вяз шершавый (*Ulmus glabra*), клён (*Acer platanoides*), ель. Сомкнутость первого яруса около 80 %. Подрост представлен осиной и липой. В травостое сныть обыкновенная, звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea*), бор развесистый (*Milium effusum*), подмаренники (*Galium spp.*), в понижениях осока дернистая (*Carex cespitosa*) (Грибова и др., 1980; Леса Удмуртии ..., 1997).

**Липовые леса (3).** В большинстве случаев вторичны, сформировались на местах вырубок хвойно-широколиственных лесов. В первом ярусе липа сердцевидная составляет от 60 до 90 % древостоя. Помимо липы представлены также береза бородавчатая (*Betula pendula*), вяз шершавый (*Ulmus glabra*), дуб черешчатый, ель, сосна. Второй ярус выражен слабо и представлен, преимущественно, подростом липы. В подлеске липа, рябина (*Sorbus aucuparia*), осина (*Populus tremula*) и бересклет (*Euonymus verrucosus*). Травостой густой, слагается тенелюбивыми неморальными травами: подмаренником душистым (*Galium odoratum*), звездчаткой ланцетовидной (*Stellaria holostea*), снытью (*Aegopodium podagraria*), медуницей темной (*Pulmonaria obscura*), копытнем европейским (*Asarum europaeum*), овсяницей высокой (*Festuca altissima*), осоками (*Carex spp.*), вейниками (*Calamagrostis spp.*), щитовником мужским (*Dryopteris filix-mas*) и другими обильными папоротниками (Грибова и др., 1980; Шадрин, 2016).



ЮТ – южная тайга (по Шадрину, 1999), ПТЛ – подтаежные смешанные леса, ПТЛ1 – подзона широколиственно-хвойных лесов, ПТЛ2 – подзона хвойно-широколиственных лесов (по Грибовой и др., 1980), ПТЛ3 – область инвазий и иррадиации северной лесостепи (в пределах зоны подтайги) (по Шадрину, 1999). Штриховкой обозначены ООПТ. Точки сборов перечислены выше.

Рис. 3.1 – Карта-схема мест исследований

Таблица 3.1. Иерархическая классификация группировок пауков и соответствующие им обследованные типы биотопов

Уровни иерархической классификации группировок пауков		
1	2	3
1. Лесные биотопы	1. Пойменные лиственные леса	1. Пойменные дубравы 2. Уремные леса
	2. Водораздельные лиственные леса	3. Липовые леса
	3. Водораздельные хвойные леса	4. Сосновые леса 5. Елово-пихтовые леса
	4. Водораздельные смешанные леса	6. Темнохвойно-липовые леса
2. Луговые биотопы	5. Пойменные луга	7. Краткопойменные остепненные луга 8. Долгопойменные луга
	6. Суходольные луга	9. Водораздельные луга 10. Склоновые остепненные луга
	7. Опушки	11. Опушки лиственных лесов 12. Опушки смешанных лесов 13. Опушки сосновых лесов
4. Переувлажненные биотопы	8. Болота	14. Открытые верховые болота 15. Залесненные верховые болота
	9. Берега водоемов	16. Открытые берега стоячих водоемов 17. Открытые берега рек 18. Ольшаники по берегам рек
	10. Помещения	19. Отапливаемые помещения 20. Неотапливаемые помещения
	11. Агроценозы	21. Садово-огородные агроценозы

**Сосновые леса (4).** Из 5 типов сосновых лесов, произрастающих на территории УР (Баранова, 2009), нами были исследованы сосняки-зеленомошники, сосняки сфагновые и сосняки лишайниковые, резко различающиеся по режиму увлажнения и, следовательно, составу подлеска и подроста. Для сосняков первых двух типов характерно незначительное участие березы и/или ели в древостое (до 20 %). В подлеске сосняков-зеленомошников встречается ель, пихта, малина (*Rubus idaeus*), ракитник русский (*Chamaecytisus ruthenicus*), можжевельник (*Juniperus communis*), травянистый ярус состоит обычно из брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), черники (*Vaccinium myrtillus*), грушанки малой (*Pyrola minor*), подмаренника душистого (*Galium odoratum*), кошачьей лапки (*Antennaria dioica*), линнеи

северной (*Linnaea borealis*), плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum*). Сосняки сфагновые располагаются по окраинам верховых и переходных болот, соответственно в кустарниковом ярусе нередок багульник болотный (*Rhododendron tomentosum*) и мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata*), а в травянистом – брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), осока шаровидная (*Carex globularis*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*) и клюква (*Vaccinium oxycoccos*). Несколько обособленно отстоят сосняки лишайниковые. Они формируются на участках крупных песчаных массивов с глубоким залеганием грунтовых вод. Обычно древостой без примесей, единично встречаются береза и ель. В нижнем ярусе доминирующее положение занимают или брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), или брусника наряду с лишайниками. Численность и разнообразие трав невелико. Обычно это вейник (*Calamagrostis sp.*), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*), иногда орляк обыкновенный (*Petridium aquilinum*), тимьян ползучий (*Thymus serpyllum*) и другие (Ефимова и др., 1972; Грибова и др., 1980; Баранова, 2009).

**Елово-пихтовые леса (5).** Темнохвойные леса-кисличники южнотаежного (зонального) типа обычны в северной части УР, темнохвойные леса с неморальными видами растений в травянистом ярусе встречаются в южной части республики и по берегам ручьев. Основа древостоя – всегда ель, но ее доля меняется от 60 до практически 100 %. Кроме ели и пихты в древостое могут в незначительном количестве присутствовать липа, ива, береза. Сомкнутость крон высокая, что затрудняет формирование подлеска. Характерной чертой биотопов данного типа является наличие или мозаичного, или почти сплошного мохового покрова, общее проективное покрытие которого от 20 до 80 %. В травянистом ярусе произрастает перловник поникший (*Melica nutans*), бор развесистый (*Milium effusum*), чина весенняя (*Lathyrus vernus*), вороний глаз (*Paris quadrifolia*) и различные папоротники (Ефимова и др., 1972; Грибова и др., 1980).

**Темнохвойно-липовые леса (6).** Зональные подтаежные леса, характеризующиеся сложной структурой древостоя и высокой сомкнутостью

крон. В первом ярусе весомая доля липы, однако ведущие позиции принадлежат ели и пихте. Подлесок выражен в разной степени, от почти отсутствующего до весьма развитого, представленного жимолостью лесной (*Lonicera xylosteum*), рябиной (*Sorbus aucuparia*), елью, бересклетом, малиной, а иногда липой сердцелистной в кустарниковидной форме. Травяной покров густой и почти сплошной (проективное покрытие трав доходит до 100 %) и нередко имеет собственные подъярусы. Травостой состоит из высокотравья (борец северный – *Aconitum septentrionale*, воронец колосистый – *Actaea spicata*, крапива двудомная – *Urtica dioica*, диплазий сибирский – *Diplazium sibiricum*, купена многоцветковая – *Polygonatum multiflorum*, страусник – *Matteuccia struthiopteris*), среднетравья (медуница темная – *Pulmonaria obscura*, сныть – *Aegopodium podagraria*, чина весенняя – *Lathyrus vernus*, цицербита уральская – *Cicerbita uralensis*) и мелкотравья (майник двулистный – *Maianthemum bifolium*, седмичник европейский – *Trientalis europaea*, ожика волосистая – *Luzula pilosa* и копытень – *Asarum europaeum*). Преобладают неморальные травы. Моховой покров развит слабо, сильно фрагментирован или отсутствует (Грибова и др., 1980).

**Краткопойменные остепненные луга (7).** Интразональный компонент, встречающийся в центральных участках пойм крупных и средних рек южной половины УР (особенно Камы и Вятки). Располагаясь на возвышенных участках (пойменные гривы), они покрываются водой лишь в отдельные годы на небольшой срок (краткопойменные луга). В результате здесь формируется растительный покров с выраженными элементами остепнения. Травостой высокий, 40–100 см, и плотный, до 100 %. В зависимости от сочетания абиотических и антропогенных факторов преобладающими видами могут быть тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), овсяница красная (*Festuca rubra*), гравилат речной (*Geum rivale*), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa*), репешок обыкновенный (*Agrimonia eupatoria*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), клевер луговой (*Trifolium pratense*) и ползучий (*T. repens*). Однако на лугах такого типа обязательно наличие лесостепных и степных трав: гвоздика

луговая (*Dianthus pratensis*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), осока ранняя (*Carex praecox*), подмаренник настоящий (*Galium verum*), полевица гигантская (*Agrostis gigantea*), синеголовник плосколистный (*Eryngium planum*), спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis*), тимopheевка степная (*Phleum phleoides*). Местами могут встречаться густые заросли шиповника (*Rosa canina*) и горошков (*Vicia spp.*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009).

**Долгопойменные луга (8).** Располагаясь в понижениях пойм, ежегодно затапливаются весенним половодьем на более или менее продолжительный срок. Грунтовые воды подходят вплотную к верхнему слою почвы, поверхность которой может быть влажной на протяжении всего лета. Травостой обычно умеренно сомкнутый, обычно довольно высокий, но в некоторых случаях разрежен. На таких лугах имеется множество блюдцевидных понижений, расположенных мозаично. Наиболее обычные в таких понижениях виды растений — это подмаренник приручейный (*Galium rivale*), двукисточник тростниковый (*Phalaroides arundinacea*), ситняг болотный (*Eleocharis palustris*), лисохвост равный (*Alopecurus aequalis*), белокопытник ложный (*Petasites spurius*) и осоки (*Carex spp.*). Вне понижений основу травостоя составляют мезофиты: горошек мышиный (*Vicia cracca*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), тимopheевка луговая (*Phleum pratense*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), чертополох (*Carduus crispus*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*) (Ефимова и др., 1972).

**Водораздельные луга (9).** Располагаются на водоразделах и имеют вторичное происхождение, сформировавшись на месте залежей или вырубок. Набор формирующих травостой видов разнообразный, но обычно в его составе имеются злаки: душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), кострец безостый (*Bromus inermis*), мятлики луговой и узколистный (*Poa pratensis* и *P. angustifolia*), овсяница луговая



(*Festuca pratensis*), и разнотравье: василек скабиозовый (*Centaurea scabiosa*), герань луговая (*Geranium pratense*), колокольчик раскидистый (*Campanula patula*), короставник полевой (*Knautia arvensis*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), лютик многоцветковый (*Ranunculus polyanthemos*), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), репешок обыкновенный (*Agrimonia eupatoria*), смолёвка белая (*Silene latifolia*), смолка клейкая (*Viscaria vulgaris*), тысячелистник (*Achillea millefolium*) (Ефимова и др., 1972; Шадрин, 2016).

**Склоновые остепненные луга (10).** Расположены главным образом на склонах с южной, юго-восточной и восточной экспозициях примыкающим к моймам рек. Особенно выражены на высоких склонах коренных берегов долины Камы (в частности, в Национальном парке «Нечкинский», Каракулинском и Алнашском р-нах). Плодородный слой почвы неглубок. Местами выражены эрозионные процессы (осыпающиеся склоны), в таких участках растительность сильно разрежена. Травостой представлен как обычными для все лугов злаками: ежой сборной, кострцом безостым, овсяницей луговой, так и специфичными для лугов такого типа травами: земляникой зеленой (*Fragaria viridis*), горошком тонколиственным (*Vicia tenuifolia*), качимом (*Gypsophila sp.*), а местами и ковылём (*Stipa pennata*) и хатьмой тюрингенской (*Lavatera thuringiaca*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009).

**Поляны и опушки (11–13).** Три типа экотонных биотопов: опушки и поляны широколиственных, смешанных и сосновых лесов. Освещенность промежуточная между лесными и луговыми биотопами. Иногда встречаются отдельно стоящие деревья той же породы, что и древостой основного массива, но чаще – подрост, кустарники, особенно ближе к краям опушек. Широколиственные и сосновые леса в ряде случаев образуют сильно разреженный древостой, который, в случае сосновых лесов, нередко перемежается можжевельником, – такие участки тоже рассматривались как опушечные.

**Открытые верховые болота (14).** Из деревьев встречаются отдельно стоящие сосны, ивы (*Salix spp.*), карликовая береза (*Betula nana*). Травостой сильно разреженный, при этом моховой покров почти сплошной. Из высших растений присутствуют шейхцерия болотная (*Scheuchzeria palustris*), росянки (*Drosera spp.*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), клюква болотная (*Vaccinium oxycoccos*) и некоторые другие (Удмуртская Республика ..., 2000; Баранова, 2009; Баранова, Пузырев, 2012).

**Залесненные верховые болота (15).** Древостой обычно сомкнут неплотно, представлен сосной, нередко в невысокой форме. В кустарниковом ярусе обычны багульник болотный (*Rhododendron tomentosum*) и мирт болотный (*Chamaedaphne calyculata*), а местами ивы (*Salix spp.*) или голубика (*Vaccinium uliginosum*) и крупные растения черники (*Vaccinium myrtillus*). Травяно-кустарничковый ярус местами сильно разрежен, но его состав намного богаче, чем на открытых верховых болотах, в него входят пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*), морошка (*Rubus chamaemorus*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), белокрыльник болотный (*Calla palustris*), голокучник трехраздельный (*Gymnocarpium dryopteris*), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*) и несколько видов осок (*Carex spp.*). Моховой покров практически сплошной (Баранова, 2009; Баранова, Пузырев, 2012).

**Открытые берега стоячих водоемов (16).** Берега старичных озер и искусственных стоячих водоемов (прудов). Специфические ассоциации складываются неширокой полосой по периметру водоема, где грунт обычно имеет уклон, обращенный в сторону водоема. Травостой на самом берегу достаточно густой, его проективное покрытие достигает 100 %, растительность мелководья более разрежена. Из растений представлены как предпочитающие увлажненные местообитания виды (лютик едкий – *Ranunculus acris*, лютик ползучий – *R. repens*, череда – *Bidens spp.*, таволга вязолистная – *Filipendula ulmaria*, шлемник обыкновенный – *Scutellaria galericulata*), так и гигрофиты, растущие у самого уреза воды и даже на мелководье (частуха обыкновенная – *Alisma plantago-aquatica*, сусак

зонтичный – *Butomus umbellatus*, ежеголовник *Sparganium spp.*, манник крупный – *Glyceria maxima*, ситняг – *Eleocharis sp*, тростник обыкновенный – *Phragmites australis*, многочисленные рогозы (*Typha spp.*) и осоки (*Carex spp.*), а иногда хвощи – *Equisetum*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009; Капитонова, 2015).

**Открытые берега рек (17).** Песчаные или галечные берега крупных и средних рек с отдельно стоящими растениями, включая растения мелководий – селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium*), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*), камыш лесной (*Scirpus sylvaticus*), рогозы (*Typha spp.*), тростники (*Phragmites*), осоки (*Carex spp.*) (Ефимова и др., 1972; Баранова, 2009; Капитонова, 2015).

**Ольшаники по берегам рек (18).** На большей части территории Удмуртии слагаются ольхой серой (*Alnus incana*) (т.н. «сероольшаники»), ивами (*Salix triandra*, *S. alba*, *S. viminalis*), иногда к ним добавляется осина (*Populus tremula*), а на юге республики – ольха черная, или клейкая (*Alnus glutinosa*). В травостое в основном крупные травы, предпочитающие богатые почвы и достаточное увлажнение – крапива двудомная (*Urtica dioica*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), сныть (*Aegopodium podagraria*) (Удмуртская Республика ..., 2000).

**Отапливаемые помещения (19).** Жилые или, реже, хозяйственные помещения, в которых круглый год поддерживается температура воздуха не ниже +10 °С.

**Неотапливаемые помещения (20).** Хозяйственные постройки, температура воздуха в которых не отличается сильно от температуры вне помещения и вместе с ней претерпевает суточные и сезонные изменения.

**Садово-огородные агроценозы (21).** Декоративные и плодово-ягодные сады, огороды при частных хозяйствах. Полевые агроценозы нами не рассматривались.

### 3.3. Методы сбора пауков

Полевые исследования проводились с мая по сентябрь с использованием традиционных методик эколого-фаунистических исследований пауков (Тыщенко, 1971; Олигер, 2010; Марусик, Ковблюк, 2011): линии почвенных ловушек, кошение энтомологическим сачком, ручной сбор и просеивание и разбор почвенной подстилки.

В качестве почвенных ловушек использовались пластиковые стаканчики объемом 200 мл, заполненные 5%-м уксусом. Стаканчики выставлялись в линию из 10 или 15 штук. Продолжительность экспозиции зависела от различных факторов и обычно составляла от 5 до 15 дней. Во избежание пропуска мелких форм пауков и для стандартизации данных разбор содержимого почвенных ловушек проводился в лабораторных условиях. Всего в рамках данного исследования было собрано и обработано 23 500 ловушко-суток.

Кошение энтомологическим сачком применялось для отлова пауков, находящихся в травостое или на ветвях деревьев и кустарников. Использовался сачок с длиной ручки 120–140 см и диаметром обруча 30 см. В связи с объективной проблемой стандартизации количественных данных, полученных этим методом (большая зависимость уловистости пауков от высоты и густоты травостоя, ширины взмаха, шага исследователя, сезона, времени суток, погодных условий и многих других факторов (Чернов, Руденская, 1970; Олигер, 2010), в работе использованы не абсолютные значения плотности пауков-хортобионтов, выраженные в экз./100 взмахов, а относительные, выраженные в процентных долях особей каждого вида от общего числа особей в пробе.

В биотопах с выраженным подстилочным слоем проводилось просеивание подстилки в сифтере диаметром 35 см и шириной ячеей 1×1 см. После просеивания концентрат подстилки разбирался на пологе.

В дополнение к перечисленным методам применялся ручной сбор, что позволило более полно выявить региональную фауну. Ручной сбор позволил обнаружить виды, не выявляемые другими методами, а именно укрывающиеся под камнями, досками, в норах, живущие на стволах деревьев и др. Пауки, собранные вручную, сразу же помещались в пробирку со спиртом.

подавляющее большинство коллекционного материала хранится на кафедре ботаники, зоологии и биоэкологии Удмуртского государственного университета (г. Ижевск), некоторые экземпляры переданы в зоологический музей МГУ (г. Москва) и зоологический музей кафедры зоологии беспозвоночных ПГНИУ (г. Пермь). В общей сложности было собрано и обработано около 35 000 экземпляров пауков.

#### **3.4. Методы камеральной обработки материала**

Для хранения пауков применялся 70 %-й раствор этилового спирта. Погруженные в спирт или глицерин пауки идентифицировались с помощью микроскопа бинокулярного стереоскопического под увеличением от  $\times 5$  до  $\times 56$ . В необходимых случаях изготавливались постоянные (с монтирующей средой «Био маунт») и временные препараты гениталий пауков. В этом случае для удаления мягких тканей и просветления сильно хитинизированных структур применялось кратковременное выдерживание в 2,5 %-м растворе гипохлорита натрия.

Материал определялся автором с использованием классических и современных монографий (Locket, Millidge, 1951, 1953; Ажеганова, 1968; Уточкин, 1968; Тыщенко, 1971; Locket et al., 1974; Heimer, Nentwig, 1991; Almquist, 2005, 2006; Peru Le, 2011; Марусик, Ковблюк, 2011; Nentwig et al., 2018), а также, в ряде случаев, таксономических статей (Kronstedt, 1990, 1992, 1999; Есюнин, Ефимик, 1992; Wunderlich, 1994; Marusik et al., 1996; Tanasevitch, 2000; Töpfer-Hofmann et al., 2000; Azarkina, Logunov, 2001; Нернер, Milasowszky, 2006a, 2006b; Tuneva, 2007; Šestáková et al., 2014). Правильность

определений редких и сложно различимых видов проверена д.б.н., проф. С.Л. Есюниным (ПГНИУ, г. Пермь). Все таксономические названия соответствуют каталогу пауков мировой фауны (WSC, 2018).

### **3.5. Методы количественной обработки данных**

Важнейшим показателем релевантности выводов эколого-фаунистического исследования выступает степень изученности видового состава фауны. Поскольку территория УР находится вдали от центров видообразования и окружена регионами, в которых сравнительно хорошо изучена фауна пауков, становится возможным эмпирическое составление списка видов пауков, потенциально обитающих здесь, для оценки ожидаемого видового богатства региональной фауны. Список ожидаемых в регионе видов пауков составлялся на основе крупных сводок (Esyunin, Efimik, 1996; Mikhailov, 1997, 2013; Краснобаев, 2004; van Helsdingen, 2017; Nentwig et al., 2018) и ряда региональных публикаций (Esyunin et al., 2011; Гайнутдинова, Беспярых, 2014; Есюнин, 2015). Из этих же источников взяты сведения о распространении пауков для зоогеографического анализа. Номенклатура ареалов принята на основе классификации ареалов К.Б. Городкова (1984).

Для установления степени сходства видовых списков из всех индексов общности был выбран Чекановского–Сьёренсена ( $I_{CS}$ ) как наиболее устойчивый к различиям в длине сравниваемых списков (Песенко, 1982) и демонстрирующий линейную зависимость от меры абсолютного сходства (Семкин, 1972; Песенко, 1982). Для сравнения проб с учетом данных о численности особей применялся индекс количественного сходства Брея–Кёртиса (Bray, Curtis, 1957).

Индексы видового разнообразия Менхиника и Шеннона рассчитывались согласно руководству А. Мэгарран (Мэгарран, 1992). Кроме того, для сравнения и прогнозирования видового разнообразия модельных типов

местообитаний применялись методы разрежения и экстраполяции (Hammer et al., 2001; Chao, Jost, 2012; Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016; Hammer, 2018).

Для анализа количественного распределения видов по исследованным биотопам применялся современный подход – «Индикаторная ценность видов» (= «Indicator Value», = IndVal), представляющий собой и индекс, и уникальный алгоритм (Dufrêne, Legendre, 1997). Ключевым преимуществом данного подхода является возможность точного установления предпочитаемого каждым видом типа местообитаний, вне зависимости от того, какому уровню классификации данный тип соответствует. В настоящее время эта методика имеет несколько модификаций (De Caceres, Legendre, 2009; Podani, Csányi, 2010) и средств расчета (пакет `labdsv`, функции `indval`, `duleg` (De Caceres, Legendre, 2009; Roberts, 2010), пакет `indicspecies`, функции `multipatt` и `indicators` (De Caceres et al., 2010; De Caceres, 2020)), широко применяющихся в работах на примере различных таксономических групп среди прокариот, растений и животных (Podani, Csányi, 2010). Базовая часть формулы (3) при этом не претерпевала изменений:

$$\text{IndVal}_{ij} = A \times B \times 100 ,$$

в которой межгрупповой множитель **A** отражает избирательность размещения особей в рассматриваемой группе местообитаний, а внутригрупповой множитель **B** – равномерность распределения особей внутри этой группы. Оба множителя могут принимать значения от 0 до 1 включительно, и их произведение умножается на 100 для удобства восприятия. Формы множителей **A** и **B** приведены в таблице 3.3.

Статистическая значимость индексов индикаторной ценности (IndVal) была проверена перестановочным тестом (De Caceres, Legendre, 2009; Podani, Csányi, 2010). Если разница между фактическим IndVal и усредненным IndVal для ряда рандомизированных матриц превышает критическое значение, то фактически полученный индекс на заданном уровне значимости отличается от случайного и несет в себе экологический смысл.

Таблица 3.3. Формулы для расчета индикаторной ценности видов (IndVal) в различных формах (по Podani, Csányi, 2010)

Тип исходных данных	Межгрупповой множитель (А)	Внутригрупповой множитель (В)	Сокращение
Универсальный (abundance или presence/absence)	Концентрация (Concentration) (1) $A_{ij}^{APC} = \frac{\sum_{k \in j} x_{ik}/n_j}{\sum_{h=1}^g \sum_{k \in h} x_{ik}/n_h}$ $= \frac{\bar{x}_{ij}}{\sum_{h=1}^g \bar{x}_{ih}}$	Верность (Fidelity) (2) $B_{ij}^{AP} = \sum_{k \in j} \frac{y_{ik}}{n_j}$	APCF
Обилие (abundance)	Концентрация (Concentration) (1) $A_{ij}^{AC} = \frac{\sum_{k \in j} x_{ik}/n_j}{\sum_{h=1}^g \sum_{k \in h} x_{ik}/n_h}$ $= \frac{\bar{x}_{ij}}{\sum_{h=1}^g \bar{x}_{ih}}$	Верность (Fidelity) (6) $B_{ij}^A = 1 - \frac{0.5 \sum_{k \in j}  x_{ik} - \bar{x}_{ij} }{\sum_{h \in j} x_{ih}}$ $= 1 - 0.5 \sum_{k \in j} \left  \frac{x_{ik}}{\sum_{h \in j} x_{ih}} - \frac{1}{n_i} \right $	ACF
	Специфичность (Specificity) (3) $A_{ij}^{AS} = \frac{\bar{x}_{ij} - \bar{x}_{i-j}}{\max_h \{\bar{x}_{ih}\}}, \bar{x}_{i-j}$ $= \sum_{h \neq j}^g \frac{\bar{x}_{ih}}{g-1}$		ASF
Наличие/отсутствие (presence/absence)	Концентрация (Concentration) (4) $A_{ij}^{PC} = \frac{\sum_{k \in j} y_{ik}}{\sum_{k=1}^m y_{ik}}$	Верность (Fidelity) (2) $B_{ij}^P = \sum_{k \in j} \frac{y_{ik}}{n_j}$	PCF
	Специфичность (Specificity) (5) $A_{ij}^{PS} = \frac{\bar{y}_{ij} - \bar{y}_{i-j}}{\max_h \{\bar{y}_{ih}\}}$		PSF

**Примечание.** А – межгрупповой множитель; В – внутригрупповой множитель; i – порядковый номер вида (от 1 до p); g – число кластеров в классификации (если классификация иерархическая, то число кластеров на текущем уровне); k – порядковый номер местообитания (от 1 до m); k – порядковый номер местообитания (от 1 до m); n – число местообитаний в кластере; h – порядковый номер кластера (от 1 до g);  $\bar{x}_{ij}$  – значение обилия вида i в группе местообитаний j;  $y_{ij}$  – наличие вида i в группе местообитаний j (может принимать значения 1 или 0).

Для измерения функционального разнообразия применялись следующие индексы: функциональное богатство многомерное (functional richness multidimensional, Schleuter et al., 2010), функциональная выравненность



многомерная (functional evenness multidimensional, Villéger et al., 2008) и его модификация – FDis (Laliberte, Legendre, 2010), а также квадратная энтропия Рао (Rao's Q, Rao, 1982; Botta-Dukát, 2005) для измерения функционального расхождения в многомерном варианте.

Корреляционный анализ выполнен с применением коэффициента линейной корреляции Пирсона (Москалев, Новаковский, 2014). Кластерный анализ выполнен по методикам Варда и невзвешенного попарного среднего; матрицы расстояний получены на основе индекса Брея–Кёртиса и евклидова расстояния (Hammer et al., 2001; Hammer, 2018). Статистическая значимость кластерного анализа протестирована методом ресэмплинга (999 итераций). Построение линий тренда осуществлялось встроенными средствами полиномиальной регрессии MS-Excel и кусочно-линейной регрессии (Москалев, Новаковский, 2014), во всех прочих случаях уравнения регрессии получены с помощью регрессионного анализа с проверкой на статистическую значимость (Шитиков, Мاستицкий, 2017). Кластерный анализ выполнен в программе Past v. 3.20 (Hammer, 2018), остальные расчеты и визуализация реализованы на R в среде программирования RStudio (Borcard et al., 2011; Qian, 2017; Wickham, 2015).

## Глава 4. Результаты и обсуждение

### 4.1. Анализ топологии видов пауков в многомерном пространстве функциональных трейтов

Функциональные особенности видов непосредственно определяют изучаемое нами функциональное разнообразие. Их удобно представить в виде ординации методов главных координат (РСоА), основанной на матрице расстояний Говера между видами. Сама матрица сходства и значения главных координат в силу своего объема не могут быть помещены в основной текст диссертации, однако весь код, будучи полностью воспроизводимым, представлен в соответствующем приложении. Результаты ординации представлены на рисунке 4.1. В сумме, объяснительная сила двух первых осей составляет около 56%, следовательно, ее интерпретация достаточно корректна. На ординационном биплоте наблюдаются три группы скоплений, несколько семейств, имеющих переходный набор трейтов и ряд отдельностоящих видов. Ядро групп сформировано в первую очередь по признаку ярусной приуроченности, поэтому комплексы будут далее условно называться герпетобионтным, стратобионтным и хортобионтным, выделенные при этом на основании анализа множества трейтов.

В первую очередь отделяются типичные герпетобионтные виды, активные хищники, интенсивно перемещающиеся по поверхности почвы. Это, в первую очередь, такие семейства как Gnaphosidae, Liocraniidae и Lycosidae, из которых первые два принято считать ночными хищниками, а последнее – дневными, однако характеристика режима суточной активности нами не рассматривалась. Вторую группу, также весьма компактную, составляют пауки мелкого (реже – среднего) размера, населяющие толщу подстилки, к которым относится большинство Linyphiidae, а также Hahniidae и Titanoecidae. Третья группа достаточно разнородна, и объединяет в себе обитателей травостоя, охотящихся как с помощью ловчих сетей (Araneidae), так и из засады (Salticidae, Thomisidae, Philodromidae, Clubionidae). Всех их, по-

видимому, объединяет ярус обитания и размеры тела – крупные и, реже, средние.

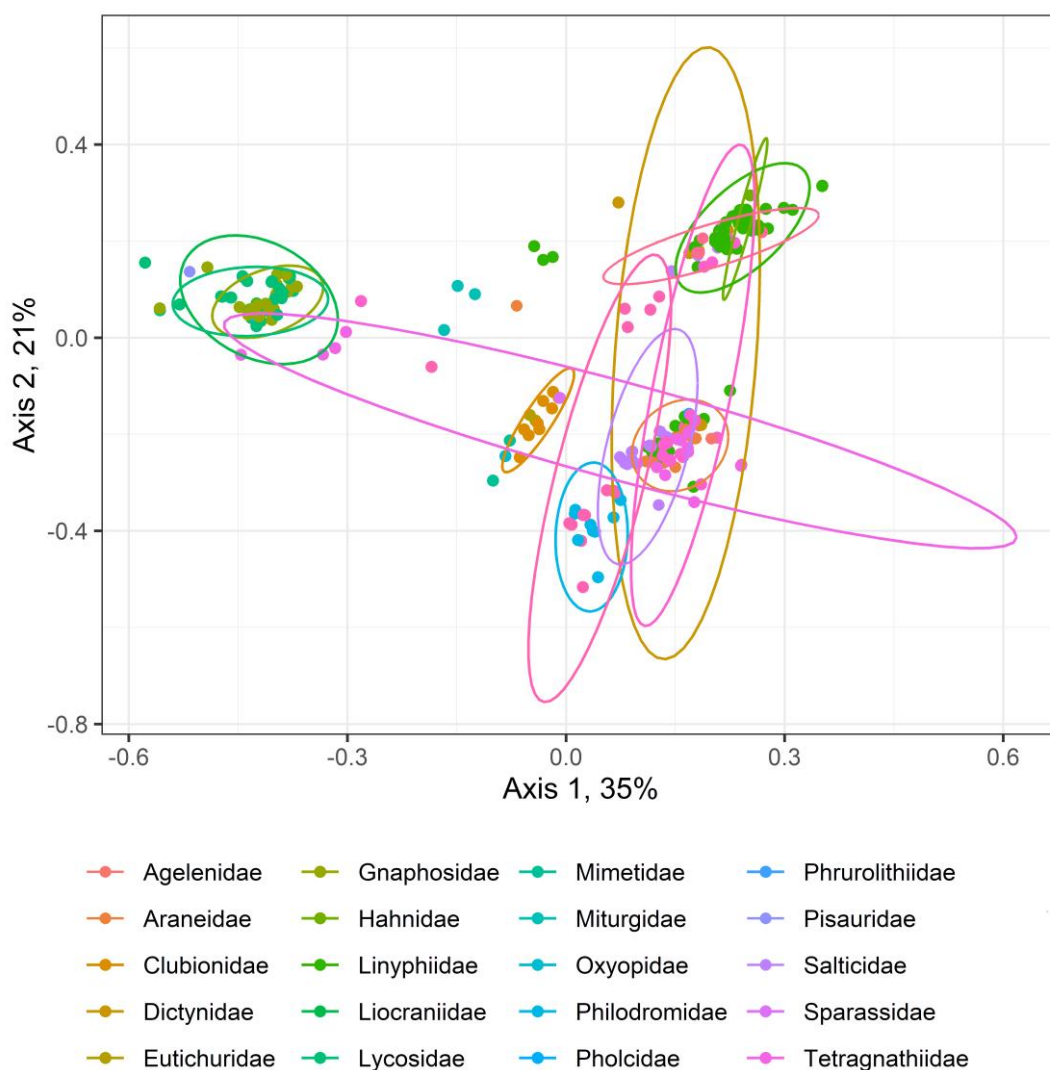


Рис. 4.1. Биplot ординации видов пауков по их функциональному сходству.

Линиями отмечены доверительные эллипсы ( $\alpha = 0,05$ ) для семейств, включающих три вида и более

Некоторые семейства имеют представителей, относящихся к разным группам. В первую очередь это Tetragnathidae, из которых виды рода *Pachygnatha* чрезвычайно близки к герпетобионтной группе, а *Tetragnatha* почти полностью находятся в доверительном эллипсе семейства Araneidae. Семейства Theridiidae и Dictynidae обладают Переходными чертами между стратобионтной и хортобионтной группами, однако, опять же по причине

разделения их представителей на две группы по ярусной приуроченности. В семействе Theridiidae виды *Asagena phalerata*, *Neottiura bimaculata*, *Episinus truncatus* и род *Robertus* относятся к стратобионтному комплексу, а *Theridion*, *Steatoda*, *Phylloneta*, *Enoplognatha* – к герпетобионтному, по-настоящему переходных видов в этом семействе нет. Аналогичная ситуация с семейством Dictynidae, из которых *Argenna*, *Cicurina* и *Mastigusa* чрезвычайно близки к Hahnidae и стратобионтным Linyphiidae, а типичные хортобионты из рода *Dictyna* приближаются к Araneidae и хортобионтным Tetragnathiidae и Theridiidae. Большинство орденируемых объектов из семейства Thomisidae расположены компактно, но стратобионтные представители рода *Ozyptila* отдаляются достаточно далеко от основного массива.

По-настоящему переходный набор черт имеют немного видов. Полностью промежуточное положение между герпетобионным и хортобионтным комплексом занимают *Zora spinimana* и *Xysticus luctuosus*. Такие виды как *Micrommata virescens*, *Oxyopes ramosus* и *Ero furcata* существенно ближе к хортобионтному комплексу, чем герпетобионтному. Промежуточное положение между герпетобионтным и стратобионтным комплексом имеют *Zora nemoralis*, *Cercidia prominens* и оба вида рода *Allomengea*. К герпетобионтной группе несколько тяготеет *Euryopsis flavomaculata*, а к стратобионтной – *Cicurina cicur*. Переход между стратобионтной и хортобионтной группами имеет не резкий, а градиентный характер, что особенно заметно по топологии доверительных эллипсов, и потому детально в тексте не обсуждается.

Немаловажно выяснить, какие признаки оказывают наибольшее влияние на формирование итоговой конфигурации матрицы расстояний между видами в функциональном пространстве трейтов. Для этих целей оптимально подходит PERMANOVA – непараметрический пермутационный аналог дисперсионного анализа для многомерных случаев (Anderson, 2001). Согласно его результатам (табл. 4.1.), принадлежность вида к какому-либо семейству объясняет 66 % дисперсии расстояний от него до других видов, отношение

влажности объясняет 16 % этого показателя. Иначе говоря, положение вида в пространстве трейтов на 66 % определяется его семейством, на 16 % – отношением к влажности, на 6 % ярусной приуроченностью, на 4 % – гильдией, на 1,6 % – жизненной формной и на 0,4 % размерной группой. Рассчитанные показатели  $r^2$  для всех группирующих переменных статистически значимы на уровне 0,1 %. Данная модель оставляет 5,5 % дисперсии не объясненными, и это очень хороший показатель, свидетельствующий в пользу высокого качества модели.

Таблица 4.1. Результаты анализа PERMANOVA при 999 итерациях

Признак	Df	SumsOfSqs	MeanSqs	F.Model	R <sup>2</sup>	Pr(>F)
Семейство	22	47.5	2.16	156.9	0.662	0.001
Жизненная форма	1	1.2	1.15	83.5	0.016	0.001
Гильдия	2	3.1	1.54	112.0	0.043	0.001
Ярусность	2	4.4	2.19	158.6	0.061	0.001
Отношение к влажности	5	11.4	2.29	166.1	0.159	0.001
Размерная группа	2	0.3	0.13	9.4	0.004	0.001
Остатки	287	4.0	0.01		0.055	
ИТОГО	321	71.8			1.000	

На основании изложенного выше, можно рассмотреть возможность сведения всего варьирования набора трейтов к одному единственному, чрезвычайно близкому на первый взгляд к такой характеристике как жизненная форма. Ситуацию осложняет наличие видов, которые затруднительно однозначно отнести к какой-то одной категории. Решением могло бы стать искусственное разделение признака на три: герпетобионтность, хортобионтность и стратобионтность, тогда, например, для *Z. spinimana* значения составили бы 50%, 50% и 0 %, а для *C. cicur* – 25%, 0 % и 75%. В этом случае точность описания существенно возрастает по сравнению с грубым однозначным разделением на категории, но потеря информации все еще велика, по сравнению с полной матрицей расстояний. При всем этом не получается привести всё разнообразие функциональных трейтов к одной единственной переменной и работать с ней одномерными

индексами и методами одномерной статистики, и, следовательно, на данном этапе нецелесообразно изучать разнообразие пауков, оперируя лишь одной единственной категорией, будь то гильдия, жизненная форма или функциональная группа.

#### **4.2. Функциональное гамма-разнообразие биотопических группировок пауков**

Для изучения функционального разнообразия биотопических комплексов пауков и сопоставления его с таксономическим разнообразием, за основу взяли классификацию аранеокомплексов, основанную на таксономическом составе и занимаемых растительных ассоциациях, предложенную нами двумя годами ранее (Созонтов, 2018). Даная схема классификации включает в себя три иерархических уровня (табл. 4.2).

Функциональное разнообразие находится приблизительно на одном уровне для большинства биотопических комплексов (табл. 4.3.): 0,90–0,95 для функционального расхождения, 0,40–0,45 для FDis и 0,16–0,21 для квадратной энтропии Рао (табл. 4.3, 4.4). Это может служить подтверждением в пользу неоднократно высказанной гипотезы: при существенных отличиях в таксономическом гамма-разнообразии, в частности по количеству видов, сообщества являются сбалансированными, где заполнены все потенциально возможные экологические ниши.

Особенно высоко оно на водораздельных лугах, опушках лесов почти всех типов и открытых верховых болотах. Высокое разнообразие опушечных биотопов не удивительно и легко объясняется экотонным эффектом. Как было показано ранее (Созонтов, 2018), луговые комплексы пауков состоят очень большого количества видов, и, несмотря на наличие всего одного четко выраженного растительного яруса, по-видимому являются функционально богатыми. Связь таксономического и функционального разнообразия на примере пауков будет рассмотрена ниже.

Таблица 4.2. Уровни иерархической классификации группировок пауков и соответствующие им типы биотопов (по Созонтову, 2018)

1	2	3
1. Лесные биотопы	1. Пойменные лиственные леса	1. Пойменные дубравы 2. Уремные леса
	2. Водораздельные лиственные леса	3. Липовые леса
	3. Водораздельные хвойные леса	4. Сосновые леса 5. Елово-пихтовые леса
	4. Водораздельные смешанные леса	6. Темнохвойно-липовые леса
2. Луговые биотопы	5. Пойменные луга	7. Краткопойменные остепненные луга 8. Долгопойменные луга
	6. Суходольные луга	9. Водораздельные луга 10. Склоновые остепненные луга
3. Экотонные биотопы	7. Опушки	11. Опушки лиственных лесов 12. Опушки смешанных лесов 13. Опушки сосновых лесов
4. Околоводные биотопы	8. Болота	14. Открытые верховые болота 15. Залесненные верховые болота
	9. Берега водоемов	16. Открытые берега стоячих водоемов 17. Открытые берега рек 18. Ольшаники по берегам рек
5. Антропогенные биотопы	10. Помещения	19. Отапливаемые помещения 20. Неотапливаемые помещения
	11. Агроценозы	21. Садово-огородные агроценозы

Таблица 4.3. TD и FD биотопических комплексов пауков на третьем уровне иерархической классификации (начало)

Тип биотопа	Особей	TD					FD		
		Видов	D <sub>Mg</sub>	D <sub>Mn</sub>	iH	E	FDiv	FDis	RaoQ
Пойменные дубравы	372	69	11,5	3,6	3,48	0,81	0,90	0,44	0,19
Производные пойменных дубрав	823	80	11,8	2,8	3,14	0,69	0,93	0,46	0,21
Леса с преобладанием липы	505	53	8,4	2,4	3,22	0,77	0,83	0,38	0,16
Сосновые леса	207	68	12,6	4,7	3,84	0,87	0,93	0,46	0,21
Елово-пихтовые леса	400	72	11,9	3,6	3,80	0,85	0,89	0,43	0,19
Смешанные леса с преобладанием хвойных	824	117	17,3	4,1	4,16	0,83	0,95	0,44	0,19
Пойменные остепненные луга	553	80	12,5	3,4	3,81	0,84	0,94	0,40	0,17

Таблица 4.3. TD и FD биотопических комплексов пауков на третьем уровне иерархической классификации (продолжение).

Тип биотопа	Особей	TD					FD		
		Видов	D <sub>Mg</sub>	D <sub>Mn</sub>	iH	E	FDiv	FDis	RaoQ
Пойменные нивальные луга	54	20	4,8	2,7	2,63	0,86	0,91	0,42	0,18
Водораздельные луга	1468	106	14,4	2,8	3,42	0,71	0,98	0,40	0,17
Остепненные склоновые луга и осыпи	1124	115	16,2	3,4	3,69	0,75	0,96	0,45	0,21
Опушки лиственных лесов	396	51	8,4	2,6	3,35	0,83	0,90	0,40	0,17
Опушки смешанных лесов	213	40	7,3	2,7	2,81	0,73	0,97	0,30	0,11
Опушки сосновых лесов	429	86	14	4,2	3,96	0,85	0,96	0,45	0,21
Открытые верховые болота	252	36	6,3	2,3	2,21	0,59	0,98	0,40	0,18
Залесненные верховые болота	250	54	9,6	3,4	3,00	0,72	0,95	0,42	0,19
Открытые берега стариц	245	56	10	3,6	3,70	0,90	0,90	0,43	0,19
Открытые берега рек	501	69	10,9	3,1	3,24	0,74	0,96	0,38	0,16
Ольшаники по берегам рек	198	34	6,2	2,4	2,56	0,71	0,74	0,29	0,11
Отапливаемые помещения	55	7	1,5	0,9	1,73	0,79	0,60	0,28	0,09
Неотапливаемые помещения	67	27	6,2	3,3	3,21	0,93	0,77	0,40	0,17
Агроценозы	156	50	9,7	4	3,51	0,87	0,90	0,44	0,20

Регулярные затопления негативно влияют на функциональное разнообразие, что не всегда четко отражается на таксономическом аспекте разнообразия. По-видимому, затопленные территории быстро заселяются достаточно большим количеством высококомбинированных видов с высоким расселительным потенциалом. Многие из них функционально сходны, но не вытесняют друг друга по причине регулярных «перезагрузок» всему сообществу – весенних половодий. Неожиданным было обнаружить среди биотопов с повышенным FD открытые верховые болота. Следовало бы ожидать, что их специфические условия выступят в качестве средового фильтра, пропускающего лишь высокоспециализированные формы. Однако население верховых болот, согласно показателям функционального расхождения, складывается из весьма разноплановых по своим экологическим функциям видов.

Низкий индекс функционального расхождения для помещений был ожидаем. Постоянно обитать в таких специфических условиях может небольшое количество очень сходных по своим экологическим



предпочтениям видов: *Tegenaria domestica*, *Pholcus alticeps* и несколько видов из рода *Steatoda*. Большинство остальных учтенных в отапливаемых помещениях видов оказывается там случайно и на непродолжительный период, хотя некоторые виды весьма толерантны к соседству с человеком: *Gnaphosa montana*, *Acantholycosa lignaria*, *Sitticus terebratus* и некоторые другие. Агроценозы же не отличаются от естественных биотопов по FDiv. К этой группе отнесены поля, огороды, плодово-ягодные сады, декоративные клумбы с травянистыми и кустарниковыми растениями, что предоставляет широкий спектр разнообразных типов укрытий, местообитаний, микроклиматических условий и, возможно, разнообразие доступных жертв.

По мере объединения дальнейшего объединения выборок в типы биотопов более высокого порядка, одни показатели разнообразия имеют тенденцию к увеличению, тогда как другие – нет (табл. 4.4). Нагляднее это видно на рис. 4.2, в котором каждый показатель был нормирован в процентах к максимальному своему значению.

Общее количество видов в силу естественных причин наиболее сильно меняется по мере перехода между уровнями. Неожиданным было видеть практически идентичные закономерности для индекса видового богатства Маргалефа, в котором предполагается учет количества особей посредством логарифмирования. Принципиально иначе ведет себя индекс видового богатства Менхиника, почти не меняясь в таких же условиях. Исходя из наблюдаемых свойств, можно рекомендовать именно индекс Менхиника для сравнения видового богатства аналогичных по своему уровню выборок. Индекс Маргалефа мог бы быть использован для описания трендов изменения богатства по мере продвижения по уровням обобщения, но, поскольку он ведет себя аналогично количеству видов, не очевидны преимущества в его информационной ценности перед этим более простым показателем, имеющим, к тому же, вменяемую биологическую интерпретацию.

Таблица 4.4. TD и FD биотопических комплексов пауков на втором и первом уровнях иерархической классификации

Тип биотопа		Особей	TD				FD			
			Видов	DMg	DMn	iH	E	FEve	FDis	RaoQ
Второй <sup>1</sup>	Пойм. листв. леса	1195	108	3,43	15,10	3,12	0,73	0,65	0,47	0,22
	Водоразд. листв. леса	505	53	3,13	8,35	2,36	0,79	0,64	0,38	0,16
	Водоразд. хвойные леса	607	106	4,10	16,38	4,30	0,88	0,70	0,45	0,20
	Водоразд. смеш. леса	824	117	3,99	17,28	4,08	0,84	0,69	0,44	0,19
	Пойменные луга	607	83	3,75	12,80	3,37	0,85	0,66	0,40	0,17
	Суходольные луга	2592	142	3,86	17,94	2,79	0,78	0,59	0,43	0,20
	Опушки	1038	115	4,02	16,41	3,57	0,85	0,62	0,43	0,19
	Болота	502	69	2,82	10,93	3,08	0,67	0,74	0,45	0,21
	Берега водоемов	944	98	3,64	14,16	3,19	0,79	0,63	0,40	0,17
	Помещения	127	28	2,74	5,57	2,48	0,82	0,72	0,36	0,15
	Агроценозы	156	50	3,39	9,70	4,00	0,87	0,75	0,44	0,20
Первый <sup>1</sup>	Лесные биотопы	3131	166	4,23	20,50	2,97	0,83	0,63	0,45	0,21
	Луговые биотопы	3199	152	3,98	18,71	2,69	0,79	0,55	0,43	0,19
	Экотонные биотопы	1038	115	4,02	16,41	3,57	0,85	0,62	0,43	0,19
	Околоводные биотопы	1446	125	3,86	17,04	3,29	0,80	0,64	0,43	0,20
	Антропоген. биотопы	283	63	3,58	10,98	3,74	0,86	0,71	0,44	0,20

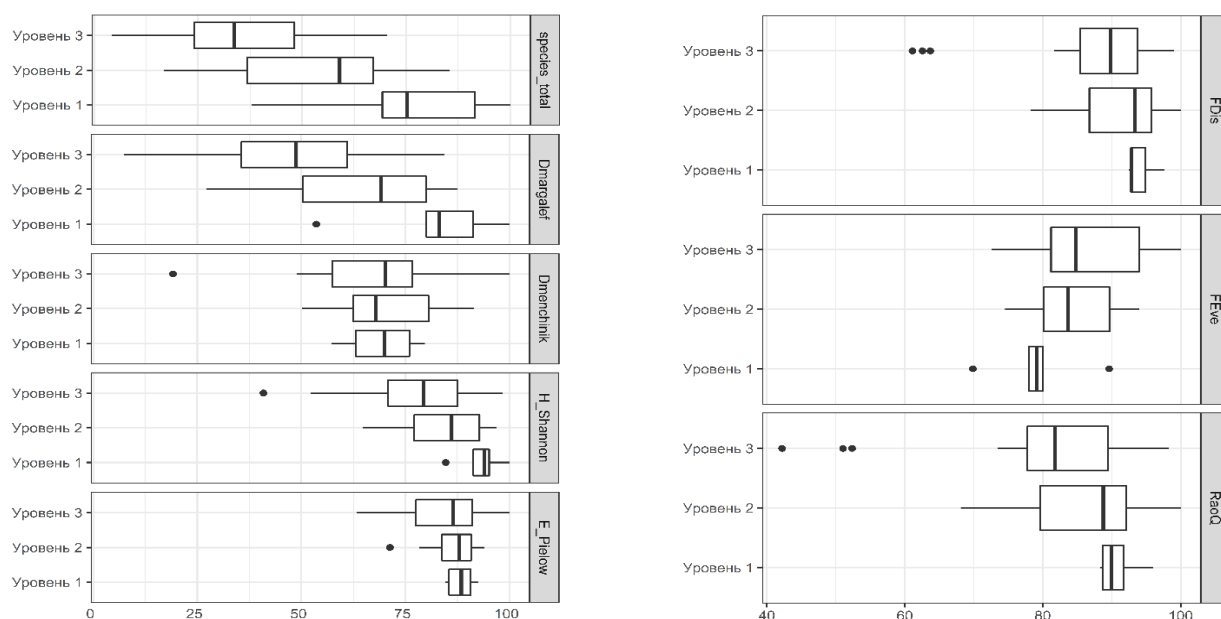


Рис. 4.2. Тенденция нормированных показателей разнообразия при переходе к более высоким иерархическим уровням классификации биотопических комплексов пауков, TD слева, FD справа

<sup>1</sup> Уровни иерархической классификации биотопов, согласно схеме Созонтова (2018) и табл. 4.2.

По мере продвижения по типам биотопов разных иерархических уровней, индекс функционально дисперсии  $FDis$  стабилен – варьируется в узком диапазоне от 0,40 до 0,45. Исключением являются пойменные лиственные леса, в которых функциональная дисперсия несколько выше (0,47), а также помещения (0,36) и водораздельные лиственные леса (0,38), в которых  $FDis$  ниже. Водораздельные лиственные леса могут выглядеть функционально менее разнообразными по причине недоизученности, об этом же упоминалось при анализе их таксономического разнообразия (Созонтов, 2018). Помещения же имеют достаточно специфичные условия среды и скудную кормовую базу для хищников-энтомофагов, что уже обсуждалось выше. Здесь же важно обратить внимание, на то, что при объединении агроценозов и помещений различного типа, функциональная дисперсия выходит на один уровень с естественными биотопами (0,44). Следовательно, во всей совокупности антропогенных биотопов существует большой диапазон экологических ниш, заполненных функционально разнообразными видами, с соответствующими трейтами.

На третьем уровне классификации биотопических комплексов (21 тип биотопов) можно наблюдать положительную корреляцию между  $TD$  и  $FD$  (табл. 4.5). Причем наиболее тесная связь наблюдается для функционального богатства ( $FRic$ , 0,6 в среднем), – представленностью видов с уникальным набором трейтов), особенно с общим количеством видов и индексом Маргалефа, сомнения в самостоятельной ценности которого уже высказывались выше. Также сильную положительную корреляцию с  $TD$  имеют функциональная дисперсия ( $FDis$ ) и энтропия Рао ( $Rao's Q$ ) – 0,5 в среднем, статистически значимую почти по всех случаях, менее выраженная для функционального расхождения ( $FDiv$ ). Следовательно, сообщества пауков содержат большое количество видов, функционально не идентичных, а выполняющих разные экосистемные функции и занимающие различные ниши. На этом фоне отсутствие связи или даже статистически значимая отрицательная корреляция функциональной выравненности ( $FEve$ ) выглядит неожиданно. С таксономической выравненностью связь все-таки слабая

положительная, а наиболее тесная сила связи (модуль коэффициента корреляции) наблюдается с объемом коллекции и индексом Менхиника. На данном этапе мы затрудняемся в интерпретации механизмов, связывающих функциональную выравненность и объем выборки, надеясь, что это привлечет внимание других специалистов и получит своё объяснение.

Таблица 4.5. Корреляция таксономического (строки) и функционального (столбцы) разнообразия на третьем уровне классификации

<b>Таксономическое разнообразие</b>	<b>FRic</b>	<b>FEve</b>	<b>FDiv</b>	<b>FDis</b>	<b>RaoQ</b>
Обилие	0.81***	-0.44*	0.45*	0.31	0.33
Количество видов общее	0.97***	-0.22	0.61**	0.58**	0.60**
Количество уникальных видов <sup>1</sup>	0.58**	-0.04	0.38*	0.44*	0.47*
Процент уникальных видов	0.37*	0.10	0.40*	0.34	0.38*
Индекс Маргалефа (DMg)	0.95***	-0.08	0.65***	0.66***	0.69***
Индекс Менхиника (DMn)	0.56**	0.46*	0.57**	0.74***	0.77***
Индекс Шеннона (iH)	0.73***	0.07	0.53**	0.70***	0.71***
Выравненность по Пиелу (E)	-0.07	0.25	-0.20	0.30	0.24

Примечание. Уровни достигнутой статистической значимости: \* – 0.05, \*\* – 0.01, \*\*\* – 0.001

На более общих уровнях классификации биотопических комплексов корреляция функционального и таксономического разнообразия снижается: до 0,13 на втором уровне и до 0,06 на первом, для FDis и RaoQ нет ни одного статистически значимого коэффициента корреляции на первом уровне классификации. По-видимому, это прямое проявление неоднократно высказываемого в литературе мнения, что на FD и TD подчиняются разным закономерностям – не всегда таксономически богатые и разнообразные сообщества и регионы демонстрируют столь же высокие показатели FD (Devictor et al., 2010; Meynard et al., 2011).

<sup>1</sup> Количество видов, представленных только в пробах из одного типа биотопов.

Таблица 4.6. Корреляция таксономического (строки) и функционального (столбцы) разнообразия на втором и первом уровне классификации

	<b>Таксономическое разнообразие</b>	<b>FEve</b>	<b>FDis</b>	<b>RaoQ</b>
Второй (2)	Обилие	-0.78***	0.31	0.34
	Количество видов общее	-0.67***	0.56**	0.56**
	Индекс Маргалефа (DMg)	-0.56**	0.63**	0.62**
	Индекс Менхиника (DMn)	0.29	0.60**	0.55**
	Индекс Шеннона (iH)	-0.50*	0.40*	0.36
	Выравненность по Пиелу (E)	0.03	-0.20	-0.25
Первый (1)	Обилие	-0.77***	0.25	0.30
	Количество видов общее	-0.79***	0.21	0.25
	Индекс Маргалефа (DMg)	-0.77***	0.20	0.24
	Индекс Менхиника (DMn)	0.83***	-0.06	-0.12
	Индекс Шеннона (iH)	-0.64***	0.34	0.32
	Выравненность по Пиелу (E)	0.77***	0.34	0.21

Примечание. Уровни достигнутой статистической значимости: \* – 0.05, \*\* – 0.01, \*\*\* – 0.001

Обращает на себя внимание разнонаправленность таксономического разнообразия и функциональной выравненности (FEve): положительная корреляция наблюдается только с индексом Менхиника и таксономической выравненностью (E). Из этого можно сделать вывод, что даже если сообщество богато видами, а их распределение приближается к равномерному и супердоминирования не наблюдается и близко, вовсе не обязательно, что этому будет соответствовать равномерное распределение обилий между функционально различными организмами. Причин, приводящие к увеличению функциональной выравненности сообществ пауков пока неизвестны, но продолжение начатых нами исследований может прояснить ситуацию.

### 4.3. Функциональное альфа-разнообразие герпетобионтных комплексов пауков и его динамика

Поскольку все рассмотренные показатели функционального измеряются в разных величинах, для удобства сравнения они приведены в доли от максимального значения. Богатство, расхождение, выравненность и дисперсия – все они находятся примерно на одном уровне для всех аранеокомплексов (рис. 4.3). Лишь в виде тенденции можно заметить, что богатство, дисперсия и расхождение в среднем больше в пойменных лесах, а выравненность в водораздельных лесах. Функциональное расхождение наименьшее для пойменных лугов, а дисперсия – для пойменных лугов и водораздельных лесов.

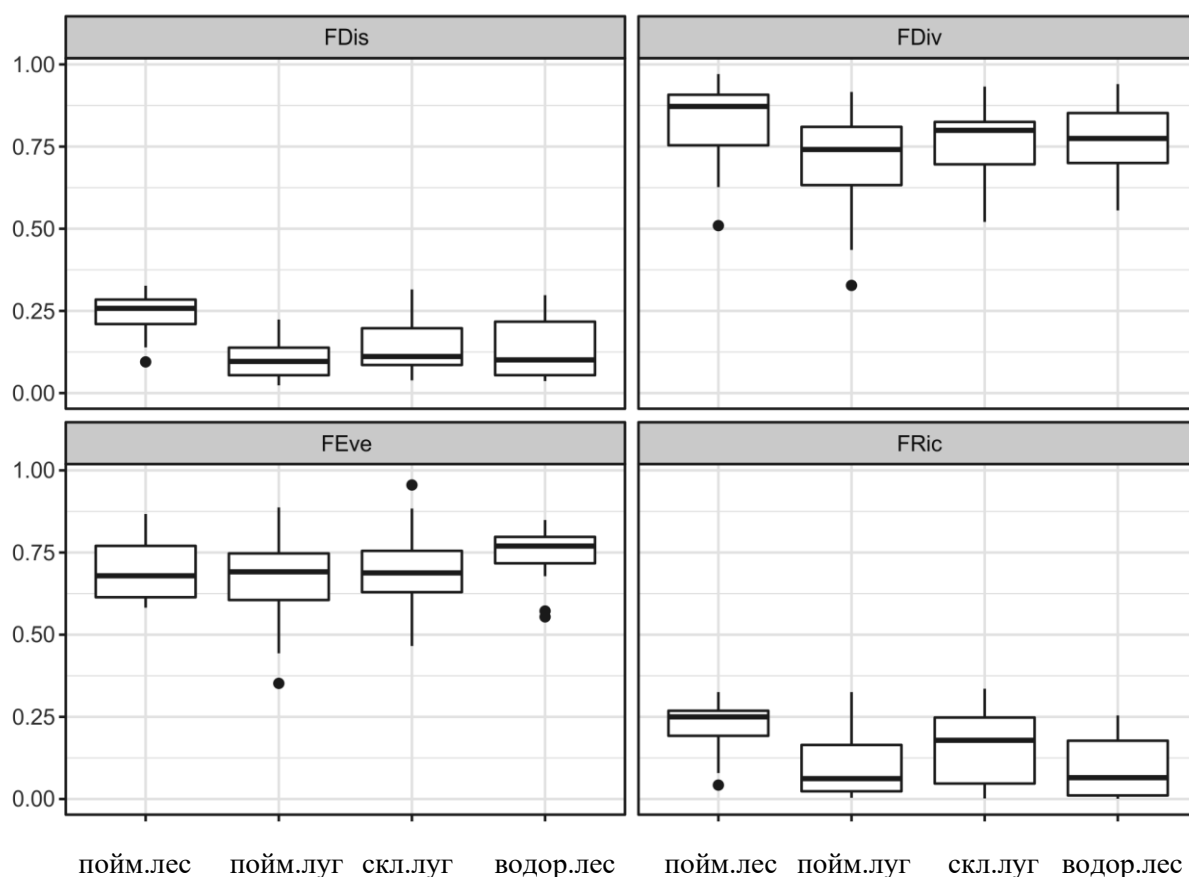


Рис. 4.3. Показатели функционального разнообразия герпетобионтных комплексов пауков

Причины низкого  $FDiv$  пойменных лугов уже обсуждалось выше, но в отношении всей биотопической группировки целиком. Здесь же мы можем убедиться, что для альфа-разнообразия характерны те же закономерности, что и для гамма-уровня, определяемые, по-видимому, ежегодными разливами крупных и средних рек, что служит основным средовым фильтром.

Напротив, в облесённых участках пойм формируются аранеокомплексы, отличающиеся повышенным функциональным разнообразием ( $FDiv$ ,  $FDis$ ,  $FRic$ ), лишь выравненность ( $FEve$ ) не отличается повышенными значениями. Условия в таких типах лесов складываются благоприятные: достаточное увлажнение, но разливы, при этом, явление нечастое, мезоклиматические условия смягчаются благодаря крупным объемам воды, а сама растительность имеет несколько хорошо выраженных ярусов, что дает множество различных микростаций как самим паукам, так и их потенциальным жертвам.

Водораздельные леса характеризуются относительно высокой функциональной выравненностью, но низким богатством. Это, несмотря на чрезвычайно высокое видовое указывает на наличие небольшого количества функционально различных видов, распределение обилия которых приближается к равномерному, в сравнении с другими аранеокомплексами. При этом, все доверительные интервалы боксплотов (рис. 4.3) существенно перекрываются. Данный факт значит, что все вышеперечисленные особенности не имеют статистической значимости, и рассматривать их следует не как строго установленные закономерности, а лишь как некие тенденции. Это приводит нас к необходимости более глубокого проникновения в сущность изучаемого явления, а именно в динамику этих показателей и взаимосвязь с таксономическим разнообразием, как в целом, так и в пределах каждого отдельного типа аранеокомплексов.

Для функционального разнообразия герпетобионтных аранеокомплексов мы можем наблюдать два типа динамики (рис. 4.4.). Расхождение и выравненность в самом начале сезона довольно велики, но

затем весь июнь уменьшаются, достигая минимума в первой декаде июля. Практически весь июль наблюдается рост до исходных значений, после чего FDiv и FEve остаются неизменными оставшуюся часть вегетационного сезона. Для богатства, энтропии Рао и, в меньшей степени, дисперсии, динамика иная. До первой половины июня наблюдается рост этих показателей функционального разнообразия, затем длительный спад – до начала августа. В последний месяц лета разнообразие растет, и даже, возможно, достигает максимума (из-за недостаточного количества данных за сентябрь доверительный интервал слишком широк). Однако это лишь кумулятивный результат динамических процессов в анареокомплексах различных типов, в ряде случаев – разнонаправленных (рис. 4.5).

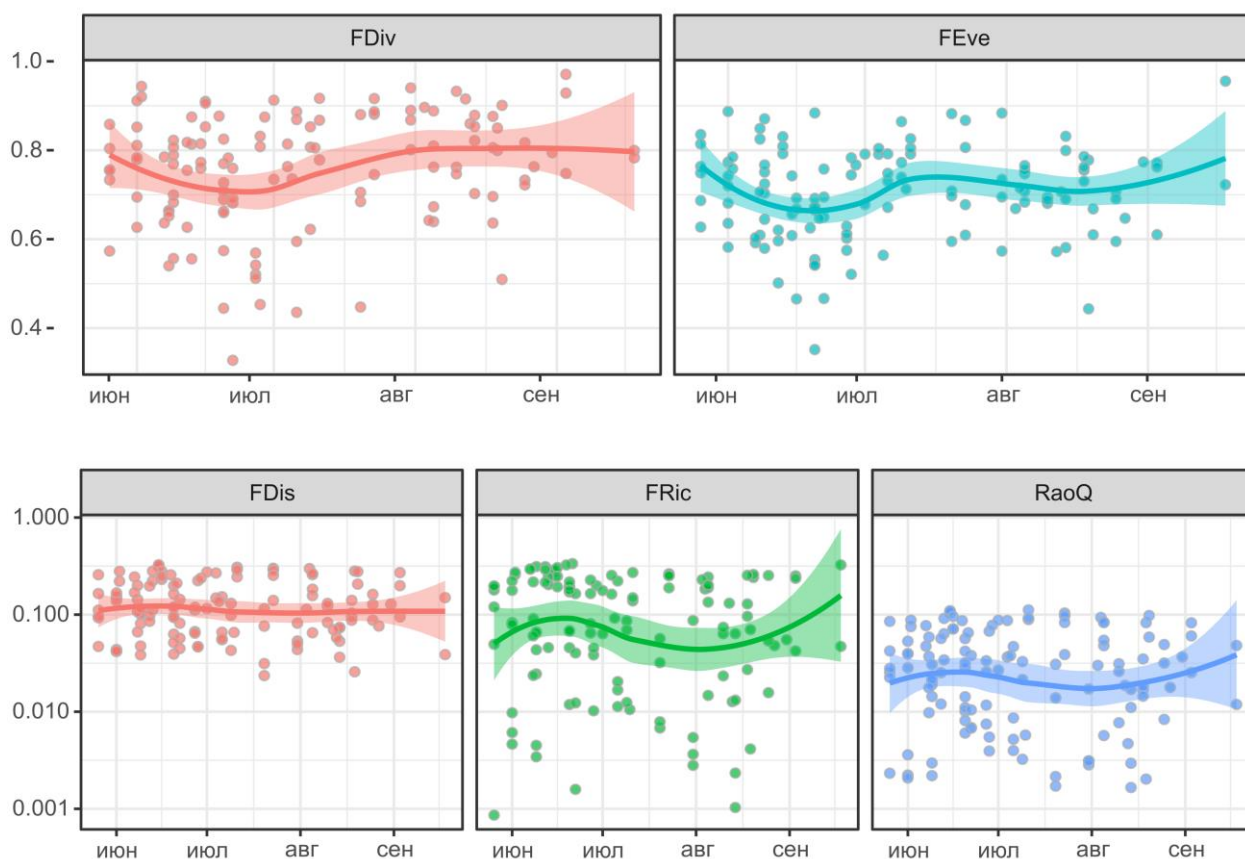


Рис. 4.4. Сезонная динамика функционального разнообразия герпетобионтных анареокомплексов



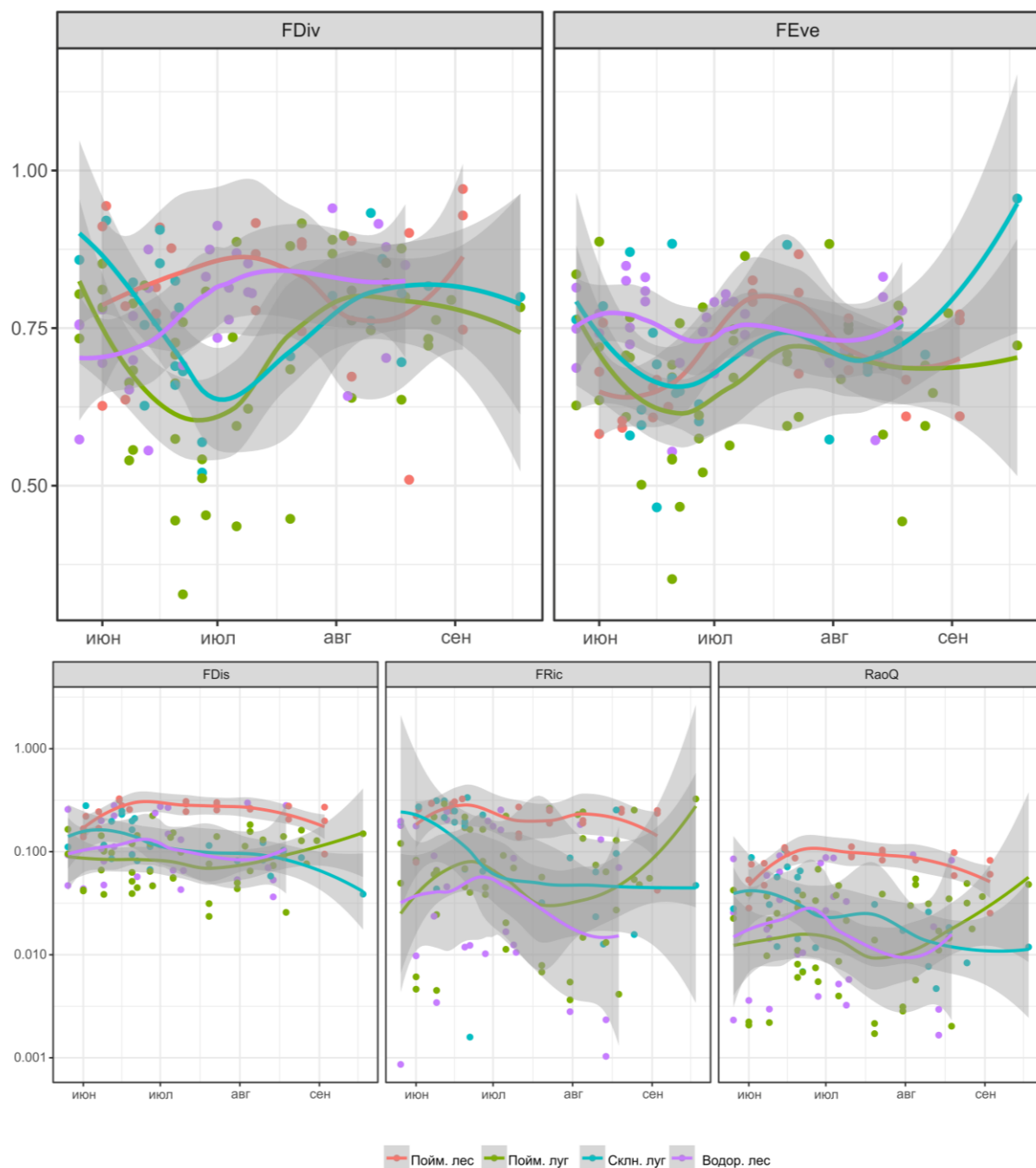


Рис. 4.5. Сезонная динамика функционального разнообразия различных типов герпетобионтных аранеокомплексов

Герпетобионтные аранеокомплексы водораздельных лесов весь сезон населены видами, имеющими примерно одинаковый набор и размах трейтов – FRic и FDis не имеют значимых колебаний (рис. 4.6). Интереснее выглядит динамика расхождения, которое увеличивается первую половину лета, а затем остается стабильно высоким. Это означает, что несмотря на одинаковое

богатство, большинство особей располагаются в пространстве трейтов недалеко от «центра тяжести» в начале сезона, и тяготеют к периферии пространства во второй половине лета.

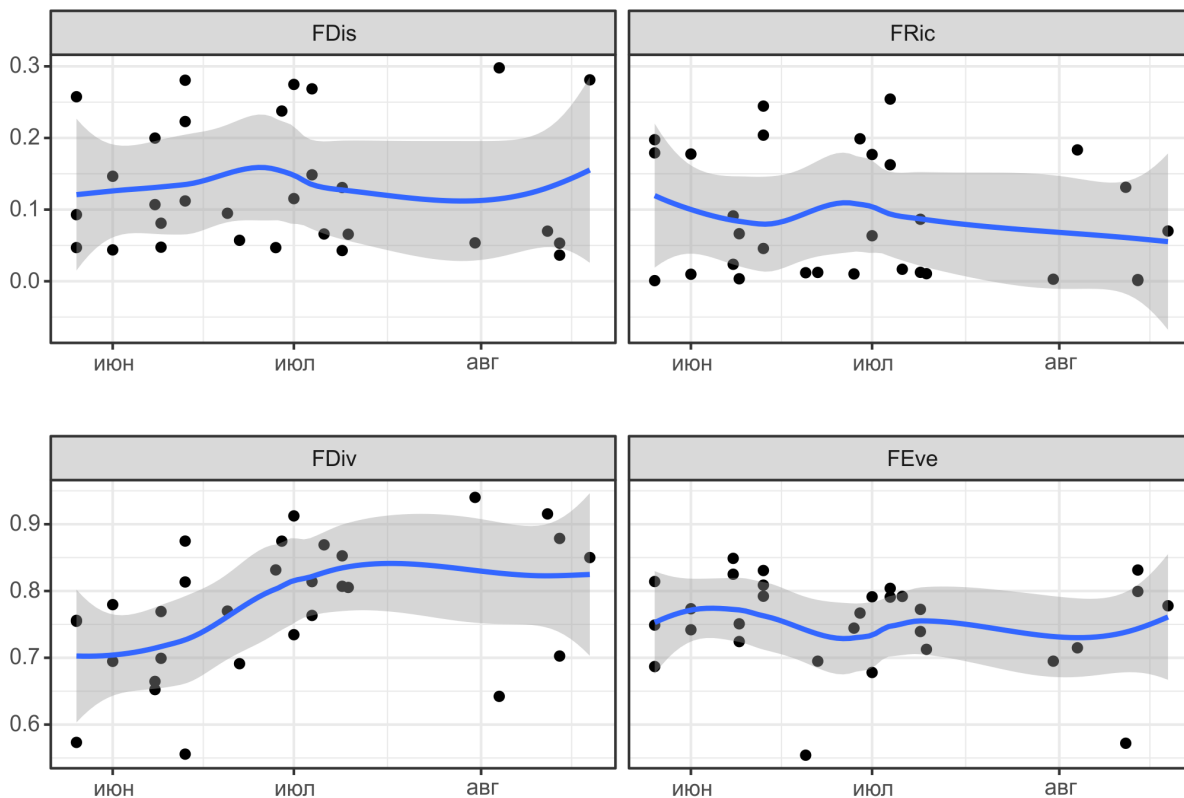


Рис. 4.6. Сезонная динамика функционального разнообразия герпетобионтных аранеокомплексов водораздельных лесов

Пойменные леса – это, пожалуй, единственный тип биотопов, разнообразие герпетобионтных комплексов, в которых имеет очень выраженную динамику, имеющую, в некоторых случаях, статистическую значимость (рис. 4.7). Вегетационный сезон начинается с низких значений всех показателей FD, таковыми же он и заканчивается (за исключением FDiv). В середине сезона наблюдается пик разнообразия, статистически значимый для FDis и FEve, не значимый для FRic, для FDiv практически не выражен.

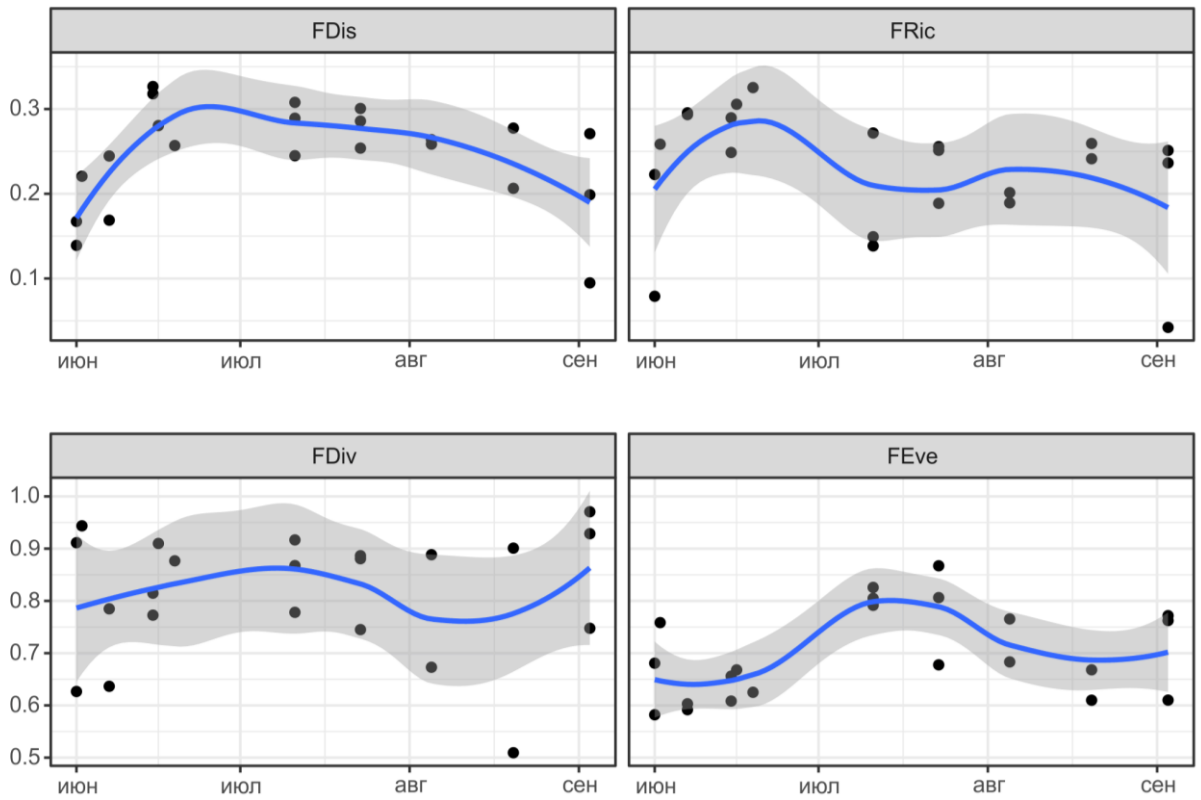


Рис. 4.7. Сезонная динамика функционального разнообразия герпетобионтных аранеокомплексов пойменных лесов

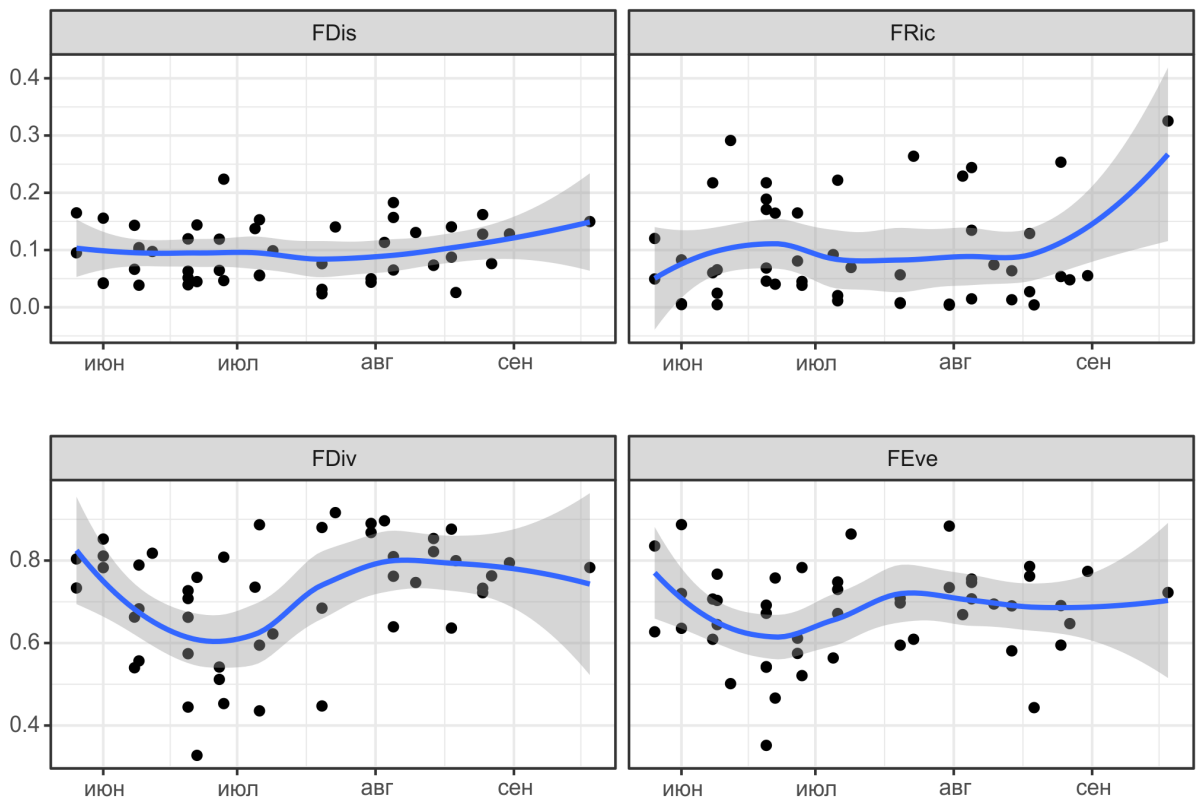


Рис. 4.8. Сезонная динамика функционального разнообразия герпетобионтных аранеокомплексов пойменных лугов

Функциональная выравненность и расхождение герпетобионтных аранеокомплексов имеют провал (рис. 4.8), что также можно заметить на склоновых лугах. Дисперсия на пойменных лугах стабильна на протяжении всего лета. Если исключить из рассмотрения крайнее значение, резко выбивающееся из общей тенденции, то богатство тоже можно считать стабильным показателем.

На склоновых лугах, сезон начинается с максимальных значений функционального разнообразия, после чего или плавно снижается все лето (FRic, FDis) или, достигнув минимума, снова увеличивается к концу августа (FDiv, FEve). На склонах южной экспозиции луга раньше освобождаются от снега и дольше остаются прогреваемыми. Исходя из этого, можно предположить, что весенний рост разнообразия наступает раньше, а осеннее снижение – позже, и, не будучи охвачены полевыми исследованиями, остаются не выявленными в рамках данной работы.

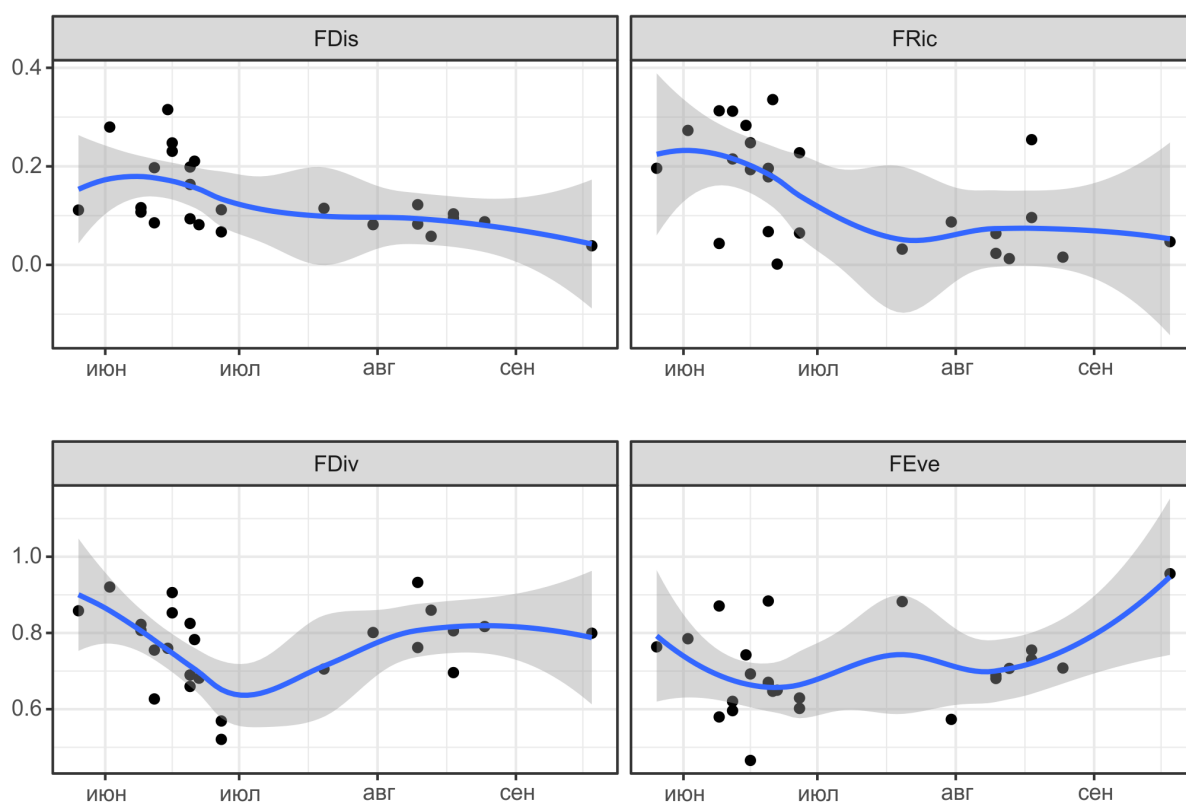


Рис. 4.9. Сезонная динамика функционального разнообразия герпетобионтных аранеокомплексов склоновых лугов

Можно сделать заключение о связи таксономического и функционального разнообразия (рис. 4.10). Исключением из общей закономерности являются таксономическая (E) и функциональная выравненность (FEve), слабо и даже отрицательно связанные с другими показателями, но положительно и статистически значимо между собой. Положительно связаны со всеми индексами таксономического разнообразия функциональное богатство (FRic), что вполне ожидаемо, и функциональная дисперсия (FDis), что более неожиданно. Квадратная энтропия Рао также положительно и статистически значимо связана с таксономическим разнообразием, но сами значения индекса находятся в узком диапазоне очень небольших значений – от 0,005 до 0,100 и графическое восприятие этой закономерности затруднительно. Функциональное расхождение меньше прочих индексов связано с таксономическим разнообразием. Примечательно, что точно те же закономерности характерны для каждого из аранеокомплексов в отдельности (рис. 4.11–4.13).

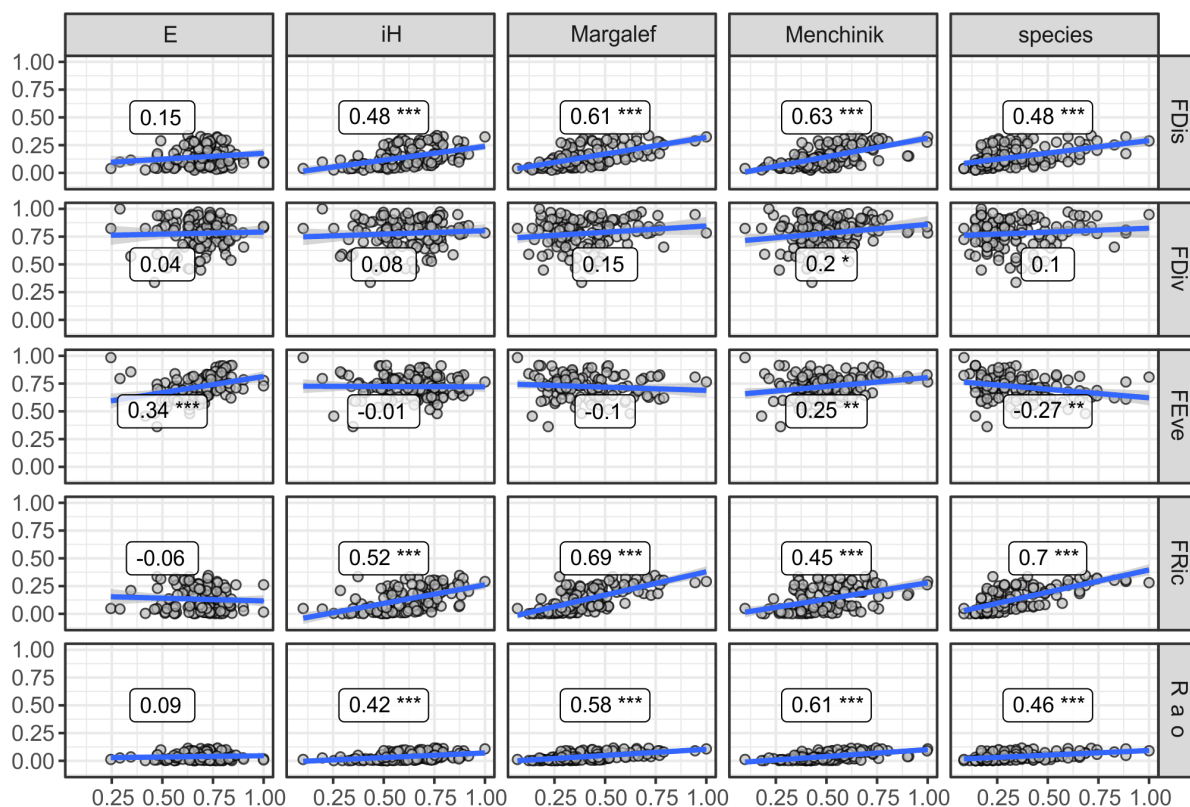


Рис. 4.10. Корреляция показателей таксономического (столбцы) и функционального (строки) разнообразия по всем аранеокомплексам

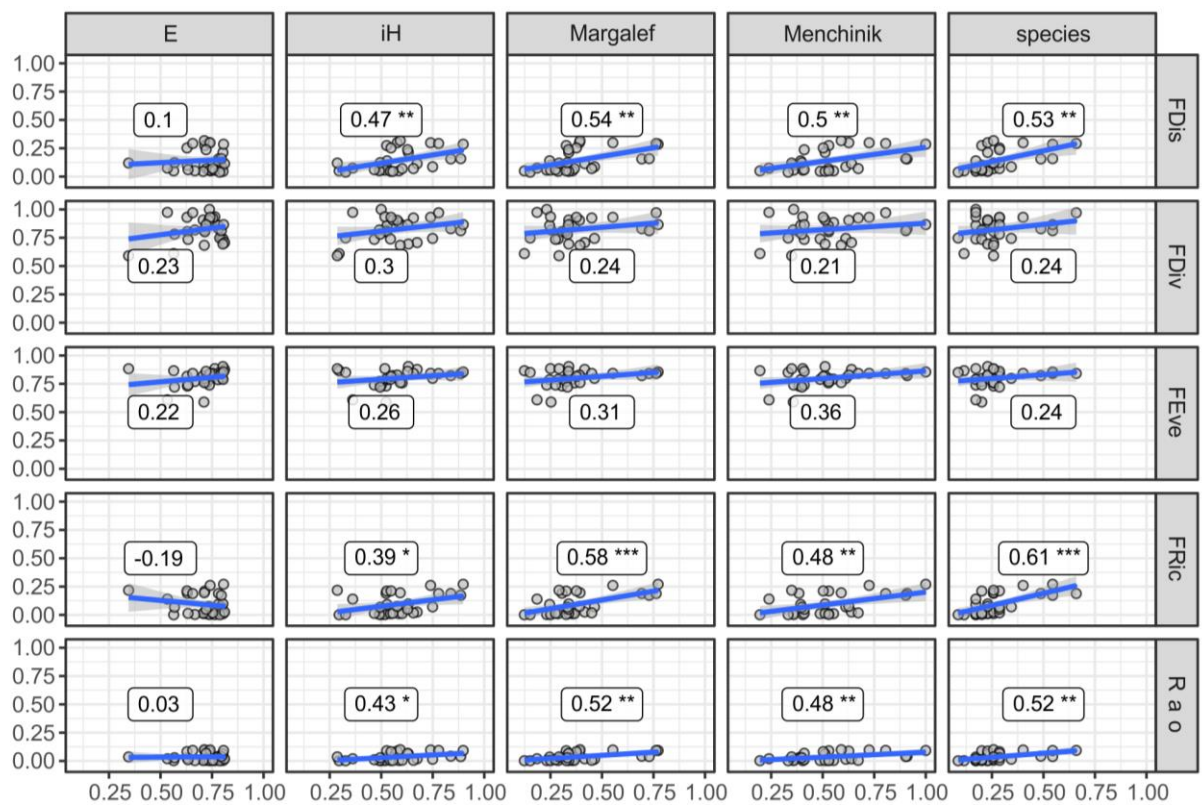


Рис. 4.11. Корреляция показателей таксономического (столбцы) и функционального (строки) разнообразия (водораздельные леса)

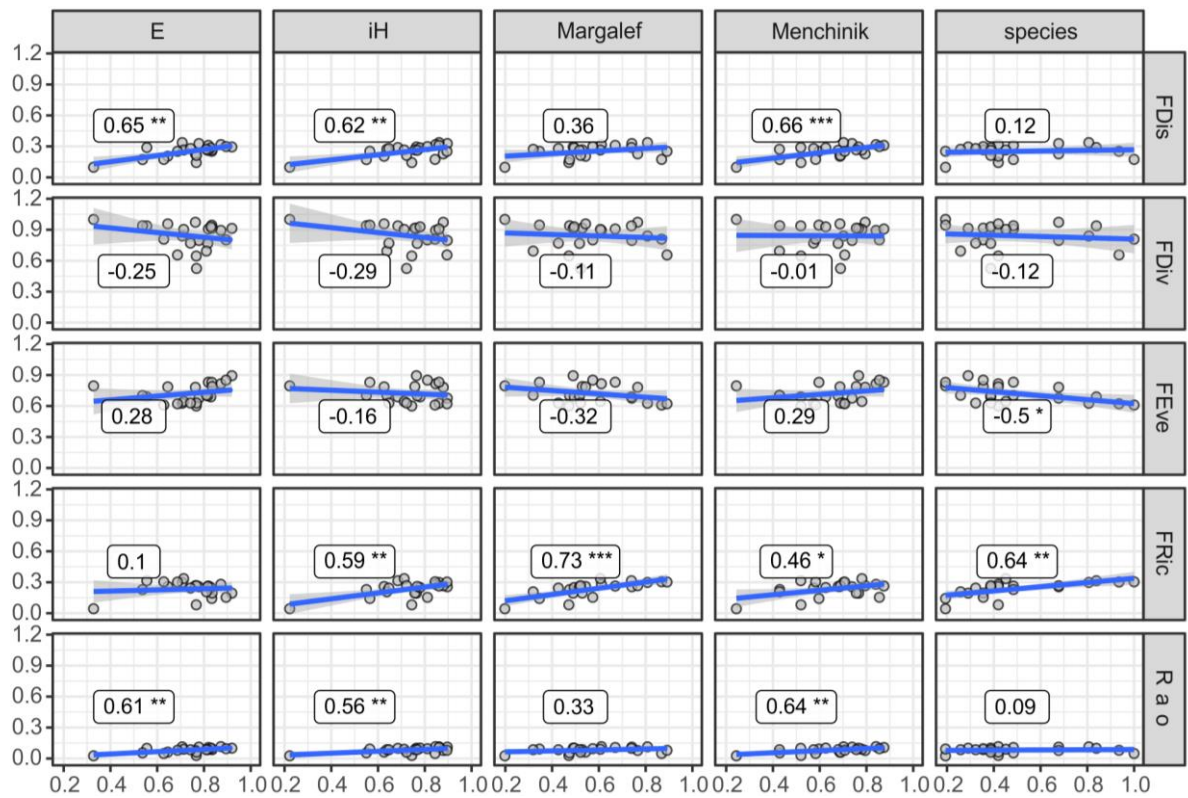


Рис. 4.12. Корреляция показателей таксономического (столбцы) и функционального (строки) разнообразия (пойменные леса)

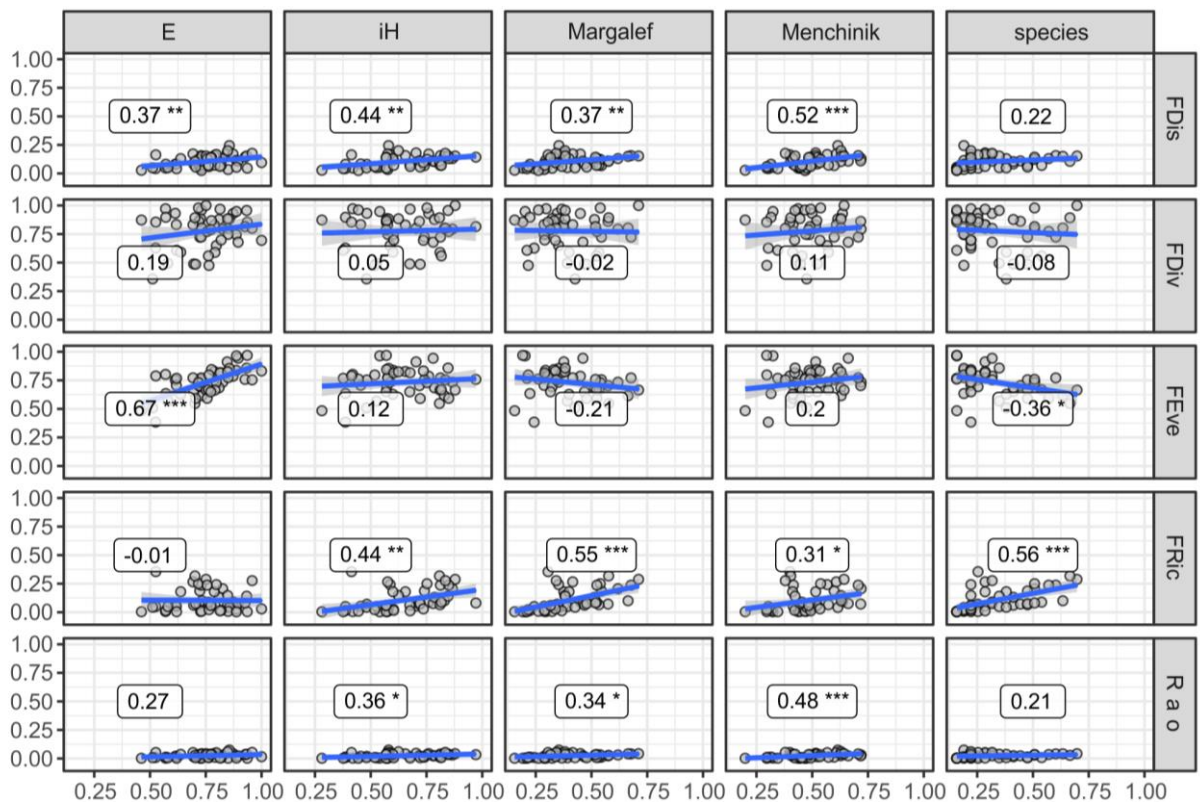


Рис. 4.13. Корреляция показателей таксономического (столбцы) и функционального (строки) разнообразия (пойменные луга)

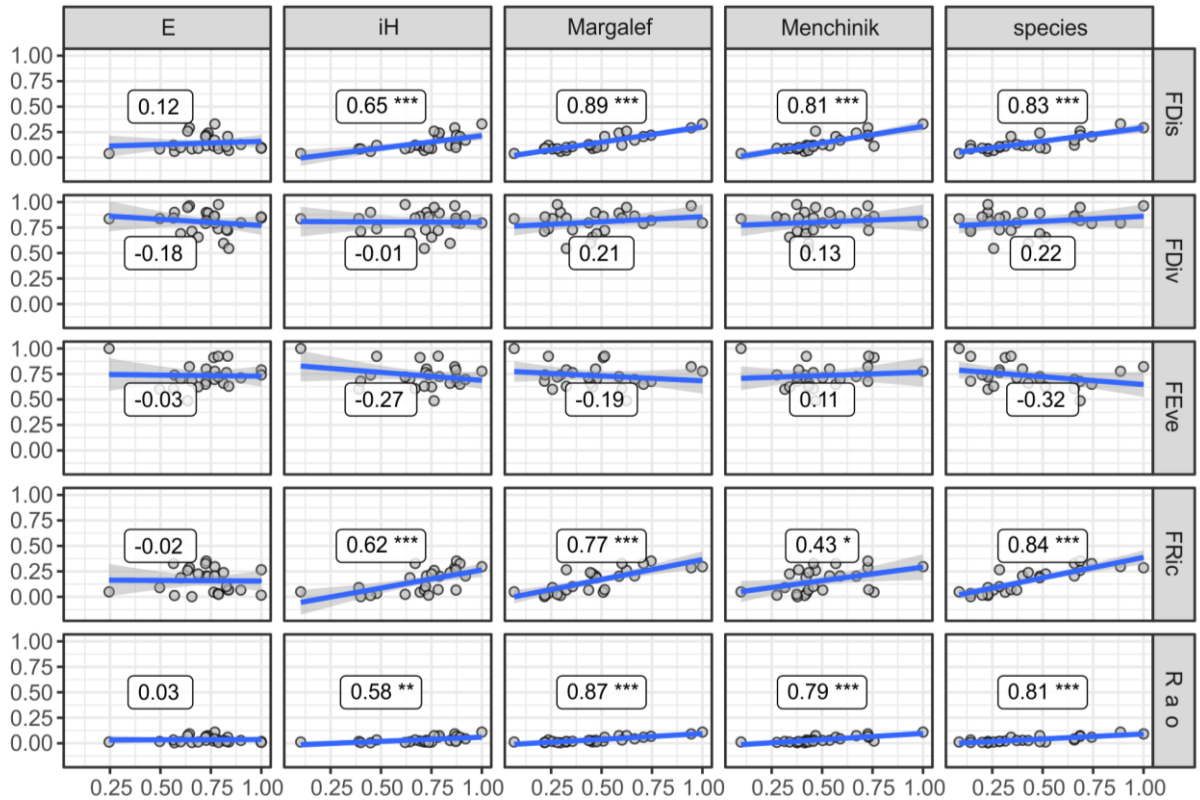


Рис. 4.14. Корреляция показателей таксономического (столбцы) и функционального (строки) разнообразия (склоновые луга)

#### 4.4. Зависимость показателей разнообразия от времени экспозиции почвенных ловушек

Для данного исследования опциональной была методическая задача протестировать гипотезу о влиянии продолжительности экспозиции почвенных ловушек на показатели разнообразия. Действительно, при излишней её продолжительности могут проявить себя факторы, ведущие к смещению выборки от генеральной совокупности – обваливание земли по краям ловушки, выветривание и фиксатора или наоборот его разбавление дождевой водой вплоть до переливания, забивание её листьями. Даже одна касающаяся стенки стаканчика травинка может служить «спасительным мостиком» для упавших пауков, позволяя им выбраться, занижая динамическую плотность и занижая долю наиболее «проворных» видов. Хорошо известен также и эффект истощения численности животного населения. Он широко используется для общей оценки численности и других популяционно-демографических параметров. К примеру, стандартные подходы, основанные на этом эффекте и методах безвозвратного изъятия, давно разработаны для мелких млекопитающих (Лукьянов, 1988, 1989, 1991а, 1991б). Впрочем, остается неясным, насколько этот эффект выражен для населения наземных членистоногих.

Согласно нулевой гипотезе по отношению к каждому из параметров разнообразия, продолжительность экспозиции линейно влияет на отклик. При этом знак коэффициента  $a$  линейной регрессии значения не имеет. Это значит, что для одних параметров ожидается положительная зависимость (число видов, видовое богатство и т.д.), а для части – отрицательная (динамическая плотность на 100 лов.-сут., выравненность и др.). Для тестирования гипотезы мы получили линейные модели зависимости каждого из предполагаемых целевых признаков от продолжительности экспозиции. Полученные результаты представлены в таблице 4.7, а также визуализированы на рис. 4.15.



Таблица 4.7. Параметры регрессионных моделей.

Отклик	Estimate	Sd	t.val	t.pval	$r^2$	f.val	f.pval	W	W.pval
DP_to100	-1,492	0,696	2,1	0,034	0,04	4,6 (1;123)	0,034	0,777	<0,0001
species	0,301	0,100	3,0	0,003	0,07	9,1 (1;123)	0,003	0,915	<0,0001
Margalef	0,045	0,018	2,5	0,016	0,05	6,0 (1;123)	0,016	0,967	0,0036
Menchinik	0,007	0,009	0,8	0,417	0,01	0,7 (1;123)	0,417	0,977	0,033
iH	-0,006	0,008	0,8	0,435	<0,01	0,6 (1;123)	0,435	0,989	0,428
E	-0,01	0,002	4,5	<0,001	0,14	20,5 (1;123)	<0,001	0,961	0,0012
FRic	0,004	0,002	2,7	0,007	0,06	7,5 (1;123)	0,007	0,921	<0,0001
FDis	0,003	0,001	2,5	0,013	0,05	6,3 (1;123)	0,013	0,927	<0,0001
FDiv	0,004	0,002	1,8	0,079	0,02	3,1 (1;123)	0,079	0,943	0,0001
FEve	-0,001	0,002	0,9	0,369	0,01	0,8 (1;123)	0,369	0,988	0,3611
RaoQ	0,001	<0,001	2,6	0,010	0,05	6,8 (1;123)	0,010	0,904	<0,0001

**Примечание.** Обозначения параметров моделей: Estimate – коэффициент линейной модели  $a$  при предикторе; Sd – стандартное отклонение; t.val – значение  $t$ -критерия; t.pval – достигнутый уровень значимости для  $t$ -критерия;  $r^2$  – коэффициент детерминации, f.val – значение  $F$ -критерия; f.pval – достигнутый уровень значимости для  $F$ -критерия; W – значение критерия Шапиро-Вилка для проверки на нормальность остатков от модели, W.pval – достигнутый уровень значимости критерия Шапиро-Вилка.

Обозначения переменных-откликов: DP\_to100 – динамическая плотность на 100 лов.-сут.; species – количество видов; Margalef – индекс видового богатства Маргалефа; Menchinik – индекс видового богатства Менхиника; iH – индекс Шеннона; E – Выравненность по Pielow; FRic – функциональное богатство; FDis – функциональная дисперсия; FDiv – функциональное расхождение; FEve – функциональная выравненность; RaoQ – квадратная энтропия Рао.

Было получено 11 моделей, из которых модели, связывающие индексы Менхиника, Шеннона, функциональную выравненность и расхождение с экспозицией, имеют пренебрежительно малый коэффициент детерминации  $r^2$  и поэтому далее обсуждаться не будут как малосодержательные. Длительность экспозиции положительно влияет на индекс Маргалефа, некоторые индексы функционального разнообразия (богатство, дисперсия, энтропия Рао) и, конечно же, на количество видов. На динамическую плотность, нормированную до 100 ловушко-суток, и на выравненность экспозиция влияет отрицательно. Однако большинство из их коэффициентов, несмотря на статистическую значимость, влияют несущественно. Так, даже

коэффициент 0,05 для индекса Маргалефа наклоняет общую линию тренда всего лишь на  $3^\circ$ , и такие слабые эффекты можно игнорировать.

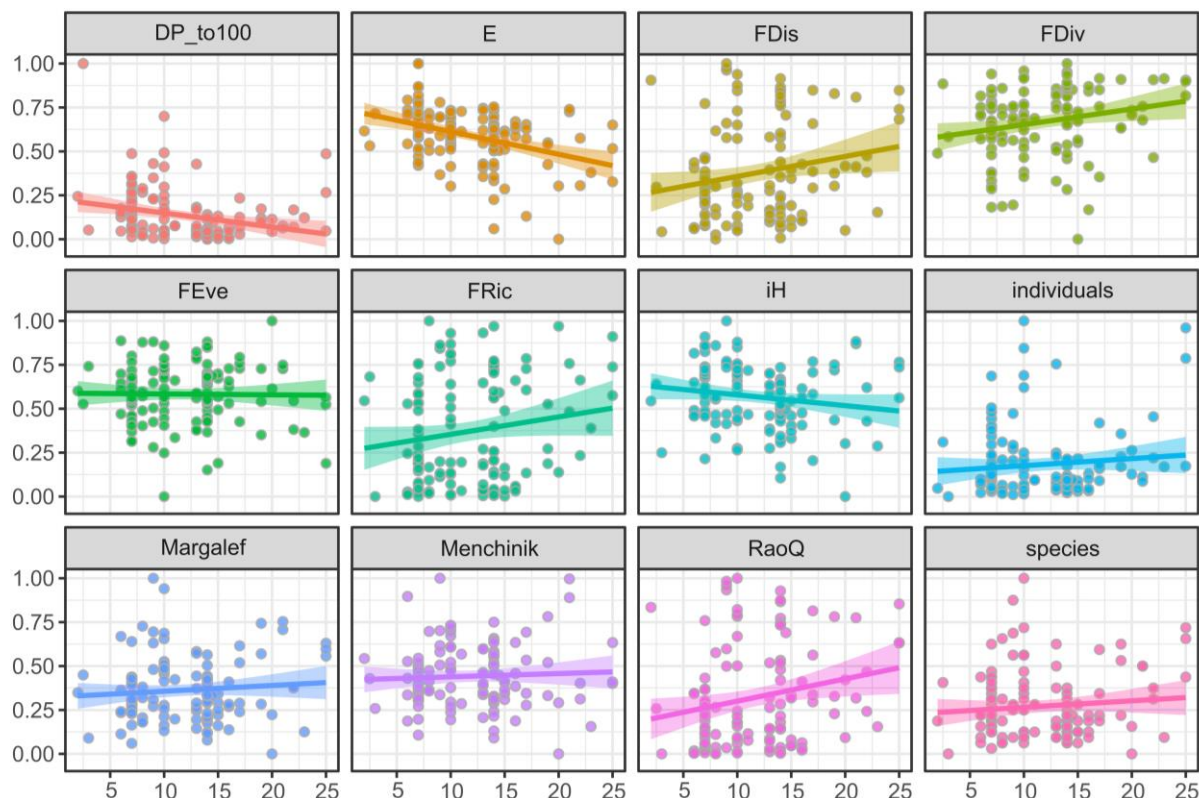


Рис. 4.15. Зависимость динамической плотности, индексов таксономического и функционального разнообразия герпетобионтных аранеокомплексов от продолжительности экспозиции почвенных ловушек

**Примечание.** Обозначения откликов как в табл. 4.6.

Влияние экспозиции на динамическую плотность и количество видов выглядит существенным. Так, коэффициент  $a$ , или тангенс угла наклона линии тренда, равный 0,3 для количества видов наклоняет линию тренда уже на  $17^\circ$ , а 1,5 для динамической плотности – на  $56^\circ$ . Однако остатки от данных моделей распределены не нормально ( $p < 0,0001$ ), поэтому полученные модели некорректно использовать для прогнозирования и вычисления поправок, т.к. линейное объяснение не выглядит приемлемым и зависимость в действительности имеет другую форму.

Все индексы таксономического и функционального разнообразия, учитывающие объем выборки, прекрасно справляются со своей задачей и

должным образом отражают экологические характеристики сообществ пауков независимо от экспозиции. В их отношении нулевая гипотеза не подтвердилась. Для таких характеристик сообществ герпетобионтных пауков как динамическая плотность и количество видов подтверждена гипотеза о значимом влиянии продолжительности работы почвенных ловушек. При изучении этих параметров рекомендуется использовать учеты, основанные на равном времени экспозиции.

## Выводы

1. По набору трейтов виды группируются в три множества, границы между которыми нечеткие, что препятствует строгому выделению функциональных групп для измерения одномерного FD. Положение вида в пространстве трейтов на 66 % определяется его семейством и на 16 % – отношением к влажности.
2. Подавляющее большинство биотопических группировок, отличающихся в разы по количеству видов и менее резко, но статистически значимо по другим оценкам TD, имеют сопоставимый уровень гамма-FD.
3. Большинство FD, за исключением выравненности, положительно связаны с TD. Следовательно, виды в биотопических группировках пауков функционально не идентичны, выполняют разные экосистемные функции и занимают различные ниши. При этом, таксономической выравненности сообщества не всегда соответствует функциональная.
4. Герпетобионтные аранеокомплексы различных типов имеют сопоставимый уровень альфа-FD, лишь водораздельные леса отличаются повышенной функциональной выравненностью и пониженным богатством. Динамика функционального разнообразия наименее выражена в водораздельных лесах и, формируя средне-летний пик, сглажена в пойменных лесах. Луговые сообщества герпетобионтных пауков отличаются от лесных более резкими изменениями FD в течение сезона, причем поведение разных составляющие FD существенно различается.
5. Для альфа-разнообразия герпетобионтных аранеокомплексов установлена корреляция всех индексов TD и FD, за исключением таксономической и функциональной выравненности, которые с другими показателями не связаны, но скоррелированы между собой.

6. Длительность экспозиции почвенных ловушек не влияет на интегральные оценки TD и FD, должным образом отражающие экологические характеристики сообществ пауков, но сильно и статистически значимо влияет на количество видов и особенно на динамическую плотность. При изучении этих параметров рекомендуется использовать учеты, основанные на равном времени экспозиции.

## Список литературы

1. Ажеганова Н.С. 1968. Краткий определитель пауков (Aranei) лесной и лесостепной зоны СССР. Л.: Наука. 149 с.
2. Баранова О.Г. 2009. Растительный покров // География Удмуртии: Природные Условия и Ресурсы: Учебное Пособие. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 204–217.
3. Баранова О.Г., Егоров И.Е., Стурман В.И. 2010. К вопросу о положении южной границы таежной зоны на территории Западного Предуралья // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. № 1. С. 58–69.
4. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. 2012. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения). М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований. 212 с.
5. Вараксин И.И., Ковриго В.П. 1972. Почвы // Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия. С. 126–144.
6. Гайнутдинова Г.А., Беспятовых А.В. 2014. Пауки // Кадастр Сообществ Почвообитающих Беспозвоночных (Мезофауна) Естественных Экосистем Республики Татарстан. Казань: Казанский университет. С. 153–209.
7. География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учебное пособие. Часть 1. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”, 2009. 256 с.
8. Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры лесных зон Европейской части СССР // Ареалы Насекомых Европейской Части СССР. Карты 179-221. Л.: “Наука”. С. 3–20.
9. Государственный доклад “О состоянии окружающей среды Удмуртской Республики в 2006 году”. Ижевск, 2007. 187 с.
10. Гребенников К.А. 2016. Изучение биоразнообразия заповедников России в цифровой эпохе: опыт и перспективы // Nat. Conserv. Res. Заповедная наука. № 1. С. 1–10.

11. Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. 429 с.
12. Дерюгина Н.П., Моргунова Н.Я. 1972. Климат // Природа Удмуртии. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 65–87.
13. Есюнин С.Л. 2015. Аннотированный список пауков Республики Башкортостан // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. С. 3–91.
14. Есюнин С.Л., Ефимик В.Е. 1992. *Zelotes azsheganovae* sp. n. (Aranei, Gnaphosidae) с Южного Урала // Зоологический Журнал. Т. 71. С. 139–141.
15. Ефимова Т.П., Ложкина Н.В., Тычинин В.А., Баранов В.И. 1972. Растительность // Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия. С. 45–201.
16. Зубарев В.М. 1958. Дуб черешчатый на северном пределе своего распространения // Сообщения Института леса АН СССР. № 9. С. 8–24.
17. Илларионов А.Г. 2009. Рельеф. Основные черты орографии // География Удмуртии: Природные Условия и Ресурсы: Учебное Пособие. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 20–39.
18. Капитонова О.А. 2015. Конспект флоры макрофитов Вятско-Камского Предуралья // Фиторазнообразии Восточной Европы. Т. IX. Вып. 4. С. 4–85.
19. Краснобаев Ю.П. 2004. Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья. Самара: Жигулевский государственный природный заповедник им. И.И. Спрыгина. 213 с.
20. Кузнецов М.Ф. 1994. Микроэлементы в почвах Удмуртии. Ижевск: Изд-во Удмуртского университета. 285 с.
21. Кузьминых Е.К. 1972. Воды // Природа Удмуртии. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 88–125.
22. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. 2012. Современные представления о биологическом разнообразии // Биология в школе. № 2. С. 2–17.

23. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А. 2004. Биологическое разнообразие: учебное пособие для студентов высших учебных заведений. М.: ВЛАДОС. 432 с.
24. Лукьянов О.А. 1988. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. №1. С. 47–55.
25. Лукьянов О.А. 1989. Оценивание численности оседлых и потока транзитных особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного безвозвратного изъятия в одноместные ловушки // Экология. №2. С. 32–41.
26. Лукьянов О.А. 1991а. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. №6. С. 36–47.
27. Лукьянов О.А. 1991б. Оценка обилия мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Вестник зоологии. №1. С. 80–86.
28. Марусик Ю.М., Ковблюк Н.М. 2011. Пауки (Aracnida, Aranei) Сибири и Дальнего Востока России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 344 с.
29. Мастицкий С.Э., Шитиков В.К. 2014. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. Хайдельберг-Лондон-Тольятти. 401 с. [Электронное издание] URL: <http://r-analytics.blogspot.ru/2014/12/r.html>
30. Мелехин А.В., Давыдов Д.А., Шалыгин С.С., Боровичев Е.А. 2013. Общедоступная информационная система по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cgryptogamic Russian Information System) // Бюллетень МОИП. Отд. Биологии Т. 118. № 6. С. 51–56.
31. Москалев А.А., Новаковский А.Б. 2014. Статистические методы в экологии с использованием R, Statistica, Excel и SPSS. Сыктывкар: Изд-во СыктГУ. 197 с.



32. Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 184 с.
33. Переведенцев Ю.П., Шерстюков Б.Г., Исмагилов Н.В. 2009. Климатические условия и ресурсы. Температурный режим атмосферы // География Удмуртии: Природные Условия и Ресурсы: Учебное Пособие. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 100–120.
34. Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
35. Подсосова Т.К. 1972. Рельеф // Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия. С. 37–64.
36. Рысин И.И. 2009а. Водные ресурсы // География Удмуртии: Природные Условия и Ресурсы: Учебное Пособие. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 161–181.
37. Рысин И.И. 2009б. Почвы и земельные ресурсы // География Удмуртии: Природные Условия и Ресурсы: Учебное Пособие. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 182–203.
38. Рычагов Г.И. 2006. Общая геоморфология. М.: Изд-во МГУ; Наука. 416 с.
39. Семкин Б.И. 1972. Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств // Информационные Методы в Системах Управления, Измерения и Контроля: Докл. II Всесоюзного Семинара. Владивосток. С. 208–213.
40. Созонтов А.Н. 2018. Фауна и экология пауков (Aranei) Удмуртской Республики: разнообразие, биотопические комплексы, структура населения. Дисс. ... к.б.н. Ижевск. 249 с.
41. Тыщенко В.П. 1971. Определитель пауков Европейской части СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. 281 с.
42. Удмуртская Республика: энциклопедия. Ижевск: Удмуртия, 2000. 800 с.
43. Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
44. Уточкин А.С. 1968. Пауки рода *Xysticus* фауны СССР (определитель) (учебное пособие). Пермь: Пермский университет. 73 с.

45. Филиппова Н.В., Филиппов И.В., Щигель Д.С., Иванова Н.В., Шашков М.П. 2017. Информатика биоразнообразия: мировые тенденции, состояние дел в России и развитие направления в Ханты-Мансийском автономном округе // ДОСиГИК. Т. 8. № 2. С. 46–56.
46. Чернов Ю.И. 1991. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. Т. 111. № 4. С. 499–507.
47. Шадрин В.А. 2016. Растительный покров природного парка “Шаркан”: особенности и уникальность, анализ и характеристика. Ижевск: Издательский центр “Удмуртский университет”. 168 с.
48. Шадрин В.А. 1999. Обогащение флоры Удмуртии: миграции, локализации, предпосылки и условия // Вестник Удмуртского университета. Биология. Т. 5. С. 13–33.
49. Шадрин В.А. 1995. Основные этапы трансформации флоры и пути сохранения реликтов в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Биология. № 3. 104–115.
50. Шанталинский К.М., Шерстюков Б.Г. 2009. Климатические условия и ресурсы. Атмосферные осадки // География Удмуртии: Природные Условия и Ресурсы: Учебное Пособие. Ижевск: Изд. дом “Удмуртский университет”. С. 127–134.
51. Шашков М.П., Иванова Н.В. 2012. Web-ориентированная информационная система по распространению редкого лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. на территории России // Математическая биология и биоинформатика. Т. 7. № 1. С. 334–344.
52. Ширококов С.И. 1972. Географическое положение, территории и границы Удмуртской АССР // Природа Удмуртии. Ижевск: Удмуртия. С. 7–8.
53. Шитиков В.К., Мастицкий С.Э. 2017. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R. Тольятти-Лондон. 351 с. [Электронное издание] URL: <https://github.com/ranalytics/data-mining>
54. Almquist S. 2005. Swedish Araneae, part 1: families Atypidae to Hahniidae (Linyphiidae excluded) // Insect Syst. Evol. Supplement. P. 1–284.

55. Almquist S. 2006. Swedish Araneae, part 2: families Dictynidae to Salticidae // *Insect Syst. Evol. Supplement*. P. 285–601.
56. Altieri M., Nicholls C. 2005. Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems // *J. Environ. Qual.* Vol. 34. № 2. P. 729.
57. Anderson M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral Ecol.* Vol. 26. № 1. P. 32–46.
58. Anderson M.J. 2006. Distance-based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions // *Biometrics*. Vol. 62. № 1. P. 245–253.
59. Arnan X., Cerdá X., Retana J. 2017. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe // *Ecography (Cop.)*. Vol. 40. № 3. P. 448–457.
60. Azarkina G.N., Logunov D.V. 2001. Separation and distribution of *Xysticus cristatus* (Clerck, 1758) and *X. audax* (Schrank, 1803) in eastern Eurasia, with description of a new species from the mountains of central Asia (Aranei: Thomisidae) // *Arthropoda Sel.* 2001. Vol. 9. № 2. P. 133–150.
61. Biswas S.R., Mallik A.U., Braithwaite N.T., Wagner H.H. 2016. A conceptual framework for the spatial analysis of functional trait diversity. *Oikos*. Vol. 125. № 2. P. 192–200.
62. Borcard D., Legendre P., Gillet F. 2011. Numerical ecology with R. Berlin: Springer Science & Business Media. 306+xii pp.
63. Botta-Dukát Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits // *J. Veg. Sci.* Vol. 16. P. 533–540.
64. Bray J.R., Curtis J.T., 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // *Ecol. Monogr.* 1957. Vol. 27. № 4. P. 325–349.
65. Bremner J., Rogers S.I., Frid C.L.J. 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: A comparison of approaches // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 254. P. 11–25.
66. Bulla L. 1994. A new index of evenness and its associated diversity measure // *Oikos*. Vol. 70. P. 167–171.

67. Cadotte M.W., Carscadden K., Mirotchnick N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services // *J. Appl. Ecol.* Vol. 48. P. 1079–1087.
68. Cardoso P., Pekár S., Jocqué R., Coddington J.A. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders // *PLoS One*. 2011. Vol. 6(6). № e21710. P. 1–10.
69. Cardoso P., Rigal F., Borges P.A.V., Carvalho J.C. 2014a. A new frontier in biodiversity inventory: A proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity // *Methods Ecol. Evol.* Vol. 5. № 5. P. 452–461.
70. Cardoso P., Rigal F., Carvalho J.C., Fortelius M., Borges P.A.V., Podani J., Schmera D. 2014b. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components // *Journal of Biogeography*. Vol. 41. № 4. P. 749–761.
71. Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology // *Ecol. Lett.* Vol. 12. № 7. P. 693–715.
72. Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C., Sander E.L., Ma K.H., Colwell R.K., Ellison A.M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies // *Ecol. Monogr.* Vol. 84. № 1. P. 45–67.
73. Chao A., Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size // *Ecology*. Vol. 93. № 12. P. 2533–2547.
74. Chavan V., Penev L. 2011. The data paper: a mechanism to incentivize data publishing in biodiversity science // *BMC Bioinformatics*. Vol. 12 (Suppl 15): S2. P. 1–12.
75. Chavan V., Penev L.D., Hobern D. 2013. Cultural Change in Data Publishing Is Essential // *Bioscience*. Vol. 63. № 6. P. 419–420.
76. Corcuera P., Valverde P.L., Jiménez M.L., Ponce-Mendoza A., De la Rosa G., Nieto G. 2016. Ground spider guilds and functional diversity in native pine

- woodlands and wucalyptus plantations // Environ. Entomol. Vol. 45. № 2. P. 1–9.
77. Cornwell W.K., Schilck D.W., Ackerly D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume // Ecology. Vol. 87. P. 1465–1471.
78. Costello M.J. 2009. Motivating Online Publication of Data // Bioscience. Vol. 59. № 5. P. 418–427.
79. De Cáceres M, Jansen F., Dell N. 2020. *indicspecies* – Relationship Between Species and Groups of Sites. R package version: 1.7.9. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/indicspecies>
80. De Cáceres M., Legendre P. 2009. Association between species and groups of sites: indices and statistical inference // Ecology. Vol. 90. № 12. P. 3566–3574.
81. De Cáceres M., Legendre P., Moretti M. 2010. Improving indicator species analysis by combining group of sites // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 1674–1686.
82. Devictor V., Mouillot D., Meynard C., Jiguet F., Thuiller W., Mouquet N. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world // Ecol. Lett. Vol. 13. № 8. P. 1030–1040.
83. Dufrêne M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecol. Monogr. Vol. 67. № 3. P. 345–366.
84. Edmunds S.C., Hunter C.I., Smith V., Stoev P., Penev L. 2013. Biodiversity research in the “big data” era: GigaScience and Pensoft work together to publish the most data-rich species description // Gigascience. Vol 2. № 14. P. 1–3.
85. Esyunin S.L., Efimik V.E. 1996. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Urals. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 1996. 229 pp.
86. Esyunin S.L., Laetin A.M., Tselishchev L.G., Lyapunov A.N., Tiunov A.V. 2011. On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Kirov Area, Russia // Arthropoda Sel. 2011. Vol. 20. № 4. P. 283–318.

87. Faith D.P. 2008. Threatened species and the potential loss of phylogenetic diversity: Conservation scenarios based on estimated extinction probabilities and phylogenetic risk analysis // *Conserv. Biol.* 2008. Vol. 22. P. 1461–1470.
88. Forest F., Grenyer R., Rouget M., Davies T.J., Cowling R.M., Faith D.P., Balmford A., Manning J.C., Procheş Ş., Van Der Bank M., Reeves G., Hedderson T.A.J., Savolainen V., 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots // *Nature*. № 445. P. 757–760.
89. Gallé R., Kanizsai O., Ács V., Molnár B. 2014. Functioning of ecotones. Spiders and ants of edges between native and non-native forest plantations // *Polish J. Ecol.* Vol. 62. № 4. P. 815–820.
90. Gallé R., Szabó Á., Császár P., Torma A. 2018. Spider assemblage structure and functional diversity patterns of natural forest steppes and exotic forest plantations // *For. Ecol. Manage.* Vol. 441. P. 234–239.
91. Gomes M., Carvalho J.C., Gomes P. 2017. Invasive plants induce the taxonomic and functional replacement of dune spiders // *Biol. Invasions*. Vol. 20. № 2. P. 535–545.
92. Greenop A., Woodcock B.A., Wilby A., Cook S.M., Pywell R.F. 2018. Functional diversity positively affects prey suppression by invertebrate predators: a meta-analysis // *Ecology*. Vol. 99. № 8. P. 1771–1782.
93. Hammer Ø. 2018. PAST: PAleontological STatistics. Version 3.20. Reference manual. Oslo: Natural History Museum University of Oslo. 262 pp.
94. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P., 2001. PAST: PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* Vol. 4. № 1. P. 1–9.
95. Heimer S., Nentwig W. 1991. *Spinnen Mitteleuropas: ein Bestimmungsbuch*. Hamburg & Berlin: Paul Parey Verlag. 543 pp.
96. van Helsdingen P.J. 2015 *Araneae. Fauna Europaea. Database. Version 2015.2* [Электронный ресурс]. URL: <http://www.european-arachnology.org>.

97. Hepner M., Milasowszky N. 2006a. Morphological separation of the central European *Trochosa* females (Araneae, Lycosidae) // Arachnol. Mitteilungen. Vol. 31. P. 1–7.
98. Hepner M., Milasowszky N. 2006b. A new feature for the separation of *Trochosa spinipalpis* and *T. terricola* males (Araneae, Lycosidae) Arachnol. Mitteilungen. Vol. 32. P. 11–12.
99. Hill M.O., Smith A.J.E. 1976. Principal Component Analysis of Taxonomic Data with Multi-State Discrete Characters // Taxon. Vol. 25. № 2/3. P. 249–255.
100. Hsieh T.C., Ma K.H., Chao A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers) // Methods Ecol. Evol. Vol. 7. № 12. P. 1451–1456.
101. Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? // Am. Nat. 1959. Vol. 93. P. 145–159.
102. Jocqué R., Dippenaar-Schoeman A.S. 2006. Spider families of the world. Tervuern: Musée Royal de l’Afrique Centrale. 336 pp.
103. Kader G.D., Perry M. 2007. Variability for categorical variables // J. Stat. Educ. Vol. 15. № 2. P. 1–16.
104. Kissling W.D., Field R., Böhning-Gaese K. 2008. Spatial patterns of woody plant and bird diversity: Functional relationships or environmental effects? Glob. Ecol. Biogeogr. Vol. 17. P. 327–339.
105. König C., Weigelt P., Schrader J., Taylor A., Kattge J., Kreft H. 2019. Biodiversity data integration – the significance of data resolution and domain // PLoS Biol. Vol. 17(3). № e3000183. P. 1–16.
106. Kraft N.J.B., Valencia R., Ackerly D.D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest // Science. Vol. 322. № 5901. P. 580–582.
107. Krauss J., Gallenberger I., Steffan-Dewenter I. 2011. Decreased functional diversity and biological pest control in conventional compared to organic crop fields // PLoS One. Vol. 6(5). № e19502. P. 1–9.

108. Kronstedt T. 1990. Separation of two species standing as *Alopecosa aculeata* (Clerck) by morphological, behavioural and ecological characters, with remarks on related species in the *pulverulenta* group (Araneae, Lycosidae) // Zool. Scr. Vol. 19. № 2. P. 203–225.
109. Kronstedt T. 1992. The identity of *Pardosa alacris* (C. L. Koch 1833) (Arachnida; Araneae: Lycosidae) // Senckenb. Biol. Vol. 72. P. 179–182.
110. Kronstedt T. 1999. A new species in the *Pardosa lugubris* group from Central Europe // Spixiana. Vol. 22. № 1. P. 1–11.
111. Laliberte E., Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits // Ecology. Vol. 91. № 1. P. 299–305.
112. Laureto L.M.O., Cianciaruso M.V., Samia D.S.M. 2015. Functional diversity: An overview of its history and applicability // Nat. e Conserv. Vol. 13. P. 112–116.
113. Lavorel S., Grigulis S., McIntyre S., Williams N.S.G., Garden D., Dorrough J., Berman S., Quétier F., Thébault A., Bonis A. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! // Funct. Ecol. Vol. 22. № 1. P. 134–147.
114. Le Peru B. 2011. The spiders of Europe, a synthesis of data: Volume 1 Atypidae to Theridiidae // Mémoires la Société Linnéenne Lyon. P. 1–522.
115. Legendre P., Anderson M.J. 1999. Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments // Ecol. Monogr. Vol. 69. P. 1–24.
116. Legendre P., Legendre L. 1998. Numerical ecology. 2<sup>th</sup> ed. Amsterdam: Elsevier Science. 456 pp.
117. Lepš J., DeBello F., Lavorel S., Berman S., 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities // Presilia. Vol. 78. P. 481–501.
118. Levene H. 1960. Robust tests for equality of variances // Contributions to probability and statistics. Palo Alto: Stanford University Press. P. 278–292.



119. Locket G.H., Millidge A.F. 1951. British spiders, Volume I. London: Ray Society. 310 pp.
120. Locket G.H., Millidge A.F. 1953. British spiders, Volume II. London: Ray Society. 449 pp.
121. Locket G.H., Millidge A.F., Merrett P. 1974. British Spiders, Volume III. London: Ray Society. 315 pp.
122. Magurran A.E. 2004. Measuring of Biological Diversity. Blackwell science. 264 pp.
123. Maloney D., Drummond F.A., Alford R. 2003. Spider predation in agroecosystems: Can spiders effectively control pest populations? // Tech. Bull. - Maine Agric. For. Exp. Stn. № 190. iv + 28 pp.
124. Marusik Y.M., Hippa H., Koponen S. 1996. Spiders (Araneae) from the Altai area, Southern Siberia // Acta Zool. Fenn. Vol. 201. P. 11–45.
125. Mason N.W.H., MacGillivray K., Steel J.B., Wilson J.B. 2003. An index of functional diversity // J. Veg. Sci. Vol. 14. P. 571–578.
126. Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., Wilson J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity // Oikos. Vol. 111. P. 112–118.
127. McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits // Trends Ecol. Evol. Vol. 21. P. 178–185.
128. Meynard C.N., Devictor V., Mouillot D., Thuiller W., Jiguet F., Mouquet N. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: How do  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? // Glob. Ecol. Biogeogr. Vol. 20. № 6. P. 893–903.
129. Mikhailov K.G. 1997. Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union. Moscow: Zoological museum of the Moscow State University. 416 pp.
130. Mikhailov K.G. 2013. The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist // Arthropoda Sel. Suppl. 3. P. 1–262.

131. Mouchet M., Guilhaumon F., Villéger S., Mason N.W.H., Tomasini J.A., Mouillot D. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices // *Oikos*. 2008. Vol. 117. P. 794–800.
132. Mouchet M.A., Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules // *Funct. Ecol.* Vol. 24. № 4. P. 867–876.
133. Mouillot D., Mason N.W.H., Dumay O., Wilson J.B. 2005. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity // *Oecologia*. Vol. 142. P. 353–359.
134. Munévar A., Cardoso P., Piñanez E.Y. Zurita G.A. 2020. Spiders (Arachnida: Araneae) in the semideciduous Atlantic Forest: An ecological and morphological trait dataset for functional studies // *Biodivers. Data J.* Vol. 8. № e49889. P. 1–10.
135. Nentwig W., Blick T., Gloor D., Hänggi A., Kropf C. 2018. Araneae – Spiders of Europe. Version 01.2018 [Электронный ресурс]. URL: <http://www.araneae.unibe.ch> (дата обращения: 02.02.2018).
136. Nyffeler M., Sunderland K.D. 2003. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems: A comparison of European and US studies // *Agric. Ecosyst. Environ.* Vol. 95. № 2–3. P. 579–612.
137. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. URL: [cran.r-project.org/package=vegan](http://cran.r-project.org/package=vegan)
138. Pavoine S., Gasc A., Bonsall M.B., Mason N.W.H. 2013. Correlations between phylogenetic and functional diversity: Mathematical artefacts or true ecological and evolutionary processes? // *J. Veg. Sci.* Vol. 24. № 5. P. 781–793.

139. Penev L., Mietchen D., Chavan V., Hagedorn G., Smith V., Shotton D., Tuama Ó.É., Senderov V., Georgiev T., Stoev P., Groom Q., Remsen D., Edmunds S. 2017. Strategies and guidelines for scholarly publishing of biodiversity data // *Res. Ideas Outcomes*. Vol. 3. № e12431. P. 1–12.
140. Penev L., Sharkey M., Erwin T., van Noort S., Buffington M., Seltsmann K., Johnson N., Taylor M., Thompson C.F., Dallwitz M.J. 2009. Data publication and dissemination of interactive keys under the open access model // *Zookeys*. Vol. 21. P. 1–17.
141. Petchey O.L., Gaston K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecol. Lett.* Vol. 5. № 3. P. 402–411.
142. Petchey O.L., Gaston K.J. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward // *Ecol. Lett.* 2006. Vol. 9. P. 741–758.
143. Podani J. 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters // *Taxon*. Vol. 48. P. 331–340.
144. Podani J., Csányi B. 2010. Detecting indicator species: some extensions of IndVal measure // *Ecol. Indic.* 2010. Vol. 10. P. 1119–1124.
145. Qian S.S. 2017. *Environmental and Ecological Statistics with R*. Abingdon: Taylor&Francis group. 535+xxiv pp.
146. Rao C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 21. P. 24–43.
147. Ricotta C. 2005. A note on functional diversity measures // *Basic Appl. Ecol.* 2005. Vol. 6. P. 479–486.
148. Roberts D.V. 2019. *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 2.0-1. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
149. Root R.B. 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher // *Ecol. Monogr.* Vol. 37. P. 317–350.
150. Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R.D., Brito, D., Armour-Marshall, K., Diniz-Filho, J.A.F., 2011. Understanding global patterns of mammalian

- functional and phylogenetic diversity // *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* Vol. 366. P. 2536–2544.
151. Schirmel J., Thiele J., Entling M.H., Buchholz S. 2016. Trait composition and functional diversity of spiders and carabids in linear landscape elements // *Agric. Ecosyst. Environ.* Vol. 235. P. 318–328.
152. Schleuter D., Daufresne M., Massol F., Argillier C. 2010. A user's guide to functional diversity indices // *Ecol. Monogr.* Vol. 80. № 3. P. 469–484.
153. Šestáková A., Marusik Y.M., Omelko M.M. 2014. A revision of the Holarctic genus *Larinioides* Caporiacco, 1934 (Araneae: Araneidae) // *Zootaxa.* Vol. 3894. № 1. P. 61–82.
154. Simberloff D., Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 22. P. 115–143.
155. Stegen J., Hurlbert A. 2011. Inferring ecological processes from taxonomic, phylogenetic and functional trait  $\beta$ -diversity // *PLoS One.* Vol. 6. № 6 (e20906). P. 1–13.
156. Sunderland K.D. 1999. Mechanisms underlying the effects of spiders on pest population // *J. Arachnol.* Vol. 27. P. 308–316.
157. Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D., Greenstone, M.H., 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? // *Annu. Rev. Entomol.* Vol. 47. P. 561–594.
158. Tanasevitch A.V. 2000. On some Palaearctic species of the spider genus *Agyneta* Hull, 1911, with description of four new species (Aranei: Linyphiidae) // *Arthropoda Sel.* Vol. 8. № 3. P. 201–213.
159. Tilman D. 2001. Functional Diversity // *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition.* San Diego, CA: Academic Press. P. 109–120.
160. Töpfer-Hofmann G., Cordes D., Helversen O.V. 2000. Cryptic species and behavioural isolation in the *Pardosa lugubris* group (Araneae, Lycosidae), with description of two new species // *Bull. Br. Arachnol. Soc.* Vol. 11. № 7. P. 257–274.

161. Tuneva T.K. 2007. Review of the family Gnaphosidae in the Ural fauna (Aranei). 5. Genera *Micaria* Westring, 1851 and *Arboricaria* Bosmans, 2000 // *Arthropoda Sel.* Vol. 15. № 3. P. 229–250.
162. van Helsdingen, P.J., 2015. Araneae. Fauna Europaea. Database. Version 2015.2 [WWW Document]. URL <http://www.european-arachnology.org>
163. Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology // *Ecology*. Vol. 89. P. 2290–2301.
164. Webb C.O., Ackerly D.D., Mcpeck M.A., Donoghue M.J. 2002. Phylogenetics and Community Ecology // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 33. P. 475–505.
165. Wickham H. 2015. *Advanced R*. London: Taylor & Francis Group, LLC; Chapman & Hall/CRC. 456+xxii pp.
166. Wilkinson M.D., Dumontier M., Aalbersberg I.J., Appleton G., Axton M., Baak A., Blomberg N., Boiten J.W., da Silva Santos L.B., Bourne P.E., Bouwman J., Brookes A.J., Clark T., Crosas M., Dillo I., Dumon O., Edmunds S., Evelo C.T., Finkers R., Gonzalez-Beltran A., Gray A.J.G., Groth P., Goble C., Grethe J.S., Heringa J., Hoen P.A.C., Hooft R., Kuhn T., Kok R., Kok J., Lusher S.J., Martone M.E., Mons A., Packer A.L., Persson B., Rocca-Serra P., Roos M., van Schaik R., Sansone S.A., Schultes E., Sengstag T., Slater T., Strawn G., Swertz M.A., Thompson M., Van Der Lei J., Van Mulligen E., Velterop J., Waagmeester A., Wittenburg P., Wolstencroft K., Zhao J., Mons B. 2016. Comment: The FAIR Guiding Principles for scientific data management and stewardship // *Sci. Data*. 2016. Vol. 3. № 160018. P. 1–9.
167. WSC. World spider catalogue. Version 18.5. URL: <https://wsc.nmbe.ch>
168. Wunderlich J. 1994. Beschreibung der bisher unbekanntem Spinnen-Art *Clubiona pseudoneglecta* der Familie der Sackspinnen aus Deutschland (Arachnida: Araneae: Clubionidae) // *Entomol. Zeitschrift*. Vol. 104. P. 157–160.

## Приложение А. Значения трейтов для пауков Удмуртии

Семейство	Вид	Ж.ф. <sup>1</sup>	Гильдия <sup>2</sup>	Ярус <sup>3</sup>	Р-р <sup>4</sup>	Влажн. <sup>5</sup>
1	2	3	4	5	6	7
Agelenidae	<i>Tegenaria domestica</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	8,5	mes
Araneidae	<i>Aculepeira ceropegia</i>	web.hnt	orb web	horto.up	11,0	mes+xer
Araneidae	<i>Agalenatea redii</i>	web.hnt	orb web	horto.up	6,9	mes+xer
Araneidae	<i>Araneus angulatus</i>	web.hnt	orb web	horto.up	13,9	mes
Araneidae	<i>Araneus diadematus</i>	web.hnt	orb web	horto.up	11,9	mes
Araneidae	<i>Araneus marmoreus</i>	web.hnt	orb web	horto.up	10,1	mes
Araneidae	<i>Araneus quadratus</i>	web.hnt	orb web	horto.up	12,4	mes
Araneidae	<i>Araneus sturmi</i>	web.hnt	orb web	horto.up	5,3	mes
Araneidae	<i>Araneus sp.</i>	web.hnt	orb web	horto.up	7,5	mes
Araneidae	<i>Araniella proxima</i>	web.hnt	orb web	horto.up	6,0	mes+xer
Araneidae	<i>Cercidia prominens</i>	web.hnt	orb web	gerpeto	4,5	mes
Araneidae	<i>Cyclosa conica</i>	web.hnt	orb web	horto.up	5,8	mes
Araneidae	<i>Hypsosinga heri</i>	web.hnt	orb web	horto.up	4,4	hyg+mes
Araneidae	<i>Hypsosinga pygmaea</i>	web.hnt	orb web	horto.up	3,9	mes+xer
Araneidae	<i>Hypsosinga sanguinea</i>	web.hnt	orb web	horto.up	3,8	mes+xer
Araneidae	<i>Larinioides cornutus</i>	web.hnt	orb web	horto.up	10,4	mes
Araneidae	<i>Larinioides folium</i>	web.hnt	orb web	horto.up	10,4	mes
Araneidae	<i>Larinioides ixobolus</i>	web.hnt	orb web	horto.up	13,2	mes
Araneidae	<i>Larinioides patagiatus</i>	web.hnt	orb web	horto.up	6,7	all
Araneidae	<i>Larinioides sp.</i>	web.hnt	orb web	horto.up	7,1	mes
Araneidae	<i>Mangora acalypha</i>	web.hnt	orb web	horto.up	4,5	all
Araneidae	<i>Neoscona adianta</i>	web.hnt	orb web	horto.up	6,8	xer
Araneidae	<i>Singa hamata</i>	web.hnt	orb web	horto.up	5,9	all
Araneidae	<i>Singa nitidula</i>	web.hnt	orb web	horto.up	4,9	mes
Araneidae	<i>Singa sp.</i>	web.hnt	orb web	horto.up	3,8	all
Araneidae	<i>Stroemiellus stroemi</i>	web.hnt	orb web	horto.up	4,7	mes
Clubionidae	<i>Clubiona caerulescens</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	7,5	hyg+mes
Clubionidae	<i>Clubiona diversa</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	4,0	mes+xer
Clubionidae	<i>Clubiona lutescens</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	6,0	all
Clubionidae	<i>Clubiona neglecta</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	6,3	all
Clubionidae	<i>Clubiona pallidula</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	8,8	mes+xer

<sup>1</sup> Жизненная форма. Возможные значения: web.hnt – тенётник, hunter – бродячий охотник, ambusher – засадник.

<sup>2</sup> Гильдия по Cardoso et.al, 2011. Возможные значения: ambush hunters – засадники, ground hunters – бродячие охотники, orb web – кругопряды, sheet web – тенётники с плоскими сетями, space web – тенётники с трехмерными сетями, specialists – узкие специалисты, other hunters – прочие охотники.

<sup>3</sup> Ярусная приуроченность. Возможные значения: strato – стратобионты, gerpeto – герпетобионты, horto.up – хорто-, тамно- и дендробионты.

<sup>4</sup> Размер вида. Если для вида характерен размерный половой диморфизм, то использован средний размер между самцом и самкой.

<sup>5</sup> Отношение к влажности. Возможные значения: hyg – гигрофил, hyg+mes – гигро-мезофил, mes – мезофил, mes+xer – мезо-ксерофил, xer – ксерофил, all – эвритопный. Трейт разбит на три производных трейта (hyg, mes, xer), которым приданы веса равные 1/3.

1	2	3	4	5	6	7
Clubionidae	<i>Clubiona phragmitis</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	8,8	mes
Clubionidae	<i>Clubiona pseudoneglecta</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	5,9	mes
Clubionidae	<i>Clubiona reclusa</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	5,8	hyg+mes
Clubionidae	<i>Clubiona stagnatilis</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	6,3	all
Clubionidae	<i>Clubiona sp.</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	4,6	all
Dictynidae	<i>Argenna patula</i>	web.hnt	space web	strato	3,3	mes
Dictynidae	<i>Argenna subnigra</i>	web.hnt	space web	strato	2,9	all
Dictynidae	<i>Cicurina cicur</i>	web.hnt	grnd.hnt.	strato	6,0	mes
Dictynidae	<i>Dictyna arundinacea</i>	web.hnt	space web	horto.up	3,0	all
Dictynidae	<i>Dictyna pusilla</i>	web.hnt	space web	horto.up	2,5	all
Dictynidae	<i>Dictyna uncinata</i>	web.hnt	space web	horto.up	2,9	hyg+mes
Dictynidae	<i>Hackmania prominula</i>	web.hnt	space web	horto.up	2,0	mes
Dictynidae	<i>Mastigusa arietina</i>	web.hnt	space web	strato	3,3	mes+xer
Eutichuridae	<i>Cheiracanthium erraticum</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	7,1	mes+xer
Eutichuridae	<i>Cheiracanthium oncognathum</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	10,3	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Arboricaria subopaca</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	2,4	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Callilepis nocturna</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,3	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Drassodes pubescens</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,1	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Drassodes villosus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	11,8	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Drassyllus lutetianus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,7	hyg+mes
Gnaphosidae	<i>Drassyllus praefficus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,2	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Drassyllus pusillus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,2	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Drassyllus sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	3,7	all
Gnaphosidae	<i>Gnaphosa montana</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	11,2	mes
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus cognatus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,3	mes
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus moderatus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,5	all
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus pseudosignifer</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,7	all
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus signifer</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,3	mes
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus silvestris</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,8	mes
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus soerenseni</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,5	mes
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus umbratilis</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,6	mes
Gnaphosidae	<i>Haplodrassus sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,8	mes
Gnaphosidae	<i>Micaria aenea</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	3,9	hyg+mes
Gnaphosidae	<i>Micaria formicaria</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,6	xer
Gnaphosidae	<i>Micaria pulicaria</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	3,6	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Micaria selisiaca</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	3,4	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Micaria sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	2,6	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Zelotes azsheganovae</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,5	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Zelotes clivicola</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,3	all
Gnaphosidae	<i>Zelotes electus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,2	mes
Gnaphosidae	<i>Zelotes exiguus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	2,7	mes
Gnaphosidae	<i>Zelotes latreillei</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,7	all
Gnaphosidae	<i>Zelotes longipes</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,9	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Zelotes petrensis</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,8	mes+xer
Gnaphosidae	<i>Zelotes subterraneus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,7	all

1	2	3	4	5	6	7
Gnaphosidae	<i>Zelotes sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	3,7	all
Hahnidae	<i>Antistea elegans</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,5	hyg
Hahnidae	<i>Hahnia nava</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	mes
Hahnidae	<i>Hahnia ononidum</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	all
Hahnidae	<i>Hahnia pusilla</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,4	mes
Linyphiidae	<i>Abacoproeces saltuum</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	mes
Linyphiidae	<i>Agyneta affinis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	all
Linyphiidae	<i>Agyneta cauta</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,5	mes
Linyphiidae	<i>Agyneta conigera</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	all
Linyphiidae	<i>Agyneta olivacea</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,5	mes
Linyphiidae	<i>Agyneta ramosa</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	mes
Linyphiidae	<i>Agyneta saaristoi</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	mes+xer
Linyphiidae	<i>Agyneta subtilis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,8	mes
Linyphiidae	<i>Agyneta sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,5	mes
Linyphiidae	<i>Allomengea scopigera</i>	web.hnt	oth.hnt.	gerpeto	4,5	mes
Linyphiidae	<i>Allomengea sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	gerpeto	3,1	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Allomengea vidua</i>	web.hnt	oth.hnt.	gerpeto	3,7	hyg
Linyphiidae	<i>Anguliphantes angulipalpis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,4	all
Linyphiidae	<i>Bathyphantes gracilis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Bathyphantes nigrinus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,8	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Bathyphantes parvulus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,2	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Bolyphantes alticeps</i>	web.hnt	oth.hnt.	horto.up	3,8	all
Linyphiidae	<i>Centromerita bicolor</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	3,3	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Centromerus arcanus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Centromerus sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	mes
Linyphiidae	<i>Centromerus sylvaticus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	3,4	mes
Linyphiidae	<i>Ceratinella brevipes</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,5	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Ceratinella brevis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Cnephalocotes obscurus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,7	all
Linyphiidae	<i>Diplocephalus dentatus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,6	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Diplocephalus latifrons</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,7	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Diplocephalus picinus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Diplostyla concolor</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,8	all
Linyphiidae	<i>Dismodicus bifrons</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	mes
Linyphiidae	<i>Dismodicus sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,5	mes
Linyphiidae	<i>Drapetisca socialis</i>	web.hnt	oth.hnt.	horto.up	4,1	mes
Linyphiidae	<i>Entelecara sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,4	mes
Linyphiidae	<i>Erigone dentipalpis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Erigonella hiemalis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,6	mes
Linyphiidae	<i>Glyphesis nemoralis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,5	mes+xer
Linyphiidae	<i>Gongylidiellum murcidum</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Gongylidium rufipes</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	3,1	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Helophora insignis</i>	web.hnt	sheet web	strato	4,3	all
Linyphiidae	<i>Hypomma bituberculatum</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,6	hyg
Linyphiidae	<i>Hypselistes jacksoni</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,0	hyg+mes



1	2	3	4	5	6	7
Linyphiidae	<i>Kaestneria pullata</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,6	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Leptyphantes sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,9	mes
Linyphiidae	<i>Linyphia hortensis</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	4,8	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Linyphia sp.</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	3,9	all
Linyphiidae	<i>Linyphia tenuipalpis</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	5,8	mes+xer
Linyphiidae	<i>Linyphia triangularis</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	6,0	all
Linyphiidae	<i>Macrargus rufus</i>	web.hnt	sheet web	strato	4,1	mes
Linyphiidae	<i>Maro sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,0	mes
Linyphiidae	<i>Maso sundevalli</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,7	all
Linyphiidae	<i>Megaleptyphantes pseudocollinus</i>	web.hnt	sheet web	strato	4,9	mes+xer
Linyphiidae	<i>Megaleptyphantes sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	3,3	mes+xer
Linyphiidae	<i>Micrargus herbigradus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	mes
Linyphiidae	<i>Micrargus subaequalis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	mes+xer
Linyphiidae	<i>Microlinyphia pusilla</i>	web.hnt	sheet web	strato	3,9	all
Linyphiidae	<i>Microneta viaria</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Minyriolus pusillus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,3	mes
Linyphiidae	<i>Neriene clathrata</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	4,2	mes
Linyphiidae	<i>Neriene emphana</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	5,3	all
Linyphiidae	<i>Neriene montana</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	6,8	all
Linyphiidae	<i>Neriene peltata</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	4,1	mes
Linyphiidae	<i>Neriene radiata</i>	web.hnt	sheet web	horto.up	5,0	mes+xer
Linyphiidae	<i>Obscuriphantes sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,9	mes
Linyphiidae	<i>Oedothorax apicatus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,6	all
Linyphiidae	<i>Oedothorax gibbosus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,4	mes
Linyphiidae	<i>Oedothorax retusus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,5	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Palliduphantes alutacius</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,0	mes
Linyphiidae	<i>Panamomops mengei</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,5	mes
Linyphiidae	<i>Pelecopsis mengei</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,9	mes
Linyphiidae	<i>Pocadicnemis pumila</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,9	hyg+mes
Linyphiidae	<i>Porrhomma convexum</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,7	mes
Linyphiidae	<i>Porrhomma pygmaeum</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	all
Linyphiidae	<i>Saaristoa abnormis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	3,5	mes
Linyphiidae	<i>Sauron rayi</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,8	mes
Linyphiidae	<i>Stemonyphantes lineatus</i>	web.hnt	sheet web	strato	5,4	xer
Linyphiidae	<i>Tapinocyba insecta</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,7	mes
Linyphiidae	<i>Tapinocyba sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,2	mes
Linyphiidae	<i>Tapinopa longidens</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	4,3	mes+xer
Linyphiidae	<i>Tenuiphantes alacris</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	3,0	mes
Linyphiidae	<i>Tenuiphantes mengei</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,0	mes+xer
Linyphiidae	<i>Tenuiphantes nigriventris</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,5	mes
Linyphiidae	<i>Tenuiphantes sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,7	mes
Linyphiidae	<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,5	mes
Linyphiidae	<i>Tibioplus diversus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,9	mes
Linyphiidae	<i>Trematocephalus cristatus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	all
Linyphiidae	<i>Trichoncus affinis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	mes+xer

1	2	3	4	5	6	7
Linyphiidae	<i>Trichopterna cito</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,6	xer
Linyphiidae	<i>Troxochrota scabra</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,6	mes
Linyphiidae	<i>Troxochrus scabriculus</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,9	all
Linyphiidae	<i>Walckenaeria alticeps</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,4	mes
Linyphiidae	<i>Walckenaeria antica</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	all
Linyphiidae	<i>Walckenaeria atrotibialis</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,4	mes
Linyphiidae	<i>Walckenaeria cuculata</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,1	mes
Linyphiidae	<i>Walckenaeria sp.</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	1,7	all
Linyphiidae	<i>Walckenaeria vigilax</i>	web.hnt	oth.hnt.	strato	2,3	all
Liocraniidae	<i>Agroeca brunnea</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,7	all
Liocraniidae	<i>Agroeca cuprea</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,1	mes+xer
Liocraniidae	<i>Agroeca lusatica</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,3	mes+xer
Liocraniidae	<i>Agroeca proxima</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,4	mes
Liocraniidae	<i>Agroeca sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,6	mes
Lycosidae	<i>Acantholycosa lignaria</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,3	mes+xer
Lycosidae	<i>Alopecosa accentuata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	8,6	xer
Lycosidae	<i>Alopecosa aculeata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	9,7	mes
Lycosidae	<i>Alopecosa cuneata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,3	mes+xer
Lycosidae	<i>Alopecosa fabrilis</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	11,9	xer
Lycosidae	<i>Alopecosa inquilina</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	14,3	mes+xer
Lycosidae	<i>Alopecosa pulverulenta</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	8,1	all
Lycosidae	<i>Alopecosa solitaria</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	13,0	xer
Lycosidae	<i>Alopecosa sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,4	mes+xer
Lycosidae	<i>Alopecosa sulzeri</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	13,8	xer
Lycosidae	<i>Alopecosa taeniata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	9,1	hyg+mes
Lycosidae	<i>Arctosa figurata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,8	mes+xer
Lycosidae	<i>Arctosa leopardus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,6	hyg+mes
Lycosidae	<i>Arctosa sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,4	all
Lycosidae	<i>Arctosa stigmosa</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,5	all
Lycosidae	<i>Mustelicosa dimidiata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	12,9	xer
Lycosidae	<i>Pardosa agrestis</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,9	all
Lycosidae	<i>Pardosa agricola</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,5	all
Lycosidae	<i>Pardosa alacris</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,7	mes
Lycosidae	<i>Pardosa amentata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,3	all
Lycosidae	<i>Pardosa fulvipes</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,1	all
Lycosidae	<i>Pardosa lugubris</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,6	all
Lycosidae	<i>Pardosa maisa</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,6	xer
Lycosidae	<i>Pardosa paludicola</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	7,6	all
Lycosidae	<i>Pardosa palustris</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,0	hyg+mes
Lycosidae	<i>Pardosa plumipes</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,1	hyg+mes
Lycosidae	<i>Pardosa prativaga</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,1	mes
Lycosidae	<i>Pardosa pullata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,8	hyg+mes
Lycosidae	<i>Pardosa sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,0	all
Lycosidae	<i>Pardosa sphagnicola</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,1	hyg
Lycosidae	<i>Pirata piraticus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,4	hyg+mes

1	2	3	4	5	6	7
Lycosidae	<i>Pirata piscatorius</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	8,8	hyg
Lycosidae	<i>Pirata sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,8	hyg
Lycosidae	<i>Piratula hygrophila</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,2	hyg
Lycosidae	<i>Trochosa ruricola</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	8,3	all
Lycosidae	<i>Trochosa sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	6,1	all
Lycosidae	<i>Trochosa spinipalpis</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	8,8	hyg+mes
Lycosidae	<i>Trochosa terricola</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	9,3	all
Lycosidae	<i>Xerolycosa miniata</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,7	mes+xer
Lycosidae	<i>Xerolycosa nemoralis</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	5,7	mes+xer
Lycosidae	<i>Xerolycosa sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	4,0	mes+xer
Mimetidae	<i>Ero furcata</i>	hunter	specialists	horto.up	2,8	mes
Mimetidae	<i>Ero sp.</i>	hunter	specialists	horto.up	1,9	mes
Miturgidae	<i>Zora nemoralis</i>	ambusher	oth.hnt.	gerpeto	4,1	mes
Miturgidae	<i>Zora sp.</i>	ambusher	oth.hnt.	gerpeto	3,1	mes
Miturgidae	<i>Zora spinimana</i>	ambusher	oth.hnt.	gerpeto	4,8	all
Oxyopidae	<i>Oxyopes ramosus</i>	hunter	amb. hnt.	horto.up	7,0	mes
Philodromidae	<i>Philodromus cespitum</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,8	mes+xer
Philodromidae	<i>Philodromus histrio</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	6,7	mes+xer
Philodromidae	<i>Philodromus sp.</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,0	mes+xer
Philodromidae	<i>Thanatus arenarius</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	6,1	mes+xer
Philodromidae	<i>Thanatus formicinus</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	7,9	mes+xer
Philodromidae	<i>Thanatus sabulosus</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,1	mes+xer
Philodromidae	<i>Thanatus sp.</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,0	mes+xer
Philodromidae	<i>Thanatus striatus</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,5	mes
Philodromidae	<i>Tibellus maritimus</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	7,8	hyg+mes
Philodromidae	<i>Tibellus oblongus</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	7,6	all
Philodromidae	<i>Tibellus sp.</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	5,4	all
Pholcidae	<i>Pholcus alticeps</i>	web.hnt	space web	horto.up	5,0	mes
Phrurolithiidae	<i>Phrurolithus festivus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	2,7	all
Pisauridae	<i>Dolomedes fimbriatus</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	13,8	hyg
Pisauridae	<i>Dolomedes sp.</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	8,3	hyg+mes
Pisauridae	<i>Pisaura mirabilis</i>	hunter	grnd.hnt.	gerpeto	12,5	mes+xer
Salticidae	<i>Ballus chalybeius</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	3,2	mes
Salticidae	<i>Dendryphantès rudis</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	5,3	mes
Salticidae	<i>Evarcha arcuata</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	6,4	all
Salticidae	<i>Evarcha falcata</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	5,7	all
Salticidae	<i>Evarcha sp.</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	4,2	all
Salticidae	<i>Heliophanus auratus</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	4,6	all
Salticidae	<i>Heliophanus cupreus</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	4,5	mes+xer
Salticidae	<i>Heliophanus flavipes</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	4,5	mes
Salticidae	<i>Heliophanus sp.</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	3,2	all
Salticidae	<i>Marpissa radiata</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	7,1	hyg
Salticidae	<i>Phlegra fasciata</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	6,2	xer
Salticidae	<i>Pseudeuophrys erratica</i>	ambusher	oth.hnt.	strato	3,7	mes
Salticidae	<i>Salticus cingulatus</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	5,0	mes

1	2	3	4	5	6	7
Salticidae	<i>Sibianor aurocinctus</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	3,4	mes+xer
Salticidae	<i>Sitticus dzieduszyckii</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	5,1	all
Salticidae	<i>Sitticus floricola</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	5,6	hyg
Salticidae	<i>Sitticus saltator</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	3,5	xer
Salticidae	<i>Sitticus sp.</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	3,5	all
Salticidae	<i>Sitticus terebratus</i>	ambusher	oth.hnt.	horto.up	5,7	mes
Salticidae	<i>Talavera aequipes</i>	ambusher	oth.hnt.	strato	2,4	mes+xer
Salticidae	<i>Talavera sp.</i>	ambusher	oth.hnt.	strato	1,7	mes+xer
Sparassidae	<i>Micrommata virescens</i>	hunter	oth.hnt.	horto.up	11,4	mes
Tetragnathiidae	<i>Metellina segmentata</i>	web.hnt	orb web	horto.up	7,5	mes
Tetragnathiidae	<i>Metellina sp.</i>	web.hnt	orb web	horto.up	5,3	mes
Tetragnathiidae	<i>Pachygnatha clercki</i>	hunter	orb web	gerpeto	5,3	hyg+mes
Tetragnathiidae	<i>Pachygnatha degeeri</i>	hunter	orb web	gerpeto	3,6	mes+xer
Tetragnathiidae	<i>Pachygnatha listeri</i>	hunter	orb web	gerpeto	4,3	all
Tetragnathiidae	<i>Pachygnatha sp.</i>	hunter	orb web	gerpeto	3,0	all
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha dearmata</i>	web.hnt	orb web	horto.up	7,9	hyg+mes
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha extensa</i>	web.hnt	orb web	horto.up	8,1	all
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha montana</i>	web.hnt	orb web	horto.up	8,5	hyg+mes
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha nigrita</i>	web.hnt	orb web	horto.up	8,0	mes
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha obtusa</i>	web.hnt	orb web	horto.up	5,4	mes
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha pinicola</i>	web.hnt	orb web	horto.up	4,8	all
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha shoshone</i>	web.hnt	orb web	horto.up	8,8	hyg
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha sp.</i>	web.hnt	orb web	horto.up	5,3	all
Tetragnathiidae	<i>Tetragnatha striata</i>	web.hnt	orb web	horto.up	9,8	hyg
Theridiidae	<i>Asagena phalerata</i>	web.hnt	space web	strato	4,9	mes+xer
Theridiidae	<i>Crustulina guttata</i>	web.hnt	space web	strato	2,3	mes
Theridiidae	<i>Enoplognatha ovata</i>	web.hnt	space web	horto.up	5,3	mes
Theridiidae	<i>Episinus truncatus</i>	web.hnt	space web	strato	5,3	mes
Theridiidae	<i>Euryopis flavomaculata</i>	hunter	space web	gerpeto	3,0	mes
Theridiidae	<i>Neottiura bimaculata</i>	web.hnt	space web	strato	2,5	all
Theridiidae	<i>Parasteatoda lunata</i>	web.hnt	space web	horto.up	4,0	mes+xer
Theridiidae	<i>Parasteatoda tabulata</i>	web.hnt	space web	horto.up	3,4	mes+xer
Theridiidae	<i>Phylloneta impressa</i>	web.hnt	space web	horto.up	4,3	all
Theridiidae	<i>Phylloneta sisyphia</i>	web.hnt	space web	horto.up	3,7	mes
Theridiidae	<i>Robertus arundineti</i>	web.hnt	space web	strato	2,3	hyg+mes
Theridiidae	<i>Robertus lividus</i>	web.hnt	space web	strato	3,4	mes
Theridiidae	<i>Robertus neglectus</i>	web.hnt	space web	strato	2,1	mes
Theridiidae	<i>Steatoda albomaculata</i>	web.hnt	space web	horto.up	5,3	mes+xer
Theridiidae	<i>Steatoda bipunctata</i>	web.hnt	space web	horto.up	5,3	mes
Theridiidae	<i>Steatoda castanea</i>	web.hnt	space web	horto.up	6,1	mes
Theridiidae	<i>Steatoda grossa</i>	web.hnt	space web	horto.up	7,9	mes
Theridiidae	<i>Theridion innocuum</i>	web.hnt	space web	horto.up	3,4	xer
Theridiidae	<i>Theridion pictum</i>	web.hnt	space web	horto.up	3,5	all
Theridiidae	<i>Theridion pinastri</i>	web.hnt	space web	horto.up	3,1	mes+xer
Theridiidae	<i>Theridion sp.</i>	web.hnt	space web	horto.up	2,3	all

1	2	3	4	5	6	7
Theridiidae	<i>Theridion varians</i>	web.hnt	space web	horto.up	3,1	all
Thomisidae	<i>Ebrechtella tricuspidata</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,5	mes+xer
Thomisidae	<i>Misumena vatia</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	6,6	all
Thomisidae	<i>Ozyptila claveata</i>	ambusher	amb. hnt.	strato	3,0	mes+xer
Thomisidae	<i>Ozyptila praticola</i>	ambusher	amb. hnt.	strato	3,5	all
Thomisidae	<i>Ozyptila sp.</i>	ambusher	amb. hnt.	strato	2,5	all
Thomisidae	<i>Ozyptila trux</i>	ambusher	amb. hnt.	strato	4,1	mes
Thomisidae	<i>Tmarus piger</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	5,0	mes
Thomisidae	<i>Xysticus audax</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	5,0	mes+xer
Thomisidae	<i>Xysticus bifasciatus</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	7,0	mes+xer
Thomisidae	<i>Xysticus cristatus</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,8	mes
Thomisidae	<i>Xysticus kochi</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	6,3	all
Thomisidae	<i>Xysticus luctator</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	7,8	mes
Thomisidae	<i>Xysticus luctuosus</i>	ambusher	amb. hnt.	gerpeto	4,5	mes
Thomisidae	<i>Xysticus sp.</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	4,1	all
Thomisidae	<i>Xysticus striatipes</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	6,3	mes
Thomisidae	<i>Xysticus ulmi</i>	ambusher	amb. hnt.	horto.up	5,1	all
Titanoecidae	<i>Titanoeca praefica</i>	web.hnt	space web	strato	6,0	mes+xer
Titanoecidae	<i>Titanoeca schineri</i>	web.hnt	space web	strato	5,7	xer
Titanoecidae	<i>Titanoeca sp.</i>	web.hnt	space web	strato	3,6	mes+xer
Titanoecidae	<i>Titanoeca spominima</i>	web.hnt	space web	strato	3,8	mes+xer