

УДК 574.583:595.182(324.341)

ВЫЯВЛЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП ПРЕСНОВОДНОГО ЗООПЛАНКТОНА НА ОСНОВЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ ВИДОВ

Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова, И. А. Кудрин, В. Н. Якимов

*Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского
Россия, 603950, Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23
E-mail: dima_gavrilko@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.06.2020 г., после доработки 12.07.2020 г., принята 17.07.2020 г.

Гаврилко Д. Е., Шурганова Г. В., Кудрин И. А., Якимов В. Н. Выявление функциональных групп пресноводного зоопланктона на основе функциональных признаков видов // Поволжский экологический журнал. 2020. № 3. С. 290 – 306. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306>

Собрана и проанализирована информация о функциональных признаках наиболее представленных видов пресноводного зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda) Европейской России. Наша база данных включает 355 видов, описанных 4 признаками: максимальная длина тела, трофическая группа, тип питания, тип передвижения. Кластерный анализ на основе функциональных расстояний Говера показал, что пресноводный зоопланктон можно разделить на 19 групп с различными экологическими ролями. Представлена характеристика каждой выделенной функциональной группы. Мы полагаем принципиально важным построение единой классификации с использованием доступных данных и применимых признаков для всех трех основных таксономических групп зоопланктона. Сравнение с существующей экологической классификацией зоопланктона Ю. С. Чуйкова продемонстрировало ряд преимуществ нашего подхода. Ряд экологических групп в классификации Ю. С. Чуйкова представлены более дробными категориями в нашей классификации. Разработанная нами система функциональных групп может быть использована в исследованиях структуры зоопланктоценозов с применением кластерного анализа и ординации или на основе функциональных расстояний между пробами. Для расчета функционального сходства между видами можно воспользоваться сформированной нами базой признаков, которая содержится в Приложении. Анализ на основе функциональных групп дает лучшее представление о структуре сообщества, нежели традиционная ординация, учитывающая только таксономическую принадлежность видов. Используемый подход выделения функциональных групп может быть полезен при оценке функционального разнообразия и выявлении закономерностей функционирования пресноводных зоопланктоценозов. База функциональных признаков зоопланктона может использоваться для проверки связи функциональных признаков с факторами среды.

Ключевые слова: зоопланктон, коловратки, ракообразные, функциональные признаки, Европейская Россия.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306>

ВВЕДЕНИЕ

Функциональные группы организмов, связанные с их ролью в экосистеме, активно применяются в различных областях экологии сообществ. В структурно-функциональных классификациях высших растений используется подразделение на группы по общему габитусу с использованием качественных, мало варьирующих морфологических признаков растений (Злобин, 2012). Наиболее распространены классификации К. Раункиера (Raunkiaer, 1937), включающая 5 жизненных форм и основанная на расположении почек возобновления и наличии приспособлений для переживания неблагоприятного сезона года, а также система И. Г. Серебрякова (1962), включающая 4 отдела и 8 типов жизненных форм растений. Другой подход основан на классификации растений по их эколого-ценотическим стратегиям (Онипченко, 2014). При этом наиболее распространены две классификации. Двухкомпонентная классификация на *r*- и *K*-стратегов основана на относительных затратах в размножение либо поддержание жизнеспособности взрослых особей, она восходит к трудам Дж. Маклиода, а также Р. Макартира и Э. Уилсона и применяется как к растениям, так и к животным (Миркин, Наумова, 2012). Трёхкомпонентная CSR-классификация Раменского – Грайма (Раменский, 1935; Grime, 1977) основана на отношении к стрессу и нарушениям сообщества и применяется практически исключительно к растениям.

В гидробиологии также применяются системы функциональных групп. В частности, на основе изучения функциональных признаков водорослей в альгологии разработана морфофункциональная классификация фитопланктона и выделены экологические группы фитопланктона (Reynolds et al., 2002; Padisak et al., 2009). Функциональные группы выявлены с учетом физиологических, морфологических и экологических признаков, на основании которых определенные группы фитопланктона могут потенциально доминировать или субдоминировать в определенном типе водоема.

Традиционно в отечественной гидробиологии исследование аспектов функциональной организации зоопланктонных сообществ было связано с изучением трофической структуры зоопланктона и классификации водных животных по их месту в трофических связях (Чуйков, 1978). Были выявлены сравнительно однородные по типу питания группы видов (Чуйков, 1981). Проведенный анализ функциональных комплексов (Смирнов, 1971) в дальнейшем позволил объединить трофические и топические классификации водных беспозвоночных (Чуйков, 1981). В результате были выделены экологические (функциональные) группы зоопланктеров, основанные на способах передвижения и захвата пищи (Чуйков, 1981, 2000; Крылов, 2005). Предпринимались также попытки адаптировать систему эколого-ценотических стратегий Раменского – Грайма для ветвистоусых ракообразных (Романовский, 1989), однако широкого распространения эта классификация не получила.

Функциональные группы видов активно используются для анализа структуры сообществ. Во многих случаях анализ на основе функциональных групп дает лучшее представление о структуре сообщества, нежели традиционная ординация, учитывающая только таксономическую принадлежность видов. Например, ряд

исследований взаимосвязи между биоразнообразием и функционированием экосистемы показывает, что экологическая роль присутствующих видов более важна, нежели чем просто число таксонов (Walker, 1991; Tilman et al., 1997; Symstad et al., 2000).

Организмы зоопланктона играют важную роль в структуре и функционировании пресноводных экосистем, обеспечивая потоки энергии к более высоким трофическим уровням (Крылов, 2005). Тем не менее, подход к анализу структуры зоопланктоценозов на основе функциональных групп относительно редко применяется ввиду отсутствия достаточно подробной классификации организмов. Имеющиеся классификации либо основаны на частных признаках (Чуйков, 1981, 2000), либо охватывают только одну из трех систематических групп, участвующих в формировании зоопланктоценозов (Романовский, 1989; Benedetti et al., 2016).

Целью настоящего исследования является разработка функциональной классификации для трех групп пресноводного зоопланктона: коловраток (Rotifera), ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих ракообразных (Copepoda). Сформирована база данных признаков для большинства обычно встречающихся видов пресноводного зоопланктона Европейской России, которая использована для расчета функциональных расстояний между видами, а также произведён кластерный анализ, что позволило обосновать выделение 19 функциональных групп зоопланктеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для построения системы функциональных групп пресноводного зоопланктона использован подход на основе функциональных признаков видов (Litchman et al., 2013). Под функциональными признаками понимаются любые морфологические, физиологические или фенологические характеристики, которые определяют нишу и конкурентные способности особей (Geber, Griffen, 2003; Violle et al., 2007), определяют экологическую роль вида, его взаимодействие с другими видами и окружающей средой (Diaz, Cabido, 2001).

Для формирования базы функциональных признаков пресноводного зоопланктона были выбраны 1 количественный – максимальный размер тела – и 3 качественных признака: трофическая группа (2 категории: хищник, нехищник), тип питания (6 категорий: захват, первичная фильтрация, вторичная фильтрация, вертикация, всасывание, собирание), тип локомоции (3 категории: плавание, ползание, прикрепление). Значения признаков были получены из определителей, монографий и научных статей (Рылов, 1948; Кутикова, 1970, 2005; Смирнов, 1971, 1976; Сущеня, 1975; Монаков, 1976, 1998; Чуйков, 1981, 2000; Боруцкий и др., 1991; Коровчинский, 2004; Крылов, 2005; Определитель..., 2010; Котов, 2013; Стойко и др., 2016; Kotov, Stifter, 2006; Kotov, Bekker, 2016; Bledzki, Rybak, 2016; Kogovchinsky, 2018). Сформированная база данных для 355 видов пресноводного зоопланктона представлена в Приложении к статье.

Для максимальной формализации выделения функциональных групп видов зоопланктона был использован иерархический кластерный анализ. Кластерный анализ в экологии сообществ традиционно применяется для построения дендро-

граммы сходства между пробами, которая строится на основе индексов сходства между пробами (Песенко, 1982). Авторы же использовали кластерный анализ для построения классификации видов, поэтому первым этапом нашего анализа был расчет функционального сходства между видами. Функциональное сходство было рассчитано с применением индекса Говера (Gower, 1971):

$$S_{ij} = \frac{\sum_{u=1}^K s_{uij}}{\sum_{u=1}^K \delta_{uij}}, \quad (1)$$

где S_{ij} – это общее сходство между видами i и j , s_{uij} – сходство между видами i и j по признаку u , δ_{uij} – индикатор того, что по признаку u между видами i и j возможно сравнение (принимает значение 1, если сравнение возможно, и значение 0 в противном случае). Если все сравнения возможны, $\sum_{u=1}^K \delta_{uij}$ будет равна числу при-

знаков K , в противном случае эта сумма будет равна числу признаков, по которым сравнение возможно. Если ни по одному из признаков сравнение невозможно, сходство считается неопределенным.

При расчете индекса Говера различаются количественные, категориальные и дихотомические признаки. Для количественных признаков сходство рассчитывается на основе разности значений признака, отнесенной к ширине диапазона варьирования данного признака у всех видов, фигурирующих в исследовании:

$$s_{uij} = 1 - \frac{|t_{ui} - t_{uj}|}{t_u^{(\max)} - t_u^{(\min)}}, \quad (2)$$

где t_{ui} – исходное ненормированное значение u -го признака у вида i , $t_u^{(\max)}$ и $t_u^{(\min)}$ – максимальное и минимальное значения признака u у всех видов. В настоящем исследовании сходство по формуле (2) рассчитывалось для единственного количественного признака – максимального размера особей.

Для качественных индексов сходство s_{uij} составляет 1, если значения данного признака у видов совпадают, в противном случае сходство равно 0. Особую категорию признаков составляют так называемые дихотомические признаки. Это альтернативные признаки, имеющие смысл наличия либо отсутствия некоего свойства. При этом считается, что при наличии данного свойства у двух видов их сходство по дихотомическому признаку составляет 1, наличие свойства у одного вида и отсутствие у другого соответствует нулевому сходству, а в случае отсутствия свойства у обоих видов их сопоставление считается невозможным ($\delta_{uij} = 0$). Для признаков всех типов сопоставление невозможно в случае отсутствия данных о значении признака хотя бы у одного из сравниваемых видов. В настоящем исследовании три категориальных признака таковы, что категории не исключают друг друга. Например, есть виды зоопланктона, способные использовать несколько типов питания. С технической точки зрения каждая категория рассматривалась как отдельный дихотомический признак.

Индекс Говера представляет собой среднее значение сходства между двумя видами по всем признакам, причем сходство приведено к диапазону (0, 1). Для выравнивания вклада категорий качественных признаков в общую сумму (1) им

были приданы веса, соответствующие числу категорий внутри отдельного признака. Так, каждый из 6 типов питания получил вес $1/6$, три типа локомоции получили вес $1/3$ и т.д.

С помощью индекса Говера была рассчитана матрица сходства между всеми видами, которая была преобразована в матрицу расстояний путем вычитания всех значений из единицы. Полученная матрица расстояний была использована традиционным образом для построения дендрограммы сходства с применением метода объединения Уорда. Для определения оптимального числа кластеров был использован подход на основе средней ширины силуэта кластеров (Якимов и др., 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Построенная дендрограмма включает в себя 355 видов зоопланктона (202 вида коловраток, 102 вида ветвистоусых ракообразных, 51 вид веслоногих ракообразных). Науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных, а также коловратки отряда Bdelloida, считались отдельными таксономическими категориями.

Для формализации выбора числа групп видов зоопланктона были опробованы разные варианты классификаций (от 2 до 355 групп). В рамках каждой потенциальной классификации для каждого вида была рассчитана ширина силуэта, отражающая степень надежности принадлежности вида кластеру (Якимов и др., 2016; Rousseeuw, 1987). Наилучшей считается классификация, для которой средняя ширина силуэта максимальна. График зависимости средней ширины силуэта от числа кластеров представлен на рис. 1. Оптимальное число кластеров составило 19 (вы-

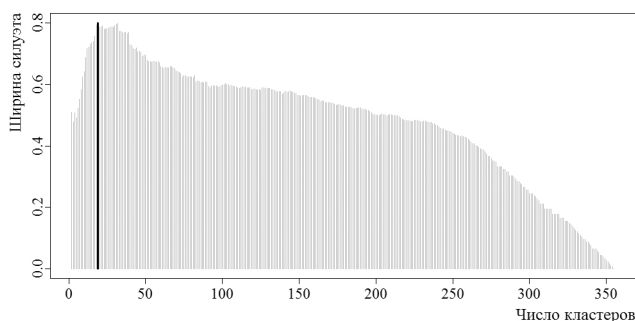


Рис. 1. График зависимости средней ширины силуэта от числа кластеров. Вертикальной жирной чертой обозначена максимальная ширина силуэта, соответствующая оптимальной классификации

Fig. 1. Dependence of the average silhouette width on the number of clusters. The vertical bold line indicates the maximum silhouette width corresponding to the optimal classification

ви в соответствии с типом локомоции: плавающе-ползающие (6 групп) и только плавающие, либо прикрепленные виды (7 групп).

делено вертикальной жирной чертой).

Итоговая дендрограмма представлена на рис. 2. На ней выделено 19 функциональных групп зоопланктона. Первый уровень иерархической классификации отделяет хищные виды от нехищных. На следующем уровне хищники распадаются на ветвь облигатных хищников (3 группы), а также ветвь факультативных хищников (4 группы). Нехищники, в свою очередь, распадаются на две вет-

ВЫЯВЛЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП ПРЕСНОВОДНОГО ЗООПЛАНКТОНА

Сводная характеристика 19 выделенных функциональных групп дана в таблице. Полный состав групп приведен в Приложении (<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306.suppl>). Охарактеризуем каждую функциональную группу.

Группа 1 включает в себя крупных хищников (0.85 – 4 мм), способных к плаванию и ползанию. Сюда входят веслоногие ракообразные из родов *Macrocyclops*, *Megacyclops*, *Mesocyclops leuckarti*, а также некрофаг – ветвистоусый рачок *Pseudochydorus globosus*. Тип питания – захват.

В группу 2 входит только один, самый крупный (до 7 мм) представитель хищного зоопланктона пресных вод – ветвистоусый рачок *Leptodora kindtii*, ведущий плавающий образ жизни. Тип питания – захват.

Группа 3 включает более мелких хищников (0.6 – 3 мм), ведущих плавающий образ жизни. Это представители веслоногих ракообразных из родов *Acanthocyclops*, *Cyclops*, *Diascyclops*, *Thermocyclops*, ветвистоусые ракообразные *Polyphemus pediculus*, *Bythotrephes longimanus* и коловратка *Bipalpus hudsoni*. Тип питания – захват.

Группа 4 состоит из коловраток со смешанным питанием, ведущих плавающий образ жизни. Это *Dicranophorus grandis*, *Trichocerca capucina*, *Trichocerca pusilla*, *Trichocerca stylata*, коловратки рода *Notommatata*. Тип питания – всасывание.

Группа 5 содержит только веслоногих ракообразных со смешанным питанием, ведущих

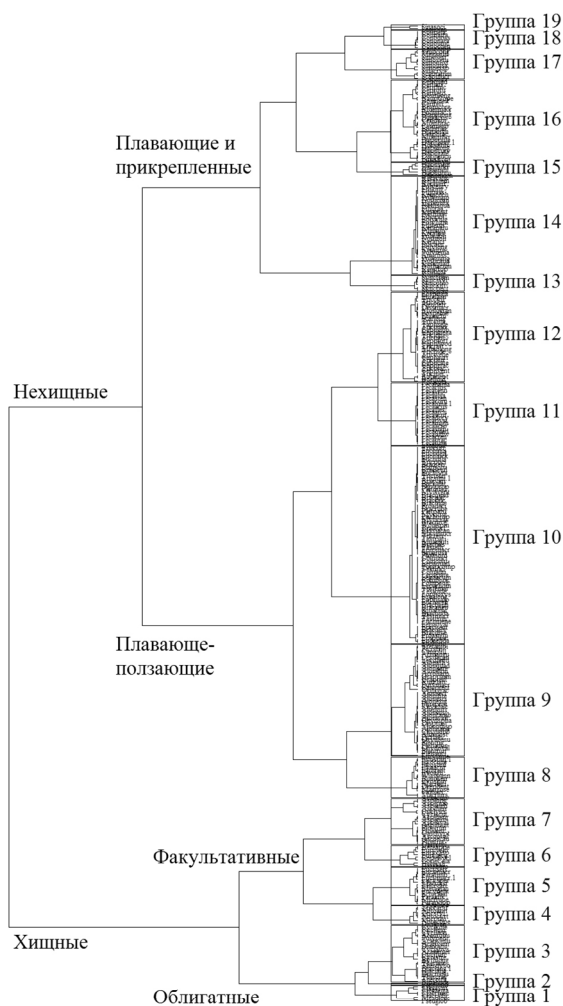


Рис. 2. Дендрограмма иерархической кластеризации видов зоопланктона с учетом функциональных признаков. Прямоугольниками выделены отдельные функциональные группы

Fig. 2. Dendrogram of the hierarchical clustering of zooplankton species with considering functional characteristics. Separate functional groups are marked with rectangles

плавающий и ползающий образ жизни. В эту группу входят представители родов *Eucyclops*, *Microcyclops*, *Paracyclops*, *Cryptocyclops bicolor*, *Ectocyclops phaleratus*, *Macrocyclops distinctus* и *Metacyclops gracilis*. Тип питания – собирание.

Сводная характеристика функциональных групп зоопланктона

Table. Summary characteristics of functional zooplankton groups

№ группы	Число видов в группе	Максимальный размер тела, мм	Трофическая группа		Тип питания						Тип локомоции		
			Нехищники	Хищники	Захват	Вертикация	Первичная фильтрация	Вторичная фильтрация	Всасывание	Собирание	Плывание	Ползание	Прикрепление
1	6	2.69	0	6	6	0	0	0	0	0	6	6	0
2	1	7.00	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
3	21	1.66	0	21	21	0	0	0	1	0	21	0	0
4	7	0.41	7	7	1	0	0	0	7	0	7	7	0
5	14	1.27	14	14	0	0	0	0	0	14	14	14	0
6	8	2.06	8	8	8	0	8	0	0	0	8	0	0
7	17	0.96	17	17	17	0	0	0	15	0	17	0	0
8	15	1.12	15	0	0	0	0	0	0	15	15	15	0
9	41	0.81	41	0	0	0	0	41	0	0	41	41	0
10	72	0.27	72	0	0	72	0	0	0	0	72	72	0
11	23	0.18	23	0	0	23	0	0	23	0	23	23	0
12	33	0.43	33	0	0	0	0	0	33	0	33	33	0
13	6	0.36	6	0	6	0	0	0	6	0	6	0	0
14	36	0.23	36	0	0	36	0	0	0	0	36	0	0
15	5	4.62	5	0	0	0	5	0	0	0	5	0	0
16	30	1.53	30	0	0	0	30	0	0	0	30	0	0
17	11	2.40	11	0	0	0	11	0	0	0	11	0	11
18	7	0.49	7	0	0	7	0	0	0	0	7	0	7
19	2	1.53	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2

Группа 6 имеет в своем составе веслоногих ракообразных со смешанным питанием и плавающим типом передвижения. Тип питания – захват (*Cyclops scutifer* и *Cyclops vicinus*), захват и первичная фильтрация (рода *Eurytemora*, *Heteroscope*, копепоидитные стадии *Calanoida* и *Cyclopoidea*).

Группа 7 включает коловраток со смешанным питанием, ведущих только плавающий образ жизни. Сюда входят представители родов *Ascomorpha*, *Asplanchna*, *Asplanchnopus*, *Gastropus*, *Ploesoma*. Тип питания – захват и всасывание.

Группы 8 – 19 состоят из нехищных видов, питающихся бактерио-, фито-планктоном и детритом.

Группа 8 включает ветвистоусых ракообразных, ведущих плавающий и ползающий образ жизни. Это представители семейств *Ilyocryptidae*, *Macrotrichidae*. Тип питания – собирание.

ВЫЯВЛЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП ПРЕСНОВОДНОГО ЗООПЛАНКТОНА

Группа 9 состоит из ветвистоусых ракообразных, способных к плаванию и ползанию. Сюда входят представители семейств Chydoridae, Euryercidae, Ophryoxiidae. Тип питания – вторичная фильтрация.

Группа 10 является самой большой группой и включает в себя коловраток-вертикаторов, способных к плаванию и ползанию. Сюда входят представители родов *Brachionus*, *Colurella*, *Dipleuchlanis*, *Euchlanis*, *Eudactylota*, *Epiphanes*, *Lepadella*, *Lophocharis*, *Mytilina*, *Platyas*, *Pompholyx*, *Proales*, *Squatinella*, *Testudinella*, *Trichotria*, *Wolga*. Тип питания – вертикация.

Группа 11 состоит только из коловраток рода *Lecane*, ведущих плавающий и ползающий образ жизни. Тип питания – вертикация и всасывание.

Группа 12 содержит коловраток, способных к плаванию и ползанию. Сюда входят представители родов *Cephalodella*, *Eosphora*, *Monommata*, *Pleurotrocha*, *Scaridium*, *Taphrocampa*, *Trichocerca*, а также коловратки отряда Bdelloidea (включая рода *Dissotrocha* и *Rotaria*). Тип питания – всасывание.

Группа 13 содержит только коловраток рода *Synchaeta* с плавающим типом передвижения. Тип питания – захват и всасывание.

Группа 14 охватывает коловраток родов *Anuraeopsis*, *Filinia*, *Hexarthra*, *Kellicottia*, *Keratella*, *Notholca*, *Polyarthra*, ведущих плавающий образ жизни. Тип питания – вертикация.

Группа 15 включает наиболее крупных представителей родов *Daphnia* и *Gigantodiaptomus* (3.5 – 6 мм), способных только к плаванию. Тип питания – первичная фильтрация.

Группа 16 содержит более мелких ветвистоусых и веслоногих ракообразных (менее 2.9 мм) из родов *Bosmina*, *Bosminopsis*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, *Holopedium*, *Limnospira*, *Moina*, *Eudiaptomus* и науплиальные стадии веслоногих ракообразных, ведущих плавающий образ жизни. Тип питания – первичная фильтрация.

Группа 17 включает в себя ветвистоусых ракообразных – первичных фильтраторов, ведущих плавающий и прикрепленный образ жизни. Сюда входят представители родов *Scapholeberis*, *Simocephalus*, *Megafenestra aurita* и *Sida crystallina*. Тип питания – первичная фильтрация.

Группа 18 состоит из коловраток родов *Collotheca*, *Conochilus*, *Conochiloides*, способных к плаванию и прикреплению. Тип питания – вертикация.

Группа 19 содержит коловраток *Lacinularia ismailoviensis*, *Sinantherina socialis* с прикрепленным образом жизни. Тип питания – вертикация.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данное исследование сфокусировано на формировании классификации видов пресноводного зоопланктона европейской части России, достаточно подробной для дальнейшего использования в исследованиях структуры зоопланктоценозов. Собрана информация о четырех функциональных признаках для 355 видов коловраток, веслоногих и ветвистоусых ракообразных. Полагаем принципиально важным построение единой классификации для всех трех основных таксономических групп. Именно поэтому авторы остановили свой выбор на четырех универсальных

признаках (Litchman et al., 2013), несмотря на то, что многие аспекты физиологии и жизненного цикла нашими признаками не охвачены. Здесь авторы исходили из соображений доступности данных и применимости признаков для трех основных таксономических групп.

Анализ составленных литературных источников показал, что главным ограничением является нехватка описаний признаков на уровне вида. Аналогичное замечание было сделано при выявлении функциональных групп веслоногих ракообразных Средиземного моря (Benedetti et al., 2016).

Известно, что ряд признаков характерен для отдельных групп пресноводного зоопланктона (коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных). Так, существуют признаки, связанные с жизненным циклом зоопланктеров, например стратегия «нереста яиц» (когда яйца выходят из яйцевого мешка отдельно или отрываются целые мешки) (Benedetti et al., 2016). Однако этот признак специфический, поскольку присущ только веслоногим ракообразным, и его невозможно применить к другим таксономическим группам зоопланктона. Другим специфическим признаком является тип челюстного аппарата коловраток, определяющий стратегию питания (Obertegger et al., 2011). Этот функциональный признак лежит в основе систематики данной группы, однако не применим к ракообразным.

В данной статье классификация функциональных групп зоопланктона построена на основе иерархического кластерного анализа с расчетом функционального сходства между видами и оптимальным разбиением дендрограммы на кластеры. Большинство выделенных функциональных групп содержит представителей одной таксономической группы зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda), куда входят виды из разных семейств и родов. Однако на дендрограмме присутствует консерватизм на уровне рода. Так, группу 2 формирует хищный ветвистоусый рачок *L. kindtii*. Выделение отдельной функциональной группы для данного рачка обусловлено его максимальным размером тела – наибольшим среди всех исследованных зоопланктеров. Также отдельные функциональные группы характерны для коловраток родов *Lecane* (группа 11) и *Synchaeta* (группа 13) за счет наличия у них двух типов питания: вертикация и всасывание для *Lecane* и захват и всасывание для *Synchaeta*. В ряде функциональных групп отмечается присутствие разных систематических групп зоопланктона. Например, группа 1 включает хищников из числа ветвистоусых и веслоногих ракообразных, а группа 3 – хищных коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Группы 15 и 16 содержат ветвистоусых и веслоногих ракообразных из числа первичных фильтраторов. Различия между последними обусловлены размерами зоопланктеров.

Основной отечественной функциональной классификацией зоопланктона является классификация планктонных беспозвоночных Ю. С. Чуйкова (1981, 2000). В ней выделено 10 экологических групп на основе анализа типов питания и передвижения зоопланктеров. Созданная авторами данной статьи классификация функциональных групп имеет некоторые общие черты с классификацией Ю. С. Чуйкова. Так, общим является выделение отдельных функциональных (экологических) групп для прикрепленных коловраток рода *Sinantherina* и прикрепленно-плавающих ветвистоусых ракообразных из родов *Sida* и *Simocephalus*. Также об-

щим является выделение группы активно плавающих хищников из числа коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных (группа 3). В то же время имеются и существенные различия. Классификация авторов статьи построена с использованием четырех функциональных признаков и включает 19 функциональных групп. Ряд экологических групп в классификации Ю. С. Чуйкова представлены более дробными категориями в нашей классификации. Так, в классификации Ю. С. Чуйкова плавающие первичные фильтраторы из числа ветвистоусых и веслоногих ракообразных и плавающие коловратки – облигатные вертикаторы – входят в одну экологическую группу. В классификации авторов статьи они представлены разными функциональными группами. То же касается и плавающе-ползающих собирателей из числа ветвистоусых ракообразных семейств *Ilyocryptidae*, *Macrotrichidae* и веслоногих ракообразных родов *Eucyclops* и *Microcyclops*. Можно констатировать, что созданная авторами статьи классификация имеет более углубленный анализ функциональных признаков зоопланктона.

Разработанная авторами статьи система функциональных групп может быть применена в исследованиях структуры зоопланктоценозов несколькими способами. Во-первых, функциональные группы могут быть использованы в методах кластерного анализа и ординации в качестве структурных единиц, заменяющих виды. В этом случае перед основным этапом анализа следует провести суммирование представленностей видов соответствующих функциональных групп. Во-вторых, многомерные методы анализа структуры сообщества могут быть выполнены на основе функциональных расстояний между пробами, которые являются обобщением традиционных индексов, но при этом учитывают функциональное сходство между видами (Pavoine, Ricotta, 2014). В этом случае нельзя использовать методы ординации на основе метода главных компонент, которые напрямую оперируют матрицей представленностей (видов либо функциональных групп), но можно использовать методы на основе анализа главных координат и неметрического шкалирования, которые оперируют матрицей расстояний между объектами (Legendre P., Legendre L., 2012). Для расчета функционального сходства между видами можно воспользоваться базой признаков, которая содержится в Приложении (<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306.suppl>).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Собранная информация о функциональных признаках наиболее представленных видов пресноводного зоопланктона (Rotifera, Cladocera и Copepoda) Европейской России может быть полезной для оценки функционального разнообразия зоопланктоценозов. На важность подобной информации указывалось в ряде работ (Vogt et al., 2013, Pomerleau et al., 2015). Одной из сложных и нерешенных задач современной экологии является установление влияния факторов среды на формирование тех или иных признаков планктонных организмов. База функциональных признаков может использоваться для проверки того, могут ли признаки быть связаны с переменными среды (Barton et al., 2013). Эти знания могут быть использованы для прогнозирования возможных перестроек сообщества зоопланктона в условиях изменения окружающей среды (Litchman et al., 2013).

Используемый подход выделения функциональных групп, связанных с их ролью в сообществе, может быть полезен при моделировании гидрозкоcosystem (Benedetti et al., 2016) и выявлении закономерностей их функционирования. Разные таксономические группы зоопланктона сильно связаны с определенными физико-химическими условиями среды и составом фитопланктона, что отражается на их функциональных признаках. Модели на основе функциональных признаков могут предсказать, какие стратегии выбраны зоопланктоном в определенных условиях окружающей среды (Litchman et al., 2013).

Выявление и описание функциональных групп зоопланктона должно улучшить наше понимание экологических ролей зоопланктона в экосистемах (Benedetti et al., 2016). Использование функционального подхода позволит обеспечить более глубокое понимание механизмов, которые определяют состав и структуру сообществ зоопланктона.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 18-04-00673 и 19-04-01084).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 504 с.
- Злобин Ю. А. Основные тенденции развития эколого-функциональных классификаций растений // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(6). С. 1470 – 1472.
- Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, биогеография). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.
- Котов А. А. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. 638 с.
- Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М. : Наука, 2005. 263 с.
- Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 742 с.
- Кутикова Л. А. Бделлоидные коловратки фауны России. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. 315 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.
- Монаков А. В. Питание и пищевые предпочтения пресноводных копепод. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 170 с.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М. : Россельхозакадемия, 1998. 306 с.
- Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология. М. : Красанд, 2014. 640 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 288 с.
- Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25 – 42.
- Романовский Ю. Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1989. № 11. С. 18 – 31.
- Рылов В. М. Ракообразные. Cyclopoida пресных вод // Фауна СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. Т. 3, вып. 3. 162 с.

ВЫЯВЛЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП ПРЕСНОВОДНОГО ЗООПЛАНКТОНА

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений : Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высш. шк., 1962. 378 с.

Смирнов Н. Н. Ракообразные. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. Т. 1, вып. 2. 553 с.

Смирнов Н. Н. Ракообразные. Macrotrichidae и Moinidae фауны мира // Фауна СССР. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. Т. 1, вып. 3. 237 с.

Стойко Т. Г., Мазей Ю. А., Сенкевич В. А. Планктонные коловратки Пензенских водоемов. Пенза : Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2016. 166 с.

Суцены Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск : Наука и техника, 1975. 208 с.

Чуйков Ю. С. Экологический анализ состава и структуры сообществ водных животных как метод биологической оценки качества вод // Экология. 1978. № 5. С. 53 – 57.

Чуйков Ю. С. Анализ трофической структуры планктонного сообщества // Основы изучения пресноводных экосистем / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1981. С. 45 – 52.

Чуйков Ю. С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria) / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 2000. 195 с.

Якимов В. Н., Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Кудрин И. А., Ильин М. Ю. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области) // Биология внутренних вод. 2016. № 2. С. 94 – 103.

Barton A. D., Pershing A. J., Litchman E., Record N. R., Edwards K. F., Finkel Z. V., Kiorboe T., Ward B. A. The Biogeography of Marine Plankton Traits // Ecology Letters. 2013. Vol. 16, № 4. P. 522 – 534.

Benedetti F., Gasparini S., Ayata S. Identifying Copepod Functional Groups from Species Functional Traits // J. Plankton Research. 2016. Vol. 38, iss. 1. P. 159 – 166.

Bledzki L., Rybak J. Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida). Switzerland : Springer International Publ., 2016. 918 p.

Díaz S., Cabido M. Vive la différence : Plant Functional Diversity Matters to Ecosystem Processes // Trends in Ecology & Evolution. 2001. Vol. 16, iss. 11. P. 646 – 655.

Geber M. A., Griffen L. R. Inheritance and Natural Selection on Functional Traits // Intern. J. of Plant Science. 2003. Vol. 164. P. 21 – 42.

Grime J. P. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory // The American Naturalist. 1977. Vol. 111. P. 1169 – 1194.

Gower J. C. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties // Biometrics. 1971. Vol. 27, iss. 4. P. 857 – 871.

Korovchinsky N. M. Cladocera : Ctenopoda. Families Sididae, Holopediidae & Pseudopeniliidae (Branchiopoda: Cladocera). Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters. Weikersheim : Backhuys Publ., 2018. 208 p.

Kotov A., Stifter P. Cladocera : Family Ilyocryptidae (Branchiopoda : Cladocera : Anomopoda). Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters. Weikersheim : Backhuys Publ., 2006. 177 p.

Kotov A., Bekker E. Cladocera : Family Euryercidae (Branchiopoda : Cladocera : Anomopoda). Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters. Weikersheim : Backhuys Publ., 2016. 97 p.

Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. Oxford : Elsevier, 2012. 990 p.

Litchman E., Ohman M. D., Kiorboe T. Trait-based Approaches to Zooplankton Communities // J. of Plankton Research. 2013. Vol. 35. P. 473 – 484.

Obertegger U., Smith H. A., Flaim G., Wallace R. L. Using the Guild Ratio to Characterize Pelagic Rotifer Communities // *Hydrobiologia*. 2011. Vol. 662. P. 157 – 162.

Padisák J., Crossetti L., Naselli-Flores L. Use and Misuse in the Application of the Phyto-Plankton Functional Classification : A Critical Review With Updates // *Hydrobiologia*. 2009. Vol. 621. P. 1 – 19.

Pavoine S., Ricotta C. Functional and Phylogenetic Similarity Among Communities // *Methods in Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 5, iss. 7. P. 666 – 675.

Pomerleau C., Sastri A. R., Beisner B. E. Evaluation of Functional Trait Diversity for Marine Zooplankton Communities in the Northeast Subarctic Pacific Ocean // *J. Plankton Research*. 2015. Vol. 37. P. 712 – 726.

Raunkiaer Ch. Plant Life Forms / transl. from Danish by H. Gilbert-Carter. Oxford : Clarendon Press, 1937. 104 p.

Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a Functional Classification of the Freshwater Phytoplankton // *J. Plankton Research*. 2002. Vol. 24, № 5. P. 417 – 428.

Rousseeuw P. J. Silhouettes : A Graphical Aid to the Interpretation and Validation of Cluster Analysis // *J. Computational and Applied Mathematics*. 1987. Vol. 20. P. 53 – 65.

Symstad A. J., Siemann E., Haarstad J. An Experimental Test of the Effect of Plant Functional Group Diversity on Arthropod Diversity // *Oikos*. 2000. Vol. 89, iss. 2. P. 243 – 253.

Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes // *Science*. 1997. Vol. 277. P. 1300 – 1302.

Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the Concept of Trait be Functional! // *Oikos*. 2007. Vol. 116, iss. 5. P. 882 – 892.

Vogt R. J., Peres-Neto P. R., Beisner B. Using Functional Traits to Investigate the Determinants of Crustacean Zooplankton Community Structure // *Oikos*. 2013. Vol. 122, iss. 12. P. 1700 – 1709.

Walker B. H. Biodiversity and Ecological Redundancy // *Conservation Biology*. 1991. Vol. 8. P. 18 – 23.

Приложение к статье

Авторы: Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова, И. А. Кудрин, В. Н. Якимов

Тип данных: признаки

Название: База функциональных признаков пресноводного зоопланктона

Ссылка: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306.suppl>

**Identification of Freshwater Zooplankton Functional Groups
Based on the Functional Traits of Species**

Dmitriy E. Gavrillo, dima_gavrillo@mail.ru

Galina V. Shurganova, galina.nngu@mail.ru

Ivan A. Kudrin, <https://orcid.org/0000-0003-2388-629X>; kudriniv@mail.ru

Basil N. Yakimov, <https://orcid.org/0000-0001-7150-7851>; damsselfly@yandex.ru

*Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
23 Gagarin Avenue, Nizhni Novgorod 603950, Russia*

Received 14 June 2020, revised 12 July 2020, accepted 17 July 2020

Gavrillo D. E., Shurganova G. V., Kudrin I. A., Yakimov B. N. Identification of Freshwater Zooplankton Functional Groups Based on the Functional Traits of Species. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 3, pp. 290–306 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306>

Information on the functional traits of the most widespread species of freshwater zooplankton (Rotifera, Cladocera, and Copepoda) in European Russia was collected and analyzed. Our database includes 355 species described by 4 traits, namely: maximum body length, trophic group, feeding type, and movement type. Cluster analysis based on Gower's functional distances shows that freshwater zooplankton can be classified into 19 groups with different ecological roles. The characteristics of each identified functional group are presented. We believe it to be fundamentally important to build a unified classification using all available data and applicable characters for all three main taxonomic groups of zooplankton. Comparison with the existing ecological zooplankton classification proposed by Yu. S. Chuikov has demonstrated a number of advantages of our approach. Several ecological groups in Yu. S. Chuikov's classification are represented by more fractional categories in our classification. Our system of functional groups can be used in studies of the structure of zooplanktocoenoses based on direct cluster analysis and ordination or based on functional distances between samples. To calculate the functional similarity between species, one can use our database of features, which is contained in the Appendix. Analysis based on functional groups gives a better understanding of the structure of a community than traditional ordination, which takes into account only the taxonomic affiliation of species. The approach used for functional group identification can be useful in assessing functional diversity and identifying patterns of freshwater zooplanktocoenoses dynamics. The database of functional signs of zooplankton can be used to check the relationship of functional signs with environmental factors.

Keywords: zooplankton, rotifers, crustaceans, functional traits, European Russia.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306>

Acknowledgments. This study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects No. 18-04-00673 and 19-04-01084).

REFERENCES

- Borutsky E. V., Stepanova L.A., Kos M. S. *Opredelitel Calanoida presnih vod SSSR* [Key to Calanoida Freshwater the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1991. 504 p. (in Russian).
- Zlobin Yu. A. The Main Trends in the Development of Ecological and Functional Classifications of Plants. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1, pp. 1470–1472 (in Russian).
- Korovchinsky N. M. *Coniferous Crustaceans of the order Ctenopoda of the World Fauna (Morphology, Systematics, Ecology, Zoogeography)*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2004. 410 p. (in Russian).
- Kotov A. A. *Morphology and Phylogeny Anomopoda (Crustacea: Cladocera)*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2013. 638 p. (in Russian).
- Krylov A. V. *Zooplankton ravninnykh malyykh rek* [Zooplankton of Lowland Small Rivers]. Moscow, Nauka Publ., 2005. 263 p. (in Russian).
- Kutikova L. A. *Kolovratki fauny SSSR* [Rotifers of the USSR Fauna]. Leningrad, Nauka Publ., 1970. 744 p. (in Russian).
- Kutikova L. A. *Bdelloidnye kolovratki fauny Rossii* [Bdelloid Rotifers of the Fauna of Russia]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2005. 315 p. (in Russian).
- Mirkin B. M., Naumova L. G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti* [Current State of Basic Concepts in Vegetation Science]. Ufa, Gilem Publ., 2012. 488 p. (in Russian).
- Monakov A. V. *Pitanie i pishchevye predpochtenia presnovodnykh kopepod* [Diet and Food Preferences of Freshwater Copepods]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 170 p. (in Russian).
- Monakov A. V. *Pitanie presnovodnykh bespozvonochnykh* [Eating Freshwater Invertebrates]. Moscow, Rossel'khozakademiia Publ., 1998. 322 p. (in Russian).
- Onipchenko V. G. *Funktsionalnaya fitotsenologia* [Functional phytocenology]. Moscow, Krasand Publ., 2014. 640 p. (in Russian).
- Key to Zooplankton and Zoobenthos in Freshwater in European Russia*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2010. 495 p. (in Russian).
- Pesenko Yu. A. *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* [Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunistic Research.]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 288 p. (in Russian).
- Ramenskiy L. G. On the Fundamental Principles, Basic Concepts and Terms of Industrial Typology of Lands, Geobotany and Ecology. *Sovetskaya botanika*, 1935, no. 4, pp. 25–42 (in Russian).
- Romanovskiy Yu. E. Current State of the Life Cycle Strategy Concept. *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki*, 1989, no. 11, pp. 18–31 (in Russian).
- Rylov V. M. *Rakoobraznye. Cyclopoida presnykh vod* [Crustaceans. Cyclopoida Freshwater]. *Fauna of the USSR*. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1948, vol. 3, iss. 3. 162 p. (in Russian).
- Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennyye formy pokrytosemnykh i khvoynnykh* [Ecological Morphology of Plants: Life Forms of Angiosperms and Conifers]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1962. 378 p. (in Russian).
- Smirnov N. N. Crustaceans. Chydoridae Fauna of the World. *Fauna of the USSR*. Leningrad, Nauka Publ., 1971, vol. 1, iss. 2. 553 p. (in Russian).
- Smirnov N. N. Crustaceans. Macrotrichidae and Moinidae Fauna of the World. *Fauna of the USSR*. Leningrad, Nauka Publ., 1976, vol. 1, iss. 3. 237 p. (in Russian).
- Stoiko T. G., Mazey Yu. A., Senkevich V. A. *Planktonnye kolovratki Penzenskikh vodoyemov* [Plankton Rotifers of the Penza Water Bodies]. Penza, Izdatel'stvo Penzenskogo gosudarstvennogo universiteta, 2016. 166 p. (in Russian).

Sushchenya L. M. *Kolichestvennye zakonomernosti pitaniya rakoobraznykh* [Quantitative Regularities of Crustacean Nutrition]. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1975. 208 p. (in Russian).

Chuikov Yu. S. Ecological Analysis of the Composition and Structure of Aquatic Animal Communities as a Method for Biological Assessment of Water Quality. *Russian J. of Ecology*, 1978, no. 5, pp. 53–57 (in Russian).

Chuikov Yu. S. Analysis of the Trophic Structure of the Plankton Community. In: *Osnovy izuchenii presnovodnykh ekosistem* [Foundations of the Study of Freshwater Ecosystems]. Leningrad, Zoologicheskii institut AN SSSR Publ., 1981, pp. 45–52 (in Russian).

Chuikov Yu. S. *Materialy k kadastru planktonnykh bespozvonochnykh basseyna Volgi i Severnogo Kaspiya. Kolovratki (Rotatoria)* [Materials for the Inventory of Planktonic Invertebrates in the Volga and North Caspian Basin. Rotifers (Rotatoria)]. Togliatti, Institut ekologii Volzhskogo basseina RAN Publ., 2000. 195 p. (in Russian).

Yakimov B. N., Shurganova G. V., Cherepennikov V. V., Kudrin I. A., Il'in Mu. Y. Methods for Comparative Assessment of the Results of Cluster Analysis of Hydrobiocenoses Structure (by the Example of Zooplankton Communities of the Linda River, Nizhny Novgorod Region). *Inland Water Biology*, 2016, vol. 9, iss. 2, pp. 200–208.

Barton A. D., Pershing A. J., Litchman E., Record N. R., Edwards K. F., Finkel Z. V., Kjørboe T., Ward B. A. The Biogeography of Marine Plankton Traits. *Ecology Letters*, 2013, vol. 16, no. 4, pp. 522–534.

Benedetti F., Gasparini S., Ayata S. Identifying Copepod Functional Groups from Species Functional Traits. *J. Plankton Research*, 2016, vol. 38, iss. 1, pp. 159–166.

Bledzki, I., Rybak J. *Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida)*. Switzerland, Springer International Publishing, 2016. 918 p.

Diaz S., Cabido M. Vive la Différence: Plant Functional Diversity Matters to Ecosystem Processes. *Trends Ecology Evolution*, 2001, vol. 16, iss. 11, pp. 646 – 655.

Geber M. A., Griffen L. R. Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *International J. of Plant Science*, 2003, vol. 164, pp. 21–42.

Grime J. P. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 1977, vol. 111, pp. 1169–1194.

Gower J. C. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, 1971, vol. 27, iss. 4, pp. 857–871.

Korovchinsky N. M. *Cladocera: Ctenopoda. Families Sididae, Holopediidae & Pseudopeniidae (Branchiopoda: Cladocera). Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters*. Weikersheim, Backhuys Publ. 2018. 208 p.

Kotov A., Stifter P. *Cladocera: Family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters*. Weikersheim, Backhuys Publ., 2006. 177 p.

Kotov A., Bekker E. *Cladocera: Family Eurycercidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters*. Weikersheim, Backhuys Publ., 2016. 97 p.

Legendre P., Legendre L. *Numerical Ecology*. Oxford, Elsevier, 2012. 990 p.

Litchman E., Ohman M. D., Kjørboe T. Trait-based Approaches to Zooplankton Communities. *J. of Plankton Research*, 2013, vol. 35, pp. 473–484.

Obertegger U., Smith H. A., Flaim G., Wallace R. L. Using the Guild Ratio to Characterize Pelagic Rotifer Communities. *Hydrobiologia*, 2011, vol. 662, pp. 157–162.

Padisák J., Crossetti L., Naselli-Flores L. Use and Misuse in the Application of the Phytoplankton Functional Classification: A Critical Review With Updates. *Hydrobiologia*, 2009, vol. 621, pp. 1–19.

Pavoine S., Ricotta C. Functional and Phylogenetic Similarity Among Communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, vol. 5, iss. 7, pp. 666–675.

Pomerleau C., Sastri A. R., Beisner B. E. Evaluation of Functional Trait Diversity for Marine Zooplankton Communities in the Northeast Subarctic Pacific Ocean. *J. Plankton Research*, 2015, vol. 37, pp. 712–726.

Raunkiaer Ch. *Plant Life Forms* / transl. from Danish by H. Gilbert-Carter. Oxford, Clarendon Press, 1937. 104 p.

Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a Functional Classification of the Freshwater Phytoplankton. *J. Plankton Research*, 2002, vol. 24, no. 5, pp. 417–428.

Rousseeuw P. J. Silhouettes: A Graphical Aid to the Interpretation and Validation of Cluster Analysis. *J. Computational and Applied Mathematics*, 1987, vol. 20, pp. 53–65.

Symstad A. J., Siemann E., Haarstad J. An Experimental Test of the Effect of Plant Functional Group Diversity on Arthropod Diversity. *Oikos*, 2000, vol. 89, iss. 2, pp. 243–253.

Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M., Siemann E. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 1997, vol. 277, pp. 1300–1302.

Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the Concept of Trait be Functional! *Oikos*, 2007, vol. 116, iss. 5, pp. 882–892.

Vogt R. J., Peres-Neto P. R., Beisner B. Using Functional Traits to Investigate the Determinants of Crustacean Zooplankton Community Structure. *Oikos*, 2013, vol. 122, iss. 12, pp. 1700–1709.

Walker B. H. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, 1991, vol. 8, pp. 18–23.

Supplementary material

Table

Authors: Dmitriy E. Gavrilko, Galina V. Shurganova, Ivan A. Kudrin, Basil N. Yakimov

Data type: parameters

Explanation note: Database of Functional Parameters of Freshwater Zooplankton

Link: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-290-306.suppl>
