

УДК 574.583:574.34

РОЛЬ ХИЩНИЧЕСТВА И КОНКУРЕНЦИИ В ИНВАЗИОННЫХ ПРОЦЕССАХ НА ПРИМЕРЕ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ

© 2006 г. Ю. Ю. Дгебуадзе, И. Ю. Фенева, С. В. Будаев

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,

119071 Москва, Ленинский проспект, д. 33

Поступила в редакцию 29.06.2005 г.

Методом имитационного моделирования с использованием параметров популяций ветвистоусых ракообразных изучали изменения видового состава и динамики популяций зоопланктонных организмов при разных уровнях воспроизводства пищевого ресурса и пресса хищника. В моделях создавались ситуации, сходные с вселением в водоемы чужеродных видов. Оказалось, что в отсутствие хищника вселение новых видов в зоопланктонное сообщество затруднено, а при его наличии количество сосуществующих видов значительно возрастает. Данная закономерность справедлива только при высоких уровнях воспроизводства пищевого ресурса. В олиготрофных водоемах может выживать только один конкурент. Пресс хищников способствует увеличению биоразнообразия. Вселение хищника приводит к “каскадному эффекту”, изменяя видовой состав всех нижестоящих трофических уровней.

ВВЕДЕНИЕ

Изменение видового состава сообществ водных организмов может происходить в связи со многими причинами. В пресноводном зоопланктоне особенно велика роль инвазий, так как сопротивляющим его организмам легче преодолевать сухопутные границы между экосистемами [7]. Примеры таких инвазий – распространение *Daphnia parvula* Fordyce из Северной Америки в озера Италии [32], проникновение ветвистоусого рака *Cercopagis pengoi* (Ostrootov) из Понто-Каспийского бассейна в Балтийское море и Великие озера США [21, 25, 26], а также внедрение *Hemimysis* в водохранилище Нидерланд [29], нанесшие значительный ущерб их зоопланктонным сообществам. Вселение нового вида в сообщество не может не сказаться на структуре и функционировании сообщества и экосистемы в целом. Не следует забывать о том, что, как показывает опыт, восстановление сообщества и “очистка” его от видов-вселенцев требует огромных усилий и затрат, если вообще возможны.

Данные обстоятельства придают особую важность исследованиям, позволяющим предсказать вселение чужеродных видов в тот или иной водоем [5, 6, 8, 27, 30]. В таких исследованиях продуктивны подходы, позволяющие “проиграть” ситуации с разными параметрами вида-вселенца и сообщества-реципиента. Один из таких методических подходов – имитационное математическое моделирование биологических систем с использованием параметров реальных популяций организмов.

Успех расселения животных в большой степени зависит от биотических взаимоотношений –

количества пищи, конкуренции и хищничества. Влияние каждого из этих факторов на развитие зоопланктона рассматривается в работах [11, 12, 16, 24, 28, 34]. Однако мало известно, как биотические взаимоотношения влияют на динамику популяций зоопланктона.

Цель работы – методом имитационного моделирования показать, как меняется видовой состав сообществ в зависимости от уровня воспроизводства пищи и пресса хищника; исследовать, зависит ли уязвимость сообщества к инвазиям от его сложности. Дело в том, что выдвинутая Элтоном [5] гипотеза, согласно которой простые сообщества обладают большей уязвимостью к инвазиям, в последнее время все чаще не подтверждается конкретными фактами [22].

Прототипами объектов исследования выбраны ветвистоусые ракообразные, так как они легко расселяются по всему миру в результате переноса эфиопиев и служат важными компонентами пресноводных планктонных сообществ [1].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На основании результатов собственных экспериментальных исследований и литературных данных разработана модель динамики численности ветвистоусых ракообразных в условиях дефицита пищи. Динамика популяций видов задавалась в модели рядом зависимостей популяционных параметров от концентрации пищи (хлореллы). Концентрацию пищи определяли как результирующую ее воспроизводства и выедания. Численность видов вычисляли по стадиям развития с учетом притока новых особей на данную стадию и

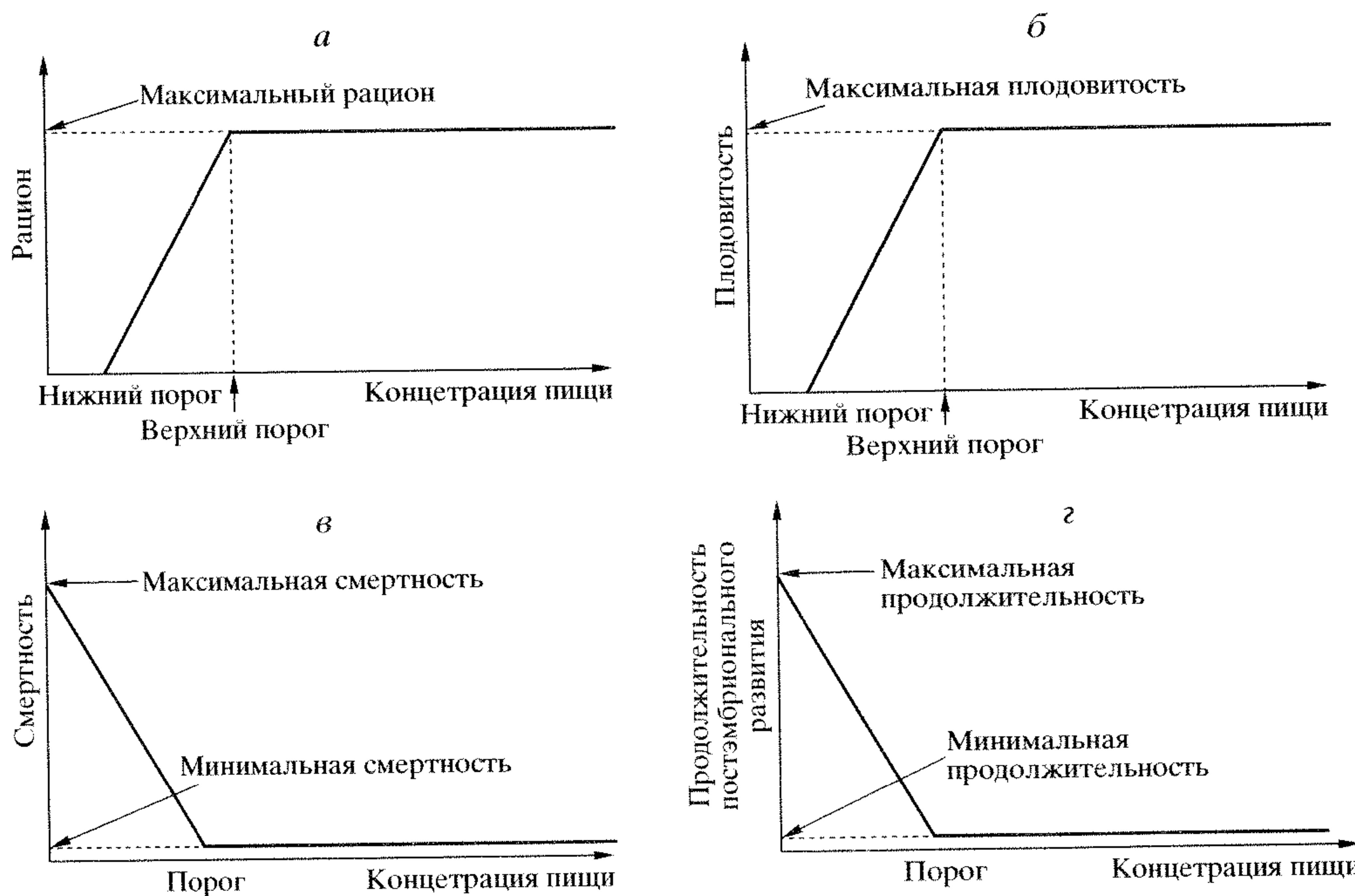


Рис. 1. Общий вид зависимостей популяционных параметров модельных видов от концентрации пищи: *а* – рацион, *б* – плодовитость, *в* – смертность, *г* – продолжительность постэмбрионального развития.

оттока вследствие их перехода на новую стадию и смертности. Соответствующие уравнения, использовавшиеся в модели, опубликованы ранее [4].

Общий вид этих зависимостей представлен на рис. 1. Связь популяционных параметров с концентрацией пищи описывали кусочно-линейной функцией. Модельные виды различались нижними и верхними пороговыми концентрациями пищи для исследуемых популяционных показателей, а также максимальными значениями этих показателей (рис. 1). В модель введены зависимости от концентрации пищи следующих показателей: рационов раков и их смертности на разных стадиях, плодовитости и продолжительности постэмбрионального развития, размеров тела и возраста особей. В модели учитывали задержку реакции популяционных параметров в ответ на изменение концентрации пищи, имитирующую запас питательных веществ у особей. Таким образом, сделана попытка максимально отразить все особенности жизненного цикла реальных видов ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) – прототипов модельных объектов.

Влияние хищника (рыб) моделировали путем изменения функции смертности. При этом учитывали избирательность хищника по размерам и плотность ракообразных. Размер тела особей был линейно связан с их максимальным рационом.

Параметр *P* определял избирательность хищника по размерам. Предполагалось, что размер особей связан прямой пропорциональной зависимостью с величиной рациона. Параметр *P* варьи-

ровал в пределах изменения величины минимальной смертности для каждого вида и каждой стадии развития. Хищник не влиял на пороговую концентрацию пищи при изменении смертности. Максимальное значение смертности тоже не изменялось при действии хищника. В этой связи при увеличении минимальной смертности соответствующим образом изменялась и кривая, описывающая изменение смертности ниже порогового уровня.

Значение *P* для каждого гипотетического вида и каждой стадии развития определялось в зависимости от величины их максимальных рационов *R_{max}*, имитирующих величину размера особей:

$$P = M_{\min} \quad \text{при } R_{\max} \leq R_{\min}^{\text{fix}},$$

$$P = \omega_1 R_{\max} + \omega_2 \quad \text{при } R_{\min}^{\text{fix}} < R_{\max} < R_{\max}^{\text{fix}},$$

$$P = M_{\min}^{\max} \quad \text{при } R_{\max} \geq R_{\max}^{\text{fix}},$$

$$\text{где } M_{\min}^{\max} = \rho M_{\min}, \quad M_{\min}^{\max} \leq M_{\max},$$

где *R_{min}^{fix}* и *R_{max}^{fix}* – пределы варьирования *R_{max}* (минимум и максимум) для ветвистоусых ракообразных, ω_1 и ω_2 – задаваемые параметры данной линейной функции, *M_{min}* – минимальная смертность, *M_{min}^{max}* – максимальное значение минимальной смертности, имитирующее максимальный пресс хищника, *M_{max}* – максимальная смертность. Параметр ρ определял пресс хищничества, связанного с размером тела, и в разных модельных экспери-

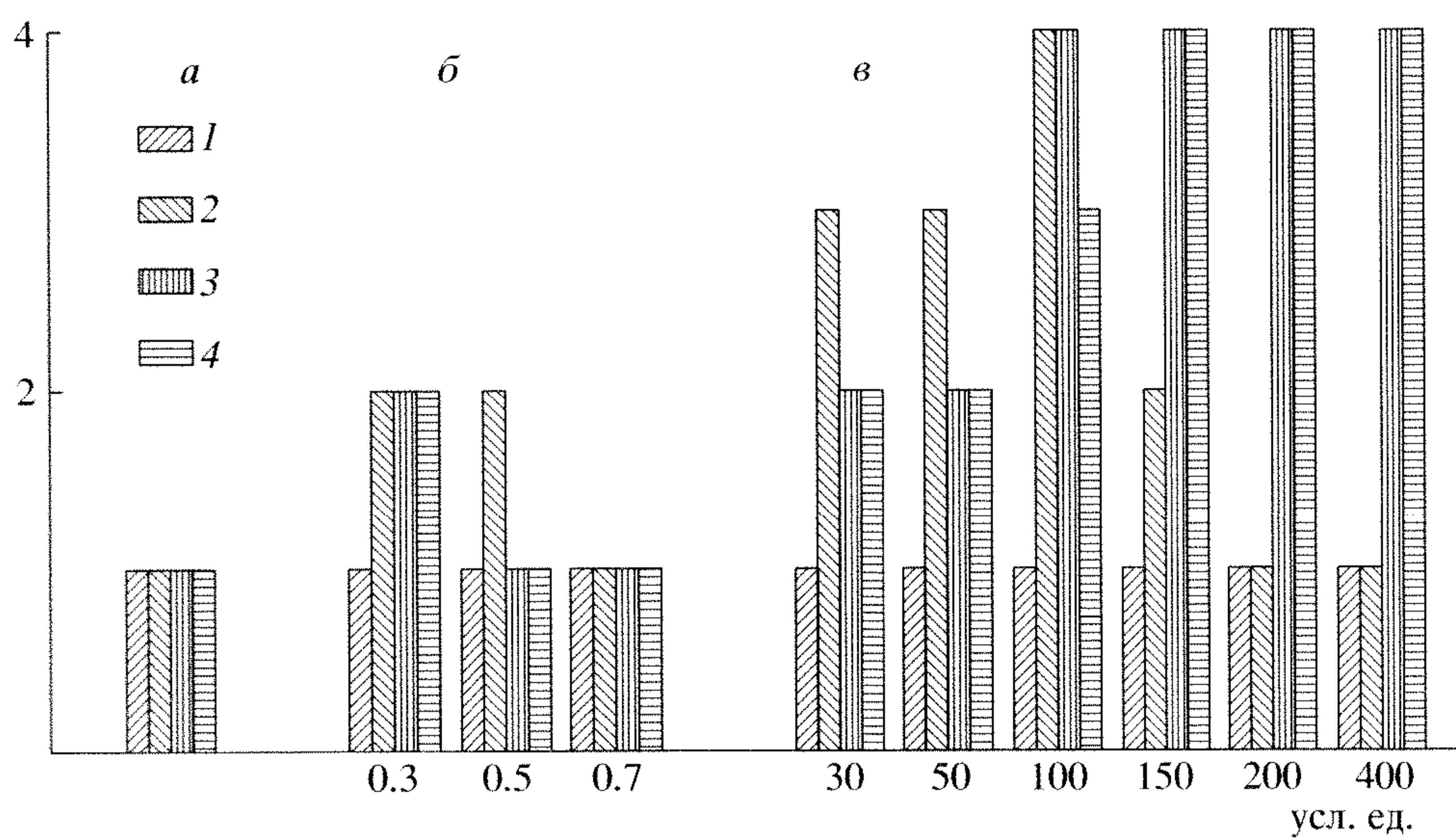


Рис. 2. Количество сосуществующих видов (ось ординат) при разных уровнях воспроизводства пищи в зависимости от пресса хищника (ось абсцисс): *а* – отсутствие хищника, *б* – хищник, избирательно выедающий жертв в зависимости от их размера, *в* – хищник, избирательно выедающий жертв в зависимости от размера и плотности популяции; условия: 1 – олиготрофные (P/B -коэффициент 0.4), 2 – мезотрофные (P/B -коэффициент 0.8), 3 – эвтрофные (P/B -коэффициент 2.4), 4 – гипертрофные (P/B -коэффициент 4.0).

ментах варьировал от нуля, когда хищничество отсутствовало, до единицы, когда пресс хищничества достигал максимума. R_{\min}^{fix} и R_{\max}^{fix} (на хлорелле) принимались равными соответственно 300 и 20000 кл./мл [3].

Поскольку в природе часто наблюдается переключение хищников с малочисленной жертвой на многочисленную при сохранении избирательности по размерам, значение ρ в наших модельных экспериментах изменялось в зависимости от плотности ветвистоусых ракообразных (N):

$$\rho = \frac{N}{N_{\max}} \quad \text{при } N < N_{\max},$$

$$\rho = 1 \quad \text{при } N \geq N_{\max},$$

где N_{\max} – максимальная численность, при которой значение пресса хищничества ρ достигает максимального значения 1 ($\rho = 0$ при $N = 0$). В этом случае оценкой пресса хищничества становится значение N_{\max} , определяющее скорость роста ρ при увеличении численности N . В наших модельных экспериментах значение N_{\max} варьировало от 100 до 2000 экз./л.

Проведены три серии модельных экспериментов: 1 – без учета хищничества как такового (при этом параметр P приравнивали нулю), 2 – величина минимальной смертности определялась значением P , изменяясь в зависимости от размера тела, пресс хищничества определялся параметром ρ , 3 – величина минимальной смертности варьировалась в зависимости от размера тела и от численности кладоцер, пресс хищничества определялся величиной N_{\max} (в свою очередь, определяющей

значение ρ). Исследование влияния хищничества на исход конкуренции между видами проводили при разных уровнях воспроизводства пищи, P/B -коэффициенты (отношение суточной продукции к биомассе) которых равнялись 0.4 (олиготрофные водоемы), 0.8 (мезотрофные), 2.4 (эвтрофные) и 4.0 (гипертрофные водоемы).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При моделировании комбинаций из пяти видов, конкурирующих за один ресурс в отсутствие пресса хищника, при всех P/B -коэффициентах в большинстве случаев происходило конкурентное вытеснение и, как у Гаузе [13], в водоеме оставался лишь один вид (рис. 2а), реже – два. В олиготрофных условиях один вид оставался в 99% случаев. В эвтрофных условиях один вид отмечался в 80% случаев, два вида – в 20%. В мезотрофных условиях два вида сосуществовали в 11% случаев. Полученные данные находятся в соответствии с таковыми по природным сообществам. В работах Ранта [31], где исследовался видовой состав ветвистоусых ракообразных в горных временных водоемах в отсутствие пресса хищников, только в 20 водоемах из 199 обнаружено сосуществование двух видов *Daphnia*. В 90 водоемах найдена лишь крупная *Daphnia magna* Straus, в 60 – мелкая *Daphnia longispina* Müller и в 22 – *Daphnia pulex* De Geer. Как в модели, так и в природе при конкуренции за один ресурс наблюдалось сосуществование не более двух видов, а в остальных случаях происходило конкурентное вытеснение. Согласно результатам моделирования, вероятность сосуществова-

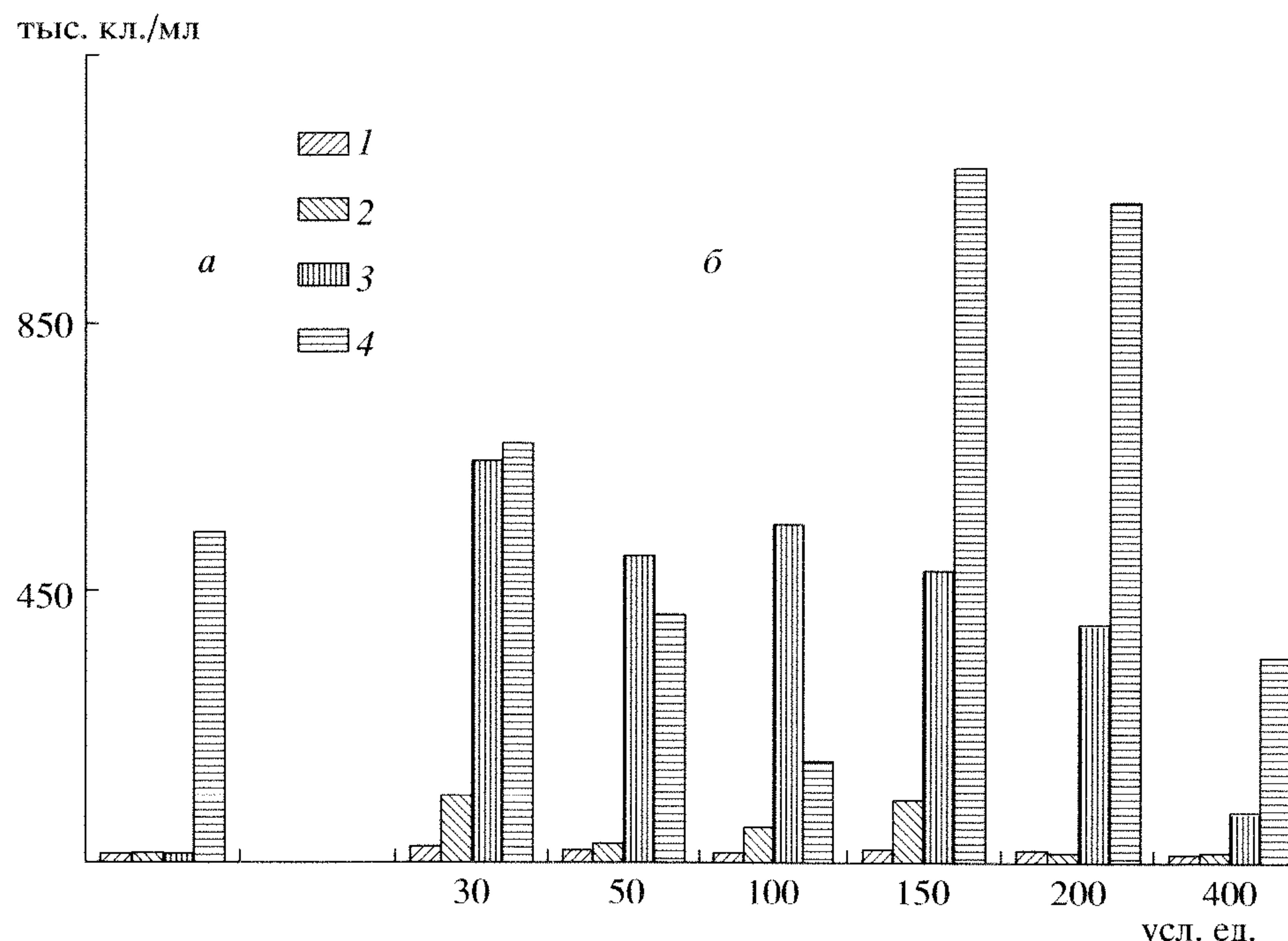


Рис. 3. Средняя концентрация пищи (ось ординат) при разных уровнях воспроизводства пищи в зависимости от пресса хищника (ось абсцисс): *б* – хищник, избирательно выедающий жертв в зависимости от их размера и плотности популяции. Остальные обозначения, как на рис. 2.

ния конкурирующих видов зависит от уровня воспроизводства ресурса. С повышением уровня трофности учащаются случаи сосуществования двух конкурентов.

Когда в систему вводился хищник, то количество сосуществующих видов в системе увеличивалось. На рис. 2б показано количество сосуществующих видов для случая, когда избирательность хищника выражена только по отношению к размеру особей. При этих условиях наблюдается значительно больше случаев сосуществования двух видов, чем без хищника. В природе хищник часто переключается с малочисленной жертвой на многочисленную, при этом сохраняя избирательность по размеру (рис. 2в). Количество видов, способных сосуществовать при конкуренции за один ресурс, возрастает с увеличением пресса хищника в эвтрофных и гипертрофных водоемах до четырех. В олиготрофных условиях, как и без хищника, в результате конкуренции чаще выживает один вид. В мезотрофных условиях количество сосуществующих конкурентов при низком прессе хищника достигает четырех, как и в эвтрофных, но при повышении пресса хищника падает до одного, как и при низком уровне воспроизводства пищи. По-видимому, в мезотрофных водоемах уровень воспроизводства пищи недостаточен для компенсации возросшего пресса хищника. Таким образом, возможность вселения новых видов в планктонное сообщество, а в результате и его разнообразие определяются трофностью водоема и прессом хищника.

При вселении хищника в водоем средняя концентрация пищи возрастает при всех уровнях троф-

ности (рис. 3). В гипертрофных водоемах средняя концентрация достаточно велика и в отсутствие хищника. Повышение средней концентрации пищи в водоеме при вселении хищника, по-видимому, связано с менее полным ее выеданием, чем в водоемах с незначительным прессом хищника.

При исследовании изменчивости численности видов ракообразных, выражаемой в величине размаха осцилляций, определяемого как стандартное отклонение от средней величины, наблюдалось, что в отсутствие хищничества во всех случаях, кроме гипертрофных водоемов, происходит усиление осцилляций (рис. 4). В некоторых работах [15] предполагают, что большой размах колебаний численности создает условия для сосуществования видов. Однако результаты исследования свидетельствуют о том, что в гипертрофных условиях, несмотря на сильные колебания плотности раков в отсутствие хищника, как и в олиготрофных условиях, сосуществования более двух конкурирующих видов не происходит. Это позволяет заключить, что именно пресс хищника создает условия для сосуществования конкурирующих видов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно гипотезе Элтона [5], основанной на материалах по островным экосистемам, вероятность вселения новых видов в простые сообщества выше, чем в сложные. Однако в последнее время появились данные, противоречащие этой гипотезе [17, 19, 20, 22, 23, 36]. Авторами показано, что в простой системе в отсутствие хищника кон-

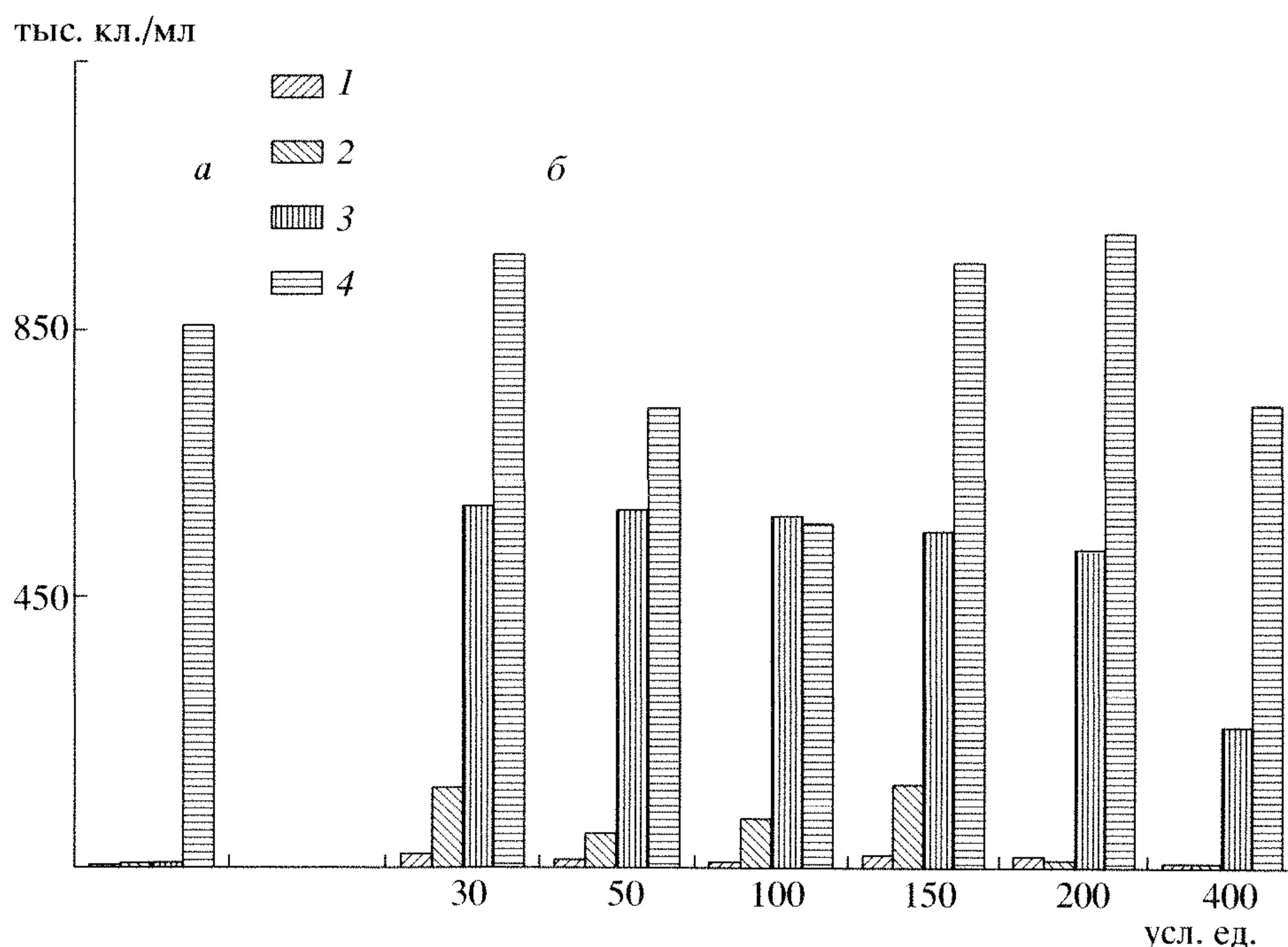


Рис. 4. Размах колебаний концентрации пищи (стандартное отклонение от средней величины) (ось ординат) при разных уровнях воспроизведения пищи в зависимости от пресса хищника (ось абсцисс). Обозначения 1–4, как на рис. 2; а и б – как на рис. 3.

кurenция может выступать мощным барьером против вселения новых видов. Чужеродный вид в этом случае может вселиться, если вытеснит аборигенный вид. При этом вид-вселенец должен быть гораздо более сильным конкурентом, так как аборигенный вид имеет громадное преимущество в численности.

Вселение хищника создает возможность для вселения нескольких конкурентов в сообщество стоящего ниже трофического уровня. Видовое разнообразие увеличивается, но до определенного предела. Моделирование показало, что для ветвистоусых ракообразных с повышением пресса хищника количество конкурирующих видов возрастает от одного-двух до четырех-пяти, после чего пополнение сообщества прекращается, и появление нового вселенца становится возможным только в результате конкурентного исключения. Таким образом, вопрос о том, куда легче вселиться – в сложное или простое сообщество, – может быть решен, если принять во внимание не только уровень трофности и возможную конкуренцию с видами-аборигенами, но и наличие в сообществе хищников.

Результаты, полученные на основании данной модели, находятся в соответствии с предположением Глинич [14], что рыбы-планктофаги способствуют поддержанию высокого видового разнообразия зоопланктона. В водоемах, где рыб нет, число видов планктофагов меньше,

чем там, где рыбы многочисленны. Хищники, как полагает Глинич [14], поддерживают плотность популяций зоопланктона на уровне ниже плотности насыщения и тем самым создают условия для существования разных видов независимо от интенсивности их размножения. Увеличение разнообразия после зарыбления водоема показано также в работах Коринека с соавт. [18] и Фота с соавт. [9, 10]. Там, где пресс рыб отсутствует, ключевым фактором становится конкуренция за пищу, не допускающая существование конкурентов, поэтому зоопланктон в них представлен, как правило, одним видом. В качестве примеров таких простых водных экосистем приводятся Большое Соленое озеро (США), оз. Чарни (Польша), а также некоторые озера в Андах, Альпах и других местах [14].

Глинич [14] отмечает также, что вселение рыб приводит к повышению трофности водоема. Согласно результатам моделирования, увеличение средней концентрации пищи в водоеме после вселения хищника происходит вследствие избирательного выедания жертв хищником. Стремление одновременно повысить рыбопродуктивность и улучшить качество воды невозможно, поэтому такие попытки заканчивались неудачами.

Несмотря на то что результаты авторов получены на материалах по планктонным ракообразным, вероятно, описанные закономерности могут

быть применены и для других групп животных в случаях, когда важным фактором регуляции численности выступают конкуренция и хищничество. Показано, что у копытных при большом видовом разнообразии нагрузка на разные виды со стороны хищника распределяется равномерно и не дает ни одной из популяций видов-жертв достигнуть высокой численности. Кроме того, хищники не сразу осваивают новую жертву, что смягчает конкуренцию и дает дополнительные преимущества виду-вселенцу. Вероятность внедрения нового вида в этом случае повышается [2]. Поскольку подсение хищника ослабляет конкуренцию и способствует увеличению разнообразия в сообществах жертв, при удлинении трофической цепи следует ожидать расширение видового состава на каждом из стоящих ниже трофических уровней. Инвазии часто могут вызывать в экосистемах “каскадный эффект”. Чем выше трофический уровень, на котором произошла инвазия, тем значительнее будут перестройки в сообществе. Вселение рыб в безрыбные водоемы приводило к массовому цветению водорослей, драматическим изменениям биоразнообразия, тогда как масштаб последствий при увеличении первичной продукции был значительно меньше [14].

Возможно, многие случаи так называемого инвазийного обвала, известного в зарубежной литературе как “invasion meltdown” [33, 35], когда после проникновения одного чужеродного вида в сообщество вселяются сразу несколько видов, объясняются теми же причинами, которые приводили к увеличению разнообразия в рассматриваемой модели для планктона: уровнем воспроизведения пищи и наличием хищника.

Существует большое количество объяснений повсеместному усилению процессов биологических инвазий чужеродных видов. Одной из главных причин этого явления считают антропическое воздействие на экосистемы. Механизм такого воздействия часто может заключаться в ослаблении конкурентных взаимодействий, что, подобно действию хищника, делает нарушенные человеком сообщества более уязвимыми к инвазиям.

Выводы. Имитационное математическое моделирование, где прототипами выбраны ветвистоусые ракообразные, показало, что вселение хищника (рыбы) ослабляет межвидовую конкуренцию в сообществе. При имитации условий эвтрофных водоемов наблюдается увеличение числа существующих видов. Уязвимость модельных сообществ зоопланктона по отношению к инвазиям чужеродных видов возрастает с повышением как трофности водоема, так и прессы хищника.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49147а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
2. Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрина Г.Д. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 576 с.
3. Сущеня Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 206 с.
4. Фенева И.Ю., Будаев С.В. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: Матер. рос.-амер. симп. по инвазионным видам. Борок, 2003. С. 35–49.
5. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Иностр. лит., 1960. 230 с.
6. Bij de Vaate A., Jazdzewsk K., Ketelaars H.A.M. et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. V. 59. P. 1159–1174.
7. Bollens S.M., Cordell J.R., Avent S., Hooff R. Zooplankton invasions: a brief review, plus two case studies from the northeast Pacific Ocean // Hydrobiologia. 2002. V. 480. P. 87–110.
8. Ehrlich P.R. Which animal will invade // Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. N.Y.: Springer-Verlag, 1986. P. 79–95.
9. Fott J., Korinek V., Prazakova M. et al. Seasonal development of phytoplankton in fish ponds // Int. Rev. gesam. Hydrobiol. 1974. Bd 59. S. 629–641.
10. Fott J., Desortova B., Hrbacek J. A comparison of the growth of flagellates under heavy grazing stress with a continuous culture // Contin. Cultiv. Microorganisms: Proc. 7th Symp. Prague, 1980. P. 395–401.
11. Frank P.W. A laboratory study of intraspecies competition in *Daphnia pulicaria* (Forbes) and *Simocephalus vetulus* O.F. Müller // Physiol. Zool. 1952. V. 25. P. 178–204.
12. Frank P.W. Coaction in laboratory populations of the two species of *Daphnia* // Ecology. 1957. V. 38. P. 510–518.
13. Gause G.J. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals // J. Exp. Biol. 1935. V. 12. P. 44–48.
14. Gliwicz Z.M. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals // Excellence in Ecol. Plön: Int. Ecol. Inst., 2003. Bd 12. 379 S.
15. Huisman J., Weissing F.J. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos // Nature. 1999. V. 402. P. 407–410.
16. Hu S.S., Tessier A.J. Seasonal succession and the strength of intra- and interspecific competition in a *Daphnia* assemblage // Ecology. 1995. V. 76. P. 2278–2294.
17. Knops J.M.H., Griffin J.R., Royalty A.C. Introduced and native plants of the Hastings reservation central coastal California: a comparison // Biol. Conserv. 1995. V. 71. P. 115–123.
18. Korinek V., Fott J., Fuksa J. et al. Carp ponds in Central Europe // Managed aquatic ecosystems. Amsterdam: Elsevier, 1987. P. 29–62.

19. Kruger F.J., Breytenbach G.J., MacDonald I.A.W., Richardson D.M. The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions // Biological invasions: a global perspective. Chichester: John Wiley, 1989. P. 181–213.
20. Lawlor L.R. Direct and indirect effects of n-species competition // *Oecologia*. 1979. V. 43. P. 355–364.
21. Laxton C.L., McPhedran K.N., Makarewicz J.C., Telesh I.V. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // *Freshwater Biol.* 2003. V. 48. P. 2094–2106.
22. Levine J.M., D'Antonio C.M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility // *Oikos*. 1999. V. 87. P. 15–26.
23. Levine S.H. Competitive interactions in ecosystems // *Amer. Nat.* 1976. V. 110. P. 903–910.
24. Lynch M. Complex interactions between natural coexploiters – *Daphnia* and *Ceriodaphnia* // *Ecology*. 1978. V. 59. P. 552–564.
25. MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A. et al. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian cladoceran predator *Cercopagis pengoi* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1999. V. 56. P. 1–5.
26. Makarewicz J.C., Grigorovich I.A., Mills E. et al. Distribution, fecundity and genetics of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (Crustacea, Cladocera) in Lake Ontario // *J. Great Lakes Res.* 2001. V. 27. P. 19–32.
27. McMahon R.F. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: selection versus resistance // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. V. 59. P. 1235–1244.
28. Neill W.E. Experimental studies microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization // *Ecology*. 1975. V. 56. P. 809–826.
29. Ojaveer H., Leppakoski E., Olenin S., Ricciardi A. Ecological impact of Ponto-Caspian invaders in the Baltic sea, European inland waters and the Great Lakes: an inter-ecosystem comparison // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2002. P. 412–425.
30. Pimm S.L. Theories of predicting success and impact of introduced species // *Biological Invasions: a global perspective*. N.Y.: Wiley and Sons, 1989. P. 351–368.
31. Ranta E. Niche of *Daphnia* species in rock pools // *Arch. Hydrobiol.* 1979. Bd 87. S. 205–223.
32. Ricciardi N., Giussani G., Margaritora F., Couchaud B. Population dynamics of the pioneer population of *Daphnia parvula*, Fordyce during the invasion of Lake Candia (Northern Italy) // *J. Limnol.* 2004. V. 63. № 1. P. 44–52.
33. Richardi A. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasion meltdown” occurring in the Great Lakes? // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. P. 2513–2525.
34. Romare P., Bergman E., Hansson L.A. The impact of larval and juvenile fish on zooplankton and algal dynamics // *Limnol., Oceanogr.* 1999. V. 44. P. 1655–1667.
35. Simberloff D., Von Holle B. Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? // *Biological invasions*. 1999. V. 1. P. 21–32.
36. Stone L., Roberts A. Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors // *Ecology*. 1991. V. 72. P. 1964–1972.

Investigation of Competition and Predation Impacts on Invasive Processes in Zooplankton Communities

Yu. Yu. Dgebuadze, I. Yu. Feniova, S. V. Budaev

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS,
119071 Moscow, Leninsky Pr., 33, Russia*

We studied changes in species structure and dynamics of zooplankton population at various levels of food supply and predator pressure by use of mathematical simulation methods. We simulated conditions similar to those under which invasions are likely to occur. Our simulations show that when predators are absent, penetration of alien species into the communities are less probable, but when predators are present, the number of coexisting species increases. Such trends were apparent only at high levels of food supply. Under oligotrophic conditions only one competitor survived. Predator pressure promoted higher biodiversity. Predator pressure resulted in a “cascade effect”, changing species structure of all lower trophic levels.