

Российская Академия Наук



ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ В ГОЛАРКТИКЕ

INVASION OF ALIEN SPECIES IN HOLARCTIC



Российская академия наук

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцева

**ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ
В ГОЛАРКТИКЕ**

материалы

российско-американского симпозиума по инвазийным видам,

Борок, Ярославской области, Россия,

27—31 августа 2001 г.

Борок, 2003

В книге представлены материалы Американо-российского симпозиума по инвазийным видам, 27—31 август 2001, Борок, Россия. Материалы сгруппированы по четырем основным разделам: Общие проблемы, Растения, Беспозвоночные, Рыбы. Обсуждается обширный спектр проблем, связанных с появлением и распространением инвазийных растений и животных. Борок, 2003. С. 428.

Книга рассчитана на широкий круг специалистов: лимнологов, гидробиологов, экологов, ботаников, зоологов, географов, специалистов по охране природы, работников рыбного хозяйства.

Спонсоры:

США: Отдел биологических ресурсов Геологической службы США, Агентство охраны окружающей среды США, Служба леса Министерства сельского хозяйства США, Смитсонианский Центр исследований окружающей среды, Служба рыбы и дичи США, Национальная администрация океанов и атмосферы

Ответственные редакторы:

академик Д. С. Павлов,
доктор биологических наук Ю. Ю. Дгебуадзе,
кандидат биологических наук Л. Г. Корнева
кандидат биологических наук Ю. В. Слынько

Редакционная коллегия:

кандидат биологических наук Д. Ф. Павлов,
кандидат биологических наук Г. Х. Щербина

Компьютерная верстка:

А. И. Цветков

Перевод с английского:

Д. Ф. Павлов

© Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, 2003
© Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцева РАН, 2003



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
152742 п/о Борок, Некоузский район, Ярославская область
Телефон/факс: (08547) 2-40-42
e-mail: ibiw@mail.ru
WWW: <http://www.ibiw.yaroslavl.ru>

ВВЕДЕНИЕ

Настоящее издание представляет собой сборник статей по докладам, заслушанным на американо-российском симпозиуме по инвазийным видам, который прошел в августе 2001 года в поселке Борок Ярославской области.

Проблема биологических инвазий чужеродных видов стала актуальной для человечества со второй половины XX-го века. Именно ученые обратили внимание на то, что хозяйственная деятельность человека по деформации природных экосистем, строительство каналов и тоннелей, интенсификация перевозок грузов, искусственная интродукция привели к гигантскому росту числа случаев расширения видами живых организмов своих естественных ареалов. Понимание важности исследований и практических мероприятий в отношении инвазийных видов теперь пришло и к руководителям многих государств. Подписанная в 1992 году в Рио-де-Жанейро «Конвенция о биологическом разнообразии» содержит специальный раздел о предотвращении и смягчении воздействий чужеродных видов на биологическое разнообразие природных экосистем.

Чтобы понять важность проблемы биологических инвазий чужеродных видов достаточно привести несколько примеров, касающихся нашей страны: колорадский жук, сорняки рода амброзия, золотистая картофельная нематода, фитопатогенный гриб фомопсис подсолнечника, гребневик мнемиопсис, моллюск дрейссена, ракач церкопагис, рыба ротан.

Почему симпозиум в Борке организовали именно Россия и США? Этому есть несколько причин. Прежде всего, проблема инвазий чужеродных видов в силу обширности территории наших стран ставит перед учеными и практиками охраны природы довольно схожие задачи. В частности, перенос видов из одного зоogeографического региона или водного бассейна в другой у нас не сопровождается пересечением государственной границы, что существенно облегчает проникновение чужеродных видов в новые экосистемы. Кроме того, американский континент несколько раньше и в большей степени пострадал от пришельцев. Соответственно для российских специалистов важно использовать уже имеющийся опыт, полученный американскими коллегами. В последние годы в связи с интенсификацией транспорта между нашими странами существенно возросло число видов, которыми обмениваются наши страны (например, у нас появился американский гребневик, в Северной Америке расселяются наши дрейссена и ерш). В связи с этим необходим обмен информацией между специалистами по вопросам быстрой идентификации и оценки риска воздействия вселенцев на аборигенные экосистемы. И, наконец, симпозиум в Борке проводился в рамках российско-американского соглашения в области охраны окружающей среды (Проблема 5 «Охрана природы и организация заповедников»). Этому соглашению уже более трех десятков лет и оно принесло большую пользу делу сохранения живой природы в обеих странах. Долговременные контакты между

- Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты, 2000, 35—50.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Завьялов Н. А., Иванов В. К., Крылов А. В. Локальное биоразнообразие и гетерогенность среды (на примере «бобровых рек» Дарвинского заповедника) // В сб.: Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Материалы международной конференции, Москва, 21—23 апреля 1999 г. (под ред. Д. С. Павлова, М. И. Шатуновского), М., 2000, 84—91.
- Завьялов Н. А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике // Автореф. дисс. канд. наук, М., 1999, 25 с.
- Зайцев Ю. П. Морские гидробиологические исследования Национальной академии наук Украины в 90-е годы XX столетия. Шельф и приморские водоемы Черного моря // Гидробиол. журн., 1998, т. 34, вып. 6, 3—21.
- Колесников В. В. Енотовидная собака // Акклиматизация и биотехника в системе управления популяциями охотничих животных, Киров, 2001, 128—133.
- Красовский Л. И., Чашухин В. А. Влияние ондатры на водную растительность // В кн.: Ондатра: морфология, систематика, экология, М.: Наука, 1993. 472—475.
- Крылов А. В., Завьялов Н. А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1998, 103, 5, 3—7.
- Кучерук Н. В., Басин А. Б., Котов А. В., Чикина М. В. Макрообентос рыхлых грунтов Северокавказского побережья Черного моря: многолетняя динамика сообществ // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря, М.: Наука, 2002, 289—297.
- Насимович А. А. Экологические аспекты акклиматизации енотовидной собаки в европейской части СССР // Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1984, т. 89, вып. 4, 8—19.
- Национальная Стратегия сохранения биоразнообразия России, М., 2001, 76 с.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология, М.: Высшая школа, 1971, 472 с.
- Чухчин В. Д. Рапана (*Rapana venosa*) на Гудаутской устричной банке // Тр. Севастоп. Биол. Станции, 1961, т. 14, 180—189.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ИНВАЗИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЛУАТАЦИОННОЙ КОНКУРЕНЦИИ

Фенева И. Ю., Будаев С. В.

Институт проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, Россия,
E-mail: eneva@mail.ru, sbudaev@mail.ru

Введение

В случае внедрения какого-либо чужеродного вида в сообщество первичным фильтром выступают факторы среды. Абиотические условия среды сразу отсеивают все неприспособленные к данным условиям жизни виды. Вторичным же барьером являются конкурентные отношения чаще всего пищевые. Однако, если в случае с физико-химическими характеристиками среды мы можем предсказать без особых проблем приемлемы ли данные условия для конкретного вселенца или нет, то конкурентные отношения являются значительно более сложным фактором, требующим более объемного анализа биологических характеристик. Даже если нам известны зависимости основных биологических параметров всех исследуемых конкурирующих видов, мы не можем путем простого анализа предугадать исход конкуренции отчасти оттого, что конкурентное преимущество складывается из взаимодействия множества биологических характеристик, и отчасти потому что преимущество конкурирующих видов может переходить от одного вида к другому в процессе развития популяций. Поэтому в такого рода исследованиях широко применяются математические модели, увязывающие все возможные биологические характеристики конкурентов и способные учитывать их изменения в процессе динамики их численности (Robinson, Valentine, 1979; Case, 1990, 1991; Law, Morton, 1996; McCann, 1998; Fox, Morin, 2001 и др.).

Само по себе явление конкуренции известно очень давно. Еще Чарлз Дарвин (Darwin, 1905) оценил огромную роль конкурентных отношений в организации структуры сообществ и видообразовании. Эксплуатационной, или пищевой, конкуренции принадлежит большая роль в установлении видовой структуры сообществ и определении численного обилия составляющих их популяций (Brian, 1956; Allan, 1974; Матвеев, 1976). Многие авторы показали, что конкуренция является мощным барьером против проникновения в сообщество чужеродных видов (Case, 1990, 1991; Law, Morton, 1996 и др.). На основе модельных исследований

по изучению роли конкуренции в инвазионных процессах даже было выдвинуто предположение, что чем богаче по числу конкурирующих видов сообщество, тем сильнее оно будет противостоять вторжению в него чужеродных видов, даже в случае попытки вселения более сильных конкурентов (Gilpin, Nase, 1976). Данное предположение находится в соответствии с теоретическим более широким выводом Элтона (Elton, 1958), сделанного на основе анализа инвазионных процессов, главным образом, на океанических островах о том, что более сложные сообщества менее уязвимы при вторжении чужеродных видов, чем простые системы. Однако в последнее время появилось достаточно много сведений, противоречащих уже ставшему широко известным положению Элтона (Levine, 1976; Lawlor, 1979; Kruger et al, 1989; Stone, Roberts, 1991; Knops et al, 1995; Levine, D'Antonio, 1999 и др.).

В связи с тем, что существуют противоречивые представления о природе инвазий, мы решили проанализировать этот процесс при разных условиях реализации конкурентного преимущества видов. Поскольку было решено изучать эксплуатационный тип конкуренции, то целью данной работы было изучить исход конкуренции между видами при разных условиях воспроизведения пищевого ресурса. Поставленная цель была бы невыполнима без относительной оценки конкурентного преимущества видов, что являлось еще одной задачей настоящего исследования.

Выбор и описание гипотетических видов

В качестве объектов исследования были выбраны ветвистоусые ракообразные. Это было связано, во-первых, с тем, что между этими видами в природе часто устанавливаются конкурентные отношения (Weglenska, 1971; Матвеев, 1976; Gliwicz, 1977; Гиляров, 1980 и др.); во-вторых, они имеют короткое время генерации, что облегчает расчет; и в-третьих, они достаточно сложны, так, что в пределах этой группы наблюдаются различные стратегии выживания в условиях дефицита пищи.

Для моделирования были выбраны пять гипотетических видов. Обозначать их будем цифрами от 1 до 5. При выборе зависимостей физиологических и популяционных параметров от концентрации пищи для гипотетических видов мы не стремились приблизить их к какому-то конкретному виду. Поэтому все величины параметров и вид зависимостей были условными. Однако принципиальные черты задаваемых зависимостей и пределы варьирования популяционных параметров соответствовали данным литературы и результатам собственных опытов с ветвистоусыми ракообразными. Поскольку многие характеристики особей (размер кладки, смертность, продолжительность жизни и т. д.) связаны с размером тела (Neill, 1975; Lampert, Schober, 1980 и др.), то функции подбирались в соответствии с их условными размерами таким образом, что увеличение условного размера видов происходило постепенно от 1 (самый мелкий вид) до 5 (самый крупный вид).

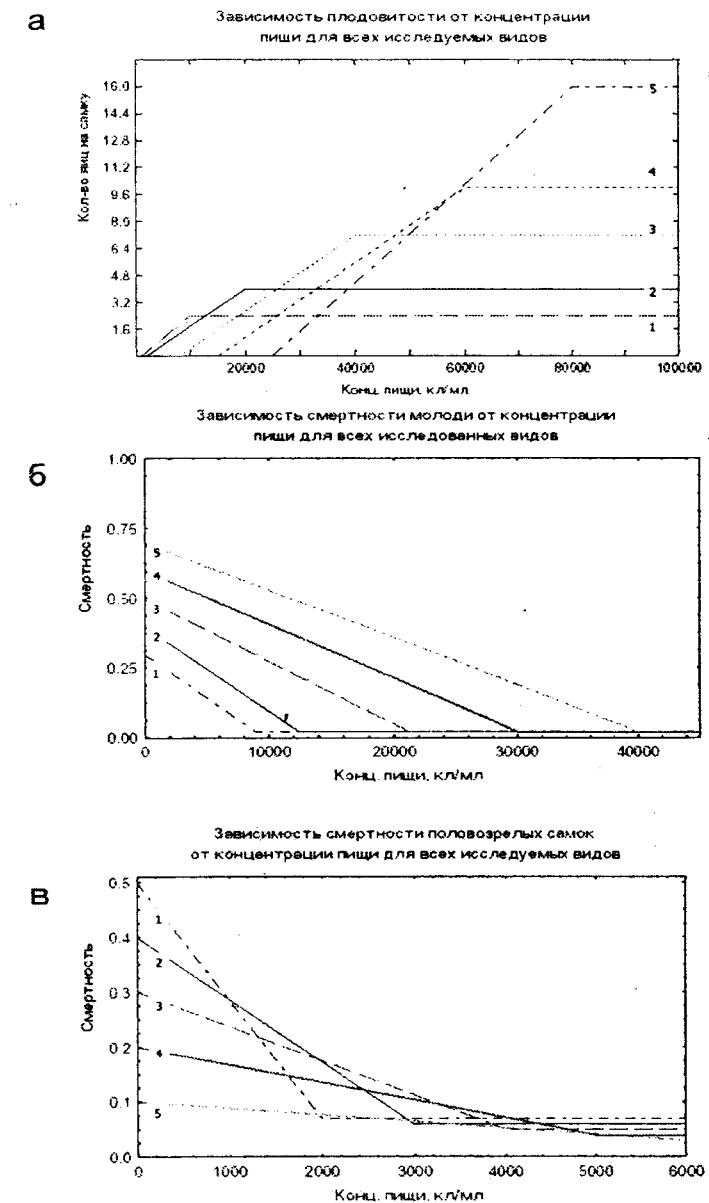


Рис. 1. Зависимость популяционных параметров (плодовитость, смертность молоди и смертность половозрелых самок) от концентрации пищи у всех исследуемых видов

Для каждого вида требовалось определить математический вид зависимости следующих параметров от концентрации пищи: суточных рационов в расчете на одну особь, плодовитости, смертности неполовозрелых особей, смертности половозрелых особей, продолжительности постэмбрионального развития, продолжительности жизни, продолжительности развития яиц (которая была выбрана константой равной двум дням для всех видов) и задержки ответной реакции смертности и плодовитости на изменение концентрации пищевого ресурса (которые были выбраны равными трем дням для всех видов).

Для упрощения расчетов особи каждого из видов разбивались на три возрастные группы: две стадии неполовозрелых особей и одна стадия половозрелых самок. Зависимости указанных параметров от концентрации пищи аппроксимировали ломаными линиями для упрощения подбора коэффициентов (рис. 1).

С увеличением размера тела (1) максимальный суточный рацион возрастает, (2) максимальная плодовитость самок возрастает (рис. 1 а), (3) смертность неполовозрелых особей при низких концентрациях пищи увеличивается (рис. 1 б), (4) смертность половозрелых самок при низких концентрациях пищи уменьшается (рис. 1 в), (5) продолжительность постэмбрионального развития увеличивается, (6) продолжительность жизни особей возрастает.

Таким образом, каждый из видов имел какое-либо преимущество перед другими видами. Например, неполовозрелые особи «мелких» видов лучше выживали при низких концентрациях пищи, «крупные» же виды имели более высокую плодовитость и более высокую продолжительность жизни, а также более низкую смертность половозрелых самок. «Промежуточные» по размерам виды в чем-то выигрывали у «мелких» видов, но в то же время по этим же характеристикам проигрывали «крупным» видам и, наоборот, в том, в чем имели преимущество перед «мелкими», в этом же проигрывали «крупным». Наличие разнообразных стратегий выживания в условиях дефицита пищи биологически объяснимо, что и обуславливает многообразие видов в природе.).

Описание математической модели

Как уже отмечалось, сложность конкурентных отношений между видами вынуждает исследователей обращаться к формализации множества связей между популяционными параметрами конкурирующих видов. Началом для развития этого направления послужила модель Лотки-Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Данная модель и ее модификации с успехом применяются и по сей день (Post, Pimm, 1983; Drake, 1988, 1990; Law, Morton, 1996 и др.). В общем виде такой класс моделей выглядит следующим образом:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(t) \cdot F(N_1, N_2, \dots, N_i), \quad (1)$$

где $N_i(t)$ — численность вида i ; $F(N_1, N_2, \dots, N_i)$ — удельная скорость роста популяции как функция численности вида i ; t — время.

Из приведенного уравнения видно, что степень воздействия лимитирующего фактора на рост конкурирующих видов однозначно определяется плотностью самих организмов, а не лимитирующим фактором. Другими словами, в них не описан механизм конкуренции. Поэтому мы отказались от такого типа моделей и использовали свою модель (Romanovsky, Feniova, 1985), где (1) изменения плотности популяции зависели от плодовитости, смертности, продолжительности развития, как функций концентрации пищи; (2) была введена возрастная структура популяций каждого вида; (3) концентрация пищевого ресурса определялась не только, как функция его воспроизводства, но и, как функция рационов разных возрастных групп от концентрации пищевого ресурса; (4) была учтена задержка в реагировании плодовитости, смертности и продолжительности постэмбрионального развития на изменение концентрации пищи. Используемая нами математическая модель предусматривала прямое влияние обилия пищевого ресурса на численность конкурентов.

Динамика концентрации пищевого ресурса $K(t)$ была задана следующим уравнением:

$$K(t+1) = K(t) + 0,8K(t) - kK^2(t) - \frac{\sum_i \sum_j R_i(K(t), l) N_i(t, l)}{V}, \quad (2)$$

где t и $t+1$ — настоящий и последующий моменты времени; k — коэффициент уравнения логистического роста концентрации пищи, происходящего в отсутствие ее выедания; 0,8 — суточный Р/В коэффициент; $R_i(K(t), l)$ — рацион особей размера l вида i ; $N_i(t, l)$ — численность особей размера l вида i ; V — объем среды.

Изменение численности ракообразных в зависимости от концентрации пищи были заданы следующей системой уравнений:

$$N(t+1, l + \Delta l) = N(t, l) - M(K(t-\tau), l) \cdot N(t, l) \quad (3)$$

$$N_n(t+1) = N_f(t) \cdot F(K(t-\tau)) / D_e$$

$$\Delta l_f(t) = \frac{L_{\max} - L_j}{D_{\max} - D_j(K(t))} \Delta l(t) = \frac{L_j}{D_j(K(t))}$$

где t и $t+1$ — настоящий и последующий моменты времени; $N_n(t)$, $N(t, l)$ и $N_f(t)$ — численность новорожденных особей, неполовозрелых индивидуумов размера l и взрослых самок, соответственно; $M(K(t-\tau), l)$ — удельная смертность как функция длины тела и концентрации пищи с временной задержкой τ ; $F(K(t-\tau))$ — плодовитость как функция концентрации пищи с временной задержкой τ ; D_e — время развития яиц;

$\Delta l(t)$ и $\Delta l_f(t)$ — прирост тела за временной шаг модели для молоди и для взрослых особей, соответственно; $D_j(K(t))$ — время постэмбрионального развития; L_j и L_{\max} — прирост тела за время постэмбрионального развития и максимальный размер тела, соответственно; D_{\max} — максимальная продолжительность жизни.

Проведение моделирования

Расчеты численности и концентрации пищевого ресурса проводили по выше указанным уравнениям за период 60 дней с шагом 1/8 дня для увеличения точности расчета. Программа для расчета была написана на языке Фортран 90 и расчеты проводились на персональном компьютере. Распределение начальной численности по возрастам было равномерным. Поскольку нас интересовал только качественный результат конкуренции, то мы ограничились анализом результатов, полученных только при нескольких уровнях воспроизведения пищи в качестве примеров, взятых из диапазона «низкого», «промежуточного» и «высокого» уровней. Качественные результаты в пределах каждого диапазона были сходны. Скорости воспроизведения пищи имитировали ее значения, наблюдаемые в олиго-, мезо- и эвтрофных водоемах, соответственно.

Кроме изменения численности и концентрации пищи с помощью модели была оценена равновесная концентрация пищи, т. е. та концентрация, при которой рождаемость равна смертности и поэтому численность со временем не меняется. Для того, чтобы добиться быстрого выхода численности гипотетических видов на плато, задержки плодовитости и смертности приравнивали нулю. Поскольку вид с меньшей равновесной концентрацией способен выживать, или даже увеличивать свою численность при более низких концентрациях пищи, чем вид с более высоким ее значением, то эта характеристика может быть принята как оценка конкурентной способности вида. Экспериментальное подтверждение этому содержит, в частности, работа Тильмана (Tilman, 1981), в которой исследовалась конкуренция между диатомовыми водорослями.

Результаты моделирования

Равновесные концентрации.

Прежде, чем перейти к описанию результатов конкуренции между исследуемыми видами, приведем значения равновесных концентраций пищи, свойственных каждому из видов, которые могут служить как оценка конкурентной способности. Как и следовало ожидать, в отсутствие задержек плодовитости и смертности численность обоих видов в «монокультурах» после непродолжительного ее изменения выходила на плато. Равновесная концентрация была тем выше, чем крупнее были виды: наименьшей равновесной концентрацией обладал самый мелкий

вид 1, а наибольшей самый крупный вид 5 (табл. 1). В связи с этим мы можем ранжировать наши гипотетические виды по способности продолжать рост при низких концентрациях пищи, следующим образом: вид 1, вид 2, вид 3, вид 4 и вид 5. Виды приведены по мере убывания конкурентной способности.

Таблица 1

Равновесная концентрация для каждого из исследуемых видов в кл./мл

Виды				
1	2	3	4	5
8000	11000	16000	21000	31000

Динамика численности видов.

На рисунке 2а представлены результаты динамики численности всех пяти видов при низком уровне воспроизведения пищевого ресурса (50000). Будем характеризовать его в этот раз и в последующем через максимально достижимую концентрацию пищи, хотя следует отметить, что концентрация пищи колеблется в зависимости как от выедания, так и от скорости элиминации. Исходные численности всех видов были взяты одинаковыми равными 25 экземплярам. После ряда колебаний происходило вытеснение 3, 4 и 5-го видов, 1-й и 2-й виды сосуществовали, причем с явным численным преимуществом более мелкого 1-го вида. По-видимому, в данном случае конкурентная способность, оцененная по равновесной концентрации, была определяющей в выживании видов. Виды с близкими равновесными концентрациями сосуществовали, причем доминировал вид с наибольшей конкурентной способностью.

При увеличении уровня воспроизведения пищи (175 000) наблюдалось также сосуществование 1-го и 2-го видов. Остальные виды были вытеснены. Однако 1-й вид не получил в отличие от предыдущего случая численное преимущество перед 2-м. Вероятно, здесь сыграла роль другое конкурентное преимущество, возможно более высокая плодовитость второго вида в некоторых диапазонах концентрации пищи.

При дальнейшем повышении уровня воспроизведения пищи (240000) (рис. 2б) все виды сосуществовали. Вероятно, в этих условиях высокая конкурентная способность мелких видов компенсировалась способностью более крупных видов быстрее наращивать свою численность в условиях подъема концентрации пищи. Таким образом, мы наблюдаем смещение роли конкурентных преимуществ вдоль градиента концентраций пищи.

Далее при концентрации 280 000 сосуществовали 3, 4 и 5-й виды, в то время как 1-й и 2-й виды погибли. Мы наблюдаем явную тенденцию к постепенному переходу конкурентных преимуществ от мелких видов к крупным.

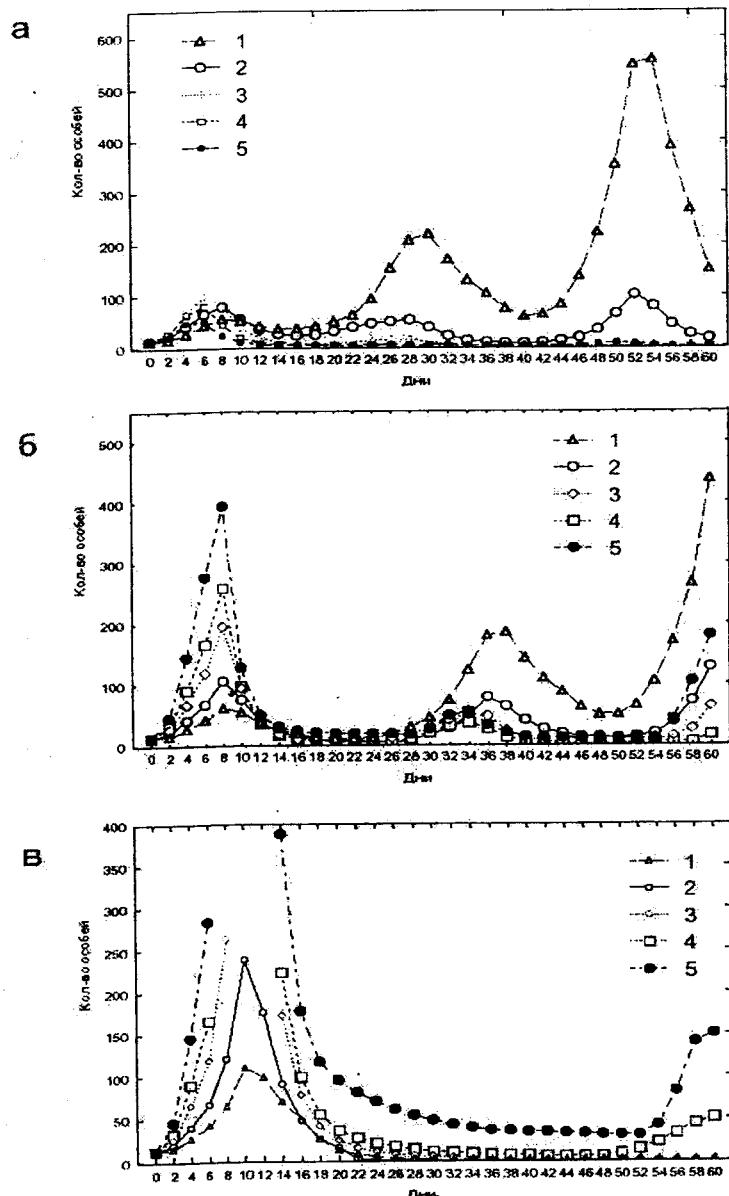


Рис. 2. Динамика численности всех пяти исследуемых видов при разных уровнях воспроизводства пищи (а, 50000 кл/мл; б, 240000 кл/мл; в, 350000 кл/мл). Цифрами (1, 2, 3, 4, 5) обозначены виды.

При концентрациях 300 000 и 350 000 выживали только крупные виды 4 и 5 (рис. 2 в). Очевидно, что при высоких уровнях воспроизведения пищевого ресурса решающим в конкурентной борьбе является способность увеличивать свою численность за счет высокой плодовитости и низкой смертности половозрелых особей. Итак, мы наблюдали, что по мере увеличения уровня воспроизведения пищи результат конкуренции меняется и при высоких концентрациях он становится прямо противоположным тому, что мы наблюдали при низком.

Сведем все результаты по количеству существующих видов при разных концентрациях пищи в одну таблицу 2. Из таблицы видно, что максимальное количество (5 видов) существуют при промежуточной концентрации пищи и их количество убывает по мере приближения концентрации пищи к крайним ее значениям.

Таблица 2
Количество существующих видов при разных уровнях воспроизведения пищевого ресурса

Конц. пищи (кл/мл)	50 000	175 000	200 000	240 000	280 000	300 000	350 000
Кол-во видов	2	2	3	5	3	2	2

Моделирование инвазий.

Далее определяли, какие из рассматриваемых видов могут успешно вселиться при разных уровнях воспроизведения пищи. Вселение вида имитировали таким образом, что его исходную численность задавали в пять раз меньше, чем у остальных видов, т. к. вселяющийся вид всегда оказывается в сообществе в меньшем количестве. Затем каждый из видов выступал в роли вселенца по отношению к остальным четырем видам. Динамику численности для всевозможных комбинаций рассчитывали при разных концентрациях пищи. Поскольку нас интересовал качественный результат инвазий, то мы ограничились приведением результатов вселения в таблице 3.

Таблица 3
Результаты вселения каждого из модельных видов в сообщество, состоящее из четырех конкурирующих видов

Конц. пищи (кл/мл)	50 000	175 000	200 000	240 000	280 000	300 000	350 000
Вид 1	+	+	+	+	+	-	-
Вид 2	-	-	-	-	-	-	-
Вид 3	-	-	-	+	+	-	-
Вид 4	-	-	-	-	-	-	-
Вид 5	-	-	-	+	+	+	+

Знак «+» в таблице обозначает то, что вид выживал в случае его вселения в меньшем количестве, чем остальные виды, в сообщество конкурирующих видов. Знак «-» означает, наоборот, его вытеснение при данных условиях.

Из таблицы 3 видно, что при низких концентрациях пищи способен вселяться в сообщество вид с наибольшей конкурентной способностью, т.е. способностью увеличивать свою численность при более низких концентрациях пищи. При высоких концентрациях пищи побеждает самый крупный вид, характеризующийся высокой плодовитостью и низкой смертностью половозрелых особей, которые позволяют быстро увеличивать численность при подъемах концентрации пищевого ресурса. Вселение видов с противоположными стратегиями 1-го и 5-го, а также 3-го, промежуточного, по своим популяционным параметрам наблюдается при средних уровнях воспроизведения ресурса. Заметим же, что при промежуточной концентрации ресурса наблюдается также и сосуществование наибольшего количества видов (табл. 2). Это свидетельствует о том, что наиболее оптимальными для вселения, а также и для сосуществования видов оказываются средние концентрации пищи. Другими словами мы наблюдали результат противоположный широко распространенному мнению о том, что, чем больше разнообразие, т. е. количество населяющих сообщество видов, тем сложнее видам в него вселиться.

Обсуждение

Из результатов моделирования мы видим, что в условиях, где может сосуществовать максимальное число видов, имеют шанс вселиться виды с совершенно разными стратегиями жизненного цикла. Это не означает, что само по себе количество видов благоприятствует инвазиям. По нашему мнению, именно при промежуточной концентрации пищи создаются условия оптимальные для видов с разными стратегиями и поэтому именно эти условия и благоприятствуют вселению сильно различающихся видов. При крайних же концентрациях пищи сосуществуют только виды со сходными стратегиями.

Наблюдаемое нами сосуществование гипотетических видов сходных по своим стратегиям жизненного цикла в условиях низких и высоких уровней воспроизведения пищи (рис. 2) хорошо согласуется с правилом Тинеманна (1918) (цит. по В.С. Ивлеву, 1977): «Чем больше среда отклоняется от нормы или чем более специализированной или крайней по каким-либо факторам она становится, тем населяющий ее животный мир будет беднее по числу видов и богаче по количеству особей. Видовой состав данного биоценоза складывается из форм в равной мере приспособленных к данным условиям». В. С. Ивлев (1977) также отмечал, что в среде следует ожидать сосуществование экологически близких видов. Конкуренция между экологически близкими особями была им названа гомоконкуренцией. Райли (Riley, 1963) тоже объяснял сосуществование большого количества видов планктонных водо-

рослей в однородной эвфотической зоне сходством видов. На сходство видов зоопланктона как одну из причин их сосуществования указывал и А. М. Гиляров (1981).

Другой причиной сосуществования является переход конкурентного преимущества от одного вида к другому, что и объясняет сосуществование видов с разными стратегиями при промежуточном уровне воспроизведения пищевого ресурса. При этом конкурентное преимущество должно переходить к виду, имеющему более низкую численность. Такой способ сосуществования видов наблюдался и в других работах (Utida, 1957; Ayala, 1969; McCann, 1998; Morin, 1999; Diehl, Feibel, 2000). Таким образом, в настоящее время можно выделить две причины сосуществования конкурирующих видов — переход конкурентного преимущества у видов с разными стратегиями жизненных циклов и, наоборот, сходство видов.

Отсюда можно предположить, что при крайних значениях лимитирующего фактора в сообщество могут вселяться виды экологически сходные с аборигенными, но наиболее сильные по своим конкурентным преимуществам (как 1-й вид при низкой концентрации пищи и 5-й вид при высокой концентрации). При средних же значениях концентрации пищи имеют шанс вселиться как виды с экологически разными стратегиями, так и виды промежуточные по своим популяционным параметрам. Таких видов разумеется в природе больше, чем видов экологически сходных. Поэтому при промежуточной концентрации пищи следует ожидать более высокое разнообразие видов.

Выводы настоящей работы находятся в противоречии с результатами моделирования инвазий в условиях конкуренции, полученных в ряде других работ (Gilpin, Case, 1976; Case, 1990, 1991), где наоборот было показано, что чем больше конкурентов в сообществе, тем меньше вероятность вселения в него чужеродных видов. Это мы объясняем тем, что в моделях приводимых в ссылках, авторами не учитывалась разнокачественность особей в популяции. Все индивидуумы одного вида были совершенно идентичны и, таким образом, исключалась возможность перехода конкурентного преимущества от одного вида к другому. При моделировании, по нашему мнению, совершенно необходимо учитывать возрастной состав популяции, от которого зависят шансы на выживание вида в условиях действия лимитирующих факторов и, в частности, в условиях дефицита пищи.

На основании полученных результатов можно предположить, что уровень воспроизведения пищи определяет структуру сообщества и количество населяющих его видов, а также влияет на инвазионный процесс. При этом в олиготрофных (аналогом в нашей модели являлись низкие уровни воспроизведения пищи) и эфтрофных (аналог в модели — высокие уровни воспроизведения пищи) водоемах следует ожидать низкое разнообразие. В олиготрофных водоемах, по-видимому, должны преобладать виды с высокой конкурентной способностью, и шанс вселиться имеют только суперконкуренты, т.е. виды с наименьшими равновесными

концентрациями пищи (К-стратеги). В нашей работе это самый мелкий 1-й вид. Эфтрофные водоемы, вероятно, должны преимущественно насыщать виды с высокими скоростями роста (г-стратеги). Поэтому вселиться в них имеют шанс виды способные быстро наращивать свою численность при подъемах концентрации пищи. В нашей работе это 5-й крупный вид. В мезотрофных водоемах (аналог — промежуточные концентрации пищи) создаются условия для существования и вселения видов с разными стратегиями, что должно обеспечивать более высокое биоразнообразие в этих водоемах. Сделанные нами на основе моделирования выводы требуют экспериментальной проверки и фактических данных полевых наблюдений.

Благодарности

Авторы благодарят академика Д.С. Павлова и д.б.н. Ю.Ю. Дгебуадзе за неоценимую помощь и поддержку на всех этапах работы. Работа выполнена в рамках проекта Минпромнауки РФ № 43.073.1.1.2511 и при поддержке РФФИ, грант № 03-04-49147. Второй автор (СБ) также благодарит Фонд поддержки отечественной науки за финансовую поддержку.

Литература

- Гиляров А. М. Размерная структура трех природных популяций *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera) и ее связь с динамикой численности // Зоол. журн., 1980, т. 59, № 12, 1781—1791.
- Гиляров А. М. Существование близких видов рода *Daphnia* (Cladocera, Crustacea): еще одно проявление планктонного парадокса // Доклады АН СССР, 1981, т. 257, № 1, 251—253.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб, Киев: Наукова думка, 1977, 271 с.
- Матвеев В. Ф. Оценка конкуренции в природе с помощью метода множественной регрессии. Анализ взаимодействия трех видов зоопланктона // Журн. общ. Биол., 1976, т. 37, 822—830.
- Allan J. D. Balancing predation and competition in cladocerans // Ecology, 1974, v. 55, № 3, 622—629.
- Ayala F. J. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion // Nature, 1969, v. 224, 1076—1079.
- Brian M. V. Exploitation and interference in interspecies competition // J. Anim. Ecol., 1956, v. 25, 339—347.
- Case T. J. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition // Biol. J. Linn. Soc., 1991, v. 42, 239—266.
- Case T. J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1990, v. 87, 9610—9614.

- Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection, London: H. Frowde, 1905.
- Diehl S., Feibel M. Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory // Am. Nat., 2000, v. 155, № 2, 201—218.
- Drake J. A. Models of community assembly and the structure of ecological landscapes // In: Hallam, T. G., Gross, L. J. and Levin, S. A. (eds). Mathematical ecology: proceedings of the autumn course research seminars. International Centre for Theoretical Physics, Miramare-Trieste, Italy, November 24-December 12, 1986, Singapore: World Press, 1988, 585—605.
- Drake J. A. The mechanics of community assembly and succession // J. Theor. Biol., 1990, v. 147, 213—233.
- Elton C. S. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, 1958.
- Fox J. W., Morin P. J. Effects of intra- and interspecific interactions on species responses to environmental change // J. Amer. Ecol., 2001, v. 70, 80—90.
- Gilpin M. E. and Case, T. J. Multiple domains of attraction in competition communities. // Nature, 1976, v. 261, 40—42.
- Gliwicz Z. M. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake // Ekologia Polska, 1977, v. 25, № 2, 179—225.
- Knops J. M. H., Griffin J. R., Royalty A. C. Introduced and native plants of the Hastings reservation central coastal California: a comparison // Biol. Conservati-on, 1995, v. 71, 115—123.
- Kruger F. J., Breytenbach G. J., MacDonald I. A. W., Richardson D. M. The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions // In: Drake J. A., Mooney H. A., DiCastri F. et al. (eds), Biological invasions: a global perspective, Chichester: Wiley, 1989, 181—213.
- Lampert W., Schober U. The importance of «threshold» food concentrations // In: Kerfoot W. C. (ed.). Evolution and ecology of zooplankton communities. University press of new England, 1980, 264—267.
- Law R., Morton R. D. Permanence and the assembly of ecological communities // Ecology, 1996, v. 77, 762—775.
- Lawlor L. R. Direct and indirect effects of n-species competition // Oecologia, 1979, v. 43, 355—364.
- Levine J. M., D'Antonio C. M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility // Oikos, 1999, v. 87, 15—67.
- Levine S. H. Competitive interactions in ecosystems // Am. Nat., 1976, v. 110, 903—910.
- Lotka A. J. Elements of physical biology, Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.
- McCann K. Density-dependent coexistence in fish communities // Ecology, 1998, v. 79, № 8, 2957—2967.
- Morin P. J. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs // Ecology, 1999, v. 80, 752—760.
- Neill W. E. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization // Ecology, 1975, v. 56, 809—826.
- Post W. M., Pimm S. L. Community assembly and food web stability // Math. Biosci., 1983, v. 64, 169—192.
- Riley G. A. Marine Biology I // In: Proc. of the first international interdisciplinary conf., American Inst. Biol. Science, 1963, 69—70.
- Robinson J. V., Valentine W. D. The concepts of elasticity, invulnerability, and invadability // J. Theor. Biology, 1979, v. 81, 91—104.

- Romanovsky Yu. E., Feniova I. Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // Oikos, 1985, v. 44, № 2, 243—252.
- Stone L., Roberts A. Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors // Ecology, 1991, v. 72, 1964—1972.
- Tilman D. Tests of resource competition theory using four species of lake Michigan algae // Ecology, 1981, v. 62, № 3, 802—815.
- Utida S. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1957, 22, 139—151.
- Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi // Mem. Accad. Lincei., 1926, v. 6, № 2, 31—113.
- Weglenska T. The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity, and production of planktonic crustacean filtrators // Ecol. Polska, 1971, v. 19, 427—473.

**БАЗА ДАННЫХ «ВИДЫ-ИНТРОДУЦЕНТЫ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ»
(СТРУКТУРА, СОДЕРЖАНИЕ,
ИСТОЧНИКИ ИНФОРМАЦИИ)**

Масляков В. Ю.

ВНИИ карантина растений,
E-mail: biology@igras.geonet.ru

В XX столетии непреднамеренная и непреднамеренная интродукция различных организмов в результате интенсивных экономических отношений (торговля растительной сельскохозяйственной продукцией, экзотическими организмами, туризм) выдвинулась как проблема глобального биотического обмена между биогеографическими областями (Тишков и др., 1995). Этот процесс затронул и территорию бывшего СССР, занимающего основную часть Северной Евразии. Инвазии адвентивных организмов в природные экосистемы признаны одними из ведущих факторов трансформации их биоразнообразия и являются дополнительной платой за создание высокопродуктивных агроценозов, повышения эффективности звероводства и пушного промысла и рыбоводства.

В связи с такой актуальностью проблемы и отсутствием общей картины вторжений чужеродных видов на территорию РФ и СССР была предпринята попытка оценить информационный ресурс по данной проблеме. БД имеет название «Виды-интродуценты Северной Евразии» (ВИСЕ), английский вариант названия: «North Euroasian Invasive species Data» (NEISD). В соответствие с целью своего создания БД имеет следующую структуру:

1	Код
2	Латинское название таксона (Latin name of taxon)
3	Русское название таксона (Russian name of taxon)
4	Класс (Class)
5	Отряд
6	Семейство (Family)
7	Точка вывоза — Point
8	Страна, область вывоза — Country, region of
9	Биогеографический регион (Biogeographical region)
10	Способ проникновения
11	Точка обнаружения (выпуска) Point
12	Область обнаружения (выпуска)
13	Страна обнаружения (выпуска)

MODELING OF INVASION PROCESSES UNDER CONDITIONS OF EXPLOITATIVE COMPETITION

Feniova I. Yu.¹, Budaev S. V.²

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian
Academy of Sciences,
Leninsky prospect 33, Moscow, 119071 Russia,
E-mail: ¹irene@irene.msk.ru, ²budaev@irene.msk.ru

Introduction

When an alien species invades the community, environmental factors act as the primary filter. Abiotic conditions soon sort out all species which are not sufficiently adapted to these particular conditions. The secondary barrier is competition, most often for food. Knowledge of physical and chemical characteristics of the environment allows us to predict if these conditions are appropriate for the particular invasion species. However, competitive relationships are a much more complicated factor, requiring detailed analysis of various biological characteristics. Competitive relationships depend on numerous biological characteristics and processes. Furthermore, competitive advantage of a particular species may change in the course of competitive interactions. Thus, even if relationships between all biological parameters of the competing species are known, it is often hardly possible to predict the outcome of competition. Therefore, mathematical modeling is widely used in these studies. Models can take account of various biological characteristics of competitors in the course of their interaction and population dynamics (Robinson and Valentine, 1979; Case, 1990, 1991; Law and Morton 1996; McCann, 1998; Fox and Morin, 2001).

The phenomenon of competition has been known for a very long time. Charles Darwin (1905) acknowledged the importance of competitive interactions in speciation and community structure organization. Food competition plays an important role in determining the species structure of the community and the abundance of its populations (Brian, 1956; Allan, 1974; Matveev, 1976). Many authors showed that competition provides a strong barrier against invasion of alien species into the community (Case, 1990, 1991; Law and Morton, 1996). Modeling studies of competition in invasion processes suggested, that the higher the species diversity of the community, the stronger its resistance against invasion by alien species, even if these invading species are superior competitors (Gilpin and Case, 1976). This hypothesis agrees with the theoretical position of Elton (1958), based on the analysis of invasion processes in islands, that more complex communities are less vulnerable than simple systems. However, during the recent years, many studies appeared, which contradict this widely accepted hypothesis (see Levine,

1976; Lawlor, 1979; Stone and Kruger et al., 1989; Roberts, 1991; Knops et al., 1995; Levine and D'Antonio, 1999).

As the views on the nature of species invasions are so contradictory, we studied it under various conditions of the realization of competitive advantage of particular species. The aim of this work was analysis of food competition between species at various levels of the food renewal. However, the study of competition would be impossible without assessment of competitive advantage of the species. That was the second objective of our study.

Selection and description of hypothetical species

Cladoceran crustaceans were used as the study object. First, these organisms often compete in natural environments (Weglenska, 1971; Matveev, 1976; Gliwicz, 1977; Ghilarov, 1980). Second, they have short generation time which makes computation more easy. Nonetheless, these organisms are enough complicated and show different survival strategies under the food deficit.

Five hypothetical species were chosen for modeling which are designated by numbers from 1 to 5. While choosing the relationships between physiological and population parameters and food concentration, we did not try to imitate any particular species. All the values and relationships were arbitrary. But the most important characteristics of the relationships and variability ranges corresponded to literature data and the results of our own experiments with Cladocera. It is known (Neill, 1975; Lampert and Schober, 1980), that many characteristics of individuals (clutch size, mortality, longevity etc.) are linked with the body size. That is why the functions of the hypothetical species were selected with respect to their body size. The size of the hypothetical species gradually increased from the first, the smallest, to the fifth, the largest species.

For each species, we determined the relationships between the following parameters and food concentration: diurnal ration per one individual, fecundity, mortality of juveniles, mortality of adults, duration of postembryonic development, life longevity, duration of egg development (which was constant, two days, for each species), and the delay of mortality and fecundity responses to alteration of food concentration (it was equal to three days for each species). Relationships between these parameters and food concentrations are approximated by piecewise linear relations (Figure 1). To simplify the computations, individuals of each species were split into three age groups: two stages of juveniles and one stage of adult females.

With increase of the body size (1), the maximum daily ration increases, (2) the maximum fecundity of females increases (Figure 1 a), (3) mortality of juvenile individuals increases at low food concentrations (Figure 1 b), (4) mortality of adult females at low food concentrations decreases (Figure 1 c), (5) the duration of postembryonic development increases, (6) life longevity increases.

Thus, each species had specific competitive advantage over the other species. For example, juveniles of small species survived better at low food

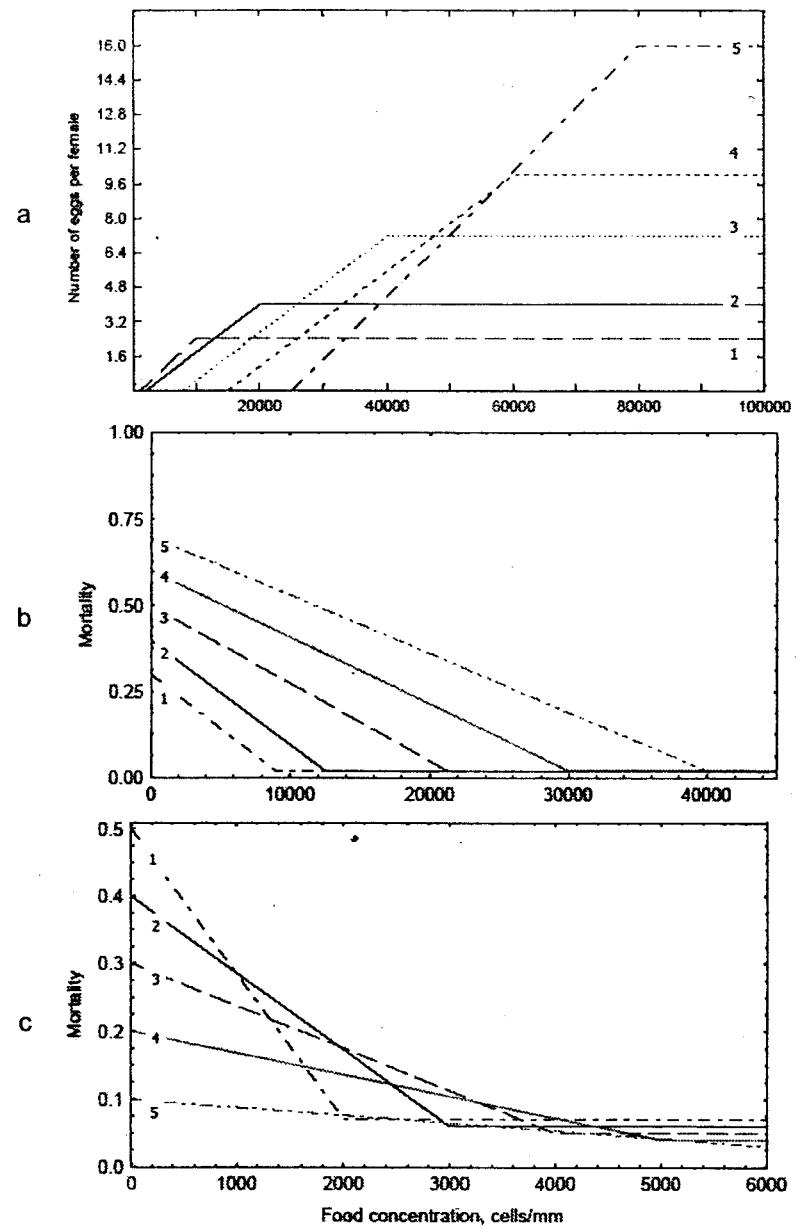


Figure 1. Relationships between population parameters (fecundity, mortality of juveniles and mortality of adults) and food concentration in all hypothetical species

concentrations while large species had higher fecundity and longevity and lower mortality of mature females. Medium-sized species had certain advantages over small ones, but in these very characteristics they lost when competing with larger species and vice versa. Such a variety of survival strategies at food deficits is biologically justified and provides high species diversity in nature.

The model

Complexity of competitive relationships makes investigators use mathematical symbols for formalization of numerous relationships between the population parameters of the competing species. The Lotka-Volterra model (Lotka, 1925; Volterra, 1926) was the starting point for this direction of research. This model with various modifications has been widely used up to the present days (Post and Pimm, 1983; Drake, 1988, 1990; Law and Morton, 1996). Generally, this class of models can be written as follows:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(t) \cdot F(N_1, N_2, \dots, N_i), \quad (1)$$

where $N_i(t)$ is the abundance of the i th species, $F(N_1, N_2, \dots, N_i)$ is the specific growth rate of the population, as a function of the i th species abundance, and t is the time.

It is clear that in the above equation the effect of the limiting factor on the abundance of the competing species directly depends on the density of the organisms rather than the limiting factor. Thus, the mechanism of competition is not described by this equation. That is why we used our own model (Romanovsky and Feniova, 1985) in which (1) the dynamics of the population density depended on fecundity, mortality, and the duration of development as functions of food concentration; (2) the age structure of each species was introduced; (3) the concentration of food was described not only by the function of its renewal but it was also dependent on rations of various age groups as functions of the food concentration; (4) and the delay in the response of the fecundity, mortality, longevity, and the duration of postembryonic development to alterations of food concentrations was accounted for. The model allowed us to estimate direct effects of food concentration on the abundance of competitors.

The dynamics of food concentration $K(t)$ was given by the following equation:

$$K(t+1) = K(t) + 0.8K(t) - kK^2(t) - \frac{\sum_i \sum_j R_i(K(t), l) N_i(t, l)}{V}, \quad (2)$$

where t and $t+1$ are the present and the following moments of time, k is the coefficient of the logistic growth of food concentration in the absence of its consumption; 0.8 is the diurnal P/B coefficient; $R_i(K(t), l)$ is the ingestion rate

of individuals of size l of the i th species; $N_i(t, l)$ is the abundance of individuals of size l of the i th species; and V is space volume.

The dynamics of the cladoceran abundance in relation to food concentration was given by the following system of equations:

$$N(t+1, l + \Delta l) = N(t, l) - M(K(t-\tau), l) \cdot N(t, l) \quad (3)$$

$$N_n(t+1) = N_f(t) \cdot F(K(t-\tau)) / D_e$$

$$\Delta l_f(t) = \frac{L_{\max} - L_j}{D_{\max} - D_j(K(t))} \quad \Delta l(t) = \frac{L_j}{D_j(K(t))}$$

where t and $t+1$ are the present and the next time; $N_n(t)$, $N(t, l)$ and $N_f(t)$ are the abundance of newly emerged individuals, juveniles with size l , and adult females, respectively; $M(K(t-\tau), l)$ is the *per caput* death rate as a function of the body length and food concentration with time delay τ ; $F(K(t-\tau))$ is the fecundity as a function of food concentration with the time delay τ ; D_e is the duration of egg development from deposition until hatching; $\Delta l(t)$ and $\Delta l_f(t)$ are the body increment for the time step of the model, respectively, for juveniles and adults; $D_j(K(t))$ is the duration of postembryonic development; L_j and L_{\max} are the body increment during postembryonic development and the maximum body size, respectively; and D_{\max} is the maximum longevity.

The model study

The computation of cladoceran abundance and the concentration of food resources was conducted according to the above equations for a period of 60 days with the step 1/8 day. The program for these computations was written in Fortran 90 and all computations were conducted on a PC. The initial age distribution was uniform. As we were interested only in general qualitative result of competition, we limited ourselves only to several particular levels of food renewal taken from the range of low, intermediate, and high levels. The results within each level range were qualitatively similar. The levels of food renewal simulated oligotrophic, mesotrophic and eutrophic water bodies, respectively.

In addition, the model assessed the equilibrium food concentration, i. e. the concentration, at which birth rate is equal to death rate, so that the abundance does not change over time. In order to obtain rapid transition of the abundance of the hypothetical species to the plateau, the delays of fecundity and mortality were set to zero. As the species with lower equilibrium concentration can survive and even increase its abundance at lower food concentrations than species with higher equilibrium concentration, it could be accepted as a measure of the species competitive ability. The study of diatomaceous algae by Tilman (1981) provides experimental support for this.

Modeling results

Equilibrium concentrations.

Before describing competition between the species, we found the equilibrium food concentrations for each species, which could be used as an estimate of the species competitive ability. As expected, in the absence of fecundity and mortality lags, the abundance of both species in monoculture reached plateau after some period of fluctuations. The equilibrium concentration increased with increase of the body size (Table 1). Species 1, the smallest, had the lowest equilibrium concentration, and species 5, the largest, was, on the contrary, characterized by the highest equilibrium concentration of food. Therefore, the growth of smaller species could continue at lower food concentrations than larger species. So we can rank our hypothetical species with respect to their competitive ability, i.e. the ability to continue growth at low food concentration, as follows: 5, 4, 3, 2, 1 (increasing competitive ability order).

Table 1
The equilibrium concentrations of food for each of the five hypothetical species (cells/ml)

Species				
1	2	3	4	5
8000	11000	16000	21000	31000

Abundance dynamics of the species.

Figure 2 presents the population dynamics of all the five species at low level of food renewal (50000).

The food concentration is given in its maximum value but it fluctuates as well. The initial abundance of each species was equal to 25. After several fluctuations, species 3, 4, and 5 were displaced, whereas species 1 and 2 coexisted with clear dominance of smaller species 1. Most probably, the competitive ability, assessed by the equilibrium concentration, determined the species survival. The species with similar equilibrium concentrations coexisted with dominance of species with higher competitive ability.

At higher food concentration (175000), species 1 and 2 also coexisted. The other species were displaced. However, unlike the previous case, species 1 did not show dominance over species 2. Most probably, the higher fecundity of species 2 during the rises of food concentration influenced the dynamics of species number more sufficiently in this case.

After further increase of food concentration (240000), all the species coexisted (Figure 2 b). Probably, the high competitive ability of smaller species was compensated by the ability of larger species to increase their numbers when the food concentration increased. Thus, we observe shifting of the competitive advantage along the food concentration gradient.

At low food concentrations only species with the highest competitive ability (such as species 1) can invade the community. The largest species characterized by high fecundity and low adult mortality (as species 5) «wins» at high food concentrations. Successful invasion of species with opposite strategies, species 1 and 5, and also intermediate species 3, is observed at intermediate levels of food resources. Note that coexistence of greater number of species is observed at intermediate food concentration than at its extremes (Table 2). This indicates that the outcome of competition between invader and resident species depends on the level of food renewal. In addition, intermediate levels of food renewal are mostly optimal for successful invasion. And as it is shown in Table 2 at intermediate levels of food resource species can more probably coexist.

In other words, our results contradict the widely-spread view that the higher the species diversity, the more resistant it is against invasion.

Discussion

The results of our study indicated that the conditions allowing coexistence of maximum number of species can be suitable for invaders with completely different life history strategies. This does not mean, of course, that the maximum number of species itself facilitates invasions. In our opinion, only intermediate levels of food resources provide the optimal conditions for species with various strategies. Therefore, these conditions favor invasions of various species. At extremely high or low food concentrations, on the contrary, only species with similar strategies can coexist.

The observed coexistence of hypothetical species with similar life history strategies at low and high food levels agrees well with Tinemann's rule (1918, cit. in Ivlev, 1977): «The more the environment deviates from the norm or the more specialized or extreme it becomes, the poorer its species diversity and the higher each species abundance occurs. The species composition of a particular biocenosis is composed of forms which are equally adapted to these conditions». Ivlev (1977) also expected coexistence of ecologically similar species. Competition between ecologically similar species was called by Ivlev as homo-competition. By similarity of species, Riley (1963) explained the coexistence of large number of species of plankton algae in a homogenous eutrophic zone. Similarity of zooplankton species was also marked as one of the causes for their coexistence by Ghilarov (1981).

The other cause for coexistence is a shift of the competitive advantage from one to another species which was observed in species with different strategies at the intermediate level of food renewal. Note that the competitive advantage must shift to the species with lower abundance. Such a pattern of species coexistence was also observed in several other studies (Utida, 1957; Ayala, 1969; McCann, 1998; Morin, 1999; Diehl and Feibel, 2000). Thus, two causes for coexistence of competing species can be outlined: (1) a shift of competitive advantage from one to another species with different life strategies and (2) similarity of species strategies.

One can therefore hypothesize that species similar to the resident species can invade the community at extreme values of the limiting factor only if it is a superior-competitor. Species with strategies different from those of resident species could invade successfully at medium food concentrations. Species with different strategies more often occur in nature than ecologically similar species. Therefore the invasion might be more probably observed at intermediate levels of food renewal.

Our results clearly contradict other modeling studies (Gilpin and Case, 1976; Case, 1990, 1991), which indicated, that the more number of competitors in the community, the lower the probability of invasion. We explain this by the fact that the above authors did not take into account differences between individuals within the population. If all the individuals are absolutely identical that excludes the possibility of shift of the competitive advantage from one species to another. Individual differences and age structure of the population provides more chances for species to survive under the effects of limiting factors such as food deficit.

Based on our results, we propose that the level of food renewal determines the community structure and the number of each species inhabiting it and also significantly affects the invasion processes. Low diversity should be expected in oligotrophic (low food levels in our model) and eutrophic (high food levels in our model) water bodies. Species with high competitive ability should probably dominate in oligotrophic water bodies, and only superior competitors (species with lowest equilibrium food concentrations, K-strategers) had a chance to invade these communities. In our study, that is species 1. Eutrophic water bodies may be inhabited mostly by species with high growth rates (*r*-strategers). Therefore, only invaders which can rapidly increase their numbers at temporary rises of food concentrations can survive. In our study, that is species 5, the largest species. Mesotrophic water bodies (the intermediate food concentrations in our model) might provide conditions for coexistence and invasion of species with a greater range of strategies resulting in higher biodiversity. However, these conclusions require further study and experimental support.

Acknowledgments

We thank Prof. Dmitry S. Pavlov and Dr. Yuri Yu. Dgebuadze for valuable help and continuous support in this research.

References

- Allan J. D. Balancing predation and competition in cladocerans // Ecology, 1974, v. 55, № 3, 622—629.
Ayala F. J. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion // Nature, 1969, v. 224, 1076—1079.

- Brian M. V. Exploitation and interference in interspecies competition // *Journal of Animal Ecology*, 1956, 25, 339—347.
- Case T. J. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition // *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, v. 42, 239—266.
- Case T. J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1990, v. 87, 9610—9614.
- Darwin C. On the origin of species by means of natural selection, London: H. Frowde, 1905.
- Diehl S., Feibel M. Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory // *The American Naturalist*, 2000, v. 155, № 2, 201—218.
- Drake J. A. Models of community assembly and the structure of ecological landscapes // In: Hallam, T. G., Gross, L. J. and Levin, S. A. (eds). *Mathematical ecology: proceedings of the autumn course research seminars*. International Centre for Theoretical Physics, Miramare-Trieste, Italy, November 24 — December 12, 1986, Singapore: World Press, 1988, 585—605.
- Drake J. A. The mechanics of community assembly and succession // *Journal of Theoretical Biology*, 1990, 147, 213—233.
- Elton C. S. *The ecology of invasions by animals and plants*, Methuen, London, 1958.
- Fox J. W., Morin P. J. Effects of intra- and interspecific interactions on species responses to environmental change // *Journal of American Ecology*, 2001, v. 70, 80—90.
- Ghilarov A. M. Coexistence of related species of the genus *Daphnia* (Cladocera, Crustacea): one more expression of the plankton paradox // *Doklady AN SSSR*, 1981, v. 257, № 1, 251—253 (in Russian).
- Ghilarov A. M. The size structure of three size populations of *Daphnia cucullata* (Crustacea, Cladocera) and its relation with the population dynamics // *Zoologicheskii Zhurnal*, 1981, v. 59, № 12, 1781—1791 (in Russian).
- Gilpin M. E., Case T. J. Multiple domains of attraction in competition communities // *Nature*, 1976, v. 261, 40—42.
- Gliwicz Z. M. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake // *Ekologia Polska*, 1977, v. 25, № 2, 179—225.
- Ivlev V. S. Experimental ecology of fish feeding, Kiev: Naukova Dumka, 1977 (in Russian).
- Knops J. M. H., Griffin J. R., Royalty A. C. Introduced and native plants of the Hastings reservation central coastal California: a comparison // *Biological Conservation*, 1995, v. 71, 115—123.
- Kruger F. J., Breytenbach, G. J., MacDonald I. A. W., Richardson D. M. The characteristics of invaded Mediterranean-climate regions // In: Drake J. A., Mooney H. A., DiCastri F. et al. (eds), *Biological invasions: a global perspective*. Chichester: Wiley, 1989, 181—213.
- Lampert W., Schober U. The importance of «threshold» food concentrations // Kerfoot W. C. (ed.), *Evolution and ecology of zooplankton communities*, University press of new England, 1980, 264—267.
- Law R., Morton R. D. Permanence and the assembly of ecological communities // *Ecology*, 1996, v. 77, 762—775.
- Lawlor L. R. Direct and indirect effects of n-species competition // *Oecologia*, 1979, v. 43, 355—364.
- Levine J. M., D'Antonio C. M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility // *Oikos*, 1999, v. 87, 15—67.
- Levine S. H. Competitive interactions in ecosystems // *American Naturalist*, 1976, v. 110, 903—910.
- Lotka A. J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925.
- Matveev V. F. An estimation of competition between three zooplankton (Cladocera) species in field conditions using multiple regression analysis // *Zhurnal Obshchei Biologii*, 1976, v. 37, 822—830 (in Russian).
- McCann K. Density-dependent coexistence in fish communities // *Ecology*, 1998, v. 79, № 8, 2957—2967.
- Morin P. J. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs // *Ecology*, 1999, v. 80, 752—760.
- Neill W. E. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization // *Ecology*, 1975, v. 56, 809—826.
- Post W. M., Pimm S. L. Community assembly and food web stability // *Mathematical Bioscience*, 1983, v. 64, 169—192.
- Riley G. A. *Marine Biology* // In: *Proceedings of the first international interdisciplinary conference*, American Institute of Biological Science, 1963, 69—70.
- Robinson J. V., Valentine W. D. The concepts of elasticity, invulnerability, and invadability // *Journal of Theoretical Biology*, 1979, v. 81, 91—104.
- Romanovsky Yu. E., Feniova I. Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // *Oikos*, 1985, v. 44, № 2, 243—252.
- Stone L., Roberts A. Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors // *Ecology*, 1991, v. 72, 1964—1972.
- Tilman D. Tests of resource competition theory using four species of lake Michigan algae // *Ecology*, 1981, v. 62, № 3, 802—815.
- Utida S. Population fluctuation, an experimental and theoretical approach // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 1957, 139—151.
- Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi // *Mem. Accad. Lincei*, 1926, v. 6, № 2, 31—113 (in Italian).
- Weglenska T. The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity, and production of planktonic crustacean filtrators // *Ecol. Polska*, 1971, v. 19, 427—47.