

УДК 574.583:574.34

ВЛИЯНИЕ ОБИЛИЯ ПИЩИ И БИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ НА УСПЕХ ВСЕЛЕНИЯ КРУПНЫХ И МЕЛКИХ ВИДОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2010 г. И. Ю. Фенёва¹, А. Л. Палаш², С. В. Будаев¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия
e-mail: feniova@mail.ru

²НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, Минск 220072, Беларусь

Поступила в редакцию 10.06.2008 г.

Исследовали влияние уровня воспроизводства пищи на успех вселения крупных и мелких видов ветвистоусых ракообразных в экспериментальных условиях. Объектами исследования были шесть видов Cladocera (*Sida crystallina*, *Daphnia magna*, *Simocephalus vetulus*, *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Ceriodaphnia reticulata*). Опыты проводили в лабораторных условиях и с помощью компьютерного моделирования. В качестве меры конкурентной способности оценивали равновесную концентрацию пищи и рассматривали связь этого параметра с успешностью вселения видов. В лабораторных условиях имитировали инвазии чужеродных видов, подсеяя их к другим видам с периодичностью 10 дней при двух разных уровнях воспроизводства пищи в присутствии пресса хищника и в его отсутствие. Лабораторные эксперименты продолжались 55 дней. В компьютерных экспериментах с инвазиями динамика численности видов прослеживалась в течение 500 дней. При низком уровне воспроизводства пищи преобладал самый конкурентоспособный вид *C. reticulata*, а при высоком уровне воспроизводства пищи доминировал крупный *S. vetulus*. Вероятно, что такой показатель как конкурентная способность, выраженная в единицах равновесной концентрации пищи, может определять успех инвазий только при длительных периодах дефицита пищи, которые создаются при низком уровне воспроизводства пищи. При высоком уровне воспроизводства пищи другие факторы будут обеспечивать успех вселенцев, такие как, например, преимущество крупных видов перед мелкими в максимальной плодовитости.

Инвазии чужеродных видов в новые местообитания часто приводят к смене доминирующих комплексов или изменению видового состава сообществ (Williamson, Fitter, 1996). В литературе приведено множество примеров успешных инвазий растительноядных представителей кладоцер. В 70-х гг. прошлого столетия в Европу из Северной Америки была занесена мелкая *Daphnia parvula* Fordyce (Riccardi et al., 2004). К настоящему времени *D. parvula* широко распространилась по Европе, поселившись в мезо-эвтрофных озерах, водохранилищах и прудах. Еще одним успешным вселенцем из ветвистоусых ракообразных оказалась *Daphnia lumholtzi*. “Родными” местообитаниями этого вида считаются Африка, Азия и Австралия. Впервые в Техасе (США) он был обнаружен в 1992 г. и с тех пор распространился по 125 озерам от Аризоны до Флориды (Lennon et al., 2001). Широкое распространение *D. lumholtzi* связывают с высокой способностью этого вида к расселению (Dzialowski et al., 2000).

Однако способность распространяться еще не означает, что вид-вселенец может сформировать устойчивую популяцию в новых условиях. В ряде работ показано, что биотические взаимоотношения могут быть препятствием для вселения новых

видов. Так, Шурин (Shurin, 2000) показал, что вселение новых видов в зоопланктонные сообщества прудов возможно только после понижения обилия аборигенных видов. В другой экспериментальной работе (Dzialowski et al., 2006) вселение *D. lumholtzi* в микрокосмы также происходило только после значительного снижения в них численности видов. Поэтому чтобы предвидеть исход инвазии, следует выявить свойства видов, позволяющие им успешно закрепляться в новых сообществах. Есть сведения, что способность вселяться снижается с увеличением размера тела (Lawton, Brown, 1986). Действительно отмечали, что один из самых успешных вселенцев среди ветвистоусых ракообразных *D. lumholtzi* – это мелкий вид, характеризующийся высокой мгновенной скоростью популяционного роста (r) относительно других кладоцер, ранним созреванием до половозрелости, высоким репродуктивным потенциалом, коротким жизненным циклом (Lennon et al., 2001). Тем не менее, отмечались инвазии и крупных видов, например вселение *Daphnia magna*, в африканское оз. Виктория (Jonna, Lehman, 2002). Размер тела видимо не может быть надежным критерием в оценке успешности вселения вида.

Успешность инвазий может зависеть от уровня воспроизводства пищи. В ряде работ показано, что увеличение трофности экосистемы способствует инвазиям (Miller et al., 2002; Kneitel, Miller, 2002). Однако опыты с *D. lumholtzi*, специально посвященные проверке положения о том, что высокий уровень воспроизводства ресурса благоприятствует инвазиям, свидетельствовали об обратном — *D. lumholtzi* вселялась в мезокосмы с низким уровнем пищевых ресурсов, в то время как в мезокосмах с повышенным содержанием пищи погибала (Lennon et al., 2003). Данные полевых наблюдений также свидетельствуют о том, что *D. lumholtzi* преимущественно расселяется по олиготрофным водоемам США (Dzialowski et al., 2000). Наоборот, *D. parvula*, представляющая собой также мелкий вид, распространяется в мезо-эвтрофных водоемах Европы (Riccardi et al., 2004).

Противоречивость результатов относительно условий питания для успешного вселения чужеродных видов в сообщества создает сложности в объяснении причин и механизмов наблюдаемых в природе инвазий. Поэтому необходимо проведение специальных экспериментов по внедрению видов в среду с разными условиями питания. Задачей настоящей работы было показать, как обилие пищи и биотические отношения (конкуренция и хищничество) влияют на успех вселения крупных и мелких видов ветвистоусых ракообразных в экспериментальных условиях.

МЕТОДИКА

Лабораторные эксперименты

Опыты проводили с шестью видами ветвистоусых ракообразных — *Sida crystallina* O.F. Müller, *Daphnia magna* Straus, *Simocephalus vetulus* O.F. Müller, *Daphnia longispina* Müller, *Diaphanosoma brachyurum* Lievin и *Ceriodaphnia reticulata* Jurine. Виды приведены в порядке убывания их размеров. Все виды, кроме *D. magna* и *C. reticulata*, были взяты из оз. Нарочь (Беларусь). Источником *D. magna* была лабораторная культура, *C. reticulata* была взята из временного водоема.

Животных в опытах содержали в склянках объемом 500 мл каждая в проточной системе. В течение суток происходил обмен одного объема воды в склянках. Скорость потока регулировали с помощью капельниц. Отток воды осуществлялся через силиконовые трубки со дна склянок. Воду для опыта брали в открытой части мезотрофного оз. Нарочь с глубины 2 м. Концентрация хлорофилла-*a* в sestone в летние месяцы была 0.5–1.2 мкг л⁻¹ (данные научно-исследовательской лаборатории гидроэкологии Белорусского государственного университета). Станция отбора проб находилась на расстоянии 400 м от берега. Проведено четыре серии опытов в двух повторно-

стях: 1 — на озерной воде (далее будем называть это “условия низкой трофности”); 2 — на озерной воде с добавлением хлореллы (“условия высокой трофности”); 3 и 4 серии на тех же средах с имитацией хищничества. Хлореллу добавляли в озерную воду в концентрации 80 тыс. клеток/мл. Во всех сериях подъем численности ракообразных приводил к созданию дефицита пищи, о чем свидетельствовало понижение плодovitости всех видов. Хищничество со стороны рыб имитировали путем изъятия из культуры половины половозрелых особей крупных видов — *D. magna* и *S. vetulus* на протяжении всего опыта, начиная сразу после достижения первого пика численности ракообразных, т.е. на 10-й день экспериментов. Поскольку *S. crystallina* вытеснялась во всех вариантах опытов до достижения пика численности, изъятие особей этого вида не проводили. Поскольку имитировали хищничество рыб, то мелкие виды изъятию не подвергались. Хищничество имитировали с целью показать, что между видами существуют конкурентные отношения. Поскольку изымались только половозрелые особи крупных видов, т.е. самые крупные особи, то мы предполагали, что как внутри-, так и межвидовая конкуренция будет ослаблена, при этом возрастет обилие мелких видов и повысится вероятность сосуществования конкурирующих видов согласно данным Семенченко с соавторами (Seimenchenko et al., 2007).

В начале опыта в каждую банку помещали 5–6 экз. одного из следующих видов: *S. crystallina*, *D. magna*, *S. vetulus* и *Diaphanosoma brachyurum*. Каждый опыт был проведен в двух повторностях. *C. reticulata* использовали только для подселения, т.к. не удалось набрать достаточное количество особей этого вида перед началом опыта. Через 10 дней после начала опыта, когда численность находившегося в опытах вида значительно возросла, в каждую банку добавляли по 2 половозрелые особи каждого из исследуемых видов за исключением вида, начинающего опыт. Добавление видов было повторено через следующие 10 дней для предотвращения случайной гибели животных. Эксперименты проводили в течение 55 сут с 6 июля по 1 сентября 2006 г. Температура воды в опыте варьировала от 20 до 22°C. Раз в пять дней определяли численность ювенильных и половозрелых особей каждого вида, а также плодovitость. Во время подсчета животных временно обездвигивали 0.5% раствором уретана.

Обилие видов выражали в процентном отношении индексом доминирования Телеш (Telesh, 1999), который интегрировал в себе показатели численности и биомассы.

$$B = 1/2(N_i/N + B_i/B) \times 100\%,$$

где N_i и B_i — численность и биомасса i -вида, соответственно. Этот индекс удобен для применения

Результаты дисперсионного анализа для оценки влияния обеспеченности пищей, хищничества и видовой принадлежности на относительное обилие видов, оцененное по индексу Телеш в лабораторных экспериментах

Фактор	df ₁	df ₂	F	P
Обилие пищи	1	28	0.09	0.770
Хищничество	1	28	0.09	0.770
Видовая принадлежность	2	56	5.75	0.005**
Обилие пищи × хищничество	1	28	1.91	0.178
Обилие пищи × видовая принадлежность	2	56	5.12	0.009**
Хищничество × видовая принадлежность	2	56	3.77	0.029*
Обилие пищи × хищничество × видовая принадлежность	2	56	0.12	0.890

Уровни значимости: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; df₁, df₂: число степеней свободы F критерия Фишера.

к сообществам зоопланктона, представленного видами, сильно различающимися своими размерами. Для статистического анализа использовали дисперсионный анализ с повторными измерениями (repeated measures ANOVA).

Имитационное моделирование

Для того чтобы понять механизмы успешности подсеяемых видов, которые значительно уступают по численности исходно заселившимся видам, мы провели имитационное моделирование динамики исследуемых видов. В качестве объектов модельного исследования были выбраны пять гипотетических видов ветвистоусых ракообразных, параметры которых соответствовали параметрам *C. reticulata*, *D. brachyurum*, *D. longispina*, *S. vetulus* и *D. magna*, полученным в лабораторных условиях (Семенченко, 1990; Сушня, 1975; Semenchenko et al., 2007). Поэтому гипотетические виды будем условно называть в соответствии с их реальными аналогами. *S. crystallina* не включена в компьютерные эксперименты, поскольку этот вид быстро вытеснялся из лабораторных культур и не имел значительного влияния на динамику других видов кладоцер. Каждый вид в модели был представлен рядом функциональных зависимостей популяционных параметров ракообразных от концентрации пищи. Изменяемыми параметрами у каждого вида были плодовитость, смертность молоди и взрослых особей, продолжительность постэмбрионального развития, рацион на разных стадиях. Концентрация пищи менялась в зависимости от ее воспроизводства и выедания ракообразными. Используемая в данной работе модель подробно описана в работах Семенченко с соавторами (Semenchenko et al., 2007) и Дгебуадзе с соавторами (2006).

Предварительно для каждого вида были определены равновесные концентрации пищи (РКП), т.е. концентрации, при которых смертность равна рождаемости и численность стабилизируется. Согласно Тильману (Tilman, 2004) чем выше

РКП, тем вид более конкурентоспособен, т.к. может наращивать свою численность при таких концентрациях пищевого ресурса, при которых у других видов численность падает. Согласно модельным расчетам мы получили следующие значения РКП: для *D. brachyurum* – 16 100 клеток хлореллы/мл, для *D. magna* – 14 500 кл./мл, *D. longispina* – 13 200 кл./мл, для *S. vetulus* – 9 200 кл./мл и для *C. reticulata* 4 227 кл./мл. Согласно данным расчетам самым сильным конкурентом была *C. reticulata*, а самым слабым – *D. brachyurum*.

Моделирование проводили при двух разных концентрациях пищи. Пресс хищника в этих экспериментах не вводился. Аналогом олиготрофных условий была максимально возможная концентрация пищи 50 тыс. клеток/мл, а аналогом эвтрофных условий – максимально возможная концентрация пищи 300 тыс. клеток/мл. В результате выедания ракообразными концентрация пищи снижалась и тем больше, чем больше ее выедали.

В имитационных экспериментах развитие начиналось с одного вида в 20 экз. и с интервалом 20 дней к исходному виду подсеяли по 20 экз. каждого из остальных гипотетических видов. На 500-й день эксперимента фиксировали окончательный состав сообщества. Обилие видов характеризовали также индексом Телеш (Telesh, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Лабораторные эксперименты

В подавляющем большинстве опытов (93.8%) окончательный состав зоопланктона был представлен тремя видам *C. reticulata*, *D. magna* и *S. vetulus*. Однако соотношение между этими видами различалось в разных опытах.

Дисперсионный анализ показал, что различия в обилии между видами были статистически значимыми (таблица). Хотя влияние трофности и пресса хищничества оказались незначимыми, взаимодействия этих двух факторов с фактором

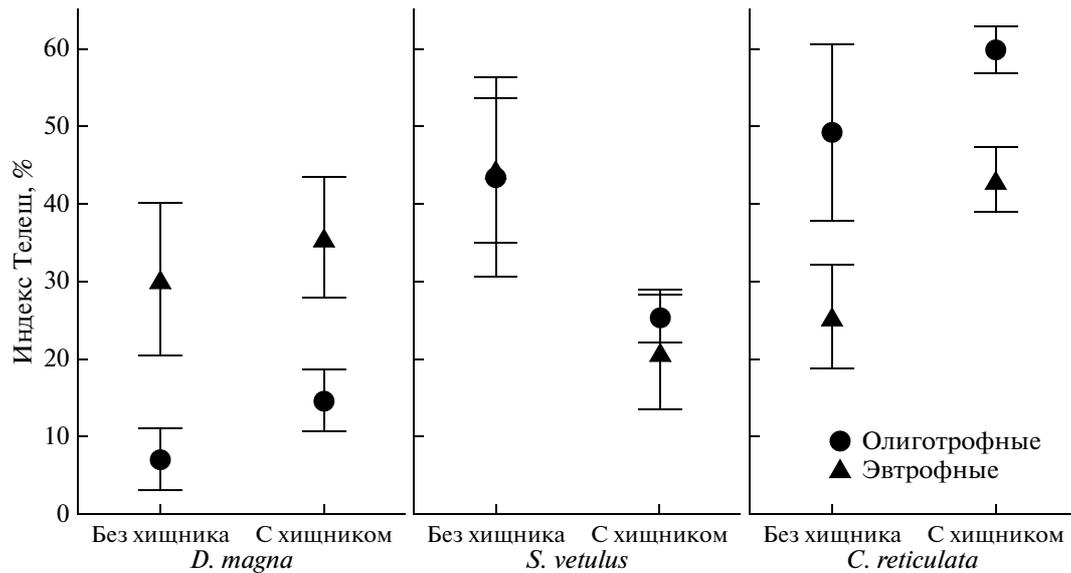


Рис. 1. Относительное обилие, оцененное как индекс Телеш ($X \pm SE$) для *D. magna*, *S. vetulus* и *C. reticulata* в конце лабораторных экспериментов с имитацией и без имитации хищничества при двух уровнях концентрации пищи, условно называемых как олиготрофные и эвтрофные условия.

вида были высоко значимыми (таблица). Это свидетельствует о том, что факторы пищи и хищничества по-разному влияют на обилие исследуемых видов ракообразных. Остальные взаимодействия оказались незначимы. Обилие *D. magna* и *C. reticulata* достоверно увеличивалось при наличии хищничества независимо от количества пищи (анализ линейных контрастов, уровни концентрации объединены, $F_{1,28} = 5.37$, $P < 0.05$) (рис. 1). Наоборот, обилие *S. vetulus* при наличии хищничества уменьшалось ($F_{1,28} = 5.31$, $P < 0.05$). Обилие *D. magna* увеличивалось ($F_{1,28} = 10.50$, $P < 0.001$), а *C. reticulata* уменьшалось ($F_{1,28} = 8.23$, $P < 0.01$) в эвтрофных условиях. В то же время, трофность не влияла на обилие *S. vetulus* ($F_{1,28} = 0.040$, $P > 0.5$) (рис. 1).

На рис. 2 представлены процентные соотношения обилия между видами в каждом опыте в конце эксперимента. В олиготрофных условиях без хищничества (рис. 2А) при исходном виде *S. vetulus* в культурах к концу эксперимента остался только один *S. vetulus* в обоих повторностях. В тех же условиях трофности без хищничества, но при исходном виде *D. magna* в конце опыта доминировала мелкая *C. reticulata*, сосуществовавшая с менее обильно представленным *S. vetulus*. При исходно слабых конкурентах *S. crystallina* и *D. brachyurum* во всех опытах преобладала *C. reticulata*.

В олиготрофных условиях, но при избирательной элиминации взрослых особей крупных видов также преобладала во всех случаях *C. reticulata*, но *D. magna* смогла закрепиться в большем количестве опытов, чем в отсутствие имитации хищни-

чества (рис. 2Б), например, при исходных видах *S. vetulus* и *D. magna*.

В эвтрофных условиях без хищничества (рис. 2В) *C. reticulata*, хотя и была представлена во всех опытах, однако уже не преобладала. Обилие же *D. magna*, напротив, возросло по сравнению с опытами с меньшей трофностью. В опытах с исходным видом *S. vetulus* к концу эксперимента в обоих повторностях этот вид устойчиво сосуществовал с *C. reticulata*, а в одной повторности и с *D. magna*, в отличие от олиготрофных условий, где *S. vetulus* к концу эксперимента вытеснил все остальные виды. Видимо, повышенная трофность способствует вселению новых видов в сообщество.

В эвтрофных условиях при избирательной элиминации половозрелых особей крупных видов обилие *C. reticulata* возрастает по сравнению с условиями, где хищничество отсутствовало и в ряде случаев этот вид преобладает (рис. 2Г). Это свидетельствует о том, что виды в опытах были связаны биотическими отношениями. *C. reticulata* доминировала в обоих повторностях, где эксперименты начинали с *S. vetulus* и в одной из повторностей с *D. brachyurum* в качестве исходного вида. *D. magna* отмечалась до конца эксперимента во всех опытах кроме одного, где исходным видом был *S. vetulus*.

Имитационное моделирование

Процентное соотношение между видами в олиготрофных условиях при разных исходных видах представлено на рис. 3. При всех исходных

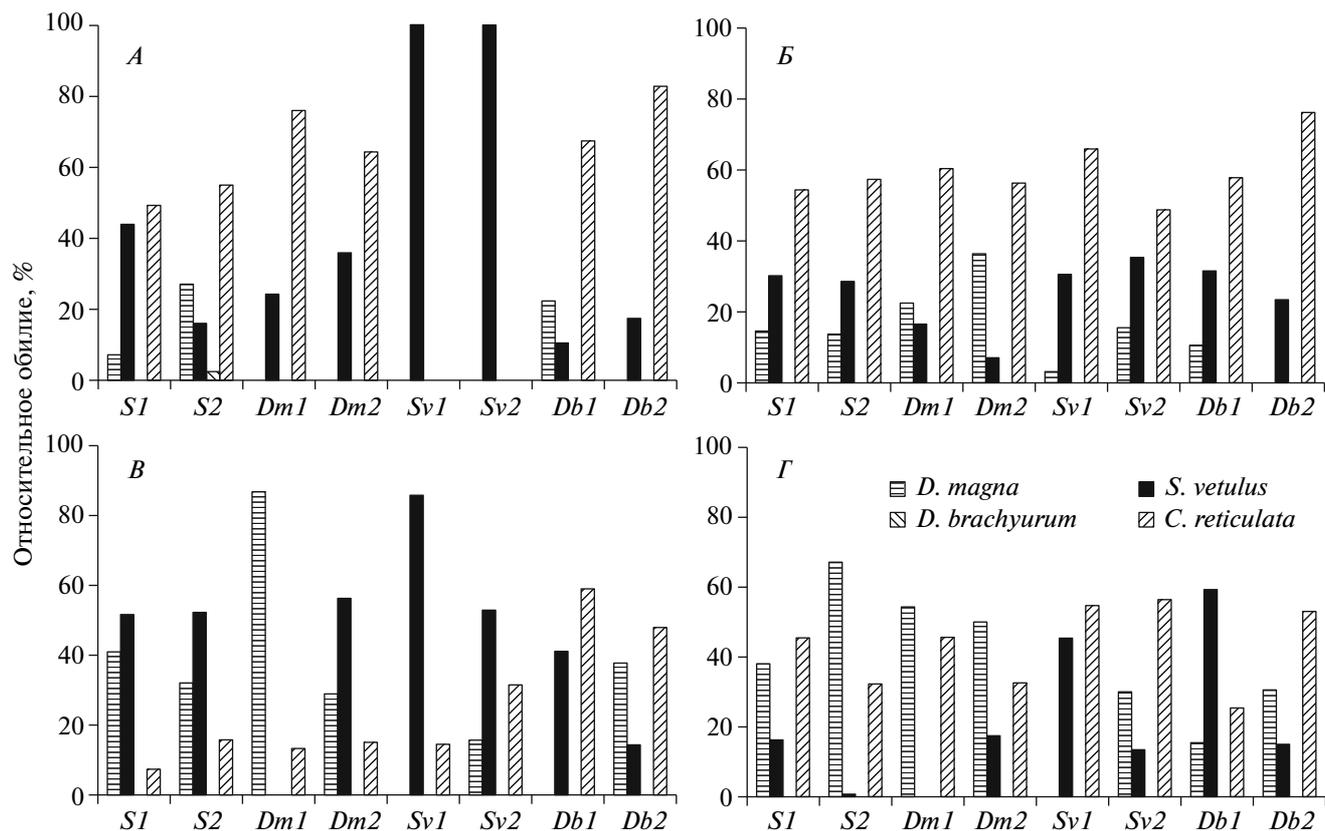


Рис. 2. Относительное обилие четырех видов ветвистоусых ракообразных в конце лабораторных экспериментов. Каждый опыт проводился в двух повторностях, обозначенных как 1 и 2, для каждого из четырех исходных видов в опытах (см. методику). *S* = *S. crystallina*, *Dm* = *D. magna*, *Db* = *D. brachyurum* и *Sv* = *S. vetulus*. *A* – олиготрофные условия без имитации хищничества, *B* – олиготрофные условия с имитацией хищничества, *C* – эвтрофные условия без имитации хищничества, *D* – эвтрофные условия с имитацией хищничества.

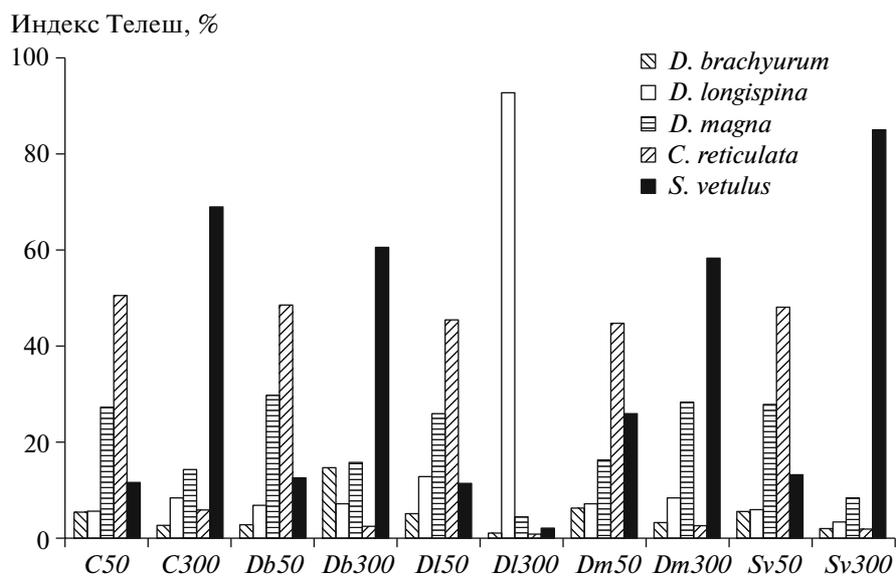


Рис. 3. Относительное обилие исследуемых видов ветвистоусых ракообразных на 500-й день экспериментов, полученное по данным компьютерных экспериментов с различными сценариями инвазий. Олиготрофные условия обозначены цифрой 50 и эвтрофные условия – цифрой 300. Исходные виды в опытах обозначены: *Dl* = *D. longispina*, *C* = *C. reticulata*, *Dm* = *D. magna*, *Db* = *D. brachyurum* и *Sv* = *S. vetulus*.

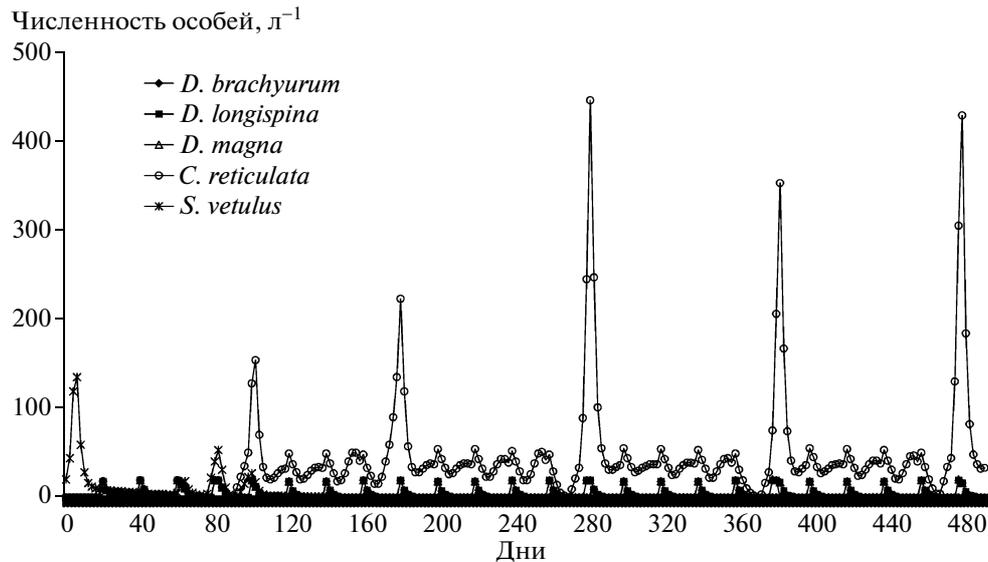


Рис. 4. Динамика численности исследуемых видов в компьютерных экспериментах в олиготрофных условиях с исходным видом *S. vetulus*. Следует обратить внимание, что на 55-й день сообщество представлено только одним *S. vetulus*; *C. reticulata* отсутствует как и в лабораторных экспериментах с реальными видами. *C. reticulata* смогла вселиться в сообщество только на 80-й день.

видах доминирующим видом в олиготрофных условиях в конце эксперимента была *C. reticulata*. Это вполне соответствует результатам лабораторных экспериментов за исключением случая, когда исходным видом в лабораторных экспериментах был *S. vetulus*. Следует отметить, что в модельных экспериментах мы анализировали обилие видов на 500-й день эксперимента, а в лабораторных экспериментах анализировали обилие ракообразных на 55-й день моделирования, когда сообщество достигло относительно стабильного состояния. В модельных экспериментах при исходном виде *S. vetulus* на 55-й день в культурах также оставался один *S. vetulus*. *C. reticulata* смогла закрепиться в новом сообществе только после 4-й попытки внедрения, т.е. после 80-го дня опыта (рис. 4). Поэтому лабораторные и модельные эксперименты и в этом случае не противоречат друг другу.

В эвтрофных условиях доля *C. reticulata*, как и в лабораторных экспериментах, снижается по сравнению с олиготрофными условиями (рис. 3). Доминирующим видом почти во всех случаях становится *S. vetulus*, и только в одном случае доминировала *D. longispina*, т.к. получила преимущество, имея возможность монополизировать ресурсы, будучи исходным видом. В остальных случаях как в эвтрофных, так и олиготрофных условиях доля *D. longispina* была незначительна также, как и обилие *D. brachyurum*. Данный результат также согласуется с результатами лабораторных экспериментов, где доля этих видов также была незначительной (рис. 2). Как и в лабораторных условиях, мы наблюдали, что с повышением трофности доля

крупных видов увеличивается в отсутствие хищничества.

ОБСУЖДЕНИЕ

В опытах с имитацией хищничества, избирательно направленного на особей крупных видов, обилие *C. reticulata* увеличивалось, что свидетельствовало о влиянии конкурентных отношений на динамику численности. Результаты, полученные в лабораторных и компьютерных экспериментах с инвазиями в настоящей работе, показали, что *C. reticulata* успешнее вселяется в водоемы с олиготрофными условиями, а *S. vetulus* и *D. magna* с эвтрофными. О высокой конкурентной способности *C. reticulata* свидетельствуют результаты следующих работ. В лабораторных опытах показано, что увеличение биомассы *Ceriodaphnia* препятствовало вселению *D. lumholtzi* (Dzialowski et al., 2006). В другой работе показано, что *Ceriodaphnia dubia* Richard может приводить к вытеснению *Moina micrura* Hellich и *Daphnia ambigua* Scourfield при их совместном культивировании, тогда как на *C. dubia* эти виды никакого влияния не оказывали (Martinez, Medel, 2002). В работе Романовского и Феневои (Romanovsky, Feniova, 1985) при совместном культивировании мелкой *C. reticulata* и крупной *D. pulex* в олиготрофных условиях преобладала цериодафния, а в эвтрофных оба вида сосуществовали. Приведенные работы находятся в соответствии с результатами настоящего исследования, свидетельствующего о том, что при увеличении обилия пищи наблюдается переход конкурентного преимущества от *Ce-*

riodaphnia spp. к крупным видам. Данный результат помогает понять противоречивость результатов экспериментов, проводимых в опытах с разными условиями питания.

Многие исследователи предполагают, что при увеличении трофности возрастает уязвимость сообществ по отношению к инвазийным видам (Davis et al., 2000; Miller et al., 2002). Хотя логика таких допущений вполне понятна, однако, если исходить из этого положения, не все результаты по инвазиям поддаются объяснению. Так, Дзиаловский (Dzialowski et al., 2000) при изучении 35 водоемов в Канзасе установил, что водоемы, куда вселилась мелкая *D. lumholtzi*, вопреки ожиданиям характеризовались не высоким, как следовало ожидать, а низким содержанием хлорофилла-*a*, высокой прозрачностью, низкими суммарными уровнями содержания азота и фосфора в воде. При этом в расположенных поблизости водоемах с высокой трофностью *D. lumholtzi* отсутствовала. Данный результат был подтвержден и в лабораторных экспериментах с *D. lumholtzi*. Как и в природе, *D. lumholtzi* преимущественно вселялась в сообщества с более низким содержанием пищевых ресурсов. Крупные же виды, как правило, отсутствуют в олиготрофных водоемах. Так, крупный вид *D. pulex* De Geer отсутствует в олиготрофных водоемах в пределах своего ареала в Британской Колумбии (Канада) (Neill, 1978). В специальных опытах по внедрению этого вида в микрокосмы оказалось, что повышенное содержание пищевых ресурсов способствует успешному внедрению этого вида в лабораторных условиях. Успех вселения *D. pulex* после повышения трофического статуса озера в США был продемонстрирован и в другой работе (Vanni, 1986). На основании полученных данных мы предполагаем, что мелкие виды могут успешнее вселяться в водоемы с низкой трофностью, а крупным видам, наоборот, легче закрепиться в водоемах с высокой трофностью.

Имитационное моделирование помогло нам разобраться в причинах влияния обилия пищи на успех инвазий. Согласно модельным расчетам *S. reticulata* обладала самой низкой равновесной концентрацией пищи. При этом она преобладала только в условиях низкого уровня воспроизводства пищи. Следовательно, равновесная концентрация пищи определяет успех инвазийного вида в условиях сильной конкуренции. Вероятно, по этой причине мелкая *D. lumholtzi* заселяла водоемы низкой трофности (Dzialowski et al., 2000). В эвтрофных условиях скорость воспроизводства пищи выше и, вероятно, поэтому вселение видов не будет строго связано с величиной равновесной концентрации пищи. Крупные виды характеризуются более высокой максимальной плодовитостью, чем мелкие, и данное преимущество они могут реализовать только при высокой трофно-

сти. Поэтому крупные виды преобладали при более высоком уровне воспроизводства пищи как в лабораторных, так и в компьютерных экспериментах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Т.М. Жуковой — директору биологической станции Белорусского государственного университета на оз. Нарочь и ее коллегам за предоставленное оборудование для выполнения лабораторных экспериментов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (09-04-00353-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дгебуадзе Ю.Ю., Фенева И.Ю., Будаев С.В., 2006. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутренних вод. № 1. С. 67–73.
- Семенченко В.П., 1990. Сравнительный анализ стратегий размножения ветвистоусых ракообразных (Cladocera) при разных концентрациях пищи // Журн. общей биол. Т. 51. № 6. С. 828–835.
- Сушеня Л.М., 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и Техника. 206 с.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility // J. Ecol. V. 88. P. 528–534.
- Dzialowski A., O'Brien W.J., Swaffar S.M., 2000. Range expansion and potential dispersal mechanisms of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* // J. of Plankton Research. V. 22. № 12. P. 2205–2223.
- Dzialowski A.R., Lennon J.T., Smith V.H., 2006. Food web structure provides biotic resistance against plankton invasion attempts // Biol. Invasions. V. 9. № 3. P. 1387–13547.
- Jonna R., Lehman J.T., 2002. Invasion of Lake Victoria by the large bodied herbivorous cladoceran *Daphnia magna*. The East African Great Lakes: Limnology, paleolimnology and biodiversity, part 4. V. 12. The Netherlands: Springer. P. 321–333.
- Kneitel J.M., Miller T.E., 2002. The effects of resource and top-predator addition to the inquiline community of the pitcher plant // Ecology. V. 83. P. 680–688.
- Lawton J.H., Brown K.C., 1986. The population and community ecology of invading insects // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 314. P. 607–617.
- Lennon J.T., Smith V.H., Dzialowski A., 2003. Invasibility of plankton food webs along a trophic state gradient // Oikos. V. 103. P. 191–203.
- Lennon J.T., Smith V.H., Williams K., 2001. Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success // J. of Plankton Research. V. 23. № 4. P. 425–434.
- Martinez G., Medel R., 2002. Indirect interactions in a microcosm-assembled cladoceran community: implications for apparent competition // Oikos. V. 97. P. 111–115.

- Miller T.E., Kneitel J.M., Burns J.H., 2002. Effect of community structure on invasion success and rate // Ecology. V. 83. № 4. P. 898–905.
- Neill W.E., 1978. Experimental studies on factors limiting colonization by *Daphnia pulex* Leydig of coastal montane lakes in British Columbia // Can. J. Zool. V. 56. P. 2498–2507.
- Riccardi N., Giussani G., Margaritora F., Couchaud B., 2004. Population dynamics of the pioneer of *Daphnia parvula*, Fordyce during the invasion of Lake Candia (Northern Italy) // J. Limnol. V. 63. № 1. P. 44–52.
- Romanovsky Yu.E., Feniova I.Yu., 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // Oikos. V. 44. P. 243–252.
- Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N., 2007. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. V. 579. № 1. P. 219–231.
- Shurin J.B., 2000. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities // Ecology. V. 81. P. 2348–2357.
- Telesh I.V., 1999. Species diversity and spatial distribution of the summer rotifer assemblages in Lake Ladoga // Boreal Environmental Research. V. 4. P. 257–262.
- Tilman D., 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. V. 101. P. 10854–10861.
- Vanni M.J., 1986. Competition in zooplankton communities: suppression of small species by *Daphnia pulex* // Limnol. Oceanogr. V. 31. P. 1039 – 1056.
- Williamson M., Fitter A., 1996. The varying success of invaders // Ecology. V. 77. P. 1661–1666.

EFFECTS OF FOOD ABUNDANCE AND BIOTIC RELATIONS ON THE SUCCESS OF INTRODUCTION OF SMALL AND LARGE CLADOCERANS IN EXPERIMENTAL CONDITIONS

I. Yu. Feniova¹, A. L. Palash², S. V. Budaev¹

¹*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia*
e-mail: feniova@mail.ru

²*NAS of Belarus of Bioresources, Minsk 220072, Belarus*

Effects of food abundance and biotic relations on the success of introduction of small and large cladocerans were studied in experimental conditions. The objects of the investigations were six species of Cladocera (*Sida crystallina*, *Daphnia magna*, *Simocephalus vetulus*, *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*, and *Ceriodaphnia reticulata*). The experiments were run in the laboratory conditions and using computer simulation. Threshold food concentration was used as a measure of the competitive ability of the crustaceans. This parameter was considered to affect a success of alien species settlement in a new environment. In the laboratory conditions, invasions of alien species were simulated by introducing them into the culture with other species every 10 days at two different levels of food renewal under the pressure of predator and without it. The laboratory experiments lasted for 55 days. The abundance dynamics of crustaceans in the computer experiments was observed for 500 days. At the low level of food supply, the superior competitor *C. reticulata* prevailed; at the high level, the largest species *S. vetulus* predominated. Thus, such parameter as the competitive ability estimated as a threshold food concentration can influence the success of invasions only during long periods of food depletion and at the low level of food supply. At the higher level of food supply, other factors, such as the higher fecundity of large species as compared to that in small ones, may provide the advantage in species abundance.