

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПРИ ВСЕЛЕНИИ НОВЫХ ВИДОВ В СООБЩЕСТВА ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CLADOCERA)

© 2010 Семенченко В.П.¹, Разлуцкий В.И.¹, Фенева И.Ю.²

¹ Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам,
Беларусь, Минск, 220072, ул. Академическая, 27. vladimirrazl@gmail.com

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119279, Ленинский проспект, 33. Feniova@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.2009

С помощью имитационных моделей исследовали влияние трофических условий на успех вселения чужеродных видов в зоопланктонные сообщества. Динамику численности сообществ из пяти видов кладоцер имитировали при разных уровнях воспроизводства пищи, соответствующих олиго- и эвтрофным водоемам. Компьютерные эксперименты показали, что успешность внедрения вида в сообщество во многом связана с его равновесной концентрацией пищи (концентрацией при которой численность популяции стабилизируется). Более конкурентоспособны виды с меньшей равновесной концентрацией пищи, поскольку их популяции способны увеличивать численность при меньшем количестве пищи, чем другие виды. Среди исследованных видов такими оказались *Simocephalus vetulus* (крупный вид) и *Ceriodaphnia reticulata* (мелкий вид). В олиготрофных условиях более успешным конкурентом была *C. reticulata*, а в эвтрофных условиях – *Simocephalus vetulus*. Выдвинуто предположение, что крупные виды проигрывают конкурентную борьбу в олиготрофных условиях вследствие того, что имеют большую продолжительность ювенильного развития в условиях дефицита пищи. Приведены результаты экспериментальных и полевых исследований, подтверждающих успешность конкуренции *Ceriodaphnia* с более крупными видами кладоцер в олиготрофных условиях.

Ключевые слова: структура сообществ, Cladocera, пищевая конкуренция, компьютерные имитации.

Успех вселения новых видов в зоопланктонные сообщества во многом зависит от их способности конкурировать с местными видами [Shurin, 2000]. Конкуренция за пищевые ресурсы – один из основных факторов, формирующих видовую структуру сообществ кладоцер [Gliwicz, 2003]. В то же время, механизмы конкурентных отношений между конкретными видами ракообразных слабо изучены и исход конкуренции мало предсказуем.

В соответствии с широко известной гипотезой размерной эффективности [Brooks, Dodson, 1965], более высокой конкурентоспособностью за пищевые ресурсы обладают крупные виды зоопланктона, а преобладание мелких видов в водоемах объясняется преимущественным

выеданием рыбами крупных ракообразных. По другим данным [Romanovsky, 1984], мелкие виды – более сильные конкуренты в периоды дефицита пищи, например, за счет задержки ювенильного развития, что позволяет им доживать до улучшения трофических условий. Проведенные ранее собственные имитационные исследования [Semenchenko et al., 2007] показали, что наиболее успешным конкурентом за пищу оказался *Simocephalus vetulus* O.F. Muller, имевший средний размер среди исследованных видов. Таким образом, размеры не являются ключевым фактором для оценки конкурентоспособности ветвистоусых ракообразных, а требуется подход, учитывающий и другие особенности их жизненных циклов.

Для оценки конкурентоспособности различных видов фитопланктона было предложено понятие равновесной концентрации пищи, при которой численность вида стабилизируется [Tilman, 1981, 2004]. Согласно этой концепции, вид с более низкой равновесной концентрацией имеет конкурентное преимущество, поскольку может наращивать свою численность при таких трофических условиях, при которых у других видов происходит ее спад. Мы применили подобный подход для оценки конкурентоспособности исследуемых видов *Cladocera*.

Можно предполагать, что основным препятствием натурализации чужеродных видов в сообщества служит конкуренция между аборигенными видами и вселенцами, а в случае вселения сильных конкурентов, может происходить вытеснение аборигенных видов. Искусственное снижение численности нативных видов зоопланктона в экспериментальных прудах способствовало вселению большего числа новых видов [Shurin, 2000]. В водоемах средней Калифорнии вселение азиатских видов *Sopropoda* (*Sinocalanus doerrii* Brehm и *Pseudodiaptomus forbesi* Poppe and Richard) привело к драматическим изменениям в сообществах аборигенных копепод – значительному снижению численности прежнего доминанта (*Eurytemora affinis* Poppe) и практически полной элиминации *Diaptomus* spp [Herbold et al., 1992].

Целью данного исследования было изучение в имитационных экспериментах возможности вселения чужеродных видов ветвистоусых ракообразных в популяции потенциально сильных конкурентов при различных трофических условиях и определение критериев для предсказания успешности инвазий.

Материал и методика

В качестве объектов исследований выступали пять видов ветвистоусых ракообразных – *Ceriodaphnia reticulata* Jurine (*C. r.*), *Diaphanosoma brachyurum* Lievin (*D. br.*), *Daphnia longispina* O.F. Muller (*D. l.*), *Simocephalus vetulus* (S. v.), *Daphnia magna* Straus (*D. m.*). Виды

перечислены в порядке увеличения их размеров. Таким образом, *C. r.* – была самым мелким видом.

С помощью ранее разработанной математической модели [Фенева, Будаев, 2003.] воспроизводили динамику численности исследуемых видов. Поведение видов в модели задавалось множеством зависимостей популяционных параметров от концентрации пищи, которую определяли как результат ее воспроизводства и потребления. Для модельных видов задавали следующие параметры: нижнюю и верхнюю пороговые концентрации пищи в функциях рационов (молоди и взрослых стадий отдельно), смертность (молодь и взрослые), плодовитость и продолжительность постэмбрионального развития, а также максимальные значения всех перечисленных выше параметров. Величины необходимых параметров рассчитывали в соответствии с концентрацией пищи в модельной среде, на основании экспериментальных данных [Суценя, 1975; Семенченко, 1990]. Функциональные зависимости параметров от концентрации пищи получены путем линейной интерполяции данных. В модели задавалась задержка (3 суток) в реакции плодовитости, смертности и времени постэмбрионального развития в ответ на изменение концентрации пищи. Трофические условия в модельной среде соответствовали олиго- и эвтрофным водоемам, что достигалось заданием разного уровня воспроизводства пищи – Р/В коэффициентов, величины которых составляли – 0.4, и 1.6 соответственно. Элиминация пищи происходила в соответствии с рационами имеющихся в данный момент времени животных в модельных сообществах.

Проведено несколько серий имитационных экспериментов. В первой для того, чтобы ранжировать виды по конкурентоспособности для виртуальных монокультур каждого из них была определена равновесная концентрация пищи, т. е. концентрация при которой смертность эквивалентна рождаемости, а численность популяции остается примерно на одном уровне. В последующих сериях в популяции

S. v. или *C. r.*, которые оказались наиболее сильными конкурентами, с интервалом 20 дней производили вселение остальных видов (по 5 особей каждого вида). Имитации проводили для олиго- и эвтрофных условий. Динамику численности сообществ воспроизводили в течение 500 дней.

Для того, чтобы сравнить результаты модельных экспериментов с естественными условиями были использованы данные, полученные в июле в разные годы в период 1994–2009 гг., о численности и проценте в общей численности кладоцер исследуемых видов (за исключением *D. m.*) в разных биотопах 6 водоемов Перебродской и Браславской группы озер (северо-запад Беларуси). Оз. Укля – мезотрофное, площадь – 9.8 км², максимальная глубина – 25 м; оз. Обстерно – слабоэвтрофное, площадь – 9.9 км², максимальная глубина – 12 м; оз. Горушка – эвтрофное, площадь – 0.2 км², максимальная глубина – 6.9 м; оз. Нобисто – дистрофное, площадь – 3.8 км², максимальная глубина – 2.8 м; оз. Лесное – дистрофное, площадь около 0.4 га, максимальная глубина – 4.0 м и заводь (ширина 15 м, глубина 0.5–1.0 м) в небольшой реке Храбровка, в 200 м от места впадения в оз. Обстерно.

Полученные результаты

В первой серии экспериментов проводилась имитация динамики численности монокультур каждого из исследуемых видов при низкой концентрации пищи и без временной задержки. При таких условиях численность популяций быстро достигала стабильного уровня. По мере увеличения равновесной концентрации (в скобках) виды расположились в следующей последовательности: *C. r.* (4.2 тыс. кл/мл), *S. v.* (9.2), *D. l.* (13.2), *D. m.* (14.5) и *D. br.* (16.1). Согласно приведенным данным самым сильным конкурентом была *C. r.*, у нее равновесная концентрация оказалась более чем в 2 раза меньше, чем у второго по конкурентоспособности *S. v.*

Дальнейшие имитации, действительно, показали, что в олиготрофных условиях

C. r. способна не только внедриться в популяцию *S. v.*, но и вытеснить этот вид и в дальнейшем доминировать в сообществе (рис.1 А). Вселение *C. r.* происходило не сразу, а только после 4-й попытки вселения на 80-й день. *C. r.* полностью вытеснила *S. v.* на 110 день имитаций. Тем не менее, в эвтрофных условиях *S. v.* успешно удерживал лидерство и не дал возможности внедриться *C. r.* – более сильному конкуренту (рис. 1, Б). Остальные три вида оказались не в состоянии сколько-нибудь длительно конкурировать с *C. r.* и *S. v.* как в олиготрофных, так и эвтрофных условиях.

Для того чтобы проверить, влияет ли видовой состав сообщества, в которое происходит инвазия, на исход вселения новых видов, в последующих имитациях моделировали вселение в популяцию *C. r.* остальных видов. Оказалось, что в олиготрофных условиях в популяцию *C. r.* не смог вселиться ни один вид, в том числе и *S. v.* (рис. 1, В). В эвтрофных условиях *S. v.* закрепился в сообществе после 4-й попытки вселения на 80-й день и до окончания модельного эксперимента доминировал (рис. 1, Г). Этот вид сумел вытеснить *C. r.* только через достаточно большой промежуток времени – на 180-й день. В этом варианте экспериментов и другие виды периодически демонстрировали заметные подъемы численности, но не смогли закрепиться в составе сообщества.

Таким образом, при достаточно большой продолжительности проведения имитационных экспериментов исход конкуренции не зависел от того, в популяцию какого из наиболее сильных конкурентов вселялись остальные виды. В олиготрофных условиях победителем в конкурентной борьбе выходила *C. r.*, а в эвтрофных – *S. v.* Анализ данных полевых наблюдений (таблица) показывает, что *Ceriodaphnia* встречается во всех исследованных водоемах. В таблице представлены данные о численности видов, использовавшихся в экспериментах, полученные в июле в разные годы, но в каждом водоеме в разных биотопах пробы отбирались одновременно.

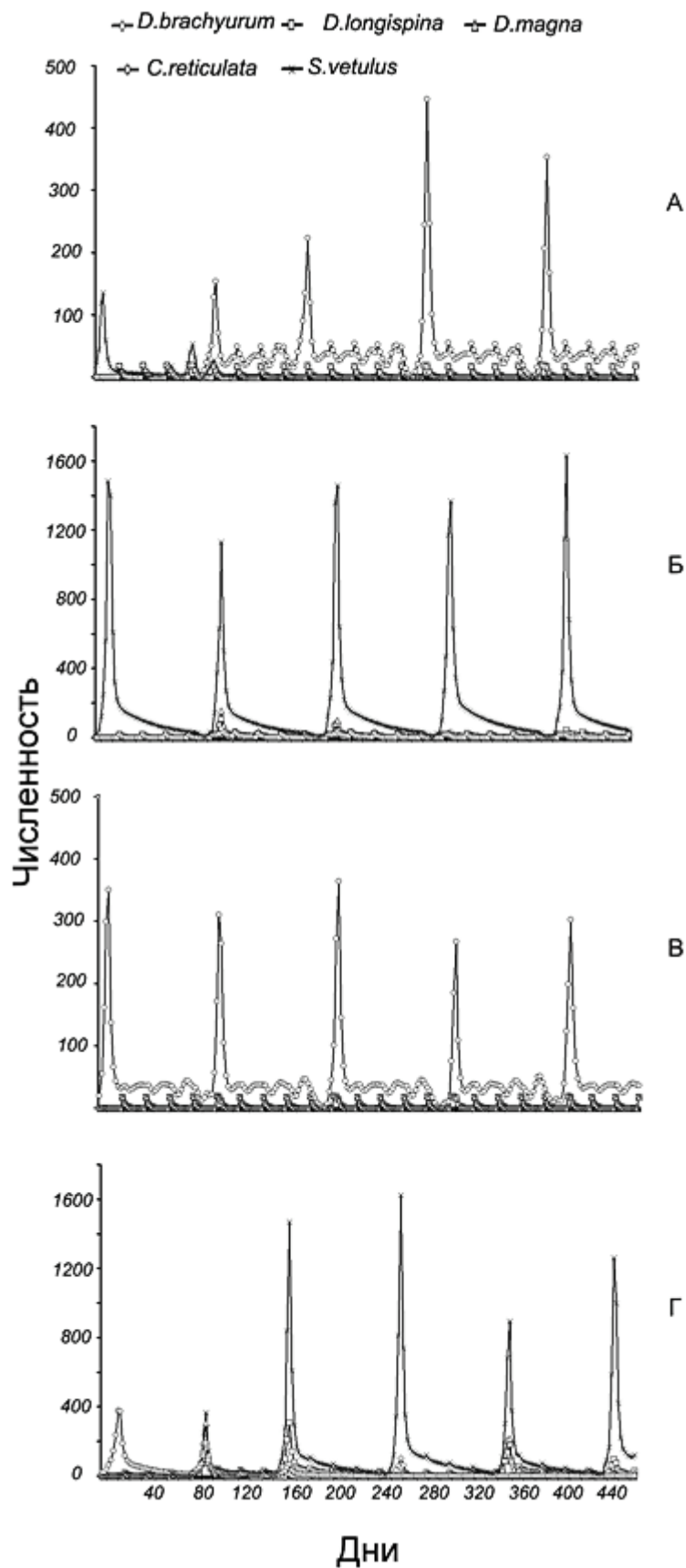


Рис. Динамика численности аборигенных и чужеродных видов в имитационных сообществах ветвистоусых ракообразных. А – олиготрофные условия, аборигенный вид *S. vetulus*; Б – эвтрофные условия, аборигенный вид *S. vetulus*; В – олиготрофные условия, аборигенный вид *C. reticulata*; Г – эвтрофные условия, аборигенный вид *C. reticulata*.

Таблица. Численность *Ceriodaphnia* (*Cerio.*), *Diaphanosoma brachyurum* (*D. br.*), *Daphnia longispina* (*D. l.*), *Simoccephalus vetulus* (*S. v.*) в различных водоемах и биотопах Перебродской группы озер (северо-запад Беларуси), наблюдавшаяся в июле 1994–2009 гг. Чл – литораль без растительности. N – численность (экз. м⁻³).

Водоем	чл		камыш		кубышка		пелагиаль	
	N	%	N	%	N	%	%	N
Оз. Укля								
<i>Cerio.</i>	1019	4.6	0	0	1092	10.2	0	0
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	510	2.3	24732	78.1	910	8.5	8316	33.9
<i>D. l.</i>	170	0.7	1767	5.6	728	6.8	3742	15.3
Оз.Обстерно								
<i>Cerio.</i>	44796	53.5	77294	62.9	67636	42.8	0	0
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	13613	16.3	5270	4.3	28108	17.8	78034	41.2
<i>D. l.</i>	0	0	0	0	0	0	26011	13.7
Оз.Горушка								
			тростник		кувшинка			
<i>Cerio.</i>	73380	63.5	16051	46.2	1291	2.8	2459	2.4
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	1359	1.2	17835	51.4	14268	30.7	20651	20.16
<i>D. l.</i>	0	0	0	0	0	0	1967	1.9
Оз.Нобисто								
<i>Cerio.</i>	14055	51.8	32500	54.1	25473	51.2	172833	24.1
<i>S. v.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. br.</i>	9663	35.6	12298	20.6	10540	21.2	73122	10.2
<i>D. l.</i>	0	0	0	0	0	0	6647	0.9
Оз.Лесное								
			кувшинка		кувшинка			
<i>Cerio.</i>	90536	76.5	56054	90.6	4204	69.5	2326797	99.4
<i>S. v.</i>	0	0	1087	1.9	127	2.1	0	0
<i>D. br.</i>	1556	1.3					13840	0.6
<i>D. l.</i>	0	0	136	0.2	0	0	0	0
Р.Храбровка								
		элодея	элодея					
<i>Cerio.</i>	1593	17.7	637	4.9				
<i>S. v.</i>	104	1.2	255	2.0				
<i>D. br.</i>	0	0	127	1.0				
<i>D. l.</i>	7262	80.9	191	1.5				

Не во всех водоемах имелись биотопы, перечисленные в шапке таблицы, в этом случае тип биотопа указан непосредственно над данными. Для оз. Лесного и р. Храбровки приводятся данные полученные в одинаковых биотопах, поскольку в них нет другой растительности, но взятые в различных участках их акватории. Численность кладоцер в естественных условиях может очень существенно изменяться в течение нескольких суток, варьируя от полного отсутствия до очень высоких величин, особенно, в прибрежных биотопах. В связи с этим мы приводим данные, полученные в периоды, когда наибольшее число исследуемых видов

присутствовало в соответствующих водоемах. В больших и более глубоких озерах (Укля, Обстерно) *Ceriodaphnia* присутствует только в прибрежных биотопах. В оз. Нобисто – достаточно большом, но мелком и с большим количеством отмелей, покрытых растительностью, – она составляет уже значительную часть в составе сообщества кладоцер и в его открытой части с глубинами около 2 м. Очень высокой численности этот вид может достигать в самом маленьком оз. Лесное. Крупный *S. v.* отмечен только в безрыбном оз. Лесное и в реке, где в месте отбора проб густые заросли погруженной растительности,

представленные в основном элодеей канадской (*Elodea canadensis* Rich. et Mchк) и роголистником темнозеленым (*Ceratophyllum demersum* L.). Вероятно, это объясняется выеданием рыбами, такому крупному виду трудно избежать пресса хищников в относительно редких зарослях макрофитов. В эвтрофных условиях р. Храбровка *S. v.* представлен в сравнимых количествах с *C. r.*, а учитывая значительно более крупные размеры, превосходит ее по биомассе. Наиболее эвритопным видом является *D. br.*, которая в больших количествах может встречаться как в зарослевых биотопах, так и в открытой воде. Доля *D. br.* значительно варьирует в разных биотопах и водоемах. *D. l.* в большинстве озер имеет более высокую численность в пелагической части, но может вносить значительный вклад в общую численность и в прибрежных биотопах (таблица, оз. Укля; р. Храбровка).

Обсуждение результатов

Полученные результаты еще раз подтверждают, что конкурентоспособность ветвистоусых ракообразных не связана с размерами тела вида. Этот вывод становится более очевидным, чем в предыдущем исследовании [Semenchenko et al., 2007], поскольку различия в размерах между видами, выбранными в данной работе, были значительно больше. Длина тела половозрелых особей *C. r.* около 0.5 мм, в то время как у *D. m.* – более 2.0 мм, а у *S. v.* более – 1.5 мм.

Проведенные имитации показали, что при повышении уровня воспроизводства пищи более крупный вид (*S. v.*) оказывается победителем независимо от того, в популяцию какого исходного вида происходит вселение. Биологический смысл данного явления, видимо, состоит в том, что в олиготрофных условиях более крупному виду не хватает пищевых ресурсов для достижения половозрелости, поскольку для этого ему требуются большие энергетические затраты, чем мелкому. Новорожденные особи *S. v.* увеличивают свой размер за время ювенильного развития примерно в 3.2, в то время как мелкая *C. r.* только в 1.8 раз. Следовательно *S. v.* должен

тратить больше энергии на соматический рост.

В ранее проведенных имитационных экспериментах среднесуточная концентрация пищи в модельной среде в эвтрофных условиях была более чем в 3 раза больше, чем в олиготрофных [Semenchenko et al., 2007, табл.1]. В лабораторных исследованиях [Семенченко, 1990, табл.1] установлено, что у *Ceriodaphnia affinis* Lill. средняя продолжительность ювенильного развития практически не изменяется (4.0 суток) по мере увеличения концентрации пищи (от 0.072 до 1.44 мг сух.массы/л *Chlorella* sp.), в то время как у *S. v.* снижается с 6.7 до 5.4 суток. В тоже время плодовитость у *Ceriodaphnia* в этом диапазоне пищи возрастает с 2 до 6 яиц/самку, а у *S. v.* – с 6 до 17. Именно эти обстоятельства, видимо, и послужили причиной, того, что *C. r.* доминировала в олиготрофных условиях, а *S. v.* – в эвтрофных. *D. br.* имеет практически такую же продолжительность ювенильного развития, как и у *C. r.*, но имеет меньшую плодовитость. *D. m.* имеет максимальную плодовитость по сравнению с другими видами, но при минимуме пищи постэмбриональное развитие у нее растягивается до 16.9 суток в среднем. Задержка крупных видов в достижении половозрелости при низких трофических условиях [Фенева, Будаев, 2006] приводит к тому, что в период спада концентрации пищи достаточное для поддержания популяции количество особей не успевает созреть.

Свидетельством конкурентного преимущества *Ceriodaphnia* являются результаты работы Ю.Э. Романовского и И.Ю. Феновой [Romanovsky, Feniova, 1985], в которой при совместном культивировании мелкой *C. reticulata* и крупной *Daphnia pulex* в олиготрофных условиях победил мелкий вид, а в эвтрофных – оба вида сосуществовали. В других лабораторных опытах показано, что увеличение обилия *Ceriodaphnia* препятствовало вселению *Daphnia lumholtzi* [Dzialowski, Lennon, Smith, 2006]. При совместном культивировании *Ceriodaphnia dubia* Richard может вытеснять *Moina micrura* Hellich и

Daphnia ambigua Scourfield, тогда как на *Ceriodaphnia dubia* эти виды никакого влияния не оказывали [Martinez, Medel, 2002].

Полевые наблюдения (табл.) показали, что разные виды *Ceriodaphnia* в больших количествах могут встречаться в водоемах разного типа. Доля представителей этого рода может составлять более 50% в слабо эвтрофном оз. Обстерно, эвтрофном оз. Горушка, дистрофном оз. Нобисто, но больше всего их вклад в сообщество кладоцер оказался в дистрофном оз. Лесное. Следует особо отметить, что *Ceriodaphnia* и *S. v.* одновременно присутствовали только в оз. Лесное, в котором отсутствует рыба и в густых зарослях в р. Храбровка. Как уже отмечалось выше, это связано, видимо, с избирательным выеданием рыбами наиболее крупных видов. Биомасса фитопланктона в оз. Лесное составляет порядка 1.2–1.5 мг/л (неопубликованные данные З.И. Горельшевой). Для сравнения в мезотрофном с признаками олиготрофии оз. Нарочь в июле-августе биомасса фитопланктона составляет 0.91–0.94 мг/л [Бюллетень..., 2003]. Таким образом, в оз. Лесное трофические условия можно считать близкими к олиготрофным. Для этого водоема наблюдается сходное с имитационными экспериментами соотношение видов. Доля *Ceriodaphnia* достигает 99.4% (таблица), а численность *S. v.* и других видов невелика. В р. Храбровка трофические условия, по-видимому, соответствуют эвтрофным, поскольку прозрачность воды составляет менее 1 м. В этом водоеме доля *C. r.* (именно этот вид *Ceriodaphnia*) значительно меньше, а *S. v.* – в сравнимой численности и даже с большей биомассой.

Исследования показывают, что мелкие инвазивные виды *Daphnia* вселяются в разные типы водоемов. 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. Исходные местообитания этого вида – Африка, Азия и Австралия. Впервые он был обнаружен в Техасе (США) в 1992 г. и с тех пор распространился по 125 озерам от Аризоны до Флориды [Lennon et al., 2001]. С другой стороны есть примеры вселения и крупных видов дафний, например, внедрение *Daphnia magna* Straus в оз. Виктория [Jonna, Lehman, 2004]. Таким образом, успех вселения в первую очередь зависит от характеристик вида и мало зависит от его размеров, что мы и наблюдали в имитационных экспериментах. Один мелкий вид – *C. r.* – оказался сильным конкурентом, другой – *D. br.* – слабым.

Выводы

Имитационные эксперименты показывают, что равновесная концентрация пищи может служить хорошим показателем для предсказания исхода конкуренции в сообществах ветвистоусых ракообразных, особенно в условиях дефицита пищи.

Проведенные исследования позволяют предполагать, что крупные виды проигрывают конкурентную борьбу в олиготрофных условиях вследствие того, что имеют большую продолжительность ювенильного развития в условиях дефицита пищи, по сравнению с мелкими.

При повышении уровня воспроизводства пищи победителем становится более крупный вид из состава сильных конкурентов.

Полевые наблюдения подтверждают, что различные виды *Ceriodaphnia* являются сильными конкурентами и часто доминируют в различных биотопах водоемов разного трофического статуса.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и БРФФИ (проекты № 06-04-48409-а; 06-04-81017-Бел-а; БОБР-112).

Литература

- [1] Бюллетень экологического состояния озер Нарочь, Мясстро, Баторино (2001 год) / Под общей ред. А.П. Остапени. Минск. БГУ, 2003. 94 с.

- [2] Семенченко В.П. Сравнительный анализ стратегий размножения ветвистоусых ракообразных (Cladocera) при разных концентрациях пищи // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. №6. С. 828–835.
- [3] Суценыя Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных // Минск: Наука и Техника, 1975. 206 с.
- [4] Фенева И.Ю., Будаев С.В. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции // В кн.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике / Ред. Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе, Л.Г. Корнева, Ю.В. Слынько. Борок: Институт биологии внутренних вод, 2003. С. 35–48.
- [5] Фенева, И.Ю., Будаев С.В. Оценка возможности внедрения и выживания ветвистоусых ракообразных в условиях конкуренции в мезотрофном озере Глубоком // Экология. 2006. № 3. С. 221–226.
- [6] Brooks J. L., Dodson S.L. Predation, body size, and composition of plankton // Science. 1965. V. 150, N 3692. P. 28–35.
- [7] Dzialowski A.R., Lennon J.T., Smith V.H. Food web structure provides biotic resistance against plankton invasion attempts // Biol. Invasions. 2006. V. 9. № 3. P. 1387–3547.
- [8] Gliwicz Z.M. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals // Excellence in Ecology. V.12. Oldendorf/Luhe Germany: International Ecology Institute, 2003. 379 p.
- [9] Herbold B., Jassby A.D., Moyle P. B. Status and Trends Report on Aquatic Resources in the San Francisco Estuary // San Francisco Estuary Project. Oakland, 1992. 257 p.
- [10] Jonna R., Lehman J.T. Invasion of Lake Victoria by the large bodied herbivorous cladoceran *Daphnia magna* // In: The East African Great Lakes: Limnology, palaeolimnology and biodiversity, part 4. V. 12. The Netherlands: Springer, 2004. P. 321–333.
- [11] Lennon J.T., Smith V.H., Williams K. Influence of temperature on exotic *Daphnia lumholtzi* and implications for invasion success // Journal of Plankton Research. 2001. V. 23 (4). P. 425–434.
- [12] Martinez G., Medel R. Indirect interactions in a microcosm-assembled cladoceran community: implications for apparent competition // Oikos. 2002. V. 97. P. 111–115.
- [13] Riccardi N., Giussani G., Margaritora F., Couchaud B. Population dynamics of the pioneer of *Daphnia parvula*, Fordyce during the invasion of Lake Candia (Northern Italy) // J. Limnol. 2004. 63(1). P. 44–52.
- [14] Romanovsky Yu.E. Individual growth rate as a measure of competitive advantage in cladoceran crustaceans // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. Bd. 1984. 69, N. 5. P. 613–632.
- [15] Romanovsky Yu.E., Feniova I.Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // Oikos. 1985. V. 44. P. 243–252.
- [16] Semenchenko V.P., Razlutskiy V.I., Feniova I.Yu., Aibulatov D.N. Biotic relations affecting species structure in zooplankton communities // Hydrobiologia. 2007. Vol. 579. N 1. P. 219–231.
- [17] Shurin J.B. Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities // Ecology. 2000. 81. P. 2348–2357.
- [18] Tilman, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly // P NATL ACAD SCI USA. 2004. 101. P. 10854–10861.
- [19] Tilman D. Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae // Ecology. 1981. V. 62. P. 802–815.

INFLUENCE OF TROPHIC CONDITIONS ON BIOTIC INTERACTIONS UNDER INTRODUCTION OF NEW SPECIES INTO COMMUNITIES OF CLADOCERA

© 2010 Semenchenko V.P.¹, Razlutskiy V.I.¹, Feniova I.Yu.²

¹ Research-and-practical Center of NAS of Belorussia on Bioresources, Belorussia, Minsk, ul. Akademicheskaya, 27. vladimirrazl@gmail.com

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow, 119279, Leninskiy prosp., 33. Feniova@mail.ru

We studied the influence of food concentration on success of introduction of alien species into zooplankton communities. Abundance dynamics of the studied species were simulated under different levels of food supply corresponding to oligo- and eutrophic conditions. Computer experiments evidenced that success of species introduction was connected with equilibrium food concentration. Species with less equilibrium food concentration were more successful. Among the studied species more competitive ones were *Simocephalus vetulus* (large-bodied species) and *Ceriodaphnia reticulata* (small-bodied species). Indeed, under oligotrophic conditions more successful was *Ceriodaphnia reticulata* and under eutrophic was *Simocephalus vetulus*. We suggested that large-bodied species lose competition with small ones in oligotrophic conditions due to their trait to delay at juvenile stages under food depletion. The results of experimental and field studies were analyzed for confirmation of success of *Ceriodaphnia* in competition with larger cladocerans under oligotrophic conditions.

Key words: community structure, Cladocera, food competition, predation, computer simulations.