

## 伊乐藻对浮游动物群落结构的影响

杨桂军<sup>1</sup> 秦伯强<sup>2</sup> 高光<sup>2</sup> 王小冬<sup>2</sup> 王洪艳<sup>3</sup>

(1. 江南大学环境与土木工程学院, 无锡 214122 2. 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008;  
3. 南京信息工程大学, 南京 210044)

### THE STUDY ON THE EFFECT OF *ELODEA NUTTALLII* TO ZOOPLANKTON COMMUNITY STRUCTURE

YANG Gui-Jun<sup>1</sup>, QIN Bo-Qiang<sup>2</sup>, GAO Guang<sup>2</sup>, WANG Xiao-Dong<sup>2</sup> and WANG Hong-Yan<sup>3</sup>

(1. School of Environment and Civil Engineering, Jiangnan University, Wuxi 214122  
2. Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008;  
3. Nanjing University of Science Information & Technology, Nanjing 210044)

关键词: 沉水植物; 伊乐藻; 浮游动物; 群落结构

**Key words** Submerged plants, *Eloea nuttallii*, Zooplankton, Community structure

中图分类号: Q143.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2009)03-0556-06

浮游动物是淡水生态系统的重要组成部分, 一方面浮游动物主要以浮游植物作为食物<sup>[1]</sup>, 同时又能摄食细菌<sup>[2,3]</sup>、原生动物<sup>[4-5]</sup>; 另一方面浮游动物又是一些鱼类优良的食物<sup>[6-7]</sup>。国内外一些研究发现, 有大量沉水植物存在的湖区, 浮游动物的种类数、数量、生物量和多样性都比存在少量或没有沉水植物的湖区要高<sup>[8-13]</sup>。

太湖是我国五大淡水湖泊之一, 从20世纪70年代末、80年代初开始, 富营养化日趋严重。西太湖由于水体富营养, 近些年每年的5—10月都出现大量的蓝藻水华<sup>[14]</sup>, 而同样处于富营养状态的东太湖水体清澈、透明度高, 其中很重要的原因之一是因为东太湖有大量的水生植物。在水生态系统恢复过程中, 恢复水生植物是其中重要组成部分之一。在恢复水生植物过程中, 水生植物是如何影响水生态系统中的浮游动物? 国内外对这个方面的进行了一些研究, 发现在有大型水生植物的水体中, 浮游动物的生物多样性都比没有大型水生植物的水体高<sup>[8-12]</sup>。但这些实验大多在野外且存在鱼类的条件下进行, 而沉水植物对浮游动物的影响受鱼类捕食的干扰。本实验中, 用采自东太湖的沉水植物—伊乐藻(*Eloea nuttallii*)作为实验对象, 在没有鱼类的情况下, 在70L的塑料桶中进行了对比实验, 目的是想了解沉水植物对浮游动物群落结构的影响。

### 1 材料与方法

**1.1 实验设计** 取太湖梅梁湾湖水放入一个200L的塑料桶中, 混合均匀, 然后用48μm的筛网过滤, 以除去浮游动物和大型的藻类, 将过滤的湖水平均分配到6个塑料桶(直径50.5cm, 高60cm)中, 每个桶中装70L水, 然后随机选三个桶栽入等量的伊乐藻((59±0.18)g)108株, 高度为(21.8±0.5)cm, 底质为沙子, 其他3个作对照。3d后, 每个桶都加入一定数量的浮游动物(用48μm的筛网过滤10L的湖水, 得到浮游动物), 同时立即取一定水样回去测定水体的TN和TP, 将水体的营养盐浓度配制成近几年东太湖的平均值。其中, 氮源摩尔比KNO<sub>3</sub>: NH<sub>4</sub>Cl=1:1配制, 浓度为2mg/L; 磷用KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>配制, 浓度为0.08mg/L(营养盐数据源于中国科学院南京地理与湖泊研究所太湖湖泊研究站)。同时测定初始加入的浮游动物数量, 取400mL水样分别用25μm和48μm的筛网过滤以测定不同大小藻类的叶绿素a浓度(Chl a<25μm, 25μm<Chl a<48μm, Chl a>48μm)。

**1.2 样品的采集与处理** 实验从2006.9.11至2006.10.9, 共进行28d, 样品每7d采集一次, 用柱状采水器(长70cm、直径10cm)取1L水样, 然后用48μm的筛网过滤, 并将浮游动

收稿日期: 2007-08-15 修订日期: 2008-12-16

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(40730529)资助

作者简介: 杨桂军(1979—), 男, 汉族, 广西桂林人; 讲师; 主要从事淡水生物生态学研究。E-mail yanggjl979@163.com

通讯作者: 秦伯强, E-mail qinbq@niglas.ac.cn

物装入 50mL 的方形塑料瓶中, 并立即加入 4% 的甲醛固定。同时用柱状采水器采集水样 800mL, 其中 200mL 回实验室后分析水化指标 (TN、TP) 后, 补充营养盐, 使水体的营养盐浓度恢复到 TN = 2mg/L, TP = 0.08mg/L; 另外 600mL 水样, 200mL 水样测定总的叶绿素 a, 剩下的 400mL 水样分别用 25μm 和 48μm 的筛网过滤以测定不同大小藻类的叶绿素 a 浓度 (Chl a < 25μm, 25μm < Chl a < 48μm, Chl a > 48μm) [15]。

**1.3 浮游动物数量计数** 轮虫、枝角类和桡足类分类、计数根据文献 [16-19] 在显微镜下进行。在种群密度很高时, 用分小样的方法抽样计数。其具体步骤是: 把采得的样品 50mL 充分摇匀后用宽口吸管吸取 5mL, 注入浮游动物计数框中, 计数 3 片取其平均值, 然后乘以稀释的倍数以获得单位体积中的数量。

**1.4 浮游动物生物量的计算** 轮虫的生物量先求其体积, 然后按 1g/cm<sup>3</sup> 进行换算, 具体计算公式见淡水浮游生物研究方法 [20], 桡足类的体积由相近的几何形状换算成生物量 [21] (由于有机体的密度比水的密度稍大, 可近似取值为 1g/cm<sup>3</sup>)。枝角类的生物量根据体长体重回归方程进行换算 [22]。本文中的生物量皆为湿重。

**1.5 生物多样性指数的计算** 计算浮游动物的生物多样性采用 Shannon-Wiener 生物多样性指数 (H):  $H = - \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i$   $P_i = n_i / N$

上述公式中,  $n_i$  表示群落中第  $i$  物种的个体数;  $N$  表示所有物种的个体数之和;  $s$  表示群落中物种数目。

## 2 结 果

### 2.1 不同大小粒级叶绿素 a 组成

实验期间, 实验组叶绿素 a 浓度低于无伊乐藻对照组, 实验组平均值为 20.61μg/L, 对照组为 23.62μg/L。不同粒级叶绿素 a 中, Chl a > 48μm 的叶绿素 a 浓度, 实验组比对照组高, 而 Chl a < 25μm 和 25μm < Chl a < 48μm 这两个粒级的叶绿素 a 浓度都是对照组高于实验组 (图 1)。

### 2.2 浮游动物种类组成

整个实验期间, 实验组和对照组都发现了 28 种浮游动物。其中, 桡足类 7 种, 枝角类 5 种, 轮虫 16 种。浮游动物主要种类有: 中剑水蚤 *Mesocyclops* sp.、跨立小剑水蚤 *Microcyclops varicanus*、角突网纹溞 *Ceriodaphnia comuta*、矩形尖额溞 *A. lona rectangula*、角突臂尾轮虫 *Brachionus angularis*、曲腿龟甲轮虫 *Keratella valga*、针簇多肢轮虫 *Polyarthra trigla*、义角聚花轮虫 *Conochilus dossuarius*。

### 2.3 浮游动物数量和生物量

实验期间, 实验组浮游动物平均数量比对照组高, 但差异不显著 ( $p > 0.05$ ), 其中实验组平均值为 1286 ind./L, 对照组平均密度为 1007 ind./L。浮游动物中, 轮虫和桡足类数量都是实验组比对照组高, 但差异都不显著 ( $p > 0.05$ ), 而枝角类数量则是对照组比实验组高, 差异也不显著 ( $p > 0.05$ )。

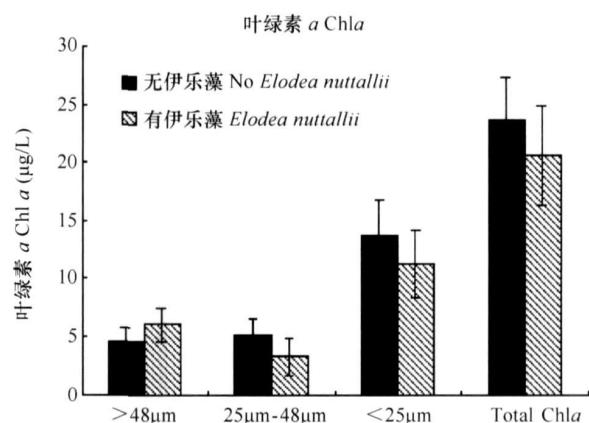


图 1 实验期间不同大小藻类叶绿素 a 以及总叶绿素 a 浓度比较

Fig. 1 Comparison of the concentration of Chl a of different size and total Chl a in the experiment from Sep. 11, 2006 to Oct. 9, 2006

其中实验组 47 ind./L, 而对照组为 114 ind./L (图 2)。就相对密度而言, 实验组和对照组都是轮虫占大部分, 分别占 53.94% 和 59.42%; 枝角类所占比例是对照组 (11.29%) 高于实验组 (3.67%), 而桡足类所占比例则是实验组高于对照组, 分别为 42.39% 和 29.29%。实验期间, 实验组和对照组浮游动物数量变化如图 3 所示。实验组中轮虫和桡足类的数量都是先上升后下降, 而对照组轮虫和桡足类的数量基本上都是保持上升的趋势。

与浮游动物数量一样, 实验组浮游动物平均生物量比对照组高, 但差异也不显著 ( $p > 0.05$ ), 其中实验组平均值为 4.626mg/L, 对照组平均值为 4.445mg/L。浮游动物中枝角类和桡足类生物量都是对照组比实验组高, 但差异都不显著 ( $p > 0.05$ ), 而轮虫生物量则是实验组高于对照组, 差异不显著 ( $p > 0.05$ ), 其中对照组 0.166mg/L, 而实验组为 0.287mg/L (图 2)。实验组和对照组生物量都是桡足类占大部分, 分别占 66.50% 和 72.67%; 枝角类生物量所占比例为对照组 (10.68%) 高于实验组 (4.80%), 而轮虫生物量所占比例则是实验组高于对照组, 分别为 28.70% 和 16.64%。实验期间, 实验组和对照组浮游动物生物量变化 (图 3)。实验组中轮虫和桡足类的生物量先上升后下降趋势很明显, 而对照组轮虫的生物量呈现上升的趋势, 对照组桡足类的生物量变化也是先上升后下降。

### 2.4 浮游动物优势种

实验组和对照组浮游动物主要优势种的变化情况 (图 4)。实验组和对照组浮游动物优势种不同, 对照组中浮游动物的优势种密度从高到低依次为: 义角聚花轮虫 *Conochilus dossuarius*、角突臂尾轮虫 *Brachionus angularis*、无节幼体 *Nauplius*、尖额溞 *A. lona rectangula*、中剑水蚤 *Mesocyclops* sp.。而在实验组, 浮游动物的优势种密度从高到低依次为: 义角聚花轮虫 *Conochilus dossuarius*、无节幼体 *Nauplius*、针簇多肢轮虫 *Polyarthra trigla*、中剑水蚤 *Mesocyclops* sp.、尖额溞 *A. lona rectangula* (图 4)。其中, 在对照组, 第一和第二优势种分别

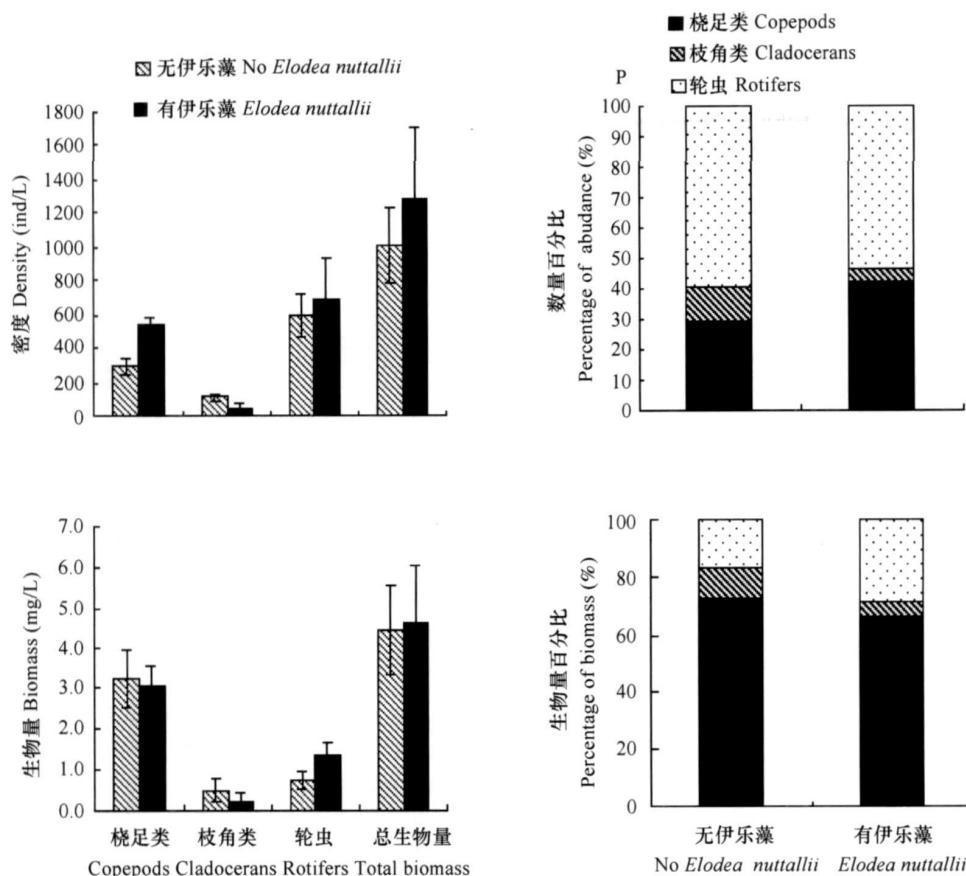


图 2 实验中轮虫、枝角类、桡足类平均数量、生物量及其所占百分比比较

Fig. 2 The average number, biomass and percentage comparison of rotifers, cladocerans and copepods in experiment

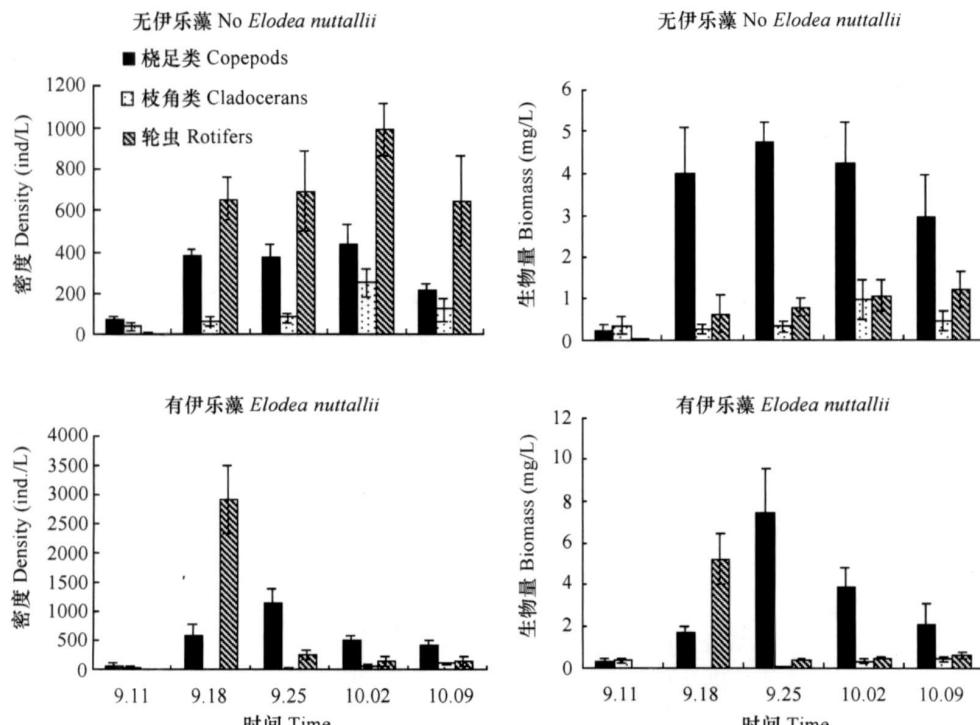


图 3 实验中轮虫、枝角类、桡足类数量和生物量变化比较

Fig. 3 The number and biomass comparison of rotifers, cladocerans and copepods in experiment from Sep. 11, 2006 to Oct. 9, 2006

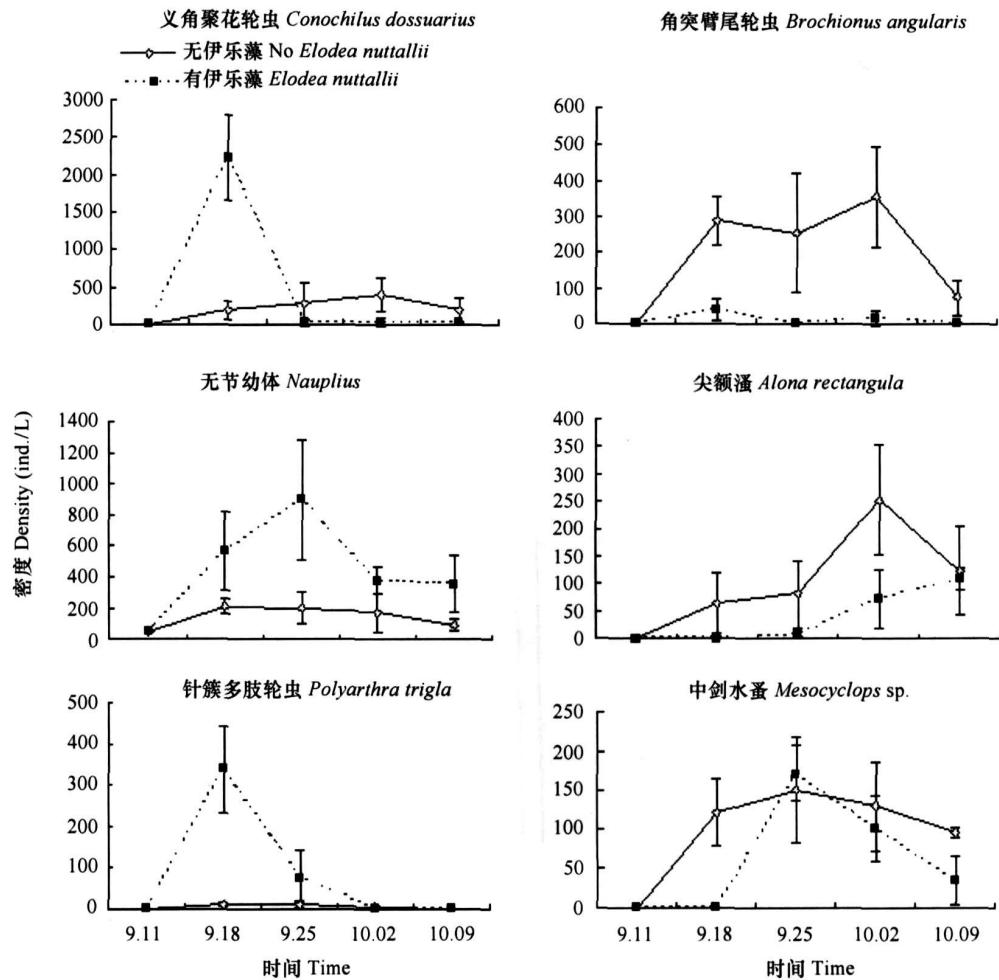


图 4 实验中浮游动物优势种数量变化

Fig. 4 The number of dominant species of zooplankton in experiment from Sep 11, 2006 to Oct 9, 2006

为义角聚花轮虫 *C. dossuarius* 和角突臂尾轮虫 *B. angularis*, 其平均密度分别为 208 ind./L 和 193 ind./L。而在实验组, 第一和第二优势种分别为义角聚花轮虫 *C. dossuarius* 和无节幼体 *Nauplius*, 其平均密度分别为 461 ind./L 和 448 ind./L (图 4)。

## 2.5 浮游动物生物多样性

实验组 ( $H = 1.14$ ) 浮游动物 Shannon-Wiener 生物多样性指数低于对照组 ( $H = 1.96$ ), 且差异显著不同 ( $p < 0.001$ )。整个实验期间, 实验组的浮游动物生物多样性都比对照组浮游动物多样性低 (图 5)。有伊乐藻实验组的浮游动物生物多样性从实验开始至 2006.09.25 一直降低, 而后有个上升的过程, 但其多样性都低于实验初始的多样性。而对照组浮游动物多样性整个期间都大于实验初始的多样性 (图 5)。

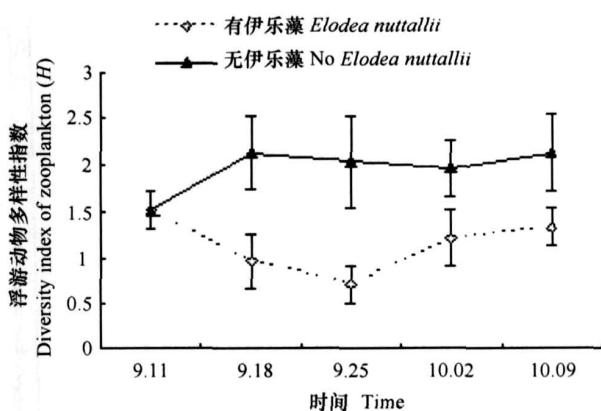


图 5 实验中浮游动物生物多样性变化比较

Fig. 5 The comparison of zooplankton diversity in experiment during Sep 11, 2006 to Oct 9, 2006

### 3 讨 论

实验期间, 实验组叶绿素 *a* 浓度低于对照组, 实验组浮游动物数量和生物量都比对照组高, 生物多样性则是实验组的浮游动物生物多样性比对照组浮游动物多样性低。

一般认为, 水生高等植物通过吸收磷(主要通过附着藻类)<sup>[23]</sup>; 向水体中分泌某种有机物质(助凝物质)<sup>[24-26]</sup>; 抑制浮游植物光照的获得<sup>[27]</sup>, 降低底泥的混合<sup>[28]</sup>来抑制浮游植物的生长, 从而降低其生物量。本实验中有伊乐藻实验组叶绿素 *a* 低于无伊乐藻对照组, 伊乐藻对浮游植物的抑制作用是可能原因。如杨清心用黑藻为实验对象, 发现在室内实验中黑藻对藻类的生长有抑制作用<sup>[26]</sup>。戴莽、倪乐意等以菹草为研究对象, 发现在野外围隔实验中菹草对浮游植物有抑制作用<sup>[25]</sup>。

浮游动物主要以浮游植物作为食物<sup>[1]</sup>, 同时又摄食细菌<sup>[2,3]</sup>、原生动物<sup>[4,5]</sup>。沉水植物上附着有大量的附着生物, 包括附着藻类、细菌和原生动物<sup>[23,29,30]</sup>, 这些可作为浮游动物的重要食物来源。本实验中, 通过挂玻璃片的方法来测定附着生物, 3次采样测得附着藻类叶绿素 *a* 浓度结果分别为: 9月 17日为(1.28±0.44) mg/m<sup>2</sup>、9月 25日为(5.88±1.52) mg/m<sup>2</sup>、10月 10日为(30.86±2.650) mg/m<sup>2</sup>。本实验结果表明, 附着生物可能是本实验中实验组浮游动物数量和生物量都比对照组高的重要原因之一。

本实验中, 整个实验期间实验组的浮游动物生物多样性比对照组浮游动物多样性低。野外研究发现, 在有大量沉水植物的水体, 浮游动物种类数、数量、生物量和多样性一般比无沉水植物水体的生物多样性要高<sup>[8-13]</sup>。为什么本实验中实验组的浮游动物生物多样性反而比对照组浮游动物多样性低了? 在野外, 沉水植物可以作为浮游动物的避难所, 以逃避被鱼类捕食, 所以有沉水植物的水体浮游动物生物多样性要比没有沉水植物的水体多样性要高。另一个特点是对照组浮游动物多样性整个实验期间都大于实验初始的多样性, 一个方面可能因为本实验所取浮游动物为没有沉水植物的水体, 浮游动物在原水体中受到鱼类的捕食压力, 从而浮游动物的生物多样性比较低; 另外一方面, 浮游动物加入试验系统中后, 由于没有鱼类对浮游动物摄食压力, 从而导致对照组浮游动物多样性较湖水升高。而在实验组, 虽然同样没有鱼类的摄食压力, 浮游动物中由于轮虫繁殖周期短, 沉水植物又可以提供丰富的食物, 所以短期内某些轮虫种类能形成优势, 从而在食物的竞争中占优, 同时压制了其他如枝角类和桡足类的发展, 从而使浮游动物的多样性降低。如本实验中, 实验初期(9.11)实验组中叉角聚花轮虫密度只有1 ind./L, 而在9.18日的采样中, 其密度达到了2233 ind./L, 从而影响了浮游动物生物多样性(图4.5)。因为大型的浮游动物滤食率比轮虫高, 在食物竞争中占优势, 随着时间的推移轮虫的优势逐渐减弱, 浮游动物的多样性也随之提高(图5)。由于本实验只进行了27d时间相对较短, 实验组的浮游动物多样性是否会最终超过对照组, 其结果需要进一步

的研究。

本实验结果表明, 在短期实验内, 沉水植物的存在能提高浮游动物的数量和生物量, 降低浮游动物的生物多样性。致谢:

本研究在野外采样和室内水化指标分析中得到了李宽意、王媛媛、肖年庚、李艳敏、林必贵的大力帮助, 在此对他们表示衷心的感谢!

### 参考文献:

- [1] Flores-Burgos J, Samanta S S, Nandini S. Effect of Single Species or Mixed Algal (*Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus acutus*) Diets on the Life Table Demography of *Brachionus aculeatus* and *Brachionus pumilus* (Rotifera: Brachionidae) [J]. *Acta Hydrobiologica et Hydrobiologia*, 2005, 33(6): 614-621
- [2] Kim H W, Hwang S J, Joo G J. Zooplankton grazing on bacteria and phytoplankton in a regulated large river (Nakdong River, Korea) [J]. *Journal of Plankton Research*, 2000, 22(8): 1559-1577
- [3] Jürgens K, Amelth, Rothaupt K O. Zooplankton-mediated changes of bacterial community structure [J]. *Microbial Ecology*, 1994, 27: 27-42
- [4] Jürgens K, Wickham S A, Rothaupt K O, et al. Feeding rates of macro- and micro-zooplankton on heterotrophic nanoflagellates [J]. *Limnology Oceanography*, 1996, 41(8): 1833-1839
- [5] modenutti B, Queimadillas C, Balseiro E, et al. Impact of different zooplankton structures on the microbial food web of a South Andean oligotrophic lake [J]. *Acta Oecologica*, 2003, 24: 289-298
- [6] Yang Y F, Huang X F. The influence of silver carp and bighead on the zooplankton community structure [J]. *Journal of Lake Sciences*, 1992, 4(3): 78-86 [杨宇峰, 黄祥飞. 鲢鳙对浮游动物群落结构的影响. 湖泊科学, 1992, 4(3): 78-86]
- [7] Robert JR, Uwe K. Effects of a filter-feeding fish [silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.)] on phyto- and zooplankton in a mesotrophic reservoir: results from an enclosure experiment [J]. *Freshwater Biology*, 2002, 47(12): 2337-2344
- [8] Gilinsky E. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure [J]. *Ecology*, 1984, 65: 455-468
- [9] Engel S. The role and interactions of submersed macrophytes in a shallow Wisconsin Lake USA [J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 1988, 14: 329-342
- [10] Hageby A, Andersson G, Blindow I, et al. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submersed macrophytes [J]. *Hydrobiologia*, 1994, 280: 83-90
- [11] Guo X M, Gao G, Wei Y, et al. Changes and effects of hydrobius in the compound ecosystem of *Elodeagrass* carp pen farming [J]. *Journal of Lake Sciences*, 1996, 8(Suppl): 79-92 [郭晓鸣, 高光, 魏云, 等. 伊乐藻—草鱼圈养复合生态系统中水生生物的变化和影响. 湖泊科学, 1996, 8(增刊): 79-92]

- [ 12] Hu L, Wan C Y, Xu Y S, et al. Effect of submerged plants on crustacean in Yunlonghu Reservoir [ J]. *Reservoir Fisheries* 2007, **27** (1): 54—56 [胡莲, 万成炎, 许炎生, 等. 云龙湖水库沉水植被重建对浮游甲壳动物的影响. 水利渔业, 2007, 27 (1): 54—56]
- [ 13] Ellen van D, Wouter J, van de B. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities [ J]. *Aquatic Botany*, 2002, **72** (3): 261—274
- [ 14] Chen Y W, Qin B Q, Teubner K, et al. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages—Microcystis domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China [ J]. *Journal of Plankton Research*, 2003, **25** (4): 445—453
- [ 15] Jin X C, Tu Q Y. The standard methods for observation and analysis in lake eutrophication [ M ]. 2nd ed. Beijing: Chinese Environmental Science Press 1990 [金相灿, 傅清瑛. 湖泊富营养化调查规范. 北京: 中国环境科学出版社. 1990]
- [ 16] Wang J J. Freshwater rotifer in China [ M ]. Beijing: Science Press 1961 [王家辑. 中国淡水轮虫志. 北京: 科学出版社. 1961]
- [ 17] Zhuge Y. Study on rotifers in the typical area in China [ D ]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 1997 [诸葛燕. 中国典型地带轮虫的研究. 博士学位论文, 中国科学院水生生物研究所, 武汉. 1997]
- [ 18] Shen J R. Fauna sinica crustacea freshwater copepoda [ M ]. Beijing: Science Press 1979 [沈嘉瑞. 中国动物志节肢动物门甲壳纲淡水桡足类. 北京: 科学出版社. 1979]
- [ 19] Jiang X Z, Du N S. Fauna freshwater cladocerans in China [ M ]. Beijing: Science Press 1979 [蒋燮治, 堵南山. 中国动物志—淡水枝角类. 北京: 科学出版社. 1979]
- [ 20] Zhang Z S, Huang X F. Research methods on plankton in freshwater [ M ]. Beijing: Science Press 1991 [章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社. 1991]
- [ 21] Chen X M. Biomass calculation of freshwater copepoda [ J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1981, **7** (3): 398—408 [陈雪梅. 淡水桡足类生物量的计算. 水生生物学集刊, 1981, 7 (3): 398—408]
- [ 22] Huang X F, Hu C Y. The regression equation of similar freshwater cladocerans body length and weight [ A ]. *Transactions of the Chinese crustacean society (first volume)* [ M ]. Beijing: Science Press 1986, 147—157 [黄祥飞, 胡春英. 淡水常见枝角类体长—体重回归方程式. 甲壳动物学论文 (第一辑). 北京: 科学出版社. 1986, 147—157]
- [ 23] Engelhardt K A M, Ritchie M E. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services [ J]. *Nature*, 2001, **411**: 687—689
- [ 24] Jassér I. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions [ J]. *Hydrobiologia*, 1995, **306**: 21—32
- [ 25] Dai M, Ni L Y, Xie P, et al. Experimental studies on the effects of submerged macrophytes on the eutrophication of lake water using large-sized enclosures [ J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1999, **23** (2): 97—101 [戴莽, 倪乐意, 谢平, 等. 利用大型围隔研究沉水植被对水体富营养化的影响. 水生生物学报, 1999, 23 (2): 97—101]
- [ 26] Yang Q X. Studies on the interaction of submerged plant and phytoplankton in eutrophic waters [ J]. *Journal of Lake Science* 1996, **8** (Suppl.): 17—24 [杨清心. 富营养水体中沉水植物与浮游藻类相互竞争的研究. 湖泊科学, 1996, 8 (增刊): 17—24]
- [ 27] Sandsgaard M, Moss B. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes [ A ]. In: Jeppesen E, Sandsgaard M, Sandsgaard M & Christoffersen K (Eds.), *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes* [ C ]. New York: Springer 1998, 115—132
- [ 28] Ogilvie B G, Mitchell S F. Does sediment resuspension have persistent effects on phytoplankton? Experimental studies in three shallow lakes [ J]. *Freshwater Biology*, 1998, **40**: 51—63
- [ 29] Scheffer M, Ahtiöberg A, Beltram B. Distribution of macro-invertebrates in a ditch in relation to the vegetation [ J]. *Freshwater Biology*, 1984, **14**: 367—370
- [ 30] Engel S. The role and interactions of submerged macrophytes in a shallow Wisconsin Lake USA [ J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 1988, **4**: 329—342