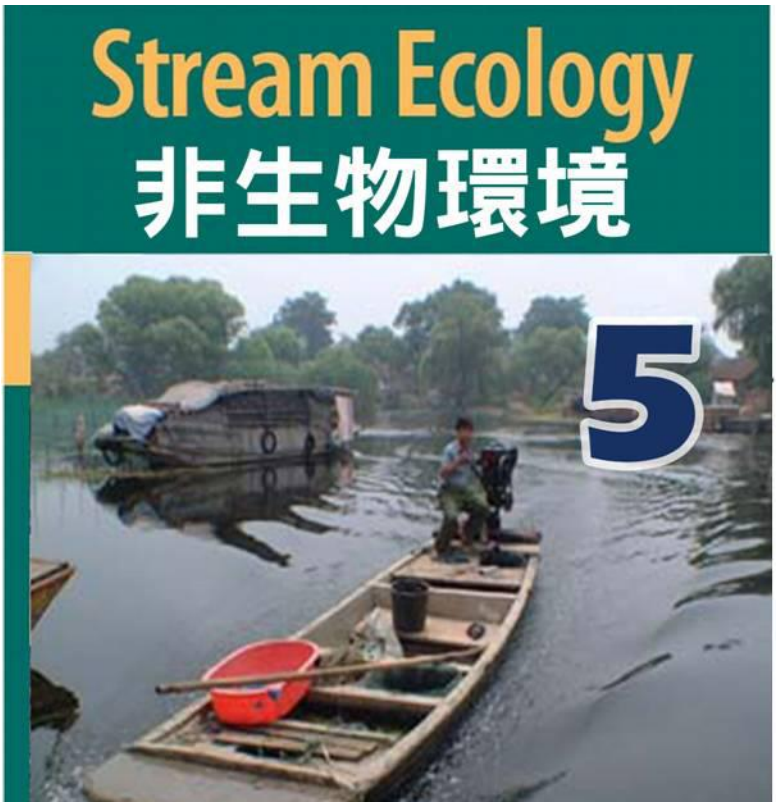


河流生態學 五 林雨莊學習筆記

第 1 章 河流生態系統概述
第 2 章 河水流動
第 3 章 河流地貌
第 4 章 河流水的化學
第 5 章 非生物環境
第 6 章 初級生產者
第 7 章 碎屑能源
第 8 章 營養關係
第 9 章 物種的相互作用
第 10 章 溪流生態社區
第 11 章 營養動能
第 12 章 河流生態的代謝
第 13 章 河流的人類影響
第 14 章 河流生態學的基礎

Stream Ecology J. David Allan & Maria M.Castillo

第五章 非生物環境

在河流生態系統的所有空間尺度上，對河流生物群的研究都支持這樣一種預期，即環境的更大物理複雜性促進了生物豐富度的增加。生物適應棲息地的各個方面，使得生物的特徵反映環境的特徵，是生態學中被稱為棲息地範本概念的基本思想（Southwood 1988）。一個物種的關鍵棲地需求通常是從與其分佈和豐度最相關的環境變量子集中確定的。儘管其他因素也影響生物組合的組成和多樣性，包括物種之間的相互作用和區域尺度上的分類單元豐富度，但非生物環境為物種分佈和豐度的研究提供了重要的起點。這種觀點有兩個重要的推論。

首先，結構簡單或極端的環境傾向於支援較少的物種，而更溫和和異質的棲息地支援更多的物種。其次，高頻率的干擾往往會降低生物豐富度，儘管中等程度的干擾可能會通過維持不斷變化的空間條件來增強多樣性。這些原則預測了人為干擾的後果：棲地的人為退化和同質化將導致生物多樣性下降，對生態系統功能造成不可預測的後果。

棲息地通常被描述為物種生活的地方，因此是物種生態位的一個子集。後一個術語更為寬泛，描述了一個物種在生物群落中的位置，並結合了物種維持其種群在一個地區所需的所有物理和生物條件（Begon et al. 2005）。利基概念包含物種相互作用，特別是競爭，區分一個物種在沒有競爭者的情況下將佔據的空間和更有限的空間，即由於其他物種的影響，它實際上佔據了已實現的生態位。在本章中，我們重點關注影響河流生態系統生物群分佈和豐度的棲息地的關鍵非生物方面。

棲息地特徵在小到大的空間尺度上有所不同，有時被稱為微觀、中觀和宏觀棲息地（Vinson and Hawkins 1998），以及從非常短到長的時間尺度（圖1.3）。單個分類群或多或少地適應特定範圍的棲息地條件，並且根據其形態，行為和生理特徵與環境條件的匹配，或多或少會成功。因此，作用於物種特徵的非生物環境充當篩檢程式（圖1.5），至少確定一個地區的候選分類群。

在河流生態系統中，水流、基質、溫度以及有時水化學變數（如鹼度和溶解氧）的關鍵非生物特徵。水化學和溶解氧僅在自然條件下在某些不尋常環境和低流量下才重要，但是當人類活動導致水污染時，這兩個因素都會產生很大影響（第13.2.3節）。水流是河流和溪流的決定性特徵。它帶來了好處，例如將資源運輸到有機體和清除廢物，以及風險，其中被掃除是最明顯的。流水的基質因地而異，對藻類和許多昆蟲來說很重要，因為它們居住的表面，對許多魚類來說，它們是躲避水流或敵人的結構。溫度影響所有生命過程，並且由於大多數流棲生物都是變溫的，因此整個系統的生長速度，生命週期和生產力都受到其強烈影響。因此，水流、基質和溫度是我們應該瞭解的三個物理變數，以

便瞭解生態系統的功能及其居民的適應性。

解讀生物如何對單個棲息地變數做出反應是複雜的，因為生物受到多種非生物因素同時和相互作用的影響。

大型無脊椎動物豐度與速度、基質大小和深度測量的關係（圖5.1）說明瞭棲息地偏好的差異，但由於這些環境因素是相互關聯的，因此很難區分因果關係和相關變數。

通常，我們關注平均條件的範圍，但平均條件的方差以及極端事件的頻率和幅度可能同樣重要。當環境條件偶爾變得不利時，例如基質區域受到過度沖刷或溪流部分在數天或數周內變得太熱，然後剩餘的合適棲息地提供避難所，直到干擾過去併發生重新定殖。

5.1 水流環境

在河流系統中，水流是影響河流環境不同方面的主要和特徵變數（Hart和Finelli 1999）。它影響通道形狀和底物組成，並偶發性地干擾兩者。流動強烈影響在大部分生物群佔據的底棲和近床微棲地中運行的物理結構和水力，並且對生態相互作用、能量轉移速率和材料循環很重要（圖5.2）。水流速度是生物體在水體內以及基質表面經歷的直接物理力。當生物體從基質上被侵蝕或當它們的能量儲備因維持位置的工作而耗盡時，生物體會受到直接影響。當食物顆粒、營養物質或溶解氣體的輸送影響其新陳代謝和生長時，它們會受到間接影響。流動條件對生態系統進程很重要，通過輸送營養物質和氣體以及清除廢物，並可能影響一個地點出現的物種。第2章給出了測量的定義和方法；回想一下，水流是流動水的速度（通常以CM -每秒/公尺為單位），流量或排放是單位時間的體積（通常為CMS-每秒/立方公尺）。

水流速度變化很大，不僅沿河流的長度和水位線的上升和下降，而且由於床摩擦、地形和由於大基質顆粒和木材造成的床粗糙度，在中棲地和微棲地尺度的河道內也因地而異。垂直速度剖面（圖2.8）對於考慮水流對生物體的影響至關重要，因為河床附近的流動條件可能與明渠流明顯不同。當流動深度大大大於粗糙度元素的高度時，人們期望外層的速度隨深度變化不大，河床附近有一個速度下降的對數層（圖5.3）。在平滑的層流條件下，與河床的摩擦導致非常靠近通道表面的粘性流動的層流子層。然而，在大多數自然環境中，粗糙度引起的三維流動和湍流是大多數溪流生物居住的近床環境的特徵（Hart和Finelli 1999）。

認識到河床附近流動條件的複雜性，導致越來越多地努力以最適合生物體的規模測量水流和液力。

Hart等人（1996）使用允許在非常精細的空間和時間尺度上量化黑蠅幼蟲流動環境的方法確定，通過河床上方2cm處測量的速度比在10cm處測量的速度可

以更好地預測Simulium vittatum的空間分佈。當水速微棲地以mm為單位量化時，俄亥俄州馬德河的彩虹鱸魚（Etheostoma caeruleum）始終在微棲地庇護所中發現，其速度明顯低於相鄰（<5cm距離）地點（Harding et al. 1998）。

表徵近床流量帶來了巨大的測量挑戰，並導致在過去幾十年中進行了許多富有想像力的嘗試來估計或直接測量流量微環境。方法包括邊界層理論的應用（大衛斯1986，沃格爾1994）；流動和深度的分類，以及粗糙度元素的大小和間距（；基於水利工程模型的預測（Statzner et al. 1988）；以及精細尺度直接測量的改進（Hart et al. 1996，Bouckaert和Davis，1998）。儘管這些努力日益複雜，但只取得了部分成功。在詳細討論每個之前，介紹一些與流水相關的速度條件和力的語言和方程是有用的。

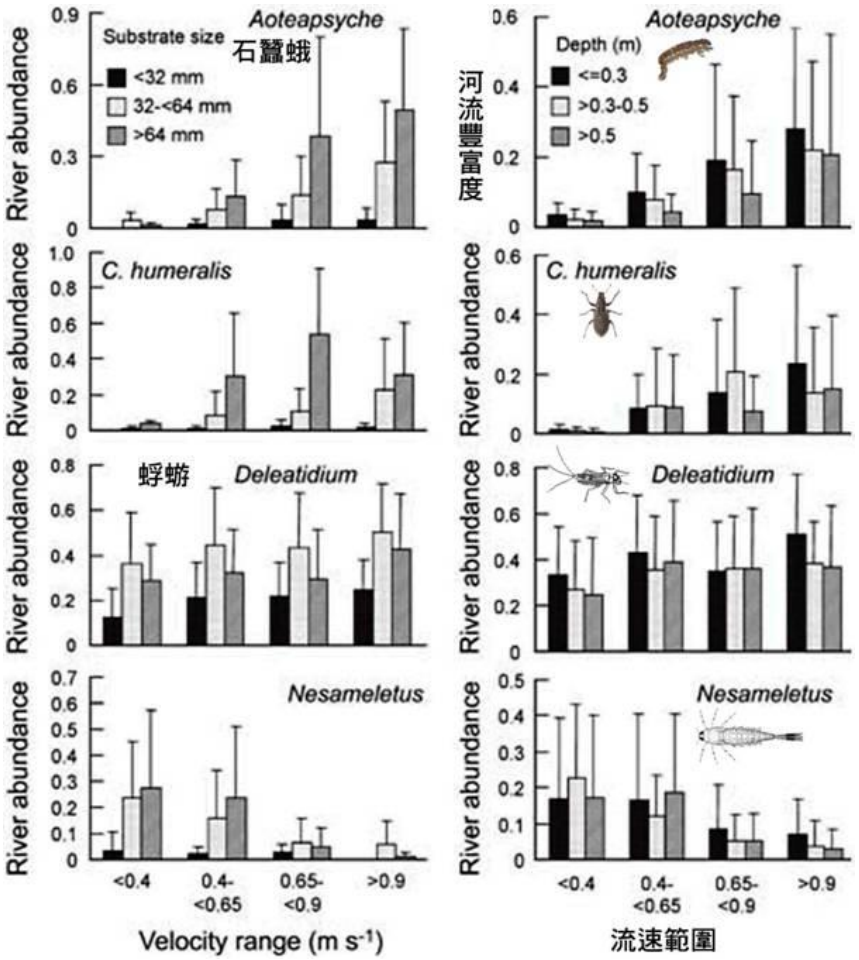


圖5.1在河床物質大小(左)，深度(右)和速度範圍內的四個紐西蘭大河中一些大型無脊椎動物類群的相對豐度。Aoteapsyche(Trichoptera)水甲蟲類，無尾目和Nesameletus(星翅目)。誤差線為1個標準偏差。(摘自Jowett2003。)

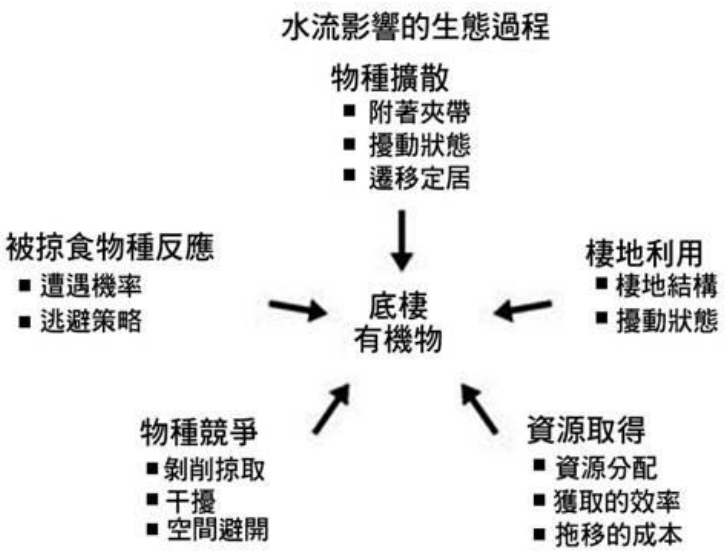


圖5.2流動影響生物的多種因果路徑。沒有顯示通路之間的潛在相互作用。(摘自Hart和Finelli，1999年。)

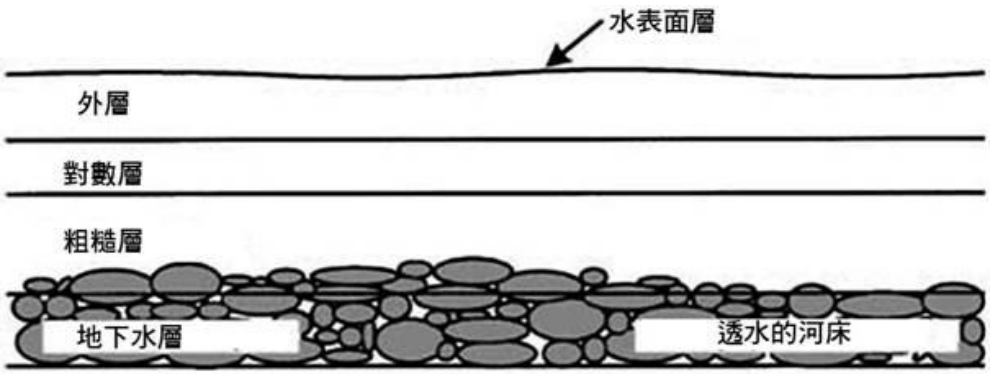


圖5.3將水力粗糙的明渠流量細分為水平層。僅基於對數層中的流動知識，“粗糙度層”中的流速是無法預測的。該圖未按比例繪製。(Reproduced Hart和Finelli 1999)

5.1.1 通道和近床流動環境

從水流狀態的角度來看，流水的生物群生活在高度變化的環境中。對於任何被最小溪流表面微妙的漩渦或暴雨膨脹的河流的可怕力量所吸引的人來說，這一點都是顯而易見的。運動流體有三種基本類型的流動特徵：層流、湍流和過渡流體。在層流中，流體顆粒運動是有規律和平滑的，顆粒可以被認為是在平行層中“滑動”，幾乎沒有混合。湍流的特徵是具有相當多混合的不規則運動。中間條件被描述為過渡性條件。事實上，層流條件在水生環境中非常罕見，因此它們主要與理論參考點相關。雖然層流可能發生在河道中，並且在光滑的泥漿表面上，即使是沙床也會產生複雜的流動。這種複雜性隨著通道底部粗糙度和平均速度的增加而增加。

在流體和固體之間的介面處，兩者的速度是相同的“無滑移”條件（Vogel 1994），這意味著與非侵蝕基材接觸的水具有零速度。由於地表水的移動速度非常快，因此當接近溪流的底部和兩側時，速度必須有一個梯度圖2.8）。這種速度隨深度的降低會產生一個剪切區域，稱為邊界層。邊界層的上限發生在水流速度不再受流底存在影響的地方。邊界層可以在淺流中延伸到表面。非常靠近溪底，可能存在一個粘性子層，其中剪切應力為零，流量大大降低。

至少從上個世紀之交開始，在河底附近存在一層薄薄的低流量，也許可以作為上方水體湍流和高速的避難所，至少從上個世紀之交開始就引起了溪流生態學家的注意（例如，Steinmann 1908，Ambu¡Lhl 1959）。這個想法從背側壓縮的體型中獲得可信度，例如扁泥蟲和許多種蜉蝣，以及必須在水基質介面處減少水流的期望。然而，正如Vogel（1994）所說，“大多數生物學家都有一個模糊的概念，即[邊界層]是一個離散區域，而不是離散的概念，它是一個模糊區域。此外，邊界層和粘性子層這兩個術語不應互換使用。嚴格來說，流量大大減少的區域是粘性子層，它非常靠近河床或其他表面。現在看來，隨著流動變得更加湍流和更典型的自然溪流，粘性層變薄到大多數底棲無脊椎動物可能經歷湍流的三維流動微環境的程度（Nowell and Jumars 1984， Hart and Finelli 1999）。這種視角的轉變增加了更好地瞭解生物體實際經歷的流體動力學條件的必要性。

5.1.2 水力變數

表5.1總結了常用的簡單和複雜的水力變數。平均速度和深度與第2章中描述的變數相同，儘管這裡我們使用水力工程師的符號而不是水文學家的符號。

表面粗糙度可以直接從顆粒尺寸測量，也可以使用河床剖面儀（例如水平板）進行測量，通過該水平板，許多滑動垂直桿向下壓到河床表面以生成河床形態測量。平均速度、深度和表面粗糙度是簡單的水力變數，可提供有關流動環境的有用資訊。使用明渠測量和某些常數可以估計水力變數，包括河道雷諾

數（Re）和弗勞德數=福祿數（Fr）。

重新量化移動流體的慣性力與抗混合流體的粘性特性之比（Newbury and Bates 2006）。它是一個無量綱數，可用於區分流動類型和生物體所經歷的力。流動深度用於估計河道的雷諾數Re，魚或昆蟲的長度可用於估計直接作用於生物體的力。

在低雷諾數Re時，流動是層流，粘性力佔主導地位，而在高雷諾數Re時，會發生湍流，慣性力佔主導地位。層流通常需要遠低於10cm/秒的水流速度，特別是當深度超過0.1 m時；簡而言之，相當淺且流動緩慢的水。因此，湍流是河流和溪流河道中的常態。弗勞德值(福祿數)Fr是一個無量綱的速度深度比，區分平靜的流動與破碎和湍流（Davis and Barmuta 1989）。低弗勞德Fr值是潭區棲地的特徵，低弗勞德Fr值是瀨區棲地特徵。

在一些紐西蘭溪流中，弗勞德值(福祿數)Fr通常小於0.18，在pools潭區中很少高達0.4，在潭區中>0.41，在riffles瀨區中高達1，在運行中處於中間水準（Jowett 1993）。

本文獻的慣例是用U*表示速度，用D表示深度，以及水的運動粘度常數作為水深的v粗糙度元素，可以估計粗糙度（邊界）雷諾數（Re*）（表5.1）。這個變數和無量綱剪切應力（與剪切速度的平方有關，與粒徑成反比）描述了粒子可能移動的條件（第3.3.2節）。近床速度和床層剪切應力均隨著相對粗糙度和平均速度的增加而增加

低Re和高Re極端之間的物理條件差異很大（Vogel 1994）。在高Re時，壓力阻力是重要的力，流線型是一種適應性對策。

飛機翼、禿頭鯊、鰕虎魚等溯溪魚類和四節蜉蝣，每個都有前頭鈍、後頭錐的形狀，是理想的抵抗流力的形狀，可以最大限度地減少因物體下游的流流重新連接而產生的湍流阻力。

通過最大限度地減少尾流湍流，流線型形狀減少了前後之間的壓差，這會產生我們在趟過湍急溪流時腿部受到的阻力。在低雷諾值Re下，水更粘稠，流動更層流，並且當水層相互滑動時施加的力更大。

由於防滑條件，這最後一個力會導致皮膚摩擦。通過減少表面積將其最小化，因此粗短棍狀或圓柱形狀可能是有利的。由於壓力阻力的作用減少和流線型帶來的表面積增加，流線型將幾乎沒有好處。這些只是概括，在雷諾值Re在102到104之間，最小化總阻力的最佳形狀尚不清楚。

最後，應該注意的是，這些方程根據平均或平均條件表徵流動環境。在湍流的複雜三維流動環境中，在一個點處測量的速度波動明顯，正是這種時間方差定義了湍流。生物和基質顆粒對流動水力的反應可能更多地受到尖峰的影響，而不是平均條件的影響。

表5.1 描述溪流的一些術語和方程式（Davis and Barmuta 1989， Carling 1992）。

參數	描 述	單位	測量
U	平均流速	立方米/秒（m^3/s）	在距離河床底部或明速度曲線0.4深度處測量
*U**	剪力流速	立方米/秒	以精確流速計測量臨近河床的水流
D	河槽水深	cm公分	從水面到河床的總深度
k	底質粗糙度	cm公分	使用河床輪廓儀測量表面粗糙元素高度
D/ k	相對粗糙度	無因次	粗糙度元素相對於水深的高度；影響流動類型
g	重力加速度	無因次	9.8 米/秒
v	運動黏度	無因次	1.004×10^6 /平方米/秒(水溫20度條件下)
Re	雷諾數	無因次	$Re = U D/v$
Fr	福祿數(弗勞德值)	無因次	$Fr = U(gD)^{-0.5}$
*Re**	臨界流雷諾數	無因次	$Re^* = U^* k/v$

1.速度曲線指示速度的大小作為位置的函數，類似於濃度曲線。
2.在流體力學中，雷諾數(Reynolds number)是流體的慣性力與黏性力的比值。
3.福祿數(Froude number,Fr)為流體力學中無量綱的純量，為慣性力和重力效應之比。
當Fr > 1 稱為超臨界流，流速急，水深小的流況，表慣性力對流動影響較重力為大。
當Fr < 1 為亞臨界流，為流速緩慢，水深大的流況。
當Fr = 1 為臨界流
$Re^* < 5$ →水壓平穩流動 ；$5 < Re^* < 70$ →過渡流；$Re^* > 70$ → 水壓粗糙流

5.1.3 流量條件的量化

近年來，流體動力學和水力原理在溪流生態學中的許多應用得到了發展。Gordon等人（2004）和Vogel（1994）最近的著作為生物學家提供了出色的流體力學對應方法。Davis and Barmuta（1989），Carling（1992）和Hart和Finelli（1999）的評論從河床生活的角度來看特別有用。Webb（1994）回顧了魚類游泳運動的生物力學。

這些想法的應用通常需要在比以前更精細的空間和時間尺度上測量水流速度，從而導致各種努力來更好地表徵生物體所經歷的流動條件。這仍然是一個挑戰，因為許多方法過於昂貴或精緻，無法輕鬆現場使用，並且有些方法獲得

的測量量比理想的更粗糙，或者是侵入性的，可能會干擾他們打算測量的流動微環境。雖然也許沒有一種是完美的，但幾種廣泛使用的方法值得描述。

FST-半球方法（Statnzer and MuiLller 1989）由24個大小（7.8cm）和表面紋理相同但密度不同的半球組成，依次暴露於加權Plexiglas板上的水流。水流能夠位移的最重半球是近床液壓力的指示，並且通過近床速度剖面或水力模擬獲得對近床速度和剪切應力的校準。該板放置在河床上感興趣的位置，例如收集底棲無脊椎動物的地方。它不是直接測量，引入裝置可能會扭曲局部流動，並且相對於生物體的規模很大。允許在某些野外環境中以接近底棲大型無脊椎動物的規模進行直接測量的方法包括熱膜風速計（HFA）和聲學多普勒速度計（ADV）。然而，氫氟烷烴既昂貴又脆弱，限制了其在實地的用途。ADV越來越受到關注，因為它們允許在現場設置中進行三維精細速度測量，從而估計剪切應力和湍流。來自懸浮粒子的發射和接收信號之間的多普勒頻移用於計算速度。Nikora等人（1998）使用ADV通過測量鵝卵石周圍的流量來研究鵝卵石上水生苔蘚*Fissidens rigidulus*的存在如何影響溪流水槽中的近床流動環境，然後在去除苔蘚而不干擾鵝卵石位置的情況下重複測量。

上層的速度遵循標準對數剖面，但在下層子層，流動與苔蘚引起的粗糙度的相互作用產生了顯著的影響，速度、應力測量和湍流降低（圖5.4）。另一種似乎有望進行野外工作的方法使用直徑非常小的管子（注射器針頭）來測量邊界層中的壓差（Ackerman和Hoover 2001）。

5.1.4 水流對生物群的影響

將大型無脊椎動物豐度與在0.1㎡或更小的典型採樣尺度下測量的水力變數進行比較的實地研究為流動環境對底棲生物的影響提供了強有力的支援。在法國南部 Rhone河的支流Arde'che河，Me'rigoux和Dole'dec（2004）從微棲地收集無脊椎動物，並使用FST半球估計採樣地點的水力狀況。

在分析的近70%的分類群中發現了分佈對水力參數的依賴性（春季54個，秋季31個），而其他分類群（春季的蜉蝣*Epeorus*，秋季的石蠅*Leuctra*）似乎對水力條件的範圍漠不關心。春季蜉蝣組合對剪切應力的約束（圖5.5）說明瞭水力變數的影響；其中，剪切應力和Fr是比基底尺寸更好的預測因數。在 澳洲東南部袋鼠河的溝槽微棲地（0.07㎡）中，大多數大型無脊椎動物群落與近床湍流最低的溝槽區域有關（Brooks et al. 2005）。大型無脊椎動物的豐度和分類群數量與粗糙度Re、剪切速度、速度和Fr呈負相關，特別是細裳蜉科和四節蜉蝣科的一些蜉蝣以及扁泥蟲與低雷諾值Re有關（圖5.6）。儘管這些研究中的每一個都有力地論證了使用簡單和複雜水力變數表徵流動微環境的效用，但目前尚不清楚那些變數可能更重要，也不清楚它們的作用方式。

一個概念模型（Biggs et al. 2005）概述了水流及其相關力量通常對流水生物群產生抵消影響的機制。水流對單個生物體施加拖曳力，並且由於偶發性波動

和基質移位，也可能是強大的干擾力。然而，目前通過傳質過程使生物群受益，將溶解的營養物質和氣體輸送到植物，將食物資源輸送到動物。Biggs等人（2005）進一步認為，大規模時間事件主要通過物理阻力過程（阻力擾動）影響植物生態系統，而小規模流量變化通過品質傳遞過程（包括無脊椎動物和魚類食物吸收）影響生態系統。阻力擾動和傳質相關過程被視為流量變化影響連續體的兩端，中等時間尺度的流量變化通過這兩個過程影響生態系統。因此，生物體處於穩定狀態的位置反映了它們保持位置和獲取資源的能力，如果最近的干擾足夠極端，它們生存和重新定殖的能力也反映了它們的能力。因此，與避免或抵抗流動力、在特定流動條件下獲取資源以及運動和擴散相關的特徵應預期使某些分類群與特定的流動環境相匹配。

附著藻層的生長速率和分佈說明瞭流量小幅度波動的有益影響。在水體中混合營養物質和減少微生物周圍邊界層粘性亞層的厚度有望提高分子在外膜上的擴散速率，從而提高無機營養物質的生物吸收（Larned et al. 2004）。事實上，小空間尺度上的速度變化在附著藻層斑塊的生物量和生長形式中產生了梯度，其中緻密的粘液矽藻墊的生物量隨著近床速度的增加而增加，而鬆散聚集的絲狀綠藻墊的生物量下降（Biggs and Hickey 1994， Biggs et al. 1998）。根據濾食性無脊椎動物將佔據高近床水流區域和收集濾食動物沉積顆粒的位置的預期，Me'rigoux and Dole'dec （2004）

發現濾料餵食者與剪切應力呈正相關關係，採濾器與採濾器呈負相關關係。通過在水流障礙物後面保持低速位置，溪流鮭魚優化了漂流無脊椎動物的能量供應與游泳能量成本之間的權衡（Fausch 1984）。漂流攝食的金鯽魚的位置選擇通過一個模型得到了很好的估計，其中淨能量攝入取決於捕獲速率，捕獲速率是視覺反應距離、深度和速度的函數；以及游泳成本，這取決於速度（Hughes and Dill 1990）。由於魚必須在獵物被掃向下游之前攔截進入其視野的獵物，因此速度會增加遭遇率，但會降低捕獲的比例。

微棲地偏好可能受到競爭優勢等級和捕食風險的強烈影響，特別是在幼魚群中，因此棲息地結構和頭頂覆蓋提供了與競爭對手和捕食者的視覺隔離。幼魚群在放置在天然溪流中的人工結構中提供了選擇，受頂蓋的影響最大，並且喜歡覆蓋，視覺隔離和速度避難所的組合，而幼小的銀大麻哈魚（O. kisutch）表現出對速度避難所的強烈偏好，因此似乎強調淨能量增益（Fausch 1993）。

當洪水由於剪切力直接作用於個體或通過侵蝕基質顆粒間接導致移位時，以及當生物體必須消耗能量以維持位置時，水流會成為負面環境因素。生物分佈受到干擾事件的影響，從湍流和適度降雨引起的高頻和低震級到低頻和大洪水。

任何此類事件影響的嚴重程度進一步取決於流動避難所的存在以及生物體在擾動後尋找避難所和重新定殖的能力。

對來自紐西蘭48條溪流的泥螺*Potamopyrgus antipodarum*的調查顯示，當地密度與洪水頻率成反比，在山麓地區的低梯度溪流中種群更豐富，這些地區的洪水往往較少，不太嚴重（Holomuzki和Biggs 1999）。在水槽研究中，隨著水流速度的增加，螺類和扁蜉蝣在所有基質上移動到低速縫隙中，顯然是因為它們能夠“感覺到”皮膚摩擦的增加，而螺類幼蟲解開它們的絲質拖線到達更多隱蔽的位置（Holomuzki和Biggs 2000）。關於溪流生物感知和回應其流動環境變化的可能能力，還有很多東西需要瞭解，但有些顯然確實如此（Lytle and Poff 2004）。然而，其他人可能只是在大部分或所有時間都有庇護的地區積累和持續存在。由於貽貝出現在河床的表面基質內並且壽命長，因此人們可能會認為它們的分佈與水力變數有關。

Strayer(1999b)確實發現貽貝床出現在紐約兩條河流的流量保護地點。作為高流量事件避難所的位置可以在多個尺度上確定，其效用是許多因素的函數。生物體的大小，它在水體或河床中的位置，水力環境如何隨著流量增加到洪水階段而變化，以及任何行為，如尋求庇護所或改變體形和位置以回應增加的液力都會影響流動避難所的有效性。在大空間尺度上，河網中的支流和河流中的側河道可以保持有利的環境條件，例如抵抗酸化偶發脈衝的鹼性支流或河床中低於一波期間底物沖刷深度的位置。在中等尺度上，洪泛區、溪流邊緣、沉積區和泥石灘後側可以作為避難所（Lancaster and Hildrew 1993， Palmer et al. 1995， Francouer et al. 1998）。在最精細的尺度上，基質的異質性，包括縫隙和表面粗糙度，可以為小生物提供避難所（Dudley和D'Antonio 1991，Bergey，2005）。

儘管有充分證據表明，一些地區經歷的水文干擾相對較少，並且在一連串的肆虐之後保持了更多的無脊椎動物豐度，但很難確定特定的棲息地確實充當了避難所。在英國，放置在溪流中的人工避難所（鐵絲網箱）的定殖發現，與較粗的網箱相比，網眼較細（因此流量減少）的網箱中生物體的積累存在差異，這種情況在高流量下以差異方式發生（Winterbottom et al. 1997）。一項類似的研究報告了某些分類群在蘇格蘭高地溪流的高流量事件後在由擋板保護的網箱中與暴露的網箱中的積累，而在低流量下沒有觀察到差異（Lancaster 2000）。然而，定殖是通過主動還是被動手段尚不清楚。在維吉尼亞州的一條沙床河流中，河床內的低流變區未能作為避難所，因為洪水沖刷到深度約為 20 cm的基岩；然而，與木本碎屑壩相關的無脊椎動物比海峽中的無脊椎動物更能抵抗位移（Palmer et al. 1996）。

真正的避難效應要求生物體能夠響應干擾在棲息地斑塊之間主動或被動移動，由於減少暴露於極端水流和液力而具有更大的持久性，並且具有足夠的數量和流動性，隨後重新定居高度干擾的棲息地（Lancaster and Belyea 1997）。

Holomuzki和Biggs（2000）的水槽研究提供了這種運動的證據，以回應增加的流量，Lancaster（1999）報告說，潛水甲蟲、龍蝨和蜉蝣*Ephemerella ignita*

通過響應類比的流浪的爬行和漂移行為的組合在實驗室水槽的低流量區域積累。無脊椎動物在不穩定的石頭上下降，但在紐西蘭南島的礫石床溪流中，在穩定的石頭上沒有表現出變化，這表明不穩定石頭上的生物檢測到刺激它們離開的振動（Matthaei et al. 2000）。

與無脊椎動物相比，溪流魚類可以更容易地改變位置以應對高流量事件，並尋找與物理棲息地複雜性相關的流動避難所。側道、木材和大粗糙度元素在高梯度溪流中可能特別重要，進入洪泛區在低梯度溪流中可能很重要。Schwartz和Herricks（2005）使用預先定位的電捕魚裝置來表明，伊利諾伊州小型，低梯度溪流的魚類組合根據洪水階段佔據了不同的棲息地。在近岸流時，魚類與植被堆積灘和凹岸長凳有關，在半岸流條件下，低速渦流的魚類豐度和生物量最大，在基流中，水潭區、溪流和滑翔的主要河道棲地比側向棲地單位含有更多數量和更大的生物量。

沿河床的粗糙度元素的大小和縱向間距會影響近床環境中流動的複雜性，如圖5.7所示。當通道深度相對於基質粗糙度較淺時，例如在湍瀨區和破碎水中，流動將非常複雜。在深度大於粗糙度元素高度的三倍時，Davis和Barmuta（1989）根據縱向間距識別出另外三個類別。

當基板元件之間相隔足夠遠時，每個元件後面的尾跡在遇到下一個元件之前消散。這稱為孤立粗糙度流動。

當粗糙度單元之間的間距較小時，它們的尾跡會相互干擾，產生較高的局部速度和湍流，稱為尾流干擾流。最後，撇脂流描述了粗糙度元素間距非常接近的情況，它允許流動掠過元素的頂部，並在中間空間中產生相對平滑的流動環境和緩慢的渦流。

河床面粗糙度不僅是由於各種尺寸的石頭，還有木材和植被。

在常見的水生植物區和外周測量的流量表明，速度在進入植物床5cm內下降到一個低而恆定的值，迫使大部分水流量繞經外圍。

緊接著下游形成了一個靜水區，然後是一個高湍流區域（Green 2005）。Quinn等人（1996）在紐西蘭礫石床河段的一段中增加了人工粗糙度元素（連接到膠合板底座的各種直徑的半管），具有均勻的水流和深度。正如預期的那樣，近床速度下降，湍流隨著粗糙度的增加而增加。所有無脊椎動物，特別是濾食性動物隨著上游粗糙度的增加而下降，而附著藻層顯然受到微棲地條件和食草(藻)動物不同反應的影響。

用野外便攜式ADV測量的西 澳洲溪流中選定巨石的前部和後部的速度相對於通道中深度的速度在河床上方5mm和2.5cm處大大降低（Bouckaert和Davis，1998）。尾流區的湍流和剪切應力大於前部區域，但由於高度變異性，湍流和剪切應力不顯著，尾流位置的總豐度和物種豐富度均較大（圖5.8），表明湍流導致更有利的條件。

儘管在近床流動環境的表徵方面付出了大量努力，但進展不大。在對試圖將生物分佈與水力變數聯繫起來的研究的回顧中，Jowett（2003）得出結論，複雜的水力變數尚未被證明優於速度，深度和基質粗糙度的簡單測量。

儘管上面回顧的許多研究令人信服地確定生物體豐度和生態系統過程隨流動環境而變化，但作用機制往往是不確定的。即使在最仔細控制的實驗研究中，也很難確定生物體是對平均速度還是湍流強度（即速度的方差和極端）的反應。

確定可能導致生物體被侵蝕的流動條件是困難的，因為移位可能是由不頻繁的高速湍流而不是平均流場引起的，並且生物體可能會隨著力的變化而改變其姿勢和位置。儘管如此，很明顯，與基質相互作用的水流深刻地影響著流水中的生命，我們接下來要從基質的角度來研究這些問題。

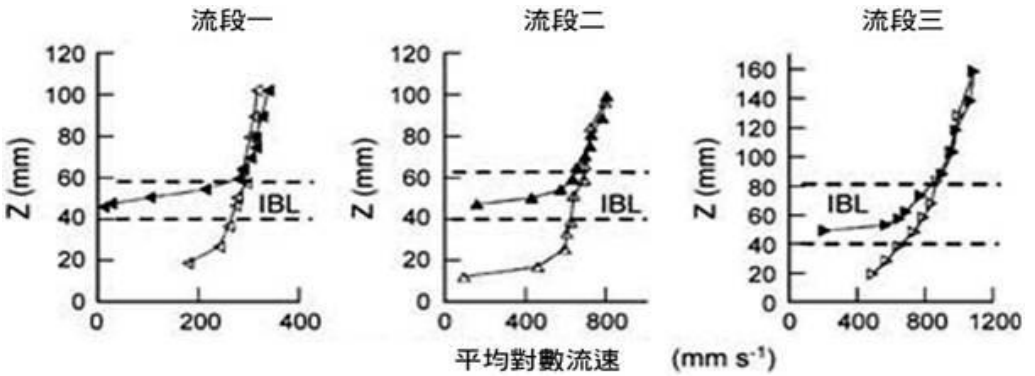


圖5.4實驗室水槽中有苔藻鵝卵石(白三角點)和無苔藻鵝卵石(黑三角點)的在三個流量級別下的平均縱向速度(1最低，3最高)。垂直軸是流床上方的距離。內部邊界層(IBL)的存在和苔藻的影響是顯而易見的。(摘自Nikora et al.1998。)

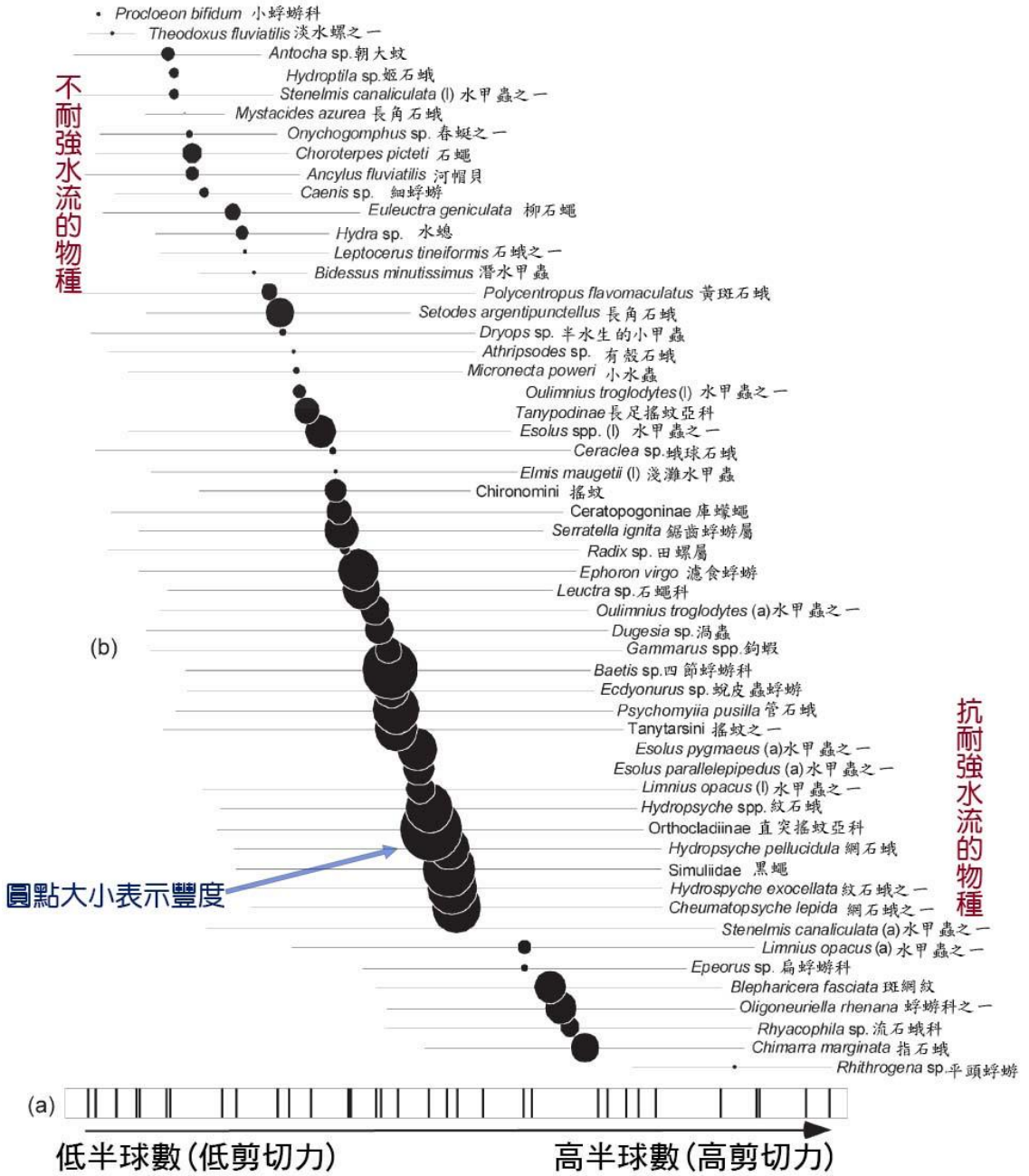
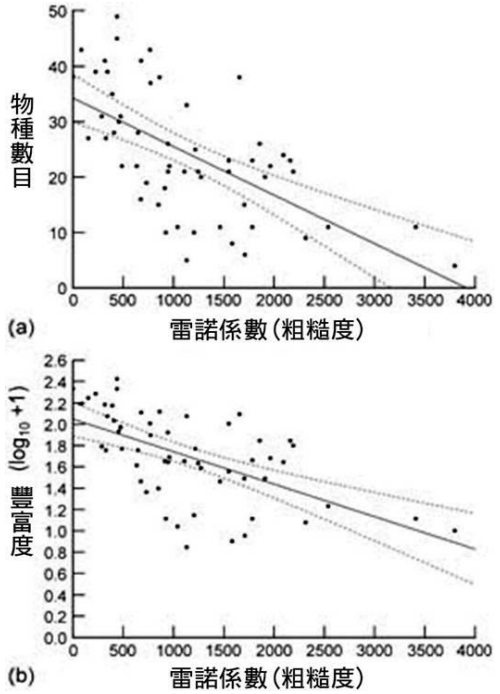


圖 5.5 從法國Arde`che河春季採樣收集的動物群的排序與由水力參數構成的水力軸的對比，包括使用FST半球法估算的剪切應力、弗勞德數以及深度和基質測量。 底部軸 (a) 表示液壓軸。 (b) 分類群根據它們在軸上的位置定位，每個圓圈的面積與分類群豐度成正比。 水平線表示水力分數的標準偏差。 （轉載自 Me´rigoux 和 Dole´dec 2004。）



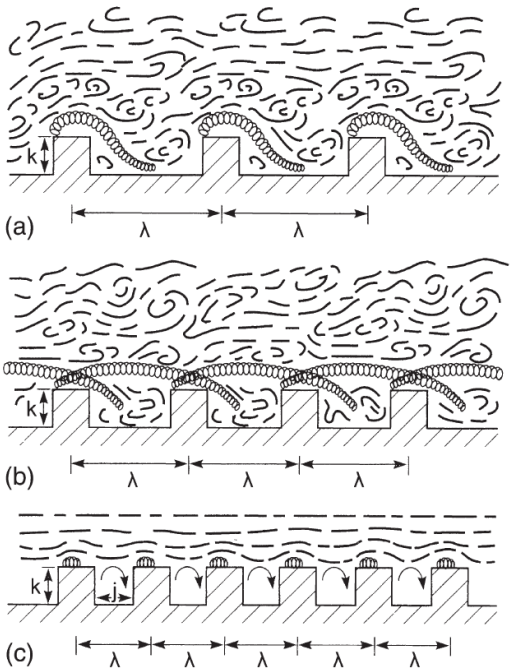


圖5.6(左上圖) 粗糙度雷諾數與（a）無脊椎動物分類群數量和（b）澳洲新南威爾斯袋鼠河三個湍瀨河段中的0.07 平方米 採樣區域中，雷諾數與(a)無脊椎動物類群數量和(b)大型無脊椎動物數量之間的關係。虛線表示95％的置信區間。(摘自Brooks et al.2005。)

圖5.7(右上圖) 根據粗糙度元素之間相對粗糙度和縱向間距的差異，對粗糙表面上發生的三種流動的概念化。（a） 孤立粗糙度流，（b） 尾流干擾流，（c）準平滑流動。（Reproduced Davis and Barmuta，1989）

5.2 基質 Substrate

河床基質是物理環境的複雜變數。我們通常根據河床的材料來考慮基質，包括山間溪流的鵝卵石和巨石，以及低地河流更典型的泥土和沙子。水流與可用的母體材料一起決定了礦物基質的組成。此外，流水中還有多種有機基質，從微小的有機碎片到倒下的樹木，還有有根的植物、絲狀藻類，甚至其他動物。從本質上講，基質包括溪流底部或側面或伸入溪流中的所有東西，不排除生物體居住的各種人類文物和碎片（Minshall，1984）。在某些情況下，基質相對均勻，例如在低梯度河流的沙底，但通常非常不均勻。

對於棲息在河床表面、縫隙和間隙內的底棲生物來說，基質提供了平臺和生活空間，它們在其中附著、覓食和完成大部分或全部生命週期，以及尋找避難所。附著藻層和生物膜通常在穩定的基質上更具生產力，與其他基質相比，無脊椎動物在某些基質上實現更大的生物量和多樣性。基質是魚類棲息地覓食、避流和產卵的關鍵組成部分。然而，通常很難確定底物如何影響生物體，因為

它與許多其他變數相互作用，尤其是水流變數。

無機顆粒的大小很容易測量，可以用一個術語來概括，例如中位數大小，但不能輕易地平均苔蘚、岩石和淹沒的木材等觀測結果。結果，底物通常用各種類別的相對量來描述。即使定量看起來很簡單，例如估計中位數粒徑或每個線性流距離的木材體積，對於基質的那個特徵對生物群很重要，也可能存在不確定性。重要的是石頭的大小、表面積和質地，還是間隙空間以及卵礫石堆積在一起的緊密程度？基質的定量由於其在河床內的垂直和水準空間異質性而進一步複雜化，並且因為基質可以隨著時間的推移而變化以回應流量的波動。例如，圖5.1中幾種底棲無脊椎動物的棲地偏好是水流速度的函數，但基質偏好也很明顯，在某些情況下似乎隨水流而變化。

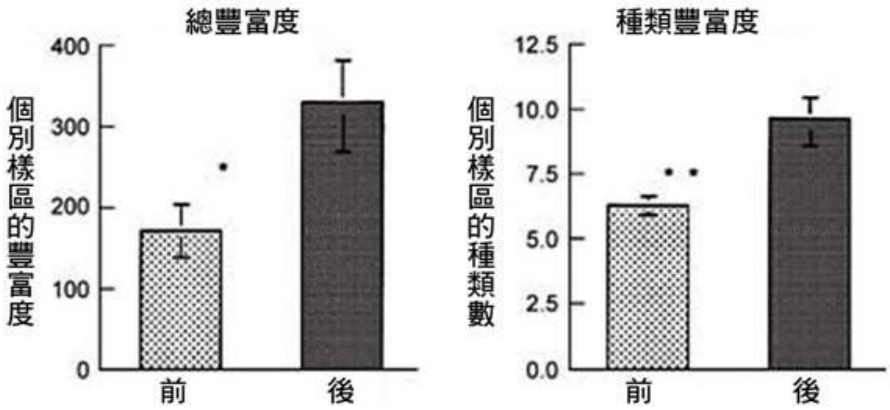


圖5.8 澳洲西部溪流中的粗河床實驗，平均數無脊椎動物數量和種類豐富(±1SE, n=10)在粗糙河床之前與(網點柱條)和粗糙河床之後 (黑色柱條)。* 表示增加0.05顯著；** 表示增加0.01。（Reproduced Bouckaert and Davis 1998）

5. 2. 1 無機基質

無機基質的許多重要特徵先前已從河流地貌學的角度進行了描述（第3.3.1節），其中重點是沉積物供應和流動對顆粒輸送和通道形態的相互作用。相關工具和概念包括無機顆粒的尺寸類別（表3.1）以及使用卵石計數進行量化以確定中位數（D50）和範圍（D16和D84）；被侵蝕的粒徑與水流速度之間的關係（圖3.8）；以及通道特徵的發展，包括湍瀨區、水潭區、砂礫灘和侵蝕凹岸，嚴格來說，這些特徵不是基質類型，而是通常稱為棲息地單元的中尺度物理特徵。表面基材通常比次表面基材更粗糙，並且至少部分保護這種較細的材料免受運輸，導致垂直異質性。

基質的穩定性取決於水文事件的大小和頻率以及粒徑。

雖然生態學家自由地借用地貌學家的工具包，但生態學家的重點是可能影響其作為生物棲息地的適用性的礦物基質的特徵。

更大的粒徑範圍，因此底物異質性，有利於許多分類群（Minshall 1984），地下區域的滲透性（稱為低流變區）通過允許水循環和運輸氣體，營養物質和精細有機物質，為可用的棲息地增加了垂直維度。紋理和縫隙的可用性也會影響顆粒作為棲息地的適用性。低水準的淤積可能是有益的，特別是對於適應食用淤泥有機含量的物種，但高淤泥水準通常會通過減少棲息地異質性、填充間隙空間和覆蓋消費者及其食物資源，對表棲生物的棲息地產生負面影響。例如，在Rho.ne河上游，地下區域的間隙空間量（由孔隙度定義）與細小沉積物的百分比呈負相關（Gayraud和Philippe，2001）。無脊椎動物密度與間隙空間量呈顯著正相關，特別是中等體型（5-10 mm）、中等體柔韌性、扁平或流線型的分類群。

礫石，鵝卵石和巨石的河床出現在世界各地的許多地區，擁有各種各樣的嗜岩類群生物，Hynes（1970）評論幾乎在任何地方都大致相似。許多物種在各種尺寸的卵礫石上同樣常見，但其他物種顯然更有可能與特定尺寸等級相關（Cummins and Lauff 1969）。沙子通常被認為是一種較差的基質，特別是對於大型無脊椎動物，因為它的不穩定性，並且因為沙粒的緊密包裝減少了碎屑的捕獲並可能限制氧氣的可用性。然而，砂地的分類群，稱為砂生植物*psammophilous*，是這個棲息地的專家。小型動物群被定義為通過0.5mm篩子的無脊椎動物，可以非常豐富，在相當長的深度上棲息。在維吉尼亞州的沙質溪流鵝溪（Goose Creek），Palmer（1990）報告了小型動物密度（輪蟲，寡毛類動物，早期齡殼蟲，線蟲和橈足類），平均>2000=10 cm^2，有時達到近6000 = 10 cm^2。動物群也包括一些大型無脊椎動物，並且可以表現出獨特的適應性，通常與呼吸有關。

蜻蜓若蟲*Lestinogomphus africanus*在印度的沙底水潭區深處發現，具有細長的呼吸虹吸管，可以到達沙面以上（Hora 1928）。

一些蜉蝣，包括美國東南部的多拉尼亞，有密集的毛髮，顯然是為了保持它們的身體沒有沙子（Hynes 1970）。穴居類群在它們棲息的基質的粒徑上可能非常具體。蜉蝣*Ephemera danica*和*E. simulans*有效地在礫石中挖洞。*Hexagenia limbata*蜉蝣不能在礫石中挖洞，但在細沉積物中表現良好。由較細的沉積物組成的基質通常含氧量低，H. limbata通過敲打其鰓以通過其U形洞穴產生水流來應對這一挑戰（Eriksen 1964）。

5. 2. 2 有機基質

有機基質，包括藻類、苔蘚、水生植物、枯葉和木材，在大小、發生條件（深度、水流、溪流大小）和時間持久性方面差異很大。

<1mm的小有機顆粒通常用作食物而不是基質，也許最小的無脊椎動物和微生物除外。

大型無脊椎動物通常更豐富，其中礦物基質表面、間隙內和障礙物後面的沉積區中出現大量細小有機物。秋天的落葉及其支援的真菌和細菌是主要的能量來源，特別是在林地溪流中，並且通常在細顆粒被捕獲的沉積區最為豐富。因此，河床上葉子的聚集提供了食物和棲息地，並且通常支援無脊椎動物的高豐度和多樣性（Mackay and Kalff 1969）。另一方面，高等植物和沉沒的木材僅由少數專家食用，並支援高動物豐度，因為這些大型有機基質可作為棲息處，用於捕獲在水體中運輸的食物，作為細碎屑物質積累的場所，以及作為藻類和生物膜生長的表面。溪流中木材的存在也大大增加了中尺度棲息地的複雜性，既是影響渠道形狀和水潭區形成的地貌因數，也是直接作為棲息地。

與水生植物緊密相關的無脊椎動物分類群被稱為親植物水生動物(phytophilous)。

許多物種主要在苔蘚上發現，包括自由生活的石蛾幼蟲*Rhyacophila verrula*和許多尾部有叉尾的蜉蝣，被認為可以最大限度地減少纏繞（Hynes 1970）。最常見的是，苔蘚和絲狀藻類提供棲息地，作為淤泥和有機物的避難所和陷阱，而不是直接的食物來源（例如，Steinman and Boston 1993， Downes et al. 1998）。淹沒的水生植物增加了環境的物理複雜性，創造了藻類和無脊椎動物可能定居的棲息地（Tokeshi和Pinder，1985），併為魚類提供避難所，免受高流量和捕食者的侵害（Grenouillet et al. 2000，Harrison et al. 2005）。

這些效應可以在與葉子表面和植物結構相關的非常精細的尺度上起作用，直到水生植物斑塊的較粗尺度。利用天然和人工水生植物，Taniguchi等人（2003）表明，棲息地建築的複雜性更大，導致大型無脊椎動物分類群的數量增加。這些機制可能包括更大的生存空間、碎屑捕獲和改變的微棲地條件。

親木水生物種或木棲類群證明，木材構成了另一種基質環境。在森林地區的溪流上游中，多達四分之一到一半的河床可以是木材和木材創造的棲息地（Anderson和Sedell 1979）。

Dudley和Anderson（1982）認為美國西北部的52個分類群與木材密切相關，另外129個與木材兼性相關。即使在木材不豐富的美國中西部農業溪流中，大多數記錄的分類群（90%）也使用木材作為棲息地，木材的存在大大增加了一個地點的分類群數量（Johnson et al. 2003）。木材似乎比食物更經常成為基質，儘管一些分類群，如水甲蟲*Lara avara*，主要以溪流中的木材為食。

然而，這種甲蟲在所有溪流昆蟲中生長速度最慢，生命週期最長（Huryn and Wallace 2000）。許多與木材相關的分類群從木材表面發生的生物膜中獲得營養（Hax和Golliday 1993）。

在基質主要是沙子的低地河流中，倒下的樹木（障礙物）作為基質尤為重要。在喬治亞州的薩蒂拉河，Benke等人（1985）估計，障礙物、泥漿和沙子基質在上游採樣點以1：1.4：14的比例出現，在下游採樣點以1：3.6：18的比

例出現。然而，與泥漿相比，障礙物支援更多的分類群和更高的無脊椎動物生物量，泥漿的值高於沙子（表5.2）。有趣的是，每單位面積的總數在障礙物和沙子之間沒有顯著差異。然而，沙基質中的無脊椎動物大多是體型非常小的寡毛類和 搖蚊蠅，因此它們的生物量適中。

在河道的所有棲息地中，障礙表面佔無脊椎動物生物量的一半以上。由於沙子占基質的70-80%，儘管每單位面積的生物量較低，但它仍負責大部分剩餘的生物量。

許多種類的魚類和其他河流脊椎動物往往出現在特定的基質上或附近，有些魚類的親和力非常特化。例如，泥鏢鱸魚主要局限於密西西比河較大支流的靜水區，南鏢鱸魚*Ammocrypta meridiana*僅限於莫比爾河流域的清潔沙質基質，鰤鏢鱸 *E. blennius*僅限於田納西河支流湍瀨區的礫石和瓦礫底部（Lee et al. 1980）。產卵時，底基質對許多淡水魚很重要，因為卵需要足夠的氧氣供應和免受捕食者的侵害，而礫石非常適合捕食者。大多數淡水魚選擇石質基質進行繁殖，從單個大石頭到一些礫石混合物（Balon 1981）。粗礦物基質的一個優點是它們可以雕刻成巢穴，卵子和精子可以混合而不會被水流沖走。此外，由於水流入粗基質的間隙，充足的氧氣被輸送到埋藏的卵。礦物基質也允許行為闡述。許多物種用嘴移動岩石或鵝卵石：北美鏈魚*chub Nocomis*豎立高達30cm，直徑1米的結構以吸引配偶。除嗜岩魚類外，許多淡水物種是嗜岩性或親植物性。一些物種，如原木鱸魚*Percina caprodes*在沙子中產卵，沉積粘稠的卵，這些卵被沙質塗層偽裝。在物種多樣化的飛鏢中，也存在在腐爛植被（E. exile），大型藻類*Cladophora*（E. blennioides）和其他有根植物（*E. lepidum*，*E. punctulatum*）等特殊表面上產卵的例子（Hynes 1970）。

水生昆蟲也會選擇特定的基質進行產卵。四節蜉蝣四節蜉蝣(*Baetis*)的卵品質高度聚集在突出的石塊下，具有與落磯山脈溪流中乾燥概率較低的特定特徵（Encalada和Peckarsky 2006）。同樣的，觀察到水生生物蠅在 澳洲高地溪流的新興岩石下產卵，“固著墊大小”被認為會影響產卵選擇（Reich and Downes 2003）。

5. 2. 3 基質對水生物種群的影響

由於河流生態系統的動植物與基質密切相關，因此大量的研究已經指向揭示基質作為棲息地如何影響生物組合。在礫石床河流中，多樣化的大型無脊椎動物群表現出斑駁的空間分佈，這肯定至少部分是由基質的異質性決定的。事實上，細基質的豐度和分類群豐富度通常較低，並且隨著基質尺寸的增加而增加，至少達到礫石和鵝卵石（Minshall 1984， Mackay 1992）。無脊椎動物的密度和豐富度已被證明與碎屑的數量、藻類生物量、基質穩定性和複雜性、深度和速度相關（Rabeni and Minshall 1977， Barmuta 1989， Quinn and Hickey 1994）；已經發現相關性的強度取決於測量基底相關變數的空間尺度（Downes

et al. 1995，Beisel et al. 2000 ）。由於第3章討論的原因，基底尺寸趨於向下游下降，但支流可以通過粗材料的輸入中斷基質的縱向澄清。在加拿大西部的礫石床河流中，Rice等人（2001）發現，在這些沉積物補充點，喜歡粗基質的分類群豐度增加，多樣性總體上增加。

在 澳洲東南部的石質高地溪流Steavenson河進行的一系列基質誘發的棲地複雜性研究發現，石材表面積約佔物種豐富度變化的70-80%，小石頭的物種較少，因為它們的表面粗糙度較低，絲狀紅藻*Audouinella hermannii*增強了粗糙度和大型無脊椎動物的存在（Douglas and Lake 1994，）。使用粘土磚作為實驗基質，Downes等人（1998）操縱了棲息地結構的三個方面：大表面坑和裂縫，表面紋理（小坑）和大型藻類的豐度。在大型無脊椎動物定殖14天和28天後取樣，大多數常見物種在粗糙基質上達到更高的豐度，小個體的積累不成比例，棲息地結構的三個操縱元素中的每一個對分類群豐富度都有單獨的加性影響（圖5.9）。

通過採用稱為稀疏的統計程序來比較標準化的總體豐度（n）的物種數量（S），Downes等人得出結論，S不成比例地增加到n，表明物種豐富度

棲息地的複雜性增加了。儘管這項研究為基質粗糙度的重要性提供了強有力的證據，但縫隙和表面粗糙度影響生物群的機制尚不清楚。特別是，由於*A. hermannii*對表面紋理有強烈反應，因此不可能將單獨增加藻類覆蓋對動物群的影響與增加藻類與粗糙表面相結合的影響分開。

縫隙和表面粗糙度顯然可以保護微生物和無脊椎動物免受與高流量、沉積物沖刷和基質翻滾相關的干擾。

Bergey（2005）使用從啤酒瓶到光滑和粗糙的石頭類型的一系列基質，表明人工干擾（用牙刷擦洗）後殘留的藻類生物質通過縫隙量和表面粗糙度而增強。在原石上，大約 60-80% 的藻類仍然存在，這表明表面積增加和保護效果更好。

在實驗室水槽中，四節蜉蝣四節蜉蝣(*Baetis*) *rhodani*的若蟲能夠以快速的速度保持位置，這是它們僅在最粗糙的基質上首選微棲地的典型特徵（Lancaster and Mole 1999）。某些生物的存在可能會為基質質地和穩定性增加生物學維度。Cardinale等人（2002a）表明，蚊石蛾*Hydropsychidae*科的網紡球幼蟲的存在增加了實驗室水槽中粒子運動開始的速度，可能是由於它們的絲綢分泌物，並且比較大的顆粒在更大程度上穩定了較小的顆粒。因此，當水流增加時，石蛾幼蟲的豐度可能會影響其他分類群保持位置的能力。

鹽化河床負荷的河床區域可能為底棲無脊椎動物提供不穩定的棲息地和較少的食物資源，因此可以解釋為什麼無脊椎動物的豐度通常隨著基質尺寸的增加而增加，因為較大的石頭比較小的石頭更穩定（Death 2000）。Matthaei等人（2000）通過監測紐西蘭南島礫石床溪流中經歷高流量的個別標記石頭，觀察

到不穩定的石頭上有強烈的無脊椎動物下降，但穩定石頭沒有變化。這一發現提出了一種可能性，即本章前面討論的各種水流和液力測量對生物體的影響可能是有用的，因為它們是床穩定性的預測因數，而不是直接作用於個體的力的測量。

為了總結這一主題，很明顯，水流和底物之間的相互作用為河流生物群的局部尺度分佈和豐度提供了相當多的見解。

然而，它們仍然密不可分地交織在一起，當人們考慮到河流生態學家使用的流動變數起源於河流地貌學家瞭解顆粒傳輸的努力時，這並不奇怪，而床不穩定是棲息地不適宜的關鍵因素。

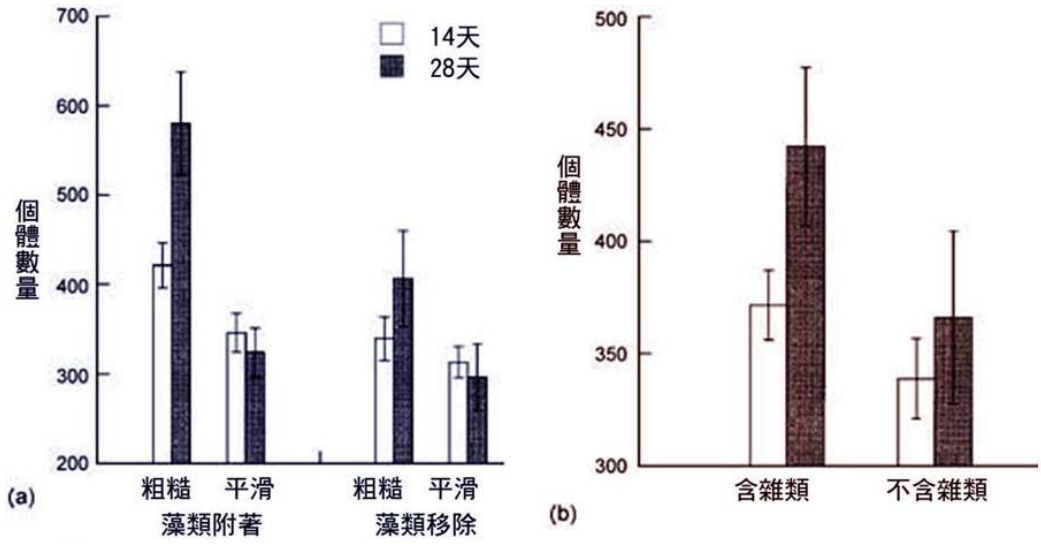


圖5.9 在粗糙和光滑的結石上定殖的物種（誤差1SE）的平均數量，其中微藻被（a）去除或保持完整，（b）有或沒有裂縫。根據石頭面積調整值。（Reproduced Downes et al. 1998）

表5.2 無脊椎動物的分類群生物量。在障礙物、沙子和泥土棲地中發現的無脊椎動物的分類群和現有植物生物量的數量。喬治亞州Satilla河。倒伏樹幹體積只佔棲息地的一小部分，但佔河流總生物量的一半以上。（摘自Benke et al. 1985年。

	木頭基質			砂基質			泥巴質		
		生物量 ($mg\ m^{-2}$)			生物量 ($mg\ m^{-2}$)			生物量 ($mg\ m^{-2}$)	
	屬的數目	較低樣區	較高樣區	屬的數目	較低樣區	較高樣區	屬的數目	較低樣區	較高樣區
Diptera 雙翅目	17	243	696	15	64	124	11	148	309
Trichoptera 赤翅目	9	4222	1581	0	-	-	3	24	30
Ephemeropt蜉蝣目	5	97	56	0	-	-	0	-	-
Plecoptera 鞘翅目	2	137	109	0	-	-	0	-	-
Coleoptera 鞘翅目	3	218	117	1	8	11	0	-	-
Megaloptera大翅類	1	379	259	0	-	-	0	-	-
Odonata 蜻蛉目	3	529	578	1	-	-	0	-	-
Oligochaeta 寡毛類	0	-	-	3	22	22	0	420	290
Total	40	5825	3396	20	94	157	17	592	629

*計量單位表示： mg m^{-2} 就是毫克/每平方米(mg/m)；mg L^{-1} 就是毫克/每公升(mg/L)

5.3 溫度

溫度是決定生物體代謝率的關鍵環境變數，它們沿河流長度和地理區域的分佈，很可能它們在與其他物種的相互作用中取得了成功。由於物種組成和生物速率與溫度有關，生態系統過程（包括葉片分解、養分吸收和生物生產）也會受到影響。

溪流溫度會因各種人類行為而變化，因此可能需要管理干預以維持溪流溫度的自然範圍。由於氣候、河邊植被的覆蓋以及地下水輸入的相對重要性，流水的溫度通常在季節和每日時間尺度上以及不同地點而異。在地下水輸入很多的地方，溪流溫度可以相當恆定，例如在泉水區和一些溪流上游中。即使是由大型地下水含水層供水的中型河流，如俄勒岡州的梅托利烏斯河和密西根州的馬尼斯蒂河，也比相同氣候下的河流表現出明顯的季節性變暖和變冷。在熱帶地區，由於全年太陽輻射的恆定性，以及大河流的熱慣性，在熱帶地區也發現非常恆定的河流溫度。巴西馬瑙斯的亞馬遜河溫度為29-18°C，是世界上熱穩定度最高的水團之一（Sioli 1984）。

在大多數溫帶河流中，年溫度範圍在0°C到25°C之間，但沙漠溪流可以達到近40°C，這甚至接近適應這些極端環境的魚類的耐熱性（Matthews and Zimmerman 1990）。在高緯度和高海拔地區，最高氣溫很少超過15°C，在非常寒冷的氣候中，它們可能會更冷，冰蓋可以持續半年以上。

河流水溫的季節性變化與月平均氣溫的季節性趨勢密切相關，只是冬季水溫不會低於0°C，春季河流變暖速度比大氣慢。對於高於冰點的溫度，Crisp和Howson（1982）發現，可以根據氣溫預測每周平均水溫，使用5到7天的滯後。

他們估計測量的溪流溫度誤差大約60%的在1°C以內，大約80%的誤差在1.5°C以內。儘管經常使用空氣和水溫之間的相關性，然而，太陽輻射，而不是空氣對水的對流變暖，是溪流的主要熱量輸入，因此氣溫最好被視為替代而不是因果變數（Johnson 2003）。

度日degree-day，是用來度量加熱或冷卻的需求量，常用的單位為°C -日。由於溫度隨季節和位置而變化，因此將每日平均溫度加起來計算出的度日數高於0°C，可以有效地衡量生物體所經歷的累積溫度。這種方法表明，即使地點經歷相似的夏季最高溫度，度日也可能非常不同。例如，落磯山脈溪流中的三個地點在16°C附近經歷了相似的夏季最高溫度，但年度日估計在海拔3350米處為800，在3050米處為1000，在2740米處為1500（Allan 1985）。如圖5.10所示，相同的度日數可以產生非常不同的季節性溫度模式（Vannote和Sweeney，1980）。賓州一條溪流沿岸的六個地點每年累積約4200度日，但下游全年的溫度變化更為明顯。生活在源頭的生物全年都會經歷涼爽、恆定的溫度，並且可能在生理上適應了這些條件，而下游地區相對較短但非常溫暖的夏季將有利於那些最適合在較高溫度下快速生長的生物。如圖5.11所示，年度日隨著緯度的增加而減少。3,000-5,000度日範圍內的值是溫帶低海拔地點的典型值。在佛羅里達州亞熱帶銀泉，年度日超過8,000（Odum 1956），這比艾倫研究的最高海拔落磯山溪流大一個數量級。與上下游位置、海拔和緯度相關的大規模溫度變化主要受太陽輻射的影響。在中棲地和微棲地尺度上也發生了相當大的熱異質性，以響應當地的氣溫和風速，這影響了蒸發冷卻；水源溫度，很大程度上取決於地下水與地表逕流的相對量；以及地形和河岸陰影的範圍（普爾和伯曼2001）。湖泊、水庫、池塘，甚至沿河的水窪頻率都傾向於增加溪流溫度，因為它們增加了水的停留時間和暴露於太陽輻射的表面積，從而允許更多的變暖（McRae和Edwards 1994，Hawkins et al. 1997）。

在地質複雜的地區，單一河流系統支流的水源可能非常不同，導致源頭之間有廣泛的熱棲地，這反過來可能有利於更大的生物多樣性，併為特有分類群提供獨特的熱生態位（Milner et al. 2001）。在法國比利牛斯山脈的高山溪流中，源水包括冰川、積雪、喀斯特地下水和山坡含水層，岩溶地下水流最涼爽、最穩定，山坡地下水流最溫暖、變化最大，冰川溪流變暖，下游變化更大（Brown et al. 2005）。由於水源和流路引起的溫度變化也可以在更精細的尺度上觀察到。在瑞士阿爾卑斯山的一條大型辮狀河流Tagliamento的洪泛區段，由地下水輸入控制的冷水棲地與半孤立靜水區的溫水棲地相差多達158°C（Arscott et al. 2001）。

當由於地形起伏、蜿蜒曲折、酒吧或其他河道障礙物而迫使溪水進入或從河床抽出時，也可以觀察到微棲地尺度的溫度變化（White et al. 1987）。

大河的溫度不太可能受到陰影的影響，因為它們的大小傳達了相當大的熱慣性，並且幾乎確保了它們高度暴露在陽光下。然而，在小溪流中，河岸森林通

過減少到達水面的太陽輻射量來調節溪流溫度，這也減少了晝夜之間的溫度變化程度（Beschta et al. 1986）。大量文獻記錄了有無陰影對水溫的影響，特別是在伐木後和河流變暖對鮭魚的影響方面。森林採伐通常會導致溪流溫度大幅升高，高達13°C，每日範圍增加多達7-8°C（Moore et al. 2005）。河岸緩衝區的樹林可以大大改善這些影響，支援管理建議，即保留等於一棵樹高的河岸寬度。隨著被砍伐的河岸地區的植被和陰影恢復，溫度通常會在5-10年內恢復到以前的狀態。

流經交替牧場和林地的小溪提供了陰影效應的進一步證據，顯示出幾度的溫差（Sweeney，1993）。由於較寬的溪流中森林冠層的自然間隙，河岸陰影的影響隨著河道寬度的增加而減弱，因此河岸間伐在溪流寬度>10米時可能不太重要（Davies-Colley和Quinn，1998）。由於太陽輻射，溪流大小對直接變暖的影響在最大日溫差和溪流順序之間的關係中很明顯（圖5.12）。

由於地下水的影響以及河岸和地形陰影的附加影響，小型溪流上游具有熱穩定性，而大型河流由於其大水品質而具有熱穩定性。中等大小的溪流足夠大，受河岸陰影的影響最小，體積足夠小，可以在白天和黑夜之間加熱和冷卻。

人類活動以多種方式影響溪流溫度。通過減少河流體積，取水降低了河流的溫度緩衝能力；此外，流量減少可能導致更長的停留時間，從而增加吸熱性。在具有大面積不透水表面的城市地區，通過道路和其他建築結構的水可以加熱到遠高於自然範圍（Paul and Meyer 2001）。專門為城市化影響的溪流開發的模型表明，陰影、地下水輸入和溪流寬度對溪流溫度的影響最大，因此表明管理方案在改善人類影響方面可能是最有效的（LeBlanc et al. 1997）。

大壩形成的水庫會極大地影響溪流溫度，儘管大壩也會產生其他問題，但它們的溫度影響可能很大。

大多數水庫是小型地表釋放大壩的結果，它們最有可能在夏季提高下游溫度。這些水庫就像小湖泊和小攔河堰水域一樣，往往會增加溪流溫度，因為它們增加了水的停留時間和暴露在太陽輻射下的表面積（McRae and Edwards 1994）。一項對密西根州河流上小型水壩的研究發現，夏季適度變暖（高達58°C）很常見。冷水魚物種在水壩下方的豐度通常低於大壩上方，但由於溫水物種的湧入，水壩下方的整體魚類多樣性增加（Lessard和Hayes，2003）。和從大壩底部放水的大型深水庫具有非常不同的效果。

由於水庫的下層全年都相對涼爽，高水壩放水導致下游溫度在夏季比正常溫度較低，冬季溫度較高(Stanford and Ward 1979)。葛蘭峽谷大壩下方科羅拉多河下游的全年氣溫為9-12°C，而歷史溫度範圍為2-26°C（Petersen and Paukert 2005）。通過地表釋放恢復溫暖的夏季溫度可能會導致瀕危物種鯖魚Gila cypha的增長率更高，並減少幼鯖魚對捕食者的“脆弱性”。通過重新設計大壩釋放，以便可以從較暖或較冷的深度抽水，可以管理釋放水的溫度，以重建大壩前的

條件（圖5.13）。

未來的氣候變化為溪流溫度的變化提供了額外的情景。以當今的緯度分佈為指導，預計4°C的變暖將導致大型無脊椎動物的分佈向極地移動約600公里（Sweeney et al. 1992）。然而，值得注意的是，由於河岸清理，森林溪流上游的溫度變化幅度相似或更大。

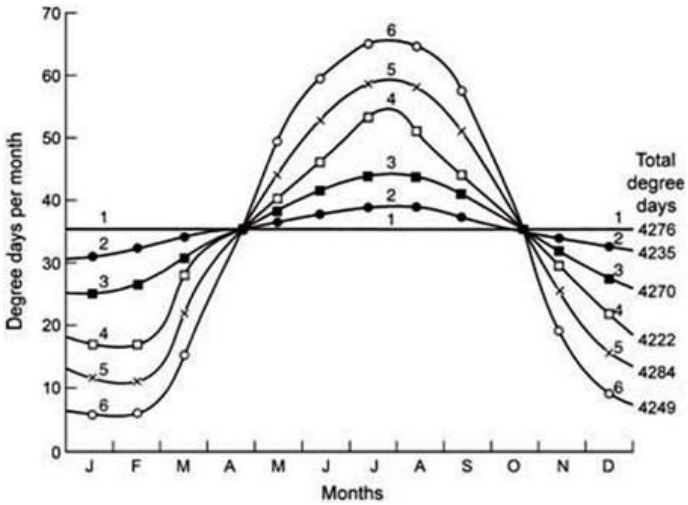


圖5.10 賓州白土溪沿線六個地點的度日積累量和年總量：（1）地下水，（2）泉水滲漏，（3）一級序溪流，（4）二級溪流，（5）三級序溪流上游段，（6）三級序溪流下游段。（Reproduced Vannote和 Sweeney1980）

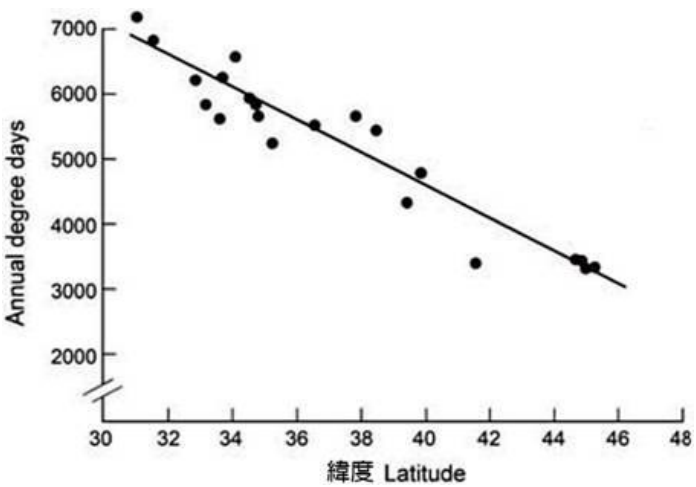


圖5.11 美國東部各條河流的年總度日累積量（>0度C）與緯度的關係。（Reproduced Vannote和Sweeney1980）

圖5.12 溫帶溪流中與溪流順序相關的最大日溫差。（Reproduced Vannote和Sweeney1980。

5.3.1 溫度狀態對生物群的影響

每個物種都限制在某個溫度範圍，這也將其地理分佈限制在一定的緯度和海拔範圍內。佔據狹窄溫度範圍的物種被稱為狹窄的，而那些在寬範圍內茁壯成長的物種被稱為耐溫度物種(eurythermal)。此外，一個物種可以被認為是適應冷水、冷水或溫水熱環境的物種。

然而，很少有分類群能夠應對非常高的溫度。冷水魚不能在25°C以上的水中長期生存，大多數溫水魚類，包括狗魚科（*Esocidae*）和許多鯉科魚類（*Cyprinidae*）的上限接近30°C。沙漠溪流中的一些魚類可以忍受近40°C，少數無脊椎動物生活在高達50°C的溫度下，溫泉的特化藍藻可以存活於75°C的環境（Hynes 1970）。

特定物種的特定溫度要求有很多原因，它所屬的分類譜系可能起源於高緯度的涼爽水域（例如，Plecoptera，Hynes 1988），或低緯度的溫暖水域（例如，Odonata，Corbet 1980）。昆蟲生命週期的時間通常既受溫度的暗示，又受到溫度的調節，決定了它最活躍生長、消耗資源和暴露於捕食者的季節。因此，資源可用性和捕食風險這兩個將在後面的章節中重新出現的主題，可能是負責特定生命週期和溫度適應套件的重要進化壓力。許多研究記錄了密切相關的物種如何以如此整齊的交錯順序孵化、生長和出現，以至於它們的生命週期分離似乎改善了競爭（Sweeney和Vannote 1981，Elliott 1987a）（圖5.14）。

確定昆蟲何時孵化和生長，溫度使生命周期與不斷變化的季節性條件同步，協調生長與資源可用性並確保配偶的可用性。當生長季節非常短時，一個共同的生命週期是交替進行短時間的快速生長，由長時間的休眠或滯育分開（Danks 1992）。這種生命週期通常在高緯度地區出現，可能需要暴露在接近冰點的溫度下，然後溫度迅速上升以破壞卵-滯育。當在薩斯喀徹溫河上建造深放大壩時，冬季溫度保持在4°C附近，因此消除了結束卵滯育的提示。幾乎所有的分類群都隨著溫度的變化而從河段中消失了。以前包括12目，30科和75種的動物群減少到只有搖蚊科*Chironomidae*（Lehmkuhl 1974）。

無論是自然的還是人為的熱狀態的差異，都會對水生昆蟲的生命週期產生複雜的影響。與所有變溫動物一樣，只要有足夠的食物，它們的生長速度就會隨著溫度的升高而增加。通常，但並非總是，由於溫度升高而更快地完成其生命週期的昆蟲以較小的最終尺寸成熟。因此，熱狀態可以改變成蟲出現的時間和成蟲的大小，並且由於雌性產生的卵數通常是其品質的對數函數，因此繁殖力也會受到影響。從白粘土溪涼爽的支流中出現的*Ephemerella dorothea*蜉蝣個體幾乎是從溫暖的支流中出現的個體品質的兩倍（Vannote和Sweeney，1980）。還有證據表明，物種具有最佳溫度範圍，體型和繁殖力都最大化。對蜉蝣*Centroptilium rufostrigatum*的飼養研究表明，成年體型在高溫和低溫下都會減小，這表明中間值是最佳的（Sweeney和Vannote 1978）。

溫度對河流生物群的影響已在實驗室、生命週期研究及其分佈中得到證實。Quinn等人（1994）根據暴露長達4天後50%的死亡率確定致死溫度。對於來自紐西蘭的12個無脊椎動物分類群，在96小時內殺死一半個體的溫度（LT50）範圍為22.6°C至32.6°C。耐受性最高的是Elmid水甲蟲，最低的是蜉蝣Deleatidium。根據100多條紐西蘭河流的溫度記錄，超過三分之一的地點的最高溫度超過了*Deleatidium*蜉蝣的熱耐受性，高溫更有可能成為北島溪流的限制因素，而不是南島地點。關於熱耐受性的實驗室結果也與現場觀測（Quinn和Hickey 1990）一致，即在夏季典型溫度分別超過19°C和21°C的河流中，積翅目(*Plecoptera*)和蜉蝣目(*Ephemeroptera*)的數量要少得多。

溫度對生長的影響及其與食物供應的相互作用已經在魚類中得到了很好的研究（Elliott 1994）。在褐鱒魚中，生長速率隨溫度升高，範圍從幾度到大約15°C，然後隨著溫度的進一步升高而急劇下降。雖然溫暖的溫度會增加攝食活性和消化速度，但它們也會提高呼吸頻率，對於褐鱒魚來說，當在遠高於15°C的恒溫下飼養時，高代謝率的能量成本會顯著抑制生長。如圖5.15所示，糧食供應至關重要。在最大食物供給下，溫度升高會促進更快的生長，但隨著食物配給的下降，能量收支變為負值，因為魚的新陳代謝率受溫度控制。這是所有變溫動物接近其生長溫度上限的典型反應，其可能比短期死亡率試驗中揭示的熱耐受性低幾度。溫度對河流群落中大尺度分佈模式的重要性可以從無脊椎動物和魚類沿河流長度的縱向分區中看出。大型無脊椎動物多樣性的下游增加在高山溪流中尤為明顯（Allan 1975， Ward 1994）。通常，雙翅目幼蟲（蚊、搖蚊和黑蠅）在最冷的溫度下佔主導地位，許多四節蜉蝣（*Baetidae*）和石蠅（*Nemouridae*叉積科，*Chloroperlidae*綠積科）的若蟲被添加到組合中，因為一個向下游移動，水溫超過4°C。在溫度仍然較高的溫度下，會出現蚊蠅幼蟲和其他水生昆蟲科。Milner等人（2001）利用夏季最高水溫和河道穩定性構建了歐洲七條冰川河流中大型無脊椎動物多樣性的預測模型。在落磯山脈溪流中，沿著海拔2200至1200米的海拔梯度，魚類物種的分區和下游增加的結合是顯而易見的（Rahel和Hubert，1991）。鮭科於類適合高海拔上游河段有生存優勢，但適應溫水的鮭魚（*Cyprinidae-Catostomidae*）聚集在2000米以下。這種縱向替

換可能涉及競爭效應和溫度對餵養和生理性能的影響的組合。在落磯山脈溪流的高海拔地區，魚類在低海拔地區被小溪魚類縱向替代歸因於食慾不振和行為相互作用，因此不僅僅是生理表現的功能（Taniguchi et al. 1998）。

漁業科學家早就意識到，魚類群落沿緯度梯度變化，可以根據它們的位置和夏季最高溫度進行分類（Lyons 1996）。在密西根州的異質冰川景觀中，溪流在每周平均溫度和溫暖季節的溫度波動方面表現出顯著的區域變化，這使得Wehrly等人（2003）能夠根據三個溫度類別（寒冷，<19°C；涼爽，19-22°C；和溫暖22°C）和三個溫度波動類別（穩定， <5°C；中 et al. 5-10°C；極端，>10°C）。溪鱒魚*Salvelinus fontinalis*和小口黑鱸*Micropterus dololieu*分別是冷水和溫水物種的好例子（圖5.16）。在大約300個密西根州，魚類的總體多樣性隨著平均水溫的增加而增加（圖5.17），記錄了溫水溪流相對於冷水溪流的更高多樣性。

這種模式經常被報導為縱向梯度，其中溫度升高伴隨著河流大小的增加和許多其他變數的變化（例如，Huet 1949），但由於密西根州的研究在相對適度的河流大小範圍內提供了廣泛的溫度範圍，這些結果強烈暗示溫度是因果變數。

局部尺度的熱異質性可以解釋冷水魚和冷水魚出現在溫水溪流中的明顯例外。在俄勒岡州東北部的Grande Ronde集水區，發現了與側通道，側滲漏和洪泛區泉溪相關的冷水斑塊（至少比環境溫度低3°C），河岸陰影可能會影響進一步的冷卻，表明這些可能是鮭魚的熱避難所（Ebersole et al. 2003）。奇努克鮭魚*Oncorhynchus tshawytscha*持續存在於俄勒岡州東北部約翰戴河流域的溪流中，在產卵洄遊期間，水溫經常超過其上限耐受水準（25°C）。鮭魚分佈和冷水溫度模式在暖流中密切相關，但在冷溪流中相關性較弱，這進一步證明局部尺度的熱斑塊提供了所需的棲息地（Torgersen et al. 1999）。

最後，溫度控制著河流生態系統中所有生產者和變溫消費者的新陳代謝，因此它將強烈影響眾多生態系統功能。光合作用和微生物活性的速率與溫度密切相關，大型無脊椎動物和魚類的新陳代謝和生長也是如此。二次生產，即每單位時間增加的新消費生物量，是根據物種特定增長率和現有作物生物量的乘積估計的。 如圖5.18所示，水生昆蟲的日生長速度隨著溫度的增加而顯著增加，因此溫暖的生態系統總體上更具生產力（Benke 1993）。

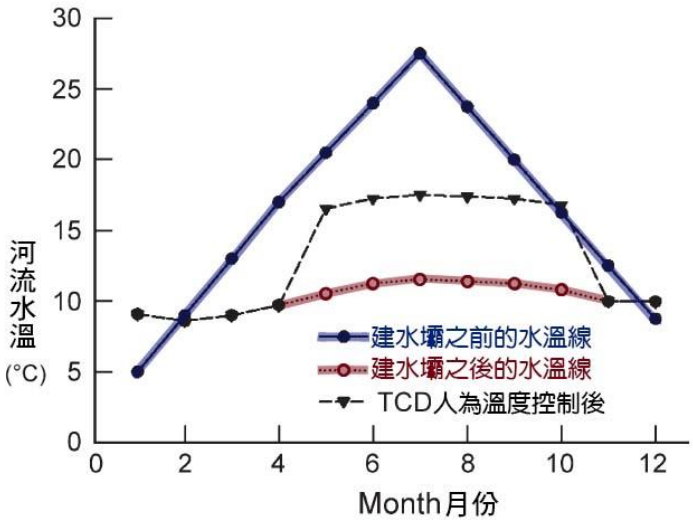


圖 5.13 葛蘭峽谷大壩建設前後科羅拉多河下游大峽谷的月平均水溫，以及使用溫度控制裝置 (TCD）的潛在溫度管理方案。溫度數據來自美國地質調查局在與小科羅拉多河匯合處附近的61英里河段。（Reproduced Petersen and Paukert 2005）

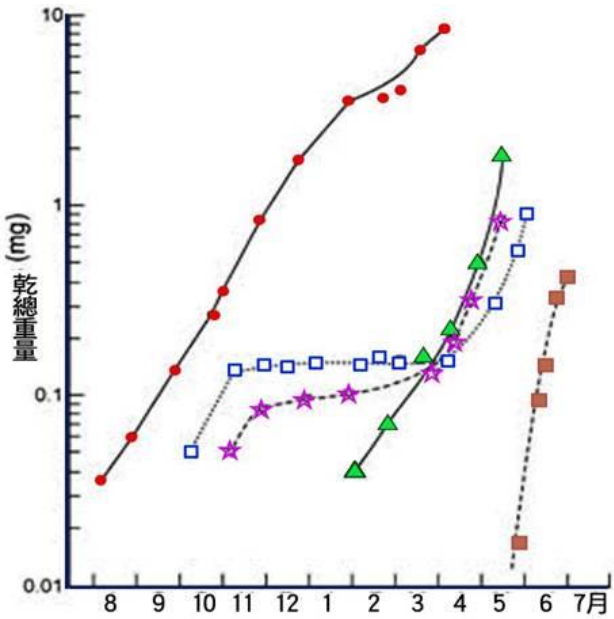


圖 5.14 賓州白粘土溪五種棲息的蜉蝣的幼蟲生長期。(●) *Ephemerella subvaria*;

(▲)*E. dorothea*; (□) *Seratella deficiens*; (☆) *Euryophella verisimilis*; (■) *S. serrata*
（Reproduced Sweeney和Vannote 1981）

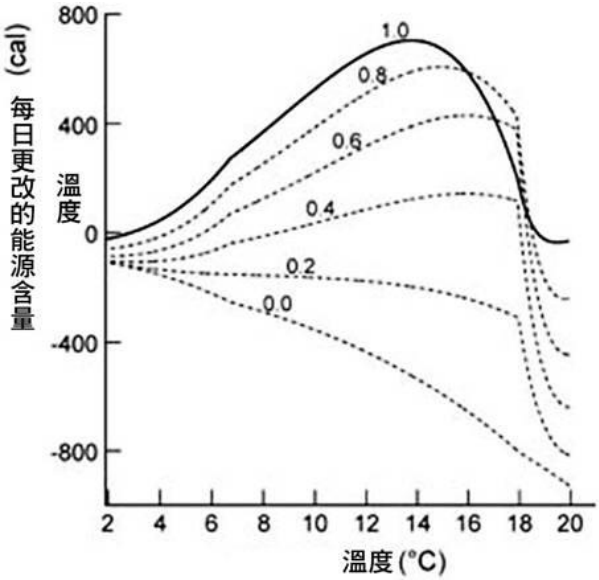


圖5.15　50克褐鱒魚總能量含量的日均變化與水溫之間的關係。實線顯示最大配給量的魚的值，虛線顯示最大能量攝入比例的值。（Reproduced Elliott and Hurley 2000）

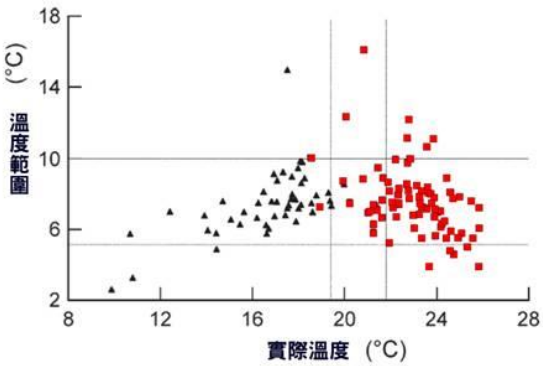


圖5.16 密西根州兩種溪流魚類的熱生態位，基於由三類平均溫度（垂直線）和三類溫度變化（水平線）定義的野外分佈和熱狀態。溪鱒魚(▲)，小口黑鱸(■)。（Wehrly et al. 2003）

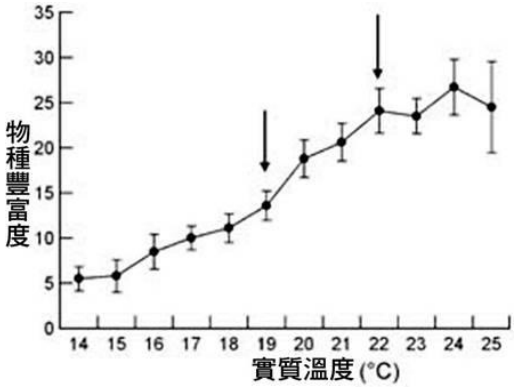


圖 5.17 密西根州下半島約300個採樣點的物種豐富度與平均溫度之間的關係。(2個標準誤差。 箭頭表示冷水、冷水流和暖水流之間的斷點。（摘自Wehrly et al. 2003）

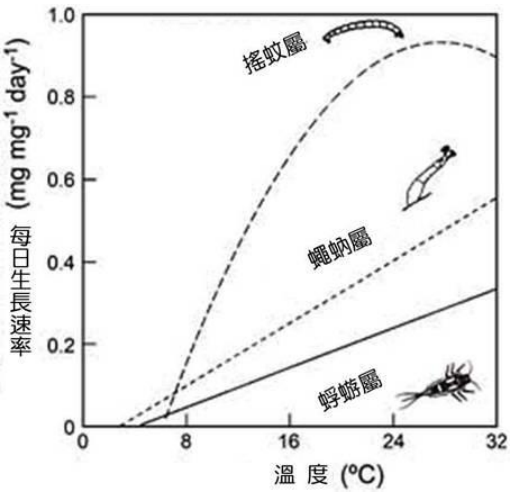


圖5.18 在喬治亞州Ogeechee河魚類棲息地發現的三種水生昆蟲的日生長率(mg /mg/天)與溫度的函數關係，昆蟲包括搖蚊、黑蠅和蜉蝣在河邊人工渠道飼養。 (摘自1993年Benke。)

5. 4 小結

非生物因素包括影響生物分佈和豐度的所有物理和化學變數。水流、基質和溫度通常是河流環境中最重要的變數，所有生物體都表現出適應性，將它們限制在條件的子集。物種在它們茁壯成長的特定條件下有所不同，以及這些條件是狹窄的還是相對廣泛的。

棲息地偏好可以從與物種分佈和豐度最相關的環境變量子集中推斷出來，但重要的警告是，與其他物種的相互作用可能會進一步限制所佔據的棲息地。

結構簡單或極端的環境往往支援更少的物種，而更複雜的棲息地傾向於支援更多的物種。非生物環境中的模式如何在空間尺度上表現出來，以及適當條件

在時間尺度上的持續存在，為解讀生物-棲息地關係的任務增加了挑戰。

水流和相關的水力影響河流環境的各個方面，包括河道形狀和基質組成，在底棲和近床微棲地中運行的物理結構和水力，以及物理阻力過程與食物，營養物質和氣體的輸送以及廢物清除所帶來的好處之間的平衡。大多數生物附著在河床上、河床內或與河床相關，那裡的流動湍流湍流且難以測量，尤其是在相關尺度上。在理論方法和測量方法方面已經付出了相當大的努力，可以更好地表徵生物體所經歷的流動環境。簡單和複雜的水力變數都可以有效地預測單個物種的分佈以及無脊椎動物區系的整體豐度和豐富度。

即使在「正常」流動下，許多生物體也會經歷阻力和升力，其短期變化稱為「湍動turbulence」。

每隔一段時間，流量增加，在更長的時間尺度上產生干擾事件，重新分佈，甚至可能死亡。因此，生物體與特定水流和基質的聯繫可以反映特定棲地作為避難所的能力。一些無脊椎動物和魚類已被證明隨著流量的增加而迅速進入更受庇護的棲息地，但在其他情況下，生物體在一波期間是否受到保護免受流動可能是偶然的。

基材是一個複雜的物理變數，包括無機和有機基材類型。

它與水流相互作用強烈，這既影響基板穩定性，又受到床摩擦的影響；粗糙度，可創建複雜的近床流動環境。

基質的定量需要多種方法，包括無機基質的尺寸分析、木材的數量以及描述性類別，如樹葉堆積和碎屑壩。在中棲地尺度上，諸如水漣和水潭區等通道單位以及通道深度雖然不是嚴格的基質類別，但對於較大的生物，特別是魚類來說，是類似的棲息地類別。在無機基質中，中等大小的礫石支援著多樣化的親岩動植物群，這些動植物群得到了洛蒂生態學家的大量研究。積聚在溪流和木材中的陸生葉子改變了棲息地和通道形狀，是重要且經過充分研究的有機基質。

對基底重要性的研究經常同時是對水流的研究，因為這兩個非生物因素是聯繫在一起的。基質大小和異質性似乎至少在一定程度上促進了物種豐富度，表面紋理和粗糙度還促進了豐度和多樣性。基板的穩定性及其對水流力的保護顯然也是關鍵方面。

溫度是一個關鍵的環境變數，決定了生物體的代謝率、分佈，以及很可能決定它們與其他物種相互作用的成功。由於氣候、河邊植被的範圍以及地下水輸入的相對重要性，溪流溫度通常在季節和每日時間尺度上以及不同地點而異。由於這些原因，熱狀態是高度多樣化的，並且在從微尺度斑塊到從源頭到河口的縱向梯度的所有空間尺度上都可能有所不同。人類活動可以通過多種方式改變自然溫度狀態，包括去除遮蔭增強的植被，改變流動路徑，例如增加不透水表面，建造水庫，當然還有影響氣候。

淡水生物表現出與它們棲息的熱環境相對應的各種熱耐受性，這些熱耐受性可能是涼爽的或溫暖的，恆定的或波動的。除了少數例外，流水的生物是變溫動物，因此外部溫度控制著它們的新陳代謝和生長。雖然溫度升高通常允許更多的活動，但它們也帶來了更大的代謝成本。溫水中的冷血生物，食物供應不足，很快就會失去品質。

無論證據是基於實驗室中的致命溫度，對能量收支的詳細分析還是實地調查，很明顯溫度強烈影響分佈和豐度。魚類的耐熱性得到了大量的研究，在溫帶地區，冷水和溫水魚通常沿著緯度和海拔梯度排列。冷水魚對微斑塊溫度差異的極端敏感性體現在它們通過使用地下水輸入和陰影提供適當熱條件的位置至少暫時居住在冷水和溫水系統中的能力。