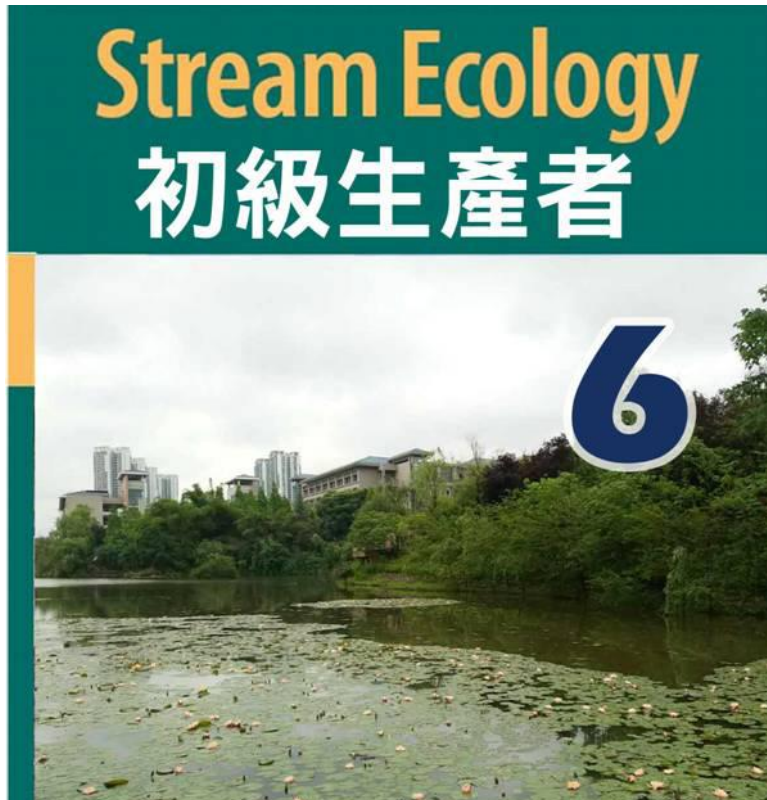




河流生態學 六 林雨莊學習筆記

- 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

第六章 初級生產者

在本章和下一章中，我們將研究河流食物網的能量來源。自養生物或初級生產者是從陽光和非生命來源獲取能量的生物體。藻類、高等水生植物以及一些細菌和原生生物是流水中重要的自養生物。異養生物通過消耗活的或死的有機物來獲取能量和材料。當然，所有的動物都是異養的，真菌和許多原生生物和細菌也是如此，它們通過加工死去的有機物來獲得營養，並且經常使有機物營養更豐富，更容易被其他消費者獲得。落葉經過細菌吃掉表皮角質層後，成為其他動物可口的食物。

這些自養生物和微生物異養生物共同構成了基礎能量資源，支援河流食物網中更高的營養水準。河流中的主要自養生物包括大型水生植物，稱為水生植物，以及各種小型生產者，包括單個細胞，菌落和絲狀生長形式。懸浮在水體中的藻類被稱為浮游植物；附著在基質上的那些被稱為底棲附著藻類或周生藻類。水生植物包括水生被子植物，苔蘚植物bryophytes(苔蘚mosses和地錢liverworts)以及底棲藻類的一些成員，當它們變大時（綱毛藻Cladophora的藻絲能長到6米）。被子植物通常需要中等深度和緩慢的水流，因此最常見於泉水，中等大小的河流以及較大河流的邊緣和靜水區。苔蘚植物的分佈受到限制，但在涼爽的氣候和陰涼的溪流上游中可以豐富。

底棲藻類幾乎出現在河流的所有表面上，通常與異養微生物和細胞外基質密切相關，許多名詞periphyton, biofilm或Aufwuchs都能描述於這些石頭表面上的藻類。浮游植物無法在快速流動的溪流中維持種群，但在緩慢流動的河流和靜水區中可以變得豐富，它們的倍增超過了下游由於水流造成的損失。因此，根據對河流系統縱向剖面的某種理想化觀點，底棲藻類和偶爾的苔蘚植物在源頭和上游部分佔主導地位，底棲藻類在河流變寬的下游變得更加豐富，因此較少受到河邊植被的遮蔽。水生植物主要出現在中型河流和較大河流的邊緣，大量的浮游植物種群僅在大型低地河流中發展。由於底棲藻類幾乎存在於所有流水中，並且在河流食物網中通常很重要，因此它們一直是研究的主要焦點。

6.1 附著藻類 benthic algae

幾乎所有接收光的基質，無論是在小溪流還是大河中，都維持著底棲附著藻類群落。底棲藻類支援河流食物網，從水體中去除營養物質，並且可以減弱水流並穩定沉積物，從而改變水生棲息地。

底棲藻類可以根據其大小進一步分類。大型藻類是底棲形式，具有肉眼可見的成熟菌體，相比之下，較小的微藻在沒有顯微鏡的情況下無法區分。藻類也可以根據它們是否生長在石頭（epilithon）、沉積物（epipelon）、沙子（epipsammon）、木材（epixylon）或其他附生植物(epiphyton)上來分類。小片

沉積物（Epipellic）與沙子（epipsammic）表面生長的類群在淤泥和泥底形成薄膜或墊子，並且通常是容易被移動的，很容易被水流的增加沖走。由於其運動性，放置在沉積物表面的濾紙和載玻片很容易定殖，因此可以作為一種採樣技術。附生類群發生在水生植物上，特別是被子植物，其中附生塗層可能對寄主植物有害。

與附著在砂石表面上的物種(epipellic)不同，附生在水中質物上的類群(epiphytic and epilithic)通常通過粘液分泌物或通過基底細胞和莖牢固附著在活的植物體上，因此不太可能被水流移開。一些藻類沿著整個細胞壁、菌落或絲狀系統與基質接觸。這種生長形式稱為抑制型，與僅基底細胞或基底粘液接觸底物的直立形式形成對比。由於生長形式和生活方式的這種多樣性，仔細觀察底棲藻類群落會發現許多結構多樣性。

矽藻、綠藻和藍綠藻通常貢獻了周生菌中發現的大多數物種，儘管紅藻、金藻和金棕色藻也可能發現。

從放置在美國三條河流的載玻片的Patrick's細胞計數，Moore對安大略省南部溪流底棲砂石表層附著藻(epipelon)的研究以及Chudyba（1965）對波蘭Skawa河*Cladophora glomerata*附著藻類(epiphytes)的研究，可以明顯看出矽藻的流行。在對北美1000條溪流的大型藻類的廣泛調查中，Sheath和Cole記錄了259個大型藻類群，其中35%是綠藻，24%是藍藻，21%是矽藻和其他綠藻，20%是紅藻。許多矽藻不會形成墊子、凝膠狀菌落或細絲，因此在可見大型藻類的調查中代表性不足。

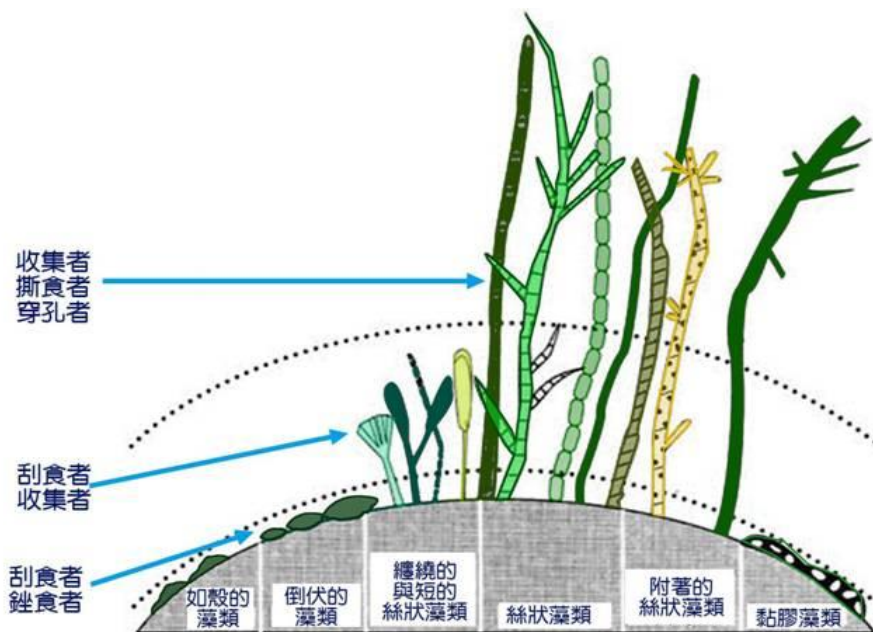


圖6.1 浮游生物組合體主要生長形式的假想表示。在特定的生長形式下，預計不同的食草方式最有效。(Steinman 1996轉載。)

6.1.1 底棲藻類分佈與豐度

可能影響底棲藻類的近似因素包括光、溫度、水流、基質、洪水沖刷、水化學和食藻動物取食。Biggs (1996) 提出，地形、地質、土地利用、植被和氣候等區域和集水區特徵會影響這些近似變數，這些變數直接調節底棲藻類生物量的累積和損失。光和養分與溫度相互作用，影響生物量的積累，而干擾（基質周轉和運輸，高水流速度）和食藻動物取食導致藻類脫落和生物量損失。

底棲藻類的豐度或生物量可以通過幾種方式進行測量。通常，使用刷子對已知區域的底物進行採樣以去除藻類。一些研究人員傾向於通過將刷子安裝在圓柱體內來構建抽吸裝置，並在氣缸中添加一個側埠以通過抽吸取出漿液。然後將所得漿液過濾到濾紙上，計數細胞，測定生物量，或使用分光光度計提取和測定葉綠素色素。包括粘土磚和載玻片在內的人造基質也可以被允許定殖，並且可以通過將培養皿的頂部插入沉積物中來收集軟沉積物，然後在下面滑動玻璃板以對已知區域和深度進行採樣。細胞計數通常報告為每平方公分的數值，或者如果也估計細胞體積，則報告為每平方公分的生物體積。為了估計藻類生物量，通常稱量乾燥的樣品，然後在500°C下燃燒所有有機物後再次稱量。質量損失代表存在的有機物質（所有這些都通過燃燒轉化為二氧化碳），被稱為無灰乾質量（AFDM）。

因為葉綠素a是植物中最豐富的色素，所以最常測量它的吸光度。這些都是靜態措施，通常稱為立式作物。衡量初級生產或新生物質的形成速度也很重要。基於O₂釋放的方法，無論是在封閉室內還是整個河流段，將在本章後面介紹。

討論限制因素的最簡單框架是一次一個，儘管實際上這些因素以複雜的方式相互作用。這是因為任何一個因素在限制植物生長方面的重要性取決於其他因素是否供不應求。因此，如果營養物質充足，光線可能會受到限制，並且它們的重要性可能會隨季節或不同地點交替。

此外，兩個或多個因素可能同時限制增長。由於這些原因，如果不具體說明其他環境變數的背景，就很難解決任何一個因素。在單獨和詳細考慮可能限制底棲藻類的因素之前，簡要概述每種因素所起的作用可能會有所說明。

在茂密森林覆蓋下的小溪流中，光照可能是一個限制因素，其中底棲藻類種群往往在樹冠發育之前達到最大值，然後在整個夏季下降。然而，其他因素通常會壓倒光線。營養物質，特別是磷（P）和氮（N），可能會對河流中的自養生物產生關鍵影響，就像它們在立式淡水中一樣，但事實證明這是相當複雜的。

水流提供持續的水輸送，從而最大限度地減少養分的消耗，並且不會發生熱分層來限制整個水體中養分的混合，因此養分枯竭在河流中發生的可能性應該低於湖泊，湖泊的重要性已得到充分確立。在一些研究中，用N和P富集溪水對

底棲藻類的發育沒有影響，而在另一些研究中則有影響

。磷和氮已被發現是限制性的，有時是組合的，這取決於位置。其他營養素、微量金屬和碳酸氫鹽可能具有一定的重要性，溫度會增加新陳代謝率，放牧會限制藻類種群，有時甚至會嚴重限制。快速的水流限制了水生植物的建立，並影響了底棲藻類群和生長形式的分佈。在排放量可變的地方，洪水事件和懸浮沉積物的沖刷會導致藻類作物大幅減少。因此，在多雨的氣候中，生長季節僅限於最後一次春季洪水和第一次秋季洪水之間的時間，夏季作物的生長取決於連續無洪水天數。然而，在極端排放最小的流水中，水流的直接影響對底棲藻類可能不太重要。總體而言，光、營養和沖刷的影響似乎是最重要的，並且每種影響在特定的位置或時間都可能受到強烈限制。現在，這種情況的證據是什麼？

表 6.1 主要附著藻類群在採集所有棲息地樣本的組合代表性，以及表生藻epipelic和附著藻epiphytic組合的研究。 Patrick (1961) 的數據來自一年中的一個時間，僅包括那些在非常大的樣本中(至少8,000個個體)至少由六個樣本代表的物種。若包括稀有物種將使物種列表增加一倍。 Moore (1972) 和 Chudyba (1965, 1968) 的研究可能代表了該地點的整個植物群。 Moore(1972)和Chudyba(1965, 1968)

	分類群單元數				
	各種棲息地		Epipelon Epiphyton		
	各種棲息地	各種棲息地	各種棲息地	細泥上的藻	石頭上的藻
	a樣區	b樣區	c樣區	d樣區	e樣區
Diatoms	81 _a	80 _b	59 _c	321 _d	176 _e
Chlorophyta綠藻	12	12	7	32	27
Cyanobacteria藍綠藻	9	9	6	14	19
Euglenophyta裸藻綱	17	15	7	29	*f
Chrysophyta黃褐藻	0	1	1	1	2
Rhodophyta紅藻	1	3	0	0	1
總計	120	120	80	388	225

a樣區. 馬里蘭州Potomac河

b樣區. 喬治亞州Savannah河

c樣區. 賓州白粘土溪(Patrick 1961)

d樣區. 安大略省南部溪流河床的粘土和碎屑 (Moore 1972)

e樣區. 波蘭的Skawa河中的Cladophora glomerata上的附著藻類(Chudyba 1965)

f.. 有鞭毛蟲存在，但未辨識出物種

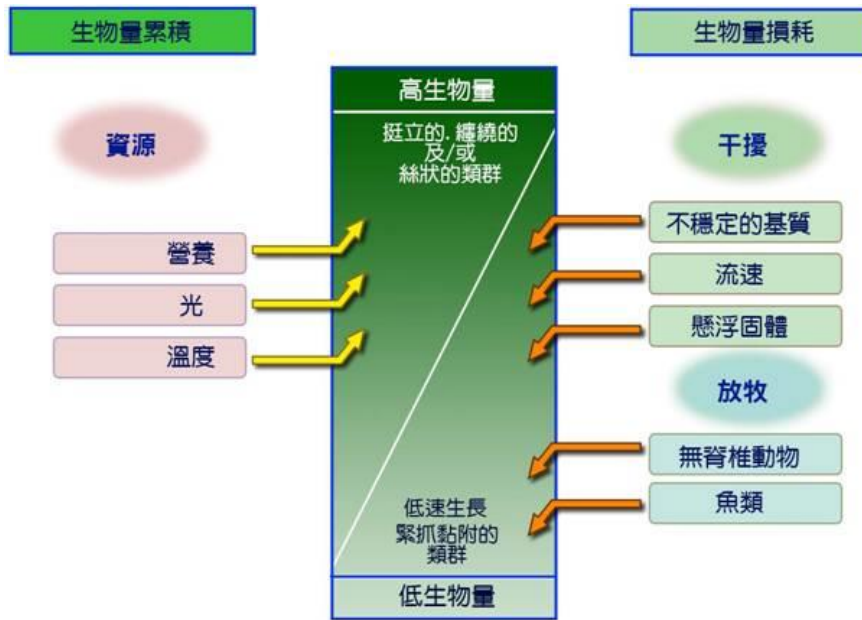


圖6.2 控制河流中浮游生物的生物量和物理結構的因素。(摘自Biggs1996。)

6.1.1.1 光線

可用光會影響底棲藻類的群落組成以及生物量和生產力。大多數證據表明，主要藻類群對輻照度的反應存在差異。綠藻通常與高光照水準有關，矽藻和藍藻似乎比綠藻需要更低的光強度。運動藻類能夠通過沿光梯度移動來避免極端情況，而生長在基質附近的非運動匍匐類群可能會因藻類群落過度生長的陰影而光照水準下降時豐度減少。進入休眠或異養可能會使一些非運動物種在非常低的光照條件下持續存在。

俄勒岡州Metolius河附著藻類的季節性變化可以合理地歸因於光強度和光週期的變化，因為其他環境變數，包括溫度、水流速度、溶解物質和濁度，在這個泉養系統中全年基本恆定。底棲藻類的豐度在冬季下降，可能是因為光照減少，一些矽藻如矽藻雄性被限制在春夏季。然而，在足夠常見的60個物種中，只有9個是季節性的，其餘的則全年發生，這表明改變光照狀態對分類組成的影響很小。

在茂密森林覆蓋下的小溪流中，光可能是一個限制因素，正如許多研究所證明的那樣，這些研究觀察到，在森林採伐允許更多光線到達河床後，附著藻層生長增強。在夏威夷的熱帶溪流中，部分陰影的葉綠素明顯高於嚴重陰影的水潭區。當添加P以測試養分限制時，葉綠素在部分陰影潭區中增加，但在茂密樹蔭陰影潭區中沒有增加，表明底棲藻類通常在嚴重陰影區域受到光照限制。當在紐西蘭牧場溪流旁設置的實驗通道中使用遮陽布將光合有效輻射（PAR）降低60%、90%和98%時，藻類產量在最高遮蔭處理下持續下降，並且經常低

於60%遮蔭，而藻華在無遮蔭槽中很常見。樹冠可以阻擋超過95%的PAR，因此陰影溪流的輻照度通常低於光合作用最大的水準（Hill 1996）。到達落葉林中兩條溪流上游的光與開放地點的比較記錄了葉片出苗後光照的迅速減少，導致附著藻類的初級生產迅速減少，這反過來可能會減少食草(藻)動物的養分吸收和食物。雖然藻類的一些生理適應是可能的，但不足以補償光的稀缺性。

相比之下，一些研究發現有樹冠遮蔭和無樹冠遮蔭地點之間沒有區別，這表明其他因素可以克服底棲藻類的光照限制。在不列顛哥倫比亞省沿海營養貧乏的溪流中砍伐森林後，由於森林砍伐後，光照滲透率提高，初級生產僅略有提高。只有當溪流經歷營養富集或光照下降到非常低的水準時，才能發現可用光僅限於底棲藻類的證據。在澳洲昆士蘭州的亞熱帶溪流中，在三種遮蔭處理（0%，50%和90%）中未觀察到葉綠素差異，但添加氮導致葉綠素增加，表明附著藻類的營養而不是光限制。強盛的食藻草動物(螺類)也可能是底棲藻類生物量對光照水準增加的有限反應的原因。當Steinman使用鹵化物燈顯著增加濃密樹冠遮蔽陰影溪流中的輻照度時，附著藻層的生物質特異性碳（C）固定率顯著增加，表明初級生產率更高。然而，只有當螺類種群急劇減少時，才觀察到附著藻類生物量的增加。至少在這個系統中，強盛的食藻草動物阻止了光對附著藻類產生的積極影響。

變成更大的自養生物量。在對光和食草(藻)動物對底棲藻類影響的薈萃分析中，Hillebrand發現食草(藻)動物的減少或光照的增加對藻類生物量都有積極影響，並且在沒有食草(藻)動物的情況下通常觀察到光的增強效果。

關於增加紫外線（UV）輻射對底棲藻類的潛在負面影響的研究導致了不同的結果。在田納西州的一條溪流中，Hill等人觀察到，當通過在溪流部分放置能隔斷紫外線不透明壓克力板來降低環境紫外線水準時，對附著藻類生物量和光合作用沒有顯著影響。在一項實驗室實驗中，紫外線輻照度從0倍到環境溫度的四倍等，由於紫外線輻照度大於環境水準，附著藻類群落的光合作用和光合色素速率降低。在較高的紫外線水準下，平均矽藻細胞大小也減小，但細胞N和P含量沒有變化，表明增加的紫外輻照度對附著藻類食品質量沒有影響。在不列顛哥倫比亞省沿海溪流中91天內光合有效輻射PAR和紫外線UV操作的結果與冠層覆蓋不同

與其他範圍相比，具有完整冠層的覆蓋範圍對紫外線減少沒有回應，並且具有更高的無脊椎動物生物量和較低的藻類生物量。在冠層覆蓋較少的地點，藻類生物量回應較高的UV-A而下降，而無脊椎動物生物量回應UV-A和UV-B而下降。紫外線輻射對無脊椎動物生物量（包括食草(藻)動物）的這種負面影響可能導致樹冠減少地點的藻類生物量增加。為研究紫外線輻射對矽藻的影響而進行的實驗發現，反應具有高度的物種特異性（Hodoki 和 Ohbayashi，2005）。在適應低光的物種與高光適應的物種中觀察到回應紫外線輻射的生長抑制更大。此外，在具有密集生長形式的藻類中記錄了更高的耐受性。

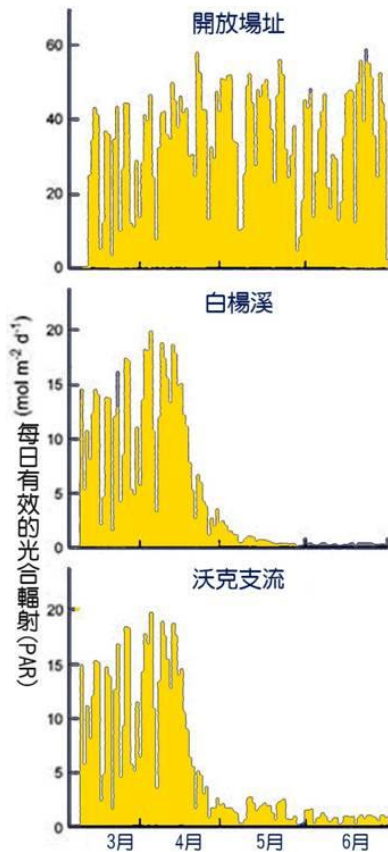


圖6.3

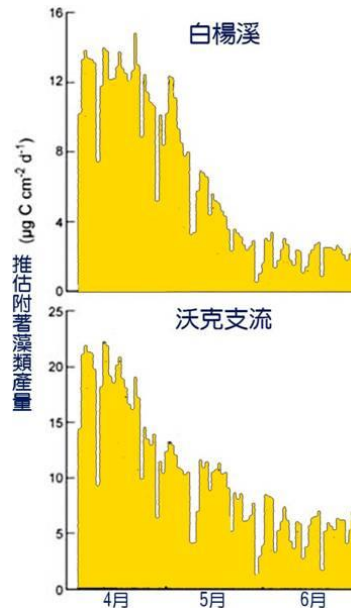


圖6.4

圖6.3(左上圖) 田納西州東部三個地點的日光合作用輻射(PAR)。該開放站點僅供參考。(White Oak Creek and Walker Branch)白橡樹溪和沃克支流是落葉林中的小源流。(摘自Hill et al.2001。), Hillebrand(2005)發現, 食藻動物者減少或光照增加均對附著藻類生物量產生積極影響, 並且在沒有食藻動物的情況下, 通常觀察到光照增強。?

圖6.4(右上圖) 春季落葉期兩條森林小溪的附著藻類每日初級生產量。初級產量是根據河床基質與入射光度等相關的方程式估算的。該方程式基於實驗結果得出, 在實驗中, 帶有附著藻類的石頭在放置在溪流的分隔空間中培養, 並有不同的樹蔭陰影遮蔽。(摘自Hill et al.2001。)

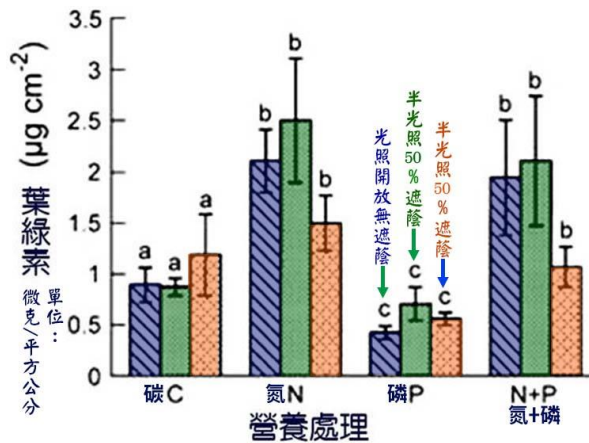


圖6.5 在試驗陰影和養分對附著植物生長影響的實驗中，附著藻類的葉綠素a值。條形代表五次重複的平均值，誤差條對應一個標準偏差。條形上的字母表示平均值之間存在顯著差異。處理：藍色斜線條-無樹冠遮蔭陰影；綠色條-50% 樹冠遮蔭陰影；橙色網條，90% 的樹冠遮蔭陰影。(摘自Mosisch et al.1999。)

6.1.1.2 營養素

溶解的無機磷、硝酸鹽和氨氮以及二氧化矽通常被認為是藻類生產最關鍵的營養物質，儘管其他化學成分在某些情況下也會限制生長。營養物質對底棲藻類的限制主要是氮或磷。二氧化矽的供應也可能會受到限制，因為矽藻的矽藻殼由矽質物質組成，而矽藻是涼冷溪流附著藻類的主要成分。儘管已證明湖泊矽藻種群的動態取決於二氧化矽濃度 (Wetzel 2001)，但河流中的二氧化矽很少會出現短缺，因此它可能很少會限制矽藻的生長。然而，很少有研究評估其作為流動水限制因素的重要性 (Borchardt 1996)。

營養物富集研究提供了充足的證據，證明營養供應確實可以限制自然界底棲藻類的生長。對溫帶雨林環境溫哥華島西海岸小溪流附著藻類動力學的研究表明，磷限制很強。硝酸鹽富集幾乎沒有反應，但當加入溶解的無機磷時，附著藻層迅速積累，僅對磷富集的反應大約增加了五倍，當添加兩種營養素時，增加幅度更大。絲狀綠藻對磷富集反應顯著。藍藻可以固定大氣氮，因此在低氮條件下應該具有競爭優勢，但在硝酸鹽處理下沒有繁殖，儘管氮含量下降到低水準。然而，在僅硝酸鹽處理中，矽藻 *Achnanthes minutissima* 的頻率降低，而在其他低谷中增加，這可能表明氮/磷 (N/P) 比率的變化可能對特定分類群產生不利影響。隨後，該集水區被記錄下來，可以直接測試增加的光對周圍生物量的影響。基本上沒有發生任何變化，而且情況似乎很明顯，低P濃度是這種環境中的主要限制因素。

研究人員連續16年夏季對阿拉斯加北坡Kuparuk河進行磷添加實驗，觀察到群落組成發生變化，其中苔蘚植物取代表層矽藻成為主要的初級生產者。在所有營養級都觀察到對施肥的積極反應，包括表層藻類種群的增加、一些昆蟲密

度和魚類生長速率的增加。然而，這條寬闊開放的苔原溪流獲得了充足的光線。在喬治亞州的森林溪流中，氮和磷的2年營養物富集對底棲藻類組成或周邊生物量幾乎沒有可檢測的影響，再次表明濃郁可以抑制對養分的反應。在光照水準適中的地中海森林溪流中，養分添加增加了葉綠素濃度和藻類密度，但沒有觀察到群落組成的變化。

在所有營養級都觀察到對施肥的積極反應，包括石上藻類種群的增加、一些昆蟲的密度和魚類的生長速度。然而，這條開闊的苔原溪流接收到充足的光線。在佐治亞州的一條森林溪流中進行為期 2 年的 N 和 P 營養富集對底棲藻類組成或附生生物量幾乎沒有可檢測到的影響，再次表明濃蔭可以抑制對營養的反應（Greenwood 和 Rosemond 2005）。在光照水平適中的地中海森林溪流中，添加養分會增加葉綠素濃度和藻類密度，但未觀察到群落組成發生變化（Sabater 等人，2005 年）。

通過使用營養擴散基質，已經獲得了底棲藻類營養限制的其他證據。在這種方法中，陶罐中充滿了含有所需營養成分的瓊脂溶液，並蓋上塑料培養皿（Fairchild 和 Lowe 1984）。營養物質通過花盆滲出，儘管根據粘土壁的厚度和稠度，滲出率可能會有所不同。Pringle 和 Bowers（1984 年）使用來自河床的經過消毒的沙子與瓊脂和培養皿中的營養物質相結合，從而實現了非常一致的釋放率。

在密西根州北部營養貧乏的小鯉魚溪（Carp Creek）的研究表明，磷僅限於附著藻層，並且添加到水體中和從擴散基質中可以增加附著藻層的豐度。

在許多情況下，氮已被證明是限制底棲藻類的主要因素。在旱季，在委內瑞拉安第斯山脈山麓的熱帶溪流中添加硝酸鹽導致藻類生物量大幅增加，而磷添加則沒有。此外，硝態氮和銨態氮的養分吸收率明顯高於磷酸鹽-P。在這個系統中，放牧魚類很豐富，同時對魚類和營養物質的處理表明，消費者對底棲藻類的影響比營養物質更強。有趣的是，在魚類存在的地方，氮添加產生了更大的反應，這表明魚類具有消耗藻類和再生營養的雙重作用。

在亞利桑那州的沙漠溪流Sycamore Creek中，通過將硝酸鹽-N添加到放置在河床上的粘土碟內的瓊脂中，證明瞭氮的限制。未富集底物以固氮矽藻為主，而富集底物具有更高的非固氮矽藻多樣性，並且延遲過渡到固氮藍藻，通常在藻類演替後期變得豐富。在澳洲昆士蘭州的一條亞熱帶河流中，與對照和富磷處理相比，富氮底物上的葉綠素增加。

N或P是否僅限於藻類細胞通常根據它們在環境中的比例來評估。基於海洋浮游植物的發現，藻類細胞中C/N/P的比例在106:16:1時非常恆定，一般認為當N/P的環境濃度大於16:1時P是限制的，當N/P的比例小於16:1時是限制的。然而，應該謹慎看待這一點，因為最近的證據表明，紅地比率是海洋中浮游植物物種比率的平均值，單個物種的N / P比率可能差異很大(Klausmeier et al.

2004)。出於多種原因，應謹慎看待使用營養比例作為N或P限制的指標。在評估營養限制時應考慮細胞內部濃度，因為由於細胞內的P儲存以及營養素在攝取率方面的差異，細胞營養成分可能與環境水準不同。此外，溪水濃度可能無法反映供應速度，用硝酸鹽和磷酸鹽代替總氮和總磷可能低估了實際可用量。儘管如此，謹慎解釋，N/P比率提供了有用的見解，瞭解那種營養素更有可能受到限制。

美國東部的大多數溪流都有相當高的N/P比率（大於70：1），這表明P限制是很常見的。在一些山區，硝酸鹽水準和N/P比率較低，特別是在太平洋西北部和美國西南部的沙漠溪流中，據報導氮限制。然而，在某些情況下，N/P比率被發現是營養限制的不良預測指標。

儘管蘇必略湖支流中附著藻類的 $N/P < 10$ 表明 N 限制，但 Wold 和 Hershey (1999) 發現 N 和 P 的共限制是最常見的情況。當 Stelzer 和 Lamberti (2002) 在使用單程溪邊水槽、葉綠素濃度和藻類生物體積的析因實驗中操縱 N/P 比率（65:1、17:1、4:1）和總營養濃度（低和高）時響應 N 添加，但不響應 N/P 比率的變化。

因為上游河段中中的 N/P 比值很高，所以這個結果出乎意料。此外，與以葉綠素 a 濃度測量的整體附生生物豐度相比，藻類成分對處理的反應更大。儘管 P 濃度和 N/P 比率在 20 和 36 之間非常低，但在北美洲北緯18度（波多黎各）到北緯68度（阿拉斯加）的寬緯度範圍內的 10 個北美溪流中沒有觀察到 P 限制（Tank 和 Dodds 2003）。因此，儘管養分濃度和 N/P 比值可能表明存在潛在的養分限制，但僅根據這些值並且在沒有確認實驗證據的情況下很難概括地理或時間模式。

現場研究提供了N、P和共限的證據，很難概括每種疾病的頻率。當Tank和Dodds比較濾紙上的藻類發育時，濾紙蓋上裝滿瓊脂和營養物質的營養擴散容器，並放置在美國各地的十條河流中，結果是可變的。有證據表明N限制單獨存在，N與P作為次要限制元素，N和P共同限制取決於位置。陽性反應主要是對N富集，實際上沒有觀察到單獨對P的陽性反應。儘管圖6.8的所有流的營養水準都相對較低，但似乎只有一半主要營養有限；其他人可能受到其他因素的限制，例如光線或放牧。在對158項研究的回顧中，Dodds和Welch評估了附著藻層的营养限制程度，發現13%的人表現出N的刺激，18%的P刺激，44%的兩者刺激，26%對營養添加沒有反應。Francoeur對美國，澳洲，紐西蘭和印度進行的237個實驗進行了類似但獨立的分析，發現17%的病例中有N限制，19%的P限制，23%的病例有共限制。少數研究報告了N或P的抑制作用，43%的研究發現這兩種營養素既沒有刺激也沒有抑制附著藻層。

N和P的約束可能是一個常見的發現，因為附著藻層包括具有不同營養需求的多個物種。此外，在N和P濃度低的系統中，同時添加兩種營養素可能導致二級限制元素的快速吸收，從而引起對兩者的反應。隨著更多此類研究的完成，

我們也許能夠概括營養限制的地理和時間模式。大多數研究是在溫帶進行的，特別是在北美，而對其他地區，特別是熱帶和高緯度地區知之甚少。

6.1.1.3 水流

溪流對底棲藻類的積累具有相反的影響，由於流動的有益和有害影響，最好將其描述為“補貼-壓力”反應（Biggs et al. 1998）。水流帶來氣體和養分的持續更新，因此水流通過增強養分吸收有利於藻類生長。然而，水流也會對底棲藻類施加剪切應力，這會導致細胞脫落，高流量會擾亂和沖刷底物。底棲藻類組合的生長形式和結構影響它們對這兩個因素的反應。粘附形式比絲狀形式更不容易脫落，並且可能特別依賴於擴散來提供所需的材料。因此，他們將從增加的水流速度中獲益最多。另一方面，絲狀形式暴露於更高的擴散速率並且更容易受到剪切。已經發現許多物種佔據特定的流動狀態。在高流速下，單細胞藻類通常由小的粘附矽藻表示，這些矽藻沿其長度附著在基質上。在不列顛哥倫比亞省的Carnation溪，*Achnanthes minutissima*短棍狀藻到處都很豐富，除了在瀨區中，*Hannaea arcus*弧狀矽藻是主要物種。

Keithan和Lowe在田納西州小溪流中發現了與特定區域相關的不同藻類群，他們對個體生長形式的描述與水流速度的直接影響一致。在較慢的洋流中，他們發現矽藻更密集，在直立位置生長的比例更高，大型殖民地形式更豐富。許多相同的物種也在較快的水流中被發現，但處於匍匐位置。在最高速度下，大多數矽藻是匍匐的，許多在縫隙中，並且緊密粘附的物種普遍存在。在以 *Cymbella kappi* 和 *Gomphoneis herculeana* 為主的矽藻群落中，在較高的水流速度下粘液的積累更大，這可能是藻類對減少湍流的反應，並表明這些矽藻對剪切的反應能力比通常認為的要大。

水流速度會影響藻類細胞的到達率，從而影響定殖過程。藻類群落以高速發展較慢，顯然是因為藻類細胞不太能夠建立，但由於水流對養分吸收的積極影響，在中等速度下而不是低速下發生較高的生物量積累。小物種似乎在定殖快速水流地點方面最有效，而大型和小型物種都存在於水流速度較慢的地點。已發現矽藻移民率和遷出率隨水流速度而變化。

流水提供的營養物質的不斷更新，以及有利於營養物質擴散的急流和混合，可以刺激藻類的生長、呼吸和繁殖(Borchardt 1996, Stevenson 1996)。

Whitford和Schumacher對這種生理富集進行了首批研究之一，表明螺旋體和 *Oedogonium* 中³²P攝取和二氧化碳釋放的速率隨著水流的增加而增加，最高測試速度高達40 立方米/秒。當藻類定殖於除水流速度（9 立方米/秒）外相似的實驗室流中，並從共同源水中接收相同的繁殖體時，形成了不同的組合。在較高的水流下，初始定殖速度較慢，但生物量最終超過了較慢的通道，葉綠素A含量較高，輸出的生物量更多。絲狀葉綠體和綠生植物在慢流中變得豐富，而矽藻，尤其是 *Synedra*，在較快的水流下佔主導地位。史蒂文森將礫石床溪流中24

小時暴雨後矽藻生長的刺激歸因於營養供應增加，這是由於通過墊子的流量增加或集水區營養物質輸送增加引起的。

水流速度也可能影響藻類的穩定同位素特徵。在玻璃上生長的矽藻組合和生長在岩石上的絲狀藻類中，隨著水流速度的增加，N和C穩定同位素的分餾更大，這可能是由於水流對邊界層厚度和營養物質擴散的影響。極端排放會對藻類種群產生強烈的負面影響。從表面沖刷細胞可能僅僅是由於水流速度的增加，翻轉基質以及翻滾引起的磨損以及懸浮沉積物造成的。在溫哥華島西海岸的溪流中，冬季多雨，將生長季節限制在上次春季洪水和第一次秋季洪水之間的時期。周生菌積累與流動指數呈明顯的反比關係，流動指數對最近和更嚴重的事件給予更大的權重。Tett等人從他們對維吉尼亞州Mechums河的研究中得出了類似的結論。在一項從5月15日持續到次年1月31日的研究中，有11個7天或更長時間的無洪水期，低穩定流量的中位持續時間為12天，最長的持續時間為33天。葉綠素a的平均密度在低流量時增加，在洪水後突然降低，表明偶然降雨事件是控制藻類種群的主要因素。

極端高放流對底棲藻類的影響取決於生長形式、墊子的衰老和基質。因此，粘性矽藻藍藻墊等“密集而連貫”的群落在洪水間期隨著水流的增加而趨於增加其生物量，而柄短絲狀矽藻群落表現出與水流的單峰關係，而以長絲狀綠藻為主的群落對水流的增加表現出負回應。底棲藻類也可以根據其生長形式影響水流速度。Dodds和Biggs發現，緻密的矽藻組合比絲狀綠藻或紅藻更能衰減水流速。

對紐西蘭附著藻類群落(含藍藻菌、異養微生物和碎屑混合物)的實驗和實地調查為上述概括提供了合理的支援。正如預期的那樣，一種粘性矽藻-藍藻組合的生物量隨著水流速度的增加而增加，可能是因為在更高的速度下營養物質的可用性更高。然而，第二次組合沒有，可能是因為它的營養限制較少。正如預期的那樣，對梗短矽藻群落的反應是單峰的，這表明隨著速度的增加，墊子獲得了營養補貼，直到更高的速度導致生物量的減少。顯然，梗短矽藻群落比粘性墊經歷更大的阻力和細胞移位。絲狀綠藻群落隨著水流速度的增加而顯示出生物量的穩步減少，這也是由於即使在中等速度下這種生長形式所經歷的阻力更大。

由於最底層的衰老，厚附著藻菌墊特別容易移位，這削弱了它們對基質的附著，並使整個墊子容易脫落。陰影、代謝物的積聚以及氣體和營養物質交換速率的降低都可能導致最底層無法支撐上層墊子的重量。在不斷排放的實驗通道中，附著藻層生物量通常會經歷快速增加，然後在3-6周的時間跨度內急劇下降。在亞利桑那州的Sycamore Creek，觀察到大量的附著藻類墊在洪水事件發生後的60天內生物量和葉綠素a穩步增加，直到第二次山洪幾乎消除了附著藻類，該過程重新開始。

暴雨事件除了移位和掩埋底棲藻類外，還可以移動它們附著的基質。當然，

這將取決於所佔據的表面以及該位置的水流增加方式。在蒙大拿州的一條山間溪流中，冬季錨冰和春季洪水是主要的沖刷劑，發現苔蘚僅對大於400 CMS的石頭覆蓋了高比例的表面。顯然，這個系統中較小的石頭太不穩定，無法積聚大量的苔蘚覆蓋物。

苔蘚植物的豐度也與田納西州林地溪流中的穩定基質有關。底棲藻類物種豐富度在紐西蘭河流發生洪水後下降，這些溪流接收了高沉積物輸入並具有移動床，但洪水對具有裝甲基質的溪流沒有影響。藻類群的豐富度與經歷頻繁的移動床的洪水事件的溪流中擾動後的時間無關，而在這種洪水不太頻繁的溪流中觀察到正相關關係。Biggs和Smith提出底棲藻類的初始恢復進展迅速（在1周內），涉及對干擾具有高耐受性的分類群以及具有高繁殖和遷移率的分類群。隨後，分類群似乎對洪水干擾的抵抗力較差，移民和增長率較低。第二階段的持續時間（一到幾個月）在流之間變化更大，因為它更容易受到資源供應的影響，而資源供應可能因流而異。

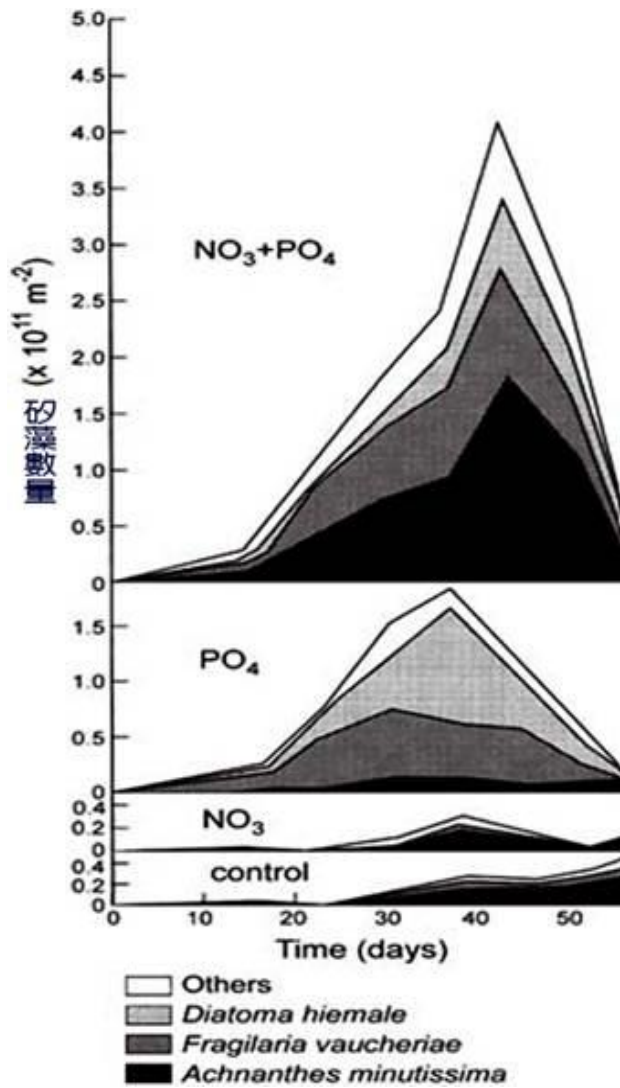


圖6.6 富含硝酸鹽氮，磷酸鹽磷或兩者組合的槽中主要矽藻種類的數量變化。將槽放在溫哥華島的康乃馨溪中，讓其定居4週，然後添加營養52天。附生植物種群在30 - 40天后達到峰值，然後在實驗終止之前急劇下降。（摘自Stockner和Shortreed1978。）

*fragilaria vaucheriae*矽藻脆杆藻屬；*diatoma hiemale*矽藻杆線藻；*achnanthes minutissima*矽藻曲殼藻屬

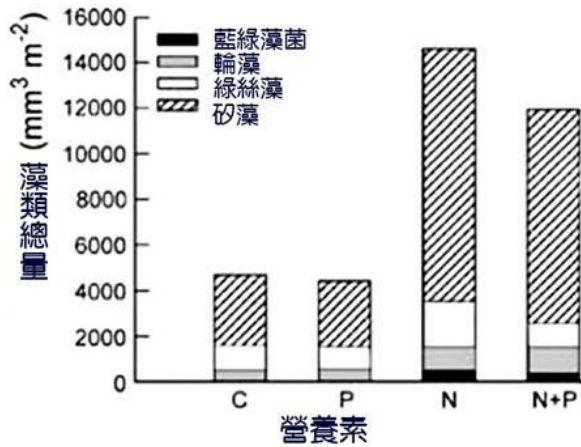


圖6.7 在委內瑞拉Río las Mari'as的流通河道中添加營養素8天后的藻類群落響應。
(Reproduced from Flecker et al. 2002.)

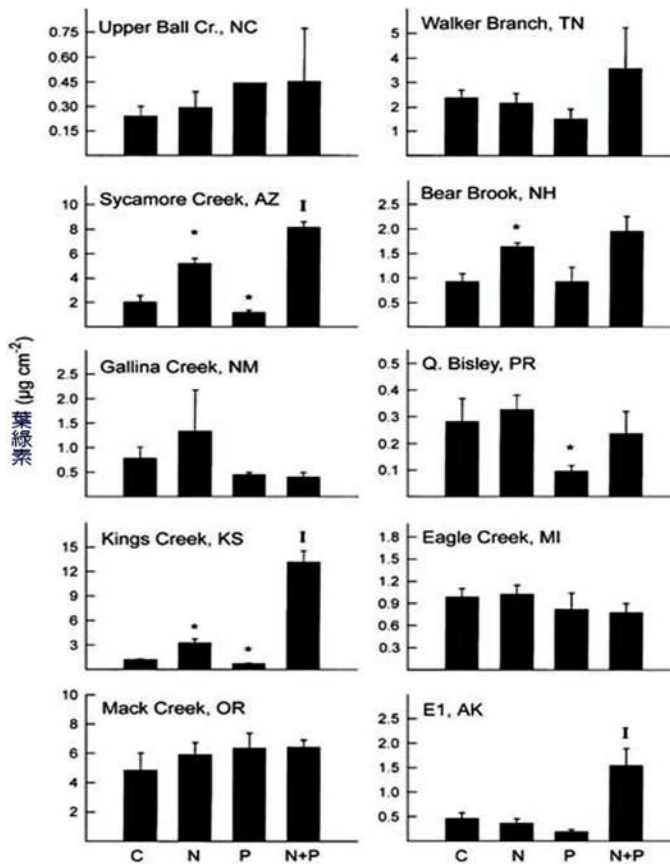


圖6.8 在用濾紙蓋住的擴散瓊脂基質上生長的附生植物的葉綠素a值。代表四種營養處理：N，單獨的氮(硝酸鹽)；P，僅磷(磷酸鹽)；N+P，氮和磷。顯示了平均響應加一個標準偏差。星號表示單獨施用氮或磷會產生重大影響，而I則表示兩種營養素之間存在顯著的相互作用。(摘自Tank and Dodds2003。)

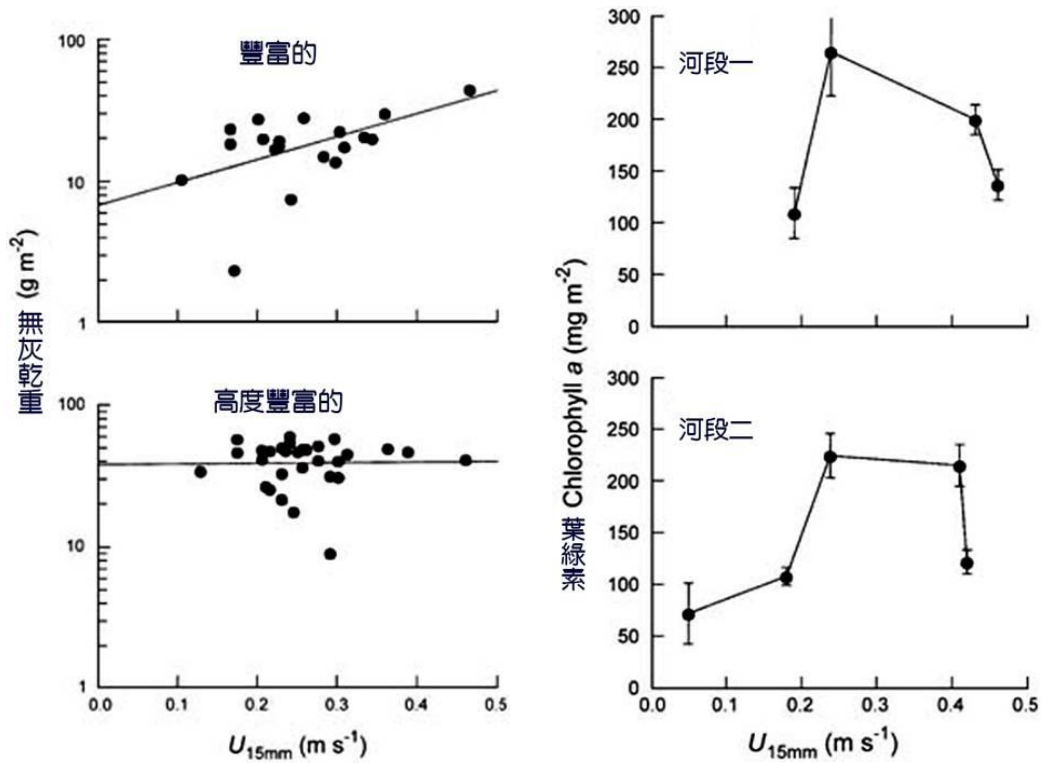


圖6.9 (左上圖) 來自紐西蘭Mataura河優養化和高度優養化河段的粘質砂藻群落中，近生層藻類生物量(AFDM)對近床速度(U_{15mm})變化的響應。(摘自Biggs et al.1998。)

圖6.10(右上圖) 在紐西蘭Cust河，葉綠素平均近床的速度來變化的響應(U_{15mm})- 短絲狀砂藻社區。(摘自Biggs et al.1998。)

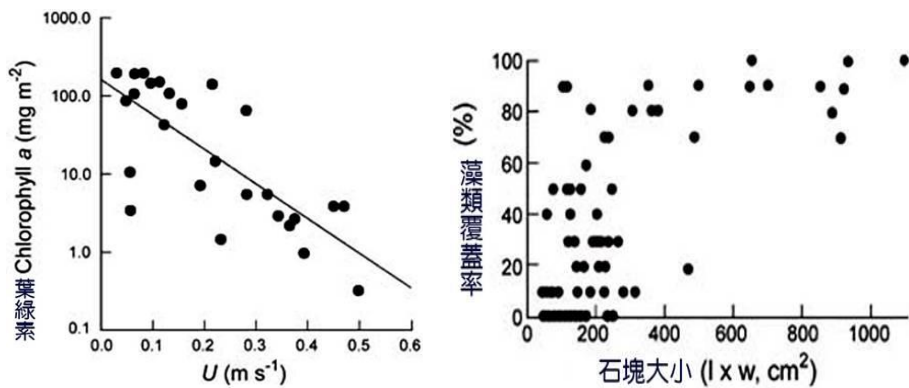


圖6.11(左上圖) 紐西蘭Waiau河葉綠素a對長絲狀綠色藻類群落中水體速度(U)變化的響應。(摘自Biggs et al.1998。)

圖6.120(右上圖) 藻類覆蓋的石頭表面數量與山區河流中石頭大小的關係。(轉自McAuliffe1983。)

6.1.1.4 基材

底質，無論是活的還是非活的，都為河底藻類的生長提供了表面，其中物理和化學條件與周圍的水不同。底物的物理結構和穩定性可能會影響藻類定殖。長成大墊子的藻類通常在較大的石頭上發現，而小的、活動的藻類則在沉積物和小顆粒中定殖。在加拿大安大略省東部和魁北克西部的溪流中，較細的基質以運動矽藻和藍藻為主，而匍匐和絲狀藻類則出現在較大的底層。

底物的微生物調節可以影響藻類定殖，當生物膜發育或細菌豐度較大時，導致更高的藻類定殖。Peterson與Stevenson (1989)發現，矽藻定殖通過用非藻類生物膜調節底層而增強，儘管結果僅在快速水流中觀察到，並在慢流中逆轉。Steinman和Parker認為，底物調節對底棲藻類生長有短期影響，並且在干擾頻率高的溪流中可能更為重要。化學環境的營養物質和其他方面可能隨基質條件而變化，特別是對於表壁和附著藻種群，但有時也可能因石頭的化學特性而增加石頭類群。

6.1.1.5 溫度

通過影響藻類生長速率，溫度會影響底棲藻類的生物量和產量，並且由於物種的反應可能不同，溫度也會改變組合組成。藻類的主要分支顯示出在不同溫度範圍內佔主導地位的趨勢：矽藻在5度C和20度C之間，綠色和黃棕色藻類在15度C和30度C之間，藍藻菌在30度C以上，儘管這絕不是一種普遍的模式。在溫帶河流中觀察到底棲藻類群分類組成的季節性變化，氣溫升高可能是夏季綠藻和藍藻菌代表性增加的部分原因。通過收集河流附著藻類以及湖泊和海洋浮游植物初級生產力的數據，Morin等人開發了經驗模型來預測葉綠素a和水溫的初級生產。

雖然河流附著藻類的產量低於湖泊或海洋浮游植物，可能是因為向藻類墊的營養物質擴散減少，但與湖泊或海洋的浮游植物相比，河流附著藻類的產量與水溫的關係更密切。

6.1.1.6 食草(藻)動物Grazers

這裡的食草動物指的主要是食藻動物，少部分是食水生植物或葉片碎屑動物。大量研究為食草(藻)動物對河流生態系統底棲藻類的重要影響提供了強有力的證據。食草(藻)動物可以通過選擇性地消除某些物種和生長形式來減少藻類生物量並影響群落組成，並且還可以影響營養成分和多樣性。據研究報告，食藻無脊椎動物和魚類對藻類生物量的調節已在許多實例中，通常有證據表明食藻動物和營養物質的影響之間存在相互作用。從對85個研究食藻動物存在和營養供應的實驗的文獻調查中，Hillebrand發現兩者都有很強的影響，食藻動物的影響大於營養效應。

研究人員對田納西州Walker溪的營養物和食藻蝸牛 (*Elimia clavaeformis*)

的控制表明，被食藻動物減少最多的藻類物種是那些因添加營養物而增加最多的藻類物種，反之亦然，這表明對食藻動物和營養物的抗性之間存在權衡 - 飽和增長率（Rosemond 等人，1993 年）。放牧群落以葉綠藻和藍藻為主，當食藻動物被移除時，它們被矽藻過度生長。

Flecker 等人(2002) 觀察到氮(N)添加和食藻性魚類對熱帶河流中的藻類作物的強烈影響，但發現消費者限制在影響藻類生物量和組成方面比資源限制要強得多。水文變異性是食藻動物-藻類-營養相互作用的重要中介。藻類生物量對經常沖刷的溪流中的養分更敏感，而在更穩定的溪流中，無論養分濃度如何，食藻動物都可以抑制藻類（Riseng et al. 2004）。越來越多的實驗證據令人信服地證明了草藻動物和藻類群落在草叢生態系統中的強烈相互作用。

6.1.2 底棲藻類時空變化

剛才討論的多種環境因素的相互作用是藻類組成和生物量中觀察到的不同時間和空間模式的原因。時間模式分為三類：（1）當干擾頻繁時，生物量相對較低但恆定；（2）當干擾不那麼頻繁時，積累和損失的循環；（3）由於上述環境因素的季節性變化而導致的季節性週期。空間變化同樣與控制變數的位置差異有關，例如，溪流和水潭區之間以及大小和景觀位置不同的溪流之間。

來自熱帶地區的季節性豐度數據很少，但對來自歐洲、日本和北美的石流的大量研究表明，溫帶溪流的季節性模式相當規律。矽藻在冬季佔主導地位，在春季和初夏繼續成為植物群的主要組成部分，儘管物種組成發生了變化。其他群體在夏季會變得豐富，特別是綠藻和藍藻。

在溫帶河流中，總豐度和生物量通常在春季最大，秋季可能會出現次級高峰。在田納西州的溪流中，每日葉綠素特異性初級產量在春季達到頂峰，葉片出苗後葉綠素濃度下降，夏季由於遮蔭而達到最低水平，然後在秋季再次增加。在這些河流中，季節變化主要與光照可用性的變化有關。在新罕布夏州哈伯德布魯克實驗森林的溪流中，光照和氮濃度在落葉前的春季都較高，這可能解釋了春季與夏季和秋季相比更高的生物量累積率。對食草(藻)動物、營養物質和輻照度的階乘操作證明瞭限制附著藻層的因素如何隨季節變化。周生菌生物量在秋季和夏季受到光照的限制，但在春季不受光照限制，而當光照可用性較高時，養分限制了附著藻層。

在熱帶河流中，水文的季節性可能很重要。在澳洲北部的戴利河，底棲藻類生物量的年變化主要受流量的季節性變化控制。在旱季，低速有利於螺旋體的定殖和生長，螺旋體在5月中旬出現在河中，在7月和8月生物量增加，並在10月底或11月初雨季開始時從河中消失。雨季頻繁發生的高流量擾動可能限制了螺旋體的定殖和生長，主要是由於磨損和移位。

底棲藻類在河道尺度和流域尺度上的空間分佈反映了環境變數的空間格局。

無遮蔭溫帶溪流附著藻層生物量和組成控制的概念模型認為洪水干擾和養分限制是主要控制因素，放牧是穩定系統的重要因素。在低養分供應和穩定的洪水條件下，該模型預測了低至中等生物量的附著藻類墊，以綠藻、藍藻、紅藻和矽藻為主，大多呈絲狀和直立形式，細胞大小為中小。在養分可用性高和流量低的環境中，具有形成高生物量墊的中型到大型細胞的絲狀藻類將最為豐富。在洪水條件中度至不穩定且養分供應可變的地區，在矽藻等裸露棲息地定殖的分類群將佔主導地位。在流量穩定的地方，放牧者是控制周邊生物量和組成的重要因素，主要是因為更大和更有效的食草(藻)動物，如石蛾和螺類，更喜歡水流緩慢的棲息地。在洪水頻率較高的地方，蜉蝣占主導地位，但似乎控制附著藻層的能力較差。

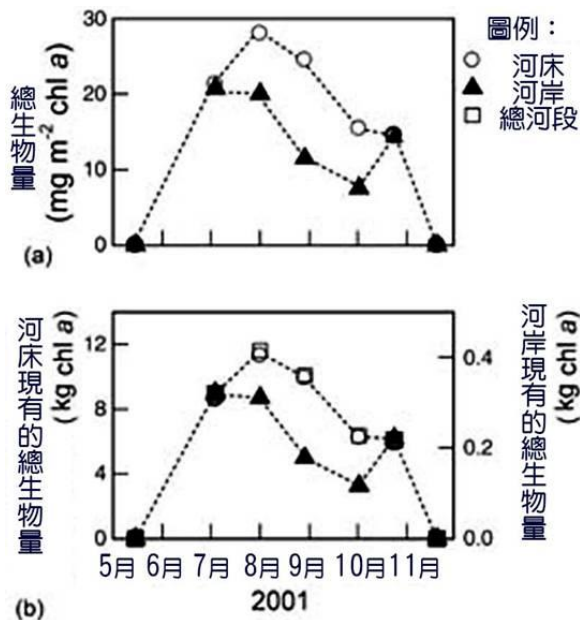


圖6.13 澳大利亞Daly河17.5公里處，水綿綠藻的季節變化(a)總生物量和(b) 河岸和河床生物量。(摘自Townsend和Padovan2005。)

6.1.3 底棲藻類初級生產

自養生物初級生產通過氣體交換或底棲室中的¹⁴C吸收或通過明流氣體交換來測量。在封閉的底棲室內，帶有底棲藻類或封閉基質區域的石頭隨著時間的推移而孵育，因此光合作用和呼吸都會影響白天氧氣水平的變化，而晚上只發生呼吸。泵在腔室內循環水以類比水流。呼吸(R)是根據夜間測量值根據黑暗中氧氣濃度下降來估計的。淨初級生產(NPP)是光合釋放的氧氣與其呼吸消耗之間的差異，是根據白天氧氣的任何變化估計的。光合作用引起的初級總產量(GPP)是根據夜間測量估計的R和根據白天測量估計的NPP的總和。

開放流氣體交換利用溪流本身內O₂的24小時變化來估計NPP（白天）和呼吸

（夜間），因此具有估計整個生態系統光合作用和呼吸速率的優勢。

這種方法不僅包括底棲藻類的初級生產，還包括溪流中所有淹沒的自養生物。最初應用於高產泉水（Odum 1956），挑戰在於準確測量由於系統中生物活動引起的氧濃度變化，在這些系統中產量可能較低，而湍流導致的氣體交換較高。

估計空氣和水之間擴散的方法包括使用上游和下游氧氣記錄儀來測量沿河段氧氣濃度的變化，以及通過將丙烷氣體注入水體並測量其釋放到大氣中來直接測量再曝氣係數。單站法是低湍流和高初級產量的地點的首選，而雙站法在低初級產量的快速流動水中更準確(Young and Huryn 1998)。

這兩種方法都存在技術困難，並且需要難以檢查的假設。假設夜間氧通量代表24小時呼吸。除藻類外，呼吸速率還包括微生物和其他生物，這使得GPP和NPP的解釋複雜化。在使用底棲室時，必須注意適當地類比水流和輻照度，並避免營養和氣體濃度的不自然變化，包括氣泡的形成。此外，底棲空間只能與一定尺寸範圍的基材一起使用，這引發了有關它們如何代表平均條件的問題。

雖然目前尚未用於流底棲藻類，但脈衝振幅調製(PAM)螢光計有可能提供一種無創且緊湊的方法來測量溪流中的光合速率。螢光與高等植物的二氧化碳吸收密切相關，儘管對於藻類來說，這種關係似乎更加可變。然而，最近證明螢光與在光照限制和營養飽和條件下測量的附著藻層和浮游植物的光合作用密切相關，這表明螢光有可能在未來更廣泛地用於估計初級生產。

底棲藻類初級產量的估計數相對較少，因為測量难度大，費用昂貴。暫時看來，落葉生物群落研究中的最大日NPP在陰影區域的範圍在 0.01 至 $0.1 \text{ g C / m}^2 / \text{day}$ 以下，而在冠層開放的地點在 0.25 至 $2 \text{ g C / m}^2 / \text{day}$ 的值很常見。這些值與提供充足光照的實驗室流的估計值一致，其中GPP在 2.4 和 $6 \text{ g C / m}^2 / \text{day}$ 之間，NPP通常略高於GPP的一半。流經草原、乾旱地區和開放針葉生物群落溪流的估計值似乎給出了介於 1 之間的最大值

在 接收充足陽光的系統中，也許是 $18 \text{ g C / m}^2 / \text{day}$ 。據報導，一些非常高效的流水系統達到接近 $20 \text{ g C / m}^2 / \text{day}$ 的每日GPP。因此，對每日初級生產的估計因地點、季節、生物群落和氣候區域而異，差異高達三個數量級。

河流連續體概念(RCC)預測，森林源頭的初級生產將最低，更開放的中型河流將增加，渾濁的高級序河段將減少。與有樹冠遮蔭陰影區相比，無樹冠遮蔭的日照區初級生產估計值更高，支援了這一預期，

針對主要位於北半球的30條1-7級溪流的GPP估計發現，集水區是唯一的最佳預測指標，可能是因為隨著河流規模的增加，生產對更高的光照水準和營養濃度做出了反應。毫無疑問，在大而渾濁的河流中，附著藻層的產生將下降，因為到達底部河床的光線很少，並且可能缺乏穩定的基質。然而，浮游植物和水生植物的產量趨於下游方向增加，因此很難說整個系統的產量在大於7級河

流中是如何變化的。

一項評估河流連續體RCC的雄心計畫測量了美國四個不同生物群落中一系列河流大小的初級生產。每個河流系統都位於一個相對未受干擾的集水區，其最上層採樣點是一個森林源頭採樣點，其最低採樣點是相對未受干擾的最大河流採樣點（七級序河段）。俄勒岡州的地點降水豐富，主要是冬季降雨，並支援茂密的針葉林。愛達荷州的遺址位於落磯山脈北部的寒冷乾旱地區，那裡的森林覆蓋率低於其他生物群落，逕流以冬季積雪融化為主。針葉林和零星落葉樹種分佈在高海拔地區，鼠尾草或草植被分佈在低海拔地區。密西根州和賓州的遺址位於東部落葉生物群落，降水和逕流的季節性不如西部遺址明顯。

觀察到的地點、季節和地點之間附著藻層站立作物的變化與已知的限制藻類的各種因素一致。GPP在俄勒岡州森林茂密的地區最低，通常在下游方向增加，冬季最低。

6.1.4 底棲初級生產的最終結果

流動溪水中的大多數附著藻類生產可能被食草(食藻)動物消耗或進入顆粒碎屑池，無論是在當地被消費還是搬運到下游河段後被消費，大多數將被消耗掉。此外，細胞有時會散發出有機化合物，這些化合物也構成了溶解有機碳池的輸入，儘管與異位溶解有機碳源相比，它們相對較小。不可能完全計算這些數量，但是將它們包括在內應該有助於強調活植物的放牧並不是植物生產的唯一命運。在實驗室和現場已經觀察到脫落的附著藻類的大量下游運輸。

在他們對實驗室流中附著藻層動力學的為期一年的研究中，McIntire和Phinney記錄了相當大的輸出，特別是在較高光照條件下和流入水高濁度期間絲狀綠藻的輸出。亞利桑那州的Sycamore Creek被發現在洪水之間的63天恢復期間是有機物的淨輸出者。在生產現場未利用的56%的淨初級生產(NPP)中，大部分輸出到下游，一小部分通過乾燥橫向攔淺。

基於在暴露於不同輻照度的實驗室流中進行的實驗和放牧水準（240隻螺類/平方米或無螺類），Lamberti等人發現，增加輻照度和放牧都增強了藻類的輸出。在輻照度最高時，藻類輸出占未放牧溪流中藻類總生物量的72%，占放牧溪流中生物量的84%，而在低輻照度下，輸出僅佔總生物量的7至24%。

為實驗室河流中的附著藻類種群構建的能量收支表明，活細胞可能會滲出大量溶解和膠體物質。能量收支（GPP 應等於呼吸生物量積累生物量輸出）顯示出 17-28% 的差異（McIntire 和 Phinney 1965），表現出大量輸出項，應可歸因於溶解物質。其他研究發現賓州白粘土溪的附著藻類在細胞外釋放主導DOC動態，並導致一年中特定時間的DOC濃度出現明顯的每日循環（Kaplan 和 Bott, 1982 年）。特別是在春季，當附著藻類量最大時，外來生物輸入很少且排放量很低，自養生物的細胞外釋放估計佔每日 DOC 輸出的 20%。顯

然，在初級產量高的情況下，很大一部分 GPP 可以作為 DOC 輸出。

在實驗室流中為附著藻類群構建的能量收支表明，活細胞可能滲出大量溶解和膠體物質。能源收支（GPP應等於呼吸+生物量積累+生物質輸出）顯示差異為17至28%（McIntire和Phinney 1965），表明一個實質性的輸出術語，作者將其歸因於溶解物質。

在賓州白粘土溪發現，附著藻層的細胞外釋放主導了溶解有機碳動力學，並導致在一年中的某些時候溶解有機碳濃度的顯著每日週期。特別是在春季，當周圍生物量最大，異體輸入少，排放量低時，估計自養生物的細胞外釋放佔每日溶解有機碳輸出的20%。顯然，在初級生產量高的情況下，很大一部分 GPP可以作為溶解有機碳輸出。

6.2 大型水生植物 Macrophytes

嚴格定義水生植物Aquatic Plants應該指生活在水體裡的植物界，包含藻類、苔蘚、地錢、地衣、輪藻等微小型水生植物與香蒲、蓮花、浮萍等大型水生植物。Macrophytes特指大型水生植物，生長在水裡或水邊大到肉眼可見的植物。可以是挺水的、沉在水裡的或漂浮的。在湖泊和河流中，大型植物為魚類提供掩護，為水生無脊椎動物提供基質，產生氧氣，並作為一些魚類和野生動物的食物。

大型植物是初級生產者，是許多生物食物網的基礎。它們對土壤化學和光照量有顯著影響，因為它們會減慢水流並捕獲污染物和沉積物。由於植物莖、葉和根的存在導致流速降低，多餘的沉積物將沉澱到底棲動物中。一些植物具有將污染物吸收到其組織中的能力。有些長絲藻類是多細胞型態，雖然它們的生態影響與其他大型水生植物相似，但它們通常不被稱為水生植物。

水生植物需要特殊的適應性來適應淹沒在水中或水面的生活。最常見的適應是存在輕質內部包裝細胞，通氣組織，但漂浮的葉子和精細切割的葉子也很常見。水生植物只能在水中或經常被水浸透的土壤中生長。因此，它們是濕地的共同組成部分。世界上最大的水生植物之一是亞馬遜睡蓮；最小的浮萍之一。許多小型水生動物以浮萍等植物為家，或保護自己免受捕食者的侵害。

大型水生植物根據生長形式，分類為：挺水、沉水、浮葉、漂浮等四大類。

挺水植物是一種生長在水中但會刺穿水面使其部分暴露在空氣中的植物。總的來說，這些植物是挺水植物。這種習性可能已經形成，因為葉子可以在空氣中更有效地進行光合作用以及與沉水植物的競爭，但通常，主要的空中特徵是花朵和相關的繁殖過程。挺水習性允許通過風或飛蟲授粉。

- 挺水植物種類繁多，其中有蘆葦、香附草、香蒲、燈心草、茭白、野慈菇、水稻、荷花、水仙、水芋、蓮子草、空心菜與香蒲等。
- 沉水植物完全在水下生長，根系附著在基質泥土上，例如金魚藻、水蘊草、

馬藻、苦草、水車前等。

- 浮葉大型植物的根系附著在基質或水體底部，葉子漂浮在水面上。常見的浮葉大型植物有睡蓮、萍蓬草、荇菜、菱角、眼子菜。
- 自由漂浮的大型植物被發現懸浮在水面上，它們的根沒有附著在底物、沉積物或水體底部。它們很容易被風或水流移動，也為蚊子提供滋生地。常見的有布袋蓮、槐葉蘋、浮萍、大萍(水芙蓉)等。

另外濱水帶泥土潮濕，溶氧很低，經常被水淹沒，只有濕生植物能適應，如野薑花、美人蕉、梭魚草、千屈菜、再力花、水生鳶尾、紅蓼、狼尾草、蒲草、澤瀉等。

一般水生植物對湍急河流很難適應，在慢水流和靜水區中發展較為成功。只有很少數水生植物能適應急流。而且河床與高灘地上的草本植物都有年周期，生長在茂密，每逢年周期的洪水或寒冬枯落，很大的機率會被捲入水體中，成為有機物的重要補充。

堅韌、靈活的莖和葉，不定根、根莖或匍匐動物的牢固附著以及營養繁殖是大多數水生植物物種的典型特徵。僅有熱帶湍急河流的鬼白科和水白科具有空中花朵和粘性種子，因此能夠有性繁殖。

苔蘚植物在世界各地相對涼爽的溪流中出現，特徵在於源頭地區，與高水流、高基質穩定性和低光照有關。在田納西州的一條林地溪流中，一種苔蘚和兩種地錢是最豐富的苔蘚植物。在夏末和秋季，苔蘚植物和附著藻層之間的全系統光合作用相似，但在春季，由於藻類對輻照度增加的反應，苔蘚植物和附著藻層的全系統光合作用更大。與一些被子植物一樣，苔蘚植物無法使用碳酸氫鹽，需要遊離的二氧化碳，而二氧化碳在湍急的軟水中最容易獲得。較硬的水和較慢的水流相結合，使有根植物得以建立，苔蘚植物也相應減少。因此，從縱向角度來看，人們預計水生植物組合將表現出下游的演替，從苔蘚植物到淡水被子植物（如毛茛），到開花植物，如馬鈴薯和伊洛迪亞，這是緩慢和更肥沃水域的典型特徵，再到最慢和最深部分的湧現和浮葉植物。在德國南部的河流中，苔蘚植物在陰涼和快速流動的溪流中佔主導地位，而維管植物和苔蘚植物在水流較慢和入射光較高的地點更為常見。

水生植物在無脊椎動物和魚類作為棲息地和捕食者避難所的植物系統中發揮著重要作用。水生植物還可以通過改變整個河道的水流速度和增加其變化範圍，包括提供低流量區域，增加水生生物的棲地異質性。通過減緩水流，水生植物可以捕獲沉積物和顆粒有機物。

這些影響可能因水生植物物種而異，根據Sand-Jensen(1989)的研究，比較丹麥溪流中的*Callitriche cophocarpa*(單莖蘆葦)和*Sparganium emersum*(貓尾草)兩種水生植物斑塊。

單莖蘆葦形成密集的樹冠，而貓尾草的葉子長而靈活，形成更開放的斑塊。水流速度在單莖蘆葦附近明顯降低，該現象增強了細小沉積物的積累並抬高了基質表面。相比之下，貓尾草的開放樹冠，對於流速、沉積物組成和地形的影響較小。單莖蘆葦沉積物中的有機質和養分富集度也高於貓尾草的斑塊，推論水生植物不應被視為一個同質的生態單元。

6.2.1 水生植物的限制因素

集水區陸地的植被覆蓋率通常接近100%，但是河流環境中只有一小部分河床能支持高等植物的生長。Hynes(1970)指出，水生植物學家對研究植物相當豐富的地區有一種可以理解的偏見。有關兩條中型阿巴拉契亞河流的水生植物生產的研究估計覆蓋率在27%至42%之間，而在德國巴伐利亞河流中，發現37%的面積覆蓋率小於10%。在丹麥一個小低地溪流，*C. cophocarpa*(單莖蘆葦)斑塊的總面積覆蓋了高達70%的河床。由於強烈的剪切效應和粗糙的基質限制了植物的生長，其餘區域顯然是不合適的棲息地。顯然，水生植物覆蓋量因地區而異，在許多河流棲息地中，水生植物並不佔優勢。

在水生植物發生的地方，如果整個冬季水溫保持在冰點以上，生長季節可能會很長。在英國的河流中，許多物種只是在冬季緩慢生長或停止生長，儘管其他物種，特別是新興植物，會脫落葉子並死亡回根莖和匍匐莖。在熱帶水域，除非由於河流流量的變化，否則生長可能幾乎沒有季節性。水的硬度或其相關性（包括鈣、鹼度和pH值）會影響特定水生植物物種的分佈，也會限制苔蘚植物的發生，可能通過影響遊離二氧化碳的可用性。事實上，英國河流的植物群可以根據硬度、水流和基質進行合理的分類，因此某些分類群經常與特定的環境條件相關聯。

水流和高流量事件強烈影響水生植物的存在。Ress和Biggs報告說，紐西蘭無樹冠覆蓋的影溪流中水生植物的豐度與洪水干擾頻率之間存在負相關關係。同樣，在巴西間歇性溪流的河流潭區中，拂尾藻(*Najas*)的生物量在洪水過後下降，而更大的洪水導致在恢復損失的生物量之前需要更長的時間。在洪水頻繁的地方，常見的物種可能會產生許多繁殖體，以適應重新定殖。

與水流一樣，光是限制水生植物的最重要因素之一。濃密導致被子植物完全排除，Bunn等人試圖使用遮蔭作為澳洲北部入侵水生植物的控制。當使用遮陽布將河道中的光照水準降低50%和90%時，植物生物量顯著降低。在90%的遮蔭下觀察到最大的影響，這使植物生物量減少了一半。光也隨著深度而衰減，這抑制了水生植物在更深的河流中的建立，儘管光合作用不能再平衡呼吸的精確深度隨濁度和物種特定光需求而變化。由於這個原因，一些非常渾濁的熱帶河流缺乏茂盛的水生植物。

主要的植物養分，特別是磷，但也可能是氮和鉀，在山間溪流等營養貧乏的水域中可能會受到限制。低地河流通常為水生植物提供最合適的流量和棲息地

條件，也由於人類活動，生活汙水可能使河流水體營養豐富。儘管在一些河流和溪流中已經顯示出養分與水生植物生物量之間的正相關關係，但其他植物系統尚未顯示出這種關係。沒有觀察到水生植物生長與養分之間強烈關聯的潛在解釋可能與其他因素的影響有關，包括光、沉積物類型和河床土壤、食草(藻)動物或水流速度，這可能會混淆與養分的關聯。養分和水生植物之間的關係也受到水生植物生長形式的影響，因為後者決定了植物的主要養分來源。在有根水生植物的情況下，沉積物N和P可能是比水養分濃度更好的生長預測指標，因為這些植物主要從沉積物中獲取養分。

淡水的小型食草(藻)動物(水生昆蟲)通常被認為在限制水生植物生長和豐度方面並不重要。但是，Nystrom和Strand表明，淡水小龍蝦食物需求量大，會對水生植物生物量產生強烈的負面影響。陸生食草動物以新興植被為食，一些河棲脊椎動物，包括水禽(鴨鵝等)和草魚也以淹沒的水生植物為食，而河狸等其他動物則收穫植物材料來建造小屋。除了蝸牛與螺，很少有水生無脊椎動物主要類群的代表能夠在水生植物上進食，直到植物死亡和分解。有趣的是，一些昆蟲是有效的食草動物，但這些物種在系統發育上與主要陸生昆蟲的科和目結盟。其中一些食草性昆蟲是生物防治的成功媒介，就像manatee(印度淡水哺乳類-海牛)，可以吃掉在許多河流湖泊中茂密的水草。

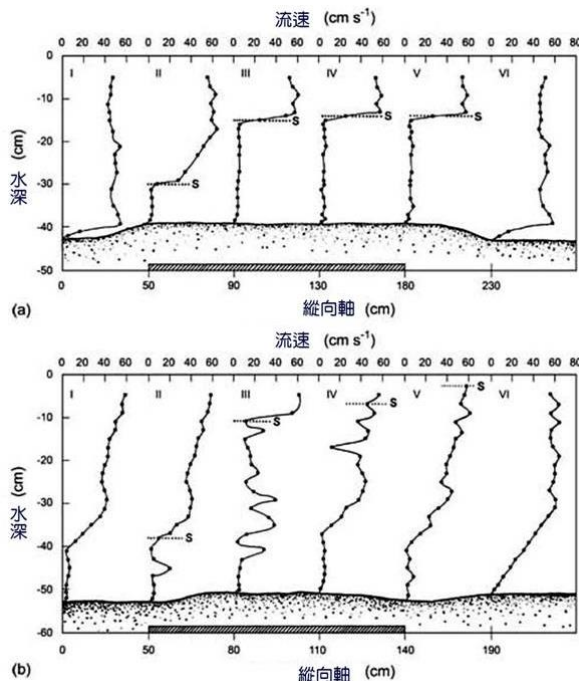


圖6.14 穿越過 (a) 沼澤車前草-浮水植物斑塊和 (b) 貓尾巴草-挺水植物斑塊的中心橫斷面的垂直速度剖面。在6個位置量測速度：從斑塊上游 (I)，在斑塊內 (II - V)，從斑塊下游 (VI)。x軸上的陰影線表示面片的長度，也顯示了補丁斑塊曲面的位置。(Sand-Jensen 1998)

6.2.2 水生植物的生產及其最終結果

在初級生產中，有一部分是被植物自己的呼吸作用消耗了，只有剩下的部分才能用於植物的生長和繁殖，這部分就是「淨初級生產量」（net primary production, NPP）。

淨初級生產含有生產過程損失，如細胞呼吸作用，在計算中必須減去。總初級生產不包含生產過程損失。所以，淨初級生產量 = （總初級生產量 - 光合作用期間因呼吸作用所消耗量）。淨初級生產(NPP)的單位為 g乾重/m²/日 或 g C/m²/day。

NPP的估計表明，水下水生植物的最大 NPP約為3 g C/m²/day，而新興植物的最大，NPP約為10-20 g C/m²/day，與溫帶環境相比，熱帶的NPP值略高（Westlake 1975b）。水生植物的初級生產通常是根據生物量隨時間累積而估計的。水生植物產量通常在中等大小的河流中最高，這些河流光線充足，水流適中，濁度低，深度和流量的強烈波動最小。即使在有利於其生長的情況下，水生植物通常也只貢獻總能量基礎的一小部分。例如，在地中海溪流中，水生植物產量平均佔達到總初級生產量(GPP)的8.9%。例外情況包括肥沃地區的溝渠和運河，以及沼澤和河口，水生植物佔據幾乎所有可用的棲息地。

水生植物生產的可能最終結果包括作為活組織的消耗，溶解有機物的分泌和分解。作為活植物生物質消耗很少。溶解有機碳(DOC)的滲出物可能有益於附生自養生物和異養生物，此外，未知量進入溶解有機碳的下游潭區。Wetzel和Manny認為，保守估計湖泊中水生植物的總初級生產量中有4%作為滲出物釋放。

大多數由低分子量的不穩定化合物組成。實驗性地從空心蓮子草 *Alternanthera philoxeroides* 浸出的溶解有機碳添加到美國喬治亞州Ogeechee河水中，從美洲苦草 *Vallisneria americana* 到Hudson河水增加了細菌產量，併產生了比對照更高的生長效率，這表明一些水生植物碳保留在微生物生物量中。

水生植物初級生產的主要最終結果是進入碎屑食物鏈（Polunin 1984）。除了植物的季節性枯萎外，在生長期間，高達50%的新生物量會損失（Westlake 1975a）。由於大型碎屑的質量相對較高，並且出現在夏季附著藻類可能減弱和秋季落葉之前，希爾和韋伯斯特認為，這些投入對消費者來說可能比僅從生產數量中預期更重要。為了支援這一建議，一項對路易士安那州南部大型洪泛區河流阿查法拉亞河流域水生植物分解的研究發現，秋冬季節水生植物碎屑上有大量端足類動物和蜉蝣，微生物呼吸率很高。然而，有證據表明，亞馬遜水系和奧里諾科水系(Río Orinoco Rivers)洪泛區的食物鏈是由浮游植物和附著藻類而不是水生植物推動的，儘管後者在這些系統中很豐富。

6.3 浮游植物Phytoplankton

嚴格定義，浮游植物是指懸浮在水體中並通過水流運輸的藻類。

一段時間以來，人們對於河流浮游植物是否可以自我維持存在疑問，因為下游的河水流動似乎阻止了其種群的持續存在。也有人認為，任何河流浮游生物都是底棲生物、靜水區和湖泊或沿河道水庫的細胞遷移的結果，反映了沖刷和輸出，而不是真正的“浮游植物”。這些確實是河流中浮游植物的主要來源。

在山區小而快速流動的溪流中，底棲藻類的脫落可能是浮游植物的主要來源，水體中的任何細胞都是運輸過程中被侵蝕的物質。然而，在平原區緩慢的河流中，河道側岸和水生植物床內，緩慢停滯的水團(water mass)仍足以使真正的浮游生物定殖和繁殖。

在這些條件下，浮游植物和浮游動物幾乎總是存在，有時它們可以發展出大量的種群。

令人懷疑的是，任何浮游生物都僅限於流水，因此在河流中發現的浮游植物物種來自在靜水中發現的同一類物種。因此，湖泊、水庫、池塘、水田和靜水區都存在浮游植物，並且近年來人為設置許多水庫，對於用浮游生物物種傳播整個水系非常重要。許多研究已經發現，矽藻(特別是中心矽藻)在河流浮游植物的組成中佔主導地位。

研究人員在加州沙加緬度河的300英里河段浮游植物調查，記錄了15個藍藻屬，38個葉綠藻屬，13個鞭毛藻屬和29個矽藻屬（Greenberg 1964）。然而，矽藻在數量上佔主導地位，平均佔細胞計數的75%，偶爾佔99%。在熱帶河流中，desmids綠藻的物種數量最多，而矽藻在生物量中佔主導地位，儘管程度低於溫帶河流（Rojo et al. 1994）。

在羅馬尼亞Baia河中，藍藻和矽藻在浮游植物生物量中佔主導地位，而葉綠植物貢獻的物種最多。在委內瑞拉Orinoco河中，矽藻、鞭毛和藍藻在浮游植物中佔主導地位。據報導，藍藻在尼羅河和夏季在溫帶河流中形成密集的水華，顯然是對硝酸鹽消耗的反應。這些研究確定，浮游植物幾乎存在於全世界許多河流中。它們全年都存在，即使不明顯，正如Sze通過收集美東Potomac河水樣本所證明的那樣，他成功地培養了幾個主要的浮游植物群。有趣的是，培養物中出現的順序是中心矽藻，然後是綠球藻，然後是三角矽藻，最後是藍藻，這與它們在河流中的季節性出現平行。

不同的溫度、光可用性、養分和河水流量排放的變化會影響浮游植物豐度的季節性變化。在溫帶河流中，春季和夏季的豐度最大。在哥倫比亞河中，較高的營養水準，較低的流量和較高的光可用性可能有利於春季矽藻的豐度。在聖約翰河中，季節變化與光照可用性有關，而光照可用性主要受水的顏色影響。在春季和夏季觀察到較淺的顏色和較低的光衰減，這些條件對應於浮游植物的

最大豐度。

在熱帶河流中，浮游植物豐度回應水文季節性，在低水位期間更高。在奧里諾科Río Orinoco河及其一些支流中，在下降和低水位期間觀察到浮游植物的產量和生物量最高，這可能與更高的透明度，更淺的深度和較低的流量有關(Lewis 1988)。在羅馬尼亞Baia河中，浮游植物生物量也在低水位期間達到峰值，並且以異形細胞藍藻(*heterocystous cyanobacteria*)為主。隨後是矽藻的增加，這可能受到降雨和湍流增加的促進(Train 和 Rodrigues 1998)。

6.3.1 浮游植物的限制因素

影響河流水中浮游植物生長的因素包括限制湖泊中藻類生長的所有相同變數，例如光照、溫度和營養物質。然而，河流水量排放狀況對河流浮游植物有深遠的影響，光和營養物質的影響在某些方面與在靜水中看到的影響不同。此外，鄰近的緩慢靜水區通過它們對接種物大小的影響，對河流浮游植物的建立至關重要。特別是當水團(water mass，同一批水)的停留時間短到足以限制種群的積累時，可能相當重要。

河流流量與浮游植物豐度之間的反比關係可能是對河流浮游植物的詳細調查中最常見的發現，Filardo和Dunstan 1985，Sullivan等人。隨著大量流水向下游移動，夾帶的浮游生物繁殖，人們期望最大豐度與緩慢行進且長距離不間斷的水流有關。Talling和Rzo'ska研究估計，在低流量下，一個水團(water mass)在40天內穿過Sennar水庫和Khartoum水庫之間的青尼羅河357公里的路段，但在高洪水時只需要2天。由於浮游植物種群每天最多能夠增加約1-2倍，因此對最終種群規模的影響是相當大的。

Søballe 和 Kimmel (1987 年) 使用包括美國大河流上的 345 個採樣地點和 812 個湖泊和水庫的數據集得出結論，河流和湖泊佔據連續體的兩端，水庫介於兩者之間。沿著從河流到水庫再到湖泊的梯度，停留時間增加(平均值分別為 18.4、528.5 和 1073.5 天)，透明度增加，總磷減少，浮游植物數量增加數倍。有趣的是，水停留時間似乎是一個閾值因素，當水停留在第75天至第100天時的值時非常重要，而在停留時間較長時則不太重要。

雖然高流量的通常影響是稀釋和下游運輸，但在某些情況下，洪水可能會通過沖刷停滯地區的種群來增加河流浮游生物。奧里諾科河下游及其幾條支流包括一個大型熱帶河流系統，邊緣洪泛區在潮濕年份與河流接觸長達180天。Lewis (1988)發現，在低水位時期，單位體積的初級產量最高，但由於光照限制和河水停留時間短，仍然相當低。浮游植物的總遷移量在流量開始季節性增加時呈最小值，在高水位時最大。Lewis的結論是，在洪水上升期間，河道內或附近的回水沖刷導致運輸增加，洪泛區在與洪水高峰和下降階段相關的沖刷和排水期間貢獻了浮游植物。

在一條營養充足、運輸時間足夠長以允許浮游植物繁殖的大河中，浮游植物很可能通過濁度、深度和湍流之間的相互作用受到光的限制。如果水體混合到大於光區的深度，那麼單個細胞將在一天中的部分時間裡處於太低的光照水準以支援光合作用。Cole等人估計，哈德遜河中的平均浮游植物細胞將在1%的光照水準下花費18至22小時。預計細胞不會生長，而是會失去生物質。這是一個真正的難題，因為浮游植物生物量在春季和夏季確實會增加。一種可能的解釋是，浮游植物大量繁殖僅起源於小於4米深的河段。同樣，Lewis（1988）推斷，在下奧里諾科系統中運輸的大部分浮游植物生物量來自通道內或附近的靜水區，因為一旦進入主通道，浮游植物在足以生長的光照水準上花費的時間太少。

混濁度和混合深度當然會因地點和季節而異，極大地影響浮游植物種群生長的機會。白水 Apure 河的浮游植物生產力比黑水 Caura 河受到更大程度的抑制，對應於光穿透的差異（Lewis 1988）。透光帶的深度隨著沉積物負荷的季節性變化，也由於浮游植物豐富時的自我遮蔽。在法國中南部的洛特河，光合作用發生的最大深度在 0.7 到 5.3 m 之間（De'camps et al. 1984），具體取決於季節。在青尼羅河中，洪水波峰的通過將 Secchi塞奇盤讀數降至零，濁度非常高（Rzo'ska et al. 1952）。水庫通常會改善浮游植物生長的條件，因為沈積物的沉澱會使水更加清澈。在這些條件下，浮游植物的自我遮蔽取代了懸浮的沉積物，成為光線穿透的主要限制。河流浮游植物的養分限制在自由流動的河流中似乎並不常見。下游運輸和光照通常是壓倒一切的變數，河流中的營養物濃度，特別是在低地河流中，往往比湖泊中的營養物濃度高得多。

在對湖泊，水庫和河流的100多個地點的調查中，Søballe 和 Kimmel觀察到P濃度與浮游植物生物量之間存在正相關關係，這是湖泊中公認的趨勢。然而，河流浮游植物豐度比基於磷有效性的預期低幾倍，並且這種關係也更加可變，這表明養分以外的因素發揮了主要控制作用。Basu和Pick也觀察到了類似的模式，他們發現在加拿大東部 31 條河流中測得的葉綠素和總磷濃度之間存在顯著正相關。Koch et al. (2004)。

研究人員在俄亥俄河、坎伯蘭河和田納西河進行觀察浮游植物的生長，當輻照度低於閾值時，能觀察到河流因浮游植物的光照受限，該河流將比受管制的河流更加渾濁。當輻照度較高時，坎伯蘭河浮游植物受到 P 限制，而 N 和 P 在田納西河受到限制，而矽酸鹽在俄亥俄河受到限制。在萊茵河，春季以矽藻為主的浮游植物大量繁殖，直到溶解的矽酸鹽耗盡，導致種群崩潰（Vansteveninck 等，1992）。

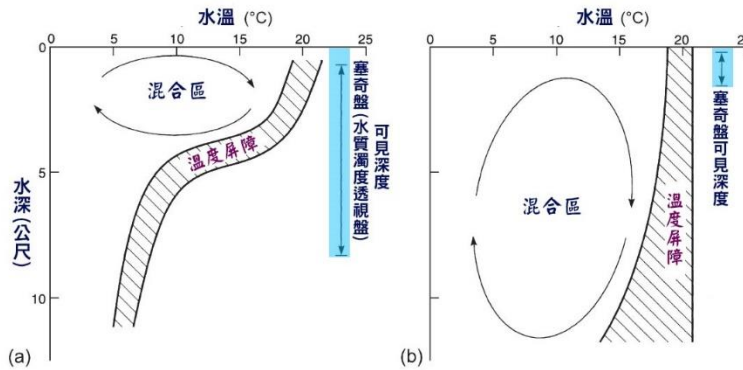


圖6.15 比較了混合深度對湖泊與河流浮游植物初級生產的影響的示意圖。在湖泊(a)中，在地表水和深水之間建立了溫度屏障，將混合限制在幾米以上。在河流(b)中，流動的紊流阻礙了溫度分層，水體通常從上到下混合。在5級序以上大河深度通常為5-20 m。河流經常承載大量的泥沙，從而限制了光線最多只能穿透到1-2 m。

6.3.2 河流浮游植物的初級生產

浮游植物初級生產通常通過氣體交換或淺色和深色瓶子中的碳14(^{14}C)吸收來測量，儘管瓶子內的條件如何代表河流中浮游植物所經歷的急湍流、光照和食草(藻)動物的條件是一個令人擔憂的問題 (Reynolds and Descy 1996)。奧里諾科河的浮游植物產量非常低 ($4\text{--}43 \text{ mg C/m}^2/\text{day}$)，正如預期的那樣，由於濁度、深度和急流等不利環境條件 (Lewis 1988)。水庫條件下的產量更高 (Prowse and Talling 1958)，並且在高營養負荷 (Bennett 等人 1986) 和低流量 (De' camps et al. 1984) 的條件下，浮游植物的有害水準已被報導。Descy et al. (1988) 報導了歐洲河流年平均總初級生產量(GPP)的範圍為 $0.6\text{--}1.68 \text{ mg C/m}^2/\text{day}$ 。

在大多數情況下，浮游動物吃浮游植物似乎並不構成浮游植物的主要損失量 (Reynolds 和 Descy 1996)。與湖泊相比，河流支持的浮游動物生物量通常低於浮游植物數量的預期 (Pace et al., 1992)。在多瑙河 (Bothar 1987)、阿普雷河 (奧里諾科河的白水河支流和哈德遜河的比較 (Saunders 和 Lewis 1988) (Pace et al., 1992)，浮游動物吞食浮游植物被認為對浮游植物總量幾乎沒有影響。具有最高過濾率的最大種類的微甲殼類動物在河流中並不常見，因為它們緩慢的種群增長速度無法補償下游運輸。輪蟲和較小的甲殼類動物通常占主導地位，因為它們的世代時間較短，即使是這些類群也只能在低流量時期增加它們的數量。例如，Rzo'ska等人。(1952) 報告說，與青尼羅河相比，白尼羅河在中等流量下的通過時間要長兩倍到三倍。前者以甲殼類浮游動物為主，而青尼羅河以輪蟲為主。因此，排放條件決定了浮游動物的種類和大小組成，從而限制了它們施大量吞食浮游植物的壓力。

在某些情況下。在馬里蘭州 - 維吉尼亞州波托馬克河的潮汐中，浮游植物的豐度在通過高密度亞洲蛤蜊 *Corbicula fluminea* 棲息河段時減少了40-60%。這

些蛤蜊的過濾率可以在2小時內將河水樣品中的葉綠素a減少30%（Cohen et al. 1984）。斑馬貽貝*Dreissena polymorpha*於1991年首次出現在哈德遜河中，迅速變得如此豐富，以至於它們的種群能夠在夏季每1-4天過濾一次哈德遜河口的全部水量容積。由於直接消費，浮游植物生物量下降了85%，整個生態系統受到營養物質、水清澈度、其他食草動物的相關變化以及沉沒水生植物的增加的影響（Strayer et al. 1999）。這兩個例子都涉及入侵雙殼類，並說明瞭非本地物種對生態系統產生巨大影響的潛力。然而，由於低放牧率是常態，在大多數情況下，河流的大部分初級產品都輸出到下游。

6.4 小結

初級生產者從陽光中獲取能量，從非生命來源獲取材料。溪流水體中的主要自養生物是底棲藻類和水生植物，浮游植物在較大的河流中也很重要。

底棲藻類與細胞外基質內的異養微生物密切相關，稱為周生植物、附著藻層、生物膜，有時也稱為Aufwuchs。底棲藻類在河流食物網中很重要，特別是在源頭和中型溪流中，並且還影響底棲棲地和養分循環。可能限制底棲藻類群落的近似因素包括光照和養分，它們與溫度一起影響生物量累積；以及干擾和放牧，這是導致藻類移位和生物量損失的因素。任何一個因素對藻類生長的重要性取決於其他因素是否供應更短缺，這些環境條件因地點和季節而異。在森林覆蓋遮蔭的溪流中，光線往往是限制因素，這可以從陰影溪流與無陰影溪流中較低的底棲藻類豐度以及落葉前和落葉後的季節性高峰所證明的那樣。磷和氮都被證明可以限制藻類的生長，有時是組合的，但營養限制可以被弱光或強烈的食草動物所覆蓋。根據生長形式和結構，溪流對底棲藻類積累具有相反的影響，最好描述為“補貼-脅迫”反應。水的流動帶來了氣體和養分的不斷更新，因此目前通過增強養分吸收有利於藻類的生長。然而，水流也會對底棲藻類施加剪切應力，這會導致細胞脫落，並且高流量會干擾和沖刷基質。不同的溫度顯然有利於特定的藻類群，絲狀綠藻和藍藻在溫暖的河流中更為豐富；當然，生長速度會隨著溫度的升高而增加。基質是與水流相互作用的一個因素，因為石頭的不同區域可能或多或少地暴露在流動中，較小的顆粒更容易被移走。

食草(藻)動物可以通過選擇性地消除某些物種和生長形式來顯著限制底棲藻類並影響群落組成。由於這些多種環境因素的相互作用，底棲藻類的組成和生物量在時間和空間上變化。

水生植物包括開花植物、苔蘚植物（苔蘚和地錢）和一些絲狀底棲藻類。水生植物根據其生長形式可分為四類：挺水的、沉水的、浮葉的和浮水的四種分類群，前三種都是有根的，浮水的水生植物如浮萍等能自由漂浮，通常不附著在基質上，經常形成大墊子。在緩慢的水流、池塘及較大河流的邊緣或小支流匯入口和回水中最為常見。苔蘚植物的分佈受到限制，但在涼爽的氣候和陰涼的溪流上游中才容易見到。水生植物對魚類和無脊椎動物作為棲息地和捕食者

的避難所很重要，它們可以通過改變水流速度和捕獲沉積物和有機物來增加水生生物的棲息地異質性。淡水水生植物上的食草動物通常很少(牛羊不會靠近，只有水生昆蟲與蝸牛、螺、草魚為主要消費者)，大多數水生植物生物量進入碎屑水潭區，在那裡其分解和利用可以加速，再被多種水生動物群吃掉。

浮游植物由懸浮在水體中並通過水流運輸的藻類和藍綠藻菌的細胞和菌落組成。

光、養分、流量和溫度都會影響浮游植物豐度的季節性變化。由於無法在快速流動的溪流中維持種群，浮游植物可以在緩慢流動的河流和靜水區中變得豐富，它們的倍增率超過了下游由於水流造成的損失。在大型河流中，光穿透能力可能小於1米，因此在深而渾濁的水體內的垂直混合進一步限制了光合作用的機會。與湖泊水庫相比，河流浮游植物種群在特定營養濃度下要少得多。雖然已經觀察到入侵軟體動物會大大減少一些大型河流中的浮游植物種群，但浮游植物的放牧通常很少，因為浮游動物的倍增時間太慢，無法抵消下游的損失。因此，下游輸出而不是就地能源加工似乎是大河的主要最終結果。