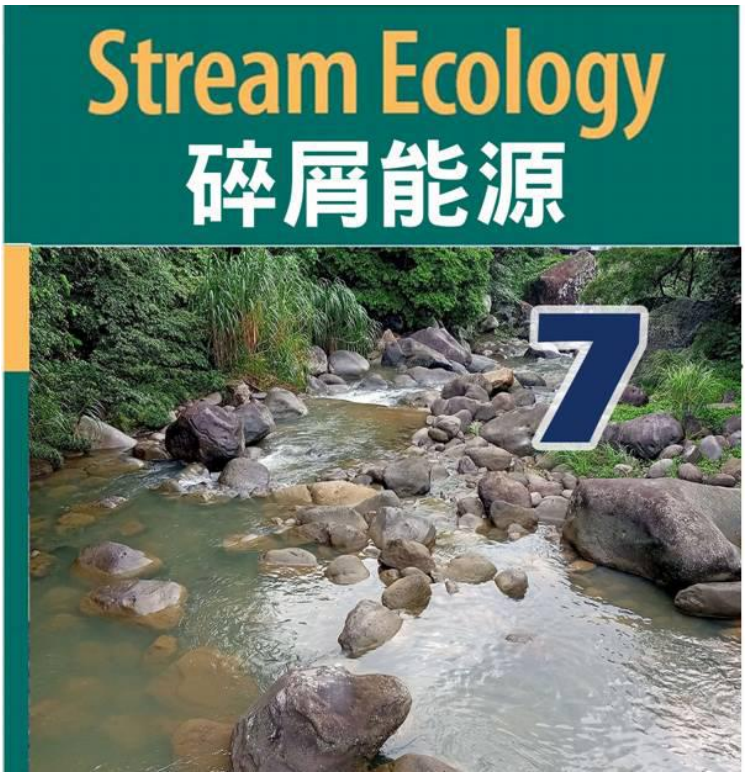


河流生態學 七 林雨莊學習筆記

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

第七章 碎屑能源

碎屑(Detritus)包括所有形式的非生物有機碳(C)，包括落葉、動物的糞便和屍體，來源不明的有機材料碎片和有機化合物。最初僅限於顆粒物，現在也被認為包括溶解有機物（DOM）（Wetzel 2001）。來自不同來源的非生物有機碳C為大多數食物網提供了重要的能量輸入，在河流生態系統中尤其如此。雖然自然河流的初級生產可能很大，但支援河流食物網的大部分能量來自顆粒有機物質物(POM)和溶解有積物(DOM)。這些能量途徑被稱為碎屑或碎屑基，這種材料的直接消費者是分解者和收集碎屑動物，即細菌、蜉蝣、蠶蛾等水生昆蟲。

在大多數情況下，落入或吹入河道的植物凋落物和其他動物屍骸被稱為粗碎屑，即粗顆粒有機物(CPOM)；被動物咬碎或分解的為細顆粒有機物(FPOM)；更細的有機物分子、土壤粉粒等溶入水體中形成溶解有機物(DOM)-有機物湯，三者構成了非生物體OM的三大類（表7.1）。其中一些物質起源於溪流內部，例如衰落的大型水生植物(macrophytes)、動物糞便和溶解化合物的細胞外釋放，還有一些從河道外輸送到溪流中，例如落葉、土壤顆粒和 溶解在土壤水中的化合物。這些來源可能大大超過通過光合作用固定在河流中的能量(可供水生動物食用的藻類)。

將非生命體有機能源劃分為大小等級廣泛用於研究溪流中的碎屑動力學。通常的類別是粗顆粒有機物（CPOM，>1mm），細顆粒有機物（FPOM，<1 mm和>0.5 mm）和溶解有機物DOM（<0.5 mm）。每個類別都可以進一步劃分，但分界線是任意的。在某些情況下，特別是進入溪流的森林葉子的分解，我們對所涉及的過程有詳細的瞭解。在其他情況下，例如涉及細顆粒的途徑，我們知道的要少得多。然而，很明顯，有機物在溪流中的動力學是複雜的，微生物是有機物處理的關鍵介質，周圍的景觀對溪流內發生的事情產生了重大影響。

7.1 粗顆粒有機物的分解

粗顆粒有機物CPOM的來源最顯著的是秋天的落葉，這是許多小型森林溪流的主要能量輸入。颱風暴雨期間，大量的樹木倒伏、集水區泥砂、植物捲入溪谷也是粗顆粒有機物的重要來源。大型水生植物、濱溪植物的掉落、分解與陸生葉子的分解相似。大樹幹的木質物質的分解比葉子慢得多，並且對更高的營養水準不太重要。在流水中進入異養途徑的其他粗有機物CPOM來源，可能是局部或季節性的落葉、換葉、花果凋落、動物食餘、糞便、屍骸等。

一旦粗顆粒有機物CPOM進入河流，它就會經歷一個分解過程或被匯出（Webster et al. 1999）。有機物分解的研究從源材料開始，通常使用在脫落之前從河岸樹上採摘的葉子，並隨著時間的推移而消失。隨著該過程的推進，葉

片釋放溶質並被微生物和和無脊椎動物定殖，從而增強碎裂和礦化（將有機C轉化為無機二氧化碳[二氧化碳]）。原始葉子被轉化為幾種產品：包括微生物和碎食動物生物質、細有機物、溶解有機物、營養物質和二氧化碳（Gessner et al. 1999）。溶解有機物DOM和FPOM可以經歷進一步的微生物降解或向下游運輸。

隨著時間的推移，葉片質量的損失近似於對數線性（圖7.1），儘管一些數據被解釋為線性或由兩個或多個不同的階段組成。Webster和Ben-field（1986）認為，一個簡單的指數模型提供了分解過程的一般描述，

$$W_t = W_i e^{-kt} \qquad (7.1)$$

其中 W_t = 時間 t 處的乾物質量，W_i=初始乾物質量，t 是時間，以天為單位。統計 k（單位為天），即葉片質量與時間的自然對數圖的斜率，提供了分解率的單一度量。

葉片分解速率由葉片之間的內在化學和結構差異、許多環境變化以及碎屑動物的攝食活動決定。Petersen和Cummins（1974）根據密西根州一條小溪流中六種落葉樹種的葉子分解，提出了從慢到快的分解速率的連續性。他們還認識到，葉子分解速率的這種變化，他們稱之為“加工連續體”，通過延長微生物定殖落葉的時間間隔，對無脊椎動物消費者產生了重要影響。 不同植物物種葉片分解率的巨大差異現已得到充分記錄（圖7.2）。非木本植物葉片平均分解速度比木本植物葉片快得多（圖7.2中的平均半衰期分別為約65天和100-150天）。水下和漂浮的水生植物是腐爛最快的植物之一，可能是因為它們含有最少量的支撐組織，並且通常濃度最高，例如氮（N）和磷（P）。

許多環境因素也會影響分解率。雖然葉片分解可以在接近零的溫度下發生（Short et al. 1980），但在溫暖的溫度下，破碎速度通常更快（Abelho et al. 2005）。更快的分解也發生在營養更豐富的系統中，顯然是由於N的更大可用性.實驗室研究通常顯示回應N添加加速葉片分解（Meyer和Johnson 1983）。較高的硝酸鹽濃度部分解釋了伐木集水區溪流中葉片分解率較高的原因（Benfield et al. 2001）。Rosemond等人（2002）發現，哥斯大黎加溪流沿岸葉片分解率的變化與磷濃度的自然梯度相關。在阿巴拉契亞山脈南部的Coweeta水文實驗室，向溪流中實驗添加N和P增加了木材質量的損失，增加了微生物呼吸和真菌生物量（Gulis et al. 2004）。然而，愛達荷州東南部馴鹿國家森林溪流中的養分添加並不影響葉片分解，這表明由於環境養分濃度相對較高，微生物不受養分限制（Royer和Min-shall 2001）。低Ph值通過抑制微生物和無脊椎動物的活性來延緩分解（Dangles et al. 2004a）。水文波動可引起磨損和碎裂，這可能使更多的表面積受到微生物作用（Benfield et al. 2001）和埋葬，這可以通過減少氧氣的可用性來減少微生物活動（Sponseller和Benfield 2001）。金屬污染可以通過對碎食動物和微生物產生負面影響來降低分解率（Niyogi et al.

2001，Duarte et al. 2004，Carlisle和Clements，2005）。

表7.1 河流生態系統的有機物(OM)來源。

有機物輸入來源	註釋
粗顆粒有機物(CPOM)	
◦葉片和針芽	林地溪流的主要投入，通常是季節性的脈衝
◦枯萎的大型植物*	對當地重要
◦木質碎片	可能是生物質的主要成分，利用起來很慢
◦其他植物部位(花朵.果實.花粉)	可用信息很少
◦其他動物部位(糞便和屍體)	可用信息很少
細顆粒有機物(FPOM)	
◦CPOM的細分割	落葉或大型植物提供CPOM的主要輸入
◦消費者的糞便	CPOM的重要轉變
◦從DOM中被微生物吸收	石頭和其他表面上的有機微層
◦從DOM通過物理- 化學過程	絮凝和吸附可能不如微生物吸收途徑重要
◦附著藻類脫落*	具有局部重要性，可能會顯示時間脈衝
◦有機層脫落	可用信息很少
◦森林地墊苔顯和土壤	受暴雨影響，導致河道寬度增加和洪氾區氾濫，並受到陸路與地下水流的影響
◦埤塘水庫和河道	資料很少，可能與暴雨有關
溶解有機物(DOM)	
◦地下水	主要輸入，隨著時間的推移相對恆定，通常是高度持久的
◦地下或內部流	在暴雨中更重要
◦表面流	在暴雨中引起陸上流動時可能很重要
◦陸源碎屑滲濾液	主要輸入，雨水洗過葉片下降
◦穿透力	輸入較小，取決於降水和雲層與樹冠的接觸
◦藻類的細胞外釋放和滲濾液*	在當地很重要，可能顯示季節性和晝夜脈搏
◦大植物的細胞外釋放和滲濾液*	在當地很重要，可能顯示季節性和晝夜脈搏

許多有機物起源於被測量的河流範圍之外。其中一些(標有星號的來源)是通過河流內的光合作用產生的，然後進入溶解的或顆粒狀的有機物池中。

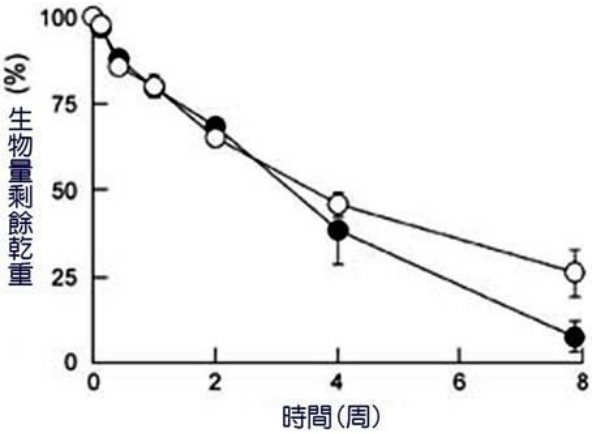


圖7.1 在德國黑森林溪流中進行的一項實驗中，(榿木-赤楊(●)和柳樹(○)的樹葉乾燥後剩餘重量(%)。誤差棒代表95%置信區間。

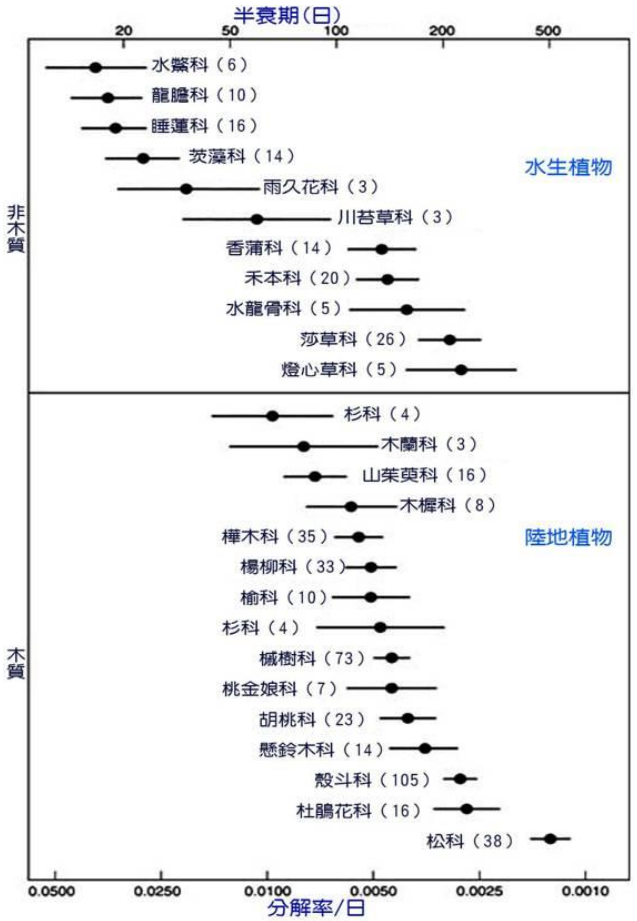


圖7.2 基於對各種淡水生態系統的田間研究彙編的596個估計，各種木本植物和非木本植物的分解率。顯示的平均值為1個標準誤差，其變化是由於場地，技術和眾多環境變量的影響。括號中顯示了各個費率估算值的數量。

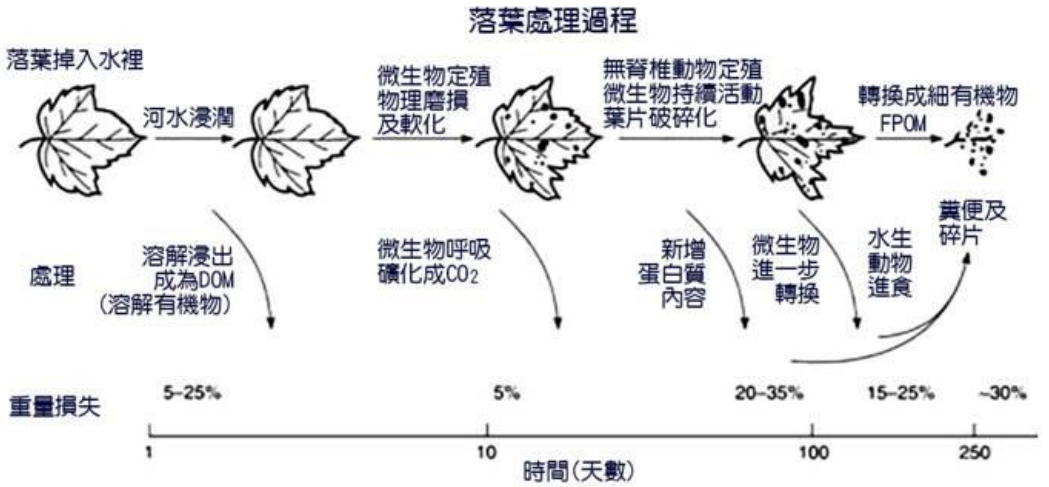


圖7.3 溫帶溪流中落葉落葉的處理或轉化順序。 據認為，浸出的DOM可通過微生物吸收迅速轉移到生物膜中。

7.1.1 粗有機物 CPOM 分解和衰減的階段

大型有機物CPOM分解的順序，很好地記錄了溫帶溪流中秋天落葉的情形（見Ba¨rlocher 1985，Webster和Benfield 1986的評論），如圖7.3所示。亞熱帶或熱帶地區秋天落葉不多，但是很多喬木在某一月份大量換葉或開、落花與結、落果，也固定形成大型有機物分解的生物週期。

葉子直接落下或被風吹成溪流，被弄濕，並開始浸出可溶性有機和無機成分。大多數浸出發生在幾天內，隨後是一段時間的微生物菌落和生長，導致葉片狀況發生許多變化。下一階段，通過機械手段和無脊椎動物活動進行破碎，通常遵循微生物酶軟化組織的一段時間，並且在沒有大顆粒殘留時完成。

雖然一般模型建議順序階段，但葉片分解是一個複雜的過程，一些事件可以同時發生。例如，碎裂可能發生在微生物共融過程中，而不僅僅是在過程結束時，無脊椎動物定殖可能在葉子進入溪流後不久開始（Gessner et al. 1999，Hieber和Gessner，2002）。

由於葉片的有機物分子在前24小時內浸出，新鮮脫落葉子的初始乾質量損失多達25%。浸出過程中損失的成分主要是可溶性碳水化合物和多酚（Suberkropp et al. 1976）。不同植物的葉子顯示出不同物種特異性的浸出率：赤楊（*Alnus rugosa*）在幾天內僅損失了約4%的乾品質，而榆樹（*Ulnus americana*）在Kaushik和Hynes（1971）的早期研究中損失了16%。 加拿大BC省溪流中幾種植物的葉子釋放溶解有機碳(DOC)也揭示了　浸出率的巨大差異（McArthur和Richardson，2002）。在第一天，西方鐵杉針（*Tsuga heterophylla*）在7天內釋放的總溶解有機碳(DOC)中損失了14%，而西部紅雪松（*Thuja plicata*）為30%，紅赤楊（*A. rubra*）為74%（圖7.4）。到實驗結束

時，鐵杉和雪松分別釋放了赤楊釋放的40%和20%的溶解有機碳(DOC)。

葉片化學和結構的差異導致分解率的巨大變化（Webster and Benfield 1986）。初始養分濃度高的葉片比養分含量較低的葉子分解得更快。例如，Kaushik和Hynes（1971）建立了初始N濃度與分解速度之間的正相關關係。比較北美圓柏、西部紅雪松和西部鐵杉凋落物的分解率也表明與初始氮含量呈正相關，與 C/N 比率呈負相關（Richardson et al. 2004 ）。相反，高木質素含量會減緩分解。初始氮和木質素的組合被證明是新英格蘭森林陸生凋落物中六種葉子分解率的有效預測指標（Melillo et al. 1982）和加拿大東部溪流中五種樹木的木屑分解率（Melillo et al. 1983）。

葉片化學原理解釋了安第斯溪流中巴豆樹(*Euphorbiaceae*)和另一種野牡丹(*Melastomataceae*)分解的差異（Mathuriau和 Chauvet 2002）。巴豆葉比野牡丹葉更高的分解率似乎與巴豆葉中較低的單寧和較高的N含量有關，這導致麥角固醇(ergosterol，一種主要存在於真菌中的化合物）、孢子形成活性和大型無脊椎動物定殖的峰值較早。最後，化學抑製劑以多種方式阻止葉腐爛。堅韌的外塗層，如針葉針的角質層，減緩真菌入侵，蛋白質與單寧的組合是許多闊葉木本植物緩慢分解的主要原因。化學成分的毒性作用也可能影響分解率（Webster and Benfield 1986），就像第二類植物化合物抵禦陸生食草動物一樣，儘管證據不足。有點令人驚訝的是，48種落葉樹的單寧（總酚類物質和濃縮單寧）的化學測量與分解率無關（Ostrofsky 1993）。Canhoto等人（2002）發現，藍桉樹油抑制了菌絲菌的生長及其酶的活性，這也可以解釋河流中桉樹分解的延遲。

隨著葉片加工的推進，微生物種群在葉片亞層上定殖和增殖。微生物定殖在改變葉片的適口性方面起著重要作用（Arsuffi and Suberkropp 1984）和葉片材料的碎裂。這種定殖主要是由真菌和細菌引起的，儘管原生生物也很重要（Ribblett et al. 2005）。除了將葉組織轉化為更可食用的材料用於無脊椎碎食動物和生產FPOM外，微生物活動還軟化了植物組織，有利於釋放可摻入微生物生物質的化合物（Gessner et al. 1999，Graca 2001）。真菌可以通過產生細胞外酶來降解存在於葉子細胞壁中的酶（Jenkins和Suberk-ropp 1995），它們的菌絲也穿透葉組織，促進軟化過程（Wright和Covich 2005）。

Suberkropp和Klug（1976）詳細跟蹤了密西根溪流中橡樹和山核桃樹上優勢微生物的演替，從十一月到六月。真菌，主要是水生絲菌，在加工期的前半段（12至18周）佔主導地位。細菌的數量在整個過程中逐漸增加，在末端加工階段佔主導地位，並且可能受益於真菌引起的葉表面積變化或不穩定化合物的釋放。在德國黑森林的一條溪流中，真菌和細菌生物量在前4周都增加了（圖7.5），然後在研究的接下來4周內保持不變（Hieber和Gessner 2002）。葉子的真菌定殖主要發生在水中，因為新鮮脫落的葉子在進入溪流之前表現出低真菌生物量（以麥角固醇含量測量）（Gessner和Chauvet，1997，Hieber和Gessner

2002）。土壤真菌的繁殖體雖然通過脫落的葉子帶入溪流，但似乎對分解貢獻不大（Suberkropp and Klug 1976）。 Bärlocher（1982）報告說，通常有4-8種水生真菌在葉片的分解過程中佔主導地位，而類似或更多的稀有物種則不規則地出現。顯然，在一片葉子上沒有特定的連續發生；無論那種真菌物種首先到達，作為水傳播的孢子都會建立數位支配地位。 Hieber和Gessner（2002）在赤楊和柳樹的腐爛葉子上發現了30種絲菌，但兩種菌-*Flagellospora curvula*和*Tetrachaetum elegans*佔主導地位。來自生物膜的細菌生長在俄亥俄州溪流中分解的葉子上，主要屬於一種稱為a-變形桿菌的類型，儘管b-變形桿菌的代表偶爾很豐富（McNamara和Leff 2004）。

真菌和細菌對分解過程的相對影響可能因基質和棲息地而異。儘管在德國黑森林地區的溪流中發現真菌生物量是赤楊和柳葉細菌生物量的幾倍（圖7.6），但真菌對葉片品質損失的貢獻僅為細菌的兩倍左右，細菌較短的周轉時間部分彌補了其較低的生物量。Findlay等人（2002）發現，真菌在木材和樹葉等大型有機物中佔主導地位，而細菌生物量在細底棲有機物中佔主導地位（圖7.7）。由於細底棲有機物在研究地點比粗碎屑更豐富，當細菌生物量加權以覆蓋範圍內的碎屑豐度時，它與真菌相似或更高。此外，每單位有機物質量的細菌生物量變化小於真菌生物量，這表明細菌可能是比真菌更可靠的食物資源。

在顆粒有機物分解過程中，細菌和真菌可能協同和對抗相互作用。在他們對低營養水準和高營養水準下分解落葉的研究中，Gulis和Suberkropp（2003）報告說，微生物生物量和生產總是由真菌主導。在排除真菌的處理中，細菌貢獻增加，表明細菌和真菌之間爭奪資源。這種相互作用也可能是共生的，因為Gulis和Suberkropp（2003）也發現有證據表明細菌可能受益於葉腐爛期間的真菌活動。當用抗菌和抗真菌溶液處理的葉盤在委內瑞拉的兩個熱帶溪流中孵育時，結果表明真菌對微生物總生物量的貢獻大於細菌，而細菌占微生物總呼吸的比例更高（Abelho et al. 2005）。在波多黎各的熱帶溪流上游中，與排除細菌和真菌的處理相比，當同時存在細菌和真菌時，葉片分解速度更快。然而，真菌單獨達到比細菌存在更高的生物量，表明具有拮抗作用（Wright和Covich 2005）。這表明細菌和真菌之間的相互作用在促進葉片分解方面具有協同作用，但在對C碳源的相互需求方面具有拮抗作用。

葉子在腐爛時會經歷許多化學變化。氮通常以剩餘乾質量的百分比增加，有時也會以絕對值增加。由於與木質素和纖維素絡合的蛋白質非常耐分解，因此N化合物仍然存在，而其他葉片成分丟失，導致相對增加。來自外部來源的微生物固定化也會導致N或P的相對或絕對數量的增加。當記錄到總氮的增加時，這種N的固定化通常歸因於微生物生物量的增加以及周圍水中的N摻入新的蛋白質中。在北卡羅來納州Coweeta水文實驗室的溪流上游中，添加了銨、硝酸鹽和磷酸鹽，紅楓槭（*Acer rubrum*）和極大杜鵑花(*Rhododendron maxima*)葉片的N含量相對於對照顯著增加（圖7.8），表明富集條件下微生物生物量更高（Gulis和Suberkropp 2003）。與楓樹相比，極大杜鵑花葉片的分解速度較慢，

這是由於極大杜鵑花的初始氮含量較低，相對於葉片體積的表面積較小。在一項對冬季在密西根溪流中的橡樹和山核桃葉的研究中（Suberkropp et al. 1976 ），纖維素和半纖維素以與總葉品質大致相同的速度脫落，而木質素的加工速度更慢，佔剩餘重量的百分比增加。脂質損失比總品質更快，因此是葉片材料剩餘乾質量的下降部分。

由於落葉時間的變化，真菌對葉片調理的特異性速率以及存在的真菌多樣性，河床上的葉子是微生物種群斑塊的馬賽克。Ba ̈rlocher（1983）對瑞士溪流流經赤楊-柳樹-楓樹林的研究顯示了這種變化的程度。葉片粗有機物CPOM的分解在10-11月最大，到4月只剩下葉脈和葉柄，葉片質量損失了85%。可溶性蛋白質在11月之後也有所下降，表明營養價值從那時起下降。然而，在任何一天，單個葉片的質量變化很大，以至於4月中旬最豐富的10%葉片中的可溶性蛋白質含量超過了11月中旬採樣的葉片的中值。在斑塊選擇方面足夠有能力或足夠幸運的碎屑動物可以享受遠高於平均水準的食物品質。

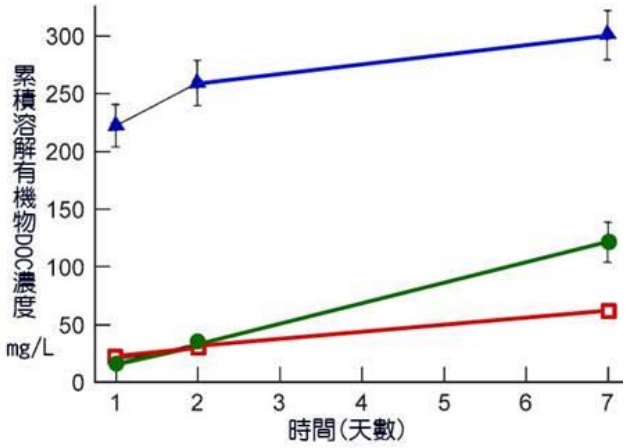
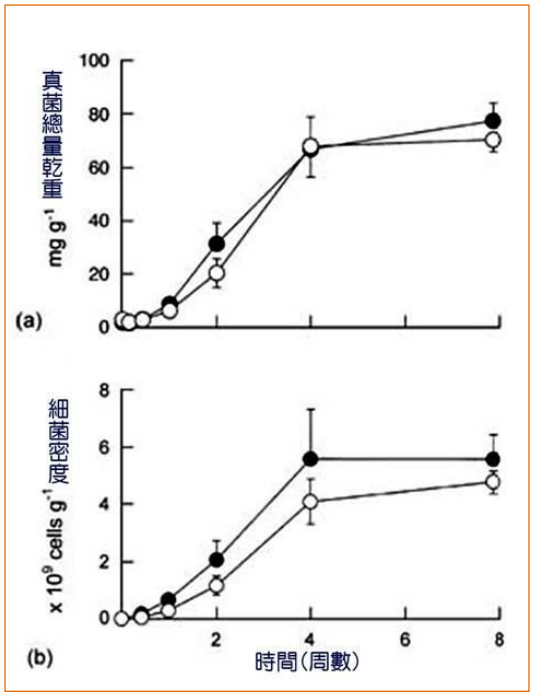


圖7.4 鐵杉(●)，雪松(□)和赤楊(▲)的累積DOC釋放量。所示數據為平均值，誤差線代表一個標準偏差。(摘自McArthur和Richardson2002。)



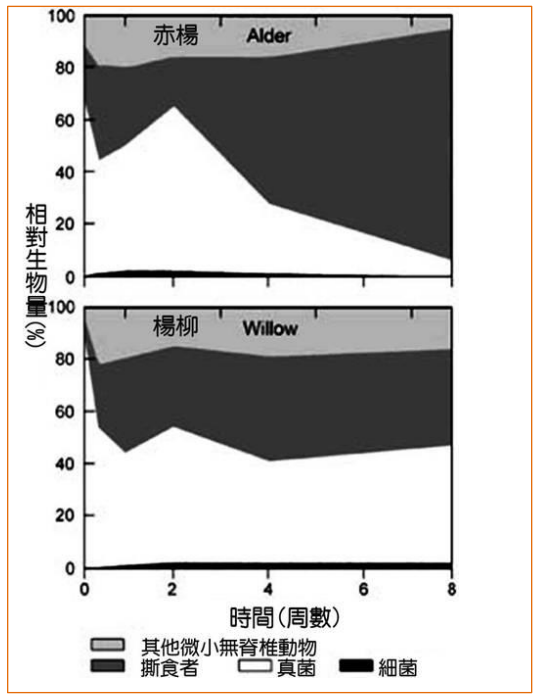


圖7.5(左上圖) 在德國黑森林溪流中用赤楊(●)和柳樹(○)葉片進行的葉片分解實驗中的真菌(a)和細菌生物量(b)。誤差棒代表95％置信區間。(摘自Hieber和Gessner2002。)

圖7.6 (右上圖)德國黑森林溪流中赤楊和柳葉分解過程中細菌，真菌，碎食者和其他大型無脊椎動物的生物量比例。(摘自Hieber和Gessner2002。)

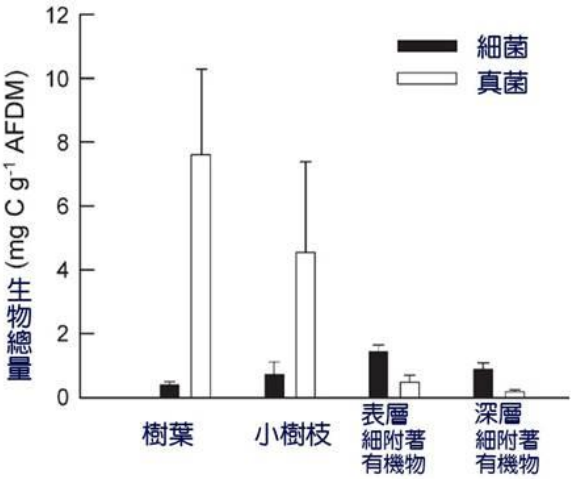


圖7.7 (左上圖)樹葉，木頭，表層和表層下層底棲有機物(FBOM)上真菌和細菌的生物量。顯示了7－9個河流的平均值和標準差。(摘自Findlayet et al.2002。)

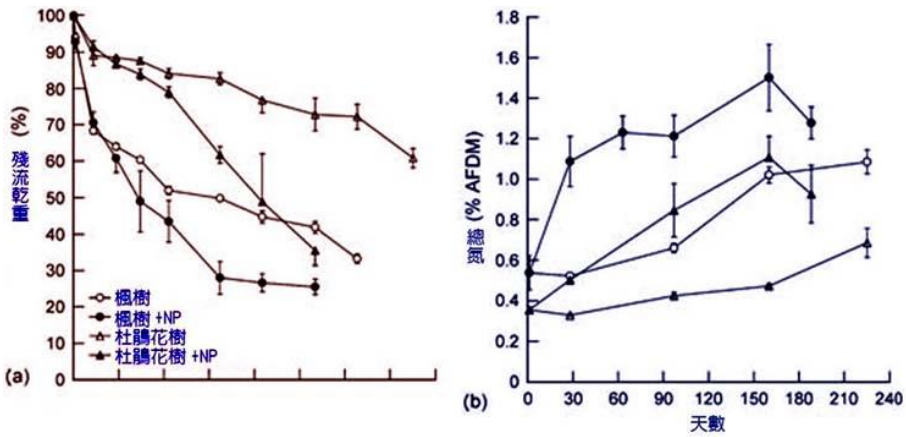
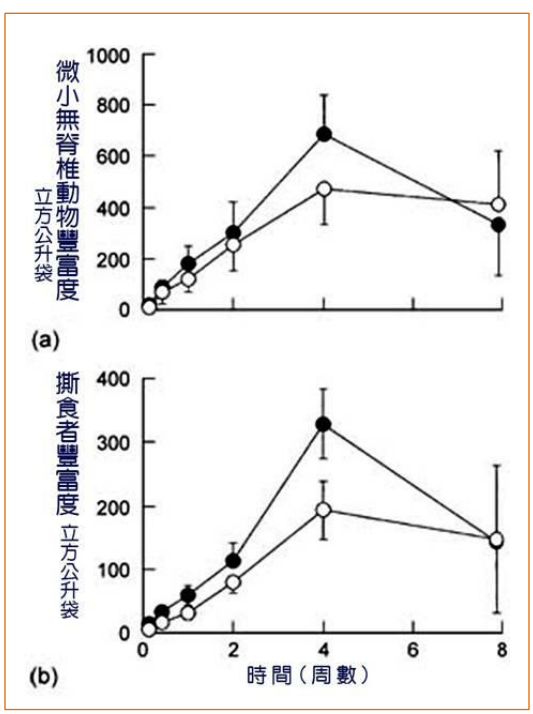


圖7.8　在北卡羅來納州Coweeta水文學實驗室的對照和營養豐富的上游水域中使用楓葉和杜鵑花葉進行的實驗中，(a)無灰乾物質(AFDM)和 (b)總氮含量。(摘自Gulis和Suberkropp2003。)



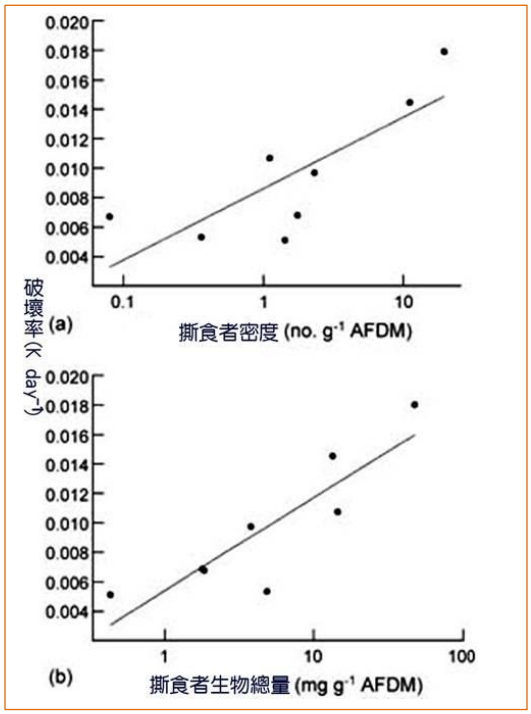


圖7.9 (左上圖) 德國黑森林溪流中（a）大型無脊椎動物和（b）碎食者對楤木（●）和柳樹（○）落葉的定殖。誤差線代表95%的信賴區間。（轉載自Hieber和Gessner 2002）

圖7.10　(右上圖)葉片分解速率與每克葉片AFDM所表達的(a)碎食者的密度和(b)生物量之間的相關性。(轉載自Sponseller和Benfield，2001年。)

7.1.2 碎屑動物對凋落物分解的影響

無脊椎動物攝食和磨損對葉片的破碎構成了葉片分解的另一個重要階段。水生昆蟲和甲殼類動物是粗有機物CPOM最常見的消費者。在溫帶林地溪流中脫落葉子的分解過程中，微生物種群不僅在分解葉片基質方面發揮著核心作用，而且在改變葉片材料的化學性質方面也起著核心作用，使其對消費者來說更可口和更有營養。反過來，碎屑動物的攝食活動顯著加速分解過程。它們通過餵食活動和糞便的產生對粗顆粒破碎的貢獻顯著加快了分解率和對原始粗有機物CPOM輸入的後續生物處理的影響。

有幾條證據表明，碎食無脊椎動物加速了溪流中葉子的分解（Webster and Benfield 1986）。網袋封裝中的葉子分解速度比用魚線拴在磚塊上的葉子袋慢，這表明前一種方法低估了分解率。排除碎食無脊椎動物是造成這種差異的可能原因，當使用網孔尺寸較大的袋子時，葉片分解更快（例如，Benfield et al. 1979， Wright and Covich 2005），大概是因為無脊椎動物的可及性更大，可以集中食用。此外，無脊椎動物更豐富的河段分解率更高（Graca 2001，Sponseller和Benfield 2001），無脊椎動物的偏好和腐爛率之間存在正相關關係（Webster和Benfield 1986）。Hieber和Gessner（2002）估計，赤楊中64%的質量損失和柳葉中51%的品質損失是由於在實驗早期定殖葉子的碎食動物造成的（圖7.9）。

在有和沒有昆蟲碎屑動物的實驗中對腐爛率的比較表明，多達一半的葉片退化可歸因於動物的存在。兩個實驗河流的處理率，一個缺乏無脊椎動物，另一個放養碎屑動物（*Tipula*大蚊，*Pycnopsyche*石蛾和*Pteronarcys*石蠅），密度被認為代表自然最大值，表明21-24%的山核桃葉損失是由於碎屑動物的影響（Petersen和Cummins 1974）。大型無脊椎動物對蘆葦水生植物的貢獻是可比的（Polunin 1982）。在阿巴拉契亞溪流中，使用電柵欄排除大宗消費者，主要是小龍蝦，導致杜父魚花葉的分解率降低（Schofield et al. 2001）。當沒有柵欄隔離時，小龍蝦在夏季被重新負責33%的葉片分解，在秋季為54%。Sponseller和Benfield（2001）觀察到，隨著更高的碎食動物密度和生物量，葉片分解更快（圖7.10）。除了直接食用外，碎屑動物餵養的可能影響還包括營養物質和溶解有機物DOM的再租賃，垃圾的粉碎和水循環的改變（Polunin 1984）。淡水蝦是熱帶溪流中大葉子的消費者，增加了總溶解氮和溶解有機碳（DOC）的濃度，也增加了碎屑有機物的濃度和運輸（Crowl et al. 2001）。

從北卡羅來納州的一條小山溪中實驗性地清除食碎屑昆蟲提供了一個特別令人信服的證明，即動物消費者調節垃圾分解的速度。Wallace等人（1982a，1991）在2月將殺蟲劑*methoxychlor*添加到一個小溪流中，在5月、8月和11月也進行了添加處理。無脊椎動物發生了大規模的下游漂移，隨後昆蟲密度比未添加殺蟲劑的溪流段降低到數量的<10%，而寡毛類動物增加了大約三倍。昆蟲稀少的河流中的葉片分解速度明顯較慢，可能是由於昆蟲密度大幅降低，而最

難分解的葉種的影響程度最大（表7.2）。經處理的流中懸浮細顆粒物的輸出也減少，這與葉子加工減少的發現一致。

大多數關於碎屑動物在葉片分解中的作用的研究都是在溫帶進行的，而其他緯度地區則知之甚少。在哥倫比亞、哥斯大黎加、維內蘇埃拉、巴布亞紐幾內亞和肯亞進行的研究發現，儘管其他無脊椎動物的密度與溫帶報告的密度相似，但昆蟲碎食動物卻很少（Yule 1996年；Dobson et al. 2002年；Rincon et al. 2005年；Wantzen和Wagner，2006）。在這些研究中，碎食動物佔大型無脊椎動物總豐度的<7%，而在歐洲河流中，這一數值從10%到43%不等（Dobson et al. 2002，Hieber和Gessner，2002）。儘管如此，哥斯大黎加（Rosemond et al. 1998）和哥倫比亞（Mathuriau和Chauvet，2002）溪流中的葉片分解率很快，這表明微生物在熱帶溪流中的作用更大。這些發現的可能解釋包括熱帶地區的溫度較高，由於存在防禦性組合而導致的葉子被分解速率較低，或未能檢測到大型碎食動物的存在（Irons et al. 1994， Schofield et al. 2001， Wantzen et al. 2002）。與熱帶溪流中碎食動物密度低的一些報告相反，Cheshire等人（2005）發現，碎食動物占 澳洲熱帶地區大宗脊椎動物總豐度的20%，與溫帶報告的數值相似。這些作者認為，碎食動物密度分布可能反映了歷史生物地理學，而不是嚴格的緯度效應，因為在紐西蘭等一些溫帶地區，碎食動物昆蟲也很稀缺。在碎食動物昆蟲很少或不存在的地方，其他生物可能發揮類似的作用。魚和蝦加劇了哥斯大黎加溪流中的葉子分解（Rosemond et al. 2002），波多黎各溪流中的蝦和大反轉蝦也是如此（Wright和Covich，2005）。在紐西蘭的溪流上游中，小龍蝦*Paranephrops zealandicus*對落葉的分解和POM的產生有很大的影響（Usio和Townsend 2001）。

表7..2 與參考河流相比，基於用殺蟲劑處理過的流中四種葉片的無灰乾重的指數衰減，估計的半衰期(天)。(Wallace et al.1982a，b。)

樹葉來源種類	參考溪流	殺蟲劑河流	半衰期的變化
山茱萸屬(Cornus florida)	41.0_	65.4	1.6 x
紅楓(Acer rubrum)	50.2	153.9	2.7 x
白橡木(Quercus alba)	64.2	173.3	2.7 x
杜鵑(Rhododendron maxima)	128.4	577.6	4.5 x

7.1.3 其他粗有機物

水生植物是碎屑的重要來源，它們最豐富的地方，通常在較大的河道和洪泛區。Polunin（1984）回顧了這種物質的分解和最終結果的研究，這種物質與陸生葉子相似。分解速度相對較快，但對於含有更多支持組織的內陸水生植物來說則不那麼快。細菌似乎在水生植物分解中發揮的作用比陸地起源的葉子更大（Webster and Benfield 1986）。

從小樹枝到大樹幹的木材在流經森林景觀的中小型溪流中都很豐富。木材以多種方式影響河道結構和溪流棲息地，也有助於一些參與者的營養取得（Anderson和Sedell 1979）。不出所料，木材腐爛得非常緩慢。木纖維中木質素和纖維素含量高，加上低濃度的氮(N)和磷(P)，相對較小的表面積和低滲透性，導致微生物活動非常緩慢地局限於表層。即使是放置在魁北克溪流粗網袋中的小木屑（0.75-1.5cm大小）也顯示出非常緩慢的損失率（Melillo et al. 1983）。樺木片（A. rugosa）的半衰期約為7個月，而雲杉（*Picea mariana*）木片需要大約17年才能減輕50%的重量。Anderson等人（1978）在俄勒岡州的溪流中回收浸泡15個月後的赤楊、鐵杉（Tsuga）和冷杉（Pseudotsuga）的樹幹（2.5x2.5x92cm），結果也是類似。Webster等人（1999）在Coweeta水文實驗室進行的為期5年的溪流實驗中，估計了不同直徑（<20mm，20-25和>25mm）的黃楊（*Liriodendron tulipifera*），白松（Pinus strobus）和紅橡樹（*Quercus rubra*）的樹幹的分解率。對於直徑較小的樹枝，以及楊樹相對於松樹和橡樹的分解速度更快。樹幹的分解率比木本植物葉片的分解率慢1-2個數量級。放置在該溪流中的樹幹（直徑20-32cm）在4-5年後才失去了樹皮，並在8年後才顯示出一些表面分解的跡象，但仍然沒有檢測到密度的差異。天然木片，如樹幹和樹枝，比商業加工過的木材（如木片、圓棍、立方體和圓盤）的分解速度慢，可能是因為後者具有更高的表面體積比，並且因為木材產品的加工表面的浸出損失更高（Spanhoff and Meyer 2004）。

養分可用性可能對木材分解有一定影響。西班牙阿格拉河(Aguera River)三個地點的赤楊、松樹、橡樹和桉樹枝的比較，營養水準不同，表明木材分解受到磷限制的影響（Diez et al. 2002）。由於浸出而導致的初始體重減輕（5-9%）發生在最初幾周，除桉樹外，磷P在前6周迅速減輕。赤楊的分解率最快，其次是橡樹和桉樹，然後是松樹，松樹的麥角固醇含量也最低。在德國的兩個溪流中，黑赤楊的分解率（*A. glutinosa*）在硝酸鹽和磷酸鹽水準較高的地點較高，半衰期較短（Spanhoff和Meyer 2004）。實驗性添加營養物質增強了木材（橡木貼面和天然楓木棒）的腐爛，單板比木棍更是如此（Gulis et al. 2004）。貼面的分解速度更快，伴隨著較高的氮和麥角固醇含量以及微生物呼吸，這被認為主要是真菌分解的結果（圖7.11）。

7.2 細顆粒有機物

與粗有機物(CPOM)相比，人們對涉及細顆粒有機物(FPOM)的能量路徑知之甚少。FPOM的一個來源顯然是落葉的分解（圖7.3），因為物理碎裂分解和碎食動物活動的碎片進入水體。當包括糞便的產生和浸出溶解有機碳(DOC)對細顆粒形成的最終貢獻時，很明顯，大部分落葉最終成為細顆粒有機物。此外，葉片上的微生物活動可導致葉片和細菌細胞以及真菌的菌絲和分生孢子的釋放（Gessner et al. 1999）。細顆粒有機物FPOM還通過風和地表逕流從陸地景觀輸送到溪流中，並且可以將溶解有機碳(DOC)摻入微生物生物量中而由溶解有機

物DOM形成。這些來源很難追蹤，並且可能比葉片破碎產生的FPOM更大。術語“seston”懸浮質包括所有懸浮粒子，因此懸浮有機物與細有機物同義使用。

微生物種群在細顆粒物上的存在和活性以多種方式測量。細胞計數和ATP濃度提供了生物量的估計值，而呼吸速率，酶測定，反硝化電位，N固定速率和標記底物的攝取提供了代謝活性的估計（Bonin et al. 2000，Findlay et al. 2002）。由於細菌在粗有機物CPOM加工的後期變得更加豐富，並且細有機物FPOM的小尺寸表明真菌菌絲的作用降低，因此細菌很可能在細粉中主導微生物種群。這一期望得到了在美國九條溪流上游中進行的一項研究的支持，發現細菌在細小的有機物中佔主導地位，而真菌在較大的材料中更為豐富（Findlay et al. 2002）。然而，與關於葉片分解的大量數據相比，人們對細有機物FPOM的最終最終結果知之甚少（Ward and Woods 1986， Ward et al. 1990）。

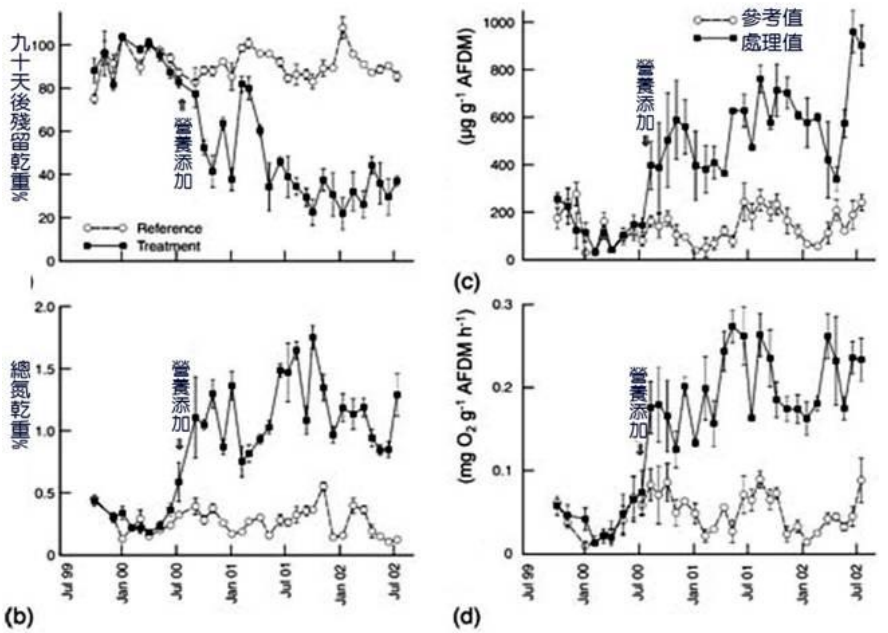


圖7.11 (a)AFDM，(b)總氮N(以AFDM的百分比表示)，(c)麥角固醇和(d)在90天分解實驗中使用在處理流中孵育的橡木貼面的變化(添加氮和磷))和參考水流(不添加營養素)。(摘自Gulis 2004。)

7.2.1 葉片分解產生的細有機物

許多切碎葉的昆蟲進食不僅通過將較大的顆粒破碎成較小的顆粒，而且還產生糞便來產生細有機物(FPOM)。同化效率為10-20%，攝入率在該類昆蟲每天的品質範圍內（Golladay et al. 1983），許多粗有機物CPOM的參與者會產生大量的糞便。據報導，在某些情況下，糞便是飲食的主要結果（Hynes 1970），而在其他情況下則是重要的補充劑（Wotton 1980）。一些溪流棲息的微小無脊椎動物，如橈足類和等足類動物，產生包裹在周養膜中的顆粒，而大多數昆蟲

顯然產生的糞便不那麼離散，大小變化更大（Shepard and Minshall 1981）。Ladle and Griffiths（1980）提供了關於大小、形狀、質地、內聚力等的圖形描述和補償。大多數這樣的顆粒在最長的尺寸中似乎在100到1,000mm之間變化，但由於顆粒的大小與產生它們的生物之間存在相關性，最小的無脊椎動物可能產生更小的糞便顆粒。

消費者在處理葉片材料的方式上有所不同，這可能會影響最終細有機物FPOM的外觀。水生昆蟲中雙翅目蚊蠅等幼蟲與石蛾吃葉子的所有部分，包括葉肉和葉脈梗，而石蠅幼蟲*Talloperla cornelia*不吃葉脈梗，主要集中在葉肉，角質層和表皮細胞上（Ward and Woods 1986）。來自蚊蠅幼蟲的糞便顆粒在視覺上類似於浸漬葉碎片，並且與木質素、半纖維素和纖維素含量的源材料相似。如果包括非內嵌碎片，則由此產生的細有機物FPOM更忠實地類似於其來源。相比之下，蚊蠅幼蟲T. Cornelia產生了浸漬的細有機物FPOM，其中木質素含量顯著降低，特別是來自初始濃度最高的葉片。纖維素也減少了，而半纖維素或者保持相似，或者增加。

除了在改變粗有機物CPOM的適口性和營養成分方面的作用外，水生真菌還以稱為分生孢子的無性孢子的形式產生大量的細有機物FPOM。 Gessner和Chauvet（1997）確定，近一半的真菌生產被分配給分生孢子的生產，分生孢子被釋放到水中，因此可供細顆粒餵食者使用。分生孢子的最大產量發生在葉片定殖後短暫。

由於最容易吸收的材料很可能在細有機物生產之前的步驟中進行處理（圖7.3），因此剩餘的大部分材料可能是耐分解的。這是通過發現與本地碎屑相關的呼吸速率遠低於條件和機械研磨的橡木和山核桃葉的呼吸速率得出的（Ward and Cummins 1979）。隨著細有機物被分解和縮小尺寸，人們可能會期望顆粒對微生物作用變得更加難分解，營養價值會降低 。對細有機物FPOM的化學成分和微生物活性與顆粒大小相關的研究支援了這一期望（Peters et al. 1989）。隨著粒徑從500 m m減小到10 m m，有機物含量下降，而木質素和纖維素含量增加。

黑蠅(蚋)幼蟲攝取細有機物和溶解有機物，並以糞便顆粒的形式產生更大的顆粒物質（Wotton et al. 1998 ）。Hershey等人（1996）觀察到細有機物的無灰乾質量(AFDM)增加了28%，過濾黑蠅聚集下游的粒度分佈發生了變化。每隻幼蟲平均每天可產生575個顆粒，因此在密集的聚集體中，顆粒的日產量估計為1：3至9：2 x10^9。大約三分之一的這種物質沉積在河床上，可供其他底棲消費者使用，因此幼蟲黑蠅是細有機物FPOM、溶解有機物DOM和底棲群落消費者之間的重要聯繫（Wotton et al. 1998 ，Mal-mqvist et al. 2001 ）。

7. 2. 2 細有機物的其他來源

無論我們對源自落葉的細有機物細有機物動力學的了解是初步的，對其他細

有機物來源的瞭解卻更少，這些來源可能具有相同或更大的規模（表7.1）。溶解有機碳(DOC)通過一系列途徑進入顆粒潭區，並且可能數量很大。來自最底層、土壤水、河床的河岸和河道的細顆粒物的輸入都可能是大量的。從附著藻類墊上脫落並從湖泊和池塘中衝出的藻類細胞也有助於總體細有機物的增加量。

源自陸地生態系統的細有機物品質受陸地植被組成、沿河網位置和放流時間變化的影響。俄勒岡州以道格拉斯冷杉和西部鐵杉為主的老生長林的細底棲有機物（FBOM）的幾個特徵不同，而河岸帶落葉樹豐富的冷杉和草本植被的年輕生長林分（Bonin et al. 2000）。

碳氮比(C/N比)是有機殘留物中碳的質量與氮的質量之比。流經幼齡樹林的細顆粒底棲有機物(FBOM)具有較低的C/N比和較高的反硝化電位，以及更高的可萃取銨、磷酸酶活性和呼吸速率，表明與老樹林相比，底棲有機物品質和微生物活性更高。在年輕的生長地點，陸地顆粒有機物的輸入質量和數量可能更高，並且觀察到的暴雨後微生物活動的增加是系統對脈衝輸入響應的證據。隨著向下游進行，也觀察到底棲呼吸和微生物活性在溝槽中（Webster et al. 1999），這可能是有機物質量變化以及更高的溫度，更大的養分可用性以及與更高的藻類顆粒有機物POM輸入相關的次級品質增加的結果（圖7.12）。

木質素氧化產物指示植物來源的類型、濃度和保存程度。 穩定的C同位素比率將C-4草類與其他植物區分開來，原子C/N比率在相對未改變的植物碎屑中最高(20)，而較低的值(10–12) 是分解良好的土壤有機物的特徵（Hedges et al. 1986，Devol和Hedges，2001）。

Hedges等人（1986）採用這種技術，通過將河流顆粒的特徵與各種潛在的有機來源進行比較，分析了亞馬遜河的細有機物。他們的結論是：至少對於大河流而言，大多數起源於土壤腐殖質物質，這一結論似乎是籠統的（Onstad et al. 2000， Bernardes et al. 2004， Townsend-Small et al. 2005）。基於全球河流中懸浮物質C/N原子的比例（Meybeck 1982），河流中細有機物主要最接近土壤有機物。細有機物中的碳氮比(C/N)比粗有機物和溶解有機物低可能與微生物生物量或粘土礦物的存在有關（Hedges et al. 1994，Devol和Hedges，2001）。即使在上游河段中，我們對葉片分解過程的詳細瞭解也不足，似乎大多數細有機物可能來自葉子破碎以外的來源。根據對土壤有機物和木材分解的投入量級的粗略計算，Ward和Aumen（1986）得出結論，樹葉和針葉是細有機物的次要來源。Sollins等人（1985）使用浮選法從俄勒岡州的小型森林溪流中收集的碎片植物材料中分離有機礦物顆粒。大多數碎屑碳和氮以有機物質的形式存在於礦物表面，而非植物碎片。

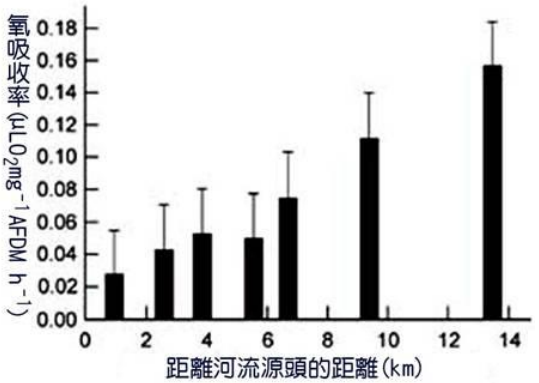


圖7.12 在Coweeta水文實驗室的Ball Creek-Coweeta Creek中底棲FPOM呼吸的下游變化。顯示的值是每個站點所有採樣日期的平均值和標準誤差。 (Webster等1999)。

7.3 溶解有機物

溶解有機物(DOM)通常是流水中最大的有機碳庫（Fisher and Likens 1973，Karlsson et al. 2005），數量和質量的波動會強烈影響微生物代謝和群落結構（Bott et al. 1984，Judd et al. 2006）。所有溶解有機物都起源於天然生物產品。有些來源於前面描述的內流過程，包括從葉子和其他顆粒有機物中滲濾液，以及藻類和高等植物的細胞外釋放。此外，土壤和地下水是溶解有機物DOM從陸地植被和濕地向河水輸送的主要途徑。雖然溶解有機物池的大小表明其對異養能量途徑的潛在重要性，但這種材料中的大部分是高度重複的，因此在與流傳輸相關的時間尺度上生物利用度低。然而，河水也含有不穩定的溶解有機物，這種材料構成了微生物生產的潛在重要能源，也可能是更高消費者的重要能源。

溶解有機物包括各種有機化合物，它們是微生物的潛在碳來源，因此，由於許多研究現在依賴於通過燃燒水樣進行自動碳分析，因此通常將其報告為溶解有機碳(DOC)。出於所有實際目的，這些項可以通過假設溶解有機物的品質為45-50%的有機碳來相互轉換。氮和磷的有機形式可以是溶解有機物的定量顯著部分，並且可能可用於藻類和異養生物的吸收。

細有機物和溶解有機物之間的尺寸劃分是一種便利性，通常由通過0.45 m m濾波器的篩檢程式決定。實際上，溶解的部分可能包括一些較小的細菌，病毒和一些膠體有機物。 Lock等人（1977）使用超速離心來檢查膠體質部分，該部分由分離係數定義，並估計對應於0.021至0.45mm（可能為0.01-0.5mm）之間的球形直徑mm應考慮膠體有機物的一般尺寸範圍）。在加拿大多處河流的水體中，膠體壯部分分別佔總溶解有機碳(DOC)的29%和53%。然而，根據Thurman（1985）的說法，膠體壯部分通常為<10%。

10%至25%的溶解有機物DOM由已知結構的可識別分子組成：碳酸鹽和脂肪，

氨基和羥基酸。其餘的（50-75%，在有色水中高達90%）可以歸入一般類別，如腐殖酸和富裡酸以及親水酸。 腐植酸通過在pH<2下沉澱與富裡酸分離，而富裡酸在溶液中重新主。富裡酸也比腐殖酸小，腐殖酸通常形成高分子量（HMW）的膠體聚集體，並且可能與粘土或鐵和鋁的氧化物有關。富裡酸通常是腐殖質物質的大部分（Thurman 1985）。例如，在亞馬遜地區，富里維酸約占濱水帶溶解有機碳的50%，腐植酸為10%（Ertel et al. 1986）。*LMW 低分子量(low molecular weight)

初級生產者可能是溪流和河流中溶解有機物DOM的重要來源，主要釋放低分子量(LMW)和不穩定物質作為滲出物和細胞裂解（Bott et al. 1984，Bertilsson 和Jones，2003）。這種有機碳源在產生滲出液的高初級產期以及滲出物和細胞裂解產物濃縮的表面生物膜中可能最容易獲得。在春季的附著藻類大量繁殖期間，流溶解有機碳(DOC)濃度從黎明前的最小值增加到傍晚的最大值，這顯然是由於藻類的細胞外釋放（Kaplan和Bott 1989）。

從落葉和其他含有POM的魚類屍體中滲出的滲濾液是溶解有機物DOM的高品質來源，可能是季節性脈衝的，就像秋葉落入林地溪流一樣。大約42%的秋季溶解有機碳(DOC)輸入到新英格蘭的一條小溪流中歸因於這個來源（McDowell and Fisher 1976）。在Coweeta水文實驗室將落葉輸入排除在溪流中，導致溶解有機碳(DOC)濃度低於附近未經處理的參考溪流（Meyer et al. 1998）。

據估計，從落葉中產生的溶解有機碳約佔每日溶解有機碳輸出的30%，並且在秋季和冬季以及排放增加期間而不是基流期間最大。在田納西州的落葉林地溪流的秋季和初冬，溶解有機碳濃度較高（Mulholland 2003）。

起源於地上和低地陸地生產的土壤有機物是河流生態系統溶解有機碳(DOC)的重要來源。草原土壤最高，沙漠最少，森林是中間的。由於有機凋落物的溶解，土壤的間隙水通常含有高溶解有機碳(DOC)濃度，在2-30mg L^{-1}的範圍內（Thurman 1985）。大多數土壤溶解有機碳(DOC)是在有機地平線上產生的，來自落葉和根系滲出物和腐爛。土壤微生物釋放的酶也有助於土壤溶解有機碳庫（Aitkenhead-Peterson et al. 2003）。

通過地表和淺層地下流路到達河道的溶解有機碳比地下水溶解有機碳具有更高的質量和濃度，其中低濃度是有機物的生物和化學降解以及物理吸附的結果。礦物土壤也可以吸附有機分子，粘土、鋁和氧化鐵含量的排水溝槽通常伴隨著溶解有機碳的較高吸附（Aitkenhead-Peterson et al. 2003）。地下水溶解有機碳的中位數通常為<1-2mg /L（Thurman 1985），而淺層土壤水中的溶解有機碳可能　更高。在北卡羅來納州的小溪流中，Meyer和Tate（1983）記錄了與活性根區接觸的土壤水中溶解有機碳濃度為2-12mg /L，而地下滲漏為0.2-0.7 mg/L。同樣，在艾伯塔省溪流的集水區，土壤間質水中的溶解有機碳(DOC)濃度中位數為7（範圍3-35）mg /L，而飽和區的淺層地下水含有3mg /L溶解有機碳

(DOC)（Wallis et al. 1981）。陸地來源的溶解有機碳(DOC)富含芳香族成分，如木質素和單寧，因為這些化合物在陸地植被中含量豐富（Benner 2003），正如我們將看到的，這些化合物不易被微生物獲得。

降水是溶解有機碳(DOC)的一個高度可變的來源，受與灰塵和花粉接觸的影響（Aitkenhead-Peterson et al. 2003）。當雨水被森林樹葉攔截時，浸出會去除大量的有機物。 Fisher和Likens（1973）估計新英格蘭硬木森林中樹冠滴水的平均值為17：8 mg L^{1}。降水通過其對土壤水分和水文流道的影響，對河流溶解有機物DOM產生間接影響。在土壤表面附近移動的水與土壤的有機地平線接觸更大，導致更高的溶解有機碳(DOC)濃度（Mulhol-land 2003）。流路也會影響溶解有機碳(DOC)濃度對降雨量增加的時間回應。在排水良好的土壤中，由於地下淺層流道和土壤溶解有機碳(DOC)的沖洗，預計暴風雨期間的溪水溶解有機碳(DOC)會增加。相反，在排乾濕地的溪流中，地表流量佔主導地位，降雨量增加可能會降低溶解有機碳(DOC)濃度作為稀釋效應（Mulhol-land 2003）。

7.3.1 溶解有機碳(DOC)的吸收

溶解有機物DOM通過非生物和生物過程從流水中去除。主要的生物過程是微生物的吸收，有機碳被微生物生物質同化，消耗這種異養生產，以及最終通過共體呼吸將其再礦化為二氧化碳。溶解有機碳(DOC)也通過非生物吸附從水體中去除，並通過光降解轉形成為其他化合物。 Dahm（1981）估計，吸附到粘土上以及與鋁和鐵氧化物的化學組合佔從水體中初始去除溶解有機碳的三分之一。然而，在幾天的時間裡，微生物吸收是溶解有機碳從水體消失到沉積層的大部分原因。光化學降解導致溶解有機碳轉化為其他無機和有機化合物。雖然不清楚這些有機產品是否比最初的溶解有機碳對細菌或多或少可用，但大多數使用來自維管植物的腐殖質化合物或溶解有機碳在淡水系統中進行的研究發現，光化學降解提高了生物可用性（Moran and Covert 2003）。

將溶解有機碳摻入微生物生物量是令人感興趣的，因為它有可能作為能量輸入到溪流食物網中。 本章的一個原則是，碎屑能量途徑可以與初級生產一樣重要或更重要，溶解有機碳可以是異養微生物的主要碳源。 細菌在這方面可能比真菌發揮更大的作用，但同樣明顯的是，不同的微生物與各種有機物來源以及被稱為生物膜的複雜能量處理場所中的藻類緊密交織在一起（圖7.13）。細菌豐度和生物品質對不同碳來源和營養水準的反應的實驗研究是大多數水流知識的基礎，但微生物生態學的快速發展，包括測定關鍵酶和調查微生物編碼特定酶的功能基因的能力，有望對葉子分解和生物膜活性等過程有新的見解（Findlay和Sinsabaugh 2006）。

除了表面生物膜外，河流水體中附著在顆粒上的細菌還可以處理可用的溶解有機碳，並且在食物網中可能很重要。細菌負責大河流中很大一部分生態系統

呼吸（Richey et al. 1990年；Benner et al. 1995），呼吸作用損失的碳量幾乎是亞馬遜河輸送到海洋的有機碳總量的13倍（Richey et al. 2002）。碳通常被認為是細菌生產的重要限制資源，因此溶解有機碳(DOC)和顆粒有機碳(POC)來源的數量和質量的變化具有相當重要的意義。此外，營養物質、溫度、氧氣和許多其他環境因素都會影響這些碳源摻入微生物生物質。以下各節總結了目前關於溶解有機物DOM微生物利用的知識，主要是細菌，在河床上和河床內以及水體中。由於微生物通常與顆粒物相關，因此溶解有機物DOM的利用不容易與細有機物的利用分開。

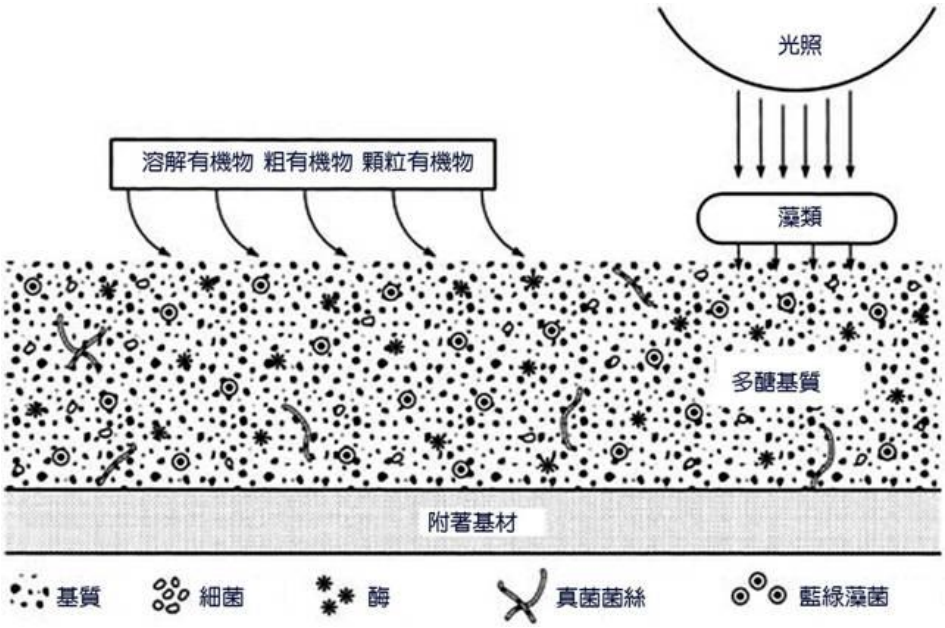


圖7.13 有機微層-微生物群落的結構和功能模型，石頭和河流中其他淹沒物體上的表面生物膜。由微生物群落產生的多醣原纖維的基質將細菌，藻類和真菌結合在一起，並被在這種材料上吃草的原生動物和微形動物所居住。碎屑輸入包括溶解的，膠體的和細顆粒的有機物，而光能則被藻類的光合作用捕獲。在基質內，細胞外釋放和細胞死亡導致酶和其他分子產物由於低擴散速率而被保留，因此可被其他微生物利用。(從Lock 1981修改。)

7. 3. 2 生物膜

在河床和其他表面上生長的微生物（細菌、真菌和藻類）的集合體稱為生物膜。 生物膜的形成涉及通過大分子吸附調節表面，然後是細菌的附著、多醣基質的產生和生物膜本身的發展，包括自養和異養微生物的生長和隨後的分離(Fischer 2003)。 生物膜嵌入由微生物產生的胞外多醣基質中，並在石頭、沉積物、植物、腐爛的木材和樹葉的表面以及較大河流中的懸浮顆粒上形成。 該基質將藻類、細菌、真菌、碎屑顆粒、各種滲出物、胞外酶和代謝產物結合在一起形成有機微層（圖 7.13）。 基質中還存在其他有機化合物，包括蛋白

質、核酸和腐殖質化合物（Sinsabaugh 和 Fore-man 2003）。 生物膜內的能量轉化包括通過藻類光合作用將光能轉化為化學能、異養碳的吸附和微生物攝取，以及由於細胞外釋放和細胞裂解引起的內部轉移。 自養生物和異養生物都可能受益於這種高度共生關係的內部通量。

生物膜多醣基質的特性有可能影響能量和礦物質的轉移。 胞外酶和源自細胞裂解的酶可以保留並保持活性，促進分子產物的釋放。 微層內胞外酶的積累允許表面膜細菌將資源從酶合成轉移到微生物生長，從而減少微生物對酶合成的能量需求。 從結石表面（Sinsabaugh et al. 1991）和有機底物（Golladay 和 Sinsabaugh 1991 ）取樣的生物膜已經證明，胞外酶的積累如 Lock 模型所建議的那樣發生。 這具有有益的效果，即酶活性可以在空間上遠離產生原始酶的微生物，從而提高有機碳對微生物的可用性，並有助於在碳和營養來源可變的環境中維持生長（Pusch et al. 1998 ）。.

在有利於生物膜的藻類成分發育良好的環境條件下，例如接受充足光照的石質基質，異養細菌會受益於藻類的存在。 附著生物可以為細菌吸收提供大量溶解的有機物（Kaplan 和 Bott 1982），並且可能負責分泌大部分“粘液”結構。Geesey等人 (1978) 發現附著生物中細菌生物量 (ATP) 和附著生物量 (葉綠素 a) 的測量值一起波動，並表明細菌種群的建立和維持依賴於附著生物。使用藻類生物量、DOC 和營養素作為細菌細胞密度的可能預測因子對肯塔基州和密西根州的 69 條溪流進行評估，發現藻類生物量是最好的預測因子，但這種關係在低藻類生物量時並不明顯（Rier 和 Stevenson，2001 ）。.

雖然生物膜可以在光明和黑暗中形成，因此可以在石頭的底部，沉積物剖面內甚至在洞穴內形成（Simon et al. 2003），但生物膜的結構和功能在淺色和黑暗環境中表現出明顯的差異。將開放有陽光的河道中的生物膜與黑暗洞穴內的生物膜進行比較，記錄了前者有更大的溶解有機碳(DOC)攝取（Romani et al. 2004）。光生長的生物膜由於其較高的藻類生物量、滲出物和酶基質的發育，支援了更大的生物量和細菌活性。相比之下，黑暗中生長的生物膜高度依賴於其他有機物營養的供應和質量，並且在吸收不穩定分子方面更有效。事實上，來自溪水的不穩定溶解有機碳(DOC) 可能在初始定殖期間在細菌生長中發揮重要作用，而來自藻類的溶解有機碳(DOC)可能會在生物膜發育的後期階段增強細菌生長（Sobczak 1996）。

生物膜很容易在樹葉和木材表面形成。在紐約州上游的一條北方河流中，白樺木表皮上的微生物生物量和外顯酶積累比楓葉樹更大（Golladay和Sinsabaugh 1991），這表明木材可能是溪流中生物膜發展的重要場所。McNamara和Leff（2004）使用瓊脂底物測試了幾種細菌物種在楓葉樹不同分解階段對滲濾液的反應，該基質允許滲濾液通過計數細菌的濾芯擴散。 對葉滲濾液成分的反應不同，例如對酚類化合物的耐受性，這表明微生物組合的組成如何影響其利用不穩定、耐分解和抑制化合物混合物的能力。對循環中層沉積物中樹組織滲濾

液吸收的測量發現，大多數溶解有機碳具有生物利用度，並且通過外推賓州White Clay Creek的細菌對溶解有機碳的需求，可以支援多達一半的群落呼吸（Wiegner et al. 2005）。Tank和Webster（1998）報告說，與參考溪流相比，在排除凋落物的溪流中木材生物膜中的微生物呼吸、真菌生物量和細胞外酶活性更高，這表明與葉子和木材基質相關的微生物之間對碳或營養物質的競爭。

溶解有機碳的生物利用度（測定為每毫克溶解有機碳產生的1微克細菌生物量）範圍超過兩個數量級（Meyer，1994 ），隨溶解有機碳來源的組成、養分、水流和其他環境因素而變化因素，並可能與微生物群落組成的變化有關。營養擴散人工基質上生物膜的發展表明，細菌類群對溶解有機碳（葡萄糖、葉浸出液和藻類滲出物）和無機營養素（硝酸鹽和磷酸鹽）的各種組合的反應不同，並且這些反應模式隨季節變化（Olapade 和 Leff 2005）。 最大的反應是葡萄糖，一種高度不穩定的釋放低分子量(LMW)形式的溶解有機碳。 與不穩定的(單寧酸)和天然葉滲濾液溶解有機碳來源相比，用不穩定溶解有機碳處理時，地下細菌群落的胞外酶活性也最高（Findlay et al. 2003）。

微生物對陸地供應的溶解有機碳的反應支援溶解有機碳(DOC)生物利用能力隨集水區植被和流道而變化的預期。沿著森林溪流的溪邊微觀世界中的底棲微生物群落對陸地衍生溶解有機碳的增加立即和積極回應，對從上層土壤中提取的溶解有機碳比從深層土壤中提取的溶解有機碳更是如此（Kreutzweiser和Capell，2003）。Findlay等人（2001）比較了紐西蘭北島Whatwhata集水區的牧場，原始森林和松樹種植園的排水量，以評估集水區植被對溶解有機碳支援細菌生長的能力的影響。來自牧場表面流路的水支持細菌產量是牧場地下水的兩倍，並且從地表流中檢測到三種植物類型之間的差異，但從地下水中沒有檢測到差異。

當豐富的碳源支援高微生物產量時，營養物質可能會限制微生物的產生。木材生物膜上的微生物呼吸回應於參考流中的養分添加而增加，但在排除凋落物的流中沒有增加，這表明在沒有分解落葉及其微生物菌群的情況下，養分固定化降低，因此養分利用能力更高（Tank和Webster 1998）。對北美十個溪流中生物膜藻類和真菌的營養限制進行比較發現，真菌對營養添加的反應比藻類更大，儘管對於自養生物和異養生物，N限制比P限制更常見（Tank and Dodds 2003）。

Battin等人（2004）使用河邊水槽觀察慢速和快流速度城市下的生物膜發育，發現慢速城市有利於較厚的生物膜，其中碳的內部循環更為重要，基於溶解有機碳攝取和微生物生長速率。對底物異質性的處理導致 維吉尼亞山麓溪流底棲生物膜的呼吸急劇增加，這可能是由於近床流速和湍流強度的變化（Cardinale et al. 2002 年b）。

生物膜研究主要集中在與水流有一定接觸的表面，對沉積物和低流變區生物膜的作用知之甚少。沉積物的滲透能力和入滲水的水力停留時間將強烈影響水

體溶解有機碳與孔隙水的交換量。 Battin（2000）表明，水流速會影響溶質向表面生物膜的運輸，更高的速度有助於克服材料交換的擴散限制。至少在某些情況下，顆粒有機碳的可用性而不是溶解有機碳的滲透可能決定低流微生物代謝（Brugger et al. 2001）。對細菌產生的大量研究的綜合記錄了與沉積有機物質含量的顯著正相關關係（Cole et al. 1988）。Findlay等人（1986年b）報告說，靜水區地區沉積物中的每日細菌產量比美國東南部兩條黑水河的沙質地區高一個數量級，對應於地點之間有機物含量的差異。同樣，阿巴拉契亞山泉（Crocker和Meyer 1987）和賓夕法尼亞-西爾韋尼亞溪流（Kaplan和Bott，1989）的細菌產量高於兩條黑水河，沉積有機物質在以前的地點也更高。

顆粒有機物與溶解有機物對沉積物中細菌生產的相對貢獻 將隨每個供應、潛流路徑和水停留時間而變化 (Findlay 和Sobczak 2000)。在托斯河 (Toss River) 的潛流間隙內，瑞士的一條礫石流，最高的細菌產量發生在以地表水流入為主的間隙內，並且在較深的沉積層中觀察到細菌豐度衰減 (Brunke和Fischer 1999)。幾種潛流無脊椎動物分類群的豐度、分類群豐富度和無脊椎動物總密度與細菌豐度和產量相關，表明消費者對資源的反應。在德國施普雷河，沉積物中的細菌生產率 $(1.3\text{-}5.4\ \mu g\ C\ cm^{-3}\ h^{-1})$ 比水體 $(0.9\text{-}3.9\ \mu g\ C\ L^{-1}\ h^{-1})$ 高，並且細菌呼吸足夠高以代謝保留在沉積物中的大部分有機碳（Fischer 和 Pusch 2001）。評估潛流流道對 Sobczak和 Findlay（2002）在河床下方沉積物中獲取溪水 DOC 的可用性，對位於礫石壩橫斷面上的井中的 DOC 和氧氣濃度進行了採樣，負水力梯度表明地表水下湧（圖 7.14）。大約 38-50% 的地表水 DOC 被去除，並且 DOC 沿流道的下降伴隨著氧氣濃度和細菌活性的降低，這表明 DOC 去除是由於細菌代謝。單位表示mg L^{-1} = mg/L。

在低地河流中，沉積物往往更細，水循環不那麼自由，河床內的微生物代謝很可能顯示出垂直剖面，如果沉積物是垂直分層的，則更是如此，如果沉積物正在移動，則更不明顯。基於沉積物中有機碳的快速周轉(Fischer等,2002) 得出結論，沉積物動力學顯著促進低地河流中的有機碳代謝，從而強烈影響整體的代謝 生態系統。 Romani 和Sabater（2001）比較了西班牙東北部地中海溪流中石頭和沙質基質上生長的生物膜，觀察到表層生物膜中的細胞外酶活性高於上層生物膜，這表明與礫石相比，砂質基質中有機碳的可用性要高得多，並且砂地棲息地對 有機物加工的可能更重要。

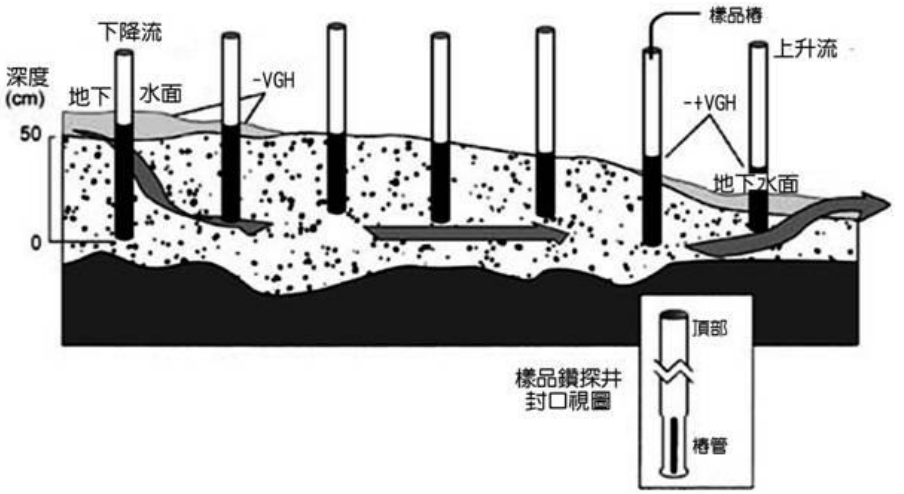


圖 7.14 沿水流路徑設置的採樣井，以評估 DOC 從水體到底棲生物膜的轉移。負垂直水力梯度(VHG)表示向下湧出地表水的同時正梯度(+VHG)表示的上湧水潛流。(轉自 Sobczak 和 Findlay

7.3.3 浮游細菌

河流水體中的異養細菌從屬於溶解有機碳庫的有機分子中獲取生物碳。浮游細菌的生產預計主要在低地河流中很重要，那裡的細菌倍增時間可能超過沖刷率，前提是溶解有機碳具有足夠的質量和數量並且其他環境條件有利。然而，水體中的微生物產量通常遠低於底棲產量。就前面提到的施普雷河而言，沉積物中的細菌產量比水體中的細菌產量高出近三個數量級。浮游細菌的產量估計在 至少兩個數量級（圖 7.15），範圍從 $0.14\text{-}0.52\mu g\ C\ L^{-1}\ h^{-1}$ 在美國東南部、亞馬遜和奧里諾科盆地的黑水河中（Benner et al. 1995 ，Castillo等人al. 2004) 到 $40\text{-}75\ \mu g\ C\ L^{-1}\ h^{-1}$ 在人為富集的河流中，如俄亥俄州的 Maumee 和 Ottawa (Sinsabaugh et al. 1997)。浮游細菌豐度值的變化小於細菌產量，在阿拉斯加的庫帕魯克河中介於$0.05x\ 10^6$ 個細胞$m\ L^{-1}$之間，在哈德遜河和萊茵河等更受干擾的系統中介於 $5x10^6$ 個細胞 $m\ L^{-1}$之間，（Findlay 等人）al. 1991, Admiraal 等人 1994)。

除了溶解有機碳的數量和質量外，可能影響浮游細菌生產的環境變量還包括營養物質、溫度和pH 值。當用作碳源的有機物的營養含量較低時，更高的營養可用性可以直接提高細菌的產量，從而迫使細菌從其他地方獲取營養 (Findlay 2003)。養分供應還可以通過提高初級生產和碳供應來間接有利於細菌生產。向原位培養的浮游細菌樣品中添加各種營養素組合表明 亞馬遜盆地清水河流(Farjalla et al. 2002 ）和奧里諾科Río Orinoco盆地瓜亞納地盾流出的清水和黑水河流中的磷限制（Castillo et al. 2003 ）。在亞馬遜河的一條黑水支流 Rıo Negro 中，通過同時添加葡萄糖、銨和磷（Benner et al. 1995 ）提高了細

菌的產量，這表明碳、氮和磷可用於大約是細菌所需的化學計量比。溫度的影響反映在細菌代謝的季節性變化中，在溫暖的月份具有更高的值（Edwards 和 Meyer 1986，Findlay 等人 1991）。 pH 值的影響是不明確的，因為一些研究表明細菌胞外酶會受到酸化的負面影響（Benner et al. 1989 ，Schoenberg et al. 1990 ）；然而，一些胞外酶在低 pH 值下表現出最佳狀態(Mu¨nster et al. 1992 ）。低 pH 值也可能影響溶解有機碳對細菌的可用性，因為細胞膜對親水性化合物的滲透性更強，而在極低的 pH 值下，腐殖質化合物變得更疏水，因此成為滲透性較低的底物(Edling和Tranvik 1996）。

溶解有機碳質量和組成可能是限制浮游細菌生產的最重要因素。事實上，細菌產量與總溶解有機碳的相關性很少見（Findlay 2003），可能是因為細菌產量反映了不穩定溶解有機碳的數量而不是總量（Findlay 等人 1998）。證據表明，包含 溶解有機碳的異質分子混合物的某些成分比其他成分更容易獲得，並且在多項研究中報告了 LMW 溶解有機碳的優先去除（Kaplan 和 Bott，1982 年；Meyer et al. 1987 年；Kaplan 和 Bott，1989 ） .肽和醣類支持大部分細菌生產，這些化合物具有高生物利用度的證據，可以游離或與腐殖質分子形成複合物（Foreman 等人 1998 ，Findlay 和Sinsabaugh 1999 ）。生物利用度還與脂肪族的比例有關 ic化合物，在藻類和水生植物滲濾液中比在木本植物滲濾液中更豐富 (Sun et al. 1997)。然而，有證據表明細菌可以利用富含芳香成分的腐殖質（Moran 和 Hodson 1990， Tranvik 1990，Wetzel 1995），但與 LMW 溶解有機碳相比生長效率較低（Amon 和 Benner 1996）。

直接測量不穩定溶解有機碳的量是困難的，因為溶解有機碳由許多不同的化合物組成，其中許多化合物的特徵尚未得到很好的表徵（Volk et al. 1997 ，Seitzinger et al. 2005 ）。溶解有機碳不穩定性會隨著其來源和分子類型的不同而變化（Findlay 和Sinsabaugh 1999），並受到營養有效性和細菌組合組成的影響(Cottrel和Kirchman 2000，Findlay 2003）。此外，輸入的時間尺度可能有很大差異，從高度偶發的風暴引起的運輸到有機物質逐漸浸出到河道或相鄰的沉積物中。儘管已使用不同的方法來直接測量單個化合物的濃度或 DOC 的來源，但不穩定溶解有機碳的數量通常是通過延長培養過程中的細菌產量和呼吸作用來估算的（Meyer et al. 1987 年；Amon 和 Benner，1996 ）。溶解有機碳不穩定性也被測量為溶解有機碳濃度的下降，這是由於分批培養中的細菌攝取（Meyer et al. 1987 ）或在生物膜反應器中隨著時間的推移保持本地細菌種群（Kaplan 和 Newbold，1995 ，Volk et al. 1997 ） .人們還可以通過測量細胞外酶的活性將溶解有機碳組成與細菌生長聯繫起來，因為當生物碳受限時它們是底物可用性的指標（Sinsabaugh et al. 1997 ）。

基於分批培養中細菌生長的不穩定溶解有機碳可用性估計表明，平均 19% 的河流 溶解有機碳是不穩定的，儘管在黑水河流中該值可能 <1%(Søndergaard 和Middleboe 1995）。因為這項研究包括一些接受廢水輸入的歐洲大河流，所以 19% 的不穩定溶解有機碳 的平均值可能不代表較少受干擾的河流。 Amon

和 Benner (1996) 估計亞馬遜地區 1.4–7.5% 的溶解有機碳是不穩定的。根據分批孵化中溶解有機碳的消失，del Giorgio 和 David（2003 ）估計在 1-3 天的孵化期間平均消耗了 10% 的河流溶解有機碳；與湖泊和海洋系統相比，這一估計值較低，可能是因為 DOC 在陸地景觀中的起源及其進入河流系統的流動路徑為土壤中的加工提供了充足的機會。使用生物膜反應器，Volk 等人。(1997) 估計源頭流中平均有 25% 的溶解有機碳是不穩定的；不穩定部分的組成包括腐殖質(75%)、碳水化合物 (30%)、氨基酸 (4%) 和溶解有機碳 > 100 kDa (39%)。碳水化合物主要是多醣，與大多數氨基酸一樣與腐殖質化合物結合。雖然只有25%的溪水 腐殖質化合物在生物反應器中被消耗，它們佔不穩定溶解有機碳 的很大一部分 (75%)，這與腐殖質是難處理的一般觀點相矛盾。

儘管大量生態系統中有機碳和養分的供應可能在很多時候限制了浮游細菌的生長，但水體中的微生物呼吸和高級序河流的沉積物可能足以礦化大量的溶解有機碳。哈德遜河下游幾乎總是二氧化碳過飽和，這是呼吸作用超過產量的證據，並且 溶解有機碳濃度隨著下游的進行而下降，這是其通過微生物活動礦化的證據（Cole 和 Caraco 2001）。在大河流的下游，大量的運輸中的有機碳通過二氧化碳逃逸返回到大氣中。這些結果表明，儘管部分溶解有機碳可能通過細菌生產併入水生食物網，但更多的河流溶解有機碳通過河流內呼吸作用轉化為二氧化碳。

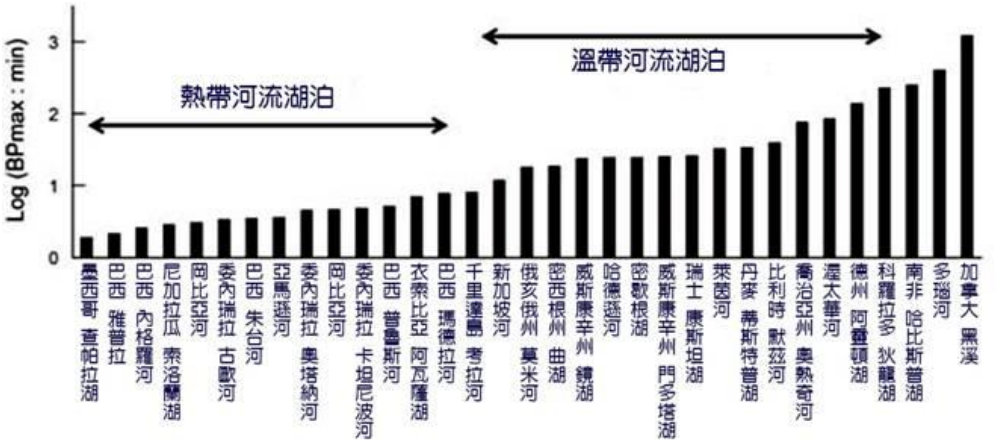


圖7.15 細菌產量(BP)的年度變化以最大值來衡量：幾個淡水系統的最小值。對數轉換應用於垂直軸以減小比例。(從Castillo等人2004年轉載。)

7.4 小結

源自溪流和周圍景觀的顆粒物和溶解有機物是河流食物網的重要基礎資源。相對於來自活的初級生產者的路徑，基於碎屑的能源路徑可能特別重要，在陸地樹冠遮蔽的小溪流中以及在具有廣泛洪泛區的大型湍草河流中。粗、細和溶解有機物來自無數的來源。落下或被風和重力輸送到溪流中的葉子、果實和其

他植物產品是主要的粗有機物輸入，昆蟲和大型動物的屍體和糞便也有貢獻。大多數細有機物起源於較大顆粒的破碎，特別是陸地植被，並且同樣被輸送到通道中或通過溪流中較大顆粒的分解產生。土壤水通常是溶解有機物的主要來源，溶解有機物是生物利用度差異很大的異質分子庫。非生命有機物作為基礎資源的品質和可及性通常取決於細菌或真菌的存在，其降解活性可以改變有機物對攝食動物的適口性或可及性。微生物是有機物途徑的關鍵介質，有助於有機物的加工和溶解有機物的吸收，並顯著增加大小消費者可用的能量。

溫帶地區的秋天落葉森林溪流的主要粗有機物輸入，熱帶地區的颱風攜帶集水區大量的樹木、泥砂與垃圾，腐爛是粗有機物處理的主要模型。作為有機物或碳基質的葉子在潮濕時迅速釋放溶解有機物，並很快被微生物和無脊椎動物定殖，從而增強碎屑和礦化。原始葉子被轉化為幾種產品，包括細菌和碎食動物生物質、細有機物、溶解有機物、營養素和二氧化碳。 葉片分解率差異很大，因此，向溪流食物網供應的粗有機物雖然是季節性脈衝的，但比所有葉片都有相似分解率的情況要少。溫度、氧氣可用性和營養供應是影響分解過程的關鍵環境變數。微生物，特別是真菌的定殖對葉片分解以及葉片的營養價值至關重要，儘管隨著顆粒尺寸的減小，細菌發揮了更大的作用，並且葉片粉碎無脊椎動物的存在也很重要。當排除有害無脊椎動物時，分解過程會顯著減慢。

細有機物是<1 mm 顆粒的無定形集合，源自內陸溪流藻類、粗有機物分解、藻類脫落細胞、無脊椎動物糞便顆粒和源自陸地環境的碎片。生物膜中溶解有機物的吸收為細有機物生產提供了另一種途徑。黑蠅幼蟲吃掉細菌和非常小的細有機物也能產生比它們攝入的一些物質粒徑更大的糞便顆粒，說明產生有機顆粒的另一種途徑。與粗有機物相比，細有機物的來源、處理和最終結果的解釋較少。儘管河流中粗有機物的分解是研究得最好的途徑，但細有機物似乎可能起源於許多其他來源。由於細有機物的體積小，細菌在微生物加工中可能比真菌更重要。

溶解有機物通常是河流水中最大的有機碳匯，並且主要由於微生物的吸收而被摻入有機物中。土壤和地下水是溶解有機物從陸地植被和濕地輸送到河水的主要途徑，而從葉子和藻類和高等植物的細胞外釋放的滲濾液可能是時間上重要的下游來源。因為它由生物可利用的、不穩定的，也許還有抑制性化合物的異質混合物組成，所以總溶解有機物是微生物代謝的不良預測指標。溶解有機物通過非生物和生物過程從流水中去除，溶解有機物在生物膜中的吸收似乎最大，生物膜是 細菌，真菌和藻類的共生組合，在對生物碳和營養物質的需求中協同和對抗相互作用。由於生物膜嵌入酶基質中，因此細胞裂解和細胞外釋放產生的外顯酶和滲出物通過低擴散速率保持在矩陣內，從而使微生物從可用的化合物中受益，並可能允許細菌將能量從酶生產轉移到細胞生長。生物膜可以在黑暗中發育，在這種情況下，藻類的貢獻可以忽略不計，但是當生物膜內的藻類產生旺盛時，異養微生物受益最大。基質上的生物膜開發以及懸浮顆粒有機物的較小程度在很大程度上取決於不穩定溶解有機物化合物的前提，在某

些情況下還取決於營養可用性。低分子量(LMW)溶解有機物如葡萄糖可以極大地刺激微生物的攝取和生長，目前最有效的溶解有機物生物利用能力測定是通過微生物反應。

顆粒有機物物和溶解有機物是幾乎所有生態系統中的重要能源，並且經常成為主要能源。碎屑和相關的微生物生物量，以及藻類和其他初級生產者，構成了無脊椎動物、魚類和其他消費者在溪流食物網中佔據的各種營養水準的基礎資源。現在，我們轉向消費者的多樣性以及控制其有效性的飼料適應性，這些適應與本章和上一章中描述的多樣化生產者和碎屑資源有關。