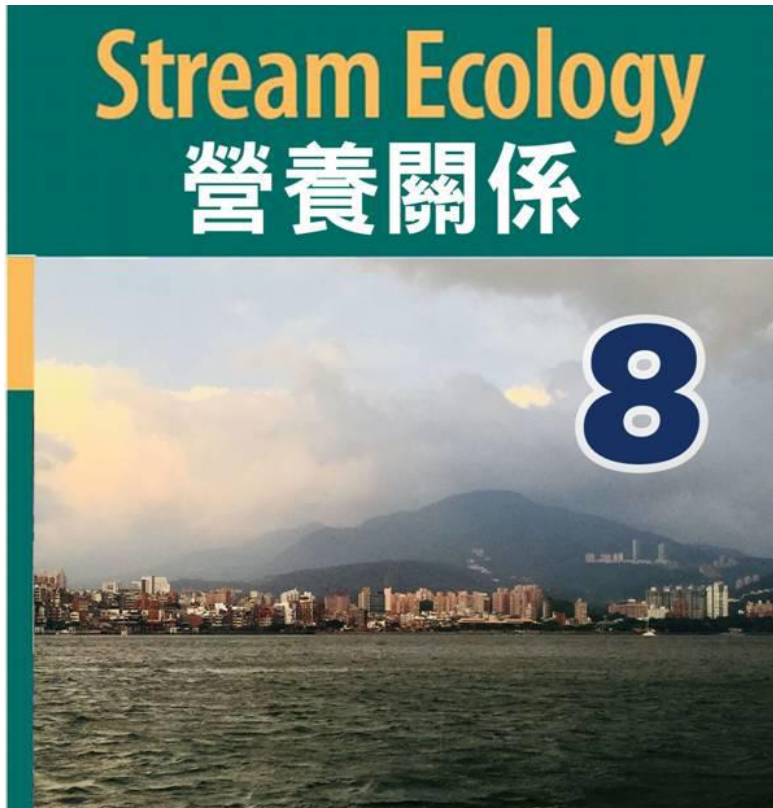




河流生態學 八 林雨莊學習筆記

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

第八章 營養關係

構成河流食物網的消費者和資源網絡得到了來自溪流內外的各種能源供應組合的支援。這些包括藻類和高等植物的生物資源，以及顆粒有機物（POM）和溶解有機物（DOM）的非生物資源。微生物是有機物可用性的重要介質，越來越多的證據表明它們作為資源對大小消費者的重要性。

此外，以陸地節肢動物墜落和洄遊魚類的卵和屍體為形式的能源補貼有助於支援許多溪流動物群。在溪流範圍內提供的所有能量也不會在該範圍內消耗，因為動物匯移動，下游輸出、昆蟲與鳥類出現和魚蟹長距離運動將為遠處的生態系統提供能量。

河流生態系統中的營養組織可能是複雜和模糊的。許多消費者是多噬性而不是單噬性，並且在他們的飲食中表現出相當大的重疊。無脊椎動物的腸道內容物通常難以區分，因此這些消費者的特徵往往是食草動物或食碎屑動物的不特定類型。至少在溫帶水域，絕大多數魚類都吃無脊椎動物。

因此，雖然一個特定的物種可以僅僅根據它吃的東西來分類：食草動物、肉食動物，食碎屑動物等。由此產生的類別是有限的，因為它們在攝食角色之間幾乎沒有區別。然而，可以通過根據食物的獲得方式來區分營養角色，而不僅僅是根據食物的獲取方式來進一步解決。當幾個物種消耗共同資源並以類似的方式獲得它時，它們被認為是同一同功群(Guild)的成員。因此，直接從底部捕獲無脊椎動物獵物的魚類將與另一種食用相同獵物但從水體中捕獲它們的物種佔據不同的同功群。

同功群的概念很有用，因為它為溪流中的無脊椎動物和脊椎動物消費者提供了合理程度的攝食角色細分，其中高度的多食性阻礙了僅使用食物類型的充分細分。同功群中的特定物種可能會隨季節或地理而變化，人們認為，對營養功能幾乎沒有影響。

當無脊椎動物根據吃什麼和如何獲得資源分為營養同功群時，我們將這些類別稱為功能性營養組（FFG）（Cummins1973），但含義是相同的。重要的是要注意，不同無脊椎動物功能群的成員可能消耗相同的資源：例如，細顆粒有機物（FPOM）可以從水體中捕獲或從沉積地點收集。主要區別不在於資源，而在於有機體獲取資源的方法。

從歷史上看，對營養(Trophic)關係的研究一直強調較大的動物消費者，但對微生物作用的日益認識加上方法學的進步導致對微生物食物網重要性的更好理解。特別是生物膜已被證明是重要的能量複合物，其中藻類和微生物緊密結合，能夠利用從陽光和有機物中獲得的能量，因此自養和異養途徑可以緊密相連。微生物種群的最小消費者是原生動物和微後生動物，這些仍然是河流食物網中研究不足的組成部分。

8.1 微生物食物網

細菌和真菌利用非生物有機物作為碳（C）來源，促進微生物的產生並將碳再礦化為二氧化碳。

在POM的情況下，例如分解葉子，微生物活動可以通過軟化組織使大消費者更容易接近有機基質，例如切碎葉的昆蟲，並且真菌和細菌本身是碳的容易同化來源。微生物對溶解有機物DOM的吸收為豐富的碳源進入河流食物網提供了途徑。對湖泊和海洋系統的研究（Pomeroy和Weibe 1988）以及最近的河流和溪流研究（Hall and Meyer 1998）證明，通過微生物食物網的碳流通量比以前認識到的要大得多。

微生物的產生可以被那些能夠攝取單個細胞和生物膜的生物體直接消耗，或者可以通過與較大的顆粒（包括細有機物FPOM和粗顆粒有機物CPOM）的結合來攝取。攝入單個細菌細胞意味著在最終到達大型無脊椎動物和魚類之前，先是小而大的微觀消費者的食物鏈，這增加了原始微生物生產在很大程度上在“微生物迴路”中消散的可能性。

因此，一個關鍵問題是，微生物食物網是否主要因其自身及其在回收營養物質和再礦化碳方面的作用而引起關注，或者它是否也作為能量通向更高營養水平的途徑也很重要。目前的證據支援這兩種可能性。

微生物生產，特別是細菌（人們早就認識到真菌與葉子碎片一起被大型無脊椎動物消耗）的可能主要消費者是小型動物。這些是原生動物和後生動物（*Eumetazoa*、水螅）長小於0.5mm，可能小至10微米。大型無脊椎動物的早期幼年如果屬於這個大小範圍，則可以作為“暫時歸屬”小型動物包括在內。這些是動物群中經常被忽視的組成部分，可能貢獻了河流生態系統多樣性和豐度的一半或更多，特別是由於輪蟲和搖蚊的幼蟲（Robertson et al. 2000）。大多數小型動物類群，包括原生動物（*Protozoa*）、腹毛動物（*Gastrotricha*-鮑蟲）、輪蟲（*Rotaria*）、線蟲（*Nematoda*）、微渦蟲（*microturbellarians*）、小型寡毛類動物和微甲殼類動物（橈足類），可能在懸浮狀態或基材表面上移動覓食，以細菌或塗有生物膜的小顆粒為食。

很少有研究檢查這種餵養聯繫，儘管Perlmutter和Meyer（1991）記錄了*Harpacticoid*橈足類水蚤等對細菌的大量消耗。一些研究表明，鞭毛蟲和纖毛蟲能夠對河床沉積物（Bott和Kaplan 1990）和水體（Carlough和Meyer 1990）中的細菌施加顯著的放牧壓力。直接食用小型動物的有效性可能隨組合的組成而變化，並且已經發現當存在大型纖毛蟲和輪蟲時會更大（Borchert and Bott 1995）。小型動物群中的捕食者-獵物聯繫也很少被研究，儘管從輪蟲、橈足類、寡毛類動物、微渦蟲、蠕蟲和線蟲中已知許多捕食性習性的分類群。小型動物的較大成員可能被捕食性無脊椎動物所吞噬，例如捕食性搖蚊幼蟲（Schmid和Schmid-Araya 1997），較大的捕食者，如石蛾幼蟲（Lancaster and

Robertson 1995)，甚至被魚類吃掉。由於小型動物群的成員體型小且身體柔軟，評估它們在捕食者腸道中的存在顯然是一個挑戰，由此產生的數據是定性的而不是定量的（Schmid-Araya和Schmid 2000）。

水體內的細菌產生通常不多（圖7.15），儘管它在較大的河流中可能很重要，特別是那些有洪泛區和感潮帶的河流（Meyer 1990）或接受有機富集（Admiraal et al. 1994）。然而，即使在對懸浮細菌最有利的假設下，底棲細菌也主導著群落呼吸（Edwards et al. 1990）。一些濾食性動物能夠直接捕獲細菌細胞，包括軟體動物、微甲殼動物和蚊蠅幼蟲，但水體細菌的產生對河流生態系統的大消費者是否重要是值得懷疑的，相反，細菌產生的主要功能是碳礦化。

在底棲食物網中，生物膜的存在以及細菌細胞與沉積物和基質上的POM的結合促進了大消費者直接攝入微生物生物質（Lodge et al. 1988, Meyer 1994）。這可能允許微生物C繞過漫長的食物鏈，並以足夠的數量到達大型無脊椎動物，從而顯著促進支援更高的營養水準，正如在Coweeta水文實驗室添加¹³C乙酸鈉的全流標記小溪的底棲細菌所很好地證明的那樣（Hall and Meyer 1998）。

這個標籤很快出現在整個食物網中，包括無脊椎動物捕食者。大型無脊椎動物的碳的0%至100%來自細菌，這一數量與無脊椎動物腸道中無定形碎屑的百分比顯著相關（圖8.1），因此生物膜很可能是通過消耗細有機物FPOM和粗有機物CPOM顆粒偶然攝入的。

細菌碳的同化也可能是由於消耗了「粘液」內分泌的細菌外聚物，並通過掠過基質表面而消耗。用高度不穩定的溶解有機碳（DOC）富集河流生態系統提供了與更高營養級直接聯繫的進一步證據。

當通過添加葡萄糖在小溪流中增加生物可利用碳的量時，與對照相比，表層細菌的密度，生長和呼吸在治療範圍內增加，並且搖蚊幼蟲的生長速率也增加（Wilcox et al. 2005）。圖 8.2 總結了我們目前對河流食物網中微生物生產與小型底棲動物之間關係的最佳理解（Schmid-Araya 和 Schmid 2000）。微生物網中營養環節的數量受其成員的小尺寸影響很大，尤其是細菌細胞的大小，約為 0.5 毫米(mm)。

微生物網中營養鏈的數量受到其成員的小尺寸的強烈影響，特別是細菌細胞的大小，約為0.5微米。由於很少有懸浮覓食者能夠捕獲這種大小的顆粒（Wotton 1994），鞭毛蟲（5微米）和纖毛蟲（25微米）攝入細菌為這種能量到達更大的消費者提供了微消費者途徑。另一方面，與表面微層中的生物膜相關的細菌可能被表面薄膜的底棲消費者和使有機物和相關微生物直接通過其腸道的沉積物餵食者直接攝入。顯然，細菌生產和大型無脊椎動物消費者之間的營養轉移數量可以是一個或多個，對能量耗散產生重大影響，這可能因水體和

底棲棲地而異。

可以想像，在一些棲息地，微生物(*Protozoa*)和後生動物網(*Metazoa*)是相連的，而在另一些棲息地，微生物循環是一個能量匯，在內部耗散從溶解和顆粒碳源獲得的任何能量。闡明微生物環的「連結與匯」作用的大小是水流洛蒂生態學中的一個重要挑戰。

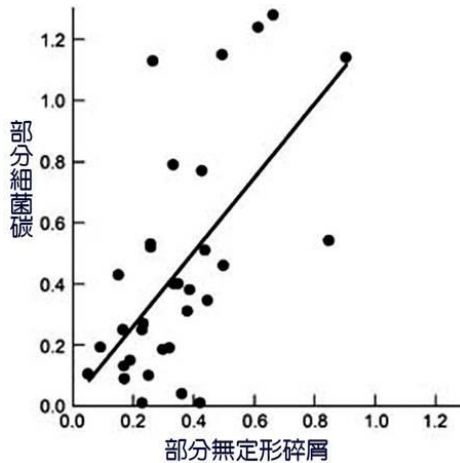


圖8.1來自細菌的無脊椎動物碳組分與無脊椎動物腸內無定形碎屑組分之間的關係。(摘自Hall and Meyer1998。)

8.2 無脊椎動物的攝食作用

河流生態系統無脊椎動物的攝食作用根據食物來源和食物獲取機制進行分類，這反過來又與消費者的形態和行為適應有關（表8.1）。這些FFG

（Cummins1973，Merritt和Cummins2006）反映了溪流中發現的四種最重要的食物資源：周生植物(附著藻類)，粗有機物CPOM，細有機物FPOM和被捕食的小動物。碎食動物以粗有機物CPOM為食，收集(濾食)動物以水體或河床的細有機物FPOM為食，刮食動物以附著藻類為食，捕食動物以動物獵物為食。但是，這種分類有局限性。大多數大型無脊椎動物可能在其早期作為收集者，因此功能性營養組FFG名稱最適合晚期。FFG分類通常在屬的水準上，提出了物種水平差異的問題。食物資源沒有乾淨地分離；例如，富含真菌的葉子可能支援藻類的表面膜，並且生物膜不能很好地納入功能性營養組FFG分類。

*FFGs 功能性營養組(functional feeding groups)

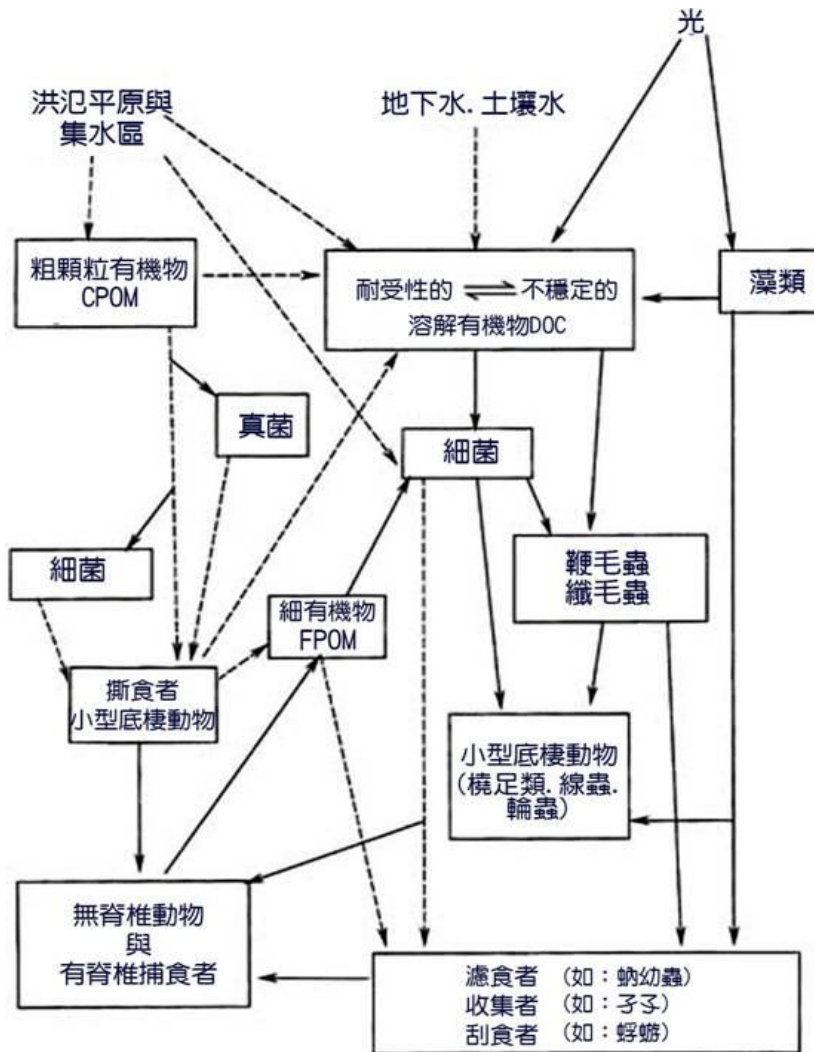


圖8.2 河流食物網強調了動物群和微生物生產的作用。虛線是微生物網上的流動。(摘錄自Schmid-Araya和Schmid 2000，改編自Meyer1994。)

儘管如此，功能性營養組FFG已被證明是一種有用和持久的分類系統，許多分類群都有表格摘要（見Merritt和Cummins 2004，Tachet et al. 2002，Poff et al. 2006）。將大型無脊椎動物組合視為功能性營養組FFG集合的能力為瞭解那些食物資源普遍存在提供了寶貴的見解，並使人們能夠觀察不同生物群體對環境變數的反應。這些資源的分佈和豐度受到溪流或河流的大小、陰影、基質和前面討論的許多其他變數的影響，並且有人認為，從源頭到河口，食物資源的相對可用性可以預測地變化（Vannote et al. 1980）。

因此，食物網也應該以可預測的方式變化：陰影的溪流上游將有利於消耗POM的生物，而食藻動物應該在沒有陰影的溪流中繁衍生息，細顆粒濾食動物可能在大而渾濁的河流中佔主導地位（圖1.7）。功能性營養組FFG比率也有望

成為河流生態系統屬性的指標。例如，新陳代謝主要來自自養的生態系統應該具有較高的刮食動物與碎食動物和濾食動物的比例（Merritt et al. 2002）。

表8.1河流中無脊椎動物的功能性攝食組(FFG)。參見Cummins和Klug(1979)的進一步說明。

餵食角色	食物資源	進料器官	舉例
碎食者	粗有機物，樹葉為主；和相關的微生物群，尤其是真菌	咀嚼和挖啃	毛翅目的幾個科屬、鞘翅目、甲殼綱水甲蟲；一些雙翅目、蝸牛
碎食者/吞食者	木質粗有機物和微生物群，尤其是真菌；主要利用表層	如上	雙翅目中的偶然類群、鞘翅目、毛翅目、鱗翅目
濾石者/懸浮物進食者	細有機物和微生物群，尤其是水體中的細菌和小型自養生物	使用剛毛，專用過濾器官或網和分泌物收集顆粒	網旋毛翅目(網石蛾幼蟲)，黑蠅科和其他雙翅目，一些星翅目
收集者/沉澱物進食者	細有機物和微生物群，尤其是細菌和生物膜	收集表面沉積物，攔截無定形物質，挖掘軟質沉積物	許多蜉蝣目，雙翅目和鞘翅目
草(藻)食者	附著藻類，特別是矽藻；和生物膜	搜尋，抓取和攔截改造	蜉蝣目和毛翅目的幾個科屬，雙翅目，毛翅目和鞘翅目
	大型植物	挖孔	石蛾幼蟲
捕食者	動物獵物	咬和刺	蜻蜓目，一些鞘翅目，毛翅目，雙翅目和鞘翅目

8.2.1 粗有機物 CPOM 的消費者

圖8.3描繪了溫帶小溪流典型的碎食動物-粗有機物CPOM聯動。也已經描述了導致葉片粗有機物CPOM消失的一系列事件（第7.1節），下面詳細闡述了微生物在影響該資源的營養品質方面直接或間接發揮的關鍵作用。在水生植物枯死後，濕地和較大河流中可用的粗有機物CPOM以非常相似的方式進入分解體營養網（Polunin 1984）。木材是粗有機物CPOM中最粗糙的；很少有分類群能夠消耗這種材料，其利用速度非常慢（Anderson et al. 1978）。

被稱為碎食動物的無脊椎動物在林地溪流中消耗秋葉是涉及粗有機物CPOM的最廣泛研究的營養途徑（Cummins and Klug 1979），並將作為我們的模型。以腐爛的葉子為食的無脊椎動物包括甲殼類動物（尤其是端足類動物、等足類動物、小龍蝦和淡水蝦）、螺類和幾類昆蟲幼蟲。後者包括雙翅目幼蟲（Tipulidae）和毛翅目(石蛾類)的幾個科（Limnephilidae，Lepidostomatidae，

*Sericostomatidae*和*Oeconesidae*)和襁翅目(*Peltoperlidae*, *Pteronarcidae*和*Nemouridae*)。水生昆蟲幼蟲和端足類動物的碎葉活動得到了特別深入的研究(表8.2)。

蚊蠅幼蟲和許多石蛾幼蟲吃葉子的所有部分,包括葉肉和葉脈,而石蛾幼蟲避開葉脈,主要集中在葉肉上的角質層和表皮細胞上(Ward and Woods 1986)。螺類的齒舌和微甲殼動物鉤蝦的口器在刮擦較軟的組織方面最有效,較大的甲殼類動物(蟹、蝦)能夠撕裂併吞噬較大的葉子碎片(Anderson和Sedell 1979)。

碎食動物對食物的選擇基於葉子的幾個特徵,如韌性、營養成分、植物化學防禦的存在以及微生物的分解調節程度(Graca 2001)。葉子的營養品質與微生物密切相關,微生物對葉子分解有很大貢獻。已經付出了很多努力來確定微生物如何直接(作為食物)和間接(通過改變基質)為粗有機物CPOM消費者的營養做出貢獻,以及這些碎屑動物具有消化其飲食中各種成分的能力。與微生物未定殖的葉子相比,無脊椎動物碎屑餵食者無疑的更喜歡被微生物定殖過“調節”的葉子。當呈現榆樹葉時,與正常定殖葉相比,榆樹葉被高壓滅菌或用抗生素培養以抑制微生物生長,微甲殼動物鉤蝦消耗了更多的後者(Kaushik and Hynes 1971)。

隨後的工作證實,在調節階段對葉子的偏好最大,大致對應於微生物生長最大的時期(Arsuffi and Suberkropp 1984, Suberkropp and Arsuffi 1984)。對消費者的好處包括將攝入的葉子生物質轉化為消費者生物質的更高效率和更高的個體增長率。

比較來自熱帶和溫帶地區的碎食動物的偏好試驗,這些碎食動物提供了有條件(微生物處理過)的(葉子浸沒在溪流中2周)和來自溫帶和熱帶樹木的無條件(微生物未處理過)葉子,發現所有碎食動物都更喜歡有微生物處理過的葉子而不是無微生物處理過的葉子,無論碎食動物或葉子的起源區域如何(圖8.4)。

此外,當提供有條件(細菌偏好定殖)的葉子時,所有葉子都生長得更快(Graca et al. 2001)。

考慮到溫帶樹赤楊的葉子在許多研究中已被證明是首選食物,而熱帶多肉的大戟科最受偏好。更令人驚訝的是,觀察到微甲殼動物鉤蝦在條件葉中沒有表現出偏好,在樺木科和大戟科植物上生長的碎食動物在存活率和生長率上沒有差異,這表明葉片調理比葉子類型更重要。相比之下,在澳洲進行的一項研究發現,儘管後者的碳氮比(C/N)比較低的C/N比率和假定的後者品質更高,但碎食動物更喜歡本地桉樹葉而不是甘蔗葉或尾稈草的葉子。

當僅供應桉樹葉時,石蛾幼蟲*Anisocentropus kirramus*表現出低消耗和同化率(Clapcott和Bunn 2003)。同化率(assimilation rates)=淨光合作用等於總光合作用減去呼吸作用。

綠色和衰老的葉子在苯酚、木質素和營養成分方面有所不同，因此它們作為食物的品質也不同。另一種幼蟲，鱗狀造口，在綠色葉子上生長得比衰老葉子慢，沒有一個達到成熟，而70%的幼蟲飼養衰老葉子達到成蟲階段（Kochi和Kagaya 2005）。然而，同時提供衰老和綠葉的幼蟲比僅提供衰老葉的幼蟲具有更快的生長速度，這可能是由於綠葉的氮（N）含量較高。

淡水蝦*Xiphocaris elongate*被發現更喜歡無患子科的葉子而不是蕁麻科的葉子，儘管它們的二級化合物含量和硬度較高，顯然是因為無患子科葉子的木質素含量較低（Wright和Covich 2005）。

微生物可以通過至少兩種不同的方式增強葉子的適口性和營養品質（Barlo'Lcher 1985）。一種稱為微生物產生，是指向底物中添加微生物組織、物質或排泄物。由於真菌菌絲體和混合微生物群落的同化效率已被證明超過60%，而有條件和無條件葉片的值平均接近20%（Barlo'Lcher 1985，Martin和Kukor 1984），有跡象表明微生物中每單位質量的營養成分可以比葉片基質高幾倍。微生物的第二個潛在作用是微生物催化，它包含了使葉子更容易消化的所有變化。

這包括將底物部分消化成碎屑動物能夠吸收的蛋白質亞基，以及產生攝入後保持活性的細胞外酶。Barlo'Lcher（1985）指出，結構碳水化合物（纖維素、半纖維素和果膠）可能被微生物部分消化成中間產物，然後無脊椎動物的腸液能夠降解。事實上，微甲殼動物鈎蝦更喜歡用熱氯化氫(HCl)部分水解的葉子（Barlo'Lcher and Kendrick 1975）。

Barlo'Lcher（1982）還表明，從分解的葉子中提取的真菌細胞外酶在前腸pH值下在微甲殼動物的腸道酶存在下保持活性長達4小時，表明攝入的細胞外酶可以說明消化酶。

一些碎食動物可能能夠主動區分真菌和葉子材料。在淡水碎屑動物端足類鈎蝦和等足類潮蟲的飼養試驗中，Graca等人（1993）發現這兩個物種都區分真菌菌絲體，真菌定殖和未定殖的葉子材料。*A. aquaticus*選擇性地消耗真菌菌絲體，而*G. pulex*優先以葉材料為食，對於後者，真菌作為葉片材料的改性劑似乎更重要。使用放射性示蹤劑分離微生物與底物對個體生長的貢獻的實驗證實，大部分能量是從葉子中獲得的。Findlay等人（1984，1986年c）使用放射性標記的食物來源和DNA合成抑製劑證明，淡水等足動物*Lirceus*中只有15%的呼吸C和石蠅*Peltoperla*中的25%是通過消耗微生物（主要是真菌）來滿足的。此外，雖然昆蟲幼蟲可能缺乏合成纖維素分解酶的能力，但Sinsabaugh等人（1985）使用放射性標記的纖維素底物證明，切碎葉的昆蟲確實能夠消化和同化植物細胞壁酶。Sinsabaugh等人（1985）推斷，翼翅目中的巨石蠅，攝入的細胞外酶和大蚊*Tipula*後腸獨特的直腸葉中的內共生體(endosymbionts)有助於消化。切碎葉子的甲殼類動物會產生酶，增強它們消化陸地來源的落葉的能力。端足類*G. pulex*在肝胰腺中產生酚氧化酶和纖維素酶活性，而在等足類*A.*

aquaticus 中，這些酶由內共生細菌產生（Zimmer和Bartholme 2003）。

與落葉相關的藻類和生物膜細菌可能對碎食動物的營養有很大貢獻。從實驗流中排除落葉迫使人們更多地依賴生物膜，碎食動物石蠅和大蚊分別從細菌中平均從細菌中提取了32%和14%的碳，可能以細菌外聚物的形式（Hall和Meyer 1998）。碎食動物還可以從葉片生物膜上生長的藻類中獲得碳，其中藻類可以提高葉片生物膜的食物品質，並通過釋放滲出物刺激微生物的產生，從而促進碎食動物的生長（Franken et al. 2005）。

然而，真菌貢獻了與腐爛的葉子相關的大部分微生物生物量，即使在細菌相對於真菌的重要性可能增加的大河流中，真菌生物量也大大超過細菌生物量（Baldy et al. 1995）。

先前討論過了木材作為河道中的地貌因數、改變流量和增加棲地多樣性的重要性。木材可以貢獻15-50%的落葉林溪流中的總落物，在針葉林地區甚至更多（Anderson和Sedell 1979）。木材被認為是一種次要的能量來源，因為很少有無脊椎動物直接以它為食，木材似乎是一種糟糕的食物。雖然木材的重要性在下游逐漸降低，而且利用速度非常緩慢（與葉子的停留時間相比，停留時間至少為數年至數十年），但木材為許多物種提供了食物和棲息地。Anderson等人（1978）在富含木材的溪流中發現了大約40個與這種資源相關的分類群。突出的水生噬木體包括一種搖蚊（*Brilla*），它是新落下的樹枝上韌皮部的早期殖民者，兩種在浸水木材的微生物調節表面鑿出的物種（*elmid*，*Lara*和*caddis*，*Heteroplectron*），以及一種大蚊（*Lipsothrix*），它消耗了幾乎分解的木質材料。與樹葉相比，無脊椎動物在木頭上的作物生物量每公斤基質低約兩個數量級。

雖然昆蟲幼蟲可能缺乏合成纖維素酶的能力，但 Sinsabaugh 等人。（1985）使用放射性標記的纖維素底物證明，切葉昆蟲確實能夠消化和吸收植物細胞壁多醣。

Steedman和Anderson(1985)對通過腸道的材料的顯微鏡檢查觀察被吃掉的木材沒有變化；據推測，幼蟲受到木材表面微生物群及其分泌物的滋養。

毫不奇怪，水甲蟲生長非常緩慢，需要4-6年才能成熟。在紐西蘭排乾松樹林的溪流中，木纖維佔石蛾（*Pycnocentria funerea*）腸道含量的很大一部分（63%），穩定同位素分析也表明，其大部分營養來自松木（Collier and Halliday 2000）。在密西根州和明尼蘇達州農業環境中的溪流中，木材相對稀少，木材的存在增加了動物多樣性（Johnson et al. 2003）。從營養的角度來看，木材可能主要作為休息和餵食平臺（Dudley and Anderson 1982），以及生物膜發育的場所，因此是刮食動物的食物來源（Hax and Golladay 1993）。在Johnson等人（2003）的研究中發現的主要與木材相關的分類群中，大多數是收集者，捕食者不成比例地常見。

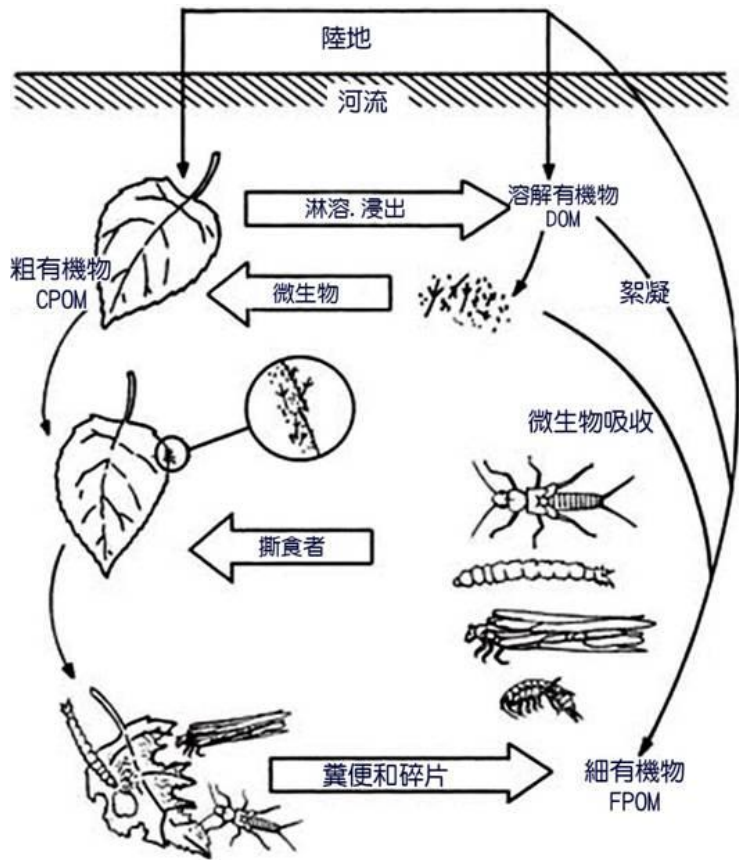


圖8.3 碎食者 - 在溫帶落葉林中的一條小溪的CPOM鏈接。物理磨損、微生物活動(尤其是真菌)和無脊椎動物碎食者會將大部分CPOM破碎為較小的顆粒。化學浸出、微生物排泄和呼吸釋放DOM和CO₂，但大部分原始碳作為糞便和碎片狀物質進入其他碎屑池。(摘自Cummins和Klug1979。)

表8.2 兩個物種的粗有機物進食策略。(Adapted from Barlocher 1983.)

	鉤蝦等微節肢動物	大蚊幼蟲
進食方式	刮食葉片表面	嚼全葉
腸道pH值和消化生物化學	前腸微酸 自身的酶和真菌外酶攻擊葉片的碳水化合物	前腸和中腸呈高鹼性(最高11.6) 導致高蛋白活性，但使真菌外酶失活，因此對葉片碳水化合物
效率	以低代謝成本高效處理條件良好的葉片	較少依賴調節階段，可能擅長提取蛋白質，但代謝成本高
飼養生態及其	高度移動	行動不便

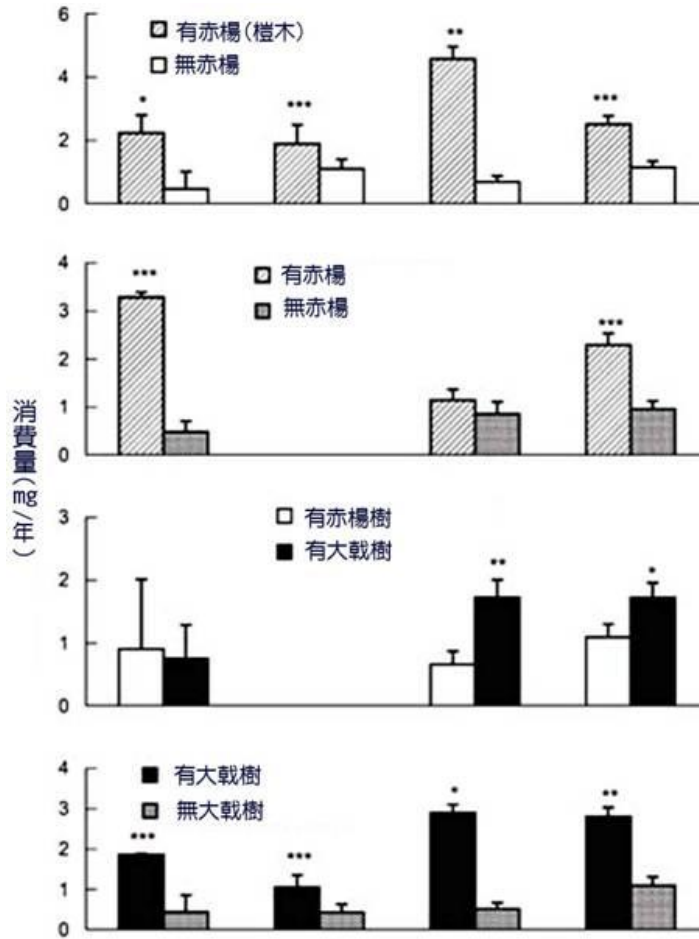


圖 8.4 區域碎食者對於有條件和無條件的葉片的偏好。顯示平均值和一個標準差。

熱帶 (*Nectopsyche argentata* 長角石蛾, *Phylloicus priapululus* 角龍石蛾) 和溫帶 (*Sericostoma vittatum*, *Gammarus pulex* 絲口石蛾), 對於熱帶大戟樹(*Hura crepitans*) 和溫帶赤楊樹 (*Alnus glutinosa*) 有條件和無條件葉子的碎食偏好。*=P<0.05 ; **<0.01 ; ***<0.001 ;

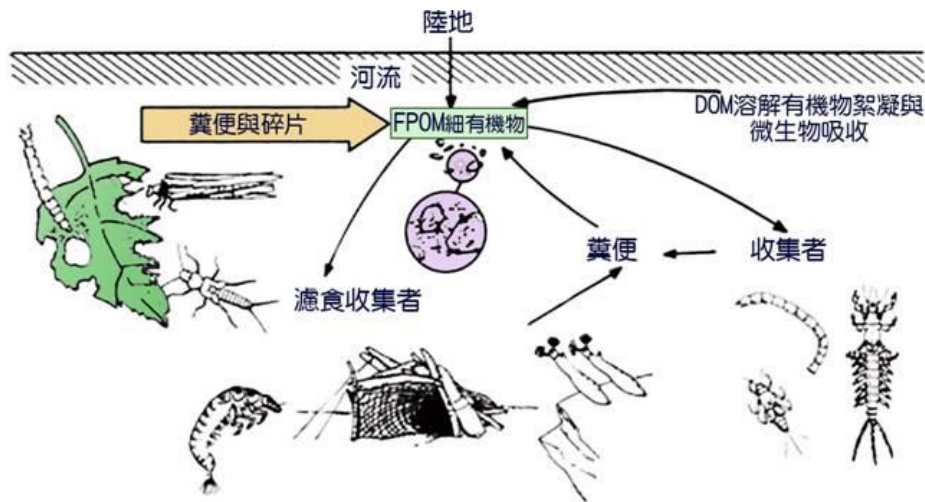


圖8.5 溫帶落葉林中的一條小溪的收集者-細有機物鏈接。小於1mm的碎屑顆粒的來源包括粗有機物碎片，地面輸入物，動物糞便，脫落的藻類細胞和生物膜材料。細有機物和相關微生物通過過濾器進食從水體中攝取，並通過收集者-收集者從河床中攝取。(Reproduced from Cummins and Klug 1979.)

8.2.2 細有機物的消費者

濾食動物與細有機物的鏈接（圖 8.5）取決於從懸浮液中或底棲物中捕獲的細顆粒有機物數量。正如先前討論過的，細有機物FPOM 是一種特徵不明的食物來源，它的來源有多種。被認為質量最豐富的類別包括脫落的附著藻類和生物膜，以及粗有機物 CPOM 分解時產生的顆粒。枝角類、橈足類等懸浮攝食動物的形態和行為特化是多種多樣的，並且得到了充分研究（Wallace 和 Merritt 1980），而沉積攝食的機制似乎不那麼複雜（Wotton 1994）。

石蛾包含網石蛾、鱗石蛾、管石蛾、紋石蛾等，石蛾的幼蟲幼稱為石蛾以各種優雅和複雜的設計吐絲編織有機物的撈網。大多數織石蛾都是被動濾食性動物，在石繭巢外的位置構建網，有一些網充當過濾陷阱或作為沉積陷阱，幼蟲在其中起伏產生水流(Phylocentropus，Wallace 和 Malas 1976)。濾食性水生昆蟲在網孔大小和網的微生境位置方面差異很大（Wallace 等人 1977 年，Wallace 和 Merritt 1980 年）。布朗等人。(2004) 研究了 *Hydropsyche* 網絲的特性 *siltalai*，發現它的拉伸強度非常低，使其成為最弱的天然絲網之一；然而，它相對於它所承受的力來說是堅固的，並且具有很高的可擴展性，在斷裂之前它的長度會增加一倍。有證據表明，較大網眼的捕網往往在較高的速度下被發現並捕獲較大的獵物，而細網眼網出現在低速的微棲地中並保留較小的顆粒（Wiggins 和 Mackay 1978）。*Arctopsychinae* 的成員編織粗網，捕獲大量動物獵物和較大的碎屑，並且往往出現在源頭。*Macronematinae* 出現在較大的河流中，結網並捕獲小顆粒。*Hydropsychinae* 的網眼大小適中，分佈更廣，可

能由於利用的資源範圍廣，屬也更豐富。

Edler和 Georgian (2004) 檢查了石蛾對於有機物粒子捕獲的效率（網目尺寸160 - 29微米）和 *C. sparna* （150 - 207微米）通過釋放不同大小的食物，包括微甲殼動物-鹵蟲 *Artemia nauplii* 的無節幼體（平均長度528微米）和玉米花粉（平均直徑84微米）和構樹葉片碎粒（約12.5微米）。

儘管懸浮液中更小的顆粒更容易獲得（圖 8.6），但兩種石蛾都攝取了更多的最大顆粒，但也保留了小於網孔的顆粒。選擇性捕獲較大的顆粒可能會帶來能量回報，這一點得到了 石蛾網保留比水中存在的顆粒尺寸（1-25 毫米）更大範圍的顆粒尺寸（1-40 毫米）的發現的支持（Brown et al. 2005）。由於一些捕獲的顆粒小於 石蛾網的網眼尺寸，因此顆粒對絲的粘附顯然對整體顆粒保留有一定作用。

令人印象深刻的石蛾幼蟲網只是水生無脊椎動物中頻繁和反復出現的從懸浮液中捕獲顆粒的許多專門適應性改造之一（Wallace 和 Merritt 1980）。黑蠅幼蟲（雙翅目）是高度特化的懸浮有機物濾食者（圖 8.7）。對它們進行了廣泛研究，因為成蟲包括重要的疾病媒介和有害生物（Malmqvist等人，2001 年）。黑蠅幼蟲附著在快速、通常較淺的水中的基質上，並將它們成對的頭扇（觸毛束）延伸到水流中（Chance 1970，Currie 和 Craig 1988）。顆粒顯然被初級風扇上的粘性物質捕獲，初級觸毛束是主要的懸浮液供給器官，而次級和中間觸毛束的作用是減慢和偏轉顆粒的通過。通過下頷刷和唇刷毛的梳理作用去除食物，進一步適應過濾存在，並且缺乏一些黑蠅物種來刮擦底物。進食時觸毛束打開，其他時間關閉（Crosskey 1990）。Chance (1970) 研究的四種物種攝入的顆粒從 <1 到 >350 毫米。現場研究通常報告說，大多數攝入的顆粒直徑小於10 毫米（Merritt 等人，1982 年）。

黑蠅幼蟲周圍流場的可視化表明它們將觸毛扇束定位以獲得最大的過濾效率，並且可能能夠操縱流動渦流以增強進食（Chance 和 Craig 1986，Lacoursiere和 Craig 1993）。Palmer 和 Craig (2000) 認為在快速流動、富含顆粒的水中出現的黑蠅幼蟲會傾向於具有多孔射線結構的強觸毛束，而在緩慢流動、無顆粒的水中發現的幼蟲往往具有複雜結構的弱風觸毛束。儘管黑蠅幼蟲懸浮飼養的適應性明顯優雅，但這絕不是唯一採用的飼養模式。Currie 和 Craig (1988) 指出，使用下頷骨和上唇刮擦底物是第二重要的幼蟲飼養方法，不包括缺乏頭頂兩把觸毛束和專用刮擦器的物種。此外，黑蠅幼蟲偶爾會攝取動物獵物，Ciborowski等(1997) 證明黑蠅幼蟲在僅提供 溶解有機物時也會生長。這種多樣性是一個有用的提醒，即使那些對特定營養作用表現出高度專業化的分類單元也可能具有很大的多功能性。

如第 7.2.1 節所述，黑蠅幼蟲不僅對它們過濾非常細小顆粒的能力很重要，而且對它們產生糞便顆粒也很重要（Wotton 和Malmqvist 2001）。在北美溪流，特別是在黑蠅聚集非常密集的湖泊輸出處，據報導每天有幾噸碳的糞便顆

粒負荷(Malmqvist等人，2001 年)。

這些顆粒在懸浮時可用於濾食動物取食，並在沉澱後用於留給濾食動物。當 Wotton 等人(1998) 通過在湖泊輸出溪流中添加油漆誘導黑蠅幼蟲產生標記的糞便顆粒，搖紋幼蟲、寡毛類線蚓和黑蠅幼蟲的內臟含有豐富的標籤，在蜉蝣幼蟲和等足類Asellus中發現較少量。

糞便顆粒可能是 FPOM 的一個未被充分認識的來源。糞便通常包含未消化的食物，並且通常會結合成離散的顆粒，儘管有些是分散的（Wotton 和 Malmqvist 2001）。顆粒大小因生產它們的動物的大小而異，在原生動物中可小至 6 - 9 微米。雖然大多數生物產生的糞便顆粒比它們攝入的食物小，但一些懸浮飼養者（如黑蠅幼蟲）可以攝取非常小的食物，因此產生的糞便顆粒比它們攝取的食物大。

其他雙翅目昆蟲科的代表適應在流水中懸浮進食，包括大蚊、細紋和搖蚊科（Wallace 和 Merritt 1980）。

一些搖蚊用集水區建造管道或洞穴，並通過身體起伏產生水流；其他如溪邊搖蚊Rheotanytarsus則通過外殼前端的肋狀結構支撐的粘性分泌物被動地懸浮進食。

雙殼類軟體動物是有效的濾食動物，能夠使用類似篩子的改良鰓和粘液過濾和捕獲顆粒，從它們的呼吸水流中去除非常小的顆粒（10 微米或更小）。雙殼類動物可以從水柱中去除大量的細有機物，包括碎屑、浮游細菌、浮游植物和浮游動物 (Strayer et al. 1999)。Roditi等1996報告說，斑馬貽貝以相同的速度去除浮游植物和非食物顆粒，但其他研究表明，貽貝細有機物池中具有選擇性。基於穩定同位素分析，Nichols 和Garling (2000) 確定，蚌是淡水軟體動物的主要群體，它們使用細菌作為它們的主要碳來源，儘管在腸道中發現了藻類並提供維生素和植物甾醇。Christian et等人(2004) 還發現，基於穩定同位素和消化酶分析，貽貝正在使用細有機物的細菌部分作為食物來源。儘管傳統上雙殼類動物被視為懸浮物，但 Raikow和 Hamilton (2001) 報告說，溪流龜類 80% 的食物來自沉積物，而 20% 來自懸浮物。這些淡水蚌可能正在消化懸浮或底棲有機物的微生物和藻類成分，而不是大塊物質。

濾食動物飼養細有機物的機制可能不太多樣化，或者對該主題知之甚少。儘管如此，這種飼養作用在大多數河流生態系統中的個體和物種數量上都有很好的體現。在更快的溪流中的大型無脊椎動物中，蜉蝣、石蛾、黑蠅幼蟲、甲殼類動物和腹足類軟體動物的代表是重要的沉積物進食者。在緩慢的水流和細小的沉積物中，人們還期望找到寡毛類、線蟲和小型底棲動物的其他成員。如果這些動物都以相同的方式進食並食用相同的食物，那將是令人驚訝的。除了它們特殊的食物採集形態外，這些類群在產生粘液的能力、活動能力和體型、消化能力以及它們是生活在地表還是生活在沉積物中也各不相同。容易被刮食動

物消化的生物膜可能讓消費者無需攝入大量物質即可滿足他們的能源需求。

對於攝入混有沉積物的低質量顆粒有機物的動物而言，情況並非如此。許多沉積物餵食者“大量餵食”，每天處理其體重一到許多倍的沉積物，並吸收它們攝入的一小部分。穴居蜉蝣 *Hexagenia limbata* 每天攝取超過 100% 的乾物質 (Zimmerman and Wissing 1978)。對溪流中 FPOM 沉積飼養者的同化效率的估計很少，但對碎食昆蟲的大量研究表明同化效率在 10-20% 的範圍內（範圍：1-40%，McDiffett 1970，Golladay 等人 1983）和每天的攝入量超過一個體重。亞利桑那州 Sycamore Creek 的 FPOM 收集者的同化效率估計為 7-15%，他們每4-6小時消耗相當於其體重的物質 (Fisher 和 Gray 1983)。

在碎屑的食物價值差異很大這一合理假設下，人們可能會問，底床沉積濾食者是否會適應不同的餵食機會。

Taghon 和 Jumars (1984) 認為，選擇可以通過差異攝取來完成，這通常涉及口腔區域的一些顆粒排斥方法，或基於消化生理學和腸道保留時間的差異消化。可以快速吸收的優質食物應該有利於高進食率和較短的保留時間，而進食應該緩慢以允許更長時間消化劣質食物。Calow (1975a) 證明了兩種淡水腹足動物的攝取率和吸收效率之間存在反比關係。

飢餓時，蝸牛會減慢食物通過肝胰腺的速度，肝胰腺是吸收和消化的主要場所。改變食物質量對腸道滯留時間的影響顯然因食物質量而異。Calow (1975b) 發現草食性帽貝 (*Ancylus fluviatilis*) 增加了它對劣質食物的保留時間（預期結果），但食腐蝸牛 (*Planorbis contortus*) 則相反。可能是當食品載體高度硬質時，如木質素，必須快速處理材料以獲得容易去除的表面微生物，而不是試圖從幾乎不可消化的底物中提取能量。

總之，沉積物飼養者是流水中餵食功能群組 FFG 中了解最少的，部分原因是缺乏對飼養機制的分析，部分原因是對 FPOM 來源和途徑的理解存在缺陷。

一些分類群可能會濾食和碎食之間投機地轉變（例如，鈎蝦），並且，其他介於收集 FPOM 和放牧容易去除的附著藻類之間。有證據表明，沉積物餵養在水生無脊椎動物幼蟲早期階段很常見，隨著它們長大，它們會佔據其他更專業的同功群。顯然，對這種餵養作用還有進一步研究的空間。

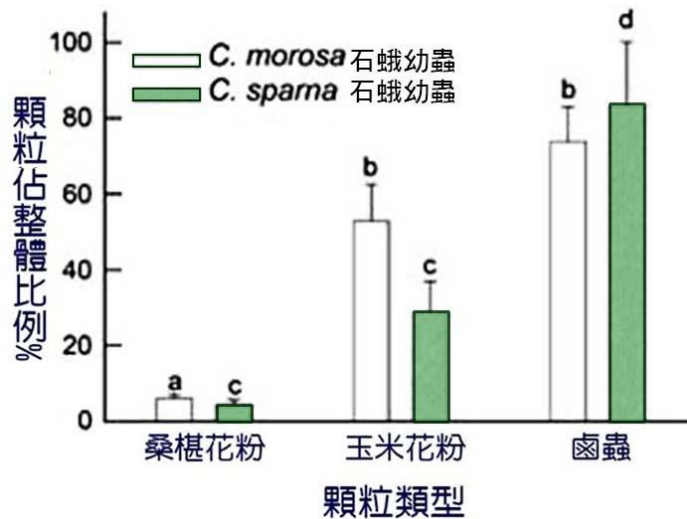


圖8.6 兩種網紡石蛾(*Ceratopsyche morosa*)和 (*C. sparna*)的五齡幼蟲腸道中發現的顆粒佔整體比例。。(摘自Edler和Georgian2004。)



圖8.7 (a)黑蠅幼蟲(vi殼複合體)的典型過濾進食姿態。幼蟲體隨著水流速度的增加而從垂直方向向下游逐漸變大，並沿縱向旋轉90度至180度，如沿著腹側神經索的線所見。配對的頭枕的位置是上下，而不是並排放置。邊界層(U下降到主流流量的90%以下的深度)開始於大約上部頭扇的高度(Chance and Craig 1986)。(b)頭扇的細節：左圖：從下方看黑蠅幼蟲的頭部，頭扇完全打開；中圖：小絨毛邊緣。右圖：黑蠅幼蟲長與短的纖毛。(Reproduced from Crosskey (1990) and SEM photographs of DA Craig.)

8.2.3 食草動物

食草動物-附著藻類和穿刺動物與水生植物的聯繫（圖 8.8）是無脊椎動物攝取活的初級生產者的主要途徑。後者主要指的是姬石蛾幼蟲（*Hydroptilidae*），它們刺穿藻絲的單個細胞並吸收細胞液（Cummins and Klug 1979）。對植食動物觀察的描述通常集中在附著藻類墊的屬性和無脊椎動物食草(藻)動物的模式上。附著藻類主要由矽藻、綠藻和藍藻組成，可能還有真菌、細菌、放射菌，在溪流水體中幾乎無處不在。草食性的範圍隨藻類生長形式而變化，並且由於我們將在稍後考慮的原因而在主要分類群之間有所不同，但似乎幾乎所有藻類都可以作為某些食草(藻)動物的食物。

食草(藻)無脊椎動物的形態特化包括石蛾幼蟲的刀片狀下頷骨、蝸牛的刺齒舌、一些蜉蝣的咀嚼口器和其他一些刷狀結構、姬石蛾幼蟲幼蟲的刺穿下頷骨等。這些分別被描述為刮刀、食草(藻)者和穿孔者。其他餵食功能組FFG 可能偶爾會攝取植物物質。採集者肯定會消耗鬆散的藻類以及微生物和碎屑（Lamberti 和 Moore 1984），而碎食者則受益於落葉表面附著的植物群（Mayer 和 Likens 1987）。漂流的矽藻和藻類也被懸浮濾食者捕獲，特別是那些具有精細篩分裝置的類群（*philopotamid* 石蛾，一些搖蚊和黑蠅幼蟲），甚至大多數紋石蛾幼蟲相對粗糙的網眼也保留了一些矽藻和藻類細胞。事實上，在北美昆蟲動物群中，至少有 6 個目和 38 個科注意到食用藻類（Merritt 和 Cummins 2004）。此外，食草(藻)動物的飲食構成隨許多因素而變化，包括年齡、季節、食物供應和位置（Lamberti 和 Moore 1984）。

有關扁蜉蝣功能形態和攝食行為的詳細研究，雖然它也被認為是收集者(濾食者)，但通常被歸類為刮食者，這說明了對進食角色進行分類的困難。McShaffrey和 McCafferty (1986)使用流通室、視頻、掃描電子顯微鏡，甚至構建其口器的可移動塑料模型，觀察到根據扁蜉蝣進食條件採用了不同的進食模式。

對於藻類和矽藻等附著物，扁蜉蝣下唇和上頷骨的一系列運動構成了一個刷牙周期。一個收集週期發生在鬆散碎屑的情況下，並涉及類似的進食運動，但口器並沒有緊緊地壓在基質上。此外，在存在大量懸浮顆粒的情況下，扁蜉蝣從根本上改變了它的行為，使用擴展的上頷須的頂端剛毛進行被動懸浮攝食。扁蜉蝣只有唇須和上頷須尖可以到達基質，這些是剛毛而不是硬化，因此刮是一種不適用的取食方式。McShaffrey和 McCafferty (1986) 更喜歡用術語“刷子”來表示使用剛毛從基質上去除物質的類群，並建議“刮刀”僅用於具有可以去除粘附物質的硬化結構的類群。

正如動物的進食方式不同一樣，附著藻類的成員在許多方面也不同，這會影響它們對特定食草(藻)動物的整體脆弱性。底棲藻類在生長形式和附著方式以及整體大小方面有顯著差異（圖 6.1），這一定會影響它們對特定種類食草(藻)動物的可用性。

例如，對加州溪流中食草(藻)動物密度的實地操作表明，具有收集濾食-採集口器的蜉蝣*Ameletus*對鬆散附著的矽藻最有效。相比之下，石蛾*Neophylax*粗壯、高度硬化的下頷骨對緊密粘附的矽藻有效 (Hill and Knight 1988)。

絲狀藻類顯然難以被食草(藻)昆蟲收穫或消化，因此它們主要作為新生長物被消耗 (Lamberti 和 Resh 1983, Dudley 等人 1986)。然而，對於蝸牛 *Lymnaea* 來說，絲狀綠藻提供了讓它非常令人滿意的食物 (Calow 1970)，它們既有用於收穫的齒舌，也有用於機械分解的砂囊。

餵食不同飲食的食草(藻)動物-食腐動物的同化效率是衡量各種食物營養價值範圍廣泛的有用指標。根據對 20 種水生昆蟲的 45 個已公佈值的審查，動物獵物的同化效率範圍為 70% 至 95%，各種藻類和附著藻類的同化效率為 30% 至 60%，以及 5% 至 30% 以碎屑為食 (Pandian 和 Marian 1986)。即使對於以附著藻類為食的單一物種，也會發生相當大的變化。首次添加到實驗室水流中時，蝸牛 *Juga silicula* 的同化效率高達 70-80%，但在研究過程中該值下降至低至 40% (Lamberti 等人, 1987 年)。這與附著藻類的組成從矽藻和單細胞綠藻向絲狀綠藻和藍細菌的轉變相吻合。同化效率的下降可能是細胞衰老和其他生理條件變化的結果，或者是由於附著藻類組合的連續變化導致的營養價值下降。***同化效率-動物將所吃的食物吸收轉化為生存能源的效率。**

用附著藻類飲食觀察到的廣泛同化效率至少部分是由於它們的結構和生化特徵。

蛋白質和脂質含量以及細胞壁厚度的變化可能是造成自養生物營養價值和適口性差異的原因。高碳氮比(C/N)比表示飲食不良，表明纖維素和木質素含量高，蛋白質含量低；一般來說，動物利用的碳氮比(C/N)比應小於17:1。

在此基礎上，附著藻類的成員似乎普遍適合 (C/N 範圍從 4:1 到 8:1)，而水生維管植物似乎營養不足 (碳氮比(C/N)從 13:1 到 69:1) (Gregory 1983)。根據附著藻類特徵與腹足類動物生長之間的跨地點對應關係，McMahon (1975 年) 得出結論，低 C/N 比和高有機物含量表明優質食物資源。飲食中氮含量的變化是 Pandian 和 Marian (1986 年) 評價的 20 種水生昆蟲類群同化效率的極其有效的預測指標。脂質含量是另一個可能影響食草(藻)動物營養和發育的變量。

大多數昆蟲無法合成多不飽和脂肪酸和甾醇，這表明它們飲食中的脂質含量對食物質量很重要。一隻蝸牛和一隻石蛾幼蟲在實驗室溪流中的密集放牧改變了附著藻類的脂肪酸組成，表明放牧可能對這方面的飲食質量有反應 (Steinman 等人, 1987)。Cargill 等人 (1985) 表明特定的脂肪酸是食腐石蛾幼蟲 *Clistoronia* 的重要飲食成分。

當河道水體中附著藻類供應不足，藍綠藻菌(*Cyanobacteria*)擔任淡水浮游動物的重要食物供應者。藍綠藻菌可能具有高蛋白質含量，但是藍綠藻菌使細胞壁

抵抗消化的多粘糖鞘、可能的毒素和絲狀生長形式都降低了它們作為水生動物群食物的價值。然而，來自大量食草(藻)動物的證據好壞參半。例如，在實驗室餵養試驗中，三叉尾蜉蝣*Tricorythodes minutus*吃並同化兩種藍綠藻菌(*Anabaena* 和 *Lyngbya*) (McCullough, 1979)，而等足蟲*Asellus* 和鈎蝦不會消耗*Phormidium* 膠鞘藻 (Moore 1975)。Orthoclad搖紋抑制了室外渠道中膠鞘藻和顫藻 *Oscillatoria* 的繁殖(Eichenberger和 Schlatter 1978)。因為對藍綠藻菌的研究主要使用絲狀形式而不是菌落或單細胞，所以後者的消耗情況鮮為人知。

食草動物通常對淡水水生植物不太重要。據 Wetzel (2001 年) 稱，只有不到 10% 的水生植物產品被活用。為水生植物提供結構支撐的堅韌細胞壁和高木質素含量是防止它們攝取和消化的有效屏障。屬於初級水生無脊椎動物群的草食性分類群通常是高等植物的無效食草動物 (Newman 1991)。然而，十足目甲殼類動物和某些陸生昆蟲可以減少沈水和浮葉類群的生物量。幾項研究發現小龍蝦顯著減少了沈水水生植物的豐度，儘管它們對出現的類群沒有明顯影響，可能是因為支持組織的數量更多(Feminella和Resh 1989)。小龍蝦還通過剪掉沉沒的水生植物的枝條而造成非消耗性損失，然後這些植物就會漂走。在威斯康星州北部的湖泊中，北美螯蝦*Orconectes spp.*改變了沈水水生植物的組合結構，主要是因為單莖物種比玫瑰狀生長形式更脆弱 (Lodge 和 Lorman 1987)。

有趣的是，無脊椎動物攝食水生植物的最顯著影響涉及主要來自陸生昆蟲譜系的食草動物。其中包括葉甲蟲和象甲蟲、水生和半水生鱗翅目、毛翅目昆蟲，以及專門的雙翅目昆蟲 (Newman 1991)。在喬治亞州 Ogeechee 河的一個地點，睡蓮葉甲蟲*Pyrrhalta*出沒，睡蓮*Nuphur luteum* 的葉子只持續了17 天，而在另一個沒有葉甲蟲的地方則持續了6個多星期 (Wallace 和 O'Hop 1985)。一些水生植物，包括水葫蘆鳳眼蓮和人厭槐葉蘋，可以變得非常豐富，以至於它們在世界範圍內造成嚴重的雜草控制問題，特別是在亞熱帶和熱帶地區。以槐葉蘋為食的巴西甲蟲是一種潛在的生物控制劑 (Barrett 1989)。

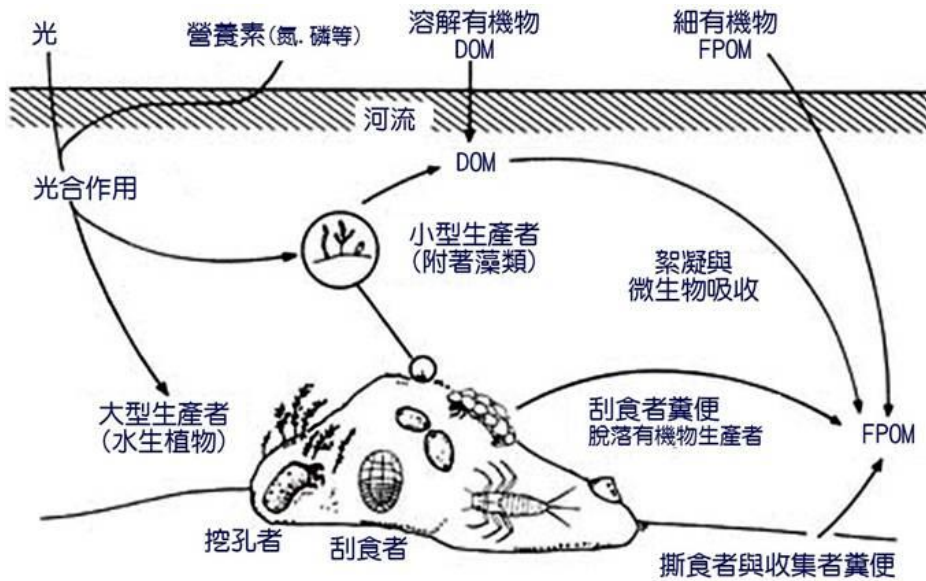


圖8.8 溫帶溪流的水生動物與植物之間的聯繫，食藻動物專刮食附著藻類，穿孔孔動物專吸食水生植物汁液。河床基質(石塊、沉木)表面的附著藻類-生物膜有機層根據消費者的進食方式被刮掉或瀏覽(掠食)。矽藻和綠藻、藍綠藻等是這種基礎食物資源的重要組成部分，但消費者也可能攝入碎屑、微生物甚至非常小的無脊椎動物。* Hydroptilidae石蛾幼蟲具備穿孔口器可穿刺大型藻類的細胞壁吸收細胞液。

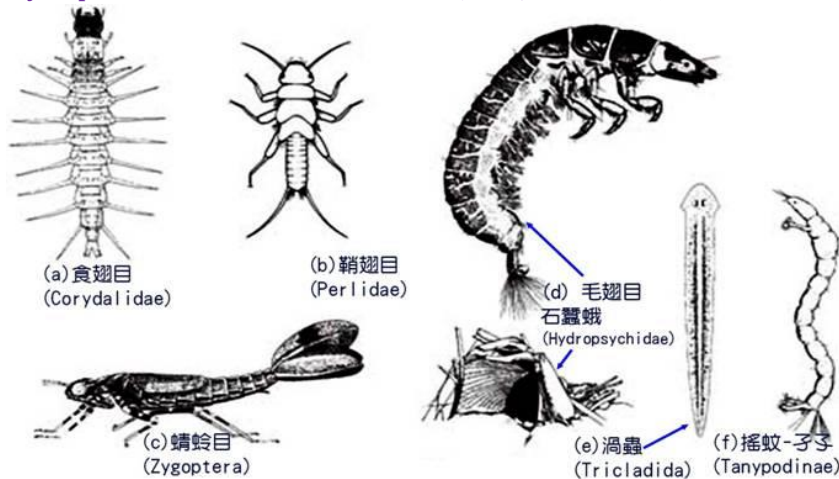


圖8.9 捕食者無脊椎動物的例子，包括那些消耗大量獵物的無脊椎動物，如(a)廣翅目-齒蛉、魚蛉(Corydalidae)和 (b)鞘翅目-石蠶(Perlidae)的若蟲；那些消耗中等大小獵物的動物，以(c) 蜻蛉目-蜻蜓和豆娘Odonata(Zygoptera)和(d)毛翅目-石蠶幼蟲 Trichoptera(Hydropsychidae)為代表；(e) 渦蟲類Turbellaria(Tricladida)和(f)搖蚊幼蟲 (Chironomidae、Tanytopodinae)捕捉更微小的獵物。(Figures a and d reproduced from Merritt and Cummins 2004; figures b, c, e, and f reproduced from Pennak 1989.)

8.2.4 無脊椎動物捕食

捕食者與獵物的聯繫（圖 8.9）無處不在。所有動物在其生命週期的某個階段都是被捕食的獵物，捕食性無脊椎動物有各種大小，從吞噬其他原生動物的原生動物到能夠吞食大型無脊椎動物和小魚的昆蟲和甲殼類動物等。

大多數捕食者會吞噬整個獵物或將其撕成碎片，但鵲蛇（雙翅目）和一些半翅目動物具有刺穿的口器（Cummins 1973）。伏擊狩獵與搜索之間還有其他區別（Peckarsky 1984），以及獵物是從懸浮物中獲得，如某些水生動物，還是嚴格從基質中獲得，如扁蟲。偶爾的捕食可能很普遍，特別是微型後生動物、原生動物和大型無脊椎動物早期生活史階段的攝入。這種未經計劃的食肉行為可能會提供許多無脊椎動物完成其生命週期所需的高質量蛋白質（Anderson 1976），也可能在微生物和大型消費者食物網之間形成重要聯繫。

機械檢測是一種廣泛而多樣的感知獵物的方式。在許多情況下，這意味著實際接觸，例如，與 *Dinocras* 石蠅中的觸角和四肢的剛毛邊緣就能飛灰很好的功效（Sjöström, 1985）。

水中或捕獲網的振動也可作為信號，如半翅目 *Notonecta* 划蝽（Lang 1980）捕獲水面上的獵物，以及織網的石蛾幼蟲檢測其網中獵物的振動（Tachet 1977）。視覺線索對無脊椎動物捕食者來說可能不太重要，因為眼睛發育不全，許多物種棲息在裂縫中或白天不活動，但是蜻蛉目、一些異翅目和消赤目甲蟲更依賴視覺（Peckarsky 1984）。

根據觀察，基斑蜻蜓幼蟲水蜚會響應機械或視覺提示攻擊蜉蝣若蟲，但機械提示是主要的並且不需要接觸，而化學提示顯然無效（Rebora 等人，2004 年）。事實上，獵物的化學檢測只對水皿和龍蝨的少數捕食性昆蟲很重要。

棲息在湖中的渦蟲對其等足類獵物能表現出化學感應反應（Bellamy 和 Reynoldson 1974），據推測，棲息在溪流中的渦蟲也會這樣做。水螅蟲主要通過機械感受和視覺定位獵物，但它也會在獵物調節的水中變得更加靜止，這表明化學檢測促進了區域限制搜索行為，也可能會提高遭遇率（Proctor 和 Pritchard 1990）。坐等獵物接近攻擊範圍之前保持不動的捕食者，或者等獵物落網的石蛾幼蟲（Townsend 和 Hildrew 1979），或如扁蟲利用粘液痕跡捕獲獵物（Adams 1980）。通常埋伏的蜻蛉目也會跟踪獵物（Johnson 和 Crowley 1980），這可能受飢餓程度的影響。

無殼石蛾幼蟲 *Rhyacophila nubila* 從隱蔽位置捕獲了敏捷的蜉蝣若蟲，而它在隨機搜索時捕獲了久坐不動的黑蠅幼蟲（Otto 1993）。

Sjöström (1985) 的研究報告說，*D. cephalotes* 石蠅能在黑暗中搜索，但主要是在非常低的光線下靜坐等待的捕食者。來自自身捕食者的風險是最可能的解釋，儘管獵物逃跑的能力可能是一個額外的因素。捕食者通常在飲食上一

視同仁，捕捉它們遇到的任何小到足以制服的東西。捕食者偏向於消耗比其他獵物更多的某些獵物的方面包括感官能力、覓食模式和獵物捕獲的行為機制。對於獵物，身體、生活方式和行為的許多方面都會影響它們的脆弱性。

捕食者和獵物的這些特徵不容易分開。根據對食肉無脊椎動物飲食的許多研究，通常基於腸道分析和行為觀察，體型、獵物可用性和獵物脆弱性在決定吃什麼方面特別重要。

捕食者與其獵物之間以及無脊椎動物捕食者之間的體型關係對於食物網關係至關重要，第 9.2.1.2 節將更詳細地討論這一主題。通常，攝入的獵物的平均大小隨著捕食者的大小而增加，消耗的獵物種類也會增加。

捕食性石蠅在很小的時候往往會攝取矽藻和其他非動物物品。但是攝食對象隨著發育而逐漸變化，通常早期主要由搖蚊組成，然後擴大到蜉蝣、擬蜉蝣和毛翅目補充並可能最終取代蚊蠅幼蟲作為獵物的選項。儘管在物種和研究地點之間報告了一些差異，大概反映了獵物的不同可用性，但任何兩隻大小大致相同的石蠅，當在相似的棲息地時，都會消耗相似物種組成的飲食。通過測量攝入的獵物的頭部寬度並將這些值轉換為乾重，Allan (1982a) 顯示了幾種捕食性石蠅和兩種最常見的獵物 四節蜉蝣和捕食者大小之間非常相似的正相關關係

搖蚊科（圖 8.10）。隨著攝入的獵物體積的增加，通常飲食範圍也會增加。小型捕食者的飲食種類往往較少，因為它們的體型不足以捕捉比蠓幼蟲更大、更敏捷的獵物。

對腸道內容物的分析通常揭示了吃什麼和可用什麼之間的良好相關性。在英格蘭南部一條相對稀少的小溪流中，*conspersa* 石蠅幼蟲和 *Sialis fuliginosa* 石蠅幼蟲在夏季消耗的獵物大致與其數量成正比 (Hildrew 和 Townsend 1976)。同樣，大型石蠅 *Hesperoperla* 幼蟲飲食中獵物的等級順序與底棲動物的獵物等級順序相似 (Allan and Flecker 1988)。

有證據表明，獵物可用性是一個決定性因素，它可能會超越捕食者之間在覓食模式上的差異。織網的石蠅幼蟲 *P. conspersa* 和移動性更強的 *S. fuliginosa* 在棲息地使用和飲食方面表現出相當大的重疊，儘管前者消耗更多的陸生物品、大型石蠅和小型搖蚊，它們顯然更容易被困在 *conspersa* 石蠅幼蟲的織網中。(Townsend 和 Hildrew 1979)。

最後，實地研究表明，捕食者通過選擇捕獵地點來影響它們的飲食，這被稱為斑塊利用。捕食者似乎聚集在獵物高密度聚集的斑塊中。研究觀察到划蝽的個體在野外（加州溪流的隔離潭區）和實驗室中迅速改變棲息地使用以響應獵物可用性的變化 (Sih 1982)。織網石蠅 *polycentropodid* 更有可能將其網放置在最近捕獲獵物的地方，並可能在自上次捕獲後經過一段時間後放棄站點，另外製作新的陷阱網 (Hildrew 和 Townsend 1980)。觀察到的這些捕食者及其獵物在自然界中的聚集顯然是由於捕食者停留在捕獲率高的地方，而從捕獲率不

高的地方離開。扁舌水蛭 *Glossiphonia complanata* 在實驗室中為覓食時，在包含獵物的斑塊中與空斑塊相比，花費的時間比偶然預期的要多，儘管它沒有區分高獵物斑塊和低獵物斑塊(BrojLnmark和Malmqvist 1986)。

總之，根據食物採集機制和食物類型將無脊椎動物分類為功能性攝食角色已被證明是了解河流生態系統中營養關係的有效工具。棲息在溪流中的無脊椎動物佔據所有營養位置，並在基礎資源和頂級捕食者之間形成重要聯繫。個體類群在其生命週期中經常改變其攝食角色，靈活的攝食習慣允許許多人改變或模糊 FFG 之間的界限。儘管如此，河流的無脊椎動物消費者的餵食功能組FFG 分類已證明在描述和分析方面具有很大的實用性。在過去的幾十年裡，人們在了解各種能源及其使用方式方面取得了很大進展。特定河流的特徵，包括其大小、水文和周圍景觀的植被，會顯著影響哪些路徑占主導地位。

只要人們沒有忽視餵食功能組FFG 正在發揮作用這一事實，它們就可以作為有用的構建塊，以實現更廣泛的河流生態綜合。

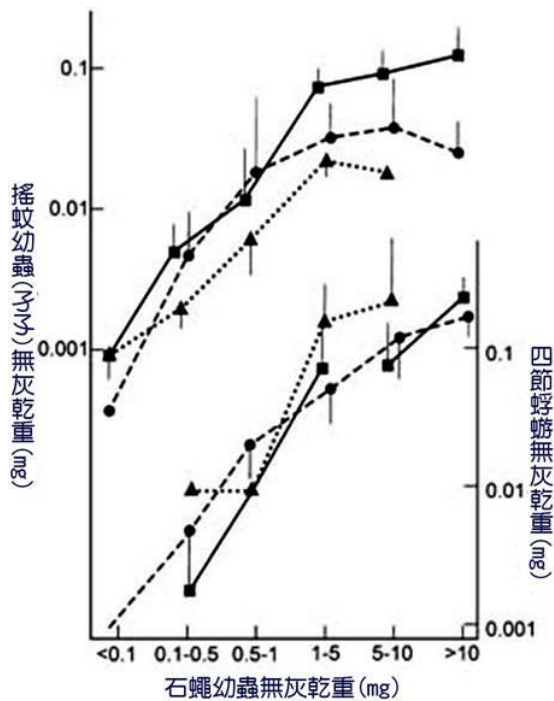


圖8.10在三種捕食石蠅的前額中發現的獵物的平均乾重與捕食者的大小分組有關。特定大小的石蠅會消耗兩種獵物相同大小的獵物。顯示了 *Megarcys signata* 石蠅(■)，*Kogotus modetus* 石蠅(▲)和 *Hesperoperla pacifica* 石蠅(●)的平均值(95%信賴區間)。(摘自Allan 1982a。)

8.3 食物網中的脊椎動物

儘管所有脊椎動物類別在河流中都有代表，但魚類是大多數河流食物網的主

要脊椎動物組成部分。在小的溪流上游河段中，蜥蜴和蛇等可能是重要的頂級捕食者；還有許多種以魚為食的鳥類(白鷺、翠鳥、河鳥等)，有些以水生無脊椎動物為食；一些哺乳動物-食蟹獾、水鼩等主要或完全以水生獵物為食，並且至少偶爾會有令人驚訝的多樣性哺乳動物這樣做。

表8.3：北美溫帶水域和南美熱帶地區的小溪流魚類的攝食同功群。(Horwitz1978，Welcomme1979)

行會(同功群)	溫帶溪流描述	發生物種(%)	熱帶溪流描述
食肉動物	主要食用魚類和/或大型無脊椎動物，但包括較小的無脊椎動物	16	食肉動物可能會吃掉整條魚或專門食用部分魚體
底棲無脊椎動物 餵養組	以底棲無脊椎動物為食，主要是未成熟的昆蟲	33	中小型流中最常見
水面和水體濾食者	食用水表面獵物(主要是陸地掉落昆蟲)和漂流(浮游動物和底棲無脊椎動物)	11	在源流河段和季節性洪災中發生的多種水表面食物
一般無脊椎動物 飼餵養組	全方位進食	11	相似類別
浮游生物	浮游植物和浮游動物的中層水域巡遊魚類	3	在大河中季節性活躍
食草(藻)動物	攝食水生植物、附著藻類和碎屑的底棲覓食者；包括腸道長的魚類，或吃沉積底泥的魚類	7	食草可細分為微型植物和大型植物，碎屑餵養組與泥漿餵養組分離
雜食性	攝入各種動植物食品和碎屑	6	相似類別
寄生者	體外寄生魚類(如七鰓鰻)	3	體外寄生魚(如卷鬚寄生鯰)

百分比是根據Horwitz(1978)對15個美國河流系統的研究得出的，僅基於美國中部的物種數量，而不是個體數量。另有9%的物種無法分類，其中一種(*Lepomis microlophus*)以蝸牛為食

8.3.1 魚類

已經進行了許多嘗試來構建溪流魚類的攝食類別。在台灣的溪流魚類只有苦花(鏟頰魚，具有刮擦口器)、纓口台鰕專門食藻，台灣石鱸也吃大量的藻，草魚吃大量的水生植物與岸側植物，其他大部分魚類都是雜食的，有些在其生命週期的大部分時間裡都是食魚的(鯰魚、鰻魚)，還有一些是食草動物(Allen 1969)。正如早期對無脊椎動物進行分類的努力一樣(大多數是食草動物-食腐動物，有些是食肉動物)，如此簡單的方案價值有限。關於攝食發生地點和方式的更多詳

細信息可以提高魚類營養類別的分辨率（表 8.3），並且其中一些類別可以進一步細分。

具有刮擦口器的草食性魚類，例如曲口魚*Campostoma* 偏好棲息覓食於軟泥河床；鈍鼻鯉魚*Pimephales*偏好棲息覓食於硬岩或卵礫石河床。

河床底棲魚類攝食附著藻類和碎屑，有些具有長腸道的魚類，專吃藻類和水生植物。表8.3 為Horwitz（1978 年）的研究，列出美國15條溪流的溪流魚類的調查研究，分類各種覓食同功群。

不同集水區的同功群比例非常相似，除了粉河，那裡有很多食腐動物而沒有食魚動物。上游沒有食浮游動物，而下游則增加了食魚動物；否則，下游物種豐富度的增加與營養代表性的變化無關。結合Horwitz'研究的相關類別，不到20% 的物種以植物和碎屑為食。

食草魚類在北美的溪流中並不常見，在北美的 700 多種魚類中，只有大約 55 種主要是食草動物。

然而，一些引進的物種，包括亞洲草魚*Ctenopharyngodon idella*，說明草食性魚類可以成為水生植物的有效食草動物，儘管活體水生植物組織的飲食有局限性。草魚每天的口糧（以水生植物組織的濕質量計）範圍從每天體重的 50% 到超過 100%，表明這種餵養策略是基於處理大量材料。

此外，草魚對中西部原產的九種水生植物的偏好與植物營養價值的衡量指標無關。相反，偏好似乎反映了相對處理時間，允許魚最大化“吞吐量”（Wiley 等人，1986 年）。眾所周知，與其他魚類相比，草魚的代謝率和同化效率較低，需要動物蛋白才能正常生長。

許多主要草食的魚類實際上是雜食性動物，儘管它們的大部分飲食是植物性物質，因為動物獵物、碎屑和富含有機物的沉積物也經常被消耗。對高草草原溪流中魚類*C. anomalum*飲食的定量評估表明，它的大部分生長來自藻類（47%）的消耗，其次是無定形碎屑（30%）、動物物質（21%），和葉子（2%）(Evans-White et al. 2003)。在委內瑞拉安第斯山麓的 *Rio las Marias*，吃草的毛口鯰*Chaetostoma milesi*和食腐魚鯪脂鯉*Prochilodus mariae*既消耗藻類和碎屑，又受益於消耗的細沉積物的有機部分（Flecker 1992a）。

碎屑通常是魚類的次要攝食角色，但在熱帶河流中，尤其是南美洲的大河流中，死有機物的攝入可以支持大部分魚類生物量（Bowen 1983）。特殊適應包括用於研磨食物的肌肉胃和由於伸長（高達身體長度的 20 倍）或複雜的粘膜折疊而大大增加吸收表面的腸道。由於對生物量的貢獻很大，食碎屑魚類在食物網中發揮著重要作用，將食碎屑魚類、食魚魚類和人類捕食的食物鏈聯繫起來（Barbarino Duque 等 1998，Bowen 1983）。

雖然有些魚可以毫不費力地歸類到營養群中，但其他魚則不能，因為它們的

形態特化、攝食習慣的靈活性以及在個體生命週期中發生的變化。在甲鯰科魚類中(琵琶鼠魚Loricariidae)以細粒碎屑為食，食腐能力強，利用吸力獲取河床底部的腐碎食物，並擁有長鰓耙、不發達的唇齒和咽齒、薄胃壁和長腸（Delariva和Agostinho 2001）。相反，*Megalancistrus aculeatus* 和 *Hypostomus microstomus* 也是甲鯰，通過刮擦底物以包括附著藻類在內的較粗糙物質為食，並且具有大而匙形的牙齒、短鰓耙、發育良好的胃和較短的腸。

翻車魚(Centrarchidae)的攝食生物學說明了特定的功能特徵如何成為類群之間攝食性能和飲食差異的基礎，包括下顎打開和關閉系統、嘴的大小以及用於獵物擠壓行為的肌肉大小 (Wainwright 1996))。食魚動物的嘴巴往往會張得更大(Mittelbach和 Persson 1998)，而軟體動物的牙齒則具有幾萬根細刺齒舌，它們對付硬體和軟體獵物的效果各不相同(Huckins 1997)。體型還通過棲息地使用和游泳能力影響獵物的選擇。在來自法屬圭亞那Sinnamary河的幼魚中，盤狀類群主要以水生昆蟲幼蟲和陸生昆蟲為食，大多數鰻魚類群以昆蟲幼蟲為食，而那些具有中間形態類型的魚則以植物碎片和魚類為食(Merigoux和Ponton, 1998 年))。

對整個組合的生態形態學分析記錄了魚類的生態作用與其解剖學特徵之間的密切關係。Gatz (1979) 檢查了從北卡羅來納州山麓溪流中捕獲的 44 個物種的 56 個形態特徵，計算了 3,080 個特徵之間的成對相關係數，然後使用因子分析來尋找特徵之間的關聯。前四個因素共同佔相關矩陣方差的 60%。因素 1 將“潛伏”的捕食者與巡航吸食者區分開來；因素 2 反映了與棲息地使用相關的體型和比例差異；因素 3 將底棲生物與中層水域生活方式區分開來；因素 4 將具有短內臟的小型食蟲動物與其他魚類區分開來。這些因素的生態相關性表明形態確實影響或反映了飲食和棲息地偏好。

身體扁平、深的魚與緩慢的水域棲息地有關。腹口的魚類從底部獲得的食物相對較多；那些有末端或前嘴的人則沒有。生活在快水區底部或底部附近的魚類的魚鰾體積減少，而泥漿飼養者的相對內臟長度最大，列出一些主要發現。熱帶魚組合的生態形態學分析也成功地將食物和棲息地劃分與身體計劃的差異聯繫起來，這將在第 9.3.1.3 節中進一步討論。

除了剛剛描述的形態學特化外，魚類的感覺系統還強烈適應環境對食物獲取的限制。例如亞馬遜流域各支流，清澈度各不相同。白水溪因其黃泥砂沖積物而著色，而黑水溪幾乎沒有淤泥，但被溶解的物質染成深色。利用Secchi賽奇盤濁度觀察前者白水溪透視深度小於20公分；後者黑水溪可透視1-1.5 米 (Muntz 1982)。清水溪流攜帶相對較少的淤泥或溶解的有機物，透光度通常能超過4 m。這些是明顯不同的視覺環境。短波長光的吸收在淡水中相對較大，並且隨著光穿透力的降低而增加。Levine 和MacNichol (1979) 檢查了43種熱帶淡水魚，並根據視覺色素將它們分為四組。具有強烈“短波偏移”視覺色素的物種主要是晝夜活動的，從水表面層或淺水中進食。幾個表現出底棲性鯰

魚行為和形態特徵的物種則處於另一個極端。他們的視力很差，習慣夜間活動，視覺色素對長波最敏感；此外，它們主要生活在河床底部，甚至躲藏埋在泥沙洞穴裡，可能在夜間或在非常渾濁的水域覓食。Rodriguez 和 Lewis (1997) 確定透明度是奧里諾科Río Orinoco河灘地湖塘中魚類組成的一個很好的預測指標。在渾濁的湖泊中，鯰魚和刀魚等對弱光具有感官適應能力的魚類占主導地位，偏向夜間活動。而視覺導向的特徵、慈鯛科、鯉科魚類是典型的清澈湖泊棲息的魚種，偏好日間活動。

沒有被水庫調節的大型熱帶河流有廣泛的橫向高灘地洪氾區，大量魚類生產發生在季節性淹沒的棲息地(Welcomme 1979)。外來輸入在這些系統中非常重要；因此，泥漿和碎屑攝食（通常支持最大的魚類生物量）和捕食（通常主導物種豐富度）的作用更大。亞馬遜廣闊的洪水氾濫的森林提供了各種各樣的食物，包括種子、堅果、水果、花、樹葉、猴子糞便、許多陸生無脊椎動物和偶爾出現的脊椎動物 (Goulding 1980)。資源的多樣性顯然有助於飲食的多樣性，特殊的攝食適應性進一步增加了攝食角色的多樣性。多種大型脂鯉科魚類已經進化出寬闊的多尖白齒，以壓碎堅硬的堅果。許多不相關的類群吃其他活魚的特定部分，包括鱗片、皮膚、鰭、鰓絲和眼睛，以及整個身體塊 (Roberts 1972, Sazima 1983)。這些食肉動物的形態特化包括鋒利的前向切割牙齒，以及攻擊性模仿等行為特化。

儘管在牙列、下頷形狀、體型和消化道方面有相當大的專業化，但許多熱帶魚的飲食仍然顯示出相當大的靈活性，這主要是由於水位的季節性波動導致棲息地和食物供應發生變化。在奧里諾科河的兩條支流阿普雷河和阿勞卡河中，鯰魚*Pseudoplatystoma hemioliopus*主要是食魚性的，而在亞馬遜流域，在它們的胃中發現了水果和種子(Barbarino和Winemiller 2003)。Goulding (1980) 報告說，鴨嘴，鯰魚在洪水期間主要攝取洪氾區植物的種子和果實。對巴拿馬一條小溪流的季節性比較(Zaret和 Rand 1971) 顯示，與旱季相比，雨季的飲食重疊更大。在該研究中，旱季食物水平的降低顯然導致了更大的棲息地和食物專業化，Winemiller (1991) 也報告了在每年的降水期間，上贊比西河流域的捕食性單色麗魚科(慈鯛科)魚的食物和/或棲息地專業化程度很高水平。

許多熱帶物種已經進化出長距離遷徙，以最好地利用伴隨雨季洪水而來的更高的初級和次級生產。鮎魚(*Semaprochilodus*)是南美洲的一種食藻類和腐食性魚類，在漲水期從生產力較低的黑水溪遷移到奧里諾科河和亞馬遜河生產力較高的洪氾區覓食和產卵。在旱季初期，幼魚向上游遷移到黑水溪，在那裡被孔雀鱸魚、金目麗魚等食魚魚類吃掉(Winemiller和 Jepsen 2004)。因此，鮎魚的遷徙運動構成了縱向能量補貼，將生產力較高的洪氾區系統中積累的碳轉移到生產力較低的黑水河中。

與溫帶研究相比，在更大程度上，熱帶河流中同功群類別的比例代表因地點而異。在 Rio Machado河是亞馬遜南部一條營養貧乏的清水支流，有大面積的

淹沒森林，本土植物食物稀少或不存在，因此以魚類大多以附著藻類與浮游生物為食，和當地的水生草本植物的消耗關係不大（Goulding 1980）。

一項關於巴拿馬 9 條小溪（1-6 米寬）的餵養同功群結構的旱季研究獲得了截然不同的結果，這些溪流主要位於成熟的森林中，但也包括一些受干擾的土地（Angermeier和 Karr 1983）。通過對計算的飲食重疊進行聚類分析，確定了包含 26 種魚類的 7 個飼養群。當地食泥巴魚類和食浮游魚類不存在，食藻類的魚類有很多種，與 Rio Machado 形成鮮明對比，對於主要具有粗糙基質和明確定義的河道的小溪流來說是相當合理的。同功群生物量的分佈隨棲息地和溪流特徵而變化，包括隨著溪流大小的增加，水生食草動物減少和藻類動物增加的趨勢。再往下游，人們會發現洪氾區動物群，其中以食泥巴動物類群為主。淹沒的森林能支持許多樣的水果和種子食物組合，但這些生態系統在南美洲以外並不常見，這可能是因為過去人類開發，世界其他地區淹沒森林已經相當稀少。

魚體大小對飲食有影響，但很難僅從大小來概括飲食，或區分溫帶和熱帶動物群。正如西非各種內陸水域魚類的營養構成所說明的那樣，通常有更大比例的大型物種是食魚性的（圖 8.11）。然而，最大的淡水魚包括所有營養類別的代表。

湄公河巨鯰（*Pangasianodon gigas*）被認為是世界上最大的純淡水魚，重達 300 公斤，是食腐動物，巨型鱈魚（如 *Huso dauricus*，在內海的最大報告重量為 1,000 公斤）也是如此。南美洲的巨骨舌魚（*Arapaima gigas*）是重達 200 公斤的食魚動物，其他大型物種包括印度的雜食性鯉魚（*Catla catla* 卡特拉魮）和草食性的大蓋巨脂鯉 *macropomum*。

對委內瑞拉奧里諾科河(Río Orinoco)熱帶草原支流中多樣化熱帶食物網的體型和營養位置的研究說明了基於體型的分析複雜性和局限性（Layman 等人，2005 年）。由於初級消費者（食藻動物和食腐動物）的尺寸範圍很廣，各種體型的捕食性魚類都能夠利用食物網中較低的類群，從而導致整個網絡的各個組成部分的食物鏈相對較短、結構合理。然而，由於主要消費者魚類類群的體型範圍很廣，在該系統中的 31 種食肉動物的體型範圍內，體型和營養位置之間沒有發現任何關係。

總而言之，將魚類分類為攝食同功群提供了對營養結構的有用見解，但需要與無脊椎動物餵食功能群組FFG 分類時類似的謹慎。由於體型的增長，飲食會隨著年齡而變化，而由於棲息地和食物類型的變化，飲食也會隨著季節而變化。即使是在特定時間和地點的單個個體也可能屬於多個進食類別。在實踐中，同功群(Guild)是一種有用的方法來總結具有相似攝食作用的類群在營養生態學中的廣泛相似性，只要它們的使用不會掩蓋魚類的個體差異和巨大的靈活性。由於溫帶和熱帶地區資源可用性的差異，它們的魚類群落也不同，特別是在熱帶地區，碎屑和軟泥攝食的作用更大。此外，與溫帶研究相比，在熱帶河

流的河流魚類中，同功群結構在不同地方似乎不太統一。

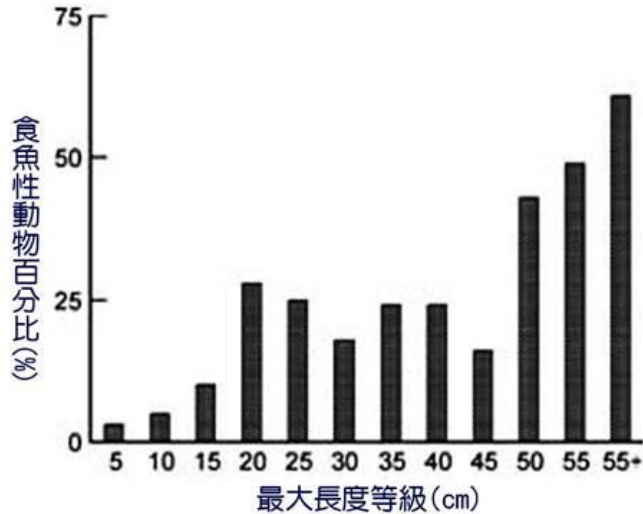


圖8.11 在給定的最大長度類別中，來自西非河流的捕食性魚類的百分比(Reproduced from Allan et al. 2005a, based on analyses by RL Welcomme.)

8.3.2 其他脊椎動物

兩棲動物、爬行動物、鳥類和哺乳動物都出現在大量食物網中。最有可能對河流食物網產生重大影響的分類群可能是源頭溪流中的蠃螈，以及較大河流中的食魚蛇、鳥類和鱷魚，但這或許反映了對其他類群缺乏了解。蜥蜴可以長到很大的體型，包括東亞的大山椒魚(*Megalobatrachus*)、北美東部的美洲大鰐(*Cryptobranchus*)和*Necturus* (泥狗)、以及陸巨蠃螈(*Dicamptodon*)、北美太平洋西北部的大鰐(*ensatus*)(Hynes 1970, Nickerson and Mays 1973)。它們是無脊椎動物、其他兩棲動物和魚類的食肉動物。小型蠃螈可能是源頭溪流中主要的脊椎動物捕食者。Petranka (1984) 得出結論，幼蟲雙線蠃螈 *Eurycea bislineata* 是一種機會主義的多面手，吃各種昆蟲幼蟲和甲殼類動物。

然而，在洞穴溪流中，根據穩定同位素分析，溪蠃螈(*Eurycea*)可能是食腐動物而不是捕食者 (Simon 等人，2003 年)。

一些青蛙和蟾蜍的幼蟲以小溪流中的藻類為食，少數擁有強大的吸盤，可以提供附著力並具有水蛭般的機動性 (Hynes 1970)。廣泛分佈於新熱帶地區的蹼足蛙 *Rana palmipes* 的蝌蚪是底棲消費者，以藻類和沉積物為食，並且可以單獨在沉積物上生長(Flecker等人，1999 年)。

在河流中覓食的爬行動物包括鱷屬、許多蛇科，但尤其是*Colubridae* (水蛇)和 *Chelonia* (海龜)。前兩組是魚類和無脊椎動物的天敵；後者是緩慢的溪流和河流的雜食動物，並食用大量的無脊椎動物和魚類。獵物的大小相對於捕食者的大小是一個常見的限制因素，許多捕食者在成長過程中會增加其飲食

的大小和廣度。俄勒岡水生束帶蛇 *Thamnophis atratus* 的一個水生種群在幼年時以溪流邊緣的小型獵物為食，但成年後它們會捕食更多種類和大小的獵物，尤其是集中在中游基質中的太平洋大鯢幼蟲（Lind 和威爾士 1994）。

鱷龜 *Macrochelys temminckii* 是北美最大的淡水龜，主要吃各種魚類，它擁有獨特的誘惑力來吸引獵物（Harrel and Stringer 1997）。儘管如此，它們還是食用多種植物和動物物質。即使是年幼的鱷魚也主要以無脊椎動物為食，直到它們的長度達到約 2 m，然後它們開始捕食各種水生和陸生脊椎動物（Corbet 1959, 1960），美洲短吻鱷也是如此，它們吃魚、海龜、麝鼠、和兔子，以及其他獵物。Hynes (1970) 評論說，考慮到熱帶河流沿岸的鱷魚數量眾多，但開發並未減少它們的數量，它們可能會對較低的營養級產生重大影響。在佛羅里達州的大柏樹沼澤中，美洲短吻鱷 *Alligator mississippiensis* 數量異常豐富，基於間接營養效應模型，它似乎通過捕食蛇和海龜使無脊椎動物、青蛙、小鼠和大鼠受益（Bondavalli 和 Ulanowitz 1999）。

至少有 11 目鳥類利用河流和溪流作為覓食棲息地（Hynes 1970）。

許多是魚類捕食者，但有些直接以無脊椎動物為食（例如，河鳥 *Cinclidae*，Ormerod 1985）。潛水鴨也吃掉大量的無脊椎動物，尤其是軟體動物，儘管水生植物是它們的主要食物（Perry 和 Uhler 1982），而鴨子是水生植物的重要消費者（Lodge 1991）。有許多食魚鳥類，但目前有大量證據表明它們對魚類種群沒有重大影響，除非魚很容易被捕獲，例如在低水位條件下（Draulans 1988）。然而，一些關於鳥類捕食的研究報告稱，鳥類捕食對種群規模或獵物的覓食行為有重大影響。

然而，一些關於鳥類捕食的研究報告對種群規模或獵物物種的覓食行為有重大影響。Steinmetz 等人（2003 年）通過在沿河岸懸掛塑膠鳥網並沿擴大範圍添加翠鳥棲息地，改變了伊利諾伊州草原溪流沿岸大藍鷺（*Ardea herodias*）和腰帶翠鳥（*Ceryle alcyon*）的豐度。當地捕魚水鳥的目標為兩種豐富的獵物，鯉科條紋閃亮魚和鯉科中央滾石魚（刮食藻）的平均大小，在正常和升高的捕食下減少，但在減少的捕食範圍內增加，這與兩個捕食者的首選獵物大小一致，顯然是由於直接死亡率和獵物遷徙。巴拿馬溪流中的裝甲鯰魚遭受漁鳥的顯著捕食風險（Power 1984a, b），這導致較大的個體避開淺水區。由於這些魚是有效的食草動物，附著藻類的深度分佈與魚類的分佈成反比。

多種哺乳動物在河流水中覓食。從鮑鰭到浣熊再到熊的類群偶爾或經常吃無脊椎動物和魚。其他如河獺 *Lutra canadensis* 完全是水生動物，幾乎完全以水生資源為食。鴨嘴獸 *Ornithorhynchus anatinus* 是澳洲河流中的夜間獵手，擁有能夠檢測無脊椎動物獵物肌肉活動的電感受器（Scheich 等人，1986 年）。生活在河流中的大型哺乳動物包括南美洲和西非的食草海牛（Campbell 和 Irvine 1977），以及以無脊椎動物和魚類為食的海豚。河豚是頂級捕食者，亞馬遜河中的河豚被發現吃掉來自 19 個科的至少 50 種魚類，包括身長可達 0.8 m 的

個體 (Best 和 Da Silva 1989)；此外，它們偶爾也會吃軟體動物、甲殼類動物和海龜。

溯河魚類進入河流的季節性流量為許多哺乳動物提供了營養 (Willson 和 Halupka 1995)。

產卵鮭魚或其魚苗已被證明在齧齒動物數量較少的年份為貂提供重要的食物來源 (Ben-David 等人, 1997 年)，影響北美棕熊的體重和窩產仔數 (Hilderbrand 等人, 1999 年)，甚至是狼飲食的重要組成部分 (Szepanski et al. 1999)。

儘管不同的脊椎動物捕食者能夠採用多種狩獵策略，但大多數捕食者在形態上僅限於主要通過涉水、潛水或游泳進行捕食。涉水鳥類通常在不超過 20-30 公分深的水中捕魚。腿長和打擊距離必須限制他們在更深的地方取得成功。翠鳥和蝙蝠等潛水和捕食性捕食者通常在非常靠近水面的地方捕魚，翠鳥能潛水到 40 公分的深度 (Power 1984b)，河鳥潛水，深度在 1m 內。秋沙鴨能在一米或更深的深度捕魚。游泳捕食者通常在更深的地方捕魚，以盡量減少自己被捕食的風險，或者如果它們體型較大，以便有更大的機動空間。捕獲和吞嚥獵物的需要通常會導致獵物大小和捕食者大小之間的粗略對應，即使在能夠擴大它們的縫隙或將獵物撕成碎片的物種中也是如此。捕食者的深度範圍和大小範圍的組合可能會顯著影響溪流中魚類的大小和深度分佈，並且可能還會影響生物群的其他成員 (Power 1984b)。事實上，許多脊椎動物捕食者可能會通過影響獵物的覓食地點而對河流社區產生影響。正如我們將在後續章節中看到的那樣，其後果可以通過食物網產生廣泛的影響。

8.4 二次生產

二次生產包括微生物和動物生長繁殖產生的新生物質。在河流生態系統中，動物生產主要歸功於小型底棲動物、大型無脊椎動物和魚類。它代表一段時間內新生物量的生產，通常是一年，由於生長和補充以及死亡率損失，通常表示為每單位時間的質量 (Benke 1993)。產量與生物量 (P/B) 的比率，稱為周轉率（以時間為單位），是衡量某些種群或群體生產力的指標。高 P/B 比率通常與快速的生命週期和快速的個人增長率相關。高產量可能是由於高 P/B 比率、高生物量或兩者兼而有之，但通常是由於高個體增長率和短壽命導致種群快速更新 (Huryn 和 Wallace 2000)。

可以計算溪流河段中特定物種的種群、最常見的分類群和整個組合的二次生產量 (Benke 1993)。

二次生產的測量需要估計單位面積的生物量（也稱為常備存量）和增長率。通常，對魚類使用濕質量，對無脊椎動物使用乾質量或無灰乾質量 (AFDM)。在具有隊列種群結構的物種中，通常在每年繁殖時看到，可以通過測量經常

(通常是每月)採樣的個體的平均質量來獲得增長率。當增長率更快或群體重疊時，可能有必要在實驗室測量增長率，通常是在一系列溫度和生命週期的不同階段。

生產是特定質量增長率和人口生物量的產物，因此影響增長率（主要是溫度和食物供應）或人口生物量（棲息地適宜性、排放波動、資源供應和捕食者）的因素都會影響生產。

對大型無脊椎動物的二次生產進行研究，以更好地了解種群中的能量流動，並調查支持種群的營養基礎。估算整個魚群的次級生產後，可以將其與初級生產和魚類產量的估算值進行比較，以檢查每個級別產生和消耗的能量。

Benke (1993) 以及 Huryn 和 Wallace (2000) 對全世界 2,000 多個流二次生產的估計進行了極好的評論。假設乾質重=濕質重 $\times$ 0.2，乾質重=1.11 $\times$ AFDM 無灰乾質重來轉換為通用單位。來自小溪流的研究遠遠多於來自較大河流的研究，很少來自熱帶緯度地區，年產值差異很大，大約為1到1000公克/平方米/年乾重。記錄中的最高值來自於溫度適宜且浮游生物供應豐富的湖泊輸出溪流中濾食性黑蠅的密集聚集 (Wotton 1988)；然而，任何大於 100公克/平方米/年乾重的估計都是例外，而且大多數都相當低(Huryn 和 Wallace 2000)。圖 8.12 顯示，大多數單個物種的估計值低於10公克/平方米/年，許多還小於1，最高估計值來自濾食性無脊椎動物。

對整個流二次生產的估計相對較少且變化很大，因此難以一概而論。亞利桑那州索諾蘭沙漠中一條未改變的溪流 Sycamore Creek 的最高價值為 135公克/平方米/年 (Fisher 和 Gray 1983)。相比之下，新英格蘭陰涼的 Hubbard Brook 的年產量為 4.1公克/平方米/年 (Fisher 和 Likens 1973)。一些人為富集系統記錄了極高的次生產量，例如 268 g 2 year⁻¹ 威爾士的一條河流(Lazim 和 Learner 1986)，以及在大壩下方的河流中612公克/平方米/年 (Voshell 1985 被 Huryn 和 Wallace 2000 引用)。在對整個大型無脊椎動物群落的 58 項生產研究的總結中，Benke (1993 年)發現 40% 報告的平均值小於10公克/平方米/年，78% 報告的平均值小於50公克/平方米/年，但只有三項研究報告的平均值低於3公克/平方米/年。

大多數年度P/B比率往往在 1 到 10 之間，偶爾估計在 10-100 範圍內，還有一些更高。在功能組中，最高的產量估計來自濾食動物，而碎食者和捕食者都傾向於較低值(Benke 1993)。超過 75% 的捕食者 P/B 估計值 <10，可能是因為它們的體型相對較大且發育時間較長。超過 90% 的碎食者 P/B 估計值 <10，體型大和食物質量差可能是解釋。

據記錄，擁有優質食品供應的小型消費者可實現非常高的P/B比率。Benke (1998 年)估計棲息在 Ogeechee 河障礙物上的兩種搖蚊幼蟲的更新率為 158 (Rheocricotopus，一種濾食者) 和 258 (Polypedilum，一種濾食者)。

Polypedium的周轉率是後生動物報告中最高的，表明其生物量幾乎每天都在更換。在亞利桑那州的 Sycamore Creek，所有搖蚊科的年產量為 58 克 2 年 1，該組的 P/B 比率為 121.5 (Jackson 和 Fisher 1986)。

壽命影響的進一步證據可以從隊列（壽命）P/B 比率（通常在 2 到 8 之間）與年度 P/B 比率（範圍從 <1 的物種可能需要 2 年或更長時間才能成熟，在每年多代的物種中超過 100 個(Huryn和 Wallace 2000)）。

淡水貽貝 *Unio* 的壽命至少為十年，其年 P/B < 0.1 (Negus 1966)。高產量往往是高增長率而不是高生物量的結果。

二次生產的估計加上飲食的檢查可以提供對通過單個物種的能量通量的有價值的洞察。

濾食性石蛾幼蟲(短脈紋石蛾*Cheumatopsyche* spp.、紋石蛾 *Hydropsyche* 石蛾、*moselyi*) 佔據喬治亞州 Ogeechee 河的障礙物棲息地的大部分，與障礙物表面的比例為 43:5-63:9g 2 (Benke和 Wallace 1997)。 *Chimarra* 的產量在夏季達到頂峰，而 *Hydropsyche* 的產量在夏末到冬季最高，而 *Cheumatopsyche* 則沒有明確的模式。雜食性的短脈紋石蛾和 *Hydropsyche* 的產量分別有 51% 和 64% 來自動物性食物，41% 和 24% 來自無定形碎屑。 *C. moselyi* 的生產主要基於無定形碎屑 (91%)。

Ogeechee 的碎屑對生產的貢獻高於在 Tallulah 河進行的另一項研究(Benke 和 Wallace 1980)，這顯然是因為與 FPOM 相關的細菌生物量更大以及 Ogeechee 中漂流無脊椎動物的密度更高。

許多環境因素影響生長，從而影響二次生產。溫度是影響生長的最重要變量，在物種的耐受限度內，每升高 10 度 C，生長通常至少翻一番。在喬治亞州一條溫水河流中研究的蠓幼蟲在 25 度 C 攝氏度以上的溫度下表現出日增長率有所下降，而蜉蝣和黑蠅則沒有（圖 5.18）。據報導，溪流昆蟲的最高增長率來自喬治亞州和亞利桑那州的溫水溪流(Huryn和 Wallace 2000)。

*P/B比-生產量與生物量之比(ratio of production to biomass)

* AFDM-無灰乾物質重量(500度高溫烘乾秤重，不能有灰)

食物的數量和質量是二次生產的主要決定因素。觀察到的最高產值來自密集的濾食動物種群，它們從湖泊出水口獲得豐富的食物供應 (Wotton 1988)。碎食者、刮板機和捕食者更有可能受到可用資源的限制（圖 8.12）。然而，儘管質量低下，但外地碎屑對無脊椎動物的二次生產很重要，這可以從 Coweeta 水文實驗室源頭溪流中的落葉層排除研究中看出。

4 年後，與處理前的值相比，混合基質棲地（塊石、卵礫石和沙子-淤泥）的二次生產總量下降了 78%，表明排除陸地碎屑的強烈影響 (Wallace 等人，1999 年)。然而，生活在苔蘚覆蓋的基岩上的無脊椎動物的二次生產並未受

到影響。它們是過濾者、收集者和捕食者，因此不太依賴粗碎屑，並且可能從運輸的 FPOM 中獲得生產。在 Hubbard Brook 實驗森林的陰影中，二級溪流和開放的樹冠，五級溪流，Hall 等人。(2000) 發現，與其他系統相比，兩條河流的無脊椎動物二次生產都很低。碎屑支持了兩者的大部分生產（二級流中為 63%，五級流中為 50%），動物是第二重要的來源（分別為 27% 和 22%）。藻類在五級流中的貢獻 (22%) 高於較小的溪流 (4%)。儘管如預期的那樣，密覆蓋溪流和陽光照射的開放溪流河段在外地能源與本地能源的貢獻方面有所不同，但影響相對較小。

對亞熱帶黑水河 Satilla 中的淺灘、沙地和泥底棲生境的比較表明，次級生產在不同棲地環境之間差異很大(Benke等人，1984 年)。過濾-收集者最豐富的鉤類棲息地的消費者產量要高得多，而在以收集-採集者為主的沙土和泥質基質中的消費者產量要低得多（圖 8.13）。障礙物上的生物量要高得多（比沙子多 20-50 倍，比泥多 5-10 倍）；然而，障礙物的產量僅比沙地和泥地棲息地高 3-4 倍，這表明它們的主要消費者（主要是搖蚊和寡毛類動物）的周轉率在底栖棲息地更高。

很少有研究估計熱帶溪流中無脊椎動物的二次生產。在哥斯達黎加，Ramirez 和 Pringle (1998 年) 估計底棲昆蟲的次生產量非常低 (364 mg 無灰乾重平方米/年) 與亞熱帶和溫帶系統的估計值相比。

然而，P/B 比率介於 5 和 103 之間，表明生物量周轉率很高。高流量、資源限制以及蝦和魚的捕食可能解釋了這條河流中昆蟲產量低的原因。在香港河流中，產量高於哥斯達黎加河流，但與其他系統相比，價值仍然較低 (Dudgeon 1999)。

大多數關於無脊椎動物二次生產的研究都忽略了小型底棲動物(線蟲、彈尾蟲、水螅蟲、微甲殼動物、水蚤、橈足類、枝角類)，而它們的貢獻可能是巨大的。在一項對英格蘭酸性河流中大於42微米的整個後生動物底棲生物的研究中，總產量 (5.2g 平方米/年) 是一般值，可能是由於酸性條件限制 (Stead et al. 2005)。

儘管永久性小型底棲動物僅佔總生物量的 3%，但它們貢獻了總產量的 15%。永久性小型底棲動物的平均 P/B 值為 38，遠高於後生動物群落 P/B 值的 7.6。後生動物(Eumetazoa)指所有具有細胞組織的動物，此處指哺乳類、兩棲爬蟲類、鳥類、魚類、無脊椎動物。

當根據規模估算產量時，永久性和臨時性小型底棲動物（小型寡毛類和早期昆蟲）佔總量的 51%。顯然，排除小型底棲動物會導致對二次生產的嚴重低估。

在 Ricker (1946 年) 和其他人的開創性工作之後，魚類生產的研究在定量分析方面有著悠久的歷史。

從溪流生態系統生產的角度來看，Allen（1951 年）在新西蘭Horokiwi溪流進行的一項著名研究引發了數十年對艾倫悖論的研究。合理準確估計的褐鱒魚產量大大超過了無脊椎動物的生物量和假設產量，這在當時是一個近似值。建議的答案包括潛流和小型底棲動物的隱藏作用、比通常認為的更高的 P/B 比率，以及陸地補貼。然而，即使核算有所改善，魚類的消費似乎至少限制了無脊椎動物二次生產的極限（Allan 1983），令人懷疑是否有合理剩餘的獵物存活下來以維持其種群數量(Huryn 1996)。Huryn能夠解釋新西蘭另一條溪流中褐鱒魚的食物需求，但前提是包括溪流生態系統的所有部分。

表層無脊椎動物提供了大部分消耗的食物，但完整的統計包括地下潛流和陸生無脊椎動物，以及幼鱒魚的自相殘殺（圖 8.14）。

有趣的是，仍然沒有“剩餘的”無脊椎動物生產，Huryn認為估計中的不確定性可能解釋如何有足夠的個體存活下來以進行種群更新。因為Huryn 的研究表明鱒魚消耗了 80% 或更多的無脊椎動物產量，他推斷自上而下控制底棲獵物種群一定對他的系統有很大的影響，而且可能在類似的系統中也是如此。

對明尼蘇達溪流中鱒魚種群的長期研究說明了生物量和產量估計在解釋種群動態方面的價值（Waters 1999）。在一條最初只有溪鱒魚棲息的溪流中，一項長達 21 年的研究記錄了洪水、沉積和褐鱒魚的入侵如何使溪鱒魚的現收量從 184 公斤/公頃減少到 4 公斤/公頃，年產量從171公斤/公頃/年減少到 9 公斤/公頃/年。到研究結束時，褐鱒魚年產量為 322公斤/公頃/年，因此物種更替導致鱒魚產量明顯高於之前觀察到的產量。

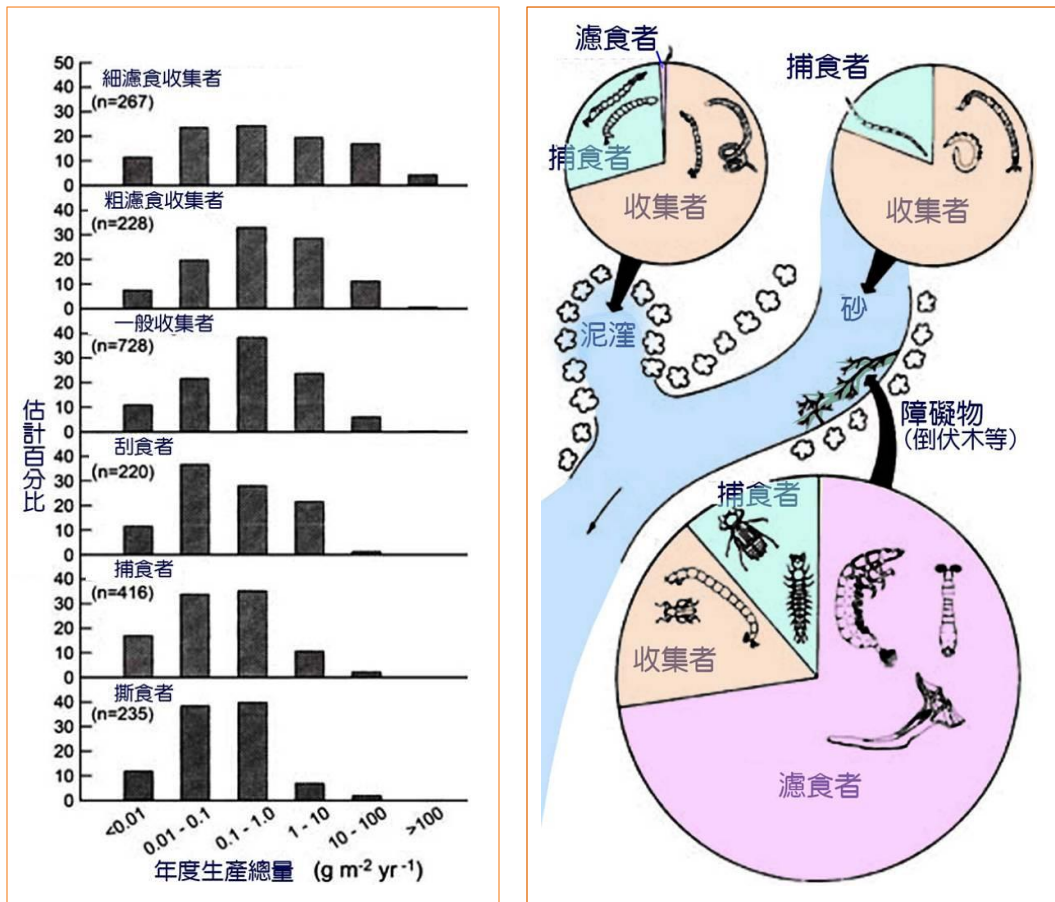


圖8.12(左上圖) 河流無脊椎動物的各種功能組的產量估算範圍。(摘自1993年的 Benke。)

圖8.13(右上圖) 在喬治亞州Satilla河的支流，沙質和泥濘棲息地中無脊椎動物的相對產量。圓圈的大小表示棲息地面積的相對產量。(Reproduced from Benke et al. 1984.)

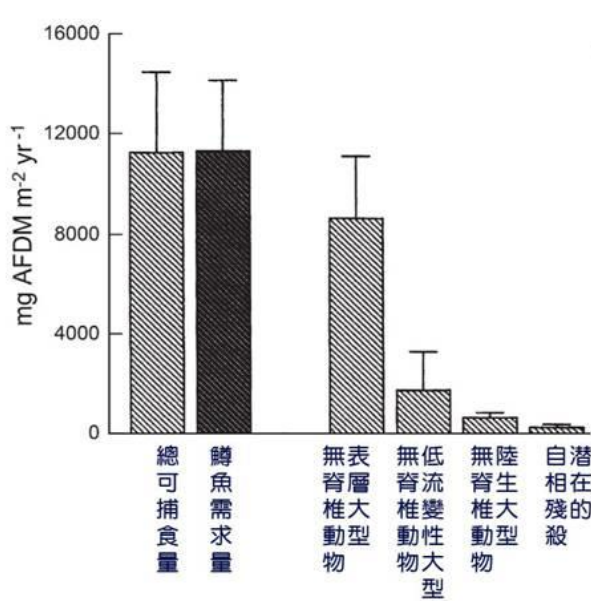


圖8.14可用於鱒魚消費的獵物總量以及可從各種來源獲得的獵物，以年產量為單位。鱒魚需求量是根據其生態效率的已知值估算的。誤差95%信賴區間。(轉自Huryn 1996.)

8.5 總結

生態系統中的營養作用反映了基礎資源的多樣性，包括各種初級生產者和死亡有機物的類別、微生物的複雜作用以及食物攝取和同化的不同形態和生理機制。對於無脊椎動物和魚類，餵食功能組(FFG)和同功群(Guild)的概念通過在資源消耗的“什麼食物”中添加“那些產品”和“如何”幫助我們評估各種動物攝食角色。微生物生態學的最新進展極大地提高了我們對細菌和真菌作為顆粒有機物(POM)和溶解有機物(DOM)消費者以及在生物膜內協同作用的方式的理解，同時本質上是許多消費者的基礎資源。

細菌和真菌的生產將POM和DOM轉化為微生物組織，不僅適用於小型底棲動物，也適用於大型無脊椎動物。永久性和臨時性小型底棲動物是懸浮飼養者或瀏覽器，以細菌和生物膜塗層細有機物(FPOM)為食。

由於小型底棲動物體型較小，據推測，微生物的生產，尤其是細菌和生物膜中的微生物生產，在到達大型無脊椎動物之前必須經過許多食物鏈環節，而且每一步都會消耗大量能量，以至於很少的能量會達到更高的營養水平。

在這種情況下，微生物食物網是碳轉移的匯，儘管在碳和營養素的再礦化方面仍然很重要。然而，細菌生產已被證明幾乎可以到達包括魚類在內的所有消費者，這幾乎可以肯定是由於與較大顆粒相關的生物膜的消耗。與表面和有機沉積物內相關的細菌是該途徑最有可能的候選者，儘管一些與懸浮顆粒有機物

相關的細菌攝入可能發生在較大的河流中。

無脊椎動物的餵食功能組(FFG)，根據食物來源和食物獲取機制分類，反映了溪流中發現的四種最重要的食物資源：附著藻類、粗顆粒有機物CPOM、細顆粒有機物FPOM 和動物獵物Prey。

- 草食者Grazers (蜉蝣、石蛾幼年期、螺、蝌蚪、鮎魚)以附著藻類為食；
 - 碎食者Shredders (蝦、蟹、水甲蟲、螺)以粗顆粒有機物CPOM(植物)為食；
 - 收集者(濾食者)Collectors (織網石蛾幼蟲、蚊蠅幼蟲、顫蚓、蜆蚌)以河床上或懸浮水中的細顆粒有機物FPOM 為食；
 - 捕食者Predators(蜻蜓水虿、水黽、龍虱、魚)以水面或水體中的動物為食。
- FFG分類比較適合晚齡動物，可以深入了解各種基礎資源的相對重要性。

在這些餵養組中的每一個中，可以看到不同程度的進一步餵養專業化。碎食者以 CPOM為食的方式各不相同，因此不同植物的葉子可能以各別特有的方式骨骼化，碎食者的消化能力各不相同，甲殼類動物和軟體動物(螺、蝸牛)往往比水生昆蟲更擅長攪碎葉片。

食草動物包括刮食者(Scrapers)，其專門的口器可以去除靠近基質的緊密附著的藻類，而瀏覽者(browsers)(搜索取食如蝴蝶、蜜蜂、蝌蚪)的口器更適合刷鬆散的藻類或檢食石縫中的殘渣。少數水生昆蟲具有刺穿的口器，使它們能夠吸收細胞液。濾食者已經進化出精細的食物捕捉裝置，如黑蠅幼蟲的旋轉扇、石蛾幼蟲的織網和蜉蝣的剛毛，導致顆粒大小和棲息地的專業化。收集者-濾食者以碎屑為食是一種常見的餵養方式，可能普遍存在於早期階段；然而，針對這種進食角色的專門適應性卻很少受到重視，甚至可能很少。無脊椎動物捕食者俱有各種適應性來檢測獵物，其中機械檢測似乎很常見，如水黽、石蛾幼蟲敏銳的感知振動，水黽、豉甲和蜉蝣，視覺特佳，並且可以分為搜索和伏擊狩獵兩種方式。食物鏈的能量傳遞效率只有十分之一，獵物和捕食者體型之間的關係強烈影響被食用的獵物，因此獵物的大小和多樣性通常隨著捕食者體型的增加而增加。

必須很大的附著藻或落葉，才能供食草動物繁榮，捕食者必須吃大量的食草小動物、食腐小動物才能維持種群數量。頂級消費者-食魚魚類(Piscivore)鱘魚、鱣魚，一般情況肉身長得慢，數量不會多。

溪流得魚類同功群根據所吃的東西和食用的地方對攝食角色進行分類，例如水面層等掉落的蟲、漂浮的碎屑，很多是翹嘴型的。岩礫河床、湍瀨段的底棲魚類鏟頰魚、纓口鰍、爬岩鰍，主要吃附著藻，很多嘴型向下或有吸盤。泥砂質河底的魚如琵琶鼠、土魷、鱣魚等，主要吃碎腐有機物或底棲動物。水體中間層游泳覓食的魚，如吳郭魚、馬口魚、鯽魚等，大多隨機覓取雜食，但是以高蛋白質的肉食優先。鱣魚生活在河流下游中間層，是典型的濾食性魚類，靠腮的特殊結構濾取

水中的浮游生物，魚苗階段主要吃浮游動物，長大後逐漸改為吃浮游植物。河流環境多變，大部分河流動物都是隨機的雜食者，草食者只是偏好吃植物，不排除吃動物。相對較少的魚類是草食性的，因此一個組合中的大多數成員都屬於不同類別的非食草動物，或者是食魚動物。在魚的口器、消化能力和檢測獵物的感覺方式中可以觀察到大量的功能特化。

熱帶地區的魚類種類繁多，功能多樣性高，包括更多以藻類、泥漿和軟泥為食的專家。魚體大小對魚的攝食作用有重要但複雜的影響。

雖然食魚動物的平均體型往往比它們的獵物大，但最大的淡水魚包括食腐動物和食魚動物。至少在熱帶河流中，有證據表明，各種大小的捕食性魚類都存在，因此通常處於相對較短的食物鏈的頂端。所有類別的脊椎動物都出現在河流食物網中。兩棲類可能是魚源稀少河流的頂級捕食者，爬行動物和鳥類在某些情況下可能是重要的捕食者。陸生類群還有令人驚訝的多樣哺乳動物會捕食水產，尤其是洄游魚蟹類。

二次生產量化了每單位面積和時間在考慮死亡率後通過生長和繁殖產生的新生物量。高量的二次生產是由於溪流食物源豐盛或高種群增長率導致高生物量替代率，因此取決於溫度、資源和影響種群成功的所有因素。通過將二次生產的估計與飲食研究相結合，可以將消費者生產的規模與維持它的初級或次級生產聯繫起來。就中上游溪流而言，食物鏈頂端的消耗似乎能夠消除下方的所有生產，這表明對較低營養級別的自上而下的控制。