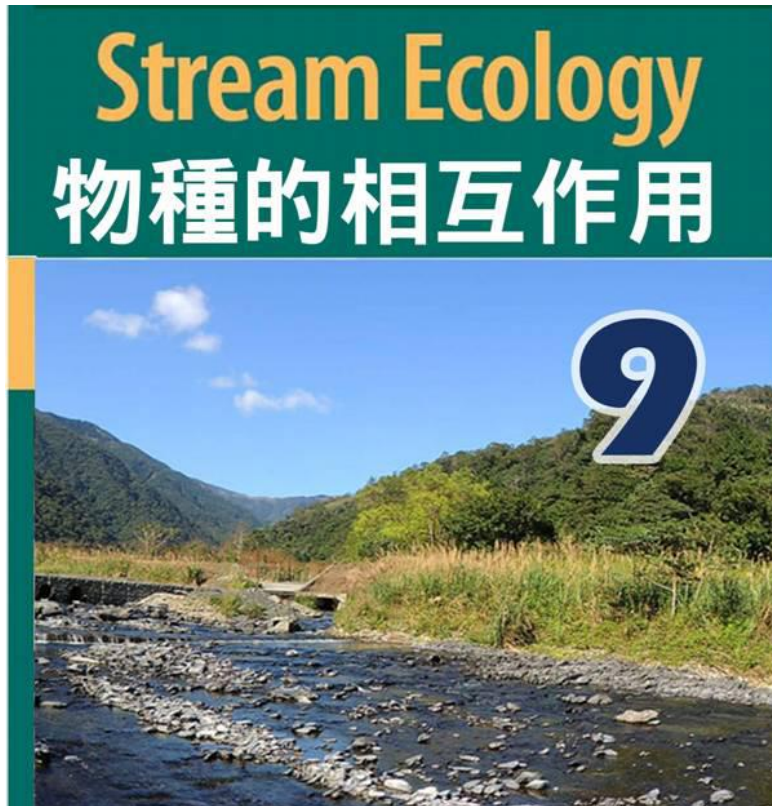




河流生態學 九 林雨莊學習筆記

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

第九章 物種相互作用

河流範圍內的物種集合形成了一個聯繫和相互作用的網絡，其強度和受影響的物種數量各不相同。

藻類和碎屑的基礎資源以及相關的微生物維持著更高的消費者，包括食草動物、捕食者和寄生蟲。食物資源的可用性可以限制消費者的豐度（稱為自下而上的控制），消費者可以在較低的營養水平上調節獵物的豐度（稱為自上而下的控制）。物種經常爭奪相同的限制資源，如食物或空間，成功的競爭者能夠保持他們在組合中的位置，而攻擊性或效率較低的物種可能會被排除在外。食草(藻)動物與藻類的相互作用、捕食者與被捕食獵物的相互作用以及競爭物種之間的相互作用構成了在食物網內共同將物種聯繫在一起的主要聯繫。本章重點討論這種聯繫的生態後果和複雜性，第10章探討最終決定那些物種一起被發現的力量，從而決定河流群落的結構。

9.1 食草動物

食草動物就是主要食藻或食植物的蜉蝣、石蛾、螺類、魚類等，或河流兩側掉入河流的植物碎葉片。河流廊道中的初級生產者，包括藻類、藍綠藻菌、苔蘚植物和維管束植物(樹葉、河灘地的草與水生植物)。它們是河流食物網中的重要基礎資源。如第6章所述，水生植物在進入碎屑池之前受到相對較小的放牧(食草動物)壓力，浮游植物在自由流動的河流中起的作用相對較小，密度及數量少且容易流到下游。無脊椎動物、一些魚類和一些底棲無脊椎動物幼蟲在底棲藻類上放牧是溪流中食草最重要的途徑，也是迄今為止研究最多的部分。底棲藻類的分佈、生長形式和營養價值各不相同，食草動物抓取和刮食這種食物供應的方式也不同。因此，食用那些藻類反映了它們對特定食草動物的脆弱性，也可能反映了它們的偏好方面。

食草動物可以對藻類產生許多影響，減少它們的豐度、改變組合型態、甚至通過去除衰老細胞和回收營養物質來刺激藻類生長和整體生產力（Feminella and Hawkins 1995，Steinman 1996）。

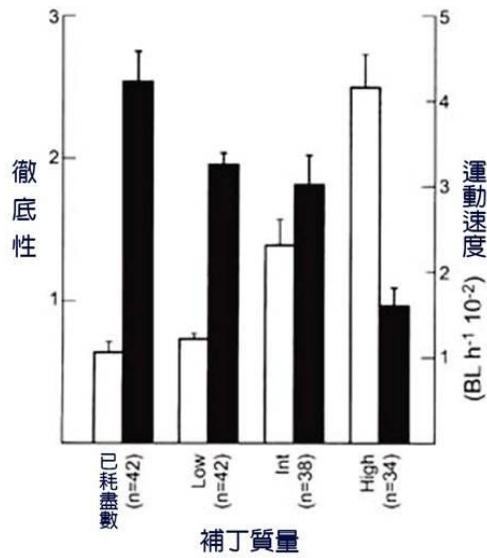


圖9.1 四節蜉蟬(*Baetis*)離開附著藻類定殖斑塊(patchs補丁)後，定殖斑塊質量(附著藻類密度)對食草者搜索行為的影響。隨著定殖斑塊質量的提高，搜索的徹底性(白柱)增加，運動速率(黑柱)降低。BL是身體的長度。(Reproduced from Kohler 1984.)

9.1.1 食源對食物供給的反應

藻類是斑塊分佈的，從單個基質表面的最小尺度到中間尺度，如從石頭到石頭，通過較大的尺度，如溪流的開放和覆蓋樹冠層部分。雖然一些食草動物可能基本上是隨機進食的，但感知和應對這種斑塊的能力應該是有利的。

Richards和Minshall (1988) 研究了高山溪流中小尺度的食草動物分佈，使用根據對附著藻類豐度的目視評估選擇的天然石頭，並在某些情況下以刮擦方式產生各種寬度的進食斑塊。

在玻璃觀察箱下的溪流中更換石頭，然後通過攝影確定昆蟲的存在。在1-2天內，四節蜉蟬集中在富含附著藻層的斑塊中。

在更大的空間尺度上可以看到食草動物對附著藻層的類似反應。Fuller等人 (1986) 用黑色塑膠遮蔽20米長的湍瀨區，4周後葉綠素a水準降低至0.1微米/每平方公分以下，而未遮蔭部分的值為1至6微米/每平方公分。擬蟻幼蟲略有增加，幾個類群沒有明顯變化，但四節蜉蟬在陰影部分比在開放對照中少得多。

去除一半的陰影塑膠導致葉綠素a水平與開放流相似，僅在11天後，以及更大的四節蜉蟬(*Baetis*)密度。對於那些留在陰影部分的蜉蟬來說，體型較小，這表明食物供應減少，也令人驚訝地不願意離開更綠色的牧場。

未受影響的分類群 (*Simulium* 黑蠅及幾種甲殼類動物) 可能依賴於水生植物等其他食物來源。

在紐西蘭溪流中進行的類似實驗 (Towns 1981) 未能影響任何動物群，並被

視為生物膜和相關微生物在某些情況下是最重要的能源的證據。

在更大的空間尺度上，在溪流部分或整個溪流中，食草動物已被證明對資源可用性的變化做出反應。在一條小溪流中，最近被清除的區域，四節蜉蝣的產量大約是參考地點的18倍，而在穩定的基質上，差異甚至更大（Wallace和Gurtz 1986）。蜉蝣內臟主要含有矽藻，估計來自開放樹冠溪流的腸道飽滿度是森林溪流的兩倍。儘管不同地點的藻類細胞密度變化不大，但開放地點的附著藻類產量（基於四節蜉蝣產量和預計的食物消耗量）估計要高出近30倍。隨後的森林再生導致樹冠關閉，陽光照射減少，6年後，四節蜉蝣更加稀有，附著藻類產量也下降了十倍。由於明確切割影響到整個和流段，因此假定的機制是招募而不是重新分配。事實上，四節蜉蝣的反應遠遠大於其他蜉蝣，這表明其較短的生成時間允許種群規模迅速增加，以利用新的可用資源。

食草動物可以通過小尺度甚至相對大尺度的行為機制集中在食物豐富的地方，這種非隨機覓食已經在周邊動物的脊椎動物和無脊椎動物食草動物中建立起來。

在包含岩石和附近溪流藻類的實驗室微觀世界中，當藻類生物量均勻分佈時，四節蜉蝣(*Baetis*)分佈是非選擇性的，但當它異質分佈時聚集在高食物岩石上（Alvarez和Peckarsky 2005）。

對石蛾幼蟲和四節蜉蝣幼蟲覓食的詳細分析表明，這些昆蟲在附著藻類豐富的斑塊中花費的時間比隨機運動模型下的預期要多得多。當石蛾幼蟲進入附著藻類豐富的區域時，前腿的聚集運動和下頷刮擦的速率都增加。此外，整體運動速度減慢，個體在到達斑塊邊界後往往會折返。結果，在附著藻豐富斑塊中待的時間是比到處隨機覓食待的時間高出 2-3 倍。

感知食物供應的空間異質性並通過簡單的運動規則做出反應的能力，這些規則傾向於將覓食集中在高回報區域，這被稱為區域限制搜索。

實驗人員將河床岩盤仿如棋盤黑白相間(附著藻茂密與物著藻稀疏)設置斑塊，發現四節蜉蝣(*Baetis*)將當80%的時間花在藻類豐富的斑塊上，僅花費20%的時間在藻類稀少的斑塊上。(Kohler 1984)。

通過將搜索區域與限制運動順序的最小區域進行比較，Kohler確定這些四節蜉蝣非常徹底地搜索了食物豐富的區域。此外，離開斑塊時的搜索行為受到斑塊質量的影響。離開高質量斑塊後搜索強度要大得多，與離開低質量斑塊後的移動相比，高徹底性和低移動率證明了這一點（圖 9.1）。每當高度移動的食草動物集中在藻類資源豐富的地方，擁擠可以將單個食草動物的回報率降低到大約在生產力較低但不太擁擠的地區所經歷的回報率。

一個可能的後果是，食草動物的豐度和生物量與藻類生產力成比例地增加，但每隻食草動物的覓食收益大致恆定。

Power (1983) 在巴拿馬溪流中觀察食藻甲鯰魚的分佈中觀察到了這種模式。與無大樹遮蔭開放的水潭區相比，有遮蔭的水潭區生產力較低，並且支援較低的食草溪流潭區中的移動方式類似於四節蜉蝣和食藻石蠅的覓食行為，大概導致了這種模式，稱為理想自由分佈。

總之，食草(食藻)動物對附著藻類豐度高的地方做出反應，既通過分佈的變化，要麼通過種群招募，要麼持續。這些食草動物的濃度可以減少或增強附著藻層分佈和豐度的變化，正如我們將在下一節中看到的，影響附著藻層組合的組成和地貌結構。

9.1.2 食草動物對附著藻層的影響

食草動物通過直接消耗、藻墊的物理破壞以及間接途徑（尤其是營養再生）來影響附著藻類生長。食草動物研究通常報告附著藻類生物量的減少、成分變化，包括附著藻層上成分的減少，以及根據食草動物的類別而產生的影響差異（Steinman 1996）。除了這些結構變化之外，食草動物還可以誘導功能變化，包括更旺盛的細胞生長和增強的營養可用性，儘管這些反應因環境而異。上一節考慮了附著藻層分佈影響食草動物分佈的證據 - 資源對消費者的“自下而上”效應。我們現在轉向食草動物對藻類的“自上而下”影響。自下而上還是自上而下的控制取決於時間、地點和環境環境，這兩種模式並不相互排斥。

科學家們已經使用各種實驗方法研究了食草動物和附著藻類之間的相互作用，包括實驗室溪流模擬和實地田野實驗（Lamberti et al. 2006）。前者具有實驗控制的優點，允許操縱食草動物的密度和物種，引入食草動物時藻類演替內的時間點以及光和養分等環境變數。

實地田野實驗提供的實驗控制較少，但提供了更多的自然條件。一種方法是將底棲藻類定殖的方塊板放置在凸起的平臺上，從而在某些情況下圍上細網限制所有食草動物的進入，或者限制那些游泳和傳播能力較差的食草動物。

放置在河床上的圍欄允許更大的控制，可以很容易地放置在陽光照耀與樹蔭覆蓋的環境中，或者放養不同的物種和大小等級，儘管改變流量和增加沉積會導致不必要的副作用。提供水流的小方塊或籠通常可以有效地排除較大的食草動物，包括魚、蝌蚪和蝦，並避免籠子的不良副作用。

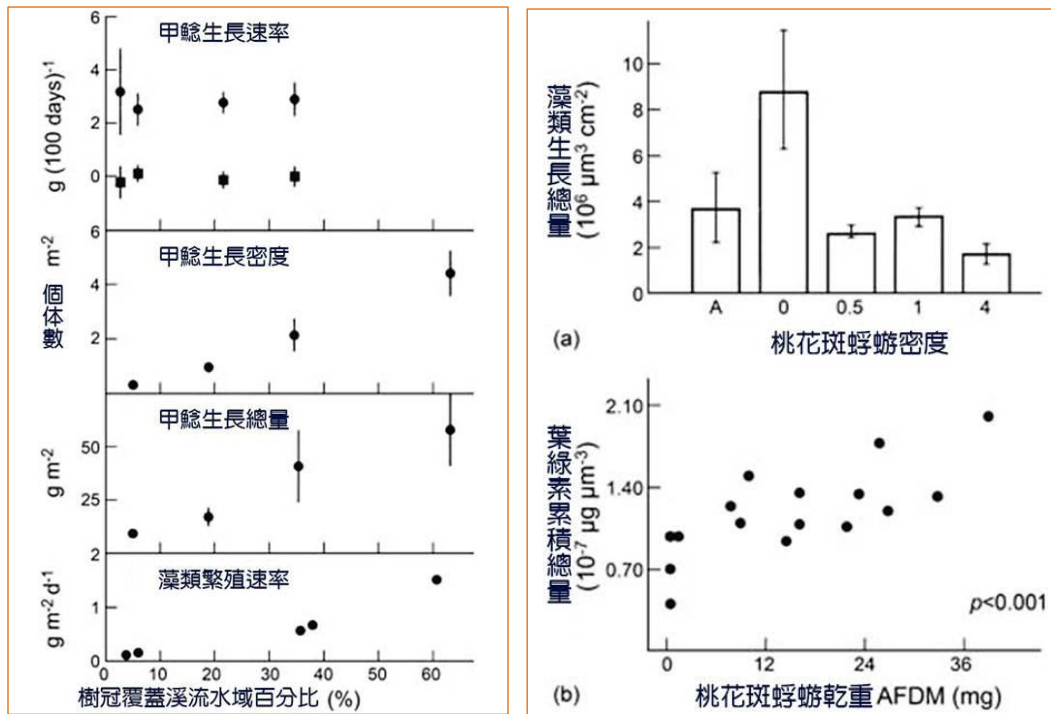


圖9.2(左上圖) 食藻甲鯢魚符合無理想分佈的證據。與樹冠層的開放性有關的藻類生產力提高。甲鯢魚的密度和生物量與藻類生產力成比例地增加，但是增長率(● 雨季；■旱季)是恆定的。顯示了兩個標準錯誤。(摘自Power 1983)

圖9.3(右上圖) 蜉蝣密度對附著藻類現存量及繁殖密度的影響。(a)各種食藻條件下的附著藻類豐富度。A：流稅河床的環境密度；O：密度為零的殼體；0.5、1和4：分別具有0.5、1和4自然密度的殼體。葉綠素a和AFDW的結果相似。注意即使是低密度的放牧者也會減少藻類的生物量。(b)隨著Ameletus姬雙尾蜉(桃花斑蜉)生物量的增加，每單位生物量中葉綠素a的比例顯著增加。(摘自Hill and Knight1987。)

9.1.2.1 結構回應

許多不同的食草動物實驗記錄了由於食草動物導致的藻類生物量的減少，包括螺類、蝦、石蛾、蜉蝣、蠓蟲幼蟲、蝌蚪和魚類 (Steinman 1996)。在許多研究中，螺類和石蛾幼蟲已被證明是高效的附著藻類食草動物，並且具有個體大，移動相對緩慢以及配備下刮頷骨或齒舌的特徵。當使用加州溪流上方的採樣區塊排除鉤翅石蛾(*Helicopsyche*)時，附著藻類生物量相對於對照基質增加了約5至20倍 (Lamberti and Resh 1983)。凡士林的屏障有效地將舌石蛾從蒙大拿州溪流的石頭表面排除在外，導致藻類細胞計數增加了五倍 (McAuliffe 1984a)。

由於包括蜉蝣和蠓蟲在內的更多移動食草動物不受這兩項研究中操縱的影響，因此結果表明這些食草動物無效。Lamberti等人 (1987) 比較了蜉蝣 *Centroptilum elsa*，石蛾 *Caddis Dicosmoecus gilvipes* 和螺類 *Juga silicula*，他們分別將其描述為瀏覽者(隨機取食)，刮食者和銼食者(rasper)。

實驗室溪流接種藻類碎屑，9 天後以近似自然密度添加提供給消費者，並監測附著藻類生物墊的發育 48 天。對於蜉蝣的影響很小，而且僅限於小斑塊（直徑小於 2 公分），但螺類的影響很大，而石蛾幼蟲的影響更大。然而，其他研究發現，食藻蜉蝣能夠限制底棲藻類。一項實驗將姬雙尾蜉蝣 (*Ameletus*) 以接近真實的密度封閉在含有天然河床材料的有機玻璃室中，結果即使在密度減半情況下，附著藻類的密度也明顯減少 (Hill 和 Knight 1987, 圖 9.3)。也有可能整個食草無脊椎動物群體在總體上具有顯著影響，但這可能很難從對單個物種的研究中確定。當科羅拉多山溪流 50 平方米範圍內的所有食草無脊椎動物以普通電魚設備每日電擊抑制食藻動物數量，與未電擊的參考溪流段相比，藻類生物量顯著增加 (Taylor et al. 2002)。

在藻食性魚類(鮰魚)豐富的地方，它們被發現對底棲初級生產者施加相當大的控制。排除食藻魚類-曲口魚(*Campostoma*)進入，導致絲狀藻類的生長，而引入曲口魚時導致藻類生物量的迅速下降 (Power and Matthews 1983)。熱帶溪流通常包含許多種類的食草魚類，以及食藻昆蟲、軟體動物、甲殼類動物和幼蟲兩棲動物。

藻食動物多的時後不僅有可能降低附著藻類的總生物量，而且有可能改變群落的結構和分類組成。底棲藻類表現出多種生長形式，包括匍匐和低剖面物種、直立和柄物種以及絲狀生長形式 (圖6.1)；此外，不同的食草動物最適合食用一層或多層。

許多種類的蜉蝣在瀏覽鬆散附著的附著藻類墊的外層最有效，而蜉蝣幼蟲和螺類的刮擦和刺耳口器使它們能夠消耗緊密附著的藻類。

絲狀藻類由於其大小和質地而似乎逃脫了大多數無脊椎動物的食藻動物，儘管它們可能在早期生長階段被消耗掉 (Dudley and D'Antonio 1991)。然而，藻絲可能非常容易受到藻食性魚類的影響，例如溫帶溪流中的曲口魚和熱帶溪流中的鮰魚等藻食性魚類。

在幾乎所有藻食性無脊椎動物的實驗排除中，一個明顯的效果是底棲藻類組合的大型、鬆散或覆蓋成分的減少以及小而緊密粘附細胞的相對比例增加 (Steinman 1996)。絲狀綠藻和藍綠藻也可能增加，以及特定物種的變化。

在幾乎所有草食性無脊椎動物排除實驗中，一個明顯的效果是底棲藻類組合中大的、鬆散的或覆蓋層的成分減少，以及小的、緊密貼壁細胞的相對比例增加 (Steinman 1996)。也可能出現絲狀綠藻和藍綠藻的增加，以及特定物種的變化。Steinman 等人 (1987) 對實驗室水流中藻類組合的變化提供了特別詳細的描述，以響應 *Juga* 螺和 *Dicosmoecus* 十月石蛾幼蟲的四種密度。在為期 32 天的研究中，無食藻動物的溪流形成了厚厚的附著藻類生物墊。針杆藻 (*Synedra*) 和小椿藻 (*Characium*) 的聚集體首先建立，然後隨著其他矽藻斑塊 (*Scenedesmus* 柵藻、*Achnanthes* 曲殼藻、*Nitzschia* 菱形藻) 的發育，組合變得更加異質，隨後是絲狀

綠藻(*Stigeoclonium tenue*)和膠鞘藻(*Phormidium*)。食藻動物定殖後導致小椿藻和柵藻的嚴重減少，其密集聚集顯然使其變得脆弱。相比之下，曲殼藻與膠鞘藻在食藻動物的壓力下顯著增加，前者是因為它是貼生在食頭表面層的，後者是因為它的匍匐基底細胞很少被食藻動物吃掉並且可能受益於去除上層細胞。

附著藻類生物墊的哪些成分受食藻動物影響最大可能因食藻動物的種類及其進食方式而異。剛剛描述的螺類和石蛾對底棲藻類群造成了大致相似的變化。然而，兩種食草動物也有可能產生完全不同的影響，正如 Hill 和 Knight (1987, 1988) 在他們對烏石蛾幼蟲和蜉蝣 姬雙尾蜉蝣的比較中所證明的那樣。分別對鬆散層和貼壁層進行採樣，姬雙尾蜉蝣主要影響前者，導致包括雙菱藻和幾種菱形藻在內的活動矽藻減少。菱形藻影響了兩個層，但其主要影響是通過減少一種特別大的貼生矽藻的大量舞動，這種矽藻構成了總附生生物生物體積的大部分。

9.1.2.2 功能回應

區域基礎上的初級生產通常會因食藻動物而下降 (Steinman 1996)。然而，在某些情況下，食藻動物可以刺激特定地區的初級生產。可能的解釋包括分類變化，食藻動物的養分釋放，或者食藻動物吃掉了上層，下層附著藻獲得更多的陽光照射。由於食藻動物而增加面積或生物量特定的初級生產是合理的，因為去除衰老細胞應該留下更大比例的活力細胞，這些細胞具有增強的光和養分。因此，雖然食藻動物的增加可能導致附著藻類生物量的下降，但細胞特異性光合速率可能會增加。因此，在中等食藻動物壓力下，針對特定地區和生物量一級的生產可能最大 (圖9.4)。在實驗室流研究中，McIntire和Phinney (1965) 發現，在低生物量下達到最高的光合作用速率，他們將其歸因於較少的遮蔽和衰老。然而，這種影響在實驗室流中可能被誇大了，在實驗室流中，最初的定殖和快速生長，然後是衰老和脫落，特別明顯。同樣使用實驗室水流，Lamberti等人 (1989) 觀察到通過在低和中等但不高的光照水準下以食藻動物刺激淨初級生產，以及經過數月而不是數周發展起來的附著藻類組合，他們將其歸因於分類學變化，食草動物的養分釋放以及由於上層藻而下層藻獲得更多光線等。

儘管這個想法很有吸引力，但來自許多研究的證據尚無定論，至少部分原因是難以量化細胞和生物質特異性速率 (Steinman 1996)。

附著藻類上的食藻動物可以改變養分循環的速率，或者由於生物量降低而減少對養分的需求，或通過刺激放牧種群的生長速度來增加需求，並通過改變生物墊子特性從而增加擴散速率。由於藻類響應磷 (P) 限制產生的酶水準在放牧中低於未有食藻動物的組合，Rosemond等人 (1993) 推斷食藻動物將藻類生物量減少到可用營養物質基本足以滿足藻類需求的水準。與存在螺類時相比，在實驗室水流中積累的絲狀矽藻和藍藻生物量要大得多，結果是未有食藻動物墊內的磷回收率很高，而在高密度食藻動物壓力下，水體中的磷吸收量很高。

(Mulholland et al. 1994)。這意味著養分限制可能經常隨著附著藻層生物量的增加而增加，並且隨著附著藻墊的積累，養分的主要來源可能會發生變化。

由於初級生產者和動物消費者，特別是食藻動物，需要氮(N)和磷來滿足其生長需求，因此無機形式的碳氮比(C/N)/P比率以及生產者和消費者生物質中的碳氮比(C/N)/P提供了對跨營養級營養限制的見解。在養分限制條件下生長的自養生物在其生物量中產生高C與養分的比例，可能導致對消費者增長率的養分限制，並影響排泄的養分的速度和比例，從而循環回初級生產者。養分約束對營養相互作用的潛在影響是生態化學計量學的主題領域。

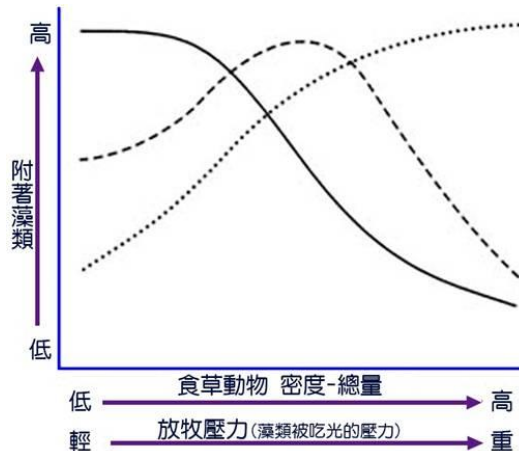


圖9.4對浮游植物屬性與食草強度之間關係的理論預期。有證據表明，草食(藻)動物對於附著藻類生物量的下降得到了很好的效果，一些研究也證明了食藻動物增加時，單位生物量的光合作用速率更高。食草(藻)性處於中等水準的初級生產總值的峰值在很大程度上是推測性的。(摘自Lamberti和Moore1984。)

9.1.3 干擾和食草

食藻動物和周生植物(附著藻類)之間的相互作用通常被認為在有利的環境條件下最強，而在環境條件極端或高度可變時減弱。大多數食藻動物實地研究都是在低流量條件下進行的，因此不能充分代表與季節性或偶發性環境極端事件相關的身體壓力更大的條件下的相互作用(Feminella 和 Hawkins 1995)。這種極端條件通常被稱為干擾，通常被認為是非生物的，但也可能包括入侵物種等生物因素。許多最好的記錄示例都涉及極端的強水流。

食藻動物啃食可能會導致藻類組合不易被洪水沖刷，可能是啃食減少墊子堆積的厚度。當受到*Elimia clavaeformis*螺類不同食藻壓力的實驗室溪流中的附著藻類經歷了共同的沖刷擾動時，附著藻類的大多數結構特徵顯示出在有螺類的溪流中比在沒有螺類的溪流中顯著更高的抗干擾能力(Mulholland 等人，1991年)。在不同流速的地點進行的食藻動物減少實驗揭示了科羅拉多溪流中食藻動物和水流之間的相互作用(Opsahl 等人，2003年)。45天后，與對照相比，

通電瓷磚(實驗附著藻採樣塊)上的食草動物明顯減少，藻類生物量增加兩倍以上，但在緩慢的水流中，瓷磚上的藻類豐度更高，這表明食草動物在當前速度梯度上調節藻類的能力有所不同。

9.1.4 自上而下和自下而上的影響

大量的生態文獻探討了食物鏈中自上而下和自下而上的控制的相對重要性 (Power 1992a)。從自下而上的角度來看，由營養富集驅動的更高生產力有可能沿著食物鏈傳播，提高消費者的生產力，並可能通過支援增加另一個營養級來延長食物鏈。

捕食者的自上而下效應通常會減少獵物的豐度，這有利於食物鏈下游的下一個營養級。當捕食者減少食草動物導致藻類增加時，這種模式被廣泛觀察到。當這種影響延伸到多個營養級時，它們被稱為營養級聯，並且由於某些物種可能受到更強烈的影響而其他物種受到的影響較小，因此間接後果可能很複雜。

附著藻類的成員受到通過放牧的自上而下控制和通過養分可用性的自下而上控制的組合。

兩者都可以在給定的生態系統中佔據主導地位，並且可以單獨或協同行動。例如，高放牧壓力可以通過減少附著藻類生物墊的厚度來抵消養分限制，從而促進水循環和養分吸收，並通過排泄循環養分。反過來，營養豐富可以讓附著藻類生物適應更高的放牧壓力。在某些情況下，食藻動物完全超越了營養素的任何影響。食藻魚類的食藻強度足以使施肥和未施肥的溪流池中的藻類同樣減少 (Stewart 1987)。在田納西州的源頭溪流中被螺類刮食藻類同樣將藻類減少到一層薄薄的、耐食藻動物的層，而不管營養物是否添加 (Hill 1992)。一些關於食藻動物-附著藻類生物相互作用的大量文獻的綜合認為，溪流附著藻類生物的自上而下的調節是常見的，儘管幾乎所有研究都是在良性環境條件下進行的 (Feminella 和 Hawkins 1995, Steinman 1996)。一項包含 85 項研究的薈萃分析量化了與食藻動物獲取和養分供應相關的影響大小對附生生物量的影響，發現這兩個因素的影響很大，表明自上而下和自下而上的影響都可能很強 (Hillebrand 2002)。食藻動物效應通常更強，Hillebrand 將其歸因於它們的即時性，而附著藻類生物生長的營養刺激作用持續時間更長。

如果某些藻類更容易放牧或對養分更敏感，則預計食藻動物啃食和養分供應之間會發生相互作用。McCormick 和 Stevenson (1991 年) 通過控制放置在肯塔基溪流水池中的圍欄中的螺類 *Gonoibasis* 的密度，表明矽藻上層易於放牧但不受養分的強烈影響，而 *Stigeoclonium* 是一種底層藻類，對食藻動物啃食的抵抗力更強，只有在食藻動物啃食存在的情況下才對營養富集高度敏感。更高的養分利用率可能是由於去除了上層藻類或螺類排泄而導致擴散增加的結果。通過同時處理螺類密度和 N 和 P 濃度，Rosemond 等人。(1993) 證明養分對藻類生物量 (葉綠素 a、無灰乾物質、總藻類生物體積) 和初級生產力 (面積和葉綠

素特异性) 有積極影響, 食藻動物有消極影響。放牧有利於葉綠素和藍藻, 當食藻動物被移除時, 它們被矽藻過度生長, N 和 P 似乎都處於極限濃度。附著藻類生物對食藻動物啃食和養分的綜合影響反應強烈, 表明自上而下和自下而上的控制都對附著藻類生物起作用 (圖 9.5)。此外, 營養添加刺激了螺類的生長, 這意味著自下而上的營養豐富可能會影響消費者的營養水平。營養物質和食藻動物的相互作用在熱帶溪流中也很明顯, 其中 N 和食藻魚類的限制作用都很強 (Flecker 等人, 2002 年)。食藻動物對藻類生物量和組成的總體影響大於養分, 但在有食藻動物存在的情況下, 附著藻類生物對 N 添加的反應更為明顯。藻類生產力似乎受到食藻動物啃食的刺激, 這可能是由於沉積物的移動, 否則抑制了向附生生物的擴散速度。

環境條件可以與養分供應和食藻動物豐度相互作用, 以確定自上而下與自下而上控制附生生物的程度。光、養分和食藻動物都對田納西州林地溪流的附生生物量和生產力施加了強有力的控制, 但這些因素的相對重要性隨季節變化。夏季和秋季光照對附生生物生物量有限制, 但春季不受此影響, 在光照水平較弱的季節, 營養物質受到更多限制 (Rosemond et al. 2000)。

總之, 來自實驗室和田間實驗的證據表明, 放牧不僅減少了附著藻類的總生物量, 而且還改變了組合的結構和功能特徵。直接食用、物理破壞和營養物質的再生都很重要。隨著我們擴大視野, 包括影響附著藻類的所有環境變數, 包括季節性和偶發性干擾以及可以調節食草動物豐度的捕食者和寄生蟲, 越來越明顯的是, 生物組合是受多種相互作用控制的複雜實體。

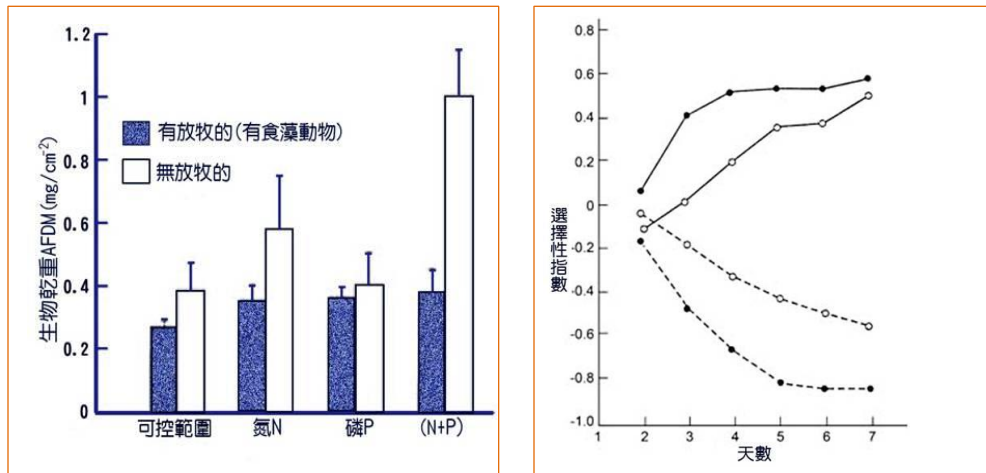


圖9.5(左上圖) 在田納西州Walker溪流側河道進行實驗的第7週, 瓦片上附著藻類的無灰乾重。控制=周邊河水; N, P, 和N + P為營養增補; 食藻動物的河道放養包括天然密度的螺*Elimia clavaeformis*。(摘自Rosemond et al.1993。)

圖9.6(右上圖) 實驗室溪流中漂流褐鱒對大型獵物的體型偏好。野生鱒魚以鹵蟲(擬蝦)為食。在此實驗中, 第1天僅提供鹵蟲(虛線), 第2天添加較大的黃粉蟲(實線)。漂移率為每分鐘 5(小圓圈, 低)和 10 (黑圓點, 高)。“選擇性”是一種基於消耗的獵物相對於可用獵物的偏好度量。

9.2 捕食

捕食無處不在。所有異養生物在其生命週期的某個階段都是其他生物的獵物，許多物種在其一生中都會遇到捕食風險。捕食的潛在影響是多種多樣的，包括減少一個地區的豐度甚至消滅一個物種，限制棲息地的使用和覓食效率，影響生長速度並降低適應性，以及通過自然選擇適應持續的捕食風險。頂級捕食者可以通過營養網引起潛在的級聯相互作用，通過減少獵物的豐度和改變它們的覓食行為來直接影響獵物，並間接影響獵物作為食物或競爭對手與之相關的其他物種。此外，能量途徑和物種組成的變化可能對養分利用和再生產生影響。我們首先將捕食者 - 獵物聯繫視為個體之間的相互作用，它直接通過消費和死亡率對種群產生影響，間接通過行為和形態適應，這可能會給獵物帶來一些健康成本才能生存。然後，我們研究了捕食如何觸發對整個生態系統產生影響的營養級聯。

9.2.1 捕食者與獵物的相互作用

所有捕食者都表現出一定程度的偏好，主要以某些種類的獵物為食。捕食者偏向於比其他獵物消耗更多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。對於獵物來說，生活方式和身體計劃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在第 8.2.4 和 8.3 節中介紹，在這裡我們詳細說明瞭獵物豐度、大小、形態和行為塑造個體捕食者和獵物之間相互作用的許多方式。

9.2.1.1 脊椎動物捕食者

獵物的數量和大小都是魚類獵物消耗的有力預測因素。對於所有類型的捕食者來說，被吃掉的獵物數量隨著獵物的豐富而增加，由於處理和攝入單個食物所施加的時間限制，速度會減速。這種關係稱為功能回應曲線。每當存在一種以上的獵物時，腸道分析通常會發現環境中豐富的獵物在飲食中也很常見（Allan 1981）。然而，對應關係通常不是1：1，表明有一定程度的偏好。獵物的選擇會受到對比度、運動和大小的強烈影響，所有這些都會使某些獵物更加顯眼。

許多研究已經確定，捕食強度隨著獵物的大小而增加（Metz 1974，Allan 1978）。預計較大的獵物物品會受到青睞，因為它們提供更大的能量獎勵，並且因為它們更容易被發現。

脊椎動物捕食者的攝食行為通常會隨著經驗和學習而改變。Ringler（1979）發現褐鱒魚更喜歡大型獵物而不是小型獵物；然而，這種偏好在4-6天內逐漸發展，最不喜歡的獵物從未被完全排除在飲食之外（圖9.6）。

由於經驗而改變魚類捕食行為會導致更高的捕食率。搜索通常通過更大的反

應距離，更高的游泳速度和更高的路徑效率來改善，而攻擊延遲可能會減少，捕獲成功可能會增加（Dill 1983）。其結果是傾向於專注於捕食者在其最近的進食歷史中最常食用的獵物，並隨之提高覓食效率。饑餓可以通過改變捕食行為的幾個方面中的任何一個來影響捕食率。隨著饑餓感的減少，搜索也因移動速度和反應距離的變化而減少。

此外，遭遇後攻擊的可能性下降，處理時間增加（Ware 1972）。因此，捕獲率隨饑餓程度而變化。

環境變數，尤其是那些影響獵物能見度的環境變數，可以顯著改變捕食率。雖然依賴視覺的捕食者可以在相當昏暗的光線下進食，但獵物捕獲成功率會隨著光照水準的下降而下降。

0.1 勒克斯的光照強度，對應於黃昏或滿月，通常是獵物有效視覺定位的下限（Hyatt 1979）。然而，即使在我們考慮日光的範圍內，光照水平的漸變也會產生影響。Wilzbach等人（1986）比較了在溪流森林部分的水潭區中餵食鱒魚與來自開放（伐木）部分的水潭區。

獵物在開放潭區中捕獲的速度較高，人工遮陽將捕獲率降低到在陰影潭區中觀察到的捕獲率。在與曙暮光、月光和陰夜條件相對應的不同光照條件下，實驗室中幼大西洋鮭魚的覓食效率不受水流速度的影響，直到光照水準降至0.1勒克斯以下，此時魚在較慢的水流中捕獲獵物的效率更高。

當提供覓食地點的選擇時，隨著光照水準的降低，幼年鮭魚轉向較慢的速度位置。棲息地特徵也會影響獵物的可用性和捕獲獵物的難易程度。表底棲獵物捕獲率隨著基質複雜性的增加而下降；例如，在實驗室中進食的杜父魚能夠更容易地從沙質底部捕獲獵物，而不是從更異質的鵝卵石棲息地捕獲獵物。

9.2.1.2 無脊椎動物捕食者

食物網中物種的相對體型會強烈影響營養關係、影響資源分配、飲食廣度和捕食者與獵物的相互作用（Warren 和 Lawton 1987, Chase 1999）。較大的物種可能會克服捕食風險，在其生命週期的某個階段進入“規模避難所”，而較小的物種可能永遠不會達到逃脫捕食的規模。儘管這些陳述可能適用於所有捕食者與獵物的相互作用，但它們在無脊椎動物系統中尤其如此，正如英國 Broadstone 溪流捕食者同功群中廣泛的相互捕食和自相殘殺所說明的那樣（Woodward 和 Hildrew 2002a）。這六個物種（三種捕食性蠅蟲、一種石蛾、一種泥蛉和一種蜻蜓）表現出明顯的體型差異，但相對體型關係因生長而隨季節變化（圖 9.7）。小型捕食者的飲食最窄，當尺寸強烈重疊時生態位重疊更大，並且隨著捕食者尺寸的不同而減少（圖 9.8）。最大的捕食者金環蜻蜓只被較大的同類捕食，而最小的搖蚊（*Zavreliomyia barbatipes*）被所有五種較大的物種和同種動物吃掉。只要大型物種的早期齡期與小型物種的晚期齡期共存，同行（guild）內捕食的方向就可以逆轉。在這個系統中，很明顯，食物網結構主要受身體大小關係的影響，

儘管相遇概率和覓食模式也有影響。

捕食者覓食模式影響獵物的脆弱性，與獵物運動的各個方面相互作用，影響局部遭遇率和離開。如果能夠檢測到大型、積極搜索的捕食者的接近，移動獵物很可能會逃跑，因此捕食者的影響可能最大，而移動獵物最少。這是籠式實驗的一個複雜問題，當捕食者和獵物被限制時，它有可能高估捕食者的影響，並低估獵物何時可以從周圍環境中逃脫或進入（Wooster 和 Sih 1995）。對於坐等捕食者，獵物的流動性可能會由於遭遇率增加而增加其死亡率。在 Broadstone 溪流中，金環蜻蜓 *C. boltonii* 的捕食對移動蜉蝣的打擊最為嚴重，由於高獵物匯率，這些蜉蝣並沒有嚴重枯竭，但它們的損失確實可歸因於消耗而不是飛行（Woodward 和 Hildrew 2002b）。在同一系統中，據報導，管狀石蛾幼蟲 (*Plectrocnemia conspersa*) 對移動獵物的影響最大（Lancaster et al. 1991）。獵物豐度、爬行或漂移運動、獵物移動速度和捕食者攻擊可能是影響遭遇率和捕獲捕食者成功率的其他變量。

捕食性無脊椎動物的覓食行為似乎不受獵物可用性或先前經驗的影響，儘管有人認為捕食者聚集在獵物密度高的區域（Townsend 和 Hildrew 1978，Malmqvist 和 Sjöström 1980）。然而，Peckarsky 和 Dodson（1980 年）發現，與獵物很少的籠子相比，捕食性石蠅不太可能在獵物密度高的籠子裡定居。Peckarsky (1985) 認為，這些捕食者沒有任何聚集行為的原因是獵物斑塊的短暫性，因為像四節蜉蝣這樣高度機動的潛在受害者可以迅速分散。飢餓程度確實影響石蠅 (*Hesperoperla pacifica*) 吃掉了哪些獵物，它提供了一種選擇，可以在身體柔軟、游泳敏捷的四節蜉蝣 *Baetis bicaudatus* 和緩慢笨拙的多刺爬蜉 *Ephemerella altana* 之間做出選擇，後者的外骨骼多刺且堅硬（Molles 和 Pietruszka 1983）。飢餓的石蠅幼蟲主要吃 *E. altana* 蜉蝣，而飽足的石蠅吃掉這兩種獵物的數量大致相等。然而，當剛殺死的獵物被提供給飢餓的捕食者時，對四節蜉蝣的偏愛是顯而易見的。提出的解釋是，飢餓的捕食者對兩種獵物的攻擊相同，但隨著飽食度的增加，它們開始將攻擊限制在四節蜉蝣身上。

棲息地的複雜性和避難所的可用性可以顯著改變捕食率。避難所可能是絕對的，使獵物無法獲得，但更常見的是它們用於減少遭遇和捕獲的可能性。在對兩種無脊椎動物捕食者、四種無脊椎動物獵物和各種基質條件進行的實驗室試驗中，Fuller 和 Rand (1990) 表明所有變量都會影響獵物捕獲率。四節蜉蝣比其他獵物（小蜉蝣、黑蠅幼蟲和幾種水蚤）更容易受到傷害，這可能是因為它經常四處移動導致遭遇率很高。捕食者石蠅和泥蛉在不同基質上的捕食率不同，這是由於它們用觸角感知獵物和追逐成功的差異。

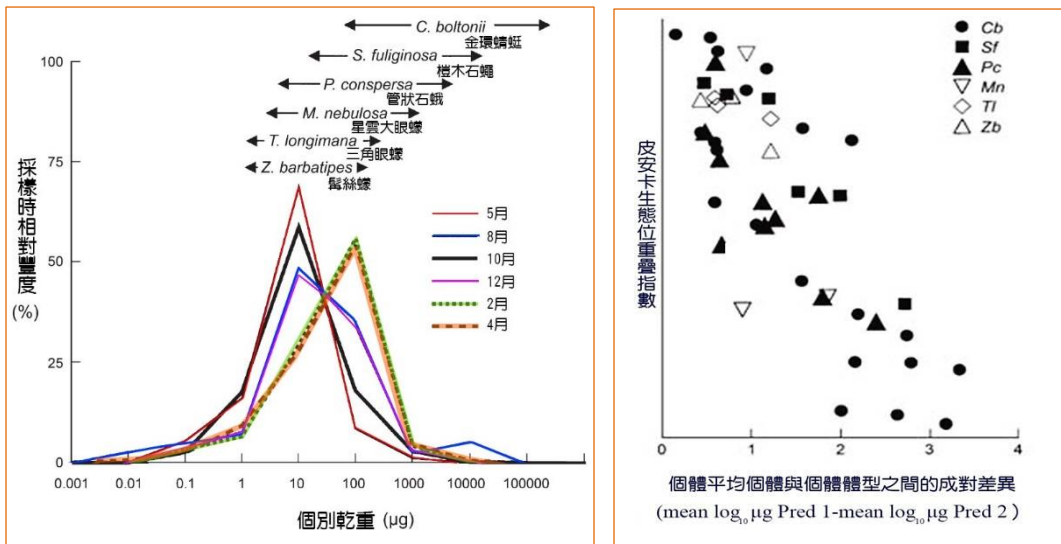


圖9.7(左上圖) 1996年至1997年，在英國Broadstone溪中，底棲大型無脊椎動物的相對豐度大小，有6個採樣時間。雙向箭頭指示六個捕食物種的大小範圍。從大到小，捕食者包括蜻蜓幼蟲、石蠅、石蛾和三個tanypod屬 雙翅目類*mid Macropelopia nebulosa*，*Trissopelopia longimana*和*Zavrelimyia barbatipes*。(摘自Woodward和Hildrew 2002a。)

圖9.8(右上圖) 使用皮安卡生態棲位重疊指數(Pianka's niche overlap index)，無脊椎動物捕食者之間的成對飲食重疊作為個體捕食者體型差異的函數，使用每個物種內大小類別中成對捕食者的平均對數乾質量。有關物種代碼，請參照圖9.7。(摘自Woodward和Hildrew 2002a。)

9.2.2 獵物防禦

暴露於捕食風險是覓食和其他活動的常見結果，因此個體將受益於將捕食風險降至最低同時保持能量攝入的適應性。捕食者迴避有多種形式 (Harvell 1990)，通常反映了平衡覓食機會和生存的需要 (Sih 1987)。一些迴避機制的運作與捕食者和獵物的物理接近程度無關，並有助於降低發起攻擊的可能性，而其他機制則起到阻止攻擊和捕獲的作用。反掠奪性特徵可以是固定的，例如防護盔甲或不變的夜間活動，也可以由捕食者的存在引起，例如觸覺或視覺接觸後逃跑，或者當水性化學物質暴露出危險時感知“死亡的氣味”捕食者的存在 (Kats 和 Dill 1998)。靈活的捕食者迴避需要一定的評估風險和逃跑的能力，因此當不滿足這些條件時 (Dill 1987) 或失去覓食機會的成本適中 (Dixon 和 Baker 1988)，固定反應可能會受到青睞。因為捕食很少會被完全忽視或消除，所以對威脅敏感的捕食者迴避行為應該是在覓食和避免被吃掉之間進行權衡的一種普遍解決方案 (Lima 和 Dill 1990)。

許多例子證明了反捕食者適應在水生生物中的普遍存在。Cooper (1984) 發現成年水黽 (Gerridae) 在沒有魚類的情況下佔據了溪流水潭區的所有領域；如

果有魚類存在時，只佔據了池邊淺的一部分。當魚類從一些水潭區中移出時，水黽的分佈會相應調整。同樣的，幼小龍蝦是多種魚類的首選獵物，它們會避開開闊的沙質基質，因為那裡容易被吃掉（Stein 和 Magnuson 1976）。許多溪流魚類也會避開具有高風險和高回報的棲息地，而是在捕食風險較小的利潤較低的斑塊中覓食（Cerri 和 Fraser 1983, Power 1984a）。

Peckarsky (1996) 描述了蜉蝣物種的替代捕食者迴避綜合症，她將其與移動性和捕食前風險的連續統一體聯繫起來。落磯山溪流中的捕食性石蠅以高頻率捕食游泳四節蜉蝣，以較低頻率捕食表面附著的扁蜉蝣和 *Cinygmula* 微動蜉蝣，而小蜉蝣的頻率最低。敏捷的四節蜉蝣遇到石蠅時會迅速離開，使用水體作為逃生路線並在此過程中犧牲覓食機會，而扁蜉蝣則不太容易在遇到時漂移。小蜉蝣有一個多刺和堅硬的外骨骼，在與捕食性石蠅接觸時明顯的防禦反應將其身體拱起，這提供了它的主要防禦，而不是逃跑。

9.2.3 捕食對獵物種群的影響

易受食魚動物影響的魚類的大小等級和種類經常顯示出捕食者和獵物豐度之間的反比關係，或者表現出不重疊的分佈模式。對千里達島熱帶溪流中86個潭區地點的魚類群落的調查提供了廣泛分佈的擬四眼鱗魚 *Rivulus hartii* 單獨發生以及與其他物種的各種組合的情況（Gilliam et al. 1993）。它的分佈在很大程度上與食魚魚類馬拉巴利齒脂鯉 *Hoplias malabaricus* 互補，它在與其他物種一起的地點的豐度僅為基於鱗魚僅潭區的預期預測的三分之一左右。記錄無脊椎動物種群與捕食自然變異的負面統計聯繫的類似努力也取得了不同的成功。對英格蘭南部三條不同酸度的溪流的採樣表明，魚類和捕食性無脊椎動物之間存在負相關關係（Hildrew et al. 1984）。Reice和Edwards（1986）發現，在瀑布下方的溪流部分，鱒魚存在，以及瀑布上方的瀑布上方，鱒魚不存在，無脊椎動物的豐度沒有差異。在對芬蘭中部18條鱒魚溪流和6條無鱒魚溪流的比較中，無鱒魚溪流的四節蜉蝣密度高出五倍，搖蚊幼蟲在鱒魚溪流中顯示出不顯著的豐度趨勢，而有殼石蛾幼蟲沒有差異（Meissner和Muotka 2006）。

幾項比較鱒魚獵物總消耗量與獵物生物量和產量的研究得出結論，捕食者基本上消耗了所有可用的獵物生產（Allan 1983, Huryn 1996, 第8.4節）。雖然證明在一個營養級產生的所有能量都被上面的營養級消耗掉，並不是自下而上或自上而下控制的明確證據，但它肯定表明捕食者的消耗是所討論的營養級的主要最終結果。

石蠅是落磯山脈溪流中幾個地點最豐富的無脊椎動物捕食者，估計的獵物消耗量大約是鱒魚的一半，這表明無脊椎動物捕食者的影響明顯小於魚類（Allan 1981, 1983）。另一方面，當魚類缺席時，無脊椎動物捕食者似乎有可能消耗較低營養水準的所有二次生產。事實上，捕食性無脊椎動物幾乎消耗了沿海溪流中所有碎屑動物的產量（Smith and Smock 1992），在美國東南部的小型無魚

溪流中，無脊椎動物捕食者的消費量也很高（Hall et al. 2000）。

在一些研究中，使用小網箱以及用柵欄和清除魚類來操縱魚類豐度。大溪流已經證明瞭對無脊椎動物豐度的影響，而另一些研究則沒有變化。Reice（1983）在北卡羅來納州放置裝滿基質的小鐵絲籃，以防止或允許魚類進入溪流，Reice（1983）報告底棲大型無脊椎動物種群幾乎沒有變化。

Flecker（1984）使用野週邊柵設計記錄了一些底棲無脊椎動物的數量減少，以回應無脊椎動物的同功群，主要是杜父魚（*Cottus*）和長鼻鯪魚（*Rhinichthys*）。將一籃子基質放置在包含0、3、6或12隻杜父魚的圍欄中，而開放式網箱則被用作允許魚類自由進入的額外處理，從而允許自然捕食水準。

隨著魚類捕食強度的增加，石蠅科和石蠅的豐度顯著減少，而其他昆蟲類群則不受影響。在溫水、軟沉積物流的0.5m²區域內圍捕小溪鱸魚降低了無脊椎動物的總豐度（Gilliam et al. 1989）。寡毛類和等足類動物受到強烈影響，而搖蚊幼蟲和蛤蜊沒有反應。當鱒魚在落磯山鱒魚溪流1公里範圍內減少到其初始豐度的10%左右時，沒有檢測到大型無脊椎動物種群的變化，可能是因為通過漂流到實驗範圍而大量補充獵物（Allan 1982b）。此外，鱒魚經常有選擇地以落入水中的陸生無脊椎動物為食，當這些動物足夠豐富時，底棲無脊椎動物的捕食壓力可能會減輕（Nakano et al. 1999）。在芬蘭，將鱒魚排除在100米的小溪外，對大型獵物，特別是捕食性無脊椎動物和有殼石蛾幼蟲動物產生了顯著的好處，但四節蜉蟬（*Baetis*）蜉蟬和蜉蟬幼蟲沒有受到影響（Meissner和Muotka 2006）。

9.2.3.1 捕食的非消耗性影響

捕食者迴避適應通常會導致失去覓食機會，降低生長速度、成年體型和繁殖力，從而整體健康情況下降。當四節蜉蟬（*Baetis*）在實驗室微觀世界中飼養時，與沒有石蠅的微觀世界相比，非致命接觸導致腸道飽滿度降低，成熟時尺寸較小（Peckarsky et al. 1993）。在前面描述的Cooper（1984）的研究中，來自鱒魚潭區的雌性鱒魚比來自沒有鱒魚的潭區中的雌性鱒魚體重輕，這表明失去覓食機會會導致生長減少。幼年銀鮭魚 *Oncorhynchus kisutch* 通過從保持位置進行短途旅行來取食溪流漂流。Dill和Fraser（1984）使用家蠅作為獵物，將虹鱒魚模型作為威脅，詢問風險是否減少了覓食，以及減少是否與風險成正比。與在沒有威脅的情況下覓食的幼鮭魚相比，接觸模型鱒魚減少了反應和攻擊距離，並縮短了攻擊時間。當研究人員改變他們在鮭魚之前展示模型的頻率時，從而改變風險水準，攻擊距離成比例地變化（圖9.9）。此外，由於饑餓水準較高和競爭對手的存在，年輕的銀大麻對模型的反應性降低。這種行為靈活性顯然允許幼年鮭魚在覓食時進行複雜的調整。

四節蜉蟬（*Baetis*）還顯示出在鱒魚存在的情況下誘導性生活史轉變的證據，導致鱒魚更快地成熟以逃離溪流環境，但導致其以較小的體型成熟，這轉化為

繁殖力降低。

在實驗室微觀世界中飼養的具有鱒魚氣味的蜉蝣相對於沒有接觸鱒魚氣味的個體成熟時較小（Peckarsky和McIntosh 1998）。這種效應得到了對含有或沒有溪鱒魚的溪流的比較的支持，當將裝有溪鱒魚的容器中的水添加到以前沒有魚的溪流中時，就會誘發這種效應（Peckarsky et al. 2002）。

許多水生無脊椎動物利用水流作為擴散手段，水體中的個體數量可能驚人地大。強烈的夜間漂移週期性使早期的工人著迷和困惑，他們記錄了白天在懸掛網中捕獲的數量非常低，但在黃昏時增加了一個到幾個數量級，並且保持高位但直到黎明才變化（Mu;ller 1963，Brittain和Eikeland 1988）。

發現夜間週期性因大小等級和分類群而異，因此不太脆弱的分類群幾乎是非週期性的，而更脆弱的分類群是強烈的夜間活動，這使得夜間漂移顯然是一種減少捕食的適應（Allan 1978）。在委內瑞拉安第斯山脈的河流中，許多蜉蝣類群的晝夜漂移比沿著捕食強度增加的梯度急劇增加，進一步支援了捕食風險控制漂移周期的觀點（圖9.10）。

底棲無脊椎動物是主動進入漂流，尋找食物豐富的地點，也許是為了逃避捕食者，還是被動地從基質上掃除，還沒有完全解決。由於高食物水準減少了實驗室研究中的漂移，並且缺乏食物導致至少適度的日間漂移，Kohler（1985）得出結論，食物可用性和食物需求之間的關係影響了漂移進入，主要由於捕食風險而受到限制。

在可預測魚類存在的溪流中，夜間週期性可能是一種固定的反應，這與實驗室研究一致，通常發現先天夜間模式漂移。

然而，在溪流上游和其他魚類存在或不存在不太可預測的情況下，對表明魚類存在的化學線索的誘導反應將是適應性的。

對落磯山溪流的一項研究支援了這一點，在該地區，在無魚溪流中漂流是非週期性的，但在含有溪鱒魚的溪流中是夜間活動的，在含有溪鱒魚的溪流中，由於添加了含有溪鱒魚的水，漂流周期發生了快速的、特定於大小的變化（McIntosh et al. 2002）。在溪邊的河道（McIntosh et al. 1999）和無魚溪流（McIntosh和Peckarsky，2004）中添加捕食者的氣味，導致蜉蝣成為夜間活動的。

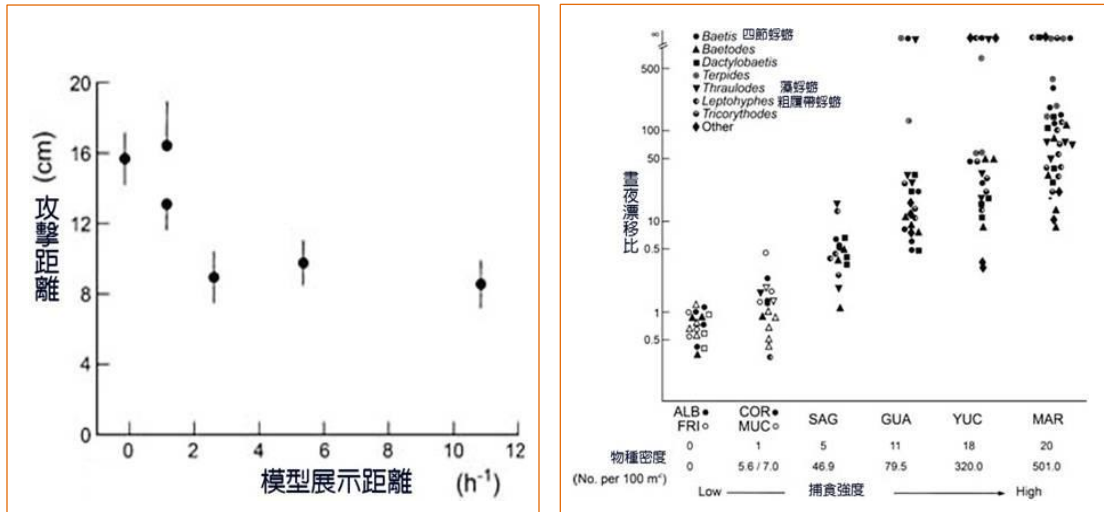


圖9.9(左上圖) 銀鯢對中型石蠅的攻擊距離，作為虹鱒魚出現頻率的函數。值是平均值1標準誤差。(Reproduced from Dill and Fraser 1984.)

圖9.10(右上圖) 委內瑞拉安第斯山脈中一系列溪流的蜉蝣漂移密度的一晝夜漂移比，代表了從低到高捕食的梯度。(Reproduced from Flecker 1992b.)

9.2.3.2 實驗規模

獵物似乎受到捕食者影響的程度，以及這種影響是由於直接消耗還是行為迴避，都可以受到實驗的空間尺度和其他細節的影響（Cooper et al. 1990，Englund 1997）。由於許多溪流無脊椎動物具有高度的流動性，因此斑塊尺度的實驗可能只能提供捕食者效應的部分圖像。允許大多數個體自由移動（通常只是操縱捕食者密度）並且不會嚴重限制水流的圍欄和封閉體是可取的，因為它們更自然。網箱往往很小，大約在0.1到數百平方米之間，儘管一些雄心勃勃的努力已經在更大的規模上操縱了魚的密度。當獵物可以自由離開時，斑塊尺度的研究通常會檢測行為反應而不是捕食者的消耗，而封閉系統可能會讓捕食者有過多的機會耗盡獵物。由於運動和行為的影響隨著空間尺度的增加而降低，因此周長面積比降低的結果是，大規模實驗可以更準確地檢測消費對死亡率和人口過程的直接影響。

Englund（1997）使用模型來研究捕食實驗中處理影響應如何隨空間尺度而變化，得出的結論是，特定區域的遷移率必須為每天小於1至5%，封閉種群才能以具有代表性的方式行事；對於大多數需要大面積的系統。Meissner和Muotka（2006）通過使用小規模野外實驗對褐鱒捕食的研究，對芬蘭北部魚類和無魚溪流的大規模調查以及對20多項已發表的研究進行薈萃分析，解決了規模問題。鮭科動物對較大的獵物影響最大，這在三項分析中是一致的，作者將其解釋為影響是通過直接消費而不是行為反應的證據。

對無脊椎動物捕食者的密度進行大規模操作是很困難的，因此所有的實驗研究都是小規模的圍欄或封閉實驗。

根據對溪流大型無脊椎動物捕食研究的蒼萃分析，Wooster (1994) 得出結論，無脊椎動物捕食者的影響大於脊椎動物捕食者。然而，與無脊椎動物圍欄相比，魚類圍欄影響更大，使用更大的網眼，並且效應大小和圍欄尺寸之間存在顯著的反比關係。因此，不能排除無脊椎動物捕食研究的實驗規模有助於發現對獵物豐度的相對較強影響的可能性。事實上，由於魚類的獵物消耗總量通常大於無脊椎動物捕食者，因此後者對獵物豐度的影響較小似乎更合理，使用小網箱獲得的結果最適合於確定偏好和迴避機制，而不是種群效應。

9.2.4 營養級聯 Trophic cascades

當位於或靠近營養網頂部的捕食者對其獵物的豐度或分佈產生顯著影響時，該捕食者的影響有可能超出其直接獵物並波及整個食物網。在藻類放牧魚類豐富的系統中，藻類的數量和分佈可以通過食魚鳥類 (Power 1984b) 或魚類 (Power and Matthews 1983) 的活動來確定。在美國中西部的小型溪流中，在低流量期間，由淺瀨區隔開的水潭區通常在食藻性鯖魚 (*Camptostoma anomalum*) 和食魚性鱸魚 (*Micropterus*) 之間表現出驚人的互補性。此外，藻類豐度與魚類的數量成反比。

當縱向劃分無鱸魚潭區並將曲口魚添加到一側時，含有大口黑鱸的一側的藻類站立作物明顯較低。在曲口魚潭區中添加鱸魚立即導致這些鱸魚將它們的放牧限制在較淺的區域，因此藻類在潭區邊被大量放牧，但在更深的水域中卻很豐富 (Power et al. 1985)。

許多變數，包括物種在集合中的身份和環境因素，可以確定自上而下的捕食是否對整個組合有強烈的影響。

在夏季基流期間，鋼頭鱒魚的存在在與加州北部河流潭區中的礫石基岩基質相關的生物群中引起了營養級聯 (Power 1990, 1992b)。抑制雀形若蟲和其他小型捕食者的密度，魚類從捕食中釋放出食藻 (圖9.11)。在魚類存在的情況下，放牧將絲狀綠藻減少為低矮的匍匐網，而當排除魚類時，則形成直立的藻類草皮。

這些影響在夏季低流量時期被記錄下來，當時大型水潭區變得幾乎是湖泊水庫狀的；在冬季，沖刷流是降低藻類密度的替代機制。

每當頂級捕食者對中等營養級施加適度的捕食壓力時，就不太可能對底棲食物網產生強烈的自上而下的影響。對於鱒魚來說，當陸生無脊椎動物的落入提供了豐富的替代獵物時，情況似乎也是如此。

在日本的一條森林溪流中，Nakano等人 (1999) 使用溫室型覆蓋物來操縱陸生昆蟲的落水量和內流網箱來操縱魚類的分佈，以表明虹鱒魚在陸地輸入量低時誘導營養級聯，而無脊椎動物的高落水量抑制級聯。儘管鱒魚捕食對一些無脊椎動物產生了強烈影響，但Meissner和Muotka (2006) 沒有觀察到附著藻

層的任何反應，可能是因為食物網主要是基於碎屑的，也許是因為鱒魚對放牧四節蜉蟬(*Baetis*)沒有影響，並且可能有益於搖蚊幼蟲。

有證據表明，營養級聯的強度取決於存在的捕食者種類。與褐鱒魚相比，在牛頭杜父魚*Cottus gobio*存在的情況下，魚類圍欄內的底棲無脊椎動物減少更為明顯（Dahl 1998）。這些杜父魚是底棲攝食者，減少了各種大型無脊椎動物的豐度，而鱒魚主要以漂流為食，對蜉蟬的影響不大。由於80%的鱒魚飲食由陸生無脊椎動物組成，這兩種魚類的不同效果可能反映了它們利用陸生投入的能力差異。紐西蘭溪流中引入的鱒魚給溪流食物網帶來了一系列令人著迷的複雜變化。雖然顯然是一個非自然事件，但對入侵鱒魚影響的研究提供了令人信服的證據，證明其複雜的全系統影響（Huryn 1996, Townsend 2003）。本地魚類是Galaxiidae科的鱒魚樣成員，被褐鱒魚競爭性地取代，無脊椎動物的豐度減少，並且在營養級聯中，藻華是由於放牧壓力降低造成的。

鱒魚在生態系統層面具有顯著的影響，因為有鱒魚的溪流具有更大的初級生產，無脊椎動物的二次生產和魚類生產，並且它們輸出剩餘的藻類生產。

紐西蘭南乳魚(*galaxiids*)與鱒魚具有相同的營養作用，但充其量只有微弱的作用，導致“營養涓流”而不是級聯。

總之，河流生態系統中的捕食無疑對獵物種群產生直接影響。捕食者覓食模式和獵物脆弱性導致不同的捕食率，這構成了驅動適應以最小化捕食風險的強大力量。在某些情況下，捕食者顯然能夠將獵物物種排除在某些棲息地之外或顯著減少它們的數量。直接影響是失去覓食機會和降低生長率或直接死亡率，這對某些體型和物種的影響比其他更大。由於獵物本身是其他動植物資源的消費者，因此存在捕食創造自上而下的營養級聯並間接影響食物網中其他物種的潛力。事實上，捕食對大量生態系統的一些最顯著影響在影響深遠的級聯中得到揭示，提供了令人信服的證據表明捕食是塑造生物群落的強大力量。

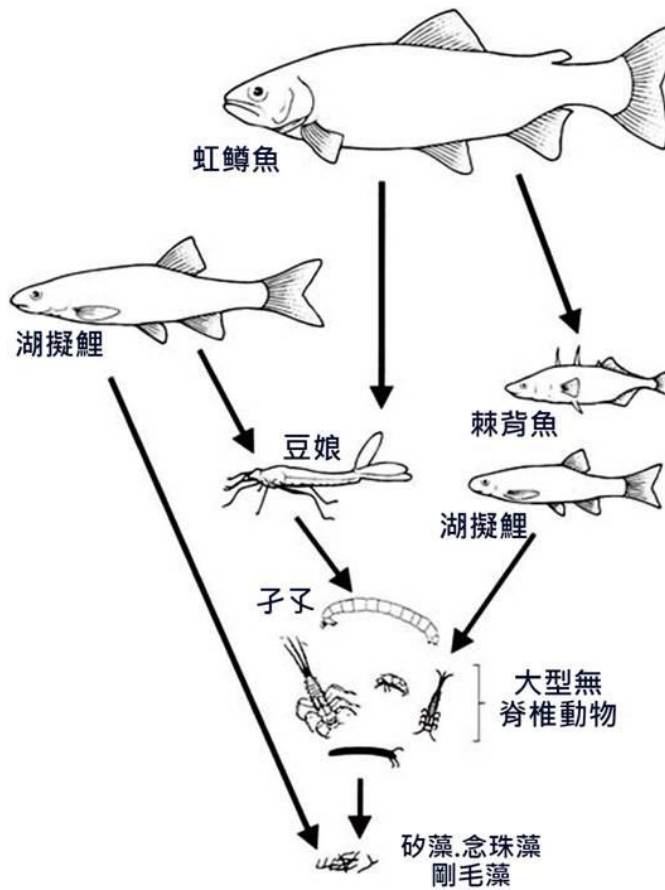


圖9.11 在夏季低流量時期，加州河水潭區中巨石-基岩基質上的附著藻面層及其周圍主要生物群的營養關係。魚類包括虹鱒魚(*Oncorhynchus mykiss*)，湖擬鯉(*Hesperoleucas symmetricus*)和棘背魚(*Gasterosteus aculeatus*)兩種大小等級。豆娘水蠅(*Lestid*)以搖蚊幼蟲和許多其他水生昆蟲為食。反過來，這些底棲昆蟲吃附著藻類，如絲狀綠藻(*Cladophora*)，矽藻和藍綠藻菌。(Based on Power 1990.)

9.3 競爭

當相同或不同物種的成員利用供應有限的共享資源時，就會發生競爭，從而通過耗盡這些資源來減少彼此的個體健康和種群豐度。

該定義包括兩種競爭互動機制。剝削競爭涉及資源的枯竭，使另一個人處於不利地位。干擾競爭是一種直接的相互作用，通常具有侵略性，例如當一個物種將另一個物種個體排除在首選棲息地之外時。

長期以來，競爭一直被視為對物種共存的挑戰，需要物種之間有足夠的差異以防止競爭性排斥。因此，利基專業化成為社區大會的一個關鍵考慮因素。然而，競爭已經在許多不同的環境中得到證明，當它發生時，它往往是不對稱的，一個物種能夠排除第二個物種，第二個物種通過佔領棲息地或使用優勢物

種基本上未利用的資源而持續存在 (Begon et al. 2005)。與捕食和食草動物相比，競爭可能不如明顯，也許是因為它的作用更緩慢 (Gurevich 2002)。此外，競爭可能往往是分散的，來自許多物種，而不僅僅是成對的相互作用。

對競爭的嚴格證明通常需要證明一個種群的數量在合理的自然條件下對另一個種群的個體的豐度、增長或生存的不利影響，並且還需要對機制有一定的瞭解。然而，許多研究只是記錄了資源使用中的一些重疊，從中推斷出競爭，以及一些差異，從中推斷出生態位劃分。儘管這些研究必須被視為薄弱的證據，但它們構成了競爭文獻的很大一部分。因此，我們將首先考慮支持資源分配的證據，然後尋找其他證據，包括實驗和自然比較。最後，由於無限制的競爭最終會導致除最佳競爭對手之外的所有競爭對手被淘汰，因此有必要詢問這種情況發生的頻率。在很多情況下，物理干擾，特別是洪水，似乎在抵消激烈競爭方面很重要。

9.3.1 資源分區

資源重疊通常根據個體之間沿三個主軸的相似性進行評估：食物、棲息地和生物體活動的時間（季節或一天中的時間）。來自包括水生和陸地環境中各種分類群的資源分配的許多研究的證據表明，棲息地隔離比飲食隔離更常見，而飲食隔離又比時間隔離更常見 (Schoener 1974)。舍納還報告了營養分離在水生生物中相對更重要的趨勢。食品專業化的證據通常來自對腸道內容物的檢查；因此，食品是否屬於易於區分的類別非常重要。毫不奇怪，食物分割更常來自食草動物和捕食者的研究所報導，而不是碎屑動物。兩個物種之間的資源分配通常涉及多個軸，因此僅沿一個軸的資源利用的相似性提供了不完整的畫面。

魚類和無脊椎動物都從資源劃分的角度進行了廣泛的研究，但關於水生植物和底棲藻類的文獻很少。

9.3.1.1 藻類 Algae

很少有研究明確涉及植物生態系統中藻類物種之間的競爭。眾所周知，人工流中的藻類豐度會隨著營養、光照或水流狀態的調整而變化，並且在特定的環境狀態下也會經歷演替。許多實地研究描述了與不斷變化的環境條件相關的藻類優勢的變化。絲狀綠藻在高光照水準下佔主導地位的趨勢表明競爭優勢，而它們在低光照狀態下的稀缺可能是由於葉綠藻相對於其他常見流藻類的色素多樣性降低 (Steinman和McIntire 1987)。這種模式可能被視為競爭潛力的證據，但它們同樣可以通過一個模型來解釋，在該模型中，具有獨立和非重疊要求的物種沿著空間和時間的環境梯度相互替換。

曲殼藻(*Achnanthes deflexa*)和一種小球藻(*Chlorella*)在排汙口的污水羽流中的縱向分佈表明了競爭性的相互作用 (Klotz et al. 1976)。這兩個分類群加起來佔所有研究地點的附表藻類的近90%；小球藻在離排汙口最近最豐富，而曲殼藻則

隨著距離的增加而增加(離排汙口愈遠愈多)。

當單獨培養時，曲殼藻在高濃度的污水下生長良好，但在混合培養中，小球藻在較高的流出物濃度下佔主導地位，曲殼藻在較低濃度下佔主導地位，對應於它們的田間分佈。其他研究排除了任何細胞外抑製劑，導致Klotz等人得出結論，小球藻在高營養條件下的競爭優勢是由於營養消耗和佔用空間的結合。

附著藻類不同成員對營養添加的反應也暗示了競爭效應。在比較水體中養分可用性與養分擴散底物的影響時，Pringle (1990) 觀察到矽藻*Navicula*和*Nitzschia*主導了附著藻類的下層分類群*Achnanthes*和*Cocconeis*的建立。懸浮在兩個儲層的載玻片上矽藻組合的發育和演替表現出高體格分類群的物種更替和過度生長，這表明競爭相互作用 (Hoagland et al. 1982)。考慮到附著藻類物種的多樣性和生長形式的多樣性 (圖6.1)，以及對基質空間和光照的可能競爭，未來對單個藻類物種的研究有望為底棲藻類組合中競爭性相互作用的重要性提供更有力的證據。

9.3.1.2 無脊椎動物

許多研究記錄了棲息在溪流中的無脊椎動物的棲息地劃分。在溫帶溪流的單伏性(*每年有一個後代的物種)昆蟲中，生命週期隨季節的時間分離很常見，據報導，飲食差異主要發生在食用易於分類的食物的動物身上。

濾食性蠅幼蟲的分佈和豐度為資源分配研究提供了一個有吸引力的系統，因為它們利用細顆粒有機質 (FPOM) 的共同資源，需要空間來連接它們的網，並且通過捕獲網的網目尺寸和附著位置的差異似乎有充足的資源分配機會。事實上，消耗的食物顆粒大小 (Wallace et al. 1977)，微棲地分佈 (Hildrew and Edington 1979)，縱向分佈 (Lowe and Hauer 1999) 和生命週期 (Mackay 1977) 的差異都得到了證實。

一個物種的幼蟲在棲息地使用方面也有所不同，它們首選的水流速度通常會隨著它們的發育而增加 (Osborne and Herricks 1987)。另一方面，食物或空間似乎並不局限於同時發生的石蛾幼蟲。在估計了六隻濾食性石蛾幼蟲捕獲的大小分數以及有機顆粒的總可用性後，Georgian和Wallace (1981) 沒有發現食物受到限制或發生資源分配的證據。捕獲的尺寸分數顯示出非常高的重疊，僅佔可用細有機物FPOM的0.1%左右。

雖然目前尚不清楚濾食性幼蟲物種之間的競爭相互作用是否經常限制它們的分佈和豐度，但這個同功群仍然說明瞭多個維度的資源分配。

一些物種在淨尺寸、水流和其他微棲地偏好以及決定更大規模空間隔離的溫度適應方面明顯不同。對芬蘭北部湖泊輸出溪流中濾食性石蛾幼蟲使用微棲地的詳細分析表明，幼蟲和物種之間存在差異，特別是在它們與苔蘚和Froude(福祿數)的關聯方面 (Muotka 1990)。*Polycentropus falvomaculatus*(石蛾)是一個

微棲地通才，但三種紋石蛾Hydropsyche (*H. augustipennis* , *H. pellucidula*和*H. saxonica*)更特化。有人認為，具有較大網眼尺寸的較大物種適合較高的水流速度以及捕獲較大的食物，較小的網目尺寸可能在慢速水流中發揮最佳作用 (Alstad 1987)，但Muotka (1990)發現僅部分同意這一期望，並且在一項研究中，具有最小網狀網絡的物種在最高速度下最豐富 (Wallace et al. 1977)。

雖然時間隔離顯然不如不同分類群的棲息地或飲食劃分常見 (Schoener 1974)，但來自溫帶流水的許多例子說明瞭密切相關的分類群之間明顯的季節性演替。英國湖區小溪流中卷石蠅 (*Leuctra*)和春季石蠅科(*Nemouridae*)的物種同時出現，顯示出交錯的生命週期，最大限度地減少了其資源需求的時間重疊 (Elliott 1987b, 1988)。五種棲息在溪流瀨區的蜉蝣中，最大幼蟲生長的時期完全不相，以確保在任何給定日期最密切相關的物種之間至少有十倍的大小差異 (圖5.14)。然而，假定的競爭對手之間的高度同步、不重疊的生命週期並不總是規則。

在紐西蘭溪流中的六隻鉤端蜉蝣中，只有兩種具有相當明確的生長期，並且生活史的重疊是明顯的 (Towns 1983)。與沿微棲地和食物軸線的資源分配一樣，時間專業化可能會被靈活的習慣和生命週期的優勢所抵消。

為了評估時間劃分是否應歸因於競爭，Tokeshi (1986)通過假設物種的生命週期在一年中彼此獨立分佈，並限制大多數生長應該發生在有利的季節，從而開發了一個預期重疊的零模型。

對於九種附生生活在帶刺水熟水上並食用類似矽藻飲食的殼蟲幼蟲，生命週期的實際重疊僅憑偶然性就大於預期。由於這一結果與時間劃分的預期結果相反，因此似乎所有九個物種都在跟蹤資源豐度的季節性峰值。競爭，即使發生了，也沒有表現在時間劃分上。

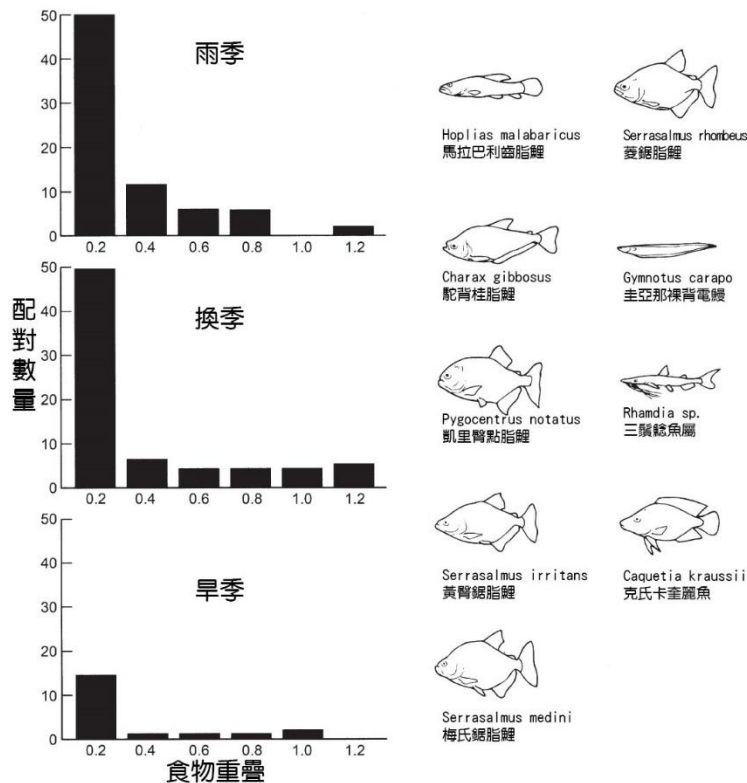


圖9.12 在委內瑞拉的低地小溪和沼澤地，九種魚類在不同季節中的每一個所顯示的飲食重疊頻率直方圖。濕季從5月至8月持續，過渡期從9月至12月，旱季從1月至4月。飲食重疊是根據將獵物的豐度轉換為體積作為生物量的近似值後，對攝入的獵物進行成對比較得出的。乾旱季節的數據較少，因為並非所有物種都存在。重疊估計的一半以上 <0.10 。(摘自Winemiller1989。)

9.3.1.3 魚類

魚類組合中的資源分配已經得到了大量的研究，與大型無脊椎動物一樣，可以沿著飲食，棲息地和時間的軸線記錄廣泛的分離。Ross (1986) 在對大約116項此類研究的回顧中，主要針對溫帶地區涼爽溪流的鮭魚或小型溫水魚類，發現沿棲息地和食物軸的分離大致相同，而時間分離則不那麼重要。

然而，即使在類似的動物群中，空間、食物和時間軸的重要性也有很大差異。儘管許多研究都支持資源分配的觀點，但其他研究人員報告說，更大的重疊和共同發生歸因於個體專業化的組合以及環境變化在緩解競爭互動方面的重要性。對北美達特和鮫魚的研究提供了物種分佈或單一地點的微棲地和覓食位置低重疊的例子。在密西西比河中共同出現的八種鯉科動物在水體中的垂直位置以及與水生植被的關聯方面顯示出相當大的微棲地分離 (Baker and Ross 1981)。只有兩個物種未能在這兩個軸上分離，其中一個是集合中唯一的夜間攝食者。通過在西維吉尼亞州的溪流中浮潛進行直接觀察，發現了10種darter

鱸魚物種按深度，基質大小和水流速度劃分棲息地的證據。青銅鱸魚*Percina*通常出現在水體中，而鏢鱸*Etheostoma*物種是底棲的，並通過發生在岩石下方，岩石之間和頂部而分離（Welsh and Perry 1998）。Moyle和Senanyake（1984）對小型雨林溪流中更多樣化的魚類群體的研究描述了一種高度結構化的組合，基於魚類形態，棲息地使用和飲食的重疊最小。

資源重疊與分配的程度可能因食物供應而異，因為當某些獵物非常豐富時，機會主義的攝食。Winemiller（1989）對委內瑞拉西部低地溪流和沼澤棲息地中豐富的九種食魚魚類的研究很好地說明了飲食重疊的季節性變化。該同功群的成員在食物類型、食物大小和棲息地方面表現出大量的資源分配。在9種食魚目動物中可能的72種物種組合中，只有一對咬鰭食人魚(fin-nipping piranhas)在所有三個生態位維度上都表現出實質性的重疊。在大多數情況下，食魚動物物種在其飼養協會內的飲食重疊率很低（圖9.12）。重疊度最高發生在獵物豐富的雨季，重疊度最低發生在獵物供應最少的過渡季節。因此，儘管在這個物種豐富的熱帶系統中存在競爭的機會，但食物資源分配卻很普遍。Winemiller（1991）得出結論，熱帶魚群落相對於溫帶群落的物種多樣性較高，生態形態多樣性較高，這有利於生態位劃分並減少競爭。

一些關於溪流魚類之間棲地劃分的研究報告了佔據不同微棲地同功群的物種群體之間的隔離，但在物種水準上仍有相當大的重疊。在對Ozark溪流中的六隻鯀魚進行的實地觀察研究中，使用水深、水流、基質、魚的垂直和橫向位置的棲息地變數，以及它們對水潭區，湍瀨區和直流區的使用，Gorman（1988）發現佔據較高水體位置和較低水體位置的物種之間存在明顯的區別，但這兩個類別中的物種之間存在相當大的重疊。北卡羅來納州Coweeta Creek的魚類可分為三個微棲地同功群：底棲、低水帶和中水帶，但這些同功群內物種之間微棲地使用的差異並不容易區分（Grossman et al. 1998）。正如幾位作者所爭辯的那樣，這被解釋為環境變化比資源可用性在限制溪流魚類種群密度方面更具影響力的證據（Baltz and Moyle 1993， Gorman 1988）。根據這種觀點，魚類在資源利用方面表現出靈活性和重疊性是有利的，組合結構反映了環境變化的綜合影響，特別是在水文方面，以及物種之間在個體生態方面的差異。

溪流魚類之間競爭性相互作用的進一步證據可以在入侵、範圍擴大和有意引入產生的新物種組合的許多例子中找到。鮭魚和鱒魚的分佈模式為評估競爭提供了許多機會，因為漁民和管理人員將生態相似的物種放在一起，直到50或100年前，這些物種的範圍並不重疊。因此，例如，歐洲褐鱒魚正在阿巴拉契亞山脈和美國中西部溪流的大部分原生地取代當地溪流鱒魚，將後者限制在上游河段（Fausch and White 1981）。此外，鮭科物種之間的種間攻擊是眾所周知的，因此為競爭在物種更替中很重要的觀點提供了合理性。

Fausch and White（1981）記錄了溪鱒魚在褐鱒魚（行為優勢物種）存在下的白天位置，然後從密西根溪流的一部分中移除了褐鱒魚。溪鱒魚隨後轉移到

休息位置，提供更有利的水流速度特徵和更大的樹陰影，這種棲息地變化在較大的個體中最大。在實驗室溪流中，本地溪鱒消耗的食物較少，體重減輕，並且在孵化場褐鱒魚存在的情況下感染真菌感染（DeWald and Wilzbach 1992）。最後，關於資源分配的大量文獻清楚地表明，物種在棲息地使用、食物捕獲能力以及活動或生長時間方面存在差異。這些實際上是對構成物種生態位的特化的描述。這種差異構成了競爭的弱證據，因為它們不能解決物種是否相互不利影響，或者這些生態位隔離的例子是否反映了物種進化史上獲得和固定的生態特化，被稱為“過去的競爭幽靈”（Connell 1980）。正是由於這些原因，最近的工作集中在更嚴格的測試上，通常涉及在相當自然的條件下進行實驗，我們現在考慮此類研究。

9.3.2 競爭的實驗研究

競爭性相互作用可以在實驗室或現場操縱，條件是研究人員的聰明才智來構建一個允許現實互動並揭示所涉及的機制的實驗。實驗室實驗通常提供最大的實驗控制，並且在證明競爭潛力和確定機制方面特別有用。至少在原則上，實地實驗提供了更大的真實感，儘管它們也有人工製品，其結果可能會受到典型實地研究相對較小的規模和較短時間的影響。調查人員經常使用實驗室和現場實驗的組合，在某些情況下，利用自然比較或不尋常的環境事件來提供大規模和自然條件下競爭效應的證據。

實驗室和實地研究都表明，干擾競爭和一種物種被另一種物種的侵略性位移。Baltz等人（1982）發現，在加州小溪流的上游，杜父魚(*sculpin*)的數量最多，而斑點杜父魚在下游的河口佔主導地位，這兩個物種在12.5公里的河段呈反比關係。實驗室研究表明，雅羅魚(*dace*)避開了杜父魚佔據的區域，但也容忍了溫暖的溫度，這可能解釋了雅羅魚下游很多的原因。

干擾競爭在空間有限的無脊椎動物分類群中得到了很好的記錄。大尺寸幾乎總是傳達優勢，失敗者可能會受傷或被蠶食。在後一種情況下，競爭和捕食之間的界限模糊不清。雙翅目搖蚊（*Blepharicera*）和黑蠅（*Simuliidae*）的幼蟲在快速流動的小溪流中爭奪石面上的空間，儘管前者以附著藻類為食，後者主要是懸浮攝食者。它們的密度在加州溪流中呈負相關，對相互作用的行為觀察表明，幼蟲黑蠅在同區範圍“啃咬”，擾亂了它們的進食（Dudley et al. 1990）。與研究人員去除5cm半徑內的所有擬物相比，在黑蠅幼蟲存在的情況下，搖蚊幼蟲在進食的時間要少得多。攻擊性的競爭對手，如石蛾幼蟲，通過多種機制影響其他物種，包括干擾，捕食，行為迴避和改變流動模式（Hemphill 1988）。*Hydropsyche siltalai*石蛾的小規模密度操縱說明瞭其在瑞典北部湖泊輸出溪流中影響的多種途徑（Englund, 1993）。

*H. siltalai*織網石蛾幼蟲(一種積極壟斷空間的織網濾食水生昆蟲)的存在，導致蜉蝣和黑蠅的數量減少，自由行動的掠食的石蛾(*Rhyacophila nubile*)幼蟲和搖

蚊幼蟲數量增加。

捕食造成的直接死亡是下降的主要原因，儘管蚊石蛾也可能干擾黑蠅蟲幼蟲的附著和攝食。*R. nubila*石蛾和chironomid搖蚊幼蟲的豐度增加有些令人驚訝，因為它們也被*H. siltalai*織網石蛾消耗，但顯然紋石蛾增加了這些分類群的食物供應，因此*H. siltalai*織網石蛾的存在導致了積極的促進。

由於開發和干擾競爭的結合，已經證明瞭涉及溪流大型無脊椎動物的強烈競爭相互作用，與無柄或緩慢移動的食草動物。肋蜷科的螺類在那些達到高豐度的溪流上游段中似乎是競爭性優勢。據報導，美國西北部的*Juga silicula*螺和東南部的*Elimia clavaeformis*螺都達到了高密度，佔無脊椎動物生物量的>90%（Hawkins and Furnish 1987， Hill 1992）。螺類可以將附著藻類放牧到非常低的水準，並且由於它們的體型很大，單個螺類也可能通過在溪石表面上“大量刮食”來傷害其他物種。*Elimia clavaeformis*螺和田納西州溪流上游中的烏石蛾(*Neophylax*)之間的相互作用有力地證明瞭螺類的影響是通過剝削競爭（Hill 1992）。通過腸道分析確定的高飲食重疊表明這兩種食草動物正在競爭附著藻層。當從溪流轉移到實驗室中的高品質飲食時，這兩個物種都顯著提高了它們的生長速率和條件（每單位濕品質的無灰乾質量），這表明食物自然界的限制。在一項自然實驗中，Hill檢查了六條缺乏*Elimia*螺的溪流和六條螺類豐富的溪流中的附著藻層豐度和烏石蛾(*Neophylax*)的狀況。

在沒有螺類的情況下，附著藻層生物量是其三倍，滯育時的幼蟲大約是其兩倍（圖9.13）。

在幾項研究中，石蛾幼蟲舌石蛾已被證明是附著藻層的有效食草動物，並與其他大型無脊椎動物競爭。它緩慢的移動速度和有效的食藻將附著藻類減少到低水準，它能夠在相對較低的資源水準下保持高種群密度，它的石繭殼阻止了捕食。McAuliffe（1984a, b）在蒙大拿州的溪流中建立凡士林屏障實驗，能夠將舌石蛾的密度降低約五倍，從而使藻類細胞密度增加兩倍。在排除舌石蛾的地區，像四節蜉蟬四節蜉蟬(*Baetis*)這樣的移動食草動物明顯更加豐富。在正常密度下 舌石蛾似乎能夠將藻類密度降低到四節蜉蟬經歷資源限制的水準，因此開發而不是干擾是主要機制。

在密西根州春溪進行的為期 10 個月的排除實驗非常恆定的流量提供了舌石蛾對整個社區影響的額外證據。附著藻類生物量大幅增加，大多數食草動物的密度也大幅增加（Kohler 1992）。

大多數記錄溪流中底棲無脊椎動物之間競爭的研究涉及需要空間的濾食器和緩慢而高效的食草動物，如螺類和舌石蛾。

以高度移動的附著藻類為主的系統很常見，這些物種相互競爭的程度鮮為人知。然而，實驗室研究表明，資源水準的下降會限制同一物種的其他物種可獲得的食物。

當四節蜉蝣四節蜉蝣(*Baetis tricaudatus*)和舌石蛾*Glossosoma nigrior*被允許在實驗室溪流通道中競爭附著藻層時，兩者都大大降低了附著藻層豐度，這表明自然界中的剝削競爭是可能的。

四節蜉蝣四節蜉蝣(*Baetis*)對舌石蛾的影響大於相反，並且主要在生長方面看到影響(Kohler 1992)。當Hill和Knight(1987)在田間圍欄內操縱*Ameletus validus*蜉蝣的數量時，藻類的生長和*A. validus*蜉蝣的生長都隨著其密度的增加而下降。

總的來說，這些研究表明，大型無脊椎動物的溪流組合之間確實發生了競爭性相互作用，但自然系統中競爭效應的程度和程度尚未得到很好的解決。然而，由於微孢子蟲*Cougourdella*的爆發，伴隨密西根鱒魚溪流中黑舌石蛾種群崩潰的觀察結果提供了令人印象深刻的記錄，證明主要食草動物對生態系統的影響(Kohler和Wiley 1997)。病原體引起的舌石蛾減少導致附著藻層生物量顯著增加(圖9.14)以及大多數食草動物和濾食性動物的豐度(圖9.15)。值得注意的是，這些變化與Kohler(1992)先前的實驗室和現場實驗的結果相吻合，在一個穩定的泉水流中，舌石蛾是主要的食草動物。長期排除舌石蛾導致附著藻類生物量增加以及包括搖蚊幼蟲在內的許多其他種類的食草動物的豐度和生長，這表明搖蚊幼蟲可能通過擴散競爭影響組合的其他成員。兩種無脊椎濾食者，黑蠅*Simulium*和搖蚊*Rheotanytarsus*，在舌石蛾排除中也有所增加，這可能反映了與更健壯的舌石蛾的物理接觸的干擾競爭。對圖9.15的檢查毫無疑問地表明，在這個系統中，來自佔主導地位的食草動物的競爭具有巨大的全系統後果。

同樣具有啟發性的是，儘管所有反應都與先前小規模實驗的結果一致，但這些研究低估了舌石蛾影響的程度和程度。

最後，與食草動物和捕食一樣，環境因素會影響競爭互動的結果。由浮游生物的流出維持的湖泊輸出溪流中蚊石蛾幼蟲的密集聚集，為強烈的種間效應奠定了基礎。流動干擾可以減少強競爭者的數量，允許其他物種更快地分散和定居。舌石蛾和四節蜉蝣之間的相互作用在日本溪流中有杜父魚(刮食藻的魚)的情況下也受到抑制(Kuhara et al. 1999)。由於上述所有原因，溪流群落內競爭的影響很可能因地點、季節和不同物種組合而異。

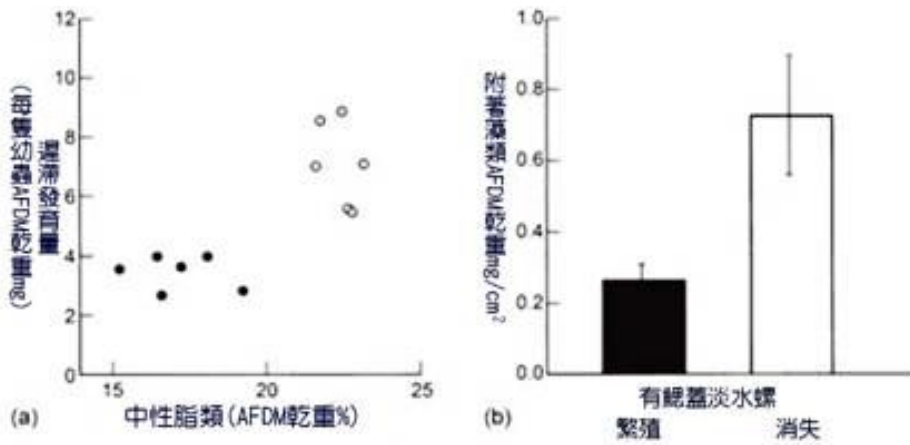


圖9.13在美國西南部，沒有蝸牛的六種溪流與蝸牛非常豐富的六種溪流的比較。(a)在沒有蝸牛的情況下，新孢子蟲的滯育幼蟲的平均質量較高。(b)在沒有蝸牛的情況下，附著藻類的質量也更高。(Reproduced from Hill 1992.)

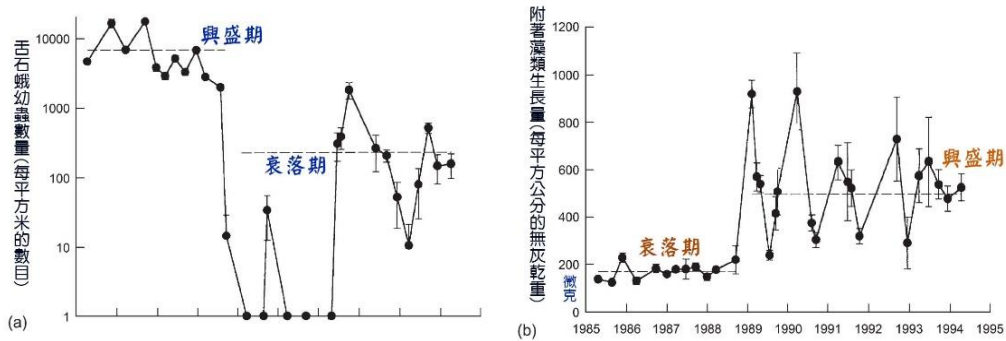


圖9.14在密西根州斯普林布魯克的黑舌草(a)的密度和附生生物的生物量(b)的密度。水平虛線是1988年舌石蛾 (*Glossosoma*)興衰前後的總體平均密度或生物量。值是平均值+1 SE。(Reproduced from Kohler and Wiley 1997.)

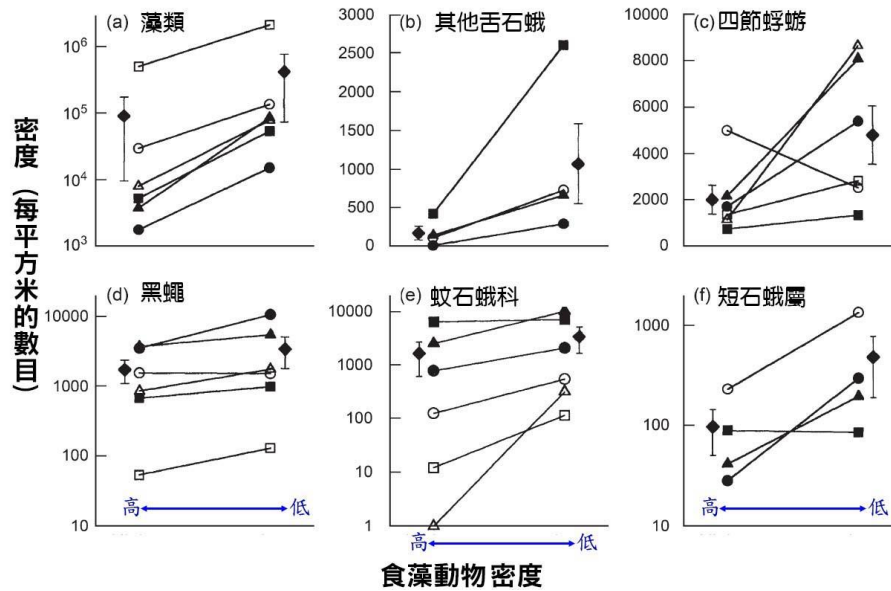


圖9.15 密西根州西南部和北部的6條溪流中，附著藻類密度與食藻動物密度的函數關係（藻類細胞以每平方公分計）（a）藻類豐度（b、c）刮食動物（d、e、f）濾食動物。

無脊椎動物密度用每平方米的個體數表示。符號表示六個河流。(Reproduced from Kohler and Wiley 1997.)

9.4 小結

物種通過食草、捕食和競爭的近鄰食物鏈聯繫相互聯繫。資源的供應可能限制消費者，而大量的消費者可能反過來耗盡資源水準。這些自下而上和自上而下的影響的重要性體現在覓食和避險適應、種群規模上，有時體現在營養級聯和對物種的間接影響中，這與最初的相互作用相去甚遠。只要資源分享是相互損害的，同一資源的消費者就是競爭對手，但各種資源分區機制可能足以減少重疊以允許共存。

物種相互作用的強度在非生物環境適中時最為明顯，當環境變化極端時，物種相互作用的強度可能會減少或未被發現。

對河流生態系統中食草動物的研究主要集中在無脊椎動物、一些魚類和少數兩棲幼蟲對底棲藻類的刮食。底棲藻類的分佈、生長形式和營養價值各不相同，食草動物抓取和瀏覽這種食物供應的方式也不同。食草動物對藻類有許多影響，減少它們的豐度，改變組合組成，甚至通過去除衰老細胞和回收營養物質來刺激藻類生長和整體生產力。許多無脊椎動物，包括螺類和一些石蛾和蜉蝣幼蟲，以及北美的雅羅魚和熱帶地區的甲鯰等魚類，都記錄了食草動物在溪流中的強烈影響。

在進行大多數食藻物種研究的通常溫和的環境中，通過食藻物種自上而下地

控制藻類似乎至少與通過養分供應進行自下而上的控制一樣強。干擾，特別是由於極端流動，可以通過減少食藻動物的豐度來改變食藻動物-藻類的動態，而沉重的放牧壓力可以將藻類生物量降低到在高流量期間不易受到沖刷的水準。

捕食在生命週期的某個階段影響所有生物，許多物種在其一生中都會遇到捕食風險。它通過消耗和死亡率直接影響個體和種群，還可能導致行為和形態適應，這可能會導致獵物的一些健身成本。

捕食者的覓食行為和獵物的風險規避策略的許多有趣例子證明瞭這種相互作用對雙方的重要性。獵物物種離開危險的環境，限制一天中的時間和覓食地點，並進化出可能造成生長或後續繁殖成本的形態。由於獵物本身是其他資源的消費者，這些反應有助於我們了解頂級捕食者的間接影響如何擴展到整個食物網。頂級捕食者經常但並非總是被證明可以限制獵物種群的豐度，將獵物的分佈限制在捕食者不存在或無效的棲息地，並在某些情況下引發一系列複雜的相互作用，對整個生態系統產生影響。棲息地條件、頂級捕食者的身份、外部補貼的規模和環境干擾可以作為開關，將級聯變成涓涓細流，或者相反。

消費者之間通過相互剝削或積極干預來爭奪共用資源，取決於利基重疊與利基隔離的程度。

對共用共同資源的物種群體的飲食、棲息地或時間活動重疊的估計通常用於推斷競爭。

實地觀察，如蚊石蛾幼蟲網的不同網孔大小和位置，或溪流魚類利用溪流棲息地和一天中的時間覓食，表明如何通過劃分飲食、空間或時間來改善潛在競爭物種群體內的相互作用。

關於溪流無脊椎動物和魚類之間資源分配的大量文獻為個別物種的特化提供了許多見解，但由於資源實際限制的程度往往是未知的，這是競爭重要性的微弱證據。對無脊椎動物的實驗研究記錄了許多侵略性干擾的案例，主要涉及空間限制，在某些情況下，這種相互作用與競爭一樣是捕食。迄今為止的證據可能反映了實驗設計和規模方面的挑戰，正如受寄生蟲爆發影響的大量食浮游藻蛤蜊減少後發生的全系統效應所表明的那樣。競爭似乎可以成為河流物種組合中的重要互動，但其影響程度尚不清楚。