

## 河流生態學 十 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

## 第十章 河流生物群落

塑造生物群落結構的力量是那些決定那些物種和多少物種一起出現，那些物種是常見的，那些是稀有的，以及它們之間的相互作用。因此，群落結構的主題涉及影響共存物種組合的所有環境因素和生態相互作用的綜合。要使社區表現出可預測的結構，需要它們的組裝是非隨機過程的結果，這些過程導致可重複的模式，而不是偶然和分散。這使我們期望，只要環境條件沒有太大變化，就會在同一地點發現具有大致相同豐度的相同物種，並且類似的群落應該在環境條件可比的地方出現。

對物種多樣性和群落結構模式的解釋通常基於基於生態位的模型（MacArthur 1972, Chase and Leibold 2003），其中單個物種的存在和豐度反映了它們對棲息地條件的適應和在種間相互作用方面的成功。在穩定或中等的環境中，生物相互作用被認為對群落的組裝和維持特別有影響。然而，許多環境都會經歷週期性的干擾，河流生態系統也不例外。諸如洪水和乾旱等環境干擾，如果足夠極端或頻繁，可能會阻止生物相互作用以產生一致群落模式所需的強度和規律性發揮作用。非常惡劣的環境或頻繁的干擾可能會嚴重限制能夠在這些條件下生存的物種數量，從而減少多樣性，而中等程度的干擾可能會通過抵消少數優勢物種勝出的趨勢來增強多樣性。作為生態位模型的對比，中性模型（Hubbell 2001）將物種視為生態上等效和可替代的物種，只要局部滅絕的機會耗盡了地點多樣性，就會從區域物種庫中替換。失去的種群的重新定殖需要分散，因此距離，生活史特徵和其他因素（如地形）可以確定分散是否限制了特定物種重新建立的機會。

對地方組合的研究通常假定群落完全由地方尺度的環境條件和物種相互作用決定，而不考慮諸如擴散，物種形成和歷史生物地理學等更大規模的過程。然而，區域物種庫和影響大空間尺度上擴散的因素通過確定可用於在一個地點定居的物種庫來影響當地的多樣性和組合結構（Ricklefs和Schluter, 1993）。因此，區域和歷史因素在大空間尺度上決定多樣性，而環境因素在逐漸縮小的尺度上起作用，通常可視化為一系列分層篩檢程式，從而對地方多樣性產生影響。對區域多樣性的考慮也提醒我們，一個物種的長期持久性通常不僅僅取決於它在任何一個地方社區的生存。一個物種的不同種群在不同的地點可能表現出不同的趨勢，其結果是擴散允許在更大範圍內長期規律性，而這在更精細的尺度上的詳細調查並不明顯。這種觀點減少了加強平衡相互作用的需要，因為區域移民和遷出過程可能有助於緩衝滅絕，否則必須歸因於生物因素。

食物網描繪了從基礎資源延伸到頂級消費者的縱向和水平聯繫網絡，在一個單一的、綜合的生物群落可視化中。

雖然連接鏈接的數量可能非常大，但數量不多的物種通常貢獻了大部分生物

量，並負責大部分能量流。有些物種具有互補或重疊的作用，但至少在某些情況下，某些物種似乎在功能上是不可替代的。因此，由於過度採伐、棲地退化或其他人類活動，一個物種可能從完整、功能正常的群落中消失，這引起了人們的恐懼，即簡化的生物群落的效率或生產力將低於在未改變狀態下觀察到的效率或生產力。

## 10.1 物種多樣性的區域格局

地方生物多樣性是區域物種豐富度與當地環境條件和生態過程相互作用的結果，這些環境條件和生態過程控制著一個地點的物種子集。在本章的後面，我們將深入探討試圖解釋局部多樣性的幾個假設，但我們從區域多樣性的模式和在最大空間尺度上運作的因素開始，因為這些決定了聚集地方社區的物種庫。作為這一觀點相關性的一個例子，區域多樣性的變化是分佈在整個維吉尼亞州的61條溪流的約320個地點當地魚類多樣性的唯一最一致的預測指標

(Angermeier和Winston 1998)。區域物種豐富度本身的變化很難完全解釋，但物種形成、單個物種擴散能力的差異以及歷史擴散機會顯然會影響區域物種庫，而這些反過來又受到整體生產力、棲地多樣性和生物相互作用的影響 (Rosenzweig 1995)。在這裡，我們回顧了可能影響區域物種庫從而間接影響當地組合的大規模物種豐富度模式。

### 10.1.1 物種與面積關係

物種的數量通常隨著採樣面積的增加而增加，正如使用島嶼 (麥克亞瑟和威爾遜, 1967) 和湖泊 (Barbour and Brown 1974) 等離散單位的收集所充分記錄的那樣。根據等式，該關係通常是對數線性的：

$$S = cA^z \quad (10.1)$$

其中  $S$  是物種豐富度， $A$  是棲息地面積， $c$  和  $z$  是根據數據確定的參數。斜率參數  $z$  量化了所調查面積的物種數量增長率，通常介於 0.2 和 0.4 之間。一些研究證明，方程10.1適用於河流，儘管 $z$ 的估計值差異很大。淡水貽貝落在預期範圍內，為 $z=0.32$  (圖10.1)。

物種-面積關係的主要機制可能是，較大的河流由於其更廣泛的棲息地面積而擁有更大的棲地多樣性。此外，更大的棲息地體積將包含更多的個體，這可能會導致包含更多的物種。最後，許多出現在較大河流中的物種似乎無法生活在小溪流中。對物種分佈的研究表明了這一點，當人們沿著河流的長度向下游移動時，通常顯示更多的增加而不是替代 (Illies and Botosaneanu 1963, Horwitz 1978)，以及魚類大小和河流大小之間的積極與高采烈 (Hynes 1970)。

## 10.1.2 緯度梯度

隨著人們從高緯度向熱帶地區發展，物種數量的增加是物種豐富度的最普遍的地理模式之一，對於流水魚類來說無疑是如此。儘管分類學知識不足，但估計有3,000多種淡水魚出現在熱帶南美洲，主要是在河流棲息地（Moyle和Cech，2006）。這大大超過了在溫帶北美湖泊和河流中發現的大約700種和歐洲的250種。物種豐富度與全世界河流的流域面積高度相關，按大陸單獨分析時觀察到更強的統計關係（Amarasinghe和Welcomme 2002）。熱帶地區的物種-面積關係指數總是大於溫帶地區（歐洲為0.25，亞洲為0.26，非洲為0.49，南美洲為0.51），顯示出隨著低緯度河流面積的增加，物種豐富度有更快增加的趨勢。

令人驚訝的是，還沒有人令人信服地確定無脊椎動物物種的數量存在類似的緯度趨勢，並且有人認為溪流的生物群可能是熱帶地區更多物種總體趨勢的例外（Patrick 1966）。無論溪流昆蟲是矛盾的（Flowers 1991）還是支援的（Stout and Vandermeer 1975， Jacobson et al. 1997），這種模式仍然存在爭議。對於一個非常大的蜉蝣、石蠅和石蛾的數據集，Vinson和Hawkins（2003）沒有發現簡單的緯度梯度，除了非常高緯度的多樣性下降，而是注意到特定緯度的分類單元特定高峰和低谷。其中一些變化可能是由於採樣不完整，還有一些是由於輻射和傳播區域。由於熱帶研究很少，分類學知識有限，溪流無脊椎動物多樣性缺乏緯度趨勢遠未確定。有趣的是，推測熱帶魚類的壯觀多樣性，其中許多是食蟲動物，可能對熱帶溪流中的昆蟲多樣性構成限制。

## 10.1.3 歷史

地理上相距遙遠的地區通常有自己獨特的動植物，這證明瞭特定分類群的建立和多樣化以及指導進化變化的環境和生物力量的局部相互作用的機會差異。因此，在比較不同地區的生態群落時，人們無法事先知道來自不同分類群落的物種是否會表現出足夠的生態相似性，從而使組合結構趨同，或者進化歷史的特殊性是否會導致差異。例如，我們欣賞有關紐西蘭溪流生態的豐富文獻的能力得到了增強，因為我們知道它的許多分類群都是地方性的，單鰓蜉蝣 *Deleatidium* 很多，但是四節蜉蝣四節蜉蝣 (*Baetis*) 沒有發現，碎食動物很少見，一個重要的碎食動物群，*Limnephilidae* 科的石蛾，也不存在於紐西蘭溪流（Winterbourn 1995）。

由於魚類學家數百年來一直在收集和描述北美和歐洲的魚類，因此魚類種類及其分佈是眾所周知的（Hocutt and Wiley 1986）。歐洲魚類動物群的多樣性不如北美，北美內部的地區差異很大。整個加拿大和阿拉斯加都有大約180種魚類，比富裕的密西西比集水區少得多，北美大部分主要的適應性輻射都發生在密西西比集水區。僅田納西河和坎伯蘭河的排水領域就包括大約250種魚類（Starnes和Etnier 1986）。美國各地的物種豐富度從東到西下降（Moyle和Cech

2006)，部分原因是更新世期間滅絕率存在重大差異。因此，美國西部的魚類種類只有東部的四分之一左右。

歐洲和北美魚類區系物種-面積關係的比較進一步證明，進化和生物地理歷史可以對區域多樣性產生深遠影響（圖10.2）。與北美相比，歐洲的冰河時期後再殖民化受到更多限制，因為歐洲的排水分水嶺往往從東向西延伸，而從伊比利亞和亞得里亞海重建受到山脈的限制，因此冰川地區主要從多瑙河流域重新殖民。這可能限制了歐洲動物群向南撤退和隨後向北重新殖民化，而北美動物群沒有冰川作用的區域要大得多，重新定殖的路線更容易（Mahon 1984，Oberdorff et al. 1997）。在歐洲和北美，與未冰川地區相比，冰川地區的魚類區系物種貧乏，與密西西比河和密蘇里集水區的未冰川地區相比，包含更大，更洄遊的物種，並且給予較少的父母照顧（Moyle和Herbold 1987，Griffiths 2006）。

對與分類有關的魚類群的比較研究清楚地表明，歷史和生物地理學可以影響一個區域的分類和生態多樣性。波蘭中南部的奈達河和加拿大安大略省的格蘭德河是兩個河流系統，它們與下游源頭表現出相似的梯度，並佔據相似的氣候。因此，它們可能會支持大約相同數量的物種，填補大致相似的生態角色。事實上，有許多相似之處（圖10.3），這主要是由於兩者中鯉科的豐度，以及狗魚科(*Esocidae*)，杜父魚科(*Cottidae*)和棘背魚科(*Gasterosteidae*)的可比物種（Mahon 1984）。還存在突出的差異，包括太陽魚科(*Centrarchidae*)和北美鯰科()在北美的多樣性，以及美洲鰻屬(*Notropis*)和鰾鱸屬(*Etheostoma*)內的輻射。

格蘭德河流域總體上包含更多的物種，特別是在較小的溪流中。此外，格蘭德河中更多的物種是專門的溪流居民，而尼達河中包括更大比例的大型物種，這些物種只是偶爾的溪流居民。對這種差異的解釋總是推測性的。

Mahon (1984) 認為，北美湖泊生物特化 (*Centrarchidae*和可能的 *Ictaluridae*) 的成功關閉了歐洲較大的鯉科的典型遷徙選擇，並有利於在小溪流中形成較常住種群的物種。這可能有助於解釋北美較小物種的更大多樣性。

蜉蝣目，襉翅目和毛翅目的地理多樣性模式是對溪流中發現的大型無脊椎動物的最佳研究，基於對來自全球495個地區的屬級地方多樣性的分析，生物地理領域之間存在差異（Vinson和Hawkins 2003）。熱帶非洲地區蜉蝣目豐富度最高，紐西蘭地區最低；近南極域的紐西蘭襉翅目(石蠅)豐富度最高，澳洲地區毛翅目(石蛾)豐富度最高，非洲熱帶地區最低。鑒於這些分類群的最初進化發生在盤古大陸分裂之前，水生昆蟲之間的這種不同模式表明，要麼是不同的輻射中心，要麼是在隨後的環境變化中存活下來的成功率不同。

無論如何，在比較在不同生物地理領域進行的溪流組合研究與可能非常不同的區域物種庫時，這些模式提供了重要的背景。

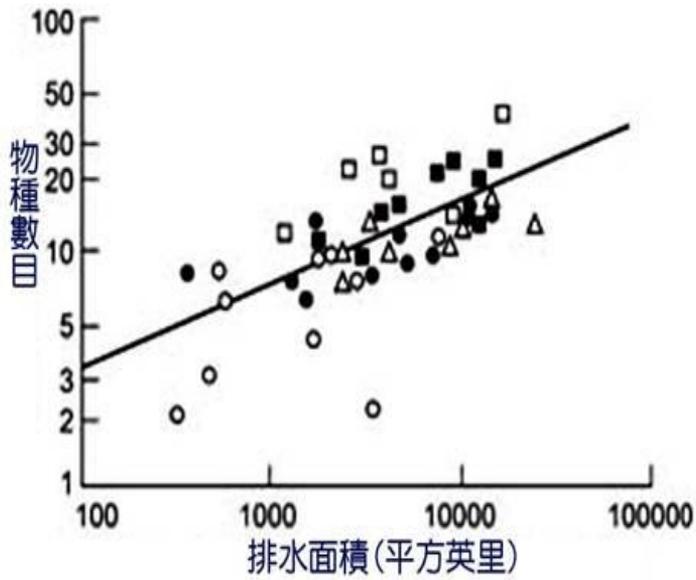


圖10.1(左上圖) 來自從加拿大南部到墨西哥灣東部之間的北美大西洋沿岸排水的49條河流中的淡水貝(Unionidae)的物種與集水區面積關係。(Reproduced Sepkoski和Rex 1974。)

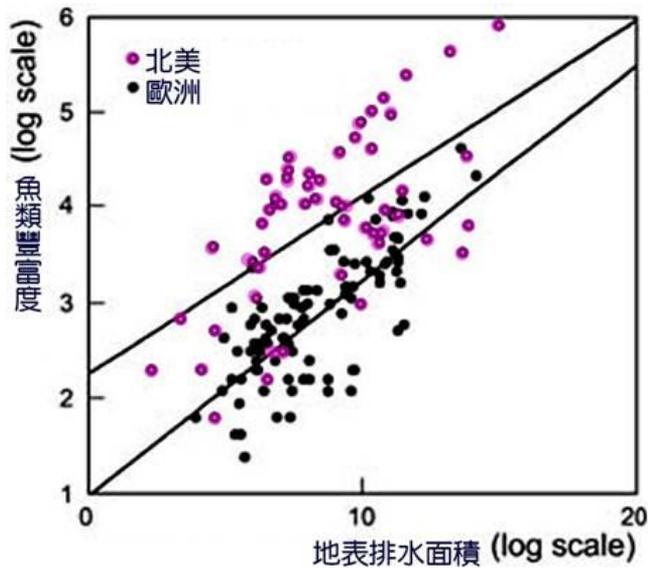


圖10.2(右上圖) 西歐和北美河流魚類物種豐富度與集水區面積的關係。線代表使用冪函數的最佳擬合。(摘自Oberdorff et al.1997。)

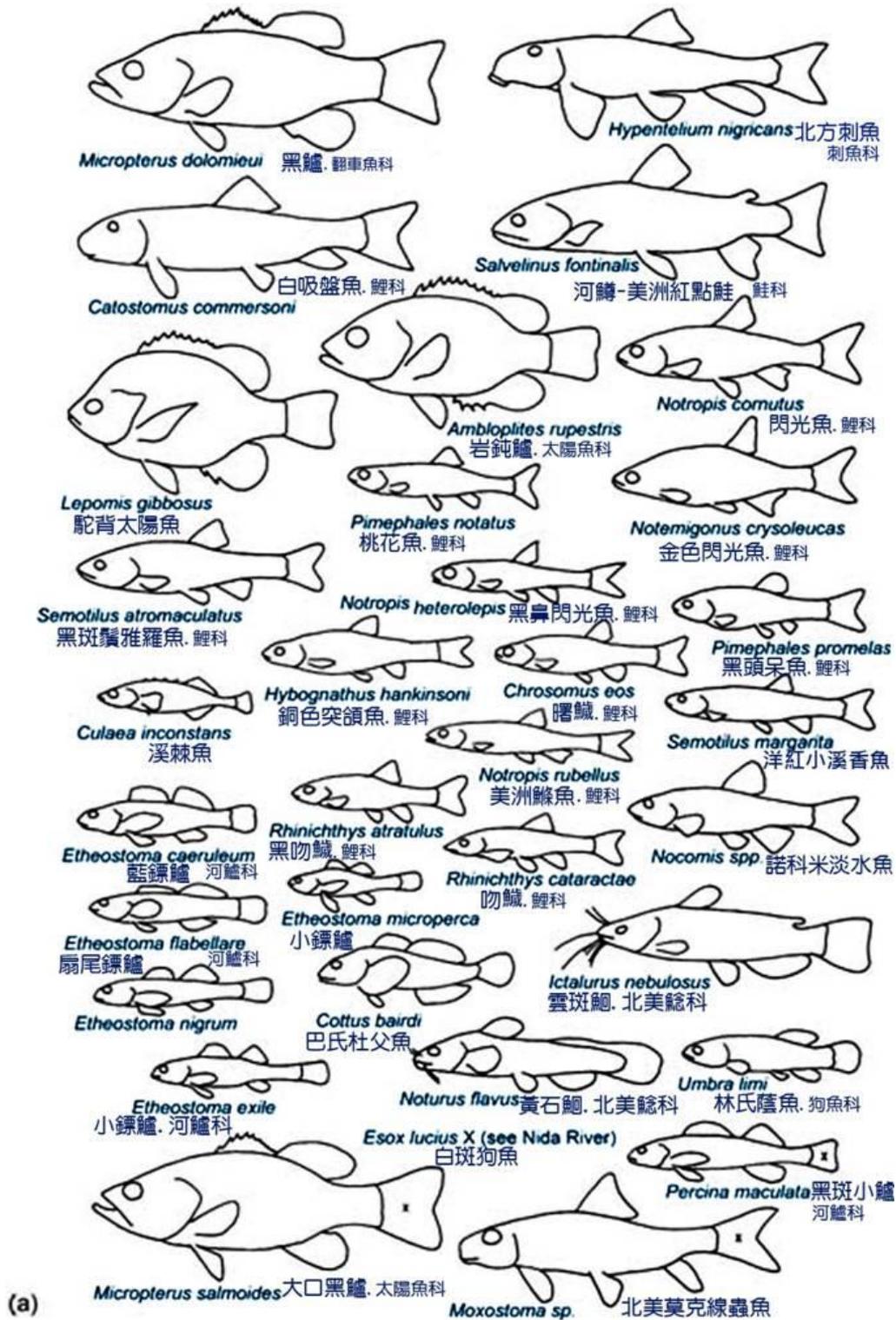


圖10.3 (a) 安大略省南部的大河系統棲息在小集水區(小於300平方公里)的淡水魚類。  
(摘自Mahon1984。)

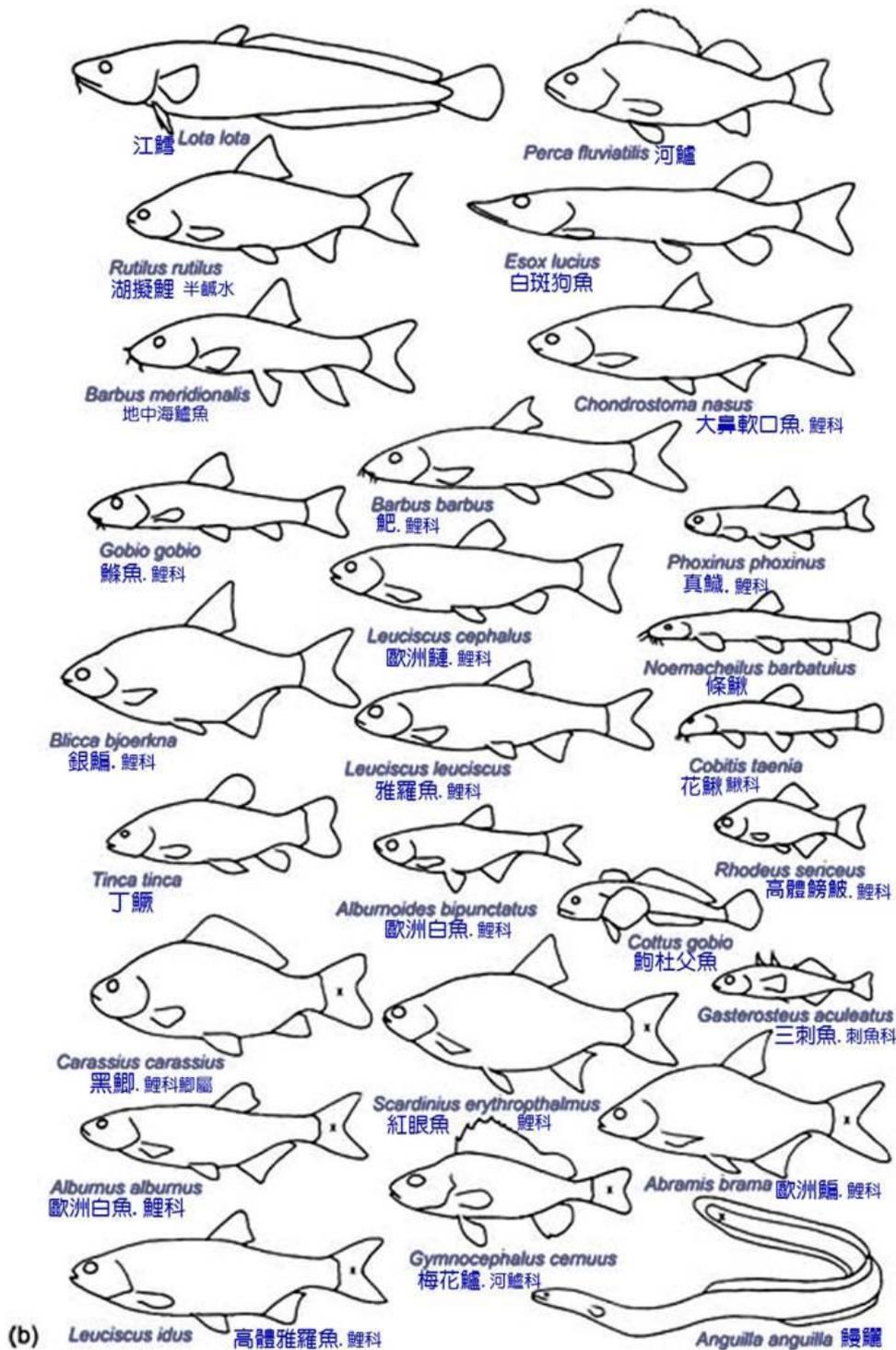


圖10.3-(b) 波蘭中南部的Nida河系統中棲息在小集水區(小於300平方公里)的淡水魚類。  
(摘自Mahon1984。)

## 10.2 地方多樣性

在一個地點發現的物種數量因區域物種庫的多樣性和當地條件而異。一般來說，我們希望在棲息地異質性較大的地方找到更多共同發生的物種，這得到了許多研究的支持，這些研究表明棲息地複雜性的測量與地點的物種數量之間存在正相關關係（第5.2.3節）。對當地組合中的所有物種進行全面調查是一項極具挑戰性的任務。這種研究是不尋常的，部分原因是許多群體的分類知識不足，部分原因是詳盡無遺地編纂物種清單很少是優先事項。更常見的是找到對單個分類單元的詳細研究，或者找到生態調查，其中重點是更常見的物種，而難以識別的分類單元則被歸為一類，通常是在科或屬一級。儘管如此，物種豐富度顯然受到許多變數的影響。估計的物種數量始終取決於收集的樣本的大小：檢查的個體越多，人們可能發現的物種就越多，總是通過添加稀有或偶然物種。如上所述，在大河流中發現的物種多於小溪流，顯然是因為在較大的系統中，空間面積和棲息地多樣性更大。區域間物種形成率和滅絕率的歷史差異將影響物種庫的規模，從而對當地多樣性產生影響。

對芬蘭萊斯蒂約基河(river Lestijoki),大範圍急流（寬20-40米，長1公里）中從單個石頭中收集的大型無脊椎動物的研究很好地說明了樣本量的重要性（Kuusela 1979）。每塊石頭的個體數量與每塊石頭的物種數量呈正相關（圖10.4a）。此外，物種的累積數量隨著採樣的石頭累積數量的對數而增加，即以減速的速度增加。後一種關係是從廣泛不同區域的溪流中報告的（圖10.4b），並清楚地說明了當地物種豐富度對採樣工作的依賴性。統計方法可用於推斷物種數量與樣本量之間的關係，以估計組合中分類群的真實數量（Colwell and Coddington 1994）。Melo和Froehlich（2000）使用25塊單獨的石頭作為採樣單元，能夠表徵巴西一系列溪流的無脊椎動物豐富度，並比較地點和季節模式。然而，即使在一個地點當地採樣多達150塊單獨的石頭，新的分類群也會積累起來（Melo and Froehlich 2001）。

物種收藏的另一個非常普遍的發現是，少數物種很常見，大多數非常罕見。從德國施利茨附近一個11平方米的溫室下方流淌的溪流中出現的52,000個昆蟲標本作為成蟲出現，總共產生了148個物種，但15個最豐富的物種貢獻了個體總數的80%（Illies 1971）。Woodward等人（2002）報告了英國布羅德斯通溪流的類似發現，由於溪流的自然酸度，該溪流的物種相對貧乏。在24年的研究中表現出顯著的一致性，一個由八個分類群組成的核心群落始終存在，並佔總個體的75%或更多（圖10.5）。少數物種主導組合的趨勢的一個實際後果是，收集少量樣本將包括大多數常見物種，而進一步的採樣工作將繼續幾乎（但不完全）無限地產生其他物種。這是樣本量與當地物種豐富度之間關係的基礎（圖10.4），這反過來又影響表徵系統所需的採樣工作量。

為什麼少數物種應該更豐富，廣泛和成功，而許多物種相當罕見，仍然是生態學的一大謎團。通過比較在一個排水溝內收集的溪流昆蟲與來自全國數據集

的分佈數據，可以證明具有廣泛區域性的物種。雖然這種關係可能是抽樣的人工製品，但這種解釋很可能在生物體-生態位關係、分散能力和人口增長率方面具有生態基礎。

當人們考慮到影響區域多樣性的許多因素，使一個地方或多或少歡迎特定物種的無數環境條件，以及採樣工作的可變程度時，報告的地方範圍的多樣性差異很大也就不足為奇了。由於大多數物種是生態網的次要組成部分，物種清單的完整性可能並不重要。儘管如此，為數不多的詳盡清單還是令人感興趣的，因為它們讓人們瞭解了河流群落的生物多樣性。也許最完整的物種清單來自德國Breitenbach小溪（表10.1）和英國Broadstone溪流（Schmid-Araya et al. 2002）的長期研究。已經從Breitenbach收集了1000多種無脊椎動物物種，由於該清單是使用空中和水生收集編製的，因此不確定有多少部分來自溪流以外的棲息地，包括小型池塘和其他靜水棲息地，但可能不到三分之一。該彙編表明，最大的無脊椎動物多樣性位於幾個群體中，包括線蟲、輪蟲、環節動物與扁形動物和高度多樣化的雙翅目，特別是搖蚊*Chironomidae*。一般來說，它是最小的分類群，最多樣化（Palmer et al. 1997）。由於天然酸度高，Broadstone溪無脊椎動物物種相對貧乏；然而，其131種無脊椎動物物種的數量同樣反映了經常被忽視的小型分類群的高代表性（Schmid-Araya et al. 2002）。

對懸浮在洋流中的載玻片上定殖的矽藻物種數量的研究也表明，當地物種豐富度與區域物種豐富度成正比（Patrick 1975）。在美國東部的兩條物種豐富的溪流中，有79至129種矽藻物種在載玻片上定殖；在西印度群島多米尼克的兩條物種貧乏的溪流中，分佈範圍為46-61種。對美國物種豐富和物種貧乏的溪流進行比較得出了類似的結果：在物種庫約為250的溪流的滑梯上收集了160種物種；在一條溪流中發現的不到30種，總共大約有100種。

魚類清查可以是完整的，特別是在溫帶地區，那裡的地方多樣性往往在10-100個物種之間，分類的不確定性很小。從溪流中可以收集多達50-100種物種，儘管20-50種的報告更為常見（Horwitz 1978）。儘管無脊椎動物和藻類的完整清單很少，但毫無疑問，至少在溫帶溪流中，這兩個群體的分類群數量都比魚類數量多一個數量級。

總之，有許多因素導致一些地區的物種相對豐富，而其他地區則不那麼豐富。第一級解釋必須考慮到受氣候歷史、地形和地理影響的區域多樣性；棲地內和棲地之間的採樣力度；以及物理環境和棲息地的可變性。還有充分的理由相信，物種之間的相互作用，其強度可能因環境條件而異，在決定當地物種豐富度方面起著重要作用。這提供了物種多樣性和群落結構主題之間的聯繫，我們現在轉向後者。

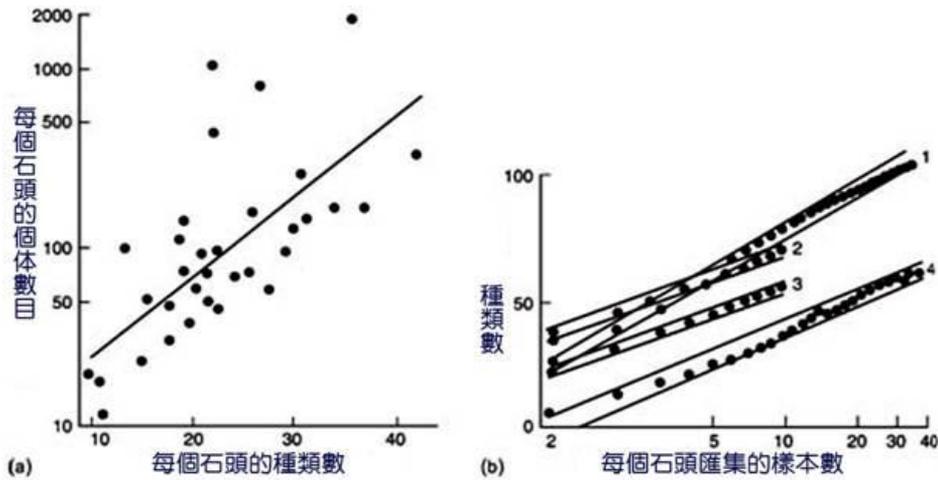


圖10.4(a)收集的物種數量隨樣本大小的增加而增加，這由Kuusela(1979)對芬蘭大河中單個石頭上的動物區系進行的研究說明。(b)中收集的石塊的累積數的對數增加物種的累積次數取樣：

1- 芬蘭Javavankoski河; 2-南非Vaal河; 3-猶他州Lytle Creek; 4-哥斯達黎加Rio Java河。實線是95%的信賴區間。

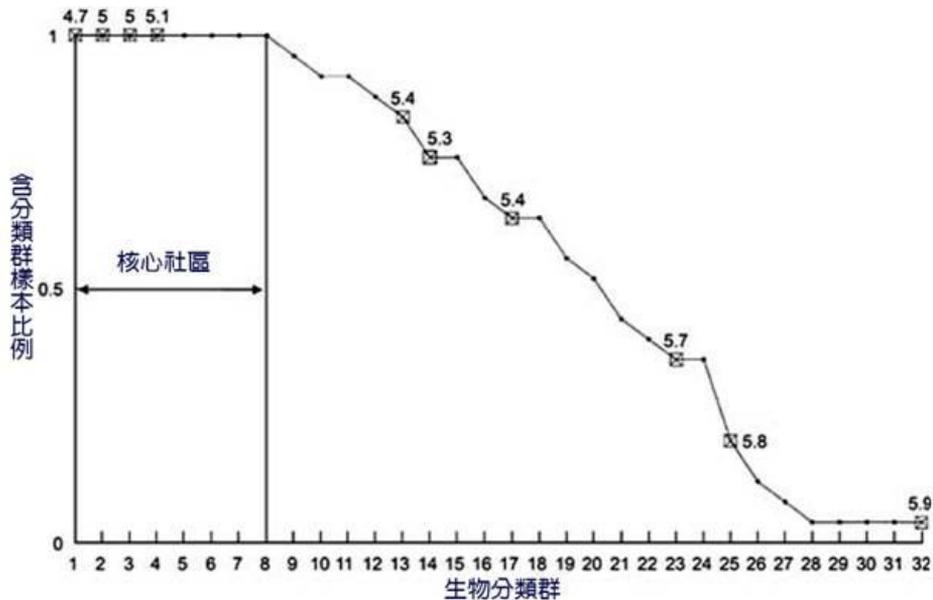


圖10.5 在英國Broadstone Stream進行24年研究後，包括每個分類單元的抽樣場合所佔的比例。沿下軸的數字是指單個物種。核心群落始終由八個分類單元組成。其中包括：1.石蠅*Nemurella pictetii*；2.卷翅石蠅科*Leuctra nigra*；3. *Plectrocnemia conspersa*管狀石蛾；4. 愷木石蠅(*Sialis fuliginosa*)；5.長足搖蚊亞科*Pentaneurini*；6. 蠓科*Ceratopogonidae*；7.顫蚓與搖蚊 *Heterotrissocladius Heterotrissocladius marcidus* / 搖蚊科*Brillia modesta*；8.不叮咬的搖蚊 *Polypedilum abicorne*。個別類群的最適pH值在已知的地方標明。(摘自Woodward et al.2002。)

表10.1 河畔2公里的範圍內的1,085種水生昆蟲及後生動物(具有細胞組織的動物)  
採樣區Breitenbach，德國北部Schlitz附近的一條小溪。(摘自Zwick 1992.)

昆蟲綱	數目	其他後生動物	數目
雙翅目	468	線蟲動物	141
鞘翅目	71	輪蟲動物	130
毛翅目	57	環節動物	56
蜉蝣目	18	扁形動物	50
襉翅目	18	甲殼綱	24
膜翅目	3	水螅	22
廣翅目	2	貝類	12
脈翅目	2	腹毛動物	6
蜻蛉目	1	脊椎動物	3
		線形動物	1
總計	640		445

### 10.3 社區結構

群落結構是指基於不同分類群和功能角色中的個體數量以及維持該組織的基本過程來組織生物群落。對這一主題的探索圍繞著幾個核心概念：群落是非隨機集合，其相互作用導致可預測和可重複的模式，現有群落是穩定的，當受到正常範圍的環境條件和現物種庫成員入侵的挑戰時抵抗變化，以及結構來自棲息地匹配和物種相互作用的組合。區域物種庫的組成和當地環境條件在空間和時間上的變化導致自然群落的很大變化，但特定群落的組成仍然受少數基本原則的支配（Begon et al. 2005）。相反的觀點指出，組合是任何物種能夠在當地環境條件下生存和繁殖的非結構化樣本，隨著條件的變化和偶然而變化。一個更正式的版本，Hubbell（2001）的中性模型，認為所有物種基本上都是可以互換的，因此隨機殖民和滅絕後的隨機替換決定了短暫組合的瞬間組成。

對社區結構和可能管理社區集會的規則的討論產生了豐富的生態學文獻。要進入本主題，區分一些關鍵思想很有用，請記住它們不是完全獨立的。基於生態位的模型側重於生物相互作用（通常是捕食，食草和競爭）和非生物力量（主要是棲息地和干擾）之間的相互作用，這些相互作用決定了特定物種的地點是否合適。棲地範本模型（Southwood 1988）強調物種與棲地特徵的關聯，使得單個物種出現在最適合的地方，而在棲地條件最多樣化的地方發現更多的物種。在這種長期青睞的河流群落結構解釋中，單個物種的生理、形態、行為和生活史屬性決定了那些物種將在特定環境中成功殖民和維持種群。

非生物和生物因素都可以可視化為一系列篩檢程式，這些篩檢程式決定了最有可能成功定殖和維持種群的區域物種庫的子集。

擾動模型強調物種相互作用與流量、溫度和其他環境因素變化之間的相互作用，這些因素週期性地減少集合中部分或所有物種的豐度。由於捕食、競爭和食草動物可能會消滅當地種群，因此干擾會限制強相互作用物種的有效性，並促進或阻止流離失所物種的重新定殖。對干擾的關注似乎適合河流生態系統，因為它們似乎是高度可變的，偶爾是惡劣的環境。此外，底棲無脊椎動物和藻類分佈不均勻，這表明干擾，生物相互作用和再定殖可能結合起來控制局部規模的種群動態 (Townsend 1989)。由於分散能力因物種而異，因此個體的流動性、漂移傾向和空中飛行能力都是重要的特徵，可能允許弱小的競爭對手和脆弱的獵物在他們可能失去的環境中持續存在。

表10.2 根據法國河流無脊椎動物的物種特徵與環境變量之間的關係分析得出的性狀類別及其方式。(改編自Lamouroux et al.2004。)

特徵	模態
最大尺寸	從<2mm 到 > 80 mm 的七個類別
身體柔韌性	無彎折(<10 度)，低彎折(10 至 45 度)，高彎折(>45 度)
身體形態	流線型、扁平型、圓柱形、球形
生命週期	短於<1 年、長於 1 年
Voltinism 化性(繁衍世代數)	每年少於一代、1，每年繁殖數代
水生階段	卵、幼蟲、若蟲、成蟲
繁殖	卵胎生、單卵生 a、多卵塊 b、無性生殖
傳播分散	水生主動、水生被動、空中主動、空中被動
抵禦形式	卵、繭、細胞、抗干燥、滯育/休眠、無
呼吸	皮膚、腹甲、氣孔
運動/與棲息基質的關係	飛行、水面游泳者、水體內游泳者、爬行者、挖洞者、間質性、臨時附著、永久附著
食性	吸食者、沉澱物進食、碎食者、刮食者、濾食者、挖孔啃食、捕食者、寄生者、擬寄生(幼蟲寄生長大殺宿主)

a.分離的卵可以游離或粘在基質上

b.卵塊可以游離，固著，生長在植物中或在地面上沉積

### 10.3.1 組合構成的一致性

通過分析物種組成模式，經常尋求群落是由確定性過程構成的證據。

隨著時間的推移，組合組合的一致性，以及環境可比的位置之間組合結構的相似性，反對隨機性並支援潛在的過程。前面描述的布羅德斯通溪流的八個分類群的核心群落（圖10.5）在20多年的研究期間一直存在，物種更替率普遍較低。布羅德斯通溪流中同一少數物種的組合組成和優勢的高度持久性強烈表明，當地的組合優勢動物不僅僅是對較大物種庫的隨機抽樣，而是那些其屬性允許它們在該位置的環境條件下特別成功的物種。

群落的持續程度似乎因環境條件而異，其原因僅得到部分理解。對與布羅德斯通溪流在同一地點的27條溪流進行的兩項調查表明，冷水溪流的持久性高於溫水溪流（Townsend et al. 1987）。在相隔9年調查的兩個溪流中，魚類組合的物種持久性很高且相似，但在流態、夏季最高溫度和脫水頻率方面表現出較高的季節和年際變化的溪流中，兩個集合之間的差異更大（Ross et al. 1985）。其他研究報告組合結構總體持久性較低的研究（Grossman et al. 1982）將這一發現歸因於環境變異性。根據在北卡羅來納州Coweeta Creek進行的10年取樣，Grossman等人（1998）得出結論，水流中的環境變化而不是棲息地或資源可用性最能解釋魚類組合的變化。事實上，缺乏組合持久性或物種組成與棲息地變數之間的關係可能是在不可預測的洪水和乾旱將高時間變化引入溪流組合的地方經常發現（Angermeier and Schlosser 1989）。

生物組合的空間比較也提供了對結構機制與機會在社區集會中的作用的見解。

Thompson和Townsend（2006）認為，基於擴散的中性模型將導致相鄰地點之間最大的相似性，而如果來自不同溪流的組合彼此相似，則支援群落結構機制，因為它們的當地生態條件也相似，Thompson和Townsend（2006）比較了來自Taieri集水區十條草原溪流的大型無脊椎動物組合，紐西蘭南島。組合相似性最好用空間鄰近性來解釋具有低擴散能力的物種，混合模型對具有中等擴散能力的物種效果最好，而對於高擴散能力的物種，這兩種模型都不是特別有效。這種自然組合比較以測試生態位與中性解釋的能力面臨著生態條件也顯示空間相關性趨勢的重要挑戰。由於他們無法記錄距離對十條溪流物理和化學條件相似性的影響，Thompson和Townsend（2006）認為這不是一個問題，並將觀察到的空間距離與群落相似性之間的負關係歸因於空中擴散的距離限制以及偶然到達順序對社區集會的可能影響。

熱帶洪泛區河流的魚類組合為群落組裝提供了自然實驗，因為流量的季節性波動導致洪泛區棲息地在當地範圍內反覆滅絕和定殖循環。通過實驗操縱棲息地的複雜性，Arrington等人（2005）表明，物種擴散能力的差異顯著影響了對棲息地的集合反應。

擴散對新形成的棲地斑塊的群落動態最為重要，而單個物種的豐度越來越多地受到舊棲地特徵的影響。

對組合組成模式隨時間和空間的變化本身並不能為群落結構背後的過程提供強有力的證據。儘管如此，這種方法表明模式是可重複和持久的，因此鼓勵我們尋求解釋。擴散和再定殖能力顯然發揮了作用，與在多個尺度上運作的各種環境和生物因素相互作用，以確定許多潛在殖民者中的那一個將成功建立當地種群。

### 10.3.2 棲地範本和物種性狀

棲息地範本理論強調單個物種的棲息地要求與一個地區的非生物和生物條件的匹配 (Southwood 1988, Townsend and Hildrew 1994)。越來越多的人通過這些努力來研究物種的特徵，期望諸如大小、體型、壽命和擴散方式等屬性將幫助我們理解為什麼某些物種在其他物種不成功的情況下成功，並且還可以提供有關負責的環境因素的線索。這種方法的概念闡述通過一系列分層篩檢程式將區域物種庫與當地物種庫聯繫起來，這些篩檢程式決定了特定殖民者子集在某個地區成功的可能性 (圖1.5, Tonn et al. 1990, Poff 1997)。生物組合及其對環境變數的反應應從物種特徵而不是分類學身份的角度來看待，這一觀點正在被廣泛使用 (Poff et al. 2006)，應用於群落組成 (Poff 1997, Lamouroux et al. 2004)、河流健康評估 (Barbour et al. 1999, Statzner et al. 2004)、生態系統功能 (Naeem和Wright, 2003)、以及預測物種入侵 (Olden et al. 2006)。

證明物種特徵與環境變數相匹配的努力至少取得了一定的成功。為了驗證魚類群落的功能組織與水文變異性相關的假設，Poff和Allan (1995) 使用威斯康辛州和明尼蘇達州34個地點的106個物種中的六類物種特徵描述了棲息地，營養，形態和耐受性特徵。確定了兩個生態定義的組合，它們與水文可變的溪流 (日流量變化大，斯蒂斯頻率適中) 或水文穩定的溪流 (日流量的高可預測性，穩定的基流條件) 有關。來自不同地點的魚類組合具有普遍的攝食策略，與淤泥和一般基質類別相關，其特徵是具有源頭親和力的慢速物種，並且耐沉積。

這些發現表明，水文狀況充當環境篩檢程式，支援理論預測，即可變棲息地應擁有資源通才，而穩定的棲息地應包括更高比例的特殊物種。

分層濾波模型意味著物種組合的特徵與棲地變數在多個空間尺度上應存在關聯。Lamouroux等人 (2004) 首先使用60類12種生物性狀總結了無脊椎動物群落的功能組成，評估了法國兩個河流流域內跨空間尺度的特徵和環境變數之間的相關性 (表10.2)。大約一半的測試在微棲地規模上是重要的，大約四分之一在達到規模上是顯著的；雖然流域之間的一些無脊椎動物特徵不同，但這不能歸因於集水區之間的棲地差異。在這個例子中，微棲地尺度的篩檢程式顯然

最具影響力。

對物種特徵的任何考慮都必須認識到，某些特徵傾向於同時發生，而其他特徵可能很少在同一物種中發現。

例如，體型大、壽命長、繁殖潛力低構成了一套常見的屬性；體型小，壽命短，繁殖潛力高另。

這些通常分別被稱為慢和快，或K和r物種（Begon et al. 2005）。這兩套屬性之間的混合很少見，這表明兩種替代生活方式之間存在權衡，或者至少它們代表了光譜的兩端。Usseglio-Polatera等人（2000）利用11個生態性狀和11個生物學性狀，在472個歐洲大型無脊椎動物分類群中確定了體型、繁殖率和攝食生態學的這種梯度。

因為他們能夠將分類群聚集成具有相似特徵的群體，他們推測，使用具有相似特徵的物種子集而不是整個組合，可能會提高棲息地親和力或對污染的反應的解析度。

### 10.3.3 干擾

颱風、火災、洪水和乾旱是眾所周知的極端干擾的例子，這些干擾偶爾導致森林、草原、珊瑚礁、河流和其他生態系統中許多物種的種群死亡率很高。由於物種對干擾的抵抗力以及重新定殖和恢復的速度各不相同，因此干擾可以改善強烈的生物相互作用，並有助於維持可能被其消費者或競爭對手淘汰的物種種群。溪流是河流生態系統中最明顯和最容易量化的干擾變數，正如第2.3.3節所討論的，從石頭周圍的湍流到偶爾發生的極端大洪水和乾旱，所有尺度的流量變化都很明顯。因此，小規模的擾動可能幾乎連續地起作用，而較大的擾動發生的頻率較低。

季節性極端溫度、病原體爆發、堤岸失敗產生的沉積物脈衝以及新物種的到來都可能對特定系統構成干擾。

影響河流群落結構的環境變化的兩個主軸是環境艱困度和干擾頻率。

這些軸是獨立的，因為一個環境可能是均勻惡劣的，第二個環境會受到頻繁和極端的干擾（Peckarsky 1983）。兩者都限制了在一個地點發現的物種的豐度和多樣性，但它們的不同之處在於，常年惡劣的環境，如那些非常寒冷或高酸的環境具有持續的影響，而干擾意味著與更良性條件的時期交替。因此，預計惡劣環境將包含相對較少的物種，經歷較少的物種更替，而經常受到干擾的環境預計將包含更多的物種並表現出更高的物種更替。由於包括競爭和捕食在內的強烈生物相互作用可以減少物種多樣性，因此中等水平的干擾可能通過改善物種對彼此的影響來促進多樣性。

由於單個物種對特定干擾事件的脆弱性不同，反映了形態，行為和生活方式



係，由於沒有可用的流量計，因此被用作流量的替代物（Flecker 1992b）。由於定殖和補充，在無洪水時期，昆蟲數量反彈，導致昆蟲豐度與自上次暴雨以來經過的時間之間存在強烈的正相關關係（圖10.7）。

流量變化也可以介導物種相互作用。

在亞利桑那州的大部分地區，引入的外來種大肚魚(*Gambusia affinis*)已經取代了本地的多種魚類(花鱗科*poeciliid*，底鱗科*Sonoran topminnow*，西域若花鱗*Poecilopsis occidentalis*)，它們的幼魚很容易被大肚魚吃掉（Meffe 1984）。然而，在遭受極端山洪暴發的山區，這兩個物種的都能長期生存，因為本地魚種具有躲避洪水級流的能力。在加州沿海溪流中，紋石蛾和黑蠅在季節性上也表現出類似的相互作用（Hemphill和Cooper 1983）。在快速流動部分的硬質基質上，黑蠅幼蟲在春季和初夏更為豐富，而此後黑蠅幼蟲佔主導地位。高流量的冬季導致更多的黑蠅，而低流量的冬季導致更高的紋石蛾密度。通過用刷子擦洗基質表面，Hemphill和Cooper表明，干擾有利於類比物，因為它們是更快的定殖者，而石蛾幼蟲在壟斷岩石表面的空間方面更勝一籌。自上次干擾以來，隨著時間的流逝，石蛾幼蟲由於對棲地的攻擊性防禦而逐漸取代了黑蠅。

由於河流底棲生物受到持續的湍流和干擾，物種通過生物相互作用的位移可能會經常中斷，導致棲地條件和物種定殖和更替的不斷變化。這是斑塊動力學模型（Townsend 1989），它與河床上藻類和無脊椎動物的斑塊分佈一致（Downes et al. 1998）。

波動的環境加上不斷的擴散和定殖，使得更多的物種同時出現，而不是條件表現出更大的穩定性。它還賦予模式一些規律性，因為環境環境在總體上是可預測的，即使它們在任何給定的地點和時間都是不可預測的。

改變棲息地的生物，稱為生態工程師，有可能影響棲息地結構和異質性，從而影響其他物種（Jones et al.1994）。

脂鯉(*Parodon arolineri*)顯然就是這樣一個物種，在石頭表面上造成可觀察到的食藻的咬痕和斑駁的藻類和沉積物分佈。通過量化新熱帶溪流中疤痕的空間模式和通過實驗操縱Parodon的密度，Flecker和Taylor（2004）證明，啃食附著藻類增強了棲地的異質性，儘管隨著時間的推移或更高密度的啃食藻類傾向於將藻類和沉積物減少到更均勻的低豐度狀態。

然而，沒有觀察到藻類和無脊椎動物組合的棲地異質性與豐富度之間的假設對應關係，這可能是因為這些分類群反應的時間尺度比脂鯉啃食藻類產生的損失和更新動態慢。

由於流動變化是河流環境中普遍的特徵，許多生物表現出抵抗或最小化其影響的適應性（Lytle和Poff 2004）。當極端流量具有一定程度的可預測性時，產卵或出苗等生命週期事件的時間安排可能有效。

春季從產卵礫石中出現的虹鱒幼魚似乎是將敏感的生命週期階段與流動狀態的長期平均動態同步的一個例子。虹鱒魚(*Oncorhynchus mykiss*)是全世界引進最廣泛的物種之一，在水流狀態與其原生範圍相匹配的新環境中取得成功，而在其他不符合其自然範圍的環境中失敗，顯然是因為洪水損害了鱒魚苗 (Fausch et al. 2001)。向保護區的位置轉移是對高流量的常見行為反應，例如在伊利諾伊州河流的洪水事件中，魚類從主深槽遷移到河濱灘地水窪 (Schwartz and Herricks 2005)。在美國西南部容易發生山洪暴發的乾旱溪流中，負蝽 (*Belostomatidae*) 在洪水來臨之前從溪流中爬出，以降雨為線索 (Lytle 1999)。形態適應，還包括流線型和其他適應，以盡量減少阻力，在第 5.1.4 節中描述。

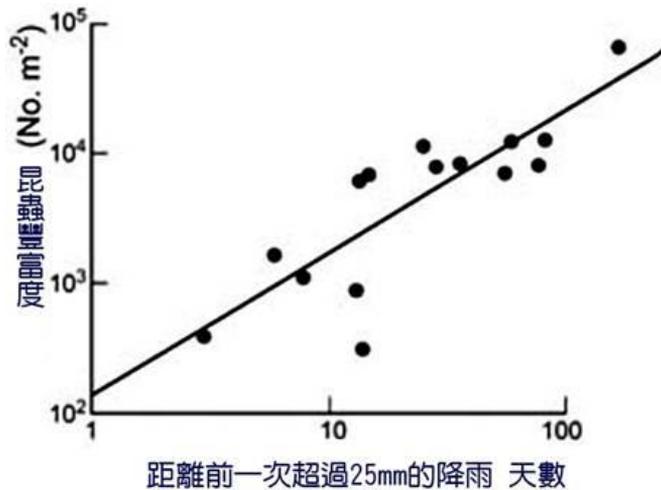


圖10.7 安第斯山麓山區河流中水生昆蟲的數量受到明顯的旱季和雨季頻繁洪水的影響。自最近一次降雨事件 > 25 mm 起，經過的時間被用來代替流量數據。(Reproduced Flecker and Feifarek 1994)

### 10.3.3.2 全系統效應

干擾已被證明具有巨大的、整個生態系統的影響。例如，當洪水和乾旱嚴重到足以破壞棲地，存在的許多生物體流離失所時，當比較不同干擾狀態的河流流域時，以及當干擾對群落內作為強相互作用者的物種的影響最嚴重時。

亞利桑那州的梧桐溪 (Sycamore Creek) 是一條沙漠溪流，每年可能會發生幾次極端山洪。Fisher 等人 (1982) 描述了夏末洪水後系統的恢復，直到大約 60 天後另一場洪水重新啟動序列。藻類和無脊椎動物的生物量減少了近 100%，但恢復速度很快，特別是藻類，最初以矽藻為主，後來以絲狀綠藻和藍綠藻為主 (圖 10.8)。大型無脊椎動物的恢復也很快，但比藻類的恢復慢了幾個星期。養分吸收和群落新陳代謝隨著群落演替而變化，這種高產系統開始輸出剩餘的初級產品。Sycamore Creek 的例子很好地證明瞭以不可預測的規律發生的

干擾的影響，因此生態系統動態只能在干擾和恢復的循環中理解。週期性乾旱顯然也會嚴重破壞河流生態系統。根據對梧桐樹溪對一系列連發和乾旱的復原力和恢復的評估，Boulton等人（1992）得出結論，乾旱的影響更大。

任何以某種長期規律性復發的干擾模式都被稱為干擾狀態。Riseng等人（2004）使用低流量和高流量發生，基質移動和夏季水溫（在低流量期間可能達到壓力水準）的幾種測量方法，描述了97條中西部溪流的擾動，這些溪流的爆發頻率不同。在沖刷洪水減少消費者生物量的地方，藻類生物量受到養分供應的強烈影響，而在更穩定的溪流中，無論營養濃度如何，食草動物都會抑制藻類生物量。本研究中確定的不同擾動機制顯然是地質和降水區域模式的產物，因此表現出一定程度的空間可預測性。

當具有強相互作用者的物種被消除或因干擾而變得無效時，干擾狀態的變化可以打開或關閉營養級聯。在加州的一些河流中，放牧的石蛾幼蟲在無洪水時期很豐富，由於其體型大和石繭巢堅固的情況而逃脫了大多數捕食，但在洪水期間它極易受到高流量和滾動岩石的影響（Wootton et al. 1996）。在無洪水時期和有攔河堰的河流中，主要的能量途徑是從藻類到石蛾；然而，在不受管制的河段發生洪水後，更多的能量流向較小的食藻，然後流向其他魚類。從本質上講，干擾機制充當開關，導致兩種可能的食物網配置之一佔主導地位。

## 10.4 河流食物網

食物鏈中描繪的相互作用網絡提供了生物群落最完整但最簡潔的視覺摘要。對食物鏈的研究在生態學中有著悠久的歷史，至少包括兩個主要的研究方向：一個強調物種如何通過彼此的相互作用密不可分地聯繫在一起，因此側重於種群和群落動態；另一個與有機物質和能量的流動有關。

大多數例子可以非常粗略地歸類為連接食物網，它試圖確定所有可能的聯繫；能量通量食物鏈，量化沿有限數量的主要途徑的有機物流動；以及營養相互作用食物網，強調種群過程和物種相互作用。隨著該領域的不斷成熟，我們應該期待看到越來越多的努力將食物網結構中描述的模式與能量流和物種相互作用的過程相結合。

英格蘭南部布羅德斯通溪（Broadstone Stream）令人印象深刻的詳細食物網提供了連通性食物網的一個很好的例子（圖10.9）。所有物種在連接網中都同等重要，所有線的權重都相同，因為食物網是由飲食存在-不存在數據構建的。這個食物網是有記錄以來最詳細的食物網之一，包括所有底棲生物群落，包括大型動物、小型動物、原生動物和藻類（Schmid-Araya et al. 2002, Woodward et al. 2005）。它包括131個消費物種，由8個基礎資源和3個額外的食物來源（如卵）提供支持，總共842個連結。小型動物占現有物種的70%，表明需要在分析中包括小型生物。

食物網結構受物種豐富度變化而呈季節性變化，導致食物網頂部和底部物種比例隨時間變化。儘管它很複雜，但可以在食物網結構中發現與體型相關的相對簡單的模式。小型動物和大型動物亞網實際上是兩個隔間，因為大型獵物對小型捕食者無懈可擊，而大型捕食者無法有效地消耗非常小的獵物（Woodward et al. 2005）。

能量的流動的測量提供了對每條路徑上連接強度的定量評估。在圖10.10中，我們看到了一個不太詳細的食物網，但它通過將腸道分析的信息轉換為居住在喬治亞州奧吉奇河（Ogeechee River）障礙棲息地的石蛾幼蟲的年度攝取率來量化有機物途徑（Benke and Wallace 1997）。從無定形碎屑和矽藻到幾種濾食性幼蟲的途徑，但石蛾Hydropsyche rossi從食用動物獵物中獲得的能量比其他濾食性動物要多得多。Hall等人（2000）根據對阿巴拉契亞山脈南部參考溪流和排除落葉溪的有機物流的分析構建了食物網。他們的分析包括近90%的無脊椎動物生產，但佔總連結的<30%，這表明這種方法需要確定並非所有的攝食環節才能成功。參考流中的主要基底來源是葉碎屑、細菌碳（C）和動物獵物，各貢獻了25-30%的能量供應。少數途徑佔有機物流的大部分，最大的流動與碎屑動物有關，因為它們的同化效率低。在凋落物排除流中，流向捕食者的流量減少，少數途徑佔主導地位，每個生物量的消耗率更高，表明與剩餘的常見分類群有很強的相互作用。

儘管腸道內容物分析仍然是估計能量通量的廣泛使用的方法，儘管很難識別軟體獵物和無定形碎屑，但對基礎資源和消費者中穩定同位素的天然豐度的分析正在為能量流和營養位置提供重要的新見解（Peterson and Fry 1987）。碳的天然存在的 $^{13}\text{C}$ 同位素相對於更豐富的 $^{12}\text{C}$ （表示為 $\delta^{13}\text{C}$ ）的比率是一種有用的飲食示蹤劑，因為碳是有機物的主要元素成分，它通過食物鏈而同位素組成幾乎沒有改變，並且底棲藻類等主要初級生產者群體之間的 $\delta^{13}\text{C}$ 值經常不同，水生植物和陸生植物。此外，消費者組織的 $\delta^{13}\text{C}$ 直接反映了前幾周，幾個月甚至幾年消耗和吸收的獵物資源的混合物，具體取決於所研究的組織（Finlay 2001）。穩定同位素方法的應用帶來了使用現有方法難以實現的關鍵見解。例如，儘管亞馬遜河和奧里諾科河等大型熱帶河流中水生植物和洪泛區森林的碎屑豐富，但對消費者的 $\delta^{13}\text{C}$ 分析表明，這種物質對動物食物網的貢獻很小。相反，浮游植物和附著藻類是大多數魚類的重要能源（Araujo-Lima et al. 1986，Hamilton et al. 1992）。

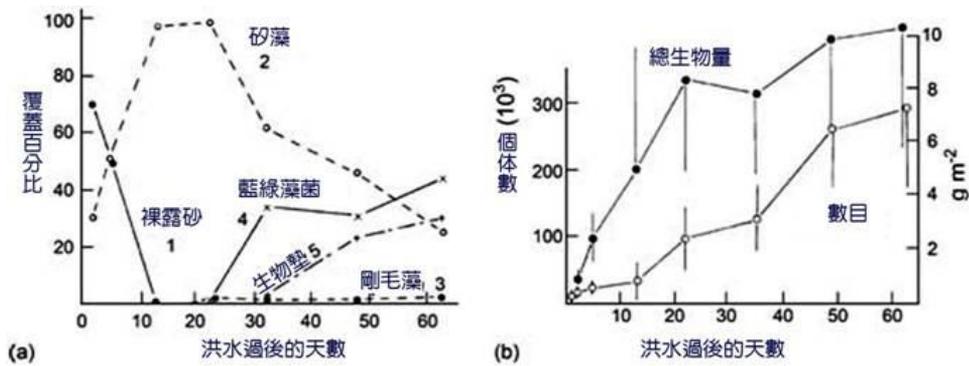


圖10.8 洪水後亞利桑那州Sycamore Creek生物群的時間演替。(a) 藻類斑塊類型的覆蓋率；(b) 洪水後無脊椎動物數量和生物量。值是均值和95%置信區間。(摘自 Fisher et al. 1982)

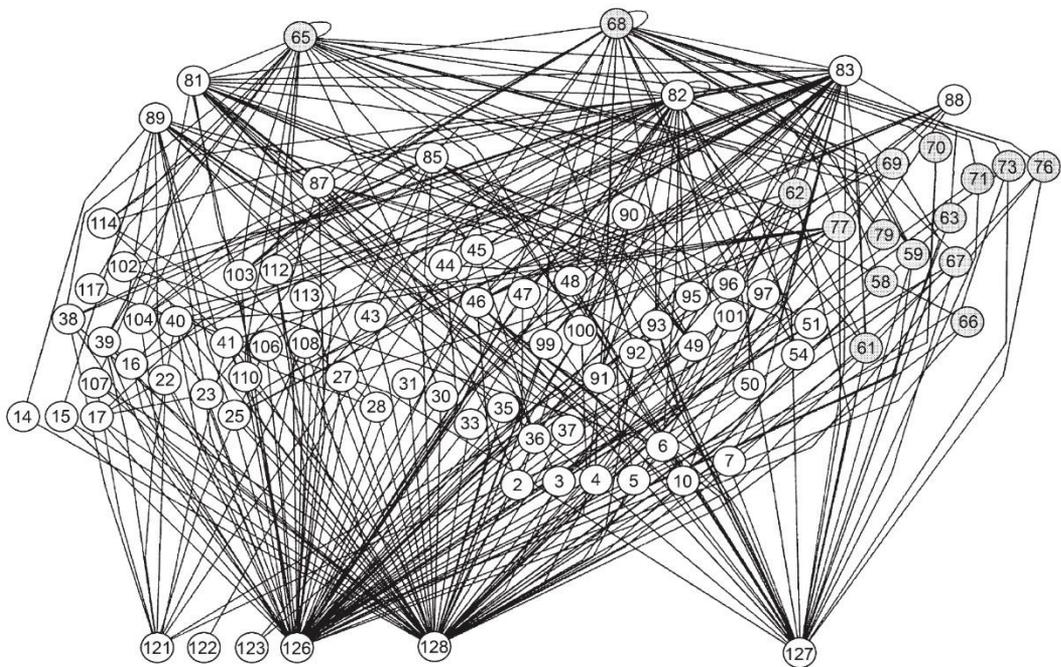


圖10.9 Broadstone溪無脊椎動物群落的食物網絡連通性。

*Protozoa* 原生動物: 1-10. *Turbellaria* 渦蟲綱: 11. *Rotifera* 輪形動物門: 12-37.

*Nematoda* 線蟲動物門: 38-41. *Oligochaeta* 寡毛亞綱: 42-48.

*Tardigrada* 緩步動物門-水熊蟲: 49 and 50. *Acari* 蛛形綱-水蟎: 51-56.

*Insecta* 昆蟲綱: *Odonata* 蜻蛉目: 57 *Cordulegaster boltonii* 金環蜻蜓;

*Plecoptera* 襉翅目: 58 *Leuctra nigra* 卷翅石蠅, 59 *Leuctra hippopus* 石蠅甲, 60 *Leuctra fusca* 卷石蠅,

61 *Nemurella pictetii* 石蠅乙, 62 *Siphonoperla torrentium* 石蠅丙, 63 *Plecoptera larvulae* 石蠅幼蟲,

64 *Leuctra nigra adult* 卷翅石蠅成蟲;

*Trichoptera* 毛翅目: 65 *Plectrocnemia conspersa* 管狀石蛾, 66 *Potamophylax cingulatus* 石蛾

- 甲,
- 67 *Adicella reducta* 石蛾乙;
- Megaloptera* 廣翅目: 68 *Sialis fuliginosa* 泥蛉;
- Coleoptera* 鞘翅目: 69 *Platambus maculatus* 水甲蟲, 70 *Helodidae Gen. sp.* 圓花蚤,
- 71 *Elmidae sp.* 淺灘甲蟲.;
- Diptera* 雙翅目: *Ceratopogonidae* 蠓科 72 *Bezzia sp.* 捕食蠓;
- Tipulidae* 大蚊科: 73 *Limonia sp.* 亮大蚊, 74 *Limonia modesta* 大蚊甲, 75 *Dicranota sp.* 大蚊乙,
- 76 *Pedicia sp.* 大蚊丙, 77 *Limnophila sp.*, 78 *Hexatoma sp.* 毛黑大蚊,
- 79 *Limoniinae Gen. sp.* 鶴蠅甲; 80 *Rhypholophus sp.* 鶴蠅乙;
- Chironomidae* 搖蚊科: 81 *Macropelopia nebulosa* 星雲大眼蚊, 82 *Trissopelopia longimana* 長三稜蚊, 83 *Zavrelymyia barbatipes* 蚊蠅甲, 84 *Conchapelopia viator* 蚊蠅乙, 85 *Apsectrotanypus trifascipennis* 蠓蠅甲, 86 *Zavrelymyia sp.* 蠓蠅乙, 87 *Paramerina sp.* 搖蚊甲, 88 *Krenopelopia sp.* 搖蚊乙, 89 *Pentaneura sp.* 五葉蚊, 90 *Natarsia sp.* 搖蚊丙, 91 *Prodiamesa olivacea* 搖蚊丁,
- 92 *Brillia modesta* 搖蚊戊, 93 *Heterotrissocladius marcidus* 搖蚊己, 94 *Heterotanytarsus sp.* 搖蚊庚, 95 *Eukieferiella sp.* 搖蚊辛, 96 *Georthocladius luteicornis* 搖蚊壬, 97 *Corynoneura lobata* 搖蚊癸, 98 *Chironomus* 紅蟲/*Einfeldia sp.* 非叮咬蚊, 99 *Polypedilum albicorne* 搖蚊子, 100 *Micropsectra bidentata* 搖蚊丑, 101 *Mectriocnemus sp.* Adult 搖蚊成蟲;
- Simuliidae* 黑蠅科: 102 *Simulium sp.* 黑蠅屬
- Crustacea* 甲殼動物: *Ostracoda* 介形綱:103; *Cladocera* 雙甲下綱:104–105;
- Copepoda* 橈腳亞綱: *Cyclopoida* 劍水蚤目: 106–111; *Harpacticoida* 猛水蚤目: 112–116;
- Algae and plant material 藻類與水生植物: 118–122.
- Various: 123 *Plecoptera eggs* 石蠅卵, 124 *Turbellaria eggs* 渦蟲卵, 125 *Rotifera eggs* 輪蟲卵, 126 fine organic matter (FPOM) 細有機物, 127 coarse organic matter (CPOM) 粗有機物, 128 *Leptothrix ochracea*. 濕地嗜鐵細菌 (Reproduced from Schmid-Araya et al. 2002.)

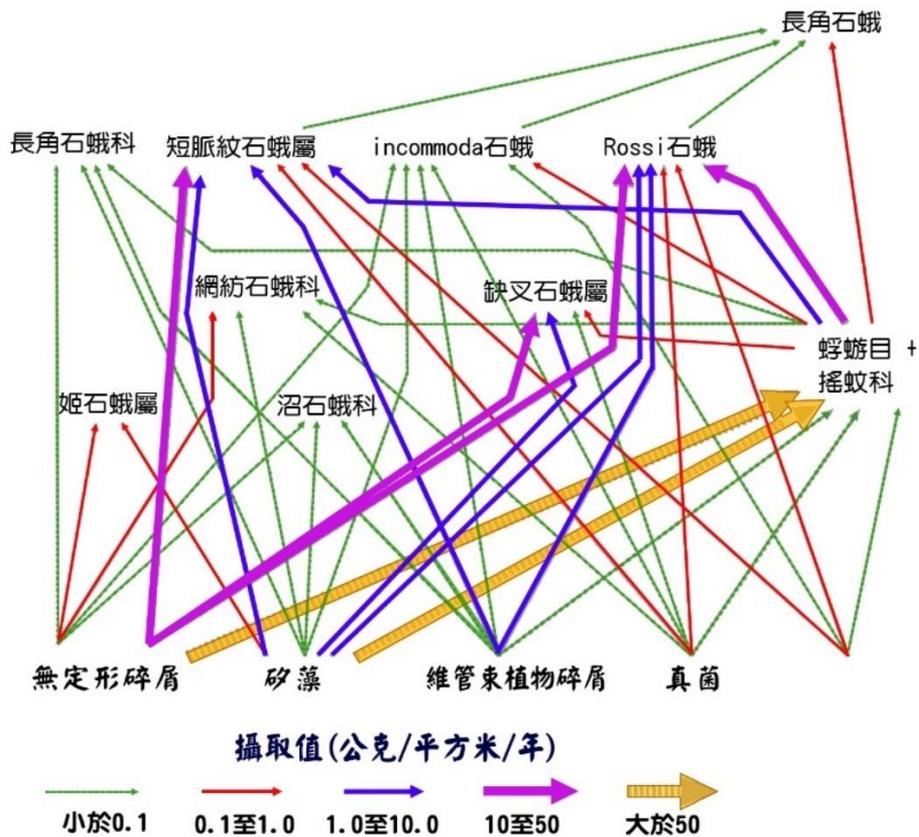


圖10.10 喬治亞州Ogeechee河石蛾幼蟲的能量流食物網。箭頭的粗細表示引入通量。  
(Reproduced Benke and Wallace 1997)

#### 10.4.1 資源補貼

食物網研究大大增加了我們對各種能量途徑的大小以及這些途徑的重要性與環境背景（尤其是景觀環境）的差異的理解。對河流生態系統的能源補貼對生態系統的新陳代謝極為重要，包括落葉、陸生無脊椎動物的落入以及洄遊魚類的屍體和生殖產品。小溪流中的鮭科動物可以從食用陸生昆蟲中獲得一半或更多的能量，這表明溪邊森林管理可能是鮭魚管理的一個重要考慮因素（Wipfli 1997）。這些交換可以是雙向的，例如河岸地區的蜘蛛和蜥蜴對水生昆蟲出現的依賴（Sabo and Power 2002）。

來自各種生態系統的證據表明，能源補貼是食物網生態的一個重要和廣泛的方面（Polis et al. 1997）。在上述Hall等人（2000）的研究中，排除阿巴拉契亞溪流的落葉輸入改變了基礎資源和有機物流向捕食者。陸生昆蟲對魚類的投入可以成為對主要消費者的重要能源補貼，正如Nakano等人（1999）在日本的森林溪流上放置細網所證明的那樣。陸生無脊椎動物的排除導致魚類對底棲水生無脊椎動物的捕食增加，引發營養級聯和周圍生物量的增加。此外，當允許陸

生無脊椎動物投入時，食草無脊椎動物和周邊動物的生物量在有或沒有魚類的處理之間沒有差異，這表明來自陸地的節肢動物供應通常會阻止自上而下的強力控制（Baxter et al. 2005）。外部補貼對食物網相互作用的複雜後果也明顯體現在日本北部本地花羔紅點鮭（*Salvelinus malma*）對非本地虹鱒魚的飼養競爭轉變中（Baxter et al. 2004）。鱒魚能夠更好地消耗落入溪流中的陸生無脊椎動物，迫使鱒魚以食草無脊椎動物為食，並導致周圍生物量增加。然而，從溪流中出現的成年水生昆蟲的生物量減少了，這反過來又降低了河岸森林中蜘蛛的密度。

對於遷徙和移動物種，穩定同位素分析有助於確定碳C被同化的位置，從而深入瞭解跨系統補貼的規模。

洄遊的亞馬遜真唇脂鯉(*Semaprochilodus insignis*)中肌肉組織 $\delta^{13}\text{C}$ 的差異表明，黑水系統中產生的C有助於從亞馬遜白水系統收穫的魚類種群（Benedito-Cecilio和Araujo-Lima 2002）。由於加州北部鱒魚河源頭的底棲棲地和溪流中的表層藻類、碎屑和藻絲的豐度各不相同，Finlay等人（2002）能夠使用碳同位素比率來評估不同消費者的棲地使用方式。收集者和刮板的 $\delta^{13}\text{C}$ 值表明，在其湍瀨區或淺水潭區棲息地內依賴當地來源的藻類，而濾食性動物從上游淺水潭區中獲取更多的碳。

淺水潭區的藻類生產是夏末脊椎動物捕食者的主要資源基礎，無論它們被收集在那個棲息地。潭區中昆蟲漂流到溪流中，而不是鱒魚在棲地中移動，是假定的機制，它闡明瞭與跨生態系統補貼平行的棲地間補貼。

## 10.4.2 橫向位置

由於基礎資源，生產力和棲息地條件的所有差異與河流連續體的溪流位置和位置有關，很明顯，食物網結構將隨著景觀位置而變化（Woodward和Hildrew 2002a）。景觀特徵決定了河流生態系統的物理環境，包括流動狀況和棲息地特徵，影響基礎資源的相對重要性，影響養分，碎屑和獵物的外部補貼程度，並且因地而異，向每個地點的物種組合和食物網結構傳達了高度的個性

（Woodward和Hildrew 2002a）。河流生態學模型，特別是河流連續體概念（圖1.7），試圖解釋景觀背景下河流群落結構和功能的變化，包括縱向模式和森林和開放地點之間能量輸入的變化（Vannote et al. 1980）。河岸走廊對基底資源的影響是眾所周知的，特別是在小溪流中，夏季遮蔭和秋季落葉的程度是異種和本土之間的切換。與消費者營養水準相關的水生和陸地食物網之間的聯繫可能出人意料地強烈，溪流和河岸區之間昆蟲的相互補貼就說明瞭這一點。

鱒魚誘導的營養級聯的強度取決於陸生無脊椎動物的供應（Nakano et al. 1999）。甚至傳粉者訪問河岸植物的頻率也會受到魚類捕食幼蟲的影響，這決定了成年蜻蜓的豐度，從而決定了授粉昆蟲的捕食壓力（Knight et al. 2005）。

除了景觀環境對能量和養分供應的特定位置影響以及溪流群落內物種之間的相互作用外，物理和生物過程還充當相鄰和遠處位置之間的聯繫。季節性淹沒期間，河流流向下游輸送養分和有機物以及與洪泛區的橫向交換是主要的物理過程。太平洋鮭魚的長距離魚類洄遊將大量海洋來源的C和營養物質從海洋輸入到溪流上游中，為水生和陸地消費者提供營養，並為河岸植被的生長提供肥料（Willson和Halupka，1995）。南美洲的鮫脂鯉魚從洪泛區到高地河流進行數百公里的季節性產卵遷徙，在那裡它們被頂級捕食者吃掉（Winemiller和Jepsen，1998）。洄遊魚類可能只是生物運動連接遙遠生態系統的最明顯例子。通過擴散、棲地之間的移動和偶爾的流離失所，許多魚類作為個體和種群在功能上相互聯繫，從到達河流域（Fausch et al. 2002）。

## 10.5 群落組成與生態系統功能

具有多種物種組合的完整生物組合預計將執行各種生態系統功能，包括初級生產、有機物分解、養分循環以及可收穫物種的二級生產，其自然和大概的最佳水準。由於人類活動的無情步伐，物種從生態系統中消失，系統功能和復原力在多大程度上取決於現有物種的數量和特徵成為一個相當關注的問題（Covich et al. 2004）。

關於生物多樣性對生態系統功能至關重要的期望，以及高生物多樣性可以緩衝物種喪失的後果，這種期望得到了理論和經驗的支援（Loreau et al. 2001），主要來自陸地生態系統，多樣性水平相對較低。有幾個機制可能負責（Giller et al. 2004）。當物種具有互補（重疊但不相同）的作用時，當存在多個物種時，特別是當一個物種的活動促進第二個物種的活動時，過程的速度和效率應該增加。因此，預計物種損失會降低有關過程的效率。當物種具有多餘作用時，一個物種的喪失可能不會立即導致某些過程的速度或效率下降，但多個物種的存在提供了保險，防止一個或多個物種受到環境變化的不利影響時生態系統功能崩潰。

互補性、便利性和冗餘性是將生物多樣性與生態系統功能聯繫起來的機制。另一方面，還必須仔細考慮單個物種的特定特徵和功能作用。單個物種可以在生態系統中發揮獨特的作用，不成比例地豐富，主導能量通量（圖10.10），並強烈影響組合的其他成員（圖9.11）。在某些情況下，單個物種已被證明發揮著如此強大和獨特的作用，以至於物種身份而不是整體多樣性是最重要的。這就提出了生物多樣性與生態系統功能之間的正相關關係可能是採樣的人工製品的可能性，因為當實驗研究中包括更多的物種庫時，更有可能遇到這些具有獨特特徵和作用的物種。

三種濾食幼蟲的混合組合的顆粒捕獲與實驗室溪流中單個物種的捕獲率相比，證明瞭餵養效率的促進（Cardinale et al. 2002a）。“水流陰影”在物種多樣性較高時減少，其結果是，與任何單一栽培相比，多樣化的組合能夠捕獲更高

比例的懸浮顆粒（圖10.11）。這種流體動力學便利是由於捕獲網改變了近床流量，導致床粗糙度增加，近床速度提高，從而捕獲率更高。

在基於碎屑的河流生態系統中，凋落物分解是一個關鍵的生態系統過程（圖7.3），作為許多碎屑動物的基礎能源，並最終將有機物輸入轉化為二氧化碳。物理磨損、微生物和碎食動物對有機物的分解是一個關鍵的生態系統過程，經過充分研究且相對容易操縱。

利用實驗室微觀，Jonsson和Malmqvist（2000）證明，由於餵食方式的差異，餵料效率的促進，或兩者兼而有之，葉片質量損失隨著碎食動物物種的數量而增加。通過彙集來自瑞典北部和法國東北部36條溪流的凋落物分解研究數據集，Dangles和Malmqvist（2004）能夠評估物種豐富度與多樣性相對豐富度成分的影響（圖10.12）。

凋落物分解率隨物種數量的增加而增加，但在優勢度低的地點，凋落物分解率較低。換句話說，碎屑處理在一個或幾個物種強烈主導的溪流中更為迅速。其他研究表明，單一物種端足類-鈎蝦(*Gammarus fossorum*)的存在與否對凋落物的分解有不成比例的強烈影響，值得注意的是，圖10.12中最高的分解率發生在該端足類動物是唯一存在的碎食動物的溪流中。

與碎食動物多樣性對葉片分解的影響相反，真菌多樣性顯然對河流微觀世界中的葉片質量損失或真菌孢子產生（微生物產量的量度）沒有影響（Dang et al. 2005）。橡樹和赤楊葉子，營養水準高和低，以及1-8種真菌物種都是如此。有人認為，在低真菌多樣性下，真菌活性的變異性更大，這與投資組合效應一致（隨著豐富度的增加，極端物種的影響平均和減弱，就像多樣化的股票投資組合有望防止單一股票價值的波動一樣）。儘管Barlo'Lcher和Corkum（2003）報告了真菌多樣性對葉片分解速率的積極影響，但他們的結果不太令人信服，因為這些作者依賴於初始接種物而不是已實現的群落，後者通常具有更大的不均勻性。

如果預計物種喪失會導致生態系統功能的減少，那麼高度多樣化的群落可能通過假定的更大程度的互補性和冗餘性得到更好的緩衝，因此受單一物種喪失的影響較小。因此，有趣的是，從超多樣化的熱帶溪流中報告了一個特別有力的物種特性的例子。在旱季，鮫脂鯉從洪泛區遷徙到委內瑞拉安第斯山脈山麓的溪流上游中，在那裡它以河床上富含有機物的沉積物為食，形成可見的覓食疤痕並加強沉積物運輸。正如Taylor等人（2006）記錄的開放和鮫脂鯉限制溪流部分之間的比較，這種以碎屑為食的魚類獨特地影響碳流動和生態系統代謝。在缺乏它的情況下，河床上的顆粒有機碳量較高，由於生物擾動和消耗的減少，顆粒有機碳的下游通量下降，由於生物膜生長增加，異養呼吸增加，初級生產翻倍，並且由於呼吸增加超過初級生產，淨生態系統代謝顯示出更大的赤字。

這個例子不僅僅是學術興趣：鯪脂鯉(Prochilodontidae)魚類是南美洲最重要的商業物種，由於水壩和過度捕撈的綜合影響，它們正在下降。由於該科物種的喪失，生態系統功能的變化似乎很可能發生在新熱帶的大片地區。

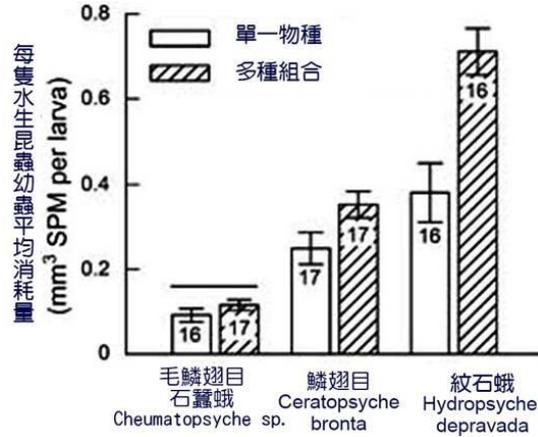


圖10.11 在實驗室溪流中以濾食性石蠅幼蟲的單物種和混合物種組合的人均懸浮顆粒物消耗量(每隻幼蟲/ $\text{mm}^3$ )。種間便利化通過混合群體中較高的人均捕獲率來表明。(摘自Cardinale et al.2002。)

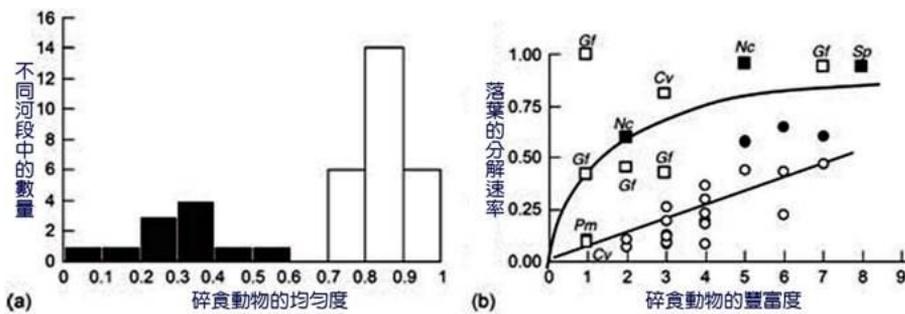


圖10.12 (a) 碎食者群落表现出高度優勢的溪流地點頻率—法國和瑞典36條溪流的低均勻度 (黑色柱) 與高均勻度 (白色柱) 的對比。(b) 瑞典北部(實心符號)和法國(空心符號)；溪流中，凋落物分解率作為碎紙機種類數量的函數。高(方形)和低(圓形)。Gf, *Gammarus fossarum*, Cv, *Chaetopteryx villosa*, Sp, *Sericostoma personatum*, Nc, *Nemoura cinerea*, Pm, *Protonemura meyeri*。(摘自Dangles和Malmqvist2004。)

## 10.6 小結

生物群落結構是指根據不同分類群和功能角色中的個體數量以及維持該組織的基本過程來組織生物組合。物種的數量、它們的功能作用和相對豐度以及通過食物網的能量途徑是群落結構的有用描述。

從區域物種庫組裝和維持一個地方群落，是單個物種與現有資源和棲地相匹配的結果，受到干擾和擴散的影響，並進一步受到物種相互作用的內部動態的

影響。

地方生物多樣性是區域物種豐富度的一個子集，而豐富度又是面積、氣候和歷史的函數。大河流域的物種數量比較小的流域多，下游增加的部分原因是河流尺寸增加的影響，也因為一些物種，如大河魚不適應較小的溪流。

因此，物種的添加和替換都發生在河流的長度上。不同的地理區域通常有自己獨特的生物群，證明瞭特定分類群的建立和多樣化以及指導進化變化的環境和生物力量的局部相互作用的機會差異。北美的魚類種類幾乎是歐洲的三倍，這主要是因為北美動物群沒有冰川作用的面積要大得多，重新殖民的路線更容易，而歐洲從東到西的山脈限制了動物擴散路線。雖然水生昆蟲的歷史生物地理學鮮為人知，但主要昆蟲群的多樣性同樣顯示出大陸尺度的模式，以至於某些類群在一些區域物種庫中基本上缺失。

生物地理學中最普遍的模式之一是物種豐富度從高緯度向熱帶增加。對於淡水魚類來說，有充分的記錄，水生昆蟲的緯度多樣性梯度的存在是有爭議的。

影響區域物種庫中當地社區的組裝和維持的過程包括基於生態位的模型，側重於生物相互作用和非生物力量之間的相互作用，基於物種與棲息地特徵關聯的棲息地範本模型，以及強調物種相互作用和環境因素變化之間相互作用的干擾模型，這些因素週期性地減少組合中某些或所有物種的豐富度。這些並不相互排斥，所有這些都可以納入一個框架，通過一系列分層篩檢程式將區域與當地物種庫聯繫起來，包括景觀環境、資源和棲息地條件、環境變異性以及與其他物種的相互作用。

干擾通常與水文變化以及極端溫度、病原體爆發、沉積物脈衝和物種入侵有關，是構成河流群落的重要力量。經歷持續或非常頻繁惡劣的環境條件的溪流可能比在更良性的環境中支援的物種更少。但是，由於物種對干擾的抵抗力以及重新定殖和恢復的速度各不相同，干擾可以改善強烈的生物相互作用，並有助於維持物種種群，否則這些物種可能會被其消費者或競爭對手淘汰。當洪水或乾旱以不可預測的規律性發生時，可以顯示特徵流態來決定群落組成、主要相互作用途徑和有機物動態。

食物網中描繪的相互作用網絡提供了生物群落最完整但最簡潔的視覺摘要。

查明所有聯繫雖然很少實現，但可以有益地提醒人們生物群落內的潛在複雜性。

大多數能量流經一個物種子集，通常是主導能量路徑的常見物種。食物網研究表明，生態系統之間的能量交換可以對能量途徑和物種相互作用產生深遠的影響。

這些補貼包括異體凋落物投入、河流生態系統和陸地河岸區之間的無脊椎動物交換，以及由於水流和魚類洄遊而導致的上游-下游轉移。由於補貼的規模和

性質隨縱向位置和周圍的陸地生態系統而變化，河流生態系統內相互作用的物種網絡受到景觀環境的強烈影響。人類活動造成的物種喪失是一個日益嚴重的問題，並增加了簡化社區可能變得生產力降低和復原力降低的可能性。