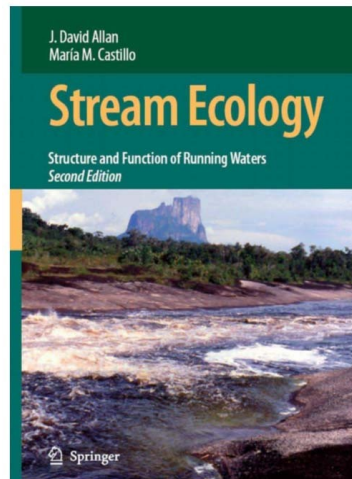


AM 河流生態學 · Lincad



- 第一章·河流生態系導論↵
- 第二章·河水流動↵
- 第三章·河流地貌↵
- 第四章·河流水質化學↵
- 第五章·非生物環境↵
- 第六章·初級生產者↵
- 第七章·碎屑能量來源↵
- 第八章·營養關係↵
- 第九章·物種互動↵
- 第十章·河流群落↵
- 第十一章·營養動態↵
- 第十二章·河流生態系統新陳代謝↵
- 第十三章·人類的影響↵
- 第十四章·河流生態學的基礎↵

第七章 碎屑能量來源

碎屑 (Detritus) 包含所有形式的非生物有機碳 (C)，包括落葉、動物的廢棄物和屍體、來源不明的有機物質碎片，以及有機化合物。最初這個詞僅限於指顆粒物質，但現在也被認為包含溶解性有機物 (dissolved organic matter, DOM) (Wetzel 2001)。來自多種來源的非生物有機碳為大多數食物網提供了重要的能量輸入，這在河流生態系統中尤其如此。雖然流水中的自營生物所進行的初級生產可能相當可觀 (第六章)，但支撐河流食物網的大部分能量來自於顆粒碎屑和溶解性有機物。這些能量途徑被稱為碎屑或基於碎屑的 (detrital or detritus-based)，而直接消耗這些物質的消費者是分解者 (decomposers) 和碎屑食者 (detritivores)。

在大多數情況下，植物凋落物和其他掉落或吹入河道的粗大碎屑、源自多種來源 (包括植物凋落物分解) 的細小顆粒，以及溶解性有機物，構成了非生物有機物的三大主要類別 (表 7.1)。其中一些物質源於河流內部，例如死亡的大型植物、動物糞便和細胞外釋放的溶解性化合物；另一些則從河道外部輸送進來，例如落葉、土壤顆粒

和溶解在土壤水中的化合物。總體而言，這些來源的能量可以大幅超過河流內部透過光合作用固定的能量。

在研究河流中的碎屑動態時，將非生物有機能量來源按大小等級劃分是一種廣泛採用的方法。通常的類別是粗顆粒有機物（coarse particulate OM, CPOM，>1 mm）、細顆粒有機物（fine particulate OM, FPOM，<1 mm 且 >0.5 μm），以及溶解性有機物（dissolved organic matter, DOM，<0.5 μm）。每個類別還可以進一步劃分，但劃分界線是人為設定的。在某些情況下，特別是對於進入河流的森林落葉的分解，我們對所涉及的過程有詳細的了解。在其他情況下，例如涉及細顆粒的途徑，我們所知甚少。然而，很明顯的是，河流中有機物的動態是複雜的，微生物是有機物處理過程中的關鍵媒介，而周圍的景觀也顯著影響著河流內部發生的事情。

7.1 粗顆粒有機物的分解

粗顆粒有機物（CPOM）的去向，以秋季落葉為例最為人所知，它們是許多小型森林河流的主要能量輸入。Webster 和 Benfield (1986) 對此主題進行了綜述，研究方法則由 Boulton 和 Boon (1991) 以及 Graca 等人 (2005) 描述。大型植物的分解與陸生來源的葉片相似，儘管下面會提到一些微小差異。木質材料的分解，不出所料，比葉片慢得多，對更高營養級的重要性也較小。其他進入流水異營途徑的 CPOM 來源，例如花朵部分、動物糞便和大型動物屍體，可能在局部或季節性上很重要，但相關研究較少。

一旦 CPOM 進入河流，它會經歷分解過程或被輸出 (Webster et al. 1999)。有機物分解的研究從源頭材料開始，通常使用在脫落前從河岸樹木上採摘的葉片，並追蹤其隨時間的消失情況。隨著過程的進展，葉片釋放出溶質，並被微生物和無脊椎動物附著，這會促進其破碎化和礦化（將有機碳化合物轉化為無機二氧化碳 [CO₂]）。原始的葉片被轉化為多種產物，包括微生物和撕食者（shredder）的生物量、細顆粒有機物（FPOM）、溶解性有機物（DOM）、營養物質和二氧化碳 (Gessner et al. 1999)。DOM 和 FPOM 可以經歷進一步的微生物降解或被輸送到下游。

葉片質量的隨時間損失大致呈對數線性關係（圖 7.1），儘管有些數據被解釋為線性或由兩個或多個不同階段組成。Webster 和 Benfield (1986) 認為，一個簡單的指數模型可以對分解過程提供一個總體描述：

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

其中 W_t 是時間 t 時的乾重， W_i 是初始乾重， t 是時間，以天為單位。統計量 k （單位為 day^{-1} ）是葉片質量自然對數對時間作圖的斜率，為分解速率提供了一個單一的衡量標準。

葉片分解的速率取決於葉片間固有的化學和結構差異、多個環境變數，以及碎屑食者的攝食活動。Petersen 和 Cummins (1974) 根據密西根州一條小溪中六種落葉樹種葉

片的分解情況，提出了一個從慢到快的分解速率連續體。他們也認識到，這種葉片分解速率的變化，他們稱之為「處理連續體」（processing continuum），對無脊椎動物消費者具有重要影響，因為它延長了經微生物附著的凋落葉可利用的時間間隔。不同植物物種葉片分解速率的巨大差異現已得到充分證明（圖 7.2）。非木本植物的葉片分解速度平均比木本植物的葉片快得多（圖 7.2 中的平均半衰期分別約為 65 天和 100-150 天）。沉水和漂浮的大型植物是分解最快的類群之一，推測是因為它們含有最少的支撐組織，且通常含有較高濃度的潛在限制性元素，如氮（N）和磷（P）。

一些環境因素也會影響分解速率。雖然葉片分解可以在接近零度的溫度下發生 (Short et al. 1980)，但分解速率通常在較暖的溫度下更快 (Abelho et al. 2005)。在營養更豐富的系統中，分解也更快，顯然是由於氮的供應更充足。實驗室研究通常顯示，添加氮會加速葉片分解 (Meyer and Johnson 1983)。在伐木集水區的河流中，較高的硝酸鹽濃度部分解釋了較高的葉片分解速率 (Benfield et al. 2001)。Rosemond 等人 (2002) 發現，哥斯大黎加一條河流沿線的葉片分解速率變化與磷濃度的自然梯度相關。在南阿帕拉契山脈的考伊塔水文實驗室 (Coweeta Hydrologic Laboratory) 的一條河流中，實驗性地添加氮和磷，增強了木材質量的損失，並增加了微生物呼吸和真菌生物量 (Gulis et al. 2004)。然而，在愛達荷州東南部的卡里布國家森林 (Caribou National Forest) 的一條河流中添加營養物質並未影響葉片分解，這表明由於環境中相對較高的營養濃度，微生物並未受到營養限制 (Royer and Minshall 2001)。低 pH 值會透過抑制微生物和無脊椎動物的活動來延緩分解 (Dangles et al. 2004a)。水文波動會引起磨損和破碎，這可能會暴露更多的表面積以供微生物作用 (Benfield et al. 2001)，以及掩埋，這可以透過減少氧氣的可利用性來降低微生物活動 (Sponseller and Benfield 2001)。金屬污染可以透過對撕食者和微生物的負面影響來降低分解速率 (Niyogi et al. 2001, Duarte et al. 2004, Carlisle and Clements 2005)。

表 7.1 河流生態系中有機質 (OM) 的來源。

輸入來源	描 述
粗顆粒有機物(CPOM) 闊葉和針葉 枯萎的水生植物* 木質碎片 植物的其他部分(花、果實、花粉) 其他動物遺留(糞便和屍體)	森地溪流的主要輸入，呈現季節性脈衝變化 本地重要 可能是主要生物質成分，但利用率極低。 可用資訊很少 可用資訊很少
細顆粒有機物(FPOM) CPOM 的分解 小型消費者的糞便 微生物吸收溶解性有機物 透過物化過程從溶解性有機物中提取 藻類脫落* 有機物表層脫落 森林地面垃圾和土壤 河岸與河道	主要輸入來源為落葉或大型植物提供的粗蛋白。 CPOM的重要轉換 石頭和木頭表面上的有機物膜層 絮凝和吸附作用可能不如微生物吸收途徑重要。 具有局部重要性，可能呈現時間脈衝 可用資訊很少 受風暴影響導致河道變寬和洪氾區淹沒，受陸路交通的影響。 地下水流，尚不可知，可能與暴雨有關
溶解性有機物(DOM) 地下水 地下流或中間流 地表逕流 陸源碎屑滲濾液 樹葉淋溶洗出 藻類胞外釋放物和滲濾液* 大型植物的胞外釋放和滲濾液*	主要投入，隨時間推移相對穩定，通常非常難溶入 暴風雨期間更重要 在暴雨引發地表逕流期間，可能很重要。 DOM主要輸入，依落葉情況脈衝式輸入 輸入量較小，取決於降水和雲霧與樹木的接觸情況。 具有地方重要性，可能呈現季節性和晝夜波動。 具有地方重要性，可能呈現季節性和晝夜波動。
大部分有機物並非來自所測量的河段，而是來自於河段之外。部分有機物（標有*的來源）是由河段內的光合作用產生的，隨後進入溶解性或顆粒性有機物庫。	

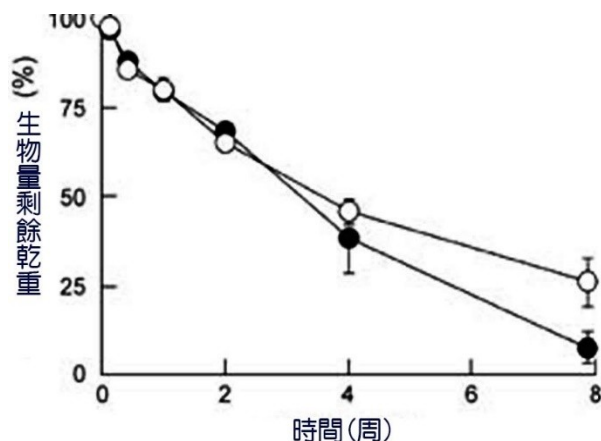


圖 7.1 在德國黑森林溪流中進行的一項實驗中，赤楊木 (●) 和柳木 (○) 葉束剩餘的葉片乾重（以 % 表示）。誤差線代表 95% 的信賴區間。(Reproduced from Hieber and Gessner 2002.)

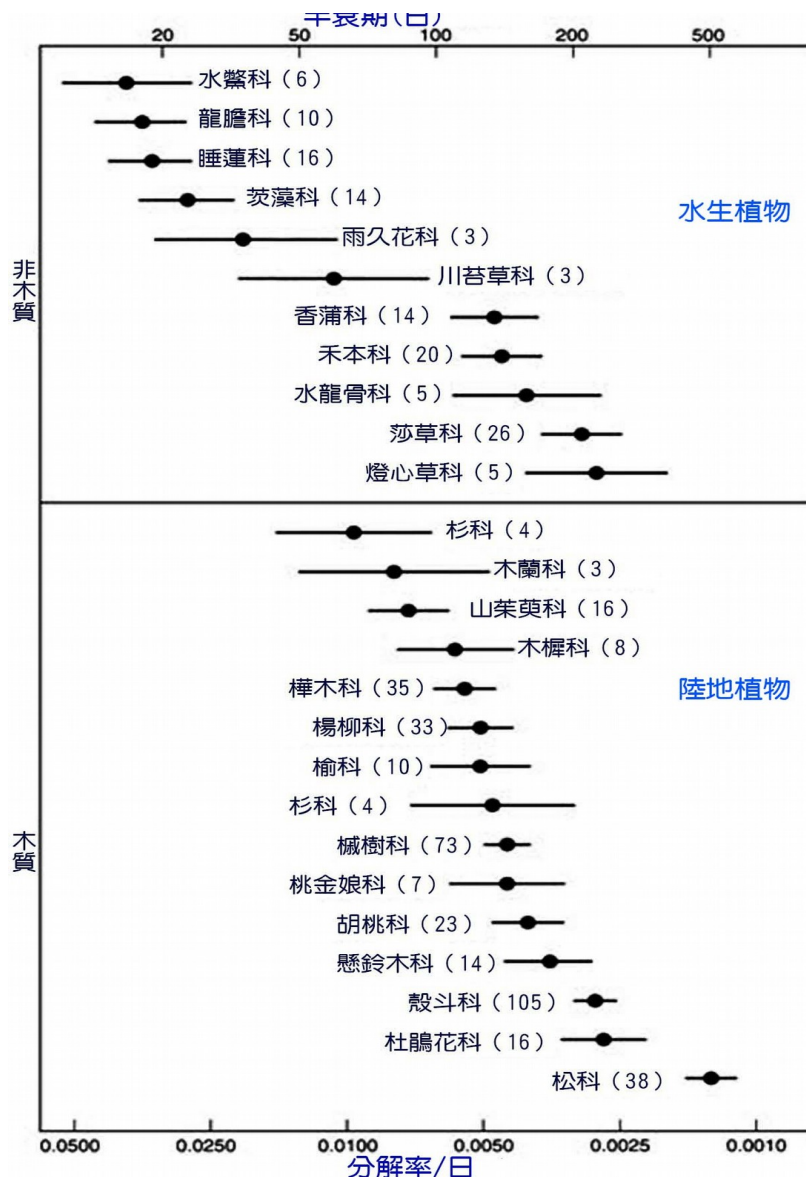


圖 7.2 各種木本和非木本植物的分解速率，based on 596 份從所有類型淡水生態系田野研究中彙編的估計值。圖中顯示了平均值 ± 1 標準誤差，其變異至少歸因於地點、技術和眾多環境變數的影響。括號中的數字表示個別速率估計的數量。(Reproduced from Webster and Benfield 1986.)

7.1.1 粗顆粒有機物分解和腐爛的階段

粗顆粒有機物 (CPOM) 的分解順序，在溫帶河流中對秋季落葉有很好的記錄（參見 Bärlocher 1985, Webster and Benfield 1986 的綜述），如圖 7.3 所示。葉片直接掉落或被風吹入河流，被浸濕後開始溶出可溶性的有機和無機成分。大部分的溶出在幾天內發生，隨後是一段微生物附著和生長的時期，導致葉片狀況發生許多變化。下一階

段，由機械方式和無脊椎動物活動造成的破碎化，通常在組織被微生物酵素軟化一段時間後發生，並在沒有大顆粒殘留時完成。儘管通用模型提出的是順序階段，但葉片分解是一個複雜的過程，其中一些事件可以同時發生。例如，破碎化可以在微生物附著期間發生，而不僅僅是在過程結束時，且無脊椎動物的附著可能在葉片進入河流後不久就開始 (Gessner et al. 1999, Hieber and Gessner 2002)。

新鮮脫落的葉片在最初的 24 小時內，高達 25% 的初始乾重會因溶出而損失。溶出過程中損失的成分主要是可溶性碳水化合物和多酚 (Suberkropp et al. 1976)。不同植物的葉片顯示出物種特異性的溶出速率：在 Kaushik 和 Hynes (1971) 的一項早期研究中，赤楊 (*Alnus rugosa*) 在幾天內僅損失約 4% 的乾重，而榆樹 (*Ulmus americana*) 則損失了 16%。在加拿大英屬哥倫比亞的一條河流中，幾種植物葉片釋放的溶解性有機碳 (DOC) 也揭示了溶出速率的顯著差異 (McArthur and Richardson 2002)。在第一天，西部鐵杉 (*Tsuga heterophylla*) 的針葉損失了 7 天內總釋放 DOC 的 14%，相比之下，西部紅柏 (*Thuja plicata*) 為 30%，紅赤楊 (*A. rubra*) 為 74% (圖 7.4)。到實驗結束時，鐵杉和紅柏分別釋放了赤楊所釋放 DOC 的 40% 和 20%。

葉片的化學和結構差異導致分解速率的巨大變化 (Webster and Benfield 1986)。初始營養濃度高的葉片比營養含量低的葉片分解得更快。例如，Kaushik 和 Hynes (1971) 確立了初始氮濃度與分解速度之間的正相關關係。對紅赤楊、西部紅柏和西部鐵杉凋落物分解速率的比較也顯示，與初始氮含量呈正相關，與碳氮比呈負相關 (Richardson et al. 2004)。相反，高木質素含量會減緩分解。初始氮和木質素的組合被證明是預測新英格蘭森林陸生凋落物中六種葉片分解速率的有效指標 (Melillo et al. 1982)，以及加拿大東部河流中五種樹木木屑的分解速率 (Melillo et al. 1983)。葉片化學性質解釋了安地斯山脈一條河流中巴豆 (*Croton gossypifolius*，大戟科) 和一種野牡丹科 (*Clidemia*) 物種分解的差異 (Mathuriau and Chauvet 2002)。巴豆比野牡丹科物種更高的分解速率，似乎與巴豆中較低的單寧和較高的氮含量有關，這導致了麥角固醇（一種主要存在於真菌中的化合物）、孢子形成活動和大型無脊椎動物附著的更早高峰。最後，化學抑制劑以多種方式阻礙葉片腐爛。堅韌的外部覆蓋物，如針葉樹針葉的角質層，會減緩真菌的入侵 (Bärlocher et al. 1978)，而蛋白質與單寧的複合是許多闊葉木本植物分解緩慢的主要原因。化學成分的毒性作用也可能影響分解速率 (Webster and Benfield 1986)，正如次級植物化合物防禦陸生草食動物一樣，儘管證據稀少。有些令人驚訝的是，對 48 種落葉樹的單寧（總酚類和縮合單寧）的化學測量與已發表的分解速率無關 (Ostrofsky 1993)。然而，Canhoto 等人 (2002) 發現，藍桉 (*Eucalyptus globulus*) 的油抑制了水生絲孢菌的生長及其酵素的活性，這可以解釋桉樹在河流中分解延遲的原因。

隨著葉片處理的進展，微生物族群在葉片基質上附著並增殖。微生物的附著在改變葉片對碎屑食者的適口性 (Arsuffi and Suberkropp 1984) 和葉片材料的破碎化中扮演著重要角色。這種附著主要是由真菌和細菌完成的，儘管原生生物也可能很重要 (Ribblett et al. 2005)。除了將葉片組織轉化為更適合撕食者食用的材料和產生細顆粒有

機物 (FPOM) 外，微生物的活動還能軟化植物組織，有利於釋放可被納入微生物生物量的化合物 (Gessner et al. 1999, Graca 2001)。真菌可以透過產生細胞外酵素來降解葉片細胞壁中存在的多醣 (Jenkins and Suberkropp 1995)，它們的菌絲也能穿透葉片組織，促進軟化過程 (Wright and Covich 2005)。

Suberkropp 和 Klug (1976) 詳細追蹤了密西根州一條河流中，從十一月到六月，橡樹和山核桃上主要微生物的演替過程。真菌，主要是水生絲孢菌，在處理期的前半段 (12-18 週) 佔主導地位。細菌的數量在整個過程中逐漸增加，在處理的末期佔主導地位，並且可能受益於真菌引起的葉片表面積變化或易分解化合物的釋放。在德國黑森林地區的一條河流中，真菌和細菌的生物量在最初 4 週內都增加了 (圖 7.5)，然後在接下來的 4 週研究中保持不變 (Hieber and Gessner 2002)。葉片的真菌附著主要在水中發生，因為新鮮脫落的葉片在進入河流前顯示出較低的真菌生物量 (以麥角固醇含量測量) (Gessner and Chauvet 1997, Hieber and Gessner 2002)。土壤真菌的繁殖體雖然通常隨落葉被帶入河流，但似乎對分解的貢獻很小 (Suberkropp and Klug 1976)。Bärlocher (1982) 報導，通常有 4-8 種水生真菌在整個葉片分解過程中佔主導地位，而數量相似或更多的稀有物種則不規律地出現。顯然，在單一葉片上沒有特定的演替發生；無論哪種真菌物種作為水生孢子首先到達，都會建立數量上的優勢。Hieber 和 Gessner (2002) 在赤楊和柳樹的分解葉片上鑑定出 30 種絲孢菌，但其中兩種，彎曲鞭孢菌 (*Flagellospora curvula*) 和優美四臂孢菌 (*Tetrachaetum elegans*)，是優勢種。在俄亥俄州一條河流中，分解葉片上生長的生物膜中的細菌，大多屬於一種稱為 α -變形菌 (α -Proteobacteria) 的類型，儘管 β -變形菌 (β -Proteobacteria) 的代表有時也很豐富 (McNamara and Leff 2004)。

真菌和細菌對分解過程的相對影響可能因基質和棲地而異。儘管在德國黑森林地區的一條河流中，赤楊和柳樹葉片上的真菌生物量被發現是細菌生物量的數倍 (圖 7.6)，但真菌對葉片質量損失的貢獻僅約為細菌的兩倍，細菌較短的周轉時間部分彌補了其較低的生物量 (Hieber and Gessner 2002)。Findlay 等人 (2002) 發現，在大型有機物如木材和葉片中，真菌主導了微生物生物量，而在細小的底棲有機物中，細菌生物量則佔主導地位 (圖 7.7)。由於在研究地點，細小的底棲有機物比粗糙的碎屑更豐富，當細菌生物量根據河段中碎屑的豐度進行加權時，它與真菌的生物量相似或更高。此外，每單位有機物質量的細菌生物量變異性小於真菌生物量，這表明細菌可能比真菌是更可靠的食物資源。

在顆粒有機物 (POM) 分解過程中，細菌和真菌可能產生協同和拮抗的交互作用。在他們對低和高營養水平下分解凋落葉的研究中，Gulis 和 Suberkropp (2003) 報告說，微生物生物量和生產總是由真菌主導。在排除了真菌的處理中，細菌的貢獻增加了，這表明細菌和真菌之間存在資源競爭。這種交互作用也可能是共生的，因為 Gulis 和 Suberkropp (2003) 也發現證據表明，在葉片腐爛過程中，細菌可能受益於真菌的活動。當將經過抗菌和抗真菌溶液處理的葉盤在委內瑞拉的兩條熱帶河流中培養時，結果表

明，真菌對總微生物生物量的貢獻大於細菌，而細菌則負責更高比例的總微生物呼吸 (Abelho et al. 2005)。在波多黎各的一條熱帶源頭河流中，當細菌和真菌都存在時，葉片分解速率比排除了其中之一的處理要快。然而，單獨存在的真菌達到的生物量比與細菌共存時要高，這表明存在拮抗效應 (Wright and Covich 2005)。這表明細菌和真菌之間的交互作用在促進葉片分解方面可以是協同的，但在對碳源的共同需求上是拮抗的。

葉片在腐爛過程中會經歷一系列化學變化。氮通常以剩餘乾重的百分比增加，有時絕對量也會增加。由於與木質素和纖維素複合的蛋白質非常抗分解，氮化合物得以保留，而其他葉片成分則損失掉，導致相對增加。微生物從外部來源固定營養物質也可能導致氮或磷的相對或絕對量增加。當記錄到總氮增加時，這種氮的固定通常歸因於微生物生物量的增加以及將周圍水中的氮納入新蛋白質中。在北卡羅來納州考伊塔水文實驗室的一個源頭河流河段，該河段接受了銨、硝酸鹽和磷酸鹽的添加，楓樹 (*Acer rubrum*) 和杜鵑花 (*Rhododendron maxima*) 葉片的氮含量相對於對照組顯著增加 (圖 7.8)，這表明在富集條件下微生物生物量更高 (Gulis and Suberkropp 2003)。杜鵑花葉片比楓樹葉片分解得慢，這歸因於它們較低的初始氮含量和相對於葉片體積較小的表面積。在一項對在密西根州一條河流中過冬培養的橡樹和山核桃葉片的研究中 (Suberkropp et al. 1976)，纖維素和半纖維素的下降速率與總葉片質量大致相同，而木質素的處理速度較慢，並以剩餘重量的百分比增加。脂質的損失速度快於總質量，因此在剩餘的葉片材料乾重中佔比下降。

由於落葉時間的變化、真菌對葉片調節的物種特異性速率，以及存在的真菌多樣性，溪床上的葉片是微生物族群斑塊的馬賽克。這種變化的程度由 Bärlocher (1983) 對流經赤楊-柳樹-楓樹森林的瑞士河流的研究顯示。粗顆粒有機物 (CPOM) 的現存量在十月至十一月達到最大，到四月時只剩下葉脈和葉柄，葉片質量損失了 85%。可溶性蛋白質在十一月後也減少，表明營養價值從那時起下降。然而，在任何一個日期，單個葉片的品質變化如此之大，以至於四月中旬最豐富的 10% 葉片中的可溶性蛋白質含量超過了十一月中旬取樣葉片的中位數。有足夠能力或在斑塊選擇中足夠幸運的碎屑食者可以享受到遠高於平均水平的食物品質。

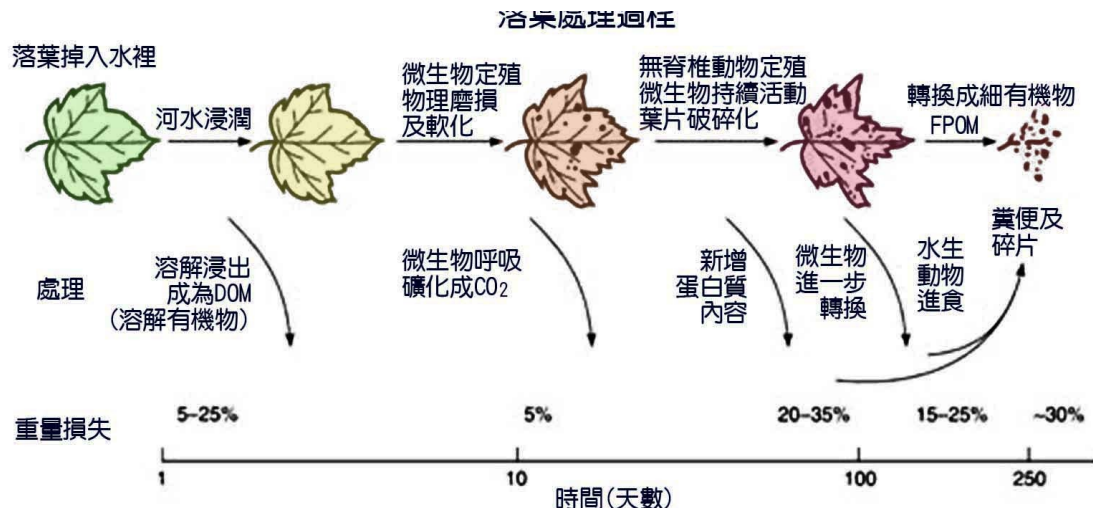


圖 7.3 在溫帶溪流中，一種中速分解的落葉樹葉片的處理或「調節」順序。溶出的可溶性有機物（DOM）被認為會透過微生物吸收而迅速轉移到生物膜中。

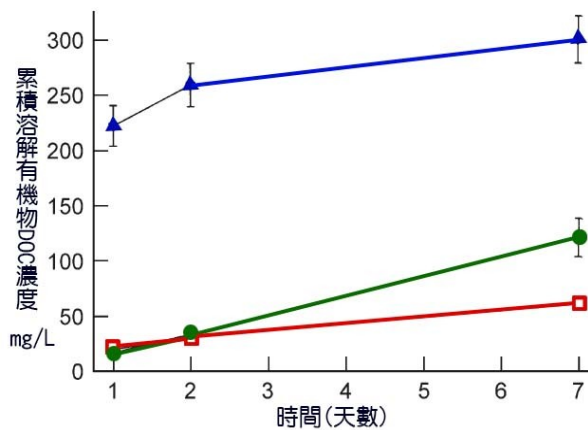


圖 7.4 從鐵杉 (●)、雪松 (▲) 和赤楊 (m) 凋落物中累積釋出的可溶性有機碳（DOC）。數據為平均值，誤差線代表一個標準差。(Reproduced from McArthur and Richardson 2002.)

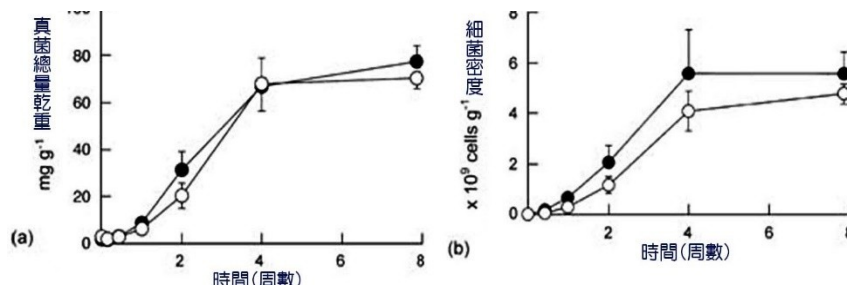


圖 7.5 在德國黑森林溪流中，使用赤楊 (●) 和柳 (○) 葉進行的葉片分解實驗中，(a) 真菌和 (b) 細菌的生物量。誤差線代表 95% 的信賴區間。(Reproduced from Hieber and Gessner 2002.)

7.1.2 碎屑食者對凋落物分解的影響

無脊椎動物攝食和磨損對葉片的破碎化構成了葉片分解的另一個重要階段。水生昆蟲和甲殼類動物是粗顆粒有機物 (CPOM) 最常見的消費者。在溫帶林地河流中秋季落葉的分解過程中，微生物族群不僅在分解葉片基質方面扮演核心角色，而且在改變葉片材料的化學性質，使其對消費者更具適口性和營養價值方面也至關重要。反過來，碎屑食者的攝食活動顯著加速了分解過程。它們透過攝食活動和產生糞便對粗顆粒的破碎化所做的貢獻，顯著加快了分解速率，並影響了原始 CPOM 輸入的後續生物處理。

有幾方面的證據表明，撕食者會加速河流中葉片的分解 (Webster and Benfield 1986)。研究發現，網袋中的葉包比用魚線綁在磚塊上的葉包分解得更慢，這表明前一種方法低估了分解速率。排除碎屑食者是造成這種差異的可能原因，而當使用網孔較大的袋子時，葉片分解更快 (e.g., Benfield et al. 1979, Wright and Covich 2005)，推測是因為無脊椎動物更容易進入。此外，在無脊椎動物更豐富的地方，分解速率更高 (Graca 2001, Sponseller and Benfield 2001)，並且無脊椎動物的偏好與腐爛速率之間存在正相關關係 (Webster and Benfield 1986)。Hieber 和 Gessner (2002) 估計，赤楊葉片 64% 的質量損失和柳樹葉片 51% 的質量損失是由於在實驗早期就附著在葉片上的撕食者造成的 (圖 7.9)。

比較有和沒有昆蟲碎屑食者的實驗中的腐爛速率，證實了高達一半的葉片降解可歸因於動物的存在。在兩個實驗河流中，一個缺乏無脊椎動物，另一個則投放了被認為代表自然最大密度的碎屑食者 (Tipula, Pycnopsyche, 和 Pteronarcys)，其處理速率表明，山核桃葉片損失的 21-24% 是由於碎屑食者的影響 (Petersen and Cummins 1974)。大型無脊椎動物對大型植物蘆葦 (Phragmites) 分解的貢獻相當 (Polunin 1982)。在阿帕拉契山脈的一條河流中，使用電圍籬排除大型消費者 (主要是小龍蝦)，導致杜鵑花葉片的分解速率降低 (Schofield et al. 2001)。當存在時，小龍蝦在夏季負責 33% 的葉片分解，在秋季負責 54%。Sponseller 和 Benfield (2001) 觀察到，隨著撕食者密度和生物量的增加，葉片分解速度加快 (圖 7.10)。除了直接消耗外，碎屑食者攝食的可能影響還包括釋放營養物質和溶解性有機物 (DOM)、凋落物的粉碎，以及改變水循環 (Polunin 1984)。淡水蝦 *Xiphocaris elongata* 是熱帶河流中大型葉片的消費者，它增加了總溶解氮和溶解性有機碳 (DOC) 的濃度，也增加了顆粒有機物 (POM) 的濃度和輸送 (Crowl et al. 2001)。

從北卡羅來納州一條小型山區河流中實驗性地移除碎屑食性昆蟲，提供了一個特別有說服力的證明，即動物消費者調節著凋落物分解的速率。Wallace 等人 (1982a, 1991) 在二月份向一條小溪中添加了殺蟲劑滅氧氯，並在五月、八月和十一月進行了補充處理。大量的無脊椎動物向下游漂移，隨後昆蟲密度降低到鄰近未處理的參考河流數量的 10% 以下，而寡毛類則增加了大約三倍。在處理過的河流中，葉片分解速率顯著減慢，推測是由於昆蟲密度的大幅減少，且這種效應的幅度對於最難分解的葉片物種

最大（表 7.2）。懸浮細顆粒的輸出在處理過的河流中也減少了，這與葉片處理減少的發現一致。

大多數關於碎屑食者在葉片分解中作用的研究都是在溫帶地區進行的，而對其他緯度的了解較少。在哥倫比亞、哥斯大黎加、委內瑞拉、巴布亞紐幾內亞和肯亞進行的研究發現，昆蟲撕食者稀少，儘管其他無脊椎動物的密度與溫帶地區報導的相似 (Yule 1996, Dobson et al. 2002, Rincon et al. 2005, Wantzen and Wagner 2006)。在這些研究中，撕食者佔總大型無脊椎動物豐度的比例不到 7%，而在歐洲河流中，這個數值範圍為 10% 到 43% (Dobson et al. 2002, Hieber and Gessner 2002)。儘管如此，哥斯大黎加 (Rosemond et al. 1998) 和哥倫比亞 (Mathuriau and Chauvet 2002) 河流中的葉片分解速率很快，這表明微生物在熱帶河流中扮演著更重要的角色。對這些發現的可能解釋包括熱帶地區較高的溫度、由於存在防禦性化合物導致的葉片品質較低、對熱帶無脊椎動物營養角色的錯誤分配，或未能檢測到大型撕食者的存在 (Irons et al. 1994, Schofield et al. 2001, Wantzen et al. 2002)。與一些報導熱帶河流中撕食者密度低的報告相反，Cheshire 等人 (2005) 發現，在澳洲熱帶地區，撕食者佔總大型無脊椎動物豐度的 20%，與溫帶地區報導的數值相似。這些作者認為，撕食者的稀少可能反映了歷史生物地理學，而非嚴格的緯度效應，因為在一些溫帶地區，如紐西蘭，撕食性昆蟲也很稀少。在撕食性昆蟲稀少或不存在的地方，其他生物可能扮演類似的角色。在哥斯大黎加的一條河流中，魚類和蝦增強了葉片分解 (Rosemond et al. 2002)，在波多黎各的一條河流中，蝦和大型無脊椎動物也如此 (Wright and Covich 2005)。在紐西蘭的源頭河流中，小龍蝦 *Paranephrops zealandicus* 對凋落葉的分解和顆粒有機物 (POM) 的產生有很強的影響 (Usio and Townsend 2001)。

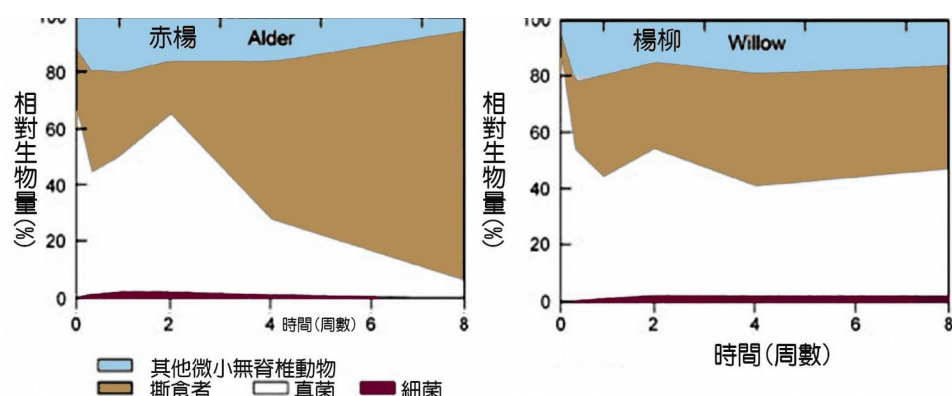


圖 7.6 在德國黑森林溪流中，赤楊和柳葉分解過程中，細菌、真菌、撕食者和其他大型無脊椎動物的生物量比例。(Reproduced from Hieber and Gessner 2002.)

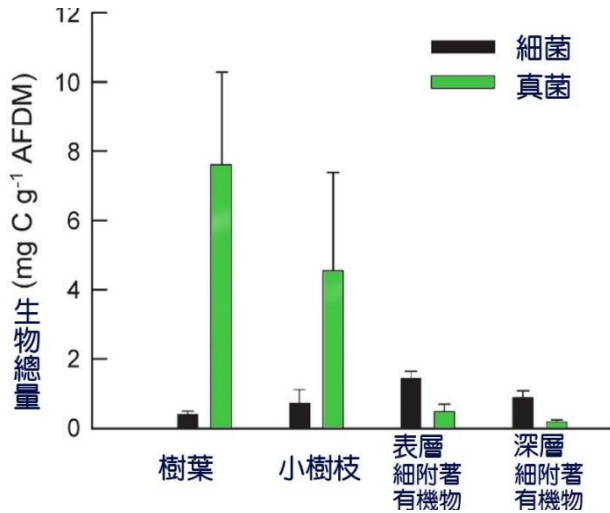


圖 7.7 葉片、木材、表層和次表層細小底棲有機質 (FBOM) 上的真菌和細菌生物量。圖中顯示了 7-9 條溪流平均值和標準差。(Reproduced from Findlay et al. 2002.)

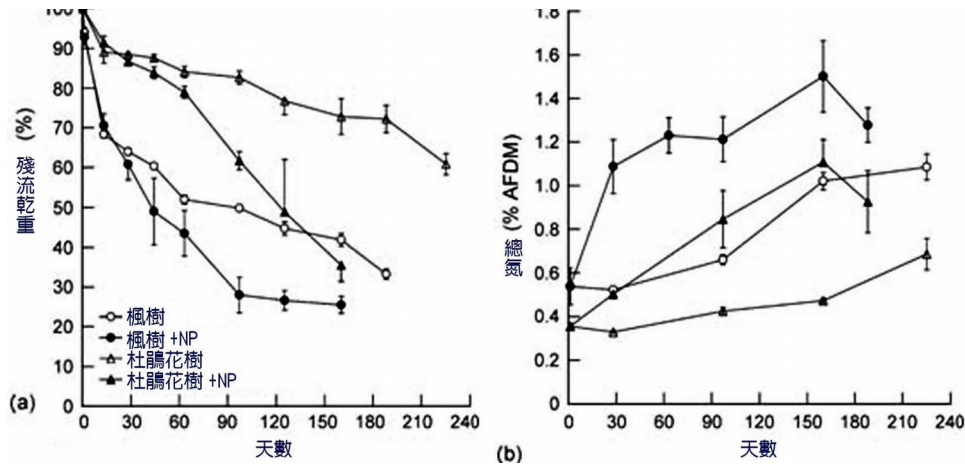


圖 7.8 (a) 在北卡羅來納州科威塔水文實驗室源頭溪流的對照段和富營養化段中，使用楓樹和杜鵑花葉子進行的實驗的無灰乾重 (AFDM) 和 (b) 總氮含量。(Reproduced from Gulis and Suberkropp 2003.)

7.1.3 其他粗顆粒有機物

在大型植物豐富的地方，通常是在較大的河流和洪氾平原，大型植物是碎屑的重要來源 (6.2 節)。Polunin (1984) 回顧了關於這種物質分解和去向的研究，其過程與陸生葉片相似。分解速率相對較快，儘管對於含有更多支撐組織的挺水大型植物來說速度較慢。細菌在大型植物分解中扮演的角色似乎比在陸生葉片中更重要 (Webster and Benfield 1986)。

在流經森林景觀的中小型河流中，從細小樹枝到大型樹幹的木材都很豐富。木材以多種方式影響河道結構和河流棲地 (5.2.2 節)，也為一些消費者提供營養 (Anderson

and Sedell 1979)。不出所料，木材的腐爛非常緩慢。木質纖維的高木質素和纖維素含量，加上低濃度的氮和磷、相對較小的表面積和低滲透性，導致分解非常緩慢，微生物活動僅限於表層。即使是放置在魁北克河流粗網袋中的小木屑（0.75-1.5 公分大小範圍），也顯示出非常緩慢的損失率 (Melillo et al. 1983)。赤楊木屑 (*A. rugosa*) 的半衰期約為 7 個月，而雲杉 (*Picea mariana*) 木屑則需要大約 17 年才能減少 50% 的重量。Anderson 等人 (1978) 在奧勒岡州一條河流中放置 15 個月後，取回了赤楊、鐵杉 (*Tsuga*) 和道格拉斯冷杉 (*Pseudotsuga*) 的木棍 (2.5 x 2.5 x 92 公分)，得到了類似的結果。Webster 等人 (1999) 在考伊塔水文實驗室的河流中進行的一項為期 5 年的實驗中，估計了不同直徑 (<20 毫米、20-25 毫米和 >25 毫米) 的黃楊 (*Liriodendron tulipifera*)、白松 (*Pinus strobus*) 和紅橡 (*Quercus rubra*) 木棍的分解速率。直徑較小的木棍以及黃楊相對於松樹和橡樹的分解速率更快。木棍的分解速率比木本植物葉片的報導值慢 1-2 個數量級。放置在這條河流中的原木 (直徑 20-32 公分) 在 4-5 年後失去了樹皮，並在 8 年後顯示出一些表面分解的跡象，但仍未檢測到密度的差異。天然木塊，如樹枝和細枝，比商業木材基質如木屑、木棍、木塊和木盤的分解速率更慢，這可能是因為後者具有更高的表面積與體積比，並且從加工過的木製品表面溶出的損失更高 (Spanhoff and Meyer 2004)。

營養可利用性可能對木材分解有一定影響。在西班牙阿圭拉河 (Agüera River) 三個營養水平不同的地點，對赤楊、松樹、橡樹和桉樹樹枝的比較表明，木材分解受到磷的限制 (Diez et al. 2002)。在最初幾週內，由於溶出作用，發生了初始的重量損失 (5-9%)，並且在最初的 6 週內，除了桉樹外，所有樹種的磷都迅速流失。分解速率最快的是赤楊，其次是橡樹和桉樹，然後是松樹，松樹的麥角固醇值也最低。在德國的兩條河流中，黑赤楊 (*A. glutinosa*) 的分解速率在硝酸鹽和磷酸鹽水平較高的地點更高，半衰期也更短 (Spanhoff and Meyer 2004)。實驗性地添加營養物質增強了木材 (橡木薄片和天然楓木棍) 的腐爛，對薄片的影響大於木棍 (Gulis et al. 2004)。薄片更快的分解速率伴隨著更高的氮和麥角固醇含量以及微生物呼吸，這被認為主要是真菌的作用 (圖 7.11)。

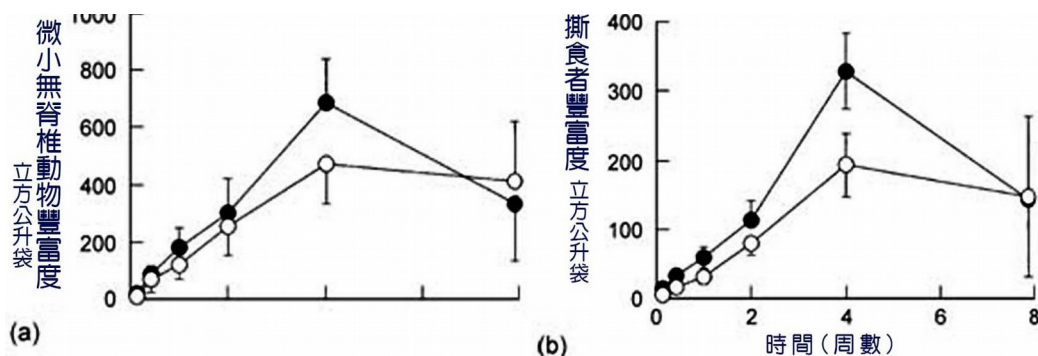


圖 7.9 在德國黑森林的一條溪流中，(a) 大型無脊椎動物和 (b) 撕食者對赤楊 (○) 和柳 (●)

葉束的拓殖情況。誤差線代表 95% 的信賴區間。(Reproduced from Hieber and Gessner 2002.)

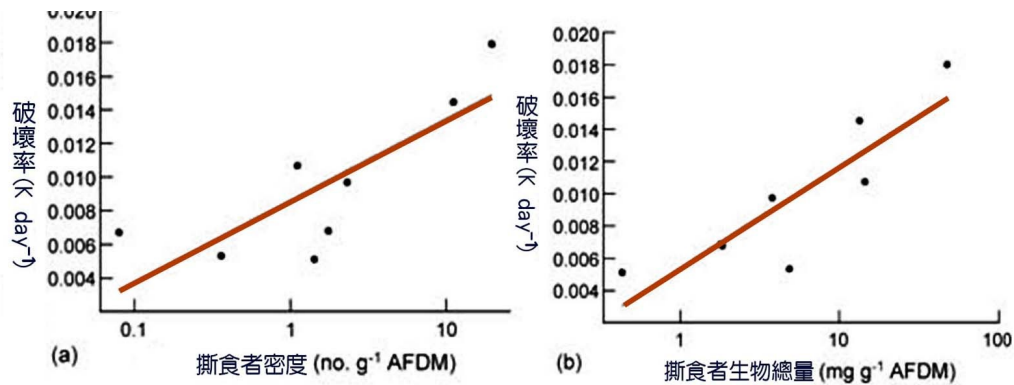


圖 7.10 葉片分解速率與 (a) 撕食者密度和 (b) 撕食者生物量（以每克葉片無灰乾重表示）之間的相關性。(Reproduced from Sponseller and Benfield 2001.)

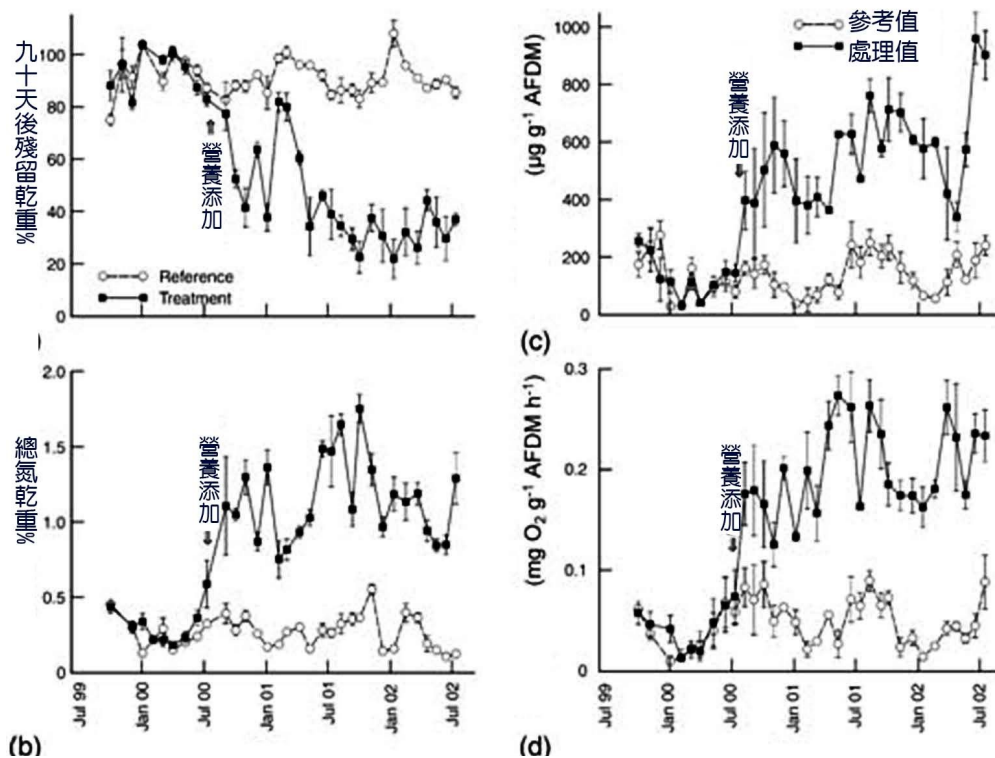


圖 7.11 在一項為期 90 天的分解實驗中，使用在處理溪流（添加氮和磷）和參考溪流（未添加養分）中培養的橡木薄片，其 (a) 無灰乾重 (AFDM)、(b) 總氮（佔 AFDM 的百分比）、(c) 麥角固醇和 (d) 呼吸作用的變化。(Reproduced from Gulis et al. 2004.)

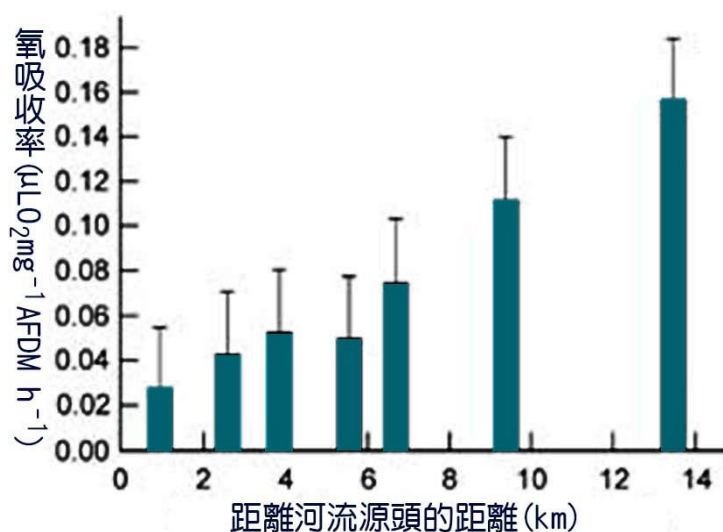


圖 7.12 科威塔水文實驗室的波爾溪-科威塔溪 (Ball Creek-Coweeta Creek) 中，底棲細顆粒有機物 (FPOM) 呼吸作用的下游變化。圖中數值為每個地點所有採樣日期的平均值和標準誤差。(Reproduced from Webster et al. 1999.)

表 7.2 在一條經過殺蟲劑處理的溪流中，與參考溪流相比，四種葉片的無灰乾重基於指數衰變估算出的半衰期 (天)。(From Wallace et al. 1982a, b.)

	參考河流	治理河流	半生命週期的變化
山茱萸	41.0	65.4	1.6×
紅楓	50.2	135.9	2.7×
白橡樹	64.2	173.3	2.7×
杜鵑花	128.4	577.6	4.5×

7.2 細顆粒有機物

關於涉及細顆粒有機物 (FPOM) 的能量途徑，我們所知甚少於粗顆粒有機物 (CPOM)。FPOM 的一個來源顯然是凋落葉的分解 (圖 7.3)，因為來自機械分解和撕食者活動的碎片進入了水體。如果我們將糞便的產生以及溶出的溶解性有機碳 (DOC) 最終對細顆粒形成的貢獻 (下文討論) 也包括在內，很明顯，大部分的凋落葉最終會變成細顆粒物質。此外，葉片上的微生物活動可能導致葉片和細菌細胞以及真菌菌絲和分生孢子的釋放 (Gessner et al. 1999)。FPOM 也由風和徑流從陸地景觀輸送到河流中，並可以主要透過將 DOC 納入微生物生物量而由 DOM 形成。這些來源難以追蹤，且其量級可能比源自葉片破碎的 FPOM 更大。「懸浮物」(sston) 一詞包括所有懸浮顆粒，因此「有機懸浮物」(organic sston) 與 FPOM 同義使用。

細顆粒上微生物族群的存在和活動可以透過多種方式測量。細胞計數和 ATP 濃度提供了生物量的估計，而呼吸速率、酵素分析、反硝化潛力、固氮速率和標記基質的吸收則提供了代謝活動的估計 (Bonin et al. 2000, Findlay et al. 2002)。由於細菌在粗顆粒有機物 (CPOM) 處理的後期階段變得更豐富，且細顆粒有機物 (FPOM) 的小尺寸表明真菌菌絲的作用減弱，因此細菌很可能在細顆粒上的微生物族群中占主導地位。這一預期得到了一項在美國九條源頭河流中進行的研究的支持，該研究發現細菌在細底棲有機物中占主導地位，而真菌在較大的物質中更豐富 (Findlay et al. 2002)。然而，與關於葉片分解的大量數據相比，我們對 FPOM 的最終去向知之甚少 (Ward and Woods 1986, Ward et al. 1990)。處理速率、FPOM 與其來源的相似性、營養價值以及最終去向都了解甚少。

7.2.1 源自葉片分解的細顆粒有機物

食葉撕食昆蟲的攝食不僅透過將較大顆粒破碎成較小顆粒來產生細顆粒有機物 (FPOM)，還透過產生糞便。由於同化效率為 10-20%，攝食率約為動物自身體重/天 (Golladay et al. 1983)，許多粗顆粒有機物 (CPOM) 的消費者會產生大量的糞便。據報導，食糞 (Coprophagy) 在某些情況下是主要的飲食來源 (Hynes 1970)，在其他情況下則是重要的補充 (Wotton 1980)。

一些河流棲息的無脊椎動物，如端足類和等足類，會產生被圍食膜包裹的糞粒，而大多數昆蟲產生的糞便則較不規則，大小也更具變化 (Shepard and Minshall 1981)。Ladle 和 Griffiths (1980) 對其大小、形狀、質地、內聚力等提供了圖文並茂的描述和評論。大多數這類顆粒的最長尺寸似乎在 100 到 1,000 μm 之間，但由於顆粒大小與產生它們的生物體之間存在相關性，最小的無脊椎動物可能產生更小的糞便顆粒。

消費者攻擊葉片材料的方式不同，這會影響所產生的細顆粒有機物 (FPOM) 的外觀。大蚊 (Tipula) 的幼蟲和許多沼石蛾科 (limnephilid caddis flies) 的幼蟲會吃掉葉片的所有部分，包括葉肉和葉脈，而 Peltoperlidae 科的石蠅 *Talpoerla cornelia* 則會避開葉脈，主要集中於葉肉、角質層和表皮細胞 (Ward and Woods 1986)。來自大蚊的糞粒在視覺上類似於浸軟的葉片碎片，其木質素、半纖維素和纖維素含量與源材料相似。如果將未攝食的碎片也包括在內，所產生的 FPOM 甚至更忠實地反映其來源。相比之下，*T. cornelia* 產生的浸軟 FPOM 中，木質素含量顯著降低，特別是來自初始濃度最高的葉片。纖維素也減少了，而半纖維素則保持相似或增加。

除了在改變粗顆粒有機物 (CPOM) 的適口性和營養含量方面的作用外，水生真菌還以稱為分生孢子 (conidia) 的無性孢子形式產生大量的細顆粒有機物 (FPOM)。Gessner 和 Chauvet (1997) 確定，近一半的真菌生產被分配用於產生分生

孢子，這些孢子被釋放到水中，可供細顆粒攝食者利用。分生孢子的最大產量發生在葉片附著後不久。

由於最容易被同化的物質很可能在細顆粒有機物 (FPOM) 產生之前的步驟中被處理掉 (圖 7.3)，因此剩下的大部分物質可能非常難分解。這一點得到了證實，研究發現與天然碎屑相關的呼吸速率遠低於經過調節和機械研磨的橡樹和山核桃葉片 (Ward and Cummins 1979)。隨著 FPOM 被分解並尺寸減小，人們可能預期顆粒會對微生物作用變得更難分解，營養價值也更低。一項關於 FPOM 化學成分和微生物活性與顆粒大小關係的研究支持了這一預期 (Peters et al. 1989)。隨著顆粒大小從 500 μm 減小到 10 μm ，有機物含量下降，而木質素和纖維素含量則增加。

蚋 (Black fly) 的幼蟲攝取細顆粒有機物 (FPOM) 和溶解性有機物 (DOM)，並以糞粒的形式產生較大的顆粒物質 (Wotton et al. 1998)。Hershey 等人 (1996) 觀察到，在一個過濾性蚋聚集區的下游，FPOM 的無灰乾重 (AFDM) 增加了 28%，顆粒大小分布也發生了改變。每隻幼蟲平均每天可產生 575 個糞粒，因此在密集的聚集區（在北極苔原河流 40 公尺的河段內，密度高達 600,000/m²），糞粒的日產量估計為 1.3–9.2 $\times 10^9$ 個。其中約三分之一的物質沉積在溪床上，可供其他底棲消費者利用，因此蚋幼蟲代表了 FPOM、DOM 和底棲群落消費者之間的一個重要連結 (Wotton et al. 1998, Malmqvist et al. 2001)。

7.2.2 細顆粒有機物的其他來源

儘管我們對源自凋落葉的細顆粒有機物 (FPOM) 動態的理解是初步的，但對其他 FPOM 來源的了解甚至更少，而這些來源的量級可能相等或更大 (表 7.1)。溶解性有機碳 (DOC) 透過多種途徑進入顆粒庫，且數量可能相當可觀。來自森林地面、土壤水、河岸和河床的細顆粒輸入都可能相當大。從附生生物藻席上脫落的藻類細胞以及從湖泊和海狸池中沖刷出來的藻類也對總 FPOM 有貢獻。

源自陸地生態系統的細顆粒有機物 (FPOM) 的品質受到陸地植被組成、沿河網的位置以及流量時間變化的影響。在奧勒岡州，以花旗松和西部鐵杉為主的老齡林，以及以花旗松和草本植被為主、河岸帶有豐富落葉樹的年輕林分，其河流地點的細底棲有機物 (fine benthic OM, FBOM) 的幾個特徵有所不同 (Bonin et al. 2000)。流經年輕林分的河流的 FBOM 具有較低的碳氮比和較高的反硝化潛力，以及較高的可萃取銨、磷酸酶活性和呼吸速率，這表明與老齡林中的河流相比，其基質品質和微生物活性更高。年輕林分地點的陸地顆粒有機物 (POM) 輸入的品質和數量可能更高，而一場風暴後觀察到的微生物活性增加，是系統對脈衝式輸入反應的證據。底棲呼吸作用，從而微生物活性，也觀察到隨著向下游的進程而增加 (Webster et al. 1999)，這可能是由於有機物品質的變化，以及較高的溫度、更充足的營養可利用性，以及與較高的藻類 POM 輸入相關的基質品質增加所致 (圖 7.12)。

不出所料，僅僅透過檢查細顆粒有機物（FPOM）很難推斷其來源。然而，使用多種技術的研究為我們提供了關於上述多種 FPOM 來源重要性的一些見解 (Ward et al. 1990)。透過掃描電子顯微鏡檢查細顆粒有時可以鑑定源材料。另一種方法利用了藻類和細菌都不含木質素這一事實，因此其存在確立了該物質源於維管束植物組織。木質素氧化產物可以指示植物來源的類型、濃度和保存程度。穩定的碳同位素比率可以區分 C4 草本植物與其他植物，而原子碳氮比在相對未改變的植物碎屑中最高（約 20），而較低的值（約 10-12）則是充分分解的土壤有機物的特徵 (Hedges et al. 1986, Devol and Hedges 2001)。

採用這些技術，Hedges 等人 (1986) 透過比較河流顆粒與各種潛在有機來源的特徵，分析了亞馬遜河的細顆粒有機物（FPOM）。他們得出結論，大部分源於土壤腐植質，至少對於大型河流而言，這個結論似乎是普遍的 (Onstad et al. 2000, Bernardes et al. 2004, Townsend-Small et al. 2005)。根據全球河流懸浮物中碳氮原子比 (Meybeck 1982)，大多數河流 FPOM 最接近土壤有機物。FPOM 的碳氮比低於粗顆粒有機物（CPOM）和溶解性有機物（DOM），可能與微生物生物量或黏土礦物的存在有關 (Hedges et al. 1994, Devol and Hedges 2001)。即使在源頭河流中，儘管我們對葉片分解過程有詳細的了解，但似乎大部分 FPOM 源於葉片破碎以外的來源。根據對土壤有機物和木材分解可歸因的輸入量級的粗略計算，Ward 和 Aumen (1986) 得出結論，葉片和針葉是 FPOM 的次要來源。Sollins 等人 (1985) 使用浮選法將從奧勒岡州小型森林河流中收集的有機礦物顆粒與破碎的植物材料分開。大部分碎屑碳和氮以吸附在礦物表面的有機物質形式存在，而非植物碎片。

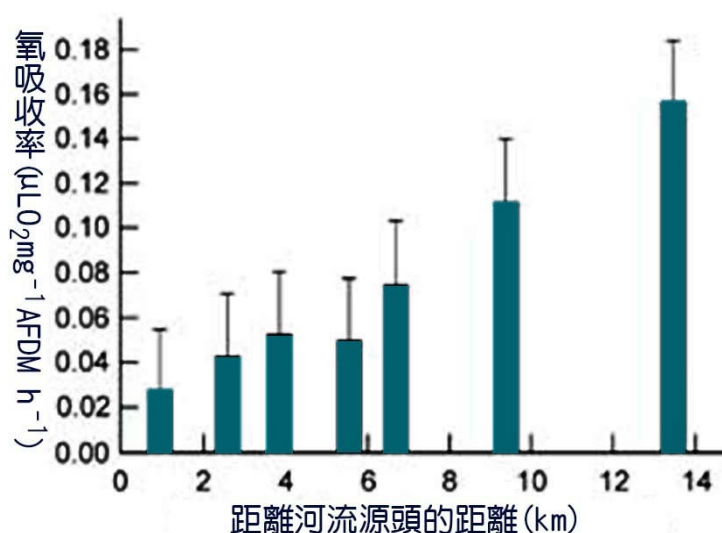


圖 7.12 科威塔水文實驗室的波爾溪-科威塔溪（Ball Creek-Coweeta Creek）中，底棲細顆粒有機物（FPOM）呼吸作用的下游變化。圖中數值為每個地點所有採樣日期的平均值和標準誤差。(Reproduced from Webster et al. 1999.)

7.3 溶解性有機物

溶解性有機物 (DOM) 通常是流水中有機碳最大的庫 (Fisher and Likens 1973, Karlsson et al. 2005)，其數量和品質的波動會強烈影響微生物的新陳代謝和群落結構 (Bott et al. 1984, Judd et al. 2006)。所有的 DOM 都源於天然的生物產物。一些源於先前描述的河流內過程，包括來自葉片和其他顆粒有機物 (POM) 的溶出物，以及來自藻類和高等植物的細胞外釋放。此外，土壤和地下水是將 DOM 從陸地植被和濕地輸送到河水中的主要途徑。雖然 DOM 庫的大小表明其對異營能量途徑的潛在重要性，但這種物質大部分是高度難分解的，因此在與河流輸送相關的時間尺度上，其生物可利用性較低。然而，河水中也含有易分解的 DOM，這種物質構成了微生物生產以及可能更高層級消費者的重要能量來源。

DOM 包含多種可作為微生物碳源的有機化合物，因此，也因為許多研究現在依賴於透過燃燒水樣進行的自動化碳分析，它通常被報告為溶解性有機碳 (dissolved organic carbon, DOC)。出於所有實際目的，這些術語可以透過假設 DOM 按質量計含有 45-50% 的有機碳來互換。有機形式的氮和磷可以是 DOM 的重要組成部分，並可能可供藻類和異營生物吸收。

細顆粒有機物 (FPOM) 和溶解性有機物 (DOM) 之間的大小劃分是為了方便，通常由能通過 0.45 μm 濾膜的物質來決定。實際上，溶解部分可能包括一些較小的細菌、病毒和一些膠體有機物。Lock 等人 (1977) 使用超速離心法來檢視膠體部分，該部分由沉降係數定義，並估計對應於 0.021 到 0.45 μm 之間的球形直徑（或許應將 0.01-0.5 μm 視為膠體有機物的一般尺寸範圍）。在來自加拿大各種來源的水中，膠體部分佔總 DOC 的 29% 到 53% 之間。然而，根據 Thurman (1985) 的說法，膠體部分通常小於 10%。

DOM 的 10% 到 25% 由結構已知的可識別分子組成：碳水化合物、脂肪酸、胺基酸和羧基酸。其餘部分 (50-75%，在有色水域中高達 90%) 可歸入一般類別，如腐植酸和富里酸，以及親水性酸。腐植酸透過在 $\text{pH} < 2$ 時沉澱而與富里酸分離，而富里酸則保留在溶液中。富里酸也比腐植酸小，腐植酸通常形成高分子量的膠體聚集體，並可能與黏土或鐵和鋁的氧化物相關聯。富里酸通常是腐植質的大部分 (Thurman 1985)。例如，在亞馬遜河中，富里酸約佔河流 DOC 的 50%，腐植酸約佔 10% (Ertel et al. 1986)。

初級生產者可以是河流和河流中溶解性有機物 (DOM) 的重要來源，主要以滲出物和細胞裂解的形式釋放低分子量 (LMW) 和易分解的物質 (Bott et al. 1984, Bertilsson and Jones 2003)。這種有機碳源可能在初級生產高的時期最為可得，此時會產生滲出物，並且在表面生物膜內，滲出物和細胞裂解產物會變得濃縮。在春季附生生

物藻華期間，已注意到河流 DOC 濃度從黎明前的最低點到午後的最高點增加了多達 37%，這顯然是由於藻類的細胞外釋放 (Kaplan and Bott 1989)。

來自凋落葉和其他顆粒有機物 (POM) (包括魚屍) 的溶出物是 DOM 的高品質來源，可能是季節性脈衝式的，如秋季落葉進入林地河流時。新英格蘭一條小溪秋季 DOC 輸入的約 42% 歸因於此來源 (McDowell and Fisher 1976)。在考伊塔水文實驗室的一條河流中排除凋落葉輸入，導致其 DOC 濃度低於附近未處理的參考河流 (Meyer et al. 1998)。河流內從凋落葉產生的 DOC 估計約佔每日 DOC 輸出的 30%，並且在秋季和冬季以及流量增加期間最高，而非在基流時。在田納西州的一條落葉林地河流中，DOC 濃度在秋季和初冬較高 (Mulholland 2003)。

源於地上和地下陸地生產的土壤有機物是河流生態系統中溶解性有機碳 (DOC) 的一個量級上重要的來源。草原含有最高的土壤有機物，沙漠最少，森林居中。土壤的間隙水通常含有高濃度的 DOC，範圍在 $2\text{--}30\text{ mg L}^{-1}$ ，這是由於有機凋落物的溶解所致 (Thurman 1985)。大部分土壤 DOC 產生於有機層以及凋落葉和根系滲出物及腐爛物。土壤微生物釋放的酵素也對土壤 DOC 庫有貢獻 (Aitkenhead-Peterson et al. 2003)。透過地表和淺層地下流路到達河道的 DOC，其品質和濃度高於地下水 DOC，後者濃度較低是因有機物的生物和化學降解以及物理吸附的結果。礦質土壤也能吸附有機分子，黏土、鋁和鐵氧化物含量的增加通常伴隨著更高的 DOC 吸附 (Aitkenhead-Peterson et al. 2003)。地下水 DOC 的中位數通常小於 $1\text{--}2\text{ mg L}^{-1}$ (Thurman 1985)，而淺層土壤水中的 DOC 則可能高得多。在北卡羅來納州的小溪中，Meyer 和 Tate (1983) 記錄到與活躍根區接觸的土壤水中 DOC 濃度為 $2\text{--}12\text{ mg L}^{-1}$ ，而地下滲漏水中的濃度為 $0.2\text{--}0.7\text{ mg L}^{-1}$ 。同樣，在阿爾伯塔省一條河流的集水區，土壤間隙水中的 DOC 中位數濃度為 7 mg L^{-1} (範圍 $3\text{--}35\text{ mg L}^{-1}$)，而飽和帶的淺層地下水則含有 3 mg L^{-1} DOC (Wallis et al. 1981)。陸地來源的 DOC 富含芳香族成分，如木質素和單寧，因為這些化合物在陸地植被中很豐富 (Benner 2003)，我們將會看到，這些化合物對微生物來說較難利用。

降水是溶解性有機碳 (DOC) 的一個高度變化的來源，受到與灰塵和花粉接觸的影響 (Aitkenhead-Peterson et al. 2003)。當雨水被森林冠層的葉片攔截時，溶出作用會移除大量的有機物。Fisher 和 Likens (1973) 估計，在新英格蘭一個闊葉林中，冠層滴水的平均值為 17.8 mg L^{-1} 。降水間接影響河流 DOM，是透過其對土壤濕度和水文流路的影響。靠近土壤表面移動的水與土壤的有機層有更多的接觸，導致更高的 DOC 濃度 (Mulholland 2003)。流路也影響 DOC 濃度對降雨增加的時間響應。在排水良好的土壤中，預計在暴雨期間河流 DOC 會增加，這是由於淺層地下流路和土壤 DOC 的沖刷。相反，在排向濕地的河流中，地表流占主導，增加的降雨可能會因稀釋效應而導致 DOC 濃度下降 (Mulholland 2003)。

7.3.1 溶解性有機碳的吸收

溶解性有機物 (DOM) 透過非生物和生物過程從溪水中移除。主要的生物過程是微生物的吸收、將有機碳同化為微生物生物量、消耗這種異營生產，及其最終透過群落呼吸再礦化為二氧化碳 (CO_2)。DOC 也透過非生物吸附從水體中移除，並透過光降解轉化為其他化合物。Dahm (1981) 估計，吸附到黏土上以及與鋁和鐵的氧化物發生化學複合，佔了從水體中初步移除 DOC 的高達三分之一。然而，在幾天的時間裡，微生物的吸收是 DOC 從水體消失並進入沉積層的主要原因。光化學降解導致 DOC 轉化為其他無機和有機化合物。雖然尚不清楚這些有機產物對細菌的可利用性是否比初始的 DOC 更高或更低，但大多數在淡水系統中使用腐植質化合物或來自維管束植物的 DOC 進行的研究發現，光化學降解增強了生物可利用性 (Moran and Covert 2003)。將 DOC 納入微生物生物量之所以引人關注，是因為它作為河流食物網能量輸入的潛力。本章的一個中心論點是，碎屑能量途徑可以與初級生產同等重要，甚至更重要，而 DOC 可以是異營微生物的主要碳源。在這方面，細菌可能扮演比真菌更重要的角色，但同樣明顯的是，不同的微生物與各種有機物來源以及藻類緊密地交織在稱為生物膜 (biofilms) 的複雜能量處理場所 (圖 7.13)。對細菌豐度和生物量對不同碳源和營養水平反應的實驗研究是目前大多數知識的基礎，但微生物生態學的快速進展，包括檢測關鍵酵素和調查微生物中編碼特定酵素的功能基因的能力，有望為葉片分解和生物膜活動等過程帶來新的見解 (Findlay and Sinsabaugh 2006, Zak et al. 2006)。

除了表面生物膜外，河流水體中的細菌和附著在顆粒上的細菌可以處理可利用的溶解性有機碳 (DOC)，並可能在食物網中很重要。在大型河流中，細菌負責生態系統呼吸的很大一部分 (Richey et al. 1990; Benner et al. 1995)，且透過呼吸損失的碳量幾乎是亞馬遜河輸送到海洋的總有機碳的 13 倍 (Richey et al. 2002)。碳通常被認為是細菌生產的一個重要限制性資源，因此 DOC 和顆粒有機碳 (POC) 來源的數量和品質的變化相當重要。此外，營養物質、溫度、氧氣和許多其他環境因素都會影響這些碳源納入微生物生物量的過程。以下各節總結了目前關於微生物 (主要是細菌) 在溪床之上和之內以及在水體中利用 DOM 的知識。由於微生物通常與顆粒物質相關聯，DOM 的利用很難與細顆粒有機物 (POM) 的利用分開。

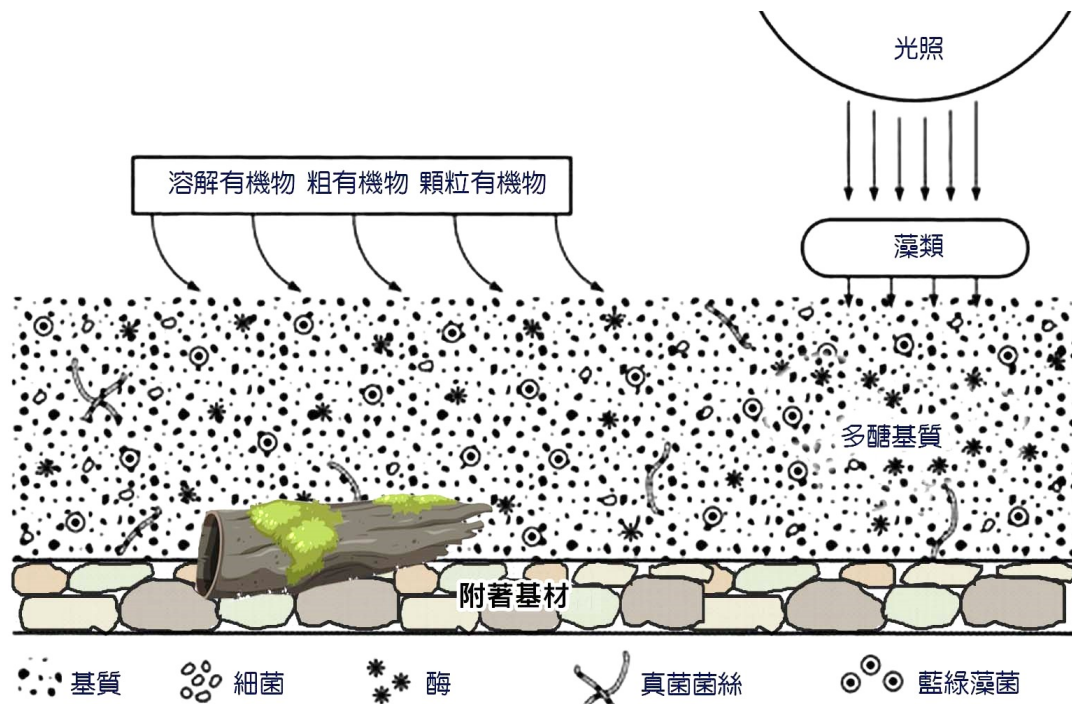


圖 7.13 在溪流中石頭和其他水下物體表面發現的生物膜，其有機微層-微生物群落的結構與功能模型。由微生物群落產生的多醣纖維基質將細菌、藻類和真菌結合在一起，並有原生動物和微型後生動物棲息其中，以這些物質為食。碎屑輸入包括溶解性、膠體和細顆粒有機物，而光能則由藻類光合作用捕獲。在基質內部，細胞外釋放和細胞死亡會產生酵素和其他分子產物，這些產物因擴散速率低而被保留下來，從而可供其他微生物利用。(Modified from Lock 1981.)

7.3.2 生物膜

生長在溪床和其他表面上的微生物（細菌、真菌和藻類）群落被稱為生物膜。生物膜的形成涉及透過大分子吸附對表面進行調節，接著是細菌的附著、多醣基質的產生以及生物膜本身的發展，包括自營和異營微生物的生長和後來的脫落 (Fischer 2003)。生物膜嵌入由微生物產生的胞外多醣基質中，形成在石頭、沉積物、植物、腐爛的木材和葉片的表面，以及在較大河流的懸浮顆粒上。這個基質將藻類、細菌、真菌、碎屑顆粒、各種滲出物、胞外酵素和代謝產物結合在一個有機微層中（圖 7.13）。其他有機化合物，包括蛋白質、核酸和腐植質化合物也存在於基質中 (Sinsabaugh and Foreman 2003)。生物膜內的能量轉換包括透過藻類光合作用將光能轉化為化學能、異營碳的吸附和微生物吸收，以及由於細胞外釋放和細胞裂解引起的內部轉移。自營生物和異營生物都可能從這個高度共生結合體的內部通量中受益。

生物膜的多醣基質的特性有可能影響能量和礦物質的轉移。透過降低擴散速率，有機微層傾向於保留和濃縮化合物，特別是那些分子量較高的化合物。此外，多醣基質

可以作為一個離子交換系統，吸引和結合帶電的有機分子、陰離子和陽離子 (Lock 1981, Lock et al. 1984)。溶解性有機碳 (DOC) 被基質吸附，然後擴散到生物膜中，在那裡可以被微生物利用。低分子量 (LMW) 的有機化合物可以被生物膜上方或內部的細菌直接吸收，而較大的分子則需要在細菌吸收前由細胞外酵素水解 (Pusch et al. 1998, Fischer 2003)。

來自細胞裂解的胞外酵素和酵素可能被保留並保持活性，促進分子產物的釋放。胞外酵素在微層內的積累使得表面膜細菌能夠將資源從酵素合成轉移到微生物生長，從而減少微生物對酵素合成的能量需求。從石頭表面 (Sinsabaugh et al. 1991) 和有機基質 (Golladay and Sinsabaugh 1991) 採樣的生物膜已證明，胞外酵素的積累確實如 Lock 模型所建議的那樣發生。這有一個有益的效果，即酵素活性可以在空間上遠離產生原始酵素的微生物，增強了有機碳對微生物的可利用性，並有助於在碳和營養來源多變的環境中維持生長 (Pusch et al. 1998)。

在有利於生物膜中藻類成分良好發展的環境條件下，例如接收充足光線的石質基質，異營細菌受益於藻類的存在。附生生物可以為細菌吸收提供大量的溶解性有機物 (Kaplan and Bott 1982)，並且可能負責分泌大部分的「黏液」結構。Geesey 等人 (1978) 發現，石生生物中細菌生物量 (ATP) 和附生生物生物量 (葉綠素 a) 的測量值一起波動，並認為細菌族群的建立和維持依賴於附生生物。一項對來自肯塔基州和密西根州 69 條河流地點的評估，使用藻類生物量、溶解性有機碳 (DOC) 和營養物質作為細菌細胞密度的可能預測因子，發現藻類生物量是最佳預測因子，但在低藻類生物量時這種關係不明顯 (Rier and Stevenson 2001)。

儘管生物膜可以在光照和黑暗中發展，因此也可以在石頭的底面、沉積物剖面內甚至洞穴內發展 (Simon et al. 2003)，但生物膜的結構和功能在光照和黑暗環境之間表現出明顯的差異。比較一個在開放水道中的生物膜和一個在河流渠道內黑暗管道中的生物膜，記錄到前者有更高的 DOC 吸收 (Romani et al. 2004)。光照下生長的生物膜由於其較高的藻類生物量、滲出物和多醣基質的發展，支持了更大的細菌生物量和活性。相比之下，黑暗中生長的生物膜高度依賴於有機物的供應和品質，並且在吸收易分解分子方面更有效率。事實上，來自溪水的易分解 DOC 可能在初始附著期間對細菌生長扮演重要角色，而來自藻類的 DOC 可能在生物膜發展的後期階段增強細菌生長 (Sobczak 1996)。

生物膜很容易在葉片和木材的表面發展。在紐約州北部一條北方河流中，木材（白樺冰棒棍）上的微生物生物量和胞外酵素積累量大於糖楓葉片 (Golladay and Sinsabaugh 1991)，這表明木材可能是河流中生物膜發展的重要場所。McNamara 和 Leff (2004) 測試了幾種細菌物種對來自不同分解階段糖楓葉片溶出物的反應，他們使用了一種瓊脂基質，讓溶出物可以透過其上的濾紙擴散，並在濾紙上計數細菌。物種對葉片溶出物成分的反應不同，例如對酚類化合物的耐受性，這證明了微生物群落的組成如何影響其利用易分解、難分解和抑制性化合物混合物的能力。在再循環中宇宙

(mesocosms) 內溪床沉積物中對樹木組織溶出物吸收的測量發現，大部分 DOC 是生物可利用的，並且透過外推到賓夕法尼亞州白泥溪 (White Clay Creek) 中細菌對 DOC 的需求，可以支持高達一半的群落呼吸 (Wiegner et al. 2005)。Tank 和 Webster (1998) 報導，在一個排除了凋落物的河流中，木材生物膜的微生物呼吸、真菌生物量和細胞外酵素活性高於參考河流，這表明與葉片和木材基質相關的微生物之間存在對碳或營養物質的競爭。

溶解性有機碳 (DOC) 的生物可利用性 (以每毫克存在的 DOC 產生的細菌生物量微克數來評估) 範圍跨越兩個數量級 (Meyer 1994)，隨 DOC 來源的組成、營養物質、水流和其他環境因素而變化，並可能隨微生物群落組成的變化而變化。在營養擴散人工基質上的生物膜發展已證明，細菌分類群對 DOC (葡萄糖、葉片溶出物和藻類滲出物) 和無機營養物質 (硝酸鹽和磷酸鹽) 的各種組合的反應不同，且這些反應模式隨季節變化 (Olapade and Leff 2005)。最大的反應是對葡萄糖，這是一種高度易分解、低分子量的 DOC 形式。當用易分解的 DOC (葡萄糖、牛血清白蛋白) 處理時，地下水流帶 (hyporheic) 細菌群落的細胞外酵素活性也最高，相較於難分解 (單寧酸) 和天然 (葉片溶出物) DOC 來源 (Findlay et al. 2003)。

微生物對陸地供應的溶解性有機碳 (DOC) 的反應支持了這樣的預期：DOC 的生物可利用性隨集水區植被和流路而變化。沿著一條森林河流的溪邊微觀宇宙中的底棲微生物群落，對陸地來源的 DOC 的增加立即作出正面反應，且對從上層土壤層提取的 DOC 的反應大於對來自較深土壤的 DOC (Kreutzweiser and Capell 2003)。Findlay 等人 (2001) 比較了紐西蘭北島 Whatwhata 集水區中從牧場、原生林和松樹種植園排出的水，以評估集水區植被對 DOC 支持細菌生長能力的影響。來自牧場地表流路的水支持的細菌生產是牧場地下水的兩倍，並且從地表流中檢測到三種植被類型之間的差異，但從地下水中則沒有。

當豐富的碳源支持高的微生物生產時，營養物質可能會限制微生物的生產。在一個參考河流中，木材生物膜上的微生物呼吸對營養添加有反應，但在一個排除了凋落物的河流中則沒有，這表明在沒有分解凋落葉及其微生物群落的情況下，營養固定降低，因此營養可利用性更高 (Tank and Webster 1998)。一項對北美十條河流中生物膜藻類和真菌營養限制的比較發現，真菌對營養添加的反應大於藻類，儘管對於自營生物和異營生物來說，氮限制比磷限制更常見 (Tank and Dodds 2003)。

Battin 等人 (2004) 使用溪邊水槽觀察在慢速和快速流速下的生物膜發展，發現慢速有利於較厚的生物膜，其中碳的內部循環更重要，這是基於 DOC 吸收和微生物生長速率得出的。對基質異質性的操控導致維吉尼亞州山麓一條河流的底棲生物膜呼吸立即顯著增加，這可能是由於近床流速和湍流強度的變化 (Cardinale et al. 2002b)。

生物膜的研究主要集中在與水流有一定接觸的表面，而對沉積物內和地下水流帶 (hyporheic zone) 內生物膜的作用知之甚少。沉積物的滲透性和滲入水的水力停留時

間將強烈影響水體溶解性有機碳 (DOC) 與孔隙水的交換量。Battin (2000) 的研究顯示，水流速度影響溶質向表面生物膜的輸送，較高的速度有助於克服物質交換的擴散限制。至少在某些情況下，顆粒有機碳 (POC) 的可利用性而非 DOC 的滲入，可能決定了地下水流帶的微生物新陳代謝 (Brugger et al. 2001)。對大量細菌生產研究的綜合分析記錄到，其與沉積物中有機物含量之間存在顯著的正相關關係 (Cole et al. 1988)。Findlay 等人 (1986b) 報告說，在美國東南部兩條黑水河的洄水區沉積物中，每日細菌生產比沙質區域高一個數量級，這與地點之間有機物含量的差異相對應。同樣，在阿帕拉契山脈的一個湧泉 (Crocker and Meyer 1987) 和賓夕法尼亞州的一條河流 (Kaplan and Bott 1989) 中，細菌生產高於那兩條黑水河，且前者的沉積物有機物含量也較高。

沉積物內顆粒有機物 (POM) 與溶解性有機物 (DOM) 對細菌生產的相對貢獻將隨每種物質的供應量、地下水流路徑和水停留時間而變化 (Findlay and Sobczak 2000)。在瑞士一條礫石床河流—托斯河 (Toss River) 的地下水流帶間隙中，最高的細菌生產發生在以地表水流入為主導的間隙內，並在較深的沉積層中觀察到細菌豐度的衰減 (Brunke and Fischer 1999)。幾個地下水流帶無脊椎動物分類群的豐度、分類群豐富度和總無脊椎動物密度與細菌豐度和生產相關，這表明消費者對資源的反應。在德國的施普雷河 (Spree River)，沉積物中的細菌生產速率 ($1.3\text{--}5.4\text{ mg C cm}^{-3}\text{ h}^{-1}$) 比水體中 ($0.9\text{--}3.9\text{ }\mu\text{g C L}^{-1}\text{ h}^{-1}$) 高近三個數量級，且細菌呼吸足以代謝沉積物中保留的大部分有機碳 (Fischer and Pusch 2001)。為了評估地下水流路對溪床下沉積物內溪水 DOC 可利用性的影響，Sobczak 和 Findlay (2002) 在礫石灘上的樣帶沿線的井中採樣了 DOC 和氧氣濃度，那裡的負水力梯度表明了地表水的下滲 (圖 7.14)。約 38-50% 的地表水 DOC 被移除，沿流路 DOC 的下降伴隨著氧氣濃度和細菌活性的降低，這表明 DOC 的移除是由於細菌的新陳代謝。

在低地河流中，沉積物往往更細，水循環較不自由，溪床內的微生物新陳代謝可能呈現垂直剖面，如果沉積物是垂直分層的則更是如此，如果它們是移動的則較不如此。基於沉積物中有機碳的快速周轉，Fischer 等人 (2002) 得出結論，沉積物動態顯著促進了低地河流中的有機碳新陳代謝，從而強烈影響整個生態系統的新陳代謝。在西班牙東北部的一條地中海河流中，比較生長在石頭上和沙質基質上的生物膜，Romani 和 Sabater (2001) 觀察到沙生生物膜 (episammic) 比石生生物膜 (epilithic) 具有更高的細胞外酵素活性，這表明相對於礫石，沙質基質中顆粒有機碳 (POC) 的可利用性要大得多，以及沙質棲地對有機物處理的可能重要性。

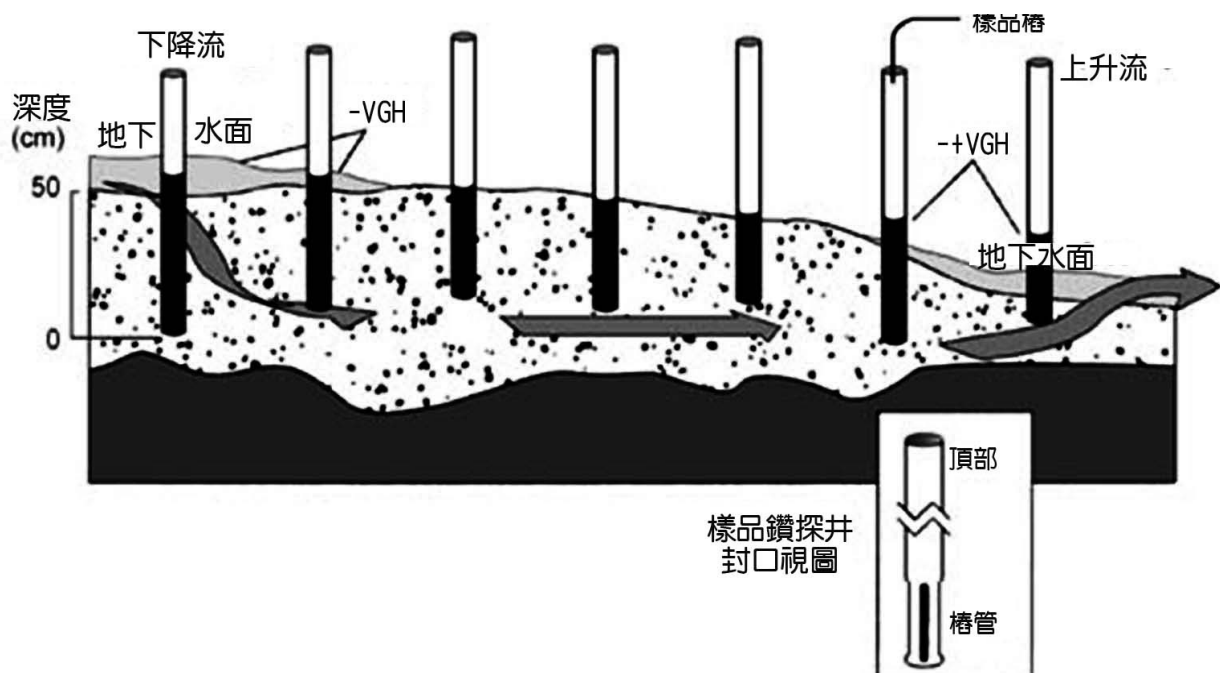


圖 7.14 沿著潛流帶流動路徑設置的採樣井，用以評估可溶性有機碳（DOC）從水體轉移到底棲生物膜的情況。負的垂直水力梯度（-VGH）表示地表水的下滲，而正的梯度（+VGH）表示潛流帶水的上湧。(Reproduced from Sobczak and Findlay 2002.)

7.3.3 浮游細菌

河流水體中的異營細菌從屬於溶解性有機物（DOM）庫的有機分子中獲取碳。浮游細菌（Bacterioplankton）的生產預計主要在低地河流中具有重要性，在那裡，只要 DOC 的品質和數量足夠，且其他環境條件有利，細菌的倍增時間就有可能超過被沖刷出去的速率。然而，水體中的微生物生產通常遠低於底棲生產。以前面提到的施普雷河為例，沉積物中的細菌生產比水體中高近三個數量級。浮游細菌的生產估計值變化至少跨越兩個數量級（圖 7.15），範圍從美國東南部的黑水河、亞馬遜和奧里諾科盆地的 $0.14\text{--}0.52\ \mu\text{g C L}^{-1}\text{ h}^{-1}$ (Benner et al. 1995, Castillo et al. 2004) 到像俄亥俄州的莫米河（Maumee）和渥太華河（Ottawa）這樣受人為富集的河流中的 $40\text{--}75\ \mu\text{g C L}^{-1}\text{ h}^{-1}$ (Sinsabaugh et al. 1997)。浮游細菌豐度的數值變化小於細菌生產，範圍從阿拉斯加庫帕魯克河（Kuparuk River）的 $0.05 \times 10^6\text{ cells mL}^{-1}$ 到像哈德遜河和萊茵河這樣受干擾較多的系統中的 $5 \times 10^6\text{ cells mL}^{-1}$ (Findlay et al. 1991, Admiraal et al. 1994)。

除了溶解性有機碳（DOC）的數量和品質外，可能影響浮游細菌生產的環境變數還包括營養物質、溫度和 pH 值。當作為碳源的有機物營養含量較低時，更充足的營養供應可以直接增強細菌生產，從而迫使細菌從別處獲取營養 (Findlay 2003)。營養供應也可以間接有益於細菌生產，即透過增強初級生產從而增加碳供應。向原位培養的

浮游細菌樣本中添加各種營養組合，已顯示在亞馬遜盆地的清水河中存在磷限制 (Farjalla et al. 2000)

在亞馬遜盆地的清水河中存在磷限制 (Farjalla et al. 2002)，在奧里諾科盆地排向圭亞那地盾的清水河和黑水河中也存在磷限制 (Castillo et al. 2003)。在亞馬遜河的一條黑水支流—內格羅河 (Río Negro) 中，同時添加葡萄糖、銨和磷增強了細菌的生產 (Benner et al. 1995)，這表明碳、氮和磷的供應量大致符合細菌所需的化學計量比。溫度的影響反映在細菌新陳代謝的季節性變化上，在較暖的月份數值較高 (Edwards and Meyer 1986, Findlay et al. 1991)。pH 值的影響是模稜兩可的，因為一些研究表明細菌的細胞外酵素會受到酸化的負面影響 (Benner et al. 1989, Schoenberg et al. 1990)；然而，一些胞外酵素在低 pH 值下表現出最佳活性 (Münster et al. 1992)。低 pH 值也可能影響 DOC 對細菌的可利用性，因為細胞膜對親水性化合物的通透性更強，而在非常低的 pH 值下，腐植質化合物變得更疏水，因此是通透性較差的基質 (Edling and Tranvik 1996)。

溶解性有機碳 (DOC) 的品質和組成可能是限制浮游細菌生產最重要的因素。事實上，細菌生產與總 DOC 的相關性很少見 (Findlay 2003)，這可能是因為細菌生產反映的是易分解 DOC 的量，而非總量 (Findlay et al. 1998)。證據表明，構成 DOC 的異質分子混合物中的某些成分比其他成分更易利用，並且在幾項研究中報導了對低分子量 (LMW) DOC 的優先移除 (Kaplan and Bott 1982, Meyer et al. 1987, Kaplan and Bott 1989)。胺和糖支持了細菌生產的很大一部分，這證明了這些化合物的高生物可利用性，它們可以游離存在或與腐植質分子形成複合物 (Foreman et al. 1998, Findlay and Sinsabaugh 1999)。生物可利用性也與脂肪族化合物的比例有關，這些化合物在藻類和大型植物的溶出物中比在木本植物的溶出物中更豐富 (Sun et al. 1997)。然而，有證據表明細菌可以利用富含芳香族成分的腐植質 (Moran and Hodson 1990, Tranvik 1990, Wetzel 1995)，但與 LMW DOC 相比，其生長效率較低 (Amon and Benner 1996)。

直接測量易分解溶解性有機碳 (DOC) 的量是困難的，因為 DOC 由許多不同的化合物組成，其中許多尚未被很好地表徵 (Volk et al. 1997, Seitzinger et al. 2005)。DOC 的易分解性可能隨其來源和分子類型而變化 (Findlay and Sinsabaugh 1999)，並受到營養可利用性和細菌群落組成的影響 (Cottrel and Kirchman 2000, Findlay 2003)。此外，輸入的時間尺度可能變化劇烈，從高度偶發的風暴引起的輸送，到有機物質逐漸滲入河道或鄰近沉積物。儘管已使用不同的方法直接測量單個化合物或 DOC 來源的濃度，但易分解 DOC 的量通常是根據長時間培養中的細菌生產和呼吸來估計的 (Meyer et al. 1987, Amon and Benner 1996)。DOC 的易分解性也透過批次培養中因細菌吸收導致的 DOC 濃度下降來測量 (Meyer et al. 1987)，或在生物膜反應器中測量，其中土著細菌族群被長時間維持 (Kaplan and Newbold 1995, Volk et al. 1997)。人們也可以透過測量細胞外酵素的活性來將 DOC 組成與細菌生長聯繫起來，因為當碳是限制因素時，它們是基質可利用性的指標 (Sinsabaugh et al. 1997)。

基於批次培養中細菌生長的易分解溶解性有機碳 (DOC) 可利用性估計表明，平均而言，19% 的河流 DOC 是易分解的，儘管在黑水河中這個數值可能小於 1% (Søndergaard and Middleboe 1995)。由於這項研究包括一些接收廢水輸入的大型歐洲河流，19% 的易分解 DOC 平均值可能不代表受干擾較少的河流。Amon 和 Benner (1996) 估計，亞馬遜河中 1.4-7.5% 的 DOC 是易分解的。基於批次培養中 DOC 的消失，del Giorgio 和 David (2003) 估計，平均 10% 的河流 DOC 在 1-3 天的培養中被消耗；這個估計值與湖泊和海洋系統相比偏低，可能是因為 DOC 在陸地景觀中的來源及其進入河流系統的流路為其在土壤中的處理提供了充足的機會。使用生物膜反應器，Volk 等人 (1997) 估計，一條源頭河流中平均 25% 的 DOC 是易分解的；易分解部分的組成包括腐植質 (75%)、碳水化合物 (30%)、胺基酸 (4%) 和分子量大於 100 kDa 的 DOC (39%)。碳水化合物主要是多醣，並與腐植質化合物結合，大多數胺基酸也是如此。儘管只有 25% 的溪水腐植質化合物在生物反應器中被消耗，但它們代表了易分解 DOC 的很大一部分 (75%)，這與腐植質是難分解的一般觀點相矛盾。

儘管河流生態系統中有機碳和營養物質的供應很可能在大部分時間限制著浮游細菌的生長，但高階河流的水體和沉積物中的微生物呼吸仍然可能足以礦化大量的溶解性有機碳 (DOC)。下游的哈德遜河幾乎總是處於二氧化碳過飽和狀態，這是呼吸作用超過生產作用的證據，且 DOC 濃度隨著向下游的進程而下降，這是其被微生物活動礦化的證據 (Cole and Caraco 2001)。在大型河流的下游河段，大量的輸送中的有機碳透過二氧化碳逸出返回大氣。這些結果表明，儘管一部分 DOC 可能透過細菌生產被納入水生食物網，但更大部分的河流 DOC 透過河流內的呼吸作用轉化為二氧化碳。

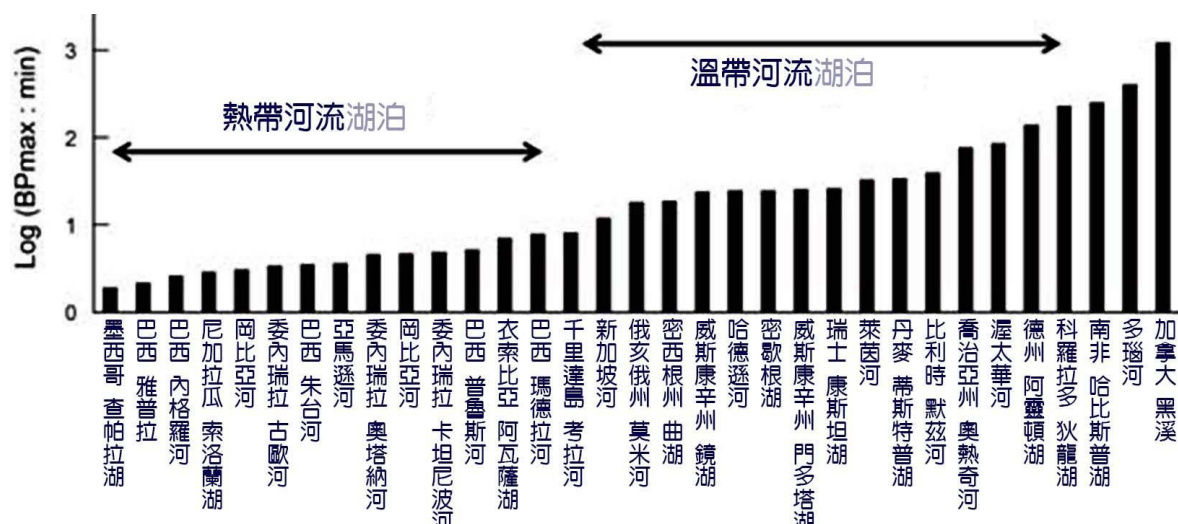


圖 7.15 數個淡水系統中測得的細菌生產力 (BP) 的年度變化，以最大值：最小值表示。縱軸採用對數轉換以縮小尺度。(Reproduced from Castillo et al. 2004.)

7.4 總結

源於河流內部和周圍景觀的顆粒和溶解性有機物 (DOM) 是河流食物網的重要基礎資源。相對於源於活體初級生產者的途徑，基於碎屑的能量途徑在被陸地冠層遮蔽的小河流和具有廣泛洪氾平原的大型、混濁河流中可能尤其重要。粗顆粒、細顆粒和溶解性有機物源於無數的來源。掉落或由風和重力輸送到河流中的葉片、果實和其他植物產物是主要的粗顆粒有機物 (CPOM) 輸入，昆蟲和較大動物的屍體和糞便也有貢獻。大多數細顆粒有機物 (FPOM) 源於較大顆粒的破碎，特別是陸地植被，同樣被輸送到河道中或由河流內較大顆粒的分解產生。土壤水通常是 DOM 的主要來源，它是一個由生物可利用性差異很大的分子組成的異質庫。非生物有機物作為基礎資源的品質和可及性通常取決於細菌或真菌的存在，它們的降解活動可以改變有機物對消費者的適口性或可及性。微生物是 OM 途徑的關鍵媒介，有助於顆粒有機物 (POM) 的處理和 DOM 的吸收，並顯著增加可供大小消費者利用的能量。

秋季落葉是溫帶地區森林河流的主要粗顆粒有機物 (CPOM) 輸入，它們的腐爛過程是 CPOM 處理的主要模型。作為有機物或碳基質的葉片，在被浸濕時迅速釋放 DOM，並很快被微生物和無脊椎動物附著，這會促進其破碎化和礦化。原始的葉片被轉化為多種產物，包括微生物和撕食者的生物量、細顆粒有機物 (FPOM)、DOM、營養物質和二氧化碳。葉片分解速率差異很大，因此，儘管 CPOM 對河流食物網的供應是季節性脈衝式的，但其脈衝性不如所有葉片都具有相似分解速率時那樣強烈。溫度、氧氣可利用性和營養供應是影響分解過程的關鍵環境變數。微生物的附著，特別是真菌，對葉片分解以及葉片的營養價值至關重要，儘管隨著顆粒尺寸的減小，細菌扮演著更重要的角色，而食葉撕食無脊椎動物的存在也很重要。當碎屑食性無脊椎動物被排除時，分解過程會顯著減慢。

細顆粒有機物 (FPOM) 是小於 1 mm 的顆粒的無定形集合，源於河流內 CPOM 的分解、脫落的藻類細胞、無脊椎動物的糞粒以及來自陸地環境的碎片。生物膜內 DOM 的吸收為 FPOM 的生產提供了另一條途徑。蚋幼蟲透過消耗細菌和非常小的 FPOM，並產生比它們攝食的某些物質更大的糞粒，說明了有機顆粒生成的又一途徑。FPOM 的來源、處理和最終去向，比 CPOM 的情況了解得更不清楚。儘管河流內 CPOM 的分解是研究最充分的途徑，但似乎 FPOM 源於許多其他來源。由於 FPOM 的尺寸較小，細菌在微生物處理中可能比真菌更重要。

溶解性有機物 (DOM) 通常是流水中有機碳最大的庫，主要由於微生物的吸收而被納入顆粒有機物 (POM)。土壤和地下水是將 DOM 從陸地植被和濕地輸送到河水中的主要途徑，而來自葉片的溶出物以及來自藻類和高等植物的細胞外釋放可以是暫時重要的河流內來源。由於它包含生物可利用、難分解以及可能具有抑制性的化合物的異質混合物，總 DOM 是微生物新陳代謝的不良預測指標。DOM 透過非生物和生物過程從溪水中移除，DOM 的吸收似乎在生物膜中最大，生物膜是細菌、真菌和藻類的

共生群落，它們在對碳和營養物質的需求上既有協同作用又有拮抗作用。由於生物膜嵌入多醣基質中，由細胞裂解和細胞外釋放產生的胞外酵素和滲出物被低擴散速率保留在基質內，使得微生物能夠受益於可利用的化合物，並可能允許細菌將能量從酵生產轉移到細胞生長。生物膜可以在黑暗中發展，在這種情況下藻類的貢獻可以忽略不計，但當生物膜內的藻類生產旺盛時，異營微生物受益最大。在基質上以及在較小程度上在懸浮 POM 上的生物膜發展，很大程度上取決於易分解 DOM 化合物的存在，在某些情況下也取決於營養可利用性。像葡萄糖這樣的低分子量 DOM 可以極大地刺激微生物的吸收和生長，目前對 DOM 生物可利用性最有效的測定是透過微生物的反應。

顆粒和溶解性有機物在幾乎所有河流生態系統中都是重要的能量來源，並且常常可以是主要的能量來源。碎屑和相關的微生物生物量，連同藻類和其他初級生產者，構成了河流食物網中無脊椎動物、魚類和其他消費者所佔據的各個營養級的基礎資源。我們現在轉向消費者的多樣性以及決定它們利用本章和前一章所描述的多樣生產者和碎屑資源有效性的攝食適應性。

第八章 營養關係

構成河流食物網的消費者與資源網絡，是由來自河流內部及其岸邊的多樣化能量供應所支持的。這些包括藻類和高等植物的活體資源，以及顆粒有機物（POM）和溶解性有機物（DOM）的非生物資源。微生物是有機物可利用性的重要媒介，且越來越多的證據顯示，牠們作為小型和大型消費者的資源的重要性。此外，以墜落的陸生節肢動物以及洄游魚類的卵和屍體形式出現的能量補貼，也為許多河流棲息者提供了支持。並非所有在一個河段內提供的能量都在該河段內被消耗，因為向下游的輸出、昆蟲的羽化和魚類的移動會將能量供應給遠方的生態系統。

河流生態系統中的營養組織可能複雜且不明確。許多消費者是雜食性（polyphagous）而非單食性（monophagous），且牠們的食性彼此之間有相當大的重疊。無脊椎動物的腸道內容物通常難以區分，因此這些消費者常被以非特定的術語「草食-碎屑食者」（herbivore-detritivore）來描述。至少在溫帶水域，絕大多數的魚類以無脊椎動物為食。因此，雖然可以僅根據一個物種吃什麼來將其分類—草食動物、掠食者、碎屑食者等等—但由此產生的類別用處有限，因為它們在攝食角色之間幾乎沒有提供什麼區別。然而，可以透過區分攝食角色所依據的「食物獲取方式」，而非僅僅是「吃什麼食物」，來達到更進一步的解析。當幾個物種消耗共同的資源並以相似的方式獲取時，牠們被認為是同一個功能群（guild）的成員。因此，一種直接從底部捕捉無脊椎動物獵物的魚類，將與另一種消耗相同獵物但從水體中捕捉牠們的物種佔據不同的功能群。

功能群的概念很有用，因為它為河流中的無脊椎動物和脊椎動物消費者的攝食角色提供了合理程度的細分，在這些地方，高度的雜食性使得僅使用食物類型進行充分的細分變得困難。一個功能群中的特定物種可能會隨季節或地理位置而變化，人們推測這對營養功能影響不大。當無脊椎動物根據吃什麼以及如何獲取資源而被劃分為攝食功能群時，我們將這些類別稱為「功能性攝食群組」（functional feeding groups, FFGs）(Cummins 1973)，但其含義是相同的。值得注意的是，不同無脊椎動物功能群組的成員可能消耗相同的資源：例如，細顆粒有機物（FPOM）可以從水體中捕捉，也可以從沉積地點收集。主要的區別不是資源，而是生物體獲取它的方法。

歷史上，營養關係的研究強調較大的動物消費者，但對微生物作用日益增長的認識，加上方法學的進步，使我們對微生物食物網的重要性有了更好的理解。特別是生物膜，已被證明是重要的能量複合體，其中藻類和微生物緊密共生，能夠利用來自陽光和有

機物的能量，因此自營和異營途徑可以緊密相連。微生物族群最小的消費者是原生動物和微型後生動物，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）源，為微生物生產提供燃料，並將該碳再礦化為二氧化碳（CO₂）。在顆粒有機物（POM）的情況下，例如分解中的葉片，微生物活動可以透過軟化組織，使有機基質更容易被大型消費者（如食葉撕食昆蟲）利用，而真菌和細菌本身也是易於同化的碳源。微生物對溶解性有機物（DOM）的吸收為豐富的碳源進入河流食物網提供了一條途徑。對湖泊和海洋系統的研究 (Pomeroy and Weibe 1988) 以及最近對河流和河流的研究 (Hall and Meyer 1998) 證明，通過微生物食物網的碳通量遠大於先前所認識的。

微生物的生產可以直接被那些能夠攝取單個細胞和生物膜的生物體消耗，也可以透過其與較大顆粒（包括細顆粒有機物 FPOM 和粗顆粒有機物 CPOM）的關聯而被攝取。攝取單個細菌細胞意味著一個由小型然後是較大的微型消費者組成的食物鏈，最終才到達大型無脊椎動物和魚類，這引發了一種可能性，即原始的微生物生產主要在一個「微生物環」（microbial loop）內被耗散掉。因此，一個關鍵問題一直是，微生物食物網主要是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人關注，還是它作為能量通向更高營養級的途徑也同樣重要。目前的證據支持這兩種可能性。

微生物生產的可能初級消費者，特別是細菌（人們早就認識到真菌會與葉片碎片一起被大型無脊椎動物消耗），是小型底棲動物（meiofauna）。這些是長度小於 0.5 毫米，可能小至 10 微米的原生動物和後生動物。如果大型無脊椎動物的早期齡期落在這個尺寸範圍內，它們可能被包括為「暫時性」小型底棲動物。這些是動物群中常被忽視的組成部分，可能佔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科（Chironomidae）的幼蟲 (Robertson et al. 2000)。大多數小型底棲動物群組，包括原生動物、腹毛動物、輪蟲、線蟲、微型渦蟲、小型寡毛類和微型甲殼類，是懸浮攝食者或刮食者，以細菌或被生物膜覆蓋的小顆粒為食。很少有研究檢視過這種攝食連結，儘管 Perlmutter 和 Meyer (1991) 記錄了一種猛水蚤（harpacticoid copepod）對細菌的大量消耗。一些研究表明，鞭毛蟲和纖毛蟲能夠對溪床沉積物 (Bott and Kaplan 1990) 和水體 (Carlough and Meyer 1990) 中的細菌施加顯著的攝食壓力。直接由小型底棲動物消耗的有效性可能隨群落的組成而變化，並被發現在有大型纖毛蟲和輪蟲存在時更大 (Borchert and Bott 1995)。小型底棲動物內部的掠食者-獵物連結也研究甚少，儘管在輪蟲、劍水蚤、寡毛類、微型渦蟲、蠕類和線蟲中已知有許多具掠食習性的分類群。較大的小型底棲動物成員可能被掠食性無脊椎動物如掠食性長足搖蚊（tanypod midges）(Schmid and Schmid-Araya 1997)、較大的掠食者如 *Sialis* 和 *Plectrocnemia* (Lancaster and Robertson 1995)，甚至被魚類消耗，正如 Rundle 和 Hildrew (1992) 在英國河流中對條鰻（*Noemacheilus barbatulus*）的記錄。由於小型底棲動物的成員體型小

且身體柔軟，評估牠們在掠食者腸道中的存在顯然是一個挑戰，所得數據是定性的而非定量的 (Schmid-Araya and Schmid 2000)。

水體中的細菌生產通常是適度的 (圖 7.15)，儘管在較大的河流中可能很重要，特別是那些有洪氾平原和側流道的河流 (Meyer 1990) 或接收有機富集的河流 (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)。一些濾食者能夠直接捕捉細菌細胞，包括軟體動物、枝角類和蚋幼蟲，但水體細菌生產對河流生態系統的大型消費者是否重要值得懷疑，相反，細菌生產的主要功能是碳的礦化。

在底棲食物網中，生物膜的存在以及細菌細胞與沉積物中和基質上顆粒有機物 (POM) 的關聯，促進了大型消費者對微生物生物量的直接攝取 (Lodge et al. 1988, Meyer 1994)。這可能使微生物碳繞過一個漫長的食物鏈，並以足夠的數量到達大型無脊椎動物，從而顯著地支持更高營養級的發展，正如在考伊塔水文實驗室 (Coweeta Hydrologic Laboratory) 的一條小溪中，透過向全溪添加 ^{13}C 醋酸鈉來標記底棲細菌所清楚證明的 (Hall and Meyer 1998)。標記很快出現在整個食物網中，包括無脊椎動物掠食者。大型無脊椎動物從細菌中獲得的碳從 0% 到 100% 不等，這個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)，因此很可能是透過消耗細顆粒有機物 (FPOM) 和粗顆粒有機物 (CPOM) 的顆粒而偶然攝取了生物膜。細菌碳的同化也可能是由於消耗了在「黏液」內分泌的細菌胞外聚合物，並透過刮食基質表面而被消耗。向河流生態系統中富集高度易分解的溶解性有機碳 (DOC)，為與更高營養級的直接聯繫提供了進一步的證據。當透過添加葡萄糖來增加一條小溪中生物可利用碳的量時，處理河段的石生細菌的密度、生長和呼吸相對於對照組增加，搖蚊幼蟲的生長速率也增加了 (Wilcox et al. 2005)。

圖 8.2 總結了我們目前對微生物生產與河流食物網內小型底棲動物之間關係的最佳理解 (Schmid-Araya and Schmid 2000)。微生物網中營養連結的數量受到其成員體型小的強烈影響，特別是細菌細胞的大小，約為 $0.5\text{ }\mu\text{m}$ 。由於很少有懸浮攝食者能夠捕捉這種大小的顆粒 (Wotton 1994)，鞭毛蟲 (約 $5\text{ }\mu\text{m}$) 和纖毛蟲 (約 $25\text{ }\mu\text{m}$) 對細菌的攝取為這種能量到達較大消費者提供了一條微型消費者途徑。另一方面，與表面微層中生物膜相關的細菌可能被底棲的表面膜消費者和沉積物攝食者直接攝取，後者將有機物和相關微生物直接通過其腸道。顯然，細菌生產和大型無脊椎動物消費者之間的營養轉移次數可以是一次或多次，這對能量耗散有顯著的影響，並且這可能在水體和底棲棲地之間有所不同。可以想見，在某些棲地中，微生物和後生動物網是相連的，而在其他棲地中，微生物環是一個能量匯，內部耗散了從溶解和顆粒碳源獲得的任何能量。闡明微生物環「連結與匯」作用的量級是河流生態學當前的一個重要挑戰。

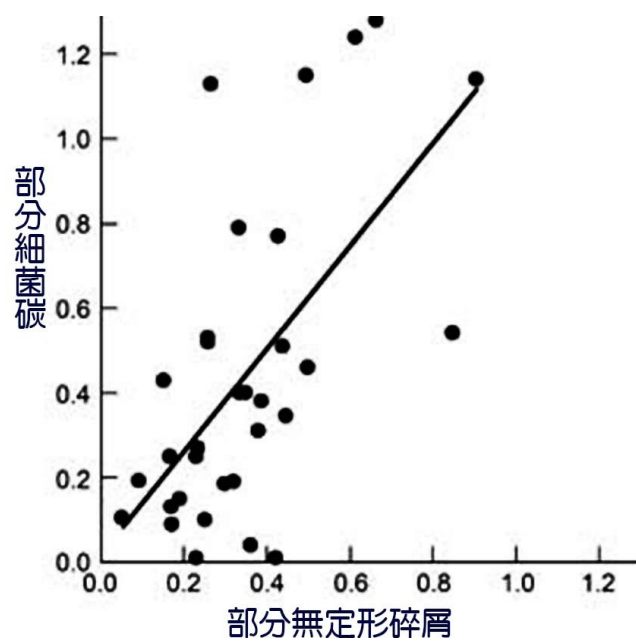


圖 8.1 來自細菌的無脊椎動物碳比例與無脊椎動物腸道中無定形碎屑比例之間的關係。
(Reproduced from Hall and Meyer 1998.)

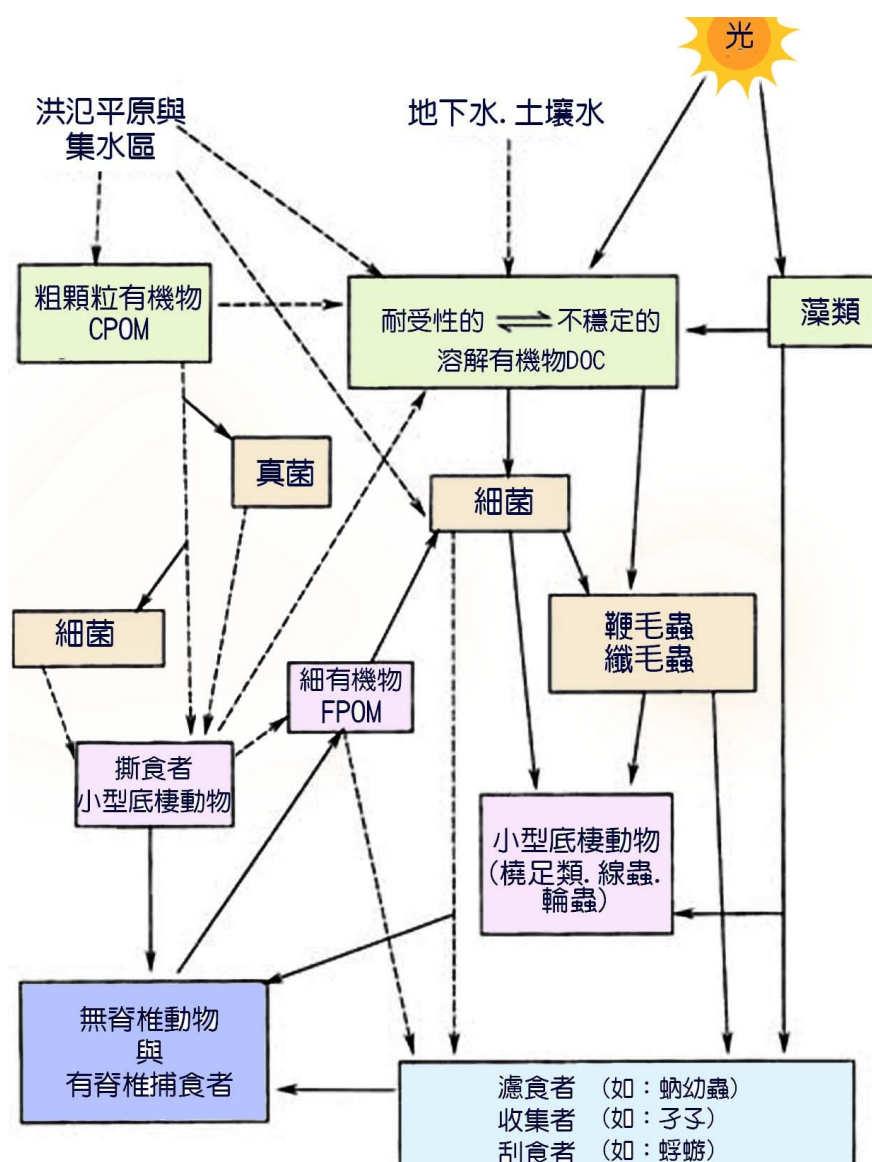


圖 8.2 強調小型動物群和微生物生產作用的河流食物網。虛線表示微生物網內部的流動。(Reproduced from Schmid-Araya and Schmid 2000, adapted from Meyer 1994.)

8.2 無脊椎動物的攝食角色

河流生態系統中無脊椎動物的攝食角色是根據食物來源和食物獲取機制來分類的，而這又與消費者的形態和行為適應有關（表 8.1）。這些功能性攝食群組（FFGs）（Cummins 1973, Merritt and Cummins 2006）反映了河流中發現的四種最重要的食物資源：附生生物、粗顆粒有機物（CPOM）、細顆粒有機物（FPOM）和動物獵物。撕食者（Shredders）以 CPOM 為食，收集者（collectors）從水體或溪床中以 FPOM 為食，刮食者（scrapers）攝取附生生物，而掠食者（predators）則消耗獵物。然而，這種分

類有其局限性。大多數大型無脊椎動物在其早期齡期可能都扮演收集者的角色，因此 FFG 的指定最適用於晚期齡期。FFG 的分類通常是在屬的層級上，這引發了物種層級差異的問題。食物資源並非截然分開；例如，被真菌富集的葉片可能支持一層藻類表面膜，而生物膜並未很好地納入 FFG 的分類中。

儘管如此，功能性攝食群組（FFGs）已被證明是一個有用且持久的分類系統，許多分類群的表格摘要都可供查閱 (see Merritt and Cummins 2004, Tachet et al. 2002, Poff et al. 2006)。將大型無脊椎動物群落視為 FFG 的集合，為理解哪些食物資源是普遍的提供了寶貴的見解，並使人們能夠觀察不同生物群組如何對環境變數作出反應。這些資源的分布和豐度受到河流或河流的大小、遮蔭、基質以及先前討論的許多其他變數的影響，並且有人提出，食物資源的相對可利用性從源頭到河口會可預測地變化 (Vannote et al. 1980)。因此，食物網也應該以可預測的方式變化：被遮蔭的源頭河流將有利於消耗顆粒有機物（POM）的生物體，而藻類的攝食者應在無遮蔭、多石的河流中繁盛，細顆粒收集者則可能在大型、混濁的河流中占主導地位（圖 1.7）。FFG 的比例也有望作為河流生態系統屬性的指標。例如，一個其新陳代謝主要來自自營作用的生態系統，應該有較高的刮食者與撕食者加收集者的比例 (Merritt et al. 2002)。

表 8.1 溪流中大型無脊椎動物消費者的功能攝食群（FFGs）。更多解釋請參見 Cummins and Klug (1979)。

覓食角色	食物來源	進食器官	舉 例
撕食者	非木頭的粗有機物，主要指葉片；以及相關的微生物群，真菌、細菌等	咀嚼和挖掘	毛翅目、襉翅目、甲殼綱的幾個科；一些雙翅目幼蟲、螺類
撕食者/ 鑿孔食者	木質粗有機物和微生物群，尤其是真菌；主要利用表層層。	如上所述	雙翅目、鞘翅目、毛翅目中的偶見群
濾食者/ 懸浮物收集者	水體中的細有機物(FPOM)和微生物群，特別是細菌和微小自養生物。	利用剛毛、專門的過濾裝置或網狀物和分泌物收集粒狀物	纖網的毛翅目幼蟲、蛭科昆蟲和其他雙翅目幼蟲，以及一些蜉蝣目幼蟲、蚌類
收集者/ 沉積物覓食者	FPOM和微生物群，特別是細菌和生物膜、附生藻，尤其是矽藻及生物膜	收集地表沉積物，啃食無定形物質，在柔軟的沉積物中掘洞	許多蜉蝣目、搖蚊科和蠓科
食藻者	附著藻類	刮食、銼削和隨機啃食	蜉蝣目和毛翅目若干科，以及一些雙翅目、襉翅目和鞘翅目幼蟲
	大型水生植物	鑽孔吸食	姬石蛾科幼蟲
掠食者	捕食動物	咬和刺	蜻蜓目、廣翅目、襉翅目、毛翅目、雙翅目和鞘翅目

8.2.1 粗顆粒有機物的消費者

圖 8.3 描繪了溫帶地區一條小溪中典型的撕食者-粗顆粒有機物 (CPOM) 連結。導致葉片 CPOM 消失的一系列事件已在前面討論過 (7.1 節)，微生物在直接和間接影響這種資源營養品質方面所扮演的關鍵角色將在下文詳述。在大型植物枯死後，濕地和較大河流中可利用的 CPOM 以非常相似的方式進入分解者營養網 (Polunin 1984)。木材是最粗糙的 CPOM；很少有分類群能夠消耗這種物質，其利用率非常緩慢 (Anderson et al. 1978)。

在林地河流中，被稱為撕食者的無脊椎動物對秋季落葉的消耗，是涉及粗顆粒有機物 (CPOM) 研究最廣泛的營養途徑 (Cummins and Klug 1979)，並將作為我們這裡的模型。以腐爛葉片為食的無脊椎動物包括甲殼類動物（特別是端足類、等足類、小龍蝦和淡水蝦）、螺類，以及幾組昆蟲幼蟲。後者包括大蚊幼蟲 (Tipulidae)，以及幾科毛翅目 (Limnephilidae, Lepidostomatidae, Sericostomatidae, 和 Oecnesidae)，和襀翅目 (Peltoperlidae, Pteronarcidae, 和 Nemouridae)。昆蟲幼蟲和鉤蝦 (gammarid amphipods) 的食葉活動被研究得特別透徹 (表 8.2)。大蚊和許多沼石蛾科的石蛾幼蟲會吃掉葉片的各個部分，包括葉肉和葉脈，而 Peltoperlidae 科的石蠅若蟲則會避開葉脈，主要集中於葉肉、角質層和表皮細胞 (Ward and Woods 1986)。螺類的齒舌和鉤蝦的口器最有效地刮食較軟的組織，而較大的甲殼類動物則能夠撕裂和吞食較大的葉片碎片 (Anderson and Sedell 1979)。

撕食者對食物的選擇基於葉片的幾個特性，如韌性、營養含量、植物化學防禦物質的存在，以及被微生物調節的程度 (Graca 2001)。葉片的營養品質與對葉片分解貢獻巨大的微生物密切相關。人們已投入大量努力來確定微生物如何直接（作為食物）和間接（透過改變基質）地為粗顆粒有機物 (CPOM) 消費者提供營養，以及這些碎屑食者擁有什麼能力來消化其飲食的各種成分。無脊椎動物碎屑攝食者無疑偏好經過微生物附著「調節」過的葉片，而非未附著的葉片。當提供經過高壓滅菌或用抗生素培養以抑制微生物生長的榆樹葉片，與正常的附著葉片相比時，鉤蝦消耗了遠多於後者的前者 (Kaushik and Hynes 1971)。後續工作證實，偏好在調節階段最強，該階段大致對應於微生物生長最旺盛的時期 (Arsuffi and Suberkropp 1984, Suberkropp and Arsuffi 1984)。對消費者的好處包括將攝入的葉片生物量轉化為消費者生物量的效率更高，以及個體生長速率更快。

比較來自熱帶和溫帶地區的撕食者，在提供經過調節（在河流中浸泡 2 週的葉片）和未經調節的溫帶和熱帶樹木葉片時的偏好試驗發現，所有撕食者都偏好調節過的葉片，而非未經調節的葉片，無論撕食者或葉片的來源地區為何 (圖 8.4)。此外，所有撕食者在提供調節過的葉片時生長得更快 (Graca et al. 2001)。

考慮到溫帶樹木（赤楊，*Alnus glutinosa*）的葉片在多項研究中已被證明是一種受偏好的食物，而熱帶樹木（*Hura crepitans*，大戟科）產生的乳汁被美洲印第安人用來製作毒箭，對赤楊葉片的普遍偏好並不令人意外。更令人驚訝的是，觀察到鉤蝦在調節過的葉片之間沒有表現出偏好，且以赤楊和 *Hura* 為食的撕食者在存活率和生長率上沒有差異，這表明葉片調節比葉片類型更重要。相比之下，在澳洲進行的一項研究發現，撕食者偏好本地的桉樹葉片，而非來自甘蔗（*Saccharum*）和臂形草（*Urochloa*）的葉片，儘管後者的碳氮比較低且推測品質較高。當僅提供桉樹葉片時，石蛾幼蟲 *Anisocentropus kirramus* 表現出低的消耗和同化率（Clapcott and Bunn 2003）。綠色和衰老的葉片在酚類、木質素和營養含量上有所不同，因此其作為食物的品質也不同。另一種石蛾 *Lepidostoma complicatum* 的幼蟲在綠色葉片上生長得比在衰老葉片上慢，且沒有一隻達到成熟期，而在以衰老葉片為食的幼蟲中，有 70% 達到了成蟲階段（Kochi and Kagaya 2005）。然而，同時提供衰老和綠色葉片的幼蟲比僅提供衰老葉片的幼蟲生長速率更快，這可能是由於綠色葉片較高的氮（N）含量。淡水蝦 *Xiphocaris elongata* 被發現偏好 *Dacryodes excelsa* 的葉片，而非 *Cecropia schreberiana* 的葉片，儘管前者具有較高的次級化合物含量和硬度，顯然是因為 *Dacryodes* 葉片的木質素含量較低（Wright and Covich 2005）。

微生物可能至少以兩種不同的方式增強葉片的適口性和營養品質（Bärlocher 1985）。其一，稱為微生物生產，指的是向基質中添加微生物組織、物質或排泄物。由於對真菌菌絲體和混合微生物群的同化效率已被證明超過 60%，而對調節過和未調節葉片的同化效率平均接近 20%（Bärlocher 1985, Martin and Kukor 1984），這表明微生物中每單位質量的營養含量可以比葉片基質高出數倍。微生物的第二個潛在作用是微生物催化，它包含了所有使葉片更易消化的變化。這包括將基質部分消化成碎屑食者能夠同化的亞單位，以及產生在攝入後仍保持活性的胞外酵素。作為對這一主張的支持，Bärlocher (1985) 指出，結構性碳水化合物（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這些產物。事實上，經過熱鹽酸部分水解的葉片比未處理的葉片更受鉤蝦（*Gammarus pseudolimnaeus*）的偏好（Bärlocher and Kendrick 1975）。Bärlocher (1982) 還表明，從分解葉片中提取的真菌胞外酵素在鉤蝦（*G. fossarum*）前腸的 pH 值下，能在腸道酵素存在的情況下保持活性長達 4 小時，這表明攝入的胞外酵素可以幫助消化多醣。

一些撕食者可能能夠主動區分真菌和葉片材料。在對淡水碎屑食者 *G. pulex* 和 *Asellus aquaticus* 的攝食試驗中，Graca 等人 (1993) 發現，這兩個物種都能區分真菌菌絲體、被真菌附著的和未附著的葉片材料。*A. aquaticus* 選擇性地消耗真菌菌絲體，而 *G. pulex* 則優先攝食葉片材料，對後者而言，真菌似乎更重要的是作為葉片材料的修飾劑。使用放射性示蹤劑來區分微生物與基質對個體生長的貢獻的實驗證實，大部分能量是從葉片中獲得的。使用放射性標記的食物來源和 DNA 合成抑制劑，Findlay 等人 (1984, 1986c) 證明，淡水等足類 *Lirceus* 呼吸的碳中只有 15%，石蠅 *Peltoperla* 中只有 25% 是透過消耗微生物（主要是真菌）來滿足的。此外，雖然昆蟲幼蟲可能缺乏合成

纖維素分解酵素的能力，但 Sinsabaugh 等人 (1985) 使用放射性標記的纖維素基質證明，食葉昆蟲確實能夠消化和同化植物細胞壁多醣。Sinsabaugh 等人 (1985) 推斷，在 *Pteronarcys* 的情況下，消化是藉助攝入的胞外酵素，而在 *Tipula* 獨特的後腸直腸葉中，則是藉助內共生體。食葉甲殼類動物產生能增強其消化陸生來源凋落葉能力的酵素。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，這些酵素是由內共生細菌產生的 (Zimmer and Bartholme 2003)。

與凋落葉相關的生物膜中的藻類和細菌可能對撕食者的營養有顯著貢獻。在實驗性河流河段中排除凋落葉，迫使生物更多地依賴生物膜，撕食者 *Tallaperla* 和 *Tipula* 分別平均從細菌中獲得了 32% 和 14% 的碳，可能以細菌胞外聚合物的形式 (Hall and Meyer 1998)。撕食者也可以從生長在葉片生物膜上的藻類中獲取碳，在那裡，藻類可以提高葉片生物膜的食物品質，並透過釋放滲出物來刺激微生物生產，從而促進撕食者的生長 (Franken et al. 2005)。然而，真菌貢獻了與腐爛葉片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預計會增加的大型河流中，真菌生物量也大大超過細菌生物量 (Baldy et al. 1995)。

木材作為河流渠道中的地貌塑造劑，改變水流並增加棲地多樣性的重要性，已在 3.2 節中討論過。在小型的落葉林河流中，木材可貢獻總凋落物的 15-50%，在針葉林地區甚至更多 (Anderson and Sedell 1979)。木材被認為是次要的能量資源，因為很少有無脊椎動物直接以其為食，且木材似乎是一種劣質食物。儘管其重要性向下游遞減，且利用速度非常緩慢（停留時間至少為數年至數十年，相比之下葉片為數週至數月），但木材為一些物種提供了食物和棲地。Anderson 等人 (1978) 在木材豐富的奧勒岡州河流中發現了約 40 個與此資源相關的分類群。著名的水生食木者包括一種搖蚊 (Brilla)，它是新落樹枝上韌皮部的早期附著者；兩種鑿食經微生物調節的水浸木材表面的物種 (elmids 的 *Lara*，和石蛾的 *Heteroplectron*)；以及一種消耗近乎分解的木質材料的大蚊 (*Lipsothrix*)。與葉片相比，木材上每公斤基質的無脊椎動物現存生物量約低兩個數量級。

河流消費者對食木性 (xylophagy) 的特化程度相對較低。甲蟲 *Lara avara* 擁有堅固的大顎，能夠切下薄薄的木條，但顯然缺乏消化酵素或腸道共生體來幫助消化。對通過腸道的物質進行顯微鏡檢查表明，木材沒有變化 (Steedman and Anderson 1985)；推測幼蟲是靠木材表面上的微生物群及其滲出物獲得營養。不出所料，*L. avara* 生長非常緩慢，需要 4-6 年才能達到成熟。在排向紐西蘭松林的河流中，石蛾 *Pycnocentria funerea* 的腸道內容物中，木質纖維佔了很高的比例 (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的農業環境河流中，木材相對稀少，木材的存在增加了動物群的多樣性 (Johnson et al. 2003)。從營養角度看，木材可能主要作為休息和攝食的平台 (Dudley and Anderson 1982)，以及生物膜發展的場所，從而成為刮食者的食物來源 (Hax and Golladay 1993)。在

Johnson 等人 (2003) 的研究中，主要與木材相關的分類群中，大多數是收集者，而掠食者則不成比例地常見。

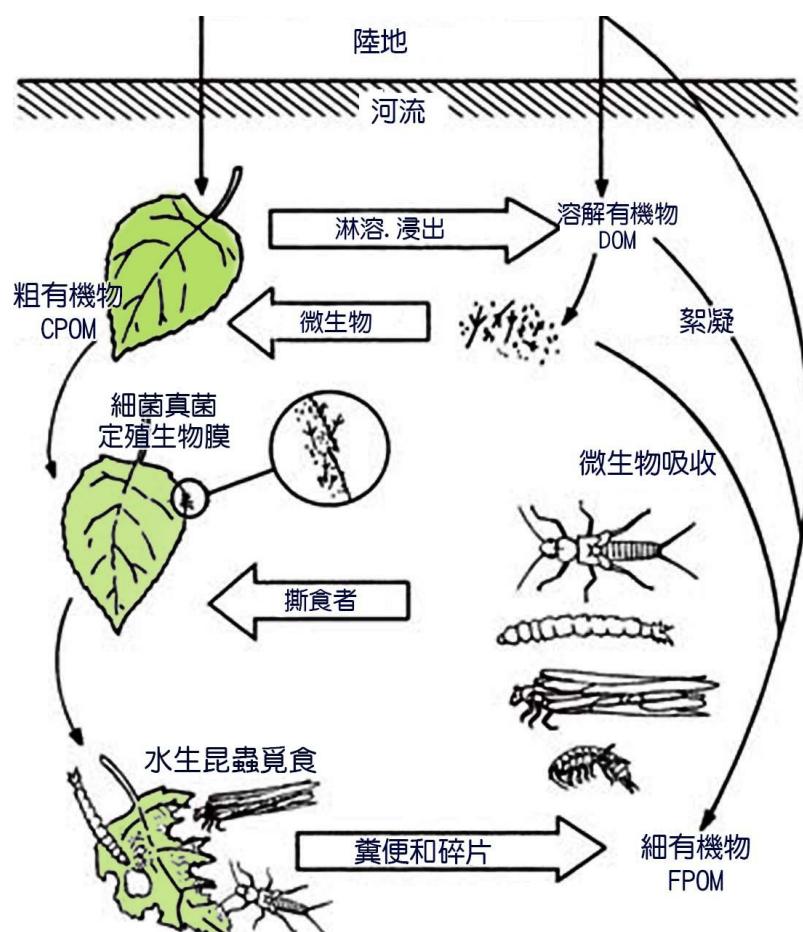


圖 8.3 溫帶落葉林內一條小溪流的撕食者-粗顆粒有機物 (CPOM) 連結。物理磨損、微生物活動 (特別是真菌) 和無脊椎撕食者將大部分的粗顆粒有機物分解成更小的顆粒。化學溶濾、微生物排泄和呼吸作用會釋放出可溶性有機物 (DOM) 和二氧化碳，但大部分原始碳以糞便和碎裂物質的形式進入其他碎屑庫。(Reproduced from Cummins and Klug 1979.)

表 8.2 兩種 CPOM 碎屑食性動物的比較攝食策略。

兩種粗顆粒有機物 (CPOM) 食碎屑動物截然不同的攝食策略。

	<i>Gammarus fossarum</i> 蚤狀鉤蝦	<i>Tipula abdominalis</i> 大蚊屬
進食器官	葉面刮食	咀嚼整片葉子
腸道pH值及消化生化	前腸微酸性，它自身的酵素和真菌胞外酶消化葉碳水化合物後腸呈鹼性，能消化微生物蛋白和部分葉片蛋白。	前腸和中腸呈強鹼性(pH值高達11.6)，導致蛋白質活性高，但真菌外酵素失活性，因此對葉片碳水化合物的活性很低。
效率	能夠以較低的代謝成本高效處理處理過的葉片。	對訓練階段的依賴性較低，可能擅長萃取蛋白質，但代謝成本較高。
攝食生態學的其他屬性	高機動性	流動性低

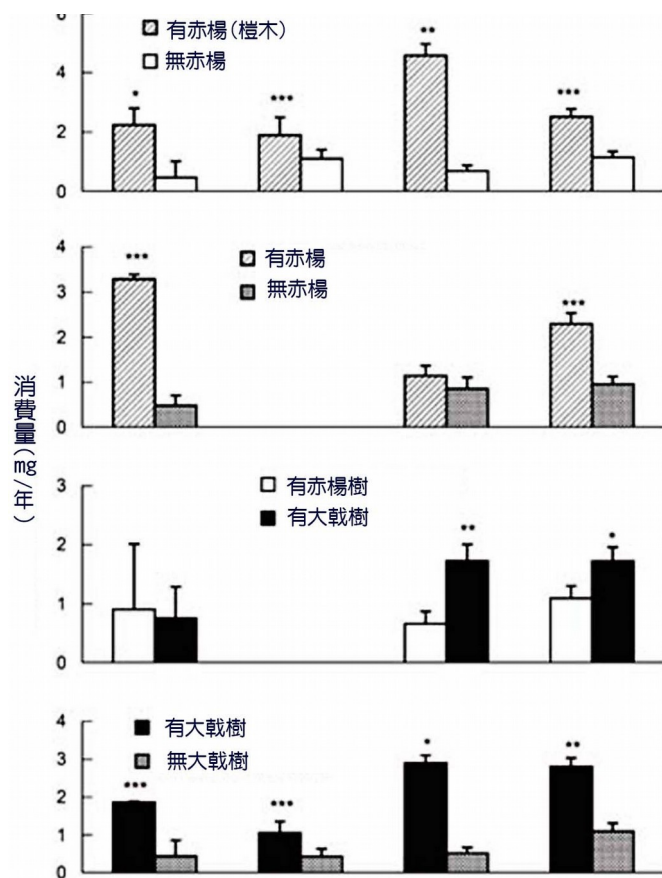


圖 8.4 熱帶和溫帶地區的撕食者對經過調節和未經調節的熱帶和溫帶葉片的偏好。圖中顯示了平均值和一個標準差。* = $P < 0.05$; ** < 0.01 ; *** < 0.001 。 (Reproduced from Graca et al. 2001.)

8.2.2 細顆粒有機物的消費者

收集者-細顆粒有機物 (FPOM) 連結 (圖 8.5) 依賴於從懸浮物或基質中捕獲的 FPOM。如第七章所述, FPOM 是一種特性不明的食物來源, 其來源多樣。被認為品質最豐富的類別包括脫落的附生生物和生物膜, 以及在粗顆粒有機物 (CPOM) 分解過程中產生的顆粒。用於懸浮攝食的形態和行為特化, 包括剛毛、口刷和扇, 種類繁多且研究充分 (Wallace and Merritt 1980), 而沉積物攝食的機制似乎較不精細 (Wotton 1994)。

長角石蛾總科 (Hydropsychoidea) (由 Philopotamidae、Psychomyiidae、Polycentropodidae 和 Hydropsychidae 組成) 的石蛾幼蟲會編織各種優雅而複雜設計的絲網。大多數織網石蛾是被動的濾食者, 在暴露的位置建造網, 但有些網作為陷阱 (Plectrocnemia) 或作為沉積陷阱, 幼蟲的波動會產生水流 (Phyloctropus, Wallace and Malas 1976)。濾食性長角石蛾在網的網目大小和微棲地放置上差異很大 (Wallace et al. 1977, Wallace and Merritt 1980)。Brown 等人 (2004) 研究了 *Hydropsyche siltalai* 網絲的特性, 發現其抗拉強度非常低, 使其成為最弱的天然絲之一; 然而, 相對於它所承受的力量, 它很堅固, 並且具有很高的延伸性, 在斷裂前長度可加倍。有證據表明, 網目較大的捕獲網傾向於在較高流速下發現並捕獲較大的獵物, 而細網則出現在低流速的微棲地並保留較小的顆粒 (Wiggins and Mackay 1978)。Arctopsychinae 亞科的成員編織粗網, 捕獲大量的動物獵物和較大的碎屑, 並傾向於出現在源頭。Macronematinae 亞科出現在較大的河流中, 編織細網, 並捕獲小顆粒。Hydropsychinae 亞科的網目大小居中, 分布更廣, 也許是由於利用的資源範圍廣泛, 其屬也更豐富。

Edler 和 Georgian (2004) 檢視了 *Ceratopsyche morosa* (網目大小 160 x 229 μm) 和 *C. sparna* (150 x 207 μm) 的顆粒捕獲效率, 他們釋放了不同大小的食物項目, 包括豐年蝦無節幼體 (平均長度 528 μm), 以及玉米 (*Zea mays*, 平均直徑 84 μm) 和構樹 (*Broussonetia papyrifera*, 12.5 μm) 的花粉。儘管懸浮物中有更多的小顆粒可供利用, 但兩種石蛾物種都攝取了更多的大顆粒 (圖 8.6), 但小於網目開口的顆粒也被保留了。選擇性地捕獲較大顆粒預計在能量上是有益的, 這一點得到了支持, 研究發現 *H. siltalai* 的網保留了比水中存在的更大範圍的顆粒大小 (1-40 μm vs. 1-25 μm) (Brown et al. 2005)。由於一些捕獲的顆粒小於 *H. siltalai* 網的網目大小, 顆粒對絲的附著顯然在整體顆粒保留中起了一定作用。

石蛾幼蟲令人印象深刻的網只是水生無脊椎動物中為捕捉懸浮顆粒而頻繁且重複出現的眾多特化適應之一 (Wallace and Merritt 1980)。蚋 (雙翅目: Simuliidae) 的幼蟲是高度特化的懸浮攝食者 (圖 8.7)。牠們被廣泛研究, 因為成蟲中包括重要的疾病傳播媒介以及滋擾性害蟲 (Malmqvist et al. 2001)。蚋幼蟲附著在快速、通常是淺水中的基質上, 並將其成對的頭扇伸入水流中 (Chance 1970, Currie and Craig 1988)。顆粒顯然

是被主扇上的黏性物質捕獲的，主扇是主要的懸浮攝食器官，而次扇和中扇則起到減緩並偏轉顆粒通過的作用。食物項目被下顎刷和上唇剛毛的梳理動作移除，這是對濾食生活的進一步適應，在一些刮食基質的蛎物種中則缺乏。攝食時扇子打開，其他時候則關閉 (Crosskey 1990)。Chance (1970) 研究的四個物種攝取的顆粒從 <1 到 $>350\ \mu\text{m}$ 不等。野外研究通常報告攝入的大多數顆粒直徑小於 $10\ \mu\text{m}$ (Merritt et al. 1982)。

對單個蛎幼蟲周圍流場的可視化表明，牠們會將其扇子定位以達到最大的過濾效率，並可能能夠操控流渦來增強攝食 (Chance and Craig 1986, Lacoursiere and Craig 1993)。Palmer 和 Craig (2000) 認為，出現在流速快、顆粒豐富的水中的蛎幼蟲，傾向於擁有堅固的扇子和多孔的射線結構，而出現在流速慢、顆粒貧乏的水中的幼蟲，則傾向於擁有脆弱的扇子和複雜的結構。儘管蛎幼蟲為懸浮攝食而作出的適應顯然很精巧，但這絕非牠們採用的唯一攝食模式。Currie 和 Craig (1988) 指出，使用下顎和上唇刮食基質是幼蟲攝食的第二重要方法，不包括那些缺乏頭扇且是專性刮食者的物種。此外，蛎幼蟲偶爾會攝取動物獵物，Ciborowski 等人 (1997) 證明，僅提供溶解性有機物 (DOM) 時，蛎幼蟲也能生長。這種多樣性是一個有用的提醒，即使是那些對特定營養角色表現出極大特化的分類群，也可能具有很強的通用性。

如 7.2.1 節所述，蛎幼蟲不僅因其過濾非常細小顆粒的能力而重要，也因其產生糞粒而重要 (Wotton and Malmqvist 2001)。在北方河流中，特別是在湖泊出口處，那裡有非常密集的蛎聚集，據報導每天的糞粒負荷量達數噸碳 (Malmqvist et al. 2001)。這些糞粒在懸浮時可供濾食者利用，沉積後則可供沉積物攝食者利用。當 Wotton 等人 (1998) 透過向一個湖泊出口河流中添加油漆來誘導蛎幼蟲產生標記的糞粒時，搖蚊幼蟲、寡毛類和蛎幼蟲的腸道中含有豐富的標記，而在蜉蝣幼蟲和等足類 Asellus 中發現的量較少。

糞粒很可能是一種被低估的細顆粒有機物 (FPOM) 來源。糞便通常含有未消化的食物項目，並且通常被結合成離散的顆粒，儘管有些是鬆散的 (Wotton and Malmqvist 2001)。顆粒大小隨產生它們的動物的大小而變化，在原生動物中可以小至 $6 \times 9\ \mu\text{m}$ 。儘管大多數生物產生的糞粒比它們消耗的食物小，但一些懸浮攝食者，如蛎幼蟲，可以攝取非常小的食物項目，因此產生的糞粒比它們攝食的食物大。

其他具有適應在流水中懸浮攝食生活的雙翅目科包括蚊科 (Culicidae)、褶蚊科 (Dixidae) 和搖蚊科 (Chironomidae) (Wallace and Merritt 1980)。一些搖蚊科會建造帶有集水裝置的管子或洞穴，並透過身體波動產生水流；其他如 Rheotanytarsus 則透過由殼前部的肋狀結構支撐的黏性分泌物進行被動懸浮攝食。

雙殼類軟體動物是有效的濾食者，能夠從其呼吸水流中移除非常小的顆粒 ($10\ \mu\text{m}$ 及更小)，牠們使用篩狀的改良鰓和黏液來過濾和捕捉顆粒。雙殼類可以從水體中移除大量的細顆粒有機物 (FPOM)，包括碎屑、浮游細菌、浮游植物和浮游動物 (Strayer et al. 1999)。Roditi 等人 (1996) 報告說，斑馬貽貝以相同的速率移除浮游植物

和非食物顆粒，但其他研究表明，貽貝可以在 FPOM 庫中進行選擇。基於穩定同位素分析，Nichols 和 Garling (2000) 確定，作為淡水軟體動物主要群體的蚌科

(unionids)，以細菌為其主要碳源，儘管在腸道中發現了藻類並提供了維生素和植物固醇。Christian 等人 (2004) 也基於穩定同位素和消化酵素分析發現，貽貝以 FPOM 的細菌部分為其食物來源。儘管雙殼類傳統上被視為懸浮攝食者，但 Raikow 和 Hamilton (2001) 報告說，河流中的蚌科從沉積物質中獲得 80% 的食物，而從懸浮物質中獲得 20%。這些蚌科可能正在同化懸浮或底棲有機物的微生物和藻類成分，而非大塊物質。

收集-採集者 (collector-gatherers) 攝食細顆粒有機物 (FPOM) 的機制，與懸浮攝食相比，要麼種類較少，要麼對此主題的了解較少。儘管如此，這種攝食角色在大多數河流生態系統中，無論是在個體數量還是物種數量上，都得到了很好的體現。在流速較快的河流中的大型無脊椎動物中，蜉蝣、石蛾、搖蚊、甲殼類和腹足類軟體動物的代表是顯著的沉積物攝食者。在流速緩慢和細沉積物中，人們也期望能找到寡毛類、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攝食並消耗相同的食物，那將是令人驚訝的。除了牠們特定的食物採集形態外，這些分類群在產生黏液的能力、活動性和體型、消化能力以及牠們是表面棲息者還是生活在沉積物內等方面都有所不同。

瀏覽易於同化的生物膜可能使消費者無需攝取大量物質即可滿足其能量需求。對於攝取與沉積物混合的低品質顆粒有機物 (POM) 的動物來說，情況並非如此。許多沉積物攝食者進行「大量攝食」(bulk-feed)，每天處理其體重一到數倍的沉積物，並同化其攝取物的一小部分。穴居的蜉蝣 *Hexagenia limbata* 每天攝取超過其乾重的 100% (Zimmerman and Wissing 1978)。對河流中 FPOM 沉積物攝食者的同化效率估計很少，但大量對食葉昆蟲的研究記錄了 10-20% 範圍內的同化效率 (範圍：1-40%，McDiffett 1970, Golladay et al. 1983) 和每天超過一倍體重的攝食率。在亞利桑那州的 Sycamore Creek，FPOM 收集者的同化效率估計為 7-15%，牠們每 4-6 小時消耗相當於其體重的食物 (Fisher and Gray 1983)。

在一個合理的假設下，即碎屑的食物價值差異很大，人們可能會問，沉積物攝食者是否會適應不同的攝食機會。Taghon 和 Jumars (1984) 認為，選擇可以透過差異性攝取來完成，這通常涉及在口腔區域進行某種顆粒排斥的方法，或者透過差異性消化，基於消化生理學和腸道停留時間。可以快速吸收的高品質食物應該有利於高的攝食率和短的停留時間，而對於品質差的食物，攝食應該減慢以允許更長的消化時間。Callow (1975a) 證明了兩種淡水腹足動物的攝食率和吸收效率之間存在反比關係。當飢餓時，螺類會減慢食物通過肝胰腺 (吸收和消化的主要場所) 的速度。改變食物品質對腸道停留時間的影響顯然隨食物品質而變化。Callow (1975b) 發現，草食性帽貝 *Ancylus fluviatilis* 對品質差的食物增加了其停留時間 (預期的結果)，但碎屑食性螺類 *Planorbis contortus* 則相反。這可能是因為，每當食物載體高度難分解時，如木質素的

情況，快速處理物質以獲取易於移除的微生物，而不是試圖從幾乎無法消化的基質中提取能量，是值得的。總之，沉積物攝食者是流水中功能性攝食群組（FFGs）中了解最少的群組之一，部分原因是缺乏對攝食機制的分析，部分原因是在理解 FPOM 的來源和途徑方面存在不足。一些分類群可能機會性地在這種角色和撕食之間轉換（例如，鉤蝦 Gammarus），而另一些則在收集 FPOM 和刮食易於移除的附生生物之間轉換（下文討論的「刷食者」類別）。有證據表明，沉積物攝食在早期齡期很常見，這些齡期在長大後會佔據其他更特化的功能群。顯然，對這種攝食角色的進一步研究還有空間。

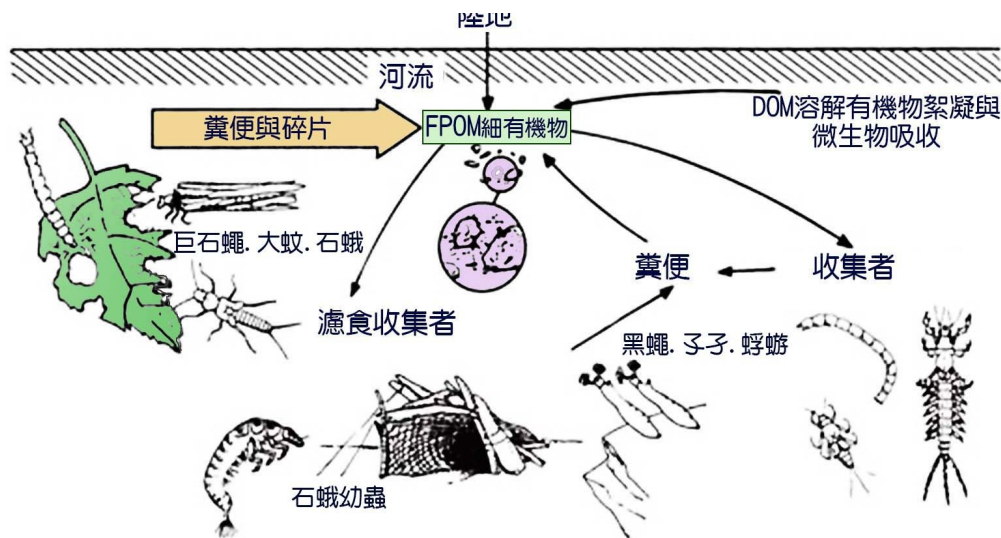


圖 8.5 溫帶落葉林內一條小溪流的收集者-細顆粒有機物（FPOM）連結。小於 1 毫米的碎屑顆粒來源包括粗顆粒有機物碎片、陸源輸入、動物糞便以及脫落的藻類細胞和生物膜物質。細顆粒有機物及相關微生物被濾食者從水體中攝取，或被收集-採集者從河床攝取。(Reproduced from Cummins and Klug 1979.)

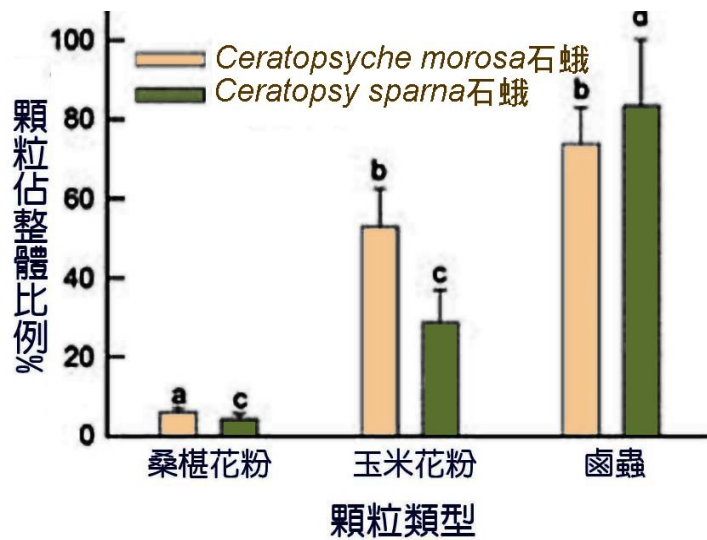


圖 8.6 在 *Ceratopsyche morosa* 石蛾和 *C. sparna* 石蛾的五齡幼蟲腸道中發現的顆粒佔總量的比例。對於每個物種，標有相同字母的長條之間沒有顯著差異。(Reproduced from Edler and Georgian 2004.)



圖 8.7 (a) 黑蠅幼蟲 (*Simulium vittatum* 複合群) 典型的濾食姿態。隨著流速增加，幼蟲身體向下游伸展，與垂直方向的偏轉角度逐漸增大，並且縱向旋轉 90° 至 180° ，這可從腹神經索的線條看出。成對的頭扇位置是上一下，而非並排。邊界層（流速低於主流 90% 的深度）大約始於上頭扇的高度 (Chance and Craig 1986)。 (b) 頭扇細節：左圖：

從下方觀察的正常幼蟲頭部，頭扇完全張開；中圖：*Simulium atlanticum*，具有均勻的微毛緣；右圖：*S. manense*，具有長短不一的微毛。(Reproduced from Crosskey (1990) and SEM photographs of DA Craig.)

8.2.3 藻食者作用

刮食者-附生生物 (grazer-periphyton) 和穿刺者-大型植物 (piercer-macrophyte) 的連結 (圖 8.8) 是無脊椎動物攝取活體初級生產者的主要途徑。後者主要指微型石蛾 (Hydroptilidae)，牠們穿刺藻絲的單個細胞並吸食細胞液 (Cummins and Klug 1979)。對刮食途徑的描述通常集中於附生生物墊的屬性和無脊椎動物草食的模式。附生生物，主要由矽藻、綠藻和藍綠菌組成，幾乎在所有流水中都能找到 (第六章)。草食作用的程度隨藻類生長形式而變化，並且在主要分類群之間有所不同，原因我們稍後會考慮，但似乎幾乎所有藻類都作為某些刮食動物的食物。

刮食無脊椎動物的形態特化包括舌狀石蛾科 (glossosomatid caddis) 幼蟲的刀片狀下顎、螺類的刮擦齒舌、一些蜉蝣的咀嚼式口器和其他蜉蝣的刷狀結構、小石蛾科 (hydroptilid caddis) 幼蟲的穿刺下顎等等。這些分別被描述為刮食者 (scrapers)、刮食者 (grazers) 和穿刺者 (piercers)。其他功能性攝食群組 (FFGs) 可能偶爾會攝取植物物質。收集-採集者肯定會連同微生物和碎屑一起消耗鬆散的藻類 (Lamberti and Moore 1984)，而撕食者則受益於附著在落葉表面的植物群的存在 (Mayer and Likens 1987)。漂流的矽藻和藻類也被懸浮攝食者捕獲，特別是那些擁有精細篩選裝置的分類群 (Philopotamidae 科石蛾、一些搖蚊和蚋幼蟲)，甚至大多數長角石蛾科 (hydropsychids) 相對粗糙的網眼也能保留一些矽藻和藻類細胞。事實上，在北美昆蟲動物群中，至少在六個目和 38 個科中都觀察到了對藻類的消耗 (Merritt and Cummins 2004)。此外，草食動物的飲食組成隨許多因素而變化，包括年齡、季節、食物可利用性和地點 (Lamberti and Moore 1984)。

對通常被歸類為刮食者但也同時被視為採集者的蜉蝣 *Stenonema interpunctatum* 的功能形態學和攝食行為的詳細研究，說明了分類攝食角色的困難。使用一個流通室、錄影、掃描電子顯微鏡，甚至建造一個可移動的其口器塑膠模型，McShaffrey 和 McCafferty (1986) 觀察到，根據攝食條件的不同，會採用幾種攝食模式。對於附著的物質，如藻類和矽藻，下唇和上顎的一系列運動構成了一個刷拭循環。在有鬆散碎屑存在的情況下，會發生一個收集循環，涉及類似的攝食運動，但口器沒有那麼緊地壓在基質上。此外，在有大量懸浮顆粒存在的情況下，*S. interpunctatum* 會徹底改變其行為，使用伸展的上顎鬚的頂端剛毛進行被動懸浮攝食。只有 *S. interpunctatum* 的下唇鬚和上顎鬚的尖端可以接觸到基質，且這些是具剛毛而非硬化的，所以刮食是唯一不適用的攝食模式。McShaffrey 和 McCafferty (1986) 偏好使用「刷食者」(brusher) 一

詞來指稱使用剛毛從基質上移除物質的分類群，並建議「刮食者」（scraper）僅用於具有可以移除附著物質的硬化結構的分類群。

正如動物在攝食模式上有所不同一樣，附生生物的成員在許多方面也有所不同，這些差異影響了牠們對特定草食動物的整體脆弱性。底棲藻類在生長形式和附著模式以及整體大小上差異顯著（圖 6.1），這必然會影響牠們對特定種類刮食者的可利用性。例如，在加利福尼亞一條河流中對刮食者密度的野外操控證實，具有收集-採集者口器的蜉蝣 *Ameletus* 對鬆散附著的矽藻最有效。相比之下，石蛾 *Neophylax* 粗壯、重度硬化的下顎對緊密附著的矽藻很有效 (Hill and Knight 1988)。

絲狀藻類顯然難以為刮食昆蟲收穫或消化，因此牠們主要在新生長時被消耗 (Lamberti and Resh 1983, Dudley et al. 1986)。然而，對擁有用於收穫的齒舌和用於機械分解的砂囊的螺類 *Lymnaea* 來說，絲狀綠藻提供了一種非常令人滿意的飲食 (Calow 1970)。

以不同飲食餵養的草食-碎屑食者的同化效率是衡量各種食物營養價值範圍的一個有用指標。根據對 45 個已發表值的 20 種水生昆蟲的回顧，以動物獵物為食的同化效率範圍為 70% 至 95%，以各種藻類和附生生物為食的飲食為 30% 至 60%，以碎屑為食的飲食為 5% 至 30% (Pandian and Marian 1986)。即使是單一物種以附生生物為食，也可能出現相當大的變異。螺類 *Juga silicula* 的同化效率在首次添加到實驗室河流時高達 70-80%，但在研究過程中數值下降到低至 40% (Lamberti et al. 1987)。這與附生生物的組成從矽藻和單細胞綠藻轉變為絲狀綠藻和藍綠菌相吻合。同化效率的下降可能是細胞衰老和其他生理狀況變化的結果，也可能是由於附生生物群落的演替變化導致營養價值下降。

在附生生物飲食中觀察到的同化效率範圍廣泛，至少部分是由於其結構和生化特性。蛋白質和脂質含量的變化以及細胞壁厚度的變化，很可能是造成自營生物在營養價值和適口性上差異的原因。高的碳氮比標誌著劣質飲食，表明纖維素和木質素含量高而蛋白質含量低；一般來說，碳氮比應小於 17:1 才能供動物利用。在此基礎上，附生生物的成員似乎普遍合適（碳氮比範圍為 4 到 8:1），而水生維管束大型植物在營養上似乎較不充足（碳氮比從 13 到 69:1）(Gregory 1983)。基於各個地點附生生物特性與腹足動物生長之間的一致性，McMahon (1975) 得出結論，低的碳氮比和高的有機物含量是高品質食物資源的標誌。在 Pandian 和 Marian (1986) 回顧的二十種水生昆蟲中，飲食中氮含量的變化是同化效率的一個極其有效的預測因子。脂質含量是另一個可能影響草食動物營養和發育的變數。大多數昆蟲無法合成多不飽和脂肪酸和固醇，這表明其飲食中的脂質含量對食物品質很重要。在實驗室河流中，一種螺類和一種石蛾幼蟲的強烈刮食改變了附生生物的脂肪酸組成，這表明刮食可能對飲食品質的這一方面有所反應 (Steinman et al. 1987)。Cargill 等人 (1985) 表明，特定的脂肪酸對碎屑食性石蛾幼蟲 *Clistoronia magnifica* 是關鍵的飲食成分。

藍綠菌被認為是淡水浮游攝食者的劣質食物來源 (Wetzel 2001)，對附生生物刮食者可能也是如此。藍綠菌可能蛋白質含量高，但其他屬性，包括使其細胞壁難以消化的多醣鞘、可能的毒素，以及絲狀的生長形式，都降低了其作為食物的價值。然而，來自河流刮食者的證據是混雜的。例如，在實驗室攝食試驗中，蜉蝣 *Tricorythodes minutus* 攝食並同化了兩種藍綠菌，*Anabaena* 和 *Lyngbya* (McCullough et al. 1979)，而 *Asellus* 和 *Gammarus* 則不消耗 *Phormidium* (Moore 1975)。直翅搖蚊在戶外水道中抑制了 *Phormidium* 和 *Oscillatoria* 的藻華 (Eichenberger and Schlatter 1978)。由於對藍綠菌的研究主要使用絲狀形式而非菌落或單細胞，對後者的消耗知之甚少。

草食作用對淡水大型植物通常不重要。根據 Wetzel (2001) 的說法，不到 10% 的大型植物生產被活體消耗。為大型植物提供結構支撐的堅韌細胞壁和高木質素含量，是阻止其被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無效的高等植物刮食者 (Newman 1991)。然而，十足目甲殼類動物和某些陸生來源的昆蟲可以減少沉水和浮葉分類群的生物量。幾項研究發現，小龍蝦顯著減少了沉水大型植物的豐度，儘管牠們對挺水分類群沒有明顯影響，推測是因為後者有更多的支撐組織 (Feminella and Resh 1989)。小龍蝦也透過剪斷沉水大型植物的嫩枝而造成非消耗性損失，這些嫩枝隨後會漂走。在威斯康辛州北部的湖泊中，*Orconectes* spp. 改變了沉水大型植物的群落結構，主要是因為單莖物種比蓮座狀生長形式更脆弱 (Lodge and Lorman 1987)。

有趣的是，無脊椎動物刮食對活體水生大型植物最顯著的影響，涉及主要源於陸生昆蟲譜系的草食動物。這些包括葉甲科 (chrysomelid) 和象鼻蟲科 (curculionid) 的甲蟲、水生和半水生的鱗翅目昆蟲，以及特化的雙翅目昆蟲 (Newman 1991)。在喬治亞州 Ogeechee 河的一個地點，被睡蓮葉甲蟲 *Pyrrhalta nymphaeae* (葉甲科) 侵擾，睡蓮 *Nuphar luteum* 的葉片僅持續了 17 天，而在另一個沒有這種甲蟲的地點，葉片持續了超過 6 週 (Wallace and O'Hop 1985)。一些大型植物，包括鳳眼藍 *Eichornia crassipes* 和卡里巴雜草 *Salvinia molesta*，會變得如此繁盛，以至於在全球範圍內，特別是在亞熱帶和熱帶地區，構成嚴重的雜草控制問題。一種以卡里巴雜草為食的巴西甲蟲是一種潛在的生物防治劑 (Barrett 1989)。

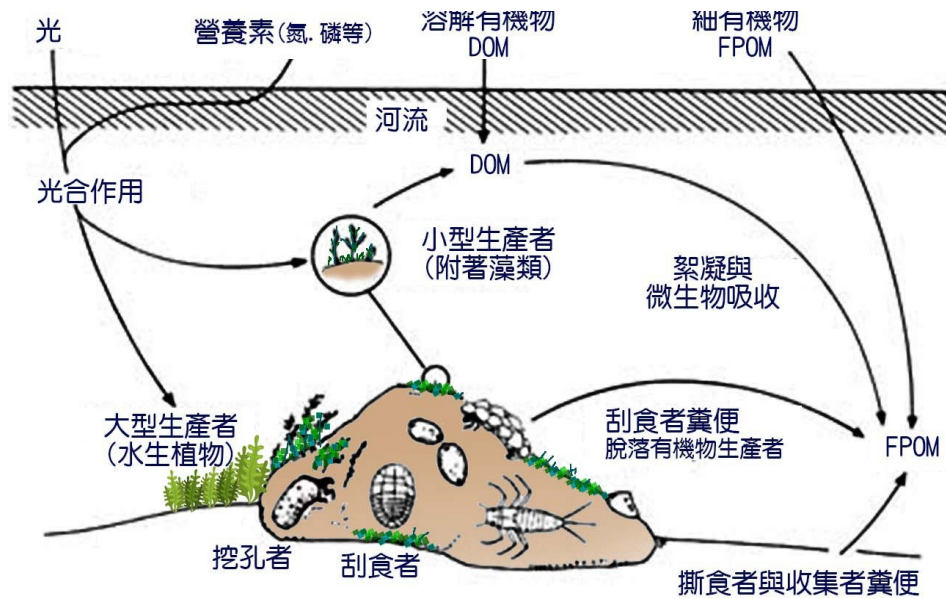


圖 8.8 溫帶溪流中，刮食者-附生生物以及刺吸者-大型植物的連結。基質表面的附生生物-生物膜有機層，會根據消費者的攝食方式被刮食或啃食。矽藻和其他藻類是此基礎資源的重要組成部分，但消費者也可能攝食碎屑、微生物和偶爾極小的無脊椎動物。刺吸者，如石蛾幼蟲（微石蛾科 Hydroptilidae），會穿透大型藻類的細胞壁吸食細胞液。(Reproduced from Cummins and Klug 1979.)

8.2.4 掠食性無脊椎動物

掠食者-獵物連結（圖 8.9）無處不在。所有動物在其生命週期的某個階段都是獵物，掠食性無脊椎動物出現在各種大小中，從吞噬其他原生動物的原生動物，到能夠攝取大型無脊椎動物和小型魚類的昆蟲和甲殼類動物。大多數掠食者將其獵物整個或分塊吞下，但鵲蛇（雙翅目：Athericidae）和一些半翅目昆蟲則有穿刺式口器（Cummins 1973）。還可以區分伏擊與搜索的捕獵方式（Peckarsky 1984），以及獵物是從懸浮物中獲取（如一些長角石蛾），還是嚴格從基質上獲取（如扁形蟲）。偶爾的掠食可能很普遍，特別是攝取微型後生動物、原生動物和大型無脊椎動物的早期生命史階段。這種無預謀的肉食行為可能提供許多無脊椎動物完成其生命週期所需的高品質蛋白質（Anderson 1976），也可能在微生物和大型消費者食物網之間形成一個重要的連結。

機械偵測是一種普遍且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，像石蠅 *Dinocras cephalotes* 那樣，用觸角和肢體的剛毛緣接觸（Sjöström 1985）。水中的振動或捕獲網的振動也作為信號，如半翅目昆蟲 *Notonecta*（Lang 1980），牠在水面捕捉獵物，以及織網的石蛾幼蟲，牠們偵測網中獵物的振動（Tachet 1977）。視覺線索對無脊椎動物掠食者可能較不重要，因為眼睛發育不佳，許多物種棲

息在縫隙中或白天不活動，但蜻蛉目、一些異翅目和豉甲科甲蟲更依賴視覺 (Peckarsky 1984)。Libellula depressa (蜻蛉目) 的幼蟲被觀察到會對蜉蝣若蟲作出攻擊反應，無論是機械還是視覺線索，但機械線索是主要的，且不需要接觸，而化學線索顯然是無效的 (Rebora et al. 2004)。事實上，化學偵測獵物僅在 Hydrometridae 和 Dytiscidae 科的少數掠食性昆蟲中很重要，但在其他無脊椎動物中可能很重要。棲息在湖泊中的三腸渦蟲對其等足類獵物表現出化學感應反應 (Bellamy and Reynoldson 1974)，推測棲息在河流中的三腸渦蟲也是如此。水蝸 Unionicola crassipes 主要透過機械感受和視覺來定位獵物，但牠在經獵物調節過的水中也會變得更不好動，這表明化學偵測促進了區域限制性搜索行為，這大概會提高遭遇率 (Proctor and Pritchard 1990)。

守株待兔的掠食者包括那些僅僅保持不動直到獵物接近攻擊範圍的，以及那些使用網（例如，石蛾幼蟲，Townsend and Hildrew 1979）或黏液蹤跡（例如，扁形蟲，Adams 1980）來捕捉獵物的。通常進行伏擊的蜻蛉目也會跟蹤獵物 (Johnson and Crowley 1980)，這可能受到飢餓程度的影響。無殼石蛾幼蟲 Rhyacophila nubila 從隱蔽的位置捕捉敏捷的蜉蝣若蟲，而牠則在隨機搜索時捕捉不好動的蛎幼蟲 (Otto 1993)。Sjöström (1985) 報告說，D. cephalotes 在黑暗中搜索，但在非常低的光線下主要是守株待兔的掠食者。來自其自身掠食者的風險是最可能的解釋，儘管獵物逃脫的能力可能是另一個因素。

掠食者通常對其飲食不加區分，捕捉牠們遇到的任何小到足以制服的東西。掠食者偏向於消耗更多某些獵物而非其他獵物的方面包括感官能力、覓食模式和獵物捕捉的行為機制。對獵物而言，身體構造、生活方式和行為的許多方面都影響其脆弱性。掠食者和獵物的這些特徵不易分開。從許多對掠食性無脊椎動物飲食的研究中，通常基於腸道分析和行為觀察，體型、獵物可利用性和獵物脆弱性在決定吃什麼方面尤其重要。

掠食者與其獵物之間的體型關係，以及在一個無脊椎動物掠食者功能群內部，對食物網關係至關重要，這一主題將在 9.2.1.2 節中更詳細地討論。通常，攝入獵物的平均大小隨掠食者的大小而增加，消耗的獵物種類也隨之增加。掠食性石蠅在非常小時傾向於攝取矽藻和其他非動物項目。飲食在發育過程中逐漸改變，早期齡期通常主要由搖蚊組成，然後擴大到包括蜉蝣、蛎和毛翅目，這些可能會補充並最終取代搖蚊幼蟲作為獵物。儘管物種和研究地點之間報告了一些差異，推測反映了獵物的不同可利用性，但任何兩隻大小相近的石蠅，在相似的棲地中，消耗的飲食物種組成相似。透過測量攝入獵物的頭寬並將這些值轉換為乾重，Allan (1982a) 顯示，對於幾種掠食性石蠅和兩種最常見的獵物 Baetis 和搖蚊科，獵物大小和掠食者大小之間存在非常相似的正相關關係（圖 8.10）。隨著攝入獵物大小的增加，飲食寬度通常也會增加。小型掠食者傾向於擁有較不多樣的飲食，因為牠們達不到足夠的大小來捕捉比搖蚊幼蟲更大、更敏捷的獵物。

腸道內容物的分析通常揭示了所食之物與可得之物之間的良好相關性。在英格蘭南部一條小型且物種相對貧乏的河流中，石蛾 *Plectrocnemia conspersa* 和泥蛉 *Sialis fuliginosa* 在夏季消耗的獵物大致與其豐度成比例 (Hildrew and Townsend 1976)。同樣，大型 *Hesperoperla pacifica* 飲食中獵物分類群的等級順序與底棲生物中獵物的等級順序相似 (Allan and Flecker 1988)。有一些證據表明，獵物的可利用性是一個決定性因素，它可能超越了掠食者在覓食模式上的差異。織網的 *P. conspersa* 和更具活動性的 *S. fuliginosa* 在棲地利用和飲食上表現出相當大的重疊，儘管前者消耗了更多的陸生項目、大型石蠅和小型搖蚊，這些顯然更容易被 *P. conspersa* 的網捕捉 (Townsend and Hildrew 1979)。

最後，野外研究表明，掠食者透過選擇在哪裡狩獵（稱為斑塊利用）來影響其飲食。掠食者似乎聚集在高獵物密度的斑塊中。*Notonecta hoffmanni* 的個體被觀察到在野外（加利福尼亞一條河流的孤立水池）和實驗室中，會對獵物可利用性的變化迅速轉移棲地利用 (Sih 1982)。多中心石蛾 *P. conspersa* 更可能將其網放置在最近捕獲過獵物的地方，並在上次捕獲後經過一段時間後放棄該地點 (Hildrew and Townsend 1980)。觀察到的這些掠食者及其獵物在自然界中的聚集，顯然是由於掠食者停留在捕獲率高的地方，並在捕獲率不高時離開。水蛭 *Glossiphonia complanata* 在實驗室中覓食螺類時，與空斑塊相比，在含有獵物的斑塊中停留的時間比隨機預期的要長，儘管它沒有區分高獵物斑塊與低獵物斑塊 (Brönmark and 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，已被證明是理解河流生態系統中營養關係的有效工具。棲息在河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掠食者之間形成重要的連結。單個分類群通常在其生命週期中改變其攝食角色，靈活的攝食習慣使許多分類群能夠轉移或模糊功能性攝食群組 (FFGs) 之間的界線。儘管如此，對河流無脊椎動物消費者的 FFG 分類已證明在描述和分析方面具有巨大的實用性。在過去幾十年中，在理解各種能量來源及其如何被利用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，顯著影響哪些途徑占主導地位。只要人們不忘記 FFG 是工作上的便利，它們就可以作為邁向河流生態學更廣泛綜合的有用基石。

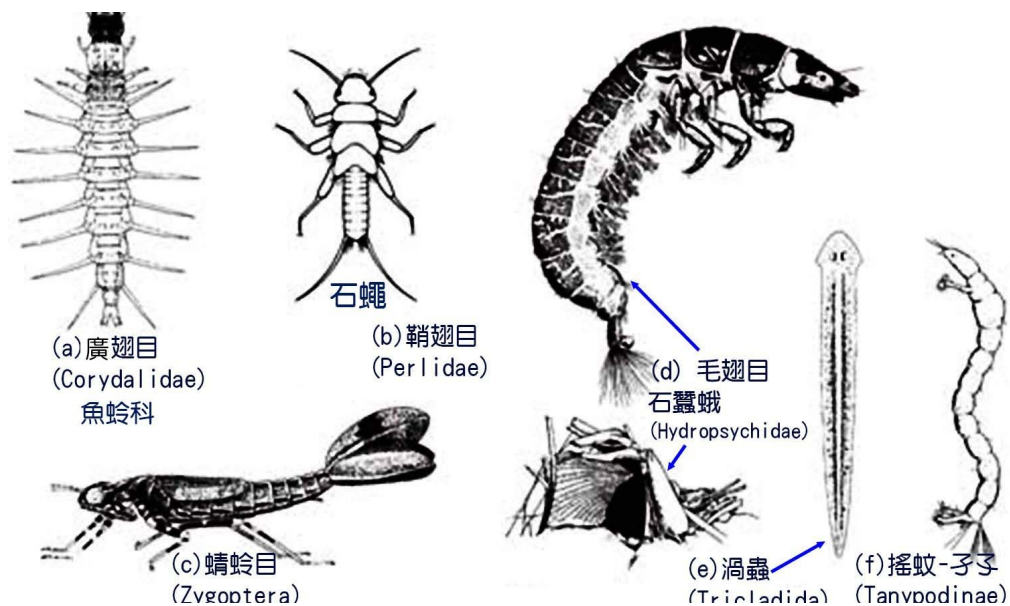


圖 8.9 掠食性無脊椎動物的例子，包括捕食大型獵物的，如 (a) 廣翅目 (Corydalidae) 和 (b) 襜翅目 (Perlidae) 的若蟲；捕食中型獵物的，如 (c) 蜻蛉目 (Zygoptera) 和 (d) 毛翅目 (Hydropsychidae)；以及捕食小型獵物的，如 (e) 渦蟲綱 (Tricladida) 和 (f) 搖蚊科 (Tanypodinae)。 (Figures a and d reproduced from Merritt and Cummins 2004; figures b, c, e, and f reproduced from Pennak 1989.)

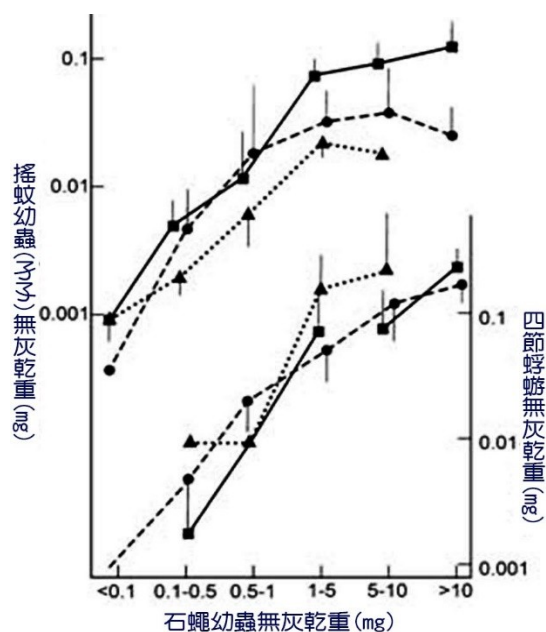


圖 8.10 三種掠食性石蠅前腸中發現的獵物平均乾重，與掠食者體型分組的函數關係。對於兩種獵物，特定體型的石蠅會捕食相同體型的獵物。圖中顯示了 *Megarcys signata* (j)、*Kogotus modestus* (m) 和 *Hesperoperla pacifica* (*) 的平均值和 95% 信賴區間。 (Reproduced from Allan 1982a.)

8.3 河流食物網中的脊椎動物

儘管所有脊椎動物網在流水中都有代表，但魚類是大多數河流食物網的主要脊椎動物組成部分。在小型源頭河流中，蟒蛇和蛇可能是重要的頂級掠食者；有許多食魚的鳥類和一些消耗水生無脊椎動物的鳥類；少數哺乳動物主要或完全以水生獵物為食，令人驚訝的是，有多種哺乳動物至少偶爾會這樣做。

8.3.1 魚類

人們已多次嘗試為河流魚類建立攝食類別。在北美，大多數河流魚類是食無脊椎動物者，有些在其生命週期的大部分時間裡變成食魚者，少數是草食者 (Allen 1969)。正如早期對無脊椎動物進行分類的努力一樣（大多數是草食-碎屑食者，有些是掠食者），如此簡單的方案價值有限。關於在何處以及如何攝食的額外細節，可以更精細地解析魚類的營養類別（表 8.3），其中一些類別可以進一步細分。具有刮食口器的草食性魚類，如石滾魚 *Camptostoma anomalum*，顯然與食泥者如鈍吻鰻 *Pimephales notatus* 幾乎沒有共同之處。一些底棲無脊椎動物攝食者主要利用來自軟底的獵物（吸口鰻 *Phenacobius mirabilis*），而另一些則來自石底（綠側鰾鱸 *Etheostoma blennioides*）。表 8.3 列出了 Horwitz (1978) 在美國 15 個河流系統的研究中，每個類別中魚類物種的百分比。除了 Powder River（懷俄明州）外，所有河流都是中西部河流，因此他的結果可能最能代表該地區。除了 Powder River 外，各個流域的功能群比例非常相似，在 Powder River，碎屑食者眾多而食魚者缺席。浮游生物食者在源頭缺席，食魚者向下游增加；否則，向下游物種豐富度的增加與營養代表性的變化無關。結合 Horwitz 研究中的相關類別，不到 20% 的物種以植物和碎屑物質為食。

在北美河流魚類中，草食性並不常見，在超過 700 種魚類中，只有約 55 種主要是草食性的。然而，一些引進的物種，包括草魚 *Ctenopharyngodon idella*，說明了草食性魚類可以是大型植物的有效刮食者，儘管活體大型植物組織的飲食存在局限性。草魚的日糧（以大型植物組織的濕重計）範圍從其體重的 50% 到超過 100%，這表明這種攝食策略是基於處理大量物質。此外，草魚在九種中西部原生大型植物物種中的偏好與植物營養價值的測量值不相關。相反，偏好似乎反映了相對的處理時間，允許魚類最大化「吞吐量」（throughput）(Wiley et al. 1986)。草魚也以其相對於其他魚類較低的代謝率和同化效率而聞名，並且需要動物蛋白才能正常生長。許多主要是草食性的魚類實際上是雜食性的，即使牠們飲食的大部分是植物物質，因為動物獵物、碎屑和富含有機物的沉積物也經常被消耗。對草原河流中中央石滾鰻 *C. anomalum* 飲食的定量評估顯示，其大部分生長來自於消耗藻類（47%），其次是無定形碎屑（30%）、動物物質（21%）和葉片（2%）(Evans-White et al. 2003)。在委內瑞拉安第斯山麓的 Río las Marías，刮食性甲鯰 *Chaetostoma milesi* 和碎屑食性 *Prochilodus mariae* 都消耗藻類

和碎屑，並受益於所消耗細沉積物的有機部分 (Flecker 1992a)。碎屑食性在溫帶河流中通常是魚類次要的攝食角色，但在熱帶河流中，特別是南美洲的大河，攝取死亡的有機物可以支持大部分的魚類生物量 (Bowen 1983)。特殊的適應包括一個用於磨碎食物的肌肉發達的胃，以及一個因延長（可達體長的 20 倍）或複雜的黏膜褶皺而大大增加吸收表面的腸道。由於其對生物量的高貢獻，碎屑食性魚類在食物網中扮演重要角色，將源於碎屑的碳與食魚性魚類 (Winemiller 2005) 和人類漁民 (Barbarino Duque et al. 1998, Bowen 1983) 連結起來。

雖然有些魚可以毫不困難地歸入一個營養功能群，但其他魚則不能，這是由於牠們的形態特化、攝食習慣的靈活性，以及在個體生命週期中發生的變化。在吸口甲鯰科 (Loricariidae) 中，*Rhinelepis aspera* 以細粒碎屑為食，利用吸力獲取食物，並擁有長的鰓耙、退化的唇齒和咽齒、薄的胃壁和長的腸道 (Delariva and Agostinho 2001)。相比之下，*Megalancistrus aculeatus* 和 *Hypostomus microstomus* 則以較粗的物質為食，包括透過刮食基質獲取的附生生物，並擁有大的、匙形的牙齒、短的鰓耙、發育良好的胃和較短的腸道。太陽魚科 (Centrarchidae) 的攝食生物學說明了特定的功能特徵如何構成不同分類群之間攝食性能和飲食差異的基礎，包括顎的開合系統、嘴的大小，以及用於獵物壓碎行為的肌肉大小 (Wainwright 1996)。食魚者傾向於有較大的口裂 (Mittelbach and Persson 1998)，而食軟體動物者則有壓碎齒，這些牙齒對抗硬殼與軟體獵物的有效性可能不同 (Huckins 1997)。體型也透過棲地利用和游泳能力影響獵物選擇。在法屬圭亞那 Sinnamary 河的幼魚中，盤狀分類群主要以水生昆蟲幼蟲和陸生昆蟲為食，大多數鰻形分類群吃昆蟲幼蟲，而具有中間形態的那些則有從植物碎屑到魚類不等的各種飲食 (Merigoux and Ponton 1998)。

對整個群落的生態形態學分析已證明，魚類的生態角色與其解剖特徵之間存在密切關係。Gatz (1979) 檢視了從北卡羅來納州山麓河流中捕撈的 44 個物種的 56 個形態特徵，計算了特徵之間的 3,080 個成對相關係數，然後使用因子分析來尋找特徵之間的關聯。前四個因子共同解釋了相關矩陣中 60% 的變異。因子 1 區分了「埋伏」咬食的掠食者和巡航吸食的攝食者；因子 2 反映了與棲地利用相關的體型和比例的差異；因子 3 區分了底棲與中水層的生活方式；因子 4 則區分了具有短腸道的小型食蟲者與其他魚類。這些因子的生態相關性表明，形態確實影響或反映了飲食和棲地偏好。身體扁平、深的魚類與慢水棲地相關。口位於腹側的魚類相對更多地從底部獲取食物；口位於末端或前方的魚類則不然。棲息在快速水域底部或附近的魚類，其魚鰾體積減小，而相對腸道長度在食泥者中最大，這些是一些主要發現。對熱帶魚類群落的生態形態學分析也成功地將食物和棲地劃分與身體構造的差異聯繫起來，這將在 9.3.1.3 節中進一步討論。

除了剛才描述的形態特化外，魚類的感覺系統也與食物獲取的環境限制密切協調。河水的清澈度各不相同，也許在亞馬遜盆地最為明顯。白水河流因其沖積負荷而顏色很深，而黑水則攜帶很少的淤泥，但被溶解物質染成深色。前者的典型賽克盤讀數小

於 0.2 米，後者為 1-1.5 米 (Muntz 1982)。清水河攜帶的淤泥或溶解性有機物相對較少，光線穿透深度通常等於或超過 4 米。這些是截然不同的視覺環境。短波長光在淡水中的吸收相對較大，隨著光線穿透的減少而更加如此。Levine 和 MacNichol (1979) 檢視了 43 種主要是熱帶的淡水魚類，並根據視覺色素將牠們分為四組。具有強烈「短波移位」視覺色素的物種主要是晝行性的，並從水面或淺水區攝食。一些表現出典型的鯰魚行為和形態特徵的物種則處於另一極端。牠們的視覺色素對長波最敏感；此外，牠們主要是底棲的，可能在夜間或在非常混濁的水中覓食。Rodríguez 和 Lewis (1997) 確定，透明度是奧里諾科河洪氾平原湖泊中魚類物種組成的一個非常好的預測指標。在混濁的湖泊中，具有適應低光感覺的魚類，如鯰魚和刀魚佔主導地位，而視覺導向的脂鯉目、慈鯛科和鯰形目則是清澈湖泊的典型。

將溫帶地區魚類的功能群結構擴展到熱帶地區，充其量是非常初步的。未受水庫調節的大型熱帶河流擁有廣闊的側向洪氾平原，在那裡，季節性淹沒的棲地中發生了大量的魚類生產 (Welcomme 1979)。在這些系統中，外源性輸入非常重要；因此，食泥和食碎屑（通常支持最大的魚類生物量）以及掠食（通常主導物種豐富度）扮演了更重要的角色。亞馬遜廣闊的被淹森林提供了各種各樣的食物項目，包括種子、堅果、果實、花、葉、猴子糞便、眾多陸生無脊椎動物，以及偶爾的脊椎動物 (Goulding 1980)。資源的多樣性顯然有助於飲食的多樣性，而特殊的攝食適應進一步增加了攝食角色的多樣性。大型脂鯉，如坦巴基 (Colossoma)，為了壓碎堅硬的堅果，演化出了寬闊、多尖的白齒狀牙齒。一些不相關的分類群會吃其他活魚的特定部分，包括鱗片、皮膚、鰭、鰓絲和眼睛，以及整個身體的塊狀物 (Roberts 1972, Sazima 1983)。這些肉食動物的形態特化包括鋒利、前向的切割齒，以及行為特化，如攻擊性擬態。

儘管在齒列、顎形、體型和消化道方面有相當大的特化，但許多熱帶魚類在其飲食中仍表現出相當大的靈活性，這主要是由於水位季節性波動驅動的棲地和食物可利用性的變化。在奧里諾科河的兩條支流—阿普雷河和阿勞卡河中，鯰魚 *Pseudoplatystoma hemiliopterus* 主要是食魚性的，而在亞馬遜盆地，在其胃中發現了果實和種子 (Barbarino and Winemiller 2003)。Goulding (1980) 報告說，食人魚在洪水期間主要攝取種子和果實。在巴拿馬一條小溪中的季節性比較 (Zaret and Rand 1971) 顯示，與乾季相比，濕季的飲食重疊更大。乾季食物水平的降低顯然導致了該研究中更大的棲地和食物特化，Winemiller (1991) 也報告說，在上贊比西河流域，在年水位下降期間，掠食性單色鯰亞科慈鯛中存在強烈的食物和/或棲地特化。

一些熱帶物種演化出了長距離遷徙，以最好地利用伴隨雨季洪水而來的較高的初級和次級生產。*Semaprochilodus*，一種南美洲的食藻和食碎屑魚類，在漲水期間從生產力較低的黑水河遷徙到奧里諾科河和亞馬遜河生產力更高的洪氾平原去覓食和產卵。在乾季初期，幼魚向上游遷徙到黑水河，在那裡牠們被像 *Cichla temensis* 這樣的食魚者消耗 (Winemiller and Jepsen 2004)。因此，*Semaprochilodus* 的遷徙運動構成了一個縱

向的能量補貼，將在生產力更高的洪氾平原系統中累積的碳轉移到生產力較低的黑水河中。

與溫帶地區的研究相比，熱帶河流中功能群類別的比例代表性在不同地點之間變化更大。在馬查多河（Río Machado），一條位於亞馬遜南部、營養貧乏的大型清水支流，擁有廣泛的淹沒森林，本土植物食物稀少或不存在，因此刮食附生生物、浮游生物攝食和消耗水生草本植物都不重要（Goulding 1980）。在對巴拿馬九條小型（1-6 米寬）河流的乾季攝食功能群結構的研究中，得到了截然不同的結果，這些河流主要位於成熟森林中，但也包括一些受干擾的土地（Angermeier and Karr 1983）。透過對計算出的飲食重疊進行聚類分析，確定了包含 26 種魚類的七個攝食功能群。食泥者和浮游生物食者缺席，而食藻者則得到了很好的體現，這與馬查多河形成鮮明對比，對於主要為粗糙基質和明確河道的小河流來說，這是非常合理的。功能群生物量的分布隨棲地和河流特徵而變化，包括隨著河流規模的增加，水生食無脊椎動物者減少而食藻者增多的趨勢。再往下游，人們會發現以食泥者為主的洪氾平原動物群。淹沒森林支持著多樣化的食果和食種子群落，但這些生態系統在南美洲以外並不常見，也許是因為世界其他地區的淹沒森林過去曾受到人類的改造。

魚類的體型對其飲食有影響，但很難僅從體型來概括飲食，或區分溫帶和熱帶動物群。通常，較大物種中有更大比例是食魚性的，正如西非各種內陸水域魚類物種的營養組成所示（圖 8.11）。然而，最大的淡水魚類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物種，重達 300 公斤，是一種碎屑食者，巨型鱒魚也是如此（例如 *Huso dauricus*，在內陸海中報告的最大重量為 1,000 公斤）。南美洲的巨骨舌魚（*Arapaima gigas*）是一種食魚者，可達 200 公斤，其他大型物種包括印度的雜食性鯉魚（例如 *Catla catla*），以及南美洲的草食性坦巴基（*Colossoma macropomum*）。

在委內瑞拉奧里諾科河的一條草原支流中，對一個多樣化的熱帶食物網中體型和營養位置的研究，說明了基於體型的分析的複雜性和局限性（Layman et al. 2005）。由於初級消費者（食藻者和碎屑食者）表現出廣泛的體型範圍，各種體型的掠食性魚類都能夠利用食物網底層的分類群，從而為整個食物網的各個組成部分產生了相對較短、體型結構化的食物鏈。然而，由於初級消費者魚類分類群的體型範圍廣泛，在該系統的 31 種掠食性物種中，體型和營養位置之間沒有發現關係。

總之，將魚類分類為攝食功能群為理解營養結構提供了有用的見解，但需要與分類無脊椎動物功能性攝食群組（FFGs）時類似的謹慎。飲食隨年齡因體型增長而改變，隨季節因棲地和食物類型的可利用性變化而改變。即使是特定時間和地點的單一個體也可能屬於多個攝食類別。在實踐中，功能群是總結具有相似攝食角色的分類群在營養生態學上廣泛相似性的有用方式，只要其使用不掩蓋個體差異和魚類所能表現出的巨大靈活性。由於溫帶和熱帶地區資源可利用性的差異，牠們的魚類功能群也不同，

特別是在熱帶地區，碎屑食性和食泥性的作用更大。此外，與溫帶地區的研究相比，熱帶河流棲息魚類的功能群結構在不同地點之間似乎較不統一。

表 8.3 北美溫帶和南美洲熱帶地區溪流魚類的營養類群 (modified from Welcomme 1979).

攝食功能群	溫帶溪流的描述	物種出現率 (%)	對熱帶溪流的描述
食魚動物	主要以魚類和/或大型無脊椎動物為食，但也包括小型無脊椎動物。	16	食魚動物可能食用整條魚，也可能專門食用魚的某些部位。
底棲無脊椎動物 食草動物	以底棲無脊椎動物為食，主要以幼蟲為食。	33	最常見於中小流量流中
水表面和水體 覓食群	以表面獵物(主要是陸生和羽化昆蟲)和漂流物(浮游動物和底棲無脊椎動物)為食	11	森林源頭和季節性洪水期間出現的多種地表食物
廣義的無脊椎 動物覓食群	在所有深度進給	11	類似類別
浮游動物	中層水域浮游植物.浮游動物專家	3	在大的河流中具有季節性重要性
草食動物- 食碎屑動物	底棲魚類，以附著藻和碎屑為食；包括腸道較長的泥食性魚類。	7	草食性動物可分為微型植物草食動物和大型植物草食動物，以及碎屑食性動物和泥食性動物。
雜食動物	攝取各種動物性和植物性食物以及碎屑	6	類似類別
寄生蟲	體外寄生動物	3	體外寄生者(例如鯰魚)

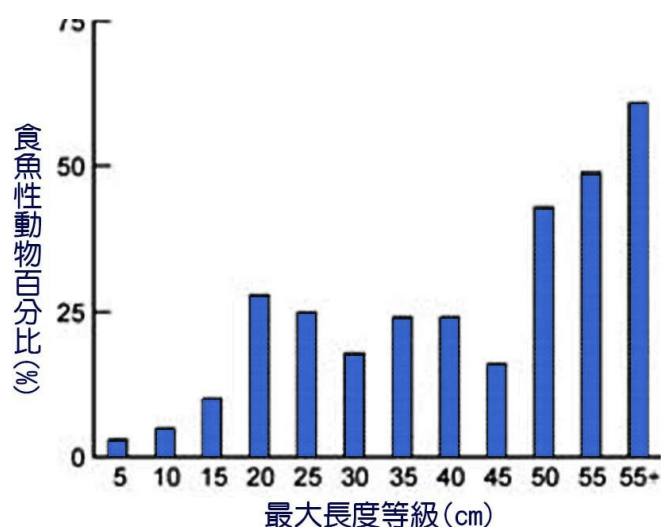


圖 8.11 在給定的最大體長等級中，西非河流中屬於食魚性的魚類百分比。(Reproduced from Allan et al. 2005a, based on analyses by RL Welcomme.)

8.3.2 其他脊椎動物

兩棲動物、爬行動物、鳥類和哺乳動物都在河流食物網中有所體現。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河流的蠃螈，以及較大河流中的食魚蛇、鳥類和鱷魚，但這也許反映了對其他群體知識的缺乏。蠃螈可以長得很大，包括東方的大鰐（*Megalobatrachus*）、北美東部的隱鰐（*Cryptobranchus*，即 hellbender）和泥鰍（*Necturus*，即 mud puppy），以及北美太平洋西北部的巨蠃螈（*Dicamptodon ensatus*）(Hynes 1970, Nickerson and Mays 1973)。牠們是無脊椎動物、其他兩棲動物和魚類的肉食動物。小型蠃螈可能是源頭河流中的主要脊椎動物掠食者。Petranka (1984) 得出結論，兩線蠃螈（*Eurycea bislineata*）的幼體是一種機會主義的通才，消耗各種昆蟲幼蟲和甲殼類動物。然而，在洞穴河流中，基於穩定同位素分析，*Eurycea* 可能是碎屑食者而非掠食者 (Simon et al. 2003)。

一些青蛙和蟾蜍的幼體在小河流中以藻類為食，少數擁有強大的吸盤，提供附著力並允許如水蛭般的機動性 (Hynes 1970)。廣泛分布於新熱帶區的蹼足蛙（*Rana palmipes*）的蝌蚪是底棲消費者，以藻類和沉積物為食，並且可以僅靠沉積物生長 (Flecker et al. 1999)。

在河流中攝食的爬行動物包括鱷目（*Crocodylia*）、許多科的蛇，特別是游蛇科（*Colubridae*，即水蛇），以及龜鱉目（*Chelonia*，即龜）。前兩組是魚類和無脊椎動物的掠食者；後者是流速緩慢的河流和河流中的雜食動物，消耗大量的無脊椎動物和魚類。獵物相對於掠食者的大小是一個常見的限制，許多掠食者隨著生長而增加其飲食的大小和廣度。俄勒岡束帶蛇（*Thamnophis atratus*）的一個水生族群在幼年時沿溪邊以小型獵物為食，但成年後，牠們消耗更多種類和大小的獵物，特別是集中於河流中段基質上的太平洋巨蠃螈的幼體 (Lind and Welsh 1994)。魚類是北美最大龜類——大鱷龜（*Macrochelys temminckii*）的主要飲食，牠擁有獨特的舌狀誘餌來吸引獵物 (Harrel and Stringer 1997)。儘管如此，牠們消耗各種植物和動物物質。即使是幼小的鱷魚，在長到約 2 米長之前，也主要以無脊椎動物為食，之後牠們變成對各種水生和陸生脊椎動物的掠食者 (Corbet 1959, 1960)，美國短吻鱷也是如此，牠們消耗魚、龜、麝鼠和兔子等獵物。Hynes (1970) 評論說，考慮到在未受開發減少其數量的熱帶河流沿岸鱷魚的豐度，牠們很可能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，美國短吻鱷（*Alligator mississippiensis*）異常豐富，基於一個間接營養效應模型，牠似乎透過捕食蛇和龜而有益於無脊椎動物、青蛙、小鼠和大鼠 (Bondavalli and Ulanowitz 1999)。

至少有 11 個目的鳥類利用河流和河流作為攝食棲地 (Hynes 1970)。許多是魚類掠食者，但有些直接以無脊椎動物為食（例如，河鳥科或 dippers, Ormerod 1985）。潛鴨也消耗大量的無脊椎動物，特別是軟體動物，儘管沉水水生植物是牠們的主要食物 (Perry and Uhler 1982)，鴨子也可以是大型植物的重要消費者 (Lodge 1991)。有許多食

魚的鳥類，但目前證據的權重表明，牠們對魚類族群沒有重大影響，除非在魚類容易被捕捉的情況下，例如在低水位條件下 (Draulans 1988)。然而，一些鳥類掠食的研究報告了對族群大小或獵物物種覓食行為的重大影響。Steinmetz 等人 (2003) 透過在一個排除區沿線懸掛塑膠鳥網，並在一個增強區沿線添加翠鳥棲木，改變了伊利諾伊州一條草原河流中大藍鷺 (*Ardea herodias*) 和帶魚狗 (*Ceryle alcyon*) 的豐度。兩種豐富的獵物——條紋鰻和中央石滾鰻的平均大小，在正常和升高的掠食壓力下減小，但在減少掠食的區域增加，這與兩種掠食者的偏好獵物大小相符，顯然是直接死亡率和獵物遷出的綜合結果。巴拿馬河流中的甲鯰受到捕魚鳥類的顯著掠食風險 (Power 1984a, b)，這導致較大的個體避免淺水區。因為這些魚是有效的草食動物，附生生物的深度分布與魚類的分布成反比。

多種哺乳動物在流水中攝食。從鼬鼬到浣熊到熊的分類群，偶爾或頻繁地消耗無脊椎動物和魚類。其他如北美水獺 (*Lutra canadensis*) 則是完全水生的，幾乎完全以水生資源為食。鴨嘴獸 (*Ornithorhynchus anatinus*)，一種在澳洲河流中夜間狩獵的動物，擁有能夠偵測無脊椎動物獵物肌肉活動的電感受器 (Scheich et al. 1986)。非常大的河流棲息哺乳動物包括南美洲和西非的食植物海牛 (Campbell and Irvine 1977)，以及以無脊椎動物和魚類為食的海豚。河豚是頂級掠食者，在亞馬遜發現的那些至少吃 50 種來自 19 個科的魚類，包括長達 0.8 米的個體 (Best and Da Silva 1989)；此外，牠們偶爾也消耗軟體動物、甲殼類動物和龜。

溯河產卵魚類向河流的季節性湧入，為許多哺乳動物物種提供了營養 (Willson and Halupka 1995)。產卵的鮭魚或其魚苗已被證明在齧齒動物數量少的年份為貂提供關鍵的食物來源 (Ben-David et al. 1997)，影響北美棕熊的體重和產仔數 (Hilderbrand et al. 1999)，甚至成為狼飲食的重要組成部分 (Szepanski et al. 1999)。

儘管不同的脊椎動物掠食者能夠採取多種狩獵策略，但大多數在形態上被限制為主要透過涉水、潛水或游泳來狩獵。涉水鳥類通常在不深於 20-30 厘米的水中捕魚。腿長和攻擊距離必然限制了牠們在更深處的成功率。潛水和掠食的掠食者，如翠鳥和蝙蝠，通常在非常靠近水面的地方捕魚，儘管翠鳥潛到 40 厘米深並非聞所未聞 (Power 1984b)，而秋沙鴨則在一米或更深的深度捕魚。游泳的掠食者通常在更深的深度捕魚，要麼是為了最小化自身的被掠食風險，要麼是，特別是如果牠們體型較大，為了有更多的活動空間。捕捉和吞嚥獵物的需要通常導致獵物大小和掠食者大小之間的大致對應，即使在能夠擴大口裂或將獵物撕成碎片的物種中也是如此。掠食者的深度範圍和大小範圍的組合，可能顯著影響河流中魚類的大小和深度分布，並可能影響生物群的其他成員 (Power 1984b)。事實上，許多脊椎動物掠食者可能透過影響其獵物的覓食地點來對河流群落產生影響。我們將在後續章節中看到，其後果可能廣泛地波及整個食物網。

8.4 次級生產

次級生產包括由微生物和動物的生長和繁殖產生的新生物量。在河流生態系統中，動物生產主要歸因於小型底棲動物、大型無脊椎動物和魚類。它代表在某個時間段內（通常是一年）由於生長和補充而產生的新生物量，並考慮到死亡造成的損失，通常以每單位面積每時間的質量表示 (Benke 1993)。生產量與生物量的比率 (P/B)，稱為周轉率 (turnover rate)（單位為時間的倒數），是衡量某個族群或群落生產力的一個指標。高的 P/B 比通常與快速的生命週期和快速的個體生長速率相關。高生產量可能是由於高的 P/B 比、高生物量或兩者兼而有之，但通常是由於高的個體生長速率和短的壽命導致的快速族群周轉 (Huryn and Wallace 2000)。

次級生產的量級可以針對特定物種在一個河段的族群、最常見的分類群，以及整個群落進行計算 (Benke 1993)。次級生產的測量需要估計單位面積的生物量，也稱為現存量 (standing stock)，以及生長速率。通常對魚類使用濕重，對無脊椎動物使用乾重或無灰乾重 (AFDM)。在具有世代族群結構的物種中，通常在每年繁殖時看到，可以透過頻繁（通常是每月）採樣個體的平均質量來獲得生長速率。當生長速率更快或世代重疊時，可能需要在實驗室中測量生長速率，通常是在一系列溫度和生命週期的不同階段。生產是質量比生長速率和族群生物量的乘積，因此影響任一生長速率（主要是溫度和食物可利用性）或族群生物量（棲地適宜性、流量波動、資源供應和掠食者）的因素都會影響生產。

對大型無脊椎動物的次級生產研究，是為了更好地理解通過族群的能量流動，並調查支持該族群的營養基礎。當對整個群落估計次級生產時，可以將其與初級生產和魚類生產的估計值進行比較，以檢視每個層級產生和消耗的能量。Benke (1993) 和 Huryn and Wallace (2000) 對全球超過 2,000 個河流次級生產的估計值提供了出色的回顧。透過假設乾重 ≈ 0.2 濕重且 ≈ 1.11 AFDM 來實現單位換算。來自小河流的研究遠多於來自較大河流的研究，很少有來自熱帶緯度的研究，年產量值變化很大，從大約 1 到 $10^3 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ 乾重。有記錄的最高值來自湖泊出口河流中濾食性蚶的密集聚集，那裡有有利的溫度和豐富的浮游生物供應 (Wotton 1988)；然而，任何超過 $100 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ 的估計值都是例外，大多數都遠低於此 (Huryn and Wallace 2000)。圖 8.12 顯示，大多數對單個物種的估計值低於 $10 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ ，許多小於 1，最高的估計值來自濾食性無脊椎動物。

對整個河流次級生產的估計相對較少且變化很大，難以一概而論。來自未受改變河流的最高值，亞利桑那州索諾蘭沙漠的 Sycamore Creek，為 $135 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Fisher and Gray 1983)。相比之下，新英格蘭被遮蔭的 Hubbard Brook 的年產量為 $4.1 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Fisher and Likens 1973)。在一些受人為富集的系統中記錄到了極高的次級生產，例如，威爾斯一條河流為 $268 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Lazim and Learner 1986)，以及 New River 一座大壩下游為 $612 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ (Voshell 1985 cited in Huryn and Wallace 2000)。在對

58 個整個大型無脊椎動物群落生產研究的總結中，Benke (1993) 發現，40% 報告的水平低於 $10 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ ，78% 報告的水平低於 $50 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ ，但只有三項研究報告的水平低於 $3 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ 。

大多數年 P/B 比傾向於落在 1 到 10 之間，偶爾有估計值在 10-100 的範圍內，還有少數更高。在功能群中，最高的生產估計值來自濾食性收集者，而撕食者和掠食者都傾向於較低的值 (Benke 1993)。超過 75% 的掠食者 P/B 估計值小於 10，推測是因為牠們相對較大的體型和長的發育期。超過 90% 的撕食者 P/B 估計值小於 10，體型大和食物品質差是可能的解釋。據記錄，擁有高品質食物供應的小型消費者可以達到非常高的 P/B 比。Benke (1998) 估計，棲息在 Ogeechee 河障礙物上的兩種搖蚊幼蟲的周轉率分別為 158 (Rheocricotopus，一種濾食-收集者) 和 258 (Polypedilum，一種採集-收集者)。Polypedilum 的周轉率是後生動物中報導的最高的，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 $58 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ ，該群體的 P/B 比為 121.5 (Jackson and Fisher 1986)。

生命週期的影響可以從世代 (生命週期) P/B 比與年 P/B 比的比較中進一步看出，前者通常在 2 到 8 之間，而後者則從可能需要 2 年或更長時間才能成熟的物種的 <1 ，到每年有多代繁殖的物種的 >100 不等 (Huryn and Wallace 2000)。淡水蚌 *Unio* 的壽命至少為十年，其年 $P/B < 0.1$ (Negus 1966)。高產量傾向於是高生長速率的結果，而非高生物量。

次級生產的估計與飲食的檢視相結合，可以為通過單個物種的能量流動提供寶貴的見解。在喬治亞州 Ogeechee 河的障礙物棲地，濾食性石蛾幼蟲 (*Cheumatopsyche* spp., *Hydropsyche rossi*, 和 *Chimarra moselyi*) 的年次級生產為 $43.5\text{-}63.9 \text{ g m}^{-2}$ 障礙物表面 (Benke and Wallace 1997)。*Chimarra* 的生產在夏季達到高峰，而 *Hydropsyche* 的生產從夏末到冬季最大，*Cheumatopsyche* 則沒有明確的模式。雜食性的 *Cheumatopsyche* 和 *Hydropsyche* 分別從動物食物中獲得 51% 和 64% 的生產，從無定形碎屑中獲得 41% 和 24%。*C. moselyi* 的生產主要基於無定形碎屑 (91%)。碎屑對生產的貢獻在 Ogeechee 河中高於在 Tallulah 河進行的另一項研究 (Benke and Wallace 1980)，顯然是因為與細顆粒有機物 (FPOM) 相關的細菌生物量更大，以及 Ogeechee 河中漂流的無脊椎動物密度更高。

一些環境因素影響生長，從而影響次級生產。溫度是影響生長最重要的變數，在物種的耐受範圍內，溫度每升高 10°C ，生長通常至少加倍。在喬治亞州一條溫水河流中研究的一種搖蚊幼蟲，在溫度高於 25°C 時日生長速率有所下降，而一種蜉蝣和一種蚬則沒有 (圖 5.18)。報導的河流昆蟲最高生長速率來自喬治亞州和亞利桑那州的溫水河流 (Huryn and Wallace 2000)。

食物的數量和品質是次級生產的主要決定因素。觀察到的最高生產值來自濾食者的密集族群，牠們從湖泊出口獲得豐富的食物供應 (Wotton 1988)。撕食者、刮食者和掠

食者更有可能受到可用資源的限制（圖 8.12）。然而，儘管其品質較低，外源性碎屑對無脊椎動物的次級生產很重要，這可以從考伊塔水文實驗室源頭河流的一項凋落葉排除研究中看出。4 年後，混合基質棲地（卵石、礫石和沙-淤泥）的總次級生產與處理前的值相比下降了 78%，這表明排除陸地碎屑產生了強烈的影響 (Wallace et al. 1999)。然而，生活在被苔蘚覆蓋的基岩上的無脊椎動物的次級生產沒有受到影響。這些是濾食者、收集-採集者和掠食者，因此較不依賴粗糙碎屑，很可能從運輸的細顆粒有機物 (FPOM) 中獲得生產。在 Hubbard Brook 實驗森林中一條被遮蔭的二級河流和一條開放冠層的五級河流中，Hall 等人 (2000) 發現，與其他系統相比，兩條河流的無脊椎動物次級生產都很低。碎屑在兩者中都支持了很高的生產比例（二級河流為 63%，五級河流為 50%），動物是第二重要的來源（分別為 27% 和 22%）。藻類的貢獻在五級河流中（22%）高於較小的河流（4%）。儘管被遮蔭和開放的河流河段在外源性與本土性能量來源的貢獻上如預期般不同，但效果相對較小。

對亞熱帶黑水河 Satilla 中障礙物、沙和泥底棲地的比較表明，次級生產在不同棲地之間可能差異很大 (Benke et al. 1984)。消費者生產在障礙物棲地中遠高於其他地方，那裡濾食者-收集者最豐富，而在由收集-採集者主導的沙和泥基質中則低得多（圖 8.13）。障礙物上的生物量遠高於其他地方（比沙上高 20-50 倍，比泥上高 5-10 倍）；然而，障礙物上的生產僅比沙和泥棲地高 3-4 倍，這表明其主要消費者（主要是搖蚊和寡毛類）的周轉率在底棲棲地中更高。

很少有研究估計熱帶河流中的無脊椎動物次級生產。在哥斯大黎加，Ramirez 和 Pringle (1998) 估計底棲昆蟲的次級生產非常低 ($364 \text{ mg AFDM m}^{-2} \text{ year}^{-1}$)，與亞熱帶和溫帶系統的估計值相比。然而，P/B 比在 5 到 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類的掠食可能解釋了這條河流中昆蟲生產低的原因。在香港一條河流中，生產高於哥斯大黎加的河流，但數值與其他系統相比仍然很低 (Dudgeon 1999)。

大多數無脊椎動物次級生產的研究忽略了小型底棲動物，而牠們的貢獻可能相當可觀。在一項對英國一條酸性河流中大於 $42 \mu\text{m}$ 的整個後生動物底棲生物的研究中，總生產 ($5.2 \text{ g m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) 是適度的，可能由於酸性條件 (Stead et al. 2005)。儘管永久性小型底棲動物僅佔總生物量的 3%，但牠們貢獻了總生產的 15%。永久性小型底棲動物的平均 P/B 為 38，遠高於後生動物群落的 7.6。當根據大小估計生產時，永久性和暫時性小型底棲動物（小型寡毛類和昆蟲的早期齡期）貢獻了總量的 51%。顯然，排除小型底棲動物可能導致對次級生產的嚴重低估。

魚類生產的研究有著悠久的定量嚴謹分析歷史，遵循了 Ricker (1946) 等人的開創性工作。從河流生態系統生產的角度來看，Allen (1951) 在紐西蘭 Horokiwi 河流的一項著名研究，引發了數十年對後來被稱為「艾倫悖論」（Allen's Paradox）的研究。褐鱒的生產，當時被相當準確地估計，大大超過了無脊椎動物的生物量和假定的生產，當時這是一個近似值。提出的答案包括地下水流帶和小型底棲動物的隱藏作用、比當

時認為的普遍值更高的 P/B 比，以及陸地補貼。然而，即使隨著核算的改進，魚類的消耗似乎至少也逼近了無脊椎動物次級生產的極限 (Allan 1983)，這引發了對是否有合理的獵物剩餘來維持其族群的懷疑 (Huryn 1996)。Huryn 能夠解釋另一條紐西蘭河流中褐鱒的食物需求，但前提是包括了河流生態系統的所有部分。表層無脊椎動物提供了消耗的大部分食物，但完整的核算包括了地下水流帶和陸生無脊椎動物，以及對幼鱒的同類相食（圖 8.14）。有趣的是，仍然沒有「剩下」的無脊椎動物生產，Huryn 認為估計中的不確定性可能解釋了足夠的個體如何存活下來以進行族群更替。因為 Huryn 的研究表明鱒魚消耗了 80% 或更多的無脊椎動物生產，他推斷，自上而下的控制對底棲獵物族群必然在他的系統中產生強烈影響，並且可能在類似的系統中也是如此。

對明尼蘇達州一條河流中鱒魚族群的長期研究，說明了生物量和生產估計在解釋族群動態方面的價值 (Waters 1999)。在一條最初僅由溪鱒棲息的河流中，一項長達 21 年的研究記錄了洪水、沉積和褐鱒的入侵如何將溪鱒的現存量從 184 減少到 4 kg ha⁻¹，生產從 171 減少到 9 kg ha⁻¹ year⁻¹。到研究結束時，褐鱒的生產為 322 kg ha⁻¹ year⁻¹，因此物種更替導致的鱒魚生產遠高於先前觀察到的。

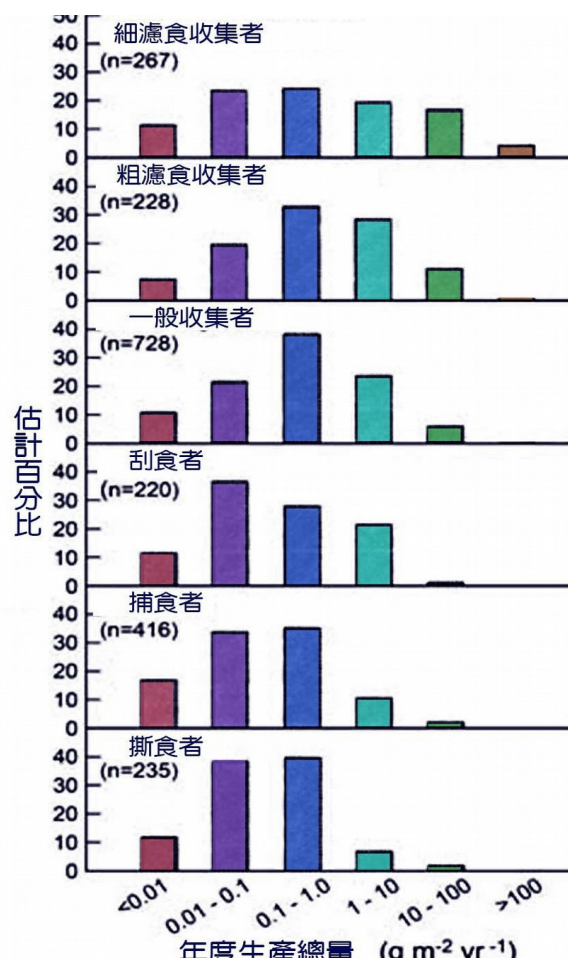


圖 8.12 溪流無脊椎動物各功能群的生產量估計範圍。(Reproduced from Benke 1993.)

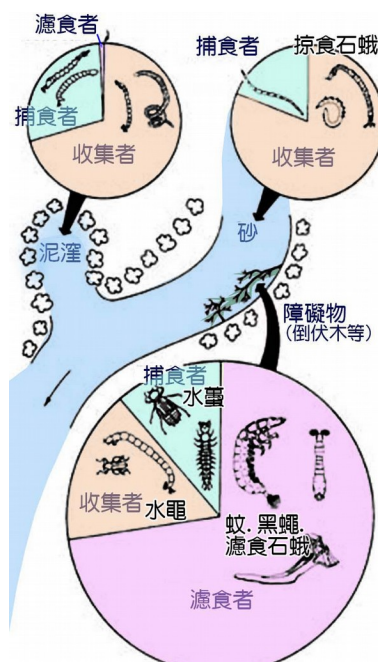


圖 8.13 喬治亞州薩蒂拉河 (Satilla River) 中，障礙物、沙地和泥地棲息地中無脊椎動物的相對生產量。以棲息地面積為基礎的相對生產量由圓圈大小表示。(Reproduced from Benke et al. 1984.)

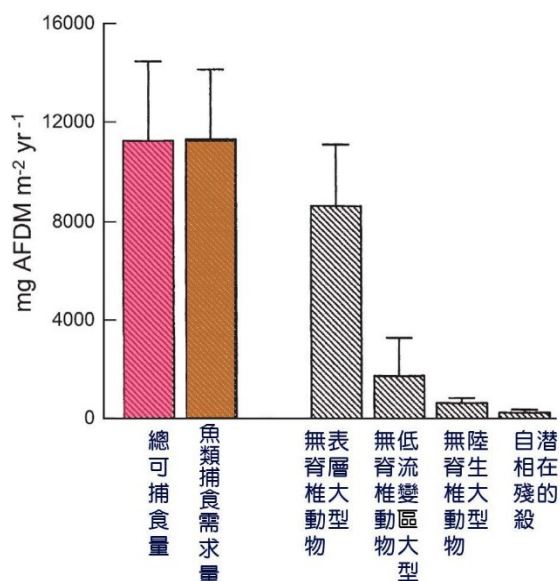


圖 8.14 鱒魚可消耗的總獵物量以及來自各種來源的可用獵物，單位為年產量。鱒魚的需求量是利用其已知的生態效率值估算的。誤差線為 95% 信賴區間。(Reproduced from Huryn 1996.)

8.5 總結

河流生態系統中的營養角色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，以及攝取和同化食物的多樣形態和生理機制。對於無脊椎動物和魚類，功能性攝食群組（FFG）和功能群（guild）的概念，透過在資源消耗的「什麼」之上添加「哪裡」和「如何」，極大地幫助了我們評估攝食角色。微生物生態學的最新進展極大地增強了我們對細菌和真菌作為顆粒有機物（POM）和溶解性有機物（DOM）消費者以及在生物膜內協同作用的方式的理解，同時，牠們在本質上也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，不僅可供小型底棲動物利用，也可供大型無脊椎動物利用。永久性和暫時性小型底棲動物是懸浮攝食者或瀏覽者，以細菌和被生物膜覆蓋的細顆粒有機物（FPOM）為食。由於小型底棲動物的體型小，人們推測微生物生產，特別是細菌和生物膜中的生產，必須經過許多食物鏈環節才能到達大型無脊椎動物，因此每一步都會耗散大量能量，以致很少有能量能到達更高的營養級。在這種情景下，微生物食物網是碳轉移的一個匯，儘管在再礦化碳和營養物質方面仍然很重要。然而，細菌生產已被證明幾乎到達所有消費者，包括魚類，這幾乎可以肯定是由于消耗了與較大顆粒相關的生物膜。與表面相關和在有機沉積物內的細菌是這條途徑最可能的候選者，儘管在較大的河流中可能發生一些與懸浮 POM 相關的細菌攝取。

大型無脊椎動物的功能性攝食群組（FFGs），根據食物來源和食物獲取機制進行分類，反映了河流中發現的四種最重要的食物資源：附生生物、粗顆粒有機物（CPOM）、細顆粒有機物（FPOM）和動物獵物。刮食者攝取附生生物，撕食者以 CPOM 為食，收集者從水體或溪床中以 FPOM 為食，而掠食者則消耗獵物。最適合晚期齡期的 FFG 為理解各種基礎資源的相對重要性提供了見解。在這些攝食群組中的每一個中，都看到了不同程度的進一步攝食特化。撕食者在如何攝食 CPOM 上有所不同，以致於葉片可能以特徵性的方式被骨骼化，牠們的消化能力也不同，其中甲殼類動物和軟體動物傾向於比昆蟲更特化。刮食者包括刮食者，其特化的口器允許移除緊密附著在基質上的藻類，而瀏覽者則有更適合刷拭藻類鬆散上層的口器。少數有穿刺式口器，讓牠們能夠吸食細胞液。濾食者演化出了精巧的食物捕捉裝置，如扇、網和剛毛，導致了按顆粒大小和棲地的特化。收集-採集者的碎屑攝食是一種常見的攝食模式，並且可能在早期齡期很普遍；然而，對這種攝食角色的特化適應受到的重視較少，也許也很少。無脊椎動物掠食者擁有各種適應來偵測其獵物，其中機械偵測似乎很常見，並且可以分為搜索與伏擊的狩獵風格。獵物和掠食者體型之間的關係強烈影響哪些獵物被消耗，因此獵物的大小和多樣性通常隨掠食者體型的大小而增加。

魚類的功能群透過結合吃什麼和在哪裡消耗（例如，中水層與底棲食無脊椎動物者）來分類攝食角色。在溫帶地區，相對較少的魚類是草食性的，因此群落的大多數

成員屬於各種食無脊椎動物者的類別，或者是食魚者。在魚類的口器、消化能力和偵測獵物的感覺方式上，可以看到大量的功能特化。熱帶地區的魚類表現出高的物種和高的功能多樣性，並包括更多在消耗藻類、泥和軟泥方面的專家。魚類的體型對魚類攝食角色有重要但複雜的影響。儘管食魚者平均比其獵物大，但最大的淡水魚類包括碎屑食者以及食魚者。至少在熱帶河流中，證據表明掠食性魚類存在於各種體型中，因此通常處於相對較短食物鏈的頂端。所有綱的脊椎動物在河流食物網中都有代表。蟒蛇可能在無魚的源頭河流中扮演頂級掠食者的角色，爬行動物和鳥類在某些情況下可能是重要的掠食者，而令人驚訝的是，包括陸生物種在內的多種哺乳動物會機會性地利用水生生產，特別是洄游魚類。

次級生產量化了在考慮到死亡率後，透過生長和繁殖，在單位面積和時間內新生物量的產生。高的次級生產是由於高的生物量或高的族群增長率導致的高生物量替換率，因此取決於溫度、資源以及所有影響族群成功的因素。透過將次級生產的估計與飲食研究相結合，可以將消費者生產的量級與維持它的初級或次級生產聯繫起來。在鱒魚河流的案例中，似乎食物鏈頂端的消耗能夠移除其下所有的生產，這表明較低營養級受到自上而下的控制。

第九章 物種互動

河流河段內的物種組合形成一個連結與互動的網絡，其強度與受影響的物種數量各不相同。藻類和碎屑等基礎資源，以及相關的微生物，支持著更高階的消費者，包括草食動物、掠食者和寄生生物。資源的可得性可以限制消費者的豐度（稱為由下而上的控制），而消費者可以調節較低營養階層獵物的豐度（稱為由上而下的控制）。物種經常為了相同的有限資源（如食物或空間）而競爭，成功的競爭者能夠在組合中保有一席之地，而較不具攻擊性或效率較低的物種則可能被排除。食草動物與藻類、掠食者與其動物獵物，以及競爭物種之間的互動，構成了將食物網中物種集體連結在一起的主要聯繫。本章重點探討這些連結的生態後果與複雜性，而第十章則探討最終決定哪些物種能共存，進而影響河流群落結構的力量。

9.1 草食作用

初級生產者，包括藻類、藍綠菌、苔蘚植物和維管束植物，是河流食物網中重要的基礎資源。如第六章所述，大型植物在進入碎屑庫之前，受到的啃食壓力相對較小，而浮游植物在大多數自由流動的河流中扮演的角色也相對次要。無脊椎動物、某些魚類和少數兩棲類幼蟲對底棲藻類的啃食，是河流中最主要的草食作用途徑，也獲得了最多的研究。底棲藻類的分布、生長形式和營養價值各不相同，而啃藻者刮食和瀏覽這些食物供應的方式也不同（見 8.2.3 節）。因此，哪些藻類被消耗，反映了它們對特定啃藻者的脆弱性，也可能涉及偏好的層面。啃藻者可能對藻類產生多種影響，包括減少其豐度、改變組合組成，甚至透過移除衰老細胞和回收養分來刺激藻類生長和整體生產力 (Feminella and Hawkins 1995, Steinman 1996)。

9.1.1 啃藻者對食物供應的反應

藻類的分布是斑塊狀的，從單一基質表面的最小尺度，到石頭與石頭之間的中等尺度，再到河流中開放與有遮蔽區段等更大尺度。雖然一些草食動物可能基本上是隨機覓食，但能夠感知並回應這種斑塊性的能力應該是有利的。Richards 和 Minshall (1988) 在一條高山河流中研究了小尺度下的啃藻者分布，他們使用天然石頭，根據對附生藻類豐度的視覺評估進行挑選，並在某些情況下刮除石頭以產生不同寬度的斑塊。這些石頭被放回河流中的玻璃觀察箱下，然後透過攝影確定昆蟲的存在。在一到兩天內，蜉蝣 (*Baetis*) 集中在附生藻類豐富的斑塊中。

在更大的空間尺度上，也可以看到啃藻者對附生藻的類似反應。Fuller 等人 (1986) 用黑色塑膠布遮蔽了一段 20 公尺長的淺灘，4 週後葉綠素 a 的含量降至 $<0.1 \text{ mg cm}^{-2}$ ，而未遮蔽區段的含量則在 1 到 6 mg cm^{-2} 之間。蚋 (*Simulium*) 的幼蟲數量略有增加，有幾個分類群沒有明顯變化，但蜉蝣 (*Baetis*) 在遮蔽區段的數量遠少於開放的對照組。移除一半的遮蔽塑膠布後，僅 11 天，葉綠素 a 的含量就恢復到與開放河流相似的水平，蜉蝣 (*Baetis*) 的密度也大大增加。留在遮蔽區段的蜉蝣體型較小，這表明食物供應減少，也顯示出一種令人驚訝的不願離開去尋找更豐饒牧場的現象。未受影響的分類群（如蚋 *Simulium* 和幾種甲殼類動物）推測是依賴其他食物來源。在紐西蘭一條河流中進行的類似實驗 (Towns 1981) 未能影響任何動物群，這被視為在某些情況下，生物膜和相關微生物是最重要能量來源的證據。

在更大的空間尺度上，如河流區段或整個河流，啃食動物已被證明會對資源可得性的變化做出反應。在一條流經近期被皆伐區域的小溪中，蜉蝣 (*Baetis*) 的生產量大約是對照地點的 18 倍，在穩定的基質上，差異甚至更大 (Wallace and Gurtz 1986)。蜉蝣的腸道主要含有矽藻，從開放樹冠河流中估計的腸道飽滿度是森林河流的兩倍。雖然各地的藻類細胞密度變化不大，但根據蜉蝣 (*Baetis*) 的生產量和預計的食物消耗量估算，附生藻的生產量在開放地點幾乎是森林地點的 30 倍。隨後的森林再生導致樹冠閉合，6 年後，蜉蝣 (*Baetis*) 的數量變得稀少得多，附生藻的生產量也下降了十倍。由於皆伐影響了整個河流，推測其機制是族群增補而非重新分布。事實上，蜉蝣 (*Baetis*) 的反應遠大於其他蜉蝣，這表明其短暫的世代時間使其能夠迅速增加族群規模，以利用新出現的資源。

啃藻者可以透過行為機制在小尺度甚至相對較大的尺度上集中於食物豐富的地點，這種非隨機的覓食行為已在啃食附生藻的脊椎動物和無脊椎動物中得到證實。在實驗室的微觀世界中，含有來自附近河流帶有藻類的岩石，當藻類生物量均勻分布時，蜉蝣 (*Baetis*) 的分布是無選擇性的，但當藻類生物量不均勻分布時，牠們會聚集在食物豐富的岩石上 (Alvarez and Peckarsky 2005)。對石蠹 (*Dicosmoecus*) (Hart 1981) 和蜉蝣若蟲 (*Baetis*) (Kohler 1984) 的覓食行為進行的詳細分析表明，這些昆蟲在附生藻豐富的斑塊中花費的時間遠多於隨機移動模型所預期的。當單一個體 *Dicosmoecus* 進入附生藻豐富的區域時，前足的收集動作和下顎刮食的速率都會增加。此外，整體的移動速率減慢，個體在到達斑塊邊界時傾向於轉回。因此，在豐富斑塊中花費的時間是隨機預期的 2-3 倍。

感知食物供應空間異質性並透過簡單的移動規則做出反應，從而將覓食集中在高回報區域的能力，被稱為「區域限制搜尋」(area-restricted search)。當附著在人造基質上的附生藻被刮除，形成僅覆蓋基質表面 20% 的棋盤格圖案時，蜉蝣 (*Baetis*) 將高達 80% 的時間花在食物斑塊中 (Kohler 1984)。透過比較搜尋的區域與包圍其移動序列的最小區域，Kohler 確定這些蜉蝣非常徹底地搜尋了食物豐富的斑塊。此外，離開斑塊

後的搜尋行為受到斑塊品質的影響。離開高品質斑塊後，搜尋強度顯著增加，表現為與離開低品質斑塊後的移動相比，搜尋的徹底性更高，移動速率更低（圖 9.1）。

每當高度移動的草食動物集中在藻類資源豐富的地方時，擁擠可能會降低單一個體啃藻者的回報率，使其大致相當於在生產力較低但較不擁擠的區域所能獲得的回報。一個可能的結果是，啃藻者的豐度和生物量會與藻類生產力成比例增加，但每個個體的覓食收益大致保持不變。Power (1983) 在巴拿馬一條河流的水池中觀察到甲鯰在不同水池間的分布正是這種模式。有遮蔭的水池生產力較低，支持的草食性魚類豐度和生物量也較低，而開放水池則相反。然而，個體的生長速率在整個資源梯度上是相似的（圖 9.2）。個體在水池間的移動，類似於蜉蝣 (*Baetis*) 和石蠹 (*Dicosmoecus*) 在更小尺度上的覓食行為，推測導致了這種被稱為「理想自由分布」(ideal-free distribution) 的模式。

總之，啃食動物會對附生藻豐度高的地點做出反應，包括分布上的轉移，以及在條件持續的情況下，透過族群增補。這些啃藻者的集中，既可能減少也可能增強附生藻分布和豐度的變異，且如下一節將看到的，還會影響附生藻組合的組成和外貌結構。

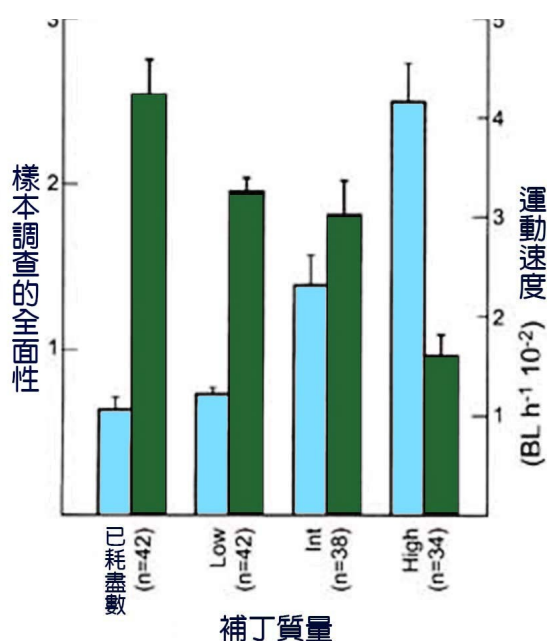


圖 9.1 斑塊品質（附生生物細胞密度）對 *Baetis* 離開斑塊後立即搜尋行為的影響。搜尋的徹底性（空心長條）隨著斑塊品質的提高而增加，而移動速率（實心長條）則隨之降低。BL 是身體長度。(Reproduced from Kohler 1984.)

9.1.2 啃藻者對附生藻的影響

草食動物透過直接消耗、物理性破壞藻墊，以及間接途徑（特別是養分再生）來影響附生藻。啃食研究通常報告附生藻生物量的減少、組成上的改變（包括上層結構的減少），以及根據啃藻者身份的不同而產生的顯著差異效應 (Steinman 1996)。除了這些結構性變化，啃食還能引發功能性變化，包括更旺盛的細胞生長和增強的養分可得性，儘管這些反應因情境而有很大差異。前一節探討了附生藻的分布影響草食動物分布的證據——即資源對消費者的「由下而上」效應。現在我們轉向草食作用對藻類的「由上而下」影響。是由下而上還是由上而下的控制佔主導地位，取決於時間、地點和環境條件，且這兩種模式並非相互排斥。啃藻者與附生藻之間的互動已透過多種實驗方法進行研究，包括實驗室河流和野外實驗 (Lamberti et al. 2006)。前者具有實驗控制的優勢，可以操縱啃藻者的密度和物種、啃藻者引入藻類演替的時間點，以及光照和養分等環境變數。野外實驗的實驗控制較少，但條件更自然。一種方法是將已附著底棲藻類的瓦片放置在升高的平台上，從而在某些情況下限制所有啃藻者的接近，或至少是那些游泳和擴散能力較差的啃藻者。放置在溪床上的圍籬提供了更大的控制，可以輕易地放置在陽光充足或陰暗的環境中，或放入不同的物種和體型等級，儘管改變的水流和增加的沉積可能導致不希望의副作用。供應電流的小方塊或圓環通常能有效排除較大的草食動物，包括魚類、蝌蚪和蝦，並避免了籠子的不良副作用。

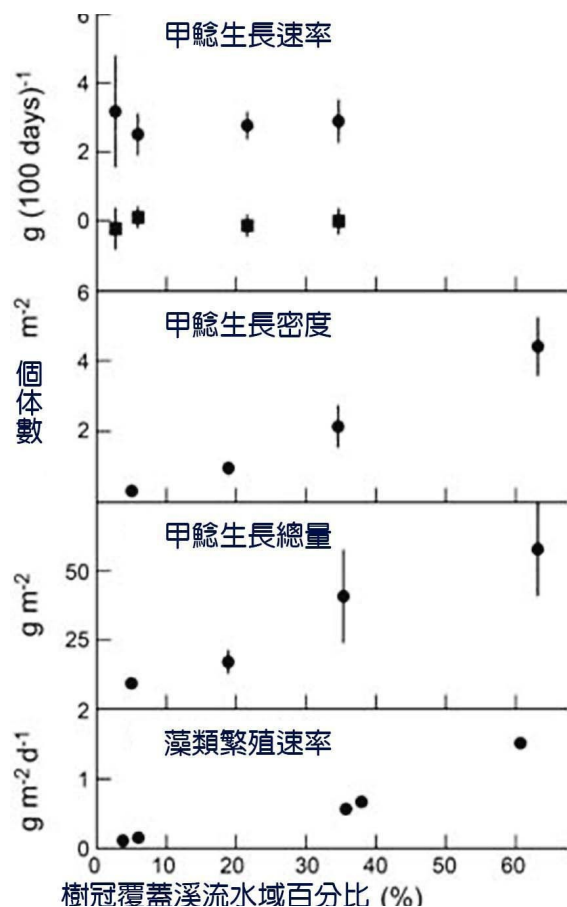


圖 9.2 證明甲鯰科鯰魚 *Ancistrus* 符合理想自由分佈的證據。藻類生產力隨著林冠開放度的增加而增加。鯰魚的密度和生物量與藻類生產力成比例增加，但生長速率（*，雨季；j，乾季）保持不變。圖中顯示了兩個標準誤差。(Reproduced from Power 1983.)

9.1.2.1 結構性反應

許多不同的啃藻者，包括螺類、蝦、石蠹、蜉蝣和搖蚊幼蟲、蝌蚪和魚類，都曾被記錄到會因草食作用而減少藻類生物量 (Steinman 1996)。在多項研究中，螺類和石蠹幼蟲已被證明是附生藻的高效啃藻者，牠們共同的特點是個體較大、移動相對緩慢，並配備了刮食性的大顎或齒舌。在加州一條河流中，當使用高於溪床的瓦片排除旋石蠹 (*Helicopsyche*) 後，附生藻的生物量相對於對照基質增加了約 5 至 20 倍 (Lamberti and Resh 1983)。在蒙大拿州一條河流中，凡士林屏障有效地將亮石蠹 (*Glossosoma*) 排除在石頭表面之外，導致藻類細胞計數增加了五倍 (McAuliffe 1984a)。由於在這兩項研究中，包括蜉蝣和搖蚊在內的更具移動性的啃藻者未受此操作影響，結果顯示這些啃藻者是無效的。Lamberti 等人 (1987) 比較了蜉蝣 *Centroptilum elsa*、石蠹 *Dicosmoecus gilvipes* 和螺類 *Juga silicula*，他們分別將其描述為瀏覽者、刮食者和銼食者。

實驗室河流接種了藻類刮取物，9 天後以大約自然的密度加入消費者，並監測了 48 天的附生藻墊發展。蜉蝣的影響輕微且僅限於直徑小於 2 公分的小斑塊，但 *Juga* 產生了顯著影響，而 *Dicosmoecus* 的影響更大。然而，其他研究發現，啃食性蜉蝣能夠限制底棲藻類。一項實驗將蜉蝣 *Ameletus* 以實際密度封閉在含有天然溪床材料的有機玻璃室中，結果顯示附生藻的現存量顯著減少，即使在 0.5 倍環境密度下也是如此 (Hill and Knight 1987, 圖 9.3)。另一種可能是，整個草食性無脊椎動物群體在總體上具有顯著影響，但這可能難以從對單一物種的研究中確定。當科羅拉多州一條山區河流中 50 平方公尺範圍內的所有草食性無脊椎動物，透過通常用於採集魚類的便攜式設備每日電擊而減少時，與對照河流相比，藻類生物量顯著增加 (Taylor et al. 2002)。在草食性魚類豐富的地方，牠們被發現對底棲初級生產者有相當大的控制力。排除食石鮎 (*Campostoma*) (由於食魚性魚類的存在) 導致絲狀藻類的生長，而引入的 *Campostoma* 則導致藻類生物量迅速下降 (Power and Matthews 1983)。熱帶河流通常含有多種啃食性魚類，以及食藻的昆蟲、軟體動物、甲殼類動物和兩棲類幼蟲。

強烈的啃食壓力不僅可能減少附生藻的總生物量，還可能改變其組合的結構和分類組成。底棲藻類呈現多種生長形式，包括平臥和低矮的物種、直立和有柄的物種，以及絲狀生長形式 (圖 6.1)；此外，不同的啃藻者最適合消耗一層或多層。許多蜉蝣物種最有效地瀏覽附生藻墊鬆散附著的外層，而石蠹幼蟲和螺類的刮食和銼食口器使其能夠消耗緊密附著的藻類。絲狀藻類似乎因其大小和質地而能逃避大多數無脊椎動物啃藻者的啃食，儘管它們可能在其早期生長階段被消耗 (Dudley and D'Antonio 1991)。然而，藻絲對於溫帶河流中的食石鮎和熱帶河流中的多種草食性魚類等啃食性魚類來說可能非常脆弱。

在幾乎所有排除草食性無脊椎動物的實驗中，一個明顯的效應是底棲藻類組合中大型、鬆散或上層成分的減少，以及小型、緊密附著細胞相對比例的增加 (Steinman 1996)。絲狀綠藻和藍綠藻的增加也可能發生，以及特定物種的變化。Steinman 等人 (1987) 提供了一份特別詳細的報告，描述了實驗室河流中藻類組合對四種不同密度的 *Juga* 和 *Dicosmoecus* 的反應。在為期 32 天的研究中，未被啃食的河流形成了厚厚的附生藻墊。首先是 *Synedra* 的花環狀群體和 *Characium* 的聚集體建立，然後隨著其他矽藻 (*Scenedesmus*、*Achnanthes*、*Nitzschia*) 斑塊的發展，組合變得更加異質，接著是絲狀綠藻 *Stigeoclonium tenue* 和藍綠藻 *Phormidium uncinatum*。啃食導致 *Characium* 嚴重減少，其密集的聚集體顯然使其變得脆弱，*Scenedesmus* 也同樣減少。相比之下，*Achnanthes lanceolata* 和 *S. tenue* 在草食作用下的代表性增加，前者是因為它是緊貼生長的，後者則是因為其平臥的基部細胞很少被啃食，並可能因上層細胞被移除而受益。

附生藻墊的哪些部分受草食作用影響最大，可能因啃藻者的物種及其覓食方式而異。前述的螺類和石蠹對底棲藻類組合造成了大致相似的改變。然而，兩種草食動物也可能產生截然不同的影響，正如 Hill 和 Knight (1987, 1988) 在比較石蠹 *Neophylax* 和蜉蝣 *Ameletus* 時所證明的。鬆散層和緊貼層被分開取樣，*Ameletus* 主要影響前者，導致

包括 *Surirella spiralis* 和幾種 *Nitzschia* 在內的可動矽藻減少。*Neophylax* 影響了兩層，但其主要影響是透過減少一種特別大的、緊貼的矽藻的豐度，這種矽藻構成了總附生藻生物體積的大部分。

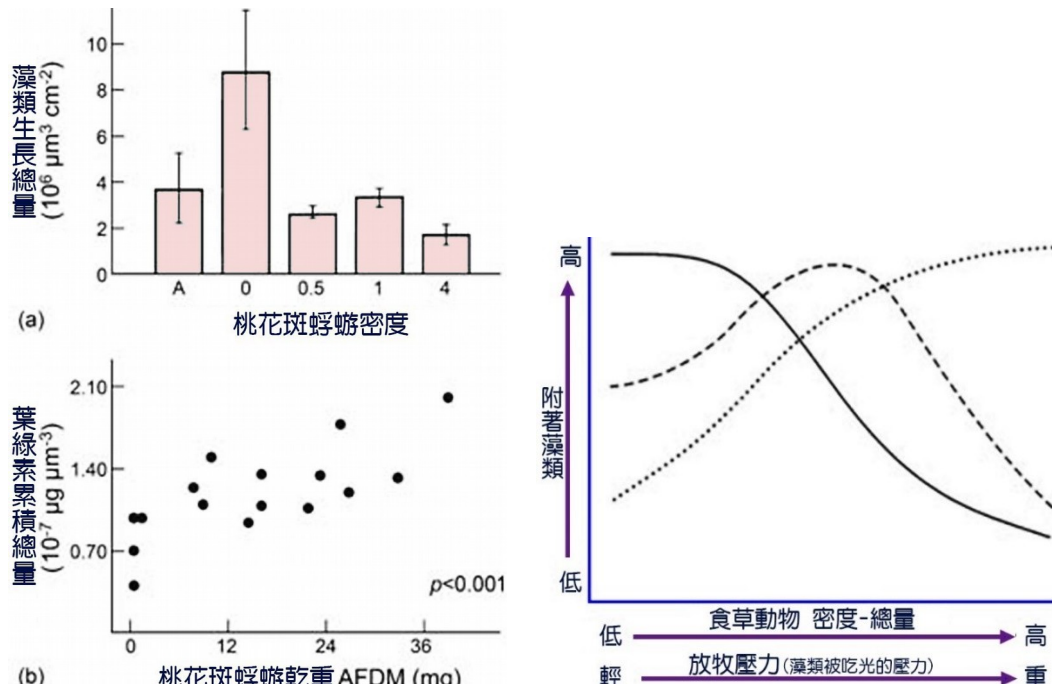


圖 9.3 蜉蝣 *Ameletus* 的密度對附生生物現存量和品質的影響。(a) 不同啃食條件下的附生生物豐度。A：河床上的環境密度；0：零密度籠；0.5、1 和 4：分別為 0.5 倍、1 倍和 4 倍自然密度的籠子。葉綠素 a 和無灰乾重的結果相似。請注意，即使是低密度的刮食者也會減少藻類生物體積。(b) 每單位生物體積的葉綠素 a 比例隨著 *Ameletus* 生物量的增加而顯著增加。(Reproduced from Hill and Knight 1987.)

圖 9.4 附生生物屬性與食草強度之間關係的理論預期。附生生物生物量隨食草強度增加而下降的觀點似乎得到了證據的充分支持，一些研究也記錄到隨著啃食增加，單位生物量的光合速率更高。在中等食草水平出現的總初級生產高峰很大程度上是推測性的。(Reproduced from Lamberti and Moore 1984.)

9.1.2.2 功能性反應

以面積為基礎的初級生產量通常會因啃食而下降，直接原因是現存的生物量減少了 (Steinman 1996)。然而，在某些情況下，啃食可以刺激特定面積的初級生產量。可能的解釋包括分類群的轉變、啃藻者釋放的養分，以及因移除上層結構而減少對下層的遮蔽。由於啃食導致特定面積或生物量的初級生產量增加是合理的，因為移除衰老細胞應會留下更多比例的旺盛細胞，這些細胞能更好地獲取光線和養分。因此，雖然草食作用的增加可能導致附生藻生物量下降，但細胞特定的光合作用速率可能會增加。結

果，特定面積和生物量的初級生產量可能在適度的啃食壓力下達到最高（圖 9.4）。在實驗室河流研究中，McIntire 和 Phinney (1965) 發現，在低生物量時光合作用速率最高，他們將此歸因於較少的遮蔽和衰老。但需注意的是，這種效應在實驗室河流中可能被誇大，因為在實驗室中，初始定殖和快速生長，隨後是衰老和脫落，現象尤其明顯。同樣使用實驗室河流，Lamberti 等人 (1989) 觀察到在低和中等光照水平下，啃食對淨初級生產有刺激作用，但在高光照水平下則無，且這種作用發生在發展了數月而非數週的附生藻組合中，他們將此歸因於分類群的轉變、啃藻者釋放的養分，以及因移除上層結構而對下層帶來的好處。儘管這個想法很吸引人，但來自多項研究的證據尚無定論，至少部分原因是量化細胞和生物量特定速率的困難 (Steinman 1996)。

對附生藻的草食作用可以改變養分循環的速率，可能是因為生物量降低而減少了對養分的需求，也可能是透過刺激被啃食族群的生長速率，以及改變藻墊特性從而影響擴散速率來增加需求。由於藻類在磷 (P) 限制下產生的一種酵素水平在被啃食的組合中低於未被啃食的組合，Rosemond 等人 (1993) 推斷，啃食將藻類生物量降低到一個水平，使得可用的養分基本上足以滿足藻類的需求。在實驗河流中，當螺類被排除時，絲狀矽藻和藍綠菌的生物量遠大於有螺類存在時，結果是在未被啃食的藻墊內磷的再循環率很高，而在強烈啃食壓力下，從水體中吸收磷的速率很高 (Mulholland et al. 1994)。這意味著養分限制可能隨著附生藻生物量的增加而增加，並且隨著附生藻墊的累積，養分的主要來源可能會發生轉變。

由於初級生產者和動物消費者，特別是草食動物，需要氮 (N) 和磷 (P) 來滿足其生長需求，因此無機形式以及生產者和消費者生物量中的碳/氮/磷 (C/N/P) 比例，為跨越營養階層的養分限制提供了洞見。在養分限制條件下生長的自營生物，其生物量中會形成高的碳與養分比，這可能對消費者的生長速率造成養分限制，並影響養分排泄和再循環回初級生產者的速率和比例。養分限制對營養階層互動的潛在影響是生態化學計量學的主題領域，將在 11.3.3.3 節進一步討論。

9.1.3 干擾與草食者作用

草食動物與附生藻之間的互動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變動時減弱。大多數關於啃食的野外研究都是在低流量條件下進行的，因此不能充分代表在季節性或偶發性環境極端相關的更具物理壓力條件下的互動 (Feminella and Hawkins 1995)。這種極端情況通常被稱為干擾，通常被認為是非生物性的，但也可能包括生物性因素，如入侵物種。許多記載最詳盡的例子都涉及極端的水流。

啃食可能導致藻類組合對洪水沖刷的脆弱性降低，推測是透過減少藻墊的堆積。當實驗室河流中受到不同啃食壓力的附生藻（來自螺類 *Elimia clavaeformis*）經歷共同的沖刷干擾時，在有螺類的河流中，附生藻的大多數結構特性對干擾的抵抗力顯著高於

沒有螺類的河流 (Mulholland et al. 1991)。在科羅拉多州一條河流中，不同流速地點的啃藻者實驗性減少，揭示了啃食與水流之間的交互作用 (Opsahl et al. 2003)。45 天後，通電的瓦片上的啃藻者顯著減少，藻類生物量是對照組的兩倍多，但慢流速瓦片上更高的藻類豐度表明，啃藻者在不同流速梯度下調節藻類的能力有所不同。

9.1.4 對附生藻的由上而下與由下而上效應

大量的生態學文獻探討了食物鏈中由上而下和由下而上控制的相對重要性 (Power 1992a)。從由下而上的角度來看，由養分富集驅動的更高生產力，有可能沿著食物鏈傳播，增加消費者的生產力，並可能透過支持增加一個營養階層來延長食物鏈。掠食者的由上而下效應通常會減少其獵物的豐度，這對食物鏈下一級的營養階層有利。當掠食者減少啃藻者，導致藻類增加時，這種模式被廣泛觀察到。當這種效應跨越多個營養階層時，它們被稱為營養級聯，並且由於某些物種可能受到更強的影響而其他物種受影響較小，其間接的後果可能很複雜。

附生藻的成員受到啃食的由上而下控制和養分可得性的由下而上控制的共同作用。兩者都可以在一個給定的生態系統中佔主導地位，並且可以單獨或協同作用。例如，高啃食壓力可以透過減少附生藻墊的厚度來抵消養分限制，從而增強水循環和養分吸收，並透過排泄回收養分。反過來，養分富集可能使附生藻能夠承受更高的啃食壓力。在某些情況下，草食作用完全壓倒了養分的任何影響。食藻鮡 (*Campostoma*) 的啃食作用非常強，以至於在施肥和未施肥的河流池中，藻類同樣被減少 (Stewart 1987)。在田納西州一條源頭河流中，螺類的啃食同樣將藻類減少到一層薄薄的、抗啃食的層次，無論是否添加養分 (Hill 1992)。幾篇關於啃藻者與附生藻互動的大量文獻的綜合分析都同意，河流附生藻的由上而下調節是普遍的，儘管幾乎所有的研究都是在溫和的環境條件下進行的 (Feminella and Hawkins 1995, Steinman 1996)。一項對 85 項研究的後設分析¹，量化了與啃藻者接觸和養分供應對附生藻生物量相關的效應大小，發現這兩個因素都有很大的影響，表明由上而下和由下而上的效應都可以很強 (Hillebrand 2002)。啃藻者的效應通常更強，Hillebrand 將此歸因於其即時性，而養分對附生藻生長的刺激作用則需要更長的時間。

如果某些藻類對啃食更脆弱或對養分反應更靈敏，那麼啃食與養分供應之間預期會存在交互作用。McCormick 和 Stevenson (1991) 透過在肯塔基州一條河流的水池中操縱圍籬內螺類 *Gonoibasis* 的密度，顯示矽藻上層對啃食敏感，但不受養分強烈影響，而作為下層藻類的 *Stigeoclonium*，對啃食更具抵抗力，僅在有啃食存在時才對養分富集有高度反應。更高的養分可得性可能是由於移除上層藻類增加了擴散，或是螺類的排泄所致。Rosemond 等人 (1993) 透過同時¹操縱螺類密度以及氮和磷的濃度，證明養分對藻類生物量（葉綠素 a、無灰乾重、總藻類生物體積）和初級生產力（特定面積和葉綠素）有正面影響，而草食作用有負面影響。啃食有利於綠藻和藍綠菌，當草食

動物被移除時，這些藻類會被矽藻覆蓋；氮和磷似乎都處於限制濃度。附生藻對啃食和養分的綜合影響反應強烈，表明由上而下和由下而上的控制都在作用於附生藻（圖 9.5）。此外，養分添加刺激了螺類的生長，這意味著由下而上的養分富集可能影響消費者營養階層。養分和啃藻者的交互作用在熱帶河流中也很明顯，其中氮和啃食性魚類的限制作用都很強 (Flecker et al. 2002)。啃藻者對藻類的生物量和組成的總體影響大於養分，但在啃藻者存在的情況下，附生藻對氮添加的反應更為顯著。藻類生產力似乎受到啃食的刺激，可能是由於沉積物的擾動，否則這些沉積物會抑制向附生藻的擴散速率。

環境條件可以與養分供應和啃藻者豐度相互作用，以決定附生藻的由上而下與由下而上控制的程度。在田納西州一條林地河流中，光照、養分和啃食都對附生藻的生物量和生產力產生了強烈的控制，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藻生物量有限制，但春季則無；在光照水平較高的季節，養分更具限制性；而草食作用在所有季節都有影響 (Rosemond et al. 2000)。

總之，來自實驗室和野外實驗的證據表明，啃食不僅減少了總附生藻生物量，還改變了組合的結構和功能特性。直接消耗、物理性破壞和養分再生都可能很重要。當我們將視野擴大到包括影響附生藻的所有環境變數，包括季節性和偶發性干擾，以及可以調節啃藻者豐度的掠食者和寄生生物時，生物組合是受多重、交互作用控制的複雜實體這一點變得越來越明顯。

¹ 後設分析 (meta-analysis) 是對先前研究的綜合，它透過將個別研究視為後續統計分析中的數據點來進行定量比較。通常會評估按實驗條件和環境變數分類的效應方向和大小。

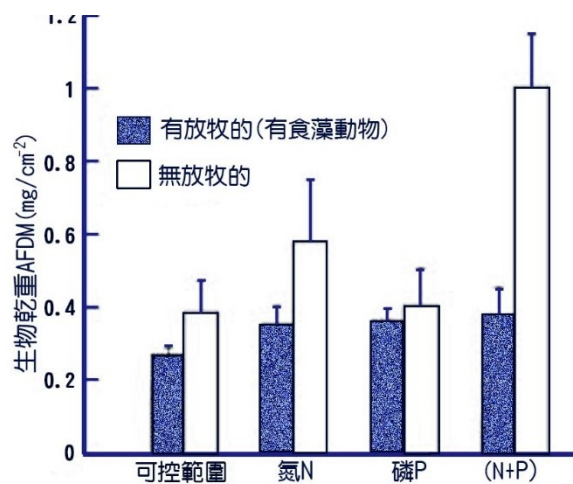


圖 9.5 在田納西州沃克支流 (Walker Branch) 溪邊渠道進行的一項實驗中，第 7 週時瓦片上附生生物的無灰乾重。Control=環境溪水；N、P 和 N+P 為養分添加；grazed 渠道包含自然密度的田螺 *Elimia clavaeformis*。誤差線為 1 個標準誤差。(Reproduced from

9.2 捕食者

掠食是無所不在的。所有異營性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面臨掠食風險。掠食的潛在影響是多樣的，包括減少豐度甚至從一個區域消除一個物種、限制棲地利用和覓食效率從而影響生長速率和降低適存度，以及透過自然選擇對持續的掠食風險產生適應。頂級掠食者可能在營養網中引發一連串의 交互作用，直接透過減少獵物豐度和改變其覓食行為來影響獵物，並間接影響與獵物作為食物或競爭者相連的其他物種。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後果。我們首先將掠食者—獵物連結視為個體之間的互動，這種互動對族群產生影響，直接透過消耗和死亡率，間接透過可能需要獵物付出一些適存度代價以求生存的行為和形態適應。然後我們將檢視掠食如何引發對整個生態系統產生後果的營養級聯。

9.2.1 掠食者與獵物的互動

所有掠食者都表現出一定程度的偏好，主要以某些物種的獵物為食。掠食者偏向消耗某些獵物多於其他獵物的方面包括其感官能力、覓食模式和獵物捕捉的行為機制。對獵物而言，許多生活方式和身體結構的方面影響了牠們的脆弱性。這些掠食者和獵物的特徵已在 8.2.4 和 8.3 節介紹過，這裡我們將詳細闡述獵物的豐度、大小、形態和行為如何塑造個體掠食者和獵物之間的互動。

9.2.1.1 脊椎掠食者

獵物的豐度和大小都是預測魚類獵物消耗量的強烈指標。對於所有類型的掠食者，所吃獵物的數量會隨著獵物豐度的增加而增加，但由於處理和攝取單個食物所需時間的限制，增加的速率會遞減。這種關係被稱為功能反應曲線。每當存在一種以上的獵物時，腸道分析通常發現，在環境中豐沛的獵物在飲食中也很常見 (Allan 1981)。然而，這種對應關係通常不是一對一的，這表明存在一定程度的偏好。獵物的選擇可能受到對比度、運動和大小的強烈影響，所有這些都使某些獵物更加顯眼。許多研究已經證實，掠食強度隨著獵物大小的增加而增加 (Metz 1974, Allan 1978)。較大的獵物預期會被偏好，因為牠們提供更大的能量回報，也僅僅因為牠們更容易被偵測到。

在脊椎掠食者中，覓食行為通常會隨著經驗和學習而改變。Ringler (1979) 發現褐鱒偏好大型獵物（黃粉蟲 *Tenebrio molitor*）勝於小型獵物（豐年蝦 *Artemia salina*）；然而，這種偏好是經過 4-6 天逐漸形成的，而且最不被偏好的獵物從未完全從飲食中被排除（圖 9.6）。魚類掠食行為因經驗而產生的變化導致更高的掠食率。搜尋通常會

因反應距離增加、游泳速度加快和路徑效率提高而改善，而攻擊延遲可能減少，捕獲成功率可能增加 (Dill 1983)。結果是傾向於專門捕食掠食者最近覓食歷史中最常消耗的獵物，並伴隨著覓食效率的提高。飢餓可以透過修改掠食行為的幾個方面來影響掠食率。隨著飢餓感的降低，搜尋也會因移動速度和反應距離的變化而減少。此外，遭遇後發動攻擊的機率下降，處理時間增加 (Ware 1972)。因此，捕獲率隨飢餓程度而變化。

環境變數，特別是那些影響獵物可見度的變數，可以顯著改變掠食率。雖然依賴視覺的掠食者可以在相當昏暗的光線下覓食，但獵物捕獲的成功率會隨著光線水平的下降而下降。0.1 勒克斯的光強度，相當於傍晚或滿月，通常是有效視覺定位獵物的下限 (Hyatt 1979)。然而，即使在我們認為是白天的範圍內，光線水平的梯度也可能具有影響力。Wilzbach 等人 (1986) 比較了來自森林河流區段的水池與來自開放（伐木）區段水池中割喉鱒的覓食情況。在開放水池中，獵物以更高的速率被捕獲，而人工遮蔽則將捕獲率降低到與遮蔽水池中觀察到的水平相同。在對應於黃昏、月光和陰天夜晚條件的不同光照條件下，實驗室中年輕大西洋鮭的覓食效率不受流速影響，直到光線水平降至 0.1 勒克斯以下，此時魚在較慢水流中捕獲獵物的效率更高 (Metcalf et al. 1997)。當提供覓食地點選擇時，幼鮭會隨著光線水平的降低而轉向流速較慢的位置。棲地特性也會影響獵物的可得性和捕獲的難易度。底棲獵物的捕獲率隨著基質複雜性的增加而下降；例如，在實驗室中覓食的杜父魚能夠更容易地從沙質底部捕獲獵物，而不是從更異質的卵石棲地 (Brusven and Rose 1981)。

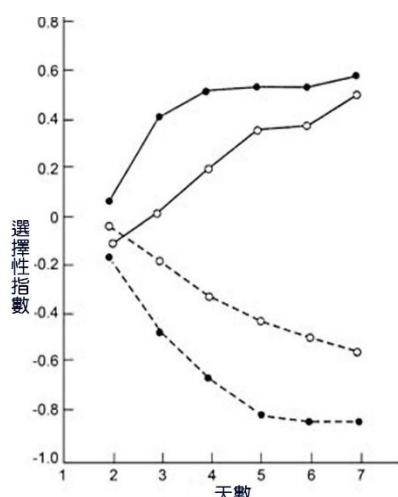


圖 9.6 在實驗室溪流中，漂流攝食的褐鱒對大型獵物的尺寸偏好。野生鱒魚以豐年蝦為食。在此實驗中，第一天僅提供豐年蝦（虛線），第二天加入較大的麵包蟲（實線）。漂流速率為每分鐘 5 隻（空心圓，低）和 10 隻（實心圓，高）。「選擇性」是根據所消耗獵物與可用獵物之關係來衡量偏好的一種指標。(Reproduced from Ringler 1979.)

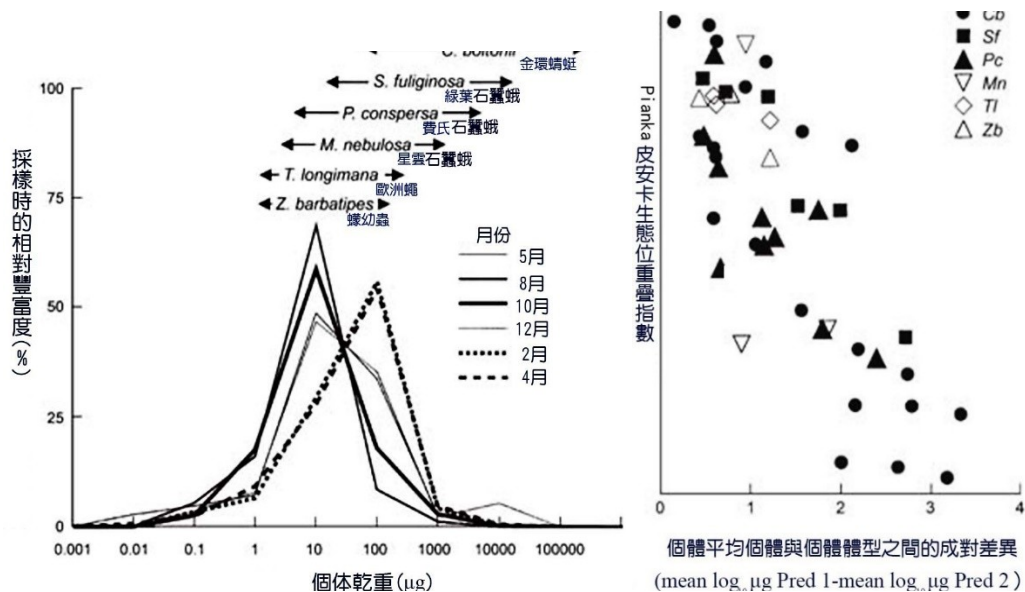


圖 9.7 英國 Broadstone Stream 在 1996-1997 年六次採樣中，底棲大型無脊椎動物的相對豐度尺寸光譜。雙頭箭頭表示六種掠食者物種的尺寸範圍。從最大到最小，掠食者包括蜻蜓 *Cordulegaster boltonii*、泥蛉 *Sialis fuliginosa*、石蠅 *Plectrocnemia conspersa*，以及三種蠓蚊 *Macropelopia nebulosa*、*Trissopelopia longimana* 和 *Zavrelimyia barbatipes*。
(Reproduced from Woodward and Hildrew 2002a.)

圖 9.8 無脊椎掠食者之間的成對食性重疊，與掠食者個體體型差異的函數關係，此處使用每個物種內各體型等級之間成對掠食者的平均對數乾重。物種代碼請參見圖 9.7。(Reproduced from Woodward and Hildrew 2002a.)

9.2.1.2 無脊椎掠食者

食物網內物種的相對體型強烈影響著營養關係，影響資源劃分、食性寬度和掠食者—獵物互動 (Warren and Lawton 1987, Chase 1999)。較大的物種可能因體型增長而擺脫掠食風險，在其生命週期的某個階段進入「體型避難所」，而較小的物種可能永遠無法長到足以逃脫掠食的大小。儘管這些陳述可能適用於所有掠食者—獵物互動，但在無脊椎動物系統中尤其如此，英國 Broadstone Stream 河流掠食者群體內廣泛的相互掠食和同類相食現象就是一個例證 (Woodward and Hildrew 2002a)。這六個物種（三種掠食性搖蚊、一種石蠅、一種泥蛉和一種蜻蜓）表現出顯著的體型差異，但由於生長，相對體型關係會隨季節變化（圖 9.7）。小型掠食者的食性最窄，當體型高度重疊時，生態棲位重疊較大，而隨著掠食者體型分化，重疊則減少（圖 9.8）。最大的掠食者 *Cordulegaster boltonii* 僅被體型較大的同類捕食，而最小的 *Zavrelimyia barbatipes* 則被所有五種較大的物種及同類捕食。每當大型物種的早期齡期與小型物種的晚期齡期共

存時，群體內掠食的方向就可能逆轉。在這個系統中，顯然，食物網結構主要受體型關係影響，儘管相遇機率和覓食模式也具有影響力。

掠食者的覓食模式會影響獵物的脆弱性，並與獵物的移動方面相互作用，影響局部的相遇率和離開率。能夠移動的獵物如果能偵測到大型、主動搜尋的掠食者接近，很可能會逃跑，因此掠食者的影響可能對移動性最差的獵物最大。這對籠式實驗來說是一個複雜因素，因為當掠食者和獵物被限制在一起時，可能會高估掠食者的影響；而當獵物可以從周圍環境逃脫或進入時，則可能會低估影響 (Wooster and Sih 1995)。對於守株待兔型的掠食者，獵物的移動性可能會因相遇率增加而導致其死亡率增加。在 Broadstone Stream 河流中，守株待兔型掠食者蜻蜓 *C. boltonii* 的掠食主要落在移動性強的蜉蝣身上，這些蜉蝣由於高的獵物交換率而未被大量消耗，但牠們的損失確實歸因於被消耗而非逃離 (Woodward and Hildrew 2002b)。在同一個系統中，結網的石蠶 *Plectrocnemia conspersa* 也被報導對移動性強的獵物影響最大 (Lancaster et al. 1991)。獵物豐度、爬行或漂流的移動方式，以及獵物移動和掠食者攻擊的速度，可能是影響與守株待兔型掠食者相遇率和捕獲成功率的其他變數。

掠食性無脊椎動物的覓食行為似乎不太受獵物可得性或先前經驗的影響，儘管有人提出掠食者會聚集在高獵物密度的區域 (Townsend and Hildrew 1978, Malmqvist and Sjöström 1980)。然而，Peckarsky 和 Dodson (1980) 發現，掠食性石蠅定殖於含有高密度獵物的籠子的可能性，並不比定殖於獵物稀少的籠子更高。Peckarsky (1985) 認為，這些掠食者缺乏任何聚集行為，可以用獵物斑塊的短暫性來解釋，因為像 *Baetis* 這樣高度移動的潛在受害者可以迅速分散。飢餓程度確實影響了石蠅 *Hesperoperla pacifica* 消耗的獵物，當牠在身體柔軟、游泳敏捷的蜉蝣 *Baetis bicaudatus* 和行動緩慢笨拙、具有多刺且堅硬外骨骼的 *Ephemerella altana* 之間做選擇時。飢餓的石蠅主要吃 *E. altana*，而飽食的石蠅則大約以相等的數量吃兩種獵物。然而，當向飢餓的掠食者提供剛死亡的獵物時，則表現出對 *Baetis* 的偏好。提出的解釋是，飢餓的掠食者對兩種獵物的攻擊是均等的，但隨著飽足感的增加，開始將攻擊限制在 *Baetis* 身上。

棲地的複雜性和避難所的可得性可以顯著改變掠食率。避難所可能是絕對的，使獵物無法被獲取，但更常見的是，它們有助於降低相遇和被捕獲的可能性。在有兩種無脊椎掠食者、四種無脊椎獵物和各種基質條件的實驗室試驗中，Fuller 和 Rand (1990) 顯示所有變數都影響了獵物的捕獲率。*Baetis* 比其他獵物（一種扁蜉、一種黑蠅幼蟲和幾種紋石蠶）更容易受害，可能是因為其移動性導致了高的相遇率。掠食者，一種石蠅和一種泥蛉，由於牠們用觸角感知獵物和追捕成功的差異，在不同基質上的掠食率也不同。基質，包括沙、混有卵石的礫石和人造草皮，透過影響相遇率以及在某些石蠶中促進更堅固隱蔽處的建造，導致了不同的捕獲成功率。儘管具體的結果可能受到實驗設計細節的影響，但這種棲地複雜性對獵物捕獲的影響可能是普遍的。

9.2.2 獵物的防禦

暴露於掠食風險是覓食和其他活動的常見後果，因此，個體將受益於那些能在維持能量攝入的同時，將掠食風險降至最低的適應性。躲避掠食者有多種形式 (Harvell 1990)，並且通常反映了在覓食機會與生存之間取得平衡的需求 (Sih 1987)。一些躲避機制無論掠食者和獵物的物理距離如何都起作用，旨在降低攻擊發生的可能性，而另一些則用於挫敗攻擊和捕獲。反掠食特徵可以是固定的，如保護性盔甲或不變的夜間活動；也可以是由掠食者的存在所誘導的，如在觸覺或視覺接觸後逃跑，或當水媒化學物質揭示掠食者存在時感知到「死亡氣息」(Kats and Dill 1998)。靈活的掠食者躲避需要一定的評估風險和逃脫的能力，因此當這些條件不滿足時 (Dill 1987)，或者在失去覓食機會方面的代價不大時 (Dixon and Baker 1988)，固定的反應可能更受青睞。由於掠食很少能完全被忽視或消除，對威脅敏感的掠食者躲避行為應該是解決覓食與避免被吃掉之間權衡的普遍方案 (Lima and Dill 1990)。

許多例子證明了水生生物中反掠食適應的普遍性。Cooper (1984) 發現，當沒有鱒魚時，成年水黽 (Gerridae) 會佔據河流池的所有區域，但只在有鱒魚的池邊活動。當從一些池中移除鱒魚並轉移到沒有鱒魚的其他池中時，水黽的分布會相應調整。同樣地，作為小口黑鱸等魚類的偏好獵物，幼年克氏原螯蝦 *Orconectes propinquus* 會避開開放的沙質基質，那裡有體型更大、更不易受攻擊的螯蝦 (Stein and Magnuson 1976)。許多河流魚類會避開高風險高回報的棲地，而是在利潤較低但掠食風險較小的斑塊中覓食 (Cerri and Fraser 1983, Power 1984a)。

Peckarsky (1996) 描述了蜉蝣物種不同的掠食者躲避症候群，她將其與移動性和掠食風險的連續體聯繫起來。在洛磯山脈的鱒魚河流中，掠食性石蠅高頻率地消耗游泳的蜉蝣 *Baetis*，較低頻率地消耗附著在表面的扁蜉科 *Epeorus* 和 *Cinygmula*，而最少消耗底棲爬行的 *Ephemerella*。敏捷的 *Baetis* 在遇到敵人時會迅速離開，利用水體作為逃生路線，並為此犧牲覓食機會，而扁蜉科則較不易因相遇而漂流。*Ephemerella* 具有多刺且堅硬的外骨骼，在與掠食性石蠅接觸時會拱起身體，這似乎是其主要的防禦反應，而非逃跑。

9.2.3 掠食對獵物族群的影響

易受食魚性魚類攻擊的魚類體型等級和物種，其掠食者和獵物的豐度之間經常呈現反向關係，或表現出不重疊的分布模式。對千里達熱帶河流中 86 個池塘地點的魚類組合調查提供了案例，其中廣泛分布的鱗魚 *Rivulus hartii* 單獨出現，也與其他物種以各種組合出現 (Gilliam et al. 1993)。其分布與食魚性魚類 *Hoplias malabaricus* 大致互補，且在與其他物種共存的地點，其豐度僅為基於 *Rivulus* 單獨存在池塘預期豐度的約三分之一。類似地，試圖記錄無脊椎動物族群與掠食自然變異之間的負向統計關聯，其成

功程度不一。對英格蘭南部三條不同酸度河流的採樣顯示，魚類與掠食性無脊椎動物之間存在反向相關 (Hildrew et al. 1984)。Reice 和 Edwards (1986) 發現，在瀑布下游（有鱒魚）和瀑布上游（無鱒魚）的河流區段，無脊椎動物的豐度沒有差異。在芬蘭中部對 18 條有鱒魚的河流和 6 條無鱒魚的河流進行比較，*Baetis* 的密度在無鱒魚的河流中高出五倍，搖蚊幼蟲在有鱒魚的河流中有不顯著的較高豐度趨勢，而帶鞘的石蠅幼蟲則沒有差異 (Meissner and Muotka 2006)。

幾項比較鱒魚總獵物消耗量與獵物生物量和生產量的研究得出結論，掠食者消耗了幾乎所有可用的獵物生產量 (Allan 1983, Huryn 1996, 8.4 節)。雖然證明一個營養階層產生的所有能量都被上一級營養階層消耗，並不是由下而上或由上而下控制的確切證據，但它確實表明，被掠食者消耗是該營養階層的主要命運。在洛磯山脈一條河流的幾個地點，石蠅是最豐富的無脊椎掠食者，其估計的獵物消耗量大約是歸因於鱒魚的一半，這表明無脊椎掠食者的影響明顯小於魚類 (Allan 1981, 1983)。另一方面，當沒有魚類時，無脊椎掠食者消耗掉較低營養階層的所有次級生產量似乎是合理的。事實上，在一個沿海河流中，掠食性無脊椎動物消耗了幾乎所有的碎食者生產量 (Smith and Smock 1992)，在美國東南部的小型無魚河流中，無脊椎掠食者的消耗量也很高 (Hall et al. 2000)。

使用小型籠子以及圍欄並移除大河流段的魚類來操縱魚類豐度，在一些研究中顯示對無脊椎動物豐度有影響，而在其他研究中則無變化。在北卡羅來納州的河流中，Reice (1983) 放置了裝滿基質的小金屬籃，有些有頂蓋以防止魚類進入，有些則沒有，結果報告底棲大型無脊椎動物族群幾乎沒有變化。Flecker (1984) 使用野外圍籬設計，記錄到一些底棲無脊椎動物的數量因一群主要為杜父魚 (*Cottus*) 和圓吻鰻 (*Rhinichthys*) 的食無脊椎動物者而減少。裝有基質的籃子被放置在含有 0、3、6 或 12 隻杜父魚的圍籬中，而開放的籠子則作為允許魚類自由進出的額外處理，從而代表自然的掠食水平。搖蚊科和石蠅 *Leuctra* 的豐度隨著魚類掠食強度的增加而顯著減少，而其他昆蟲分類群則未受影響。在一個暖水、軟底質河流中，將小溪 chub *Semotilus atromaculatus* 圈養在 0.5 平方公尺的區域內，減少了總無脊椎動物的豐度 (Gilliam et al. 1989)。寡毛綱和等足目受到強烈影響，而搖蚊幼蟲和蛤蜊則沒有反應。在洛磯山脈一條鱒魚河流的一公里河段中，當鱒魚被減少到其初始豐度的約 10% 時，未檢測到大型無脊椎動物族群的變化，可能是因為獵物透過漂流進入實驗河段的高補充率 (Allan 1982b)。此外，鱒魚經常選擇性地捕食落下的陸生無脊椎動物，當這些動物數量充足時，對底棲無脊椎動物的掠食壓力可能會減輕 (Nakano et al. 1999)。在芬蘭一條小溪的 100 公尺河段中排除鱒魚，對大型獵物，特別是掠食性無脊椎動物和帶鞘石蠅，產生了顯著的好處，但 *Baetis* 蜉蝣和搖蚊幼蟲未受影響 (Meissner and Muotka 2006)。

9.2.3.1 掠食的非消耗性效應

躲避掠食者的適應性通常會導致覓食機會的喪失、生長速率、成體體型和繁殖力的降低，從而全面降低適存度。當 *Baetis* 在含有口器被黏住的掠食性石蠅的實驗室微觀世界中飼養時，非致命的接觸導致相對於沒有石蠅的微觀世界，其腸道飽滿度降低，成熟時體型更小 (Peckarsky et al. 1993)。在前面描述的 Cooper (1984) 的研究中，來自有鱒魚池塘的雌性水黽體重輕於來自無鱒魚池塘的，這表明失去的覓食機會轉化為生長減緩。幼年銀鮭 *Oncorhynchus kisutch* 透過從一個停留位置短暫出擊來捕食河流漂流物。Dill 和 Fraser (1984) 使用家蠅作為獵物，並用一個虹鱒模型作為威脅，詢問風險是否會減少覓食，以及減少的程度是否與風險成正比。暴露於虹鱒模型下，與在沒有威脅下覓食的幼鮭相比，其反應和攻擊距離縮短，攻擊時間也縮短。當研究人員在鮭魚面前呈現模型的頻率不同，從而改變風險水平時，攻擊距離也成比例地變化（圖 9.9）。此外，較高的飢餓水平和競爭者的存在降低了幼年銀鮭對模型的反應性。這種行為的靈活性顯然讓幼鮭能夠在其覓食中做出複雜的調整。

Baetis 也顯示出在有鱒魚存在時，會產生一種可誘導的生活史轉變，導致其更快成熟以逃離河流環境，但這也使其在較小的體型下成熟，從而降低了繁殖力。在含有鱒魚氣味的實驗室微觀世界中飼養的蜉蝣，相對於在沒有鱒魚氣味下飼養的個體，成熟時體型更小 (Peckarsky and McIntosh 1998)。這種效應得到了對含有或不含溪鱒的河流的比較支持，並且當將來自含有溪鱒容器的水加入到先前無魚的河流中時，也誘導了這種效應 (Peckarsky et al. 2002)。

許多水生無脊椎動物利用水流作為擴散的方式，水體中的個體數量可能驚人地多。漂流物強烈的夜間週期性讓早期工作者著迷和困惑，他們記錄到白天在懸浮網中捕獲的數量非常低，但在黃昏時會增加一到幾個數量級，並在黎明前保持高但多變的水平 (Müller 1963, Brittain and Eikeland 1988)。研究發現，夜間週期性在不同體型等級和分類群之間根據掠食風險而變化，因此較不易受攻擊的分類群幾乎沒有週期性，而較易受攻擊的分類群則有強烈的夜間性，這使得夜間漂流是一種減少掠食的適應性變得更而易見 (Allan 1978)。在委內瑞拉安地斯山脈的河流中，隨著掠食強度梯度的增加，一些蜉蝣分類群的夜間與白天漂流比例急劇增加，這進一步支持了掠食風險主導漂流週期性的觀點（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並可能逃避掠食者，還是被動地從基質上被沖走，這個問題尚未完全解決。因為在實驗室研究中，高食物水平減少了漂流，而食物的缺乏導致了至少中等水平的白天漂流，Kohler (1985) 得出結論，食物可得性與食物需求之間的關係影響了漂流的進入，但主要受到掠食風險的限制。

在魚類可預測存在的河流中，夜間週期性可能是一種固定的反應，這與實驗室研究通常發現漂流具有天生的夜間模式是一致的。然而，在源頭河流和其他魚類存在或不存在較不可預測的情況下，對發出魚類存在信號的化學線索產生誘導性反應將是適應性的。一項對洛磯山脈河流的研究支持了這一點，其中漂流週期性在無魚河流中是非週期性的，但在含有溪鱒的河流中是夜間性的；當將含有溪鱒的水加入到一個區域後，

漂流週期性發生了快速、特定體型的變化 (McIntosh et al. 2002)。將掠食者氣味添加到溪邊水道 (McIntosh et al. 1999) 和一個無魚河流的河段 (McIntosh and Peckarsky 2004) 中，都導致了蜉蝣變為夜間活動。

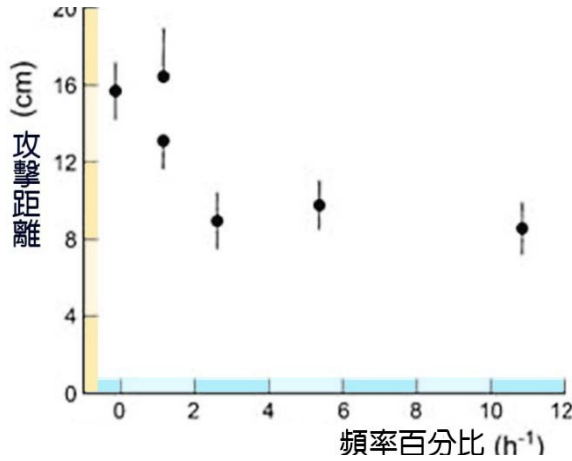


圖 9.9 銀鮭對中型飛蠅的攻擊距離，與虹鱒模型出現頻率的函數關係。數值為平均值 ± 1 標準誤差。(Reproduced from Dill and Fraser 1984.)

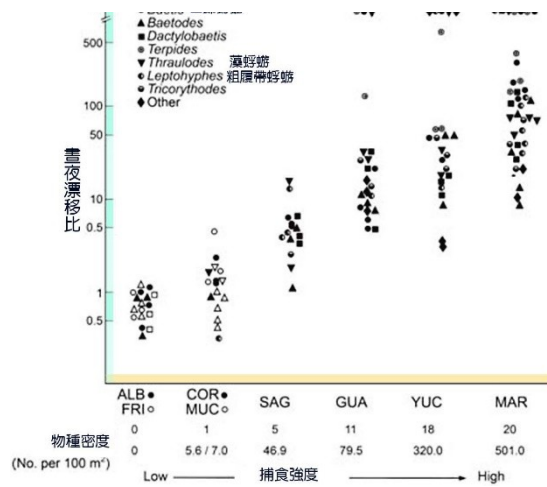


圖 9.10 委內瑞拉安地斯山脈一系列溪流中，蜉蝣漂流密度的夜間與白天比率，這些溪流代表了從低到高掠食壓力的梯度。請注意，在缺乏漂流攝食魚類的高海拔溪流，白天的漂流量大於附近引進了鱒魚的溪流。其他河流為 Río Saguas (SAG)、Río Guache (GUA)、Río la Yuca (YUC) 和 Río las Mari'as (MAR)。(Reproduced from Flecker 1992b.)

9.2.3.2 實驗尺度

獵物受掠食者影響的程度，以及這種影響是來自直接消耗還是行為躲避，都可能受到實驗的空間尺度和其他細節的影響 (Cooper et al. 1990, Englund 1997)。由於許多河流無脊椎動物高度移動，斑塊尺度的實驗可能只提供掠食者效應的部分圖像。允許大多

數個體自由移動（通常只操縱掠食者密度）且不會嚴重限制水流的圍籬和排除裝置是可取的，因為它們更自然。籠子往往很小，大約在 0.1 到幾百平方公尺之間，儘管一些雄心勃勃的努力已經在更大尺度上操縱了魚類密度。當獵物可以自由離開時，斑塊尺度的研究通常檢測到行為反應而非掠食者消耗，而封閉系統可能讓掠食者有過多的機會消耗獵物。由於移動和行為的影響隨著空間尺度的增加而減小，即周長與面積比減小的結果，大規模實驗可以更準確地檢測到對死亡率和族群過程的直接消耗效應。Englund (1997) 使用模型研究掠食實驗中處理影響應如何隨空間尺度變化，結論是，一個封閉族群要表現出代表性行為，其特定區域的遷移率必須小於每天 1-5%；對大多數系統而言，這需要一個不切實際的大面積。Meissner 和 Muotka (2006) 透過一項研究褐鱒掠食的項目來解決尺度問題，該研究結合了小尺度野外實驗、對芬蘭北部有魚和無魚河流的大尺度調查，以及對 20 多篇已發表研究的後設分析。鮭科魚類對較大獵物的影響最大，這在三種分析中是一致的，作者將此解釋為效應是透過直接消耗而非行為反應的證據。

對無脊椎掠食者的密度進行大規模操縱是困難的，因此所有實驗研究都是小尺度的圍籬或排除實驗。從對河流大型無脊椎動物掠食研究的後設分析中，Wooster (1994) 得出結論，無脊椎掠食者的影響大於脊椎掠食者。然而，魚類圍籬比無脊椎動物圍籬更大，使用的網眼也更大，而且效應大小與圍籬大小之間存在顯著的負相關。因此，不能排除無脊椎掠食研究的實驗尺度導致了對獵物豐度有較強影響的發現。事實上，由於魚類的總獵物消耗量通常大於無脊椎掠食者，後者對獵物豐度的影響較小似乎更為合理，而使用小籠子獲得的結果最適合用於識別偏好和躲避的機制，而非族群效應。

9.2.4 營養級聯 (Trophic cascades)

當位於營養網頂部或接近頂部的掠食者對其獵物的豐度或分布產生顯著影響時，該掠食者的影響就有可能超越其直接獵物，並在整個食物網中擴散。在食藻魚類豐富的系統中，藻類的數量和分布可能由食魚性鳥類 (Power 1984b) 或魚類 (Power and Matthews 1983) 的活動決定。在美國中西部的小河流中，低流量期間，由淺灘隔開的水池通常在食藻鮎 (*Camptostoma anomalum*) 和食魚性黑鱸 (*Micropterus*) 之間表現出驚人的互補性。此外，藻類豐度與鮎魚數量成反比。當一個無黑鱸的水池被縱向分隔，並將 *Camptostoma* 加入一側時，含有鮎魚的一側的藻類現存量顯著降低。將黑鱸加入 *Camptostoma* 池中，立即導致這些鮎魚將其啃食限制在較淺的區域，因此藻類在池邊被大量啃食，但在較深的水域則很豐富 (Power et al. 1985)。

許多變數，包括組合中的物種身份和環境因素，可以決定由上而下的掠食是否對整個組合產生強烈影響。在加州北部一條河流的夏季基流期間，硬頭鱒的存在引發了與巨石-基岩基質相關的生物群之間的營養級聯 (Power 1990, 1992b)。透過抑制豆娘若蟲和其他小型掠食者的密度，魚類將食藻的搖蚊從掠食中解放出來（圖 9.11）。在有魚

存在的情況下，搖蚊的啃食將絲狀綠藻減少為低矮、平臥的網狀物，而當魚被排除時，則發展出直立的藻類草皮。這些效應是在夏季低流量期間記錄的，此時大水池變得近乎靜水；在冬季，沖刷水流是減少藻類密度的另一種機制。

每當頂級掠食者對中間營養階層施加的掠食壓力不大時，對底棲食物網的強烈由上而下效應就不太可能發生。當陸生無脊椎動物的墜落提供豐富的替代獵物時，鱒魚似乎就是這種情況。在日本一條森林河流中，Nakano 等人 (1999) 使用溫室型覆蓋物來操縱陸生昆蟲的墜落，並使用溪內籠子來操縱魚類分布，結果顯示，當陸生輸入量低時，虹鱒會引發營養級聯，而高的無脊椎動物墜落則抑制了級聯。儘管鱒魚掠食對某些無脊椎動物有強烈影響，Meissner 和 Muotka (2006) 並未觀察到附生藻的任何反應，可能是因為食物網主要以碎屑為基礎，也可能是因為鱒魚對啃食的 *Baetis* 沒有影響，反而可能對搖蚊幼蟲有利。

有證據表明，營養級聯的強度取決於存在的掠食者物種。在有杜父魚 *Cottus gobio* 存在的魚類圍籬中，底棲無脊椎動物的減少比有褐鱒時更為顯著 (Dahl 1998)。這些杜父魚是底棲覓食者，減少了多種大型無脊椎動物的豐度，而鱒魚主要捕食漂流物，僅對一種蜉蝣有中度影響。由於 80% 的鱒魚飲食由陸生無脊椎動物組成，這兩種魚類的不同影響可能反映了牠們利用陸生輸入能力上的差異。引入紐西蘭河流的鱒魚在河流食物網中引發了一系列複雜得令人著迷的變化。儘管這顯然是一個非自然的事件，但對入侵鱒魚影響的研究為其複雜、全系統的影響提供了令人信服的證據 (Huryn 1996, Townsend 2003)。本地魚類，即外形模糊類似鱒魚的南乳魚科成員，在競爭中被褐鱒取代，無脊椎動物豐度減少，並且在一個營養級聯中，由於啃食壓力減輕而導致藻類大量繁殖。鱒魚在生態系統層面產生了顯著影響，因為有鱒魚的河流具有顯著更高的初級生產、無脊椎動物次級生產和魚類生產，並且它們會輸出剩餘的藻類生產。本地南乳魚佔據與鱒魚相同的營養角色，但其影響充其量是微弱的，只引起「營養涓流」而非級聯。

總之，河流生態系統中的掠食無疑對獵物族群產生直接影響。掠食者的覓食模式和獵物的脆弱性導致了不同的掠食率，這構成了驅動適應以最小化掠食風險的強大力量。在某些情況下，掠食者顯然能夠將獵物物種從某些棲地中排除，或顯著減少其豐度。直接的影響是覓食機會的喪失和生長速率的降低，或直接的死亡，這對某些體型等級和物種的影響大於其他。由於獵物本身是其他動物或植物資源的消費者，掠食有可能創造由上而下的營養級聯，並間接影響食物網中的其他物種。事實上，河流生態系統中一些最引人注目的掠食效應，體現在影響深遠的級聯中，為掠食是塑造生物群落的強大力量提供了令人信服的證據。

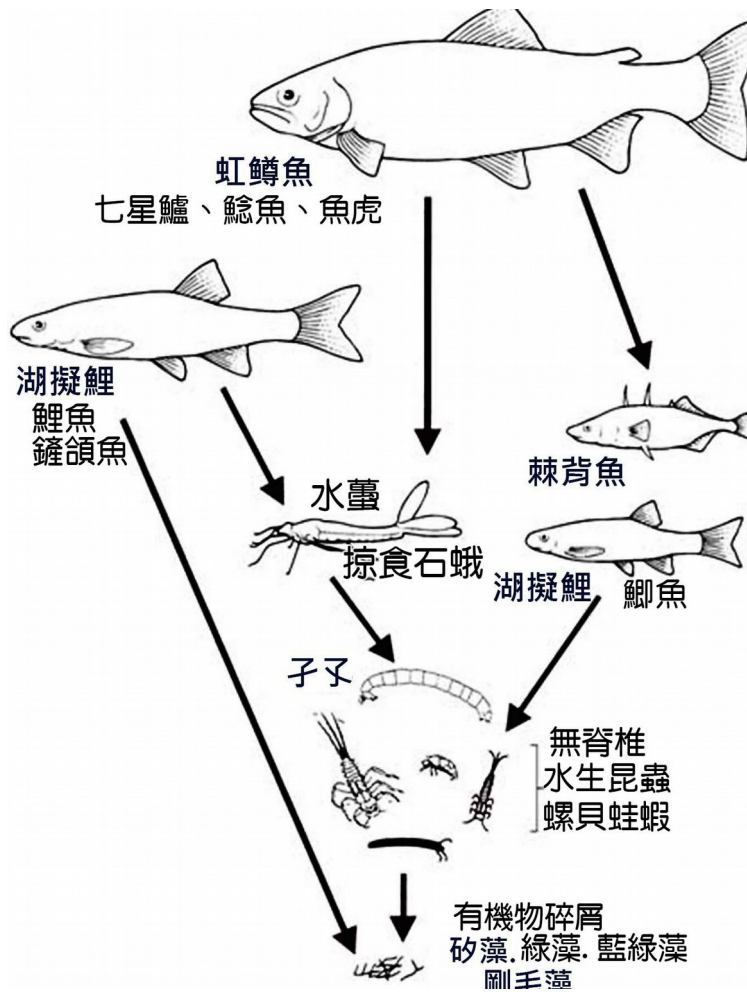


圖 9.11 加州一條河流在夏季枯水期，水池中巨石-岩床基質上藻叢內部及周圍主要生物的營養關係。魚類包括鱒魚（*Oncorhynchus mykiss*）、兩種體型的鯉魚（*Hesperoleucas symmetricus*）和棘背魚（*Gasterosteus aculeatus*）。絲蟬科豆娘以搖蚊幼蟲和一些其他水生昆蟲為食。反過來，這些昆蟲啃食由絲狀綠藻（*Cladophora*）、矽藻和藍綠菌（*Nostoc*）組成的附生藻叢。(Based on Power 1990.)

9.3 資源競爭

當相同或不同物種的成員利用有限的共享資源時，就會發生競爭，從而透過消耗這些資源來降低彼此的個體適存度和族群豐度。這個定義包含了兩種競爭互動的機制。剝削性競爭涉及資源的消耗，從而使另一個個體處於不利地位。干擾性競爭是一種直接的互動，通常具有攻擊性，例如當一個個體將另一個個體從偏好的棲地中排除時。長期以來，競爭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排除。因此，生態棲位特化成為群落組建中的一個關鍵考量，我們將在第十章回到這個主題。然而，競爭已在許多不同的環境中被證明，當它發生時，通常是不對稱的，一個物種能夠排除第二個物種，而後者則透過佔據優勢物種很少利用的棲地或資源來持

續存在 (Begon et al. 2005)。競爭可能不像掠食和草食那樣是顯而易見的力量，也許是因為它的作用更為漸進 (Gurevich 2002)。此外，競爭可能常常是擴散性的，來自許多物種而非僅僅是成對的互動。

對競爭的嚴格證明通常需要證據，證明在相當自然的條件下，一個族群的數量對另一個族群個體的豐度、生長或存活產生了不利影響，並且對其機制有所了解。然而，許多研究僅僅記錄了資源利用上的一些重疊，從中推斷出競爭，以及一些差異，從中推斷出生態棲位劃分。儘管這類研究必須被視為薄弱的證據，但它們構成了關於競爭文獻的很大一部分。因此，我們將首先考慮支持資源劃分的證據，然後再看其他證據線索，包括實驗和自然比較。最後，由於不受約束的競爭最終應導致除了最佳競爭者之外的所有物種都被淘汰，因此有必要問這種情況發生的普遍性。物理干擾，特別是洪水，在一些情況下似乎在抵消強烈競爭方面很重要。

9.3.1 資源劃分

資源重疊通常是根據個體在三個主要軸線上的相似性來評估的：食物、棲地和時間（季節或一天中的活動時間）。來自許多關於資源劃分的研究證據，涵蓋了水生和陸生環境中的多種分類群，表明棲地隔離比食性隔離更常見，而食性隔離又比時間隔離更常見 (Schoener 1974)。Schoener 還報告了一種趨勢，即營養分離在水生生物中相對更為重要。食物特化的證據通常來自對腸道內容物的檢查；因此，食物項目是否能被輕易區分為不同類別至關重要。毫不奇怪，食物劃分在啃藻者和掠食者的研究中比在碎食者的研究中更常被報導。兩個物種之間的資源劃分通常涉及多個軸線，因此僅在一個軸線上的資源利用相似性提供了一個不完整的畫面。魚類和無脊椎動物都已從資源劃分的角度進行了廣泛研究，但關於水生植物和底棲藻類的文獻則很少。

9.3.1.1 藻類 (Algae)

很少有研究明確探討河流生態系統中藻類物種之間的競爭。眾所周知，人工河流中的藻類豐度會隨著養分、光照或水流狀況的調整而變化，並且在特定的環境狀況下也會經歷演替。許多野外研究描述了與變化的環境條件相關的藻類優勢物種的轉變。絲狀綠藻在高光照水平下佔優勢的趨勢，暗示了其競爭優勢，而它們在低光照狀況下的稀少，可能是由於綠藻門相對於其他常見河流藻類的色素多樣性較少 (Steinman and McIntire 1987)。這種模式可能被視為潛在競爭的證據，但它們同樣可以透過一個模型來解釋，即具有獨立且不重疊需求的物種在空間和時間的環境梯度上相互取代。

在一個污水排放口的流出羽狀區中，*Achnanthes deflexa* 和一種 *Chlorella* 的縱向分布顯示了一種競爭性互動 (Klotz et al. 1976)。這兩個分類群共同構成了所有研究地點附石藻類的近 90%；*Chlorella* 在最靠近排放口處最豐富，而 *A. deflexa* 則隨著距離增

加而增加。當單獨培養時，*A. deflexa* 在高濃度的排放水中生長良好，但在混合培養中，*Chlorella* 在較高排放水濃度下佔優勢，而 *A. deflexa* 在較低濃度下佔優勢，這與牠們的野外分布相對應。額外的研究排除了任何胞外抑制劑，使 Klotz 等人得出結論，*Chlorella* 在高養分條件下的競爭優勢是養分消耗和空間佔據的結合。

附生藻不同成員對養分添加的反應也暗示了競爭效應。在比較水體中養分可得性與養分擴散基質的影響時，Pringle (1990) 觀察到矽藻 *Navicula* 和 *Nitzschia* 佔據了上層，並干擾了下層分類群 *Achnanthes* 和 *Cocconeis* 的建立。在兩個水庫中懸浮的玻璃載玻片上，矽藻組合的發展和演替展現了物種更替和被高物理結構的分類群覆蓋的現象，這是競爭互動的跡象 (Hoagland et al. 1982)。考慮到附生藻物種的多樣性和多樣的生長形式 (圖 6.1)，以及對基質空間和光照獲取可能的競爭，未來對個別藻類物種的研究預期將為底棲藻類組合內競爭互動的重要性提供更有力的證據。

9.3.1.2 無脊椎動物 (Invertebrates)

許多研究記錄了河流無脊椎動物之間的棲地劃分。在溫帶河流的一年生昆蟲中，生命週期的季節性分離很常見，而食性上的差異主要在於消耗易於分類食物項目的動物中被報導。

濾食性石蠶幼蟲的分布和豐度為研究資源劃分提供了一個有吸引力的系統，因為牠們利用細顆粒有機物 (FPOM) 這一共同資源，需要空間來附著牠們的網，並且似乎有充足的機會透過捕獲網的網目大小和附著位置的差異來進行資源劃分。事實上，消耗的食物顆粒大小 (Wallace et al. 1977)、微棲地分布 (Hildrew and Edington 1979)、縱向分布 (Lowe and Hauer 1999) 和生命週期 (Mackay 1977) 的差異都已被證明。一個物種的齡期在棲地利用上也有所不同，牠們偏好的流速通常隨著發育而增加 (Osborne and Herricks 1987)。另一方面，似乎食物或空間通常都不是共存石蠶幼蟲的限制因素。在估計了六種濾食性石蠶幼蟲捕獲的大小級分以及有機顆粒的總可得性後，Georgian 和 Wallace (1981) 沒有發現食物是限制性的或資源劃分發生的證據。捕獲的大小級分顯示出非常高的重疊，並且僅佔可用 FPOM 的約 0.1%。

儘管濾食性石蠶幼蟲物種之間的競爭互動是否經常限制其分布和豐度仍不清楚，但這個群體仍然展示了沿著多個維度的資源劃分。一些物種在網的尺寸、水流和其他微棲地偏好，以及決定更大尺度空間隔離的溫度適應性方面，顯然有所不同。對芬蘭北部湖泊出口河流中濾食性石蠶幼蟲微棲地利用的詳細分析顯示，不同齡期和物種之間存在差異，特別是牠們與苔蘚和弗勞德數的關聯 (Muotka 1990)。*Polycentropus falmaculatus* 是一個微棲地通才，但三種紋石蠶 (*Hydropsyche augustipennis*, *H. pellucidula* 和 *H. saxonica*) 則更為特化。有人提出，體型較大、網目較大的物種適合較高的流速，也適合捕獲較大的食物顆粒，而較小的網目可能在慢流中功能最佳 (Alstad

1987)，但 Muotka (1990) 發現這種預期僅部分吻合，在一項研究中，網目最小的物種在最高流速下最為豐富 (Wallace et al. 1977)。

儘管時間上的隔離在不同分類群中顯然不如棲地或食性劃分普遍 (Schoener 1974)，但溫帶流水中的許多例子顯示，在親緣關係密切的分類群之間存在明顯的季節性演替。在英國湖區的小溪中，共存的卷石蠅屬 (*Leuctra*) 和翅石蠅科 (Nemouridae) 的石蠅物種，其生命週期交錯，從而最小化了牠們資源需求的時序重疊 (Elliott 1987b, 1988)。在五種棲息於淺灘的 *Ephemera* 蜉蝣物種中，幼蟲最大生長期的錯開，足以確保在任何特定日期，親緣關係最密切的物種之間至少有十倍的體型差異 (圖 5.14)。然而，在推定的競爭者之間，高度同步、不重疊的生命週期並非總是常態。在紐西蘭一條河流的六種細蜉科蜉蝣中，只有兩種有相當明確的生長期，且生命史的重疊很顯著 (Towns 1983)。與沿著微棲地和食物軸線的資源劃分一樣，時間上的特化可能被靈活的習性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) 開發了一個預期重疊的虛無模型，假設物種的生命週期在一年中是獨立分布的，但限制條件是大部分生長應發生在有利的季節。對於九種附生於聚草上並消耗相似矽藻飲食的搖蚊幼蟲，實際的生命週期重疊比隨機預期的要大。由於這個結果與時間劃分所預期的相反，看來所有九個物種都在追蹤資源豐度的季節性高峰。競爭，如果發生的話，並未體現在時間劃分上。

9.3.1.3 魚類 (Fishes)

魚類組合內的資源劃分已受到大量研究，與大型無脊椎動物一樣，可以記錄到沿著食性、棲地和時間軸線的廣泛隔離。在一篇回顧了約 116 篇此類研究的文獻中，這些研究主要針對涼爽河流的鮭科魚類或溫帶地區小型的暖水魚類，Ross (1986) 發現沿著棲地和食物軸線的隔離頻率大致相等，而時間上的分離則較不重要。然而，即使在相似的動物群中，空間、食物和時間軸線的重要性也大相逕庭。儘管資源劃分的觀點在許多研究中得到支持，但其他研究人員報告了更大的重疊，並將共存歸因於個體特化和環境變異在減輕競爭互動中的重要性的結合。

對北美鏢鱸和鮡魚的研究提供了物種分布重疊度低，或在單一地點微棲地和覓食位置重疊度低的例子。在密西西比州一條河流中共存的八種鯉科魚類，在水體中的垂直位置以及與水生植物的關聯方面，顯示出相當大的微棲地隔離 (Baker and Ross 1981)。只有兩個物種在這兩個軸線上沒有分離，其中一個是該組合中唯一的夜間覓食者。在西維吉尼亞州的河流中，透過浮潛直接觀察發現，10 種鏢鱸物種在深度、基質大小和水流速度方面存在棲地劃分。*Percina* 屬通常出現在水體中，而 *Etheostoma* 屬的物種則是底棲的，並透過在石頭下、石頭間和石頭上出現來進行隔離 (Welsh and Perry 1998)。Moyle 和 Senanyake (1984) 對一個小型雨林河流中更多樣化的魚類群體的研究，描述了一個高度結構化的組合，基於魚類形態、棲地利用和食性，其重疊極小。

資源重疊與劃分的程度很可能隨食物可得性而變化，這是由於當某些獵物非常豐富時會出現機會主義覓食。Winemiller (1989) 對委內瑞拉西部一個低地河流和沼澤棲地中豐富的九種食魚性魚類的研究，很好地說明了食性重疊的季節性變化。這個群體的成員在食物類型、食物大小和棲地方面表現出顯著的資源劃分。在這九種食魚性魚類之間可能的 72 種物種組合中，只有一對以啃食魚鰭為生的食人魚在所有三個生態棲位維度上都表現出顯著的重疊。在大多數情況下，其覓食群體內成對食魚性魚類物種的食性重疊度很低（圖 9.12）。最高的重疊發生在雨季，此時獵物豐富；最低的重疊發生在過渡季節，此時獵物最不可得。因此，儘管在這個物種豐富的熱帶系統中存在競爭機會，但食物資源的劃分是普遍的。Winemiller (1991) 結論，熱帶魚類組合相對於溫帶組合具有更高的物種多樣性，這與更高的生態形態多樣性並行，從而促進了生態棲位劃分並減少了競爭。

一些關於河流魚類棲地劃分的研究報告了佔據不同微棲地群體的物種群之間的隔離，但在物種層級上仍有相當大的重疊。在一項對奧沙克河流中六種鮡魚的觀察性野外研究中，使用水深、水流、基質、魚的垂直和橫向位置，以及牠們對水池、淺灘和緩流區的利用等棲地變數，Gorman (1988) 發現佔據較高與較低水體位置的物種之間有明確的分離，但在這兩個類別內的物種之間則有相當大的重疊。北卡羅來納州 Coweeta Creek 的魚類可分為三個微棲地群體：底棲、下層和中層水體，但這些群體內物種之間微棲地利用的差異不易區分 (Grossman et al. 1998)。這被解釋為環境變異比資源可得性在限制河流魚類族群密度方面更具影響力的證據，正如幾位作者所主張的 (Baltz and Moyle 1993, Gorman 1988)。根據這種觀點，魚類在資源利用上表現出靈活性和重疊是有利的，而組合結構反映了環境變異（特別是水文）與物種間個體生態學差異的綜合影響。

河流魚類之間競爭互動的進一步證據，可以在由入侵、範圍擴張和有意引進所導致的許多新穎物種組合的例子中找到。鮭魚和鱒魚的分布模式為評估競爭提供了許多機會，因為漁民和管理者將生態上相似的物種扔在了一起，而這些物種直到 50 或 100 年前都具有不重疊的分布範圍。因此，例如，歐洲褐鱒正在阿帕拉契和美國中西部河流的大部分原生範圍內取代溪鱒，將後者限制在源頭河段 (Fausch and White 1981)。此外，鮭科物種間的種間攻擊是眾所周知的，從而為競爭在物種替代中很重要的觀點提供了合理性。Fausch 和 White (1981) 記錄了在有褐鱒存在時溪鱒的日間位置，褐鱒是行為上的優勢物種，然後從密西根州一條河流的一個區段中移除了褐鱒。溪鱒隨後轉移到能提供更有利水流速度特性和更多遮蔭的休息位置，這種棲地轉移在較大的個體中最為顯著。在實驗室河流中，原生溪鱒在有孵化場褐鱒存在的情況下，攝食量減少、體重下降，並感染了真菌病 (DeWald and Wilzbach 1992)。

總結來說，關於資源劃分的廣范文獻清楚地表明，物種在棲地利用、食物捕獲能力以及活動或生長的時間安排上有所不同。這些實際上是構成一個物種生態棲位的特化描述。這樣的差異構成了競爭的薄弱證據，因為它們沒有解決物種是否相互產生不利

影響，或者這些生態棲位隔離的例子是否反映了在物種演化歷史中獲得並固定的生態特化，即所謂的「過去競爭的幽靈」(ghost of competition past) (Connell 1980)。正是由於這些原因，近期的工作集中於更嚴格的測試，通常涉及在相當自然的條件下進行的實驗，我們現在來考慮這些研究。

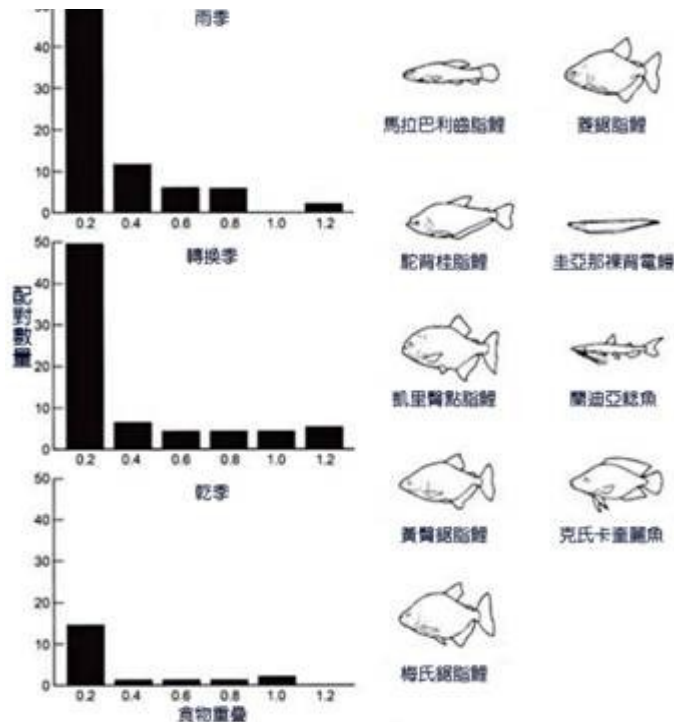


圖 9.12 在委內瑞拉一個低地溪流與沼澤地點，九種食魚性魚類在不同季節所展現的食性重疊頻率直方圖。雨季從五月持續到八月，過渡季節從九月到十二月，乾季從一月到四月。食性重疊是將獵物豐度轉換為體積以近似生物量後，進行成對比較計算得出。乾季的數據較不完整，因為並非所有物種都存在，且許多魚的腸道是空的。超過一半的重疊估計值小於 0.10。(Reproduced from Winemiller 1989.)

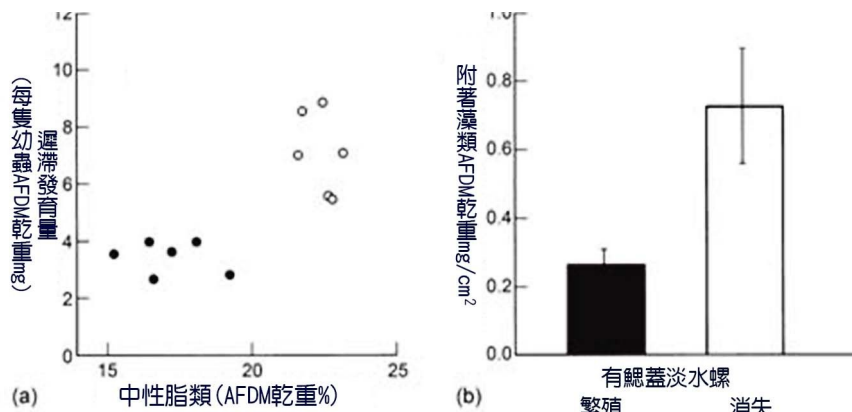


圖 9.13 美國西南部六條缺乏田螺 *Elimia clavaeformis* 的溪流與六條該田螺極其豐富的溪流之比較。(a) 在沒有田螺的情況下，石蛾 *Neophylax* 滯育期幼蟲的平均質量較高。(b)

在沒有田螺的情況下，附生生物量也較高。(Reproduced from Hill 1992.)

9.3.2 資源競爭的實驗研究

競爭互動可以在實驗室或野外進行操縱，這取決於研究者的巧思，能否建構一個允許現實互動並揭示所涉機制的實驗。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識別機制方面特別有用。野外實驗至少在原則上提供更大的真實性，儘管它們也有人為因素，其結果可能受到典型野外研究相對較小的規模和較短時間框架的影響。研究者通常結合使用實驗室和野外實驗，在某些情況下，還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。

實驗室和野外研究都顯示了干擾性競爭和一個物種對另一個物種的攻擊性取代。Baltz 等人 (1982) 發現，在加州一條小溪的上游，淺灘杜父魚最為豐富，而下游的淺灘則由斑點圓吻鰻主導，這兩個物種在 12.5 公里的河段上呈反向關係。實驗室研究表明，圓吻鰻會避開杜父魚佔據的區域，但也能容忍較暖的溫度，這大概解釋了圓吻鰻在下游的普遍存在。

干擾性競爭在空間有限的無脊椎動物分類群中得到了充分證明。體型大幾乎總是帶來優勢，失敗者可能會受傷或被同類相食。在後一種情況下，競爭與掠食之間的界線變得模糊。網翅搖蚊 (*Blepharicera*) 的幼蟲和黑蠅 (*Simuliidae*) 的幼蟲在流速快的小溪中競爭石頭表面的空間，儘管前者以附著的附生藻為食，後者主要是懸浮物濾食者。牠們的密度在加州一條河流中呈反向相關，對互動的行為觀察顯示，幼年黑蠅會「咬」觸及範圍內的 *Blepharicera*，干擾其覓食 (Dudley et al. 1990)。與研究者移除半徑 5 公分內所有黑蠅時相比，*Blepharicera* 在有黑蠅幼蟲存在時覓食的時間顯著減少。像石蠶幼蟲這樣的攻擊性競爭者，透過多種機制影響其他物種，包括干擾、掠食、行為躲避，以及改變水流模式 (Hemphill 1988)。對 *Hydropsyche siltalai* 的小規模密度操縱，說明了其在瑞典北部一個湖泊出口河流中的多種影響途徑 (Englund 1993)。*H. siltalai* 是一種結網的濾食者，會攻擊性地獨佔空間，牠的存在導致了蜉蝣 *Ephemerella ignita* 和黑蠅 *Simulium truncatum* 的數量減少，以及自由生活、掠食性的石蠶 *Rhyacophila nubila* 和搖蚊幼蟲的增加。掠食導致的直接死亡是數量下降的主要原因，儘管紋石蠶的網也可能干擾了黑蠅幼蟲的附著和覓食。*R. nubila* 和搖蚊幼蟲豐度的增加有些令人驚訝，因為牠們也被 *H. siltalai* 消耗，但顯然紋石蠶的網為這些分類群增強了食物可得性，因此 *H. siltalai* 的存在產生了正向的促進作用。

在河流大型無脊椎動物中，強烈的競爭互動已在固著或移動緩慢的啃藻者中得到證明，這是剝削性和干擾性競爭結合的結果。在那些數量達到很高的源頭河流中，肋螺科 (Pleuroceridae) 的螺類似乎是競爭優勢者。無論是美國西北部的 *Juga silicula* 還是東南部的 *Elimia clavaeformis*，都被報導達到高密度，並佔據無脊椎動物生物量的 >90% (Hawkins and Furnish 1987, Hill 1992)。螺類可以將附生藻啃食到非常低的水平，並且由

於牠們體型較大，個別螺類也可能透過「推土」般地碾過基質表面來傷害其他物種。在田納西州一條源頭河流中，*Elimia clavaeformis* 與石蠶 *Neophylax etnieri* 之間的互動，為螺類的影響是透過剝削性競爭的觀點提供了有力的論據 (Hill 1992)。從腸道分析確定的高食性重疊表明，這兩種啃藻者在競爭附生藻。當從河流轉移到實驗室的高品質飲食中時，這兩個物種的生長速率和狀況（每單位濕重的無灰乾重）都顯著增加，這表明在自然界中存在食物限制。在一個自然實驗中，Hill 檢查了六條缺乏 *Elimia* 的河流和六條該螺類豐富的河流中的附生藻豐度和 *Neophylax* 的狀況。在沒有螺類的情況下，附生藻的生物量是三倍，而處於滯育期的石蠶幼蟲大約是兩倍大（圖 9.13）。

石蠶幼蟲 *Glossosoma* 在多項研究中已被證明是附生藻的有效啃藻者，也是其他大型無脊椎動物的競爭者。其緩慢的移動速度和高效的啃食將附生藻降低到低水平，牠能夠在相對較低的資源水平下維持高族群密度，其石質外殼能抵禦掠食。McAuliffe (1984a, b) 透過在蒙大拿州一條河流中設置凡士林屏障，成功地將 *Glossosoma* 的密度降低了約五倍，這導致藻類細胞密度增加了兩倍。像 *Baetis* 這樣的移動性啃藻者在 *Glossosoma* 被排除的區域顯著更豐富。在正常密度下，*Glossosoma* 似乎能夠將藻類密度降低到 *Baetis* 經歷資源限制的水平，因此剝削而非干擾是主要機制。在密西根州一個流量非常恆定的泉溪中進行的為期 10 個月的排除實驗，為 *Glossosoma* 的全群落效應提供了額外證據。附生藻生物量顯著增加，大多數啃藻者的密度也同樣增加 (Kohler 1992)。

大多數記錄河流底棲無脊椎動物間競爭的研究，都涉及需要空間的濾食者和緩慢、高效的啃藻者，如螺類和 *Glossosoma*。由高度移動的附生藻啃藻者主導的系統很常見，這些物種之間競爭的程度則較不為人知。然而，實驗室研究表明，資源水平的降低可以限制同一物種其他個體可用的食物。當 *Baetis tricaudatus* 和 *Glossosoma nigrior* 在實驗室河流水道中競爭附生藻時，兩者都強烈降低了附生藻的豐度，這表明在自然界中很可能存在剝削性競爭。*Baetis* 對 *Glossosoma* 的影響大於反之，且影響主要體現在生長方面 (Kohler 1992)。當 Hill 和 Knight (1987) 在野外圍籬中操縱蜉蝣 *Ameletus validus* 的數量時，藻類現存量和 *A. validus* 的生長都隨著其密度的增加而下降。

總體而言，這些研究表明，競爭互動確實在河流的大型無脊椎動物組合中發生，但在自然系統中競爭效應的程度和規模尚未得到很好的解決。然而，伴隨著密西根州鱒魚河流中 *Glossosoma nigrior* 族群因微孢子蟲 *Cougiourdella* 爆發而崩潰的觀察，為一個優勢啃藻者對生態系統範圍的影響提供了令人印象深刻的記錄 (Kohler and Wiley 1997)。由病原體引起的 *Glossosoma* 數量下降，導致了附生藻生物量的顯著增加（圖 9.14），以及大多數啃藻者和濾食者豐度的增加（圖 9.15）。值得注意的是，這些變化與 Kohler (1992) 先前在一個穩定的、由泉水補給的河流中進行的實驗室和野外實驗結果相吻合，在該河流中 *Glossosoma* 是優勢啃藻者。長期排除 *Glossosoma* 導致了附生藻生物量的增加，以及包括搖蚊幼蟲在內的一些其他啃藻者物種的豐度和生長的增加，這表明該石蠶幼蟲可能透過擴散性競爭影響組合中的其他成員。兩種固著的濾食

者，黑蠅 *Simulium* 和搖蚊 *Rheotanytarsus*，在 *Glossosoma* 排除實驗中也增加了，這可能反映了來自與更強壯的 *Glossosoma* 物理接觸的干擾性競爭。檢視圖 9.15 幾乎可以肯定，在這個系統中，來自一個優勢啃藻者的競爭具有戲劇性的、全系統的後果。同樣具有啟發性的是，儘管所有的反應都與先前小規模實驗的結果一致，但那些研究低估了 *Glossosoma* 影響的範圍和程度。

最後，與草食作用和掠食一樣，環境因素影響著競爭互動的結果。在湖泊出口河流中，由浮游生物外流維持的紋石蠹幼蟲密集聚集，為強烈的種間效應奠定了基礎。水流干擾可以減少強勢競爭者的數量，從而允許擴散和定殖更快的其他物種進入。在日本一條河流中，*Glossosoma* 和 *Baetis* 之間的互動在有杜父魚存在時受到抑制 (Kuhara et al. 1999)。基於以上所有原因，競爭在河流群落內的影響很可能因地點、季節和不同物種組合而異。

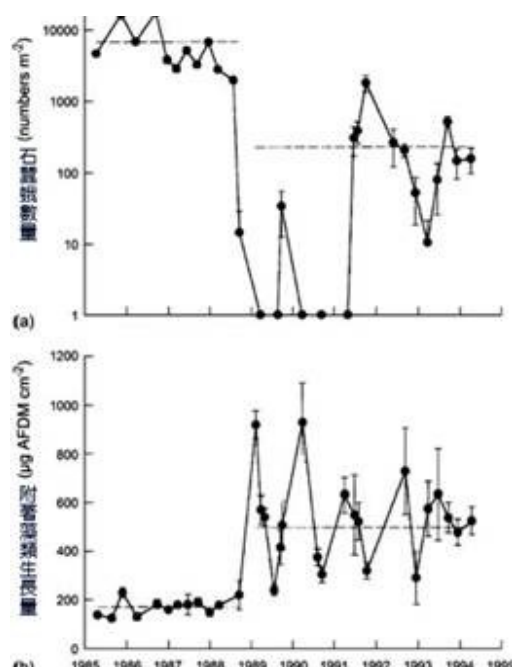


圖 9.14 密西根州 Spring Brook 溪中 *Glossosoma nigrior* 舌石蛾的密度 (a) 和附生生物的生物量 (b)。水平虛線分別表示 1988 年 *Glossosoma* 舌石蛾族群崩潰前後時期的總體平均密度或生物量。數值為平均值 + 1 標準誤差。(Reproduced from Kohler and Wiley 1997.)

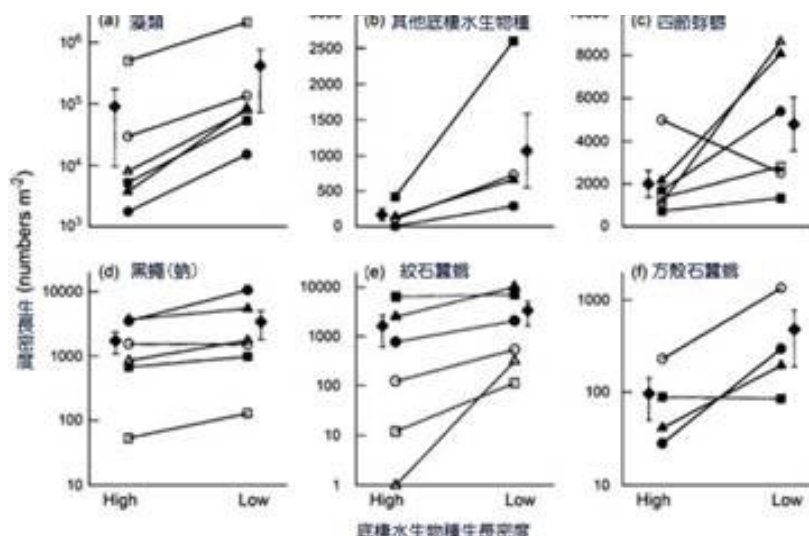


圖 9.15 密西根州西南部和下半島北部的六條溪流中，附生生物（以藻類細胞數/平方公分計）(a)、啃食附生生物的昆蟲 (b, c) 和濾食者 (d-f) 的平均豐度，與 *Glossosoma* 石蠅密度（高、低分別對應病原體週期性爆發之前或期間）的函數關係。無脊椎動物密度以每平方公尺的個體數表示。符號代表六條溪流。(Reproduced from Kohler and Wiley 1997.)

9.4 總結

物種透過草食作用、掠食和競爭等直接的食物鏈連結相互關聯。資源的供應可能對消費者構成限制，而豐富的消費者反過來又可能耗盡資源水平。這些由下而上和由上而下效應的重要性，體現在覓食和避險適應、族群規模，有時還體現在營養級聯和對距離初始互動幾步之遙的物種的間接影響上。消耗相同資源的消費者，只要資源共享對彼此有害，就是競爭者，但各種資源劃分的機制可能足以減少重疊以允許共存。物種互動的強度在非生物環境溫和時最為明顯，而在環境變異極端時可能減弱或未被察覺。

河流生態系統中草食作用的研究主要集中在無脊椎動物、某些魚類和少數兩棲類幼蟲對底棲藻類的啃食。底棲藻類的分布、生長形式和營養價值各不相同，而啃藻者刮食和瀏覽這種食物供應的方式也不同。啃藻者對藻類有多種影響，包括減少其豐度、改變組合組成，甚至透過移除衰老細胞和回收養分來刺激藻類生長和整體生產力。在河流中，草食作用的強烈效應已在多種無脊椎動物中得到證明，包括螺類和一些石蠅及蜉蝣幼蟲，以及在北美洲的食石鮎和新熱帶地區的甲鯰等魚類中。在大多數啃食研究通常進行的溫和環境下，由啃食對藻類的由上而下控制似乎至少與由養分供應的由下而上控制一樣強烈。干擾，特別是極端流量引起的干擾，可以透過減少啃藻者豐度

來改變啃藻者—藻類動態，而強烈的啃食壓力可以將藻類生物量降低到一個水平，使其在洪水期間不易受到沖刷。

掠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面臨掠食風險。它直接透過消耗和死亡率影響個體和族群，也可能導致行為和形態上的適應，而這些適應可能需要獵物付出一些適存度代價。掠食者覓食行為和獵物避險策略的許多迷人例子，證明了這種互動對雙方的重要性。獵物物種會離開危險的環境，限制覓食的時間和地點，並演化出可能在生長或後續繁殖上付出代價的形態。由於獵物本身是其他資源的消費者，這些反應幫助我們理解頂級掠食者的間接效應如何能擴散到整個食物網。頂級掠食者經常（但非總是）被證明能限制獵物族群的豐度，將獵物的分布限制在掠食者不存在或無效的棲地，並在某些情況下引發一系列複雜的互動級聯，對整個生態系統產生後果。棲地條件、頂級掠食者的身份、外部補給的規模以及環境干擾，可以作為開關，將級聯變成涓流，或反之。

消費者之間為共享資源而發生的競爭，無論是透過相互剝削還是攻擊性干擾，都取決於生態棲位重疊與生態棲位隔離的程度。對共享共同資源的物種群體在食性、棲地或時間活動上的重疊估計，常被用來推斷競爭。野外觀察，如紋石蠶幼蟲網的不同網目大小和位置，或河流魚類利用河流棲地和覓食時間的差異，都暗示了潛在競爭物種群體內的互動如何可以透過食性、空間或時間的劃分來得到緩解。關於河流無脊椎動物和魚類資源劃分的大量文獻，為個別物種的特化提供了深刻的見解，但由於資源實際上的限制程度通常未知，這對於競爭的重要性來說是薄弱的證據。對無脊椎動物的實驗研究記錄了許多攻擊性干擾的案例，主要涉及空間限制，在某些情況下，這種互動既是掠食也是競爭。迄今為止的證據可能反映了實驗設計和尺度的挑戰，正如一個豐富的啃食性石蠶受寄生蟲爆發影響而數量下降後，所引發的全系統效應所暗示的那樣。看來競爭在河流組合中可能是一個重要的互動，但其影響的程度尚未被很好地理解。