

JP 河川生態學-3 LINCAD

第1章 關於河川環境

第2章 河川中的物質流動

第3章 河川生物的生態

3.1 附著藻類

- 3.1.1 附著藻類的定義
- 3.1.2 附著藻類的生活型態與繁殖
- 3.1.3 附著生物膜的厚度與附著藻類的光合作用
- 3.1.4 附著藻類的現存量・生產量與河川環境的關係

3.2 底棲無脊椎動物

- 3.2.1 何謂底棲無脊椎動物
- 3.2.2 底棲無脊椎動物的生態與生活史
- 3.2.3 底棲無脊椎動物的棲地與群集的流程變化
- 3.2.4 底棲無脊椎生物間交互作用，與碎屑的交互作用
- 3.2.5 結語

3.3 貝類

- 3.3.1 淡水貝類
- 3.3.2 石蚌類的生活史與生態
- 3.3.3 主要棲地及其限制因素
- 3.3.4 生物間交互作用

3.4 魚類

- 3.4.1 魚類概述
- 3.4.2 溯河洄游魚類：利用海洋的河魚
- 3.4.3 功能群：在何處攝食何物
- 3.4.4 從上游至下游：沿河道流程的魚類群集變化
- 3.4.5 以魚類為中心的生物間交互作用：競爭、捕食、級聯效應
- 3.4.6 結語

3.5 兩棲類

- 3.5.1 兩棲類的現狀
- 3.5.2 棲地與生活史
- 3.5.3 兩棲類食性
- 3.5.4 生物間交互作用

3.6 鳥類

- 3.6.1 鳥類概述
- 3.6.2 河川與淡水性水鳥
- 3.6.3 對水生昆蟲的利用

- 3.6.4 對鳥類的利用
- 3.6.5 鳥類對河岸的影響
- 3.6.6 作為傳播者的鳥類
- 3.6.7 結語

3.7 水岸林

- 3.7.1 概述
- 3.7.2 干擾與水岸林的更新動態
- 3.7.3 水岸林及水岸區域的生態學功能

第4章 支撐河川生物多樣性的機制

第5章 威脅河川生態系的課題與未來展望

第3章 河川生物的生態

3.1 附著藻類

3.1.1 附著藻類的定義

A. 定義與特徵

藻類(algae)一般被視為原始植物的一群，但現在的定義是「進行產氧型光合作用的生物中，除了主要生活在陸地上的苔蘚植物、蕨類植物、種子(裸子、被子)植物之外的總稱」。這是因為基於核糖體 RNA 鹼基序列的分子系統分析結果顯示，生物的大分類可分為①古細菌(archaea)、②真正細菌(bacteria)、③真核生物(eucarya)三個域(domain)。

根據三域說，藻類的主要分類群之一藍藻(blue green algae)，即屬於真正細菌的藍綠菌(Cyanobacteria)。另一方面，矽藻(diatom)、綠藻(green algae)、紅藻(red algae)等則屬於真核生物。也就是說，藻類並非獨立的生物群，而是包含系統發育上不同的多個生物類群。

表 3.1-1 是河川中觀察到的藻類主要分類群及其特徵，可以理解各分類群在光合色素、貯藏物質、有性生殖等方面都各有不同。此外，藻類是植物還是動物的區分也是無意義的。例如，眼蟲(Euglena 屬)是鞭毛蟲攝取了某種綠色生物(可能是微小的綠藻)，而二次獲得產氧型光合作用功能的藻類。因此，眼蟲與綠色植物一樣，具有葉綠素 a 和 b 作為主要光合色素。

B. 與光合作用的關係

圖 3.1-1 是使用 90%丙酮提取水綿(Spirogyra 屬)的光合色素溶液，測定其吸光度光譜的結果。藻類利用可見光[光合有效輻射(photosynthetically available radiation，PAR)，波長 400~700nm]進行光合作用，但無法利用所有的光。許多藻類不利用綠光，結果使得藻體(細胞)內部呈現綠色。此外，活性降低的藻類相較於活性高的藻類，看起來較接近褐色且褪色，這是因為光合色素的生產力降低，細胞內分解、變質的色素增加所致。

例如，葉綠素(chlorophyll， C₅₅H₇₂O₅N₄Mg)的分解產物去鎂葉綠素(pheophytin)，是葉綠素分子結構中心配置的1個鎂原子被2個氫原子取代的產物，這種物理化學變化會伴隨吸光度的變化。如圖 3.1-1 所示，在丙酮提取液中加入鹽酸使光合色素的化學組成改變時，吸光度的測定結果也會改變。

C. 生活形態

藻類大部分生活在海洋、湖沼、河川等水域中，但附著在河床或湖底(海底)基質上形成群落的生活型藻類，稱為附著藻類或底棲藻類(periphyton， phytobenthos， attached algae， benthic algae)。另一方面，浮游及游泳的生活型藻類稱為浮游植物(phytoplankton)。

附著藻類又根據附著基質的不同，可大致分為三種生活型：①生長在石面或岩盤等

硬質基質上的藻類(epilithic algae)、②生長在水草或大型絲狀綠藻表面的藻類(epiphytic algae)、③生長在砂泥或沉積物上的藻類(epipelagic algae， epipsammic algae)。其中，日本河川研究中主要處理的附著藻類是 epilithic algae。一般而言，日本的河川流路狹窄且因出水造成的物理干擾大，因此水邊植被發育較少，形成以卵石和礫石覆蓋的河床，附著藻類以 epilithic algae 為主。

D. 河川的初級生產者

日本代表性淡水魚香魚(Plecoglossus altivelis)，仔魚稚魚期在沿岸度過，⁴5 月溯河而上，以附著在河床石面的水垢為食生長。在河川度過的期間約 5 個月，其間達到初始現存量約 15 倍的淨同化速率，這是溫帶淡水魚中罕見的高成長率。

支持香魚高成長的水垢，是以 epilithic algae 為中心的微生物群集。也就是說，附著藻類是河川重要的基礎(初級)生產者(primary producer)。

表 3.1-1 河流中附著藻類的主要分類群及其特徵

	藍綠藻菌 Cyanobacteria	紅藻門 Rhodophyta	裸藻門 Euglenophyta	異鞭藻 Heterokontophyta	綠藻門 Chlorophyta		鏈藻門 Streptophyta
	藍綠藻	紅藻綱 Rhodophyceae	裸藻綱 Euglenophyceae	矽藻綱 Bacillariophyceae	綠藻綱 Chlorophyceae	石藻綱 Ulvophyceae	輪藻綱 Charophyceae
原核/真核	原核	真核	真核	真核	真核	真核	真核
光合成色素							
葉綠素	葉綠素.a	葉綠素.a	葉綠素.b	葉綠素.a.c.	葉綠素.b	葉綠素.b	葉綠素.b
藻膽素 蛋白質	藻藍蛋白等	藻藍蛋白等	沒有	沒有	沒有	沒有	沒有
主要儲存物質	藍綠藻澱粉(α -1.4 葡聚醣為主)	紅藻澱粉(α -1.4) 葡聚醣為主)	副澱粉 (β -1.3) 葡聚醣為主)	金絲桃素(主要成 分為 β -1,3葡聚醣)	澱粉 (α -1,4) 葡聚醣為主)	澱粉 (α -1,4) 葡聚醣為主)	澱粉 (α -1.4) 葡聚醣為主)
有性生殖	未知	卵繁殖	未知	卵子繁殖(中心) 接合(羽狀)	同配製和異配製 卵繁殖	同配製和異配製 卵繁殖	卵繁殖 接合(融合)

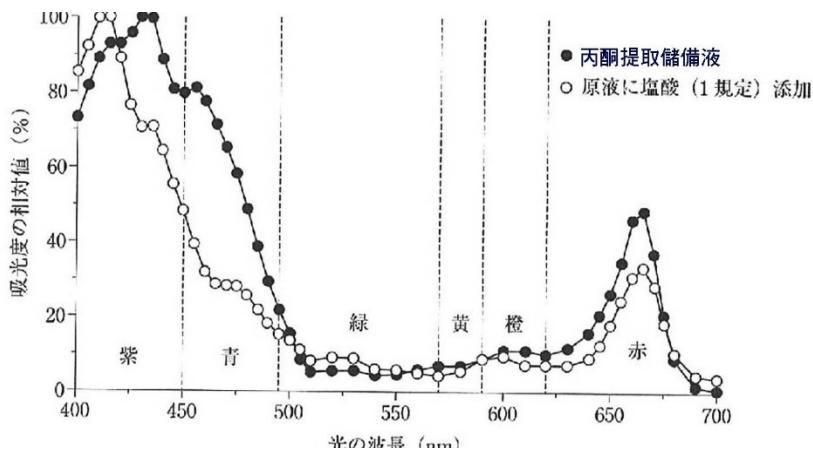


圖 3.1-1 廣島的里山流域的絲狀綠藻(Spirogyra 屬)的光合成色素光照射特性(未發表)，試料於 2005 年 6 月 15 日在建築北流的台地部(福賀町近江八幡長谷寺)採取，光合成色素以 90%丙酮溶液萃取。

3.1.2 附著藻類的生活形態與繁殖

A. 生活形態

刮取河床石面的附著物用顯微鏡觀察，可以看到各種附著藻類(圖 3.1-2)。附著物不僅包括藻類，還包含細菌、小動物、有機物和礦物，因此稱為附著生物膜(biofilm，biomat)。附著生物膜通常即使變厚也只有數毫米程度，但當石蓴藻綱的石蓴(Ulothrix 屬)、絲藻(Cladophora 屬)、輪藻綱(廣義)的水綿(Spirogyra 屬)等絲狀綠藻繁茂時，也可能形成厚度數公分到數十公分如草原般的純群落(圖 3.1-3)。

圖 3.1-4 彙整了日本河川中一般觀察到的部分附著藻類。A ~~E~~ 是細胞連結的絲狀體, F 是單體, 但 G 以附著基質為中心呈扇形展開, H 從細胞伸出透明的膠質粘液枝[柄(stalk)]等, 可觀察到各種生活形態。雖然圖 3.1-4 中無法觀察到, 但 F 的矽藻舟形藻(Cymbella 屬)也具有柄, 因此與 H 的形態相同。

這些生活形態的共通點是, 垂直於基質方向延伸, 增加細胞接受光、營養鹽等資源供給的表面積。

Tuji 描述了伴隨附著生物膜發達的矽藻優勢種變化及其生活形態。發達初期是具有蓮座(rosetta)型生活形態的針桿藻(Nitzschia 屬)、針藻(Synedra 屬), 接著是伸長柄的舟形藻(Cymbella 屬)、橋彎藻(Gomphoneis 屬), 然後是以柄或絲狀綠藻為依附(Angled)的脆桿藻(Fragilaria 屬)分別成為優勢種。

圖 3.1-5 是附著在絲藻(Cladophora 屬)表面的楔形藻(Gomphonema 屬)等微小矽藻, 以及鬆散纏繞在絲狀體上的脆桿藻(Fragilaria 屬)。如此, 附著藻類為了獲取資源, 展現出類似草叢或攀緣植物的各種生活形態, 附著生物膜在極薄的空間中具有如森林般複雜的結構。

B. 繁殖

藻類的繁殖有無性繁殖和有性繁殖, 無性繁殖包括分裂、孢子形成、游走子形成, 有性繁殖包括卵生殖、接合、同型/異型配子(表 3.1-1)。

根據千原等人的研究, 藻類的 20 個分類群(綱)中, 只有 5 綱未發現有性繁殖, 整體而言是具有產生遺傳多樣性的有性繁殖的生物群。以下列舉兩個特徵性有性繁殖的例子。

a. 水綿

圖 3.1-6 是藻類有性繁殖的常見例子, 水綿的接合及形成的接合子。水綿的細胞(營養細胞)是單倍體(n), 兩個細胞質接合的接合子是雙倍體($2n$)。接合子經減數分裂成為休眠孢子, 萌發後再次形成單倍體的絲狀體。

b. 矽藻

具有矽酸(SiO_2)殼的矽藻, 因為在殼內進行二分裂的無性繁殖, 每次分裂殼即細胞都會變小。因此, 進行有性繁殖, 形成復大孢子再次使細胞變大。直鏈藻(Melosira 屬)等中心目矽藻, 一個細胞形成的精子從殼中出來進入其他細胞進行卵生殖, 舟形藻(Cymbella 屬)等羽紋目矽藻, 兩個細胞成為同型配子從殼中出來呈變形蟲狀進行接合。無論哪種情況都因為不被殼覆蓋, 能夠增大細胞體積。

如此形成復大孢子。與水綿不同的是, 營養細胞是雙倍體, 配子是單倍體。用顯微鏡觀察河川附著藻類時, 可以看到如圖 3.1-7 所示的舟形藻(Cymbella 屬)兩個細胞並排的狀態。這被認為是即將進行有性繁殖前的狀態。

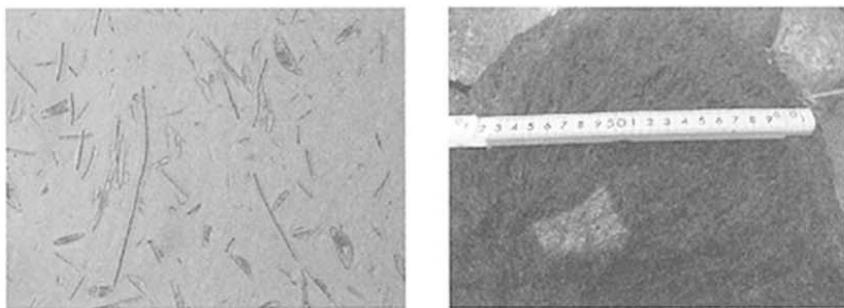


圖3.1-2 豊川上游河床的石面採取的附著生物膜顯微鏡照片($\times 200$)

圖3.1-3 矢作川中游距河口42 km處的河床繁茂的絲狀藻類

川絲藻(*Cladophora glomerata*)

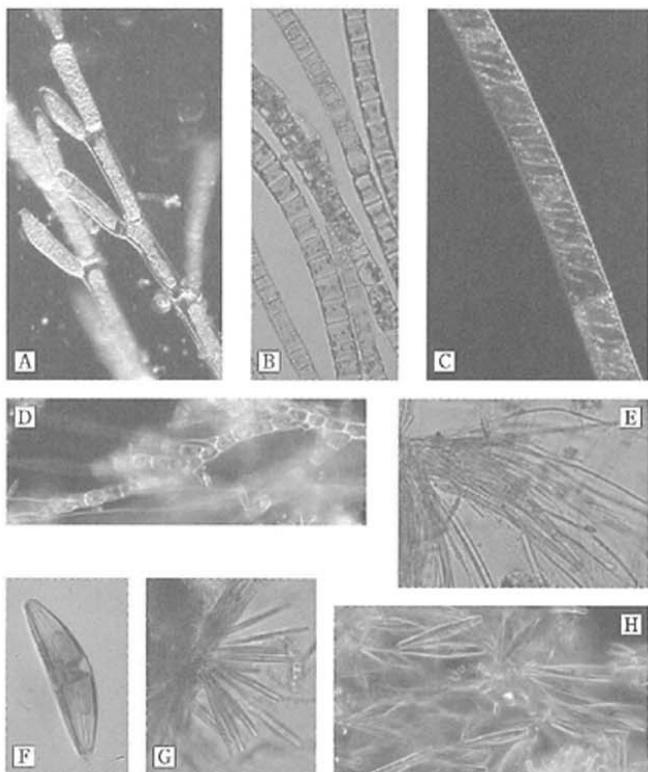


圖3.1-4 日本河川中觀察到的附著藻類顯微鏡照片

- A:針桿藻(*Cladophora*屬、 $\times 100$)、
- B:絲藻(*Ulothrix*屬、 $\times 200$)、
- C:水綿(*Spirogyra*屬、 $\times 100$)、
- D:球毛藻(*Bulbochaete*屬、 $\times 200$)、
- E:同絲藻(*Homoeothrix*屬、 $\times 400$)、
- F:橋彎藻(*Cymbella*屬、 $\times 400$)、
- G:針桿藻(*Synedra*屬、 $\times 400$)、
- H:異極藻(*Gomphonema*屬、 $\times 400$)。

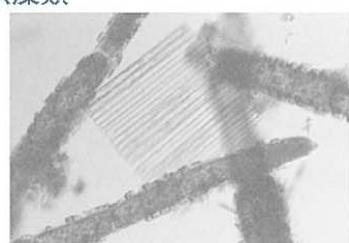


圖3.1-5 絲狀綠藻川絲藻(*Cladophora*屬)表面附著的異極藻(*Gomphonema*屬)或格子狀脆桿藻(*Fragilaria*屬)的顯微鏡照片($\times 400$)



圖3.1-6 廣瀨的里山流域的水綿(*Spirogyra*屬)的接合(有性生殖)與接合孢子照片顯微鏡($\times 200$)



圖3.1-7 橋彎藻(*Cymbella*屬)接合的顯微鏡照片($\times 400$)

3.1.3 附著生物膜的厚度與附著藻類的光合作用

A. 附著生物膜的光環境

包含附著藻類的附著生物膜，雖然形成在厚度 1mm 以下~數十公分程度的狹窄空間內，但如 3.1.2 所述，具有類似陸地森林的立體結構。因此，在河川研究中，將附著生物膜視為平面會妨礙對生物膜的正確理解。例如 Steinman 彙整了附著生物膜的高度、生物的種組成不同時，藻食者可攝食的範圍也不同。那麼，對於附著藻類自身的生活而言，生物膜的厚度有什麼意義呢？

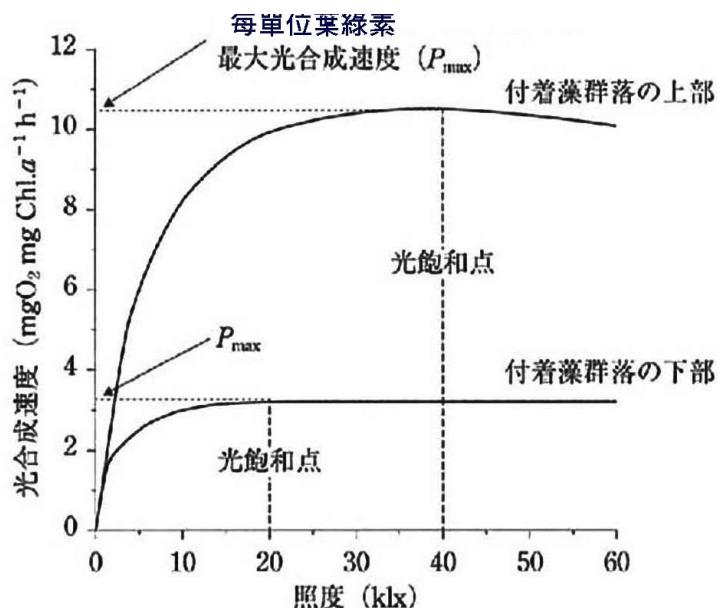


圖 3.1-8 現川上游採取的附著生物膜上部與下部的光合成光曲線，從單位葉綠素 a 量的最大光合成速度 (P_{max}) 與光飽和點來看，推測上部具有陰生型、下部具有陽生型的光合成特性。

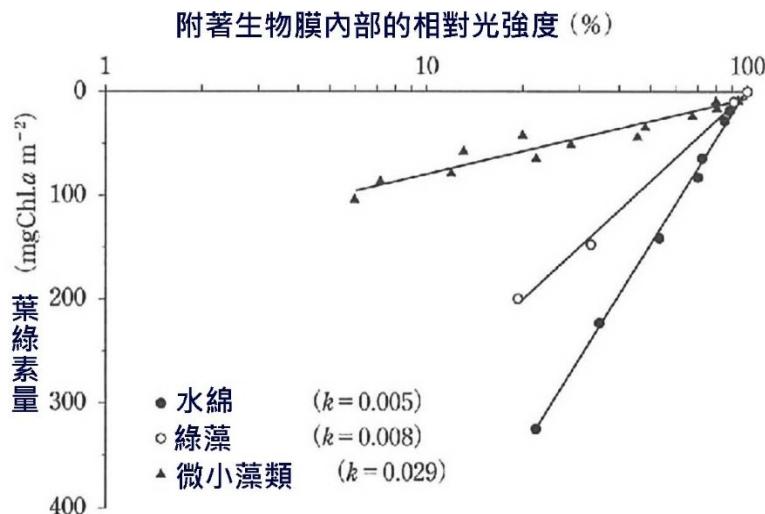


圖 3.1-9 附著生物膜的厚度與內部光環境的關係，(附著物質的厚度以單位面積的葉綠素 a 量表示(絲藻的乾燥未處理))。

a. 光合作用-光曲線

Monsi 和 Saeki 以陸地各種植物群落為對象，調查了群落內光的衰減，以及依一定厚度(空間)收穫的光合器官葉片量、非合成器官莖幹量(分層收穫法)。然後，將這些結合起來，提出了從生產構造圖(productive structure)理解植物群落生理生態學意義的方法。此外，指出群落上部的葉片是對應強光的陽生型(sun type)，下部的葉片是對應弱光的陰生型(shade type)光合作用。同為光合生物的附著藻類也需要應用這種想法，從生產構造圖進行分析。

圖 3.1-8 是 Tominaga 和 Ichimura 在荒川上游採集的附著生物膜上部和下部樣本，以溶氧為指標用明暗瓶法(從石面剝落的附著藻類懸浮在河水中，裝入氧氣瓶。瓶子在明暗條件下培養一定時間後，測定溶氧的增減、示踪劑的吸收，計算光合作用/呼吸速率)製作的光合作用-光曲線(P-I curve， P: photosynthesis， I: irradiance)。從最大光合速率(Pmax， maximum photosynthesis rate)和光飽和點可知，生物膜上部的附著藻類具有 Pmax 和光飽和點高的陽生型，下部的附著藻類具有在弱光下光飽和的陰生型光合作用特性。這個結果可以看出，即使在薄的附著生物膜內部，也與陸地植物群落一樣，因自我遮光(self shading)的影響使光衰減，附著藻類在生理上對此做出應對。因此了解附著生物膜內部的光環境變得很重要。

b. 附著生物膜內的光衰減

Tominaga 和 Ichimura 在河床設置玻璃板形成附著生物膜，從通過玻璃板的光強度與玻璃板上葉綠素量的關係，求出生物膜厚度與光衰減的關係。Nakanishi 和 Yamamura 將採集的附著物用密理孔濾膜過濾，從通過濾紙上捕集的附著物的光強度與附著物葉綠素 a 量的關係，推定光的衰減趨勢。此外，野崎等人將附著物稀釋至不同濃度放入玻璃培養皿，將它們組合起來擬似形成各種厚度的附著生物膜，計算光的衰減。

圖 3.1-9 以葉綠素 a 量表示附著生物膜的厚度，顯示膜厚度與光衰減的關係。光與膜厚度的關係遵循比爾-朗伯定律(Beer-Lambert law)，可用以下式(3-1)表示：

$$I = I_0 \exp(-kc) \quad (3-1)$$

I:某厚度的光強度(照度 lx 或光量子密度 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，光量子密度的 mol 有時也用 E:愛因斯坦單位表示)， I_0 :附著生物膜正上方的光強度，k:表示附著生物膜內光衰減大小的消散係數(mgChl.a^{-1})，c:葉綠素 a 量(mgChl.a m^{-2})。

消散係數(k)的大小，在形成純群落的絲狀綠藻中較小，在包含附著藻類以外的附著生物膜中較大。即使是絲狀綠藻，細胞大的水綿群落的消散係數也比石蓴小。河川附著生物膜的消散係數，Tominaga 和 Ichimura 報告為 $0.02 \text{ mgChl.a}^{-1}$ ，Nakanishi 和 Yamamura 報告為 $0.023 \text{ mgChl.a}^{-1}$ 。

附著生物膜中也會附著順流而下的微細有機物和土砂。因此，當集水區這些物質的供給量大，生物膜內部含量多時， k 值會進一步增大。

c. 光合作用-光曲線的近似

藻類的光合作用-光曲線，如果沒有觀察到強光下顯著的光合抑制[強光抑制(light inhibition)]，可以用以下公式的直角雙曲線近似：

$$P = \frac{bI}{(1+aI)} \quad (3-2)$$

P:光合速率($\text{mgC mgChl.a}^{-1} \text{h}^{-1}$)，I:光強度(lx 或 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，b 和 c:常數。常數 b 和 c 的計算，使用式(3-2)轉換為倒數的式(3-3)。

$$\frac{1}{P} = \frac{1}{I} \times \frac{1}{b} + \frac{a}{b} \quad (3-3)$$

式(3-3)可視為一次函數式 $y = Ax + B$ ，因此將($1/b$)作為式(3-3)的 A，(a/b)作為式(3-3)的 B，P 和 I 代入實測值。

B. 生物膜機制的分析

Nozaki 等人在琵琶湖沿岸帶，從湖水及附著生物膜的葉綠素 a 量和光合作用-光曲線製作生產構造圖，從生理生態學角度分析生物膜的機制。圖 3.1-10 顯示應用此方法的矢作川中游(距河口 42km，愛知縣豐田市中心部)附著生物膜的生產構造圖(2001 年 11 月 7 日)。

葉綠素 a 量($86 \pm 33 \text{ mgChl.a m}^{-2}$ ， $n=3$)、光合作用-光曲線及其近似式($b=0.021$ ， $c=0.034$)由野崎等人報告。調查地點以川絲藻(*Cladophora glomerata*)為優勢種($2,760 \pm 1,150$ 細胞 cm^{-2} ， $n=3$)，從川絲藻細胞數與生物膜內葉綠素 a 量的關係式「 $\text{Chl.a}(\text{mgChl.a m}^{-2}) = 0.026 \times \text{細胞數}(\text{細胞 cm}^{-2}) + 10.72$ ($r=0.97$ ， $p<0.01$ ， $n=12$)」，推定川絲藻來源的葉綠素 a 量為 $83 \text{ mgChl.a m}^{-2}$ 。由此判斷，總葉綠素 a 量的 97% 來自川絲藻，即為純群落。

因此，光合作用-光曲線及其近似式使用川絲藻單獨測定的結果。此外，為了比較，假設附著生物膜不是川絲藻而是由微細藻類構成的群落，加入生產構造圖中。

到達附著生物膜最下部的光量子密度，川絲藻群落較大，達到群落正上方的 65%。另一方面，微細藻類群落衰減至 8%。即使是具有相同葉綠素 a 量的附著生物膜，在大型絲狀綠藻優勢的生物膜中，因接近純群落，除了藻類細胞外吸收、散射光的要素較少，光的衰減較少。因此，川絲藻群落下部的光合作用不會降低，相較於微細藻類群落能獲得更高的淨生產。

這種傾向，如果使用式(3-4)求出一日的光變化，計算一日的生產量，會更加顯著(圖 3.1-11)。

$$I_t = I_{\max} \sin^2 \omega t \quad (3-4)$$

It: 日出後 t 小時的光強度，Imax: 南中時的光強度， π : 圓周率/D(日長時間)，t: 日出後的經過時間。

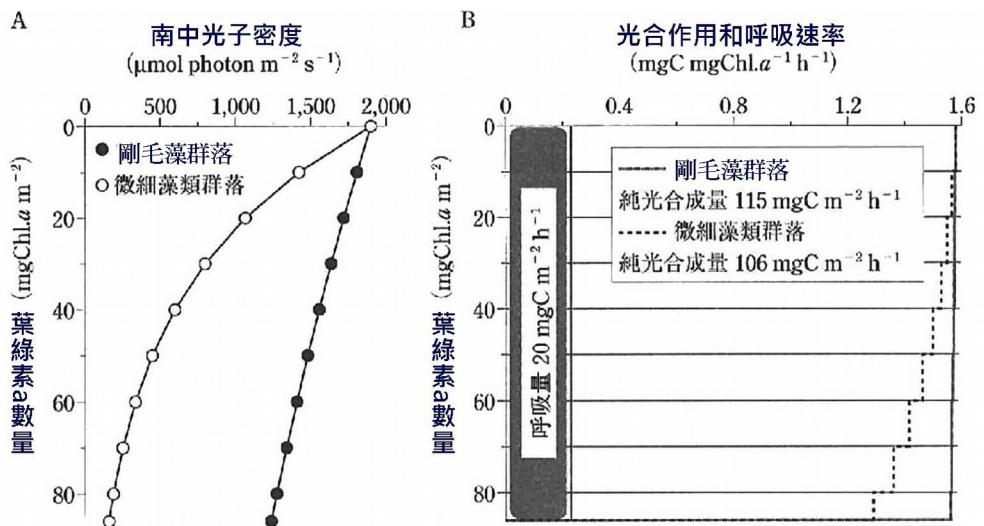
絲藻在湖沼沿岸和河川中，常出現大量繁殖的現象。其原因之一可推測為絲藻群落具有的高淨生產力。

1990 年代，受光部(球體)直徑 $100\mu\text{m}$ 以下的微小光量子計實用化，使得直接測定附著生物膜或沉積物中可見光的光量子密度成為可能。將此光量子計與 1980 年代實用化的前端直徑 $5\mu\text{m}$ 的微小氧電極組合，現在可以在不破壞生物膜的情況下，基於實測值製作附著生物膜的光合作用光曲線和生產構造圖。Kuhl 等人的報告中，顯示了與 Tominaga 和 Ichimura 的光合作用-光曲線(圖 3.1-8)完全相同的結果，經過 30 年得到再現是很有趣的。

河川附著生物膜的厚度，微小藻類優勢時最大約 5mm ，絲狀綠藻優勢時最大約 30cm 。與水草、海藻、陸地草本、森林相比，雖然是極薄的空間，但其生命活動如前所述是立體展開的。

野崎等人、Hill 和 Boston、Biggs 等人發現，伴隨附著微生物膜的發達，單位葉綠素 a 量的光合活性降低，其主要原因歸於自我遮光。

此外，Hill 和 Middleton 報告，附著微生物厚度增加時，碳穩定同位素比($\delta^{13}\text{C}:\text{‰}$ ，參照 4.5.6)的值會升高。這被認為是因為從膜外部向內部供給的溶解無機碳(dissolved inorganic carbon: DIC)，在膜內的光合作用和呼吸中反覆利用，結果使較重的 ^{13}C 比率升高所致。



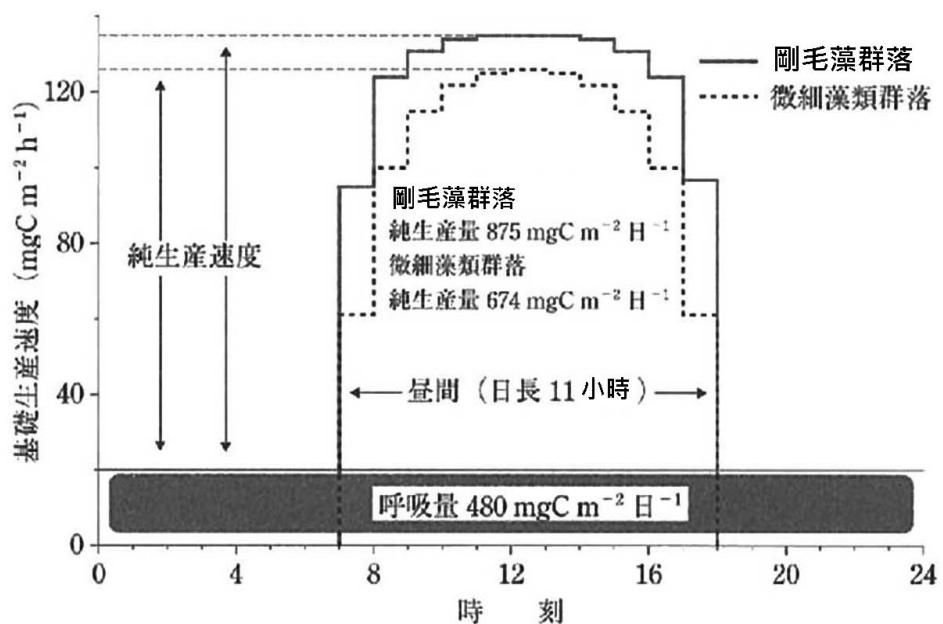


圖 3.1-10 矢作川中游(河口 42 km 處, 愛知縣豐田市中心部)雨中時附著生物膜的生產速度圖(2001/11/7/), A:附著生物膜內的光衰減、B:附著生物膜內的光合成速度及呼吸速度的垂直分布。現場幾乎為川絲藻(*Cladophora glomerata*)的純群落, 但作為比較對象設定了試驗藻類優勢的生物膜, 並加入生產結構中。[野崎健太郎ほか、矢作川研究 7:169 (2003) を参照して作成]

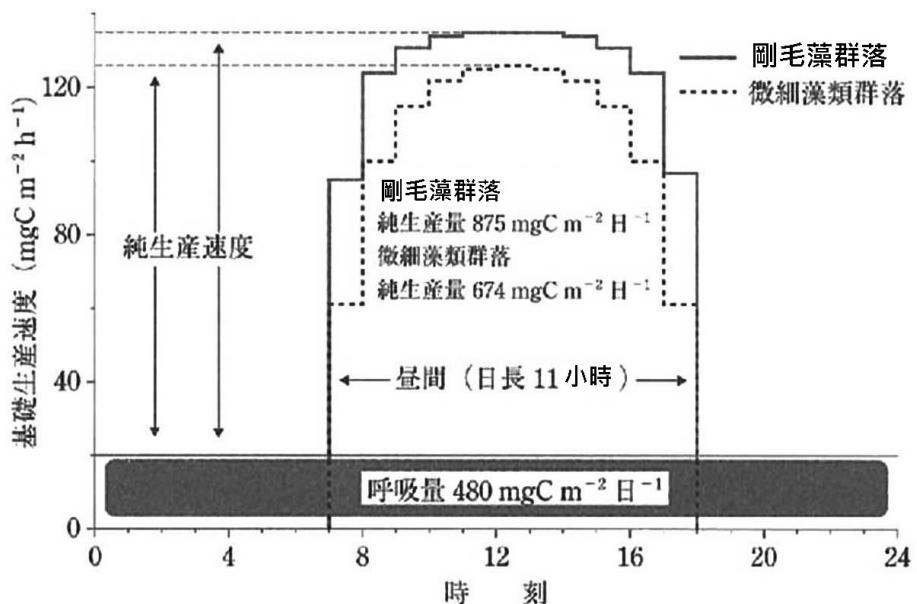


圖 3.1-11 矢作川中游(河口 42 km 處, 愛知縣豐田市中心部)附著生物膜的基礎生產速度日變化(2001) [野崎健太郎ほか、矢作川研究 7:169(2003) を参照して作成]

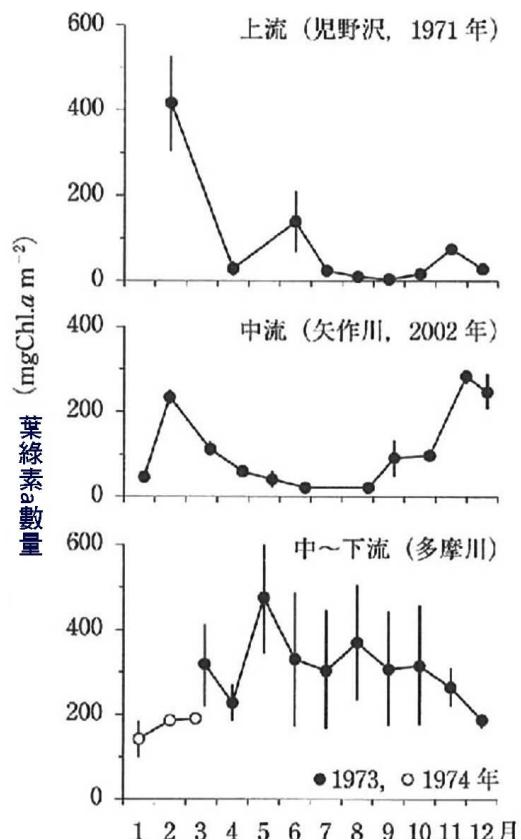


圖 3.1-12 山地溪流(兒野澤、長野縣木曾郡)⁽²⁰⁾、中游(矢作川、愛知縣豐田市中心部)、中~下游(多摩川、東京都)的附著生物膜中葉綠素 a 量的季節變化，資料種表示標準偏差

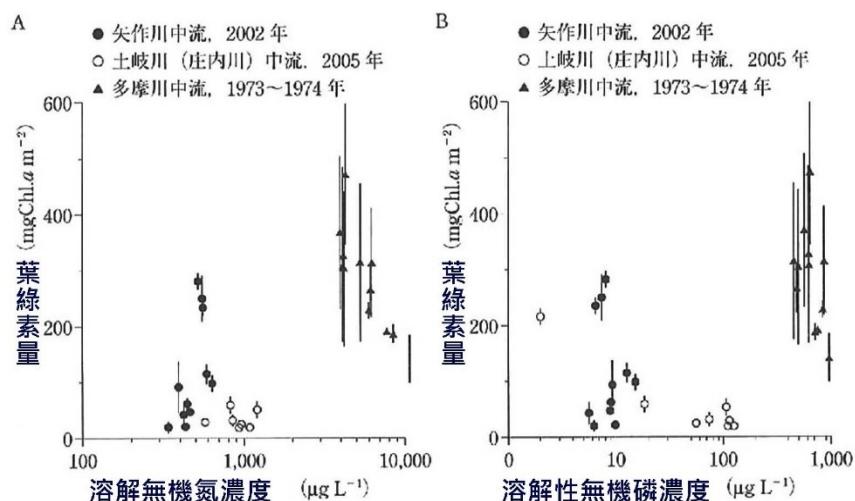


圖 3.1-13 矢作川中游、庄內川中游、多摩川線~下游⁽¹⁾的溶存態氮濃度(A)以及磷濃度(B)與附著生物膜的葉綠素a量的關係，試分像表示標準偏差。

表 3.1-2 日本河川及湖沼沿岸帶測定的附著藻類光合成速度、生產量、呼吸量(最小值~最大值)

	場所	光合率速度 $\text{mgC m}^{-2} \text{h}^{-1}$	日總生產量 $\text{gCm}^{-2} \text{day}^{-1}$	日淨生產量 $\text{gCm}^{-2} \text{day}^{-1}$	日呼吸量 $\text{gCm}^{-2} \text{day}^{-1}$	生物膜 狀態	參考文獻
兒野澤	山地 溪流	0.2(12月) ~1.8(8月)	0.016(12月) ~0.68(6月)	-0.2(2月) ~0.16(6月)		從石材表面 剝落/懸浮	Nakanishi Yamamura
荒川	上游	0.8(1月) ~4.5(7月)	0.9(1月) ~4.2(7月)		0.7(1月) ~1.3(5月)	從石材表面 剝落/懸浮	Tominaga Ichimura
千曲川	中游	0.3(11月) ~8.2(7月)	1.0(11月) ~2.4(7月)	0.5(11月) ~1.8(7月)	0.5(10月) ~0.9(6月)	從石材表面 剝落/懸浮	櫻井
矢作川	中游	0.5(2月) ~2.5(5月)				從石面中 拔出/懸浮	野崎
多摩川	中下游	0.04~1.4 (夏) 0.6~1.5 (秋) 0.3~0.7 (冬) 0.2~2.0 (春)	0.2~7.2 (春~秋) 0.4~1.8 (冬)	-0.1(1月) ~5.3(夏)	0.8~2.7 (春~秋) 0.5~1.1 (冬)	人工付着板 /非破壞	Aizaki
琵琶湖	沿岸帶	0.1(12月) ~1.2(7月)	0.05(12月) ~8.9(7月)	-0.1(10月) ~5.2(7月)		從石材表面 剝落/懸浮	Nozaki

3.1.4 附著藻類的現存量、生產量與河川環境的關係

A. 現存量

圖 3.1-12 顯示了山區溪流—中游—中下游河段中，附著生物膜 (periphyton biofilm) 內葉綠素 a 含量的季節變化情形。從圖中可以看出，山區溪流與中游河段在冬季含量較高、夏季較低，呈現出明顯的季節性趨勢。其原因主要有二：一是夏季出水量大、水流干擾劇烈，使附著藻類受到較強的物理性干擾；二是山區溪流沿岸森林（河畔林）遮蔽光線，導致光照減少，進一步抑制了附著藻類的光合作用。

相對而言，在中至下游河段，雖然變化幅度較大，但整體上呈現夏季葉綠素含量較高的傾向。一般來說，附著藻類的最大光合作用速率與水溫呈正比關係。

然而，若要使附著藻類能進行細胞分裂並增加現存量，仍需有足夠的氮、磷等營養鹽。換言之，光合作用速率的提高並不必然代表附著藻類生物量的增加。在中下游河段，由於受到人類活動影響，河川水體中營養鹽濃度較高，因此附著生物膜在洪水干擾之後的恢復速度也更快。

那麼，河川附著藻類的現存量是否如湖沼浮游植物一樣，與營養鹽濃度成正比增加呢？圖 3.1-13 顯示矢作川中游、庄內川（土岐川）中游及多摩川中～下游的河水中溶解態氮、磷濃度與附著生物膜中葉綠素 a 量的關係。庄內川雖然氮、磷濃度比矢作川高，但葉綠素 a 量呈現較低的傾向。此外，矢作川與多摩川相比，氮、磷濃度雖低，但葉綠素 a 量的高值可與多摩川匹敵。從這些結果可以理解，河川附著藻類的現存量與營養鹽濃度並非單純成正比。

Biggs 使用紐西蘭 25 條河川 30 個地點測定的溶解態氮及磷濃度、出水造成的物理干擾頻度、附著生物膜中葉綠素 a 量，對河川富營養化進行考察。結果顯示，將貧營養與中營養的界限設為 $60 \text{ mgChl.a m}^{-2}$ ，中營養與富營養的界限設為 $200 \text{ mgChl.a m}^{-2}$ 時，在干擾頻度高的河川，如果營養鹽濃度不更高，富營養化就不會進展。

圖 3.1-13 所處理的河川，矢作川中游河床是長徑 20~30cm 的卵石，多摩川是固定在河床的人工附著板，兩者都是穩定的附著基質，而庄內川的河床是長徑 25cm 程度的砂礫，是不穩定的基質。可以解釋為，由於基質的不穩定性，庄內川雖然營養鹽濃度高，但附著藻類的現存量被抑制在低水平。

表 3.1-2 彙整了日本河川半年以上觀測結果記載的文獻，附著生物膜單位葉綠素 a 量的光合速率、生產量、呼吸量的最小值和最大值，並加入琵琶湖北湖沿岸帶附著生物膜的結果作為比較。

除了在山地溪流的兒野澤（長野縣木曾町）獲得的生產量特別低之外，大致相同程度，看不出河川環境差異造成的不同。但是，觀測事例少，加上流速、水溫、光、營養鹽等環境因子的值不齊全，考察也很困難是事實。一年的生產量方面，只有多摩川中游報告了推定值，總生產量為 $750 \text{ gC m}^{-2} \text{ 年}^{-1}$ 。湖沼也只有琵琶湖北湖沿岸帶報告，總生產量為 $200 \text{~}500 \text{ gC m}^{-2} \text{ 年}^{-1}$ ，淨生產量為 $100 \text{~}200 \text{ gC m}^{-2} \text{ 年}^{-1}$ 。

B. 生產量的測定與環境

與陸地植物、海藻、浮游植物相比，河川附著藻類的光合作用、生產量、呼吸量的全年調查事例極為有限。這是因為以溶氧濃度或示踪劑（ ^{13}C 、 ^{14}C ）的明暗瓶法為代表，測定方法繁瑣且可靠性有疑問。

陸地植物和海藻，不需要特別指標，就能從高度、重量測定生長，即淨生產。光合速率也可用攜帶型光量子產率測定儀器簡便地重複測定。浮游植物與附著藻類不同，可以在不破壞結構的情況下以現場狀態放入明暗瓶或培養箱測定。

另一方面，附著藻類難以將生物膜非破壞地放入明暗瓶或培養箱，也難以考慮河川的重要特性流速的影響。表 3.1-2 中，只有 Aizaki 的研究是非破壞且考慮流速的。但是，將形成在人工附著板上的生物膜放入培養箱，用磁力攪拌器攪拌的手法能多大程度反映自然狀態還不清楚。

目前，利用高性能溶氧計對河川溶氧濃度進行連續觀測已成為可能。Odum 提出，將河川附著藻類(水草)隔離在明暗瓶或培養箱中測定的光合作用、呼吸無法再現自然狀態，因此從河川溶氧濃度的日變化和與大氣的氣體交換推定生產量的方法。

這種方法所需的溶氧濃度日變化，隨著可設置在河床的溶氧計的普及而容易取得。今後，期待能取代隔離方法成為一般方法。此外，如果行政機關的河川環境自動測定項目導入溶氧濃度的連續觀測，就能更簡便地推定河川的基礎生產(初級生產)。

3.2 底棲無脊椎動物

3.2.1 底棲無脊椎動物是什麼

河川底棲無脊椎動物，顧名思義，是指在河底生活的無脊椎動物。河川中如湖沼那樣以浮游生物(plankton)方式浮游生活的動物很少，無脊椎動物大多過著底棲生活。底棲無脊椎動物與魚類相比，體型小得多，乍看之下樸實無華，可能不太為人所知。但是，在河川動物群集中，生物量(biomass)、初級生產都佔優勢，種數極多，形態和生態的多樣性驚人地大。此外，在河川食物網中，作為連接魚類和鳥類等高階捕食者與初級生產者的消費者，或作為碎屑(detritus，非生物有機物)的分解者，扮演重要角色。河川底棲無脊椎動物包括渦蟲類、貝類、蚯蚓類、蛭類、蠣類，以及蝦類、蟹類、水蟲(*Asellus hilgendorfii*)、端足類等甲殼類，但除了受有機污染等人為干擾強烈影響的河川外，在日本通常以昆蟲幼蟲，即所謂水生昆蟲類在棲息數、種數方面占優勢。

本節以水生昆蟲類為中心，闡述底棲無脊椎動物的生態與生活史，然後概述棲息場與群集的流程變化、底棲無脊椎動物與其他生物及碎屑之間的相互作用。底棲無脊椎動物中的貝類在 3.3 有詳細說明，請參照該處。另外，在河川中提到底棲無脊椎動物時，慣例上是指通過 1mm(或 0.5mm)篩網的「大型無脊椎動物(macroinvertebrates)」，本節也遵循此慣例。

3.2.2 底棲無脊椎動物的生態與生活史

本項主要概述水生昆蟲類的生態性狀與生活史性狀。近年來，在歐美將底棲無脊椎動物各種所具有的這些性狀類型化，通過群集的組成種所表現的性狀來特徵化底棲無脊椎動物群集，藉此考察與棲息環境的關聯、應用於監測的方法正在發展。但是，在

日本由於底棲無脊椎動物的自然史研究累積不足，關於種或分類群的生態性狀和生活史性狀的知識不充分，因此這類手法只能應用於部分生物群或性狀。本節在敘述各項目時，盡可能意識到這種類型化。由於篇幅有限，個別種或分類群的詳細生態只能簡單描述，請參考其他書籍。

A. 呼吸

水生昆蟲類有兩種：具有利用空氣中氧氣進行呼吸的開氣管系統(open tracheal system)的種，以及從水中攝取溶氧的閉氣管系統(closed tracheal system)的種。

在溪流和河川的水生昆蟲類中，具有閉氣管系統的種較為普遍，具有開氣管系統的種較多見於泥蟲科(Elmidae)成蟲等鞘翅目(Coleoptera)、大蚊科(Tipulidae)的許多種、粗角大蚊科(Ptychopteridae)、水虻科(Stratiomyidae)的幼蟲和蛹、蛾蚋科(Psychodidae)和蚋科(Simuliidae)的蛹等雙翅目(Diptera)。

蜉蝣目(Ephemeroptera)的所有種、毛翅目(Trichoptera)的許多種、石蠅科(Perlidae)的所有種等，特別是棲息於急流的昆蟲具有發達的氣管鰓，因此給人河川水生昆蟲類進行鰓呼吸的強烈印象，但具有閉氣管系統的種通常體表呼吸的作用較大。沒有氣管鰓的禱翅目(Plecoptera)、毛翅目、搖蚊科(Chironomidae)的部分種完全依賴體表呼吸。即使是具有鰓的種，對體呼吸的依賴度也可能超過對鰓呼吸的依賴度，幼齡期幾乎所有種都只依賴體表呼吸。

在短尾石蠅科(Nemouridae)部分種頸部的鰓、以及毛翅目肛門部的鰓，據說主要擔負的不是呼吸而是滲透壓調節的角色。此外，搖蚊科的部分種具有血紅蛋白(hemoglobin)，能在體內蓄積氧氣，因此即使在厭氧條件下也能生存。

B. 生活形態

底棲無脊椎動物依據體型和生活方式可區分為幾種生活型。關於生活型至今已提出各種類型化方法，但生活型的區分最好能反映移動性的大小。闡明棲息場所的空間不均質性或干擾造成的時間變動與底棲無脊椎動物群集的關係，是河川生態學或河川管理上的重大課題，而在進行這種檢討時，種的移動性是重要關鍵。這裡介紹竹門的分類法(表 3.2-1)。在這種分類法中，雖然也有包含移動性各異的種的類型，但大致上游泳型移動性大，固著型或掘潛型包含移動性小的種較多。

表 3.2-1 河川底生無脊椎動物的生活型類型

生活方式	特徵	物種舉例
游泳型	擁有流線型的船體形狀，適合游泳。	1. 仰泳椿 <i>Notonecta</i> 2. 龍蝨 <i>Dytiscidae</i> 3. 橫足類 <i>Copepoda</i>
固定式	將身體和巢穴附著在木、石等表面生存。	
外露固定式	擁有發達的爪子和吸盤器官，靠著附著在光滑沉積物的表面生存。	1. 貽貝 <i>Mussels</i> 2. 水螅 <i>Hydra</i> 3. 螺 <i>Snails</i>
造巢固着型	將巢穴和砂粒殼附著在石頭和木頭表面生存。	1. 筒石蠶科 <i>Limnephilidae</i> 、船形石蠶科 <i>Brachycentridae</i>
結網型	將巢穴固定在石頭和木頭上，並織網居住其中。	1. 紋石蠶科 <i>Hydropsychidae</i> 2. 網石蠶科 <i>Polycentropodidae</i>
匍匐爬行型	以爬行在各種基質上為生。	
滑行型	身體扁平，可以在石頭、礫石和木頭表面平穩移動。	1. 滾蟲 <i>Planarian</i> 2. 扁泥蟲 <i>Water pennies</i> 3. 舌石蠶科 <i>Rhyacophilidae</i>
黏液爬行型	行動緩慢，同時分泌粘液。體型各不相同。	1. 螺 <i>Snails</i> 2. 蛞蝓 <i>Slugs</i> 3. 滾蟲 <i>Planarian</i> 4. 水蛭 <i>Leeches</i>
爬行型	腿部發育良好，體型各異。	1. 螃蟹 <i>Crabs</i> 2. 蝦 <i>Shrimp</i>
攜巢式	巢穴是可移動的，由沙粒、樹葉、樹枝、分泌物等構成。	1. 筒石蠶科 <i>Limnephilidae</i> 2. 船形石蠶科 <i>Brachycentridae</i> 3. 管石蠶科 <i>Phryganeidae</i>
掘潛型	以在沙質泥底挖洞生活。	
滑行掘潛型	生活在部分埋在沙泥底下的鵝卵石平坦的底部。在沙泥底上挖洞自由生活，有時會建造 U 形洞穴。	1. 搖蚊幼蟲 <i>Chironomidae larvae</i> 2. 顫蚓/紅蟲 <i>Tubifex worms</i> 3. 蝌蚪稚蟲 <i>Mayfly nymphs</i> 4. 蜻蛉稚蟲/水蠶 <i>Dragonfly nymphs</i>
自由挖掘型		
浸沒型	會在砂粒殼或沙質、泥質的底部建造有襯裡的管狀巢穴，有時也會在木石的表面建造巢穴。	1. 顫蚓/紅蟲 <i>Tubifex worms</i> 2. 搖蚊幼蟲 <i>Chironomidae</i>

表 3.2-2 河川底生無脊椎動物的攝食機能群

覓食功能群	食物	覓食方式	覓食功能群物種舉例 Guild
碎食者	粗有機質CPOM		
	大型水生植物	咀嚼、挖掘	象鼻蟲、部分搖蚊幼蟲、龍蝨、豆娘稚蟲
	腐食物碎食者	主要為落葉枝植物遺骸和已定殖的微生物	咬碎，刮食，刺穿 石蠅稚蟲、端足類（如勾蝦）、石蠶蛾幼蟲、渦蟲、蟹
收集濾食者	細有機物FPOM		
	水中懸浮的顆粒有機物和微生物	刺毛、濾網和捕網採集	蜉蝣稚蟲、黑蠅幼蟲、蚌蜆類、網石蠶
	沉積在河床上的細顆粒有機物、微生物和生物膜	收集，採摘，舀取	顛蝨、部分蜉蝣稚蟲、多數搖蚊幼蟲、雙翅目幼蟲
草食者（吞食）	附著藻類和生物膜	刮食，挑揀，撇取，刮擦	石螺、扁蟻、部分蜉蝣稚蟲、田螺、部分石蠶蛾幼蟲
穿孔者（吸盤）	大型水生植物的細胞液	戳洞，吸汁液	水椿象、部分搖蚊幼蟲、水甲蟲
掠食者	活體動物	吞嚥、咀嚼、吸吮	蜻蜓稚蟲、龍蝨、牙蟲、肉食性石蠶蛾幼蟲、豆娘稚蟲
寄生者	活體動物		水蟬、魚蝨、絛蟲、吸蟲、線蟲

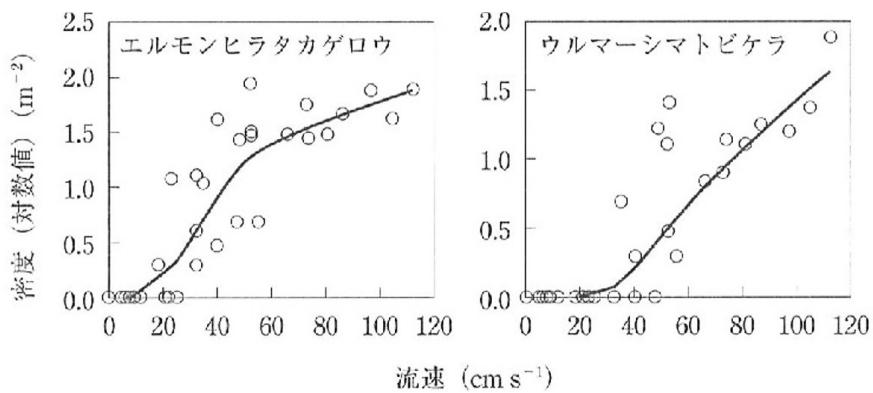


圖 3.2-1 30×30cm 方形框架內流速與底棲動物密度的關係，目前流速為矩形框中心60%深度處的流速。族群密度以常用對數($\log(x+1)$)表示。此曲線為加權迴歸曲線。

C. 棲息場所的水理環境及其形態適應

底棲無脊椎動物各種能棲息的場所，只存在於溪流或河川的一部分。這是因為在流速或水深不同的各種水理環境下，不可能解決呼吸、對水流的抵抗、食物獲得等所有問題。因此，在水理環境對比強烈的急流和深潭，棲息的種幾乎不重疊。即使在一個急流或深潭中，水理環境的變異也很大，只相距數十公分出現的種及其棲息密度就可能完全改變。底棲無脊椎動物中，從如斑紋石蛾屬(*Phryganopsyche*)那樣只棲息於幾乎沒有流速的場所的種，到如網蚋科(*Blephariceridae*)那樣棲息於表面流速超過 2m s^{-1} 的激流域的種都有，許多種的棲息密度會隨棲息場所的流速而變化(圖 3.2-1)。

底棲無脊椎動物棲息場的水理環境，考慮到對水流的抵抗或流動搬運食物的方式，有時用雷諾數(Reynolds number)或弗勞德數(Froude number)等複合變數來評價較好(參照 1.1)。河床結構複雜的急流礫石河床，微觀上看是由各種水理環境的鑲嵌組成。另一方面，微觀上幾乎沒有流動的場所占大半的深潭，巨觀上看存在著各種緩流。因此，在評價棲息的水理環境時，需要充分考慮其空間尺度。

在溪流或河川的急流域，河床上的物體會受到水流的大抗力(參照 1.1)，因此棲息於急流域的種，程度雖有差異但體型多呈流線形，四節蜉屬(*Baetis*)和細蜉屬(*Isonychia*)是典型例子。此外，也有具備固著器官或具固著功能的形狀的種，如網蚋科的吸盤、扁蜉屬(*Epeorus*)部分種的鰓、棘蜉屬(*Drunella*)部分種的腹部。

扁蜉科(*Heptageniidae*)和扁泥蟲科(*Psephenidae*)代表的扁平體型，常被視為與這些相同的對水流抗力的適應。但是，許多扁蜉科棲息的溪流或河川礫石河床的急流處，即使在河床附近水流也呈亂流，即使是扁平體型實際受到的抗力也不小，反而扁平形狀有增加浮力的缺點。此外，扁泥蟲科也多棲息於緩流域，白天常觀察到躲藏在底質間隙中。因此這些種的扁平體型，不一定是以急流為選擇壓而演化的。另外，棲息於緩流域的小蜉科(*Ameletidae*)和雙尾蜉科(*Siphlonuridae*)的體型是典型流線形，但這些是適合游泳的體型，並非功能在於減少水流帶來的抗力。

在溪流或河川中，粗略來看水理環境與河床底質組成有相關性，例如礫石河床流速大，砂河床流速小。因此底棲無脊椎動物對水理環境的適應，常難以與對底質的適應區別。底棲無脊椎動物的底質選好性在 3.2.3 開述。

D. 生活史的長度

水生昆蟲類中，如四節蜉科(*Baetidae*)和搖蚊科的部分種，從卵到羽化的生活環可在 2 週以下完成。另一方面，如中蜻蜓(*Epiophlebia superstes*)、石蠅科等，生活環的完成需要 3 年以上。大致可類型化為：不論棲息環境如何幾乎固定為一年一世代(年一代)的種，以及一年的世代數會因環境而變化的種。

在北美，生活環已被報告的種中，年一代的種占半數以上。日本固定為年一代的種有大蜉(*Drunella basalis*)、黃扁蜉(*Epeorus aesculus*)、石蠅科(*Perlodidae*)各種、佐藤石蛾

(*Lepidostoma satoi*)、日本管石蛾(*Neophylax japonicus*)等。這類種常在某個發育階段(多為卵，但也有幼蟲、前蛹、蛹的情況不少)具有休止期或休眠期。不過，休止期間或休眠期間的長度因種而異，因此作為幼蟲生長的期間長度，也有從2個月以下到9個月以上的。

生活環長度受水溫或食物條件影響的種，依場所不同會呈現年一化或年二化，或2年一化或3年一化等變化。出現地點多且棲息密度高的所謂普通種，屬於這種類型的較多(如白腹四節蜉(*Baetis thermicus*)、鬚石蛾(*Stenopsyche marmorata*)、烏爾馬石蛾(*Hydropsyche orientalis*)等)。這些種中，出現在同一地點的族群內包含生活環長度不同的個體，一年的世代數不一定是整數值。例如，春季早期孵化的幼蟲當年就羽化，但晚期孵化的幼蟲會越冬到翌年春天羽化。這種情況，族群的年世代數介於1和2之間。因此，即使看到春季和夏季有兩個不連續的羽化期，也不能僅從該資訊就推測世代數為2。四節蜉科、搖蚊科、蚋科中，也存在一年世代數達3以上的種。

棲息於溫帶的水生昆蟲類，冬季期間雖然有生長(體型增大)，但發育(向成熟的生理、形態發展)遲滯，羽化受到抑制的情況較多，整體而言春季有羽化高峰是一般模式。總生物量在羽化高峰稍前達到高峰，概括而言許多溪流或河川在早春達到最大。此外在溫暖地區或河川域，除了早春外，在夏~秋季也可能看到第二個羽化或生物量高峰。

不過，生活環的季節性與各種對水溫的適應密切相關，即使是近緣種間也可能大不相同。即使在出現在同一場所的單一種族群內，因產卵或孵化時期分散而使世代群(cohort，幾乎同時孵化並發育的群體)重疊，常可同時看到各種發育階段或體型的個體。這種表現非同調性生活環的種，由於對干擾敏感的階段個體(如幼齡幼蟲等)不會集中在特定時期出現，因此對於不知何時發生的干擾，即預測性低的干擾(如集中豪雨造成的出水)的抵抗性較大。

E. 食性・攝食機能群

底棲無脊椎動物的食物包括活的植物(藻類、蘚苔類、大型維管束植物)、微生物(真菌類、細菌類、微小動物)、碎屑[植物遺骸、動物遺骸、源自這些的微細有機物(FPOM，<1mm的有機物)]、活的動物，但要將種畫一地類型化為植食性、腐食性、肉食性是困難的。許多種基本上是雜食性，同時攝食植物和碎屑、或碎屑和動物的種很多。此外，即使是同一種，食性也常隨生長或發育而變化。大多數種幼齡期以FPOM為主食，隨著成長口器發達或攝食行為特化，表現出有限的攝食方式。除此之外，棲息場所或季節的差異也會影響食性。

Cummins 以及 Cummins 和 Klug 重視攝食方式中口器的形狀和食物獲得方法，考慮食物大小和存在場所，分類了「攝食機能群(functional feeding group)」(表 3.2-2)。在食物網中，這些當中腐食性的破碎者(shredder)、濾食者(filterer)和堆積物採集者(gatherer)

組成的收集者(collector)、刮食者(grazer)、捕食者(predator)特別重要，在 3.2.4 將詳細闡述各者。

這種分類除了反映營養階段外，在某種程度上也反映食物中是否包含活的植物體，還是以微生物為主。因此，在河川連續體假說中，底棲無脊椎動物群集中攝食機能群的組成，被視為大致顯示生食食物鏈和腐食食物鏈各自的優勢度，其從上游到下游的變化是此假說的核心之一(參照 2.1)。此外，攝食機能群的組成被廣泛用作河川生態系健全性的指標，在以樹木落葉為腐食食物鏈基礎資源大宗的溪流域，也被用來推測自生性有機物(系統內的初級生產)和他生性有機物(從系統外流入的有機物)各對食物網貢獻多少的相對基準。

攝食機能群的概念在思考河川生物的種間關係或河川生態系的有機物流動時，提供了易於理解的框架(參照 3.2.4)。但是，一個種、或屬或科等高階分類群，不一定能歸屬於單一攝食機能群。此外，刮食者、破碎者、收集者這種分類，並不意味分別只專食「藻類」、「植物遺體(+微生物)」、「FPOM(+微生物)」(參照 3.2.4)。因此，從攝食機能群組成推測底棲無脊椎動物構成的食物網基礎資源有其限制，也可能導出錯誤結論。

評估底棲無脊椎動物群集中生食食物鏈和腐食食物鏈相對重要性的方法有兩種:①

基於消化道內容物分析，②基於碳穩定同位素分析(參照 4.5.6)。關於詳細內容請參考其他文獻，這裡指出各自的優缺點。消化道內容物分析的優點是能直接了解該時點攝食的內容，但要長期正確推定攝食內容需要大量樣本，耗費勞力是難點。此外，各食物項目的同化效率或生產效率因底棲無脊椎動物的種或發育階段、季節而有多大變異還不明確。另一方面，碳穩定同位素分析在藻類與植物碎屑的同位素比明顯不同時有效，但附著藻類的同位素比因場所或季節而顯示大變異，因此有時無法明確推定生食食物鏈和腐食食物鏈的相對重要性。此外，體組織中元素的周轉時間應該因底棲無脊椎動物的種或發育階段而不同，但個別推定這些是困難的。當下應該是將這兩種方法獲得的知識綜合理解為重要。

F. 水中的移動:以順流而下為中心

底棲無脊椎動物的短距離移動，藉由步行、匍匐、游泳、順流而下進行。關於藉移動溯上，雖然有在坡度 4% 程度的河川中石蠅類和流石蛾屬(*Rhyacophila*)等捕食者實際往上游移動達數百公尺以上的例子，但整體而言了解不多。另一方面，關於隨水流往下游移動的「順流而下」，至今已進行許多研究。底棲無脊椎動物的許多種，為了尋求新的覓食場所，以及作為遇到捕食者時的逃亡手段，會主動採取順流而下行動。不

過，在日常受到急流衝擊的種中，誤被沖走的被動順流而下也不少。此外，出水或毒性物質流入等干擾時，大量個體會不可避免地被沖走，稱為災難性順流而下。

底棲無脊椎動物的順流而下量顯示顯著的日周性是眾所周知的，夜間單位時間順流而下量常達到白天的數十~數百倍。魚類，特別是鮭科(Salmonidae)魚類以順流而下動物為主要食物，主要藉視覺進行覓食，因此底棲無脊椎動物在夜間採取主動順流而下行動可說是適應性的。四節蜉屬是表現顯著順流而下的分類群，眾所周知。有報告指出，有溪紅點鮭(*Salvelinus fontinalis*)的溪流，比沒有的溪流，四節蜉屬一種(*Baetis bicaudatus*)表現的順流而下日周性更顯著，在沒有溪紅點鮭的溪流添加其氣味時，四節蜉屬一種的順流而下更偏向夜間。這些明確顯示夜間順流而下是為了避免捕食的主動行動。不過，底棲無脊椎動物大多是夜行性，白天躲藏在底質下側，因此在底質表面活動中誤順流而下的機會在夜間增加。夜間順流而下量增加，應該也反映了這種被動順流而下的日周性。Rader 從順流而下物食性魚類的餌利用觀點，依對順流而下量的貢獻度將底棲無脊椎動物各分類群類型化。

在干擾後族群恢復的過程中，來自上游域的順流而下侵入定著應該扮演著不小的角色。但底棲無脊椎動物的 1 個個體，長期會順流而下多遠的距離還不清楚。

G. 幼蟲的死亡、成長、發育

水生昆蟲類在幼蟲期因捕食、疾病、物理干擾等各種因素而死亡。幼齡期的死亡率被認為特別大，但幾乎沒有正確測定整個幼蟲期死亡率的研究例子。

水生昆蟲類的成長和發育過程可能大幅偏離。因此，區別這兩個過程很重要。齡數固定的種(大多數毛翅目的 5 齡、搖蚊科的 4 齡等)，可將齡期視為發育的指標。另一方面，蜉蝣目和襯翅目在幼蟲期進行 10~20 次以上脫皮，齡數不固定。這些種以翅芽長度等作為發育指標。

幼蟲的成長或發育，除了食物的量或質、光周期、捕食者的存在等條件外，受水溫的影響很大。在非極端溫度條件下，某種的成長速率或發育速率一般隨水溫增加而增加，但代謝速率也隨水溫增加而增加。羽化時的體型或與之相關的產卵數，由投資於成長和代謝的能量平衡決定，因此被認為存在使這些最大化的水溫條件。此外，水溫在決定孵化、化蛹、羽化等生活史事件的時間點上也很重要。Vannote 和 Sweeney 針對各種體型個體同調羽化的蜉蝣目的種，提出了幾乎不論幼蟲體型大小，成蟲組織發育開始都有溫度閾值的假說。

H. 化蛹・羽化與成蟲的擴散

具有蛹這個發育階段而進行完全變態的水生昆蟲類中，不僅有在水中化蛹的，也有如廣翅目(Megaloptera)、螢石蛾屬(Nothopsyche)的部分種、鞘翅目、大蚊科的許多種等，幼蟲上陸在陸地化蛹的。這種陸地化蛹被認為具有提高對水干擾抵抗性的功能。

水中化蛹在岩盤底、巨礫、嵌入石、倒流木等增水時也不易移動的河床底質進行的較多。毛翅目的數種報告顯示，即使在平水時蛹期也有超過50%的高死亡率，死亡原因以搖蚊科等的捕食、水位下降造成的乾燥、羽化失敗為重要。毛翅目中，如盒石蛾屬(*Psilotreta*)、黑筒石蛾(*Uenoa tokunagai*)、管石蛾屬(*Neophylax*)等，化蛹時表現顯著的聚集性。這種集團化蛹被認為有讓多數個體在均質環境度過蛹期，藉此提高羽化同調性的利益。

水生昆蟲類羽化時，基本上分為幼蟲或蛹爬上陸地脫皮的(蜉蝣目和毛翅目的許多種、積翅目的幾乎所有種、雙翅目的部分種等)，以及在水面或水中脫皮的(蜉蝣目的扁蜉屬或蜉蝣屬(*Ephemera*)等、搖蚊科的許多種等)。羽化期間被捕食的危險高，羽化方式不同會暴露於不同種的捕食者。

如果幼蟲順流而下持續發生，除非該種的個體以某種手段溯上上游，最終該種應該會從上游消失。實際上，已有數種水生昆蟲類顯示成蟲溯上飛行的例子。鬚石蛾雌成蟲集團往上游飛行3km以上產卵的情況已明確。這種成蟲溯上飛行組入生活環，稱為「殖民循環(colonization cycle)」，自古以來受到關注。不過，至今明確顯示殖民循環的種只是極少數，即使是鬚石蛾，也並非所有族群或世代都進行集團溯上飛行。

根據理論研究顯示，如果順流而下是密度依存性發生，即使成蟲的擴散在上下游方向是隨機的，族群也能維持。現在認為，考慮到水生昆蟲類許多種的產卵數之多，只要少數雌成蟲再侵入，上游族群的維持就充分可能。從遺傳分化的研究雖然暗示水生昆蟲成蟲在流域間移動，但除了蜻蛉目(Odonata)外尚未獲得直接證據。雖然是燈火採集的結果，但有報告在距河川5km遠的地方也採集到棲息於河川的毛翅目。

I. 產卵

水生昆蟲類的雌成蟲依種表現各種產卵方式。代表性的有：在水面產卵後分散的卵落在河床的方法(蜉蝣目或積翅目的許多種等)、從水面將腹部伸入水中產在水中底質的方法(毛翅目的數種等)、在從水面突出的石頭或倒木背面產卵塊的方法(毛翅目的數種等)。此外，也有雌成蟲潛入水中有水石集團產卵的[四節蜉科、鬚石蛾科(*Stenopsychidae*)、網石蛾科(*Hydropsychidae*)、扁泥蟲科等]。水生昆蟲類每雌產卵數一般為數百~數千個，不僅種間變異大，種內也可能顯示數倍的變異。

3.2.3 底棲無脊椎動物的棲息場與群集的流程變化

河川生物種的分布、生物群集的組成、環境等從上游到下游的變化稱為流程變化。考慮連續的河川，流程變化伴隨著標高和河川規模兩者的變化。底棲無脊椎動物群集的流程變化，除了河川連續體假說所述的食物條件變化(參照2.1)外，水溫的變動樣式或物理性棲息場的流程變化有很大影響。水溫的變動樣式對底棲無脊椎動物的存活率、成長或發育速率、繁殖力或羽化等時間點有很大影響，因此是決定各種流程分布域的重要因素。一般而言河川水溫隨流程年平均值上升，年間變動幅度和日周變化幅度增加。但是，在同一流域內比較規模相當的河川時，水源標高不同的本流與支流間，即使水溫變動幅度相同但年平均水溫不同。反之，即使是相同標高的地點，如果河川規模不同，雖然年平均水溫相當但水溫變動幅度不同。

底質平均粒徑隨流程逐漸減少，但由大小各種河床底質構成的砂礫河床棲息場，在溪流域到河川域相當廣的範圍出現。另一方面，落葉(litter)堆積、倒流木、蘚苔類墊等棲息場多出現於溪流域。此外，岸邊的植物群落、二次流路(secondary channel)、河灣、滯水區等棲息場在河川域較為發達。這種棲息場構成的流程變化，雖然會因水源是山地還是丘陵地而不同，但在以山地溪流為源流域的河川間，幾乎不受水源標高影響。如此，在流域尺度思考因流程造成的生物群集變化時，若將伴隨河川規模變化的因素與伴隨標高變化的因素分開，較容易整理。

本項概述溪流域和河川域共通的砂礫河床棲息場，以及溪流域和河川域各自特徵性的棲息場，並闡述底棲無脊椎動物的群集特性。關於源流的湧泉流和細流，因其棲息場和群集特異，另行闡述。

A. 湧泉流和細流的群集特性

河川雖然也有以湖沼或濕地為水源的情況，但在日本以湧泉流為水源的河川較為普遍。以地下水為主的湧泉流和細流，物理化學環境的恆常性高是其特徵，相較於同標高的溪流或河川，水溫變動小，夏季冷、冬季溫暖。此外，流量變動也小，因此底質也多為穩定。

湧泉流和細流中，棲息著東北石蠅屬(*Scopura*)、流石蛾屬的數種、筒石蛾屬(*Lepidostoma*)的奈良筒石蛾種群(*naraense group*)等，不出現於溪流或河川的特異性種。但另一方面，生活環完成需要水溫變動的種無法棲息。因此，單一湧泉流或細流出現的種數多為較少。不過，溪流棲息的種也可能以高棲息密度出現。在水從崖壁滴落處，或水在岩石上形成薄膜流動處，形成由帶蜉(*Bleptus fasciatus*)、寬石蠅科(*Peltoperlidae*)、溪石蛾科(*Philopotamidae*)、細管石蛾屬(*Agapetus*)、管翅石蛾科(*Apataniidae*)、蛾蚋科等組成的特異群集。這種群集在溪流水際的飛沫帶也可見到。



圖 3.2-2 浮石與嵌石

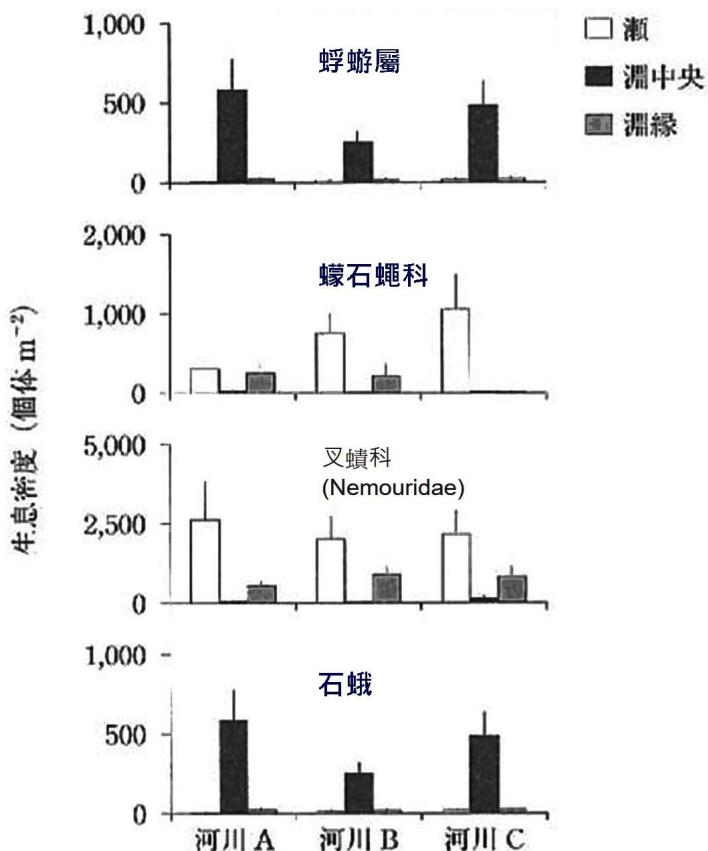


圖 3.2-3 瀨、淵中央、淵緣的落葉堆積斑塊的誘致食者棲息密度，平均值與標準誤差。

[Kobayashi S, Kagaya T. *Hydrobiologia* 543:135(2005)]

B. 溪流域和河川域共通的棲息場與群集特性

a. 岩盤

岩盤底有形成急流的情況，也有存在於岸邊等緩流域的情況。岩盤作為底質是穩定的棲息場，但與礫石河床或砂礫河床相比缺乏隙間。因此，出現在岩盤的底棲無脊椎動物種數相對較少。在岩盤急流處，網石蛾科和長角大蚊屬(*Antocha*)、蚋科等固著性種有時以高密度棲息。此外，也常見到山石蛾屬(*Glossosoma*)和黑筒石蛾科等攜巢型的毛翅目，以及四節蜉科和扁蜉屬等以附著藻類為食物的刮食者。在緩流域的岩盤，常見造巢固著性的貴船管石蛾屬(*Melanotrichia*)和搖蚊科的一部分，此外琥珀山石蛾屬(*Electragapetus*)和石蛾科(*Goeridae*)等刮食者有時以高密度棲息。

b. 巨礫

巨礫與岩盤一樣是穩定的棲息場，包括水面上露出的部分，常作為毛翅目和搖蚊科等的化蛹、羽化、產卵場所。此外，激流域巨礫下部的隙間，成為大流石蛾(*Himalopsyche japonica*)等特異性種的棲息場。

c. 磯石河床

在急流處，礫石常作為河床材料占優勢。急流的礫石河床，在棲息場間比較時，溪流域、河川域的底棲動物現存量或二次生產最高，單位棲息場的種多樣性也通常最大。礫石占優勢的急流底質，常包含大小各種尺寸的礫石以及砂礫和砂。這種尺寸不均質的河床材料組合形成複雜的河床結構，提供多樣的微棲息場給底棲無脊椎動物。

關於急流礫石河床的微棲息場形成，構成河床材料主體的礫石是浮石還是嵌石的差異很重要(圖 3.2-2)。浮石是礫石互相堆疊，礫石間有隙間，受到水流的抗力或揚力(參照 1.1)時容易移動。相對地，嵌石是礫石的一部分埋入砂等細小河床材料中，可成為隙間的場所貧乏，對抗力或揚力相對穩定。礫石是嵌石時，因棲息空間貧乏，底棲無脊椎動物的棲息密度多為較低。另一方面，穩定的嵌石作為出水時的避難場所而發揮功能是眾所周知的。

棲息於急流礫石河床的底棲無脊椎動物，可大致區分為主要在礫石表面生活的種和主要在礫石間生活的種。前者的代表性分類群有：相當於刮食者的雙尾四節蜉屬(*Baetiella*)、四節蜉屬、扁蜉科、山石蛾屬、網蚋科，以及以浮游有機物為食物的濾食者細蜉屬、網石蛾科、蚋科等。後者的代表性分類群有：濾食者的鬚石蛾屬(*Stenopsyche*)，以及肉食性捕食者的石蠅科、石蠅科、魚蛉科(*Corydalidae*)、流石蛾屬。此外，因急流的礫石河床也包含砂礫和砂，小白蜉屬(*Caenis*)和蜉蝣屬等偏好這些底質的種也常出現。嵌石對棲息空間的負面影響，不僅及於在礫石間生活的種，也及於主要在礫石表面生活的種。因為後者中有白天躲藏在礫石下部的種，以及也在礫石下部造巢的種不少。相反地，如扁泥蟲科這種喜好礫石和砂之間隙間的種，在嵌石河床的棲息密度可能比浮石河床更高。

急流礫石河床的底棲無脊椎動物群集，至少在科或屬等高階分類群層次上，不論地區都有顯示類似組成的傾向。另一方面，個別種常對流速表現明確的偏好性，在急流和緩流間，或一個急流內部，各種的棲息密度或現存量的空間變異都非常大。此外，底棲無脊椎動物的棲息量也受急流的形狀或急流內部位置(瀨頭或瀨尾等)影響。因此，在評估某調查區間急流的底棲無脊椎動物棲息量時，需要充分考慮這些影響。

礫石河床不限於急流，也存在於平瀨和深潭、岸邊域。這種棲息場有扁蜉科(*Leptophlebiidae*)的部分種、小雙尾蜉屬(*Ameletus*)、谷川蜉屬(*Ecdyonurus*)、雙叉石蠅屬(*Neoperla*)、山岩石蛾屬(*Helicopsyche*)、管翅石蛾屬(*Apatania*)、石蛾屬(*Goera*)等種，有時以相對高密度棲息。

d. 砂礫河床

具有一定範圍的砂礫河床，多形成於平瀨和深潭、岸邊域。一般而言，砂礫河床的底棲無脊椎動物群集種組成與礫石河床的種組成大幅重疊，在一個區間內比較時，砂礫河床的群集種組成常成為礫石河床群集種組成的部分集合。不過，有小白蜉科(Caenidae)、蓋蜉(Isonychia japonica)、管石蛾屬(Psychomyia)等，相較於礫石河床有在砂礫河床以高密度棲息的傾向。此外，也存在如長尾蜉(Ephacerella longicaudata)等特異偏好岸邊砂礫河床的種。

e. 砂河床

成為底棲無脊椎動物棲息場的砂河床，雖然也存在於急流礫石的下游側或礫石間，但具有一定範圍的砂河床，如同砂礫河床一樣形成於平瀨和深潭、岸邊域。砂河床棲息著蚯蚓類、蜉蝣屬和大白蜉(Epheron shigae)等掘潛型分類群，以及攜巢型的窄石蛾科(Molannidae)和粗鬚石蛾科(Odontoceridae)等。砂河床一般是不穩定的棲息場，底棲無脊椎動物群集的種多樣性低。不過如後述，岸邊的植物群落形成相對穩定的砂河床，棲息著青鬚石蛾屬(Mystacides)和求磨蛾石蛾(Gumaga okinawaensis)等特異性分類群。

f. 河川間隙水域

眾所周知河川間隙水域(參照 4.3)棲息著許多稱為小型底棲生物(meiofauna)的微小動物。這些包括線蟲類、蚯蚓類、水蠣類、橈足類、介形類、枝角類、緩步動物類，以及搖蚊科等昆蟲的幼齡幼蟲。除此之外，想強調的是出乎意料地多的水生昆蟲種，不限於幼齡期，可能利用河川間隙水域。

實際過這種生活的種有，石蠅科的長石蠅屬(Kiotina)和小長石蠅屬(Gibosia)的種、細石蠅科(Leuctridae)的許多種、流石蛾科(Rhyacophilidae)的部分種等是已知的。河川的水生昆蟲類中，成蟲常採集但幼蟲不明，或只在化蛹或羽化前才採集到的種不少。其中許多幼蟲可能以河川間隙水域為棲息場。

C. 溪流域特徵性的棲息場與群集特性

a. 落葉堆積塊

從陸地流入溪流的落葉枝及其分解產物組成的植物落葉，不僅作為食物資源供給底棲無脊椎動物，也具有集中堆積形成棲息場的功能。落葉依河床形狀和水理環境集中分布，特別是在急流與深潭區別明顯的溪流呈塊狀分布。落葉堆積塊中，除了利用落葉枝為食物的破碎者外，還形成以其分解產物或堆積塊捕捉的FPOM為食的採集者、以這些底棲無脊椎動物為餌的捕食者為主的群集。

落葉堆積塊依堆積場所可區別為急流塊、深潭中央塊、深潭邊緣塊、滯水塊 4 種類型。在急流中礫石、倒流木、落枝上游側形成的急流塊，以及在深潭接近潭尾的岸邊

形成的深潭邊緣塊含有較多落葉，在深潭流心附近形成的深潭中央塊含有較多落枝或粗粒有機物(直徑 1~16mm)。急流塊、深潭中央塊、深潭邊緣塊的底棲無脊椎動物群集組成明顯不同，急流塊多有始石蠅科(Taeniopterygidae)和短尾石蠅科等，深潭中央塊多有小雙尾蜉屬、春蜓屬(Davidius)、筒石蛾屬等(圖 3.2-3)。此外，在岸邊滯水形成的落葉堆積塊，有時斑紋石蛾屬和紫石蛾(Eubasilissa regina)等特異性種以高密度棲息。

b. 倒流木

倒流木與氮或磷等營養素相比木質素多得多，能直接食用的底棲無脊椎動物極少。倒流木上有利用表面藻類或真菌類、或表面由細菌類形成的附著生物膜[生物膜(biofilm)]為食物的種，以及利用表面作為造巢場所的種。特別是保留樹皮的倒流木表面凹凸和裂縫多，為固著性毛翅目和搖蚊科等提供良好的造巢場所，這些種常以高密度出現。

倒流木與巨礫一樣是穩定的棲息場，也常作為毛翅目和搖蚊科等的化蛹場所。此外，包括水面上露出的部分，也常作為羽化、產卵場所。倒流木具有形成穩定落葉堆積塊的作用。此外，也知道在倒流木附近形成的淤泥・泥河床具有作為出水干擾時避難場所的機能。

c. 蘚苔類墊

蘚苔類在岩盤或巨礫等穩定的河床底質上呈墊狀發達，特別常見於河岸林樹冠覆蓋的陰暗溪流階梯狀急流處。蘚苔類墊為底棲無脊椎動物提供可避開水流壓力的隱蔽性棲息場，但另一方面因墊內移動受限，因此不適合移動性高的種棲息。因此形成由移動性低的相對小型種組成的特異群集，蜉科(Ephemerellidae)的部分種、貴船石蠅(Kamimuria tibialis)、網石蛾科、圓筒石蛾屬(Micrasema)、搖蚊科、蛾蚋科、舞蛇科(Empididae)的種等，有時以相對高密度出現。不過，除了小石蛾科(Hydroptilidae)和角石蛾科(Brachycentridae)的部分種等外，能利用蘚苔類為食物的種少，即使是這種種也被認為多以蘚苔類上生長的藻類為營養來源。此外，蘚苔類墊具有捕捉和滯留 FPOM 的機能高，提供這些作為食物給底棲無脊椎動物的角色應該很重要。

D. 河川域特徵性的棲息場與群集特性

a. 岸邊的植物群落

河川域的岸邊，常形成蘆葦(*Phragmites australis*)和水蓼(*Polygonum thunbergii*)等挺水植物或喜濕性草本的群落。這種岸邊植物群落為底棲無脊椎動物提供結構複雜的棲息場，同時具有捕捉和滯留落葉或 FPOM 的機能，以及形成穩定砂泥河床的機能。

活的維管束植物如同蘚苔類一樣，本身不易成為底棲動物的營養來源。但是，植物體的葉或莖表面成為附著藻類生長的基質，因此對能利用植物體表面生長的藻類的種而言，可獲得良好的食物條件。

岸邊植物群落常見卷貝類、蝦類、水蟲、四節蜉屬的部分種、蜉科的部分種、豆娘科(Calopterygidae)、螢石蛾屬的部分種、青鬚石蛾屬等。岸邊植物群落被認為在出水時發揮避難場所的功能，但尚未進行詳細研究。

b. 二次流路、河灣、滯水區

河川域河道內的砂洲等存在著與主流路不同的二次流路、河灣、滯水區等棲息場。從主流路分流後再匯流的是二次流路，與主流路分開存在的止水域中，平水時也與主流路相連的是河灣，平水時與主流路隔離的是滯水區。在河灣和滯水區，蜉蝣屬、小白蜉屬、雙尾蜉屬(*Siphlonurus*)、春蜓科(Gomphidae)等也出現在主流路止水域的種，以及幾乎不出現在主流路的雙尾四節蜉屬(*Cloeon*)等池沼性種，有時以高密度棲息。此外，二次流路、河灣、滯水區中，有些有來自河床間隙水域的伏流水供給較大的，在這種地方有時也可見湧泉性種的棲息。

3.2.4 生物間相互作用、與碎屑的相互作用

本項概述附著藻類與刮食者、粗大有機物與破碎者、微細有機物與收集者、底棲無脊椎動物餌與捕食者這四種捕食被食關係，以及底棲無脊椎動物種間的負相互作用(競爭)和正相互作用。底棲無脊椎動物的脊椎動物捕食者中魚類最為重要，無脊椎動物不僅在底棲生活時，在順流而下時和羽化為成蟲時也暴露於魚類的捕食危險。此外，河鳥(*Cinclus pallasii*)等鳥類、小鯢科(Hynobiidae)等兩棲類、水鮑(*Chimarrogale platycephala*)等哺乳類也捕食底棲無脊椎動物。羽化的水生昆蟲類成蟲在陸地被人面蜘蛛屬(*Metleucauge*)等蜘蛛類和各種鳥類、蝙蝠類捕食。關於脊椎動物的捕食在3.4、3.5、3.6有闡述，這裡僅限於闡述無脊椎動物間的捕食被食關係。

A. 附著藻類與刮食者的相互作用

底棲無脊椎動物的植食者與活植物的關係中，在溪流或河川最重要的是石礫表面的附著藻類與食用它的刮食者之間的相互作用。這是因為石礫表面的附著藻類在許多場所占初級生產的大宗。活植物體與底棲無脊椎動物之間，也有絲狀藻類與吸其細胞液的刺吸者(piercer)之間、蘚苔類或水生維管束植物類與食用這些的植食性破碎者之間的相互作用。但是，這些大型植物概括而言細胞壁厚、營養價低，一般底棲無脊椎動物幾乎不利用為食物。另一方面，攝食附著藻類的底棲無脊椎動物，不限於被分類為刮食者的，也需要注意。破碎者也從落葉枝表面生長的藻類攝取營養，採集者以及鬚石蛾屬和網石蛾科等濾食者也攝食附著藻類。

a. 刮食者的攝食方式

刮食者雖統稱一類，但附著藻類的食用方式並不相同。扁蜉屬等刮食者用口器的須像刷子般刷著食用。蜉蝣目的刮食者多數主要以藻類層容易剝離的上層部為餌，不會

將藻類連根食盡[瀏覽者(browser)型]。另一方面，山石蛾屬和石蛾屬等毛翅目的刮食者，用堅硬的大顎能食用牢固附著在石頭上的矽藻[刮食者(scraper)型]。具有齒舌的卷貝像推土機般刮取藻類，甚至連大多數昆蟲類無法取食的絲狀藻類也攝食[銼食者(rasper)型]。

b. 附著藻類對刮食者的影響

已知刮食者個體會探知附著藻類多的石礫、或一個石礫中藻類多的場所，並在該處長時間停留的覓食行動。這種行動的結果，在附著藻類多的石礫或日照量大的地方，刮食者常顯示高棲息密度。此外，也有報告藻類生產性高的溪流，相較於低的溪流刮食者的二次生產較高。這顯示藻類生產影響到刮食者族群的生存或繁殖。由此可說，附著藻類對刮食者有「由下而上(bottom-up)效應」。

c. 刮食者對附著藻類的影響

另一方面，刮食者對附著藻類的攝食，發揮將藻類生物量抑制在低水平的作用。也就是說，附著藻類與刮食者之間，不僅有「由下而上效應」，也有刮食者對附著藻類的「由上而下(top-down)效應」。實驗證實抑制藻類量的效應，一般在卷貝類或毛翅目的刮食者較大。也有報告在山地溪流中，人為將刮食者的所有種降低密度的操作，藻類量會大幅增加。

刮食者也影響附著藻類的種組成及藻類群集的空間結構。這是因為並非所有藻類種都被同樣攝食。一般而言，因刮食者的攝食，上層容易剝離的大型藻類減少，但另一方面牢固附著於石礫表面型的小型藻類種相對增加。不過，這種影響因攝食的刮食者種而異，已知刮食者型的刮食者，也會減少瀏覽者型刮食者不影響的大型固著性種。

刮食者對藻類群集的影響，整體而言不一定是負面。刮食者進行攝食活動可能提高藻類群集整體的生產。刮食者主要利用老化細胞多的藻類層上層。同時，儲存在那裡的營養鹽在刮食者的攝食和排出過程中被釋出。如此一來，使光和水中的營養鹽能到達下層生產活躍的藻類。

d. 總結

如此，附著藻類與刮食者之間同時發生:①附著藻類對刮食者的由下而上效應、②

刮食者對藻類量的由上而下效應、③刮食者對藻類生產的正面影響這三種相互作用。此外，這些關係會因流速等物理環境或季節而變化，也受出水等干擾或食用刮食者的捕食者存在的很大影響。因此，實際溪流或河川發生的附著藻類與刮食者的動態，難以簡單理解。

B. 粗大有機物與腐食性破碎者的相互作用

從陸地流入的落葉枝為主的粗大有機物(CPOM，>1mm的有機物)與攝食它的破碎者之間的相互作用，在資源量(CPOM)的增加率不受消費者(破碎者)影響這點上，是純粹受由下而上效應支配的系統。但是，如2.1所述，破碎者的攝食透過關係到CPOM的分解或變性過程，影響河川生態系的物質循環。

腐食性破碎者作為食物的CPOM包含各種動植物遺骸，這裡主要闡述與主要食物樹木落葉的關係。

a. 微生物的作用

落葉碎屑的起源幾乎都是枯葉，枯葉是樹木再吸收營養素後落下的，因此與藻類或動物質食物相比，原樣的營養價非常低。枯葉流入溪流或河川的水中後，真菌類或細菌類等微生物定著其上，真菌類在落葉表面和內部，細菌類在落葉表面生長、繁殖並進行分解活動。在該過程中落葉變得柔軟且物理上容易食用，破碎者能消化的氮或磷等營養分含量增加。這種可利用態的營養分，除了微生物主要從水中攝取的之外，也來自微生物的胞外酵素作用對落葉的分解產物。微生物對落葉的這種變性過程稱為調節(conditioning)。

如此破碎者能獲得質提升的食物。不過，調節過度的落葉，反而質會下降。破碎者藉由將微生物的胞外酵素攝入消化道，以及由寄生在消化道中的細菌類，也能從落葉本身同化營養。端足類中，已知有具備纖維素分解物質的種。

b. 植物碎屑作為食物的質

即使經過這種微生物的作用，與藻類或動物質食物相比，落葉碎屑的質仍然較低。決定破碎者食物質的因素，重要的有落葉的柔軟度(換言之纖維素或木質素的少)、氮或磷等營養分的多、樹木防禦物質單寧等的少等。這些因落葉來源的樹種而異。此外，樹種的差異也影響微生物的活動。赤楊類與氮固定細菌共生，因此其枯葉氮含量高，眾所周知受破碎者喜愛。相對地，山毛櫟類或常綠闊葉樹、針葉樹的葉，概括而言作為食物的質較低。

在流經落葉闊葉樹林的溪流中，從晚秋到春季，破碎者的食物看似非常豐富，但葉片間的質差異很大，破碎者會積極選擇質高的葉片。此外，被分類為破碎者的種中，有不少種只靠落葉無法充分成長或發育，特別是在老熟期會攝取生物膜或動物質餌料。

流入溪流或河川的植物碎屑中，綠葉雖然流入時期或量有限，但因氮含量高且柔軟，作為破碎者的食物質似乎很高。但是，另一方面相較於枯葉也含有較多防禦物質，因此無法大量食用，已知只有與枯葉一起攝食時才對破碎者的成長或發育有正面效果。倒流木或落枝因為堅硬、營養分含量低，破碎者即使利用也多只利用表面的真菌類或生物膜。不過也有極少數已知特化為材食的破碎者種。

c. 破碎者對碎屑的分解

破碎者藉由攝食和糞便產出，促進植物碎屑的破碎。破碎者的攝食對落葉重量減少的貢獻比率，在流經溫帶落葉樹林的溪流中一般估計約 20%左右，但也有評估赤楊類或柳類的重量減少中 50~60%來自破碎者的例子。落葉即使經過調節同化效率也低(最高也只 20%)，破碎者為了補償，一天攝食大約與自己體重相當的落葉量。因此，龐大量的 FPOM 作為破碎者的糞便產出。此外，破碎者也與 FPOM 一起排泄溶解有機物(DOM)或過剩營養鹽，但對這種作用的理解尚未進展。

破碎者中，如螢石蛾屬、高齡的筒石蛾屬、大蚊科等，採取將葉片整個咬碎的攝食方式，而端足類、扁蟬屬(Paraleptophlebia)、短尾石蠅科、幼齡的筒石蛾屬、小瓢石蛾屬(Anisocentropus)等，採取削取葉片表面的攝食方式。這種攝食方式的差異，可能對應於在溪流生態系物質循環中角色的差異。

C. 微細有機物與收集者的相互作用

a. 微細有機物(FPOM)作為食物的性質

FPOM 相較於 CPOM 起源多樣得多(參照 2.1)，化學組成或大小的變異也非常大，作為收集者食物的性質還不清楚。剝離藻類、從河床附著膜剝離的不定形碎屑、從附著落葉的真菌類產出的孢子或分生孢子、源自底棲動物脫皮殼的粒子，被認為是對收集者而言相對質高的食物。另一方面，源自植物碎屑分解進展而小型化的粒子，因含有較多木質素或纖維素等難分解性物質，一般被認為質低。源自土壤的 FPOM 雖占溪流或河川存在的 FPOM 大宗，但質的變異應該很大。關於破碎者產出的糞便，尚未獲得充分證據顯示與自然河川存在的其他 FPOM 相比質較高。無論如何，樹木或草本來源的 FPOM 的質，應該與表面附著的細菌類量有很大關係。

b. 濾食者的攝食生態

收集者中，以浮游態 FPOM 為食物的濾食者的攝食生態研究有所進展。濾食者中有稱為造網性毛翅目的群體，利用自己分泌物的絲製作精巧的捕獲網和固著巢，特別是在河川中游域底棲無脊椎動物群集的生物量中常顯示高優勢度。

造網性毛翅目製作的捕獲網網目，從小網目的溪石蛾科(0.01~0.1mm)到大網目的鬚石蛾屬終齡幼蟲(1mm 以上)，依屬或種變異很大。網石蛾科由位於幾乎中間的種屬組成，但在該科內比較時，具有大網目的種越是在流速大的場所捕獲大型粒子，且肉食性越強。

另一方面，造網性毛翅目以及口器具有稱為頭扇的濾過器官的蚋科，也會直接從河床攝食附著藻類。此外，多有報告濾食者在水壩下游河川高密度棲息的事例，被認為其原因之一是在水壩湖生產並順流而下的大量浮游植物，改善了濾食者的食物條件。

關於在中游域常顯示大生物量或二次生產的濾食者，常參照河川連續體假說，說明為「陸地來源的 CPOM 破碎產生的 FPOM，促進了中游域收集者的生產」。但是，考

慮到陸地植物來源的 FPOM 質不高、相較於上游域中游域藻類生產高而可期待有較多剝離藻類供給、濾食者對附著藻類或動物餌的利用不少等，濾食者的高生物量或二次生產，在許多情況可能是由藻類或動物餌支持的。

c. 採集者的攝食生態

相較於濾食者，關於以堆積態 FPOM 為食物的採集者的攝食生態知識較少，但堆積態 FPOM 作為食物的質，平均來看被認為比落葉更低。不僅有如掘潛性的蜉蝣類、蚯蚓類、線蟲類等只食用 FPOM 的種，屬於其他攝食機能群的種也特別在幼齡期很大程度依賴堆積態 FPOM 為食物。因此，在思考這些種相關的相互作用時，也需要累積關於採集者攝食生態的知識。

D. 底棲無脊椎動物間的捕食-被食關係

如前所述，捕食底棲無脊椎動物的種不限於被分類為捕食者的種。例如，一般分別被分類為刮食者、收集者、破碎者的棘蜉屬、網石蛾屬(Hydropsyche)、管石蛾科(Limnephilidae)等，有隨著成長或發育進展而積極食用其他無脊椎動物的種。相反地，被分類為捕食者的種中，也有許多種幼齡期以藻類或碎屑為餌。

a. 各種捕食方式

底棲無脊椎動物的捕食者，主要藉接觸或水的振動等物理刺激探知餌動物，而視覺或氣味等化學刺激多為輔助的種較多。因此，與主要依賴視覺探知餌的魚類不同，夜間也活躍取食。捕食的方式或食性因種而異。例如，①有將餌整個吞下的種(石蠅科或

魚蛉科等)，也有撕碎食用的種(流石蛾屬等)、鑽孔吸體液的種(雙翅目部分種等);②從

主要積極四處移動探索餌動物的種(石蠅科等)到主要伏擊等待餌的種[春蜓科、岩石蛾

科(Polycentropodidae)等];③幾乎只以特定群體為餌的種(紫石蛾等)到只要能吃幾乎什

麼都吃的種(魚蛉科等)，包括這些中間的各種多樣的捕食者存在。此外，從乾重不到 0.01mg 的長跗搖蚊亞科(Tanypodinae)的幼齡幼蟲，到超過 1,000mg 的魚蛉科的老熟幼蟲，捕食者體型的範圍也非常廣。

這種捕食方式的差異使容易捕獲的餌生物不同。例如，常移動的種對四處探索型捕食者難以捕獲，但容易被伏擊型捕食者捕捉。大型捕食者有取食較大餌的傾向，即使是同一捕食者種，隨著成長捕獲的餌也大型化。此外，也有報告石蠅科的捕食者會依飢餓程度改變捕獲的餌種。

b. 餌動物的防禦行動

遇到捕食者的餌動物，依種表現各種防禦行動。移動性高且身體沒有防禦性構造的四節蜉屬，與捕食者接觸時會立即藉順流而下逃離。攜巢型的毛翅目與捕食者接觸時會將頭胸部縮入筒巢中。具有非常堅硬體表的中蜻蜓，會採取顯著的「裝死」姿勢。體表堅硬且多刺的蜉科的種，遇到石蠅捕食者時腹部向背側抬起反弓姿勢，對視覺弱的石蠅讓身體看起來變大。

c. 捕食者對餌動物的直接、間接影響

無脊椎動物捕食者對餌動物種造成多大衝擊呢？在有魚類捕食者棲息的溪流或河川，無脊椎動物捕食者本身也被魚類吃掉，因此嚴格評估困難，但有例子暗示相較於魚類的影響，消費量相當小。另一方面，在沒有魚類的河川，也有估計腐食性無脊椎動物消費了初級生產的大部分的例子。無論如何，餌種從捕食者遭受的負面影響，不僅是直接被攝食的。也有避免捕食者的行動使食物攝取不充分的間接影響。將四節蜉屬與石蠅科捕食者一起飼養時，即使用膠固定捕食者口器使其無法攝食，四節蜉屬的成長也會受阻礙，羽化時體型變小。

E. 種間競爭

在同一地點棲息生活方式相似的底棲無脊椎動物種時，眾所周知這些種的微棲息場所或出現期不同的例子。在日本，同所棲息的扁蜉科數種中，棲息場所的流速或出現期互相錯開的現象自古就受到注目，被稱為所謂「分居」。這種空間、時間的資源分割，常被解釋為避免圍繞食物或棲息空間的種間競爭的機制。

但是，僅觀察到資源分割的模式，完全無法得知是否顯示「目前」種間發生競爭的結果。此外，要在同所棲息的競爭種間，以競爭為選擇壓而演化出不同的微棲息場所或出現期，需要在各競爭種的族群間有某種程度的隔離，但在必定日常受到出水干擾的底棲無脊椎動物中，應該在族群間有頻繁的個體移動。現在某地點的群集，應該視為從水理環境或水的適性不同的種所組成的該地區種庫，因某種「種選別」過程而成立的。生態上類似種間的資源分割，可能顯示在該種選別過程中發生的競爭結果。無論如何，要明確目前是否發生競爭，需要藉實驗操作來確證。

a. 消費型競爭

至今在野外溪流或河川的底棲無脊椎動物種間，明確顯示圍繞食物或棲息空間的競爭發生的，幾乎都是刮食者和濾食者相關的競爭。特別是關於移動性低的種的競爭力強，在各種事例中都有顯示。攜巢型毛翅目的刮食者中移動速度小的山石蛾屬，藉將藻類量抑制在低水平，對移動性高的四節蜉屬等其他刮食者施加消費型競爭壓，去除山石蛾屬後其他刮食者種的棲息密度會增加。不過，也顯示四節蜉屬反過來對山石蛾屬的成長有負面影響，競爭的作用不一定是單向的。強力的銼食型刮食者卷貝，對刮

食型的管石蛾屬施加消費型競爭壓，在有卷貝的場所，相較於沒有的場所毛翅目的體重被抑制到一半以下。

b. 圍繞空間的競爭

濾食者種間已知網石蛾屬和蚋科圍繞空間的競爭。出水等干擾底質時，蚋科的侵入定著較快。但經過時間競爭力強的網石蛾屬定著後，從造巢場所周圍攻擊趕走蚋科，優勢度逆轉。圍繞空間的競爭，即使在食性不同的種間也會發生。棲息於溪流激流域的刮食者網蚋科，有濾食者蚋科時因妨礙攝食而咬傷攻擊。此外，有去除刮食者山石蛾屬後，蚋科和流搖蚊屬(*Rheotanytarsus*)等濾食者棲息密度增加的事例，這也被解釋為發生了圍繞空間的競爭。

c. 干擾或捕食對競爭影響的緩和

在溪流或河川明確觀察到種間競爭影響的，多在流量常保穩定的場所或不發生出水的時期。在許多溪流或河川，每次出水干擾種間競爭的結果就歸零，不至於排除競爭弱的種。與此相同，捕食者的存在具有弱化競爭影響的作用。刮食者四節蜉屬和山石蛾屬，在沒有捕食者的狀況下互相對成長有負面影響，但在必須對這些捕食者杜父魚屬(*Cottus*)採取迴避行動的狀況下，種間競爭的影響會消失。

F. 底棲無脊椎動物間的正相互作用

底棲無脊椎動物種間，也常見正相互作用。產生正相互作用的機制之一是生態系工程(ecosystem engineering)。這是生物藉改變棲息場的物理環境而對生態系產生影響，在河川底棲無脊椎動物中，已知造網性毛翅目的各種生態系工程。

有烏爾馬網石蛾的捕獲網時，偏好流速小的微棲息場所的節蜉(*Ephoron shigae*)會增加。這被認為是因為在捕獲網背後產生流速小的場。另一方面，製作高度不同捕獲網的網石蛾科3種鄰近造巢時，相較於只有1種造巢的情況，反而減少了巢對水流的妨礙效果而產生亂流，河床近傍的流速變大。其結果，3種的網捕獲效率都提高，食物攝取速率增加，這是由室內實驗顯示的。鬚石蛾為造巢用絲連結石礫的力非常大，鬚石蛾棲息量多的急流或礫石河床石礫的穩定性增加。這種石礫穩定化作用，對其他種可能也具有降低出水時衝擊的功能。

3.2.5 結語

本節因篇幅限制，無法觸及關於底棲無脊椎動物遺傳結構的研究。這個領域近年有顯著的研究成果，對於底棲無脊椎動物的擴散及其受到的人為影響提供寶貴知識。

底棲無脊椎動物實在是各種各樣的種，以各種各樣的方式，利用溪流或河川的各種各樣的場所。試圖理解底棲無脊椎動物群集與棲息環境的關係，或食物網和生態系中

底棲無脊椎動物的角色時，面對這種多樣性可能會有些猶豫。攝食機能群的概念或河川連續體假說，確實在理解以底棲無脊椎動物為中心的河川生物群集或食物網時，提供了易於理解的框架。但是，不能教條式地看待這些。屬於一個攝食機能群的種，不會對棲息環境的變化有相同應答，在生態系中扮演的角色也不完全相同。不能忽視生活方式或攝食方式的多樣性。

話雖如此，也應避免徒然陷入細分化。將各種生活史性狀類型化，將大有助於更加理解底棲動物的棲息場利用或在生態系中的角色。為此，累積個別種的生活史相關知識很重要。御勢在 40 年前的《河川的生態學》中所述「對水生昆蟲的生態學而言生活史研究是最大的處女地」這句話，至今仍未失其妥當性。

3.3 貝類

3.3.1 淡水貝類

淡水貝類定義為生活環的全部或一部在淡水域度過的貝類。屬於軟體動物門的淡水貝類有，屬於腹足綱(Gastropoda)的所謂卷貝，以及屬於雙殼綱(Bivalvia)的所謂二枚貝。

在構成河川生態系的軟體動物門生物中，近年研究快速進展的是石蚌類二枚貝(石蚌目:Unionida)。石蚌類廣泛棲息於世界、國內各地，全世界共計有 6 科 165 屬、約 1,000 種，國內報告有 18 種。以前在受人為干擾影響少的山林河川、平野部小河川或埤塘等大量棲息，但世界性地許多種在減少其棲息數、棲息域。在北美和日本，70% 以上的種處於存續危機狀態，預測今後的滅絕速度會加快。近年研究事例的增加，反映了隨著對石蚌類具有的各種生態機能理解的進展，對其棲息環境劣化現狀的危機感增大。

本節特別針對屬於石蚌目的珍珠蚌科(Margaritiferidae)及石蚌科(Unionidae)，簡單介紹其生活史、生態、棲息場、生物間相互作用。以下列舉的個別研究知識詳細內容，報告於根岸等人的文獻中。

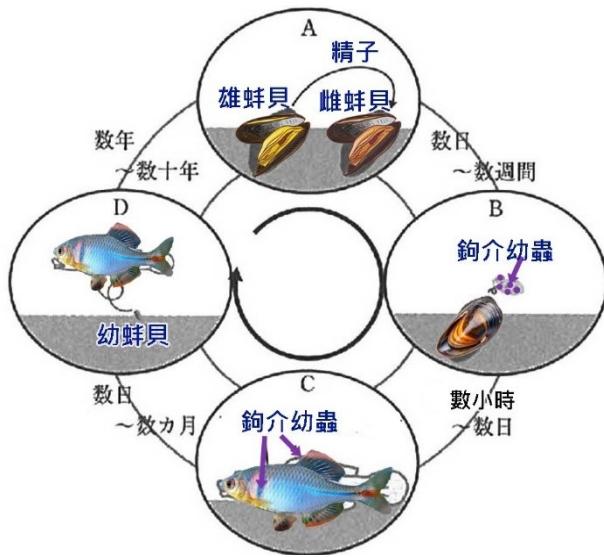


圖 3.3-1 蚌類的一般生活史

3.3.2 石蚌類的生活史與生態

A. 生活史

石蚌類的一般生活史如圖 3.3-1 所示。石蚌類一般為雌雄異體的卵胎生，雄個體在水中釋放的精子球被成熟雌個體從入水管攝入，使雌個體育兒囊中的卵受精而發育幼生。關於珍珠蚌科，有雌雄同體或依個體密度而性轉換的情況。

已知繁殖期以及生產的幼生數、形狀、大小在種間不同。

在雌個體中成熟的鉤介幼蟲(glochidium)通過出水管釋放到水中，接觸到作為宿主的魚體時附著於魚體。自身移動能力極低(數公尺程度)的石蚌類，藉寄生於能在水系內相對長距離自由移動的魚類，能維持、擴大自己的棲息域。

附著以及之後向稚貝變態是否順利(這些直接影響其後的生存率)，涉及各種因素。例如被寄生方魚的免疫力大時成功率會降低。這種免疫力在水溫低時變小，且從過去的寄生履歷獲得免疫反應時會變大。

已知遺傳上近緣的種，其作為宿主的魚類選擇性顯示類似性。另一方面，依分類群適當宿主的選擇性不同，例如屬於背角無齒蚌亞科的種能利用相對多樣的魚類為宿主。對宿主的寄生期間因種而異，依海外報告平均計算約 20 天。

結束寄生期的幼生變態為稚貝，從宿主離脫、著底、成長。在自然環境下很難找到許多稚貝，其理由被討論為可能選擇特異的棲息場，或者再生產本身不定期，但也可能定著或生存受到人為衝擊的影響。

B. 生態

被認為是濾食者的石蚌類具體攝取吸收哪些成分作為營養分利用，至今仍有許多不明之處。棲息於琵琶湖的圓背角無齒蚌(*Anodonta calipygos*)偏好攝食大小5~10μm的綠藻。另一方面，木村和河野從成長量、胃內容物、餌資源的季節變動等多角度進行縝密研究，顯示埤塘中無齒蚌(*Anodonta woodiana*)的主要食性是矽藻。

近年多進行利用穩定同位素比分析(參照4.5.6)的食性檢討。例如，暗示碎屑(植物殘渣)優勢的河川及藻類優勢的湖中二枚貝的食性，不是藻類而是細菌等微生物。此外，關於流水生的種，顯示除了順流而下有機物外也大量吸收堆積性有機物。

石蚌類的成長期主要在水溫升高的夏季。Kondo針對石蚌及細長尖齒蚌(*Lanceolaria grayana*)2種，顯示明顯冬季成長低而夏季成長顯著。Negishi和Kayaba的報告也顯示，個體成長量在冬季幾乎為零，在夏季最高，成長量隨個體大小增加而降低。另一方面，個體的成長率即使在溫度等條件幾乎相同的環境下也可能不同，其因素有報告底質材料大小或個體棲息密度等。

石蚌類具有相對長的壽命，其長度受緯度或餌條件等因素影響。例如關於珍珠蚌科，報告有30~130年程度幅度的壽命。石蚌類的年齡推定，有時使用從殼表面或切斷面殘留的成長年輪數推定年齡的方法。但有報告形成一個年輪需要數年的情況，以及因壓力而一年形成多個偽年輪。因此，特別是屬於石蚌科的種，有指出可能比一般所知的20年程度長壽得多。

3.3.3 主要棲息場所及其限制因素

A. 棲息場所

從微棲息環境尺度(數公分~數公尺程度的空間規模)明確河川生物的棲息環境時，常測定平水時的流速、水深、底質材料的大小。用這種方法將石蚌類的棲息環境與底質材料的大小或硬度、或流速關聯。

另一方面，用表現更複雜水理學力量的掃流力或弗勞德數(參照1.1)等，更能說明棲息環境的想法正成為主流。根據Strayer，即使在洪水時也不直接受到流水的力、作用於河床的外力小的穩定微棲息場環境，分布著石蚌類的個體。此外，從更大的流域尺度調查，可知作用於河床的掃流力小的區間(數十公尺程度的空間規模)存在許多適宜的微棲息場。

這種傾向在石蚌類全體共通報告。其理由被提出，當流水造成的底質材料干擾規模或頻度超過一定值時，個體對河床的定著在物理上變得困難。

B. 水溫等的影響

這裡簡單說明流程分布。在山女鱒或岩魚等鮭科魚類作為宿主棲息的場所，可能棲息偏好冷水環境的珍珠蚌科。這種環境，在本州多見於相對上游域、流經山地谷底的河川。在如北海道即使在平地也存在冷水環境的情況，流經低平地的河川也可能見到。另一方面，在夏季水溫上升至近30°C的本州平野部，石蚌科棲息的可能性高。

在日本，幾乎全年呈流水環境的農業排水路，以及附屬於大河川邊緣部的河灣或滯水區等半止水域，被列舉為石蚌科的代表性棲息地。即使在河川規模變小的源頭部，水溫相對高的場所也可能棲息石蚌科。

如上所述，在此處理的珍珠蚌科、石蚌科等科層級依流程的分布差異，水溫作為限制因素應該有很大影響。如果溫度條件和其他限制因素(例如水質)在適當範圍，推測寄生宿主的個體數或分布、或物理性因素規定個體的局所分布。

3.3.3 生物間相互作用

A. 共生

涉及石蚌類的生物間相互作用中代表性的是與魚類的共生關係(圖3.3-2，A)。如3.3.2所述，石蚌類的再生產不可缺少成為適當寄生宿主的魚類存在。有幾個報告石蚌類的棲息分布應答於魚類動態變化的例子。

例如，Watters調查了相對小型堰(無魚道，堤高1~17m)對石蚌類空間分布的影響，顯示堰上游域石蚌類的分布因宿主魚類的棲息場分斷化而受限制。在上游地區，魚類的物種數與蚌類(特別是珠蚌科 **Unionidae**)的物種數之間呈現正相關，部分原因與牠們之間的寄生關係有關。蚌類的幼生(稱為附蠣幼生 **glochidium**)在發育初期需寄生於魚類鰓部或鰭上，待完成發育後才脫離宿主，進入河床底質中獨立生活。因此，魚類多樣性越高，蚌類幼生可利用的宿主種類也越多，進而促進其分布的擴張與族群維持。

另一方面，蚌類與鯉科的鱂亞科(即「鱂魚類」，又稱「苦花魚、鱂魚」)之間也存在反向的繁殖依賴關係。部分蚌類的殼內被鱂魚用作產卵基質，也就是說，鱂魚將卵產入蚌殼內以避開掠食者。由於這樣的關聯，當近年來蚌類的棲地環境劣化時，鱂魚族群也出現明顯衰退。相較之下，在北美洲，鯉科的鱂亞科魚類並不存在，因此缺乏此類互惠性的共棲現象。未來若能在日本等同時擁有兩者分布的區域進行長期觀察，將有助於更深入理解這種獨特的魚貝相互關係。

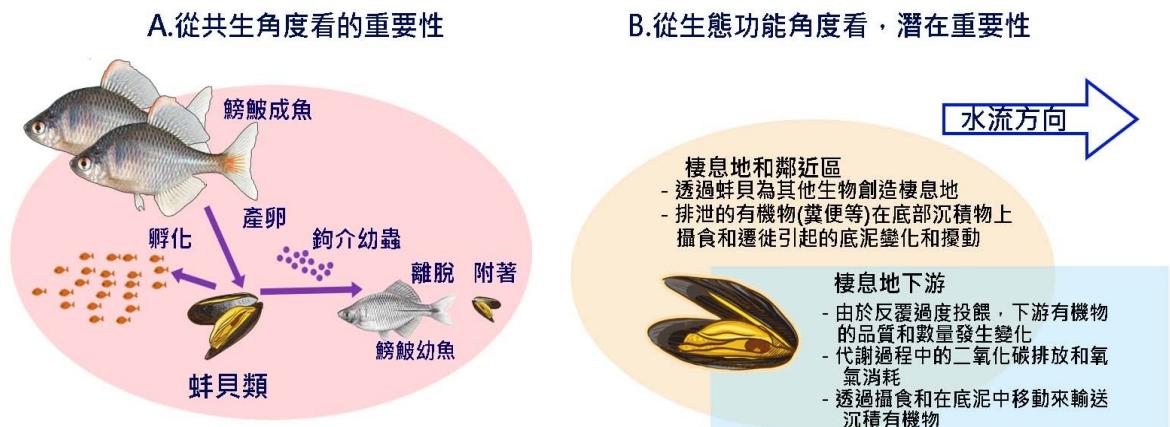


圖 3.3-2 從共生(A)或生殖機能(B)觀點的蚌目二枚貝重要性，B列出了其幼生被認為與魚類相關的空間尺度，潛在地被認為具有重要性的現象。[農林漁二郎ほか、日本生態學會誌 58:45 (2008)]

B. 台灣高體鱂鮋與淡水二枚貝的互利共生

台灣高體鱂鮋 (*Rhodeus ocellatus*)，俗稱牛屎鯽；臺灣石鮠 *Paratanakia himantegus*），又名革條田中鱂鮋、牛屎鯽。它們與生活在相同水域中的淡水二枚貝（主要是田蚌(*Anodonta woodiana*)或河蚌等體型較大的蚌類），發展出一種在淡水魚類中極為罕見的互利共生（Mutualism）關係，這種關係的核心是繁殖行為。

當高體鱂鮋進入繁殖期時，雌魚會長出特殊的產卵管（ovipositor）。牠們會小心翼翼地將這根細長的管子伸入蚌類的出水孔或入水孔中，並將卵粒精準地產在蚌類的鰓腔（gill chamber）內。隨後，雄魚會在蚌類的入水口附近釋放精子，讓精子隨著水流進入蚌體內，完成受精。對於鱂鮋魚來說，蚌殼提供了一個堅固且隱蔽的天然育嬰室，魚卵在其中能獲得極佳的保護，有效避免被其他水生生物捕食或被水流沖散，直到孵化成稚魚。稚魚會繼續留在鰓腔中，直到發育至足夠大時才會離開宿主。

作為回報，淡水蚌類也利用了高體鱂鮋進行生命週期的關鍵一步：幼體散播。淡水蚌類的幼生稱為鉤介幼生（Glochidium），牠們本身不具備長距離移動的能力。當高體鱂鮋的稚魚準備離開蚌體時，鉤介幼生就會附著到鱂鮋魚的體表、魚鰭或鰓上，搭乘這條「順風車」移動到新的水域或地點。經過一段時間的附著成長和變態，這些鉤介幼生才會脫離魚體，沉入水底開始獨立生活。因此，鱂鮋魚的移動成功協助了活動力低下的蚌類擴大其地理分布範圍。例如一些在不同河系發展出的臺灣特有種-帆蚌屬（*Hypeirion*）或三角帆蚌屬（*Hyriopsis*）物種，這些蚌類同樣具有與鱂鮋魚共生的潛力。

C. 生態功能

除了與魚類的直接互動外，蚌類也透過物質循環、生態系結構改變與棲地提供等途徑，對整體河川生態造成深遠影響（見圖 3.3-2B）。

根據 Vaughn 與 Spooner 的研究，蚌類個體的存在可顯著提高其周圍底棲無脊椎動物群聚的密度與物種多樣性。原因在於，蚌體的存在使河床結構更加立體化，產生多樣的微棲地；同時，牠們的**排泄物與假糞（pseudofeces）**富含有機養分，可促進附著藻類的生長，進而提供更多食物來源。

以川真珠蚌科 *Margaritiferidae* 為例，研究顯示其棲息河床區域中，沉積有機物的含量在某些季節顯著高於無蚌區域。然而，這類生態效應的強度會隨物種差異、生物密度以及季節變化而有很大不同，因此其影響機制仍需持續研究。

D. 指標物種的生態角色

由於蚌類具有長壽命、移動能力低、對水質變化敏感等特性，加上牠們與其他生物之間的緊密互動，因此可作為反映水域環境狀況的生態指標物種（*indicator species*）（見圖 3.3-3）。

英國低地河川的研究顯示，蚌類的分布密度能有效反映底棲無脊椎動物群聚的物種多樣性。日本的研究亦發現，在中部地區的農業灌溉渠道與河汊（ワンド）中，蚌類的個體數與魚類群聚的多樣性之間存在正相關關係。即使在統計上排除鱈魚類（其與蚌類關係最密切）後，這種正相關的解釋力仍保留約 80%，顯示蚌類棲息區通常代表著整體河川環境品質良好，對魚類與底棲生物都具有生態價值。

然而，蚌類的指標功能並不一定反映出與其他生物間的直接交互作用。舉例來說，若蚌類與其他底棲動物在**化學耐受性（如水質污染耐受度）**上相似，則雙方的分布格局可能因環境條件相同而相似，而非因生態關係所致。

因此，若要有效地利用蚌類作為河川生態系保育與復育規劃的指標生物，就必須釐清這些表面相關背後的真正因果關係，才能建立具科學依據的管理與監測策略。

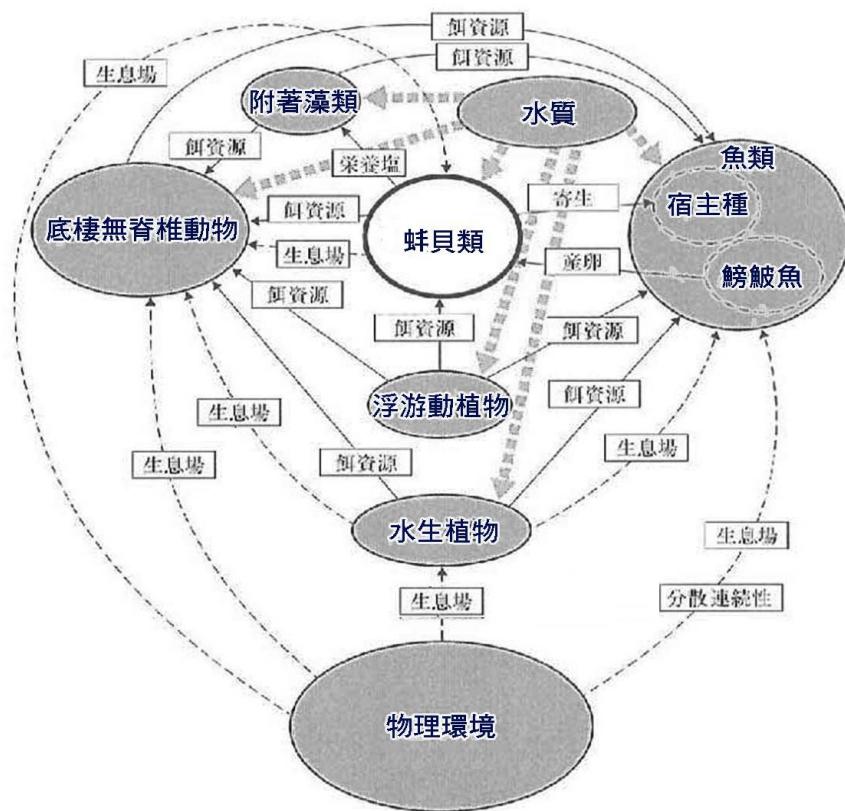


圖 3.3-3 蚌類與其他水生生物(魚類及底生無脊椎動物)的相互作用相關的生物學、物理學、化學作用。實線箭頭:生物學作用、細虛線箭頭:物理作用、粗虛線箭頭:溶存成分流動、與氣泡逸散現象或種經濟遷移等相關的水質作用。 [Negishi JN, et al. Ecol Lett 24:129 (2003) (部分修改)]

3.4 魚類

3.4.1 概述

在洄游的魚類中，有些像香魚一樣主要以藻類為食，也有像櫻鱒一樣不理會藻類，而是專注於捕食落水昆蟲。此外，香魚和鰻魚被視為洄游魚類，但眾所周知，兩者都會在河流中度過一生。

因此，首先我們將討論從海洋到河流的洄游，接著再討論從河流到海洋的洄游，以及其他相關的洄游行為。

3.4.2 洄游：在海洋與河流之間移動

A. 洄游的類型

在洄游魚類中，有些物種一生中會在海洋與淡水之間移動。代表性的例子包括香魚、鰻魚及鮭魚（*Oncorhynchus keta*）等，但牠們的洄游模式並非單一。像這樣在不同鹽度水域間移動的行為，稱為「通し回遊 (diadromy)」。根據洄游方向，可進一步分為三種類型：①溯河洄游 (anadromy)、②降河洄游 (catadromy) 及③兩側洄游 (amphidromy)。

B. 溯河洄游、降河洄游與兩側洄游

- **溯河洄游**：為了產卵而從海洋洄游至河流的鮭魚是典型例子。牠們在海洋中成長，為了繁殖而進入淡水。
- **降河洄游**：鰻魚屬於此類型。牠們在河流中成長，成熟後會前往海洋產卵。
- **兩側洄游**：香魚是代表性物種。牠們在河流中產卵，孵化後的仔魚會立即順流而下至海洋，在沿岸海域成長至 7-8 公分後，再洄游至河流，有些個體甚至能長到 20 公分。像鮭魚那樣為了產卵而洄游的行為不同，兩側洄游的魚類是為了成長而進入河流。

相對於溯河洄游魚類是在成魚階段為了產卵而進入河流，兩側洄游魚類則是在尚未完全成長的幼魚階段進入河流。其成長過程依賴河流環境，這是兩者之間的主要區別。

此外，兩側洄游魚類的卵徑通常比終生棲息於河流的非洄游魚類或溯河洄游魚類來得小。孵化後的仔魚形態尚未發育完全，游泳能力弱，會像浮游生物一樣被動地漂流至海洋，在沿岸度過浮游期後再進入河流。這一點與許多孵化後具有浮游分散期的海洋魚類及海洋無脊椎動物相似。在此說明的兩側洄游，嚴格來說應稱為「淡水性兩側洄游」。

C. 洄游與河川殘留

溯河洄游魚類除了鮭魚，還包括櫻鱈、西太公魚（*Spirinchus lanceolatus*）等。然而，並非所有物種的所有個體都會進行洄游。例如，北海道的櫻鱈雖被視為溯河洄游魚，但族群中有一部分個體會在河川中成長、成熟，終其一生不進入海洋。這些「河川殘留型」個體在越往南的地區佔比越高，到了西日本幾乎所有個體都

屬於殘留型。這樣的族群被稱為「河川型個體群」。所謂的「ヤマメ（山女魚）」就是指這種櫻鱒的河川殘留型個體群。

兩側洄游的魚類除了香魚，還可見於許多蝦虎科魚類，如吻蝦虎屬 (*Rhinogobius*)、浮蝦虎屬 (*Luciogobius*) 的魚類，以及許多杜父魚科的魚類。此外，許多棲息於河川的甲殼類動物，如過山蝦 (*Macrobrachium spp.*) 和日本絨螯蟹 (*Eriocheir japonica*) 也會進行兩側洄游。兩側洄游的魚類有時也會形成不進入海洋的個體群，這與湖泊或水庫等靜水區域有關。兩側洄游魚類的生活史初期，是體型小且游泳能力弱的浮游幼生，對於水流強勁且微小食物稀少的河川而言，生存環境嚴苛。因此，牠們在仔魚時期需要有豐富微小食物（浮游生物）的靜水區域，如海洋、湖泊或河口，並且必須能迅速漂流至這些地方。因此，即使在不進入海洋的情況下，牠們也會利用水庫或湖泊作為海洋的替代棲地進行洄游。

降河洄游的魚類除了鰻魚，還已知有日本杜父魚 (*Cottus reinii*) 和蓋亞那裸身電鰻 (*Trachidermus fasciatus*) 等杜父魚科魚類。近年來有報告指出，鰻魚也有終生不進入河川，僅在海域中度過一生的「海域殘留型」個體存在。

D. 涡游魚類的地理分佈

洄游魚類的地理分佈呈現出特定模式。溯河洄游魚類，如鮭魚給人的印象，多分布於北方高緯度地區（北緯 30-70 度）。與此相對，降河洄游魚類的物種數則在以赤道為中心的低緯度地區較多。

Gross 等人針對「依賴海洋成長的溯河洄游魚類多見於高緯度地區，而依賴淡水成長的降河洄游魚類多見於低緯度地區」這一現象，從緯度梯度上海洋與淡水生產力的差異提出了解釋。在低緯度地區，淡水的初級生產力高於海洋；但隨著緯度升高，淡水的初級生產力下降，海洋的生產力則相對較高。因此，在低緯度地區，降河洄游更具適應優勢；而在高緯度地區，溯河洄游則更具優勢。他們提出的數據顯示，海洋生產力超越淡水生產力的分界點約在緯度 40 度附近，這與溯河洄游魚類開始佔優勢的地理位置大致吻合。

另一方面，進行兩側洄游的物種多分布於低緯度至中緯度的島嶼地區，並在與大陸隔絕的島嶼河川中成為優勢物種。由於島嶼被海洋隔離，一般而言，對純淡水生物來說是難以入侵的棲地，因此淡水物種相較為貧乏。兩側洄游魚類的地理分佈，被認為是其對島嶼河川特殊環境條件的適應性演化的結果。兩側洄游魚類因其孵化後具有浮游期，能藉由海洋進行擴散，因此能迅速入侵並定居於競爭者較少的島嶼河川。此外，對牠們而言，孵化後需要快速漂流至海洋，島嶼地區距離短、水流急的河川正好符合其需求。

由溫帶延伸至亞熱帶的日本列島，棲息著許多洄游魚類。洄游魚類的豐富性可說是日本河川魚類相的一大特徵。這一點在思考河川生態系的生物交互作用、物質循環以及河川環境保育時，是必須銘記在心的重要面向。

3.4.3 功能群：吃什麼、在哪裡吃

A. 功能群的定義

在理解群集內的交互作用時，與其將群集拆解成各個物種來分析，不如從食物網中的營養階層或利用的棲地等觀點，將相似的物種歸為一組（Grouping），更能掌握整體樣貌。這樣的群體就稱為「功能群 (functional group)」。

特別是針對以相似方式利用共同資源的集合體，常使用「同功群 (guild)」一詞。Vannote 等人提出的「河川連續體假說 (River Continuum Concept)」中，透過將群集組成物種分類為「碎食者 (shredder)」、「濾食者 (filterer)」等攝食功能群，簡明地揭示了河川中能量來源的動態與群集結構的對應關係。

B. 依據食物與攝食方法的分類

自河川連續體假說提出以來，將底棲無脊椎動物依攝食功能群分類以理解群集結構的研究大量出現。同樣地，魚類也常根據主要食物及其攝食方法進行分類（如 trophic guild、feeding guild 等）。雖然分類方式因研究者與研究目的而異，表 3.4-1 是一個常見的例子。此分類是從「吃什麼、在哪裡吃」的觀點出發，將食物分為 ①藻類、②無脊椎動物（主要為昆蟲）、③魚類三種；攝食場所則分為 ①水底層、②水表層及中層兩大類。

a. 藻食者 (herbivore)

藻食者主要以水底石頭上的附生藻類或水草等植物性物質為食。一般而言，藻食性魚類多見於低緯度的熱帶、亞熱帶地區。因此，在日本的溫帶地區數量不多，符合藻食者的僅有香魚、禿頭鯊 (*Sicyopterus japonicus*) 及日本花鰓 (*Niwaella delicata*) 三種（琉球群島等亞熱帶島嶼尚有其他藻食性魚類）。禿頭鯊和日本花鰓在冬季會潛入河床礫石中越冬。香魚則在春季從海洋洄游至河川，當年成熟，並在秋季產卵後結束一生。也就是說，這些藻食性魚類都具有在冬季不依賴河川生產力的生活史。這或許與溫帶河川初級生產量的季節性變動有關。

b. 無脊椎動物食者 (invertivore)

主要以無脊椎動物為食的魚類，根據攝食場所可分為三類：①水底無脊椎動物食者 (benthic invertivore)、②表層/中層無脊椎動物食者 (surface/water column invertivore)，以及③非特化型無脊椎動物食者 (general invertivore)。

- **水底無脊椎動物食者**：如吻蝦虎類或杜父魚類，在河床底部捕食水生昆蟲。
- **表層/中層無脊椎動物食者**：如青鰣魚 (*Oryzias latipes*)，會啄食水面的漂浮物。像櫻鱒這種在溪流中等待捕食漂流昆蟲的鮭科魚類，常被稱為「漂流物攝食者 (drift feeder)」，也屬於此類。
- **非特化型無脊椎動物食者**：不專精於特定區域，從水底到中、表層進行廣泛的攝食。

c. 魚食者 (piscivore) 與雜食者 (omnivore)

魚食者是指如鯊魚或大口黑鱸般捕食其他魚類的物種。從「捕食者 (predator)」或「肉食者 (carnivore)」的意義上說，魚食者與無脊椎動物食者同屬一類，但在食物鏈中，魚食者通常位於比無脊椎動物食者更高的營養階層。

此外，還有許多被稱為「雜食者 (omnivore)」的物種。「雜食」一詞廣泛用於指「攝食多種食物」的行為，有時也用於更明確的定義，如「食物涵蓋兩個以上營養階層的物種」。然而，在魚類功能群的分類中，通常將同時攝食植物性與動物性食物的物種歸為雜食者。

d. 其他

以上分類參考了數篇文獻，此外還有「浮游生物食者 (planktivore)」和「碎屑食者 (detritivore)」等類型。然而，要根據嚴格定義將魚類實際分類是困難的，因為牠們會根據成長階段、環境條件及食物多寡等因素，彈性地改變攝食模式。例如，一般被認為是藻食者的香魚，在仔魚期主要以浮游動物為食。又如後述，典型的漂流物攝食者鮭科魚類，在某些情況下也會像水底無脊椎動物食者一樣攝食。也就是說，越追求嚴謹，分類就越困難。表 3.4-2 中的功能群分類在嚴謹性上有所取捨，主要根據各物種在成魚期的主要食物和攝食場所進行概括性區分。

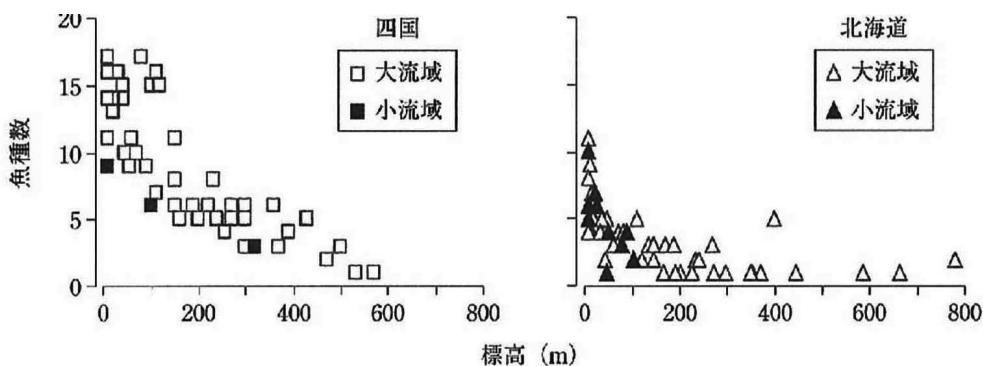


圖 3.4-1 四國的重信川(大洲域)與久萬萬川(小流域)、以及北海道日高地方的 16 條河川⁽¹⁾的魚類與魚種數的關係，以流域面積 30 km² 為界，分為大流域與小流域表示。

表 3.4-1 魚類的機能群範例。除此之外，還使用碎屑食者(detrivore:Di)、浮游生物食者(planktivore:Pla)等。另外，底線項目為表層・中層・底層發生者的次群組。

主要食物	覓食功能群(functional group, trophic guild)
藻類	食藻動物 (herbivore: H)
無脊椎動物(昆蟲類, 小型甲殼類)	水面/水體無脊椎動物覓食者 (Surface/water column) 無脊椎動物覓食者 (invertivore: SWI) 漂流有機物覓食者 (drift feeder (DF)) 底棲無脊椎動物覓食者 (Benthic invertivore. BI) 普通無脊椎動物覓食者 General invertivore (GI)
植物性(藻類等)和動物性(昆蟲等)食物	雜食覓食者Omnivore (Om)
魚類	食魚覓食者 (Piscivore: P)

除此之外，碎屑食性動物 (Dt) 和浮游生物食性動物 (Pla) 也被提及。需要注意的是，漂流食性動物是表層和中層水域無脊椎動物食性動物的一個亞類。

表 3.4-2 和圖 3.4-4 中也使用了字母縮寫。

表 3.4-2 四國的重信川與北海道日高地方的河川⁽¹⁾的魚類流程分布

物種名稱	功能群	洄游	海拔高程範圍					
			(5)	(7)	(8)	(9)	(9)	(7)
日本四國島								
臺灣紅點鮭 <i>Salvelinus leucomaenoides pluvius</i>	SWI (DF)							
石川氏紅點鮭 <i>Oncorhynchus masou ishikawai</i>	SWI (DF)							
尖頭鱥 <i>Rhynchocyparis oxycephalus</i>	Om							
珠星三塊魚 <i>Nipponocypris temminckii</i>	G							
川吻鰕虎 <i>Rhinogobius flumineus</i>	BI							
大吻鰕虎 <i>Rhinogobius fluviatilis</i>	BI	兩側						
四國島鰕 <i>Cobitis shikokuensis</i>	BI							
日本鰻鱺 <i>Anguilla japonica</i>	P	降河						
寬鰭鱥 <i>Zacco platypus</i>	Om							
鎌柄、似鯉頭須鯛 <i>Pseudogobio esocinus</i>	BI							
琵琶湖鰕 <i>Cobitis biwae</i>	BI							
縱帶島鰕 <i>Cobitis sp.</i>	BI							
泥鰍 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	Om							
香魚 <i>Plecoglossus altivelis</i>	H	兩側						
鯽屬 <i>Carassius spp.</i>	Om							
鯉魚 <i>Cyprinus carpio</i>	Om							
日本矛鱈 <i>Tanakia lanceolata</i>	Om							
沙塘鱧 <i>Odontobutis obscura</i>	BI							
縞吻鰕虎 <i>Rhinogobius sp. CB</i>	BI	兩側						
黑田吻鰕虎 <i>Rhinogobius kurodai</i>	BI	兩側						
沼澤叉牙鰕虎 <i>Tridentiger brevispinis</i>	BI	兩側						
鰐魚 <i>Silurus asotus</i>	P							
大口黑鱸 <i>Micropterus salmoides</i>	P							
藍鰐太陽魚 <i>Lepomis macrochirus</i>	GI							
尖頭塘鱧 <i>Eleotris oxycephala</i>	P							
日本北海道			(16)	(12)	(7)	(11)	(6)	(6)
花羔紅點鮭 <i>Salvelinus malma malma</i>	SWI (DF)							
白點紅點鮭 <i>Salvelinus leucomaenoides leucomaenoides</i>	SWI (DF)	溯河						
虹鱥 <i>Oncorhynchus mykiss</i>	SWI (DF)							
櫻鱥、馬蘇大麻哈魚 <i>Oncorhynchus masou masou</i>	SWI (DF)	溯河						
褐鱥 <i>Salmo trutta</i>	SW (DF)							
野澤杜父魚 <i>Cottus nozawae</i>	BI							
北方鬚鱥 <i>Barbatula barbatula</i>	BI							
珠星魚屬 <i>Tribolodon spp.</i>	Om	?						
遠東七鰓鰻 <i>Lethenteron reissneri</i>	Dt							
日本七鰓鰻 <i>Lethenteron japonicum</i>	Dt	溯河						
泥鰍 <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	Om							
鯽屬 <i>Carassius spp.</i>	Om							
九棘刺魚 <i>Pungitius pungitius</i>	GI							
三刺魚 <i>Gasterosteus aculeatus</i>	GI	?						
黑田吻鰕虎 <i>Rhinogobius kurodai</i>	BI	兩側						
沼澤叉牙鰕虎 <i>Tridentiger brevispinis</i>	BI	兩側						
浮鰕虎 <i>Gymnogobius urotaenia</i>	GI	兩側						
縞浮鰕虎 <i>Gymnogobius opperhagensis</i>	BI	兩側						
佩氏浮鰕虎 <i>Gymnogobius petechialis</i>	GI	兩側						
日本公魚 <i>Hypomesus japonensis</i>	Pla	溯河						
蝦夷杜父魚 <i>Cottus amblistomopsis</i>	BI	兩側						
日本鰻鱺 <i>Anguilla japonica</i>	P	降河						
棘鰕虎 <i>Acanthogobius lactipes</i>	BI							

括號內的數字表示每個海拔範圍內的點數。如果它出現在超過一半的地點 ，若數量少於一半的地點  功能群的符號請參考表3.4-1。北海道鱥魚和三刺魚的遷徙模式尚不清楚。

3.4.4 從上游到下游：沿著河川流程的魚類群集變化

「流程 (longitudinal zonation)」是河川生態學中常用的詞彙，意指沿著河川從上游到下游的縱向位置或距離。河川從上游往下游流動的過程中，水溫、水深、河床礫石組成及河道形態等各種環境要素會逐漸改變，形成環境梯度。

由於這種沿著流程的環境梯度在許多河川中都具有共通的規律性，因此自古以來，學者們對於沿著流程的物種替換及群集結構變化抱持著高度興趣。關於魚類群集，最廣為人知且普遍認可的模式是「物種數從上游到下游逐漸增加」。

以下，我們將先探討影響物種多樣性的一般模式，並在此基礎上，解說沿著流程的魚類群集變化。

A. 提升物種多樣性的棲地特徵

a. 棲地的大小、多樣性、生產力及與源頭的距離

物種多樣性與環境因子之間的關係，在樹木、鳥類、昆蟲等幾乎所有分類群中都已被廣泛研究，並在各種空間尺度下呈現出不同模式。其中最廣為人知的模式是「棲地面積越大，物種數越多」。MacArthur 和 Wilson 提出的島嶼生物地理學理論，將島嶼上的物種數視為從大陸來的「移入率」與島上「滅絕率」之間的平衡。根據此理論，面積越大的島嶼，滅絕率越低；距離大陸越近的島嶼，移入率越高。因此，大而近的島嶼物種數最多。

此外，還有「生產力越高，物種數越多」的模式，這通常與食物鏈的長度有關。生產力越高，食物鏈金字塔的底層就越寬廣，金字塔的高度（食物鏈長度）也可能隨之增加。這意味著，當生產力提高時，能容納更高營養階級的物種，潛在的物種豐富度也隨之增加。由於魚類在食物鏈中多半位於較高的捕食者位置，因此生產力透過食物鏈長度所帶來的影響，在魚類物種數上可能表現得特別明顯。

b. 套用於河川的思考

綜合來看，影響物種多樣性模式形成的主要因素，可以歸結為棲地的大小與多樣性、生產力，以及影響物種移入率的「源頭」距離（位置）。若將這些因素套用在河川沿著流程的環境梯度上，可以發現，幾乎所有因素都傾向於使物種數從上游往下游增加。

- **棲地大小**：河川基本上是從上游到下游連續相連的，難以像「島嶼」那樣有明確的邊界來劃分棲地。但考量到從上游往下游，流量增加，河道寬度與水深也隨之增大，可以認為，對魚類而言，棲地的大小有向下游逐漸增大的趨勢。

- **棲地多樣性**：從河道的結構特性來看，上游區域的特徵是由巨礫和急流構成的「階梯-深潭 (step-pool)」或「急流-階梯 (cascade)」地形。往下游走，河床坡度趨緩，水深較深的大型深潭，以及水流平緩的緩流區會以更大的規模形成。此外，主流道之外的半隔離「灣岸 (side-channel)」、次流路，以及氾濫平原的濕地等水域也會伴隨出現。這些變化大致可視為越往下游，靜水性的棲地就越多樣化，因此棲地的多樣性也隨之提高。
- **生產力**：河川內的生產力，至少從源流到中游，通常是越往下游越高。在山地溪流中，由於河道上空被樹冠覆蓋，到達河床的日照量受到嚴重限制；但越往下游，河道變寬，樹冠覆蓋率下降，對初級生產的陽光限制解除，生產力因而提高。
- **與源頭的距離**：考慮到日本河川有許多「通し回遊魚 (洄游魚類)」，「源頭」的距離也是重要因素。若將海洋視為物種的供給源頭，那麼越往下游，離源頭就越近。

因此，「物種數從上游到下游增加」這個普遍模式，可以認為是由上述多個因素複合作用下形成的。

B. 沿著流程的魚類群集模式

a. 日本國內案例分析

在此，我們將以四國西部兩個流域及北海道日高地區 16 個流域的資料為例，具體觀察沿著流程的魚類群集變化（表 3.4-2，圖 3.4-1、3.4-2、3.4-3）。

- **四國的重信川**：是流入瀨戶內海的小型河川，流域面積 445 km^2 ，幹流長 36 km。資料涵蓋了從源流到河口約 45 個地點的常見魚種。
- **四國的久百々川**：是流入太平洋的小河川，流域面積 10.1 km^2 ，幹流長約 10 km。資料來自上、中、下游三個地點的調查。
- **北海道的資料**：來自岸等人，涵蓋了日高地區流入太平洋的 16 個流域，包括流域面積從 15 km^2 以下的小河川到超過 500 km^2 的靜內川和鵠川等，共 67 個地點的資料（此處排除了未確認有魚類棲息的 6 個地點）。

圖 3.4-1 顯示了沿著流程的物種數變化，以海拔高度作為流程位置的指標。圖中可以清楚看到「越往下游，物種數越多」的趨勢。不僅如此，緯度梯度和棲地大小的影響也顯而易見。緯度較低的四國地區，整體物種數比北海道多。而在四國的兩個流域中，流域面積較小的久百々川，物種數也明顯較少。

從物種組成來看（表 3.4-2），在四國的重信川，最上游只有嘉魚、櫻鱒等冷水性鮭科魚類；往下游走，則逐漸加入高身鏟頭魚、臺灣馬口魚、平頭鱸等鯉科

魚類及吻蝦虎類等底棲魚類，物種數隨之增加。在北海道的最上游，則可見到對應嘉魚、櫻鱒的花羔紅點鮭和遠東紅點鮭，以及花鯫等三種魚類；往下游則逐漸加入珠星三塊魚、福泥鰍、浮蝦虎類等。

b. 既有研究的詮釋

這種沿著流程的魚種替換與物種累加模式，已在全球各地被報導並從多方面進行討論。

- **Rahel 與 Hubert**：針對北美懷俄明州河川中類似的魚類群集變化，他們指出存在一個「不連續的替換 (zonation)」現象——從上游以鮭科魚類為主的群集，轉變為下游以鯉科魚類為主的群集。而在替換點的上、下游各自區域內，變化則表現為物種的「連續性累加 (species addition)」。他們推測，不連續的替換與水溫有關，而連續的累加則與棲地大小的增加及環境變動性的降低有關。
- **Schlosser**：也將物種數的增加與棲地大小及環境變動性聯繫起來。他認為，在水淺且變動劇烈的環境（上游），物種數較少；而在水深且穩定的環境（下游），物種數較多，競爭和捕食等生物交互作用在群集形成過程中扮演更重要的角色。
- **Horwitz**：引用流量變異係數作為環境變動的指標，指出越往下游此係數越小，並以此解釋物種數的增加。他認為，在環境變動大的地方，生態棲位寬廣的物種較能生存；而在穩定的環境中，各物種能將生態棲位縮小，特化利用特定資源。此外，環境劇烈變動會促進局部滅絕，而從下游（供給源）恢復族群的過程也因距離遙遠而變得困難。

然而，這些基於環境變動性的解釋，似乎不完全適用於表 3.4-2 所見的趨勢。在上游，典型的群集由少數鮭科魚類主導，牠們特化於攝食漂流物；而下游新增的魚種（如臺灣馬口魚、平領鱲、珠星三塊魚）則能在多樣的棲地攝食多樣的食物，這意味著群集組成物種的生態棲位寬度反而是越往下游越寬。

決定要因在於環境變動與移入過程的相對效應。在水深較深且安定的環境（下游）中，物種數量較多，競爭、捕食與被捕食等生物間的交互作用，在群集形成過程中扮演著比不穩定環境更重要的角色，這也顯示了該模型的概念性。

環境的變動性與安定性對多數物種的共存有何關聯，Horwitz 的研究為此提供了很好的解釋。他利用環境變動的指標與流量的變動係數，說明了當指標變小時，亦即流量趨於穩定時，物種數量會增加。Horwitz 進一步解釋，在環境變動較大的地方，物種會棲息在較廣泛的生態棲位中；而在安定的環境下，各物種則會將生態棲位縮小，特化於特定的資源。環境變動劇烈時，會促進物種的局部滅絕（干擾所致的滅絕），而

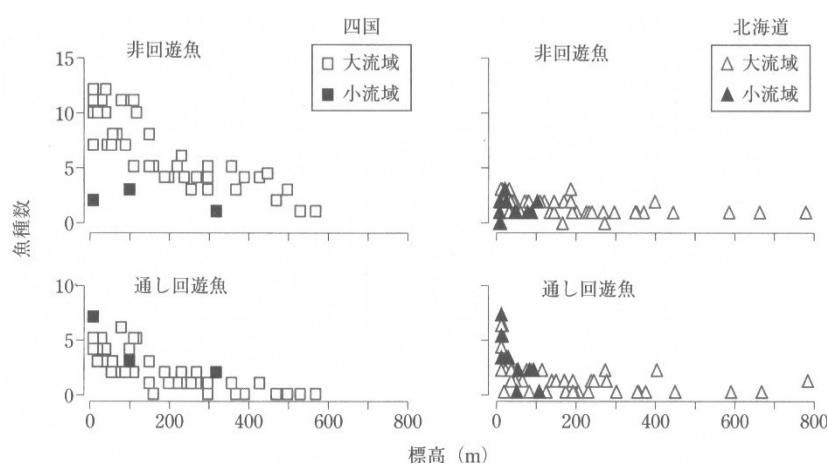
要從上游補充因滅絕而減少的個體數量（下游補充）是相當困難的，因此他將此與物種數量（流量變動）的關聯進行了說明。

Horwitz 與 Schlosser 的這些關於環境變動性的觀點，至今仍被長期引用，至少在圖 3.4-1 和圖 3.4-2 中下游方向物種增加的趨勢上，他們的想法並無不妥。在表 3.4-2 中，雖然上游的典型群集是由少數的鮭科魚類所主導，但隨著往下游移動，特化於順流而下物捕食的物種比例增加。此外，下游出現的物種數量增加，可能是因為出現了像是鯉魚、鯽魚、鱈、鰐鰐等各種魚類，牠們會攝食各種不同的食物，因此可以推斷，群集的生態棲位寬度在下游會擴大。

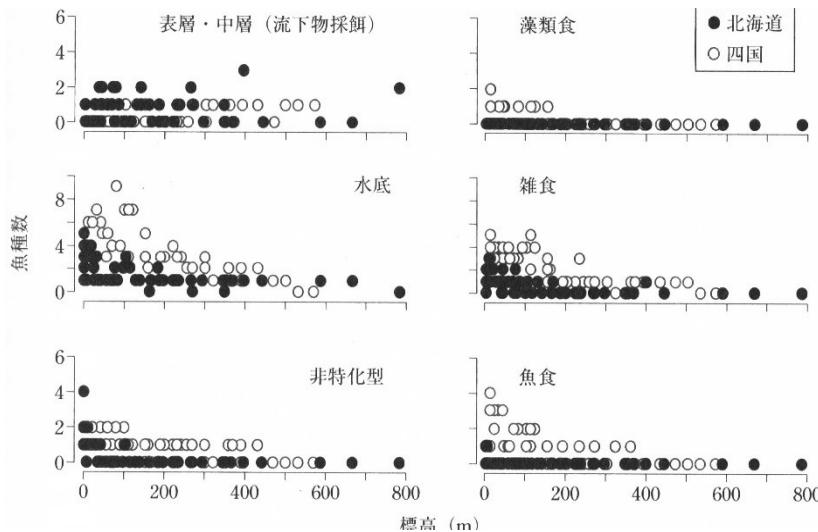
此外，上游區域以珠星三塊魚、嘉魚及日本叉牙蝦虎等為主的群集，其物種數量較少，這可以理解為是受到滅絕與下游補充的分布限制所致。Horwitz 開述了河川上游環境的變動劇烈，是由於表層水與伏流水交錯的間歇水流所造成。在日本，雖然上游呈現發達的扇狀地，但在河川中下游則形成了瓣狀流路區間（參考圖 1.3-9）。

河川性魚類的物種多樣性與生態場所多樣性之間確實存在正相關關係，這種關係通常被用來說明往下游物種增加的趨勢。雖然有報告指出，下游生態場所的多樣性越高，物種數量也越多的趨勢並不明顯，但在這些研究中，僅以流路內的定性水深、流速及底質等多樣性指標來推算生態場所的多樣性。然而，如前所述，下游區域生態場所多樣性的創造，與河道周邊伴隨的氾濫平原水域有很大的關係（生態場所的時間多樣性）。

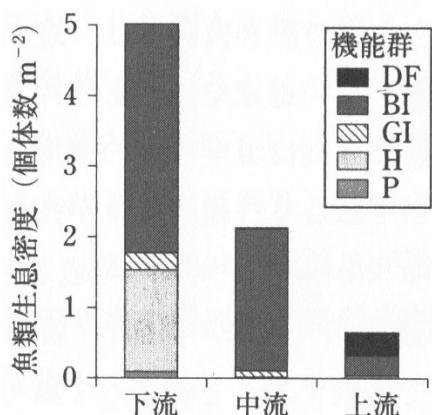
像這樣的氾濫平原所形成的靜水性水域生態場所，在今日的開發中已逐漸消失，但其作為魚類重要的繁殖與育幼場所的連續性，至今仍是上游山區溪流或沖積扇等環境所無法比擬的。因此，重新營造周邊水域（參考圖 3.4.4）對於恢復河川魚類多樣性的貢獻，可能性極高。



3.4-2 海拔與洄游魚類和非洄游魚類物種數量的關係



3.4-3 顯示了海拔與按功能群劃分的魚類物種數量之間的關係。表層與中層：以表層和中層無脊椎動物為食的生物；底層：以底棲非定居動物為食的生物；非專性：以非專性無脊椎動物為食的生物。這裡，我們沒有區分大流域和小流域。



3.4-4 久茂木河上游、中游和下游急流區魚類族群密度和功能群分佈，有關功能組縮寫，請參閱表 3.4-1。

A. 透過洄游的物種數量

至今已有許多關於魚類物種數量增加的報告，這些報告指出，物種數量會隨著往下游而增加。這些報告幾乎都未觸及一個事實，那就是其中許多物種是對應「洄游」的物種。McDowall 指出，洄游魚類在資源豐富的海洋與河川之間移動，因此牠們的豐度與生產力遠高於僅在淡水域完成生活史的純淡水魚。此外，提供洄游路徑的連續性對

於維持依賴海洋的高生產力至關重要。下游物種數量的增加，很大程度上是因為增加了依賴海洋供給的洄游魚類。這一點在日本的河川魚類群集中也呈現類似的趨勢。

圖 3.4-2 顯示了依洄游類型劃分的物種數量，並與洄游魚類和純淡水魚的物種數量進行比較。除了大久保川（小流域）之外，往下游物種數量增加的趨勢相當明顯。另一方面，純淡水魚的物種數量在兩條河川中都未呈現增加的模式。換句話說，下游方向物種數量的增加趨勢，主要是由洄游魚類所貢獻，這也支持了永田與御勢及 McDowall 的觀點，即洄游魚類的增加顯示了對海洋的依賴。

此外，從總物種數來看，在小流域中，即使是信太川與久慈川，洄游魚類的物種數量也有限（圖 3.4-1），這與圖 3.4-2 中洄游魚的物種數量程度相符。這也顯示了流域大小反映了未洄游魚類的物種數量差異。

從生物地理學的思維來看，流域大小會影響物種數量。當流域面積較小時，物種數量會減少，滅絕率會高於未滅絕率。因此，流域大小的影響，被認為是透過洄游魚類而緩和，因為洄游魚類不會被侷限於流域內。即使洄游魚類的據點因個體數減少而暫時滅絕，但由於能從海洋獲得個體補充，其恢復速度也相對較快（放流效果造成的緩和）。相較之下，不進行洄游的純淡水魚，其洄游路徑是封閉的空間，因此來自流域外的救援效果或再移入的機會極少。此外，北海道由於歷史因素，是純淡水魚比例較高的地區。與此相關，如圖 3.4-2 所示，北海道的洄游魚類佔比很高，這與大久保川和小流域的結果相似。四國的久慈川也顯示出北海道的小流域與大流域之間有顯著差異。這或許也說明了該地區純淡水魚的稀少。

B. 資源供給方式與生產性

至今我們已探討了環境變動、生態場所多樣性以及與海洋的距離等面向。最後，我們將從機能群組成的變化來掌握群集結構，藉此探討資源供給模式與生產性。

圖 3.4-3 顯示了各機能群組的變化。表層-中層無脊椎動物食者（順流而下物採集者）以外的機能群組，皆呈現往下游方向增加的趨勢。這不僅是物種數，個體數密度也呈現類似的趨勢（圖 3.4-4），顯示隨著往下游移動，總生產量密度也隨之增加。這也顯示了上游群集具有其獨特的機能群組。

順流而下物採集者（鮭科魚類）會攝食無脊椎動物。已知在河川中漂流的陸生無脊椎動物數量眾多，其總量約佔總漂流生物量的 40-50%。尤其在夏季，一年內羽化的 8 週以上的陸生無脊椎動物，對鮭科魚類而言是極佳的食物。底棲無脊椎動物群集的流程分布，在「河川內一次生產的貧乏源流域，是以陸域由來的有機物（粗粒有機物）為能量來源」的理論中，被概念化為由碎食者（shredder，破碎食者）所主導。然而，在下游的順流而下物採集者中，也確認了同樣依賴外來性資源（陸生無脊椎動物）的機能群組存在。

另一方面，順流而下物採集者以外的機能群組，其物種數也往下游增加（圖 3.4-3）。從下游方向魚類數量的增加，可以看出河川內一次生產的貢獻有所增加。此外，中流域增加了藻食性魚類，這反映出附著藻類的生產量增加。一般認為，往下游移動，魚食性魚類的數量會增加，但這在本次研究中並不明顯。這是因為順流而下物採集者與食魚者的附加性增長，被生產性增加所結合。從這個觀點來看，下游方向物種數量的增加，被認為與生產性的大幅提升有關。

3.4.5 以魚類為中心的生物間交互作用：競爭、捕食、連鎖效應

A. 物種間競爭

沿著溪流的魚類群集變化，群集內的生物間交互作用也從朋友關係的角度受到關注。此外，如表 3.4-2 所示，岩魚與遠東紅點鮭是北海道魚類分布的典型現象 (43)。在競爭與共存機制方面，已有豐富的研究成果產出 (44)。從這些過程中，我們了解到，即使是棲息在同一地點的物種，其共存機制也並非單一，而是會因地點與環境條件而異。

北海道における遠東紅點鮭與岩魚的置換機制，在實驗水路中透過改變水溫條件，對兩種魚的攻擊、威嚇及攝食等行為進行了比較研究。結果顯示，在低溫條件 (6°C) 下，岩魚對遠東紅點鮭的攻擊行為較多；而在高溫條件 (12°C) 下，遠東紅點鮭對岩魚的影響則較大，導致岩魚無法生存。即使在更高溫的條件下，遠東紅點鮭的生長並未受到低溫條件下岩魚的影響，但在高溫條件下，遠東紅點鮭的生長則受到遠東紅點鮭的顯著影響。這種對溫度的依賴性競爭的重要性，在鮭科魚類間的置換機制中也已被指出。

B. 資源分割與攝食場所的互補性

另一方面，關於物種間的共存機制，也有兩種魚在同一地點共存的舞台。在這種情況下，一種魚的個體或採食場所會因另一種魚的存在而改變，使得共同資源的利用程度變小。這是一種資源分割，被認為是促進相似物種共存的機制之一。

岩魚與遠東紅點鮭都被報導會攝食漂流的陸生無脊椎動物與水生無脊椎動物。同樣地，在岩魚、遠東紅點鮭與櫻鯉三種魚共存的組合中，已知牠們會分割利用水生無脊椎動物與陸生無脊椎動物。在遠東紅點鮭與櫻鯉的共存機制中，也報導了攝食行為的差異。

Nakano 在遠東紅點鮭與岩魚的共存機制中，調查了兩種魚的資源分割與形成過程的貢獻。結果顯示，這兩種魚在下游會維持其攝食場所，但在上游則會分割利用漂流無脊椎動物與底棲無脊椎動物。Nakano (45) 在這個探索型採食的差異中，找出了遠東紅點鮭在下游會降低其採食場所，而岩魚則會從底棲採食轉為漂流採食。

此外，探索型採食的轉變，被認為是從形態差異的角度來解釋的。這兩種魚的形態差異，在於口部朝向。岩魚的口部朝下，適合攝食底棲無脊椎動物。這個研究闡明了資源變動如何引發探索行為的微妙形態差異，進而釐清了競爭緩和的機制。

C. 洄游魚類的影響

在日本，洄游魚類的存在是理解流程變化的關鍵。McDowall 指出，在紐西蘭，不同洄游類型的魚類會根據其洄游能力，分佈於河川的不同區段。這種現象也適用於日本。

圖 3.4-2 將魚類依洄游類型進行了區分。很明顯，溯河洄游與兩側洄游的魚類，都是越往下游物種數越多。這與牠們需要從海洋（源頭）進入河川有關。

D. 功能群的變化

若從攝食功能群的角度來看，可以發現漂流物攝食者以外的功能群，其物種數都朝著下游方向增加（圖 3.4-3）。這顯示河川內的初級生產力增加，與魚類物種數的增加有關。例如，中游開始出現的藻食者，反映了初級生產力已足以支持特化於藻食的物種。此外，越往下游，魚食者增加的趨勢也普遍可見，這暗示著下游的食物鏈更長。這些藻食者與魚食者的增加，與前述「生產力增加物種數」的機制相符。

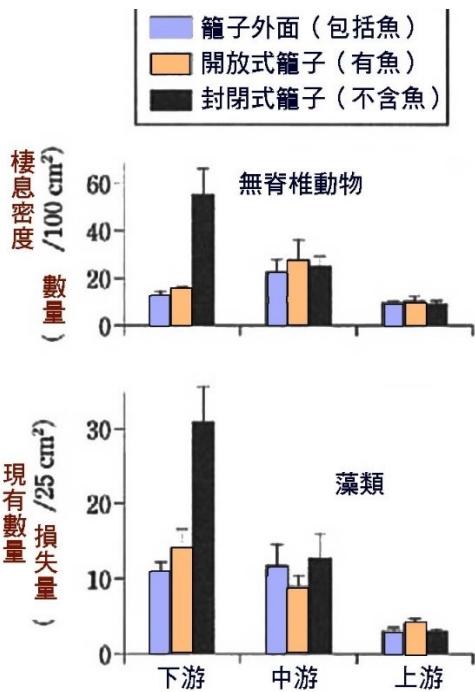


圖 3.4-5 久良良川的上游、中游、下游的瀨中藻類與底生無脊椎動物所受魚類的影響

3.4.5 以魚類為中心的生物交互作用：競爭、捕食、連鎖效應

A. 種間競爭

沿著流程的魚類群集變化，也引發了對群集內部生物交互作用的關注。特別是如表 3.4-2 所示，在最上游區域，從嘉魚到櫻鱒，或從花羔紅點鮭到遠東紅點鮭的分布區替換現象，催生了大量關於競爭與共存機制的傑出研究。

這種沿著流程的物種替換發生得相當迅速，僅隔著一小段共存區域。當其中一個物種不存在時，另一個物種的分布範圍會擴張，這暗示著物種替換不僅反映了各物種對溫度等環境條件的反應，還受到了種間競爭的影響。

關於北海道花羔紅點鮭與遠東紅點鮭的替換機制，實驗顯示，在低溫 (6°C) 下，遠東紅點鮭對花羔紅點鮭的影響不大；但在高溫 (12°C) 下，來自遠東紅點鮭的競爭壓力導致花羔紅點鮭無法存活。這證實了物種替換不僅受溫度影響，更受到溫度依賴性的種間競爭強烈驅動。

B. 資源劃分與對食物生物的捕食壓力變化

在物種替換點附近的共存區域，是研究相似物種共存機制的絕佳舞台。在共存區，常可觀察到其中一個物種改變其食物或攝食地點，以減少彼此資源利用的重

疊，這種現象稱為「資源劃分 (resource partitioning)」。例如，嘉魚和櫻鱒都主要攝食漂流的陸生無脊椎動物，但在共存區，嘉魚會轉而攝食更多的水生無脊椎動物。

Nakano 等人的研究發現，花羔紅點鮭和遠東紅點鮭在共存時，當漂流無脊椎動物數量下降時，會放棄等待漂流物，轉而採取在河床大範圍搜索底棲無脊椎動物的「水底探索型」攝食模式。而這種攝食模式的轉換點在兩個物種間存在差異，遠東紅點鮭會比花羔紅點鮭更早轉換模式。

C. 對底棲無脊椎動物的捕食與藻食的影響

物種的影響跨越三個以上營養階層，產生間接連鎖反應的現象，稱為「營養級聯效應 (trophic cascade)」。在河川中，主要以魚類、底棲無脊椎動物（水生昆蟲）及藻類為對象，透過實驗控制特定物種的有無或密度，來觀察對其他物種反應的研究廣泛進行。

Nakano 等人的大規模野外實驗顯示，當他們用網子遮蔽河道上空，阻斷陸生無脊椎動物的落下供給後，該區段的魚類（花羔紅點鮭）從漂流物攝食轉為水底探索型攝食。這一轉變提高了對底棲無脊椎動物的捕食壓力，導致其密度下降。接著，由於攝食藻類的無脊椎動物減少，附生藻類的現存量反而增加了。這個實驗證明，高階捕食者（魚類）的行為改變，其影響可以一直傳遞到生產者（藻類）的動態。

D. 食物網中不易察覺的交互作用

在許多河川的中、下游，棲息著更多種類的魚，且許多是攝食模式不固定的雜食性魚類。這些因素創造了複雜的交互作用路徑，同時也使得捕食效應或營養級聯效應變得難以觀察。

然而，片野等人利用實驗水道，闡明了香魚、平領鱲、珠星三塊魚和鏟柄等中游典型魚種間，透過食物網產生的交互作用。鏟柄是水底無脊椎動物食者，而平領鱲和珠星三塊魚則是攝食無脊椎動物和藻類的雜食者。實驗結果顯示，這三種魚都會間接促進藻類的增長。而藻類的增加，又使得身為藻食者的香魚成長率提高了 20 倍以上。

在這一系列實驗中，顯示了鯛魚、馬口魚和沙鰍透過底棲無脊椎動物和藻類的串聯效應，顯著促進香魚的成長。然而，前述三種魚類增加藻類的效應，在香魚存在的情況下會因其攝食而被抵消，因此未被檢測出來。香魚受到其他魚種的恩惠而促進成長，在自然狀況下是難以察覺的。Katano 等人指出，日本許多魚類為雜食性，即使是藻食

傾向較強的鯛魚也能看到增加藻類的效應，因此在實驗水路中觀察到對香魚的效應，很可能是在實際河川中也廣泛發生的現象。

另一方面，透過類似的實驗也確認了香魚會降低馬口魚和鯛魚的成長。藻食性魚類對底棲無脊椎動物群集和藻類生產具有強大影響力的情況屢次被指出，考慮到日本代表性的藻食性魚類—香魚和禿頭鱉都是兩側洄游性魚類，可推測水壩等造成的溯上阻礙會透過食物網波及其他生物。關於香魚，由於全國性地大量進行種苗放流，某些河川可能會出現放流影響大於溯上阻礙的情況。

3.4.6 結語

任何河川，若從流域整體俯瞰，流路的形狀都呈現樹枝狀分支，河川的上游到下游可以比喻為樹枝和樹幹。回顧至今的內容，可以看出作為魚類生活圈的河川樣貌，以及枝與幹的差異。上游域以少數冷水性魚種為優勢，牠們因水溫屏障而被限制分布在多個分支的水系末端；相對地，中下游域則有許多分布範圍廣的魚種，且河川與伴隨的洪氾平原棲地(或湖泊、水路網等)之間魚類的往來，以及來自海洋的洄游魚類的進入都很頻繁。從這種觀點來看，相當於小枝的上游域可視為生產力低、依賴與陸上生產連結的半隔離場所。與此對照，相當於幹到大枝的中下游域是生產力高、開放性的各種場所的集合體，整體具有很大的廣度。

這樣眾多的小枝、枝、幹組合起來構成魚類整體的生活圈。封閉性高、只有少數固定成員相遇的上游域，與眾多不同成員雜居、且與鄰近及遠方棲地間不斷重複遷出入的中下游域，其生物間相互作用的方式、魚類群集的形成和維持機制都會有所不同。以魚類為中心的生物間關係及人類活動的各種影響，特別是個別棲地的劣化與棲地間的分斷化影響，可以在這種流域結構的場所連結中進行整理。

3.5 兩棲類

3.5.1 兩棲類的現狀

兩棲類(兩生類)大約在3億6千萬年前從硬骨魚類分化出現。現生兩棲類包括：(1)有尾目(山椒魚類)、(2)無尾目(蛙類)、(3)無足目(蚓螈類)。全世界已知的兩棲類有6,771種，無尾目最多有5,966種，有尾目619種，無足目186種。日本有有尾目3科6屬22種和無尾目5科10屬38種(5亞種)棲息。

自1980年代以來，兩棲類在全世界減少的事實逐漸為人所知。國際自然保護聯盟(IUCN)調查的5,743種兩棲類中，35.6%即1,856種正面臨危機。1500年以後有絕滅記錄的兩棲類有34種，其中9種是1980年以後。此外，自1980年後未被目擊的物種

達 113 種。根據 IUCN，435 種被認為自 1980 年以來危險度上升的快速減少物種中，危機原因包括：濫捕 50 種、棲地減少 183 種，但原因不明的達 207 種之多。可能的原因包括壺菌等感染症、化學物質污染、外來種的捕食或競爭、紫外線、氣候變遷等。原因因地區和物種而異，也指出需要解明原因複合效應的必要性。



圖 3.5-1 兩生類的棲息環境

3.5.2 棲息地與生活史

A. 棲息地

兩棲類成功地以魚類難以進入的源流伏流水域、暫時性水窪、水深淺的濕地等生態交錯帶(ecotone)為棲息地。日本流域中兩棲類的棲息地大致可分為三類(圖 3.5-1):(1)被樹林覆蓋、流速快的源流部、(2)被樹林覆蓋或鄰接、流速慢的高原或丘陵地細流，以及(3)開闊的下游洪氾平原。

源流部有日本小鯈等流水性山椒魚類和棘蛙在伏水流動的礫石縫隙中產卵。溪蟾在溪流的深潭或水窪產卵，棘腹蛙在溪流的岩石下產卵。在細流緩緩流動的濕地，棲息著東京小鯈、霞小鯈、日本火蟾、日本赤蛙、土蛙、森樹蛙等。下游洪氾平原的替代棲地—水田中，棲息著達摩蛙類和沼蛙。

B. 生活史

遷移擴散在動物生活史中具有重要意義。對兩棲類而言，遷移特別重要，是維持族群所不可或缺的。這源於成體平時的棲息地與繁殖地不同、繁殖地環境不穩定、繁殖地呈斑塊狀分布等因素(圖 3.5-2)。遷移率在變態後立即較高，藉此減少近親間競爭和近親交配的可能性。

流水性兩棲類如同其他流水性生物，有時會進行有方向性的遷移。日本大鯫在8月下旬至9月中旬的繁殖期，許多個體會聚集到特定的繁殖巢穴進行繁殖，成體在繁殖期前溯上，繁殖期後下降。由此可知，日本大鯫會移動尋找與平時用作隱蔽處的洞穴不同、具備繁殖所需條件的特定巢穴。然而，能在陸上移動的兩棲類，經常越過山脊在相鄰支流間遷移。

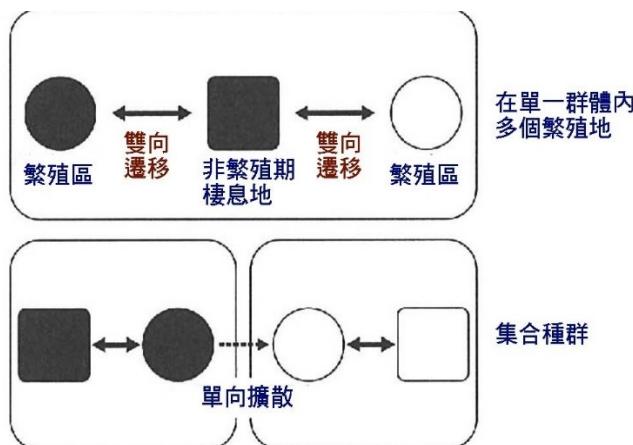


圖 3.5-2 兩生類的移動分散與個體群結構。遷移是指繁殖季節和非繁殖季節之間的往返行程，而擴散是指個體單向移動到族群之外。即使繁殖地看似孤立，但如果非繁殖季節與其他繁殖地的個體混雜在一起，且個體對該繁殖地沒有強烈的依戀，則可以將其視為同一種群內的多個繁殖地。另一方面，如果繁殖地和非繁殖地彼此隔離，且個體間互動稀少，則可視為元族群。

3.5.3 食性

山椒魚類的成體和幼生都是捕食性。日本大鯫會吃魚類、兩棲類、爬蟲類、小型哺乳類、澤蟹、昆蟲等任何東西。基本上在河床埋伏，將來到眼前的動物全部吞食的捕食行為。另一方面，蛙類的成體是捕食性，但幼生的食性尚未充分了解。多數被認為是雜食性，主要以藻類和動物屍體等為食。

食性研究的方法包括胃內容物調查、穩定同位素比(參照 4.5.6)推定、攝食實驗等。對於整個吞食獵物的情況，胃內容物調查很有效，但對於像蝌蚪那樣刮取附著物進食的情況則較困難。即使如此，若食用矽藻，可從胃內容物進行種的鑑定，可用於解明食物鏈和種間食性差異。

蝌蚪會選擇性地進食。即使生活在同一溪流中，種間的食物菜單也有差異。例如，在巴拿馬溪流中同域棲息的數種蝌蚪中，火箭蛙的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比藻類更接近陸生植物的值，推測可能食用落葉等。玻璃蛙科幼生雖食用碎屑，但因 $\delta^{15}\text{N}$ 比周圍碎屑低，推測可能是食用細菌。用牛蛙幼生進行的實驗顯示，餵食固氮絲狀藍藻時成長良好，但餵食其

他3種藻類則完全不成長。此外，消化道內利用微生物發酵。碎屑的營養多數似乎來自微生物而非沉積顆粒本身。

蝌蚪雖有長的消化道，但偏向動物性食物的物種消化道較短。鋤足蟾科 *Spea* 屬的蛙食用碎屑，但存在消化道短、食用豐年蝦的表現型。在食物缺乏、高密度棲息的環境中，有時會發達同類相食的性質。同類相食在山椒魚中很常見，但在棲息於暫時性水域的蛙類幼生中也可見到。

3.5.4 生物間相互作用

兩棲類現存量大，對食物鏈有影響力，參與生態系統的穩定性。其影響機制包括：(i)由上而下串聯效應(透過覓食對下位營養階層的影響)、(ii)干擾效應、(iii)作為食物對上位營養階層的影響、(iv)水域與陸域間的物質移動。

A. 由上而下串聯效應

兩棲類透過捕食，對食物生物的更下位營養階層依次產生間接影響，帶來透過食物鏈的由上而下串聯效應。例如，虎紋鈍口螈透過捕食減少浮游動物，增加藻類和磷酸鹽濃度。此外，作為關鍵物種，透過捕食在資源競爭中占優勢的物種，使食物種間能夠共存。同樣的虎紋鈍口螈的捕食，改變了處於競爭關係的兩種石蛾的優勢性。

B. 干擾效應

蛙類幼生不僅作為攝食者覓食底質，還透過干擾(bioturbation)移動沉積物，影響其他生物。然而，即使是同域棲息的蝌蚪，對生態系統的影響也因物種而異。在加州流水中，黃腿蛙去除矽藻，增加岩石附著的藍藻和初級生產、水生昆蟲，但太平洋樹蛙減少初級生產，對水生昆蟲沒有影響。

在巴拿馬溪流中，用水中電柵排除蝌蚪後，沉積物和矽藻增加(圖 3.5-3.A)。有趣的是，預期與蝌蚪處於競爭關係的同為攝食者的蜉蝣一種，在蝌蚪排除區反而減少。蜉蝣被認為能更有效地食用蝌蚪去除沉積物後暴露出的食物。然而，後來在同一溪流中蛙類減少時，攝食者水生昆蟲增加了(圖 3.5-3.B)，這被認為是比排除實驗更長時間經過的結果。蛙類減少前水生昆蟲對藻類的消費為 81%，蛙類減少後增加到 94%。這被認為是冗餘性—即使某種生物消失，也會被在生態系統中扮演相同角色的其他物種取代。

化學物質不僅直接作用於生物，也會透過生態系統間接產生影響。在不會導致兩棲類死亡的低濃度馬拉松散布下，劍水蚤等浮游動物會死亡。浮游動物減少導致植物浮游生物增加，處於競爭關係的附著藻類減少，食用附著藻類的蝌蚪減少(圖 3.5-3.C)。

C. 作為食物對上位營養階層的影響

對上位營養階層的影響也很大。許多蛇類特化於兩棲類，蛙類減少導致這些蛇類減少。日本的赤鏈蛇、虎斑頸槽蛇、赤尾鯊等也依賴蛙類。對在水邊覓食的西表山貓來說，兩棲類也是重要食物，從糞便中可獲得琉球樹蛙、小琉球樹蛙、琉球棘腹蛙等的骨骼。

D. 水域與陸域間的物質移動

兩棲類透過往返水域與陸域，輸送物質和能量(圖 3.5-4)。對各生態系統影響的強度，取決於相對於生產力的移動量大小以及移動生物在食物鏈中的位置。消費者對外部資源供給(subsidy)的反應，取決於受容方生態系統中存在多少與供給資源同質的資源。

有報告指出，因在湖中引入鱒魚導致水生生物減少。結果，湖岸的蛙類與沒有鱒魚的湖中的蛙類相比，胃內容物中水生生物成蟲較少，蝗蟲類較多(圖 3.5-3.D)。但這種差異是否影響蛙類的成長或生存率尚未調查。

另一方面，當消費者移動時，若供給方生態系統的生產力大於受容方的生產力，預期會對受容方生態系統產生更強的影響。McCoy 等人將捕食者移動對生態系統的影響稱為「捕食陰影」(predation shadow)，估算從池塘上陸的蛙類透過捕食植食性昆蟲而增加的植物量。

兩棲類向水域還是陸域移動更多有機物？這預期會因卵和幼生期的生存率而變化。實際已知的數據顯示，山椒魚透過產卵加入池塘的有機物量(乾燒減量)，比孵化、成長後上陸的幼體量多 6 至 9 倍。

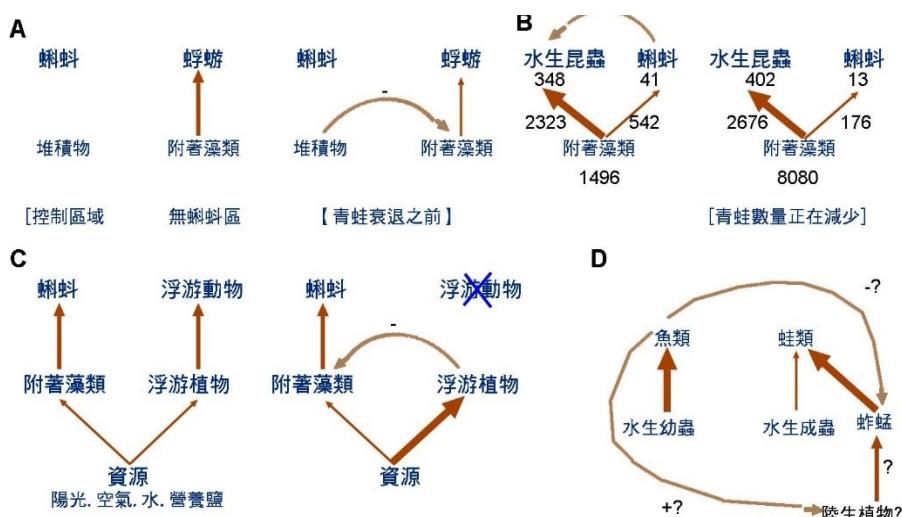


圖 3.5-3 兩生類的直接效果(實線)與間接效果(虛線)

A: 蝌蚪採食植物群, 因而造成蜉蝣幼蟲的餌資源變動, 在中程度多樣性下發生競爭。B: 蝌蚪與水生昆蟲在有害毒素的餌爭奪競爭中。C: 因肉食而使動物浮游生物減退, 增加的植物浮游生物使細菌增加而被生產。對蝌蚪的食物產生影響。D: 向草棲息系的遷移動態, 透過毛毛蟲使水生昆蟲被移食, 溶化的水生昆蟲變得可被食用。

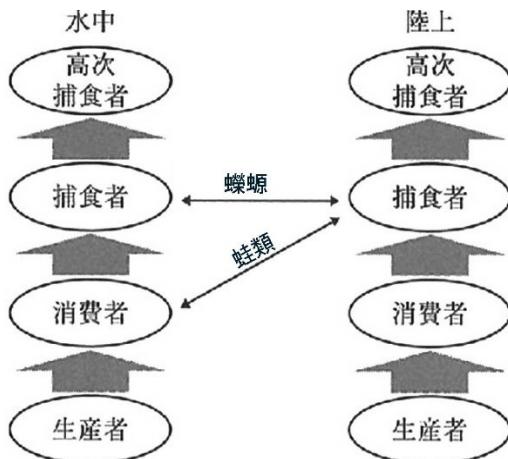


圖 3.5-4 食物鏈中兩生類的定位

3.6 鳥類

3.6.1 概述

河川是以「水」為構成體的生態系統，而肺呼吸的鳥類必然棲息於陸域。因此，思考鳥類與河川的關係，必然要考察水域與陸域這兩個不同生態系統間的關係。參考水野和御勢的《河川生態學》，關於處理這種水域與陸域相互作用的項目，出現了水生昆蟲的羽化。這裡有趣的是，將羽化昆蟲量作為「河川生物生產中的生產移除量」來處理。也就是說，水生昆蟲的羽化是從河川系統的「消失」，只不過被視為河川物質收支結果產生的現象。這裡並未產生河川與陸域的連結會對各自生態系統產生重大影響的想法。

然而，進入 2000 年代後，生態系統開放性的重要性開始被認識。群集生態學中關於生態系統開放性的研究，在國際上也是由日本生態學者引領的領域。中野等人從北海道小河川的研究中，闡明了鳥類、蝙蝠類、蜘蛛類等陸上生態系統的許多生物依賴從河川供給的水生昆蟲。在這些之中，鳥類有許多食蟲性物種，透過積極利用水生昆蟲，是促進生態系統間資源移動的重要生物。

本節將針對鳥類與河川的關係，聚焦於以下 5 個項目介紹近期研究。

3.6.2 河川與淡水性水鳥

水鳥是指棲息於水邊的鳥類，狹義上指鴨、雁、天鵝類，但也包括鷺類、鶲鶴類、鸕鷀類等。關於雁鴨類的一般性研究，有 Lack 的先驅性研究。在日本，羽田也精力充沛地進行雁鴨類研究，累積了各種關於棲息地、形質等的描述性資訊。

鴨類一般棲息於靜水域，在河川中多數物種也見於下游流速緩慢的地方。在日本河川中上游流水域一般棲息的物種，只有鴛鴦。即使是棲息於河川的物種，多數在河川周邊的田地等處覓食，河川僅作為休息場所使用。因此，作為鴨類棲息地的河川環境評估幾乎未被進行。

另一方面，關於利用河川的水鳥，Vaughan 等人針對英國 20 種水鳥，分析了河床材料、植被、周邊土地利用方式等與各物種存在/不存在的關係。結果顯示，在水鳥類分布中，河川形態和植被很重要，但考慮周邊土地利用和河川水質等因素，可以更準確地預測物種分布。這裡認為，作為水鳥棲息環境，比起作為休息場所的河川，進行覓食和繁殖的湖沼和濕原環境更重要。但在日本，下游域的濕原地帶幾乎已因開發而消失，河川的中下游域作為這些水鳥的棲息地變得極為重要。

3.6.3 水生昆蟲的利用

河川中的生產透過藻類→水生昆蟲(無脊椎動物)的路徑循環(圖 3.6-1)。許多魚類利用水生昆蟲，但利用這種資源的鳥類罕見，在日本只有河鳥適應了潛入水中利用水生昆蟲。關於河鳥的生活史有 Kofuji 等人的研究，但國內沒有關於與河川生態系統關係的研究例子。

在國外，從使用穩定同位素的實驗(參照 4.5.6)，顯示美洲河鳥獲得河川來源的氮。此外，也顯示美洲河鳥的分布比起河川的物理環境，更強烈地受到與河川水質相關而變動的水生昆蟲個體數的限制。

另一方面，從河川羽化的水生昆蟲對棲息於河畔的鳥類來說是極為重要的資源(圖 3.6-1)。Nakano 和 Murakami 顯示，棲息於河畔林的鳥類年間消費能量的 25% 是透過河川來源的水生昆蟲獲得的。Akane 和 Murakami 顯示，小鳥類在河畔林與距河川數公里遠的森林間，配合水生昆蟲羽化時期進行遷移。Murakami 和 Nakano 顯示，為了利用從河川羽化的水生昆蟲而停留的鳥類，透過在河畔覓食，減少了生長在那裡的灌木上的植食性昆蟲個體數。

此外，Iwata 等人顯示，在河川蜿蜒度高的地方，因與陸域的接觸線變長，從河川到陸地的水生昆蟲羽化移動量增多，鳥類個體數也增多。接著，Iwata 等人顯示，集水域尺度的單位面積河川密度(drainage density)與小鳥類個體數相關。這一系列研究顯示，

從河川羽化的水生昆蟲不僅將鳥類集中到河川周邊，在集水域尺度的群集層次上河川對鳥類有強烈影響。

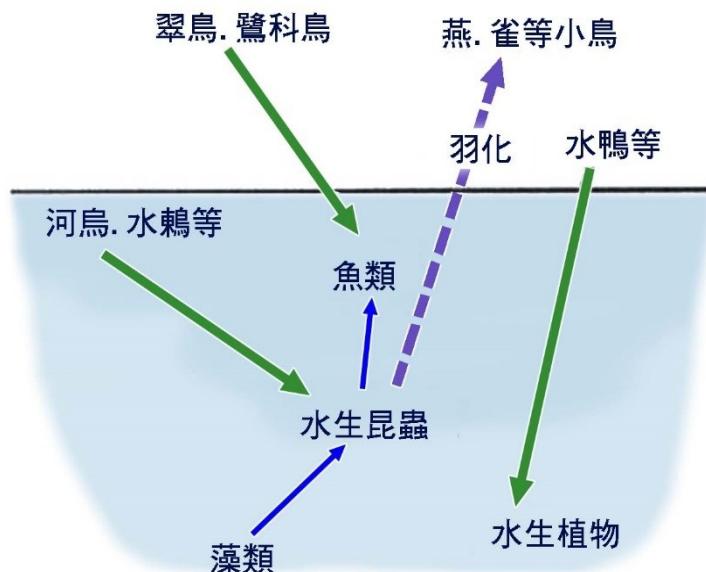


圖 3.6-1 河川對昆蟲的依存表示概念圖

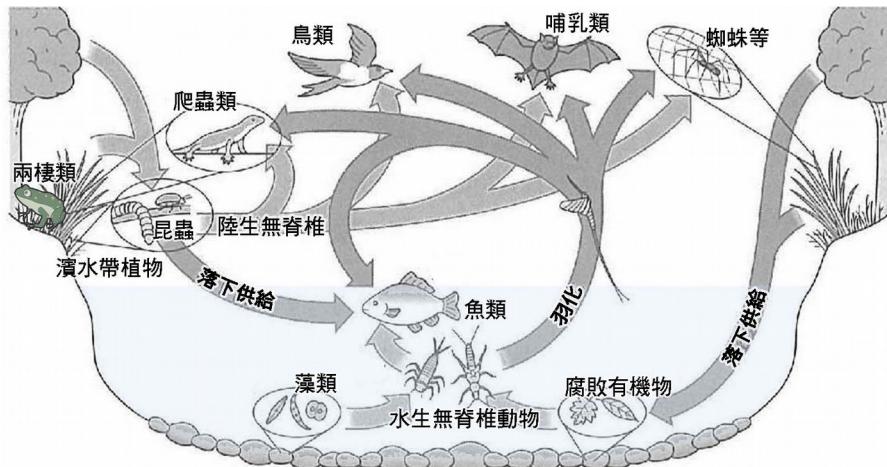


圖 3.6-2 河川域社群落生態區生物間連結的概念圖。 [Baxter C, et al. Freshw Biol 50:202 (2005) (部分修改)]

3.6.4 魚類的利用

許多鳥類利用魚類(圖 3.6-2)。在河川中，翠鳥類、鶲類、鷺鷥類和大型猛禽類等捕食並採食魚類。對這些鳥類而言，作為食物資源的魚類的重要性是明顯的，但另一方

面，鳥類在河川食物網中扮演的角色直到近年才明瞭。Steinmetz 等人透過野外實驗，闡明了蒼鷺和美洲帶魚狗的捕食對魚類個體數和體型的影響。

此外，Wiese 等人針對哥倫比亞河全域的鷗類、燕鷗類、雙冠鷗鷗、普通秋沙鴨對漁業重要對象種鮭魚類和不重要的北方狗魚的影響，從這些間的食物網關係建立模型，提出管理手法。這裡顯示，鳥類雖然捕食鮭魚類具有負面效應，但同時透過捕食鮭魚類幼魚的捕食者—北方狗魚，幫助了鮭魚類的生存，需要考慮這兩條路徑的管理。

關於猛禽類，在北海道確認一般棲息於海岸、利用海生魚類的白尾海鵰，在內陸河川周邊繁殖。在確認白尾海鵰繁殖的石狩川和十勝川流域，河川中有充足的大型魚類棲息，可以說對這種珍貴物種的存續有所貢獻。

3.6.5 鳥類對河畔的影響

形成大群的水鳥有時會對河川周邊的物質循環系統產生重大影響。Payne 和 Moore 闡明，鷗類搬運鮭魚屍體散落在巢穴周圍，使其周邊藻類生產力增加 10 倍以上。在日本，雖是湖泊與陸域的例子，但顯示過剩數量的鷗鷗搬運到陸上的氮過剩，超過植物消費能力，透過地下水流出系統外，可能影響湖水富營養化。

3.6.6 鳥類作為生物擴散媒介

河川中的生物要跨越不同水系移動是十分困難的。各水系之間被陸地隔開，對多數物種而言，經由河口的海水區域移動也受到強烈限制。然而，在不同流域間的河川生物群聚中，仍可觀察到某種程度的相似性（包含魚類與無脊椎動物）。這種現象除了與地質時間尺度上發生的「河川爭奪（stream capture）」等地理過程有關外，也被認為與鳥類等動物所造成的「被動性擴散」（passive dispersal）有關。換言之，水生生物可能藉由鳥類攜帶而跨越流域移動。

例如，Gouws 等人在南非的研究指出，淡水端腳類（Mesamphisopus 屬）群聚在不同流域之間的相似性，顯示可能受到包括鳥類在內的某些生物進行被動性擴散的影響。而 Figuerola 與 Green 綜合過去的文獻，列舉了若干可作為水生無脊椎動物與水生植物之分散媒介的鳥類，如綠頭鴨（*Anas platyrhynchos*）、千鳥（*Charadrius vociferus*）與斑嘴鴨（*Tadorna tadorna*）等。這些可長距離移動的鳥類，是有效的分散者；同時，被分散的水生生物也演化出一些特性，例如能附著在羽毛上，或通過鳥類消化道後仍保持發芽能力，以促進自身的擴散。

然而，鳥類的被動性分散對河川生物群聚結構的貢獻程度，至今仍未完全釐清。

3.6.7 結語

40 年前完全未受注目的河川與鳥類關係，現在作為河川與陸域相互作用的模式系統被認可，這是值得特書的。在此期間，生態學中空間性課題的重要性被廣泛認識，且 GIS 的普及使得處理伴隨空間軸的數據變得相對簡單。基於這些成果，考慮河川與陸域相互作用這種局部尺度的生物移動對群集結構的影響，進而在流域(集水域)尺度檢討河川爭奪等地理因素與擴散或被動擴散等生物因素的效果，將是理解生物群集創出維持機制的有效途徑。

3.7 河畔林

3.7.1 概述

河川水溫與有機物供給過程中，河畔林所扮演的角色，自 1980 年代以後才開始受到重視。人們逐漸認識到「陸域與水域並非獨立的生態系，而應作為一體加以理解」。本節將探討河畔林對河川物質循環與生物群聚的影響，並說明其更新動態與生態功能。

3.7.2 干擾與河畔林的更新動態

若依據地形形成過程，可將流域分為「山地溪流」、「扇狀地河川」與「沖積低地河川（天然堤帶河川）」三類（參見 1.2 節）。各類河川皆形成特有的河畔林。河川生態系的主要特徵之一，是高頻度的洪水干擾。生物群落需長期適應這些不同型態的「干擾制度（disturbance regime）」，因此植物物種多樣性極高。例如據報導，瑞典全國維管束植物約三成以上（超過 260 種）可見於北部的溫德爾河（Vindel River）沿岸。

以下從「干擾的可預測性（predictability）」觀點整理樹種的生活史特性，並分別說明山地溪流、扇狀地與沖積低地的河畔林特徵（見表 3.7-1）。

A. 山地溪流

山地溪流流域面積小，降雨時流量變化不大，溪谷兩側斜坡因下切作用而變得陡峭。主要的干擾型態為「山崩」與「土石流」，統稱為重力性干擾（mass movement）。其發生頻度極低，在日本約為數十年至數百年一次，且在空間上呈現零星分布。相對於樹木壽命（約百年），這類干擾可視為「不可預測的事件」。

因此，能在干擾後更新並維持族群的樹種，通常具有壽命長、種子數量多且擴散範圍廣的特徵。

代表樹種為「香椿木」（*Cercidiphyllum japonicum*，即台灣稱作「連香樹」或「日本合歡樹」）。其壽命可達五百至一千年，樹高約三十公尺，胸徑達兩公尺。主幹枯死後仍能萌發新枝維持個體。其種子約三毫米長，重量輕、數量多，主要靠風力散布，但需裸露土壤如崩塌地或土石流堆積地才能發芽。

另一代表樹種為「山胡桃」（*Pterocarya rhoifolia*）。其種子亦藉風力散播，能在光照良好的土石流跡地迅速萌芽並形成單齡林。壽命約百年，適應頻繁發生土石流的活躍溪流地帶。

B. 扇狀地

河川進入扇狀地後，流路多分歧交錯，形成以卵石為主的「瓣狀河道（braided channel）」。砂礫堆與氾濫原環境多樣，依礫石粒徑、水分與光照條件而孕育多樣樹種。由於流路變動頻繁、洪水干擾頻度高，在北海道與東北地區，常見的先驅樹種包括「大葉楊」（*Salix sachalinensis*）、「化妝柳」（*Chosenia arbutifolia*）與「黑楊」（*Populus maximowiczii*）等。這些短命先驅樹佔據低位砂礫灘，而氾濫原邊緣較高、洪水不易波及的區域，則有「水樺」（*Fraxinus mandshurica var. japonica*）、「榆樹」（*Ulmus davidiana var. japonica*）等中後期樹種。

寒冷多雪地區（如北海道）中最重要的干擾為「融雪洪水」，每年規律發生，對植物而言屬高可預測性干擾。楊柳科植物已演化出與此同步的繁殖節律，其種子散播期多集中於5月中旬至9月上旬。種子極輕（每千粒僅50～600毫克），可隨風遠距離傳播，並需裸露礫灘等「安全生長點（safe site）」方能萌芽。散播早的種類可搶先進入新裸地，但也較易受小規模洪水沖刷；散播晚的種類雖避開洪水期，但常錯過最佳立地，形成生態上的權衡（trade-off）。

瓣狀河道的動態本身，創造了樹種各發育階段所需的多樣生境。例如年輕幼樹群落常被洪水沖走，但若流路變動後形成穩定地形，即可能發展為成熟母樹群。強度適中的洪水頻度與楊柳類壽命相契合，是它們得以優勢生長的原因之一。

C. 沖積低地（天然堤帶）

當河川流出扇狀地進入沖積低地後，常呈明顯蜿蜒，河床多由砂質構成。此區常見可耐長期浸水的樹種，如「檣木」（*Alnus japonica*）、「水樺」、「毛柳」

(*Salix schwerinii*) 等。其分布與地下水位、季節性水位變化密切相關，亦與氧化還原電位、養分濃度與電導度等變數有顯著關聯。

日本濕地的優勢樹種以榎木為代表。與山地溪流的桂樹相似，榎木可反覆萌芽更新，主幹枯死後仍由基部萌枝維持個體。雖樹形較小（1~4公尺），但能在富有機質、高水分的土壤中存活。其更新地點多為「泥炭丘」或水位高、落葉層少的裸地。然而，由於這類「安全生長點」極少，種子定著成功的機會極低，因此榎木以大量風散種子與營養萌芽策略維持族群。其體型小、成長緩慢，是在貧養、高水位環境下的長壽適應策略。

表 3.7-1 流域變遷的干擾體制變化與河岸林構成種的生活史策略

河段 區分	干擾機制	優勢樹種	環境變動			生活史策略		
			環境特徵	時間	空間			
				頻率	多寡	規則性		
上游（0至3級序溪流）								
崩塌、 山崩、 土石流	日本桂樹	崩塌和土石流沉積物，細粒礫石優質土壤	低	少	低	發芽、壽命長、種子持續生產	種子產量高，種子傳播能力強	
	水胡桃	崩塌，土石流沉積物	低-中	多	中	擾動週期和諧成熟期，快速成長	風媒傳播的大種子	
		坡積物，淺層土石流區	中	中	中	萌芽、休眠的芽	風散	
	倒伏樹木 颶風倒落	廢棄河道、崩塌和土石流堆積物、樹冠空隙	低-中	多-少	中-低	種苗庫	再生面積大，風力傳播，種子大	
		蒙蠟樹	樹冠空隙、梯田、坡腳	低	少	低	種苗庫	大種子，透過動物二次傳播
沖積扇辦狀河（4至5級序河流）								
大洪水	七葉樹	高地洪氾區，礫石沉積物	中	多	高	成熟與干擾週期、壽命和種子休眠和諧一致	風散佈	
	日本榆樹	高地洪氾區，礫石沉積物	中	多	高	成熟與干擾週期、壽命和種子休眠和諧一致	風散佈	
	小洪水	水曲柳	沙洲、礫石堆積	高	中	低	種子產量高、種子傳播及時、樹幹及枝條柔韌性好、易萌發發芽有不定根、生長迅速、早熟	種子傳播能力強-借助流水和風力)，種子產量高
沖積平原蜿蜒河段（6級序以上河流）								
含水層 洪水	洪水	柳樹	天然堤防帶，砂礫堆積物	高	多	高	種子產量穩定，種子傳播及時，樹幹及枝條柔韌，易萌發新芽，長出不定根，生長迅速，早熟	種子傳播能力強-借助流水和風力)，種子產量高
	柳樹	後背濕地	低	少	低	萌芽、樹皮增厚、皮孔增大、不定根、固氮作用	種子隨流水和風散落。	
	日本榎木	後背濕地	低	少	低	萌芽、樹皮增厚皮孔增大. 不定根	流水和風力傳播種子	



圖 3.7-1 カツラの大怪木

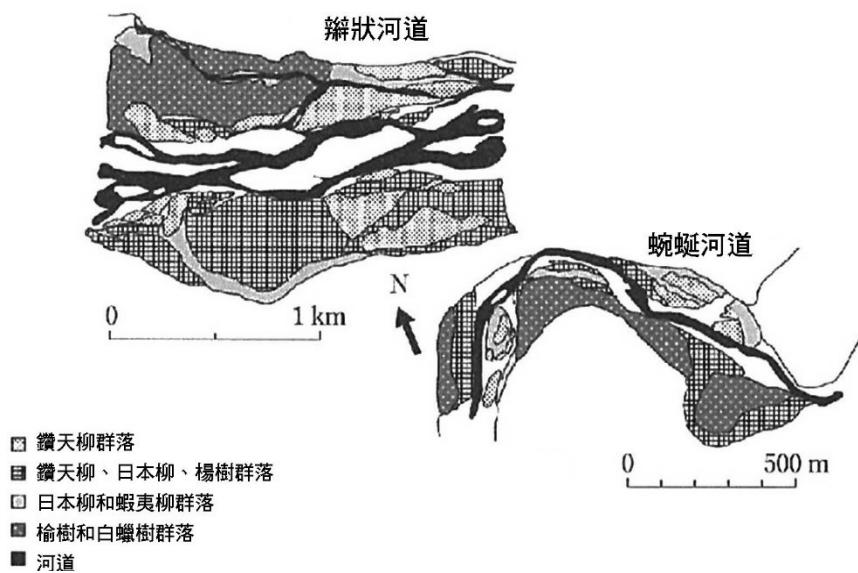


圖 3.7-2 洪氾平原的植物優勢領域分布

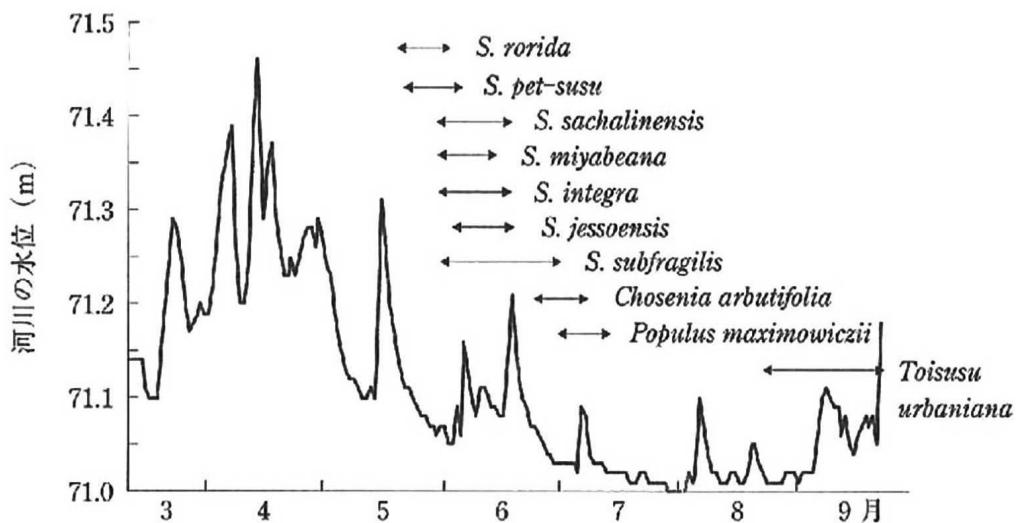


圖 3.7-3 北海道石狩川的柳科樹木散布時期。[Niiyama K. Ecol Res 5:317 (1990)、長坂 有、光谷内李種 101:12 (1996) を参考して作成]



圖 3.7-4 ハンノキの萌芽個體

3.7.3 河畔林與水邊域的生態學功能

河畔林及水邊域的結構與功能，可概括如圖 3.7-5 所示。以下依序說明其主要的生態學功能。

A. 日照遮蔽（遮陽效應）

在山地溪流中，河畔林的樹冠覆蓋於溪流上方，有效阻擋了直射的太陽光。早自 1960 年代起，海外研究便已探討河畔林與水溫變化之關聯。結果顯示，源流域森林砍伐會顯著提高溪流水溫。透過統計分析與熱收支法（heat balance method）等觀測，證實河畔林具有顯著的「日射遮蔽效應」。

常見的經驗式如下：

$$\Delta T = a \times \frac{NH \times SA}{Q}$$

其中， ΔT 為最高水溫的變化量；NH 為單位水面積所受的淨熱能變化量；SA 為單位河段長度對應的水面積；Q 為流量；a 為係數。由此可知，水面積大而流量少的溪流，對日射量變化的敏感度最高。河畔林便主要透過降低 NH 來穩定水溫。

以落葉闊葉林覆蓋的溪谷為例，夏季時太陽輻射能約有 70~80% 被樹冠遮蔽，僅約 20~30% 的能量能直接達到水面。這樣的遮蔽效應抑制了水中藻類與水生植物的光合作用，使夏季低水位或乾旱期仍能維持穩定的低溫環境。對於喜冷水的鮭科魚類，如櫻花鈎吻鮭 (*Oncorhynchus masou*) 等，此類低溫環境是限制其棲地分布的關鍵因子。

然而，樹冠的遮蔽效果主要限於水系階序 (stream order) 1 至 2 階的細小溪流。隨著河寬增大，其效果逐漸減弱。以日本河畔林的平均樹高約 25 公尺推估，若要兩岸樹冠完全覆蓋水面，河寬需在 15 公尺以內；河寬達 30 公尺時，約能覆蓋半數水面。現今多數河川經人工改造後（例如築堤、截彎取直），河道變窄而水面集中為單一主流，與自然的瓣狀河道狀態差異極大，導致河畔林的遮蔽與調溫功能亦隨之改變。

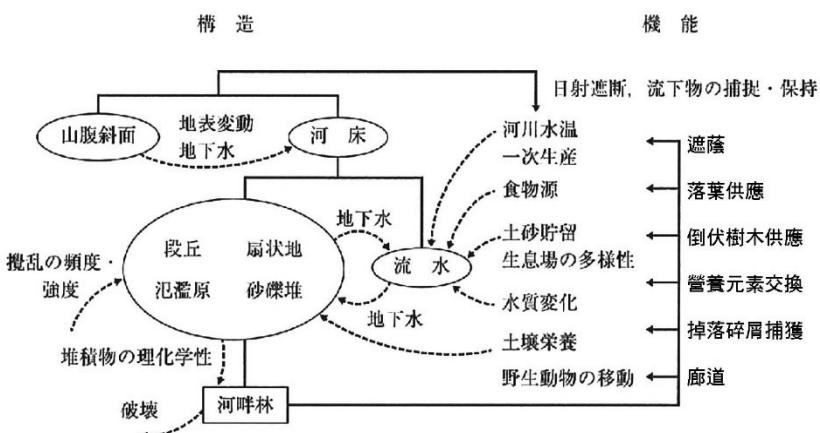


圖 3.7-5 水邊域的植物結構與機能

B. 落葉（枯枝落葉層）與陸生昆蟲的供應

在樹冠稠密、日照受遮蔽的山地溪流中，水生植物的光合作用量極低，河川能量多仰賴外部森林輸入的有機物。這些輸入物質主要為秋季從河岸林落下的枯枝落葉，稱為「異源性有機物 (allochthonous organic matter)」，與河川內部由藻類等產生的「自源性有機物 (autochthonous organic matter)」相對。

異源性有機物在整體河川有機物供應中的比例，因地區環境而異。有研究指出，若包括溶解態有機碳，森林覆蓋的河川中異源性有機物可佔總量的 99% 以上；但在草原或乾旱型河川則僅約 56%。這種差異主要來自於河岸是否被森林覆蓋，以及河畔林的密度。

在落葉闊葉林覆蓋的溪谷，調查顯示每公頃約有 3 公噸的落葉進入溪流，其中約 89% 為樹冠直接掉落，其餘 11% 為林地落葉被風吹或雨水沖刷入溪。以日本栗 (*Castanea crenata*) 為例，研究指出落葉從坡面落入谷地的距離多在 15 公尺內，最大可達 25 公尺。

進入溪流的落葉首先釋出可溶性成分，隨後附著微生物（尤其真菌），再被底棲無脊椎動物攝食並分解。不同樹種落葉的分解速率不同。一般而言，氮含量高的樺木屬 (*Alnus*) 與椴樹屬 (*Tilia*) 分解最快；楓樹屬 (*Acer*) 與樺木屬 (*Betula*) 次之；而老齡林中的櫟屬 (*Quercus*) 與山毛櫟屬 (*Fagus*) 最難分解。此外，葉片的堅韌程度與氮含量的季節變化也影響昆蟲取食偏好與分解速率。

河畔林除提供落葉外，也供應大量陸生昆蟲，為魚類的重要食物來源。懸伸於水面的枝條上，常棲息著甲蟲、蒼蠅、蟬與蜘蛛等陸生無脊椎動物，容易落入水中成為魚餌。不同樹種的昆蟲落入量亦有差異。當夏季水位低、水生昆蟲密度下降時，落水昆蟲反而達高峰，成為魚類營養的重要補充。研究指出，在河畔林茂密的河川中，鮭科魚類夏季約 68% 的攝食量來自落水昆蟲。

因此，異源性有機物的重要性與河畔林的日射遮蔽效應密切相關。也就是說，在上游山地溪流中，因光線不足，自源性有機物生產受限，而河畔森林成為整個能量循環的主導來源。

C. 物質循環與營養鹽的調節功能

河畔林除了影響光照與有機物輸入外，對於河川的營養鹽循環與水質淨化也具有關鍵作用。河畔植被透過根系吸收、微生物作用與有機層蓄積，使氮 (N) 與磷 (P) 等營養元素的動態在陸域與水域間形成緩衝調節區。

首先，河畔林可截留由地表逕流與地下滲流輸入河川的養分與懸浮顆粒。降雨時，農耕地或裸地所產生的氮、磷化合物會隨地表逕流流入河道，而在有樹林覆蓋的河岸地帶，根系、落葉層與土壤孔隙可有效吸附並滯留這些養分。特別是在地下水流動通過河岸林時，微生物群落可透過反硝化作用 (denitrification) 將硝酸鹽氮轉化為氣態氮 (N_2)，排放至大氣中，達到氮去除的效果。

其次，河畔林根系穩定河岸，減少土壤侵蝕與懸浮泥砂 (SS, suspended solids) 的輸入。當洪水發生時，樹根可分散水流能量，並促進細顆粒物的沉降。

這種「過濾帶功能（filter strip function）」在農地鄰近河川的地區特別重要，可明顯降低營養鹽與泥沙的外洩，改善水質。

此外，河畔林的枯枝落葉與倒木也會參與河川內部的物質循環。落入水中的樹枝、樹幹形成「木質殘體（large woody debris，LWD）」，在水流中產生滯留、積沙與改變流速的效果。這些結構提供有機物沉積的空間，同時成為微生物分解與營養鹽再礦化的場所。研究指出，山地溪流中木質殘體的體積比例，與河川系統的有機碳儲存量呈顯著正相關。

河畔林也具有調節微氣候與蒸散作用的功能。樹冠遮蔽可減少河面蒸發，而葉面蒸散與水汽交換則有助於穩定河谷局部濕度與氣溫梯度。此類微氣候穩定化，間接影響河川中浮游藻類與微生物群落的代謝活動，從而影響整體碳流動（carbon flux）。

總體而言，河畔林在物質循環中兼具「過濾者（filter）」、「儲留者（sink）」與「緩衝帶（buffer）」三重功能。它既抑制陸域污染物進入河川，又為水域提供有機碳與能量來源，使河川與周邊環境形成相互依存的生態系統。

D. 樓地連結與生物多樣性維持功能

河畔林與水邊域同時也是陸域與水域生物之間的重要生態交錯帶（ecotone）。這種環境邊緣性使其成為多樣化生物棲息、繁殖與遷移的熱點。

首先，河畔林提供多層次的樓地結構。從樹冠層、灌木層、草本層到地被層，垂直結構豐富，能支撐不同生態習性的生物。例如：鳥類在樹冠層築巢；兩棲類棲息於潮濕的落葉層；昆蟲則利用樹洞、枯枝、樹皮隙縫作為棲所。這種立體性的樓地組織，促進了高密度與高多樣性的生物群集。

其次，河川沿岸的河畔林對於魚類與無脊椎動物而言，扮演「庇蔭帶與食物供應帶」的角色。樹根深入河岸形成水下結構，為魚類、蝦類與水生昆蟲提供藏身場所與產卵基質；倒木與枝條改變流速與底質，形成淺灘、深潭、緩流等多樣微樓地，使魚蝦群聚分布更為穩定。這些結構性的多樣性提高了河川系統的「樓地異質性（habitat heterogeneity）」，進而支撐生態系的多樣性與韌性。

此外，河畔林作為「遷移廊道（migration corridor）」具有重要的連通功能。許多哺乳類（如水獺、鼬科動物）、兩棲類與爬蟲類會沿河岸帶移動，藉由連續的樹林帶跨越不同樓地。若河岸被砍伐或人工護岸取代，生物廊道便被中斷，種群間的基因交流減少，導致局部滅絕風險升高。從景觀生態學觀點來看，維持連續的河畔林網絡，是保持流域生物多樣性的重要策略。

最後，河畔林還是許多候鳥與遷徙性昆蟲的重要停歇地。特別是在東亞地區的季風型流域中，春秋兩季的遷徙鳥類常沿河谷飛行，並依賴河畔林作為臨時棲地與覓食場所。這種時空性利用使河畔林不僅服務於地方性生態系，也連結了跨區域、甚至跨大陸的生物遷徙網絡。

綜上所述，河畔林與水邊域不僅是河川生態系的組成部分，更是整個流域生物多樣性維持與能量物流通的重要核心。它兼具光熱調節、營養緩衝、棲地創造與生態連通等多重功能。未來在河川整治與復育中，如何保留並重建這些河畔林功能，將是維持河川生態健全性的關鍵課題。

溪流內的能量由鄰近森林的落葉所支持，但隨著河寬增加，照射進河川內的太陽能比例也增加。因此河川外供給的落葉角色也相對變小，取而代之的是自生性有機物的重要性增加，底棲動物會利用這些有機物。到了更大河川的下游，水深與混濁度增加，河川內的初級生產量再度下降，但從上游會搬運大量的細粒狀有機物。關於這種流程中粒狀有機物組成的變化與底棲動物的分解作用，請參照 2.1。

C. 大型有機物(倒伏木LWD)的供給

這裡將解說 LWD 對河川生態系統的物質循環及生物相所造成的影響。如 2.3 所述，LWD 的供給、滯留、移動、分解過程會因流域大小而有很大的差異。因此，對物質循環或生物相的影響也會從上游到下游產生變化。

在第一至第二級的山區溪流中，大型木質殘體 (LWD， Large Woody Debris) 的最重要功能之一，就是物質的滯留 (retention)。在溫帶落葉闊葉林地區的河川中，物質的收支具有明顯的季節集中特性—生產與輸送往往發生在不同時期。落葉的掉落時間因地區而略有差異，但多集中於十月至十一月之間；而河川中的物質輸送，則集中在春季融雪期或夏季豪雨期間。

如果這些在短時間內大量產生的落葉立刻被水流沖刷至海洋，那麼其中所含的有機物將無法被溪流或河川中的水生生物利用而白白流失。以楓屬或樺木屬等中等分解速度的落葉為例，若要達到九成的分解程度，通常需要長達八至十五個月的時間。因此，大型木質殘體在溪流中扮演關鍵角色，它能夠分散這種集中輸送的現象，暫時滯留並保存落葉等有機物，使其得以在溪流生態系中被逐步分解與利用。

從坡面或水邊森林供給的 LWD，在腐朽進行後會折斷並橫跨河川躺臥。此外，也有在溪流內集合性地聚集形成天然壩的情況。這樣的 LWD 會滯留從上游順流而下的土砂和有機物，在河道內形成階梯狀的跌水與深潭結構(圖 3.7-6)。被滯留的落葉層會被山地溪流的生物相分解，發達出腐食食物鏈。此外，由洪水搬運的 LWD 或 LWD 的集合堆積(jam)會促進背後的土砂堆積，發達出河川水與地下水混合的複雜河床間隙域(hyporheic zone)，對水質形成及底棲動物的群聚形成產生影響。

北海道的緩坡河川研究顯示，規定溪流內落葉層量的因素，與其說是水深或流速等水理量，不如說是 LWD 量。此外，透過 LWD 移除實驗顯示，FPOM(細粒狀有機物)及 CPOM(粗粒狀有機物)的流出量會隨流量急劇增加，報告指出被 LWD 保留的 CPOM 在 1 級溪流占全體的 75%，在 2 級溪流占 58%。

在谷底部擴大的 3~4 級程度河川中，LWD 的生態學功能最受矚目的是魚類棲地形成功能。特別是在美國西海岸，已證明 LWD 會使水流集中與擴散、改變流速與水深，伴隨而來形成深潭，使魚類的個體數及物種數增加。

透過比較實驗性投入 LWD 前後及未投入 LWD 的對照河川的魚類個體數，確認了投入 LWD 的河川個體數有明顯上升。這些研究分析認為，魚類個體數的增加大多是由於 LWD 造成的深潭量增加所致。在日本，約 40% 的深潭體積及約 50% 的掩蔽面積是由倒木形成，透過與對照區的比較，LWD 移除實驗顯示櫻鮭個體數顯著減少。此外，在以火山浮石為底質的緩坡溪流中，已明確證實 LWD 形成深潭並伴隨虹鱒(*O. mykiss*)現存量的上升。近年來也顯示，LWD 提供的複雜環境對從幼魚到親魚等各種體型的櫻鮭都有效。

另一方面，也有研究案例結論認為，LWD 對櫻鮭的影響與其說是深潭形成，不如說在掩蔽效果上更為顯著。掩蔽是指障礙物等陰影處形成的陰暗且水流緩慢的地方，也是躲避捕食者的重要要素。LWD 在深潭或掩蔽形成中的重要性，會因河川的底質、河畔林的規模、流量、滿岸水位寬度(bankfull width)等而改變，但與美國西海岸相比，在河畔林構成樹木體型較小的日本河川中，掩蔽效果的重要性增加。

在更下游的 5~6 級河川，流量增加，洪泛平原也擴大。因此，如圖 2.3-4 所見，滯留在河川流路內的 LWD 變得極少，可看到許多被沖上砂礫堆或洪泛平原的 LWD(圖 3.7-7)。因此，在洪泛平原發達的河川中所確認的 LWD 角色，與其說是對水生生物的影響，不如說對棲息、生長在砂礫堆或洪泛平原的動植物的影響更為重要。LWD 橫臥在砂礫堆上，可以捕捉細粒土砂，保持高營養鹽與土壤水分。這樣的立地以斑塊鑲嵌狀形成，維持洪泛平原動植物的個體數與生物多樣性。

此外，關於流出到海域的 LWD 角色，雖然見解較少，但已知有利用流木的浮游生物、魚類存在。特別是鮪魚會將隨海流漂流的流木周邊當作棲地利用。

D. 水質形成

森林的根莖對水流具有抵抗力，增加抗侵蝕性。生長在河岸的河畔林樹根會固定森林土壤或河岸，這種效果可說是大徑且根莖發達的成熟林越高。但其效果也有極限，當偏流的洪水流侵蝕河岸導致河岸呈現懸垂狀態時，其效果必然受到限制。

作為河川水質汙濁源的氮、磷、濁度粒子，會被河畔林及土壤粒子有效率地去除，河畔林作為淨化水質的緩衝帶或過濾器的角色受到矚目。許多研究已知小於 20m 寬的

水濱植生帶，營養物質領域在水質形成上扮演重要角色。這種領域與河床間隙水域(hyporheic zone)一起(參照 4.3)發揮作用。

微細砂或粒狀有機物被河畔林帶捕捉一事，也已由許多研究確認。在山地溪流中，多數研究都在檢討森林砍伐或林道建設所造成的微細砂生產與水濱區域的土砂捕捉功能，幾乎所有研究都確認水濱區域的微細砂捕捉功能。此外，由於以谷壁坡面區域為對象，捕捉功能也包括坡面傾斜度在內進行討論。比較①將森林皆伐的小流域、②僅保留河畔林約 15m 其他皆伐的小流域、③天然林在全流域保存的小流域這三個流域的研究顯示，皆伐流域的懸浮砂最多，特別在降雨量增多的夏季是天然林流域的 10 倍以上。然而，透過保留河畔林，夏季懸浮砂流出可抑制在皆伐流域的 1/5 程度。

這些河畔林的微細砂捕捉功能，對河川生態系統也是重要的功能。微細砂流入河川會降低藻類的光合作用生產量，對鮭科魚類的產卵床造成不良影響，對底棲動物及水棲性的山椒魚類造成不良影響。

E. 野生生物的棲地環境及廊道功能

a. 棲地環境

水濱區域被認為是生物多樣性高的地方，有報告指出利用水濱區域的脊椎動物約占該地區棲息脊椎動物的 70%。北海道的蝦夷鹿(*Cervus nippon yesoensis*)會利用湖畔或溪畔區域作為越冬場所，毛腿魚鴟(*Ketupa blakistoni*)的棲息需要可營巢的大徑河畔林。在國外，有許多報告指出河畔林減少會導致鳥類群聚多樣度降低的案例。

水濱區域的特徵是，在空間上非常狹窄的範圍內形成多樣的立地環境，因干擾頻度而在垂直及水平方向形成多樣的植物群落。因此，也會形成複雜的邊緣部(edges)與過渡帶(ecotones)。這種地形、土壤、植生結構的多樣性，被認為為許多動物提供必要的棲地環境，除了鳥類外，蝙蝠、鼠類、貂、水獺、河狸、山椒魚等都依賴水濱區域或河畔林棲息。

b. 廊道功能

河畔林的廊道(corridor)功能也受到重視。已有報告指出，鹿、狐狸等許多哺乳類相較於坡面林，更會利用距河岸數公尺的河畔林作為移動路徑。利用河畔林作為移動路徑的生物，可分為中型、大型哺乳類或鳥類等移動種(passage species)與兩棲類或爬蟲類等定居種(corridor dweller)。對於需要在廊道內尋求完成其生活史所需的幾乎所有環境的定居種而言，河畔林更為重要，也有見解指出兩棲類和爬蟲類是河畔林保全的最佳指標。

F. 發揮河畔林功能所需的保全寬度

如上所述，發揮河畔林生態學功能所需的緩衝寬度，在考量水濱保全區域時也很重要。透過高橋等人對世界研究案例的回顧研究，可以了解發揮功能所需的大致緩衝林帶寬度(表 3.7-2)。

日射遮斷、落葉層、陸生昆蟲供給、LWD 供給，是水系等級 3 級以下河川的重要生態學功能，因此緩衝林帶需要保留 30m 左右。關於微細砂的捕捉功能，因效果會因河畔林地形面的坡度、地表面粗糙度、土壤種類而異，難以決定一定值作為保全寬度。此外關於營養鹽的去除功能，被認為在土地利用進展、鄰接農田等營養鹽供給源的水系等級較大的平原地區是更重要的功能，需要 10~20m 左右的緩衝林帶。對於魚類等的保護，多數研究推薦 30m 左右的緩衝林帶，但這些主要是以山地溪流魚為對象。

關於作為棲地或廊道的角色，會因對象生物而有很大差異，也有報告指出需要數公里的河畔林寬度。然而，考量日本河畔林的實際情況，以兩棲類、爬蟲類、哺乳類為對象時最大約到 100m，以鳥類為對象時最大約到 200m，被認為是保全寬度。

表 3.7-2 河畔林發揮生態學機能的構成樹種

河畔林生態功能	建議的河岸帶緩衝區寬度 (距河岸一側的距離)	
遮蔭效果	針葉林	spth潛在樹高 $\times 0.75$
	針闊葉混合林	適用寬度<30公尺的山澗溪流
	闊葉林	
落葉和陸生 昆蟲供應		spth $\times 0.5\sim 1.0$ 山澗中重要 適用於山澗溪流
倒伏樹木供應	針葉林	spth潛在樹高 $\times 1.0$
	闊葉林	適用於山澗溪流
固定河岸		spth潛在樹高 $\times 1.0$
水質 濁度控制		
	(<10%)	spth潛在樹高 $\times 1.0$
	(<30%)	
	(>60%)	
營養素去除		spth潛在樹高 $\times 1.0$
	磷	許多報告建議移除寬度約為 10至15公尺。
	氮	許多報告建議，移除寬度 應為10至20公尺左右。
水生動物 棲息地保護	魚類與底棲動物	spth潛在樹高 $\times 2.0$ 許多報告建議將30公尺 作為水生動物的保護層。
陸生動物棲地 保護與廊道 功能	鳥類、昆蟲 $\sim 500\text{ m}$	
	爬蟲類、兩棲類、哺乳類 $\sim 2,000\text{ m}$	
微氣候調節		spth潛在樹高 $2.0\sim 3.0$
	0 50 100 150 200 (m)	

*spth：潛在樹高，是指給定區域內樹齡超過 200 年的樹木構成高大樹木層的平均高度。



図 3.7-6 LWD によってできたステップ&プール構造



図 3.7-7 洪溢原にうちあげられた LWD

圖 3.7-6 LWD 倒流木形成的階梯&深潭結構

圖 3.7-7 洪氾平原堆積的 LWD 倒流木