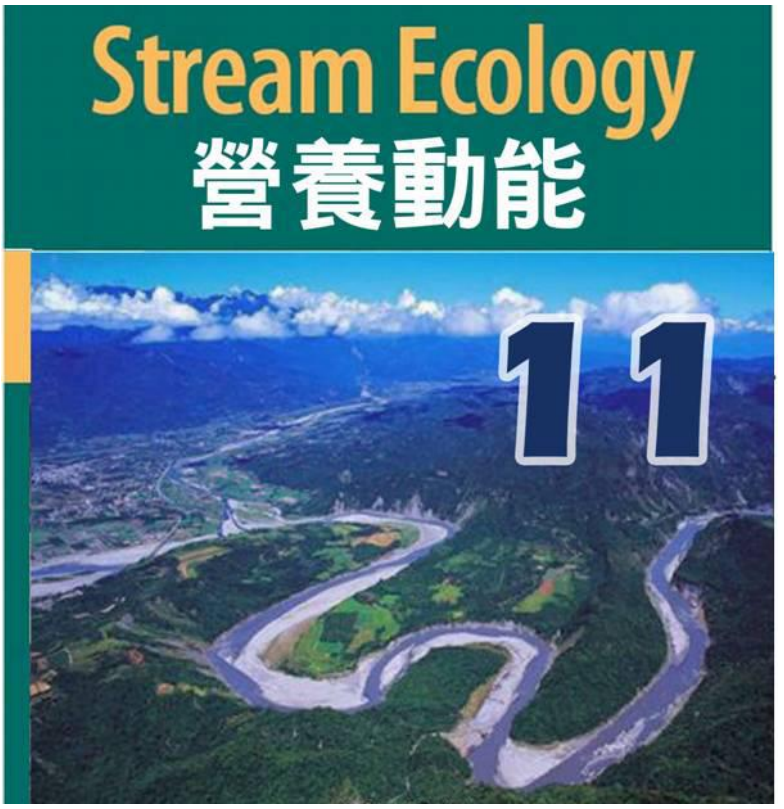


河流生態學 十一

林雨莊學習筆記

第 1 章 河流生態系統概述
第 2 章 河水流動
第 3 章 河流地貌
第 4 章 河流水的化學
第 5 章 非生物環境
第 6 章 初級生產者
第 7 章 碎屑能源
第 8 章 營養關係
第 9 章 物種的相互作用
第 10 章 溪流生態社區
第 11 章 營養動能
第 12 章 河流生態的代謝
第 13 章 河流的人類影響
第 14 章 河流生態學的基礎

Stream Ecology J. David Allan & Maria M.Castillo

第十一章 營養動態

能量主要以陽光的形式進入生物圈，並通過光合作用和化學合成轉化為富含能量的有機基質。

這種有機物，無論是活的還是死的，都為異養生物的新陳代謝提供燃料，並在此過程中以呼吸二氧化碳的形式返回到其無機狀態。植物必須獲得各種生命化合物，以便合成新的有機物，動物和微生物必須獲得這些化合物才能維持其生長和新陳代謝。儘管能量通過生態系統新陳代謝從合成到耗散呈單向流動，但生物體的化學成分在生物群和環境之間循環時不斷被再利用。這些化學成分被稱為營養物質，因為它們是維持生命所必需的，而營養物質的供應往往決定了生態系統的生物生產力。

異養生物從食物和攝入或吸收水中獲得大部分營養。通常它們受到有機碳(C)形式的能量限制，而不是營養物質，儘管異養細菌和真菌可能營養有限。自養生物通常受到營養物質可用性的限制。使用最多的元素被稱為常量營養素，包括氮（N）、磷（P）、鉀、鈣、硫和鎂。其他元素，包括鐵、錳、銅、二氧化矽、鉬、氯化物和鋅，需要少量，被稱為微量元素或微量營養素。

對某些營養素，特別是氮和磷的需求遠遠大於它們在水生系統中的可用性；因此，N和P的供應經常限制生物活性。人類活動通過增加地表水的可用供應，深刻地改變了氮和磷的動態，導致全世界湖泊、河流和沿海地區的優養化（Carpenter et al. 1997）。

溶解的無機形式的營養物質從上游、地下水和地表逕流以及大氣輸入進入溪流。營養物質通過生物吸收和同化被納入有機形式，通過消費在食物網中移動，隨後通過排泄和有機物的分解被礦化為無機形式（圖11.1）。儘管非生物和生物隔間之間的營養循環通常被認為是在固定邊界內發生的，但單向流動為流水中的養分循環增加了明顯的空間維度。在一個位置產生的營養物質通常會在隨後的再利用之前運輸一段距離。術語營養螺旋描述了營養循環和下游運輸的相互依賴過程（Webster and Patten 1979）。相對於其供應而言，需求旺盛的營養物質應迅速被吸收，導致運輸距離短，相對於供應不太重要的元素，循環迅速。溪流中的營養動態由於部分調節營養濃度的各種非生物攝取和釋放機制而進一步複雜化，特別是在N的情況下，通過向特殊細菌產生能量的無機狀態之間的幾種轉化。

在本章中，我們研究了無機營養素的可用性與生物群落對其的利用之間的複雜關係。從廣義上講，有兩種觀點：養分供應如何影響生物生產力，以及河流生態系統內的過程如何影響向下游輸送的養分數量。如前文所述，養分供應會限制光合作用和有機物分解的速度，從而限制溪流食物網基礎資源的產生速率。河流將大量溶解物質輸送到接收湖泊和海洋，因此在大規模元素收支中，

流入轉化，儲存和去除過程可能很重要。特別是在N和P的情況下，這可能導致沿海和湖泊水庫水域的藻華，河流系統中的營養動態可能會影響接收水體的優養化程度。

11.1 氮和磷的來源和循環

氮和磷是已發現影響初級生產速率和異養微生物活性的主要營養素。研究表明，底棲藻類的生產力可以單獨受到N或P的限制，受到兩者的共同限制，或者不受營養限制。氮和磷的來源和供應因地質、土壤、氣候和植被而有很大差異，它們的濃度往往與人為輸入相比很大。

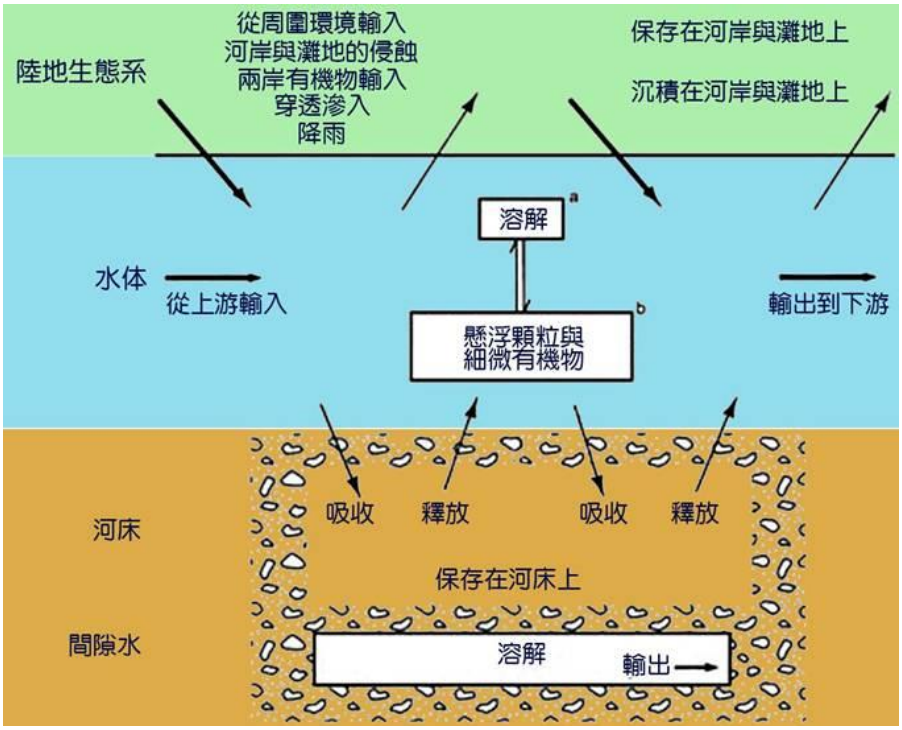


圖11.1 溪流中溶質過程的概念圖。箭頭寬度表示過程的大致大小。大多數材料以溶解形式(a)進行運輸、但磷，微量金屬和疏水性有機物主要以顆粒形式(b)進行運輸。(從Stream Solute Workshop 1990修改。)

11.1.1 氮源和氮量

氮在環境中以N_2的形式最豐富，但它與氧，氫或碳(C)（如硝酸鹽，銨和有機N）結合，包括活性N，直到最近，這主要起源於生物N固定（Wetzel 2001）。由於合成氮肥、燃燒化石燃料以及廣泛種植具有固氮微生物共生體的大豆等作物，來自人為來源的年固氮量現在超過了自然固定（Vitousek et al. 1997）。

氮以多種化學狀態存在於淡水生態系統中（表11.1）。溶解無機氮（DIN）包括銨（NH^+_4）、硝酸鹽（NO^-_3） 和亞硝酸鹽（NO^-_2）。溶解性有機氮（DON）由氨基氮化合物（多肽，遊離氨基化合物）和其他有機分子組成，大多數顆粒有機氮（PON）以細菌和碎屑的形式出現。總氮包括所有溶解和顆粒形式，包括有機和無機。氮也以氣態形式作為氮氣N_2存在，並與氧以NOx的形式存在。無機N形式（銨態氮、硝酸鹽和亞硝酸鹽）通常通過比色法測定，但硝酸鹽必須通過將樣品通過充滿鎘顆粒的柱子來還原為亞硝酸鹽。由於標準分析方法不能區分亞硝酸鹽和硝酸鹽，而前者通常是一小部分，因此通常將它們組合並報告為硝酸鹽。顆粒和溶解有機形式的測定更為複雜，因為它涉及通過過濾將溶解形式與顆粒形式分離後的樣品消化。

根據對世界河流養分濃度的審查，包括人類活動富集的河流在內的總氮平均值為0.94 mg L^1（Meybeck 1982）。在人類影響很小的自然系統中，溶解無機氮DIN的濃度很低，約為0.12mg L^{-1}，包括約0.1mg L^1 NO_3^-N, 0.001mg L^{-1} NO_2^-N和0.015mg L^{-1} NH_4^-N。DON幾乎總是天然河流中TDN的主要部分（40%的總有機磷顆粒無機磷世界平均水準），在北極和腐殖質熱帶河流中可高達90%，土壤有機氮含量高，人為DIN最少。 在某些情況下，顆粒氮（包括PON和氨）以及吸附在顆粒上的有機氮可能很重要。

根據北美和紐西蘭的1,000多個河流採樣點，其中包括廣泛的人類影響，最低三分之一的採樣點<0.7mg L^{-1} TN，而最高的三分之一超過1.5mg L^{-1}（Dodds et al. 1998）。氮濃度受到定居地區土地利用，特別是農業的強烈影響（圖11.2）。在未受干擾的熱帶河流中，目前的濃度可能代表自然值，據報導，總氮的濃度在0.27至1.05mg L^{-1}之間（Lewis et al. 1999）。由於硝酸鹽濃度相對較低，從0.09到0.19mg L^{-1}不等，TN必須在這些原始河流中包括高比例的溶解性有機氮DON值。最低值出現在高逕流區域，這些區域也支援最多的植被。

溪流中這些不同形式的氮的來源包括大氣沉降、氮固定以及逕流和地下水中攜帶的陸地輸入。作為降水和乾沉降物的大氣沉降主要以銨和硝酸鹽的形式發生，儘管有機形式也很重要（Holland et al. 1999，Neff et al. 2002）。氮氣在大氣中含量豐富，可溶於水，在那裡它可以被固氮細菌（主要是藍藻）轉化為N形式，然後可以被其他生物使用。來自陸地的氮作為土壤和植被的逕流以及地下水進入溪流，這取決於降水和水文流道（Hagedorn et al. 2000）。

在基流期間，大部分輸入來自底土淋溶。在降雨事件開始時，來自整個降雨（從植被中滴落的雨水）的輸入可能很重要；隨後，通過富含DON的表土的淺流道輸入更為重要。由於大氣是氮的主要儲層，岩石風化通常被打折為來源。然而，最近的證據表明，一些沉積岩含有大量的固定氮，因此在某些情況下，風化可能會向流水提供大量的硝酸鹽（Holloway et al. 1998，Thompson et al. 2001，Williard et al. 2005）。

由於生長季節和水文的影響，氮輸入通常隨季節變化。

由於陸地植被對氮的吸收，溪水濃度在生長季節往往較低，而在休眠季節較高（Vitousek和Reiners 1975）。溪水硝酸鹽濃度的空間變化受到高地土壤硝化作用的影響，這影響了集水區通過溪流保留或輸出硝酸鹽的程度（Likens和Bormann，1995，Bernhardt et al. 2005年a）。在亞利桑那州的沙漠溪流Sycamore Creek，N僅限於生物生產，藍藻Anabaena和Calothrix的N固定貢獻了底棲群落總氮輸入的85%。由於藍藻豐度的季節性差異，夏季和秋季的固定率最高，冬季和春季的固定率較低（Grimm and Petrone 1997）。在太平洋西北部的一條溪流中，排乾了富含氮的河岸森林，春季硝酸鹽脈衝歸因於由於有機物分解而積聚在土壤中的硝酸鹽的融雪沖刷，並且在暴雨期間觀察到了額外的峰值（Bechtold et al. 2003）。地下水與地表和地下逕流的相對貢獻也可能導致養分供應的時間或空間變化。在莫哈韋沙漠溪流中，地下水輸入中的硝酸鹽濃度在三個來源之間相差十倍以上（Jones 2002）。在堪薩斯州的一條溪流中，來自農田的地下水在低流量期間增加了硝酸鹽濃度，而在高流量期間濃度下降，這可能是由於未受干擾的高地稀釋（Kemp和Dodds 2001）。

氮對溪流的主要人為輸入包括農業肥料、大氣沉降、固氮作物以及人類和動物糞便（Boyer et al. 2002）。由於這種富集，英國>10%的河流的硝酸鹽氮濃度高達9-25mg L^{-1}，比背景濃度高出三個數量級以上（Heathwaite et al. 1996）。人類的影響是如此重要，以至於Caraco和Cole（1999）可以使用基於肥料使用，大氣沉積和人類污水的簡單模型來解釋全球35條河流硝酸鹽輸出1000倍變化的80%以上。污水的點源在人口稠密的流域很重要，但仍然小於施肥和大氣沉降的投入。自1950年以來，商業肥料的產量大大增加（Schlesinger 1997），這無疑是河流中硝酸鹽濃度顯著增加的原因。雖然有些肥料被作物吸收，但當施用高水準時，大量的氮會滲入地表水和地下水，導致河流硝酸鹽濃度增加（Heathwaite et al. 1996，Ga¡Lchter et al. 2004）。種植含有固氮細菌的作物也增加了土壤中活性氮的含量，佔施肥投入的一半之多（Vitousek et al. 1997）。大氣中氮的沉積增加主要是燃燒化石燃料發電和汽車的結果。工業化前氮沉降在熱帶地區可能高於溫帶地區，因為將氮氧化物釋放到大氣中的自然揮發過程，包括生物質燃燒和土壤排放，在熱帶地區更大。

表 11.1 在天然水中發現的主要形式的氮和磷(Meybeck 1982)。氮也以溶解的 N2 氣體的形式存在。

Nitrogen	氮		
Dissolved Inorganic Nitrogen	溶解無機氮	Total Dissolved Nitrogen 總溶解氮	Total Nitrogen 總氮
NO_3^- nitrate	硝酸鹽		
NO_2^- nitrite	亞硝酸鹽		
NH_4^+ ammonium	銨離子		
Dissolved Organic Nitrogen	溶解有機氮		
Particulate Organic Nitrogen	顆粒有機氮		
Phosphorus	磷		
Dissolved Inorganic Phosphorus (PO_4^{-3} orthophosphate or soluble reactive phosphorus)	溶解無機磷	Total Dissolved Phosphorus 總溶解磷	Total Phosphorus 總磷
Dissolved Organic Phosphorus	溶解有機磷	Total Organic Phosphorus 總有機磷	
Particulate Organic Phosphorus	顆粒有機磷		
Particulate Inorganic Phosphorus	顆粒無機磷		

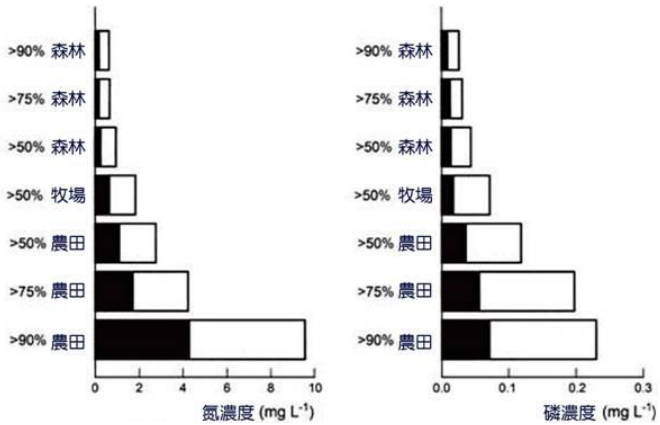


圖11.2 來自美國928條溪流的氮和磷的濃度，被認為相對沒有受到污染，但是受到肥料地表逕流的不同程度的影響。每種營養素的總無機含量都用陰影表示。(基於Omernik 1977年的數據。)

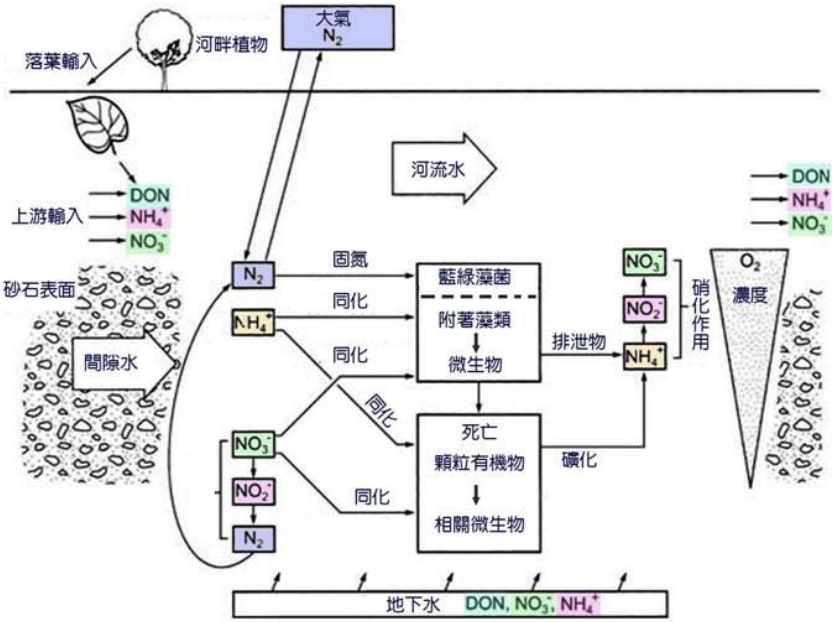


圖11.3 河流生態系統中的氮動能 生物可利用的無機氮主要由硝酸鹽和氨組成，它們被生物膜或懸浮液中的自養生物和微生物異養生物以及高等植物所固定。消化吸收是指營養成分，這些營養成分被摻入到細胞成分中，並可能以較高的營養水平被利用。排泄物的分泌，分解和產生是將元素再循環到無機狀態的主要途徑。細菌對無機形式的氮的各種異化轉化增加了氮循環的複雜性。藍綠藻菌和其他能夠固氮的微生物將N 2 氣體轉化為氨。在有氧條件下發生的硝化作用以及在厭氧條件下發生的反硝化作用進一步影響。

11. 1. 2 氮循環

氮(N)循環是複雜的（圖11.3），由於氮(N)存在於許多化學狀態中，氮和磷的來源和循環是細菌從一種形式轉變為另一種形式的核心作用。為了理解N循環的複雜性，它有助於認識到一些轉化是為了獲得N進行結構合成（同化吸收），而另一些則是產生能量的反應（異化吸收）。自養生物和異養生物對DIN的固氮和同化屬於前一類，而硝化和反硝化是細菌通過使用氨作為燃料或硝酸鹽作為氧化劑獲得能量的反應。

初級生產者主要依靠周圍的水來提供蛋白質合成所需的營養。細菌和真菌可以從其碳底物滿足其大部分營養需求，但是當該基質的營養物質不足時，這些微生物也依賴於水中的營養物質。生物攝取和將營養物質摻入新組織被稱為固定化，可能是通過自養生物或異養生物。銨比硝酸鹽更容易被吸收，硝酸鹽在同化之前需要能量轉化為銨。由於與硝酸鹽相比，銨通常是溶解無機氮DIN的一小部分，因此在N限制下，細菌和藍藻將N氣體轉化為NH^+_4並將該銨摻入細菌生物質的N固定可能更受青睞。然而，藍藻的N固定在能量上也是昂貴的，需要鉬，並且主要限於具有稱為異囊的特殊細胞的分類群，這些細胞可以保護

酶免受氧氣的侵害。

硝化和反硝化是由特殊細菌進行的能量產生反應，它們不吸收N，而是在各種無機氧化態之間轉化。硝化作用，即銨氧化為硝酸鹽，可能是硝酸鹽轉化為溪水的重要來源（Bernhardt et al. 2002）。其速率取決於銨和溶解氧的可用性，以及硝化細菌的豐度（Kemp和Dodds 2002a，Bernot et al. 2006）。在低流變區內可以產生顯著的硝酸鹽，前提是氧氣不會因水交換不足或非常高的細菌呼吸而受到限制（Holmes et al. 1994，Edwardson et al. 2003）。

在反硝化中，某些細菌使用硝酸鹽作為電子受體，在類似於有氧呼吸的能量產生反應中厭氧氧化有機物，並在此過程中將硝酸鹽還原為一氧化二氮和非反應性氮氣。由於最終產物是氮氣氣體，大多數生物群都無法獲得這種氣體，並且可以將氣體釋放回大氣中，因此反硝化是可以從水生生態系統中永久去除過量氮的重要途徑。

11.1.3 磷的來源和數量

磷(P)以正磷酸鹽（PO^{3-}_4）的形式存在於溪水中，溶解在水中並以懸浮液附著在無機顆粒上，作為溶解的有機分子和顆粒有機形式主要存在於細菌和碎屑顆粒中（表11.1）。總磷（TP）是通過分析未經過濾的樣品來確定的，包括所有形式的P，包括存在於生物體，碎屑中並吸附到粘土和碳酸鹽等無機複合物中的P（Wetzel 2001）。使用過濾和消化分析各種P級分以分離其形式，然後使用比色法和其他反應進行測量。總溶解磷由通過0.45mm篩檢程式的水測定，包括有機（膠體，酯）和無機（正磷酸鹽和多磷酸鹽）形式。基於可溶性P與鉬酸鹽反應的可溶性活性磷（SRP）的操作類別通常用作正磷酸鹽的量度（PO^{3-}_4）。然而，有證據表明SRP部分也可以包括多磷酸鹽，因此可能高估正磷酸鹽濃度（Dodds 2003）。在通常的用法中，正磷酸鹽，磷酸鹽，SRP和溶解的無機P是可互換的術語，指的是可供生物體吸收的P的形式。

SRP和TP都被廣泛用作營養狀態的指標，對於那個是首選指標存在一些爭議。SRP通常被認為是可立即吸收的最佳指標，但由於P在其各種狀態之間快速循環，TP可能是P總體可用性的更好衡量標準。SRP與TP在預測藻類生產力方面的有用性可能隨著P在生態系統中的停留時間而變化，因為更長的停留時間允許生物群更有效地利用P（Edwards et al. 2000）。因此，當水停留時間較短時，SRP在預測藻類產量方面可能最有效，例如在小溪流中。然而，對於跨河流生態系統的營養狀況和養分限制的廣泛比較，TP可能被證明作為總體P可用性的衡量標準更有用（Dodds 2003）。

根據Meybeck（1982），全球溶解磷的平均天然水準非常低，PO^{3-}_4約為0.01mg P/L，總溶解P為0.025mg P/L（表11.2）。在對1,000多個溫帶地點（包括最小改變和干擾流）的彙編中，最低三分之一的地點的TP濃度低於0.025mg/L，最高的三分之一的地點的TP濃度高於0.075mg/L。這些位點的TP濃度中位數

（0.045mg/L）比根據人類影響校正的估計中位TP濃度（0.023mg /L）高出不到2倍，表明人為對P濃度的影響不如N嚴重（Smith et al. 2003）。對英國600多個高海拔集水區溪流的彙編發現，半數地點的SRP濃度低於0.01mg P /L，大多數地點低於0.03mg P L^{-1}（Mainstone和Parr 2002）。新熱帶地區的大河，大片未受干擾的森林被結晶岩覆蓋，磷濃度可能非常低。

在委內瑞拉奧里諾科(Río Orinoco)集水區未受干擾的清澈和黑水支流中，SRP濃度低於0.004mgP/L，TP的上限低於0.01mg/L（Castillo et al. 2004）。相比之下，懸浮沉積物濃度較高的白水河流可以表現出更高的P濃度。

在奧里諾科河中度擾動的白水支流Apure中，TP濃度平均為0.19 mg/L（Lewis和Saunders 1990）。

與大氣中豐富的N相反，磷的主要儲層是岩石和沉積物。它通過風化緩慢釋放，在未受污染的水域中，相對於代謝需求，它往往供不應求。

不可檢測區域“nd”區域的磷水準通常較高， 表明磷是不可檢測的，這大約對應於1mg/L或以下的值。

Dillon和Kirchner（1975）報告說，與火成岩起源的流域相比，安大略省溪流排出沉積源流域的磷輸出更大。

與砂岩和頁岩是主要地質類型的流域相比，含磷石灰岩的沉積流域在溪水中含有更多的磷酸鹽（Thomas and Crutchfield 1974）。受地熱活動影響的哥斯大黎加溪流中的高SRP濃度表明，地熱地下水可能是磷的重要來源（Pringle et al. 1993）。

大氣輸入雖然很小，但在磷稀少的地區可能很重要，例如奧里諾科河的支流考拉河（Lewis et al. 1987）。森林冠層也是磷的來源，因為當雨水和雲水沉積從植被表面滴落時會淋溶。在英國威爾士塞文河上游相對未受干擾的地區，通水道和莖流中的磷濃度明顯高於雨水中觀察到的磷濃度，這表明植被冠層的強烈影響（Neal et al. 2003）。然而，總體而言，來自大氣的P輸入很小。

植物分解產生的磷並儲存在土壤有機層中是一種重要的輸入，通過地表逕流和地下途徑進入溪流（McDowell et al. 2001）。由於正磷酸鹽容易吸附帶電顆粒，特別是粘土，因此它與在暴雨期間被侵蝕的沉積物一起運輸，特別是在斜坡陡峭且植被覆蓋最少的情況下。地表逕流中的磷濃度隨表層土壤中磷的含量（Sharpley et al. 1995年；Weld et al. 2001）和富裡奇土壤與河道的接近程度（Sharpley et al. 1999）而變化。然而，植物根系對磷的吸收和土壤微生物的固定化可以降低礦泉土壤水中的濃度（Kaiser et al. 2000，Goller et al. 2006）。在厄瓜多山地森林中，土壤有機層是有機磷的主要來源，而森林冠層滴水是無機磷的主要來源。由於溪水中的磷濃度與降雨中觀察到的一樣低，因此該系統中的礦物土壤似乎是主要的磷匯（Goller et al. 2006）。

人為來源包括市政和工業廢水，稱為點源污染，因為它通常通過河道進入地表水；以及來自農田的肥料和糞便，被稱為非點源，因為它們通過地表和地下逕流擴散進入溪流（Edwards et al. 2000，Goller et al. 2006）。在接受農業逕流的溪流中，溶解的無機磷通常在0.05-0.10 mg P/L的範圍內，在排汙口以下可達1 mg P/L。英國大多數大型低地河流的濃度高於0.3mg P/L，有些高於1mg P /L（Mainstone和Parr 2002）。

污水處理廠等點源以溶解形式排放P。由於溶解的磷具有很高的生物利用度，並且全年供應量基本恆定，包括在低流量導致稀釋較少的生長季節，污水廢物流出會對接收水產生不成比例的巨大影響。非點磷輸入通常以顆粒形式與沉積物一起運輸，特別是在侵蝕程度高的地方，儘管來自肥料和糞便的磷也可以以溶解形式運輸（Hatch et al. 1999，Vanni et al. 2001）。由於人類活動和水文，這可能會在時間上發生變化。例如，施肥草原的磷損失可能主要在基流期間以溶解形式存在，而顆粒形式在暴雨流期間更有可能以溶解形式傳播（Heathwaite和Dils 2000）。由於大部分擴散磷供應與沉積物和暴雨有關，通常在非生長季節，因此這些投入極有可能輸出到下游（Mainstone和Parr 2002）。

表11.2 各河流的磷和氮濃度。值表示平均值或範圍（mg/ L）。

檢測河流	硝酸鹽	總氮	可溶性活性磷(SRP)	總磷	資料來源
World average	100	940	8	555	Meybeck, 1982
Amazon System亞馬遜水系					
Solimões above Iça	200	638	28	422	Lewis et al., 1995; 1999
Negro 黑水河	42	199	0.6	-	Lewis et al., 1995; 1999
Jurua	202	494	2.0	21	Lewis et al., 1995; 1999
Trombetas	52	407	19	347	Lewis et al., 1995; 1999
Amazon at Obidos	140	505	22	239	Lewis et al., 1995; 1999
Orinoco System奧里諾科水系					
Blackwater tributaries黑水河	2-80	230-355	Nd-3.5	Nd-7.6	Weibezahn, 1990, Castillo et al. 2004
Clearwater tributaries清水河	68-157	235-380	Nd-3.8	Nd-9.1	Weibezahn, 1990, Castillo et al. 2004
White water tributaries白水河	111-135	957	44-75.3	188	Weibezahn, 1990
Lower Orinoco 低地河段	80	460	10	65	Lewis et al., 1995; 1999
Other rivers其他河流					
Yukon 育空河	34		1.6		Guo et al. 2004
Mississippi 密西西比河	1400	2260	64	200	Goolsey et al. 1999
Ohio 俄亥俄河	1240	1980	37	176	Goolsey et al. 1999
Loire 羅亞爾河	2560		79		Meybeck et al. 1988
Nile 尼羅河	35-823	840-6810	3.1-80	-	Abdelhamid et al. 1992.
Changjian 長江	984		25		Liu et al. 2003
Huanghe 黃河	1694		11		Zhang 1996

11.1.4 磷循環

溪流中的磷動力學受到物理、化學和生物過程的影響（圖11.4）。主要的生物過程是溶解的自養和異養攝取

無機P及其同化為細胞成分，有機P通過食物鏈轉移，最終通過排泄和分解物質釋放和礦化。生物膜中的藻類和微生物可能從水體中獲得大部分磷，但有根的水生植物和底棲藻類也可以從沉積物中去除P。磷可以在細胞裂解後直接以溶解的無機P的形式排泄或釋放，或以溶解的有機P的形式釋放，隨後通過細菌活性礦化為正磷酸鹽。包括糞便、死亡生物和落葉在內的有機物的分解也將磷釋放到水體和沉積物孔隙水中（Mainstone and Parr 2002）。

除了這些生物過程外，磷的可用性還受到物理化學轉化的影響。

正磷酸鹽吸附到帶電粘土和帶電有機顆粒上時發生在相對較高的P濃度下，而低濃度有利於解吸。

因此，吸附-解吸反應充當溶解P濃度的緩衝劑。此外，在有氧條件下，溶解的無機和有機P均可與金屬氧化物和氫氧化物（如氫氧化鐵絡合形成不溶性沉澱。這種磷酸鹽在厭氧條件下釋放，並且由於厭氧區的範圍往往隨有機物負荷而季節性變化，因此溶解磷酸鹽的可用性也隨之變化。

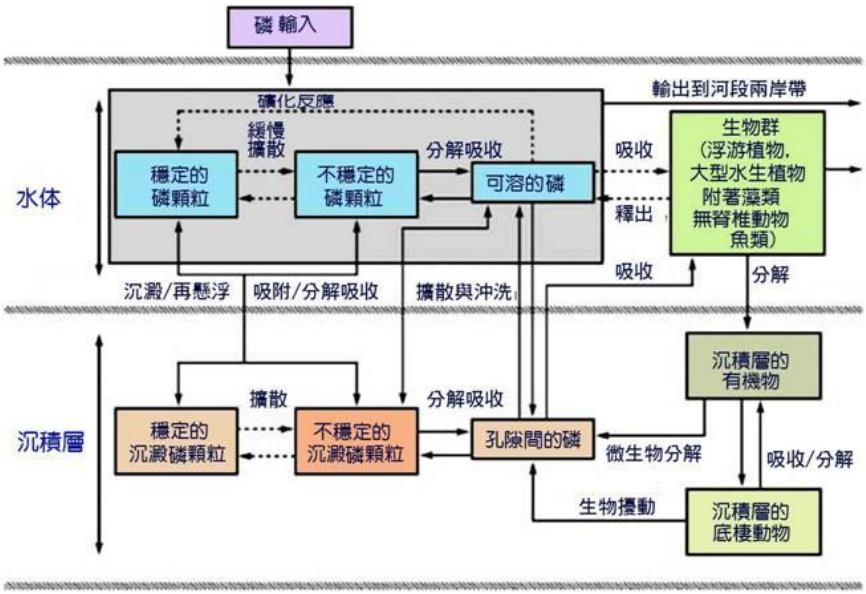


圖11.4 河流沉積物和水體中磷的循環。(摘自Mainstone和Parr2002。)

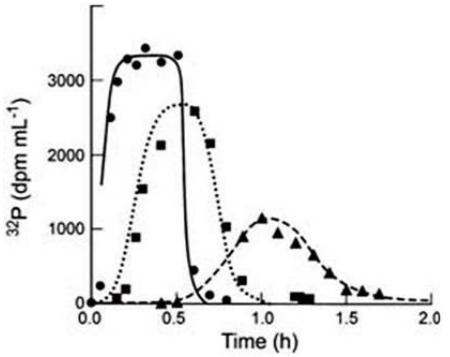


圖11.5 在小林地流中釋放30分鐘放射性磷的下游，分別在15 m (●)，47 m (■)和120 m(▲)位置的溪流水中測量放射磷的濃度。(摘自Newboldal. 1983年。)

11.2 運輸和螺旋Spiraling

當溪流水中以無機溶質形式存在時，河流生態系統中的營養物質最容易獲得自養生物和微生物異養生物。

生物和非生物吸收過程幾乎完全與較小河流和溪流中的河床有關，在通過水流向下游運輸時轉化並暫時保留溶解的營養物質，但最終這些結合的營養物質將以礦物形式返回水體。因此，吸收和保留減緩了溶解材料的下游通道，營養循環被拉伸到下游螺旋中。為了適應河流生態系統中養分循環的這一獨特特徵，溪流生態學家開發了量化運輸距離和吸收率的模型，使用染料或其他非反應性溶質的運輸動力學作為參考（Newbold et al. 1982a，Webster和Valett 2006）。由於生物和非生物吸收主要發生在沉積物表面，因此河道和間隙區域之間的水交換可以極大地影響營養動態。此外，由於吸收不僅是生物同化的結果，還包括物理化學過程和異化轉化，因此術語溶質動力學和溶質螺旋更包含所有過程（Stream Solute Workshop 1990）。

不容易被生物群利用或通過物理和化學過程從一個州到另一個州轉化的溶質被稱為保守的，並且通過河流生態系統保持不變。反應性溶質，特別是那些調節代謝過程的溶質，其下游通道因攝取和臨時儲存而延遲。鈉和氯化物是保守溶質的例子，而N和P是反應性的（Wetzel and Likens 1991， Webster and Valett 2006）。保守溶質和反應溶質之間的這種區別雖然有用，但不是絕對的，可能取決於特定時間和地點特定元素的供求關係。

11.2.1 物理運輸

溶質動力學與水的物理運動緊密耦合，淨通量在下游。運輸中保守溶質的建模僅涉及物理過程，因此不如反應性溶質模型複雜。如果在某個點釋放保守溶質，並在下游的另一個位置進行測量，將觀察到濃度上升，達到平臺，然後隨著脈衝通過監測點而下降（圖11.5）。

考慮到水流尺寸和水流速度，可以使用描述平流和擴散的基本方程來實現對該曲線的初步近似。 由於電流的單向力（平流），溶質從其釋放點傳輸，並由於分子擴散和主要通過湍流混合而分散。 在某些簡單條件下，包括均勻通道、恆定流量和無地下流動，溶質濃度 (C) 隨時間的變化描述如下：

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -v\frac{\partial C}{\partial x} + D\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \qquad (11.1)$$

第一項描述下游平流並與水速 v 成正比。第二項描述溶質根據分散係數 D 在整個水團中隨機混合。（Stream Solute Workshop 1990）。

需要更複雜的模型來考慮其他變量，例如地下水和支流輸入、渠道蓄水和地下水流（Stream Solute Workshop 1990）。 與小溪流相比，大河流中的溶質動力學沒有那麼複雜，因為大河流通常坡度較低，比最粗糙的河床特徵更深，並且具有相對均勻且可能受調節的流量。 小溪流趨向於相反的特徵，通常地表水與間隙水、障礙物後面的迴旋以及緩慢流動的水域有大量交換（Bencala 和 Walters 1983）。 淨效應是水和溶質向下游移動的速度比基於主流的預期要慢。 這可以通過釋放保守溶質（例如染料）並記錄其在下游連續距離處的通過來證明。

由於混合和稀釋，示踪劑數量會下降。 此外，示踪劑釋放與其下游到達之間的時間比根據主河道中的水流速度預測的時間長，並且隨著下游的進行，峰值變寬。

人們可以通過假設溶質暫時保留在緩慢移動甚至靜止的水的“瞬態儲存區”中來模擬地表-地下交換和迴旋的複雜影響。 溶質在脈衝最初通過期間擴散到儲存區，並隨著脈衝通過和流濃度下降而釋放回流中。 描述保守溶質濃度的時間和空間變化的方程式，包括瞬態儲存：

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -v\frac{\partial C}{\partial x} + D\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \alpha(C_S - C) \qquad (11.2)$$

$$\frac{\partial C_S}{\partial t} = -\alpha\frac{A}{A_S}(C_S - C) \qquad (11.3)$$

其中 A (m^2) 是主河道橫截面積，AS 是模擬蓄水區的橫截面積。 溶質進出該區域的擴散速率與儲存區 (C_S) 和水體 (C) 中的溶質濃度之差以及瞬態儲存交換係數 (a) 成正比。 當包括地下水輸入等其他項時，這些方程式可能會變得更加複雜（Webster 和 Valett 2006）。

添加瞬態存儲項允許模型考慮觀察到的方程式 11.1 無法模擬的溶質脈衝通過的重要特徵。 具體來說，測得的示蹤脈衝通過通常顯示實際脈衝的上升肩更緩慢，下降尾部相對於第一個方程生成的對稱曲線延長。

應該認識到，這些模型是對觀測到的動態的經驗有用描述，其中瞬態存儲明顯發生。但是，模型的存儲區域元件是一個抽象。與可以直接測量的河道橫截

面積相反，AS是通過將模型擬合到觀察到的溶質動力學來確定的。儘管如此，存儲區域仍然存在並且數量眾多。Bencala和Walters（1983）在他們對小山溪中溶質運輸的研究中認識到了五個，包括由大規模底部不規則產生的湍流渦流，沿潭區兩側的大但緩慢移動的再循環區，小而快速的循環區在流動障礙物後面，側袋以及進出粗基質床的流動。

11. 2. 2 養分螺旋

上述模型中包含的平流、擴散和瞬態儲存過程僅描述了水文和通道對溶質下游運輸的影響。然而，反應性溶質會經歷額外的過程，從而延遲其下游通過。通過比較反應性和保守溶質的傳代，可以量化這些額外過程的大小。一些反應性溶質的動力學可能僅受物理化學過程（如吸附-解吸）的控制，而營養物質則受到生物過程的強烈影響，儘管物理化學過程也很重要。為了適應這些吸收和礦化或釋放反應溶質的過程，必須修改上一節的水文模型，以包括吸收速率和釋放或礦化速率。通過將這些附加項添加到公式11.1中，溶質通過一個點時濃度隨時間的變化建模為：

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -v\frac{\partial C}{\partial x} + D\frac{\partial^2 C}{\partial x^2} - \lambda_c C + \frac{1}{z}\lambda_b C_b \quad (11.4)$$

其他術語包括深度（z），動態吸收率（λc），礦化率（λb）和河床中固定化養分的單位面積品質（Cb）（Webster和Valett 2006）。營養原子在下游運輸時的完整循環包括其轉化

通過生物吸收及其隨後的釋放和礦化從無機形式到有機形式（Newbold et al. 1981）。因此，螺旋長度（S，以米為單位）是在水體中以溶解無機形式行進的距離（稱為吸收長度（S_W））與在生物群內礦化並返回水體之前行進的距離（稱為周轉長度（S_B））的總和（圖1.6）。

$S=S_W + S_B$ （11：5）

吸收長度是衡量溪流養分限制和養分利用效率的指標，短的移動距離表示相對於供應的需求較高，河流生態系統的保留性更高，而長的移動距離表示相反。周轉長度是衡量原子在生物群內行進的距離，直到它最終釋放回水體，從而完成一個螺旋河道下游。生物區室(compartment)通常與河床相關，如附著的微生物、附著藻類和底棲無脊椎動物。通常，原子在水體中行進的距離最遠，因此人們預計S_W遠大於S_B。事實上，現場研究表明，S_W佔總螺旋距離的最大部分，因此大多數研究都集中在攝取長度和相關指標上，包括攝取速度和麵攝取率。此外，從水體中吸收溶解的可用營養物比其隨後的釋放更容易量化。

使用反應性溶質在其釋放下游的連續點的濃度平臺值來估計攝取長度（圖11.5）。必須滿足某些條件，並通過同時到達保守和反應性溶質的明確高原來

證明。活性溶質的平臺濃度，通過保守示蹤劑除法校正稀釋度，將在對數刻度上形成相對於距離的直線圖。斜率 （k_w） 為 1=S_W。術語k_w，也稱為縱向吸收速率，是公式11.4的動態攝取速率（λc）除以速度（υ）：

$$k_w = \frac{\lambda_c}{v} \qquad (11.6)$$

吸收長度在很大程度上取決於排放和速度，因此隨流的大小而變化，因此希望通過將S_W轉換為溶質的吸收速度（υ_f）的量度來標準化S_W。υ_f 也稱為傳質係數，量化了分子由於生物或非生物過程從水體移動到流底的速度。它的計算公式為：

$$v_f = \frac{v\,z}{S_W} \qquad (11.7)$$

因為它在計算中包括深度和速度，υ_f 標準化了排放的S_W，因此最適合跨河流生態系統的比較（Davis and Minshall 1999， Webster and Valett 2006）。通過將υ_f 和溪水中的養分濃度結合起來，每單位時間內由河床固定的無機養分量可以表示為面吸收U，以每次每面積的單位品質表示為：

$$U = v_f\,C \qquad (11.8)$$

吸收速度量化了底棲對養分的需求與其供應的關係。

11. 2. 3 方法學問題

估計溪流中的養分吸收率需要釋放可測量的營養物質脈衝。這可以通過添加大量營養物質來實現，以便脈衝可以在高於環境濃度的情況下檢測到，或者通過釋放痕量的穩定或放射性同位素來實現（Mulholland et al. 2002）。

短期營養添加，通常使用正磷酸鹽-P、銨-N或硝酸鹽-N，相對簡單且便宜。營養脈衝的通過，校正為同時釋放保守溶質的稀釋度，是估計S_W 和 υ_f 的基礎。

然而，營養添加可能會使生物攝取飽和，因此這種方法可能會高估S_W 而低估υ_f。同位素的釋放避免了這個問題，因為只需要少量。在對小型林地溪流中的方法進行比較，使用同位素標記的硝酸鹽釋放，同時進行和不同時富集硝酸鹽，僅使用示蹤劑估計運輸距離為36米，富集時為100米（Mulholland et al. 2004）。

用穩定同位素^{15}N標記的銨和硝酸鹽的實驗釋放正被廣泛使用，但由於只有P（^{32}P）的放射性同位素很容易獲得，並且其釋放到環境中受到嚴格限制，因此營養示蹤劑研究目前幾乎完全使用N進行。儘管示蹤劑具有明顯的優勢，但它

們價格昂貴，特別是對於需要更多穩定同位素的較大流。

短期養分釋放是一種成本較低的替代方案，特別是當需要跨地點或隨時間進行多重比較時（Tank et al. 2006），並且可以通過添加可以檢測到的最小量和使用不同濃度進行一系列添加來改進（Mulholland et al. 2002，Payn et al. 2005）。

除了提供更可靠的攝取長度和速率估計外，示蹤劑還提供了量化營養形式之間的轉化以及不同生物區室在營養吸收和保留中的作用的機會（Mulholland et al. 2000 ，Webster et al. 2003 ）。例如，通過跟蹤堪薩斯草原溪流中^{15}N標記的銨的移動，Dodds等人（2000）不僅能夠測量銨的吸收，還能夠測量其轉化為硝酸鹽的速度，並追蹤初級生產者和微生物吸收的氮量，隨後進入初級消費者和捕食者。儘管營養添加研究通過比較進入和退出富集流到達的不同形式的營養物質的相對數量提供了一些轉化的見解，但示蹤劑研究是量化隔室內營養物質周轉的理想選擇。

11.3 影響養分動態的因素

植物生態系統在下游通過期間影響養分動態的能力取決於決定吸收速率和轉化的非生物和生物過程，而這些過程又受到許多環境因素的影響，特別是排放及其變異性。Meyer和Likens（1979）認為，在營養加工方面，河流可以佔據非常不同的狀態：高流量時的輸送量模式和低流量時的處理保留模式。相對於處理能力和流動性較高的養分輸入，大部分時間將處於持續輸送模式，而相對於需求而言養分輸入量低且流量更穩定的河流將更多地處於處理保留模式，尤其是在生長季節。渠道化農業溪流是前者的一個很好的例子（如伊利諾伊州的farm溪流，Royer et al. 2004），而後者的未受干擾的小林地溪流（如田納西州的Walker Branch溪流，Mulholland 2004）。

即使在通常進行養分研究的基本流量條件下，養分吸收和轉化的速度也有很大差異。

對整個北美生物群落的溪流上游進行的一項^{15}N示蹤劑研究報告了銨吸收速率及其硝化為硝酸鹽的巨大差異（Peterson et al. 2001），並且在新罕布什爾州哈伯德布魯克實驗森林內的多個溪流中觀察到同樣廣泛的變化（Bernhardt et al. 2002）。溪流大小解釋了這種變化的一些原因，因為較小的溪流相對於水量具有更大的河床面積。此外，非生物交換機制受沉積物特性、pH值和溪水中養分濃度的影響，生物的吸收和釋放隨整體生物生產力而變化。目前的證據證明，在未過度富集的小溪流中，流入過程對低流量條件下的養分循環和運輸施加相當大的控制。證據還表明，在較大的河流中，養分運輸在更大程度上主導了河流內加工過程，在每年大部分養分輸出發生的偶發性高流量期間，養分運輸仍具有首要地位。

11.3.1 養分動態的非生物控制

沉積物的沉澱和吸附到是物理化學過程，對磷酸鹽的影響很大，對銨態氮的影響較小，而硝酸鹽-N顯然受物理化學去除的影響很小。當溪流或沉積物孔隙水中的SRP濃度相對於無淨交換的平衡SRP值較高時，磷酸根離子吸附到帶電粘土和帶電有機顆粒上，當SRP濃度較低時發生脫附(desorption)（House 2003）。磷對懸浮沉積物的吸附速度很快，與較粗的顆粒相比，淤泥等較小顆粒的吸附速度最快。由於磷與沉積物的關聯，溪水中顆粒物和總磷的數量往往隨懸浮沉積物的濃度在時間上變化（Jordan et al. 1997年；Ekholm et al. 2000）。

正磷酸鹽對沉積物的親和力也是沉積物與地表逕流中磷濃度之間聯繫的原因。一旦這種顆粒無機磷進入河流，溪水中溶解的無機磷濃度較低會導致脫附，從而增加生物可利用的磷。

吸附-脫附(解吸)過程可以作為流水營養濃度的緩衝，在濃度高時將其從溶液中去除，在濃度低時釋放它們。在對Bear Brook的氮動力學研究中，Richey等人（1985）得出結論，銨吸附沉積物是夏季和秋季的重要儲存。

吸附在沉積物上的營養物質可以在數周或數月後釋放回水體中（Peterson et al. 2001）。在接收高營養輸入的溪流中，例如來自廢水處理廠的溪流，沉積物中吸附離子的儲存量可能很大。在廢水處理廠下方高度富集的阿肯色州溪流中，磷動力學由短期的非生物儲存和釋放過程主導，這些過程隨著時間的推移穩定了高磷濃度（Haggard et al. 2005）。正如Triska等人（1994）通過定期從加州的三級礫石和鵝卵石床溪流中取回充滿沉積物的袋子所表明的那樣，溪流沉積物可能是銨的臨時儲存地點。從沉積物中提取的銨含量與間質水的銨含量進行比較表明，吸收銨在夏季鹼流中最高，在冬季暴雨流中最低。

除了吸附-脫附過程外，在好氧條件下，SRP和溶解的有機磷都可能與金屬氧化物和氫氧化物絡合形成不溶性沉澱物，在厭氧條件下，磷酸鹽被釋放回水中（圖11.6）。由於厭氧區的範圍隨沉積物中有機物的數量以及微生物呼吸的程度而季節性和空間上變化，因此溶解磷酸鹽的可用性也隨之變化。磷也可以在高pH條件下與方解石共沉澱，這是由於水生植物和底棲藻類的光合活動導致二氧化碳或碳酸氫鹽水準降低的結果（Mainstone和Parr 2002，House 2003）。

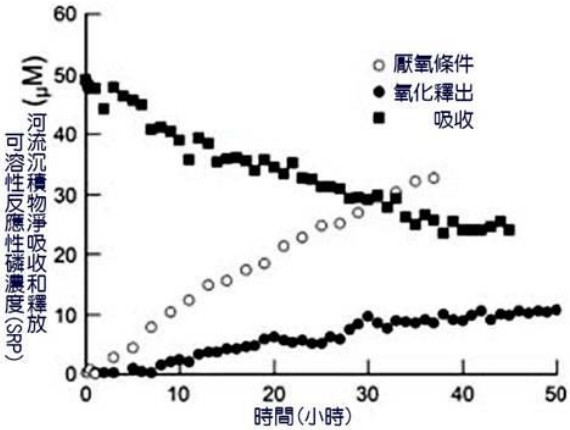


圖11.6 河流沉積物對可溶性活性磷（SRP）的淨吸收和釋放。吸收（■）是加入正磷酸鹽標記後測量的。與好氧（○）相比，厭氧（●）條件下SRP釋放量更大，這歸因於與鐵氫氧化物沉澱的磷酸鹽溶解。(摘自House2003。)

11.3.2 水文過程

季節和年度時間尺度上排放的變化對營養物質的儲存或輸出有很大的影響。根據對新罕布夏Bear Brook溪磷的輸入，輸出和儲存的估計，Meyer和Likens（1979）估計，48%的年度投入和67%的輸出發生在水年的10天內。相比之下，磷在研究年度中積累了319天，這種儲存可能增加了流入加工的機會。營養物質在低流量期間積累，因為它們主要與細顆粒物有關，細顆粒物的運輸取決於排放，以及生物膜，其生物質在低流量期間積累。 *水年water year，計算總降水量的12個月的時間段。

攝取長度，即營養原子在固定之前行進的距離，隨著排放和水流速度的增加而增加，正如北美11條河流中銨S_W的跨生物群組比較所記錄的那樣（圖11.7）（Peterson et al. 2001，Webster et al. 2003）。隨著水流速度和深度的增加，阿拉斯加Kuparuk河流域內銨和顆粒氮的吸收長度也隨著溪流大小的增加而增加（Wollheim et al. 2001）。在兩條紐西蘭溪流中也獲得了類似的結果，其中銨、硝酸鹽和磷酸鹽吸收長度的時間變化主要由水流速度和深度的變化來解釋（Simon et al. 2005）。在較高排放下吸收長度的增加可能是由於溪水中溶質與沉積物表面和生物膜相互作用的機會減少的結果（Peterson et al. 2001）。由於S_W對流速和深度的強烈依賴性，為了標準化這些變數，吸收速度 υ_f 越來越受歡迎，以便對這些變量進行標準化。

儲藏區機制對養分動態具有重要的水文影響。

瞬態儲存通常在短距離和時間尺度上進行，包括潛流和土壤接觸表面區域（Harvey et al. 1996，Brunke和Gonser，1997）。暫態儲存有可能通過減緩下游運輸的速度和增加溶解營養物質暴露於養分吸收高的位置來增加養分加工。當

儲存是地表-地下交換的結果時，這種影響可能最大（圖11.8），因為進入沉積物的水會與生物膜密切接觸，而儲存在水潭區和後湍流中不太可能產生這種影響（Hall et al. 2002）。

瞬態存儲因許多河流特徵而異，包括河道地貌、河流大小、排放和流量阻塞（D'Angelo et al. 1993 ，Harvey et al. 1996 ，Morrice et al. 1997 ）。它在溪流上游中最大，隨著河道尺寸和流量的增加而下降，很可能是由於河道複雜性的降低和濕周橫截面積的增加。*濕周是過流斷面上流體與固體壁面接觸的周界線。潛流區為濕周後面的滲水土壤區。*A_S瞬態儲存區，A河道斷面積。

根據對阿巴拉契亞山脈和喀斯喀特山脈溪流的研究，A_S/A的估計值在一級序溪流中最高，平均為1.2，在五級序河流中最低，其中A_S/A在不受約束的範圍內為0.6，在受限範圍內為0.1（D'Angelo et al. 1993）。在俄勒岡州Willamette河上游的八級序河段，那裡有廣泛的礫石床，促進了低流，A_S/A平均為0.28，在河流能夠重新加工其礫石床的兩個不受約束的河段中最高（Fernald et al. 2003）。在新罕布什爾州的13條森林溪流上游中，瞬態儲存區的大小從0.16到0.71不等（Hall et al. 2002），略低於阿巴拉契亞溪流，與新罕布什爾州的淺潛流區一致。在具有高滲透性床層材料的溪流中記錄了大於1的A_S/A的值（Valett et al. 1996，Marti et al. 1997，Butturini和Sabater，1999）。在冰川融水供給的南極溪流中，由於高梯度和多孔沖積物質，A_S/A在所有溪流中都超過了1（Runkel et al. 1998）。

河道內的瞬態存儲受到巨石和木材等障礙物的高度影響。當植被和木材從植被茂密的農業溪流和森林黑水溪流中移除時，瞬態儲存面積分別減少了61%和43%（Ensign和Doyle，2005）。

當添加流動擋板以創建通道內瞬態存儲時，農業溪流中的A_S增加了三倍以上，黑水流中的A_S增加了一倍以上。

儘管由於溶解的營養物質長時間暴露於沉積物和生物膜，預計暫態儲存會增加吸收率，但結果是模棱兩可的。在兩條森林溪流中，用磷（^{33}P）的穩定同位素測量的磷吸收量在沉積物較深的溪流中更大，因此可能也具有較大的瞬態儲存區（Mulholland et al. 1997）。在Ensign和Doyle（2005）研究的黑水流中添加流動擋板後，銨和磷酸鹽的吸收速度顯著增加。

Valett等人（1996）發現，在新墨西哥州具有大存儲區的溪流中，瞬態儲存與吸收之間存在正相關關係，但兩者都與排放相關，因此因果關係尚不清楚。

在Sycamore Creek，Marti 等人（1997）認為養分吸收長度與瞬態儲存區的大小之間沒有關係，儘管後者在洪水干擾後變化很大。

在新罕布什爾州13條森林溪流上游的比較中，短暫儲存僅解釋了夏季銨 υ_f 流間變化的35%，每年14%，這可能是因為這些基岩溪流的淺低流變區，儲存主要發生在潭區中（Hall et al. 2002）。同樣，一項比較十條未受干擾的溪流的

生物組間研究報告稱，銨吸收與暫態儲存之間的相關性較低（Webster et al. 2003）。在紐西蘭的三個溪流中，SRP和硝酸鹽的吸收與瞬態儲存無關，在這裡，地表潭區再次佔瞬態儲存的很大一部分（Niyogi et al. 2004）。

在某些情況下，包括當低流變區最小且表面藻類和生物膜具有生產力時，與床表面相關的暫態儲存可能是最重要的。通過添加氯化鈉NaCl作為保守示蹤劑，Mulholland等人（1994）表明，與含有低藻類生物量的流相比，具有高絲狀矽藻和藍綠藻生物量的實驗流中的暫態儲存更大。

在南極洲McMurdo乾谷的融水溪流中，低流化區的硝酸鹽去除佔總損失的7-16%，據信大部分被溪流表面的藻墊吸收。低流暫存是地中海溪流中河道面積的一小部分，因此在養分吸收中沒有發揮重要作用，這可能發生在地表沉積物中（Butturini和Sabater 1999）。

在巴西12條熱帶溪流中進行的一項研究中，A_S/A更大，水停留時間更長的河段，如水潭區和沼澤，顯示出比運行和蜿蜒更高的銨吸收率（Gucker和Boechat，2004）。由於瞬態貯存主要發生在地表水中，占銨吸收量的52-85%，地表瞬態貯存區是銨滯留的重要位置。

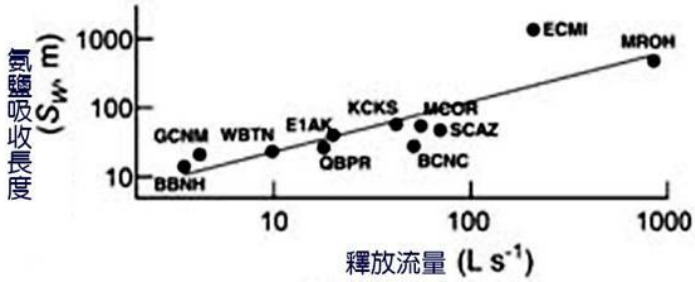


圖11.7 在美國的11個溪流場所，加入15N-銨示蹤劑後，吸收長度與溪流排放之間的關係：北卡羅來納州的Ball Creek(BCNC)；田納西州西福克河沃克支流(WBTN)；亞利桑那州的梧桐溪(SCAZ); 新罕布什爾州的熊溪(BBNH)；新墨西哥州的Gallina Creek(GCNM)；波多黎各Quebrada Bisley(QBPR)；堪薩斯州國王溪(KCKS); 密西根州鷹溪(ECMI); 俄勒岡州麥克河(MCOR)；阿拉斯加E1出口(E1AK)；東叉俄亥俄州小邁阿密河(MROH)。

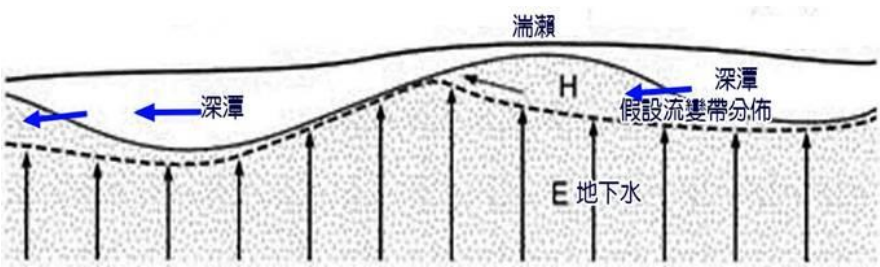


圖11.8 根據溫度曲線推斷，密西根河中潭區-瀨區-潭區序列下的假設流變帶(H)和地下水帶(E)的假定分佈。(摘自White et al.1987)

11.3.3 養分循環的生物控制

預計養分吸收和循環將直接回應初級生產者和生物膜和其他高生物活性地點的異養微生物的生物需求而變化，因此最終受到控制初級和微生物生產率的環境因素的影響。由於吸收率較高，以及由於消耗、排泄、生長和隨後的礦化，生產率更高的系統應以更高的速率循環養分。食草(藻)動物等動物消費者可以通過增加生產者的營業額和再生有助於滿足生產者需求的營養物質來刺激生產率。硝化和反硝化細菌的異化活性改變了各種形式的無機氮的濃度，增強或限制了其生物利用度。河流生態系統能夠利用、保留和回收養分的效率在很大程度上取決於影響生物群吸收和同化的環境因素，就氮而言，取決於決定其化學形態的各種生物介導的轉化。

11.3.3.1 同化吸收

底棲藻類群落對養分吸收的影響在Grimm（1987）對亞利桑那州Sycamore Creek演替事件的研究中得到了很好的說明。在洪水幾乎消滅了所有的生物群之後，生物量迅速積累，然後隨著系統獲得厚厚的附著藻類墊和高密度的無脊椎動物，積累得更慢。對生物群中氮和氮儲存的水文輸入和輸出的測量表明，由於活組織中氮的吸收和積累，無機氮在90米範圍內大量滯留。在隨後使用硝酸鹽和氯化物添加物測量吸收長度的同一系統的研究中，Marti等人（1997）表明，相對於其他已發表的研究，硝酸鹽SW很短，與氮在沙漠溪流中受到限制的證據一致。硝酸鹽吸收長度在

梧桐溪在一次溫和的仲夏洪水後翻了一番，但系統在數小時內恢復到低流量條件，藻類在幾周內恢復。利用Fisher等人（1982）研究的一次大得多的洪水中採樣的溪水氮濃度，Marti 等人確定，洪水後立即氮滯留最小，但隨著生物群的重建，氮滯留迅速恢復（圖11.9）。這些研究清楚地表明，養分保留取決於藻墊的發育，而藻墊又受到該沙漠溪流中干擾頻率的強烈影響。墊子的組成也被發現很重要，因為當N固定藍藻佔附著藻類的10%以上時，N保留率顯著降低。

銨和硝酸鹽的吸收速率以及同化和異化過程的相對重要性在小流中使用^{15}N示蹤劑釋放的研究中差異很大。在對來自整個北美生物群系的11條溪流上游的比較研究中，銨的去除主要歸因於自養生物，細菌和真菌的同化，以及對沉積物的吸附（溪底所有組合銨吸收的70-80%），其次是硝化作用（20-30%）（Peterson et al. 2001，Webster et al. 2003）。

新罕布什爾州森林溪流的吸收和硝化率變化很大，正如Peterson等人的跨生物群落研究中觀察到的那樣（Bernhardt et al. 2002）。河流水力特徵的變化和有機碳的可用性可能是造成這種變化的主要原因，並且有一些證據表明，當硝酸鹽的輸入量較高時，硝化速率可能會降低。

生物需求已被證明會影響磷酸鹽的去除，特別是在溪流接收新落葉輸入的時期。磷吸收長度與林地溪流中落葉量呈負相關，反映了與腐爛葉子相關的微生物需求（Mulholland et al. 1985a）。當在河邊人工河道中使用氣殺死沉積物微生物時，吸收長度增加了一倍以上，證實了生物吸收影響螺旋距離（D』Angelo et al. 1991）。當從阿巴拉契亞源頭流中去除落葉和木材時，與參考溪流相比，養分吸收長度大大增加（Webster et al. 2000）。對群落呼吸（CR）不同的兩條溪流的比較發現，CR較高的溪流對磷的需求更高（Mulholland et al. 1997）。

水文是一個關鍵的環境變數，影響溪流中的養分動態，影響投入、瞬態儲存的規模，並通過速度和排放作用，影響初級生產者的豐度和顆粒有機物的保留。總的來說，流的這些影響決定了流是轉向輸送量還是處理模式，如Sycamore Creek 示例所示。在南極溪流中，以絲狀藍藻為主的藻類墊在極端低流量期間以及回應沖刷高流量時減少，營養保留相應地變化（McKnight et al. 2004）。當然，其他環境變數會限制初級生產者（第6.1.1節），從而也會減少養分的吸收。Sabater等人（2000）在對地中海溪流的森林和伐木河段進行比較時發現，相對於樹蔭附蓋陰影範圍，開放地區的藻類生物量更大，並且銨和磷的吸收長度在開放範圍內也較短。

銨的總體保留效率高於磷酸鹽，但磷酸鹽受陰影的影響更大（圖11.10）。磷的吸收速度與兩個範圍的初級生產相關，表明其保留是由於藻類。然而，銨的 υ_f 與藻類測量的相關性差，表明微生物異養過程或非生物機制是原因。

影響藻類和微生物產生的環境因素通常隨季節變化，導致養分吸收和保留的變化。

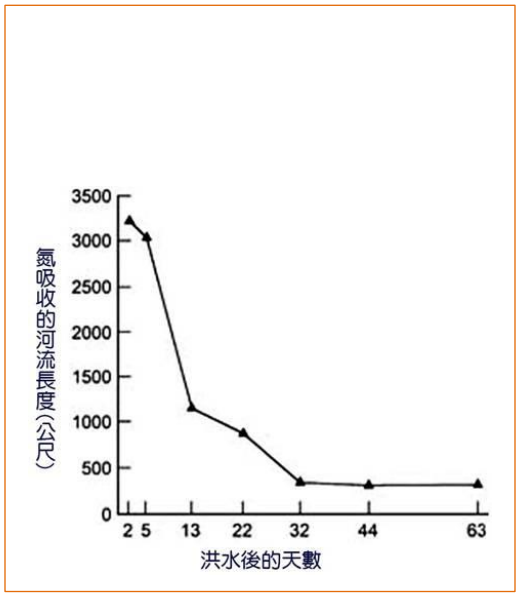
在紐西蘭的兩條草叢草原溪流中，吸收速度在春季最高，在秋季和初冬最低，這與藻類豐度的變化相對應（Simon et al. 2005）。

水生水生植物和苔蘚植物能夠從流水中去除大量的營養物質。Meyer（1979）記錄了新罕布夏州森林溪流中苔蘚植物河床上的脈衝經過時磷的顯著去除。在田納西州的沃克分支，苔蘚植物Porella的銨吸收佔6周^{15}N添加實驗結束時總氮保留量的41%（Mulholland et al. 2000）。儘管實驗室研究表明，有根的水生植物通過其代謝吸收減少了孔隙水營養庫，但哈德遜河中游的實地研究表明，由於淹沒的水生植被，或者營養孔隙水庫的富集沒有這種減少（Wigand et al. 2001）。對這種明顯矛盾的解釋被認為是異體顆粒有機物在植被床中的積累及其被微生物礦化，從而補充了孔隙水濃度。實際上，水生植物床對養分的吸收和封存被促進孔隙水養分補充的過程所掩蓋，從而增強了河流系統中的養分保留（Wigand et al. 2001）。在德國施普雷河也觀察到了類似的效果，那裡的水生植物床減緩了水流並增加了水的停留時間，增強了有機物沉積，並顯著促進了每月磷的保留（Schulz et al. 2003）。

生物活動的季節性已被證明會給營養物質帶來季節性趨勢。

在田納西州的一條森林溪流上游中，秋季和早春的溪流硝酸鹽和磷酸鹽濃度最低，分別對應於異養和自養活動最高的時期（Mulholland 2004）。高吸收率是由定殖在新鮮落葉中的微生物以及藻類和苔蘚植物的光合作用需求季節性驅動的，並且分別因冬季排出的有機物和夏季落葉引起的遮蔭而降低。在該系統中，流入過程每年可以去除多達20%的硝酸鹽和30%的磷酸鹽（Mulholland 2004）。

養分吸收率通常隨著養分濃度的增加而增加，直到供應超過生物需求，此時養分攝取達到飽和（Dodds et al. 2002，Simon et al. 2005）。在美國中西部的農業溪流中，營養濃度是原始系統的10-100倍，硝酸鹽吸收似乎是飽和的，因為在更豐富的地點吸收率不高，而在濃度較高的地點，υ_f下降。磷和銨的吸收沒有飽和，因為兩者都隨著水體濃度的增加而增加，但在高濃度下vf下降表明兩者都可能已經接近飽和（Bernot et al. 2006）。如前所述，在阿肯色州污水處理廠下方的高度富集地點，生物吸收對磷濃度沒有明顯影響；相反，非生物吸收和釋放機制的緩衝穩定了溪水濃度（Haggard et al. 2005）。



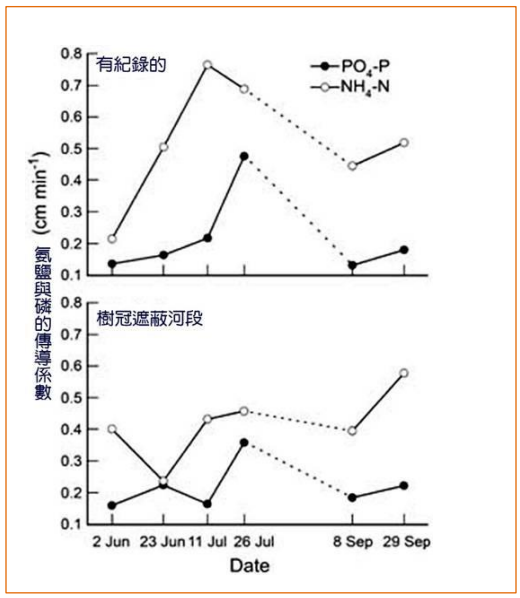


圖11.9(左上圖) 亞利桑那州梧桐溪（Sycamore Creek）發生大洪水後，隨著附生植物墊和相關生物的恢復，硝酸鹽吸收長度的下降，根據硝酸鹽濃度的自然下降進行估算溪水。(Reproduced from Martí et al. 1997.)

圖11.10(右上圖) 在記錄和遮蔽的河段中氨和磷酸鹽的傳質係數(vf)隨時間變化。(轉自Sabater等人2000。)

11.3.3.2 異化變換

通過將銨轉化為硝酸鹽，硝化細菌可以影響溪水中每種形式的氮的濃度，以

及通過反硝化為非反應性氮氣最終永久去除的可能性。硝化作用占密西根州Eagle溪（Hamilton et al. 2001）和波多黎各克Quebrada Bisley（Merriam et al. 2002）銨去除總量的一半以上，但在田納西州Walker溪（Mulholland et al. 2000）則佔<20%。由此產生的硝酸鹽可以被生物群固定，輸出到下游，或通過反硝化細菌轉化為氮氣氣體。硝化被認為是Mojave沙漠溪流中的硝酸鹽來源，那裡的溪水硝酸鹽濃度是地下水輸入預期的兩倍（Jones 2002）。有機氮礦化為銨，然後硝化產生硝酸鹽被認為是導致溪水中硝酸鹽增加的原因。由於硝化細菌需要好氧條件，因此在地動提供含氧水的地方，例如在淺層受干擾的沉積物中，硝化速率應更高。Sycamore Creek下層流內的硝化率在下降流區域最高，這可能提供有機碳和含氧水（Jones 等人，1995 年）。（Jones et al. 1995）。在該體系中，表層藻類的大部分氮需求通過銨的低流態礦化和隨後的硝化作用來滿足，證明瞭地表和地下系統耦合的重要性。

通過反硝化細菌將硝酸鹽還原為非反應性氮氣氣體是N循環中的重要途徑，因為它代表了從流網絡中永久去除活性氮的唯一過程。在高硝酸鹽和有機物可用性以及低氧濃度的條件下，反硝化速率得到提高。反硝化細菌可以與FBOM和Cladophora和藍藻的衰老墊有關，其中細菌可以利用的缺氧區發展（Triska和Oremland 1981，Kemp和Dodds 2002a，b）。農業流域中富含沉積物的溪流表現出很高的反硝化率（David和Gentry，2000，Royer et al. 2004），但由於肥料中硝酸鹽的輸入量非常高，硝酸鹽含量仍然很高。

在低流量和較淺的條件下，由於水與沉積物的相互作用較大，反硝化率往往較高，因此較小和較淺的低級序支流可能在硝酸鹽去除中發揮不成比例的作用（Alexander et al. 2000）。在田納西州的一條溪流上游中，反硝化佔總氮吸收量的16%（Mulholland et al. 2004），從單個溪流到達的估計通常發現反硝化引起的氮去除率為<20%（Seitzinger et al. 2002）。根據對通過直接測量和品質平衡估計確定的已發表的氮損失研究的回顧，Seitzinger等人得出結論，由於氮去除沿整個流路徑的累積效應，從集水區所有溪流中損失的氮量遠大於從單個河段去除的部分。對於他們為美國東北部河流構建的模型，37%至76%的氮輸入因沿河網的反硝化而損失，大約一半在一級到四級河流中，其餘在高級序河流中。這與上面報導的Royer等人（2004）的調查結果不同，他們認為洪泛平原和濕地可能比溪流上游更重要，作為中西部農業的反硝化地點。

反硝化速率的測量是一個持續改進方法的領域，但仍面臨測量挑戰。

直接測量需要現場室將沉積物岩心封閉起來或將沉積物漿液運送到實驗室，這兩者都可能引入人工製品（Martin et al. 2001）。最近開發的^{15}N示蹤技術（Rysgaard et al. 1993）應用於整個河段（Mulholland et al. 2004）允許通過量化從水體中去除15NO3-N和直接標記$^{15}N_2$和$^{15}N_2O$氣體來直接測量硝酸鹽吸收和反硝化速率。雖然溪水中硝酸鹽的損失通常歸因於反硝化，但最近有人提出將硝酸鹽異化為銨（DNRA）作為替代途徑。由於最終產物是銨而不是N_2氣體，因

此該過程不會導致從流系統中永久去除N（Whitmire和Hamilton 2005）。

11.3.3.3 消費者的角色

動物群落通過消耗和同化藻類和細菌的產生，以及隨後通過糞便和尿液排泄釋放營養物質來直接影響營養循環。通過消耗較低的營養水準，特別是初級生產者和異養微生物，動物消費者通過排泄和排出來提高營養物質的再生速度，從而補充可用的無機營養素庫。

大多數排泄的營養物質是無機形式，如銨和磷酸鹽，因此可供初級生產者使用，但一些營養物質如尿素以有機形式排泄。被吸收的材料也是有機形式，因此必須經過微生物的分解和礦化才能被吸收和同化。由於養分可用性會嚴重限制河流生態系統的整體生產力，因此高消費率和二次生產可以刺激養分循環，從而有助於維持系統處於高生產力狀態。

亞利桑那州的Sycamore 溪是一個的例子，儘管N受到強烈限制，但仍保持非常高的二次生產率（Grimm and Fisher 1986），這是營養再生率高的證據，並且可能是糞便的再攝入（Fisher and Gray 1983）。

根據實驗室對品質比排泄和排泄率的估計，Grimm（1988）估計，多達三分之一的攝入的N轉化為銨，因此很容易被自養生物獲得。攝入的氮中約有一半被作為糞便物質，可能被消費者通過重新攝入回收，或者在浸出或微生物分解後可供吸收。雖然格林無法確定回收氮的確切數量，她估計回收氮的含量在全流氮保留的15%到70%之間，但即使是較低的值也意味著動物在這個高產的氮限制系統中的營養再生中起著重要作用。消費者排泄物也被證明對黃石國家公園高產地熱泉流的營養需求做出了重大貢獻，由於豐富的絲狀藻類和維管植物，全年氣溫溫暖，初級生產力高（Hall et al. 2003）。外來螺類Potamopyrgus antipodarum消耗了藻類產量的75%，其排泄物提供了藻墊銨需求的三分之二。高螺類生物量而不是高消耗和排泄總生物量解釋了螺類在這個非典型系統中營養通量中的主導作用。消費者保留與釋放營養物質受體型、溫度和消費者的新陳代謝需求的影響。由於新陳代謝隨體型的擴大，每單位體重和時間排泄的營養物品質通常隨著體重的增加而減少（Vanni 2002）。由於溫度對代謝率的影響，排泄率隨溫度增加。為了使動物保持體重相對恆定的營養成分，它們將以滿足其代謝需求所需的速度吸收營養物質，並排泄生長不需要的營養物質（Sterner and Elser 2002， Cross et al. 2005）。生態化學計量理論進一步斷言，與以營養豐富的飲食餵養的動物相比，以營養貧乏飲食餵養的動物將保留更多的營養，並且保留的營養素與排泄的營養素比例應反映消費者的營養需求與食物供應中的營養比例之間的任何不平衡。一般來說，動物釋放的N/P比率應與其體重呈負相關，並與其食物的N/P比率呈正相關（Vanni 2002）。

委內瑞拉安第斯山麓溪流28種魚類和兩棲動物的排泄率和比率的比較支援了化學計量理論的預期（Vanni et al. 2002）。磷排泄率和N/P排泄率分別與體磷

含量和體N/P比呈負相關（圖11.11）。

據估計，該流中消費者集合的總排泄量可滿足藻類對N的需求的49%和對P的126%的藻類需求.有趣的是，裝甲鯰魚的P含量非常高，消耗低磷含量的化學計量不平衡飲食，併產生低P含量和高N / P比率的排泄物（Hood et al. 2005）。結果，這些草食性魚類似乎充當了磷匯的作用，減少了藻類磷的可用性，這反過來可能導致消費者可獲得的食物品質降低。

動物還通過它們的移動和遷徙在棲息地之間和生態系統之間運輸營養物質。水生昆蟲成年階段的出現就是這樣一個過程，但不同的作者都認為它只是整體營養物質運輸的一小部分<1%，(Meyer et al. 1981，Triska et al. 1984），儘管作為有機碳的供應對河岸區的動物消費者可能很重要。相比之下，溯河產卵魚類的產卵可能會通過排泄、配子釋放和自身死亡率將大量海洋衍生的營養物質輸入到溪流和湖泊中，特別是如果許多或全部在繁殖後死亡。產卵鮭魚為太平洋西北部的淡水生態系統提供了重要的營養補貼，這些生態系統通常營養貧乏（Naiman et al. 2002）。在鮭魚豐富的地方，溪流生物群中很大一部分氮可能來自產卵魚類（Bilby et al. 2001），大量鮭魚出現在河岸植被和許多動物消費者中。

在阿拉斯加的Sashin Creek，同位素分析表明，來自太平洋鮭魚產卵的N和C被納入附著藻類，大型無脊椎動物和魚類（Kline et al. 1990）。在加州州的一個葡萄酒產區，與奇努克鮭魚產卵場連續的葡萄從海洋來源獲得了多達25%的氮（Merz and Moyle，2006）。對阿拉斯加溪流的比較發現，下游有鮭魚，但上游沒有鮭魚，支援鮭魚的河段具有較高的SRP濃度，表石豐度和殼蟲生物量，但蜉蝣生物量較低（Chaloner et al. 2004）。由於鮭魚種群的減少，據估計，歷史上由鮭魚輸送到太平洋西北部河流的海洋衍生氮和磷中，目前只有6-7%到達這些河流（Gresh et al. 2000）。

動物消費者還通過對底棲藻類生物量、有機物動態和獵物組合的影響，間接影響營養循環（Vanni 2002）。每當放牧急劇減少藻類和生物膜生物量時，預計吸收率就會降低，螺旋式距離就會延長，而刺激初級和微生物生產的適度放牧應該會產生相反的效果。螺類Elimia clavaeformes在人工通道中消耗藻類和落葉刺激了微生物種群的品質特異性代謝率，但附著藻層和微生物生物量如此減少，以至於P的總體生物吸收量下降（Mulholland et al. 1983，1985年a）。結果，在沒有螺類的情況下，螺旋距離最短。螺類的低放牧壓力允許藻類墊的積累，從而產生短暫的儲存效果，這反過來又增強了墊子內的養分循環（Mulholland et al. 1994）。

碎屑動物將粗有機物CPOM轉化為細有機物FPOM可能會增強顆粒N和P的運輸，因為在暴雨期間細顆粒更容易輸出，但也可能有利於在消耗細顆粒時保留（Vanni 2002）。捕食者可能通過對獵物大小譜的影響來影響營養再生，因為品質特異性營養物排泄隨著體型而下降。如果優先攝入較大的獵物，剩餘的較

小獵物組合的排泄率將增加（Vanni 2002）。

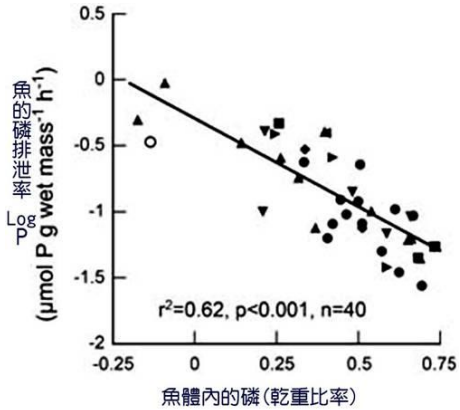


圖11.11 委內瑞拉里Rı´o las Marı´as,河魚類和兩棲動物的磷體含量與排泄率之間的關係。 (從Vanni等人2002年轉載。)

11.4 營養收支

養分收支提供了對某些劃定空間單位的所有投入、輸出和內部儲存的核算，從而增加了我們對養分如何利用的理解。收支是根據河流範圍（Grimm 1987）、集水區（Boyer et al. 2002）和大河流域或地區（Howarth et al. 1996）的規模制定的。對排放到湖泊和海洋的河流養分數量的估計為優養化管理提供了關鍵資訊，也是由於營養物質施用於陸地或直接添加到水中而人為富集的有力指標。通過量化投入隨時間的變化，並比較經歷不同人類活動強度的集水區，這些分析大大有助於我們理解不斷變化的人為影響。

養分收支是根據對指定區域的所有已知投入和產出的估計值構建的。然而，根據獲得數據的難易程度和研究的目標，收支計算可能僅限於人為投入，有些術語可能被省略。對於集水區，產量只是河流每單位時間輸出的養分總品質除以集水面積，因此它是產量（通常報告為kg/公頃/年）。集水區投入包括肥料、大氣沉降、固氮以及輸入食品和動物飼料中所含的營養物質（Boyer et al. 2002）。後者是一個淨術語，因為集水區輸入的食物和飼料可能多於其生產的數量，或者相反。在氮的情況下，這些項很容易估計，自然輸入足夠小，以至於它們的遺漏並不重要。就磷而言，主要的人為投入是化肥和輸入食品和飼料。自然輸入包括岩石風化和土壤的降水和逕流，與人為來源相比往往很小（Baker and Richards 2002）。輸出通常遠低於收支計算中的輸入，因為土壤和河流沉積物中的儲存量沒有考慮在內，在氮的情況下，反硝化可能是一個重大的損失項。事實證明，養分收支在揭示交叉集水區比較中各種投入量的差異方面特別有用，並作為證據證明，過去幾十年中輸送到湖泊和沿海水域的養分數量不斷增加，其根源在於人類活動增加了對土地和直接流向地表水的養分負荷。例如，Howarth等人（1996）通過對所有人為氮輸入求和，證明歐洲和美國主要河流輸出到北大西洋的氮的數量在很大程度上取決於人類活動（圖

11.12）。

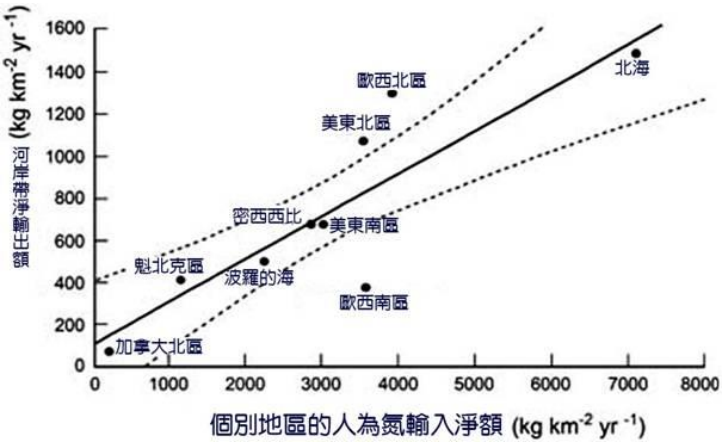


圖11.12 流向北大西洋的地區的河流氮出口與人為氮淨輸入之間的關係。淨投入是肥料投入，人為沉積，農作物固氮以及糧食和飼料進口的總和。(摘自Howarth et al.1996。)

11.4.1 氮收支 Nutrient

未受干擾的集水區的氮產量尚不清楚，因為最近的人類活動使全球活性氮的供應量增加了一倍以上，影響了全球大多數景觀。然而，未受干擾的熱帶河流的輸出可能受到的影響很小。美洲河流和非洲甘比亞河的平均TN產量為5.1kg/ha/yr。由於硝酸鹽產量約佔總量的一半，而其他形式的DIN通常很少，因此有機形式的氮輸出量很大（Lewis et al. 1999）。這與受人類影響的河流形成鮮明對比，其中大部分氮以硝酸鹽的形式輸出。據估計，原始溫帶河流的總氮產量在0.76至2.3 kg/ha/yr之間1（Howarth et al. 1996），這與美國85個相對未受干擾的地點的平均值0.86 kg/ha/yr一致（Clark et al. 2000）。與處於未受干擾狀態的溫帶系統相比，原始熱帶河流的氮產量較高，這歸因於更大的N固定和大氣沉降，以及熱帶陸地系統中沒有N限制，這有利於N的輸出（Downing et al. 1999，Holland et al. 1999）。

在人為投入很重要的地方，N值會升高，有時甚至會很高。例如，在俄亥俄河，總氮產量為9.4 kg/公頃/年，其中三分之二是硝酸鹽（Howarth et al. 1996）。世界35條主要河流硝酸鹽輸出變化的80%是由肥料施用，大氣沉降和人類污水引起的（Caraco和Cole 1999）。流經歐洲西北部和美國東部的河流的氮產量比原始條件下高出19倍（Howarth et al. 1996）。事實上，總氮的增加大部分歸因於硝酸鹽的增加，這主要是由於肥料施用量的增加。在伊利諾伊州一條排乾農業流域的河流中，硝酸鹽濃度通常在8至10 mg/L之間（David et al. 1997），遠遠高於未受干擾地點的記錄（表11.1）。密西西比河的長期數據表明，從世紀之交到1950年代，硝酸鹽濃度變化不大，然後在接下來的35年中大約翻了一番，與同期肥料施用量的穩步增長相吻合（Turner and Rabalais

1991）。此外，北半球氮的大氣沉降增加了四倍，一些地區比工業化前時期增加了16倍（Holland et al. 1999）。

各種人為氮投入的相對重要性隨人類在集水區的存在程度，特別是農業的強度而變化。在對美國各地928條溪流的調查中，這些溪流被認為相對未受污染，但仍受到化肥逕流不同程度的影響（Omernik 1977），硝酸鹽和可消化養分總量TDN的濃度與農業土地的百分比成正比，與森林土地的百分比成反比（圖11.2）。可溶解無機氮DIN從排乾森林流域的溪流中佔總DIN的約18%增加到排乾農業流域的溪流中的近80%，可能是由於使用了氮肥。在切薩皮克灣流域的河流中，耕地百分比與硝酸鹽濃度和總氮密切相關（Jordan et al. 1997）。在密西根州東南部一個農業集水區的支流中，農業用地與林地的比例解釋了硝酸鹽年平均濃度變化的94%（Castillo et al. 2000）。在美國大西洋中部地區，總氮濃度變化的一半是由集水區的農業數量引起的，大氣沉降解釋了另外27%的原因（Jones et al. 2001）。密西西比河流域是一個資訊豐富的案例研究，很重要，因為墨西哥灣的氮負荷似乎是造成河流營養物質輸送導致藻華分解產生的大面積缺氧區域的原因（第13.2.3節）。密西西比河中的硝酸鹽濃度在過去100年中顯著增加，從1970年到1983年顯示出特別強勁的增長，而自1960年以來，肥料的使用增加了七倍（Goolsby et al. 1999）。氮收支顯示，密西西比河支流輸送的氮總量中近90%來自擴散源。肥料和土壤有機質佔50%，大氣沉降、地下水和土壤投入佔24%，動物糞便的施用佔總投入的15%。其餘11%來自城市和工業廢水的排放。按地區劃分，俄亥俄河是密西西比河排放到墨西哥灣的三分之一硝酸鹽的來源，但另外三分之一來自伊利諾伊州和愛荷華州的集約化農業用地，儘管密西西比集水區的那部分水排放量要小得多（David and Gentry 2000）。提供這種詳細的會計是極其有用的，因為它有助於查明來源，從而建議管理做法應努力實現的目標。 *TDN可消化養分總量 ，DIN溶解無機氮

雖然農業活動往往是最重要的氮輸入，大氣沉降也可能很大，但人為來源的絕對和相對量級因人類的存在和活動而變化很大。

對美國東北部的16個集水區（48-87%）的比較發現，與人口密度和農業範圍的變化有關的氮投入和輸出存在巨大差異（Boyer et al. 2002）。流域氮的總投入與森林土地面積的比例呈負相關，與農業土地面積的比例和受干擾土地（農業加城市土地）的比例呈正相關（圖11.13）。平均而言，大氣沉降是主要的氮源（31%），其次是食品和飼料中的氮輸入（25%），農田固定（24%），肥料使用（15%）和森林固定（5%）。與上述研究相比，肥料的重要性較低，對於一半或更多森林覆蓋的集水區來說並不奇怪。當比較所有16個集水區時，很明顯，N個輸入反映了各種人為來源，這些來源在森林，城市和農業集水區的絕對和相對量級上都有所不同。

將河流的氮輸出與所有流域輸入進行比較，表明河流輸出和人為輸入高度相關（圖11.12）。平均而言，河流僅輸出這些負荷的25%（Howarth et al. 1996，

Boyer et al. 2002）到40%（Goolsby et al. 1999）。濕地和水生生態系統的反硝化可能是其餘部分的主要匯（van Breemen et al. 2002），但食品和木製品的輸出也可能造成重大損失。毫無疑問，Howarth等人（1996）研究的河流中的高氮產量均超過10 kg/ha/yr，這是由於肥料和大氣沉降導致非點輸入增加的結果，前者約佔總量的三分之二。

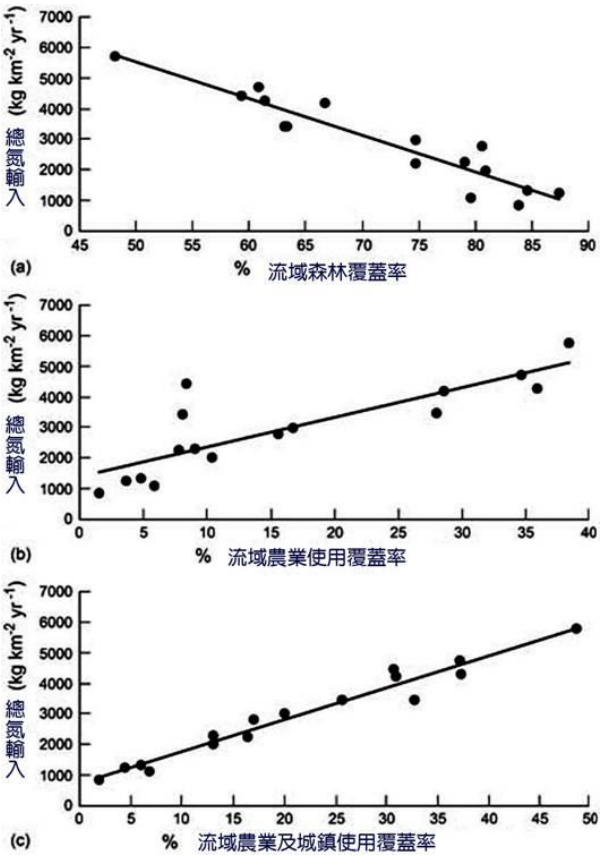


圖11.13 根據為美國東北部16個流域建造並排入北大西洋的收支估算的氮輸入量與流域的土地利用密切相關：(a)與林地的負相關，(b)與林地的正相關農業土地，以及(c)與城市和農業土地總和之間更強的正向關係。(摘自Boyer et al.2002。)

11.4.2 磷收支 Phosphorus

據估計，美國相對未受干擾的溪流中總磷(TP)的自然本底產量高達0.82千kg/ha/yr（Clark et al. 2000）。奧里諾科河的黑水支流考拉河的年產率為0.46 kg/ha/yr。在奧里諾科河中度擾動的白水支流阿普雷（Apure），年總磷(TP)產量為0.68 kg/ha/yr（Lewis和Saunders 1990）。

農業集水區的磷輸出可能要高得多。Beaulac和Reckhow（1982）估計，行列種植作物的TP產量為2 kg/ha/yr，牧場為1 kg/ha/yr，森林為0.2 kg/ha/yr。這些數值與密西西比-阿查法拉亞河流域河流估計的1.9 kg/ha/yr和伊利諾伊州高度農業

集水區的估計值在0.7至1.1 kg/ha/yr之間一致（Goolsby et al. 1999）。在桑達斯基河和莫米河，俄亥俄州農業面積超過75%的兩個流域，磷產量接近1.4 kg/ha/yr（Baker and Richards 2002）。在人口稠密的地區，廢水處理廠的廢水可能是磷的重要來源。在伊利諾伊河，70%的磷輸入來自污水排放，導致總磷產量為1.1 kg/ha/yr（David and Gentry 2000）。

河流集水區中磷的品質平衡關係基於施用於農田的肥料，糞便和污水污泥的輸入，大氣沉降，可能包括糧食和飼料的淨輸入（Baker and Richards 2002）。產出是由於河流輸出，長期儲存可能發生在土壤中。與氮收支相比，沒有生物固定，大氣沉降很小且經常被忽略，並且沒有類似於反硝化的損失項。自然風化很難確定，但相對於其他術語可能很小。從河水濃度和輸出的角度來看，污水處理廠的直接投入和動物糞便的地表逕流的貢獻可能比氮的典型貢獻大得多。例如，在低流量時期，英國泰晤士河支流泰晤士河的大多數磷輸入來自廢水處理廠，主要以溶解的無機P形式輸送。在高流量期間，擴散源占輸入的90%，磷主要以顆粒磷的形式存在於沉積物逕流中。每年，污水處理廠的流出量很重要，占河流總磷(TP)負荷的一半（Cooper et al. 2002）。

當然，城市流域將從廢水中獲得更多的磷輸入，而農業流域則更多地受到逕流中攜帶的非點輸入的影響。在英格蘭北部的Swale河，由於污水和農業投入，85%的磷河輸出來自其低地（Bowes et al. 2003）。在澳洲的亞熱帶Richmond河，肥料占磷總投入的65%，美國中大西洋地區河流的磷產量隨著流域森林覆蓋率的增加而下降，這歸因於河岸森林在減少沉積物和養分輸入方面的作用（Jones et al. 2001）。農業用地的百分比和平均坡度在很大程度上解釋了芬蘭溪流中磷濃度的變化（Ekholm et al. 2000）。除了通過肥料添加養分的直接影響外，農業活動還會擾亂土壤，這導致侵蝕增加，特別是在陡峭的斜坡上，增強了顆粒形式的磷的運輸。

事實上，與農業用地面積相比，可侵蝕性可能是陸地生態系統向水生生態系統磷輸送的更好預測指標。在切薩皮克灣排水的溪流中，磷濃度與溪水沉積物濃度相關，但與農業土地面積無關，這表明影響沉積物損失的因素是最重要的（Jordan et al. 1997）。

當在較長時間內進行收支計算時，不僅可以發現投入和產出的長期趨勢，還可以推斷出營養物質通過集水區並進入河流輸出時停留時間的變化。1965年至1990年期間，伊利諾伊州一些集水區的磷投入超過了產量，但由於肥料施用量減少，此後一直處於平衡狀態（David and Gentry，2000）。然而，在剩餘年份在土壤中積累的磷是一種重要的儲存，在河流輸出大幅下降之前必須逐漸減少，因此，儘管投入減少，河流輸出可能會在一段時間內保持高位。在桑達斯基河和莫米河，磷濃度和輸出量在1975-1995年期間有所下降，儘管化肥造成的磷含量繼續超過作物收穫的去除量（Baker和Richards，2002）。可能的解釋是，侵蝕控制措施和施肥時間的改變已經成功地減少了河流的損失，但磷正在

土壤隔間中積累，因此仍然是一個問題。

11.5 小結

營養物質是生命所必需的無機物質，其供應可能限制河流生態系統內的生物活動。

雖然酶活性和蛋白質合成需要許多宏量和微量營養素，但磷和氮是限制生物活性的主要營養素。此外，二氧化矽的供應對矽藻很重要，因為它們的細胞壁二氧化矽含量很高。磷和氮以多種形式存在，包括溶解和顆粒，無機和有機。

它們以溶解的無機形式（如磷酸鹽、硝酸鹽和銨態氮）具有最高的生物利用度。在未受污染的水域中，它們的濃度非常低，但在許多地區，包括大多數大型溫帶河流，由於人類對農業肥料、人類和動物污水、大氣沉積和工業污染的投入，它們的濃度大大提高。河流中的氮和磷濃度往往超過導致靜水優養化的水準，因此，河流輸出輸送到湖泊和沿海水域的營養物質負荷是一個嚴重的管理問題。

從廣義上講，關於植物生態系統中的養分循環有兩種觀點：養分供應如何影響生物生產力，以及生態系統內的過程如何影響向下游輸送的養分數量。可能影響營養物質供應並受其影響的代謝過程包括初級生產和細菌和真菌對有機物的分解，從而包括溪流食物網的基礎資源產生的速率。由於河流向接收湖泊和海洋輸出大量營養物質，因此入流儲存和清除過程有可能影響大規模的元素收支，並減少輸送到接收水體的營養物質數量。

營養循環描述了原子或元素從溶解的無機營養物質到其摻入活組織中，最終通過排泄或生長和分解進行再礦化。在許多生態系統中，營養物質在很大程度上循環，但在河流生態系統中，下游流動將循環拉伸成螺旋狀。原子作為無機溶質在固定在河床之前行進的距離稱為吸收長度S_W。由於吸收長度在很大程度上取決於排放和速度，因此希望通過估計吸收速度υ_f 來標準化養分吸收，υ_f 量化分子從水體移動到河床上和河床內的保留位點的速度。

許多生物和非生物過程影響養分螺旋。自養生物對營養物質的固定涉及同化攝取，以將營養物質摻入新組織。生物膜和有機基質中的異養生物同樣需要營養物質來合成新的結構化合物，但硝化和反硝化是異化反應，細菌通過使用氨作為燃料或硝酸鹽作為氧化劑來獲取能量。此外，氮和磷都可以通過非生物過程從流水中去除。吸附-解附(Sorption–desorption)反應，其中無機和有機分子都結合在沉積物表面，當營養物質以高濃度存在於溪水中時，可以通過作為臨時儲存地點來幫助調節養分的可用性，當濃度下降時將其釋放回溶液中。在有氧條件下，溶解的無機和有機磷都可以與金屬氧化物和氫氧化物絡合形成不溶性沉澱，在厭氧條件下釋放。

河流生態系統在下游通過過程中影響養分動態的能力取決於影響生物和非生

物吸收的因素。生物需求隨有利於高初級生產率的環境條件和異養生物，特別是落葉的有機基質的供應而季節性變化。在高流量期間，溪流處於輸送量模式，在一年中的幾周到幾個月內輸出其年的大部分營養物質。在低流量期間，處理和保留更為重要。由於河床及其間隙是生物膜發育和有機物積累的場所，地道可以延緩養分的下游通道並增加它們對吸收部位的暴露，從而有助於養分的保留和利用。

瞬態存儲容量解釋了保守示蹤劑相對於水體流量的緩慢通過，是通道複雜性影響下游通道程度的有用描述符。一旦營養物質被初級生產者和異養微生物吸收，它們就可以在最終礦化到生物可利用狀態之前通過食物網的多個步驟。在一些高生產率系統中，消費者的回收對養分的供應做出了重大貢獻，在某些情況下，有選擇地保留消費者生物質中的養分可能會導致養分失衡。

養分收支提供了某些劃定空間單位（例如溪流範圍、集水區或大河流域或區域）的所有投入、輸出和內部存儲的核算。輸出通常遠低於收支計算中的輸入，因為土壤和河流沉積物中的儲存量沒有考慮在內，在氮的情況下，反硝化可能是一個重大的損失項。事實證明，養分收支在揭示人為投入的規模方面特別有用，而人為投入在森林、農業和城市集水區之間可能有很大差異。氮輸入量大幅增加，以至於河流輸出量現在比某些地區估計的原始條件高出近20倍。磷產量增加了較少，但人為影響仍然很重要，特別是在夏季低流量期間，污水中生物可利用磷酸鹽的輸入可能佔總流量的很大一部分。