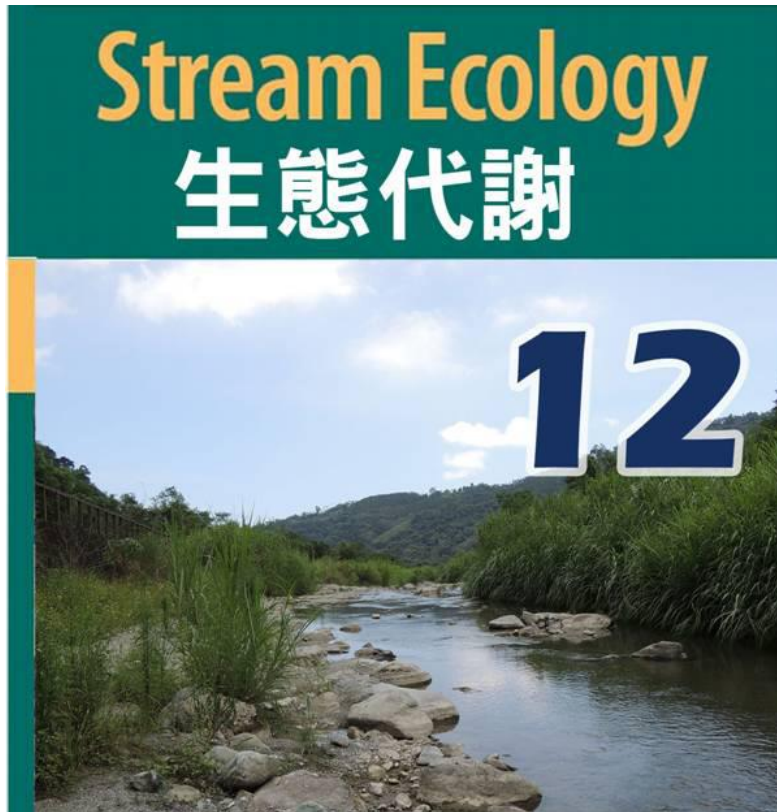




河流生態學 十二 林雨莊學習筆記

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

第十二章 河流生態系統代謝

有機碳(C)的來源以及由此產生的生態系統能量分為兩大類：河流初級生產者的本土(autochthonous)輸入和陸地生態系統中死亡有機物的異體輸入。異養生物(Heterotrophs)-微生物，各種水生動物(microorganisms, meiofauna, macrofauna)-分解並消耗這些有機碳供應，最終將總量的一部分再礦化為二氧化碳，但也向下游生態系統輸出大量（圖12.1）。事實上，利用和輸出是河流生態系統中有機碳的兩個主要最終結果；儘管某些存儲發生在數月到數年的時間尺度上，但存儲被認為在較長的時間尺度上可以忽略不計。

這種整個生態系統的觀點將一系列主題集中在包括流代謝研究的主題中。粗、細和溶解有機物(DOM)的異質輸入在許多溪流環境中很重要，特別是在有森林河岸的小溪流中，藻類初級生產往往受到光照限制。因此，有人認為，異種輸入將在森林源頭佔主導地位，這一觀點有很多支持證據。藻類和其他初級生產者的本土生產預計在大約四級序到六級序河流中更為重要，而在更大、更深和更渾濁的低地河流中則不那麼重要（圖1.7）。本土和異體之間的這種轉變也是對內部能源與外部能源的依賴之間的轉變，預計它會隨著河流的連續體和景觀環境而變化（Vannote et al. 1980, Minshall et al. 1983）。初級生產水準（P）水準低、呼吸量（R）高水準（R）的溪流範圍顯然取決於來自鄰近陸地生態系統或上游來源的外部能量輸入。因此，P/R比率或P減R（稱為生態系統淨產量，NEP）可作為內部與外部有機碳輸入相對重要性的指標，並可用作沿河流長度發生的任何代謝轉變的衡量標準。NEP為正的河流生態系統可能會將有機物輸出到下游地區。當NEP為負值時，河流生態系統依賴於外部能源，通常是來自土地的異體碎屑。

河流生態系統是開放的，這意味著它們從上游輸入有機物並將其輸出到下游，並且無論河流與洪泛區相連，橫向交換都可以進行大量。因此，傳輸是流能通量中的一個重要過程，對於顆粒有機物尤其如此，其中水文變化和木材和巨石等保留裝置的存在共同決定了顆粒有機物是否在流系統中存在足夠長的時間以進行分解。河流生態系統效率量化了所有能源輸入轉化為二氧化碳與下游輸出的程度。通過整合有關能源輸入、腐爛和消耗過程以及有機碳進出河流的信息，人們可以研究河流生態系統的整體效率，以及效率是否隨輸入類型或景觀和縱向位置而變化。至少對於以陸地顆粒有機物的異體輸入為主的溪流，目前的證據表明生態系統效率低下，特別是在源頭。

投入（初級生產、顆粒有機物和溶解有機物）、利用率和運輸率以及常設儲量（通常是粗底棲有機物）的量化是碳通量分析的主要組成部分。主要重點是數額和費率的估計。為了解決本土與外來生物量(allochthony)、利用與運輸以及河流生態系統效率的相對重要性，研究人員使用了P/R和NEP(生態系統淨產量)，試圖使用收支方法計算有機物的所有投入和產出，並制定了碳保留和處理

的測量措施，以運輸中的距離或時間表示，作為生態系統效率的指標。儘管有些數量難以測量，而且植物生態系統的開放性帶來了特殊的挑戰，但最近對河流生態系統代謝的研究結果提供了明確的證據，表明河流大小和周圍集水區的特徵是有機碳輸入和利用的重要決定因素。

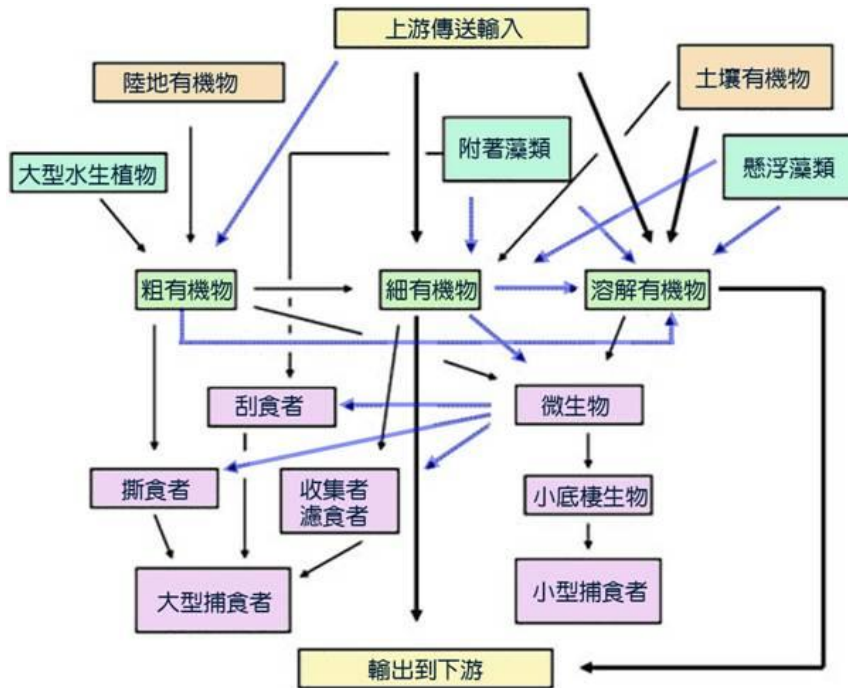


圖12.1 河流生態系統中主要碳通量的簡化模型。較粗的線表示林地流中有機物的運輸或代謝的主要途徑。注意，省略了存儲。(修改自Wetzel2001。)

12.1 本地生產 Autochthonous

底棲藻類、水生植物和浮游植物的光合活動是植物生態系統的主要本土輸入。初級總產量（GPP）是新固定碳的總量，淨初級生產（NPP）是自養生物固定的碳與其自身代謝需求之間的差異。前面介紹並在P/R比率（其中R是呼吸）中使用的符號P是GPP。然而，重要的是要注意，R是整個群落或生態系統呼吸的量度，包括自養生物和異養生物。從概念上講，將它們分別視為 R_A 和 R_H 非常有用，但在實踐中這是不可行的。由於這些原因，植物生態系統中的 P 減去 R 被稱為淨生產量NEP，即 GPP 超過生態系統呼吸。

已經根據氧氣濃度的變化對許多不同河流類型的底棲初級生產進行了估計，無論是在旨在測量底棲初級生產的封閉底棲室中，還是使用測量整個生態系統生產和呼吸的開放水域方法。黑暗中的氧氣變化提供了生態系統呼吸（ $R_A + R_H$ ）的估計值，可以在24小時內推斷（Bott 2006）。通過將光照期間的呼吸與光照中的淨氧變化相加來估計GPP，NEP計算為GPP與24小時生態系統呼吸之間的差異。使用公式

$g\ C = 0.286\ g\ O_2$

將值轉換為碳。報告在 公克/平方米/天($g/m^2/day$)。底棲隔間室對於測量局部尺度的異質性和測試環境變數特別有用，但除非模擬複製良好，否則很難擴大到整個生態系統。此外，整個生態系統的估計數通常高於室內估計數

(Webster et al. 1995, Mulholland et al. 2001)，目前的證據表明，整個生態系統的測量值更可靠。最初，全生態系統方法主要用於無樹蔭陰影、相對高效的系統；但由於技術的改進 (Marzolf et al. 1994, Young和Huryn 1998)，它現在被用於較小的有樹蔭陰影溪流，其中高再曝氣率和低初級生產率使測量更具挑戰性。由於所用方法的多樣性以及個別研究者傾向於將結果表示為GPP或NPP，以下討論將使用術語初級生產，無論報告那個；然而，在討論河流生態系統代謝時廣泛使用的符號P總是指GPP。

12.1.1 藻類

預計森林的底棲初級生產將低於開闊的樹冠溪流，並且隨著溪流的擴大和河岸植被的遮蔽減少，底棲初級產量將隨著溪流順序的增加而增加。Mulholland等人 (2001) 使用全生態系統方法確定了北美不同生物群落中八個一級序到三級序溪流的初級生產。光照水準對日磷(daily P)的影響最大，對於大多數地點，在與腔室研究一致的水平上觀察到光飽和度 (Hill et al. 1995)，儘管在沙漠溪流地點沒有觀察到高輻照度下的光飽和度。Webster等人 (1995) 在對北美東部溪流地點的60多個估計數的審查中發現，森林溪流的初級產量大約是開闊溪流的一半，儘管結果差異很大。

正如預期的那樣，一級序和二級序溪流的產量較低，三級序和四級序溪流的產量最高，然後在較高訂單時下降。McTammany等人 (2003) 報告說，北卡羅來納州小田納西河沿岸的初級生產縱向顯著增加，包括兩個四級序、一個五級序和一個六級序到達Coweeta水文實驗室深入研究的源頭下游。

大多數關於GPP和R的研究持續時間很短，但在田納西州Walker溪連續2年測量每日速率，提供了控制溪流代謝的季節性模式和因素的異常詳細視圖

(Roberts et al. 2007)。這種一級落葉林溪流全年都是淨異養的，除了在開放樹冠春季，當時GPP和生態系統R相等 (圖12.2)。葉片物候是季節變化的主要控制因素，日間天氣變化影響光照有效性和GPP，春季暴雨通過沖刷藻類抑制GPP，秋季通過清除葉片凋落物和增加光有效性刺激GPP。日R受春季自養活性和秋季落葉異質有機質輸入控制。在暴雨過後最初減少之後，來自周圍陸地系統的不穩定有機物輸入導致R的多天刺激。因此，生態系統新陳代謝的變化在所有時間尺度上都很明顯，可歸因於光與植被相互作用的每日和季節性影響以及偶發性高流量。

12.1.2 水生植物 Macrophytes

對水生植物生產對有機物收支的貢獻的估計太少，無法一概而論，但至少在某些情況下，它們是系統初級生產的重要組成部分。在維吉尼亞州的新河，角葉草藻(*Podostemum ceratophyllum*)的產量大約相當於對年度有機物收支的貢獻 (Hill and Webster 1982a, 1983)。水生植物約佔馬薩諸塞州Fort River年初級產量的9% (Fisher and Carpenter, 1976)，密西根州紅河約佔15% (King and Ball 1966)。

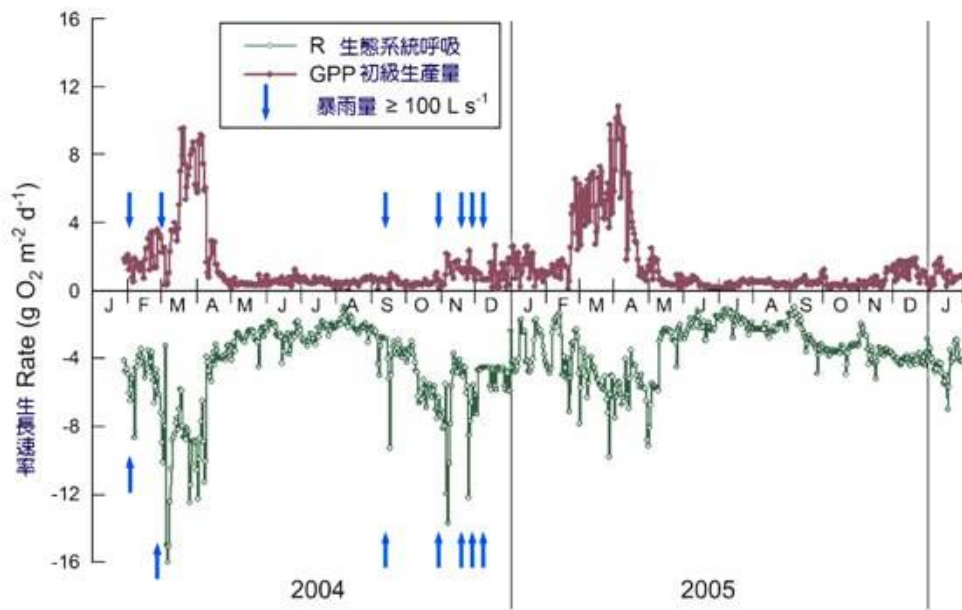


圖12.2 2004年1月28日至2006年1月31日在Walker Branch測得的每日總初級生產率 (GPP：正值，紅線)和生態系統呼吸(R：負值，綠線)。垂直線分開的年份。箭頭指示暴雨，其最大瞬時流量大於100 公升/秒。GPP中的差異與光照水平的季節性和日常變化相關。生態系統R的變化與GPP和秋天的葉子輸入的季節性和日常變化相關。(Reproduced from Roberts et al. 2007.)

12.2 異位輸入 Allochthonous

異體物質，包括流從流道外的生產中獲得的所有有機物，通常佔流總有機物輸入的很大一部分。來自陸地生態系統的粗細顆粒有機物和來自地下水和鄰近陸地土壤的溶解有機物是源自河道以外的非生物有機碳的重要來源。異養微生物和其他消費者利用這些碳源，並且在某些情況下，異體碎屑主導流代謝。

內流式初級生產可能通過細胞外釋放為溶解有機物潭區做出貢獻，並在脫落和死亡後進入溶解有機物和顆粒有機物潭區，因此異體源與本土源的分離有時

可能不完美，但這不太可能是以下估計中誤差的主要來源。

12.2.1 粗顆粒有機物 CPOM

樹葉和倒流木是異體粗顆粒有機物（CPOM）的主要輸入，儘管其他植物產品和陸生無脊椎動物偶爾也會做出貢獻（Wallace et al. 1995, Webster et al. 1995, Wipfli, 1997）。落葉是森林溪流的主要輸入，其大小隨森林生產力、溪流大小和人為干擾而變化。在Coweeta的小溪流中，原木既沒有顯示分解也沒有移動（Webster et al. 1999），因此從有機碳利用的角度來看並不重要。

落葉可以從河岸植被直接落入溪流中，也可以通過岸邊的橫向移動到達溪流。橫向輸入和直接輸入的相對貢獻因風力模式、岸坡、地被植物以及溪流與森林之間的距離而異。根據對北美東部許多溪流的審查，橫向投入估計約佔總量的四分之一（Webster et al. 1995）。

這與以下發現一致：橫向輸入占Coweeta溪流上游中凋落物輸入總量的22%至27%（Wallace et al. 1995），根據對來自不同生物群落和大陸的18條溪流的審查，估計約為30%（Benfield 1997）。在Ogeechee河中，橫向輸入比直接輸入大四倍，這可能是因為河流的寬度最大限度地減少了直接垃圾，洪泛區淹沒最大化了來自河道外部的輸入。

最高葉輸入通常發生在溫帶的秋季，儘管橫向輸入可能全年發生。在奧地利的一個流中，秋季的直接粗有機物投入佔總投入的61-65%（Artmann et al. 2003）。日本北海道的一條森林溪流也得出了類似的結果，10月份的落葉佔年投入量的58%（Kochi et al. 2004）。在落葉熱帶地區，旱季的投入最大（Magana和Bretschko, 2003）。根據陸地植被的類型，可能會發生落葉的其他季節性變化。在西班牙北部，Pozo等人（1997）指出，在桉樹種植園的夏季，落葉物的輸入在夏季達到頂峰，但在落葉林中則在秋季達到頂峰。在紐西蘭的幾條小溪流中，流經原始森林的溪流中的落葉輸入在夏季達到頂峰，但在牧場地區的秋季觀察到最大值。在松樹林中，凋落物輸入在冬季最低，在春季達到頂峰，當時觀察到大量花粉頭輸入（Scarsbrook et al. 2001）。

伐木和其他破壞河岸植被的活動會影響落葉和木材投入的規模。在Coweeta的一條小溪流域伐木後，葉片輸入下降到以前水準的<2%（Webster and Waide 1982）。在5-10年的再生和森林演替之後，異種輸入恢復到接近參考值，但20年後輸入仍可檢測到低於參考水準（Webster et al. 1990年a）。儘管早期演替樹木的凋落物輸入量少於伐木前觀察到的凋落物輸入，但這些葉子分解得更快。害蟲爆發、樹木疾病和酸雨是額外的干擾，通常是人為介導的，可以減少落葉的投入。

預計每單位面積河床凋落物輸入量將隨著河道寬度的增加而下降，而在溫暖和潮濕的氣候中，由於森林生產力的提高，凋落物輸入量會更大。

Bott et al. (1984) 報告說，與低級序地點相比，賓州溪流五級地點的凋落物輸入較低，但在許多比較中，粗有機物輸入的預期下游下降並不明顯，顯然是因為氣候，洪泛區連通性和人為影響的差異更為重要。Benfield (1997) 對南緯78度至北緯75度的33個地點和六個不同生物群落的凋落物估計值進行了比較，得出結論，凋落物輸入主要與森林和非森林植被的存在有關。凋落物量與年降水量呈正相關，並隨緯度的增加而減少，反映了氣候對陸地整體生產力的影響（圖12.3）。由於洪泛區的相互作用，美國東南部的黑水溪流獲得了非常高的凋落物輸入，而沙漠和北方溪流的凋落物輸入非常低。

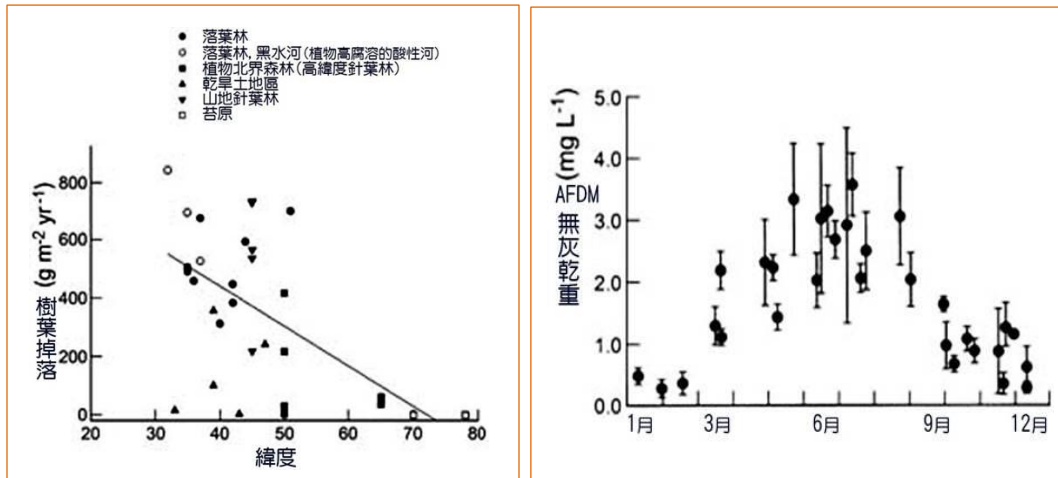


圖12.3(左上圖) 六個生物群落中 33 個溪流位置的凋落物與緯度的線性回歸。誤差線顯示95%信賴區間。(Reproduced Webster and Golladay 1984)

圖12.4(右上圖) 在阿巴拉契亞南部的森林源頭溪流中，FPOM濃度的季節性變化。誤差線顯示95%的置信區間。(摘自Webster和Golladay1984。)

12.2.2 細顆粒有機物 FPOM

細顆粒有機物 (FPOM) 是由落葉和其他粗有機物CPOM分解在溪流中產生的，在某些情況下，糞便顆粒可能非常豐富（第7.2.1節）。此外，大量的FPOM作為周圍陸地景觀中維管植物材料分解的產物進入通道。細有機物輸入在基流期間較低，在暴雨和季節性高流量期間增加（Hedges et al. 1986，Mulholland 1997a），因為上升的流量會夾帶來自河岸和側通道的顆粒。

許多研究記錄了懸浮細有機物濃度隨季節、周圍植被和溪流的變化。對北美，歐洲，北極和南極洲的31條溪流和中型河流的比較發現POM的範圍在0.14至15.30 mg/L之間（Golladay 1997）。在美國東部的溪流和河流中，聚甲醛估計值在0.5至52 mg/L之間（Webster et al. 1995）；在未受干擾的森林集水區，年平均濃度通常小於 2 mg/L（Fisher and Likens 1973，Naiman and Sedell 1979）。森林溪流的細有機物FPOM濃度往往高於非森林溪流，如紐西蘭溪流中原生林與牧場地點的比較（Young和Huryn 1999）和上述來自不同地區的31條溪流

(Golladay 1997) 所觀察到的。然而，在流經農業或多用途集水區的低梯度溪流中也可以看到較高的細有機物濃度 (Malmqvist et al. 1978)，特別是在較大的低地河流中 (Thames, Berrie 1972b; South Platte, Colorado, Ward 1974)。

顆粒有機物濃度與區域降水呈正相關關係，可能是由於降水對陸地生產的影響，從而影響粗有機物的供應。

洪泛區可能是河流有機物的重要來源，在洪水泛濫期間，通常在低梯度溪流中觀察到較高的顆粒有機物濃度 (Golladay 1997)。

細有機物濃度受顆粒可用性變化的影響，而顆粒可用性變化主要受陸地生產和河流生態系統內生物過程的季節性變化的影響；以及因季節和不可預測而變化的排放。在美國東部正常流動期間的溪流中，春季和夏季的細有機物濃度高於秋季和冬季 (圖12.4)，可能是因為在較冷的月份較低的生物活性導致較少的流入顆粒生成 (Webster et al. 1995)。如果顆粒供應相對恆定，則即使運輸中細有機物的總量更大，排放的增加也會引起稀釋效應。在新罕布夏州的Bear Brook溪，顆粒有機物濃度在夏季最高，但冬季運輸更大 (Fisher and Likens 1973)，因此稀釋是冬季濃度低的原因。然而，在阿巴拉契亞南部，溪流稀釋並不是冬季濃度較低的唯一解釋，因為春季和夏季的運輸量最高 (Webster and Golladay 1984)。

回應暴雨的流量增加導致顆粒濃度相應增加，因為在低流量期間產生並儲存在沉積區域的顆粒有機物被上升的溪流水位所夾帶 (Fisher and Likens 1973, Meyer and Likens 1979)。這表明顆粒有機物的主要潭區位於已經潮濕或靠近溪流潤濕周的區域，細有機物在低流量期間積聚。由於降雨對土壤和河岸垃圾的侵蝕作用以及在先前乾燥的渠道中產生流量，因此在水道線上升期間，來自溪流外部的顆粒有機物輸入也可能最大。

在下降過程中，水主要通過地動進入溪流，並且很少或沒有顆粒有機物。因此，在水文線的上升邊緣 (圖12.5) 上濃度最高，然後由於顆粒供應的耗盡和夾帶材料的稀釋而下降。

正如底棲顆粒有機物的消耗導致水文線上升和下降曲線之間的濃度差異一樣，自上次暴雨以來經過的時間和顆粒生成的季節性差異與排放相互作用，以確定暴雨期間的顆粒有機物峰值。在Wallace等人研究的森林溪流上游中，顆粒有機物濃度隨著第一次秋季暴雨期間排放量的增加而大大增加，這顯然是由於秋葉落葉產生的大量細有機物的可用性，再加上之前長時間的低流量。

冬季暴雨導致較小的增加，Wallace等人將其歸因於先前秋季暴雨期間沖刷的底棲細有機物消耗。在較大的河流中，單個暴雨對顆粒有機物濃度的影響不太明顯，流量和洪泛區淹沒的季節性變化更為重要。正如在較小的系統中發現的那樣，大河流中的顆粒有機物濃度在水道線的上升邊緣最高，此後下降 (Thurman 1985)。

由於當排放量較大時，顆粒有機物濃度通常較高，因此大多數細顆粒有機物是在偶發性和季節性洪水期間運輸的，因此僅在年度排放週期的一小部分期間發生的流動條件可以佔年運輸的很大一部分。

僅佔年排放量狀態1%的高排放量佔哈伯德布魯克實驗森林小溪水輸出的20%，占細顆粒有機物年輸出量的70%（Bilby and Likens 1980， Bilby 1981）。在小型Coweeta溪流中，大約75-80%的顆粒有機物運輸發生在暴雨期間（Webster et al. 1990），證明瞭準確採樣這些偶發事件的重要性。事實上，除非取樣是連續的或非常徹底地捕獲高流量，否則總運輸量可能會被嚴重低估。

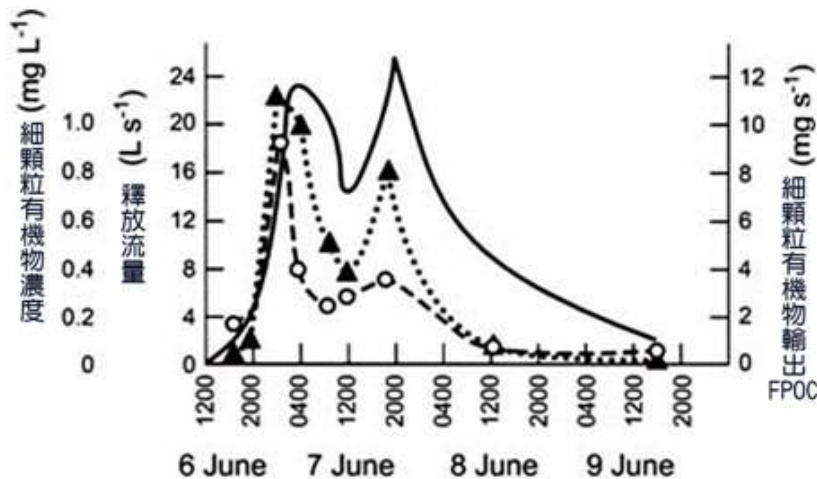


圖12.5 在新罕布什爾州一個森林小流域的夏季風暴期間，排放量，FPOC濃度和FPOC輸送的變化。請注意，FPOC濃度在水線儀的上升肢上達到峰值，表明小顆粒快速夾帶。第二個水文峰導致FPOC濃度峰小得多，這表明沖刷作用迅速耗盡了可用的FPOC供應。

— 表示放流量；○- - -○表示FPOC濃度，▲·····▲表示FPOC輸出。

2.3 溶解有機物 DOM

溶解有機物(DOM)包括可供微生物生物吸收的不穩定有機化合物，以及不易被吸收且可能遠距離輸出的耐分解材料。地下水、降雨和穿越以及葉片的浸出是溶解有機碳的主要來源，濃度隨陸地植被、土壤流動路徑和濕地的存在而變化，並可能被生活污水或農業逕流所富集。溶解有機碳主要通過低流量的地下水輸入進入溪流，而更多的溶解有機碳在暴雨期間通過橫向流動進入（Mulholland 1997b）。溶解有機碳輸入在暴雨期間增加，這是由於溶解有機碳堆積位置的沖洗（特別是在有機豐富的河岸帶和山坡上的表層土壤），整個瀑布的冠層，以及可能由於新夾帶的物質的浸出（Meyer和Tate 1983， McDowell和Likens 1988）。

河水中的溶解有機物DOM量因每日、季節性和年度時間尺度而異；在空間上，與當地的地質、植被和降雨量一致（表12.1）。在對加勒比、北美、歐洲和南極洲的33條溪流和河流的調查中，溶解有機物濃度在0.5至36.6 mg/L之間（Mulholland 1997b）。在全球範圍內，溶解有機碳比顆粒有機碳(POC)高出約 2:1，但這取決於流類型和排放狀態。根據年度平均值，報告的北美溪流的溶解有機碳與顆粒有機碳(POC)比率範圍為0.09:1至70:1（Moeller et al. 1979）。來自86個芬蘭集水區的有機物輸出總量以溶解有機碳為主，佔有機碳總量的94%（Mattsson et al. 2005）。在不列顛哥倫比亞省的溪流上游中，溶解有機物也佔有機物輸出總量的很高比例（84%），其餘主要是細有機物(FPOM)（Karlsson et al. 2005）。然而，在較大的河流中，顆粒有機碳(POC)和溶解有機碳濃度相似，並且在高流量時顆粒有機碳可以超過溶解有機碳（Thurman 1985）。

溶解有機碳(DOC)輸入受集水區特徵（如地質、土壤和地形）的影響。土壤碳匯的大小是河流溶解有機碳濃度的有力預測指標（Aitkenhead et al. 1999）。通過淺層流道的水與土壤的有機土層接觸更大，因此通常比地下水中的溶解有機碳濃度更高（Frost et al. 2006）。淺水道可能是陡坡、淺土壤和滲透屏障或飽和土壤（如濕地和泥炭地）存在的結果（Aitkenhead-Peterson et al. 2003）。更深的流路增加了溶解有機碳對微生物和礦物土壤的暴露，它們可以分別同化和吸附溶解有機碳。在亞馬遜地區，清水河和黑水河流集水區的主要土壤類型氧化溶膠和孢子溶膠之間的質地差異導致地下水中溶解有機碳的濃度不同，並且這兩類河流之間的溶解有機碳濃度和組成存在明顯差異（McClain et al. 1997）。

在擁有大量濕地的集水區，由於有機酸的積累降低了pH值，溪流的溶解有機碳濃度升高，從而減緩了細菌腐爛（Thurman 1985）。濕地在其集水區的比例解釋了威斯康辛州河流溶解有機碳濃度變化的70%（圖12.6），並且比河岸濕地範圍更能預測（Gergel et al. 1999）。

在紐約州Adirondack公園的集水區，濕地貢獻了30%的溶解有機碳投入，但僅占表面積的12%（Canham et al. 2004）。排水永久凍土集水區的河流，如阿拉斯加的Kuparuk，由於通過富含有機物的土壤層的地表流道，也表現出高溶解有機碳濃度（Harvey et al. 1997，Mulholland，1997年b）。根據放射性碳分析，從加拿大安大略省濕地輸出的溶解有機碳是最近才開始的，儘管50cm深度的泥炭的年齡在1,000至2,000年之間，這表明碳主要通過淺水道從濕地輸出（Schiff et al. 1998）。

流入溶解有機碳來源可能很重要，包括葉滲濾液和藻類分泌物。在流經林地和草地的賓州溪流中，附著藻層大量繁殖期間溶解有機物的細胞外釋放使流溶解有機碳每天增加近40%，但僅在春季，因為樹冠發育減少了夏季的溪流初級生產（Kaplan和Bott 1989）。落葉是林地溪流中重要的有機碳源，在馬薩諸塞

州的Roaring溪，秋季溶解有機物溪流輸入的42%歸因於葉滲濾液（McDowell and Fisher 1976）。

Meyer和Tate（1983）發現，與森林溪流相比，最近清澈的溪流中的溶解有機碳輸入較少，顯然是因為周圍森林的連續恢復減少了溶解有機碳從土壤水到河道的運輸。與參考流相比，從溪流上游中排除落葉降低了溶解有機碳的濃度和輸出（Meyer et al. 1998），表明落葉產生的日運輸總量接近30%。

雖然溶解有機碳的河流來源很容易被吸收，並且在某些情況下可能很重要，但在數量上，它們與地下水源相比相形見绌。在Coweeta的一條森林溪流中，70%的溶解有機碳來自地下水，略高於20%來自葉滲濾液，約10%來自降雨和樹冠通過雨(throughfall)整個瀑布（Meyer and Tate 1983）。* 樹冠通過雨，洗過所有樹葉樹幹的雨水。

大部分季節性或年度溶解有機碳輸出通常發生在高流量期間，因此在相對較短的時間間隔內。當高流量導致水沿著較淺的流道進入溪流，導致溶解有機碳濃度較高時，尤其如此。在安大略省的兩個小集水區，暴雨期間的溶解有機碳運輸佔秋季總量的57-68%，占春季總量的29-40%（Hinton et al. 1997）。在加拿大育空河，溶解有機碳濃度在5月最高，每年50%的溶解有機碳運輸發生在春季高流量下（Gueguen et al. 2006）。在科羅拉多州溪流上游的融雪季節開始時也觀察到高溶解有機碳濃度（Hood et al. 2005）。即使溶解有機碳濃度不隨排放而增加，年總運輸量也受到水文狀況的強烈影響，因為流量的季節性變化通常超過溶解有機碳濃度的季節性變化。

在加拿大魁北克省的原始北方森林溪流中，溶解有機碳濃度在春季新生期間相對較低且恆定，而在多產的夏季和秋季較高（Naiman 1982）。儘管如此，為期2個月的流新鮮度約佔年度排放量的一半和溶解有機碳輸出的50%。

據報導，密西根州和賓州的一級序到七級序溪流的溶解有機碳濃度縱向增加（Moeller et al. 1979），但Webster et al.（1995）對美國東部溪流的分析並未證實這一點。這種模式是否存在於未經修改的溪流中，但經常被人為影響所掩蓋，目前尚未解決。

正如Webster等人指出的那樣，美國東部有超過24,000個污水處理廠，對於該地區超過三級的河流來說，溶解有機碳的自然水準在很大程度上是未知的。與細有機物一樣，流到達的總輸入很難測量，並且溶解有機物是源自河流內部還是外部通常是未知的。

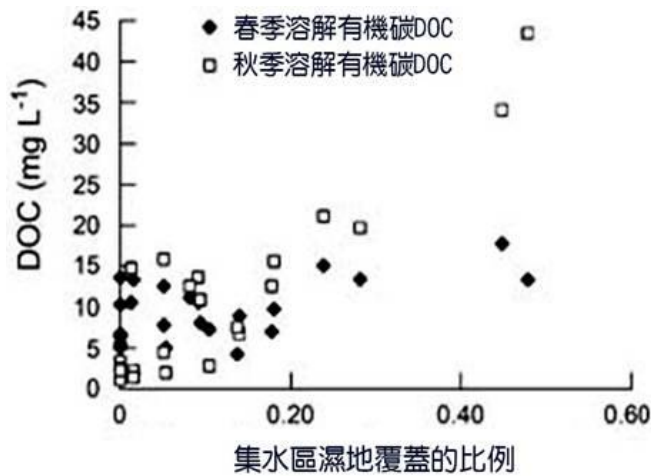


圖12.6威斯康星州河流域DOC濃度與濕地比例之間的關係。(轉自Gergel et al.1999。

表12.1 河流水和地下水中溶解有機碳(DOC)的典型濃度。(摘自Thurman1985.)

	DOC(mg /L)平均範圍	
地下水	0.2–2	0.7
原始流	1–4	2
主要河流2–105		
沼澤，沼澤和黑水河	10–30	–

12.3 生態過程

作為異體物質進入溪流的入流初級生產和陸地生產將被異養生物利用或從系統輸出，通常是下游，也很多輸出到海洋。有機物可以在相對較短的時間內積累，時間尺度為數周至數月，河床上或河床內以及河岸和洪泛區的儲存時間尺度可能在數年到數十年的時間內發生。有機物的儲存取決於流量變化，因為材料在低流量期間往往會積聚並通過高流量輸出。在很長一段時間內平均，存儲被認為是可以忽略不計的，至少對於低級序溪流是這樣。因此，影響有機碳轉化為二氧化碳相對於運輸的相對速率的因素在很大程度上決定了在河流生態系統中礦化的有機物比例，預計有機物隔間之間會有所不同。

相對於運輸的高利用率表明，有機物有助於河流的新陳代謝，河流生態系統在處理有機碳輸入方面是有效的。相反的結果表明，大多數有機物輸出到下游，也可解釋為河流生態系統效率低下。

12.3.1 底棲呼吸 Benthic respiration

底棲呼吸是所有河流代謝和碳利用的綜合衡量標準來源。它包括初級生產者、異養微生物和無脊椎及有脊椎動物的呼吸，

如前所述，可以可視化為自養生物的 R_A 和異養生物的 R_H 。微生物的呼吸通常是相對濕度的最大組成部分，反映了細菌和真菌在有機物分解中的重要作用以及它們利用來自溪水中的不穩定溶解有機物的能力。由於代謝過程強烈依賴於溫度，因此呼吸預計會隨溫度而變化，正如Bott等人（1984）報導的密西根州和賓州的溪流一樣，並且通常具有很強的季節性。總呼吸應隨著底棲有機質（BOM）量的增加而增加，但物質品質至少與數量一樣重要（Findlay et al. 1986a）。在田納西州的林地溪流中，由於GPP高和葉片輸入後的降雨量（這是中等溫度的時期），早春的呼吸量最高，而在溫暖的仲夏期間，由於有機物供應低，呼吸量較低（Roberts et al. 2007）。

如果總碳輸入增加，則預計下游底棲呼吸會增加，因為溫度升高刺激更高的速率，或者因為較大的河流從生活污水或農業逕流中獲得更多的輸入。由於大河數據稀缺， R 隨著河流規模的增加而變化的記錄很少。然而，據報導，在高度自養的鮭魚河（Minshall et al. 1992）和喬治亞州高度異養的黑水河（Meyer and Edwards 1990）等不同的系統中， R 的下游增加。

在對22條溪流的跨生物群組比較中，Sinsabaugh等人（1997）分析了與BOM、溫度、初級生產和其他系統變數相關的溪流底棲呼吸速率。底棲呼吸與溪流溫度成正比，據推測，由於利用率高，物料清單的常備庫存與溪流溫度成反比（圖12.7）。由於這些抵消趨勢，每克底棲有機碳的比呼吸與溫度密切相關。由於這種關係的係數對於簡單的代謝反應來說太高了，Sinsabaugh推斷其他因素也必須起作用，例如更高品質的BOM或在氣候溫暖的流程流中更高的營養可用性。根據Sinsabaugh等人（1997）分析的數據集計算出的 $265 \text{ g C / m}^2\text{/year}$ 的平均呼吸速率遠低於Webster等人（1995）從美國東部落葉生物群落的61條溪流中計算的 $739 \text{ g C / m}^2\text{/year}$ 的平均呼吸速率。差異可能部分歸因於方法，部分歸因於溪流類型和氣候。兩種綜合都沒有發現河流級序的明顯影響，對單個系統的縱向研究而不是對河流的跨系統比較可能更適合於下游趨勢的調查。

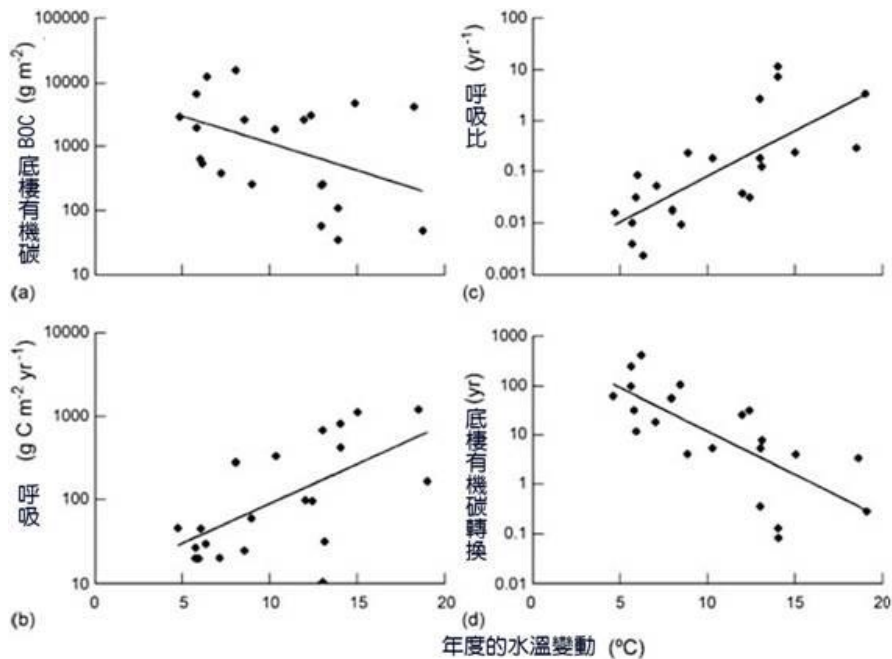


圖12.7 底棲有機碳(BOC)的呼吸速率和靜存量與22條溪流的溪流溫度之間的關係。(a)隨著年平均水溫的升高，BOC降低，(b)呼吸速率提高。(c)比呼吸增加，並且(d)BOC的周轉時間隨著溫度的升高而減少。(摘自Sinsabaugh et al.1997)

12.3.2 粗顆粒有機質動力學

凋落葉的分解及其轉化為細有機物FPOM和溶解有機物DOM是經過充分研究的過程。物理磨損、通過潤濕和溶解有機物的初始浸出軟化葉片組織，真菌和細菌的定殖以及消費者的餵養都有助於粗有機物轉化為細有機物和溶解有機物。葉子分解可以在非常低的溫度下發生，但隨著溫度的升高，速率會更快，並且受到碎食動物的影響，養分的可用性，以及葉子是否被掩埋或暴露。然而，最重要的影響是葉子類型（圖7.2），這導致葉片分解率的快到慢連續統一體。在他們對Coweeta水文實驗室11條溪流的許多研究的綜合中，發現平均葉片分解率為0.0098/day，這意味著71天後損失了50%的初始品質（Webster et al. 1999）。

預計傳輸速率會因顆粒有機物的大小、流量和流道的保留性而異。高排放甚至會夾帶和運輸大顆粒，從北卡羅來納州溪流上游的輸出與排放關係可以看出（圖12.8）。然而，基於少量的直接測量，粗有機物行進的距離出奇地短。葉子通常被障礙物困在距離通道入口幾米的地方（Webster et al. 1994），並且經常在沒有進一步運輸的情況下被分解，儘管它們可以在暴風雨中移動數十米。使用防水紙的矩形，Webster等人估計從第一次進入溪流的平均距離約為1.5米，主要取決於深度和遇到障礙物的可能性。Wallace等人（1995）記錄了噴漆紅楓葉和小塊彩色塑膠透明片的運動長達4年。儘管在大約5個月後恢復的天然

葉子很少，但天然葉子和人造葉子之間沒有觀察到差異，在為期4年的研究中，它們平均移動10-20 公尺/年。將葉片分解與運輸速率進行比較，有力地證明，至少對於進行大多數研究的小溪流而言，粗有機物被轉化為其他有機物大小類別或礦化而不是輸出。

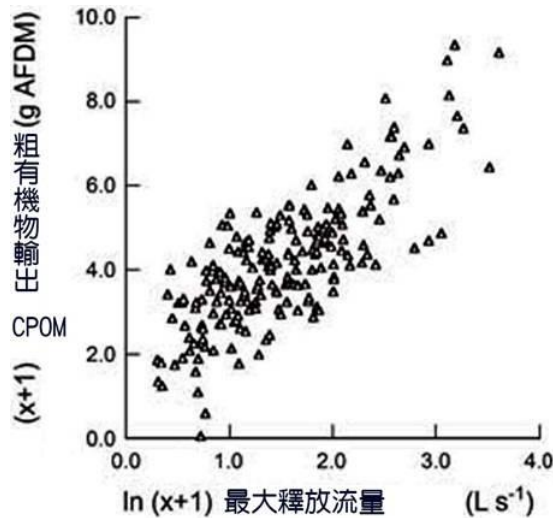


圖12.8 北卡羅來納州Coweeta水文實驗室溪流上游的粗有機物CPOM輸出和最大排放量。(Reproduced Wallace et al. 1995)

12.3.3 細顆粒有機質動力學

收集者和濾食者對顆粒的攝入既是保留又是利用，因為攝入的材料中有一部分被動物消費者消化和代謝。

由於底棲採集者，似乎沒有估計這種影響的潛在程度。然而，濾食動物通常只消耗一小部分運輸顆粒，佔年運輸量的1%以下（Webster 1983）。因此，微生物，主要是細菌，似乎是河流生態系統中發生的細顆粒有機物有機碳的大部分分解和再礦化的原因。然而，這種解釋可能反映了對底棲碎屑動物的研究不足。Rosi-Marshall和Wallace（2002）估計，大型無脊椎動物在北卡羅來納州的一條中階河流中攝入了大量無定形碎屑，但它們對底棲細有機物FPOM系統級降解的影響在很大程度上是未知的。

與直接測量擊穿率的粗顆粒有機物不同，細顆粒有機物的利用記錄很少，儘管微生物利用可以從呼吸速率的測量中近似。用河底細有機物呼吸的實驗室測量，Webster等人（1999）估計分解速率為0.00104/天，半衰期約為1.8年。隨著細有機物FPOM質量的損失，呼吸速率預計將隨著時間的推移而下降，留下更多的耐分解材料，但支持證據薄弱（Sinsabaugh et al. 1991）。溫度的季節和緯度變化對呼吸速率（圖12.7）有很大的影響，從而對細有機物的利用有很強的

影響（Webster et al. 1999）。

細有機物傳輸距離可以通過向溪流中釋放已知數量的顆粒並測量下游不同距離的水體濃度來估計。顆粒濃度的下降擬合於指數衰減方程，衰減係數的倒數是顆粒滯留在河床上之前平均傳輸距離的量度。使用玉米花粉作為細有機物的替代品（直徑相似但密度較小），Miller和Georgian（1992）估計紐約二級序溪流的平均運輸距離為100-200米。在愛達荷州鮭魚河源頭用放射性碳標記的天然細顆粒有機物的估計運輸距離為150至800米（Cushing et al. 1993年；Newbold et al. 2005）。假設粒子再懸浮每1.5-3小時發生一次，每次事件的平均運輸距離為500米，Cushing 等人計算出平均下游運輸為48公里/天。使用帶有螢光標記的*Lycopodium clavatum*孢子估計六級序低地河流的運輸距離要大得多，在3,000至10,660米之間，並且在較快的水流下距離更大（Wanner和Pusch 2001）。較大河流的較長運輸距離可能反映出顆粒被困的機會較少，而地表流與低流變區之間的水交換程度已被證明與較小河流的運輸距離相關（Minshall et al. 2000）。

由於根據呼吸測量估計的細有機物利用率相對較慢，而且運輸距離相對較長，加上頻繁的重新懸浮，從對較小溪流和河流的研究中，輸出而不是礦化似乎是細有機物的主要最終結果。

12.3.4 底棲有機質保留

顆粒有機物的常備存量是駐留在河道內的量，稱為粗顆粒底棲有機質（CBOM）和細底棲有機質（FBOM）。它反映了剛才描述的投入與故障和運輸造成的損失之間的平衡。由於河岸輸入的減少和保留率的降低，預計粗顆粒底棲有機質將隨著河流級序的增加而減少。這得到了來自Coweeta（Wallace et al. 1982b），Hubbard Brook（Meyer和Likens 1979，Bilby and Likens 1980）以及密西根州和賓州採樣點（Minshall et al. 1983）的一級序到四級序溪流的數據的支援。粗顆粒底棲有機質通常在落葉後的秋季最大，在夏末最低，而細顆粒底棲有機質顯示出較少的季節性變化證據（Mulholland et al. 1985年b）。然而，年際變化似乎很小。在新罕布什爾州的Bears溪，仲夏葉子和樹枝底棲有機質在4年的測量中僅變化了兩倍（Meyer和Likens 1979）。清除河岸帶可以大大降低粗顆粒底棲有機質的現有種群（Karlsson et al. 2005），集水區城市化與細顆粒底棲有機質的數量呈負相關（Meyer et al. 2005）。

底棲有機質儲存受陸地有機物輸入的大小和河道的保留能力的影響（Jones 1997）。底棲有機質通常以木材為主，其次是粗細砂石材料；然而，在某些系統中，細底棲有機質比粗底棲有機質表現出更大的貢獻（Newbold et al. 1997，Martinez et al. 1998，Galas和Dumnicka，2003）。在美國東部的一級序和二級序溪流中，非木質底棲有機質的範圍在182至855克/m²之間，這在很大程度上是由於溪流棲息地和底質之間的儲存和保留差異（Webster et al. 1995）。細底棲

有機質佔總數的近60%。

據估計，超過80%的底棲有機質被埋在維吉尼亞沿海溪流中（Smock 1990），因此底棲種群往往採樣不足。肯亞Njoro河報告的時間變化很大，底棲有機質積累量範圍為97.3至6691.83 g無灰乾重/m²，這可能是由於凋落物輸入和排放的變化。

底棲有機質的保留受許多流特徵的影響，這些特徵隨位置而變化，因此可能決定處理輸入時流到達的效率。當水流速度較低時，當巨石或其他河道特徵產生沉積位置並導致有機物質積累時，當水生植物床降低水流速度時，當洪泛區連通性允許洪水河流溢出河岸，減緩水和物質向下游的通過時，滯留可能最大。增加河流河斷的保留性，這些特徵應該增加消費者群體呼吸的有機物量，並減少下游輸出量。由於保留期因位置、季節或流類型而異，因此處理和導出之間的關係也應如此。

沉積區域，特別是水潭區和木材堆積周圍，是細底棲有機質滯留的重要位置。原木是森林集水區低級序溪流中特別重要的保留裝置。當木材被障礙物卡住時形成的有機物堆積將較小的材料捕獲並葉子帶入幾乎防水的結構中。沉積物和有機物沉澱在這些有機物堆積壩上游形成的水潭區中，創造了碎屑加工的潛在熱點。在實驗性地從新罕布夏州一條175米長的一條小溪流中拆除所有的有機物堆積壩後，有機物輸出增加了幾倍（Bilby and Likens 1980， Bilby 1981）。

隨著河流大小的增加，原木壩變得不那麼常見。Bilby和Likens對有機物庫存的清單顯示，75%包含在一級序溪流的原木壩中，而二級序溪流的有機物含量為58%，三級序溪流採樣點有機物含量為20%。然而，現場的伐木歷史和森林的成熟度將影響可用大型木材的數量和大小。這個新罕布夏的位置位於次生林中，在通道寬度大於7米處很少發生原木堆積壩，而在俄勒岡州的溪流中發現了更大的原木堆積壩，流經成熟的道格拉斯冷杉林。還有證據表明，與落葉林相比，針葉林中的堆積木壩可能更豐富（Harmon et al. 1986）。

當河狸也常參與原木堆積壩，它們也對北溫帶大片地區有機物儲存做出了巨大貢獻。在今天河狸以自然密度出現的地方，它們的活動影響二級序至五級序溪流長度的2-40%，並使碳的保留時間增加約六倍（Naiman et al. 1986）。在大型河流中，洪泛區可能是顆粒有機物沉積和儲存的主要場所，水生植物床等生物結構是顆粒有機物的重要保留特徵（Wanner和Pusch 2001）。

除了與木壩相關的有機物積累外，包括潭區-湍瀨區演替和巨石的存在在內的河道特徵也會影響POM的保留，其影響可能因水文而異。

在紐西蘭，自然蜿蜒部分的粗有機物保留率高於三級序溪流的直流河段（James and Henderson 2005）。Hoover等人（2006）記錄了河床幾何形狀對葉片保留的許多影響，這取決於流量和渠道特徵。突出的巨石在將葉子保持在湍

瀨區中很重要，但在水潭區中則不然，因為水潭區中的葉子只是沉降到底部。

相對於河道上的參考河床測量，在深度較大和水速較低的位置，葉片保留率更高。在肯亞的Njoro河，潭區與水潭區保留的相對重要性隨季節變化，在高流量期間，潭區中保留的粗有機物多於水流，但這些通道特徵的保留性在低流量時相似（Magana和Bretschko 2003）。Nakajima等人（2006）還指出，粗有機物CPOM在高流量期間積聚在水潭區中，可能是由於潭區中河床底部的流速較低。

12.3.5 溶解有機質動力學

據報導，不穩定分子（包括葉片滲濾液）和高產藻墊對溶解有機碳的高吸收率，養分的添加通常會增加溶解有機碳的吸收。然而，大多數溶解有機碳從土壤和地下水進入溪流，包括生物可利用，難降解和可能抑制化合物的異質混合物，使總溶解有機碳成為微生物代謝的不良預測指標。儘管很難估計異養生物對溶解有機碳庫的利用率，但大多數研究指出生物同化是主要的去除過程，隨不穩定的溶解有機碳比例而變化。

Wiegner等人（2005）通過使用¹³C標記的葉滲濾液測量溶解有機碳的吸收係數，估計最容易吸收的溶解有機碳部分在被固定之前將在White Clay Creek中行進175米，而他們描述為中等不穩定性的第二個溶解有機碳池將傳播行進3692米。

這些距離分別佔三級序河段長度的7%和150%，表明現成的溶解有機碳是河段尺度上的能量輸入，而輸出的材料較少，並可能作為下游生態系統的補貼。由於該實驗使用新鮮滲濾液而不是通過土壤老化的材料，因此吸收距離可能被低估了。然而，其他研究發現，運輸中的溶解有機碳可以支援溪流和河流中11-55%的底棲細菌代謝（Bott et al. 1984，，Fischer et al. 2002年a，Sobczak和Findlay 2002）。在Weigner等人研究的中生菌中，溶解有機碳滿足了細菌碳需求的三分之一到一半，這取決於藻類生產的重要性。

儘管對溶解有機碳濃度進行了許多測量，並且對影響空間和時間變化的因素有相當好的瞭解，但投入率和利用率都沒有在區域基礎上很好地量化。至少在小流中，下游運輸而不是利用似乎是大多數溶解有機碳進入流域的最終結果。然而，在整個河流中，由於大型低地河流中溶解有機碳的利用率更高，似乎很大一部分有機碳輸入確實轉化為二氧化碳。在紐約哈德遜河下游，溶解有機碳是最大的有機碳匯，其濃度從奧爾巴尼附近的245英里向紐約市下降（圖12.9），這意味著由於異養活動而導致的礦化。根據8年的記錄，哈德遜河下游幾乎總是二氧化碳過飽和（Cole和Cara二氧化碳001）。對全球另外46條大河的分析發現，大多數大河都是大氣中二氧化碳的淨來源，這是相當多的代謝活動的證據。

例如，亞馬遜盆地向大氣中排放的二氧化碳是向海洋輸出的溶解有機碳或顆粒有機碳(POC)的13倍 (Richey et al. 2002)。在亞馬遜河和哈德遜河，下游有機物的年齡減少，這表明從陸地系統輸出的舊C被礦化，並在下游被較年輕的C所取代。Cole和Caraco (2001) 估計，平均而言，河流中43%的有機碳輸入在運輸過程中轉化為二氧化碳。因此，儘管通過中階河流生態系統的源頭無疑會向下游河流輸出大量或有機物，但大河流可能能夠礦化從陸地生態系統進入的大量碳。

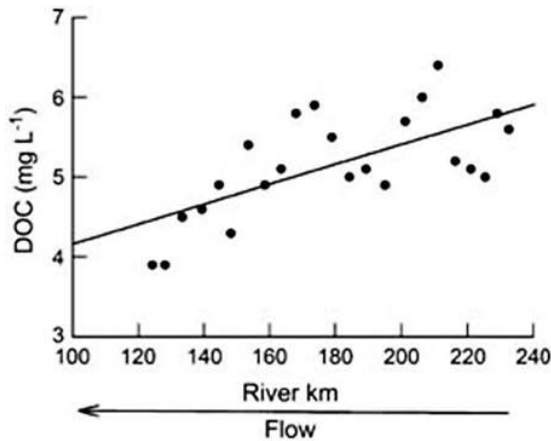


圖 12.9 哈德遜河縱向樣帶的溶解有機碳濃度，從紐約州Albany距離紐約市245公里處至紐約市 0公里處。溶解有機碳濃度的下游降低與異質有機C的損失 $100 \text{ g C/m}^2/\text{year}$ 一致 (Reproduced Cole和Caraco 2001)

12.4 河流生態系統代謝 Metabolism

總呼吸提供了河流生態系統內所有代謝活動的單一綜合測量，但我們也想知道河流內初級生產與陸地固定的碳支援的比例是多少；呼吸的總投入的多少部分；以及向下游生態系統輸出的規模。為解決這些問題，採用了三種主要辦法。有機能源收支，包括能源投入和損失，允許有見地的跨系統比較，並且是計算生態系統使用可用能源的總體效率的基礎 (Webster and Meyer 1997)。P/R率和NEP表明生態系統是依賴於內部生產還是需要有機物補貼來維持呼吸。有機形式的C原子在礦化為二氧化碳之前行進的距離提供了生態系統處理有機材料效率的比較衡量標準 (Newbold et al. 1982年b)。*P/R率，總產量與群落總呼吸量之間的關係。NEP生態系統淨產量。

12.4.1 有機物收支

質量平衡或收支分析是對生態系統中某個劃定區域的所有有機物輸入和輸出的核算 (圖12.10)。這可以是一條溪流或河流，或者在小溪流上游的情況下，整個集水區。有機物收支試圖衡量所有投入，包括初級生產、落葉和其他來源

的聚甲醛，以及主要來自地下水的溶解有機物DOM；粗底棲有機物CBOM、細底棲有機物FBOM和木材的所有現有庫存；以及作為呼吸和輸出的生態系統產出。

收支可以揭示研究系統內發生的重要轉變（例如，粗有機物CPOM可能主導輸入，而細有機物FPOM主導輸出），從而深入瞭解改變流中材料數量和品質的物理和生物過程。結合對內部通量和負責過程的測量，收支方法可以提供對物質在生態系統中的流動的相當多的見解。

Fisher和Likens（1973）在他們對新罕布什爾州一條小林地溪流Bear Brook的1700米範圍內的具有里程碑意義的研究中，率先在流水中使用有機物收支。對來自凋落物、通融物以及地表水和地下水的有機物輸入進行了量化。由於該流域下方有不透水的基岩，因此所有水文輸出都可以根據在堰上測量的溪流和有機物濃度來估計。假設熊溪的儲存材料數量是恆定的，並在此基礎上根據輸入超過輸出來確定呼吸。從Bear Brook的年度能源收支（表12.2）來看，似乎超過99%的能量輸入來自異質物質（顆粒有機物的貢獻大於溶解物質），其中約65%輸出到下游。從研究部分輸出的顆粒有機物多於從上游進入的顆粒有機物，這種差異由垃圾的輸入彌補。幾乎所有的內部處理都歸因於微生物。

此後，已經為跨越各種條件的許多河流生態系統構建了有機物收支。在有充足的河岸植被的地方，異體輸入佔主導地位似乎是規則。在維吉尼亞州的一條一級序黑水溪流中，整段溪流都有樹冠遮蔭，樹葉等有機物垃圾佔總投入的100%（Smock 1997）。

Kuparuk河的碳收支，發源於阿拉斯加的Brook山脈，向北流入北冰洋，幾乎完全由異種輸入主導（Peterson et al. 1986）。在這條蜿蜒穿過泥炭地的苔原溪流中，泥炭和苔原植物凋落物的異種輸入幾乎超過了底棲藻類初級產量一個數量級。雖然Kuparuk河沒有樹蔭陰影，但寒冷的溫度和低磷濃度限制了附著藻類的產生。

隨後的估計表明，苔蘚的淨生產量NPP在規模上與底棲藻類產量相似，增加了本土碳輸入對這條河的總貢獻，但並沒有改變初級生產適度的主要發現（Harvey et al. 1997）。

隨著河流寬度的增加以及河岸植被的遮蔭和異體輸入的影響減弱，預計下游有機物收支的本土成分將增加。在加拿大魁北克省的亞北極溪流中，異種物質佔低級序溪流總投入的75%以上（Naiman和Link 1997）。相比之下，在五級序和六級序的較大河流中，異位輸入僅佔總量的6-18%。

在來自北美、加勒比、歐洲和南極洲的35個河流的有機物質收支綜合結果中，本土有機物質對總輸入的貢獻與河流級序正相關（Webster和Meyer 1997）。乾旱地區溪流是一個例外，因為它們對陽光開放並且接收很少有樹葉等有機物的垃圾輸入。（Webster and Meyer 1997）。

流入初級生產通常主導沙漠和南極溪流的有機物收支。(Minshall 1978, Fisher et al. 1982, Jones et al. 1997) (McKnight and Tate 1997)

亞利桑那州梧桐溪的初級產量足夠高，大大超過了群落呼吸(表12.3)；超額部分由藻類生物量的累積和下游輸出佔比。在南極洲麥克默多乾谷的融水溪流中，主要由絲狀藍藻組成的藻墊的初級生產是唯一的碳源；不出所料，在沒有陸地植被的土地上，異體輸入為零。儘管在許多河流類型中，本土生產可能較低，但Minshall (1978)認為，流入初級生產的作用被低估了。

在許多例子中，光合淨生產量(NPP)超過了凋落物輸入量(表12.4)，並且根據森林冠層的發育，其相對重要性有相當明顯的變化。

為大河段建造的有機物收支研究還很少。Bayley (1989) 為 Solimo.es河(亞馬遜河上游支流)的187公里河段(最大淹沒面積為5330平方公里)構建了碳收支估算，這顯然是近似的。研究表明，總氮供應量中只有一小部分來自上游的物質運輸(<1%)，或河流浮游植物(5.4%)和附著在水生植物上的附著藻類(1.5%)的初級生產。沿岸地區和洪泛區水生和陸地水生植物的產量，以及淹沒森林的凋落物投入，合計約佔碳產量的90%，因此河流-洪泛區的相互作用似乎比河道內的事件具有更大的影響。Orinoco河洪泛區的調查結果類似：森林凋落物佔總碳源的27%，水生植物佔68%，浮游植物和附著藻類生產的投入僅佔2% (Lewis et al. 2001)。在喬治亞州的一條六級序黑水河中，河道GPP僅佔總投入的五分之一左右，其中主要由洪泛區有機物組成，這些有機物質起源於寬達1-2公里的廣闊河岸沼澤(Meyer和Edwards 1990)。*黑水河(Blackwater river) 緩慢移動的河道流經森林沼澤或濕地。當植物腐爛時，單寧會浸入水中，形成透明的酸性水，其顏色很深，類似於紅褐色。

來自六個不同生物群落的36個有機物收支的綜合揭示了與景觀控制相關的不同趨勢(Webster和Meyer 1997)。主要收支組成部分的主成分分析沿第一軸對流進行分類，與垃圾和物料清單呈正相關，與初級生產呈負相關；第二個軸與顆粒有機物和溶解有機物濃度密切相關，因此有機物傳輸(圖12.11)。圖12.11右下方的山間小溪流聚集在一起，具有凋落物量和底棲有機物高、GPP低的特點。低地溪流的有機物濃度要高得多，因此運輸量更大，乾旱地區溪流落在第一軸的另一端，GPP高，墊料和BOM低。因此，氣候、陸地生物群落和沿海拔梯度的位置可以看作是對河流有機物收支的重要潛在控制。*整體的碳同化作用稱為總初級生產量(GPP；gross primary productivity)

有機物動態的收支方法提供的資訊量很大，但必須承認其局限性。缺少描述的術語。特別是溶解有機物來源、洪泛區的顆粒有機物輸入以及顆粒有機物的暴雨傳輸。輸入，輸出和存儲可能因年份而異，但由於溫泉所涉及的部分，有機物收支通常僅估計為1，或與多年數據拼湊在一起。在對位於不同生物群系的的不同大小河流的23種有機物收支的比較中，只有一個處於穩定狀態(Cummins et al. 1983)。儲存有機物的大量累積發生在14個收支中，而其餘8

個收支的輸出超過了輸入。Webster和Meyer（1997）報告的17個溪流的投入產出平衡包括產出大大超過投入的幾個情況。這些作者認為，輸出不太可能高於年度收支中的投入，並認為低估地下水和洪泛區的投入可能是造成不平衡的原因。此外，火災、暴雨和伐木等可能不經常發生的干擾的年際變化對生態系統動態很重要，它們不太可能被納入1年的“推算模型”。

例如，在Coweeta溪流中進行的7年研究中，細有機物的輸出變化了四倍（Wallace et al. 1997），Triska等人（1983）在俄勒岡州的溪流中發現了2年的類似範圍。理想情況下，任何生態系統收支都應置於歷史背景下，以便捕捉加工、儲存和輸出方面的變化。

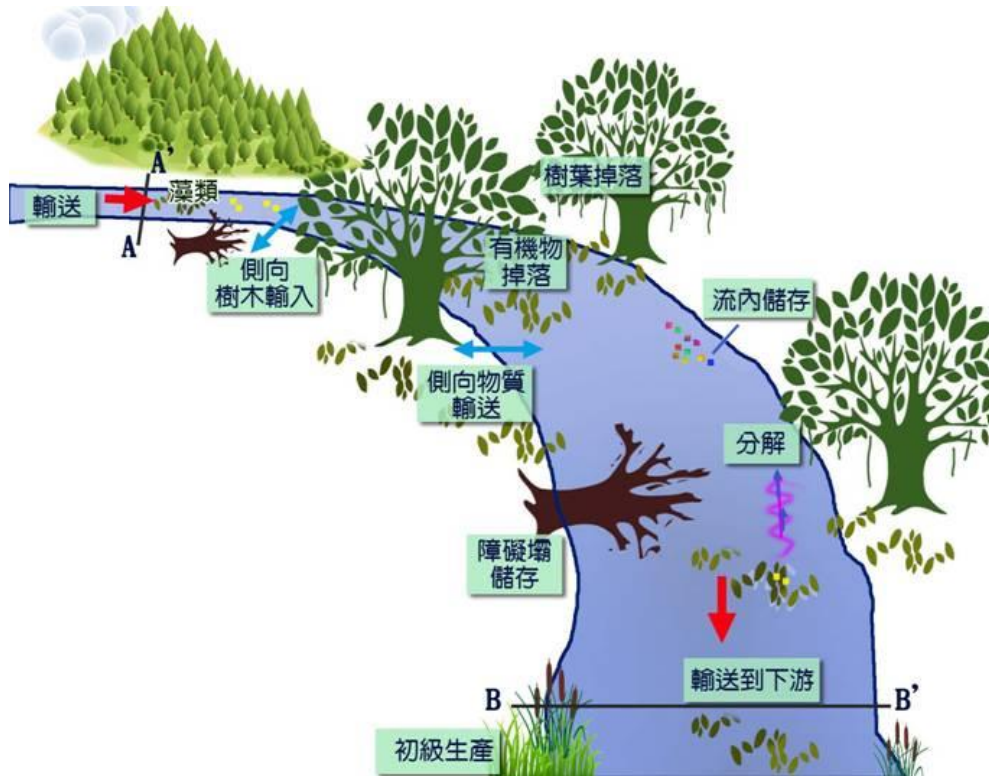


圖12.10 由河流斷面AA'和BB'定義的森林溪流段的有機物輸入，輸出和固定存量。
(摘自Minshall1996。)

表 12.2 在新罕布什爾州哈伯德布魯克實驗林中的 Bear Brook 的有機物收支。熊溪為二級序河流，流域面積為 132 公頃，水域面積為 6377 平方米。(Findlay 1997)。

有機物參數	
輸入(g AFDM/ m ² /年	
初級生產總值	3.5
凋落物和橫向岸側輸入	594
地下水 DOM	95
常態植物生產量	
木材> 1mm	530
CBOM> 1mm(不包括木材)	610
FPOM <1mm	53
產出	
自養呼吸(g m ² /年	1.75
異養呼吸(g m ² /年)	101
顆粒運輸(kg/年)	1700
溶解運輸(kg/年)	514

表12.3 亞利桑那州梧桐溪的有機物收支。Sycamore Creek是一條5級序河，集水面積為50,500公頃，流床面積為33.1 m²。收支是基於 (Jones, 1997)的研究。

有機物參數	
輸入(g AFDM/ m ² /年	
初級生產總值	1888
凋落物	16.5
橫向岸側輸入	3.1
常態植物生產量	
CBOM> 1mm(不包括木材)	5.2
BOM(不包含樹葉與木頭)	104
FPOM <1mm	39
產出	
自養呼吸(g m ² /年	944
異養呼吸(g m ² /年)	372
顆粒運輸(kg/年)	11900
溶解運輸(kg/年)	506000

表12.4 在一些春季和河流研究中，來自淨初級生產(NPP)和凋落物的能量輸入的比較。這裡不考慮其他投入(例如：地下水、上游的運輸)。(摘自Peters et al.1986年，Minshall之後的1986年)。

河流	能量輸入 (g C/m ² /年)		
	本地 NPP	異物輸入	參考
新罕布什爾州 Bear Brook	0.6	251	Fisher and Likens
阿拉斯加庫 Kuparuk River	13	100–300	Peterson et al. (1986)
麻州 Root Spring	73	261	Teal (1957)
北卡州 New Hope Creek	73	238	Hall (1972)
麻州 Fort River	169	213	Fisher (1977)
愛荷華州 Cone Spring	119	70	Tilly (1968)
ID 1 號的深溪	206	0.2	Minshall(1978)
ID 2 號的深溪	368	7	Minshall(1978)
ID 3 號的深溪	761	1.1	Minshall(1978)
英國泰晤士河	667	16	Mann et al. (1970)
佛州 Silver Springs,	981	54	Odum (1957)
加州 Tecopa Bore,	1229	0	Naiman (1976)

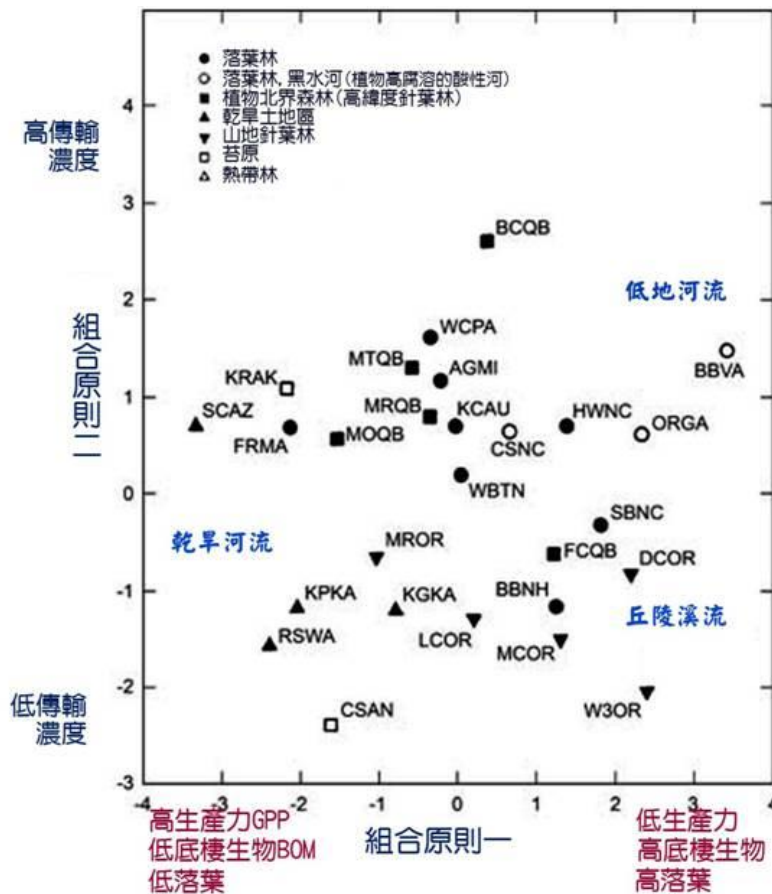


圖12.11 對來自六個生物群落的25條河流能量收支進行的主成分分析表明，乾旱的河流，小山脈的河流和低地的河流沿著由能量輸入，底棲有機質(BOM)和有機質的傳輸速率確定的軸分開。請參閱文本以獲取進一步說明。

12.4.2 P/R 比(總產量與群落總呼吸量)

總初級生產量(GPP)與生態系統總呼吸的比率，即P/R比率，長期以來一直被用作河流內初級生產者確定的能量與陸地植物生產產生的異質有機物的相對重要性的簡單指標。兩個極端的河流生態系統通常被稱為自養，這意味著能量是通過內流光合作用提供的，而異養的新陳代謝是基於輸入死亡有機物和微生物生產的利用。根據一些解釋，當 $P/R > 1$ 時，生態系統主要由本土生產作為主要支撐。

當 $P/R < 1$ 時，呼吸超過生產，河流生態系統依賴於在河流外合成的有機物（Fisher and Likens 1973）。本土基礎資源與異質基礎資源在支援生態系統總呼吸方面的相對重要性是河流代謝的關鍵問題。有充分的證據表明，這種平衡隨著溪流的大小和樹蔭陰影而變化，並且隨著往下游的發展，人們普遍預期從異養到自養的更大作用的代謝轉變（圖1.7）。雖然一般概念具有有效性，但對

P/R比率的解釋更為複雜，P/R=1可能不是一個合適的過渡值（Rosenfeld and Mackay 1987，Meyer 1989）。

使用P/R=1作為代謝過渡值的問題可以用一個完全本土系統的簡單例子來說明，其中唯一的能量供應是流入的初級生產，所有生產都被消耗並因此呼吸。這樣的系統將有其P/R=1，並完全依賴於本土生產。正如Minshall（1978）指出的那樣，如果少量的異體物質進入這個系統，其P/R將下降，即使生態系統呼吸幾乎完全是由於本土生產。

核心問題是，通過生態系統呼吸來衡量的河流代謝是主要取決於河流內部產生的能量，還是取決於從外部輸入的能量。由於下面解釋的原因， $P/R < 0.5$ 表示一個強烈依賴異位碳源輸入的社區（Meyer 1989）。 $P/R > 1$ 表示高度自養生態系統，其過剩產量必須輸出到下游或存儲在河道中。過渡 P/R 的值介於兩者之間。

為了更好地理解解釋P/R比率的困難，回想一下R是生態系統的總呼吸，它是自養生物（ R_A ）和異養生物（ R_H ）呼吸的總和。 R_A 通常被認為是GPP的40-50%（Likens 1975），並且 $NPP = 0.556 \times GPP$ 的關係經常被用於將GPP轉換為NPP的概算（Webster et al. 1995）。然而，由於藻類的支持組織很少，它們的呼吸可能接近GPP的25%（Geider and Osborne 1989），因此NPP將佔GPP的更大比例。 R_H 可以進一步分解為由自養產生支援的呼吸和由異體源支援的呼吸。以 R_H 的較大比例為準，是自體養與異養的真實衡量標準。不幸的是，我們無法單獨測量生態系統呼吸的這些組成部分，它們在廣泛使用的晝夜氧濃度曲線方法中組合在一起。

作為進一步的提示，不可能確定本地原生源與異地源支援生態系統呼吸的多少部分，也不可能確定有多少是由於微生物呼吸的碳與通過無脊椎動物和魚類的能量流。因此，微生物可能從本土和異體來源獲得能量，而後生動物主要來自本土來源（Thorp and DeLong 1994，2002）。這種推理可能有助於解釋Bayley（1989）對里約 Solimo.es C通量的分析與針對食物鏈本身的其他研究之間的驚人差異，該分析顯示大多數碳來自水生和洪泛區水生植物的碎屑。對魚類組織和各種植物中C（ ^{13}C ）穩定同位素的分析表明，支援大量碎屑魚類（Characiformes）的食物鏈始於浮游植物，而不是預期的水生植物碎屑（Araujo-Lima et al. 1986）。在奧里諾科洪泛區，浮游植物和附著的微藻再次成為魚類和水生無脊椎動物C的主要來源，儘管水生植物和陸地垃圾的豐度更高（Hamilton et al. 1992，Lewis et al. 2001）。*後生動物指細菌、海綿(多孔門)之外的動物。

儘管應謹慎解釋P/R比值，特別是對於表明自身養和異養之間代謝轉變的值，但它仍然是一個有用的比較指標。McTammany等人（2003）在對北卡羅來納州小田納西河從Coweeta的源頭溪流到六級序河流的縱向研究中，記錄了基於單站晝夜氧氣曲線的P/R和NEP的下游增加（圖12.12）。通過估計所有四個

地點的C收支並校正RA，作者得出結論，溪流的代謝轉變發生在 $P/R=0.78$ 處，並且位於其源頭下方52公里的位置。請注意，這個過渡點是針對生態系統新陳代謝的；對於主要由自養生產支援的宏觀消費者的二次生產，過渡可能發生在更上游的位置。

相對於R的下游P增加是森林溪流上游的常見發現（Naiman 1982，McTammany et al. 2003）。

這一點很明顯，儘管存在局部差異，但從位於不同生物群落的四條河流中確定的每日GPP，R和NEP來看（圖12.13）。每個溪流系統都位於一個相對未受干擾的集水區，其最上層的採樣點是森林源頭，其最下層的採樣點是相對未受干擾的最大河流採樣點（高達七級序）。

俄勒岡州的地點降水豐富，主要是冬季降雨，並支援茂密的針葉林。愛達荷州的遺址位於落磯山脈北部的寒冷乾旱地區，那裡的森林覆蓋率低於其他生物群落，逕流以冬季積雪融化為主。針葉林和零星落葉樹種分佈在高海拔地區，鼠尾草和草叢植被分佈在低海拔地區。密西根州和賓州的溪流採樣點位於東部落葉生物群落中，降水和逕流的季節性不如西部任何一個採樣點明顯（Minshall et al. 1983）。所有地點的NEP在上游均呈負值，下游自養的相對重要性增加，並隨生物群落植被的變化而變化。在源頭沒有森林的景觀環境中，包括起源於高山草甸（Minshall 1978）以及草原和牧場溪流（Wiley et al. 1990，Young和Huryn，1996），由於源頭初級產量高，縱向模式可能不明顯。

生態系統間P和R的比較強化了有機質收支的發現，即陸地植被和陰影的差異深刻影響了本土和異源輸入對河流代謝的重要性（表12.5）。NEP在位於北美不同生物群落的八個低級序溪流中的六個為負值（Mulholland et al. 2001）。八條溪流中有六條被森林覆蓋，所以這個結果並不奇怪。Webster and Meyer（1997）的35條溪流，六組生物群落，跨系統比較的P/R比率範圍從0到1.66，平均為0.69。考慮到從異種到本土的轉變發生在 $P/R < 1$ ，並且近一半的流具有 $P/R > 1$ ，因此在該數據集中，流入初級生產的重要性是值得注意的，也許令人驚訝。隨著河流規模的增加，河流初級生產的重要性越來越高，與河流級序呈正相關（圖12.14），魁北克和俄勒岡州的河流系統尤其明顯，這兩個地區的河流系統有多個採樣點跨越一系列河流大小。另請注意，沙漠溪流的GPP很高，凋落物輸入很少，這反映了它們在非生產性景觀中的無樹蔭陰影狀況；相比之下，美國東南部的黑水溪流的P/R低於整體數據集的預期，這些是濃密的樹蔭陰影的系統，接收高樹葉碎屑和洪泛區有機物輸入。

除了河流大小和陸地環境外，生態系統的新陳代謝可能隨水文干擾和河道滯留而變化，因為這些影響有機物儲存，從而影響底棲呼吸。

頻繁的水文干擾可能通過從溪床礫石表面沖刷附著藻層和生物膜來影響溪流代謝，在更極端的情況下，通過河床礫石運輸和倒置。瑞士河六級序礫石床

447天的生態系統代謝觀察，使用單站氧氣曲線測量，顯示出由於礫石河床移動的波動而產生強烈的影響（Uehlinger和Naegeli 1998）。緊接著，初級生產和生態系統呼吸都下降，由於生產受到的影響最大，P/R率也下降。初級生產在夏季比在冬季恢復得更快，而呼吸恢復顯示出較少的季節性依賴性。與初級生產相比，呼吸作用受刺激的影響可能較小，因為河床內有機物的異養加工可能比床表面的自養活動受到的影響更小。因此，沖刷的深度、河床內有機物儲存量和干擾程度將決定生態系統新陳代謝改變的程度。

雖然最初具有破壞性，但隨著洪水的消退，有機物可能會沉積在沉積物中，因此對生態系統呼吸的影響可能是短暫的。光、營養和其他有利於藻類生長的因素當然會影響自養群落恢復的速度。

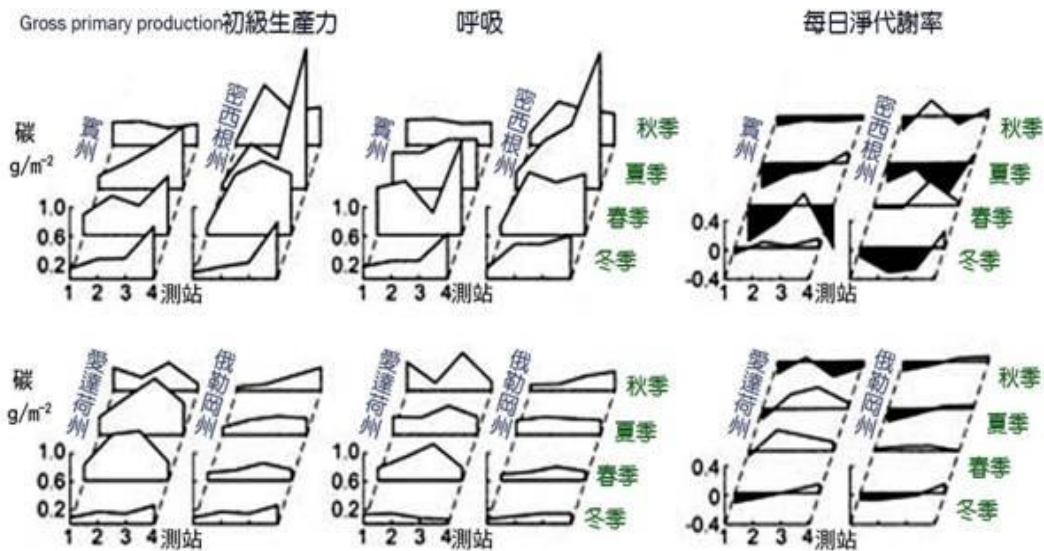


圖12.13 在包含底棲生物的底棲腔室中，基於24小時的測量值，得出的總初級生產力 (GPP)，呼吸(R)和生態系統淨生產力(NEP)的速率。每個季節在每個區域研究了四個站點(最高的1個；最低的4個)。注意季節性和區域差異，以及下游站點NEP升高的總體趨勢。(Reproduced from Minshall et al. 1983.)

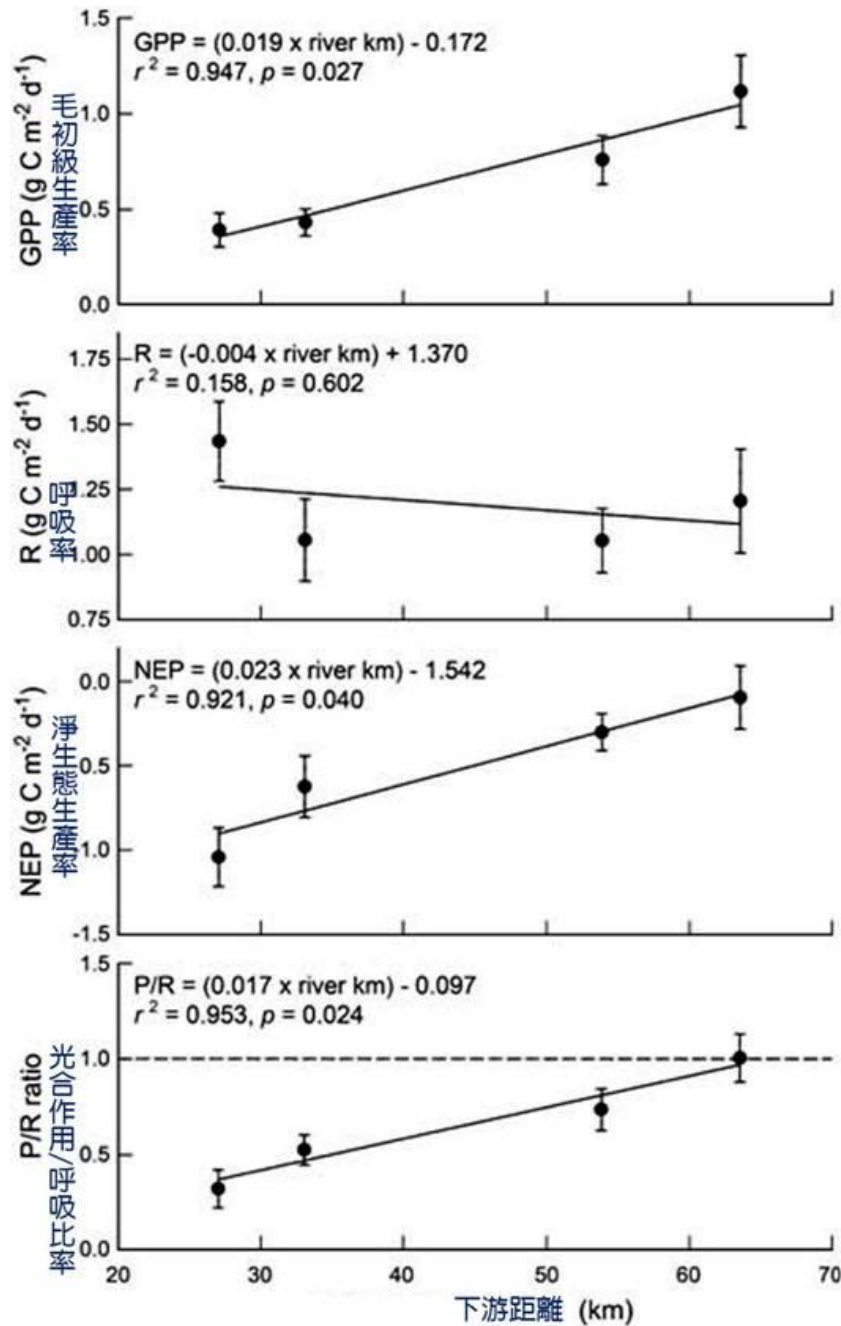


圖12.12初級總產值(GPP)，呼吸(R)，生態系統淨產量(NEP)和P / R比率之間的關係，該比率是從森林源頭水流到北卡羅來納州小田納西河六階站點下游的距離。值是平均值($\pm 1SE$)。虛線表示 $P/R=1$ 。(Reproduced from McTammany et al 2003.)

表 12.5 來自各種流研究的總初級生產力(GPP)，呼吸(R)和 P / R 值，以 g O₂/m²/天。(從 Edwards 和 Meyer 1986 年修改。)

River	Sampling period	GPP	R	P/R	Reference
Silver Springs, FL	Winter	8-35	2.8-5.0	2.9-7.0	Odum (1957)
Blue River, OK	Annual	3.0-21.5	7.7-12.6	0.39-1.67	Duffer and Dorris (1966)
River Ivel, United Kingdom	Summer	9.6	8.5	1.1	Edwards and Owens (1962a)
Truckee River, NV	August	8.1-9.5	11.4	0.83	Thomas and O'Connell (1966)
Buffalo Creek, PA	August	5.6	2.2	2.6	McDiffet et al. (1972)
Sycamore Creek, AZ	Summer	8.5	5.1	1.7	Busch and Fisher (1981)
Madison River, WY	Summer	4.8	1.6	3.0	Wright and Mills (1967)
New Hope Creek, NC	Annual	0.8	1.3	0.7	Hall (1972)
Fort River, MA	Annual	1.8	3.7	0.5	Fisher and Carpenter (1976)
Bear Brook, NH	Annual	0.01	1.5	0.01	Fisher and Likens (1973)
McKenzie River, OR	Annual	0.4-0.9	0.02-0.07 ^a		Naiman and Sedell (1980)
Bayou Chevreuil, LA	Annual	2.1	2.7	0.7	Day et al. (1977)
Salmon River, ID	Annual	0.54-2.53	0.34-1.73 ^a		Bott et al. (1985)
Kalamazoo River, MI	Annual	0.13-6.39	0.55-5.79 ^a		Bott et al. (1985)
White Clay Creek, PA	Annual	0.46-2.65	0.64-3.81 ^a		Bott et al. (1985)
La Trobe River, Australia	Annual	0.15-1.90	2.97-4.61	0.05-0.50	Chessman (1985)
Ogeechee River, GA	Annual	2.2	6.7	0.3 ^b	Edwards and Meyer (1987)

a. 有關P/R值的季節性趨勢，請參見圖12.13。 b. 季節性數據顯示全年P/R < 0.5

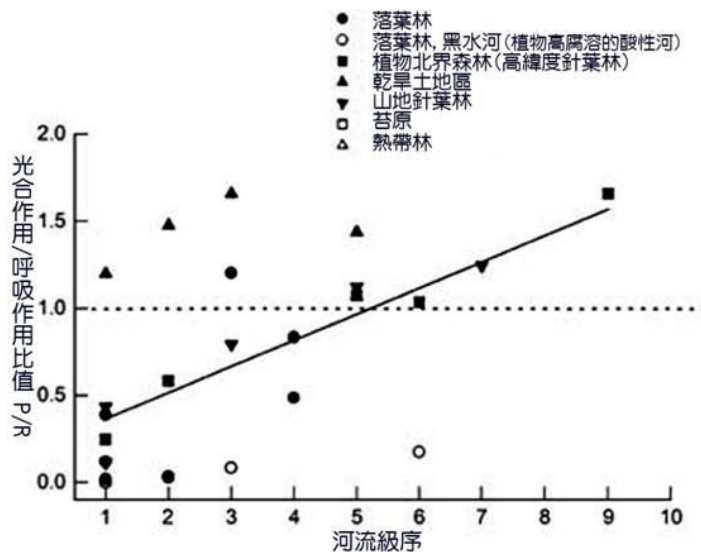


圖12.14 六個生物群落中29條流的P/R比與流序。乾旱區的水流遠低於趨勢線，低梯度的黑水流遠低於趨勢線。(Reproduced from Webster and Meyer 1997.)

12.4.3 河流生態系統效率

河流生態系統效率量化了河流中某個區域單位的所有能量輸入轉化為二氧化碳與向下游輸出的程度。原則上，人們可以測量所有投入和總呼吸速率，如果對包括其源頭在內的整個集水區進行，這將是一個適當的措施。對於任何可能達到幾百米的河流，這種計算都是不合適的，因為從上游輸入和下游輸出的材料數量。

由於有機物傳輸是流中的主要過程，因此估計碳原子的傳播時間或距離是一種有用的比較措施。碳螺旋長度包括兩個組成部分：吸收長度，即在被生物群固定之前以溶解的無機形式行進的距離；和周轉長度，即有機形式的碳原子在通過代謝過程完全轉化為二氧化碳之前行進的距離。這些術語也用於養分吸收和隨後的礦化或釋放（見圖1.6和等式11.5）。周轉長度是衡量生態系統效率的指標，可以通過下游碳通量除以生態系統呼吸來估計（Newbold et al. 1982年b, Newbold 1992）。

不同類型顆粒有機物的周轉長度（ S_p ）是根據平均顆粒速度（ V_p ）除以破碎分解率（ k ）： S_p 估算的。

$$S_p = \frac{V_p}{k} \quad (12.1)$$

這表示粒子在進入下一個有機物池之前行進的距離（粗有機物CPOM成為細有機物FPOM，或細有機物FPOM成為溶解有機物DOM）。細有機物FPOM的分解率 k 是根據其在實驗室中的呼吸速率估計的。 V_p 可以計算為：

$$V_p = \frac{S_w}{T_t + \frac{S_w}{V_w}}, \quad (12.2)$$

其中 S_w 是粒子在水中行進的距離， T_t 是周轉時間或粒子在河床上停留的時間， V_w 是水流速度。

Webster等人（1999）在綜合北卡羅來納州Coweeta森林小溪流分解和運輸的許多研究中，比較了四個主要類別有機物的生物周轉時間（也包括物理和化學分解）和運輸距離。分解率從樹幹（需要6年以上分解）到葉子（需要幾個月分解）不等，並且細顆粒有機物的分解也需一年以上。儘管由於許多原因，這些估計是短期的，但結果是合理的：運輸率高於樹幹，樹葉和細有機物的分解率。顆粒周轉長度估計分別為0.15、0.11和42公里。Newbold等人（2005）計算了愛達荷州河流中兩個細有機物FPOM大小類別的周轉長度分別為38公里和59公里。

一些研究表明，周轉長度與水流速度和排放呈正相關。在德國Spree河，與自由流動河段（60公里）相比，在蓄水河段（39公里）觀察到底棲有機物的周轉長度更短，這表明較低的水流速度提高了有機物的使用效率（圖12.15）

（Wanner et al. 2002）。Webster和Meyer（1997）的綜合報告發現排放與周轉長度之間存在顯著相關性，這意味著小溪流在利用有機物方面更有效。Webster等人（1995）注意到美國東部溪流中碳周轉長度的下游增加，這與下游溶解和顆粒碳濃度以及排放物的增加有關（Webster et al. 1995）。在紐西蘭的Taieri河，有機碳周轉長度在10至98公里之間，下游的數值較高，排放量也較高（Young和Huryn 1997）。在愛達荷州的蛇河，周轉長度在11至108公里之間，與水流速度的模式有關（Thomas et al. 2005）。

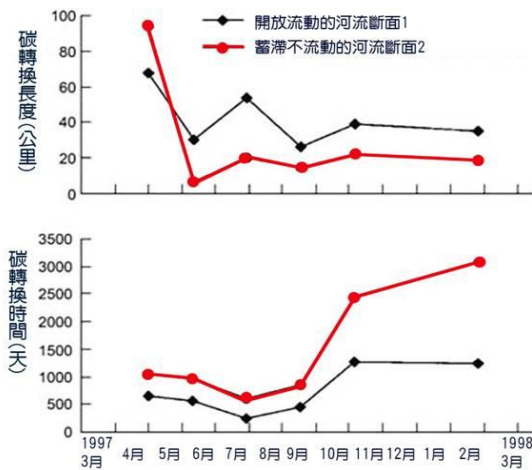


圖12.15 德國Spree河自由流動和蓄水段的有機碳周轉長度和周轉時間的時間變化。(摘自Wanner et al.2002。)

12.4.4 有機物的最終結果

進入溪流和河流河道的有機物可以在河岸上儲存一段時間，並通過埋藏在河道內，但最終會輸出到下游生態系統或通過生物群礦化為二氧化碳。

輸出是大量有機物的最終結果。據估計，每年有 4×10^{14} 克有機碳，約佔陸地NPP的1%，每年由河流帶入海洋（Meybeck 1981，Schlesinger and Melack 1981）。此導出包含大致相等數量的顆粒有機碳和溶解有機碳。

目前的估計是，進入世界河流的25%的碳在系統內處理，25%作為沉積物顆粒有機碳儲存，50%被輸送到海洋（Meybeck 1982，Mulholland and Watts 1982，Thurman 1985）。

以有機物的異位輸入為主的溪流上游顯然在處理這種材料方面效率低下，通常輸出的比代謝的多（Webster and Meyer 1997）。從本章前面報告的傳輸距離估計中可以明顯看出，作為難溶性細有機物和溶解有機物輸出的材料比代謝為二氧化碳的材料要多。然而，這種起源於陸地的有機物的最終最終結果不太確定，因為化學證據表明，它在到達海洋之前正在大陸邊緣、河流三角洲以及河流下游分解（Hedges et al. 1994）。再加上一些大河下游溶解有機碳濃度的下游下降，以及低地河流中二氧化碳水的過飽和度的普遍發現（Cole和Caraco，2001），利用而不是輸出可能在大河下游佔主導地位。

12.5 小結

有機碳的來源以及植物生態系統的能量來源包括藻類和水生植物的本土生產，以及陸地初級生產中死亡有機物的異體輸入。對河流生態系統新陳代謝的研究解決了兩個核心問題：（1）內部與外部能源的相對大小，包括它們沿河

流長度和景觀環境的變化；（2）河流生態系統在代謝這些能源供應方面的效率與輸出到下游生態系統和可能的海洋的效率。主要方法包括將GPP與生態系統呼吸進行比較，估計所有投入和輸出的品質平衡，以及衡量有機碳的利用效率。

有機碳收支基於對河道範圍內的所有投入、存量和損失的估計，或者理想情況域，儘管後者僅適用於溪流上游。

收支研究表明，氣候和陸地生物群落對異體與本土輸入的相對量級具有壓倒性的重要性。來自陸地初級生產的粗有機物、細有機物和溶解有機物的輸入通常在小型森林溪流中主導能源供應，其中藻類初級生產往往受到光照限制，但在接收足夠光的開放地點，初級生產更為重要。因此，縱向位置和景觀環境決定了有機碳來源對河流生態系統的相對大小。

乾旱地和草原溪流相對於碎屑投入具有較高的初級產量，森林溪流則相反，高度依賴外部能量輸入，低地溪流在運輸中具有大量的溶解有機碳和顆粒有機碳(POC)。

GPP與生態系統呼吸之間的關係，用P/R比或NEP表示，表明生態系統是依賴於內部生產還是需要有機物補貼來維持呼吸。只要GPP相對於生態系統呼吸作用較低，溪流顯然依賴於來自相鄰陸地生態系統或上游來源的外部能量輸入。P超過R的河流生態系統可能會將有機物輸出到下游地區。儘管 $P/R < 1$ 經常被用來表示依賴於由異體物質分解推動的微生物產生的河流生態系統，但河流代謝同樣依賴於本土和異體生產的過渡值可能介於0.5和1之間。代謝轉變的數值很難確定，因為生態系統呼吸包括異養生物和自養生物的活動。儘管如此，P/R和NEP都顯示出縱向和景觀位置的影響，在森林源頭下游增加，在森林地區表現出低值，在乾旱地區和其他無樹蔭開放地區表現出高價值。

河流生態系統在礦化有機碳輸入方面效率相對較低，處理速率與運輸速率、產出與投入以及碳周轉長度的比較表明瞭這一點。在全球範圍內，河流將大量有機碳從陸地初級生產輸出到下游地區和海洋。低級序溪流無疑是低效的，輸出大量的細有機物和溶解有機物。大河流在運輸中也有大量的顆粒有機物和溶解有機物，但大河流下游溶解有機碳濃度的下降及其與二氧化碳的過飽和提供了大量代謝活動的證據，表明在河流的下游末端附近發生了顯著的礦化。