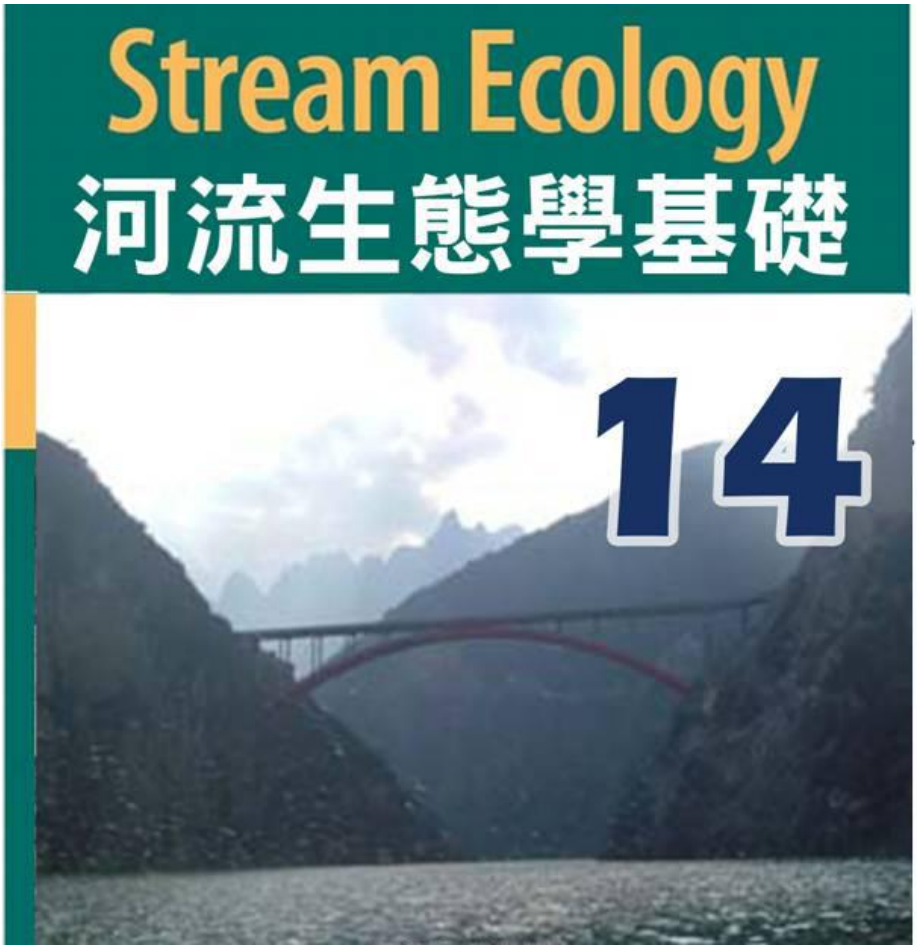

河流生態學 十四

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

第十四章 河流生態學的基礎

從事流水研究的生態學家開發了許多概念模型，其目的是綜合經驗資訊，描述河流生態系統在其巨大自然變化範圍內的結構，功能和過程。這些模型在組織看似獨特的案例研究集合方面具有重要價值，可以基於統一原則進行更廣泛的理解。他們從預測新環境中的結果和解釋在不同景觀和氣候環境中觀察到的差異的能力中獲得力量和接受度。模型偶爾被證明是不充分的，但例外也可以通過揭示所需的擴展來加強模型。

希望探索目前影響我們對溪流和河流思考的所有模型的學生將受益於Minshall et al. (1983), Statzner and Higler (1985), Junk et al. (1989), Petts (1984) Townsend et al. (1994), Poff et al. (1997), Lorenz et al. 1997, Lake (2000), Galat and Zweimu¨ller (2001), Poole (2002), Ward et al. (2002), Weins (2002), Benda et al. (2004), and Thorp et al. (2006)的研究。特別是兩個模型，河流連續體概念（Vannote et al. 1980）和養分螺旋（Newbold et al. 1982a），對這一代河流生態學家特別有影響。最近，生態學家和地貌學家之間的合作重新注入了河流網絡既是異質的又是分層的長期認識，導致對空間不同單元的偶發連通性的更明確表述，因此更加瞭解沿連續體的不連續性（Poole 2002， Ward et al. 2002， Thorp et al. 2006）。通過水文和地貌研究的貢獻以及景觀生態學的概念（Weins 2002），擴大了時間和空間尺度的觀點，極大地有利於溪流生態學。在延伸到細胞和分子過程的較小尺度上，使用同位素和微生物生態學工具的新方法有望迅速推進我們對潛在機制的理解（Zak et al. 2006）。也許目前在上述作者討論的概念模型中沒有充分捕捉到，我們在微生物和分子尺度上理解功能關係的能力的進步可能會在未來幾十年推動洛蒂生態學的許多進步。

今天的學生有令人羨慕的機會來觀察河流生態學的未來發展，我們毫不懷疑未來幾十年將像最近幾十年一樣令人興奮。最後，我們提供了未來將賴以發展的基本原則的簡短清單。學生可以通過查閱其中引用的論文來獲得不同的觀點。

14.1 空間框架

河道的樹枝狀結構反映在網絡位置和河流級序上（圖1.2），較小棲地單元在較大單元內的分層嵌套（圖1.3），以及水從源頭到海洋的單向流動所施加的縱向梯度，為河流系統建立了大規模的空間階段。隨著河流系統從其侵蝕上游沿其長度過渡到其間歇性侵蝕和沉積的中游，然後到其沉積下游（Schumm 1977），沉積物的大小和供應以及河流功率的變化（圖3.13）導致渠道結構可預測地變化。與縱軸一樣重要的是，河流當然是三維系統（圖1.1），其中沿橫向和垂直軸的交換起著至關重要的作用（Ward 1989）。

河流通常被概念化為流水的連續體，但在許多地區，河流會週期性地被湖泊水庫水中斷。水壩和水庫的影響有據可查（第13.2.1.1節），包括棲地破碎化、流動和熱狀態的變化以及沉積物、養分和有機物運輸的改變。大壩的影響最終會消散，儘管通常不會持續幾十公里。由於許多河流有多個水壩，它們在河流連續體中反覆斷裂，被描述為連續不連續概念（Ward and Stanford 1983）。每個大壩下游河流的恢復取決於大壩的大小、沿河網的位置、支流輸入和其他因素。

就歷史上與廣泛的洪泛平原相連的河流而言，水壩和堤壩可能會永久切斷橫向連接（Ward和Stanford 1995），導致關鍵生態系統功能的喪失。

河流生態學對沿河道出現串列湖泊水庫造成的縱向自然中斷影響的關注較少。

相對於大壩，湖泊水庫可能對分散、流量和溫度產生適度的影響，但對運輸中的懸浮和溶解物質有相當大的影響。對散佈在阿拉斯加北坡河段中的一系列小湖泊的研究發現，溪流向湖泊輸出大部分離子和溶解的營養物質，而湖泊向溪流輸出溶解的有機碳(C)（Kling et al. 2000，Larson et al. 2007）。一般而言，預計湖泊水庫會因沉降而保留顆粒物，因生物利用而保留營養物質，但迄今為止的結果表明，各湖鏈的模式差異很大（Soranno et al. 1999）。湖泊水庫沿河流連續體的位置也會影響湖泊化學；集水區較高的湖泊往往以降水為主，而景觀較低的湖泊則獲得更多的地下水輸入（Soranno et al. 1999）。

雖然河流確實是一個連續體，但湖泊水庫和深潭區以及支流輸入和地形的突然變化都可能導致沿河流長度的關鍵變數的不連續變化。

水陸邊界的橫向連通性是河流系統的一個重要但有些被忽視的方面，部分原因是強調小溪而不是大河，部分原因是發達地區的低地河流已經發生了廣泛的變化。雖然河流-洪泛平原的相互作用不限於任何大小或地區的河流，但具有年度洪水週期、流經低窪地形且基本上不受管制的大型熱帶河流，提供了極好的案例研究。洪水期包括橫向淹沒的不同階段、河流和洪泛區混合水的流過以及排水，可以持續數月，並且在時間和持續時間上具有高度可預測性（圖14.1）。在其他河流系統中，包括那些不在熱帶地區的河流系統，洪水的時間可能不太可預測，河流可能不會溢出河岸，因此效果更像是“流動脈衝”（Puckridge et al. 1988）。Tockner等人（2000）認為，洪泛區在溫帶河流的中上游可能更常見，那裡的洪水比低地熱帶河流更短，更難預測，但流量的擴張和收縮仍然起著重要的生態作用。

垂直連通性是河流的第三個重要空間維度。地下水沿著深淺的多條流路進入河道，這些流道隨降雨量、土壤濕度和季節而變化，並導致其化學成分（包括營養物質和溶解有機碳）具有獨特的特徵。 特別是在具有大量地下連通性的礫石床河流中，低流變區是第三個棲地維度，它擁有多種小型動物，並為魚類和無脊椎動物的卵提供相對安全的棲地。

沉積物中的條件對養分循環特別重要，因為它們在非生物吸收中的作用，特別是因為氧氣和有機物可用性不同的斑塊決定了氮（N）轉化的機會，這些機會影響氮在溪流中的使用方式以及可能從溪流中丟失的方式。

跨維度和空間尺度的整合，很明顯的，河流生態系統在空間上是複雜的，由其縱向梯度主導的分層網絡，但同時被湖泊、水壩、支流輸入和離散的棲息地類型而發生的階梯式變化（Poole 2002）。關鍵過程在不同的空間和時間尺度上運作，是不同學科的主題；然而，這些要素的整合對於充分理解河流生態系統的結構和功能至關重要（圖14.2）。此外，對河流生態系統物理結構的景觀限制將決定那些過程具有局部優勢。例如，當橫向連通性高時，河流系統將受到洪泛區相互作用的強烈影響，當垂直連通性高時，河流系統將受到與低流的相互作用的強烈影響，當橫向和垂直連通性都受到限制時，河流將受到上游過程以及湖泊和大壩中斷的強烈影響。

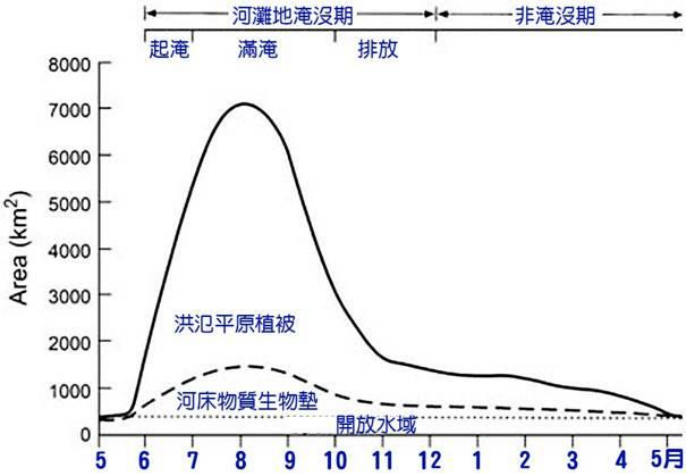

圖14.1 在整個水文循環中，被洪水淹沒的森林，大型植物和開放水域對Orinoco河洪氾區地區的貢獻。(摘自Lewis et al.2001

14. 2 群落組合由物種庫、棲地和物種相互作用決定

群落生態學文獻中充滿了解決該領域核心問題的概念和模型，即是什麼決定了當地物種的組成和相對豐度。在許多有爭議的議題中，區域進程與地方進程以及機會建立與機械驅動的社區集會的重要性仍然令人非常感興趣。一方面，認為溪流的生物組合僅由那些能夠到達特定位置並在其提供的棲息地中生存的物種組成（第10.3.2節）。許多物種在生態上扮演著相似的角色，機會決定了那個物種在任何特定時刻佔據主導地位。

另一方面，認為生物群落具有可重複的結構，這不僅是環境因素的結果，也是物種之間相互作用的結果，包括某些關鍵物種。多年來，研究人員強調以生態位關係和在封閉系統內運作的物種相互作用為中心的局部尺度過程，但興趣越來越多地轉向考慮區域物種庫，以及擴散和殖民化在連接地方與區域過程中的重要性。

元群落(metacommunity)的觀點是，在空間上分離的物種組合在不同的斑塊中發展，這些斑塊的環境條件可能相似，也可能不相似（Leibold et al. 2004）。元社區(Metacommunities)通過分散而連接起來，就像它們的個體種群一樣。儘管在許多方面與較舊的斑塊動力學觀點（Townsend 1989）相似，但元群落視角不僅在資源利用等典型維度上包含了物種之間的權衡，而且還包括本地資源利用和殖民成功之間的權衡。

河流環境在所有空間和時間尺度上都是異構的。單個棲息地斑塊通常在其環境條件上具有獨特性，包括水流、基質、溫度、有機物積累、生物膜等。許多物種在適應環境梯度特定條件的程度上會有所不同（圖5.5），並且由於存在多個環境梯度，沿環境梯度分類的物種可能在確定局部豐度方面發揮重要作用。河流環境也受到相當程度的時間不穩定的影響，特別是水文干擾，因此種群和群體的斑塊居住時間通常必須很短。在某些情況下，斑塊發展可能有一系列相當明確的階段，就像遭受偶發性山洪暴發的沙漠溪流一樣。在其他情況下，斑塊類型不斷變化的馬賽克圖像可能更合適，也許更典型的礫石床溪流。無論如何，很明顯，擴散和定殖對於物種和組合的長期存在很重要。

在特定環境中取得成功的物種，特別是那些變得非常豐富的物種必須具有使它們能夠擅長利用資源，避開敵人和抵抗壓力的特徵（Tilman 1982）。這在入侵物種的成功率參差不齊中也很明顯，其中大多數對接收社區的影響有限，相對較少的物種具有廣泛的影響（第13.2.2節）。在另一個極端，可能有一些物種之所以持續存在，主要是因為它們擅長在短暫的環境中定居。當英格蘭南部的兩個室外實驗通道被洪水淹沒並被允許殖民時，它們在1個月內積累了35個分類群（Ladle et al. 1985，Pinder 1985）。在第16天， 搖蚊蟲幾乎完全控制了該河段，到第37天，它幾乎消失了。值得注意的是，這是一個未被描述的物種，在一個搖蚊科(*Chironomidae*)相對很多的地區。

在少數幾個在許多地方佔主導地位的物種和迅速被取代的劣等競爭對手的極端之間，可能有許多物種在進入新環境的能力和一旦建立起來後的成功之間表現出權衡。

一個後果可能是隨著地點之間距離的增加，組合相似性下降，正如紐西蘭溪流的一項研究所報告的那樣，並歸因於分散的距離限制（Thompson和Townsend 2006）。

強調區域物種庫對地方社區集會的重要性（圖1.5）顯然與群落聚級的物理棲息地的等級觀點一致，由物種庫溪流網絡決定（圖1.3）。然而，儘管可視化一系列分層篩檢程式很有吸引力，但這一概念在很大程度上未經河流系統的測試，迄今為止最好的證據表明微棲地尺度的篩檢程式最具影響力（Lamouroux et al. 2004）。此外，作為強調區域物種庫和定殖動態作用的概念的對比，物種組合內的相互作用無疑可能很強（圖9.11和9.15）。要全面瞭解決定當地組合的力量，需要調用物種相互作用以及根據性狀和環境之間的匹配進行物種分類。這將受到少數物種的限制，這些物種由於其豐度或相互作用強度，改變了其他物種生存的機會。但是，在流水中，環境條件往往是短暫的，因此殖民和重建種群的能力幾乎總是河流組合的一個重要維度。

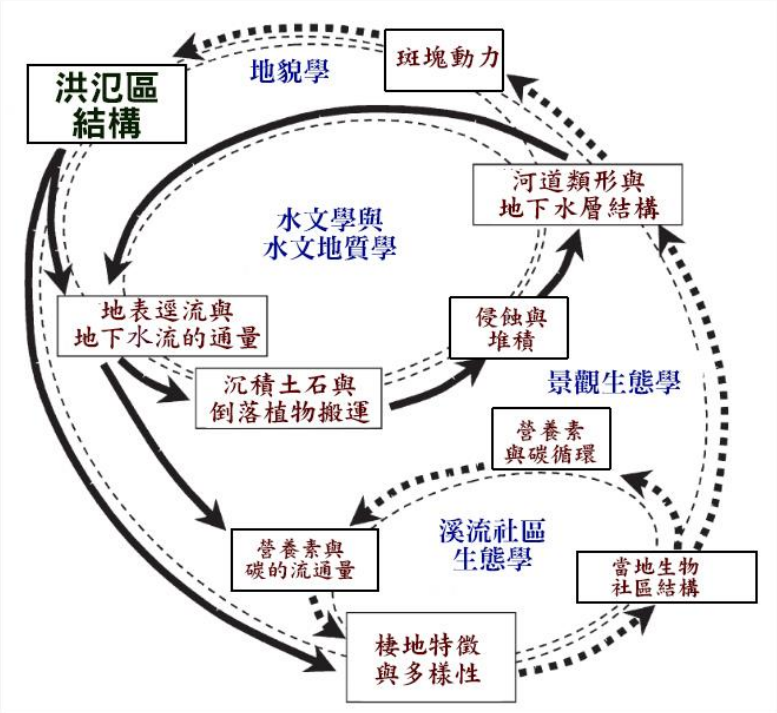

圖 14.2 發生在洪氾區的河流景觀中的動態過程的概念化。 粗黑體字表示大空間和長時間尺度，楷書文字表示精細空間和短時間尺度。 實線箭頭表示主要由物理過程驅動的聯繫，虛線箭頭表示生物地球化學相互作用。 細虛線橢圓表示主要由特定學科研究的反饋機制，每個橢圓內以細明體文字顯示(Reproduced from Poole 2002.)。

14. 3 河流是傳輸系統

河流將大量的水以及溶解和顆粒物質輸送到世界海洋。確實， 「河流是貫穿大陸廢棄物的排水溝（Leopold et al. 1964）。來自世界陸地的地表逕流平衡了降水過多與蒸散量之間的平衡（圖2.2），但按地區（表2.1）和時間（圖2.3）分佈非常不均勻。河流每年向海洋輸送約150億噸懸浮物質，以及約40億噸可溶解物質（Schlesinger 1997）。氣候、地質和地形的許多方面都會導致河流固體和溶解負荷的區域變化，而流量的波動是時間變化的主要原因（圖3.10）。由於流量在所有時間尺度上都不同，包括年度的、數十年的和百十年的時間尺度，河道在無休止的循環中形成和重塑，其中河流在河道形狀與侵蝕和沉積力之間尋求平衡，受水和沉積物供應以及海拔範圍設定的物理限制。

從生態學的角度來看，單向水流和運輸是獨特的河流特徵。水流通過多種途徑影響個體和種群的生長和生存（圖5.2），沖刷洪水會摧毀附著藻類和動物種群，導致系統動態受更新和喪失的偶發週期支配（圖10.8）。干擾頻率是影響組合結構的關鍵過程，就像一個開關，有利於一組生物而不是另一組生物，並通過防止優勢物種取代脆弱物種來促進整體多樣性（第10.3.3節）。許多魚類與無脊椎動物有意或無意地利用水流漂移到下游或河口攝食浮游生物與繁殖。

植物生態系統內有機質和養分的動態受到溪流和河流運輸能力的深刻影響。河流每年向海洋輸送約4億噸有機碳，由大致相等數量的顆粒和溶解有機碳組成（Meybeck 1981）。森林溪流上游就地處理粗顆粒有機物（CPOM），但在處理大

部分溶解有機物（DOM）和細顆粒有機物（FPOM）方面效率低下，因此輸出到下游生態系統的比代謝的更多（Webster和Meyer 1997）。湖泊，水庫和洪泛區可以儲存大量運輸的有機物，大河下游的微生物加工也可能很重要（Cole和Caraco 2001）。

養分主要以溶解的無機形式具有生物可利用性，當生物需求相對於養分供應較高且水文條件促進吸收時，它們的下游通過最有可能受到河流生態系統的影響。在大多數年份，新罕布夏州哈伯德布魯克實驗森林參考溪流每年硝酸鹽輸出的一半以上發生在春季融雪期間，從3月到5月，當時溪流和硝酸鹽濃度都很高（圖14.3）。同樣，新罕布什爾州河流的磷（P）循環平衡發現，一半的年度投入和三分之二的輸出發生在一年中的10天內（Meyer and Likens 1979）。然而，當生物可利用的N或P被添加到溪流範圍時，它被河床的生物群迅速固定，並且可以迅速進入所有營養級（第11.3.3.3節）。因此，在養分加工方面，溪流可以佔據連續體的兩端：高流量時的輸送量模式和低流量時的處理保留模式。充分瞭解溪流範圍內的養分保留性並將其擴展到網絡是水流非常感興趣的領域。

如果河流中的養分滯留對硝酸鹽下降有顯著貢獻。發生了幾十年，那麼森林和溪流中養分循環的研究將需要比迄今為止更好地整合。（圖 14.3）

Reach的研究令人信服地證明了吸收和轉化過程中溶解的無機氮在運輸過程中的衰減（Peterson，2001，Webster，2003），這補充了流域規模的硝酸鹽去除估計，可能是由於反硝化作用 (Alexander et al. 2000) 和沿整個流動路徑去除 N 的累積效應 (Seitzinger et al. 2002)。

然而，在我們更全面地了解保留在小溪流中的無機氮的最終命運，以及它是通過反硝化作用永久去除還是以顆粒有機形式輸出之前，河流網絡內過程對下游輸出的重要性仍未確定。

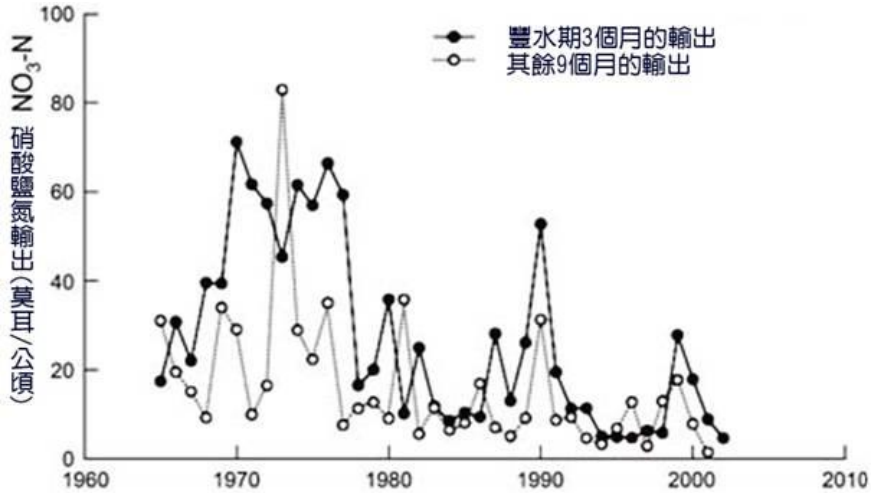

圖 14.3 春季硝酸鹽出口量(每公頃氮的量為硝酸鹽[NO_3-N]克)與 Hubbard Brook 試驗林參考溪流的其餘時間相比。還要注意硝酸鹽出口的長期下降。可能的解釋包括更大程度地保留在森林生態系統中，減少森林干擾以及增加溪流加工。(Reproduced from Bernhardt et al. 2005.)

14.4 初級生產和異質碎屑是河流生態系統的基礎資源

溪流食物網的基礎資源是初級生產者和碎屑，它們共同構成了多種能源，其重要性隨環境條件而變化。河床礫石表面膜中的藻類普遍存在於通過接收充足光線的中階河流的小溪流中（圖7.13），浮游藻類是大型低地河流中可能的能量來源。碎屑能源無處不在，儘管粗有機物的處理（圖7.3）主要是森林地區低級序溪流的一個特徵。顯然，這些基礎資源的相對重要性隨沿河流連續體的位置而變化（圖1.7），正如Vannote等人對起源於森林景觀的河流網絡所闡明的那樣。

在這種情況下，溪流上游的基礎資源以落葉輸入為主，中階溪流獲得足夠的光照以支援底棲藻類的更高生產力，大型低地河流以細有機物和溶解有機物為主，儘管也存在一些浮游植物。據推測，大型無脊椎動物的功能性攝食群追蹤了資源供應中的這些縱向模式。

河流連續體概念已被證明是理想化河流系統中不同基礎資源所發揮的相對作用的彈性封裝。此外，功能性餵養組的縱向分佈通常大致符合預期（圖14.4）。儘管如此，該模型對全世界河流的適用性一直受到質疑（Winterbourn et al. 1981， Lake et al. 1986， Statzner and Higler 1985），很明顯的，從源頭到河口改變能源路徑的假設模式只是對如何在植物生態系統中利用能源的更全面理解的第一個近似。特別是，通過微生物途徑和橫向投入提供的能源都值得更多關注，而且越來越多的證據表明，數量上最大的能源不一定是對消費者生產最重要的能源。

儘管溶解有機物和細顆粒有機物無疑是河流生態系統中最大的碳匯池，但循環收支分析（第12.4.1節）表明，相對於輸出而言，它們的利用率適中。然而，隨著我們更多地瞭解生物膜中溶解有機物和細有機物的初級生產和微生物利用之間的功能聯繫，特別是在低級序河流網絡中，以及大型低地河流中溶解有機物濃度的縱向下降（圖12.9），很明顯，大量的有機物被沿河流連續體的微生物活動礦化。這種微生物的產生是否與宏觀消費者有關，或者主要由微生物和小型動物的呼吸消散，仍然不確定。生物膜還可能模糊初級生產者和碎屑能量途徑之間的界限，因此導致官能團與河流連續體概念下的期望不太相符的情況。

對於許多低地河流來說，能量輸入可能主要來自上游來源，包括支流和主河道內發生的任何生產，但橫向輸入可以是

在淹沒洪泛區的河流中非常重要（Junk et al. 1989）。在年度洪泛脈衝期間（圖14.5），來自洪泛區的有機物以及來自邊緣河道和洪泛區湖泊的藻類和有機物對河流洪泛區生物群的二次生產做出了重大貢獻。事實上，生產力最高的淡水漁業位於擁有廣闊洪泛平原的大河流中，在那裡，幼魚的補充與洪水強度的年際變化有關，從而決定了當這些幼魚成熟為捕撈大小等級時漁獲量的大小（Welcomme 1979）。在巴西Rio Solimoes河觀察，雜食性魚類的生長顯然與水文季節性有關（Bayley 1988），在密西西比河下游也是如此，前提是洪水與溫度高於15度C相吻合（Schramm and Eggleton 2006）。然而，儘管洪泛區對大河的二次生產可能很重要，但來自一些溫帶大河的魚類中至少有四分之一可以在主河道完成其生命週期（Galat和Zweimuller，2001）。包括幼魚和幼魚在內的魚類在伊利諾伊河和密西西比河的主要河道中很豐富，並且似乎得到了基於其飲食中浮游動物和無脊椎動物存在的河道內生產的支援（Dettmers et al. 2001）。

這些明顯相反的發現可能反映了洪泛區淹沒在熱帶與溫帶環境中的作用差異，或者在洪泛區更發達的原始河流與更受限制的河流之間。在初級產量高、受到管制的河流中，或者由於洪水發生的時間，洪泛區不如主河道的生產力，魚類生產可能更依賴於河道內生產（Junk and Wantzen 2004）。在由年度洪水脈衝驅動的大面積洪水的河流中，原始模型可能適用。

毫無疑問，碎屑能源是幾乎所有生態系統中有機碳的重要投入，但投入和輸出的收支帳戶可能無法準確反映為較高營養水準提供燃料的能源供應。然而，通過分析動物消費者中某些同位素的特徵，可以確定其主要食物供應，並且在假設能源是異位物的許多情況下，揭示了對本土生產的驚人依賴。魚類和無脊椎動物的同位素特徵表明，運輸的有機物，包括活藻和碎屑藻類成分，是俄亥俄河狹窄河段和洪泛區主要消費者的主要碳來源（Thorp et al. 1998）。在奧里諾科(Río Orinoco)洪泛區，來自被淹森林的水生植物和落葉佔可用總碳的98%，但同位素分析表明，浮游植物和附著藻類是魚類和大型無脊椎動物的主要碳來源（Lewis et al. 2001）。此外，同位素數據並未表明維管植物C通過微生物環到達無脊椎動物，而是表明幾乎所有碎屑碳源都進入 了“微生物死胡同，因此對奧里諾科洪泛區的動物二次生產沒有貢獻。從生態系統代謝的角度來看，大型低地河流確實具有較低的P/R比，並且具有高度的異養性，反映了溶解有機物DOM和POM支援的高微生物呼吸。然而，大宗消費者的二次生產可能更大程度上基於河道內或河道內和洪泛區湖泊內的本土生產（圖14.6）。根據河流生產力模型（Thorp and Delong 1994， 2002），本土碳為河道收縮河流的二次生產提供燃料，對於洪泛區河流中，碳可能是重要但不是主要來源。

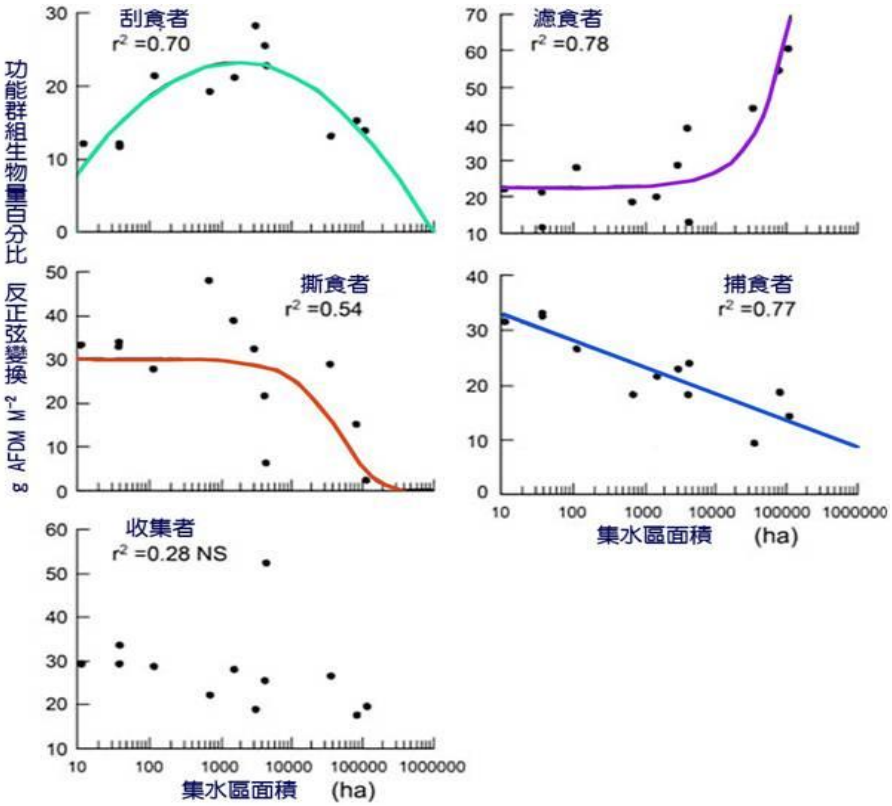

圖14.4 Ball Creek-Coweeta Creek－Little Tennessee River連續體中飼餵群體的相對優勢與集水面積之間的關係。優勢度為每個採樣站的總棲息地加權生物量的百分比。(Grubaugh et)

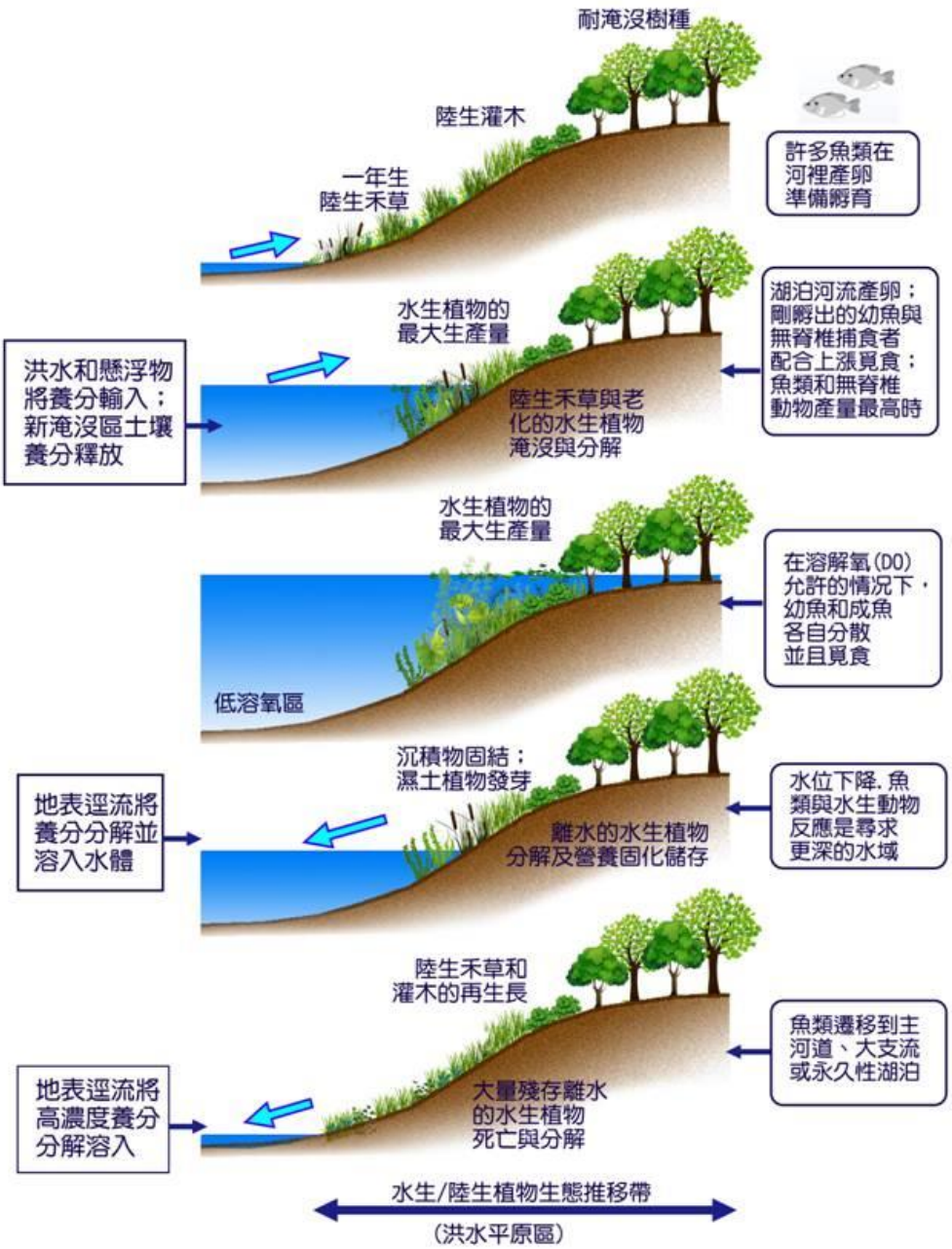

圖14.5 在洪氾區河流的年度洪水脈動期間，河流的沿河邊界隨洪水脈動的上升和下降而橫向移動，影響魚類的募集以及養分和有機質的交換。 (Base on Bayley 1995, after Junk et al. 1989.)

14. 5 河流是其景觀的產物

諾埃爾·海因斯（Noel Hynes）在1975年發表的一篇有先見之明的文章中寫道 ：“在各個方面，山谷都統治著河流。地質學決定了離子的可用性和沉積物的供應，地形決定了坡度和遏制程度，氣候和土壤決定了植被，從而決定了有機物的可用性和陰影的程度，等等。數十年的研究支援這一觀點。河流連續體概念描述了由於河流大小和陸地影響的變化，基礎資源以及消費者組合和河流代謝如何沿河流長度變

化。洪水脈衝模型提醒我們，在有規律的洪水週期中，河流可以與周圍的土地廣泛相互作用。此外，我們對景觀中河流的看法已經擴大到包括更明確地考慮河流網絡提供的物理範本和空間層次結構（第14.1節），並通過從新興的景觀生態學領域借用的概念而豐富。有趣的是，Hynes（1975）也認為每個流“可能是單獨的，因此並不容易分類。第3.4.3節中討論的許多對流進行分類的努力及其局限性並沒有對Hynes的說法做出令人信服的反駁。但是，三十年來將溪流的個性置於規模和景觀框架內的努力極大地促進了我們對這種個性原因的理解。

河流是由環境因素塑造的，環境因素基本上控制著河流物理外觀的所有方面，因地而異，並且可以根據空間尺度進行分層組織（Snelder and Biggs 2002）。氣候、地形、地質和植被覆蓋是河流無法影響的固定環境變數，並且由於氣候往往以比地形更大的空間尺度表示，其次是地質和植被，因此它們的影響大致是分層的（圖14.7）。這四個控制因素在流域和流域的宏觀尺度和中尺度上起作用。在較小尺度的網絡位置和山谷地貌中，局部過程更為重要。

景觀視角下新興的河流觀點建立在最近關於局部環境斑塊的動態性質、環境控制的等級性質以及縱向、橫向和垂直維度上河流生態系統空間元素的相互聯繫（或缺乏）的想法之上。對溪流中斑塊動力學的研究（Pringle et al. 1988，Townsend 1989）最初強調偶發性干擾如何在環境中產生斑塊，其生物組合處於不同的演替恢復階段，通過擴散和重新定殖在更大的空間和更長的時間尺度上相互連接。儘管語言有些不同，但營養動態同樣取決於在與有機物的可用性和氧氣的供應或缺乏相關的空間不同位置發生的過程。為了發生完整的氮循環，在不同區域發生的過程必須通過不同形式的溶解氮從一個位置到另一個位置的水傳播運動來連接。

景觀生態學研究不同尺度的異質系統中空間格局和生態過程之間的相互作用，強調離散斑塊，交錯帶（斑塊之間的邊界）和斑塊之間連通性的重要性（Ward et al. 2002，Weins 2002）。一般來說，生態過程是尺度依賴性的，因此在較大尺度上運作的因素會影響較小尺度的系統，但不會反過來，這與Frissell等人（1986），Snelder和Biggs（2002）等人描述的影響的分層方向性一致。借用景觀生態學（Weins 2002）的一些中心主題，人們可以斷言斑塊的物理，化學和生物條件（棲息地品質，營養加工和生產力）各不相同；斑塊可以是相對持久和離散的；斑塊環境對貼片過程（局部流路、營養物質供應和有機物）有重要影響；連通性很重要（例如，對整體組合動力學和養分循環）；和斑塊尺度的事件集成以產生在大規模上觀察到的模式，同時受到更大規模模式和 過程的影響。

景觀透視圖很像從飛機視窗看到的河流視圖，或者從幾架在不同高度飛行的飛機上看到的河流視圖。由於水文和地貌過程的相互作用而形成的物理環境是零散的，由於圖14.7中描述的控制環境變數的分層排列，在一個區域內產生了可重複的模式，但不同區域內產生了不同的模式。由於河流系統在結構上既是異質的又是分層的，因此物種組合、營養物質和有機物的輸入、生態系統過程和水文交換在斑塊之間有所不同，但在更大的尺度上是聯繫在一起的（Wu and Louck 1995， Poole 2002）（圖14.2）。這些斑塊的位置和排列部分是由於河流網絡中支流的排列，部分是由於局部和偶然的過程（Benda et al. 2004）。物種的集合、生態系統過程以及縱向、橫向和垂直相互作用的相對大小在斑塊之間有所不同，但在河段的較大尺度上是相互關聯的（Thorp et al. 2006）。

雖然將斑塊視為小規模元素可能是最直觀的，但在河流生態系統的嵌套層次結構中，斑塊性在多個尺度上表達，並且斑塊內的動態由內部動力學和材料或生物體的供應控制，這些材料或生物體是其他斑塊中過程的結果，也可能在其他尺度上。斑塊結構和功能高度受波動水文條件的時間脈衝的影響，因此其狀態是高度動態的，可能是短暫的。

這基於這樣一種觀點，即河流本身是一個複雜的、不斷變化的馬賽克，包括河道特徵、棲息地單位、地表和地下區域、洪泛區和河岸走廊，其中物理範本的多樣性提供了生物多樣性群落蓬勃發展和生態過程在各種尺度上相互作用的環境（Poole 2002，Ward et al. 2002）。

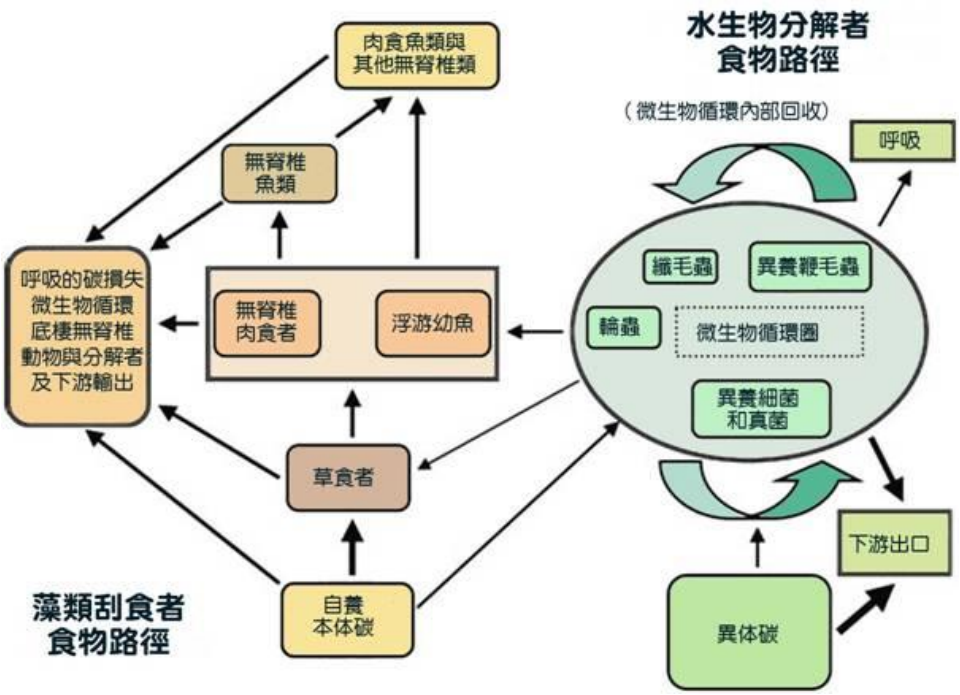

圖14.6 大型河流的河流生產力模型(四級序河流為例)認為，大型無脊椎動物和魚類的二次生產取決於河道和河岸帶中產生的原生有機物，這些物質比異源起源的有機物更不穩定，但含量卻不足從上游運來。後者在河流運輸的有機物總量中占主導地位，有助於微生物的高呼吸率，但對食物網的增加卻貢獻不大。

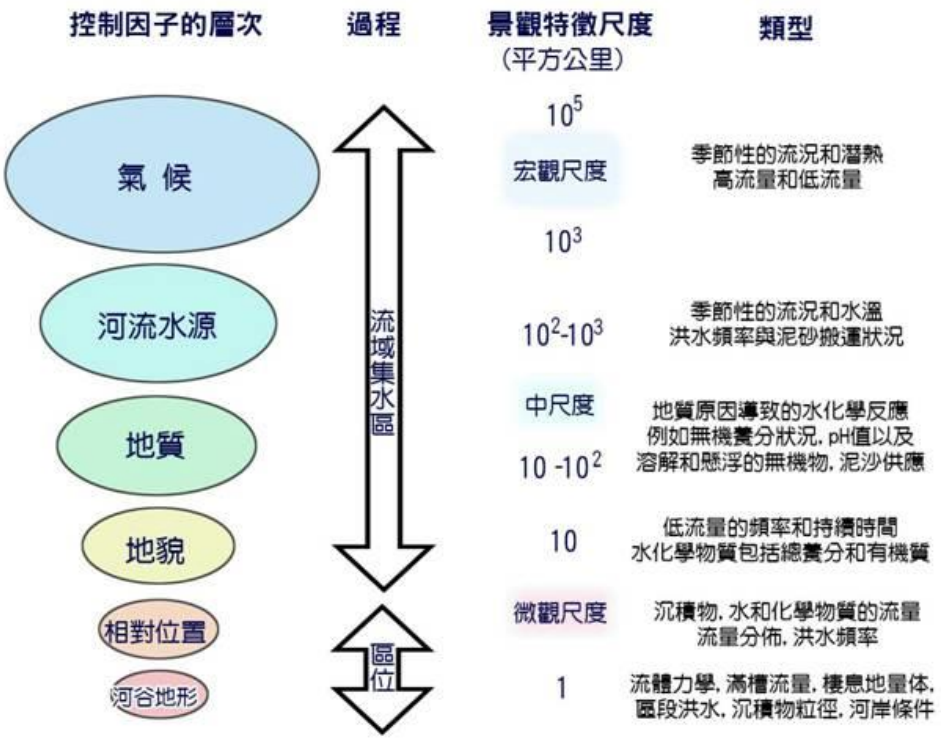

圖14.7 控制環境因素的層次結構和表達河流環境各種物理特徵的空間尺度。(摘自Snelder and Biggs2002。