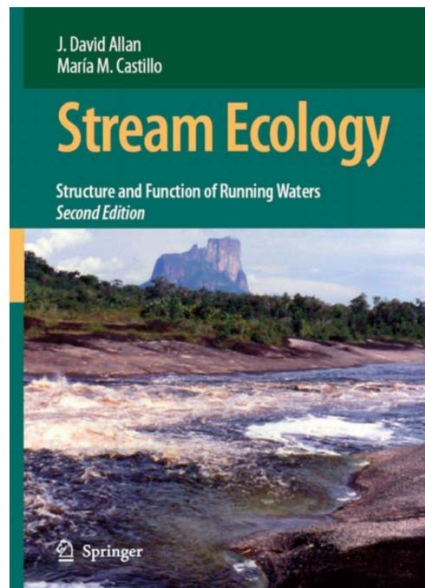


AM 河流生態學 · Lincad



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

第十三章 人類的影響

雖然在地球上除了最難以到達的地區外，人類的足跡都清晰可見，但淡水生態系尤其受到多重壓力：水資源抽取、工業與家庭廢水、入侵物種的擴散、水文改變、棲地退化以及資源的過度捕撈。超過一半的可利用淡水徑流已被人類取用，超過十億人無法獲得安全的飲用水，且全球約六十億人口中，約有一半缺乏基本的衛生設施 (Jackson et al. 2001, Postel et al. 1996)。對淡水資源的需求，產生了確保人類福祉擁有充足淡水，同時盡量減少生物多樣性下降、淡水生態系惡化及生態系服務喪失的迫切需要。

淡水生態系的生物多樣性正經歷著比大多數陸地生態系更為嚴重的衰退 (Sala et al. 2000, Dudgeon et al. 2006)，如果人類壓力持續增加，生物多樣性繼續呈下降趨勢，淡水生態系的前景將令人擔憂，甚至可能是災難性的。淡水生物群正經歷一場由多重相互作用的威脅所引發的生物多樣性危機 (Revenga and Kura 2003)。棲地退化普遍存在，這是由於河流內的改變，包括水壩、疏浚和渠道化；沿岸的有害活動破壞了河岸的穩

定性；以及土地利用的變化影響了水文，並對物理過程和生物群產生了次級後果。來自擴散源和點源的污染十分普遍，在世界許多地區，水對人類或水生生物而言已不安全。儘管在較已開發國家，廢水處理和減少點源污染方面已取得顯著進展，但由於基礎設施老化和發展速度過快，污水洩漏事件仍持續發生。因意外和人為設計而擴散的入侵物種，常透過捕食、競爭、改變棲地及傳播疾病，對原生種造成毀滅性影響。過度開發並非影響所有物種或地區，但海龜、軟體動物、某些小龍蝦以及許多魚類，已因不可持續的捕撈率而被迫減少。最後，氣候變遷透過改變溫度和徑流模式產生直接影響，並對河流生態系功能的許多方面產生間接影響。這五類威脅無論是單獨作用還是相互作用，都要求我們採取緊急行動，以扭轉生物多樣性和生態系衰退的趨勢。

河流為人類帶來了眾多益處，其中一些是無法替代的。這些生態系服務包括提供家庭、工業和農業用水、可捕撈的生物、水力發電、廢物處理、航運、休閒娛樂以及精神上的滿足。受損的河流生態系可能無法提供這些服務，反而成為水源性疾病的來源，包括腹瀉、河盲症、血吸蟲病和瘧疾，而不再是促進人類福祉的貢獻者。河流的巨大功用導致了各類用途之間的衝突，特別是那些可以輕易賦予經濟價值的用途，與歷史上被排除在任何明確估值之外的其他用途之間的衝突。

本章回顧了河流生態系及其生物群所處的危急狀態，檢視了各種威脅，並探討了有助於我們管理、復育和保育河流與河流的科學知識。僅僅羅列危害很容易，並可能因此帶走過於悲觀的訊息。然而，科學知識、公民意識和新政策正迅速增長。我們有希望，在承認人類和環境對淡水需求的框架內，以生態系為基礎的管理將為改善河流及其生物群的生態狀況開啟一個新時代。

13.1 淡水生物多樣性

淡水生態系約佔地球表面的 0.8% (Gleick 1996)，卻支持著至少 100,000 種已知物種 (Lévêque et al. 2005, Strayer 2006)，約佔 180 萬種已描述物種的 6%。在一項旨在按大陸或主要生態區編目所有主要淡水動物群物種數量的宏大計畫中，Lévêque 等人 (2005) 透過查閱文獻、網站、博物館資料，並諮詢專家以獲得最佳估計，編制了清單。淡水植物、藻類和真菌未被納入最初的編纂中，這是一項持續進行的工作。雖然這些數字是臨時性的，但對主要淡水無脊椎動物群多樣性的簡要說明仍具參考價值。目前對真正屬於淡水或依賴淡水的無脊椎動物總數的最佳估計約為 90,000 種，分屬於約 570 科和 17 個門 (Strayer 2006)。包含目前未描述物種的真實總數可能是這個數字的兩倍。昆蟲、甲殼類、軟體動物和蠕類是數量最多的無脊椎動物群 (圖 13.1)。一些主要水生昆蟲群的物種數量如下：蜉蝣目 (Ephemeroptera) 2,100 種；石蠅目 (Plecoptera) 2,000 種；蜻蛉目 (Odonata) 5,500 種；毛翅目 (Trichoptera) 10,000 種；雙翅目 (Diptera) 超過 20,000 種；鞘翅目 (Coleoptera) 至少 6,000 種 (Lévêque et al. 2005)。原生動物、線蟲、環節動物和許多小型分類群可能含有比目前已描述的多得多的物種，

而南美洲、非洲和亞洲等主要地理區域的研究尚不充分，因此這次的編纂無疑是不完整的。

全球已知約有 25,000 種魚類，其中包括至少 10,000 種淡水魚和約 500 種溯河產卵魚類 (Berra 2001, Lévêque et al. 2005, Nelson 2006)。熱帶淡水區的魚類多樣性遠高於溫帶地區，且無疑還有許多物種尚待描述。在洲際尺度上，非洲至少有 3,000 種，南美洲有 3,500 至超過 5,000 種，熱帶亞洲有 3,000–3,500 種。所有脊椎動物綱都有淡水代表，儘管對淡水環境的依賴程度各不相同，例如所有兩棲類都包含一個水生階段，而沒有任何鳥類是完全水生的。每年約有 300 種新魚類被描述或從同義詞中恢復 (Stiassny 1999)，且近三分之一的已知兩棲類物種是在過去十年中被描述的 (Dudgeon et al. 2006)。這證明了真實的總數要高得多。

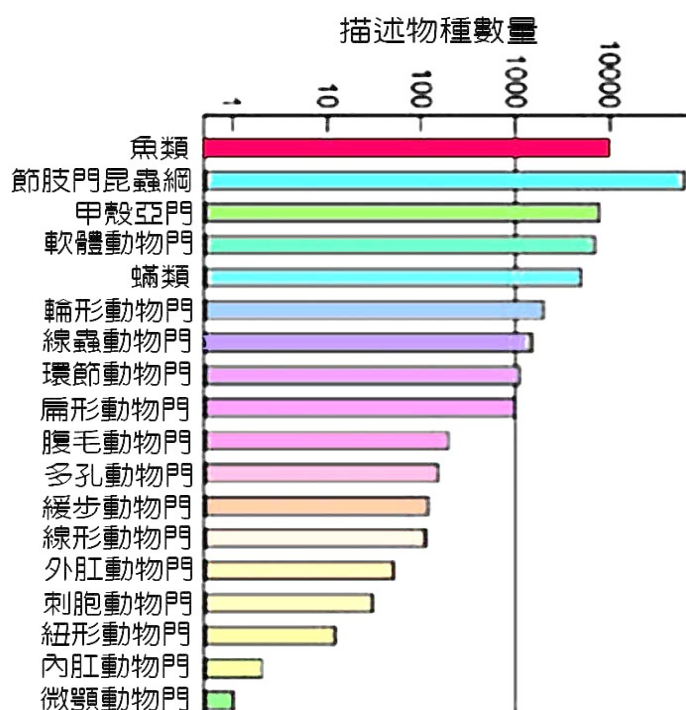


圖 13.1 已描述的淡水無脊椎動物物種數量。黑條顯示已描述的淡水魚類物種數量以供比較。
(Reproduced from Strayer 2006.)

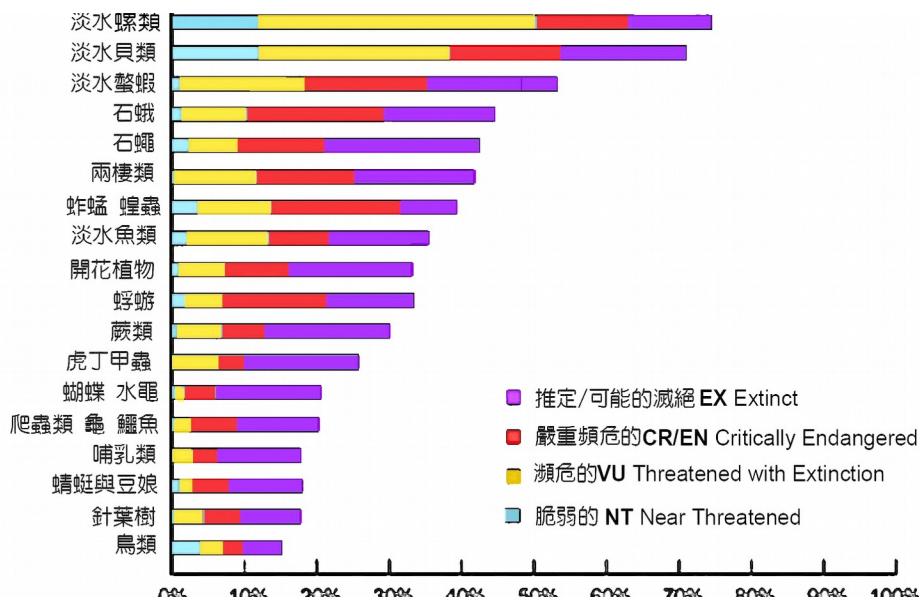


圖 13.2 美國主要物種群體的瀕危程度。請注意，最瀕危的物種群體完全或主要是淡水物種。
(Modified from Master et al. 1998.)

13.1.1 物種瀕危狀況

瀕危和已滅絕的淡水無脊椎動物數量尚無可靠數據。世界自然保育聯盟 (IUCN) 的紅色名錄包含了 1,369 個物種（來自所有淡水域），其中 77% 是軟體動物、十足目動物和蜻蛉目動物 (Strayer 2006)。小型、不顯眼的無脊椎動物以及世界未充分研究的地理區域被嚴重低估。Strayer 提出了以下估算：如果三個研究最透徹的分類群中有 8% 瀕危，而全球可能有 150,000 種淡水無脊椎動物，那麼現在就有 12,000 種淡水無脊椎動物瀕臨滅絕或已經滅絕。

一般情況下，估計的滅絕數量遠大於已記錄的數量。自 1900 年以來，已有 123 種淡水動物被記錄為滅絕，但由於對大部分生物群的分類學和歷史分佈知識不完整，這樣的計數是保守的。每當專家小組、紅色名錄摘要以及自然保育協會的自然遺產中心資料庫對主要淡水動物群的瀕危狀況進行評估時，結果總是令人震驚（圖 13.2）。Ricciardi 和 Rasmussen (1999) 根據自 1900 年以來的已知滅絕事件，模擬了北美陸生和水生動物群每十年的物種損失比例，然後根據目前瀕危分類群的數量預測了未來的速率。透過這種無疑是近似的方法，預測的未來平均滅絕速率，淡水動物群是陸生動物群的五倍，且淡水速率與熱帶雨林群落的預測速率相似。

13.1.2 主要類群的瀕危狀況

歷史上，淡水生物多樣性的狀況是根據對少數動物群的了解來評估的，例如魚類、軟體動物和甲殼類，或是專注於如鮭魚等著名物種。北美淡水魚類的瀕危程度由 Williams 等人 (1989) 做了很好的總結，他們將 103 個物種和亞種歸類為瀕危，114 個為受威脅，147 個值得特別關注。這總共 364 個分類群約佔北美魚類物種和亞種的三分之一。在加拿大，205 種原生淡水魚中有 71 種被評估為處於風險之中 (Dextrase and Mandrak 2006)。加州 115 種原生魚類中有 63% 已滅絕或瀕危，其中包括 8 個在州內滅絕的物種，以及 15 個被州或聯邦認定為有滅絕危險的物種 (Moyle 1995)。大多數的衰退有多重原因，但水利工程、入侵物種和棲地退化被認為是最重要的。由於加州 60% 的原生魚類是該州特有種（80% 是該地區特有種），加州魚類物種的喪失可能具有全球性的意義。

儘管對世界不同地區淡水魚類狀況的了解程度不一，但有充分證據顯示普遍存在瀕危情況。Moyle 和 Leidy (1996) 估計，全球約 20% 的淡水魚類瀕危或已經滅絕，且由於未被發現的滅絕事件，這個估計可能偏低 (Stiassny 2002)。瀕危程度在某些地區無疑比其他地區更嚴重，例如馬達加斯加歷史上豐富的特有魚類群，在這個正在經歷大規模森林砍伐的島嶼上，其數量明顯在下降 (Stiassny 1999)。

世界的非海洋軟體動物是一個高度多樣化的門的成員，估計包括 7,000 種已描述和 3,000–10,000 種未描述的淡水物種。在全球範圍內，有 708 種淡水物種出現在 2002 年 IUCN 受威脅物種紅色名錄上 (Lydeard et al. 2004)。北美軟體動物群，特別是美國東南部的軟體動物群，在全球範圍內極為豐富，擁有極高的螺類 (Pleuroceridae 科) 和蚌蛤類 (Unionidae 科) 多樣性。這個動物群現在面臨著災難性的滅絕水平。根據自然遺產網絡的分類，北美近 300 種蚌蛤類物種中約有三分之二被歸類為已滅絕、瀕危或易危，而美國有 37 個物種被推定或可能已滅絕 (Master et al. 2000)。在美國東南部的莫比爾盆地，這裡曾是世界上軟體動物群最多樣化的地方，但由於棲地和水流的改變，三分之一的物種已經消失 (表 13.1)。

北美擁有全球最多樣的小龍蝦，共有 308 個物種和 30 個亞種，總計 338 個公認的分類群 (Taylor et al. 1996)。小龍蝦在水生生態系中可以是強烈的互動者，消耗大量的植被和落葉，並且是鱸魚等受歡迎的遊釣魚類的關鍵食物資源。野生和養殖族群都是經濟上重要的食物資源，也被捕撈作為休閒漁業的魚餌。儘管只有兩個物種被認為可能已滅絕，且根據《瀕危物種法》的正式名錄很少，但近一半的北美小龍蝦值得某種程度的保育保護 (Taylor et al. 1996)。許多物種的分布範圍受限，加上棲地退化和物種入侵是主要原因。後者包括一些北美物種，它們會積極地取代本地物種並大幅擴張其活動範圍，例如鏽色小龍蝦 *Orconectes rusticus*。

其他脊椎動物群也處於高度瀕危狀態。全球兩棲動物的衰退，歸因於氣候變遷、疾病和棲地喪失等原因，威脅著全球約三分之一的物種 (Stuart et al. 2004)。Dudgeon 等人 (2006) 總結了鱷魚、龜類及其他爬行動物，特別是熱帶河流中物種的瀕危狀況證據。淡水海豚，可以說仍存活的最瀕危哺乳動物，以長江江豚為例，其數量不到 100 隻。由於最近對這個物種（也稱為白鱗豚）的調查未能記錄到任何目擊事件，它可能最近已經滅絕；如果得到證實，這代表著一個整個科 (Lipotidae) 的消失。

最後，雖然許多注意力理所當然地集中在稀有性和滅絕上，但現代群落中的許多物種相對於其歷史狀況，其活動範圍常常受限且豐度減少。Fagan 等人 (2005) 利用歷史記錄來確定科羅拉多河下游盆地 25 種原生魚類的原始活動範圍，發現平均而言，物種的活動範圍相對於其歷史分佈已縮小了超過 45%，且整整三分之一的物種已喪失了至少一半的出現地點。在這 15 個物種中，一個已經滅絕 (*Cyprinodon arcuatus*)，而在剩下的 14 個中，8 個被認為是瀕危，2 個是易危，4 個風險較低。正如這個例子所示，即使大部分原始動物群仍然存活，它們受限且零碎的分佈也證明了生物群落在功能上已發生改變。

表 13.1 美國東南部的阿拉巴馬州顯示，該地區的水生動物群具有高度多樣性、特有性和瀕危性，且保護不足。(From Lydeard and Mayden 1995.)

	本土淡水物種	占北美物種 (%)	占本地區物種 (%)	瀕危物種 (%)	名列美國瀕危物種保護法 (%)
魚類	303	38	41	10%	40
螺類	147	43	77	65%	1
貝類	171	60	34	69%	32
龜類	23	52	22	43%	20
被認為已滅絕、瀕危、受威脅或需要特別關注					

表 13.2 對溪流和河流的主要威脅。(Modified from Malmqvist and Rundle 2002.)

	環境人為改變	非生物因素	生物因素
棲息地改變	築壩、取水和引水	自然流量變異性喪失、棲息地改變、上下游聯繫斷裂。	擴散和遷移減少，水質和群落組成發生變化
	自然河流渠道化	棲息地和底質複雜性降低、基流量減少、能量輸入改變、沉積物和污染物輸送增加。	生物多樣性減少有利於高耐受性物種的生存。
	土地利用變化，含森林砍伐、密集農業和城市發展	入侵物種會改變棲息地，但其他方面影響不大。	群落組成的變化、營養動態的改變，都可能促進物種入侵。
入侵物種	水產養殖、釣魚、寵物進口、觀賞植物進口	氮磷含量增加，營養比例改變。	本土生物群落的減少和生物同質化可能導致強烈的生態系層面影響。
河流污染	農業、都市廢棄物和大氣沉降造成的營養素富集；化石燃料(二氧化硫、氮氧化物)和採礦造成的酸化； 採礦、工業氣體排放和廢棄物處理造成的有毒金屬；有機毒素	pH值降低，鋁離子和金屬離子濃度升高。 微量金屬濃度升高(如汞、銅、鋅、鉛、鎘)；多氯聯苯、內分泌干擾物等含量升高，可能含有殺蟲劑。	生產力提高、藻類大量繁殖、群落組成改變 生理和食物鏈效應 生物放大作用的毒性效應 生理和毒性作用
過度開發	商業捕撈(用於食品、寵物貿易和休閒漁業)	通常沒有	群落組成的變化、營養動態的改變，都可能促進物種入侵。
氣候變遷	溫度變化 降水變化	冬季氣溫升高，氣候變化蒸散模式和流動狀況 流動狀態改變，閃光性增強	分佈範圍隨生理耐受性和生產力提高而變化，干擾因素發揮更大作用。

13.2 對河流的威脅

現代對河流的威脅已被多位作者回顧 (Allan and Flecker 1993, Pringle 2000a, Malmqvist and Rundle 2002, Dudgeon et al. 2006, Strayer 2006)。河流生態系及其生物群

瀕危的原因多種多樣，下文將在棲地改變、入侵物種、污染、過度開發和氣候變遷等標題下進行討論（表 13.2）。根本原因可以在對淡水的衝突需求、不斷變化的土地利用以及世界各地不斷增長的人口和擴張的經濟體所特有的許多不可持續的做法中找到。大多數對河流生態系造成危害的人類活動在整個 20 世紀都呈現上升趨勢，儘管近年來污染的某些方面有所改善，但其他壓力，包括物種入侵和氣候變遷，預計將會惡化。

13.2.1 棲地改變

在大多數受人類影響的河流系統中，物理棲地的改變是對生物多樣性和生態系功能最顯著的威脅。這是許多不同人類活動的結果，為了討論方便，人類對棲地的影響可以歸納為水流改變、河道改變和土地利用改變。水流受到蓄水設施、水資源抽取和土地利用變化的影響。其影響範圍從強制恆定，到加劇洪水和乾旱，甚至導致斷流。

為了輸水，河道被拉直、加寬、重新定線和穩定化，形成棲地的木質結構被移除，並修建堤防以減少洪水，所有這些都導致棲地的簡化和同質化。土地利用的變化包括森林砍伐、農業集約化和城市區域擴張的各個方面，因此對水流、棲地和污染物水平產生間接和擴散性的影響。

13.2.1.1 水文改變

由於水壩和蓄水設施對河川流量的改變和河川連通性的喪失，其程度令人震驚。全球估計有超過 45,000 座高度超過 15 公尺或具有大型水庫容量的大壩（圖 2.1），以及約一百萬座較小的水壩。美國有超過 75,000 座高度超過 2 公尺的水壩和約 250 萬座較小的水利控制結構 (Hart and Poff 2002)。因此，大多數河川系統都受到影響，幾乎沒有任何規模較大的自由流動河段。在美國本土 48 州內，只有 42 條高品質的河流擁有長度超過 200 公里的自由流動河段 (Benke 1990)。北美、歐洲和前蘇聯的大多數最大河川系統的主河道都受到高度或中度破碎化的影響 (Dynesius and Nilsson 1994)。只有北半球的苔原河流和一些大型熱帶河流，特別是南美洲的河流，仍然主要未被築壩 (Nilsson et al. 2005)。水壩建設的步伐在整個 20 世紀穩步增長，在 1970 年至 1975 年間達到高峰，期間約建造了 5,000 座大壩，現在已減緩至每十年約 2,000 座大壩 (Gleick 2000)。這種減緩部分是由於合適地點的數量減少，部分是由於對由此產生的社會和生態破壞的認識日益增長。

水壩在大小、用途和運作模式上差異很大，這些差異影響了它們對河流生態系的衝擊 (Petts 1984)。水壩在放水方式上也有所不同，是從水壩表面、底部附近，還是兩者皆有。供水水庫需要巨大的蓄水量以滿足預計需求並度過乾旱。用於灌溉的水壩必須在雨季儲存盡可能多的水，以便在生長季節釋放。防洪水庫只維持一個小的永久性水池以最大化蓄洪能力，並在洪水事件後盡快降低水位以恢復其容量。航運需要在上游

蓄水以彌補季節性低流量，並可能由一個船閘和水壩系統來輔助。水力發電水壩儲存水以釋放來滿足區域能源需求，這可能隨季節或在 24 小時內變化。「川流式」水壩以水進入水庫的速率釋放水，通常高度較低，被認為對水文的負面影響較小，但它們仍可能損害縱向連通性。「尖峰」水力發電水壩透過僅在特定時間（通常是從上午中段到傍晚）讓水流過渦輪機來滿足每日能源需求的波動。變動的水位創造了不穩定的棲地條件，這對幼魚尤其具有破壞性，並限制了成魚的產卵機會 (Freeman et al. 2001)。最後，水庫也可能用於休閒目的，包括漁業，但通常這是多功能設施的次要功能。

蓄水設施下游的河流環境受到流量、沉積物負荷、溫度和出水水質變化的影響 (Stanford and Ward 1979)。對河道形狀和底質條件的影響是多樣的，並且可能特別嚴重。釋放極高流量的水壩可能導致細小物質的沖刷和河床的鎧甲化，這是一個底質表面變得緊密壓實的過程。由於河流正常沉積物負荷的喪失——這是沉積物在蓄水設施緩慢水流中沉積的結果——水壩正下方的流量是「缺乏沉積物」的。這可能導致大量的河道和河岸侵蝕以及河床的下切，因為河流需要適應水量和其運輸的沉積物之間改變了的平衡。在有細小沉積物可用的地方，缺乏沖刷流量可能導致它們在河床內積累，減少了無脊椎動物的棲地空間。

河流的溫度狀況因蓄水設施而有不同程度的改變，在溫帶河流上設有深層放水水壩的大型水庫情況下，影響尤其強烈，這些水庫全年釋放溫度涼爽且相對恆定的水（圖 13.3）。新的熱力狀況促使溫水魚類被冷水魚類取代，這些魚類通常是在美國西部和東南部引進的鱒魚。研究顯示，溫和的熱力狀況會導致高緯度地區大型無脊椎動物多樣性的急劇下降，在這些地區，暴露於接近冰點的溫度，然後春季溫度回升，是打破卵滯育所必需的。在加拿大的薩斯喀徹溫河，一個最初包含 12 個目、30 個科和 75 個物種的動物群，在建造一座深層放水水壩後，減少到只剩下搖蚊科 (Chironomidae) (Lehmkuhl 1974)。

由於蓄水設施會攔截沉積物，水壩下游的水體清澈度通常會增加，導致附生藻或高等植物的豐度高於河流其他地方。例如，在愛達荷州一條受管制的河流的淺灘棲地中，水生苔蘚 *Fontinalis neo-mexicana* 密集生長 (Munn and Brusven 1991)，而這反過來似乎是造成底棲動物群發生重大變化的原因。沉積物負荷通常限制了科羅拉多河底棲藻類的多樣性和豐度，但在格倫峽谷大壩下游的尾水中，透明度超過 7 公尺，絲狀綠藻 *Cladophora glomerata* 非常豐富。雖然 *Cladophora* 主要作為碎屑進入食物網，但它為附生矽藻提供了食物和為無脊椎動物（包括鉤蝦 *Gammarus lacustris*）提供了棲地，從而有助於維持一個非原生鱒魚的頂級漁場 (Shannon et al. 1994, Blinn and Poff 2005)。

水壩正下方的底棲無脊椎動物群落通常顯示物種豐富度下降。在科羅拉多州的甘尼森河，毛翅目 (Trichoptera) (Hauer et al. 1989) 和石蠅目 (Plecoptera) (Stanford and Ward 1989) 的物種數量在未受管制的河段最多，而在深層放水水壩下游的尾水中物種豐富度最低。動物群的變化通常可以根據棲地需求相當準確地預測。Brittain 和 Saltveit (1989) 在一份關於水壩對蜉蝣影響的調查報告中指出，低流量通常導致從河流物種轉變為湖

沼物種，如 *Cloeon*、*Paraleptophlebia* 和 *Siphonurus*，而高流量和快速水流則有利於其他物種，包括 *Baetis*、*Rhithrogena* 和 *Epeorus*。

除了個別水壩對被蓄水河段和下游河段（可能延伸數十甚至數百公里）的特定和局部影響外，水壩還切斷了作為河流生態系核心特徵的上游-下游連通性。這種連通性喪失的後果對於許多淡水物種來說是顯而易見的，從蝦到河豚再到洄游魚類，它們在生命週期的不同階段使用不同的棲地，因此需要不受限制的上游和下游移動。中國長江上的水壩導致了鱖魚和白鱖的數量下降，阻礙了在河系內洄游的中華鱖 (*Acipenser sinensis*) 的遷移，分裂了特有的達氏鱖 (*A. dabryanus*) 的族群，並導致了白鱖 (*Psephurus gladius*) 的數量下降 (Dudgeon 2000)。許多棲息在熱帶島嶼河流中的水生物種會在河流和沿海地帶之間遷移 (March et al. 2003)。雖然一些蝦、魚和螺類物種具有令人印象深刻的克服瀑布等障礙的能力，但沒有溢洪道的大型水壩完全阻斷了遷移，導致可能在源頭水域扮演重要角色的物種滅絕 (Pringle 1996)。在波多黎各的源頭河流中，實驗性地將淡水蝦從部分河段排除，結果顯示對沉積物、藻類和昆蟲群落以及枯枝落葉的處理產生了影響 (Pringle et al. 1999, March et al. 2003)，這表明蝦的消失可能會產生重大後果。

水壩對北美太平洋西北地區洄游鮭魚的影響，可能是最著名但仍具爭議性的生物衝擊案例。在開發之前，所有種類的鮭魚從海洋返回哥倫比亞河產卵的總數，保守估計為 620 萬條，其中春季和夏季洄游的奇努克鮭最為豐富。到 20 世紀末，自然繁殖的鮭魚數量已下降到其開發前豐度的約八分之一 (NRC 1996)。在 1930 年代至 1970 年代間，建造了約 19 座主要的水力發電設施，阻礙了，在某些情況下甚至完全阻斷了返回鮭魚的上溯洄游。曾經隨著河水急流而下的幼魚，現在必須花費更多精力游過緩流的蓄水區，冒著經過溢洪道或渦輪機受損的風險，並要闖過聚集在水壩下方的掠食性魚類和鳥類的重重關卡。儘管鮭魚洄游的數量下降有詳細記錄（圖 13.4），且水壩的負面影響顯而易見，但其他因素，包括育幼河流的棲地惡化、商業和休閒捕撈，以及變動的海洋條件，都影響著鮭魚的存活 (Ruckelshaus et al. 2002)。由於不確定僅移除其中一項威脅能讓鮭魚恢復多少，且水力發電提供了太平洋西北地區 90% 的能源需求，因此為恢復鮭魚而拆除哥倫比亞河和斯內克河水壩的提議未能獲得廣泛支持。在其他情況下，例如在華盛頓州的埃爾瓦河上，水壩阻礙了通往廣泛鮭魚產卵區的通道，且發電量不大，拆壩倡導者則取得了更大的成功。

洪氾區是大型低地河流的自然特徵，這一事實由於在北美和歐洲為控制洪水並允許在昔日的洪氾區進行農業利用和人類定居而建造水壩、堤壩和防洪堤，而容易被遺忘。自然洪氾區是高度瀕危的生態系，在歐洲和北美有超過 90% 的土地被用於耕種 (Tockner and Stanford 2002)。

在 1990 年代中期的災難性洪水之後，對密蘇里河的研究顯示了洪水的生態效益。這條河因中游的六個主幹水庫以及下游的渠道化和堤防建設而部分被馴化，歷史上密蘇里河經歷過三月和六月的洪水脈衝，淹沒了其活躍洪氾區內廣闊的河岸林、偶爾的

草原、牛軛湖和淺層的臨時濕地 (Galat et al. 1998)。到 1990 年，這條受管制河流上約有 50 種動植物受到保育關注。當 1995 年和 1996 年密蘇里河下游發生創紀錄的洪水時，密蘇里河下游與其洪氾區的重新連接使眾多物種受益。依賴營養繁殖並適應洪水的挺水和浮葉大型植物迅速恢復，觀察到更多不同種類的魚類，特別是在與洪水相連的水體中，龜類物種的豐富度也最高。雖然倡導密蘇里河所有洪氾區定期泛濫是不可行的，但這些洪水後的發現證明了洪氾區群落的恢復力，以及在合適區域進行週期性控制性泛濫的恢復潛力。

一些大河仍然基本上未受管制，並定期在廣闊的森林和濕地氾濫，包括亞馬遜河、奧里諾科河和湄公河。湄公河中的許多魚類在雨季進行上溯繁殖遷移，在被淹沒的區域產卵（浮游性的「白魚」物種），或橫向移動到被淹沒的森林中（底棲的「黑魚」物種）(Dudgeon 2000)。由於熱帶河流的魚類產量與淹沒區域的範圍呈正相關，並隨年份洪水高峰的大小而波動 (Welcomme 1979)，因此河流管制可能會損害魚類產量和人類生計。最近完工以及其他正在建設中的湄公河水力發電大壩，預計將減少洞里薩湖周圍的季節性淹沒，並且幾乎肯定會減少其高產的漁業，許多人依賴此漁業為生 (Campbell et al. 2006)。

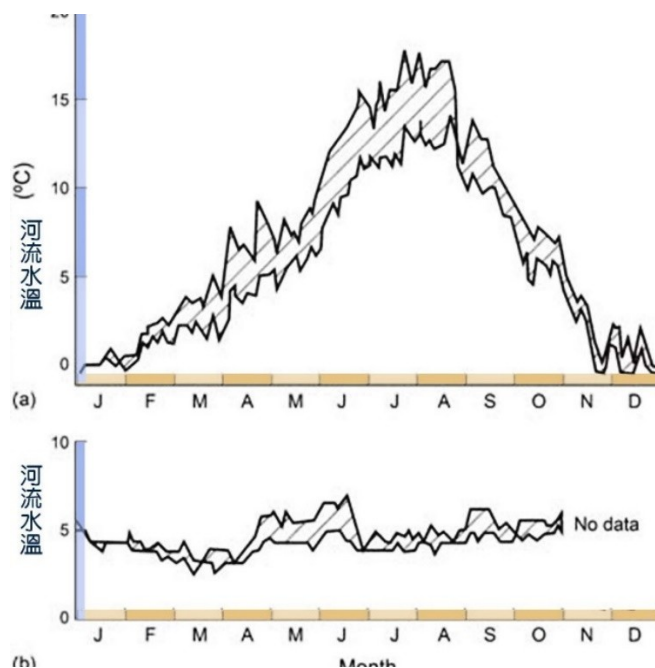


圖 13.3 蒙大拿州弗拉特黑德河 (Flathead River) (a) 未受管制的米德爾福克 (Middle Fork) 和 (b) 受管制的南福克 (South Fork) 在 1977 年的溫度狀況。陰影區域約為每日溫差範圍。(Reproduced from Ward and Stanford 1979.)

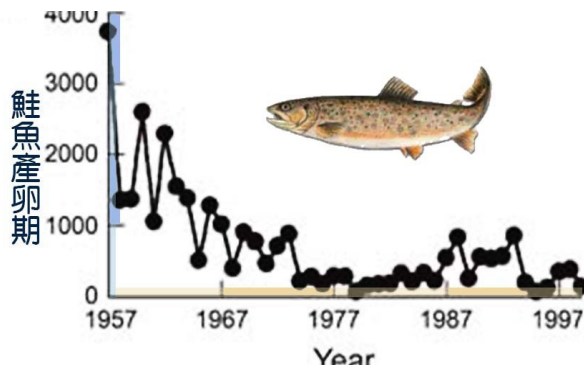


圖 13.4 自從在美國西部斯內克河（Snake River）下游建造四座大壩以來，奇努克鮭（*Oncorhynchus tshawytscha*）產卵族群的下降。(Reproduced from Kareiva et al. 2000.)

13.2.1.2 渠道化

從將水引回河流一小段距離的小型排水溝，到連接歷史上不同河流系統的跨流域引水，再到改變大區域排水模式的大規模水利工程，運河和水資源轉移對河流的影響可與水壩相媲美。事實上，引水工程通常與蓄水設施和水壩結合，要麼是為了將水引入蓄水設施以增加水力發電，要麼是為了將水通過管道和運河輸送用於灌溉和航行。運河建設和渠道化的範圍相當可觀。在美國境內，到 1977 年已完成了約 26,550 公里的渠道化工程，並提議再建 16,090 公里 (Leopold 1977)。在英國和丹麥進行的調查也記錄了廣泛的渠道化 (Brookes 1989)。Quinn (1987) 統計加拿大有 54 個跨流域引水工程，分佈在九個省份，其總水量如果合併，將成為加拿大第三大河流，僅次於聖羅倫斯河和麥肯齊河。幾乎所有的加拿大引水工程都歸因於水力發電開發 (Bocking 1987)。

小型河流的渠道化，主要是為了改善農業條件，非常普遍。在丹麥、荷蘭和英國，超過 90% 的低地河流河段已被渠道化，主要是在 1920 年至 1970 年間的河流改造密集期 (Pedersen et al. 2006)。這種做法在美國中西部的農業區也很普遍 (Landwehr and Rhoads, 2003)。大湖區和玉米帶的八個州，其土壤在排水後生產力極高，佔了美國近 80% 的農業產量 (Fausey et al. 1995)，因此其經濟效益是無可爭議的。農田下方通常鋪設有廣泛的地下排水瓦管網絡，這有助於排乾土壤，但也導致更快的徑流。因此，河流渠道必須變得更寬、更深、更直，以便輸送更大的暴雨流量。渠道化極大地改變了河流系統的形狀和尺寸 (Brookes 1988)，這些溝渠通常透過割除雜草、清除木材和疏浚沉積物來管理，以確保洪水輸送。毫不奇怪，高度管理的系統中的魚類群落 (Moyle and Leidy 1996) 和大型植物都顯示出受到這些做法的強烈影響。

小型河流為了輸水而被加寬和拉直，而較大的河流通常為了航運、防洪和利用洪氾區土地而被改造。1750-1900 年時期標誌著歐洲大多數大河進行雄心勃勃的整治計畫的時代 (Petts 1989)；羅納河河道的變化（圖 13.5）是典型的。美國在這個時代的運河建設歷史特別壓縮，因為在 1800 年之前幾乎沒有建造什麼實質性的東西，而鐵路在大約

60 年內基本上取代了駁船運輸。然而，在這期間，僅靠炸藥的幫助，手工挖掘了約 7,000 公里的人工水道。在無數的河流中，為了改善貿易和運輸的通航性，進行了清除障礙物和加深主航道的工程。正如 Sedell 和 Froggatt (1984) 為奧勒岡州的威拉米特河所記錄的，由此造成的河流河道結構損失是巨大的（圖 13.6）。障礙物本身為無脊椎動物提供了重要的棲地，在軟底河流中，障礙物是次級生產的主要場所（表 5.2）。岸線長度是衡量因河道改造而導致棲地簡化的一個有用指標。在仍然與其洪氾區保持複雜動態互動的河流中，例如義大利的塔利亞門托河 (Tockner and Stanford 2002)，每公里河長的岸線長度可高達 25 公里；在渠道化的河流中，該值可低至每公里河長 2 公里的岸線。

在更大的空間尺度上，跨流域調水以補充水源是缺水地區的常見解決方案。加州州立水利工程將水從該州北部輸送到南部，以色列的國家輸水系統從加利利海抽水供應該國南半部，賴索托高地計畫則供應南非的約翰尼斯堡。中國的黃河支撐著超過一億人的工業和農業活動，其水資源短缺問題日益嚴重，在 1972-1999 年的 28 年間，有 22 年出現了無可測量流量的日子 (He et al. 2005)。乾涸的持續時間從 1970 年代的平均 8 天，增加到 1980 年代的 11 天和 1990 年代的 82 天，1997 年的事件在黃河下游持續了 226 天。憑藉 3,382 座水壩提供的蓄水能力，可儲存高達年平均流量的 91%，現有供水的管理可以得到優化，但為補充黃河而進行的調水是不可避免的。目前計畫了十個主要的引水工程，其中最大的是從長江到黃河的南水北調工程。

在北美，只要看看科羅拉多河和加州的水景，就能看到大規模引水的影響。洛杉磯這個 sprawling 的大都會之所以成為可能，是因為 1913 年完成了長達近 400 公里的輸水系統，將內華達山脈的融雪水引到洛杉磯市，卻給山谷中的牧場社區帶來了經濟上的毀滅。今天，加州約 90% 的用水是用於灌溉農業，而南加州使用的所有水中，約有一半來自州外，是透過從科羅拉多河引流的輸水管和運河而來。帝國谷，現在是西半球最大的灌溉農業區，在利用科羅拉多河的引水和灌溉渠網開發之前，曾被恰如其分地稱為科羅拉多沙漠 (California Water Atlas 1979)。只要科羅拉多河的流量隨季節變化，春季洪水被允許流入大海，這一切都是不切實際的。因此，調節科羅拉多河的流量不僅對水力發電至關重要，也是為了確保全年有水可供引流。九個主要蓄水水庫，以下游盆地的米德湖和上游盆地的鮑威爾湖為中心，其總蓄水容量約為長期平均原始流量 18.5×10^9 立方公尺（1500 萬英畝-英尺）的四倍。自 1961 年以來，幾乎沒有水流入加利福尼亞灣（圖 13.7），如今，根據一項將最後一份河水份額分配給墨西哥的協議，雄偉的科羅拉多河終結於其自然終點以北 225 公里的提華納的一根管道中。

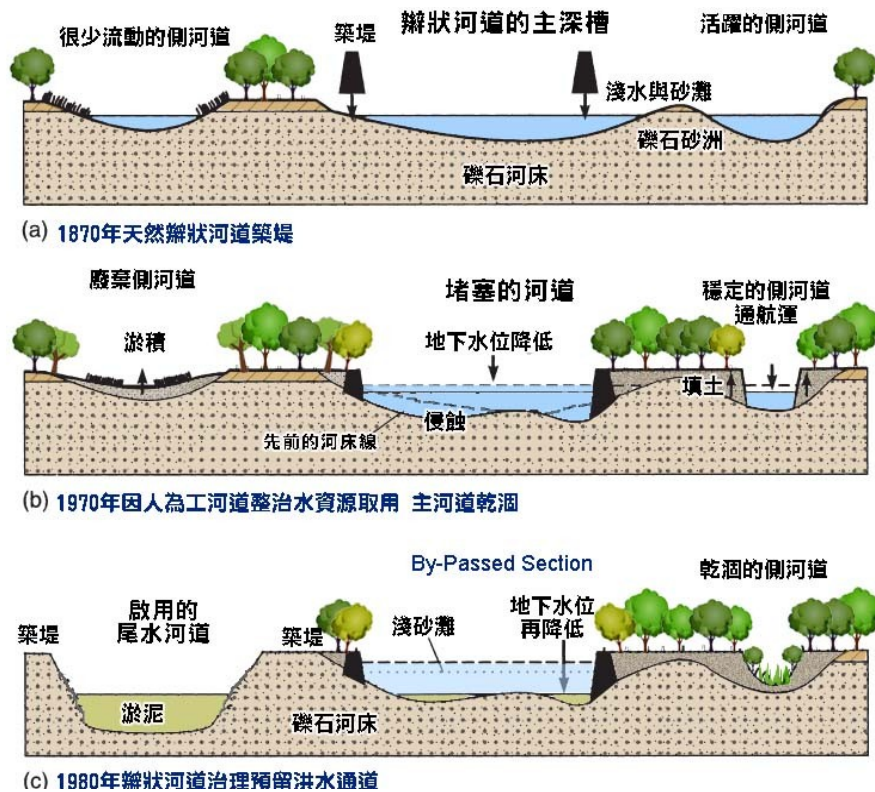


圖 13.5 從 1870 年至今，羅納河 River Rhône 下游的變化。(a) 1870 年，天然河流是辮狀的，並有蜿蜒的趨勢。從 19 世紀中葉開始建造堤壩和開挖，將河流限制在單一深水道中，改善了航運並保護了河岸居民免受洪水侵襲。(b) 1971 年渠道化的辮狀河床。自 1960 年代以來的水力發電開發和渠道化，已使舊主河道大部分乾涸，並加劇了舊側流道的乾涸。(c) 1980 年受管制的辮狀河床。點狀區域代表礫石，無陰影區域代表淤泥。(Reproduced from Fruget 1992.)

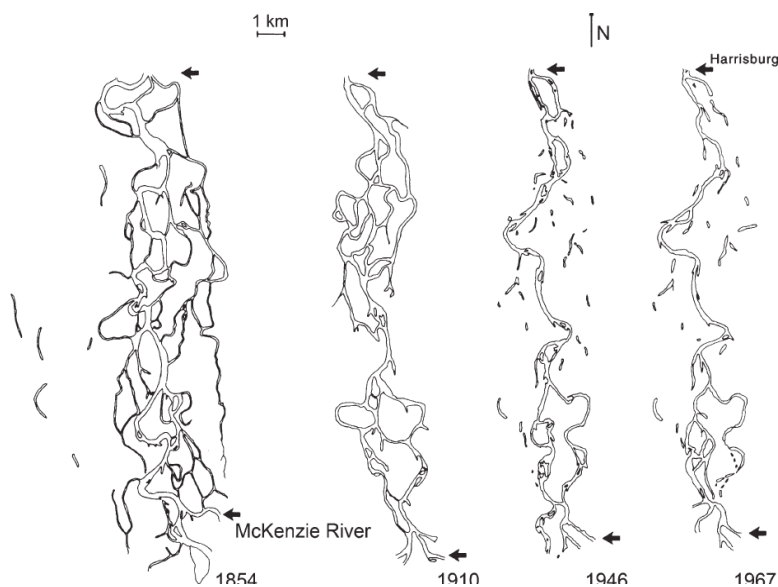


圖 13.6 奧勒岡州威拉米特河（Willamette River）的歷史變遷。早期定居者曾描述其寬達 1.5-3 公里的廣闊洪氾平原、茂密的灌木叢以及充滿障礙木的多條變動河道。自 1868 年起為汽船航行而清除障礙木，隨後在舊洪氾平原上擴大農業，以及自 1946 年以來建造了 11 座主要水壩，已將威拉米特河轉變為與不到 150 年前截然不同的河流。一段 25 公里河段的估計岸線長度在 1854 年為 250 公里，1910 年為 120 公里，1946 年為 82 公里，1967 年為 64 公里。(Reproduced from Sedell and Froggat 1984.)

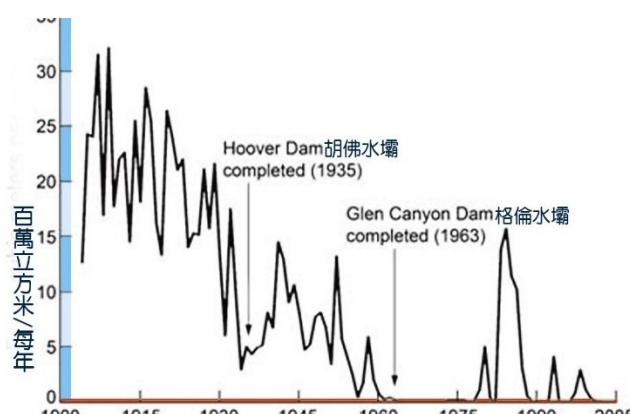


圖 13.7 所有主要水壩和引水工程下游的科羅拉多河流量，1904–2004 年。(Reproduced from Postel 2005.)

表 13.3 土地利用活動影響溪流生態系的主要機制。(From Allan 2004.)

環境改變

生態影響

沉澱	增加濁度、沖刷和磨損；降低底質對附著生物和生物膜生長的適宜性；降低初級生產力和食物質量，從而通過食物網產生自下而上的影響；填滿縫隙棲息地會損害生活在縫隙中的無脊椎動物和在礫石中產卵的魚類；覆蓋鰓和呼吸表面；降低溪流深度異質性，導致水潭物種減少。
優養化	自養生物量和生產力增加，導致群落組成發生變化，包括絲狀藻類增殖，特別是在光照增強的情況下；加速凋落物分解，並可能導致溶解氧下降，以及敏感物種向耐受性更強、通常是本地物種的轉變。
污染物污染	增加懸浮物、沉積物和組織中的重金屬、合成物和有毒有機物含量；增加畸形率；增加無脊椎動物的死亡率，並影響其數量、漂移和出苗；抑制魚類的生長、繁殖、健康狀況和存活率；擾亂內分泌系統；引起物理迴避。
水文變化	改變徑流-蒸散平衡，導致洪水強度和頻率增加，並常降低基流；導致河道動力學改變，包括河道及週邊侵蝕加劇和漫灘洪水發生頻率降低；徑流更有效地輸送營養物質、沉積物和污染物，從而進一步破壞河道內生境。城市流域不透水錶面和雨水輸送以及農業流域排水系統和土壤壓實都會產生顯著影響。
河岸清理/ 過密樹蔭清除	減少遮蔭，導致溪流溫度升高、光照增強和植物生長；降低河岸穩定性，減少枯枝落葉和木材的輸入，並減少營養物質和污染物的去除；減少泥沙截留，加劇河岸和河道侵蝕；改變流入溪流的溶解性有機碳的數量和性質；由於直接輸入和截留結構的減少，降低底棲有機物的保留率；改變營養結構的保留率；改變營養結構的保留率；改變營養結構的保留率；
倒伏木的損失	減少底質，導致生物覓食、附著和掩蔽，造成沉積物和有機物儲存流失；降低能量耗散；改變水流動力學，從而改變棲息地分佈；降低河岸穩定性；影響無脊椎動物和魚類多樣性及群落功能

13.2.1.3 土地利用

土地利用的變遷是許多對河流生態系有負面影響的人類活動的綜合體現。河流的流量變異性和沉積物輸送量，受到都市地區的不透水層和暴雨排水系統、農業地區的渠道化河流和田間瓦管，以及森林砍伐地區的伐木作業和道路建設的強烈影響。棲地退化很可能表現為流量、底棲棲地條件和淺灘-深潭完整性的改變。在自然擁有植被河岸的地區，植被的存在能穩定河岸、調節水溫、過濾營養物質和沉積物，並透過影響光線的可得性和顆粒有機物的輸入，強烈影響能量途徑 (Gregory et al 1991)。通常，河岸植被的喪失伴隨著河岸侵蝕、泥沙沉積、水溫升高和食物網改變；而隨著人類活動侵入河流邊緣，污染物負荷也常常增加 (Lowrance et al. 1997, Hickey and Doran 2004)。雖然途徑不那麼明顯，但整個集水區的土地利用模式和人類存在，通常可作為河流狀況的良好指標，充當人類干擾的總體指數（表 13.3）。

世界上大多數已開發地區的景觀都經歷了廣泛的轉變。在紐西蘭，超過 80% 的土地在農業擴張前是森林；如今，在紐西蘭大多數河流和河流的中下游集水區，牧羊的

牧場是主要的土地利用方式 (Quinn 2000)。在美國許多已開發的流域，農業是主要的土地利用方式，佔了下密西西比河、上密西西比河、南部平原、俄亥俄河、密蘇里河和科羅拉多河流域土地面積的 40% 以上 (Allan 2004)。都市土地利用通常佔總集水區面積的比例較低，對於大型流域，都市土地通常不到集水區面積的 5%。由於都市壓力源對水生生態系有不成比例的影響 (Paul and Meyer 2001)，即使在低比例下，都市化的影響也可能很重要。當焦點放在低階河流的小型集水區時，土地利用可以從近 0% 到 100% 的都市、農業或森林覆蓋率不等。

當比較不同土地利用下集水區的河流時，景觀背景的影響是顯而易見的。Quinn 等人 (1997) 比較了紐西蘭河流中 100 公尺河段的水質、棲地和生物群，這些河流分別流經牧場、原生（羅漢松-闊葉）森林，以及先前是牧場的異國松樹林。牧場河流接收到更多的光線，水溫更高，營養鹽水平更高，藻類生物量也高得多。松樹林和牧場河流的河床中都儲存了比原生河流更多的細小沉積物；松樹林河流的木材最多，而牧場河流最少。群落組成在牧場和原生森林之間差異最大，前者有更多的搖蚊和螺類，後者有更多的蜉蝣、石蠅和毛翅蟲。

許多研究顯示，棲地品質和生物多樣性（通常使用生物完整性指標評估，見第 13.3.1 節）與沿河廊道或整個河流集水區的各種土地利用指標相關 (Allan 2004)。根據對喬治亞州伊托瓦河流域 30 條河流的比較，Roy 等人 (2003) 發現，分類群數量和其他生物指數與都市土地覆蓋呈負相關，與林地覆蓋呈正相關。都市土地覆蓋與河床沉積物大小呈負相關，與營養鹽濃度和濁度呈正相關，這表明影響生物群的環境條件反映了土地利用。一項對威斯康辛州各地 134 個河流地點的類似研究發現，棲地品質和生物完整性與農業用地量呈負相關，與林地量呈正相關 (Wang et al. 1997)。

有充分證據顯示，管制不善的森林砍伐已導致棲地和魚類族群的實質性退化 (Bisson et al. 1992)。河流流量的變化和沉積物產生的增加是伐木活動最嚴重的後果之一，因為它們對河道和棲地特徵有長期影響。沉積物的主要來源包括來自砍伐後山坡的滑坡、伐木道路的表面沖刷，以及因洪水增加而儲存在河岸或河床內的沉積物侵蝕 (Scrivener and Brownlee 1989, Bruijnzeel 2004)。隨著流域內伐木面積的增加，深潭被沉積物填滿，形成深潭的大型木材喪失，深潭的頻率和大小也隨之下降 (Bisson et al. 1992)。一般觀察到物種多樣性減少，歸因於棲地簡化，以及現存生物量增加，歸因於光線穿透增加和自營生產。對太平洋西北地區伐木與未伐木流域河流的調查發現，無論底層地質如何，伐木區的鮭科魚類物種多樣性都較低（圖 13.8）。水生無脊椎動物也受到皆伐作業的不利影響。Corn 和 Bury (1989) 比較了未砍伐森林源頭河流與 14 至 40 年前被砍伐的次生林河流中的兩棲動物豐度。先前被砍伐的河流中，物種豐富度較低，細小沉積物的百分比較高，這證明了伐木的長期後果。

河岸緩衝帶能多有效地減輕土地利用對水生生態系的不利影響，以及需要多寬的寬度，這些問題仍在爭論中。建議的緩衝帶寬度從小於 10 公尺到 100 公尺不等，且可能取決於保護目標和具體情況 (Lee et al. 2004)。試圖區分河岸與集水區土地利用對河

流狀況的重要性，以及不同寬度河岸緩衝帶的有效性，已產生了混合的結果，部分原因是土地覆蓋變數常常是相關的 (Roth et al. 1996)。Jones 等人 (2006) 透過選擇具有不相關森林覆蓋值的地點，並建立一個將緩衝帶寬度與河流變數相關聯的模型，證明了在喬治亞州的河流中，將緩衝帶寬度從 30 公尺減少到 15 公尺，會導致河流溫度升高和鱒魚族群減少。即使存在河岸緩衝帶，其有效性也可能被暴雨排水管、農田的地下排水瓦管和侵蝕地景中的溝壑所抵消，這些設施會迅速將水、沉積物和污染物輸送至河流渠道。在澳洲墨爾本的都市河流中，當暴雨排水管將徑流直接輸送到河流時，無脊椎動物族群受到的衝擊更大，相較之下，那些有相當大不透水面但缺乏直接連接的都市地區則不然 (Walsh et al. 2005a, b)。

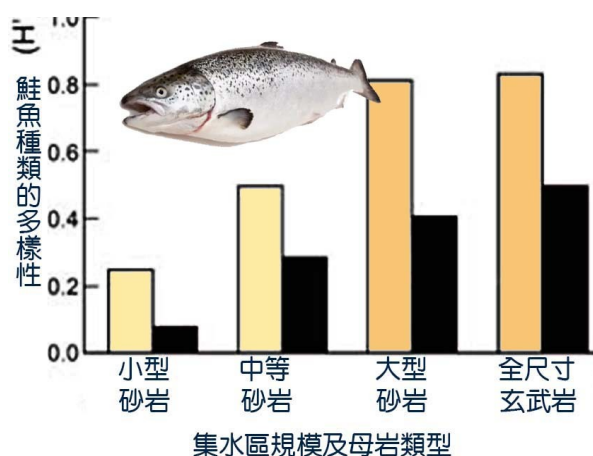


圖 13.8 在具有不同母岩類型的奧勒岡州沿海溪流中，伐木（陰影條）和未伐木（無陰影條）區域的鮭科魚類多樣性。多樣性以 $H' = -\sum p_i \log p_i$ 表示，其中 p_i 是第 i 個物種的頻率。
(Reproduced from Bisson et al. 1992.)

13.2.2 非本地物種

非本地 (nonindigenous)、外來 (exotic) 和異種 (alien) 等術語適用於在非其自然發生地區定殖的物種。在新的環境中變得豐富的非本地物種被稱為入侵性 (invasive)，意味著對接收群落造成危害。異種物種之所以引起關注有幾個原因。一旦在新的環境中建立，它們通常會成為永久居民，並且通常能夠繁殖和擴散到遠超出其起源點的地方。與可以從源頭消除的化學污染物，或可能被恢復的棲地相比，物種引入通常是不可逆轉的。天敵可能缺乏，而且引入物種在新棲地中的影響高度不可預測，因為在新的生態條件下物種互動的性質有所不同。

對於各種淡水植物、無脊椎動物和魚類的引入都有詳細的記錄。截至 1988 年，一份關於國際內陸水生物種引入的彙編記錄了總共 1,354 次首次引入，涉及 237 種動物，主要是魚類，進入了 140 個國家 (Welcomme 1988)。大多數的發生範圍有限。大多數

物種被引入到十個或更少的國家，而 40% 僅從一個國家被記錄。在另一個極端，有九個物種被引入到超過 30 個國家，包括三種受歡迎的遊釣魚（虹鱔和溪鱔、大口黑鱔）；用於控制蚊子的食蚊魚 (*Gambusia affinis*)；以及兩種羅非魚和三種鯉魚，這些魚因水產養殖和雜草控制而受歡迎。非本地物種通常是接收群落的附加物，該群落可能保留其全部或大部分的本地物種。然而，每當大部分生物量由引入物種組成時，食物網結構和生態系功能的改變就極有可能發生。在科羅拉多河系統中，至少有 72 種非本地物種成功引入，該系統最初擁有 49 種本地物種 (Blinn and Poff 2005)，而在大峽谷國家公園內，超過 85% 的魚類個體是非本地的 (Minckley 1991)。

包括水生大型植物和河岸物種在內的入侵植物，也透過減少本地植物的補充、改變生態系過程和干擾模式，對水生生態系造成損害 (Gordon 1999)。水葫蘆 (*Eichornia crassipes*)，原產於南美洲，於 1800 年代末作為觀賞植物引入美國，被認為是亞熱帶淡水區世界上最嚴重的的水生雜草之一。它佔據了佛羅里達大沼澤地的大片區域，其廣泛的漂浮墊阻礙了水流，消滅了本地植物，並降低了氧氣水平 (Schmitz et al. 1993)。鹽杉 (*Tamarix spp*)，原產於南歐和歐亞大陸，已在美國西南部廣泛的河岸地區定殖，它取代了本地河岸物種，並因其高蒸散率而增加了水分流失 (Cleverly et al. 2006)。

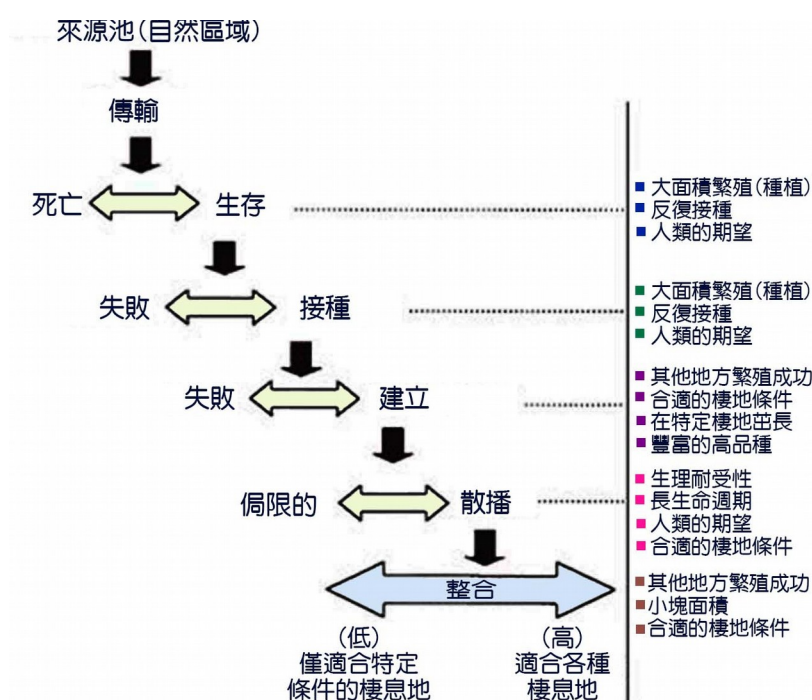


圖 13.9 設想中加州魚類的物種入侵過程：在每一步，入侵個體都會遇到限制部分或全部個體進入下一步的因素。成功入侵需要在每個階段都存活下來。一旦物種建立，生物和環境因素的組合將決定它是否會擴散並最終融入現有的物種組合中。(Reproduced from Moyle and Marchetti 2006.)

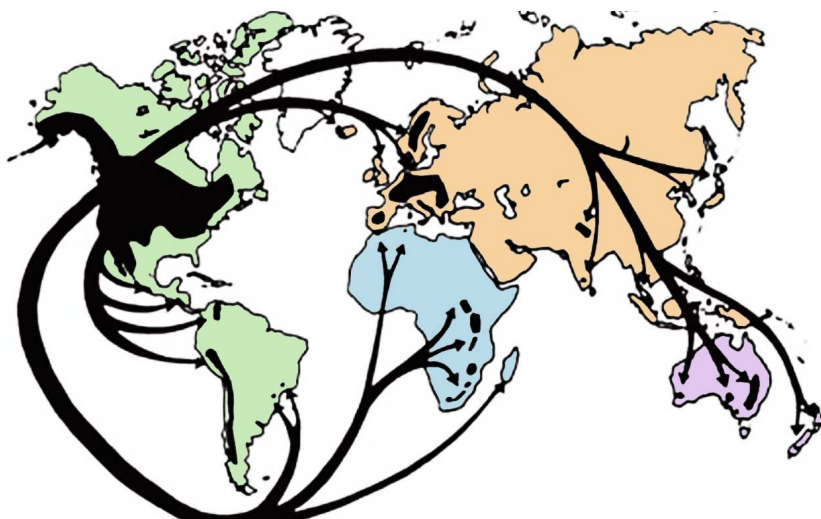


圖 13.10 虹鱒 (*Oncorhynchus mykiss*) 從其位於北美西部的原始分佈區 (陰影區域) 轉移到除南極洲以外的各大洲。(Reproduced from Petersen et al. 1987.)

13.2.2.1 物種入侵的原因

淡水物種被有目的地運輸並釋放到新的環境中，以增強遊釣漁業、用於水產養殖，以及作為生物防治劑。事實上，放養非本地魚類仍然是管理工作的基石，以提供最受歡迎的運動或商業漁業物種。在加州 110 次有記錄的魚類物種入侵中，45% 是為了食物或遊釣而引入的，15% 是作為遊釣魚類的餌料 (Moyle and Marchetti 2006)。儘管在水產養殖中廣泛使用的物種相對較少 (Welcomme 1984)，但這些是轉移最廣泛的魚類之一。與魚類養殖相關的引入在 1960 年代大幅擴張，當時國際發展機構推廣水產養殖，以為迅速增長的人口提供蛋白質並造福地方經濟。魚類也被引入作為生物防治劑，以對抗疾病媒介和有害的水生雜草。蚊子控制是一個常見的目標，使用食蚊魚 (*Gambusia affinis*) 和孔雀魚 (*Poecilia reticulata*) 等物種。控制水生雜草，其中許多本身就是外來種，是另一個常見的目標 (Shireman 1984)，羅非魚和鯉魚是最常被推廣的物種。

非故意的引入有多種方式，包括從養魚場逃逸、水族寵物的釋放、隨計畫引入而未被注意到的「搭便車」物種，以及那些在壓艙水中攜帶或透過運河系統擴散的物種。在 FishBase (一個關於有鰭魚類生物學的百科全書式資料庫) 中列出的 1,205 條水產養殖目的的引入記錄中，約有一半被報告已在野外建立族群 (Casal 2006)。超過 1,200 種熱帶水族物種被運往世界各地，最終可能有多達 6,000 種物種引起寵物貿易的興趣 (Welcomme 1984)。大多數熱帶魚的引入發生在 1960 年之後，當時活魚運輸的技術大大改進。約 10% 的國際外來魚類轉移是真正非目的性引入的結果，例如隨鯉魚苗批次意外轉移的小型鯉科魚類。最近，壓艙水引入已成為關注的焦點，以入侵勞倫森大湖區的梅花鱸 (*Gymnocephalus cernua*)、斑馬貽貝 (*Dreissena polymorpha*) 和中華絨螯蟹

(*Eriocheir sinensis*) 為例 (Ricciardi and MacIsaac 2000)。跨集水區的水資源轉移促成了南部非洲的物種易位，因為該地區幾乎所有主要河流系統都由隧道、管道和運河相連 (Bruton and van As 1986)。至少有五種魚類從大魚河入侵到奧蘭治河，在它們相連之前，這兩條河擁有各自獨特的動物群，且特有種數量眾多。

13.2.2.2 入侵成功

入侵的成功預期會受到入侵物種的特性和接收環境的特徵影響，包括來自被入侵群落的「環境抗性」。一個外來物種的成功建立可以被看作是一連串的機率事件，從運輸或擴散開始，接著是建立和進一步擴散，直到最終完全融入群落（圖 13.9）。最後，它對本地物種和生態系過程的影響決定了這個新物種是否被歸類為有害或入侵物種。

Marchetti 等人 (2004a) 對加州淡水魚類的入侵成功進行了詳細分析，該州有 68 種原生魚類和 110 次有記錄的非原生魚類入侵。由於這些入侵中有 43% 是失敗的，因此有可能探討成功入侵的相關因素。一個物種入侵成功的最佳統計預測因子包括過去成功入侵的歷史、廣泛的環境耐受性、在人類改變的環境中茁壯成長的能力、來源和接收環境的相似性，以及大的繁殖體規模（至少 100 個個體、多次釋放，或兩者兼具）。先前的成功是預測成功與失敗比例的一個特別好的指標，對於沒有先前在新環境中成功建立記錄的物種，該比例接近 1:1，而對於在十個或更多國家建立的外來物種，該比例上升到 4:1。遊釣魚和餌料魚的成功率很高，成功與失敗的比例為 2:1。相比之下，非故意釋放的水族寵物、在壓艙水中攜帶的魚或通過人工水道移動的魚，以及從養魚場逃逸的魚，其成功率為 28%。在加州所有成功入侵中，有 66% 發現具有高生理耐受性 (Marchetti et al. 2004b)，但這並不能保證成功，因為 47% 的失敗案例也具有類似的高耐受性。當然，很清楚的是，當環境條件超出其耐受範圍時，物種入侵就會失敗，就像許多熱帶水族魚類在溫帶水域的情況一樣。至少有一些入侵者似乎是因為新穎的特徵而成功，例如以未被充分利用的資源為食、高度的攻擊性或繁殖的時機。原生分佈範圍廣的物種預期會是更成功的殖民者，但據報導這充其量只是一個微弱的指標，而其他候選特徵，如體型小、生命週期快和廣食性的營養位置，在加州的案例研究中取得的成功更少。目前我們可以說，已知某些特徵會使一個物種傾向於成為入侵性物種，但預測模型有其局限性，因此在風險評估中謹慎行事是明智的 (Moyle and Marchetti 2006)。

與入侵物種原生範圍內的環境高度相似的環境，預期會為成功建立提供最大的機會。虹鱒是評估可能影響殖民成功的環境因素的一個極佳模型，因為它被廣泛引進（圖 13.10），且通常有良好的引進記錄 (Fausch et al. 2001)。它們在阿帕拉契山脈南部非常成功，但大多數對斯堪地那維亞、中歐、英國和日本本島的引進都失敗了。在其他地區，包括洛磯山脈、安地斯山脈、澳洲和紐西蘭，虹鱒的引進取得了中等程度的成功。透過對流量記錄的廣泛分析，Fausch 等人 (2001) 提出了有力的論證，即魚苗孵化時間

與洪水機率低的巧合，是其原生環境的特徵，並強烈預測了建立的成功；換句話說，原生棲地與接收棲地之間的匹配至關重要。

棲地改變可以透過創造本地物種不適應的新穎環境條件來促進物種入侵。當自由流動的河流被水壩和河流管制轉變為湖泊般的蓄水區時，本地物種可能因這些變化而減少，而成功的入侵者很可能是最適合改變後生態系的物種。一項針對北美 125 個主要流域中 128 種引進淡水魚類的調查發現，擁有許多蓄水設施和較少本地物種的大型流域，含有最多數量的引進物種 (Gido and Brown 1999)。Olden 等人 (2006) 利用科羅拉多河下游盆地所有魚類物種 (28 種原生，62 種非原生) 的一整套形態、行為和生活史特徵進行研究，發現迅速擴散的入侵物種傾向於佔據「空缺」的生態位，特別是在生活史特徵方面，而被取代的物種在生活史上傾向於不與成功的入侵者重疊。因此，入侵先前未被佔據的生態位空間的機會，很可能源於長期的環境變化，特別是蓄水區中靜水條件的建立，在科羅拉多河流域入侵物種的建立中扮演了主要角色。

最後，全球最成功的三種淡水入侵者—鯉魚 (*Cyprinus carpio*)、虹鱒 (*Oncorhynchus mykiss*) 和一種羅非魚 (*Oreochromis mossambicus*)—在入侵物種複製本地物種生態角色，或為群落增添新穎維度的程度上，提供了有趣的對比。虹鱒 (以及褐鱒) 通常取代另一種鮭科魚類或類似鱒魚的魚種。另一方面，鯉魚和羅非魚都在入侵物種的生態或生活史特徵與接收群落所有成員不同的地區取得了成功。根據對鯉魚與澳洲豐富原生魚類物種特徵的比較，Koehn (2004) 認為，鯉魚在資源利用和行為上明顯不同，因為在澳洲大多數淡水魚類群落中缺乏食碎屑的魚類。*Oreochromis* 的成功歸因於其廣泛的生理耐受性、延長的繁殖季節、對幼魚的保護、允許它們在所有棲地繁殖的口孵行為、雜食性攝食，以及對共存魚類幼魚的捕食 (Canonico et al. 2005)。

13.2.2.3 入侵物種的影響

非本地物種對原生生物群的影響差異極大。迄今為止的證據顯示，許多，或許是大多數入侵物種影響甚微，不會變得豐富，並且在不引起重大變化的情況下被吸收到現有群落中。另一方面，一些入侵物種顯然是有害的，它們對淡水物種瀕危的貢獻可能僅次於棲地喪失 (Harrison and Stiassny 1999)。墨西哥約 500 種淡水魚類中，有 167 種被列為處於某種程度的風險中，其中 76 種至少部分歸因於入侵物種的影響 (Contreras-Balderas et al. 2002)。一項針對歐洲、北美、澳洲和紐西蘭河流群落的 31 個魚類引入案例研究的調查發現，77% 的案例記錄到原生種隨後出現衰退 (Ross 1991)。例子包括美國西南部在引入食蚊魚後原生種的衰退，以及在引入褐鱒和虹鱒後原生溪鱒的衰退。在紐西蘭，鱒魚和南乳魚科魚類是不相容的；以前廣泛分佈的南乳魚科族群現在已破碎成殘存的族群，僅限於鱒魚無法到達的瀑布屏障上方的地區 (Townsend and Crowl 1991)。此外，非本地物種可能透過食物網互動引起各種間接影響。在紐西蘭，引入的鱒魚對無脊椎動物施加了比原生南乳魚科更強的由上而下控制，導致底棲食草作用減少和藻類生物量增加 (Flecker and Townsend 1994)。

魚類引入後原生種的衰退是透過多種機制發生的，包括物種互動、棲地改變、疾病或寄生蟲的引入、營養級改變和雜交 (Taylor et al. 1984)。捕食似乎是外來種取代原生種的常見原因。在 Ross (1991) 審查的十項研究中，凡是檢視了資源利用的研究，有一半觀察到魚類引入後出現棲地轉移。例如，在加州的鰻魚河引入掠食性鯉科魚類薩克拉門托鱖後，包括薩克拉門托吸口魚、虹鱔、加州口一千和三棘刺魚在內的多種原生種改變了其棲地利用模式 (Brown and Moyle 1991)。入侵物種也透過雜交影響原生種，Miller 等人 (1989) 發現這在北美魚類物種已記錄的滅絕中佔了 38% 的因素。在大多數情況下，顯然是其他因素導致了最初的衰退，而雜交是最後一擊。例子包括至少兩個原生割喉鱔亞種因與放養的虹鱔雜交而滅絕，斯內克河吸口魚與猶他吸口魚雜交，以及藍梭鱸與大眼梭鱸雜交。

許多疾病和寄生蟲與外來物種有關 (Hoffman and Schubert 1984, Bruton and van As 1986)，對被入侵的群落構成了另一個威脅。一種引起小龍蝦瘟疫的真菌寄生蟲，在從北美引入具抗性的小龍蝦物種後，摧毀了整個歐洲的原生小龍蝦 (Reynolds 1988)。源自中國和遠東，並隨草魚被引入世界各地的條蟲 *Bothriocephalus acheilognathi*，有潛力影響多種物種 (Bruton and van As 1986)。由 *Myxobolus cerebralis* 引起的旋轉病，於 1950 年代從歐洲傳入美國，現在影響著 23 個州的野生魚類和魚類孵化場 (Bartholomew and Reno 2002)。

入侵物種在全球的擴散，加上原生種的衰退或滅絕，導致各地區的動物群逐漸變得越來越相似，這反過來又削弱了地方動物群的獨特性。這就是所謂的生物同質化現象，而淡水魚是一個典型的例子。Rahel (2000) 利用美國本土 48 州魚類的歷史和現今分佈，比較了所有州的魚類動物群 (1,128 組配對組合)，發現動物群相似性明顯增加。平均而言，成對的州比歷史上多了 15 個共同物種，而最初沒有共同魚類物種的 89 組州配對，現在平均有 25 個共享物種。遊釣魚和水產養殖的引入是主要原因，而滅絕事件很少，這是魚類引入中的常見發現 (Gido and Brown 1999, Moyle and Marchetti 2006)。

很少有入侵物種能與北美斑馬貽貝 *Dreissena polymorpha* 的影響相提並論，它在一些河流和湖泊棲地變得如此豐富，以至於原生種直接受到威脅，生態系功能也受到極大影響。除了在受感染湖泊的出口下游，它們在小型河流中很少見，但在較大的河流中可以達到非常高的密度 ($100-10,000 \text{ m}^{-2}$)，在那裡它們透過附著在原生軟體動物的殼上並與之爭奪食物，對其產生強烈的負面影響 (Strayer 1999a)。隨著斑馬貽貝的持續擴散，許多原生貽貝物種的喪失是一個嚴重的可能性。它們對生態系功能的影響源於其極高的過濾率，每天可過濾 10-100% 的水體，因此斑馬貽貝的攝食而非向下游輸出，成為被輸送食物顆粒的主要去向 (Strayer et al. 1999)。斑馬貽貝於 1991 年首次在哈德遜河被觀察到，到 1992 年已擴散到該河所有淡水區域，其生物量超過了哈德遜河潮汐淡水區所有其他異營生物的總和。浮游植物和小型浮游動物急劇下降，底棲消費者包括原生雙殼類也同樣減少。然而，大型無脊椎動物族群增加了，顯然是受益於作為食物供應的偽糞便和作為結構棲地的貽貝本身。由於水體的過濾，光線穿透度大大增加，

可溶性活性磷 (P) 增加，推測是因藻類族群減少所致。也有證據顯示，在斑馬貽貝入侵後，大型植物大量增加，代表著生產力從河流轉移到其植被淺灘。這些影響也延伸到魚類群落：在斑馬貽貝肆虐的河段，開放水域魚種減少，而沿岸魚類則大幅增加 (Strayer et al. 2004)。斑馬貽貝和其他少數雙殼類可能是淡水生態系中最具影響力的入侵者之一，它們將資源從水體轉移到底棲和植被淺灘邊緣。

13.2.3 污染

水質下降源於工業、市政、住宅和農業來源，這些來源產生了各種各樣的污染物。點源污染來自單一來源，通常是透過工業或市政廢水處理廠的管道排放，而非點源 (NPS) 污染則來自擴散源，如肥料徑流和酸雨。前者更容易監測和管制，在許多已開發國家，減少工業和市政廢物方面已取得相當大的進展。當然，並非所有地方都是如此。在中國，據報導，由於該國近期快速的經濟發展，估計有 80% 的河流和飲用水源受到污染 (Wang 2004)。非點源污染的管理要困難得多，在美國被認為是更嚴重的問題 (USEPA 2000)。大多數非點源污染由營養物質和沉積物組成，並歸因於農業，但伐木、道路建設和郊區擴張也都有貢獻。

由於許多不同污染物導致的水質下降，無疑是水生生態系惡化的重要方面。影響通常是局部的，但河段的污染可以像水壩一樣有效地阻斷魚類通道。當受影響區域是已稀有和瀕危族群的關鍵棲地時，如長江的某些魚類 (Dudgeon et al. 2006)，或當大面積受到污染時，如淡水酸化和據報導中國河流的廣泛污染案例，生物多樣性最有可能受到威脅。

13.2.3.1 點源污染物

許多北美河流，雖然在逐漸改善，但都經歷過一定程度的污染，並在污染物的類型和來源上表現出區域差異。在費城附近的德拉瓦河，早在 1799 年就已注意到顯著的污染，1915 年報告了低溶氧水平，第二次世界大戰期間在河邊碼頭工作的工人抱怨惡臭 (Jackson et al. 2005)。康乃狄克河的沉積物負載著複雜的金屬和有機化合物混合物，包括多氯聯苯 (PCBs) 和多環芳香烴 (PAHs)，導致了魚類和貝類的食用建議；在哈德遜河中游，由於 PCB 污染，商業和遊釣漁業受到限制。

都市地區重要的點源排放來自廢水處理廠 (WWTPs) 和工業 (Paul and Meyer 2001)。在許多國家，廢水處理廠技術的改進已導致化學成分的顯著減少。然而，在許多老舊城市，雨水和污水排水管合併在一個單一系統中，因此在高流量期間，水量超過了廢水處理廠的容量，迫使其將未經處理的廢水直接繞流排放到接收水道中。美國和英國有四分之一到三分之一的城市報告有合流制下水道溢流問題，而老舊和洩漏的下水道系統以及郊區化糞池系統的激增，使問題進一步惡化。

13.2.3.2 來自陸地的徑流

在都市和農業徑流中輸送的污染物是水道非點源污染的主要來源，輸送著沉積物、營養物質、農業殺蟲劑和除草劑，以及各種有害物質（表 13.2）。美國超過三分之一的河道被官方列為受損或受污染，而各類非點源污染被認為是主要原因（EPA 2002）。農業來源佔了美國水道中 46% 的沉積物、47% 的總磷和 52% 的總氮排放（Gianessi et al. 1986）。沉積作用影響魚類物種的分佈，它們對淤泥條件的耐受性差異很大。農業因肥料和動物廢物而增加營養鹽水平，也因增加土壤侵蝕而加劇，這尤其影響磷的輸送。都市地區也可能因市政廢物和肥料而成為重要的營養鹽來源。在伊利諾州中東部的一個農業集水區—鹽叉河，其中包括兩個重要的都市區，都市化在控制河流中營養鹽濃度方面至少與農業同等重要（Osborne and Wiley 1988）。這對全年可溶性活性磷和半年期間的硝酸鹽-氮都是如此。在冬季和春季，農田的氮肥施用是河流中濃度的主要決定因素。

質量平衡研究（Boyer et al. 2002）和對肥料使用量隨時間變化的分析（Goolsby et al. 2001）清楚地顯示，肥料使用是農業景觀河流中營養鹽濃度的主要驅動因素（第 11.4 節）。這從河流中營養鹽濃度的趨勢（圖 13.11）和氮輸入來源（圖 13.12）中可以明顯看出。密西西比河的硝酸鹽濃度在 1950 年代至 1980 年代間翻了一倍，這與同期肥料施用量的穩步增長相吻合（Turner and Rabalais 1991）。密西西比河硝酸鹽輸出量的大幅增加，導致了墨西哥灣內一個大面積的低氧區，這是藻類生產力增強和腐爛的結果（Rabalais et al. 2001），並因營養鹽比例改變而導致食物網結構的變化（Turner et al. 1998）。這發生在一個支持美國 25% 漁獲量的地區，因此對區域漁業經濟產生了嚴重後果。由於肥料使用增加和大氣沉降，全球河流溶解無機氮的輸出預計將繼續增加。Kroeze 和 Seitzinger (1998) 預測，到 2050 年，世界河流 90% 的溶解無機氮負荷將源於人為活動。

日益都市化的梯度對河流生態系有多重影響，包括來自不透水面和暴雨排水管的更急遽流量、來自草坪肥料和寵物廢物的營養鹽和有機物富集、改變的河道形態，以及增加的沉積物和各種毒素輸送（Paul and Meyer 2001）。水在流經鋪面時可能顯著升溫，而新的建設是沉積物的重要來源。由於所謂的「都市河流症候群」（Walsh et al. 2005），生物豐富度降低，而耐受性物種的優勢度則更高。河流大型無脊椎動物群落通常在應對日益增加的都市化時顯示出多樣性的減少，但豐度變化不一，因為中等水平的營養鹽和有機物富集可以增加無脊椎動物的數量，而毒素、溫度變化和淤積通常會導致數量下降。儘管在有機污染地點大型無脊椎動物可能很豐富，但群落通常由搖蚊（Chironomidae）和寡毛綱蠕蟲（Oligochaeta）主導（Wright et al. 1995）。改進排水設計以抵消將不透水面與河流渠道直接連接的暴雨排水管的直接影響，可能是對流經都市集水區的河流最有效的管理措施之一（Walsh et al. 2005）。

單個大型礦場是點源，但在南部洛磯山脈地區，數千個分散的、廢棄的 19 世紀銀礦和金礦如此分散，它們更像是非點源輸入。由於重金屬濃度是 78 個洛磯山脈地點大型無脊椎動物群落的最佳預測因子 (Clements et al. 2000)，因此歷史採礦活動的遺留影響很可能影響了整個地區水生無脊椎動物的分佈和豐度。

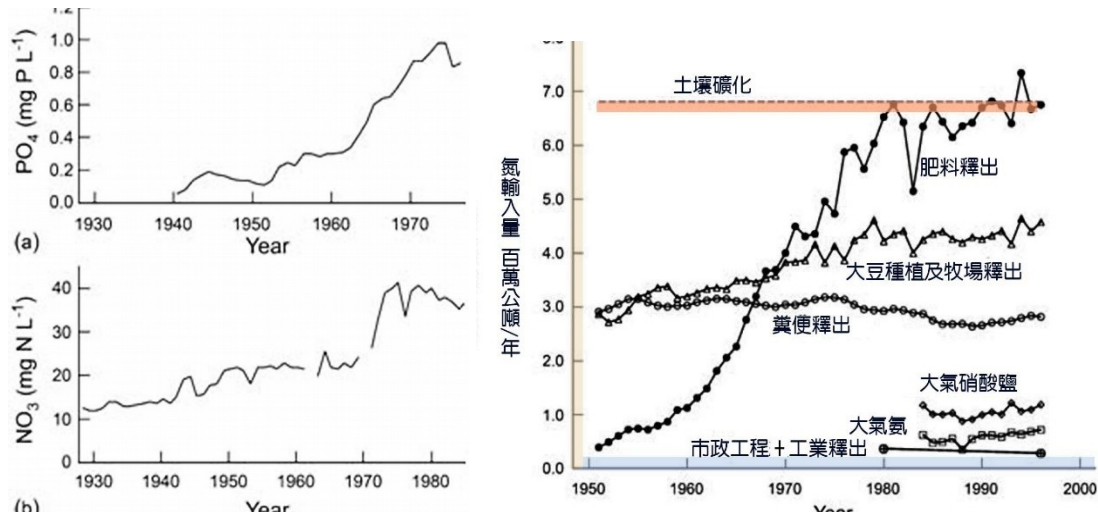


圖 13.11 英國泰晤士河 (River Thames) 中 (a) 磷酸鹽和 (b) 硝酸鹽濃度的歷史趨勢。(Reproduced from Heathwaite et al. 1996.)

圖 13.12 1951-1996 年密西西比-阿查法拉亞河流域 (Mississippi-Atchafalaya River Basin) 的年氮輸入量。(Reproduced from Goolsby et al. 1999.)

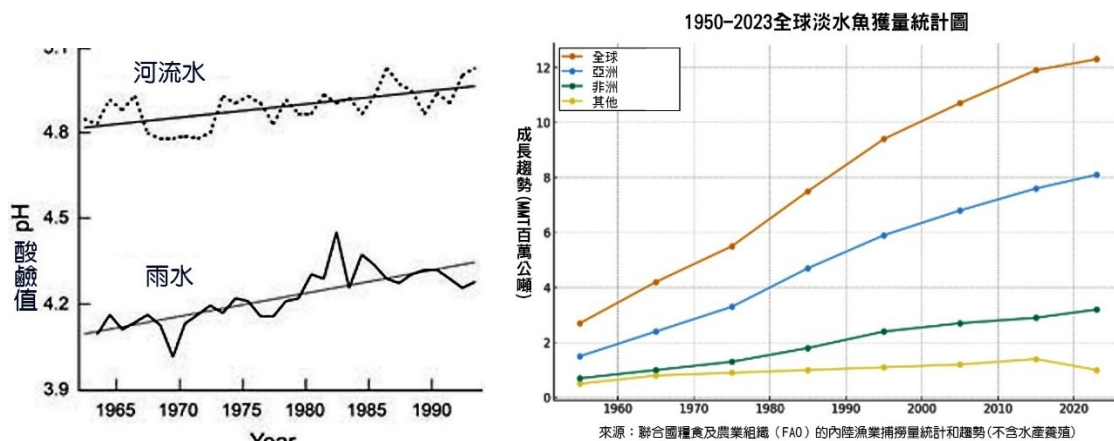


圖 13.13 哈伯德溪實驗林 (Hubbard Brook Experimental Forest) 中溪水和雨水 pH 值的近期趨勢，顯示溪水 pH 值隨著降水 pH 值的增加而增加。(Reproduced from Malmqvist and Rundle 2002 after Driscoll et al. 2001.)

圖 13.14 1950-2023 年內陸水域的漁業捕撈量，單位為百萬公噸 (MMT)

13.2.3.3 大氣沉降

酸雨和汞沉降導致地表水廣泛而擴散的污染，即使在遠離源頭的地方也是如此。在緩衝能力差且大氣中硫和氮氧化物水平高的地區，淡水酸化是一個嚴重的威脅，導致酸雨和酸雪（第 4.4.3 節）。自 1960 年代以來，由於化石燃料燃燒向大氣中加速輸入污染物，斯堪地那維亞、北歐、美國東北部和西部一些地區的河流和湖泊酸化最為明顯。在過去幾十年中，硫沉降因應法規變化而下降 (Driscoll et al. 2001)，但氮沉降沒有 (Stoddard et al. 1999)。河流酸化首先影響對酸敏感的物種，但當 pH 值降至 5 以下時，大多數物種都會受到影響（第 4.4.3 節）。為抵消酸化而對河流進行石灰處理只取得了有限的成功；對酸敏感的物種偶爾被觀察到，但未能持續存在 (Bradley and Ormerod 2002)。美國為應對清潔空氣法規而減少 SO₂ 排放，顯然產生了有益效果，導致新英格蘭哈伯德布魯克實驗森林的雨水和溪水 pH 值穩步上升（圖 13.13）。

元素汞作為一種氣體在世界各地高效傳輸，因此即使是偏遠地區也會經歷源自燃煤、廢物焚燒和其他工業過程的汞污染 (Morel et al. 1998)。甲基汞 (MeHg)，一種有機汞的形式，是由無機汞透過生物和化學過程產生的，主要歸因於缺氧水域和沉積物中硫酸鹽還原菌的活動。由於甲基汞在水生食物鏈中生物濃縮，其在魚類中的濃度常常達到或超過被認為對人類食用安全的水平，即使在偏遠地區也是如此。甲基汞生物累積的原因很複雜，但涉及其在藻類細胞和脂質中的溶解度以及魚類腸壁的輕易吸收，而非直接從水中吸收汞。由於無機汞不易進入食物鏈，其轉化為甲基汞對汞的累積至關重要。

水庫的建設導致微生物對無機汞的甲基化作用增加。產生的甲基汞量與被淹沒的植被和土壤中儲存的有機碳 (C) 量成正比，顯示出最初的脈衝，且水中水平會升高多年 (Hall et al. 2005)。因此，大氣沉降和水壩建設可以協同作用，增加魚類消費的人類健康風險。

13.2.4 過度開發

過度開發主要關注魚類和一些其他脊椎動物，包括兩棲動物、龜類、鱷魚，以及一些與水相關的鳥類和哺乳動物；以及軟體動物和一些十足目甲殼類。其相對於其他瀕危原因的重要性可能難以評估，部分原因是記錄保存鬆散，部分原因是受開發的種群通常面臨多重威脅，包括水壩、棲地退化和污染。很少有淡水無脊椎動物因直接捕撈而瀕危 (Strayer 2006)。然而，自史前時代以來，因其殼、珍珠和肉而受重視的貽貝，在歐洲和北美被廣泛捕撈。一些報告描述的數量在今天看來是難以想像的，例如 1913 年從伊利諾州水域捕獲了超過 1300 萬公斤的貝殼 (Claassen 1994)。這些捕撈針對的是豐富的物種，但對稀有物種的副漁獲後果也可能很顯著 (Strayer 2006)。如今，淡水貽貝因其貝殼而被捕撈，這些貝殼被切成小球，用作日本、中國和澳洲養殖珍珠的鹹水牡蠣中的種珠。受管制的商業捕撈大概是可持續的，但據報導在美國中西部有非法的貽貝捕撈活動，因此偷獵構成了額外的風險。

對亞洲龜類的過度開發是其面臨的最重要威脅，那裡大多數個體被作為食物出售，但大多數物種也被用於傳統醫藥和作為寵物出售 (Cheung and Dudgeon 2006)。在對世界最大龜類消費地——中國南方的三個城市進行的市場調查中，遇到了近一百萬隻個體，包括 157 個物種，其中 72 個是全球受威脅物種。由於部分交易是秘密進行的，這些數字可能是低估的。大多數亞洲龜類的生態學知之甚少，這使得評估這種捕撈的生態後果變得困難。柬埔寨洞里薩湖內及周邊的所有龜類物種都受到貿易的嚴重威脅，七種水蛇 (Colubridae: Homalapsinae) 也是如此。市場調查顯示，每天有超過 8,500 條水蛇被出售，主要用於鱷魚和人類食物，這可能是世界上被最密集捕撈的蛇類群落 (Campbell et al. 2006)。

商業和休閒漁業都對高價值淡水魚類的嚴重衰退負有責任。世界各地許多大型、長壽的河魚都瀕臨滅絕，過度捕撈是一個促成因素，包括亞洲河流的幾種鯉魚、鯰魚、鱖魚、白鱖和一種鞭狀紅魚 (Dudgeon et al. 2006)。隨著秘魯亞馬遜地區的商業漁業技術越來越先進，高捕撈壓力似乎正驅使該漁業朝向更小的魚，並需要更大的努力才能達到滿載漁獲量，這是過度捕撈的典型跡象 (De Jesus and Kohler 2004)。休閒性過度捕撈值得更多關注，因為在一些國家涉及大量人口，當魚群接近崩潰水平時，捕撈努力可能不太可能下降，即使在釣後放生的釣魚活動中，也可能存在釋放後死亡率和對生長和適應度的亞致死效應 (Muoneke and Childress 1994, Cooke et al. 2002)。加拿大四個重要的休閒漁業在 20 世紀最後幾十年經歷了顯著但基本上未被認識到的衰退 (Post et al. 2002)。這種「無形崩潰」為何沒有引起更多關注的原因是推測性的，但 Post 及其同事認為，釣客的期望降低了（「變動的基線」），並透過轉向不同且價值較低的獵物來適應。此外，休閒釣魚和水產養殖是傳播非本地物種最重要的原因，因此對淡水生物群有非常重要但間接的影響 (Cambray 2003, Cowx and Gerdeau 2004)。

過度捕撈通常是魚類族群威脅歷史序列中的第一個，隨後是污染、棲地退化、引入物種和氣候變遷 (Jackson et al. 2001)。澳洲墨瑞-達令河的最大淡水魚（重達 114 公斤）——墨瑞鱈 *Maccullochella peelii* 的歷史很好地說明了這一點 (Rowland 1989)。根據鐵路托運和墨爾本市場的記錄，到 1860 年代已發展出一個大型漁業，都市市場的銷售在 1900 年代初期達到頂峰，隨後下降。到 1930 年代，捕魚變得無利可圖，然後大蕭條和第二次世界大戰可能幫助結束了這段過度捕撈時期。漁業的第二次擴張發生在 1940 年至 1955 年，隨後在 1960 年代初期第二次下降到更低的水平。然而，到這個時候，水壩、污染加劇、休閒漁業的增長以及歐亞鱸魚對幼鱈的影響等累積效應，共同阻止了現已減少的鱈魚族群的恢復。將這個歷史序列帶到現在，孵化場的放養有助於墨瑞鱈的恢復，雖然過去的巨型魚不太可能再見，但休閒漁業已從中受益。

全球淡水商業捕撈總量自 1950 年代以來一直有記錄，這些數據顯示出穩步增長，並可能自 1990 年代末以來達到平穩期（圖 13.14）。2002 年的淡水捕撈量為 850 萬噸，約為海洋捕撈量的十分之一，主要由亞洲和非洲主導，且由於懷疑存在漏報和多報的情況，這個數字是近似值 (Allan et al. 2005a)。很難知道是否正在發生過度捕撈，

因為很少有單一物種的捕撈數據，而且許多漁業針對的是物種豐富環境中的整個群落，通常使用令人印象深刻的多種漁具 (Welcomme 2001)。所謂的「捕撈食物網下層」(Pauly et al. 1998) 的現象，即首先移除大型個體和物種，然後是較小的個體，無疑也發生在淡水漁業中。然而，內陸水域通常由小規模的商業和自給性漁業主導，為當地消費提供季節性就業和蛋白質，而且許多非洲菜系對小魚的偏好以及亞洲魚醬和醬汁的使用，都鼓勵捕撈小型物種。因此，淡水漁業可能會經歷一種混合了捕撈下層和捕撈所有尺寸級別的情況。漁具的變化是過度捕撈的一個指標，因為細網眼的網比粗網眼的網製作起來更耗時且昂貴，漁民只有在必要時才會採用。在委內瑞拉安地斯山脈的山麓河流中，當地漁民使用拋網捕捉洄游的南美鯪，這是南美洲被最廣泛捕撈的淡水魚科的成員。網眼是以幾根手指的寬度來衡量的，在過去 20 年裡，為了適應目標魚尺寸的減小，網眼已從「四指」減少到「兩指」 (Taylor et al. 2006)。

內陸水域的過度捕撈威脅著數千萬依賴此資源獲取收入和食物的漁民的福祉。由於頂級掠食者和有影響力物種的喪失，它也威脅著生態系的健康。太平洋鮭魚的衰退，部分歸因於過度開發，已證明了這些洄游生物將海洋來源的營養物質輸送到生產力低下的淡水環境的重要性，以及依賴這種可預測食物供應的各種消費者，包括鳥類和哺乳動物 (Willson and Halupka 1995)。在委內瑞拉河流中部分因過度捕撈而數量下降的法蘭絨口南美鯪，對生態系過程有深遠的影響，如第 10.5 節所述。

13.2.5 氣候變遷

有一個廣泛的共識是，大氣中二氧化碳 (CO₂) 和其他溫室氣體水平的上升，在過去一個世紀中導致了約 0.68°C 的溫度升高 (IPCC 2001)。溫室氣體和其他大氣污染物的進一步變化，預計到 2100 年將導致顯著的額外暖化，特別是在緯度 40°C 至 70°C 之間，以及降水量的顯著區域性和季節性變化。氣候變遷無疑將對水生生態系產生重要後果，透過溫度和流量狀況的變化產生直接影響，並透過河岸植被、干擾強度和頻率、水化學和物種互動的變化產生更細微的影響 (Meyer et al. 1999, Allan et al. 2005b)。一些未來的影響發生的可能性很高，但仍存在許多不確定性，部分原因是區域和地方尺度的未來氣候條件不確定 (Stainforth et al. 2005)，部分原因是氣候變遷透過多種途徑作用所產生的複雜性。此外，氣候變遷將與河流生態系的其他威脅相互作用，加劇一些區域的水資源短缺，有利於物種入侵，並成為生物群的額外壓力源。

大多數淡水生物都適應特定的溫度範圍（第 5.3.1 節），因此在更暖的氣候情景下，向極地移動的分佈轉移是極有可能的。研究預測，為應對 3–4°C 的暖化，大型無脊椎動物 (Sweeney et al. 1992) 和魚類 (Shuter and Post 1990) 的緯度分佈將向北移動約 500–600 公里。然而，不同分類群的擴散能力各不相同，很少有河流是沒有障礙的，因此一些物種可能面臨有限的機會。例如，美國南部大平原和沙漠西南部的魚類無法向北移動，因為那些河流和河流傾向於東西走向。由於夏季水溫現在已接近許多物種的

上限，僅僅幾度的暖化就對這些地區的原生魚類構成了嚴重的滅絕風險 (Matthews and Zimmerman, 1990)。在山區，生物可以透過向更高海拔移動來轉移到更涼爽的溫度，但物種的活動範圍將會縮小，正如 Keleher 和 Rahel (1996) 在 3°C 未來暖化情景下為洛磯山脈的鱒魚所展示的那樣。由於河流在源頭最涼爽，小河流實際上就像山頂，一旦這些冷水避難所變暖，被困在那裡的個體或族群就沒有逃生路線。溫度也設定了有害入侵物種（如斑馬貽貝）的北方分佈極限 (Strayer 1991)，因此它們向北擴張似乎極有可能。

在未來的氣候情景下，由於蒸發散和降水的變化，徑流的量和時間預計將發生顯著變化。然而，很難在區域尺度上預測降水或蒸發散的變化哪個會更大，因此地表水位和徑流是會增加還是減少。當使用兩個對比鮮明的全球環流模型來預測美國 18 個水資源區域的徑流變化時，只有九個區域的預測方向相同，而在方向相似的地方，其幅度通常不同 (Frederick and Gleick 1999)。然而，一些結果預計會有相當高的確定性。冰川補給的河流預計在數年到數十年內流量會增加，隨後隨著冰川冰的耗盡而減少。在以前積累冬季雪堆的地區，暖化將導致徑流提前，或轉變為由降雨事件驅動的變動冬季流量狀況 (Barnett et al. 2005)。由於冬季雪堆是一個天然的蓄水庫，大部分冬季徑流將流失到海洋中。由於水文干擾對河流群落的重要影響（第 10.3.3 節），更頻繁和更強烈的洪水很可能是氣候變遷對河流生態系的一個廣泛而重要的後果。

對氣候變遷最可能的生態系反應是生物生產力的增加。變溫動物的代謝率通常隨著水溫每升高 10°C 而增加 2-4 倍，直到非常接近其溫度耐受上限 (Regier et al. 1990)。因此，雖然物種組成的變化可能複雜且不可預測，但系統生產力的總體增加很可能是對氣候暖化的常見反應。在未來的氣候下，河岸植被幾乎肯定會發生變化，影響異源輸入的性質、時間和供應，這很可能以複雜的方式影響碎屑的處理和微生物-碎食者食物網連結的功能。葉片的 C/N 比改變可能會降低適口性，溫度變化會影響葉片處理速率，而洪水可能會在葉片被處理前將其輸出 (Rier and Tuchman 2002, Tuchman et al. 2002)。圖 13.15 說明了這些互動是複雜且可能相互抵消的，使得氣候對這個重要能量供應的總體影響難以預測。

河流生物群擴散到更有利環境的能力將因分類群和地點而異。魚類、有翅的無脊椎動物，以及隨風擴散或由鳥類等移動分類群運輸的微生物，其擴散速率可能使其能夠跟上氣候變遷的步伐。其他分類群如貽貝可能就沒那麼幸運了。排水模式和地理的特殊性將決定是否有合適的擴散廊道和新棲地可用。在所有生命階段都是水生的生物顯然必須沿著河流廊道擴散，因此水壩、不適宜的棲地和其他潛在障礙可能會限制流域內的擴散，而集水區邊界可能是絕對的障礙。具有空中成蟲階段的昆蟲更能擴散，儘管它們的大部分移動可能發生在沿河廊道，但跨流域的擴散也會發生 (Bilton et al 2001, Bunn and Hughes 1997)。大多數 ¹⁵N 標記的石蠅 (*Leuctra ferruginea*) 沿河流廊道擴散，其中大多數個體向上游移動，但有些則跨越了超過 500 公尺的森林景觀到達相鄰的河流 (MacNeale et al. 2005)。跨集水區的擴散表明了隨著新環境的出現而擴大活動範圍的

潛力。然而，由於不同地點在擴散機會上的地理差異，以及不同物種在擴散速率上的差異，整個群落一起轉移的可能性極小。當生態學家努力理解轉型中河流生態系的新穎群落時，將會有令人興奮的研究機會。

最後，值得注意的是，氣候變遷有可能加劇其他威脅的影響。因河岸清理導致的河流溫度升高將因氣候暖化而加劇，如果水文變化導致夏季低流量，則會變得特別嚴重。由於氣候變遷，許多地區的洪水可能會變得更嚴重，但如果森林砍伐、濕地喪失和不透水面也發揮作用，則會更加極端。如圖 13.15 所示，一些途徑足夠複雜，以至於即使預測總體變化的方向也極其困難。

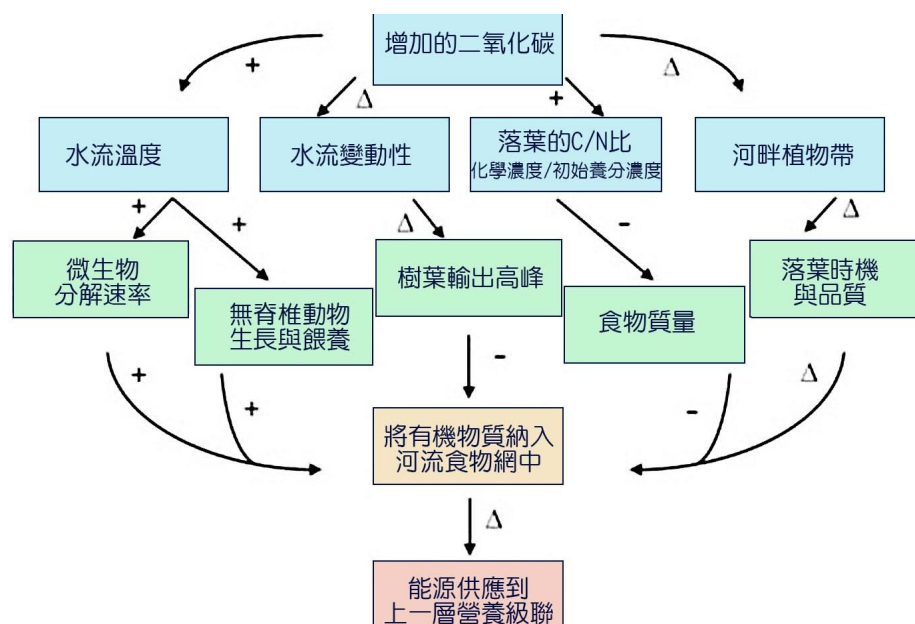


圖 13.15 預期大氣中二氧化碳的上升將對有機物輸入產生複雜影響，特別是落葉，這是小型溪流的主要能量供應。氣候變暖將加速大多數速率過程，水文變異性增加可能對有機物的保留及處理產生不利影響，預期葉片的碳氮比升高會降低其適口性，且氣候變遷可能導致河岸物種組成發生變化。+正面影響；-負面影響；▲變化方向不確定。Based on studies by Rier and Tuchman (2002) and Tuchman et al. (2002a, b). (Reproduced from Allan et al. 2005b.)

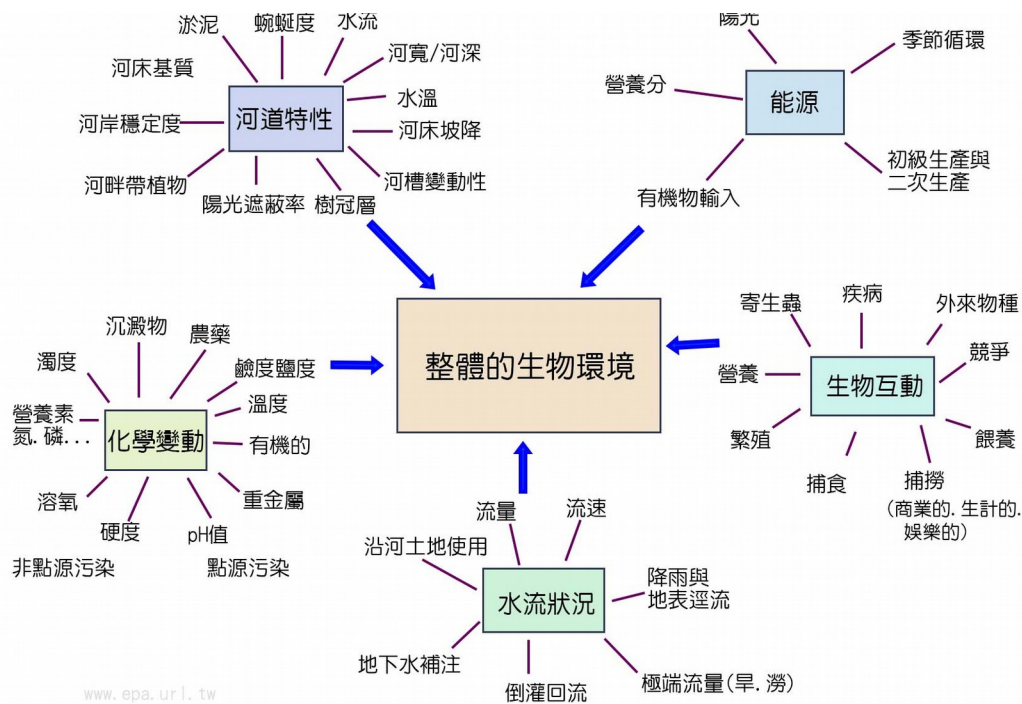


圖 13.16 生物完整性指數 (Index of Biotic Integrity) 衡量溪流健康狀況因人類對圖中五個主要因素的物理、化學和生物成分所做的改變而產生的變化。(Reproduced from Karr and Chu 2000.)

13.3 河流管理

毫無疑問，河流面臨著嚴重的威脅，儘管一些壓力源的影響正在減弱，但其他壓力源仍在持續。雖然有許多擔憂，但也有很多希望的理由。河流具有巨大的恢復能力，科學的進步正開始指向整體性、以生態系為基礎的管理，公眾的意識和關注也正迅速增長。簡而言之，為了管理、恢復和保育河流生態系，我們必須了解它們如何運作，我們需要隨時間評估它們的狀況以確定河流健康的狀態和趨勢，我們需要經過測試和證明的管理實踐，我們還需要將良好意圖付諸行動的意願和組織結構。以下各節將簡要探討其中一些問題，這些問題為科學家、實踐者和政策專家之間建立新的夥伴關係提供了許多機會，以開始扭轉前一節記錄的許多負面趨勢。

13.3.1 生物評估

監測淡水生物群和生態系的狀況與趨勢，對於量化人類影響和評估管理行動的有效性至關重要。水質的生物指標已使用至少 100 年，最初依賴於對有機物富集和低氧水平敏感的一系列物種。這種被稱為腐生指數 (Saprobic Indices) 的方法，到 1950 年代已在歐洲廣泛使用 (Wright 1995)。在美國，直到 1970 年代，低溶氧、香農-威佛指數

等物種多樣性指標，以及少數已知不耐污染的指標物種，是監測河流狀況的主要工具。1972 年《清潔水法》的修正案呼籲維持和恢復淡水的生物完整性，這一措辭現在反映在廣泛使用的基於生物群和棲地方面的綜合生態指數中 (Karr et al. 1986, Plafkin et al. 1989)，包括 Karr 的生物完整性指數 (IBI)。這些指數的目標是衡量河流狀況，而這越來越被稱為「河流健康」，即廣義上健康的河流是指狀況良好的河流 (Karr and Chu 1999)。

IBI 是一種多度量指標，意味著它是 10-12 個單獨度量的總和，包括物種豐富度和組成、地方指標物種、營養組成、魚類豐度和魚類狀況。因為它基於多個度量，這些度量被認為對不同水平和類型的環境壓力敏感，IBI 應該是影響生物群落的多重壓力源的有用綜合指標（圖 13.16）。生物完整性已被證明在一個區域內與土地利用措施和其他環境狀況指標相關（第 13.1.3 節）。IBI 後來被改編用於大型無脊椎動物 (Kearns and Karr 1994) 和附生藻 (Hill et al. 1999)。

生物評估的標準化面臨著一些方法上的挑戰。樣本中的物種數量隨著採樣努力和河流大小的增加而增加，並且由於區域物種庫的差異而在不同區域間變化（第 10.1 節）。這些是困難但可解決的問題，並導致了對採樣努力的規定（例如河流長度等於其寬度的 25 倍）、基於河流大小的不同度量截止水平（在三級河流中可能需要五種鰱科魚類才能獲得最高分，而在初級河流地點則需要 1-2 種），以及區域性 IBI（包括對溫水和冷水魚類群落的不同評分系統）(Karr and Chu 1999)。

另一種日益受到青睞的方法是使用統計模型，從環境地點特徵來預測預期的物種組合。這種方法在英國首次開發時被稱為 Rivpacs (River Invertebrate Prediction and Classification System) (Wright et al. 1984, Moss et al. 1987)，在澳洲應用時則稱為 Ausrivacs (Marchant et al. 1997)。它使用一個利用未受干擾的參考地點開發的多變量模型，根據描述該地點的環境測量值，來預測如果該地點未受改變，有哪些物種有高機率出現。當要評估一個測試地點時，其環境條件被用來預測如果該地點未受改變時的預期群落，然後將觀察到的群落與預期的群落進行比較 (O/E)。這對於統計學新手來說並不容易，但 O/E 預測模型已被證明在澳洲東南部提供了對干擾的敏感測量 (Marchant et al. 1997)，並正在其他國家，包括美國，進行開發 (Hawkins 2006)。原則上，這種方法需要大量的未受干擾河流作為參考地點，但在某些地區，所有河流可能都受到中度或嚴重的干擾。這導致了使用「受干擾最少」和「現有最佳」的地點進行評分 (Stoddard et al. 2006)，這對於比較一個區域內的地點很有用，但使得跨區域比較指數值變得困難。

基於物種特徵的分析代表了另一種對生物評估有前景的方法。在一個例子中，Usseglio-Polatera 等人 (2000) 為羅亞爾河的 472 個底棲大型無脊椎動物分類群彙編了 22 個特徵的數據，然後採用多變量排序技術來檢視群落的縱向變化。因為他們能夠檢測到與水壩、都市區和支流輸入相關的變化，而這些變化僅用動物群數據是無法檢測到的，他們建議特徵分析可能證明是一種有用的額外生物評估方法。

儘管生物評估被廣泛且成功地用於確定河流的損害和是否符合水質標準，但將各州的評估組合成區域或國家級的生態完整性評估，一直受到缺乏共同解釋框架的阻礙。為了解決這個問題，Davies 和 Jackson (2006) 提出了一個生物反應對環境壓力梯度的模型，該模型在一個六層框架內描述了一個水體與其自然狀態的相似程度（圖 13.17）。透過將十個生態屬性對日益增加的壓力源水平的反應進行敘述性描述，該模型旨在提供對水生生態系狀況更統一和一致的評估。

13.3.2 河流生態系的恢復與復原

相對完整的河流和河流可以被管理以維持完整的物種組合和表徵健康系統的自然生態系過程範圍，而退化的系統可以被改善和恢復。普遍的共識是，重點應放在維持和恢復創造健康生態系和高品質棲地的物理和生物過程，並在整個集水區的背景下游設計特定地點的活動 (Roni et al. 2002)。具體活動是多樣的，並隨河流類型、問題的性質和管理者的目標而變化（表 13.4）。在太平洋西北地區和其他以增強鮭科魚類為主要目標的地區，努力通常集中在透過放置巨石和木材來改善棲地，透過更換位置不佳的道路涵洞和將河流渠道與河道外棲地（如海狸池塘）重新連接來恢復連通性，以及保護河岸帶作為遮蔭、掩蔽和異源輸入的來源 (Roni et al. 2002)。特別是對於現在缺乏成熟河岸作為木材來源的河流，向河流中添加大型木材已成為全球範圍內增強河流棲地的一種廣泛使用的方法 (Reich et al. 2003)。在物理不穩定的系統中，穩定河岸以減少崩塌和沉積物輸入通常是一個主要目標，這是透過河岸種植、在岸腳添加石頭或木材，以及在可行時減少極端流量來實現的 (Shields et al. 1995)。在有水壩調節流量的地方，目標是提供必要的低流量、高流量和沖刷流量，並具有適當的季節性時機，以提供關鍵棲地並維持生態系和地貌功能（圖 13.18）。簡而言之，挑戰在於確定最佳的特定地點活動組合，並將它們整合到一個全集水區的計畫中。

為了評估美國河流恢復的程度，Bernhardt 等人 (2005b) 從政府資料庫、灰色文獻以及來自美國本土 48 州七個地區的聯繫人中，彙編了超過 37,000 個案例，並將其分類為表 13.4 的 13 個類別。目標和活動被區分開來，因為很明顯，同一活動可以用於多種目的。四個最常見的目標是改善水質、管理河岸帶、改善河流內棲地和穩定河岸，這些通常是相對便宜的小規模計畫。利用現有的成本數據並推斷到整個數據集，Bernhardt 等人估計自 1990 年以來已支出 140-150 億美元，或平均每年 10 億美元。此外，他們的估計排除了密蘇里河、哥倫比亞河和科羅拉多河，以及佛羅里達州的基西米河和大沼澤地的大型計畫。顯然，大量的河流恢復正在進行中。

個別的河流恢復案例研究包括成功和失敗。當在經歷過河道拉直的奧地利河流河段添加人工結構時，淺灘-深潭棲地的變異性得到增強，魚類群落在 3 年內顯著改善 (Jungwirth et al. 1995)。在印第安納州一條渠道化的河流中建造曲流，導致了恢復河段的棲地品質、藻類豐度和大型無脊椎動物密度的改善，儘管大型無脊椎動物多樣性或

魚類豐度均未受益 (Moerke et al. 2004; Moerke and Lamberti 2003)。在芬蘭，曾為木材漂浮而被渠道化的河流，在用巨石壩、導流板和河道重建進行恢復後，苔蘚覆蓋範圍、棲地結構和大型無脊椎動物群落都顯示出改善 (Muotka et al. 2002)。在密西西比州一條深切的沙床河道中添加石頭、河岸種植和安裝河道結構，對深潭棲地和木本植被覆蓋產生了積極影響，導致魚類群落的豐度、大小和多樣性增加 (Shields et al. 1995)。

其他恢復計畫的結果則不那麼正面，或被未受管理的壓力源所抵消。在剛才描述的印第安納州例子中，整個集水區持續的沉積作用被認為是恢復的重要障礙 (Moerke and Lamberti 2003)。在英國的農業河流中添加人工淺灘和導流板，雖然有益於棲地和水流，但大型無脊椎動物和魚類都沒有改善，作者將此歸因於水質問題和整個系統流量急遽變化 (Pretty et al. 2003, Harrison et al. 2004)。一項對紐西蘭北島河岸緩衝區的比較，比較了 2-24 年前被圍欄和種植的河段與未緩衝的對照河段，發現緩衝河段的視覺水體清澈度和河道穩定性有所改善，但營養鹽和糞便污染的反應不一，大型無脊椎動物群落幾乎沒有變化 (Parkyn and Davies-Colley 2003)。

一些恢復計畫比其他計畫效果更好，這並不奇怪，研究成功和失敗的案例為學習和改進實踐提供了機會。從一開始，年輕的恢復生態學領域就強調了將生態理論付諸實踐的機會，從而在現實世界中檢驗生態理論 (Jordan et al. 1987)。以河流恢復之名花費的金額顯然要求我們更好地理解什麼構成成功的恢復，而剛才描述的恢復失敗案例凸顯了評估恢復計畫的迫切需要。Bernhardt 等人 (2005b) 調查的計畫中，只有約 10% 包括監測，儘管報告不足可能導致了這個低百分比，但該調查加強了許多專業人士的觀點，即從成功和失敗中學習的機會正在被錯過。隨後對 317 個計畫進行的更詳細調查顯示，監測的程度要大得多，也許是因為這些是可以找到並聯繫到管理者的計畫，因此大多是機構專業人員 (Bernhardt et al. 2007)。然而，在這些情況下，監測很少在具有明確問題的實驗設計框架內進行，因此很懷疑學習機會是否被最大化。

一個恢復計畫的成功可以由多種標準來判斷：它是否按設計建造並經受住了隨後的洪水，設計是否美觀並導致其被使用和享受，是否學到了實踐經驗，以及或許該計畫是否為後續計畫建立了熱情。Palmer 等人 (2005) 提出了五個標準來評估一個恢復計畫的生態成功。這些包括一個關於在某個地點可能存在的動態健康河流的指導性圖像，生態狀況的可衡量改善，一個需要很少維護的自我維持結果，一個實施階段不會因重型機械或其他干預造成持久傷害，以及完成前後評估研究並傳播發現。Jansson 等人 (2005) 建議增加第六個標準，要求明確提出具體假設和機制的概念模型。然而，要求所有計畫都進行監測，甚至大多數計畫都進行監測，既不現實也不必要。當有理由懷疑可能發生生態損害時，當我們對結果的理解有限時，或者當計畫龐大而複雜時，對恢復進行仔細評估是合理的。對於許多常規類型的恢復，最好是進行充分的評估以對標準做法有信心，然後只在監測上投入少量資金。

未來，河流恢復面臨的最大挑戰將是理解如何最好地在沿河和整個集水區分配有限的資金。目前的做法是「一次恢復一個河段」(Bernhardt et al. 2007)，儘管 Bernhardt

等人調查的 300 多名從業者中有超過三分之一回答說，個別計畫是作為集水區計畫的一部分進行的，但在整個集水區設定優先順序仍然主要是機會主義的，而對多個獨立計畫的累積效益進行監測則基本上未被探索。事實上，從地點擴展到集水區是一個常見問題，這也影響到保育規劃，我們現在轉向這個主題。

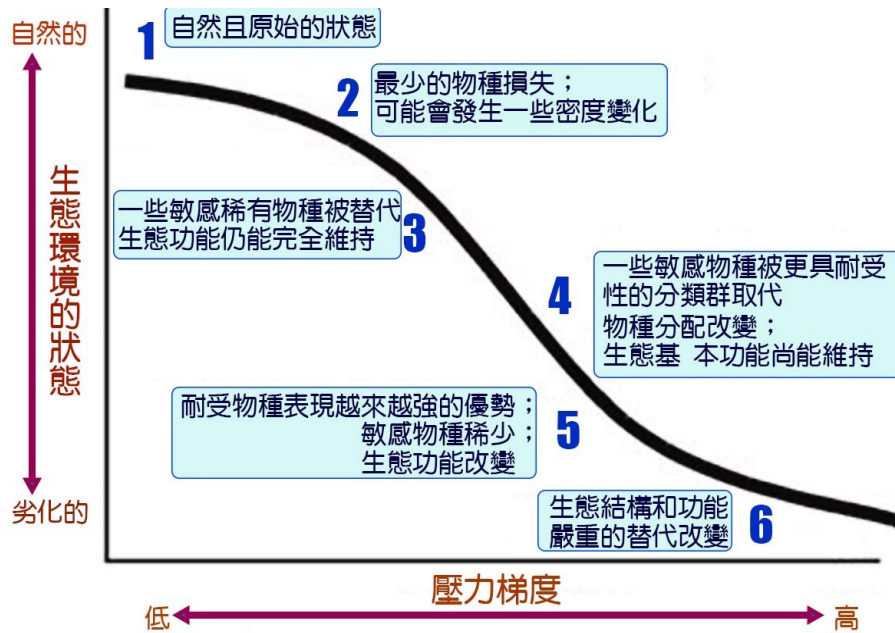


圖 13.17 概念模型，描繪溪流生物狀況因應人為壓力梯度增加而產生的變化。數字 1 到 6 指的是河流狀況的六個等級，從完全自然未受干擾到高度退化。(Reproduced from Davies and Jackson 2006.)

表 13.4 為管理和恢復溪流而採取的共同目標和活動。BMP 指的是最佳管理實踐，LWD 指的是大型木質殘骸。中位數成本是作為一項主要基於美國的河流恢復調查的一部分而得出的。(From Bernhardt et al. 2005.)

河川管理目標	概估經費 USD	工作項目舉例
景觀/娛樂/教育		河川區域清理(例如, 清除垃圾)、植被恢復、農業最佳管理實踐(BMP)、河岸或河道改造、環境教育、景觀美化
河岸穩定		植被恢復、河岸平整、拋石護坡、添加倒伏木、導流堤、樹根墊料
河道改造		河岸或河道改造、植被復育、拋石護坡、河岸緩衝帶的建立/維護、河道彎曲的形成
拆壩/改造		拆除水壩、植被復育、水流狀況改善
魚道		安裝魚梯, 移除大型木材, 建造集魚池, 添加倒伏木
洪氾區再連通		河岸或河道改造、恢復/維護水力連接、植被復育、濕地建設、河岸平整
流量調節		水流狀況改善、水位控制/維持、植被恢復、添加巨石、流量監測
棲地改善		巨石、大型倒伏木、沙坑、導流堤壩、植被恢復
物種管理		本地物種重新引入、河岸或河道改造、植被恢復、水流狀況改善
土地取得		徵地或購買
河岸帶管理		限制養殖、建立/維護河岸緩衝帶、清除雜草/外來植物、恢復植被
雨水管理		濕地建造、河岸緩衝帶創建/維護、河岸或河道改造、拋石護坡、植被恢復
水質管理		河岸緩衝帶的建立/維護、牲畜禁入、植被復育、圍籬、農業生物監測規劃

水生物多樣性與自然流況的關係

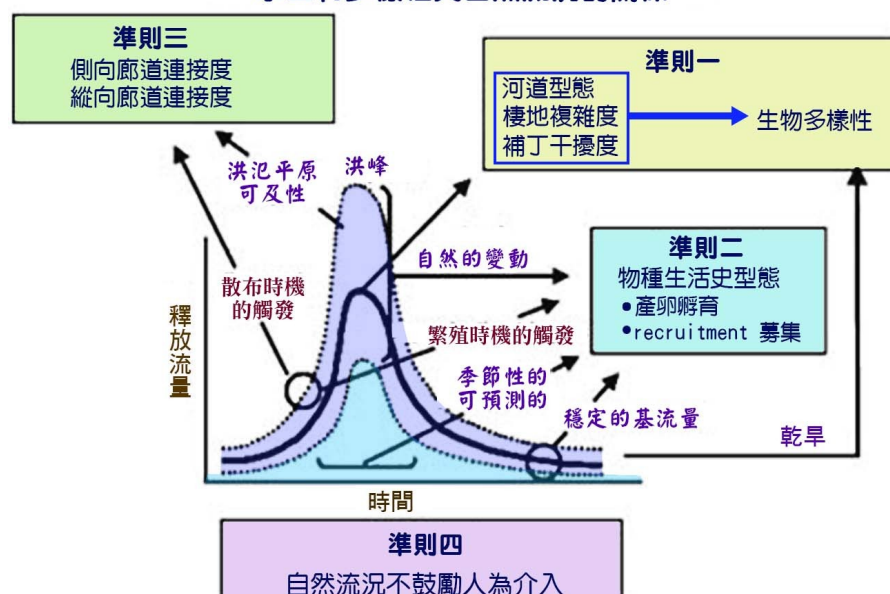


圖 13.18 河流自然流況的示意圖，顯示其如何透過在不同空間和時間尺度上運作的數個相互關聯的機制（原則 1-4）來影響水生生物多樣性。(Reproduced from Dudgeon et al. 2006, after Bunn and Arthington 2002.)

13.3.3 保護區

淡水生物多樣性的下降趨勢，加上第 13.2 節回顧的眾多威脅，表明了淡水保育策略的必要性。除了管理和恢復受人類影響的系統外，確定最有潛力保育淡水生物多樣性的區域以及實現該目標的最佳策略也很重要。迄今為止，河流在保護區的討論中基本上被忽略了 (Abell et al. 2007)。無法說世界上有多少比例的河流目前受到保護，因為它們沒有被明確地納入世界保護區資料庫。位於公園內的河流經歷過污染物洩漏和入侵物種，並且即使在公園邊界內也常常受到水壩的影響。通常這樣的公園並非以生物多樣性保護為目標而設計，因此它們的邊界是否包括受關注的物種很可能是偶然的。在法國，所有大陸國家公園都位於高海拔地區，而大多數瀕危魚類則出現在下游 (Keith 2000)。作者們同意，集水區尺度適合淡水保育 (Saunders et al. 2002, Dudgeon et al. 2006)，但在實踐中存在問題，因為所需的面積可能大得不切實際，而排除人類通常是不可行的。雖然小面積區域可能被劃定為以淡水保育為唯一優先事項，甚至一些較大尺度的河流系統可能在偏遠地區被完整保護，但在大多數情況下，需要容納人類對淡水資源的使用。當考慮到需要保護整個上游排水網絡、河岸帶和大部分周圍景觀，並避免可能阻止洄游物種通過的水壩、污染或其他活動時，整個集水區保育的挑戰是顯而易見的。

Abell 等人 (2007) 認為，解決方案需要超越保護單個地點，而是開發一套旨在保護特定族群或目標區域的空間分佈式保育策略（圖 13.19）。一個淡水焦點區是需要保護的特徵所在地，例如生物多樣性熱點或受威脅物種的產卵區。關鍵管理區是那些其管理對焦點區的功能至關重要的區域，例如供洄游生物通過的完整河段，或調節極端流量的濕地。集水區管理區是焦點區上游的整個集水區，其中可能包含顯著的人類存在，但仍將受基本集水區管理原則的約束。這不一定過於嚴格：紐約州阿迪朗達克公園為維持下游用戶水質而進行的管理，就很適合這樣的模型。

未來的保護區可能會更具整合性，考慮到陸地、淡水和沿海海洋 (Stoms et al. 2005)，並承認保護區內及附近有人的存在，以及生物體跨越保護區邊界的流動。河流與陸地保護之間的脫節，從河流常常構成公園邊界，而陸地保護區的邊界很少與集水區分水嶺重合這一觀察中可以明顯看出 (Pringle 2000b)。淡水部分的優先順序設定和設計策略目前遠遠落後於陸地和海洋保育工作，並且受到對生物群（特別是脊椎動物以外的生物）知識不足和對生態關係理解不夠的阻礙。

然而，所有領域都在不同程度上存在這些不足。利用景觀分析來識別輕度受影響的區域，利用著名的分類群來識別多樣性和特有性區域，以及結合我們的物種-棲地關係

知識的生物評估方法來選擇高品質的地點，可以做很多事情。一種針對全球代表性河流生態系的可達成百分比的積極主動的河流保育方法，是下一代河流生態學家的一個有價值的目標和挑戰。

最後，我們應該認識到，當從一開始就將生態目標納入水資源開發規劃時，最有可能實現這些目標，而當將人類需求納入保育規劃時，最有可能實現保育目標 (Richter et al. 2003)。保育和管理將相輔相成，在保護生物多樣性、維持生態系功能以及提供人類生計和福祉之間尋求可接受的折衷方案 (Moss 2000, Dudgeon et al. 2006)。

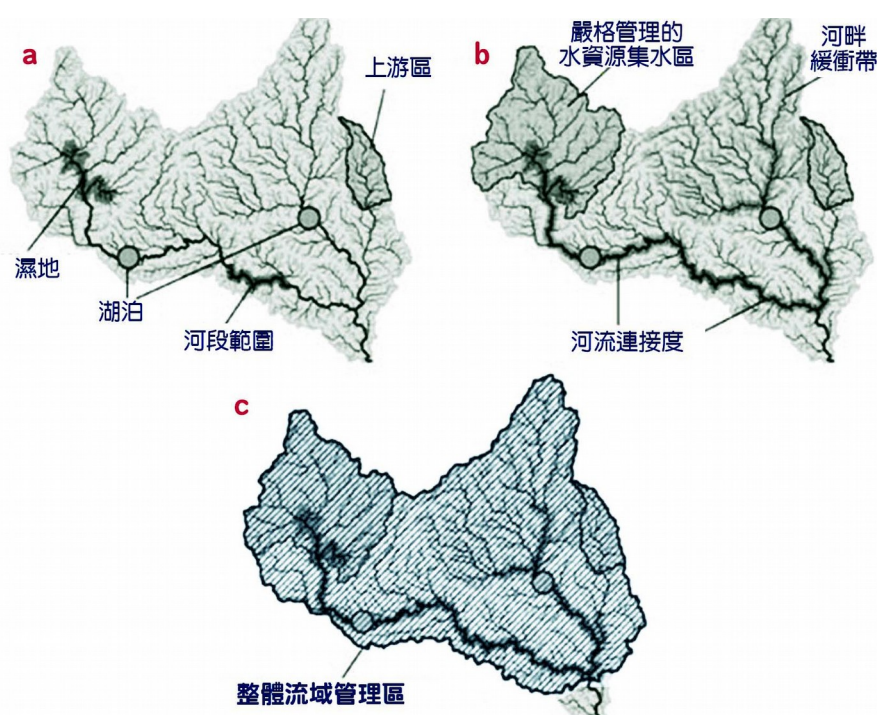


圖 13.19 淡水保護區策略的示意圖，該策略依賴於空間分佈的行動來保護目標區域免受遠程和本地威脅。(a) 淡水重點區域，如支持重點物種、族群或群落的特定河段、湖泊、源頭溪流或濕地；(b) 關鍵管理區，如連接關鍵棲息地的河段或上游河岸區域，其完整性對淡水重點區域的功能至關重要；(c) 集水區管理區，涵蓋最下游淡水重點區域或關鍵管理區上游的整個集水區，並在其中應用綜合集水區管理原則。(Reproduced from Abell et al. 2007.)

13.4 總結

流水是生態和地貌上動態的系統。地球地質和氣候的變化，透過其對河谷植被以及坡度、水文流徑和河道特徵的影響，深刻地影響著河流的生物功能。本書的一個主要目標是，盡我們所能，解釋與河流大小、景觀和縱向位置相關的河流和河流之間巨大的多樣性。不幸的是，今天很少有河流是真正原始的，許多河流已被各種人類活動高

度改變。棲地改變、入侵物種、污染物、過度開發和氣候變遷是當今河流面臨的主要威脅。

淡水生態系佔地球表面的比例不到 1%，但支持著至少 100,000 種已知的動物物種，包括超過 10,000 種淡水魚和 90,000 種無脊椎動物。沒有可靠的估計說明其中有多少比例瀕臨滅絕，但北美主要植物和動物群的數據提供了證據，表明很高比例的淡水生物群處於風險之中。即使物種持續存在，最近的調查也常常顯示，與歷史上的出現相比，其豐度減少且分佈受限，這指向了剩餘群落深刻的功能性改變。

物理棲地的改變可能是最顯著的單一威脅，這是由於許多不同的人類活動影響了流量、河道形態和土地利用。由於世界各地水壩的建設，大多數河流系統都受到影響，幾乎沒有任何規模較大的自由流動河段。北美、歐洲和前蘇聯的大多數最大河流系統都受到水壩的高度或中度影響，而亞洲河流上的水壩建設也日益引起關注。對河流的影響包括流量、沉積物負荷、溫度和水質的改變，以及上游-下游和橫向連通性的喪失。小型河流為了輸水而被加寬和拉直，而較大的河流通常為了航運、防洪和利用洪氾區土地而被改造；兩者都導致了顯著的棲地退化和喪失。土地利用的變化，包括森林砍伐以及農業和都市區的擴張，透過改變流量、增加沉積物輸入，以及透過改變河岸植被來影響能量供應、溫度和河岸穩定性，對河流棲地產生了普遍但擴散的影響。

入侵物種透過主導生物量和空間，導致原生種減少以及營養結構和生態系過程的改變，構成了重大風險。儘管有大量物種因意外或人為設計而被引入，但只有少數成為群落中的優勢物種，從而有資格被稱為入侵性或有害物種。在另一個極端，有九個物種被引入到超過 30 個國家，包括三種遊釣魚、一種用於控制蚊子的物種，以及兩種羅非魚和三種因水產養殖和雜草控制而受歡迎的鯉魚。一個外來物種的成功建立可以被看作是一連串的機率事件，從運輸或擴散開始，接著是建立和進一步擴散，直到最終完全融入群落。入侵的成功最好由過去成功入侵的歷史、廣泛的環境耐受性、在人類改變的環境中茁壯成長的能力、來源和接收環境的相似性，以及大的繁殖體規模來預測。儘管許多非本地物種似乎對接收群落影響甚微，但鱒魚會競爭性地取代原生種，而斑馬貽貝在北美變得豐富的地方，已大幅改變了生態系過程。

水質的下降源於在特定地點到達地表水的污染物，這通常是工業和市政廢物的情況，或來自擴散源，如農業和都市土地的徑流或大氣沉降。在已開發國家，有害的水質狀況很普遍，那裡的農業營養物質和沉積物影響著許多河流和河流，而有毒污染物的重要性則因現今和歷史遺留的來源而異。在許多開發中國家，由於污染控制技術的使用效果較差，問題可能嚴重得多。來自 SO_2 和 NO_x 大氣沉降的地表水酸化，已影響了斯堪地那維亞、北歐、美國東北部和西部一些地區的河流和湖泊。

過度開發主要關注魚類、其他脊椎動物包括龜類和鱷魚，以及一些軟體動物和十足目甲殼類。其相對於其他瀕危原因的重要性可能難以評估，因為受開發的種群通常面臨多重威脅，包括水壩、棲地退化和污染。對亞洲龜類的過度開發是其面臨的最重要

威脅，許多熱帶漁業的捕撈水平如此之高，其可持續性受到質疑。內陸水域的過度捕撈之所以令人擔憂，不僅因為它威脅到頂級掠食者和有影響力物種的喪失，也威脅到數千萬依賴此資源獲取收入和食物的漁民的福祉。

氣候變遷無疑將對水生生態系產生重要後果，透過溫度和流量狀況的變化產生直接影響，並透過河岸植被、干擾強度和頻率、水化學和物種互動的變化產生更細微的影響。物種是否能夠轉移到其生理耐受範圍內的地點，取決於機遇和地形，因為擴散路線和合適的棲地可能並非總是可以獲得。由於預計在未來的氣候下，降水和徑流將變得更加極端，干擾在構建生物群落中的作用可能會變得更加重要。

儘管這些威脅很嚴重，但河流具有巨大的恢復能力，科學的進步正開始指向整體性、以生態系為基礎的管理，公眾的意識和關注也正迅速增長。生物評估的進步提供了監測淡水生物群和生態系的工具，以便量化人類影響和評估管理行動的有效性。河流恢復的實踐正在迅速發展，儘管目前評估和記錄不足，但這個領域未來充滿希望。同樣重要的是，要確定那些相對未受改變或擁有獨特生物群的區域，從而最值得保護，並為淡水保育的獨特挑戰設計適當的策略。最重要的是，水資源開發和保育規劃需要整合，以便將維持生態系功能和提供人類生計與福祉作為相互關聯的目標來追求。

第十四章 河流生態學的基礎

從事流水研究的生態學家發展了許多概念模型，其目的是綜合描述河流生態系在其巨大自然變異範圍內的結構、功能和過程的經驗性資訊。這樣的模型在將原本可能只是一系列看似獨特案例研究的集合，組織成基於統一原則的更廣泛理解方面，具有巨大的價值。它們的力量和接受度來自於其預測新情境下結果的能力，以及解釋例如不同流量或發生在不同景觀和氣候情境下河流之間觀察到的差異的能力。模型偶爾會被證明不夠完善，但例外情況也可以透過揭示需要的擴展來強化模型。

希望探索目前影響我們對河流和河流思考的全部模型的學生，將受益於 Minshall 等人 (1983)、Statzner 和 Higler (1985)、Junk 等人 (1989)、Petts (1984)、Townsend 等人 (1994)、Poff 等人 (1997)、Lorenz 等人 (1997)、Lake (2000)、Galat 和 Zweimüller (2001)、Poole (2002)、Ward 等人 (2002)、Weins (2002)、Benda 等人 (2004) 以及 Thorp 等人 (2006) 的論文。特別是兩個模型，河流連續體概念 (Vannote et al. 1980) 和營養鹽螺旋 (Newbold et al. 1982a)，對這一代河流生態學家產生了特別深遠的影響。最近，長期以來對河流網絡既是異質性又是階層性的認識，透過生態學家和地貌學家之間的合作得到了新的注入，導致對空間上不同單元的間歇性連通性有了更明確的闡述，從而更加認識到連續體中的不連續性 (Poole 2002, Ward et al. 2002, Thorp et al. 2006)。透過水文學和地貌學研究的貢獻以及景觀生態學的概念 (Weins 2002)，對時間和空間尺度的擴展視野，極大地惠及了河流生態學。在延伸至細胞和分子過程的更小尺度上，使用同位素和微生物生態學工具的新方法，有望在我們對潛在機制的理解上取得快速進展 (Zak et al. 2006)。也許在上述作者討論的概念模型中目前未能充分捕捉到的是，我們在理解微生物和分子尺度上功能關係的能力上的進步，可能會推動未來幾十年河流生態學的許多進展。

今天的學生有著令人羨慕的機會，可以觀察河流生態學的未來發展，我們毫不懷疑未來幾十年將會像近幾十年一樣令人興奮。在結束時，我們提供了我們認為未來將建立在其上的基礎原則的簡短清單。學生可以透過查閱引用的論文來獲得多樣的觀點。

14.1 空間框架

反映在網絡位置和河序中的河流渠道的樹枝狀結構（圖 1.2）、較小棲地單元在較大單元內的階層式嵌套（圖 1.3），以及從源頭到海洋的單向水流所施加的縱向梯度，為河流系統建立了大尺度的空間舞台。隨著河流系統沿其長度從其侵蝕性的上游河段，

經過其間歇性侵蝕和沉積的中游河段，然後到其沉積性的下游河段過渡 (Schumm 1977)，沉積物的大小和供應以及河流的能量（圖 3.13）的變化，導致河道結構發生可預測的改變。儘管縱向軸很重要，但河流當然是三維系統（圖 1.1），其中沿橫向和垂直軸的交換扮演著至關重要的角色 (Ward 1989)。

河流通常被概念化為一個流動水的連續體，但在許多地區，河流會被靜水水體週期性地中斷。水壩和蓄水設施的影響有詳細記錄（第 13.2.1.1 節），包括棲地破碎化、流量和溫度狀況的改變，以及沉積物、營養鹽和有機物質運輸的改變。水壩的影響最終會消散，儘管通常要經過數十公里。由於許多河流有多個水壩，它們在河流連續體中經歷了重複的中斷，這被描述為系列不連續性概念 (Ward and Stanford 1983)。每座水壩下游河流的恢復取決於水壩的大小、其在河流網絡中的位置、支流的輸入以及其他因素。在歷史上與廣泛洪氾區相連的河流案例中，水壩和堤防可能永久切斷橫向連通性 (Ward and Stanford 1995)，導致關鍵生態系功能的喪失。

在河流生態學中，對於當河流路線上出現一連串湖泊時所造成的自然中斷，關注較少。相對於水壩，湖泊對擴散、流量和溫度的影響可能不大，但對運輸中的懸浮和溶解物質有相當大的影響。一項對阿拉斯加北坡河段間散佈的小湖泊鏈的研究發現，河流將大部分離子和溶解營養鹽輸出到湖泊，而湖泊則將溶解有機碳 (C) 輸出到河流 (Kling et al. 2000, Larson et al. 2007)。一般來說，預計湖泊會因沉降而保留顆粒物，因生物利用而保留營養鹽，但迄今為止的結果顯示，不同湖泊鏈之間的模式存在相當大的變異 (Soranno et al. 1999)。湖泊在河流連續體上的位置也影響湖泊化學；集水區高處的湖泊傾向於以降水為主，而景觀中較低處的湖泊則接收更多的地下水輸入 (Soranno et al. 1999)。儘管河流確實是一個連續體，但湖泊和蓄水設施，以及支流的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發生不連續的變化。

水陸邊界的橫向連通性是河流系統一個重要但有些被忽略的維度，部分原因在於對小型河流而非大型河流的強調，部分原因在於已開發地區的低地河流已被廣泛改造。儘管河流-洪氾區的互動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未受管制的大型熱帶河流，例如南美洲的奧里諾科河和亞馬遜河，提供了極佳的案例研究。洪水期，包括橫向淹沒、混合的河水和洪氾區水流經，以及排水等不同階段，可以持續數月，並且在時間和持續長度上高度可預測（圖 14.1）。在其他河流系統中，包括非熱帶地區的河流，洪水的時間可能較不可預測，河流可能不會溢出河岸，因此其效果更像是一種「流量脈衝」(Puckridge et al. 1988)。Tockner 等人 (2000) 認為，洪氾區在溫帶河流的上游和中游河段可能更為常見，那裡的洪水較短且較不可預測，但流量的擴張和收縮仍然扮演著重要的生態角色。

垂直連通性是河流的第三個重要空間維度。地下水沿著多條流徑進入河流渠道，有深有淺，隨降雨、土壤濕度和季節而變化，並在其化學成分中產生獨特的標記，包括營養鹽和溶解性有機碳 (DOC)。特別是在具有大量地下連通性的礫石床河流中，潛流層是第三個棲地維度，它庇護著多樣的中型動物群，並為魚類和無脊椎動物的卵提供

相對安全的環境。沉積物內的條件對營養鹽循環可能特別重要，因為它們在非生物吸收中扮演的角色，特別是因為在氧氣和有機物質可得性上有所差異的斑塊，決定了影響氮 (N) 如何在河流內被利用並可能從河流中流失的氮轉化機會。

整合各個維度和空間尺度，很明顯，河流生態系是空間複雜、階層式的網絡，由其縱向梯度主導，但同時被湖泊、水壩、因支流輸入而產生的階級式變化，以及離散的棲地類型所中斷 (Poole 2002)。關鍵過程在不同的空間和時間尺度上運作，並且是不同學科的主題；然而，這些元素的整合對於全面理解河流生態系的結構和功能至關重要（圖 14.2）。此外，景觀對河流生態系物理結構的限制，將決定哪些過程在局部佔有優勢。例如，當橫向連通性高時，河流系統將受到洪氾區互動的強烈影響；當垂直連通性高時，河流系統將受到與潛流層互動的強烈影響；而當橫向和垂直連通性都受限時，河流將最受上游過程以及湖泊和水壩造成的中斷的影響。

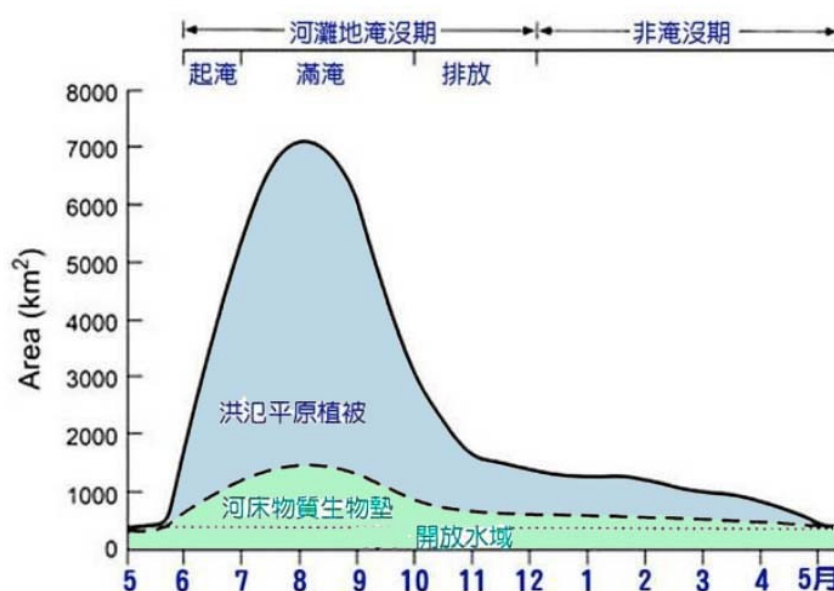


圖 14.1 在整個水文週期中，被淹沒的森林、大型植物墊和開放水域對奧里諾科河（Orinoco）洪氾區面積的貢獻。(Reproduced from Lewis et al. 2001.)

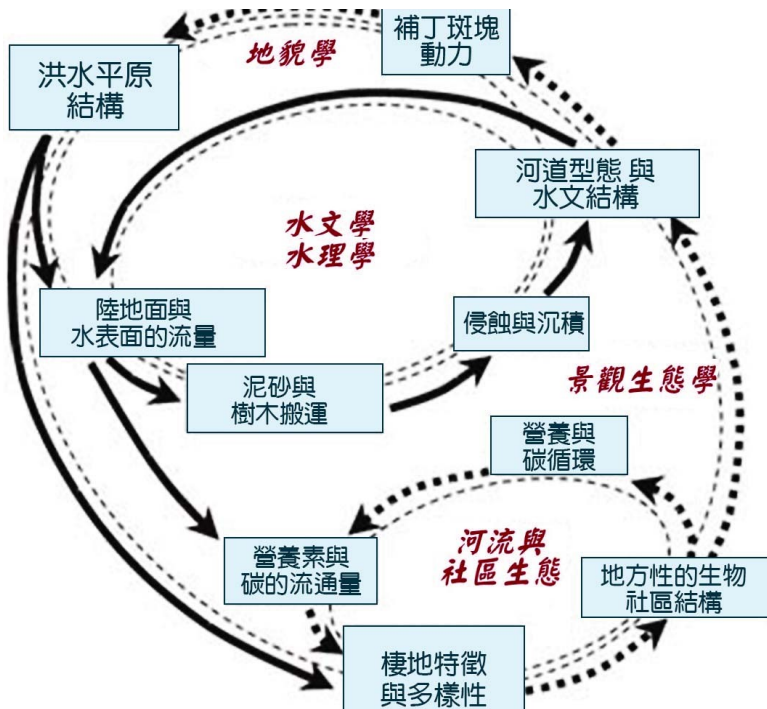


圖 14.2 洪氾區河流的河川地景內發生的動態過程的概念化。大字體代表大空間和長時間尺度，小字體代表精細空間和短時間尺度。實線箭頭代表主要由物理過程驅動的連結，虛線箭頭代表生物地球化學交互作用。細虛線橢圓代表主要由每個橢圓內斜體字所示的特定學科研究的回饋機制。(Reproduced from Poole 2002.)

14.2 群落組裝由物種庫、棲地篩選和物種互動決定

群落生態學的文獻中充滿了處理該領域核心問題的概念和模型，即，是什麼決定了一個地方物種的組成和相對豐度。在許多爭論的議題中，區域與地方過程的重要性，以及偶然建立與機制驅動的群落組裝的重要性，仍然引起極大的興趣。一方面是這樣的觀點：河流的生物群落僅僅是由那些能夠到達特定地點並在其提供的棲地中生存的物種組成的（第 10.3.2 節）。許多物種扮演著生態上相似的角色，而偶然性決定了在任何特定時刻哪個物種佔主導地位。另一方面是這樣的觀點：生物群落具有可重複的結構，這不僅源於環境因素，也源於物種之間的互動，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互動為中心的局部尺度過程，但興趣已日益轉向考慮區域物種庫，以及擴散和定殖在連接局部與區域過程中的重要性。整合群落 (metacommunity) 的觀點是，空間上隔離的物種群落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)。整合群落透過擴散相連，就像其個別族群的情況一樣。儘管在許多方面與較早的斑塊動態觀點 (Townsend 1989) 相似，但整合群落的觀點不僅在資源利用等典型維度上，而且例如在局部資源利用和定殖成功之間的權衡上，都納入了物種間的權衡。

河流環境在所有空間和時間尺度上都是異質的。個別的棲地斑塊在其環境條件上通常是獨特的，包括水流、底質、溫度、有機物質積累、生物膜等等。許多物種在沿著環境梯度對特定條件的適應程度上會有所不同（圖 5.5），並且因為存在多個環境梯度，沿著環境梯度的物種篩選很可能在決定局部豐度方面扮演著重要角色。河流環境也受到相當程度的時間不穩定性影響，特別是來自水文干擾，因此族群和群落在斑塊中的居住通常必須是短暫的。在某些情況下，斑塊發展可能有一系列定義相當明確的階段，就像受間歇性暴洪影響的沙漠河流那樣。在其他情況下，一個變動的斑塊類型馬賽克圖像，也許更典型於礫石床河流，可能更為合適。無論如何，很明顯，擴散和定殖對於物種和群落的長期存在很重要。在給定環境中成功，特別是變得非常豐富的物種，必須具備使其能夠在利用資源、躲避天敵和抵抗壓力方面表現出色的特徵 (Tilman 1982)。這在入侵物種的差異化成功中也很明顯，其中大多數對接收群落的影響有限，而相對少數則有廣泛的影響（第 13.2.2 節）。在另一個極端，可能有一些物種之所以能持續存在，主要是因為它們擅長於定殖短暫的環境。當英格蘭南部的兩個戶外實驗渠道被淹沒並允許定殖時，它們在 1 個月內累積了 35 個分類群 (Ladle et al. 1985, Pinder 1985)。在第 16 天，搖蚊 *Orthocladus calvus* 完全主導了渠道，而到第 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，在一個搖蚊科相對知名的地區。在少數在許多地點都佔主導地位的物種和很快被取代的劣勢競爭者這兩個極端之間，可能有很多物種在到達新環境的能力和一旦建立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，群落相似性下降，正如一項紐西蘭河流的研究報告所稱，並歸因於擴散的距離限制 (Thompson and Townsend 2006)。

強調區域物種庫對局部群落組裝的重要性（圖 1.5），顯然與河流網絡內物理棲地的階層式觀點（圖 1.3）相符。然而，儘管將一系列階層式過濾器視覺化很有吸引力，但這個概念在河流系統中基本上未經檢驗，迄今為止最好的證據是，微棲地尺度的過濾器影響最大 (Lamouroux et al. 2004)。此外，作為對強調區域物種庫和定殖動態作用概念的對立觀點，河流群落內的物種互動無疑可以是強烈的（圖 9.11 和 9.15）。要完全理解是什麼力量決定了局部群落，將需要援引物種互動以及根據特徵與環境匹配的物種篩選。這將受到少數物種的限制，這些物種由於其豐度或其互動強度，改變了其他物種持續存在的機會。但流水中的環境條件通常是短暫的，因此定殖和重新建立族群的能力幾乎總是河流群落的一個重要維度。

14.3 河流是輸送系統

河流將大量的淡水以及溶解和顆粒物質輸送到世界各海洋。誠然，「河流是沖刷大陸廢墟的溝渠」(Leopold et al. 1964)。世界陸塊的徑流平衡了降水量超過蒸發散量的部分（圖 2.2），但在區域上分佈非常不均（表 2.1），在時間上也是如此（圖 2.3）。河流每年向海洋輸送約 150 億噸的懸浮物質，以及約 40 億噸的溶解物質 (Schlesinger 1997)。氣候、地質和地形的許多方面都促成了河流固體和溶解負荷的區域差異，而流

量的波動是時間變異的主要原因（圖 3.10）。隨著流量在所有時間尺度上變化，包括年際、年代際和更長的時間尺度，河道在無盡的循環中被塑造和重塑，在這些循環中，河流在河道形狀與侵蝕和沉積的力量之間尋求平衡，並受到水和沉積物供應以及高程範圍設定的物理限制。

從生態學的角度來看，單向水流和輸送是河流獨有的特徵。水流透過多種途徑影響個體和族群的生長與存活（圖 5.2），而沖刷性洪水可以摧毀附生藻和動物族群，導致系統動態由間歇性的更新和損失循環所支配（圖 10.8）。干擾頻率是影響群落結構的關鍵過程，像一個開關一樣，有利於一組生物而非另一組，並透過防止弱勢物種被優勢物種取代來促進整體多樣性（第 10.3.3 節）。無論是意外還是有意，幼魚和也許一些無脊椎動物都利用水流作為其向下游移動的輔助。

河流生態系內有機物質和營養鹽的動態，深受河流和河流輸送能力的影響。在年度基礎上，河流向海洋輸送約 4 億噸的有機碳，由大致相等的顆粒和溶解有機碳組成 (Meybeck 1981)。森林源頭河流在原地處理粗顆粒有機物質 (CPOM)，但在處理大部分溶解有機物質 (DOM) 和細顆粒有機物質 (FPOM) 方面效率不高，因此輸送到下游生態系的量多於被代謝的量 (Webster and Meyer 1997)。湖泊、蓄水設施和洪氾區可以儲存大量的運輸有機物質，而大型河流下游的微生物處理 (Cole and Caraco 2001) 也可能很重要。

營養鹽主要以溶解無機形式具有生物可利用性，當生物需求相對於營養鹽供應較高，且水文條件有利於吸收時，它們向下游的輸送最有可能受到河流生態系的影響。在大多數年份，新罕布夏州哈伯德布魯克實驗森林一個參考河流的年度硝酸鹽輸出量的一半以上發生在春季融雪期間，即三月至五月，此時河流流量和硝酸鹽濃度都很高（圖 14.3）。同樣，新罕布夏州一條河流的磷 (P) 收支發現，年度輸入的一半和輸出的三分之二發生在一年中的僅僅 10 天內 (Meyer and Likens 1979)。然而，當生物可利用的氮或磷被添加到一個河流河段時，它會被溪床的生物群迅速固定，並能很快地進入所有營養級（第 11.3.3.3 節）。因此，在營養鹽處理方面，河流可以佔據一個連續體的兩端：高流量時的通過模式和低流量時的處理-滯留模式。全面理解河流河段的營養鹽滯留性及其擴展到整個網絡的尺度，是目前備受關注的領域。如果河流內的營養鹽滯留對 Bernhardt 等人 (2005a) 描述的持續數十年的硝酸鹽下降有顯著貢獻（圖 14.3），那麼對森林和河流中營養鹽循環的研究將需要比迄今為止更好地整合。河段尺度的研究令人信服地證明了溶解無機氮在運輸過程中因吸收和轉化過程而衰減 (Peterson et al. 2001, Webster et al. 2003)，這補充了流域尺度的硝酸鹽移除估計，推測是由於脫氮作用 (Alexander et al. 2000) 和沿整個流徑氮移除的累積效應 (Seitzinger et al. 2002)。然而，在我們對滯留在小型河流中的無機氮的最終去向，以及它是否被脫氮作用永久移除或以顆粒有機形式輸出，有更全面的理解之前，河流網絡內過程對下游輸出的重要性仍未解決。

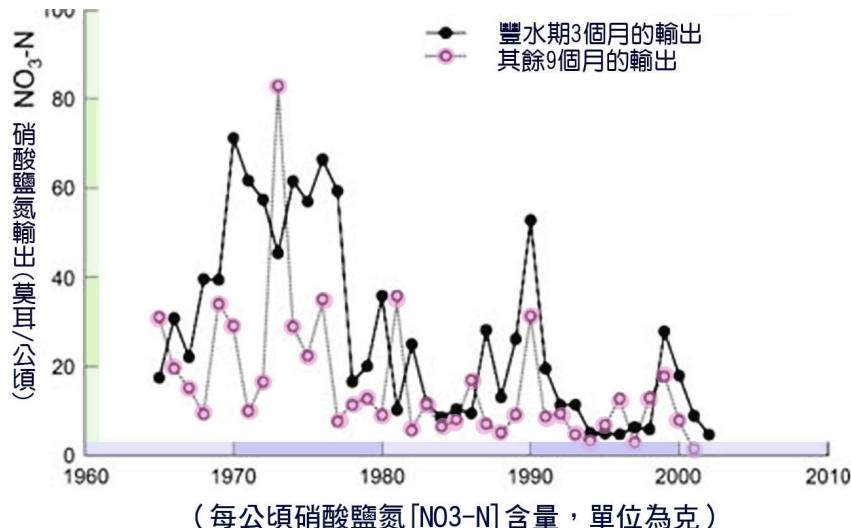


圖 14.3 哈伯德溪實驗林中一條參考溪流的春季硝酸鹽輸出量（每公頃的硝酸鹽氮克數 [NO₃-N]）與該年其餘時間的輸出量比較。另請注意硝酸鹽輸出量的長期下降。可能的解釋包括森林生態系內更高的保留能力、森林干擾減少以及更高的溪流內處理能力。(Reproduced from Bernhardt et al. 2005.)

14.4 初級生產和異源碎屑是河流生態系的基礎資源

河流食物網的基礎資源是初級生產者和碎屑，它們共同構成了一個多樣的能量來源混合體，其重要性隨環境條件而變化。在接收足夠光線的小河流到中階河流中，表面薄膜中的藻類很普遍（圖 7.13），而浮游藻類在大型低地河流中是可能的能量來源。碎屑能量來源無處不在，儘管粗顆粒有機物質 (CPOM) 的處理（圖 7.3）主要是森林地區低階河流的一個特徵。顯然，這些基礎資源的相對重要性隨河流連續體上的位置而變化（圖 1.7），正如 Vannote 等人 (1980) 為一個源於森林景觀的河流網絡所闡述的那樣。在這些情況下，源頭河流的基礎資源由落葉輸入主導，中階河流接收足夠的光線以支持更高的底棲藻類生產力，而大型低地河流則由細顆粒有機物質 (FPOM) 和溶解有機物質 (DOM) 主導，儘管也存在一些浮游植物。大型無脊椎動物的功能性攝食群被推測會追蹤這些資源供應的縱向模式。

河流連續體概念已被證明是對一個理想化河流系統中不同基礎資源所扮演的相對角色的有彈性的概括。此外，功能性攝食群的縱向分佈通常，雖然並非總是，可以被證明至少與預期大致相符（圖 14.4）。儘管如此，這個模型對全球流水的適用性受到了質疑 (Winterbourn et al. 1981, Lake et al. 1986, Statzner and Higgler 1985)，並且很明顯，從源頭到河口能量途徑變化的假設模式，僅僅是對河流生態系內能量如何被利用的更完整理解的初步近似。特別是，透過微生物途徑和來自橫向輸入的能量供應都值得更

多關注，並且越來越多的證據表明，數量上最大的能量來源不一定是對消費者生產最重要的。

儘管溶解有機物質 (DOM) 和細顆粒有機物質 (FPOM) 無疑是河流生態系中最大的碳庫，但收支分析（第 12.4.1 節）顯示，它們的利用相對於輸出而言是溫和的。然而，隨著我們對生物膜內初級生產與微生物利用 DOM 和 FPOM 之間功能聯繫的了解更多，特別是在低階河流網絡中，以及在大型低地河流中明顯的 DOM 濃度縱向下降（圖 12.9），很明顯，大量的有機物質沿著河流連續體被微生物活動礦化。這種微生物生產是與大型消費者的聯繫，還是主要被微生物和中型動物群的呼吸所消耗，仍不確定。生物膜也可能模糊了初級生產者和碎屑能量途徑之間的界限，從而導致功能群與河流連續體概念下的預期不太相符的情況。

對於許多低地河流，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，但在淹沒其洪氾區的河流中，橫向輸入可能非常重要 (Junk et al. 1989)。在年度洪水脈衝期間（圖 14.5），來自洪氾區有機物質以及來自邊緣渠道和洪氾區湖泊的藻類和有機物質，對河流-洪氾區生物群的次級生產做出了重大貢獻。事實上，生產力最高的淡水漁業位於具有廣泛洪氾區的大型河流中，那裡幼魚的補充與洪水強度的年際變化相關，從而決定了當這些幼魚成熟到可捕撈尺寸級別時的漁獲量 (Welcomme 1979)。在索利蒙伊斯河，雜食性魚類的生長與水文季節性明確相關 (Bayley 1988)，在下密西西比河也是如此，前提是洪水與高於 15°C 的溫度同時發生 (Schramm and Eggerton 2006)。然而，儘管洪氾區對大型河流的次級生產可能很重要，但來自一些大型溫帶河流的至少四分之一的魚類物種可以在主河道中完成其生命週期 (Galat and Zweimuller 2001)。在伊利諾伊河和密西西比河的主河道中，包括幼魚和稚魚在內的魚類很豐富，並且根據其飲食中浮游動物和無脊椎動物的存在，似乎是由河道內生產支持的 (Dettmers et al. 2001)。這些顯然相互矛盾的發現可能反映了洪氾區淹沒在熱帶與溫帶情境中的作用差異，或在更原始與更受約束、洪氾區更發達的河流之間的差異。在初級生產力高、受管制或洪氾區生產力不如主河道的河流中，由於洪水的時機，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具有廣泛洪水的河流中，原始模型可能適用。

毫無疑問，碎屑能量來源在幾乎所有河流生態系中都是重要的有機碳輸入，但輸入和輸出的收支帳可能無法提供驅動更高營養級能量供應的準確視圖。然而，透過分析動物消費者中某些同位素的標記，可以識別其主要食物供應，並且在一些能量來源被假定為異源的情況下，揭示了對自源生產的驚人依賴。魚類和無脊椎動物的同位素標記表明，運輸有機物質，包括活的和碎屑的藻類成分，是俄亥俄河收縮和洪氾區河段初級消費者的主要碳源 (Thorp et al. 1998)。在奧里諾科河洪氾區，大型植物和來自被淹沒森林的落葉代表了總可用碳的 98%，但同位素分析顯示，浮游植物和附生藻是魚類和大型無脊椎動物的主要碳源 (Lewis et al. 2001)。此外，同位素數據並未表明維管植物碳透過微生物環路到達無脊椎動物，而是表明幾乎所有碎屑碳都進入了一個

「微生物死胡同」，因此對奧里諾科河洪氾區的動物次級生產沒有貢獻。從生態系代謝的角度來看，大型低地河流確實具有低的 P/R 比並且高度異營，這反映了由 DOM 和 POM 支持的高微生物呼吸。然而，大型消費者的次級生產可能在更大程度上基於發生在河道內或渠道和洪氾區湖泊內的自源生產（圖 14.6）。根據河流生產力模型 (Thorpe and DeLong 1994, 2002)，自源碳驅動了具有收縮河道的河流中的次級生產，並且在具有洪氾區的河流中可以是大型消費者的重要但非主要碳源。

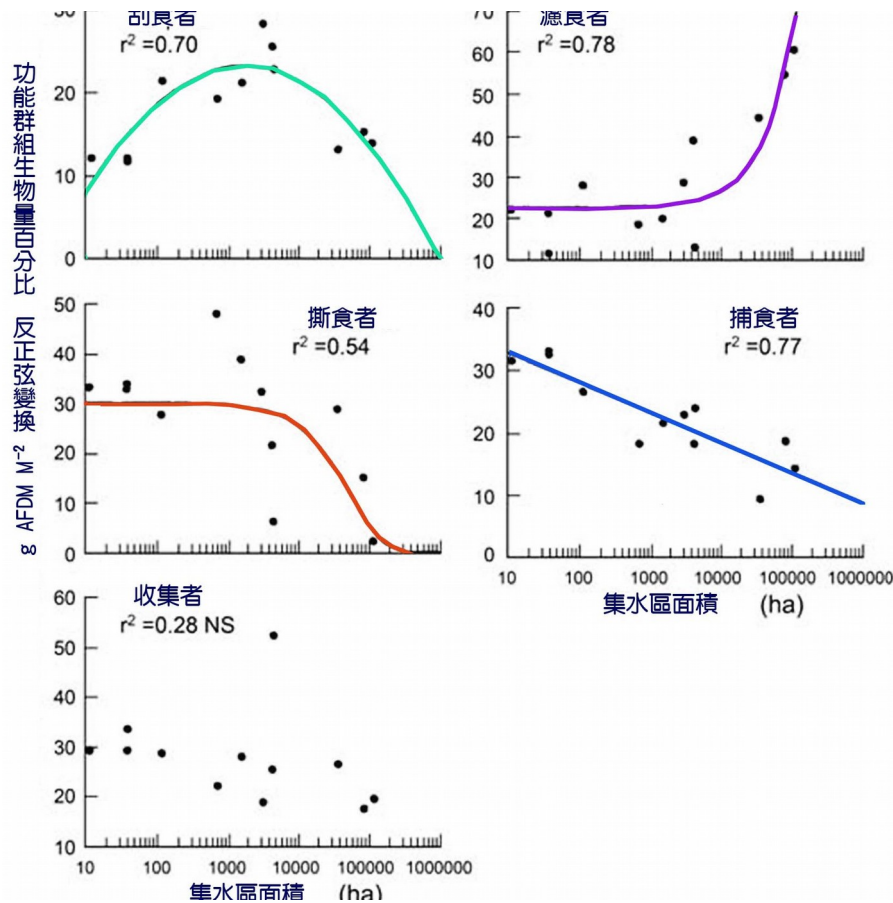


圖 14.4 在波爾溪-科威塔溪-小田納西河 (Ball Creek–Coweeta Creek–Little Tennessee River) 連續體中，攝食群的相對優勢度與集水區面積之間的關係。優勢度以每個採樣站總棲地加權生物量的百分比表示。(Reproduced from Grubaugh et al. 1996.)

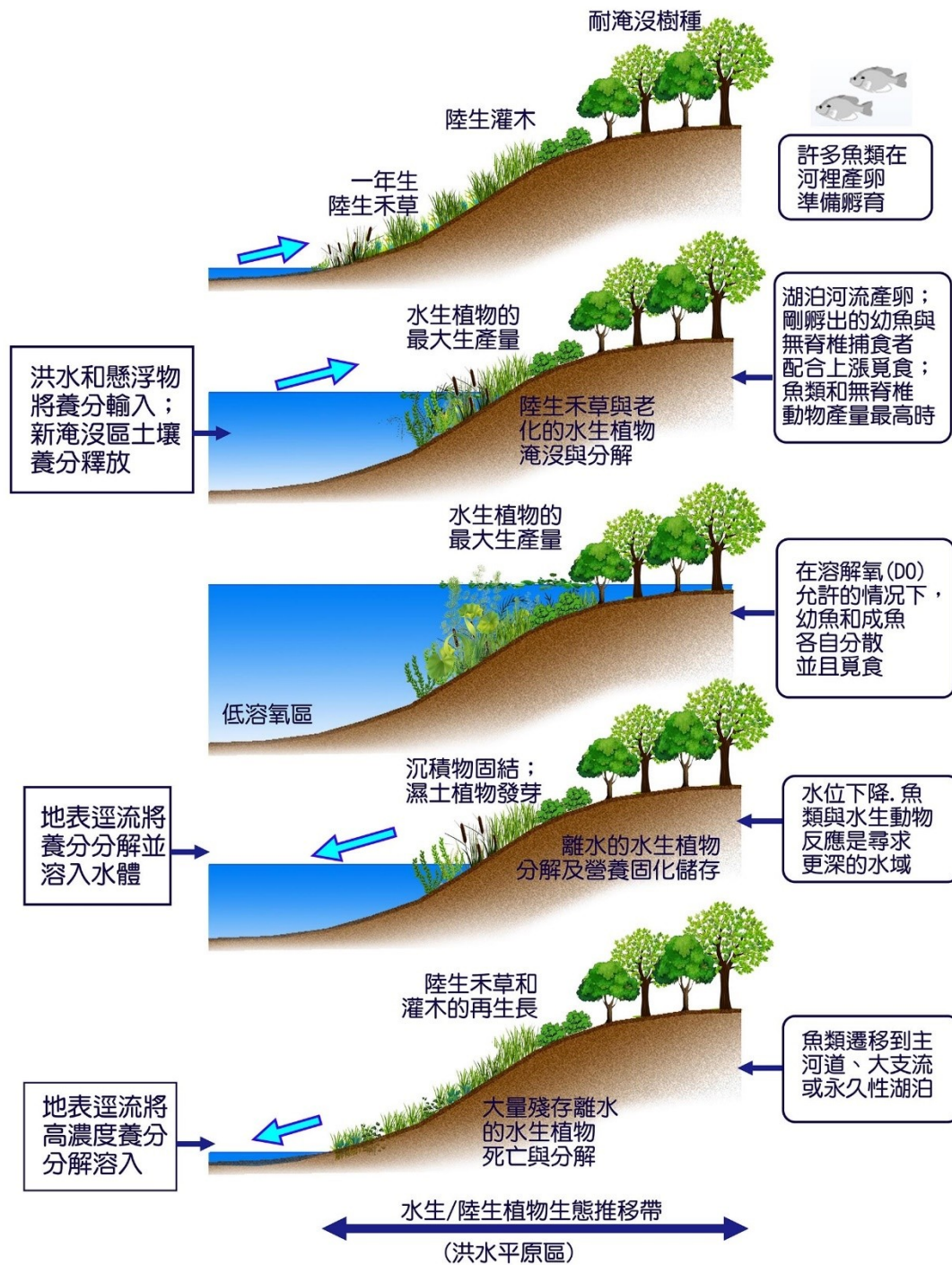


圖 14.5 在洪氾區河流的年度洪水脈衝期間，河流的沿岸邊界隨著洪水脈衝的漲落而橫向移動，影響魚類補充以及養分和有機物的交換。(Reproduced from Bayley 1995, after Junk et al. 1989.)

14.5 河流是其景觀的產物

在 1975 年發表的一篇有先見之明的文章中，Noel Hynes 寫道：「在各個方面，河谷主宰著河流。」地質決定了離子的可得性和沉積物的供應，地形決定了坡度和圍束程度，氣候和土壤決定了植被，從而決定了有機物質的可得性和遮蔭程度，等等。數十年的研究支持了這一觀點。河流連續體概念描述了基礎資源，從而消費者群落和河流代謝如何因河流大小和陸地影響的變化而沿河流長度變化。洪水脈衝模型提醒我們，河流可以在規律的淹沒週期中與周圍的土地廣泛互動。此外，我們對景觀中河流的看法已擴展到更明確地考慮由河流網絡提供的物理模板和空間階層（第 14.1 節），並被從新興的景觀生態學領域借來的概念所豐富。有趣的是，Hynes (1975) 也認為，每條河流「都可能是獨特的，因此並不容易分類。」第 3.4.3 節討論的許多對河流進行分類的努力及其局限性，並未對 Hynes 的陳述提出有說服力的反駁。但三十年來將河流的獨特性置於尺度和景觀框架內的努力，已顯著增進了我們對該獨特性原因的理解。

河流是由環境因素塑造的，這些因素基本上控制了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階層式組織 (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，並且因為氣候傾向於在比地形更大的空間尺度上表現，其次是地質和植被，它們的影響大致是階層式的（圖 14.7）。這四個控制因素在河流盆地和集水區的宏觀和中觀尺度上運作。在網絡位置和河谷地貌的較小尺度上，局部過程更為重要。

在景觀視角下對河流的新興觀點，建立在關於環境局部斑塊動態性質、環境控制的階層性質，以及河流生態系空間元素在縱向、橫向和垂直維度上的相互連接（或缺乏連接）的近期思想之上。河流中斑塊動態的研究 (Pringle et al. 1988, Townsend 1989) 最初強調了間歇性干擾如何在環境中創造斑塊，其生物群落處於不同階段的演替恢復中，並在更大的空間和更長的時間尺度上透過擴散和再定殖相互連接。儘管語言有些不同，營養鹽動態同樣取決於發生在與有機物質可得性和氧氣供應或缺乏相關的空間上不同地點的過程。要發生完整的氮循環，發生在不同區域的過程必須透過不同形式的溶解氮從一個地點到另一個地點的水媒運動相連。

景觀生態學研究異質系統中空間格局與生態過程在一系列尺度上的互動，強調離散斑塊、生態過渡帶（斑塊之間的邊界）以及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，但反之則不然，這與 Frissell 等人 (1986)、Snelder 和 Biggs (2002) 等人描述的影響的階層方向性相符。借用景觀生態學的一些中心主題 (Weins 2002)，可以斷言，斑塊在其物理、化學和生物條件（棲地品質、營養鹽處理和生產力）上有所不同；斑塊可以是相對持久和離散的；斑塊背景對斑塊過程有重要影響（局部流徑、營養鹽和有機物質的供應）；連通性很重要（例如，對整體群落動態和

營養鹽循環)；斑塊尺度的事件整合起來產生在較大尺度上觀察到的模式，同時受到較大尺度模式和過程的影響。

景觀視角很像從飛機窗口看到的河流景觀，或者也許是從幾架在不同高度飛行的飛機上看到的。物理環境存在斑塊性，由水文和地貌過程的互動形成，這在一個區域內產生了可重複的模式，但在不同區域則產生不同的模式，因為圖 14.7 中描述的控制性環境變數的階層排列。因為河流系統在結構上既是異質的又是階層的，所以物種群落、營養鹽和有機物質的輸入、生態系過程以及水文交換在斑塊之間有所不同，但在較大尺度上是相連的 (Wu and Louck 1995, Poole 2002) (圖 14.2)。這些斑塊的位置和排列部分歸因於河流網絡中支流的排列，部分歸因於局部和偶然過程 (Benda et al. 2004)。物種群落、生態系過程以及縱向、橫向和垂直互動的相對大小在斑塊之間有所不同，但在河流段的較大尺度上是相互連接的 (Thorp et al. 2006)。

儘管將斑塊視為小尺度元素可能最直觀，但在河流生態系的嵌套階層中，斑塊性在多個尺度上表現出來，斑塊內的動態由內部動態和來自其他斑塊甚至其他尺度過程結果的物質或生物體供應所支配。斑塊結構和功能高度受波動水文條件的時間脈衝影響，因此其狀態是高度動態且可能短暫的。這支持了這樣一種觀點，即河流本身是一個複雜、變動的馬賽克，由河道特徵、棲地單元、地表和地下區域、洪氾區和河岸廊道組成，其中物理模板的多樣性為生物多樣性群落的繁榮和生態過程在一系列尺度上的互動提供了背景 (Poole 2002, Ward et al. 2002)。

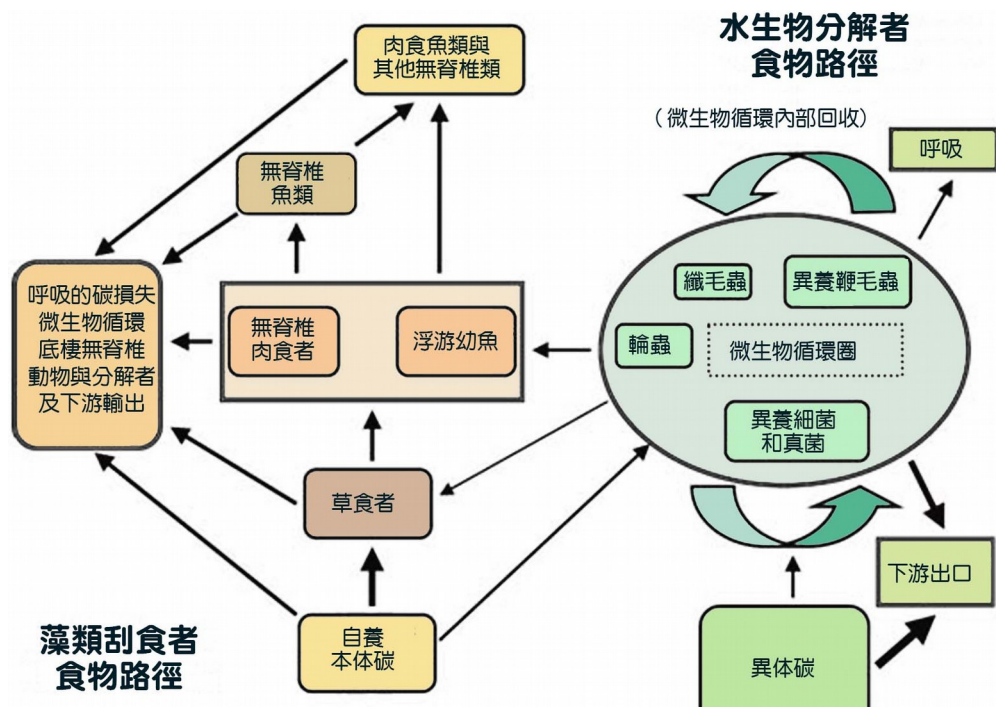


圖 14.6 大型河流 (≥ 四級) 的河流生產力模型提出，大型無脊椎動物和魚類的次級生產力取決於在河道和河岸帶產生的自生有機物，這些有機物比從上游河段輸送來的外源有機物更不穩定但數量較少。後者在河流輸送的總有機物中佔主導地位，並導致高

微生物呼吸速率，但對更高層的食物網貢獻甚微。(Reproduced from Thorp and Delong 2002.)

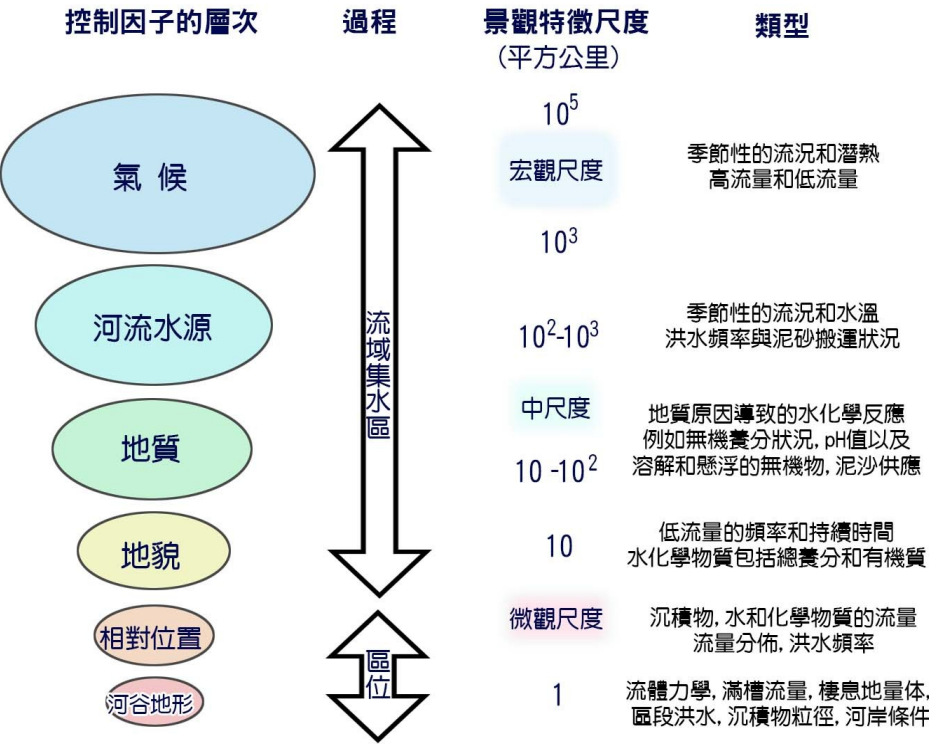


圖 14.7 控制性環境因素的層級結構以及河川環境各種物理特徵所表現出的空間尺度。(Reproduced from Snelder and Biggs 2002.)