

# 生物同质化研究透视

王光美<sup>1\*</sup> 杨景成<sup>2\*\*</sup> 姜闯道<sup>3</sup> 赵洪涛<sup>2</sup> 张志东<sup>1</sup>

1 (中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所, 山东烟台 264003)

2 (北京自然博物馆, 北京 100050)

3 (中国科学院植物研究所, 北京 100093)

**摘要:** 生物同质化是指特定时间段内两个或多个生物区在生物组成和功能上的趋同化过程, 包括遗传同质化、种类组成同质化和功能同质化三个方面。近年来, 生物同质化问题已引起生态学界的高度重视, 成为保护生物地理学的一个全新议题, 但在国内的相关研究较少。本文从生物同质化概念的发展历程入手, 对生物同质化三个方面的度量方法和驱动因素分别做了介绍和评述, 指出外来物种入侵和本土物种灭绝是导致生物同质化的最主要原因, 其他能促进这两个过程的活动, 如环境退化和干扰、城市化和生境同质化等都会对生物同质化有影响; 生物同质化具尺度效应, 在不同生物地理区域以及不同生态系统和生物类群之间, 生物同质化程度不同, 主要驱动力也各异。探讨了生物同质化在生态、生物进化和人文经济方面的影响以及生物同质化与生物多样性保护的关系。最后对我国开展生物同质化研究的必要性和需要解决的问题做了探讨, 以期能推动生物同质化研究在我国的发展。

**关键词:** 生物入侵, 物种灭绝, 驱动因素, 尺度效应, 生态与进化后果, 生物多样性保护

## A literature review on biotic homogenization

Guangmei Wang<sup>1\*</sup>, Jingcheng Yang<sup>2\*\*</sup>, Chuangdao Jiang<sup>3</sup>, Hongtao Zhao<sup>2</sup>, Zhidong Zhang<sup>1</sup>

1 *Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003*

2 *Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050*

3 *Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*

**Abstract:** Biotic homogenization is the process whereby the genetic, taxonomic and functional similarity of two or more biotas increases over time. As a new research agenda for conservation biogeography, biotic homogenization has become a rapidly emerging topic of interest in ecology and evolution over the past decade. However, research on this topic is rare in China. Herein, we introduce the development of the concept of biotic homogenization, and then discuss methods to quantify its three components (genetic, taxonomic, and functional homogenization), and their driving mechanisms. Species invasions and extinctions are the root cause of biotic homogenization, whilst other habitat alterations that facilitate these two processes, such as environment degradation and disturbance, urbanization, and habitat homogenization, also influence biotic homogenization. Biotic homogenization was tempo-spatial-scale dependant. The homogenization degree differed between various ecosystems and taxa, as well as in different regions. We also reviewed ecological and evolutionary consequences and effects on human dimension (economics and biodiversity conservation) due to biotic homogenization. Considering the distinctness of China's biodiversity, we suggest that it is time to strengthen research on biotic homogenization in China. In our view, the most fundamental need is to establish open, reliable databases to foster biotic homogenization research. We hope this review will stimulate biotic homogenization research in China.

**Key words:** biological invasion, species extinction, driving mechanism, scale effect, ecological and evolutionary consequences, biodiversity conservation

收稿日期: 2008-10-28; 接受日期: 2009-02-19

基金项目: 北京市财政项目(京财预指[2008]第 0178 号)和中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所前沿领域项目(A3JO708BX)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gmwang@yic.ac.cn

\*\* 共同第一作者 Co-first author

人类活动已经极大地改变了世界物种分布格局(Elton, 1958)。外来物种的引入或入侵及本地特有物种的消失,使原先相互隔离的生物区在物种组成和功能上有趋同的倾向,即所谓的生物同质化(biotic homogenization)现象(McKinney & Lockwood, 1999; Olden & Rooney, 2006)。近年来,生物同质化已经引起生态学界的高度重视,成为保护生物地理学的一个全新议题(Olden, 2006)。以biotic homogenization为主题词,在ISI Web of Knowledge可检索到1999–2008年的10年间共有170篇期刊文章发表(截止到2008年12月31日)。特别是自2003年以来,增长趋势明显:其中2003–2004年为20篇,2005–2006年已增长到50篇,2007–2008年达到84篇(图1),说明这一研究领域在当前的保护生物学研究中极为活跃。然而,在国内,关于该主题的研究或者报道却较为少见。本文从生物同质化概念的发展历程入手,介绍了生物同质化的度量方法,总结其驱动因素,并对生物同质化研究中的尺度效应和生物同质化可能的生态人文后果作了论述,分析了生物同质化研究与生物多样性保护的关系,最后指出了我国开展生物同质化研究的必要性和需要解决的问题,以期能推动生物同质化研究在我国的发展。

## 1 概念

生物同质化问题在生态学研究历史上并非是一个全新的发现,早在1958年,Charles Sutherland Elton就指出人类活动加速了地区之间的物种交流。近十几年来,生物同质化重新成为人们关心的焦点问题。McKinney和Lockwood(1999)最早给出生物同质化明确的定义,认为生物同质化是指生物区(biota)中非本地种对本地种的取代,常常表现为广布种对特有种的取代。Rahel(2002)对此定义进行了扩展,认为生物同质化是指由于非本地种取代本地种而导致的种类组成相似性的提高。这两种定义都强调了生物同质化是外来生物入侵和本土物种消失引起的不同地区物种种类组成相似性提高的过程,而不是这个过程所形成的格局。同时,这两种定义也反映了目前文献中最常见的关于生物同质化的用法,即以物种为调查单位的种类组成同质化。Olden和Rooney(2006)则认为,仅仅以物种变化

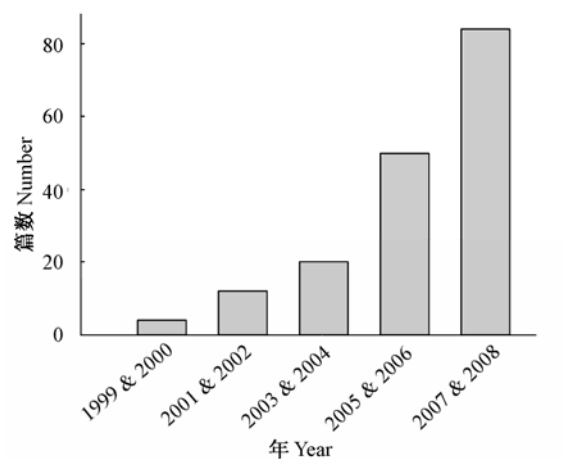


图1 在ISI Web of Knowledge上以“biotic homogenization”为关键词检索到的期刊文章数量(1999–2008)

Fig. 1 The number of published journal articles between 1999 and 2008 searched from the ISI Web of Knowledge using the search term ‘biotic homogenization’.

为基础的,并不能准确反映生物同质化的多维特征。他们认为,生物同质化是生物区在各个层次上,包括基因、物种组成和功能等多个方面丧失其独特性的生态过程,应该包括遗传同质化、种类组成同质化和功能同质化三个方面,是指特定时间段内两个或多个生物区在生物组成和功能上的趋同化过程。

## 2 生物同质化度量方法

### 2.1 遗传同质化

遗传同质化是指种内或同一物种不同种群间基因库相似性提高的过程,可通过对某个或者某系列特定基因位点的等位基因组成(基因型类型)或频率(基因型多度)的比较,或从以上两种参数中引申出来的方法进行度量(Olden & Rooney, 2006)。对遗传同质化的评价,一般是在空间尺度进行(如对受干扰和未受干扰的种群进行比较),而很少在时间尺度进行(如对干扰前和干扰后进行比较),原因在于不能获取同质化发生以前的遗传基础数据(Olden *et al.*, 2004)。在度量的过程中,选取合适的遗传标记来测定同质化过程中遗传特征的微小变化。例如,Winter等(2008)以染色体的倍性作为遗传特征的特征,利用Morisita-Horn指数对德国植被在不同尺度上的遗传同质化进行了度量。但遗传同质化的研究仍需要进一步加强。

## 2.2 种类组成同质化

种类组成同质化在目前生物同质化中研究最多。绝大多数研究采用Jaccard相似性指数作为种类组成相似性变化的度量, Sørensen指数等其他相似指数在一些研究中也采用(如Jokimäki & Kaisanlahti-Jokimäki, 2003; Schwartz *et al.*, 2006)。在数据的采集和处理上, 目前研究中主要采用以下3种方法(Olden & Rooney, 2006): (1)两个时期的物种库比较法。这是最简单直接的方法, 可以清楚地量化两个时间段内的相似性变化, 结果也最有说服力。Rooney等(2004)在威斯康星州山地森林的研究中就采用了这种方法, 对在1942–1956年间曾经做过调查的62块样地采用相同方法重新调查, 发现50年来这些山地的植被有同质化趋势。这种方法的前提是两次调查的技术和方法具有可比性, 而这一条件在很多地区的研究中并不能满足。(2)当前物种库与重建历史数据比较法。在历史数据缺乏的情况下, 可以对其进行重建, 以现存本土物种和已知灭绝物种的总和, 亦即重建的本土物种库, 作为历史物种库, 以现存本土物种和外来物种的总和作为现时物种库, 对两者进行比较。Qian和Ricklefs (2006)、Qian等(2008)对北美植物, Rahl (2000)对美国鱼类的同质化研究均采用了这种方法。尽管这种方法不能提供物种变化的精确时间段, 但在引入和消失的物种记录准确的情况下, 可以对物种变化的总体水平做出评估, 仍不失为一种可行的研究方法。(3)仅利用当前物种库进行分析。这种分析有很大的局限性, 因为没有历史数据的对比使得无法对变化做出衡量和解释, 甚至可能得出不当的结论(Olden & Rooney, 2006)。

## 2.3 功能同质化

生物同质化的后果最终要体现在生物区的功能同质化上。功能同质化是指由于在生态系统中具有相同或相似功能的物种增多而导致生态功能相似性增加的过程。相比于种类组成同质化, 其度量更为复杂和困难。功能同质化理论上可以通过构建样地–性状矩阵(site-by-trait matrix), 利用相似性指数比较样地间性状相似性的变化进行度量(Olden *et al.*, 2004)。其中, 样地–性状矩阵的构建, 需要先构建样地–物种矩阵(site-by-species matrix), 并根据研究对象和研究区域, 选择与生态系统结构和功能相关的物种性状, 构建物种–性状矩阵(species-by-

traits matrix), 然后将样地–物种矩阵中的物种用其具有的性状替换后得到。在这个过程中, 如何从物种的生活型和生活史特征中选取代表性指标来反映出生物区间功能相似性的变化是最关键的问题。而且, 备选性状中可能既有离散型(如传播方式), 又有连续型(如个体大小), 需要分别处理和计算, 整个计算过程会特别复杂, 因而目前采用这种方式进行功能同质化度量的研究较为少见。

Devictor等(2008)认为, 功能同质化是生态系统中功能类似的物种增加, 而功能特殊的物种减少或消失的过程, 可以表现为泛化种(generalist)对特化种(specialist)的取代, 并基于此对法国鸟类的同质化进行了度量。首先, 利用Julliard等(2006)的方法, 将鸟类在各种生境中密度的变异系数作为该种鸟的物种特化系数( $SSI$ , species specialization index), 利用如下公式计算鸟类群落的特化指数( $CSI$ , community specialization index), 用来衡量鸟类同质化程度:

$$CSI_j = \frac{\sum_{i=1}^n a_{ij} (SSI_j)}{\sum_{i=1}^n a_{ij}}$$

其中,  $CSI_j$ 为样地*i*的鸟类群落特化指数,  $n$ 是此样地中调查记录到的鸟类的总种数,  $a_{ij}$ 是样地*i*中第*j*种鸟的多度,  $SSI_j$ 为该种鸟的物种特化指数。尽管Devictor等(2008)认为 $CSI$ 指数可以作为全球尺度上度量各类生物功能同质化的有效指标, 但这一指数在其他地区和类群上的应用仍需要验证, 而功能同质化的度量方法也需要进一步的研究。

## 2.4 生物同质化度量中的多度问题

物种多度曾经被认为对生物同质化过程的影响不大(McKinney & Lockwood, 2005)。目前大多数研究基于种类存在或缺失数据(species presence-absence data)对生物同质化进行度量, 考虑到物种多度的较少。近来, McKinney和La Sorte(2007)从人们对同质化的视觉感知程度(perceived homogenization)的角度论证了考虑物种多度的必要性。多数群落都是由少数高多度的优势种和多数低多度的偶见种组成(Boeken & Shachak, 2006)。物种多度与其地理分布区域范围呈显著正相关(Gaston & Blackburn, 2000), 在局部地区多度高的物种倾向于占据更广的地理分布区域, 能在更多的群落中出

现,因而会大大提高视觉上所能感知到的同质化程度。如果不考虑多度因素,将优势种和偶见种给予相同的地位,可能会低估优势种的同质化效应,也不能准确地反映一般到访者所能感知的同质化的强烈程度。在对北美鸟类同质化的研究中,La Sorte和McKinney(2007)再一次证明了考虑多度的必要性:少数几种鸟类受益于人类活动,多度和分布范围均有增加,使北美鸟类的 $\beta$ -多样性呈现持续下降的态势;如果仅仅基于种类组成数据,就会得出鸟类组成相似性仅有小幅增长的结论,从而掩盖了基于多度基础上相似性实际上已经大幅增加的事实。最近,Cassey等(2008)通过计算机模拟,分别利用确定性模型和随机模型,在仅考虑物种组成变化(利用Sørensen指数)和同时考虑物种组成和多度变化(利用Bray-Curtis指数)的两种情况下,对生物同质化格局进行分析,发现这两种指数在两种模型中呈正相关,但仍有25%的情况会得出不同的结论。据此,他们认为,在大多数情况下,以多度为基础的指数所衡量的生物组成变化并没有大到与仅利用物种组成变化得出的结论相反的地步;但在干扰对物种多度影响足够大的情况下,就需要对度量方式进行选择,以更好地评价生物同质化的方向及程度。因此,未来的生物同质化研究中,应考虑多度因素,以确定物种多度在评价生物群落组成变化方向和程度中的作用。

### 3 生物同质化的驱动因素

#### 3.1 遗传同质化驱动因素

人类有意识地物种引入以及物种的濒危消亡,都可能引发遗传同质化(Olden *et al.*, 2004)。物种在其分布范围内迁移,可增加种内交配机会,使原先隔离的种群相互融合,导致原来不同的基因库趋同(Stockwell *et al.*, 1996; Storfer, 1999)。将物种引入到其分布范围之外时的奠基者效应(founder effect)和物种濒危消亡时的遗传瓶颈(genetic bottleneck),都会使其遗传变异能力降低,从而导致遗传同质化(Rhymer & Simberloff, 1996; Lee, 2002)。人类活动对遗传同质化的影响可能是一个促进的过程:人类帮助下的物种长距离扩散增加了物种相互作用和产生杂交种后代的机会,同时人类干扰引发的环境变化也为这些杂交种后代提供了合适的生境(Olden *et al.*, 2004)。

#### 3.2 种类组成同质化驱动因素

##### 3.2.1 外来物种入侵与本土物种消亡

人类活动所导致的外来物种引入和本土特有物种灭绝是导致物种组成同质化的最根本原因(Rahel, 2002)。Olden和Poff(2003)对生物群落可能会遇到的生物入侵和物种消失的14种情景做了模拟,指出群落相似性的变化与外来物种入侵和本土物种消失的数量及种类有关,并受群落历史相似性及物种丰富度影响。当不同群落受到相同外来物种入侵,并且没有导致本土物种消失或导致消失的本土物种相同时,种类组成同质化的趋势最强。尽管从理论上讲,外来物种引入和本土物种灭绝并不必然导致种类组成同质化,甚至有可能使种类组成趋异,但相对于本土物种而言,外来物种,特别是外来入侵物种,往往竞争力更强,扩散更迅速,分布范围更广,其扩散倾向于导致种类组成同质化(McKinney, 2004; Qian & Ricklefs, 2006; Lambdon *et al.*, 2008),这种效应在那些丰度高和扩散范围广的入侵物种身上体现得更为明显(McKinney & La Sorte, 2007)。因此,种类组成同质化的发生并不是一个偶然的过程,而是与外来物种的引入密切相关(Duncan & Lockwood, 2001; Olden & Poff, 2004)。近来Leprieur等(2008)利用零假设(null hypothesis)通过蒙特卡洛模拟(Monte Carlo simulations)产生随机数据与实际观测的欧洲鱼类同质化格局相比较,也验证了这个论断。

值得注意的是,引入外来种的情况不同,对种类组成同质化的贡献程度也不一样。首先,外来种起源地距入侵地的远近和引入时间的长短不同,对种类组成同质化的作用有所差异。McKinney(2005)对美国植物和鱼类、Leprieur等(2008)对欧洲鱼类,以及Spear和Chown(2008)对全球和南非两个尺度上的有蹄类动物的研究表明,起源地距引入地区较近的外来物种对引入地区生物区系的内同质化作用更为显著,而起源地距引入地区较远的外来物种甚至常常导致物种组成相似性降低。La Sorte等(2008)对欧洲7个国家22个不同的城市区域植被组成进行调查,发现1,500年以前引入的植物(archaeophyte)比之后引入的(neophyte)在不同城市间的共享程度高,组成相似性随城市间距离的增加而降低的程度也更小,说明前者对欧洲植物同质化的作用更强。其次,外来物种中那些尚未定居的物种(non-

established nevertheless present species)在种类组成同质化过程中的作用也值得重视。Castro和Jaksic(2008b)对东南太平洋6个岛屿的生物组成变化进行分析,在仅考虑归化种时,有2个组合有同质化倾向,其余13个组合之间没有显著变化;而在将未定居种考虑在内后,有4个组合相似性增加,有1个组合相似性降低,说明未定居种能改变植物组成相似性在数量和方向上的趋势。因此,要准确评估种类组成同质化的空间动态及外来物种所起的作用,将外来物种按照起源地远近、引入时间先后和定居状态等特征进行区分研究十分必要。

### 3.2.2 环境退化与景观破碎化

环境退化、景观破碎化和干扰对生境的改变,常常会导致对生境有特殊要求的特有本土物种逐步消亡(Byes, 2002)。而同样的情况,对外来物种来说则可能意味着一个全新的生境(Simberloff, 1997)。伴随着天敌的减少、可利用资源的增多或物理环境的改变,某些外来物种在竞争中会处于有利地位(Shea & Chesson, 2002)。在这个过程中,生态幅广的本土物种也会受益,扩大分布范围或者增加丰度。例如,在1950–2000年这50年时间里,美国威斯康星州62块山地森林中有2/3的样地植物组成趋同,主要原因在于鹿的采食使对这种干扰敏感的稀有物种灭绝,而忍耐性强的常见本土物种则扩大了分布范围(Rooney *et al.*, 2004; Wiegmann & Waller, 2006)。侵入因干扰而退化或破碎化生境的物种(包括外来物种和本土物种)相同或相似,而消失的本土物种各异,导致不同生物区有种类组成同质化的倾向。

### 3.2.3 城市化

近年来,城市化也被认为是生物同质化的重要驱动力之一(McKinney, 2006)。城市化过程常常伴随着生境破碎化与环境退化,往往有利于外来物种的扩散。由于城市在物理环境上的趋同,各城市之间的外来物种也往往相似,都属于城市环境的适应者(urban adapter)。另外,人类因有相似的偏好,趋向于在不同的城市引入相似的外来物种,如观赏植物和宠物。然而,在不同的生物地理区域消失的本土物种却有很大差异,从而导致种类组成同质化。McKinney(2006)对纽约、底特律、华盛顿特区、圣路易斯、费城、明尼阿波利斯、芝加哥、波士顿等8个城市的植物组成分析表明,城市区域植物组成

的相似性明显高于干扰较少的自然区域,随着城市间距离的增大其相似性仍能维持较高水平。Schwartz等(2006)对加利福尼亚58个县的植物组成的分析,也得到了相同的结论,城市化程度高的县之间的植物组成相似性明显高于城市化程度较低的县。

### 3.2.4 其他影响因素

外来生物引入和本土物种灭绝是导致种类组成同质化的根本原因,因而对这两种进程有所促进的活动和土地利用方式,都可能会对种类同质化有所影响(Rahl, 2002)。其中,人类活动所导致的生境同质化(habitat homogenization)是一个重要的因素。以广泛出现的人工林为例,由于多为几种常用树种组成,与原生森林相比,其 $\alpha$ 多样性和 $\beta$ 多样性均较低,不仅植被组成同质化明显,而且物种组成与环境因子之间的关系也有所弱化(Foster *et al.*, 1998; Vellend *et al.*, 2007)。再如,水库的修建造成水域环境趋同,使那些常见静水鱼类取代了河流鱼类,也引发了鱼类组成同质化(Rahl, 2002)。

### 3.3 功能同质化驱动因素

生态系统的功能由其物种组成决定(Naeem *et al.*, 1999; Kinzig *et al.*, 2002),当组成生物群落或生态系统的物种趋同,特别是当那些特化种被泛化种取代时,生物群落或生态系统的功能多样性也随之下降,并表现为同质化。因此,引发种类组成同质化的因素也常常导致功能同质化。例如,在法国,生境破碎化和干扰引起的泛化鸟类对特化鸟类的取代,也是鸟类功能同质化的主要原因(Devictor *et al.*, 2008)。

## 4 尺度和地理区域对生物同质化研究的影响

### 4.1 尺度效应

在生物同质化研究中,也常常会发现生物异质化(biotic differentiation)现象,即不同生物区在生物组成和功能上趋异,这与研究尺度的大小有关(Olden, 2006; McKinney, 2008)。这里的尺度既包括时间尺度,也包括空间尺度。在时间尺度上,只要人类干扰(如采伐、城市化等)持续增强,特别是将那些濒危的本土物种和即将开始大幅扩散的外来物种考虑在内时,生物同质化的趋势将会更加明显(McKinney, 2008)。在空间尺度上,较大尺度上(国

家和大洲水平)的度量常表现为生物组成同质化,而在较小的尺度上(如州县或更小水平)则常表现为生物组成异质化(Marchetti *et al.*, 2006; Qian & Ricklefs, 2006; Olden *et al.*, 2008; Spear & Chown, 2008)。在功能同质化方面, Winter等(2008)对德国植被的研究也得到了相同的结果。究其原因,除与某些特殊的引入活动有关外(Marchetti *et al.*, 2006; Olden *et al.*, 2008),本土物种在空间分布上的自相关(spatial autocorrelation)是决定性因素(McKinney, 2008)。因为相隔较远的地区所共有的本土物种较少,在两个地区即使只引入了很少的相同物种,也会使物种组成相似性提高,从而表现为生物同质化。而相隔较近地区拥有较多相同的本土物种,即使引入物种数量相同,与共有的本土物种相比也只占很小的比例,因此外来物种的引入常常会导致两地区之间物种组成相似性下降,表现为生物异质化(Spear & Chown, 2008; La Sorte *et al.*, 2008)。特别是外来物种的分布带有偶然性(Qian & Ricklefs, 2006),当引入物种尚未有充足的时间进行扩散时,相隔较近地区的生物异质化可能表现得更为明显。

#### 4.2 不同地理区域的生物同质化

在不同生物地理区域,生物同质化程度不同,主要驱动力也各异。与欧洲殖民者在北美大陆定居前相比,美国各州之间共有鱼类平均增加了15.4种,89对之前无共有鱼类的州平均增加25.2种,加拿大各省之间的鱼类相似性也由27.8%提高到29.1%,主要原因均为大量常见鱼类的引入(Rahel, 2000; Taylor, 2004)。美国明尼苏达州62个湖泊在43年的时间里鱼类种类构成趋同,也主要归因于为满足垂钓需要而引入一些相同的常见鱼类,本地鱼类的消失只是次要原因(Radomski & Goeman, 1995)。威斯康星州62块山地森林从1950–2000年有2/3的样地植物组成趋同,是稀有物种丧失和常见物种分布区扩大共同作用的结果(Rooney *et al.*, 2004; Wiegmann & Waller, 2006)。加利福尼亚州植被组成趋同的主要原因在于杂草的扩散,但未来现有物种的灭绝将会上升为决定因素(Schwartz *et al.*, 2006)。而佛罗里达州尽管有超过40%的县在两栖爬行类组成上趋同,但并没有明显的证据表明整个州的爬行动物区系组成趋同(Smith, 2006)。

以往生物同质化研究主要集中在北半球欧美地区,并以对植物、鸟类、淡水鱼类、两栖爬行类

等生物类群的研究居多(Olden, 2006)。随生物同质化研究的日益进展,在其他地区的研究也越来越多。Olden等(2008)发现由于人类对4种常见鱼类的引入,使澳大利亚主要水系中鱼类区系呈现明显同质化趋势,其组成相似性已从17.1%提高到了20.1%。Castro和Jaksic(2008a)对智利大陆前欧洲时期(pre-Europen)和当前植被组成情况进行比较,认为这两个时期的植被组成既没有同质化,也没有异质化,而是基本保持不变(biotic tracking),这可能归因于归化种的地理分布范围与本地种类相似。这与在北半球常见的植被组成趋同的观测结果相反,说明生物组成变化趋势在不同的半球可能有差异。Cassey等(2007)对太平洋、大西洋、印度洋和加勒比海中岛屿的海鸟种类组成变化进行了研究,发现在群岛内部和同一大洋的不同群岛之间,海鸟种类组成相似性变化呈现多样化,其结果取决于度量尺度、研究区域内鸟类进化上的联系以及人类开发时间的长短。这些研究的开展,有利于加深人们对全球生物同质化格局的认识,是对生物同质化研究的有益补充。

### 5 生物同质化的生态、进化与人文影响

#### 5.1 生态后果

生物同质化会导致严重的生态后果(Olden *et al.*, 2004)。种内、种间杂交导致的遗传同质化,会危及不同生物地理区域的特有基因库,削弱种群的遗传变异能力,降低个体对环境的适应能力及扩散能力(Stockwell *et al.*, 1996; Storfer, 1999),并可能使新产生杂交种对环境产生新的适应,增强其拓殖能力,使其在竞争上具有优势,进而引发本土物种的灭绝(Lee, 2002)。物种组成同质化和功能同质化会简化食物网结构,影响到物种的扩散以及生物群落对生物入侵的抵抗能力,增加生态系统脆弱性(Olden *et al.*, 2004),更重要的是,会使生物群落或生态系统对大尺度上的生态事件反应相似,从而削弱了在景观和地区尺度上的屏障作用(Beisner *et al.*, 2003)。

#### 5.2 对进化的影响

物种的形成与物种多样性有着错综复杂的联系(Rosenzweig, 2001)。相同种群的地理隔离是异地物种形成的先决条件,也是多数新物种形成的主要方式。种类组成同质化使地理隔离的影响得以消除,

势必会影响到将来的异地物种形成;同时,种类组成同质化导致的 $\beta$ 多样性降低,使群落物种组成和多样性在空间上的变化大幅度降低,也对新物种形成产生影响(Olden *et al.*, 2004)。杂交和基因渗透所导致的遗传同质化,使生物进化分支在初始阶段就开始融合,也会限制未来的物种形成(Perry *et al.*, 2002)。同时,遗传同质化导致的遗传变异能力下降,在短期后果上,会使杂交种群对疾病的抵抗能力下降,削弱对环境的适应能力;在长期后果上,则会提高生物灭绝的风险,降低生态系统对环境变化的弹性,并影响到从可能面临的大规模灭绝中恢复的能力(Olden *et al.*, 2004)。另外,尽管生物同质化会增加物种间相互作用的机会,但种类组成和功能上的简单化,会降低物种间相互作用的广度和深度,可能导致生物进化轨道的改变(Mooney & Cleland, 2001)。而且,这种生物之间相互作用的简单化,会使同质化生物群落中的选择压力减弱,甚至会对那些在目前同质化过程中受益的物种的长期生存产生影响(Olden *et al.*, 2004)。

生物同质化也可能会引发新的物种形成和分化。因为入侵物种会促使新环境的形成,更多的杂交机会也会产生新的物种,特别是联想到当代进化史上与入侵生物有关的例子,发生这种情况的可能性较大,但仍需要进一步的研究去验证(Olden *et al.*, 2004)。

### 5.3 人文后果

生物同质化对人文与经济也会产生负面影响(Olden *et al.*, 2005)。某地区的生物多样性及其独特性,是当地居民身份的附属特征,是他们归属感的保证(Horwitz *et al.*, 2001)。生物同质化使地区景观和文化独特性的某要素被常见特征所取代,将会导致人们的归属感逐渐模糊,在一定意义上降低了人们的生活质量。在经济上,生物同质化会影响到生态旅游。旅游是目前世界上最大的产业,大约创造了全世界20%的工作机会(WTO, 2003),其中以观光为目的的旅游占国际旅行的1/5(Nature TIES, 2000)。尽管生态旅游存在一些问题(Kiss, 2004),但仍能带来可持续的巨大经济价值。生物同质化使各地的景观逐渐趋同,将会使人们旅游的欲望下降,因为很少有人愿意花费时间和经济代价长途旅行而只看到与自己居住地相近的景观(Kunstler, 1993)。

### 5.4 生物同质化与生物多样性保护

尽管生物同质化会导致严重的生态后果,但生物同质化,特别是种类组成同质化,并不是生物多样性受损的同义词,就像生物异质化并不表示生物多样性保护取得成功一样,关键在于生物同质化和异质化的驱动因子是什么。如果因为某些稀有濒危物种分布区扩大,导致不同地区生物组成相似度上升,恰恰说明了生物多样性保护的成功;而如果因为不同地区灭绝的物种不同,而导致生物组成相似度下降,则反映了生物多样性保护的失败。生物同质化的负面效应,在于它意味着生物多样性受损可能会接踵而至,因此被认为是生物多样性危机的重要组成部分(Rooney *et al.*, 2007)。

生物同质化研究在生物多样性保护上有重要的应用价值。利用生物同质化研究的思想,可以通过比较不同保护地的物种组成变化,检验所选定的保护区域是否依然合适,是否需要变更或者采取新的保护措施;通过研究生物同质化在何种情况下以及何种生物群落容易发生,可以评价候选保护区中哪些对生物同质化更有抵抗力,哪些更易于发生物种灭绝,并可确定哪些物种需要更多关注,以便采取种群恢复或者其他限制生物同质化的措施进行保护(Rooney *et al.*, 2007)。例如,Devictor等(2007)通过对法国鸟类功能同质化的研究,发现城市化会导致鸟类广布种取代特化种而引发鸟类功能同质化,由此建议在城市生物多样性保护中应对主要特化种予以考虑,而不能仅仅关注稀有濒危物种,同时指出对城市化地区非城市用地的保护将有助于缓解广布种对人为改变景观的占据。

## 6 展望

尽管近年来相关研究与日俱增,生物同质化研究作为保护生物地理学的一个新兴分支,仍处在发展的初级阶段(Olden & Rooney, 2006),尚有许多科学问题有待于进一步研究。Olden(2006)曾就生物同质化研究中8个亟需解决的问题做了评述,例如,生物同质化的理论模拟、时间变化动态,功能同质化的度量方法等等。近两年,围绕着这些问题已有相关研究陆续开展,但中国学者在此方面的研究较少,以中国地区为研究区的报道更为罕见。作为世界上10个“生物多样性大国”之一,中国拥有齐全的生态系统类型以及多变的生物地理区域,生物多样

性却又面临着日益严重的威胁(Liu *et al.*, 2003), 在对生物多样性保护提出严峻挑战的同时, 也为生物同质化的研究提供了绝佳的研究机会。在不同的地理区域、生态系统和生物种类之间, 生物同质化程度和驱动力各不相同, 因此要深入理解生物同质化, 就需要全球范围内的研究加以支持(Olden, 2006)。因此中国学者理应在此主题上开展全面研究, 为丰富生物同质化的理论和应用研究作出贡献。

根据中国生物地理特征与当前生物多样性状况, 除Olden(2006)指出的8个方面外, 中国学者至少还可以尝试在以下两个方面开展研究:

(1)多种生态系统间的生物同质化格局。作为世界第三大国, 中国领土纵跨50个纬度, 包含了5个气候区 (Wang *et al.*, 1997)。多样化的气候和环境条件有利于外来生物的定居和入侵, 加之引入物种历史悠久, 使中国对生物入侵较为敏感(Xie *et al.*, 2000)。外来物种的分布受自然条件和社会经济条件共同影响, 在一定程度上受后者影响更为显著(Liu *et al.*, 2005; Qian & Ricklefs, 2006)。受历史和地理条件的影响, 中国各地区之间发展并不平衡, 各地区、各生态系统间所受的干扰程度不同, 外来物种入侵和本土物种消失的程度也有很大差异(Liu *et al.*, 2005)。以中国为研究区域, 对不同地理区域、不同生态系统和不同生物类群的同质化格局进行研究, 探讨不同地区之间生物同质化程度和主要驱动因素的异同, 可为当前生物同质化研究提供有益补充。

(2)海岸带地区的生物同质化研究。海岸带地处陆地和海洋两大生态系统的过渡带, 受海洋和陆地的共同影响。一方面, 海岸带生态系统初级生产力高, 生物多样性丰富; 另一方面, 由于来自海洋和陆地的扰动频繁, 其稳定性差, 是典型的脆弱生态系统。同时, 海岸带地区又是人口增长和城市化最快的区域, 并仍要继续经历一个持久的城市化和城市扩张过程。在海洋、陆地和人类活动三方面的共同影响下, 海岸带地区物种组成和生态系统功能的变化可能较其他地区更为快速和显著。而当前在海岸带地区开展的生物同质化研究仍然较为少见。因此, 我国学者应对中国海岸带地区的生物同质化进行重点研究。

数据的采集和获取或许是中国学者研究中面

临的主要困难之一。欧美相关研究开展较多, 与数据支持也不无关系, 研究者们都得到了足够精确的数据, 或来源于可共享的开放数据库, 或从大型的动态监测项目中获取, 或有详实的历史调查数据。中国虽然也建立了一系列生物多样性数据库(Xu, 1998), 但要么精度与准确度较低, 要么共享程度较低, 一般研究人员难以获取。因此, 对历史文献和资料进行整理和挖掘, 建立动态监测体系, 构建开放性的高精度数据库, 是促进中国生物同质化研究的必要条件, 也是目前亟需开展的工作。

### 参考文献

- Beisner BE, Ives AR, Carpenter SR (2003) The effects of an exotic fish invasion on the prey communities of two lakes. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 331–342.
- Boeken B, Shachak M (2006) Linking community and ecosystem processes: the role of minor species. *Ecosystems*, **9**, 119–127.
- Byers JE (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, **97**, 449–458.
- Cassey P, Lockwood JL, Blackburn TM, Olden JD (2007) Spatial scale and evolutionary history determine the degree of taxonomic homogenization across island birds assemblages. *Diversity and Distributions*, **13**, 458–466.
- Cassey P, Lockwood JL, Olden JD, Blackburn TM (2008) The varying role of population abundance in structuring indices of biotic homogenization. *Journal of Biogeography*, **35**, 884–892.
- Castro SA, Jaksic FM (2008a) How general are global trends in biotic homogenization? Floristic tracking in Chile, South America. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 524–531.
- Castro SA, Jaksic FM (2008b) Role of non-established plants in determining biotic homogenization patterns in Pacific Oceanic Islands. *Biological Invasions*, **10**, 1299–1309.
- Devictor V, Julliard R, Clavel J, Jiguet F, Lee A, Couvet D (2008) Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 252–261.
- Devictor V, Julliard R, Couvet D, Lee A, Jiguet F (2007) The functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*, **21**, 741–751.
- Duncan JR, Lockwood JL (2001) Spatial homogenization of aquatic fauna of Tennessee: extinction and invasion following land use change and habitat alteration. In: *Biotic Homogenization* (eds Lockwood JL, McKinney ML), pp. 245–258. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Foster DR, Motzkin G, Slater B (1998) Land-use history as long-term broad-scale disturbance: regional forest dynamics in central New England. *Ecosystems*, **1**, 96–119.



- Gaston KJ, Blackburn TM (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Malden, MA.
- Horwitz P, Lindsay M, O'Connor M (2001) Biodiversity, endemism, sense of place, and public health: inter-relationships for Australian inland aquatic systems. *Ecosystem Health*, **7**, 253–265.
- Jokimäki J, Kaisanlahti-Jokimäki ML (2003) Spatial similarity of urban bird communities: a multiscale approach. *Journal of Biogeography*, **30**, 1183–1193.
- Julliard R, Clavel J, Devictor V, Jiguet F, Couvet D (2006) Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, **9**, 1237–1244.
- Kinzig AP, Pacala SW, Tilman D (2002) *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Kiss A (2004) Is community-based ecotourism a good use of biodiversity conservation funds? *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 232–237.
- Kühn I, Klotz S (2006) Urbanization and homogenization: comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, **127**, 292–300.
- Kunstler JH (1993) *The Geography of Nowhere: the Rise and Decline of America's Man-Made Landscape*. Simon and Schuster, New York.
- La Sorte FA, McKinney ML (2007) Compositional changes over space and time along an occurrence-abundance continuum: anthropogenic homogenization of the North American avifauna. *Journal of Biogeography*, **34**, 2159–2167.
- La Sorte FA, McKinney ML, Pysek P, Klotz S, Rapson GL, Celesti-Grappo L, Thompson K (2008) Distance decay of similarity among European urban floras: the impact of anthropogenic activities on beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 363–371.
- Lambdon PW, Lloret F, Hulme PE (2008) Do non-native species invasions lead to biotic homogenization at small scales? The similarity and functional diversity of habitats compared for alien and native components of Mediterranean floras. *Diversity and Distributions*, **14**, 1–12.
- Lee CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 386–391.
- Leprieux F, Beauchard O, Hugué B, Grenouillet G, Brosse S (2008) Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, **14**, 291–300.
- Liu JG, Ouyang ZY, Prime WL (2003) Protecting China's biodiversity. *Science*, **300**, 1240–1241.
- Liu J, Liang SC, Liu FH, Wang RQ, Dong M (2005) Invasive alien plant species in China: regional distribution patterns. *Diversity and Distributions*, **11**, 341–347.
- Marchetti MP, Lockwood JL, Light T (2006) Effects of urbanization on California's fish diversity: differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation*, **127**, 310–318.
- McKinney ML (2004) Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 47–53.
- McKinney ML (2005) Species introduced from nearby sources have a more homogenizing effect than species from distant sources: evidence from plants and fishes in the USA. *Diversity and Distributions*, **11**, 367–374.
- McKinney ML (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, **127**, 247–260.
- McKinney ML (2008) Do humans homogenize or differentiate biotas? It depends. *Journal of Biogeography*, **35**, 1960–1961.
- McKinney ML, La Sorte FA (2007) Invasiveness and homogenization: synergism of wide dispersal and high local abundance. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 394–400.
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 450–453.
- McKinney ML, Lockwood JL (2005) Community composition and homogenization: evenness and abundance of native and exotic plant species. In: *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography* (eds Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD), pp. 365–380. Sinauer Associates, Sunderland.
- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5446–5451.
- Naeem S, Chapin CFS III, Constanza R, Ehrlich PR, Golley FB, Hooper DU, Lawton JH, O'Neill RV, Mooney HA, Sala OE, Symstad AJ, Tilman D (1999) Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology*, **4**, 1–14.
- Nature TIES (The International Ecotourism Society) (2000) *Ecotourism Statistical Fact Sheet*. <http://www.ecotourism.org>.
- Olden JD (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027–2039.
- Olden JD, Douglas ME, Douglas MD (2005) The human dimensions of biotic homogenization. *Conservation Biology*, **19**, 2036–2038.
- Olden JD, Kennard MJ, Pusey BJ (2008) Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 25–37.
- Olden JD, Poff NL (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, **162**, 442–460.
- Olden JD, Poff NL (2004) Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, **85**, 1867–1875.
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR, Douglas ME, Fausch KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 18–24.
- Olden JD, Rooney TP (2006) On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 113–120.
- Perry WL, Lodge DM, Feder JL (2002) Importance of hybridi-

- zation between indigenous and nonindigenous freshwater species: an overlooked threat to North American biodiversity. *Systematic Biology*, **51**, 255–275.
- Qian H, McKinney ML, Kühn I (2008) Effects of introduced species on floristic similarity: comparing two US states. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 617–625.
- Qian H, Ricklefs RE (2006) The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, **9**, 1293–1298.
- Radomski PJ, Goeman TJ (1995) The homogenizing of Minnesota lake fish assemblages. *Fisheries*, **20**, 20–23.
- Rahel FJ (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, **288**, 854–856.
- Rahel FJ (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 291–315.
- Rhymer JM, Simberloff DS (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 83–109.
- Rooney TP, Olden JD, Leach MK, Rogers DA (2007) Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, **134**, 447–450.
- Rooney TP, Wiegmann SM, Rogers DA, Waller DM (2004) Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, **18**, 787–798.
- Rosenzweig ML (2001) Loss of speciation rate will impoverish future diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5404–5410.
- Schwartz MW, Thorne JH, Viers JH (2006) Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, **127**, 282–291.
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 170–176.
- Simberloff D (1997) The biology of invasions. In: *Strangers in Paradise* (eds Simberloff D, Schmitz DC, Brown TC), pp. 3–19. Island Press, Washington, DC.
- Smart SM, Thompson K, Marrs RH, LeDuc MG, Maskell LC, Firbank LG (2006). Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B*, **273**, 2659–2665.
- Smith KG (2006) Patterns of no indigenous herpetofaunal richness and biotic homogenization among Florida counties. *Biological Conservation*, **127**, 327–335.
- Spear D, Chown SL (2008) Taxonomic homogenization in ungulates: patterns and mechanisms at local and global scales. *Journal of Biogeography*, **35**, 1962–1975.
- Stockwell CA, Mulvey M, Vinyard GL (1996) Translocations and the preservation of allelic diversity. *Conservation Biology*, **10**, 1133–1141.
- Storfer A (1999) Gene flow and endangered species translocations: a topic revisited. *Biological Conservation*, **87**, 173–180.
- Taylor EB (2004) An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 68–79.
- Vellend M, Verheyen K, Flinn KM, Jacquemyn H, Kolb A, Van Calster H, Peterken G, Graae BJ, Bellemare J, Honnay O, Brunet J, Wulf M, Gerhardt F, Hermy M (2007) Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology*, **95**, 565–573.
- Wang S, Xie Y, Mittermeier RA (1997) China. In: *Megadiversity: Earth's Biologically Wealthiest Nations* (eds Mittermeier RA, Gil PR, Mittermeier CG), pp. 257–271. Cemex, Quebecor Printing Inc., Montreal.
- Wiegmann SM, Waller DM (2006) Fifty years of change in northern upland forest understories: identity and traits of "winner" and "loser" plant species. *Biological Conservation*, **129**, 109–123.
- Winter M, Kühn I, Nentwig W, Klotz S (2008) Spatial aspects of trait homogenization within the German flora. *Journal of Biogeography*, **35**, 2289–2297.
- WTO (World Tourism Organization) (2003) *Tourism Highlights 2003*. WTO Press, Madrid. Available from <http://www.hospitalitynet.org/file/152001182.pdf> (accessed December 2008)
- Xie Y, Li ZY, William PG, Li D (2000) Invasive species in China—an overview. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 1317–1341.
- Xu HG (1998) Discussion on the construction of biodiversity information system in China. *Rural Ecoenvironment*, **14**, 11–15.

(责任编辑: 钱宏 责任编辑: 周玉荣)