

生态学中关键种的研究综述*

葛宝明 鲍毅新^{*} 郑祥

(浙江师范大学生态研究所, 金华 321004)

摘要 关键种(Key species)是生态学研究,特别是生物保护学研究中的一个研究热点。关键种可以是为了最大程度地保护生物多样性而进行优先保护的目标。但是目前的研究来看,在群落或者生态系统中确定关键种不是一件容易的事情。本文通过对有关关键种研究的回顾,探讨了国内外的研究状况,着重说明了关键种在实际研究中的实践以及存在的局限性,并且重点阐述了确定关键种的一些实验方法和定量测度方法,并进行了简要的评述。

关键词 关键种,确定关键种,生物多样性,保护生物学

中图分类号 Q958 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2004)06-0102-05

A review on key species study in ecology. GE Baoming, BAO Yixin, ZHENG Xiang (Institute of Ecology, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(6):102~106.

Study on key species is the focus of the ecological research, especially in the study of conservation biology. Key species can be the precedent target of the biodiversity conservation. But the identification of key species in a community or an ecosystem is much difficult. In this paper, the previous studies about the key species were reviewed, emphasizing upon the application and the limitation of the key species during the research works. Some experimental methods and quantitative measurements on the determination of the key species were given and evaluated.

Key words key species, determination of key species, biodiversity, conservation biology.

1 引言

关键种(Key species)概念是由 Paine^[27]于 1969 年首先提出,随着近年来生物多样性保护逐渐为世人所关注,如何有效地降低生物多样性的丧失速率成为保护生物学家们迫切解决的问题,关键种的研究便成为国际生态学研究热点之一。Hixon 等^[19]把关键种的确定视为群落生态学研究的主要目的之一;Soule 等^[33]认为,确定生态系统生存力的最适用途径是找到关键种并进行关键种的种群生存力分析(PVA);Mills 等^[25]则认为群落生态学的中心组织原理就是关键种理论。然而,围绕着关键种的普遍适用性、可操作性以及关键种确定标准等问题,学术界关于这个概念的使用和概念的含义还存在着一些争议。

“关键种”概念的最初意义是指捕食者对群落中物种多样性的控制作用,这种思想是美国华盛顿大学的 Paine^[26]于 1966 年在“食物网复杂性与物种多样性(Food web complexity and species diversity)”一文中首次明确提出的。关键种概念及其依据的理论

认为:生物群落内不仅存在着制约种分布与多度的相互作用关系,而且还存在起关键作用的物种,即关键种,它对其他物种的分布和多度起着直接或间接的调控作用,决定着群落的稳定性、物种多样性和许多生态过程的持续或改变。“关键种”理论支持了 Clements 为代表的对生物群落性质认识上的生物观(也称机体论)。关于关键种的普遍认识是:关键种是指这样一些物种,它们的丢失导致生态系统其它种群或其功能过程的变化比其他物种丢失所造成的影响更大,它们通常有下列特征:第一,关键种的微小变化将导致群落或生态系统过程较大的变化^[31];第二,关键种在生态系统中有比它结构比例更大的功能比例^[18]。

从以上的论述中可以认为关键种的最主要的特征就是其功能的重要性,以及大的功能结构比,但是生态系统以及生态过程中,每个物种都可能有其独特的功能和作用,所以关键种概念提出后,学者们进行了尝试性研究,并将关键种这个本用于捕食者的

*浙江省自然科学基金资助项目(ZE0204)。

**通讯作者

收稿日期:2003-11-14 改回日期:2004-03-24

术语引申开来了,运用的范围越来越广泛,研究也越来越深入,但是在实践运用中如何判断一个生态系统中关键种的存在以及进一步的确定关键种,却存在不小的难度。

2 关键种概念提出的意义以及存在的问题

根据关键种的定义及其在生态系统功能过程中的重要作用,关键种很自然地被认为具有更重要的保护意义。在这方面起推动作用的主要是 Mills 等^[25]和 Bond^[12],他们分别从保护生物学的角度阐述了关键种的概念。首先,一些物种的丢失可能会引发其它物种的灭绝,那么保护一个物种可能是保护了更多的物种;另一方面,能否在生态系统中找到一些物种,它们在生态系统中的功能十分重要而值得被保护,这又涉及到物种的保护效率和效果等问题。Burky 等^[14]认为为了最大程度的保护生物多样性,关键种可以作为进行优先保护的目标,关键种的保护是解决生物多样性保护和土地利用矛盾的根本出路之一。在一个生态系统中寻找到关键种,并且被证实,在理论和实践上都有重大的意义。

但是由于关键种的定义不够严密,而关键种概念的应用又十分广泛,这就不可避免地产生一些实践运用上问题与困惑。

首先,站在生态系统不同方面功能的角度的角度,很容易列出一系列关键种,这不仅会弱化关键种的作用,而且常常会掩盖真正的关键种,同时,影响生态功能和过程的因素往往很多,在不同的条件下,有些曾经被证实为关键种的物种可能就不是关键种了,即关键种面临普遍适用性问题。如 Menge^[24]研究海星与贻贝的关系时发现,海星作为海岸潮间带生态系统中的关键种也是有条件的,取决于贻贝的食物供应率,即系统的初级生产力。

其次,由于关键种定义的模糊性,往往与其它术语混淆,尽管这些术语中有的与关键种有很紧密的关系,但又与关键种有很大的区别,如常见的有:优势种、旗舰种、伞护种、指示种、代理种等^[6,8,32]。优势种在生态系统和群落中的结构比例往往很大,是控制整个生态系统,当然其生态功能往往也是很大的,和关键种定义的最大不同特征就是生态功能与结构的比例。在生态学特别是保护生物学的研究中,由于资金、技术或时间上的限制,通常难以对研究区内所有物种或类群的生态学特性进行研究。鉴于一些物种与其他类群之间生态特性、生境需求的

相似性,保护生物学家常常运用某一物种或种组作为“代理种”,来研究物种保护及生境管理的问题。与代理种相关的概念包括指示种、伞护种、旗舰种等,指示种、伞护种和旗舰种等的运用常常可以作为解决保护生物学问题的捷径。指示种被用来评价环境中人为干扰因素的程度,监测其他物种的种群动态,或用于确定生物多样性较高的区域;伞护种则常用来确定需保护生境的类型和面积;而旗舰种被用于引起公众对保护行为的关注。

3 关键种研究的实践

1962~1964年,Paine 在华盛顿州 Mukkaw 海湾和加利福尼亚沿岸的岩石潮间带,进行了海洋生物群落的捕食关系及物种多样性研究。他的实验结果表明,群落中单一物种对必要生存条件(生态位)的垄断往往受到捕食者的制约,这种制约效应使得捕食者的数量影响着系统中的物种多样性。若捕食者缺失或实验性地移走,将降低系统的多样性。从这个意义上来说,位于食物链上端的捕食者的存在,有利于保持群落的稳定性和高的物种多样性。

在顶端控制作用的思想启发下,Paine^[27]于1969年首次将关键种术语应用于海洋生物群落,并把关键种概念定义为这样一类捕食者:它们能够“将被捕食者的种群密度保持在资源限制水平以下,阻止被捕食物种因竞争而消失”。他强调的是与“生产者 初级消费者 次级消费者”由下(营养级)至上(营养级)(Bottom up)的传统思想相反的由上而下(Top down)的控制机制。

关键种的概念一经引入生态学的研究,很快就引起了人们的关注。在水生生态学的研究中,人们通过实验已验证了某些水生生态系统中的关键种捕食种,如海星、海獭、海岸鸟类、鱼类、大型甲壳动物和软体动物等^[10,17,19,26,27];相对水生生态学来说,陆生生态学关键种的研究要少很多。

在陆生生态学的研究中,通过实验也证明了热带森林的美洲狮、美洲虎等食肉动物,是关键种^[18];在北美的 Chihuahuan 荒漠灌丛中三种分类上相近、生态要求相似的更格芦鼠组成的关键种组(Key guild)^[13];由于关键种缺乏严格的定义,后来关键种的概念又被用到其他一些生态功能上有关键作用的一些物种上,如生态系统中植物花粉传播的关键种^[19,20],病原体,衣原体等也被考虑为局部的关键种^[15,21],关键种的含义已经开始泛化,从最初的关键

键捕食者、关键植食动物等捕食者的含义,扩展到包括关键病原体、关键寄生物、关键植物资源、关键散布者等许多类型的一个宽泛的概念^[3]。

关键种在国内的一些研究,主要是集中在植物群落中,有代表性的是:尹林克^[1]进行的柽柳(*Tamarix* ssp.)作为中亚荒漠生态系统关键种的研究;朱小龙等^[4]关于福建南亚热带极度退化生态系统重建构想的探讨;许再富等^[5]在热带雨林及其退化区域中关键种和潜关键种的功能与作用的探讨等等,但是实际的实验操作以及在群落或者生态系统中确定关键种等方面的研究,特别是有关食物链上端捕食者的功能重要性量化研究及确定关键种的研究工作鲜见报道。

4 确定关键种的实验方法以及定量测度方法

4.1 控制模拟实验法

前面提到的关键种研究实践中 Paine 最早于 1962~1964 年的研究中所用的方法就是简单的控制模拟实验,通过研究移除群落中的一种生物,观察群落的演替方向以及群落组成的动态变化,通过比较和描述来探讨生物群落或者生态系统中哪些物种是关键种。以后很长的一段时间中,几乎所有的确定关键种的研究普遍使用了这种传统的方法。但是由于长期实验带来的资金压力和论文出版问题,以及受到可操作性的限制,验证关键种理论困难也是存在的。

4.2 等同优势种法

此方法认为群落中的优势种就是关键种。优势种常常在群落中不仅具有较大的生境范围、利用较多的资源、具有较高的生产力,而且具有较大的能量容量,也就是个体的数量多,生物量大等特点,如果除去群落中的优势种,必然导致群落发生重大的变化。根据文献^[23]中 Smirnova 所提出的观点,一个关键种决定了生态系统演替的格局,生态系统的功能也主要决定于关键种的生命活动,关键种具有最大的时空维度,而从属物种受制于关键种。按照这种理解,一个群落的优势种,或者群落演替过程中的先锋树种(Pioneer species)都有可能成为关键种。例如在温带地区,关键种是乔木,因为它们营造或支持了森林群落。另外,病原体和大型肉食动物也是关键种,因为它们有可能破坏森林群落和导致产生其它群落类型存在的可能性。这种关键种的确定方法具有一定的实际可操作性,在确定关键种时,更多

地注重物种的结构或体积等因素,而忽略了一些物种的功能作用因素,但是根据关键种的定义,一个关键种在生态系统中的功能比例应远大于其结构比例,而优势种的功能比例则与结构比例通常比较接近。Davic^[16]也认为,应更多地使用“生态学优势种”的概念,来区别关键种。

4.3 竞争优势阻碍法

Bond 根据演替理论于 1989 年提出了确定关键种的方法,这是一种普适性思想来判定关键种的方法,根据演替系列中物种的相对竞争力及探讨阻止这些竞争力强的物种成为优势种的原因,然后确定每个演替阶段的关键种^[11],这种思想的核心是探明长命物种在群落中没有占优势的原因,造成这个原因的物种可能就是关键种。Yeaton^[37]运用类似思想推断出,豪猪是南非稀树草原的关键种。这个方法对于群落中植物动态变化的研究是较大的意义,但是用这种方法评价整个生态系统所有物种对生态系统的动态变化的影响强度还是很困难的。

4.4 物种相互作用相对重要性法

Tanner 和 Hughes^[34]研究了计算每种物种相互作用对群落组成和演替速率相对重要性的方法,他们将珊瑚礁群落中每个物种对群落动态变化的影响进行量化,根据转移矩阵的敏感性分析,从而确定群落中的关键种。这种方法同样也需要长期的实验观测,以及复杂的数据转化和运算过程。

4.5 群落重要性指数法

Power 等^[28]1996 年提议用群落重要性指数(CI, Community importance index)来衡量一个物种在一个群落或生态系统中的重要性,这样可以将关键种通过重要性这样一个数据定量的表现出来,确定关键种,这样就摆脱了陷入关键种定性基础上的尴尬。具体公式为:

$$CI = [d(\text{trait})/dp][1/(\text{trait})]$$

该指数的含义是指每单位物种多度的变化导致群落或生态系统特征的变化。其中 p 是受改变的物种的相对多度(多数情况下用占群落系统总生物量的相对比例表示), trait 则是群落或生态系统的某个定量特征,如生产力、养分循环、物种多样性、或者物种或优势物种的一个或多个功能群的多度。所有物种 CI 的频度分布近似成正态分布,即大部分物种分布在 $CI = 0$ 左右,而较少的物种,即关键种,分布在离该点很远的位置。据此 Power 等^[28]在河流和湖泊生态系统中进行了研究,确定了鱼类为关键种,

但是在植物群落中似乎不大可行,因为,多度的微小变化是很难测度的。

4.6 关键性指数法

Jordan 等^[22]1999 年提出了一个关键性指数 (K, Key index),该指数是建立在食物网的基础上的,分成两个部分,即上行 (Bottom-up) 关键性指数 K_b , 下达 (Top-down) 关键性指数 K_t 。具体公式如下:

$$K_b(i) = \frac{1 + K_b(j)}{m(i)(j)}$$

$$K_t(i) = \frac{1 + K_t(j)}{m(i)(j)}$$

$$K(i) = K_b(i) + K_t(i)$$

式中, $K_b(j)/K_t(j)$ 为物种 i 的上行/下行关键性指数, $K_b(j)/K_t(j)$ 为物种 j 的上行/下行关键性指数, $m(i)(j)$ 是物种 j 的直接猎物种类数量, $K(i)$ 就是物种 i 的关键性指数,其计算有以下特点: 将同一营养级物种之间的影响考虑在内; 不仅考虑到一个物种所在食物网的上行关系,还同时考虑该食物网中的下达关系; 计算结果只具有相对意义,即只适用于同一食物网内物种之间重要性的比较,而不适用于不同食物网间物种之间的比较。不过,由于食物网本身的复杂性,该指数有些复杂,可能会使它的广泛应用受到限制。例如,一个食物网的上传和下达效应可能对物种的影响是不相等的,而在此被认为是同等重要的;同时,也不考虑捕食者对它的不同猎物有不同的捕食压力,而假设为平均分配。

4.7 功能重要性指数法

Hurlbert^[20]在 1997 年提出了一个物种的功能重要性指数 (Functional importance index) 的测度方法。功能重要性被定义为当一个物种被去除后所有剩余物种生产力的总的变化。通用的功能重要性指数可以由下式计算:

$$I_i = \sum_{j=1}^s |P_{j,t=1} - P_{j,t=0}|$$

式中, P_j 是第 j 个种在第 i 物种被去除前/后 ($t = 0/t = 1$) 的生产力。除了用生产力外,物种的多度 (A_j) 也可以是功能重要性指数的测度依据。从计算公式来看,功能重要性指数的确定是很简单的,但实际上却比较复杂。首先,生产力的测定对于植物可能并不十分复杂,但对于其它营养层次却相对有一定难度;其次,功能重要性指数的确定是建立在物种去除实验基础上,所以对于复杂的生态系统,如热带雨

林来说,可操作性仍然较差。尽管如此,功能重要性指数也是一种确定关键种可能方法。

5 结 语

综上所述,可以有如下结论: 关键种概念和理论的提出,对于研究群落或者生态系统中物种的相互作用强度、食物链理论、生物多样性的维持机制,生物多样性与生态系统功能等具有重要的意义,特别是为了最大程度的保护生物多样性,关键种可以作为进行优先保护的目标。关键种是对于维持群落或者生态系统的物种组成、生态系统功能和生物多样性等方面的作用功能起决定性的物种,是对其他物种有不成比例影响的物种,关键种的丢失和消除可以导致一些物种的丧失或者一些物种被其他物种替代。从以往的研究结果来说,关键种大多是营养级较高的动物,这也比较贴切关键种的最初含义。

关键种的确定,应着重强调这个物种在群落或者生态系统中的功能重要性,特别是维持生态系统稳定或者保持生物多样性方面的功能,但是功能重要性的定量化测定存在较大的困难。到目前为止,关键种的确定仍然没有较为通用的实际可操作的标准。在确定关键种的方法中,控制模拟实验法可操作性强,结果可测,所以仍然是最普遍适用的方法,但是对于复杂的群落和生态系统,其效果还不是很理想;等同优势种的方法,虽然在操作上有一定的可行性,但毕竟优势种的定义与关键种有很大的区别,在我们看来这种方法是不可取的;而其它的几种定量测定方法,如竞争优势阻碍法、物种相互作用相对重要性法、群落重要性指数法、关键性指数法和功能重要性指数法,都有一定的局限性,基本上停留在理论论证阶段,而且由于其影响因素多,计算复杂和条件的理想化等也限制了他们在实际中的应用。

虽然关键种概念对于生物多样性保护具有很重要的意义,但仅仅对关键种的保护是不能完全达到生物多样性保护的目,过分强调关键种的作用可能导致生物保护上的错误认识,物种灭绝的主要原因是生境破坏^[2,7,9,36],生物保护的核心应当是大尺度范围的保护生境的完整性,生态系统的保护可能是防止生物多样性进一步丢失的有效方法。

但是目前来看,保护关键种可能是保护生物多样性方面最有效率的手段之一,所以加强生态学中关键种的研究,有助于促进生态系统食物网中物种之间相互作用强度和食物链理论的研究,有助于评

价生态系统中不同物种对生态系统结构和功能的影响,有利于生物多样性的研究并且可以解决如:通过保护关键种使得同一生境中生物多样性得到更好更有效率的保护等许多生态学问题。

参考文献

- [1] 尹林克. 1995. 中亚荒漠生态系统中的关键种——怪柳 (*Tamarix* spp.) [J]. 干旱区研究, (3): 5~8.
- [2] 刘志霄, 盛和林. 1998. 栖息地片断化与隔离对兽类种群的影响[J]. 生物学通报, 33(7): 18~21.
- [3] 孙刚, 盛连喜. 2000. 生态系统关键种理论: 新思想、新机制、新途径[J]. 东北林业大学学报(自然科学版), 32(3): 73~77.
- [4] 朱小龙, 裘丽, 李振基. 2002. “关键种”理论与福建南亚热带极度退化生态系统重建构想[J]. 福建林业科技, 29(2): 4~8.
- [5] 许再富. 1995. 生态系统关键种类型及管理对策[J]. 云南植物研究, 17(3): 331~335.
- [6] 李晓文, 张玲, 方精云. 2002. 指示种、伞护种与旗舰种: 有关概念及其在保护生物学中的应用[J]. 生物多样性, 10(1): 72~79.
- [7] 陈利顶, 刘雪华, 傅伯杰. 1999. 卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究[J]. 生态学报, 19(3): 191~197.
- [8] Andelman SJ, Fagan WF. 2000. Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes[J]. *P. Nat. Acad. Sci. USA*, 97: 5954~5959.
- [9] Andern H. 1994. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat[J]. *Oikos*, 71: 355~366.
- [10] Barkai A, McQuaid C. 1988. Predator prey role reversal in a marine benthic ecosystem[J]. *Science*, 242: 62~64.
- [11] Bond WJ. 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence[J]. *Biol. J. Linn. Soc.*, 36: 227~249.
- [12] Bond WJ. 1993. Key species[A]. In: Schulze ED, eds. Biodiversity and Ecosystem Function Ecological Studies. Vol. 99 [C]. Berlin: Springer, 237~253.
- [13] Brown JH, Heske EJ. 1990. Control of a desert grassland transition by a key rodent guild[J]. *Science*, 250: 1705~1707.
- [14] Burky TV. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragment[J]. *Oikos*, (5): 75~81.
- [15] Dafni A. 1983. Pollination of *Orchis capitata* a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families[J]. *J. Ecol.*, 71(2): 467~474.
- [16] Davic RD. 2000. Ecological dominants vs. key species: a call for reason[J]. *Conserv. Ecol.*, 4(1): r2. URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss1/resp2>.
- [17] Duggins DD. 1980. Kelp beds and sea otters: an experimental approach[J]. *Ecology*, 61(3): 447~453.
- [18] Heywood VH. 1995. Global biodiversity assessment [M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- [19] Hixon MA, Brostoff WN. 1983. Damselfish as key species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae[J]. *Science*, 220: 511~513.
- [20] Hurlbert SH. 1997. Functional importance vs. keyness: reformulating some questions in theoretical biocenology[J]. *Aust. J. Ecol.*, 22: 369~382.
- [21] Johnson S. 1992. Plant animal relationships[A]. In: Johnson S. ed. The Ecology of Fynbos: Diversity, Scarcity and Fire [C]. Cape Town: Oxford University Press, 175~205.
- [22] Jordan F, Takacs-Santa A, Molnar I. 1999. Are liability theoretical quest for key stones[J]. *Oikos*, 86: 453~462.
- [23] Khanina L. 1998. Determining key species[J]. *Conserv. Ecol.*, 2(2): r2. URL: <http://www.consecol.org/Journal/vol2/iss2/resp2>.
- [24] Menge BA. 1994. The key species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat[J]. *Ecol. Monogr.*, 64(3): 249~286.
- [25] Mills LS, Souke ME, Doak DF. 1993. The key species concept in ecology and conservation[J]. *Biol. Sci.*, 43(2): 219~224.
- [26] Paine RT. 1966. Food web complexity and species diversity[J]. *Amer. Nat.*, 100(1): 65~75.
- [27] Paine RT. 1969. A note on trophic complexity and community stability[J]. *Amer. Nat.*, 103(1): 91~93.
- [28] Power ME, Tilman D, Estes JA, et al. 1996. Challenges in the quest for keys[J]. *Bioscience*, 46: 609~620.
- [29] Rogers DJ, Randolph SE. 1988. Tsetse flies in Africa: bane or boon[J]. *Conserv. Biol.*, 2(1): 57~65.
- [30] Ross J. 1982. Myxomatosis: the natural evolution of the disease [A]. In: Edwards MA, Edwards, McDonnell U, eds. Animal Disease in Relation to Animal Conservation [C]. London: Academic Press, 77~95.
- [31] Sanford E. 1999. Regulation of key predation by small changes in ocean temperature[J]. *Science*, 283: 2095~2097.
- [32] Simberloff D. 1997. Flagships, umbrellas, and keys: is single-species management passé in the landscape era[J]. *Biol. Conserv.*, 83: 247~257.
- [33] Soule ME, Simberloff D. 1986. What do genetic sand ecology tell us about the design of nature reserve[J]. *Biol. Conserv.*, 35(1): 19~40.
- [34] Tanner JE, Hughes TP. 1994. Species coexistence, key stone species, and succession: a sensitivity analysis[J]. *Ecology*, 75(8): 2204~2219.
- [35] Terborgh J. 1988. The big things that run the world? A sequel to E. O. Willson[J]. *Conserv. Biol.*, 2(2): 402~403.
- [36] Tilman D, May R M, Lehman C L, et al. 1994. Habitat destruction and the extinction debt[J]. *Nature*, 371: 65~66.
- [37] Yeaton RI. 1989. Fires and the dynamics of the tree layer of the *Burkea africana* savanna[J]. *J. Ecol.*, 76: 1017~1029.

作者简介 葛宝明,男,1981年生,安徽绩溪人,硕士研究生。研究方向为动物生态学。E-mail: gebaoming@etang.com
责任编辑 李凤芹