

# 森林生态系统中关键种与群落动态的关系研究进展\*

杜洪业 徐程扬

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

**摘要:** 森林生态系统中的群落不同演替阶段的关键种有所不同, 而不同类型的關鍵种存在于不同的生态系统以及群落当中。文中阐述了关键种通过种间交互作用、物种多样性以及群落结构和演替3种途径对群落动态的影响, 探讨了关键种的确定方法以及关键种影响群落动态的研究手段, 针对关键种研究中存在的问题展望了未来研究的热点以及可能的研究方向。

**关键词:** 森林生态系统, 关键种, 种间交互作用, 群落动态, 群落结构, 影响途径, 物种多样性

中图分类号: S718.55

文献标识码: A

文章编号: 1001-4241(2012)05-0035-05

## Research Progress of the Relationship Between Keystone Species and the Dynamic of Community in Forestry Ecosystem

Du Hongye Xu Chengyang

(Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education,  
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** Keystone species are different in different succession stages of community of forestry ecosystem, and different types of keystone species also exist in different ecosystems or communities. This paper mainly elaborated the relationship between keystone species and the dynamic of community, and the way of keystone species influencing the community, namely interaction strength between species, the diversity of species, and the structure and succession of community. Furthermore, this paper explored the methods to identify the keystone species and the means to research how keystone species impact communities. Based on the problems existing in the research on keystone species, the hotspot issues and possible research directions were prospected for the future research.

**Key words:** forest ecosystem, keystone species, interaction strength between species, dynamic of community, structure of community, ways to impact, diversity of species

关键种这个术语的提出源于生态系统中的物种多样性受到食物链中捕食者的控制这一思想。关键种是这样一类物种, 即在群落中生物量相对较低却起着结构性作用, 如果把它们从现有的生态系统中移除, 生态系统中的其他一些物种有可能会随之灭绝, 某些生态功能或生态过程也会受到十分明显的影响<sup>[1]</sup>。关键种自身的一个极其细微的变化极有可

能对其所在的群落或生态系统带来巨大的影响。而且关键种在生态系统中的功能地位不与其多度或生物量在群落中所占的比重呈正比<sup>[2]</sup>, 也就是说关键种在生态系统中虽然起着极其重要的作用, 但其却不一定是优势种。关键种理论从生态系统平衡的层次上揭示了生态系统稳定性和物种多样性的一种维持机制<sup>[3]</sup>, 对生态学的发展有极大的推动作用。对

\* 收稿日期: 2012-04-03

基金项目: 十二五科技支撑项目城镇景观防护林结构调控技术研究(2011BAD38B03-5)

作者简介: 杜洪业(1987-), 男, 北京林业大学林学院森林培育学在读硕士, 研究方向为林木栽培生理生态, E-mail: duhongye7031@126.com

通讯作者: 徐程扬, 男, 北京林业大学林学院森林培育学科教授, E-mail: xuchybl@sina.com

关键种的研究目前已成为国际生态学研究的一个热点问题,在一个生态系统中发现一个类似关键种的物种,并且经过鉴定,确定其确实为关键种,无论在理论还是实践上意义都十分重大<sup>[4]</sup>。

关键种对群落动态的影响也是人们一直以来关注的焦点。关键种在森林生态系统的恢复以及维持群落稳定和物种多样性方面起着非常关键的作用,例如脆弱生态系统中的关键种对于极度退化的生态系统的恢复意义重大<sup>[5]</sup>。

## 1 关键种的类型及分布范围

关键种普遍存在于不同类型的森林生态系统之中,而不同类型关键种的自身特征以及在其所处的森林生态系统中扮演的角色也不尽相同。

### 1.1 关键种的类型

#### 1.1.1 控制潜在优势种的物种

这种类型的关键种控制着群落中潜在优势种的种群数量,其在群落资源匮乏时期会减弱种间竞争,从而促使各物种实现共存。该类关键种可以将群落中的某些种群的数量限制在资源限制水平以下,阻止某些种群因种间竞争而灭绝<sup>[6]</sup>。例如,森林生态系统在演替过程中先锋树种有可能成为关键种,这里的关键种就是控制生态系统中潜在优势种的物种<sup>[1]</sup>。

#### 1.1.2 提供营养资源的物种

此类关键种是在群落营养物质缺乏的时候给一系列生物体提供营养物质,从而促使它们继续得以生存的一类物种。该类物种本身种群数量可能并不是特别庞大,但如果把它从群落中去除,那些依赖它生存的物种便不能度过资源匮乏期。最著名的例子就是 Peres 在 1994 年发现的一类数目很少的植物,它们在干旱季节为 4 种灵长类动物提供暂时的营养物质来代替食物,这些物质包括分泌液、花蜜、未成熟的种子以及果实<sup>[7]</sup>。还有一种以树汁为食的啄木鸟也是关键种,这种啄木鸟在柳树树干上打洞,从洞里面流出的汁液又为其他草食动物提供重要的食物资源<sup>[8]</sup>。

#### 1.1.3 具有共生关系的物种

当 2 个物种相互依存时,任何一个物种被去除后,会导致另一个物种的死亡。从这个意义上讲,它们互为关键种。比如在红松阔叶林中,红松所结的果实之中的种子是松鼠和星鸦等动物的食物资源,

而松果需要依靠这些动物的搬运、传播和埋藏才能完成更新<sup>[9]</sup>,红松和这些动物互为关键种。但是一对一共存的生态策略很危险,在群落中也很少见,仅存在于某些特殊类型的生物之间。群落当中一般都是多个物种相互依存, Bond 在 1994 年描述了南非海角高山硬叶灌木群落中一个关于授粉的互惠共生机制的例子。一些植物依赖特定的数量很少的动物群体来传播花粉,如长舌苍蝇、集油甲虫、长尾甲虫、木蜂和蝴蝶<sup>[10]</sup>,而这些植物又为上述动物提供必需的食物资源。

#### 1.1.4 改变生态系统生境的物种

这类关键种也可以通过减少其他种群的数目来改变群落的物理环境,从而使群落结构发生改变。而且这种改变对群落的影响很大,它们对群落所造成的巨大影响也不与其多度呈正比,因此它们也是关键种。例如,把一种豆科灌木引入到夏威夷森林生态系统之中,由于其固氮作用而改变了土壤的肥力,导致其他植物不断侵入。所以这种豆科植物也是关键种<sup>[11]</sup>。

上述关键种类型并不是相互排斥的,而且单一的关键种类型也可能表现出不只一种类型的特征。

### 1.2 不同森林生态系统中都有关键种存在

关键种既存在于简单的森林生态系统之中,也存在于复杂的森林生态系统之中。关键种既适用于肉食性动物,也同时适用于植食性动物。当然,在森林生态系统中,某种植物也可以是关键种。在温带森林生态系统中,关键种一般来说是乔木,病原体和大型肉食动物也可能是关键种<sup>[12]</sup>。在群落的不同演替阶段,每个物种在他们所处的生态系统所起的作用也不相同,随着群落演替的进行,关键种会随之发生改变,物种取代不断进行,直至达到顶级群落<sup>[13]</sup>。

## 2 关键种对群落动态的影响

目前,对于关键种与群落动态关系的研究主要集中在简单的森林生态系统之中。在森林生态系统对作为关键种的动物研究也比较多,而且基本上都是结构相对简单的生态系统或者群落。在复杂的森林生态系统,尤其是结构复杂的天然林中,对群落动态受关键种影响的研究还非常少。

### 2.1 对种间相互作用的影响

关键种的一个极其微弱的变化会导致群落或生

态系统过程有大的变化, 从而使种间相互作用发生改变<sup>[14]</sup>。关键种的存在减弱了不同物种对生存条件的竞争, 从而维持生态系统的稳定。关键种把某些物种的种群密度限制在一定水平之下, 从而阻止其因种间竞争而灭绝。群落中单一物种对必要生存条件的垄断往往受到关键种的阻止, 即关键种的存在阻止了群落中的其他物种对必要的生存空间和食物资源等生存条件的垄断, 减弱了种间竞争。

关键种通过影响物种间的捕食作用、竞争作用和互惠共生作用等来改变种间关系。例如, 云岭山脉森林生态系统中的关键种为云杉和冷杉, 它们关系到群落中其他物种的多度和分布, 包括滇金丝猴。而滇金丝猴的食物是寄生在冷杉树上的黑灰色松萝, 松萝会在一定程度上抑制冷杉的生长。松萝过多会使冷杉“窒息”而死, 松萝过少滇金丝猴食物资源则会匮乏。在长期的进化过程当中, 滇金丝猴似乎可以很好地把松萝的数量控制在合适的范围之内。从这个角度来看, 滇金丝猴是控制种间交互作用强度的关键种<sup>[4]</sup>。

## 2.2 对生物多样性的影响

关键种一旦从群落中消失, 会导致其他一些物种的灭绝, 从而引起群落物种多样性的降低。关键种通过影响其他物种在群落中的数量及分布, 从而决定着生态系统的物种多样性、群落稳定性及一系列生态过程。关键种有助于使群落趋于稳定并保持着较高水平的物种多样性。例如, 作为内盖夫沙漠生态系统当中关键种的橡胶树, 在其林下的植物物种多样性比周围环境中没有橡胶树的植物种类要明显的丰富很多, 而且一系列具有明显区分特征的植物种类出现的频率很高<sup>[15]</sup>, 也就是说由于这种关键种的存在, 一些地带性植被存活的几率明显增加。

## 2.3 对群落结构和群落演替的影响

关键种决定着群落的结构和群落的演替方向。关键种存在与否, 会使关键种种群数目的多少以及关键种死亡率的高低不同, 群落的结构和演替方向也都不相同<sup>[16]</sup>。有些关键种可能控制着某个关键捕食者的多度以及分布, 如果把关键种从群落中去除会导致群落结构发生改变<sup>[17]</sup>。由此可见, 关键种通过控制群落中某个物种的多度和分布来影响群落结构。

在群落演替的初级阶段, 关键种作为先锋树种不仅影响着群落的演替速度, 同时也影响着群落的演替方向。杜鹃花科植物作为兴安落叶松林当中的

关键种与作为优势种的兴安落叶松的种间关系和区系起源联系十分紧密, 从而对兴安落叶松在群落中的分布和功能起着决定作用, 进而决定了整个兴安落叶松林的演替方向<sup>[18]</sup>。此外, 大型草食动物(体重大于1 000 kg)很容易将茂密的灌木丛或森林改变为稀树草原<sup>[19]</sup>。

分析表明, 关键种通过改变群落的物种组成以及物种配置方式来影响着群落的演替方向, 关键种一旦从群落中消失, 群落中的其他物种也会随之灭绝, 不仅群落结构会发生改变, 甚至整个群落也会演替成其他群落类型。

## 3 关键种与群落动态关系的研究方法

研究关键种与群落动态的关系涉及到2个问题, 即关键种的鉴定方法和研究手段。目前关键种的鉴定主要是定性的方法, 定量的方法还很少应用。对关键种与群落动态关系的研究趋向于采用比较前沿的高科技手段, 如计算机技术和地理信息系统等。

### 3.1 关键种的确定方法

关键种的鉴定目前还没有十分完善的方法, 根据某一物种的特性来确定它是否为关键种还很困难<sup>[20]</sup>。鉴定关键种的方法比较多, 但无论是单一的还是几种方法联合应用都不是非常理想。以下是目前鉴定关键种时常用的几种方法。

#### 3.1.1 试验操控

把关键种从群落中去除, 然后观察其对群落演替以及群落组成所造成的影响, 进而用描述或比较的方法来确定群落中的关键种。例如, 白柾妹用去除法研究杜鹃花科植物作为关键种的落叶松枯落物与横倒木分解与吸收、落叶松根系固着力等生态过程对兴安落叶松林建群种的影响<sup>[18]</sup>。这种方法要求比较精确、重复且细心地确定其他相关的物种, 同时也要考虑时间尺度, 仅适合应用于简单的森林生态系统<sup>[21]</sup>, 不适用于复杂群落。为了避免大量的试验操作, 可以将试验操控与模型建立(如路径分析)结合起来<sup>[22]</sup>。

#### 3.1.2 自然历史观察和对比研究

这2种方法实际上就是用空间代替时间, 克服了试验操作的局限性。例如, 从柾柳在生态系统中的生态地位和其所在分布区对人们经济生活中的重要作用来确定柾柳就是关键种<sup>[23]</sup>。由于该法缺乏严格试验, 因此从这个角度上来说自然历史观测法主

观性太强,而对比研究之所以缺乏说服力是因为没有任何2个地点的群落环境是完全一致的<sup>[24]</sup>。但是,可以把它们与试验操控法相结合,就很有说服力。

### 3.1.3 在群落中引入新的物种

当一种生物侵入一个新环境时,会导致群落的种群数目发生巨大变化;有可能还会造成有害物种或者有害物质的消失,进而导致种群数目急剧增加,为潜在关键种的确定提供了机会<sup>[25]</sup>。例如,杨树很容易侵入到高山草甸当中,而引入囊鼠则可以防止杨树的入侵,因此可以认定囊鼠为关键种<sup>[26]</sup>。这种方法消除了使用移除试验时所造成的社会及伦理上的难题。

### 3.1.4 等同优势种法

把森林生态系统中的优势种作为关键种进行研究。一个群落的优势种或群落演替过程中的建群种都有可能成为关键种。例如,红松阔叶林中的红松就是一个关键种,当红松从群落中消失时,生态系统的性质和结构会发生根本性的改变,不再是红松阔叶林,而是成为阔叶混交林<sup>[9]</sup>。

## 3.2 研究关键种与群落动态关系的手段

可以同时使用不同的方法来研究关键种,把不同的方法结合起来,会更有说服力且操作简单易行。如应用矩阵模型可以避免大量的试验操作,而演替模型则可以分别确定各个演替阶段的关键种<sup>[27]</sup>。

张志东、臧润国为了确定热带天然林生态系统中木本植物关键种的潜在分布,对海南岛霸王岭热带天然林在网格样方调查的基础上,采用演替地位和最大潜在高度2个功能性指标对物种进行功能群划分,然后运用优势度指数法进行关键种的确定;用地理信息系统对关键种的地理分布进行预测;用多元回归模型对影响各关键种潜在分布的关键因子进行分析<sup>[28]</sup>。

## 4 研究中存在的问题及展望

关键种这个概念的提出已经有50多年了,不过对关键种的研究还非常不深入和透彻,依然存在着很多的问题和不足,尤其是森林生态系统中关键种的研究可以说是刚刚起步。

### 4.1 存在的问题

首先,关键种并没有一个完善而准确的概念。目前关键种包括的范围很广泛,因此要对关键种采

取有效的保护措施并非易事。

其次,对群落中关键种的发现及其准确鉴定还没有很好的方法。在关键种的确定中,不同的方法也存在诸多问题,如花费昂贵、耗时很长,主观性太强、缺乏说服力,缺乏预处理、既没有对比也没有重复等。

最后,对于关键种在生物保护方面的作用及其局限性也存在着一些争论。对于关键种在生态系统的保护以及恢复等方面所起的作用还没有一个定论,此外还必须意识到关键种理论在森林生态系统恢复方面所起的作用也存在一定的局限性。

### 4.2 研究展望

在群落中准确地发现关键种,并且对关键种的鉴定进行量化分析,这是未来研究关键种的一个热点问题。目前对关键种的研究基本处于定性研究阶段,未来对关键种的量化研究势在必行。

对关键种在生态系统恢复和生物多样性保护方面作用的研究也是未来的重要研究方向,随着人们对生态系统的恢复以及维持生态系统生物多样性的日益重视,通过保护生态系统中的关键种来维持生态系统的健康和稳定极有可能是一个行之有效的捷径。

还需要加大力度研究关键种对生态系统过程的影响途径和机理。只有把关键种对生态系统整个影响过程的机理搞清楚,才能进一步地了解关键种的性质以及在生态系统中的关键作用。此外,关于关键种对森林生态系统中群落动态影响机理的研究目前也同样基本处于空白阶段,亟需对其进行详细而深入的研究。

## 参 考 文 献

- [1] 葛保明. 生态学中关键种研究综述 [J]. 生态学杂志, 2004, 21 (3): 39-42.
- [2] 黄建辉, 韩兴国. 关键种, 关键在哪里? [J] 植物生态学报, 2001, 25 (4): 505-509.
- [3] 孙刚. 生态系统关键种理论的研究进展 [J]. 动物学杂志, 2000, 36 (4): 15-17.
- [4] 卢晓明, 卢彭真. 关键种在生态系统中的现状分析及保护对策 [J]. 科学技术与工程, 2004, 12 (4): 1060-1064.
- [5] 朱小龙, 裘丽, 李振基, 等. “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, 2002, 29 (2): 1-4.
- [6] Paine R T. A note on trophic complexity and community stability [J]. The American Naturalist, 1969, 103 (1): 91-93.

- [7] Peres C A. Primate responses to phenological changes in an Amazonian terre firme forest [J]. *Biotropica*, 1994, 26 (5): 98-112.
- [8] Cantor L F, Whitham T G. Importance of belowground herbivory: pocket gophers may limit aspen to rock outcrop refugia [J]. *Ecology*, 1989, 70 (4): 962-970.
- [9] 姬兰柱. 松果采摘对长白山阔叶红松林生态系统健康的影响 [J]. *生态学杂志*, 2002, 21 (3): 39-42.
- [10] Bond W J. Keystone species [J]. *Ecological Studies*, 1993, 37 (2): 237-253.
- [11] Andern H. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat [J]. *Oikos*, 1994, 71 (6): 355-366.
- [12] 邓福英. 海南岛热带山地雨林天然次生林的功能群划分 [J]. *生态学报*, 2007, 27 (4): 3240-3249.
- [13] 韩兴国. 关键种概念在生物多样性保护中的意义与存在的问题 [J]. *植物学通报*, 1995, 12 (4): 168-184.
- [14] MacArthur R H. Strong or weak interaction [J]. *Transaction of Connecticut Academy of Arts and Science*, 1972, 44 (2): 177-188.
- [15] Munzbergova Z, Ward D. Acacia trees as keystone species in Negev desert ecosystem [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13 (3): 227-236.
- [16] Drake. Community as assembled structure: do rules govern pattern [J]. *Tree*, 1990, 5 (2): 159-164.
- [17] Scott M. The impact of infection and disease on animal populations: implication for conservation biology [J]. *Conservation Biology*, 1988, 2 (4): 40-56.
- [18] 白楷姝. 杜鹃花科植物与兴安落叶松林关键种的探讨 [J]. *内蒙古农业大学学报*, 2011, 32 (2): 31-37.
- [19] Owen-Smith N. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores [J]. *Paleobiology*, 1987, 13 (2): 351-362.
- [20] Menge B A. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat [J]. *Ecological Monographs*, 1994, 64 (5): 249-286.
- [21] Wootton J T. Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis [J]. *Ecology*, 1994, 9 (2): 489-497.
- [22] Penner M. Keystone species: the concept and its relevance for conservation management in New Zealand [J]. *Science for Conservation*, 2002, 32 (3): 320-328.
- [23] 尹林克. 中亚荒漠生态系统中的关键种: 怪柳 [J]. *干旱区研究*, 1995, 12 (3): 25-30.
- [24] Power M E, Tilman D, Estes J A, et al. Challenges in the quest for keys [J]. *Bioscience*, 1996, 46 (2): 609-620.
- [25] Carpenter S R, Kitchell J F. Consumer control of lake productivity [J]. *BioScience*, 1988, 38 (4): 764-769.
- [26] Huntly N, Inouye R. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms [J]. *BioScience*, 1988, 38 (3): 786-793.
- [27] Tanner J E, Hughes T P, Connell J H. Species coexistence, keystone species, and succession: a sensitivity analysis [J]. *Ecology*, 1994, 75 (8): 2204-2219.
- [28] 张志东, 臧润国. 海南岛霸王岭热带天然林景观中主要木本植物关键种的潜在分布 [J]. *植物生态学报*, 2007, 31 (6): 1079-1091.