

## ◆特邀专稿◆

## 典型海洋生态系统中关键种的研究进展\*

宋静静<sup>1</sup>,刘凯凯<sup>1</sup>,唐君玮<sup>2</sup>,丁刚<sup>1</sup>,刘洪军<sup>1</sup>,迟雯丹<sup>1</sup>,于道德<sup>1\*\*</sup>,张振冬<sup>3\*\*</sup>

(1. 山东省海洋科学研究院,山东青岛 266104;2. 长岛海洋生态文明综合试验区海洋经济促进中心,山东烟台 265800;3. 国家海洋环境监测中心,辽宁大连 116023)

**摘要:**随着人类对生态环境和生物多样性保护意识的增强,基于食物网结构和物种间相互作用的关键种(Keystone species)这一概念一经提出就引起了广泛关注和讨论,相关研究亦成为国际生态学研究的热点。本文从关键种概念起源出发,探讨了关键种定义中丰度与作用的不成比例性、在实际应用中存在的模糊性和无法量化等问题,综述了不同类型海洋生态系统中关键种的特点和共性问题,探讨人类作为超级关键种(Hyperkeystone species)对海洋的影响,并尝试提出人类应当如何理性看待关键种及其在海洋生态系统中的功能和作用。

**关键词:**关键种 顶级捕食者 恐惧效应 时空特异性 超级关键种

中图分类号:Q958.1 文献标识码:A 文章编号:1005-9164(2022)05-0817-07

DOI:10.13656/j.cnki.gxkx.20221116.001

Paine<sup>[1]</sup>在1969年研究发现,紫海星(*Pisaster ochraceus*)作为捕食者可控制重要竞争对手的密度,对群落和食物网具有强烈的下行效应(Top down effect),并由此提出关键种(Keystone species)的概念:虽然生物量低,但能够对所居住的群落结构产生强烈影响的物种。该定义重点强调了关键种对生物群落组织自上而下的控制,主要包括物种间竞争和捕食<sup>[2]</sup>。随后,Paine<sup>[2]</sup>和Power等<sup>[3]</sup>进一步扩大了关键种定义的内涵:在生态系统结构和功能中,起着与

自身丰度不成比例的重要作用的物种。此定义开始关注生物与非生物因素的相互作用。

由于Paine给出的“关键种”定义存在一定的狭隘性,生态学者们提出了另一个观点,即关键种可以是对生态系统功能的任何方面产生巨大影响的任何一种物种<sup>[4-6]</sup>。Mills等<sup>[4]</sup>以生态效应为依据,将关键种分为5类,其中与海洋生态系统相关的包括关键捕食者、关键被捕食者和关键调节者(Keystone modifiers),后者又称生境制造者。Power等<sup>[3]</sup>和Smith

收稿日期:2021-04-08 修回日期:2021-05-19

\* 山东省重点研发计划(2022CXGC010401),山东省现代农业产业技术体系创新团队项目(SDAIT26)和中国工程科技发展战略山东研究院咨询研究项目(202103SDYB03)资助。

## 【作者简介】

宋静静(1984-),博士,副研究员,主要从事生态环境修复和生物资源保护研究,E-mail:songjjiocas@163.com。

## 【\*\*通信作者】

于道德(1978-),博士,研究员,主要从事海洋生态学研究,E-mail:wensentte@163.com。

张振冬(1977-),博士,研究员,主要从事海洋生物学与生态学研究,E-mail:zdzhang@nmemc.org.cn。

## 【引用本文】

宋静静,刘凯凯,唐君玮,等. 典型海洋生态系统中关键种的研究进展[J]. 广西科学,2022,29(5):817-823.

SONG J J, LIU K K, TANG J W, et al. Research Progress of Keystone Species in Typical Marine Ecosystems [J]. Guangxi Sciences, 2022, 29(5): 817-823.

等<sup>[7]</sup>总结了海洋生态系统中的14个关键种,包括最早Paine<sup>[1]</sup>研究的肉食性海星、草食性海胆、磷虾、鱼类、海獭、鲸鱼等,充分表明关键种存在物种水平上和营养水平上的多样性,并指出缺乏关键种会导致生态系统发生本质上的改变,包括引起其他物种灭绝和营养级联反应扩大等。

由此可见,关键种概念的演化已经逐步脱离了最初定义的实用性。虽有可操作性的定义,但其模糊的本质在一定程度上为关键种识别工作带来了诸多不便<sup>[5]</sup>。例如,一些学者将关键种定义中的“不成比例”视为判读关键种存在的先决条件<sup>[6]</sup>,所以高丰度的物种不太可能被认为是关键种。物种丰度成为了判断关键种的核心,然而,实际上大部分重要的生态功能都是由高丰度物种完成的<sup>[8]</sup>。此外,人们也无法量化不成比例到何种程度才能算是关键种。这不仅增大了关键种的模糊性,而且在应用上也饱受诟病,以致有的学者建议放弃关键种概念<sup>[4]</sup>。事实亦证明,很多关键种的识别对于特定生态系统的保护并无裨益<sup>[9]</sup>。

本文将从生态学本质上综述不同类型的海洋群落结构或生态系统中已有的关键种特点,探索关键种在实际应用中存在的共性问题,并探讨人类作为超级关键种(Hyperkeystone species)对海洋的影响,尝试提出人类应当如何理性看待关键种及其在海洋生态系统中的功能和作用。

## 1 作为顶级捕食者(Apex/top predator)的关键种

从食物网结构和功能的角度出发,某些关键种在群落中处于顶级捕食者的地位。正如最早在Paine<sup>[1]</sup>的研究中,紫海星就是所在群落或者地理区域(潮间带)的顶级捕食者。除了通过食物网产生营养级联效应外,顶级捕食者的存在还具有非捕食控制功能,如对次级捕食者的分布和活动产生竞争性排斥和恐惧效应(Risk effect)<sup>[10]</sup>,并影响次级捕食者的食物组成,进而引起群落结构的变化。目前大型肉食性鱼类在沿海地区的减少趋势已经扩展到全球范围,对海洋生态系统稳定具有严重的潜在威胁<sup>[11]</sup>。顶级捕食者活动范围的持续收缩(鲨鱼、金枪鱼等被过度捕捞),促使中低等捕食种群进一步扩增,生态系统结构改变,并导致生物多样性下降和初级生产力降低<sup>[12]</sup>。例如,珊瑚礁系统中鲨鱼的存在与否,直接影响礁区肉食鱼类肠道内含物中的食物组成以及草食性鱼类的动态分布,进而级联到珊瑚礁系统藻相与珊瑚相的

转变和稳定<sup>[13]</sup>。无论顶级捕食者的作用机制如何,是风险效应、竞争性释放亦或其他,保护顶级捕食者都是维持特定生态系统健康的前提和基础<sup>[14]</sup>。

渤海水域的顶级捕食者主要包括鲨鱼和斑海豹(*Phoca largha*)<sup>[15]</sup>。历史记录显示:1930-1940年,渤海水域内斑海豹的最高种群估计量为7000-8000头,至2006-2007年,人为捕杀、环境破坏等因素导致斑海豹仅存1000头(濒危)。人们意识到顶级捕食者区域性灭绝带来的巨大危害后,开始着手开展保护工作,虽然斑海豹数量有所回升,但其栖息地破碎化、水体环境污染以及食物匮乏等诸多问题仍亟待解决。这也是全球脊椎动物(包括海洋哺乳类)的共性问题。所以,在目前不可逆转的全球生物灭绝(Biological annihilation)大背景下<sup>[16]</sup>,人类首先需要探索的是顶级捕食者未来的动态变化,物种灭绝事件何时何地发生以及如何有效预防。

## 2 生境关键种

海洋中某些特殊生境以单一关键种为主体,可为其他物种提供重要的资源、庇护所或“商品和服务”的独特空间结构<sup>[17]</sup>,如热带珊瑚礁、红树林、海草场、海藻床等。从定义上看,具有生境关联性的关键种与生态工程师(Ecosystem engineers)的概念类似,亦称为栖息地物种(Habitat species),可提供三维结构的栖息地,具有复杂的功能性,能够支持丰富多样的生物群落。在渤海水域,贝类礁体(Shellfish reef)是一种极具代表性的关键种,发挥关键生境的生态功能<sup>[18]</sup>。牡蛎礁创造了大型复杂的三维结构,为其他物种提供重要的栖息地。Wells<sup>[19]</sup>研究发现与牡蛎礁共生的具有生物过滤器功能的动物有303种。由此可见,任何能够形成礁体的贝类均可看作是所在生境的关键种,具有类似功能的还有贻贝、鲍鱼以及淡水贝类<sup>[20]</sup>等。

牡蛎礁等生境关键种的保护和修复应当引起高度重视。因为珊瑚和牡蛎死亡后,除非被机械化收割去除,否则其骨骼仍会完整地保存下来,继续发挥原有的生境功能,而海草和海藻则不能产生如此持久的空间结构,死亡后其三维属性会迅速消失。牡蛎礁作为幼虫附着的栖息地,其三维结构的丧失会严重阻滞牡蛎生长,对于伴生物种的多样性也会产生巨大危害效应<sup>[21]</sup>。这种由于栖息地退化缺失而产生的级联效应会在食物网甚至整个生态系统扩大并持续多年,再次印证了生境关键种持续存在的重要性。

### 3 具有优势度的关键种

与关键种对应的另一个概念——优势种(Dominant species),是指在群落中相对于其他物种具有较高丰度,并对环境条件、群落多样性和/或生态系统功能具有相应影响的物种<sup>[8]</sup>。优势种往往是所在群落或生态系统中的关键种。

环节动物多毛纲(Polychaeta)是海洋大型底栖动物群落中最常见且数量较多的类群,占大型底栖动物总种数的50%–70%<sup>[22]</sup>。多毛类不仅对各种环境具有高度的适应性,且在生态系统运作过程中扮演着关键角色,目前已被选作评估底栖生物多样性和动态变化的指示物种。渤海是半封闭性的内海,与我国其他三大海域相比,其底质类型简单,以泥沙质和软泥质为主;其底栖多毛纲生物多样性较低,主要集中在少数几个物种,如双齿围沙蚕(*Perinereis aibuhitensis*)、日本刺沙蚕(*Neanthes japonica*)等,且物种亲缘关系较近,是所在群落的优势物种。以二年生双齿围沙蚕为例,其关键作用以及在群落中的级联效应主要体现在食物网结构中,作为万能饵料联系海-陆-空三者之间的营养循环。与此同时,研究发现在适宜底质环境条件下,多毛类种群的恢复能力极强。因此,这类关键种的保护虽然不是优先等级,但从长期的系统演变过程来看,多毛类对于潮间带的生物化学循环、成岩作用等都有较强的正反馈效应。

### 4 具有时空特异性的关键种

某些关键种对环境时空变化具有强烈的依赖性。如Paine发现的紫海星在海浪冲击较大的潮间带中是非常重要的关键种,而在有海草保护、海浪波动较小的潮间带中则不是关键种<sup>[23]</sup>。由此可推断关键种起关键作用的范围可能小于其物种分布范围。

调查分析发现鳀鱼(*Engraulis japonicus*)是渤海鱼类群落结构中的关键种之一<sup>[24]</sup>,但鳀鱼到达渤海的时间集中在5月下旬至6月上旬,其作为关键种具有一定的时空变化特性。2009–2010年鳀鱼生物量仅为1982年的2%,作为饵料鱼(Forage fish),如此大规模的减少将对鳀鱼的生态角色以及所在食物网的结构产生重大影响,此类影响还会通过自下而上的营养级联扩展到整个渤海水域生态系统。目前低营养级物种过度捕捞的上行效应已经被证实<sup>[25]</sup>。

另一个具有时空特异性的关键种是铜藻(*Sargassum horneri*),作为西北太平洋特有的一种大型

褐藻,铜藻在中国、日本、韩国沿岸及美国加利福尼亚的长滩均有分布<sup>[26]</sup>。分布于大西洋的马尾藻属(*Sargassum* spp.)主要为*S. natans*和*S. fluitans*两个种<sup>[27]</sup>。这种漂浮性的马尾藻属只在特定时期出现,对旅游、捕捞和近岸养殖产生较强的负面影响,已经引起全世界的关注<sup>[28]</sup>。区别于浒苔(*Ulva prolifera*)形成的绿潮,这种现象称为金潮(Golden tide)<sup>[27]</sup>,因其漂浮生态型可借助气囊漂浮在海面形成海藻床而得名。在加勒比海中的马尾藻金潮曾被称作漂浮于大西洋的金色雨林(Golden floating rainforest of the Atlantic Ocean)<sup>[29]</sup>,其作为漂浮海藻床,可为众多海洋生物提供避敌、索饵、产卵、栖息生长的良好环境<sup>[30]</sup>,对邻近海洋生态系统的形成和多样性维持具有重要作用<sup>[29]</sup>。这种移动藻场漂浮路线不定,对小型物种的扩散以及特殊发育时期的幼体扩散具有关键作用,同时可联通多个水域生态系统,可视为时空偶然出现的关键种。

### 5 超级关键种

人类(*Homo sapiens*)在生态学上的外部性是由认知主观性偏差所致。实际上,人类作为一个超级关键种对地球诸多生态系统都会产生巨大影响,尤其是人类与其他关键物种之间的密切联系更值得我们在政策制定上把人类的影响因素考虑在内<sup>[31]</sup>。

例如,在非洲稀树草原的生态系统结构功能和生物多样性研究中,已经将人类与非洲象(*Loxodonta africana*)同时作为主要驱动因素进行综合探索<sup>[32]</sup>,研究结果显示,人类选择性砍伐大型树木导致的生态后果远远超过大象对生态系统的破坏<sup>[33]</sup>。在海洋生态系统中,人类也是以极高的捕猎率来捕杀几乎所有营养级生物(从藻类到鲸鱼类)<sup>[34]</sup>,从而“发挥”其关键种的作用。人类在近海的密集活动,如疏浚、航运、开采以及使用底拖网等破坏性捕捞方式,也在改变着海洋生态系统的水文动力、沉积过程、生源要素的生物地球化学循环等<sup>[7]</sup>,甚至连休闲渔业导致的生态后果都超乎我们的想象<sup>[35]</sup>。

人类在改变自然景观和生态系统的同时,也对其他关键种产生深远的影响。如何区分关键种种群动态变化的自然演变机制和人为驱动因素,对于保护政策的制定、实施以及提高保护策略的效用具有十分重要的指导意义。

### 6 展望

在保护生态学中,维持生物多样性和生态功能一

直是核心议题。鉴于生态系统的复杂性,人们不可能直接测量其整体,也无法保护所有生物,故学者们筛选出关键种、伞护种、旗舰种等替代物种(Surrogate species)作为切入点来开展生物多样性等相关研究<sup>[36,37]</sup>。

无论是关键种还是其他替代物种,都仅仅是人们了解复杂群落组成和状态、评估生态系统保存程度的手段和工具<sup>[38]</sup>,有助于人们更好地理解生态系统结构组成和演变过程<sup>[39]</sup>。只有将关键种的定量测度研究与其他评估方法相结合,才能够更有效地感知和量化由人类干扰造成的生物多样性变化<sup>[40]</sup>。此过程需要了解掌握关键种的生活史,探索其形态、行为与生态系统功能的关联性<sup>[41]</sup>。许多生态学家在确定不同生态系统的关键种方面投入了很多精力,并由此提出开展生态保护的重点在于关键种的维持<sup>[42]</sup>,这一观点是值得商榷的。关键种判定的意义在于带给人们先验性、启发性和效用性,便于更好地理解生态过程,而不应局限于定义的准确性。

不同生态系统中的关键种存在以下共性问题。

问题 1: 生态系统作为一个复杂的自适应系统<sup>[43]</sup>,并没有一个中央指令者,任一生态系统中是否一定需要存在一个或几个关键种?

问题 2: 如果问题 1 的答案是肯定的,那么即使没有人为影响,随着生态系统的演化,关键种自身及其生态位也会发生改变,其演化或者动力学轨迹是否有规律可循? 关键种自身特性的改变,如种群密度(Alee 效应)和特性(Traits)变化,会引起群落和食物网结构组成、生态系统功能和服务发生改变,进而促使生态系统相变发生,最终导致关键种的消失或者替换。因此,相较于关键种的定义,关键种在生态系统中的功能性、与环境相适应的变化趋势、与其他物种的相互作用等更为重要,毕竟物种的终极目标是个体适应性的最大化(包括生存、生长和繁殖),而不是仅仅为了作为人类主观意义上的“关键种”而存在。

问题 3: 关键种会随时空变化而变化,且与生态系统演变过程密切相关。因此,关键种的时空演变以及更替特征对其所在群落和生态系统的影响,是值得深入探索的方向。

问题 4: 即使是最顶级的捕食者,在发挥关键作用时也需要建立在一定的生物量基础之上,不成比例的生态作用目前很难被量化,如上述的鳀鱼,在不同年代际之间近 50 倍的生物量差异,对其发挥正常的生态角色会造成怎样的影响值得深思。人类作为超

级关键种,已经是地球生命生物量最大的物种<sup>[44]</sup>,其影响已经渗透到生物圈的各个角落<sup>[45,46]</sup>,并对未来的可持续发展构成威胁<sup>[47]</sup>。故人类作为超级关键种对其他关键种的渗透影响是需要进一步关注的核心问题。

问题 5: 人们是否高估了关键种在保护生物学上的作用<sup>[48]</sup>? 从物种保护的角度来看,关键种、优势种等理论研究均具有重要意义,而以此为基础探索生态系统过程变化显然更为关键,因此关键种的生态作用比关键种本身更重要<sup>[36]</sup>。只有摸清关键种所在群落的生物聚集过程、生态系统层面的相关聚集功能(如生产力和营养循环路径等),才能更好地确定关键种的生态作用,并服务于生态环境保护、渔业资源修复及其他政策的制定。

虽然人们对海洋的认知仍存在大量的不确定性,但生态保护的本质是提高生物多样性,进而提升系统弹性、维持功能和服务价值。避免海洋生物、生态、经济、社会危机的恶性循环,仅停止一些人类活动(如 1988 年我国禁止在渤海使用底拖网)是远远不够的,因为累积效应和各种不利因素的协同作用会持续威胁海洋生态系统。

以物种为基础的保护策略的局限性,除了关注和保护关键种外,应更关注生态系统演化的本质,理性看待关键种及其在海洋生态系统中的功能和作用,站在更高的维度和视角重新思考我们的生态未来。

#### 参考文献

- [1] PAINE R T. A note on trophic complexity and community stability [J]. *The American Society of Naturalists*, 1969, 103(929): 91-93.
- [2] PAINE R T. A conversation on refining the concept of keystone species [J]. *Conservation Biology*, 1995, 9(4): 962-964.
- [3] POWER M E, TILMAN D, ESTES J A, et al. Challenges in the quest for keystones: Identifying keystone species is difficult-but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems [J]. *BioScience*, 1996, 46(8): 609-620.
- [4] MILLS L S, SOULE M E, DOAK D F. The keystone-species concept in ecology and conservation [J]. *BioScience*, 1993, 43(4): 219-224.
- [5] DAVIC R D. Linking keystone species and functional groups: A new operational definition of the keystone species concept [J]. *Conservation Biology*, 2003, 7(1): r11. DOI:10.5751/ES-00502-0701r11.

- [6] PIRAINO S, FANELLI G, BOERO F. Variability of species' roles in marine communities: Change of paradigms for conservation priorities [J]. *Marine Biology*, 2002, 140(5): 1067-1074.
- [7] SMITH C, PAPADOPOULOU N, SEVASTOU K, et al. Report on identification of keystone species and processes across regional seas [R/OL]. [2021-03-18]. <https://www.researchgate.net/publication/266149483>.
- [8] AVOLIO M L, FORRESTEL E J, CHANG C C, et al. Demystifying dominant species [J]. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1106-1126.
- [9] LINDENMAYER D B, WESTGATE M J. Are flagship, umbrella and keystone species useful surrogates to understand the consequences of landscape change? [J]. *Current Landscape Ecology Reports*, 2020, 5(3): 76-84.
- [10] CLINCHY M, SHERIFF M J, ZANETTE L Y. Predator-induced stress and the ecology of fear [J]. *Functional Ecology*, 2013, 27(1): 56-65.
- [11] MYERS R A, WORM B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities [J]. *Nature*, 2003, 423(6937): 280-283.
- [12] FADDOOL B. Anthropogenic change on the distribution of marine megafauna and their prey [D]. Lincoln: University of Nebraska-Lincoln, 2020.
- [13] RASHER D B, HOEY A S, HAY M E. Cascading predator effects in a Fijian coral reef ecosystem [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 15684. DOI: 10. 1038/s41598-017-15679-w.
- [14] BARLEY S C, MEEKAN M G, MEEUWIG J J. Diet and condition of mesopredators on coral reefs in relation to shark abundance [J]. *PLoS One*, 2017, 12(4): e0165113. DOI: 10. 1371/journal. pone. 0165113.
- [15] 王丕烈, 韩家波, 马志强. 黄渤海斑海豹种群现状调查 [J]. *野生动物*, 2008, 29(1): 29-31, 39.
- [16] CEBALLOS G, EHRLICH P R, DIRZO R. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(30): E6089-E6096.
- [17] TEWS J, BROSE U, GRIMM V, et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures [J]. *Journal of Biogeography*, 2004, 31(1): 79-92.
- [18] SANJEEVA RAJ P J. Oysters in a new classification of keystone species [J]. *Resonance*, 2008, 13(7): 648-654.
- [19] WELLS H W. The fauna of oyster beds, with special reference to the salinity factor [J]. *Ecological Monographs*, 1961, 31(3): 239-266.
- [20] HALL-SPENCER J M, MOORE P G. *Limaria hians* (Mollusca: Limacea): A neglected reef-forming keystone species [J]. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, 2000, 10(4): 267-277.
- [21] LENIHAN H S, PETERSON C H, BYERS J E, et al. Cascading of habitat degradation: Oyster reefs invaded by refugee fishes escaping stress [J]. *Ecological Applications*, 2001, 11(3): 764-782.
- [22] 类彦立, 孙瑞平. 黄海多毛环节动物多样性及区系的初步研究 [J]. *海洋科学*, 2008, 32(4): 40-51.
- [23] MENGE B A, BERLOW E L, BLANCHETTE C A, et al. The keystone species concept: Variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat [J]. *Ecological Monographs*, 1994, 64(3): 249-286.
- [24] 李忠义, 吴强, 单秀娟, 等. 渤海鱼类群落结构关键种 [J]. *中国水产科学*, 2018, 25(2): 229-236.
- [25] SMITH A D M, BROWN C J, BULMAN C M, et al. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems [J]. *Science*, 2011, 333(6046): 1147-1150.
- [26] BYEON S Y, OH H J, KIM S, et al. The origin and population genetic structure of the 'golden tide' seaweeds, *Sargassum horneri*, in Korean waters [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 7757. DOI: 10. 1038/s41598-019-44170-x.
- [27] SMETACEK V, ZINGONE A. Green and golden seaweed tides on the rise [J]. *Nature*, 2013, 504(7478): 84-88.
- [28] LOUIME C, FORTUNE J, GERVAIS G. *Sargassum* invasion of coastal environments: A growing concern [J]. *American Journal of Environmental Science*, 2017, 13(1): 58-64.
- [29] LAFFOLEY D D'A, ROE H S J, ANGEL M V, et al. The protection and management of the Sargasso Sea: The golden floating rainforest of the Atlantic Ocean: Summary Science and Supporting Evidence Case [R]. Sargasso Sea Alliance, IUCN, 2011: 1-44.
- [30] WITHERINGTON B, HIRAMA S, HARDY R. Young sea turtles of the pelagic *Sargassum*-dominated drift community: Habitat use, population density, and threats [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 463: 1-22.
- [31] WORM B, PAINE R T. Humans as a hyperkeystone species [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(8): 600-607.

- [32] MOGRABI P J, ASNER G P, WITKOWSKI E T F, et al. Humans and elephants as treefall drivers in African savannas [J]. *Ecography*, 2017, 40(11): 1274-1284.
- [33] TRIPATHI H G, MZUMARA-GAWA T I, MARTIN R O, et al. Dissimilar effects of human and elephant disturbance on woodland structure and functional bird diversity in the mopane woodlands of Zambia [J]. *Landscape Ecology*, 2019, 34(2): 357-371.
- [34] PAULY D, CHRISTENSEN V, DALSGAARD J, et al. Fishing down marine food webs [J]. *Science*, 1998, 279(5352): 860-863.
- [35] BROWNSCOMBE J W, HYDER K, POTTS W, et al. The future of recreational fisheries: Advances in science, monitoring, management, and practice [J]. *Fisheries Research*, 2019, 211: 247-255.
- [36] LINDENMAYER D, PIERSON J, BARTON P, et al. A new framework for selecting environmental surrogates [J]. *Science of the Total Environment*, 2015, 538: 1029-1038.
- [37] SIMBERLOFF D. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? [J]. *Biological Conservation*, 1998, 83(3): 247-257.
- [38] ZACHARIAS M A, ROFF J C. Use of focal species in marine conservation and management: A review and critique [J]. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2001, 11(1): 59-76.
- [39] SCHMITZ O J, BUCHKOWSKI R W, BURGHARDT K T, et al. Functional traits and trait-mediated interactions: Connecting community-level interactions with ecosystem functioning [J]. *Advances in Ecological Research*, 2015, 52: 319-343.
- [40] VALLS A, COLL M, CHRISTENSEN V. Keystone species: Toward an operational concept for marine biodiversity conservation [J]. *Ecological Monographs*, 2015, 85(1): 29-47.
- [41] SCHMITZ O J, BUCHKOWSKI R W, BURGHARDT K T, et al. Functional traits and trait-mediated interactions: Connecting community-level interactions with ecosystem functioning [J]. *Advances in Ecological Research*, 2015, 52: 319-343.
- [42] ANDELMAN S J, FAGAN W F. Umbrellas and flagships: Efficient conservation surrogates or expensive mistakes? [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97(11): 5954-5959.
- [43] FOLKE C, CARPENTER S, WALKER B, et al. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, 35: 557-581.
- [44] BURGER J R, WEINBERGER V P, MARQUET P A. Extra-metabolic energy use and the rise in human hyper-density [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 43869. DOI: 10.1038/srep43869.
- [45] VITOUSEK P M, MOONEY H A, LUBCHENCO J, et al. Human domination of Earth's ecosystems [J]. *Science*, 1997, 277(5325): 494-499.
- [46] ELLIS E C, RAMANKUTTY N. Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2008, 6(8): 439-447.
- [47] BURGER J R, BROWN J H, DAY J W, et al. The central role of energy in the urban transition: Global challenges for sustainability [J]. *BioPhysical Economics and Resource Quality*, 2019, 4: 5. DOI: 10.1007/s41247-019-0053-z.
- [48] 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.

## Research Progress of Keystone Species in Typical Marine Ecosystems

SONG Jingjing<sup>1</sup>, LIU Kaikai<sup>1</sup>, TANG Junwei<sup>2</sup>, DING Gang<sup>1</sup>, LIU Hongjun<sup>1</sup>, CHI Wendan<sup>1</sup>,  
YU Daode<sup>1\*\*</sup>, ZHANG Zhendong<sup>3\*\*</sup>

(1. Marine Science Research Institute of Shandong Province, Qingdao, Shandong, 266104, China; 2. Marine Economic Promotion Center of Chang Island Marine Ecological Civilization Comprehensive Test Zone, Yantai, Shandong, 265800, China; 3. National Marine Environmental Monitoring Center, Dalian, Liaoning, 116023, China)

**Abstract:** With the enhancement of human awareness of ecological environment and biodiversity protection, the concept of keystone species based on food web structure and species interaction has attracted wide attention and discussion since it was proposed, and the related research has become a hot spot in international ecology research. Starting from the origin of the concept of keystone species, the disproportionality of abundance and function in the definition of keystone species, the ambiguity and inability to quantify in practical applications were discussed in this article. The characteristics and common problems of key species in different types of marine ecosystems are summarized, and the impact of human beings as hyperkeystone species on the ocean is discussed. We try to put forward the problem how human beings should rationally view keystone species and their functions and roles in marine ecosystems.

**Key words:** keystone species; apex/top predator; risk effect; space-time specificity; hyperkeystone species

责任编辑:陆雁



微信公众号投稿更便捷

联系电话:0771-2503923

邮箱:gxkx@gxas.cn

投稿系统网址:<http://gxkx.ijournal.cn/gxkx/ch>