DOI: 10.5846/stxb201811012365
徐从军, 徐宾铎,张崇良,任一平,薛莹.基于 SURF 指数识别海州湾食物网的关键饵料生物.生态学报,2019,39(24):9373-9378.
Xu C J,Xu B D,Zhang C L,Ren Y P,Xue Y.Identification of keystone prey species in Haizhou Bay food web based on SURF index.Acta Ecologica Sinica,2019,39(24):9373-9378.

基于 SURF 指数识别海州湾食物网的关键饵料生物

徐从军[1], 徐宾铎[1],张崇良[1],任一平[1,2],薛 莹[1,*]
1 中国海洋大学水产学院, 青岛 266003
2 青岛海洋科学与技术试点国家实验室,海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 青岛 266237

摘要:关键种(keystone species)在生态系统中发挥着不可替代的重要作用,对于群落结构的稳定与演替起着决定性的作用。基于 2011 年 3—12 月在海州湾及其邻近海域进行的渔业资源底拖网调查资料以及胃含物分析数据和参考历史文献数据,以物种间的摄食关系作为基础,采用 SURF(Supportive Role to Fishery ecosystems)指数识别海州湾食物网中的关键饵料生物。在矩阵中分析每个物种作为饵料生物为捕食者提供的摄食比例及捕食者数量,计算每个物种的关键指标($SURF_i$)的值,结果表明前五位数值较高的物种是细螯虾(*Leptochela gracilis*)、毛虾(*Acetes* sp.)、疣背宽额虾(*Latreutes planirostris*)、日本鼓虾(*Alpheus japonicus*)和鳀鱼(*Engraulis japonicus*),它们是海州湾的关键饵料生物,在整个食物网中起到关键的控制作用,它们的数量波动会对海州湾其他物种产生直接或间接的影响。加强关键饵料生物的保护,对于维持海州湾生态系统的健康和稳定至关重要。

关键词:关键饵料生物;摄食比例;SURF 指数;海州湾

Identification of keystone prey species in Haizhou Bay food web based on SURF index

XU Congjun[1],XU Binduo[1],ZHANG Chongliang[1],REN Yiping[1,2],XUE Ying[1,*]
1 *Fisheries College*,*Ocean University of China*,*Qingdao* 266003,*China*
2 *Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes*,*Qingdao Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology*,*Qingdao* 266237,*China*

Abstract: Keystone species play an irreplaceable role in ecosystems and play a decisive role in the stability and succession of community structures. Based on the bottom trawl surveys from March to December in 2011 in Haizhou Bay and adjacent waters and reference historical literature, SURF (Supportive Role to Fishery ecosystems) index was calculated to identify keystone prey species in Haizhou Bay food web. In the matrix, we analyzed the ratio of food intake and predators for each species, and calculated the value of each species' key indicator ($SURF_i$). The top five prey species were *Leptochela gracilis*, *Acetes* sp., *Latreutes planirostris*, *Alpheus japonicus* and *Engraulis japonicus*, which are keystone prey species in the Haizhou Bay ecosystem. As key prey species, they have relatively low trophic levels, which not only affect energy flow and mass transfer, but also control species diversity in the ecosystem. They play key roles in the control of the entire food web, and their fluctuations may have direct or indirect effects on other species in the Haizhou Bay food web. Therefore, it is critical to protect the key prey species for maintaining the health and stability of Haizhou Bay ecosystem.

Key Words: keystone prey species; food composition; SURF index; Haizhou Bay

基金项目:国家自然科学基金项目(31772852);国家重点研发计划(2017YFE0104400);山东省支持青岛海洋科学与技术试点国家实验室重大科技专项(2018SDKJ0501-2)
收稿日期:2018-11-01 ; **网络出版日期**:2019-09-17
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xueying@ouc.edu.cn

1996 年 Paine 首次提出关键种(keystone species)的概念[1],它们在生态系统中的重要性远超其他物种,其灭绝或数量波动都会引起生态系统的较大变化,甚至崩溃。近年来,在过度捕捞[2]、气候变化、环境污染等多重压力的影响下[3],我国近海渔业资源严重衰退[4],导致生物多样性降低,在某些地区甚至导致生态系统失衡,因此对渔业资源的保护愈发迫切[5-6]。鉴于关键种在维持生态系统健康与稳定方面发挥的重要作用,加强对关键种的研究与保护具有重要的理论和现实意义[7-8]。关键饵料生物在生态系统中对于能量转化及传递具有至关重要的作用[9],因此加强对关键饵料生物的保护,对生态系统的稳定以及渔业的可持续发展具有重要意义。

海州湾的湾口开阔,气候具有明显的季风性,受多种海流控制,经济动物繁多,是我国重要渔场之一,同时也是黄海鱼类重要的产卵场和索饵场,对我国的渔业资源具有重要意义。本研究基于 2011 年 3—12 月在海州湾及其邻近海域进行的渔业资源底拖网调查资料以及胃含物分析数据和参考历史文献数据[10-26],以物种间的摄食关系作为基础,采用 SURF(Supportive Role to Fishery ecosystems)指数识别海州湾食物网中的关键饵料生物,旨在为海州湾渔业资源的保护和可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集

实验数据来源于 2011 年 3—12 月在海州湾进行的 5 个航次的底拖网调查数据和参考历史文献数据[10-26]。调查海区为海州湾及其邻近海域,即 119°20′—121°10′E,34°20′—35°40′N。调查按照水深与经纬度等进行分层随机采样,以每经度 10′,纬度 10′为一个采样网格,共设置 76 个网格。其后根据水深、纬度方向等因素将调查海域分为 5 个典型区域,在每个区域内按比例随机设置调查站位,每个航次共选取 24 个调查站位(图 1)。调查船为 300 马力底拖网单拖渔船,每个航次租用两艘渔船同时作业。采样方式为底层拖网,拖速一般为 2—3 节,平均每站位拖网时间 1 小时左右。渔获物样品小于 20 kg 全部带回,大于 20 kg,按总量取部分样品带回实验室进行分析。

图 1 海州湾调查区域

Fig.1 Sampling areas in Haizhou Bay

1.2 胃含物分析

将鱼类样品解剖并留取胃含物进行分析,在分析时将摄食强度分为五级(0 级:空胃;1 级:食物达不到胃腔的一半;2 级:食物超过胃腔的一半;3 级:食物充满胃腔但不膨胀;4 级:食物充满胃腔并膨胀),进行目测确定摄食等级[27]。通过胃含物内残存饵料生物的形态特征来鉴定饵料种类,尽可能鉴定到最低的分类阶元,用精密分析天平(精确到 0.0001 g)测定饵料生物质量,在进行称量前用吸水纸尽可能吸尽其表面的水分[28],分析每种饵料生物的出现频率及在所有捕食者中所占比例[27],制成矩阵用于分析。

1.3 SURF 指数计算

通过计算 SURF 指数识别海州湾的关键饵料生物[29],公式如下:

$$\mathrm{SURF}_i = \frac{\sum_{j=1}^{s} P_{ij}^2}{L} \tag{1}$$

式中,P_{ij}表示饵料生物 i 在捕食者 j 食物中的比例,L 表示所分析食物网中的总连接数,L 通过矩阵中物种之间摄食关系的数量来获得,S 表示饵料生物 i 的捕食者数目。

在计算结果中,根据 $SURF_i$ 值的大小来识别关键饵料物种,数值越大说明该物种越有可能成为关键饵料种[29]。根据 SURF 计算公式可以看出,在进行计算时可以不必将每种捕食者都进行计算,摄食比例极低的捕食者可以忽略不计,但是对于摄食比例大的物种必须包含其中[29]。对每种饵料物种都进行计算,将得到的 $SURF_i$ 数值进行比较,数值较大者即为关键饵料生物[29]。

2　结果与分析

2.1　SURF 指数计算

将调查捕获的生物划分成 93 种生物和功能群,其中包括 79 种生物和 14 个功能群,通过数据分析在这些物种与功能群之间存在 1021 个通过摄食关系形成的连接数,即 L = 1021。由于功能群中的种类数目较多,而且每一种所占比例都较小,因此本研究仅对 79 个物种的 SURF 值进行比较和研究。

根据 SURF 指数的计算结果,将 79 个物种的结果进行筛选,由于该方法没有给出关键饵料物种的临界值,故选取 SURF 值排在前 15 位的饵料生物进行分析(图 2)。从图中可以看出主要饵料生物 SURF 值的大小,在本次研究中,选出数值较大的前五种物种作为海州湾的关键饵料物种,并将摄食者对饵料物种的摄食比例分为 0.1%—1%、1%—10%、10%—30%、30%—100% 四个范围,对于摄食比例低于 0.1%的摄食者不予考虑,列出关键饵料生物的具体数值(表 1)。

图 2　海州湾食物网中前 15 种饵料生物的 SURF 值

Fig. 2　SURF index values of the first 15 prey species in the Haizhou Bay food web

2.2　关键饵料生物分析

由表 1 可以看出,在前 5 种关键饵料物种中,以虾类占主导地位,有 4 种是虾类,其中细螯虾、毛虾的 SURF 值均大于 0.001,在所有物种中其重要性更高一些。在前 5 种关键饵料物种中只有鳀鱼属于鱼类。

从表 1 可以看出,通过 SURF 指数识别关键饵料物种不仅取决于捕食者的数量,更重要的是捕食者对关键种的摄食比例。虽然在一般情况下,饵料物种与捕食者联系越多越有可能成为关键饵料物种,但很多摄食比例极低甚至可以忽略不计的连接也算入其中,使结果具有很大的不确定性。从表中可以看出,这 5 种关键饵料生物是海州湾多数捕食者的饵料生物,而且摄食比例普遍较高,体现出它们在海州湾食物网中的关键地位和作用。

3　讨论

对关键种的识别是渔业研究领域的热点问题之一[30-31]。关键种对群落结构和功能以及演替方向等方面都起着主导性的作用。加强关键种的保护,对于维持生态系统的健康和稳定具有重要意义[32]。

海州湾多产经济鱼虾,为我国传统的重要渔场之一。目前高强度的捕捞,加之环境污染、气候变化等因素的影响,海州湾的物种丰富度有所减少,生物群落结构和生态系统功能遭到破坏,严重影响了海州湾生态系统的稳定。本研究发现的 5 种关键饵料生物在海州湾的分布范围较广,它们主要以浮游动植物和一些小型饵料生物为食,属于较低营养级物种[33],对于能量转化和传递具有重要作用[9]。这五种关键饵料生物生长速度快,营养价值高,体型较小,适合大多数捕食者摄食,它们在海州湾食物网中发挥着举足轻重的作用。若将这

5 种关键饵料生物从海州湾生态系统中移除,将直接影响能量传递的途径和食物网的稳定性,多数捕食者将失去主要的营养来源,生物多样性降低[34],海州湾生态系统的结构和功能也将受到间接影响,改变演替方向,甚至有可能崩溃[5,35-36]。关键饵料生物在整个食物网中发挥着重要的控制作用,因此加强关键饵料生物的保护,对于维持海州湾生态系统的健康和稳定将起到事半功倍的效果[37]。

表 1 海州湾前 5 种关键饵料物种的捕食者、摄食比例及其 SURF 值

Table 1 Predators, diet proportion range and SURF value of top five keystone prey species in Haizhou Bay

饵料种类 prey item	摄食比例 Food composition	摄食者种类 Feeder and its proportional distribution	$SURF_i$值
细螯虾	0.1%—1%	矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)、日本鼓虾、鲐(*Scomber japonicus*)、鲜明鼓虾、星康吉鳗(*Conger myriaster*)、许氏平鲉(*Sebastes schlegeli Hilgendorf*)	0.001311864
	1%—10%	白姑鱼(*Pennahia argentata*)、鲳属(*Pampus* sp.)、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)、带纹条鳎(*Zebrias zebra*)、带鱼(*Trichiurus lepturus*)、刀鲚(*Coilia nasus*)、方氏云鳚、凤鲚(*Coilia mystus*)、孔鳐(*Raja porosa*)、口虾蛄、皮氏叫姑鱼(*Johnius belangeri*)、青鳞小沙丁鱼(*Sardinella zunasi*)、舌鳎(*Soleidae* sp.)、长丝虾虎鱼(*Cryptocentrus filifer*)、狮子鱼(*Liparis* sp.)、绿鳍马面鲀(*Navodon septentrionalis*)、鮡(*Callionymus* sp.)、小黄鱼、鹰爪虾(*Trachysalambria curvirostris*)、长绵鳚(*Zoarces elongatus*)	
	10%—30%	赤鼻棱鳀、短鳄齿鱼(*Champsodon snyderi*)、短蛸(*Octopus ochellatus*)、蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)、六丝钝尾虾虎鱼、棘头梅童鱼(*Collichthys lucidus*)、枪乌贼、双喙耳乌贼(*Sepiola birostrata*)、四盘耳乌贼(*Euprymna morsei*)、太平洋褶柔鱼(*Todarodes pacificus*)、鳀鱼、多鳞鱚(*Sillago sihama*)、细条天竺鲷、小眼绿鳍鱼(*Chelidonichthys spinosus*)、长蛸(*Octopus variabilis*)、中颌棱鳀(*T. mystax*)、髭缟虾虎鱼(*Tridentiger barbatus*)	
	30%—100%	虻鲉(*Erisphex potti*)	
毛虾	0.1%—1%	大泷六线鱼、短鳄齿鱼、褐菖鲉(*Sebastiscus marmoratus*)、六丝钝尾虾虎鱼、鲐、星康吉鳗、鹰爪虾	0.001011216
	1%—10%	带纹条鳎、带鱼、短蛸、凤鲚、金乌贼(*Sepia esculenta* Hoyle)、蓝圆鲹、枪乌贼、青鳞小沙丁鱼、太平洋褶柔鱼、鳀鱼、小黄鱼、长蛸	
	10%—30%	棘头梅童鱼、双喙耳乌贼、四盘耳乌贼	
	30%—100%	赤鼻棱鳀、刀鲚、黄鲫(*Setipinna taty*)、中颌棱鳀	
疣背宽额虾	1%—10%	白姑鱼、真鲷(*Pagrus major*)、方氏云鳚、铠平鲉(*Sebastes hubbsi*)、六丝钝尾虾虎鱼、矛尾虾虎鱼、棘头梅童鱼、鮸(*Miichthys miiuy*)、皮氏叫姑鱼、舌鳎、多鳞鱚、小黄鱼、小眼绿鳍鱼、星康吉鳗、许氏平鲉、鲆(*Platycephalus indicus*)、髭缟虾虎鱼	0.000761926
	10%—30%	大泷六线鱼、狮子鱼、鮡、长绵鳚	
	30%—100%	鳚杜父鱼(*Pseudoblennius cottoides*)	
日本鼓虾	0.1%—1%	真鲷、方氏云鳚、口虾蛄、舌鳎、纹缟虾虎鱼(*Tridentiger trigonocephalus*)、小黄鱼、小眼绿鳍鱼	0.000664317
	1%—10%	大泷六线鱼、带纹条鳎、褐牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)、棘头梅童鱼、皮氏叫姑鱼、狮子鱼、双喙耳乌贼、四盘耳乌贼、多鳞鱚、星康吉鳗、许氏平鲉	
	10%—30%	白姑鱼、高眼鲽(*Cleisthenes herzensteini*)、铠平鲉、孔鳐、六丝钝尾虾虎鱼、鮸、鲆、髭缟虾虎鱼	
	30%—100%	黄姑鱼(*Nibea albiflora*)、矛尾虾虎鱼、长绵鳚	
鳀鱼	0.1%—1%	黄鮟鱇(*Lophius litulon*)、狮子鱼	0.000652298
	1%—10%	真鲷、短蛸、黄姑鱼、蓝圆鲹、鮸、枪乌贼、太平洋褶柔鱼、小带鱼(*Eupleurogrammus muticus*)、小眼绿鳍鱼、星康吉鳗、长蛸	
	10%—30%	白姑鱼、褐菖鲉、孔鳐、小黄鱼、长蛇鲻(*Saurida elongata*)	
	30%—100%	带鱼、褐牙鲆、鲐、油魟(*Sphyraena pinguis*)	

本研究基于 SURF 指数识别关键种,这种方法基于物种之间的摄食关系,通过胃含物的分析确定摄食比例及连接数来求得关键性指数。Connectance 方法也是识别关键种的方法之一[29],这种方法只计算每个物种与其他生物的连接数,而不考虑摄食比例,连接数越多其关键性指数越大,以此来确定关键种。相比 Connectance 方法,SURF 指数将摄食比例作为重要因素之一,提高了结果的准确性,而且在捕食者聚集时 SURF 指数的结果不会出现较大的波动,对计算结果影响不大。例如:疣背宽额虾的捕食者有 22 种,而日本鼓虾有 29 种,如果仅以连接数作为判断标准,那么日本鼓虾的关键程度更高一些,但在本次研究中将摄食比例作为主要因素之一,结果疣背宽额虾的 SURF 值大于日本鼓虾,其关键程度更高,更符合实际情况。但是这种方法也存在一定的不足之处,既当饵料生物聚集时,计算结果会存在一定的偏差[29]。杨涛等[5]基于 13 种拓扑指数识别莱州湾食物网的关键种(既包括捕食者,也包括饵料生物),而本研究是基于 SURF 指数,侧重于识别海州湾食物网的关键饵料生物,研究方法和目的与杨涛等[5]有所差别,为关键种识别提供了一种新的方法,研究者可根据研究目的的不同选择合适的方法。根据本研究的结果,细螯虾、毛虾、疣背宽额虾、日本鼓虾、鳀鱼在海州湾生态系统中扮演关键饵料物种的角色,它们的数量波动会对海州湾的其他物种产生直接或间接的影响。

随着关键种理论的不断发展,人们对关键种的认识也不断深入,逐渐认识到物种消失引起其他物种以及群落结构的变化,不仅仅是受种间关系的影响,而且受关键种调控机制的作用[38]。另外,关键种对生态系统的健康和稳定也具有调控作用[39]。然而,关键饵料物种对生态系统影响的具体途径和作用机理目前还尚不清楚[40],关键种的识别方法也有待进一步改进,因此,在关键种研究领域仍有许多科学问题有待深入探索和研究。

参考文献(References):

[1] Paine R T. Food web complexity and species diversity. The American Naturalist, 1996, 100(910): 65-75.

[2] 李忠义, 吴强, 单秀娟, 王新良, 金显仕. 渤海鱼类群落结构的年际变化. 中国水产科学, 2017, 24(02): 403-413.

[3] 林群, 王俊, 袁伟, 范振华, 金显仕. 捕捞和环境变化对渤海生态系统的影响. 中国水产科学, 2016, 23(3): 619-629.

[4] 杨涛, 单秀娟, 金显仕, 陈云龙, 滕广亮, 魏秀锦. 莱州湾春季鱼类群落关键种的长期变化. 渔业科学进展, 2018, 39(1): 1-11.

[5] 杨涛, 单秀娟, 金显仕, 陈云龙, 吴强, 刘文辉. 莱州湾鱼类群落的关键种. 水产学报, 2016, 40(10): 1613-1623.

[6] 张步翀, 李凤民, 黄高宝. 生物多样性对生态系统功能及其稳定性的影响. 中国生态农业学报, 2006, (4): 12-15.

[7] 葛宝明, 鲍毅新, 郑祥. 生态学中关键种的研究综述. 生态学杂志, 2004, 23(6): 102-106.

[8] 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. 科学技术与工程, 2004, (12): 1060-1064.

[9] 孙龙启, 林元烧, 陈俐骁, 曹文清, 郑连明. 北部湾北部生态系统结构与功能研究Ⅶ: 基于 Ecopath 模型的营养结构构建和关键种筛选. 热带海洋学报, 2016, 35(4): 51-62.

[10] 程济生, 朱金声. 黄海主要经济无脊椎动物摄食特征及其营养层次的研究. 海洋学报: 中文版, 1997, 19(6): 102-108.

[11] 杨纪明. 渤海鱼类的食性和营养级研究. 现代渔业信息, 2001, 16(10): 10-19.

[12] 唐富江, 刘伟, 王继隆, 李哲,谢松光. 兴凯湖大银鱼食物组成与食性转化. 动物学研究, 2013, 34(5): 493-498.

[13] 窦硕增, 杨纪明, 陈大刚. 渤海石鲽,星鲽,高眼鲽及焦氏舌鳎的食性. 水产学报, 1992, 16(2): 162-166.

[14] 张波. 东、黄海带鱼的摄食习性及随发育的变化. 海洋水产研究, 2004, 25(2): 6-12.

[15] 徐开达,金海卫,卢占晖,潘国良,朱增军.东海区短鳄齿鱼摄食生态的初步研究. 海洋科学,2012, 36(7): 79-88.

[16] 杨纪明, 谭雪静. 渤海 3 种头足类食性分析. 海洋科学, 2000, 24(4): 53-55.

[17] 杨纪明. 渤海涟虫类和软体动物幼虫食性的观察. 海洋科学, 1998, 22(6): 36-38.

[18] 杨德渐, 孙世春主编. 海洋无脊椎动物学. 青岛: 青岛海洋大学出版社. 1999, P294-308.

[19] 邓景耀, 赵传絪. 海洋渔业生物学. 北京: 农业出版社, 1991. 630.

[20] 王凯, 章守宇, 汪振华, 许敏, 赵静, 王蕾. 枸杞岛海藻场褐菖鲉的摄食习性. 水产学报, 2010, 34(2): 227-235.

[21] 杨纪明. 渤海无脊椎动物的食性和营养级研究. 现代渔业信息, 2001, 16(9): 8-16.

[22] 赵文主编. 水生生物学. 北京: 中国农业出版社, 2005, P405-422.

[23] 蒋日进, 徐汉祥, 金海卫, 周永东, 贺舟挺. 东海蓝圆鲹的摄食习性. 水产学报, 2012, 36(2): 216-227.

[24] 韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 徐宾铎, 刘贺, 麻秋云. 胶州湾 5 种虾虎鱼类的营养和空间生态位.中国水产科学, 2013, 20(1): 148-156.

[25] 戴萍.台湾海峡鲐鱼食性的初步研究.海洋湖沼通报, 1989(2): 50-55.
[26] 陈飞. 縫鰤(Azuma emmnion)生物学特性的研究[D]. 大连海洋大学, 2017.
[27] 郑晓春, 戴小杰, 朱江峰, 陈彦, 高春霞, 吴峰, 张艳波. 太平洋中东部海域大眼金枪鱼胃含物分析. 南方水产科学, 2015, 11(1): 75-80.
[28] 王荣夫, 张崇良, 徐宾铎, 任一平, 薛莹. 海州湾秋季小眼绿鳍鱼的摄食策略及食物选择性. 中国水产科学, 2018, 25(5): 1059-1070.
[29] Éva E. Plagányi, Timothy E. Essington. When the SURFs up, forage fish are key. Fisheries Research, 2014, 159.
[30] Cottee-Jones H E W, Whittaker R J. Perspective: The keystone species concept: A critical appraisal. Frontiers of Biogeography, 2012, 4(3): 117-127.
[31] Beg S, Christianou M, Jonsson T, Ebenman B. Using sensitivity analysis to identify keystone species and keystong lines in side-based food webs. Oikos, 2011, 120(4): 510-519.
[32] 陈灵芝, 钱迎倩. 生物多样性科学前沿. 生态学报, 1997(6): 3-10.
[33] 马孟磊, 徐姗楠, 许友伟, 张魁, 袁伟, 陈作志. 基于 Ecopath 模型的胶州湾生态系统比较研究. 中国水产科学, 2018, 25(2): 413-422.
[34] 陈利顶, 刘雪华, 傅伯杰. 卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究. 生态学报, 1999, 19(3): 191-197.
[35] 陈小勇, 宋永昌. 受损生态系统类型及影响其退化的关键因素. 长江流域资源与环境, 2004, (1): 78-83.
[36] 李禄军, 曾德慧, 于占源. 物种/功能群去除实验及其在生态学中的应用. 生态学报, 2010, 30(1): 0197-0204.
[37] Burkey TV. Extinction in nature reserves: The effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. Oikos, 1989, 55(1): 75-81.
[38] 李忠义, 吴强, 单秀娟, 杨涛, 戴芳群, 金显仕. 渤海鱼类群落结构关键种. 中国水产科学, 2018, 25(2): 229-236.
[39] 孙刚, 盛连喜. 生态系统关键种理论: 新思想、新机制、新途径. 东北林业大学学报:自然科学版, 2000, 32(3): 73-77.
[40] 杜洪业, 徐程扬. 森林生态系统中关键种与群落动态的关系研究进展. 世界林业研究, 2012, 25(5): 35-39.