

# 生态时滞效应及其对生物多样性影响研究进展

梅傲涵

华北电力大学环境科学与工程学院, 北京

收稿日期: 2024年3月15日; 录用日期: 2024年4月17日; 发布日期: 2024年6月17日

## 摘要

本文概述了不同种类时滞效应在生态系统中的表现, 以及时滞效应对生态系统中个体到群落各层级稳定性和多样性的影响的研究进展。此外, 文中探讨了时滞效应对制定生物多样性和环境保护策略的重要性以及对日后保护工作的启发。强调在实行保护政策时应特别注意时滞效应的影响和可能导致的后续效应, 并建议通过结合长期生态监测数据和模型仿真加深对时滞效应机制的理解。同时指出在评估环境状况时不应将时滞作为降低环境保护力度的借口, 应将其视为生物多样性恢复的机会。

## 关键词

时滞效应, 生态时间延迟, 生物多样性

# Research Progress in Ecological Time Lag Effects and Impact on Biodiversity

Aohan Mei

College of Environmental Science and Engineering, North China Electric Power University, Beijing

Received: Mar. 15<sup>th</sup>, 2024; accepted: Apr. 17<sup>th</sup>, 2024; published: Jun. 17<sup>th</sup>, 2024

## Abstract

This article provides an overview of the various types of time lag effects within ecosystems and their impact on the stability and diversity of ecological systems from individuals to communities. Moreover, it discusses the significance of time lag effects in the formulation of biodiversity and environmental conservation strategies, as well as their implications for future protection efforts. The article emphasizes the importance of paying special attention to the impacts of time lag effects and the potential subsequent effects when implementing conservation policies, and suggests that integrating long-term ecological monitoring data with model simulations can enhance our understanding of the mechanisms behind time lag effects. It also notes that time lags should not be used

as an excuse to diminish efforts in environmental protection when assessing environmental conditions, but rather should be seen as an opportunity for biodiversity recovery.

## Keywords

Time Lag Effects, Ecological Time Lays, Biodiversity

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

近年来世界各地的生态系统正以难以预测的复杂方式发生变化，且变化速度随着人类活动引起的栖息地破碎、生物多样性丧失、全球气候变暖、空气和水污染等环境污染加剧而加快。生态系统的稳定性是生态系统结构、功能及演化的关键因素，也是生态学研究领域的重点问题。目前人们对生态系统稳定性理论研究已取得显著进展，然而目前多数研究假设群落中物种相互作用是即时的，既群落中任何单个物种的生态过程会立即对其他群落成员丰富变化做出反应，忽视了生态过程中存在的时间延迟。实际上，时滞现象在自然界的存在非常广泛，物种对外界因素的反应可能会受到种群年龄结构、季节性变化、生物代谢过程等因素的影响，从而使物种的生态反应与环境变化间存在明显时间间隔。

现有的时滞研究讨论了生态系统结构(如物种丰度、多样性)，生态系统过程(如生态修复、种群扩散、极端事件)及生态系统功能等对环境变化的响应延迟。目前已有大量模型研究揭示了单一物种或简单的两、三种群系统中时间延迟对生态系统稳定性存在重大影响，但对于复杂生态系统时间延迟的影响尚未获得广受认可的结论[1]。缓慢、相互作用、复合的变化可以对生态系统的结构、功能、服务和未来产生戏剧性影响，在许多系统中是显而易见的，但很难量化和预测，特别是在短期(例如，三年期)研究项目中[2]。时间滞后是生态系统生态学中最持久的挑战之一，因为它们的固有特性极大地复杂化了因果关系的归因，许多研究表明，时间滞后效应是生态系统的关键驱动因素[3]。

虽然我们可以识别可能导致生态过程时间滞后的因素，但目前缺乏一个框架来定量分析滞后时间并预测其后果，并且我们对时滞效应的认识还没有转化到环境保护政策的制定和实践中。我们正处于一个环境快速变化时代，时滞效应的重要性日益突显，通过研究时滞效应不仅能帮助人们对生态系统稳定性产生更深层次的理解，还是制定生物多样性保护和管理政策的重要依据。本文综述了时滞效应的生态驱动因素和研究现状，总结了时滞在个体、种群、群落水平的影响，说明了生态系统的结构、过程、功能滞后的表现，提出了结合时滞效应进行生物多样性保护观点，即全面认识时滞效应对生态系统的影响，从而为更有效地生物多样性保护和管理策略提供依据。

## 2. 时滞效应的生态驱动因素和研究进展

许多生态过程都有时间滞后的特点，例如当栖息地遭到破坏，一些物种短时间内可以在残存栖息地片段中存活，但随着栖息地进一步损失，最终可能会面临灭绝[4]，这种现象揭示了当前的物种多样性反映的是过去而非当前的环境条件，物种实际的灭绝可能还未完全显现出来，即存在“灭绝债务”。对于物种、种群和群落来说，受到环境变化影响，时滞效应可能会以灭绝债务的形式出现。同样，干预后的生物多样性恢复也可能因为物种对这些保护行动的反应存在时间滞后而被延迟[5]。殖民化信用被视为灭

绝债务的另一面,即物种对保护措施反应的时间延迟[6]。殖民化信用指通过生态修复或保护措施预期将会增加的物种丰度或生物多样性。它体现了在一定时间内,新恢复或新设立的栖息地预计吸引新物种殖民化的潜力,反映了物种对环境改善措施存的响应存在时间滞后,实际物种多样性的增加可能在采取恢复行动后才逐渐显现。时间滞后也是生物入侵的特征[7],许多入侵植物物种从引入到在野外归化之间可能存在数十年至数百年的延迟[8]。

对时滞效应的量化分析通常基于过去或稳定条件下物种-栖息地面积关系与当前或不稳定相同条件下物种-栖息地面积关系的比较得出[9]如果干扰后栖息地的物种数量超过同等大小的未受干扰区域的物种数量,则这表明该区域存在灭绝债务[10]。相反,如果与过去相同大小的未受干扰片段相比,大型恢复栖息地片段中的物种数量不足,这可能意味着存在殖民化信用。这种量化时间滞后的方法基于关于物种-面积关系的假设,然而仅凭这一假设来理解时间滞后的复杂性可能还不够,结合生物地理学和种群动力学的理论能够形成更完整的分析框架,帮助我们深入理解分析时滞效应机制。

时滞效应受到从个体到群落各个层面多种机制的影响[11]在个体层面,生物的生命周期和对特定栖息地依赖程度等特性对时滞有较大影响。生命周期短的物种通常表现出较短的时间滞后,能够迅速对负面干扰做出反应并减少个体数量,同时也能快速响应积极的干预措施[6]。相比之下,生命周期长的物种,因为受到干扰的代际较少,对这些干扰的响应更为缓慢,从而表现出更长的时间滞后。具有专一栖息地需求的物种可能会对适宜栖息地的丧失和退化迅速响应,因为它们的替代选择有限。这类物种在响应保护措施时可能展现出较长的时间滞后,其所需栖息地的恢复可能需经历漫长时期。相反,栖息地特异性较低的物种能够适应广泛的替代资源,对栖息地的负面扰动可能不会即刻产生影响。如果个体在生命历程的某个或几个阶段能够抵抗栖息地质量的恶化,那么种群的灭绝可能会被推迟[12]。总的来说,生态时间滞后为个体提供了缓冲,使其有时间逐渐调整自身的生理和行为特征,以适应新的环境条件。

在种群层面,时间滞后由该物种的生长关键速率,如寿命、繁殖率,种群规模和种群结构共同驱动。小种群和生长关键速率缓慢的物种可能面临更高的局部灭绝风险,对负面变化的响应更为迅速,而大种群和生长关键速率较快的物种可能更为稳定,能够迅速适应正面变化[10]。例如,当栖息地发生变化,一些植物可能需要200年才会灭绝,鸟类可能需要几十年才会灭绝,而一些蝴蝶可能要几年时间就会灭绝[13]。这主要是由于物种的生活史特征不同所致[10]。人们尝试通过改善栖息地质量来降低小型残存种群的灭绝风险,但这并不能解决小种群面临的普遍问题[14]。即便在环境条件有利的情况下,小型且孤立的种群也可能逐步累积较高的遗传负荷,最终因适应能力下降而灭绝[15]。生态时间滞后增强了种群对外部环境变化的稳定性和韧性。它减缓了种群波动,使种群能够更好地应对不利影响和环境的波动。

在群落层面,种群间的移动会影响物种对时间滞后的敏感性[6]种群的扩散能力、景观的空间布局等因素会影响种群的余地,通常连接良好的种群对灭绝具有更强的抵抗力,并展现出更长的灭绝债务[16]。当栖息地的布局 and 结构受到干扰时,种群之间的连接对于局部灭绝和种群的重新建立非常关键。通常情况下,通过重新殖民的事件,可以重建经历过局部灭绝的种群。换言之,只要新建立的种群能够补偿局部灭绝的种群,种群的持续生存就有可能。元种群模型已被用来解决由栖息地破碎化之外的扰动类型产生的生态时间滞后问题,例如物种入侵[17]和气候变化[18]所带来的时间延迟。这些模型为我们提供了分析延迟动态的有效工具。在群落层面,生物之间的相互作用为生态过程提供了额外的反馈机制,生态时间滞后可能会导致群落内不同物种之间的相互作用发生延迟效应,从而影响物种的相对丰富度和组成,进一步影响群落的稳定性和生态功能。

时间序列数据在揭示时间滞后效应方面发挥着关键作用,通过记录生态系统随时间演变的连续观测数据,使跟踪生态系统对环境变化响应动态演化的过程成为可能,也让我们能够识别出群落响应与最初干扰事件之间的时间间隔。尽管如此,现有条件下的长期环境监测在实施上还存在困难,依靠实验或现

场观测数据来全面评价生物多样性保护成果的可行性有限。目前,大部分研究集中于物种对负面干扰的反应,而对保护行动引发的积极效应给予的关注较少,这导致了在评估生态保护措施成效和选择合适的空间时间尺度指标方面存在数据缺乏的问题[9]建立生态数学模型进行仿真是一种补充经验研究,扩大研究的时间和空间尺度的重要方法,通过建模模拟物种对环境变化的真实反应帮助我们探索时间滞后的驱动机制。环境监测数据对于为模型提供参数率定的依据,确保模型输出结果的可靠性方面同样重要[10]。长期生态研究(Long Term Ecological Research)网络是一个致力于长期生态系统研究的国际合作网络,旨在通过长期的数据收集和分析,深入理解生态系统的动态变化、自然过程以及人类活动对生态系统的影响。站点的数据收集围绕初级生产,个体和群落研究,有机物、无机物的运动和干扰模式五个核心,并以五个不同的生物群落为例,包括北极苔原、沿海上升流、山地森林、沼泽地淡水和沿海湿地,证明了不同类型的时间滞后在不同类型的生态系统中作为生态系统结构和功能驱动因素的重要性,以及如何通过长期研究有效地解决这一问题[3]。

### 3. 生态系统中时滞效应的表现

生态系统的结构、过程和功能共同定义了生态系统的运作和状态,体现了生态系统的复杂性,实现了生态系统“结构-过程-功能”的耦合[19]。在这个框架下,生态系统结构、过程和功能之间的时间滞后也相互联系。生态结构的变化可能导致生态过程的延迟,进而影响生态系统功能的体现。生态过程的滞后与生态结构的滞后密切相关,因为生态过程依赖于生态系统内种间相互作用结构和强度,同时,生态过程的变化也可能导致生态功能的滞后。

#### 3.1. 结构时滞

生态系统结构时滞研究考虑由于外界干扰或环境变化造成的生态系统组成成分和排列变化的延迟响应,通过分析生物多样性和物种丰度,揭示栖息地破碎化、气候变化等外部因素对生态稳定性的影响。研究发现栖息地的面积、连通性、异质性的变化引起物种、功能群或分类群之间存在显著差异[20] [21] [22]。

生态位宽广的物种表现出较短的时滞,而生态位狭窄的物种对于栖息地的依赖程度较高,易受到损害或干扰。生态位狭窄物种中的长寿物种可能长期以较小、孤立的种群形式存在,而短寿物种易受到局部灭绝的影响,在短时间内数量迅速下降。长期而言,这些物种均可能因种群的随机丧失和退化而灭绝,这提醒我们,无论是长寿还是短寿物种都可能需要紧急的保护干预措施[10]。植物普遍展现出较长的时间延迟,这反映了它们对特定栖息环境的依赖较强[23]。动物对于在时间延迟的反应存在较大差异,根据动物对于对环境变化的响应能力和生态位的不同可以分成广义种和专业种,广义种因栖息地适应性强而表现出较长的时滞,专业种对特定栖息地的高度依赖而表现出较短或没有时滞[5]。因此,在分析不同物种的时间延迟时,需要考虑物种生态特征、栖息地适应性、行为模式以及外部扰动幅度和扰动速度等多重因素,才能更准确地理解和解释不同物种对环境变化的反应。物种对栖息地变化的延迟响应对生态保护工作至关重要。仅记录当前物种数量而忽略因过去环境变化而尚未显现的灭绝,可能导致对生物多样性的低估和对潜在威胁的误判[24]。

#### 3.2. 过程时滞

生态过程时滞涉及到能量流动、物种循环、群落相互作用等生态过程调整 and 适应生态结构变化所经历的时间延迟。这种延迟可被视为生态系统在调整、适应变化并恢复至稳定状态所需的时间长度。目前对生态系统过程滞后性的关注较少,部分原因在于生态过程与系统的结构和功能紧密相连,无法独立存在,其变化和影响通常只能通过系统的结构和功能变化间接观察,增加了研究的复杂度。

生态修复是通过人工干预使因自然灾害、人为活动或环境退化导致生物多样性受损和生态功能下降的生态系统恢复原有生态功能，目的在于重建一个能够支持原生物种并恢复其生态功能的环境。这一过程对于保障种群的长期生存，提供生态连接以及减缓灭绝债务至关重要。在恢复过程中，新栖息地群落的形成通常会经历一段时间的滞后，这是由于从适宜位置的选定、生物单位的传播、个体定植、成长到生殖成熟，再到通过持续繁殖达到种群增长和稳定的全过程中，任何一个阶段的延迟都可能导致整个恢复进程的延迟[24]。不同的生物分类群在殖民新栖息地时表现出不同的成功率，与它们的扩散策略以及多种因素有关[12]。此外，扩散能力在殖民过程中对群落动态产生重要影响，高扩散能力的物种能够促进其他物种的迁入，加速新栖息地的殖民过程，并在新形成的群落中影响物种间的竞争和相互作用[25]。

近年来，全球气候变化对生态系统造成了深远的影响。全球变暖引起的极端天气和气候事件如高温、降水异常和干旱的频率增加[26]，在不同的时空尺度上对生态系统产生了显著影响[27]。生物对极端事件的滞后反应通常在极端事件发生后的适应与恢复阶段中被观察到。生物在遭受极端事件的影响时，可能会经历短期的负面效应，如生存率降低、繁殖能力下降或种群规模缩减。然而随着时间的推移，生物通常会逐步适应变化的环境并增强其抵抗力和适应性。在经历极端事件之后，生物种群结构也会重新组织和调整，一些体质较弱的个体可能会死亡，适应性更强的个体成为种群的主导成员[28]，从而提升生物对极端事件的抵抗力。生物体对极端事件的滞后反应展示了它们对环境变化的应对和适应策略[29]。总的来说，极端事件拓宽了我们对生物响应机制的理解，帮助我们认识生态系统中关键生态过程，以及这些过程如何影响系统的恢复、时间滞后以及系统整体发展轨迹的因素和限制。

### 3.3. 功能时滞

生态功能时滞描述了生态系统功能对于生态结构和过程变化的反应时间。随着生态结构和过程的调整及稳定，生态系统功能将逐步显现和强化。生态功能的滞后表明生态系统达到其预期功能状态所需时间。

功能性状指能够影响生物适应性的形态、生理或物候特征，反映了生物对其生活环境的适应策略[30]。群落的功能性状组成主要受到气候的影响，但不同地区生物的功能性状与气候的关系在强度有所不同，暗示了除气候外还有其他多种因素会对生物群落的功能和组成造成影响[31]。功能性状与气候之间的不匹配通常被看作生物对过去环境变化滞后反应的结果，因此在研究群落功能时，必须充分考虑时滞效应的影响[32]。生态系统服务描述了生态系统通过其自然过程和功能为人类提供的益处与服务的功能。该研究领域主要侧重于实证分析，对于社会至生态系统中发生时间滞后和反馈的机制探讨却相对缺乏。大量研究表明，历史上的土地利用会对生态系统功能产生长远影响，土地利用的遗留效应可能持续数十年甚至数千年[33]。例如对森林的砍伐和发生野火燃烧会在超过六十年后仍对森林生态系统的碳储量产生限制，植被的碳储存量与其过去的土地利用和管理措施紧密相关[34]。因此，考虑生态系统服务提供的时间滞后，可以为实施生态恢复和管理策略提供重要见解。换言之，当前的土地利用模式变更可能会影响未来生态系统服务的供应。

## 4. 时滞效应对生物多样性保护的启示

时间滞后的现象突显了以长远的视角进行环境观察与管理的重要性。虽然从短期看，栖息地的退化或破碎不会立即显现对生物多样性和生态系统稳定性的影响，但从长期角度考虑，其带来的影响可能是灾难性的。因此深刻理解时间滞后效应的影响范围，并将该理念融入生物多样性管理策略中是极其重要的。

目前我们对生态时间滞后机制的认识仍然是片段化的，这种片段化的理解涵盖了从个体、种群到群落等多个层级的作用机制，而这些机制的相对重要性会根据物种的特性、栖息地的变化以及环境干扰的类型而有所不同。通过深化对不同层级作用机制的了解，我们可以更好地把握栖息地变化与时间滞后之

间的联系,并探明物种差异与功能性状之间的相关性。时间滞后表现出了多样性,涉及到结构、过程和功能的滞后,每一种滞后都具有其特定的缓冲期,这为保护生物多样性提供了窗口。不同物种对时间滞后的响应与它们的生态特性和栖息地质量紧密相关,掌握这些影响因素及其相互之间的作用对深入理解物种时间滞后的差异至关重要,这样才能针对特定物种制定保护策略。我们需要通过比较研究揭示时间滞后在不同物种间的差异。提高生物多样性保护的效率和预见性。识别接近生物多样性损失临界点的早期警告信号是非常关键的,它不仅有助于我们捕捉生物多样性的变化趋势和发生制度转换临界点,还提示了采取保护措施的关键时机[35]。在栖息地遭到破坏的情况下,对种群和物种的抵抗力及恢复力进行量化分析对于制定生物多样性保护的政策规划至关重要,我们必须将这些关键因素纳入考量范围,确保政策具有可行性与前瞻性。

高质量的历史数据对于时滞效应的研究极为重要,而数据的缺乏已经成为当前研究中难以忽视的阻碍。全球性的长期生态研究网络和生物多样性数据库,如全球长期生态研究网络和全球生物多样性信息设施能够为我们提供丰富的数据资源,具有良好的研究前景[36]。同时,实施栖息地生态监测项目以收集栖息地环境质量、物种生物量等时间序列数据,对准确评估和量化时间滞后现象也有很大帮助。此外,通过整合统计学和生态数学理论模型,我们可以进一步优化对时间滞后现象和生物动态的理解和描述。时间滞后现象是 LTER 网络的五个研究重点之一,他们旨在证明在不同类型的生态系统中,不同类型的时间滞后作为生态系统结构和功能驱动因素的重要性,以及如何通过长期研究有效地解决这些问题。缓慢的、交互的、复合的变化可以对生态系统的结构、功能、服务和未来情景产生巨大的影响。LTER 网络相关研究发现,对北极苔原生物量长期数据监测表明,长期综合的生态系统特征可能是对气候变化响应的更好指标,而不是快速响应的特征。在加州洋流生态系统中,与海洋变暖相关的营养物质浓度的增加导致了浮游动物种群的变化,在经过 65 年的监测后才变得清晰。在阿巴拉契亚森林,基础树种的消失导致了生态系统结构、功能和服务的深刻变化,但其遗留效应在 80 年后才显现出来。美国东南海岸的湿地植被和鱼类种群的结构和功能受到罕见的极端寒冷天气和经常性飓风的影响,这些天气与海豹水位上升的相互作用将持续数十年[3]。随着 LTER 网络的成熟,生态研究的时间尺度从长期转向超长期,他们的一系列研究也提出了生态系统要面对的新型挑战和机遇,在未来几十年中,对时滞的理解将进一步深化。

随着人类活动对环境造成的压力增大,制度转换(regime shifts)现象在许多生态系统里发生,且频率正逐渐加快。制度转换是指生态系统在经历某个临界点或阈值之后,从稳定状态迅速转变到截然不同的状态的过程,这种现象已在许多不同的陆地、淡水和海洋系统中得到证实[37],例如珊瑚礁退化、极端天气频发、水体富营养化等。通常,制度转换驱动因素的动态与影响显现之间存在显著的时间滞后,这给生态管理带来了巨大的难题[38]。由于存在显著的滞后阶段,生态系统的稳定性突变往往表现出非线性行为,意味着我们极有可能低估生物多样性变化的规模和速度,而生态系统的临界点已经被越过[39]。滞后时间越长,生物多样性低估的可能性就越大,其影响也越显著。在一个生态系统中,如果放大的反馈作用及随之出现的临界点被越过,将触发特别大和迅速的变化[37]。例如,珊瑚白化是珊瑚礁面对压力的一种表现,多数大规模珊瑚白化事件是由于海水温度长期超过临界点引起的,由于全球性的气温升高,超过水温临界点的频率正在增加,这将导致未来的珊瑚礁灭绝和海水酸化加剧[40]。由于生态系统的制度转换会带来巨大的经济和社会成本,我们目前更倾向避免制度转换的发生,或通过环境管理减缓或逆转制度转换。制度转换的滞后性和不可逆性是由强大的反馈循环引起的,这些反馈通过创造物种之间的新互动、新能量路径和新系统结构来稳定新制度,即使移除或缓解了制度转换的原始驱动因素,也使得回到先前系统状态变得困难或不可能。因此,要确定制度转换是否可逆,我们需要确定时间滞后的强度,进而得知需要多大强度的保护干预才能打破新系统中形成的反馈循环[41]。

深化对时滞效应的理解有助于对生态系统展开更广泛、全面的保护工作。时滞效应的存在揭示了在某一特定时刻对生物多样性变化程度的可能低估，同时也提示我们即使当前环境中生物多样性呈减少趋势，我们仍有机会采取保护措施使其下降速度减缓或停止。因此，时间滞后不应作为忽略生态保护必要性或减少环境保护力度的理由，反而应视作采取行动、加强保护工作的重要契机。

## 5. 总结与展望

随着人类活动引起的环境变化导致栖息地破碎、生物多样性丧失、全球气候变暖等后果越来越严重，时滞效应对生态系统稳定性的影响也越来越受到重视。生态时滞效应表明物种对环境变化的响应及其对保护措施的反应存在延迟，即存在“灭绝债务”和“殖民化信用”现象。对时滞效应的量化通常基于过去或稳定条件下物种-栖息地面积关系与当前或不稳定相同条件下物种-栖息地面积关系的比较得出。时滞效应受个体、种群、群落多个层面的机制共同驱动，包括个体的生命周期、对特定栖息地的依赖，种群生长关键速率，种群结构，种群连接度等。时间序列数据是识别滞后存在的关键，通过记录生态系统随时间演变的连续观测数据，使跟踪生态系统对环境变化响应动态演化的过程成为可能，也让我们能够识别出群落响应与最初干扰事件之间的时间间隔。

时滞效应在生态系统中的结构、过程、功能上具有不同表现，结构时滞关注生态系统组成的变化及其对生态稳定性的影响之间的时间延迟，揭示了生物多样性和物种丰度对环境变化的延迟响应。过程时滞涵盖了生态过程调整至新稳定状态所需的时间，关注能量流动、物种循环与群落互作等因素。功能时滞描述了生态功能对结构和过程变化的响应时间，表明生态系统达到其预期功能状态所需时间。生态结构的变化可能导致生态过程的延迟，进而影响生态系统功能的体现。生态过程的滞后与生态结构的滞后密切相关，因为生态过程依赖于生态系统内种间相互作用结构和强度，同时，生态过程的变化也可能导致生态功能的滞后。目前，时滞效应的研究主要集中在生态系统结构时滞上，对生态过程和功能方面的认识则较为有限。由于研究方法所限，人们往往倾向于简化种群或群落变化的原因，将其归结于少数几个机制，而忽略了可能涉及的多重机制，这些与生物的存活率、生命周期、种群规模及其结构，以及栖息地的质量等因素密切相关。当前研究中，关于种群和群落层面的机制经常被用来解释时间滞后，但生物个体层面的研究依然缺乏。因此，未来的研究应更多地关注个体层面，并考虑多种机制如何共同影响生态系统的稳定性和生物多样性，利用长期监测数据和模型仿真是深化对生态时间滞后理解的关键。

时滞效应突显了以长远的视角进行环境观察与管理的重要性，揭示了栖息地退化或破碎在长期内可能对生物多样性和生态系统稳定性产生灾难性影响，深刻理解时滞效应，并将其融入生物多样性管理中是极其重要的。目前我们对时滞效应机制的认识是片段化的，深化对不同层级作用机制的了解，可以更好地把握栖息地变化与时间滞后之间的联系，并探明物种差异与功能性状之间的相关性。时间滞后表现出了多样性，结构、过程和功能滞后都具有其特定的缓冲期，这为保护生物多样性提供了窗口。此外，高质量的历史数据对研究时间滞后现象至关重要，全球性的长期生态研究网络为时滞效应的研究提供了丰富的数据资源。时滞效应也是识别制度转换发生，确定制度转换是否可逆的重要依据。总而言之，深化对时滞效应的理解有助于实施更全面和有效的生态系统保护措施，且时滞效应的广泛存在不应被当作忽略生态保护必要性或减少环境保护力度的理由，反而应视作采取行动、加强保护工作的重要契机。

我们希望本研究能够总结现有知识并为进一步探索时滞效应提供基础，促进更有效的生态环境保护措施的实施。尽管时滞效应给生物多样性保护带来了挑战，但它同时也为生态管理提供了宝贵的时间窗口。我们不应因时滞效应的存在而减轻对当前生态环境保护的审视，更不应该以此为理由减少保护努力。面对这些挑战，需要全面考虑时滞效应的影响，更有效地评估和调整生态保护策略，为全球生物多样性保护与生态恢复奠定基础。

## 参考文献

- [1] 张蒙, 殷培红, 杨生光, 等. 生态系统稳定性的生态学理论与评估方法[J]. 环境生态学, 2023, 5(2): 1-4.
- [2] Jackson, C.R., Webster, J.R., Knoepp, J.D., Elliott, K.J., Emanuel, R.E., Caldwell, P.V. and Miniati, C.F. (2018) Unexpected Ecological Advances Made Possible by Long-Term Data: A Coweeta Example. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 5, e1273. <https://doi.org/10.1002/wat2.1273>
- [3] Rastetter, E.B., Ohman, M.D., Elliott, K.J., Rehage, J.S., Rivera-Monroy, V.H., Boucek, R.E. and Shaver, G.R. (2021) Time Lags: Insights from the US Long Term Ecological Research Network. *Ecosphere*, 12, e03431. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3431>
- [4] Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. and Nowak, M.A. (1994) Habitat Destruction and the Extinction Debt. *Nature*, 371, 65-66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- [5] Watts, K., Whytock, R.C., Park, K.J., Fuentes-Montemayor, E., Macgregor, N.A., Duffield, S. and McGowan, P.J. (2020) Ecological Time Lags and the Journey towards Conservation Success. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 304-311. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1087-8>
- [6] Lira, P.K., De Souza Leite, M. and Metzger, J.P. (2019) Temporal Lag in Ecological Responses to Landscape Change: Where Are We Now? *Current Landscape Ecology Reports*, 4, 70-82. <https://doi.org/10.1007/s40823-019-00040-w>
- [7] Aikio, S., Duncan, R.P. and Hulme, P.E. (2010) Lag-Phases in Alien Plant Invasions: Separating the Facts from the Artefacts. *Oikos*, 119, 370-378. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17963.x>
- [8] Van Klinken, R.D., Panetta, F.D., Coutts, S. and Simon, B.K. (2015) Learning from the Past to Predict the Future: An Historical Analysis of Grass Invasions in Northern Australia. *Biological Invasions*, 17, 565-579. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0749-3>
- [9] Figueiredo, L., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. and Sarmiento Cabral, J. (2019) Understanding Extinction Debts: Spatio-Temporal Scales, Mechanisms and a Roadmap for Future Research. *Ecography*, 42, 1973-1990. <https://doi.org/10.1111/ecog.04740>
- [10] Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R. and Steffan-Dewenter, I. (2009) Extinction Debt: A Challenge for Biodiversity Conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 564-571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>
- [11] Hylander, K. and Ehrlén, J. (2013) The Mechanisms Causing Extinction Debts. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 341-346. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.010>
- [12] Löffler, F., Poniatowski, D. and Fartmann, T. (2020) Extinction Debt across Three Taxa in Well-Connected Calcareous Grasslands. *Biological Conservation*, 246, Article ID: 108588. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108588>
- [13] Sang, A., Teder, T., Helm, A. and Pärtel, M. (2010) Indirect Evidence for an Extinction Debt of Grassland Butterflies Half Century after Habitat Loss. *Biological Conservation*, 143, 1405-1413. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.015>
- [14] Soga, M. and Koike, S. (2013) Mapping the Potential Extinction Debt of Butterflies in a Modern City: Implications for Conservation Priorities in Urban Landscapes. *Animal Conservation*, 16, 1-11. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00572.x>
- [15] Mattila, A.L., Duploux, A., Kirjokangas, M., Lehtonen, R., Rastas, P. and Hanski, I. (2012) High Genetic Load in an Old Isolated Butterfly Population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, E2496-E2505. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205789109>
- [16] Hanski, I. and Ovaskainen, O. (2002) Extinction Debt at Extinction Threshold. *Conservation Biology*, 16, 666-673. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00342.x>
- [17] Gilbert, B. and Levine, J.M. (2013) Plant Invasions and Extinction Debts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 1744-1749. <https://doi.org/10.1073/pnas.1212375110>
- [18] Talluto, M.V., Boulangeat, I., Vissault, S., Thuiller, W. and Gravel, D. (2017) Extinction Debt and Colonization Credit Delay Range Shifts of Eastern North American Trees. *Nature Ecology & Evolution*, 1, Article No. 0182. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0182>
- [19] 王志恒, 刘玲玲. 生态系统结构与功能: 前沿与展望[J]. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1033-1035.
- [20] Du Toit, M.J., Kotze, D.J. and Cilliers, S.S. (2016) Landscape History, Time Lags and Drivers of Change: Urban Natural Grassland Remnants in Potchefstroom, South Africa. *Landscape Ecology*, 31, 2133-2150. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0386-6>
- [21] Lindborg, R. and Eriksson, O. (2004) Historical Landscape Connectivity Affects Present Plant Species Diversity. *Ecology*, 85, 1840-1845. <https://doi.org/10.1890/04-0367>
- [22] Yamanaka, S., Akasaka, T., Yamaura, Y., Kaneko, M. and Nakamura, F. (2015) Time-Lagged Responses of Indicator

- Taxa to Temporal Landscape Changes in Agricultural Landscapes. *Ecological Indicators*, **48**, 593-598. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.08.024>
- [23] Ozinga, W.A., Hennekens, S.M., Schaminée, J.H., Smits, N.A., Bekker, R.M., Römermann, C. and Van Groenendael, J.M. (2007) Local Above-Ground Persistence of Vascular Plants: Life-History Trade-Offs and Environmental Constraints. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 489-497. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02563.x>
- [24] Jackson, S.T. and Sax, D.F. (2010) Balancing Biodiversity in a Changing Environment: Extinction Debt, Immigration Credit and Species Turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 153-160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- [25] Doblas-Miranda, E., Pino, J. and Espelta, J.M. (2021) Connectivity Affects Species Turnover in Soil Microarthropod Communities during Mediterranean Forest Establishment. *Ecosphere*, **12**, E03865. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3865>
- [26] He, Z., Du, J., Chen, L., Zhu, X., Lin, P., Zhao, M. and Fang, S. (2018) Impacts of Recent Climate Extremes on Spring Phenology in Arid-Mountain Ecosystems in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, **260**, 31-40. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.05.022>
- [27] Leigh, C., Aspin, T.W., Matthews, T.J., Rolls, R.J. and Ledger, M.E. (2019) Drought Alters the Functional Stability of Stream Invertebrate Communities through Time. *Journal of Biogeography*, **46**, 1988-2000. <https://doi.org/10.1111/jbi.13638>
- [28] Gerisch, M., Dziöck, F., Schanowski, A., Ilg, C. and Henle, K. (2012) Community Resilience Following Extreme Disturbances: The Response of Ground Beetles to a Severe Summer Flood in a Central European Lowland Stream. *River Research and Applications*, **28**, 81-92. <https://doi.org/10.1002/rra.1438>
- [29] Englert Duursma, D., Gallagher, R.V. and Griffith, S.C. (2019) Variation in the Timing of Avian Egg-Laying in Relation to Climate. *Ecography*, **42**, 535-548. <https://doi.org/10.1111/ecog.03602>
- [30] Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. and Garnier, E. (2007) Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos*, **116**, 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- [31] Spasojevic, M.J., Damschen, E.I. and Harrison, S. (2014) Patterns of Seed Dispersal Syndromes on Serpentine Soils: Examining the Roles of Habitat Patchiness, Soil Infertility and Correlated Functional Traits. *Plant Ecology & Diversity*, **7**, 401-410. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.678506>
- [32] Gaüzère, P., Iversen, L.L., Seddon, A.W., Violle, C. and Blonder, B. (2020) Equilibrium in Plant Functional Trait Responses to Warming Is Stronger under Higher Climate Variability During the Holocene. *Global Ecology and Biogeography*, **29**, 2052-2066. <https://doi.org/10.1111/geb.13176>
- [33] Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D. and Knapp, A. (2003) The Importance of Land-Use Legacies to Ecology and Conservation. *BioScience*, **53**, 77-88. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0077:TIOLUL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0077:TIOLUL]2.0.CO;2)
- [34] Gough, C.M., Vogel, C.S., Harrold, K.H., George, K. and Curtis, P.S. (2007) The Legacy of Harvest and Fire on Ecosystem Carbon Storage in a North Temperate Forest. *Global Change Biology*, **13**, 1935-1949. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01406.x>
- [35] Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, Å., Chapin, F.S., Lambin, E.F. and Foley, J.A. (2009) A Safe Operating Space for Humanity. *Nature*, **461**, 472-475. <https://doi.org/10.1038/461472a>
- [36] Redman, C.L., Grove, J.M. and Kuby, L.H. (2004) Integrating Social Science into the Long-Term Ecological Research (LTER) Network: Social Dimensions of Ecological Change and Ecological Dimensions of Social Change. *Ecosystems*, **7**, 161-171. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0215-z>
- [37] Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. and Walker, B. (2001) Catastrophic Shifts in Ecosystems. *Nature*, **413**, 591-596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- [38] Leadley, P., Pereira, H.M., Alkemade, R., Fernandez-Manjarrés, J.F., Proença, V., Scharlemann, J.P. and Walpole, M.J. (2010) Biodiversity Scenarios: Projections of 21st Century Change in Biodiversity and Associated Ecosystem Services. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Technical Series No. 50, 1-132.
- [39] Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W.A., Brovkin, V., Carpenter, S.R., Dakos, V. and Sugihara, G. (2009) Early-Warning Signals for Critical Transitions. *Nature*, **461**, 53-59. <https://doi.org/10.1038/nature08227>
- [40] Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E. and Hatzioiols, M. (2007) Coral Reefs under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, **318**, 1737-1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- [41] Sguotti, C., Blöcker, A.M., Färber, L., Blanz, B., Cormier, R., Diekmann, R. and Möllmann, C. (2022) Irreversibility of Regime Shifts in the North Sea. *Frontiers in Marine Science*, **9**, Article ID: 945204. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.945204>