



潮滩生物-物理互馈机制与系统稳态效应研究进展

张荷悦^{1,2}, 周怡¹, 孙涛^{2*}, 曹浩冰¹, 周曾^{1,3}

1. 河海大学, 水文水资源与水利工程科学国家重点实验室, 南京 210098;

2. 北京师范大学环境学院, 北京 100875;

3. 河海大学, 江苏省海岸海洋资源开发与环境安全重点实验室, 南京 210098

* 联系人, E-mail: suntao@bnu.edu.cn

2022-04-24 收稿, 2022-06-23 修回, 2022-06-23 接受, 2022-06-27 网络版发表

国家自然科学基金(U1806217, 41976156)、江苏省优秀青年基金(BK20200077)和中央高校基本科研业务费专项资金(B220202077)资助

摘要 潮滩是海岸湿地系统的重要组成部分, 在维持海岸生态系统健康、抵御海岸自然灾害、蓝碳固存等方面发挥着重要作用。潮滩为多种生物提供适宜生长环境的同时, 不同类型生物也通过改变水、沙过程影响潮滩地貌演化与系统稳态。本文归纳了盐沼植被、底栖微藻对潮滩水动力、泥沙运动过程的生物-物理效应, 提出了描述潮滩生物与泥沙在时间、空间尺度上反馈过程的概化动力学模型, 分析了生物-物理互馈时间累积驱动下潮滩系统双稳态及稳态突变理论特性, 总结了潮滩生物与周围物理条件空间自组织作用下的地貌形态形成机制, 探讨了潮滩系统层面的连续性现场观测、生物种间作用对生物-物理互馈过程的调节, 以及外界扰动下潮滩生物地貌系统稳态突变阈值定量模拟等方面仍面临的科学问题。

关键词 潮滩, 盐沼植被, 底栖微藻, 生物-物理效应, 地貌演变, 系统稳态

我国潮滩资源丰富, 在提供生物栖息地、水环境净化、护岸减灾、蓝碳固存等方面具有不可替代的生态价值, 为我国海岸带生态安全和沿海地区经济发展提供了重要保障。近些年来, 潮滩系统面临着人类活动扰动、风暴潮频发、流域沙源减少的综合影响, 出现了淤积速度变缓甚至由淤转冲的问题^[1,2]。研究表明, 我国约70%的砂质海岸和大部分处于开阔水域的淤泥质潮滩均受到了不同程度的侵蚀和退化, 过去近40年, 盐沼和滩涂湿地面积已减少了约40%^[3-5]。高强度的人类活动以及海平面上升多重干扰下, 潮滩面临的威胁已不局限于某单一要素的退化, 剧烈的侵蚀同时伴随严重的生物量丧失, 特别是生物-物理交互作用驱动下, 退化问题往往被叠加放大, 潮滩系统失稳风险加剧^[5,6]。

近些年来, 针对岸线侵蚀、盐沼死亡等潮滩生态系统退化问题, 我国已实施了一些生态修复工程, 通过

人工补沙、翻耕、种子库、幼苗移栽等方式增加潮滩宽度、改善潮滩环境^[7]。例如, 人工补沙等物理修复方式可保证潮滩景观的物理呈现, 但直接填埋可能对近海水生生物群落产生负面影响^[8]; 种子萌发和幼苗生长受到水文动力、淹水频率、沉积动力过程的干扰, 限制了盐沼植被幼苗的成功定居^[9,10]。潮滩系统生态保护与修复的最终目标应是建立一个自我维持或在较少人工辅助下能健康运行的生态系统, 我国现有潮滩系统生态修复工程较少考虑生物和非生物方法系统的融合, 对系统自然构建和运行的基本规律认识不足^[11]。针对潮滩系统退化问题, 认识和发挥潮滩系统中物理条件与生物过程交互作用驱动下的系统自组织效应, 成为潮滩系统生态保护和修复中面临的重要科学和技术问题^[5]。

潮滩生物-物理自组织过程涉及环境学、生态学、

引用格式: 张荷悦, 周怡, 孙涛, 等. 潮滩生物-物理互馈机制与系统稳态效应研究进展. 科学通报, 2023, 68: 457–468

Zhang H Y, Zhou Y, Sun T, et al. Advances in biophysical feedbacks and the resulting stable states in tidal flat systems (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 457–468, doi: [10.1360/TB-2022-0475](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0475)

海岸动力学等多学科交叉,已成为国内外海岸带生态系统保护和管理研究的核心内容^[12~15]。本文选择盐沼植物-泥沙、底栖微藻-泥沙为潮滩生物-物理相互作用的典型代表性系统类型。首先,通过综述国内外研究进展,总结了潮滩盐沼植被、底栖微藻对泥沙和水动力过程的调节效应,提出了描述潮滩生物与泥沙在时间、空间尺度上反馈过程的概化动力学模型。其次,针对潮滩生物-物理反馈时间驱动下的系统稳态突变问题,分析了盐沼植物-泥沙反馈系统、底栖微藻-泥沙反馈系统的动力学特征;进一步分别梳理了潮滩盐沼植物、底栖微藻与水沙反馈过程空间自组织作用下的地貌形态形成机制及数值模型。最后,探讨了未来有待进一步深入研究的科学问题,以期为我国海岸带保护和修复提供科技支撑。

1 潮滩系统中的生物-物理效应

潮滩上的盐沼植物、底栖微藻等生物由于需要适应周期性的潮汐淹没、波浪动力、沉积扰动等环境条件,在长期的生活演化过程中产生了多种适应性反馈,这些反馈在增强生物自身对环境适应性的同时,也改变了其生存条件,直接影响潮滩系统演化^[16~21]。

1.1 盐沼植物对水、沙物理过程的调节

全球变化背景下,盐沼在抵御风暴潮和岸线侵蚀方面发挥的作用越来越被重视^[17]。史本伟等人^[18]对长江口崇明东滩的现场观测表明,受盐沼植物引起的高摩擦力影响,波能密度在盐沼中的向岸衰减率比在光滩中高一个数量级。时钟等人^[19]通过现场水沙观测也发现,盐沼的近底层流速比相邻光滩的近底层流速小16%~74%,缓流效应在落潮阶段比涨潮阶段更明显,其中,海三菱蘆草的缓流效应要强于互花米草。吉晓强等人^[20]的实地调查数据得到了相似的结论:海三菱蘆草的缓流效应是互花米草的2~3倍。

植物缓流作用一方面减弱了水流的携沙能力,另一方面也抑制了底床悬沙质的再悬浮,使得盐沼滩面呈现淤积状态^[21]。Kirwan和Murray^[22]综合考虑泥沙输移过程与盐沼生物量变化间的联系,构建了盐沼潮滩演化模型,其中设定盐沼植物分布为高潮时水深的函数,进而影响泥沙沉积率以及坡度影响下的泥沙输移过程。模拟结果显示,随着海平面上升,盐沼湿地以及潮滩高程会以相同的速度增加,当海平面上升速率加快或泥沙输入量减少时,盐沼对泥沙运动过程的影响

会使得泥沙沉积率增大以及潮沟网络扩展,滩涂高程变化与海平面上升得以保持在相对平衡状态。Kirwan等人^[23]后续通过对全球盐沼区域高程变化测量的meta分析验证了这一结论。

1.2 底栖微藻对水、沙物理过程的调节

对于无大型盐沼植物生长的“裸滩”,生物作用主要表现为底栖生物对潮滩表面沉积环境的调节。20世纪30年代,Carter^[24]首次提出,潮滩上天然生长的底栖微藻可通过分泌黏性的胞外聚合物(extracellular polymeric substances, EPS)增加泥沙黏性,减低表层泥沙粗糙度,从而增大泥沙临界起动切应力,影响潮滩淤积状况。自此,底栖微藻作为潮滩系统的“生物膜”(biofilm)逐渐得到关注。以临界起动切应力为主要效应指标,根据动力及其他环境参数的不同,发现了泥沙临界起动切应力与底栖微藻生物量之间呈线性或非线性的响应关系^[25~32]。Riethmüller等人^[25]基于对丹麦瓦登海域潮滩的现场测定数据,拟合得到了泥沙临界起动切应力与底栖微藻生物量之间的线性关系,同时发现这一关系受到泥沙含水量的影响。方红卫等人^[32]通过室内模拟实验发现,生物膜影响下起动流速随时间呈钟形曲线变化趋势。Chen等人^[30]通过室内观测实验发现,生物膜覆盖后,泥沙的临界起动切应力可提高1.63~2.09倍。Le Hir等人^[28]通过总结前人对底栖微藻的生物-物理响应现场观测结果发现,不同潮滩底栖微藻生物量-泥沙临界起动切应力之间的量化关系不同,即使在同一潮滩系统中,这一量化关系在不同位置也具有差异性。

在现场观测和模拟实验结果主要关注泥沙起动的基础上,研究者借助数学模型将底栖微藻对泥沙起动的影响拓展到了大尺度潮滩地貌演变的响应。Lumborg等人^[33]在描述黏性泥沙运动过程时,考虑底栖微藻生长干预下的临界起动切应力,发现模拟得到的潮滩泥沙沉积状况与自然状况更为吻合,生物作用使得滩面偏于淤积。Le Hir等人^[28]在地貌模型中考虑当底栖微藻使泥沙临界起动切应力提高5倍时,底栖微藻单个生长季度内滩面高程可增加5 cm。

1.3 潮滩生物-物理反馈

潮滩系统演化受控于不同时间、空间尺度上的多种生物、物理耦合的复杂动力过程。生物与周围物理环境的自组织反馈是系统稳态形成的关键,且随着外界扰动变化,系统可发生稳态的突变转换^[34,35]。对潮滩

的大量野外观测和理论模拟研究表明, 盐沼、红树林、底栖微藻系统中普遍存在稳态转换(图1)。外界扰动下, 系统的自组织反馈被打破, 生物与物理环境发生失控反应, 系统状态由高生物量的异质性生境稳态转换为低生物量的均质化裸滩稳态。这一转换往往是突变性的, 系统内部结构和功能因此发生根本性改变, 且受损后的系统很难恢复到原始状态^[36-38]。

越来越多的学者考虑在传统水沙地貌模型的基础上引入生物过程, 以期模拟大尺度潮滩生物地貌演化^[12]。以基于动力过程的数学模型为主流, 通过较准确地还原潮流、波浪、泥沙分选、泥沙输运、生物生长、地貌演化的复杂相互作用过程, 在潮流、波浪以及风暴潮作用下的潮滩生物地貌模拟方面发挥了重要作用^[22,28,33]。然而, 这些模型在详细刻画水沙过程时采用较为复杂的数学方程, 且将不同时空尺度的动力过程耦合到同一模型的难度很大, 在探究潮滩生物-物理互馈作用下的系统突变问题时适用性较低。概化的动力学模型忽略大尺度上的水动力、泥沙输移和地貌过程, 通过偏微分方程描述生物量、泥沙沉积高度随时

间、空间的变化和扩散, 以及生物与泥沙二者之间的相互作用, 模型的数学方程简单, 在定性分析生物-物理互馈时间累积驱动下系统稳态突变特性及空间自组织驱动下的地貌形态特点等方面具有巨大优势^[34]。模型框架如下:

$$\frac{\partial \text{BIO}}{\partial t} = r(1 - \text{BIO} / K)[f(\text{SED}, \tau)]\text{BIO} - d\text{BIO} - L_{\max}(\text{SED}, \tau)\text{BIO} + A \nabla^2 \text{BIO}, \quad (1a)$$

$$\frac{\partial \text{SED}}{\partial t} = I_{\max}[f(\text{SED}, \text{BIO})]\text{SED} - e_{\max}(\text{SED}, \text{BIO}, \tau)\text{SED} + D \nabla^2 \text{SED}, \quad (1b)$$

其中, BIO为生物量, SED为泥沙沉积高度。式(1a)中等号右侧第1项描述生物生长过程, 通常由逻辑斯蒂生长方程表示, r 代表内在生长率、 K 代表环境容纳量, 生物的生长可能会受到沉积高度SED、底部剪切应力 τ 的影响。等号右侧第2项描述生物的自然凋落死亡过程, d 为死亡率。等号右侧第3项描述潮流、波浪等动力扰动导致的生物量损失, 死亡率通常受到最大死亡率 $L_{\max}$ 、泥沙沉积高度、底部剪切应力等因素的影响。等号右侧

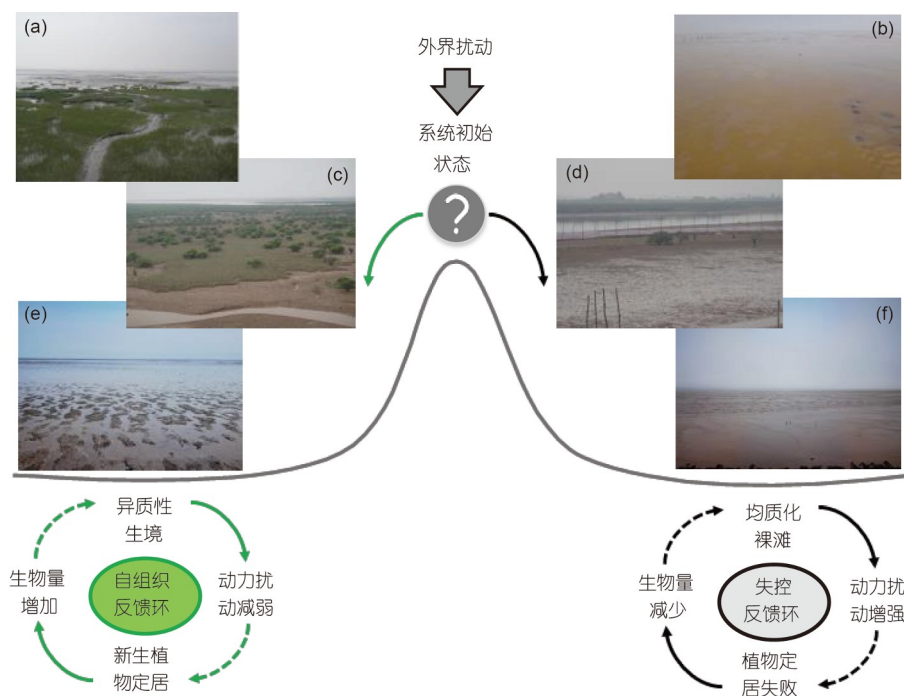


图1 (网络版彩色)潮滩系统生物-物理互馈作用驱动下的双稳态特性^[36]。左侧为自组织反馈作用下系统向高生物量的异质性生境稳态方向演化。右侧为失控反馈下系统向低生物量的均质化裸滩稳态方向演化。(a), (b) 长江口崇明东滩盐沼-潮滩系统; (c), (d) 广西钦州湾红树林-潮滩系统; (e), (f) 长江口崇明东滩底栖微藻-潮滩系统

Figure 1 (Color online) Alternative stable states of the tidal flat system driven by bio-physical feedbacks^[36]. On the left, under the self-organized feedbacks, the system evolves to the states with high biomass and heterogeneous habitat. On the right, under the runaway feedbacks, the system evolves to the states with low biomass and homogeneous bare flat. (a), (b) Saltmarsh-tidal flat system in Chongming Dongtan, Yangtze River Estuary; (c), (d) mangrove-tidal flat system in Qinzhou Bay, Guangxi; (e), (f) benthic microalgae-tidal flat system in Chongming Dongtan, Yangtze River Estuary

第4项描述生物的扩散,例如盐沼植物的种子扩散, A 为扩散常数, $\nabla^2 \text{BIO}$ 为生物量在 x 和 y 方向上的扩散. 式(1b)中等号右侧第1项描述泥沙的沉积速率,通常受到最大沉积率 $I_{\max}$ 、历史沉积高度、生物量等因素的影响,但有时也可将沉积速率简化为常数. 等号右侧第2项描述潮流、波浪、生物量变化等过程导致的泥沙侵蚀,通常受到最大侵蚀率 $e_{\max}$ 、历史沉积高度、生物量、底部剪切应力等因素的影响. 等号右侧第3项描述泥沙的扩散,例如重力引起的泥沙由高处向低处的扩散, D 为扩散常数,当描述泥沙自海向陆的沉积坡度时,该项也可写为 ΔSED .

分岔分析方法是分析潮滩生物-物理互馈作用驱动下系统稳态效应较为直观的方法^[34-37]. 如图2所示,随着外界扰动(如来沙量减少、侵蚀率增大、海平面升高等)强度变化,系统状态表现出典型的稳态突变性,其中,系统状态可由生物量、泥沙净沉积量、生境异质性等不同指标表示. 以生物量为例,随外界扰动强度逐渐增大,生物量减少,在一定的扰动强度范围内,生物量的减少是可逆的,但当外界扰动强度继续增大到一定程度时,系统达到失稳突变点,生物量骤然减少,系统退化. 若此时外界扰动强度减小,系统并不会按照之前的变化轨迹恢复到原有状态,而是以新的轨迹维持在退化的状态,直至达到另一个突变点,生物量才得以恢复^[34].

2 潮滩生物-物理反馈过程时间累积驱动下的系统稳态突变

2.1 盐沼植被-泥沙反馈系统动力学特征

盐沼植被的定居和扩散受到潮汐淹没、盐度等多

方面物理条件的影响^[16,39-41]. 水动力、沉积等物理扰动可影响盐沼植被生活史早期关键阶段实生苗的出现和定居,从而在很大程度上决定了盐沼植被的生长动态^[42]. 因此,盐沼植被生长与滩面淤积高程之间可形成正向反馈,盐沼植被缓流作用促进了泥沙淤积;反之,泥沙淤积抬高滩面高程,减弱了水动力、淹水和盐度对盐沼植被的胁迫,有利于盐沼植被幼苗的定居和生长. 忽略潮滩大尺度的水、沙动力过程,考虑盐沼植物的缓流促淤效应以及泥沙淤高对盐沼植物生长的影响,盐沼植被生长-泥沙淤积反馈动力过程可表示为^[43]

$$\frac{dB}{dt} = r \left(1 - \frac{B}{K} \right) \frac{E}{a+E} B - dB, \quad (2a)$$

$$\frac{dE}{dt} = I - e_{\max} \frac{b}{b+B} \tau E, \quad (2b)$$

其中, B 代表盐沼植被生物量, E 代表泥沙淤积高度;盐沼植被生长由逻辑斯蒂生长方程描述, r 为增长率, K 为盐沼植被的环境容纳量,其生长状况受到泥沙淤积高度的影响,影响程度由半饱和和常数 a 决定; d 为盐沼植被死亡率; I 为泥沙沉积速率, $e_{\max}$ 为泥沙最大侵蚀率,泥沙的实际侵蚀率随盐沼植被生物量的增加而减小,由常数 b 决定, τ 为水流引起的底部剪切应力.

盐沼植被-泥沙反馈系统相分析结果显示(图3(a)),在盐沼植被等斜线($dB/dt = 0$)以上区域,盐沼植被生物量呈减少趋势,在盐沼植被等斜线以下区域,盐沼植被生物量呈增多趋势;在泥沙等斜线($dE/dt = 0$)左侧区域,泥沙淤积高度呈增加趋势;在泥沙等斜线右侧区域,泥沙淤积高度呈减小趋势. 盐沼植被等斜线与泥沙等斜线有两个交点,此处盐沼植被生物量与泥沙淤积高度

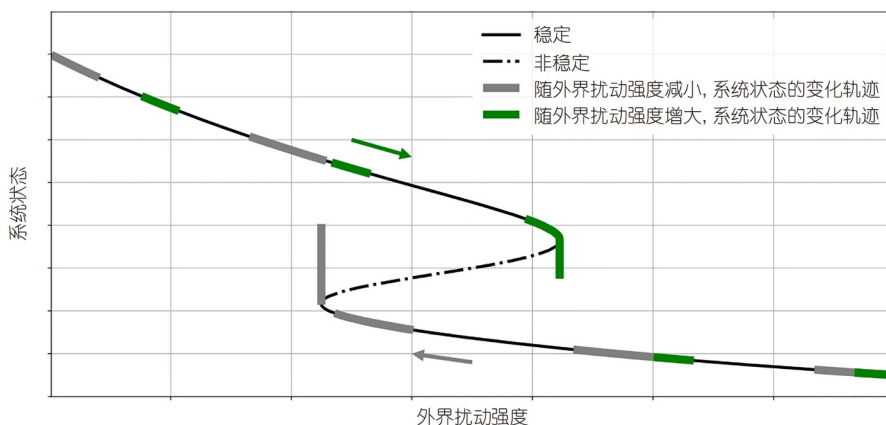


图2 (网络版彩色)潮滩系统生物-物理互馈作用驱动下,系统状态随外界扰动强度的变化轨迹

Figure 2 (Color online) Trajectory of the state of the tidal flat system with the intensity of external disturbance driven by bio-physical feedbacks

都处于平衡态. 其中, 平衡点E1为稳定平衡点, 系统在受到小的扰动后会回到这个平衡点; 平衡点E2为非稳定平衡点, 系统受到小的扰动后可能会脱离这一平衡点. 此外, 泥沙等斜线与 $B=0$ 的交点处存在一个边界平衡态E3, 即当盐沼植被生物量为零时, 泥沙淤积高度在此处保持平衡.

E1、E3均为稳定平衡点, 意味着盐沼植被-泥沙反馈系统可能出现两种不同的稳定状态, 受初始条件影响, 系统可能演化为高盐沼植被生物量、高泥沙淤积高度的状态, 也可能演化为无盐沼植被、低泥沙淤积高度的状态. 图3(b), (c)描述了系统稳态随底部剪切应力 τ 的变化, 当 τ 值较小时, 侵蚀影响较弱, 泥沙淤积占主导, 系统仅存在高盐沼植被生物量、高泥沙淤积高度这一种稳态; 当 τ 值达到中等程度时, 系统存在双稳态, 其具体演化方向受初始盐沼植被生物量或初始泥沙淤积状况的影响; 随着 τ 值继续增大, 泥沙侵蚀和盐沼植被死亡占主导, 系统仅存在无盐沼植被、低泥沙淤积高度一种稳态.

荷兰西斯海尔德河口盐沼-潮滩遥感影像解译结果表明, 潮滩盐沼生物量分布频率和高程分布率均呈现双峰分布, 二者的两个峰值位置均分别对应植被区与光滩区, 且潮流和波浪在植被区与光滩区交界处具有明显变化^[44]. 这表明盐沼植被生长、潮流、波浪和泥沙沉积之间的生物-物理反馈导致了潮滩盐沼区向光滩区的状态突变, 证实了上述动力学模型的定性分析结果.

2.2 底栖微藻-淤泥质泥沙反馈系统动力学特征

底栖微藻对潮滩泥沙沉积状况的改变不仅仅是生物到物理地貌的单向过程, 底栖微藻自身生长也受到潮滩物理环境的影响, 生物和物理的交互作用决定了系统稳定状态. 相比于砂质沉积环境, 底栖微藻(一般为硅藻)多生长在淤泥质($D_{50} < 63 \mu\text{m}$)沉积环境中. 这是由于淤泥质沉积环境中的泥沙粒径小, 比表面积大, 容易富集营养物质, 因此利于硅藻的生长; 反之, 硅藻覆盖在滩面表层, 减少了水流对淤泥质泥沙的侵蚀. van de Koppel^[45]通过简化潮滩水沙运动过程, 强调硅藻生长-淤泥质泥沙沉积反馈作用, 构建了概化的模型以探究硅藻-泥沙反馈驱动下的动力学过程:

$$\frac{dD}{dt} = r \left(1 - \frac{D}{K} \right) D - I_{\max} \frac{a}{a+S} \tau D, \quad (3a)$$

$$\frac{dS}{dt} = I - e_{\max} \frac{b}{b+D} \tau S, \quad (3b)$$

其中, D 代表硅藻生物量, S 代表淤泥质泥沙含量; 硅藻生长由逻辑斯蒂生长方程描述, r 为增长率, K 为硅藻的环境容纳量; $I_{\max}$ 为硅藻最大侵蚀率, 硅藻的实际侵蚀率随淤泥质泥沙含量的增加而减小, 由常数 a 决定, τ 为水流引起的底部剪切应力; I 为泥沙沉积速率, $e_{\max}$ 为泥沙最大侵蚀率, 泥沙的实际侵蚀率随硅藻生物量的增加而减小, 由常数 b 决定.

硅藻-淤泥质泥沙反馈系统相分析结果显示(图4(a)), 在硅藻等斜线($dD/dt = 0$)以上区域, 硅藻生物量呈减少

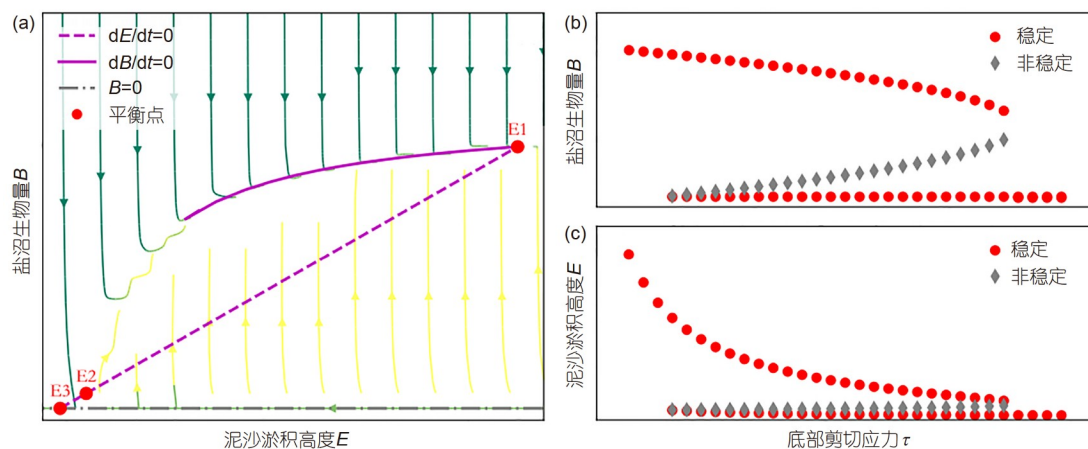


图3 (网络版彩色)盐沼植被-泥沙反馈系统动力学行为. (a) 盐沼植被-泥沙反馈系统相分析结果; 盐沼植被生物量(b)和泥沙淤积高度(c)随底部剪切应力的变化

Figure 3 (Color online) Dynamic behavior of a saltmarsh-sediment system. (a) Phase plane representations of the dynamics of a saltmarsh-sediment system; equilibrium saltmarsh biomass (b) and sediment elevation (c) as a function of bottom shear stress

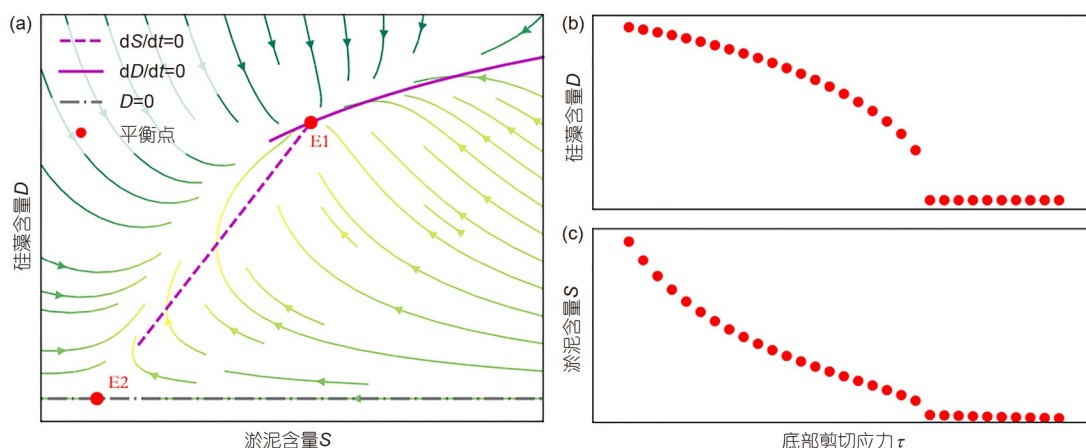


图4 (网络版彩色)底栖硅藻-淤泥质泥沙反馈系统动力学行为。(a)底栖硅藻-淤泥质泥沙反馈系统相分析结果;平衡态下的底栖硅藻含量(b)和淤泥质泥沙含量(c)随底部剪切应力的变化

Figure 4 (Color online) Dynamic behavior of a diatom-silt feedback system. (a) Phase plane representations of the dynamics of a diatom-silt feedback system; equilibrium diatom content (b) and silt content (c) as a function of bottom shear stress

趋势,在硅藻等斜线以下区域,硅藻生物量呈增加趋势;在泥沙等斜线($dS/dt=0$)左侧区域,淤泥质泥沙含量呈增加趋势,在泥沙等斜线右侧区域,淤泥质泥沙含量呈减少趋势。两条等斜线的交点处,硅藻生物量与淤泥质泥沙含量都处于平衡态 $E1$,此处等斜线斜率为正,为稳定平衡态,系统在受到小的扰动后会回到这个平衡点。此外,泥沙等斜线与 $D=0$ 的交点处存在一个边界平衡态 $E2$,即当硅藻生物量为零时,淤泥质泥沙含量在此处保持平衡。

图4(b), (c)描述了底部剪切应力 τ 变化对硅藻生物量和淤泥质泥沙含量的影响。当 τ 值较小时,侵蚀影响较弱,系统保持在高硅藻生物量、高淤泥质泥沙含量的稳定状态;随着 τ 值增大,侵蚀影响增强,当 τ 达到一定程度时,侵蚀对泥沙和硅藻的影响会在二者的正向反馈作用下被放大,系统突然崩溃,进入无硅藻、淤泥质泥沙含量极低的稳定状态。

荷兰西斯海尔德河口潮滩的野外监测证实了模型预测结果,采样分析发现,在中等剪切应力水平范围内,潮滩表层0~1 cm沉积物中的硅藻和淤泥质泥沙含量均呈现双峰分布特点,表明可能存在双稳态。此外,在剪切应力水平较低或较高时,硅藻和淤泥质泥沙含量均呈现单峰分布特点^[45]。

3 潮滩生物-物理反馈过程空间自组织驱动下的地貌形态

潮滩生物与物理环境的相互作用不仅在时间尺度

上不断累积,也会通过空间尺度上的交流影响潮滩地貌形态。当生物与物理环境在不同空间尺度上发生不同作用时,生物将呈现规律的斑图化地貌,即自组织斑图(图5)。这一理论最早由图灵在化学领域发现^[46],自组织原理也被称为活化剂-抑制剂原理:一种化学物质A通过自催化反应从而产生更多的A,因此A被称为活化剂, A在自催化过程中同时产生了另一种化学物质B,而B会对A的产生起抑制作用,因此B被称为抑制剂; A和B以不同的速率在媒介中扩散,当B的扩散速度更大时,相同时间内,则B的扩散范围更大,从而在更大的空间尺度上抑制A的产生,而A只能在较小的空间范围内自我催化; A在小尺度上的自我促进和B在大尺度上对A的抑制使得A在空间上形成了规则的斑图(图5(d))。自组织斑图已被证实广泛存在于滨海潮滩生态系统^[47,48]。

3.1 盐沼植被自组织驱动下的地貌形态特征

野外研究发现,在受潮流作用明显的滨海系统中,盐沼在不同尺度上对水动力、泥沙胁迫的调节作用是斑图地貌形成的重要机制^[49]。对于泥沙供给量充足、波浪较弱的淤涨型潮滩,盐沼与光滩交界处的盐沼前缘多出现圆形的盐沼团簇(图5(a)),团簇内部呈淤积状态,而团簇外部边缘出现侵蚀水坑^[12]。野外实验监测发现,团簇面积越大,侵蚀水坑越深,且在团簇内部移栽盐沼幼苗比在边缘水坑处移栽幼苗生长得更好,表明盐沼团簇形成是盐沼植被、泥沙、水动力在不同位置

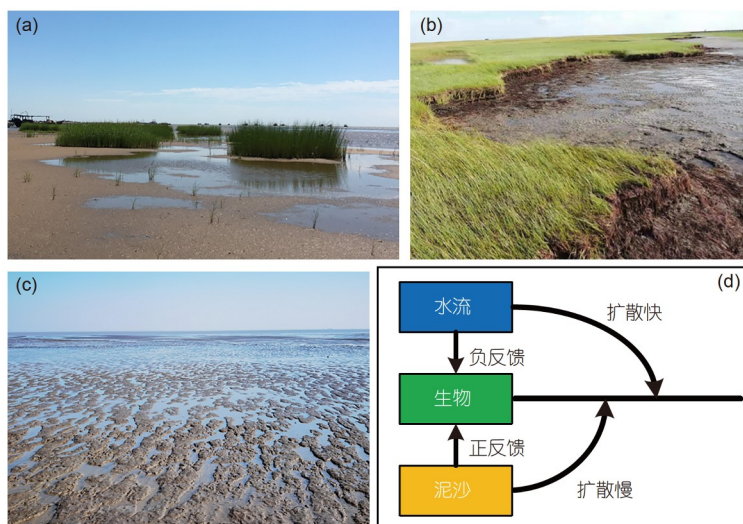


图5 (网络版彩色)自组织过程驱动下的不同潮滩地貌形态。(a) 潮滩盐沼团簇, 拍摄于黄河口北岸; (b) 潮滩盐沼前缘陡坎, 拍摄于长江口崇明东滩; (c) 潮滩底栖微藻斑图, 拍摄于长江口崇明东滩; (d) 潮滩生物斑图自组织过程机制

Figure 5 (Color online) Tidal flat geomorphologies driven by self-organization processes. (a) Saltmarsh patch, photoed on the north bank of the Yellow River Estuary; (b) saltmarsh cliff, photoed on the Chongming Dongtan, Yangtze River Estuary; (c) microalgae pattern, photoed on the Chongming Dongtan, Yangtze River Estuary; (d) self-organization process of biological patterns in tidal flats

相互作用的结果^[50]。小的盐沼团簇在自身缓流作用下, 团簇内部淤高, 淹水时间缩短, 土壤通气性增加, 盐度降低, 从而改善了植被生长条件, 因此盐沼团簇与盐沼自身生长所需的物理环境之间形成了正反馈; 而在团簇外部边缘, 团簇的扰动使得边缘处流速增加, 侵蚀加剧, 阻碍了盐沼植被的横向扩散, 从而形成了负反馈。

对于泥沙供给量较少、波浪作用较强的侵蚀型潮滩, 盐沼前缘易出现侵蚀陡坎(图5(b))。早期一些研究者认为, 侵蚀陡坎的形成是海平面上升、河口航道位置变化或者航运量增加等外部扰动的结果^[18,51,52]。还有一些研究认为, 侵蚀陡坎是盐沼的固有特征, 一旦盐沼发育充分, 植被边缘带与相邻光滩区的高程差导致沉积速率不同, 长此以往, 盐沼前缘将会不可避免地发生侵蚀^[53,54]。后期结合遥感历史数据与数值模型发现, 侵蚀陡坎的形成是盐沼自身对水沙动力过程的调节与外部扰动共同作用的结果^[43]。潮流强度自海向陆减弱使得滩面向陆一侧沉积较强, 而向海一侧侵蚀较强, 盐沼发育初期, 植被生长与泥沙之间的正向反馈使得向陆一侧盐沼湿地快速发育, 滩面抬升, 而向海一侧物理胁迫抑制了植被的生长, 正反馈作用下盐沼前缘植被被边缘带与光滩带高程差逐渐增加; 边缘带对盐沼植被死亡或泥沙侵蚀等扰动非常敏感, 前缘波浪作用集中, 可引

发植被的局部塌陷, 进而导致裸露沉积物的严重侵蚀, 形成侵蚀陡坎^[55]; 侵蚀陡坎一旦形成将很难恢复, 植被崩塌和沉积物侵蚀的级联作用会使得盐沼前缘持续蚀退, 只有当陡坎处有新的植被大面积生长时, 前缘蚀退才会停止。

基于上述过程, van de Koppel等人^[43]提出了描述盐沼前缘陡坎形成与演化的自组织过程一维模型, 模型描述沉积高度与盐沼植物生物量沿潮流引起的剪切应力自海向陆梯度变化。其中, 泥沙净沉积高度变化由潮流和波浪作用下的沉积与侵蚀平衡决定, 盐沼植物生物量变化受生长、自然死亡以及波浪破坏的影响:

$$\frac{\partial S_x}{\partial t} = I_{\max} \left(1 - \frac{S_x}{K_s} \right) - e_{\max} \frac{a}{a + P_x} \tau(x) S_x - d_s \frac{b}{b + P_x} \frac{\partial S_x}{\partial x} S_x, \quad (4a)$$

$$\frac{\partial P_x}{\partial t} = r \left(1 - \frac{P_x}{K_p} \right) \frac{S_x}{c + S_x} P_x - d_p P_x - d_p \frac{\partial S_x}{\partial x} P_x. \quad (4b)$$

式(4a)中, S_x 为沉积高度沿自海向陆 x 方向的梯度变化。等号右侧第1项代表泥沙沉积, 在 $S_x = 0$ 处沉积率为最大值 $I_{\max}$, 在 $S_x = K_s$ 处为最小值0, K_s 为最大沉积高度。第2项代表潮流引起的泥沙侵蚀, 侵蚀率在植物密度较低时为最大值 $e_{\max}$ 并随着植物密度的增加而减小, 由常数

a 决定, $\tau(x)$ 为水流引起的底部剪切应力, 在盐沼向海一侧边缘为最大值1, 在向陆一侧边缘为最小值0. 第3项代表波浪引起的泥沙侵蚀, 波浪侵蚀受到沉积坡度 $\partial S/\partial x$ 和系数 d_s 的影响. 此外, 与潮流引起的侵蚀相同, 波浪侵蚀也随植物密度的增加而减小, 由常数 b 决定. 式(4b)中, P_x 为盐沼植物生物量沿自海向陆 x 方向的梯度变化. 等号右侧第1项代表植物生长, 由逻辑斯蒂方程表示, r 为内在生长率, K_p 为环境容纳量, 此外植物生长还受到沉积高度的影响, 由参数 c 决定. 等号右侧第2项代表植物自然凋落死亡, d 为死亡率. 等号右侧第3项代表波浪破坏导致的植物死亡, 受沉积坡度 $\partial S/\partial x$ 的影响, 坡度越大, 死亡率越大, d_p 为转换常数.

模型准确地描述了盐沼前缘陡坎的形成与发育过程, 并发现陡坎形成的关键过程在于波浪对盐沼植物的侵蚀破坏随着沉积坡度的增加而增加. 除了盐沼与泥沙沉积内部的相互作用外, 陡坎能否形成也受到外界物理扰动的影响, 当来沙量不足或波浪作用过强时, 盐沼难以形成沉积坡度, 陡坎无法发育. 只有当来沙量充足且波浪作用处于中等强度时, 自然沉积坡度与盐沼自组织反馈下前缘陡坎发育.

3.2 底栖微藻自组织驱动下的地貌形态特征

潮流作用下, 光滩上会出现底栖微藻覆盖的高丘和积水洼地交替出现的椭圆形斑图(图5(c)). 对黄河口、长江口以及荷兰西斯海尔德河口潮滩斑图的野外监测发现, 高丘上的底栖微藻生物量、侵蚀阈值 ($50\sim 70\ \mu\text{g/g}$ 、 $25\sim 32\ \text{kPa}$) 明显高于洼地 ($18\sim 25\ \mu\text{g/g}$ 、 $5\sim 10\ \text{kPa}$)^[56,57]. 研究认为, 这些斑图是落潮时底栖微藻生长、泥沙动力以及水动力过程之间在不同尺度上反馈引起的空间自组织行为^[56]. 底栖微藻生长分泌EPS, 增加泥沙颗粒间的凝聚力并减小泥沙表层摩擦力, 从而减弱水流的侵蚀作用, 促进局部淤泥质泥沙的沉积^[58]. 同时, 淤泥质泥沙因富集营养物质, 对底栖微藻的生长也有促进作用^[59], 因此底栖微藻和淤泥质泥沙在局部小尺度上相互促进形成高丘. 落潮时高丘上的潮水会流向周围较凹的地方, 形成积水, 溶解了表层EPS, 使得这一位置的底栖微藻和泥沙更易被侵蚀, 逐渐形成积水洼地. 野外采样发现, 底栖微藻与泥沙、水动力间的空间自组织行为可增加潮滩初级生产力和泥沙淤积, 增强生态系统稳定性, 对生态系统功能具有重要意义^[57].

Weerman等人^[56]重点关注局部尺度上底栖微藻、

泥沙、水动力间的相互作用和扩散过程, 研发了潮滩底栖微藻斑图自组织模型. Zhang等人^[57]在此基础上发展了二维模型:

$$\frac{\partial D}{\partial t} = r\left(1 - \frac{D}{k}\right)D - EC\frac{W}{W+q}D, \quad (5a)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = S_{\text{in}} - S[E(1-D) + E_{\text{min}}] + A\nabla^2 S, \quad (5b)$$

$$\frac{\partial W}{\partial t} = W_{\text{in}} - F(W-S) + \nabla[K(W)(W-S)\nabla W]. \quad (5c)$$

式(5a)中, D 代表底栖微藻生物量. 方程式等号右边第1项描述底栖微藻的逻辑斯蒂生长过程, 其中, r 代表底栖微藻生长率, k 代表底栖微藻的环境容纳量. 等号右边第二项描述底栖微藻的死亡过程, 其中, E 代表当滩涂上底栖微藻生物量为零时, 泥沙的最大侵蚀率, C 代表将泥沙侵蚀转化为底栖微藻死亡的常数, W 代表水位, q 代表底栖微藻死亡量达到最大值一半时的水位高度. 式(5b)中, S 代表泥沙的沉积高度. 方程式等号右边第1项 S_{in} 描述泥沙在滩涂上的沉积速率; 等号右边第2项描述泥沙的侵蚀过程, 其中, E_{min} 代表泥沙的最小侵蚀率. 等号右边第3项描述由重力作用引起的泥沙从高丘向洼地的扩散过程, 其中, A 代表泥沙扩散系数, $\nabla^2 S$ 描述泥沙的扩散. 式(5c)中, W 代表水位. 方程式等号右边第1项 W_{in} 代表退潮后滩涂上的余水; 等号右边第二项描述排水过程, F 代表排水率; 等号右边第三项描述水位坡降引起的水在滩涂上的流动过程, 其中, ∇W 描述水位梯度引起的水流动, $K(W)$ 代表水深较浅处由渗透引起的水位减少.

模型准确模拟了滩涂上底栖微藻生长、泥沙过程与水流再分配过程交互作用下形成的空间规则的椭圆形斑图景观(图6). 此外, 与盐沼区不同的是, 光滩上底栖微藻自组织形成的斑图多呈现季节性变化, 一般在春季形成, 夏季消失, 如此循环往复. 野外监测认为, 底栖微藻斑图的消失是温度变化与底栖动物活动引起的^[60]. 春季滩面上温度较低, 底栖动物较少, 适宜底栖微藻生长, 自组织作用下斑图逐渐形成; 随着温度升高, 底栖动物生物量逐渐增加, 通过直接摄食或间接生物扰动的形式消耗底栖微藻, 加之高温胁迫不利于底栖微藻生长, 底栖微藻与泥沙、水动力间的自组织过程被打破, 斑图逐渐消失^[6].

4 结论与展望

盐沼植被、底栖微藻一方面通过缓流、消浪、固

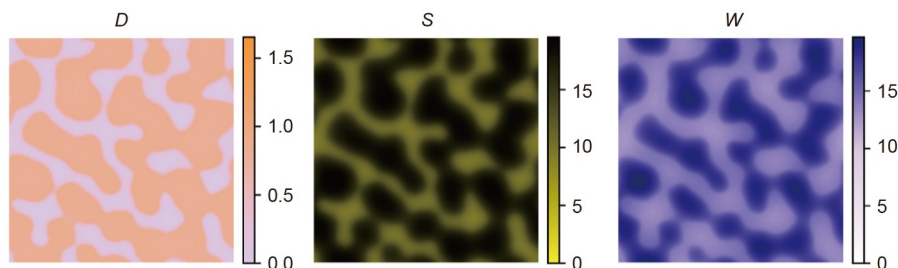


图6 潮滩底栖微藻空间自组织斑图模拟结果^[57]. D 代表底栖微藻生物量(g/m^2); S 代表泥沙沉积高度(cm); W 代表水位(cm)

Figure 6 Simulated spatial pattern of microalgae in tidal flats^[57]. D represents diatom biomass (g/m^2); S represents sediment elevation (cm); W represents water level (cm)

沙等方式改变着潮滩水动力、泥沙运动等物理过程,另一方面物理条件的改变又会影响盐沼植被和底栖微藻的生长、发育,生物-物理交互作用决定潮滩系统稳态与演化方向.此外,潮滩生物与周围物理环境的自组织过程可形成规则的生物地貌景观,对维持潮滩系统生产力、稳定泥沙具有积极作用.通过概化动力学模型分别对盐沼植被-泥沙反馈时间累积驱动下的动力学过程和底栖微藻-泥沙反馈时间累积驱动下的动力学过程分析发现,二者既有共性又有差异.其中,共性表现在:生物-物理反馈驱动下,随着底部剪切应力增强,盐沼植被-泥沙系统和底栖微藻-泥沙系统均存在稳态突变特性,系统稳态由高生物量、高泥沙淤积量的状态突变为低生物量、低泥沙淤积量的状态.差异表现在:盐沼植被-泥沙系统双稳态的存在范围更广,系统具有更大的迟滞效应,说明当盐沼系统受损后,很难自发恢复到原始状态,修复难度更大.

对潮滩生物-物理互馈过程的研究已取得了一定的进展,但潮滩系统所处海岸环境以及生物过程的时空复杂性,仍有许多问题亟须进一步深入.

(1) 加强对潮滩系统层面的连续性现场观测.现有对潮滩生物-物理互馈系统层面的研究仍以理论分析为主,仅有少数研究通过遥感影像解译或野外采样分

析证实了系统双稳态特性及扰动作用下稳态的突变性.未来需加强对潮滩水动力、泥沙来源、环境变化等外界扰动指标,以及生物量、泥沙沉积状况等可表征系统状态指标的中长期时间尺度持续性观测,为现有理论分析结果提供更多现实依据.

(2) 深化生物种间相互作用对潮滩生物-物理互馈过程的调节.现有对潮滩生物-物理互馈过程的研究仍以单一生物为主,如盐沼植被、底栖微藻、底栖动物等,但物种之间其实具有复杂的种间相互作用过程,如底栖动物摄食底栖微藻和盐沼植被、盐沼-光滩交汇区盐沼植被与底栖微藻之间可能存在种间互惠或竞争.生物种间作用如何调节生物-物理反馈过程,是否会增强潮滩系统稳定性,这一问题仍需要突破.

(3) 发展潮滩生物地貌系统稳态突变的量化模拟.生物、水沙动力与地貌的交互作用可使外界扰动下的潮滩系统发生突变转换,现有研究仍停留在通过概化动力学模型进行定性分析的层面,对外界扰动下潮滩系统的突变阈值量化模拟能力十分不足.在加深潮滩系统生物-物理过程相互作用机理认识的基础上,须将现有的生物-物理反馈过程纳入潮滩地貌演化模型,提高对潮滩地貌演化及系统稳态转换的预测能力.

参考文献

- Ren M E, Zhang R S, Yang J H. Sedimentation on tidal mud flat in Wanggang area, Jiangsu Province, China (in Chinese). Mar Sci Bull, 1984, 1: 40–54 [任美镔, 张忍顺, 杨巨海. 江苏王港地区淤泥质潮滩的沉积作用. 海洋通报, 1984, 1: 40–54]
- Zhou Y X, Tian B, Huang Y, et al. Degradation of coastal wetland ecosystem in China: Drivers, impacts, and strategies (in Chinese). Bull Chin Acad Sci, 2016, 31: 1157–1166 [周云轩, 田波, 黄颖, 等. 我国海岸带湿地生态系统退化成因及其对策. 中国科学院院刊, 2016, 31: 1157–1166]
- Gu D Q, Zhao X T, Xia D X. A systemic analysis of the environmental pressure factors to the degradation of coastal wetlands in China (in Chinese). Acta Oceanol Sin, 2003, 1: 78–85 [谷东起, 赵晓涛, 夏东兴. 中国海岸湿地退化压力因素的综合分析. 海洋学报, 2003, 1: 78–85]
- Cui B S, Xie T, Wang Q, et al. Impact of large-scale reclamation on coastal wetlands and implications for ecological restoration, compensation, and sustainable exploitation framework (in Chinese). Bull Chin Acad Sci, 2017, 32: 418–425 [崔保山, 谢湉, 王青, 等. 大规模围填海对滨海湿地的影

- 响与对策. 中国科学院院刊, 2017, 32: 418–425]
- 5 Murray N J, Phinn S R, DeWitt M, et al. The global distribution and trajectory of tidal flats. *Nature*, 2019, 565: 222–225
- 6 Zhang H, Sun T, Cao H, et al. Movement of mud snails affects population dynamics, primary production and landscape heterogeneity in tidal flat ecosystems. *Landsc Ecol*, 2021, 36: 3493–3506
- 7 Wei H F, Chen Y J, Xia N, et al. Research progress in ecological restoration of degraded tidal flat (in Chinese). *Wetl Sci Manag*, 2018, 14: 70–73 [魏海峰, 陈怡锦, 夏宁, 等. 退化滩涂生态修复研究进展. 湿地科学与管理, 2018, 14: 70–73]
- 8 Hu Z J, Ma Q, Cao H B, et al. A trial study on revegetation of the native *Scirpus mariqueter* population in the coastal wetlands of the Yangtze Estuary (in Chinese). *Ecol Sci*, 2016, 35: 1–7 [胡忠健, 马强, 曹浩冰, 等. 长江口滨海湿地原生海三棱藨草种群恢复的实验研究. 生态科学, 2016, 35: 1–7]
- 9 Cao H, Zhu Z, Balke T, et al. Effects of sediment disturbance regimes on *Spartina* seedling establishment: Implications for salt marsh creation and restoration. *Limnol Oceanogr*, 2018, 63: 647–659
- 10 Bouma T J, van Belzen J, Balke T, et al. Identifying knowledge gaps hampering application of intertidal habitats in coastal protection: Opportunities & steps to take. *Coast Eng*, 2014, 87: 147–157
- 11 Chen H Q, Zhang H B. Ecological restoration in Yancheng coastal wetlands (in Chinese). *Trans Oceanol Limnol*, 2016, (4): 43–49 [陈洪全, 张华兵. 江苏盐城沿海滩涂湿地生态修复研究. 海洋湖沼通报, 2016, (4): 43–49]
- 12 Zhou Z, Chen L, Lin W B, et al. Advances in biogeomorphology of tidal flat-saltmarsh systems (in Chinese). *Adv Water Sci*, 2021, 32: 470–484 [周曾, 陈雷, 林伟波, 等. 盐沼滩涂生物动力地貌演变研究进展. 水科学进展, 2021, 32: 470–484]
- 13 Gong Z, Chen X D, Zhou Z, et al. The roles of biological factors in coastal sediment transport: A review (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2021, 66: 53–62 [龚政, 陈欣迪, 周曾, 等. 生物作用对海岸带泥沙运动的影响. 科学通报, 2021, 66: 53–62]
- 14 Schuerch M, Spencer T, Temmerman S, et al. Future response of global coastal wetlands to sea-level rise. *Nature*, 2018, 561: 231–234
- 15 Temmerman S, Kirwan M L. Building land with a rising sea. *Science*, 2015, 349: 588–589
- 16 Zhan L C, Ma F Y, Chen J S, et al. Relationship between water salinity and vegetation distribution in the Tiaozini reclamation area (in Chinese). *Adv Water Sci*, 2021, 32: 127–138 [詹泸成, 马芬艳, 陈建生, 等. 条子泥围垦区水盐特征与植被分布的关系. 水科学进展, 2021, 32: 127–138]
- 17 Levine J M, Brewer J S, Bertness M D. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *J Ecol*, 1998, 86: 285–292
- 18 Shi B W, Yang S L, Luo X X, et al. A wave attenuation over the transitional zone of mudflat and salt marsh—A case study in the eastern Chongming on the Changjiang Delta (in Chinese). *Acta Oceanol Sin*, 2010, 32: 174–178 [史本伟, 杨世伦, 罗向欣, 等. 淤泥质光滩-盐沼过渡带波浪衰减的观测研究——以长江口崇明东滩为例. 海洋学报, 2010, 32: 174–178]
- 19 Shi Z, Yang S L, Miao X. Coastal saltmarsh sediment processes: A field experimental study (in Chinese). *J Sediment Res*, 1998, 4: 30–37 [时钟, 杨世伦, 缪莘. 海岸盐沼泥沙过程现场实验研究. 泥沙研究, 1998, 4: 30–37]
- 20 Ji X Q, He Q, Liu H, et al. Preliminary study on hydrodynamics and sediment processes in Chongming Dongtan (in Chinese). *J Sediment Res*, 2010, 1: 46–57 [吉晓强, 何青, 刘红, 等. 崇明东滩水文泥沙过程分析. 泥沙研究, 2010, 1: 46–57]
- 21 Wang C, Wang Q, Meire D, et al. Biogeomorphic feedback between plant growth and flooding causes alternative stable states in an experimental floodplain. *Adv Water Resour*, 2016, 93: 223–235
- 22 Kirwan M L, Murray A B. A coupled geomorphic and ecological model of tidal marsh evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 6118–6122
- 23 Kirwan M L, Temmerman S, Skeehean E E, et al. Overestimation of marsh vulnerability to sea level rise. *Nat Clim Chang*, 2016, 6: 253–260
- 24 Carter N. A comparative study of the algal flora of two salt-marshes. Part I. *J Ecol*, 1932, 20: 34–370
- 25 Riethmüller R, Heineke M, Kühl H, et al. Chlorophyll a concentration as an index of sediment surface stabilisation by microphytobenthos? *Cont Shelf Res*, 2000, 20: 1351–1372
- 26 Decho A W. Microbial biofilms in intertidal systems: An overview. *Cont Shelf Res*, 2000, 20: 10–11
- 27 Widdows J, Blauw A, Heip C, et al. Role of physical and biological processes in sediment dynamics of a tidal flat in westerschelde estuary, SW Netherlands. *Mar Ecol Prog Ser*, 2004, 274: 41–56
- 28 Le Hir P, Monbet Y, Orvain F. Sediment erodability in sediment transport modelling: Can we account for biota effects? *Cont Shelf Res*, 2007, 27: 1116–1142
- 29 Mariotti G, Fagherazzi S. Modeling the effect of tides and waves on benthic biofilms. *J Geophys Res-Biogeosci*, 2014, 117: G04010
- 30 Chen X D, Zhang C K, Paterson D M, et al. Hindered erosion: The biological mediation of noncohesive sediment behavior. *Water Resour Res*, 2017, 53: 4787–4801
- 31 Paterson D M. Biological mediation of sediment erodibility: Ecology and physical dynamics. In: *Cohesive Sediments: 4th Nearshore and Estuarine Cohesive Sediment Transport Conference*, 1997. 215–229
- 32 Fang H W, Zhao H M, He G J, et al. Experiment of particles' morphology variation after biofilm growth on sediment (in Chinese). *J Hydraul Eng*, 2011, 42: 30–35 [方红卫, 赵慧明, 何国建, 等. 泥沙颗粒生长生物膜前后表面变化的试验研究. 水利学报, 2011, 42: 30–35]
- 33 Lumborg U, Andersen T J, Pejrup M. The effect of *hydrobia ulvae* and microphytobenthos on cohesive sediment dynamics on an intertidal mudflat

- described by means of numerical modelling. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2006, 68: 208–220
- 34 Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, 413: 591–596
 - 35 Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends Ecol Evol*, 2003, 18: 648–656
 - 36 Cao H, Zhu Z, Belzen J V, et al. Salt marsh establishment in poorly consolidated muddy systems: Effects of surface drainage, elevation, and plant age. *Ecosphere*, 2021, 12: e03755
 - 37 Lei Y D, Yan H Y, Zhong C Y, et al. Regime shift recorded by sediments from the Futian mangrove ecosystem in the Shenzhen Bay (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2020, 40: 8539–8548 [雷远达, 燕鸿宇, 钟彩英, 等. 沉积物记录揭示的深圳湾红树林生态系统稳态转变. *生态学报*, 2020, 40: 8539–8548]
 - 38 He Q. Biotic interactions and ecosystem dynamics under global change: From theory to application (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45: 1075–1093 [贺强. 生物互动与全球变化下的生态系统动态: 从理论到应用. *植物生态学报*, 2021, 45: 1075–1093]
 - 39 Wang Y P, Gao S, Zhang R S. Geomorphic dynamic response of salt marsh tidal channel system (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 1998, 43: 2315–2320 [汪亚平, 高抒, 张忍顺. 论盐沼-潮沟系统的地貌动力响应. *科学通报*, 1998, 43: 2315–2320]
 - 40 Hu Z, van Belzen J, van der Wal D, et al. Windows of opportunity for salt marsh vegetation establishment on bare tidal flats: The importance of temporal and spatial variability in hydrodynamic forcing. *J Geophys Res Biogeosci*, 2015, 120: 1450–1469
 - 41 Ge Z M, Wang H, Cao H B, et al. Responses of eastern Chinese coastal salt marshes to sea-level rise combined with vegetative and sedimentary processes. *Sci Rep*, 2016, 6: 28466
 - 42 Cao H B, Ge Z M, Zhu Z C, et al. The expansion pattern of saltmarshes at Chongming Dongtan and its underlying mechanism (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2014, 34: 3943–3952 [曹浩冰, 葛振鸣, 祝振昌, 等. 崇明东滩盐沼植被扩散格局及其形成机制. *生态学报*, 2014, 34: 3943–3952]
 - 43 van de Koppel J, van der Wal D, Bakker J P, et al. Self-organization and vegetation collapse in salt marsh ecosystems. *Am Natist*, 2005, 165: E1–E12
 - 44 Wang C, Smolders S, Callaghan D P, et al. Identifying hydro-geomorphological conditions for state shifts from bare tidal flats to vegetated tidal marshes. *Remote Sens*, 2020, 12: 2316–2337
 - 45 van de Koppel J, Herman P M J, Thoolen P, et al. Do alternate stable states occur in natural ecosystems? Evidence from a tidal flat. *Ecology*, 2001, 82: 3449–3461
 - 46 Turing A. The chemical basis of morphogenesis. *Bull Math Biol*, 1990, 52: 153–197
 - 47 Rietkerk M, van de Koppel J. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23: 169–175
 - 48 Ge Z P, Liu Q X. More than the sum of its parts: Self-organized patterns and emergent properties of ecosystems (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2020, 28: 1431–1443 [葛振鹏, 刘权兴. 整体大于部分之和: 生态自组织斑图及其涌现属性. *生物多样性*, 2020, 28: 1431–1443]
 - 49 Dai W Q, Li H, Gong Z, et al. Self-organization of salt marsh patches on mudflats: Field evidence using the UAV technique. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2021, 262: 107608
 - 50 Van Wesenbeeck B K, Van De Koppel J, Herman P M J, et al. Does scale-dependent feedback explain spatial complexity in salt-marsh ecosystems? *Oikos*, 2008, 117: 152–159
 - 51 Gray A J. The ecology of Morecambe Bay. V. The salt marshes of Morecambe Bay. *J Appl Ecol*, 1972, 9: 207–220
 - 52 Allen J R L. Evolution of salt-marsh cliffs in muddy and sandy systems: A qualitative comparison of British west-coast estuaries. *Earth Surf Process Landf*, 1989, 14: 85–92
 - 53 Yapp R H, Johns D, Jones O T. The salt marshes of the Dovey estuary. Part II. The salt marshes. *J Ecol*, 1917, 5: 65–103
 - 54 Dijkema K S. Geography of salt marshes in Europe. *Z Geomorphol*, 1987, 31: 489–499
 - 55 Cao H, Zhu Z, Herman P M J, et al. Plant traits determining biogeomorphic landscape dynamics: A study on clonal expansion strategies driving cliff formation at marsh edges. *Limnol Oceanogr*, 2021, 66: 3754–3767
 - 56 Weerman E J, van de Koppel J, Eppinga M B, et al. Spatial self-organization on intertidal mudflats through biophysical stress divergence. *Am Natist*, 2010, 176: E15–E32
 - 57 Zhang H Y, Sun T, Yang W. Short-term environmental flow assessment of a functional estuarine tidal flat ecosystem: A nonlinear ecological response to flow alteration. *Water Resour Res*, 2020, 56: e2020WR027084
 - 58 Shi B, Wang Y P, Wang L H, et al. Great differences in the critical erosion threshold between surface and subsurface sediments: A field investigation of an intertidal mudflat, Jiangsu, China. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2018, 206: 76–86
 - 59 Chen Y S. Experiment on biofilm growth of cohesive sediment and effect on adsorption or desorption (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Tsinghua University, 2017 [陈益山. 细颗粒泥沙生物膜生长及对吸附与解吸影响的实验研究. 博士学位论文. 北京: 清华大学, 2017]
 - 60 Weerman E J, Herman P M J, Van De Koppel J. Top-down control inhibits spatial self-organization of a patterned landscape. *Ecology*, 2011, 92: 487–495

Summary for “潮滩生物-物理互馈机制与系统稳态效应研究进展”

Advances in biophysical feedbacks and the resulting stable states in tidal flat systems

Heyue Zhang^{1,2}, Yi Zhou¹, Tao Sun^{2*}, Haobing Cao¹ & Zeng Zhou^{1,3}¹ State Key Laboratory of Hydrology-Water Resources and Hydraulic Engineering, Hohai University, Nanjing 210098, China;² School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;³ Jiangsu Key Laboratory of Coast Ocean Resources Development and Environment Security, Hohai University, Nanjing 210098, China* Corresponding author, E-mail: suntao@bnu.edu.cn

As an integral part of the coastal wetland system, tidal flats play an important role in maintaining the health of coastal ecosystems, resisting natural coastal disasters, and blue carbon sequestration. Tidal flats can provide suitable habitats for a variety of organisms; simultaneously, such organisms mediate hydrodynamic and sediment processes, hence affecting the geomorphic evolution and stability of tidal flat systems. In recent years, tidal flat systems have faced the comprehensive impacts of rapid human activities, frequent storm surges, and reduced sediment availabilities, which have aggravated tidal flat erosion. Severe erosion is accompanied by a critical biomass loss, especially under complex biological-physical interactions. Tidal flat degradation is often amplified, threatening the stability of tidal flat systems. The ultimate goal of ecological protection and restoration of tidal flat systems is to establish a self-sustaining method with less artificial assistance. To date, only a few ecological restoration projects in China have considered the integration of biological and physical processes in tidal flats. The most important reason is the lack of understanding of the basic laws of natural construction and operation of the systems. Therefore, understanding and giving way to the self-organization process driven by the biophysical interactions in tidal flat systems have become an important scientific and technical necessity in the ecological protection and restoration of tidal flats. First, we summarized the biophysical effects of salt marsh vegetation and benthic microalgae on the hydrodynamic and sediment movement process of tidal flats. Salt marsh plants and benthic microalgae change the hydrodynamic and sediment processes through wave dissipation and sediment stabilization. Conversely, the changing physical conditions affect the growth and development of salt marsh and benthic microalgae. Second, we qualitatively analyzed the bistability and catastrophic shift of a tidal flat system driven by the salt marsh-sediment and benthic microalgae-sediment feedback, both containing some similarities and differences. Specifically, driven by biophysical feedbacks, both the salt marsh- and benthic microalgae-sediment systems have alternative stable states; with the increased bottom shear stress, both systems shift from a state characterized by high biomass and sediment deposition to that with low biomass and sediment deposition; the bistable range of the salt marsh-sediment system is wider, and the system has a greater hysteresis, indicating that once degraded, it is more difficult for the salt marsh system to be restored to its original state. Third, we discussed the self-organized bio-geomorphic characteristics. The scale-dependent feedback between organisms and physical environments results in spatial patterns. The self-organized patterns have been widely found in a tidal flat ecosystem, for example, circular salt marsh clusters, salt marsh cliffs, and patterned mudflats characterized by the microalgae-covered hummocks alternating with water-filled hollows. Self-organized patterns can improve the primary productivity and sediment deposition of tidal flats, thereby enhancing the stability of ecosystems, which is of great significance for the ecosystem function of tidal flats. Finally, this paper proposed the critical scientific problems that still need to be solved in the future, such as the continuous field observation at the system level, the regulation of biological interspecific interactions under physical conditions, and the quantitative simulation of catastrophic shift thresholds in the tidal flat bio-geomorphic system.

tidal flat, salt marsh, benthic microalgae, bio-physical effects, geomorphic evolution, stable statedoi: [10.1360/TB-2022-0475](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0475)