



退化湿地近自然恢复的“生态杠杆”理论

崔丽娟^{1,2*}, 王汝苗^{1,2}, 徐驰³, 李晶^{1,2}, 贺强⁴, 张曼胤^{1,2}, 李伟^{1,2}, 崔保山⁵, 白军红⁵, 刘晨曦^{1,2}

1. 湿地环境保护与生态修复全国重点实验室, 湿地生态功能与恢复北京市重点实验室, 中国林业科学研究院湿地研究所, 北京 100091

2. 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所, 北京 100091

3. 南京大学生命科学学院, 南京 210023

4. 复旦大学生命科学学院, 上海 200438

5. 北京师范大学环境学院, 北京 100875

* 联系人, E-mail: wetlands108@126.com

收稿日期: 2024-12-23; 接受日期: 2025-02-25; 网络版发表日期: 2025-04-03

国家重点研发计划(批准号: 2022YFF1301000)资助

摘要 针对受损湿地困于退化稳态难以实现近自然恢复的挑战, 本文针对“生态杠杆”理论框架及其应用进行探讨. 本文首先阐述稳态转换理论和自组织理论等描述生态系统稳态转换过程的相关动力学机理, 以及自组织和反馈机制是激活生态系统自我修复的一般性驱动机制. 在此基础上整合相关理论与实证研究进展, 通过综合与拓展提出湿地生态修复的“生态杠杆”理论, 即通过首先建立小面积的湿地单元, 进而利用生物种群增长、空间扩散、营养级联、生物地貌反馈等核心生态过程, 实现整体生态系统的全面恢复. 该理论基于湿地生态系统的动力学特征与动态规律, 整合生态系统复杂性理论, 聚焦恢复支点的识别、自组织过程的激活以及恢复的机会窗口, 为退化湿地近自然恢复提供经济高效的新视角和方法论.

关键词 湿地恢复, 生态杠杆, 稳态转换, 空间自组织

湿地是全球三大生态系统之一, 虽然仅占全球陆地面积的6%, 但在涵养水源、调节气候、维持生物多样性等方面所提供的生态系统服务价值远超其他陆地生态系统^[1]. 随着经济社会发展, 人类的自然资源利用需求日益增长, 对湿地的破坏也随之加剧. 自工业革命以来, 全球天然湿地面积减少了340万平方公里, 净损失为21%^[2]. 20世纪以来, 全球人口快速增长, 农业和林业生产迅速扩张挤占湿地, 主要集中在欧洲、北美和东亚地区^[2], 导致水资源匮乏, 候鸟栖息地丧失、碳

汇功能减弱^[3,4]. 我国改革开放后的经济发展也导致湿地的大幅萎缩, 1990~2020年间, 我国滨海滩涂湿地的面积减少了42%, 对国家生态安全造成严重威胁^[5].

为应对全球湿地退化以及生物多样性和生态系统服务的损失, 全球范围内各国均开展了湿地生态恢复行动^[6]. “联合国生态系统恢复十年”呼吁全球各国采取大规模行动恢复退化生态系统^[7], 许多国家政府和国际组织发布了湿地恢复指南, 例如《红树林恢复最佳实践指南》^[8]、《抢救性恢复方案—扭转全球淡水

引用格式: 崔丽娟, 王汝苗, 徐驰, 等. 退化湿地近自然恢复的“生态杠杆”理论. 中国科学: 生命科学, 2025, 55: 1877–1886

Cui L J, Wang R M, Xu C, et al. The “Leverage points” theory in nature-based wetland restoration (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2025, 55: 1877–1886, doi: 10.1360/SSV-2024-0295

生物多样性丧失趋势》^[9]、《基于自然的解决方案全球标准使用指南》等^[10]。尽管全世界范围内大量资金投入用于开展湿地恢复项目,然而实践中许多湿地恢复的效果不尽如人意,例如许多地区浅水湖泊富营养化的问题长期无法得到改善^[11],即使水质显著改善,湿地生物多样性的全面恢复也具有极高的难度^[12]。

许多湿地生态系统恢复工程效果欠佳的根本原因在于湿地生态系统的组成、结构和过程往往具有极高的复杂性,多种多样的生态过程(如竞争、牧食、捕食等种内种间相互作用,生物—地貌互馈作用,以及生物地球化学循环过程等)相互交织并共同决定湿地生态系统的稳定性;广泛存在的反馈机制使得湿地生态系统整体上对环境变化和干扰表现出突变、迟滞等非线性响应特征。缺乏对这些复杂系统行为及其机理的深入理解,可能导致难以实现湿地生态系统恢复工程的目标。对于湿地生态系统,多种特有生态过程能够形成反馈机制从而导致系统具有多稳态(alternative stable states)^[13~15],健康或退化稳态(在正反馈作用影响下)具有自我维持能力,对于陷入退化稳态的生态系统,简单的生态恢复措施通常难以驱动其“逃离”退化稳态陷阱,导致生态恢复失败。例如,浅水湖泊中水体浊度与水生维管束植物之间通过相互抑制形成正反馈环路,导致湖泊在特定营养条件下形成清水稳态和浊水稳态;在退化的浊水稳态中,由于强烈的光限制导致直接种植水生植物难以存活^[16]。对这些复杂系统行为及其机理的深入理解是实现湿地生态系统恢复工程目标的关键科学基础。

当前国际学界开始关注将基础生态学理论应用于生态恢复实践^[17],但总体上这些理论的适用性受限于特定修复阶段、系统和场景,并且从理论向实践的转化往往缺乏明确途径。本文通过梳理湿地生态系统的关键非线性特征,识别制约退化湿地生态系统修复的瓶颈以及其潜在的突破途径,进而提出退化湿地近自然恢复的“生态杠杆”理论框架,为湿地生态系统高效经济恢复实践提供系统性和可操作性较强的综合理论基础。

1 湿地生态系统的稳态转换与空间自组织

许多湿地生态系统具有多稳态特征,即在相同的外部环境条件下,系统的组成、结构、功能可能表现

为两种或两种以上不同的稳定状态^[18];在外部环境变化或干扰的触发作用下,湿地生态系统状态有时可能发生急剧变化转换到不同的稳态^[19],健康和退化的湿地生态系统被视为不同的稳态(图1A和B)。其简要的机理解释是:湿地生态系统作为复杂动力系统,可存在多个吸引域对应于多个系统稳态,而稳态转换则是动力系统的“分岔行为”的体现^[18]。生态系统的稳态转换可由不同的具体机制实现,常见的稳态转换类型包括:一是在外部环境条件的变化接近并到达分岔点的过程中,生态系统的吸引域逐渐变小消失,进入另外一个吸引域(称之为分岔诱导的临界转换,“B-tipping”);二是外部环境条件保持不变,但干扰事件(系统噪声)直接将生态系统推入到另一个吸引域(称之为噪声诱导的临界转换,“N-tipping”)^[20],上述稳态转换理论可以解释许多重要的湿地生态系统非线性行为^[21,22]。不同方向稳态转换临界点的差异(图1C,图中F₁, F₂分别对应于退化和恢复临界点)则可以解释湿地生态系统退化和恢复的滞后(hysteresis)行为(即实现生态恢复的营养输入需要远低于退化阈值才可能成功)。此外,稳态转换理论也有助于解释为何有些状态相似的湿地生态系统容易发生退化突变而有些则具有较强的健康维持能力(或者,相似的退化系统在相似的恢复措施下,有些容易成功恢复,有些则极难恢复),本质上由于系统的吸引域大小不同使得其生态韧性(ecological resilience)产生差异,吸引域较宽或较深的系统发生稳态转换的概率相对较低,即具有较高的生态韧性。

此外,处于胁迫(如干旱、盐分、水力冲击等)环境条件下的湿地生态系统组分往往形成具有特定秩序的空间格局。例如,滨海湿地中植被斑块大小的频度分布可能表现出幂律分布的特征,而贻贝床或附生硅藻可能表现出迷宫状或条带状等形状规则的空间格局^[23],称之为湿地生态系统的“空间自组织”现象。空间自组织秩序由生态系统内部的局部相互作用自发涌现形成,通常有助于抵御环境胁迫并提升生态系统功能^[24]。其形成机理在不同系统中也不尽相同,例如相似的规则空间格局可由“尺度依赖的反馈”(小尺度正反馈和大尺度负反馈耦合,又称为“图灵原理”)和“密度依赖的聚集”(局部高密度下的生物聚集和低密度下的分散,又称为“相分离原理”)两种截然不同的机理形成。对于湿地生态系统恢复而言,空间自组织最为重要的特性是,湿地生态系统能够自发形成规则结构并据

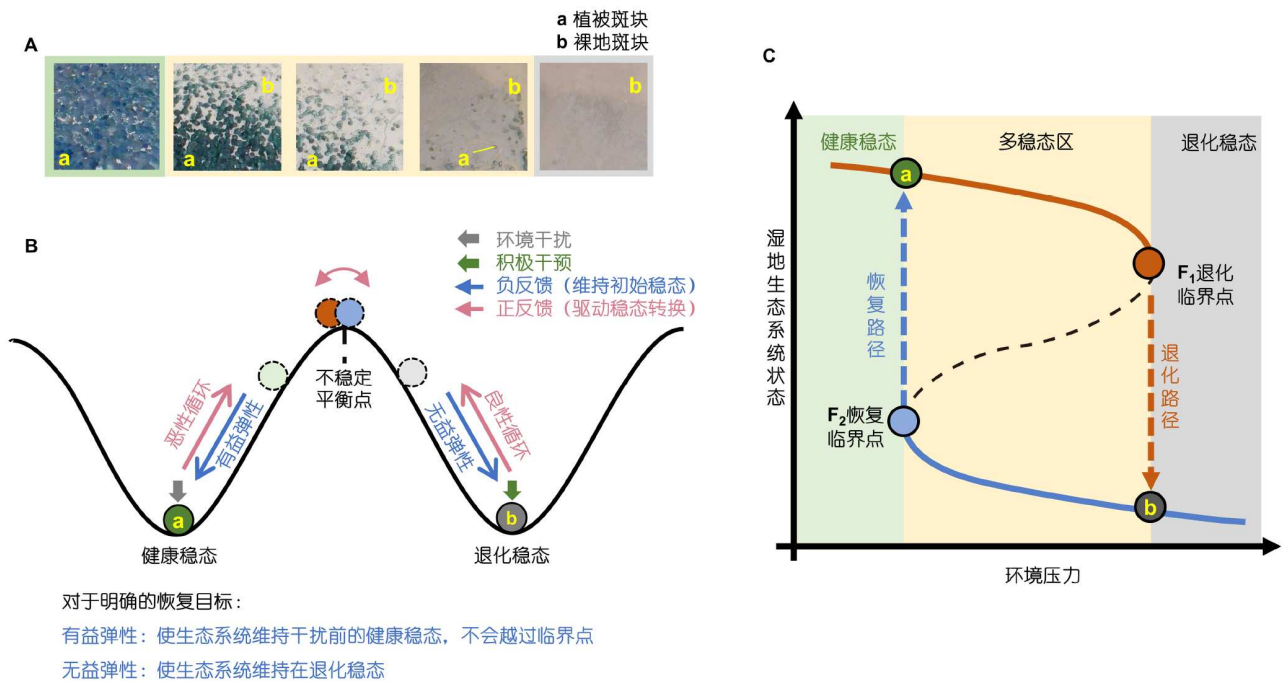


图 1 湿地生态系统的多稳态及稳态转换。A: 滨海湿地中的空间自组织现象; B: 湿地生态系统稳态转换过程杯-球模型; C: 湿地生态系统稳态转换折叠分岔模型^[13]

Figure 1 Alternative states and regime shifts of wetland ecosystem. A: Spatial self-organization in coastal wetlands; B: a ball-cup depiction of a regime shift of wetland ecosystem; C: fold bifurcation model of a regime shift of wetland ecosystem^[13]

此抵御环境胁迫, 因此, 如何触发这种自组织是生态恢复需要考虑的关键之一。

2 湿地生态系统恢复的“生态杠杆”理论

湿地近自然恢复的目标是通过最少的人工辅助干预, 依靠生态系统的自然演替过程, 使已退化的湿地生态系统恢复到与自然生态系统接近的状态, 实现恢复后生态系统结构和功能的多样性、稳定性和可持续性。在气候变化、人为活动干扰的情况下, 湿地可能发生从健康状态到退化状态的稳态转换, 例如浅水湖泊由清水态转向浊水态, 盐沼湿地土著植物被入侵物种替代, 珊瑚礁转变为海藻林。由于退化湿地自身具有抵御变化(恢复)的韧性, 传统恢复手段往往难以有效解决该瓶颈问题, 亟需经济高效的湿地恢复方法, 促使湿地生态系统实现退化稳态向健康稳态的转换。如上文所述, 处于退化稳态湿地启动恢复的关键在于打破“恶性循环”的正反馈回路, 削弱退化稳态抵抗恢复的韧性, 从而为建立“良性循环”的正反馈创造适宜条件(图1A)。对于典型折叠分岔(fold-bifurcation)产生的

多稳态, 将环境条件恢复到退化临界点(F_1)往往不足以实现退化生态系统的恢复, 只有将系统整体条件改善至恢复临界点(F_2)时, 才能转换至健康稳态, 这种系统的“滞后(hysteresis)”特征导致恢复成本高昂且缓慢。因此突破这种瓶颈的核心理念是采取积极措施直接影响系统的恢复轨迹, 降低迟滞, 使退化生态系统恢复提前(图2)^[25]。

基于该理念, 本文提出湿地生态系统恢复的“生态杠杆”理论框架。概括而言, 对陷入退化稳态的湿地施加积极干预能够触发关键的协同效应, 使得生态系统通过种内/种间促进作用、营养级联、生物-地貌反馈等相互作用形成自组织(self-organization), 放大局部的积极干预, 驱动湿地逃离退化稳态并向健康稳态转换, 最终自发形成有序健康的生态系统^[26-28]。本团队前期理论和实证研究揭示出: 生态系统通过空间自组织能够降低“正向”稳态转换的阈值, 并可能改变稳态转换途径, 提升生态系统韧性, 甚至在局部尺度上避免“负向”临界突变的发生^[29-32], 据此提出空间自组织是对于胁迫环境中受困于退化稳态生态系统实现低成本高效生态修复的关键调控途径。

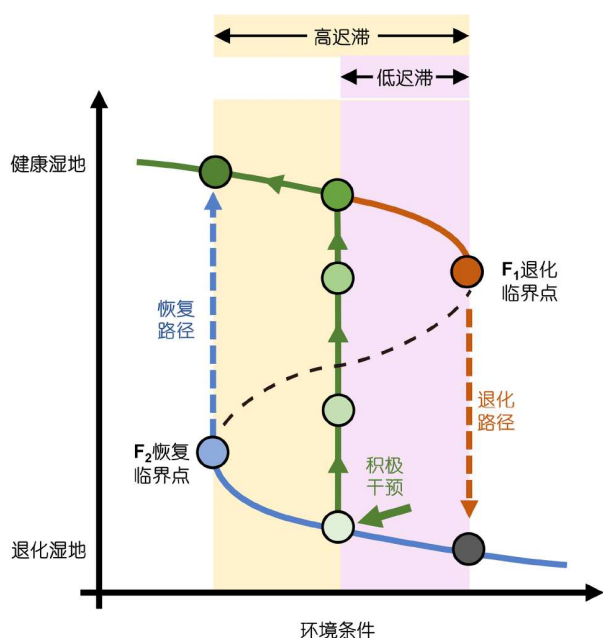


图2 积极干预使湿地生态系统恢复提前
Figure 2 Positive interventions can advance the wetland restoration

“生态杠杆”是指对特定的生态系统组分(奠基种、关键空间单元等作为“杠杆支点”),实施最小的人工干预投入,实现局部打破维持退化稳态的反馈机制,进而触发生态系统的自组织,实现湿地生态系统的整体恢复及其健康的自我维持。基于“生态杠杆”进行湿地恢复可分为两个阶段:(i)在退化湿地局部施加积极干预,构建水文和土壤条件适宜或无敌害的湿地单元,帮助土著基础物种(foundation species)克服环境胁迫瓶颈并顺利定植,这些先行恢复的湿地单元被视为后续整体恢复的“支点”;(ii)基于“恢复支点”,通过系统组分间的正反馈,如物种扩散、种间促进、营养反馈等过程,使退化湿地以生态自组织的方式实现自我恢复(图3)。

2.1 建立“恢复支点”启动湿地恢复进程

自然生态系统的正向演替往往从零星分布的先锋植物开始,在微生境尺度上,许多湿地植物可以通过邻近个体间的促进作用等驱动空间自组织,改善局部生境,从而有效抵御过度水淹、盐分胁迫和养分缺乏等不利因素,为后续植物定植提供有利的条件并逐渐形成稳定扩张的植物斑块^[33]。因此,重建湿地生态系统的关键基础是在已发生退化的湿地中建立能够通过自

组织实现自我维持和扩张的湿地单元,作为推动湿地生态系统整体恢复的“支点”。由于不同类型湿地的退化驱动因素存在差异,对于不同的退化湿地,恢复支点能否成功建立可能受到不同生物或非生物因素的限制,因此建立“恢复支点”的关键措施通常存在差异,例如:采用不同的植物布局方式、改造微生境(使得水文、水动力、基质等非生物环境条件适合基础物种存活繁殖)、消除或减弱外部干扰的不利影响(如人类活动、水质污染等干扰)、通过营养级联效应削弱“天敌”物种的牧食或捕食作用等等,其阶段性的核心目标是促进基础物种恢复局部种群并实现其自我维持。具体地,在滨海湿地植被恢复中,对于抗水力冲击能力较强的植物采用聚集状空间分布种植,能够通过植物个体间的促进作用提高存活率,而对于海三棱藨草等抗水力冲击能力较弱的植物采用独立分散种植,有利于减弱竞争并分散水力冲击在个体间的传递^[34];在滨海湿地恢复工程初期,新萌发的植物幼苗容易被植食性动物如螃蟹摄食,加强对滨海湿地水鸟保护,通过下行效应控制植食性底栖动物的数量,有利于先锋植物在恢复初期的顺利定植^[35]。对于湖泊湿地,常见的退化问题是随着外源污染加剧,湖泊从清水稳态迅速退化为浊水稳态,在进行湖泊湿地富营养化治理时,首先通过生物操纵途径,减少鱼类运动产生的沉积物再悬浮,从而使得水体浊度降低到大型沉水植物可以生长的阈值,待其在湖底形成稳定的规模后,通过光合作用为水底的微生物提供氧气,促进水体中的营养盐代谢降解,抑制藻类生长,增加水体透明度,为沉水植物的进一步生长提供条件,沉水植物和水体透明度相互促进形成良性循环^[36];同时考虑营养级联效应,通过改变捕食者(鱼类)的种类组成和多度来操纵植食性的浮游动物群落的结构,促进滤食效率高的植食性大型浮游动物,进而降低藻类生物量,提高水体透明度改善水质^[37]。

2.2 景观尺度的自组织作为“恢复杠杆”撬动湿地全面恢复

恢复支点的建立使湿地中的水分、养分资源在空间上出现不均匀分布,从而为景观尺度的自组织恢复提供必要的前提条件^[38]。在湿地环境中,先锋湿地植物的定植有助于减少水力冲击,促进沉积,增加养分,并通过根系的泌氧作用减少缺氧胁迫等;同时,湿地土

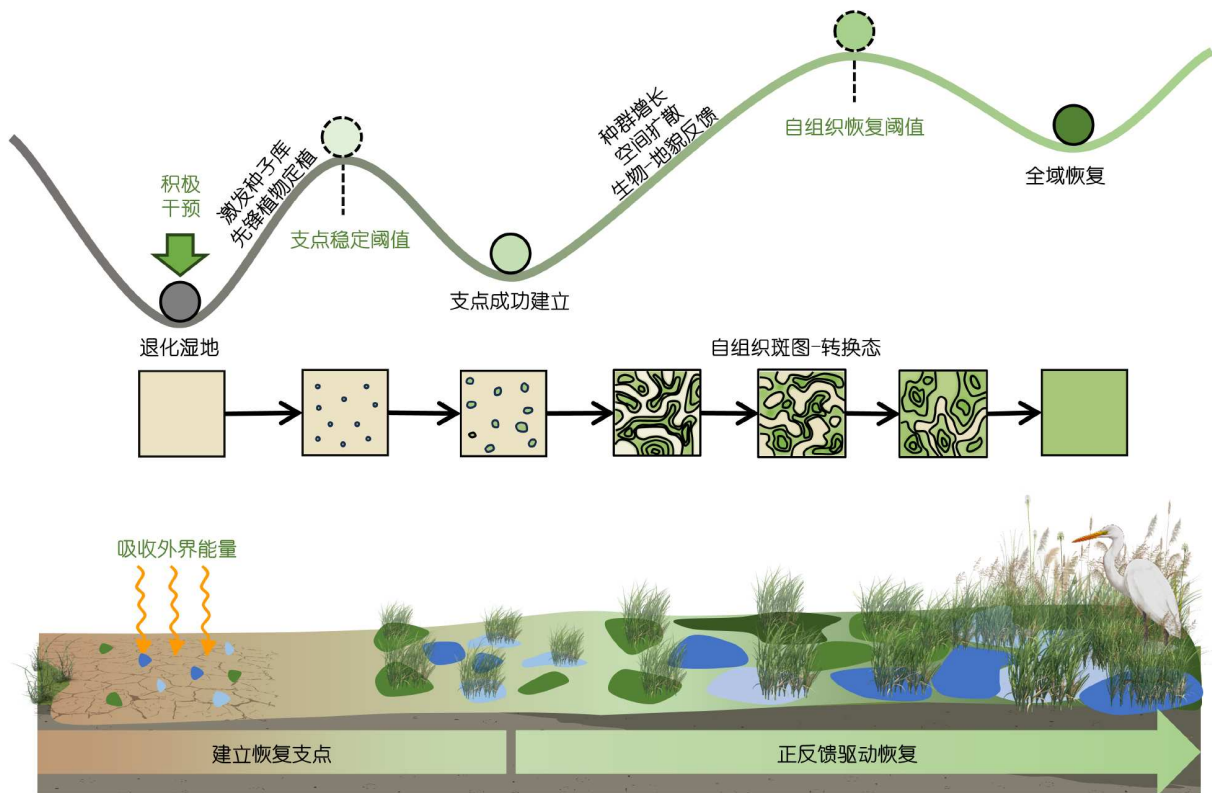


图 3 基于“生态杠杆”的湿地恢复两阶段框架

Figure 3 A two-stage wetland restoration framework based on “Leverage points”

壤微生物群落对植物扩张带来的土壤环境变化具有高度敏感性,其快速响应有利于加速湿地土壤的养分循环过程,从而进一步促进植物的生长和扩张^[39,40]。恢复支点的持续增长有赖于生物和环境之间的正反馈机制,但同时也受到区域内干扰等胁迫的限制,当恢复单元的韧性能够强于退化单元的韧性时,恢复支点通过空间相互作用逐渐扩张,种子和幼苗得以传播到更广泛的地区,形成有序的空间格局。因此,本文提出在建立恢复支点的基础上,利用景观尺度的自组织过程作为杠杆,通过生态系统内部正反馈效应的放大作用,实现退化生态系统组分、结构和功能的近自然恢复。

自组织恢复涉及系统内部生物、沉积物、水文、营养等要素间的相互作用和适应。这种自发的适应过程优化了生态系统结构,有利于增强系统的能量捕获能力,提高资源的利用效率。例如湿地的水位波动和周期性淹水会驱动植物地上和地下生物量的分配优化,通过根系分支方向、长度和数量的动态调整,来增

强植被对环境胁迫的适应能力^[41],因此具有自组织特性的生态系统通常表现出更高的生产力、生物多样性、恢复力和抵抗力^[42,43]。

2.3 识别施加“生态杠杆”的机会窗口

本文提出的“生态杠杆”理论通过采取积极干预措施直接作用于生态系统使其恢复提前,然而在实践中,环境的渐进变化和直接的干预事件往往相互作用,共同影响生态系统的状态^[20]。对于健康湿地,当外部条件较为恶劣时,仅需轻微的扰动便可使其陷入退化状态;当环境条件较好时,强烈的干扰才能使健康湿地退化(图4A和C)。例如在浅水湖泊中,当营养元素过剩接近临界阈值时,即使是轻微的扰动也可引发水华的大规模爆发,从而加大湖泊草-藻转化的风险。对于退化湿地,当外部条件较为恶劣时,只有充分的干预力度才能启动退化湿地的恢复;当外部条件改善时,需要轻微的积极干预便可以起到恢复的效果(图4B和C)。例如

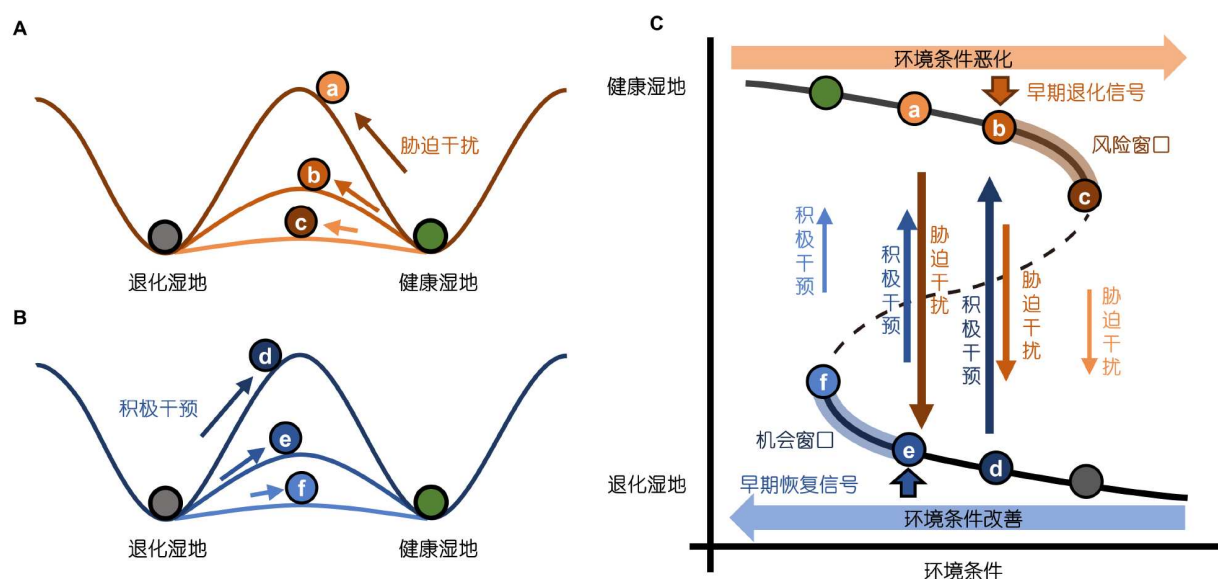


图4 环境条件和外部事件共同影响生态系统的稳态转换。A: 随着环境条件恶化, 轻微的胁迫干扰便可以使健康湿地崩溃; B: 随着环境条件改善, 推动退化湿地转变为健康状态所需的积极干预强度降低; C: 生态系统稳态转换中的风险和机会窗口

Figure 4 Environmental conditions and external events jointly influence the regime shifts of ecosystems. A: As environmental conditions deteriorate, even minor stressors can cause healthy wetlands to collapse; B: as environmental conditions improve, the intensity of positive interventions needed to restore degraded wetlands to a healthy state decreases; C: windows of risks and opportunities in the process of regime shift

厄尔尼诺带来的丰富水热条件可以为人工植被恢复提供机会^[19]。在图4C中可以看出, 环境条件恶化(沿x轴向右移动)会打开退化的风险窗口, 而环境条件的改善(沿x轴向左移动)则为恢复打开机会窗口, 这表明在环境条件接近阈值时, 即使是微小的干预也可能在短时间内驱动生态系统向另一稳态过渡^[44,45]。因此为了以最低的工程和时间成本实现最佳的恢复效果, 准确判断在退化湿地中施加“生态杠杆”的时机至关重要。

大量的理论研究和观测实验显示, 当生态系统接近稳态转换的临界点时, 其恢复力大大减弱, 这种现象称为“临界慢化”, 是判断系统接近临界点的早期恢复信号, 可以通过监测生态系统关键变量在时间序列上的自相关性和方差的上升来衡量。例如, 在森林生态系统即将崩溃前的6到19个月, 遥感影像中监测到NDVI指数的时变自相关异常升高^[46]; 湖泊在向富营养化转变之前, 磷含量的标准差在时间序列上显著升高^[47]。生态系统的空间格局变化也是判断临界转换的重要“预警信号”^[48,49]。例如, 在干旱区的草地生态系统中, 斑点状植被的出现被认为是草地荒漠化的预警信号^[50,51], 此类空间自相关和空间方差的变化, 在一定条件下可以预警生态系统稳态转换。尽管大部分研究

集中于退化的预警信号, 但在生态系统恢复前也有可能检测到某些信号, 对于预测退化系统是否能在适当的干预下有效恢复非常关键。例如, 在淡水湖泊湿地中, 浑浊状态的“无益弹性”丧失预示着系统即将进入恢复阶段^[52]; 在海洋生态系统中, 鳕鱼种群的丰度和体型等变化, 可以提前2到8年预测种群的恢复^[53]。早期恢复信号的出现意味着机会窗口已开启, 可以利用有限的资源在短时间内推动整体的生态恢复^[54]。目前对于湿地生态系统恢复信号的研究仍然存在空缺, 对长期监测数据的深度挖掘或许会为寻找早期恢复信号, 判断施加恢复杠杆的最佳时机提供帮助, 保障退化湿地实现近自然恢复的成功率。

3 “生态杠杆”的应用

本文以广东省海丰滨海湿地近年来开展的生态恢复工程为例展示“生态杠杆”的效果。该湿地由于沿海养殖业的干扰, 原生的红树林湿地生态系统严重退化为光滩, 受到潮水冲击和盐分胁迫的限制, 土著植被难以自然恢复。基于“生态杠杆”理论框架开展生态恢复工程, 主要措施和恢复过程为: 首先在高潮位和低

潮位分别修建潮沟, 就近引入淡水以降低土壤盐分至适宜先锋植物海马齿(*Sesuvium portulacastrum*)和秋茄(*Kandelia obovata*)幼苗存活; 在小潮期通过聚集分布的方式种植约占总退化面积5%的海马齿, 微生境尺度上的聚集分布有助于增强其抵御海浪冲击能力提高存活率; 海马齿具匍匐茎, 生长繁殖迅速, 能在短时间内扩大覆盖范围, 减少土壤蒸发, 同时海马齿通过吸收和区隔化, 将 Na^+ , K^+ , Cl^- 等累积在植物茎叶细胞中, 实现土壤盐分显著降低^[55]; 一年后海马齿形成植被斑块且能够稳定扩张, 海马齿通过根系分泌物和凋落物输入增加土壤有机质, 显著提高斑块内土壤微生物群落的多样性和丰富度, 活跃的微生物活动增强生物地球化学循环, 使土壤养分(TC, TN, TP)显著增加^[56], 因此以这些斑块作为恢复支点, 在斑块内种植秋茄幼苗, 有助于通过种间促进作用和植物-土壤反馈达到较高的植物存活率和生长速率, 实现景观水平上的快速恢复, 3年后植被盖度达92.58% (图5).

该生态恢复工程案例的关键“生态杠杆”环节在于: (i) 识别退化稳态和健康稳态的韧性和反馈机理; (ii) 改造生境条件以降低胁迫削弱退化稳态韧性; (iii) 识别机会窗口并通过种内促进作用, 触发微生境尺度自组织, 形成恢复支点; (iv) 利用种间促进作用驱动景观水平自组织, 达到快速全面恢复. 经估算, 相对于传统恢复方法, 成本降低90%以上.

4 总结与展望

“生态杠杆”理论强调在小范围内实施人工干预, 从而触发大规模近自然恢复. 在这个过程中, 重建退化系统与外界环境的充分开放是生态系统自发恢复的前提, 局部人工干预则是启动生态系统近自然恢复的初始诱因, 生态系统内各要素的非线性相互作用是系统自组织演化的内在动力. 从系统性和整体性的角度理解生态系统稳态转换的内在机理, 为湿地生态系统的恢复决策和管理方案提供新思路. 当前全球恢复退化湿地和新增湿地面积的空缺巨大, 迫切需要创新和成本效益高的解决方案. 本文提出的“生态杠杆”理论和方法能够减少湿地恢复对成本高昂的人工工程的依赖, 为实现大规模湿地恢复提供可行方案, 为全球生态系统的保护和恢复贡献力量. 然而湿地类型多样, 从沿海到内陆, 从热带到寒带均有分布, 由于水热条件、退化程度、植被类型等差别, 湿地的自组织恢复能力及所需周期可能存在显著差异, 在实际应用中难以有统一的技术参数. 因此未来的研究应着眼于从“生态杠杆”理论中提取可大范围推广实践的技术方案, 综合考虑纬度、海拔、降水、温度、植被类型、退化程度等因素, 提出基于不同地理气候、不同湿地类型的适宜性恢复规划, 形成可量化的“生态杠杆”空间配置与组合方案.

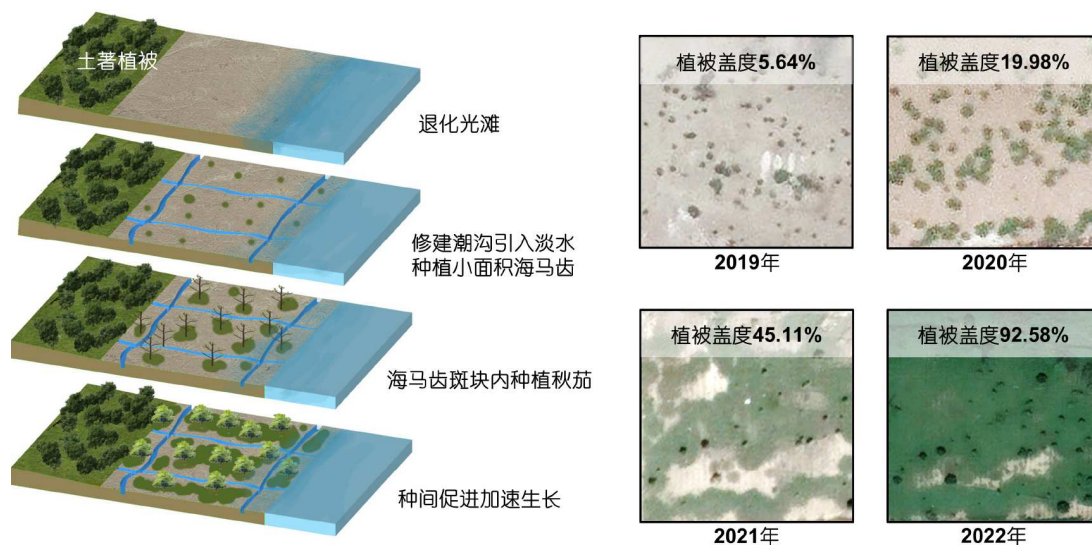


图5 广东海丰滨海湿地植被自组织恢复

Figure 5 Restoration of coastal wetlands through ecological self-organization in Haifeng, Guangdong

参考文献

- 1 Reis V, Hermoso V, Hamilton S K, et al. A global assessment of inland wetland conservation status. *Bioscience*, 2017, 67: 523–533
- 2 Fluet-Chouinard E, Stocker B D, Zhang Z, et al. Extensive global wetland loss over the past three centuries. *Nature*, 2023, 614: 281–286
- 3 Bao T, Jia G, Xu X. Weakening greenhouse gas sink of pristine wetlands under warming. *Nat Clim Chang*, 2023, 13: 462–469
- 4 Donnelly J P, King S L, Silverman N L, et al. Climate and human water use diminish wetland networks supporting continental waterbird migration. *Glob Change Biol*, 2020, 26: 2042–2059
- 5 Cui L J, Li W, Dou Z G, et al. Changes and driving forces of the tidal flat wetlands in coastal China during the past 30 years (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2022, 42: 7297–7307 [崔丽娟, 李伟, 窦志国, 等. 近30年中国滨海滩涂湿地变化及其驱动力. *生态学报*, 2022, 42: 7297–7307]
- 6 Nicholson E, Watermeyer K E, Rowland J A, et al. Scientific foundations for an ecosystem goal, milestones and indicators for the post-2020 global biodiversity framework. *Nat Ecol Evol*, 2021, 5: 1338–1349
- 7 Fao I C S. Principles for ecosystem restoration to guide the United Nations Decade 2021–2030. 2021. Available from URL: <https://www.decadeonrestoration.org/publications/principles-ecosystem-restoration-guide-united-nations-decade-2021-2030>
- 8 Beeston M, Cameron C, Hagger V, et al. Best practice guidelines for mangrove restoration. 2023. Available from URL: <https://www.mangrovealliance.org/best-practice-guidelines-for-mangrove-restoration/>
- 9 Tickner D, Opperman J J, Abell R, et al. Bending the curve of global freshwater biodiversity loss: an emergency recovery plan. *Bioscience*, 2020, 70: 330–342
- 10 Iucn. Guidance for using the IUCN Global Standard for Nature-based Solutions. 2020. Available from URL: <https://iucn.org/resources/publication/guidance-using-iucn-global-standard-nature-based-solutions-first-edition>
- 11 Abell J M, Özkundakci D, Hamilton D P, et al. Restoring shallow lakes impaired by eutrophication: approaches, outcomes, and challenges. *Crit Rev Environ Sci Tech*, 2022, 52: 1199–1246
- 12 Baumann M, Zak D H, Riis T, et al. Danish wetlands remained poor with plant species 17-years after restoration. *Sci Total Environ*, 2021, 798: 149146
- 13 Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, 413: 591–596
- 14 van Belzen J, van de Koppel J, Kirwan M L, et al. Vegetation recovery in tidal marshes reveals critical slowing down under increased inundation. *Nat Commun*, 2017, 8: 15811
- 15 van de Vijzel R C, Scheffer M, Hoitink A J F. Tipping points in river deltas. *Nat Rev Earth Environ*, 2024, 5: 843–858
- 16 Scheffer M, Hosper S H, Meijer M L, et al. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol Evol*, 1993, 8: 275–279
- 17 Silliman B R, Hensel M J S, Gibert J P, et al. Harnessing ecological theory to enhance ecosystem restoration. *Curr Biol*, 2024, 34: R418–R434
- 18 Scheffer M. Critical Transitions in Nature and Society. Princeton: Princeton University Press, 2009
- 19 Holmgren M, Scheffer M. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems*, 2001, 4: 151–159
- 20 Farmer J D, Hepburn C, Ives M C, et al. Sensitive intervention points in the post-carbon transition. *Science*, 2019, 364: 132–134
- 21 Liu X, Li E H, Xu J, et al. Evolution mechanism of Lake Honghu wetland ecosystem and regime shift crucial threshold (in Chinese). *J Lake Sci*, 2023, 35: 934–940 [刘昔, 厉恩华, 徐杰, 等. 洪湖湿地生态系统演变及稳态转换关键驱动因子阈值研究. *湖泊科学*, 2023, 35: 934–940]
- 22 Huang S, Zhang K, Lin Q, et al. Abrupt ecological shifts of lakes during the Anthropocene. *Earth-Sci Rev*, 2022, 227: 103981
- 23 van de Koppel J, Gascoigne J C, Theraulaz G, et al. Experimental evidence for spatial self-organization and its emergent effects in mussel bed ecosystems. *Science*, 2008, 322: 739–742
- 24 Koppel J, Wal D, Bakker J P, et al. Self-organization and vegetation collapse in salt marsh ecosystems. *Am Nat*, 2005, 165: E1–E12
- 25 Suding K N, Gross K L, Houseman G R. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19: 46–53
- 26 Kéfi S, Holmgren M, Scheffer M, et al. When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? *Funct Ecol*, 2016, 30: 88–97
- 27 de Paoli H, van der Heide T, van den Berg A, et al. Behavioral self-organization underlies the resilience of a coastal ecosystem. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 8035–8040
- 28 Ge Z P, Liu Q X. More than the sum of its parts: self-organized patterns and emergent properties of ecosystems. *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]
- 29 Huang H, Xu C, Liu Q X. ‘Social distancing’ between plants may amplify coastal restoration at early stage. *J Appl Ecol*, 2022, 59: 188–198
- 30 Wang B, Zhang K, Liu Q X, et al. Long-distance facilitation of coastal ecosystem structure and resilience. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2022, 119:

e2123274119

- 31 Chen B J W, Teng S N, Zheng G, et al. Inferring plant-plant interactions using remote sensing. *J Ecol*, 2022, 110: 2268–2287
- 32 Zhang K, Yan J, He Q, et al. Self-organized mud cracking amplifies the resilience of an iconic “Red Beach” salt marsh. *Sci Adv*, 2023, 9: eabq3520
- 33 Yarranton G A, Morrison R G. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J Ecol*, 1974, 62: 417–428
- 34 Ge Z M, Li S H, Tan L S, et al. The importance of the propagule-sediment-tide “power balance” for revegetation at the coastal frontier. *Ecol Appl*, 2019, 29: e01967
- 35 Xu C, Silliman B R, Chen J, et al. Herbivory limits success of vegetation restoration globally. *Science*, 2023, 382: 589–594
- 36 Cheng C, Chen J, Su H, et al. Eutrophication decreases ecological resilience by reducing species diversity and altering functional traits of submerged macrophytes. *Glob Change Biol*, 2023, 29: 5000–5013
- 37 He H, Ning X, Chen K, et al. Intraguild predation dampens trophic cascades in shallow aquatic mesocosms in the subtropics: implications for lake restoration by biomanipulation. *Freshwater Biol*, 2021, 66: 1571–1580
- 38 Siteur K, Liu Q X, Rottschäfer V, et al. Phase-separation physics underlies new theory for the resilience of patchy ecosystems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120: e2092284176
- 39 Holmgren M, Scheffer M, Huston M A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 1997, 78: 1966–1975
- 40 Holmgren M, Scheffer M. Strong facilitation in mild environments: The stress gradient hypothesis revisited. *J Ecol*, 2010, 98: 1269–1275
- 41 Zhao L X, Xu C, Ge Z M, et al. The shaping role of self-organization: linking vegetation patterning, plant traits and ecosystem functioning. *Proc R Soc B*, 2019, 286: 20182859
- 42 López Pereira M, Sadras V O, Batista W, et al. Light-mediated self-organization of sunflower stands increases oil yield in the field. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 7975–7980
- 43 Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Syst*, 1973, 4: 1–23
- 44 Sietz D, Fleskens L, Stringer L C. Learning from non-linear ecosystem dynamics is vital for achieving land degradation neutrality. *Land Degrad Dev*, 2017, 28: 2308–2314
- 45 Balke T, Herman P M J, Bouma T J, et al. Critical transitions in disturbance-driven ecosystems: identifying windows of opportunity for recovery. *J Ecol*, 2014, 102: 700–708
- 46 Liu Y, Kumar M, Katul G G, et al. Reduced resilience as an early warning signal of forest mortality. *Nat Clim Chang*, 2019, 9: 880–885
- 47 Carpenter S R, Brock W A. Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecol Lett*, 2006, 9: 311–318
- 48 Rietkerk M, Dekker S C, de Ruiter P C, et al. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science*, 2004, 305: 1926–1929
- 49 Scheffer M, Bascompte J, Brock W A, et al. Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 2009, 461: 53–59
- 50 Kéfi S, Rietkerk M, Alados C L, et al. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 2007, 449: 213–217
- 51 Barbier N, Couteron P, Lejoly J, et al. Self-organized vegetation patterning as a fingerprint of climate and human impact on semi-arid ecosystems. *J Ecol*, 2006, 94: 537–547
- 52 Su H, Wang R, Feng Y, et al. Long-term empirical evidence, early warning signals and multiple drivers of regime shifts in a lake ecosystem. *J Ecol*, 2021, 109: 3182–3194
- 53 Clements C F, McCarthy M A, Blanchard J L. Early warning signals of recovery in complex systems. *Nat Commun*, 2019, 10: 1681
- 54 Wolters M, Garbutt A, Bekker R M, et al. Restoration of salt-marsh vegetation in relation to site suitability, species pool and dispersal traits. *J Appl Ecol*, 2008, 45: 904–912
- 55 Liu W, Xiong Y R, Gao X F, et al. Ecological adaptation and restoration application of *Sesuvium portulacastrum* L (in Chinese). *Chin J Tropical Crops*, 2023, 44: 438–445 [刘炜, 熊怡然, 郇晓峰, 等. 海马齿生态适应能力与修复应用研究. 热带作物学报, 2023, 44: 438–445]
- 56 Ma J J, Gao C J, Yi X Q, et al. Characteristics of soil microbial community in different habitats in the process of ecological restoration of Haifeng wetland in Guangdong (in Chinese). *Environ Sci*, 2023, 44: 2908–2917 [马姣娇, 高常军, 易小青, 等. 广东海丰湿地生态恢复进程中不同生境的土壤微生物特征分析. 环境科学, 2023, 44: 2908–2917]

The “Leverage points” theory in nature-based wetland restoration

CUI LiJuan^{1,2*}, WANG RuMiao^{1,2}, XU Chi³, LI Jing^{1,2}, HE Qiang⁴, ZHANG ManYin^{1,2}, LI Wei^{1,2},
CUI BaoShan⁵, BAI JunHong⁵ & LIU ChenXi^{1,2}

¹ *Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing Key Laboratory of Wetland Services and Restoration, State Key Laboratory of Wetland Conservation and Restoration, Beijing 100091, China*

² *Institute of Ecological Conservation and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*

³ *School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China*

⁴ *School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China*

⁵ *School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China*

* Corresponding author, E-mail: wetlands108@126.com

To address the challenge of nature-based restoration of degraded wetlands locked in a stable degraded state, this review explores the “Leverage points” theoretical framework and its applications. It first discusses the importance of regime shifts and spatial self-organization as crucial foundations for transitioning wetlands from a degraded state to a healthy one, and how self-organization and feedback mechanisms act as primary forces driving self-repair in wetlands. For wetlands that have lost their natural recovery capacity, this paper introduces the “Leverage points” theory, which posits that initiating restoration through the establishment of small wetland units and harnessing key ecological processes, such as population growth, spatial diffusion, and biogeomorphological feedback, can lead to large-scale ecosystem recovery. Rooted in the dynamic complexity of wetland ecosystems, this theory focuses on identifying leverage points, activating self-organization processes, and seizing windows of opportunity for restoration. It provides a cost-effective framework and novel perspective for the nature-based restoration of degraded wetlands.

wetland restoration, Leverage points, regime shift, spatial self-organization

doi: [10.1360/SSV-2024-0295](https://doi.org/10.1360/SSV-2024-0295)