

环南海区域红树物种多样性分布格局及其形成机制

杨鑫 任明迅*

海南省农林环境过程与生态调控重点实验室, 海南大学, 海南大学环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228

摘要 环南海区域是围绕中国南海的陆地形成的相对独立的半封闭地理单元, 分为华南沿海、台湾岛、海南岛、中南半岛、马来半岛、加里曼丹岛(婆罗洲)、巴拉望岛、吕宋岛等8个地区。环南海区域是全球红树植物分布最集中的区域之一。为了揭示红树物种在环南海区域的地理分布格局及其形成原因, 该研究通过文献和网站等确定环南海区域及全球主要红树分布区的物种分布点, 并用ArcGIS绘制分布图; 利用DIVA-GIS 7.5.0构建红树科、锦葵科、海桑属(*Sonneratia*)、海榄雌属(*Avicennia*)等4个典型红树植物类群的 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 物种多样性分布格局。红树物种的迁移历史及路线主要通过ISI Web of Science查找文献, 通过文献整合揭示环南海区域红树物种的迁移规律及主要影响因素。主要结果有: (1)环南海区域分布有真红树39种、半红树14种, 红树物种数量仅次于邻近的大洋洲及新几内亚, 远高于全球其他区域; 环南海区域的马来半岛和加里曼丹岛红树物种多样性最高, 其次是中南半岛、海南岛和吕宋岛, 巴拉望岛红树物种多样性最低。(2)环南海区域红树物种都是广布种, 这可能是因为南海在夏季和冬季具有完全不同的洋流方向和季风方向, 促进了红树植物在环南海区域的长距离扩散。(3)南海北部和南部的洋流存在一定的内循环, 导致海漆(*Excoecaria agallocha*)、蜡烛果(*Aegiceras corniculatum*)和榄李(*Lumnitzera racemosa*)等真红树物种在中南半岛金兰湾、巴拉望岛北端连线的两侧出现了相对隔离的遗传谱系。(4)南海海平面在更新世曾下降了120 m左右, 深刻影响了环南海区域红树植物的分布格局及迁移路线。建议未来的研究利用现代分子生物学技术解析整个环南海区域的代表性红树类群的谱系地理学格局, 以揭示该区域红树植物演化历史及其在全球气候变化影响下的变迁趋势。

关键词 物种多样性; 长距离迁移; 洋流; 季风; 物种分化

杨鑫, 任明迅 (2023). 环南海区域红树物种多样性分布格局及其形成机制. 植物生态学报, 47, 1105-1115. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0366

Species distribution pattern and formation mechanism of mangrove plants around the South China Sea

YANG Xin and REN Ming-Xun*

Key Laboratory of Agro-Forestry Environmental Processes and Ecological Regulation of Hainan Province, Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract

Aims The region around the South China Sea is a relatively independent semi closed geographical unit, which can be divided into eight areas, including the coast of South China, Hainan Island, Taiwan Island, Indo-China Peninsula, Malay Peninsula, Kalimantan Island, Palawan Island, and Luzon Island. The region around the South China Sea is one of the regions with the most concentrated distribution of mangrove plants in the world. This study aims to explore the geographical distribution pattern and the underlying mechanisms of mangrove species in the eight regions around the South China Sea.

Methods Species richness and distribution of mangrove in the region around the South China Sea and other regions worldwide were obtained through extensive literature survey and mapped with ArcGIS. Species distribution map with $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ grid of four typical mangrove taxa, i.e. Rhizophoraceae, Malvaceae, *Sonneratia*, *Avicennia*, were drawn by DIVA-GIS 7.5.0. The migration history and route and its main influencing factors were explored through literature survey in ISI Web of Science.

Important findings (1) There are 39 species of true mangroves and 14 species of semi-mangroves distributed in this region, mostly distributed in Malay Peninsula, Kalimantan Island, Hainan Island, Indo-China Peninsula,

收稿日期Received: 2022-09-09 接受日期Accepted: 2022-09-28

基金项目: 海南省重大科技计划项目(ZDKJ202008-1-2)和国家自然科学基金(41871041)。Supported by the Key Science and Technology Program of Hainan Province (ZDKJ202008-1-2) and the National Natural Science Foundation of China (41871041).

* 通信作者Corresponding author (renmx@hainanu.edu.cn)

Luzon Island. (2) All mangrove species are widespread in the region, which may be caused by the fact that South China Sea has completely different ocean current and monsoon directions in summer and winter, promoting the long-distance dispersals of mangrove plants. (3) There is a certain internal circulation in the northern and southern parts of the South China Sea, and resulting in the appearance of relatively isolated genetic lineages on both sides of the line connecting Cam Ranh Bay and the northern tip of Palawan Island, especially for the true mangroves such as *Excoecaria agallocha*, *Lumnitzera racemosa* and *Aegiceras corniculatum*. (4) The sea level decreased by about 120 m during the Pleistocene, which profoundly affected the distribution pattern and migration route of mangroves in the region. In the future, phylogeographical studies using updated molecular technology, especially genomic data, is suggested to explore the dispersal history of mangrove plants and their future evolutionary trend under global climate change.

Key words species diversity; long-distance dispersal; ocean currents; monsoon; species differentiation

Yang X, Ren MX (2023). Species distribution pattern and formation mechanism of mangrove plants around the South China Sea. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 1105-1115. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0366

红树植物是指自然生长在海岸潮间带, 受周期性海水浸淹, 具有特化的形态结构和生理适应机制的一类植物(林鹏, 1987; 王文卿和王瑁, 2007; 廖宝文和张乔民, 2014; Tomlinson, 2016)。红树植物是近海湿地生态系统的重要组成部分, 可分为专性生长在潮间带的真红树植物和能同时生长在潮间带和内陆地区的半红树植物(Alongi, 2002)。红树植物具有极高的固碳能力、水质净化能力, 在海岸带防护、近海湿地生物多样性维护等方面有着重要作用(Duke *et al.*, 2007)。

全球红树植物的地理分布范围一般划分为两大分布区: 印度-西太平洋区(Indo-West Pacific, IWP), 主要有大洋洲及新几内亚、阿拉伯海及孟加拉湾、南海等; 大西洋-东太平洋区(Atlantic-East Pacific, AEP), 主要有墨西哥湾及加勒比海、美洲西海岸、非洲西海岸(几内亚湾)(图1)。印度-西太平洋区又被称为东方群系, 物种丰富度显著高于大西洋-东太平洋区(西方群系)(韩博平, 1995; Ellison *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 2003; Giesen *et al.*, 2007)。

环南海区域位于印度-西太平洋区红树植物的中心地带, 是围绕中国南海的岛屿、半岛及大陆边缘所形成的半封闭地理单元(李欣, 2017; 金凤君等, 2021), 也是我国南方与东南亚植物区系直接联系的地带。环南海区域拥有极高的红树植物物种多样性(林鹏, 1987; 廖宝文和张乔民, 2014), 但由于这一区域地质历史复杂(谭珂等, 2020)、更新世气候变化导致海平面波动明显(Voris, 2000)、洋流复杂多变(Fang *et al.*, 2012), 并受南亚季风、东亚季风、西北太平洋季风三大季风的共同影响(姜超等, 2017), 环南海区域红树植物的地理分布格局与扩散历史非常

复杂。针对环南海区域进行红树植物物种多样性分布格局及迁移历史的研究, 有助于解析红树植物及类似海漂植物的长距离扩散路线及形成机制, 有助于揭示洋流、季风及重大地质历史事件等对东南亚和中国南部植物多样性分布及演化的作用, 有助于解释全球气候变化对红树植物分布与变迁的影响趋势。

本研究将环南海区域分为华南沿海地区、台湾岛、海南岛、中南半岛、马来半岛、加里曼丹岛(婆罗洲)、巴拉望岛、吕宋岛等8个地区(图1)。通过文献调研, 首先明确这8个地区的红树植物物种数量分布格局; 然后结合该区域内主要红树植物种群遗传结构和迁移历史的研究结果, 分析环南海区域红树物种的长距离扩散路线; 最后根据红树物种生物学特性及系统进化历史, 结合季风、洋流以及冰期海平面变化等重大地质事件, 解析环南海区域红树植物多样性分布格局及形成机制。

1 材料和方法

1.1 物种数量

从林鹏(1987)、韩博平(1995)、Wang等(2003)、Giesen等(2007)、Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org/>)和中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.ac.cn/>)等, 获取红树植物的物种数量和地理分布点。

1.2 地理分布格局

按环南海区域的8个地区, 分别计算红树物种总数、真红树和半红树物种数。红树物种的分布地点主要依据GBIF, 同时参考《中国红树林》(王文卿和王瑁, 2007)、World Rainforest Movement (WRF,

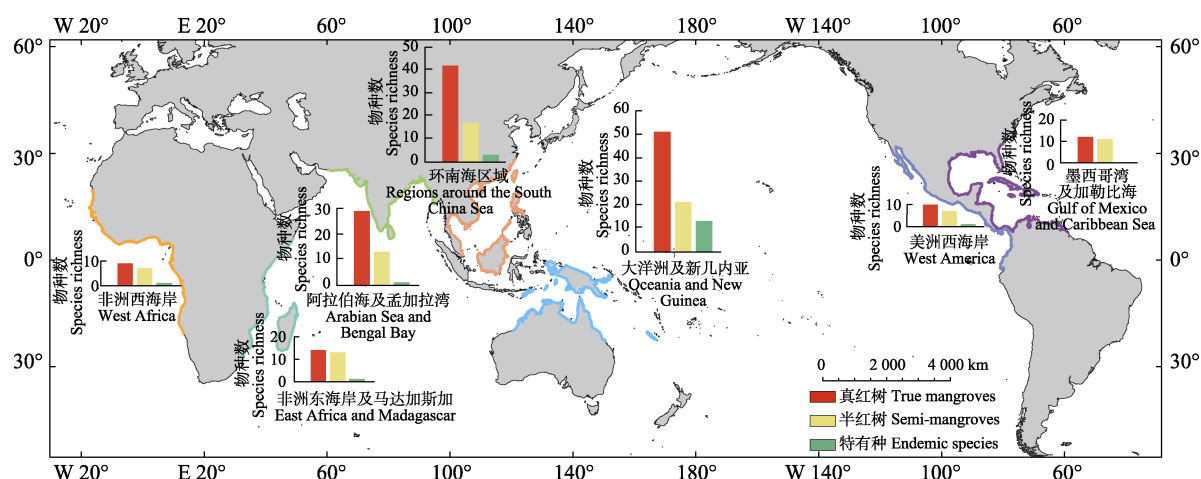


图1 环南海区域和全球其他区域的红树物种多样性比较。

Fig. 1 Comparison of mangrove species richness between the region around the South China Sea and other regions.

https://wrm.org.uy/)、《Mangrove Guidebook for Southeast Asia》(Giesen *et al.*, 2007)等。根据获取的红树物种地理分布点信息,利用ArcGIS制作环南海区域红树物种的分布图。

为进一步准确揭示红树物种在环南海区域的物种多样性分布格局,选取物种数量较多的红树科、锦葵科、海桑属(*Sonneratia*)、海榄雌属(*Avicennia*) 4个典型红树类群,利用DIVA-GIS 7.5.0构建 $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ 物种数量的分布图,确定物种分布格局与物种多样性分布中心。

1.3 迁移历史与路线

使用关键词“dispersal” “genetic” “South China Sea” “mangrove”,在ISI Web of Science中检索文献。根据检索到的文献,总结红树物种在环南海区域的种群遗传关系、迁移路线与方向等。

为揭示环南海区域红树物种多样性分布格局的形成机制及物种迁移历史,本研究综合分析了南海冬季和夏季洋流方向(Fang *et al.*, 2012)、季风方向(姜超等, 2017)、盛冰期南海海平面下降情况(Voris, 2000)、岛屿板块漂移历史(谭珂等, 2020)等,以解析环南海区域红树植物地理分布格局及迁移方向的环境影响因素。

2 结果

2.1 红树物种多样性

环南海区域自然分布的红树植物共有53种,分属于23科31属;其中真红树植物15科19属39种,半红树植物10科12属14种(附录I)。环南海区域20%以上的红树物种属红树科,其次是海桑科,且均为真

红树植物。环南海区域的红树物种多样性仅次于邻近的大洋洲及新几内亚(68种),远高于阿拉伯海及孟加拉湾(42种)、非洲东海岸及马达加斯加(28种)、墨西哥湾及加勒比海(22种)、美洲西海岸(即从北美洲南部、中美洲直到南美洲北部的太平洋沿岸, 16种)、非洲西海岸(15种)(图1)。环南海区域和邻近的大洋洲及新几内亚、阿拉伯海及孟加拉湾同属红树林植物区系的印度-西太平洋区,优势物种以红树科、海桑属、海榄雌属植物为主。大西洋-东太平洋区(墨西哥湾及加勒比海、美洲西海岸、非洲西海岸)的红树物种多样性明显低得多(图1),主要以海榄雌属植物为优势种。

2.2 地理分布格局

根据物种多样性的地理分布来看,环南海区域红树物种最富集的地方主要在马来半岛、中南半岛的泰国湾、加里曼丹岛、海南岛等4个地方(图2)。马来半岛是环南海区域红树物种多样性最高的地区,分布有红树植物45种,其中真红树34种;而巴拉望岛则是环南海区域红树物种数最少的地方,仅有21种(真红树11种)。

加里曼丹岛地处环南海区域的南端,是该区域最大的岛屿。该岛红树物种共计44种(32种真红树, 12种半红树),红树物种多样性仅次于马来半岛。

吕宋岛位于环南海区域东侧,位于南海和太平洋之间,与相邻的巴拉望岛和台湾岛相比,具有更高的红树物种多样性:真红树物种21种,半红树13种。

海南岛位于环南海区域西侧偏北部,分布有红树物种35种(含真红树23种),是环南海区域北部的红树物种多样性分布中心。

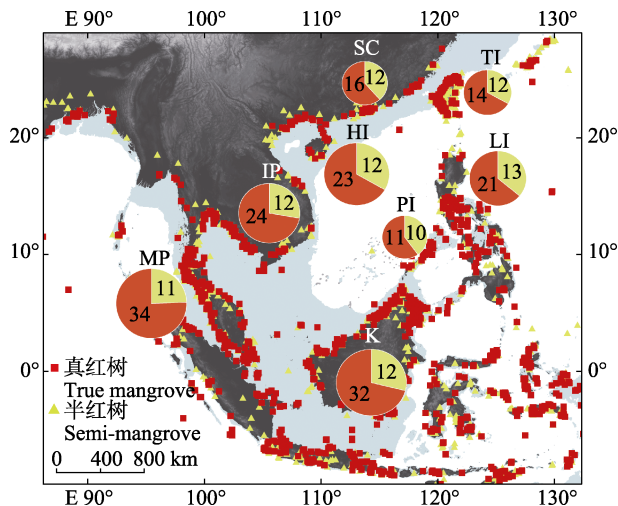


图2 环南海区域红树物种多样性分布格局。饼图大小对应红树物种数量。分布点数据来源于 Global Biodiversity Information Facility (GBIF)网站(<http://www.gbif.org/>)。浅灰色部分是末次盛冰期(约600万年前)海平面下降120 m后的出露陆地(Voris, 2000)。HI, 海南岛; IP, 中南半岛; K, 加里曼丹岛; LI, 吕宋岛; MP, 马来半岛; PI, 巴拉望岛; SC, 华南沿海; TI, 台湾岛。

Fig. 2 Distribution pattern of mangrove species around the South China Sea. The pie size corresponds to species richness. Data obtained from Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <http://www.gbif.org/>). The light gray areas indicate the emerged lands in the Last Glacial Maximum (about 6 million years ago) when the sea level decreased 120 m (Voriss, 2000). HI, Hainan Island; IP, Indo-China Peninsula; K, Kalimantan Island; LI, Luzon Island; MP, Malay Peninsula; PI, Palawan Island; SC, South China; TI, Taiwan Island.

台湾岛地处环南海区域的东北, 分布有26种红树植物, 其中真红树14种, 半红树12种。

华南沿海地区包括了广西、广东及福建南部的海岸带, 分布有红树植物28种(真红树16种, 半红树12种)。

2.3 红树物种分布中心

综合红树科、锦葵科、海桑属、海欖雌属的物种多样性地理分布格局来看, 环南海区域的红树植物集中分布在加里曼丹岛东北端、马来半岛、海南岛、中南半岛的泰国湾等地(图3), 主要位于环南海区域的南部和西部。

2.4 迁移历史与路线

本研究共检索到涉及环南海区域的红树物种迁移的文献18篇, 涉及杯萼海桑(*Sonneratia alba*)、榄李(*Lumnitzera racemosa*)、海漆(*Excoecaria agallocha*)等16个物种。果期在夏季的红树如海漆、榄李、红榄李(*Lumnitzera littorea*)、木果楝(*Xylocarpus granatum*)、蜡烛果(*Aegiceras corniculatum*)、黄槿

(*Talipariti tiliaceus*)、老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)等, 主要是在南亚季风和南海洋流的作用下, 由南向北扩散(Takayama *et al.*, 2008; Tomlinson, 2016; Tomizawa *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2018a, 2020, 2021; Zhang *et al.*, 2022); 而果期在秋冬季的红树如海桑(*Sonneratia caseolaris*)、杯萼海桑、角果木(*Ceriops tagal*)、银叶树(*Heritiera littoralis*)主要是在冬季风和由北向南的洋流作用下, 由北向南扩散(Liao *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2016, 2017; Wee *et al.*, 2017; Banerjee *et al.*, 2020)。果期全年的红树如红茄苳(*Rhizophora mucronata*)、红海兰(*Rhizophora stylosa*)、红树(*Rhizophora apiculata*)、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)、秋茄树(*Kandelia obovata*)可能同时受到了这两个方向的长距离扩散影响, 在夏季和冬季都发生过长距离扩散(Urashi *et al.*, 2013; Ng *et al.*, 2015; Guo *et al.*, 2016)。

3 讨论

3.1 物种多样性分布格局形成的原因

环南海区域共分布有红树物种23科31属53种, 其中真红树植物39种。这与全球红树林分布区域的红树物种多样性相比是偏高的(图1)。

环南海区域红树物种数量最多的地区是位于南部的马来半岛(45种)和加里曼丹岛(44种), 其次是中南半岛(36种), 位于环南海区域北部的海南岛(35种)以及位于南海与太平洋之间的吕宋岛(34种)(图2, 图3), 马来半岛东临南海, 西朝印度洋, 被广泛认为是红树植物扩散的天然屏障(He *et al.*, 2019), 这也使得马来半岛可同时接受南海(太平洋)和印度洋的红树植物。另外, 马来半岛与苏门答腊岛隔着浅浅的马六甲海峡相望, 苏门答腊岛的红树植物可以很容易扩散到马来半岛, 在一定程度上也丰富了马来半岛的红树植物组成。

吕宋岛面积较大, 红树物种也较多(Primavera *et al.*, 2004; Sarmiento, 2020)。虽然更新世海平面下降严重影响了红树植物的分布数量, 但吕宋岛与南部和东南部的岛屿之间一直存在着深邃的海峡, 使得吕宋岛长时间存在着较大面积的滨海滩涂, 保留了一定的红树物种(Primavera *et al.*, 2004)。另一方面, 吕宋岛一系列南北走向的山脉拦截了一部分来

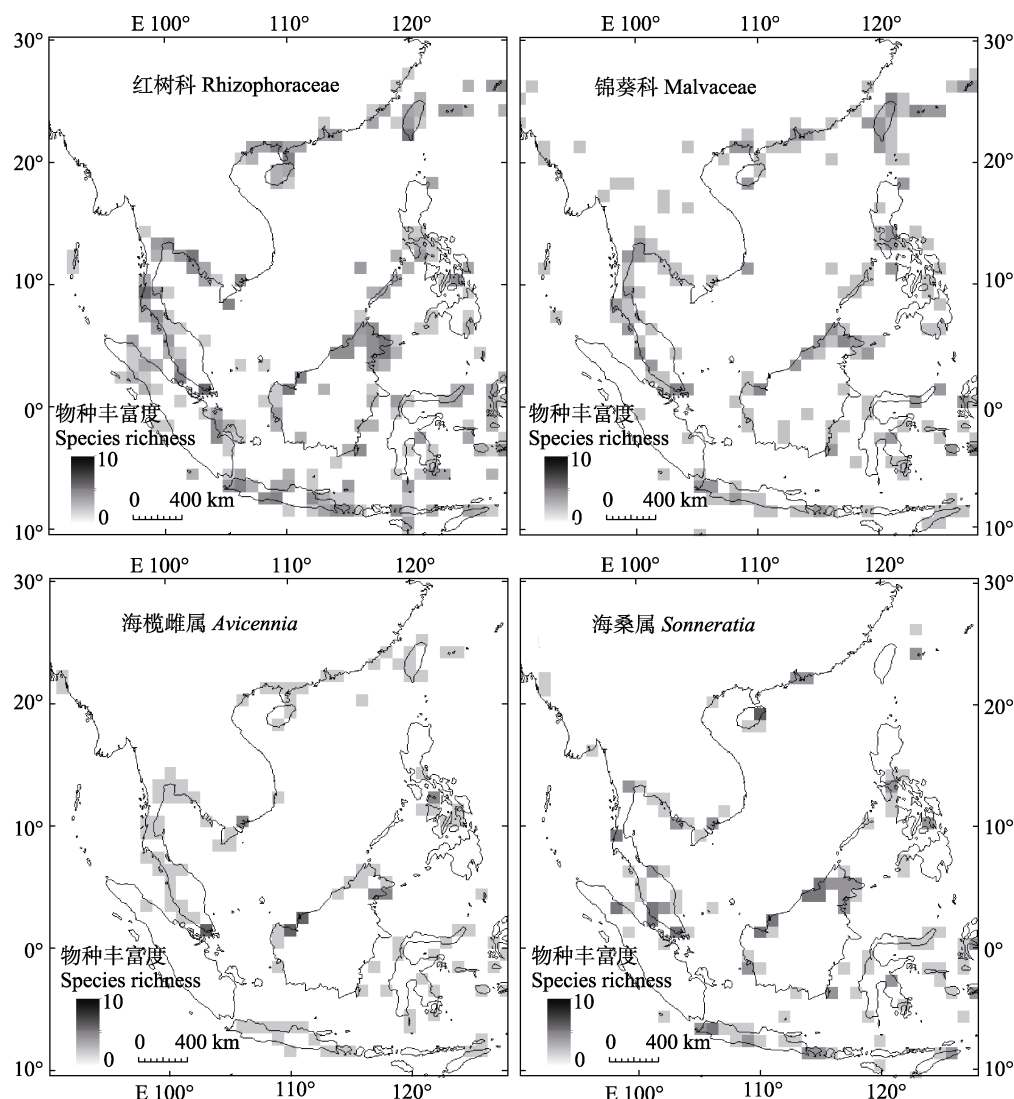


图3 环南海区域4个典型红树植物类群的地理分布。数据来源于Global Biodiversity Information Facility (GBIF)网站 (<http://www.gbif.org/>)。

Fig. 3 Species distribution pattern of four typical mangrove taxa around the South China Sea. Data obtained from Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (<http://www.gbif.org/>).

自西太平洋的暖湿气流, 形成了大量地表径流, 形成了较多的入海河流。这些河流的入海口为红树植物提供了更多的生存空间。

海南岛地势四周低平, 中间高耸, 四周低平的地势以及发达的水系形成了大面积的滨海滩涂和河口, 为红树植物提供了良好的生存基础。海南岛还是冰期时的红树孑遗地之一和冰期后红树再扩散的一个交汇之地, 这在红树(*Rhizophora apiculata*)、杯萼海桑、老鼠簕、银叶树、榄李等物种的种群遗传结构中得到了证实(Wee *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2017; Banerjee *et al.*, 2020; Guo *et al.*, 2020, 2021)。

巴拉望岛是整个环南海区域红树物种最少的地方, 这可能是因为巴拉望岛面积小, 且全岛形状狭

长, 缺少河流; 海岸多喀斯特石山与悬崖, 缺乏红树植物适宜生长的河口和滩涂。华南沿海地区和台湾岛较低的红树物种数量, 可能主要是因为这两地纬度较高, 冬季低温环境不适宜大多数红树植物的生长。

有研究发现, 红树植物的物种分化速率远低于其他陆生植物, 主要原因可能是潮间带极端环境导致了红树物种在历史上经历过多次物种灭绝事件(He *et al.*, 2022)。目前发现的几个红树灭绝种的化石支持这一假说(Guo *et al.*, 2018a, 2018b)。这可能也是红树物种多样性地理分布格局形成的一个重要影响因素。在如今全球气候变暖、海平面上升和人类活动日益加剧的影响下, 红树植物正面临着更严

重的灭绝和分布面积降低的威胁(He *et al.*, 2019, 2022)。

3.2 历史迁移路线

红树植物起源于白垩纪晚期的古特提斯海岸,在早始新世分化出红树属、水椰属(*Nypa*)、海桑属、秋茄树属、木榄属、海榄雌属、角果木属和榄李属(Ellison *et al.*, 1999)。大约在始新世中期(距今4 000万年前),红树科及海桑属植物从特提斯海向北扩散至如今的环南海区域(Plaziat *et al.*, 2001; Duke *et al.*, 2002; 王瑞江和陈忠毅, 2002)。大部分红树植物的果实或种子能漂浮在海面,随波逐流(van der Stocken *et al.*, 2015; Tomlinson, 2016)。这个过程受到洋流和季风的极大影响,呈现出在夏季、冬季的不同扩散路线与方向。

3.2.1 夏季扩散路线

海漆、榄李、红榄李、木果楝、蜡烛果、黄槿、老鼠簕的果期主要在夏季(Tomlinson, 2016),而夏季的南海洋流在南亚季风的作用下,主要由南向北流动(图4)。因此,这些物种的长距离扩散主要由南向北;特别是印度洋暖流由卡里马塔海峡进入南海南端后形成两个分支,一支靠西侧沿马来半岛流向中南半岛,并在泰国湾形成环流;另一支靠东侧沿加里曼丹岛、巴拉望岛、吕宋岛进入巴士海峡(Fang *et al.*, 2012)。这两条洋流促进了红树植物由南向北的长距离扩散。另一方面,起始于海南岛东南部的洋流沿海南岛与穿越琼州海峡的北部湾洋流汇合,

一并沿华南沿海地区流向台湾海峡,形成了南海北部的小范围洋流。在这一南一北洋流的作用下,一些红树物种在环南海区域的种群被分为南部谱系、北部谱系,谱系间的亲缘关系较为疏远,谱系内的基因交流较为紧密(Takayama *et al.*, 2008; Tomizawa *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2018a, 2018b, 2020, 2021; Zhang *et al.*, 2022)。

环南海区域红树物种南北谱系的地理分界线,出现在中南半岛越南南部芽庄金兰湾、巴拉望岛北端所形成的连线一带(图4)。这条线的南北两端存在着风向不同的对流(Fang *et al.*, 2012),极大地弱化了洋流的推动作用(图4A)。此外,金兰湾和巴拉望岛北端都是以石灰岩和花岗岩峭壁为主(Rumny, 2010),缺少红树植物适宜生长的滩涂与浅水河湾,进一步导致了这条连线两侧的遗传分化。

不过,南北谱系划分并不适用于所有物种。木果楝、老鼠簕的海南岛种群与泰国湾种群的遗传结构存在着较高相似性(Tomizawa *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2020)。这暗示着木果楝、老鼠簕的繁殖体能够突破洋流对冲、生境缺乏等扩散屏障。这可能得益于它们的成熟果实具有极强的耐盐能力,保障了种子在经历长距离洋流漂浮之后还能保持活性(Duke, 2006)。海漆的泰国湾种群与加里曼丹岛、巴拉望岛种群的遗传结构非常相近(Guo *et al.*, 2018a),这表明南海夏季洋流也出现了东西方向的流动(图4A),通过中南半岛与加里曼丹岛间的环流相联通,构建

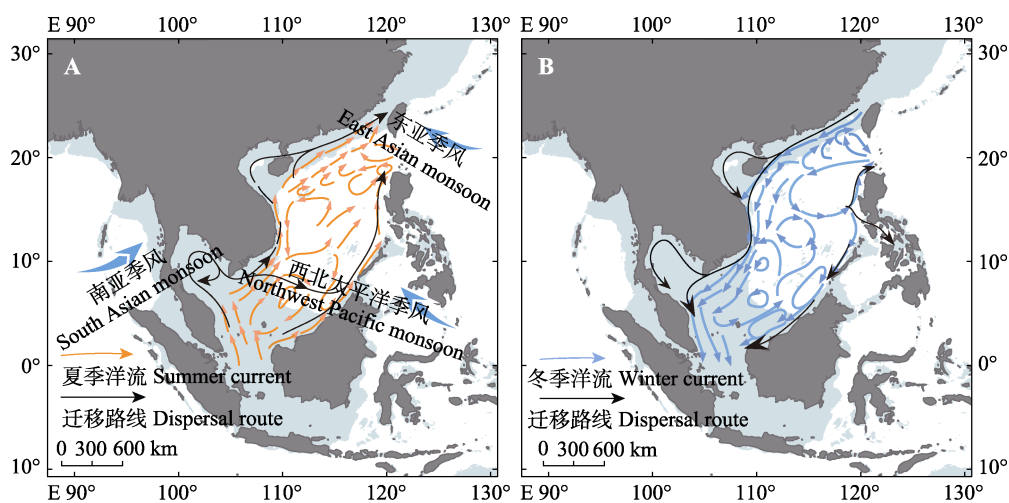


图4 环南海区域夏季(A)和冬季(B)的红树植物扩散路线。浅灰色部分是末次盛冰期(约600万年前)海平面下降120 m后的出露陆地(Voris, 2000)。A图中的虚线表示物种迁移发生几率较低。洋流模式修改自Fang等(2012)。

Fig. 4 Main dispersal routes of mangrove plants around the South China Sea in summer (A) and winter (B). The light gray areas indicate the emerged lands in the Last Glacial Maximum (about 6 million years ago) when the sea level decreased 120 m (Voriss, 2000). The dash line in A indicates limited species dispersal in the history. Ocean current patterns modified from Fang *et al.* (2012).

起了一条特殊的由中南半岛向加里曼丹岛、巴拉望岛的红树植物迁移路线(Guo *et al.*, 2018a, 2018b, 2018c; 图4)。

3.2.2 冬季扩散路线

海桑、杯萼海桑、角果木果期主要在冬季, 银叶树果期在秋冬季(Tomlinson, 2016), 这些红树植物在环南海区域内的长距离扩散主要受南海冬季洋流的影响。分子生物地理学研究结果表明, 海桑和角果木在环南海区域西侧的海南岛、中南半岛、马来半岛种群的遗传关系更近, 而加里曼丹岛、吕宋岛、巴拉望岛等地的种群相对独立(Liao *et al.*, 2007; Yang *et al.*, 2016, 2017; Wee *et al.*, 2017; Banerjee *et al.*, 2020)。在冬季, 有两股洋流分别从台湾海峡和巴士海峡进入南海, 前者沿华南沿海地区、海南岛、中南半岛流向马来半岛, 促进环南海区域西侧红树植物种群的基因交流; 后者进入南海后形成大的环流, 最终沿吕宋岛沿岸折回(Fang *et al.*, 2012)。该洋流不仅对台湾岛和吕宋岛间的红树植物扩散起到了阻隔作用, 还使吕宋岛红树植物形成了南部向南、北部向北的特殊扩散方向(图4B)。另外, 起始于吕宋岛南部的洋流, 沿巴拉望岛和加里曼丹岛, 最终流出环南海区域, 这一洋流状态极为复杂, 在巴拉望岛和加里曼丹岛多次出现向北折返(Fang *et al.*, 2012), 该洋流促进了加里曼丹岛东北端和巴拉望岛地区内部的红树植物扩散, 抑制了与其他地区之间的红树植物扩散。因此, 吕宋岛、巴拉望岛、加里曼丹岛3地红树植物的遗传谱系相对独立。

还有一些全年果期的红树植物, 可能在冬季和夏季都发生过长距离扩散事件。如红树科的红茄苳、红海兰、红树、木榄、秋茄树几乎全年果期(Tomlinson, 2016)。这些红树植物在环南海区域内的长距离扩散, 既受夏季洋流和南亚季风的作用, 也受到冬季洋流的影响。分子生物地理学研究结果表明, 这些红树植物的种群间基因流更为紧密, 长距离扩散水平较高(Urashi *et al.*, 2013; Wee *et al.*, 2015; Guo *et al.*, 2016), 甚至红茄苳和红海兰的扩散能突破马来半岛的地理隔离(Ng *et al.*, 2015), 分布到马来半岛西侧、印度洋沿岸。另一方面, 这些红树物种不仅具有丰富的基因单倍型, 还有着较高的种群遗传相似度, 说明环南海区域存在多个冰期避难所, 保留下了较多的单倍型, 且发生过冰期后的长距离扩散和较高水平的基因流(Urashi *et al.*, 2013; Ng *et*

al., 2015; Guo *et al.*, 2016)。

3.3 历史迁移路线的发生机制

3.3.1 季风与洋流

环南海区域内的洋流状况复杂, 既受到夏季和冬季不同方向的季风影响, 也受印度洋和太平洋洋流的共同影响; 而南海复杂的海岸带地形地貌也加剧了洋流方向与强度的变化程度。总体上, 洋流对环南海区域红树植物长距离扩散的促进作用是一定的, 不过对同一时间的不同地区, 同一地区在不同时间, 以及对不同物种来说, 复杂的洋流状态可能产生不同的影响。比如在中南半岛(越南沿海)地区的夏季洋流阻碍了部分红树植物的扩散, 冬季洋流在巴拉望岛、吕宋岛两侧形成了海上扩散屏障(图4)。

环南海区域内季风盛行, 华南沿海地区、台湾岛主要受东亚季风影响, 吕宋岛、巴拉望岛主要受西北太平洋季风影响, 中南半岛、海南岛、马来半岛北部则是受东亚季风、南亚季风、西北太平洋季风三者叠加影响(姜超等, 2017)。毫无疑问, 季风对南海洋流特别是表层洋流的流动状态造成影响, 以及对红树植物繁殖体的海上漂流起直接推动作用。季风更是环南海区域大部分地区产生降水的重要气候条件, 如海南岛、中南半岛、华南沿海地区等对湿润季风形成有效拦截, 生成了昌化江、南渡江、湄南河、湄公河、珠江等发达的水系, 这些河流与海洋交汇处则是红树植物理想的生长环境(Tomlinson, 2016)。另外, 季风还对环南海区域红树林的碳环境、水环境、生物群落结构等产生直接影响(Canini *et al.*, 2013)。

3.3.2 重大地质历史事件

红树植物可能起源于白垩纪晚期的北方劳亚古陆和南方冈瓦纳古陆之间的“古地中海”; 在侏罗纪中期到中新世早期的古热带赤道洋流推动下, 逐渐抵达今天的印度-西太平洋区(Ellison *et al.*, 1999)。已有研究认为, 古地中海的封闭改变了整个印度洋环流, 秋茄树属被限制在今天的环南海区域, 并演化成*Kandelia candel*和*K. obovata* 2个物种(Chiang *et al.*, 2001; Sheue *et al.*, 2003)。因此, 环南海区域可能是红树科植物从古地中海向太平洋区域迁移的祖先分布区, 是整个太平洋地区红树科植物最原始种群的分布地(Duke *et al.*, 2002)。

环南海区域海平面在更新世期间波动剧烈, 极

大地影响了环南海区域内红树植物的生长环境。第四纪盛冰期时,海平面较今天下降约120 m (Hewitt, 2000; Voris, 2000),今天的环南海区域大部分地区在当时都露出海面连接在一起,形成巽他大陆(Sundaland),极大地限制了环南海区域红树植物向外扩散,使得环南海区域红树植物遗传结构和印度洋、大西洋地区形成巨大差异(Guo *et al.*, 2018a, 2018b)。

历史上的冰期压缩了环南海区域红树植物种群大小,加之彼时的南海洋流规模较小,对红树植物在环南海区域长距离扩散的推动作用非常有限,所以冰期红树植物种群相对独立并产生了遗传分化。卡里马塔海峡、马六甲海峡、台湾海峡等红树植物扩散通道在冰期随着海平面下降而关闭,在间冰期恢复贯通(Hewitt, 2000),所以环南海区域红树植物种群经历了扩散、隔离、扩散的循环过程,形成了如今环南海区域红树植物种群的遗传结构(He *et al.*, 2019)。

3.3.3 红树植物的自身特性

植物繁殖体的有效扩散决定了物种的分布(Lester *et al.*, 2007)。红树植物经过了长时间的适应性演化,不同红树物种成熟繁殖体的结构状态不同,长距离扩散能力有所差异(van der Stocken *et al.*, 2015)。红树科植物均产生胎生种子,具有低密度、可随洋流扩散、扩散完成后还可快速生根等适应性特征。海桑属红树植物果实包含多颗种子,成熟果实在漂流过程中逐渐腐烂,种子得以被逐渐释放(Wee *et al.*, 2017)。海漆成熟种子中还留有空腔,进一步增强了种子的浮力(Das *et al.*, 2011)。榄李属果实较小,银叶树属果实较大,虽然大小不同,但两者均采用富含纤维组织的种皮对种子进行包裹,供种子完成漂浮(Ye *et al.*, 2004)。木果楝属红树植物果实硕大,形如炮弹,内含大粒种子2-3枚,果实成熟后质地轻盈,在漂浮过程中受风的推动作用最为明显(Duke, 2006)。

红树物种对盐分和温度的耐受性,也在很大程度上影响到了红树物种的地理分布格局。海桑属作为低潮间带生长的标志性红树植物,其中的杯萼海桑分布范围最为广泛,耐盐程度也最高(Alongi, 2002),高盐分耐受能力为杯萼海桑的长距离扩散和广泛分布奠定了基础。红树属的红海兰和红茄苳能够忍耐冬季低温,广泛分布于华南沿海、台湾岛,

甚至更北的琉球群岛;而红树最北只能分布于海南岛及雷州半岛附近(Duke *et al.*, 2002)。秋茄树属的*Kandelia candel*在热带及亚热带均有分布,而*K. obovata*主要分布在亚热带,可能是后期适应亚热带地区逐渐分化出来的物种(Sheue *et al.*, 2003)。榄李属的物种也能耐受一定的低温,如红榄李和榄李最北能够分布到海南岛、台湾岛一带(Guo *et al.*, 2021)。

红树物种的分布格局与系统进化历史也密切相关。红树属、角果木属、秋茄树属、木榄属、木果楝属、海桑属、海榄雌属、玉蕊属(*Barringtonia*)等的物种分化时间集中发生在更新世(He *et al.*, 2019, 2022),这一演化历史无疑是影响如今红树物种分布格局的重要因素。He等(2022)针对热带地区32种红树林的全基因组测序研究发现,热带地区红树物种发生过至少27次独立起源(新物种形成),但南海历史上频繁的海平面上升与下降带来的干扰等也导致了较多红树物种的灭绝,使得系统发育历史上只表现出中度的净物种形成。秋茄树属是在更新世末期才在今天的环南海区域演化出来,较短的演化历史使得这个属仅有2个物种(*K. candel*和*K. obovata*),并成为了环南海区域特有的属(Chiang *et al.*, 2001)。*Avicennia eucalyptifolia*和*Camptostemon philippinense*在环南海区域仅分布在吕宋岛,但集中分布于邻近的苏拉威西岛、棉兰老岛、新几内亚岛等地。这表明,这两个物种很可能是在较晚的时候才扩散到吕宋岛(Primavera *et al.*, 2004; Sarmiento, 2020)。类似地,广布于澳大利亚及其邻近区域的*Occhrosia octodonta*可能是从澳大利亚扩散到加里曼丹岛和吕宋岛(Saenger *et al.*, 2019)、*Acanthus volubilis*则是从印度洋通过马六甲海峡扩散到环南海区域的马来半岛(Matoss *et al.*, 2022),极大地丰富了环南海区域的红树物种多样性。

4 结论和展望

环南海区域分布的53种红树植物(真红树39种,半红树14种)集中分布在马来半岛、中南半岛的泰国湾、加里曼丹岛北部及海南岛等地,巴拉望岛红树植物的物种多样性最低。这种地理分布格局是由特殊的地质地貌和洋流方向决定的。海南岛及邻近地区可能是红树植物在冰期的重要避难所,因此具有极高的红树物种多样性;吕宋岛较高的红树物种多

样性则主要是因为该岛位于西太平洋、大洋洲和南海之间, 是红树植物长距离扩散的一个交汇地。

季风的作用使得环南海区域红树植物的扩散路径在夏季和冬季存在截然不同的格局。在地质历史上, 末次盛冰期造成南海海平面下降了120 m左右, 极大地影响了南海红树植物地理分布格局与遗传背景。红树物种由于特殊的适应历史和生境特点, 对于全球气候变化和海平面上升的影响更为敏感。

目前已有研究大多针对广布种, 缺乏对环南海区域的特有种及狭域分布种的物种分化机制与迁移历史的深入研究。利用现代分子生物学技术, 尤其是基因组数据, 覆盖整个环南海区域对狭域特有种开展物种迁移与生物地理学研究, 有助于进一步揭示环南海区域红树植物的生物地理学格局及其在全球变化背景下的演变趋势, 值得今后相关研究重视。

致谢 感谢海南大学姚小兰、金文婷、谭珂、凌少军等在数据分析和写作上的帮助。

参考文献

- Alongi DM (2002). Present state and future of the world's mangrove forests. *Environmental Conservation*, 29, 331-349.
- Banerjee AK, Guo WX, Qiao ST, Li WX, Xing F, Lin YT, Hou ZW, Li S, Liu Y, Huang YL (2020). Land masses and oceanic currents drive population structure of *Heritiera littoralis*, a widespread mangrove in the Indo-West Pacific. *Ecology and Evolution*, 10, 7349-7363.
- Canini ND, Metill EB, Azanza RV (2013). Monsoon-influenced phytoplankton community structure in a Philippine mangrove estuary. *Tropical Ecology*, 54, 331-343.
- Chiang TY, Chiang YC, Chen YJ, Chou CH, Havanond S, Hong TN, Huang S (2001). Phylogeography of *Kandelia candel* in East Asiatic mangroves based on nucleotide variation of chloroplast and mitochondrial DNAs. *Molecular Ecology*, 10, 2697-2710.
- Das AB, Jena S, Pradhan C, Chand PK (2011). Genetic variability among male populations of a minor mangrove *Excoecaria agallocha* L. as evident by chromosome morphology and DNA markers. *The Nucleus*, 54, 39-47.
- Duke NC (2006). *Australia's Mangroves: the Authoritative Guide to Australia's Mangrove Plants*. University of Queensland, Brisbane, Australia.
- Duke NC, Lo E, Sun M (2002). Global distribution and genetic discontinuities of mangroves-emerging patterns in the evolution of *Rhizophora*. *Trees*, 16, 65-79.
- Duke NC, Meynecke JO, Dittmann S, Ellison AM, Anger K, Berger U, Cannicci S, Diele K, Ewel KC, Field CD, Koedam N, Lee SY, Marchand C, Nordhaus I, Dahdouh-Guebas F (2007). A world without mangroves? *Science*, 317, 41-42.
- Ellison AM, Farnsworth EJ, Merkt RE (1999). Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 95-115.
- Fang GH, Wang G, Fang Y, Fang WD (2012). A review on the South China Sea western boundary current. *Acta Oceanologica Sinica*, 31, 1-10.
- Giesen W, Wulffraat S, Zieren M, Scholten L (2007). *Mangrove Guidebook for Southeast Asia*. Food and Agriculture Organization and Wetlands International, Bangkok, Thailand.
- Guo WX, Banerjee AK, Ng WL, Yuan Y, Li WX, Huang YL (2020). Chloroplast DNA phylogeography of the holly mangrove *Acanthus ilicifolius* in the Indo-West Pacific. *Hydrobiologia*, 847, 3591-3608.
- Guo WX, Banerjee AK, Wu HD, Ng WL, Feng H, Qiao ST, Liu Y, Huang YL (2021). Contrasting phylogeographic patterns in *Lumnitzera* mangroves across the Indo-West Pacific. *Frontiers in Plant Science*, 12, 637009. DOI: 10.3389/fpls.2021.637009.
- Guo WX, Ng WL, Wu HD, Li WX, Zhang L, Qiao ST, Yang XY, Shi XG, Huang YL (2018a). Chloroplast phylogeography of a widely distributed mangrove species, *Excoecaria agallocha*, in the Indo-West Pacific region. *Hydrobiologia*, 807, 333-347.
- Guo ZX, Guo WX, Wu HD, Fang XT, Ng WL, Shi XG, Liu Y, Huang ZC, Li WX, Gan L, He SN, Zhong CR, Jian SG, Gong X, Shi SH, Huang YL (2018b). Differing phylogeographic patterns within the Indo-West Pacific mangrove genus *Xylocarpus* (Meliaceae). *Journal of Biogeography*, 45, 676-689.
- Guo ZX, Huang YL, Chen YM, Duke NC, Zhong CR, Shi SH (2016). Genetic discontinuities in a dominant mangrove *Rhizophora apiculata* (Rhizophoraceae) in the Indo-Malesian region. *Journal of Biogeography*, 43, 1856-1868.
- Guo ZX, Li XN, He ZW, Yang YC, Wang WQ, Zhong CR, Greenberg AJ, Wu CI, Duke NC, Shi SH (2018c). Extremely low genetic diversity across mangrove taxa reflects past sea level changes and hints at poor future responses. *Global Change Biology*, 24, 1741-1748.
- Han BP (1995). Study on the floristic composition similarity of mangrove among their global distribution regions. *Journal of Integrative Plant Biology*, 37, 624-629. [韩博平 (1995). 世界红树植物分布区域间种类组成的相似性研究. *植物学报*, 37, 624-629.]
- He ZW, Feng X, Chen QP, Li LW, Li S, Han K, Guo ZX, Wang JY, Liu M, Shi CC, Xu SH, Shao S, Liu X, Mao

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0366

- XM, Xie W, *et al.* (2022). Evolution of coastal forests based on a full set of mangrove genomes. *Nature Ecology & Evolution*, 6, 738-749.
- He ZW, Li XN, Yang M, Wang XF, Zhong CR, Duke NC, Wu CI, Shi SH (2019). Speciation with gene flow via cycles of isolation and migration: insights from multiple mangrove taxa. *National Science Review*, 6, 275-288.
- Hewitt G (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907-913.
- Jiang C, Tan K, Ren MX (2017). Effects of monsoon on distribution patterns of tropical plants in Asia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1103-1112. [姜超, 谭珂, 任明迅 (2017). 季风对亚洲热带植物分布格局的影响. 植物生态学报, 41, 1103-1112.]
- Jin FJ, Yao ZL, Chen Z (2021). Development characteristics and construction prospects for an integrated economic zone in the South China Sea region. *Acta Geographica Sinica*, 76, 428-443. [金凤君, 姚作林, 陈卓 (2021). 环南海区域发展特征与一体化经济区建设前景. 地理学报, 76, 428-443.]
- Lester SE, Ruttenberg BI, Gaines SD, Kinlan BP (2007). The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters*, 10, 745-758.
- Li X (2017). A preliminary study on the historical geography of the South China Sea area. *Borderland Studies of China*, (2), 216-231. [李欣 (2017). 环南海地区历史地理研究初探. 中国边疆学, (2), 216-231.]
- Liao BW, Zhang QM (2014). Area, distribution and species composition of mangroves in China. *Wetland Science*, 12, 435-440. [廖宝文, 张乔民 (2014). 中国红树林的分布、面积和树种组成. 湿地科学, 12, 435-440.]
- Liao PC, Havanond S, Huang S (2007). Phylogeography of *Ceriops tagal* (Rhizophoraceae) in Southeast Asia: the land barrier of the Malay Peninsula has caused population differentiation between the Indian Ocean and South China Sea. *Conservation Genetics*, 8, 89-98.
- Lin P (1987). Distribution of mangrove species. *Scientia Silvae Sinicae*, 23, 481-490. [林鹏 (1987). 红树林的种类及其分布. 林业科学, 23, 481-490.]
- Matos P, Batista MT, Figueirinha A (2022). A review of the ethnomedicinal uses, chemistry, and pharmacological properties of the genus *Acanthus* (Acanthaceae). *Journal of Ethnopharmacology*, 293, 115271. DOI: 10.1016/j.jep.2022.115271.
- Ng WL, Onishi Y, Inomata N, Teshima KM, Chan HT, Baba S, Changtragoon S, Siregar IZ, Szmidt AE (2015). Closely related and sympatric but not all the same: genetic variation of Indo-West Pacific *Rhizophora* mangroves across the Malay Peninsula. *Conservation Genetics*, 16, 137-150.
- Plaziat JC, Cavagnetto C, Koeniguer JC, Baltzer F (2001). History and biogeography of the mangrove ecosystem, based on a critical reassessment of the paleontological record. *Wetlands Ecology and Management*, 9, 161-180.
- Primavera J, Sadaba R, Lebata M, Hazel J, Altamirano J (2004). *Handbook of Mangroves in the Philippines-Panay*. Aquaculture Department, Southeast Asian Fisheries Development Center, Iloilo, Philippines.
- Rumney TA (2010). *The Geography of Southeast Asia: a Scholarly Bibliography and Guide*. University Press of America, Lanham, USA.
- Saenger P, Ragavan P, Sheue CR, López-Portillo J, Yong JWH, Mageswaran T (2019). Mangrove biogeography of the Indo-Pacific//Gul B, Böer B, Khan MA, Clüsener-Godt M, Hameed A. *Sabkha Ecosystems*. Springer, Cham, Switzerland. 379-400.
- Sarmiento RT (2020). Floristic diversity of the biodiversity monitoring plots and its environs within agata mining ventures, Inc., Tubay, Agusan del Norte, Philippines. Tubay, Agusan del Norte, Philippines. *Ambient Science*, 7, 11-18.
- Sheue CR, Liu HY, Yong JW (2003). *Kandelia obovata* (Rhizophoraceae), a new mangrove species from Eastern Asia. *TAXON*, 52, 287-294.
- Takayama K, Tateishi Y, Murata J, Kajita T (2008). Gene flow and population subdivision in a pantropical plant with sea-drifted seeds *Hibiscus tiliaceus* and its allied species: evidence from microsatellite analyses. *Molecular Ecology*, 17, 2730-2742.
- Tan K, Malabrigo PL, Ren MX (2020). Origin and evolution of biodiversity hotspots in Southeast Asia. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 3866-3877. [谭珂, Malabrigo PL, 任明迅 (2020). 东南亚生物多样性热点地区的形成与演化. 生态学报, 40, 3866-3877.]
- Tomizawa Y, Tsuda Y, Saleh MN, Wee AK, Takayama K, Yamamoto T, Yllano OB, Salmo III SG, Sungkaew S, Adjie B, Ardli E, Suleiman M, Tung NX, Soe KK, Kandasamy K, *et al.* (2017). Genetic structure and population demographic history of a widespread mangrove plant *Xylocarpus granatum* J. Koenig across the Indo-West Pacific region. *Forests*, 8, 480. DOI: 10.3390/f8120480.
- Tomlinson PB (2016). *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Melbourne, Australia.
- Urashi C, Teshima KM, Minobe S, Koizumi O, Inomata N (2013). Inferences of evolutionary history of a widely distributed mangrove species, *Bruguiera gymnorhiza*, in the Indo-West Pacific region. *Ecology and Evolution*, 3, 2251-2261.
- van der Stocken T, Vanschoenwinkel B, de Ryck DJ, Bouma TJ, Dahdouh-Guebas F, Koedam N (2015). Interaction between water and wind as a driver of passive dispersal in mangroves. *PLoS ONE*, 10, e0121593. DOI: 10.1371/journal.pone.0127132.

- Voris HK (2000). Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography*, 27, 1153-1167.
- Wang BS, Liang SC, Zhang WY, Zan QJ (2003). Mangrove Flora of the World. *Acta Botanica Sinica*, 45, 644-653.
- Wang RJ, Chen ZY (2002). Systematics and biogeography study on the family Sonneratiaceae. *Guihaia*, 22, 214-219. [王瑞江, 陈忠毅 (2002). 海桑科的系统进化及地理分布. 广西植物, 22, 214-219.]
- Wang WQ, Wang M (2007). *Chinese Mangrove*. Science Press, Beijing. [王文卿, 王瑁 (2007). 中国红树林. 科学出版社, 北京.]
- Wee AK, Takayama K, Chua JL, Asakawa T, Meenakshisundaram SH, Adjie B, Ardli ER, Sungkaew S, Malekal NB, Tung NX, Salmo III SG, Yllano OB, Saleh MN, Soe KK, Tateishi Y, *et al.* (2015). Genetic differentiation and phylogeography of partially sympatric species complex *Rhizophora mucronata* Lam. and *R. stylosa* Griff. using SSR markers. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 57. DOI: 10.1186/s12862-015-0331-3.
- Wee AK, Teo JXH, Chua JL, Takayama K, Asakawa T, Meenakshisundaram SH, Onrizal O, Adjie B, Ardli ER, Sungkaew S, Suleiman M, Tung NX, Salmo III SG, Yllano OB, Saleh MN, *et al.* (2017). Vicariance and oceanic barriers drive contemporary genetic structure of widespread mangrove species *Sonneratia alba* J. Sm in the Indo-West Pacific. *Forests*, 8, 483. DOI: 10.3390/f8120483.
- Yang YC, Duke NC, Peng FF, Li JF, Yang SH, Zhong CR, Zhou RC, Shi SH (2016). Ancient geographical barriers drive differentiation among *Sonneratia caseolaris* populations and recent divergence from *S. lanceolata*. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1618. DOI: 10.3389/fpls.2016.01618.
- Yang YC, Li JF, Yang SH, Li XN, Fang L, Zhong CR, Duke NC, Zhou RC, Shi SH (2017). Effects of Pleistocene sea-level fluctuations on mangrove population dynamics: a lesson from *Sonneratia alba*. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 1-14.
- Ye Y, Lu CY, Wong YS, Tam NFY (2004). Diaspore traits and inter-tidal zonation of non-viviparous mangrove species. *Acta Botanica Sinica*, 46, 896-906.
- Zhang RF, Guo ZX, Fang L, Zhong CR, Duke NC, Shi SH (2022). Population subdivision promoted by a sea-level-change-driven bottleneck: a glimpse from the evolutionary history of the mangrove plant *Aegiceras corniculatum*. *Molecular Ecology*, 31, 780-797.

责任编辑: 任海 责任编辑: 乔鲜果

附录 环南海区域红树植物物种名录及其基本信息

Supplement Mangrove species and their basic information of the South China Sea

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2022.0366-S1.pdf>