中国科学: 生命科学 2024 年 第 54 卷 第 9 期: 1565 ~ 1580
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
评 述 中国知名大学及研究院所专栏 中山大学生命科学学院专辑

红树植物的系统起源、群体演化与生态适应性

郭子骁*, 黄颖欣, 司法, 施苏华*

中山大学生命科学学院, 水产动物疫病防控与健康养殖全国重点实验室(中山大学), 广东省植物逆境生物学重点实验室, 广州 510275
* 联系人, E-mail: guozx8@mail.sysu.edu.cn; lssssh@mail.sysu.edu.cn

收稿日期: 2024-05-02; 接受日期: 2024-06-14; 网络版发表日期: 2024-09-04
国家自然科学基金(批准号: 32330005, 42276159)、广东省基础与应用基础研究基金(批准号: 2023A1515012406)和广州市基础研究计划基础与应用基础研究项目(批准号: 2023A04J1949)资助

摘要 红树植物因其重要的生态价值而备受关注, 其起源演化和生态适应性是长期以来的研究热点问题. 随着分子生物学和基因组学技术的发展, 过去数十年该领域取得了长足的进步. 本文回溯该领域发展的脉络, 从五个方面综述了当前的进展情况: (ⅰ) 红树植物区系地理、系统发育和起源; (ⅱ) 印度西太平洋地区红树植物群体遗传演化; (ⅲ) 自然杂交与物种形成; (ⅳ) 潮间带适应性的分子和基因组演化机制; (ⅴ) 全球变化下的红树林保护. 在总结进展基础上, 对未来研究方向进行展望.

关键词 红树植物, 潮间带适应, 系统发生起源, 基因组进化, 群体遗传结构, 生物多样性保护

红树植物(mangroves)是以热带亚热带地区海岸潮间带为栖息地, 主要为木本的一类植物的总称. 以红树植物为主体形成的潮间带湿地生态系统就是红树林(mangrove forest). 红树林素有“海岸卫士”的美誉, 在防风减灾、保护堤岸、促淤造陆和净化海水等方面具有重要作用, 是海岸带重要的生态屏障. 红树植物种类不多, 却是众多底栖动物、昆虫和鸟类的栖息地, 蕴藏了极高的动物多样性, 是海岸带生物多样性宝库. 此外, 红树林还是重要的碳汇, 是碳储量最丰富的热带森林生态系统[1], 其固定的碳达到了3.7~6.2 Pg[2]. 因其显著的重要性, 红树林吸引了国内外诸多研究者的目光. 他们从生物学、生态学和林学等不同角度开展了众多研究, 而研究的重中之重便是红树植物.

红树植物种类稀少, 真红树(专性栖息于潮间带生境)全球总共约80种, 半红树(潮间带和内陆两栖)种类则更少. 植物系统分类学将这些真红树分属于18个科, 然而关于红树的起源和生态演化仍疑云重重. 红树植物在地球上是怎样分布的? 红树植物起源于何时何地? 红树物种是如何演化的? 红树植物是怎样适应潮间带环境的? 不同的红树植物来源不同, 但它们均生活在高盐和潮水周期性浸没的潮间带生境, 并演化出了多组适应性性状, 比如支柱根、呼吸根和板状根等特殊根系, 泌盐、拒盐和聚盐等耐盐机制, 以及胎萌繁殖方式. 这些性状的分子和基因组基础是过去多年的研究热点.

围绕红树林, 国内外学者开展了活跃的研究, 中山大学先后几代学者为红树林研究领域的发展作出了卓越的贡献. 从解放初期开始, 张宏达、侯宽昭和王伯荪

引用格式: 郭子骁, 黄颖欣, 司法, 等. 红树植物的系统起源、群体演化与生态适应性. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1565–1580
Guo Z X, Huang Y X, Si F, et al. Phylogenetic origin, population evolution, and ecological adaptation of Mangroves (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1565–1580, doi: 10.1360/SSV-2024-0144

© 2024 《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

等老一辈植物学家就将研究目光投向了南海海滨的红树林, 开展了红树植物分类学和植物区系研究. 20世纪八九十年代以来, 陈桂珠和蓝崇钰等在红树林环境科学领域开展了系列研究. 近20年, 以施苏华、彭少麟和余世孝等为代表的学者从分子系统发育、谱系地理学、群体遗传学、基因组学和生态学等方面开展了卓有成效的研究. 本文对红树植物起源演化和生态适应领域的研究进展进行梳理, 并提出对未来发展的几点浅见.

1 红树植物区系地理、系统发育和起源

红树植物的鉴定描述和分类研究由来已久, 尤其自20世纪以来, 相关的资料快速增加. 譬如, 澳大利亚的Duke教授[3~6]发现了多个红树新种, 并对白骨壤属(*Avicennia*)和海桑属(*Sonneratia*)等红树类群进行了分类修订. Tomlinson[7]的专著*The Botany of Mangroves*对红树植物的分类和描述进行了全面的总结. 红树植物广泛分布于全球大部分热带亚热带海岸, 张宏达[8]从区系地理的角度敏锐地注意到红树植物的特殊性: 一方面红树植物与各大陆的植物系统和植物区系的发育都有关, 而另一方面红树植物的分布是跨大陆的, 主要受制于气候和洋流. 因而, 在他1994年提出的地球植物区系分区提纲中, 热带红树植物被单列为一个界, 与劳亚植物界、华夏植物界、澳大利亚植物界、非洲植物界和南极植物界并列.

红树物种在全球的分布极不均匀, 旧热带(印度西太平洋地区, Indo-West Pacific, IWP, 东方类群)和新热带(大西洋东太平洋地区, Atlantic-East Pacific, AEP, 西方类群)几乎没有重合的红树物种, 因而国际上公认划分为两个大区[7]. 1993年, 张宏达[9]在香港举办的“亚洲及太平洋红树林国际会议”上, 发表了“Analysis of the mangrove flora of the world”, 全面梳理了全球红树林植物区系的种类组成, 归纳了东方类群和西方类群的代表性种属, 分析了东西方类群的关系, 推断了红树林的起源, 是早期比较全面准确的全球红树植物区系的资料. 在此基础上, 王伯荪等人[10]整理了世界红树物种的名录以及国内红树物种分布信息. 东方类群拥有远高于西方类群的物种多样性, Ellison等人[11]分析认为这种不对称的多样性源于“隔离分化”机制, 大部分红树植物谱系在古特提斯海起源后, 分隔为东南亚、印度洋、加勒比和东太平洋三大块, 每个大块的物种多样性跟各自可获取的红树林生境地面积紧密相关. Ricklefs等人[12]则认为红树植物物种多样性的东西方不对称是由于物种形成速率的差异. Duke[13]将东方类群进一步划分为非洲东岸、亚洲沿岸和大洋洲沿岸, 西方类群划分为美洲西岸、美洲东岸和非洲西岸等, 一共6个区域. 韩博平[14]采用集合论和Jaccard相似性指数方法, 量化计算了这6个红树林分布区域之间的相似性.

对于中国的红树林, 国内研究者给予了格外的关注. 1953年, 侯宽昭和何椿年[15]发表《中国红树科志》, 系统详尽地梳理了国内分布的红树科(Rhizophoraceae)物种系统分类和形态描述. 陈桂葵和陈桂珠[16]分析了中国的红树林植物区系, 认为我国红树林区系属于热带亚热带过渡性质, 并根据化石证据推断红树林的起源不晚于三叠纪. 张宏达等人[17]则对雷州半岛红树林开展了植物群落调查, 在此基础上将当地的红树林群落划分为8种群丛, 提出了红树林群落从裸滩到成熟红树林的演替路径.

20世纪末以来, 分子系统学蓬勃发展, 施苏华教授带领团队将分子系统学方法引入红树林研究, 在全球率先开展红树植物的分子系统学研究. 基于核基因*matK*和nrDNA序列的系统发育分析, 施苏华等人1999年发现红树科的红树属(*Rhizophora*)、木榄属(*Bruguiera*)、角果木属(*Ceriops*)和秋茄树属(*Kandelia*)均是单系, 并且这四个属组成的类群也是单系, 跟其他红树科陆地类群形成姊妹群[18]. 同样地, 利用nrDNA序列的分析, 他们发现海桑科内嵌于传统划分的千屈菜科内部, 为后来将海桑科并入千屈菜科(广义千屈菜科)提供了分子证据的支持[19]. 两年后, 黄椰林和施苏华[20]发现, 菱属(*Trapa*, 传统分类为单属科菱科)才是红树植物海桑属亲缘关系最近的类群, 澄清了长期以来八宝树属(*Duabanga*)与海桑属是姊妹群的观念. 黎新年等人[21]利用25个核基因重建了白骨壤属的系统发育树, 支持了IWP和AEP两个地区的白骨壤属物种各自聚类, 发现花药与柱头相对位置以及花柱长度两个性状可以很好地与物种演化关系吻合, 并估算IWP支系的物种从约六百万年前开始进一步物种分化. 印度的Das等人[22]和Sahoo等人[23]则利用染色体核型分析和RAPD方法分别研究了银叶树属和木榄属属内物种间的亲缘关系.

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

分子系统发育分析可以为还原植物的起源和演化历史提供丰富的信息. 钟扬和施苏华等人[24]合作揭示了红树科红树族物种与其陆地近缘物种在*matK*和*rbcL*等基因不同位点异质化演化速率的模式, 提供了自然选择的分子证据. 施苏华又与符云新等人[25]合作, 在推断红树植物大部分科属系统发育关系的基础上, 通过最大似然法重建了胎萌和泌盐等红树典型表型在祖先节点的状态, 从而可靠地证明了红树植物的这些独特表型均是多次独立起源的. 随着基因组时代到来, 施苏华和吴仲义合作利用基因组水平的数据构建系统发育树和推断物种演化历史. 在他们的指导下, 徐绍华等人[26]基于系统发育基因组学分析估算了红树族起源时间, 推断红树族祖先下海成为红树可能与古新世始新世极热事件(Paleocene-Eocene Thermal Maximum, PETM)有关; 何子文等人[27]新测序和收集了48种红树植物和近缘陆地物种的基因组数据, 构建了迄今最为完整的红树植物演化时间树, 发现不同红树支系的祖先从白垩纪晚期开始分27次持续进入潮间带成为红树.

2　印度西太平洋地区红树植物群体遗传演化

群体水平的遗传演化一方面是物种形成和物种多样性起源的源头, 另一方面也是生物适应环境的遗传基础. 因此, 自21世纪初以来, 随着ISSR, AFLP和SSR等分子标记技术的发展, 研究者开始探究红树植物群体遗传演化机制. IWP地区的红树物种多样性六倍于AEP地区, 其中印度马来地区更是全球红树林生物多样性中心, 因此IWP地区成为了红树植物群体演化研究的热点.

1999年, 葛学军和孙梅采用等位酶和ISSR技术研究海南岛的3个桐花树(*Aegiceras corniculatum*)群体, 发现物种和群体水平遗传变异均很低, 推断它们是从一个遗传多样性匮乏的祖先群体衍生而来, 奠基者效应和本地基因流均对其群体演化影响很大[28]. 两年后, 他们又用ISSR技术研究了中国和泰国的角果木(*Ceriops tagal*)群体, 同样发现遗传变异水平低, 并且相比泰国西部的群体, 泰国东部的群体与中国的群体更相似[29]. Arnaud-Haond等人[30]用SSR技术研究了白骨壤(*Avicennia marina*), 发现相比于澳大利亚东和北海岸的分布区中心群体, 越南、菲律宾和澳大利亚西海岸等分布区边缘的群体遗传变异程度更低. Maguire等人[31]则以澳大利亚的白骨壤群体为研究模型发现SSR标记比AFLP标记检测到更高的杂合度. 陈桂珠和李海生等人[32~36]用ISSR技术对采集自中国的杯萼海桑(*Sonneratia alba*)、海南海桑(*S.* × *hainanensis*)、卵叶海桑(*S. ovata*)、无瓣海桑(*S. apetala*)和海桑(*S. caseolaris*)群体开展了系列研究. 他们认为, ISSR分子标记可以作为海桑属物种鉴定的有效方法[37]. 类似的研究在半红树植物也有开展, 唐恬等人[38,39]对黄槿(*Hibiscus tiliaceus*), 简曙光等人[40,41]对银叶树(*Heritiera littoralis*)和张志红等人[42]对海漆(*Excoecaria agallocha*), 采集了华南地区的群体开展研究, 发现半红树表现出潮间带和陆地居群之间的遗传分化, 表明居群间基因流(通过海漂繁殖体)和生境差异相关的自然选择都是半红树群体演化的重要影响因素.

前述研究主要关注局部区域的群体, 采样范围狭窄, 对物种自然分布范围内的遗传变异代表性不足, 难以对物种水平的群体演化有完整理解. 施苏华团队采集了覆盖IWP核心部分(华南、东南亚、南亚和澳洲北部等)的多种红树植物和半红树植物的自然群体开展研究. 比如, 谭凤笑和黄椰林等人对角果木属十雄角果木(*Ceriops decandra*)[43]和角果木[44], 苏国华等人对榄李属榄李(*Lumnitzera racemosa*)[45]和红榄李(*Lumnitzera littorea*)[46], 以及邓书林等人[47]对桐花树, 开展了大范围地理群体的研究. 这些研究揭示了不同红树物种间一些相似的特征: 物种水平有较高的遗传多样性, 但群体内部往往较低; 大部分遗传变异存在于不同地区的群体之间; 印度洋和西太平洋之间, 澳洲和亚洲之间往往有较高水平的遗传分化. 张志红等人[48]对海漆的研究也发现了相似的群体遗传分化模式. Maguire等人[49]采集了基本覆盖白骨壤自然分布范围的群体样本, 利用SSR标记发现群体间有显著的遗传分化.

近年来, 基于DNA测序的SNP标记技术和相关统计方法快速发展和应用, 检测更多数量的基因位点可以更为准确地评估红树植物遗传多样性水平. 周仁超等人[50]研究了中国和泰国的卵叶海桑群体, 对3个叶绿体和6个核基因测序, 未检测到任何多样性位点. 施苏华团队采用Solexa混池建库策略测序80-100个核基因, 陆续估算了角果木[51]、榄李[52]、正红树(*Rhizophora apiculata*)[53]、海桑属[54]、白骨壤[55]和桐花

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

树[56]等物种的遗传多样性, 发现红树植物总体上均呈现群体内遗传多样性极低, 物种水平多样性高于群体内的特征. 然而, 跟陆地植物相比, 红树植物物种水平的遗传多样性普遍处于极低状态, 这种遗传多样性极度匮乏的现状缘于历史上海平面频繁波动(反复下降和上升)过程中红树植物遭受了严重的遗传多样性丢失[56,57].

利用单倍型信息的贝叶斯聚类(STRUCTURE)、地理阻障推断(BARRIER)和群体历史模型模拟(IMa2和ABC)等分析方法为群体遗传分化格局及基因流提供了直观和量化的估算. 基于这些方法, 马来半岛(或巽他大陆)被发现是隔离印度洋和太平洋地区红树植物群体最为显著和普遍的陆地阻障. 在历史上, 当海平面下降时, 巽他大陆架上的浅海露出水面变成陆地, 马来半岛和印尼群岛等连接成为广阔的陆块, 隔绝了其东西两侧的红树植物群体迁移. 即使海平面上升到当今的历史高位, 也仅有狭窄的马六甲海峡连通两边海洋. 因而, 正红树[53]、白骨壤[55]、榄李[52]、角果木[44]、海桑[58]、木果楝属(*Xylocarpus*)[59]、木榄(*B. gymnorhiza*)[60]和桐花树[56]等典型的真红树植物均受到巽他大陆的强烈隔离, 导致巽他大陆东西两侧群体发生显著的遗传分化(图1, 表1). Wee等人[62]发现, 红茄苳(*Rhizophora mucronata*)印度洋与太平洋谱系的遗传不连续带位于安达曼海, 相比马来半岛略为偏西, 但其深度的遗传分化应当也是源于巽他大陆架的隔离. 尽管如此, 海平面上升时, 马六甲海峡打开了缺口, 给东西两侧已分化的群体发生基因交流提供了窗口, 从而发生二次接触形成群体混合. 李建芳等人[52]在榄李, 郭子骁等人[53]在正红树, 杨宇晨等人[58]在海桑, 以及Urashi等人[60]在木榄中均发现了马六甲海峡附近的群体存在显著的遗传混合.

海平面的反复开通和关闭造成了间断性基因流, 亦即红树植物群体经历了“隔离”和“混合”的循环. 基于红树植物的实例, 何子文等人[70]提出了MIM(mixing-isolation-mixing)物种形成新模型, 计算机模拟表明该模型很好地拟合了马来半岛两侧多组红树植物的群体分化历史. 在MIM模型假设下, 物种形成具有指数级增长的潜力, 很好地解释了物种形成促成生物多样性热点形成的关键机制.

除了陆地阻障, 洋流也对红树植物有显著的隔离效应. 郭子骁等人[53]发现, 华莱士区的印度尼西亚直流(Indonesian Throughflow, ITF)是造成澳大拉西亚地区(澳洲和巴布亚等)与印度马来地区(马来半岛以东, 华南地区等)正红树群体遗传分化的主要原因. 类似地, 在木果楝(*Xylocarpus granatum*)[59]、杯萼海桑[61]、红海榄[62]、红榄李[71]、桐花树[56]、白骨壤[55]和老鼠簕(*Acanthus ilifolius*)[65]等物种均发现了该处洋流对群体的隔离现象(图1, 表1). 此外, 杨宇晨等人[61]在杯萼海桑和Banerjee等人[66]在银叶树的研究揭示, 对部分红树植物而言, 南海的洋流也被认为是隐形的地理阻障(图1, 表1). 相比巽他大陆这样的陆块阻障, 洋流对红树植物的隔离效应较弱, 且对不同的红树物种影响程度差异很大(图1, 表1). 譬如, 郭子骁等人[59]发现, 华莱士区的洋流对木果楝有显著隔离效应, 而对其同属的姊妹种澳洲木果楝(*X. moluccensis*)则没有明显隔离. 郭无瑕等人[71]也发现, 马来半岛陆地阻障和华莱士区洋流对同属的榄李和红榄李影响机制也不尽相同, 形成了差异化的群体遗传结构. Manurung等人[64]则研究了印度尼西亚群岛的红榄李和榄李, 发现华莱士线与红榄李两个遗传分化谱系的边界相吻合, 而榄李呈现西北和东南两个谱系的分化且在华莱士区存在遗传混合.

3 红树植物杂交与物种形成

自然杂交在植物界普遍发生, 在红树中也不鲜见. 然而, 大多数红树支系物种多样性低, 比如瓶花木属(*Scyphiphora*)、拉关木属(*Laguncularia*)、水椰属(*Nypa*)和直立锥果木属(*Conocarpus*)等均为单种属, 因此红树植物的杂交主要集中在海桑属、红树属和木榄属等物种相对丰富的类群. 杂交子介于亲本之间的表型为杂交现象的鉴别提供了直接线索, 分子证据则可以进一步验证杂交是否发生以及鉴别杂交发生的模式. 周仁超等人[72]于2005年提出, 真正的杂交物种(hybrid species)应可以持续交配繁殖, 在自然条件下至少产生F_2以上的后代. 他们利用分子证据发现, 海桑属的海南海桑(杯萼海桑×卵叶海桑)以及拟海桑*S.* × *gulngai* (杯萼海桑×海桑), 在自然条件下采集到的杂交个体样本均为F_1, 因而都不算是杂交物种[72]. 利用分子证据, 杯萼海桑还被发现分别可以与*S. griffithii*[73]和*S. apetala*[74]发生自然杂交, 后者被正式命名为*S.* × *zhongcairongii*[75]. 有趣的是, 海桑属已发现的杂交现

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

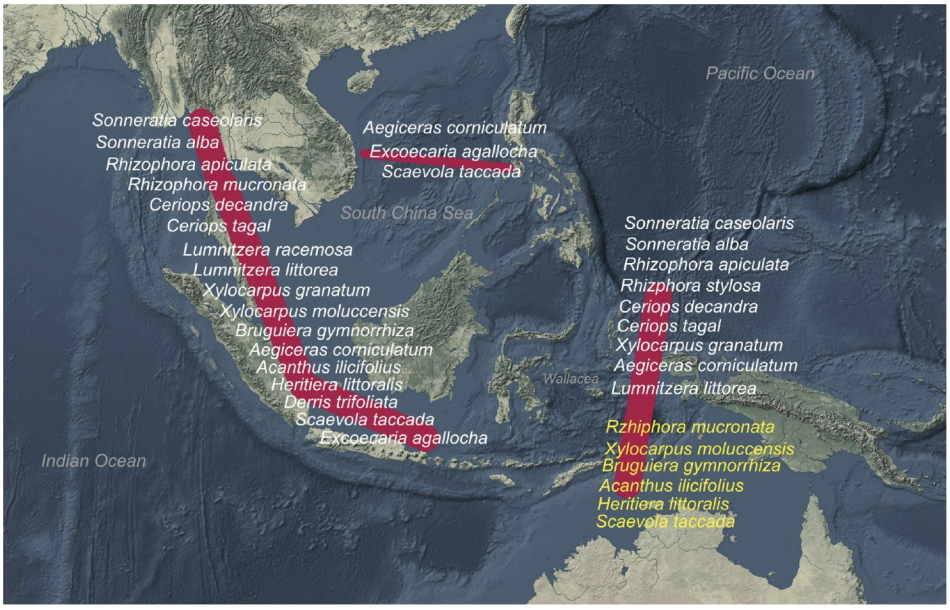


图 1　IWP地区红树植物群体水平主要遗传不连续现象. 红色条形示意在多个物种中发现的位于巽他大陆架、华莱士区和南海的遗传不连续, 白色拉丁名物种表示有研究支持其在相应地区有遗传不连续; 黄色拉丁名物种表示该物种自然分布覆盖该地区, 但有研究支持其在相应地区不存在遗传不连续. 物种详细信息见表1. 地图底图来源于Natural Earth (http://www.naturalearthdata.com)

Figure 1　Genetic discontinuities of mangrove species in the IWP (Indo-West Pacific) region. Red bars indicate genetic discontinuities observed in several mangrove species located in Sundaland, Wallacea, and South China Sea. Latinized species names in white indicate the presence of genetic continuity, and those in yellow indicate the absence of genetic discontinuity despite natural distribution in the corresponding region. The detailed information can be found in Table 1. The base map was downloaded from Natural Earth (http://www.naturalearthdata.com)

象均发生在杯萼海桑与海桑属其他物种之间, 且通常是杯萼海桑作为母本的非对称杂交[74,76].

自然杂交在红树属更为普遍. Chan[77]描述了正红树和红海榄(*R. stylosa*)自然杂交产生的中间型拉氏红树(*R.* × *lamarckii*). Ragavan等人[78]发现, 正红树与IWP地区的另一红树属物种红茄苳亦可自然杂交, 其杂交后代为*R.* × *annamalayana*. 王新风等人[79]发现红海榄(*R. stylosa*)和红茄苳(*R. mucronata*)这对姊妹物种遗传分化程度很低, 两者长时间存在持续而广泛的杂交和回交, 形成的渐渗片段致密而细碎地相间分布于整个基因组. 类似地, Cerón-souza等人[80]发现AEP地区红树属美洲红树(*R. mangle*)和*R. racemosa*的杂交后代*R. harrisonii*不是独立的谱系, 而是和美洲红树和*R. racemosa*持续杂交和回交的产物, 因此其命名被修正为*R.* × *harrisonii*[81]. 有趣的是, Duke[82]发现在西南太平洋的一些岛屿, 比如新喀里多尼亚, 同时有IWP地区(*R. stylosa*和*R. apiculata*)和AEP地区(*R. samoensis*)的红树属物种分布, 因而观察到了罕见的杂交类型, 包括*R.* × *selala*(=*R. stylosa* × *R. samoensis*), *R.* × *tomlinsonii* (=*R. apiculata* × *R. samoensis*)和*R. samoensis* var. *neocaledonica*(=*R. samoensis* × *R.* × *selala*). 然而, 这些杂交类型的分类地位和杂交模式尚缺乏分子水平的深入研究. 与海桑属不同的是, 红树属的自然杂交通常是双向杂交, 不过拉氏红树、*R.* × *annamalayana*和*R.* × *selala*杂交代数似乎都局限于F1[83], 表现出较强的生殖后隔离. 双亲亲缘关系近的*R. stylosa* × *R. mucronata*和*R. mangle* × *R. racemosa* (=*R.* × *harrisonii*)则与各自亲本形成杂交渐渗复合群(hybridizing swamp), 其杂交后代与亲本不易区分.

木榄属里面, 最早由Duke和葛学军[5]发现尖瓣海莲(*B.* × *rhynchopetala*)是木榄(*B. gymnorhiza*)和海莲(*B. sexangula*)自然杂交的产物, 其花果是可育的, 生殖后隔离似乎不存在或很弱. 随后, Ono等人[84]通过分子研究揭示*B. hainessii*是木榄和柱果木榄(*B. clyindrica*)自然杂交的后代, 而非独立的物种. Duke和Kudo[6]通过形态学证据, 发现和描述了木榄属另一个杂交类型*B.* × *dungarra*, 其是木榄和肋果木榄(*B. exaristata*)杂交的产物. 除了前述三个主要的属, 唯一的红树林蕨类

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

表 1 IWP地区红树植物群体水平主要遗传不连续现象汇总

Table 1 Summary of population genetic discontinuities observed in mangrove species of the IWP region

中文名	拉丁名	研究文献
在巽他大陆架存在遗传不连续现象		
海桑	*Sonneratia caseolaris*	[58]
杯萼海桑	*Sonneratia alba*	[61]
正红树	*Rhizophora apiculata*	[53]
红茄苳	*Rhizophora mucronata*	[62,63]
十雄角果木	*Ceriops decandra*	[43,44]
角果木	*Ceriops tagal*	[44]
榄李	*Lumnitzera racemosa*	[52]
红榄李	*Lumnitzera littorea*	[46,64]
木果楝	*Xylocarpus granatum*	[59]
澳洲木果楝	*Xylocarpus moluccensis*	[59]
木榄	*Bruguiera gymnorrhiza*	[60]
桐花树	*Aegiceras corniculatum*	[56]
老鼠簕	*Acanthus ilicifolius*	[65]
银叶树	*Heritiera littoralis*	[66]
鱼藤	*Derris trifoliata*	[67]
草海桐	*Scaevola taccada*	[68]
海漆	*Excoecaria agallocha*	[69]
东南亚和澳大拉西亚地区之间存在遗传不连续现象		
海桑	*Sonneratia caseolaris*	[58]
杯萼海桑	*Sonneratia alba*	[61]
正红树	*Rhizophora apiculata*	[53]
红海榄	*Rhizophora stylosa*	[62]
十雄角果木	*Ceriops decandra*	[43,44]
角果木	*Ceriop tagal*	[44]
木果楝	*Xylocarpus granatum*	[59]
桐花树	*Aegiceras corniculatum*	[56]
红榄李	*Lumnitzera littorea*	[64]
自然分布范围跨越了东南亚和澳大拉西亚但不存在遗传不连续现象		
红茄苳	*Rhizophora mucronata*	[62,63]
澳洲木果楝	*Xylocarpus moluccensis*	[59]
木榄	*Bruguiera gymnorrhiza*	[60]
老鼠簕	*Acanthus ilicifolius*	[65]
银叶树	*Heritiera littoralis*	[66]
草海桐	*Scaevola taccada*	[68]
在中国南海存在南北遗传分化		
桐花树	*Aegiceras corniculatum*	[56]
海漆	*Excoecaria agallocha*	[69]
草海桐	*Scaevola taccada*	[68]

——卤蕨属的两个物种卤蕨(*Acrostichum aureum*)和尖叶卤蕨(*Acrostichum speciosum*)被发现可以自然杂交[85]，以及榄李属两个物种榄李和红榄李(=*L.* × *rosea*)[86]也被证实可以发生自然杂交.

红树植物丰富的自然杂交现象为进一步探讨杂交发生的机制提供了材料. 周仁超等人[76]比较了包括海桑属和木榄属在内6对自然杂交组合，发现普遍存在不对称杂交的现象，亦即群落内杂交母本显著多于父本. 这个观测有悖于杂交过程中罕见种作为母本接受其他物种花粉占主导的理论预测，说明红树植物的杂交可能存在不对称的合子后隔离或者强化作用导致的合子前隔离[76].

4 红树植物潮间带适应性的分子和基因组演化机制

4.1 红树植物典型潮间带适应性表型的分子机制

高盐是红树在潮间带海水浸没环境中生存需要面对的首要挑战，因而红树植物耐盐的分子遗传机制是长期以来的研究热点(图2). 早年，抑制消减杂交法(SSH)和微阵列(microarray)技术是筛选盐胁迫响应基因的主要办法，比如，付新晖等人[87]在桐花树筛选到耐盐相关的577个基因的表达序列标签(EST)；Banzai等人[88]在木榄筛选到12个差异表达的转录本；Wong等人[89]在柱果木榄筛选到126个耐盐相关的cDNAs；梁山等人[90]则检测了角果木在盐胁迫条件下差异表达的基因, 筛选到59个显著基因; Jithesh等人[91]在白骨壤筛选到了*Sod1*(*Cu-Zn SOD*), *Cat1*(*Catalase 1*)和*Fer1*(*Ferritin 1*)三个基因. RNA-seq技术发展起来后，比较转录组分析成为筛选耐盐相关基因的主要手段. Yamanaka等人[92]利用转录组技术在木榄筛选到175和403个基因分别在侧根和主根显著差异表达. 施苏华团队[93]对不同盐度处理下杯萼海桑转录组分析发现，64%的耐盐相关基因在盐浓度从淡水增到半海水浓度时表达不改变，而继续增加到海水浓度时才上调或下调. 比较基因组(转录组)分析也是挖掘红树植物耐盐相关基因的途径. Natarajan等人[94]组装了白骨壤基因组，并结合盐激转录组注释了614个有实验证据支持的耐盐相关基因. 施苏华团队[95~98]在对红树族、老鼠簕属、卤蕨属和木果楝属等的研究中，比较了耐盐的红树植物和不耐盐的陆生姊妹种的序列，分别检测到

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

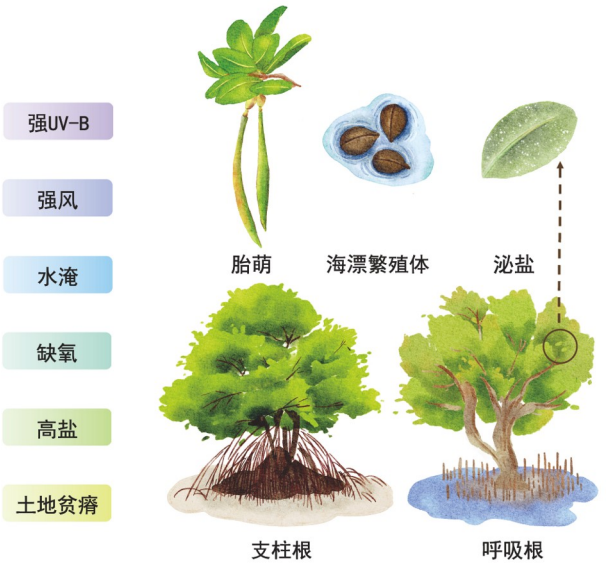


图 2　红树植物的生境胁迫因子和适应性表型. 上行从左至右分别示意胎萌的秋茄树胚轴, 漂浮于海水中的银叶树果实和泌盐的白骨壤叶片. 下行从左到右分别示意红树属物种的气生支柱根和白骨壤的指状气生呼吸根

Figure 2　Harsh environmental conditions and adaptive phenotypes of mangrove species. From left to right, vivipary hypocotyls of *Kandelia obovata*, seawater floating fruits of *Heritiera littoralis*, and salt secreting leaf of *Avicennia marina* in the top row, aerial stilt roots of *Rhizophora* spp. and pneumatophores of *A. marina* are depicted

部分受正选择的基因跟耐盐相关. 譬如, 郭子骁等人[96]发现*S1P*(*Site-1 Protease*), *TTL1*(*Thioredoxin-like 1*), *S6K2*(*Serine/Threonine Protein Kinase 2*), *DND1* (*Defense No Death 1*), *PUB9*(*Plant U-Box 19*), *SIZ1*(*Salt Induced Zinc finger protein 1*), *STZ*(*Salt Tolerance Zinc Finger*)和*HL*(*Hal2-Like*)等盐适应相关的基因在木果楝属的3个物种里至少1个物种受到正选择, 其中*DND1*, *PUB9*, *SIZ1*, *STZ*和*HL*等基因在以滨海沙地或岩壁为生境的陆地植物*Xylocarpus rumphii*中受到正选择, 提供了支持红树植物潮间带预适应假说的证据. 徐绍华等人[99]对白骨壤和正红树的梯度盐度处理实验和基因表达量进行分析, 发现全基因组复制(whole-genome duplication, WGD)保留基因的不同拷贝呈现差异化的表达模式, 其可能通过协作的方式帮助红树植物适应盐度波动的环境. 对桐花树的基因组分析也发现盐耐受关键基因*14-3-3*和H^+-*ATPase*在全基因组复制事件后偏向性保留, 进而发生扩张[100].

胎萌也是红树植物潮间带适应性的代表性表型. 通过胎萌, 红树的种子萌发和胚胎发育初期阶段得以避开海水的侵扰, 发育成胚轴(新植株的小苗)后才脱离母体, 落地后很快便能够长出根(图2). 红树族的红树物种均有明显的胎萌现象, 白骨壤属物种和桐花树等的胚轴不突破果皮, 称为隐胎萌. 徐绍华等人[26]通过基因组分析检测到*SAE2*(*SUMO-activating enzyme 2*), *KS*(*ent-kaurene synthase*)和*GA3ox*(*GA3β-hydroxylase*)等基因含有红树族特有的氨基酸替换, 功能注释也表明可能与胎萌有关. 李庆顺团队对脱落酸(abscisic acid, ABA)处理的秋茄树种子的转录组进行分析发现, ABA信号转导相关基因被诱导而ABA合成相关基因被抑制, 说明ABA可以抑制红树的胎萌, 推测红树演化出了某种机制以阻止体内ABA的增加从而维持胎萌[101]. 他们以秋茄树为模型的转录组研究则进一步发现, ABA被抑制后胚胎不休眠而直接萌发, 然后其他植物激素(赤霉素、油菜素内脂, 细胞分裂素和植物生长素等)提前表达, 促进胚胎生长穿过种皮[102]. 他们发现*LEC1*(*LEAFY COTYLEDON1*)和*FUS3*(*FUSCA3*)基因在此过程扮演了核心角色[102]. 桐花树的基因组分析揭示*DOG1*(*DELAY OF GERMINATION1*)基因丢失了亚铁血红素结合能力, 这可能是桐花树隐胎萌的原因[100]. *EM1*和*EM6*(early methionine-labelled)的假基因化则可能是水椰演化出隐胎萌的分子机制[103]. 郝赛琦等人[104]发现*KoDELLA*和*KoCHS*基因可能是调控秋茄树白化繁殖体形成的关键基因, 其会减弱叶绿素和黄酮类生物合成, 而促进叶绿素的降解.

发达的支柱根、呼吸根或板根等特化根系是红树植物适应潮间带的重要表型, 一方面帮助植株固着在潮间带泥地, 抵抗台风的侵袭, 另一方面在被海水浸没时维持通气呼吸(图2). 关于红树根系演化的研究相对较少. 郝赛琦等人[105]研究了白骨壤锚根和呼吸根的解剖结构, 发现其呼吸根存在丰富的通气组织和根尖薄帽状结构, 转录组分析发现植物生长素调控了根的发生, 其中*IAA19*在呼吸根发育中起关键作用, 而脱落酸和乙烯的相互作用对通气组织的形成也很重要. 郭子骁等人[96]对木果楝属物种的比较基因组学分析鉴定到根发育相关的基因受到正选择, 比如*ARL1*(*ARG1-LIKE 1*), *AGC1-12*(*AGCVIII KINASE 1-12*), *SGR9*(*shoot gravitropism 9*)和MIZU-KUSSEI-like蛋白编码基因等.

繁殖体海漂、高单宁含量和抗UV等性状对红树植物适应潮间带也有重要意义(图2), 但研究者们对这些表型的关注相对较少. 王家艳等人[106]以银叶树为模

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

型，通过基因组和转录组联合分析发现，*CCoAOMT* (*caffeoyl-CoA 3-O-methyltransferase*)，*F5H*(*ferulate-5-hydroxylase*)，*COMT*(*affeate/5-hydroxyferulate 3-O-methyltransferas*)和*CSE*(*caffeoyl shikimate esterase*)等基因的表达下调减少了银叶树果皮甲基化木质素的合成，而*CAD*(*cinnamyl alcohol dehydrogenase*)和*CCR* (*cinnamoyl-CoA reductase*)基因的表达上调促进了非甲基化木质素的合成，从而积累非甲基化木质素以降低果皮的渗透性. 徐绍华等人[26]在正红树基因组的分析则发现了*DFR(B)*(*dihydroflavonol reductase B*)可能对单宁的合成很重要. 唐恬团队[107]发现，正红树和白骨壤在表观遗传和转录调控层面对UV-B的响应是不同的, UV-B诱导了正红树放松对转座元件的沉默并上调转座元件关联的基因，而白骨壤上调了ABC转运体和泛醌生物合成等抗UV-B相关的基因.

4.2 红树植物的趋同适应性演化

独立起源的红树物种趋同适应了极不稳定的潮间带逆境，耐盐、胎萌和特殊根系等表型的趋同演化显而易见，但分子或者基因组水平是否存在趋同演化难以求证. 在分子水平检测趋同演化信号，要克服从高背景噪音中提取真实的趋同信号的难题. 施苏华团队[108]以红树为模式, 开发了以保守位点检测趋同氨基酸替代的方法(conservative sites, CCS), 他们指出设置对照组非常关键，可以有效排除随机趋同氨基酸替代的影响，因此该方法采用对称系统树和对照组设计, 并且选取适应相似生境的生物类群开展研究. CCS方法还被进一步拓展为CCS+, 并应用于红树族、白骨壤属和海桑属三大枝，检测到了73个趋同演化的基因[109]. 利用该方法, 朱冉冉等人[110]也在拉关木(*Laguncularia racemosa*)、白骨壤、红树属和桐花树发现了一些与营养吸收和耐盐相关的基因存在趋同的氨基酸替代.

除了趋同的氨基酸替代, 在全基因组水平上, 红树植物也表现出多个方面的趋同演化现象. 何子文等人[109]对红树族、白骨壤属和海桑属三大红树类群的分析发现它们趋同地偏好使用4种氨基酸而避免使用另外5种氨基酸, 进而表现出与植物普遍趋势差异显著的氨基酸替代模式. 此外，吕昊敏等人[111]发现这三个类群的基因组均相比近缘内陆物种偏小，研究发现这些红树物种转座子转座活性均受到了显著抑制，因而其基因组内转座元件比例显著降低，推测红树植物趋同的基因组缩小和转座元件缩减是红树植物适应潮间带严苛环境的机制. 王玉帅等人[107]则通过分析正红树的基因组发现了植物宿主与转座子持续的冲突，这可能有助于红树植物维持遗传多样性和逆境胁迫下的进化潜能. 徐绍华等人[112]还发现红树族物种的基因组发生了大量的基因家族缩减现象，这些基因丢失促进了基因调控网络(gene regulatory network, GRN)在动荡环境中的稳定性，同时最大程度地减少了对必需生长发育过程的影响，推测红树植物在动荡环境中通过缩小GRN来保持内稳态.

红树植物多个谱系在核心被子植物共享的γ三倍化之后，还发生了多倍化事件，包括红树族、白骨壤属、海桑属、桐花树、木果楝、银叶树、水椰和玉蕊(*Barringtonia racemosa*)等[96,100,103,106,109,113]. 多倍化可能以不同方式促进了红树植物适应潮间带. 异源四倍体半红树植物玉蕊发生的两次WGD事件促进了与耐盐、外部刺激响应以及昆虫和真菌抗性相关的基因家族的扩张[113]. 冯枭等人[114]发现海桑属的祖先在6400万年前发生了谱系特异的全基因组三倍化事件(whole-genome triplication, WGT), 其后三份基因拷贝发生序列和表达水平的歧化, 以及自然选择的差异, 对海桑属物种适应潮间带有积极意义.

当然，前述三大枝红树类群表现出从分子到基因组多个层次的趋同，这与它们表型水平的大量趋同相呼应，比如，这三大枝均演化出支柱根和呼吸根等发达的根系，均有较强的耐盐能力，红树族和白骨壤属均有胎萌等(图3). 然而，对于全部27个独立起源的红树类群而言，不同演化支在表型和基因组演化机制上的差异可能比趋同更为普遍(图3)，比如，榄李属两个红树物种榄李和红榄李，在γ事件后并未发生多倍化，但其具有较大的基因组，且基因组内重复序列含量高达70%[115].

5 全球变化下的红树林保护

全球变化, 尤其是海平面上升, 直接冲击了以红树林为代表的海岸带生态系统，给红树林造成了极大的生存胁迫. 郭子骁等人[57]发现，红树植物现存的遗传多样性水平与其遭受水淹灾害后的存活率呈极强的负相关. 海南岛杯萼海桑群体的本地适应也表明遗传多

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

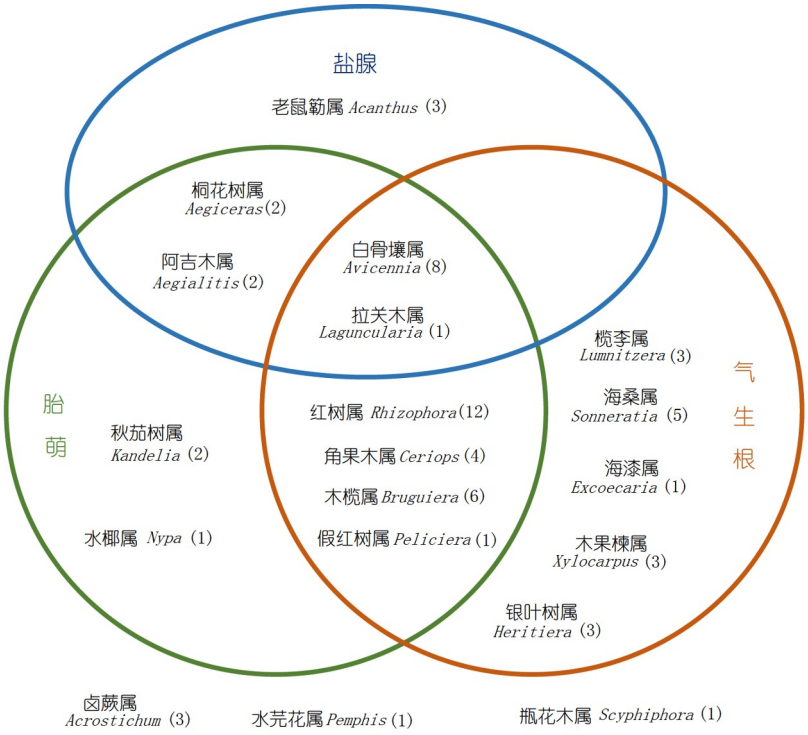


图 3　常见红树物种特化表型的韦恩图. 括号中的数字表示该属中的红树物种数

Figure 3　Overlapping of mangrove genera with different intertidal adaptive phenotypes. Numbers in brackets are the counts of mangrove species in each genus

样性对于红树适应环境变化非常重要[116]. 因此, 当今普遍缺乏遗传多样性的红树植物在面临未来全球变暖和海平面快速上升时极为脆弱[57]. 科学地阐明全球变化前景下红树林群落的演变趋向是对其进行有效保护的基础.

余世孝团队[117]分析了中国红树物种在纬度梯度上的分布规律, 发现冬季气温是限制红树物种分布范围的关键气候因子, 且低温耐受能力的演化在属这个水平是保守的. 随着全球变暖, 红树可能发生向高纬度地区的扩张, 有研究发现在极向扩张过程中, 拓殖者会受到与本土植物关联的土壤生物群落所施加的胁迫[118]. 廖文波等人[119]在深圳福田红树林建立固定样地, 研究了1994, 1996, 1998和2002年群落变化的连续动态, 发现红树林群落存在以干枯、断枝、树木/分枝死亡为标志的自然稀疏现象, 认为这是红树林群落维持稳定的重要演化过程.

外来物种入侵是全球变化背景下红树林所面临的严峻生态威胁[120]. 为了修复过去因土地占用和环境污染等原因被破坏的红树林, 我国1985年从孟加拉国引种无瓣海桑, 广泛用于红树林造林和恢复, 这带来了生物入侵的忧虑. 王伯荪和昝启杰等人对深圳福田红树林保护区引种的无瓣海桑和海桑人工林开展了群落结构和繁殖更新的调查[121], 分析了N, P, K, Ca, Mg, Na等营养元素[122,123]和Cu, Pb, Zn, Cr, Ni等重金属元素[124]的吸收、分布、累积和循环规律, 以及研究了能量代谢等[125]. 余世孝团队则发现, 深圳湾的富营养化使得无瓣海桑的繁殖产出相比本土红树物种更强, 因而海岸带海水的富营养化可能增大外来物种在我国海岸带的优势[126]. 他们还发现无瓣海桑和海桑等引种红树相比广东本土红树有更强的抗虫害能力[127]. 彭逸生团队[128]发现, 无瓣海桑相比本土红树秋茄树, 其小苗的树根对不同土壤的质地更不敏感. 谢卫等人[74]发现无瓣海桑在海南与本土红树杯萼海桑可以发生自然杂交. 总之, 多方面的研究证据均提示, 无瓣海桑的生态风险不容忽视.

为了防控无瓣海桑等外来物种, 研究人员将植物化感作用(allelopathy)应用于生物防治. 彭少麟团队[129]早年就发现白骨壤、桐花树和木榄等的土壤水

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

提液能够抑制其他植物生长. 无瓣海桑也同样具有化感作用, 彭少麟等人证实化感作用正是其抑制互花米草的作用机制[130]. 他们进而开发了利用无瓣海桑和海桑等速生红树物种控制入侵种互花米草的生态修复策略[131]. 彭逸生等人[132]发现, 无瓣海桑在林下低光照条件时, 其小苗生长受到严重抑制, 而本土红树秋茄树、桐花树和木榄受抑制更小. 彭少麟团队[133]也发现, 低光照可以抑制无瓣海桑的生长而相应地增加本土红树桐花树的竞争力, 因而提出利用外来速生物种和本土物种的荫蔽耐受差异, 采用密植(2000株/公顷)的方法可以有效抑制无瓣海桑的入侵潜能, 从而实现有效控制生态风险和充分利用无瓣海桑用于红树林恢复工程的双重目标.

6 讨论

得益于分子生物学和测序技术的快速进步, 过去20余年红树植物的研究深入到分子和组学水平, 取得了重要的进展. 本文综述了红树植物的起源演化和生态适应性方面的国内外研究进展, 在分子和基因组水平开展的系列研究为红树植物起源历史, 群体演化和物种形成, 种间自然杂交, 以及耐盐、特殊根系、胎萌等适应性表型的遗传基础等科学问题提供了诸多新见解, 最后探讨了全球变化前景下红树林的保护问题. 红树林因其生态重要性而长期受到研究关注, 尽管已经是历史悠久的研究领域, 随着群体基因组、表观组、时空转录组和单细胞测序等新技术的涌现, 该领域许多长期悬而未决的问题将有望得到解决. 笔者不揣浅陋, 且作几点展望.

第一, 红树植物沿海岸线呈线性分布, 易于确定其群体动态变化的地理模式, 因而是群体遗传学和物种形成研究的优良模式. 以红树植物为模型, 先前研究提出了MIM物种形成新模型, 为物种形成领域作出了重要贡献. 自然杂交是物种形成密不可分的另一面, 自然杂交可能造成强化作用、长期维持杂交带、适应性渐渗、亲本物种融合和杂交物种形成等不同的演化结果, 然而, 什么样的生态和分子机制决定杂交如何发生, 为何发生, 及其演化趋向? 如前所述, 红树植物里面存在多组自然杂交现象, 不同科属的杂交有不同的特征. 因此, 以红树植物为对象, 采用群体基因组学方法在组学水平研究自然杂交, 应当是未来值得深入探究的方向.

第二, 表观遗传修饰, 比如DNA甲基化、RNA甲基化、组蛋白修饰和非编码RNA等, 其改变可造成表型显著变化[134]. 在人类、小鼠和拟南芥等模式物种中的研究已经发现表观遗传修饰在基因型到表型之间的调控网络中扮演重要角色[135]. 红树植物适应潮间带极端环境, 且分布范围广泛, 覆盖全球几乎全部的热带和亚热带地区, 存在丰富的表型变化, 但表观遗传修饰对红树植物适应性的贡献目前知之甚少. 未来应当更多在物种水平乃至群体水平, 关注表观遗传修饰对红树植物表型演化(可塑性), 特别是适应性表型演化的影响和机制.

第三, 耐盐、特殊根系和胎萌是红树植物适应潮间带最显著的特化表型. 对这些特化表型, 尤其是对耐盐, 已经开展了不少研究. 尽管通过转录组和比较基因组分析筛选到了一些基因, 然而我们对于其分子调控网络的了解仍然非常有限. 不同红树植物采用泌盐、拒盐和聚盐等不同方式耐盐, 其分别由什么样的基因调控尚不清楚, 此前研究筛选到的候选基因也缺乏实验验证. 此外, 胎萌和特殊根系发育的调控机制研究很少. 时空转录组和单细胞测序等技术的成熟, 提供了机会可以在更精细的尺度上开展研究, 更准确地鉴定这些表型形成的关键调控基因.

总之, 我们对红树植物起源演化历史和生态适应性已有一定了解, 但有许多谜团仍待破解. 筚路蓝缕, 以启山林, 今天的研究者当沿着前辈学者开辟的道路, 结合新技术新方法, 去探索新问题的答案, 揭示更多红树林的科学奥秘, 为生物多样性保护和海岸带生态系统保护做出更多贡献.

参考文献

1 Donato D C, Kauffman J B, Murdiyarso D, et al. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. Nat Geosci, 2011, 4: 293–297
2 Ouyang X, Lee S Y. Improved estimates on global carbon stock and carbon pools in tidal wetlands. Nat Commun, 2020, 11: 317
3 Duke N C, Jackes B R. A systematic revision of the mangrove genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae) in Australasia. Blumea, 1987, 32: 277–302

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

4 Duke N C. A systematic revision of the mangrove genus *Avicennia* (Avicenniaceae) in Australasia. Aust Syst Bot, 1991, 4: 299

5 Duke N C, Ge X J. *Bruguiera* (*Rhizophoraceae*) in the Indo-West Pacific: a morphometric assessment of hybridization within single-flowered taxa. Blum J Plant Tax Plant Geog, 2011, 56: 36–48

6 Duke N C, Kudo H. *Bruguiera* × *dungarra*, a new hybrid between mangrove species *B.exaristata* and *B.gymnorhiza* (Rhizophoraceae) recently discovered in north-east Australia. Blum J Plant tax Plant geog, 2018, 63: 279–285

7 Tomlinson P B. The Botany of Mangroves. 2nd ed. London: Cambridge University Press, 2016

8 Chang H T. An outline on the regionalisation of the global flora (in Chinese). Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1994, 33: 73–80 [张宏达. 地球植物区系分区提纲. 中山大学学报(自然科学版), 1994, 33: 73–80]

9 Chang H T. Analysis of the mangrove flora of the world. In: Editorial Board of Collection Of Chang Hung-Ta. Collection of Chang Hung-Ta. Guangzhou: Sun Yat-sen University Press, 1995. 202–211

10 Wang B S, Liang S C, Zhang W Y, et al. Mangrove flora of the world (in Chinese). Acta Bot Sin, 2003, 45: 644–653 [王伯荪, 梁士楚, 张炜银, 等. 世界红树植物区系. 植物学报(英文版), 2003, 45: 644–653]

11 Ellison A M, Farnsworth E J, Merkt R E. Origins of mangrove ecosystems and the mangrove biodiversity anomaly. Glob Ecol Biogeogr, 1999, 8: 95–115

12 Ricklefs R E, Schwarzbach A E, Renner S S. Rate of lineage origin explains the diversity anomaly in the world's mangrove vegetation. Am Naturalist, 2006, 168: 805–810

13 Duke N C. Mangrove floristics and biogeography. In: Robertson A I, Alongi D M, eds. Tropical Mangrove Ecosystems. Washington: American Geophysical Union, 1992. 63–100

14 Han B P. Study on the floristic composition similarity of mangrove among their global distribution regions (in Chinese). Acta Bot Sin, 1995, 37: 624–629 [韩博平. 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, 1995, 37: 624–629]

15 How F C, Ho C N. Rhizophoraceae in the Chinese flora (in Chinese). Acta Phytotaxon Sin, 1953, 2: 133–158 [侯宽昭, 何椿年. 中国红树科志. 植物分类学报, 1953, 2: 133–158]

16 Chen G K, Chen G Z. Analysis of the mangrove flora in China (in Chinese). Ecol Sci, 1998, 17: 19–23 [陈桂葵, 陈桂珠. 中国红树林植物区系分析. 生态科学, 1998, 17: 19–23]

17 Chang H T, Zhang C C, Wang B S. Mangrove communities in *Leizou penninsula* (in Chinese). Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1957, 1: 284–285 [张宏达, 张超常, 王伯荪. 雷州半岛的红树植物群落. 中山大学学报(自然科学版), 1957, 1: 284–285]

18 Shi S, Zhong Y, Huang Y, et al. Phylogenetic relationships of the Rhizophoraceae in China based on sequences of the chloroplast gene *matK* and the internal transcribed spacer regions of nuclear ribosomal DNA and combined data set. Biochem Syst Ecol, 2002, 30: 309–319

19 Shi S, Huang Y, Tan F, et al. Phylogenetic analysis of the Sonneratiaceae and its relationship to Lythraceae based on ITS sequences of nrDNA. J Plant Res, 2000, 113: 253–258

20 Huang Y, Shi S. Phylogenetics of Lythraceae *sensu lato*: a preliminary analysis based on chloroplast *rbc*L gene, *psaA-ycf3* spacer, and nuclear rDNA internal transcribed spacer (ITS) sequences. Int J Plant Sci, 2002, 163: 215–225

21 Li X, Duke N C, Yang Y, et al. Re-evaluation of phylogenetic relationships among species of the mangrove genus *Avicennia* from Indo-West Pacific based on multilocus analyses. PLoS ONE, 2016, 11: e0164453

22 Das A B, Mukherjee A K, Das P. Molecular phylogeny of *Heritiera* Aiton (Sterculiaceae), a tree mangrove: variations in RAPD markers and nuclear DNA content. Bot J Linn Soc, 2001, 136: 221–229

23 Sahoo P, Jena S, Mohanty S, et al. Molecular phylogenetic relationships among four species of the mangrove tree genus *Bruguiera* (Rhizophoraceae), as revealed by chromosome and RAPD markers. Rev Biol Trop, 2007, 55: 437–448

24 Zhong Y, Zhao Q, Shi S, et al. Detecting evolutionary rate heterogeneity among mangroves and their close terrestrial relatives. Ecol Lett, 2002, 5: 427–432

25 Shi S, Huang Y, Zeng K, et al. Molecular phylogenetic analysis of mangroves: independent evolutionary origins of vivipary and salt secretion. Mol Phylogenet Evol, 2005, 34: 159–166

26 Xu S, He Z, Zhang Z, et al. The origin, diversification and adaptation of a major mangrove clade (Rhizophoreae) revealed by whole-genome sequencing. Natl Sci Rev, 2017, 4: 721–734

27 He Z, Feng X, Chen Q, et al. Evolution of coastal forests based on a full set of mangrove genomes. Nat Ecol Evol, 2022, 6: 738–749

28 Ge X J, Sun M. Reproductive biology and genetic diversity of a cryptoviviparous mangrove *Aegiceras corniculatum* (Myrsinaceae) using allozyme and intersimple sequence repeat (ISSR) analysis. Mol Ecol, 1999, 8: 2061–2069

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

29 Ge X J, Sun M. Population genetic structure of *Ceriops tagal* (Rhizophoraceae) in Thailand and China. Wetlands Ecol Manage, 2001, 9: 213–219

30 Arnaud-haond S, Teixeira S, Massa S I, et al. Genetic structure at range edge: low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. Mol Ecol, 2006, 15: 3515–3525

31 Maguire T L, Peakall R, Saenger P. Comparative analysis of genetic diversity in the mangrove species *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. (Avicenniaceae) detected by AFLPs and SSRs. Theor Appl Genet, 2002, 104: 388–398

32 Li H S, Chen G Z. Genetic diversity of introduced populations of *Sonneratia apetala* based on inter-simple sequence repeat analysis (in Chinese). J Trop Oceanogr, 2005, 24: 7–13 [李海生, 陈桂珠. 无瓣海桑引种种群遗传多样性的ISSR分析. 热带海洋学报, 2005, 24: 7–13]

33 Li H S, Chen G Z. Genetic diversity of *Sonneratia ovata* (Sonneratiaceae) in China detected by inter-simple sequence repeats (ISSR) analysis (in Chinese). Guihaia, 2004, 24: 17–22 [李海生, 陈桂珠. 中国卵叶海桑遗传多样性的ISSR研究. 广西植物, 2004, 24(1): 17-22]

34 Li H S, Chen G Z, Shi S H. Genetic diversity of *Sonneratia hainanensis* (Sonneratiaceae) detected by inter-simple sequence repeats (ISSR) analysis (in Chinese). Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 2004, 43: 67–71 [李海生, 陈桂珠, 施苏华. 海南海桑遗传多样性的ISSR研究. 中山大学学报(自然科学版), 2004, 43: 67–71]

35 Li H S, Chen G Z. Genetic diversity of *Sonneratia alba* in China detected by inter-simple sequence repeats (ISSR) analysis (in Chinese). Acta Bot Sin, 2004, 46: 515–521 [李海生, 陈桂珠. 中国杯萼海桑遗传多样性的ISSR研究. 植物学报, 2004, 46: 515–521]

36 Li H S, Chen G Z. Genetic diversity of mangrove plant *Sonneratia caseolaris* in Hainan island based on ISSR analysis (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2004, 24: 1657–1663 [李海生, 陈桂珠. 海南岛红树植物海桑遗传多样性的 ISSR分析. 生态学报, 2004, 24: 1657–1663]

37 Li H, Chen G. Genetic relationship among species in the genus *Sonneratia* in China as revealed by inter-simple sequence repeat (ISSR) markers. Biochem Syst Ecol, 2008, 36: 392–398

38 Tang T, He L, Peng F, et al. Habitat differentiation between estuarine and inland *Hibiscus tiliaceus* L. (Malvaceae) as revealed by retrotransposon-based SSAP marker. Aust J Bot, 2011, 59: 515

39 Tang T, Zhong Y, Jian S, et al. Genetic diversity of *Hibiscus tiliaceus* (Malvaceae) in China assessed using AFLP markers. Ann Bot, 2003, 92: 409–414

40 Jian S G, Tang T, Zhong Y, et al. Conservation genetics of *Heritiera littoralis* (Sterculiaceae), a threatened mangrove in China, based on AFLP and ISSR markers. Biochem Syst Ecol, 2010, 38: 924–930

41 Jian S, Tang T, Zhong Y, et al. Variation in inter-simple sequence repeat (ISSR) in mangrove and non-mangrove populations of *Heritiera littoralis* (Sterculiaceae) from China and Australia. Aquat Bot, 2004, 79: 75–86

42 Zhang Z H, Tang T, Zhou R C, et al. Effects of divergent habitation genetic structure of population of *Excoecaria agallocha*, a mangrove associate (in Chinese). Acta Genet Sin, 2005, 32: 1286–1292 [张志红, 唐恬, 周仁超, 等. 异质性生境对半红树海漆(*Excoecaria agalbcha*)居群遗传结构的影响. 遗传学报, 2005, 32: 1286–1292]

43 Tan F, Huang Y, Ge X, et al. Population genetic structure and conservation implications of *Ceriops decandra* in Malay Peninsula and North Australia. Aquat Bot, 2005, 81: 175–188

44 Huang Y, Tan F, Su G, et al. Population genetic structure of three tree species in the mangrove genus *Ceriops* (Rhizophoraceae) from the Indo West Pacific. Genetica, 2008, 133: 47–56

45 Su G H, Huang Y L, Tan F X, et al. Genetic variation in *Lumnitzera racemosa*, a mangrove species from the Indo-West Pacific. Aquat Bot, 2006, 84: 341–346

46 Su G, Huang Y, Tan F, et al. Conservation genetics of *Lumnitzera littorea* (Combretaceae), an endangered mangrove, from the Indo-West Pacific. Mar Biol, 2007, 150: 321–328

47 Deng S, Huang Y, He H, et al. Genetic diversity of *Aegiceras corniculatum* (Myrsinaceae) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP). Aquat Bot, 2009, 90: 275–281

48 Zhang Z, Zhou R, Tang T, et al. Genetic variation in central and peripheral populations of *Excoecaria agallocha* from Indo-West Pacific. Aquat Bot, 2008, 89: 57–62

49 Maguire T L, Saenger P, Baverstock P, et al. Microsatellite analysis of genetic structure in the mangrove species *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. (Avicenniaceae). Mol Ecol, 2000, 9: 1853–1862

50 Zhou R, Qiu S, Zhang M, et al. *Sonneratia ovata* Backer—a genetically depauperate mangrove species. Biochem Syst Ecol, 2010, 38: 697–701

51 Huang Y, Zhu C, Li X, et al. Differentiated population structure of a genetically depauperate mangrove species *Ceriops tagal* revealed by both Sanger and deep sequencing. Aquat Bot, 2012, 101: 46–54

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

52 Li J, Yang Y, Chen Q, et al. Pronounced genetic differentiation and recent secondary contact in the mangrove tree *Lumnitzera racemosa* revealed by population genomic analyses. Sci Rep, 2016, 6: 29486

53 Guo Z, Huang Y, Chen Y, et al. Genetic discontinuities in a dominant mangrove *Rhizophora apiculata* (Rhizophoraceae) in the Indo-Malesian region. J Biogeogr, 2016, 43: 1856–1868

54 Zhou R, Zeng K, Wu W, et al. Population genetics of speciation in nonmodel organisms: I. Ancestral polymorphism in mangroves. Mol Biol Evol, 2007, 24: 2746–2754

55 Wang Z, Guo Z, Zhong C, et al. Genomic variation patterns of subspecies defined by phenotypic criteria: Analyses of the mangrove species complex, *Avicennia marina*. J Syst Evol, 2022, 60: 835–847

56 Zhang R, Guo Z, Fang L, et al. Population subdivision promoted by a sea-level-change-driven bottleneck: a glimpse from the evolutionary history of the mangrove plant *Aegiceras corniculatum*. Mol Ecol, 2022, 31: 780–797

57 Guo Z, Li X, He Z, et al. Extremely low genetic diversity across mangrove taxa reflects past sea level changes and hints at poor future responses. Glob Change Biol, 2018, 24: 1741–1748

58 Yang Y, Duke N C, Peng F, et al. Ancient geographical barriers drive differentiation among *Sonneratia caseolaris* populations and recent divergence from *S. lanceolata*. Front Plant Sci, 2016, 7: 1–14

59 Guo Z, Guo W, Wu H, et al. Differing phylogeographic patterns within the Indo-West Pacific mangrove genus *Xylocarpus* (Meliaceae). J Biogeogr, 2018, 45: 676–689

60 Urashi C, Teshima K M, Minobe S, et al. Inferences of evolutionary history of a widely distributed mangrove species, *Bruguiera gymnorrhiza* , in the Indo-West Pacific region. Ecol Evol, 2013, 3: 2251–2261

61 Yang Y, Li J, Yang S, et al. Effects of Pleistocene sea-level fluctuations on mangrove population dynamics: a lesson from *Sonneratia alba*. BMC Evol Biol, 2017, 17: 22

62 Wee A K S, Takayama K, Chua J L, et al. Genetic differentiation and phylogeography of partially sympatric species complex *Rhizophora mucronata* Lam. and *R. stylosa* Griff. using SSR markers. BMC Evol Biol, 2015, 15: 57

63 Wee A K S, Takayama K, Asakawa T, et al. Oceanic currents, not land masses, maintain the genetic structure of the mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. (Rhizophoraceae) in Southeast Asia. J Biogeogr, 2014, 41: 954–964

64 Manurung J, Rojas Andrés B M, Barratt C D, et al. Deep phylogeographic splits and limited mixing by sea surface currents govern genetic population structure in the mangrove genus *Lumnitzera* (Combretaceae) across the Indonesian Archipelago. J Syst Evol, 2023, 61: 299–314

65 Guo W, Banerjee A K, Ng W L, et al. Chloroplast DNA phylogeography of the Holly mangrove *Acanthus ilicifolius* in the Indo-West Pacific. Hydrobiologia, 2020, 847: 3591–3608

66 Banerjee A K, Guo W, Qiao S, et al. Land masses and oceanic currents drive population structure of *Heritiera littoralis* , a widespread mangrove in the Indo-West Pacific. Ecol Evol, 2020, 10: 7349–7363

67 Banerjee A K, Feng H, Guo W, et al. Glacial vicariance and oceanic circulation shape population structure of the coastal legume *Derris trifoliata* in the Indo-West Pacific. Am J Bot, 2022, 109: 1016–1034

68 Banerjee A K, Wu H, Guo W, et al. Deciphering the global phylogeography of a coastal shrub (*Scaevola taccada*) reveals the influence of multiple forces on contemporary population structure. J Syst Evol, 2022, 60: 809–823

69 Guo W, Ng W L, Wu H, et al. Chloroplast phylogeography of a widely distributed mangrove species, *Excoecaria agallocha*, in the Indo-West Pacific region. Hydrobiologia, 2018, 807: 333–347

70 He Z, Li X, Yang M, et al. Speciation with gene flow via cycles of isolation and migration: insights from multiple mangrove taxa. Natl Sci Rev, 2019, 6: 275–288

71 Guo W, Banerjee A K, Wu H, et al. Contrasting phylogeographic patterns in *Lumnitzera* mangroves across the Indo-West Pacific. Front Plant Sci, 2021, 12: 637009

72 Zhou R, Shi S, Wu C I. Molecular criteria for determining new hybrid species—an application to the *Sonneratia* hybrids. Mol Phylogenet Evol, 2005, 35: 595–601

73 Qiu S, Zhou R, Li Y, et al. Molecular evidence for natural hybridization between *Sonneratia alba* and *S. griffithii*. Evolution, 2008, 46: 391–395

74 Xie W, Zhong C, Li X, et al. Hybridization with natives augments the threats of introduced species in *Sonneratia* mangroves. Aquat Bot, 2020, 160: 103166

75 Zhong C, Li D, Zhang Y. Description of a new natural *Sonneratia* hybrid from Hainan Island, China. PhytoKeys, 2020, 154: 1–9

76 Zhou R, Gong X, Boufford D, et al. Testing a hypothesis of unidirectional hybridization in plants: observations on *Sonneratia*, *Bruguiera* and

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

Ligularia. BMC Evol Biol, 2008, 8: 149
77 Chan H T. A note on the discovery of *Rhizophora* × *lamarckii* in Peninsular Malaysia. J Trop Forest Sci, 1996, 9: 128–130
78 Ragavan P, Jayaraj R S C, Saxena A, et al. Taxonomical identity of *Rhizophora* × *annamalayana* Kathir and *Rhizophora* × *lamarckii* montrouz (Rhizophoraceae) in the Andaman and Nicobar Islands, India. Taiwania, 2015, 60: 183–193
79 Wang X, He Z, Guo Z, et al. Extensive gene flow in secondary sympatry after allopatric speciation. Natl Sci Rev, 2022, 9: nwac280
80 Cerón-Souza I, Rivera-Ocasio E, Medina E, et al. Hybridization and introgression in New World red mangroves, *Rhizophora* (Rhizophoraceae). Am J Bot, 2010, 97: 945–957
81 Cornejo X. Lectotypification and a new status for *Rhizophora*× *harrisonii* (Rhizophoraceae), a natural hybrid between *R. mangle* and *R. racemosa*. Harvard Papers Bot, 2013, 18: 37
82 Duke N C. Overlap of eastern and western mangroves in the South-western Pacific: hybridization of all three *Rhizophora* (*Rhizophoraceae*) combinations in New Caledonia. Blum J Plant Tax Plant Geog, 2010, 55: 171–188
83 Lo E Y Y. Testing hybridization hypotheses and evaluating the evolutionary potential of hybrids in mangrove plant species. J Evol Biol, 2010, 23: 2249–2261
84 Ono J, Yong J W H, Takayama K, et al. *Bruguiera hainesii*, a critically endangered mangrove species, is a hybrid between *B. cylindrica* and *B. gymnorhiza* (Rhizophoraceae). Conserv Genet, 2016, 17: 1137–1144
85 Zhang R, Liu T, Wu W, et al. Molecular evidence for natural hybridization in the mangrove fern genus *Acrostichum*. BMC Plant Biol, 2013, 13: 74
86 Guo M, Zhou R, Huang Y, et al. Molecular confirmation of natural hybridization between *Lumnitzera racemosa* and *Lumnitzera littorea*. Aquat Bot, 2011, 95: 59–64
87 Fu X, Huang Y, Deng S, et al. Construction of a SSH library of *Aegiceras corniculatum* under salt stress and expression analysis of four transcripts. Plant Sci, 2005, 169: 147–154
88 Banzai T, Hershkovits G, Katcoff D J, et al. Identification and characterization of mRNA transcripts differentially expressed in response to high salinity by means of differential display in the mangrove, *Bruguiera gymnorrhiza*. Plant Sci, 2002, 162: 499–505
89 Wong Y Y, Ho C L, Nguyen P D, et al. Isolation of salinity tolerant genes from the mangrove plant, *Bruguiera cylindrica* by using suppression subtractive hybridization (SSH) and bacterial functional screening. Aquat Bot, 2007, 86: 117–122
90 Liang S, Fang L, Zhou R, et al. Transcriptional homeostasis of a mangrove species, ceriops tagal, in saline environments, as revealed by microarray analysis. PLoS ONE, 2012, 7: e36499
91 Jithesh M N, Prashanth S R, Sivaprakash K R, et al. Monitoring expression profiles of antioxidant genes to salinity, iron, oxidative, light and hyperosmotic stresses in the highly salt tolerant grey mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. by mRNA analysis. Plant Cell Rep, 2006, 25: 865–876
92 Yamanaka T, Miyama M, Tada Y. Transcriptome profiling of the mangrove plant *Bruguiera gymnorhiza* and identification of salt tolerance genes by *Agrobacterium* functional screening. Biosci Biotechnol Biochem, 2009, 73: 304–310
93 Feng X, Xu S, Li J, et al. Molecular adaptation to salinity fluctuation in tropical intertidal environments of a mangrove tree *Sonneratia alba*. BMC Plant Biol, 2020, 20: 178
94 Natarajan P, Murugesan A K, Govindan G, et al. A reference-grade genome identifies salt-tolerance genes from the salt-secreting mangrove species *Avicennia marina*. Commun Biol, 2021, 4: 851
95 Guo W, Wu H, Zhang Z, et al. Comparative analysis of transcriptomes in Rhizophoraceae provides insights into the origin and adaptive evolution of mangrove plants in intertidal environments. Front Plant Sci, 2017, 8: 795
96 Guo Z, Xu S, Xie W, et al. Adaptation to a new environment with pre-adaptive genomic features—evidence from woody plants colonizing the land-sea interface. Plant J, 2022, 111: 1411–1424
97 Yang Y, Yang S, Li J, et al. Transcriptome analysis of the Holly mangrove *Acanthus ilicifolius* and its terrestrial relative, *Acanthus leucostachyus*, provides insights into adaptation to intertidal zones. BMC Genomics, 2015, 16: 605
98 Zhang Z, He Z, Xu S, et al. Transcriptome analyses provide insights into the phylogeny and adaptive evolution of the mangrove fern genus *Acrostichum*. Sci Rep, 2016, 6: 35634
99 Xu S, Guo Z, Feng X, et al. Where whole-genome duplication is most beneficial: adaptation of mangroves to a wide salinity range between land and sea. Mol Ecol, 2023, 32: 460–475
100 Feng X, Li G, Xu S, et al. Genomic insights into molecular adaptation to intertidal environments in the mangrove *Aegiceras corniculatum*. New

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

Phytol, 2021, 231: 2346–2358
101 Hong L, Su W, Zhang Y, et al. Transcriptome profiling during mangrove viviparity in response to abscisic acid. Sci Rep, 2018, 8: 770
102 Zhou X, Weng Y, Su W, et al. Uninterrupted embryonic growth leading to viviparous propagule formation in woody mangrove. Front Plant Sci, 2023, 13: 1061747
103 Wu W, Feng X, Wang N, et al. Genomic analysis of *Nypa fruticans* elucidates its intertidal adaptations and early palm evolution. J Integr Plant Biol, 2024, 66: 824–843
104 Hao S, Hu W, Ye C, et al. Plastid development of albino viviparous propagules in the woody mangrove species of *Kandelia obovata*. Tree Physiol, 2022, 42: 2353–2368
105 Hao S, Su W, Li Q Q. Adaptive roots of mangrove *Avicennia marina*: structure and gene expressions analyses of pneumatophores. Sci Total Environ, 2021, 757: 143994
106 Wang J, Xie W, Si F, et al. Evolution of sea-surfing plant propagule as revealed by the genomes of *Heritiera* mangroves. Plant J, 2024, 117: 432–448
107 Wang Y, Liang W, Tang T. Constant conflict between *Gypsy*^{LTR} retrotransposons and CHH methylation within a stress-adapted mangrove genome. New Phytol, 2018, 220: 922–935
108 Xu S, He Z, Guo Z, et al. Genome-wide convergence during evolution of mangroves from woody plants. Mol Biol Evol, 2017, 34: 1008–1015
109 He Z, Xu S, Zhang Z, et al. Convergent adaptation of the genomes of woody plants at the land-sea interface. Natl Sci Rev, 2020, 7: 978–993
110 Zhu R, Shao S, Xie W, et al. High-quality genome of a pioneer mangrove *Laguncularia racemosa* explains its advantages for intertidal zone reforestation. Mol Ecol Resources, 2023, doi: 10.1111/1755-0998.13863
111 Lyu H, He Z, Wu C, et al. Convergent adaptive evolution in marginal environments: unloading transposable elements as a common strategy among mangrove genomes. New Phytol, 2018, 217: 428–438
112 Xu S, Shao S, Feng X, et al. Adaptation in unstable environments and global gene losses—small but stable gene networks by the May-Wigner theory. Mol Biol Evol, 2024, 41: msae059
113 Wang Y, Li Y, Wu W, et al. The evolution history of an allotetraploid mangrove tree analysed with a new tool Allo4D. Plant Biotechnol J, 2024, 22: 1491–1503
114 Feng X, Chen Q, Wu W, et al. Genomic evidence for rediploidization and adaptive evolution following the whole-genome triplication. Nat Commun, 2024, 15: 1635
115 Xie W, Guo Z, Wang J, et al. Evolution of woody plants to the land-sea interface—the atypical genomic features of mangroves with atypical phenotypic adaptation. Mol Ecol, 2023, 32: 1351–1365
116 Zhou R, Ling S, Zhao W, et al. Population genetics in nonmodel organisms: II. Natural selection in marginal habitats revealed by deep sequencing on dual platforms. Mol Biol Evol, 2011, 28: 2833–2842
117 Wu Y, Ricklefs R E, Huang Z, et al. Winter temperature structures mangrove species distributions and assemblage composition in China. Glob Ecol Biogeogr, 2018, 27: 1492–1506
118 Chen E, Blaze J A, Smith R S, et al. Freeze tolerance of poleward-spreading mangrove species weakened by soil properties of resident salt marsh competitor. J Ecol, 2020, 108: 1725–1737
119 Liao W B, Lan C Y, Zan Q J, et al. Growth dynamics and self-thinning of the dominant populations in the mangrove community (in Chinese). Acta Bot Sin, 2004, 46: 522–532 [廖文波, 蓝崇钰, 昝启杰, 等. 红树林群落优势种群自疏过程的生长动态. 植物学报, 2004, 46: 522–532]
120 Meng J H, Cui Y, Luo A, et al. Threat assessment of future climate change to China's seed plants (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 751–765 [孟佳慧, 崔宇, 罗奥, 等. 未来气候变化情景下的中国种子植物受威胁等级评估. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 751–765]
121 Zan Q J, Wang B S, Wang Y J, et al. Ecological assessment on the introduced *Sonneratia caseolaris* and *S. apetala* at the Mangrove Forest of Shenzhen Bay, China (in Chinese). Acta Bot Sin, 2003, 45: 544–551 [昝启杰, 王伯荪, 王勇军, 等. 深圳湾红树林引种海桑、无瓣海桑的生态评价. 植物学报, 2003, 45: 544–551]
122 Zan Q J, Wang Y J, Wang B S. Accumulation and cycle of N, P, K elements in *Sonneratia apetala*+*S. caseolaris* mangrove community at Futian of Shenzhen, China (in Chinese). Guihaia, 2002, 22: 331–336 [昝启杰, 王勇军, 王伯荪. 深圳福田红树林无瓣海桑+海桑群落N、P、K累积和循环. 广西植物, 2002, 22: 331–336]
123 Zan Q J, Wang Y J, Wang B S, et al. Accumulation and cycles of Ca, Mg, and Na of *Sonneratia apetala*+*S. caseolaris* communities of mangroves in Futian, Shenzhen (in Chinese). J Fujian Forest Sci Technol, 2002, 29: 1–5 [昝启杰, 王勇军, 王伯荪, 等. 深圳福田红树林无瓣海桑+海桑群落钙镁钠的累积和循环. 福建林业科技, 2002, 29: 1–5]
124 Zan Q J, Wang Y J, Wang B S. Accumulation and cycle of heavy metal in *Sonneratia apetala* and *S. caseolaris* mangrove community at Futian

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144

of Shenzen, China (in Chinese). Environ Sci, 2002, 23: 81–88 [昝启杰, 王勇军, 王伯荪. 深圳福田红树林无瓣海桑与海桑群落的重金属累积和循环. 环境科学, 2002, 23: 81–88]
125 Zan Q J, Wang B S, Wang Y J. Energy situation of *Sonneratia apetala-S. caseolaris* forest in Futian of Shenzhen (in Chinese). Chin J Appl Ecol, 2003, 14: 170–174 [昝启杰, 王伯荪, 王勇军. 深圳福田无瓣海桑-海桑林能量的研究. 应用生态学报, 2003, 14: 170–174]
126 Huang Z, Li Z, Wang M, et al. Coastal nutrient enrichments facilitated reproductive output in exotic mangrove species over two decades. Front For Glob Change, 2023, 6: 1183432
127 Abulaiti Y, Huang Z, Xie G, et al. Comparison of resistance to pest infestation between native and exotic mangrove species. For Ecol Manage, 2024, 552: 121591
128 He Z, Yen L, Huang H, et al. Linkage between mangrove seedling colonization, sediment traits, and nitrogen input. Front Mar Sci, 2022, 9: 793818
129 Chen L, Peng S. Allelopathic potential of mangrove plants (*Aricennia marina*, *Aegiceras corniculata* and *Bruguiera gymnorrhiza*). Allelopathy J, 2008, 22: 213–220
130 Li J, Peng S, Chen L, et al. Use of *Sonneratia apetala* allelopathy to control *Spartina alterniflora* weed. Allelopathy J, 2010, 25: 123–131
131 Zhou T, Liu S, Feng Z, et al. Use of exotic plants to control *Spartina alterniflora* invasion and promote mangrove restoration. Sci Rep, 2015, 5: 12980
132 Peng Y, Diao J, Zheng M, et al. Early growth adaptability of four mangrove species under the canopy of an introduced mangrove plantation: Implications for restoration. For Ecol Manage, 2016, 373: 179–188
133 Chen L, Peng S, Li J, et al. Competitive control of an exotic mangrove species: restoration of native mangrove forests by altering light availability. Restoration Ecol, 2013, 21: 215–223
134 Song E W, Su S C. Frontiers of epigenetic research in China (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2023, 53: 1499–1501 [宋尔卫, 苏士成. 中国表观遗传学研究新进展. 中国科学: 生命科学, 2023, 53: 1499–1501]
135 Xue Y C, Li M L, Qi Y J, et al. Multidimensional regulation and application of RNA (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 553–555 [薛愿超, 李铭禄, 戚益军, 等. RNA的多维调控和应用. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 553–555]

Phylogenetic origin, population evolution, and ecological adaptation of Mangroves

GUO ZiXiao, HUANG YingXin, SI Fa & SHI SuHua

State Key Laboratory of Biocontrol, Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Stress Biology, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Mangroves have attracted considerable attention due to their ecological importance. Their origin, evolution, and ecological adaptation have long been subjects of investigation. With technological developments in molecular biology and genomics, this field has achieved substantial progress over the past decades. In this review, we focus on five aspects of mangroves: (i) flora, phylogeny, and origin; (ii) population evolution in the Indo-West Pacific region; (iii) natural hybridization and speciation; (iv) molecular and genomic mechanisms underlying intertidal adaptation; and (v) conservation under global change. We also provide several proposals for future research.

mangroves, intertidal adaptation, phylogenetic origination, genomic evolution, population structure, biodiversity conservation

doi: 10.1360/SSV-2024-0144

https://engine.scichina.com/doi/10.1360/SSV-2024-0144