

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2021.50476

朱弘, 林海娇, 杨乐, 李贺鹏, 岳春雷, 江波. 中国东南沿海秋茄树种群地理分布格局及其环境解释[J]. 植物科学学报, 2021, 39(5): 476-487

Zhu H, Lin HJ, Yang L, Li HP, Yue CL, Jiang B. Geographical distribution pattern and environmental explanation of *Kandelia obovata* Sheue, H.Y. Liu & J. Yong populations along the Southeast coast of China[J]. *Plant Science Journal*, 2021, 39(5): 476-487

# 中国东南沿海秋茄树种群地理分布格局及其环境解释

朱弘<sup>1,2</sup>, 林海娇<sup>3</sup>, 杨乐<sup>1,2</sup>, 李贺鹏<sup>1,2\*</sup>, 岳春雷<sup>1,2</sup>, 江波<sup>1,2</sup>(1. 浙江省林业科学研究院, 杭州 310023; 2. 浙江省湿地研究中心, 杭州 310023;  
3. 龙港市农业农村局, 浙江温州 325028)

**摘要:** 为揭示我国秋茄树 (*Kandelia obovata* Sheue, H. Y. Liu & J. Yong) 地理分布格局及其与主要环境因子的关系, 本研究整合天然和引种的地理分布信息, 采用生态位模型模拟其适生区范围, 评估两个类型分布区的空间分布多样性指标, 并结合对应的气候、水文资料, 利用生态统计学方法, 对影响秋茄树地理分布的各层次环境因子开展定量分析。结果显示, BIOCLIM 模型预测的准确度很高, Kappa 系数与受试者工作特征曲线下的面积 (AUC 值) 分别为 0.952 和 0.976, 并获取 3 个多样性热点区域。主成分分析 (PCA) 结果表明温度是限制秋茄树分布的主导气候因子, 其中年均温 (17.68℃)、最冷季均温 (8.22℃) 和极端最低温 (4.04℃) 为其最适分布阈值。典范对应分析 (CCA) 显示秋茄树地理分布受经、纬度的双重控制, 但纬向效应相对更显著; 水文局域尺度上, 平均海面温度和平均潮差对秋茄树分布有显著影响, 而平均海面 pH 值和平均海面盐度对其影响不大。除 Pielou 指数外, 我国秋茄树天然林的各  $\alpha$  多样性指数均高于人工林, 主要省份间多样性排序为浙江 (人工林) > 广东 > 福建 > 海南 > 广西 > 台湾。非加权组平均聚类分析结果可将 48 个秋茄树种源划分成 3 大类群, 具有明显的地理区域性与生态位分化。

**关键词:** 秋茄树; 地理分布格局; BIOCLIM 模型; 空间多样性; 典范对应分析 (CCA)

中图分类号: Q151.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)05-0476-12

## Geographical distribution pattern and environmental explanation of *Kandelia obovata* Sheue, H. Y. Liu & J. Yong populations along the Southeast coast of China

Zhu Hong<sup>1,2</sup>, Lin Hai-Jiao<sup>3</sup>, Yang Le<sup>1,2</sup>, Li He-Peng<sup>1,2\*</sup>, Yue Chun-Lei<sup>1,2</sup>, Jiang Bo<sup>1,2</sup>

(1. Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China; 2. Research Centre for Zhejiang Wetland, Hangzhou 310023, China; 3. Longgang Municipal Agriculture and Rural Affairs Bureau, Wenzhou, Zhejiang 325028, China)

**Abstract:** To reveal the relationship between the geographical distribution patterns of *Kandelia obovata* Sheue, HY Liu & J. Yong and its major environmental factors in China, we integrated species geographic distribution records of natural and introduced ranges and applied an ecological niche model to simulate the range of suitable areas and compare the spatial distribution diversity indices between the distribution areas. Combined with climatological and

收稿日期: 2021-03-10, 修回日期: 2021-04-06。

基金项目: 台州市科技局项目 (20ny22); 浙江省农业 (林木) 新品种选育重大科技专项 (2016C02056-9); 浙江省省属科研院所扶持专项 (2020F1065-4, 2021F1065-6)。

This work was supported by grants from Taizhou Science and Technology Guiding Projects of China (20ny22), Zhejiang Province Major Science and Technology Programs for Agriculture (Trees) New Variety Selection of Zhejiang Province (2016C02056-9), and Zhejiang Provincial Research Institutes Support Special Projects (2020F1065-4, 2021F1065-6)。

作者简介: 朱弘 (1990-), 男, 博士, 研究方向为亚热带森林生态与生物地理 (E-mail: 1107401987@qq.com)。

\* 通讯作者 (Author for Correspondence. E-mail: 8656141@qq.com)。

hydrological data, we performed quantitative analysis of the environmental factors that affect the geographical distribution of *K. obovata*. Results showed that the prediction accuracy of the BIOCLIM model was very high, as indicated by the Kappa coefficient (0.952) and area under the receiver operating characteristic curve (0.976). In addition, three diversity hotspots were identified. Principal component analysis (PCA) showed that temperature was the dominant climatic factor limiting the distribution of *K. obovata*, with average annual temperature (17.68°C), the coldest season average temperature (8.22°C), and the lowest extreme temperature (4.04°C) found to be the optimal distribution thresholds. Canonical correspondence analysis (CCA) showed that the geographical distribution of *K. obovata* was controlled by both longitude and latitude, but the latitudinal effect was more significant. At the local hydrological scale, mean sea surface temperature (MSST) and mean tidal range (MTR) significantly influenced *K. obovata* distribution ( $P < 0.05$ ), while mean sea surface water pH (MSSWP) and mean sea surface salinity (MSSS) had little influence. Except for Pielou's index ( $J$ ), the population ( $\alpha$ ) diversity indices of *K. obovata* in natural forests were higher than that in introduced forests, and diversity in the major provinces was ranked Zhejiang (introduced) > Guangdong > Fujian > Hainan > Guangxi > Taiwan. Based on cluster analysis using the unweighted pair-group method with arithmetic means (UPGMA), the 48 distribution records of *K. obovata* could be divided into three groups, with obvious geographic regionalization and niche differentiation. The above research enriches our understanding of the geographical and ecological theories of *K. obovata* and provides a scientific basis for its introduction and development in China.

**Key words:** *Kandelia obovata*; Geographical distribution pattern; BIOCLIM model; Spatial diversity; Canonical correspondence analysis (CCA)

红树林是分布于热带和亚热带沿海潮间带滩涂的木本植物群落，作为海陆边缘一种特殊的湿地生态过渡区，能够防浪护岸、净化水质、美化环境、储碳固碳、维持海岸生态平衡和生物多样性等，具有独特的生态、经济与社会价值<sup>[1]</sup>。其中，秋茄树(*Kandelia obovata* Sheue, H. Y. Liu & J. Yong)为红树科秋茄树属常绿灌木或小乔木，在世界范围内主要分布于印度、泰国、越南、马来西亚和日本琉球群岛南部，在中国主要分布于东南沿海，多生长在浅海和河流入海口冲击带的盐滩，是我国境内已知天然分布最广、纬度分布最高、最耐寒的真红树植物<sup>[2]</sup>，其天然分布北界为福建福鼎市(27°16'N)<sup>[3]</sup>。由于在我国大部分红树林分布区多形成建群或单优势种灌木群落，秋茄树也被视为一种重要的沿海防护林和景观树种<sup>[4]</sup>。自20世纪50年代末，我国红树林造林工程兴起，秋茄树被成功地引入浙江乐清(28°20'N)，通过多年的引种和驯化，在浙东南

不少地方已经郁闭成林，其分布北界至今仍在不断扩展<sup>[5]</sup>。

目前，对秋茄树的研究可以分为天然林和人工林两个方向，前者侧重生境群落调查<sup>[6, 7]</sup>、遗传多样性<sup>[8, 9]</sup>等方面，后者则多集中在抗寒生理<sup>[10, 11]</sup>、引种评价<sup>[12, 13]</sup>、造林技术<sup>[14]</sup>等方面。上述两方面研究往往相互独立，多聚焦于小生境尺度或局部区域，且受限于气象、水文站点的数量，鲜有从全国尺度上对秋茄树开展空间分布格局的研究报道。为此，本文以秋茄树种群为对象，在全面收集原有天然林和北扩引种人工林的最新数据和资料基础上，对我国东南沿海秋茄树开展适生区范围的模型模拟，并应用经典数量生态学手段首次从全国尺度上探究其地理分布与关键环境因子之间的定性定量关系，以期应对全球气候变化下的秋茄树长期的动态监测、生态保护与科学管理等工作提供参考。

1 数据与方法

1.1 数据收集和地图绘制

供研究的秋茄树地理分布数据主要来源于实地调查和广泛搜集国内外公开发表的文献资料，同时参考公共数据库平台，如：中国植物图像库 (<http://ppbc.iplant.cn/>)、中国自然标本馆 (<http://www.cfh.ac.cn/>)、植物智 (<http://www.iplant.cn/>)。剔除部分重复、模糊数据后，共获得 48 个有效数据分布点，包含天然林 32 个，人工林 16 个，其中浙江省 15 个，福建省 8 个，台湾地区 2 个，广东省 13 个，香港特别行政区 1 个，广西壮族自治区 4 个，海南省 5 个，基本覆盖了我国红树林的代表性分布区域。通过经纬度在线转化工具 (<http://www.minigps.net/fc.html>) 将所有分布点坐标统一转化为小数点格式，并在 Excel 2013 软件中汇总保存。基于 DIVA-GIS v 7.5 软件 (<http://www.diva-gis.org>)，以中国省级行政区划矢量图 (比例尺为 1 : 400 万，下载自国家测绘地理信息局标准地图服务系统，<http://bzdt.nasg.gov.cn/index.jsp>) 为底图，导入分布点坐标数据 (\* .CSV 格式)，绘制生物地理分布图，地理分布范围为

108.19° ~ 122.29°E 以及 18.25° ~ 30.18°N (图 1)。

气候变量信息下载自世界气候数据库 WorldClim (<http://www.worldclim.org>)，空间分辨率为 2. 5' (约为 5 km<sup>2</sup>)。将下载的气候数据图层导入 DIVA-GIS 软件，基于秋茄树分布点坐标，参考田聪等<sup>[15]</sup>的方法，提取对应海拔以及 19 个标准生物气候因子作为影响该物种分布的当前气候因子。考虑到红树林植物海陆过渡生境的特殊性，将基础水文数据包括平均海面温度 (Mean sea surface temperature, MSST)、平均海面盐度 (Mean sea surface salinity, MSSS)、平均海面 pH 值 (Mean sea surface water pH, MSSWP)、平均潮差 (Mean tidal range, MTR) 纳入环境因子作一并分析。数据均从秋茄树专著以及公开文献报道获取 (附表 1<sup>1)</sup>)。

1.2 空间分布多样性指数计算

基于秋茄树的全国空间分布栅格图，将孤立分布点所在县视为一个斑块，种数相同且相邻的县亦构成同一个斑块，由于斑块间分布点的数量有所不同，从而形成不同的斑块类型。在 DIVA-GIS 软件的“Analysis→Summarize Points”模块下计算空间分布 α 多样性指数<sup>[16]</sup>，即表征丰富度的

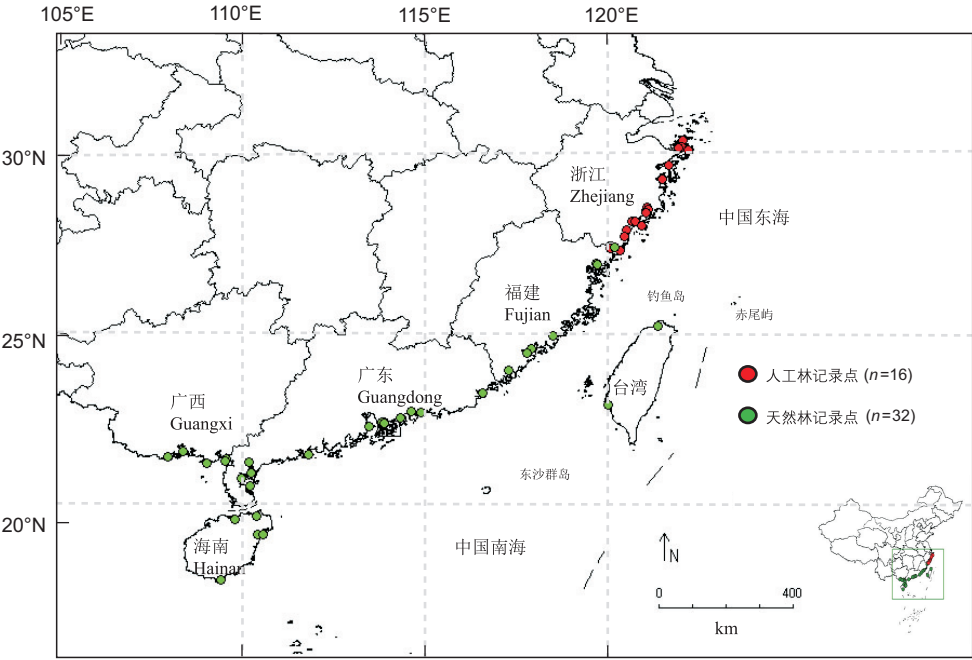


图 1 中国东南沿海秋茄树主要地理分布点  
Fig. 1 Main geographic locations of *Kandelia obovata* along southeast coast of China

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章。

Margelef 指数 (Margelef's index,  $D$ ), Menhinick 指数 (Menhinick's index,  $D_s$ ); 表征多样性的 Shannon 指数 (Shannon's index,  $H$ ), Simpson 指数 (Simpson's index,  $\lambda$ ), Brillouin 指数 (Brillouin's index,  $HB$ ); 表征均匀度的 Pielou 指数 (Pielou's index,  $J$ ), 比较各多样性指数在秋茄树种群在人工林与天然林空间分布上的差异, 并对我国各个主要分布省份进行大小排序。

### 1.3 气候变量筛选与适生区分布模拟

为避免因气候因子间多重共线性带来的过度拟合问题, 首先使用 IBM SPSS Statistics version 16.0 软件对提取的 19 个气候因子进行主成分分析 (Principal components analysis, PCA) 的降维处理。分析前使用 Z-score 法<sup>[19]</sup> 统一进行数据标准化转换, 以消除原始气候各变量单位不一致。最终筛选出年均温 (bio1)、温度季节变化方差 (bio4)、最干季均温 (bio9)、极端最低温 (bio6) 和最冷季均温 (bio11) 共 5 个生物气候变量。然后, 采用 DIVA-GIS 耦合的 BIOCLIM 模型完成秋茄树的适生区分布模拟。在预测模块下, 输出网格尺寸选择 “Maximum extent”。

### 1.4 模型精度评价

为验证 BIOCLIM 模型模拟的质量, 参考夏侯佐英等<sup>[17]</sup> 的方法, 在 Modeling-Evaluation 模块中, 将秋茄树全部地理分布数据随机划分为两个子集: 其中 75% 数据作为训练子集 (Training data), 剩余 25% 数据作为测试子集 (Testing data), 设置 3 次重复, 输出为 .shp 格式文件, 并创建 stack 数据集。采用受试者工作特征曲线 (Receiver operating characteristic curve, ROC curve) 下的面积 (Area under the receiver operating characteristic curve, AUC) 和 Kappa 系数两种经典方法<sup>[18]</sup> 评估模型预测结果的精确性。两种评价方法的取值范围均为  $[0, 1]$ , 数值越大表示模型判断力越强, 通常评估标准为较差 (0.6 ~ 0.7), 一般 (0.7 ~ 0.8), 好 (0.8 ~ 0.9) 和极好 (0.9 ~ 1.0)。

### 1.5 主导气候因子最适阈值确定和生态定量分析

为避免极端值误差较大的影响, 参考半峰宽 (Peak width at half height, PWH) 的运算公式<sup>[20]</sup> 来确定各主导气候因子的最适范围:  $[X - 1/$

$2PWH \sim \bar{X} + 1/2PWH]$ 。式中, 半峰宽  $PWH = 2.354 \times S$ ,  $X$  为气候指标的平均值,  $S$  为标准差。将地理因子、主导气候因子、基础水文因子数据汇总成  $48 \times 26$  维的矩阵, 利用 PAST version 3.11 软件 (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>), 进行典范对应分析 (Canonical correspondence analysis, CCA) 和非加权组平均法 (Unweighted pair-group method with arithmetic means, UPGMA) 的聚类分析, 后者以欧式距离 (Euclidean) 为相似度度量, 并通过 99 次靴带值验证 (Bootstrap test) 估算聚类图上每一分支的可靠度。

## 2 结果与分析

### 2.1 秋茄树地理分布格局与精度评估

根据每个网格单元中的所有环境变量的得分, BIOCLIM 模型自动将预测结果划分为 6 个等级: 白色 - 非适生或无数据 Not suitable or no data (0); 灰色 - 低适生 Low (0 ~ 2.5%); 绿色 - 中度适生 Medium (2.5% ~ 5%); 黄色 - 高度适生 High (5% ~ 10%); 橙色 - 极适生 Very high (10% ~ 20%); 红色 - 最适生 Excellent (20% ~ 39%)。结合实际分布点和适生区分布模拟的结果, 可以看出秋茄树适生分布区呈带状分布于中国东南沿海各省, 越往北适生度及适生区域越小, 最北或可到达浙江舟山群岛 (30°N)。依据最适生区的预测结果, 进一步识别出 3 处秋茄树多样性热点地区, 自北向南依次为浙南鳌江-飞云江之间的沿海滩涂, 粤东韩江下游冲积平原, 以及粤中珠江三角洲下游珠江口 (图 2)。

绘制得到的 Kappa 系数与 ROC 曲线下的面积 (AUC 值) 分别为 0.952 和 0.976 (图 3)。依据两个评价指标的评分标准<sup>[21]</sup>, 对秋茄树的预测均达到了极好等级, 说明 BIOCLIM 模型拟合度较好, 结果可信度较高。

### 2.2 秋茄树 $\alpha$ 空间多样性指标比较

秋茄树人工林 Margelef、Menhinick、Shannon、Simpson、Brillouin 和 Pielou 指数分别为 1.982、0.363、2.773、0.938、2.724 和 1.000, 对应的天然林各指数分别为 3.738、0.530、3.465、0.969、3.402 和 0.999。虽然在 Pielou 指数得分上, 秋茄树天然林稍低于其人工林, 但整



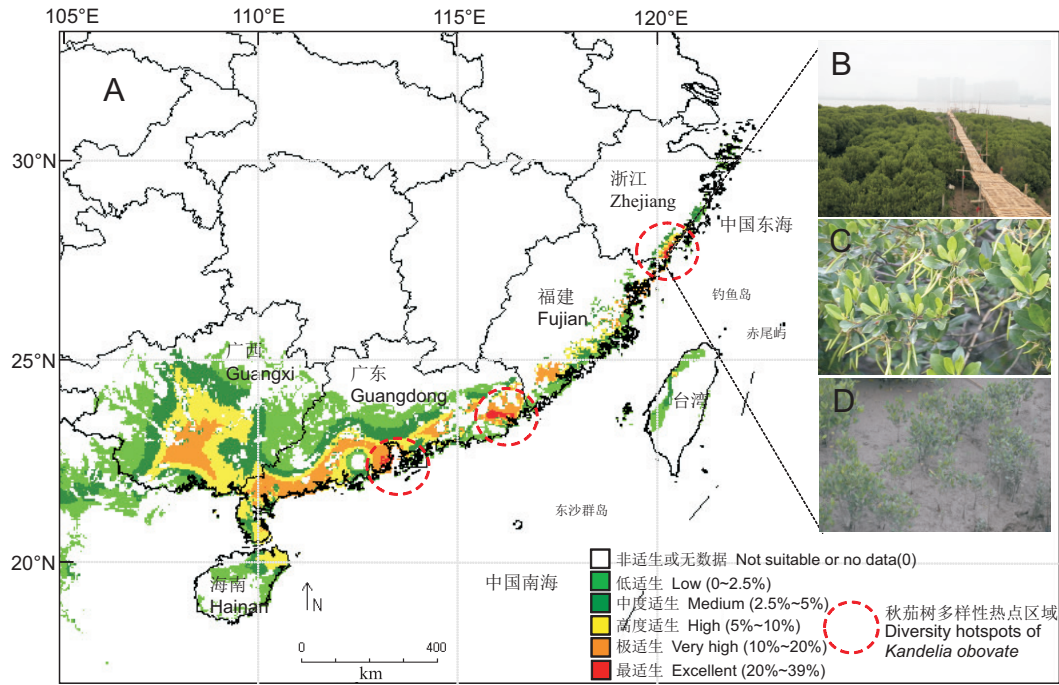
体而言，秋茄树天然林各空间分布多样性指标高于人工林(图 4)。

秋茄树在我国主要省份间的空间多样性指标排序为：浙江(人工林) > 广东 > 福建 > 海南 > 广西 > 台湾(图 5)。

2.3 秋茄树主导气候因子分析及其最适范围

分析 19 个标准气候变量的 PCA，从中筛选

出前 5 个影响秋茄树分布的主要气候因子，其中年均温 (bio1) 特征值最高，其次为最冷季均温 (bio11) 和极端最低温 (bio6)。由此可见，温度尤其是冬季温度可以视为秋茄树地理分布的限制性因子(表 1)。进一步分析表明，bio1 (17.68℃ ~ 24.08℃)、bio11 (8.22℃ ~ 8.28℃) 和 bio6 (4.04℃ ~ 14.04℃) 为秋茄树的适生阈值(表 2)。



A. 分布区预测结果; B. 浙江龙港市鳌江口秋茄树种群外貌; C. 秋茄树胚轴; D. 秋茄树幼苗。  
A. Predicted distribution areas; B. Physiognomy of *K. obovata* population from Aojiang estuary in Longgang city of Zhejiang Province; C. Hypocotyls of *K. obovata*; D. Seedlings of *K. obovata*.

图 2 中国东南沿海秋茄树潜在分布格局

Fig. 2 Potential distribution pattern of *Kandelia obovata* along Southeast coast of China

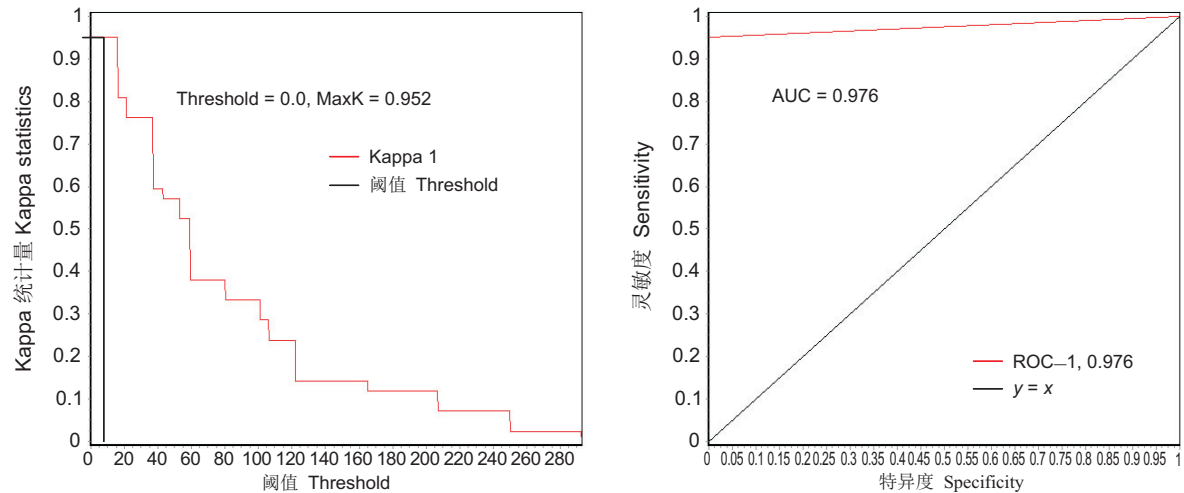


图 3 秋茄树模拟结果的精度检验

Fig. 3 Accuracy test of modeling results of *Kandelia obovata*

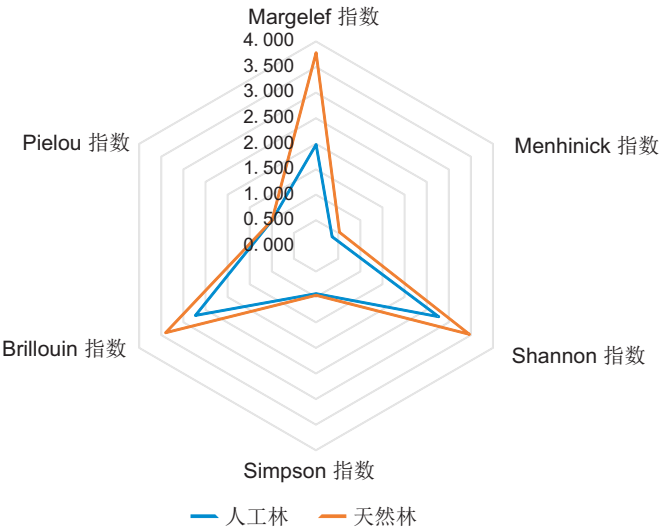


图 4 秋茄树人工林与天然林的空间  $\alpha$  多样性指数比较  
Fig. 4 Comparison of alpha spatial diversity indices between plantations and natural forests of *Kandelia obovata*

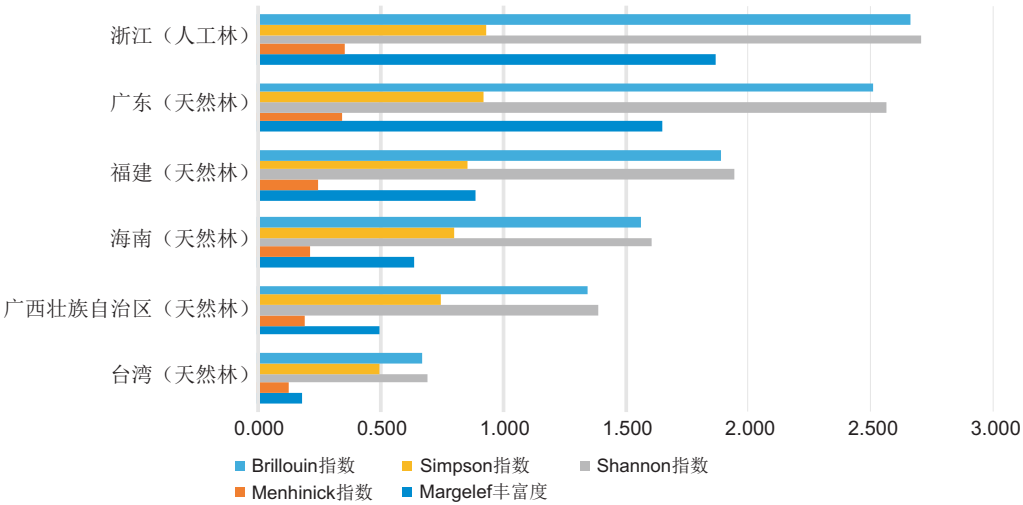


图 5 我国主要分布省份间的秋茄树空间  $\alpha$  多样性指数比较  
Fig. 5 Comparison of alpha spatial diversity indices of *Kandelia obovata* among major provinces in China

表 1 主成分分析 (PCA) 筛选后影响秋茄树地理分布的 5 个主导气候因子及其贡献率  
Table 1 Five dominant climatic factors that affect geographical distribution of *Kandelia obovata* after PCA screening and their contributions

气候因子 Climatic factor	变量代码 Variable code	载荷 Loading
年均温 Annual mean temperature (℃)	bio1	0.2847
最冷季均温 Mean temperature of coldest quarter (℃)	bio11	0.2807
极端最低温 Min temperature of coldest month (℃)	bio6	0.2735
温度季节变化方差 Temperature seasonality (STD × 100)	bio4	−0.2741
最干季均温 Mean temperature of driest quarter (℃)	bio9	0.2717

2.4 秋茄树地理分布与环境因子的关系

图 6 为 CCA 二维排序图, 其中每个箭头指示一个环境因子, 中心点到箭头连线的长短表示物种的分布与该环境因子关系的强弱, 箭头连线与排序轴的夹角表示环境因子与排序轴的相关性大小, 箭头所处象限表示环境因子与排序轴的正负相关性<sup>[22]</sup>。具体来看, CCA 排序前 2 轴均通过显著性检验 ( $P < 0.05$ ), 获得的特征值分别为 0.01889 和 0.00118, 对应的分布-环境方差贡献率分别为 88.480% 和 5.525%, 累计达 94.005% (表 3), 说明 CCA 前 2 轴能较好地反映秋茄树地理分布及其与环境之间的关系。

如表 4 和图 6 所示, CCA 排序第 1 轴与 3 个地理因子中相关性最高的是纬度 ( $r = 0.7996$ ,  $P < 0.01$ ), 其次为经度 ( $r = 0.7971$ ,  $P < 0.01$ )。在气候因子上第 1 轴也分别与 bio1、bio11 和 bio9 呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 而与 bio4 呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ )。即沿 CCA 排序第 1 轴从左往右, 经纬度逐渐增高。随着经纬度的变化, 年均温、最冷季均温和最干季均温均逐

渐下降, 而南北温度变化差异增加。第 2 轴与 bio4 呈显著负相关 ( $r = 0.7971$ ,  $P < 0.05$ ), 相关系数为  $-0.4365$ , 主要表征极端最低温, 即沿 CCA 排序第 2 轴从上至下, 极端最低温变幅逐渐降低。

2.5 聚类分析

基于所有筛选出的地理、气候、水文数据集, 利用 UPGMA 法进行聚类, 得到 48 个秋茄树分布点关系的树状图 (图 7)。从图上可以看出, 各主要分支获得的靴带值均较高, 以 0.30 的类间距离为阈值, 从左至右可以分为 3 大分支: 浙江舟山秀山岛至福建福鼎沙垵湾 (1 ~ 15) 为第 1 分支, 包含了秋茄树全部的人工林; 福建福鼎江美村人工林至广西北海金海湾 (16 ~ 40) 为第 2 分支, 其余广东湛江特呈岛至海南三亚青梅港 (41 ~ 48) 为第 3 分支。除福鼎江美村人工林 (16) 与苍南沿浦湾 (17) 外, 后两个分支包含了秋茄树全部的天然林。同时, 这 3 大分支恰好也与我国东南气候带的划分基本对应, 即自北向南的中亚热带、南亚热带和热带, 显示秋茄树具备较广的生态幅。

表 2 5 个影响秋茄树地理分布的气候主导气候因子的变量统计

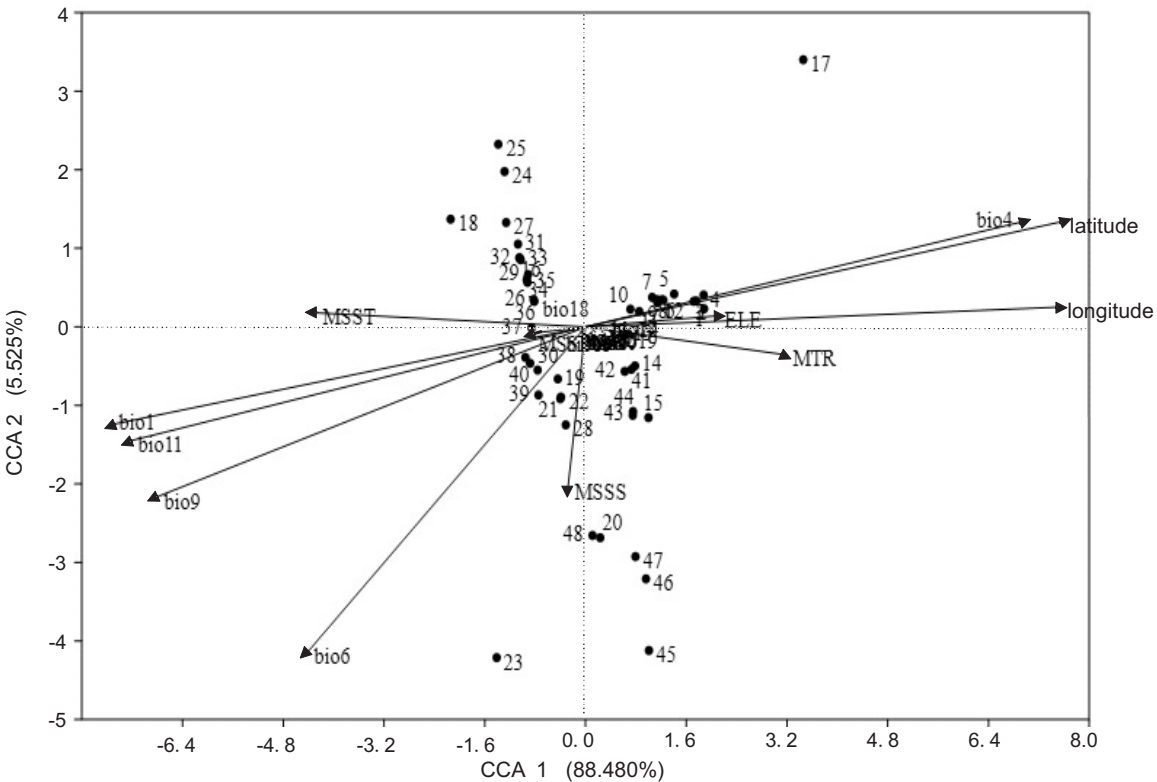
变量代码 Variable code	变量统计 Variable statistics				
	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 ± 标准误 Mean ± SE	标准差 Standard deviation	最适分布范围 Optimum range
bio1(℃)	16.59	25.46	20.88 ± 0.29	2.72	17.68 ~ 24.08
bio11(℃)	6.57	21.60	13.25 ± 0.61	4.22	8.22 ~ 8.28
bio6(℃)	2.30	17.10	9.04 ± 0.61	4.25	4.04 ~ 14.04
bio4/STD × 100	277.54	815.54	601.81 ± 20.76	143.80	432.56 ~ 771.06
bio9(℃)	9.23	22.53	15.01 ± 0.51	3.55	10.83 ~ 19.19

注: 变量代码见表 1。  
Note: Variable code see table 1.

表 3 CCA 排序轴的特征值与分布-环境累计方差贡献率

项目 Item	CCA 排序轴 CCA ordination axes			
	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4
特征值 Eigenvalue	0.01889	0.00118	0.00064	0.00039
显著性水平 Significance level ( $P$ value)	0.001	0.013	0.001	0.001
方差贡献率 Variance contribution (%)	88.480	5.525	2.996	1.838

注: 显著性  $P$  值由 999 次置换检验获得。  
Note: Significant  $P$ -value was obtained from 999 permutations.



ELE: 海拔; MSST: 平均海面温度; MSSS: 平均海面盐度; MSSWP: 平均海面 pH 值; MTR: 平均潮差; bio1: 年均温; bio11: 最冷季均温; bio6: 极端最低温; bio4: 温度季节变化方差; bio9: 最干季均温。latitude: 纬度; longitude: 经度。分布点信息见附表 1。  
ELE: Elevation; MSST: Mean sea surface temperature; MSSS: Mean sea surface salinity; MSSWP: Mean sea surface water pH; MTR: Mean tidal range; bio1: Annual mean temperature; bio11: Mean temperature of coldest quarter; bio6: Min temperature of coldest month; bio4: Temperature seasonality; bio9: Mean temperature of driest quarter. Detailed information see supplementary table 1.

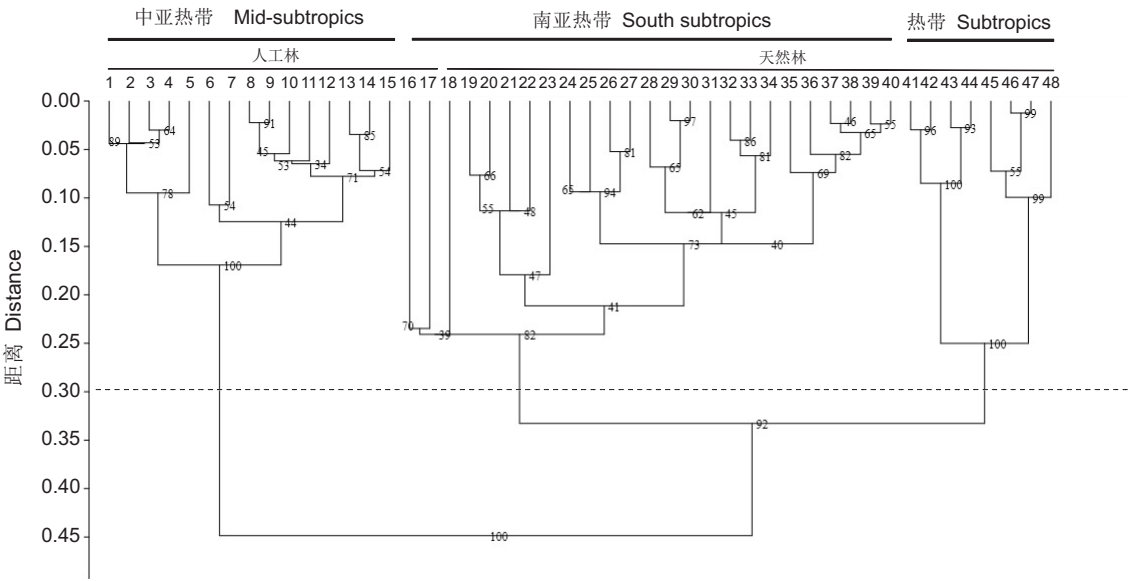
图 6 秋茄树 48 个分布点与主要环境因子的 CCA 二维排序图  
Fig. 6 Two-dimensional CCA ordination diagram of 48 distribution records of *Kandelia obovata* and major environmental factors

表 4 CCA 排序轴与主要环境因子的相关性  
Table 4 Correlation analysis of CCA ordination axes and major environmental factors

环境因子 Environmental factor	CCA 排序轴 CCA ordination axes			
	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4
海拔 Elevation	0.2226	0.0149	-0.2260	0.4723 *
经度 Longitude	0.7971 **	0.0266	0.1307	0.0514
纬度 Latitude	0.7996 **	0.1416	0.1148	-0.1110
年均温 bio1	-0.7912 **	-0.1308	-0.0124	-0.0124
最冷季均温 bio11	-0.7600 **	-0.1525	-0.0383	-0.0383
极端最低温 bio6	-0.4654 *	-0.4365 *	0.2506	0.2506
温度季节变化方差 bio4	0.7292 **	0.1406	0.1005	0.1005
最干季均温 bio9	-0.7173 **	-0.2281	0.0755	0.0755
平均海面温度 MSST	-0.4527 *	0.0190	-0.0416	-0.0416
平均海面盐度 MSSS	-0.0295	-0.2152	-0.1641	-0.1641
平均海面 pH 值 MSSWP	-0.0826	-0.0079	-0.0986	-0.0986
平均潮差 MTR	0.3348 *	-0.0375	0.1645	0.1645

注：\* 相关性在 0.05 水平上显著；\*\* 相关性在 0.01 水平上显著。  
Note: \* Correlation is significant at 0.05 level; \*\* Correlation is significant at 0.01 level.





1 ~ 48 代表秋茄分布点；分支上的数字表示靴带值验证值。  
1 ~ 48 represent geographic distribution points of *K. obovata*; Numbers above branches indicate bootstrap values.

图 7 秋茄树 48 个分布点的 UPGMA 聚类图  
Fig. 7 UPGMA cluster dendrogram of 48 distribution points of *Kandelia obovata*

3 讨论

3.1 秋茄树地理分布对主要环境因子的响应趋势

生物多样性的地理分布格局与环境因子的关系一直是生态学家感兴趣的领域<sup>[23]</sup>。温度是影响植物地理分布及其生长发育的一个重要环境因素，植物只有在适宜的温度环境下才能正常生长发育并顺利完成其生活史<sup>[24]</sup>。秋茄树林长期生长于海洋与陆地之间的过渡带上，形成了独特的生理生态特征。对不同温度下秋茄树幼苗的叶绿素荧光参数研究表明，温度低于 20℃对秋茄树幼苗的光合影响较大，而最低温度低于 5℃将影响幼苗的生存<sup>[26]</sup>。笔者基于影响秋茄树全国范围分布的生物气候因子的 PCA 筛选结果，发现温度是宏观尺度上限制秋茄树南北扩散的首要环境因素。除年均温和最冷季均温外，尤以极端低温限制了秋茄树的分布、生长与繁衍。同时，适生阈值分析结果支持张尧挺和林鹏<sup>[25]</sup>的观点，即依据温度适应范围，可将秋茄树归入抗低温广布性的生态类群。

应用典范对应分析能够直观地表现植物群落分布响应环境影响因子的趋势，有利于生态意义的解释<sup>[27]</sup>。CCA 排序显示，秋茄树地理分布受经、纬度的双重控制，但纬度效应相对更显著。就局域尺

度而言，水文因子如海水的潮差、pH 值、盐度、温度等也是控制红树林物种组成、结构和生长的重要环境因素<sup>[28]</sup>。水文因子对秋茄树分布影响的排序为：平均海面温度 > 平均潮差 > 平均海面 pH 值 > 平均海面盐度。可见，局域尺度上秋茄树分布还受平均海面温度和海水潮差的影响，这与大量的野外观测与造林实践结论是一致的，即秋茄树通常适应生长于热带、亚热带海岸的中、高潮间带，对潮汐浸淹适应能力是对多因子的综合响应<sup>[29]</sup>。除上述因子外，本研究未考虑影响小尺度秋茄树适生区分布的其他一些因子，如种群竞争、动物取食、生物入侵（如薇甘菊 *Mikania micrantha* Kunth、互花米草 *Spartina alterniflora* Loisel. 等）以及河口航道、港口建设、水产养殖等经济、社会干扰因子，这些因子在今后的研究中可结合不同生境特征作进一步深入探讨，扩展分析的环境变量筛选范围。

3.2 人工引种对秋茄树地理分布格局的变化

在众多中国东南沿海的乡土红树林树种中，秋茄树表现出最强的抗低温胁迫能力。例如，2008 年初，50 年一遇的低温雨雪冰冻事件给我国南方各省红树林区带来了不同程度的伤害，但各地的秋茄树均没有出现叶片枯黄或落叶等寒害特征<sup>[30]</sup>，

因此它成为高纬度地区红树林人工北扩实践中的首选造林树种。根据最新资料,该种人工成功引种最北可至浙江舟山岱山(30°18'N),而江苏南通(32°15'N)越冬抗寒驯化实验也已经展开<sup>[31]</sup>。整体来看,经过60余年的发展,我国秋茄树的分布格局已经发生了相当程度的变化,具体表现为:首先,在Pielou指数量化得分上,秋茄树人工林高于天然林,意味着人工引种栽培的地理均匀度已经超过了天然林。其次,浙江省的 $\alpha$ 多样性指数均超过天然林中排名最高的广东省,同样可以体现引种秋茄树林在丰富度和多样性上的优势。此外,秋茄树地理分布的聚类结果显示人工林所在的第1分支与天然林所在的分支差异十分显著。这应该是长期人工引种驯化和自然选择过程中,秋茄树逐渐与高纬度地区气候相适应的结果。

### 3.3 秋茄树保护与修复建议

近年来,在城市化、围垦造田、港口货运等强烈人为活动干扰下,我国沿海滩涂湿地功能退化严重,生态环境问题日益突出。同时,以全球变暖和海平面上升为主要特征的气候变化也对红树林的分布格局带来持续影响<sup>[32]</sup>。因此,保护和发展秋茄树,构建海岸防护林在我国具有不可替代的现实意义。其中,生境管理和宜林地选择是提升秋茄树修复成功率的关键举措。针对秋茄树空间分布多样性较高的天然林地,应采取就地与迁地保护相结合措施。例如,对土壤和水体环境进行长期监测,及时进行病虫害防治及外来物种清理工作,并建立保护小区、湿地公园和种子库。而对人类活动频繁的非天然林地,则要做好引种区的规划选址,避免因盲目引种而造成的人力、物力损失,同时需加强分布区周围的科学用地管理和居民的生物多样性保护意识,尽可能地降低人为干扰强度。此外,通过建立沿纬度梯度适宜秋茄树繁衍的生境廊道开展人工抗寒育苗,也可为该种在未来气候变化情境下向更高纬度地区的迁移提供便利。

## 4 结论

综上所述,本研究基于生态位模型首次确定了秋茄树在全国尺度上的潜在适宜分布范围与空间多样性格局,并定量筛选分析了关键环境因子。在长期人为引种干预与自然适应的双重作用下,我国秋

茄树种群相比其自然分布又成功向北跨越了3个纬度(27°~30°N),同时,天然林和人工林产生了较为明显的地理区域性与生态位分化。本研究还获取到秋茄树潜在分布区的3个多样性热点,自北向南依次为浙南鳌江-飞云江之间的沿海滩涂、粤东韩江下游冲积平原和粤中珠江三角洲下游珠江口。年均温(17.68℃)、最冷季均温(8.22℃)和极端最低温(4.04℃)为秋茄树最适分布的临界阈值,上述因子随纬向效应带来的温度梯度变化是宏观尺度上限制秋茄树北向拓殖的主导气候限制因子,而平均海面温度和海水潮差则是局域尺度上影响秋茄树分布的重要水文因子。本研究结果对秋茄树宜林地选址、造林等工作具有指导意义,有利于促进红树林事业在我国的持续发展。

### 参考文献:

- [1] 林鹏. 中国红树林湿地与生态工程的几个问题[J]. 中国工程科学, 2003, 5(6): 33-38.  
Lin P. The characteristics of mangrove wetlands and some ecological engineering questions in China[J]. *Engineering Science*, 2003, 5(6): 33-38.
- [2] Wang WQ, You SY, Wang YB, Huang L, Wang M. Influence of frost on nutrient resorption during leaf senescence in a mangrove at its latitudinal limit of distribution[J]. *Plant Soil*, 2011, 342(1-2): 105-115.
- [3] 陈秋夏, 郑坚, 王金旺. 浙江人工红树林[M]. 北京: 中国林业出版社, 2015.
- [4] Hu MJ, Sun WH, Tsai WC, Xiang S, Lai XK, et al. Chromosome-scale assembly of the *Kandelia obovata* genome[J]. *Hortic Res-England*, 2020, 7(1): 75.
- [5] 陈秋夏, 杨升, 王金旺, 刘星, 郑坚, 等. 浙江红树林发展历程及探讨[J]. 浙江农业科学, 2019, 60(7): 1177-1181.  
Chen QX, Yang S, Wang JW, Liu X, Zheng J, et al. Development history and discussion of mangrove forest in Zhejiang Province[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2019, 60(7): 1177-1181.
- [6] 何东进, 肖石红, 李晓景, 王韧, 蔡金标, 等. 中国红树林北缘区秋茄树种群空间分布格局和结构特征分析[J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(2): 41-47.  
He DJ, Xiao SH, Li XJ, Wang R, Cai JB, et al. Analyses on spatial distribution pattern and structure characteristics of *Kandelia candel* population in north marginal region of mangrove, China[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2014, 23(2): 41-47.
- [7] 张宜辉, 王文卿, 吴秋城, 方柏州, 林鹏. 福建漳江口红树林区秋茄幼苗生长动态[J]. 生态学报, 2006, 26(6): 1648-

1656.  
Zhang YH, Wang WQ, Wu QC, Fang BZ, Lin P. The growth of *Kandelia candel* seedlings in mangrove habitats of the Zhangjiang Estuary in Fujian Province, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1648–1656.
- [ 8 ] 赵鹏, 韩维栋. 中国东南沿海 15 个秋茄种群遗传多样性的 SRAP 分析 [J]. 基因组学与应用生物学, 2009, 28(6): 1151–1156.  
Zhao P, Han WD. Genetic diversity of fifteen *Kandelia candel* populations distributed in Southeast coast of China by using SRAP [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2009, 28(6): 1151–1156.
- [ 9 ] 阮宇, 吕佳, 李俊清, 肖国生. 利用近似贝氏计算推论台湾海峡沿岸秋茄种群的拓殖路线 [J]. 生态学报, 2015, 35(13): 4304–4313.  
Ruan Y, Lü J, Li JQ, Xiao GS. *Kandelia obovata* colonization route along Taiwan Strait Inferred by approximate Bayesian computation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(13): 4304–4313.
- [ 10 ] 杨盛昌, 林鹏. 红树植物秋茄和桐花树抗寒力的越冬变化 [J]. 应用生态学报, 1997, 8(6): 561–565.  
Yang SC, Lin P. Cold-resistance ability of two mangrove species *Kandelia candel* and *Aegiceras corniculatum* during their overwintering period [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1997, 8(6): 561–565.
- [ 11 ] 郑春芳, 刘伟成, 陈少波, 仇建标, 黄丽, 等. 短期夜间低温胁迫对秋茄幼苗碳氮代谢及其相关酶活性的影响 [J]. 生态学报, 2013, 33(21): 6853–6862.  
Zheng CF, Liu WC, Chen SB, Qiu JB, Huang L, et al. Effects of short-term dark chilling on leaves carbon and nitrogen metabolism and involved activities of enzymes in mangrove *Kandelia obovata* seedling [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(21): 6853–6862.
- [ 12 ] 郑坚, 王金旺, 陈秋夏, 许加意, 李效文, 等. 几种红树林植物在浙南沿海北移引种试验 [J]. 西南林学院学报, 2010, 30(5): 11–17.  
Zheng J, Wang JW, Chen QX, Xu JY, Li XW, et al. Preliminary Report on North-ward introduction experiment of several mangrove plants along the Southern coast of Zhejiang Province [J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 2010, 30(5): 11–17.
- [ 13 ] 咎启杰, 王勇军, 廖宝文, 黄立南, 张炜银. 秋茄种源引种深圳湾后幼苗生理生态研究 [J]. 生态学报, 2001, 21(10): 1664–1671.  
Zan QJ, Wang YJ, Liao BW, Huang LN, Zhang HY. The physiological-ecology of *Kandelia candel* seedlings introduced to Shenzhen Bay [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(10): 1664–1671.
- [ 14 ] 陈玉军, 廖宝文, 李玫, 邓智泓, 魏军发, 等. 高盐度海滩红树林造林试验 [J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(2): 78–85.  
Chen YJ, Liao BW, Li M, Deng ZH, Wei JF, et al. Field planting experiments of mangrove on high salinity beaches [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2014, 35(2): 78–85.
- [ 15 ] 田聪, 穆尼热, 朱忠艳, 王承军. 基于 DIVA-GIS 快速获取气候信息的方法 [J]. 农学学报, 2015, 5(5): 109–113.  
Tian C, Mu NR, Zhu ZY, Wang CJ. Method for the rapid obtaining of climate data based on DIVA-GIS [J]. *Journal of Agriculture*, 2015, 5(5): 109–113.
- [ 16 ] 张金屯. 数量分类学 (第 3 版) [M]. 北京: 科学出版社, 2018.
- [ 17 ] 夏侯佐英, 朱弘, 金桂宏, 王佳佳, 范晓月, 等. 蛛网萼的地理分布模拟及迁移趋势预测 [J]. 浙江农林大学学报, 2019, 36(2): 247–254.  
Xiahou ZY, Zhu H, Jin GH, Wang JJ, Fan XY, et al. Modeling the geographic distribution of *Platycrater arguta* [J]. *Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University*, 2019, 36(2): 247–254.
- [ 18 ] Allouche O, Tsoar A, Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) [J]. *J Appl Ecol*, 2006, 43(6): 1223–1232.
- [ 19 ] Ayatollahi S. Age standardization of weight-for-height in children using a unified Z-score method [J]. *Ann Hum Biol*, 1995, 22(2): 151–162.
- [ 20 ] 洪必恭, 李绍珠. 江苏主要常绿阔叶树种的分布与热量关系的初步研究 [J]. 生态学报, 1981, 2(1): 105–111.  
Hong BG, Li SZ. The preliminary study of the correlations between the distribution of main evergreen broad-leaf tree species in Jiangsu and climates [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1981, 2(1): 105–111.
- [ 21 ] 邱靖, 朱弘, 陈昕, 汤庚国. 基于 DIVA-GIS 的水榆花楸适生区模拟及生态特征 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(9): 25–32.  
Qiu J, Zhu H, Chen X, Tang GG. Modeling the suitable areas and ecological characteristics of *Sorbus alnifolia* using DIVA-GIS software [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2018, 40(9): 25–32.
- [ 22 ] 张金屯. 历山自然保护区森林群落的典范主分量分析 [J]. 生物数学学报, 2005, 20(2): 213–218.  
Zhang JT. Canonical principal component analysis of forest communities in Lishan Natural Reserve, Shanxi Province, North China [J]. *Journal of Biomathematics*, 2005, 20(2): 213–218.
- [ 23 ] 邱丽甯, 柳涛, 常虹, 吴晓媛. 中国壳斗科植物空间多样性

- 格局研究[J]. 植物科学学报, 2017, 35(2): 234–242.
- Qiu LC, Liu T, Chang H, Wu XY. Study on the spatial diversity patterns of Fagaceae in China[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(2): 234–242.
- [24] Hedhly A, Hormaza JI, Herrero M. The Effect of temperature on pollen germination, pollen tube growth, and stigmatic receptivity in peach[J]. *Plant Biology*, 2005, 7(5): 476–483.
- [25] 张尧挺, 林鹏. 中国海岸红树植物区系研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1984, 23(2): 232–239.
- Zhang RT, Lin P. Studies on the flora of mangrove-plants from the coast of China[J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 1984, 23(2): 232–239.
- [26] 李红, 郑春芳, 陈继浓, 于冯, 康华靖. 不同温度下秋茄树幼苗叶绿素荧光参数对光强的响应[J]. 浙江林业科技, 2020, 40(2): 17–22.
- Li H, Zheng CF, Chen JN, Yu F, Kang HJ. Response of chlorophyll fluorescence parameters of *Kandelia obovata* seedlings to light intensity in incubator with different temperature[J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2020, 40(2): 17–22.
- [27] 苏日古嘎, 张金屯, 张斌, 程佳佳, 田世广, 等. 松山自然保护区森林群落的数量分类和排序[J]. 生态学报, 2010, 30(10): 2621–2629.
- Su Ri GG, Zhang JT, Zhang B, Cheng JJ, Tian SG, et al. Numerical classification and ordination of forest communities in the Songshan National Nature Reserve[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(10): 2621–2629.
- [28] 金川. 浙江人工红树林对关键环境因子的生态响应研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [29] 金川, 王金旺, 郑坚, 陈秋夏, 李俊清. 3种浙江人工红树林造林树种对滩位高程的生态响应[J]. 浙江林业科技, 2011, 31(5): 45–49.
- Jin C, Wang JW, Zheng J, Chen QX, Li JQ. Ecological response of three mangrove species to intertidal position in Zhejiang[J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 2011, 31(5): 45–49.
- [30] 陈鹭真, 王文卿, 张宜辉, 黄丽, 赵春磊, 等. 2008年南方低温对我国红树植物的破坏作用[J]. 植物生态学报, 2010, 34(2): 186–194.
- Chen LZ, Wang WQ, Zhang YH, Huang L, Zhao CL, et al. Damage to mangroves from extreme cold in early 2008 in Southern China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2010, 34(2): 186–194.
- [31] 卢翔, 刘星, 王金旺, 杨升, 张丽娜, 等. 江苏引种红树植物秋茄越冬抗寒技术研究[J]. 林业科技, 2019, 44(6): 15–17.
- Lu X, Liu X, Wang JW, Yang S, Zhang LN, Ji HJ, et al. Study on overwintering methods for introduced *Kandelia obovata* in Jiangsu Province[J]. *Forestry Science and Technology*, 2019, 44(6): 15–17.
- [32] Alongi DM. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2008, 76(1): 1–13.

(责任编辑: 李惠英)