科学通报 2019 年 第 64 卷 第 27 期: 2856 ~ 2864
专辑: 第二次青藏高原综合科学考察研究 评 述
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

青藏高原冰缘植物多样性与适应机制研究进展

杨扬[1], 陈建国[1], 宋波[1], 牛洋[1], 彭德力[2], 张建文[1], 邓涛[1], 罗冬[1], 马祥光[1], 周卓[1], 孙航[1*]

1. 中国科学院昆明植物研究所, 中国科学院东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650204;
2. 云南师范大学生命科学学院, 昆明 650500

* 联系人 E-mail: sunhang@mail.kib.ac.cn

2019-05-15 收稿, 2019-07-04 修回, 2019-07-08 接受, 2019-08-06 网络版发表
第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZJJ0502)、中国科学院A类战略性先导科技专项(XDA20050203)、国家自然科学基金(31570228, 31670214, 31770249, 31700165, 31700284, 31570213, 31600170)和云南省应用基础研究计划(2018FA015, 2016FB035)资助

摘要 高山冰缘带紧邻雪线, 位于高山生境的最前端, 在山地植物垂直带谱中位居最高, 是陆地生态系统中最为极端的生境之一. 受到高原环境中多变的气候、多样的地形、独特的生物交流屏障和迁移通道等因素的综合影响, 青藏高原孕育了全球最为丰富的冰缘植物多样性资源. 这类极端环境下的生物多样性形成和维持机制一直是学界关注的热点和难点问题. 本文总结了青藏高原冰缘生态系统植物多样性特征及物种生态适应、繁殖和维持机制的最新研究进展, 并特别关注了冰缘植物的生态适应结构, 植物种间互助以及植物与昆虫间协同进化对于维持冰缘生态系统物种多样性的重要性. 已有研究表明, 全球气候变化对于冰缘生态系统多样性维持和物种共存会产生重要影响. 如何预测和判断全球气候变化背景下, 青藏高原冰缘生态系统内生物多样性资源的命运及其对生态系统功能的影响, 将是生态学研究者面临的新挑战.

关键词 青藏高原, 高山冰缘带, 植物多样性, 适应进化, 维持机制, 气候变化

青藏高原是世界上高山冰缘植物区系和植被最发育的地区之一[1]. 高山冰缘带位于高山永久积雪区的下缘, 其形成源于冰川剧烈作用及寒冻强烈风化, 将地表岩石剥落成大量大小不等的碎石砾, 也被称为高山流石滩[2]; 该区域环境恶劣, 植物生长季节十分短暂. 由于大部分高山山峰彼此间独立似“岛状”, 相应地使其植物区系处于“隔离”或“岛屿”分布状态, 因此冰缘植被带是一个相对独立和特殊的生态系统. 然而, 受高原环境中多变的气候类型和局部地势变化以及区域植物多样性丰富程度等因素的综合影响, 青藏高原冰缘生态系统孕育了全球最为丰富的冰缘植物多样性; 同时也是许多高山重要植物类群的物种分化或多样化中心.

由于冰缘植物区系的形成时间较晚, 种系的分化及类群系统演化等过程都较清晰, 所以冰缘生物带是探索物种形成机制最为理想的地域之一[3,4]. 同时, 受极端环境因子的选择压力的驱动, 冰缘植物形成了丰富多样的特化适应性状或进化策略. 所以, 冰缘植物是研究生物适应性进化和机制最为理想的类群[5,6]. 此外, 高山冰缘带也是对全球气候变化最敏感的区域之一, 此处物种处于生命极限的边缘, 环境因子的任何变化都可能对其生长、分布、繁殖及生态系统的稳定和功能造成影响[7]. 因此, 高山冰缘带还是探讨全球气候变化对生物多样性的影响及响应的天然实验室.

本文综述了青藏高原冰缘带生态系统内植物的生态适应机制、种间互助效应、协同进化策略以及物种多样性形成和维持机制等方面的最新研究进展; 同时对全球气候变化和人类干扰活动加剧背景下, 青藏高原冰缘生态系统的可能响应方式和变化趋势进行了预

引用格式: 杨扬, 陈建国, 宋波, 等. 青藏高原冰缘植物多样性与适应机制研究进展. 科学通报, 2019, 64: 2856–2864
Yang Y, Chen J G, Song B, et al. Advances in the studies of plant diversity and ecological adaptation in the subnival ecosystem of the Qinghai-Tibet Plateau (in Chinese). Chin Sci Bull, 2019, 64: 2856–2864, doi: 10.1360/TB-2019-0054

© 2019《中国科学》杂志社

测, 并对今后的研究方向进行了展望.

1 青藏高原冰缘生态系统植物多样性特征

青藏高原已知维管植物约有12000种, 1500余属, 其中超过3000种植物分布于高山生境内(树线以上)[8,9]. 由于冰缘带环境气候恶劣, 交通不便, 到达困难等因素, 仍然是调查薄弱或空白的区域. 到目前为止, 仍没有青藏高原冰缘带植物种类的确切数字的报道. 但是, 在其东南部的横断山区冰缘带生境内, 目前已知种子植物达942种, 隶属于48科, 168属, 其中295种为冰缘带特有植物, 是已知世界各大洲高山带或同类生境中种子植物种类的2~3倍, 可见青藏高原冰缘带是全球同类生境中植物多样性最丰富的区域[4,6]. 由于特殊的地理、地质及气候条件, 高山冰缘带生态系统植被稀少, 植物分布稀疏, 多呈斑块状、簇状不连续零星分布, 具有先锋群落性质和呈小群集聚分布的特点[4].

2 青藏高原冰缘生态系统植物多样性适应和维持机制

2.1 高山冰缘植物的生态适应特征

(ⅰ) 高度适应的特化生活型. 在青藏高原高山冰缘生境极端环境因子的压力下, 物种进化形成了许多重要的特殊结构, 如垫状植物(cushion plant), 温室植物(greenhouse plant), 棉毛植物(wooly plant), 垂头植物(nodding plant)和伪装植物(camouflage plant)等; 且这些特殊结构存在于亲缘关系很远的类群中, 如垫状结构见于石竹科的无心菜属(*Arenaria*)、报春花科的点地梅属(*Androsace*)、虎耳草科的虎耳草属(*Saxifraga*)、紫草科的垫紫草属(*Chionocharis*)等植物种类; 温室结构见于蓼科大黄属(*Rheum*)、菊科风毛菊属雪莲亚属(*Saussurea* Subgen. *Amphilaena*)、唇形科筋骨草属(*Ajuga*)等植物种类; 伪装植物见于罂粟科紫堇属(*Corydalis*)以及菊科、毛茛科、百合科等10余科40余种植物; 充分反映了不同植物类群在共同环境因子作用下的趋同适应方式, 也是冰缘植物高度特化生活型的典型例证, 其适应机制和进化策略一直备受研究者的关注. 如日本植物学家对温室植物塔黄(*Rheum nobile*)和水黄(*R. alexandrae*)的研究发现其半透明苞片具有选择性吸收紫外线并透过光合作用激活光和红外辐射光的功能, 能保护繁殖器官、遮挡紫外辐射以及具有升温和保温的作用[10]. 此外, 塔黄的半透明苞片还具有防止雨水对花粉萌发造成不利影响的功能[11]; 相似的功能也见于毡毛雪莲(*Saussurea velutina*)的半透明苞片[12]. 对于棉毛植物而言, 包裹其繁殖器官(花序)的厚实毛被结构具有很好的吸收热量的作用[13]; Yang等人[14]研究证实水母雪兔子(*Saussurea medusa*)的厚实被毛结构除了具有聚热和保温, 加速繁殖器官的生长发育进程, 进而适应冰缘带短暂的植物生长期的作用外, 还具有反射高强入射辐照和抵御雨水侵袭的功能; 相似的功能在绵参(*Eriophyton wallichii*)中也被报道[15]. 垂头植物钟花垂头菊(*Cremanthodium campanulatum*)特殊的垂头结构具有吸收地面辐射, 升高花序温度以及降低紫外辐射对花粉萌发率的不利影响的功能[16]. 垫状植物团状福禄草(*Arenaria polytrichoides*), 关节委陵菜(*Potentilla articulata*)等种类的特化垫状结构, 则具有缓冲极端温度, 保持水分和提升土壤营养物质含量的作用[17~19]. 此外, 近来的研究还发现冰缘植物具有伪装隐蔽色, 如囊距紫堇(*Corydalis benecincta*)和半荷苞紫堇(*C. hemidicentra*)的体色与周遭岩石极为相似, 与环境融为一体, 能防御取食者绢蝶属(*Parnassius*)昆虫的幼虫的啃食, 提高其有限的种群个体在极端环境中的生存适合度[20,21].

(ⅱ) 繁殖保障的性系统. 如前所述, 高山恶劣的气候环境条件, 可能导致传粉昆虫的丰富度、多样性和活动能力降低, 因此高山冰缘带植物可能存在花粉限制[22]. 但是, 近期研究发现由于高海拔的植物具有更长的花期, 弥补了传粉昆虫拜访的不足, 所以高山植物的花粉限制程度并没有理论预测的那么严重[23]. 此外, 在横断山区冰缘带生态系统中, 两性花植物(hermaphrodite)比例高达88.5%, 而单性花植物(雌雄异株dioecy和雌雄异花同株monoecy)仅占11.5%[24]. 两性花植物既可以作为花粉受体也可作为花粉供体, 其中一些种类还可在缺乏传粉者的情况下通过自助自交(autonomous selfing)或者协助自交(facilitated selfing)达到繁殖保障[25]. 而单性花植物大都依赖媒介才能进行有性繁殖. 显然, 高山环境不利于单性花植物的繁殖, 但单性花植物可以通过风媒(anemophily)、泛化的花部结构和调整性别比例以及性别之间的资源分配等措施来达到最佳的繁殖适合度[26], 在缺乏传粉者的情况下, 一些高山植物还可以通过主动自花授粉, 延迟自交和风媒传粉等方式提供繁殖保障[27]. 由于高山植物通常比较矮小, 完全依靠风力传粉显然不够. 而拥有风媒和虫媒混合传粉系统的风虫媒(ambophily)植物能更好地达到繁殖

保障, 如露蕊乌头(*Aconitum gymnandrum*)具有萼片开张以及散粉雄蕊或柱头外露等适应风媒传粉的特点, 风力在传粉中能起到一定作用, 但结实主要还是通过熊蜂来完成[28].

(ⅲ) 便于传播的果实类型. 果实类型决定传播方式, 肉果(具有肉质果皮)主要依赖于哺乳动物和鸟类等生物媒介进行传播, 而高山环境中哺乳动物和鸟类相对缺乏, 不利于肉果传播. 干果(果皮木质化)主要依靠自身机械力量和风力等非生物媒介进行传播, 因此在高山环境中, 干果具有传播优势; 此外, 干果有利于植物在生长季短且资源贫乏的高山环境中快速成熟[29]. 因此, 冰缘带具有干果果实的植物占绝对优势(比例>98%)[30], 并且干果中蒴果的比例高达50%左右, 蒴果包含的种子多且重量轻, 更有利于在高山环境中随风传播[31].

(ⅳ) 躲避寒冬的种子萌发行为. 高山冰缘带植物的生长季非常短暂, 当种子成熟散播时, 也即将面临严酷的冬季, 不利于种子萌发以及幼苗的存活. 因此大部分青藏高原横断山区冰缘植物种子具有延迟萌发的机制, 尽管导致冰缘植物种子延迟萌发的原因可能来自内部因素(初级休眠)或外部因素(高温/光照), 但是都确保了植物种子在外界环境合适时(如春季)才进入萌发阶段[32]; 此外, 某些青藏高原冰缘植物的种子在第二年春季也不萌发, 而落入土壤深处形成持久种子库[33]. 种子库是一个良好的缓冲时期或是缓冲场所, 为植物群落的更新和补充提供了资源, 使物种能够适应特殊的环境及其变化, 减少了种群灭亡的概率.

2.2 冰缘生态系统关键种及种间互助(facilitation)

冰缘带植物除了自身特有的形态和生理特征外, 种间互助也是影响该极端生境内植物生存和分布的重要因素之一[34]. 其中, 高山垫状植物(alpine cushion plant)对温度, 水分, 土壤等方面的改造或改善为其他植物在冰缘生境内的生存、生长、繁殖提供了庇护场所(也被称为护理植物(nurse plant)), 被认为是高山植物种间互助的重要证据和典型代表[35].

高山垫状植物是对具有半球形或球形表面植物的总称, 是植物经过多年辐射性生长形成的小枝紧密簇生结构[36]. 青藏高原是垫状植物集中分布的一个重要区域[37]. 据不完全统计, 青藏高原垫状植物的总数可能在110种左右, 仅在藏北可可西里地区就有48种, 占该地区种子植物总数的22.9%[38].

垫状植物是植物通过趋同进化方式适应高山寒旱环境的典型代表. 有关垫状植物适应策略的研究从20世纪初就已经开始, 经过近百年的探索, 研究者对高山垫状植物由于叶片小, 茎节缩短产生的密集分枝而形成的特化结构具有的热量捕捉能力, 水分储存能力和土壤营养提升能力达成了共识[39]. 但高山垫状植物的护理协作机制直至21世纪初才逐步引起研究者的关注, 目前主要的研究区域集中于欧洲阿尔卑斯山, 南美洲安第斯山以及北美洲落基山等地区[40~42]. 伴随研究的深入, 垫状植物护理协作机制在高山植物适应进化及居群、群落分布和生物多样性格局形成等方面的功能也被逐渐认识[40~42]. 进一步研究证实, 南美洲安第斯山垫状植物具有的护理协作作用是确保其他植物在冰缘极端生境内完成其生存繁殖等生活史的关键, 从而增加了冰缘带植物多样性的丰富度[43]. 因此, 具有护理作用的垫状植物是高山冰缘生态系统的关键种(keystone species)[43]. 一直以来, 气候因子和地质历史事件被认为是影响全球生物多样性格局的重要因素, 而物种间相互关系仅只是扮演了次要的角色[44]. 然而, 通过对全球五大洲高山区域78个垫状植物优势群落的调查, 研究者发现, 垫状植物及其代表的植物种间互助效应在提升全球高山植物群落物种多样性和系统发育多样性(phylogenetic diversity)方面具有和气候环境因子同等的重要性[45,46], 并构建了保障和维护高山冰缘生态系统物种多样性的“安全网络”(safety net), 对气候变化等因素可能对高山植物物种多样性的冲击有显著的缓冲作用, 是高山生态系统生物多样性格局的构建种(engineering species)[46].

上述研究的大部分资料来自于南美洲、北美洲和欧洲高山, 仅涉及青藏高原很少的类群, 如甘肃雪灵芝(*Arenaria kansuensis*), 圆丛红景天(*Rhodiola juparensis*)[45,46]. 有关青藏高原高山冰缘垫状植物护理协作效应的研究在近10年才逐步出现, 目前主要集中于横断山区[17~19,47,48]. Chen等人[47]通过对横断山不同地区(27°~33°N, 95°~102°E), 11个垫状植物优势群落的调查, 证实垫状植物的出现平均提升横断山区冰缘带植物群落物种丰富度(species richness)和多度水平(species abundance)达25%和158%, 且其生态系统中25%的种类只在垫状植物表面被记录到. 其中, 超过90%的植物群落的物种丰富度水平提升了5%~59%. 在功能方面, 垫状植物的出现使横断山区冰缘带植物生物量产量平均提升了84%, 其中超过90%的植物群落的生物量产量得到50%~220%的显著提升(Chen等人, 未发表数据). 以上研

究从区域尺度证实了垫状植物在青藏高原高山冰缘植物生物多样性形成和生态系统功能演化方面的关键作用. 在作用机制方面, 研究发现, 随着海拔梯度上升, 垫状植物团状福禄草的护理协作作用逐渐增强, 与高山草甸(海拔4500 m)的3种植物(占物种总数的8.1%)相比, 在冰缘带生境内(海拔4700 m), 有更多的植物种类(14种, 占总数41.2%)着生于垫状植物表面, 这主要源于冰缘带生境内更加贫瘠的土壤营养状况和垫状植物特化结构对于土壤微环境的显著改造作用[19]. 此外, 研究发现垫状植物的护理协作效应还具有种间特异性的特点, 如关节委陵菜对冰缘植物群落物种丰富度的提升可达20%, 而团状福禄草仅为13%, 而关节委陵菜具有更加显著的提升土壤营养的能力, 是导致垫状植物的协作共存效应呈现差异的主要原因[18]. 此外, 伴随团状福禄草特化垫状结构尺寸的增加(直径10~30 cm)其协作功能也在增强, 对冰缘植物群落物种丰富度的提升作用由6.5%上升至21.5%, 对生物量产量的提升作用由3%上升至40%[48].

但是, 在青藏高原西缘极端寒旱高山区域, 有研究表明垫状植物囊种草(*Thylacospermum caespitosum*)未显示出对于其他植物种类的护理作用, 这可能与该区域过于严苛的环境条件(海拔5900 m, 年降雨量<100 mm)对垫状植物自身的生存构成威胁, 以及囊种草过于致密的垫状结构不利于其他植物种类种子定植等因素相关[49]. Michalet等人[50]推测植物种间协作共存效应可能只在环境胁迫程度居中的区域显现, 而在胁迫梯度最前端的生境(stress gradient front), 植物种类必须具有足够的环境耐受力才可能生存, 所以种间协作共存作用的效果并不显著. 有关青藏高原西缘高山冰缘带囊种草的研究, 似乎验证了Michalet等人[50]的推测. 另一方面, Li等人[9]发现高山冰缘带最前端区域内植物种间关系的“消失”可能源于极端高海拔生境内高强的环境滤过效应引发的物种丰富度的下降和种间空间分布距离增大, 降低了物种间相互接触的可能性. 然而, 在青藏高原中部寒旱高山(唐古拉垭口, 海拔5230 m, 夏季均温4.1°C, 年降水量318 mm; 北麓河, 海拔4640 m, 夏季均温4.8°C, 年降水量203 mm), 垫状点地梅(*Androsace tapete*)表现出了显著地提升植物物种丰富度和多度的功能[51]. 此外, 在青藏高原北部高山区域, 囊种草也具有显著的提升植物群落物种丰富度、密度和多样性的能力[52]. 这些研究均证明了高山垫状植物是维持青藏高原冰缘生态系统物种多样性的关键种. 但是, 在全球气候变暖的背景下, 垫状植物作为青藏高原冰缘生态系统植物多样性格局的“构建种”, 通过其护理协作机制构建的“安全网络”在缓冲和缓解气候环境变化可能对高山冰缘物种多样性造成的影响, 以及维持冰缘带生态系统稳定等方面的角色和功能也还有待进一步揭示和探索.

2.3 植物与昆虫间的协同进化平衡博弈

许多研究表明, 传粉昆虫的种类会沿海拔梯度发生改变, 在高山冰缘生物带内熊蜂是植物的主要传粉昆虫[53], 即使存在盗蜜行为, 熊蜂也能为青藏高原同域分布的不同植物种类实现精准传粉, 因此熊蜂传粉的高效性, 在很大程度上降低了冰缘带恶劣气候对植物传粉造成的不利影响, 对一些高山植物的繁殖起到了积极的促进作用[54].

同时, 也有一些高山冰缘植物通过提供高“回报”来吸引传粉昆虫的拜访. 例如塔黄(*Rheum nobile*)和水黄(*R. alexandrae*)中存在的种子寄生性传粉互利共生关系(pollinating seed-consuming mutualism): 这2种植物依赖两种迟眼蕈蚊(*Bradysia* sp1., *Bradysia* sp2.)为其传粉, 作为传粉的报酬, 植物提供一部分种子作为幼虫的食物[11,55,56]. 除了提供种子作为幼虫的食物, 塔黄和水黄高度特化的巨大半透明苞片形成的“温室结构”具有增温、防风和防雨等作用, 还为蕈蚊提供交配的场所、成虫的食物(花粉)以及成虫产卵和幼虫发育适宜的微环境条件[11,56]. 由于蕈蚊的繁殖完全依赖这类植物, 但也提供了“超级传粉服务”, 形成了“我为你育儿, 你为我传粉”的互惠关系, 使塔黄和水黄坐果率分别高达95%和90%以上, 且不存在花粉限制[55,56]. 此外, 昆虫寄生于植物种子的现象也见于全缘叶绿绒蒿(*Meconopsis integrifolia*)和苞叶雪莲(*Saussurea obvallata*)等其他冰缘植物中. 随着研究的深入, 种子寄生性传粉互利共生关系这种高度特化的传粉策略可能会在更多的冰缘植物类群中被发现. 所以, 塔黄、雪莲等冰缘植物种类高度特化适应结构且与传粉昆虫形成的共存关系, 为维系冰缘生境内传粉者网络的稳定提供了关键保障, 也是维护冰缘生态系统生物多样性格局和功能的核心物种或旗舰物种(flagship species).

3 全球气候变化对青藏高原冰缘生态系统植物多样性的影响

有关气候变化对青藏高原植被分布及物种多样性的影响一直是学界关注的热点. 目前普遍观点认为, 随

着全球气候变暖, 大量中、低海拔植物种类得以“入侵”高山生物带, 以其快速生长优势, 占据更多的生态位, 压缩高山本土植物的生存空间, 引起高山本土或特有植物逐渐灭绝或向更高海拔区域“逃离”, 但对高山冰缘带植物而言, 又面临无路可逃的困境[57], 可能最终导致高山冰缘带植物多样性的急剧下降[58]. 但是, Salick等人[59]报道, 自2004~2011年, 青藏高原横断山区高山生境单位面积内的植物物种数、多样性程度呈现出上升的趋势; 同时, 该研究发现, 与欧洲高山特有种比例随气候变暖呈现下降的趋势不同, 横断山区高山生境内植物特有种比例随气候变暖呈现出上升趋势, 并认为这可能与横断山区特有植物比例很高有关, 同时由此推论全球气候变化可能扩大青藏高原冰缘带特有植物种类的生存空间. 也有观点认为, 气候变暖可能会引起部分极端生境内生态位的释放, 使得物种的分布范围得以扩张, 所以某些本土或特有植物种类面临的生境压缩及灭绝风险可能并没有想象的那么高[60].

高山垫状植物对气候变化非常敏感, 而气候变暖也可能会对垫状植物功能性状及繁殖特性等产生负面影响[61]. 另一方面, 研究发现由于幼龄个体的竞争能力较弱, 位于低海拔生境内的囊种草和团状福禄草居群呈现衰退现象, 而高海拔居群呈现持续更新与扩张趋势[52,62]. 所以, 全球变暖引起的中、低海拔物种向高海拔区域迁移, 可能会导致垫状植物面临的竞争压力增强, 加之垫状植物幼龄个体的竞争力较弱, 造成居群内个体死亡率持续上升, 并最终导致种群持续衰退, 甚至局地灭绝. 不难预见, 冰缘带植物群落关键种的消失, 可能会引起协作关系网络(net facilitation)崩塌, 进而导致高山冰缘植物群落结构和多样性格局与功能的改变. 此外, 物种对气候变化的响应机制的差异性可能会打破高山生物带内动植物种类间经过长期适应进化形成的相互关系, 进而对高山生物带群落的平衡与稳定造成影响[63].

4 研究展望

青藏高原拥有全球最丰富的冰缘植物多样性资源, 是研究极端环境内物种分化和适应机制的理想场所, 虽然上述研究成果和进展极大地推进了学界对于高山冰缘植物多样性进化适应和维持机制等科学问题的理解和认识, 但是目前这方面的研究也仅是这个庞大知识体系的冰山一角. 伴随交通条件的改善, 科学理论的更新, 实验手段的进步必将极大地扩展研究者的视野以及相关研究领域的宽度和深度. 就本文关注的青藏高原冰缘生态系统生物多样性的进化适应和维持机制等方面的研究而言, 以下方面可能成为今后的主要发展方向, 需要重点关注.

(1) 特化形态结构的形成和适应机制. 如上述, 青藏高原冰缘带植物适应极端环境而形成了各类特殊的形态结构, 这些结构不仅确保物种本身能很好地适应冰缘生境, 且在冰缘带物种多样性维持和生态系统稳定方面起到了重要作用. 但是, 目前关于这些特殊结构是如何形成的, 其进化和适应的分子机制如何等方面的科学问题仍然没有答案. 从分子或基因组层面对上述特化适应结构的形成和发展开展研究和探索, 可以揭示相关植物类群的适应进化方式, 是高山冰缘带植物多样性进化生物学和进化生态学研究领域应该关注的热点.

(2) 关键种及种间互助效应与冰缘生态系统植物多样性维持机制间关系的研究. 近期, 有关协作共存机制可能对垫状植物本身造成的影响(即受助植物反馈效应, beneficiary feedback effect, BFE)逐渐成为研究者关注的热点[64]. 目前的研究表明垫状植物表面着生的其他植物的盖度的增加可能对垫状植物的光合作用和种子生产等生理特性及繁殖输出产生负面影响[65]. 另一方面, 在全球气候变暖背景下, 垫状植物特化结构下相对适宜和优越的微环境, 必将成为某些中、低海拔植物种类侵入高山冰缘带的首选场所和落脚点. 已有研究表明, 青藏高原高山垫状植物在植物种间竞争中往往处于劣势, 更多竞争力较强的中、低海拔植物种类的涌入必将使得高山垫状植物面临更加严重的种间竞争压力和威胁[62]. 此外, 青藏高原有些高山垫状植物如蚤缀属(*Arenaria*), 红景天属(*Rhodiola*)是重要的藏药和中药资源; 近年来, 这些资源被掠夺式的采集, 在局部地区已经呈现种群萎缩的特征. 高山垫状植物生长缓慢, 如垫状点地梅的年平均生长率仅为0.2 cm[66], 团状福禄草的年均生长率仅为0.3 cm, 其居群建成所需时间可能超过100年(杨扬等, 未发表数据), 一旦遭到破坏, 其后果几乎是不可逆转的. 所以, 如何预测和判断在全球气候变化和人类干扰活动加剧的背景下, 高山垫状植物未来的命运及其对青藏高原高山冰缘植物群落物种多样性、组成和结构造成的可能影响, 更好地为高原植物资源的可持续、有序利用献言献策也成为了青藏高原植物生物学和生态学研究者面临的一个新的挑战.

(3) 植物与昆虫间的协同进化与冰缘生态系统植物多样性维持机制间关系的研究. 由于植物与昆虫的生理差异, 在全球变化的背景下, 两者可能存在不同的响应方式, 从而导致植物与传粉者的互利共生关系对于全球变化非常敏感[67]. 高山冰缘带处于全球变化的最前沿, 易受全球变化的影响. 弄清楚冰缘带植物独特的繁殖适应特性在全球变化的背景下如何变化、植物与传粉昆虫之间如何协同进化及其对种群维持的影响等问题对于预测生物多样性的变化趋势以及保护策略的制定至关重要. 因此, 研究冰缘带特殊生境下高度特化的种子寄生性传粉互利共生关系对全球变化的响应机制就显得尤为重要.

(4) 全球气候变化对青藏高原冰缘生态系统植物多样性的影响. 全球气候加速变暖和人类活动加剧是引起和导致物种生物特征和多样性格局变化的最重要环境因子, 如何在适应进化的各个层面, 科学准确地判断和预测冰缘植物对全球变暖的响应机制也是各国高山植物生态学家面临的共同课题. 对于青藏高原冰缘生态系统而言, 当务之急是结合已有的标本采集记录和植被调查资料, 建立长期、定点、规范的物种数量, 物候发育, 功能性状等监测平台(例如, 永久样方和样地), 并结合开展生物多样性决定冰缘生态系统功能和进程及其丧失可能影响冰缘生态系统完整性与稳定性的相关试验性研究和探索, 为建立青藏高原高山冰缘生物多样性的保护策略和预警机制提供理论支撑和技术支持.

参考文献

1 Li B S, Zhang J W, Wang J T, et al. A preliminary study of the subnival vegetation in Xizang (in Chinese). Acta Bot Sin, 1981, 3: 132–139 [李渤生, 张经炜, 王金亭, 等. 西藏高山冰缘植被的初步研究. 植物学报, 1981, 3: 132–139]

2 Editorial Committee of Yunnan Vegetation. Yunnan Vegetation (in Chinese). Beijing: Science Press, 1987 [云南植被编写组. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987]

3 Sun H. Evolution of Arctic-tertiary flora in Himalayan-Hengduan Mountains (in Chinese). Acta Bot Yunnan, 2002, 24: 671–688 [孙航. 北极-第三纪成分在喜马拉雅-横断山的发展及演化. 云南植物研究, 2002, 24: 671–688]

4 Xu B, Li Z M, Sun H. Seed Plants of the Alpine Subnival Belt from the Hengduan Mountains, SW China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2013 [徐波, 李志敏, 孙航. 横断山高山冰缘带种子植物. 北京: 科学出版社, 2013]

5 Sun H, Niu Y, Chen Y S, et al. Survival and reproduction of plant species in the Qinghai-Tibet Plateau. J Syst Evol, 2014, 52: 378–396

6 Xu B, Li Z M, Sun H. Plant diversity and floristic characters of the alpine subnival belt flora in the Hengduan Mountains, SW China. J Syst Evol, 2014, 52: 271–279

7 Thomas C D, Cameron A, Green R E, et al. Extinction risk from climate change. Nature, 2004, 427: 145–148

8 Wu Y H. The vascular plants and their ecogeographical distribution of the Qinghai-Tibetan Plateau (in Chinese). Beijing: Science Press, 2008 [吴玉虎. 青藏高原维管植物及其生态地理分布. 北京: 科学出版社, 2008]

9 Li X H, Zhu X X, Niu Y, et al. Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, southwest China. J Syst Evol, 2014, 52: 280–288

10 Omori Y, Ohba H. Thermal condition of the inflorescence of a glasshouse plant, *Rheum nobile* Hook. f. and Thoms., and microclimatic features of its habitat in Jaljale Himal, east Nepal. Newslett Himalayan Bot, 1999, 25: 5–11

11 Song B, Zhang Z Q, Stöcklin J, et al. Multifunctional bracts enhance plant fitness during flowering and seed development in *Rheum nobile* (Polygonaceae), a giant herb endemic to the high Himalayas. Oecologia, 2013, 172: 359–370

12 Yang Y, Sun H. The bracts of *Saussurea velutina* (Asteraceae) protect inflorescences from fluctuating weather at high elevations of the Hengduan Mountains, Southwestern China. Arct Antarct Alp Res, 2009, 41: 515–521

13 Tsukaya H, Fujikawa K, Wu S G. Thermal insulation and accumulation of heat in the downy inflorescences of *Saussurea medusa* (Asteraceae) at high elevation in Yunnan, China. J Plant Res, 2002, 115: 263–268

14 Yang Y, Körner C, Sun H. The ecological significance of pubescence in *Saussurea Medusa*, a high-elevation Himalayan “Woolly Plant”. Arct Antarct Alp Res, 2008, 40: 250–255

15 Peng D L, Niu Y, Song B, et al. Woolly and overlapping leaves dampen temperature fluctuations in reproductive organ of an alpine Himalayan forb. J Plant Ecol, 2015, 8: 159–165

16 Chen J, Yang Y, Zhang Z, et al. A nodding capitulum enhances the reproductive success of *Cremanthodium campanulatum* (Asteraceae) at high elevations in the Sino-Himalayan Mountains. Plant Ecol Divers, 2013, 6: 487–494

17 Chen J G, He X F, Wang S W, et al. Cushion and shrub ecosystem engineers contribute differently to diversity and functions in alpine ecosystem. J Veg Sci, 2019, 30: 362–374

18 Chen J, Yang Y, Stöcklin J, et al. Soil nutrient availability determines the facilitative effects of cushion plants on other plant species at high elevations in the south-eastern Himalayas. Plant Ecol Divers, 2014, 8: 199–210

19 Yang Y, Niu Y, Cavieres L A, et al. Positive associations between the cushion plant *Arenaria polytrichoides* (Caryophyllaceae) and other alpine plant species increase with altitude in the Sino-Himalayas. J Veg Sci, 2010, 21: 1048–1057

20 Niu Y, Chen G, Peng D L, et al. Grey leaves in an alpine plant: A cryptic colouration to avoid attack? New Phytol, 2014, 203: 953−963

21 Niu Y, Sun H, Stevens M. Plant camouflage: Ecology, evolution, and implications. Trends Ecol Evol, 2018, 33: 608–618

22 Billings W D. Adaptations and origins of alpine plants. Arct Alp Res, 1974, 6: 129–142

23 Duan Y W, Zhang T F, Liu J Q. Interannual fluctuations in floral longevity, pollinator visitation and pollination limitation of an alpine plant (*Gentiana straminea* Maxim., Gentianaceae) at two altitudes in the Qinghai-Tibetan Plateau. Plant Syst Evol, 2007, 267: 255–265

24 Peng D L, Zhang Z Q, Xu B, et al. Patterns of flower morphology and sexual systems in the subnival belt of the Hengduan Mountains, SW China. Alpine Bot, 2012, 122: 65–73

25 Zhang Z Q, Kress W J, Xie W J, et al. Reproductive biology of two Himalayan alpine gingers (*Roscoea* spp., Zingiberaceae) in China: Pollination syndrome and compensatory floral mechanisms. Plant Biol, 2011, 13: 582–589

26 Wang H, Cao G X, Wang L L, et al. Evaluation of pollinator effectiveness based on pollen deposition and seed production in a gynodieocious alpine plant, *Cyananthus delavayi*. Ecol Evol, 2017, 7: 8156–8160

27 Duan Y W, Dafni A, Hou Q Z, et al. Delayed selfing in an alpine biennial *Gentianopsis paludosa* (Gentianaceae) in the Qinghai-Tibetan Plateau. J Integr Plant Biol, 2010, 52: 593–599

28 Duan Y W, Zhang T F, He Y P, et al. Insect and wind pollination of an alpine biennial *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae). Plant Biol, 2009, 11: 796–802

29 Tébar F J, Llorens L. Heterocarpy in *Thymelaea velutina* (Poiret ex Camb.) Endl.: A case of phenotypic adaptation to Mediterranean selective pressures. Bot J Linn Soc, 1993, 111: 295−300

30 Peng D L, Ou X K, Xu B, et al. Plant sexual systems correlated with morphological traits: Reflecting reproductive strategies of alpine plants. J Syst Evol, 2014, 52: 368–377

31 Pellissier L, Fournier B, Guisan A, et al. Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. Plant Ecol, 2010, 211: 351–365

32 Peng D, Chen Z, Hu X, et al. Seed dormancy and germination characteristics of two *Rheum* species in the Himalaya-Hengduan Mountains. Plant Divers, 2017, 39: 180–186

33 Ma M, Du G, Zhou X. Role of the soil seed bank during succession in a subalpine meadow on the Tibetan Plateau. Arct Antarct Alp Res, 2009, 41: 469–477

34 Callaway R M, Brooker R W, Choler P, et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature, 2002, 417: 844–848

35 Kikvidze Z, Brooker R W, Butterfield B J, et al. The effects of foundation species on community assembly: A global study on alpine cushion plant communities. Ecology, 2016, 96: 2064–2069

36 Aubert S, Boucher F, Lavergne S, et al. 1914–2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. Alpine Bot, 2014, 124: 59–70

37 Boucher F C, Lavergne S, Basile M, et al. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 2016, 20: 22–31

38 Huang R F. The cushion plant in the HoH XIL area of Qinghai (in Chinese). Acta Bot Sin, 1994, 36: 130−137 [黄荣福. 青海可可西里地区垫状植物. 植物学报, 1994, 36: 130−137]

39 Körner C. Alpine Plant Life. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003

40 Cavieres L A, Badano E I, Sierra-Almeida A, et al. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. New Phytol, 2006, 169: 59–69

41 Cranston B H, Callaway R M, Monks A, et al. Gender and abiotic stress affect community-scale intensity of facilitation and its costs. J Ecol, 2012, 100: 915–922

42 Schöb C, Armas C, Guler M, et al. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. J Ecol, 2013, 101: 753–762

43 Cavieres L A, Badano E I. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? J Ecol, 2009, 97: 1181−1191

44 Ricklefs R E. Disintegration of the ecological community. Am Nat, 2008, 172: 741–750

45 Butterfield B J, Cavieres L A, Callaway R M, et al. Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. Ecol Lett, 2013, 16: 478–486

46 Cavieres L A, Brooker R W, Butterfield B J, et al. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. Ecol Lett, 2014, 17: 193–202

47 Chen J, Schöb C, Zhou Z, et al. Cushion plants can have a positive effect on diversity at high elevations in the Himalayan Hengduan Mountains. J

Veg Sci, 2015, 26: 768–777
48 Yang Y, Chen J G, Schöb C, et al. Size-mediated interaction between cushion species and other plant species at high elevations of the Hengduan Mountains, SW China. Front Plant Sci, 2017, 8: 465
49 de Bello F, Doležal J, Dvorský M, et al. Cushions of *Thylacospermum caespitosum* (Caryophyllaceae) do not facilitate other plants under extreme altitude and dry conditions in the north-west Himalayas. Ann Bot, 2011, 108: 567–573
50 Michalet R, Brooker R W, Cavieres L A, et al. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? Ecol Lett, 2006, 9: 767−773
51 Pugnaire F I, Zhang L, Li R, et al. No evidence of facilitation collapse in the Tibetan Plateau. J Veg Sci, 2015, 26: 233–242
52 Jiang X, Michalet R, Chen S, et al. Phenotypic effects of the nurse *Thylacospermum caespitosum* on dependent plant species along regional climate stress gradients. Oikos, 2018, 127: 252–263
53 Bingham R A, Orthner A R. Efficient pollination of alpine plants. Nature, 1998, 391: 238–239
54 Zhang C, Irwin R E, Wang Y, et al. Selective seed abortion induced by nectar robbing in the selfing plant *Comastoma pulmonarium*. New Phytol, 2011, 192: 249–255
55 Song B, Chen G, Stöcklin J, et al. A new pollinating seed-consuming mutualism between *Rheum nobile* and a fly fungus gnat, *Bradysia* sp., involving pollinator attraction by a specific floral compound. New Phytol, 2014, 203: 1109–1118
56 Song B, Stöcklin J, Peng D, et al. The bracts of the alpine “glasshouse” plant *Rheum alexandrae* (Polygonaceae) enhance reproductive fitness of its pollinating seed-consuming mutualist. Bot J Linn Soc, 2015, 179: 349–359
57 Song B, Stöcklin J, Gao Y Q, et al. Habitat-specific responses of seed germination and seedling establishment to soil water condition in two Rheum species in the high Sino-Himalayas. Ecol Res, 2013, 28: 643–651
58 Dullinger S, Gattringer A, Thuiller W, et al. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. Nat Clim Change, 2012, 2: 619–622
59 Salick J, Fang Z, Hart R. Rapid changes in eastern Himalayan alpine flora with climate change. Am J Bot, 2019, 106: 520–530
60 Elsen P R, Tingley M W. Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. Nat Clim Change, 2015, 5: 772–776
61 Cranston B H, Monks A, Whigham P A, et al. Variation and response to experimental warming in a New Zealand cushion plant species. Austral Ecol, 2015, 40: 642–650
62 Chen J G, Yang Y, Wang S W, et al. Recruitment of the high elevation cushion plant *Arenaria polytrichoides* is limited by competition, thus threatened by currently established vegetation. J Syst Evol, 2019, doi: 10.1111/jse/12481
63 Hülber K, Gottfried M, Pauli H, et al. Phenological responses of snowbed species to snow removal dates in the centrtral Alps: Implications for climate warming. Arct Antarct Alp Res, 2006, 38: 99−103
64 Schöb C, Michalet R, Cavieres L A, et al. A global analysis of bidirectional interactions in alpine plant communities shows facilitators experiencing strong reciprocal fitness costs. New Phytol, 2014, 202: 95–105
65 Michalet R, Pugnaire F. Beneficiary feedback effects on alpine cushion benefactors become more negative with increasing cover of graminoids and in dry conditions. Funct Ecol, 2016, 30: 79–87
66 Zhao H W, Guo K, Yang Y, et al. Age determination and growing patterns of the cushion plant *Androsace tapete* in the Tibetan Plateau (in Chinese). Mountain Res, 2015, 33: 473−479 [赵海卫, 郭柯, 杨瑶, 等. 青藏高原垫状点地梅个体年龄判定方法及其生长规律. 山地学报, 2015, 33: 473−479]
67 Gilman R T, Fabina N S, Abbott K C, et al. Evolution of plant-pollinator mutualism in response to climate change. Evol Appl, 2011, 5: 2−16

Summary for “青藏高原冰缘植物多样性与适应机制研究进展”

Advances in the studies of plant diversity and ecological adaptation in the subnival ecosystem of the Qinghai-Tibet Plateau

Yang Yang[1], Jianguo Chen[1], Bo Song[1], Yang Niu[1], Deli Peng[2], Jianwen Zhang[1], Tao Deng[1], Dong Luo[1], Xiangguang Ma[1], Zhuo Zhou[1] & Hang Sun[1*]

[1] *Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;*
[2] *School of Life Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China*
* Corresponding author, E-mail: sunhang@mail.kib.ac.cn

The alpine subnival belt, located at the front of the alpine life zone, very close to the snowline at high elevations, is the highest habitat of all terrestrial ecosystems. Due to various harsh environmental factors, the alpine subnival belt offers the most hostile conditions for the survival, growth and development of plant species. However, due to its highly varied climates, extremely diverse types of microhabitats, and unique corridor or isolation barrier for plant species, the Qinghai-Tibet Plateau (QTP) hosts the richest alpine subnival plant biodiversity in the world; and the driver for speciation, as well as the mechanisms of sustaining plant diversity in the alpine subnival ecosystem in this region are areas of interest for many researchers. Many recent studies have revealed: Highly specialized morphological features, such as large semi-translucent bracts, dense hairy inflorescences, and nodding flowers that appear in various systematically distant plant species, have multifold functions to protect their vegetative and reproductive organs from high intensity UV radiation, low temperatures, and high humidity, therefore improving the survival rate of these plant species in such a hostile environment. Numerous other researches have reported how advantageous reproductive strategies that have evolved in subnival plant species of the QTP, including the hermaphroditism system, dry fruits, delayed germination behavior and persistent seed bank, promote the probability of reproductive success. In addition, some studies have highlighted the critical role of plant-plant interactions, in particular the facilitation of other plant species by keystone species (e.g. *Arenaria polytrichoides*, *Potentilla articulata* with cushion morphology), and unique plant-pollinator interactions between flagship species (e.g. *Rheum nobile* with large semi-translucent bracts covering inflorescence) and insects on the composition and sustainability of plant diversity in the subnival ecosystem of the QTP. On the other hand, as a region extremely sensitive to climate changes, the subnival habitat has experienced great changes in appearance over the past decades. Recent reports have stated that as a result of warmer climates, the expansion of areas for plant migration and colonization has brought increasing species richness in some subnival areas of the QTP (e.g. the Hengduan Mountains, SE QTP). Yet at the same time, by taking advantage of the continuous rise in temperature, many lowland and middle-elevation plant species will be able to invade this cold-edge ecosystem, causing in a great compression in the niche of some typical and/or endemic subnival plant species and finally resulting in a dramatic decrease in the diversity and functions of the subnival ecosystem. Undoubtedly, the findings obtained from numerous studies on all aspects of terrestrial evolution in recent decades have improved our understanding of ecological adaptation and sustainability of plant diversity in the subnival ecosystem of the QTP. In the future, we still need to focus on: (1) Unveiling the adaptive mechanisms of the striking morphological characteristics of subnival plant species from a molecular and/or genome level; (2) exploring how the buffer effects of the safety net produced by keystone species (e.g. cushion plant) influence global warming on the plant diversity of subnival ecosystem; (3) examining the beneficiary feedback effect on benefactor species and changes in the plant-pollinator co-evolutionary interaction, under global warming and human activity disturbance; (4) investigating how species richness, phenological pattern, and the functional traits of subnival plant species respond to global warming; and (5) testing the importance of plant diversity on the functions and evolution of the subnival ecosystem, and the potential influence of plant diversity loss on the stability and integrity of the subnival ecosystem, through field experiments in permanent plots and historical records of plant collections and vegetation surveys.

Qinghai-Tibet Plateau, alpine subnival ecosystem, plant diversity, adaptive evolution, sustainable mechanism, climate change

doi: 10.1360/TB-2019-0054