西北植物学报,2023,43(4):0698－0707
Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.

doi:10.7606/j.issn.1000-4025.2023.04.0698 http://xbzwxb.alljournal.net

喜马拉雅山脉种子植物多样性特征及分布格局

卢子欣,卢晓琳,余鸿君,叶敏俐,郭玉芬,于海彬*

(华南生物多样性保护与利用重点实验室,广州大学 生命科学学院,广州 510006)

摘　要:喜马拉雅山脉是全球著名的生物多样性热点地区之一。该研究对以往收集的喜马拉雅山脉南、北坡植物物种名录及其分布数据进行整合,借助在线数据库对分布数据进行补充与修订,最后整理并汇总了喜马拉雅山脉位于中国、印度、尼泊尔、不丹4国境内的种子植物分布情况,并在此基础上对科属特征、物种组成相似性、区系成分以及海拔梯度上物种分布格局进行分析,为该区域的生物多样性研究以及保护提供数据支撑。结果表明:(1)喜马拉雅山脉共分布有种子植物11 875种,隶属223科2 086属,其中包含7 906种草本植物(66.6%),2 583种灌木(21.8%)和1 386种乔木(11.7%)。(2)研究区涵盖物种数量位于前20的科有菊科(Asteraceae)、兰科(Orchidaceae)、禾本科(Poaceae)、豆科(Fabaceae)、杜鹃花科(Ericaceae)等科,共包含物种7 456种,约占喜马拉雅山脉植物种的62.8%;涵盖物种数量位于前20的属有杜鹃花属(*Rhododendron*)、报春花属(*Primula*)、马先蒿属(*Pedicularis*)、虎耳草属(*Saxifraga*)、薹草属(*Carex*)等属,共有物种2 235种,约占喜马拉雅山脉总植物种的18.8%。(3)研究区科和属的区系成分均以热带成分为主(占比分别为51.6%和54.2%)。(4)喜马拉雅山脉范围内的中国、印度、尼泊尔和不丹分别有种子植物8 571、5 306、5 304和5 613种,且尼泊尔与不丹两国的物种相似性最高(科、属、种水平相似性依次为92.7%、75.0%和54.9%),而中国与印度两国的物种相似性最低(科、属、种水平相似性依次为83.7%、61.9%和31.1%)。(5)研究区物种丰富度随着海拔的升高呈先上升后水平波动且最后快速下降的变化趋势,主要集中分布于海拔为1 500～3 500 m的范围内,当海拔超过4 000 m后仅有少数草本植物分布。

关键词:喜马拉雅山脉;种子植物;物种分布;植物多样性;海拔梯度格局

中图分类号:Q948.15^{+}6　　**文献标志码**:A

Diversity Characteristics and Distribution Patterns of Seed Plants in the Himalaya

LU Zixin, LU Xiaolin, YU Hongjun, YE Minli, GUO Yufen, YU Haibin*

(Key Laboratory of Conservation and Application in Biodiversity of South China, School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China)

Abstract: The Himalaya is regarded as one of the most important biodiversity hotspots on earth. Based on the combination of species lists and distribution data on the southern and northern slopes of the Himalaya collected by previous studies, as well as supplement of online databases, this study summarized the distribution of Himalayan seed plants in China, India, Nepal and Bhutan, and analyzed the characteristics, species composition similarity, floristic composition and elevational distribution patterns, which would provide data support for Himalayan biodiversity studies and conservation. The results show that: (1) the Himalaya harbors 11 875 seed plants species (belonging to 2 086 genera and 223 families), of which 7 906 are

收稿日期:2022-05-20;**修改稿收到日期**:2023-02-20

基金项目:国家自然科学基金(31901212);大学生创新训练项目(XJ202111078136)

作者简介:卢子欣(2002－),女,在读本科生,主要从事植物多样性研究。E-mail:2062767214@qq.com

* 通信作者:于海彬,助理研究员,硕士生导师,主要从事高山植物形成演化与保护研究。E-mail:yuhb.18b@gzhu.edu.cn

herbaceous species (66.6%), 2 583 are shrub species (21.8%) and 1 386 are tree species (11.7%), respectively. (2) Families with a large number of species (including Asteraceae, Orchidaceae, Poaceae, Fabaceae, Ericaceae and other families) contain 7 456 species, accounting for 62.8% of the species in the Himalaya, and genera with a large number of species (including *Rhododendron*, *Primula*, *Pedicularis*, *Saxifraga*, *Carex* and other genera) contain 2 235 species, accounting for 18.8% of the Himalayan plants. (3) Floristic components of family and genus are mainly tropical element (accounting for 51.6% and 54.2%, respectively). (4) China, India, Nepal, Bhutan of the Himalaya have 8 571, 5 306, 5 304 and 5 613 plant species, respectively, and species similarity between Nepal and Bhutan is the highest (The similarity of family, genus and species are 92.7%, 75.0% and 54.9%, respectively), while China and India have the lowest species similarity (The similarity of family, genus and species are 83.7%, 61.9% and 31.1%, respectively). (5) With an increase of elevation, species richness first increased, then fluctuated horizontally, and finally decreased rapidly, and most species occurred at low-intermediate elevations (1 500 —3 500 m), only a few herbaceous plants are found at elevation above 4 000 m.

Key words: Himalaya; seed plant; species distribution; plant diversity; elevational pattern

喜马拉雅山脉是一座东西狭长且整体向南突出的巨大弧形山脉。它西起克什米尔的南迦帕尔巴特峰，东至南迦巴瓦峰，以雅鲁藏布江-狮泉河为北界，以主前缘断层为南界，东西长约 2 500 km，南北宽约 200～400 km，主要位于中国、印度、尼泊尔和不丹等国境内[1-2]。该区域内地形复杂多样，包括高山峡谷、河流、冰川等众多复杂地貌[3]。

喜马拉雅山脉独特的地理环境源于其在过去经历的几次快速抬升事件。从新生代以来，在印度洋板块与亚欧板块的多次碰撞作用下，首先形成海拔约为 1 000 m 的喜马拉雅山脉雏形，之后又与早已存在的海拔约为 4 000 m 的冈底斯山脉发生强烈的挤压[4]，在中新世中晚期(8－15 Ma)，喜马拉雅山脉大部分区域快速抬升至 5 000 m 的高度或已经达到了现有的高度[5-6]，使喜马拉雅山脉成为世界上较为年轻的高大山脉[7-9]。与此同时，喜马拉雅山脉的隆升还改变了大气环流的方向，导致印度洋季风气候的产生[10]，进而对本地植物物种的进化以及多样化也产生了影响[11-12]。印度洋季风由于受到喜马拉雅山脉的阻挡，使其南、北坡气候差异明显。南坡直面北上的印度洋季风，降水充沛，气候温暖湿润。适宜的气候与高耸的海拔使南坡产生多达十余个植被带(森林、灌丛和草地植被均有)。北坡由于印度洋暖湿气流难以到达，同时又受到内陆冷空气南下的影响，降水较为稀少，气候寒冷干燥，加之北坡海拔落差小，分布较少的植被带，主要以稀疏植被为主[13]。

复杂的地质历史和多样的地理环境使得喜马拉雅山脉具有极其丰富的植物多样性，一直以来是植物多样性研究关注的热点地区。由于该山脉横跨中国、印度、尼泊尔、不丹等多个国家，且其中包含多个领土争议地区，以往国内外学者仅仅关注本国在该区域的植物多样性[14-15]，缺乏对喜马拉雅山脉植物多样性总体情况的掌握。作为全球 35 个生物多样性热点地区之一[16-17]，对整个喜马拉雅山脉的植物多样性进行全面、系统的梳理尤为重要，这对探究该区域植物区系的演化历史与物种保护具有重要意义。

针对以上情况，本研究在以往研究的基础上将喜马拉雅山脉南坡与北坡的种子植物名录及其分布数据进行整合。同时，对喜马拉雅山脉位于中国、印度、尼泊尔、不丹境内的种子植物多样性进行了比较分析，并探究了种子植物在海拔梯度上的物种丰富度格局。通过对整个喜马拉雅山脉植物多样性的初步分析，可为后续该区域的生物多样性研究提供数据支撑，同时又为生物多样性保护措施的制定提供参考。

1　数据与方法

1.1　研究区域确定

喜马拉雅山脉范围的确定主要采用 Global Mountain Biodiversity Assessment (GMBA)对山地的定义标准[18]，基于世界山地的矢量数据[19]而确定(图 1)。该研究范围覆盖整个尼泊尔和不丹的国土范围以及中国、印度境内部分地区，东西长约为 2 450 km(75°～98°E)，南北宽度为 200～350 km (27°～33°N)，总面积约为 5.7×10^5 km^2。

1.2　数据整合

1.2.1　植物多样性数据来源　喜马拉雅山脉北坡(即中国境内)的种子植物名录及分布数据参考 Yu

等[15]公开发表的数据，此部分数据来源中国植物志(英文版)、西藏植物志以及《青藏高原维管植物及其生态地理分布》[20]。喜马拉雅山脉南坡(即印度、尼泊尔、不丹三国境内以及中国的藏南地区)的种子植物名录及分布数据参考 Rana 等[14]公开发表的数据。

1.2.2 植物名录数据规范化处理 将 Rana 等[14]收集的喜马拉雅山脉南坡种子植物名录和 Yu 等[15]收集的喜马拉雅山脉位于中国境内的种子植物名录进行整理与汇总，剔除重复和无效的物种名，植物的科依据 APG IV 进行分类确定[21]。为了确定每种植物是否在中国、尼泊尔、不丹和印度 4 个国家有分布，在收集到的数据基础上，通过查询全球生物多样性网络数据库(https://www.gbif.org/zh/occurrence/map)、中国数字植物标本馆(https://www.cvh.ac.cn/)以及在线中国植物志英文版(http://www.iplant.cn/foc)等网站中种子植物的分布情况，结合具体地理位置信息对原有数据进行修订、补充并完善。此外，还收集每个物种分布的最高海拔与最低海拔，并确定它们的生长类型(乔木、灌木和草本)。

1.3 数据统计分析

在整理并完善喜马拉雅山脉种子植物名录及分布数据后，分别于科、属、种 3 个层面统计各国境内分布的种子植物数量以及喜马拉雅山脉的总体物种数量；对喜马拉雅山脉以及各国境内包含物种数量排名前 20 的科、属信息及其占比情况进行统计；在科、属、种层面上对中国、印度、尼泊尔、不丹 4 国之间的物种组成的相似性进行对比分析；根据吴征镒等[22-23]提供的中国种子植物科的分布区类型与属的分布区类型，确定整个喜马拉雅山脉以及 4 个国家种子植物科属的区系成分及其比例；最后，运用 ArcGIS 10.3 (ESRI)软件和 R 4.1.3 软件(R Core Team)，对喜马拉雅山脉的草本、灌木、乔木以及所有种子植物在 4 个国家的多样性情况以及海拔梯度上的物种丰富度进行空间制图。

2 结果与分析

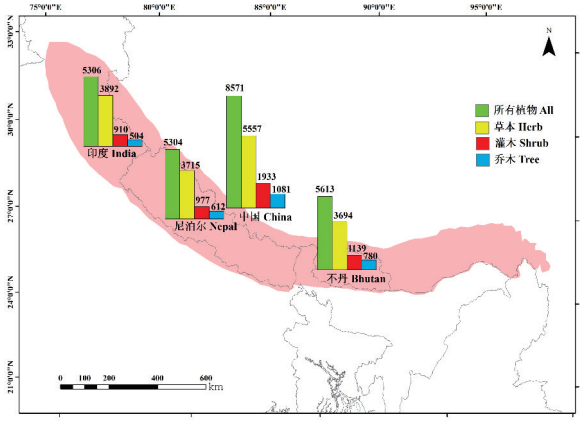
2.1 科属种统计

喜马拉雅山脉共有种子植物 11 875 种(不包含种以下的分类单元)，隶属于 223 科，2 086 属，其中包含 7 906 种草本植物(66.6%)，2 583 种灌木(21.8%)和 1 386 种乔木(11.7%)。喜马拉雅山脉范围内的中国、印度、尼泊尔、不丹分别有种子植物 8 571、5 306、5 304 和 5 613 种，其中草本植物分别有 5 557(占喜马拉雅山脉草本植物的 70.3%)、3 892(49.3%)、3 715(47.0%)和 3 694 种(46.7%)，灌木分别有 1 933(74.9%)、910(35.2%)、977(37.8%)和 1 139 种(44.1%)，乔木分别有 1 081(78.0%)、504(36.4%)、612(44.2%)和 780 种(56.3%)(图 1)。

2.2 科水平多样性

喜马拉雅山脉有种子植物 223 科，在中国、印度、尼泊尔、不丹境内分别有 210、196、196 和 199 科，分别占总科数的 94.2%、87.9%、87.9%和 89.2%。

其中，中国境内的 210 科约占中国种子植物总科数的 69.8%(中国种子植物涵盖 301 科)，物种数量位于前 20 的科为 Orchidaceae(兰科)、Asteraceae(菊科)、Poaceae(禾本科)、Ericaceae(杜鹃花科)和 Fabaceae(豆科)等，其数量占比依次为 13.0%、12.1%、9.1%、7.2%和 6.9%等，具体中国前 20 科的物种数量占比如图 2，A 所示，共计 5 403 种，占喜马拉雅山脉植物种数量总和的 45.5%；在印度境内，物种数量位于前 20 的科为 Asteraceae、Poaceae、Orchidaceae、Fabaceae、Cyperaceae(莎草科)等，占比依次为 13.2%、13.2%、11.3%、10.5%和 6.4%等(图 2，B)，共计 3 405 种，占喜马拉雅山脉植物数量总和的 28.7%；在尼泊尔境内，物种数量位于前 20 的科为 Asteraceae、Orchidaceae、Poaceae、Fabaceae、Cyperaceae 等，占比依次为 12.7%、11.5%、11.0%、8.5%和 6.2%等(图 2，C)，共计 3 249 种，占喜马拉雅山脉植物数量总和的 27.4%；在不丹境内，物种数量位于前 20 的科为 Orchidaceae、Asteraceae、Poaceae、Fabaceae、Rosaceae(蔷薇科)等，占比依次



图中粉色部分为喜马拉雅山脉范围

图 1 喜马拉雅山脉范围内 4 个国家植物多样性概况

The pink section is the geographical area of the Himalaya

Fig. 1 Plant diversity of four countries in the Himalaya

为 17.7%、10.5%、9.8%、8.0%和 5.6%等(图 2，D)，共计 3 415 种，占喜马拉雅山脉植物数量总和的 28.8%。

总体而言，喜马拉雅山脉物种数量位于前 20 的科为 Asteraceae、Orchidaceae、Poaceae、Fabaceae、Rosaceae 等，占比依次为 12.1%、11.4%、9.9%、8.0%和 6.6%等(图 2，E)，共计 7 456 种，约占喜马拉雅山脉植物数量总和的 62.79%。

2.3　属水平多样性

喜马拉雅山脉种子植物隶属于 2 086 属，在中国、印度、尼泊尔和不丹境内分别有 1 697、1 515、1 448 和 1 528 属，分别约占总属数的 81.4%、72.6%、69.4%和 73.3%。

其中，中国境内分布的 1 686 属约占中国植物总属数的 49.5%(中国种子植物涵盖 3 408 属)，物种数量位于前 20 的属为 *Rhododendron*(杜鹃花属)、*Primula*(报春花属)、*Saxifraga*(虎耳草属)、*Pedicularis*(马先蒿属)、*Gentiana*(龙胆属)等，占比依次为 14.2%、8.4%、7.2%、6.6%和 5.6%等(图 3，A)，共计 1 743 种，约占喜马拉雅山脉植物数量总和的 14.68%；在印度境内，物种数量位于前 20 的属为 *Carex*(薹草属)、*Primula*、*Astragalus*(黄芪属)、*Saxifraga*、*Pedicularis* 等，占比依次为 10.8%、6.3%、6.3%、5.4%和 5.4%等(图 3，B)，共计 793 种，约占喜马拉雅山脉植物数量总和的 6.7%；在尼泊尔境内，物种数量位于前 20 的属为 *Carex*、*Saxifraga*、*Pedicularis*、*Primula*、*Impatiens*(凤仙花属)等，占比依次为 9.3%、9.2%、8.3%、7.0%和 6.1%等(图 3，C)，共计 885 种，约占喜马拉雅山脉植物数量总和的 7.45%；在不丹境内，物种数量位于前 20 的属为 *Pedicularis*、*Saxifraga*、*Primula*、*Carex*、*Rhododendron* 等，占比依次为 8.4%、7.9%、7.4%、7.3%和 6.0%等(图 3，D)，共计 956 种，约占喜马拉雅山脉植物数量总和的 8.0%。

总体而言，喜马拉雅山脉物种数量位于前 20 的属为 *Rhododendron*、*Primula*、*Pedicularis*、*Saxifraga*、*Carex* 等，占比依次为 11.4%、8.3%、7.8%、7.5%和 6.4%等(图 3，E)，共计 2 235 种，约占喜马拉雅山脉植物数量总和的 18.8%。

2.4　物种组成相似性

由表 1 可知，4 个国家在科、属、种三个水平上物种组成的相似性发现，尼泊尔和不丹这两个国家的物种相似性在 3 个水平上均为最高(科属种水平相似性依次为 92.7%、75.0%和 54.9%)，而中国和印度的物种相似性均为最低(科属种水平相似性依次为 83.7%、61.9%和 31.1%)。

2.5　区系成分

2.5.1　科区系成分分布类型　喜马拉雅山脉种子植物 223 科的区系分布类型中，包含科数量最多的 3 个分布类型为泛热带、世界广布和北温带，分别占总体科数量的 34.5%、23.3%和 16.1%。中国、印度、尼泊尔、不丹 4 个国家的区系成分分布情况基本一致，包含科数量最多的 3 个分布类型均为泛热带、世界广布和北温带(表 2)。

总体而言，世界分布科(第 1 类)有 52 个，占总科数的 23.3%，热带分布科(第 2～7 类)有 115 个，占总科数的 51.6%，温带分布科(第 8～15 类)有 56 个，占总科数的 25.11%，可见热带成分占主导。从喜马拉雅山脉范围内的 4 个国家来看，中国的世界分布科有 51 个，占中国境内分布科的 24.5%，热带分布科有 103 个，占比为 49.5%，温带分布科有 54 个，占比 26.0%；印度的世界分布科有 51 个，占印度境内分布科的 26.3%，热带分布科有 95 个，占比为 49.1%，温带分布科有 48 个，占比 24.7%；尼泊尔的世界分布科有 50 个，占尼泊尔境内分布科的 25.8%，热带分布科有 97 个，占比为 50.0%，温带分布科有 47 个，占比 24.2%；不丹的世界分布科有 50 个，占不丹境内分布科的 25.4%，热带分布科有 98 个，占比为 49.8%，温带分布科有 49 个，占比 24.9%。中国、印度、尼泊尔、不丹 4 国科区系成分均为热带成分占主导。

2.5.2　属区系成分分布类型　喜马拉雅山脉种子植物 2 086 属的区系分布类型中，包含属数量最多的 3 个分布类型为热带亚洲(即热带东南亚至印度-马来，太平洋诸岛)、泛热带和北温带，分别占总体属数量的 20.2%、13.9%和 12.8%。中国、印度、尼泊尔、不丹 4 个国家包含属数量最多的 3 个分布类型均为热带亚洲、泛热带和北温带，但 3 种分布类型的数量与比例不尽相同，如中国属的区系分布类型更多地集中在热带亚洲，而印度、尼泊尔、不丹 3 个国家属的区系分布类型更多地集中在泛热带(表 2)。

总体而言，世界分布属(第 1 类)有 99 个，占总属数的 4.8%，热带分布属(第 2～7 类)有 1 130 个，占总属数的 54.2%，温带分布属(第 8～15 类)有 857 个，占总属数的 41.1%，可见热带成分占主导。从 4 个国家来看，中国的世界分布属有 86 个，占中国境内分布属的 5.1%，热带分布属有 897 个，占比

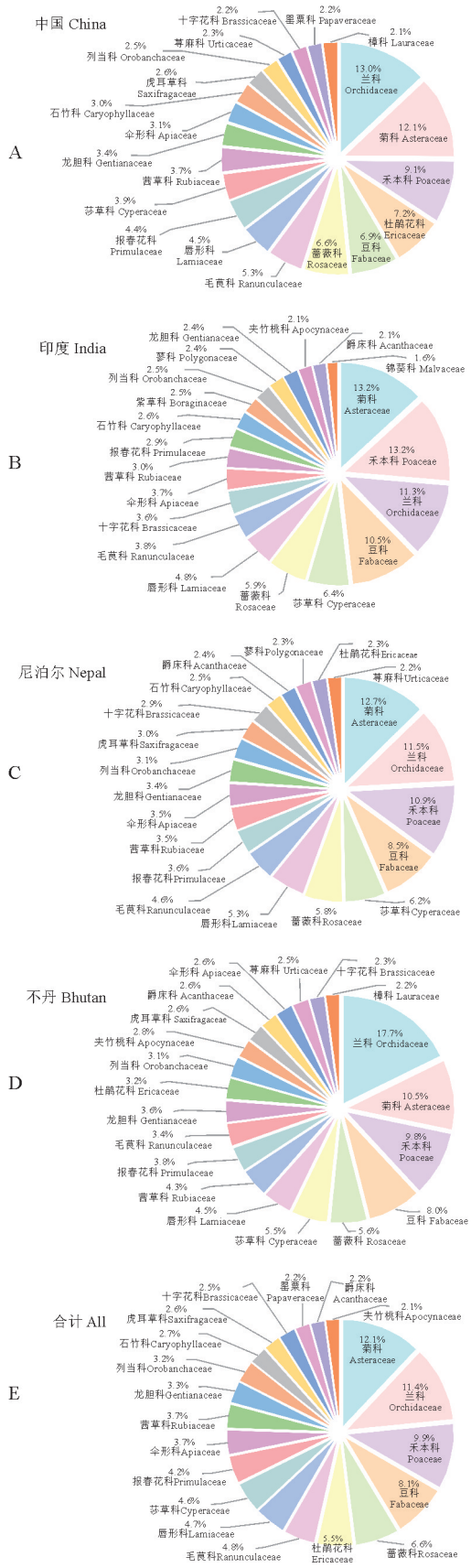


图 2 4 个国家及喜马拉雅山脉物种数量前 20 科的占比

Fig. 2 Percentage of top 20 families in the number of species in four countries and Himalaya, respectively

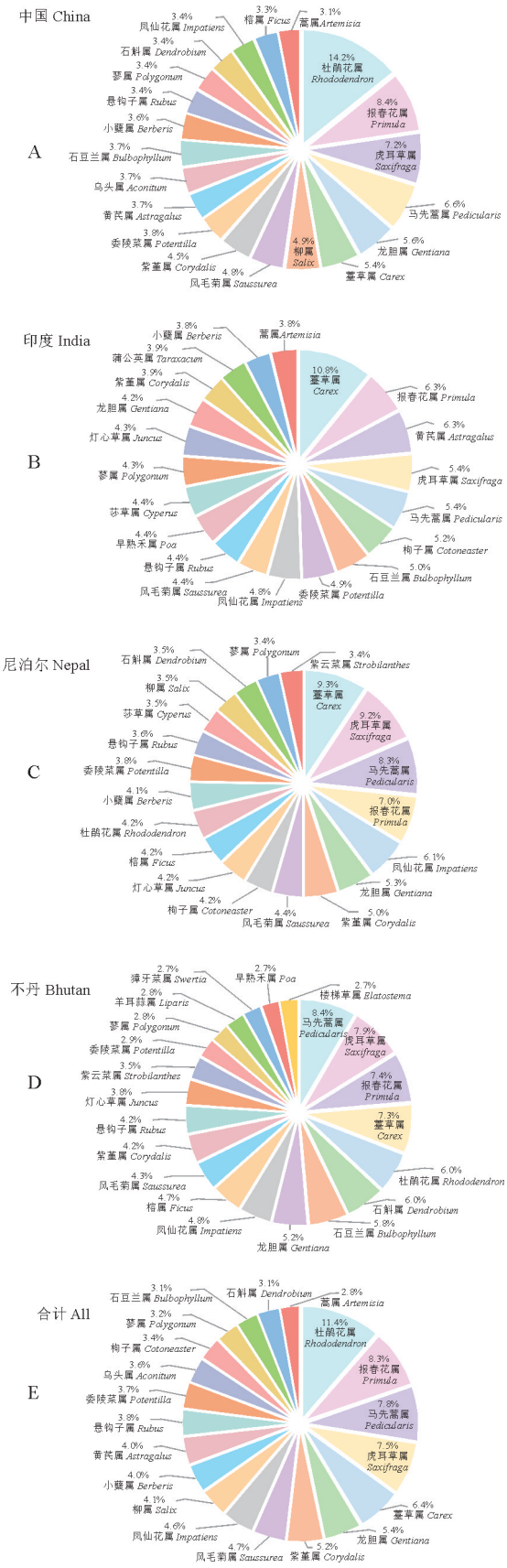


图 3 4 个国家及喜马拉雅山脉物种数量前 20 属的占比

Fig. 3 Percentage of top 20 genera in the number of species in four countries and Himalaya, respectively

表 1　4 个国家物种组成在科属种水平上的相似性

Table 1　Similarity coefficients of floristic composition between the four countries at the family, genus and species levels

项目 Item	科水平 Family level				属水平 Genus-level				种水平 Species level			
	中国 China	印度 India	尼泊尔 Nepal	不丹 Bhutan	中国 China	印度 India	尼泊尔 Nepal	不丹 Bhutan	中国 China	印度 India	尼泊尔 Nepal	不丹 Bhutan
中国 China	1				1				1			
印度 India	185/**0.8371**	1			1 228/**0.6190**	1			3 292/**0.3110**	1		
尼泊尔 Nepal	191/**0.8884**	182/**0.8667**	1		1 273/**0.6800**	1 248/**0.7277**	1		3 790/**0.3758**	3 552/**0.5033**	1	
不丹 Bhutan	196/**0.9202**	181/**0.8458**	190/**0.9268**	1	1 365/**0.7339**	1 199/**0.6502**	1 275/**0.7496**	1	4 209/**0.4220**	3 156/**0.4065**	3 867/**0.5485**	1

注：斜线左侧为 2 个国家共有的物种数，右侧为 2 个国家的物种相似性系数

Note: The number in front of slash represents the shared number of species between two countries, the number behind the slash refers to the species similarity coefficient of the two countries

表 2　喜马拉雅山脉种子植物科属分布类型

Table 2　Areal types for the family and genus of seed plants in the Himalaya

	分布类型 Areal type	总科数/总属数 Number of family/% /Number of genus/%	中国科/属 Family/% /Genus in China/%	印度科/属 Family/% /Genus in India/%	尼泊尔科/属 Family/% /Genus in Nepal/%	不丹科/属 Family/% /Genus in Bhutan/%
1	广布（世界广布）Widespread = Cosmopolitan	52(23.3)/99(4.7)	51(24.5)/86(5.1)	51(26.3)/95(6.3)	50(25.8)/86(5.9)	50(25.4)/80(5.2)
2	泛热带（热带广布）Pantropic	77(34.5)/289(13.9)	72(34.6)/235(13.9)	66(34.0)/235(15.5)	68(35.1)/231(16.0)	67(34.0)/238(15.6)
3	东亚（热带、亚热带）及热带南美间断 Trop. & Subtr. E. Asia & (S.) Trop. Amer. disjuncted	14(6.3)/42(2.0)	12(5.8)/27(1.6)	11(5.7)/26(1.7)	13(6.70)/27(1.9)	13(6.6)/34(2.2)
4	旧世界热带 Old World Tropics = OW Trop.	7(3.1)/136(6.5)	6(2.9)/109(6.4)	7(3.6)/115(7.6)	6(3.1)/111(7.7)	6(3.1)/117(7.7)
5	热带亚洲至热带大洋洲 Trop. Asia to Trop. Australasia Oceania	7(3.1)/99(4.7)	5(2.4)/81(4.8)	4(2.1)/62(4.1)	3(1.6)/63(4.4)	4(2.0)/79(5.2)
6	热带亚洲至热带非洲 Trop. Asia to Trop. Africa	4(1.8)/143(6.9)	3(1.4)/98(5.8)	3(1.6)/113(7.5)	3(1.6)/113(7.8)	3(1.5)/108(7.1)
7	热带亚洲（即热带东南亚至印度-马来，太平洋诸岛）Trop. Asia = Trop. SE. Asia + Indo-Malaya + Trop. S. & SW. Pacific Isl.	6(2.7)/421(20.2)	5(2.4)/347(20.4)	4(2.1)/216(14.3)	4(2.1)/230(15.9)	5(2.5)/326(21.3)
8	北温带 N. Temp.	36(16.1)/267(12.8)	35(16.8)/233(13.7)	31(16.0)/230(15.2)	32(16.5)/215(14.8)	32(16.2)/195(12.8)
9	东亚及北美间断 E. Asia & N. Amer. disjuncted	8(3.6)/73(3.5)	8(3.9)/67(4.0)	7(3.6)/51(3.4)	6(3.1)/53(3.7)	8(4.1)/58(3.8)
10	旧世界温带 Old World Temp. = Temp. Eurasia	1(0.5)/120(5.8)	1(0.5)/87(5.1)	1(0.5)/108(7.1)	1(0.5)/86(5.9)	1(0.5)/63(4.1)
11	温带亚洲 Temp. Asia	0(0.0)/25(1.2)	0(0.0)/21(1.2)	0(0.0)/22(1.5)	0(0.0)/18(1.2)	0(0.0)/17(1.1)
12	地中海区、西亚至中亚 Medit., W. to C. Asia	4(1.8)/65(3.1)	3(1.4)/32(1.9)	5(2.6)/61(4.0)	3(1.6)24(1.7)	2(1.0)/13(0.9)
13	中亚 C. Asia	1(0.5)/54(2.6)	1(0.5)/44(2.6)	1(0.5)/44(2.9)	1(0.5)/33(2.3)	1(0.5)/23(1.5)
14	东亚 E. Asia	6(2.7)/213(10.2)	6(2.9)/190(11.2)	3(1.6)/137(9.0)	4(2.1)/158(10.9)	5(2.5)/177(11.6)
15	中国特有 Endemic to China	0(0.00)/40(1.9)	0(0.00)/40(2.4)	0(0.0)/0(0.0)	0(0.0)/0(0.0)	0(0.0)/0(0.0)
	总计 Total	223(100.0)/2086(100.0)	208(100.0)/1697(100.0)	194(100.0)/1515(100.0)	194(100.0)/1448(100.0)	197(100.0)/1528(100.0)

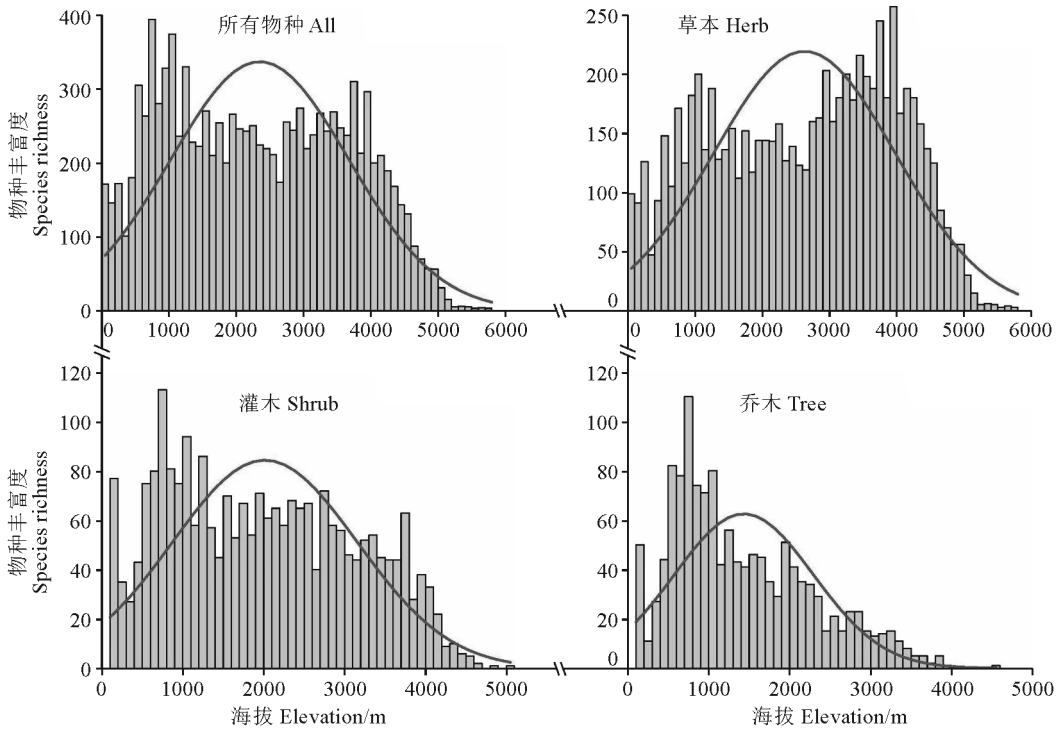


图 4 海拔梯度方向物种丰富度格局(红线为拟合曲线)

Fig. 4 Elevational patterns of species richness in the Himalaya (red line is fitting curve)

为 52.9%,温带分布属有 714 个,占比 42.1%;印度的世界分布属有 95 个,占印度境内分布属的 6.3%,热带分布属有 767 个,占比为 50.6%,温带分布属有 653 个,占比 43.1%;尼泊尔的世界分布属有 86 个,占尼泊尔境内分布属的 5.9%,热带分布属有 775 个,占比为 53.5%,温带分布属有 587 个,占比 40.5%;不丹的世界分布属有 80 个,占不丹境内分布属的 5.2%,热带分布属有 902 个,占比为 59.0%,温带分布属有 546 个,占比 35.7%。中国、印度、尼泊尔、不丹 4 国属区系成分均为热带成分占主导。

2.6 海拔梯度上物种丰富度格局

喜马拉雅山脉种子植物的物种丰富度在海拔梯度上的分布情况如图 4 所示。对于所有物种而言,物种丰富度随着海拔的升高呈现先上升后水平波动且最后下降的趋势,主要集中分布于海拔为 1 500～3 500 m 的范围内,当海拔高度超过 4 000 m 后,物种丰富度呈现快速下降的趋势。草本和灌木的物种丰富度在海拔梯度上的分布情况大体与所有物种分布情况一致,但草本更集中分布在海拔为 2 000～4 000 m 的范围内。乔木的物种丰富度主要集中在海拔为 500～2 500 m 的范围内。另外,灌木在海拔超过 4 500 m 时物种分布数量稀少,乔木则是在海拔超过 4 000 m 时几乎无物种分布,说明在海拔超过 4 500 m 时的物种类型几乎为草本植物。

3 讨 论

Mittermeier 等早在 2004 年就已经估计喜马拉雅山脉的种子植物物种数量可能超过 10 000 种[24]。本研究通过对整个喜马拉雅山脉植物多样性数据的收集、整理与完善后,得出喜马拉雅山脉种子植物数量为 11 875 种,证实了 Mittermeier 等的估计。

从喜马拉雅山脉种子植物生长类型占比结果来看,草本植物比例最高(66.6%),这与草本植物更适宜在高海拔环境下生存有关,而灌木和乔木的生存需要充足的水分和土壤环境以及适宜的温度。喜马拉雅山脉平均海拔超过 4 000 m,高海拔地区严苛的生境条件不适宜乔木和灌木的生长,而草本植物应对环境的胁迫能力较强,且生长周期较短,因此能够在较高海拔处生长。

从喜马拉雅山脉植物科的丰富度来看,菊科、兰科、禾本科均占据了中国、印度、尼泊尔、不丹 4 国包含物种数量最多的科的前三位。菊科作为世界性植物大科,主要分布在北温带[25],本研究可知喜马拉雅山脉的北温带区系成分占比较高,这与菊科的数量较多有关。此外,喜马拉雅山脉通过水系演变形成假喀斯特地貌,岩石较多,又有利于兰科植物的生长和分布[26]。禾本科植物的生境大多为降水量较

少、海拔较高的草甸草原带[27]，而喜马拉雅山脉高海拔地带主要以此植被类型为主，故禾本科植物较多。此外，本研究还发现具有高原特色的科如杜鹃花科、龙胆科、报春花科的物种数量也位居前列，这与喜马拉雅山脉的地理因素、气候条件有关[28]。杜鹃花科植物在中国各地均有分布，尤以西南山地最丰富[29]，是高山灌丛的主要组成成分，在垂直海拔带 2 500～4 000 m 的种类最为丰富[30]，本研究区域的海拔高度和环境条件十分有利于杜鹃花科的生长繁殖，一定程度上利于该科植物的多样化。龙胆科植物主要分布于西南地区，多生长于高山流石滩、高山草甸及灌丛地带，在喜马拉雅地区出现了黄秦艽属和大钟花属等特有属[31]。报春花科植物在中国中部和西南地区受冰期影响较少，且喜马拉雅山脉上升提供了适宜的生境和发展空间，使其得以在喜马拉雅地区繁衍至今[32]。

在属水平的多样性来看，杜鹃花属、报春花属、虎耳草属、马先蒿属在中国、印度、尼泊尔、不丹 4 个国家境内均包含较多的物种数量，其中在中国境内杜鹃花属涵盖的物种数量最多。东喜马拉雅地区是杜鹃花属的多样化分布中心，此区域充沛的降水、复杂的生境和稳定的环境促进了杜鹃花属的分化和形成[33-35]。此外，薹草属是印度、尼泊尔 2 个国家境内包含物种数量最多的属。地质变迁对薹草属的分布格局有重要影响，在早第三纪末期，印度板块与欧亚大陆相撞，喜马拉雅山脉快速隆起，原本生存于低海拔森林地带的薹草属不断适应高海拔的环境，促进了薹草属等物种的快速多样性[36]。

在科和属区系分布类型方面，喜马拉雅山脉种子植物在科和属水平上均以热带成分占主导。地质历史和气候因素在一定程度上影响了喜马拉雅植物区系组成成分，由这些因素引发的迁移、扩散、隔离机制造就了该区系特征的形成和演化。比如，尼泊尔在山脉隆起前为热带低地，山脉隆起虽改变了地形，但大部分地区仍受热带、亚热带气候控制，同时高大山脉形成的物理障碍促进物种的隔离分化并产生新的属，推动热带植物区系的演化[37-38]，解释了该地区热带成分占主导的原因[39]。其次，中新世后期气候变得冷、干，生态位的保守性影响了一些类群适应气候变化，使原先生长在北方高纬度地区的植物占据了喜马拉雅高海拔区域，而其他类群则退回到热带地区[40]。

从 4 个国家物种组成的相似性来看，中国与印度、尼泊尔和不丹的相似性不高，主要由于喜马拉雅山脉形成的巨大屏障阻碍了南北坡物种之间的交流，其次南北坡明显的气候和地形差异也造就了物种组成的差异性。与之相反，尼泊尔与不丹环境的极大相似性，使两个国家的物种组成相似性很高。

本研究得出的物种海拔梯度分布格局与尼泊尔地区植物垂直分布格局相符[41]。草本植物和灌木的物种丰富度在垂直方向上的分布情况与高黎贡山脉的植物垂直分布格局相似[11]。由结果可以看出，中海拔地区(3 000～4 000 m)存在着大量的物种，证实了 Montane Museum 假说所做的推测。

综上所述，喜马拉雅山脉植物多样性异常丰富，从历史和进化的角度来看，可能与喜马拉雅山脉的地质活动和不同时期的气候变化有关[42-43]。首先，有证据表明喜马拉雅山脉的造山运动促进了植物物种的分化，山脉的隆起致使部分物种原有的连续生存空间被分离为多个独立的区域，彼此之间的基因交流由于山脉的阻挡作用而中断，长期的地理隔离从而促使新物种的产生[44-45]；其次，喜马拉雅山脉隆升到一定高度后产生的高海拔生境，为物种的生存提供了更多的空间与不同的环境条件，有利于物种迁移并占领新的生态位，使得一些高山植物发生适应性辐射分化[46-48]；再次，喜马拉雅山脉南坡与北坡气候的差异[49]也是物种发生分化的一个重要影响因素；此外，山脉的形成也沟通了相距较远、本无基因交流的两地，为物种的扩散提供了连通廊道，为物种长距离的迁移与扩散提供廊道[50]；最后，喜马拉雅山脉在第四纪冰期充当了避难所的作用，保存了很多物种。冰期与间冰期的交替会导致物种发生上下迁移，促使山脉中低海拔区域保存了更多的物种[51]，这也是山脉中低海拔区域内物种丰富度高的原因之一。

本研究揭示了喜马拉雅山脉植物多样性的分布格局，为探讨中国、印度、尼泊尔、不丹 4 个国家植物在喜马拉雅山脉区系的形成演化提供重要启示。在后续的研究中，可以从历史进化、环境变迁和物种保护等角度来研究喜马拉雅山脉生物多样性的形成演化和保护。

参考文献：

[1] 尹 安. 喜马拉雅造山带新生代构造演化：沿走向变化的构造几何形态、剥露历史和前陆沉积的约束[J]. 地学前缘，2006，**13**(5)：416-515.
YIN A. Cenozoic tectonic evolution of the Himalayan orogen as constrained by along-strike variation of structural geometry，exhumation history，and foreland sedimentation[J]. *Earth Science Frontiers*，2006，**13**(5)：416-515.

[2] 王 猛. 喜马拉雅山脉的地质地貌特征——来自 SRTM 数字高程模型和降水量数据的约束[D]. 北京：中国地质科学院，2008.

[3] 许志琴，杨经绥，梁凤华，等. 喜马拉雅地体的泛非-早古生代造山事件年龄记录[J]. 岩石学报，2005，**21**(1)：1-12.
XU Z Q，YANG J S，LIANG F H，*et al*. Pan-African and Early Paleozoic orogenic events in the Himalaya terrane：Inference from SHRIMP U-Pb zircon ages[J]. *Acta Petrologica Sinica*，2005，**21**(1)：1-12.

[4] DING L，XU Q，YUE Y，*et al*. The Andean-type gangdese mountains：Paleoelevation record from the Paleocene-Eocene Linzhou Basin[J]. *Earth and Planetary Science Letters*，2014，**392**：250-264.

[5] DING L，SPICER R A，YANG J，*et al*. Quantifying the rise of the Himalaya orogen and implications for the South Asian monsoon[J]. *Geology*，2017，**45**(3)：215-218.

[6] SU T，SPICER R A，WU F X，*et al*. A Middle Eocene lowland humid subtropical "Shangri-La" ecosystem in central Tibet[J]. *PNAS*，2020，**117**(52)：32 989-32 995.

[7] GARZIONE C N，QUADE J，DECELLES P G，*et al*. Erratum to "Predicting paleoelevation of Tibet and the Himalaya from $\delta^{18}O$ versus altitude gradients in meteoric water across the Nepal Himalaya"[J]. *Earth and Planetary Science Letters*，2001，**185**(3-4)：397.

[8] GARZIONE C N，DETTMAN D L，QUADE J，*et al*. High times on the Tibetan Plateau：Paleoelevation of the thakkhola graben，Nepal[J]. *Geology*，2000，**28**(4)：339.

[9] ROWLEY D B，PIERREHUMBER R T，CURRIE B S. A new approach to stable isotope-based paleoaltimetry：Implications for paleoaltimetry and paleohypsometry of the High Himalaya since the Late Miocene[J]. *Earth and Planetary Science Letters*，2001，**188**(1-2)：253-268.

[10] SPICER R A. Tibet，the Himalaya，Asian monsoons and biodiversity - In what ways are they related?[J]. *Plant Diversity*，2017，**39**(5)：233-244.

[11] WANG Z H，TANG Z Y，FANG J Y. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains，south-east Tibet，China[J]. *Diversity and Distributions*，2007，**13**(6)：845-854.

[12] WAMBULWA M C，MILNE R，WU Z Y，*et al*. Spatiotemporal maintenance of flora in the Himalaya biodiversity hotspot：Current knowledge and future perspectives[J]. *Ecology and Evolution*，2021，**11**(16)：10 794-10 812.

[13] 张镱锂，吴 雪，郑 度. 喜马拉雅山脉中段土地覆被的垂直分异特征[J]. 地理学报，2020，**75**(5)：931-948.
ZHANG Y L，WU X，ZHENG D. Vertical variation of land cover in the Central Himalayas[J]. *Acta Geographica Sinica*，2020，**75**(5)：931-948.

[14] RANA S K，PRICE T D，QIAN H. Plant species richness across the Himalaya driven by evolutionary history and current climate[J]. *Ecosphere*，2019，**10**(11)：e02945.

[15] YU H B，MIAO S Y，XIE G W，*et al*. Contrasting floristic diversity of the Hengduan Mountains，the Himalayas and the Qinghai-Tibet Plateau sensu stricto in China[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*，2020，**8**：136.

[16] MITTERMEIER R A，TURNER W R，LARSEN F W，*et al*. Global Biodiversity Conservation：The Critical Role of Hotspots[M]//Biodiversity Hotspots. Berlin，Heidelberg：Springer Berlin Heidelberg，2011：3-22.

[17] MAO L F，CHEN S B，ZHANG J L，*et al*. Vascular plant diversity on the roof of the world：Spatial patterns and environmental determinants[J]. *Journal of Systematics and Evolution*，2013，**51**(4)：371-381.

[18] KÖRNER C，PAULSEN J，SPEHN E M. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data[J]. *Alpine Botany*，2011，**121**(2)：73.

[19] KÖRNER C，JETZ W，PAULSEN J，*et al*. A global inventory of mountains for bio-geographical applications[J]. *Alpine Botany*，2017，**127**(1)：1-15.

[20] 吴玉虎. 青藏高原维管植物及其生态地理分布[M]. 北京：科学出版社，2008.

[21] GROUP T A P. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants：APG II[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*，2016，**181**(1)：1-20.

[22] 吴征镒，周浙昆，李德铢，等. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. 云南植物研究，2003，**25**(3)：245-257.
WU Z Y，ZHOU Z K，LI D Z，*et al*. The areal-types of the world families of seed plants[J]. *Acta Botanica Yunnanica*，2003，**25**(3)：245-257.

[23] 吴征镒，孙 航，周浙昆. 中国种子植物区系地理[M]. 北京：科学出版社，2011.

[24] MITTERMEIER R A，GIL P R，HOFFMANN M，*et al*. Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions[M]. Sierra，Madre，Cemex，2004：315.

[25] 周明冬，徐海燕，阎 平，等. 中国帕米尔高原菊科植物区系分析[J]. 干旱区研究，2007，**24**(2)：193-197.
ZHOU M D，XU H Y，YAN P，*et al*. Analysis on the flora of Compositae in the Pamirs，China[J]. *Arid Zone Research*，2007，**24**(2)：193-197.

[26] 张玉武，宋久祥，贺红早，等. 施秉县云台山南方喀斯特自然保护区兰科植物资源调查[J]. 种子，2013，**32**(10)：61-64.
ZHANG Y W，SONG J X，HE H Z，*et al*. Investigation of Orchidaceae plant resources in Guizhou Shibing County south Yuntai Mountain Karst Nature Reserve[J]. *Seed*，2013，**32**(10)：61-64.

[27] 谭治刚，阎 平，张丽君，等. 新疆西昆仑山禾本科植物物种多样性特点[J]. 草业科学，2017，**34**(8)：1 611-1 616.
TAN Z G，YAN P，ZHANG L J，*et al*. Characteristics of species diversity of gramineous plants of West Kunlun Mountains in Xinjiang[J]. *Pratacultural Science*，2017，**34**(8)：1 611-1 616.

[28] YU H B, DEANE D C, SUI X H, *et al*. Testing multiple hypotheses for the high endemic plant diversity of the Tibetan Plateau[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, **28**(2): 131-144.

[29] 杨　斌，李剑武，李海涛，等. 中国树萝卜属(杜鹃花科)一新记录种——葡萄树萝卜[J]. 西北植物学报，2021，**41**(5)：889-891.
YANG B, LI J W, LI H T, *et al*. *Agapetes putaoensis*, a newly recorded species of *Agapetes* (Ericaceae) from China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(5): 889-891.

[30] 刀志灵，郭辉军. 高黎贡山地区杜鹃花科植物多样性及可持续利用[J]. 云南植物研究，1999，**21**(S1)：24-34.
DAO Z L, GUO H J. A study on diversity and sustainable use of Ericaceae in Gaoligong Mountains[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1999, **21**(S1): 24-34.

[31] FAVRE A, MICHALAK I, CHEN C H, *et al*. Out-of-Tibet: The spatio-temporal evolution of *Gentiana* (Gentianaceae)[J]. *Journal of Biogeography*, 2016, **43**(10): 1 967-1 978.

[32] 胡启明. 报春花科植物的地理分布[J]. 热带亚热带植物学报，1994，**2**(4)：1-14.
HU Q M. On the geographical distribution of the Primulaceae[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1994, **2**(4): 1-14.

[33] 郭　柯，郑　度. 西昆仑、西喀喇昆仑和西北喜马拉雅地区植被的地域分异及其指示意义[J]. 植物生态学报，2002，**26**(1)：17-22.
GUO K, ZHENG D. Regional differentiation of vegetation on the west Kunlun, the west Karakorum, and the northwest Himalaya and the implication for the ecological environment[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(1): 17-22.

[34] 王　飞. 横断山区杜鹃属植物资源调查与 12 种杜鹃引种驯化初探[D]. 四川雅安：四川农业大学，2014.

[35] 包　浪，王　楠，倪志耀，等. 青藏高原隆升对我国西南地区气候的影响——从季风角度研究[J]. 地球环境学报，2018，**9**(5)：444-454.
BAO L, WANG N, NI Z Y, *et al*. Influence of the Tibetan Plateau uplift on climate evolution in southwestern China: From the monsoon perspective[J]. *Journal of Earth Environment*, 2018, **9**(5): 444-454.

[36] 张景博，李建强. 莎草科薹草属黑穗薹草组的植物地理学讨论[J]. 植物科学学报，2011，**29**(1)：42-49.
ZHANG J B, LI J Q. Phytogeographic distribution of *Carex* sect. racemosae (Cyperaceae)[J]. *Plant Science Journal*, 2011, **29**(1): 42-49.

[37] 李　恒，武素功. 西藏植物区系区划和喜马拉雅南部植物地区的区系特征[J]. 地理学报，1983，**38**(3)：252-261.
LI H, WU S G. The regionalization of Xizang (Tibet) floraand the floristic structure of south himalaya region[J]. *Acta Geographica Sinica*, 1983, **38**(3): 252-261.

[38] 朱　华. 中国南部热带植物区系[J]. 生物多样性，2017，**25**(2)：204-217.
ZHU H. Tropical flora of Southern China[J]. *Biodiversity Science*, 2017, **25**(2): 204-217.

[39] 王　捷，徐成东，冯建孟. 尼泊尔地区种子植物的区系地理成分及其生物地理意义[J]. 大理学院学报，2015，**14**(12)：75-81.
WANG J, XU C D, FENG J M. Floristic geographical elements of seed plants in Nepal and its biological significance[J]. *Journal of Dali University*, 2015, **14**(12): 75-81.

[40] 黄先寒. 中国-喜马拉雅植物区系热带成分的形成与演化机制[D]. 昆明：云南大学，2020.

[41] VETAAS O R, GRYTNES J A. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2002, **11**(4): 291-301.

[42] WIENS J J, DONOGHUE M J. Historical biogeography, ecology and species richness[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, **19**(12): 639-644.

[43] SANDEL B, ARGE L, DALSGAARD B, *et al*. The influence of late quaternary climate-change velocity on species endemism[J]. *Science*, 2011, **334**(6 056): 660-664.

[44] 何承忠，李佳蔓，员　涛，等. 地理隔离对西南藏区山杨居群遗传结构影响的SRAP分析[J]. 林业科学研究，2015，**28**(2)：152-157.
HE C Z, LI J M, YUN T, *et al*. SRAP analysis on the effect of geographic isolation on population genetic structure of *Populus davidiana* in Tibetan-inhabited regions in southwest China[J]. *Forest Research*, 2015, **28**(2): 152-157.

[45] 陈冬梅，康宏樟，刘春江. 中国大陆第四纪冰期潜在植物避难所研究进展[J]. 植物研究，2011，**31**(5)：623-632.
CHEN D M, KANG H Z, LIU C J. An overview on the potential quaternary glacial refugia of plants in China mainland[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2011, **31**(5): 623-632.

[46] ANTONELLI A, NYLANDER J A A, PERSSON C, *et al*. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, **106**(24): 9 749-9 754.

[47] LUEBERT F, WEIGEND M. Phylogenetic insights into Andean plant diversification[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2014, **2**: 27.

[48] FAVRE A, PÄCKERT M, PAULS S U, *et al*. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas[J]. *Biological Reviews*, 2015, **90**(1): 236-253.

[49] Dambaru Ballad Kattel. 喜马拉雅山南北坡地表气温递减率的特征与机制研究[D]. 北京：中国科学院大学，2012.

[50] YU H B, ZHANG Y L, LIU L S, *et al*. Combining the least cost path method with population genetic data and species distribution models to identify landscape connectivity during the late Quaternary in Himalayan hemlock[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, **5**(24): 5 781-5 791.

[51] 沈　浪，陈小勇，李媛媛. 生物冰期避难所与冰期后的重新扩散[J]. 生态学报，2002，**22**(11)：1 983-1 990.
SHEN L, CHEN X Y, LI Y Y. Glacial refugia and postglacial recolonization patterns of organisms[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(11): 1 983-1 990.

（编辑：潘新社）