

玉山國家公園塔塔加－玉山主峰步道沿線高山植物 物候與氣候變遷影響之研究(1/3)

受委託單位：國立中興大學

研究主持人：曾喜育

協同主持人：曾彥學

研究期程：中華民國 105 年 1 月至 105 年 12 月

研究經費：新臺幣 94 萬元

玉山國家公園管理處 委託研究
中華民國 105 年 12 月

(本報告內容純係作者個人之觀點，不應引申為本機關之意見)

目錄

目錄.....	I
表目錄.....	II
圖目錄.....	II
摘要.....	1
Abstract.....	4
一、計畫緣起及目的.....	5
二、計畫工作項目及目標.....	7
三、前人研究.....	8
四、研究區概況.....	14
(一)計畫研究範圍.....	14
(二)地形、地質與土壤.....	14
(三)氣候.....	15
(四)玉山主峰線植群帶.....	15
五、研究材料與方法.....	17
(一)資料蒐集與物候調查.....	17
(二)資料分析.....	17
六、結果與討論.....	19
(一)2016年開花結實物候.....	19
(二)過往研究比較.....	38
(三)植物開花物候縮時攝影與開花積溫推估.....	42
七、引用文獻.....	50
附錄一、塔塔加玉山主峰線 2016 年 3-10 月開花物候植物調查種類清單.....	54
附錄二、計畫期中審查意見及意見回覆.....	59
附錄三、計畫期末審查意見及意見回覆.....	61

表目錄

表 1. 玉山主峰線步道之植群帶劃分	16
表 2. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查物種數統計	19
表 3. 玉山主峰線 2016 年植物開花物候縮時攝影拍攝目標物種及其地理位置	42
表 4. 塔塔加玉山主峰線 2016 年植物開花物候縮時攝影拍攝目標物種及花期	42
表 5. 塔塔加玉山主峰線 2016 年植物開花物候縮時攝影物種及積溫推估	43

圖目錄

圖 1. 塔塔加玉山主峰線生態氣候圖	16
圖 2. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查主要科別	19
圖 3. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查開花結實物種數、溫度、雨量以及歷年 (1961-2015)平均氣候資料比較	20
圖 4. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查開花物候譜	22
圖 5. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查結實物候譜	26
圖 6. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查不同植群帶開花結實物種數比較	31
圖 7. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之開花物候譜。跨越兩 個區域	32
圖 8. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之開花物候譜。跨越 3 個區域	33
圖 9. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之結實物候譜。跨越 2 個區域	35
圖 10. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之結實物候譜。跨越 3 個區域	36
圖 11. 1987-1989 年、2013 年以及 2016 年玉山主峰線沿線逐月開花種數與氣候比較。	39
圖 12. 2013 年以及 2016 年玉山主峰沿線不同植群帶逐月開花種數與氣候比較	41
圖 13. 長期監測樣株。A:塔塔加薊 B:阿里山薊	45
圖 14. 長期監測樣株。A:紅毛杜鵑圖 B:玉山杜鵑	46
圖 15. 長期監測樣株。A:玉山櫻草 B:玉山金梅	47
圖 16. 長期監測樣株玉山杜鵑。A:玉山杜鵑 B:玉山杜鵑	48
圖 17. 長期監測樣株。A:玉山杜鵑	49

摘要

一、研究緣起與背景

高山地區的低溫、高輻射及降雪等特殊環境，成為物種在生長過程中的限制因子。全球暖化及氣候變遷趨勢對高山植物之生存造成威脅，生存於高海拔的物種面臨繁衍和生存危機。植物物候直接反映在氣候的改變，其中，開花物候是植物繁殖生活史中最重要的一環，直接影響授粉成功率，亦影響後續成果率、種子散播率，其對氣候變化敏感，可作為氣候變遷的直接或間接指標。因此，本調查主要針對開花物候部分觀察，提供繁殖生態學術研究之基礎資料，進一步研究、探討物種的生存策略，對於物種資源保育提供重要資訊。

二、研究方法與過程

本調查於2016年3-10月在玉山國家公園境內之塔塔加-玉山主峰線步道，自塔塔加登山口起(海拔2,537 m)至玉山主峰(海拔3,952 m)，每月進行種子植物物候觀察，進一步了解之氣象因子與植物物候關係，不同海拔、生育地等環境對物候之影響，以及植物生活型、授粉方式、種子類型與氣象因子之關係等，並嘗試由植物物候觀察過程中，選擇可以作為氣候變遷之指標物種。另一方面，本調查成果可轉換成科普文章或教育解說手冊，提供玉山國家公園作為登山遊憩賞花資訊。

三、重要發現

- (一) 本研究8個月的物候調查中，共記錄47科120屬171種植物，其中雙子葉植物有39科98屬138種，佔所有物種的80.7%(表2)。在物候調查植物的科層級種數中以菊科最多(19種)，薔薇科(Rosaceae)其次(18種)、其它數量較多的有龍膽科(7種)、禾本科(Gramineae)(7種)、杜鵑花科(Ericaceae)(7種)。
- (二) 研究區植物種類開花物候隨氣溫增加而增加，開花物種種數高峰期發生在7-8月，開花物候種數在9月開始減少；各海拔區域植物開花物候的高峰期皆在8月。結實物候種類高峰期在9月，各海拔區域高峰期亦在9月，皆較開花物候高峰晚約1個月。開花物種數與氣溫呈顯著正相關，雨量與開花物種數相關不若氣溫顯著。
- (三) 花期長短是植物重要的繁殖策略之一。有些植物花期較長，整個族群在一年內都有開花植株，像是玉山筷子芥、高山通泉草等 8 種植物，

花期橫跨了春夏秋 3 個季節；而臺灣草莓、金毛杜鵑、紅毛杜鵑等 11 種植物觀察到開花時節為春夏兩季；圓葉豬殃殃、玉山小米草、玉山金絲桃等 36 種物種，是在夏秋季開花。單季開花的物種，傾向在最適季節開花。結實物種之長果期可概略區分成兩群，一群為果實發育期長，發育到成熟可能要數月的時間，如玉山杜鵑以及臺灣紅榨槭；而裸子植物如刺柏、臺灣鐵杉、臺灣冷杉、臺灣二葉松等，自雌花授粉後到果實成熟，發育時間可能會長達 1-2 年，因此全年可以幾乎調查到果實。另一群植物如異葉紅珠、厚葉柃木、臺灣馬醉木等，生產周期較短，一年可有多次花期與果期，因此幾乎全年有果。

(四) 本研究總觀跨植群帶的植物種類開花物候現象發現，植物盛花期時間大多數種類隨海拔增加而有較晚發生的現象。

(五) 比較1987-1989年以及2013年的玉山物候研究，1987-1989年年的開花種數最多月分是7月，6-8月是開花種數的高峰期，多數物種集中在夏季開花，秋季開花物種相對較少。本研究與2013年的開花種數的高峰期較晚，開花物種數最多發生在8月，進入秋季時仍有相當多的植物在開花。以1987-1989年的逐月開花物種數變化為基礎，我們可以發現2013年與2016年的逐月開花物種數高峰期有延後的現象。深入比較玉山地區各時期開花物候與氣象資料比較發現，2013年與2016年各有特殊的氣候事件發生。進一步比較2013年與2016年的開花物候，在極端氣候的影響下，2013年的冬末春初的開花物種數較高，整年度的開花物種數也高於2016年。比較各植群帶開花物種數，顯示兩年度間的開花種數差異主要顯現在鐵杉雲杉林帶以及冷杉林帶，而高山植群帶的差異較小。

(五) 本研究針對玉山櫻草、玉山金梅、塔山櫻、塔塔加繡線菊、紅毛杜鵑、玉山杜鵑、阿里山薊及塔塔加薊等物種進行縮時攝影監測，得到玉山櫻草、玉山金梅、紅毛杜鵑、阿里山薊及塔塔加薊等物種的開花積溫。其中，不同植群帶玉山杜鵑在使用不同氣象站資料的推估結果3倍的差異，可能因為氣象站與樣株有海拔差導致氣象站資料不能反映樣株所處環境。部分物種與前人研究比較，得到的積溫也不盡相同。未來將加裝Datalog持續監測樣株棲地的溫度並修正積溫，以達到預測以及反應氣候變遷的效果。

四、主要建議事項

根據本研究於玉山地區植物物候之調查，可做成建議事項如下：

主辦機關：玉山國家公園管理處

協辦機關：國立中興大學森林系

建議事項：

一、長期物候調查與志工培訓

植物物候為植物適應環境所做之表現，隨著當時的溫度、水份及光週期等影響，若能長期監測本研究區之植物物候變化，有助於深入了解臺灣高山地區生態系和環境、氣候間之關係。現今氣候變遷明確，2013年、2015年以及2016年皆有極端氣候事件發生，然而缺乏2014-2015年的物候資料，難以顯現極端氣候的影響範圍以及作用機制。長期物候監測是重要的基本環境監測工作，而玉山國家公園具有完善的志工制度，或可配合志工培訓，一方面使物候監測可以持續進行，另一方面也能有效宣導氣候變遷下，環境保育的重要性。

二、沿途氣象站修護

植物物候與氣象監測本為相輔相成，在推估植物開花物候積溫時，氣象資料的一致性與測站的穩定性十分重要。Datalog可作為短期監測使用，然而在高山環境下，其壽命僅能維持1-2年。而玉山主峰線步道在沿線皆有簡易氣象站，若持續維護，則玉山沿線皆有穩定且詳細的氣象資料，可作為許多相關研究的重要背景資料。

關鍵詞：玉山國家公園、高山生態系、氣候變遷、植物物候

Abstract

Plants live in the alpine zone exhibit their characteristic adaptations to the environment. The alpine ecosystem is an important area where study the global climate change in recent year. Because the species habitat in this ecosystem which population structure, population dynamic and the microenvironment change and so on each factor have provided the indirect evidence regarding the global climate change. And the phenology of alpine species is a way to research historic, current climate changes and repercussion Mt. Jade is one of the representative alpine ecosystems in Taiwan. The flowering and fruiting phenologies were surveyed along the Yunthan main peak trail from Tatachia (alt. 2,537 m) to mountain peak (alt. 3,952 m) of Yushan National park during March 2016 to October 2016 for each month. Total 171 species were recorded for phenology, among them, 155 species flowering were recorded. The flowering species number increased with the raising temperature significantly. The abundance of flowering species occurred in July-August 2016, and the number of flowering species began to decrease in September. The abundance of fruiting species occurred in September 2016, which was about 1 month later than the peak of flowering species number. With the elevation ascent, most of plants tended to bloom later than those the same species grow in lower altitudes. Compared with the flowering phenologies among 1987-1989, 2013, and 2016 in Mt. Jade, the abundance of blooming species number occurred in July of 1987-1989. The abundant blooming species of 2013 and 2016 were occurred in August, which appeared later than 1987-1989. In this study, we also conducted time-lapse monitoring photograph on species such as *Primula miyabeana*, *Potentilla leuconota*, *Prunus obtusata*, *Spiraea tatakaensis*, *Rhododendron rubropilosum*, *R. pseudochrysanthum*, *Cirsium arisanense* and *C. tatakaense*. The flowering accumulated temperature of *Primula miyabeana*, *Potentilla leuconota*, *R. rubropilosum*, *R. pseudochrysanthum*, *C. arisanense* and *C. tatakaense* were calculated.

Keywords: Yushan National park, alpine ecosystem, climate change, plant phenology.

一、計畫緣起及目的

高山生態系位於氣候極端惡劣的環境，低溫、生長季節短、土壤養分低、高輻射、日夜溫差大、特殊地形處尚有乾燥、強風等逆境等，是高海拔地區限制植物生長的最重要因素(Nautiyal *et al.*, 2001; Körner, 2003; Makrodimos *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010)，強烈的太陽輻射、低溫、積雪、強風、土壤養分低、乾旱等環境更是決定植物是否在此生存的嚴峻考驗(Körner, 2003)。在全球暖化(global warming)所造成的異常劇變天氣及氣候變遷下，高山生態系是面臨威脅最嚴重的生態系之一 (Sala *et al.*, 2000; Parmesan, 2006)；高山植物位處於侷限極限的環境中有如島嶼生態系之相對脆弱，是面臨威脅最嚴重的族群之一。

植物物候(phenology)為植物生命週期中抽芽、展葉、開花、結實、落葉等現象，每年依循特定模式變化的現象，受到外在環境及植物生理適應的演化影響，各物種有不同的物候模式，藉由對植物的定期觀測，可窺知植物與環境因子的交互關係 (Giménez-Benavides, 2011)。植物物候變化直接反映在區域氣候的變化，是氣候變遷最容易觀測和理想的重要感應器 (Myneni *et al.*, 1997)，透過長期的植物物候觀察可以監測氣候的變化 (Parmesan, 2006; Rötzer *et al.*, 2000)。近年氣候變遷(climatic change)造成極端氣候事件頻繁，生態相對脆弱的高山和兩極地區所受影響最大 (Guisan *et al.*, 1995; Körner, 1995; Ernakovich *et al.*, 2014)，較全球平均暖化幅度及速率高 (Liu and Chen, 2000; Ernakovich *et al.*, 2014)，在氣候變遷及全球暖化現象情況下，在高山植物物候受到氣候變遷的影響值得深入探討。

玉山國家公園屬於高山型國家公園，是臺灣具代表性的高山生態系，保存著極為完整的自然資源，在嚴苛氣候條件下孕育著不同的植物社會，動、植物資源迥異於其它生態系，極需長期進行調查及監測的區域。本研究為3年計畫，進行氣候變遷易敏感指標植物監測，以自動相機定時定點拍攝紀錄物候相起迄時間，分析植物物候與氣象因子間的關係與影響高山植物開花之機制，3年計畫的工作內容包括：(一)建置塔塔加-玉山主峰線步道沿線高山植物開花物候普查資料；(二)建立玉山杜鵑(*Rhododendron pseudochrysanthum*)、紅毛杜鵑(*Rh. rubropilosum*)、金毛杜鵑(*Rh. oldhamii*)、玉山櫻草(*Primula miyabeana*)、巒大花楸(*Sorbus randaiensis*)等植物的物候監

測；(三)完成玉山杜鵑、玉山櫻草、巒大花楸等指標物種縮時影片；(四)比較步道沿線不同植物功能群的開花物候；(五)嘗試杜鵑屬(*Rhododendron*)、玉山櫻草等植物開花模式建模與預測等。

本研究期能達成以下成效：(一) 氣候變遷敏感物種之物候監測模式，瞭解全球氣候變遷對玉山高山植物物候的影響程度；(二)建置植物物候基本資料並推估其未來發展，進而提供植物資源保育參考；(三)高山植物開花機制的建立；(四)研究成果供科普及環境解說教育使用；(五)提供本處在全球氣候變遷下對高山生態系經營管理之參考。

二、計畫工作項目及目標

第一年：105 年 1 月至 12 月

- (一)建立塔塔加-玉山主峰線步道沿線高山植物開花物候譜。
- (二)建立玉山杜鵑、紅毛杜鵑及金毛杜鵑等植物之物候監測。
- (三)完成玉山杜鵑等指標物種縮時影片。
- (四)比較杜鵑屬展葉-開花物候模式及結實。
- (五)分析玉山杜鵑不同海拔梯度物候變化。

第二年：106 年 1 月至 12 月

- (一)建立塔塔加-玉山主峰線步道沿線高山植物開花物候譜
- (二)建立玉山櫻草等植物之物候監測
- (三)完成玉山櫻草等指標物種縮時影片
- (四)比較步道沿線開花物候譜比較
- (五)嘗試杜鵑屬植物開花模式建模與預測
- (六)完成玉山杜鵑等植物花芽分化觀察

第 3 年：107 年 1 月至 12 月

- (一)建立塔塔加-玉山主峰線步道沿線高山植物開花物候譜
- (二)建立巒大花楸等植物之物候監測
- (三)完成巒大花楸等指標物種縮時影片
- (四)比較步道沿線開花物候譜
- (五)嘗試玉山櫻草等植物開花模式建模與預測
- (六)完成杜鵑屬植物之物候模式建模與預測
- (七)期望協助志工建立長期物候觀察作業程序

三、前人研究

全球環境變遷是目前世界各國都相當重視的議題。尤其氣候暖化已影響到動植物的生態。Root *et al.* (2003)認為氣候暖化造成物種特色改變可能有(1)物種族群密度發生改變，以及其分布範圍向高緯度或高海拔分布，即物種分布範圍在其代謝溫度耐受性極限的地區；(2)物種生活史特性若是因溫度改變而啟動者(例如遷徙、開花或產卵的時間)，其出現時間(生物時序，Phenology)產生更換；(3)形態改變，如體型大小、行為發生改變等；(4)族群遺傳基因的頻率可能產生改變等 4 種類型。對於植物及動物對全球氣候變遷的反應評估的結果顯示，近 700 種植物的 62%改變開花期，450 種動物中，約 80%改變其分布界限(Root *et al.*, 2003; Parmesan and Yohe, 2003)。

植物隨著季節推移而展現週期性變化，且配合生育環境的變遷，產生物候現象(劉棠瑞和蘇鴻傑, 1983)。植物的物候表現為植物在一年生長過程中，隨氣候季節性變化而發生萌芽、展葉、開花、結實及落葉等規律性變化的現象(陸佩玲等, 2006)。因此物候是植物適應氣候和天氣規律的結果，物候觀測可以了解植物生長、發育及繁殖過程中形態變化和氣候及環境間的相互關係。植物生活史為每年依循固定的周期性變化，受環境內外因子影響，生活史階段受環境影響而變化。其中，開花物候是最廣為研究的部分，花期時間直接影響花之存活率及授粉成功率，亦影響後續種子成熟季節及散播時間，為植物繁殖中的重要的一環(Michael, 1998)。

植物開花一方面受內在遺傳控制，經長期的演化結果，植物在科(family)內或生活型(life form)的親緣物種，因生理、生長以及繁殖策略上的差異，導致花期分化(Kochmer and Handel, 1986; Golluscio *et al.*, 2005)；另一方面受外在環境的控制，植物開花物候在空間尺度上變異性亦相當大，植物花期因所處生育地之氣候帶(Blions *et al.*, 2001; Jackson, 1996)、緯度(Kaliesz and Wardle, 1994; Jonas and Geber, 1999)，以及海拔(Carpenter, 1976; Blions *et al.*, 2001)不同而變化。在不同生育地環境下，植物通常於光照、氣溫、降水，或授粉媒介等環境資源有利的時期開花，經競爭後分化出一套最佳資源利用的物種開花時序(Waser, 1983; Pickering, 1995)。

植物物候除了受到本身的遺傳組成影響，亦隨著生育地中的光週期(photoperiod)、水分供應的多寡及溫度變化等環境因子而改變(劉棠瑞和蘇鴻

傑, 1983)。高山植物開花受諸多環境因子的影響, 其中以溫度和光週期為主要的影響因子(Körner, 2003)。Ram *et al.* (1988)在喜馬拉雅山(3,250-4,200 m)的研究發現, 植物生長季的開始與春季的氣溫密切相關, 在生長季末期, 控制生長季結束的主要因素是為光週期, 其次才為溫度。Körner (2003)認為物種在進化的過程中, 會逐漸利用光週期的變化, 使得其生長期不會發生或持續到對本身新生組織會造成傷害的時期, 到冬季後期, 光週期對植物的限制也會逐漸減少, 取而代之的是熱量的多寡成為影響植物生長的主要因素。在高山生態系中的百合科(Liliaceae)的百合屬(*Lilium*)、鹿藥屬(*Maianthemum*)、續斷科(Dipsacaceae)的山蘿蔔屬(*Scabiosa*)等具有休眠機制的物種, 對溫度更加敏感, 其生長季的調控主要取決於降雪出現的規律性(Körner, 2003)。

潘振彰(2012)觀察雪山地區玉山櫻草物候發現, 玉山櫻草在 2 個不同年度的溫度差異的情況下, 卻有相當接近的始花期前累積熱量, 顯示其為對溫度變化敏感之物種, 可作為氣候變遷指標植物。潘振彰等(2013)研究雪山地區之玉山杜鵑物候發現, 海拔是影響玉山杜鵑物候最主要的環境因子, 光照、坡向等亦與物候有關。2010 年調查發現, 玉山杜鵑之始花期、終花期、展葉期與海拔呈現顯著正相關; 開花歷時、每花序花朵數、每枝條新葉數與海拔呈顯著負相關。此現象反映出玉山杜鵑(物候期隨海拔升高而愈慢開始, 每枝條的花朵數與葉數隨海拔升高而減少。再者, 玉山杜鵑的始花期、展葉期在 3 種不同海拔環境呈顯著差異, 由於海拔反映溫度的變化, 顯示隨海拔升高, 熱量累積較緩慢, 熱量多寡是造成玉山杜鵑物候時序變化的主要因子。

在高山生態系生育地環境對植物生長的限制因子較多, 不僅影響植物的營養生長季, 亦影響植物的繁殖生長季(花季)。Körner (2003)依環境特性、生長季與開花季的關係劃分成以下 3 種開花特性:

- (一) 早期開花型: 在積雪融化或土壤開始解凍時開花(如部分薹屬*Carex*和地楊梅屬*Luzula*植物)。
- (二) 中期開花型: 在生長季的高峰期開花(如部分早熟禾屬*Poa*的植物)。
- (三) 晚期開花型: 在生長季快結束時開花(如部分蓼屬*Polygonum*的植物)。

不同植物生長型在開花物候的反應上有不同的花期高峰時序。邦卡兒·海放南(2007)研究玉山國家公園塔塔加區域植物物候結果顯示, 草本植物開

花高峰期在夏季，木本植物開花期較不集中，以 5 月和 8 月之開花物種數較多，且不同坡向所受到的光照多寡會影響植物開花之物種數。曾彥學等(2012)於雪山地區植物開花物候發現，草本植物及木質藤本植物之花期高峰為 6-7 月，較灌木及喬木植物 5-6 月晚。

Zhang *et al.* (2009) 研究珠穆朗瑪峰北坡之開花與結果物候時指出，高山植物在有限的授粉者及資源的競爭下，早花者寡佔了環境資源，且因競爭者較少，雖須面臨初夏的霜凍害等環境壓力，在高山環境較短的生長季中具有其一定之優勢。然而更多的植物仍選擇在夏季(7-8 月)開花，因為在同一時間，正好是該區域一年之中降雨量及溫度最高的時候，提供了高寒植被最有利的條件。曾彥學等(2011, 2012)於雪山主峰線步道植物物候觀察發現，6-7 月為本區植物開花之高峰期，各植群帶的物候高峰時期一致；植物花期長度以 2-3 個月最多，而以高山植群帶物種開花時期最短，花期長度多為 1 個月。雪山地區之花期高峰主要集中在夏季，此與大多數高山植物開花物候觀察相同(邦卡兒·海放南, 2007; 呂理昌, 1990; Tébar *et al.*, 2002; Zang *et al.*, 2010; Kudo and Hirao, 2006; Blionis and Vokou, 2001)，可能反映出高山植物在氣溫較高時期適宜植物開花。再者，植物開花高峰時期與本區訪花昆蟲最活躍時期相同(葉文斌、李蕙宜, 2012)；由於高山植群帶生長季最短，植物藉授粉媒介以提高效率，昆蟲亦需授粉植物供食，故花期與昆蟲活動高峰的配合性高。

海拔涵蓋許多環境因子之綜合結果，主要反映在溫度之變化。植物物候沿海拔梯度呈現時序性的變化。呂理昌(1990)於玉山國家公園從塔塔加至玉山主峰，就同一物種不同的海拔分佈做物候觀察，結果顯示隨海拔的升高開花期會延遲半個月至 1 個月，例如臺灣草莓(*Fragaria hayatai*)分部海拔 2,600-3,800 m，於同時間調查時塔塔加(2,600 m)已結紅果，但排雲山莊(3,500 m)只有開花現象。張又敏(2006)研究金毛杜鵑之開花模式，其觀察標本發現中部地區全年有植株開花，花期主要為 7-10 月的夏末秋初，隨著海拔上升，盛花期由 2-5 月轉移至 7-10 月。溫英杰等(2008)研究阿里山山櫻(*Prunus transarisanensis*)遺傳多樣性，觀察 1 份霧社櫻與 14 份阿里山山櫻之開花期，材料採自塔山(海拔 2,200 m)、志良(海拔 2,000 m)、武陵農場(海拔 1,800 m)及思源啞口(海拔 2,100 m)，結果顯示阿里山山櫻開花期會隨著海拔上升而延後。Sandring *et al.* (2007)研究挪威(Norway) Spiterstulen 樹木界線以上(海

拔 1,106 m)，以及瑞典(Sweden) Stubbsand 波希尼亞灣礫石岸(海拔 0 m)之筷子芥屬植物(*Arabidopsis lyrata*)於高山和低地等 2 種不同生育地的花候現象，結果顯示 2000-2002 年間高山較低地族群花期開始時間相差不大，結束時間則較為延遲。

曾彥學等(2011, 2012)於雪山主峰線步道植物物候觀察發現，植物開花時間隨著物種不同而異，且同一物種位於不同海拔梯度花期亦有所不同，多隨海拔下降而有花期提早的現象，如雪山主峰東線步道分布海拔廣的高山白珠樹(*Gaultheria itoana*)，於海拔 2,500 m 以下的櫟林帶上層，花期自 4 月開始；於海拔 2,510-3,600 m 以下的鐵杉雲杉林帶及冷杉林帶，花期自 6 月開始；於海拔 3,600 m 以上的圈谷地區，花期於 7 月開始。另川上氏薊(*Cirsium kawakamii*)、伊澤山龍膽(*Gentiana itzershanensis*)、玉山水苦蕒(*Veronica morrisonicola*)等分布較廣之物種，亦有相同現象。花期最早為臺灣胡麻花(*Helonias umbellata*)，於 3 月花瓣多已凋謝，花期最晚為蔓黃菀(*Senecio scandens*)及鄧氏胡頹子(*Elaeagnus thunbergii*)，於 11 月始開花。科花期則以松科(Pinaceae)、楊柳科(Salicaece)及堇菜科(Violaceae)花期最早，較集中 3-4 月；蓼科(Polygonaceae)、龍膽科(Gentianaceae)及菊科(Compositae)最晚，較集中 8-9 月。遊客於 6-7 月可觀賞開花物種最多，而冷杉林及圈谷高海拔地區特有物種，如臺灣山薺(*Draba sekiyana*)、齒葉筷子芥(*Arabis serrata*)、雙黃花堇菜(*Viola biflora*)於 6 月開花，雪山馬蘭(*Aster takasagomontanus*)、玉山佛甲草(*Sedum morrisonense*)於 7 月開花，玉山山蘿蔔(*Scabiosa lacerifolia*)、黃山蟹甲草(*Parasenecio hwangshanicus*)於 8 月開花。

曾喜育等(2014)於 2013 年針對玉山國家公園塔塔加-玉山主峰沿線進行物候調查發現，開花與結實物候觀察種類計 58 科 247 種，共記錄 227 種植物在調查期間開花；其中，有 11 在冬季末期(2 月)進入盛花期，64 種植物在春季(3-5 月)進入盛花期，117 種在夏季(6-8 月)進入盛花期；29 種在秋季(9-11 月)進入盛花期。隨著氣溫上升，進入盛花期的植物種數亦增加，夏季進入盛花期的物種數達到高峰，而物種結實高峰期約較開花高峰期晚 1 個月。與氣象因子分析結果顯示，開花與結實種數與平均氣溫呈顯著正相關，而與降雨相關不顯著。本研究依 Su (1984)的山地植群海拔區域將 247 種植物進行海拔的劃分，其中 39 種植物橫跨 3 種海拔區域，57 種植物分布 2 種海拔區域，總觀海拔對植物盛花期時間的影響，大多數種類隨海拔增加而有較晚發

生的現象。2013 年玉山與雪山開花物候結果比較發現，玉山地區各植群帶之植物開花物候高峰期約晚 1 個月。同一區域比較發現，2013 年開花種數高峰期較 1986-1988 年調查結果有延遲的現象，結實高峰期則沒有太大差異，春季(3-5 月)早花期種數有提早現象。基於研究結果，建議選擇玉山杜鵑等 8 種植物作為氣候指標物種供後續觀察研究，以提供作了解長期氣候變遷對臺灣高山植物繁殖之影響。

潘振彰(2012)在雪山地區觀察玉山杜鵑開花物候發現，樣株在不同海拔的開花時序上最大相差了 2 個月，對於其基因的交流產生時間的落差。在 2010 年與 2011 年的比較中也發現，花期差異隨海拔升高而有縮小之趨勢，但相對而言，在海拔較低處花期的差異卻趨大，如其對應之授粉昆蟲無法配合，可能會使其族群數量趨向於某一較適應其生長的海拔範圍。因此，若未來全球暖化情況持續，分布較低海拔的玉山杜鵑提早開花的情況會更形明顯，且在光週期不變的情況下，所能產生的光合產物可能會不足以供應開花及生長發育所需，或是因冷激需求不足導致芽綻放的比例下降及不正常開花，亦即如持續暖化，在高海拔者較能適應，而低海拔者則漸漸退縮趨勢。

由 Reaumur (1735)提出的生長度日模式(growth degree-day model)是最早用在預測植物物候的數理模式，又稱熱量-時間模式(thermal time model)(Gordon and Bootsma, 1993)；該模式的通式如式(1)和式(2)。

$$T_i = \begin{cases} 0 & \text{if } x_i \leq T_b \\ x_i - T_b & \text{if } x_i > T_b \end{cases} \quad \text{式 (1)}$$

$$S = \sum_{i=1}^t T_i \quad \text{式 (2)}$$

式中 T_i 為有效熱量； x_i 為第 i 期時的溫度； T_b 為基礎溫度； t 為植物達到某一階段所需時間； S 為讓植物達到某一階段所需熱量。生長度日模式是以累積基礎溫度以上的平均溫度做為預測的獨立變數，計算植物不同發育階段所需熱量；其生態學意義在於：在基礎溫度以上，植物的發育速率與溫度呈線性關係，因此可藉由有效熱量的累積來預測植物達到某一階段的時間(符瑜與潘學標，2011；Gordon and Bootsma, 1993；Chuine *et al.*, 2014)。生長度日模式形式簡單，容易量測計算，大部分現有發育模式均是描述物候對溫度的響應，以熱量累積來預測植物的發育速率；生長度日模式對光周期不

敏感的作物生長模擬效果較好，但沒考慮到高溫對發育的遲滯作用，當溫度變化範圍較大時，不能準確模擬發育期(潘學標，2003，Schwartz, 1999)。此外，多數植物的發育速率與溫度的反應呈現非線性關係 (non-linear)，採用非線性得關係來描述會更符合實際情形，因而不斷提出並發展不同非線性的溫度反應函數，如 β 函數、高斯函數(Gauss function)、羅吉斯函數(Logistic function)以及 S 型函數(sigmoid function)(符瑜與潘學標，2011)。

Yin 等人(1995)首次運用 β 函數建立水稻(*Oryza sativa*)的生長速率模式(圖 1)。Yin 等人認為 β 函數建立的生長模式能適當的表現水稻(*O. sativa*)生長速率與溫度的非線性關係，並能從中找出植物生長的最適溫度。Linkosalo 等人(2006)考量溫帶植物芽體具有休眠的性質，須經過一段冷積作用才會綻放。因此他們運用 S 型函數建立毛樺(*Betula pubescens*)芽體的有效冷積單位、有效溫度單位與溫度之關係(圖 2)，將冷積作用列入模式的建立。

四、研究區概況

(一)計畫研究範圍

塔塔加地區海拔高度在 2,600 m 以上，位於玉山國家公園西北部之入口，為攀登玉山群峰必經之地，也是楠梓仙溪、沙里仙溪、神木溪的上游。玉山是園區最高峰(3,952 m)，亦是東北亞最高峰。本研究區主要範圍為塔塔加登山口起至玉山頂之塔塔加玉山主峰線。調查路線及範圍如圖 1。



圖 1. 塔塔加玉山主峰線高山植物物候調查路線及範圍。

(二)地形、地質與土壤

研究區域地質較為脆弱，主要受到自塔塔加鞍部至東埔連線為塔塔加斷層，斷層以西之東埔山塊的地質特徵為中新世末變質沈積岩區，主要岩性為砂岩、深灰色頁岩或砂頁岩互層，屬於南莊層。塔塔加斷層以東之玉山山塊則為古第 3 紀變質板岩系之新高層，出露之岩性主要有變質砂岩及幾種變質程度或組成分相異的板岩所構成(王鑫，1984；程延年等，1988)。本區成土作用概屬灰壤化，受海拔高度、溫度差異，以及淋洗作用程度不同，可區分為灰壤、棕色灰土化、灰棕壤及紅黃色灰土化等。由於本區地勢陡峭，容易沖蝕，土壤較難發育，土層淺而貧瘠，多岩石露頭，故高山峻嶺地帶，以崩積之石質土，與灰壤、棕色灰化土等 3 者混合存在，為臺灣高山針葉林之土壤代表(梁鉅榮，1961)。

(三)氣候

據陳正祥(1957)對臺灣氣候分類，本研究區屬於寒帶重溼氣候(AC')，溫度低、溼度高，冬季有霧雪。此類型氣候又可分為二型，分別為：(1)AC'₂ra'：涼而多溼，全年不缺水，分佈海拔 2,000 m 以上；(2)AC'₁ra'：冷而多溼，海拔 3,000 m 以上，冬寒，有積雪。依中央氣象局玉山北峰(3,858 m)玉山氣象站(1981-2010)和阿里山氣象站(2,414 m)之氣象資料顯示，玉山氣象站年降雨量約 3,071.3 mm，阿里山氣象站約 3,932.3 mm；地勢對降雨分布影響明顯，雨量隨著高度上升而增加，至海拔 2,400 mm 為最大降雨量區域；之後，隨海拔升高，降雨隨海拔上升而逐漸減少。本區屬夏雨集中型氣候，10 月以後雨量減少，無明顯之乾季(圖 2)。氣溫隨著海上升而呈連續之梯度變化，其年平均氣溫約在 4.0~17.5°C 之間，玉山氣象站最熱月為 7 月(7.6°C)，最冷月為 1 月(-1.1°C)，阿里山氣象站最熱月為 7 月(14.6°C)，最冷月為 1 月(6.2°C)。臺灣中低海拔冬季絕少霜雪，但在高山地帶，霜雪乃屬常見，海拔超過 2,000 m 以上平均霜期可達 180 天，玉山在 11 月即可能降雪，雪期一直延至翌年 4 月。山區之氣候頗為潮濕多霧，故日照率低，尤以夏季各月為然。

(四) 玉山主峰線植群帶

研究區域內的海拔梯度變化甚大，由塔塔加登山口 2,600 m 至玉山山頂 3,952 m。參考 Su (1984)將臺灣中部森林依海拔高度劃分之植群帶及對應氣候帶，玉山主峰線由塔塔加登山口至玉山山頂可劃分成 3 個植群帶，海拔由高至低為：高山植群帶、冷杉林帶及鐵杉雲杉林；主要組成及優勢植群如表 (Su, 1984；呂理昌，1990；鍾年鈞，1994)。

依鍾年鈞(1994)沙里仙溪流域 2,500 m 至玉山山頂主要植群型為：

1. 高山植群帶：玉山薄雪草(*Leontopodium microphyllum*)—尼泊爾籜簫(*Anaphalis nepalensis*) 草本型、玉山圓柏(*Juniperus squamata* var. *morrisonicola*)—玉山小檗(*Berberis morrisonensis*) 灌叢；
2. 冷杉林帶：臺灣冷杉(*Abies kawakamii*) 林型；
3. 鐵杉雲杉林帶：臺灣鐵杉(*Tsuga chinensis* var. *formosana*) 林型、臺灣二葉松(*Pinus taiwanensis*) 林型、臺灣赤楊(*Alnus formosana*)—金毛杜鵑林型、玉山箭竹(*Yushania niitakayamensis*)—紅毛杜鵑灌叢、臺灣雲杉(*Picea morrisonicola*) 林型。

表 1. 玉山主峰線步道之植群帶劃分(Su, 1984)

Vegetation Zone 植群帶	Equivalent Climate 相當氣候帶	Alt. (m) 海拔高度	玉山主峰線 相對位置	Dominant Vegetation 優勢植群	Dominant Taxa 優勢分類群
Alpine Vegetation 高山植群帶	Subarctic 亞寒帶	3,600- 3,952	南峰叉路口- 玉山山頂	玉山圓柏-玉山杜鵑- 玉山小蘗之矮盤灌 叢、玉山薄雪草等草 本植物	玉山圓柏、玉山杜 鵑、玉山小蘗、玉山 薄雪草、尼泊爾籟簫 等
Abies Zone 冷杉林帶	Cold- temperate 冷溫帶	3,100- 3,600	大峭壁-排雲 山莊-南峰叉 路口	臺灣鐵杉-臺灣冷杉 混交林、臺灣冷杉 林、玉山圓柏林	臺灣冷杉、玉山圓柏
Tsuga-Picea Zone 鐵杉雲杉林帶	Cool- temperate 涼溫帶	2,600- 3,100	玉山前峰口- 白木林-大峭 壁 登山口-玉山 前峰口	玉山杜鵑-馬醉木-褐 毛柳等組成之次生 灌叢 玉山箭竹-高山芒草 生地、臺灣二葉松林	臺灣鐵杉、臺灣雲 杉、臺灣二葉松、臺 灣赤楊、玉山杜鵑、 紅毛杜鵑、玉山箭 竹、高山芒等

因研究區域主要位於南向坡，環境較乾燥，且多處遭到火燒等干擾，原始森林面積較少，多為火燒干擾後發育之灌叢-草生地或草生地植物社會；排雲山莊附近有較大面積的臺灣冷杉林，在 3,600 m 以上為玉山圓柏的矮盤灌叢及草生地植物社會。

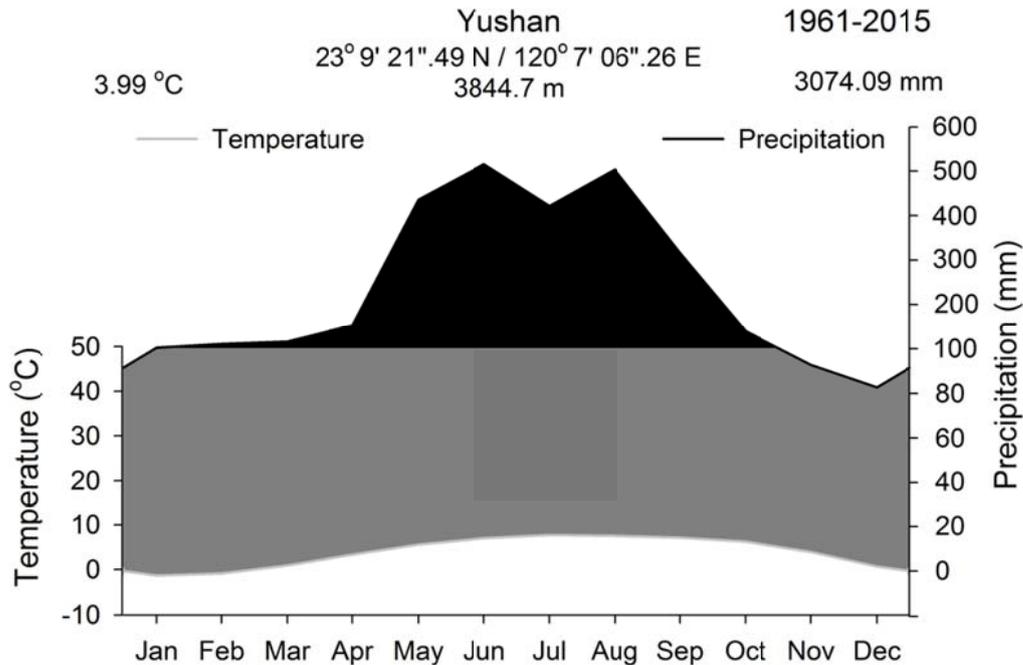


圖 1.

塔塔加玉山主峰線生態氣候圖。資料來源：中央氣象局玉山北峰氣象站 1961-2015 年氣象資料。黑色區塊：重濕期、灰色區塊：相對潮濕期。

五、研究材料與方法

(一)資料蒐集與物候調查

1. 植物物候調查研究資料蒐集
2. 塔塔加-玉山主峰線步道沿線植物物候普查
 - (1)物候觀察頻度：由塔塔加-玉山主峰線進行每月一次週期性的物候調查。
 - (2)物候觀察記錄狀態：展新葉、黃葉、開花、結實等狀態，對特別針對開花和結實狀態進行記錄。
 - (3)訪花昆蟲記錄：植物物候觀察期間，記錄蟲媒花訪花昆蟲。
 - (4)物候觀察植物選定：族群數量較穩定之物種觀察物候，記錄各月分之各物候狀態出現之物種。單一植株花期以花冠開放、花藥成熟至凋謝期間為準，物種花期以族群內開花株數達 30 %以上為準。
3. 植物物候調查方式
 - (1)草本植物
 - a. 系統取樣：自塔塔加登山口起，於步道兩旁每 100 m 設置 5 m 長之樣線，觀察記錄樣線上植物種類之物候狀態。
 - b. 特定物種取樣：針對研究區域特有種或稀有種植物進行標定觀察。
 - (2)木本植物
選取並標定灌木及喬木的植株，以外表健康且成熟的個體為標的進行物候觀察。
 - (3)定位：植物物候觀察樣株位置 GPS 定位，並上傳國家公園生物多樣性資料庫。
 - (4)拍照：物候觀察期間進行各種物候狀態之拍照，並提供作玉山國家公園管理處保育及科普解說教育之用。
4. 縮時攝影物候記錄
針對玉山杜鵑、玉山櫻草等物種進行縮時攝影拍攝，於樣株適當位置架設照像機；玉山杜鵑分布海拔梯度大，因此依不同海拔、生育地環境架設照像機。因高山天候難以預測，相機每天早上與下午各拍攝 1 張照片，最後於利用縮時攝影製作軟體(Virtual Dub)製作縮時影片。

(二)資料分析

1. 比較不同海拔、植物生活型、授粉方式、果實類型等植物的開花物候模式。

2. 進行植物物候與環境因子間相關分析。

本研究採用 SPSS v.16 套裝統計軟體進行每月開花物種數與氣溫、降雨之 Spearman 等級相關分析(Spearman rank correlation, rho)，並以 SigmaPlot 10.0 繪圖軟體進行繪圖。

3. 比較玉山地區與雪山地區相同物種在不同山系的開花物候表現。

4. 分析玉山杜鵑、玉山櫻草等植物的始花期、展葉等物候相與溫度之關係。

因研究區域位處溫帶至亞寒帶環境(Chiu *et al.*, 2010)，植物發育受溫度影響大，因此本研究計算玉山杜鵑等 11 種植物始花期 60 天前及始花期前大於 5°C 之積溫時數與有效積溫。氣溫主要參考玉山北峰氣象站；由於研究區域海拔級距大且棲地歧異，因此在主要生育地架置 Datalog 收集微棲地氣溫與土溫資料，計算積溫時數和有效積溫。

ETA 公式如下(修改自 Gordon and Bootsma 1993)：

$$ETA = \sum_{t_1}^{t_2} (\bar{T}_t - T_b)$$

假設 $\bar{T}_t > T_b$ ，且 $\bar{T}_t < T_b$ 則數值以 0 計算之

ETA：有效積溫

t1：休眠結束開始累積熱能的時間

t2：花芽綻放之時間 (達到始花期之時間)

Tt：每小時之均溫

Tb：基礎溫度(本研究設定為 5°C)

六、結果與討論

(一)2016 年開花結實物候

1. 沿線觀察開花結實物種統計

本研究於 2016 年 3-10 月在塔塔加登山口至玉山主峰沿線步道進行植物的開花結實物候調查。在 8 個月的物候調查中，共記錄 47 科 120 屬 171 種植物，其中雙子葉植物有 39 科 98 屬 138 種，佔所有物種的 80.7%(表 2)。在物候調查植物的科層級種數中以菊科最多(19 種)，薔薇科(Rosaceae)其次(18 種)、其它數量較多的有龍膽科(7 種)、禾本科(Gramineae)(7 種)、杜鵑花科(Ericaceae)(7 種)。

表 2. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查物種數統計

	科	屬	種	種數比例(%)
裸子植物	2	4	6	3.51
雙子葉植物	39	98	138	80.70
單子葉植物	6	18	27	15.79
總計	47	120	171	100

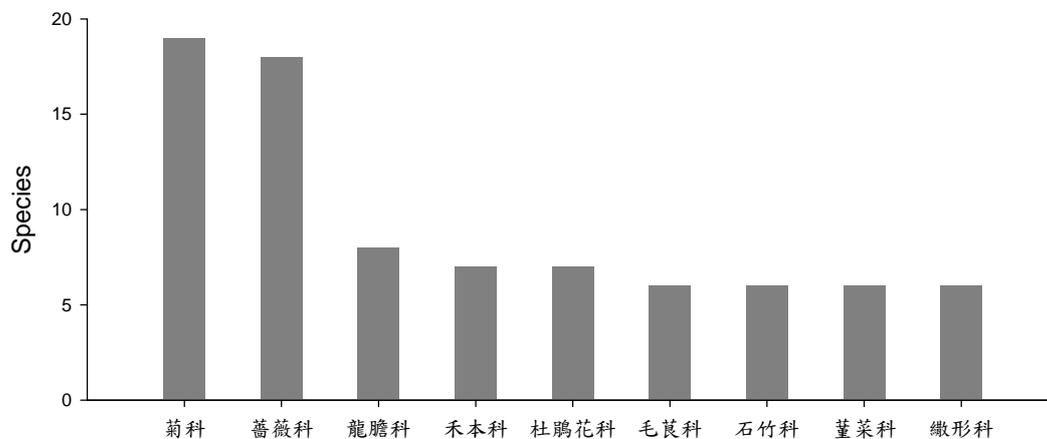


圖 2. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查主要科別

2. 沿線植物開花結實物候

2016 年 8 個月調查結果顯示，171 種記錄之開花結實物候種類清單中，共調查到 155 種植物開花。7 月因為尼伯特颱風侵台，造成塔塔加玉山主峰登山路線坍方，無法前往調查，所以 7 月 3000 m 以上無調查資料。因高山環境嚴苛，溫度是重要的限制因子，因此夏季是最主要的生長季節(邦卡兒·海放南，2007；溫英杰等，2008；吳佳穎等，2013；曾喜育等，2014)。以各月分全線開花結實物種數來看(圖 3)，開花的種數與溫度具有顯著正相關

($\rho = 0.976, p < 0.001$), 有隨著溫度上升的趨勢。在 3 月時, 開花種數僅 8 種, 到 8 月時月均溫達到最高, 開花種數達 80 種。爾後隨溫度下降, 開花種數也逐漸減少。結實種數的數量趨勢與開花種數相似, 但延遲約 1 個月, 高峰期在 8-10 月, 9 月觀察到最大的結實種數(66 種)。

從開花物候譜發現(圖 4), 玉山筷子芥(*Ar. lyrata*)、高山通泉草(*Mazus*

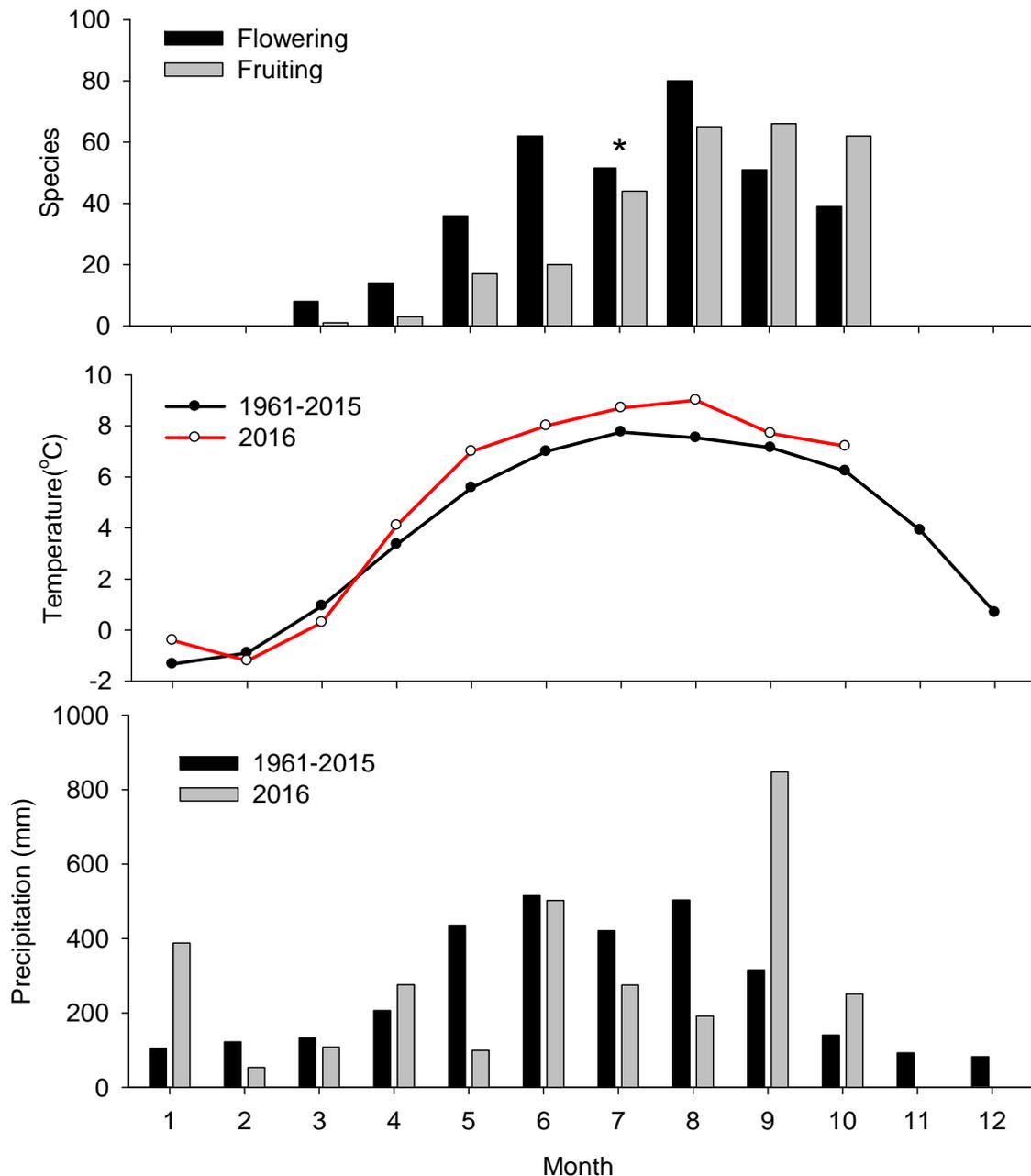


圖 3. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查開花結實物種數、溫度、雨量以及歷年(1961-2015)平均氣候資料比較。* 7 月物種數因登山路徑毀損, 僅止於 5k。

alpinus)、臺灣草莓、金毛杜鵑、紅毛杜鵑、喜岩堇菜(*V. rupicola*)、臺灣馬醉木(*Pieris taiwanensis*)、異葉紅珠(*Hemiphragma heterophyllum*)等8種植物，在3月第1次調查時觀察到開花。上述8種植物除了異葉紅珠在4月未觀察到開花外，其餘7種植物在4月持續開花；此外，加上玉山杜鵑、玉山龍膽(*Gentiana scabrida*)、川上氏小蘗、山櫻花(*Prunus campanulata*)、高氏桑寄生(*Loranthus kaoi*)、紫花地丁(*V. mandshurica*)等7種在4月才開花的物種，4月共有14種植物開花。在5月第一次觀察到開花的物種有臺灣龍膽(*G. atkinsonii* var. *formosana*)、長萼瞿麥(*Dianthus superbis* var. *longicalycinus*)、瓜子金(*Polygala japonica*)等25種開花外，加上3、4月開花持續至5月的11種植物，共計36種植物在5月開花。

6月首次紀錄開花的物種有玉山小米草(*Euphrasia transmorrisonensis*)、玉山佛甲草、玉山金絲桃(*Hypericum nagasawai*)等36種植物，加上3-5月持續開花至6月的15種植物，合計51種植物在6月開花。7月時第一次觀察到開花的物種有樺葉莢蒾(*Viburnum betulifolium*)、玉山沙參(*Adenophora morrisonensis*)、黃花酢漿草(*Oxalis corniculata*)等21種植物。在8月第一次觀察到開花的植物，有臺灣澤蘭(*Eupatorium formosanum*)、虎杖(*Polygonum yunnanense*)、黑龍江柳葉菜(*Epilobium amurense*)等13種植物。到了9月首次觀察到開花的植物有臺灣鵝掌柴(*Schefflera taiwaniana*)、一枝黃花(*Solidago virgaurea* var. *leiocrpa*)、玉山肺形草(*Tripterospermum lanceolatum*)等10種植物。10月首次紀錄開花的物種較少，僅玉山胡頹子()、火炭母草、臺灣馬蘭、禺毛茛()等4種在10月才開始開花，屬於晚花期的物種。

植物開花結實需要耗費大量資源，且必須配合各項條件如溫度、降雨、日照、風、授粉者等等，因此花期長短是植物重要的繁殖策略之一(曾喜育等，2014)。有些植物花期較長，整個族群在一年內都有開花植株，像是玉山筷子芥、高山通泉草等8種植物，花期橫跨了春夏秋3個季節；而臺灣草莓、金毛杜鵑、紅毛杜鵑等11種植物觀察到開花時節為春夏兩季；圓葉豬殃殃(*Galium formosense*)、玉山小米草、玉山金絲桃等36種物種，是在夏秋季開花。單季開花的物種，傾向在最適季節開花；依不同開花時期區分，早期開花型植物有異葉紅珠、川上氏小蘗、山櫻花等20種植物在春季開花；晚期開花型如大葉桑寄生(*Taxillus liquidambaricolus*)、玉山懸鉤子(*Rubus calycinoides*)等59種植物在夏季的時候開花。維管束植物結實主要受開花時間、開花數量、果實形態以及授粉者族群動態等等因素所影響。

物種	月份								
	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
玉山筷子芥									
高山通泉草									
臺灣草莓									
金毛杜鵑									
紅毛杜鵑									
喜岩堇菜									
臺灣馬醉木									
異葉紅珠									
玉山杜鵑									
玉山龍膽									
川上氏小蘗									
李氏桑寄生									
山櫻花									
紫花地丁									
褐毛柳									
臺灣筷子芥									
瓜子金									
傅氏唐松草									
鹿場毛茛									
長行天南星									
玉山舖地蜈蚣									
早熟禾									
阿里山水晶蘭									
羊茅									
臺灣龍膽									
長萼瞿麥									
牧野氏薑									
臺灣二葉松									
阿里山清風藤									
臺灣天南星									
臺灣紅榨槭									
臺灣茶藨子									
臺灣馬桑									
臺灣堇菜									
白花瑞香									
刺柏									
狹葉七葉一枝花									

圖 4. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查開花物候譜

物種	月份									
	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	
細葉剪刀股			■							
黃鵪菜			■							
箭葉堇菜			■							
圓葉豬殃殃				■	■	■	■	■	■	■
玉山小米草				■	■	■	■	■	■	■
玉山金絲桃				■	■	■	■	■	■	■
風輪菜				■	■	■	■	■	■	■
能高刀傷草				■	■	■	■	■	■	■
疏花繁縷				■	■	■	■	■	■	■
狗筋蔓				■	■	■	■	■	■	
阿里山薊				■	■	■	■		■	
大葉桑寄生				■	■	■	■			
玉山懸鉤子				■	■	■	■			
能高紫雲英				■	■	■	■			
臺灣鬼督郵				■	■	■	■			
刺果豬殃殃				■	■	■	■			
高山白珠樹				■	■	■	■			
高山薔薇				■	■	■	■			
細葉蘭花參				■	■	■	■			
間型沿階草				■	■	■	■			
黃斑龍膽				■	■	■	■			
矮生鋪地蜈蚣				■	■	■	■			
玉山佛甲草				■	■	■		■	■	■
臺灣地楊梅				■	■	■				
臺灣野薄荷				■	■	■	■	■	■	■
臺灣山芥菜				■	■	■	■	■	■	
臺灣噴吶草				■	■	■	■	■	■	
掌葉毛茛				■	■	■	■	■	■	
毛刺懸鉤子				■	■	■	■	■	■	
玉山薄雪草				■	■	■	■	■	■	
玉山櫻草				■	■	■	■	■	■	
玉山金梅				■	■	■	■	■	■	
白花三葉草				■	■	■	■	■	■	
齒葉筷子芥				■	■	■	■	■	■	
玉山艾				■	■	■	■	■	■	
大葉溲疏				■	■	■	■	■	■	
玉山假沙梨				■	■	■	■	■	■	
塔塔加繡線菊				■	■	■	■	■	■	

圖 4. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查開花物候譜(續)

物種	月份									
	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	
玉山女貞				■						
玉山針蘭				■						
山芥菜				■						
山間地楊梅				■						
中國地楊梅				■						
玉山飛蓬				■						
玉山薔薇				■						
尖山堇菜				■						
粉紅花鋪地蜈蚣				■						
高山小蘗				■						
樺葉莢蒾				■						
繡球藤				■						
巒大花楸				■						
矮菊					■	■	■	■	■	■
玉山沙參					■	■	■	■	■	■
玉山蓼					■	■	■	■	■	■
白花香青					■	■	■	■	■	■
黃花酢漿草					■	■	■	■	■	■
黃菀					■	■	■	■	■	■
大枝掛繡球					■	■	■	■		
落新婦					■	■	■	■		
玉山彎柱芎					■	■	■	■		
森氏山柳菊					■	■	■	■		
腳根蘭					■	■	■	■		
南燭					■	■	■			
臺灣百合					■	■	■			
車前草					■	■	■			
阿里山忍冬					■	■	■			
高山露珠草					■	■	■			
小白頭翁					■	■				
玉山當歸					■	■				
短距粉蝶蘭					■	■				
臺灣澤蘭							■	■	■	■
虎杖							■	■	■	■
玉山卷耳							■	■	■	■
紫花阿里山薊							■	■	■	■
黑龍江柳葉菜							■	■	■	■
尼泊爾籟簫							■	■	■	

圖 4. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查開花物候譜(續)。

物種	月份									
	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	
阿里山龍膽						■	■			
高山芒						■	■			
山柵牛兒苗						■			■	
玉山水苦蕒						■			■	
亞毛無心菜						■			■	
厚唇粉蝶蘭						■				
巒大當藥						■				
山薰香						■				
臺灣懸鉤子						■				
玉山小蘗						■				
玉山山奶草						■				
白花苜蓿						■				
兔兒菜						■				
奇萊紅蘭						■				
紅鞘薑						■				
高山沙參						■				
基隆短柄草						■				
軟唇粉蝶蘭						■				
厚葉柃木							■	■	■	
玉山肺型草							■	■	■	
玉山黃苑							■	■	■	
一枝黃花							■	■	■	
臺灣鵝掌柴							■	■	■	
高山當藥							■	■	■	
高山油點草							■	■		
玉山柳							■	■		
阿里山天胡荽							■	■		
短葉二柱薑							■	■		
翦股穎							■	■		
玉山胡頹子									■	
火炭母草									■	
臺灣馬蘭									■	
禺毛茛									■	

圖 4. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查開花物候譜(續)。

結實物候結果顯示，結實物種之長果期可概略區分成兩群(圖 5)，一群為果實發育期長，發育到成熟可能要數月的時間，如玉山杜鵑以及臺灣紅榨槭(*Acer morrisonense*)；而裸子植物如刺柏(*J. formosana*)、臺灣鐵杉、臺灣冷杉、臺灣二葉松等，自雌花授粉後到果實成熟，發育時間可能會長達 1-2 年

(梁立明與陳明義，2000；Lill, 1976)，因此全年可以幾乎調查到果實。另一群植物如異葉紅珠、厚葉柃木(*Eurya glaberrima*)、臺灣馬醉木等，生產周期較短，一年可有多次花期與果期，因此幾乎全年有果。

物種	月份								
	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
異葉紅珠	■		■		■	■	■	■	
刺柏		■	■	■	■	■	■	■	
厚葉柃木		■	■	■	■			■	
玉山胡頹子		■							
玉山杜鵑			■	■	■	■	■	■	
臺灣鐵杉			■	■	■	■	■	■	
臺灣紅榨槭			■	■	■	■	■	■	
早熟禾			■	■	■	■	■	■	
臺灣二葉松			■	■	■	■	■	■	
臺灣馬桑			■	■	■	■			
扁核木			■	■	■				
玉山筷子芥			■	■		■	■	■	
虎杖			■	■		■	■	■	
川上氏小蘗			■	■				■	
玉山翦股穎			■	■				■	
異葉木犀			■	■					
褐毛柳			■	■					
繁縷			■	■					
臺灣馬醉木				■	■	■	■	■	
紅鞘薑				■	■	■	■	■	
高氏桑寄生				■	■	■	■	■	
臺灣草莓				■	■	■		■	
玉山針藺				■	■	■	■	■	
玉山圓柏				■	■	■			
抱鱗宿柱薑				■	■	■			
五蕊莓				■	■				
阿里山清風藤				■	■				
阿里山燈心草				■	■				
雪山堇菜				■	■				
中國地楊梅					■	■	■	■	
大葉桑寄生					■	■	■	■	
毛刺懸鉤子					■	■	■	■	
臺灣地楊梅					■	■	■	■	
玉山假沙梨					■	■	■	■	
玉山鋪地蜈蚣					■	■	■	■	

圖 5. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查結實物候譜。

物種	月份								
	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
玉山懸鉤子									
曲芒髮草									
狗筋蔓									
紅毛杜鵑									
能高刀傷草									
高山白珠樹									
高山薔薇									
圓葉豬殃殃									
樺葉莢蒾									
大葉溲疏									
車前草									
金毛杜鵑									
阿里山薊									
能高大山紫雲英									
傅氏唐松草									
矮生鋪地蜈蚣									
畢祿山鼠李									
臺灣繡線菊									
刺果豬殃殃									
毛地黃									
細葉蘭花參									
鹿場毛茛									
臺灣茶藨子									
高山露珠草									
塔塔加繡線菊									
山薰香									
臺灣山芥菜									
臺灣鬼督郵									
玉山小蘗									
玉山金梅									
臺灣冷杉									
長行天南星									
南燭									
黑龍江柳葉菜									
落新婦									
繸大花楸									
臺灣筷子芥									
玉山櫻草									
掌葉毛茛									
天胡荽									

圖 5. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查結實物候譜(續)。

物種	月份								
	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
齒葉筷子芥						■		■	
臺灣噴吶草						■			
牧野氏薑						■			
基隆短柄草						■			
臺灣五葉松							■	■	
臺灣懸鉤子							■	■	
玉山水苦蕒							■	■	
玉山佛甲草							■	■	
玉山沙參							■	■	
玉山金絲桃							■	■	
紫花阿里山薊							■	■	
玉山彎柱苜							■		
白花香青							■		
金劍草							■		
阿里山天胡荽							■		
假繡線菊							■		
疏花繁縷							■		
矮菊							■		
腳根蘭							■		
翦股穎							■		
大枝掛繡球								■	
臺灣杜鵑								■	
臺灣鵝掌柴								■	
臺灣露珠草								■	
尼泊爾籟簾								■	
玉山茴芹								■	
玉山黃菀								■	
阿里山忍冬								■	
馮毛茛								■	
細葉鼠麴草								■	
黃菀								■	
塔塔加龍膽								■	

圖 5. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查結實物候譜(續)。

3. 不同植群帶開花結實物候

本研究將依據 Su(1984)、邱清安(2008)之山地植群帶區分成鐵杉雲杉帶(2,600-3,000 m)、冷杉帶(3,000-3,450 m)以及高山植群帶(3,450-3,952 m)，將調查區域分成 3 個區塊，分別為 0 - 5 km(海拔 26,00 – 3,000m)、5 - 8.5 km(3,000 – 3,450 m)以及 8.5 - 10.9 km (3,450 – 3,952 m)，本次調查記錄 155 種的開花植物中，有 54 種植物的分佈跨越兩個區塊以上，其中毛刺懸鉤子(*Rubus pungens* var. *oldhamii*)、臺灣草莓、臺灣筷子芥(*A. formosana*)等 17 種植物分布跨越 3 個區塊；分布跨越 3 個區域的植物中，除黑龍江柳葉菜及巒大當藥(*Swertia randaiensis*)外，其他植物都有隨海拔分布的差異，而使開花時間有所不同(圖 7)。在分布跨越兩個區塊的物種中，大部分的物種也有隨海拔分布不同，而有開花時間不同的狀況(圖 8)。

本研究在鐵杉雲杉帶記錄到 124 種植物開花，在冷杉林帶調查到 55 種植物開花，在高山植群帶有 47 種植物開花；其中，鐵杉雲杉帶的記錄的開花物種最多，一方面反映在其步道調查距離較長，物種分布可能較多多，另一方面鐵杉雲杉帶在 3 區域中最低，物種分布較多。冷杉林帶與高山植群帶調查的開花物候種數差異不大，可能顯示出冷杉林帶區域多為臺灣冷杉之森林，高山植群帶調查到的植物開花物種為三的區中最少的，且植物開花的數量有沿著海拔上升而變少，此現象反映了隨著海拔上升，溫度及熱量的累積相對較緩慢，而大多需要累積足夠的熱量才能開花的高山植物而言，植物開花的物種數會隨著海拔升高而減少(潘振彰，2011；吳佳穎等，2013；曾彥學等，2013；曾喜育等，2013)。

鐵杉雲杉帶的植物開花大致起始於三月，鐵杉雲杉帶由於臺灣馬醉木及玉山筷子芥的花期始於三月且結束於十月，所以鐵杉雲杉帶幾乎整年都有植物開花，冷杉帶的植物開花大致起始於四月，高山植群帶的植物開花大致起始於五月(圖 6)，反映出玉山主峰沿線的植物，隨著海拔升高而有開花延遲的現象，造成植物隨海拔上升而有開花延遲現象產生，主要與氣溫(熱量)有關(曾彥學等，2013；曾喜育等，2013)。冷杉帶及高山植群帶的開花物候譜因為尼伯特颱風侵台的緣故，造成白木林觀景台之後的步道的坍方，無法前往調查，所以缺乏七月的資料。

以植物的花期來劃分，生長在鐵杉雲杉帶的臺灣馬醉木及玉山筷子芥，花期始於三月，直到 10 月，仍有調查到的開花，花期長達 8 個月以上，幾

乎整年都有開花，高山通泉草(花期長達 7 的月，臺灣草莓、臺灣龍膽及長萼瞿麥，花期長達個 6 月，在冷杉帶中，只有臺灣馬醉木的花期長達 6 個月，高山植群帶則沒有調查到花期長達半年的植物，上述花期長達半年以上的植物，可視為該區長花期樹種。分析 2016 年 3 月至 10 月花期僅有一個月的物種，鐵杉雲杉帶總共有 56 種植物(45%)花期僅有一個月，冷杉帶總共有 34 種植物(62%)，高山植群帶有 23 種植物(49%)花期僅有一個月，此部分沒有較明顯的趨勢，可能與植物分類群特性、海拔(溫度/熱量)、以及環境適應等因素之綜合作用有關。

植物沿海拔分布的情況因不同分類群而異，有些物種的分布只侷限在狹小的區域，有的物種的分布則可以跨越超過海拔 2,000m 以上；而植物在空間或海拔上分布較廣泛的時候，會因為棲地的差異在生理上進行適應性的調整，以適應環境而求得生存繁衍。本研究將 2016 年 3-10 月開花物候調查的 151 種物種，以其分布的植群帶進行劃分，其中以臺灣草莓、玉山杜鵑、玉山筷子芥等 20 種物種，分布 3 個植群帶，臺灣馬醉木、紅毛杜鵑、臺灣龍膽等 33 種植物分布兩個植群帶。

隨海拔升高，最明顯的變化因子為溫度伴隨之下降，一般絕乾熱遞減率，為 $-0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ ，隨各地區濕度不同而有所增減。海拔是一個間接因子，反映溫度等環境因子的變化，顯示隨海拔升高，熱量累積緩慢，而熱量累積的多寡是造成物候時序變化的主因，其可能因為熱量累積較緩慢的原因，而造成花期延後。大多數的研究報告指出，隨海拔升高植物的花開物候有延遲的現象(呂理昌，1990；張又敏，2006；溫英杰等，2008；王年金等，2010；潘振彰，2012；潘振彰等，2013；吳佳穎等，2013；曾喜育等，2014；Blionis *et al.*, 2001；Pellerin *et al.*, 2012)。

呂理昌(1990)觀察玉山國家公園相同物種開花物候發現，隨海拔升高花期會延遲半個月至一個月。2016 年 3-10 月玉山主峰沿線植物於不同植群帶的開花部分的種類有延遲開花的現象，例如：玉山金絲桃、玉山佛甲草、臺灣草莓等植物有延後開花的現象，而少部分的植物有提早開花的現象，例如：紫花阿里山薊(*Cirsium arisanense* f. *purpurescens*)，川上氏小蘗，黑龍江柳葉菜、刺柏等物種開花與植群帶沒有明顯的關係。

塔塔加玉山主峰沿線果實成熟的高峰主要是在 8-10 月。以鐵杉雲杉帶結實物種最多，冷杉帶次之，高山植群帶最少。在鐵杉雲杉帶中，臺灣鐵杉、臺灣二葉松、玉山杜鵑等物種為該區結實期較長的物種，其結實期為 5-6 個月，裸子植物果實成熟需要 1-2 年的時間，且在成熟時期，毬果會一直宿存於樹上，故可以將其視為全年有果的狀態。玉山杜鵑結實期約為 5-6 個月，2016 年屬於豐年，位於全日照下的玉山杜鵑，生產大量的果實，當果實成熟時，果實從頂端縱向開列，其種子會隨風而散布出去，達到繁衍的目的。

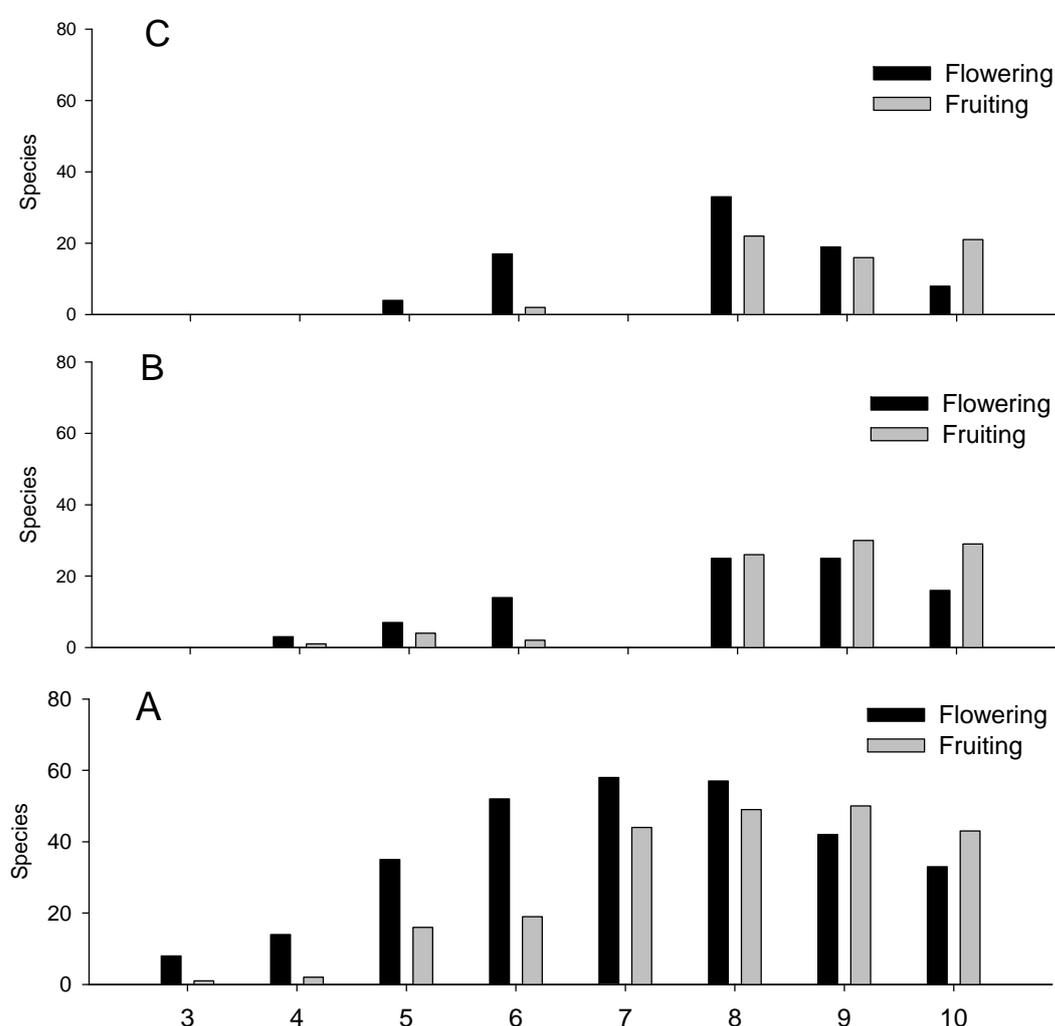


圖 6. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查不同植群帶開花結實物種數比較。A：鐵杉雲杉林帶，B：冷杉林帶，C：高山植群帶。* 7 月物種數因登山路徑毀損，僅止於 5k。

物種	植群帶	月份							
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.
臺灣馬醉木	a	■							
	b		■	■	■	■		■	■
紅毛杜鵑	a	■	■	■	■				
	b				■	■			
川上氏小蘗	a		■	■	■				
	b		■	■					
臺灣龍膽	a			■	■	■	■	■	■
	b							■	■
刺柏	a			■	■				
	b			■	■				
臺灣野薄荷	a				■	■	■	■	■
	b				■	■			
玉山針蘭	a				■	■			
	b				■	■			
風輪菜	a				■	■	■	■	■
	b							■	■
玉山小米草	a				■	■	■	■	■
	b							■	■
疏花繁縷	a				■	■	■	■	■
	b								■
臺灣鬼督郵	a				■	■	■	■	
	b						■	■	
高山白珠樹	a				■	■	■	■	
	b						■	■	
臺灣野薄荷	a				■	■	■	■	■
	b				■	■			
玉山針蘭	a				■	■			
	b				■	■			
玉山蓼	a					■	■	■	■
	b						■	■	■
腳根蘭	a					■	■	■	■
	b						■	■	
臺灣百合	a					■	■	■	
	b						■	■	
臺灣繡線菊	a					■	■	■	
	b						■	■	
虎杖	a						■	■	■
	b						■	■	■
高山芒	a						■	■	■
	b							■	■
尼泊爾籟簫	a							■	■
	b						■	■	
玉山肺型草	a							■	■
	b								■
高山當藥	a							■	■
	b							■	■
厚葉柃木	a								■
	b							■	■

圖 7 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之開花物候譜。
 跨越兩個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

物種	植群帶	月份							
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.
異葉紅珠	a	■							
	c			■	■				
傅氏唐松草	a			■	■	■	■	■	■
	c				■	■			
能高刀傷草	a				■	■	■	■	■
	c							■	■
臺灣地楊梅	a				■	■	■		
	c				■	■			
森氏山柳菊	a					■	■	■	■
	c						■	■	
紅鞘薑	b						■	■	
	c						■	■	
基隆短柄草	b						■	■	
	c						■	■	
掌葉毛茛	b				■		■	■	■
	c				■		■	■	■
玉山黃苑	b							■	■
	c							■	■

圖 7 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之開花物候譜 (續)。跨越兩個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

物種	植群帶	月份							
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.
臺灣草莓	a	■	■	■	■	■	■	■	■
	b			■	■		■	■	
	c			■	■		■	■	
玉山筷子芥	a	■	■	■	■	■	■	■	■
	b				■	■	■	■	■
	c				■	■	■	■	■
喜岩堇菜	a	■	■	■				■	■
	b			■	■				
	c			■	■				
玉山杜鵑	a		■	■	■				
	b		■	■	■	■			
	c		■	■	■				
臺灣筷子芥	a			■	■	■	■	■	■
	c						■	■	■
	b						■	■	
鹿場毛茛	a			■	■	■	■		
	b				■	■			
	c				■	■			■
早熟禾	a			■	■				
	b						■	■	
	c				■	■			
玉山金絲桃	a				■	■	■	■	■
	b						■	■	■
	c						■	■	■

圖 8. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之開花物候譜。跨越 3 個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

物種	植群帶	月份							
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.
玉山佛甲草	a				■	■	■	■	■
	b							■	■
	c							■	■
刺果豬殃殃	a					■			
	b						■		
	c				■				
高山薔薇	a				■	■			
	b						■		
	c						■		
圓葉豬殃殃	a				■	■	■	■	■
	b						■	■	■
	c						■	■	■
毛刺懸鉤子	a				■				
	b						■		
	c				■				
黃苑	a					■	■	■	■
	b							■	■
	c						■	■	■
白花香青	a					■	■	■	■
	b							■	■
	c						■	■	■
玉山鸞柱芎	a					■			
	b						■		
	c							■	■
矮菊	a					■	■	■	■
	b						■	■	■
	c						■	■	■
紫花阿里山薊	a							■	■
	b						■	■	■
	c						■	■	■
黑龍江柳葉菜	a						■	■	■
	b						■	■	■
	c						■	■	■
巒大當藥	a						■		
	b						■		
	c						■		

圖 8. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之開花物候譜 (續)。跨越 3 個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

物種	植群帶	月份								
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
厚葉鈴木	a		■	■	■	■	■			
	b								■	■
刺柏	a			■	■	■	■	■	■	■
	b		■				■	■		
虎杖	a			■			■	■		
	b						■	■	■	■
鐵杉	a			■		■			■	■
	b			■			■	■	■	■
臺灣草莓	a				■	■			■	■
	b						■		■	■
臺灣馬醉木	a				■	■	■		■	■
	b						■	■		
毛刺懸鉤子	a					■				
	b						■	■	■	■
臺灣繡線菊	a					■	■		■	■
	b						■		■	■
玉山假沙梨	a					■	■	■	■	■
	b						■			
玉山懸鉤子	a					■	■	■	■	■
	b							■	■	■
紅毛杜鵑	a					■	■	■	■	■
	b						■	■	■	■
高山白珠樹	a					■	■	■	■	■
	b							■	■	■
高山薔薇	a					■	■	■	■	■
	b							■	■	■
玉山佛甲草	a							■	■	■
	b								■	■
玉山金絲桃	a							■	■	■
	b							■	■	■
假繡線菊	a							■	■	
	b							■	■	
阿里山忍冬	a								■	■
	b								■	■
細葉鼠麴草	a								■	■
	b								■	■
早熟禾	a			■		■		■		
	c						■			
能高刀傷草	a					■	■	■	■	■
	c								■	■
玉山茴芹	a								■	■
	c								■	■
玉山翦股穎	b			■					■	■
	c								■	■
山薰香	b						■		■	■
	c						■	■	■	■

圖 9. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之結實物候譜。
 跨越 2 個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

物種	植群帶	月份									
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	
基隆短柄草	b						■				
	c						■				
臺灣山芥菜	b								■	■	
	c						■	■	■		
玉山彎柱芎	b							■	■		
	c							■	■		
紫花阿里山薊	b							■	■	■	
	c								■	■	
黃菀	b								■	■	
	c								■	■	

圖 9. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之結實物候譜 (續)。跨越 2 個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

物種	植群帶	月份									
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	
異葉紅珠	a	■		■		■		■	■	■	
	b						■	■	■	■	
	c								■	■	
玉山杜鵑	a			■	■	■	■	■			
	b			■			■	■	■	■	
	c						■	■	■	■	
玉山筷子芥	a			■							
	b							■	■		
	c						■	■	■	■	
玉山針藺	a				■	■	■				
	b				■	■		■	■	■	
	c						■	■	■	■	
紅鞘薑	a				■	■	■	■	■	■	
	b						■	■	■		
	c						■				
中國地楊梅	a					■	■				
	b						■	■	■		
	c						■	■	■	■	
臺灣地楊梅	a					■	■	■	■	■	
	b						■	■	■	■	
	c							■	■	■	
曲芒髮草	a					■	■	■	■	■	
	b						■	■	■		
	c							■	■		
刺果豬殃殃	a					■	■		■	■	
	b						■				
	c						■				
臺灣鬼督郵	a						■	■	■	■	
	b						■	■	■	■	
	c						■	■	■	■	

圖 10. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之結實物候譜。跨越 3 個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

物種	植群帶	月份								
		Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
圓葉豬殃殃	a					■	■	■	■	
	b						■		■	
	c							■	■	
臺灣筷子芥	a						■			
	b						■	■		
	c						■			
黑龍江柳葉菜	a						■	■	■	
	b						■	■	■	
	c						■	■	■	
臺灣冷杉	a						■	■	■	
	b						■	■	■	
	c						■	■	■	
掌葉毛茛	a							■		
	b							■		
	c						■	■		
玉山水苦蕒	a								■	
	b							■		
	c								■	

圖 10. 2016 年玉山主峰線沿線植物物候調查同種植物不同區域之結實物候譜 (續)。跨越 3 個區域 a：鐵杉雲杉林帶，b：冷杉林帶，c：高山植群帶。

(二)過往研究比較

呂理昌(1990)於 1987-1989 年在玉山國家公園塔塔加至玉山主峰進行植物物候基礎資料調查，是玉山地區植物物候研究的濫觴；過約 25 年，曾喜育等人(2014)自 2013 年 2-11 月在同區進行開花結實物候觀察。本研究以一年中開花種數最多的月份為 100%，計算其它月份開花物種數的相對值(圖 11)，繪製逐月開花種數百分比與氣候關係，比較 3 個時期的開花物候發現，1987-1989 年的開花種數最多月分是 7 月，6-8 月是開花種數的高峰期，多數物種集中在夏季開花，秋季開花物種相對較少。本研究與 2013 年的開花種數的高峰期較晚，開花物種數最多發生在 8 月，進入秋季時仍有相當多的植物在開花。

除了 1-2 月的溫度略高外，1987-1989 年的月均溫與玉山北峰氣象站 1961-2015 年的月均溫非常相近；1987-1989 年的開花物種數隨氣溫升高而增加，在 7 月最高溫時開花種數達最多，隨著氣溫降低，開花種數亦減少。由於 1987-1989 年與長期的月均溫變化較相近，若以此時期的逐月開花物種數變化為基礎，我們可以發現 2013 年與 2016 年的逐月開花物種數高峰期有延後的現象；此現象反應在月均溫最高時期的月分在 2016 年為 8 月而 2013 年為 9 月。

深入比較玉山地區各時期開花物候與氣象資料比較發現，2013 年與 2016 年各有特殊的氣候事件發生。2013 年 1 月極地大陸冷氣團南下程度明顯比往年氣候平均情形弱，整個月臺灣地區均沒有寒流來襲，因此全臺 1 月平均氣溫呈現正常略偏暖；2013 年 2 月臺灣 25 個局屬測站的平均氣溫皆高於氣候平均值，玉山、阿里山及恆春更是創下設站以來同期氣溫的新高紀錄(國家災害防救科技中心氣象災害防治組，2013a；2013b)。依氣候資料來看，通常在 4-5 月玉山的平均溫度才會達 3 度以上，2013 年冬末春初的高溫可能使植物提前破除休眠開始發育，導致 2-3 月出現較高的開花物種數(曾喜育等，2014)。依玉山的生態氣候，在 8 月過後氣溫會逐步下降，然而在 2013 年 8-10 月的平均溫度仍維持 8 °C 以上，出現溫度偏高的現象。8 月上旬至中旬前期高溫炎熱，臺北市甚至創下百年高溫新記錄；10 月不僅溫度較均溫高，雨量也創下玉山氣象站設站以來同月雨量最低的記錄(國家災害防救科技中心氣象災害防治組，2013c；2013d)。溫度偏高的現象，可能導致 2013 年秋季溫度未達到物種開花的低溫限制，植物生長季延長，仍觀測到許多物

種開花(曾喜育等, 2014)。潘振彰(2012)觀察發現, 雪山藜蘆於 2003 年相同地點的開花時間較 2010 年約延後 20 日, 而 2003 年全球地表溫度較常年高了 0.58°C , 是 1880 年有氣溫紀錄以來的第三高溫 (中央氣象局, 2009), 因此推測氣溫影響其開花的時序。

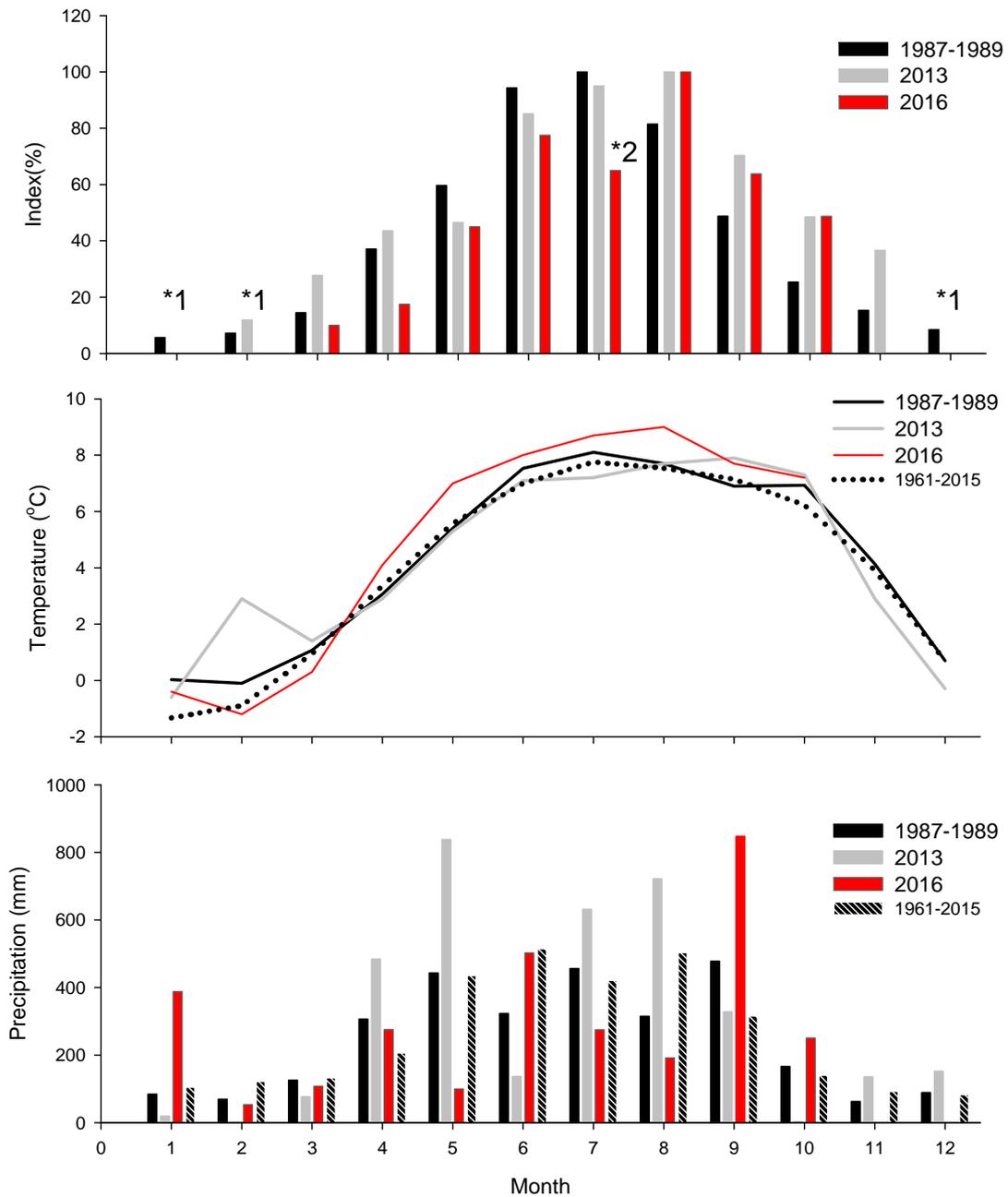


圖 11. 1987-1989 年(呂理昌, 1990)、2013 年(曾喜育等, 2014)以及 2016 年玉山主峰線沿線逐月開花種數與氣候比較。*1. 2013 年 1 月、12 月以及 2016 年 1-2 月因雪季封山, 故無調查資料。*2. 2016 年 7 月因封路, 故缺少海拔 3,000 m 以上的調查資料。

受到 2015 年聖嬰現象的影響，2016 年 1 月全球均溫高達 13.04 °C，比全球長期平均 12 °C 高出了 1.04 °C，打破了 2007 年 1 月的紀錄，是 137 年來溫度最高的 1 月(王嫵蘭，2016)。2016 年 1 月上旬至中旬因聖嬰現象使全臺呈現暖冬，玉山地區的平均溫度也偏高，而 1 月高雨量也導致玉山站創下同月歷史最低日照時數紀錄(中央氣象局，2016a)。2016 年 1 月下旬則因北極圈的冷空氣直接南下到副熱帶地區，使東亞至東南亞地區出現罕見的低溫現象(王嫵蘭，2016)。1 月冬季高海拔區域植物多處於休眠狀態，因此低溫傷害較不明顯；然而在中高海拔區域，1 月上旬冬季高溫可能促進植物打破休眠，使植物提前開花，隨之而來的低溫可能對植物花苞或花造成凍傷，使開花物候受到影響(薛兆祥等，2016)。2016 年 2-3 月玉山地區溫度低於長期的氣候平均值，但 4-10 月的氣溫均高於長期氣象資料，這可能使得 2016 年的春季開花物候延遲，秋季時生長季延長，仍有一定數量的物種開花。2016 年 8 月是自 2015 年 2 月以來，連續第 16 個全球溫度創新高的月份。雖然聖嬰現象已經減緩，但溫度仍然持續偏暖，地球暖化的情況十分明顯(吳聖宇，2016)。

進一步比較 2013 年與 2016 年不同海拔梯度的開花種數(圖 12)，在 2,600-3,000 m，2013 年 3-4 月的開花物種數均高於 2016 年，除了 2013 年 2 月的高溫可能提高開花種數外，2016 年春季的低溫也可能導致開花種數下降，在海拔 3,000-3,450 m 也有類似的現象。在海拔 3,450 m 以上的區域，2013 年與 2016 年的開花物種數相似，顯示在高海拔區域，2016 年 1-3 月的低溫對植物開花可能未造成影響；而 8-10 月的高溫現象，可能導致 2013 年與 2016 年夏秋季的開花物種數接近。高山生態系位於氣候極端惡劣的環境，生長季節短和低溫是高海拔地區限制植物生長是最重要的因素 (Körner 2003, Makrodimos *et al.* 2008)，雖然全球暖化現象導致高海拔區域的生長季延長，然而劇烈的極端氣候也可能危害植物生長。花期提早可能提高凍害或與授粉者生命周期無法配合的現象，而花期延後則會面臨其它更多的競爭及資源短缺的壓力，果實不易成熟 (Kudo 1991, Kameyama and Kudo 2009, Giménez-Benavides *et al.* 2011)。相較 1987-1989 年，2013 年與 2016 年皆有極端氣候現象，對植物物候也確實造成影響，然而是否使得植物族群界限產生變動，仍須持續監測。

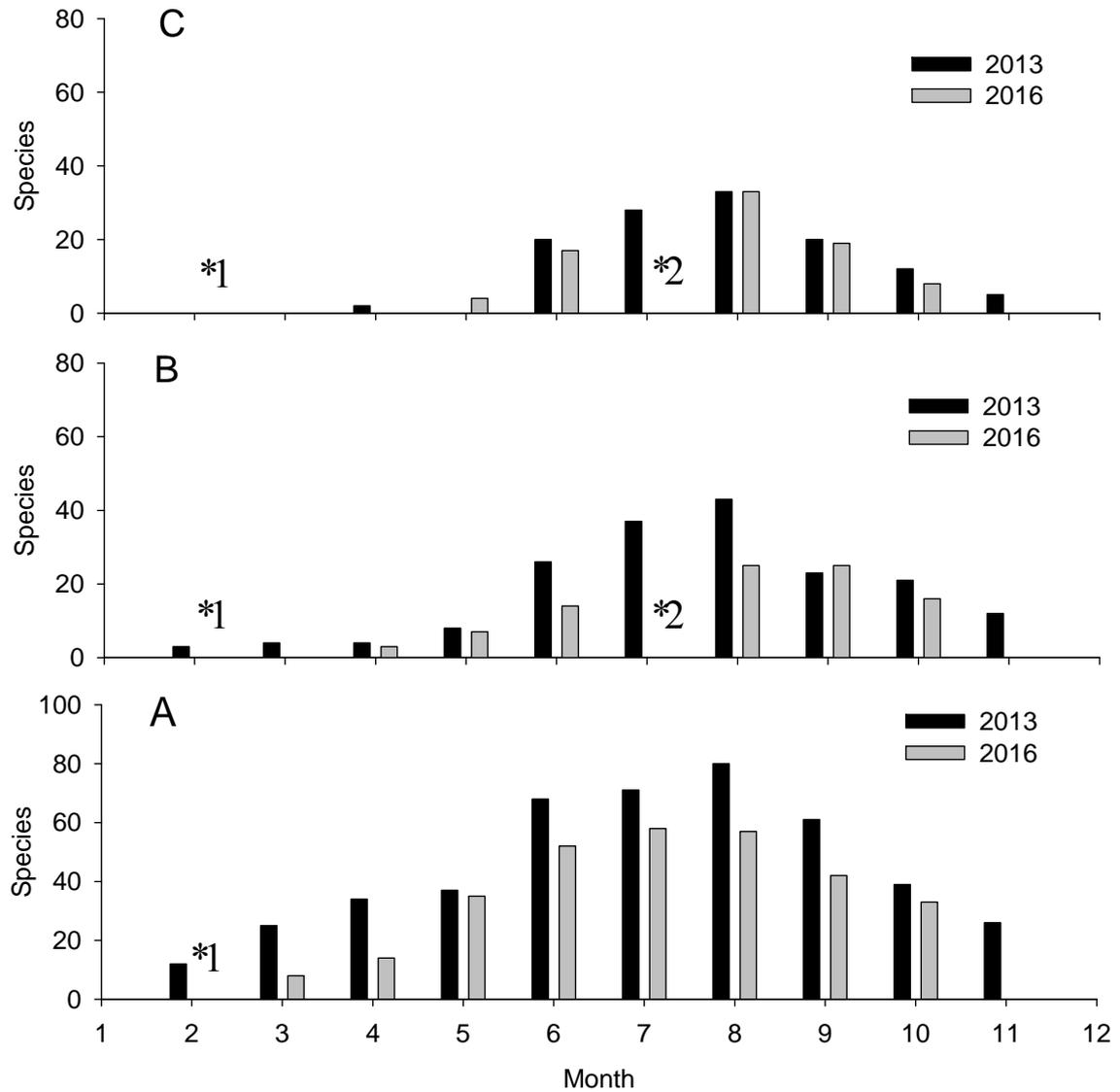


圖 12. 2013 年(曾喜育等, 2014)以及 2016 年玉山主峰沿線不同植群帶逐月開花種數與氣候比較, A: 海拔 2,600-3,000 m; B: 海拔 3,000-3,450 m; C: 海拔 3,450 m 以上。*1 2013 年 1 月、12 月以及 2016 年 1-2 月因雪季封山, 故無調查資料*2 2016 年 7 月因封路, 故缺少海拔 3,000 m 以上的調查資料。

(三) 植物開花物候縮時攝影與開花積溫推估

本次研究針對指標物種架設監測相機進行縮時攝影，用以紀錄且觀察特定物種的物候，所拍攝的目標物種有玉山櫻草、玉山金梅(*Potentilla leuconota*)、塔山櫻(*Prunus obtusata*)、塔塔加繡線菊(*Spiraea tatakaensis*)、紅毛杜鵑、玉山杜鵑 4 株、阿里山薊(*Cirsium arisanense*)及塔塔加薊(*Cirs. tatakaense*)共 11 樣株，相機型號、位置及其地理資訊如表 3。經過照像機影像長期記錄、整理後，得到物種個別的始花期、盛花期以及殘花期(表 4，圖 13-17)。

表 3. 玉山主峰線 2016 年植物開花物候縮時攝影拍攝目標物種及其地理位置

編號	型號*	拍攝物種	X	Y	海拔(m)	備註
1	HC	玉山櫻草	23.466443	120.950195	3,452	排雲山莊旁
2	HC	玉山金梅	23.470083	120.956851	3,884	主峰前 30 m
3	HC	塔山櫻	23.476982	120.898090	2,641	登山口前
4	HC	塔塔加繡線菊	23.473763	120.906659	2,778	1k-1.5k
5	HC	阿里山薊	23.466901	120.949485	3,433	醫療站旁
6	HC	紅毛杜鵑	23.473240	120.907960	2,713	孟祿亭前
7	HC	塔塔加薊	23.466443	120.950195	3452	排雲管理站後
8	HC	玉山杜鵑	23.471445	120.910928	2,822	孟祿亭後
9	HC	玉山杜鵑	23.468455	120.954566	3,680	碎石之字坡(data log)
10	HC	玉山杜鵑	23.482793	120.959745	3,709	主北鞍部(data log)
11	RX	玉山杜鵑	23.482171	120.959469	3,700	主北鞍部

*HC：HC500、RX：XR6

表 4. 塔塔加玉山主峰線 2016 年植物開花物候縮時攝影拍攝目標物種及花期

編號	型號*	拍攝物種	花期			海拔(m)
			始花期	盛花期	殘花	
1	HC	玉山櫻草	05/26	06/16 - 07/07	07/08 - 07/26	3,452
2	HC	玉山金梅	06/27	07/09 - 07/29	07/30 - 08/08	3,884
3	HC	塔山櫻	-	-	-	2,641
4	HC	塔塔加繡線菊	-	-	-	2,778
5	HC	阿里山薊	07/20	09/13 - 10/08	-	3,433
6	HC	紅毛杜鵑	05/08	05/26 - 06/05	06/06 - 06/12	2,713
7	HC	塔塔加薊	09/05	10/01 - 10/09	-	3452
8	HC	玉山杜鵑	04/04	04/11 - 04/17	04/23 - 04/28	2,822
9	HC	玉山杜鵑	05/17	05/27 - 06/04	06/05 - 06/09	3,680
10	HC	玉山杜鵑	05/14	05/19 - 05/30	05/31 - 06/06	3,709
11	RX	玉山杜鵑	05/14	05/23 - 05/29	06/01 - 06/07	3,700

*HC：HC500、RX：XR6，- 表示未有資料

由於玉山櫻草為林下植物，利用中央氣象局局屬氣象站資料較難以真實反應在其開花物候所需熱量；潘振彰(2012)利用 datalog 之溫度資料計算玉山櫻草積溫發現，兩年度不論積溫時數與積溫都非常相近，此可能顯示著玉山櫻草為對溫度變化敏感的植物，始花期所需熱量為一定值。因本年度計畫調查時間於 3 月才開始，未來加設 datalog 後可能對玉山櫻草的開花機制有進一步了解。

Inouye *et al.* (2003)研究發現，報春花科(Primulaceae)植物在溫度小幅度上升時，即能促使其花期提前。Zhang *et al.* (2010)研究珠穆朗瑪峰北坡之高山植物開花與結果物候，報春花科的地錢草(*Androsace umbellata*)幾乎是該區域最早開花的物種之一；而同一科的 *Soldanella alpina* 及 *So. pusilla* 在阿爾卑斯(Alps)山區也是融雪後即開花的物種(Körner, 2003)。同屬報春花科的玉山櫻草，亦是臺灣高山是春天較早開花類群之一(吳佳穎等, 2013, 曾喜育等 2014)，本研究得到的積溫或可用以開花時間預測以及反映氣候變遷。

表 5. 塔塔加玉山主峰線 2016 年植物開花物候縮時攝影物種及積溫推估

編號	物種	海拔(m)	DFP	開花前 60 日		當年度	
				CH	ETA	CH	ETA
1	玉山櫻草	3,452	5/26	560	1573.4	602	1626.5
2	玉山金梅	3,884	6/27	1113	3450.8	1347	3977.1
3	塔山櫻	2,641	-	-	-	-	-
4	塔塔加繡線菊	2,778	-	-	-	-	-
5	阿里山薊	3,433	7/20	1402	4667.2	1896	5938.2
6	紅毛杜鵑	2,713	5/8	1379	8878.4	2701	13595.6
7	塔塔加薊	3,452	9/5	1435	5557.7	3021	10420.8
8	玉山杜鵑	2,822	4/4	1208	4850.7	1886	7379.8
9	玉山杜鵑	3,680	5/17	401	1098.2	443	1151.3
10	玉山杜鵑	3,709	5/14	348	932.6	390	985.7
11	玉山杜鵑	3,700	5/14	348	932.6	390	985.7

*HC：HC500、RX：XR6，- 表示未有資料，DFP：始花期，CH：累積時數，ETA：積溫。

玉山杜鵑在海拔 3,600 m 以上的樣株開花時間相近，且利用玉山北峰氣象站資料作為推估，因此累積時數與積溫相近，開花前 60 日的累積時數為 348-401 小時，積溫為 932.6-1098.2 h•°C；當年度 1 月 1 日起算的累積時數為 390-443 小時，積溫為 985.7-1151.3 h•°C。然而使用阿里山氣象站推估編號 8 的玉山杜鵑，得到開花前 60 日與當年度 1 月 1 日起算的累積時數為 1208

小時與 1886 小時，積溫為 4850.7 h•°C 與 7379.8 h•°C，與較高海拔的推估結果未呈一致性。可能原因為阿里山氣象站的海拔為 2,413.4 m，與樣株 8 的玉山杜鵑分布海拔(2,822 m)有 400 m 的高度差，因此推估的積溫可能較不具代表性。與潘振彰(2012)研究比較發現，在雪山地區約 3,600 m 的玉山杜鵑 2 年度的積溫時數在 480-600 小時，積溫在 3200-4300 h•°C，兩地積溫差 3 倍以上，此需要進行更長時間的比較才能了解。

2016 年玉山地區的紅毛杜鵑樣株與潘振彰(2012)雪山地區(樣株海拔 3,150 m)於 2010 年(始花期 5/2)與 2011 年(始花期 5/15)積溫時數與積溫比較發現，兩者差異非常大；然而，紅毛杜鵑在雪山地區兩年度的積溫非常接近。此可能因氣象站資料引用計算使然，玉山地區的紅毛杜鵑引用較低海拔的阿里山氣象站(2,420 m)資料，其計算的積溫時數與積溫較雪山高出約 2 倍，而未能真實的反應紅毛杜鵑生育地環境的氣溫。未來將引用 datalog 記錄氣象環境資料，提供較精準紅毛杜鵑開花的比較。

A1



B1



A2



B2



圖 13. 長期監測樣株。A:塔塔加薊(樣株 7)，B：阿里山薊(樣株 5)。

A1



B1



A2



B2



A3



B3



圖 14. 長期監測樣株 A：紅毛杜鵑(樣株 6)，A1：第一朵花開，A2：盛花，A3：花謝，B：玉山杜鵑(樣株 8)，B1：第一朵花開 B2：盛花，B3：花謝。

A1



B1



A2



B2



A3



B3



圖 15. 長期監測樣株。A：玉山櫻草(樣株 1)，A1：第一朵花開，A2：盛花，A3：花謝，B：玉山金梅(樣株 2)，B1：第一朵花開 B2：盛花，B3：花謝。

A1



B1



A2



B2



A3



B3



圖 16. 長期監測樣株玉山杜鵑。A：玉山杜鵑(樣株 9)，A1：第一朵花開，A2：盛花，A3：花謝，B：玉山杜鵑(樣株 10)，B1：第一朵花開 B2：盛花，B3：花謝。

A1



A2



A3



圖 17. 長期監測樣株。A：玉山杜鵑(樣株 11)，A1：第一朵花開，A2：盛花，A3：花謝。

七、引用文獻

- 王年金、何玉友、秦國峰、儲德裕、胡健生 (2010) 馬尾松雄球花成熟期及受氣溫影響的觀測。林業科學研究 23 (6): 905-909。
- 王嫻蘭 (2016) 【全球氣候】2016 年 2 月全球極端天氣事件回顧與分析。2016 年 11 月 11 日。取自：
<http://www.climatechange.tw/single-post/2016/04/06/%E3%80%90%E5%85%A8%E7%90%83%E6%B0%A3%E5%80%99%E3%80%912016%E5%B9%B42%E6%9C%88%E5%85%A8%E7%90%83%E6%A5%B5%E7%AB%AF%E5%A4%A9%E6%B0%A3%E4%BA%8B%E4%BB%B6%E5%9B%9E%E9%A1%A7%E8%88%87%E5%88%86%E6%9E%90>
- 交通部中央氣象局(2016)氣象監測報告。
- 呂理昌 (1990) 玉山國家公園東埔玉山區開花物候週調查報告(一)。內政部營建署玉山國家公園管理處委託報告。
- 呂理昌 (1990) 玉山國家公園東埔玉山區開花物候週調查報告(二)。內政部營建署玉山國家公園管理處委託報告。
- 呂理昌 (1990) 玉山國家公園東埔玉山區開花物候週調查報告(三)。內政部營建署玉山國家公園管理處委託報告。
- 邦卡兒·海放南 (2007) 塔塔加地區高山植物的物候期。林業研究專訊 14(5):16-22。
- 災害天氣與氣候彙整月報 (2013) 國家災害防救科技中心氣象災害防治組。
- 吳佳穎、曾喜育、邱清安、王秋美、劉思謙、曾彥學 (2013) 雪山雪東線步道種子植物開花物候之調查。林業研究季刊 35(4): 223-240。
- 吳聖宇 (2016) 【全球氣候】2016 年 3 月全球極端天氣事件回顧與分析。2016 年 11 月 11 日。取自：
<http://www.climatechange.tw/single-post/2016/05/10/%E3%80%90%E5%85%A8%E7%90%83%E6%B0%A3%E5%80%99%E3%80%912016%E5%B9%B43%E6%9C%88%E5%85%A8%E7%90%83%E6%A5%B5%E7%AB%AF%E5%A4%A9%E6%B0%A3%E4%BA%8B%E4%BB%B6%E5%9B%9E%E9%A1%A7%E8%88%87%E5%88%86%E6%9E%90>
- 符瑜，潘學標 (2011) 草本植物物候及其物候類比模型的研究進展。中國農業氣象 32(3): 319-325
- 陳正祥 (1957) 氣候之分類與分區。國立臺灣大學農學院
- 陸佩玲、于強、賀慶棠 (2006) 植物物候對氣候變化的回應。生態學報 26(3):923-929。
- 張又敏 (2006) 金毛杜鵑開花模式之研究。靜宜大學生態學系碩士論文。
- 梁鉅榮(1961) 臺灣山地之土壤。臺灣銀行季刊 12(4):78-95.
- 梁立明、陳明義 (2000) 關刀海森林生態系台灣二葉松與台灣五葉松之物候現象。林業研究季刊 22(3):69-80。
- 曾彥學、曾喜育、吳佳穎、王秋美、劉思謙 (2011) 第四章 雪山地區植物物候之研究。雪山地區高山生態系長期生態調查研究(曾彥學、曾喜育彙整)。內政部營建署雪霸國家公園管理處委託研究報告。
- 曾彥學、歐辰雄 (2012) 雪山地區高山生態系長期生態調查研究-雪山地區植物物候之研究。雪霸國家公園管理處
- 葉文彬、李蕙宜 (2012) 昆蟲相調查暨指標物種建立與監測。內政部營建署雪霸國家公園管理處委託研究報告。32 頁。

- 曾彥學、曾喜育 (2013) 氣候變遷對雪山高山生態系之衝擊研究-雪山植物開花物候與植群動態之研究。雪霸國家公園管理處。
- 曾喜育、曾彥學 (2013) 玉山國家公園高山生態系植物候週期調查。內政部營建署玉山國家公園管理處委託報告。
- 曾喜育、郭礎嘉、陳玟璇、湯冠臻、曾彥學 (2014) 玉山國家公園塔塔加-玉山主峰線步道開花與結實物候調查。國家公園學報 24 (1): 58-75。
- 曾喜育、郭礎嘉、陳玟璇、湯冠臻、曾彥學 (2014) 玉山國家公園塔塔加-玉山主峰線步道開花與結實物候調查。國家公園學報 24 (1): 58-75。
- 溫英杰、張靜誼、高建元 (2008) 阿里山櫻遺傳多樣性之研究。臺灣農業研究 57 (4): 233-242。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑 (1983) 森林植物生態學。臺灣商務印書館。
- 潘學標 (2003) 作物模型原理。氣象出版社。
- 潘振彰 (2011) 雪山高山生態系高山植物物候調查。雪霸國家公園管理處自行研究報告
- 潘振彰 (2012) 溫度對雪山地區玉山杜鵑開花物候之影響。國立中興大學森林學系碩士論文。
- 潘振彰、曾彥學、邱清安、曾喜育 (2013) 雪山地區玉山杜鵑物候之研究。林業研究季刊 35(2): 71-86。
- 鍾年鈞 (1994) 台灣中部沙里仙區植群生態與保育特性之研究 台灣大學森林學研究所博士論文
- Blionis, G.J., J.M. Halley, and D. Vokou. (2001) Flowering phenology of *Campanula* on Mt. Olympos, Greece. *Ecography* 24: 696-706.
- Blionis, G.J. and D. Vokou (2001) Pollination ecology of *Campanula* species on Mt. Olympus, Greece. *Ecography* 24: 287-297.
- Carpenter, F.L. (1976) Plant-pollinator interactions in Hawaii: pollination energetics of *Metrosideros collina* (Myrtaceae). *Ecology* 57: 1125-1144.
- Chiu, C.A., Y.H. Tseng, C.C. Wang, M.C. Liao and H.Y. Tzeng. (2010) Deliberation of Taiwanese alpine tundra vegetation and its possible position based on an ecoclimatic viewpoint. *Quarterly Journal of Forest Research* 32(3):89-102.
- Chuine, I., M. Bonhomme, J. M. Legave, I. Garcia de Cortazar-Atauri, G. Charrie, Lacoïnte A., et al. (2014). "Can phenological models predict tree phenology accurately under climate change conditions?" EGU General Assembly Conference Abstracts 16: 12973.
- Ernakovich, J. G., K. A. Hopping, A. B. Berdanier, R. T. Simpson, E. J. Kachergis, H. Steltzer and M.D. Wallenstein (2014). Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Global Change Biology* 20(10), 3256–3269.
- Gordon, R and A. Bootsma (1993) Analyses of growing degree-days for agriculture in Atlantic Canada. *Climate Research* 3:169-76.
- Guisan, A, J.L. Holten, R. Spichiger, and L. Tessier. (1995) Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountain (20contributions). *Conservatoire Jardin Botaniques (Geneve)*. 8:1-184.
- Golluscio, B. A., M. Oesterheld and M. R. Aguiar (2005) Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species. *Ecology*. 28:273-282.
- Gime'nez-Benavides, L., R. Garcí'a-Camacho, J. Mari'a Iriondo and A. Escudero (2011) Selection on flowering time in Mediterranean high-mountain plants under

- global warming. *Ecology and Evolution* 25:777-94.
- Inouye, D.W., F. Saavedra, W. Lee-Yang. (2003) Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae). *American Journal of Botany* 90:905-10
- Jackson, M. T. (1996) Effects of microclimate on spring flowering phenology. *Ecology* 47: 407-415.
- Jonas, C. S. and M. A. Geber (1999) Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany* 86: 333-343.
- Kameyawa, Y. and G. Kudo (2009) Flowering phenology influences seed production and outcrossing rate in population of an alpine snowed shrub, *Phyllodoce aleutica*: effect of pollinator and self-incompatibility. *Annals of Botany* 103(9):1358-1394
- Kochmer, J. P. and S. N. Handel (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56(4): 303-325.
- Kudo G. (1991) Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 23:436-43.
- Kalisz, S. and G. M. Wardle (1994) Life history variation in *Campanula Americana* (Campanulaceae): population differentiation. *American Journal of Botany* 81:521-527.
- Körner, C. (1995) Towards a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. *Plant, Cell and Environment* 18:1101-1110.
- Körner, C. (2003) Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystem. 2nd ed. Springer incorporation. 223-335
- Kudo, G. and A. S. Hirao (2006) Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Population Ecology* 48: 49-58.
- Lill, B. S. (1976) Ovules and seed development in *Pinus radiata*: postmeiotic development, fertilization, and embryogeny. *Canadian Journal of Botany* 54: 2141-2154.
- Linkosalo, T., Häkkinen, R., Hänninen, H., 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology*. 26: 1165–1172.
- Liu, X., and B. Chen (2000) Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades, *International Journal of Climatology* 20(14), 1729 – 1742
- Myneni, R.B., C.D. Keeling, C.J. Tucker, G. Asrar and R.R.Nemani (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981-1991. *Nature* 386:698-702.
- Michael, F. (1998) The phenology of growth and reproduction in plants. *Biological Sciences* 1: 78-91.
- Makrodimos, N., G.J. Blionis, N. Krigas and D. Vokou (2008) Flower morphology, phenology and visitor patterns in an alpine community on Mt Olympos, Greece. *Flora* 203(6):449-68
- Nautiyal, M.C., B.P. Nautiyal and V. Prakash (2001). Phenology and Growth Form Distribution in an Alpine Pasture at Tungnath, Garhwal Himalaya. *Mountain Research and Development* 21(1): 168-174
- Pickering, C. M. (1995) Variation in flowering parameters within and among five species of Australian alpine *Ranunculus*. *Australian Journal of Botany* 43:103-112.
- Parmesan, C. and G. Yohe (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
- Ram, J., S.P. Singh and J.S. Singh (1988). Community level phenology of grassland above

- treeline in Central Himalaya. *Arctic and Alpine Research*, 20: 325-332.
- Réaumur, R.A. (1735) Observations du thermomètre faites pendant l'année MDCCXXXV comparées à celles qui ont été faites sous la ligne à l'Isle-de-France, à Alger et en quelques-unes de nos Isles de l'Amérique. *Memoires de l'Academie Royal des Sciences*. 545-576.
- Rötzer, T., M. Wittenzeller, H. Haeckel and J. Nekovar (2000) Phenology in Central Europe-differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology* 44:60-66.
- Root, T.L., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig, and J.A. Pounds (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.
- Su, H. J. (1984) Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II). Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* 17(4): 57-73.
- Swartz, H. J. and L. E. Powell (1981) The effect of long chilling requirement on time of bud break in apple. *Acta Horticulturae* 120: 173-178.
- Sandring S., M.-A. Riihimäki, O. Savolainen and J. Agren (2007) Selection on flowering time and floral display in an alpine and a lowland population of *Arabidopsis lyrata*. *Journal of evolutionary biology* 20 (2): 558-567.
- Sala O.E., F.S. Chapin III, J.J. Armesto, R. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L.F. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N.L. Poff, M.T. Sykes, B.H. Walker, M. Walker and D.H. Wall (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-4.
- Tébar, F. J., L. Gil and L. Llorens (2004) Flowering and fruiting phenology of a xerophytic shrub community from the mountain of Mallorca (Balearic islands, Spain). *Plant Ecology* 174: 293-303.
- Tzeng, H.Y., C.C. Kuo, W.H. Chen, K.C. Tang and Y.H. Tseng. (2014) Flowering and fruiting phenology along Yushan Peaks Trail from Tatachia to Yushan Main Peak in Yushan National Park. *Joshua Tree National Park* 24(1):58-75.
- Waser, N. M. (1983) Competition for pollination and floral character differences among sympatric plant species: a review of evidence. *Van Nostrand Reinhold*. 277-293.
- Wu, C.Y., H.Y. Tzeng, C.A. Chiu, C.M. Wang, S.Q. Liu and Y.H. Tseng (2013) Flowering phenology of East Xue Trail of Xue Mountain. *Q J For Res* 35(4):223-40. [In Chinese with English abstract]
- Yin X., M.J. Kropff, G. McLaren and R.M. Visperas (1995) A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* 77: 1-16
- Zang X., M.A. Friedl, C.B. Schaaf (2009) Sensitivity of vegetation phenology detection to the temporal resolution of satellite data. *International Journal of Remote Sensing* 30(8):2061-2074
- Zang, L., R. Turkington and Y. Tang (2010) Flowering and fruiting phenology of 24 plant species on the north slope of Mt. Qomolangma (Mt. Everest). *Journal of Mountain Science* 7: 45-54

附錄一、塔塔加玉山主峰線 2016 年 3-10 月開花物候植物調查種類清單

裸子植物

1. PINACEAE 松科

1. *Abies kawakamii* (Hayata) Ito 臺灣冷杉
2. *Pinus taiwanensis* Hayata 臺灣二葉松
3. *Pinus morrisonicola* Hayata 臺灣五葉松
4. *Tsuga chinensis* (Franchet) Pritz. ex Diels var. *formosana* (Hayata) Li & Keng 臺灣鐵杉

2. CUPRESSACEAE 柏科

5. *Juniperus squamata* Lamb. var. *morrisonicola* (Hayata) Li & Keng 玉山圓柏
6. *Juniperus formosana* Hayata 刺柏

雙子葉植物

3. SALICACEAE 楊柳科

7. *Salix taiwanalpina* Kimura var. *morrisonicola* (Kimura) Yang & Huang 玉山柳
8. *Salix fulvopubescens* Hayata 褐毛柳

4. LORANTHACEAE 桑寄生科

9. *Loranthus kaoi* (Chao) Kiu 高氏桑寄生
10. *Taxillus liquidambaricolus* (Hayata) Hosokawa 大葉桑寄生

5. POLYGONACEAE 蓼科

11. *Polygonum chinense* L. 火炭母草
12. *Polygonum runcinatum* Buch.-Ham. ex D. Don 玉山蓼
13. *Polygonum yunnanense* Leveille 虎杖

6. CARYOPHYLLACEAE 石竹科

14. *Arenaria subpilosa* (Hayata) Ohwi 亞毛無心菜
15. *Cerastium trigynum* Vill. var. *morrisonense* (Hayata) Hayata 玉山卷耳
16. *Cucubalus baccifer* L. 狗筋蔓
17. *Dianthus superbus* L. var. *longicalycinus* (Maxim.) Will. 長萼瞿麥
18. *Stellaria saxatilis* Buch.-Ham. 疏花繁縷
19. *Stellaria media* (L.) Vill. 繁縷

7. RANUNCULACEAE 毛茛科

20. *Clematis montana* Buch.-Ham. ex DC. 繡球藤
21. *Ranunculus cantoniensis* DC. 禺毛茛
22. *Ranunculus taisanensis* Hayata 鹿場毛茛
23. *Ranunculus cheirophyllus* Hayata 掌葉毛茛
24. *Thalictrum urbaini* Hayata 傅氏唐松草
25. *Eriocapitella vitifolia* (Buch.-Ham.) Nakai 小白頭翁

8. BERBERIDACEAE 小蘗科

26. *Berberis kawakamii* Hayata 川上氏小蘗
27. *Berberis morrisonensis* Hayata 玉山小蘗
28. *Berberis brevisepala* Hayata 高山小蘗

9. THEACEAE 茶科

29. *Eurya glaberrima* Hayata 厚葉柃木

10. CLUSIACEAE=GUTTIFERAE 金絲桃科

30. *Hypericum nagasawai* Hayata 玉山金絲桃

11. BRASSICACEAE=CRUCIFERAE 十字花科

31. *Arabis formosana* (Masam. ex S. F. Huang) Liu & Ying 臺灣筷子芥
32. *Arabis lyrata* L. subsp. *kamtschatica* (Fisch. ex DC.) Hulten 玉山筷子芥

33. *Arabis serrata* Franch. & Sav. 齒葉筷子芥
34. *Barbarea orthoceras* Ledeb. 山芥菜
35. *Barbarea taiwaniana* Ohwi 臺灣山芥菜
- 12. CRASSULACEAE 景天科**
36. *Sedum morrisonense* Hayata 玉山佛甲草
- 13. SAXIFRAGACEAE 虎耳草科**
37. *Astilbe longicarpa* (Hayata) Hayata 落新婦
38. *Deutzia pulchra* Vidal 大葉溲疏
39. *Hydrangea integrifolia* Hayata ex Matsum. & Hayata 大枝掛繡球
40. *Mitella formosana* (Hayata) Masam. 臺灣噴吶草
41. *Ribes formosanum* Hayata 臺灣茶藨子
- 14. ROSACEAE 薔薇科**
42. *Cotoneaster morrisonensis* Hayata 玉山鋪地蜈蚣
43. *Cotoneaster rosiflorus* 粉紅花鋪地蜈蚣
44. *Cotoneaster dammeri* Schneid 矮生鋪地蜈蚣
45. *Fragaria hayatai* Makino 臺灣草莓
46. *Photinia nitakayamensis* Hayata 玉山假沙梨
47. *Potentilla leuconota* D. Don 玉山金梅
48. *Prinsepia scandens* Hayata 扁核木
49. *Prunus campanulata* Maxim. 山櫻花
50. *Rosa sericea* Lindl. var. *morrisonensis* (Hayata) Masam. 玉山薔薇
51. *Rosa transmorrisonensis* Hayata 高山薔薇
52. *Rubus pungens* Camb. var. *oldhamii* (Miq.) Maxim. 毛刺懸鉤子
53. *Rubus formosensis* Ktze. 臺灣懸鉤子
54. *Rubus calycinoides* Hayata 玉山懸鉤子
55. *Sibbaldia procumbens* L. 五蕊莓
56. *Sorbus randaiensis* (Hayata) Koidz. 巒大花楸
57. *Spiraea formosana* Hayata 臺灣繡線菊
58. *Spiraea hayatana* Li 假繡線菊
59. *Spiraea tatakaensis* I.S.Chen 塔塔加繡線菊
- 15. FABACEAE=LEGUMINOSAE 豆科**
60. *Astragalus nokoensis* Sasaki 能高大山紫雲英
61. *Trifolium repens* L. 荇草
- 16. OXALIDACEAE 酢醬草科**
62. *Oxalis corniculata* L. 黃花酢漿草
- 17. GERANIACEAE 牻牛兒苗科**
63. *Geranium suzukii* Masam. 山牻牛兒苗
- 18. POLYGALACEAE 遠志科**
64. *Polygala japonica* Houtt. 瓜子金
- 19. CORIARIACEAE 馬桑科**
65. *Coriaria japonica* A. Gray subsp. *intermedia* (Matsum.) Huang & Huang 臺灣馬桑
- 20. ACERACEAE 槭樹科**
66. *Acer morrisonense* Hayata 臺灣紅榨槭
- 21. SABIACEAE 清風藤科**
67. *Sabia transarisanensis* Hayata 阿里山清風藤
- 22. RHAMNACEAE 鼠李科**
68. *Rhamnus pilushanensis* Liu & Wang 畢祿山鼠李
- 23. THYMELAEACEAE 瑞香科**
69. *Daphne kiusiana* Miq. var. *atrocaulis* (Rehder) Maekawa 白花瑞香
- 24. ELAEAGNACEAE 胡頹子科**

70. *Elaeagnus morrisonensis* Hayata 玉山胡頹子
- 25. VIOLACEAE 堇菜科**
71. *Viola formosana* Hayata 臺灣堇菜
 72. *Viola senzanensis* Hayata 尖山堇菜
 73. *Viola adenothrix* Hayata var. *tsugitakaensis* (Masam.) Wang & Huang 雪山堇菜
 74. *Viola rupicola* Elmer 喜岩堇菜
 75. *Viola mandshurica* W. Becker 紫花地丁
 76. *Viola betonicifolia* J. E. Smith 箭葉堇菜
- 26. ONAGRACEAE 柳葉菜科**
77. *Circaea erubescens* Franch. & Sav. 臺灣露珠草
 78. *Circaea alpina* L. subsp. *imaicola* (Asch. & Mag.) Kitam. 高山露珠草
 79. *Epilobium amurense* Hausskn. 黑龍江柳葉菜
- 27. ARALIACEAE 五加科**
80. *Schefflera taiwaniana* (Nakai) Kanehira 臺灣鵝掌柴
- 28. APIACEAE=UMBELLIFERAE 繖形科**
81. *Angelica morrisonicola* Hayata 玉山當歸
 82. *Conioselinum morrisonense* Hayata 玉山彎柱芎
 83. *Hydrocotyle sibthorpioides* Lam. 天胡荽
 84. *Hydrocotyle setulosa* Hayata 阿里山天胡荽
 85. *Oreomyrrhis involucrata* Hayata 山薰香
 86. *Pimpinella niitakayamensis* Hayata 玉山茴芹
- 29. PYROLACEAE 鹿蹄草科**
87. *Cheilotheca humilis* (D. Don) H. Keng 水晶蘭
 88. *Cheilotheca humilis* (Don) Keng var. *glaberrima* (Hara) Keng & Hsieh 阿里山水晶蘭
- 30. ERICACEAE 杜鵑花科**
89. *Gaultheria itoana* Hayata 高山白珠樹
 90. *Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude 南燭
 91. *Pieris taiwanensis* Hayata 臺灣馬醉木
 92. *Rhododendron formosanum* Hemsl. 臺灣杜鵑
 93. *Rhododendron pseudochrysanthum* Hayata 玉山杜鵑
 94. *Rhododendron oldhamii* Maxim. 金毛杜鵑
 95. *Rhododendron rubropilosum* Hayata 紅毛杜鵑
- 31. PRIMULACEAE 報春花科**
96. *Primula miyabeana* Ito & Kawakami 玉山櫻草
- 32. OLEACEAE 木犀科**
97. *Ligustrum morrisonense* Kanehira & Sasaki 玉山女貞
 98. *Osmanthus heterophyllus* (G. Don) P. S. Green 異葉木犀
- 33. GENTIANACEAE 龍膽科**
99. *Gentiana atkinsonii* Burk. var. *formosana* (Hayata) Yamamoto 臺灣龍膽
 100. *Gentiana scabrida* Hayata 玉山龍膽
 101. *Gentiana arisanensis* Hayata 阿里山龍膽
 102. *Gentiana flavomaculata* Hayata 黃斑龍膽
 103. *Gentiana tatakensis* Masam. 塔塔加龍膽
 104. *Swertia tozanensis* Hayata 高山當藥
 105. *Swertia randaiensis* Hayata 巒大當藥
 106. *Tripterospermum lanceolatum* (Hayata) Hara ex Satake 玉山肺形草
- 34. RUBIACEAE 茜草科**
107. *Galium echinocarpum* Hayata 刺果豬殃殃
 108. *Galium formosense* Ohwi 圓葉豬殃殃

109. *Rubia lanceolata* Hayata 金劍草
- 35. LABIATAE=LAMIACEAE 唇形科**
110. *Clinopodium umbrosum* (Bieb.) C. Koch 風輪菜
111. *Origanum vulgare* L. var. *formosanum* Hayata 臺灣野薄荷
- 36. SCROPHULARIACEAE 玄參科**
112. *Digitalis purpurea* L. 毛地黃
113. *Euphrasia transmorrisonensis* Hayata 玉山小米草
114. *Hemiphragma heterophyllum* Wall. 異葉紅珠
115. *Mazus alpinus* Masam. 高山通泉草
116. *Veronica morrisonicola* Hayata 玉山水苦蕒
- 37. PLANTAGINACEAE 車前科**
117. *Plantago asiatica* L. 車前草
- 38. CAPRIFOLIACEAE 忍冬科**
118. *Lonicera acuminata* Wall. 阿里山忍冬
119. *Viburnum betulifolium* Batal. 樺葉莢蒾
- 39. VALERIANACEAE 敗醬科**
120. *Triplostegia glandulifera* Wall. 三萼花草
- 40. CAMPANULACEAE 桔梗科**
121. *Adenophora morrisonensis* Hayata 玉山沙參
122. *Adenophora morrisonensis* Hayata subsp. *uehatae* (Yamamoto) Lammers 高山沙參
123. *Codonopsis kawakamii* Hayata 玉山山奶草
124. *Peracarpa carnosus* (Wall.) Hook. f. & Thomson 山桔梗
125. *Wahlenbergia marginata* (Thunb.) A. DC. 細葉蘭花參
- 41. ASTERACEAE=COMPOSITAE 菊科**
126. *Ainsliaea reflexa* Merr. 臺灣鬼督郵
127. *Anaphalis nepalensis* (Spreng.) Hand.-Mazz. 尼泊爾籟簫
128. *Anaphalis margaritacea* (L.) Benth. & Hook. f. subsp. *morrisonicola* (Hayata) Kitam.
白花香青
129. *Artemisia niitakayamensis* Hayata 玉山艾
130. *Aster taiwanensis* Kitam. 臺灣馬蘭
131. *Cirsium arisanense* Kitam. 阿里山薊
132. *Cirsium arisanense* Kitam. f. *purpurescens* Kitam. 紫花阿里山薊
133. *Erigeron morrisonensis* Hayata 玉山飛蓬
134. *Eupatorium formosanum* Hayata 臺灣澤蘭
135. *Gnaphalium involucreatum* Forst. var. *simplex* DC. 細葉鼠麴草
136. *Hieracium morii* Hayata 森氏山柳菊
137. *Ixeris transnokoensis* (Sasaki) Kitam. 能高刀傷草
138. *Ixeris debilis* (Thunb.) A. Gray 細葉剪刀股
139. *Leontopodium microphyllum* Hayata 玉山薄雪草
140. *Myriactis humilis* Merr. 矮菊
141. *Senecio morrisonensis* Hayata 玉山黃菀
142. *Senecio nemorensis* L. 黃菀
143. *Solidago virgaurea* L. var. *leiocarpa* (Benth.) A. Gray 一枝黃花
144. *Youngia japonica* (L.) DC. 黃鵪菜

單子葉植物

- 42. LILIACEAE 百合科**
145. *Lilium formosanum* Wallace 臺灣百合
146. *Ophiopogon intermedius* D. Don 間型沿階草
147. *Paris polyphylla* Sm. var. *stenophylla* Franch. 狹葉七葉一枝花

148. *Tricyrtis formosana* Baker 高山油點草
- 43. JUNCACEAE 燈心草科**
149. *Juncus tenuis* Willd. 阿里山燈心草
150. *Luzula multiflora* Lejeune 山間地楊梅
151. *Luzula effusa* Buchen. 中國地楊梅
152. *Luzula taiwaniana* Satake 臺灣地楊梅
- 44. CYPERACEAE 莎草科**
153. *Baeothryon subcapitatum* (Thwaites & Hook.) T. Koyama 玉山針蘭
154. *Carex tristachya* Thunb. subsp. *pocilliformis* (Boott) T. Koyama 抱鱗宿柱薹
155. *Carex makinoensis* Franch. 牧野氏薹
156. *Carex filicina* Nees 紅鞘薹
157. *Carex bilateralis* Hayata 短葉二柱薹
- 45. GRAMINEAE=POACEAE 禾本科**
158. *Agrostis morrisonensis* Hayata 玉山翦股穎
159. *Agrostis clavata* Trin. subsp. *matsumurae* (Hack. ex Honda) Tateoka 翦股穎
160. *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv. 基隆短柄草
161. *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. 曲芒髮草
162. *Festuca ovina* L. 羊茅
163. *Miscanthus transmorrisonensis* Hayata 高山芒
164. *Poa annua* L. 早熟禾
- 46. ARACEAE 天南星科**
165. *Arisaema formosanum* (Hayata) Hayata 臺灣天南星
166. *Arisaema consanguineum* Schott 長行天南星
- 47. ORCHIDACEAE 蘭科**
167. *Herminium lanceum* (Thunb. ex Sm.) Vuijk 腳根蘭
168. *Orchis kiraishiensis* Hayata 奇萊紅蘭
169. *Platanthera angustata* Lindl. 厚唇粉蝶蘭
170. *Platanthera sigeyosii* Masam. 卵唇粉蝶蘭
171. *Platanthera brevicealcarata* Hayata 短距粉蝶蘭

附錄二、計畫期中審查意見及意見回覆

審查意見	意見回覆
(一) 合歡山的高山杜鵑與本處的紅毛杜鵑、玉山杜鵑，是否為同種屬，如何區分?請補述之。	<p>合歡山的「高山杜鵑」並非是植物分類學上一種杜鵑植物，而是泛指生長在 3000 m 以上杜鵑，主要是常見的紅毛杜鵑 <i>Rhododendron rubropilosum</i> Hayata 與玉山杜鵑 <i>R. pseudochrysanthum</i> Hayata 等兩種杜鵑屬植物。紅毛杜鵑是杜鵑映山紅亞屬植物，矮灌木，卵狀披針形至長橢圓狀披針形，長約 1-4 cm，葉表披灰色毛，葉下表皮脈上披褐色剛毛，葉背披倒伏毛，有一個變種臺灣高山杜鵑 <i>R. rubropilosum</i> Hayata var. <i>taiwanalpinum</i> (Ohwi) S.Y. Lu，Y.P. Yang & Y.H. Tseng，葉明顯反捲，毛近黃褐色，多而直立。玉山杜鵑屬常綠杜鵑亞屬，矮灌木至小喬木，葉叢生枝條先端，長橢圓狀披針形，長約 9-11cm，葉緣常反捲，背披有白粉狀毛茸。</p>
(二) 縮時攝影部分，請調整速度，以利本處網站推廣應用。	感謝委員的建議，此部分會依管理處需求進行修正
(三) 開花壽命與海拔高度的關係，建議再詳述說明，以利了解高海拔開花植物特性。	植物開花壽命與植株的生長狀態、年齡，以及微環境間非常複雜的關係，本研究觀察發現，同區域的玉山杜鵑、紅毛杜鵑亦因植株個體間的始花期可以相差 3-7 日；相同海拔不同生育地(林下、林緣或開闊地)等，開花壽命亦不同；此部分需進行更進一步研究才能對植物開花壽命與環境間的關係有所了解
(四) 對於開花週期與溫度的變化，二者呈現何種相關性，請補充說明。	植物生長、開花及結實過程受溫度影

響甚劇，舉凡細胞代謝、生長、酵素作用等生理過程都有溫度的上下界限，進而影響植物的分布。生長在季節明顯的溫帶和高山地區，植物生長有其週期性；然植物開花過程之花芽發育及打破花芽休眠等需要一定的熱能累積或冷激需求才能開花。然不同植物的開花對溫度的敏感性存在著差異，此部分需進一步分析與模擬才能針對不同植物進行了解。

附錄三、計畫期末審查意見及意見回覆

審查意見	意見回覆
(一) 本案期程為 3 月至 12 月份，冬季監測資料較欠缺，請參考鄰近高山型之研究文獻，補充冬季資料。	感謝委員的建議。有關鄰近高山植物候資料將會予以補充討論。由於 3000 m 以上高山地區於冬季時期多為雪覆蓋，植物多處於停止生長階段，因此調查到開花或是結果的植物較少；但登山口至 5K 處之物候資料將於一年度進行補調查。
(二) 請提供研究調查成果之新聞稿，以利於本處宣導應用。	有關新聞稿的主題將與保育課討論研擬後，統整今年的研究成果協助提供。
(三) 有關縮時攝影部分，請加入文字說明或旁白，以利於本處網站推廣應用。	感謝委員的建議。這部分涉及影像後製編輯，因非本研究團隊之專業，下年度會請教相關研究團隊進行影片製作。
(四) 本案引用許多外國研究資料，建議補充日本方面研究資料，以利瞭解高海拔高緯度之開花植物特性。	感謝委員的建議。因高緯度的資料可與高山的資料進行比較，而本次的報告參考日本的資料較少，於日後會多參考日本的資料，來與臺灣的植物進行比對，例如：比較臺灣馬醉木與分布於日本的馬醉木之間植物特性的差異，以更了解開花植物的特性。