

論述

臺灣高山寒原植群之商榷 及其在生態氣候觀點下的潛在位置

邱清安^{1,2} 曾彥學² 王志強³ 廖敏君⁴ 曾喜育^{2,5}

【摘要】極地寒原與高山寒原最重要之環境特徵為支持植物生長的熱量不足，但由於二者在植相及環境均有差異，因此臺灣高山是否存在寒原植群仍有待進一步的商榷。矮盤灌叢屬於森林—寒原推移帶之一部分，依較高階的生態系或植群形相分類觀點，臺灣高山森林界線以上的矮盤灌叢可簡化認定為寒原，由環境熱量分析之結果顯示，其分布範圍在海拔約 3,600 m 以上、生物氣候指標之修正溫量指數 15°C 以下的高山區域，其面積經由地理資訊系統計算顯示約為 913 ha (佔全島面積 0.03%)；然而，但當採用更細微的植群劃分，則臺灣之高山植群，並非典型之寒原，宜逕稱之為矮盤灌叢。未來研究臺灣高山森林界線與其上方圈谷植群仍應進一步調查其生態環境及生物群資料。

【關鍵詞】寒原、矮盤灌叢、生態氣候觀點、修正溫量指數、地理資訊系統

Review

Deliberation of Taiwanese alpine tundra vegetation and its possible position based on an ecoclimatic viewpoint

Ching-An Chiu^{1,2} Yen-Hsueh Tseng² Chih-Chiang Wang³ Min-Chun Liao⁴ Hsy-Yu Tzeng^{2,5}

【Abstract】The commonly environmental characteristics of arctic tundra and alpine tundra are insufficient thermal energy to support plant growth. It is necessary to deliberate whether there is the alpine tundra vegetation in Taiwan because the flora and environment are more or less different between arctic tundra and alpine tundra. The krummholz, a part of forest-tundra ecotone, above the forest-line in Taiwan could be simply inferred as tundra vegetation based on the high-rank unit of

-
1. 國立中興大學實驗林管理處助理研究員
Assistant Research Fellow, Experimental Forest Headquarters, NCHU
 2. 國立中興大學森林學系助理教授
Assistant Professor, Department of Forestry, NCHU
 3. 國立澎湖科技大學觀光休閒系助理教授
Assistant Professor, Department of Tourism and Leisure, National Penghu University.
 4. 國立中興大學森林學系博士班研究生
Doctoral Student, Department of Forestry, NCHU
 5. 通訊作者，402 臺中市南區國光路 250 號
Corresponding Author. 250 Kuo-Kuang Rd., Taichung City 40227, Taiwan R.O.C.
Tel: 886-4-22840345 ext.142. E-mail: erecta@nchu.edu.tw

ecosystem or physiognomic vegetation classification. The thermal analysis through a geographic information system reveals that alpine tundra occurs in the high-mountain area of Taiwan where altitude above 3,600 m a.s.l. and modified warmth index below 15°C, with 913 ha (0.03% of total area). Indeed, the Taiwanese alpine vegetation is not the typical tundra, it should be called directly as “krummholz” when the finer category of vegetation has been distinguished. In the future, the investigation of environment and biota should be performed in Taiwanese alpine vegetation.

【Key words】 tundra, krummholz, ecoclimatic viewpoint, modified warmth index (MWI), geographic information system (GIS)

一、前言

臺灣在森林以上之高山植群曾被許多學者稱之為寒原 (tundra)，Wang (1962) 謂其於 3,500 m 以上，柳樞 (1968, 1971) 謂其於 3,600 m 以上，劉業經等 (1994) 謂其於森林界線至雪線之間，然而亦有學者對臺灣是否具有寒原持不同見解，例如，Su (1984) 將 3,600 m 林木界線的植群劃分為亞寒帶 (subarctic) 高山植群 (alpine vegetation)，賴明洲 (2003) 初步比較極地寒原 (arctic tundra) 與玉山之環境及生物相，即認為臺灣不存在高山寒原 (alpine tundra)，因此臺灣是否存在寒原植群仍有待進一步的商榷。

極地寒原與高山寒原雖有許多相似處，但在植物相及環境仍有若干差異存在 (Wielgolaski, 1997)，此二者均被界定為連續森林結束至冰雪永存地區的生態系，其最重要的環境特徵為支持植物生長的熱量不足 (e.g., Körner, 2003; Wieser & Tausz, 2007)，因此本文將著重以生態氣候觀點 (ecoclimatic viewpoint) 來探討臺灣是否存在寒原植群，同時也討論其可能出現的位置。

二、高山植群之生長界線與限制因子

寒原係位於森林界限 (forest limit) 以北或上方之生態系，於高緯度或高海拔寒冷地區之景觀，可見到由連續鬱閉森林 (closed forest) 轉變至無樹 (treeless) 地表之形相，其在生態上可視為不同生物社會或地景的過渡及轉變，同時也涉及到不同的植群界線之術語：(1) 林木界線 (timber-line) 指鬱閉森林分布之最高界

線；(2) 森林界線 (forest-line) 指開放森林 (open forest) 分布之最高界線；(3) 樹木界線 (tree-line) 指直立樹木 (upright tree) 之分布最高界線；(4) 樹種界線或矮盤灌叢界線 (tree-species line or krummholz-line) 指生長不良 (stunted) 的歪曲林木 (crooked wood) 或所謂的矮盤灌叢 (krummholz, 中國大陸殆譯為矮曲林) 分布之最高界線。這些術語代表著不同植群的境界線，在實際應用上，許多學者對此境界線的認定有差異，因而常見到不同術語的混用，即便同一名詞也常因不同作者而賦予不同內涵 (e.g., Hustich, 1979; Payette, 1983; Tuhkanen, 1993; Sveinbjörnsson, 2000; Autio, 2006; Holtmeier, 2009)；然而 Armand (1992) 基於連續性變異之觀點，認為任何自然的邊界實際上都是一種過渡帶，本身即具有兩個邊界，而任一邊界亦可視為過渡帶而具有其本身的兩個邊界，如此無止盡，因此自然邊界屬於上述那一種界線難以嚴格準確地加以區分。在實務上，因為邊界或界線極易隨著觀察尺度的不同而有不同的認定，在遠距天空上對森林邊界易有一致之界定，而當身處地面植群之過渡帶內則不易有一致的界定 (Körner & Paulsen, 2004)；再者，由鬱閉森林過渡到無樹植群，伴隨著林木形體漸小及冠層逐漸開放，但其寬度範圍及轉變梯度亦因地域、樹種特性等而異 (Körner, 1998)，進而影響界線位置的鑑識，如南半球之假山毛櫸 (*Nothofagus*) 高山森林上緣多劇變而形成明顯之邊界 (Wardle, 1998)，但近極地之森林與寒原轉變帶的寬度可延伸超過 200 km 而無明

顯之界線(Virtanen *et al.*, 2004)。

世界各地由森林至無樹區之植群轉變有不同的空間樣式，包括寬的推移帶 (wide ecotone)、塊集鑲嵌體 (mosaics of patches)、急劇明顯的界線 (abrupt boundaries) 等 (Bader *et al.*, 2007)，Körner & Paulsen (2004) 認為這種推移帶或自然邊界的定義均是為了傳達上的協議 (convention)，不須有太多科學上的爭議。從定義上或在近極地區域，林木界線、森林界線、樹木界線能被加以區別 (*e.g.*, Hustich, 1979; Autio, 2006)，但當植群轉變急劇，這些界線並不易區隔 (Li & Chou, 1984; Schickhoff, 2005)，因此本文建議研究者應對研究區之環境及植群加以描述及界定，俾使讀者能對當地生態有一概觀性的瞭解；審視臺灣高山之植群由森林轉變為矮盤灌叢之情況，概由 3 m 以上的直立林木—主要為臺灣冷杉 (*Abies kawakamii*)，少數為玉山圓柏 (*Juniperus morrisonicola*)，很快速地過渡為由玉山圓柏、玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 等組成的矮盤灌叢，難以區分出上述的不同植群界線，因此本文僅以森林界線來描述臺灣冷杉森林與矮盤灌叢之明顯界線，並以此簡化代表其他文獻所提之高山植群界線。

森林界線之成因有許多不同的假說 (Wieser & Tausz, 2007)，包括氣候逆境 (climatic stress)、干擾 (disturbance)、不足的碳平衡 (insufficient carbon balance)、細胞生長與組織形成之限制 (limitation to cell growth and tissue formation)、受限的養分供應 (limited nutrient supply)、受限的更新 (limited regeneration) 等，同時高山森林界線之形相與結構是多種交互因子及過程所產生的結果，這些複合因子包括了山地氣候 (輻射、溫度、生長季、雪覆)、地形 (坡向、起伏形式)、樹種生態 (更新、種子散播、演替階段)、生育地歷史 (氣候振盪、火、人為衝擊)、現今生物的 (植食、踐踏、疾病、蟲害) 與人為的 (火燒、伐木、放牧、遊憩) 影響等等 (Schickhoff, 2005)，但就大尺度而言及綜觀來

看，氣候之熱量不足是控制森林界線之最重要的共同決定因素 (*e.g.*, Tuhkanen, 1993; Körner, 2003; Holtmeier, 2009)。

三、寒原之定義

寒原 (tundra) 一字係由芬蘭語 tunturi 而來，意為無樹平原 (treeless plain)，因此原僅指分布於於北極地冰帽與樹木界線之間的無樹平原，環境以地表下具永凍層 (permafrost)、貧瘠表土於年內長期冰雪而短期融化為特徵，植群受低溫、強風、短生長期所阻礙，而以苔蘚、地衣、草本植物和低矮灌木為組成 (*e.g.*, Bowman & Seastedt, 2001; Quinn, 2008)，係世界主要生物群系 (biome) 或氣候類型之一 (Holdridge, 1967; Trewartha, 1980; Walter, 2002)，在歐亞大陸、北美之高緯度區佔有廣大面積，其內部之結構與外貌具有相當大的差異。阿拉斯加地理植物中心 (Alaska Geobotany Center, <http://www.geobotany.uaf.edu/>) 根據生物、氣候、土壤等因子將寒原再予細分，若依其所在緯度帶可分為 (1) 高極地寒原 (high arctic tundra)：於北極洋內島域，以散生在岩石上之地衣和苔蘚為主，多年生草本僅存在於冰磧碎石岩縫間；(2) 中極地寒原 (middle arctic tundra)：於北極洋海岸一帶平原，連續的結凍與融解之循環過程，形成斑塊鑲嵌狀的圖案式地表，環內浸水微生育地多苔蘚、莎草等，外部環丘較乾可生長草類及墊狀石南 (mat or cushion heath) 等；(3) 低極地寒原 (low arctic tundra)：常於排水較佳之坡面上，草本植群生長較繁茂，柳 (*Salix*)、楊 (*Popular*)、石南 (heath, 杜鵑科 Ericaceae) 等低矮灌木 (dwarfed shrub) 亦較常出現，毗鄰於更低緯度的冷杉 (*Abies*)、雲杉 (*Picea*) 等常綠針葉林。

廣義的寒原泛指低溫限制樹木生長所形成的地景，可分為上述的極地寒原 (arctic/polar tundra) 及出現於高海拔區域的高山寒原 (alpine tundra) (Wielgolaski, 1997)，二者於較低緯度或較低海拔之境界線即為前述所謂的森林界

線，表徵著矮盤灌叢與直幹挺立林木兩種生活型之轉變。典型的極地寒原又被稱為真實寒原 (true tundra)，其植群組成及形相概隨著寒冷梯度而依序由矮灌木、草本植物、苔蘚和地衣佔優勢，佔據近北極區域廣大的面積 (Walter, 2002)；其中，矮盤灌叢常被視為直立森林與典型寒原之推移帶的一部分 (e.g., Hessler & Baker, 1997)，然而相較於極地，高山地區之推移帶寬度則明顯較窄 (Schickhoff, 2005)，且常不具備永凍層 (Wielgolaski, 1997)；目前於臺灣所見玉山、雪山等嶺峰下的矮盤灌叢，其形相接近於前述的緯度較低且毗鄰於北方針葉林之低極地寒原，部分學者 (e.g., Pojar & Stewart, 1991) 即認為矮盤灌叢是高山寒原之一種生育地，因此矮盤灌叢依高階植群形相分類或生態系分類觀點，可被歸屬於高山寒原。徐文鐸 (1985) 認為高山寒原帶的同義語有高山草原帶、高山植物帶、高山小灌木帶、高山草本帶、高山苔原帶、山地苔原帶，此除了表明寒原之多樣化外，由其所提之高山小灌木帶亦可推論矮盤灌叢屬於寒原之一種類型。

有關高山寒原之下方界線，Li & Chou (1984) 認為高山之林木界線、森林界線、樹木界線並不易看出明顯差異，Schickhoff (2005) 也認為這些界線都是在強調山地森林往上的界限 (upper limit of mountain forest)，故將之合而為一；雖然研究寒冷區域的生態文獻，常見森林—寒原推移帶 (forest-tundra ecotone) 一詞，代表從森林至寒原之轉換帶 (e.g., Weisberg & Baker, 1995；Kharuk *et al.*, 2009)，但當此轉換帶之寬度甚窄而可視為一條境界線，即可分為界線以下的亞高山森林 (subalpine forest) 與界線以上的高山寒原 (Bekker, 2005)，而此二者之境界線即為本文所統稱之森林界線。因此，從氣候觀點來定義本地高山寒原之分布，可從森林界線之位置來加以界定。

四、氣候觀點下之森林界線位置與寒原分布

傳統上認為森林界線對應於最暖月 10°C 等氣溫線 (Troll, 1971；Wardle, 1971)，亦即所謂的柯本蘇潘線 (Köppen-Supan line)，Körner (1998) 認為受緯度與海拔高度影響的熱量境制 (thermal regime) 決定森林界線之位置，但全球之森林界線的海拔與緯度並沒有嚴謹的相關，最暖月均溫系統性地高估了森林界線之真實溫度，生長季長度、極端溫度、熱量總和並不適用於估計森林界線的位置，而較氣溫穩定的根域溫度 (root-zone temperature) 更適合用於評估森林界線位置，其約為 6.7°C (Körner & Paulsen, 2004)，然而除非研究區已有長期的土溫測量儀器架設，否則並無資料可供分析，特別是臺灣之氣象測站僅以氣溫資料品質較佳 (Chiu *et al.*, 2009)，無法提供可信的根域溫度或土溫資料，因此目前在臺灣以根域溫度進行森林界線位置之評估，在實務上仍有困難。

極地寒原因生長季短暫，常以夏季積溫做為環境重要指標 (Walker *et al.*, 1998；Gensuo *et al.*, 2002)，然高山寒原因生長季較長，故以全年積溫來表徵樹木界線之所在較為適當 (Daniels & Veblen, 2003)，因此 Kira (1948) 以溫量指數 (warmth index, WI，即高於 5°C 之月均溫的總和) 等於 15 來劃分寒帶與亞寒帶，Su (1984) 以 WI=12 為臺灣山地植群帶之冷杉林帶與高山植群帶的界線，劉春迎 (1999) 認為 WI=30 為中國山地寒溫帶針葉林之分布上限，方精云 (2001) 認為中國寒溫帶針葉林帶之 WI 應小於 50，倪健 (1997) 以生物溫暖指數 (biological warmth index, BWI，即高於 10°C 之月均溫的總和) 等於 15 為中國寒溫帶針葉林地帶之分布上界，Holdridge (1967) 以年平均生物溫度 (annual biotemperature, BT，即高於 0°C 及低於 30°C 之月均溫的總和) 等於 3 來劃分亞高山森林與高山寒原；這些研究均顯示出，熱量境制對寒原分布預測的應用價值。

季風造就濕潤的東亞，限制植群分布最重

要的因素為熱量境制 (Kira, 1991)，高山地區因低溫而蒸發散少，水分尚不至成為植物生長發育之主要限制因子，故探究氣候對高山樹木界線之影響多僅考慮熱量之限制 (e.g., Jobbágy & Jackson, 2000 ; Danils & Veblen, 2003 ; Körner & Paulsen, 2004)。然臺灣之高山森林界線是否與決定寒原分布的低溫臨界線相契合？臺灣可能形成亞寒帶高山植群帶或寒原之海拔高度約為 3,600 m (Su, 1984 ; 柳檜, 1971)，圖 1 為以臺灣海拔 3,600 m 以上區域之各月平均氣溫與降水所繪製的生態氣候圖¹，藉以代

表有可能形成寒原之氣候環境，此區整體平均之月均溫為 4.9°C、年降水量為 2,792 mm，依 Walter (2002) 之見解，全年均為相對濕潤 (relative humid)，夏半年更屬超濕 (perhumid)，且夏雨率²介於 55-75% 之範圍內，顯示臺灣高山全年之水分境制尚不至限制樹木之生長與發育；據此，商榷臺灣高山寒原分布之問題，可藉由高山之森林界線所在來位置予以定界，且探究氣候對高山森林界線及寒原之分布僅須考慮熱量境制。

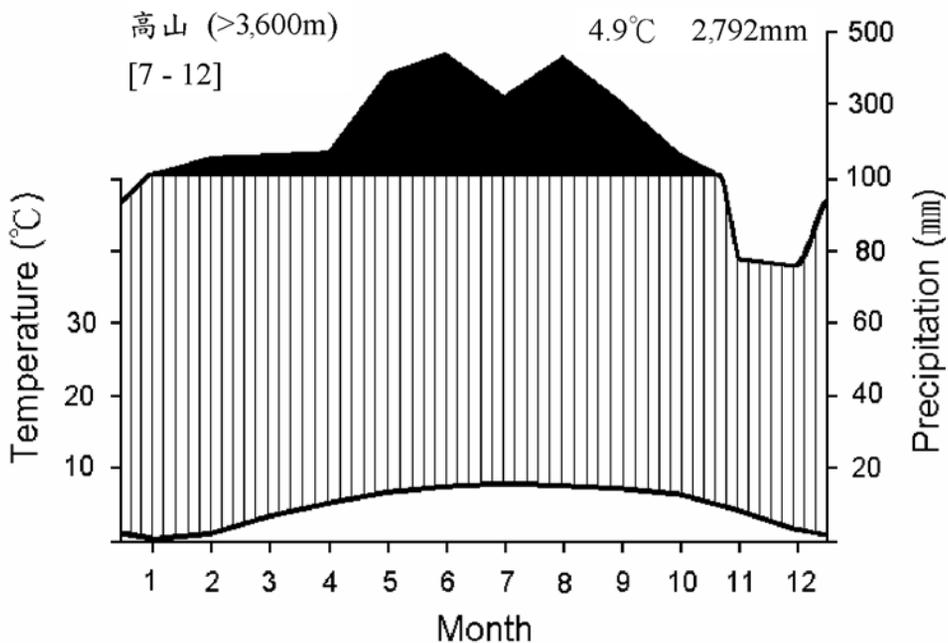


圖 1. 臺灣可能為寒原區域之生態氣候圖 (黑色部分表超濕、直條線部分表相對濕潤)。資料來源：Chiu *et al.* (2009)。

Fig. 1. The ecological climate diagram of high mountain area in Taiwan (block area represents perhumid, line area represents relative humid).

¹ 本文所使用之氣候資料及各項生態氣候指標之計算，係引自 Chiu *et al.* (2009)、邱清安(2006)之推估結果，其係採用 1960~2002 年通過檢定程序之長期氣象資料，分別擷取資料長度大於 7 年、12 年的測站，並計算各站之各月份月均溫與月降水量，再以修正殘差克利金法(modified residual kriging)及 log 轉換克利金法(log-transformed kriging)分別推估 100 m 網格月均溫與月降水量氣候圖層。

² 仿 Su(1985)之冬雨率計算方式，本研究將夏雨率定義為夏半年降水量佔全年降水量之百分率，可更直接表明高山植物生長最旺盛的 5~9 月之降水狀況。

表 1 綜合了東亞之高山森林界線的氣候資料，北緯 30°內之高山森林界線的 WI 平均為 15°C，此即 Kira (1977)、徐文鐸 (1985) 為森林界線定界及劃分寒帶之標準，WI=15°C 線亦為 Kira (1991) 劃分東南亞之亞寒帶常綠針葉林與寒帶的切分線，也是亞寒帶/亞高山針葉林的上限 (Box, 1995)。本研究利用地理資訊系統 (geographic information system, GIS) 疊合數值高程模型 (digital elevation model, DEM) 與 WI 網格，顯示海拔 3,600 m 等高線與 WI=15°C 大致重合；另外，邱清安 (2006) 曾結合熱量在年度內之總量與季節性分配，設計溫量修正指數

(modified warmth index, MWI³)，經 GIS 疊合 DEM 與 MWI 顯示，海拔 3,600 m 等高線與 MWI=15°C 更為重合，故 Su (1984) 用來表徵臺灣高山森林界線的 WI=12°C 臨界線可略加修正為 WI=15°C，或更佳地修正為 MWI=15°C；圖 2 為以 MWI=15°C 所繪製之臺灣高山寒原潛在分布 (紅色區域)，主要位於玉山、馬博拉斯山，及雪山、南湖大山等高山嶺峰下附近，其餘部分為森林形相，由圖 2 之藍線 3,600 m 等高線，可看出其與寒原潛在分布大致吻合；由圖 2 計算臺灣高山寒原潛在分布之面積約為 913 ha，佔全島面積之 0.03%。

表 1. 東亞之高山森林界線的氣候資料。

Table 1. Climatic data at high mountainous forest-line in East Asia.

地點	緯度	海拔	Ta	Twm	Tcm	WI	文獻
中國 四川理塘	30.0°N	4,200	3.0	10.4	-6.1	20.4	Ohsawa (1990) WI 平均為 15.0
中國 四川稻城	29.0°N	4,200	1.2	9.2	-8.6	14.6	
中國 西藏	29.0°N	4,000	1.8	9.8	-7.8	13.0	
尼泊爾 Namche Bazar	27.5°N	3,900	3.7	9.3	-3.2	16.8	
尼泊爾 Walungchung	27.4°N	3,800	2.4	8.3	-5.0	10.0	
臺灣 >3600m 區域	23.5°N	3,600	4.0	7.2	-0.9	—	柳檣 (1968, 1971)
臺灣 玉山	23.5°N	3,600	5.0	7.0	-1.0	12.0	Su (1984)、 蘇鴻傑(1978)
臺灣 >3600m 區域	23.5°N	3,600	4.9	7.9	0.2	15.0	本研究

註 1：上表之森林界線海拔單位為 m；Ta 表年均溫(annual temperature)；Twm 及 Tcm 分別表示最暖月均溫(mean temperature of the warmest month)、最冷月均溫(mean temperature of the coldest month)，單位°C；WI 表溫量指數(warmth index, 即高於 5°C 之月均溫的總和)。

註 2：認定寒原之界線：Ohsawa (1990) 使用 forest limit、柳檣(1968, 1971) 認定於林木界線與更高的雪線之間、Su (1984) 使用 timber line 描述亞寒帶高山植群帶。

³ 溫量修正指數之計算如下： $MWI = WI + (7.16 - TRa)$ ，式中， $TRa = Twm - Tcm$ ，TRa 表月均溫年變幅(annual range of monthly temperature)，Twm 及 Tcm 分別表示最暖月均溫(mean temperature of the warmest month)、最冷月均溫(mean temperature of the coldest month)；7.16 為玉山之 TRa。

Tundra_Subarctic

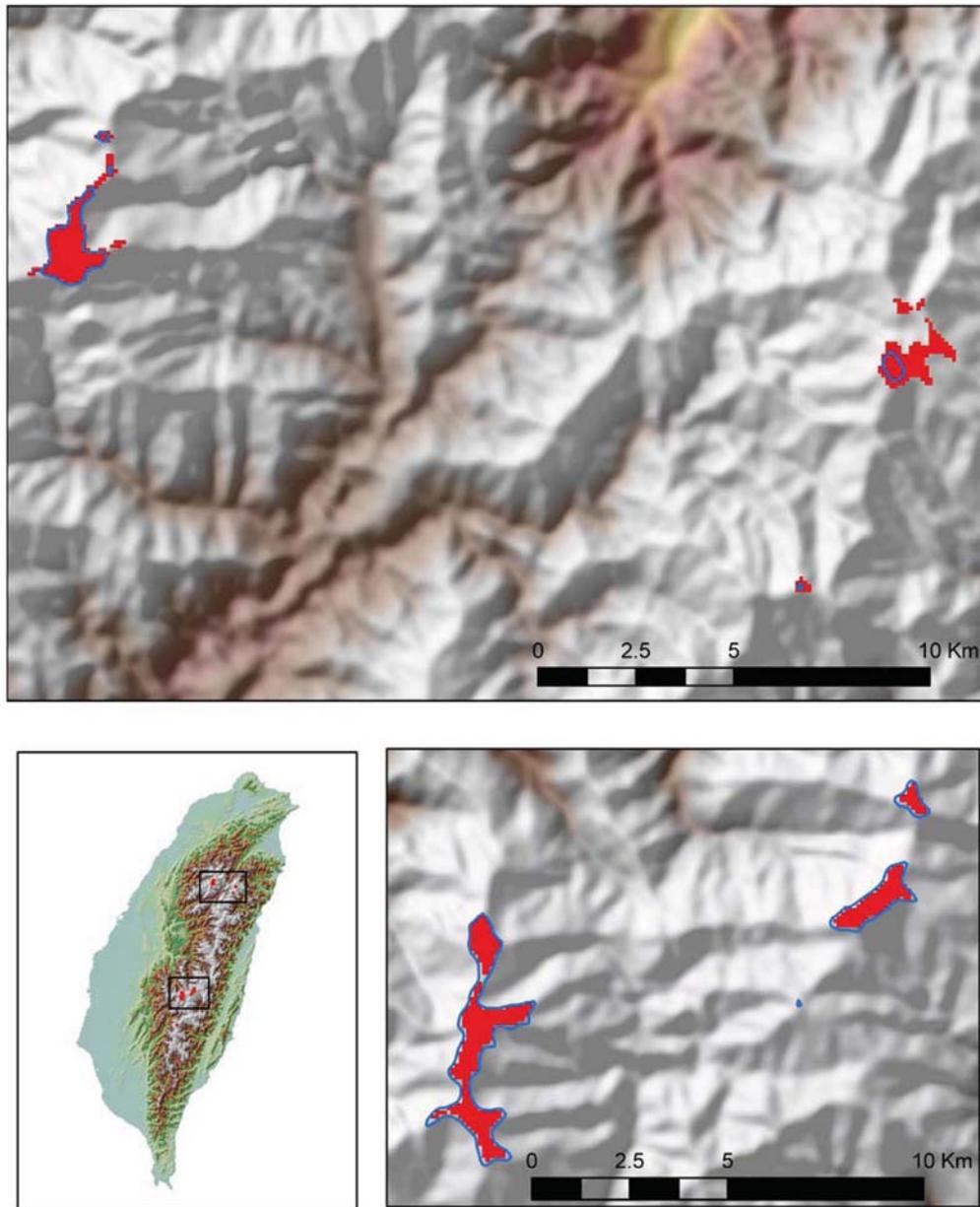


圖 2. 以修正溫量指數(MWI=15°C)預測臺灣寒原植群之潛在分布圖(紅色區域，其餘屬森林形相，藍線為 3,600 m 等高線)。左下圖為寒原植群在臺灣之可能分布地點，上圖為雪山(左)及南湖大山(右)，右下圖為玉山(左)及馬博拉斯山(右)。

Fig. 2. The potential distribution of Taiwanese tundra vegetation modeled by MWI=15°C (red area; the other areas are forest vegetation and the blue line is 3,600 m a.s.l. contour). Bottom left: Taiwanese potential tundra map. Top: Mt. Syue at left and Mt. Nanhu at right. Bottom right: Mt. Jade at left and Mt. Marbolos at right.

五、討論與展望

前述的高山寒原分布之推估，僅是由森林界線現況及熱量指標來比對推論，亦即僅就生態氣候之觀點而論，對於像臺灣這樣近代未出現恒常性雪線的亞熱帶高山⁴，其森林界線係在嶺峰最高處之下方，除了溫度外，尚有火燒、風力、土壤、裸岩等其他因子影響真實森林界線之海拔，在東南亞最顯著的例子為神山 (Mt. Kinabalu, 4,101 m) 山頂之花崗石裸岩所造成約 3,400 m 處的森林界線 (Kitayama, 1992)，此即真實的 (actual) 綜合性生態幅度小於潛在的 (potential) 溫度生態幅度之現象⁵，故日據時期學者認為臺灣森林的潛在上限可達海拔 4,500 m，並不存在真實森林界線 (本多, 1899；佐佐木, 1922，轉引自陳玉峰, 1996)，斯煒 (1948) 也認為風之作用才是控制玉山森林界線的主因，黃凱易等 (2000) 更進一步以地形遮蔽效應來模擬臺灣冷杉之分布，實際觀察臺灣高山冷杉森林界線，亦可發現地形、土壤、風、碎石、水分等多項環境因子交互形塑下的森林界線並非呈規則之帶狀，地形上的小溝谷既可堆積較多土壤與水分且可避風害，因此臺灣冷杉林可沿溝谷這一較佳的生育地向上呈舌狀延伸 (Su, 1984)。另一方面，由曾論及臺灣寒原植群之報告 (e.g., Wang, 1962；柳楮, 1968, 1971) 及本研究之觀察，森林界線以上之植群形相於下部主要為由玉山圓柏與玉山杜鵑所形成之矮盤灌叢⁶ (圖 3)，上部則有較多鑲嵌草本群落之碎岩地，但此二者常呈鑲嵌狀分布並無明顯區分界線，而與土壤化育及堆積情況有關；通常草本植物點綴於灌木叢之間，覆蓋極

微，實則兩種群落不易劃分，概草本常生長於狹小之微生育地或岩石裂隙，似與海拔高度無關，草本常呈斑狀散生，多具有色彩艷麗之花朵，即所謂高山植物 (alpine plant) (蘇鴻傑, 1978)。

展望未來研究臺灣高山森林界線與寒原，至少有以下議題值得關注：

(1) 確定森林界線樹種的生長基礎溫度 (base temperature)：亦即植物生長的最低臨界溫度，並做為計算熱量的參考值；許多作物研究以 0°C 為其臨界值，Gansert (2004) 以 5.5°C 為臨界值，Körner (1998) 認為其約在 3-10°C 間，亟待實驗與野外確認，並建議使用 5.5-7.5°C 做為計算積溫的標準，Ohsawa (1990) 論及東、南亞山地之森林界線，則採用 WI 指數 (Kira, 1977, 1991)，亦即將 5°C 視為植物生長之臨界溫度。本研究由圖 2 之比對，認為發展於濕潤東、南亞的 WI 於本地有其應用性，但 MWI 更適用於臺灣，亦即參考月均溫年變幅 (annual range of monthly temperature, TRa) 來修正 WI (Fang *et al.*, 1996；蔣復初等, 2004)，TRa 為 Wolfe (1979) 據以劃分東亞植群的主要氣候指標，也可用來表徵熱量之季節性分配；本研究以 TRa 修正 WI 產生之 MWI 可將累積溫度與熱量季節性加以結合，並能預測出更契合的高山寒原之潛在分布。另外，Körner & Paulsen (2004) 曾以根域溫度評估森林界線之位置，未來在臺灣可實地架設儀器進行量測，並用以評估其與植群之關係。

(2) 影響臺灣高山植物生長之限制因子：前文已略述影響森林界線之成因，其中，位處

⁴ 楊建夫 (2000) 估計，雪山山區的現代理論雪線高度是 4,345 m，末次冰期晚期為 3,595 m，末次冰期早期則介於 3,095 ~ 2,595 m 之間。

⁵ 依 Nagy (2006) 於歐洲高山之估計，真實 (actual) 林木界線約比潛在 (potential) 林木界線低 200 m。

⁶ 有關此類矮盤灌叢依枝葉密集程度可分為閉鎖式 (close) 與開放式 (open)，依組成種類可分為單叢 (consociation) 與群叢 (association) (蘇鴻傑, 1974)；矮盤灌叢主要之植物為玉山圓柏及玉山杜鵑，兩者可單獨塊狀叢生，但常形成混合灌叢，其餘偶見之木本植物有刺柏 (*Juniperus formosana*)、玉山小蘗 (*Berberis morrisonensis*)、臺灣茶藨子 (*Ribes formosana*)、臺灣高山杜鵑 (*Rhododendron taiwanalpinum*)、巒大花楸 (*Sorbus randaiensis*) 及玉山野薔薇 (*Rosa sericea* var. *morrisonensis*) 等 (蘇鴻傑, 1978)。

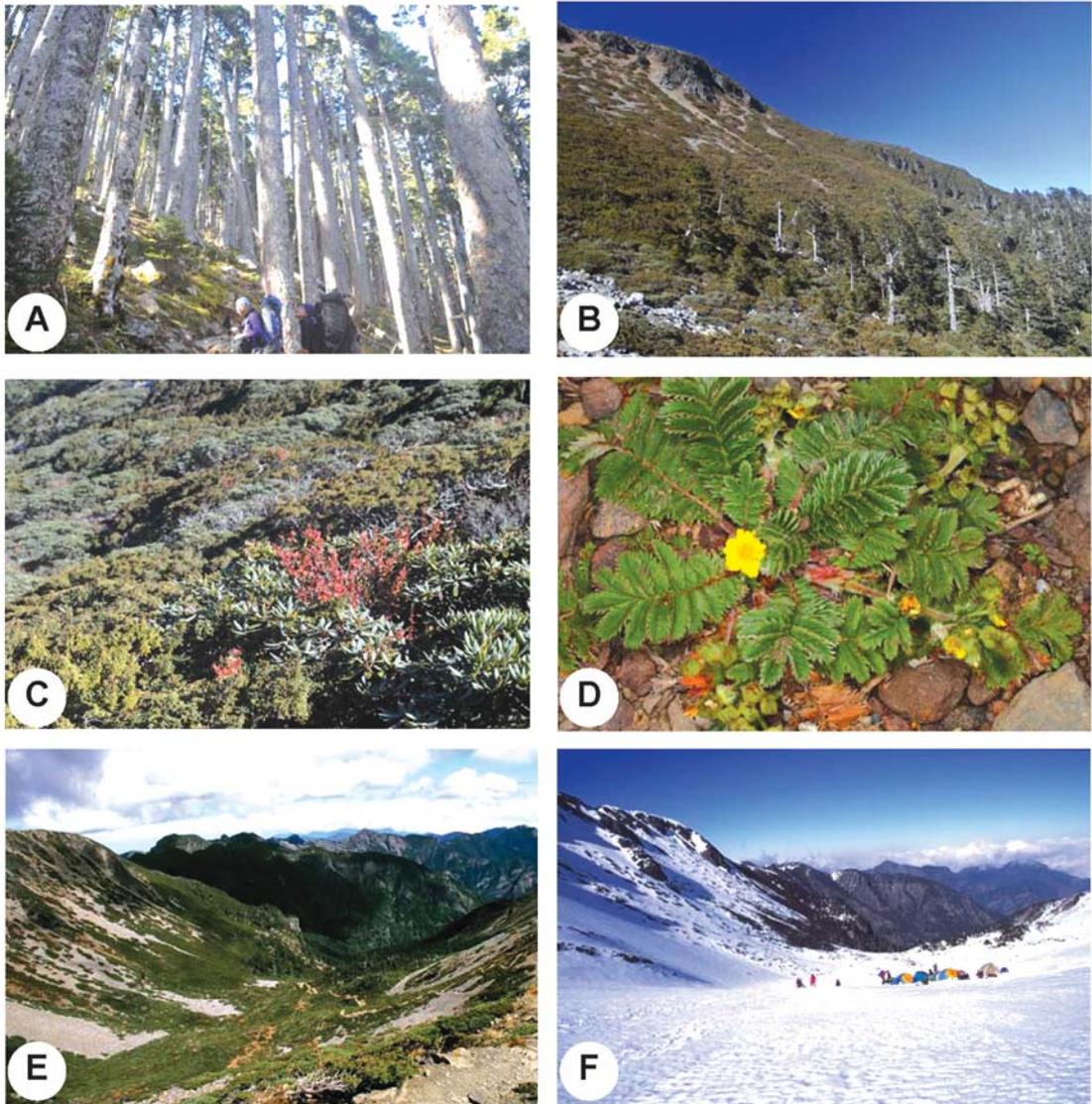


圖 3. A: 森林界線下方的臺灣冷杉純林；B: 森林界線出現於海拔約 3,600m 處，亦即冷杉林結束而矮盤灌叢開始之處；C: 矮盤灌叢主要由玉山圓柏(前景左側常綠針葉灌叢)及玉山杜鵑(前景右側常綠闊葉灌叢)組成；D: 雪山翻白草，翻白草屬是極地寒原和高山寒原常見的屬；E: 雪山圈谷矮盤灌叢之夏季景觀；F: 雪山圈谷矮盤灌叢之雪季景觀。

Fig. 3. A: The *Abies* pure stand below the forest-line. B: The forest-line where *Abies* forest ends and krummholz begins occurs at ca. 3,600 m a.s.l. C: The krummholz composed of the shrubs *Juniperus squamata* (evergreen coniferous shrub in the bottom-left) and *Rhododendron pseudochrysanthum* (evergreen broad-leaved shrub in the bottom-right). D: *Potentilla tugitakensis*. *Potentilla* is a common genus in both arctic and alpine tundra. E: The summer scenery of krummholz in cirque of Mt. Shei. F: The snow-covered scenery as the same view of photo E.

亞熱帶的臺灣高山森林似未達其限制生長的臨界溫度，玉山、雪山等高山頂峰無法形成直立的森林應為土壤的問題，因山頂裸岩不斷風化崩解，形成石礫或碎石坡岩屑地是直立林木無法生存的主因；在 40 餘年前在玉山頂平坦土壤堆積處仍可見到高約 1.5m 的臺灣冷杉小樹，但更低的斜坡則僅有玉山圓柏的矮盤灌叢（蘇鴻傑，私人通訊），而雪山東南坡之矮盤灌叢於 1991 年火燒後迄今，仍未見天然更新之小苗，在三六九山莊上方冷杉林火燒後之演替亦極為緩慢（陳明義，1998），更顯見人為之干擾與作用。臺灣之玉山、雪山等高山嶺峰之熱量接近於森林發育之臨界值，加諸多少受到碎石崩落、土層淺薄、夏季日照強烈、冬季雪壓、日夜環境變化急劇、強風作用等環境的限制，這些因子的綜合作用形成現今之植群，未來宜加以一一調查分析，以釐清影響臺灣高山植物生長之限制因子，並做為研究氣候變遷對高山植群影響之重要背景。

(3) 森林界線之定界與製圖：本文僅以 GIS 進行 DEM 與生態氣候網格之比對，並未實際繪製真正的森林界線，未來可由遙測圖資判釋甚至地面調查來繪製臺灣各高山實際的森林界線。

(4) 高山與近極地之植相 (flora) 與生物學的研究：本文依據較高階的植群形相分類 (Küchler, 1956; Grossman *et al.*, 1998)，將高山生態系劃分為森林與其上方之寒原，此二者之地理分屬不同之植物區系 (floristic region)，其地質史、氣象、氣候、土壤等均迥異，但具有翻白草 (*Potentilla*, 圖 3) 等某些共同的屬 (genus)，未來宜對臺灣高山之植相進一步調查，再與近極地區域進行較低階的植相相互比較分析；另外，Holtmeier (2009) 曾將矮盤灌叢分為屬於基因型 (genotype) 之真矮盤灌叢 (true krummholz) 與屬於表現型 (phenotype) 之環境引起的矮盤灌叢 (environmentally induced krummholz)，而由雪山北峰至翠池一帶之玉山圓柏直立喬木森林可推論，位於其上方之圈谷

的玉山圓柏矮盤灌叢是屬於環境引起之表現型，而非基因型。因此，詳細調查臺灣森林界線以上之植相，再與近極地之植相進行比對 (e.g., Quinn, 2008)，甚至研究其繁殖策略 (reproductive strategy)、物候學 (phenology)、生活型 (life form) 等，對釐清臺灣是否具有高山寒原將能提供進一步的佐證。

(5) 尺度 (scale) 與術語的再釐清：寒原是主要生物群系或氣候類型或生態區 (ecoregion, Bailey, 1998) 之一，通常是指在近極地佔有廣大面積的極地寒原，而高山寒原僅分布於森林界線以上之高山，通常面積並不大。因此，近極地之植群可劃分出林木界線、森林界線、樹木界線、矮盤灌叢界線等不同邊界 (e.g., Hustich, 1979)，而高山植群則無此細分之需要 (Schickhoff, 2005)，也因此，極地寒原可被細分為 7 種植物功能型 (Epstein *et al.*, 2004)，甚至灌木也被細分為矮 (dwarf shrub, < 20 cm)、低 (low shrub, 20-150 cm)、高 (tall shrub, > 150 cm) 3 型 (Alaska Geobotany Center, <http://www.geobotany.uaf.edu/>)，然而高山寒原則較無此種細微之區分。Löve (1970) 曾對矮盤灌叢冠以亞高山 (subalpine)，Daly (1984) 則以林木界線帶 (timberline zone) 來代表之，事實上，矮盤灌叢位處於連續森林過渡到無樹寒原之推移帶的熱量較高、環境較佳區域，因此大部分學者均森林—寒原推移帶來涵蓋矮盤灌叢 (e.g., Weisberg & Baker, 1995)，亦即矮盤灌叢屬於森林—寒原推移帶之一部分。但臺灣高山並無典型而完整的森林—寒原推移帶，且由於木本灌叢屬於靠近森林界線之寒原的一種類型 (Pojar & Stewart, 1991)，因此本文採用較高階的生態系或植群形相分類觀點 (亦即高山植群僅區分為森林及寒原)，將臺灣高山森林界線 (圖 3) 以上的矮盤灌叢簡化認定為寒原；但由於極地與高山之環境與植群結構及功能仍有相當大之差異，因此 Löve (1970)、Körner (2003) 都曾建議避免在高山使用寒原這名詞，本文亦認為除非僅將山區植群切分為較高階的森林與寒

原，否則對臺灣高山上這種不典型的寒原，逕稱之為矮盤灌叢可能更適當。蘇鴻傑(1974)認為臺灣高山矮盤灌叢可說是地形的極盛相(physiographic climax)，氏於 1978 年彙整了當時臺灣之文獻，雖曾謂自形相上言之，臺灣有寒原之植群景觀，但在描述森林界線以上植群則稱之為高山植群系型(alpine vegetation formation type)、或高山植群(Su, 1984)。因此，高山寒原的認定不僅涉及尺度的問題，亦如同 Wilhelm (2002)在探討何謂疏林(savanna)時所言，因為自然有多種多樣的變化而人類語言學的描述能力卻有侷限性，因而造成自然生態的識別在人類認知上的藩籬；緣此，高山生態研究者更有必要對其研究區做一綜合性的環境及植群描述，以利讀者能對其報告有一更清楚的認識。

六、引用文獻

- 方精云(2001)也論我國東部植被帶的劃分。植物學報 43(5) : 522-533。
- 本多靜六(1899)臺灣ノ森林帶ニ就テ。植物學雜誌 13(149): 229-237 ; 13(150): 253-259 ; 13(151): 281-290。
- 佐佐木舜一(1922)新高山彙森林植物帶。臺灣總督府中央研究所林業部報告，第 1 號。
- 邱清安(2006)應用生態氣候指標預測臺灣潛在自然植群之研究。國立中興大學森林學系博士論文，共 280 頁。
- 柳楮(1968)臺灣植物群落分類之研究(I)：臺灣植物群系之分類。臺灣省林業試驗所研究報告第 166 號，共 26 頁。
- 柳楮(1971)臺灣植物群落分類之研究(II)：臺灣高山寒原及針葉林群系。臺灣省林業試驗所研究報告第 203 號，共 24 頁。
- 倪健(1997) KIRA 指標的拓展及其在中國植被與氣候關係研究中的應用。應用生態學報 8(2) : 161-170。
- 徐文鏗(1985)吉良的熱量指數及其在中國植被中的應用。生態學雜誌 3 : 35-39。
- 陳玉峰(1996)臺灣高山植物(帶)歷來研究之檢討。臺灣省立博物館年刊 39 : 41-112。
- 陳明義(1998)野火影響環山、雪山地區植群之研究。內政部營建署雪霸國家公園管理處研究報告第 8706 號，共 76 頁。
- 斯煒(1948)玉山之植物社會。氣象局玉山科學調查，臺北市。
- 黃凱易、黃慧欣、施勝誠(2000)從地文因子觀點以 GIS 評估冷杉生育地之特性。中華林學季刊 33(2) : 231-243。
- 楊建夫(2000)雪山主峰圈谷群末次冰期的冰河遺跡研究。國立臺灣大學地理學研究所博士論文，共 256 頁。
- 劉春迎(1999) KIRA 指標在中國植被與氣候關係研究中的應用。植物生態學報 23(2) : 125-138。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄(1994)臺灣樹木誌。國立中興大學農學院叢書，共 923 頁。
- 蔣復初、吳錫浩、王書兵、傅建利、王燕、趙志中(2004)中國大陸森林線空間分布特徵及其與多年凍土線、氣候雪線的關係。地質力學學報 10(4) : 289-299。
- 賴明洲(2003)臺灣不存在高山寒原。於：賴明洲(著)，臺灣的植物。晨星出版社，臺中市。第 261-272 頁。
- 蘇鴻傑(1974)臺灣高山地區之香柏群落。臺大實驗林研究報告 110 : 101-113。
- 蘇鴻傑(1978)中部橫貫公路沿線生態及遊客資料之調查與分析—中橫公路沿線植被、景觀之調查與分析。國立臺灣大學、交通部觀光局合作研究報告。第 101-176 頁。
- Armand, A.D. (1992) Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction. In: Hansen, A. J. & di Castri, F. (eds), Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows. Springer-Verlag, New York, pp 360-378.
- Autio, J. (2006) Environmental Factors Controlling the Position of the Actual Timberline and

- Treeline on the Fells of Finnish Lapland [dissertation]. University of Oulu, Oulu, Finland.
- Bader, M.Y., Rietkerk, M. & Bregt, A.K. (2007) Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39(3):353-364.
- Bailey, R.G. (1998). *Ecoregions: The Ecosystem Geography of the Oceans and Continents*. Springer-Verlag, New York.
- Bekker, M.F. (2005) Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37(1):97-107.
- Bowman, W.D. & Seastedt, T.R. (eds) (2001) *Structure and Function of an Alpine Ecosystem*. Oxford University Press, New York.
- Box, E. O. (1995) Climate relations of the forests of east and southeast Asia. In: Box, E. O. Peet, R. K. Masuzawa, T. Yamada, I. Fujiwara, K. & Maycock, P. F. (eds), *Vegetation Science in Forestry*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 23-56.
- Chiu, C.A., Lin, P.H. & Lu, K.C. (2009) GIS-based tests for quality control of meteorological data and spatial interpolation of climate data: a case study in mountainous Taiwan. *Mountain Research and Development* 29 (4):339-349.
- Daly, C. (1984) Snow distribution patterns in the alpine krummholz zone. *Progress in Physical Geography* 8(2):157-175.
- Danils, L.D. & Veblen, T.T. (2003) Regional and local effects of disturbance and climate on altitudinal treelines in northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 14:733-742.
- Epstein, H.E., Calef, M.P., Walker, M.D., Chapin F.S.III & Strfield, A.M. (2004) Detecting changes in arctic tundra plant communities in response to warming over decadal time scales. *Global Change Biology* 10:1325-1334
- Fang, J.Y., Ohsawa, M. & Kira, T. (1996) Vertical vegetation zones along 30°N latitude in humid East Asia. *Vegetatio* 126:135-149.
- Gansert, D. (2004) Treelines of the Japanese Alps — altitudinal distribution and species composition under contrasting winter climates. *Flora* 199(2):143-156.
- Gensuo, J.J., Howard, E.H.E. & Walker, D.A. (2002) Spatial characteristics of AVHRR-NDVI along latitudinal transects in northern Alaska. *Journal of Vegetation Science* 13: 315-326
- Grossman, D.H., Li, X., Wisniewski, C., Faber-Langendoen, D., Anderson, M., Sneddon, L., Allard, D., Gallyoun, M. & Weakley, A. (1998) *International classification of ecological communities: terrestrial vegetation of the United States. Volume I. The National Vegetation Classification System: development, status, and applications*. Virginia: The Nature Conservancy. 126 pp. Web address: <http://www.natureserve.org/library/vol1.pdf>
- Hessl, A.E. & Baker, W.L. (1997) Spruce-fir growth form changes in the forest-tundra ecotone of Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Ecography* 20(4):356-367.
- Holdridge, L.R. (1967) *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica.
- Holtmeier, F.K. (2009) *Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics* (2nd ed). Springer Science + Business Media B. V.
- Hustich, I. (1979) Ecological concepts and biographical zonation in the North: the need for a generally accepted terminology. *Holarctic Ecology* 2(4):208-217.

- Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. (2000) Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography* 9:253-268.
- Kharuk, V.I., Ranson, K.J., Im, S.T. & Dvinskaya, M.L. (2009) Response of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* to climate change in southern Siberian alpine forest-tundra ecotone. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24(2): 130-139.
- Kira, T. (1948) On the altitudinal arrangement of climatic zones in Japan. *Kanti-Nogaku* 2:143-173. (in Japanese)
- Kira, T. (1977) A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. In: Miyawaki, A. & Tüxen, R. (eds), *Vegetation Science and Environmental Protection*. Maruzen, Tokyo. pp 21-30.
- Kira, T. (1991) Forest ecosystems of east and southeast Asia in a global perspective. *Ecological Research* 6:185-200.
- Kitayama, K. (1992) An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102:149-171.
- Körner, C. & Paulsen, J. (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperature. *Journal of Biogeography* 31:713-732.
- Körner, C. (1998) A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459.
- Körner, C. (2003) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* (2nd ed). John Wiley & Sons, Berlin.
- Küchler, A.W. (1956) Classification and purposes in vegetation maps. *Geographical Review* 46(2):155-167.
- Li, W. & Chou, P. (1984) The geographical distribution of the spruce-fir forest in China and its modelling. *Mountain Research and Development* 4(3):203-212.
- Löve, D. (1970) Subarctic and subalpine: where and what? *Arctic and Alpine Research* 2 (1):63-73.
- Nagy, L. (2006) European high mountain (alpine) vegetation and its suitability for indicating climate change impacts. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 106B(3):335-341.
- Ohsawa, M. (1990) An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in south and east Asian mountains. *Journal of Ecology* 78: 326-339.
- Payette, S. (1983) The forest tundra and present tree lines of the northern Québec-Labrador Peninsula. *Nordicana* 47:3-23.
- Pojar, J. & Stewart, A.C. (1991) Alpine tundra zone. In: Meidinger, D. & Pojar, J. (eds), *Ecosystems of British Columbia*. British Columbia Ministry of Forests, British Columbia. pp 263-274.
- Quinn, J.A. (2008) *Arctic and Alpine Biomes*. Greenwood Publishing Group, Westport, Connecticut.
- Schickhoff, U. (2005) The upper timberline in the Himalayas, Hindu Kush and Karakorum: a review of geographical and ecological aspects. In: Broll, G. & Keplin, B. (eds), *Mountain Ecosystems: Studies in Treeline Ecology*. Springer-Verlag, Berlin. pp 275-354.
- Su, H.J. (1984) Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (2): Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* 17(4):57-73.
- Su, H.J. (1985) Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (3) A scheme of geographical climate regions. *Quarterly Journal of Chinese*

- Forestry 18(3):33-44.
- Sveinbjörnsson, B. (2000) American and European treelines: external forces and internal processes controlling position. *Ambio* 29 (7):388-395.
- Trewartha, G.T. (1980) *An Introduction to Climate* (5th ed). McGraw-Hill, New York.
- Troll, C. (1971) Geocology and the world-wide differentiation of high-mountain ecosystems. In: Troll, C. (ed), *Geocology of High-Mountain Regions of Eurasia*. Franz Steiner Verlag GMBH, Wiesbaden. pp 1-16.
- Tuhkanen, S. (1993) Treeline in relation to climate, with special reference to oceanic areas. In: Alden, J. Mastrantonio, J. L. & Ødum, S. (eds), *Forest Development in Cold Climates*. Plenum Press, New York. pp 115-134.
- Virtanen, T., Mikkola, K., Nikula, A., Christensen, J.H., Mazhitova, G.G., Oberman, N.G. & Kuhry, P. (2004) Modeling the location of the forest line in northeast European Russia with remotely sensed vegetation and GIS-based climate and terrain data. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36(3):314-322.
- Walker, D.A., Auerbach, N.A., Bockheim, J.G., Chapin, F.S., Eugster, W., King, J.Y., McFadden, J.P., Michaelson, G.J., Nelson, F.E., Oechel, W.C., Ping, C.L., Reeburg, W.S., Regli, S., Shiklomanov, N.I. & Vourlitis, G.L. (1998) Energy and trace-gas fluxes across a soil pH boundary in the Arctic. *Nature* 394:469-472.
- Walter, H. (2002) *Walter's Vegetation of the Earth: The Ecological Systems of the Geobiosphere* (4th ed, completely revised and enlarged edition). Springer-Verlag, Berlin.
- Wang, C.K. (1962) Some environmental conditions and responses of vegetation on Taiwan. *Biological Bulletin of Tunghai University* 11: 1-19.
- Wardle, P. (1965) A comparison of alpine timber lines in New Zealand and North America. *New Zealand Journal of Botany* 3:113-135.
- Wardle, P. (1971) An explanation for alpine timberline. *New Zealand Journal of Botany* 9: 371-402.
- Wardle, P. (1998) Comparison of alpine timberlines in New Zealands and the Southern Andes. *Royal Society of New Zealand Miscellaneous Publications* 48:69-90.
- Weisberg, P.J. & Baker, W.L. (1995) Spatial variation in tree seedling and krummholz growth in the forest-tundra ecotone of Rocky Mountain National Park, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 27(2):116-129.
- Wielgolaski, F.E. (ed) (1997) *Polar and Alpine Tundra*. Elsevier, Amsterdam.
- Wieser, G. & Tausz, M. (eds) (2007) *Trees at Their Upper Limit: Treeline Limitation at the Alpine Timberline*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Wilhelm, G. (2002) What is a savanna? In: Hartman, G. Holst, S. & Palmer, B. (eds), *SRM 2002:Savanna/Woodland Symposium; 2002 Feb 13-19; Jefferson City, MO*. pp 3-8.
- Wolfe, J.A. (1979) *Temperature Parameters of Humid to Mesic Forest of Eastern Asia and Relation to Forests of Other Regions of the Northern Hemisphere and Australasia*. United States Geological Survey Professional Paper 1106, Washington, D.C.