

研究報告

雪山地區玉山杜鵑物候之研究

潘振彰¹ 曾彥學¹ 邱清安^{1,2} 曾喜育^{1,3}

【摘要】高山植物位處於侷限的高山環境，有如島嶼生態系相對脆弱，其物候在氣候變遷研究是值得深入探討之對象。本研究針對雪山地區之玉山杜鵑物候進行調查，探討海拔、光照、坡向等因子與物候之關係。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，熱量多寡為造成玉山杜鵑物候時序變化的主因。玉山杜鵑的始花期與展葉期在光環境和坡向類別上無顯著差異，經事後檢定比較發現始花期及展葉期在不同生育地間均以草生地的植株最早發生，此可能與其所在生育地的溫度和光度有關。此外，不同光照環境生育地的玉山杜鵑，在每花序花朵數、每枝條新葉數呈現顯著差異，事後檢定比較顯示，玉山杜鵑在陽光充足的生育地的每花序花朵數和每枝新葉數較森林陰暗環境高，可能顯示光度環境對植物生物量累積具重要影響。另外，坡向對各種物候現象不顯著，但事後分析檢定發現，南向和西南向坡的個體，其始花期較其它坡向早，此可能由陽光照射時間長短差異不同所致。圈谷的玉山杜鵑開花期與雪山較低海拔植株有明顯錯開現象，導致圈谷個體在開花時缺乏與其他地區個體交流的機會，此可能為造成玉山杜鵑種複合群的因子之一。

【關鍵詞】玉山杜鵑、高山植物、開花物候、氣候變遷、始花期

Research paper

Phenology of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. XueChen-Chang Pan¹ Yen-Hsueh Tseng¹ Chin-An Chiu^{1,2} Hsy-Yu Tzeng^{1,3}

【Abstract】Alpine is one of the most sensitive and fragile environments, where the plant live and its phenology is an important indicator to climate change. Phenology of Yushan azalea (*Rhododendron pseudochrysanthum*) was surveyed in Mt. Xue from February to December 2010. The purposes are carried on the relationship between habitats as altitude, lighting environment and aspect, etc., and phenologies as flowering and leaf expansion first flowering date (FFD), end flowering date (EFD) and leaf expansion date

1. 國立中興大學森林學系，40227臺中市國光路250號

Department of Forestry, National Chung Hsing University. 250 Kuokwang Rd., Taichung City 40227, Taiwan.

2. 國立中興大學實驗林管理處，40227臺中市國光路250號

Experimental Forest, National Chung Hsing University. 250 Kuokwang Rd., Taichung City 40227, Taiwan.

3. 通訊作者Corresponding author, e-mail: erecta@dragon.nchu.edu.tw

(LED) showed significantly positive correlated with altitude; however, flowering duration, flower number/branch, leaf number/branch were significantly negative correlated with altitude. These phenomena indicated Yushan azalea phenology initiate late and reduced the number of flowers and leaf per branch along with altitude. Furthermore, FFD and LED of Yushan azalea were significant difference at different altitudes. According to altitude is an indirect factor which reflects temperature and heat. And heat accumulated is more slowly with altitude increasing, that indicate heat accumulated is the major factor of FFD and LED of *R. pseudochrysanthum*. Although, FFD and LED were correlate insignificant difference in lighting and aspect habitats. The LSD post hoc tests indicated that FFD and LED of individuals at grassland were initiated earliest than other habitats. It might indicate the phenology was associate with temperature and light. In addition, the number of flowers and leaves per branch at different lighting habitat showed significant difference. LSD post hoc tests showed that Yushan azalea which under the forest with the lowest number of flowers and leaves per branch. It showed lighting environment is an important impact on plant biomass accumulation. Although, the phenomena of phenology were showed insignificantly between different aspects; the post hoc tests indicate the FFD of Yushan azalea at aspect of south ~ southwest was earlier than the other aspects. It might reflect the duration of sunlight. Flowering phenology of Yushan azalea at cirque was not overlap with other individuals at low altitudes, which indicate these cirque individuals miss the opportunity of gene flow. And the flowering phenology character might be one of the conformational factors to be *R. pseudochrysanthum* species complex.

【Key words】Rhododendron, alpine plant, flowering phenology, climatic change, first flowering date

一、前言

玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum* Hay.) 是雪山地區分布海拔最高的木本植物之一，屬於杜鵑科 (Ericaceae Juss.) 杜鵑屬 (*Rhododendron* L.) 常綠杜鵑亞屬 (subg. *Hymenanthes* (B.) K. Koch)，為臺灣特種。常綠杜鵑亞屬全世界約295種，1組24亞組，是一個形態特徵多樣化的複雜類群，也是杜鵑科現存最具原始性狀的亞屬 (方瑞征和閔天祿，1995)。本亞屬植物性喜冷涼之森林環境，全世界分布主要集中在中國西南部至喜馬拉雅地區，在南歐與北美洲區域僅呈點狀分布 (Irving and Hebda, 1993)；其主要特徵為常綠性喬木或大灌木，葉通常寬大不具鱗片，花序頂生，新枝葉出自側芽 (方瑞征和閔天祿，1995)。臺灣產常綠杜鵑亞屬包括普遍分布在臺灣中海拔森林的臺灣杜鵑 (*R. formosanum* Hemsl.)、分布北部的紅星杜鵑 (*R. rubropunctatum* Hay.)，以及分布在高海拔山區的南湖杜鵑 (*R. hyperythrum*

Hay.)、玉山杜鵑 (Li *et al.*, 1998; 何明友等，2006)。在臺灣高山分布之杜鵑屬物種之研究中，紅星杜鵑、森氏杜鵑 (*R. morii* Hay.)、南湖杜鵑與玉山杜鵑在花期與分布有明顯區別，但形態上極為相似，統稱為玉山杜鵑複合群 (*Rhododendron pseudochrysanthum* species complex) (徐瓏綺，2004；黃啟俊，2005；謝鎮宇，2006；陳盈雯，2010)。

植物的物候是指植物受生物和非生物因子影響而出現以年為週期的自然現象，包括展落葉、葉變色、開花、結果等現象 (劉棠瑞和蘇鴻傑，1983)。植物物候學之研究為保育生物學研究之基礎，植物物候變化既是植物對氣候變化的綜合反應過程，又是植物適應氣候變化的過程 (常兆丰等，2009)；植物物候變化反映在區域氣候的變化非常敏感，是最容易觀測和理想的重要感應器 (Myneni *et al.*, 1997)，透過植物物候長期的變化可以監測氣候的變化 (Parmesan, 2006; Rötzer *et al.*, 2000)。

高山環境之輻射量、風、雪、溫度、水分、土壤皆較平地條件為嚴苛，高山植物位處於侷限環境中有如島嶼生態系之相對脆弱；在全球氣候變遷下，高山生態系更是面臨威脅最嚴重的生態系之一 (Sala *et al.*, 2000)。然而，高山地區可及性差，環境惡劣，高山植物之物候研究資料相對較少；因應全球暖化現象，原先生長於高海拔植物，如玉山杜鵑、南湖杜鵑等物種之棲地已是其可能之避難所在地，應予以優先深入研究以提供物種保育及復育之措施。玉山杜鵑是雪山地區分布海拔最高的木本植物之一 (王偉等, 2011)，且尚未有關於本種植物之物候相關研究報告。因此，本研究針對雪山地區不同海拔梯度和生育地環境之玉山杜鵑物候進行觀察比較，期能對臺灣高山植物之物候研究與國家公園保育、解說和經營管理，以及杜鵑屬植物系統分類提供參考依據。

二、材料與方法

(一) 研究區域概況

本研究位於雪山東稜，位於雪山主峰線步道兩側，是臺灣熱門之登山路線之一。研究區地質屬由第三紀的亞變質岩組成，以深灰色的硬頁岩和板岩為主 (何春蓀, 1986)。雪山土壤性質呈現極酸性、有效磷缺乏、置換性鋁極高 (顏江河, 2011)。雪山山脈冬季均有積雪情形。以2010年雪山圈谷氣象站資料顯示最冷月為1月 (月均溫-0.11)，最熱月為7月 (月均溫9.02)，年均溫約為4.84，年降雨量為2284.5mm (魏聰輝和林博雄, 2011)。

玉山杜鵑在雪山主峰線南向坡面自海拔2,300 m開始分布至雪山山頂(3,886 m)；生育地環境大致可區分為灌叢草地、森林、林緣和圈谷等4種類型。灌叢草地主要優勢植物為玉山箭竹 (*Yushania niitakayamensis* (Hay.) Keng) 和高山芒 (*Miscanthus sinensis* Anders. var. *transmorrisonensis* (Hay.) Y. Lee)，森林組成有臺灣鐵杉 (*Tsuga chinensis* (Franch.) Pritz. ex Diels var. *formosana* (Hay.) Li et Keng)、臺

灣冷杉 (*Abies kawakamii* (Hay.) Ito) 和玉山圓柏 (*Juniperus morrisonicola* Hay.)，林緣為森林與草地之推移帶，圈谷主要優勢植物主要為玉山圓柏和玉山杜鵑等 (王偉等, 2011)。

(二) 研究材料

玉山杜鵑在雪山地區多分布在南向坡 (陳盈雯, 2010)，但多偏離步道甚遠且多位於陡峭山壁上；因此，受限於調查環境之可及性，本研究選取位於雪山主峰線步道兩側成熟、健康之玉山杜鵑植株，沿步道標定物候觀察樣株共計26株 (圖1)，樣株海拔分布範圍為3,065-3,885 m (表1)。玉山杜鵑生長型有喬木和灌木2種，在森林下層的玉山杜鵑植株多為喬木，生長在圈谷的個體則為灌叢，有關植株之性狀，本研究量測地徑作為代表；除了部分生長在圈谷的植株因生長交錯且為石礫掩蓋無法測量外，玉山杜鵑樣株地徑分布介於6.0-29.5 cm (表1)。

(三) 研究方法

1. 野外開花物候調查：在玉山杜鵑開花季前約每2週上山進行調查，觀察期間自2010年2月起至2010年12月止。玉山杜鵑樣株生物特徵調查工作計有地徑量測，並調查、量測開花物候樣株之環境因子資料，如伴生植群、衛星定位點、海拔高等。玉山杜鵑之開花物候觀察量測項目包含如下：

- (1) 每花苞之花朵數 (number of flower/branch)、每葉芽之葉片數 (number of leaf/branch)、每枝條之花數與葉數比值 (number of flower/num. leaf)，以及展葉期 (leaf expansion date) 與開花物候期記錄，並以固定自動相機定時記錄開花的過程。
- (2) 開花物候記錄：開花物候依下列開花特徵記錄：a. 花芽膨大期 (flower bud inflate date, FBID)：花芽逐漸膨大的過程。b. 露瓣期 (display-petal date, DPD)：花芽的鱗片裂開，花瓣自頂端露出。c. 始花期 (first flowering date, FFD)：全株5-24%的花開放。d. 盛花期 (full blossom date, FBD)；

表1. 雪山地區玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 樣株環境特性與物候觀察性態表。Table 1. Phenological characteristics of *Rhododendron pseudochrysanthum* and its environmental factors in Mt. Xue

樣株編號	地徑 (cm)	海拔高 (m)	日照環境	坡向	始花期 (月/日)	終花期 (月/日)	每苞平均花朵數	展葉期 (月/日)	每葉芽平均葉數
1	7.2	3,065	草地	南向	3/25	5/04	12.0	5/16	10.7
2	18.9	3,080	森林	北向	4/08	5/08	8.5	5/18	5.5
3	13.0	3,075	草地	南向	3/24	4/17	11.7	5/19	7.5
4	15.4	3,085	森林	北向	4/10	4/28	7.7	5/21	7.2
5	16.4	3,100	林緣	西南向	3/25	4/23	12.3	5/02	7.8
6	13.5	3,155	草地	東南向	4/08	5/04	10.3	5/19	9.8
7	12.1	3,135	森林	北向	4/09	5/06	9.0	5/26	8.0
8	14.0	3,130	林緣	西南向	3/27	4/24	8.0	4/28	7.5
9	7.8	3,130	草地	西向	4/07	5/05	12.7	5/26	7.3
10	20.0	3,130	林緣	東南向	4/08	4/30	9.3	5/18	8.5
11	14.8	3,140	草地	西南向	4/09	5/04	11.0	5/21	7.5
12	18.0	3,135	草地	北向	4/08	5/06	12.0	5/21	9.5
13	6.0	3,125	林緣	北向	4/09	5/06	9.8	5/20	5.7
14	17.4	3,240	森林	東北向	4/09	5/08	11.3	5/19	9.5
15	29.5	3,280	林緣	北向	4/10	5/12	8.2	5/24	4.3
16	8.0	3,325	森林	東北向	5/06	5/28	6.2	6/20	5.7
17	7.5	3,420	森林	南向	- ²	-	-	5/27	4.7
18	7.7	3,601	圈谷	東北向	5/23	6/08	7.7	6/12	7.3
19	灌叢 ¹	3,600	圈谷	西北向	5/19	6/02	8.5	6/10	8.7
20	灌叢	3,593	圈谷	東向	5/15	5/30	7.8	6/04	6.7
21	灌叢	3,627	圈谷	西北向	5/10	6/05	6.8	6/12	8.3
22	灌叢	3,650	圈谷	西北向	5/09	6/03	7.2	6/18	5.8
23	10.5	3,677	圈谷	西北向	5/22	6/13	10.3	6/14	7.7
24	灌叢	3,700	圈谷	西北向	5/23	6/15	9.8	6/18	6.2
25	灌叢	3,860	圈谷	南向	5/25	6/17	8.0	6/28	6.2
26	灌叢	3,885	圈谷	西北向	5/25	6/14	8.8	6/24	8.2

註¹：圈谷之樣株因生長呈矮盤灌叢，地徑無法量測註²：2010年無花芽產生

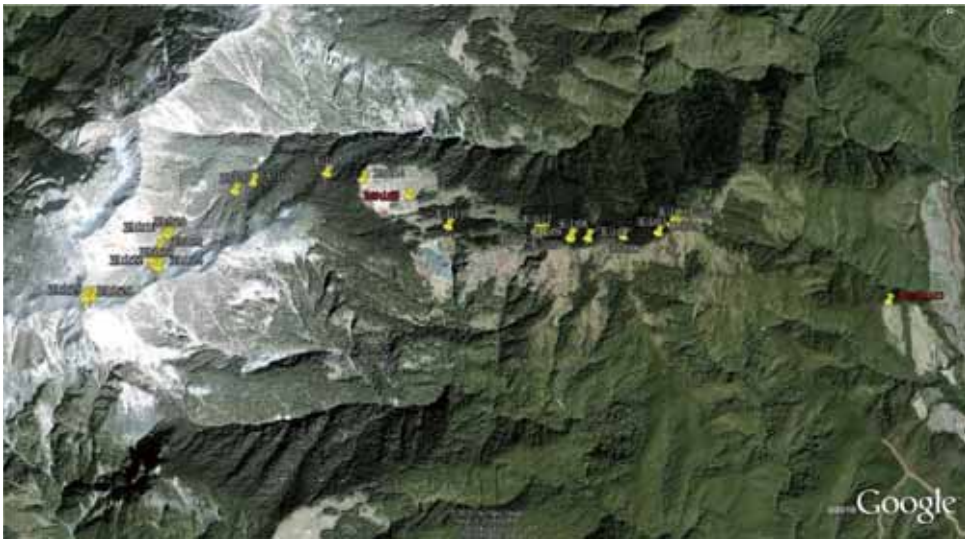


圖1. 雪山地區玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 調查樣株分布位置圖。黃色圖釘標示為樣株位置。

Fig. 1. Samples location of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. Xue.

全株25-94%的花開放)。e. 終花期(end flowering date, EFD)：全株95%的花脫落。開花歷時 (flowering duration) 則是自始花期至終花期的時間。

2. 累積熱量計算

為計算有效之累積熱量，以花芽突破休眠開始增長至始花期前為計算基礎。一般認為溫帶地區之木本植物在低於5 時開始進入休眠狀態，因此多以5 作為植物休眠的門檻溫度 (threshold temperature) (Chnnel and Smith, 1983; Murray *et al.*, 1989; Hannerz, 1999)。由於玉山杜鵑所處海拔高度為溫帶至亞寒帶 (邱清安等, 2010)，因此本研究以溫度大於5 作為門檻溫度並予以計算累積熱量。

本研究氣溫參考雪霸國家公園在雪山地區設置之4座氣象站，分別位於哭坡 (3,050 m)、369山莊 (3,142 m)、雪山黑森林 (3,405 m) 及雪山圈谷 (3,584 m)，均設立於2009年9月開始進行觀測(魏聰輝和林博雄, 2011)；為求均一之標準，樣株之積溫計算選擇最接近且生育地環境相近之氣象站，以每小時均溫作為積溫時數

與累積熱量之標準，積溫時數為超過門檻溫度之累積時數，以生長時數 (growing hours, GH) 為計算基礎；累積熱量計算公式如下 (修改自 Gordon and Bootsma, 1993)：

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

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

S_{gdh} ：有效積溫之熱量和，即生長度時 (growing degree hour, GDH)，單位為degree-hour

t_1 ：休眠結束開始累積熱能的時間，以花芽開始增長為計算始期

t_2 ：花芽綻放之時間 (達到始花期之時間)

T_t ：每小時之均溫

T_b ：門檻溫度 (本研究設定為5)

3. 統計分析

為了解海拔與地徑對玉山杜鵑物候各項性狀值之影響，本研究進行Pearson相關分析及線性迴歸分析，並以Sigmaplot 10.0 (Systat Software, Inc.) 製圖表示。另外，為了解不同

環境下玉山杜鵑物候之差異，本研究針對不同海拔 (altitude)、光照 (light) 和坡向 (aspect) 等3種生育地環境因子進行變方分析 (analysis of variance, ANOVA)，並進行LSD事後檢定 (LSD post hoc test) 各項環境內之差異。依生育地環境因子差異，將海拔、光度以及坡向進行分類：(1) 依據樣株分布之海拔高度區分成3,001-3,200 m、3,201-3,500 m，以及3,501-3,886 m等3個級距；(2) 依玉山杜鵑生長之光度差異，大致分成森林 (forest, 陰暗環境)、林緣 (forest edge, 半遮陰)，與草生灌叢地 (grass-shrub land) 及圈谷 (cirque, 陽光充足) 等3類光環境；(3) 依樣株生長之坡向位置，區分成西北方—東北方 (northwest ~ northeast)、東北方—東南方 (northeast ~ southeast)、東南方—西南方 (southeast ~ southwest)，以及西南方—西北方 (southwest ~ northwest) 等4類。以上統計分析以SPSS 12.0 (SPSS, Inc.) 進行。

三、結果與討論

(一) 玉山杜鵑開花物候

本研究調查26株玉山杜鵑中，最早開花的植株為海拔 (3,065 m) 最低的哭坡頂樣株 (編號1)，開花起始日為3月25日，開花最晚的植株分布在雪山山頂附近 (3,860-3,885 m)，始花期為5月25日；玉山杜鵑開花之花期結束由4月中旬至6月中旬，每株花期歷時長約18-40天。雪山地區玉山杜鵑的開花時期主要在4-5月，為期約2個月時間 (表1)。調查期間觀察發現，玉山杜鵑在海拔約2,600 m左右之雪山主東峰稜線南側的坡面，在3月28日時已大量盛開。

雪山地區3,000 m以上之玉山杜鵑始花期、終花期隨著海拔的增加而顯著增加 (始花期 $r^2=0.904$, $p<0.001$; 終花期 $r^2=0.897$, $p<0.001$; 表1、圖2)，而開花歷時 (flowering duration, 始花期至終花期的時間) 則隨著海拔升高而明顯減少的趨勢 ($r^2=0.282$, $p=0.006$; 圖3)。再者，由玉山杜鵑始花期之積溫時數、累積熱量和與海拔關係發現，積溫時數、累積熱量隨

著海拔的增加而顯著減少 (累積時數 $r^2=0.225$, $p=0.017$; 累積熱量 $r^2=0.424$, $p<0.001$)。由於海拔是間接因子，其直接反映在溫度的差異 (Körner, 2003)；因海拔愈高，平均溫度愈低，在單位時間內植物能累積的熱量相對較少 (周愛琴等, 2001; Körner, 2007)；因此，熱量的多寡為造成雪山地區玉山杜鵑花苞內的花朵數量。雪山地區玉山杜鵑每個花序中的花苞數 9.4 ± 1.8 朵，花序內花朵數沿海拔升高明顯減少趨勢 (圖4, $r^2=0.224$, $p=0.017$)。在相近海拔區域的樣株，光線充足的個體，其每花苞平均的花朵數約10-13朵，而森林下層約6-10朵 (表1、圖5)。分布較高海拔的玉山杜鵑因生育地平均溫度較低，且因冰封期較長致使有效日照時數較短，相對能累積之熱量較少 (圖6, $r^2=0.292$, $p=0.005$)，以致整體光合產物較低，加上土壤基質較差 (顏江河, 2011)，使得玉山杜鵑在圈谷的每花序花朵數目較少。然而，生長在黑森林內的玉山杜鵑 (例如編號17)，雖然其分布海拔較低，可以累積的熱量較圈谷來得高，但在臺灣冷杉鬱閉林下卻沒有開花，此可能是累積熱量不足造成花芽不分化或分化後能量不足以開花所造成。

若以不同類別生育地環境比較玉山杜鵑的開花物候特性發現，玉山杜鵑之每花序花朵數量在海拔類別及光環境下呈現顯著差異 ($F=9.156$, $p=0.004$; $F=5.054$, $p=0.026$)，在各坡向則差異不顯著 ($F=0.648$, $p=0.599$)，而各項生育地環境參數間之交感作用不顯著 (海拔 \times 坡向: $F=0.19$, $p=0.901$; 光環境 \times 坡向: $F=0.036$, $p=0.854$)。經事後檢定比較發現，分布在3,500m以上的玉山杜鵑明顯較分布較低海拔處 (3,001-3,200m)的個體之每花序花朵數量較少 ($t=-2.591$, $p=0.005$) (表2)；草生地之玉山杜鵑較森林環境的植株明顯較多 ($t=1.852$, $p=0.027$)，而與林緣差異不顯著 ($t=-0.390$, $p=0.652$) (表3)；玉山杜鵑在不同坡向類別間之每花序花朵數差異不顯著 (表4)。

玉山杜鵑之始花期和終花期在海拔呈現

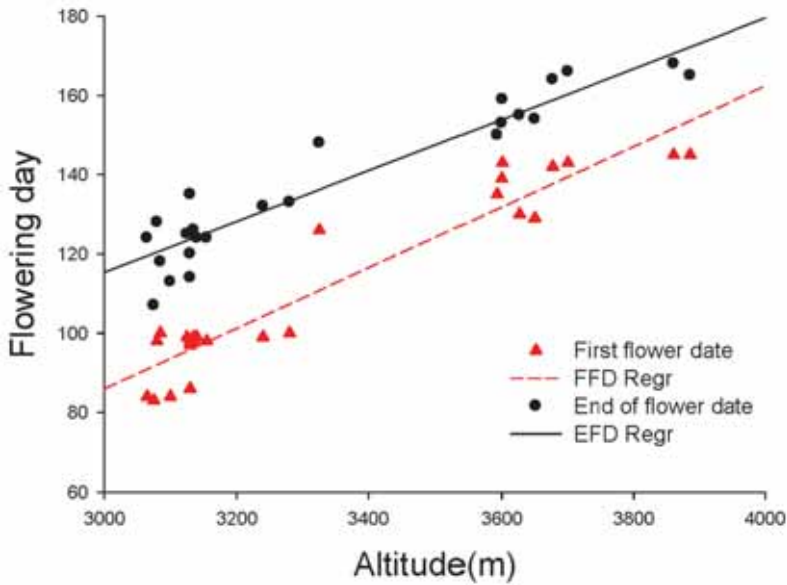


圖2. 2010年雪山地區玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 始花期 (FFD) 及終花期 (EFD) 與海拔之關係 ($y=-143.61+0.0765x, r^2=0.904, p<0.001$; $y=-77.42+0.0643x, r^2=0.897, p<0.001$)。

Fig. 2. Relationship between altitude and flowering date of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. Xue in 2010.

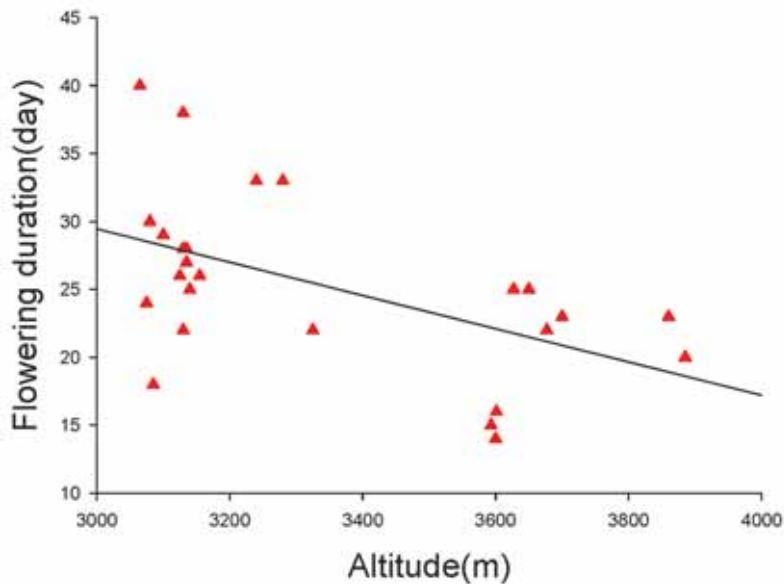


圖3. 2010年雪山地區玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 開花歷程與海拔高之關係 ($y=66.19-0.0122x, r^2=0.282, p=0.006$)。

Fig. 3. Relationship between altitude and flowering duration of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. Xue in 2010.

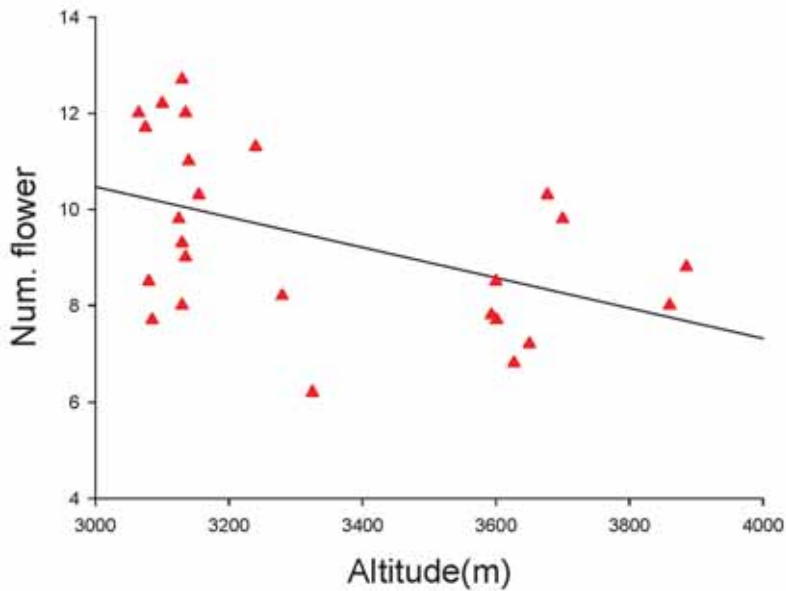


圖4. 2010年雪山地區玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 每花序花朵數與海拔分布之關係 ($y=19.94-0.0032x$, $r^2=0.224$, $p=0.017$)。

Fig. 4. Relationship between altitude and flower number/branch of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. Xue in 2010.

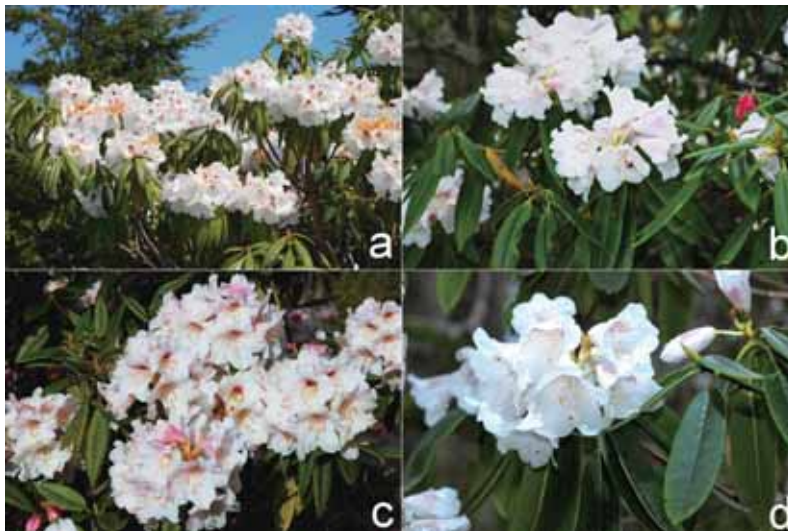


圖5. 雪山地區不同光照環境下玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 花朵數比較圖。(a)樣株3(草生地, 3,075m), 每苞花朵數11.7朵; (b)樣株2(森林, 3,080m), 每苞花朵數8.5朵; (c)樣株12(草生地, 3,135m), 每苞花朵數12.0朵; (d)株株13(森林, 3,125m), 每苞花朵數9.7朵。

Fig. 5. Flower number/branch comparison of *Rhododendron pseudochrysanthum* at different light environments in Mt. Xue.

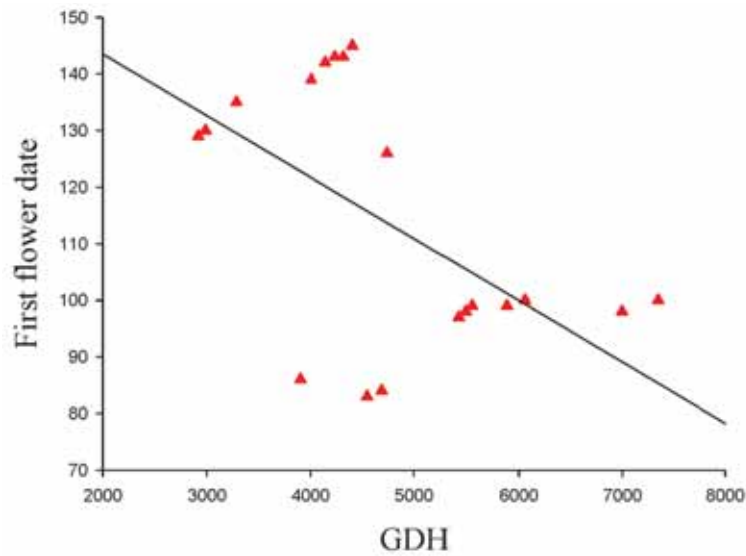


圖6. 2010年雪山主區玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 始花期 (first flower date) 與累積熱量 (growing degree hours, GDH) 之關係 ($y=165.29-0.0109x$, $r^2=0.292$, $p=0.005$)。

Fig. 6. Relationship between heat cumulation (degree-hour) and first flowering date of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. Xue in 2010.

表2. 雪山地區不同海拔區域之玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 之每苞花朵數、始花期、終花期、花期長、每枝條成熟葉數以及展葉期之比較表

Table 2. Flowering and leaf phenology comparison of *Rhododendron pseudochrysanthum* at different altitude in Mt. Xue.

	Num. flower	First flowering date (days)	End of flowering date (days)	Flowering duration (days)	Num. leaf	Leaf expansion date (days)
3,001-3,200 m	10.7 ± 0.4 a	94.8 ± 2.5 b	123.0 ± 2.2 c	28.2 ± 1.8 a	8.2 ± 0.4 a	137.7 ± 2.1 c
3,201-3,500 m	9.2 ± 0.8 ab	106.0 ± 4.8 b	136.3 ± 4.1 b	30.3 ± 3.5 a	6.3 ± 0.6 b	149.3 ± 3.5 b
3,501-3,886 m	8.1 ± 0.6 b	140.3 ± 3.5 a	159.1 ± 3.0 a	18.9 ± 2.5 b	6.9 ± 0.5 ab	166.0 ± 3.0 a

註：平均數差異的顯著水準為0.05

表3. 雪山地區不同光環境下之玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 之每苞花朵數、始花期、終花期、花期長、每枝條成熟葉數以及展葉期之比較表

Table 3. Flowering and leaf phenology comparison of *Rhododendron pseudochrysanthum* at different light environments in Mt. Xue

	Num. flower	First flowering date (days)	End of flowering date (days)	Flowering duration (days)	Num. leaf	Leaf expansion date (days)
grassland, cirque	9.9 ± 0.4 a	117.8 ± 2.5 a	142.5 ± 2.2 a	24.7 ± 1.8 a	7.9 ± 0.4 a	153.6 ± 2.1 a
forest	8.0 ± 0.6 b	106.0 ± 3.4 b	132.3 ± 2.9 b	26.4 ± 2.5 a	5.3 ± 0.4 b	148.7 ± 3.5 a
forest edge	10.3 ± 0.7 a	94.0 ± 4.1 c	121.8 ± 3.6 c	27.8 ± 3.0 a	8.4 ± 0.6 a	133.7 ± 2.9 b

註：平均數差異的顯著水準為0.05

表4. 雪山地區不同坡向之玉山杜鵑 (*Rhododendron pseudochrysanthum*) 之每苞花朵數、始花期、終花期、花期長、每枝條成熟葉數以及展葉期之比較表

Table 4. Flowering and leaf phenology comparison of *Rhododendron pseudochrysanthum* at different aspects in Mt. Xue

	Num. flower	First flowering date (days)	End of flowering date (days)	Flowering duration (days)	Num. leaf	Leaf expansion date (days)
North~north east	9.5 ± 0.5 a	110.4 ± 3.0 a	136.4 ± 2.6 a	26.0 ± 2.2 a	7.5 ± 0.5 a	149.4 ± 2.1 ab
East~south east	9.1 ± 0.8 a	110.3 ± 4.5 a	131.3 ± 3.9 a	21.0 ± 3.3 a	8.2 ± 0.7 a	144.0 ± 2.1 b
South~southeast	10.0 ± 0.6 a	106.2 ± 3.5 a	133.3 ± 3.1 a	27.1 ± 2.6 a	6.7 ± 0.4 a	146.2 ± 2.1 b
West~north west	10.6 ± 0.7a	117.5 ± 4.2 a	147.3 ± 3.7 b	29.8 ± 3.1 a	7.4 ± 0.6 a	156.4 ± 2.1 a

註：平均數差異的顯著水準為0.05

顯著差異(4.232, $p < 0.001$)，但在光環境與坡向沒有顯著差異(始花期：F=0.861, $p=0.447$ ；F=0.206, $p=0.890$ ；終花期：F=0.796, $p=0.474$ ；F=0.862, $p=0.487$)，而各項生育地環境參數間之交感作用不顯著。經事後檢定比較發現，分布在3,500m以上的玉山杜鵑明顯較其他海拔的個體的始花期和終花期晚(表2)。此外，不同光環境下各類別間的始花期和終花期亦呈現顯著差異(表3)。玉山杜鵑在不同坡向的植株始花差異雖不顯著，但事後分析檢定發現，位於相近海拔南向和西南向坡的個體，其始花期較北向和東北向坡、東向和東南向坡來得早。此可能由陽光照射時間差異不同所致。由於雪山主峰線步道之稜線由西向東遞降，位於南向和南向坡的植株，每日早上至中午受陽光照射的時間較北坡和東坡的個體長；再者，雪山高山地區在下午常發生雲霧現象(魏聰輝和林博雄，2011)，對於北坡和東坡的個體而言，照射到陽光的時間並沒有比較長。物候調查期間發現，生育地在陽光充足的玉山杜鵑，其每個花苞內之全部花朵開放時間較為均一，即全株開花同步性較生長於冷杉林下者為高。同步性的開花對於吸引授粉者前來的效果相對較佳，

而且在開闊地的環境對高山常見的共同授粉媒介—熊蜂 (*Bombus* spp.) 而言是較好的環境(Bergman *et al.*, 1996)，而這亦反映在後續的結實現象，在開闊地玉山杜鵑結實情形較森林下層的個體來得好(圖7)。

由於植物需達到一定的生理成熟才具有開花能力，然而在自然環境中並非每個成熟個體均能按時開花，主要因素是植物花原體 (flower primordia) 的形成與否，植物花原體會受溫度、陽光、水分及養分等的影響，溫度對溫帶樹種而言更是扮演非常重要的角色(Brown, 1953; Cleary and Waring, 1969)。在溫帶地區的多年生木本植物，常因本身的成熟老化及外界短日照，導致植株的芽體進入一段休眠期，以度過冬季寒冷的低溫，待春天來臨時，則需累積一定量的熱能才能發芽及開花(Swartz and Powell, 1981)。Fisher等(1996)進行鐵炮百合 (*Lilium longiflorum* Thumb.) 的溫度處理與花芽長度之相關模式研究發現，處理溫度愈高，開花所需日數則相對減少。因此，生長在海拔較高，或在森林下層的玉山杜鵑，其開花啟始時間比生長在海拔較低，或灌叢草地的植株來得晚。



圖7. 雪山地區玉山杜鵑在不同光環境結實之情形比較圖。(a)為雪山圈谷植株，結實率較高；(b)為黑森林內植株，結實率較差。

Fig. 7. Fruit phenology comparison of *Rhododendron pseudochrysanthum* at different lighting habitats in Mt. Xue.

因為熱能的累積是破除植物休眠的關鍵，許多植物在溫度與花芽的開放時間存在著線性關係，即在一定溫度範圍內，溫度上升愈快，花芽開放時間就愈早 (Miller-Rushing and Richard, 2008)。另外像溫帶果樹常見的冷激需求 (chilling)，推測對於玉山杜鵑亦為重要，依照Richardson等(1974)所提出的冷激模式，玉山杜鵑應符合冷激-熱量和序模式 (chilling-heat sum sequential model)。這個模式假設每棵樹的芽需要經過低於門檻溫度的冷激累積時數 (chilling hours)，而芽在開展的時期，必須達到一定量的累積熱量才能開展。

本研究調查結果顯示，玉山杜鵑開花時序為由低海拔向高海拔的趨勢，且相似光環境下，圈谷的玉山杜鵑與較低海拔草生灌叢的個體開花時序明顯錯開的現象，這使得雪山地區整個族群的開花為期約2個月，而玉山杜鵑開花期與開花歷時主要受到生育地環境溫度的影響所致。由於生育地環境的差異，造成雪山地區圈谷的玉山杜鵑與其他較低海拔個體的開花期明顯錯開，使生長在圈谷的植株失去與其他位於較低海拔個體基因交流的機會，進而形成一個較獨立的亞族群。再者，臺灣亞高山地區的臺灣冷杉林與草生灌叢為鑲嵌分布，造成玉山杜鵑分布呈隔離現象，使玉山杜鵑亞族群間的個體基因交流更加困難。對於廣泛分布於如

島嶼般山地的玉山杜鵑而言，長時間的花期錯開將漸失基因交流，可能造成玉山杜鵑形態多變而難以分類，進而形成玉山杜鵑種複合群的原因。

(二) 玉山杜鵑之葉候

展葉時間隨著海拔升高有顯著較晚的趨勢 (圖8, $r^2=0.771$, $p<0.001$)，可能反映較高海拔的熱量累積需較長時間所致。玉山杜鵑的物候表現特性為展葉較開花晚，待開花現象結束後 (達終花期) 才開始展葉；展葉較始花期期晚約20-56天，平均 37.5 ± 9.8 天，較終花期晚約1-32天，平均 12.4 ± 7.2 天。玉山杜鵑的展葉日期仍是從較低海拔處較早開始，在海拔 $<3,500$ m之樣株，其花期結束後和展葉期間的時間在10-23天，而在3,500 m之雪山圈谷 ($<3,500$ m海拔) 樣株在花期結束後，則縮短為1-15天。然而，終花期至展葉期之物候時差程度隨著海拔有顯著減少的趨勢 (圖9, $r^2=0.259$, $p=0.009$)，此可能因海拔愈高有效熱能的時間愈短，終花期至展葉期隨著海拔上升而縮短，在圈谷的玉山杜鵑必須把握短暫的夏季迅速展葉，使產光合作用的養分可以輸送至授粉結實之投資。

在高山生態系中，低溫、乾燥和強輻射能等是植物生長重要的限制因子 (Körner, 2003)，適宜生長的時期非常短暫；為充分利用短暫、可利用的時間產生營養器官，以利於當年有限

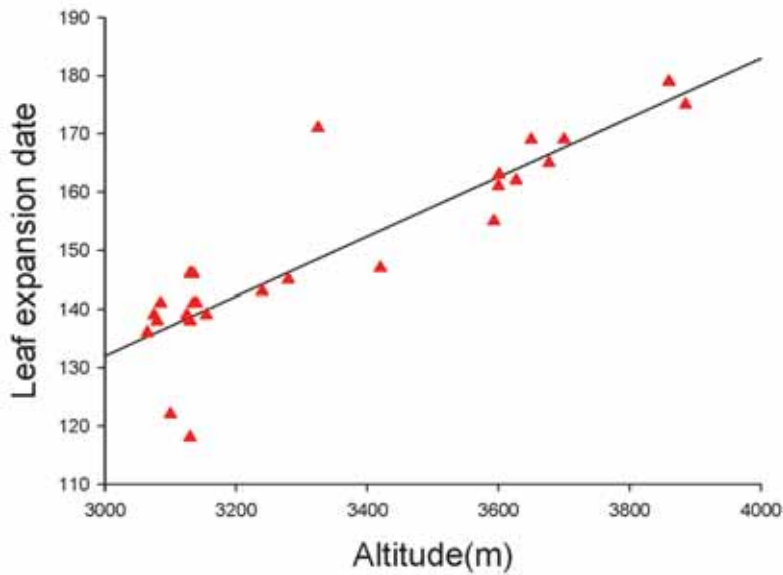


圖8. 2010年雪山地區玉山杜鵑展葉期與海拔之關係 ($y=-20.71+0.0509x$, $r^2=0.771$, $p<0.001$)。

Fig. 8. Relationship between altitude and leaf expansion date *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. Xue in 2010.

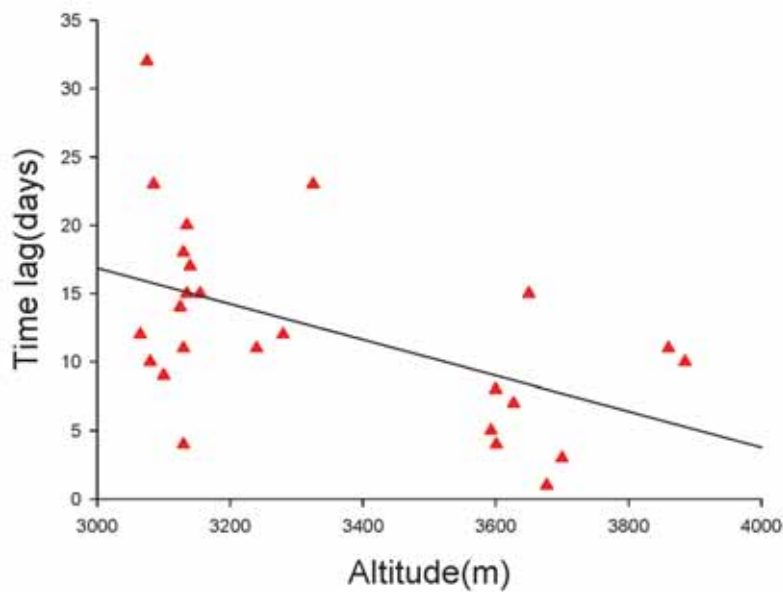


圖9. 2010年雪山地區玉山杜鵑終花期與展葉期之時間差與海拔之關係 ($y=56.06-0.0131x$, $r^2=0.260$, $p=0.009$)。

Fig. 9. Relationship between altitude and the duration of first flowering date to leaf expansion date of *Rhododendron pseudochrysanthum* in Mt. Xue in 2010.

的日照時間內累積較多營養以供植株生長、開花與結實。愈往高海拔升高，達到植物開始生長的時間愈晚，因此植物必須在短暫的生長季儘快完成展葉，因而終花期與展葉期之物候時差在往愈高海拔減少之現象。整體而言，雪山地區玉山杜鵑的始花期比展葉期早20-56天(表1)，大致反映出溫帶木本植物早花期樹種的特色(白潔等, 2010)。玉山杜鵑的花芽在前一年已分化完成，然當積溫達到時，前一年光合作用累積的物質與能量可以快速供給至花芽而開花(Menzel, 2002; Spano *et al.*, 1999)。

雪山地區的玉山杜鵑每個新芽的展葉數平均為 7.3 ± 1.5 片，在陽光充足的草地地仍然較森林或林緣的每枝條新葉數較多(表2)。此外，隨著海拔升高，每枝條新葉數雖有減少的趨勢但不顯著($r^2=0.034$, $p=0.347$)；若比較相近光環境的植株(排除在森林生育地的樣株)發現，玉山杜鵑每枝條新葉數與海拔呈顯著負相關，即新葉數隨海拔高度上升有明顯減少之趨勢($r^2=0.214$, $p=0.040$)。此現象可能因為生長在圈谷的玉山杜鵑其生長季較短，所能提供新葉

發育的養份較其它較低海拔者為低之故。

玉山杜鵑每枝條上之花朵數與成熟葉數的比值為 1.2 ± 0.3 ，大致反映出該枝條1片成熟葉之光合作用產物約略可供1朵花的發育。再者，每枝條之花朵數與成熟葉之比值雖隨著海拔升高而有遞減趨勢但變化不顯著($r^2=0.082$, $p=0.165$)，且在不同光環境與坡向的個體間差異亦不顯者($F=0.336$, $p=0.721$; $F=0.660$, $p=0.592$)。此結果一方面可能反映出在相似環境下，玉山杜鵑枝條上的1片葉子可供給花朵數之養分接近常數；另一方面，在海拔較低、光充足環境的生育地中，每枝條之花朵數與成熟葉片數之比值較高，顯示玉山杜鵑在環較佳的生育地中，1片成熟葉可提供較多的光合作用產物進行花芽發育。

全球氣候暖化的影響下，極端天氣氣候事件的出現頻度與強度增加(IPCC, 2007)，也因此使得生物在生存、繁衍上更加艱鉅。本研究在物候觀察過程中發現，雪山圈谷的樣株在其開花初期因一場短暫的5月雪，致使花朵因受寒害凍傷而發生早枯現象(圖10)，部份花



圖10. 雪山地區玉山杜鵑之花朵受霜雪凍傷情形(2010.5.3)。花苞停止生長，枯萎花朵內之花藥未開裂，顯示其未授粉。

Fig. 10. Flowers frostbite of *Rhododendron pseudochrysanthum* by frost/snow in Mt. Xue (2010.5.3).

苞甚至停止生長；由枯萎的花朵發現花藥尚未開裂，顯示其未授粉，因此無法結實並產生種子，魏聰輝和林博雄 (2011) 亦提出終雪日對高山生態系的影響較大。然而此一氣候不尋常現象對長壽命的高山木本植物的生長雖不造成植物生存的威脅，但對於其延續新的生命確實影響很大。由於高山地區可及性較差，造成高山植物之物候研究相對較困難；然高山生態系對氣候變化反應非常敏感，全球氣候變遷對於高山植物之影響有待更進一步長期觀察研究。

四、引用文獻

- 方瑞征、閔天祿 (1995) 杜鵑屬植物區系的研究。雲南植物研究 17(4): 1-3。
- 王偉、邱清安、蔡尚惠、許俊凱、曾喜育、呂金誠 (2010) 雪山主峰沿線植物社會調查研究。林業研究季刊32(3): 15-34。
- 白潔、葛全勝、戴君虎、王英 (2010) 西安木本植物物候與氣候要素的關係。植物生態學報 34(11): 1274-1282。
- 何明友、方明淵、胡文光、胡琳貞 (2006) 中國植物志—杜鵑花科。中國植物志第57卷第2分冊。
- 何春蓀 (1986) 台灣地質概論—臺灣地質圖說明書。經濟部中央地質調查所第二版。
- 周愛琴、宋玉麗、于青 (2001) 溫度對桃樹萌芽開花生物學特性的影響。煙臺果樹 2001(3): 30-31。
- 邱清安、曾彥學、王志強、廖敏君、曾喜育 (2010) 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。林業研究季刊 32(3): 89-102。
- 徐瓏綺 (2004) 玉山、森氏與紅星杜鵑之親緣關係與後冰河期之遷徙。中國文化大學生物科技研究所碩士論文。
- 常兆丰、邱國玉、趙明、楊自輝、韓富貴、仲生年、李愛德、劉淑娟 (2009) 民勤荒漠區植物物候對氣候變暖的響應。生態學報 29(10): 5195-5206。
- 陳盈雯 (2010) 臺灣原生杜鵑棲地地文環境特性之研究。國立中興大學園藝學系碩士論文。
- 黃啟俊 (2005) 台灣產玉山杜鵑複合群之親緣地理學研究。國立成功大學生命科學系碩士論文。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑 (1983) 森林植物生態學。臺灣商務印書館。
- 謝鎮宇 (2006) 利用LEAFY基因序列探討台灣玉山杜鵑複合群的起源及演化。中國文化大學生物科技研究所碩士論文。
- 顏江河 (2011) 第三章、雪山地區主要林型菌根共生關係之研究，第3-1頁-第3-27頁。歐辰雄、呂金誠 (2011) 雪山地區高山生態系長期監測與研究。雪霸國家公園管理處委託研究報告。
- 魏聰輝、林博雄 (2011) 第一章、高山微氣象與熱量收之研究，第1-1頁-第1-133頁。歐辰雄、呂金誠 (2011) 雪山地區高山生態系長期監測與研究。雪霸國家公園管理處委託研究報告。
- Bergman, P., U. Molau and B. Holmgren (1996) Micrometeorological impacts on insect activity and plant reproductive success in an alpine environment, Swedish Lapland. Arctic and Alpine Research 28(2): 196-202.
- Brown, D. S. (1953) Climate in relation to deciduous fruit production in California. VI. The apparent efficiencies of different temperatures for the development of apricot fruit. American Society for Horticultural Science 62: 173-183.
- Cannel, M. G. R. and R. I. Smith (1983) Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. Journal of Applied Ecology 20: 951-963.
- Chuine, I., P. Cour and D. D. Rousseau (1999) Selecting models to predict the timing of

- flowering of temperate tree: implications for tree phenology modeling. *Plant, Cell & Environment* 22: 1-13.
- Cleary B. D. and R. H. Waring (1969) Temperature: collection of data and its analysis for the interpretation of plant growth and distribution. *Canadian Journal of Botany* 47(1): 167-173.
- Fisher P. R., J. H. Leith and R. D. Heins (1996) Modeling flower bud elongation in Easter lily (*Lilium longiflorum* Thumb.) in response to temperature. *Hortscience* 31: 349-352.
- Gime'nez-Benavides, L., R. Garcí'a-Camacho, J. Mari'aIriondo and A. Escudero (2011) Selection on flowering time in Mediterranean high-mountain plants under global warming. *Evolutionary Ecology* 25: 777-794.
- Hannerz, M. (1999) Evaluation of temperature models for predicting bud burst in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 9-19.
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge. 104pp.
- Irving, E. and R. J. Hebda (1993) Concerning the origin and distribution of *Rhododendrons*. *Journal of the American Rhododendron Society* 47: 139-162.
- Körner, C. (2003) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems.* 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 344 pp.
- Körner, C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22(11): 569-574.
- Li, H. L., S. Y. Lu, Y. P. Yang and Y. H. Tseng (1998) Ericaceae. *Flora of Taiwan* II 4: 17-39.
- 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 - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 203: 449-468.
- Menzel, A. (2002) Phenology: its importance to the global change community. *Climate Change* 54: 379-385.
- Menzel, A., T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kubler, P. Bissolli, O. Braslavskaja, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jarczok, F. Magese, A. Mestre, O. Nordli, J. Penuelas, P. Pirinen, V. Remisova, H. Scheffinger, M. Striz, A. Susnik, A.J.H.V. Vliet, F.E. Wielgolaski, S. Zach and A. Züst (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12: 1969-1976.
- Miller-Rushing, A. J. and B. P. Richard (2008) Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology* 89(2): 332-341.
- Murray, M. B., M. G. R. Cannel and R. I. Smith (1989) Date of bud burst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology* 26: 693-700.
- 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.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.

- Richardson, E. A., S. D. Seeley and D. R. Walker (1974) A model for estimating the completion of rest for Redhaven and Elberta peach trees. *Hortscience* 9(4): 331-332.
- 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.
- 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: 1770-1774.
- Spano, D., C. Cesaraccio, P. Duce and R. L. Snyder (1999) Phenological stages of natural species and their use as climate indicators. *International Journal of Biometeorology* 42: 124-133.
- 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.