

研究報告

## 雪山雪東線步道種子植物開花物候之調查

吳佳穎<sup>1</sup> 曾喜育<sup>1</sup> 邱清安<sup>2</sup> 王秋美<sup>3</sup> 劉思謙<sup>4</sup> 曾彥學<sup>1,\*</sup>

【摘要】高山植物的開花物候受限於惡劣的生育環境，長期以來為研究氣候變遷的重要題材。本研究於雪山雪東線步道，自海拔2,140 m登山口至海拔3,886 m雪山主峰沿線，包括中、高海拔生態系，橫跨高山植群帶、冷杉林帶、鐵杉雲杉林帶，以及櫟林帶上層等4個植群帶。由2012年3月起至同年12月止，每月觀察記錄步道兩旁種子植物之開花物候，提供保育及氣候變遷之訊息。共記錄45科125屬172種維管束植物，主要物種以菊科、薔薇科及杜鵑花科等3科種數最優勢。研究區內花期自3月開始，夏季6-7月為花期高峰，11月多數物種花期結束進入休眠狀態，至12月已無植物開花。雪山雪東線沿線植物的開花物候與氣溫呈顯著相關，反映氣溫是高山植物開花重要的限制因子。4個植群帶的逐月開花物候的種數模式相近，花期高峰皆在6-7月；其中，高山植群帶植物花期最短，自4月起至10月止，可能反映亞寒帶的氣溫相對較低，熱量累積較緩慢而致使植物之開花物候期程相對較短。本區物種花期的長度1-9個月不等，多數物種花期長2-3個月，其中多數大喬木的花期較短，約1-2個月。於生長季早期開花者有堇菜科、松科、楊柳科等，花期約在4-5月；於生長季晚期開花者有菊科、龍膽科、蓼科等，其花期多在8-9月。不同生長型中喬木、灌木植物花期較草本植物提早，推測其植株較高大可截取較多陽光有關。海拔廣泛分布的物種，分布於較低海拔的個體通常較高海拔者花期提早，花期開始時間延後1-4個月，少數種類如臺灣鬼督郵和一枝黃花則有提早現象。不同種類之花候差異可能與物種遺傳特性與熱量累積、以及環境的溫度變化及生育地異質性等有关。

【關鍵詞】雪山雪東線、開花物候、高山生態系、花期長度、生長型

Research paper

## Flowering phenology of East Xue Trail of Xue Mountain

Chia-Ying Wu<sup>1</sup> Hsy-Yu Tzeng<sup>1</sup> Qing-An Qiu<sup>2</sup> Chiu-Mei Wang<sup>3</sup>  
Si-Qian Liu<sup>4</sup> Yen-Hsueh Tseng<sup>1,\*</sup>

1. 國立中興大學森林學系，402台中市國光路250號。  
Department of Forestry, National Chung-Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 402, Taiwan.
2. 國立中興大學實驗林管理處，402台中市國光路250號。  
Experimental Forest Management Office, National Chung-Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 402, Taiwan.
3. 國立自然科學博物館，404台中市北區館前路一號。  
National Museum of Natural Science, 1 Guancian Road Taichung 404, Taiwan.
4. 國立中興大學生命科學系，402台中市國光路250號  
Department of Life Sciences, National Chung-Hsing University, 250 Kuokwang Rd., Taichung 402, Taiwan.

\* 通訊作者。Corresponding author, e-mail: tseng2005@nchu.edu.tw. Phone number: (04)2284-0345#139

**【Abstract】** This study is focus on flowering phenology of vascular plants in the East Xue Trail of Xue Mountain. The total observed 172 species belong to 125 genera and 45 families. The elevation of the study area was 2,140 to 3,886 m, belongs to cold harsh climate. Amount the observed species, the most dominant families were Compositae, Rosaceae and Ericaceae. Plant growth and reproduction was strictly controlled by the environment condition, the observed duration was between March to December 2012. The flowering period was from March to November, with a peak in June to July. Flowering phenology pattern was followed with the change of temperature in the study area. Due to Alpine vegetation zone at the highest altitude had the lowest temperature, the flowering duration of plants at community level was shortest. Flowering duration ranging from 1-9 months, most species was 2-3 months, however, tree species had relatively shorter flowering period. Violaceae, Pinaceae and Salicaceae Species usually blooming centralized in April to May in early growing season. On the other hand, Compositae, Gentianaceae and Polygonaceae species often flowering in the late growing season in August to September. Trees and shrubs usually bloom earlier than herbs. Most species which the individuals grew in low altitude area blooming earlier about 1 to 4 months than those in high altitude. Otherwise, few species such as *Solidago virgaurea* and *Ainsliaea latifolia* ssp. *henryi* were flowering earlier at high altitude area than the lower ones. The flowering phenology differentiation of each species was influenced by genetic and environment heterogenetics.

**【Key words】** Xue Mountain, East Xue Trail, Flowering phenology, Alpine ecosystem, Flowering duration, Growth form

## 一、前言

植物生活史每年依循固定的模式變化，受遺傳生理、環境內外因子影響，各階段每年稍有不同，此種植物生活周期受環境影響而變化的現象就稱之為物候 (phenology)，其中開花物候 (flowering phenology) 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)。植物開花需達一定條件，例如需達到生理花熟狀態，和花芽累積特定門檻溫度 (threshold temperature)，以促使花芽分化及植物開花 (高景輝和湯文通，1978)。

植物的開花物候一方面植物受內在遺傳控制，經長期演化，各科 (family) 或生活型 (life form) 間的物種，在生長及繁殖策略上形成差異，亦導致花期分化 (Kochmer and Handel, 1986; Golluscio *et al.*, 2005)，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)；另一方面受外在環境

的控制，在空間尺度上變異性相當大，植物花期因所處生育地之氣候帶 (Blionis *et al.*, 2001; Jackson, 1996)、緯度 (Kalisz and Wardle, 1994; Jonas and Geber, 1999) 及海拔 (Carpenter, 1976; Blionis *et al.*, 2001) 而變化，不同生育地，物種於溫、光照、雨量或粉媒介等資源條件有利的時期開花。

高山地區是一個較為特殊的生態系，其提供給當地物種的生育地環境較低海拔地區來的嚴苛，如低溫、高輻射及降雪等，皆為物種在生長過程中的限制因子 (Korner, 2003)。全球暖化已對高山環境造成變化，氣溫上升 (Prock and Korner, 1996)、降水格局和積雪覆蓋的改變 (Guisan *et al.*, 1995)，均影響植物生長發育。雪霸國家公園是典型的高山型國家公園，雪山 (3,886 m) 是雪霸國家公園最高峰，為臺灣第2高峰；而雪東線步道是臺灣登山遊憩最興勝的高山步道之一，步道沿線包含中海拔—高海拔地區之生態系，區內氣候、地形的變化孕育豐富的植相景觀，許多珍稀特有物種生長

其中。本研究於雪山雪東線步道進行種子植物開花物候觀察，建立步道沿線植物花期的基礎資料，綜合氣候因子探討植物繁殖策略，提供物種資源保育、生態保護及氣候變遷之研究依據，並做為雪霸國家公園或相關單位經營管理及遊憩規畫參考。

## 二、材料與方法

### (一) 研究區概述

本研究區域為台中市和平區雪霸國家公園境內之雪山雪東線步道沿線 (24° 23' - 24° 24' N, 121° 12' - 121° 18' E)，從武陵農場進入雪山登山口 (2,140 m) 經由七卡山莊、哭坡、雪山東峰、三六九山莊、黑森林、圈谷至雪山主峰 (3,886 m)，全長約10.8 km，海拔高度落差1,746 m，地形變化甚大，登山口—七卡山莊—哭坡頂為南向坡面，哭坡頂端—三六九山莊為嶺線路段，三六九山莊—黑森林—圈谷底為北向坡面，圈谷底—雪山主峰為冰河遺跡地形 (呂金誠，1999；楊建夫，2000)。氣候屬寒帶重溼氣候，終年低溫多濕，海拔3,000 m以上地區冬寒積雪 (陳正祥，1957)。氣溫呈年週期變化，最暖月為7月約8~12 °C，最冷月為1月約-1~3 °C，雨量集中夏季 (魏聰輝和林博雄，2011)。

研究區內之地質屬於中央山脈地質區之西部亞區中的雪山山脈帶，由第三紀的亞變質岩所組成，地質帶中以深灰色的硬頁岩和板岩為主 (何春蓀，1986)。雪山高山地區的土壤，若為森林界線以上地區，多以粘板岩風化而成的

岩海地區，土壤淺薄，幾乎由岩礫構成；若為森林地區或草原地區，則土壤多以壤土、腐植土為主，然地形陡處，表土層淺薄多構成瘠土 (應紹舜，1976)。顏江河 (2009) 在雪山主峰沿線七卡 (里程碑1.9 km)、哭坡 (4.4 km)、火燒地 (7.1 km)、黑森林 (8.9 km) 及圈谷 (9.5 km) 設置土壤採樣點，研究結果顯示，步道沿線所有樣點的土壤pH值皆成極酸性。

依海拔梯度、植群帶、植被類型及地形等條件，參考Su (1984) 及王偉等人 (2010) 依優勢植群及對應氣候帶，雪東線步道可劃分成4個植群帶，海拔由高至低為：高山植群帶 (Alpine vegetation zone)、冷杉林帶 (*Abies* zone)、鐵杉雲杉林帶 (*Tsuga-Picea* zone) 及櫟林帶上層 (*Quercus* upper zone)，各植群帶之範圍及主要優勢物種如表1所示；由於冷杉林帶於本研究區橫跨範圍較大，主要優勢植群可分為2型，里程4.4-8.9k為玉山箭竹—高山芒草植物優勢型 (*Yushnia niitakayamensis-Miscanthus transmorrisonensis* type)，里程8.9-9.8k為冷杉優勢林型 (*Abies kawakamii* type)，優勢物種為臺灣冷杉 (*Abies kawakamii*)，林內光度較低。

### (二) 調查方法

本研究採沿線調查法，沿雪山登山口至雪山主峰之雪東線步道觀察植物開花物候，參考鄭婷文等人 (2012) 於雪東線步道記錄的69科182屬324種種子植物，針對步道兩旁特有性、稀有，以及具代表性之物種之挑選健康成熟之個體作為開花物候觀察對象，進行照片拍攝及標本採集協助物種鑑定。調查期間為2012年

表1. 雪山雪東線步道不同路段之植群帶劃分(Su,1984)

Table1. Different vegetation zones along the East Xue Trail of Xue Mountain ( Su,1984)

植群帶	路段	里程碑 (km)	海拔 (m)	主要優勢物種
高山植群帶	圈谷底—主峰	9.8-10.9	3,600-3,886	玉山圓柏、玉山杜鵑
冷杉林帶	三六九山莊—圈谷底	4.4-9.8	3,050-3,600	臺灣冷杉、玉山箭竹、高山芒
鐵杉雲杉林帶	七卡山莊—哭坡頂	2.0-4.4	2,510-3,050	臺灣鐵杉、高山櫟
櫟林帶上層	登山口—七卡山莊	0.0-2.0	2,140-2,510	臺灣二葉松、臺灣赤楊

3-12月，每月至少進行1次花期觀察，按月分記錄開花物種。喬木植物選定繁殖成個體，較高者以望遠鏡觀察之；草本植物因多成叢生長，且越冬後隔年分布位置不定，以同種族群為對象，選取各植群帶內數量穩定者觀察。開花期之標準，被子植物以花冠開放、花藥成熟至凋謝，可為授粉媒介授粉期間為準，裸子植物以花粉散逸或雌蕊可接受花粉時為主。植群帶內物種樣株或族群大於30%為開花狀態時，則予以該物種花期記錄。

### (三) 資料分析

整理研究區內逐月開花之物種數，利用SPSS 12.0版 (SPSS, 2003) Kendall's tau coefficient進行分析，分析其與氣象環境因子間是否相關，以了解影響植群開花物種數之因子。氣象環境因子取自魏聰輝和林博雄 (2012) 監測雪東線步道上哭坡頂、三六九山莊、黑森林及圈谷等4個高山氣象站所得之資料，包括氣溫、地表下10cm地溫、雨量、相對溼度及光

合有效輻射等。步道常見植物科別依開花物種數量繪製花候譜帶，標示科花期、開花物種數大於科內物種數60%以上之盛花期，及開花物種數最多時期，以了解不同科別開花物候。

## 三、結果與討論

### (一) 觀察植物組成

本研究開花物候觀察的植物種類共45科125屬172種，物種科別以菊科 (Compositae) 植物25種最多，次為薔薇科 (Rosaceae) 14種，再次為杜鵑花科 (Ericaceae) 9種，其餘較優勢科別如圖1所列，比較鄭婷文等人 (2012) 研究結果顯示，本研究觀察物種數為研究區內維管束植物種數1/2以上，除禾本科 (Gramineae) 及莎草科 (Cyperaceae) 因花果期難以判斷區別，馬鞭草科 (Verbenaceae)、蕁麻科 (Urticaceae) 及菝葜科 (Smilacaceae) 生長勢較弱而觀察種數較少，以及少數科未達本區原生物種數1/3外，其餘科植物種數比例大致達到1/3以上，反映出本

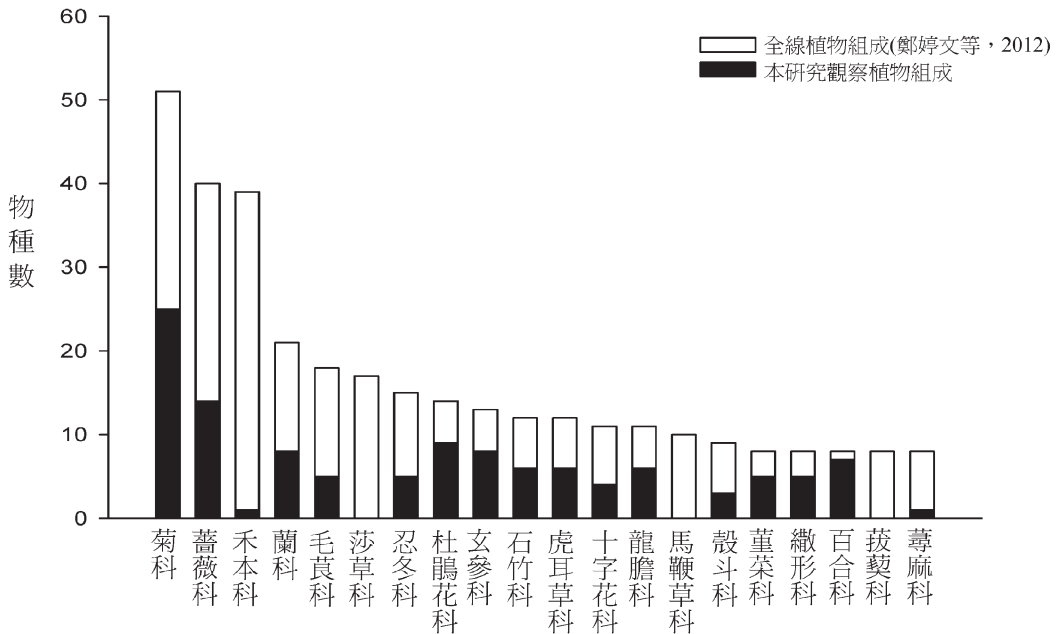


圖1. 雪東線步道植物物種數前20名之科別。

Fig. 1. The top 20 largest families in East Xue Trail of Xue Mountain.

研究成果應可代表試驗區開花物候特性。以植物生長型來區分，草本植物種數最多，共33科93屬124種，依次灌木植物 (10科16屬23種)、喬木植物 (10科15屬16種)，以及木質藤本植物 (5科6屬9種)。各植群帶物種數以冷杉林帶最多共36科81屬98種，鐵杉雲杉林帶次之共31科69屬85種，再次為櫟林帶上層共28科53屬63種，高山植群帶最少共24科43屬48種 (表2)。

(二) 不同植群帶開花物候

本研究調查結果顯示，雪山雪東線步道沿

線植物之開花物候自2012年3月起至11月止結束 (圖2)；植物花期分布在6-7月有1明顯高峰，約82%物種在此時期開花，以6月最多116物種開花，次為7月108種；11月後漸接近寒冷冬季，植物進入休眠期，至12月已無物種開花。雖然雪山各植群帶存在著海拔、植物社會等環境的差異，但各植群帶近1年的開花物候的種數分布模式相似 (圖3)，4植群帶的植物花期均呈1明顯高峰，均集中在6-7月，而6-7月花期高峰是本區生長季溫度最高的時期，此現象與大

表2. 雪山雪東線步道2012年於3-12月不同植群帶植物各生長型種類統計表

Table 2. Life form composition of different vegetation zone of East Xue trail of Xue Mountain.

植群帶	草本植物			木質藤本			灌木			喬木			種子植物		
	科	屬	種	科	屬	種	科	屬	種	科	屬	種	科	屬	種
高植群帶	20	36	41	0	0	0	4	6	6	1	1	1	24	43	48
冷杉林帶	29	64	77	3	3	3	7	10	13	3	4	4	36	81	98
鐵杉雲杉林帶	21	48	58	3	4	5	4	9	12	7	8	8	31	69	85
櫟林帶上層	21	39	45	3	4	5	2	7	8	5	5	5	28	53	63
步道全線	33	93	124	5	6	9	10	16	23	10	15	16	45	125	172

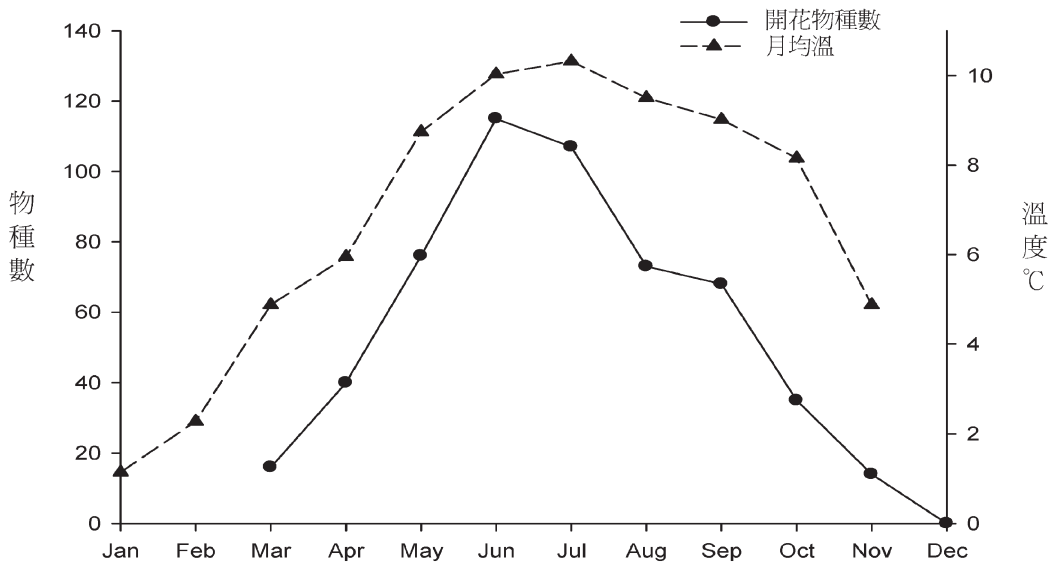


圖2. 雪山雪東線步道2012年3-12月逐月開花物種數與月平均溫。

Fig. 2. Flowering species number and monthly average temperature in East Xue Trail of Xue Mountain during March to December 2012.



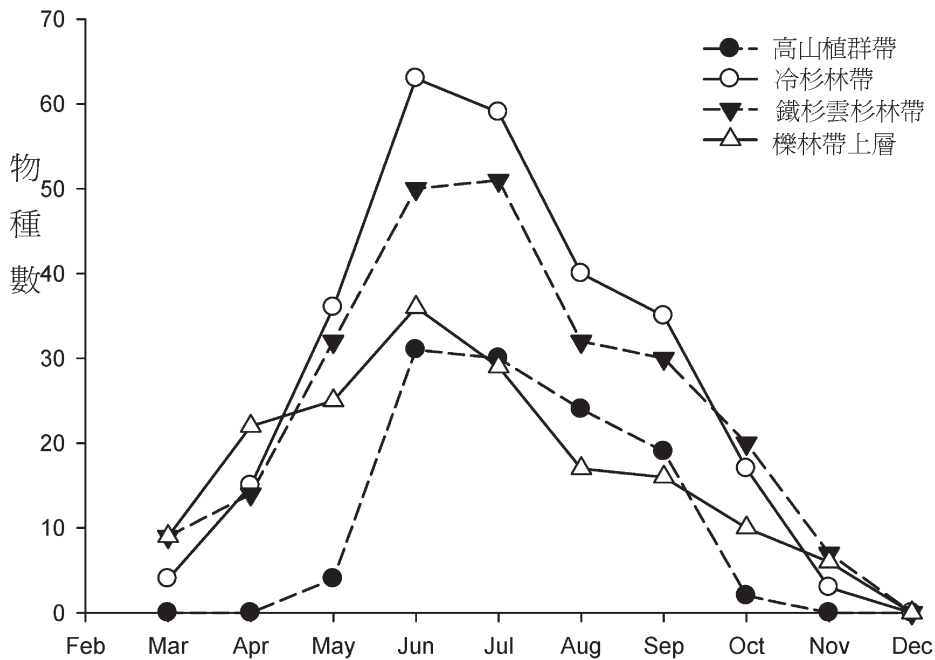


圖3. 雪山雪東線步道2012年3-12月不同植群帶植物逐月開花物種數。

Fig. 3. Flowering species number in different vegetation in East Xue trail of Xue Mountain during March to December in 2012.

多數北半球高山物候研究結果相同(呂理昌, 1990; 邦卡兒—海放南, 2007; 李向前等, 2009; Tebar *et al.*, 2002; Zang *et al.*, 2010; Kudo and Hirao, 2006; Blionis *et al.*, 2001)。每月開花物種數與氣象環境因子相關分析結果亦顯示, 僅氣溫及10cm地溫呈顯著正相關(表3), 顯示影響高山地區植物開花物候最顯著的是氣溫, 反映氣溫是高山地區植物最直接的限制因子。

比較4個植群帶開花物候的種數分布發現, 高山植群帶的植物花期時間較短, 僅5-10月間有植物開花, 94%物種於夏季6-8月開花, 植物花期集中趨勢最明顯; 冷杉林帶、鐵杉雲杉林帶、櫟林帶上層的植物花期均為3-11月間。此現象可能反映出位處亞寒帶的高山植群帶生長季較短, 熱量不足且低溫積雪及霜害不利生長等因素, 致使本區的開花物候期較短, 植物僅於年中最溫暖時期開花。

雪山主峰步道沿線海拔3,300 m以上地區

的昆蟲組成及季節動態主要出現高峰時間亦為6-8月(葉文斌和李蕙宜, 2012)。由於高海拔地區生長季較短, 植物花期高峰與昆蟲活動期高度的配合性形成互利共生關係; 即蟲媒授粉植物需配合昆蟲活動期, 以降低花粉消耗量及提高授粉效率; 另一方面昆蟲亦需取食植物的花粉或花蜜, 滿足其生長發育及繁衍後代所需。

### (三) 不同生長型植物之花期

比較不同生長型植物的開花物種數逐月分布模式顯示(圖4), 雪山雪東線之草本植物逐月開花為單峰分布, 木質藤本與喬木為雙峰分布, 而灌木介於兩者之間。以超過種數60%開花標準來看, 草本植物花期高峰在6-9月, 木質藤本與灌木植物的花期較集中於5-7月, 喬木植物較集中於5-6月。就花期長度而言, 木質藤本植物約75%花期為1-3個月, 喬木植物約93%花期為1-2個月, 相對而言木質藤本與喬木植物花期較短, 灌木植物多為1-5個月, 草

本植物多2-4個月(圖5)。許多高山物候研究結果顯示木本植物花期較草本植物早(呂理昌, 1990; 邦卡兒-海放南, 2007; Kochmer and Handel, 1986), 推測其原因可能與光照、溫度及熱量累積有關。

由於高山植物可利用之生長季較短, 於早春時節氣溫尚不穩定, 偶有霜害, 透過溫度和光週期的調控, 高山植物生長發育可避免發生有致命損傷的時候(Korner, 2003)。Heide

(1992) 研究生長於高山和極地的禾本科植物 *Phippsia algida* 之開花條件, 發現在相同溫度條件下 (9°C 及 21°C), 日照時數分別達 19 小時及 17 小時以上始有開花現象, 且隨日照長度增加至 24 小時, 開花率及花序數提高至最大, 進入花期時間也提早。呂理昌 (1990)、邦卡兒-海放南 (2007) 高山地區植物開花物候的研究, 皆發現同一物種於向陽區域花期較提早的現象。綜合上述研究結果, 顯示日照長度增加可促進花

表3. 雪山雪東線步道2012年3-12月逐月開花物種數與環境因子相關性分析

Table 3. Kendall's tau correlation analysis of species number and environmental factors in East Xue Trail of Xue Mountain during March to December 2012

	氣溫 (°C)	10cm 地溫 (°C)	降水量 (mm)	相對濕度 (%)	光合有效輻射 (mmol/m <sup>2</sup> hour)	10cm土壤含水率 (m <sup>3</sup> /m <sup>3</sup> %)
逐月開花物種數	0.800**	0.722**	-0.056	0.278	1.000	0.278

\*\*表示顯著水準0.01時達顯著。

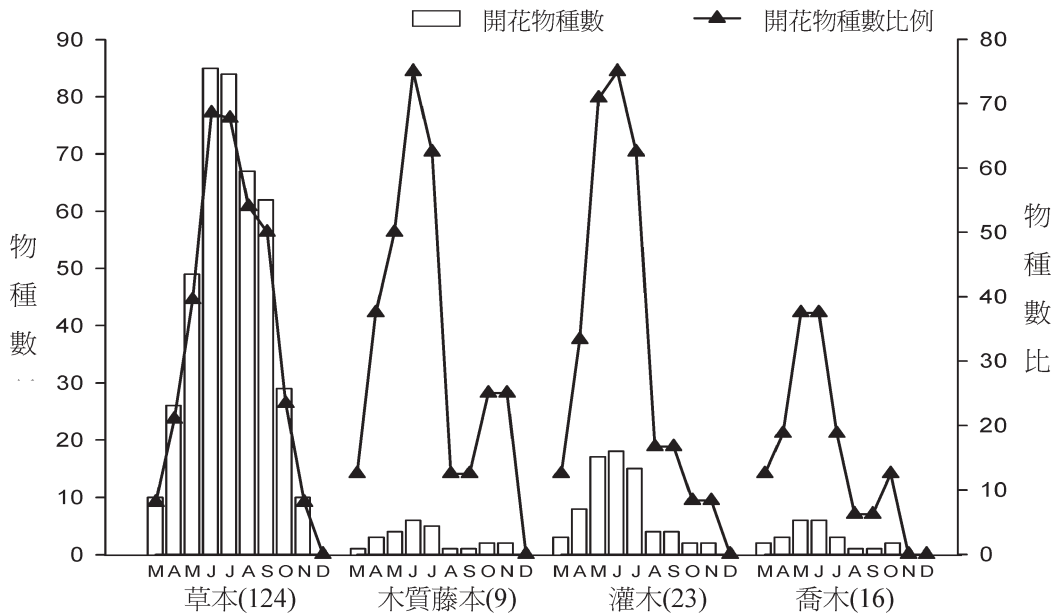


圖4. 雪山雪東線步道2012年3-12月不同生活型植物逐月開花物種數及比例。括號內數字為該生活型物種數。

Fig. 4. Number and percentage of flowering species of different life forms in East Xue Trail of Xue Mountain during March to December 2012.

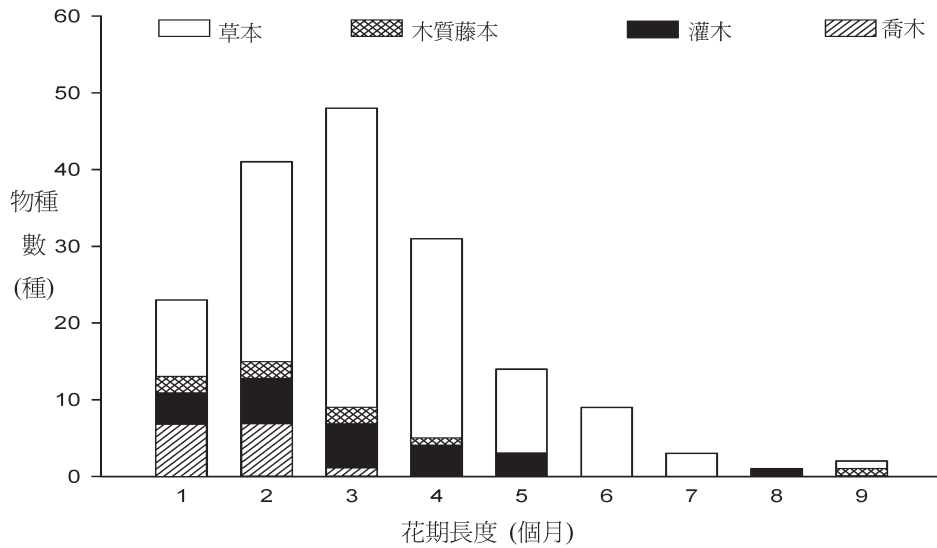


圖5. 雪山雪東線步道物候觀察物種之花期長度。

Fig. 5. Length of flowering duration of observed species in East Xue Trail of Xue Mountain.

期提早，而本研究中灌木及喬木植物植株最高大，可優先截取太陽光照，有利植物最先進入花期。

#### (四) 物種開花時序

雪山雪東線步道沿線物種開花時序呈現多樣性 (圖6)，花期較早之物種如臺灣胡麻花 (*Heloniasum bellata*)、臺灣二葉松 (*Pinus taiwanensis*)、臺灣冷杉、玉山櫻草 (*Primula miyabeana*)、大霸尖山酢漿草 (*Oxalis acetosella* ssp. *taemoni*)、臺灣山酢漿草 (*O. acetosella* ssp. *griffithii* var. *formosana*)、褐毛柳 (*Salix fulvopubescens*)、臺灣山柳 (*S. taiwanalpina*)、紫花地丁 (*Viola. mandshurica*)、臺灣堇菜 (*V. formosana*)、高山通泉草 (*Mazus alpinus*)、毛蕊花 (*Vaccinium japonicum* var. *lasiostemon*)、臺灣馬醉木 (*Pieris taiwanensis*)、森氏萎陵菜 (*Potentilla matsumurae* var. *pilosa*) 等在3月即進入開花期；花期較晚之物種如阿里山忍冬 (*Lonicera acuminata*)、蔓黃菀 (*Senecio scandens*)、絨山白蘭 (*Aster lasiocladus*)、鄧氏胡頹子 (*Elaeagnus thunbergii*)、臺灣常春

藤 (*Hedera rhombea* var. *formosana*)、虎杖 (*Polygonum cuspidatum*)、高山蓼 (*P. filicaule*)、臺灣赤楊 (*Alnus formosana*) 等則在10月才進入開花期。

就開花時間長度而言，因種類不同而異，花期長度1-9個月不等，以2-3個月最多，占總物種數50%以上 (圖5)。花期僅1個月的有三斗石櫟 (*Pasania hancei* var. *ternaticupula*)、狹葉高山櫟 (*Cyclobalanopsis stenophylloides*)、高山櫟 (*Quercus spinosa*)、臺灣山柳、褐毛柳、枇杷葉灰木 (*Symplocos stellaris*)、南湖斑葉蘭 (*Goodyera nankoensis*)、臺灣茶藨子 (*Ribes formosanum*)、臺灣赤楊、臺灣山薺 (*Draba sekiyana*)、齒葉筷子芥 (*Arabis serrata*) 及雙黃花堇菜 (*V. biflora*) 等；花期長達本研究期間一半 (5個月) 以上者有川上氏薊 (*Cirsium kawakamii*)、虎杖、玉山金絲桃 (*Hypericum nagasawai*)、假繡線菊 (*Spiraea hayatana*)、玉山小米草 (*Euphrasia transmorrisonensis*)、高山通泉草、高山白珠樹 (*Gaultheria itoana*)、阿里山忍冬、阿里山龍膽 (*Gentiana arisanensis*)



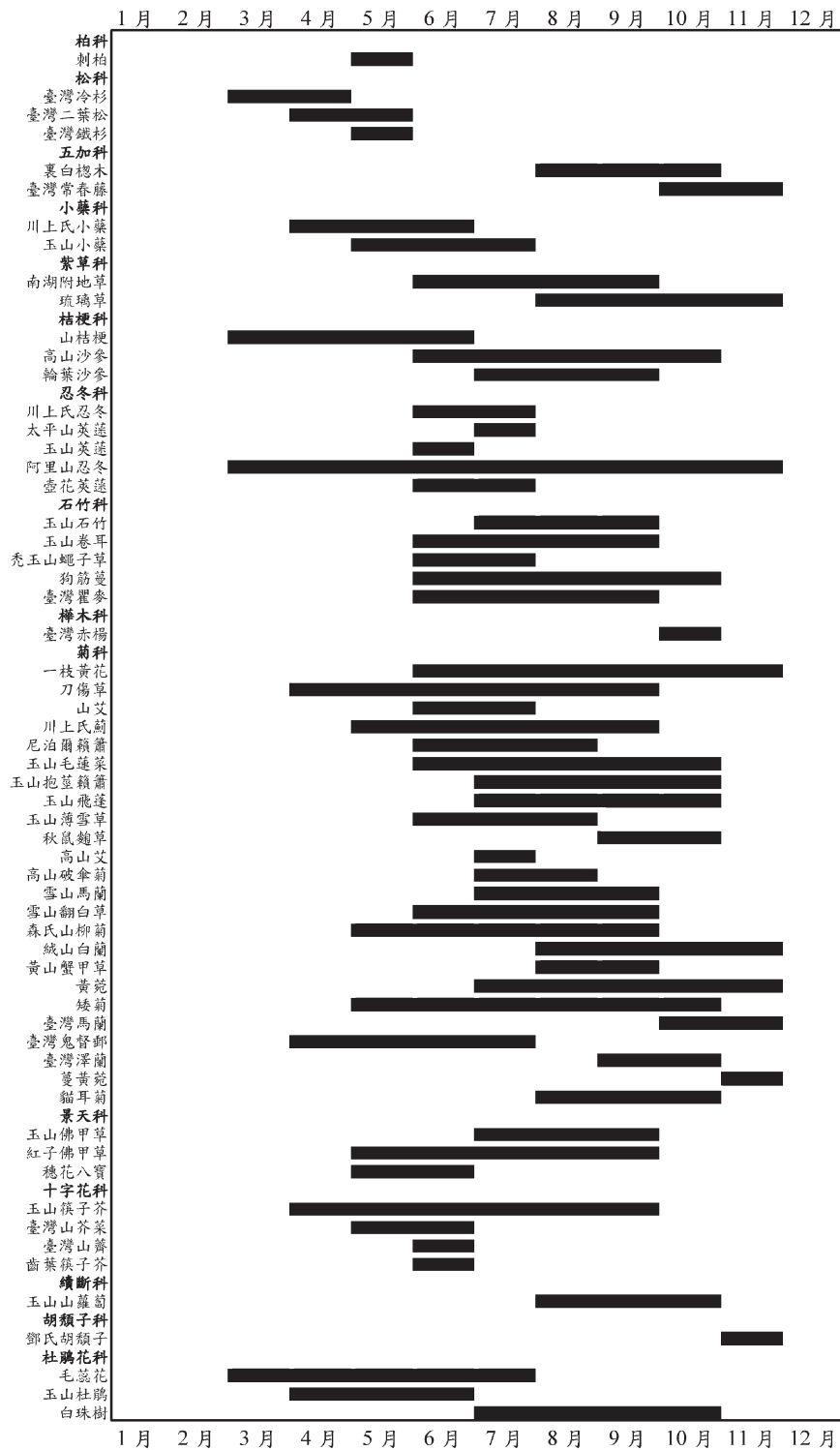


圖6. 雪東線步道2012年3-12月物候觀察植物花候譜。

Fig. 6. Flowering spectrum of East Xue Trail of Xue Mountain during March to December 2012.

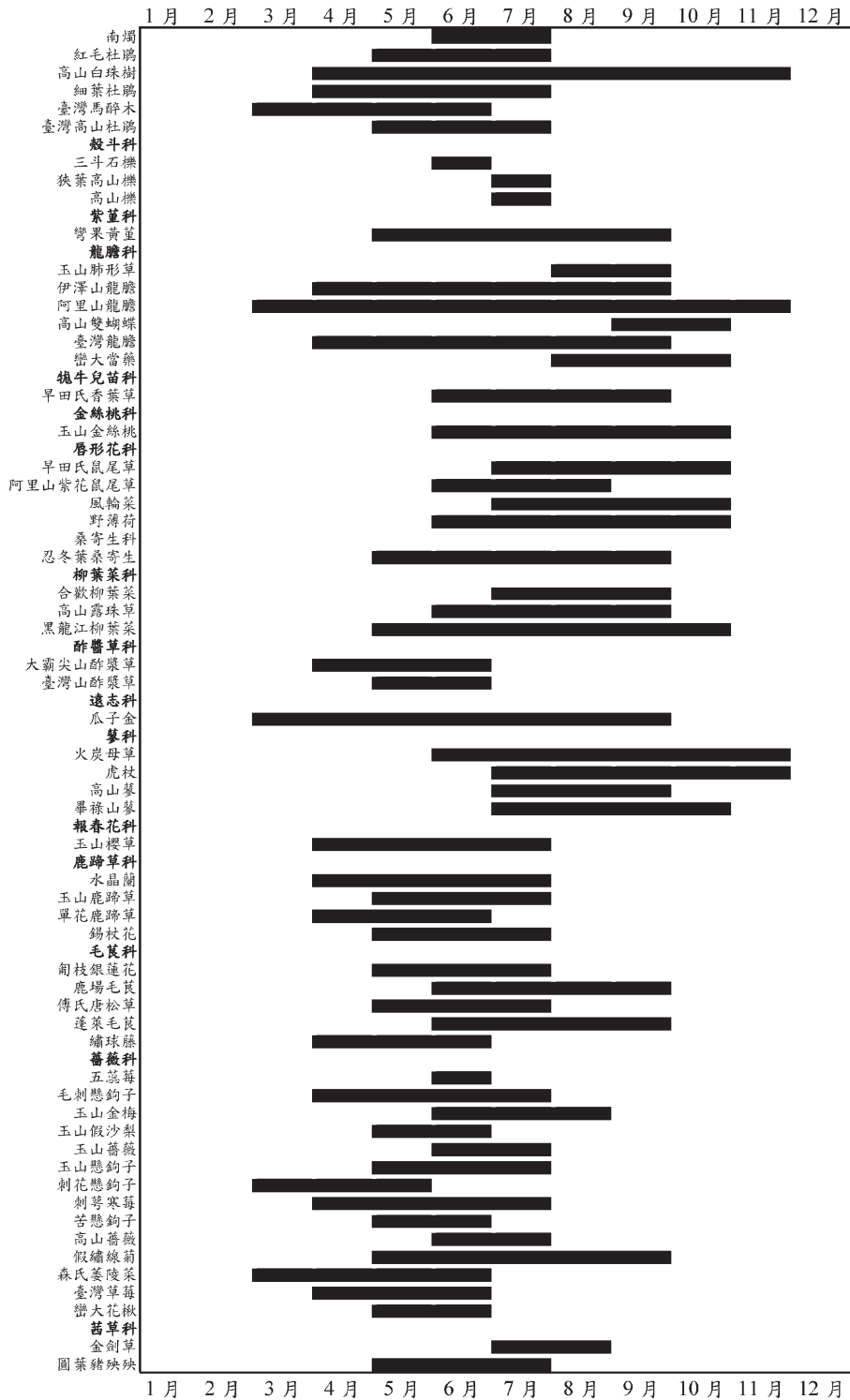


圖6. 雪東線步道2012年3-12月物候觀察植物花候譜 (續)。

Fig. 6. Flowering spectrum of East Xue Trail of Xue Mountain during March to December 2012 (continued).

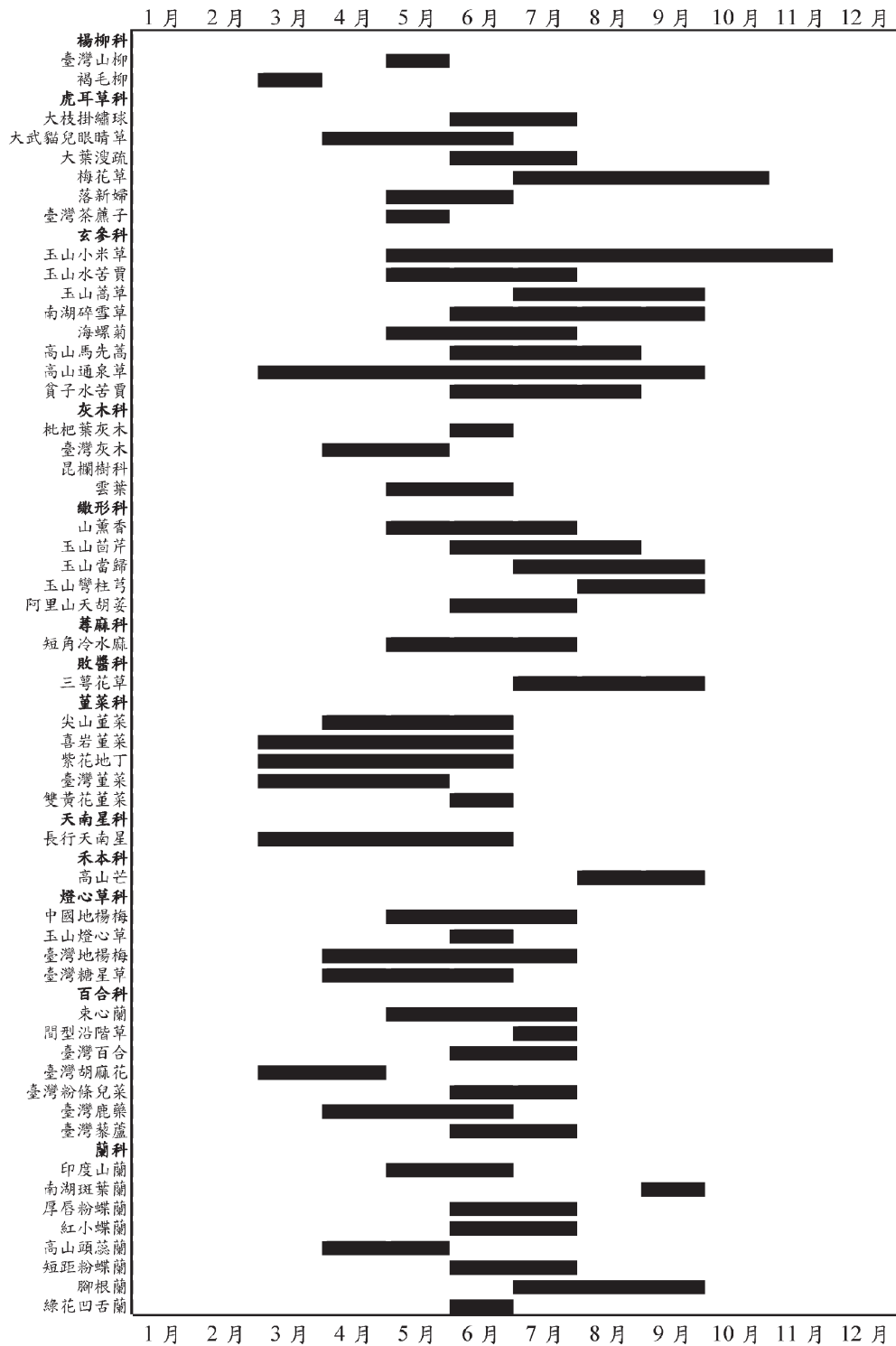


圖6. 雪東線步道2012年3-12月物候觀察植物花候譜 (續)。

Fig. 6. Flowering spectrum of East Xue Trail of Xue Mountain during March to December 2012 (continued).

等；其中，木本植物花期偏短大多1~2個月，木質藤本植物花期大多1~4個月，灌木植物花期大多1~5個月，草本植物花期長度範圍最廣1~9個月不等，以2~4個月比例較高。

科層級而言，各科花期高峰大多為6-7月(圖7)，其中花期較早者有堇菜科及松科，花期高峰4~5月，花期較晚者有柳葉菜科、蓼科及龍膽科，花期高峰8~9月。Kochmer 和 Handel (1986) 研究美國Carolina地區(屬溫帶氣候)植群，屬花期較早者為堇菜科(Violaceae)、十字花科(Cruciferae)及杜鵑花科，屬花期較晚者為龍膽科、旋花科(Convolvulaceae)及菊科。呂理昌(1990)觀察玉山主峰步道沿途(海拔2600~3952m)62科328種植物之物候，常見科

別中松科、殼斗科(Fagaceae)、楊柳科、樺木科(Betalaceae)、槭樹科(Aceraceae)及杜鵑花科大部分物種花期集中3~5月，蓼科、景天科(Crassulaceae)、龍膽科、唇形科(Labiatae)、菊科及桔梗科花期可至8~9月。上述2例與本研究結果有相同之處，如堇菜科及松科同為植物社會中早花期者，龍膽科及蓼科同為晚花期者。此現象與花候中性假說(neutraltheory)符合，認為植物進入花期時間多受遺傳影響，而與當地生態環境關係較小(Ollerton and Lack,1992)。而其餘科別花期與上述2例不盡相同，如本研究杜鵑花科及殼斗科花期集中6~7月，較呂理昌(1990)觀察玉山步道沿線晚約1個月。Picker(1995)研究5種毛茛屬植物於2不

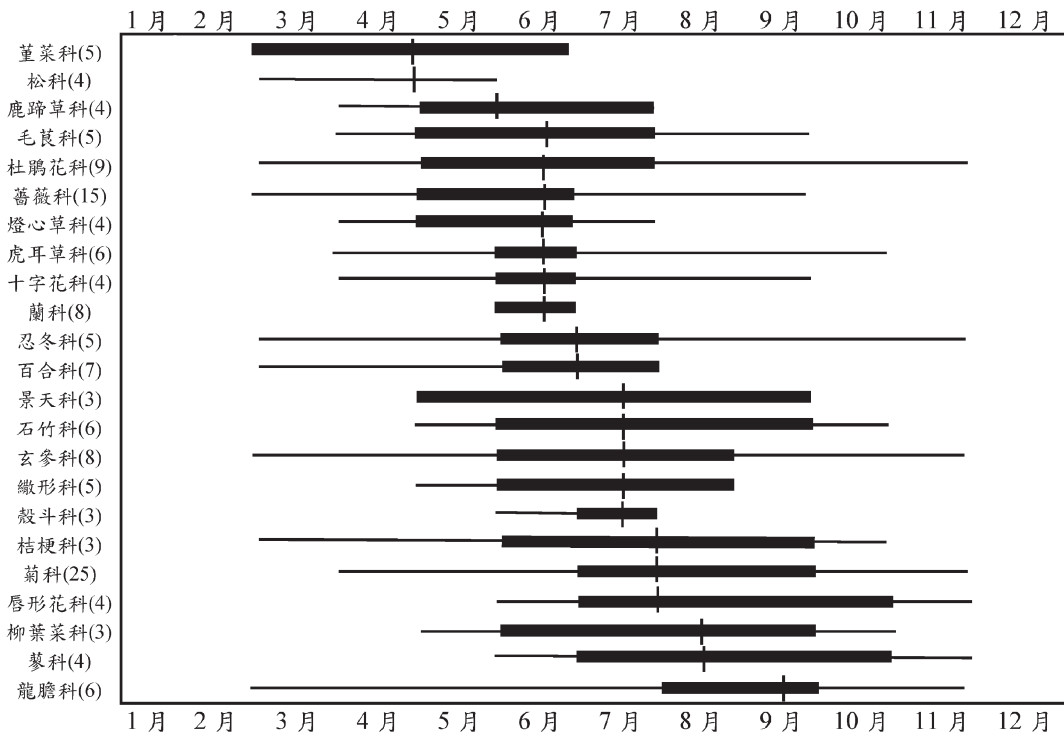


圖7. 雪東線步道2012年3-12月植物科內物種數大於3種之科花候譜。科別候之括號內為物種數，細橫線為總開花期，粗橫線為科內開花物種數>60%之盛花期，短直線為開花物種數最多時期。

Fig. 7. Flowering spectrums of the families of species >3. The number after each family is number of species, thin transverse line represents total flowering duration, thick transverse line represents the duration of flowering species >3, short vertical line represents flowering peak of each family.

同生育地及2年花季的花期，發現無論在種內或種間，隨生育地及不同氣候環境的變化，花期均呈現差異性，作者推測環境壓力造成開花時間分歧，如避免受粉媒介的競爭以提高繁殖成功率，認為環境影響超過遺傳基因的影響。可見外在環境及演化遺傳均可能為影響物候的因子。

#### (五) 同一物種於不同植群帶之花期

本研究物種分布範圍較廣者，花期啓始與結束於各植群帶有所不同；橫跨3個植群帶以上(海拔落差1,500 m以上)者共22物種(圖8)，其花期多隨海拔升高而花期延後，例如高山白珠樹於櫟林帶上層花期自4月開始，鐵杉雲杉林帶及冷杉林帶的植株花期自6月開始，圈谷地區的花期自7月才開始；其他如川上氏薊、伊澤山龍膽(*G. itzershanensis*)、玉山水苦蕒(*Veronica morrisonicola*)等亦有相同現象。因海差異，植物的花期可相差1-4個月。許多前人研究亦有相似結果，如呂理昌(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布做物候觀察，結果顯示隨海拔的升高開花期會延遲半個月至1個月，例如早田氏草莓分布海拔2,600-3,800m，於同時間調查時塔塔加(2,600m)已結紅果，但排雲山莊(3,500m)只有開花現象。

Sandring等人(2007)研究筷子芥屬(*Arabis*)植物於高山和低地不同生育地的花候現象，樣區分別設置於挪威(Norway) Spiterstulen樹木界線以上(61°38' N 8°24' E，海拔1,106 m)，及瑞典Stubbsand波希尼亞灣礫石岸(63°58' 18' 17'，海拔0 m)，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。溫英杰等(2008)觀察比較塔山(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)的阿里山櫻(*Prunus matumurai*)開花期，結果顯示阿里山櫻開花期會隨著海拔上升而延後。王年金等(2010)於中國浙江省研究馬尾松(*P. massoniana*)開花物候之結果顯示，分

布於海拔較低的個體花期較早。

潘振彰等(2013)針對雪山雪東線不同海拔之玉山杜鵑開花調查研究發現，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。植物社會之物候研究多顯示，物種隨海拔上升，花期有延後的現象(張又敏，2006；呂理昌，1990；Blionis *et al.*, 2001)，與本研究中結果相同。雪山主峰步道海拔每升高100 m氣溫約降低0.96°C(魏聰輝和林博雄，2012)，為一直接影響因子。除溫度外，海拔的變化亦伴隨環境梯度及生育地異質性(陳學林和戚鵬程，2006)，海拔升高致使資源有效性降低、降雪頻率、太陽輻射量等隨之增加等因素，皆會影響植群的花期分布(Körner, 2003)。

然而，少數物種的花期隨海拔上升而延後，例如臺灣鬼督郵(*Ainsliaea latifolia* ssp. *henryi*)於櫟林帶上層花期自6月開始，鐵杉雲杉林帶的植株花期自5月開始，植株分布於冷杉林帶的自4月就開始，一枝黃花(*Solidago virgaurea* var. *leiocarpa*)亦有相同情形。此可能因為海拔梯度包含了許多環境因子，綜合表現出不同海拔梯度上，生育地環境的複雜性(劉棠瑞和蘇鴻傑，1983)，顯示海拔梯度對植物開花物候的影響。

## 五、結論

- (一) 經2012年3-12月的開花物候觀察，共記錄45科125屬172物種花期，占雪山雪東線步道種子植物數量1/3以上，主要以菊科、薔薇科及杜鵑花科物種最多。
- (二) 植物花期自3月開始，氣溫最高的夏季6-7月為花期高峰，共141物種於此時期開花，11月多數物種結束花期進入休眠狀態，至12月已無植物開花，研究區內4個植群帶的逐月開花物候的種數皆與此模式相似。與氣候資料進行相關分析結果顯



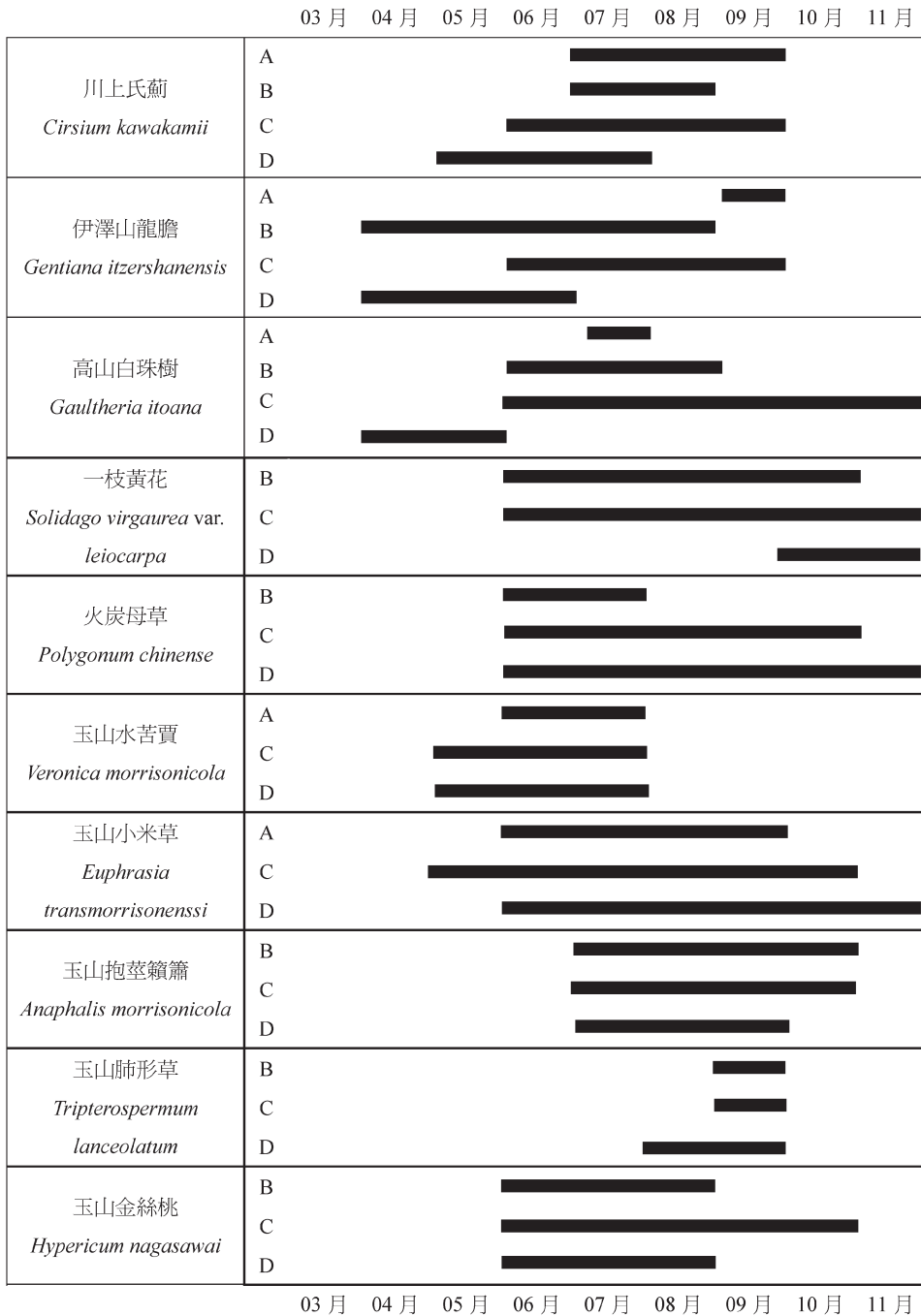


圖8. 本研究觀察植物中分布橫跨4個植群帶之物種花候譜。

Fig 8. The flowering spectrum of species spreading across 4 vegetation zones.

註：A為高山植群帶，B為冷杉林帶，C為鐵杉雲杉林帶，D為櫟林帶上層。

Note: A. Alpine vegetation zone. B. *Abies* forest zone C. *Tsuga-Picea* forest zone D. Upper of *Quercus* Forest zone.

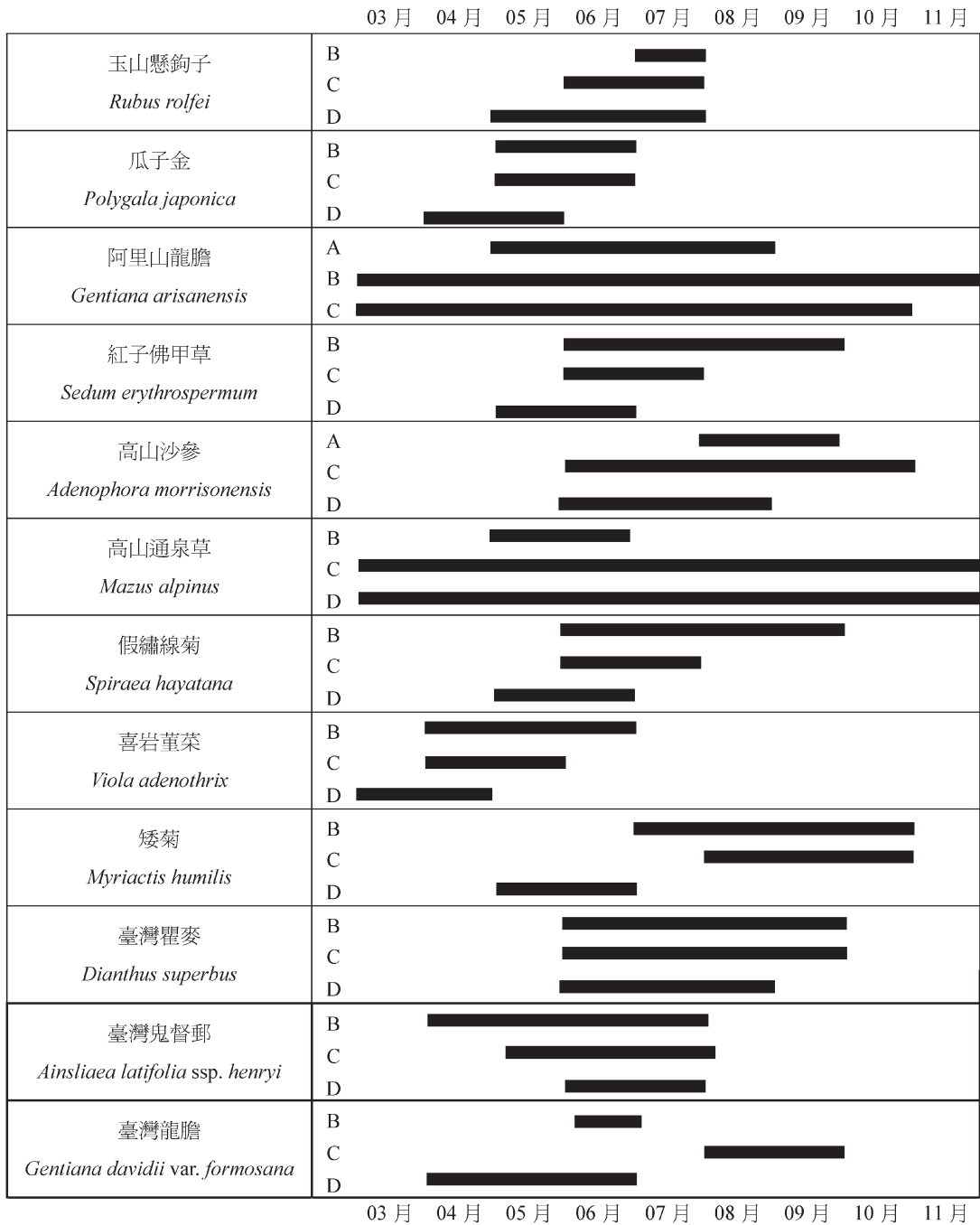


圖8. 本研究觀察植物中分布橫跨4個植群帶之物種花候譜 (續)。

Fig 8. Flowering spectrums of the species distribution across 4 vegetation zones.

註：A為高山植群帶，B為冷杉林帶，C為鐵杉雲杉林帶，D為櫟林帶上層。

Note: A. Alpine vegetation zone. B. *Abies* forest zone C. *Tsuga-Picea* forest zone D. Upper of *Quercus* forest zone.

示，開花物候僅與氣溫呈顯著正相關，反映出氣溫是高山植物開花重要的限制因子。

- (三) 4個植群帶之開花物候期，以高山植群帶最短，於4月起至10月止，整體物種花期長度也最短為1-4個月，花期僅1個月的短花期物種比例占33%，可能反映亞寒帶的氣溫相對較低，熱量累積較緩慢而致使植物之開花物候期程相對較短。
- (四) 不同生長型植物進入花期時間，喬木、灌木植物花期較草本植物提早，而大多數喬木植物的花期較短，約1-2個月，推測其生長較高大可截取較多陽光有關。於生長季早期開花者有莖菜科、松科、楊柳科等，花期約在4-5月；於生長季晚期開花者有菊科、龍膽科、蓼科等物種，其花期多在8-9月。
- (五) 海拔廣泛分布的物種，大多數隨分布海拔上升，花期開始時間可延後1-4個月，少數種類如臺灣鬼督郵和一支黃花則有延後現象，此可能與物種遺傳生理特性與熱量累積，以及環境的溫度變化、生育地異質性等有關

## 謝誌

本研究承雪霸國家公園管理處提供經費及調查工作支持，特此致謝；並感謝「雪山高山生態系整合研究計畫」團隊提供環境氣候與相關資料，使研究討論更臻至善。

## 六、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。
- 王偉、邱清安、蔡尚憲、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): 1-20。
- 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.

- 李向前、賈鵬、章志龍、杜國楨 (2009) 青藏高原東緣高寒草甸植物群落的開花物候。生態學雜誌28 (11): 2202-2207。
- 何春蓀 (1986) 臺灣地質概論。經濟部中央地質調查所。169頁。
- 呂金誠 (1999) 武陵地區雪山主峰線植群調查與植栽應用之研究。內政部營建署雪霸國家公園管理處委託研究報告。93頁。
- 呂理昌 (1990) 玉山國家公園植物開花物候週期之研究 (塔塔加-玉山主峰)。內政部營建署玉山國家公園管理處委託報告。51頁。
- 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。
- 劉棠瑞、蘇鴻傑 (1983) 森林植物生態學。台灣商務印書館。462頁。
- 高景輝、湯文通 (1978) 植物生長與分化。國立臺灣大學農學院。16頁。
- 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。57頁。
- 陳正祥 (1957) 氣候之分類與分區。國立臺灣大學農學院實驗林管理處。52頁。
- 陳學林、戚鵬程 (2006) 白水江國家級自然保護區野生資源植物的垂直分異研究。西北植物學報26 (5): 1014-1020.
- 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。
- 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。
- 楊建夫 (2000) 雪山主峰圈谷群末次冰期的冰河遺跡研究。國立台灣大學地理學研究所博士論文，100頁。
- 鄭婷文、曾喜育、邱清安、劉思謙、王秋美、曾彥學 (2012) 雪山主峰東線步道維管束植物生活型之研究。國家公園學報22 (1):

- 41-51。
- 應紹舜 (1976) 雪山地區高山植群的研究。中華林學季刊9 (3): 119-135。
- 魏聰輝、林博雄 (2011) 雪山高山微氣象與水量與熱量時空分布特性。內政部營建署雪霸國家公園管理處委託研究報告。35頁。
- 顏江河 (2009) 高山地區土壤性質研究。內政部營建署雪霸國家公園管理處委託研究報告。48頁。
- Blionis, G. J., J. M. Halley and D. Vokou (2001) Flowering phenology of *Campanula* on Mt. Olympus, Greece. *Ecography* 24: 696-706.
- Carpenter, F. L. (1976) Plant-pollinator interactions in Hawaii: pollination energetics of *Metrosideros collina* (Myrtaceae). *Ecology* 57: 1125-1144.
- 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.
- Guisan, A., J. L. Holten, R. Spichiger, and L. Tessier (1995) potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountain (20 contributions). *Conservatoire Jardin Botaniques (Geneve) Publ Hors-serie* 8: 1-184.
- Heide, O. M. (1992) Flowering strategies of the high-arctic and high-alpine snow bed grass species *Phippsia algida*. *Physiologia Plantarum* 85: 606-610.
- 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 ungticulata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany* 86: 333-343.
- Kalisz, S. and G. M. Wardle (1994) Life history variation in *Campanula americana* (Campanulaceae): population differentiation. *American Journal of Botany* 81: 521-527.
- Kochmer, J. P. and S. N. Handel (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56 (4): 303-325.
- Korner, 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.
- Michael, F. (1998) The phenology of growth and reproduction in plants. *Biological Sciences* 1: 78-91.
- Ollerton, J. and A. J. Lack (1992) Flowering phenology: An example of relaxation of natural selection? *Trends in Ecology and Evolution* 7: 274-276.
- Prock, S. and C. Korner (1996) A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in arctic and temperature zone herbaceous plants from contrasting altitudes. *Ecology Bulletin* 45: 93-103.
- 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.
- 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.
- Tebar, F. J., L. Gil and L. Llorens (2004) Flowering and fruiting phenology of a xerochamaephytic shrub community from the mountain of Mallorca (Balearic islands, Spain). *Plant Ecology* 174: 293-303.
- Waser, N. M. (1983) Competition for pollination and flora character differences among sympatric plant species: a review of evidence. *Handbooks of experimental pollination ecology*. Van Nostrand Reinhold. p. 277-293.
- 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.