

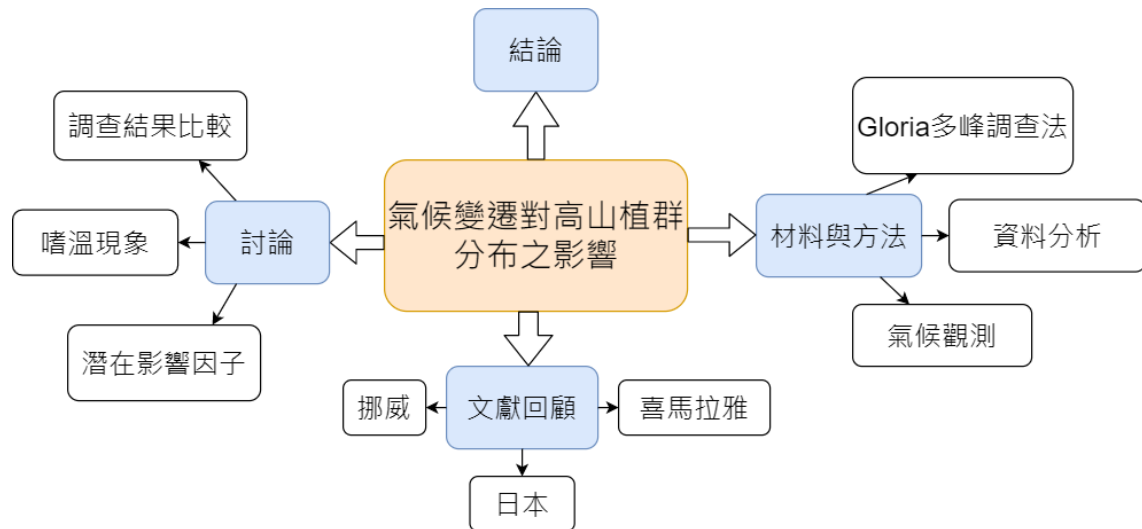
氣候變遷對高山植群分布之影響

Impact of climate change on the distribution of alpine vegetations

B06502027 羅恩至

指導教授：關秉宗教授

Graphical Abstract



摘要

全球的氣候變遷正影響著陸域生態系統，其中高山生態系對於氣候變遷的反應特別敏感。藉由回顧日本、喜瑪拉雅以及挪威三地區的文獻，比較三地區於氣候變遷下的植群改變差異，發現維管束植物豐富度均有上升趨勢，單個樣區內則沒有太大變化；苔蘚植群豐富度增加，地衣豐富度減少。維管束植物嗜溫現象較為顯著，地衣與苔蘚則較難以觀測出此現象，故氣候變遷未必會造成高山植群的嗜溫現象。此外，不同植群間的競爭，以及人類與動物的踐踏，均可能影響一地的高山植群分布。而氣候變遷造成高山植群多樣性的提高，可能僅為氣候變遷暫

時反映出來之現象，日後應待做進一步的研究與釐清，以更加瞭解氣候變遷對高山植群分布之影響。

關鍵詞：氣候變遷、植群、豐富度、嗜溫、多樣性

Abstract

Global climate change affects terrestrial ecosystems, and the alpine ecosystem is one of the most sensitive. By reviewing the literature from Japan, the Himalayas, and Norway, comparing the differences in the three regions' vegetation changes, vascular plants' richness has increased, whereas no significant change in a single quadrant. The richness of bryophytes increased, and the richness of lichens decreased. Thermophilization of vascular plants was the most pronounced, whereas the trend is difficult to detect in lichens and bryophytes. Therefore, climate change may not necessarily cause thermophilization of alpine plants. Furthermore, competition between different plant species and the tramples by humans or animals may also affect alpine vegetation distribution. The increase in the diversity of alpine vegetation caused by climate change may only be a temporary phenomenon. Further research is needed to understand better the impact of climate change on alpine vegetation distribution.

Key words: climate change, vegetation, richness, thermophilization, diversity

一、前言

全球暖化造成之氣候變遷，對於陸域生態環境系統的衝擊是不容忽視的，高山生態系亦不例外。相對於其他陸域生態系而言，高山地區之氣溫、風速、降水及太陽輻射等環境條件更為嚴苛，因此生物多處在最低生存條件上(曾彥學等，2013)，這也意味著只要高山地區的環境條件稍有變化，其生態系將承受比其他生態系更為劇烈的影響。而由此可推論，高山植群的生長與分布，受溫度與降水變化的影響會較其他地區之植群來的敏感(Gottfried et al., 2012)。然而儘管面臨如此嚴峻之環境壓力，在一些研究報告中卻指出高山生態系統具有高度獨特之多樣性(Smyčka et al., 2017)。除此之外，根據相關報告的記載，比對過去和現在多年之間的高山植群物種變化，發現在大多數的情況中，適應寒冷環境的植群逐漸減少或消失，取而代之的是種類較豐富多樣的適應較暖環境之植群種類，此稱為高山植群的嗜溫現象(thermophilization)。在全世界許多高山地區，嗜溫現象的結果往往使得植群的物種多樣性有上升的趨勢 (Hamid et al., 2020)。綜觀上述，高山植群在歷經氣候變遷後，將反映出物種組成結構的不小變化。

當然，在不同地區、或是在相同區域而不同棲息地之高山植群，對於氣候變遷的反應程度也不盡相同，除了取決於當時的環境限制條件如：土壤性質、降水、適合生長的季節長度等，也與植物的不同種類(如：苔蘚、地衣或維管束植物等)以及生長方式(如：木本或草本植物、一年生或多年生植物、常綠或落葉植物等)有關(Pauli et al., 2012)；此外，植物的種間競爭也是影響植群變遷結果的一大因

素，像是維管束植物的擴張可能會壓縮到地衣、苔蘚的生長空間(Cornelissen et al., 2001)，至於兩者之間的詳細交互作用關係則尚待近一步之研究與釐清。另一方面，高山植群分布亦會受火燒、雪崩、放牧與遊客活動等干擾，至於受影響程度則依干擾強度而有不同結果(曾彥學等，2013)。

氣候變遷對生態環境的影響，是亟需關注的議題，而高山生態系基於低溫、高輻射、降雪、強風等嚴苛的環境限制因素，使其成為在所有陸域生態系統中，最能反映出氣候變遷者。因此希望透過文獻回顧的方式，藉由在日本北海道、挪威以及喜馬拉雅三地區於氣候變遷下的植群分布變化，來探討氣候變遷對於不同地區的高山植群分布之影響，包括氣候變遷是否必定造成高山植群之嗜溫現象？在氣候變遷下，有哪些其他影響高山植群分布的潛在因子？此外，氣候變遷對高山植群又可能有哪些潛在隱憂，值得我們多加留意？

二、研究材料與方法

(一) 植被調查

根據 GLORIA 多峰調查法，在欲調查的山峰上來設置樣點(Pauli et al., 2015)。設置的方法為，先在山峰最高點(Highest Summit Point, HSP)定出四個主測量線方位（東、西、南、北），並在 HSP 下等高線 5 公尺處設測量點。每個方位設置一 3m x 3m 的網格，網格中再建立 9 個 1m x 1m 的樣區，再從中選取 4 個角落樣區來紀錄，因此每座山峰共有 16 個 1m x 1m 永久性樣區，並在樣區中觀察與記錄各種地表類型與地表類型亞型的覆蓋度，以及各種植

物的覆蓋度。樣區設置方式如下方圖 1 所示。

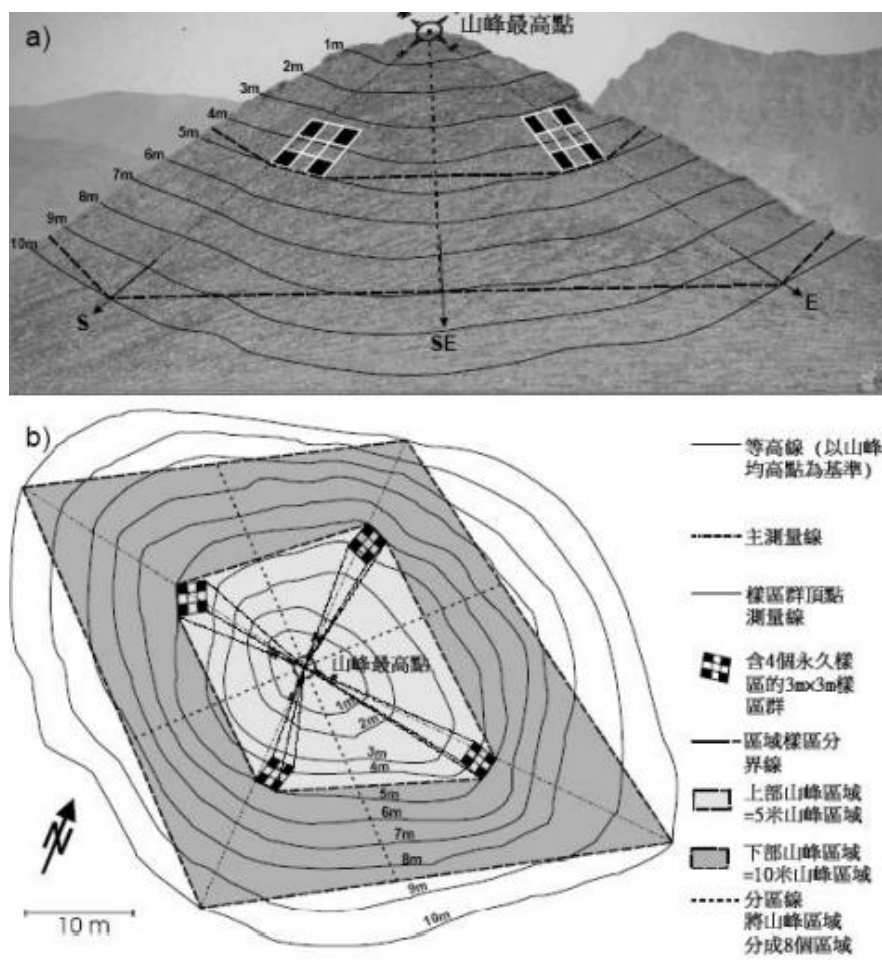


圖 1 多峰調查法之樣區設置圖(劉和義, 2013)

除此之外，每座山峰會被劃分成 8 個山峰區域分區。用一細繩將離 HSP 等高線 5 m 處的 4 個 3m x 3m 網格之下方邊界以直線方式相連，再以相同方式於距 HSP 10 m 之等高線處以直線方式相連，最後再用 4 條細繩分別於東、南、西南、東北及西北 4 方向，從 HSP 向下拉至 10 m 處，如此便完成 8 個山峰區域分區。在每個分區中記錄各種地表類型覆蓋率以及植群種類，並透過五種豐富度等級(優勢 d、常見 c、較分散 s、稀少 r 與非常稀少 r!)來估算每種植物的覆蓋率(劉和義，2013)。

(二) 氣候觀測

可透過位於附近的氣象站獲取近百年的氣溫及雨量數據；至於在各樣點間的微氣候觀測方面，可使用 GEO-Precision M-Log5 W logger 溫度資料收集器，在 3m x 3m 網格正中央各放置一個，並置於地表下 10 cm 深處，之後在為期 10 多年的調查期間，每小時紀錄一次土壤溫度，以瞭解長時間的土壤溫度變化(Vanneste et al., 2017)。

(三) 資料分析

利用線性迴歸分析近百年的氣溫與雨量變化，並使用混合線性模型來分析土壤溫度隨時間之變化及每種植物的覆蓋率變化。對於樣區內每種植物，計算其覆蓋度與頻度(該種植物出現的樣區數/總共調查的樣區數)，並計算每個樣區之 Shannon 指數(Shannon's index of diversity, H)與均勻度指數(Evenness index, J)，以瞭解區內每種植物的生長分布情形與多年以來的變化趨勢；而在 β 多樣性方面，計算 Sørensen–Dice 相似度指數(Sørensen–Dice coefficient)或 Gower 不相似指數(Modified Gower dissimilarity index)，來瞭解同樣區於不同時期，以及相同時間而不同樣區的植群相似度(曾彥學等，2013)。至於植群嗜溫現象的測定，依據每種植物的生長海拔位置，給予 6 個不同等級(elevational rank)，再透過計算熱指標(thermic vegetation indicator, S)，來得出每種植物之嗜溫指標(thermophilization indicator, D) (Gottfried et al., 2012)。

三、結果與討論

(一) 日本、喜馬拉雅及挪威三地區植群調查結果比較

根據文獻紀錄(Amagai et al, 2018; Hamid et al, 2020; Vanneste et al., 2017)

對三地區的植群分布變化調查結果進行比較，茲整理如下表一所示：

表一、日本、喜馬拉雅及挪威三地區植群調查結果比較

	日本北海道		喜馬拉雅		挪威	
調查時間	1971、2012		2014-2018		2001-2015	
年均溫變化	+0.33°C/10-yr		+0.4°C/5-yr		上升趨勢不顯著	
年雨量變化	未紀錄		-38.9 mm/5-yr		+0.157 %/yr	
土壤溫度	未紀錄		顯著增加		顯著減少	
維管束植物物種豐富度	全部	不變	全部	增加	全部	增加
	單樣區	增加	單樣區	不變	單樣區	不變
苔蘚、地衣物種豐富度	未紀錄		未紀錄		地衣減少、苔蘚增加	
Shannon 指數	增加		未計算		未計算	
維管束	未紀錄		正值		正值	
嗜溫指標	苔蘚	未紀錄	未紀錄		趨近零	
	地衣	未紀錄	未紀錄		負值	

註：挪威地區年均溫於 1900-2014 顯著上升，在 2001-2014 年則未有顯著變化。

比對三地之結果，在氣候方面，三地區年均溫均有上升趨勢，其中以喜馬拉雅地區之氣候變遷趨勢最為明顯，而在降雨量方面，觀測喜馬拉雅地區降水量有下降趨勢($P = 0.005$)，挪威地區則呈顯著增加($P < 0.001$)；喜馬拉雅地區山峰的土壤溫度上升($P = 0.006$)，而挪威 2001-2008 年顯著上升($P = 0.004$)，2018-2015 則顯著下降($P < 0.001$)。

物種豐富度方面，若單看維管束植被，三地區均有海拔越高物種豐富度越低之趨勢(圖 2)；而在歷經氣候變遷後，整座山峰的維管束植物種類增加，單個 1m x 1m 樣區內的種數則未有明顯變化。從植物類型來看，灌木(shrubs)、禾草(graminoids)及大型雜草(forbs)植群覆蓋度在喜馬拉雅與挪威地區均有顯著增加，而日本地區則較不同，呈灌木增加、禾草不變、大型雜草減少之趨勢，而進一步調查當地之優勢物種，發現消失 8 種植物多屬大型雜草，增加的 15 種中則包括了各種型態。除了維管束植物之外，挪威地區的文獻(Vanneste et al., 2017)還觀測了地衣與苔蘚植物，結果發現地衣植物之豐富度與覆蓋度減少，苔蘚植物則增加，且地衣植群與灌木植群的覆蓋度變化呈顯著之負相關(圖 3)。而觀察 β 多樣性變化，植群之相似度指數隨海拔升高而增加，意味峰頂海拔較低者，植群種類的差異會較大；此外，相似度指數亦受樣區所在方位影響，面向東側及南側的樣區，植被替換率較高(Hamid et al, 2020)，故該地植群較不易受物種滅絕或增加所影響。

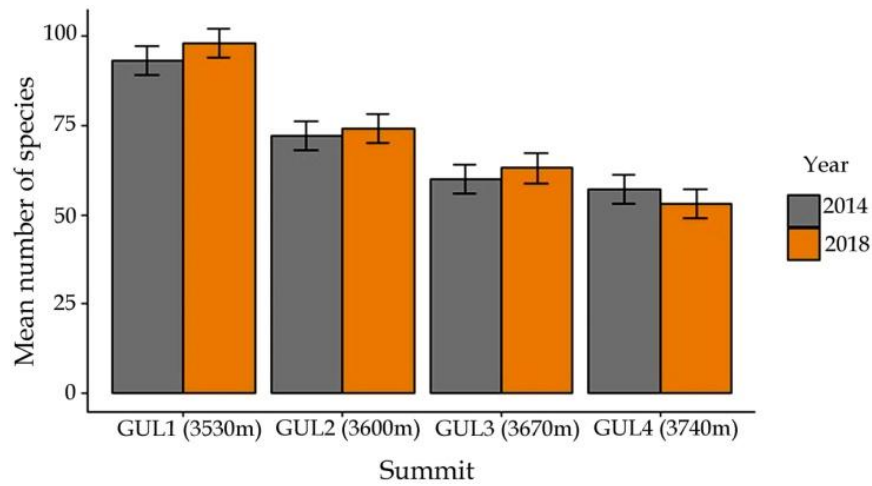


圖 2 喜馬拉雅四個樣區維管束植物平均物種數變化(Hamid et al, 2020)

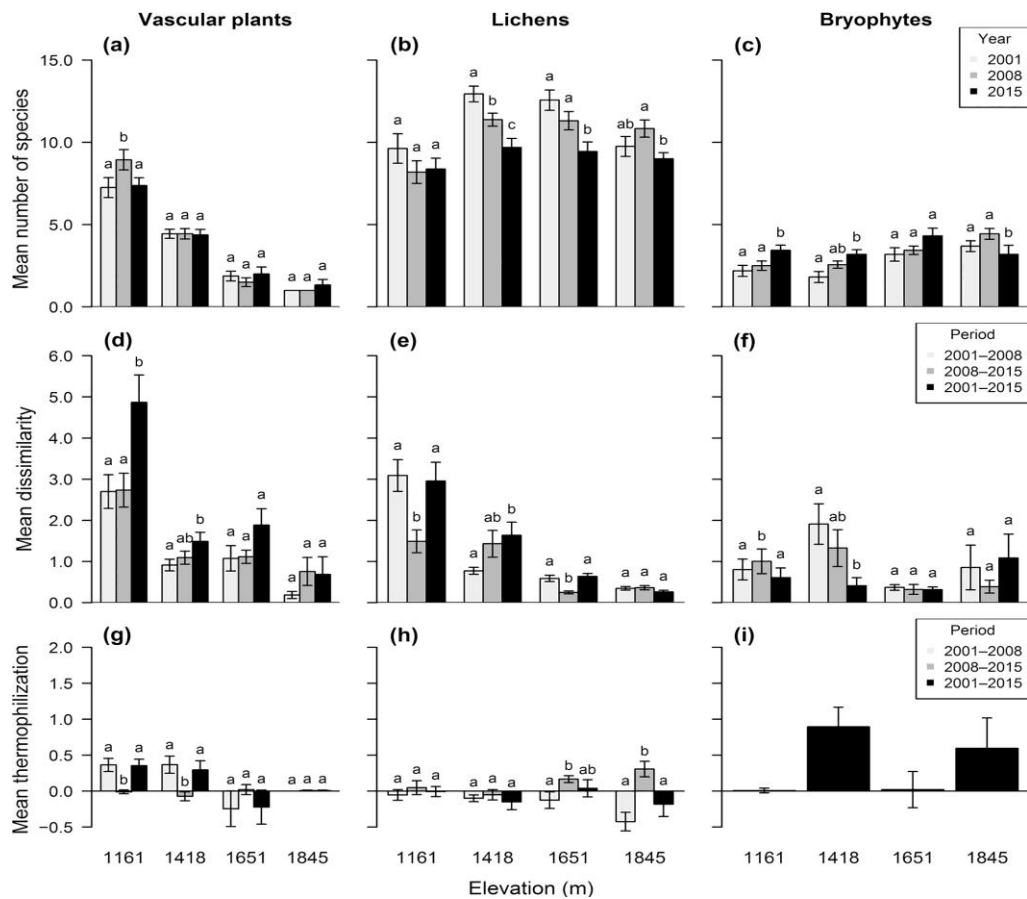


圖 3 挪威地區不同海拔間單個樣區內之維管束植物、地衣與苔蘚的物種豐富度(a, b, c)、Gower 不相似指數(Modified Gower dissimilarity index) (d, e, f)以及嗜溫指標(g, h, i)的變化(Vanneste et al., 2017)。

(二) 嗜溫現象

嗜溫為在一地中，較能適應寒冷的植群逐漸減少或滅絕，而由原本生長於較低海拔之植群遷入並取代的現象。由於日本的文獻(Amagai et al, 2018)並未針對此現象做任何研究，故以下僅就喜馬拉雅及挪威兩篇文獻內容做討論(Hamid et al, 2020; Vanneste et al., 2017)。根據兩地之維管束植群分布變化情形，所得出之嗜溫指標均為正值(圖 4)，表示兩地之維管束植物在調查期間內均表現出嗜溫現象，而根據挪威的文獻，苔蘚植物並未看出明顯的嗜溫，地衣之嗜溫現象則未若維管束植物明顯。

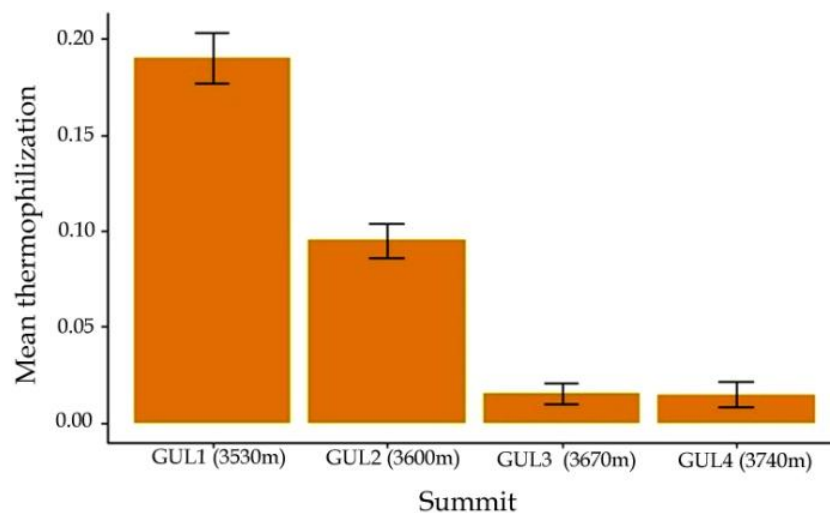


圖 4 喜馬拉雅地區四座山峰之嗜溫指標(Hamid et al, 2020)

探究造成嗜溫的原因，主要仍為氣候暖化所致，使多數植群向高海拔遷移(Engler et al., 2011)，其中原先以較適應寒冷的植群為主之樣區(如山峰北側及西側被陽光照射時間較短之處)，在被較低海拔植群入侵並取代後，將有較明顯的嗜溫(Hamid et al, 2020; Rumpf et al., 2018)；而先前也提到，海拔較低的山頂，植群的相似度指數較低，故植被替換率較高，使得該地嗜溫現

象更為明顯。而除了氣候變遷的影響之外，嗜溫亦與植群類型有關：相對於維管束植物而言，地衣與苔蘚分布的海拔區間較廣，僅少數物種侷限分布在高山地區，加上地衣生長較為緩慢，對氣候變遷的影響產生延遲反應(Vanneste et al., 2017)，故較難以觀測出嗜溫現象；此外，苔蘚與地衣植株較為矮小，和維管束植物競爭養分、水源與陽光時較屈弱勢(劉美娟，2004)，故原本會產生明顯嗜溫現象的物種，可能就此被維管束植群取代。

綜觀上述，植群嗜溫現象最主要原因為氣候變遷所致，然而山峰海拔、樣區方位、植群種類以及種間競爭等，均為影響植群嗜溫指標之關鍵因子，因此理論上來說，氣候變遷會造成高山植群的嗜溫現象，但此一現象未必在任何情形均會發生。

(三) 其他影響植群分布之潛在因子

1. 人類與動物活動

在每個 3m x 3m 網格內 9 個 1m x 1m 的樣區中僅記錄 4 個位於角落的樣區，目的即是為了避免因人為踐踏而影響調查結果(劉和義，2013)，由此可推測人為及動物的活動，會影響高山植群的生長與分布。在北歐地區，一些文獻指出，當地動物的放牧數量有上升趨勢(Vanneste et al., 2017)，且對大部分高山植群而言，放牧活動會抑制它們豐富度的增加，具有緩衝氣候變遷所帶來之影響的作用(Barrio et al., 2016)，而此也可能為造成單個樣區內維管束植物在經歷幾年的氣候變遷後，豐富度並未增加的原因之一。

2. 植群種類與種間競爭

在(二)中提到，植物種類不同與種間競爭會影響氣候變遷下植群的嗜溫程度，由此可推測一地的植物種類組成不同，會使一地植群受氣候變遷下所響應出的分布改變情形不同，而植物間的相互競爭，也會促使當地優勢植群物種的變化。以日本北海道高山為例，千島箬竹(*Sasa kurilensis*)的族群於調查期間入侵至樣區中，而千島箬竹的入侵，不僅遮蔽了其他植株較矮小原生植群的陽光，凋落葉的堆積也影響其他植群的生長(Winkler et al., 2016)，導致其並成為該地的優勢物種並壓縮他種植物生長空間，改變了當地植群的物種多樣性(Amagai et al, 2018)。

(四) 潛在隱憂

總體而言，在氣候變遷下，高山植群多有向上遷移之趨勢，也增加了植群的豐富度。依此結果來看，雖然氣候變遷表面上看似提升了高山植群的物種多樣性，但此現象實為豐富度較高的低海拔植群遷移至高海拔處，以及種數較少的寒帶植物滅絕，或是不同植群間互相產生競爭後的結果，故此類物種多樣性增加的情形，可能僅為植群在氣候變遷下暫時反映出之現象(Hamid et al, 2020)。若日後氣候變遷持續，再經過一段時間後，這些遷移至高海拔的物種，亦可能與原先處於更低海拔的物種產生競爭而逐漸滅絕，因此，需要再進行更長期的觀察，以對高山植群的變遷做更詳盡的分析。

四、結論

瞭解生物多樣性與氣候變遷的關係，有助於預測未來的生物多樣性，包括植群對氣候變遷的反映情形(Hamid et al, 2020)。根據多篇文獻紀錄之調查結果，氣候變遷往往增加植群之多樣性(尤以維管束植物最為明顯)，且常造成植物的嗜溫現象，但並非所有情形均會發生；此外，人為及動物活動會抑制高山植群豐富度的增加，而植物種類不同與種間競爭，亦是影響植群分布的一大因子。

然而，高山植群豐富度的增加，應為植群在氣候變遷下暫時反映之現象，對於植群未來更長時間受氣候變遷的影響狀況，種間詳細相互作用之關係，以及對整體陸域生態系是否產生負面影響，都尚待做更進一步的仔細研究與釐清，以精確地預測氣候變遷對高山植群分布之影響(Amagai et al., 2018)。

五、引用文獻

曾彥學、曾喜育、林良恭、孫元勳 (2013) 氣候變遷對雪山高山生態系之衝擊研究。雪霸國家公園委託研究報告（國科會GRB編號PG10201-0504）。

劉和義 (2013) GLORIA 高海拔山區草原生態系動態複查。102年度行政院農業委員會林務局農業管理計畫（編號102林發-07.1-保-28）。

劉美娟 (2004) 鴛鴦湖森林生態系地表苔蘚植物對養分循環之影響。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文。

Amagai, Y., Kudo, G. and Sato, K. (2018). Changes in alpine plant communities under climate change: Dynamics of snow-meadow vegetation in northern Japan

over the last 40 years. *Applied Vegetation Science* 21(4): 561-571

Barrio, I.C., Hik, D.S., Jónsdóttir, I.S., Bueno, C.G., Mörsdorf, M.A., Ravolainen,

V.T. (2016). Herbivory network: an international, collaborative effort to study

herbivory in Arctic and alpine ecosystems. *Polar Science* 10(3):297–302.

Cornelissen, J.H.C, Callaghan, T.V., Alatalo, J.M., Michelsen, A., Graglia, E.,

Hartley, A.E., et al. (2001). Global change and arctic ecosystems: is lichen

decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology*

89(6): 984-994.

Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Araújo, M.

B., et al. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally

across Europe. *Global Change Biology* 17(7): 2330–2341

Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Baranèok, P., Alonso, J. L. B.,

et al. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change.

Nature Climate Change 2: 111–115.

Hamid, M, Khuroo , A. A., Malik, A. H., Ahmad, R., Singh, C. P., Dolezal, J and

Haq, S. M. (2020). Early evidence of shifts in alpine summit vegetation: A case

study from Kashmir Himalaya. *Frontiers in Plant Science*, 11.

Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J.L.B.,

et al. (2012). Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits.

Science 336(6079): 353-355.

Pauli, H., Gottfried, M., Lamprecht, A., Niessner, S., Rumpf, S., Winkler, M.,
et al. (2015). The GLORIA field manual—Standard multi-summit approach,
supplementary methods and extra approaches. GLORIA-Coordination, Austrian
Academy of Sciences and University of Natural Resources and Life Sciences,
Vienna.

Rumpf, S. B., Hülber, K., Klonner, G., Moser, D., Schütz, M., Wessely, J., et al.
(2018). Range dynamics of mountain plants decrease with elevation. Proceedings
of the National Academy of Sciences of the United States of America 115(8):
1848–1853.

Smyčka, J., Roquet, C., Renaud, J., Thuiller, W., Zimmermann, N. E., and Lavergne,
S. (2017). Disentangling drivers of plant endemism and diversification in the
European Alps – A phylogenetic and spatially explicit approach. Perspectives in
Plant Ecology, Evolution and Systematics 28: 19–27.

Vanneste, T., Michelsen, O., Graae, B. J., Kyrkjeeide, M. O., Holien, H., Hassel, K, et
al. (2017). Impact of climate change on alpine vegetation of mountain summits in
Norway. Ecological Research 32(4): 579-593

Winkler, D. E., Amagai, Y., Huxman, T. E., Kaneko, M. and Kudo, G. (2016).
Seasonal dry-down rates and high stress tolerance promote bamboo invasion

above and below treeline. *Plant Ecology* 217: 1219–1234.