

研究報告

局部尺度的地景組成對台灣北海岸山村 鳥類多樣性及鳥種組成之影響

傅淑瑋¹⁾ 王相華²⁾ 蘇聲欣³⁾ 葛兆年^{1,4)}

摘 要

北海岸山村地區多樣鑲嵌的地景組成，提供人民生活所需的資源，同時也是低海拔野生動物棲息空間。規劃適宜的山村地景組成比例，將可兼顧資源利用與生物多樣性保育。為研究北海岸地區山村地景變數與鳥類多樣性的關係，2019~2021年間於新北市淡水、三芝、石門、金山與萬里區的鑲嵌地景設置不同森林—農田覆蓋比例的樣點進行調查，並從棲地偏好、食性與覓食層次等不同功能群加以探討。結果顯示，100 與300 m尺度地景組成因子均顯著影響北海岸山村的鳥類多樣性及鳥種群聚組成，其中以森林覆蓋比例為關鍵因子。森林覆蓋比例較高的樣點雖然整體陸域鳥種數比較少，但森林棲息鳥種種類數較多，而隨著森林覆蓋比例的減少，偏好農田、灌草叢與廣域等棲地類型鳥種數，肉食、蟲食、穀食性的鳥種數，以及於多層次、灌叢、地表及空中覓食的鳥種數則逐漸增加。鳥種組成的分析結果亦呈現多數的森林棲息鳥種、冠層覓食鳥種、果食及蟲食性鳥種、蜜食性鳥種傾向出現於森林覆蓋比例較高的樣點。另外，特有種鳥種數隨森林覆蓋等級降低而減少。進一步計算在300 m尺度下森林棲息鳥種數隨森林覆蓋比例變化之門檻值，結果顯示當森林覆蓋比例低於49.9%時，鳥種數明顯開始減少。根據上述結果，北海岸地區山村鑲嵌地景建議維持五成以上的森林覆蓋比例，以維持對於森林棲地專一性高的鳥種多樣性，此項建議亦可能有助於維持當地特有鳥種的棲息環境。

關鍵詞：鳥類、物種多樣性、物種組成、山村、地景組成。

傅淑瑋、王相華、蘇聲欣、葛兆年。2022。局部尺度的地景組成對台灣北海岸山村鳥類多樣性及鳥種組成之影響。台灣林業科學37(4):309-35。

¹⁾ 林業試驗所森林保護組，100051台北市南海路53號 Division of Forest Protection, Taiwan Forestry Research Institute. 53 Nanhai Rd., Taipei 100051, Taiwan.

²⁾ 林業試驗所集水區經營組，100051台北市南海路53號 Division of Watershed Management, Taiwan Forestry Research Institute. 53 Nanhai Rd., Taipei 100051, Taiwan.

³⁾ 林業試驗所福山研究中心，264013 宜蘭縣員山鄉湖西村雙埤路福山1號 Fushan Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 1 Fushan, Shuangpi Rd., Husi Village, Yuanshan Township, Yilan County 264013, Taiwan.

⁴⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:nien@tfri.gov.tw

2022年8月送審 2022年11月通過 Received August 2022, Accepted November 2022.

Research paper

Effects of the Local-Scale Landscape Composition on Bird Diversity and Species Composition in Mountain Villages of Northern Coastal Taiwan

Shu-Wei Fu¹⁾ Hsiang-Hua Wang²⁾ Sheng-Hsin Su³⁾ Chao-Nien Koh^{1,4)}

【 Summary 】

Diverse mosaic environments within mountain village landscapes in northern coastal Taiwan can simultaneously provide resources for human livelihood and support various habitats for wildlife at low elevations. To achieve both sustainable use of resources and biodiversity conservation, assessing and planning appropriate proportions of landscape composition in mountain villages is of critical importance. To explore relationships between landscape variables and avian biodiversity in mosaic landscapes of mountain villages, we conducted bird surveys in sample plots of different forest-agriculture landscape mosaics in the Tamsui, Sanzhi, Shimen, Jinshan, and Wanli Districts of New Taipei City in 2019~2021. Bird species were classified into different groups according to 3 functional categories (habitat preference, diet, and foraging stratum) and separately analyzed. Results showed that the 100- and 300-m-scale landscape composition variables significantly affected bird diversity and composition. Among them, forest cover was a key factor. Terrestrial total bird species richness decreased with higher forest cover, whereas the richness of forest bird species increased. In contrast, the richness of farmland, shrub and grassland, and general bird species, the richness of bird species belonging to foraging strata other than the canopy, and the richness of carnivorous, insectivorous, and granivorous bird species all gradually increased with decreasing forest cover. Analyses of bird species composition also showed that most forest species, canopy-stratum species, frugivorous/insectivorous species, and nectarivorous species occurred at sampling plots with higher forest cover. In addition, numbers of endemic species in landscapes decreased with decreasing forest cover. We estimated the threshold value of forest cover that may largely alter the species richness of forest birds and found that forest bird species richness significantly decreased when the forest cover was < 49.9% at the 300-m landscape scale. Therefore, we suggest that retaining > 50% of forest cover in mosaic landscapes in mountain villages of northern coastal Taiwan would help maintain bird diversity of forest specialists and might also support habitat conditions for local endemic species.

Key words: bird, species diversity, species composition, mountain village, landscape composition.

Fu SW, Wang HH, Su SH, Koh CN. 2022. Effects of local-scale landscape composition on bird diversity and species composition in mountain villages of northern coastal Taiwan. *Taiwan J For Sci* 37(4):309-35.

緒言

長期以來，民眾於台灣低海拔山區從事農、林業活動，形成多種土地覆蓋交互鑲嵌環境，包括：人工林、次生林、旱田、水田、草地、溪流、池塘和灌溉用蓄水池等，這些異質地景提供人民生活所需，同時也成為野生動物棲息空間，維持生物多樣性。然而，若過度改變原有地景，仍可能造成天然棲地大量損失與破碎化，導致物種消失或族群量減少(Vitousek et al. 1997)，以及棲地專一種(specialist)被少數廣布種(generalist)取代(Olden and Rooney 2006)等現象，進而改變物種組成(composition)及多樣性(diversity)。陳宛均等人利用開放資料分析臺灣陸域脊椎動物生物多樣性熱點(Chen et al. 2018)，指出熱點主要分佈於海拔1500公尺以下區域且多數落於現行保護區以外，顯示低海拔地區的生物多樣性工作亟需關注。

Fahrig (2003)認為地景改變對於生物多樣性、物種群聚組成的影響，應從地景組成(composition)與地景組態(configuration)兩種層面分別探討。地景組成是指不同的土地覆蓋類型的種類和比例，如森林覆蓋比例、Shannon地景歧異度，地景組態則是指不同土地覆蓋類型在空間上分布型，例如：區塊面積、數量、形狀複雜度及邊緣指標(Fahrig and Nuttle 2005)。多數研究認為地景組成的森林覆蓋仍是主要影響鳥種多樣性(Haslem and Bennett, 2008, Carrara et al. 2015)及鳥種組成(Neumann et al. 2016)的因子，然而也有一些研究指出地景組態因子如：森林區塊面積亦會對鳥種多樣性產生影響(Bregman et al. 2014)。

不同生物特性的鳥類對於地景的改變有不同的反應(Haslem and Bennett 2008, Mortelliti et al. 2010, Lee 2022)。Newbold等人(2013)收集24篇熱帶與亞熱帶地區森林研究進行整合分析，探討不同土地利用強度對於7種生態性狀鳥種的影響，與原始棲地相較，當環境轉為輕度、高度干擾強度時，具有體型較大、壽命長、非遷移性、主要依賴森林棲地，以果實及無脊椎生物為主食等特性的鳥種，出現率較低、數量較少；而壽命短、體型小、遷移性、

非食果、食蟲的棲地廣布種，則出現率較高、數量較多。因此，進行地景改變對鳥類生物多樣性與組成的影響研究時，若考量鳥類不同特性(如棲地偏好、食性功能群)，將有助於釐清鳥類對地景改變的反應。

森林棲息鳥種經常被認為是棲地專一種(specialist)，對於森林提供的果實、昆蟲等食物資源有高度的需求，且通常被認為對人類干擾後的開闊棲地較為敏感(Newbold et al. 2013, Bregman et al. 2014)。此外，並非所有森林棲息鳥種皆可在人類干擾後的環境中，依賴破碎化的林地生存(Valente and Betts 2018)。當森林棲息鳥種數隨森林覆蓋減少而縮減，也將潛在地影響植物花粉傳播、種子散播與昆蟲控制等生態功能(Whelan et al. 2008)。

人類活動範圍的擴張為天然森林棲地消失的主因之一，在各種發展產業的需求下，人類社會對森林環境的開發持續擴大。當生物隨地景中合適棲地比例下降到某種程度，導致物種數量開始減少，此時的殘存棲地比例被稱為棲地門檻值(habitat threshold, Andrén 1994, Melo 2018)，棲地門檻值可作為規劃棲地保育工作的客觀依據(Suding and Hobbs 2009)。Ochoa-Quintero等人(2015)在巴西亞馬遜森林的研究，以分段線性模式(piecewise linear regression)估算當地10×10 km空間網格下森林覆蓋比例與物種數之棲地門檻值為43%，因此提出至少保留50%森林地景，是維持亞馬遜森林原生物種多樣性較為保險的策略。Morante-Filho等人(2015)在巴西大西洋沿岸森林研究，以非線性統計方法計算半徑2 km的圓形範圍內，不同森林覆蓋比例與森林鳥種、廣域鳥種、森林食果鳥種、森林食蟲鳥種物種數和數量的門檻值，均呈現出相似的閾值，即當森林覆蓋約50%時，物種組成發生明顯轉變，森林覆蓋低於50%的樣點具有較少的森林鳥種、森林食果鳥種、森林食蟲鳥種和較多的廣域鳥種。

Melo等人(2018)回顧全球鳥類對於地景變更的門檻值研究，針對其中7篇報導單一門檻值的文獻，初步發現溫帶地區與熱帶地區的棲地覆蓋平均門檻值分別為11及29.5%，且溫帶地區

的門檻值變異程度較熱帶地區大。相較於溫帶地區，熱帶地區在較高的棲地覆蓋下即有物種數明顯減少的反應，推測熱帶物種較容易遭受棲地損失的影響，並鼓勵目前缺乏數據的亞洲地區進行相關研究。

本研究以鳥類群聚為研究對象，探討台灣北海岸地區山村鑲嵌地景中不同地景組合下的多樣性與物種組成，尤其是隨人為開發而逐漸減少的森林覆蓋比例對鳥種的影響。由於不同空間尺度可能影響地景變數與生物多樣性間的相關性(Chase et al. 2018, Lee 2022)，本研究以調查中心點向外半徑100 及300 m區域，這兩種不同空間尺度下的地景資料(以下簡稱「100 m 尺度」及「300 m 尺度」)進行各項分析，探討下列主題：

1. 不同地景組成與整體鳥種、不同鳥種功能群間多樣性、群聚組成的相關性。
2. 檢視森林覆蓋比例不同的情況下，各鳥種功能類群之組成比例。
3. 檢視隨森林覆蓋比例影響之類群，其鳥種數與森林覆蓋率間變化的門檻值。

材料與方法

一、研究地點

本研究在台灣北部地區新北市淡水、三芝、石門、金山與萬里區的森林—農田鑲嵌地景選取3處分區進行取樣調查(Fig. 1)。每處分別挑選周遭森林—農田組成比例不同的樣點9個，包括：半徑100 m內森林覆蓋比例高、森林與農田覆蓋比例相近、農田覆蓋比例高各3樣點，樣點沿道路設置，且樣點間至少相隔300 m以上，合計3處分區共27樣點。樣點的海拔分布範圍自120~400 m，森林植被以低海拔楠榕類樹種組成的天然次生闊葉林為主，間雜少數造林地與竹林。農田則多為小區塊耕作，栽植多樣的作物，包括有芋頭、筊白筍的水田栽植區塊，以及地瓜、葉菜類的旱田栽植區塊。

二、鳥類調查

於2019年3月至2021年1月期間進行，每2

個月分別於3處分區各完成1次調查，每個分區內的9個樣點原則上於同一日調查完成，合計完成兩年共12次調查。每次調查日選擇天氣狀況良好的日子，於日出後3小時內進行調查。每個樣點的調查時間為10分鐘，調查時記錄各樣點周圍半徑50 m範圍內看到、聽到的鳥種與其數量，並依序完成分區內的各樣點調查。每次調查均會隨機更換分區及樣區的調查次序，以降低調查的系統性偏差。

鳥種資料不包含水域活動鳥種，篩選與陸域環境相關的鳥種進行後續分析。各鳥種功能特性，分別從棲地偏好、食性及覓食層次，依據已發表文獻(Fang et al. 2010, Severinghaus et al. 2012, Koh et al. 2018)及現地觀察經驗定義(Appendix 1)。偏好棲息之棲地類型區分為：森林(forest species)、農田(farmland species)、灌草叢(shrub and grassland species)及廣域(general species)等4群，其中廣域是指棲息於多種不同棲地類型環境的鳥種。食性(diet)則依據鳥種取食項目種類，定義為肉食性(carnivore)、蟲食性(insectivore)、雜食性(omnivore)、果食及蟲食性(frugivore/insectivore)、穀食性(granivore)、蜜食性(nectarivore)等類別。覓食層次(foraging stratum)則依據鳥種取食位置定義為冠層(canopy, 含次冠層)、灌叢(understory)、地表(ground)、空中(sky)、水域(water area)及多層次(mixed, 指覓食於前述兩種位置以上，如猛禽、伯勞)等類別。

三、100及300 m尺度地景特徵資料收集與空間分析

為描述各樣區地景特徵，我們於現地操作DJI Phantom 4無人機拍攝調查樣點向外延伸半徑100 m範圍之空拍影像。所得影像經Pix4D軟體進行正射化處理後，再以地理資訊軟體ArcMap 10.7判釋影像特徵，進行各種土地覆蓋類型地景單元的圈繪、數化作業。完成27個樣點周圍空拍影像判釋及數化作業之後，我們再次回到現地逐一進行每一個地景單元之地面檢核工作，包括確認單元之土地覆蓋類型、細部境界範圍等，以排除空拍影像之人

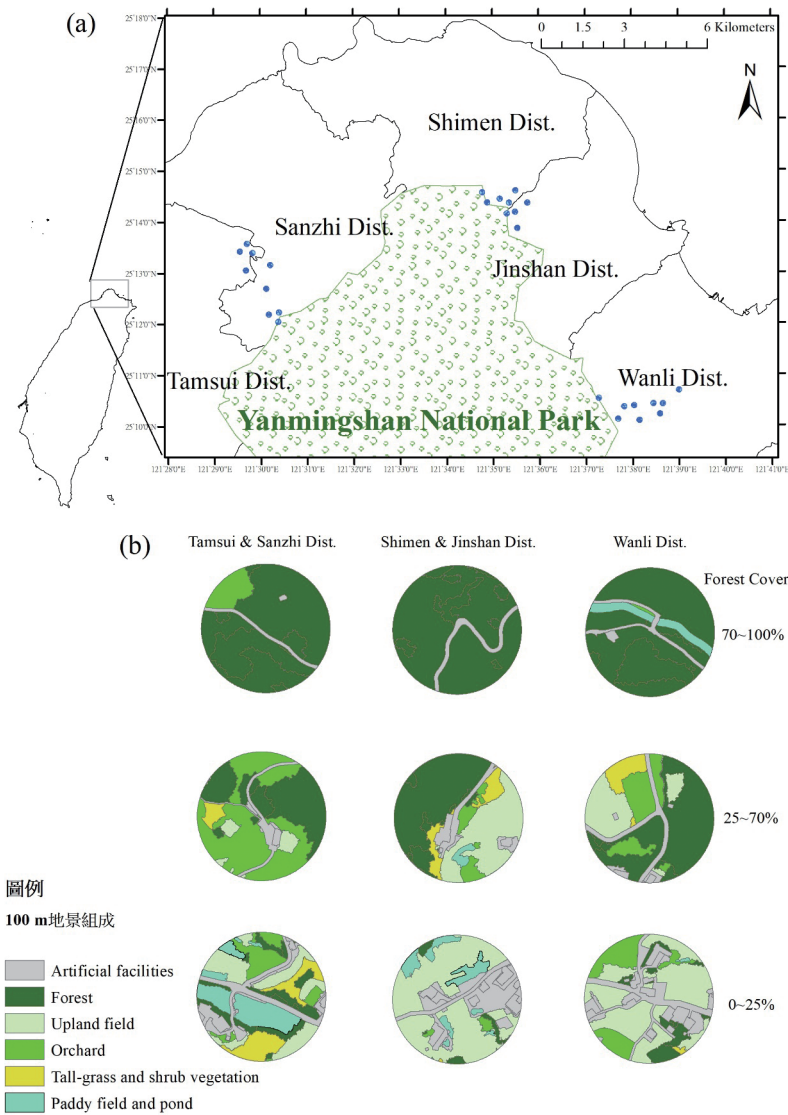


Fig. 1. Map of study area. (a) Map of the 3 studied districts in northern Taiwan. Blue points denote locations of 27 sample plots of this study. The green area represents the range of Yangmingshan National Park (陽明山國家公園). (b) One hundred-meter scale landscape structures of different forest-agriculture mosaics are demonstrated by 3 sample plots chosen from the 3 districts.

為誤判情形。300 m尺度地景資料則採用內政部國土測繪中心2017年產製之國土利用調查圖資(<https://maps.nlsc.gov.tw>)，該資料係以航遙測影像為主，並搭配其他參考圖資及部分地面調查建置。本研究所區分的土地覆蓋類型包含有森林(forest, 含造林地、闊葉林及竹林)、

旱田(upland field)、果園(orchard, 含果園及苗圃)、人為設施(artificial facilities, 含建物、道路及庭院植栽)、高草叢(tall-grass and shrub vegetation, 含灌木叢)、水田及池塘(paddy field and pond, 含溪流及溝渠)等六類。

為了呈現各樣區之地景變數，地景分類

結果採用 *Fragstats* 4.2 版軟體 (McGarigal et al. 2012) 進行計算。其中，地景組成變數 (PLAND) 為各樣區內六種土地覆蓋類型比例 (percentage of landscape)，計算式如下：

$$PLAND = \frac{\sum_{i=1}^n a_{ij}}{A} * 100$$

式中， i 表示第 i 類土地覆蓋型， j 表示第 i 類土地覆蓋下的第 j 個區塊， a_{ij} 為區塊 ij 的面積 (m^2)， A 為樣區面積 (m^2)。

此外並計算樣點之不同土地覆蓋區塊種類數 (patch richness)、Shannon 地景歧異度指數 (Shannon's diversity index, SHDI) 等指標，Shannon 地景歧異度指數計算式如下：

$$SHDI = - \sum_{i=1}^m (P_i * \ln P_i)$$

式中， P_i 為第 i 類土地覆蓋之比例。當地景中僅有一區塊，則 Shannon 地景歧異度指數為 0，當不同土地覆蓋區塊種數量增加、或不同區塊類型的比例較平均時，則 Shannon 地景歧異度指數隨之增加。

地景組態方面，為呈現樣點內不同土地覆蓋類型的形狀及空間分布模式，採用區塊數量 (number of patches)、邊緣長度 (total edge)、平均區塊面積 (mean patch size)、面積加權平均形狀指數 (area-weighted mean shape index) 等指標。

其中，面積加權平均形狀指數 (SHAPE_AM) 是計算各區塊的形狀指數 (shape index)，再乘以各區塊面積進行加權平均，公式如下：

$$SHAPE_AM = \sum_{j=1}^n \left[\left(\frac{0.25 * P_{ij}}{\sqrt{a_{ij}}} \right) \left(\frac{a_{ij}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}} \right) \right]$$

式中， P_{ij} 為區塊 ij 的周長 (m)， a_{ij} 為區塊 ij 的面積 (m^2)。當區塊為正方形時，形狀指數為 1，形狀指數越大表示區塊形狀越不規則。

四、統計分析

1. 地景變數分析

為避免變數間的共線性 (collinearity) 影響分析結果，在不同尺度下，地景組成及組態因子間先進行 Pearson 相關性檢定，並以相關係數

0.7 為門檻，排除高度相關的變數進行後續分析 (Dormann et al. 2013)。此外，為呈現不同森林覆蓋等級間各項地景變數分布差異，以 Tukey 事後比較檢定進行兩兩比較。

2. 地景變數與鳥種多樣性分析

不同地景變數與鳥種多樣性間的關係，以廣義線性模式 (generalized linear model, GLM) 進行。鳥種多樣性以鳥種數 (species richness) 為指標，計算各樣點的累積鳥種數。為比較不同年度間鳥種數是否有差異，各樣點每年 6 次調查之累積所有鳥種數先進行成對兩樣本 t 檢定 (paired 2-sample t -test)，結果顯示兩年度間未達顯著差異 ($t = 1.68$, $p > 0.05$)，最後合併兩年資料。

廣義線性模式以 Poisson 分布建立模式，分別分析所有鳥種、各棲地偏好、食性及覓食層次等項之鳥種數與不同地景變數之相關性：

$$\text{Log (鳥種數)} = \beta (\text{地景變數}1 + \text{地景變數}2 + \dots)$$

各地景尺度下，所有可能的地景解釋變數組合均在廣義線性模型中進行計算，並得到 AICc 值 (改正的赤池訊息量準則，corrected Akaike's information criterion; Burnham and Anderson 2002)，模式間依 AICc 值排序並計算 $\Delta AICc$ 。一般在進行模式選擇時， $\Delta AICc < 2$ 的模式表示對於資料具有比較重大的支持性 (Burnham and Anderson 2002)，因此當一組資料有多組模式 $\Delta AICc < 2$ 時，建議採用模式平均法 (model averaging method) 及非條件標準偏差 (unconditional standard error) 計算相關參數。

最後為呈現不同森林覆蓋等級間特有種、保育類 (所有鳥種及森林棲息鳥種) 的種類數分布差異，以 Tukey 事後比較檢定進行兩兩比較。

3. 地景變數與鳥類群聚組成分析

鳥類群聚組成資料為各樣區各鳥種-數量之矩陣，以冗餘分析 (redundancy analysis, RDA) 進行不同地景變數與群聚組成間的相關性分析。僅陸域鳥種納入分析，隻數以 $\log(x+1)$ 轉換後，計算 Hellinger 距離 (Legendre and

Gallagher 2001)。所有地景解釋變數先進行整體檢測(global permutation test)是否具有顯著性影響，若具顯著結果，再進行前進篩選法(forward selection)選出其中具顯著影響的關鍵變數，並以Holm方法校正p值。

4. 森林棲息鳥種棲地門檻值分析

為找出不同森林覆蓋比例下森林棲息鳥種數出現明顯改變的門檻值，我們以分段線性模式進行分析。分段線性模式可以產生兩段以上的線性關係以解釋鳥種數與解釋變數之間的關係變化，並以線段交會處(斷點, breakpoint)做為鳥種數明顯改變的門檻值。本研究以簡單線性關係計算，並設定找出1處斷點作為門檻值。

以上統計分析均以R統計軟體4.1.1版本執行(R Core Team 2021)，並且分別使用Hmisc (vers. 4.6)、MuMIn (vers. 1.46.0)、vegan (vers. 2.5-7)、adespatial (vers. 0.3-14)、segmented (vers. 1.4-0)等套件進行前述1~4項分析(Oksanen et al. 2020, Dray et al. 2021, Harrell Jr and Dupont 2021, Bartoń 2022, Muggeo 2022)。

結果

1. 鳥種組成

12次調查期間共記錄到陸域鳥種75種4512隻次，其中48種為留鳥(64%)，27種為候鳥(36%)。將所有陸域鳥種依據偏好利用棲地環境定義為4種類型，其中以森林鳥種37種(50%)為最多，其次依序為農田鳥種16種(21%)、灌叢鳥種15種(20%)以及廣域鳥種7種(9%)。依據覓食項目定義為6種類型，其中以蟲食性鳥種26種(35%)為最多，其次依序為果食及蟲食性16種(22%)、肉食性鳥種15種(20%)、穀食性10種(13%)、雜食性7種(9%)以及蜜食性1種(1%)。依據覓食層次定義為6種類型，其中以地表鳥種24種(32%)為最多，其次依序為冠層20種(27%)、灌叢鳥種18種(24%)、多層次7種(9%)、空中5種(7%)以及水域1種(1%) (鳥種名錄及特性詳如Appendix 1)。

調查期間，共紀錄到13種台灣地區保育

類鳥種，包括：蒼鷹(*Accipiter gentilis*)、鳳頭蒼鷹(*Accipiter trivirgatus*)、松雀鷹(*Accipiter virgatus*)、東方蜂鷹(*Pernis ptilorhynchus*)、大冠鷲(*Spilornis cheela*)、赤腹山雀(*Sittiparus castaneiventris*)、臺灣山鷓鴣(*Arborophila crudigularis*)、臺灣藍鵲(*Urocissa caerulea*)、八哥(*Acridotheres cristatellus*)、臺灣畫眉(*Garrulax taewanus*)、大陸畫眉(*Garrulax canorus*)、紅尾伯勞(*Lanius cristatus*)、黑鳶(*Milvus migrans*)等，其中前8種為森林棲息鳥種(61.5%)。此外，共調查到7種特有種鳥類，包含：赤腹山雀、大彎嘴(*Megapomatorhinus erythrocnemis*)、小彎嘴(*Pomatorhinus musicus*)、臺灣山鷓鴣、臺灣竹雞(*Bambusicola sonorivox*)、臺灣藍鵲、繡眼畫眉(*Alcippe morrisonia*)等，且全數為森林棲息鳥種(100%)。

從記錄到的數量上來看，最優勢物種為白頭翁(*Pycnonotus sinensis*)，1188隻次，26.3%，其次為斯氏繡眼(*Zosterops simplex*)，563隻次，12.5%、小彎嘴(388隻次，8.6%)、五色鳥(*Psilopogon nuchalis*)，267隻次，5.9%、樹鵲(*Dendrocitta formosae*)，259隻次，5.7%及紅嘴黑鵝(*Hypsipetes leucocephalus*)，217隻次，4.8%)。

2. 山村地景變數特性分析

100 m尺度地景變數相關性分析結果顯示森林與旱田、人為設施覆蓋比例、不同土地覆蓋區塊種類數、Shannon地景歧異度及全部地景組態變數均呈現高度負相關($r > 0.7$, Appendix 2a)，故後續排除與森林覆蓋比例高度共線性的變數進行分析，僅保留森林、果園、高草叢、水田及池塘覆蓋比例等4項地景組成因子納入模式分析。

300 m尺度地景變數相關性分析結果則顯示森林與旱田覆蓋比例、Shannon地景歧異度及全部地景組態變數均呈現高度負相關($r > 0.7$, Appendix 2b)，故後續同樣排除與森林覆蓋比例高度共線性的變數，僅保留森林、果園、高草叢、水田及池塘、人為設施等覆蓋比例、不

同土地覆蓋區塊種類數等6項地景組成因子納入模式分析。

由於各樣點在100與300 m尺度間森林覆蓋比例呈現高度相關性(Pearson's $r = 0.94$)，故在此以100 m尺度為代表，呈現27個樣區在0~25%、25~70%、70~100%三個森林覆蓋等級各項地景組成與組態變數的分布值(Table 1)。三個森林覆蓋等級，每級均包含9個樣區，各項地景變數呈現出單一梯度的變化。其中森林覆蓋0~25%等級與70~100%等級相較之下，不同土地覆蓋區塊種類數較多，Shannon地景歧異度指數較高，區塊數量較多，邊緣長度較長，平均區塊面積較小，面積加權平均形狀指數顯示為較不規則，均已達到顯著性差異($p < 0.001$, Table 1)。以上顯示森林覆蓋比例較低的樣點，地景較為歧異且破碎化。

3. 地景組成與鳥種多樣性的關係

本研究所有種類數最高的前3樣點，分別紀

錄到33、30、29種陸鳥，主要為100 m尺度森林覆蓋比例小於24.8%的樣點，且均包含其他5類土地覆蓋類別(Patch richness = 6)；而紀錄到所有鳥種數最低的3樣點，分別紀錄到10、14、15種，均為森林覆蓋為主，且森林覆蓋率大於85.6%的樣點。

以廣義線性模式檢測100與300 m尺度下地景組成變數對鳥種多樣性的影響，發現山村地區所有陸域鳥種、不同棲地偏好、部分食性及覓食層次類群鳥種，分別與森林覆蓋比例呈現顯著相關性(Table 2)。當兩種尺度森林覆蓋比例增加，所有陸域鳥種、偏好農田、灌叢及廣域環境棲息、肉食性、蟲食性及穀食性鳥種、於多層次及地表覓食的鳥種數則減少。在100 m尺度下，灌叢覓食鳥種數隨森林覆蓋比例增加而減少；在300 m尺度下，偏好森林棲息鳥種數隨森林覆蓋比例增加而呈現增加的趨勢，但空中覓食鳥種數隨之遞減。兩種地景尺度的水田及池塘覆蓋比例亦顯著影響雜食性鳥

Table 1. Comparison of landscape composition and configuration variables among 3 forest cover categories defined by 100-m-scale landscape data

	Forest cover					
	0~25%		25~70%		70~100%	
	<i>n</i> = 9		<i>n</i> = 9		<i>n</i> = 9	
	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
Landscape composition variable						
Forest (%)	11.37 ^a	6.82	53.05 ^b	11.57	85.29 ^c	8.74
Upland field (%)	38.20 ^a	16.90	10.80 ^b	9.90	2.70 ^b	5.40
Orchard (%)	12.38 ^a	9.27	13.10 ^a	15.40	2.03 ^a	3.31
Tall-grass and shrub vegetation (%)	4.56 ^a	5.09	8.61 ^a	8.51	2.37 ^a	2.99
Paddy field and pond (%)	9.96 ^a	10.80	1.69 ^b	4.12	1.26 ^b	2.71
Artificial facilities (%)	23.49 ^a	8.91	12.72 ^b	5.82	6.37 ^b	1.56
Patch richness	6.00 ^a	0.00	5.22 ^a	0.97	3.56 ^b	1.33
Shannon's diversity index	1.40 ^a	0.22	1.19 ^a	0.25	0.52 ^b	0.28
Landscape configuration variable						
Number of patches	31.56 ^a	6.42	24.78 ^a	8.69	8.56 ^b	4.93
Total edge (m)	2829.20 ^a	433.50	2371.10 ^a	675.70	1238.30 ^b	513.20
Mean patch size (ha)	0.10 ^a	0.02	0.14 ^a	0.05	0.48 ^b	0.23
Area-weighted mean shape index	2.52 ^a	0.26	2.24 ^{ab}	0.28	1.91 ^b	0.31

¹⁾ Different superscript letters in a given row represent a significant difference among forest cover categories based on Tukey's post-hoc test at $p < 0.05$. SD, standard deviation.

種數，當水田與池塘覆蓋比例增加，雜食性鳥種數增加。有關100與300 m尺度地景組成因子與鳥種多樣性之詳細分析結果，已提供於Appendix 3a與3b。

前項分析結果指出森林覆蓋比例減少，整體鳥種數反而增加，但若進一步將鳥種特性納入分析，則會發現不同森林覆蓋程度的山村環境，影響了鳥種組成中不同類群鳥種的分配 (Fig. 2)。在100 m尺度三種森林覆蓋等級間，森林棲息鳥種都是組成比例最高的鳥種，但隨森林覆蓋比例的減少，森林棲息鳥種比例逐漸降低，農田、灌草叢及廣域鳥種比例則逐漸增加。食性方面，隨森林覆蓋比例的減少，果食及蟲食性、蜜食性鳥種比例逐漸降低，肉食性及穀食性鳥種比例則逐漸增加。覓食層次方

面，則顯示隨森林覆蓋比例的減少，冠層覓食鳥種比例降低，但多層次、地表及空中覓食鳥種的比例則增加。

此外，比較不同森林覆蓋等級間特有種、保育類(所有鳥種及森林棲息鳥種)的種類數分布 (Table 3)，在森林覆蓋比例25~70%、70~100%的等級與0~25%等級中相較，出現較多的特有種 ($p < 0.001$)。保育類森林棲息鳥種在70~100%、25~70%等級平均值略高於0~25%等級，但差異並不顯著 ($p > 0.05$)，保育類所有鳥種在三個等級間亦無顯著差異 ($p > 0.05$)。

4.地景組成與鳥種群聚組成間的關係

以冗餘分析檢測100 m尺度下地景組成變數對鳥類群聚的影響，結果顯示整體效應是顯

Table 2. Significant landscape variables based on the model-averaged results of generalized linear models (GLMs; with Poisson distributions) between species richness of terrestrial birds/functional groups and landscape variables (100/300 m). The “+” and “-” signs respectively denote positive and negative effects of landscape variables. Detailed coefficient estimates and statistical significance of variables are presented in Appendix 3

Landscape variable ^a	Scale	100 m				300 m					
		For	Pad	Orc	TG	For	Pad	Orc	TG	Art	PR
Terrestrial species		-				-					
Habitat preference	Forest					+					
	Farmland	-				-					
	Shrub/grassland	-				-					
	General	-				-					
Diet	Carnivore	-				-					
	Insectivore	-				-					
	Frugivore/Insectivore										
	Omnivore			+				+			
	Granivore	-				-					
	Nectarivore										
Foraging stratum ^b	Canopy										
	Mixed	-				-					
	Understory	-				-					
	Ground	-				-					
	Sky										

^a For, forest; Pad, paddy field and pond; Orc, orchard; TG, tall-grass and shrub vegetation; Art, artificial facilities; PR, patch richness.

^b In the GLM, the foraging stratum “Water” was excluded because only 1 species occurred in that stratum.

Table 3. Comparison of species richness of endemic species and protected species among 3 forest cover categories defined by 100-m-scale landscape data

Species richness	Forest cover		
	0~25%	25~70%	70~100%
	<i>n</i> = 9	<i>n</i> = 9	<i>n</i> = 9
Endemic species (10)	3.78 ^a	5.78 ^b	6.00 ^b
Protected species			
Total species (13)	2.0 ^a	2.0 ^a	1.7 ^a
Forest species (8)	1.1 ^a	1.7 ^a	1.6 ^a

¹⁾ Different superscript letters in a given row indicate a significant difference among forest cover categories based on the Tukey's post-hoc test at $p < 0.05$.

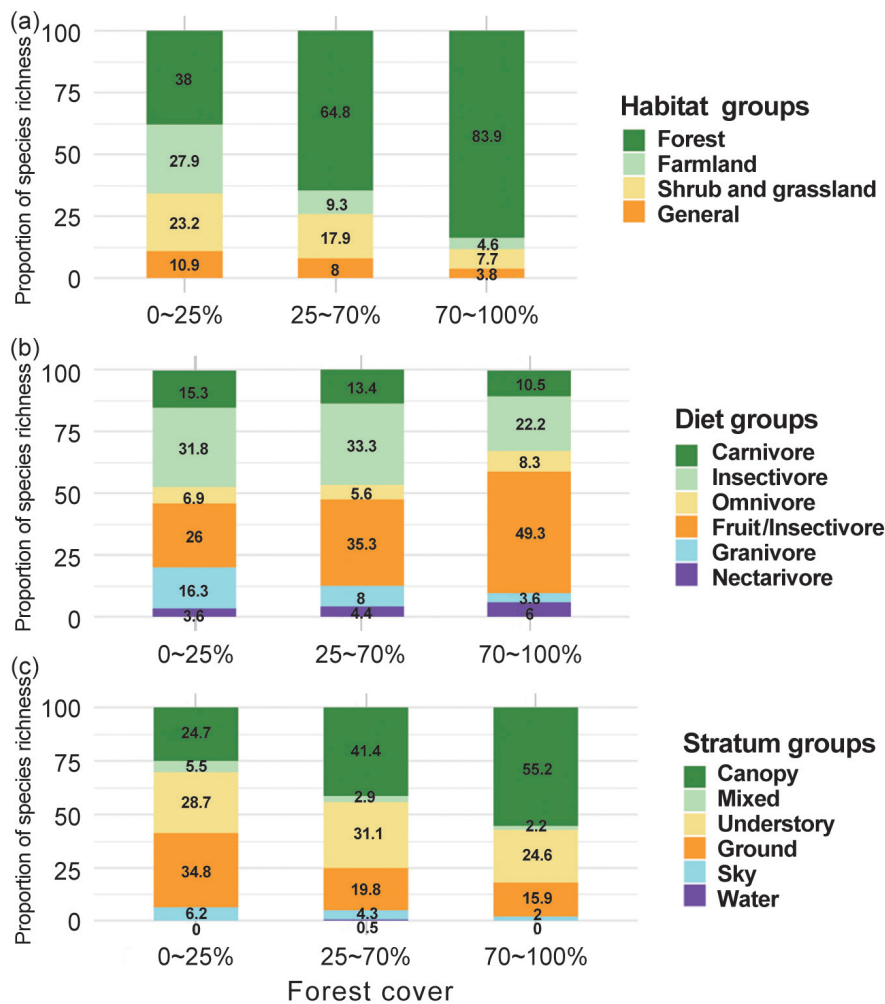


Fig. 2. Proportions of species richness by different functional groups across 3 categories of forest cover defined by 100-m-scale landscape data: (a) habitat preference; (b) diet; and (c) foraging stratum.

Table 4. Response of terrestrial bird assemblages to 100/300-m landscape variables revealed by a redundancy analysis (RDA). Var, percentage of variation in bird assemblages explained by the RDA

Global permutation test				Forward selection		
Scale	Var	F	<i>p</i> value	Key variable	Var	<i>p</i> value
100 m ^a	28.6%	3.6	< 0.001	Forest	22.6%	< 0.01
				Paddy field and pond	5.1%	< 0.01
300 m ^b	23.8%	2.4	< 0.001	Forest	22.2%	< 0.01

^aFour landscape composition variables were included: forest, paddy field/pond, orchard, and tall-grass/shrub vegetation.

^bFive landscape composition variables (forest, paddy field/pond, orchard, tall-grass/shrub vegetation, and artificial facilities) and one landscape configuration variable (patch richness) were included.

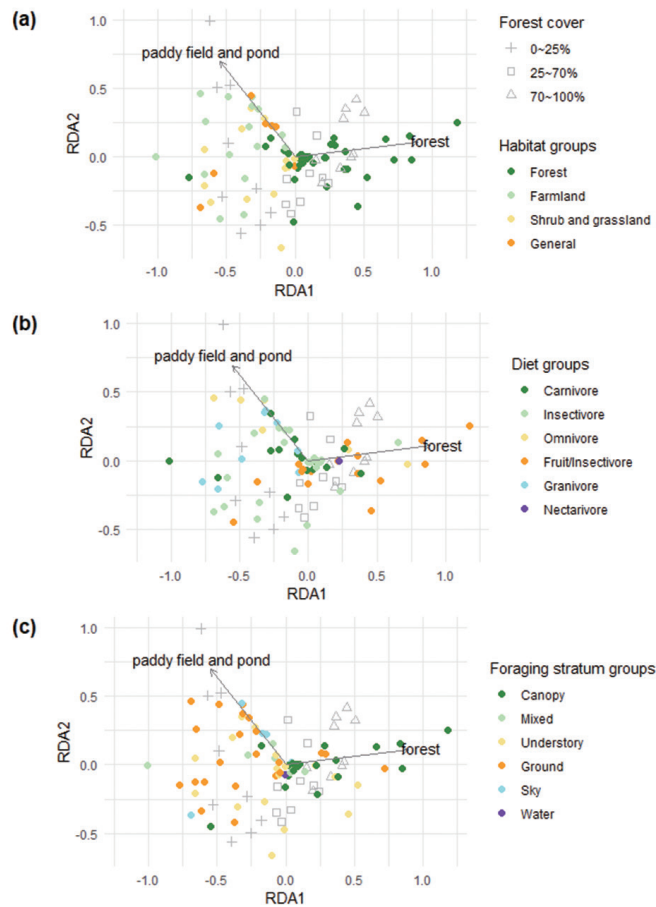


Fig. 3. Biplot of a transformation-based redundancy analysis (tb-RDA) illustrating relationships between 100-m-scale landscape composition variables and bird assemblages. Sample plots are marked according to 3 categories of forest cover, and bird species are marked according to habitat preference/diet/foraging stratum groups. Arrows represent the effects of the landscape composition variables.

著的(Table 4)，共解釋28.6%的變異($F = 3.6$, $p < 0.001$)。經以前進篩選法剔除不具顯著性之個別變數後，剩餘2項因子顯著影響，共可解釋27.7%的變異，解釋變異最多為森林覆蓋比例(22.6%, $p < 0.01$)，水田與池塘覆蓋比例則次之(5.1%, $p < 0.01$) (Table 4)。在300 m尺度的冗餘分析結果仍然顯示整體效應是顯著的(Table 4, $F = 2.4$, $p < 0.001$)，可解釋23.8%的變異，然而只留下森林覆蓋比例是唯一的解釋變數(22.2%, $p < 0.01$)。

基於兩種不同空間尺度的冗餘分析結果相當一致，我們以100 m尺度分析的雙座標圖(biplot)為代表(Fig. 3)，呈現不同地景因子與鳥種組成間的關係，並進一步剖析不同棲地、食性、覓食層次的鳥種在森林覆蓋程度以及其他地景因子梯度上的分布轉變。其中多數森林棲息鳥種、果食及蟲食性、蜜食性鳥種以及偏好於冠層覓食鳥種皆明顯分布於森林覆蓋比例較高樣區的傾向。而農田、灌草叢、廣域棲息性鳥種，蟲食、雜食與穀食性鳥種，以及地表覓食、空中覓食鳥種則傾向分布於森林覆蓋比例較低的樣區。

進一步檢視森林棲息鳥種在不同森林覆蓋比例樣區間出現與否的結果(Appendix 4)，調查過程中僅記錄到1次的森林棲息鳥種中，包括：蒼鷹、東方蜂鷹、臺灣山鷓鴣、髮冠卷尾(*Dicrurus hottentottus*)、佛法僧(*Eurystomus orientalis*)、寬嘴鶇(*Muscicapa dauurica*)、琉球山椒鳥(*Pericrocotus tegimae*)、赤腹山雀及白氏地鸚(*Zoothera aurea*)等9種，除臺灣山鷓鴣及白氏地鸚在臺灣地區數量分布普遍，其餘7種則為數量分布不普遍、稀有之留鳥及候鳥(Ding et al. 2020)，此7種在本研究中僅出現於森林覆蓋比例50%以上的樣區。

5. 森林棲息鳥類棲地門檻值

前述森林棲息鳥種顯著受300 m尺度之森林覆蓋比例影響，為找出不同森林覆蓋比例下森林棲息鳥種數出現明顯改變的門檻值，故在此以分段線性模式進一步剖析多樣性變化趨勢。結果顯示在300 m尺度下，森林棲息鳥種在森林覆蓋比例 $49.9 \pm 7.4\%$ 以下，鳥種數有明顯的減少(Fig. 4)。

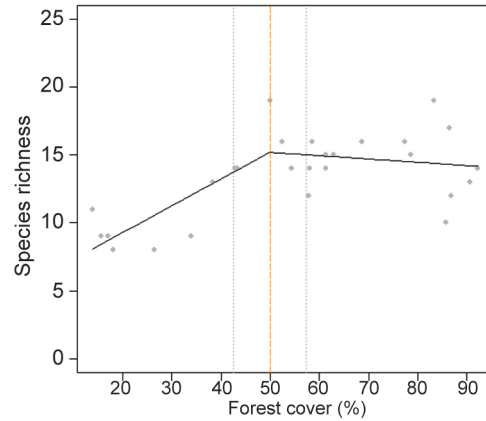


Fig. 4. Forest bird species richness in relation to different proportions of forest cover defined by 300-m-scale landscape data (ranging 13.9~92.3%). The black line is the fitted piecewise regression model (using a simple linear relationship). The vertical orange dashed line denotes the estimated threshold value, and the vertical gray dotted lines denote one standard error range of the estimates.

討論

本研究調查山村鑲嵌地景組成對鳥種多樣性的影響，發現森林覆蓋是最重要的因子，森林覆蓋比例較低的樣點有整體鳥種數較高的現象，此結果與葛兆年等人(Koh et al. 2018)的研究一致。然而不同地景變數間存在高度相關性，我們以森林覆蓋度作為整體地景歧異度的主要代理變數(proxy)，亦代表著森林覆蓋比例較低的樣點，旱田及人為設施覆蓋比例較高，地景歧異度指數較高、邊緣較長、具有較多小區塊等。這樣的環境吸引了農田、灌草叢、廣域鳥種的出現，以及食性為肉食性、蟲食性、穀食性鳥種，於灌叢、地表及空中等位置覓食的鳥種，增加了可紀錄到的累積鳥種數。McKinney and Lockwood (1999)認為人為干擾可能導致局部地區物種多樣性的增加，然而此種多樣性的增加，經常是由廣布種或是偏好開闊環境的物種所貢獻；若從全球或地區性等空間尺度檢視人類開發環境，則是呈現特有物種減少且生物同質化的現象。因此分析時，若僅

以整體物種多樣性為評估標準，則可能導致誤判-認為人為利用有助於提升物種多樣性與整體鳥類的生態系統服務。許多研究者建議，必須結合物種不同特性(如：棲地偏好、食性等)進行探討，才能進一步瞭解其中發生物種組成轉換及森林棲地專一性鳥種減少等現象(Morante-Filho et al. 2015, Chatterjee and Basu 2018)。

本研究在兩種地景尺度下，森林覆蓋比例均顯著影響山村地區鳥種組成，多數森林棲息、冠層覓食(白頭翁以外)、果食及蟲食性(白頭翁、斑點鵝以外)、蜜食性的鳥種傾向分布在森林覆蓋比例較高的樣區。Batisteli等人(2018)在巴西東南部地區不同復育程度的濱岸森林，研究森林結構與鳥種組成的相關性，觀察到森林依賴性高的鳥種出現於森林結構較複雜的樣區，且以冠層及灌叢層次覓食為主，食性主要為蜜食性、果食性、蟲食性的鳥種；相反地對於森林依賴性較低的物種，則以地表覓食為主，食性以蟲食、穀食為主，顯示鳥種依據其生態特性及森林結構，主動選擇棲息環境，也暗示人為復育維持森林結構有助於支持森林依賴性高的鳥種組成及其所發揮的生態系功能。

食果性物種透過取食果實與種子散佈驅動植物與生物群聚間的動態關係(Simmons et al. 2018)，Peña等人(2020)研究伊比利亞半島坎塔布里亞地區不同森林梯度與植物-食果鳥種間的關係，發現當森林覆蓋比例下降，食果性鳥種多樣性遞減，並降低鳥類對於食果過程的貢獻。檢視本研究中果食及蟲食性鳥種多樣性分析結果並未與森林覆蓋比例具有顯著相關性，應與非森林棲地普遍出現的果食及蟲食性鳥種相關(如白頭翁)。Morante-Filho等人(2018)觀察到非森林棲息食果鳥種傾向出現於森林邊緣高的棲地，雖然果實量較少，但推測可透過森林邊緣效應增加資源可獲得量與提升覓食效率。然而Morante-Filho等人(2018)仍提醒非森林環境食果鳥種無法補償森林環境中食果鳥種提供種子散布的生態功能。

兩種地景尺度均觀察到雜食性鳥種數隨水田與池塘覆蓋比例增加而增加，本研究定義之雜食性鳥種包括竹雞類、翠翼鳩及椋鳥科等，

但水田樣區主要是受到椋鳥科鳥種(八哥、家八哥、白尾八哥、黑領椋鳥)種類數增加而造成上述現象，可能與水稻田提供多樣的食物種類相關，如稻穀、水生昆蟲、蚯蚓及蛙等(Stafford et al. 2010, Kishimoto-Yamada and Minamiya 2020)，而吸引雜食性鳥種出現。

除物種數外，保育等級、特有性、稀少性等狀態亦可協助我們評估生物在不同棲地的分布價值(Chen et al. 2018)。Valente與Betts (2018)建立美國地區南印第安納州不同森林鳥種的空間佔據模型(spatial occupancy model)，測試森林破碎化對物種的分布影響，且將鳥種區分為森林內部鳥種、森林廣布種及森林邊緣鳥種。結果發現當森林區塊面積減少，物種組成會從內部物種轉為邊緣物種；此外，作者並指出森林內部鳥種相較其他兩類鳥種具有較高的保育重要性，因此維持較大的森林區塊面積有助於支持具有較高保育價值的森林內部鳥種。本研究森林覆蓋較高的樣區，相對地森林區塊面積也較大，並發現隨森林覆蓋程度減少，森林棲息鳥種數隨之遞減。比較不同森林覆蓋等級時，特有種鳥種數亦隨森林覆蓋等級降低而減少。此外，多數臺灣地區分布不普遍、稀少出現的森林棲息鳥種也僅出現於森林覆蓋比例50%以上的樣點。整體而言，維持北海岸山村地景較高的森林覆蓋除了能增加森林棲息鳥種，亦有助於特有鳥種的棲息。

Melo等人(2018)透過文獻回顧，計算溫帶地區與熱帶地區的棲地覆蓋平均門檻值分別為11及29.5%，並認為熱帶地區地景變更門檻值較溫帶地區高的原因，除了研究間分析方法的差異外，可能與兩地區歷史氣候狀況有關，造成在熱帶地區之物種長期演化狀態較穩定，因此對於適應改變的韌性較弱(Dalsgaard et al. 2011, Sandel et al. 2011)。本研究位於Melo等人定義的熱帶地區，參考其他文獻研究採用之地景尺度(250 m~2 km, Richmond et al. 2015, Boesing et al. 2018)，本研究在300 m尺度計算之森林棲息鳥種門檻值為49.9%，與全球尺度熱帶地區平均門檻值29.5%相較，顯示北海岸地區森林棲息鳥種屬於較易受棲地損失影響的類群，亦凸顯

低海拔棲地的保育價值。

門檻值的決定可提供生物多樣性保育政策制訂上，維持及復育森林覆蓋之比例參考。依據分段線性模式結果顯示，在北海岸地區不同森林覆蓋比例樣區間，在低於五成森林覆蓋的樣區中，森林棲息鳥種數的減少較為明顯。森林性鳥種的保育對策，首要是避免更多原生森林覆蓋面積的損失，此外森林棲地的復育也是有效率的方法(Mortelliti et al. 2010)，可確保在破碎化地景中，仍可維持一定面積的森林覆蓋，來建構適宜原生物種生存的棲地環境。目前北海岸山區部分為陽明山國家公園範圍，在國家公園的管理保護下，得以維持現有地景。然而周圍區域則因私有地經營，減低原有森林的組成比例。長期而言，推展私有地的復育行動，營造人與自然和諧共存的經營方式，例如：友善經營的果樹園、發展混農林業，或是獎勵以原生樹種進行造林復育工作，是後續維持生物多樣性的重要課題。

結論

北海岸山村的鳥種多樣性及鳥種組成明顯受到100與300 m尺度地景組成的影響，其中森林覆蓋是最關鍵因子。多樣性分析顯示森林覆蓋較高的樣區雖然整體陸域鳥種數比較少，但偏好森林棲地鳥種數高，隨著森林覆蓋的減少，偏好其他棲地類型、肉食、蟲食、穀食性的鳥種、於多層次、灌叢、地表及空中覓食鳥種數則逐漸增加。鳥種組成的結果亦呈現森林棲息鳥種分布在森林覆蓋比例較高的樣區，此外多數冠層覓食、果食及蟲食性、蜜食性鳥種亦傾向出現於森林覆蓋高的樣區。值得注意的是，特有種鳥種數隨森林覆蓋等級降低而減少。本研究進一步計算森林棲息鳥種數隨森林覆蓋比例變化之門檻值，結果顯示樣區在300 m尺度下觀察到低於五成森林覆蓋比例時，偏好森林棲息的鳥種數明顯減少，故建議鑲嵌地景下若能保持五成以上的森林覆蓋，有助於維持棲地專一性較高的鳥種存續，此項建議亦可能有利於特有鳥種棲息。

謝誌

感謝陳一銘協助樣區設置，許詩涵協助鳥類調查，呂克勤協助無人機空拍及土地覆蓋型分析。本研究經費由農委會科技計畫109農科-10.3.1-森-G2支持，在此一併致謝。

引用文獻

- Andrén H. 1994.** Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 76(3):355-66.
- Bartoń K. 2022.** MuMIn: Multi-Model Inference. R package vers. 1.46.0. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/>. 2022.2.24.
- Batisteli AF, Tankaka MO, Souza LT. 2018.** Bird functional traits respond to forest structure in riparian areas undergoing active restoration. *Diversity* 10(3):90. doi:10.3390/d10030090.
- Boesing AL, Nichols E, Metzger JP. 2018.** Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography* 41:1520-33.
- Bregman TP, Sekercioglu CH, Tobias, JA. 2014.** Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: implications for ecosystem function and conservation. *Biol Conserv* 169:372-83.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002.** Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. New York: Springer. 401 p.
- Carrara E, Arroyo-Rodríguez V, Vega-Rivera JH, Schondube JE, de Freitas SM, Fahrig L. 2015.** Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biol Conserv* 184:117-26.
- Chase JM, McGill BJ, McGlinn DJ, May F, Blowes SA, Xiao X, et al. 2018.** Embrac-

- ing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecol Lett* 21(11):1737-51. doi:10.1111/ele.13151.
- Chatterjee S, Basu P. 2018.** Food preferences determine habitat selection at multiple scales: implication for bird conservation in tropical forests. *Anim Conserv* 21(4):332-42.
- Chen WJ, Chang AY, Wu TY. 2018.** Applying open database to conservation biology: estimating the terrestrial vertebrate biodiversity hotspots of Taiwan. *Taiwan J Biodivers*. 20(2):97-141. [in Chinese with English summary].
- Dalsgaard B, Magård E, Fjeldså J, González AMM, Rahbek C, Olesen JM, et al. 2011.** Specialization in plant hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and Quaternary climate-change velocity. *PLoS One* 6:e25891. doi:10.1371/journal.pone.0025891.
- Ding TS, Juan CS, Lin RS, Pan CY, Tsai YJ, Wu J, Yang YH. 2020.** The 2020 CWBF checklist of the birds of Taiwan. Taipei, Taiwan: Chinese Wild Bird Federation.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, et al. 2013.** Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecogeg* 36:27-46.
- Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, et al. 2021.** Adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis. R package vers. 0.3-14. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/adespatial/>. 2021.04.07.
- Fahrig L, Nettle WK. 2005.** Population ecology in spatially heterogeneous environments. In: Lovett GM, Jones CG, Turner MG, Weathers KC, editors. *Ecosystem function in heterogeneous landscapes*. New York: Springer. 95-118 p.
- Fahrig L. 2003.** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487-515.
- Fang W, Lin RS, Fan MW. 2010.** An avian conservation priority system for the Hushan Reservoir area. *Taiwan J Biodivers* 12(2):143-66. [in Chinese with English summary].
- Harrell Jr FE, Dupont C. 2021.** Hmisc: Harrell miscellaneous. R package vers. 4.6-0. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/Hmisc/>. 2022.10.01.
- Haslem A, Bennett AF. 2008.** Birds in agricultural mosaics: the influence of landscape pattern and countryside heterogeneity. *Ecol Appl* 18(1):185-96.
- Kishimoto-Yamada K, Minamiya Y. 2020.** Earthworm species and density in semi-natural grasslands on rice paddy levees in Japanese satoyama. *Biodivers Data J* 8:e56531. doi:10.3897/BDJ.8.e56531.
- Koh CN, Hsu SH, Su SH, Chung CH, Wang HH. 2018.** A preliminary study of the effects of a mountain village landscape on bird diversity: a case study of Lianghu Village, Jinshan District, northern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 33(4):319-32. [in Chinese with English summary].
- Lee MB. 2022.** Small farmlands can serve as open habitat for birds in subtropical cities of southern China. *Ecol Res* 2022:1-12. doi:10.1111/1440-1703.12336.
- Legendre P, Gallagher ED. 2001.** Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129(2):271-80.
- McGarigal K, Cushman SA, Neel MC, Ene E. 2012.** FRAGSTATS v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. Computer software program produced by the authors at the Univ. of Massachusetts, Amherst, MA. Available at <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>. 2015.04.21.
- McKinney ML, Lockwood JL. 1999.** Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends*

- Ecol Evol 14(11):450-3.
- Melo I, Ochoa-Quintero JM, de Oliveira Roque F, Dalsgaard B. 2018.** A review of threshold responses of birds to landscape changes across the world. *J Field Ornithol* 89(4):303-14.
- Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, de Souza Pessoa M, Cazetta E, Faria D. 2018.** Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecol Appl* 28(8):2024-32.
- Morante-Filho JC, Faria D, Mariano-Neto E, Rhodes J. 2015.** Birds in anthropogenic landscapes: the responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. *PLoS ONE* 10(6):e0128923. doi:10.1371/journal.pone.0128923.
- Mortelliti A, Amori G, Capizzi D, Cervone C, Fagiani S, Pollini B, Boitani L. 2010.** Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *J Appl Ecol* 48(1):153-62.
- Muggeo VMR. 2022.** Segmented: regression models with break-points / change-points estimation. R package vers. 1.4-0. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/segmented/>. 2022.01.28.
- Neumann JL, Griffiths GH, Foster CW, Holloway GJ. 2016.** The heterogeneity of wooded-agricultural landscape mosaics influences woodland bird community assemblages. *Landsc Ecol* 31(8):1833-48.
- Newbold T, Scharlemann JP, Butchart SH, Şekercioğlu ÇH, Alkemade R, Booth H, Purves DW. 2013.** Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proc R Soc B-Biol Sci* 280(1750):20122131.
- Ochoa-Quintero JM, Gardner TA, Rosa I, de Barros Ferraz SF, Sutherland WJ. 2015.** Thresholds of species loss in Amazonian deforestation frontier landscapes. *Conserv Biol* 29(2):440-51.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, et al. 2020.** *Vegan: community ecology package*. R package vers. 2.5-7. Available at <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>. 2020.11.28.
- Olden JD, Rooney TP. 2006.** On defining and quantifying biotic homogenization. *Glob Ecol Biogeogr* 15:113-20.
- Peña R, Schleuning M, Donoso I, Rodríguez-Pérez J, Dalerum F, García D. 2020.** Biodiversity components mediate the response to forest loss and the effect on ecological processes of plant–frugivore assemblages. *Funct Ecol* 34:1257-67.
- R Core Team. 2021.** *R: a language and environment for statistics computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Richmond S, Jenkins E, Couturier A, Cadman M. 2015.** Thresholds in forest bird richness in response to three types of forest cover in Ontario, Canada. *Landsc Ecol* 30(7):1273-90.
- Sandel B, Arge L, Dalsgaard B, Davies RG, Gaston KJ, Sutherland WJ, Svenning JC. 2011.** The influence of late Quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science* 334:660-4.
- Severinghaus LL, Ding TS, Fang WH, Lin WH, Tsai MC, Yen CW. 2012.** *The avifauna of Taiwan*. 2nd ed. Taipei, Taiwan: Forest Bureau, Council of Agriculture.
- Simmons BI, Sutherland WJ, Dicks LV, Albrecht J, Farwig N, García D, et al. 2018.** Moving from frugivory to seed dispersal: incorporating the functional outcomes of interactions in plant–frugivore networks. *J Anim Ecol* 87:995-1007.
- Stafford J, Kaminski RM, Reinecke KJ. 2010.** Avian foods, foraging and habitat conservation in world rice fields. *Waterbirds* 33:133-50.

Suding K, Hobbs R. 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends Ecol Evol* 24(5):271-9.

Valente JJ, Betts MG. 2018. Response to fragmentation by avian communities is mediated by species traits. *Divers Distrib* 25:48-60.

Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277(25):494-9.

Whelan CJ, Wenny DG, Marquis RJ. 2008. Ecosystem services provided by birds. *Ann NY Acad Sci* 1134:25-60.

Appendix 1. List of species, families, categories of protected species, endemism of Taiwan's population, abundance, definitions of habitat preference, diet, and foraging stratum. (1/4) The table was sorted by habitat preferences of bird species

Species	Family	Categories of protected species, Endemism	Abundance	Habitat	Diet	Foraging stratum
<i>Accipiter gentilis</i> (蒼鷹)	Accipitridae/鷹科	II	O	Forest	Car	Mixed
<i>Accipiter trivirgatus</i> (鳳頭蒼鷹)	Accipitridae/鷹科	II	C	Forest	Car	Mixed
<i>Accipiter virgatus</i> (松雀鷹)	Accipitridae/鷹科	II	U	Forest	Car	Mixed
<i>Pernis ptilorhynchus</i> (東方蜂鷹)	Accipitridae/鷹科	II	U	Forest	Car	Mixed
<i>Spilornis cheela</i> (大冠鷹)	Accipitridae/鷹科	II	C	Forest	Car	Ground
<i>Gorsachius melanolophus</i> (黑冠麻鷹)	Ardeidae/鷺科		C	Forest	Car	Ground
<i>Sitiparus castaneiventris</i> (赤腹山雀)	Paridae/山雀科	II, Endemic	U	Forest	Ins	Canopy
<i>Pericrocotus tegimae</i> (琉球山椒鳥)	Campephagidae/山椒鳥科		-	Forest	Ins	Canopy
<i>Hypothymis azurea</i> (黑枕藍鶇)	Monarchidae/王鶇科		C	Forest	Ins	Canopy
<i>Eurystomus orientalis</i> (佛法僧)	Coraciidae/佛法僧科		O	Forest	Ins	Sky
<i>Eudynamis scolopacea</i> (噪鵲)	Cuculidae/杜鵑科		O	Forest	Fru/Ins	Canopy
<i>Cuculus optatus</i> (北方中杜鵑)	Cuculidae/杜鵑科		C	Forest	Ins	Canopy
<i>Dicrurus aeneus</i> (小卷尾)	Dicruridae/卷尾科		C	Forest	Ins	Canopy
<i>Dicrurus hottentotus</i> (髮冠卷尾)	Dicruridae/卷尾科		O	Forest	Ins	Canopy
<i>Phylloscopus borealis</i> (極北柳鶯)	Phylloscopidae/柳鶯科		C	Forest	Ins	Canopy
<i>Phylloscopus inornatus</i> (黃眉柳鶯)	Phylloscopidae/柳鶯科		C	Forest	Ins	Canopy
<i>Schoeniparus brunneus</i> (頭烏綠)	Pellomeidae/雀眉科		C	Forest	Ins	Canopy
<i>Megapomatorhinus erythrocnemis</i> (大彎嘴)	Timaliidae/畫眉科	Endemic	C	Forest	Fru/Ins	Understory
<i>Pomatorhinus musicus</i> (小彎嘴)	Timaliidae/畫眉科	Endemic	C	Forest	Fru/Ins	Understory
<i>Cyanoderma ruficeps</i> (山紅頭)	Timaliidae/畫眉科		C	Forest	Fru/Ins	Understory
<i>Arborophila crudigularis</i> (臺灣山鶇鶇)	Phasianidae/雉科	III, Endemic	C	Forest	Ins	Understory
<i>Bambusicola sonorivox</i> (臺灣竹雞)	Phasianidae/雉科	Endemic	C	Forest	Omn	Ground
<i>Chalcophaps indica</i> (翠翼鳩)	Columbidae/鳩鴿科		C	Forest	Omn	Ground
<i>Streptopelia orientalis</i> (金背鳩)	Columbidae/鳩鴿科		C	Forest	Omn	Ground
<i>Erpornis zantholeuca</i> (綠畫眉)	Vireonidae/綠鶇科		C	Forest	Gra	Ground
			C	Forest	Ins	Canopy

II, rare and valuable species; III, other conservation-deserving species; O, occasional (< 30% chance); C, common (70~100% chance); U, uncommon (30~70% chance); LU, locally uncommon; Car, carnivore; Ins, insectivore; Fru, frugivore; Omn, omnivore; Gra, granivore.

Appendix 1. List of species, families, categories of protected species, endemism of Taiwan's population, abundance, definitions of habitat preference, diet, and foraging stratum. (2/4) The table was sorted by habitat preferences of bird species

Species	Family	Categories of protected species, Endemism	Abundance	Habitat	Diet	Foraging stratum
<i>Dendrocyitta formosae</i> (樹鵲)	Corvidae 鵲科		C	Forest	Fru/Ins	Canopy
<i>Urocissa caerulea</i> (臺灣藍鵲)	Corvidae 鵲科	III, Endemic	C	Forest	Car	Canopy
<i>Ianthocincla chinensis</i> (黑喉噪眉)	Leiothrichidae 噪眉科		LU	Forest	Fru/Ins	Understory
<i>Alcippe morrisonia</i> (繡眼畫眉)	Leiothrichidae 噪眉科	Endemic	C	Forest	Fru/Ins	Canopy
<i>Zosterops simplex</i> (斯氏繡眼)	Zosteropidae 繡眼科		C	Forest	Nec	Canopy
<i>Hypsipetes leucocephalus</i> (紅嘴黑鵲)	Pycnonotidae 鵲科		C	Forest	Fru/Ins	Canopy
<i>Turdus chrysolais</i> (赤腹鵲)	Turdidae 鵲科		C	Forest	Fru/Ins	Canopy
<i>Turdus pallidus</i> (白腹鵲)	Turdidae 鵲科		C	Forest	Fru/Ins	Canopy
<i>Zoothera aurea</i> (白氏地鵲)	Turdidae 鵲科		C	Forest	Fru/Ins	Ground
<i>Muscicapa dauurica</i> (寬嘴鵲)	Muscicapidae 鵲科		O	Forest	Ins	Canopy
<i>Myophonus insularis</i> (臺灣紫嘯鵲)	Muscicapidae 鵲科		C	Forest	Car	Ground
<i>Psilopogon nuchalis</i> (五色鳥)	Megalaimidae 鬚鵲科		C	Forest	Fru/Ins	Canopy
<i>Acridotheres javanicus</i> (白尾八哥)	Sturnidae 八哥科		C	Farmland	Omi	Ground
<i>Acridotheres tristis</i> (家八哥)	Sturnidae 八哥科		C	Farmland	Omi	Ground
<i>Gracupica nigricollis</i> (黑領棕鳥)	Sturnidae 八哥科		LC	Farmland	Omi	Ground
<i>Acridotheres cristatellus</i> (八哥)	Sturnidae 八哥科	II	U	Farmland	Omi	Ground
<i>Lanius bucephalus</i> (紅頭伯勞)	Laniidae 伯勞科		O	Farmland	Car	Mixed
<i>Lanius cristatus</i> (紅尾伯勞)	Laniidae 伯勞科	III	C	Farmland	Car	Mixed
<i>Dicrurus macrocerus</i> (大卷尾)	Dicruridae 卷尾科		C	Farmland	Car	Mixed

II, rare and valuable species; III, other conservation-deserving species; C, common (70~100% chance); O, occasional (<30% chance); LC, locally common; U, uncommon (30~70% chance); Nec, nectarivore; Fru, frugivore; Ins, insectivore; Car, carnivore; Omn, omnivore; Gra, granivore.

Appendix 1. List of species, families, categories of protected species, endemism of Taiwan's population, abundance, definitions of habitat preference, diet, and foraging stratum. (3/4) The table was sorted by habitat preferences of bird species

Species	Family	Categories of protected species, Endemism	Abundance	Habitat	Diet	Foraging stratum
<i>Eudice malabarica</i> (白喉文鳥)	Estrildidae梅花雀科		LC	Farmland	Gra	Understory
<i>Passer montanus</i> (麻雀)	Passeridae麻雀科		C	Farmland	Gra	Ground
<i>Streptopelia chinensis</i> (珠頸斑鳩)	Columbidae鳩科		C	Farmland	Gra	Ground
<i>Streptopelia tranquebarica</i> (紅鳩)	Columbidae鳩科		C	Farmland	Gra	Ground
<i>Pica serica</i> (喜鵲)	Corvidae鴉科		C	Farmland	Car	Ground
<i>Pycnonotus sinensis</i> (白頭翁)	Pycnonotidae鵲科		C	Farmland	Fru/Ins	Canopy
<i>Turdus eunomus</i> (斑點鵲)	Turdidae鵲科		U	Farmland	Fru/Ins	Ground
<i>Bubulcus ibis</i> (黃頭鵞)	Ardeidae鵞科		C	Farmland	Car	Ground
<i>Anthus hodgsoni</i> (樹鵲)	Motacillidae鵲科		C	Farmland	Ins	Ground
<i>Centropus bengalensis</i> (番鵲)	Cuculidae杜鵑科		C	Shrub/Grassland	Car	Understory
<i>Phylloscopus fuscatus</i> (褐色柳鶯)	Phylloscopidae柳鶯科		O	Shrub/Grassland	Ins	Understory
<i>Prinia flaviventris</i> (灰頭鷓鴣)	Cisticolidae扇尾鷓鴣科		C	Shrub/Grassland	Ins	Understory
<i>Prinia inornata</i> (褐頭鷓鴣)	Cisticolidae扇尾鷓鴣科		C	Shrub/Grassland	Ins	Understory
<i>Lonchura punctulata</i> (斑文鳥)	Estrildidae梅花雀科		C	Shrub/Grassland	Gra	Understory
<i>Lonchura striata</i> (白腰文鳥)	Estrildidae梅花雀科		C	Shrub/Grassland	Gra	Understory
<i>Garrulax canorus</i> (大陸畫眉)	Leiothrichidae噪眉科	II	U	Shrub/Grassland	Fru/Ins	Understory
<i>Garrulax taewamus</i> (臺灣畫眉)	Leiothrichidae噪眉科	II	U	Shrub/Grassland	Fru/Ins	Understory
<i>Emberiza chrysophrys</i> (黃眉鵲)	Emberizidae鵲科		O	Shrub/Grassland	Gra	Ground
<i>Emberiza pusilla</i> (小鵲)	Emberizidae鵲科		O	Shrub/Grassland	Gra	Ground
<i>Emberiza spodocephala</i> (黑臉鵲)	Emberizidae鵲科		C	Shrub/Grassland	Gra	Understory
<i>Phoenicurus aureoreus</i> (黃尾鵲)	Muscicapidae鶇科		C	Shrub/Grassland	Ins	Ground
<i>Calliope calliope</i> (野鶇)	Muscicapidae鶇科		C	Shrub/Grassland	Ins	Understory

II, rare and valuable species; III, other conservation-deserving species; C, common (70~100% chance); U, uncommon (30~70% chance); O, occasional (< 30% chance); L, local (only distributed in a certain region); Car, carnivore; Fru, frugivore; Ins, insectivore; Gra, granivore; Nec, nectarivore; Omm, omnivore.

Appendix 1. List of species, family/families, categories of protected species, endemism of Taiwan's population, abundance, definitions of habitat preference, diet, and foraging stratum. (4/4) The table was sorted by habitat preferences of bird species

Species	Family	Categories of protected species, Endemism	Abundance	Habitat	Diet	Foraging stratum
<i>Saxicola ferreus</i> (灰叢鴉)	Muscicapidae鶇科		O	Shrub/Grassland	Ins	Understory
<i>Horornis</i> sp. (短翅樹鶯)	Scotocercidae樹鶯科		C	Shrub/Grassland	Ins	Understory
<i>Motacilla ischuschiensis</i> (東方黃鶇鴉)	Motacillidae鶇科		C	General	Ins	Ground
<i>Motacilla cinerea</i> (灰鶇鴉)	Motacillidae鶇科		C	General	Ins	Ground
<i>Milvus migrans</i> (黑鶻)	Accipitridae鷹科	II	U	General	Car	Water
<i>Apus nipalensis</i> (小雨燕)	Apodidae雨燕科		C	General	Ins	Sky
<i>Cecropis striolata</i> (赤腰燕)	Hirundinidae燕科		C	General	Ins	Sky
<i>Hirundo rustica</i> (家燕)	Hirundinidae燕科		C	General	Ins	Sky
<i>Hirundo tahitica</i> (洋燕)	Hirundinidae燕科		C	General	Ins	Sky

II, rare and valuable species; III, other conservation-deserving species; C, common (70~100% chance); O, occasional (< 30% chance); LC, locally common; U, uncommon (30~70% chance); Nec, nectarivore; Fru frugivore; Ins, insectivore; Car, carnivore; Omn, omnivore; Gra, granivore.

Appendix 3a. Relationships between species richness and 100-m-scale landscape composition variables based on generalized linear models (GLMs) with a Poisson distribution. Model-averaged coefficients with unconditional standard errors are shown. The model parameters are denoted as "estimate \pm standard error", n is the number of component models. Letters highlighted in shading denote statistically significant results at $p < 0.05$

Species group	n	Forest	Paddy field and pond	Orchard	Tall grass
Terrestrial species	3	-0.006 \pm 0.001	0.001 \pm 0.003	-	0.001 \pm 0.004
Forest	5	0.003 \pm 0.002	-0.006 \pm 0.009	0.001 \pm 0.004	0.0008 \pm 0.004
Farmland	3	-0.027 \pm 0.005	0.015 \pm 0.013	0.003 \pm 0.007	-
Shrub/grassland	3	-0.017 \pm 0.003	-0.001 \pm 0.006	-	0.010 \pm 0.015
General	2	-0.017 \pm 0.006	0.009 \pm 0.015	-	-
Carnivore	2	-0.011 \pm 0.004	0.003 \pm 0.009	-	-
Insectivore	2	-0.009 \pm 0.002	-	-	0.004 \pm 0.009
Fringivore/Insectivore	3	0.0004 \pm 0.001	-0.007 \pm 0.010	-	-
Omnivore	1	-	0.041 \pm 0.014	-	-
Granivore	3	-0.023 \pm 0.005	0.005 \pm 0.011	-	0.003 \pm 0.011
Nectarivore	1	-	-	-	-
Canopy	5	0.003 \pm 0.003	-0.004 \pm 0.009	0.002 \pm 0.004	-
Mixed	3	-0.019 \pm 0.008	0.005 \pm 0.014	-0.003 \pm 0.012	-
Understory	2	-0.007 \pm 0.002	-	-	0.012 \pm 0.013
Ground	2	-0.017 \pm 0.003	0.006 \pm 0.009	-	-
Sky	3	-0.012 \pm 0.010	0.025 \pm 0.026	-	-

^a In the GLM, the foraging stratum "Water" was excluded because only 1 species occurred in the stratum.

Appendix 3b. Relationships between species richness and 300-m-scale landscape composition variables based on generalized linear models (GLMs) with a Poisson distribution. Model-averaged coefficients with unconditional standard errors are shown. Model parameters are denoted as "estimate ± standard error", and *n* is the number of component models. Letters highlighted in shading denote statistically significant results at *p* < 0.05

Species group	<i>n</i>	Forest	Paddy field and pond	Orchard	Tall grass	Artificial	Patch Richness
Terrestrial species	2	-0.008 ± 0.002	-	-	-0.022 ± 0.028	-	-
Forest	1	0.006 ± 0.002	-	-	-	-	-
Habitat preference	2	-0.038 ± 0.005	-	-	-0.074 ± 0.067	-	-
Shrub/grassland	3	-0.018 ± 0.005	-0.003 ± 0.009	-	-	-	0.054 ± 0.148
General	4	-0.024 ± 0.007	-	-0.006 ± 0.022	-0.013 ± 0.044	-	-0.046 ± 0.175
Carnivore	2	-0.016 ± 0.005	-	-	-0.110 ± 0.103	-	-
Insectivore	3	-0.010 ± 0.004	-	-	-0.012 ± 0.031	-	0.068 ± 0.136
Frugivore/Insectivore	5	0.001 ± 0.002	-0.005 ± 0.012	-	-0.004 ± 0.019	-	-0.011 ± 0.047
Omnivore	3	-	0.046 ± 0.019	0.012 ± 0.031	-0.019 ± 0.068	-	-
Granivore	2	-0.028 ± 0.006	-	0.014 ± 0.029	-	-	-
Nectarivore	-	-	-	-	-	-	-
Canopy	3	0.005 ± 0.004	-	-	-	-	0.020 ± 0.070
Mixed	5	-0.023 ± 0.011	0.005 ± 0.016	-0.009 ± 0.033	-0.025 ± 0.081	-	-0.098 ± 0.297
Understory	5	-0.006 ± 0.004	-0.003 ± 0.009	-	-0.008 ± 0.026	-	0.064 ± 0.131
Ground	3	-0.022 ± 0.004	0.002 ± 0.007	-	-0.015 ± 0.033	-	-
Sky	2	-0.025 ± 0.008	-	-	-0.020 ± 0.065	-	-

^a In the GLM, the foraging stratum "Water" was excluded because only 1 species occurred in the stratum.

