

研究報告

人工林垂直結構對鳥類多樣性及功能群的影響

洪美珠¹⁾ 謝漢欽²⁾ 葛兆年^{3,4)}

摘 要

在全球原始森林的過度砍伐下，人工林越來越普遍並取代了天然林，以提供木材生產或其他商品服務。目前已知人工林對生物多樣性會產生衝擊，但人工林的種植及管理方式不同，可能對生物多樣性有不同的影響。本研究利用地面光達(terrestrial laser scanning, TLS) 在大農大富人工林內建構20條穿越線的3維空間(3D)垂直植被結構，來評估並確立影響鳥類多樣性與鳥類功能群的主要結構特徵。本研究呈現了透過地面光達所建構的人工林垂直植被結構，可以幫助評估其對鳥類多樣性及功能群的影響。我們發現大農大富人工林的垂直植被結構會影響鳥類的多樣性，例如鳥種豐度以及鳥種數隨枝葉高度多樣性而增加，鳥種數及辛農多樣性指數隨樹冠層和灌木層覆蓋度而增加。另外根據森林依賴、覓食層、食性等功能對鳥種進行分群，發現有部分的鳥類功能群也受人工林垂直結構的影響。在樹冠高度變異程度較大或者樹冠覆蓋度較高的地點，吸引較多高度或中度依賴森林的鳥種，對於半數的冠層活動鳥種亦有同樣影響。大多數不太依賴森林的鳥種或是林下層鳥種，與較不鬱閉的垂直植被結構有關，表明大農大富人工林有一些開闊環境讓這些廣泛分布的鳥種利用。本研究亦對人工林維護鳥類生物多樣性提出建議。

關鍵詞：地面光達、樹冠層高度變異、樹冠層覆蓋度、灌木層覆蓋度、功能群。

洪美珠、謝漢欽、葛兆年。2023。人工林垂直結構對鳥類多樣性及功能群的影響。台灣林業科學 38(1):43-61。

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⁾ 行政院農委會林業試驗所森林經營組，100051台北市南海路53號Division of Forest Management, Taiwan Forestry Research Institute. 53 Nanhai Rd., Taipei, 100051, Taiwan.

³⁾ 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.

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

2022年10月送審2023年2月通過。Received October 2022, Accepted February 2023.

Research paper

Effects of the Vertical Structure of a Plantation on Bird Diversity and Functional Groups

Mei-Jhu Hong,¹⁾ Han-Ching Hsieh,²⁾ Chao-Nien Koh^{3,4)}

【 Summary 】

Primary forests around the world are being excessively deforested, and planted forests are becoming increasingly common, which are replacing natural forests for timber production or other commodity services. Plantations are known to have impacts on biodiversity. However, plantations planted and managed differently may have different impacts on biodiversity. This study utilized terrestrial laser scanning (TLS) to construct three-dimensional (3D) vertical vegetation structures in 20 transects in the Danongdafu plantation, to identify key vertical structural features affecting avian diversity and their functional traits. This study showed that TLS can help construct the vertical vegetation structure of a plantation and evaluate its impacts on bird diversity and functional groups. We found that the vertical vegetation structure of the plantation affected the diversity of birds; for example, bird abundances and species richness increased with foliage height diversity (FHD), and bird species richness and the Shannon diversity index increased with canopy and shrub coverage. In addition, bird species were classified according to functions such as forest dependence, foraging stratum, and diet. Distributions of some functional groups of bird species were also affected by the vertical structure of the plantation. Sites with greater canopy height variations or higher canopy coverage attracted more highly or intermediately forest-dependent bird species, and had the same effect on half of the canopy species. Most of the low forest-dependent or understory bird species were associated with less-closed vertical structures, suggesting that the Danongdafu plantation has some open environments which these generalists can exploit. This study also provides recommendations for maintaining bird biodiversity in plantations.

Key words: terrestrial laser scanning (TLS), canopy height variation, canopy coverage, shrub coverage, functional group.

Hong MJ, Hsieh HC, Koh CN. 2023. Effects of the vertical structure of a plantation on bird diversity and functional groups. *Taiwan J For Sci* 38(1): 43-61.

前言

全球原始森林因為人類活動的擴張，木材需求以及農業、畜牧業或城市等利用而被大量砍伐，導致全球生物多樣性嚴重降低(Giam 2017)，森林生態系已知是涵養生物的重要生態系，而且提供許多重要的生態服務，例如碳儲存(Sun and

Liu 2020)、氣候調節(Seidl et al. 2019)。生物多樣性的恢復、乃至生態系統的以及生態服務系統的回復是現今管理者的重要目標之一，人工林因應保護森林生態系統以及兼顧經濟收益上的平衡而產生，但人工林可能對生物多樣性及生態服務系

統有不利影響(Stephens and Wagner 2007, Castaño-Villa et al. 2019)。人工林結構複雜性低以及可利用的資源少(Castaño-Villa et al. 2019)，可能只支持天然棲地中的一部分干擾耐受性較高的動物群，或者是廣布性的物種(Felton et al. 2016)。雖然人工林在增加生物多樣性上仍有爭議，但也有研究指出，透過適當的管理來增加棲息地類型，可能可以讓人工林維持一定生物多樣性(Onyekwelu and Olabiwonnun 2016)，並最大限度地減少森林性物種的損失(Albert et al. 2021)。與草原或草地相比，森林性物種在人工林中更能找到合適的棲息地，人工林或許能成為牠們的避難所(Brockerhoff et al. 2008, Onyekwelu and Olabiwonnun 2016)。

鳥類具有高度多樣性、有完整的分類系統、對環境變化可快速反應(Lindell et al. 2012)，且生活或覓食與森林結構息息相關(Ferger et al. 2014)，並與生態系統功能密切相關，如授粉、種子傳播和對害蟲的捕食(Medellin and Gaona 1999, Şekercioğlu et al. 2004, Morrison and Lindell 2012)。鳥類多樣性同時也可以用來反映其他生物的棲息地品質(Gregory et al. 2003, Roberge and Angelstam 2006)，因此，鳥類可成為用來評估一個地方生物多樣性的重要類群(Gregory et al. 2003, Peck et al. 2014)。

在探討鳥類選擇棲息地上，許多研究將棲地的異質性視為重要因素，棲地異質性假說是廣泛用來解釋動物多樣性的重要假說之一(Simonson et al. 2014)，空間上的異質性提供更多的不同的生態棲位，從而使可被利用的資源多樣化而導致更高的物種多樣性(Tews et al. 2004, Cramer and Willig 2005)，除了平面棲地特徵，垂直結構同樣能增加生態棲位並促進鳥類多樣性(MacArthur and MacArthur 1961, Gumede et al. 2022)。Simonson 等人(2014)回顧1960~2013年的文獻，指出最常用來描述棲地結構並與物種多樣性建模的15種類型中，有8種是側重植被結構的垂直維度，最常用的垂直測量是不同高度的植被(樹木、灌木和草本植物)覆蓋值(佔26%的研究)，枝葉高度多樣性(佔12%)，以及平均或最大植被高度(佔8%)，

其他許多研究也表明鳥類物種組成、豐度或存在與否，與這些景觀中的垂直結構指數(包括枝葉高度多樣性、平均高度、灌木層或樹冠層覆蓋度)有關(MacArthur and MacArthur 1961, Lee and Rotenberry 2005, Melin et al. 2018)。

植被結構的實地調查通常費時費力、且易產生人為誤差和缺乏一致性(Godínez-Alvarez et al. 2009, Anderson et al. 2021)，大範圍的調查更難以達成(Anderson et al. 2021)，而近年來光達技術(LiDAR)的發展，不僅能夠提供大範圍且精細連續空間訊息，也提高對植被垂直維度測繪的能力。光達以高速率發射高密度(每秒數萬或數十萬脈衝)的雷射光脈衝，並紀錄反射回的雷射光去計算距離並獲得點雲的空間資訊，它所獲得的3D結構數據也越來越多地用於生態研究和棲地建模(Goetz et al. 2007, Vierling et al. 2008)或被當作直接測量的森林參數(如樹高或胸徑)(Rowell et al. 2020, Yépez-Rincón et al. 2021)。許多研究也藉由光達繪製鳥類、哺乳類或無脊椎動物的3D棲息地(Goetz et al. 2007, Clawges et al. 2008, Lesak et al. 2011, Li et al. 2022)，而光達衍生所得到資料也已多方應用在探討植被結構與鳥類多樣性的關係(Simonson et al. 2014)，惟就我們所知，其運用於鳥類功能群的研究則相當缺乏。功能群是指在群聚中功能相似所有物種的集合，根據物種使用作為覓食、築巢、棲息或當做庇護所等的棲地特徵來定義(French and Picozzi 2002)，在探討鳥類對於植被結構特徵的需求也是相當重要(Batisteli et al. 2018)。而地面光達(terrestrial laser scanning, TLS)對於樹冠下層植被結構的測繪，相較空載光達(ALS)更為理想(Campbell et al. 2018)，地面光達可生成高分辨率(cm或mm) 3D植被圖，對微觀植被結構能到非常精細(cm或mm)的測量(Maguire et al. 2019, Rowell et al. 2020, Anderson et al. 2021)。在能夠精細的量化森林下層植被結構的情況下，則可能可以大大的提高對於野生動物棲息地的了解(Campbell et al. 2018)。

花蓮縣光復鄉大農大富平地森林園區占地1250公頃，人工造林已有20年歷史，森林性鳥類亦已逐漸進入大農大富造林地(Koh et al. 2019)。

我們利用地面光達建立精細的3D植被結構，由其衍生垂直結構指標評估：(1)哪些人工林的垂直植被結構對鳥類多樣性具有影響，以及(2)垂直植被結構如何影響鳥類功能群組成與分布。從人工林中確定垂直結構特徵在保護生物多樣性上的意義，為人工林管理政策提供訊息與建議。

材料與方法

一、研究樣區

研究地點位於花蓮縣光復鄉花東縱谷上的大農大富平地森林，共1250公頃，早年為台灣糖業公司的甘蔗田，自2002年林務局與台糖合作進行人工區塊式造林。造林地內約有30%區塊為單一樹種種植，約70%區塊為混淆林採用帶狀栽植(由2~5種樹種組成)(Koh et al. 2019)。主要種植的樹種有光蠟樹(*Fraxinus griffithii*)、台灣欒(*Zelkova*

serrata)、台灣赤楊(*Alnus formosana*)、楓香(*Liquidambar formosana*)、台灣欒樹(*Koelreuteria henryi*)、杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)、茄苳(*Bischofia javanica*)、水黃皮(*Pongamia pinnata*)、陰香(*Cinnamomum burmannii*)、樟樹(*Cinnamomum camphora*)等。林下常見的草本有小毛蕨(*Acuminate cyclosorus*)、腎蕨(*Nephrolepis auriculata*)、淡竹葉(*Lophatherum gracile*)等矮草植被，以及五節芒(*Miscanthus floridulus*)、姑婆芋(*Alocasia macrorrhiza*)、野牡丹(*Melastoma candidum*)、月桃(*Alpinia zerumbet*)和杜虹花(*Callicarpa formosana*)等高草或灌木。每年全區會進行一次林下除草。

二、樣區設置、鳥類調查及功能特徵

在大農大富平地森林樣區內共設置20條100 m長穿越線，穿越線皆垂直於造林樹種的帶狀栽

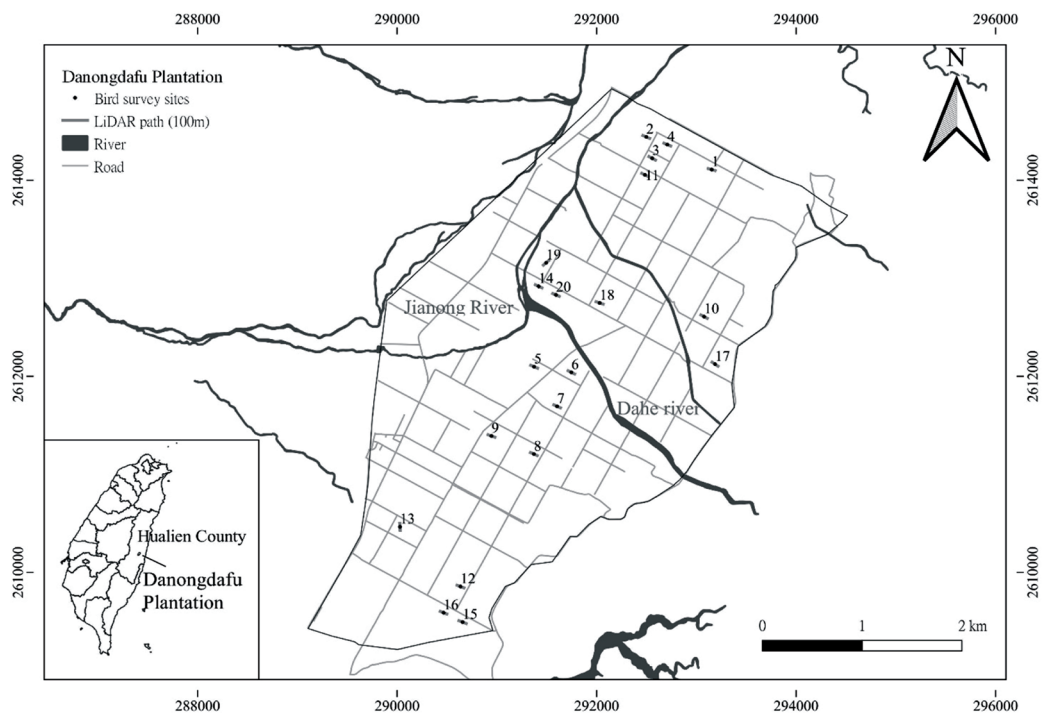


Fig. 1. Study location and sampling sites. In total, 20 Lidar transect lines were set in the Danongdalu plantation. Birds were surveyed at the center of each line.

植，若樣線在混淆林的造林區塊，穿越線會橫跨造林樹種。每條穿越線中心點為鳥類調查樣點，總共有20個樣點(Fig. 1)。鳥類調查在樣點停留10 min並紀錄半徑50 m的圓圈內聽到或看到的鳥種及數量，高空飛過不納入分析。樣點距離道路50 m以上、河川100 m以上，樣點與樣點間至少200 m，以降低道路、河川的影響，及樣點間的共域效應。調查時間分別為2021年6月中，6月底，7月中，共3次，加總3次的調查紀錄且調查皆於鳥類繁殖結束前完成，如此可增加所有在地物種的偵測率(Swift et al. 2017)。

不同鳥類對森林有不同程度的依賴(Seaman and Schulze 2010)，食物資源也直接與森林結構相關，不同棲地結構的類型會被不同的功能群利用(Batisteli et al. 2018)，所以本研究利用3種鳥種功能特徵：森林依賴性、覓食活動層、食性，呈現鳥類功能群對垂直植被結構的偏好。3種鳥種功能特徵的分類，依據台灣鳥類誌(Severinghaus et al. 2012)的定義與描述，分別為：(1)森林依賴性：高、中、低，高森林依賴性鳥種指的是棲息於森林內，對鬱閉的森林要求高，中度森林依賴性鳥種指居住在森林內，有時候會在森林邊緣或疏林的區域活動，低度森林依賴性鳥種活動於較開闊地區，對鬱閉森林棲地類型需求不高。(2)覓食活動層：樹冠(canopy)、林下(understory)、地面(ground)及混合(mixed)(活動於森林上中層)。(3)食性：果食者、蟲食者、肉食者、種食者以及雜食者。

三、地面光達(TLS)數據收集

20條穿越線之光達資料的收集，是在未落葉的季節前及未進行地面砍草之前完成。於2020年7月29日至30日，在白天天氣狀況良好(無下雨且無強風)，使用LiBackpack DGC5背負式雙掃描儀地面光達(TLS, terrestrial LiDAR scanner)進行樣區內植被結構掃描。利用背包式地面光達在平坦的人工林內行走會相較於鬱閉且路面崎嶇的原始林中容易，但為了使樹冠層能夠有完整3D的掃描，沿著設置的100 m穿越線，仍需以Z字形行走(寬12 m)，並以均勻速度前進，達到林帶內

較多的角度被掃描，盡量減少因為上層茂密植被的遮擋導致數據的不準確性，並控制每條樣帶約15 min時間內完成，在穿越地面較茂密草叢亦須維持均勻速度。LiBackpack DGC5掃描時同搭配儀器所掛載的全景照相機，錄取影片與彩色影像。LiBackpack DGC5的雷射光光源為近紅外光(905 mm)，雙掃描儀具有垂直180度與水平360度的掃描視野(field of view (FOV))，每秒共可掃描600,000點(解析度)，相對精度可達3 cm，絕對精度可達5 cm。掃描後的資料利用GreenValley LiFuser-BP軟體進行SLAM (simultaneous localization and mapping)技術解算；經由與雷射掃描儀同步移動時，能及時同步解算出3D點雲的空間位置，並將連續掃描點雲拼接結合，獲取穿越帶上植被的3D空間點雲資料。

以下分述11項森林垂直結構因子(Table 1)產製方式。首先利用Lidar360光達點雲資料處理與分析軟體，從3D點雲自動每木分割(segmentation)及量測，計算獲得光達樹冠層最大高度(Hmax)、平均高度(Hmean)及高度變異(Hsd)。

枝葉高度多樣性(FHD)反映垂直結構的層次數以及在其中的植物分布的均勻度，值越高代表結構複雜性越大(Schneider et al. 2017)，枝葉高度多樣性是依據MacArthur and MacArthur (1961)提出的Shannon entropy公式： $FHD = -\sum P_i \log_e P_i$ 去計算， P_i 代表第i層的植被覆蓋率，各層枝葉量(植被覆蓋率)以各層回傳的光達點雲數量為值，帶入公式(Melin et al. 2018)。FHD依垂直高度分成7層：0~0.7, >0.7~1.5, >1.5~4, >4~8, >8~12, >12~16, >16~20 m。本研究進一步將高度4 m以下的點雲資料更細分成4層0~0.7, >0.7~1.5, >1.5~2, >2~4 m去計算下層枝葉高度多樣性(UHD)，以及高度4 m以上的各層去計算樹冠層枝葉高度多樣性(CHD)。

草本層(HerbC)、灌木層(ShrubC)、幼樹層(TreeletC)、樹冠層(CanopyC)和林下層(UnderC)等覆蓋度，以各層的葉面積指數(leaf area index (LAI))來代表(Fig. 2)，葉面積指數(LAI)為每單位地面表面積的葉面積總和，與樹冠層覆蓋度(或鬱閉度)有線性或曲線相關(Hsieh et al. 2017)。LAI值

Table 1. Vegetation vertical profile variables derived from LiDAR in each transect (100 × 12 m)

Variable	Description
FHD 枝葉高度多樣性	Foliage height diversity $FHD = -\sum P_i \log_e P_i$ P_i is the proportional abundance of LiDAR returns in the i th layer Layers: 0~0.7, > 0.7~1.5, > 1.5~4, > 4~8, > 8~12, > 12~16, and > 16~20 m
UHD 下層枝葉高度多樣性	Understory foliage height diversity $UHD = -\sum P_i \log_e P_i$ P_i is the proportional abundance of LiDAR returns in the i th layer Layers: 0~0.7, > 0.7~1.5, > 1.5~2, and > 2~4 m
CHD 樹冠層枝葉高度多樣性	Canopy foliage height diversity $CHD = -\sum P_i \log_e P_i$ P_i is the proportional abundance of LiDAR returns in the i th layer Layers: > 4~8, > 8~12, > 12~16, and > 16~20 m
Hmax 樹冠層最大高度	Maxima vegetation height (m)
Hmean 樹冠層平均高度	Average vegetation height (m)
Hsd 樹冠層高度變異	Standard deviation of tree height
HerbC 草本層覆蓋度	Herb coverage Mean of the leaf area index (LAI) (m^2/m^2) between 0 and 0.7 m representing cover values for low herbs. (per grid-cell at 2×2 m)
ShrubC 灌木層覆蓋度	Shrub coverage Mean of the LAI (m^2/m^2) between 0.7 and 1.5 m representing cover values for low shrubs or high herbs. (per grid-cell at 2×2 m)
TreeletC 幼樹層覆蓋度	Treelet coverage Mean of the LAI (m^2/m^2) between 1.5 and 4 m representing cover values of treelets. (per grid-cell at 2×2 m)
UnderC 林下層覆蓋度	Understory coverage Mean of the LAI (m^2/m^2) between 0 and 4 m representing cover values of the understory. (per grid-cell at 2×2 m)
CanopyC 樹冠層覆蓋度	Canopy coverage Mean of the LAI (m^2/m^2) above 4 m representing cover values of the canopy. (per grid-cell at 2×2 m)

在Lidar360分析軟體中計算獲得，此軟體LAI的算法依據Li等(2016)開發。

四、統計分析

多元回歸模型用於測試森林結構是否影響鳥種的多樣性，利用廣義線性模型(generalized linear model (GLM))檢驗各個森林垂直結構因子對3種鳥類多樣性指數(豐度、鳥種數、辛農多樣性指數)建模的影響。各森林結構因子先進行Pearson

相關性檢定，移除高度相關因子($r > 0.7$)，由於各森林結構因子的測量單位皆不同，避免數值差距太大，進行自然對數轉換。豐度、鳥種數、辛農多樣性指數進行檢驗符合常態分布與殘差分析(檢驗各殘差符合常態性、獨立性與同質性)。選擇Gaussian distribution (normal link function)。模型選擇(model selection)使用針對小樣本 corrected Akaike information criterion (AICc)值選取最佳模型，以MuMIn套件1.46.0版本分析(Bartoń 2022)。

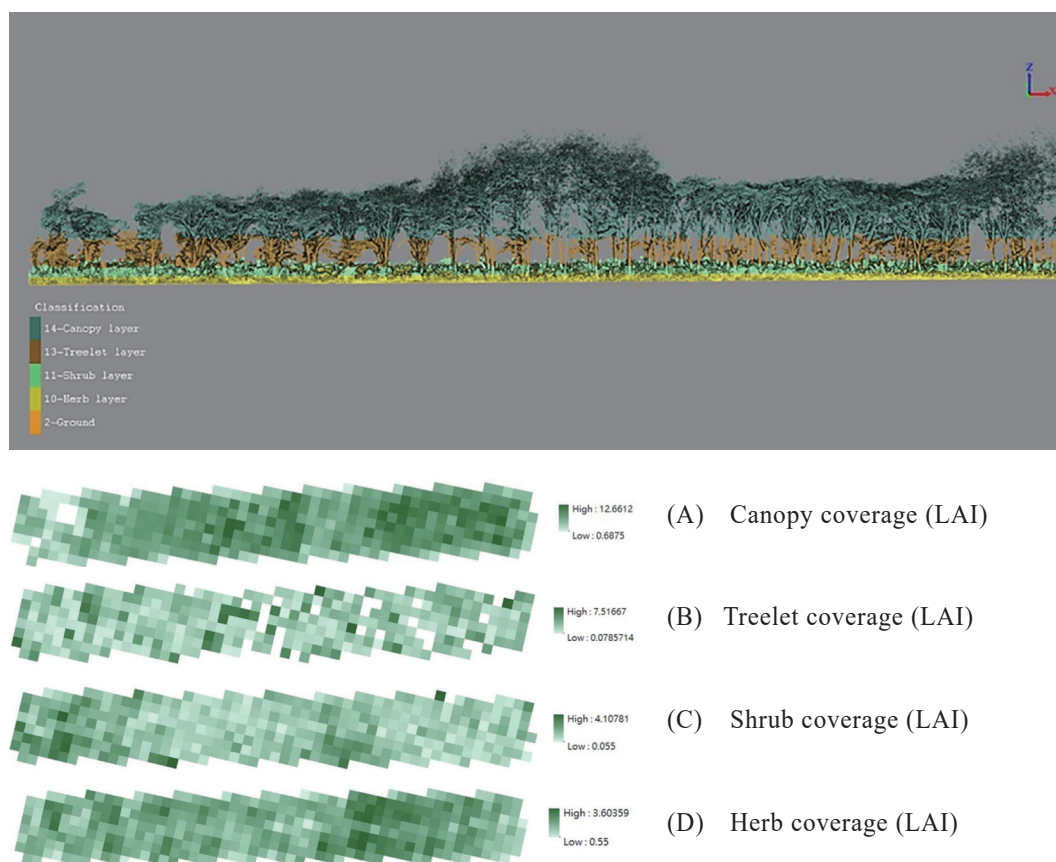


Fig. 2. Normalized TLS point clouds from plot 1 (100 × 12-m transect) colored by 5 types of layers (ground, herb layer (0–0.7 m), shrub layer (0.7–1.5 m), treetlet layer (1.5–4 m), and canopy layer (above 4 m)). The mean of the leaf area index (LAI) (m^2/m^2) represents the cover value of each layer: (A) canopy layer, (B) treetlet layer, (C) shrub layer, and (D) herb layer (each grid-cell was 2×2 m).

評估森林結構是否影響鳥類功能群的組成，則利用冗餘分析(transformation-based canonical redundancy analysis (tb-RDA))。分析之前，先刪除只出現過一地點的鳥種，物種矩陣以海寧格轉換(Hellinger transformation)，以減少雙零(double-zero)問題。11項結構因子會先進行變異數膨脹因子(variance inflation factor (VIF))分析，檢驗並刪除具有多重共線性的因子(Craney and Surles 2002)，篩選出VIF < 10的結構因子。留下的因子進行置換檢驗(permutation test)檢驗整體效應是否具有顯著影響。再利用前進篩選法分析(forward selection)，篩檢出其中顯著影響的重要因子。

以Vegan套件 2.5~7版本(Oksanen et al. 2020)以及adespatial套件0.3~16版本(Dray et al. 2022)分析。

以上統計均在R統計軟體4.1.1版本執行(R Core Team 2021)。

結果

一、鳥種組成

3次調查合計鳥種共30種，1175隻次數。紀錄到數量最多的鳥種依序為紅嘴黑鵯(*Hypsipetes leucocephalus*, 221隻次)、烏頭翁(*Pycnonotus taivanus*, 135隻次、斯氏繡眼(*Zosterops simplex*,

Table 2. Pearson's correlation indices among vegetation structure variables (bold letters indicate $p < 0.05$)

	FHD	CHD	UHD	Hmean	Hmax	Hsd	HerbC	ShrubC	TreeletC	CanopyC	UnderC
FHD	1	0.88	-0.08	0.91	0.86	0.79	-0.15	-0.11	0.08	0.35	-0.04
CHD	0.88	1	-0.37	0.89	0.88	0.85	-0.15	-0.02	-0.02	0.09	-0.06
UHD	-0.08	-0.37	1	-0.33	-0.29	-0.23	0.15	0.15	0.35	-0.07	0.14
Hmean	0.91	0.89	-0.33	1	0.9	0.77	-0.27	-0.18	0.09	0.35	-0.18
Hmax	0.86	0.88	-0.29	0.9	1	0.88	-0.12	-0.11	0.12	0.31	0.02
Hsd	0.79	0.85	-0.23	0.77	0.88	1	-0.15	-0.23	-0.01	0.08	-0.11
HerbC	-0.15	-0.15	0.15	-0.27	-0.12	-0.15	1	0.45	0.32	0.25	0.77
ShrubC	-0.11	-0.02	0.15	-0.18	-0.11	-0.23	0.45	1	0.04	-0.14	0.37
TreeletC	0.08	-0.02	0.35	0.09	0.12	-0.01	0.32	0.04	1	0.31	0.44
CanopyC	0.35	0.09	-0.07	0.35	0.31	0.08	0.25	-0.14	0.31	1	0.42
UnderC	-0.04	-0.06	0.14	-0.18	0.02	-0.11	0.77	0.37	0.44	0.42	1

108隻次)。留鳥共29種，夏候鳥1種即北方中杜鵑 (*Cuculus optatus*)，II級保育類物種4種，III級保育類物種1種。

二、森林垂直結構對鳥類多樣性的影響

11個結構因子中，枝葉高度多樣性(FHD)與樹冠層枝葉高度多樣性(CHD)、樹冠層平均高度(Hmean)、樹冠層最大高度(Hmax)、樹冠層高度變異(Hsd)具有顯著高度相關 ($r = 0.88, p < 0.05$; $r = 0.91, p < 0.05$; $r = 0.86, p < 0.05$; $r = 0.79, p < 0.05$, Table 2)，林下層覆蓋度(UnderC)與草本層覆蓋度(HerbC)也高度相關($r = 0.77, p < 0.05$)。因此，留下枝葉高度多樣性(FHD)、下層枝葉高度多樣性(UHD)、草本層覆蓋度(HerbC)、灌木層覆蓋度(ShrubC)、幼樹層覆蓋度(TreeletC)、樹冠層覆蓋度(CanopyC)等6個結構因子進行廣義線性模型分析(GLM)。從最佳模型來看，影響鳥種豐度(Table

3A)的垂直結構因子，有枝葉高度多樣性(FHD)和下層枝葉高度多樣性(UHD)，但僅整體的枝葉高度多樣性(FHD)具有顯著影響，鳥種豐度隨其增加。另外，鳥種數(Table 3B)受枝葉高度多樣性(FHD)、灌木層覆蓋度(ShrubC)及樹冠層覆蓋度(CanopyC)等3個結構因子影響。而影響辛農多樣性指數(Table 3C)的是幼樹層覆蓋度(TreeletC)、灌木層覆蓋度(ShrubC)及樹冠層覆蓋度(CanopyC)。但幼樹層覆蓋度(TreeletC)不具顯著性，灌木層覆蓋度(ShrubC)及樹冠層覆蓋度(CanopyC)則會顯著增加辛農多樣性指數。

三、森林垂直結構對鳥類功能群組成的影響

鳥類功能群如Table 4。高度、中度依賴森林的鳥種皆佔超過1/3(分別為38.5及37%)，低度依賴森林的鳥種佔24.5% (Fig. 3A)。大多數鳥種在樹冠中覓食 (68.5%)，其次依序為林下

Table 3. The best model of bird abundance, species richness, and diversity in relation to the vegetation structure in the Danongdafu plantation

Variable	Estimate	SE	t value	p value
(A) Abundance (AICc = 155.5, wi = 0.281)				
(Intercept)	-95.25	43.65	-2.182	0.04*
FHD	65.14	21.01	3.1	0.007*
UHD	53.35	26.1	2.044	0.06
(B) Species richness (AICc = 92.8, wi = 0.17)				
(Intercept)	-5.7655	5.9878	-0.963	0.35
FHD	9.0135	4.0811	2.209	0.04*
ShrubC	3.2763	1.2081	2.712	0.02*
CanopyC	0.7629	0.3134	2.434	0.03*
(C) Shannon diversity index (AICc = -4.1, wi = 0.142)				
(Intercept)	1.61016	0.16008	10.059	<0.01*
TreeletC	0.1093	0.05569	1.962	0.07
ShrubC	0.26949	0.09138	2.949	0.01*
CanopyC	0.05974	0.02353	2.539	0.02*

Parameters are defined in Table 1. SE, standard error; AICc, corrected Akaike information criterion; wi, Akaike weight.

Table 4. Functional traits of bird species recorded in the study area

Species	Abbreviations of	Categories of protected species ¹⁾ , Endemism	Forest dependence	Foraging stratum	Diet	Abundance	Number of transect lines in which birds occurred
<i>Acridotheres javanicus</i> (白尾八哥)	AJ		Low	Ground	Omnivore	7	2
<i>Arborophila crudigularis</i> (臺灣山鷓鴣)*		III, Endemic	High	Ground	Omnivore	1	1
<i>Bambusicola sonorivox</i> (臺灣竹雞)	BS	Endemic	Intermediate	Ground	Omnivore	78	18
<i>Centropus bengalensis</i> (番鷓)	CB		Low	Understory	Carnivore	21	12
<i>Chalcophaps indica</i> (翠翼鳩)*			High	Ground	Omnivore	1	1
<i>Cuculus optatus</i> (北方中杜鵑)	CO		Intermediate	Canopy	Omnivore	29	13
<i>Cyanoderma ruficeps</i> (山紅頭)	CR		Intermediate	Understory	Insectivore	10	6
<i>Dendrocitta formosae</i> (樹鵲)	DF		High	Canopy	Omnivore	65	14
<i>Dicrurus aeneus</i> (小卷尾)*			High	Canopy	Insectivore	1	1
<i>Dicrurus macrocerus</i> (大卷尾)	DM		Low	Canopy	Carnivore	93	18
<i>Erpornis zantholeuca</i> (綠畫眉)	EZ		High	Canopy	Insectivore	5	2
<i>Garrulax taewanus</i> (臺灣畫眉)	GT	II, Endemic	Intermediate	Understory	Omnivore	30	11
<i>Gorsachius melanolophus</i> (黑冠麻鷺)	GM		Low	Ground	Carnivore	3	3
<i>Hypothymis azurea</i> (黑枕藍鶇)	HA		High	Canopy	Insectivore	35	13
<i>Hypsipetes leucocephalus</i> (紅嘴黑鵲)	HL		High	Canopy	Frugivore	221	20

<i>Lanius schach</i> (棕背伯勞)	LS	Low	Understory	Carnivore	12	6
<i>Oriolus traillii</i> (朱鷓)	OT	High	Canopy	Omnivore	50	19
<i>Pericrocotus solaris</i> (灰喉山椒鳥)*		High	Canopy	Insectivore	1	1
<i>Phasianus colchicus</i> (環頸雉)*	II	Low	Ground	Omnivore	2	1
<i>Pomatorhinus musicus</i> (小彎嘴)	PM	Intermediate	Understory	Omnivore	45	13
<i>Prinia flaviventris</i> (灰頭鷓鴣)	PF	Low	Understory	Insectivore	41	12
<i>Prinia inornata</i> (褐頭鷓鴣)	PI	Low	Understory	Insectivore	36	12
<i>Psilopogon nuchalis</i> (五色鳥)	PN	High	Canopy	Frugivore	48	14
<i>Pycnonotus taivanus</i> (烏頭翁)	PT	Intermediate	Canopy	Omnivore	135	20
<i>Sinosuthora webbiana</i> (粉紅鸚嘴)	SW	Low	Understory	Omnivore	34	3
<i>Streptopelia chinensis</i> (珠頸斑鳩)*		Low	Ground	Granivore	1	1
<i>Streptopelia tranquebarica</i> (紅鳩)	ST	Low	Ground	Granivore	38	14
<i>Treron sieboldii</i> (綠鳩)	TS	High	Canopy	Frugivore	14	5
<i>Yungipicus canicapillus</i> (小啄木)	YC	High	Mixed	Insectivore	10	7
<i>Zosterops simplex</i> (斯氏繡眼)	ZS	Intermediate	Canopy	Omnivore	108	19

Categories of protected species: II, rare and valuable species; III, other conservation-deserving species.

* Species marked by an asterisk appeared only in 1 transect line and were excluded from the tb-RDA analysis.

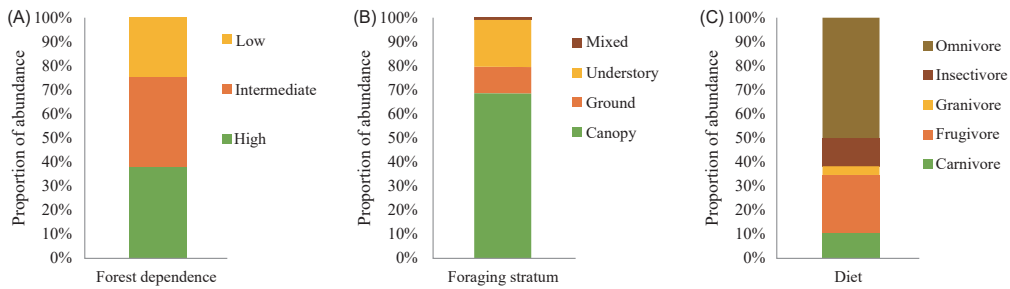


Fig. 3. Proportions of bird abundances in 3 different functional groups: (A) forest dependence, (B) foraging stratum, and (C) diet.

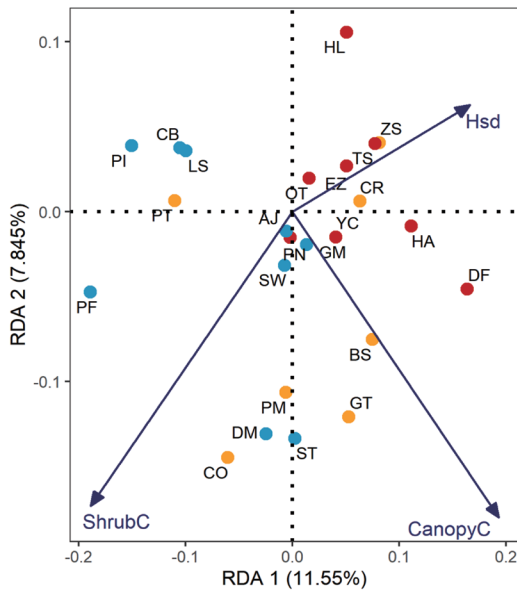
覓食(19.5%)，地面覓食(11.1%)，混合各層覓食(0.85%) (Fig. 3B)。鳥種多數是雜食性(49.8%)，果食者占24.1%，11.8%完全依賴蟲，肉食者占11%，取食種籽占3.3% (Fig. 3C)。

變異數膨脹因子分析，依序刪除VIF > 10且值最高的因子，至各因子的VIF皆 < 10後，最後留下層枝葉高度多樣性(UHD)、樹冠層最大高度(Hmax)、樹冠層高度變異(Hsd)、草本層覆蓋度(HerbC)、灌木層覆蓋度(ShrubC)、幼樹層覆蓋度(TreeletC)及樹冠層覆蓋度(CanopyC)等7項因子放入冗餘分析模型，然後利用置換檢驗檢測，其整體效應具有顯著性($F = 1.29, p = 0.05$)。再以前進篩選法篩選出2重要因子，分別為灌木層覆蓋度(ShrubC) ($F = 1.79, p = 0.028$)以及樹冠層覆蓋度(CanopyC) ($F = 1.81, p = 0.036$)。樹冠高度變異(Hsd)也是常用來描述三維植被結構或樹冠結構的變數之一，亦有一些文獻使用來探討棲地結構與物種多樣性關係(Simonson et al. 2014)，且在本研究與枝葉高度多樣性(FHD)有高度相關，故考慮其可能具有的生態意義，而保留且納入冗餘分析。所以最後放入模型的共有灌木層覆蓋度(ShrubC)及樹冠層覆蓋度(CanopyC)，以及樹冠層高度變異(Hsd)等3項因子，而這些結構因子對整體模型效應亦具顯著性(permutation test; $F = 1.48, p = 0.034$)。冗餘分析結果前兩軸共同解釋鳥類功能群總變異的19.4% (Fig. 4)。第1軸解釋了鳥類功能群變異的11.55% ($F = 2.36, p = 0.049$)，樹冠層結構因子包括樹冠層高度變異(Hsd)及樹冠層覆蓋

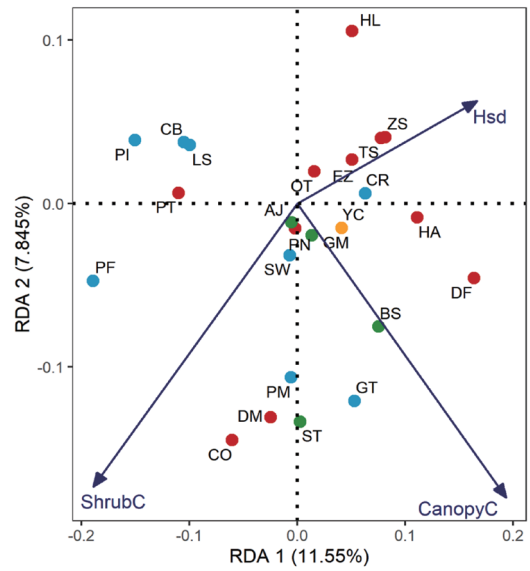
度(CanopyC)與第1軸呈現正相關，而灌木層覆蓋度(ShrubC)與第1軸呈現負相關，因此冗餘分析第1軸應與森林垂直結構由鬱閉到開闊的變化相關。第2軸解釋了鳥類功能群變異的7.84%，但沒有顯著性($F = 1.60, p = 0.21$)。

鳥類功能群在樣區的分布與植被結構因子的相關性，從鳥類對森林的依賴性來看(Fig. 4A)，高度或中度森林依賴鳥種總共15種，與樹冠層高度變異(Hsd)較相關的有6種，分別為斯氏繡眼(ZS)、綠鳩(*Treron sieboldii*, TS)、山紅頭(*Cyanoderma ruficeps*, CR)、綠畫眉(*Erpornis zantholeuca*, EZ)、黑枕藍鶺(*Hypothymis azurea*, HA)及烏頭翁(PT)，其中前5者為正相關，而後者為負相關。與樹冠層覆蓋度(CanopyC)較相關的有4種，分別為台灣畫眉(*Garrulax taewanus*, GT)、台灣竹雞(*Bambusicola sonorivox*, BS)、樹鵲(*Dendrocitta formosae*, DF)及小啄木(*Yungipicus canicapillus*, YC)。另外5種中，五色鳥(*Psilopogon nuchalis*, PN)及朱鸕(*Oriolus traillii*, OT)與樹冠層高度變異(Hsd)等3項結構因子不甚相關，而北方中杜鵑、小彎嘴(*Pomatorhinus musicus*, PM)及紅嘴黑鵝(HL)與灌木層覆蓋度(ShrubC)較相關，其中前兩者為正相關，後者為負相關。以上這些對森林依賴較高的鳥種，有2/3較偏向冗餘分析第1軸原點的右側，代表與較鬱閉的垂直植被結構相關。森林依賴低鳥種共有9種，與灌木層覆蓋度(ShrubC)較相關的有大卷尾(*Dicrurus macrocerus*, DM)和紅鳩(*Streptopelia*

(A) Forest dependence



(B) Foraging stratum



(C) Diet

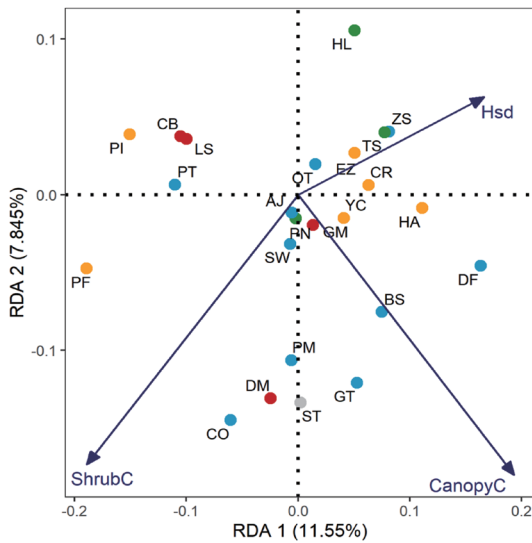


Fig. 4. Distribution of relative abundances of bird functional traits: (A) forest dependence, (B) foraging stratum, (C) diet in relation to vegetation structure (CanopyC, canopy coverage; Hsd, standard deviation of tree height; ShrubC, shrub coverage).

tranquebarica, ST), 而番鵲(*Centropus bengalensis*, CB)、棕背伯勞(*Lanius schach*, LS)和褐頭鷓鴣(*Prinia inornata*, PI)等與樹冠層覆蓋度(CanopyC)較相關, 灰頭鷓鴣(*Prinia flaviventris*, PF)與樹冠層高度變異(Hsd)較相關, 且以上4種都是負相關, 但白尾八哥(*Acridotheres javanicus*, AJ)、黑冠麻鷺(*Gorsachius melanolophus*, GM)和粉紅鸚嘴(*Sinosuthora webbiana*, SW)對3項森林結構因子沒有任何偏好。以上對森林依賴性低的鳥種中有一半以上偏向冗餘分析第1軸原點的左側, 與較少鬱閉的森林相關。

從覓食層次(Fig. 4B)來看, 樹冠層覓食的鳥種總共有12種(含上中層覓食的小啄木), 與樹冠層高度變異(Hsd)較相關的有斯氏繡眼(ZS)、綠鳩(TS)、綠畫眉(EZ)、黑枕藍鶺(HA)及烏頭翁(PT)等5種, 但烏頭翁(PT)是負相關; 與樹冠層覆蓋度(CanopyC)較相關的為樹鵲(DF)及小啄木(YC)。與灌木層覆蓋度(ShrubC)較相關的為北方中杜鵑(CO)、大卷尾(DM)及紅嘴黑鵲(HL)等3種, 但後者是負相關, 以上有7種分布於冗餘分析第1軸的右側。而五色鳥(PN)及朱鸛(OT)對3項結構因子沒有偏好。林下層覓食鳥種共有8種, 其中台灣畫眉(GT)與山紅頭(CR)分別與樹冠層覆蓋度(CanopyC)、樹冠層高度變異(Hsd)有正相關。番鵲(CB)、棕背伯勞(LS)、褐頭鷓鴣(PI)與樹冠層覆蓋度(CanopyC), 以及灰頭鷓鴣(PF)與樹冠層高度變異(Hsd), 都是負向關係, 小彎嘴(PM)與灌木層覆蓋度(ShrubC)有正相關, 以上5種皆分布於冗餘分析第1軸左側。粉紅鸚嘴(SW)則無偏好3項結構因子。底層覓食鳥種總共4種, 紅鳩(ST)與台灣竹雞(BS)較偏好有冠層覆蓋的環境, 白尾八哥(AJ)與黑冠麻鷺(GM)則未有特別偏好。

從食性(Fig. 4C)來看, 雜食者10種, 與樹冠層覆蓋度(CanopyC)較相關的有台灣畫眉(GT)、樹鵲(DF)及台灣竹雞(BS), 與灌木層覆蓋度(ShrubC)較相關的有北方中杜鵑(CO)及小彎嘴(PM), 斯氏繡眼(ZS)及烏頭翁(PT)與樹冠層高度變異(Hsd)分別有正、負向關係, 以上這些鳥種各有偏好或不偏好較鬱閉的森林結構, 似乎沒有明顯趨勢。至於朱鸛(OT)、白尾八哥(AJ)及粉紅鸚嘴(SW)對3項

結構因子並無特別偏好。蟲食者6種中, 黑枕藍鶺(HA)、綠畫眉(EZ)、山紅頭(CR)、小啄木(YC)及灰頭鷓鴣(PF)皆與樹冠層高度變異(Hsd)較相關, 但只有灰頭鷓鴣是負向關係, 褐頭鷓鴣(PI)則與樹冠層覆蓋度(CanopyC)有負相關; 以上有4種偏好較鬱閉的森林結構。肉食者4種中番鵲(CB)及棕背伯勞(LS)與樹冠層覆蓋度(CanopyC)有負向相關性, 大卷尾(DM)與灌木層覆蓋度(ShrubC)較相關, 這些鳥種都較偏好不鬱閉的森林結構, 另外一種黑冠麻鷺(GM)則沒有偏好。果食者3種中綠鳩(TS)與樹冠層高度變異(Hsd)較相關, 紅嘴黑鵲(HL)與灌木層覆蓋度(ShrubC)有負向關係, 兩鳥種皆顯示偏好較鬱閉的森林結構, 另一種五色鳥(PN)則無偏好。

討論

我們藉由TLS量化的精細植被結構, 建立大農大富人工林森林結構3D的視角以及特徵化的森林垂直結構(包含精細的森林下層特徵)。我們的研究顯示, 大農大富人工林的鳥類多樣性以及功能群各受到不同垂直植被結構的影響。

一、鳥類多樣性與植被結構

大農大富人工林內的鳥類豐度和鳥種數顯著受到整體枝葉高度多樣性(FHD)的影響。FHD值表示樹木層數以及植被分布均勻度, FHD值越高代表著多層植被結構的複雜性越高, 當植被複雜性越高時, 可產生較多生態棲位, 去支持更多物種(MacArthur and MacArthur 1961, Clawges et al. 2008), 一些研究也指出了FHD與鳥類的物種多樣性具正相關(MacArthur and MacArthur 1961, Ding et al. 2008, Lesak et al. 2011)。在鳥種豐度方面, 其他研究也看到豐度受FHD的影響, 例如在墨西哥果園的人工景觀內枝葉高度多樣性(FHD)與家朱雀House Finch (*Haemorhous mexicanus*)、棕喉鷓鴣Canyon Towhee (*Melospiza fusca*)等鳥種的數量是呈現正相關的(Mellink et al. 2017)。樹木越高越能造就枝葉高度多樣性(FHD), 經營管理者在種植的樹種時可以考慮生長速度快的樹種, 或者

在人工林撫育的後期能夠保留部分較高大樹木，亦或者利用不同樹種的種植方式，造就的樹冠層高度變異也能夠貢獻枝葉高度多樣性。

我們也發現常用來測量垂直結構的兩個指數，樹冠層覆蓋度(CanopyC)和灌木層覆蓋度(ShrubC)也顯著影響鳥種數和辛農多樣性指數。對於日常活動於樹冠層的鳥類來說，較鬱閉的樹冠能夠提供築巢、食物來源以及躲避捕食者等安全的環境(Shimazaki et al. 2017, Bai et al. 2021)。Bai等人(2021)在美國佛羅里達州的研究指出樹冠覆蓋對於鳥類返回原被捕捉處的速度有正向影響，當樹冠覆蓋率較高時，鳥類在地景中返回的速度可以更快，較低的樹冠覆蓋率雖然不會降低返回的成功率，但返回時間卻較久且路徑較曲折，如此可能增加了被捕食的風險。另外，其他研究顯示在樹冠築巢鳥類也會選擇較高且樹葉越密集的位置築巢，越大的樹冠層覆蓋度，能提供相對的隱密度也越高，巢位可以因此更好地隱藏起來(Alonso et al. 1991)。同樣地，林下發達的灌木層也能提供林下物種的庇護、食物來源以及巢位(Sweeney et al. 2010)。較鬱閉的灌木層能提供遮蔽，同時也有較高的無脊椎動物數量，能夠支持在灌木層活動覓食的食蟲鳥種(Ruttan et al. 2016)。許多研究也發現有發達的林下層的人工林相較於林下簡單的人工林，會有較多的物種和個體數，林下植被的存在是常被用來預測人工林內物種多樣性的重要因子(Nájera and Simonetti 2010, Ramirez and Simonetti 2011)。而且，林下的鳥種多數遷移能力不佳，以小彎嘴(PM)為例，牠的翅膀圓短，通常只會做短距離飛行，且多半在灌叢間以跳躍方式前進(Severinghaus et al. 2012)，這些林下植被的存在與維持便成了這些林下鳥種賴以生存的關鍵因子(Dagan and Izhaki 2019)。在大農大富人工林的管理上通常為了美觀或方便經營，會定期清除林下植被，但若允許林下結構的存在，將有助於鳥種數和豐度的維持。

二、鳥類功能群與植被結構

我們的研究顯示森林結構在某些程度上會影響森林依賴性、食性和覓食層等鳥類功能群的

組成。儘管本研究探討的結構因子對鳥類功能群的解釋力僅有19.4%，但整體模型效應具有顯著性，對於解讀不同功能群鳥種的偏好趨勢尚有幫助。在大農大富人工林內，在樹冠高度變異較大或者樹冠覆蓋度較高的地點，吸引60% (9/15)較依賴森林的鳥種。當樹冠層高度變異(Hsd)越大，表示上層的垂直結構越複雜、垂直涵蓋面越廣，可能可以對這些專一性的鳥種提供越多的覓食及活動棲位(Shimazaki et al. 2017, Bai et al. 2021)；樹冠層覆蓋度(CanopyC)越高，則可以提供更隱蔽的築巢位置以及更多的果實及昆蟲等食物，因此樹冠層結構越複雜、覆蓋越多，可能有利這些較依賴森林活動的鳥類。

活動於樹冠層的鳥種，亦有一半(6/12)偏好樹冠結構複雜亦即樹冠層高度變異(Hsd)較大或者樹冠層覆蓋度(CanopyC)較高的環境，然而部分結果不盡然如此，例如典型的樹冠層鳥種五色鳥(PN)經常出現在有較大且較連續的樹冠上，但在本研究未顯示對樹冠層覆蓋度或高度變異的偏好，這項結果不符預期。我們猜測目前大農大富人工林的樹冠層覆蓋度或高度變異可能尚未到達五色鳥偏好的程度，離五色鳥原生的次生林應該還有一些差距(Koh et al. 2019)。不過整體而言，大部分較依賴森林或者在樹冠層活動的鳥種，對於樹冠層結構包括樹冠層高度變異(Hsd)或樹冠層覆蓋度(CanopyC)有其相依性。

對森林依賴性較低的鳥種，在本研究中有55.6% (5/9)偏向在樹冠較稀疏或單純的環境活動，這些鳥種出現在大農大富人工林，表示林內仍有較開闊、垂直結構較單純的區塊，造就容納這些對棲地需求較寬鬆鳥種生存的空間，但這可能讓森林專一性鳥種的生存空間變少，建議未來應盡量維護專一性鳥種偏好的鬱閉樹冠及複雜垂直結構的森林。活動於森林下層的鳥種中，有62.5% (5/8)未偏好冠層鬱閉的森林結構，例如番鵲(CB)等都是經常在較開闊環境活動的鳥種，那些需要茂密林下層的鳥種較少出現，這意味著大農大富人工林的林下層仍然相當稀疏。人工林若有發育良好的林下層，應能提供類似次生林的多樣化結構，可以吸引更多鳥類(Barlow et al.

2007)。不過大農大富人工林一直維持經常性的林下除草作業，林下很難生長大量的灌木、木本植物，讓下層、底層的鳥類功能群難以建立。建議未來就除草作業檢驗其對鳥類群聚的影響，可以確實驗證上述假說。

不同鳥種維持著生態系統功能的運轉，例如食蟲性鳥類可控制植食性昆蟲的數量，避免葉子被過度啃食造成損傷而影響生長(Marquis and Whelan 1994)，又或者是食果性鳥種能協助果實或種子的傳播，可促進森林生物群落動態轉替與林相更新(Bovo et al. 2018)，而且在各資源有效利用與生態棲位有專一性鳥種，亦能夠提高對外來生物入侵的抵抗力(Melo et al. 2020)。不論是棲地或食性等專一性鳥類，若缺失了部分功能群組成，則可能影響到生態系統過程(Şekercioglu et al. 2004, Schleuning et al. 2011)。

本研究結果反映了大農大富人工林有複雜植被結構的棲地，能夠進一步聚集食性、覓食層等多種功能特徵的鳥種，但也有開闊的區塊容納非專一性的鳥種。可能是因為大農大富人工林屬於森林發展初期，樹冠層不若成熟森林鬱閉，並且林下植被發育不好，所以可看到低度和高度依賴森林鳥種同時存在林內，以及不同專一性鳥種跟廣布性鳥種利用各個生態棲位。針對專一性鳥種，建議部分大農大富人工林在垂直結構上進一步營造植被結構的複雜度，增加樹冠覆蓋度或混植原生種增加樹冠高度變化的種植方式，或者保留林下灌木叢增加其覆蓋度等，可增加人工林的鳥類多樣性，促進生態系統的功能，提高生態系統的服務價值。

結論

我們運用地面光達技術建立大農大富人工林的精細植被結構特徵，對於評估其垂直植被結構對鳥類多樣性及功能群的影響甚有幫助。

大農大富人工林的植被垂直結構對3項鳥類多樣性指數具有影響。枝葉高度多樣性(FHD)越高，代表植被垂直結構越複雜，鳥種豐度及鳥種數越多。鳥種數及辛農多樣性指數也隨樹冠層和

灌木層覆蓋度而增加。

植被垂直結構影響到不同的鳥類功能群，其中以對森林依賴性較高的鳥種或是在樹冠層活動的鳥種有比較明顯的趨勢：樹冠層覆蓋度(CanopyC)或樹冠層高度變異(Hsd)吸引多數的森林依賴鳥種，對於半數的樹冠層活動鳥種也同樣具有影響。

大多數不太依賴森林的鳥種或是林下層鳥種，與較不鬱閉的棲地有關，建議提高大農大富人工林的垂直結構複雜度，維護專一性鳥種的棲地。

引用文獻

- Albert G, Gallegos SC, Greig KA, Hanisch M, de la Fuente DL, Föst S, Maier SD, et al. 2021.** The conservation value of forests and tree plantations for beetle (Coleoptera) communities: a global meta-analysis. *For Ecol Manage* 491:119201.
- Alonso JA, Muñoz-Pulido R, Bautista LM, Alonso JC. 1991.** Nest-site selection and nesting success in the Azure-winged Magpie in Central Spain. *Bird Study* 38(1):45-51.
- Anderson CT, Dietz SL, Pokswinski SM, Jenkins AM, Kaeser MJ, Hiers JK, Pelc BD. 2021.** Traditional field metrics and terrestrial LiDAR predict plant richness in southern pine forests. *For Ecol Manage* 491:119118.
- Bai J, Weitekamp CA, Frye K, Sieving KE. 2021.** Homeward bound: canopy cover and species identity influence non-breeding season homing success and speed in forest birds. *Avian Res* 12(1):1-8.
- Barlow J, Mestre LAM, Gardner TA, Peres CA. 2007.** The value of primary, secondary and plantation forests for Amazon birds. *Biol Conserv* 136(2):212-31.
- Bartoń K. 2022.** MuMIn: Multi-Model Inference. R package vers. 1.46.0. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn/>. Accessed 28 July 2022.
- Batisteli AF, Tanaka MO, Souza AL. 2018.** Bird functional traits respond to forest structure in riparian

areas undergoing active restoration. *Diversity* 10(3):90.

Bovo AA, Ferraz KM, Magioli M, Alexandrino ER, Hasui É, Ribeiro MC, Tobias JA. 2018. Habitat fragmentation narrows the distribution of avian functional traits associated with seed dispersal in tropical forest. *Perspect Ecol Conserv* 16(2):90-6.

Brockerhoff EG, Jactel H, Parrotta JA, Quine CP, Sayer J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers Conserv* 17(5):925-51.

Campbell MJ, Dennison PE, Hudak AT, Parham LM, Butler BW. 2018. Quantifying understory vegetation density using small-footprint airborne lidar. *Remote Sens Environ* 215:330-42.

Castano-Villa GJ, Estevez JV, Guevara G, Bohada-Murillo M, Fonturbel FE. 2019. Differential effects of forestry plantations on bird diversity: a global assessment. *For Ecol Manage* 440:202-7.

Clawges R, Vierling K, Vierling L, Rowell E. 2008. The use of airborne lidar to assess avian species diversity, density, and occurrence in a pine/aspen forest. *Remote Sens Environ* 112(5):2064-73.

Craney TA, Surles JG. 2002. Model-dependent variance inflation factor cutoff values. *Qual Engin* 14(3):391-403.

Cramer MJ, Willig MR. 2005. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. *Oikos* 108(2):209-18.

Dagan U, Izhaki I. 2019. Understory vegetation in planted pine forests governs bird community composition and diversity in the eastern Mediterranean region. *For Ecosyst* 6(1):1-16.

Ding TS, Liao HC, Yuan HW. 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *For Ecol Manage* 255(7):2038-48.

Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, et al. 2022. Adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R Package vers. 0.3-19. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>. Accessed 20 July 2022.

Felton A, Hedwall PO, Lindbladh M, Nyberg

T, Felton AM, Holmström E, et al. 2016. The biodiversity contribution of wood plantations: contrasting the bird communities of Sweden's protected and production oak forests. *For Ecol Manage* 365:51-60.

Ferger SW, Schleuning M, Hemp A, Howell KM, Böhning-Gaese K. 2014. Food resources and vegetation structure mediate climatic effects on species richness of birds. *Glob Ecol Biogeogr* 23(5):541-9.

French DD, Picozzi N. 2002. Functional groups' of bird species, biodiversity and landscapes in Scotland. *J Biogeogr* 29(2):231-59.

Giam X. 2017. Global biodiversity loss from tropical deforestation. *Proc Natl Acad Sci USA* 114(23):5775-7.

Godínez-Alvarez H, Herrick JE, Mattocks M, Toledo D, Van Zee J. 2009. Comparison of three vegetation monitoring methods: their relative utility for ecological assessment and monitoring. *Ecol Indic* 9(5):1001-8.

Goetz SJ, Steinberg D, Dubayah R, Blair B. 2007. Laser remote sensing of canopy habitat heterogeneity as a predictor of bird species richness in an eastern temperate forest, USA. *Remote Sens Environ* 108(3):254-63.

Gregory RD, Noble D, Field R, Marchant J, Raven M, Gibbons DW. 2003. Using birds as indicators of biodiversity. *Ornis Hung* 12(13):11-24.

Gumede ST, Smith DAE, Ngcobo SP, Sosibo, M, Smith YCE, Downs CT. 2022. The influence of forest characteristics on avian species richness and functional diversity in Southern Mistbelt Forests of South Africa. *Glob Ecol Conserv* 34:e02047.

Hsieh HC, Lin CY, Wang DH, Chung CH, Huang CY. 2017. Comparison of FORMOSAT-2 SAVI and GLA LAI in estimating stand volume of *Fraxinus* afforestation. *Taiwan J For Sci* 32(2):159-75. [in Chinese with English summary].

Koh CN, Hsu SH, Yang YJ, Chen YM. 2019. Temporal variations in bird composition and diversity in forest plantations. *Taiwan J For Sci* 34(4):275-90. [in Chinese with English summary].

- Lee PY, Rotenberry JT. 2005.** Relationships between bird species and tree species assemblages in forested habitats of eastern North America. *J Biogeogr* 32(7):1139-50.
- Lesak AA, Radeloff VC, Hawbaker TJ, Pidgeon, AM, Gobakken T, Contrucci K. 2011.** Modeling forest songbird species richness using LiDAR-derived measures of forest structure. *Remote Sens Environ* 115(11):2823-35.
- Li Y, Guo Q, Tao S, Zheng G, Zhao K, Xue B, Su Y. 2016.** Derivation, validation, and sensitivity analysis of terrestrial laser scanning-based leaf area index. *Can J Remote Sens* 42(6):719-29.
- Li S, Hou Z, Ge J, Wang T. 2022.** Assessing the effects of large herbivores on the three-dimensional structure of temperate forests using terrestrial laser scanning. *For Ecol Manage* 507:119985.
- Lindell CA, Cole RJ, Holl KD, Zahawi RA. 2012.** Migratory bird species in young tropical forest restoration sites: effects of vegetation height, planting design, and season. *Bird Conserv Int* 22:94-105.
- MacArthur RH, MacArthur JW. 1961.** On bird species diversity. *Ecology* 42(3):594-8.
- Maguire AJ, Eitel JU, Vierling LA, Johnson DM, Griffin KL, Boelman NT, et al. 2019.** Terrestrial lidar scanning reveals fine-scale linkages between microstructure and photosynthetic functioning of small-stature spruce trees at the forest-tundra ecotone. *Agric For Meteorol* 269:157-68.
- Marquis RJ, Whelan CJ. 1994.** Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75(7):2007-14.
- Medellin RA, Gaona O. 1999.** Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico 1. *Biotropica* 31(3):478-85.
- Melin M, Hinsley SA, Broughton RK, Bellamy P, Hill RA. 2018.** Living on the edge: utilising lidar data to assess the importance of vegetation structure for avian diversity in fragmented woodlands and their edges. *Landsc Ecol* 33(6):895-910.
- Mellink E, Riojas-López ME, Cardenas-Garcia M. 2017.** Biodiversity conservation in an anthropized landscape: Trees, not patch size, drive bird community composition in a low-input agro-ecosystem. *PLoS One* 12(7):e0179438.
- Melo MA, Silva MAG, Piratelli AJ. 2020.** Improvement of vegetation structure enhances bird functional traits and habitat resilience in an area of ongoing restoration in the Atlantic Forest. *Ann Acad Bras Cienc* 92.
- Morrison EB, Lindell CA. 2012.** Birds and bats reduce insect biomass and leaf damage in tropical forest restoration sites. *Ecol Appl* 22(5):1526-34.
- Nájera A, Simonetti JA. 2010.** Can oil palm plantations become bird friendly? *Agrofor Syst* 80(2):203-9.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, et al. 2020.** *vegan: community ecology package.* R package vers. 2.5-7. Available at <https://CRAN.R-project.org/package=vegan/>. Accessed 5 August 2022.
- Onyekwelu JC, Olabiwonnu AA. 2016.** Can forest plantations harbour biodiversity similar to natural forest ecosystems over time? *Int J Biodivers Sci Ecosyst Serv Manage* 12(1-2):108-15.
- Peck MR, Maddock ST, Morales JN, Onate H, Mafla-Endara Paola, Peñafiel VA, Tolhurst BA. 2014.** Cost-effectiveness of using small vertebrates as indicators of disturbance. *Conserv Biol* 28(5):1331-41.
- R Core Team. 2021.** *R: A language and environment for statistical computing.* Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ramírez PA, Simonetti JA. 2011.** Conservation opportunities in commercial plantations: the case of mammals. *J Nat Conserv* 19(6):351-5.
- Roberge JM, Angelstam P. 2006.** Indicator species among resident forest birds—a cross-regional evaluation in northern Europe. *Biol Conserv* 130(1):134-47.
- Rowell E, Loudermilk EL, Hawley C, Pokswinski S, Seielstad C, Queen L, et al. 2020.** Coupling terrestrial laser scanning with 3D fuel biomass sampling for advancing wildland fuels characterization. *For Ecol Manage* 462:117945.
- Ruttan A, Filazzola A, Lortie CJ. 2016.** Shrub-

annual facilitation complexes mediate insect community structure in arid environments. *J Arid Environ* 134:1-9.

Schleuning M, Farwig N, Peters MK, Bergsdorf T, Bleher B, Brandl R, et al. 2011. Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest. *PloS One* 6(11):e27785.

Schneider FD, Morsdorf F, Schmid B, Petchey OL, Hueni A, Schimel DS, Schaepman ME. 2017. Mapping functional diversity from remotely sensed morphological and physiological forest traits. *Nat Commun* 8(1):1-12.

Seaman BS, Schulze CH. 2010. The importance of gallery forests in the tropical lowlands of Costa Rica for understorey forest birds. *Biol Conserv* 143(2):391-8.

Seidl R, Albrich K, Erb K, Formayer H, Leidinger D, Leitinger G, et al. 2019. What drives the future supply of regulating ecosystem services in a mountain forest landscape? *For Ecol Manage* 445:37-47.

Şekercioğlu ÇH, Daily GC, Ehrlich PR. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proc Natl Acad Sci USA* 101(52):18042-7.

Severinghaus LL, Ding TS, Fang WH, Lin WH, Tasi MC, Yen CW. 2012. The Avifauna of Taiwan. 2nd edition. Taipei. Taiwan: Forest Bureau, Council of Agriculture. 663 pp. (in Chinese).

Shimazaki A, Yamaura Y, Senzaki M, Yabuhara Y, Nakamura F. 2017. Mobbing call experiment suggests the enhancement of forest bird movement by tree cover in urban landscapes across seasons. *Avian Conserv Ecol* 12(1):1-16.

Simonson WD, Allen HD, Coomes DA. 2014. Applications of airborne lidar for the assessment of animal species diversity. *Methods Ecol Evol* 5(8):719-29.

Stephens SS, Wagner MR. 2007. Forest plantations and biodiversity: a fresh perspective. *J For* 105(6):307-13.

Sun W, Liu X. 2020. Review on carbon storage estimation of forest ecosystem and applications in China. *For Ecosyst* 7(1):1-14.

Sweeney OFM, Wilson MW, Irwin S, Kelly TC, O'Halloran J. 2010. Are bird density, species richness and community structure similar between native woodlands and non-native plantations in an area with a generalist bird fauna? *Biodivers Conserv* 19(8):2329-42.

Swift CE, Vierling KT, Hudak AT, Vierling LA. 2017. Relationships among vegetation structure, canopy composition, and avian richness patterns across an aspen-conifer forest gradient. *Can J Remote Sens* 43(3):231-43.

Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31(1):79-92.

Vierling KT, Vierling LA, Gould WA, Martinuzzi S, Clawges RM. 2008. Lidar: shedding new light on habitat characterization and modeling. *Front Ecol Environ* 6:90-8.

Yépez-Rincón FD, Luna-Mendoza L, Ramírez-Serrato NL, Hinojosa-Corona A, Ferríño-Fierro AL. 2021. Assessing vertical structure of an endemic forest in succession using terrestrial laser scanning (TLS). Case study: Guadalupe Island. *Remote Sens Environ* 263:112563.