

農業部林業及自然保育署林業發展計畫

114林發-09.3-保-38

熊鷹與林鵠的保育基因體研究

期末報告

計畫期間：114 年 1 月 1 日 至 114 年 12 月 31 日

目錄

一、中文摘要	第 3 頁
二、英文摘要	第 5 頁
三、前言	第 6 頁
四、工作目標	第 9 頁
五、材料與方法	第 10 頁
六、結果	第 17 頁
七、討論	第 24 頁
八、檢討與建議	第 29 頁
九、圖表	第 32 頁
參考文獻	第 63 頁

一、中文摘要

本研究檢視台灣地區熊鷹 (*Nisaetus nipalensis*) 與林鷹 (*Ictinaetus malaiensis*) 的全基因組遺傳多樣性、族群歷史動態及其與周邊地區族群的演化關係。在熊鷹部分，我們分析了 25 隻台灣個體，並納入中國雲南與日本樣本進行比較。結果顯示台灣熊鷹的異合子雜合度介於 0.0009~0.0016，平均核苷酸多樣性 (π) 為 0.0013。親緣分析證實台灣族群已形成顯著分化的演化支系，支持其作為隱藏種 (Cryptic Species) 的地位。歷史族群動態分析顯示，SMC++ 指出熊鷹大約在 30 萬年前曾擁有約 23,100 的有效族群大小，經歷晚更新世與全新世的階梯式下降後，到約 3 萬年前長期維持在約 8,500 左右的水平；Stairway Plot 2 則顯示其族群由 6 萬年前約 5,800 呈現緩步下降，至 1000 年前約降至約 750。GONE2 分析則顯示最近 100 年內，由約 1100 下降至目前約 554。若以現有野外推估數量 (N_c) 計算，其 N_e/N_c 比值介於 0.4 至 1.0 之間，大於一般預期的 0.1。其大於 1Mb ($> 1\text{ Mb}$) 的同型合子片段 (Run of homozygosity, ROH) 組成以 1-2 Mb 的短片段為主，顯示其遺傳結構受歷史演化與近期瓶頸的共同影響，其近交係數 (F_{ROH}) 為 0.0065~0.069。在林鷹部分，我們分析了 11 隻台灣個體。線粒體比對顯示台灣族群僅單一單倍型，核基因組多樣性極低 ($\pi=0.00026$)。其個體 F_{ROH} 高達 0.015~0.331，且 ROH 同樣呈現 1-2 Mb 短片段的大量堆積，但總負荷量遠高於熊鷹。歷史有效族群 (N_e) 動態分析 (SMC++/Stairway Plot 2) 顯示，林鷹 N_e 在 $>4,000$ 年前曾維持約 4,500 至 10,800 的數量，但在距今約 4,000 年前發生第一次劇烈崩跌至約 224。近期的 GONE2 分析進一步揭示，雖在 1200 年前曾有短暫回升 (N_e 約 1,800)，但在距今約 600 年前 崩跌至約 80，雖曾一度回升，但在最近 40 年內發生最終的災難性崩潰，目前僅約為 18。同為森林頂端掠食者。我們的結果顯示林鷹有更低的遺傳多樣性、 N_e 及近親交配的程度，呈現了比熊鷹更為嚴峻的「慢性」遺傳痼疾，其 N_e/N_c 比

值僅約 0.017，更負有嚴重的「遺傳滅絕債務」，有更高的滅絕風險。結論顯示，兩物種在台灣皆已演化為獨立單元，但面臨不同程度的遺傳危機。熊鷹雖有歷史衰退背景，但目前主要威脅來自近代的族群崩跌趨勢；而林鵠則處於遺傳極度貧乏的狀態，瀕臨突變崩潰邊緣，是亟需優先進行遺傳管理的物種。

二、英文摘要

This study examines the whole-genome genetic diversity, demographic history, and evolutionary relationships of the Mountain Hawk-Eagle (*Nisaetus nipalensis*) and the Black Eagle (*Ictinaetus malaiensis*) in Taiwan relative to neighboring populations. For the Mountain Hawk-Eagle, we analyzed 25 individuals from Taiwan alongside comparative samples from Yunnan, China, and Japan. Results indicate that heterozygosity in the Taiwan population ranges from 0.0009 to 0.0016, with an average nucleotide diversity (π) of 0.0013. Phylogenetic analyses confirmed that the Taiwan population has formed a significantly differentiated evolutionary lineage, supporting its status as a cryptic species. Historical demographic analyses reveal distinct patterns: SMC++ indicates that the Mountain Hawk-Eagle possessed a large effective population size (Ne) of approximately 23,100 in the ancient past (>300,000 years ago) and, following stepwise declines during the Late Pleistocene and Holocene, maintained a long-term stable level of around 8,500 until around 30,000 years ago; Stairway Plot 2 shows a gradual erosion from around 5,800 around 60,000 years ago to around 750 by around 1000 years ago. Recent analysis (GONE2) reveals its resilience it has suffered a precipitous decline from around 1100 to around 554 over the last 100 years. Based on current field population estimates, the Ne/Nc ratio ranges between 0.4 and 1.0. Its Runs of Homozygosity (ROH) composition is dominated by short segments (1–2 Mb), indicating that its genetic structure is shaped by both historical evolution and recent bottlenecks.

三、前言

生物多樣性的內涵涵蓋了遺傳多樣性、物種多樣性及生態功能多樣性等多個層次，其中物種多樣性不僅是維繫生態系統穩定運作的關鍵，亦是當前國際保育策略制定的基本單位。諸如美國的《瀕危物種法》(Endangered Species Act) 即是以「物種」作為保育實施的主體；而在規劃生物多樣性熱點 (Biodiversity Hotspots) 或劃設自然保護區時，亦多以物種豐富度及特有種數量作為核心指標。因此，正確的物種鑑定與分類位階判定，是評估保育優先序及進行空間規劃的基石。

然而，僅依賴「物種」作為唯一的保育單位可能存在盲點。為了更精確地保存生物多樣性的演化潛力與族群動態，保育遺傳學界提出了更為細緻的保育單位概念。首先是「演化顯著單元 (Evolutionary Significant Unit, ESU)」，Ryder (1986) 定義其為在演化歷史上具有顯著差異的種內族群，代表了該物種獨特的演化遺產；Moritz (1994) 則進一步強調，ESU 應在遺傳上展現顯著的分化（如粒線體 DNA 的單系群特性），確保保育工作能涵蓋那些雖尚未演化為完全獨立物種、但已具備獨特適應潛力的族群。

除了 ESU，Moritz (1994) 亦區分出了層次較淺但對經營管理至關重要的「管理單元 (Management Unit, MU)」。與側重長期演化歷史的 ESU 不同，MU 係指族群間在等位基因頻率 (Allele frequencies) 上存在顯著差異，顯示其基因交流 (Gene flow) 已受到限制，具有「族群統計學上的獨立性 (Demographically independent)」。MU 的重要性在於，若某個 MU 發生區域性滅絕，其他族群難以在短時間內透過自然擴散進行再拓殖 (Recolonization)。因此，在保育實務上，MU 是監測族群動態（如死亡率、出生率）與實施在地化管理的關鍵操作單位。

過去的分類學主要依賴外部形態特徵，然而隨著演化生物學與分子遺傳技術的發展，學界已普遍認同物種應為演化上獨立的支系，且這些支系在形態或生態

上未必存在肉眼可見的顯著差異。現代分子技術使我們得以揭露那些外部形態難以區分、但遺傳上已顯著分化的「隱藏種（Cryptic species）」。隱藏種的發現對生物多樣性保育提出了新的挑戰 (Bickford et al., 2007)。若將數量稀少且具獨特演化地位的台灣特有隱藏種、ESU 或獨特的 MU，誤判為分布廣泛且無危的廣布種，將導致該族群的保育價值被嚴重低估，進而被決策者與公眾忽視；同時，這也會造成對當地物種多樣性與特有性評估的偏差，致使保護區的劃設無法有效涵蓋這些需受保護的獨特演化支系。特別是台灣作為一座地形複雜的大陸性島嶼，擁有多樣的隔離機制，極易促成隔離族群的快速分化。有鑑於此，本計畫擬針對目前被視為非台灣特有、但地理分布廣泛的留鳥物種，利用解析度更高的當代全基因組數據，重新評估其台灣族群是否已演化為獨立的 ESU、MU 或甚至隱藏種。若能證實其獨特地位，不僅能修正保育優先順序，提升後的特有性指標更可成為台灣發展國際生態旅遊與展現島嶼生物多樣性價值的關鍵資源。

此外，面對全球人為擾動與氣候變遷的劇烈衝擊，物種能否具備應對環境快速變化的韌性（Resilience），很大程度取決於其遺傳多樣性（Genetic Diversity）的豐富程度。遺傳多樣性是演化的原料，遺傳多樣性低下的物種將無法適應強烈選擇壓力的變化而面臨滅絕風險。因此，本研究除了釐清分類地位外，亦將同步評估這些潛在隱藏種的遺傳多樣性現況。在台灣眾多的非特有留鳥中，本研究選定體型最大的兩種猛禽林鵰（*Ictinaetus malaiensis*）與熊鷹（*Nisaetus nipalensis*）作為研究對象，主要基於以下生態與演化上的考量。

首先，就生態功能而言，猛禽位於森林生態系的食物網頂層，透過由上而下（top-down）的調控機制控制初級消費者數量，防止生產者被過度啃食，從而維持生態系統的穩定與能量平衡 (Banse, 2007)。因此，從維護森林生態系功能的角度出發，猛禽應在保育政策中佔有優先地位。其次，就生物地理學而言，台灣目前的留鳥猛禽名錄中並無特有種，但部分物種分布極廣且呈高度不

連續。以台灣的林鵠為例，其目前被歸類為指名亞種 *I. m. malaiensis*，該亞種廣泛分布於中國陝南至雲南、東南亞及大巽他群島等地 (Clark, Marks, et al., 2020)；台灣的熊鷹則被歸類為指名亞種 *N. n. nipalensis*，分布範圍涵蓋喜馬拉雅山區、中國南部至東南亞北部 (Clark, Boesman, et al., 2020)。然而，根據 BirdLife International (2024) 的資料顯示，這兩種猛禽的地理分布呈現高度破碎化，且台灣族群為非遷徙性的島嶼族群，受台灣海峽屏障影響，極可能因長期的地理隔離與缺乏基因交流，已獨立演化成為尚未被偵測到的隱藏物種或顯著的 ESU/MU。

在族群數量與保育遺傳方面，目前全台熊鷹的數量估計約為 500-1400 隻 (孫, 2007)，而林鵠則少於 1000 隻 (Lin & Pursner, 2020)。這類大型猛禽通常具有長壽命、晚性成熟及低繁殖率的「K-策略」生活史特徵，這使得牠們在面臨族群下降時恢復緩慢，且更容易受到遺傳隨機性因素的威脅。族群的遺傳健康與其長期有效族群大小 (Effective population size, N_e) 密切相關。根據 Frankham (1995) 的估計， N_e 通常約為繁殖族群數量的十分之一，這意味著林鵠與熊鷹的長期 N_e 可能僅約一百甚至更低。族群遺傳理論預測，低 N_e 的族群容易受遺傳漂變 (Genetic drift) 影響，每世代持續流失約 1/100 的遺傳變異，並伴隨近親交配 (Inbreeding) 與有害突變的累積，這對其長期存續極為不利。傳統的遺傳標記 (如微衛星或線粒體 DNA) 往往難以精確偵測近期的近親交配事件，而全基因組定序技術能透過分析純合子長片段 (Runs of Homozygosity, ROH)，提供更為敏感的近親衰退預警。

然而，現存族群的 N_e 亦受到歷史事件的深刻影響 (Ellegren & Galtier, 2016)。例如冰河期的氣候波動與棲地變遷，往往造成物種 N_e 的波動，如黑面琵鷺與歐亞水獺的 N_e 自末次冰期結束後便持續下降 (Li et al., 2024)。因此，解析驅動現生熊鷹及林鵠遺傳多樣性的因子，必須將深層時間 (Deep time) 的歷史變遷納入考量。此外，這兩種猛禽在近代曾遭受沈重的獵捕壓力

與棲地喪失，意味著牠們可能經歷過近期的族群瓶頸（Population bottleneck）。雖然瓶頸效應未必會立即造成遺傳多樣性數值的顯著下降，但小族群階段的近親交配可能對基因組造成深遠的負面影響（如自然選擇效率下降導致有害突變累積）。我們先前對黑面琵鷺的研究即發現，即使族群數量 (N_c) 正在快速回升，仍可偵測到近親交配的不利遺傳印記 (Li et al., 2022)，顯示普查數量可能掩蓋了真實的遺傳危機。綜上所述，本計畫旨在利用高解析度的全基因組數據，釐清林鵠與熊鷹的分類地位（是否為隱藏種、ESU 或 MU）、遺傳多樣性、長期與近期的有效族群動態，以及精確評估近親交配的潛在影響，期能為這兩種關鍵猛禽的永續經營管理提供科學實證基礎。

四、工作目標

1. 建立熊鷹、林鵠的基因組草圖。為分別對台灣地區的熊鷹及林鵠族群進行遺傳多樣性及演化特有性的準確評估，需要較完整的熊鷹及林鵠基因組序列進行比對，由於目前兩者的基因組序列皆尚未被定序，因此本研究需要先以熊鷹及林雕個體樣本，建立基因組草圖。
2. 為盡可能取得熊鷹與林鵠的樣本供後續遺傳分析，我們與國內外相關典藏、研究單位及 NGO，包括屏科大野生動物保育研究所、臺北市立動物園、農業部生物多樣性研究所、國立自然科學博物館、國立自然科學博物館鳳凰谷鳥園生態園區、台灣猛禽研究會、臺中市野生動物保育學會等單位，及中國科學院昆明動物研究所等單位合作，藉由博物館借用、救傷、路殺等途徑協助收集組織樣本進行基因組定序及後續分析。
3. 進行熊鷹及林鵠族群的演化獨特性及遺傳多樣性的評估，歷史有效族群的推估，或可能因小族群近交程度的評估。

五、材料與方法

1. 建立林鵠及熊鷹基因組草圖

本研究分別透過國立自然科學博物館鳳凰谷鳥園生態園區，及台灣猛禽研究會，幫忙取得 1 隻熊鷹及 1 隻林鵠的樣本，因三代定序需較長且質量優質的 DNA 序列，我們以 Nanobind PanDNA kit 進行 DNA 的萃取，後以 Nanodrop1000 分光光譜儀 (Thermo Fisher Scientific) 測量核酸純度及濃度，並以 0.8% 脈衝場凝膠電泳 (PFGE)，判斷大於 30Kb 長片段 DNA 的破碎程度。DNA 樣本以 Oxford Nanopore Technologies (ONT) 長序列定序技術進行 3 代基因組定序，Oxford Nanopore Technologies 長序列定序基因組定序技術，透過將連續的長 DNA 片段通過奈米孔方式，讀取單條較長的 DNA 序列，避免序列因 PCR 擴增出現的錯誤率及偏好性，改善二代基因組定序方法無法處理重覆的 DNA 序列，但三代的定序方法本身仍自帶高於二代的 Illumina 定序序列的錯誤率，因此需搭配 Illumina 4000 定序平台產生的高精度的短序列資料 80-100GB，用來輔助校正 ONT 的定序錯誤率。

2. 族群個體重定序

我們將所收集的 29 隻臺灣地區熊鷹個體組織(表 1)，及 11 隻臺灣地區的林鵠樣本(表 2)，以上方法進行 DNA 萃取，然後並以 1% 琼脂糖於 TAE 緩衝液電泳，判斷樣本 DNA 的破碎程度，避免將過度破碎的 DNA 樣本送樣定序。然後對這些個體的 DNA 樣本進行個體的重定序，重定序以 Illumina 4000 定序平台產生的高精度的短序列資料。而其中 4 隻熊鷹是自自然科學博物館及生物多樣性研究所標本館中的皮毛標本割取少許腳皮進行定序，但可能因標本製作前樣本的保存狀況不佳，僅成功定序其中 2 隻個體，後續將以 25 臺灣地區的熊鷹個體，及 1 隻來自大陸雲南個體，1 隻來自大陸福建的熊鷹組織，由昆明動物所提供的基因組序列，進行後續的族群遺傳

分析。

為提升下游分析資料的準確性與可靠性，我們使用 fastp v0.21 (Chen et al., 2018) 對原始序列進行質控處理。此步驟去除了定序過程中加入的 PCR 接頭序列 (linker)，保留定序正確性 (Phred) 評分評分達到 30 (q30) 以上的高準確度的鹼基序列，進行後續分析。

3. 基因組對照拼裝(mapping)

由於血液樣本不易取得適合高品質的 DNA 樣本，所以我們取得的參考基因組序列並不完整，因此，目前暫以東方蜂鷹基因組作為參考基因組，將重定序的資料進行對照拼裝。我們使用 BWA v0.7.17 1198 (H. Li, 2013) MEM 功能，將經質控修剪後的序列進行比對和拼裝。比對完成後，通過 SAMtools v1.14 (Li et al., 2009) 將結果轉換為 SAM 和 BAM 格式，並依序進行進一步處理，包括使用 fixmate 功能修正配對信息，然後通過指令 samtools view -f3 -F268 -q30 保留正確配對的 R1、R2 讀序 (proper pairs)，即 PCR 引物接頭序列正確配對的序列。接著，應用 markdup 功能標識建庫過程中因 PCR 擴增產生的重複序列。最終，通過 depth 計算各個體基因組的平均覆蓋度，進一步分析核基因組 DNA 序列在以上處理步驟後的定序深度。

4. 個體及族群的單核酸變異點判讀 (SNP calling)

在完成前述處理步驟後，我們使用 Bcftools v1.18(Li, H., 2011) 的 mpileup 和 call 命令，生成族群單核苷酸變異 (SNP) 的 VCF 檔案。我們使用 bcftools view 過濾 VCF 檔案，並只選取位於主要染色體上 2 allele 的 SNP 位點。為避免過多偽陽性的 SNP，我們進一步篩選出基因型質量 (GQ) ≥ 20 ，且覆蓋度(DP)大於 5 倍及小於 300 倍 SNP 位點。此外，我們排除超過 80% 的缺失數據位點，並保留次要等位基因頻率 (minor allele frequency, maf) 大於 0.05 的 SNP 位點，進行後續的族群

遺傳分析。

5. 核基因組遺傳多樣性評估

我們計算每隻熊鷹及林鵠個體的 SNP 數量、每隻個體雜合 SNP 位點數及個體的雜合度（個體雜合 SNP 位點數 / 基因組長度， θ ）。並 Vcftools (Danecek et al 2011) 計算族群的核苷酸多樣性(nucleotide diversity, π)。

6. 主成份分析

目前，我們將 25 個來自臺灣的熊鷹樣本以、2 個來自中國及 2 隻日本個體的基因組序列。採用主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA) 以分析熊鷹在這些地區的遺傳分化或地理遺傳結構，PCA 分析的結果會將遺傳變異相近的個體聚集再一起。為了避免存在連鎖關係的 SNP 位點過度影響個體間的遺傳相似性，以及基因組中受到適應性選擇的區域造成 PCA 結果的誤差，評估族群間地理結構時，盡量使用中性及非連鎖的 SNPs，我們剔除了位於性染色體及 CDS 區域的 SNP 位點，再使用 PLINK v1.9 (Purcell et al., 2007) 剔除連鎖不平衡係數 $r^2 > 0.2$ 的 SNP 位點 (--indep-pairwise 10kb 1kb 0.2)。另我們也過濾掉次要等位基因頻率小於 0.05 的 SNP 位點 (--maf 0.05)，以及顯著偏離哈溫平衡的 SNP 位點 (--hwe 0.1)，以排除可能受到選擇壓力影響的位點。接下來，我們利用 gcta64 進行主成分分析 (PCA)，並基於第 1 和第 2 主成分的分數來綜合描述各個體的 SNP 變異特徵。遺傳組成相似的個體在第 1 和第 2 主成分得分上會更為接近，從而反映其地理遺傳結構的相似性。

7. 親緣分析

我們利用 IQ-TREE 2 (Mihm et al 2020) 進行親緣關係樹的建構，透過最大似然法 (Maximum Likelihood, ML) 進行熊鷹個體親緣樹推斷，並使用 SH-aLRT 來比較完整樹與簡化樹的似然值，評估分支的穩定性。此外，IQ-TREE 2 具備自動模型選擇 (ModelFinder) 功能，針對使用 SNP 檔

案進行親緣樹建構的情境，搭配 ASC（篩選偏差校正）模型，以修正由於 SNP 資料集中篩選偏好可能對親緣樹推斷造成的影響。為了進行親緣分析並避免適應性演化對族群結構對結果的影響，在上述族群 SNP calling 完成後，再刪除位於性染色體及 CDS 區域的 SNP 位點。由最終篩選出 5 百多萬中性的 SNP 位點，從中隨機抽取 10 萬個 SNP，用於親緣樹的建構分析。希望在保留足夠遺傳資訊的同時，減少計算負擔以提高親緣分析的效率和精確度。

8. 台灣、雲南及日本地區熊鷹的遺傳距離

我們利用 VCFtools 計算兩地區都有的 SNP 頻率(--freq)，再使用 Smith 和 Kronforst (2013) 中的公式計算每對族群之間的遺傳距離(dxy) (Nei, 1987; Nei & Li, 1979)。dxy，該距離計算台灣與雲南個體間基因組序列的平均百分比。

9. 以 PSMC、SMC++及 Stairway Plot 2 估算熊鷹及林鵠的歷史族群數量變動

我們採用 PSMC (Pairwise Sequentially Markovian Coalescent) (Li & Durbin 2011) 模型，利用單一個體的雙倍體基因組資料，根據基因組不同區域推斷「最近共同祖先時間」(Time to Most Recent Common Ancestor, TMRCA)。透過分析整個基因組的 TMRCA 分佈，可推測族群在不同歷史時期的有效族群大小變化，從而推斷各時期的族群規模動態。在 PSMC 分析中，因為基因組覆蓋度會影響推斷結果的準確性，我們僅使用覆蓋度超過 20 倍的個體進行分析。此外，基因組突變率採用同為鷹科不同屬的白尾海鵰 (*Haliaeetus albicilla*) 參數，以世代時間為 8 年，每年每鹼基突變率為 3.2×10^{-9} (Hansen et al., 2023)，用於估算林鵠及熊鷹的歷史有效族群變動。PSMC 對推估近期的歷史有效族群變動並敏感，因此需要 SMC++ 及 Stairway Plot 對較近期的歷史有效族群變動進行估算。

SMC++ (Terhorst et al., 2017) 是透過對整個族群的等位基因頻率進行建

模，來推斷歷史族群大小變化，因為使用族群 SNP 位點的頻譜分布（site frequency spectrum）進行族群的 TMRCA 的分析，可以改善 PSMC 一次只能分析一個樣本的限制，且由於能使用族群資訊，所以可以提供更多資訊，提高分析所提供的時間解析度，推估到更接近現代（萬年以內）的有效族群大小動態變化。

Stairway Plot 2 (Liu & Fu, 2020) 利用 SNP 等位基因頻率進行分析，特別是其支援 folded SFS (Site Frequency Spectrum) 模式，因此可以不用事先知道每個 SNP 的祖先等位基因 (ancestral alleles)。由於非模式物種通常缺乏祖先型等位基因的資訊，Stairway Plot 2 對於這類物種的歷史有效族群大小推斷相對友好且適用。

在歷史族群動態分析中，我們對不同軟體的有效推估時間區間進行了限制。針對 SMC++ 分析，我們設定了 300 個世代的近期下限 (Lower bound)。這是因為 SMC++ 雖結合了 SFS 與 LD 資訊，但在極近期 (Very recent past) 的推估準確度仍高度依賴極罕見變異的頻率與單倍型定相 (Phasing) 的準確性；在有限樣本下，極近期的推估易產生偽訊號 (Terhorst et al., 2017)。針對 Stairway Plot 2 分析，我們則設定了 100 個世代的下限。該方法基於折疊頻譜 (Folded SFS)，其對近期歷史的時間解析度 (Time resolution) 受限於樣本數 (Sample size)；依據溯祖理論，最晚近的推估時間點取決於樣本中單一變異 (Singletons) 的豐度，過度解讀極近期的數據容易導致偏差 (Liu & Fu, 2015; Liu & Fu, 2020)。因此，本研究將 150 世代以內的近期動態交由專門針對連鎖不平衡 (LD) 設計的 GONE2 軟體進行高解析度重建。

至於這兩種方法的有效世代數差異，是因為 SMC++ 依賴 Sequential Markovian Coalescent 模型，該模型需要基因重組事件 (Recombination events) 的資訊，在樣本數約 20 隻的情況下，300 代以內的重組事件不

足以提供穩定的 似然率估算 (likelihood estimation)，容易產生錯誤的結果 (Artifacts)。而 Stairway Plot 2 (100 代) 是基於突變頻譜 (site frequency spectrum, SFS) 的方法對近期的敏感度略高於純粹的 PSMC 類方法，但 100 代以內 (約 800 年) 的變異極少，容易受定序錯誤 (Sequencing errors) 干擾，因此將世代下限設定 為 100 是較為保守且安全的下限。

10. 以 GONE2 分析近 150 代期族群有效族群動態

GONE2 (Santiago et al., 2020) 基於連鎖不平衡 (Linkage Disequilibrium, LD)，利用當代個體的 SNP，結合基因重組率，推算不同時間點的有效族群大小。GONE2 特別適合推測近 150 代內的族群歷史動態，由於小族群中遺傳漂變效應更為強烈，導致 LD 水平更高、更易檢測，因此，GONE2 還特別適合做小族群或樣本量較小的有效族群推算。因此 GONE2 方法能更靈敏地捕捉這些信號，並準確推估近期歷史中的有效族群大小。因熊鷹與林鵠為非模式物種，我們要知道該物種基因重組率並不容易，考量鷹形目猛禽因演化過程中發生微染色體融合 (Microchromosome fusions; Nishida et al., 2013)，由於鳥類的重組率與染色體大小呈現顯著負相關，微染色體的消失將導致全基因組平均重組率下降 (Backström et al., 2010)。此外，大型猛禽世代時間較長。因此，本研究不採用一般鳥類通用參數，而是設定重組率 $r=1.75 \text{ cM/Mb}$ 。因此，本研究不採用一般鳥類通用參數，而基因組重組率 1.75 cM/Mb 進行臺灣地區熊鷹及林鵠 GONE2 歷史有效族群的估算。

11. 以 ROH (Run of homozygosity) 分析估計個體的近親繁殖係數

為了評估臺灣地區熊鷹及林鵠的近親交配程度，我們利用 PLINK v1.9 計算了其基因組中的同型合子連續片段 (Run of Homozygosity, ROH) 總長度。根據 McQuillan 等人 (2008a) 的研究，譜系歷史中若存在近親交

配，則基因組中的兩條同源染色體的某些區段會來自共同祖先，使基因組中的這些區域出現連續的同型合子片段。且血緣越近或近交時間近代越近時，發生隨機重組的機會將降低，在近親交配可能降低基因組中異型合子片段的比例機會，又較少發生重組將形成較長的連續同型合子片段。在本研究中，我們設定以下參數進行分析：以 20 個同型合子 SNP 作為滑動窗口（`--homozyg-window-snp 20`）；每個窗口至少需要 20 個同型合子 SNP（`--homozyg-snp 20`）；允許 1 個雜合位點（`--homozyg-window-het 1`）；允許 1 個缺失位點（`--homozyg-window-missing 1`）；相鄰窗口的重疊比例為 0.01（`--homozyg-window-threshold 0.01`）。此外，我們設定了 `--homozyg-kb 1000`，以捕捉長度超過 1000kb 的 ROH 片段。最後，根據計算結果，我們將 ROH 總長度轉換為 F_{ROH} （特指長度大於 1000kb 的片段，用以描述臺灣地區熊鷹及林鵠的近親交配程度。在推算 ROH 片段對應的近交世代數 (g) 時，如前所述將重組率設為 $r=1.75$ cM/Mb 及世代時間 $g=8$ 年 進行校正 ($g=50/(L \times 1.75)$) (L 為 ROH 的長度)，以獲得更精確的歷史時間推估。

六、結果

1. 基因組組裝結果

我們使用 SQK-LSK110 試劑 (Oxford Nanopore Technologies [ONT]) 進行基因組建庫。我們使用 PromethION 平台進行高通量定序，並以 Guppy v6.3.8 (ONT) 在高精準度模式 (>Q7) 的鹼基轉換進行讀序處理，我們總共有 51.61G 的熊鷹基因組 ONT 序列，及 52.93G 的林鷹基因組 ONT 序列。

隨後，我們採用 Flye v2.7-b1585 (Mikhail K., et al., 2019) 進行 ONT 序列的組裝，我們共得 1.26Gb 的熊鷹基因組草圖，scaffold N50 為 24.77Mb，並在完整的 BUSCO (v5.7.0) 保守基因為 97.2%，其中完整且單拷貝保守基因佔 96.6%，此為可接受的基因組完整度 (表 3)。

我們以同樣軟體組裝林鷹的 ONT 序列，完成的林鷹基因組草圖為 1.25Gb，經組裝完成後 scaffold N50 更新為 21.90Mb，完整的 BUSCO (v5.7.0) 保守基因為 97.3%，其中完整且單拷貝保守基因佔 96.9%，此為可接受的基因組完整度 (表 4)。

我們亦分別將熊鷹與林鷹基因組草圖與金雕 *Aquila chrysaetos chrysaetos* (GCA 900496995.4) 基因組，利用 MUMmer v4.0.0rc1 的 nucmer 模組 (Marçais et al., 2018) 允許多對多，但移除序列對齊相似性小於 90%，且僅選出 1 對 1 對齊結果相對完整的 scaffold 或 contig，熊鷹基因組草圖，共對齊金雕 26 條體染色體加 2 條性染色體 (chr Z ; chr W)，每 scaffold 或 contig 序列對齊的加總率約 71.9% ~ 99.9%，平均 95.2%，林鷹基因組草圖，共對齊金雕 26 條體染色體加 1 條性染色體 (chr Z)，每 scaffold 或 contig 序列對齊的加總率約 91.8% ~ 100.9%，平均 98%，最後再採用 OmicCircos v1.30.0 (Hu et al., 2014) 形成熊鷹或林鷹基因組與金雕的共線性 Circos 圖 (圖 1、2)。

2. 個體重定序

熊鷹族群中我們共收集了 25 隻臺灣地區的熊鷹個體、2 隻來自大陸的個體，以及 2 隻日本的個體 (SAMN22348903；SAMD00156789 取自 NCBI)。由於各個體的 DNA 品質不一，我們獲得了 16.66 至 134.45 Gb 的 Illumina 短片段 DNA 序列資料。其中一隻個體作為參考基因組，用於校正三代 ONT 序列，該個體的定序量增加至 130 Gb。若不計算此高覆蓋度個體，其餘個體的 Illumina 短片段序列量範圍為 16.66 ~ 42.35 Gb。經過 fastp 進行 Q30 序列質化分析後，每隻個體大致去除了 6% ~ 18% 的低品質序列。在基因組比對拼裝 (mapping) 後，各個體的基因組對照覆蓋度介於 5 ~ 100 倍之間。若排除該高覆蓋度的定序個體，則其餘個體的基因組對照覆蓋度範圍縮減為 5 ~ 31 倍 (表 5)。

林鵠族群中我們共收集的 11 隻臺灣地區的林鵠個體，11 隻林鵠個體的基因組的定序量介於 21.32 ~ 80.64 Gb 之間。經過 fastp 進行 Q30 序列質化分析後，每隻個體大致去除了 6% ~ 10% 的低品質序列，在基因組比對拼裝 (mapping) 後，個體的基因組對照覆蓋度介於 12 ~ 42 倍之間，平均 25 倍 (表 6)。

然，我們雖積極透過 Cardiff University 的 Dr. Frank Hailer 向英國自然歷史博物館 (The Museum of Natural History) 申請熊鷹或林鵠標本。但又因臺灣單位不具備 CITES 豁免資格，我們透過 Uppsala University 的 Dr. Per Alström 及 Swedish Museum of Natural History 的 Dr. Martin Irestedt 由具備豁免資格的瑞典自然歷史博物館申請辦理歐洲及美國博物館之樣本定序事宜。我們亦聯繫 Harvard University 比較動物學博物館的 Scott Edwards 教授及美國自然歷史博物館 (American Museum of Natural History) 的標本經理 Paul Sweet，申請相關標本，希望能盡可能蒐集來自國外的熊鷹或林鵠組織，然結案為止並未能沒有得到國外的組織

樣本。

3. 核基因組遺傳多樣性計算

我們利用 5,361,918 個 SNP 位點評估熊鷹族群的核基因組遺傳多樣性，包括每隻個體的 SNP 數量、雜合 SNP 位點數、個體雜合度及族群的核苷酸多樣性 (π)。我們雖有 2 隻大陸熊鷹的基因組序列，但其中來自福建的樣本，DNA 品質不佳，基因覆蓋度僅 5 倍，易產生估算誤差，因此，後續我們大部分採用來自大陸的雲南個體進行遺傳差異分析。

在臺灣地區的熊鷹個體中，SNP 數量介於 146.17 萬~250.21 萬之間，平均約為 232.999 萬；雜合 SNP 位點數在 104.56 萬~172.04 萬之間，平均約為 160.53 萬；個體雜合度介於 0.0009~0.0016 之間，平均為 0.0015。整體而言，臺灣族群的核苷酸多樣性 (π) 為 0.0013。大陸地區的 2 隻個體，因福建個體的 SNP 缺失量過大 (> 96%)，僅顯示雲南個體的 SNP 數量為 231.86 萬，雜合 SNP 位點數為 147.71 萬，個體雜合度為 0.0013 (表 7)，日本的族群個體的 SNP 數量分別為 151.37 萬及 235.98 萬，平均約為 193.67 萬；雜合 SNP 位點數分別是 54.32 萬及 54.99 萬，平均約為 54.66 萬；個體雜合度平均為 0.0005。

台灣地區林鶲族群共有 1,734,721 個 SNP 位點，雜合 SNP 位點數在 28.28 萬~48.64 萬之間，平均約為 42.50 萬；個體雜合度介於 0.00023 ~ 0.00042 之間，平均為 0.00036 (表 8)。

4. 主成份分析

我們在熊鷹的主成份分析中，我們選取了 420,246 個非連鎖獨立的 SNP 位點進行組成成分分析。結果顯示，臺灣地區的熊鷹主要可根據第一主成分 (解釋基因組 3.09% 的變異) 與大陸及日本個體明顯區分開來。(圖 3)。

5. 親緣關係

我們集合台灣、大陸及日本地區熊鷹族群的 2,992,453 個 SNP 位點，並隨機選取 10 萬個 SNP 位點組成的 SNP fasta 檔案，進行 IQ-TREE 2 的最大似然法親緣樹建構，結果顯示臺灣地區個體形成一個支系，與大陸及日本個體不形成併系群，顯示出一定程度的遺傳分化（圖 4）。

我們分析台灣地區林鵠之三個粒線體基因部份片段，包括 CYTB (257 bp)、Control region (240 bp) 及 ND2 (1030 bp)，並將其與不同地區的林鵠序列，使用 MEGA X，依 Tamura-Nei 模型進行 Maximum Likelihood 推定，並以 500 次 bootstrap 進行結果重複驗證 (Kumar et al., 2018)。

在 CYTB 片段部分，台灣地區林鵠之序列與來自東南亞 (AY754056)、蘇門答臘 (EF459612) 及爪哇 (EF459611) 地區的序列相比，未發現任何鹼基變異。

於 Control region 片段中，台灣地區林鵠序列與蘇門答臘 (EF459572) 及爪哇 (EF459571) 地區個體進行比較後，檢出三個鹼基差異，其中兩個變異位點來自蘇門答臘地區，另一個則來自爪哇個體，而台灣地區林鵠個體在該片段中未檢出任何核苷酸變異。依據單倍型 (Haplotype) 序列分型結果，可區分為三型：台灣地區個體為無變異之一型，蘇門答臘與爪哇地區的林鵠則各自形成一型（圖 5）。

至於 ND2 片段，台灣地區林鵠之序列與來自東南亞 (AY987109) 地區的林鵠相比，共有四個鹼基差異主要來自東南亞個體，而台灣地區林鵠個體在此片段中同樣未檢出任何核苷酸變異。綜合 ND2 與 Control region 片段的分析結果顯示，台灣地區林鵠的核苷酸變異量低，與其他地區林鵠相較下呈現單倍型。雖然親緣關係樹的支持度不高，但台灣地區林鵠與其他地區的林鵠都自成一群，此也提高台灣地區林鵠形成一單系群的可能性（圖 6）。

6. 歷史族群數量變動

我們挑選基因組覆蓋度大於 20 倍個體為主，以 PSMC 推估臺灣地區熊鷹的歷史有效族群動態，結果這 15 隻個體 PSMC 大致呈現相同的趨勢，顯示熊鷹約在 100 萬年至近 10 萬年前， N_e 自 1.5 萬~2.5 萬左右，在近 10 萬年前至近萬前年， N_e 自約 1.5 萬~1.8 萬左右，往上到約 2 萬~3.5 萬，再近萬年前， N_e 又回到 0.4 萬~0.7 萬區間 (圖 6、圖 7)。台灣熊鷹的 SMC++ 分析 (設定年代下限為 300 個世代，即距今約 2,400 年前) 呈現明顯的「兩階段斷崖式」衰退歷史。在距今超過 35.8 萬年前，該物種有效族群大小高達約 23,100。在距今約 3-6 萬年，隨著冰河期的氣候波動，族群經歷了第一次顯著縮減， N_e 在 37,520 年前穩定在約 15,500 的水平。然後 N_e 經歷了另一次劇烈縮減，規模幾乎減半並穩定在約 8,500 直到 2400 年前 (圖 8)。而 Stairway Plot 2 分析 (設定年代下限為 100 個世代，即距今約 800 年前) 則顯示在晚更新世時期 (距今約 2.8 萬至 10 萬年前)，有效族群大小維持在約 5,800 的高峰。然而，隨著進入全新世，族群規模開始逐漸縮減。至距今 1,285 年前，族群已降至約 1,419，並在 800 年前 進一步降至 729。此趨勢顯示熊鷹在進入近代前已呈現緩慢的族群侵蝕。(圖 9)。針對台灣熊鷹族群進行的 GONE2 分析圖則描繪了一段最近 1200 年來的詳細族群波動軌跡，結果顯示，該族群在距今 1200 年前處於相對高點 (N_e 約 1,312)，隨後在距今 800 至 900 年前經歷波動 (N_e 約 867 左右)。然而，族群展現了韌性，在 距今 200 至 300 年前 成功回升並穩定在 1,140 的高峰。最關鍵的轉折發生在 最近 100 年內，曲線呈現斷崖式崩跌， N_e 從約 1100 急遽縮減至目前約 554。由於最近 40 年間熊鷹的 N_e 停滯於的歷史低點，這種平原化的低谷強烈暗示了近代人為活動或環境壓力造成了嚴重的瓶頸效應，且目前族群並未出現恢復的跡象 (圖 10)。

我們同樣挑選基因組覆蓋度大於 20 倍個體，以 PSMC 推估臺灣地區林鵠的歷史有效族群動態，結果這 8 隻個體 PSMC 大致呈現相同的趨勢，顯示熊鷹約在 50 萬年至近萬年前， N_e 約 0.5 ~ 0.75 萬左右上下之間（圖 15、16）。SMC++ 的結果（圖 17），在排除最近 300 代（2400 年）後，顯示在距今約 7.6 萬年前的晚更新世時期，林鵠擁有 N_e 約 10,800 高達的歷史高峰有效族群量，。這顯示該物種在冰河時期的古環境中曾相當興盛。在距今約 6.7 萬年前之後，族群經歷了第一次顯著縮減， N_e 急遽縮減了近 60%，降至約 4,500。在此之後，進入了一段極為漫長的穩定期。從晚更新世末期（4,100 年前左右）一直到距今 4,762 年前， N_e 長期維持在約 4,500，而在 4162 年前之後， N_e 經歷斷崖式崩跌至 224，直至 2400 年前。而 Stairway Plot 2 也 顯示林鵠的 N_e 在 距今 0.6 至 3.6 萬維持在 1,600 左右，隨後逐漸上升至 964 年前的 2,157，再下降到距今 800 年前的 549（圖 18）。而台灣林鵠的 GONE2 分析則提供了最近 150 代（1200 年）內的高解析度歷史族群動態：儘管長期處於低點，GONE2 偵測到在距今 1200 年前 族群曾有顯著波動，最高達 1,800。族群逐漸衰退，族群規模暴跌至 600 年前約 80。隨後在距今 72 至 250 年前，族群曾展現恢復跡象，回升並維持在 N_e 約 180 - 200 的水平。而在 最近 40 年內又再次遭遇重創，曲線呈現斷崖式下探，目前（距今 8 年） N_e 僅剩約 18，這顯示林鵠不僅歷史上曾受重創，近代更面臨極嚴峻的遺傳瓶頸，保育形勢遠比熊鷹更為緊迫（圖 19）。

結合以上的分析，台灣熊鷹與林鵠的族群歷史呈現了下降中的龐大有效族群與較低且近期極度萎縮的有效族群的強烈對比：熊鷹在冰河時期曾擁有極為龐大的有效族群基數（ N_e 約 5,800 - 23,000），隨後在全新世經歷了漫長而緩慢的族群侵蝕，但至今仍有 554，仍保有相當的有效族群；反觀林鵠，其歷史族群規模本就較小（ N_e 約 10,800），且在演化過程中經歷了

數次災難性的階梯式崩跌，從中全新世的重創到中世紀的瓶頸，最終在現代滑落至 N_e 僅 18 的瀕危邊緣，顯示其面臨的遺傳多樣性流失危機遠比熊鷹更為嚴峻且急迫。

7. 個體的近親繁殖係數

在進行分析前，我們移除了作為參考基因組的個體。即便排除超過 80% 缺失數據的位點，並僅保留次要等位基因頻率 (maf) 大於 0.05 的 SNP 位點後，仍有 9 隻個體（台灣地區 6 隻、大陸地區 2 隻、日本地區 1 隻）之 SNP 缺失率超過 5%。由於此情形可能影響 ROH 片段的判讀，因此這些個體在後續 ROH 分析中暫予移除。

在台灣地區的 14 隻熊鷹個體中，在台灣地區的 14 隻熊鷹個體中，ROH ($>1\text{Mb}$) 總長度介於 6.661 Mb (T7515) 至 70.317 Mb (T7516) 之間 (表 9, 10)，這顯示族群內部的近親程度存在一定差異，但整體並未如日本個體 (DRR190839, 160.344 Mb) 般極端。值得注意的是，在 ROH 長度類別的分佈上，所有個體皆以 1-2 Mb 的短片段佔據絕對主導地位。以數值最高的 T7516 為例，其 70.3 Mb 的 ROH 總長度中，有 45 Mb 來自 1-2 Mb 的短片段。經猛禽參數校正後，此長度區間對應約 14 至 29 個世代（約 110 至 230 年前），反映的是清領時期至日治初期的族群歷史背景，佔比超過 60%。而象徵極近期（小於 6 個世代或 50 年內）近親交配的 $>5\text{ Mb}$ 長片段，在絕大多數台灣樣本中為 0，僅有 T7516 一隻個體檢出約 5.3 Mb 的長片段。這顯示台灣熊鷹目前的遺傳構成，主要受控於百年前的歷史族群事件，尚未在基因組中普遍累積大量的當代（近 50 年）近親交配痕跡。由個體總 ROH 長度換算的近交係數 F_{ROH} 則不高，居於 0.0065 至 0.0639 之間。

依相同方式分析台灣地區 7 隻林鵠個體，其 $\text{ROH} > 1\text{ Mb}$ 數量介於 14 至

205 個，ROH 總長度介於 16.993 至 386.139 Mb (表 11)， F_{ROH} 數值則介於 0.015 至 0.331，最大值則為個體 D584 的 0.331 (表 12)，遠比熊鷹的近交係數為高。數據顯示，部分個體 (如 D584, T7510) 的 ROH 總長度高達 386.1 及 378.1 Mb (F_{ROH} 分別為 0.331 和 0.323)，遠高於熊鷹的平均水平；更關鍵的是，這些純合子片段集中在短片段 (1-2 Mb) 類別，單一類別的累積量即可達 201.184 Mb (53%)。這意味著其近親繁殖是早在約 14 至 29 個世代前 (約 110 至 230 年前) 的族群瓶頸時期的痕跡。總結來說，林鵠不僅背負著過去百年前族群崩潰留下的深刻「歷史傷痕」，部分個體在近代還需面對最近 6 個世代 (約 50 年) 內的近親交配壓力 (存在 >5 Mb 片段)，這種新舊交疊的雙重遺傳打擊，使其缺乏足夠的能力應對未來環境變遷，因此保育形勢比熊鷹更為嚴峻且缺乏適應彈性。

七、討論

1. 遺傳多樣性與適應潛力：軟掃蕩與演化救援的重要性

本研究比較了台灣同域分布的兩種猛禽-熊鷹與林鵠的基因組雜合度，結果顯示林鵠的雜合度及核酸多樣性顯著低於熊鷹。個體雜合度及核酸多樣性不僅反映了當前的遺傳多樣性，更是族群「既有遺傳變異 (Standing Genetic Variation, SGV)」的重要指標，既有遺傳是族群中存在的古老遺傳變異，是演化適應的主要遺傳原料庫。SGV 對物种存續至關重要。當環境壓力 (如氣候變遷或疾病) 改變時，族群若能直接從現有的 SGV 中篩選出有利基因，便能立即啟動微演化的正向選擇過程，此機制被稱為「軟掃蕩 (Soft Sweep)」。相較於依賴緩慢且隨機的「新興突變 (De novo mutation)」，軟掃蕩能大幅縮短適應所需的時間滯後 (Time Lag)，可以即時對應環境的選擇壓力變化，從而提高「演化救援 (Evolutionary Rescue)」即透過快速演化來避免族群滅絕的成功機率 (Barrett &

Schluter, 2008)。

因此，林鵠極低的雜合度指出了一項嚴峻隱憂：其 SGV 庫可能已趨於枯竭，恐難以在環境變化時，啟動軟掃蕩來進行演化救援。這意味著當面對未來環境挑戰時，林鵠將缺乏足夠的遺傳工具箱，以應付環境的變化。類似的現象也發生在白尾海鵠 (*Haliaeetus albicilla*) 身上，雖然廣泛分佈的白尾海鵠被視為環境健康指標且生態復原力強 (Hailer et al., 2007; Badry et al., 2022)，但基因組研究顯示其遺傳變異極低，形成了「隱蔽性遺傳侵蝕 (cryptic genetic erosion)」 (Hansen et al., 2023)。這種族群數量尚稱普遍但遺傳多樣性極低的現象，暗示著我們物種的生態復原力與遺傳健康度可能發生脫鉤而不一致的現象。

2. 遺傳滅絕債務與滅絕渦旋：林鵠 N_e 約 18 的生存危機

雖然野外普查估計林鵠族群約有 1,000 隻 (N_c)，顯示生態數量有所恢復，但 GONE2 分析顯示其有效族群大小 (N_e) 僅約 18，導致 N_e/N_c 比值僅為 0.017，遠低於保育生物學中廣泛接受的 0.1 基準線 (Frankham, 1995)。保育生物學中有個著名的「50/500 準則」(Frankham et al., 2014)，是用於評估物種遺傳存續風險的經驗法則，其中「50」代表短期生存的臨界門檻，意指若有效族群大小 (N_e) 低於 50，族群將難以避免近交衰退 (Inbreeding Depression) 的負面衝擊，導致個體適存度下降；而「500」通常指為了維持長期演化潛力、抵銷遺傳漂變影響所需的最小族群規模。本研究顯示台灣林鵠目前的 N_e 僅約 18，遠低於 50 的短期基準線，由於 N_e 過小，族群將難以避免近交衰退 (Inbreeding Depression) 的負面影響，而隨機的遺傳漂變效應將凌駕於天擇之上，導致有害突變容易在族群中隨機固定 (Fixation) 而難以被清除，從而增加族群的攜帶有害突變的數量 (突變負荷，Mutation Load；Muller 1950) 增加。當負荷過高導致族群整體的適存度 (Fitness) 下降，進而會使族群規

模進一步縮減，加劇遺傳漂變效應，進一步加速有害突變的累積及族群整體的適存度的進一步下降，這種族群是存度不斷下降的渦旋，最這將引發被稱為「突變崩潰 (Mutational Meltdown)」也就是族群因積累過多有害突變而滅絕的事件 (Lynch 1990; Lynch et al. 1995)。

所以，林鵠雖然在野外普查數量 (N_c) 上看似安全，但因歷史瓶頸導致有效族群大小仍停滯於極低點，這造成「生態數量與遺傳健康脫鉤」的現象，也就是所謂的「遺傳滅絕債務 (Genetic Extinction Debt)」 (Kuussaari et al., 2009)。遺傳滅絕債務意味著物種雖未有立即滅絕的風險，但因遺傳多樣性匱乏與有害突變累積，仍背負著未來極易因環境變遷或近親衰退而滅絕的隱形風險。台灣林鵠這種「數量已恢復，但遺傳多樣性仍停滯低谷」的現象，符合遺傳滅絕債務的典型特徵。因為 N_e 反映的是跨世代有效族群數量的調和平均數 (Harmonic Mean; Crow and Kimura 1970)，雖然族群數量回升，但現存個體多為過去族群崩跌後倖存的極少數個體之後代，尚未累積足夠的新變異 (Waples, 2005)，所以林鵠的有效族群並無法隨著 N_c 的近期增長而回升。此結果強烈支持以下觀點：對瀕危物種的評估不應僅依賴普查數字，否則極易因「數量假象」而掩蓋了其瀕臨突變崩潰的風險 (Hoban et al., 2021)。

3. 兩種猛禽高度差異的歷史族群動態與最近 1,200 年近交狀況

本研究針對台灣熊鷹與林鵠族群的歷史族群動態分析顯示，其族群規模受地質事件與人類活動共同所形塑。大多數鳥類族群在末次冰期時因避難所效應而下降 (Nadachowska-Brzyska et al., 2015)。而作為大陸性島嶼物种，當末次冰期結束、海平面上升導致台灣海峽於 12,000 至 10,000 年前形成而使台灣與大陸分離後 (Ota, 1998)，地理隔離切斷了大陸與島嶼間的族群個體交換與基因流，這使得台灣島上熊鷹與林鵠的遺傳有效族群逐漸下降，而島嶼有限的環境承載量 (Carrying Capacity) 便設定了其族群

或有效族群的上限。

綜合 GONE2、Stairway Plot 2 與 ROH 分析，我們重建了台灣熊鷹與林鵠的演化軌跡。ROH 數據揭示了一個重要發現：這兩種猛禽的基因組中，皆保留保留 1-2 Mb 短片段主導的 200 至 400 年前的近親交配遺傳印記，這與 GONE2 及 Stairway Plot 2 顯示的長期歷史動態相吻合。與林鵠相比，台灣熊鷹的歷史族群規模 (N_e) 較大，足以維持較高的遺傳多樣性，而 ROH 總量所反映的近親繁殖程度也相對較低（多數個體 < 50 Mb，僅 T7516 達 70.3 Mb）。儘管 GONE2 指出熊鷹 N_e 在近百年內由 1312 驟降至 554，但 ROH 數據顯示這波近代的族群崩跌尚未轉化為基因組上普遍的長片段純合子，然而個體 T7516 有少量大於 5Mb 的長 ROH 片段，顯示出輕微的近期近交訊號，這顯示熊鷹的近期近交程度將有可能加劇。

相對而言，台灣林鵠基因組中堆積了驚人數量的 1-2 Mb 片段，總長度約為熊鷹的 6.2 倍。這支持了族群歷史族群動態分析所顯示的 約 450 年前的族群瓶頸，對其 ROH 的長度造成了深遠的影響，這應該也導致目前台灣林鵠遺傳多樣性（異型合子雜合度）幾乎枯竭的現象。整體而言台灣林鵠不僅背負著沈重的歷史遺傳債務，且因 近期 N_e 極低（約 18），其遺傳漂變的力量應該遠遠大於自然選擇的效力 (Lynch et al. 1995)，所以目前林鵠清除有害突變的能力應該極弱，這將進一步加速突變負荷的增加，更容易陷入突變崩潰的困境。

總結來說，兩物種皆受歷史因素影響，但林鵠的低遺傳多樣性、低 N_e 及高度近交的情形，更像是在遺傳上的「重症患者」，而熊鷹則是較高的遺傳多樣性與 N_e 以及低度近交的情形顯示台灣熊鷹的「遺傳體質尚可」但正面臨近代族群近交加劇的風險，其遺傳體質可能將處於轉趨衰弱的風險中。

4. 林鵠食性特化對其有效族群大小的影響

除了上述的人為干擾與地理隔離，食性特化程度（Dietary Specialization）及獵物選擇的差異，亦可能是導致熊鷹與林鵠在近代 N_e 表現上出現巨大分歧的關鍵生態因子。

熊鷹屬於典型的廣食性機會主義掠食者（Generalist）。根據孫元勳等（2007）的研究，其獵物頻譜極廣，以大赤鼯鼠、白面鼯鼠、赤腹松鼠等中小型哺乳類為主要食物來源，同時亦具備獵捕台灣獼猴（多為幼猴）、藍腹鵠等大型雉科鳥類及各類爬蟲類的能力。這種彈性的覓食策略使其在面對環境變動或特定獵物資源（如飛鼠）波動時，能迅速轉換利用替代獵物，有效緩衝了環境隨機性帶來的衝擊。這種生態上的適應韌性，有助於維持較穩定的族群承載量，這解釋了為何熊鷹雖然同樣面臨棲地壓力，其 N_e/N_c 比值仍能維持在接近 0.5-1.0 的較高水平，且遺傳特徵仍呈現健康的隨機交配狀態（Niskanen et al., 2020）。

反之，林鵠展現了高度的食性特化（Specialization）。依據 Clark et al. (2020) 等學者的描述，林鵠演化出獨特的慢速巡航飛行模式，主要鎖定搜尋森林樹冠層中的鳥巢內容物（如鳥蛋、雛鳥），以及松鼠或蜥蜴等樹棲小型動物。這種特化的覓食策略使其對森林環境，尤其是樹冠層的完整性具有極高的依賴性。一旦人為開發導致棲地破碎化，造成鳥類築巢密度下降或樹冠層分布斑塊化，林鵠將面臨比廣食性物種更嚴峻的搜尋成本與生存壓力。資源獲取的限制長期壓低了其有效族群上限，導致族群在遭遇瓶頸後較難以恢復，最終呈現出 N_e 崩跌至僅剩約 18 的極端遺傳特徵。

5. 演化獨特性與隱藏種認定

本研究的系統發育分析顯示，台灣的熊鷹與林鵠在演化地位上皆展現了獨特性，但支撐其成為獨立演化支系的證據強度存在差異。

針對熊鷹，我們提供了強而有力的遺傳證據。基於全基因組 SNPs 的分析

結果顯示，台灣族群已與大陸雲南及日本亞種發生了明確且顯著的遺傳分化，在親緣關係樹上形成高支持度的獨立演化支系。結合其不具跨海遷徙性的留鳥生態特徵，本研究結果支持台灣熊鷹已符合「隱藏種（Cryptic Species）」的定義，或至少是一個證據確鑿的獨立演化顯著單元（ESU）。相較於熊鷹，台灣林鵠形成獨立演化支系的證據力相對較弱，且主要來自粒線體 DNA 序列的分析。雖然在保守的 CYTB 片段上未檢出變異，但在演化速率較快的 Control region 與 ND2 片段中，台灣個體已演化出與東南亞族群不同的特有單倍型（Unique Haplotype）。然而，目前的親緣關係樹在將台灣族群區分為單系群（Monophyletic group）時，其統計支持度（Bootstrap support）尚待加強。這暗示台灣林鵠可能處於分化過程的早期階段，或者是近期瓶頸效應導致了特定單倍型的固定。因此，雖然我們觀察到了隔離演化的訊號，但要如同熊鷹般斷言其為隱藏種，目前尚缺乏核基因組層級的堅實證據佐證。

八、檢討與建議

本研究綜合比較了台灣兩種大型猛禽的族群基因組特徵，揭示了熊鷹與林鵠截然不同的演化命運與遺傳健康現況。雖然兩者皆為島嶼環境中，原始森林的頂級掠食者，但其遺傳韌性大相徑庭。熊鷹受益於廣食性的生態緩衝，遺傳結構相對穩定；相反地，林鵠的狀況顯示了嚴峻的「遺傳滅絕債務」，其清除有害突變與適應未來環境變遷的演化潛力恐已大幅受損。

基於上述結果，我們對農業部林業及自然保育署提出以下具體建議：

1. 重新審視林鵠的保育評級，並納入遺傳指標

儘管林鵠在 2019 年被主管單位調降為「珍貴稀有」，且在 2024 年台灣鳥類紅皮書中列為「接近受脅」，但這些評估主要基於野外普查數量（Demographic Census）的估算。本研究結果指出林鵠存在嚴重的「歷史近交」與極低的遺傳多樣性與有效族群大小，使得其遺傳健康不佳、面對

未來的演化韌性極為脆弱。建議未來的保育評估應參照 Hoban et al. (2021) 的建議，將「遺傳多樣性指標（如 N_e 與 F_{ROH} ）」正式納入 IUCN 紅皮書及國內保育名錄的評估標準中。鑑於其遺傳體質的脆弱性，應考慮將林鵠視為遺傳上的極度瀕危物種進行管理。

2. 將「遺傳監測」納入常規管理

對於長壽命的猛禽，族群數量的下降往往滯後於遺傳健康的惡化。我們建議建立長期的非侵入式遺傳監測計畫（如利用蒐集換羽羽毛提取 DNA），定期追蹤熊鷹與林鵠的雜合度與近交係數變化。這將能作為環境健康與族群適存度的「早期預警指標」，在族群數量尚未明顯下降前，即時偵測到遺傳警訊並啟動因應措施。

3. 肯認台灣族群的演化獨特性：採行預防性保育原則

本研究支持台灣的兩種大型猛禽皆具備不可替代的遺傳特徵，但建議在認定其演化地位時採取不同的策略：鑑於全基因組證據顯示其分化程度極高，建議在法規與保育名錄上，明確將台灣熊鷹視為獨立的演化顯著單元 (ESU) 甚至隱藏種。其保育地位應從「廣布種的邊緣族群」提升為「台灣特有演化支系」。雖然支持台灣林鵠獨立演化地位的證據主要是基於粒線體單倍型差異，支持強度較熊鷹弱，但這不應成為忽視其保育需求的理由。考量到其極低的遺傳多樣性與嚴重的遺傳債務，我們建議採行「預防性保育原則 (Precautionary Principle)」。即在更多核基因組證據出現之前，先將其視為具備「潛在獨特演化地位」的管理單元 (Management Unit)，嚴格禁止引入外來個體進行混種，以保護這個可能正在形成中的獨特基因庫。

4. 擴大基因組健檢至「表象無危」的物種：建立早期預警機制

林鵠的案例為台灣的生物多樣性保育提供了重要啟示：「數量豐度 (Abundance)」並不等於「演化韌性 (Resilience)」。本研究顯示，即使

是有穩定普查數量（約 1,000 隻）的物種，仍可能身負沈重的「遺傳滅絕債務」。

過去資源多集中於搶救數量稀少的瀕危物種，但這可能導致我們忽視了那些正在經歷「隱蔽性遺傳侵蝕（Cryptic Genetic Erosion）」的普遍物種。因此，我們建議主管機關應支持將類似的全基因組族群歷史分析（Demographic History Inference），擴展至台灣其他目前被認為數量普遍、但棲地破碎或生態習性特化的物種。透過檢測這些物種是否也存在 N_e 與 N_c 嚴重脫鉤的現象，我們可以建立一套「遺傳保育預警系統」，在物種數量尚未崩跌前，提前介入並進行棲地改善或遺傳管理，這將比瀕臨滅絕後的搶救更具成本效益與成功率。

圖表

表 1. 熊鷹樣本

表 2. 林鵠樣本

表 3. 熊鷹基因組 BUSCO 比對結果

表 4. 林鵠基因組 BUSCO 比對結果

表 5. 臺灣地區與大陸地區熊鷹每個樣品定序總量 (G)、序列經質控後序列量

(G)，及使用最終清理後序列的基因組定序覆蓋深度 (倍)。J18、J19 來自於 NCBI

表 6. 林鵠樣品定序總量 (G)、序列經質控後序列量 (G)，及使用最終清理後序列的基因組定序覆蓋深度 (倍)。

表 7. 熊鷹核基因組多樣性：每隻個體基因組的 SNP 位點數、雜合 SNP 位點數，雜合度 (雜合 SNP 位點數/基因組長度， θ)，及臺灣、大陸及日本族群的核酸多樣性 (π)。

表 8. 林鵠核基因組多樣性：每隻個體基因組的 SNP 位點數、雜合 SNP 位點數，雜合度 (雜合 SNP 位點數/基因組長度， θ)，及核酸多樣性 (π)。

表 9. 熊鷹個體基因組 $F_{ROH} > 1 \text{ Mb}$ 的近交係數

表 10. 熊鷹個體基因組 $ROH > 1 \text{ Mb}$ 總長度

表 11. 林鵠個體基因組 $ROH > 1 \text{ Mb}$ 總長度。

表 12. 林鵠個體基因組 $F_{ROH} > 1 \text{ Mb}$ 的近交係數。

圖 1. 熊鷹基因組草圖與金雕染色體對齊。

圖 2. 林鵠基因組草圖與金雕染色體對齊

圖 3. 420,246 個非連鎖獨立的 SNP ($r^2 < 0.2$) 的主成份分析結果。圖中顯示每隻個體第一及第二主成份的分數。來自臺灣地區個體 (藍色)、來自大陸雲南 (紅色) 及日本 (黃色)。

圖 4. 臺灣、大陸及日本地區熊鷹的親緣關係樹。

圖 5. 林鵠 Control region 片段親緣關係樹，EF459572 (蘇門答臘)、

EF459571(爪哇)，及外群 *Clanga hastate* (GCA 034782435.1)。

圖 6. 林鵠 ND₂ 片段親緣關係樹，AY987109 (東南亞)，及外群 *Clanga hastate* (GCA 034782435.1)。

圖 7. PSMC 推估熊鷹的歷史有效族群數量，V350256575 (大陸) ，
DRR190839 (日本) ，其餘為台灣地區熊鷹個體。

圖 8. 以 PSMC 法對台灣地區熊鷹 (藍)、大陸雲南 (紅)及 日本 (黃)個體進行
100 次 bootstrap 分析所得歷史有效族群動態範圍(灰線)。

圖 9. PSMC 推估台灣地區林鵠的歷史有效族群數量。

圖 10. 以 PSMC 法對台灣地區林鵠個體進行 100 次 bootstrap 分析所得歷史有
效族群動態範圍(灰線)。

圖 11. 以 SMC++法推估臺灣地區熊鷹族群的歷史遺傳有效族群動態。

圖 12. 以 Stairway Plot2 推估臺灣地區熊鷹族群的歷史遺傳有效族群動態。

圖 13. 以 GONE 推估臺灣地區熊鷹族群近 150 代的遺傳有效族群動態。

圖 14. 以 SMC++法推估臺灣地區林鵠族群的歷史遺傳有效族群動態。

圖 15. 以 Stairway Plot2 推估臺灣地區林鵠族群的歷史遺傳有效族群動態。

圖 16. 以 GONE 推估臺灣地區林鵠族群近 150 代的遺傳有效族群動態。

表 1 熊鷹樣本

	日期	地點	來源	備註
D533			臺北市立動物園	20140071D10 D1610 1030311 基隆 農授林務字第1031700533 號
T7462	20080501	台中和平	農業部生物多樣性研究所	標本;腳皮
T7463	20120825	台東	農業部生物多樣性研究所	標本;腳皮
T7465	20000709	霧社	農業部生物多樣性研究所	標本;腳皮
T7467	2020		農業部生物多樣性研究所	
T7503	20240618	鳳凰谷鳥園	國立自然科學博物館鳳凰谷鳥園生態園區	
T7504			臺北市立動物園	20170265M30 ATZ171 左阿前 農授林務字第 1061700466 號
T7505			臺北市立動物園	20090400M20 C1083 農授林務字第 0980108575 號
T7506			臺北市立動物園	20210298B20 B TZ024 農授林務字第 1090223756 號
T7507			臺北市立動物園	20080520B20 烏來 農授林務字第 0970110626 號
T7513	20220207	南澳	台灣猛禽研究會	
T7514	20231012	宜蘭	屏科大野生動物保育研究所	
T7515	20240214	宜蘭	屏科大野生動物保育研究所	
T7516	20231226	南橫	屏科大野生動物保育研究所	
T7517	20240213	宜蘭	屏科大野生動物保育研究所	
T7518	20240310	宜蘭	屏科大野生動物保育研究所	

T7519	20240402	宜蘭	屏科大野生動物保育研究所	
T7520	20240528	宜蘭	屏科大野生動物保育研究所	
T7521	20240520	南橫	屏科大野生動物保育研究所	
T7464		屏東	農業部生物多樣性研究所	
T7466			農業部生物多樣性研究所	
T7468	2008		農業部生物多樣性研究所	
T7502		六龜	國立自然科學博物館	標本;腳皮
T7523	20241021	壽豐文蘭村		林保字第 1132231062 號
T7524	20241103	富里學田村		林保字第 1132231062 號
V350256575		中國	雲南迪慶州維西線	標本;腳皮
V350263631		中國	福建	標本;腳皮
J18	J18	日本	SAMN22348903 (SRR18733107)	LACM : birds-114857
J19	J19	日本	SAMD00156789 (DRR190839)	A3A2:E30D29A9A1:E30

表 2. 林鵠樣本

個體編號	日期	地點	來源	備註
D584			20150382D10 D1681 農授林務字第 1041700584 號	DNA
T0948	2002.11.12		臺北市立動物園	
T7469	2018		農業部生物多樣性研究所	11545; 10697
T7470	2000		農業部生物多樣性研究所	1641;1440
T7501		苗栗火炎山	臺中市野生動物保育學會	
T7508			20100523M20 穩穩 A001 農授林務字第 0991603072 號	
T7509			20100430M20 胖胖 C1082 農授林務字第 0991603072 號	
T7510			20060070M10 高雄藤枝 農授林務字第 0961701136 號	
T7511	20240516	尖石 馬美道 路	台灣猛禽研究會	7A-00004
T7512	20220517	梅山 32 彎	台灣猛禽研究會	7B-00007
T7522	20210706	恆春	屏科大野生動物保育研究所	L00750

表 3. 熊鷹基因組 BUSCO 比對結果

	ave odb10
Complete BUSCOs (C)	8103 (97.2%)
Complete and single-copy BUSCOs (S)	8054 (96.6%)
Complete and duplicated BUSCOs (D)	49 (0.6%)
Fragmented BUSCOs (F)	74 (0.9%)
Missing BUSCOs (M)	161 (1.9%)
Total BUSCO groups searched	8338

表 4 林鶲基因組 BUSCO 比對結果

	ave odb10
Complete BUSCOs (C)	8114 (97.3%)
Complete and single-copy BUSCOs (S)	8082 (96.9%)
Complete and duplicated BUSCOs (D)	32 (0.4%)
Fragmented BUSCOs (F)	78 (0.9%)
Missing BUSCOs (M)	146 (1.8%)
Total BUSCO groups searched	8338

表 5. 臺灣地區與大陸雲南地區(V350256575 及 V350263631)熊鷹每個樣品定序總量 (G)、序列經質控後序列量 (G)，及使用最終清理後序列的基因組定序覆蓋深度 (倍)。J18、J19 (日本樣品) 來自於 NCBI

個體	定序總量 (G)	序列質量 > 30 (G)	序列質量 > 30 (%)	覆蓋深度 (倍)
D533	35.44	33.24	0.94	27.73
T7462	23.00	19.44	0.85	16.06
T7463	16.66	14.07	0.84	11.63
T7465	40.25	37.66	0.94	30.70
T7467	36.21	34.04	0.94	27.91
T7503	134.45	125.76	0.94	102.93
T7504	37.31	34.57	0.93	27.60
T7505	20.32	18.44	0.91	15.04
T7506	42.35	38.88	0.92	23.83
T7507	30.07	27.65	0.92	16.76
T7513	28.02	25.54	0.91	19.32
T7514	28.59	26.72	0.93	21.76
T7515	27.82	25.99	0.93	21.23
T7516	35.81	33.54	0.94	27.46
T7517	32.10	29.34	0.91	21.76
T7518	32.31	30.17	0.93	24.46
T7519	31.54	29.45	0.93	23.80
T7520	20.97	19.30	0.92	14.81
T7521	41.53	38.82	0.93	31.88
T7523	32.65	29.93	0.92	24.00
T7524	30.48	28.23	0.93	22.82
V350256575	38.80	31.71	0.82	23.44
V350263631	29.16	24.28	0.83	5.27
J18	27.36	27.36	pass	15.44
J19	64.98	64.98	pass	48.52

表 6 林鵬樣品定序總量 (G, Gb)、序列經質控後序列量 (G)，及使用最終清理後序列的基因組定序覆蓋深度 (倍)。

個體	定序總量 (G)	序列質量 > 30 (G)	序列質量 > 30 (%)	覆蓋深度 (倍)
D584	46.34	43.48	93.8%	34.33
T948	21.95	20.11	91.6%	12.96
T7469	44.68	41.91	93.8%	32.54
T7470	21.32	19.49	91.4%	12.65
T7501	23.01	21.04	91.4%	16.00
T7508	42.38	38.92	91.9%	27.57
T7509	44.11	41.15	93.3%	32.66
T7510	27.29	25.41	93.1%	19.61
T7511	32.02	29.56	92.3%	21.85
T7512	80.64	72.75	90.2%	42.32
T7522	34.73	32.07	92.3%	24.49

表 7. 熊鷹核基因組多樣性：每隻個體基因組的 SNP 位點數、雜合 SNP 位點數，雜合度（雜合 SNP 位點數/基因組長度， θ ），及臺灣、大陸及日本族群的核酸多樣性（ π ）。

個體	SNP 數	雜合位點數	雜合度, θ	核苷酸多樣性(π)
D533	2,484,252	1,659,039	0.0015	
T7462	2,131,383	1,358,234	0.0012	
T7463	1,974,570	1,431,119	0.0013	
T7465	2,484,137	1,667,408	0.0015	
T7467	2,487,689	1,669,138	0.0015	
T7503	1,646,493	1,646,337	0.0015	
T7504	2,446,246	1,675,539	0.0015	
T7505	1,461,744	1,042,784	0.0009	
T7506	2,479,622	1,689,752	0.0015	
T7507	2,165,124	1,411,980	0.0013	
T7513	2,496,954	1,708,954	0.0016	
T7514	2,486,530	1,683,268	0.0015	
T7515	2,483,304	1,665,615	0.0015	
T7516	2,498,940	1,688,771	0.0015	
T7517	2,476,286	1,668,246	0.0015	
T7518	2,397,143	1,631,141	0.0015	
T7519	2,476,659	1,671,269	0.0015	
T7520	2,368,150	1,651,368	0.0015	
T7521	2,502,093	1,718,198	0.0016	
T7523	2,485,439	1,651,492	0.0015	
T7524	2,496,211	1,720,889	0.0016	
平均	2,329,951	1,605,264	0.0015	0.0013
V350256575	2,318,553	1,477,057	0.0013	
V350263631	3,940	3,745	0.0000	
平均	1,161,247	740,401	0.0007	0.0014
J19	2,359,765	549,970	0.0005	
J18	1,513,667	543,237	0.0005	
平均	1,936,716	546,604	0.0005	0.0005

表 8 林鶲核基因組多樣性：每隻個體基因組的 SNP 位點數、雜合 SNP 位點數，雜合度（雜合 SNP 位點數/基因組長度， θ ），及核酸多樣性（ π ）。

個體	SNP 數	雜合位點數	雜合度, θ	核苷酸多樣性(π)
D584	438,208	329,393	0.00038	
T948	421,048	324,243	0.00036	
T7469	433,845	325,627	0.00037	
T7470	381,196	299,560	0.00033	
T7501	407,876	322,630	0.00035	
T7508	439,252	328,916	0.00038	
T7509	472,475	368,162	0.00041	
T7510	444,351	322,121	0.00038	
T7511	478,044	373,194	0.00041	
T7512	272,851	272,608	0.00023	
T7522	486,385	369,070	0.00042	
平均	425,048	330,502	0.00036	0.00026

表 9. 熊鷹個體基因組 F_{ROH} 的近交係數

Sample ID	F_{ROH} 1-2 Mb	F_{ROH} 2-3 Mb	F_{ROH} 3-4 Mb	F_{ROH} 4-5 Mb	F_{ROH} >5 Mb	Total F_{ROH}
D533	0.0361	0.0091	-	-	-	0.0452
T7465	0.0270	0.0068	0.0063	-	-	0.0401
T7467	0.0338	0.0129	0.0035	-	-	0.0502
T7504	0.0313	0.0041	0.0029	-	-	0.0383
T7506	0.0094	0.0043	-	-	-	0.0137
T7513	0.0065	-	-	-	-	0.0065
T7514	0.0107	-	-	-	-	0.0107
T7515	0.0061	-	-	-	-	0.0061
T7516	0.0410	0.0147	0.0034	-	0.0048	0.0639
T7517	0.0062	0.0024	-	-	-	0.0085
T7519	0.0098	-	-	-	-	0.0098
T7521	0.0305	-	-	-	-	0.0305
T7523	0.0262	0.0114	0.0063	0.0039	-	0.0478
T7524	0.0197	0.0038	-	-	-	0.0235
J19	0.0957	0.0287	0.0131	0.0082	-	0.1457

表 10. 熊鷹個體基因組 ROH > 1Mb 總長度(Kb) , J19 為日本個體

Sample ID	ROH 1~2 Mb	ROH 2-3 Mb	ROH 3~4 Mb	ROH 4~5 Mb	ROH >5 Mb	Total ROH
D533	39769.4	10007.6	-	-	-	49777
T7465	29763	7437.72	6980.8	-	-	44181.52
T7467	37151.4	14231.7	3876.61	-	-	55259.71
T7504	34459.1	4557.79	3147.92	-	-	42164.81
T7506	10358.2	4747.77	-	-	-	15105.97
T7513	7158.73	-	-	-	-	7158.73
T7514	11802.2	-	-	-	-	11802.2
T7515	6661.29	-	-	-	-	6661.29
T7516	45098.2	16138.1	3792.42	-	5288.38	70317.1
T7517	6806.81	2586.53	-	-	-	9393.34
T7519	10795.9	-	-	-	-	10795.9
T7521	33600.1	-	-	-	-	33600.1
T7523	28871.6	12539.7	6908.72	4262.56	-	52582.58
T7524	21707.5	4149.61	-	-	-	25857.11
J19	105262	31612.2	14408.5	9061.13	-	160343.8

表 11. 林鶲個體基因組 ROH > 1Mb 總長度(Kb)

Sample ID	ROH 1-2 Mb	ROH 2-3 Mb	ROH 3-4 Mb	ROH 4-5 Mb	ROH > 5 Mb	Total ROH
D584	192,660	83,865	68,308	12,826	28,479	386,139
T7469	176,936	101,663	58,131	18,656	22,370	377,756
T7508	16,993	-	-	-	-	16,993
T7509	157,098	19,678	6,702	-	-	183,478
T7510	201,184	90,966	62,329	12,906	10,739	378,125
T7511	121,205	21,320	-	-	-	142,525
T7522	136,553	7,131	6,957	-	-	150,641

表 12 林鶲個體基因組 F_{ROH} 的近交係數

Sample ID	F_{ROH} 1-2 Mb	F_{ROH} 2-3 Mb	F_{ROH} 3-4 Mb	F_{ROH} 4-5 Mb	F_{ROH} > 5 Mb	Total F_{ROH}
D584	0.165	0.072	0.059	0.011	0.024	0.331
T7469	0.152	0.087	0.05	0.016	0.019	0.324
T7508	0.015	-	-	-	-	0.015
T7509	0.135	0.017	0.006	-	-	0.158
T7510	0.172	0.078	0.053	0.011	0.009	0.323
T7511	0.104	0.018	0	-	-	0.122
T7522	0.117	0.006	0.006	-	-	0.129

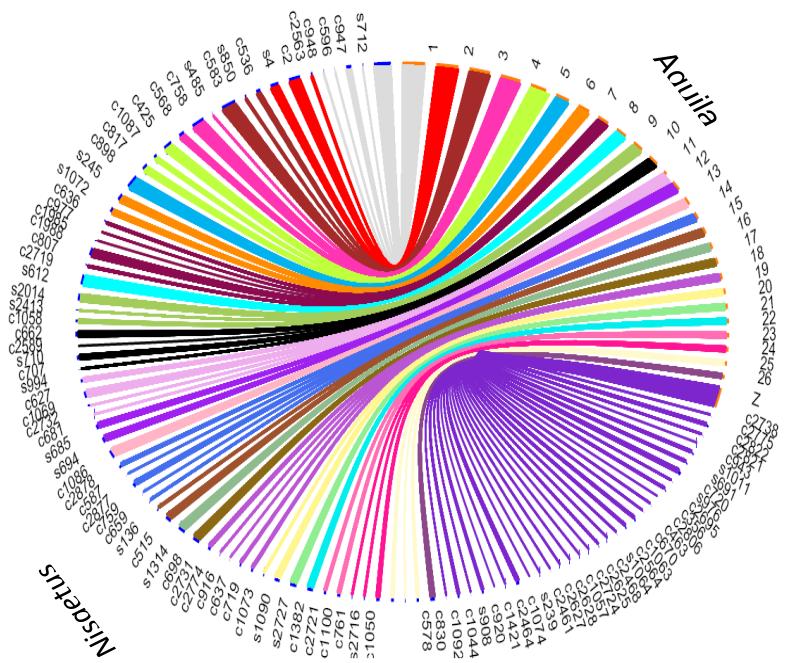


圖 1 熊鷹基因組草圖與金雕染色體對齊

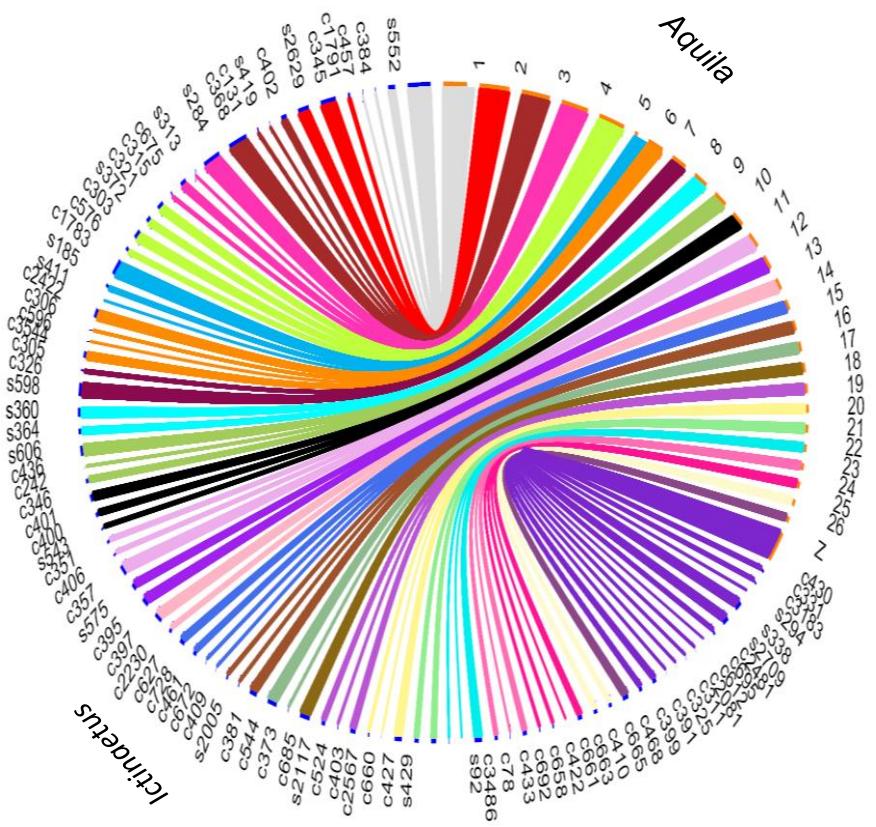


圖 2. 林鶲基因組草圖與金雕染色體對齊

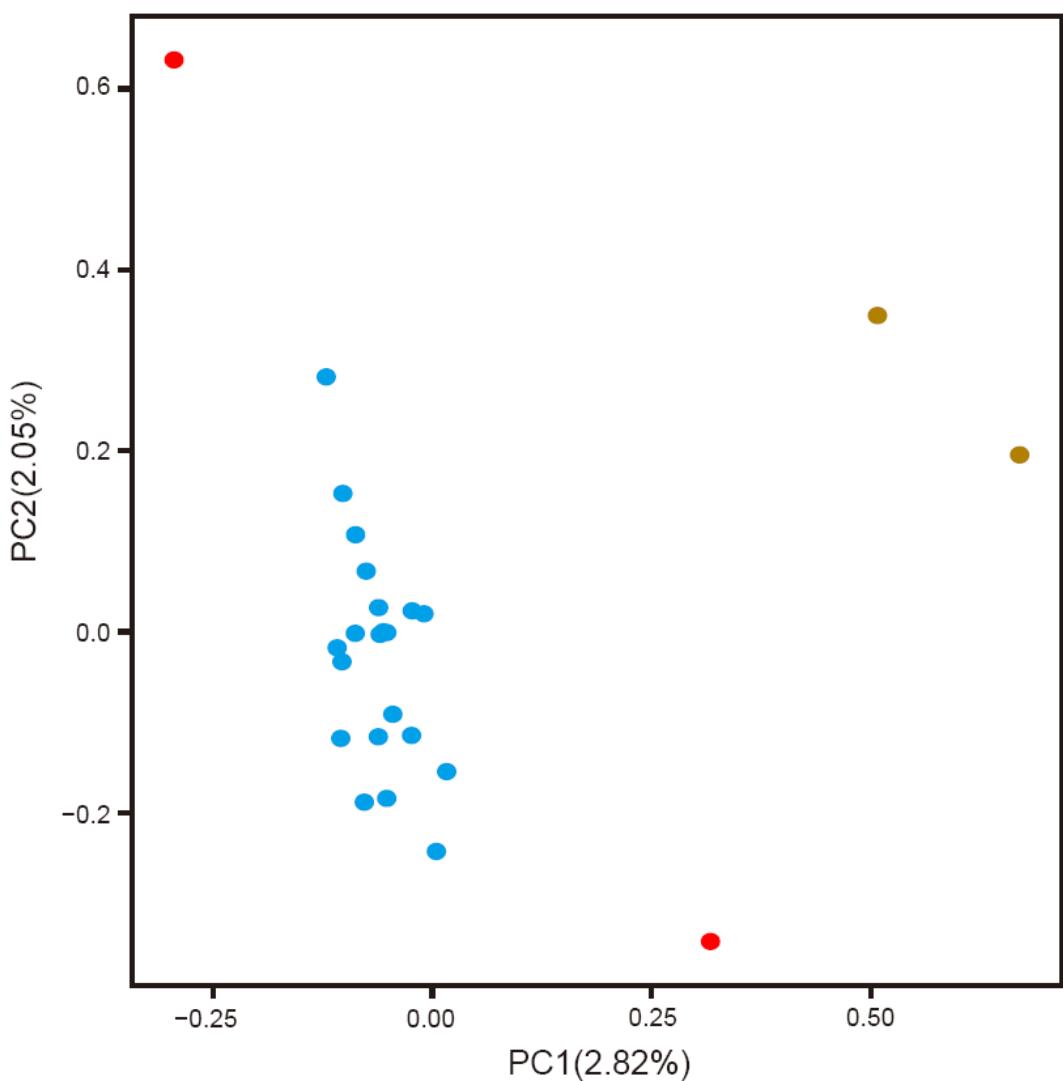


圖 3. 420,246 個非連鎖獨立的 SNP ($r^2 < 0.2$) 的主成份分析結果。圖中顯示每隻個體第一及第二主成份的分數。來自臺灣地區個體 (藍色)、來自大陸雲南 (紅色) 及日本 (黃色)

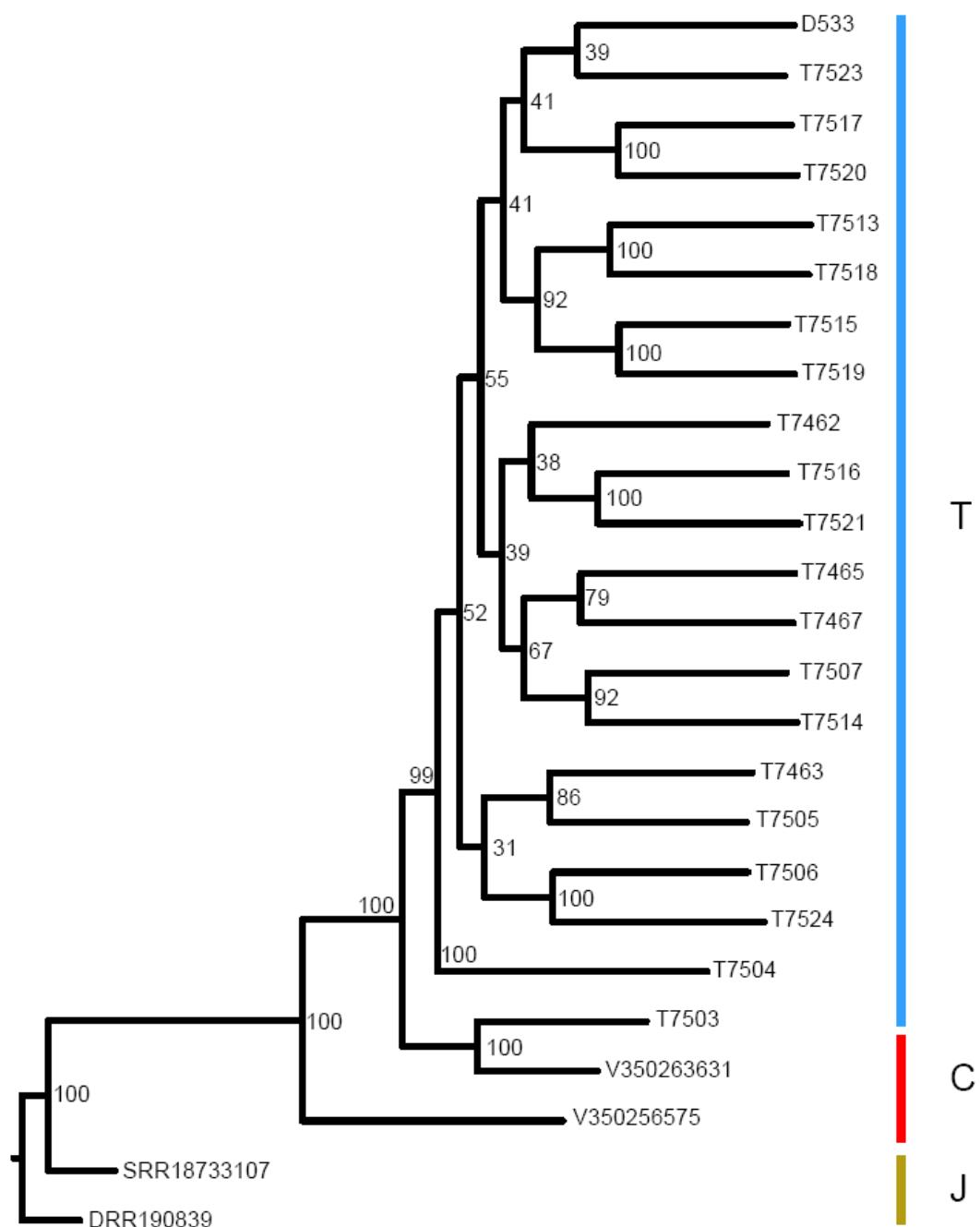


圖 4. 臺灣、大陸及日本地區熊鷹的親緣關係樹

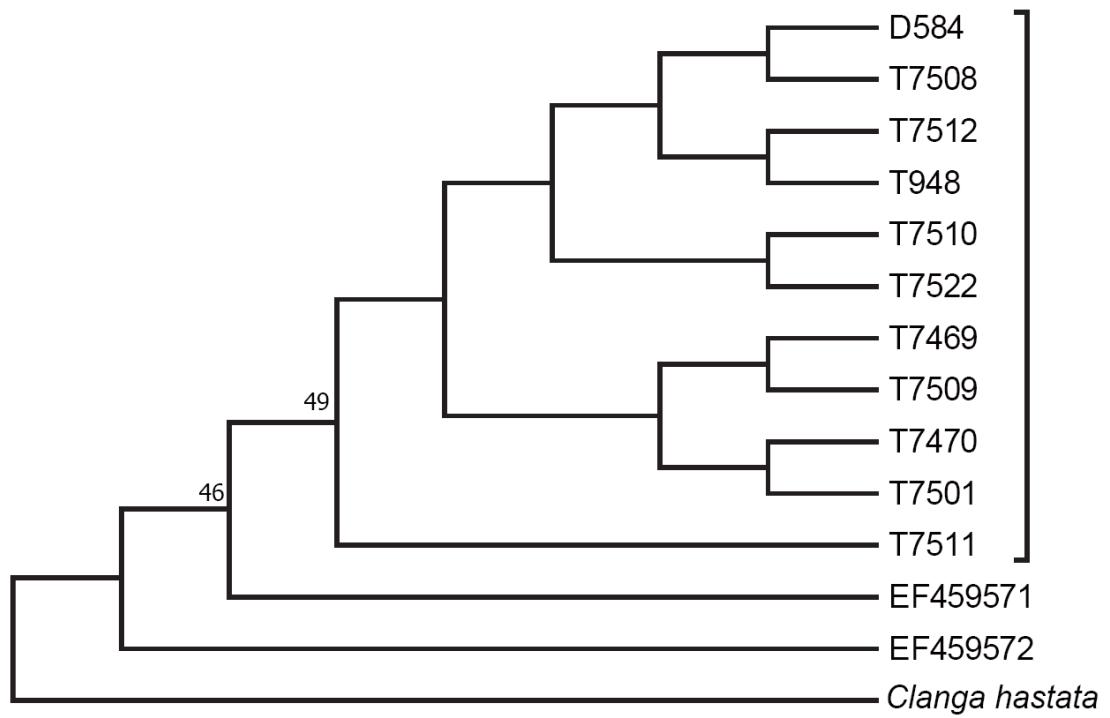


圖 5. 林鶲 Control region 片段親緣關係樹，EF459572 (蘇門答臘)、EF459571(爪哇)，及外群 *Clanga hastata* (GCA 034782435.1)。

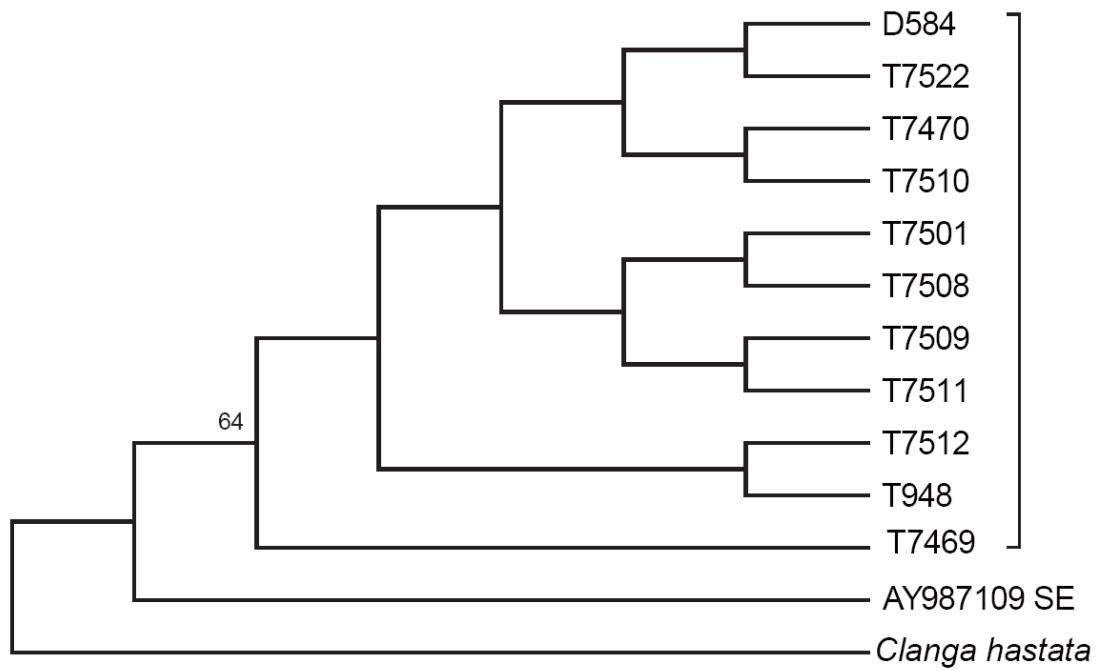


圖 6. 林鶲 ND₂ 片段親緣關係樹，AY987109 (東南亞)，及外群 *Clanga hastata* (GCA 034782435.1)。

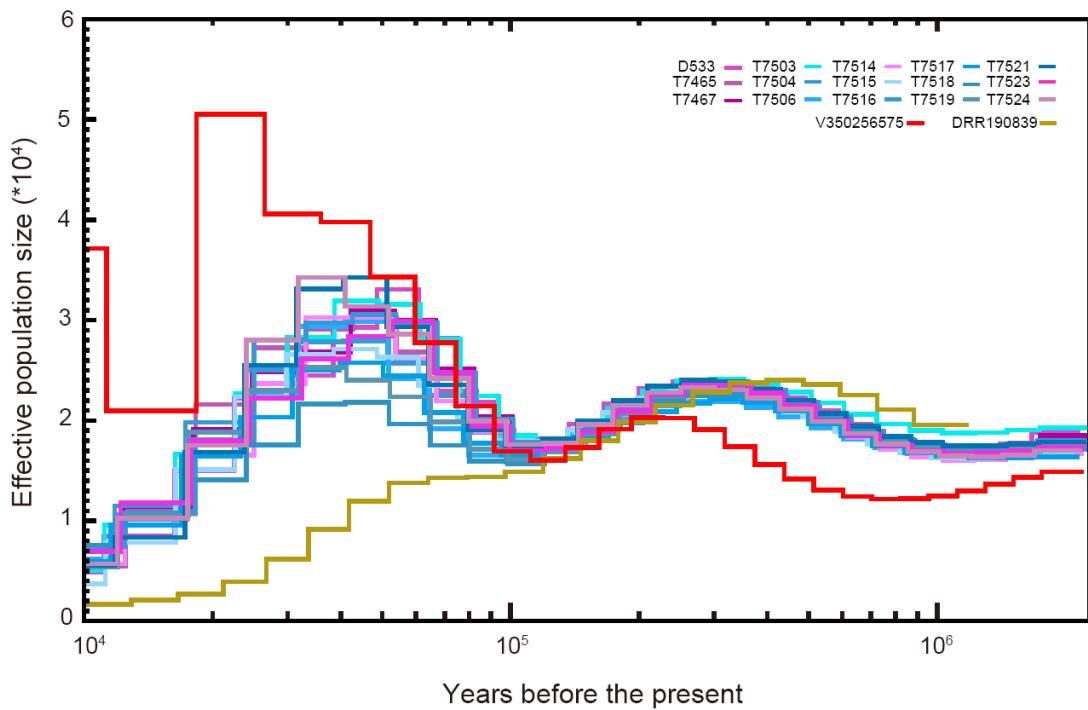


圖 7. PSMC 推估熊鷹的歷史有效族群數量，V350256575 (大陸) ，
DRR190839 (日本) ，其餘為台灣地區熊鷹個體。

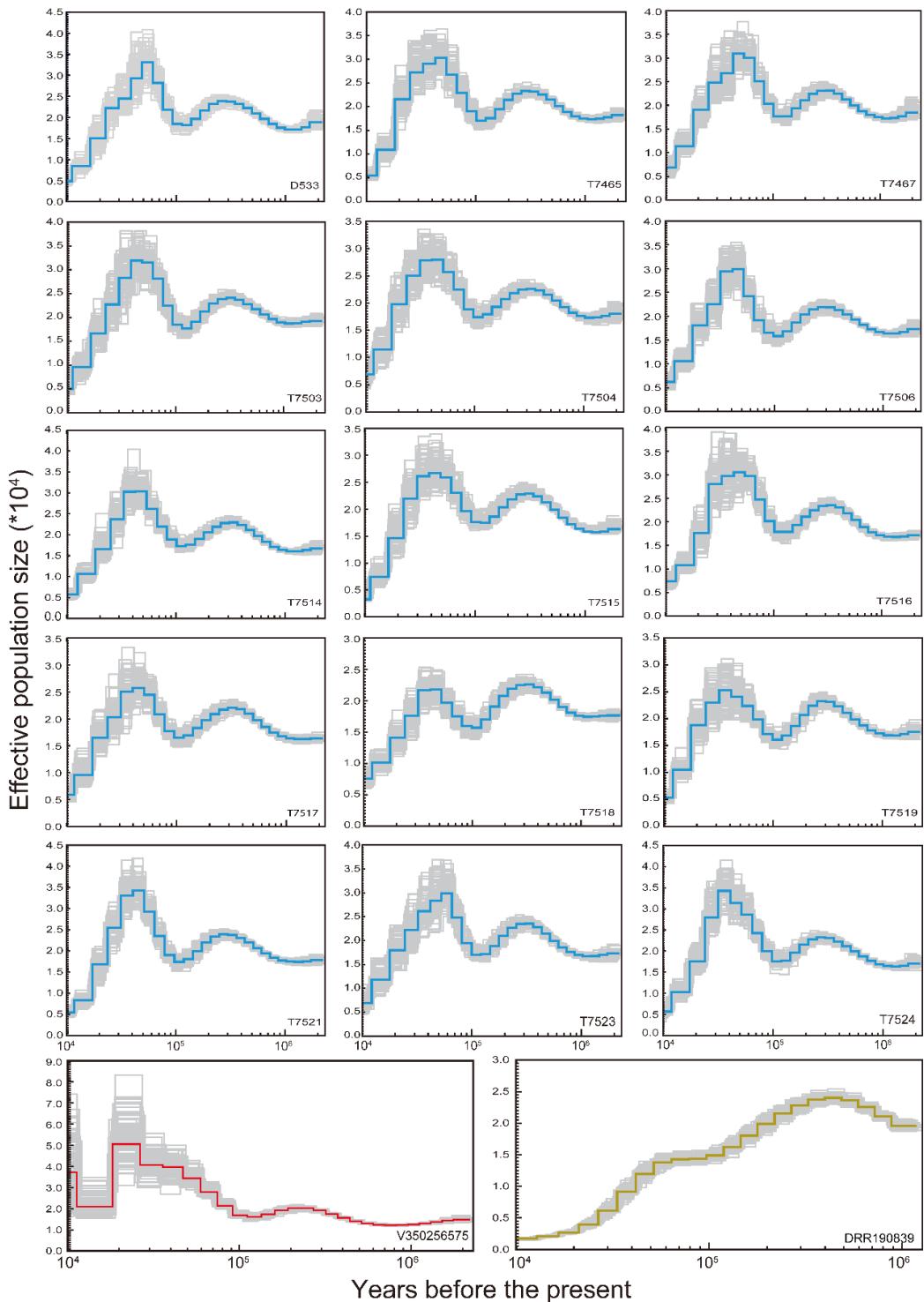


圖 8. 以 PSMC 法對台灣地區熊鷹 (藍)、大陸雲南 (紅)及 日本 (黃)個體進行 100 次 bootstrap 分析所得歷史有效族群動態範圍(灰線)。

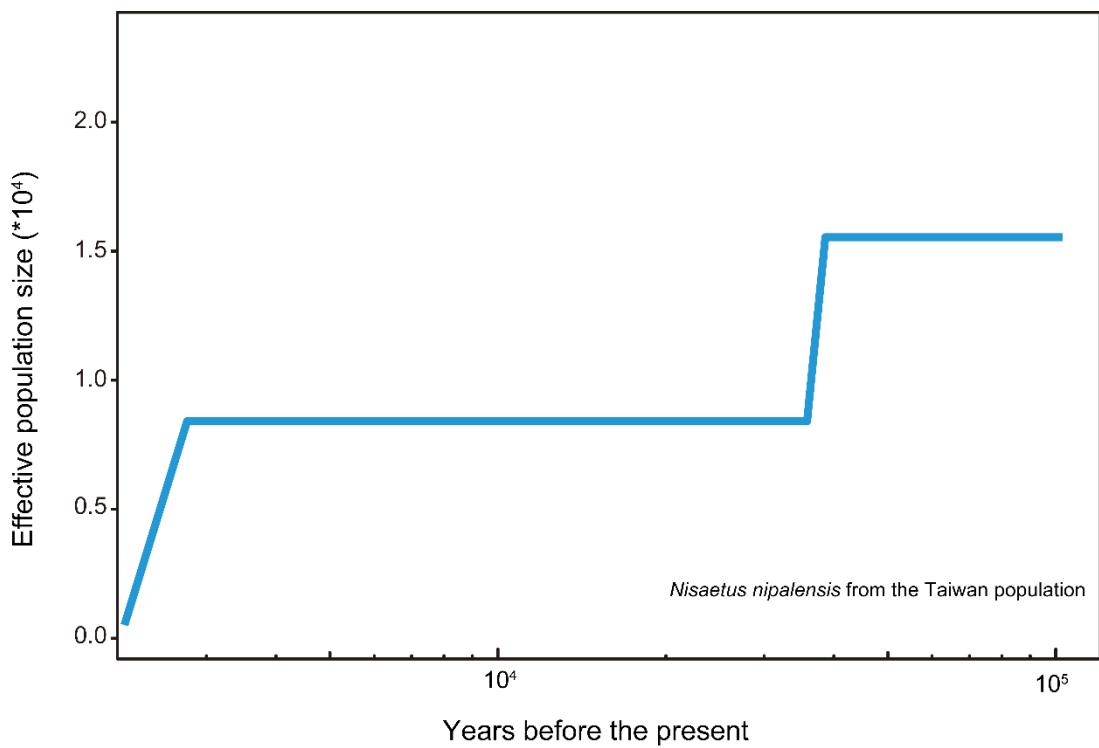


圖 9. 以 SMC++ 法推估臺灣地區熊鷹族群的歷史遺傳有效族群動態

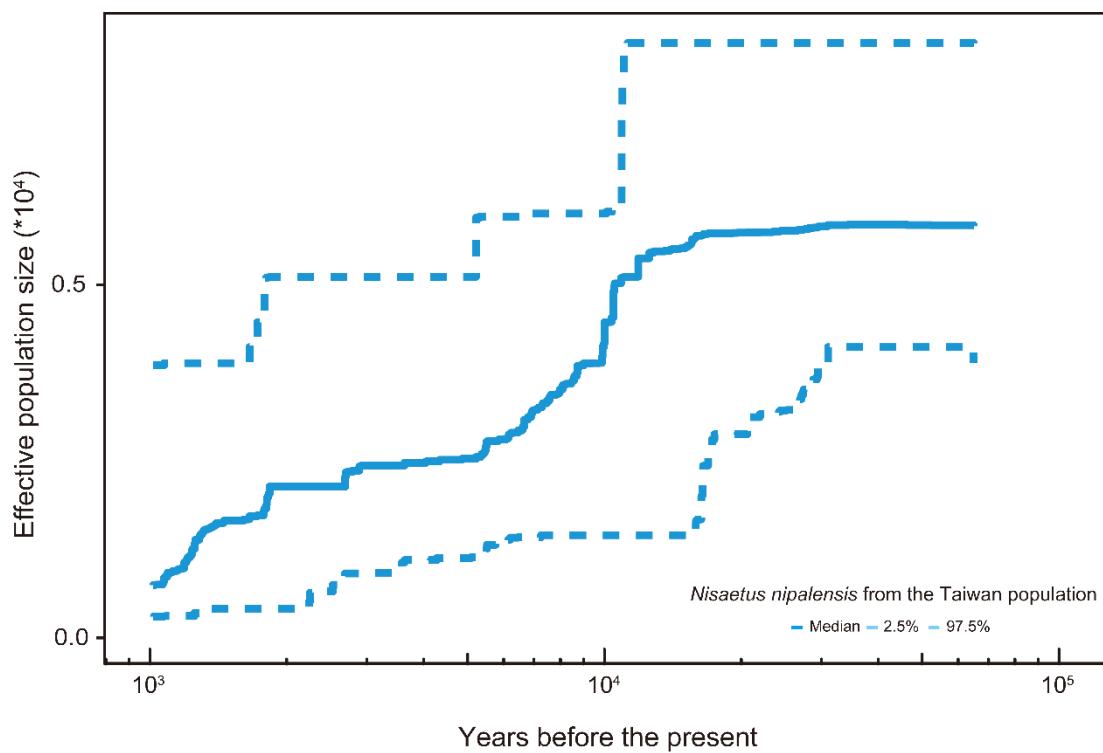


圖 10. 以 Stairway Plot2 推估臺灣地區熊鷹族群的歷史遺傳有效族群動態

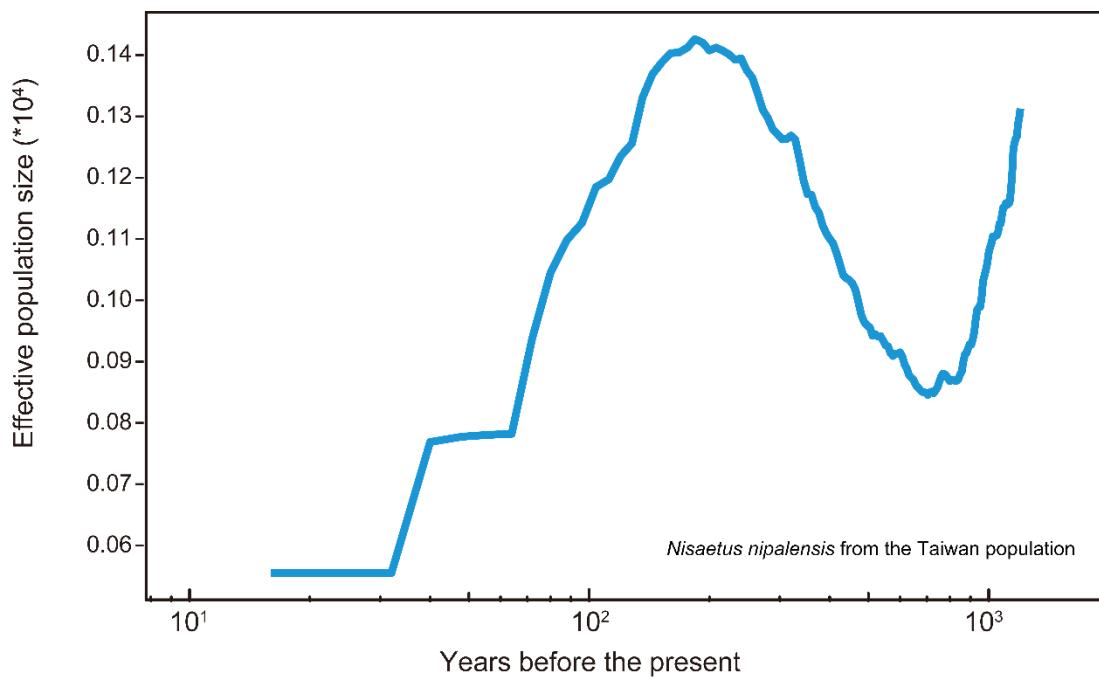


圖 11. 以 GONE 推估臺灣地區熊鷹族群近 150 代的遺傳有效族群動態

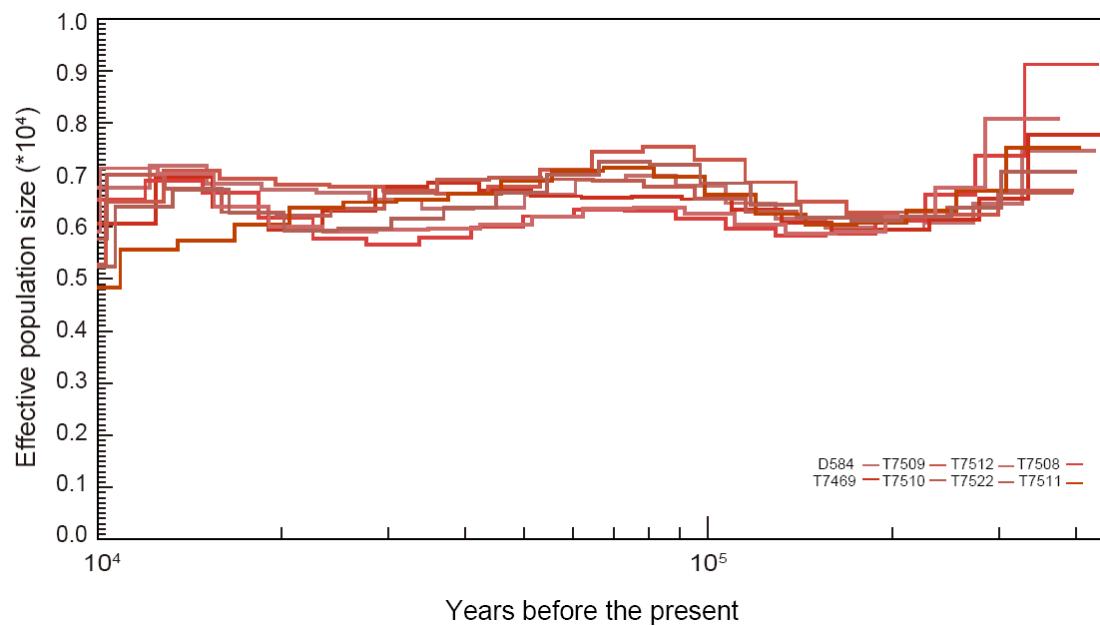


圖 12. PSMC 推估台灣地區林鶲的歷史有效族群數量。

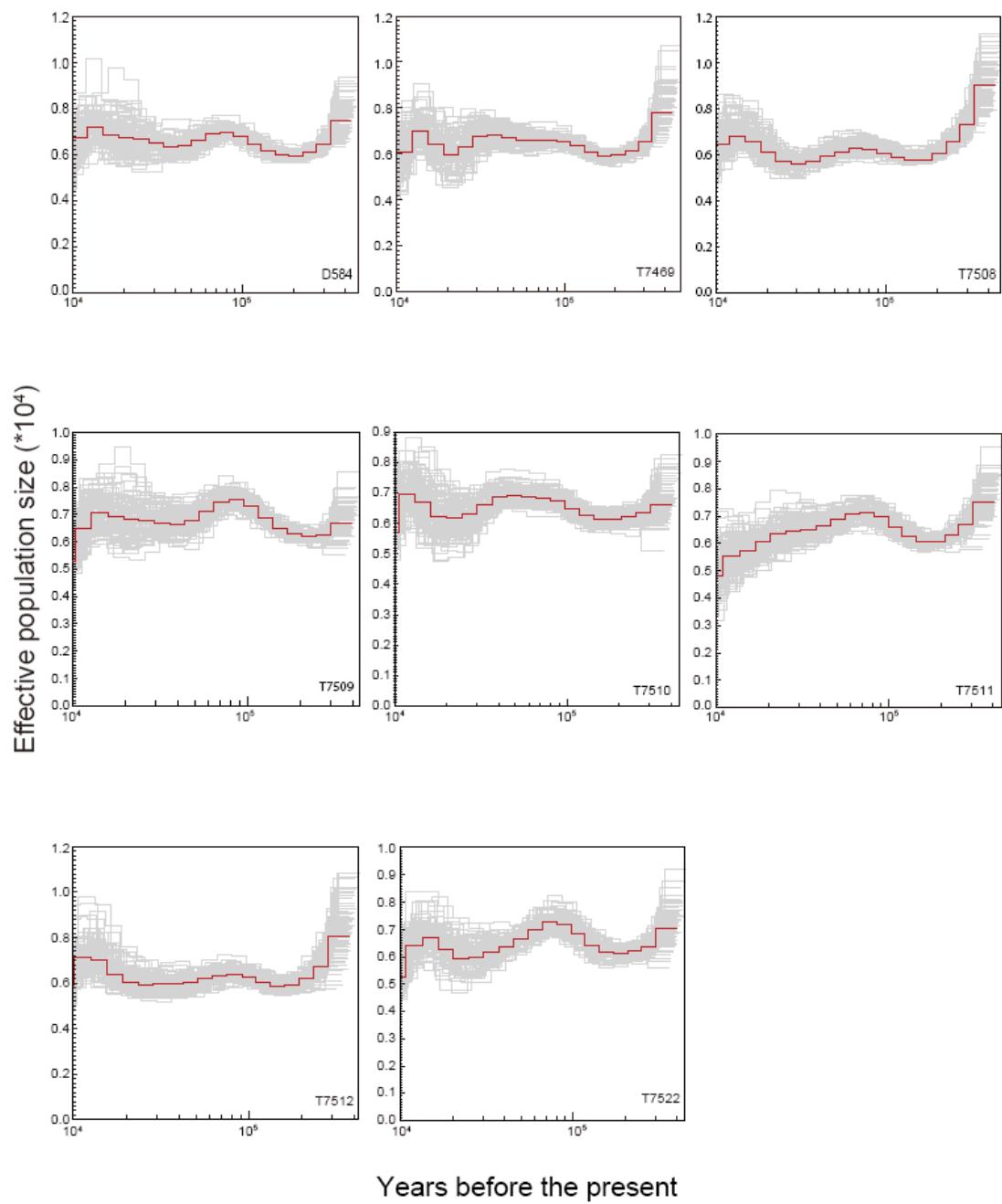


圖 13. 以 PSMC 法對台灣地區林鶲個體進行 100 次 bootstrap 分析所得歷史有效族群動態範圍(灰線)。

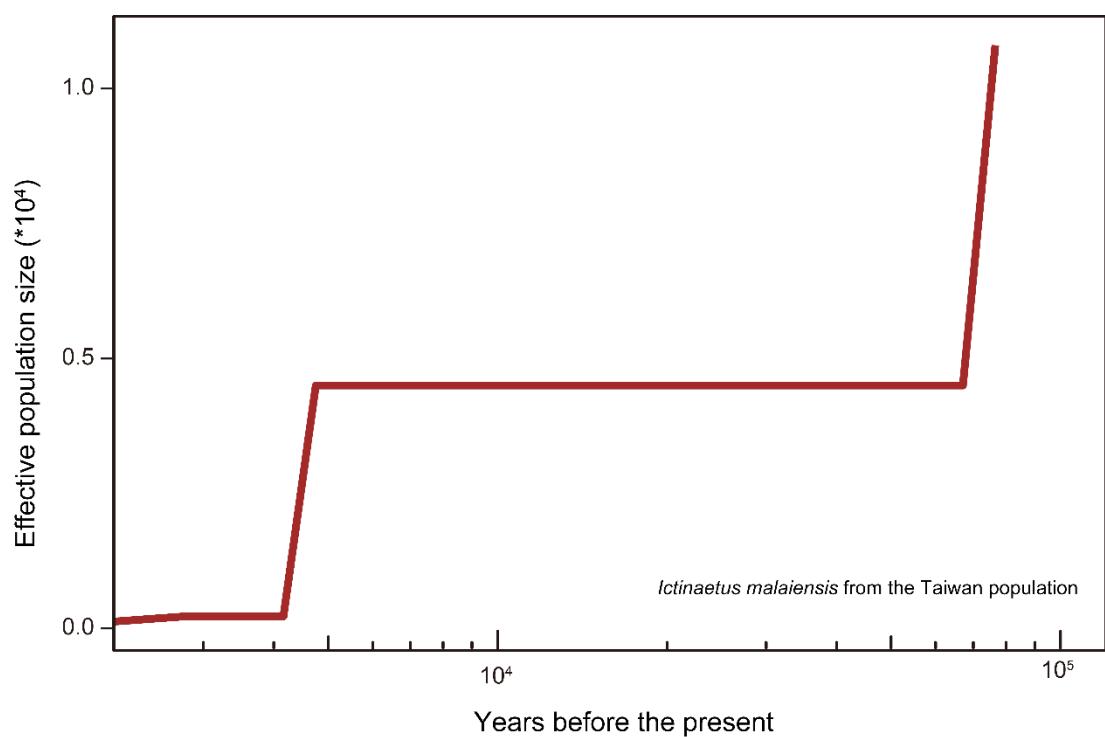


圖 14. 以 SMC++法推估臺灣地區林鶲族群的歷史遺傳有效族群動態。

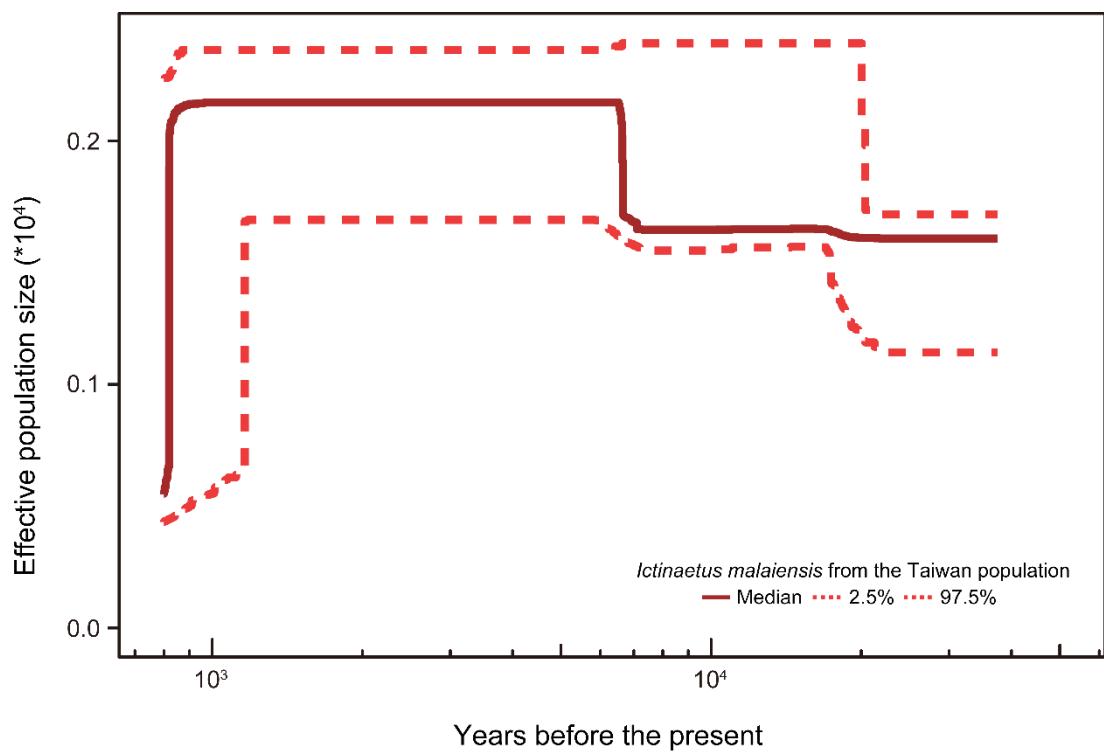


圖 15. 以 Stairway Plot2 推估臺灣地區林鶲族群的歷史遺傳有效族群動態。

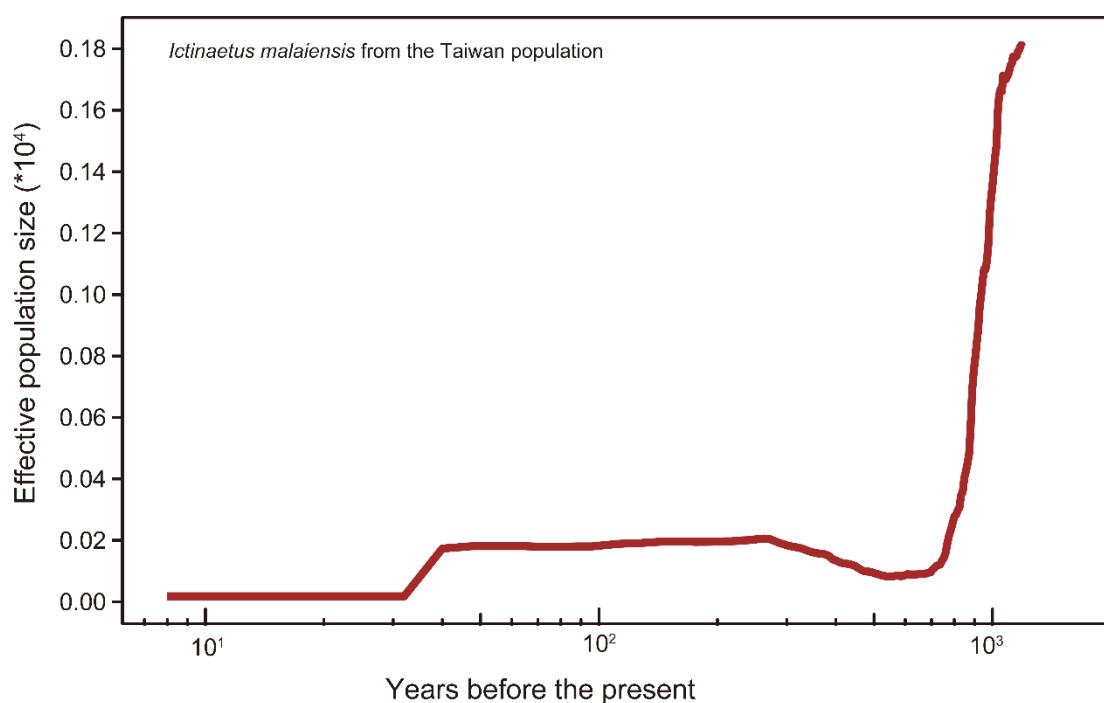


圖 16. 以 GONE 推估臺灣地區林鵠族群近 150 代的遺傳有效族群動態。

參考文獻

- Adler, G. H., & Levins, R. (1994). The island syndrome in rodent populations. *The Quarterly Review of Biology*, 69(4), 473–490.
- Backström, N., Forstmeier, W., Schielzeth, H., Van Der Velde, M., Keating, G., Berezin, V., Wolf, J. B. W., Qvarnström, A., Griffith, S. C., Slater, P. J. B., & others. (2010). The recombination landscape of the zebra finch genome. *Genome Research*, 20(4), 485–495. <https://doi.org/10.1101/gr.101410.109>
- Badry, A., Krone, O., & others. (2022). Towards a holistic monitoring of the White-tailed Eagle (*Haliaeetus albicilla*) as an apex predator and umbrella species. *Ambio*, 51, 290–303.
- Banse, K. (2007). Do we live in a largely top-down regulated world? *Journal of Biosciences*, 32, 791–796.
- Barnovsky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., & others. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471(7336), 51–57.
- Bertorelle, G., Raffini, F., Bosse, M., Bortoluzzi, C., Iannucci, A., Trucchi, E., & Kijas, J. (2022). Genetic load: Genomic estimates and applications in non-model animals. *Nature Reviews Genetics*, 23(8), 492–503.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K., & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3), 148–155.
- BirdLife International. (2024). IUCN Red List for birds.
- Ceballos, F. C., Joshi, P. K., Clark, D. W., Ramsay, M., & Wilson, J. F. (2018). Runs of homozygosity: Windows into population history and trait architecture. *Nature Reviews Genetics*, 19(4), 220–234.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., & others. (2015). Accelerated

- modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), e1400253.
- Chen, S., Zhou, Y., Chen, Y., & Gu, J. (2018). fastp: An ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, 34(17), i884–i890.
- Cingolani, P., Platts, A., Wang, L., Coon, M., Nguyen, T., Wang, L., Land, S. J., sjberg, Ruden, D. M., & Lu, X. (2012). A program for annotating and predicting the effects of single nucleotide polymorphisms, SnpEff. *Fly*, 6(2), 80–92.
- Clark, W., Marks, J., Kirwan, G., & Boesman, P. (2020). Black Eagle (*Ictinaetus malaiensis*), version 1.0. Birds of the World.
- Clark, W. S., Boesman, P. F. D., Kirwan, G. M., & Marks, J. S. (2020a). Legge's Hawk-Eagle (*Nisaetus kelaarti*), version 1.0. In Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology.
- <https://doi.org/10.2173/bow.mouhae2.01>
- Clark, W. S., Boesman, P. F. D., Kirwan, G. M., & Marks, J. S. (2020b). Mountain Hawk-Eagle (*Nisaetus nipalensis*). In J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology.
- Crnokrak, P., & Barrett, S. C. H. (2002). Purging the genetic load: A review of the experimental evidence. *Evolution*, 56(12), 2347–2358.
- Crow, J. F., & Kimura, M. (1970). An Introduction to Population Genetics Theory. Harper & Row.
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M. A., Handsaker, R. E., Lunter, G., Marth, G. T., Sherry, S. T., & others. (2011). The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27(15), 2156–

2158.

- Dussex, N., van der Valk, T., Morales, H. E., & others. (2021). Population genomics of the critically endangered kākāpō. *Cell Genomics*, 1(1).
- eBird Basic Dataset. (2023). eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application]. Cornell Lab of Ornithology.
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7), 422–433.
- Ferguson-Lees, J., & Christie, D. A. (2001). *Raptors of the World*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Forestry Bureau, Council of Agriculture. (2019). Announcement of Amendments to the Schedule of Protected Wildlife [Nong-Lin-Wu-Zi-No. 1071702081].
- Fragoso-Moura, E. & others. (2024). Genomic diversity and population structure of the Scarlet Macaw (*Ara macao*) in the Neotropics. *Diversity*.
- Frankham, R. (1995a). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: A review. *Genetics Research*, 66(2), 95–107.
- Frankham, R. (1995b). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: A review. *Genetical Research*, 66(2), 95–107.
- Frankham, R. (1997). Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, 78(3), 311–327.
- Frankham, R. (1998). Inbreeding and extinction: Island populations. *Conservation Biology*, 12(3), 665–675.
- Frankham, R., Bradshaw, C. J., & Brook, B. W. (2014). Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological*

- Conservation, 170, 56–63.
- Franklin, I. R. (1980). Evolutionary change in small populations. In M. E. Soulé & B. A. Wilcox (Eds.), *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective* (pp. 135–149). Sinauer Associates.
- Gilpin, M. E., & Soulé, M. E. (1986). Minimum viable populations: Processes of species extinction. In M. E. Soulé (Ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity* (pp. 19–34). Sinauer Associates.
- González-Quevedo, C., Woltmann, S., Ferrer, M., & others. (2014). Genomic diversity, inbreeding and patterns of selection in the endangered Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *Molecular Ecology*, 23(2), 285–298.
- Hailer, F., Helander, B., Folkestad, A. O., & others. (2007). Phylogeography of the white-tailed eagle, a generalist with a specialist history. *Journal of Biogeography*, 34(7), 1193–1206.
- Hansen, C. & others. (2023). Genomic diversity in the White-tailed Eagle: Island vs Mainland. *Evolutionary Applications*.
- Hauser, L., & Carvalho, G. R. (2008). Paradigm shifts in marine fisheries genetics: Ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries*, 9(4), 333–361.
- He, K., Gutiérrez-García, T. A., Long, C., Murillo-Pacheco, J. I., Bennett, N. C., Faulkes, C. G., Fan, H., & Jiang, X. (2018). Ecological barriers mediated by the Changyun Ridge acted as a sieve for the colonization of Taiwan by mammals. *Molecular Ecology*, 27(24), 5431–5446.
<https://doi.org/10.1111/mec.14925>
- Heaney, L. R. (1986). Biogeography of mammals in SE Asia: Estimates of rates of colonization, extinction and speciation. *Biological Journal of the*

- Linnean Society, 28(1–2), 127–165.
- Hedrick, P. W., & Garcia-Dorado, A. (2016). Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(12), 940–952.
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907–913.
- Hoban, S., Bruford, M., D'Urban Jackson, J., & others. (2020). Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework: Must be improved. *Biological Conservation*, 248, 108654.
- Hoban, S. & others. (2021). Effective population size indicators for the Convention on Biological Diversity. *Conservation Letters*, 14(4), e12763.
- Johnson, J. A. & others. (2023). Genomic consequences of isolation in the Peregrine Falcon. *Ornithology*.
- Kardos, M. & others. (2017). The power of monitoring: How diverse datasets can yield insights into the genomic architecture of fitness. *Molecular Ecology*, 26.
- Knapp, R. G. (1980). *China's Island Frontier: Studies in the Historical Geography of Taiwan*. University of Hawaii Press.
- Kolmogorov, M., Yuan, J., Lin, Y., & Pevzner, P. A. (2019). Assembly of long, error-prone reads using repeat graphs. *Nature Biotechnology*, 37(5), 540–546.
- Kremer, M. (1993). Population growth and technological change: One million BC to 1990. *The Quarterly Journal of Economics*, 108(3), 681–716.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms.

- Molecular Biology and Evolution, 35(6), 1547–1549.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., & others. (2009). Extinction debt: A challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(10), 564–571.
- Li, G., Li, D., Liu, Y., & Yang, Z. (2017). Paleoenvironmental changes in the northern Taiwan Strait since the late deglaciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 483, 108–118.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.06.027>
- Li, H. (2011a). A statistical framework for SNP calling, mutation discovery, association mapping and population genetical parameter estimation from sequencing data. *Bioinformatics*, 27(21), 2987–2993.
- Li, H. (2011b). A statistical framework for SNP calling, mutation discovery, association mapping and population genetical parameter estimation from sequencing data. *Bioinformatics*, 27(21), 2987–2993.
- Li, H. (2013a). Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. *arXiv Preprint arXiv:1303.3997*.
- Li, H. (2013b). Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. *arXiv Preprint arXiv:1303.3997*.
- Li, H., & Durbin, R. (2011). Inference of human population history from individual whole-genome sequences. *Nature*, 475(7357), 493–496.
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., Marth, G., Abecasis, G., & Durbin, R. (2009). The sequence alignment/map format and SAMtools. *Bioinformatics*, 25(16), 2078–2079.
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., Marth, G.,

- Abecasis, G., Durbin, R., & 1000 Genome Project Data Processing Subgroup. (2009). The Sequence Alignment/Map format and SAMtools. *Bioinformatics*, 25(16), 2078–2079.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp352>
- Li, S. H., Liu, Y., Yeh, C. F., Fu, Y., Yeung, C. K., Lee, C. C., Chiu, C. C., Kuo, T. H., Chan, F. T., Chen, Y. C., Ko, W. Y., & Yao, C. T. (2022). Not out of the woods yet: Signatures of the prolonged negative genetic consequences of a population bottleneck in a rapidly re-expanding wader, the black-faced spoonbill *Platalea minor*. *Molecular Ecology*, 31(2), 529–545.
- Li, S. H., Yeh, C. F., Jang-Liaw, N. H., Chang, S. W., Lin, Y. H., Tsai, C. E., Chiu, C. C., Chen, C. W., Ke, H. R., Wang, Q., Lu, Y. W., Zheng, K., Fan, P., Zhang, L., & Liu, Y. (2024). Low but highly geographically structured genomic diversity of East Asian Eurasian otters and its conservation implications. *Evolutionary Applications*, 17(1), e13630.
- Li, S. H., Yeung, C. K., Han, L., Le, M. H., Wang, C., Ding, P., & Yao, C. T. (2014). Genetic analysis of the endangered crested ibis *Nipponia nippon* using genome-wide microsatellites. *Molecular Ecology*, 23, 2117–2129.
- Li, S., Li, B., Cheng, C., Xiong, Z., & others. (2014). Genomic signatures of near-extinction and rebirth of the crested ibis and other endangered bird species. *Genome Biology*, 15(12), 557.
- Li, S.-H., Liu, Y., Yeh, C.-F., Fu, Y., Yeung, C. K., Lee, C. C., & others. (2022). Not out of the woods yet: Signatures of the prolonged negative genetic consequences of a population bottleneck in a rapidly re-expanding wader, the black-faced spoonbill *Platalea minor*. *Molecular Ecology*, 31,

- 529–545.
- Li, S.-H., Yeh, C.-F., Jang-Liaw, N. H., Chang, S. W., Lin, Y. H., & others. (2024). Low but highly geographically structured genomic diversity of East Asian Eurasian otters and its conservation implications. *Evolutionary Applications*, 17, e13630.
- Liao, H.-R., & Yu, H.-S. (2005). Morphology and sedimentation of the Changyun Ridge off western Taiwan. *Geo-Marine Letters*, 25(6), 421–428. <https://doi.org/10.1007/s00367-005-0219-5>
- Lin, R.-S., & Pursner, S. (Eds.). (2020). *The State of Taiwan's Birds 2020*. Endemic Species Research Institute & Taiwan Wild Bird Federation.
- Liu, T. (1998). Han Migration and the Settlement of Taiwan: The Onset of Environmental Change. In M. Elvin & T. Liu (Eds.), *Sediments of Time: Environment and Society in Chinese History* (pp. 165–199). Cambridge University Press.
- Liu, X., & Fu, Y.-X. (2015). Exploring population size changes using SNP frequency spectra. *Nature Genetics*, 47(5), 555–559. <https://doi.org/10.1038/ng.3254>
- Liu, X., & Fu, Y.-X. (2020a). Stairway Plot 2: Demographic history inference with folded SNP frequency spectra. *Genome Biology*, 21(1), 1–9.
- Liu, X., & Fu, Y.-X. (2020b). Stairway Plot 2: Demographic history inference with folded SNP frequency spectra. *Genome Biology*, 21(1), 280. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02196-9>
- Lynch, M., Conery, J., & Bürger, R. (1995). Mutation accumulation and the extinction of small populations. *The American Naturalist*, 146(4), 489–518.

- Lynch, M., & Gabriel, W. (1990). Mutation load and the survival of small populations. *Evolution*, 44(7), 1725–1737.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Manni, M., Berkeley, M. R., Seppey, M., Simão, F. A., & Zdobnov, E. M. (2021). BUSCO: assessing genomic data quality and beyond. *Current Protocols*, 1(12), e323.
- McQuillan, R., Leutenegger, A.-L., Abdel-Rahman, R., Franklin, C., Pericic, M., Barac-Lauc, L., Smolej-Narancic, N., Janicijevic, B., Polasek, O., Tenesa, A., & others. (2008). Runs of homozygosity in European populations. *The American Journal of Human Genetics*, 83(3), 359–372.
- Minh, B. Q., Schmidt, H. A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M. D., Von Haeseler, A., & Lanfear, R. (2020). IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution*, 37(5), 1530–1534.
- Moritz, C. (1994). Defining “evolutionarily significant units” for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(10), 373–375.
- Muller, H. J. (1950). Our load of mutations. *The American Journal of Human Genetics*, 2(2), 111–176.
- Nadachowska-Brzyska, K., Li, C., Smeds, L., Zhang, G., & Ellegren, H. (2015). Temporal dynamics of avian populations during Pleistocene revealed by whole-genome sequences. *Current Biology*, 25(10), 1375–1380.
- Nei, M. (1987). *Molecular evolutionary genetics*. Columbia university press.
- Nei, M., & Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation

- in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76(10), 5269–5273.
- Nishida, C., Ishishita, S., Yamada, K., Griffin, D. K., & Matsuda, Y. (2013). Cytogenetic Map of the Mountain Hawk-Eagle (*Nisaetus nipalensis orientalis*, Accipitridae) and Comparative Genomics of Two Eagle Species. *Cytogenetic and Genome Research*, 141(4), 284–294.
<https://doi.org/10.1159/000352067>
- Ota, Y. (1998). Sea-level changes during the Holocene in Taiwan. *Quaternary International*, 49, 55–62.
- Palstra, F. P., & Ruzzante, D. E. (2008). Genetic estimates of contemporary effective population size: What can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? *Heredity*, 101(6), 502–515.
- Patton, A. H., Margres, M. J., Stahlke, A. R., Hendricks, S., Lewallen, E. A., Hamede, R. K., Ruiz-Aravena, M., Ryder, O. A., McMahon, C. R., Jones, M. E., & others. (2019). Contemporary demographic reconstruction methods are robust to some common problems in genotyping data. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 9(10), 277–289.
<https://doi.org/10.1534/g3.119.400557>
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M. A., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., De Bakker, P. I., Daly, M. J., & others. (2007). PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81(3), 559–575.
- Raptor Research Group of Taiwan. (2020). Annual Report on Black Eagle Monitoring in Taiwan. Raptor Research Group of Taiwan.

- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M. P., & others. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.
- Robinson, J. A., Bowie, R. C., Dudchenko, O., & others. (2019). Genomic depletion and recovery of performance in the California condor. *Current Biology*, 29(23), 4201–4201.
- Ryder, O. A. (1986). Species conservation and systematics: The dilemma of subspecies. *Trends in Ecology & Evolution*, 1(1), 9–10.
- Santiago, E., Köpke, C., & Caballero, A. (2025). Accounting for population structure and data quality in demographic inference with linkage disequilibrium methods. *Nature Communications*, 16, 6054.
- Santiago, E., Novo, I., Pardiñas, A. F., Saura, M., Wang, J., & Caballero, A. (2020). Recent demographic history inferred by high-resolution analysis of linkage disequilibrium. *Molecular Biology and Evolution*, 37(12), 3642–3653.
- Sato, Y. & others. (2024). Genetic structure and inbreeding depression in the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) in Japan. *Biological Conservation*.
- Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., McHugh, K., & Hiraldo, F. (2008). Top predators as conservation tools: Ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 1–19.
- Shepherd, J. R. (1993). *Statecraft and Political Economy on the Taiwan Frontier, 1600–1800*. Stanford University Press.
- Smeds, L., Qvarnström, A., & Ellegren, H. (2016). Direct estimate of the rate

- of germline mutation in a bird. *Genome Research*, 26(9), 1211–1218.
- Smith, J., & Kronforst, M. R. (2013). Do *Heliconius* butterfly species exchange mimicry alleles? *Biology Letters*, 9(4), 20130503.
- Spielman, D., Brook, B. W., & Frankham, R. (2004). Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(42), 15261–15264.
- Spurgin, L. G., Bosse, M., Adriaensen, F., & others. (2019). The great tit HapMap project: A continental-scale analysis of genomic variation in a common passerine bird. *Scientific Data*, 6(1), 1–8.
- Teixeira, J. C., & Huber, C. D. (2021). The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(10), e2015096118.
- Terhorst, J., Kamm, J. A., & Song, Y. S. (2017). Robust and scalable inference of population history from hundreds of unphased whole genomes. *Nature Genetics*, 49(2), 303–309. <https://doi.org/10.1038/ng.3748>
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65–66.
- Vucetich, J. A., Waite, T. A., & Nunney, L. (1997). Fluctuations in population size and the effective size of natural populations. *Evolution*, 51(6), 2017–2021.
- Waples, R. S. (2005). Genetic estimates of contemporary effective population size: To what time periods do the estimates apply? *Molecular Ecology*, 14(5), 1295–1318.
- Waples, R. S., Luikart, G., Faulkner, J. R., & Tallmon, D. A. (2013). A meta-analysis of life-history traits and effective population size. *Molecular*

Ecology, 22(19), 4841–4871.

Wu, J., Li, T., Yu, X., & Chang, F. (2022). High-resolution reconstructions of Holocene Sea-surface conditions from dinoflagellate cyst assemblages in the northern South China Sea. *Marine Micropaleontology*, 172, 102118. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2022.102118>

Wu, J. & others. (2022). The formation of the Taiwan Strait and its paleogeographic implications. *Marine Geology*, 444, 106709.

孫元勳, 黃永坤, 李方儒, & 洪孝宇. (2007). 熊鷹繫放研究初探. 2007 台灣鳥類繫放研討會。