

東海大學生命科學系  
博士論文

指導教授：林良恭 博士

Advisor: Dr. Liang-Kong Lin

亞洲條紋松鼠屬的分子系統分類學及  
台灣產條紋松鼠在遺傳與形態上的地理變異  
Molecular phylogenetics of the genus *Tamiops* and  
geographic variation in genetics and morphology of  
*Tamiops maritimus formosanus* in Taiwan

研究生：張仕緯

Shih-Wei Chang

中華民國 100 年 7 月



東海大學生命科學系  
博士論文學位考試審定書

生命科學系博士班研究生 張仕緯 君所撰寫之論文

亞洲條紋松鼠屬的分子系統分類學及台灣產條紋松鼠在遺傳與形態上的地理變異

Molecular phylogenetics of the genus *Tamias* and geographic variation in genetics and morphology of *Tamias maritimus formosanus* in Taiwan

經本委員會審定通過，特此證明。

學位考試委員會

召集人

于宏燦

(簽名)

委員

林良榮

李壽先

林仲平

鄭錫奇

中華民國 100 年 7 月 4 日

## 誌 謝

能到東海大學生命科學系（原生物學系）這個優良的學術環境進行我的博士論文研究，首先要感謝指導教授林良恭博士為我開啟第一扇門，讓我進入他所領導、充滿活力的研究團隊，透過研究室氛圍的感染，雖然我研究進展緩慢，但一路都能堅持不輟。也感謝林良恭教授鼓勵發展夢想，並且持續地指導、支持及督促，讓我可以天馬行空地選定這個看似飄渺、但卻不曾轉向的研究主題，也才有完成階段性目標的今日。

押田龍夫（Tatsuo Oshida）教授是我在東海大學遇到的第二位良師，是他帶領我進入分子系統分類與親緣地理學的領域。透過他的協助，我獲得了越南與泰國的樣本，這是論文第二章的必要根據，也是研究方向能維持不變的重要原因。經由與押田教授近身的學習，我看到了日本學者嚴謹的研究態度與戮力親為，也見識了日本研究團隊高效能的分工合作模式。

條紋松鼠是個不易取得材料的研究對象，我的研究沒有中途而廢，另一位重要的貴人是于宏燦教授。他提供我 18 件台灣產條紋松鼠的組織樣本，讓我在研究初期，面對野外採樣困難時，仍能保有不輕易放棄的信心。

于宏燦教授、李壽先教授、林仲平教授及鄭錫奇博士等論文口試委員對論文的斧正與未來研究的建議亦是我衷心感激的。他們精闢的洞見，映照出我研究可進步的可能性。我的博士論文研究雖已告一段落，但條紋松鼠的研究方興未艾。口試委員們的意見如暗夜中之明燈，將指引著相關研究前進的腳步。

感謝李玲玲教授與趙榮台博士在東海大學博士班入學考試時幫我撰寫推薦信，幫我進入博士班研究這段旅程。他們是我大學部與碩士班時期即已熟識的恩師，博士班研究雖未直接受到他們的指導，但精神上的支持一直鼓舞著我前進。感謝博士班資格考口試時，周文豪博士、吳聲海教授、林惠真教授及卓逸民教授的指導，讓我的論文研究有更務實的步伐。

整個研究過程中，樣本的取得是相當關鍵的一環，感謝有許多人的協助，包括國外的學者 Mr. Nguyen Truong Son、Dr. Dang Ngoc Can、Dr. Hideki Endo、Dr. Junpei Kimura、Dr. Motoki Sasaki、Dr. Akiko Hayashida、Dr. Vincent Herbreteau、蔣學龍博士、李振基教授；國內的學者吳聲海教授、李玲玲教授；特有生物研究保育中心的同事許善理小姐、劉嘉顯先生、張鈞翔先生、黃光隆先生、湯秋松先生、齊映梅小姐、林明璋先生、賴銘宏先生、莊育達先生、段雲青小姐、艾台霖先生；東海大學研究室的伙伴蘇志峰先生、王豫煌博士、林笈克先生、陳家鴻先生、袁守立先生、陳佑哲先生、張育誠先生、陳廣霖先生、吳榮笙先生、楊怡明先生、王玉婷小姐、楊凱傑先生、陳宜安小姐；其他友人王國榮先生、林金龍先生夫婦、慈恩農場何先生夫婦、溫惠珍小姐、何太生先生、黃惠珍小姐、印莉敏小姐、賴欣怡小姐、程達智先生、黃大偉先生、黃世富先生、蔡振光先生，還有許多無法一一述名，但在採集標本的過程中曾出過一臂之力的貴人。

感謝來自各博物館典藏的支持，不論是在組織樣本的提供或頭骨、毛皮標本的測量與檢視，國立自然科學博物館、美國加州大學柏克萊分校脊椎動物學博物館（Museum of Vertebrate Zoology, University of California Berkeley, Berkeley, California）、美國國立自然史博物館（National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.）、英國的自然史博物館（Natural History Museum, London）、越南科學院生態與生物資源研究所（Institute of Ecology and Biological Resources, Vietnamese Academy of Science and Technology, Hanoi）及日本的山階鳥類研究所（Yamashina Institute for Ornithology, Chiba）都惠我良多，而各博物館中的研究人員或蒐藏經理也都熱心地提供了協助，他們是陳彥君小姐、Dr. Christopher J. Conroy、Dr. Richard W. Thorington, Jr.、Ms. Paula Jenkins、Mr. Nguyen Truong Son 及 Dr. Eiichiro Urano。

我原本是個全然的田野生物學工作者，感謝東海研究室的張育誠先

生、賴佳菁小姐、袁守立先生、周政翰先生及特生中心同事蔡奇立先生的帶領與從旁協助，我逐漸熟悉分子技術與親緣分析軟體的運用，終能獨立操作而完成論文研究。林宜靜教授在我最後統計分析上解我燃眉之急，在此亦表謝意。

服務十八年的特生中心是此論文研究的最強力支柱，不論是研究經費的支持，或歷任長官的殷殷垂詢，包括顏仁德前主任、何源三前主任、湯曉虞主任、楊吉宗前副主任、李訓煌副主任、楊嘉棟主秘及鄭錫奇組長，都是驅策我達成目標的推手。博士班學業初期修課期間，張簡琳玟小姐與劉建男博士在工作上的代理協力，在此一併感謝。

家人的支持是此論文研究間接助力中最重要的。先父張隆茂先生與家母陳秀榮女士一向寬許我的選擇，不論他們是否真的知道他們的兒子在做什麼。自由的空間培養一個人的獨立，讓我能選擇自己所愛的，並為自己的選擇負責。摯友許善理小姐不但是公、私領域的最佳伴侶，更是我最大的善知識。這本論文要獻給他們。

如果博士論文研究就像爬一座山，那我現在算是爬到了山頂——一個小山頭。雖然有時步履維艱，但一步一步，終究還是到了目的地。沿途流下的汗水，交織旁人協助、關切的溫情，已化學作用出這本論文以及許許多多生命的印記。雖然已具名感謝了一些人，我還是要再謝天，感謝老天爺讓我一路上屢有貴人、屢屢逢凶化吉；感謝大自然對我的仁慈，讓我耕耘之後能有收穫。山頂雖已抵達，其他的山頭還在前方，先鞠躬下山，謝謝大家的支持與指教。

# 目 錄

摘要 /1

**Abstract** /5

第一章 導論 /10

1.1 亞洲條紋松鼠屬的分類 /10

1.2 亞洲條紋松鼠屬的物種分類與疑問 /11

1.3 台灣產條紋松鼠分類地位的演變與疑問 /13

1.4 論文結構 /15

1.5 引用文獻 /17

第二章 亞洲條紋松鼠屬的分子系統分類學研究 /21

2.1 前言 /21

2.2 材料與方法 /23

2.2.1 樣本蒐集 /23

2.2.2 DNA 萃取、增幅及定序 /24

2.2.3 親緣關係分析 /26

2.2.4 分子定年 /28

2.2.5 遺傳距離 /28

2.3 結果 /29

2.3.1 序列組成 /29

2.3.2 親緣關係分析 /30

2.3.3 分子定年 /31

2.3.4 鑑別位點與遺傳距離 /32

2.4 討論 /32

2.4.1	親緣關係與不一致性	／32
2.4.2	演化史推論	／36
2.4.3	分類學檢討	／37
2.5	結語	／39
2.6	引用文獻	／39
	表	／46
	圖	／50
第三章	台灣產條紋松鼠在遺傳上的地理變異	／56
3.1	前言	／56
3.2	材料與方法	／59
3.2.1	樣本蒐集	／59
3.2.2	DNA 萃取、增幅及定序	／60
3.2.3	序列處理與基因多樣性	／61
3.2.4	親緣關係分析	／61
3.2.5	親緣地理分析	／63
3.2.6	族群擴展分析	／64
3.2.7	分化時間估算	／64
3.3	結果	／65
3.3.1	基因多樣性	／65
3.3.2	粒線體 <i>cyt-b</i> 基因的親緣關係與地理分布	／65
3.3.3	Y 染色體基因的親緣關係與地理分布	／66
3.3.4	粒線體 <i>cyt-b</i> 基因的 NCPA 分析	／67
3.3.5	Y 染色體基因的 NCPA 分析	／68
3.3.6	粒線體 <i>cyt-b</i> 基因的成對差異比較	／69
3.3.7	演化歷史	／69



3.4 討論	／70
3.4.1 地理遺傳分化模式	／70
3.4.2 過去族群擴展的影響	／73
3.4.3 條紋松鼠的避難所	／75
3.4.4 其他可能影響地理遺傳分化的環境因子	／78
3.4.5 族群演化歷史	／79
3.5 結語	／82
3.6 引用文獻	／83
表	／91
圖	／101
第四章 台灣產條紋松鼠在頭骨形態上的地理變異	／110
4.1 前言	／110
4.2 材料與方法	／113
4.2.1 地理分區劃定	／113
4.2.2 頭骨標本採集地點與標本數	／113
4.2.3 測量之頭骨特徵	／114
4.2.4 統計分析	／114
4.3 結果	／115
4.3.1 多變量變方分析	／115
4.3.2 主成分分析	／116
4.3.3 典型判別分析	／116
4.4 討論	／117
4.4.1 頭骨形態變異的可能原因	／117
4.4.2 頭骨形態變異的其他推論	／119
4.5 引用文獻	／120

表 /125

圖 /134

第五章 總結 /138

附錄

附表 /140

附圖 /150

## 表 目

- 表 2-1 採樣地點與各物種的樣本量 /46
- 表 2-2 聚合酶連鎖反應與定序過程中使用的引子 /47
- 表 2-3 聚合酶連鎖反應中溫度與時間的設定 /48
- 表 2-4 *Tamiops maritimus* 與 *T. swinhoei* 各族群在核基因的可鑑別位點數目 /48
- 表 2-5 *Tamiops maritimus* 與 *T. swinhoei* 各族群間在粒線體 *cyt-b* 基因上的 K2P 遺傳距離 /49
- 表 2-6 *Tamiops* 屬內主支系及其族群間在粒線體 *cyt-b* 基因上的 K2P 遺傳距離 /49
- 表 3-1 台灣產條紋松鼠採樣地點及分析之序列數目 /91
- 表 3-2 聚合酶連鎖反應與定序過程中使用的引子 /92
- 表 3-3 聚合酶連鎖反應中溫度與時間的設定 /92
- 表 3-4 台灣產條紋松鼠粒線體 *cyt-b* 序列的基因型、多型性及核苷酸演化中性檢定 /93
- 表 3-5 台灣產條紋松鼠 Y 染色體序列的基因型、多型性及核苷酸演化中性檢定 /94
- 表 3-6 台灣產條紋松鼠 Y 染色體 *SRY* 及 *SMCY7* 序列的基因型與變異所在位點 /95
- 表 3-7 各採集地點台灣產條紋松鼠的基因型 /96
- 表 3-8 台灣產條紋松鼠粒線體 *cyt-b* 基因型與 Y 染色體基因型之關連性 /97
- 表 3-9 以 NCPA 法推論台灣產條紋松鼠之粒線體 *cyt-b* 序列各分群的地理關連 /98

- 表 3-10 以 NCPA 法推論台灣產條紋松鼠之 Y 染色體序列各分群的地理關連 /100
- 表 3-11 台灣產條紋松鼠遺傳分化事件之估算時間 /101
- 表 4-1 基於台灣產條紋松鼠的基因型所劃分之台灣島內地理分區 /125
- 表 4-2 台灣產條紋松鼠頭骨測量所用標本之採集地點與標本數量 /126
- 表 4-3 台灣產條紋松鼠頭骨測量的特徵 /127
- 表 4-4 台灣產條紋松鼠頭骨之多變量變方分析結果 /128
- 表 4-5 台灣產條紋松鼠頭骨測量數值之平均值、標準偏差及變方分析檢定結果 /129
- 表 4-6 台灣產條紋松鼠頭骨在主成分分析中各成分軸之特徵值 /131
- 表 4-7 台灣產條紋松鼠各頭骨測量特徵在各主成分軸之特徵向量 /132
- 表 4-8 台灣產條紋松鼠頭骨之典型判別分析結果 /133
- 附表 A 第二章使用樣本之代號、證據標本編號、採集地及 *GenBank* 序列編號 /140
- 附表 B 第三章使用之台灣產條紋松鼠樣本編號、基因型、採集地點及證據標本典藏處所 /144
- 附表 C 第四章頭骨測量之台灣產條紋松鼠標本編號、性別、地理分區及典藏處所 /148

## 圖 目

- 圖 2-1 *Tamiops* 屬物種在東亞和東南亞的分布圖 /50
- 圖 2-2 28 隻松鼠基因序列以最大概似度法建構的親緣關係樹 /51
- 圖 2-3 54 隻松鼠基因序列以最大概似度法建構的粒線體 *cyt-b* 基因親緣關係樹 /53
- 圖 2-4 *Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群內各族群以體染色體基因序列建構的關係網絡圖 /54
- 圖 2-5 *Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群的 Y 染色體基因樹與粒線體基因樹比較 /55
- 圖 3-1 台灣產條紋松鼠樣本之採集地點 /101
- 圖 3-2 以粒線體 *cyt-b* 序列建構台灣產條紋松鼠的最大概似度親緣關係樹 /102
- 圖 3-3 台灣產條紋松鼠粒線體 *cyt-b* 序列各基因型所屬分群的採集地點 /103
- 圖 3-4 以 Y 染色體序列 (*SRY* 與 *SMCY7*) 建構台灣產條紋松鼠各基因型的巢狀分群圖 /104
- 圖 3-5 台灣產條紋松鼠 Y 染色體序列 (*SRY* 與 *SMCY7*) 各基因型的採集地點 /105
- 圖 3-6 以粒線體 *cyt-b* 序列基因型建構台灣產條紋松鼠 Clade N 族群各基因型的巢狀分群圖 /106
- 圖 3-7 以粒線體 *cyt-b* 序列基因型建構台灣產條紋松鼠 Clade S 族群各基因型的巢狀分群圖 /107
- 圖 3-8 台灣產條紋松鼠各族群粒線體 *cyt-b* 序列基因型的成對比較差異頻率分布 (mismatch distribution) 圖 /108
- 圖 3-9 台灣產條紋松鼠各粒線體分群與序列分化的時間估算 /109

- 圖 4-1 台灣產條紋松鼠頭骨測量之 42 個特徵 /134
- 圖 4-2 主成分分析各軸構成的空間中，各地理分區台灣產條紋松鼠頭骨樣本的分布情形 /135
- 圖 4-3 典型判別分析判別函數 Can1 與 Can2 建構的空間中，各地理分區台灣產條紋松鼠頭骨樣本的分布情形 /137
- 附圖 A 台灣產條紋松鼠的第一件模式標本 *Sciurus mccllellandii formosanus* /150
- 附圖 B 台灣產條紋松鼠的第二件模式標本 *Tamiops sauteri* /150
- 附圖 C Kuroda (1935) 檢視之台灣產條紋松鼠標本 /151

## 摘 要

目前亞洲條紋松鼠屬 (genus *Tamiops*) 的分類主要依據皮毛條紋的色彩形態，這項特徵容易因為季節變化或環境選汰壓力而有變異。此屬有四個物種 *Tamiops mccllellandii*、*T. rodolphii*、*T. swinhoei* 及 *T. maritimus*，這種安排被視為是暫時性的，尤其後二物種的區分更有疑義。為克服傳統分類根據皮毛形態所遭遇的困難及釐清物種與族群間在地理上大尺度的演化模式，我進行了 *Tamiops* 屬分子系統分類學的研究。另外，為比較地理上小尺度的演化模式，我亦研究台灣產條紋松鼠在台灣島上的遺傳與頭骨形態變異。

我以代表父系 (Y 染色體 *SRY* 與 *SMCY7*)、母系 (粒線體細胞色素 *b*, *cyt-b*) 及雙親 (體染色體 *IRBP*、*RAG1* 及 *PRKCI*) 血緣關係的基因序列為遺傳標記建構親緣關係樹。以最大概似度法與貝氏推論法建構的樹形關係極為相似，所有標記皆支持本屬內有三大支系的分化：(1) *T. mccllellandii*；(2) *T. rodolphii*；(3) *T. swinhoei-maritimus* 複合種群。*Tamiops swinhoei* 與 *T. maritimus* 並非各自獨立的單系群，二者共同組成一個複合種群。*Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群中的 6 個族群中，除體染色體基因樹上的一個越南北部族群外，所有族群在所有基因樹上皆為單系群。體染色體序列的親緣樹與 Y 染色體的較相似，而與 *cyt-b* 的較不同。由核基因親緣樹與 *cyt-b* 樹在樹形上的

不一致，我推測台灣與越南 Phu Yen 兩地的族群很可能都是來自遠古雜交的結果。*Tamiops* 屬內三大支系分化的時間據估算約在 8.8–6.7 百萬年前，可能受到此屬分布範圍西方之喜馬拉雅山系快速隆起上升的影響。在 5.8–1.7 百萬年前此屬內支系多次分化，可能是現生物種形成的重要時期。*Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群內的 6 個族群皆足以成為個別物種，*T. rodolphii* 族群間的 *cyt-b* 序列差異亦已達種間程度。本研究凸顯 *Tamiops* 屬的物種歧異度很可能被大量低估。

在多高山的台灣島上，中低海拔的物種易受中央山脈阻隔而東西分化，中高海拔的物種則有南北分化的傾向。為檢視在海拔上廣分布的台灣產條紋松鼠之地理遺傳分化情形及演化模式與歷史，以粒線體 *cyt-b* 基因及 Y 染色體 *SRY* 與 *SMCY7* 序列為遺傳標記，建構基因型間的親緣地理關係。在 *cyt-b* 基因關係樹上，可分為各自成單系群的 3 個地理分群：(1) 北群，分布於北台灣；(2) 南群，分布於南台灣；(3) 阿里山群，分布於阿里山地區。阿里山群在地理上與南群接壤，但親緣關係上與北群較近。Y 染色體基因型可區分為南、北兩群，與粒線體分群的界線不同，Y 染色體南群分布的範圍可達較北之處。以 Nested Clade Phylogeographic Analysis 法與 Mismatch Distribution 分析，推論粒線體北群明顯經歷族群擴展，粒線體南群則主要受地理阻隔而造成分化；與粒線體北群和阿里山群分布重疊的兩



個 Y 染色體南群基因型亦呈現族群擴展的現象。推測族群擴展可能是冰河期族群退縮至避難所後於間冰期發生的事件。另外，造成條紋松鼠現在遺傳分化的地理阻隔，河川的影響可能比高山更大。據分子定年，台灣產條紋松鼠的粒線體主要支系分化發生於 2—3 百萬年前，顯示條紋松鼠拓殖至台灣的時間可能超過 3 百萬年。

台灣產條紋松鼠曾有兩件模式標本被命名，二者的差異後來被認為是季節性變異，因此現在台灣的族群被歸為同一亞種。為檢測台灣是否有兩個條紋松鼠的分類單元，我以條紋松鼠地理遺傳結構為根據，將台灣島上條紋松鼠族群劃分為西北、東北、西南及東南四個地理族群，進行頭骨測量值分析。共量測 60 個成體的頭骨，各量測 42 個特徵長度。多變量變方分析顯示地理族群間頭骨特徵的長度有顯著差異。整體而言，東南群的頭骨最大，西北群的最小。主成分分析亦支持東南群與西北群間的頭骨有明顯差異。典型判別分析甚至可將四地理族群的頭骨皆清楚區分。現有結果還不足以判定台灣島內是否存在兩個以上的分類單元，但結合遺傳與頭骨形態上的證據推論，東南群與西北群是兩個長期分化的演化顯著單元，東北群與西南群則是東南群與西北群在長期分化後，重新接觸並進行基因交流的結果。

總結來說，透過父系、母系及雙親遺傳標記，本研究發現亞洲條紋松鼠屬的物種多樣性被明顯低估，且其中部分物種的生成可能是

遠古時期不同演化支系雜交的結果。台灣產條紋松鼠在遺傳與頭骨形態上的地理變異皆支持東南族群與西北族群曾經歷長期的地理分化，近期此二族群重新擴展接觸、基因再度交流而形塑今日之東北族群與西南族群。由大尺度整個屬內與小尺度台灣島內相近的演化模式來推論，*Tamiops* 屬的松鼠很可能易於產生地理分化，但長期隔離後仍能發生基因的再交流。這樣的傾向可能是造成此屬動物演化歷史複雜及分類處理困難的重要原因。

**關鍵詞：**系統分類學，親緣演化，親緣地理，細胞色素 *b* 基因，

核 DNA，Y 染色體，頭骨形質測量

## Abstract

Current classification of the Asian striped squirrel (genus *Tamiops*) is mainly based on pelage color pattern that is prone to seasonal variation or convergent adaptation to environmental selection. The arrangement of four species, *Tamiops mccllellandii*, *T. rodolphii*, *T. swinhoei* and *T. maritimus*, is regarded as tentative due to difficulty delineating species, especially the latter two species. To overcome difficulties of classification based on pelage and to clarify its evolutionary patterns over a large geographic scale, I studied the molecular phylogenetics of *Tamiops*. To compare evolutionary patterns over a small geographic scale, I studied the divergence in genetics and cranial morphology of the Formosan striped squirrel (*T. maritimus formosanus*) on Taiwan Island.

Multi-locus phylogenies of all four *Tamiops* species were constructed based on paternal (Y-chromosomal *SRY* and *SMCY7*), maternal (mitochondrial cytochrome *b* gene), and biparental (autosomal *IRBP*, *RAG1*, and *PRKCI*) sequences. Maximum likelihood and Bayesian tree-constructing methods resulted in phylogenies with similar topologies. All genetic markers supported diversification of three main lineages: (1) *T. mccllellandii*, (2) *T. rodolphii*, and (3) *T. swinhoei-maritimus* complex. On

the basis of 24 *T. maritimus* from 5 localities and 10 *T. swinhoei* from 4 localities, *Tamiops swinhoei* and *T. maritimus* were not reciprocally monophyletic. The six populations of the *T. swinhoei-maritimus* complex were monophyletic in all loci except for autosomal loci in one *T. maritimus* population from Tam Dao, Vietnam. Autosomal phylogenies were more similar to Y-chromosomal than to mitochondrial phylogenies. Incongruence between nuclear and mitochondrial phylogenies indicates that either *T. maritimus* from Taiwan or *T. maritimus* from Phu Yen, Vietnam was probably descended from ancient hybridization. Diversification of the three main *Tamiops* lineages was estimated to occur 8.8-6.7 million years ago and may have been affected by rapid uplift of the Himalayan Mountains in the western part of their range. Multiple divergences from 5.8 to 1.7 million years ago likely led to formation of modern *Tamiops* species. All six populations of *T. swinhoei-maritimus* complex could be regarded as distinct species. Divergence in mitochondrial DNA among *T. rodolphii* populations was also at the interspecies level. My analyses highlight the underestimation of species diversity in the genus *Tamiops*.

On the mountainous Taiwan Island, species living at low to middle

elevations are prone to diverge genetically in an east-west pattern because of isolation by the Central Mountain Range. Species living at middle to high elevations, however, are prone to division into northern and southern phylogroups. The Formosan striped squirrel is distributed across mountains at low to high elevations in Taiwan. To test association between elevation distribution and genetic divergence and to recover the squirrel's evolutionary pattern and history, I used mitochondrial cytochrome *b* (*cyt-b*) and Y-chromosomal *SRY* and *SMCY7* sequences as genetic markers to construct the squirrel's phylogeographic structure. In the *cyt-b* tree, three parapatric clades were revealed: (1) Clade N in northern Taiwan, (2) Clade S in southern Taiwan, and (3) Clade A on the Alishan range. Clade A was geographically closer to Clade S, but genetically closer to Clade N. The Y-chromosomal haplotypes also separated into northern and southern clades. The northern boundary for the Y-southern clade was more north than that for mitochondrial Clade S. Nested clade phylogeographic analysis and mismatch distribution inferred range expansion and allopatric fragmentation for mitochondrial Clade N and Clade S, respectively. Two southern Y-haplotypes with ranges overlapping Clade N also showed range expansion. These

populations may have expanded from glacial refugia during interglacial periods. Compared to mountain ranges, rivers may have played a more important role as barriers for shaping the squirrel's phylogeographic structure. Molecular dating of the three main lineages of Formosan striped squirrel indicates diversification two to three million years ago, suggesting the squirrel successfully colonized Taiwan Island at least three million years ago.

Two holotypes have been assigned to specimens of *Tamiops* from Taiwan. Pelagic differences were regarded as seasonal variation, making them now classified into one subspecies. To examine whether two taxa of Formosan striped squirrel co-exist on Taiwan Island, I measured distances of 42 cranial characters for each of 60 adults. Based on phylogeographic structure, four geographical zones were identified to represent four populations: Northwest (NW), Northeast (NE), Southwest (SW), and Southeast (SE). Multivariate analysis of variance showed significant differences among populations. In general, skulls of population SE were largest and skulls of population NW were smallest. Principal component analysis supported distinctness between populations SE and NW. Canonical discriminate analysis also identified four populations. These

analyses, however, are still not sufficient for making taxonomic decisions. Nonetheless, populations SE and NW could be considered separate evolutionarily significant units based on genetic and morphological evidence. Populations NE and SW were likely descendants of interbreeding ancestors of populations SE and NW.

In conclusion, my molecular evidence from paternal, maternal, and biparental genetic markers showed underestimated species diversity and probable ancient hybridizations in *Tamiops*. Genetic and morphological variation of *T. maritimus formosanus* indicated long-term subdivision between populations from southeast and northwest Taiwan. Secondary contact and resumption of gene flow shaped northeastern and southwestern populations. As revealed by consistency over large and small geographic scales, squirrels in *Tamiops* were prone to diversify geographically and to exchange genes after long-term isolation. These tendencies probably contributed to the complicated evolutionary history and to difficulties resolving the taxonomy of *Tamiops*.

**Keywords:** systematics, phylogeny, phylogeography, cytochrome *b* gene, nuclear DNA, Y chromosome, cranial morphometrics

# 第一章 導論

## 1.1 亞洲條紋松鼠屬的分類

亞洲條紋松鼠屬 *Tamiops* Allen, 1906 在分類上歸屬於齧齒目 (Rodentia) 之松鼠科 (Sciuridae) 中之麗松鼠亞科 (Callosciurinae) (Thorington & Hoffmann, 2005)，此亞科的成員還包括 *Callosciurus* 與 *Dremomys* 二屬亦原產於台灣的松鼠類動物。*Tamiops* 屬外形上主要特徵為背部有 5 條縱走的暗色條紋，間隔 4 條淡色條紋，呈現背脊是一條暗紋，往兩側接著是一對內側淡紋與一對暗紋，再接著一對外側淡紋及最外側的一對暗紋。臉部有一條淡紋從鼻部往後延伸通過眼睛下方，在部分物種此淡紋尚可延伸至肩部，與背部的外側淡紋相連接。尾部不如一般樹松鼠 (tree squirrel) 膨鬆；耳背黑色，末端有小叢白毛 (Moore & Tate, 1965)。

*Tamiops* 屬分布於北緯 3 至 35 度、東經 88 至 122 度之間 (Corbet & Hill, 1992)，大部分屬於世界動物地理區劃分的東方區中的印中亞區範圍 (林&林, 1983b)。此屬動物最早歸入於 *Sciurus* 屬 (Horsfield, 1840; Miller, 1903)，也有學者以其毛色外形的相似，將之歸於 *Tamias* 屬 (Temminck, 1853)。Allen (1906) 認為這類動物的頭骨與牙齒形態與 *Sciurus* 及 *Tamias* 極為不同，應該自成一屬，並將之命名為



*Tamiops*，取其外表與 *Tamias* 相似之意。這個意見受到往後多數學者的認同，並沿用至今（Osgood, 1932; Allen, 1940; Moore & Tate, 1965; Hoffmann *et al.*, 1993; Thorington & Hoffmann, 2005）。曾有學者以骨骼形態支持此類動物應歸併於 *Callosciurus* 屬中（Ellerman, 1940; Simpson, 1945; Ellerman & Morrison-Scott, 1951; Dao, 1970），不過近年分子親緣的研究顯示，*Dremomys* 屬才是 *Tamiops* 屬最近緣的分類群（Mercer & Roth, 2003; Stepan *et al.*, 2004），因此歸併於 *Callosciurus* 屬中並不適當。

## 1.2 亞洲條紋松鼠屬的物種分類與疑問

按目前最被接受的分類方式，*Tamiops* 屬內共有 4 物種（Thorington & Hoffmann, 2005），其學名與分布地區分別是：

- (1) *T. maritimus*—中國湖北、安徽、浙江以南省分與海南島、越南、寮國及台灣；
- (2) *T. mccllellandii*—尼泊爾東部至印度東北省分、緬甸北部與中部、中國雲南、泰國、越南、寮國及馬來半島；
- (3) *T. rodolphii*—泰國東部、柬埔寨、寮國南部及越南南部；
- (4) *T. swinhoei*—中國河北、甘肅、西藏、雲南、四川、緬甸北部及越南北部。

這是 Moore & Tate (1965) 比對各地標本後的分類結果，所依據的特徵主要為皮毛的顏色、背部條紋的粗細、長短與明暗，他們並在這 4 個物種下分列 14 個亞種。Bonhote (1900) 整理此類動物時，將牠們皆當成為同一物種 *Sciurus mccllellandii*，其中再分為 9 個亞種。Robinson & Kloss (1918) 認為其中的亞種 *swinhoei* 與其他亞種的差異足以將之提升為種，成為 *Tamiops swinhoei*。Osgood (1932) 認為 *Tamiops* 屬可分為二大類群：*mccllellandii* 與 *swinhoei*，其中 *swinhoei* 可再分為二到三個物種，分別為 *swinhoei*、*monticolus* 及 *maritimus*，但也認為此屬動物的毛色有季節性變異，在標本不夠充分的情況下，並不能排除三者為同一種的可能。Allen (1940) 與 Ellerman & Morrison-Scott (1951) 未採用 Osgood (1932) 意見，仍將 *Tamiops* 屬動物分為 *mccllellandii* 與 *swinhoei* 二物種。Moore & Tate (1965) 整理區分出上述 4 物種的分類系統後，此系統大致為學者普遍採用，不過仍有些不同的看法。

Corbet & Hill (1992) 整理印馬區 (Indomalayan Region，或稱東方區) 的哺乳動物系統分類時，雖採用上述 4 個物種的區分方式，但認為 Moore & Tate (1965) 的劃分難以清楚界定，應僅視為暫時性的歸類，並根據皮毛花色特徵、外部形質測量與頭骨測量，特別質疑 *T. maritimus* 與 *T. swinhoei* 分立為不同物種的合理性。Dao (1970) 整

理越南的 *Tamiops* 屬動物時，將其皆視為同一物種。Lunde & Son (2001) 在描述越南的 *Tamiops* 屬物種時，雖採用 Moore & Tate (1965) 的系統，將越南的 *Tamiops* 屬松鼠分為 4 個物種，但也同意 Corbet & Hill (1992) 的看法，將這樣的分類方式視為暫時性的。黃等 (1995) 與張等 (1997) 在整理分布於中國的 *Tamiops* 屬動物時，則皆將 *T. maritimus* 置於 *T. swinhoei* 內，前者僅具亞種的地位。因此，*Tamiops* 屬內物種的分類關係尚需進一步釐清，尤其是 *T. maritimus* 與 *T. swinhoei* 間的關係。

### 1.3 台灣產條紋松鼠分類地位的演變與疑問

文獻上，台灣產條紋松鼠 *Tamiops maritimus formosanus* (Bonhote, 1900) 首見於 Swinhoe (1863) 的採集描述，引用的學名是 *Sciurus mccllellandii* (Horsfield, 1840)，Swinhoe (1863) 未描述新模式，並提及本種亦分布於福建、廣東與海南島。Bonhote (1900) 依據 R. Swinhoe 在 1862 年 4 月於北台灣 (N. Formosa) 採集的標本，命名台灣產的條紋松鼠為新亞種 *Sciurus mccllellandii formosanus* (模式標本目前典藏於位在英國倫敦的 Natural History Museum，即原 British Museum of Natural History，編號 BM 62.12.24.18) (Jones, 1975) (附圖 A)。

Allen(1911)將 H. Sauter 於 1908 年 11 月在集集附近(Chip Chip, N. Formosa；當時集集涵蓋現今南投縣集集鎮與水里鄉地區)採集到的條紋松鼠命名為新種 *Tamiops sauteri* (模式標本目前典藏於位在美國紐約的 American Museum of Natural History，編號 AMNH 31621) (Jones, 1975) (附圖 B)。他發現在一系列相同月份、同一地點採集的 *T. mccllellandii formosanus* 標本中，有二件皮毛標本明顯不同，這兩個標本的體型較小、背部較偏灰色，背部有 3 條黑色條紋而非 1 條，因此命名為新種 (Allen, 1911)。

Allen (1911) 引以為判別特徵的背部條紋顏色差異，後來被認為是季節性變異，因此 *sauteri* 被併入 *T. maritimus formosanus* 中(Osgood 1932)。Kuroda (1935) 檢視來自台東 Riran、宜蘭太平山及嘉義阿里山共 16 件台灣產條紋松鼠標本，也認為阿里山標本在條紋粗細和毛色與其他二地標本的差異是反應冬、夏毛色的變異(附圖 C)。自此，台灣產條紋松鼠的島內變異未再受到關注。

Ellerman & Morrison-Scott (1951) 將 *maritimus* 視為 *swinhoei* 的亞種，而視台灣產條紋松鼠為 *swinhoei* 的一個亞種，稱為 *Callosciurus swinhoei formosanus*。所以此後不少文獻描述台灣產條紋松鼠時採用 *Tamiops swinhoei formosanus* (Kuroda, 1952; 林, 1982; 林 & 林, 1983a; 1983b; 陳 & 于, 1984; 林, 1994)。Moore & Tate (1965)

檢視 8 件台灣產條紋松鼠的標本後，將之歸入 *T. maritimus maritimus* 中，但沒敘明緣由，*formosanus* 成為同物異名。西方世界文獻多採此意見 (Corbet & Hill, 1992; Hoffmann *et al.*, 1993; Nowak, 1999; Thorington & Hoffmann, 2005)。然而，台灣產條紋松鼠的特殊性仍受到部分文獻的重視，*formosanus* 仍被採用，名之為 *T. maritimus formosanus* (Yu, 1996; Oshida *et al.*, 2002)，本研究也採用此學名。

台灣產條紋松鼠的海拔分布範圍約 500—3,670 m (堀川, 1932; Yu, 1994)，經常出現在 1,500—3,000 m (Yu, 1994; 個人觀察)，與 *T. swinhoei* 分布的海拔範圍相似 (1,500—3,500 m) (Corbet & Hill, 1992)，反而與在亞洲大陸上的 *T. maritimus* 分布海拔範圍明顯不同，後者分布於海拔高度極低的區域，如山腳與河中的島嶼 (Moore & Tate, 1965)。因此，台灣產條紋松鼠是否就是 *T. maritimus* 也頗有疑問，*T. swinhoei* 或其他物種也成為可能的選項，需要檢驗新證據加以釐清。

## 1.4 論文結構

本論文研究分為三個主要部分，分別於第二章至第四章中詳述其內容。

第二章以代表母系、父系及雙親的遺傳標記，從不同角度呈現

地理上大尺度範圍條紋松鼠屬各物種的親緣關係，用以探討現行分類系統有疑義之處，特別是 *T. maritimus* 與 *T. swinhoei* 這兩個物種間的關係。結果分子親緣關係的確顯示此二物種的族群間關係複雜，很可能不僅僅只有兩個物種。且族群間的親緣關係在不同遺傳標記間並不一致，很可能是遠古時期不同支系間雜交的結果。台灣產條紋松鼠可能就是不同支系間雜交的產物。其次，以分子定年的方法推估條紋松鼠屬內主要分化事件與現生物種生成之時間。最後，根據三套遺傳標記系統呈現的親緣關係，探討條紋松鼠屬分類系統的可能處理方向。

第三章探討地理上小尺度範圍台灣產條紋松鼠在台灣島上的遺傳變異，以代表母系、父系的遺傳標記來呈現各主要山區條紋松鼠的親緣關係。結果條紋松鼠地理分化的模式大致符合中高海拔動物南、北分化的傾向，但南、北群間界線因基因而易。條紋松鼠在阿里山地區有一個遺傳特化的族群，凸顯該地區在台灣生物地理上有其特殊的地位。條紋松鼠南、北族群歷經的演化事件不盡相同。北群呈現南方避難所與間冰期向北擴展情形，與溫帶生物較相近；南群主要呈現異地分隔的遺傳分化。河川可能對條紋松鼠族群間的基因交流形成影響深遠的地理阻隔。根據分子定年推估，條紋松鼠可能是台灣島形成後早期即遷入並拓殖成功的物種之一。

第四章以條紋松鼠在台灣島內遺傳分化的情形為基礎，探討在

不同遺傳組成的地理分區內頭骨形態分化的情形。結果形態分析支持遺傳分化的推論，東南群與西北群是兩個分化差異較大的族群，大體上前者的頭骨大，後者的頭骨小。西南群與東北群的頭骨大小介於前二群之間，可能是前二群祖先分隔後重新接觸、基因交流後的產物。雖然尚不能決定島內是否有亞種或是種層級的分化，但東南群與西北群應該是兩個長期獨自演化的演化顯著單元，值得在保育上視為不同單元而管理之。

最後，在第五章我綜合地理上大尺度的屬內種間與小尺度的台灣島內族群間的分析，對 *Tamiops* 屬的演化模式與其可能機制提出推論和看法。

## 1.5 引用文獻

- Allen, G. M. (1940). *The mammals of China and Mongolia*. New York: American Museum of Natural History.
- Allen, J. A. (1906). Mammals from the island of Hainan, China. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **22**, 463-490.
- Allen, J. A. (1911). Mammals collected in the Dutch East Indies by Mr. Roy C. Andrews on the cruise of the 'Albatross' in 1909. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **30**, 335-339.
- Bonhote, J. L. (1900). On squirrels of the *Sciurus MacClellandi* Group. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (ser. 7), **5**, 50-54.
- Corbet, G. B. & Hill, J. E. (1992). *The mammals of the Indomalayan Region: a systematic review*. New York: Oxford University Press.

- Dao, V. T. 1970. Sur les formes de l'écureuil de MacClelland, *Callosciurus (Tamiops) macclellandi* Horsfield (Sciuridae, Rodentia) au Vietnam. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* **46**, 53-60.
- Ellerman, J. R. (1940). *The families and genera of living rodents*. London: British Museum.
- Ellerman, J. R. & Morrison-Scott, T. C. S. (1951). *Checklist of Palaearctic and Indian mammals, 1758-1946*. London: British Museum (Natural History).
- Hoffmann, R. S., Anderson, C. G., Thorington, R. W. Jr., & Heaney, L. R. (1993). Family Sciuridae. In *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*: 419-465. 2nd edn. Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Ed.). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Jones, G. S. (1975). Catalogue of the type specimens of mammals of Taiwan. *Q. J. Taiwan Mus.* **28**, 183-217.
- Kuroda, N. (1935). Formosan mammals preserved in the collection of Marquis Yamashina. *J. Mammal.* **16**, 227-291.
- Kuroda, N. (1952). Mammalogical history of Formosa, with zoogeography and bibliography. *Q. J. Taiwan Mus.* **5**, 267-304.
- Horsfield, T. (1840). List of mammalia and birds collected in Assam by John McClelland, Esq. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **1839**, 146-167.
- Lunde, D. & Son, N. T. (2001). An identification guide to the rodents of Vietnam. New York: American Museum of Natural History.
- Mercer, J. M. & Roth, V. L. (2003). The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* **299**, 1568-1572.
- Miller, G. S. (1903). A new squirrel from lower Siam. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **16**, 147-148.



- Moore, J. C. & Tate, G. H. H. (1965). A study of the diurnal squirrels, Sciurinae, of the Indian and Indochinese subregions. *Fieldiana, Zool.* **48**, 1-351.
- Nowak, R. M. (1999). *Walker's mammals of the world*. 6th edn. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Osgood, W. H. (1932). Mammals of the Kelly-Roosevelts and Delacour Asiatic expeditions. *Field Mus. Nat. Hist. Zool.* **18**, 193-339.
- Oshida, T., Su, J.-F. & Lin, L.-K. (2002). Chromosomal characterization of the Formosan striped squirrel *Tamiops maritimus formosanus* (Mammalia, Rodentia). *Caryologia* **55**, 213-216.
- Robinson, H. C. & Kloss, C. B. (1918). A nominal list of the Sciuridae of the Oriental Region with a list of specimens in the collection of the zoological survey of India. *Rec. Indian Mus.* **15**, 171-254.
- Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **85**, 1-350.
- Steppan, S. J., Storz, B. L. & Hoffmann, R. S. (2004). Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Mol. Phylogenet. Evol.* **30**, 703-719.
- Swinhoe, R. (1863). On the mammals of the island of Formosa (China). *Proc. Zool. Soc. Lond.* **1862**, 347-365.
- Temminck, C. J. (1853). *Esquisses Zoologiques sur la cote de Guine. 1. Mammiferes*. Leiden: Brill.
- Thorington, R. W., Jr. & Hoffmann, R. S. (2005). Family Sciuridae. In *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference: 754-818*. 3rd edn. Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Ed.). Baltimore: The John Hopkins University.

- Yu, H.-T. (1994). Distribution and abundance of small mammals along a subtropical elevational gradient in central Taiwan. *J. Zool. (Lond.)* **234**, 577-600.
- Yu, M.-J. (1996). Checklist of vertebrates of Taiwan. Taichung: Tunghai University.
- 林良恭。(1982)。台灣哺乳類研究。東海大學生物學系碩士論文。台中。
- 林良恭。(1994)。台灣哺乳類有多少種？野生動物保育彙報及通訊 **2**, 3-8。
- 林俊義、林良恭。(1983a)。台灣哺乳動物學研究史。省立博物館科學年刊 **26**, 37-51。
- 林俊義、林良恭。(1983b)。台灣哺乳類的動物地理初探。省立博物館科學年刊 **26**, 53-62。
- 陳兼善、于名振。(1984)。台灣脊椎動物誌（下冊）。第二次增訂。台北：台灣商務印書館。
- 張榮祖、金善科、全國強、李思華、葉宗耀、王逢桂、張曼麗。(1997)。中國哺乳動物分布。北京：中國林業出版社。
- 堀川安市。(1932)。台灣哺乳動物圖說。台北：台灣博物學會出版部。
- 黃文几、陳延熹、溫業新。(1995)。中國齧齒類。上海：復旦大學出版社。

## 第二章 亞洲條紋松鼠屬的分子系統分類學研究

### 2.1 前言

亞洲條紋松鼠屬 (genus *Tamiops* Allen, 1906) 分布於東亞與東南亞。此區域的松鼠多樣性極高，全世界松鼠科 51 個屬中有 30 個屬出現於此 (Corbet & Hill, 1992; Thorington & Hoffmann, 2005)。目前該屬的族群劃分為 4 個物種 (Moore & Tate, 1965; Thorington & Hoffmann, 2005)： *T. maritimus* (Bonhote, 1900)、 *T. mccllellandii* (Horsfield, 1840)、 *T. rodolphii* (Milne-Edwards, 1867) 及 *T. swinhoei* (Milne-Edwards, 1874)，但曾被命名的模式標本則高達 32 個 (Moore & Tate, 1965; Wang, 2003; Li *et al.*, 2006)。有些模式的毛色差異被認為是季節變化所造成，因而被視為同物異名 (synonym)。在非熱帶地區的 *Tamiops* 屬物種，松鼠毛色的季節變異的確明顯存在 (Allen, 1940; Moore & Tate, 1965)。 *Tamiops* 屬的物種分類大多是根據身體毛色、條紋粗細明暗形態及體型大小而定，但這樣體色與條紋的特徵卻容易因棲息地的選汰壓力 (如：天敵捕捉) 而產生趨同演化的現象 (Sutton & Patterson, 2000)。

*Tamiops* 屬的 4 個物種中， *T. maritimus* 的分類地位最有疑義，因為不論在體型上或條紋毛色上，皆與 *T. swinhoei* 難以清楚劃分。Corbet

& Hill (1992) 就質疑二者應該被視為同一物種；另一方面，王應祥 (引自 Corbet & Hill, 1992) 則認為 *T. maritimus hainanus* 這個亞種由於體型較小，應該被視為與 *T. maritimus* 及 *T. swinhoei* 皆不同的物種。所以 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 的分類地位需要再檢討修訂。

目前已有許多研究使用粒線體細胞色素 *b* 基因 (cyt-*b*) 來幫助解析屬間、種間及種內的系統分類學問題 (如：Oshida *et al.*, 2000; Piaggio & Spicer, 2001; Herron *et al.*, 2004)。然而，粒線體 DNA 是母系遺傳，只能代表單一觀點的親緣關係。有些哺乳動物的親緣演化 (phylogeny) 研究同時使用代表父系的 Y 染色體基因、代表母系的粒線體基因及代表雙親的體染色體基因，結果不同的遺傳標記系統產生不同的親緣關係 (Tosi *et al.*, 2003; Pidancier *et al.*, 2006; Yannic *et al.*, 2008)。不同演化支系間的雜交 (hybridization) 是導致親緣關係不一致的原因之一 (Arnold, 2006; Degnan & Rosenberg, 2009)。在過去，動物界的種間雜交被視為稀有罕見的，但現在被接受的案例漸增，據推估至少 10% 的物種存在雜交現象 (Mallet, 2005)。兼用多個遺傳標記系統能解析複雜的演化歷史，還能界定不同親代對雜交分類單元 (taxon) 的貢獻程度 (Schwenk *et al.*, 2008)。如果雜交參與了物種形成的過程，遺傳標記很可能呈現父系與母系的基因分屬於不同的支系。

為解決 *Tamiops* 屬物種分類問題，以及克服形態學分類方法的限制，我以建構分子親緣演化關係的途徑提供該屬松鼠系統分類上的新觀點。我選用 5 段核基因序列（2 段 Y 染色體序列與 3 段體染色體序列）及一段粒線體基因作為遺傳標記。研究的目的包括：(1) 建構 *Tamiops* 屬多基因的親緣演化關係，並檢視支系間可能的雜交情形；(2) 使用分子定年的方式來推演 *Tamiops* 屬物種的演化歷史；(3) 比較不同系統的遺傳標記所建構的親緣演化關係，對 *Tamiops* 屬的分類學問題（尤其是關於 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 的）提出看法。

## 2.2 材料與方法

### 2.2.1 樣本蒐集

本研究分析的樣本涵蓋 *Tamiops* 屬的所有 4 個物種，包括：24 隻 *T. maritimus*、5 隻 *T. mccllellandii*、8 隻 *T. rodolphii* 及 9 隻 *T. swinhoei*（表 2-1 & 附表 A）。標本的物種鑑定主要依據 Moore & Tate (1965) 的分類描述及分布點地圖，這些分類描述是基於皮毛條紋等形態特徵。所有 *Tamiops* 屬物種個體背部皆有 5 條暗色條紋與 4 條淡色條紋，其中 *T. rodolphii* 背中部的暗色條紋上有一條極細的淡紋縱向延伸，所有的條紋皆對比清晰。*Tamiops mccllellandii* 也有對比清晰的條紋，但缺少 *T. rodolphii* 背中部的細紋。另兩種 *Tamiops* 屬松鼠的條紋對比

就沒有這麼清晰。背中暗紋兩側的淡紋若與頸背的顏色相近，則此動物為 *T. maritimus*。標本產地若是台灣或中國大陸的福建省也是 *T. maritimus*，因為根據分布圖這兩地僅產此物種（圖 2-1）。從博物館借用的標本則採用館藏標籤之訂名（附表 A）。從越南 Sapa 採得的標本因其在毛色上與遺傳上均與產自雲南省無量山之 *T. swinhoei* 標本（中國科學院昆明動物研究所典藏）極相似（表 2-1），因此認定為 *T. swinhoei*。GenBank 資料庫中的一條 *T. mcclllandii* 序列與一條 *T. swinhoei* 序列（accession nos. EF5393333-4, Li *et al.*, 2008）也納入分析中。親緣關係分析所需的外群採用三隻採自台灣的赤腹松鼠（*Callosciurus erythraeus*）。另為進行分子定年，加入三隻採自台灣的長吻松鼠（*Dremomys pernyi*）作為時間校正用。樣本來源包括自博物館借用、自行採集或與其他學者合作取得（附表 A）。樣本產地與 *Tamias* 屬物種的分布圖如圖 2-1。地點代號也是族群代號，詳見表 2-1 的說明。

### 2.2.2 DNA 萃取、增幅及定序

進行 DNA 分析的樣本組織包括肌肉、皮膚及肝臟，在萃取前皆以純度 99% 以上的乙醇保存。以 DNA Purification Kit（Epicentre, Madison, USA）萃取全基因體 DNA（gDNA），萃取方法依製造廠的

建議程序進行。萃取出來的 gDNA 凝塊以 Tris-HCL EDTA 緩衝溶液溶解保存備用。

共選用粒線體細胞色素 *b* 基因 ( *cyt-b* ) 及 5 段核基因序列進行聚合酶連鎖反應 ( polymerase chain reaction, PCR )。3 段體染色體序列分別為：(1) *IRBP*，感光細胞間視黃醇結合蛋白基因 ( interphotoreceptor retinoid binding protein gene ) ( Stanhope *et al.*, 1992 )；(2) *RAG1*，重組啟動基因 1 ( recombination activating gene 1 ) ( Stepan *et al.*, 2004 )；(3) *PRKCI*，蛋白質激酶 Ci ( protein kinase C, iota ) ( Matthee *et al.*, 2004 )。2 段 Y 染色體序列分別為：(1) *SRY*，Y 染色體性別決定基因 ( sex-determining region of Y chromosome ) ( Suzuki *et al.*, 1997 )；(2) *SMCY7*，*SMCY* 基因 intron 7 ( Hellborg & Ellegren, 2003 )。

每管 50  $\mu$ l 的 PCR 反應溶液包含 50—200 ng 的萃取 gDNA、10 mM 的 Tris-HCl ( pH 8.3 )、50 mM 的 KCl、1.5 mM 的  $MgCl_2$ 、200  $\mu$ M 的個別 dNTP、0.25—0.5  $\mu$ M 的個別引子 ( primer ) 及 2.5 單位的 *TaKaRa Taq*<sup>TM</sup> 聚合酶 ( Takara Bio Inc., Otsu, Japan )。PCR 和定序時使用的引子列於表 2-2。PCR 過程中加溫循環的溫度與時間設定如表 2-3。

PCR 產物的純化與定序皆由明欣生物科技公司 ( 台北，台灣 ) 執行，定序使用 ABI PRISM 3730 定序儀 ( Applied Biosystems, Foster City, California ) 進行。本研究產生的 DNA 新序列皆已上傳至 *GenBank*

(accession nos. HQ698358–HQ698549, 附表 A)。

### 2.2.3 親緣關係分析

定序所得之序列以軟體 BioEdit ver. 7.0.9.0 (Hall, 1999) 進行黏貼、裁剪、蛋白質轉譯確認、多序列的排齊 (alignment) 及基因的合併。雜合 (heterozygous) 位點的偵測是以目視判定, 判定標準是正向與反向序列皆呈現明顯二種鹼基的波峰。在後續分析中, 雜合位點以 IUB 碼 (International Union of Biochemistry code) 表示。分析時, 三段體染色體基因序列合併做樹形分析, 並各自分開做網絡圖分析。兩段 Y 染色體序列因為是相鍊結的 (linked), 只做合併分析。粒線體 *cyt-b* 序列則是單獨進行分析。因此, 在建構親緣關係樹時, 共使用 54 條 *cyt-b* 序列, 28 條合併的體染色體基因序列及 28 條合併的 Y 染色體基因序列。54 條 *cyt-b* 序列中, 有體染色體與 Y 染色體基因序列的 28 個個體, 亦挑出其序列另行建構樹形關係以供比較。

建構親緣關係時, 使用最大概似度 (maximum likelihood, ML) 法與貝氏推論 (Bayesian inference, BI) 法。兩種方法皆需利用分子演化模型以推估親緣關係, 因此以軟體 MrAIC ver. 1.4.4 (Nylander, 2004) 計算以各分子演化模型為基礎建構的樹形關係的 AIC (Akaike Information Criterion) 與校正 AIC 值, 藉以挑選最佳的模型。結果選



出 GTR (generalized-time reversible) (Tavare, 1986) + I (a proportion of invariable sites) 是 Y 基因樹的最佳演化模型；K2P (Kimura's two-parameter) (Kimura, 1980) + G (a gamma rate distribution) + I 是合併體染色體序列基因樹的最佳演化模型；28 條序列或 54 條序列的 *cyt-b* 基因樹的最佳模型則皆是 GTR+G+I。

以軟體 PhyML ver. 3 (Guindon & Gascuel, 2003) 建構 ML 樹形關係，尋樹法 (tree topology searching method) 設定為 NNI (nearest neighbor interchange) 或 SPR (subtree pruning and regrafting) 二者皆運算後擇優選取其一的結果。分歧點可信度 (node support) 是以 aLRT (approximate likelihood ratio test) 評估獲得 (Anisimova & Gascuel, 2006)。以 MrBayes ver. 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) 建構貝氏樹形關係，同時進行各自獨立的兩組 (run) Metropolis-coupled Monte Carlo Markov chains 運算，共進行 1,000,000 代，每 100 代取樣一次，Burn-in 設定為 25%，共得 15,002 個樣本樹，取其公約 (consensus) 並計算每一分歧點的事後機率值 (posterior probability, PP) 作為可信度的估計值。

以 statistical parsimony 法 (Templeton *et al.*, 1992; Posada & Crandall, 2001) 建構 17 個 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 樣本在三段體染色體基因序列各自的關係網絡圖 (network of haplotypes)，由軟體

TCS ver. 1.21 (Clement *et al.*, 2000) 執行。分析前，雜合位點先行移除。運算時，位點空缺 (gap) 視為 A、T、C、G 外的第 5 個狀態，基因型間的連結臨界標準設在 95% 的可信度。

#### 2.2.4 分子定年

為估算各分歧點的發生時間，採用 ML 樹作為依據，以軟體 r8s ver. 1.71 (Sanderson, 2003) 中的 nonparametric rate smoothing 法 (Sanderson, 1997) 結合 Powell 法 (Gill *et al.*, 1981; Press *et al.*, 1992) 的最佳化過程進行。Y 染色體與體染色體基因樹的校正時間設定於 *Tamiops* 屬與 *Dremomys* 屬在 10.4 百萬年前 (Mercer & Roth, 2003) 的分歧點。因為 *Tamiops* 屬在 *cyt-b* 基因樹上並非單系群 (monophyletic group)，校正點設定在所有 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 支系的共同祖先分化點，時間則引用從 Y 染色體基因樹上同一分歧點估算之時間。因此在 *cyt-b* 基因樹只估算 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 所有支系的分化時間。

#### 2.2.5 遺傳距離

許多哺乳動物的粒線體 *cyt-b* 序列已被分析並用來做種間差異的比較 (Irwin *et al.*, 1991; Baker & Bradley, 2006)。在 *cyt-b* 的遺傳距離

可能對物種間界線的釐清有所幫助。因此，以軟體 MEGA ver. 4

(Tamura *et al*, 2007) 估算各族群間在 *cyt-b* 基因上的遺傳差異。為與其他研究進行比較，以 K2P 為分子演化模型計算之。

## 2.3 結果

### 2.3.1 序列組成

從所有樣本 52 隻松鼠得到粒線體 *cyt-b* 基因完整序列長 1,140 bp，共 38 個單套基因型 (haplotype)。從其中 28 隻松鼠得到 *IRBP* (1,204 bp)、*RAG1* (1,269 bp) 及 *PRKCI* (*Tamiops* 與 *D. pernyi* 是 487 bp；*C. erythraeus* 是 480 bp) 各 24、25 及 18 個雙套基因型；從同一批 28 隻松鼠得到 *SRY* (517 bp) 與 *SMCY7* (*Tamiops* 是 519-521 bp；*D. pernyi* 是 530 bp；*C. erythraeus* 是 525 bp) 各 13 與 12 個單套基因型。合併的 Y 染色體序列 (*SRY* & *SMCY7*) 長度是 1,055 bp；合併的體染色體序列 (*IRBP*, *RAG1* & *PRKCI*) 長度是 2,960 bp。雜合位點的數目在 *IRBP*、*RAG1* 及 *PRKCI* 基因上分別是 36、48 及 17，雖然數目不少，但其餘的多型性位點仍足以解析 *Tamiops* 屬各族群間的關係。

### 2.3.2 親緣關係分析

在以下的描述中，*T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 各族群皆以地點代碼（如表 2-1 與圖 2-1）稱之，不一定提及所屬物種。圖 2-2 與 2-3 是根據 Y 染色體基因、體染色體基因及 *cyt-b* 基因所建構的親緣關係樹，ML 法與 BI 法得到的結果大致相同，故僅以 ML 樹呈現。BI 樹與 ML 樹主要的差異是在體染色體基因樹上 TD、PY 及 TW 族群間的關係解析度低，呈多分支態（polytomy）（圖 2-2）；另外在 54 條 *cyt-b* 序列的基因樹上 *D. pernyi* 的位置不一致（圖 2-3）。大部分的分歧點都有高（>80%）aLRT 值（在 ML 樹）與 PP 值（在 BI 樹）支持。

不論是 Y 染色體基因、體染色體基因或粒線體基因皆支持 *Tamiops* 屬內可以區分為三大支系。*Tamiops mccllellandii* 與 *T. rodolphii* 此二物種是可清楚區別的兩大支系，第三大支系則包含 6 個小支系，其中 2 個小支系歸類為 *T. swinhoei*，4 個為 *T. maritimus*（圖 2-2）。但 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 並無法分開為兩個各自獨立的單系群，因此以下此包含 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 的第三大支系稱為 *Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群（complex）。

在 *T. swinhoei-maritimus* 複合種群內，6 個小支系正好對應到 6 個採樣地點。除了體染色體基因樹上的 TD 族群，6 個小支系的單系

群可信度支持皆在 77% 以上 (圖 2-2)。在所有基因樹上, 6 個小支系皆可歸入二分支 (clade)。不論在何基因樹, 第一分支 (Clade 1) 一定包含 PY 與 TD 族群, 第二分支 (Clade 2) 一定包含 SS 與 FU 族群。TW 與 SP 族群在不同基因樹的位置並不一致。以較大樣本數建構的 *cyt-b* 基因樹 (圖 2-3) 並未呈現不同的樹形關係。圖 2-3 亦呈現 YW 與 SP 族群的關係很近, 彼此間 *cyt-b* 序列的 K2P 遺傳距離僅 1.1%, 因此本文後續將 YW 與 SP 視為同一分類單元處理。而 CB 與 TD 族群在圖 2-3 的樹形關係中無法區分成不同群, 因此後續分析也將二者合併為同族群。

*Tamiops swinhoei* 與 *T. maritimus* 各族群在各體染色體基因的關係網絡如圖 2-4。所有基因中, TW、TD 及 PY 族群在網絡上的一邊, SP、FU 及 SS 族群則在網絡上的另一邊。

### 2.3.3 分子定年

*Tamiops* 屬內各支系分歧點的時間估算如圖 2-2。Y 染色體基因樹與體染色體基因樹估算的 *T. swinhoei-maritimus* 複合種群起始分化時間相當接近。

### 2.3.4 鑑別位點與遺傳距離

*Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群的所有族群在核基因的序列上皆各有其特殊、可供鑑別的位點 (diagnostic sites) (表 2-4)。表 2-5 列出 *T. swinhoei-maritimus* 中各族群間在 *cyt-b* 基因的遺傳距離。*Tamiops swinhoei* 與 *T. maritimus* 的種間平均遺傳距離為 10.0%，小於部分 *T. swinhoei* 或 *T. maritimus* 種內族群間的距離。*Tamiops rodolphii* 族群間也存在著如 *T. swinhoei-maritimus* 複合種群內族群間的遺傳差異 (表 2-6)。

## 2.4 討論

### 2.4.1 親緣關係與不一致性

父系、母系及雙親來源的基因樹皆一致支持 *Tamiops* 屬內 4 物種可分成三大支系，其中 *T. mccllellandii* 與 *T. rodolphii* 各成一獨立支系。然而 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 卻無法各自形成單系群，二者共組成一內部族群關係複雜的複合種群支系。在不同基因系統的關係樹中，*T. swinhoei-maritimus* 複合種群內各族群間的關係並不一致。大體上，體染色體基因樹與 Y 染色體基因樹較為相似，因為在二樹中，TD、PY 及 TW 族群皆在同一分支 (圖 2-2)。Y 染色體基因樹與粒線體基因樹的主要不同在於 TW 與 PY 族群在樹形圖中位置的不一致

(圖 2-2 & 圖 2-5)。

親緣關係不一致的情形可能原因包括：(1)支系分揀 (lineage sorting)，(2)雜交，(3)基因複製又遺失，(4)基因平移 (horizontal gene transfer)，(5)分類錯誤 (Arnold, 2006; Degnan & Rosenberg, 2009)。

雖然解析力不足的親緣演化關係也可能引起不一致的情形，但這應該不是 PY 與 TW 族群的位置在 Y 染色體基因樹與粒線體基因樹關係不一致的原因，因為在 Y 染色體基因樹與粒線體基因樹 (圖 2-2) 上包含 PY 與 TW 族群的分歧點皆受到不低的可信度支持。本研究不同基因的關係樹使用相同的松鼠個體，因此即使分類錯誤，仍無法解釋不同基因樹間的不一致。基因平移通常發生在短片段的 DNA 上 (Degnan & Rosenberg, 2009)，然而在本研究中，不一致發生在基因樹上多個部位，單憑基因平移造成此結果的可能性很低。本研究使用的遺傳標記皆不屬於基因家族 (gene family) 的基因，在整個基因體中只存在一份，發生基因複製又遺失的可能性亦低，研究過程中也沒有偵測到任何基因複製又遺失的現象。因此，支系分揀與雜交是本研究親緣關係不一致較可能的兩個原因。

支系分揀是一個隨機的過程，在此過程中對偶基因可能隨機保留或消失 (Buckley *et al.*, 2006)。TW 與 PY 族群在所有基因樹中皆是各自獨立的單系群 (圖 2-2)，所以對此二族群個別而言，支系分揀的

過程已完成。比較 Y 染色體基因樹與粒線體基因樹的樹形，可發現 SP、TD、SS 及 FU 族群間的關係非常相似（圖 2-5），顯示這演化關係很可能不是隨機的結果。TW、PY 及 TD 族群密切的關係不只存在於 Y 染色體基因樹與合併的體染色體基因樹，同時亦存在於三體染色體基因各自的關係網絡中（圖 2-4），因此很可能也不是隨機的結果。所以本研究觀察到 TW 與 PY 族群在各基因樹中的位置不一致，比較可能不是隨機支系分揀的結果。

目前已有些研究根據父系與母系親緣關係的不一致推論物種雜交起源的可能性，例如獼猴（*Macaca arctoides*, Tosi *et al.*, 2003）、山羊（genus *Capra*, Pidancier *et al.*, 2006）及鮑髓（*Sorex granarius*, Yannic *et al.*, 2008）。在 Y 染色體基因樹上 TW 與 PY 族群最近緣的分支皆是 TD 族群；但在粒線體基因樹上 TW 族群最近緣的分支是 SS 族群，PY 族群最近緣的是 SP 族群（圖 2-5）。遠古的雜交（ancient hybridization）可能是此不一致關係的較佳解釋。

體染色體基因 *IRBP*、*RAG1* 及 *PRKCI* 的關係網絡圖皆呈現 TW 族群最近緣的族群是 TD，而與 SS 族群的關係相對較遠（圖 2-4），這與 Y 染色體基因的關係樹一致。TW 族群的父系祖先可能比母系祖先留下更多的核基因。因為在粒線體基因樹上 TW 與 SS 族群分歧的時間點遠早於在 Y 染色體基因樹上 TW 與 TD 族群的分歧點（圖



2-5)，所以這個遠古的基因交流事件較不可能是粒線體 DNA 的滲入 (introgression)。比較可能的情形是 TW 族群的父系祖先族群與母系祖先族群雜交，父系祖先族群並陸續與其子代雜交，經過多代的單向基因輸入造成。在此情況下，大部分母系的核基因多代後會被父系的核基因取代 (Roca *et al.*, 2004)。

PY 族群在核基因 *RAG1* 和 *PRKCI* 的關係網絡中，與 TD 和 SP 族群最近緣 (圖 2-4)。PY 族群的分布地點也靠近 TD 與 SP 族群的分布點，且居於二地之間 (圖 2-1)，這在遺傳上與地理上的關連性也支持 PY 族群是來自於不同支系的雜交：父系是與 TD 族群有共同祖先，母系是與 SP 族群有共同祖先 (圖 2-5)。PY 族群不同於 TW 族群之處在於，不論父系或母系的親緣支系都對體染色體基因有相當的貢獻。

Y 染色體、體染色體及粒線體 DNA 三套遺傳標記所呈現的親緣演化關係中，尚有其他不一致之處。其一是 *Tamiops* 屬 3 大支系間的關係，在 Y 染色體基因樹，*T. mccllellandii* 是關係最遠的支系；在體染色體與粒線體基因樹則皆為 *T. rodolphii* 是關係最遠的支系。其二是 *Tamiops* 屬與 *Dremomys* 屬間的關係，在 Y 染色體及體染色體基因樹，*Tamiops* 屬是單系群；在粒線體基因樹則是 *Dremomys* 屬與 *T. mccllellandii* 是姊妹群，導致 *Tamiops* 屬不是單系群 (圖 2-2)。至於成

因則尚待進一步的研究，或許可藉助演化速率較慢的粒線體基因序列（如：12S rDNA 或 16S rDNA）來釐清這不一致情形。

#### 2.4.2 演化史推論

根據 Y 染色體與粒線體基因樹的時間估算（圖 2-2&圖 2-5），在此提出對 *Tamiops* 屬演化史的推論。首先，在 10.4 百萬年前 *Tamiops* 屬松鼠與 *Dremomys* 屬分化，走上獨自演化的道路。接著在 8.8—6.7 百萬年前，*Tamiops* 屬分化為 3 支系：*T. mcclllandii*、*T. rodolphii* 及 *T. swinhoi-maritimus* 複合種群（圖 2-2），這時期也剛好是在喜馬拉雅山系快速隆起的階段（10.9—7.5 百萬年前）（Amano & Taira, 1992）。*Tamiops* 屬 3 大支系的地理中心就位於喜馬拉雅山系的東側與中南半島的北側，喜馬拉雅山系的造山運動很可能影響 *Tamiops* 屬早期的分化。

在 5.8—3.9 百萬年前，*Tamiops* 屬發生第二波較大規模的分化。在 *T. swinhoi-maritimus* 複合種群內，粒線體親緣支系在 5.8—5.1 百萬年前快速分化為 2 分支，再進一步分為 4 支系。Y 染色體親緣支系則在 5.8—3.9 百萬年前快速分化（圖 2-2&圖 2-5）。這段期間與 *Tamiops* 屬在中國最早的化石記錄時間—晚中新世（Late Miocene）（McKenna & Bell, 1997）相吻合。在 *T. rodolphii* 支系內分化程度相

似的事件也可能發生在此時期（圖 2-3 & 表 2-6）。所以這個時期可能是 *Tamiops* 屬現生物種形成的重要階段。

4.0—1.7 百萬年前，TW 與 PY 族群的父系與母系祖先分別從不同的 *T. swinhoei-maritimus* 複合種群支系中分化出來，在較後期發生不同支系的雜交而生成現生的 TW 與 PY 族群（圖 2-5）。

### 2.4.3 分類學檢討

自從 Moore & Tate (1965) 將 *Tamiops* 屬劃分為 4 個物種以來，除了 Corbet & Hill (1992) 的質疑外，多數時候此 4 物種分類系統廣為人接受。Corbet & Hill (1992) 主要是懷疑 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 二種劃分的合理性，認為二者難以區分。本研究結果顯示不論在 Y 染色體、體染色體或粒線體基因樹，*T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 皆非各自獨立的單系群（圖 2-2），而且共同形成一個複合種群。雖然複合種群內有兩個主要分支，但並未與上述二物種對應。如果此複合種群只是一個物種，則 Corbet & Hill (1992) 的看法受到支持，*T. maritimus* (Bonhote, 1900) 應該併入 *T. swinhoei* (Milne-Edwards, 1874) 中。如果複合種群內的兩個主要分支代表兩個物種，則必須由 Y 染色體、體染色體或粒線體基因樹中挑選一個作為物種樹，以為分類之依據。此新分類會與原先 Moore & Tate (1965) 的不同，因為 *T. swinhoei* 和

*T. maritimus* 的模式標本產地與 SS 和 FU 族群的分布地點相近，而此二族群在任何基因樹中，皆在複合種群內的同一主要分支 (Clade 2) 中 (圖 2-2)，*T. maritimus* 仍要併入 *T. swinhoei* 中，另一主要分支的代表物種模式則要重新檢討選取。

在 *T. swinhoei-maritimus* 複合種群中，除體染色體基因樹上之 TD 族群外，其他族群皆為各自獨立的單系群 (圖 2-2)。SP、FU 及 SS 族群在三個體染色體基因各自的網絡圖中皆有其獨特的基因型，與其他族群不同；TW、TD 及 PY 族群則是在 1 或 2 個體基因網絡圖中有其獨特的基因型 (圖 2-4)。所有 6 個族群在核基因上也皆有可供鑑別位點 (表 2-4)。在 de Queiroz (2007) 提出的統合物種觀念 (或稱 General Lineage Concept of Species) 架構下，單系群、獨特性 (uniqueness) 或排他性 (exclusiveness) 及可鑑別性 (diagnosability) 皆是可接受作為物種劃分的條件。因此在上述種的觀念下，*T. swinhoei-maritimus* 複合種群中的 6 個族群皆可視為獨立物種。另外，TW 族群的核型 (karyotype) ( $2n=38$ ; Oshida *et al.*, 2002) 與 FU 族群的核型 ( $2n=42$ ; Lin *et al.*, 未發表資料) 相當不同，此證據亦支持 *T. swinhoei-maritimus* 複合種群並非只是一個物種。複合種群內 6 個族群間的 *cyt-b* 遺傳距離最小 6.4%，最大 12.5% (表 2-5)，皆高於一般哺乳動物姊妹種間平均 5% 的差異 (Baker & Bradley, 2006)。因此，

我建議 *T. swinhoei-maritimus* 複合種群中的 6 個族群皆宜視為個別物種，台灣產的條紋松鼠（*T. swinhoei-maritimus* 複合種群中的 TW 族群）應為一獨立種，僅分布於台灣，學名為 *Tamiops formosanus* (Bonhote, 1900)。

在 *Tamiops rodolphii* 中有 3 個清楚的分支，彼此間的 *cyt-b* 遺傳距離也皆大於 5%（圖 2-3 & 表 2-6），很可能不止一個物種存在於此支系中，這有待更多採樣地點與更多基因的進一步研究來加以釐清。

## 2.5 結語

在本研究中，透過父系、母系及雙親的遺傳標記比較，發現亞洲條紋松鼠屬（*Tamiops*）的演化歷史相當複雜，很可能至少有兩次物種的形成是由遠古時代的雜交所促成。*Tamiops* 屬內物種多樣性是被低估的，在目前被認定的 4 個物種中，很可能存在至少 8 個物種。在這個人類活動嚴重干擾生物多樣性的東亞與東南亞區域，被低估的生物多樣性亟需重新檢視評估。

## 2.6 引用文獻

Allen, G. M. (1940). *The mammals of China and Mongolia*. New York: American Museum of Natural History.

- Allen, J. A. (1906). Mammals from the island of Hainan, China. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **22**, 463-490.
- Amano, K. & Taira, A. (1992). Two-phase uplift of higher Himalayas since 17 Ma. *Geology* **20**, 391-394.
- Anisimova, M & Gascuel, O. (2006). Approximate likelihood-ratio test for branches: a fast, accurate, and powerful alternative. *Syst. Biol.* **55**, 539-552.
- Arnold, M. L. (2006). *Evolution through genetic exchange*. New York: Oxford University Press.
- Baker, R. J. & Bradley, R. D. (2006). Speciation in mammals and the genetic species concept. *J. Mammal.* **87**, 643-662.
- Bonhote, J. L. (1900). On squirrels of the *Sciurus MacClellandi* Group. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (ser. 7). **5**, 50-54.
- Buckley, T. R., Cordeiro, M., Marshall, D. C. & Simon, C. (2006). Differentiating between hypotheses of lineage sorting and introgression in New Zealand alpine cicadas (*Maoricicada* Dugdale). *Syst. Biol.* **55**, 411-425.
- Clement, M., Posada, D. & Crandall, K. A. (2000). TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.* **9**, 1657-1659.
- Corbet, G. B. & Hill, J. E. (1992). *The mammals of the Indomalayan Region: a systematic review*. New York: Oxford University Press.
- Degnan, J. H. & Rosenberg, N. A. (2009). Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends Ecol. Evol.* **24**, 332-340.
- Francis, C. M. (2008). *A guide to the mammals of Southeast Asia*. Princeton: Princeton University Press.
- Gill, P. E., Murray, W. & Wright, M. H. (1981). *Practical optimization*. New York: Academic Press.

- Guindon, S. & Gascuel, O. (2003). A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.* **52**, 696-704.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp. Ser.* **41**, 95-98.
- Hellborg, L. & Ellegren, H. (2003). Y chromosome conserved anchored tagged sequences (YCATS) for the analysis of mammalian male-specific DNA. *Mol. Ecol.* **12**, 283-291.
- Herron, M. D., Castoe, T. A. & Parkinson, C. L. (2004). Sciurid phylogeny and the paraphyly of Holarctic ground squirrels (*Spermophilus*). *Mol. Phylogenet. Evol.* **31**, 1015-1030.
- Hoffmann, R. S. & Smith, A. T. (2008). Family Sciuridae. In *A guide to the mammals of China*: 172-196. Smith, A. T. & Xie, Y. (Ed.). Princeton: Princeton University Press.
- Horsfield, T. (1840). List of mammalia and birds collected in Assam by John McClelland, Esq. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **1839**, 146-167.
- Irwin, D. M., Kocher, T. D. & Wilson, A. C. (1991). Evolution of the cytochrome b gene of the mammals. *J. Mol. Evol.* **32**, 128-144.
- Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* **16**, 111-120.
- Li, S., Feng, Q., Yang, J.-X. & Wang, Y.-X. (2006). Differentiation of subspecies of Asiatic striped squirrels (*Tamiops swinhoei*) (Milne-Edwards) (Rodentia: Sciuridae) in China with description of a new subspecies. *Zool. Stud.* **45**, 180-189.

- Li, S., Yu, F., Yang, S., Wang, Y., Jiang, X. McGuire, P. M., Feng, Q. & Yang, J. (2008). Molecular phylogeny of five species of *Dremomys* (Rodentia: Sciuridae), inferred from cytochrome *b* gene sequences. *Zool. Scr.* **37**, 349-354.
- Mallet, J. (2005). Hybridization as an invasion of the genome. *Trends Ecol. Evol.* **20**, 229-237.
- Matthee, C. A., van Vuuren, B. J., Bell, D. & Robinson, T. J. (2004). A molecular supermatrix of the rabbits and hares (Leporidae) allows for the identification of five intercontinental exchanges during the Miocene. *Syst. Biol.* **53**, 433-447.
- McKenna, M. C. & Bell, S. K. (1997). *Classification of mammals: above the species level*. New York: Columbia University Press.
- Mercer, J. M. & Roth, V. L. (2003). The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* **299**, 1568-1572.
- Milne-Edwards, M. A. (1867). Description de quelques espèces nouvelles d'Écureuils de l'ancien continent. *Revue Mag. Zool.* **19**, 225-232.
- Milne-Edwards, M. A. (1874). Mémoire sur la Faune mammalogique du Tibet oriental, et principalement de la principauté de Moupin. *Rech. Hist. Nat. Mammifère* **1**, 231-379.
- Moore, J. C. & Tate, G. H. H. (1965). A study of the diurnal squirrels, Sciurinae, of the Indian and Indochinese subregions. *Fieldiana, Zool.* **48**, 1-351.
- Nylander, J. A. A. (2004). *MrAIC.pl*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Center, Uppsala University, Uppsala.
- Oshida, T., Lin, L.-K., Masuda, R., & Yoshida, M.C. (2000). Phylogenetic relationships among Asian species of *Petaurista* (Rodentia, Sciuridae), inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Zool. Sci.* **17**, 123-128.



- Oshida, T., Su, J.-F. & Lin, L.-K. (2002). Chromosomal characterization of the Formosan striped squirrel *Tamiops maritimus formosanus* (Mammalia, Rodentia). *Caryologia* **55**, 213-216.
- Piaggio, A. J. & Spicer, G. S. (2001). Molecular phylogeny of the chipmunks inferred from mitochondrial cytochrome *b* and cytochrome oxidase II gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* **20**, 335-350.
- Pidancier, N., Jordan, S., Luikart, G. & Taberlet, P. (2006). Evolutionary history of the genus *Capra* (Mammalia, Artiodactyla): discordance between mitochondrial DNA and Y-chromosome phylogenies. *Mol. Phylogenet. Evol.* **40**, 739-749.
- Press, W. H., Flannery, B. P., Teukolsky, S. A. & Vetterling, W. T. (1992). *Numerical recipes in C*. 2nd edn. New York: Cambridge University Press.
- de Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Syst. Biol.* **56**, 879-886.
- Roca, A. L., Georgiadis, N. & O'Brien, S. J. (2004). Cytonuclear genomic dissociation in African elephant species. *Nat. Genet.* **37**, 96-100.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**, 1572-1574.
- Sanderson, M. J. (1997). A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Mol. Biol. Evol.* **14**, 1218-1231.
- Sanderson, M. J. (2003). r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics* **19**, 301-302.

- Schwenk, K., Brede, N. & Streit, B. (2008). Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Phil. Trans. R. Soc. B* **363**, 2805-2811.
- Stanhope, M. J., Czelusniak, J., Si, J.-S., Nickerson, J. & Goodman, M. (1992). A molecular perspective on mammalian evolution from the gene encoding interphotoreceptor retinoid binding protein, with convincing evidence for bat monophyly. *Mol. Phylogenet. Evol.* **1**, 148-160.
- Steppan, S. J., Storz, B. L. & Hoffmann, R. S. (2004). Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Mol. Phylogenet. Evol.* **30**, 703-719.
- Sutton, D. A. & Patterson, B. D. (2000). Geographic variation of the western chipmunks *Tamias senex* and *T. siskiyou*, with two new subspecies from California. *J. Mammal.* **81**, 299-316.
- Suzuki, H, Minato, S., Sakurai, S., Tsuchiya, K. & Fokin, I. M. (1997). Phylogenetic position and geographic differentiation of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus*, revealed by variations among rDNA, mtDNA and the *Sry* gene. *Zool. Sci.* **14**, 167-173.
- Tamura, K, Dudley, J, Nei, M & Kumar, S (2007). MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.* **24**, 1596-1599.
- Tavare, S. (1986). Some probabilistic and statistical problems on the analysis of DNA sequences. *Lect. Math. Life Sci.* **17**, 57-86.
- Templeton, A., Crandall, K. A. & Sing, C. F. (1992). A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* **132**, 619-633.

- Thorington, R. W., Jr. & Hoffmann, R. S. (2005). Family Sciuridae. In *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*: 754-818. 3rd edn. Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Ed.). Baltimore: The John Hopkins University.
- Tosi, A. J., Morales, J. C. & Melnick, D. J. (2003). Paternal, maternal, and biparental molecular markers provide unique windows onto the evolutionary history of macaque monkeys. *Evolution* **57**, 1419-1435.
- Wang, Y.-X. (2003). *A complete checklist of mammal species and subspecies in China: a taxonomic and geographic reference*. Beijing: China Forestry Publishing House.
- Yannic, G., Basset, P. & Hausser, J. (2008). A new perspective on the evolutionary history of western European *Sorex araneus* group revealed by paternal and maternal molecular markers. *Mol. Phylogenet. Evol.* **47**, 237-250.

註：本章之研究已於 *Journal of Zoology (London)* 線上刊載  
doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00822.x

表 2-1 採樣地點與各物種的樣本量

物種	族群/地點 代碼	地點	海拔高度 (m)	樣本數	
				核基因	cyt- <i>b</i>
<i>Tamiops</i>	CB	越南: Cao Bang: Nguyen	600	0	2
<i>maritimus</i>		Binh			
<i>T. maritimus</i>	FU	中國: 福建: 武夷山	730	3	6
<i>T. maritimus</i>	PY	越南: Sonla: Phu Yen	603	3	6
<i>T. maritimus</i>	TD	越南: Vinh Phuc:	950	3	4
		Tam Dao			
<i>T. maritimus</i>	TW	台灣	1,650–2,600	4	6
<i>T. mccllellandii</i>	TL	泰國	438	2	5
<i>T. mccllellandii</i>	YG <sup>a</sup>	中國: 雲南: 耿馬	不詳	0	1
<i>T. rodolphii</i>	BM	越南: Thua Thien:	1,249	0	1
		Bach Ma			
<i>T. rodolphii</i>	KL	越南: Kien Giang:	10	3	6
		Kien Luong			
<i>T. rodolphii</i>	MVZ <sup>b</sup>	不詳	不詳	0	1
<i>T. swinhoei</i>	SP	越南: Lao Cai: Sapa	2,030	3	6
<i>T. swinhoei</i>	SS	中國: 四川: 石棉	2,300	1	1
<i>T. swinhoei</i>	YL <sup>a</sup>	中國: 雲南: 麗江	不詳	0	1
<i>T. swinhoei</i>	YW	中國: 雲南: 無量山	2,200	0	2

<sup>a</sup>從 GenBank 下載的序列，無海拔高度資料。

<sup>b</sup>從 Museum of Vertebrate Zoology, University of California Berkeley, Berkeley, California, USA 借用之標本，無地點資料。

**表 2-2 聚合酶連鎖反應 (PCR) 與定序過程中使用的引子**

基因 <sup>a</sup>	引子 <sup>b</sup>	序列 <sup>c</sup>	來源
<i>IRBP</i>	<b>P217 (f)</b>	5'-ATGGCCAAGGTCCTCTTGGATAACTACTGCTT-3'	+IRBP217, Stanhope <i>et al.</i> (1992)
	<b>P1531 (r)</b>	5'-CGCAGGTCCATGATGAGGTGCTCCGTGTCCTG-3'	-IRBP1531, Stanhope <i>et al.</i> (1992)
	P01F (f)	5'-GTCCTCTTGGATAACTACTG-3'	本研究自行設計
	P02R (r)	5'-CAGGTCCATGATGAGGTGC-3'	本研究自行設計
<i>RAG1</i>	<b>S70 (f)</b>	5'-TCCGAGTGGAAATTTAAGMTGTT-3'	Steppan <i>et al.</i> (2004)
	<b>S73 (r)</b>	5'-GAGGAAGGTRTTGACACGGATG-3'	Steppan <i>et al.</i> (2004)
	S77 (f)	5'-TCCATGCTTCCCTACTGACCTG-3'	Steppan <i>et al.</i> (2004)
	S105 (r)	5'-CTCCACRGGGTCAGCCAGAAT-3'	Steppan <i>et al.</i> (2004)
	S01 (r)	5'-TGCATGATGGCCTCCAGCTC-3'	本研究自行設計
	<i>PRKCI</i>	<b>PK1 (f)</b>	5'-AAACAGATCGCATTTATGCAAT-3'
<b>PK2 (r)</b>		5'-TGTCTGTACCCAGTCAATATC-3'	Mathee <i>et al.</i> (2004)
<i>SRY</i>	<b>S286 (f)</b>	5'-GTTGGGCGGGGTTGAGGGGTGTTGAGGGCGGAG-3'	SRY286, Suzuki <i>et al.</i> (1997)
	<b>H777 (r)</b>	5'-GGCCGATACTATAGTTTCGGGTATTT-3'	HMG777, Suzuki <i>et al.</i> (1997)
<i>SMCY7</i>	<b>Y5 (f)</b>	5'-TGGAGGTGCCRAARTGTA-3'	Hellborg & Ellegren (2003)
	<b>Y6 (r)</b>	5'-AACTCTGCAAASTRTACTCCT-3'	Hellborg & Ellegren (2003)
<i>cyt-b</i>	<b>Cb1 (f)</b>	5'-GACATGAAAAATCATCGTTG-3'	由 Oshida <i>et al.</i> (2000) 之 L14724 修改得來
	<b>Cb3 (r)</b>	5'-CATTTTTGGTTTACAAGACCAAAG-3'	由 Oshida <i>et al.</i> (2000) 之 H15910 修改得來
	Cb422 (r)	5'-GTAATGACGGTAGCTCCTC-3'	本研究自行設計
	Cb770 (f)	5'-TAGGAGACCCTGATAACTATAC-3'	本研究自行設計

<sup>a</sup> 基因：*IRBP*, 感光細胞間視黃醇結合蛋白基因 (interphotoreceptor retinoid binding protein gene)；*RAG1*, 重組啟動基因1 (recombination activating gene 1)；*PRKCI*, 蛋白質激酶Ci (protein kinase C, iota)；*SRY*, Y染色體性別決定基因 (sex-determining region Y)；*SMCY7*, *SMCY*基因intron 7；*cyt-b*, 粒線體細胞色素*b*基因 (mitochondrial cytochrome *b* gene)。

<sup>b</sup> f：正向序列；r：逆向序列。PCR 用的引子組以粗體字標示。

<sup>c</sup> 多義鹼基代碼：M = A/C；R = A/G；S = C/G。

表 2-3 聚合酶連鎖反應中溫度與時間的設定<sup>a</sup>

基因 <sup>b</sup>	熱循環 次數	裂解(denaturation)		黏合(annealing)		延展(extension)	
		時間 (分)	溫度 (°C)	時間 (分)	溫度 (°C)	時間 (分)	溫度 (°C)
<i>IRBP</i>	30	1	94	1	70	2	70
<i>RAG1</i>	40	1	94	1	51	2	72
<i>PRKCI</i>	35	0.5	94	0.5	50	1	72
<i>SRY</i>	40	0.5	94	0.5	50	1	72
<i>SMCY7</i>	40	0.5	94	0.5	50	1	72
<i>cyt-b</i>	35	1	94	1	55	2	72

<sup>a</sup>每次聚合酶連鎖反應包括首次裂解 (94°C) 5 分鐘，30–40 次熱循環及最後延展 (72°C) 7 或 10 分鐘。

<sup>b</sup>基因：*IRBP*, 感光細胞間視黃醇結合蛋白基因 (interphotoreceptor retinoid binding protein gene)；*RAG1*, 重組啟動基因 1 (recombination activating gene 1)；*PRKCI*, 蛋白質激酶 Ci (protein kinase C, iota)；*SRY*, Y 染色體性別決定基因 (sex-determining region Y)；*SMCY7*, *SMCY* 基因 intron 7；*cyt-b*, 粒線體細胞色素 *b* 基因 (mitochondrial cytochrome *b* gene)。

表 2-4 *Tamiops maritimus* 與 *T. swinhoi* 各族群在核基因的可鑑別位點數目

族群 <sup>a</sup>	Y-染色體基因 (Y)		體染色體基因 (A)			合計
	<i>SRY</i>	<i>SMCY7</i>	<i>IRBP</i>	<i>RAG1</i>	<i>PRKCI</i>	
<i>T. maritimus</i>						
PY	0	1	0	0	0	1
TD	0	3	0	0	0	3
TW	0	1	3	3	0	7
FU	3	3	0	3	5	14
<i>T. swinhoi</i>						
SP	3	0	2	0	0	5
SS	3	4	4	8	0	19

<sup>a</sup>族群代碼詳見表 2-1。

表 2-5 *Tamiops maritimus* 與 *T. swinhoei* 各族群間在粒線體 *cyt-b* 基因上的 K2P 遺傳距離

族群 <sup>a</sup>	<i>T. swinhoei</i>			<i>T. maritimus</i>		
	YL	SP+YW	SS	PY	TD+CB	TW
<i>T. maritimus</i>						
FU	8.1	9.8	8.7	10.4	9.7	9.5
TW	8.8	12.5	9.2	12.3	12.1	
TD+CB	11.5	11.5	11.0	10.9		
PY	10.9	6.4	11.5			
<i>T. swinhoei</i>						
SS	5.6	12.3				
SP+YW	10.7					

<sup>a</sup> 族群代碼詳見表 2-1。

表 2-6 *Tamiops* 屬內主支系及其族群間在粒線體 *cyt-b* 基因上的 K2P 遺傳距離

比較之支系或族群 <sup>a</sup>	遺傳距離 (%)
<i>Tamiops</i> 主要支系間	
<i>swinhoei-maritimus</i> 複合種群 & <i>rodolphii</i>	16.8
<i>swinhoei-maritimus</i> 複合種群 & <i>mccllellandii</i>	14.2
<i>rodolphii</i> & <i>mccllellandii</i>	17.0
<i>Tamiops rodolphii</i> 支系內族群間	
KL & BM	12.2
KL & MVZ	5.5
BM & MVZ	12.5
<i>Tamiops mccllellandii</i> 支系內族群間	
TL & YG	3.8

<sup>a</sup> 族群代碼詳見表 2-1。

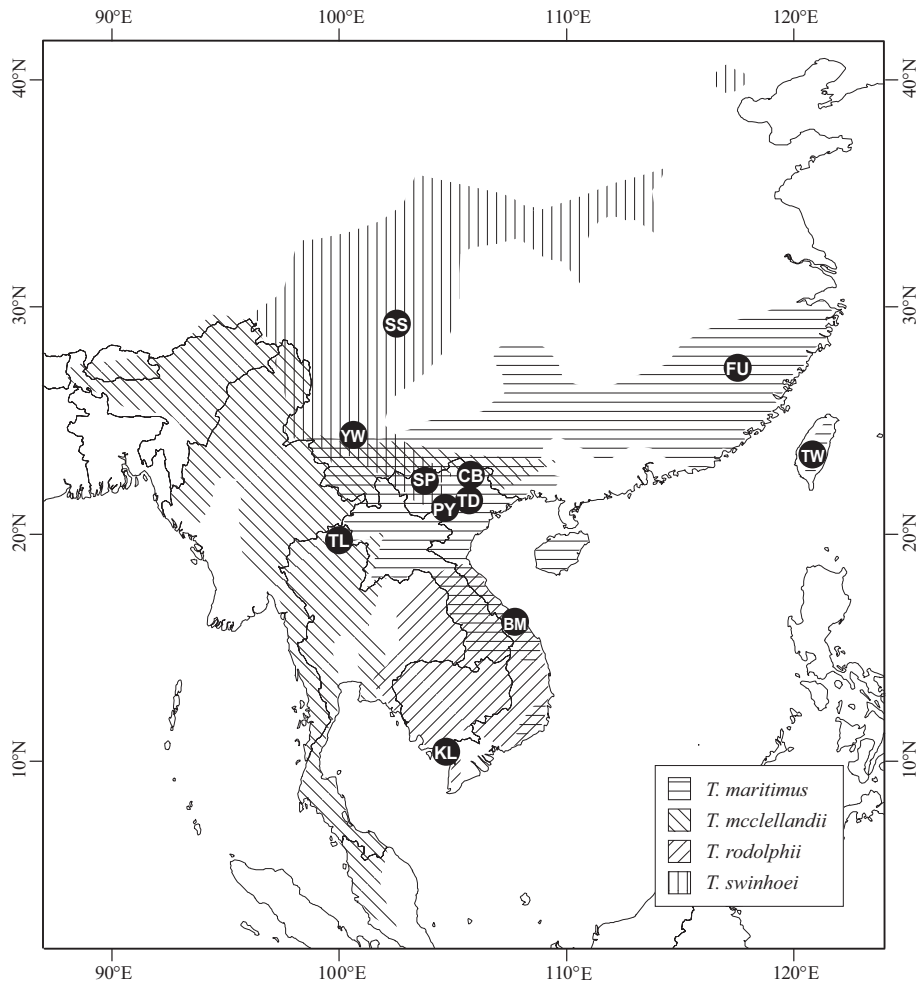
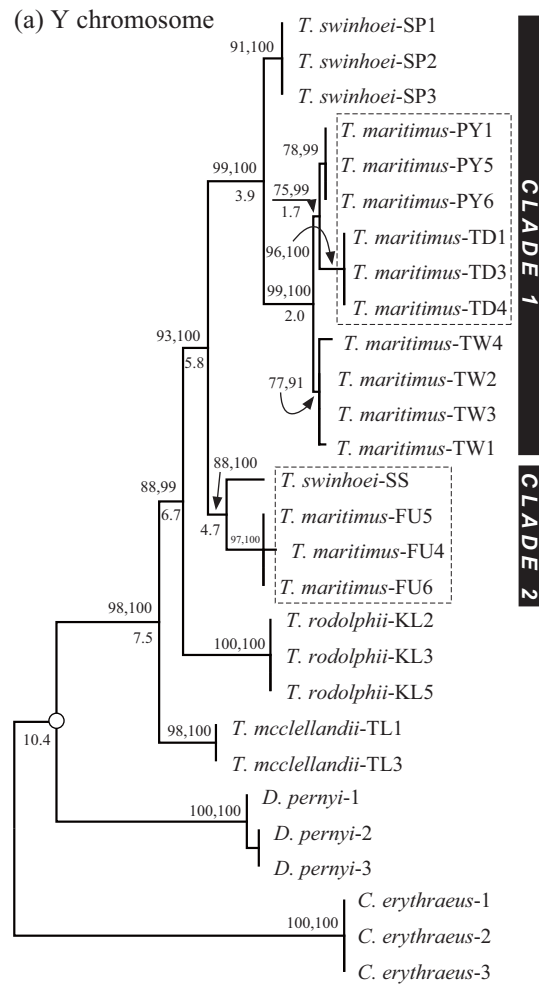


圖 2-1 *Tamiops* 屬物種在東亞和東南亞的分布圖。有代碼的黑色圓圈代表樣本採集地點，地點資訊詳見表 2-1 和附表 A。各物種分布圖是綜合 Moore & Tate (1965)、Corbet & Hill (1992)、Francis (2008) 及 Hoffmann & Smith (2008) 的資料繪製而成。

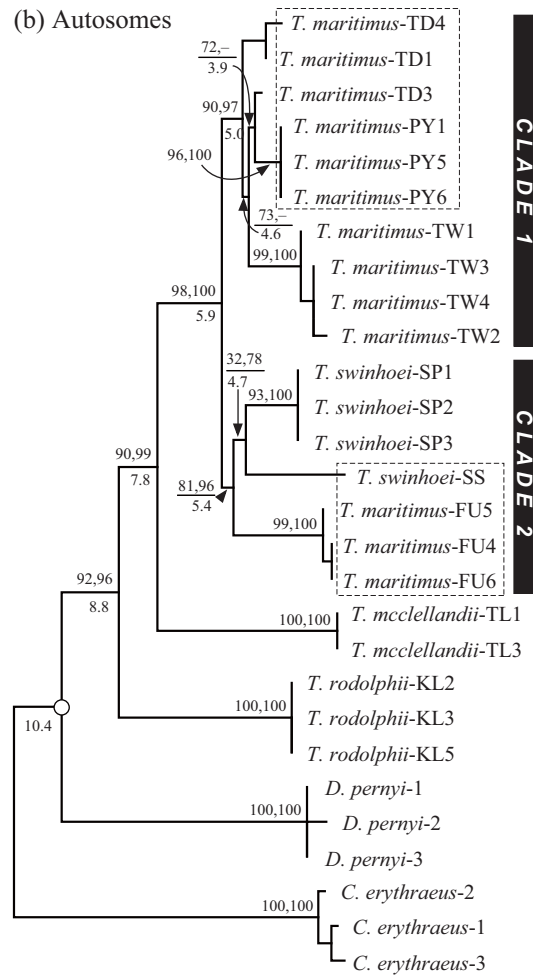


(a) Y chromosome



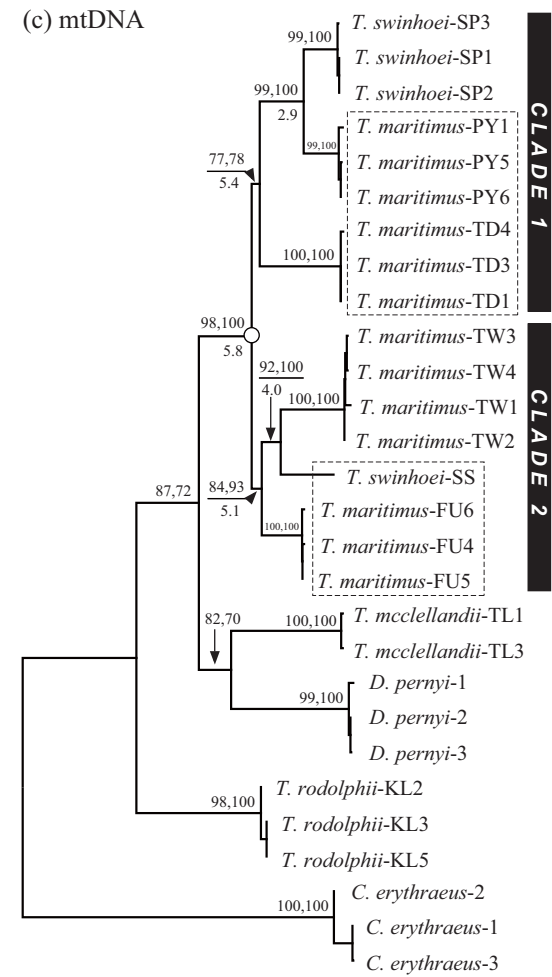
— 0.005 substitutions/site

(b) Autosomes



— 0.001 substitutions/site

(c) mtDNA



— 0.02 substitutions/site

圖 2-2 28 隻松鼠基因序列以最大概似度法建構的親緣關係樹：(a) Y 染色體基因 (*SRY* & *SMCY7*)；(b) 體染色體基因 (*IRBP*, *RAG1* & *PRKCI*)；(c) 粒線體細胞色素 *b* 基因。*Callosciurus erythraeus* 是樹形關係中的外群。在橫線上的數值是 aLRT 和貝氏事後機率值百分比，中間以逗點隔開。若該分歧點不被貝氏推論法支持，則以 “—” 表示。在橫線下的數值是估算的分化時間，以百萬年為單位。在 Y 染色體基因樹與體染色體基因樹上的校正點是使用 *Tamias* 屬和 *Dremomys* 屬分化的時間（10.4 百萬年前）為依據；粒線體 *cyt-b* 基因樹的校正點則是用從 Y 染色體樹上估算的 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 各族群最近共同祖先分歧點（5.8 百萬年前）為依據。樹形圖上的圓圈即為設定校正時間的分歧點。在各學名後的地點與個體代碼資訊詳見表 2-1 和附表 A。*Tamias swinhoei-maritimus* 複合種群在每一個基因樹皆有二分支：Clade 1 與 Clade 2，但組成不完全一致，虛線方框所標示的是在各基因樹中皆不變的族群成員。

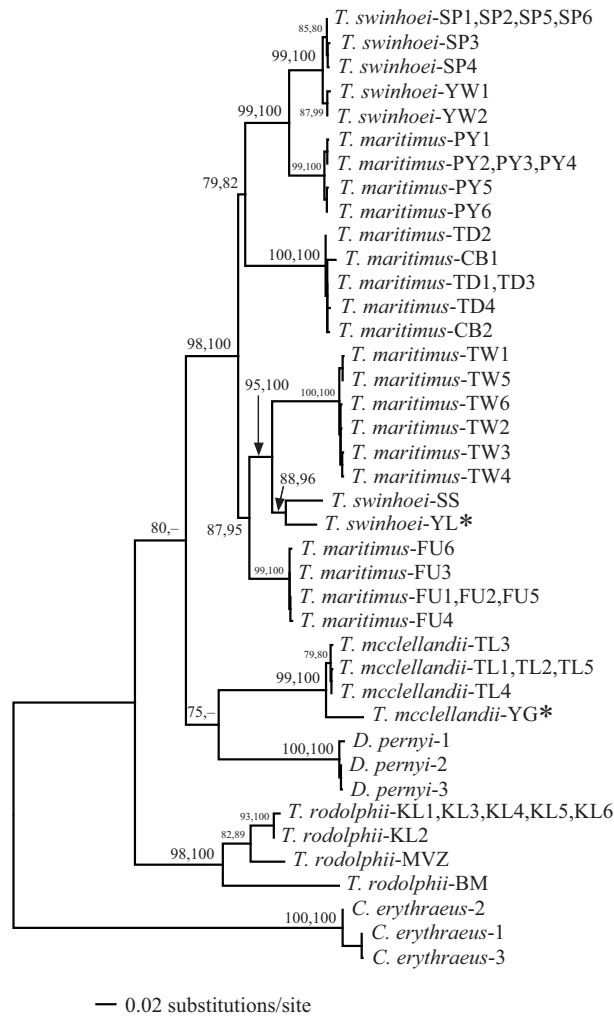


圖 2-3 54 隻松鼠基因序列以最大概似度法建構的粒線體 *cyt-b* 基因親緣關係樹。星號標示由 *GenBank* 下載的序列 (accession nos. : *T. mccllellandii*-YG, EF539333 ; *T. swinhoi*-YL, EF539334)。 *Callosciurus erythraeus* 是樹形關係中的外群。在橫線上的數值是 aLRT 和貝氏事後機率值百分比，中間以逗點隔開。若該分歧點不被貝氏推論法支持，則以 “—” 表示。在各學名後的地點與個體代碼資訊詳見表 2-1 和附表 A。

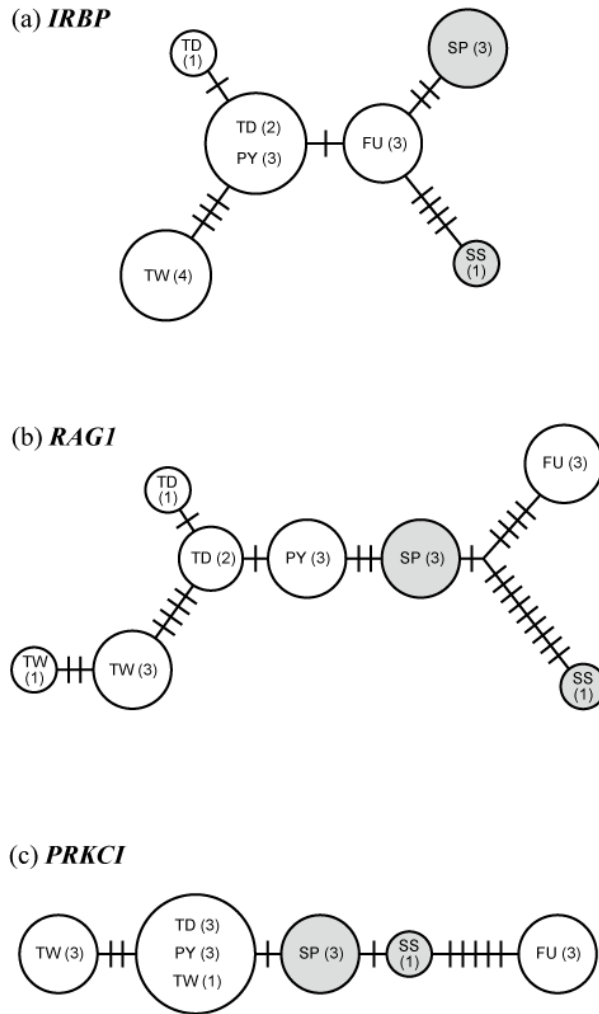


圖 2-4 *Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群內各族群以體染色體基因序列建構的關係網絡圖：(a) *IRBP*；(b) *RAG1*；(c) *PRKCI*。每一個圓代表一個雙套基因型。圓的大小反映有相同基因型的個體數目。圓內代碼是表 2-1 定義的族群名稱，括弧中是個體數。*Tamiops maritimus* 的基因型以白色表示；*T. swinhoei* 的基因型以灰色表示。基因型間與連結線垂直的短線代表假想的突變事件，短線數目即發生突變的次數。

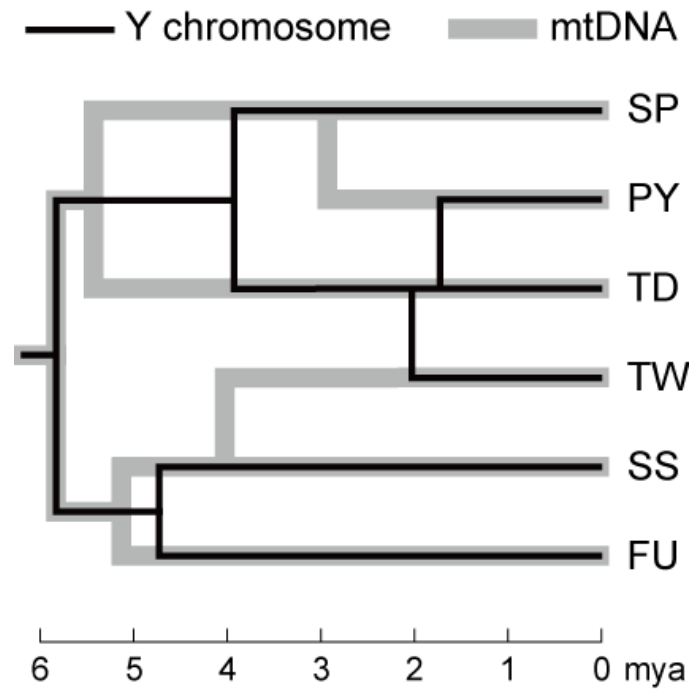


圖 2-5 *Tamiops swinhoei-maritimus* 複合種群的 Y 染色體基因樹與粒線體基因樹比較。分化時間的單位是百萬年前 (mya)。基因樹是由最大概似度法所建構。各族群代碼資訊詳見表 2-1。

## 第三章 台灣產條紋松鼠在遺傳上的地理變異

### 3.1 前言

台灣島的面積不大，許多生物在遺傳或形態上卻存在島內地理變異。尤其近年分子遺傳工具普及，許多未反映在外部形態的遺傳變異，紛紛在各類物種呈現出來。中央山脈對生活在低海拔地區的生物所造成的地形阻隔，是被普遍提及的分化現象，物種類別涵蓋各類動、植物(如：赤腹松鼠, *Callosciurus erythraeus*, Oshida *et al.*, 2006; 穿山甲, *Manis pentadactyla*, 王, 2007; 赤尾青竹絲, *Trimeresurus stejnegeri*, Creer *et al.*, 2001; 斯文豪氏攀蜥, *Japalura swinhonis*, 劉, 1995; 拉都希氏赤蛙, *Sylvirana latouchii*, Jang-Liaw *et al.*, 2008; 莫氏樹蛙, *Rhacophorus moltrechti*, 葉, 1997; 蟋蟀 *Loxoblemmus appendicularis* complex, Yeh *et al.*, 2004; 青剛櫟, *Cyclobalanopsis glauca*, Huang *et al.*, 2002; 長尾栲, *Castanopsis carlesii*, Cheng *et al.*, 2005)。然而，對於生活在中高海拔山區的物種，中央山脈的地形阻隔就不是重要影響因子(如：森鼠, *Apodemus semotus*, Hsu *et al.*, 2001; 黑腹絨鼠, *Eothenomys melanogaster*, 張, 2007; 短尾鮑, *Anourosorex yamashinai*, Yuan *et al.*, 2006; 黃鼠狼, *Mustela sibirica*, 吳, 2004; 台灣長鬃山羊, *Capricornis swinhoei*, 張, 2002; 洪等, 2001; 2003)。基本

上中低海拔的生物多呈東、西分化，中高海拔的則呈南、北分化。

形塑遺傳分化的原因，除上述高山阻隔外，河川的阻隔亦是探討的重要原因之一，例如台灣第一大河川—濁水溪，即可能是數種陸棲動物遺傳分化的地理界線(赤腹松鼠, Oshida *et al.*, 2006; 艾氏樹蛙, *Kurixalus eiffingeri*, 張, 2008; 拉都希氏赤蛙, Jang-Liaw *et al.*, 2008)。

台灣島自 5 百萬年前浮出海平面後 (Liu *et al.*, 2000)，經歷多次的冰河期與間冰期，冰河期通常比間冰期要冷與乾 (Ju *et al.*, 2007)，生物的分布不但會有海拔高度上的遷移，也會有分布範圍的擴展和退縮，且氣候乾濕的差異也會造成草原與森林的更替。青剛櫟 (分布海平面—1,700 m)、長尾栲 (分布 1,000—2,300 m) 及昆欄樹 (*Trochodendron aralioides*) (分布上達 3,000 m) 等 3 種分布於台灣島上不同海拔高度的樹木，就曾經歷冰河期退縮至避難所，冰期後再擴張的歷史 (Huang *et al.*, 2002; Cheng *et al.*, 2005; Huang *et al.*, 2004)，這對生活於其中的森林性動物的分布與基因交流勢必有不小的影響。

某些生物在冰河期的適應棲息地面積較大，在間冰期時反倒較小，因此族群在冰河期時擴張，在間冰期時退縮，因此間冰期避難所的可能性也見諸於部分物種 (如：短尾鮑, Yuan *et al.*, 2006; 玉山杜鵑複合種群, *Rhododendron pseudochrysanthum* species complex, Chung *et*

al., 2007)。

多數哺乳動物的雄性比雌性有較高的播遷傾向，包括較高的播遷率與較遠的遷移距離 (Greenwood, 1980; Handley & Perrin, 2007)。具有如此生活史特性的物種，其代表母系的粒線體 DNA 分化通常比受父系影響的核 DNA 分化來得深，蝙蝠類動物就有許多這樣的研究案例 (如：台灣小蹄鼻蝠, *Rhinolophus monoceros*, Chen *et al.*, 2008; 大棕蝠, *Eptesicus fuscus*, Turmelle *et al.*, 2011)。Tosi *et al.* (2000) 研究雌雄播遷傾向也明顯不同的獼猴屬 (*Macaca*)，認為從母系 DNA 能探討族群較早期的歷史起源，而研究父系 DNA 則能知道族群較近期的基因交流。因此哺乳動物的遺傳分化研究最好能兼顧父、母系的基因標記，以避免雌雄遷移傾向差異造成的片面觀點偏差。

由第二章的結果得知，台灣產條紋松鼠 (*Tamiops maritimus formosanus*) 與亞洲大陸的近緣族群在粒線體 DNA 上的分化可能已有 4 百萬年的歷史，播遷至台灣的時間可能也已久遠，在台灣經歷多次的冰河期與間冰期，也歷經台灣造山運動導致地形改變，族群可能因此有過多次的擴張與退縮，也可能產生地理遺傳分化。但在海拔上廣分布的台灣產條紋松鼠 (500—3,670 m) (堀川, 1932; Yu, 1994) 究竟是呈現近似低海拔物種的東、西分化，或是中高海拔物種的南、北分化？族群的擴展是否是遺傳分化的重要原因？本研究將檢測此



海拔分布與遺傳分化模式的關連性，並探討其形成原因。第二章的研究也已揭示父系與母系的遺傳標記很可能會產生不一樣的親緣關係，因此本研究延續使用第二章的粒線體 *cyt-b* 基因與 Y 染色體基因為遺傳標記，希望藉以達成以下目的：(1) 瞭解條紋松鼠在台灣地理遺傳分化模式，並比較父系與母系遺傳標記的異同；(2) 探討可能之影響條紋松鼠遺傳分化模式的因子，如：族群擴展、冰河期或間冰期避難所、地形阻隔等；(3) 推論台灣產條紋松鼠的演化歷史。

## 3.2 材料與方法

### 3.2.1 樣本蒐集

經由自行採集及向已有典藏的博物館或學者個人商借，共取得 104 份台灣產條紋松鼠的組織樣本，詳如附表 B。這些樣本採自台灣北、中、南、東，共 36 個地點，分布於台灣本島 9 個縣市中（表 3-1 & 圖 3-1），跨越山區包括雪山山脈、中央山脈、海岸山脈、玉山山脈及阿里山山脈。重建親緣關係樹或網絡圖時，使用的外群係由前一章中產出、並已儲存在 *GenBank* 中的 *Tamiops* 其他物種、族群之序列，包括 HQ698367-9、HQ698378、HQ698381-2、HQ698386-7、HQ698402-3、HQ698409、HQ698472-84、HQ698490-3、HQ698500-12、HQ698518-21。

### 3.2.2 DNA 萃取、增幅及定序

以 DNA Purification Kit (Epicentre, Madison, USA) 進行 gDNA 萃取，萃取過程依照原廠使用說明。以肌肉、皮膚或肝臟為萃取的組織，組織在萃取前，皆保存於濃度 99% 以上的乙醇中，並存放於 -80°C 冰櫃冷凍。萃取所得之 gDNA 皆溶解保存於 30–40 µl 的 Tris-HCL EDTA (TE) 緩衝溶液中。

共使用 3 段基因為本研究之遺傳標記，分別是粒線體細胞色素 *b* (*cyt-b*) 基因、Y 染色體上的 *SRY* (sex-determining region) (Suzuki *et al.*, 1997) 及 Y 染色體上 *SMCY7* 序列片段 (Hellborg & Ellegren, 2003)。以聚合酶連鎖反應 (polymerase chain reaction, PCR) 進行基因序列之增幅放大過程。每管 50 µl 的 PCR 反應溶液包含 50–200 ng 的萃取 gDNA、10 mM 的 Tris-HCl (pH 8.3)、50 mM 的 KCl、1.5 mM 的 MgCl<sub>2</sub>、200 µM 的個別 dNTP、0.25–0.5 µM 的個別引子 (primer) 及 2.5 單位的 *TaKaRa Taq*<sup>TM</sup> 聚合酶 (Takara Bio Inc., Otsu, Japan)。PCR 使用的引子列於表 3-2。PCR 過程中加溫循環的溫度與時間設定如表 3-3。

增幅完成之 PCR 產物經電泳確認產量足夠，即送往明欣生物科技公司 (台北，台灣) 以 ABI PRISM 3730 定序儀 (Applied Biosystems, Foster City, California) 執行基因片段的定序工作，定序時使用的引子

列於表 3-2。

### 3.2.3 序列處理與基因多樣性

定序所得之序列以軟體 BioEdit ver. 7.0.9.0 (Hall, 1999) 進行黏貼、裁剪、蛋白質轉譯確認、多序列的排齊 (alignment) 及基因的合併。由於 *SRY* 與 *SMCY7* 皆位處 Y 染色體上，屬鍊結 (linked) 的基因片段，因此合併序列進行分析。總共進行 104 條 *cyt-b* 與 51 條 Y 染色體基因片段的序列分析 (表 3-1)。以軟體 DnaSP ver. 5.10 (Librado & Rozas, 2009) 分析序列的多型性位點 (polymorphic sites) 數目、具簡約資訊位點 (parsimony informative sites) 數目、基因型 (haplotype) 數目、基因型歧異度、每位點之核苷酸歧異度及進行 Tajima (1989)、Fu & Li (1993) 等中性演化的檢測。

### 3.2.4 親緣關係分析

建構粒線體 *cyt-b* 各基因型間的親緣關係 (phylogeny) 時，兼用最大概似度 (maximum likelihood, ML) 法與貝氏推論 (Bayesian inference, BI) 法。兩種方法皆需利用分子演化模型以推估親緣關係，因此以軟體 MrAIC ver. 1.4.4 (Nylander, 2004) 計算以各分子演化模型為基礎建構的樹形關係的 AIC (Akaike Information Criterion) 與校正 AIC 值，藉以挑選最佳的模型，結果選出 GTR (generalized-time

reversible)(Tavare, 1986) + I (a proportion of invariable sites) 是 *cyt-b* 基因樹的最佳演化模型。

以軟體 PhyML ver. 3 (Guindon & Gascuel, 2003) 建構 ML 樹形關係，尋樹法 (tree topology searching method) 設定為 NNI (nearest neighbor interchange) 與 SPR (subtree pruning and regrafting) 二者皆運算後擇優選取其一之結果。分歧點可信度 (node support) 是以 aLRT (approximate likelihood ratio test) 評估獲得 (Anisimova & Gascuel, 2006)。以 MrBayes ver. 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) 建構貝氏樹形關係，同時進行各自獨立的兩組 (2 runs) MCMCMC (Metropolis-coupled Monte Carlo Markov chains) 運算，每組各進行 4 個運算 (4 chains)。共進行 3,000,000 代，每 100 代取樣一次，Burn-in 設定為 25%，以刪除兩組 MCMCMC 運算結果未趨同前之關係樹。共得 45,002 個樣本樹，取其公約 (consensus) 並計算每一分歧點的事後機率值 (Bayesian posterior probability, BPP) 作為可信度的估計值。

建構 Y 染色體序列的親緣關係時，採用在基因型間差異少時仍有良好解析度的 statistical parsimony 法 (Templeton *et al.*, 1992; Posada & Crandall, 2001)，由軟體 TCS ver. 1.21 (Clement *et al.*, 2000) 執行，繪製各基因型間的網絡關係 (network of haplotypes)。運算時，位點

空缺 (gap) 視為 A、T、C、G 外的第 5 個狀態，基因型間的連結臨界標準設在 95% 的可信度。

### 3.2.5 親緣地理分析

為瞭解基因型間的遺傳關係與地理關係的關連性，採用 NCPA (Nested Clade Phylogeographic Analysis) 法 (Templeton *et al.*, 1995) 進行分析，整個流程是以軟體 ANeCA ver. 1.2 (Panchal, 2007) 執行。首先執行軟體 TCS ver. 1.21 (Clement *et al.*, 2000) 建構基因型間的關係圖。第二步由 ANeCA 將 TCS ver. 1.21 建構的基因型網絡依 Panchal & Beaumont (2007) 的原則進行巢狀分群，形成層層套疊的 nested clades。第三步則是執行軟體 GeoDis ver. 2.5 (Posada *et al.*, 2000)，將已巢狀分群的基因型網絡進行地理與基因型間的關連分析。GeoDis 會計算同一分群 (clade) 中所有個體與地理中心的平均地理距離 (Dc) 及該分群中所有個體與高一階層分群的地理中心的平均地理距離 (Dn)，並以蒙地卡羅模擬法 (Monte Carlo permutation) (Roff & Bentzen, 1989) 檢測此二組統計量差異的顯著性。最後，ANeCA 依據 Templeton (2004) 與 Panchal & Beaumont (2007) 的 NCPA 推論檢索表 (inference key) 判斷遺傳與地理的關連性。

### 3.2.6 族群擴展分析

為檢測各族群是否經歷快速擴張成長，以軟體 DnaSP ver. 5.10 (Librado & Rozas, 2009) 計算成對基因型間鹼基差異的頻度分布 (即 mismatch distribution) 與根據 Rogers & Harpending (1992) 的模式所計算之期望值分布。觀察值與期望值的差異以卡方檢定檢測其一致性，此由軟體 StatView ver. 5.0 (SAS Institute Inc., North Carolina, USA) 執行。

### 3.2.7 分化時間估算

不同族群間分化時間的估算採用兩種方式為之。第一種是以軟體 r8s ver. 1.71 (Sanderson, 2003) 估算，選擇以 Powell 法 (Gill *et al.*, 1981; Press *et al.*, 1992) 最佳化的 nonparametric rate smoothing 法 (Sanderson, 1997) 在粒線體 *cyt-b* 的 ML 樹上運算以推估各分歧點的演化時間。校正時間是以 *Tamias swinhoei-maritimus* 複合種群的分化起始時間 (5.8 百萬年前，詳見第二章) 為根據。

第二種方法是計算各族群間的淨遺傳距離，然後以一般鳥類與哺乳類通用的粒線體 DNA 分化速率 (每百萬年淨分歧 2%, Avise *et al.*, 1998) 推算其分化時間。族群間的淨遺傳距離是以軟體 MEGA ver. 4 (Tamura *et al.*, 2007) 計算，採 K2P (Kimura's two-parameter) (Kimura, 1980) 為計算距離的分子演化模式。

### 3.3 結果

#### 3.3.1 基因多樣性

104 隻條紋松鼠的 *cyt-b* 基因序列全長為 1140 個鹼基對 (bp)，其中 124 bp 為有變異位點。共有 49 種基因型 (haplotype)，基因型歧異度 (haplotype diversity) 為 0.975，核苷酸歧異度 0.0325，序列間平均的核苷酸數差距為 37，核苷酸演化之中性檢測結果皆未顯著偏離中性預期 (表 3-4)。

51 隻條紋松鼠經定序獲得 Y 染色體 *SRY* 及 *SMCY* 序列片段。*SRY* 序列長度皆為 517 bp，僅有 3 個變異位點，共有 4 種基因型，基因型歧異度 0.503，核苷酸歧異度 0.0014。*SMCY7* 序列長度為 519 或 520 bp，有 4 個變異位點，共有 3 種基因型，基因型歧異度 0.599，核苷酸歧異度 0.0032，中性檢測皆未顯著偏離中性預期 (表 3-5)。兩段序列合併後共有 5 種基因型 (Y1—Y5)，其中僅基因型 Y5 在 *SMCY7* 的第 224 個位點處有一個鹼基插入，因此序列長度為 520 bp (表 3-6)。

#### 3.3.2 粒線體 *cyt-b* 基因的親緣關係與地理分布

以 ML 法與 BI 法建構的粒線體 *cyt-b* 樹形關係，在主要的分支上呈現共同的結果 (圖 3-2)。台灣產的條紋松鼠可分為三大群：Clade N、Clade A 及 Clade S，分歧點的可信度獲得極高的 aLRT 與 BPP 支持。這三群的條紋松鼠在地理空間鮮有重疊：Clade N 分布於濁水溪

與立霧溪連線以北的中央山脈北段與雪山山脈；Clade A 僅分布於阿里山地區；Clade S 分布於濁水溪與立霧溪連線以南的中央山脈南段、海岸山脈、玉山山脈及阿里山山脈部分地區（圖 3-3）。Clade A 與 Clade N 的遺傳關係較近，但地理上卻與 Clade S 接壤，兩者共域於阿里山地區；Clade N 則與 Clade S 共域於合歡山大禹嶺地區。

Clade S 在 *cyt-b* 的 ML 及 BI 樹上皆再分為二群：Clade S1 與 Clade S2（圖 3-2），雖然 aLRT 與 BPP 的可信度支持僅約 80% 上下，但此二群的地理分布明顯不同：Clade S1 分布較廣，北至合歡山地區與 Clade N 接壤，東至海岸山脈，南至北大武山區，西至玉山山脈；Clade S2 分布較窄，西至阿里山山脈與 Clade A 接壤，東至中央山脈與 Clade S1 重疊，雖分布點與 Clade S1 有不少重疊，但分布範圍偏西（圖 3-3）。

### 3.3.3 Y 染色體基因的親緣關係與地理分布

以軟體 TCS v.1.21 建構 5 種 Y 染色體基因型的網絡關係如圖 3-4。Y1 是唯一位處網絡內部（interior）的基因型，其餘 4 種基因型皆位於末端（tip）的位置。地理空間上，基因型 Y1 分布於中央山脈與玉山山脈；基因型 Y2 分布於雪山山脈與中央山脈北段；基因型 Y3 分布於中央山脈南段與玉山山脈，但範圍相對侷限；基因型 Y4 分布於阿里山山脈與鄰近地區；基因型 Y5 分布於中央山脈北段，但



亦侷限於合歡山區及鄰近地區（圖 3-5）。相較之下，Y1 與 Y2 是廣布的基因型，而 Y3、Y4 及 Y5 的分布侷限。各基因型的樣本數與分布範圍大小有關，即廣布型樣本數多，侷限型樣本數少（表 3-6）。各基因型的分布範圍比起 *cyt-b* 地理分群狀況，有較多的重疊。在 9 個有兩個以上 Y 染色體序列樣本的地點中，有 4 個地點僅有一個基因型，3 個地點有兩個基因型，2 個地點有三個基因型（表 3-7）。由基因型與地理分布的對照（圖 3-5 & 表 3-7）亦可發現在雪山山脈中僅有 Y2 型，在阿里山山脈中僅有 Y4 型，Y 染色體的地理遺傳結構明顯存在。

對照同時具備粒線體 *cyt-b* 與 Y 染色體序列的條紋松鼠樣本，基因型 Y1—Y5 在 *cyt-b* 的四分群中的頻度分布並不一致（Fisher's Exact Test,  $P < 0.001$ ）（表 3-8）。Y1 是廣分布型，但未出現在粒線體 Clade A 中；Y2、Y3 及 Y4 各自出現不同組合的兩個分群中；Y5 則僅出現在 Clade N 中；Clade A 中只出現 Y4 型的 Y 染色體。地理上相鄰的粒線體分群比不相鄰的分群有較多的共有 Y 基因型（圖 3-3、圖 3-5 & 表 3-8）。

### 3.3.4 粒線體 *cyt-b* 基因的 NCPA 分析

Clade N 內可分為 4 大群：2-1、2-2、2-3 及 2-4（圖 3-6），其中除 2-2 外，皆僅內含 2 個基因型，且皆分布於中央山脈北段；2-2 則

包含 16 個基因型，且分布涵蓋中央山脈北段與雪山山脈，其中基因型 B371 和 B503 是唯二同時分布於二山脈的基因型（表 3-7），且在網絡關係圖中皆在內部（interior）位置（圖 3-6）。NCPA 的地理關連分析顯示，2-2 與整個網絡圖（total cladogram）的 Dc 與 Dn 值差異顯著（表 3-9），顯示遺傳與地理間關連性的存在。其中 2-2 的遺傳地理關連可能來自族群分布範圍的擴展或受限的播遷，但現有資料不足以推斷。整個 Clade N 族群的地理遺傳分化則可用分布範圍的連續擴展（contiguous range expansion）來解釋。

圖 3-7 呈現 Clade S 的 NCPA 巢狀分群結果，可分為 3-1 與 3-2 兩大群，完全對應到圖 3-2 的 Clade S2 與 Clade S1。Dc 與 Dn 值差異顯著的分群有 3-1 與整個網絡圖（表 3-9），兩者的遺傳地理關連皆可由異地隔離的棲地片段化（allopatric fragmentation）來解釋。

### 3.3.5 Y 染色體基因的 NCPA 分析

未加上外群時，Y 染色體的 5 個基因型經 NCPA 分析可分為 2-1 與 2-2 兩群，這兩群及整個網絡圖的 Dc 與 Dn 值差異皆已達顯著（圖 3-4 & 表 3-10）。群 2-1 的遺傳地理關連可由分布範圍的連續擴展來解釋；群 2-2 可由受地理距離限制的播遷解釋；至於全島條紋松鼠的 Y 染色體基因型地理分化模式則未有定論。

### 3.3.6 粒線體 *cyt-b* 基因的成對差異比較

將台灣產條紋松鼠個別族群的 *cyt-b* 序列做基因型間鹼基的成對差異比較，繪製其差異分布 (mismatch distribution) 如圖 3-8。除 Clade S (圖 3-8c) 出現雙波峰的頻度分布，與族群擴展的模式期望值有顯著差異 ( $P < 0.0001$ ) 外，其餘 4 個族群的差異分布，皆呈現單波峰曲線，與期望值的差異皆不顯著 ( $P > 0.05$ )。

### 3.3.7 演化歷史

以軟體 r8s 估算各分歧點的演化時間如表 3-11 與圖 3-9。台灣島內條紋松鼠族群的分化始於 3.1 百萬年前的上新世 (Pliocene)，主要族群間的分化在更新世 (Pleistocene) 早期 (Clade N 與 Clade A 間：2.0 百萬年前；Clade S1 與 Clade S2 間：1.3 百萬年)，主要族群內的分化則皆在百萬年以內。以 K2P 校正模式估算的 *cyt-b* 淨遺傳距離：Clade N 與 Clade A 之間 2.8%；Clade S 與 Clade (N+A) 之間 5.6%，據以估算的分化時間列於表 3-11，估算的時間較軟體 r8s 估算者為短，但島內族群分化起始時間 2.8 百萬年，與軟體 r8s 估算的 3.1 百萬年相近。

## 3.4 討論

### 3.4.1 地理遺傳分化模式

根據粒線體 *cyt-b* 的基因型樹形關係 (圖 3-2) 與基因型地理分布圖 (圖 3-3), 台灣產的條紋松鼠可分為 3 個地理上少有重疊的支系: Clade N (北群)、Clade A (阿里山群) 及 Clade S (南群), Clade N 與 Clade S 在合歡山大禹嶺地區交界, Clade A 與 Clade S 在阿里山地區接觸。若不計樣本數少且分布點有限的 Clade A, 則 Clade N 及 Clade S 的地理分化型式與其他分布於台灣中高海拔山區的哺乳動物粒線體 DNA 地理分化型式相近, 皆主要是南北分化 (如: 森鼠, Hsu *et al.*, 2001; 黑腹絨鼠, 張, 2007; 短尾鼯, Yuan *et al.*, 2006; 黃鼠狼, 吳, 2004; 台灣長鬃山羊, 洪等, 2001; 2003; 張, 2002), 與分布於中低海拔者 (赤腹松鼠, Oshida *et al.*, 2006; 穿山甲, 王, 2007) 主要呈現東西分化的現象不同。這些南北分化的物種, 北群的南界大約至花蓮縣立霧溪或萬里溪的緯度; 南群的北界多不超過合歡山大禹嶺地區 (短尾鼯除外)。顯示條紋松鼠雖在海拔高度上是廣分布的物種 (500—3,670 m, 堀川, 1932; Yu, 1994), 但影響其地理遺傳分化的因子, 是以高海拔的分布能力作用較明顯。

條紋松鼠 Y 染色體的基因型亦呈現地理遺傳結構 (圖 3-5), 若依據基因型網絡關係圖 (圖 3-4) 中外群的位置, 將 5 個基因型分為

2 群，第一群包含 Y1、Y3、Y4 及 Y5，第二群只包含 Y2，則 Y 染色體基因型在地理上亦呈現南北分化的型式，第一群即為南群，第二群即為北群。基因型 Y1 分布廣，從中央山脈南段到北段皆有，且在網絡關係圖中位於內部的位置，比較可能屬祖先型的基因型。Y3、Y4 及 Y5 分布在相對較小的地理範圍，且在網絡關係圖中位於末端的位置，比較可能是 Y1 所衍生的基因型。北群的 Y2 在網絡關係圖中位於末端的位置，若忽略外群，則 Y2 似乎也是 Y1 衍生的基因型；但若考量外群的關係，連接外群的假想基因型 A 就很可能是 Y1 與 Y2 的共同祖先，則 Y2 的起源可能與 Y1 無關。

對照條紋松鼠粒線體 DNA（代表母系）的地理分群與 Y 染色體（代表父系）基因型，二者的頻度分布有所關連（表 3-8），亦即二者的地理分布並不獨立。粒線體 DNA 的南、北群與 Y 染色體的南、北群分布範圍有很大的重疊：雪山山脈的粒線體 DNA 與 Y 染色體皆屬北群；中央山脈南段、玉山山脈及部分阿里山山脈的粒線體 DNA 與 Y 染色體皆屬南群（圖 3-3 & 圖 3-5）。父、母系遺傳標記在地理分布上不一致之處主要在中央山脈北段與部分阿里山山脈。在中央山脈北段，條紋松鼠粒線體 DNA 南群最北僅分布到合歡山大禹嶺地區，並未向北超越立霧溪與濁水溪連線所形成的邊界；反觀 Y 染色體南群，不但向北跨越此線，且到達較北端的宜蘭太平山地區。此情形亦

見於分布在中高海拔區域的短尾麝的粒線體南群 (Yuan *et al.*, 2006)。

阿里山地區有 5 隻條紋松鼠的粒線體 DNA 屬於 Clade A (附表 B)，是屬於僅分布於阿里山地區的阿里山群，在 *cyt-b* 以 K2P 模式計算的淨遺傳距離上，與北群的差異較少 (2.8%)，與南群的差異較大 (5.6%)，但在地理上卻是與南群相鄰，而與北群相隔較遠，且在濁水溪以南。前述的其他台灣哺乳動物粒線體 DNA 地理分布研究中，並未有類似情形。但 Motokawa *et al.* (2004) 研究台灣長尾麝 (*Crocidura tadeae kurodai*) 的核型 (karyotype) 在台灣島內的變異，發現大雪山 (屬雪山山脈) 與草嶺 (屬阿里山山脈) 的 Y 染色體形態皆是著絲點端位 (acrocentric)，而在藤枝 (屬中央山脈南段) 的則是著絲點亞中位 (submetacentric)。若大雪山與草嶺個體的核型相似性不是來自趨同演化的結果，則很可能台灣長尾麝的 Y 染色體形態和條紋松鼠的粒線體 DNA 在地理分化上的相似性是來自經歷同一段演化歷史所造成。未來以 DNA 工具闡釋台灣長尾麝的親緣地理將有助於檢驗此假說。Y 染色體在阿里山山脈的基因型皆是 Y4，Y4 還分布到接近玉山山脈的塔塔加地區 (圖 3-5)。Y4 在網絡關係中 (圖 3-4) 與 Y1 較相近，很可能是屬於南部族群的基因型，而非從北部族群所衍生的。所以阿里山地區的條紋松鼠族群在父系和母系的遺傳關係並不一致。

形成父、母系基因關係不一致的原因如第二章所述，不同支系（族群）間的雜交是主要的原因之一。阿里山地區個體粒線體 DNA 與 Y 染色體在親緣關係中位置的不一致，很可能是父、母系起源不同的結果：母系來自北群，父系來自南群。另一個可能有南北群雜交發生的區域是在中央山脈北段，有 9 個粒線體 DNA 北群的個體的 Y 染色體屬南群；有 2 個粒線體 DNA 南群的個體的 Y 染色體屬北群（表 3-8）。中央山脈北段似乎是條紋松鼠南、北族群接觸並發生基因交流的區域。

### 3.4.2 過去族群擴展的影響

表 3-9 與表 3-10 及圖 3-8 分別呈現了以 NCPA 及成對差異比較之頻度分布（mismatch distribution）兩種方法分析過去族群擴展的可能性。粒線體 DNA 的北群（Clade N）在兩種方法皆顯示族群擴展的歷史。圖 3-2 中，Clade N-2-2（即圖 3-6 中之 Clade 2-2）以外的基因型在 Clade N 中位於基部，呈現側支系（paraphyly）的狀況，這些基因型皆採自中央山脈北段，雪山山脈的個體皆位於 Clade N-2-2 中，中央山脈北段的基因型歧異度高於雪山山脈的歧異度，族群擴展的方向較有可能是由中央山脈北段往西北方的雪山山脈擴展。類似的族群擴散推論常見於冰河期後往北擴展的溫帶物種（如：日本鼯鼠，*Petaurista leucogenys*, Oshida *et al.*, 2001）。

相較於北群明顯的族群擴展證據，南群的族群擴展則受到較少支持。圖 3-8 的 mismatch distribution 分析支持 Clade S1 及 Clade S2 的族群擴展，但不支持整個南群作為一分析單位的族群擴展。NCPA 的分析（圖 3-7&表 3-9）顯示粒線體 DNA 南群不論是整群為單位，或其中的 Clade 3-1（即圖 3-2 中的 Clade S2）為分析對象，族群地理分化的原因皆是棲地片段化造成的異地隔離，而非族群擴展。Y 染色體基因的 NCPA 分析則顯示 Clade 2-1（包含基因型 Y4 與 Y5）的地理分布型式是族群擴展的結果（圖 3-4&表 3-10）。Y4 和 Y5 分布的地區（圖 3-5）剛好個別與粒線體阿里山群和北群接壤並重疊，很可能代表 Y 染色體南群擴展進入粒線體阿里山群和北群原分布之地域，並取代部分原族群的 Y 染色體，所以在採集地點 11、12、16 及 18 皆可見到北群的粒線體 DNA 與南群的 Y 染色體基因共存於同一個體（附表 B）。粒線體阿里山群個體身上則皆僅發現南群的 Y 染色體基因（地點 26 & 27），由於目前樣本少（2 個體），是否整個族群的父系基因已完全被取代，尚難有定論。而 Y4 與 Y5 呈現族群擴展進入粒線體阿里山群和北群範圍的現象，亦可能反映雄性播遷的傾向高於雌性，這是日後研究可檢測的假說。整體來說，共有 11 個個體帶有南群的 Y 染色體與北群（含阿里山群）的粒線體，僅有 2 個個體帶有北群的 Y 染色體與南群的粒線體（表 3-8），顯示兩群間基因交流



並不對等，可能數量上南群的雄性個體進入北群領域多於北群的雄性個體進入南群領域。

### 3.4.3 條紋松鼠的避難所

過去族群的擴展事件常伴隨冰河期或間冰期的避難所一同被研究討論。由於台灣產條紋松鼠是森林性動物，以森林性動植物推測的可能避難所特別值得考量，這些包括：(1) 西北部，有黑腹絨鼠（張, 2007）、長尾栲（Cheng *et al.*, 2005）及牛樟（*Cinnamomum kanehirae*, Liao *et al.*, 2010）；(2) 合歡山地區，有短尾鼯（Yuan *et al.*, 2006）；(3) 阿里山，有黑腹絨鼠（張, 2007）與台灣深山鋤形蟲（*Lucanus formosanus*, Huang & Lin, 2010）；(4) 東南部，有青剛櫟（Huang *et al.*, 2002）、長尾栲（Cheng *et al.*, 2005）及牛樟（Liao *et al.*, 2010）。黑腹絨鼠、短尾鼯及台灣深山鋤形蟲的海拔分布範圍都與條紋松鼠有相當的重疊；牛樟、青剛櫟及長尾栲等植物都是條紋松鼠潛在的食物種類，因此這些物種的避難所也可能與條紋松鼠的族群歷史息息相關。以下就逐一討論這些條紋松鼠潛在之避難所。

西北部所指為雪山山脈，條紋松鼠在雪山山脈的粒線體基因型皆屬 Clade N 中的 Clade N-2-2（圖 3-2&圖 3-6）。在 Clade N-2-2 內，下一層級的 1-2、1-4、1-5 及 1-6 之中皆主要是分布於雪山山脈的個體，這些基因型很可能都是衍生自基因型 B371（同時分布於雪山山脈與

中央山脈北段)。放射狀的基因型間關係可能也是族群擴展的證據，但由於資料不足，未能在 NCPA 的分析中確認族群擴展的歷史 (表 3-9)。不過以雪山山脈的粒線體 DNA 與 Y 染色體基因型皆為單純的北群來看，此區域內很可能有類似避難所的棲息環境，使族群保有特定的基因型組合。

條紋松鼠的粒線體北群在合歡山及鄰近地區 (採樣點 11-14、16-19) 的基因型數目多且歧異度高，並分散在不少主要分群中 (圖 3-6 & 附表 B)。這些採樣點的 Y 染色體還有其他地區所無的基因型 Y5 (圖 3-5)。雖然 Y5 比較可能是屬於南群、由 Y1 所衍生，但所有帶 Y5 基因型個體的粒線體 DNA 皆屬北群，顯示南、北族群極可能長期交混在一侷限的避難所範圍，使同時帶 Y5 與粒線體北群基因型的個體保持相當的數量。

條紋松鼠在阿里山地區有一獨特的粒線體 DNA 支系，在其他生物並不多見。台灣深山楸形蟲雖地理遺傳分化型式與條紋松鼠大不相同，但同樣在阿里山地區有一獨特的粒線體 DNA 支系 (Huang & Lin, 2010)，因此阿里山地區很可能也有生物避難所的存在。條紋松鼠偏好出現的海拔範圍與檜木林帶所代表的霧林帶相當 (個人觀察)，出現的地點也偏向雨量較高的區域 (張簡等, 2011)。個人飼養條紋松鼠 (個體數=4) 的初步資料顯示牠們比刺鼠 (*Niviventer coninga*) 等共

域之山區鼠類需要更多的水分補充，這可能是適應霧林帶的演化結果。阿里山地區過去以盛產檜木著名，長期穩定存續的檜木森林可能是阿里山地區成為條紋松鼠避難所的重要原因。而保有遠古時代由北群分化出之粒線體 DNA 阿里山群亦是支持此區為條紋松鼠避難所的證據之一。

東南部是本次研究採樣最少之處，但由海岸山脈的採集個體亦屬粒線體南群中的 S1 群，推測中央山脈南段東側可能亦是 S1 群分布的範圍。大體上，不論是粒線體 DNA 或 Y 染色體，南台灣族群皆呈現東、西遺傳分化的現象，因此除東南部，中央山脈以西的地區很可能也存在避難所。由於東南部的避難所受到青剛櫟 (Huang *et al.*, 2002)、長尾栲 (Cheng *et al.*, 2005) 及牛樟 (Liao *et al.*, 2010) 等諸多植物研究的支持，很可能南台灣條紋松鼠分布較廣的粒線體 S1 群及 Y 染色體 Y1 基因型皆是由東南部的避難所擴展而出。這有待補充此區的條紋松鼠樣本以進一步確認。

不同於多數研究探討的避難所是指在冰河時期族群退縮的較小區域，短尾鼯 (Yuan *et al.*, 2006) 與黑腹絨鼠 (張, 2007) 的研究認為此二分布於中、高海拔山區的動物，在冰河時期時降遷至較低海拔地區，理應有較大的分布範圍，故間冰期才是退縮於避難所的時期。一般而言，台灣在冰河期時的氣候較間冰期時要乾、冷。最冷時可比

現在低 8–11°C，植物降遷 1,600–2,200 m (Tsukada, 1966) 或 1,500–1,600 m (Liew & Chung, 2001)；而乾燥的氣候使許多低海拔地區呈現草地的植被形態 (Liew *et al.*, 1998; Liew & Chung, 2001)。台灣產條紋松鼠目前較常出現在海拔 1,500–3,000 m (Yu, 1994; 個人觀察)，若以降遷 1,500 m 換算，此偏好海拔範圍降為 0–1,500 m。由於條紋松鼠是森林性動物，且可能偏好潮濕的森林，低海拔的面積雖然較多，但乾燥的氣候很可能使適合的棲地面積減少。因此，對條紋松鼠而言，避難所現象發生在冰河期的可能性較高。

#### 3.4.4 其他可能影響地理遺傳分化的環境因子

許多分布於低海拔的動物受到中央山脈阻隔的影響，而產生地理遺傳的分化（如：赤腹松鼠, Oshida *et al.*, 2006; 赤尾青竹絲, Creer *et al.*, 2001; 拉都希氏赤蛙, Jang-Liaw *et al.*, 2008; 拉氏清溪蟹, *Candidiopotamon rathbunae*, Shih *et al.*, 2006; 蟋蟀 *Loxoblemmus appendicularis* complex, Yeh *et al.*, 2004)，但對條紋松鼠而言，台灣山脈的高度似乎不構成現今的地理阻隔。

以本研究所揭示的地理分群推論，濁水溪與立霧溪（區分粒線體 DNA 南北群與 Y 染色體北群之南界）及大甲溪與蘭陽溪（Y 染色體南群的北界）似乎是限制條紋松鼠基因型分布與擴展的重要界線。濁水溪是台灣第一大河川，橫貫中央山脈以西的台灣中部，它的上游支

流遍佈中部各大山系，將各山脈切出深峻溪谷，目前已知不少脊椎動物受限於此（如：赤腹松鼠, Oshida *et al.*, 2006; 艾氏樹蛙, 張, 2008; 拉都希氏赤蛙, Jang-Liaw *et al.*, 2008）。立霧溪（黃鼠狼, 吳, 2004）、大甲溪（黃鼠狼, 吳, 2004; 短尾鮑, Yuan *et al.*, 2006）及蘭陽溪（短尾鮑, Yuan *et al.*, 2006）也已有阻隔基因交流的研究案例。除了河川本體的阻隔效應，台灣高山溪流源頭可能出現崩坍地或森林界線等導致森林棲地不連續的情況，使台灣產條紋松鼠受高山地區河川阻隔的可能性更高。

### 3.4.5 族群演化歷史

依軟體 r8s 在粒線體 *cyt-b* 基因樹估算的時間（圖 3-9 & 表 3-11），台灣產條紋松鼠在 4 百萬年前與亞洲大陸上的姊妹群分化後，3 百萬年前分化成 Clade S 與 Clade (N+A) 兩大支系，2 百萬年前 Clade (N+A) 又分化成 Clade N 與 Clade A，形成今日地理上相鄰但少有重疊的南群、北群及阿里山群。在 1.3 百萬年前南群再分化出 S1 與 S2 群。由遺傳距離估算的時間晚於軟體 r8s 所估算，但在 Clade S 與 Clade (N+A) 兩大支系分化的時間上則相當接近，為 2.8 百萬年前，這是由 K2P 模式校正之淨遺傳距離 5.6% 所推算出的。這個遺傳距離是目前已知台灣哺乳動物中種內差異最大者，反映條紋松鼠可能是台灣野生動物的早期移民且至今仍有存留族群的少數物種之一。

條紋松鼠等樹松鼠是陸棲森林性動物，不易由海漂進行族群的播遷，這可由台灣周圍海洋性島嶼（如：呂宋島、綠島、蘭嶼等）並無原產松鼠科動物為佐證。所以條紋松鼠由亞洲大陸播遷到台灣的方式極可能是利用冰河期海平面下降，台灣島成為亞洲大陸的一部份時由陸路遷移進行。條紋松鼠首次遷入台灣的時間，極可能早於 3 百萬年前。接下來的分化事件是都發生在島內抑或多波不同支系族群遷入台灣所造成，以下就現有證據來討論可能之演化歷程。

若台灣的樣本在親緣關係樹上形成一個單系群，則島內分化是最簡單的假說模型。由於不少研究無台灣以外之樣本（如：森鼠, Hsu *et al.*, 2001; 赤腹松鼠, Oshida *et al.*, 2006; 穿山甲, 王, 2007; 黃鼠狼, 吳, 2004），物種單次進入台灣並於島內種化應該是適當的虛無假說（null hypothesis），可供未來有島外樣本時進一步檢測使用。另有些研究則藉由比較台灣以外的樣本，分析基因型間的關係與分布範圍，進而推論遺傳分化可能是多波族群遷入台灣所造成（如：台灣葉鼻蝠, *Hipposideros terasensis*, 朱, 2006; 澤蛙, *Rana limnocharis*, Toda, 1999; 巒大杉, *Cunninghamia konishii*, Lu *et al.*, 2001）。第二章的分析中，台灣產條紋松鼠與地理上最鄰近的福建武夷山族群各自演化已有相當長的歷史，與台灣支系最近緣的四川族群（母系）與北越族群（父系）亦是各自獨立的單系群，雖然圖 3-4 顯示 Y 染色體基因關係中，Y2

和以 Y1 為主的 Y 染色體南群並非組成一個單系群，但亦有可能是台灣族群與外群 (PY+TD) 的共同祖先型 A 播遷至台灣後在島內的範圍分化出現生兩群。加上台灣族群在粒線體 *cyt-b* 基因樹上仍是單系群，因此我認為單一次進入台灣然後島內分化是目前條紋松鼠播遷台灣模式的較佳假說。

台灣島是歐亞大陸板塊與菲律賓海板塊撞擊引發的造山運動所形成，浮出海平面的時間約在 5 百萬年前，初生成的台灣島僅有現在中央山脈北、中段的範圍 (Liu *et al.*, 2000)。北台灣山脈快速隆升的時期約在 3 百萬年前 (Teng, 1992)，此時正好是粒線體 Clade S 與 Clade (N+A) 的分化時期，條紋松鼠的地理分化可能與地質事件有所關連。造山運動的板塊抬升過程由北而南漸次發生，南部與北部山脈隆起的時間相差 2.3—3 百萬年 (Liu *et al.*, 2000; Huang *et al.*, 2006)。我推測台灣產條紋松鼠在 4 百萬年前與亞洲大陸族群分化之後，進入現今北台灣地區，在 3 百萬年前北台灣山脈快速隆升時產生粒線體 Clade S 與 Clade (N+A) 的分化及 Y 染色體北群 (Y2 型) 與南群 (Y1 & Y3—Y5 型) 的分化。在南台灣主要山脈尚未抬升至相當高度前，相信當時的濁水溪可能如現今的高屏溪是往南流的。當時北台灣基因交流的阻隔，可能如現今南台灣一樣，主要是東西向的。隨著造山運動往南延伸，中央山脈南段、玉山山脈及阿里山山脈逐漸隆起，一旦

到達相當海拔高度，濁水溪便改向往西流，截斷 Clade (N+A)在西部的連續分布，使 Clade N 與 Clade A 自此獨自演化，這個時間可能是在 1.4—2 百萬年前（表 3-11&圖 3-9）。後來更新世冰河期各族群分布皆被侷限在現今分布範圍中偏南的避難所，Clade N 可能在合歡山區附近的谷地，Clade A 在阿里山的避難所，Clade S 在中央山脈南段兩側的避難所，並在 0.3—1.3 百萬年前（表 3-11&圖 3-9），伴隨南台灣中央山脈的隆升而分化成 S1 與 S2 兩群。間冰期時各族群重新擴展，Clade N 往西北進入雪山山脈。S1 群往北與西擴展，其中往北的族群，雌性個體到達合歡山大禹嶺地區，雄性個體到達更遠的中央山脈北段，但因時間比 Clade N 進入雪山山脈的時間晚，Y 染色體南群尚未能進入雪山山脈；往西的族群則翻越中央山脈到達玉山山脈。S2 群往西擴展，雌性個體到達阿里山地區與 Clade A 個體共域，雄性個體播遷更遠，可能導致 Clade A 個體的 Y 染色體皆屬南群。

### 3.5 結語

台灣產條紋松鼠島內遺傳南、北分化的現象與高山物種分化模式相近。條紋松鼠能形成高度的島內遺傳分化，可能導因於祖先族群進入台灣時間早、適應的環境溫度範圍廣（可由條紋松鼠分布低至高海拔範圍為證）、森林棲息地與族群大小受冰河期影響多次退縮與擴



展、不易通過台灣高山間深峻的河谷等特性，使族群能長期於台灣存續，並在各山區分化、累積遺傳變異至今。

### 3.6 引用文獻

- Anisimova, M & Gascuel, O. (2006). Approximate likelihood-ratio test for branches: a fast, accurate, and powerful alternative. *Syst. Biol.* **55**, 539-552.
- Avise, J. C., Walker, D. & Johns, G. C. (1998). Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proc. R. Soc. Lond. B* **265**, 1707-1712.
- Chen, S.-F., Jones, G. & Rossiter, S. J. (2008). Sex-biased gene flow and colonization in the Formosan lesser horseshoe bat: inference from nuclear and mitochondrial markers. *J. Zool. (Lond.)* **274**, 207-215.
- Cheng, Y.-P., Hwang, S.-Y. & Lin, T.-P. (2005). Potential refugia in Taiwan revealed by the phylogeographical study of *Castanopsis carlesii* Hayata (Fagaceae). *Mol. Ecol.* **14**, 2075-2085.
- Chung, J.-D., Lin, T.-P., Chen, Y.-L., Cheng, Y.-P. & Hwang, S.-Y. (2007). Phylogeographic study reveals the origin and evolutionary history of a *Rhododendron* species complex in Taiwan. *Mol. Phylogenet. Evol.* **42**, 14-24.
- Clement, M., Posada, D. & Crandall, K. A. (2000). TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.* **9**, 1657-1659.
- Creer, S., Malhotra, A., Thorpe, R. S. & Chou, W.-H. (2001). Multiple causation of phylogeographical pattern as revealed by nested clade analysis of the bamboo viper (*Trimeresurus stejnegeri*) within Taiwan. *Mol. Ecol.* **10**, 1967-1981.

- Fu, Y.-X. & Li, W.-H. (1993). Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics* **133**, 693-709.
- Gill, P. E., Murray, W. & Wright, M. H. (1981). *Practical optimization*. New York: Academic Press.
- Greenwood, P.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* **28**, 1140–1162.
- Guindon, S. & Gascuel, O. (2003). A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.* **52**, 696-704.
- Handley, L. J. L. & Perrin, N. (2007). Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Mol. Ecol.* **16**, 1559–1578.
- Hellborg, L. & Ellegren, H. (2003). Y chromosome conserved anchored tagged sequences (YCATS) for the analysis of mammalian male-specific DNA. *Mol. Ecol.* **12**, 283-291.
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp. Ser.* **41**, 95-98.
- Hsu, F.-H., Lin, F.-J. & Lin, Y.-S. (2001). Phylogeographic structure of the Formosan wood mouse, *Apodemus semotus* Thomas. *Zool. Stud.* **40**, 91-102.
- Huang, C.-Y., Yuan, P. B. & Tsao, S.-J. (2006). Temporal and spatial records of active arc-continent collision in Taiwan: a synthesis. *GSA Bull.* **118**, 274-288.
- Huang, J. P. & Lin, C.-P. (2010). Diversification in subtropical mountains: phylogeography, Pleistocene demographic expansion, and evolution of polyphonic mandibles in Taiwanese stag beetle, *Lucanus formosanus*. *Mol. Phylogenet. Evol.* **57**, 1149-1161.

- Huang, S.-F., Hwang, S.-Y., Wang, J.-C. & Lin, T.-P. (2004). Phylogeography of *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae) in Taiwan and its adjacent areas. *J. Biogeogr.* **31**, 1251-1259.
- Huang, S. S. F., Hwang, S.-Y. & Lin, T.-P. (2002). Spatial pattern of chloroplast DNA variation of *Cyclobalanopsis glauca* in Taiwan and East Asia. *Mol. Ecol.* **11**, 2349-2358.
- Jang-Liaw, N.-H., Lee, T.-H. & Chou, W.-H. (2008). Phylogeography of *Sylvirana latouchii* (Anura, Ranidae) in Taiwan. *Zool. Sci.* **25**, 68-79.
- Ju, L., Wang, H. & Jiang, D. (2007). Simulation of the Last Glacial Maximum climate over East Asia with a regional climate model nested in a general circulation model. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **248**, 376-390.
- Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* **16**, 111-120.
- Liao, P.-C., Kuo, D.-C., Lin, C.-C., Ho, K.-C., Lin, T.-P. & Hwang, S.-Y. (2010). Historical spatial range expansion and a very recent bottleneck of *Cinnamomum kanehirae* Hay. (Lauraceae) in Taiwan inferred from nuclear genes. *BMC Evol. Biol.* **10**, 124.
- Librado, P. & Rozas, J. (2009). DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* **25**, 1451-1452.
- Liew, P.-M. & Chung, N.-J. (2001). Vertical migration of forests during the last glacial period in subtropical Taiwan. *West. Pac. Earth Sci.* **1**, 405-414.
- Liew, P.-M., Kuo, C.-M., Huang, S.-Y. & Tseng, M.-H. (1998). Vegetation change and terrestrial carbon storage in eastern Asia during last glacial maximum as indicated by a new pollen record from central Taiwan. *Global Planet. Change* **16-17**, 85-94.

- Liu, T.-K., Chen, Y.-G., Chen, W.-S. & Jiang, S.-H. (2000). Rates of cooling and denudation of the Early Penglai Orogeny, Taiwan, as assessed by fission-track constraints. *Tectonophysics* **320**, 69-82.
- Lu, S.-Y., Peng, C.-I., Cheng, Y.-P., Hong, K.-H. & Chiang, T.-Y. (2001). Chloroplast DNA phylogeography of *Cunninghamia konishii* (Cupressaceae), an endemic conifer of Taiwan. *Genome* **44**, 797-807.
- Motokawa, M., Harada, M. & Lin, L.-K. (2004). Variation in the Y chromosome of *Crocidura tadae kurodai* (Insectivora, Soricidae). *Mamm. Biol.* **69**, 273-276.
- Nylander, J. A. A. (2004). *MrAIC.pl*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Center, Uppsala University, Uppsala.
- Oshida, T., Ikeda, K., Yamada, K. & Masuda, R. (2001). Phylogeography of the Japanese giant flying squirrel, *Petaurista leucogenys*, based on mitochondrial DNA control region sequences. *Zool. Sci.* **18**, 107-114.
- Oshida, T., Lee, J.-K., Lin, L.-K. & Chen, Y.-J. (2006). Phylogeography of Pallas's squirrel in Taiwan: geographical isolation in an arboreal small mammal. *J. Mammal.* **87**, 247-254.
- Panchal, M. (2007). The automation of Nested Clade Phylogenetic Analysis. *Bioinformatics* **23**, 509-510.
- Panchal, M. & Beaumont, M. A. (2007). The automation and evaluation of Nested Clade Phylogeographic Analysis. *Evolution* **61**, 1466-1480.
- Posada, D. & Crandall, K. A. (2001). Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends Ecol. Evol.* **16**, 37-45.
- Posada, D., Crandall, K. A. & Templeton, A. R. (2000). GeoDis: a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Mol. Ecol.* **9**, 487-488.

- Press, W. H., Flannery, B. P., Teukolsky, S. A. & Vetterling, W. T. (1992). *Numerical recipes in C*. 2nd edn. New York: Cambridge University Press.
- Roff, D. A. & Bentzen, P. (1989). The statistical analysis of mitochondrial DNA polymorphism: Chi-square and the problem of small samples. *Mol. Biol. Evol.* **6**, 539-545.
- Rogers, A. R. & Harpending, H. (1992). Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Biol. Evol.* **9**, 552-569.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**, 1572-1574.
- Sanderson, M. J. (1997). A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Mol. Biol. Evol.* **14**, 1218-1231.
- Sanderson, M. J. (2003). r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics* **19**, 301-302.
- Shih, H.-T., Hung, H.-C., Schubart, C. D., Chen, C. A. & Chang, H.-W. (2006). Intraspecific genetic diversity of the endemic freshwater crab *Candidiopotamon rathbunae* (Decapoda, Brachyura, Potamidae) reflects five million years of the geological history of Taiwan. *J. Biogeogr.* **33**, 980-989.
- Suzuki, H., Minato, S., Sakurai, S., Tsuchiya, K. & Fokin, I. M. (1997). Phylogenetic position and geographic differentiation of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus*, revealed by variations among rDNA, mtDNA and the *Sry* gene. *Zool. Sci.* **14**, 167-173.
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* **123**, 585-595.

- Tamura, K, Dudley, J, Nei, M & Kumar, S (2007). MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.* **24**, 1596-1599.
- Tavare, S. (1986). Some probabilistic and statistical problems on the analysis of DNA sequences. *Lect. Math. Life Sci.* **17**, 57-86.
- Templeton, A. R. (2004). Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors. *Mol. Ecol.* **13**, 789-809.
- Templeton, A. R., Crandall, K. A. & Sing, C. F. (1992). A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* **132**, 619-633.
- Templeton, A. R., Routman, E. & Phillips, C. A. (1995). Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the Tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics* **140**, 767-782.
- Teng, L. S. (1992). Geotectonic evolution of late Cenozoic arc-continent collision in Taiwan. *Tectonophysics* **183**, 57-76.
- Toda, M. (1999). Historical biogeography of East Asian populations of *Rana limnocharis* (Amphibia: Anura): a review. In *Tropical island herpetofauna: origin, current diversity, and conservation*: 299-315. Ota, H. (Ed.). Amsterdam: Elsevier Science B. V.
- Tosi, A. J., Morales, J. C. & Melnick, D. J. (2000). Comparison of Y chromosome and mtDNA phylogenies leads to unique inferences of macaque evolutionary history. *Mol. Phylogenet. Evol.* **17**, 133-144.
- Tsukada, M. (1966). Late Pleistocene vegetation and climate in Taiwan (Formosa). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **55**, 543-548.
- Turmelle, A. S., Kunz, T. H. & Sorenson, M. D. (2011). A tale of two genomes: contrasting patterns of phylogeographic structure in a widely distributed bat. *Mol. Ecol.* **20**, 357-375.

- Yeh, W.-B., Chang, Y.-L., Lin, C.-H., Wu, F.-S. & Yang, J.-T. (2004). Genetic differentiation of *Loxoblemmus appendicularis* complex (Orthoptera: Gryllidae): speciation through vicariant and glaciation events. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **97**, 613-623.
- Yu, H.-T. (1994). Distribution and abundance of small mammals along a subtropical elevational gradient in central Taiwan. *J. Zool. (Lond.)* **234**, 577-600.
- Yuan, S.-L., Lin, L.-K. & Oshida, T. (2006). Phylogeography of the mole-shrew (*Anourosorex yamashinai*) in Taiwan: implications of interglacial refugia in a high-elevation small mammal. *Mol. Ecol.* **15**, 2119-2130.
- 王珮蓉。(2007)。台灣穿山甲救傷通報系統在保育上的應用。國立台灣大學生態與演化生物學研究所碩士論文。台北。
- 朱巧雯。(2006)。台灣地區兩種葉鼻蝠科蝙蝠之遺傳變異。東海大學生命科學系碩士論文。台中。
- 吳明謹。(2004)。以粒線體 DNA 控制區域序列探討台灣華南鼬鼠之種內地理變異。國立中山大學生物科學系碩士論文。高雄。
- 洪東奇、黃獻文、梁佑全、歐柏榮。(2003)。台灣長鬃山羊族群具有顯著遺傳變異之兩個分群：以粒線體 DNA 之 D-loop 序列比對。特有生物研究 **5**, 15-25。
- 洪東奇、賴淑雅、黃獻文、梁佑全、歐柏榮。(2001)。台灣長鬃山羊個體間粒線體 DNA 之 12SrRNA 及 cytochrome b 序列分析比較。特有生物研究 **3**, 37-48。
- 張伊鈞。(2008)。以粒線體 DNA 與形態特徵探討艾氏樹蛙族群親緣地理與演化。國立中興大學生命科學系碩士論文。台中。
- 張育誠。(2007)。台灣黑腹絨鼠族群分化之研究。東海大學生命科學系碩士論文。台中。

- 張訓誠。(2002)。以粒線體核酸序列與頭骨形態分析長鬃山羊屬（偶蹄目：牛科）之親緣關係與生物地理。國立中山大學生物科學系碩士論文。高雄。
- 張簡琳玟、許皓捷、張仕緯、陳一菁、李培芬、鄭錫奇。(2011)。應用地理資訊系統探討台灣松鼠科動物之空間分布。2011 生物多樣性研討會論文摘要集。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。集集。
- 堀川安市。(1932)。台灣哺乳動物圖說。台北：台灣博物學會出版部。
- 葉文珊。(1997)。莫氏樹蛙族群地理親緣關係之研究。國立台灣大學生態與演化生物學研究所碩士論文。台北。
- 劉國強。(1995)。以粒線體核酸分析斯文豪氏攀蜥之生物地理與親緣關係。國立中山大學生命科學研究所碩士論文。高雄。



表 3-1 台灣產條紋松鼠採樣地點及分析之序列數目

編號	縣/市	鄉/鎮/ 市/區	地 點	海 拔 高 度 (m)	粒線體 cyt-b	Y 染色體 SRY & SMCY7
1	桃園	復興	東眼山	1,020	1	0
2	桃園	復興	拉拉山	1,460-1,546	6	3
3	新竹	尖石	司馬庫斯	1,720	4	3
4	新竹	五峰	霞喀羅古道	1,530-1,615	1	1
5	宜蘭	南澳	太平山	1,945	1	1
6	宜蘭	南澳	金巢山	1,447	1	0
7	台中	和平	雪山東峰七卡山莊	2,541	1	1
8	台中	和平	武陵農場	1,706	1	1
9	台中	和平	烏石坑	1,200-1,280	10	5
10	花蓮	秀林	太魯閣砂卡礑	1,150	1	0
11	花蓮	秀林	慈恩	2,030	10	7
12	花蓮	秀林	大禹嶺	2,600-2,800	11	5
13	花蓮	秀林	中橫加卑里山	2,385	1	0
14	花蓮	秀林	合歡山區石門山北峰	3,000-3,061	2	1
15	花蓮	富里	安通越嶺古道	925	1	0
16	南投	仁愛	中橫碧綠溪	2,000	2	1
17	南投	仁愛	台 14 甲新人崗	2,486	1	0
18	南投	仁愛	梅峰	2,099	1	1
19	南投	仁愛	清境農場	1,935	2	0
20	南投	仁愛	不詳	不詳	1	0
21	南投	信義	林務局望鄉工作站	2,228	2	1
22	南投	信義	關高-八通關	2,700	4	1
23	南投	信義	新中橫石山	2,481	1	0
24	南投	信義	塔塔加	2,600	6	5
25	南投	信義	玉山北側	3,670	1	1
26	嘉義	阿里山	阿里山森林遊樂區	2,168-2,190	5	1
27	嘉義	阿里山	二萬坪	1,900	1	1
28	嘉義	阿里山	玉山西峰	3,220	1	0
29	嘉義	阿里山	排雲山莊	3,480	2	0
30	嘉義	阿里山	里佳	1,486	5	3
31	高雄	桃源	南橫天池	2,280	6	4
32	高雄	桃源	南橫塔關山	2,600	4	3
33	高雄	桃源	關山北側	3,300	1	0
34	高雄	桃源	小關山林道 14-15K	不詳	1	0
35	高雄	桃源	溪南山	1,650	3	1
36	屏東	泰武	北大武山檜谷山莊	2,116-2,150	2	0
合計					104	51

**表 3-2 聚合酶連鎖反應 (PCR) 與定序過程中使用的引子**

基因 <sup>a</sup>	引子 <sup>b</sup>	序列 <sup>c</sup>	來源
cyt- <i>b</i>	<b>Cb1 (f)</b>	5'-GACATGAAAAATCATCGTTG-3'	由 Oshida <i>et al.</i> (2000) 之 L14724 修改得來
	<b>Cb3 (r)</b>	5'-CATTTTTGGTTTACAAGACCAAA G-3'	由 Oshida <i>et al.</i> (2000) 之 H15910 修改得來
	Cb422 (r)	5'-GTAATGACGGTAGCTCCTC-3'	本研究自行設計
	Cb770 (f)	5'-TAGGAGACCCTGATAACTATAC-3'	本研究自行設計
SRY	<b>S286 (f)</b>	5'-GTTGGGCGGGGTTGAGGGGGTG TTAGGGGCGGAG-3'	SRY286, Suzuki <i>et al.</i> (1997)
	<b>H777 (r)</b>	5'-GGCCGATACTTATAGTTTCGGGTA TTT-3'	HMG777, Suzuki <i>et al.</i> (1997)
SMCY7	<b>Y5 (f)</b>	5'-TGGAGGTGCCRAARTGTA-3'	Hellborg & Ellegren (2003)
	<b>Y6 (r)</b>	5'-AACTCTGCAAASRTACTCCT-3'	Hellborg & Ellegren (2003)

<sup>a</sup> 基因：SRY, Y 染色體性別決定基因 (sex-determining region Y)；SMCY7, SMCY 基因 intron 7；cyt-*b*, 粒線體細胞色素 *b* 基因 (mitochondrial cytochrome *b* gene)。

<sup>b</sup> f：正向序列；r：逆向序列。PCR 用的引子組以粗體字標示。

<sup>c</sup> 多義鹼基代碼：R = A/G；S = C/G。

**表 3-3 聚合酶連鎖反應 (PCR) 中溫度與時間的設定<sup>a</sup>**

基因 <sup>b</sup>	熱循環 次數	裂解(denaturation)		黏合(annealing)		延展(extension)	
		時間 (分)	溫度 (°C)	時間 (分)	溫度 (°C)	時間 (分)	溫度 (°C)
cyt- <i>b</i>	35	1	94	1	55	2	72
SRY	40	0.5	94	0.5	50	1	72
SMCY7	40	0.5	94	0.5	50	1	72

<sup>a</sup> 每次聚合酶連鎖反應包括首次裂解 (94°C) 5 分鐘，35—40 次熱循環及最後延展 (72°C) 7 或 10 分鐘。

<sup>b</sup> 基因：SRY, Y 染色體性別決定基因 (sex-determining region Y)；SMCY7, SMCY 基因 intron 7；cyt-*b*, 粒線體細胞色素 *b* 基因 (mitochondrial cytochrome *b* gene)。

**表 3-4** 台灣產條紋松鼠粒線體 *cyt-b* 序列 (長 1140 bp) 的基因型、多型性及核苷酸演化中性檢定

分群 <sup>a</sup>	序列 數目	多型性位點 (polymorphic sites) 數目	具簡約資訊位點 (parsimony informative sites) 數目	基因型 (haplotype) 數目	基因型 (haplotype) 歧異度 (Hd)	核苷酸歧 異度 (每位點) (Pi)	平均核苷 酸差異(k)	Tajima's D & P 值	Fu & Li's D & P 值	Fu & Li's F & P 值	Fu's Fs 統計量
全部	104	124	106	49	0.975	0.0325	37.0	1.800 0.10>P>0.05	0.638 P>0.10	1.365 P>0.10	0.465
N	51	31	18	23	0.938	0.0029	3.3	-1.753 0.10>P>0.05	-1.568 P>0.10	-1.945 0.10>P>0.05	-13.27
A	5	3	1	4	0.9	0.0012	1.4	-0.175 P>0.10	-0.175 P>0.10	-0.175 P>0.10	-1.648
S	48	33	22	22	0.951	0.0051	5.8	-0.739 P>0.10	-0.831 P>0.10	-0.95 P>0.10	-5.952
S1	24	17	9	13	0.942	0.0025	2.8	-1.382 P>0.10	-1.069 P>0.10	-1.359 P>0.10	-5.892
S2	24	11	8	9	0.859	0.0020	2.3	-0.712 P>0.10	0.035 P>0.10	-0.219 P>0.10	-2.155

<sup>a</sup> 各分群名稱詳見圖 3-2。

表 3-5 台灣產條紋松鼠 Y 染色體序列的基因型、多型性及核苷酸演化中性檢定 (樣本數=51)

基因	序列 長度	位點空 缺 (gap) 數目	多型性位點 (polymorphic sites) 數目	具簡約資訊位 點 (parsimony informative sites) 數目	基因型 (haplotype) 數目	基因型 (haplotype) 歧異度 (Hd)	核苷酸歧 異度 (每位點) (Pi)	平均核苷 酸差異 (k)	Tajima's D & P 值	Fu & Li's D & P 值	Fu & Li's F & P 值	Fu's Fs 統計量
<i>SRY</i>	517	0	3	3	4	0.503	0.0014	0.7	0.232 P>0.10	0.890 P>0.10	0.805 P>0.10	0.119
<i>SMCY7</i>	520	1	4	4	3	0.599	0.0032	1.6	1.914 0.10>P>0.05	1.002 P>0.10	1.498 0.10>P>0.05	3.932
合併	1037	1	7	7	5	0.741	0.0023	2.4	1.403 P>0.10	1.240 P>0.10	1.518 0.10>P>0.05	2.853

表 3-6 台灣產條紋松鼠 Y 染色體 *SRY* 及 *SMCY7* 序列的基因型與變異所在位點

基因型	個體數	<i>SRY</i> (517 bp)			<i>SMCY7</i> (520 bp)				
		161	184	505	58	113	166	224	313
Y1	16	T	A	C	C	T	G	—	A
Y2	19	T	A	C	A	C	G	—	G
Y3	3	T	A	T	C	T	G	—	A
Y4	7	G	T	C	C	T	G	—	A
Y5	6	T	T	C	C	T	A	A	A

表 3-7 各採集地點台灣產條紋松鼠的基因型

編號	地點	所在山區	基因型 <sup>a</sup>	
			粒線體 <i>cyt-b</i>	Y 染色體
1	東眼山	雪山山脈	<b>B854</b> (1)	
2	拉拉山	雪山山脈	<b>B503</b> (5), <b>B854</b> (1)	Y2(3)
3	司馬庫斯	雪山山脈	B373(1), B491(2), C598(1)	Y2(3)
4	霞喀羅古道	雪山山脈	T524(1)	Y2(1)
5	太平山	中央山脈北段	<b>B371</b> (1)	Y1(1)
6	金巢山	中央山脈北段	<b>B371</b> (1)	
7	雪山東峰	雪山山脈	<b>B371</b> (1)	Y2(1)
8	武陵農場	雪山山脈	B996(1)	Y2(1)
9	烏石坑	雪山山脈	B360(5), B362(2), <b>B371</b> (1), CW27(1), CW28(1)	Y2(5)
10	太魯閣砂卡礑	中央山脈北段	CW26(1)	
11	慈恩	中央山脈北段	<b>B371</b> (1), <b>B427</b> (1), B494(2), B496(5), <b>B503</b> (1)	Y1(2), Y2(3), Y5(2)
12	大禹嶺	中央山脈北段	B351(4), B367(1), <b>B371</b> (3), <b>B427</b> (1), B429(1), B440(1)	Y1(2), Y2(1), Y5(2)
13	中橫加卑里山	中央山脈北段	CW16(1)	
14	石門山北峰	中央山脈北段	CW30(2)	Y2(1)
15	安通越嶺古道	海岸山脈	B992(1)	
16	中橫碧綠溪	中央山脈北段	<b>B371</b> (1), <b>B427</b> (1)	Y5(1)
17	新人崗	中央山脈北段	B475(1)	
18	梅峰	中央山脈北段	B997(1)	Y5(1)
19	清境農場	中央山脈北段	B438(2)	
20	南投縣仁愛鄉	中央山脈北段	B998(1)	
21	望鄉工作站	玉山山脈	<b>180955</b> (2)	Y1(1)
22	關高-八通關	玉山山脈	<b>180946</b> (1), <b>180955</b> (1), 180956(1), 180957(1)	Y1(1)
23	新中橫石山	阿里山—玉山間	<b>B498</b> (1)	
24	塔塔加	阿里山—玉山間	1384(3), 6599(2), 6109(1)	Y1(3), Y4(2)
25	玉山北側	玉山山脈	<b>180946</b> (1)	Y3(1)
26	阿里山森林遊 樂區	阿里山山脈	B471(2), B473(1), B540(1), B541(1)	Y4(1)
27	阿里山二萬坪	阿里山山脈	0968(1)	Y4(1)
28	玉山西峰	玉山山脈	<b>180943</b> (1)	
29	排雲山莊	玉山山脈	180942(1), <b>180943</b> (1)	

表 3-7 (續)

編號	地點	所在山區	基因型	
			粒線體 <i>cyt-b</i>	Y 染色體
30	里佳	阿里山山脈	<b>180943</b> (4), <b>B498</b> (1)	Y4(3)
31	南橫天池	中央山脈南段	<b>180943</b> (2), <b>180944</b> (1), <b>180947</b> (1), <b>180946</b> (1), 180953(1)	Y1(3), Y3(1)
32	南橫塔關山	中央山脈南段	1022(2), <b>180944</b> (2)	Y1(2), Y3(1)
33	關山北側	中央山脈南段	<b>180947</b> (1)	
34	小關山林道	中央山脈南段	CW22(1)	
35	溪南山	中央山脈南段	T498(3)	Y1(1)
36	檜谷山莊	中央山脈南段	A20(2)	

<sup>a</sup> 粗體字之 *cyt-b* 基因型代表出現在 2 個以上的地點；括弧內為個體數。

表 3-8 台灣產條紋松鼠粒線體 *cyt-b* 基因型與 Y 染色體基因型之關連性<sup>a</sup>

粒線體分群 <sup>b</sup>	Y 染色體基因型					合計
	Y1	Y2	Y3	Y4	Y5	
N	3	17			6	26
S1	7	2	2			11
S2	6		1	5		12
A				2		2
合計	16	19	3	7	6	51

<sup>a</sup> Y 染色體基因型與粒線體基因型間關連性檢定：Fisher's Exact Test,  $P < 0.001$ 。

<sup>b</sup> 各分群名稱詳見圖 3-2。

**表 3-9** 以 NCPA 法推論台灣產條紋松鼠之粒線體 *cyt-b* 序列各分群的地理關連

巢狀分群階層 <sup>a</sup>	分群編號	位置	Dc	Dn	X <sup>2</sup> 統計量	P 值	生物地理解釋
<u>Clade N</u>							
2-2	1-2	內部	27.54	27.50	107.66	<0.001	解析力不足 (Insufficient genetic resolution to discriminate between range expansion and restricted dispersal)
	1-3	末端	0	26.348 1			
	1-4	末端	0	43.98			
	1-5	末端	21.17	22.59			
	1-6	末端	0	17.29			
全部整體	2-1	內部	3.63	16.31	112.50	<0.001	
	2-2	末端	26.42	26.56			
	2-3	末端	24.25	33.01			
	2-4	末端	3.76	32.15			
<u>Clade S</u>							
3-1	2-1	末端	8.19	11.81	20.44	<0.01	異域棲地隔離 (Allopatric fragmentation)
	2-4	內部	12.06	27.29			
全部整體	3-1	末端	15.14	19.97	33.00	<0.001	異域棲地隔離
	3-2	末端	46.55	44.24			

<sup>a</sup> 各分群名稱詳見圖 3-2、圖 3-6、圖 3-7。



表 3-10 以 NCPA 法推論台灣產條紋松鼠之 Y 染色體序列各分群的地理關連

巢狀分群階層 <sup>a</sup>	分群編號	位置	Dc	Dn	X <sup>2</sup> 統計量	P 值	生物地理解釋
2-1	1-1	末端	8.81	49.96	13.00	<0.05	鄰近區域的族群擴展 (Contiguous range expansion)
	1-3	內部	6.52	39.57			
2-2	1-2	末端	21.77	51.91	30.00	<0.001	距離造成播遷的限制 (Restricted dispersal by distance)
	1-4	內部	41.35	67.03			
全部整體	2-1	末端	44.15	46.44	30.47	<0.05	未有定論
	2-2	末端	46.55	44.24			

<sup>a</sup> 各分群名稱詳見圖 3-4。

**表 3-11** 台灣產條紋松鼠遺傳分化事件之估算時間

分歧點 <sup>a</sup>	推估年代 I <sup>b</sup>	推估年代 II <sup>c</sup>	分化的支系與分群 <sup>d</sup>
A	5.8		<i>Tamias swinhoi-maritimus</i> 複合種群
B	5.2		
C	4.3		
D	3.1	2.8	整個台灣族群
E	2.0	1.4	Clade (N + A)
F	1.3	0.3	Clade S
G	0.9		Clade N
H	0.7		Clade A
I	0.6		Clade S1 (=圖 3-7 中之 Clade 3-2)
J	1.0		Clade S2 (=圖 3-7 中之 Clade 3-1)
K	0.3		圖 3-6 中之 Clade 2-2
L	0.3		圖 3-7 中之 Clade 2-3
M	0.5		圖 3-7 中之 Clade 2-1

<sup>a</sup> 各分歧點在樹形圖中之位置詳見圖 3-9。

<sup>b</sup> 以軟體 r8s 估算的時間，單位：百萬年前。

<sup>c</sup> 以遺傳距離估算的時間，單位：百萬年前。

<sup>d</sup> 各分群名稱詳見圖 3-2、圖 3-6、圖 3-7。

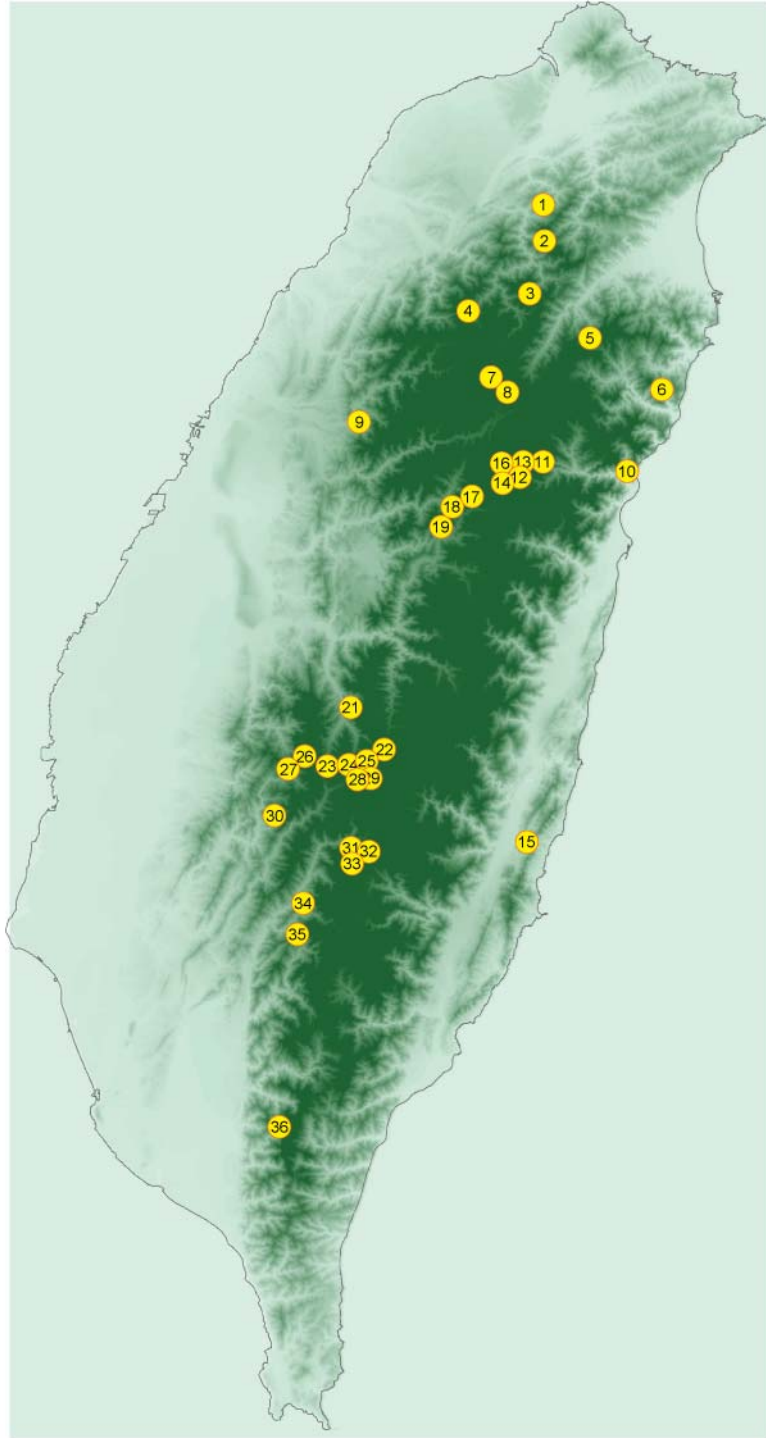
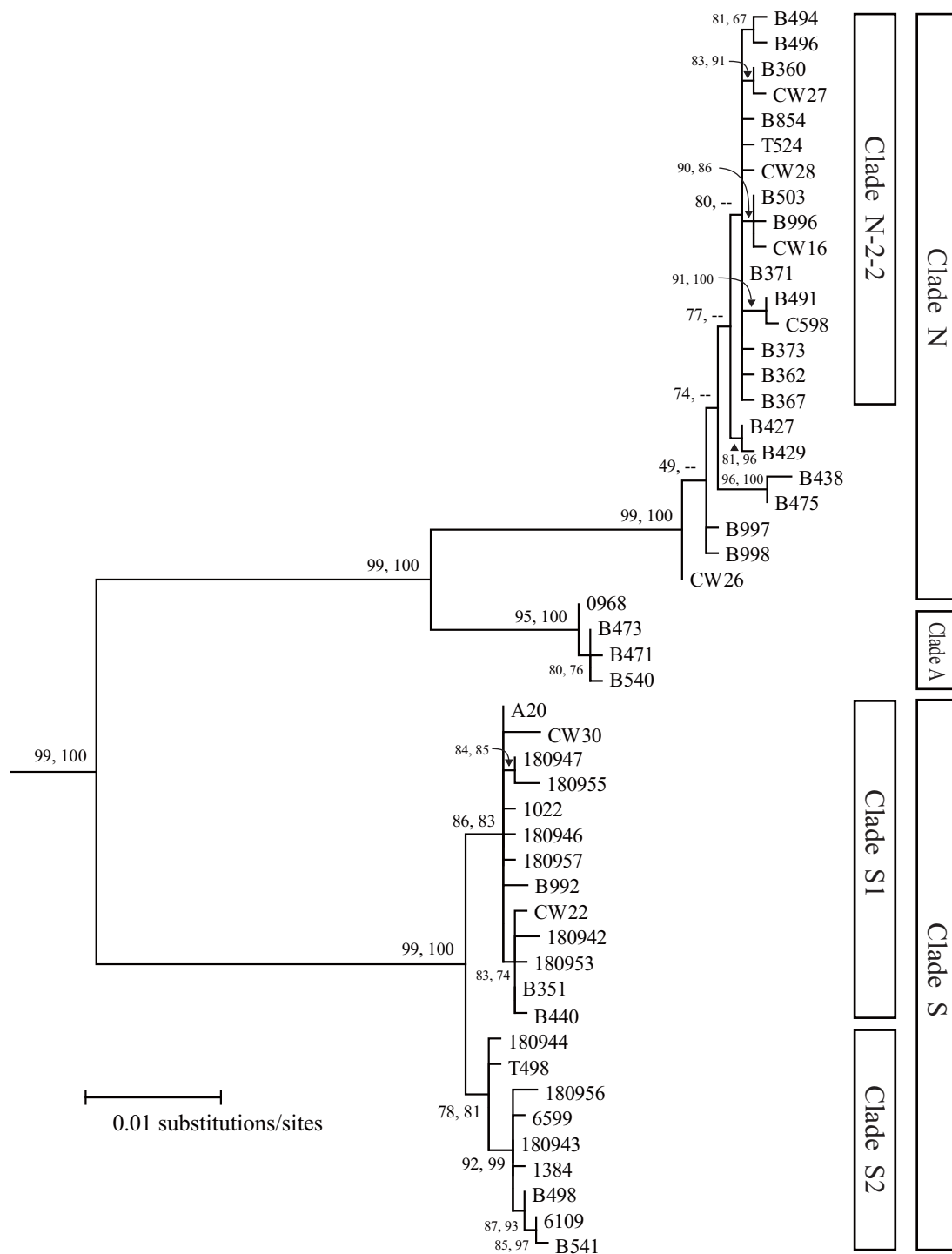


圖 3-1 台灣產條紋松鼠樣本之採集地點。地點編號及相關資訊詳見表 3-1。



**圖 3-2** 以粒線體 *cyt-b* 序列建構台灣產條紋松鼠的最大概似度 (maximum likelihood, ML) 親緣關係樹。每一個分歧點 (node) 旁的兩個數字為評估可信度的支持度百分比，分別是 ML 樹的 aLRT 值與貝氏 (Bayesian) 樹的事後機率值，"--" 代表此分歧點在貝氏樹形圖不獲支持。外群序列詳見圖 3-9。

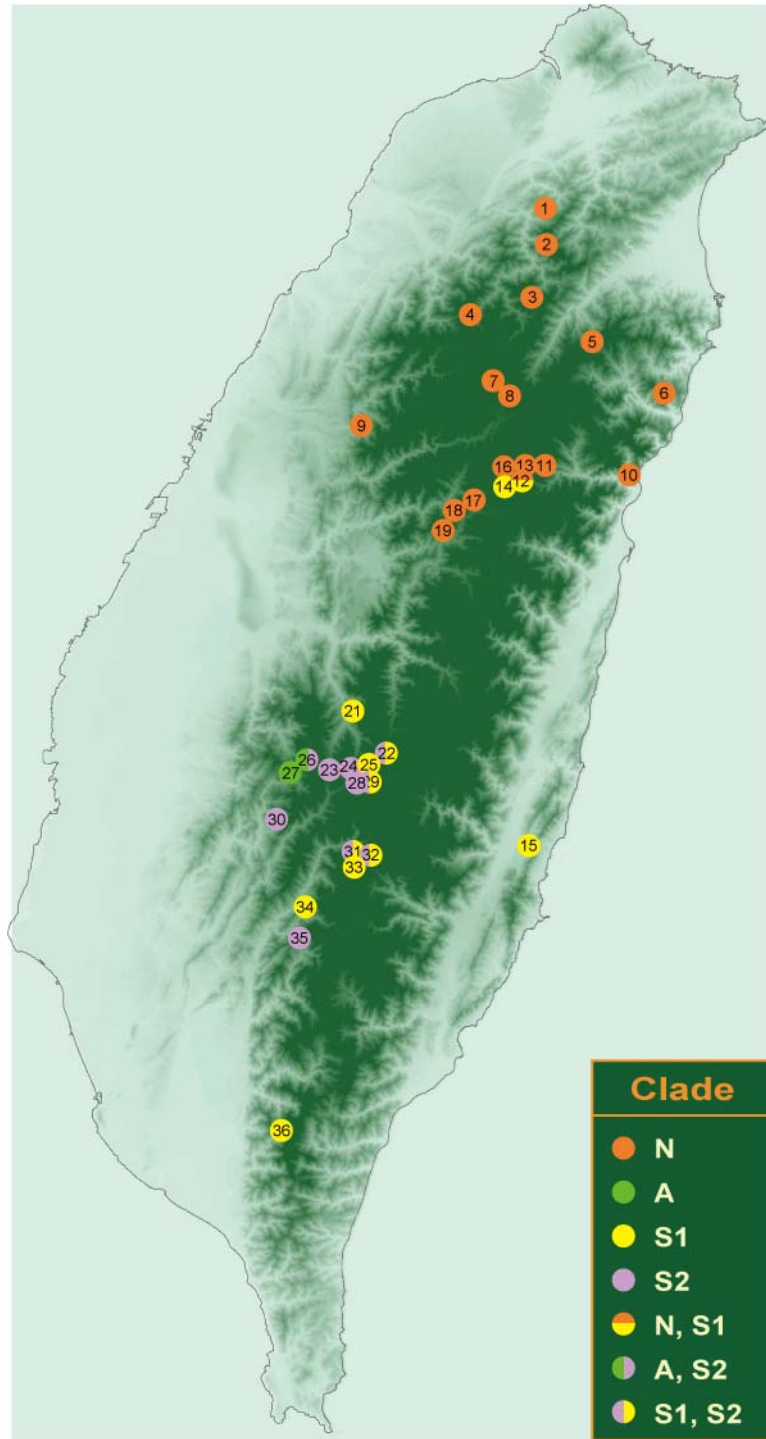
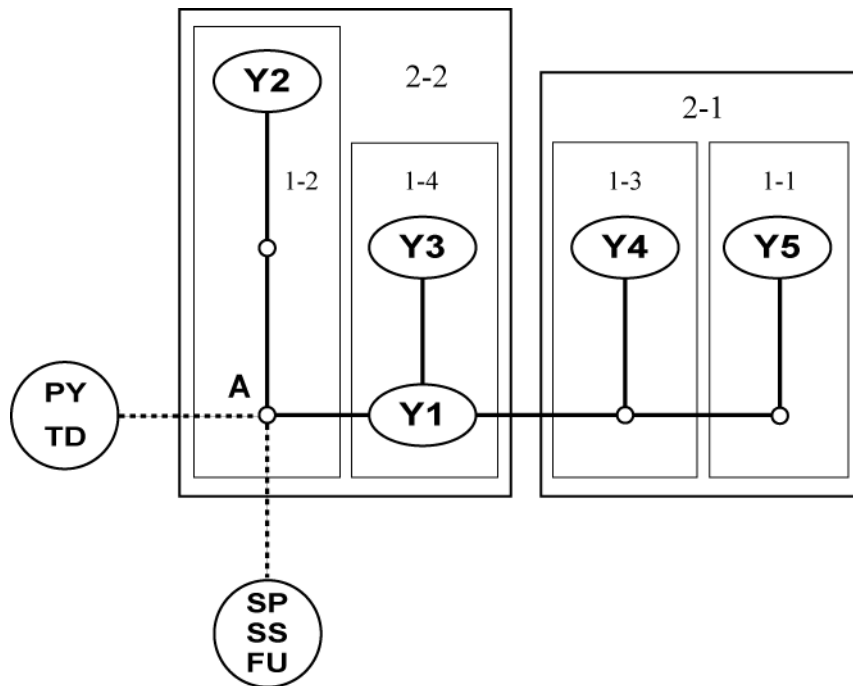


圖 3-3 台灣產條紋松鼠粒線體 *cyt-b* 序列各基因型所屬分群 (clade) 的採集地點，各分群包含的基因型詳見圖 3-2。



**圖 3-4** 以 Y 染色體序列 (*SRY* 與 *SMCY7*) 建構台灣產條紋松鼠各基因型 (橢圓形) 的巢狀分群圖。各基因型之變異位點詳見表 3-6，小圓圈代表假想基因型，一條線段代表一個鹼基突變。方框代表 NCPA 分析時的巢狀分群，方框內數字為各階層分群的代號。正圓形代表外群的集合，代號為族群代碼，詳見表 2-1。虛線代表親緣關係，關係遠近與虛線長短無關。A 標示的小圓圈代表基因型 Y1 與 Y2 的假想共同祖先型。

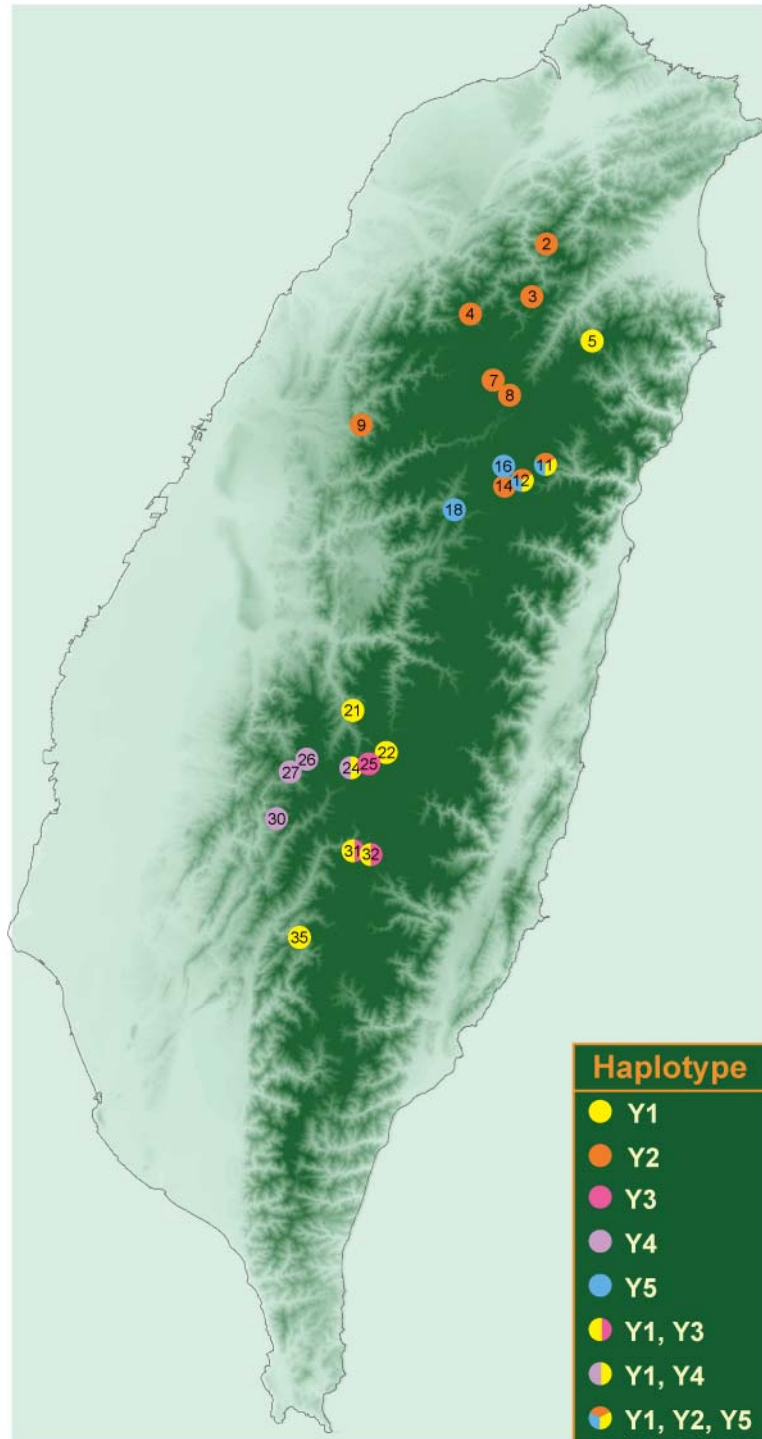
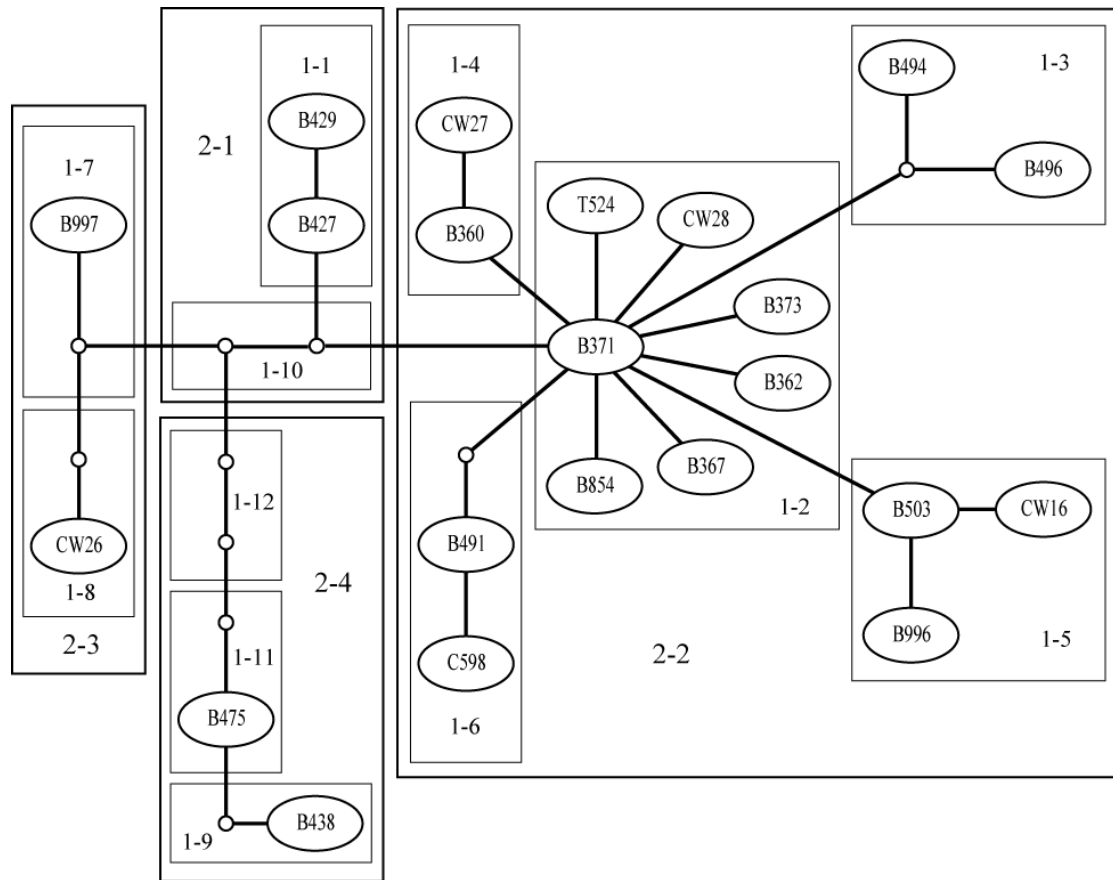


圖 3-5 台灣產條紋松鼠 Y 染色體序列 (*SRY* 與 *SMCY7*) 各基因型的採集地點，各基因型之變異位點詳見表 3-6。



**圖 3-6** 以粒線體 *cyt-b* 序列基因型建構台灣產條紋松鼠 Clade N 族群各基因型（橢圓形）的巢狀分群圖。小圓圈代表假想基因型，一條線段代表一個鹼基突變。方框代表 NCPA 分析時的巢狀分群，方框內數字為各階層分群的代號。



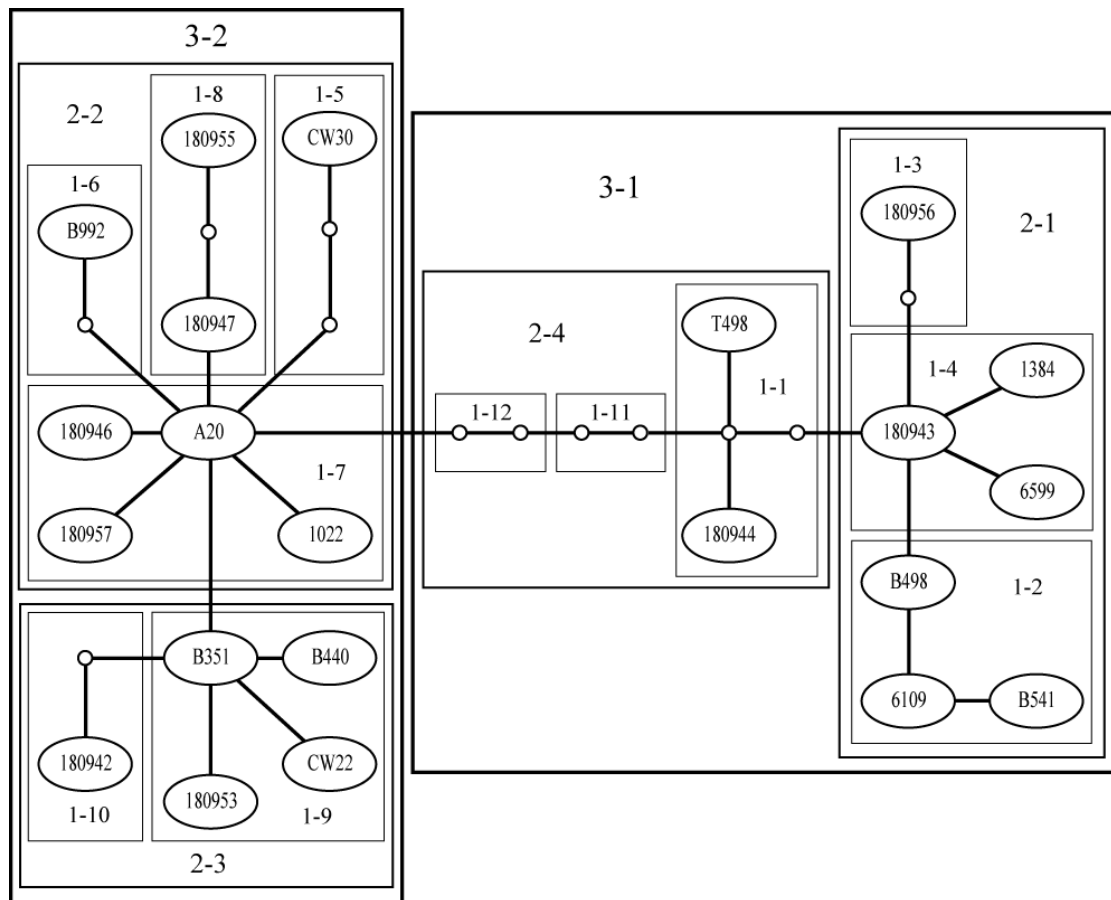


圖 3-7 以粒線體 *cyt-b* 序列基因型建構台灣產條紋松鼠 Clade S 族群各基因型（橢圓形）的巢狀分群圖。小圓圈代表假想基因型，一條線段代表一個鹼基突變。方框代表 NCPA 分析時的巢狀分群，方框內數字為各階層分群的代號。

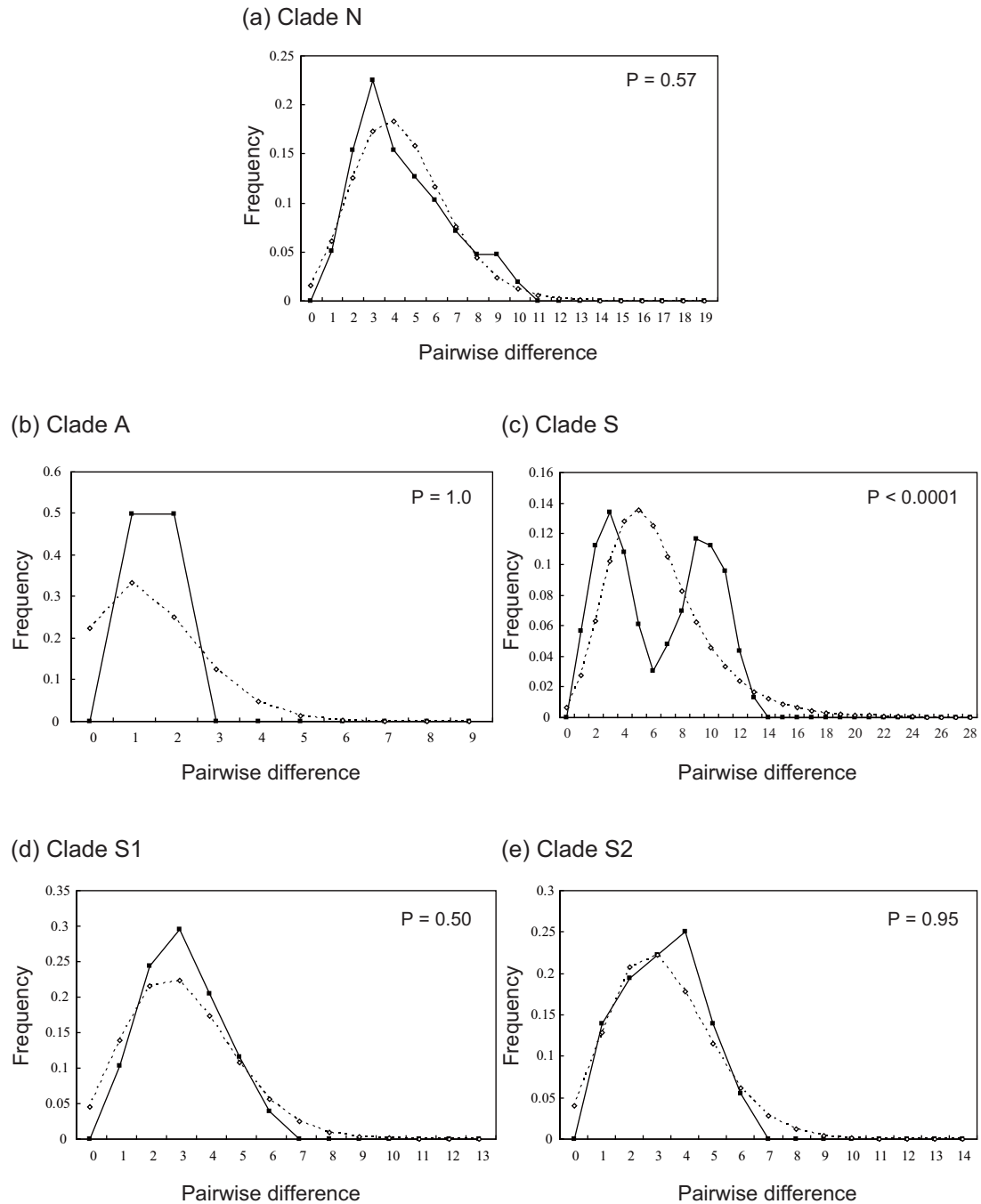


圖 3-8 台灣產條紋松鼠各族群粒線體 *cyt-b* 序列基因型的成對比較差異頻度分布 (mismatch distribution) 圖。實線是觀察值，虛線是族群擴展模式的期望值。

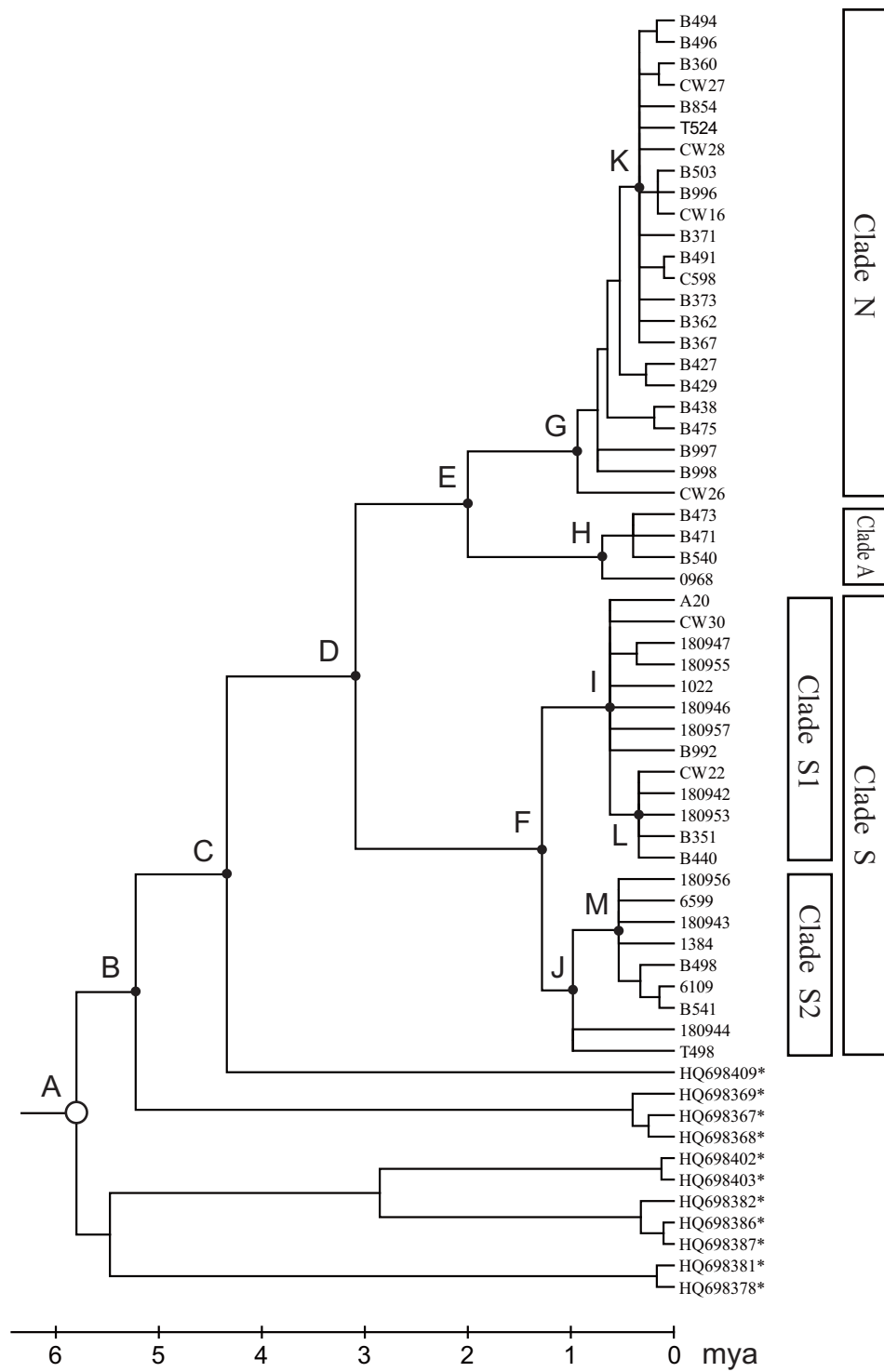


圖 3-9 台灣產條紋松鼠各粒線體分群與序列分化的時間估算，以百萬年前 (mya) 為單位。各分歧點的代號與估算時間詳見表 3-11。星號標示的 *GenBank* 序列編號資料詳見附表 A。

## 第四章 台灣產條紋松鼠在頭骨形態上的地理變異

### 4.1 前言

台灣產條紋松鼠 *Tamiops maritimus formosanus* (Bonhote, 1900) 曾有兩件模式標本被命名：(1) *Sciurus mccllellandii formosanus* (Bonhote, 1900)，採集於北台灣 (N. Formosa)；(2) *Tamiops sauteri* (Allen, 1911)，採集於集集附近 (Chip Chip, N. Formosa)。也就是說，台灣產條紋松鼠曾被認為有兩種。*sauteri* 是因體型及毛皮顏色與條紋形式的差異而與 *formosanus* 區別開來，但這些差異後來被認為是季節性毛皮顏色變異，因而前者被視為後者的同物異名，兩種台灣產條紋松鼠又合併為一種 (Osgood, 1932)。Kuroda (1935) 雖發現來自阿里山的條紋松鼠標本與台東 Riran 和太平山的標本在條紋粗細和毛色上有所差異，但他認為這是冬季與夏季的毛色變異，並非地理因素造成，也非分類上的特徵差異。此後台灣產條紋松鼠在形態上的地理變異未再有所文獻描述。

台灣其他原生物種在島內族群間的形態變異已有些案例報導。小黃腹鼠 (*Rattus losea*) 在台灣東部的體型較大、毛色較深，在西部的較小、毛色較淺 (鄭, 2007)。艾氏樹蛙 (*Kurixalus eiffingeri*) 的東部與南部族群在外部形態上已有分化 (張, 2008)。台灣鬚蠟 (*Candidia*

*barbatus*) 在形態上分為北型與南型，可能存在隱藏種 (cryptic species) (王, 2005a)。中華花鰍 (*Cobitis sinensis*) 南部族群在形態上不同於中北部族群，王 (2005b) 建議將其視為獨立物種。這些物種的研究也包含遺傳變異的分析，其中艾氏樹蛙、台灣鬚蠟及中華花鰍的遺傳分化也大致支持形態的分化，這些物種可能都在種化的不同階段。在台灣島上發生種化的物種可能還包括台灣草蜥 (*Takydromus formosanus*) (林, 2003)、拉氏清溪蟹 (*Candidiopotamon rathbunae*) (Shih *et al.*, 2006)、蟋蟀 *Loxoblemmus appendicularis* complex (Yeh *et al.*, 2004) 及蚯蚓 *Metaphire formosae* (Chang *et al.*, 2008) 等。山脈或河系阻隔被認為是這些物種島內種化的重要原因，這樣的新物種形成模式是屬於沒有基因交流的異域種化 (allopatric speciation)。不過台灣畫眉 (*Leucodioptron taewanus*) 的研究顯示，在有基因交流的情況下，種化仍然可以發生 (Li *et al.*, 2010)。

傳統上，毛色與體型變異是形態分類研究最常利用的特徵，亞洲條紋松鼠屬 (genus *Tamiops*) 也不例外 (Moore & Tate, 1965)。但毛色外觀容易受環境影響，例如 Sutton & Patterson (2000) 研究與條紋松鼠有相似條紋形態的花栗鼠 (genus *Tamias*)，發現毛色容易因森林環境而有變異，不同物種在相同林相中其外觀有趨同演化的情況。另外標本的毛色也常受標本的製作方法所影響 (賴 & 于, 2010)，當檢視

非同一時間由同一方法製作的毛皮標本時，需特別謹慎處理。

在哺乳動物形態研究中，除毛色、外表測量形質外，應用多變量統計來分析頭骨特徵測量值是近年普遍採用的方法之一。這樣的研究方法，可以直接用來比較不同地區族群間的頭骨形態差異(Endo *et al.*, 2003; Oishi *et al.*, 2010);可以用來確認現行分類的合理性(Carleton & Lawlor, 2005; 李等, 2005);可以藉此發現隱藏種(Mullin *et al.*, 2004);可以用來命名新亞種(Li *et al.*, 2006)、甚至新種(Díaz *et al.*, 2002)。單用分子親緣關係分析對發現隱藏種就很有助益(Conroy & Neuwald, 2008)，但結合分子與形態的分析工具，不但能發現隱藏種，還能對隱藏種進行分類並命名新種(Gündüz *et al.*, 2007)。除此之外，在保育上頭骨形態也能用來研究入侵種對同種但不同亞種的原生動物所產生的雜交與競爭取代影響(Hale & Lurz, 2003)。結合形態及遺傳分化的資料來探討族群間的變異，對界定演化顯著單元

(Evolutionarily Significant Unit) 或管理單元(Management Unit)也是基本且必要的(Ryder, 1986; Moritz, 1994; dos Reis *et al.*, 2002)。

在第三章中，我描述了台灣產條紋松鼠在粒線體 DNA 與 Y 染色體基因上，呈現了東、西及南、北間皆有分化的狀況。這些分群在空間上並未完全為地理障礙所阻隔，但遺傳分化的現況卻相當明顯，是否這些不同族群已在進行種化是值得探索的議題。本研究基於第三章

所解析的各地台灣產條紋松鼠遺傳結構，對族群加以分區，分析各地區條紋松鼠的頭骨測量形質，期能比較形態與分子地理變異型式的異同，探討條紋松鼠在台灣島內分化的現況，以提供分類學處理及保育上的參考。

## 4.2 材料與方法

### 4.2.1 地理分區劃定

根據第三章的遺傳分化情形，台灣島內的條紋松鼠族群可依山脈劃分為 4 個地區族群，分別為 NW、NE、SW 及 SE，代表地理上的西北、東北、西南及東南地區，各地理分區涵蓋之山脈區域及基因型如表 4-1。NW 區只有 N 群 *cyt-b* 基因型與 Y 基因型 Y2；NE 區具 N 群與 S 群的 *cyt-b* 基因型，Y 基因型則有別區所無的 Y5；SW 區兼具 A 群與 S 群的 *cyt-b* 基因型，Y 基因型則有別區所無的 Y4；SE 區只有 S (S1、S2) 群 *cyt-b* 基因型，Y 基因型則有別區所無的 Y3。4 地理區的劃分同時兼顧 *cyt-b* 基因型與 Y 染色體基因型的分布。

### 4.2.2 頭骨樣本採集地點與樣本數

標本採集的地點如表 4-2，地點和編號與第三章代號相同。用以測量的台灣產條紋松鼠的頭骨僅選取成年個體進行，判定標準是以白

齒與前白齒皆已完全長出、並有磨損為依據。本研究共測量 60 個頭骨，其中雌性 31 隻、雄性 29 隻。各地理分區的樣本數分別為：NW 區—雌性 8 隻、雄性 9 隻；NE 區—雌性 12 隻、雄性 11 隻；SW 區—雌性 6 隻、雄性 9 隻；SE 區—雌性 5 隻。所有標本皆典藏於國立自然科學博物館或農委會特有生物研究保中心（附表 C）。

#### 4.2.3 測量之頭骨特徵

參考 Endo *et al.* (2003) 與 Driesch (1976) 及台灣產條紋松鼠頭骨的特點後，選取 42 個頭骨特徵進行測量，其中 6 個特徵位於下顎骨 (mandible) (表 4-3 & 圖 4-1)。所有測量皆由我本人執行以減少人為誤差。以數位游標尺為測量工具，量測至 0.01 mm。

#### 4.2.4 統計分析

以多變量變方分析 (Multivariate analysis of variance, MANOVA) 檢定性別之間與地區之間，頭骨特徵測量值整體是否存在差異，若存在差異，以變方分析與多重比較找出有差異的頭骨特徵及類群組間的差異。以軟體 StatView 5.0 (SAS Institute Inc.) 執行上述檢定。統計顯著水準設定為  $P < 0.05$ 。

使用軟體 SAS 9.1 (SAS Institute Inc.) 進行頭骨特徵的主成分分



析 (Principal component analysis, PCA)，比較各地理分區間個體在特徵軸重組後的多維度空間中是否明顯分群。

以軟體 SAS 9.1 進行典型判別分析 (Canonical discriminate analysis, CDA)，檢定地理分區間的平均值是否在各判別函數中有顯著差異，並觀察在判別函數的空間中各地理分區的樣本是否明顯分群。

## 4.3 結果

### 4.3.1 多變量變方分析

以 60 個台灣產條紋松鼠頭骨各 42 個特徵測量值進行的多變量變方分析結果如表 4-4，雌、雄兩性間之差異未達顯著 ( $P = 0.2357$ )，因此接下來的分析皆雌雄合併，以增加樣本數。地理分區間的多變量變方分析則呈現差異顯著 (表 4-4)，42 個特徵中有 10 個在地理區間有顯著差異 (表 4-5)，分別是：聽泡後段分隔長的 LB2、鼻骨最大長 GLN、反映腦部後段長度的 LBA、反映腦部前緣寬度的 BPC、枕髁寬度 BOC 及反映下顎骨大小的 LLC、LHR、LM、MLC 與 HM (表 4-3 & 圖 4-1)，多數皆呈現 SE 區個體平均測量值最大、NW 區個體值最小 (表 4-5)。包含未達顯著差異的特徵在內，42 個特徵測量值中 SE 區個體有 33 個特徵的平均值最大，NW 區個體有 36 個特徵的平

均值最小，亦即大致上 SE 區個體的頭骨最大，NW 區的最小，SW 區與 NE 區的介於二者之間；SW 與 NE 區個體僅在 BPC 此一特徵有顯著差異（表 4-5）。

### 4.3.2 主成分分析

經主成分分析運算後的各成分軸，僅第一軸（Prin1）解釋變異超過 10%，達 45.68%，其餘成分軸所解釋的變異皆不足 8%（表 4-6）。各頭骨特徵在主成分第一軸至第十軸的特徵向量（Eigenvector）如表 4-7，對第一軸貢獻較大的特徵主要為反映頭骨長度的 ML、LAR、LAP、CL、CNL、BL 及反映吻端長的 MPL 與 SL，顯示這些特徵在個體間有較大的變異。圖 4-2 呈現主成分分析中，各地理分區樣本在第一軸與第二至五軸作圖的空間分布情形。第一軸對第二、四及五軸的分布圖中，NW 區與 SE 區在空間上皆未重疊，在第一軸對第三軸的作圖中，則有少部分的重疊。NE 區與 SW 區不管是彼此間，或是與 NW、SE 的關係，則皆為大範圍的重疊，在空間上無法區分。

### 4.3.3 典型判別分析

典型判別分析結果組間差異達顯著水準，共產生 3 個線性函數：Can1、Can2 及 Can3，解釋變異的程度分別為 60.22%、24.51% 及 15.27%

%，但僅 Can1 函數達顯著水準，Can2 接近顯著水準，Can3 未達顯著水準（表 4-8）。在函數 Can1 與 Can2 構成的空間中，台灣產條紋松鼠各頭骨樣本在地理分群間的差異明顯，僅 NE 群與 SE 群間有極微的重疊，與其他群間皆無任何重疊（圖 4-3）。4 個地理分群在 Can1 函數上，東部地理區（NE & SE）的樣本數值大，西部地理區（NW & SW）的數值小；在 Can2 函數上，南部地理區（SE & SW）的樣本數值大，北部地理區（NE & NW）的數值小。

## 4.4 討論

### 4.4.1 頭骨形態變異的可能原因

典型判別分析中，4 個地理分區的條紋松鼠頭骨清楚地分布在 Can1 軸與 Can2 軸構成的二度空間的 4 個象限，除 SE 群與 NE 群有少部分重疊外，其他群與群間的關係皆清楚可分（圖 4-3）。這 4 群在典型判別圖中的關係與在台灣島的地理空間上是一致的。Can1 軸之正值代表東方，負值代表西方；Can2 軸之正值代表南方，負值代表北方。條紋松鼠頭骨形態在地理上的變異與遺傳上的變異有一致的分布型式，即相鄰的地理區，頭骨的形態較接近，基因型的差異也較少（表 4-1 & 圖 4-3）。

SE 群與 NW 群的粒線體基因與 Y 染色體基因型皆完全不同；在

頭骨的主成分分析圖中，也僅這兩群能完全區別開來（圖 4-2）。通常主成分第一軸是體型大小的指標，尤其在第一軸的特徵向量值都是正值且大小相近時（Velhagen & Roth, 1997）。本研究的結果大致符合此情況，因此地區間的頭骨形態差異，比較可能是來自體型大小的差異。在頭骨的多變量變方分析中，地理分區間的主要差異，也多出現在 SE 群與 NW 群之間，且是 SE 群大於 NW 群，NE 群與 SW 群多介於前二群之間（表 4-5），與典型判別分析結果相類似，即東邊個體大，西邊個體小；南邊個體大，北邊個體小（圖 4-3）。

基於第三章遺傳變異與本章頭骨形態變異分布型式，我推論 SE 群與 NW 群直接各自起源於兩個長期分化的古老族群，在此稱這二古老族群為「古東南群」與「古西北群」，SE 群與 NW 群是這二古老族群的直接後裔。在經歷長期分化後，古東南群的頭骨較大，古西北群的頭骨較小。NE 群與 SW 群是二古老族群重新接觸、發生基因交流後的結果，也因此 NE 群與 SW 群的頭骨大小介於 SE 群與 NW 群之間。由於在有基因交流的情況下，種化仍然可以發生（Li *et al.*, 2010），我認為條紋松鼠在台灣島內種化的狀態仍值得以其他證據（譬如體染色體基因與皮毛形態）繼續研究評估。

#### 4.4.2 頭骨形態變異的其他推論

在 9 個 SE 群顯著大於 NW 群的頭骨特徵中，有 5 個是屬於下顎骨的特徵。有差異的測量特徵在下顎骨所佔的比例 (5/9) 遠高於在所有測量特徵中的比例 (6/42) (表 4-5)，顯然在整體大小之外，SE 群 (或其祖先古東南群) 有較大的下顎。由於下顎的變化可能與食性有關 (賈等, 2009)，而體型大小可能受生活地區之氣候溫度影響 (Oishi *et al.*, 2010)，且形態的變異通常代表適應的結果 (Hale & Lurz, 2003)，因此頭骨整體大小與下顎骨的變異可能是古東南群與古西北群長期分化時各自適應其環境所造成。現今的 SE 群與 NW 群在生態適應上是否也有不同？這或可從食性與溫度適應等角度進行研究探索，而 NE 群與 SW 群在生態上的表現型是否也呈現中間型，也可以一併檢驗。

Kuroda (1935) 比較宜蘭太平山、台東及阿里山三地條紋松鼠毛皮條紋與色彩的差異，認為是季節因素所造成。這些標本現在典藏於日本千葉縣的山階鳥類研究所 (Yamashina Institute for Ornithology, Chiba, Japan)，我曾於 2005 年前往檢視，確認三地區個體間存在著毛色差異 (附圖 C)。由於上述三個地點分別座落在遺傳與頭骨形態皆有差異的 NE 區、SE 區及 SW 區中，是否毛皮色彩與條紋樣式也呈現地區間差異，是今後值得研究的方向之一。

以現有的形態與遺傳證據，可能還不足以對各地理區的條紋松鼠族群分類地位下判斷。古東南群與古西北群可能是長期分化的兩個演化顯著單元 (Ryder, 1986; Moritz, 1994)，其直接子代今日尚存於 SE 區與 NW 區中，毛皮形態證據結合代表雙親的核基因系統可能有助於島內種化程度的判定。不論分類地位如何，除了各自可能是演化顯著單元的 SE 群與 NW 群條紋松鼠，NE 群與 SW 群也各自具備該區獨有的基因型 (NE 群：Y 染色體 Y5 型；SW 群：粒線體 A 群，Y 染色體 Y4 型) (表 4-1)，因此在保育上，四個地理分群都足以視為獨特的管理單元 (Moritz, 1994)，值得個別加以重視、保存。

#### 4.5 引用文獻

- Allen, J. A. (1911). Mammals collected in the Dutch East Indies by Mr. Roy C. Andrews on the cruise of the 'Albatross' in 1909. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **30**, 335-339.
- Bonhote, J. L. (1900). On squirrels of the *Sciurus MacClellandi* Group. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (ser. 7), **5**, 50-54.
- Carleton, M. D. & Lawlor, T. E. (2005). *Peromyscus* from Santa Catalina Island, Sea of Cortez, Mexico: taxonomic identities and biogeographic implications. *J. Mammal.* **86**, 814-825.
- Chang, C.-H., Lin, S.-M. & Chen, J.-H. (2008). Molecular systematics and phylogeography of the gigantic earthworms of the *Metaphire formosae* species group (Clitellata, Megascolecidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **49**, 958-968.

- Conroy, C. J. & Neuwald, J. L. (2008). Phylogeographic study of the California vole, *Microtus californicus*. *J. Mammal.* **89**, 755-767.
- Díaz, M. M., Flores, D. A. & Barquez, R. M. (2002). A new species of Gracile mouse opossum, genus *Gracilinanus* (Didelphimorphia: Didelphidae), from Argentina. *J. Mammal.* **83**, 824-833.
- Driesch, A. (1976). *The measurement of animal bones from archaeological sites*. Cambridge: Harvard University.
- Endo, H., Kimura, J., Oshida, T., Stafford, B. J., Perkamnuaychoke, W., Nishida, T., Sasaki, M., Hayashida, A. & Hayashi, Y. (2003). Geographical variation of skull morphology and its functional significances in the red-cheeked squirrel. *J. Vet. Med. Sci.* **65**, 1179-1183.
- Gündüz, İ., Jaarola, M., Tez, C., Yenyurt, C., Polly, P. D. & Searle, J. B. (2007). Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Sciuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species. *Mol. Phylogenet. Evol.* **43**, 916-935.
- Hale, M. & Lurz, P. W. W. (2003). Morphological changes in a British mammal as a result of introductions and changes in landscape management: the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *J. Zool. (Lond.)* **260**, 159-167.
- Kuroda, N. (1935). Formosan mammals preserved in the collection of Marquis Yamashina. *J. Mammal.* **16**, 227-291.
- Li, J.-W., Yeung, C. K. L., Tsai, P.-W., Lin, R.-C., Yeh, C.-F., Yao, C.-T., Han, L., Hung, L. M., Ding, P., Wang, Q. & Li, S.-H. (2010). Rejecting strictly allopatric speciation on a continental island: prolonged postdivergence gene flow between Taiwan (*Leucodioptron taewanus*, Passeriformes Timaliidae) and Chinese (*L. canorum canorum*) hwameis. *Mol. Ecol.* **19**, 494-507.

- Li, S., Feng, Q., Yang, J.-X. & Wang, Y.-X. (2006). Differentiation of subspecies of Asiatic striped squirrels (*Tamiops swinhoei*) (Milne-Edwards) (Rodentia: Sciuridae) in China with description of a new subspecies. *Zool. Stud.* **45**, 180-189.
- Moore, J. C. & Tate, G. H. H. (1965). A study of the diurnal squirrels, Sciurinae, of the Indian and Indochinese subregions. *Fieldiana, Zool.* **48**, 1-351.
- Moritz, C. (1994). Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Trends Ecol. Evol.* **9**, 373-375.
- Mullin, S. K., Pillay, N. & Taylor, P. J. (2004). Cranial variation and geographic patterns within the *Dasymys rufulus* complex (Rodentia: Muridae). *J. Mammal.* **85**, 911-923.
- Oishi, T., Uraguchi, K., Abramov, A. V. & Masuda, R. (2010). Geographical variations of the skull in the Red fox *Vulpes vulpes* on the Japanese Islands: an exception to Bergmann's rule. *Zool. Sci.* **27**, 939-945.
- Osgood, W. H. (1932). Mammals of the Kelly-Roosevelts and Delacour Asiatic expeditions. *Field Mus. Nat. Hist. Zool.* **18**, 193-339.
- dos Reis, S. F., Duarte, L. C., Monteiro, L. R. & Von Zuben, F. J. (2002). Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. geometric descriptors and patterns of variation in shape. *J. Mammal.* **83**, 333-344.
- Ryder, O. A. (1986). Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends Ecol. Evol.* **1**, 9-10.
- Shih, H.-T., Hung, H.-C., Schubart, C. D., Chen, C. A. & Chang, H.-W. (2006). Intraspecific genetic diversity of the endemic freshwater crab *Candidiopotamon rathbunae* (Decapoda, Brachyura, Potamidae) reflects five million years of the geological history of Taiwan. *J. Biogeogr.* **33**, 980-989.



- Sutton, D. A. & Patterson, B. D. (2000). Geographic variation of the western chipmunks *Tamias senex* and *T. siskiyou*, with two new subspecies from California. *J. Mammal.* **81**, 299-316.
- Velhagen, W. A. & Roth, V. L. (1997). Scaling of the mandible in squirrels. *J. Morph.* **232**, 107-132.
- Yeh, W.-B., Chang, Y.-L., Lin, C.-H., Wu, F.-S. & Yang, J.-T. (2004). Genetic differentiation of *Loxoblemmus appendicularis* complex (Orthoptera: Gryllidae): speciation through vicariant and glaciation events. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **97**, 613-623.
- 王晨帆。(2005a)。台灣鬚蠟（鯉形目：鯉科）的親緣地理及形態變異之研究。國立台灣大學動物學研究所碩士論文。台北。
- 王智文。(2005b)。台灣及大陸東南地區中華花鰱（*Cobitis sinensis*）種群形態系統分類、分子地理親緣與生殖生態之研究。國立中山大學海洋生物研究所碩士論文。高雄。
- 李松、馮慶、楊君興、王應祥。(2005)。中國西南部明紋花鼠三個亞種的分化。動物學研究 **26**, 446-452。
- 林思民。(2003)。台灣及鄰近地區草蜥屬的親源關係與親緣地理學研究（有鱗目：蜥蜴科）。國立台灣師範大學生命科學系博士論文。台北。
- 張伊鈞。(2008)。以粒線體 DNA 與形態特徵探討艾氏樹蛙族群親緣地理與演化。國立中興大學生命科學系碩士論文。台中。
- 賈婷、林愛青、王睿、朱萬龍、肖彩虹、劉春燕、孟麗華、練硝、王政昆。(2009)。雲南不同地區中緬樹鮑頭骨形態特徵的比較。獸類學報 **29**, 259-268。
- 鄭維新。(2007)。台灣地區小黃腹鼠與亞洲家鼠之地理變異及親緣地理學研究。國立嘉義大學生物資源研究所碩士論文。嘉義。

賴勇志、于宏燦。(2010)。小家鼠 (*Mus musculus*) 標本毛色與標本製作法的關聯性分析。國立臺灣博物館學刊 **63**, 1-15。

**表 4-1** 基於台灣產條紋松鼠的基因型所劃分之台灣島內地理分區

地理分區	山脈區域	Cyt- <i>b</i> 基因型分群 <sup>a</sup>	Y 染色體基因型
NW	雪山山脈	N	Y2
NE	中央山脈北段	N, S1	Y1, Y2, Y5
SW	阿里山山脈、 阿里山-玉山中間地帶	A, S2	Y1, Y4
SE	中央山脈南段、 玉山山脈、 海岸山脈	S1, S2	Y1, Y3

<sup>a</sup> Cyt-*b* 基因型分群與 Y 染色體基因型的代碼詳見第三章圖 3-2 至圖 3-5。

表 4-2 台灣產條紋松鼠頭骨測量所用標本之採集地點與標本數量

編號 <sup>a</sup>	縣/市	鄉/鎮/ 市/區	地 點	地理 分區	測量標本數	
					雌性	雄性
1	桃園	復興	東眼山	NW		1
2	桃園	復興	拉拉山	NW	2	2
3	新竹	尖石	司馬庫斯	NW	1	
5	宜蘭	南澳	太平山	NE		1
7	台中	和平	雪山東峰七卡山莊	NW	1	
9	台中	和平	烏石坑	NW	4	6
10	花蓮	秀林	太魯閣砂卡礑	NE	1	
11	花蓮	秀林	慈恩	NE	2	5
12	花蓮	秀林	大禹嶺	NE	5	4
14	花蓮	秀林	合歡山區石門山北峰	NE	1	
16	南投	仁愛	中橫碧綠溪	NE	1	1
19	南投	仁愛	清境農場	NE	1	
20	南投	仁愛	不詳	NE	1	
24	南投	信義	塔塔加	SW		4
26	嘉義	阿里山	阿里山森林遊樂區	SW	4	1
27	嘉義	阿里山	二萬坪	SW		1
30	嘉義	阿里山	里佳	SW	2	3
32	高雄	桃源	南橫塔關山	SE	1	
35	高雄	桃源	溪南山	SE	2	
36	屏東	泰武	北大武山檜谷山莊	SE	2	
合計					31	29

<sup>a</sup> 地點編號同表 3-1 與圖 3-1。

表 4-3 台灣產條紋松鼠頭骨測量的特徵

編號	代碼	特徵描述	編號	代碼	特徵描述
1	ML	Maximum length	22	LPN	Length from Prosthion to Nasion (Viscerocranium length)
2	LAR	Length from Akrokranium (A) to Rhinion (R)	23	LNB	Length from Nasion (N) to Bregma (Br) (Frontal length)
3	LAP	Length from Akrokranium to Prosthion (P)	24	LBA	Length from Bregma to Akrokranium
4	CL	Condylbasal length	25	GBN	Greatest breadth of nasals
5	CNL	Condylonasal length	26	HR	Height of the rostrum
6	BL	Basal length	27	AGB	Ante-orbital greatest breadth (from E to E)
7	DL	Dental length	28	LBO	Least breadth between the orbits (Inter-orbital breadth)
8	LUC	Length of the upper cheektooth row	29	BPC	Breadth of the postorbital constriction
9	LD	Length of the diastema	30	MB	Mastoid breadth
10	PL	Palatilar length	31	GNB	Greatest neurocranium breadth
11	LBP	Length of the bony palate	32	ZB	Zygomatic breadth
12	LBS	Length from Basion (B) to Staphylion (S) (Post palatal length)	33	HC	Height of cranium (Basioccipital to the highest point of skull in projection)
13	MPL	Median palatal length	34	HAB	Height from Akrokranium to Basion
14	GPB	Greatest palatal breadth (Breadth across the M <sup>2</sup> )	35	BFM	Breadth of the foramen magnum
15	BPM	Breadth across the PM <sup>4</sup>	36	BOC	Breadth across the occipital condyles
16	BIF	Facial breadth between the infraorbital foramina	37	LLC	(Mandible) Length of the lower cheektooth row
17	LAB	Length of the auditory bulla	38	LHR	(Mandible) Length of the horizontal ramus
18	LB2	Length of the 2nd division of bulla	39	LM	(Mandible) Length of the mandible
19	LBZ	Length from Basion to the most rostral point of zygomatic arch	40	MLC	(Mandible) Length from the condyle
20	SL	Short lateral facial length	41	HM	(Mandible) Height of the mandible
21	GLN	Greatest length of the nasals	42	AHR	(Mandible) Aboral height of the vertical ramus

表 4-4 台灣產條紋松鼠頭骨之多變量變方分析結果

統計量	值	F 值	Num DF	Den DF	P 值
<u>性別之間</u>					
Wilks' Lambda	0.226	1.39	42	17	0.2357
Roy's Greast Root	3.427	1.39	42	17	0.2357
Hotelling-Lawley Trace	3.427	1.39	42	17	0.2357
Pillai Trace	0.774	1.39	42	17	0.2357
<u>地理分區之間</u>					
Wilks' Lambda	0.003	2.18	126	46	0.0016
Roy's Greast Root	12.444	5.04	42	17	0.0004
Hotelling-Lawley Trace	20.664	2.24	126	41	0.0019
Pillai Trace	2.520	2.13	126	51	0.0014

表 4-5 台灣產條紋松鼠頭骨測量數值（單位：mm）之平均值、標準偏差（括弧中）及變方分析檢定結果

特徵代碼	NW 區	NE 區	SW 區	SE 區	F 值	P 值	多重比較	特徵代碼	NW 區	NE 區	SW 區	SE 區	F 值	P 值	多重比較
ML	35.83 (0.54)	36.35 (1.05)	36.38 (0.64)	36.57 (0.74)	2.02	0.121	—	LPN	10.66 (0.36)	10.90 (0.43)	10.97 (0.36)	11.10 (0.30)	2.37	0.080	—
LAR	35.58 (0.53)	36.13 (1.06)	36.23 (0.66)	36.39 (0.81)	2.41	0.076	—	LNB	16.11 (0.55)	16.06 (0.67)	16.20 (0.46)	16.03 (0.74)	0.21	0.888	—
LAP	34.46 (0.50)	35.00 (1.01)	35.11 (0.64)	35.26 (0.70)	2.66	0.057	—	LBA	12.61 (0.48)	12.88 (0.57)	12.99 (0.49)	13.44 (0.62)	3.58	0.019*	NW < SW NW < SE NE < SE
CL	32.51 (0.52)	33.12 (1.00)	33.05 (0.59)	33.05 (0.53)	2.37	0.799	—	GBN	4.93 (0.20)	5.00 (0.27)	4.94 (0.25)	5.11 (0.25)	0.92	0.440	—
CNL	34.44 (0.51)	34.98 (1.06)	34.91 (0.59)	34.97 (0.53)	1.77	0.163	—	HR	6.46 (0.22)	6.47 (0.23)	6.53 (0.22)	6.47 (0.18)	0.28	0.837	—
BL	30.14 (0.45)	30.61 (0.94)	30.70 (0.58)	30.64 (0.45)	2.09	0.112	—	AGB	16.50 (0.30)	16.57 (0.60)	16.51 (0.39)	16.86 (0.44)	0.88	0.458	—
DL	16.65 (0.37)	16.73 (0.39)	16.76 (0.27)	17.12 (0.42)	2.25	0.093	—	LBO	12.58 (0.40)	12.62 (0.48)	12.33 (0.49)	12.61 (0.40)	1.34	0.272	—
LUC	6.27 (0.15)	6.37 (0.18)	6.41 (0.21)	6.46 (0.18)	2.40	0.078	—	BPC	14.67 (0.36)	14.84 (0.31)	14.49 (0.26)	14.71 (0.41)	3.59	0.019*	NE > SW
LD	7.80 (0.20)	7.91 (0.37)	7.87 (0.32)	7.94 (0.43)	0.46	0.715	—	MB	16.03 (0.27)	16.11 (0.45)	16.13 (0.22)	16.19 (0.12)	0.45	0.719	—
PL	14.62 (0.96)	14.71 (0.46)	14.73 (0.44)	14.87 (0.35)	0.22	0.883	—	GNB	17.64 (0.30)	17.93 (0.48)	17.78 (0.32)	17.93 (0.24)	2.02	0.121	—
LBP	10.30 (0.30)	10.45 (0.37)	10.56 (0.26)	10.57 (0.28)	2.01	0.123	—	ZB	21.59 (0.34)	21.83 (0.68)	21.71 (0.42)	22.00 (0.40)	1.16	0.335	—
LBS	12.97 (0.31)	13.15 (0.47)	13.18 (0.27)	13.13 (0.22)	1.12	0.351	—	HC	12.68 (0.33)	12.72 (0.43)	12.77 (0.29)	12.92 (0.48)	0.61	0.609	—

表 4-5 (續)

特徵代碼	NW 區	NE 區	SW 區	SE 區	F 值	P 值	多重比較	特徵代碼	NW 區	NE 區	SW 區	SE 區	F 值	P 值	多重比較
MPL	17.39 (0.34)	17.70 (0.59)	17.67 (0.42)	17.75 (0.36)	1.73	0.172	—	HAB	9.60 (0.30)	9.70 (0.25)	9.84 (0.26)	9.84 (0.20)	2.55	0.065	—
GPB	8.66 (0.23)	8.56 (0.20)	8.53 (0.22)	8.79 (0.17)	2.68	0.055	—	BFM	5.96 (0.14)	6.02 (0.14)	6.02 (0.20)	6.14 (0.19)	1.57	0.207	—
BPM	7.99 (0.19)	7.92 (0.19)	7.97 (0.26)	8.09 (0.18)	1.00	0.402	—	BOC	8.14 (0.23)	8.32 (0.28)	8.38 (0.31)	8.63 (0.20)	5.04	0.004*	NW < NE < SE NW < SW
BIF	8.91 (0.25)	9.03 (0.31)	8.92 (0.19)	9.13 (0.24)	1.50	0.225	—	LLC	6.17 (0.15)	6.11 (0.19)	6.20 (0.17)	6.38 (0.18)	3.35	0.025*	NW < SE NE < SE SW < SE
LAB	6.86 (0.19)	7.00 (0.24)	6.99 (0.20)	7.03 (0.14)	1.80	0.158	—	LHR	10.16 (0.21)	10.22 (0.23)	10.19 (0.23)	10.50 (0.10)	3.24	0.029*	NW < SE NE < SE SW < SE
LB2	5.35 (0.20)	5.56 (0.20)	5.43 (0.23)	5.56 (0.19)	3.93	0.013*	NW < NE NW < SE	LM	15.33 (0.23)	15.58 (0.39)	15.58 (0.21)	15.77 (0.30)	3.78	0.015*	NW < NE NW < SW NW < SE
LBZ	19.14 (0.33)	19.30 (0.52)	19.37 (0.31)	19.30 (0.35)	0.90	0.448	—	MLC	19.88 (0.27)	20.17 (0.52)	20.29 (0.38)	20.30 (0.22)	3.23	0.029*	NW < NE NW < SW NW < SE
SL	14.51 (0.23)	14.68 (0.57)	14.82 (0.31)	14.89 (0.33)	1.96	0.130	—	HM	8.29 (0.24)	8.45 (0.31)	8.60 (0.25)	8.83 (0.25)	6.71	<0.001*	NW < SW NW < SE NE < SE
GLN	10.23 (0.25)	10.40 (0.47)	10.55 (0.36)	10.70 (0.28)	2.97	0.040*	NW < SW NW < SE	AHR	10.15 (0.33)	10.18 (0.37)	10.28 (0.37)	10.50 (0.24)	1.55	0.212	—
N	17	23	15	5					17	23	15	5			

\*差異顯著，P < 0.05。



表 4-6 台灣產條紋松鼠頭骨在主成分分析中各成分軸之特徵值  
(Eigenvalue)

成分軸	特徵值	比率 (%)	累計 (%)
1	19.185	45.68	45.68
2	3.295	7.84	53.52
3	2.322	5.53	59.05
4	2.214	5.27	64.32
5	1.724	4.11	68.43
6	1.392	3.31	71.74
7	1.328	3.16	74.90
8	1.077	2.56	77.47
9	0.996	2.37	79.84
10	0.968	2.31	82.14
11	0.896	2.13	84.28
12	0.752	1.79	86.07
13	0.690	1.64	87.71
14	0.608	1.45	89.16
15	0.533	1.27	90.43
16	0.500	1.19	91.62
17	0.470	1.12	92.74
18	0.396	0.94	93.68
19	0.333	0.79	94.47
20	0.294	0.70	95.17
21	0.264	0.63	95.80
22	0.243	0.58	96.38
23	0.230	0.55	96.93
24	0.193	0.46	97.39
25	0.178	0.42	97.81
26	0.164	0.39	98.20
27	0.136	0.32	98.53
28	0.120	0.28	98.81
29	0.100	0.24	99.05
30	0.076	0.18	99.23
31	0.075	0.18	99.41
32	0.057	0.14	99.55
33	0.055	0.13	99.68
34	0.037	0.09	99.76
35	0.030	0.07	99.84
36	0.028	0.07	99.90
37	0.014	0.03	99.93
38	0.012	0.03	99.96
39	0.008	0.02	99.98
40	0.004	0.01	99.99
41	0.002	0.00	100.00
42	0.001	0.00	100.00

表 4-7 台灣產條紋松鼠各頭骨測量特徵在各主成分軸 (Prin1—Prin10) 之特徵向量

特徵代碼	Prin1	Prin2	Prin3	Prin4	Prin5	Prin6	Prin7	Prin8	Prin9	Prin10
ML	0.216	-0.020	-0.038	-0.061	-0.142	-0.032	0.080	0.026	-0.030	-0.110
LAR	0.212	0.004	-0.041	-0.073	-0.175	-0.023	0.111	0.012	-0.061	-0.149
LAP	0.216	-0.009	-0.038	-0.066	-0.131	-0.058	0.076	0.016	-0.086	-0.087
CL	0.216	-0.092	-0.038	-0.008	-0.043	-0.094	-0.053	0.022	-0.052	0.021
CNL	0.216	-0.103	-0.039	-0.007	-0.063	-0.058	-0.013	0.057	-0.005	-0.047
BL	0.215	-0.091	-0.048	-0.018	-0.027	-0.123	-0.097	0.066	-0.055	0.012
DL	0.144	0.011	-0.163	0.053	0.037	-0.231	0.208	0.174	-0.117	0.314
LUC	0.052	0.409	-0.002	0.030	0.103	-0.322	-0.062	-0.159	0.225	-0.051
LD	0.148	-0.223	-0.065	0.041	-0.066	0.276	0.193	0.101	-0.334	0.167
PL	0.129	-0.020	-0.107	0.046	-0.128	0.288	0.067	0.307	0.437	0.082
LBP	0.166	0.029	-0.075	-0.180	0.017	0.023	0.079	-0.092	0.114	0.053
LBS	0.161	-0.086	-0.049	0.108	0.033	-0.288	-0.259	0.120	-0.182	0.068
MPL	0.205	-0.062	-0.013	-0.101	-0.048	0.067	0.039	-0.014	0.077	-0.040
GPB	0.084	0.363	-0.187	0.182	-0.022	0.223	-0.177	0.079	-0.074	-0.059
BPM	0.081	0.309	-0.139	0.183	-0.185	0.241	-0.293	0.135	-0.083	0.154
BIF	0.156	0.086	-0.124	0.225	-0.098	0.128	-0.276	-0.056	-0.067	0.042
LAB	0.081	0.122	-0.125	-0.107	-0.342	-0.143	0.045	-0.224	0.279	0.400
LB2	0.067	0.182	0.284	-0.015	-0.395	-0.050	0.050	-0.246	-0.007	0.271
LBZ	0.188	-0.030	-0.007	0.040	0.009	-0.325	-0.137	-0.011	0.008	-0.063
SL	0.203	-0.135	-0.070	0.045	0.073	-0.028	-0.067	-0.020	-0.019	-0.068
GLN	0.162	0.035	0.075	-0.198	-0.117	0.296	-0.050	-0.133	0.074	-0.083
LPN	0.159	0.067	0.176	-0.180	0.153	0.264	-0.108	-0.207	0.097	-0.164
LNB	0.138	-0.079	-0.159	0.201	-0.180	-0.184	0.112	0.149	0.146	-0.065
LBA	0.130	0.160	-0.001	-0.152	-0.224	-0.001	0.209	-0.108	-0.288	-0.255
GBN	0.121	-0.122	0.030	0.055	0.207	0.029	-0.118	-0.326	0.117	0.172
HR	0.153	-0.117	-0.067	-0.013	-0.004	0.105	-0.259	0.104	0.314	-0.184
AGB	0.163	-0.212	-0.030	0.223	0.144	0.012	0.000	-0.067	0.043	-0.053
LBO	0.124	-0.003	0.138	0.405	0.019	0.104	0.058	0.004	0.033	-0.050
BPC	0.069	0.100	0.344	0.393	0.065	0.010	0.201	0.025	0.095	0.166
MB	0.166	-0.002	0.304	0.017	0.013	-0.018	-0.083	-0.044	-0.018	-0.090
GNB	0.136	0.077	0.234	0.174	-0.016	-0.050	0.209	-0.188	-0.018	-0.175
ZB	0.181	-0.128	0.052	0.169	0.153	-0.032	-0.060	-0.224	0.038	-0.082
HC	0.129	0.134	0.334	0.131	-0.003	0.043	0.082	0.233	-0.068	-0.054
HAB	0.110	0.007	0.248	-0.204	0.184	-0.028	0.198	0.382	0.321	0.117
BFM	0.092	0.243	0.232	-0.188	0.031	-0.138	-0.139	0.286	-0.182	-0.073
BOC	0.162	0.094	0.037	-0.277	0.032	-0.031	-0.100	0.165	0.006	-0.089
LLC	0.014	0.382	-0.270	0.066	0.309	-0.131	0.087	0.011	0.086	-0.157
LHR	0.096	0.243	-0.212	0.020	0.236	0.194	0.386	-0.037	-0.085	0.028
LM	0.176	0.008	-0.191	-0.061	0.147	0.051	0.203	-0.172	-0.064	-0.039
MLC	0.198	-0.044	-0.138	-0.065	0.109	-0.037	0.129	-0.045	0.074	0.099
HM	0.166	0.051	0.069	-0.181	0.209	0.058	-0.159	-0.131	-0.050	0.267
AHR	0.134	0.040	0.089	-0.105	0.303	0.084	-0.121	0.070	-0.235	0.395

表 4-8 台灣產條紋松鼠頭骨之典型判別分析結果

統計量	值	<i>F</i> 值	Num DF	Den DF	<i>P</i> 值
Wilks' Lambda	0.003	2.18	126	46	0.0016
Pillai's Trace	2.520	2.13	126	51	0.0014
Hotelling-Lawley Trace	20.664	2.28	126	31	0.0046
Roy's Greast Root	12.444	5.04	42	17	0.0004

	特徵值 (Eigenvalue)	比率 (%)	累計 (%)
Can1	12.44	60.22	60.22
Can2	5.07	24.51	84.73
Can3	3.15	15.27	100.00

典型相關 (Canonical correlations) 檢定

	概似度比	<i>F</i> 趨近值	Num DF	Den DF	<i>P</i> 值
Can1	0.003	2.18	126	46	0.0016
Can2	0.040	1.57	82	32	0.0772
Can3	0.241	1.34	40	17	0.2613

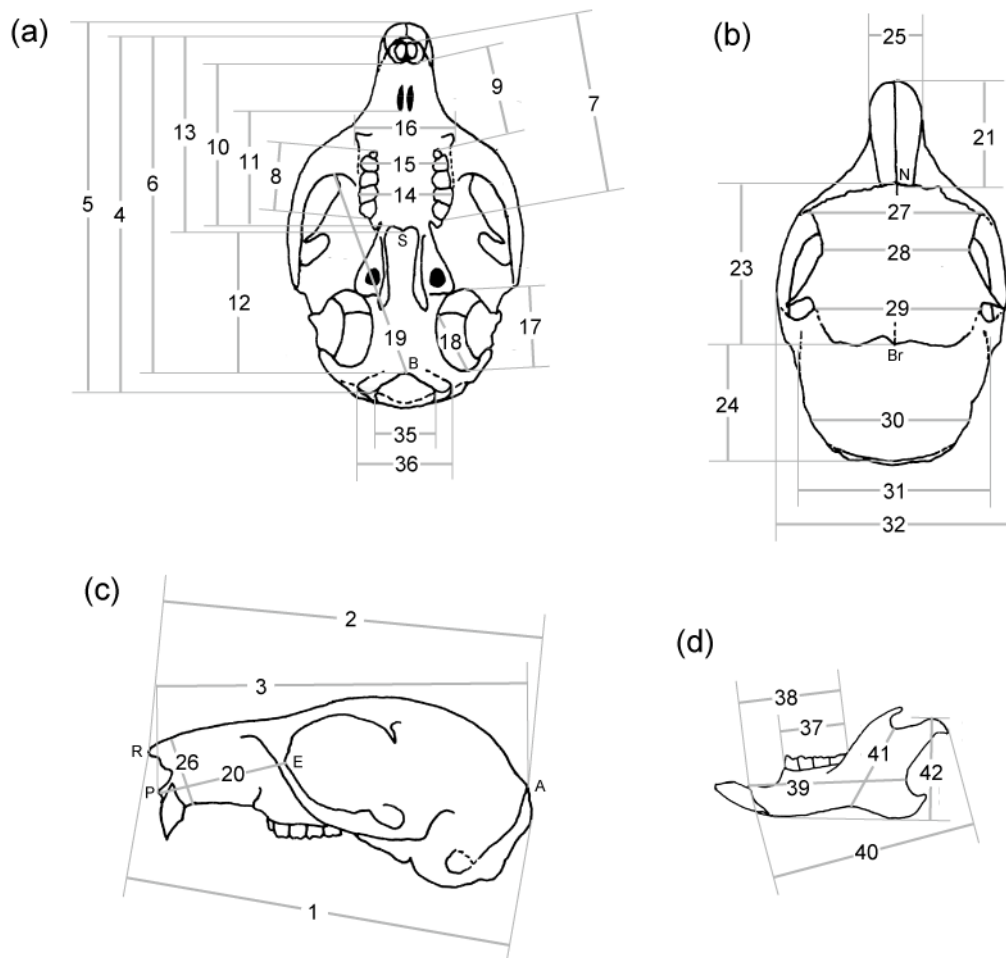


圖 4-1 台灣產條紋松鼠頭骨測量之 42 個特徵。(a) 頭骨腹面；(b) 頭骨背面；(c) 頭骨左側面；(d) 左下顎骨左側面。特徵名稱詳見表 4-3。

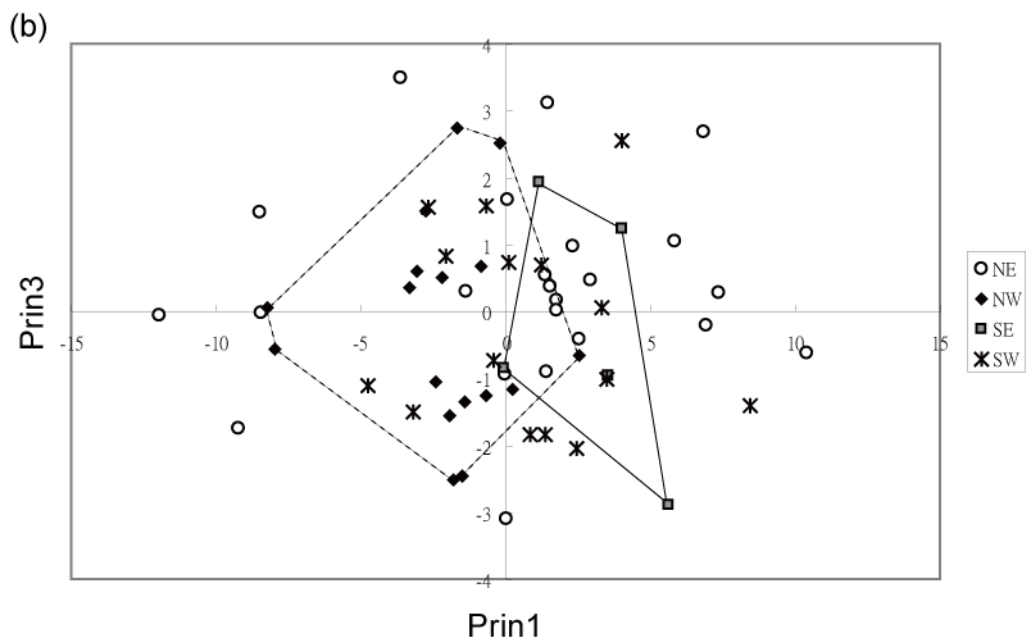
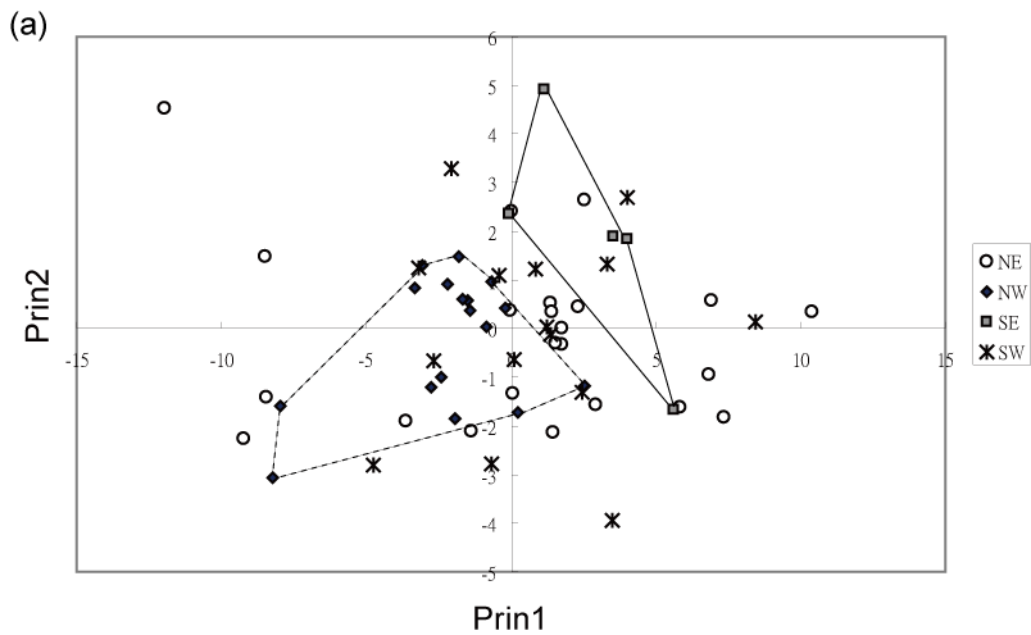


圖 4-2 主成分分析各軸構成的空間中，各地理分區台灣產條紋松鼠頭骨樣本的分布情形。(a)、(b)、(c)、(d) 分別為 Prin1 軸對 Prin2 軸、Prin3 軸、Prin4 軸及 Prin5 軸作圖。地理分區 NE、NW、SE 及 SW 之說明詳見表 4-1 和表 4-2。各軸解釋變異度百分比詳見表 4-6。

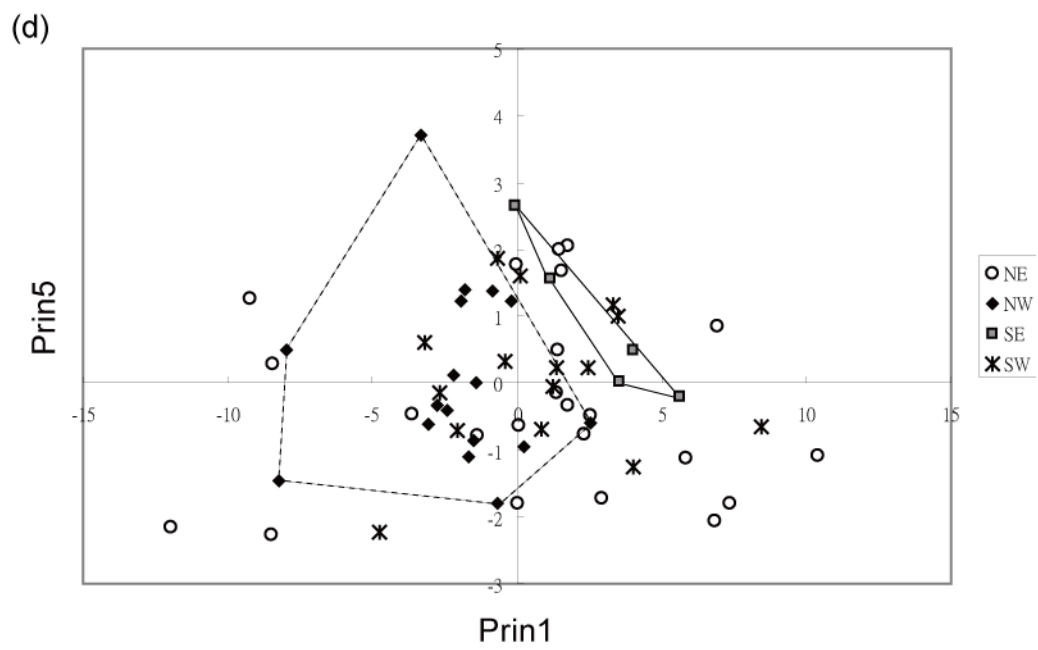
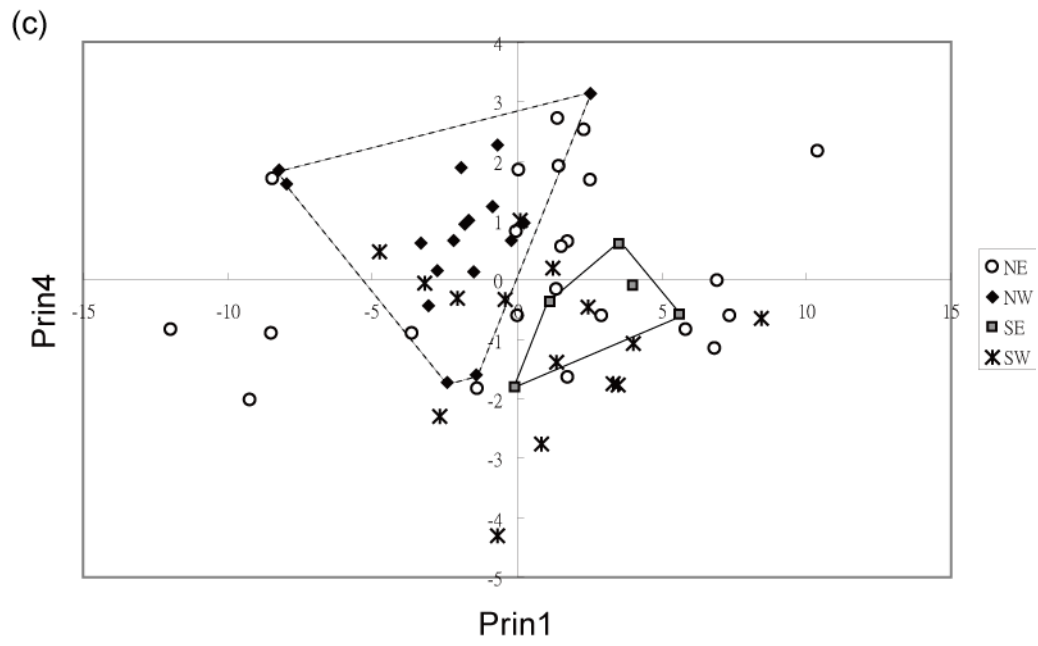


圖 4-2 (續)

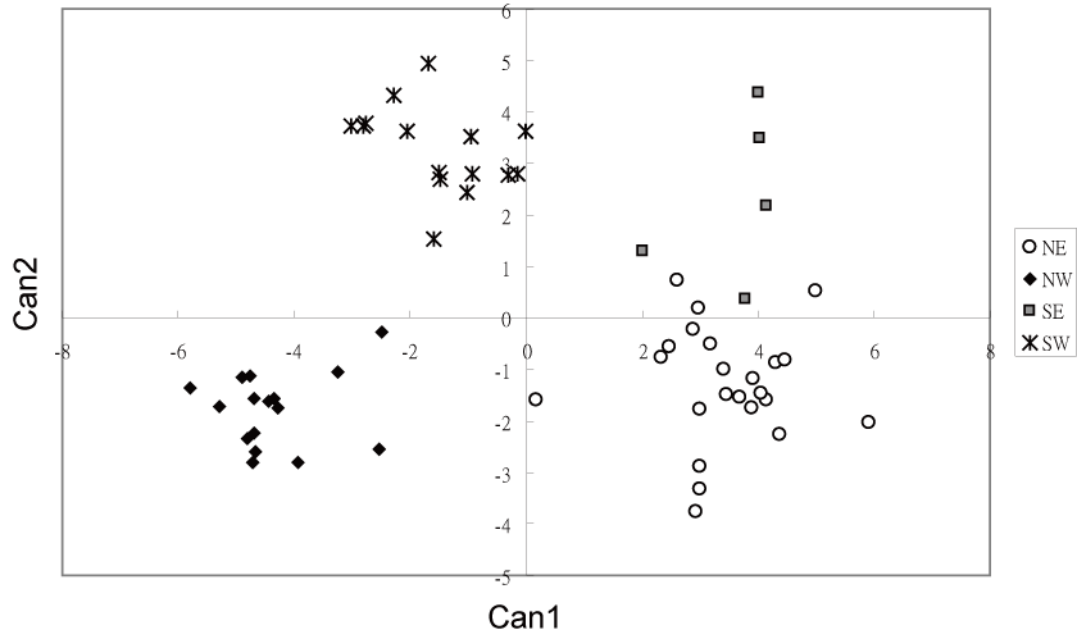


圖 4-3 典型判別分析判別函數 Can1 與 Can2 建構的空間中，各地理分區台灣產條紋松鼠頭骨樣本的分布情形。地理分區 NE、NW、SE 及 SW 之說明詳見表 4-1 和表 4-2。各函數解釋變異度百分比詳表 4-8。

## 第五章 總結

本研究的分子證據並不支持現行亞洲條紋松鼠屬 4 物種的分類方式。*Tamiops swinhoei* 與 *T. maritimus* 並非兩個清楚可區別的單系群分類單元，我建議 *T. swinhoei* 與 *T. maritimus* 組成的複合種群可以從中劃分出 6 個物種，其中產於台灣的族群可視為與亞洲大陸上 *Tamiops* 各物種不同的特有種，學名為 *Tamiops formosanus* (Bonhote, 1900)。*Tamiops* 屬除了物種歧異度被低估，基於代表父系、母系及雙親的遺傳標記，本研究還發現遠古時期的雜交事件可能是 *Tamiops* 屬物種形成的方式之一。*Tamiops* 屬內各支系的演化過程，可能遠比現行 4 物種分類所能闡述的要複雜許多。

台灣產條紋松鼠在島內地理遺傳分化的形式與中高海拔分布的哺乳動物相似，主要分為南群與北群，二者可能因河川阻隔而基因交流受限。南群與北群經歷不同的歷史事件：北群主要是在南方避難所與向北的族群擴展；南群則是東、西向棲地分隔導致的地理分化。台灣產條紋松鼠的粒線體島內遺傳分化是目前已知台灣原生哺乳動物中最高者，條紋松鼠可能至晚在 3 百萬年前就播遷到台灣，歷經多次族群退縮與擴展，導致現今不同地區族群在遺傳上的深度分化。

台灣產條紋松鼠頭骨特徵的測量值分析顯示南、北及東、西地理



區之間皆有分化，與遺傳證據一致。東南群的頭骨最大，西北群的最小，東北與西南群的頭骨介於前二者之間。結合遺傳與形態上的地理變異證據，東南群與西北群可能經歷長期的分隔而各自獨立演化，東北與西南群可能是前兩個族群再度接觸並發生基因交流後的產物。

由大尺度 *Tamiops* 屬物種間與小尺度台灣島上族群間的演化模式推論，此屬物種可能很容易產生地理上的分化，且不同支系在長期分隔後重新相遇時仍可發生基因交流。這些特質可能是 *Tamiops* 屬具有複雜演化歷史的重要原因，分類學上的混淆與困難也可能因此產生。

附表 A 第二章使用之松鼠樣本代號、證據標本編號、採集地及 GenBank 序列編號

物種	個體代碼	證據標本 <sup>a</sup>	採集地點	性別 <sup>b</sup>	GenBank 序列編號					
					Cyt b	IRBP	RAG1	PRKCI	SRY	SMCY7
<i>Callosciurus</i>										
<i>C. erythraeus</i>	1	TESRI-B0678	台灣：高雄：天池	m	HQ698358	HQ698522	HQ698438	HQ698410	HQ698494	HQ698466
<i>C. erythraeus</i>	2	TESRI-B0682	台灣：南投：中興新村	m	HQ698359	HQ698523	HQ698439	HQ698411	HQ698495	HQ698467
<i>C. erythraeus</i>	3	TESRI-B0692	台灣：南投：石山	m	HQ698360	HQ698524	HQ698440	HQ698412	HQ698496	HQ698468
<i>Dremomys</i>										
<i>D. pernyi</i>	1	TESRI-B0228	台灣：南投：合歡山	m	HQ698361	HQ698525	HQ698441	HQ698413	HQ698497	HQ698469
<i>D. pernyi</i>	2	TESRI-B0291	台灣：高雄：溪南山	m	HQ698362	HQ698526	HQ698442	HQ698414	HQ698498	HQ698470
<i>D. pernyi</i>	3	TESRI-B0349	台灣：宜蘭：南澳	m	HQ698363	HQ698527	HQ698443	HQ698415	HQ698499	HQ698471
<i>Tamiops</i>										
<i>T. maritimus</i>	FU1	TESRI-B1034	中國：福建：武夷山	f	HQ698364	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	FU2	TESRI-B1035	中國：福建：武夷山	f	HQ698365	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	FU3	TESRI-B1036	中國：福建：武夷山	f	HQ698366	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	FU4	TESRI-B1037	中國：福建：武夷山	m	HQ698367	HQ698528	HQ698444	HQ698416	HQ698500	HQ698472
<i>T. maritimus</i>	FU5	TESRI-B1038	中國：福建：武夷山	m	HQ698368	HQ698529	HQ698445	HQ698417	HQ698501	HQ698473
<i>T. maritimus</i>	FU6	TESRI-B1039	中國：福建：武夷山	m	HQ698369	HQ698530	HQ698446	HQ698418	HQ698502	HQ698474
<i>T. maritimus</i>	TW1	MVZ-180950	台灣：高雄：天池	m	HQ698370	HQ698531	HQ698447	HQ698419	HQ698503	HQ698475
<i>T. maritimus</i>	TW2	MVZ-180945	台灣：高雄：塔關山	m	HQ698371	HQ698532	HQ698448	HQ698420	HQ698504	HQ698476
<i>T. maritimus</i>	TW3	NMNS-1384	台灣：南投：塔塔加	m	HQ698372	HQ698533	HQ698449	HQ698421	HQ698505	HQ698477
<i>T. maritimus</i>	TW4	NMNS-6599	台灣：南投：塔塔加	m	HQ698373	HQ698534	HQ698450	HQ698422	HQ698506	HQ698478

附表 A (續)

物種	個體代碼	證據標本 <sup>a</sup>	採集地點	性別 <sup>b</sup>	GenBank accession number					
					Cyt <i>b</i>	IRBP	RAG1	PRKCI	SRY	SMCY7
<i>T. maritimus</i>	TW5	TESRI-B1040	台灣：屏東：北大武山	f	HQ698374	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	TW6	TESRI-B0327	台灣：高雄：溪南山	f	HQ698375	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	CB1	IEBR-Ca10	越南：Cao Bang: Nguyen Binh	f	HQ698376	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	CB2	IEBR-Ca13	越南：Cao Bang: Nguyen Binh	m	HQ698377	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	TD1	MVZ-186475	越南：Vinh Phuc: Tam Dao	m	HQ698378	HQ698535	HQ698451	HQ698423	HQ698507	HQ698479
<i>T. maritimus</i>	TD2	MVZ-186476	越南：Vinh Phuc: Tam Dao	f	HQ698379	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	TD3	IEBR-JP013	越南：Vinh Phuc: Tam Dao	m	HQ698380	HQ698536	HQ698452	HQ698424	HQ698508	HQ698480
<i>T. maritimus</i>	TD4	IEBR-JP014	越南：Vinh Phuc: Tam Dao	m	HQ698381	HQ698537	HQ698453	HQ698425	HQ698509	HQ698481
<i>T. maritimus</i>	PY1	IEBR-JP192	越南：Sonla: Phu Yen	m	HQ698382	HQ698538	HQ698454	HQ698426	HQ698510	HQ698482
<i>T. maritimus</i>	PY2	IEBR-JP193	越南：Sonla: Phu Yen	f	HQ698383	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	PY3	IEBR-JP195	越南：Sonla: Phu Yen	f	HQ698384	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	PY4	IEBR-JP196	越南：Sonla: Phu Yen	f	HQ698385	—	—	—	—	—
<i>T. maritimus</i>	PY5	IEBR-JP201	越南：Sonla: Phu Yen	m	HQ698386	HQ698539	HQ698455	HQ698427	HQ698511	HQ698483
<i>T. maritimus</i>	PY6	IEBR-JP205	越南：Sonla: Phu Yen	m	HQ698387	HQ698540	HQ698456	HQ698428	HQ698512	HQ698484
<i>T. mccllellandii</i>	YG	GenBank	中國：雲南：耿馬	?	EF539333 <sup>c</sup>	—	—	—	—	—
<i>T. mccllellandii</i>	TL1	JP001	泰國：Cheng Rai	m	HQ698388	HQ698541	HQ698457	HQ698429	HQ698513	HQ698485
<i>T. mccllellandii</i>	TL2	JP022	泰國：Mae Chan	f	HQ698389	—	—	—	—	—
<i>T. mccllellandii</i>	TL3	JP024	泰國：Mae Chan	m	HQ698390	HQ698542	HQ698458	HQ698430	HQ698514	HQ698486
<i>T. mccllellandii</i>	TL4	JP080	泰國：Mae Chan	m	HQ698391	—	—	—	—	—

附表 A (續)

物種	個體代碼	證據標本 <sup>a</sup>	採集地點	性別 <sup>b</sup>	GenBank accession number					
					Cyt <i>b</i>	IRBP	RAG1	PRKCI	SRY	SMCY7
<i>T. mccllellandii</i>	TL5	JP081	泰國：Mae Chan	m	HQ698392	—	—	—	—	—
<i>T. rodolphii</i>	BM19	IEBR-BM19	越南：Thua Thien: Bach Ma	f	HQ698393	—	—	—	—	—
<i>T. rodolphii</i>	KL1	IEBR-JP121	越南：Kien Giang: Kien Luong	m	HQ698394	—	—	—	—	—
<i>T. rodolphii</i>	KL2	IEBR-JP124	越南：Kien Giang: Kien Luong	m	HQ698395	HQ698543	HQ698459	HQ698431	HQ698515	HQ698487
<i>T. rodolphii</i>	KL3	IEBR-JP126	越南：Kien Giang: Kien Luong	m	HQ698396	HQ698544	HQ698460	HQ698432	HQ698516	HQ698488
<i>T. rodolphii</i>	KL4	IEBR-JP139	越南：Kien Giang: Kien Luong	f	HQ698397	—	—	—	—	—
<i>T. rodolphii</i>	KL5	IEBR-JP143	越南：Kien Giang: Kien Luong	m	HQ698398	HQ698545	HQ698461	HQ698433	HQ698517	HQ698489
<i>T. rodolphii</i>	KL6	IEBR-JP147	越南：Kien Giang: Kien Luong	m	HQ698399	—	—	—	—	—
<i>T. rodolphii</i>	MVZ	MVZ-199145	無地點資訊	?	HQ698400	—	—	—	—	—
<i>T. swinhoei</i>	YL	GenBank	中國：雲南：麗江	?	EF539334 <sup>c</sup>	—	—	—	—	—
<i>T. swinhoei</i>	SP1	IEBR-JP130	越南：Lao Cai: Sapa	m	HQ698401	HQ698546	HQ698462	HQ698434	HQ698518	HQ698490
<i>T. swinhoei</i>	SP2	IEBR-JP131	越南：Lao Cai: Sapa	m	HQ698402	HQ698547	HQ698463	HQ698435	HQ698519	HQ698491
<i>T. swinhoei</i>	SP3	IEBR-JP132	越南：Lao Cai: Sapa	m	HQ698403	HQ698548	HQ698464	HQ698436	HQ698520	HQ698492
<i>T. swinhoei</i>	SP4	IEBR-JP134	越南：Lao Cai: Sapa	m	HQ698404	—	—	—	—	—
<i>T. swinhoei</i>	SP5	IEBR-JP136	越南：Lao Cai: Sapa	f	HQ698405	—	—	—	—	—
<i>T. swinhoei</i>	SP6	IEBR-JP137	越南：Lao Cai: Sapa	m	HQ698406	—	—	—	—	—
<i>T. swinhoei</i>	YW1	KIZ-97521	中國：雲南：無量山	m	HQ698407	—	—	—	—	—
<i>T. swinhoei</i>	YW2	KIZ-97522	中國：雲南：無量山	f	HQ698408	—	—	—	—	—

附表 A (續)

物種	個體代碼	證據標本 <sup>a</sup>	採集地點	性別 <sup>b</sup>	GenBank accession number					
					Cyt <i>b</i>	IRBP	RAG1	PRKCI	SRY	SMCY7
<i>T. swinhoei</i>	SS	USNM- MSWC218	中國：四川：石棉	m	HQ698409	HQ698549	HQ698465	HQ698437	HQ698521	HQ698493

<sup>a</sup> 證據標本之機構代號：IEBR = Institute of Ecology and Biological Resources, Vietnamese Academy of Science and Technology, Vietnam; KIZ = Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, China; MVZ = Museum of Vertebrate Zoology, University of California Berkeley, Berkeley, California, USA; NMNS = 國立自然科學博物館，台中; TESRI = 農委會特有生物研究保育中心，集集; USNM = National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC., USA.

<sup>b</sup> 性別：f, 雌性；m, 雄性。

<sup>c</sup> 由 GenBank 下載之序列。

**附表 B** 第三章使用之台灣產條紋松鼠樣本編號、基因型、採集地點  
及證據標本典藏處所

樣本編號	cyt- <i>b</i> 基因型	cyt- <i>b</i> 分群	Y 基因型	地點 <sup>a</sup>	證據標本典藏處 <sup>b</sup>
0968	0968	A	Y4	27	NMNS
1022	1022	S1		32	NMNS
1384	1384	S2	Y1	24	NMNS
5029	1384	S2	Y1	24	NMNS
6109	6109	S2	Y4	24	NMNS
6599	6599	S2	Y4	24	NMNS
180942	180942	S1		29	MVZ
180943	180943	S2		29	MVZ
180944	180944	S2	Y3	32	MVZ
180945	180944	S2	Y1	32	MVZ
180946	180946	S1		22	MVZ
180947	180947	S1		33	MVZ
180948	1022	S1	Y1	32	MVZ
180949	180944	S2		31	MVZ
180950	180947	S1	Y3	31	MVZ
180951	180946	S1	Y1	31	MVZ
180952	180943	S2	Y1	31	MVZ
180953	180953	S1	Y1	31	MVZ
180954	180943	S2		31	MVZ
180955	180955	S1	Y1	22	MVZ
180956	180956	S2		22	MVZ
180957	180957	S1		22	MVZ
180959	180946	S1	Y3	25	MVZ
180960	180943	S2		28	MVZ
A20	A20	S1		36	TESRI
B20	A20	S1		36	TESRI
B351	B351	S1	Y1	12	TESRI
B360	B360	N		9	TESRI
B361	B360	N	Y2	9	TESRI
B362	B362	N	Y2	9	TESRI
B367	B367	N		12	TESRI
B369	B351	S1		12	TESRI
B371	B371	N	Y5	12	TESRI
B373	B373	N		3	TESRI

附表 B (續)

樣本編號	cyt- <i>b</i> 基因型	cyt- <i>b</i> 分群	Y 基因型	地點 <sup>a</sup>	證據標本典藏處 <sup>b</sup>
B427	B427	N	Y5	12	TESRI
B428	B351	S1	Y2	12	TESRI
B429	B429	N		12	TESRI
B430	B427	N		16	TESRI
B436	B371	N	Y5	16	TESRI
B438	B438	N		19	TESRI
B439	B438	N		19	TESRI
B440	B440	S1	Y1	12	TESRI
B442	B371	N		12	TESRI
B471	B471	A		26	TESRI
B473	B473	A		26	TESRI
B475	B475	N		17	TESRI
B476	B360	N		9	TESRI
B491	B491	N	Y2	3	TESRI
B492	B491	N	Y2	3	TESRI
B493	B427	N	Y5	11	TESRI
B494	B494	N	Y1	11	TESRI
B495	B494	N	Y5	11	TESRI
B496	B496	N	Y2	11	TESRI
B498	B498	S2		23	TESRI
B499	B371	N	Y2	11	TESRI
B500	B496	N	Y2	11	TESRI
B501	B496	N	Y1	11	TESRI
B502	B496	N		11	TESRI
B503	B503	N		11	TESRI
B504	B496	N		11	TESRI
B527	B360	N		9	TESRI
B540	B540	A	Y4	26	TESRI
B541	B541	S2		26	TESRI
B545	180943	S2	Y4	30	TESRI
B584	180943	S2		30	TESRI
B619	B360	N		9	TESRI
B750	180955	S1	Y1	21	TESRI
B751	180955	S1		21	TESRI
B854	B854	N	Y2	2	TESRI
B990	B503	N	Y2	2	TESRI

附表 B (續)

樣本編號	cyt- <i>b</i> 基因型	cyt- <i>b</i> 分群	Y 基因型	地點 <sup>a</sup>	證據標本典藏處 <sup>b</sup>
B991	B503	N		2	TESRI
B992	B992	S1		15	TESRI
B993	B503	N	Y2	2	TESRI
B994	B503	N		2	TESRI
B995	B503	N		2	TESRI
B996	B996	N	Y2	8	TESRI
B997	B997	N	Y5	18	TESRI
B998	B998	N		20	TESRI
C598	C598	N	Y2	3	TESRI
CW01	1384	S2		24	TESRI
CW02	6599	S2	Y1	24	TESRI
CW05	B362	N		9	TESRI
CW06	B371	N	Y2	9	TESRI
CW11	B351	S1		12	TESRI
CW12	B371	N		12	TESRI
CW15	B471	A		26	TESRI
CW16	CW16	N		13	TESRI
CW18	B371	N		6	TESRI
CW21	B371	N	Y1	5	TESRI
CW22	CW22	S1		34	TESRI
CW23	B498	S2	Y4	30	TESRI
CW24	180943	S2		30	TESRI
CW25	180943	S2	Y4	30	TESRI
CW26	CW26	N		10	TESRI
CW27	CW27	N	Y2	9	TESRI
CW28	CW28	N	Y2	9	TESRI
CW29	B371	N	Y2	7	TESRI
CW30	CW30	S1		14	TESRI
S536	B854	N		1	TESRI
T498	T498	S2		35	TESRI
T499	T498	S2		35	TESRI
T514	T498	S2	Y1	35	TESRI
T524	T524	N	Y2	4	TESRI
T921	CW30	S1	Y2	14	TESRI

<sup>a</sup> 地點代號詳見第三章之表 3-1。



<sup>b</sup> 標本典藏處所代號： MVZ = Museum of Vertebrate Zoology, University of California  
Berkeley, Berkeley, California, USA ; NMNS = 國立自然科學博物館，台中； TESRI = 農  
委會特有生物研究保育中心，集集。

附表 C 第四章頭骨測量之台灣產條紋松鼠標本編號、性別、地理分區及典藏處所

標本編號	性別 <sup>a</sup>	地理分區	標本典藏處 <sup>b</sup>
0968	m	SW	NMNS
1022	f	SE	NMNS
1384	m	SW	NMNS
5029	m	SW	NMNS
6599	m	SW	NMNS
A0086	m	NW	TESRI
B0327	f	SE	TESRI
B0342	m	NW	TESRI
B0351	m	NE	TESRI
B0360	f	NW	TESRI
B0361	m	NW	TESRI
B0362	m	NW	TESRI
B0367	f	NE	TESRI
B0369	f	NE	TESRI
B0371	m	NE	TESRI
B0373	f	NW	TESRI
B0424	f	SW	TESRI
B0427	m	NE	TESRI
B0429	f	NE	TESRI
B0430	f	NE	TESRI
B0431	f	NE	TESRI
B0436	m	NE	TESRI
B0439	f	NE	TESRI
B0440	m	NE	TESRI
B0442	f	NE	TESRI
B0471	f	SW	TESRI
B0473	f	SW	TESRI
B0476	f	NW	TESRI
B0493	m	NE	TESRI
B0494	m	NE	TESRI
B0495	m	NE	TESRI
B0496	m	NE	TESRI
B0499	m	NE	TESRI
B0503	f	NE	TESRI

附表 C (續)

標本編號	性別 <sup>a</sup>	地理分區	標本典藏處 <sup>b</sup>
B0540	m	SW	TESRI
B0541	f	SW	TESRI
B0504	f	NE	TESRI
B0527	f	NW	TESRI
B0542	m	SW	TESRI
B0543	f	SW	TESRI
B0545	m	SW	TESRI
B0583	m	SW	TESRI
B0584	f	SW	TESRI
B0618	f	NE	TESRI
B0619	f	NW	TESRI
B0790	m	NW	TESRI
B0791	m	NW	TESRI
B0854	m	NW	TESRI
B0990	m	NW	TESRI
B0993	m	NW	TESRI
B0994	f	NW	TESRI
B0995	f	NW	TESRI
B0998	f	NE	TESRI
C0372	f	SE	TESRI
A20	f	SE	TESRI
B20	f	SE	TESRI
CW02	m	SW	TESRI
CW21	m	NE	TESRI
CW29	f	NW	TESRI
CW30	f	NE	TESRI

<sup>a</sup> 性別：f, 雌性；m, 雄性

<sup>b</sup> 標本典藏處所代號：NMNS = 國立自然科學博物館，台中； TESRI = 農委會特有生物研究保育中心，集集。

## 附圖



附圖 A 台灣產條紋松鼠的第一件模式標本 (holotype) *Sciurus mccllellandii formosanus* Bonhote, 1900，典藏於位在英國倫敦的 Natural History Museum (即原 British Museum of Natural History)，編號 BM 62.12.24.18。



附圖 B 台灣產條紋松鼠的第二件模式標本 *Tamiops sauteri* Allen, 1911，典藏於位在美國紐約的 American Museum of Natural History，編號 AMNH 31621。(方引平 攝)



附圖 C Kuroda (1935) 檢視之台灣產條紋松鼠標本。標本產地包括台東 Riran (左上)、宜蘭太平山 (左下) 及嘉義阿里山 (右)。這批標本目前典藏於位在日本千葉縣的山階鳥類研究所

## 個人資料

### ◎學歷：

- (1) 大學部：台灣大學動物學系畢業（1989.06）
- (2) 碩士班：台灣大學動物學研究所畢業（1991.06）
- (3) 博士班：東海大學生命科學系（原生物學系）畢業（2011.07）

### ◎職務經歷：

- (1) 中華民國陸軍運輸兵少尉排長（1991.10—1993.05）
- (2) 特有生物研究保育中心動物組助理（1993.05—1995.04）
- (3) 特有生物研究保育中心動物組助理研究員（1995.04—現在）

### ◎研究經歷（主題）：

- (1) 台灣刺鼠之族群生態
- (2) 台灣獼猴之族群生態
- (3) 台灣獼猴族群量估算
- (4) 台灣獼猴危害農作物研究
- (5) 哺乳動物相調查
- (6) 哺乳動物相長期監測
- (7) 齧齒類動物棲地選擇
- (8) 松鼠科動物系統分類
- (9) 松鼠科動物親緣地理

### ◎生命經歷：謹以一篇文章作註腳

#### 《遊山玩水的行業》

每當有新朋友（尤其是朝九晚五的上班族）知道我的工作概略時，常會露出羨慕的眼光，並發出「遊山玩水也可以賺錢喔！」的讚嘆。很

多人好像對成天與大自然為伍的工作滿懷浪漫想像，以為有清新的空氣可呼吸、美麗的風景可欣賞，還有爬山可以健身，似乎是天底下最棒的工作了。

我的工作，簡單的說，就是做動物調查研究，最常做的事情之一就是到某個地方，調查當地有什麼動物出沒；或是針對某種特定動物，各處去尋找牠的蹤跡。

有一次，我們安排了十天的時間，預定從一系列山脈的這頭走到那頭，要調查這其中有何動物。第一天，如常地走路、調查，收獲還不錯。第二天，風雲變色。中午前，雨就開始不斷飄下，由於我們已走到海拔三千米的高山草原區，四處毫無遮蔽，只能忍著濕冷的衣服、駝負沈重的裝備、頂著風雨向前進。嚮導引著我們紮營在一個小潭邊，說這是野生動物很喜歡來喝水的地方，適合理伏觀察。勉強搭好帳棚，換了乾衣服，隨便啃了點乾糧，就躲進睡袋，等著風雨及黑夜過去。

半夜，呼吸困難而驚醒，想說難道高山反應發生，稍後才發覺是帳棚被風吹坍了。摸黑找出窗布拉開，稍稍喘口氣，才能再入眠。早上醒來，風雨未歇，想說沒法工作，多賴床一下，但怎覺得睡袋底下如水床般波動。等神經線路都醒了，才驚覺原本營地附近的小池塘已累積整晚的雨水，變成大湖，我們的帳棚已深陷湖中。趕緊逃命啊！這下可真成為「游」山玩水了。