

壹、導論

一、前言

台灣島位於歐亞大陸板塊與菲律賓海板塊的交界，但在生物相與地質事件的角度上來看，台灣都與歐亞大陸呈現密切的關聯性，尤其生物分布深受亞洲大陸生物相的影響。有鑑於台灣島出現年代起於第三紀開始之時（距今約五百萬年前），有許多證據顯示（林，1963），台灣與大陸曾在第四紀冰河期時相連，當時大量的物種播遷來台，於是造就了現今台灣島主要的生物面貌。在以往的研究中，台灣東西兩岸的物種歧異度，不論是呈現在動物相或是分子遺傳結構上，都是大家積極研究的題目，如白頭翁 *Pycnonotus sinensis* 與烏頭翁 *P. taivanus* 的例子（許，1999），在東西兩岸型態特徵有明顯的差異；初級性淡水魚台灣間爬岩鰍 *Hemimyzon formosanum* (Boulenger, 1894) 與台東間爬岩鰍 *H. taitungensis* Tzeng and Shen, 1981（王，1997），以及日本絨螯蟹 *Eriocheir japonica* 與台灣絨螯蟹 *E. formosa* 東西兩岸壁壘分明的分布，似乎再再地暗示了中央山塊隆起後，所造成台灣東西部的地理隔絕，是影響台灣東西部物種差異的主要原因。而 Tzeng（1986）參照台灣初級性淡水魚之分布，將台灣島劃分成三個動物地理區時，其中東部地區（包括立霧溪、花蓮溪、秀姑巒溪以及卑南溪等流域）由於具有其獨特的動物相，因此也被獨立出來。

造成台灣生物相如此駁雜的因素，除了上述的原因以外，更由於台灣島自形成以來，就不斷接受由洋流、海流、甚至是颱風自各地方傳來的生物。但是藉由這些方式擴散來台的生物，不容易釐清其在生物地理上分布的機制。所以本實驗中選取初級性淡水魚，因其棲息環境限制於純淡水之環境，所以其分布之模式必須仰賴陸地上相連的水系（Bermingham and Martin, 1998），故最能反映出台灣島生物分布與地質事件的關聯性，也能解答目前台灣淡水魚群生態的組成是在何時

建立完成的。

本研究旨在利用粒線體 DNA 來探討台灣東西部物種是否受到地理事件影響產生隔離種化的事件，故選用普遍分布於東西部之物種，嘗試解答此一問題，並藉由因中央山脈隆起所造成隔離種化的物種，計算不同物種演化速度的差異。

二. 地理事件與種化機制

大約從兩千萬年前開始，菲律賓海板塊就不斷地以每年 4-10 公分的速度往西北漂移，而在大約在七百到六百五十萬年前，菲律賓海板塊碰撞到了華南大陸棚，由於菲律賓海板塊的隱沒作用，使得之前堆積的南海洋殼之增積稜被抬升，在距今約五百萬年前露出海平面，從而成為今日台灣島的雛形。之後在塊體的崩落作用及沖積作用下，造就了西部的平原區；而東部的縱谷區的形成，則是在兩百五十萬年前，由於菲律賓海板塊上的一串火山鏈接觸到了台灣地體而被抬升，形成了現今的海岸山脈，至此，台灣島的構造單元大致底定（沈，1999；Teng, 1990；Huang, 1995；Huang, 1997）。

台灣島形成之後，歷經古薩冰期（Güenz, 150-137 萬年），民德冰期（Mindel, 120-105 萬年），里斯冰期（Riss, 40-32 萬年）及沃姆冰期（Würm, 11-1 萬年），與亞洲大陸相連，而比較明確的證據是在更新世末期之時（距今約一萬五千年前），東中國海海平面降至今日的 140 公尺以下（Emery et al., 1971），因故今日台灣海峽的大部分區域皆露出海平面，由海底沈積物的證據顯示（Boggs et al., 1979），台灣南部的水系與閩江水系合流，由澎湖水道往南入海。此次台灣水系與大陸閩江水系的交流，造成了台灣與大陸的淡水魚再次產生基因交流的機會。總之，在每次的冰河時期，藉由海退形成的陸橋（林，1966），使得陸生動物及初級性淡水魚有多次交流的機會，再加上台灣島本體中央山脈的隔離，造成台灣島的物種組成可能是多次入侵（Invasion）及地理隔離所造成的結果，這些原因

都會造成基因交流的中斷，而形成物種種化的原動力，原因陳述如下：

- i. 物種擴散 (Dispersal): 不同物種自大陸播遷來台的時間點不同，前次冰期擴散來台的物種歷經數十萬年各自的演化後，在基因型上自然與在大陸的物種有所區隔。
- ii. 隔離種化 (Vicariation): 物種分布到台灣後，由於中央山脈隆起而造成的地理隔絕，在東西兩岸各自種化，之後乃形成現今所觀察到的東西兩岸之近緣種。

綜合以上所述，我們可以知道物種擴散或是隔離種化會使親緣關係呈現出不同的支序圖譜，配合分子時鐘定年的理論，我們即可回推台灣淡水魚遷徙的機制。

Tzeng (1986) 曾利用台灣產之 57 種初級性淡水魚的分布，輔以地質史的資料，提出台灣淡水魚類分布和起源的原因，一共分成了十種類型。其中廣佈型，如台灣白甲魚，是最早遷徙到台灣的物種，由於當時尚未有任何地理屏障形成，於是遍佈全島都有分布；稍晚或同時，在東西兩岸具有近緣種的物種播遷來台，由於中央山脈的隆起而產生種化的動力，如西部的台灣間爬岩鰍 *H. formosanum* 與東部的台東間爬岩鰍 *H. taitungensis*，具有類似的型態特徵與生態習性，就是由於中央山脈隆起而造成的近緣種；自此之後的冰河期，由於苗栗丘陵和台灣堆的隆起，使晚近而來的物種分布有了南北的侷限性，如短吻小鰾鰯 *Microphysogobio brevirostris* (Günther, 1868) 與高身小鰾鰯 *M. alticorpus* Bănărescu and Nalbant, 1968 (陳, 2001) 及陳氏鰾鰯 *Gobiobotia cheni* Bănărescu and Nalbant, 1966 與中間鰾鰯 *G. intermedia* Bănărescu and Nalbant, 1968 (沈, 1997) 的分布，便呈現出了苗栗丘陵與台灣堆造成的分布上的限制，此研究為台灣淡水魚的來源提出了一個明確的時間軸，正好可與本研究相互印證其關聯性。

三. 粒線體 DNA 之特性

粒線體為細胞中負責電子傳遞鏈之胞器，其作用在於將糖解後產生的能量轉換成三磷酸腺（Adenosine triphosphate, ATP），供給細胞在代謝時所需之能量。由於具有其特有之基因組，且基因組成穩定，在不同階元之物種間皆具有相似之基因組，故可用以研究演化方面之命題。除此之外，具有母系遺傳的特性，沒有基因重組的發生，以及相對於核染色體 DNA 具有較高的突變率（Brown et al., 1982），都使粒線體 DNA 成為研究親緣關係與族群遺傳方面之利器。

在脊椎動物粒線體 DNA 中， $tRNA^{pro}$ 到 $tRNA^{Phe}$ 之間的區段，具有重股 DNA 複製之起始點（ O_H ），此片段與重股新形成之 DNA 形成結構為三股之移位環（Displacement loop），故稱之為 D-loop。D-loop 在以往的研究中，被區分為三個區段：中間區段（central domain），以及兩旁的 ETAS 及 CSB 區段（Saiba et al., 1997）。其中的中間區段在不同的物種間都顯得相當保守；CSB 區段則具有重股複製之起始點，重股和輕股之 promoter（簡稱 HSP 和 LSP），以及三個保守的區段 CSB1, CSB2 及 CSB3（Walberg and Clayton, 1981）；ETAS 區段全名為 Extended termination associated sequence，帶有使重股複製終止的訊號，在以往的研究中又稱為 TAS element（Doda et al., 1981）。D-loop 為粒線體 DNA 上唯一的未編碼區，雖然具有一些功能性的序列，但是由於天擇壓力較小，演化速率相較於其他編碼區快速，故常用做研究族群遺傳上很好的分子標誌。由於本實驗題目著重在探討地理事件對台灣及大陸族群分化的影響，所以 D-loop 快速演化的特性，應能加強對於族群間遺傳分化的解析度。

此外，本研究以細胞色素乙（cytochrome *b*）基因，作為對於分子鐘估算的依據。細胞色素乙為粒線體膜上電子傳遞鏈的其中一個單元，藉由電子傳遞鏈產生的能量，粒線體可在膜內外製造出氫離子濃度之梯度差，進而轉換成 ATP 鍵結之化學能。細胞色素乙基因有固定的序列數目（1140 bp），沒有 D-loop 區段對

於物種排序比對（alignment）上的問題，且編碼區演化速率較非編碼區速度慢，所以可用來建構高階元物種間之演化樹。確定實驗物種之分化年代後，則可推算出實驗物種之在 D-loop 演化速率。

本研究中除了採用 D-loop 作為研究之材料外，由於無脊椎動物之粒線體控制區尚未被發現並確認，所以在日本絨螯蟹與 *E. japonica* 台灣絨螯蟹 *E. formosa* 的研究上，所使用的是 COI（Cytochrome oxidase subunit I）基因。COI 為電子傳遞反應中所需的酵素之一，相較於其他粒線體基因組上的基因，演化速度明顯的較慢，且非同義替換之突變（Nonsynonymous substitution）明顯大於同義替換（Synonymous substitution）的數目（Pesole et al., 1999），可見得天擇選汰壓力作用在此基因上應是較強烈的，但是此基因在無脊椎動物有相當保守的引子，所以早期的許多關於無脊椎動物親緣關係的研究，都是針對在此基因上的演化模式（Brower, 1994; Knowles, 2000），一些分子時鐘的證據，也是 COI 的資料所建立的（Knowlton et al., 1993; Knowlton and Weigt, 1998），是故在討論台灣絨螯蟹與日本絨螯蟹的演化史時，COI 是一個適當的分子標誌。

四. 分子時鐘模型的建立

自從分子時鐘的假設被建立後（Zuckerkandl and Pauling, 1965），雖然高階元物種間的假設尚未被完全接受，但是大部分的研究仍顯示，族群間同一基因的演化速率仍十分接近，可見區域性的分子鐘仍是存在的（Avice, 1994; Stepien and Kocher, 1997）。

目前分子時鐘的推算大都以地理事件或化石定年的方式定出時間，其中以生物地理學為背景，探討地理事件對於目前不同地理區之間的物種所造成的遺傳分化，又稱為親緣地理學（Phylogeography）（Avice et al., 1987）。親緣地理學建構在傳統生物地理學的角度，結合了分子遺傳學（Molecular genetics）族群遺傳

學 (Population genetics), 甚至是動物行為學 (Ethology) 的知識 (Avise, 1998), 將這些知識加以統整, 正好適用本研究上: 即利用粒線體 D-Loop 分子遺傳距離, 輔以台灣地質史之資料, 推得台灣淡水魚遷台時點及機制, 由此並可比較中央山脈的隆起, 是否對東西兩岸物種造成隔離及分子層級上的差異。

本研究中選用廣佈種之初級性淡水魚, 一方面與大陸的物種比較其遺傳分子上的差異, 以推斷出其來台的時點, 另一方面看出中央山脈的隆起是否對其分布造成隔離, 本研究中所採用的物種如下所列:

1. 高體 *Rhodeus ocellatus* (Kner, 1867)
2. 革條副鱗 *Tanakia himantegus* (Günther, 1868)
3. 羅漢魚 *Pseudorasbora parva* (Temminck and Schlegel, 1842)
4. 菊池氏細鯽 *Aphyocypris kikuchii* (Oshima, 1919)
5. 何氏棘 *Spinibarbus hollandi* Oshima, 1919
6. 台灣白甲魚 *Onychostoma barbatulus* (Pellegrin, 1908)

除此之外, 我們也可利用本研究中所建立的分子時鐘模型, 檢驗台灣間爬岩鰍 *H. formosanum* 與台東間爬岩鰍 *H. taitungensis* (Wang *et al.*, personal communication)、明潭吻蝦虎魚 *Rhinogobius candidianus* (Regan, 1908) 和大吻蝦虎魚 *R. gigas* Aonuma and Chen, 1996 (Lin *et al.*, personal communication) 之間的種化事件, 是否為中央山脈隆起所造成的隔離種化 (vicariance speciation)。配合其他廣佈型淡水魚種的遺傳距離資料, 推估台灣淡水魚遷徙來台的時序, 以建立大陸物種遷台之時間表。以及台灣島地形地貌改變, 對台灣淡水魚族群遺傳結

構所造成的影響。

在得到以上的資料之後，我們即可再次檢驗烏頭翁 *P. taivanus* 與白頭翁 *P. sinensis* (許，1999)，蓬萊草蜥 *Takydromus stejnegeri* 與南台草蜥 *Takydromus sauteri*，以及日本絨螯蟹 *E. japonia* 與台灣絨螯蟹 *E. formosa* 的分化原因，是否都是肇因於中央山脈的隔離，所造成的種化事件，以了解中央山脈隆起在台灣的生物地理相上所扮演的角色。

貳、材料與方法

一. 標本採集及保存

自民國八十九年八月至九十年六月，在台灣及大陸等地採集實驗魚種，各種類之採集地點如表一所示，其相關地理位置如圖一至圖六所標示。在台灣島東西部分別採集實驗所須之物種，採取的標本當場以 95% 酒精浸漬，確定其形態特徵後，剪取約 0.1 克之組織，以二次水洗淨後，作為萃取 DNA 之用。

二. DNA 萃取

將組織置於 0.5ml 之消化緩衝液(digestion buffer, 10mM Tris-HCl pH8.0, 2mM EDTA, 10mM NaCl, 1% SDS, 10mg/ml DTT, 0.5mg/ml Proteinase K) 中均質化，在 37℃ 恆溫槽中靜置 8~16 小時 (Kocher et al., 1989)，之後使用傳統酚/氯仿 (phenol/chloroform) 方法萃取粗製 DNA。步驟如下：

加入等體積的飽和酚於消化緩衝液中，溫和搖晃直至完全混勻後以 12000g 轉速離心 10 分鐘，吸取上清液，加等體積的酚氯仿混合有機溶液 (phenol: chloroform: isoamyl alcohol=25:24:1)，搖晃均勻後以 12000g 轉速離心 10 分鐘，吸取上清液，加等體積的氯仿溶液 (chloroform:isoamyl alcohol=24:1)，搖晃均勻後以 12000g 轉速離心 10 分鐘，吸取上清液，加 1/10 體積 3M 的醋酸鈉溶液 (pH=4.7~5.2)，加 2 倍體積 100% 乙醇，混合之後在 -70℃ 靜置 15 分鐘，回溫 10 分鐘後，以 12000g 轉速離心 30 分鐘，去除上清液，留下管底之透明或白色沉澱物質，以 70% 酒精清洗沉澱物質兩次以去除多餘的鹽類，真空抽乾沉澱物，再溶解在 200 μ l 的 TE 緩衝溶液 (10mM Tris-HCl, 1mM EDTA, pH=8.0)，在 50~60℃ 靜置 10 分鐘使其完全

溶解，然後保存於-20 以供後續實驗使用。

三. PCR 反應

聚合酶鍊鎖反應 (Polymerase Chain Reaction, PCR) 是在 50 μ l 的反應混合液中進行，反應混合液包括了 20~100ng 的模板 DNA，各 0.2mM 的 dNTP (dATP dGTP dCTP 和 dTTP)，各 10 pmole 的一對引子，1.0 單位的 *Super Taq* DNA 聚合酶 (HT Biotechnology Limited)；以及由同一公司提供的反應緩衝液，反應混合液在溫度控制器中進行反應，反應條件如下：先以 94 $^{\circ}$ C，3 分鐘使雙股 DNA 的兩股變性解開 (Denature)，接下來進行 40 次增幅循環，每一循環包括：94 $^{\circ}$ C，30 秒使雙股 DNA 變性解開，50 $^{\circ}$ C；30 秒使模板 DNA 與引子鏈合 (Annealing)；72 $^{\circ}$ C，1 分鐘 10 秒進行 DNA 複製延伸反應 (Extension)。在 40 個循環反應之後，再進行 72 $^{\circ}$ C，10 分鐘的最後延伸反應 (Final extension)，即得到最終的 PCR 增幅產物。引子設計如下，其位置如圖七所示，編號是按照台灣纓口鰍 *Crossostoma lacustre* Steindachner, 1908 完整粒線體基因組所標示，L 表示輕股，H 表示重股 (Tzeng *et al.*, 1992)：

D-loop 片段引子設計如下：

L16504 5' -GTCGACTCTCACCCCTGGCTCCCAAAG-3'	16530
L00321 5' -CTATTACTGGCATCTGGTTCC-3'	00341
H00442 5' -AACGCYCGGCATGTTGGGTAA-3'	00422
H01046 5' -GGGCATTCTCACGGGGATGCG-3'	01026

細胞色素乙基因片段引子設計如下：

L15230 5' -CCAGCGACTTGAAGAACCACCG-3'	L15251
--------------------------------------	--------

L15239 5' -TGAAGAACCACCGTT-3'	L15254
H16435 5' -GACTAAGCTACTAGGG-3'	H16420
H16472 5' -CTTCAATCTTCGGATTAC-3'	H16452

上述引子中,在D-loop區段之引子L16504乃參照台灣纓口鰍 *C. lacustre* (Tzeng *et al.*, 1992) 及鯉魚 *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Chang *et al.*, 1994)所設計; H1046 則是參考黑鯛 *Acanthopagrus schlegeli*(Bleeker, 1854) (Jean *et al.*, 1995); H00422 是參照短吻小鰾 *M. brevirostris* (陳, 2001) 之序列所設計; L00321 則是按照本研究先前所定序出之資料之保守區段所設計。

在細胞色素乙基因序列放大時,所使用的引子 L15230, L15239, H16435 及 H16472 為根據台灣纓口鰍 *C. lacustre*(Tzeng *et al.*, 1992)及鯉魚 *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 (Chang *et al.*, 1994) 所設計。

反應完之產物需經過洗提 (Elution), 去除產物中殘留之引子及鹽類之後, 才可用作定序反應, 此步驟是以套裝藥品 (Gel extraction Kit, Viogene corp.) 進行, 使用流程按照廠商所提供之步驟進行。

4.定序反應

本研究以自動定序 (Automatic sequencing) 來進行 PCR 增幅產物的直接定序 (Direct sequencing)。自動定序產物是以定序套裝藥品 (Big Dye terminator sequencing Kit, Applied Biosystems) 先進行循環反應後, 再依照廠商建議的方法進行循環定序反應產物的酒精沉澱和乾燥過程, 之後將乾燥產物以自動定序儀 (Automatic DNA sequencer, Applied Biosystems model 377) 進行膠體電泳和最後 DNA 序列資料的機器判讀。

五.資料分析

1.親緣關係之重建

取得序列資料後，先以 Seqman 軟體 (Dnastar, Lasergene) 進行序列比對，由波狀圖之原始資料確定每一個位置的序列後，以 MegAlign (Dnastar, Lasergene) 進行多重序列比對 (Multiple Alignment)，之後以 MEGA 軟體 (Molecular Evolutionary Genetics Analysis ver. 1.02) (Kumar et al., 1993)，套用 Tamura-Nei model (Tamura, 1993)，計算兩兩序列間之遺傳距離，並以 Neighbor-joining 之方法繪製出親緣關係圖，並以 500 次重複取樣之 bootstrap 值檢測每一個節點之可信度。

2.分化時間之估算

在本研究中，為了能更正確地計算分化時間，與地理事件發生的年代相互配合，作者將基因庫 (GenBank) 中多鰭魚目 (NC_001778, *Polypterus ornatipinnis*)、鰻形目 (AF_074863, *Anguilla marmorata*; AF_267913, *Ariosoma shiroanago major*; AB_038381, *Conger myriaster*)、鮭形目 (NC_000860, *Salvelinus fontinalis*; NC_000861, *Salvelinus alpinus*; NC_001717, *Oncorhynchus mykiss*; NC_001960, *Salmo salar*; AF_125213, *Brachymystax lenok*; AF_165078, *Oncorhynchus keta*; AF_125211, *Oncorhynchus masou*)，以及鯉形目 (NC_001606, *Cyprinus carpio*; NC_001727, *Crossostoma lacustre*; NC_002079, *Carassius auratus*; AF_307452, *Aphyocypris chinensis*; AF_051878, *Spinibarbus denticulatus*) 之細胞色素乙 (cytochrome *b*) 之基因序列，加上本實驗中所定序之三種 8 個個體 (*A. kikuchii* n=2, *S. hollandi* n=2, and *O. barbatulus* n=4，如表一所示) 及引用兩個埔里華吸鰍 *Sinogastromyzon puliensis* Liang, 1974 個體 (Wang et

al., personal communication) 之完整細胞色素乙(cytochrome *b*)之基因序列, 以 Poisson model 所計算出之遺傳距離, 以 Neighbor-Joining 之方法所建構之親緣關係樹後, 經過修正而得到一個關係明確, 符合分類階元, 且沒有 branch length 的 topology。根據此 topology, 以 Poisson model 所計算出遺傳距離, 計算每個節點的分化時間。計算分化時間時, 以鰻形目與其他屬於正真骨下組 (Euteleostei) 的目之間分化的節點, 當作一億四千三百萬年 (Patterson 1993; Forey *et al.* 1996)。計算分化時間的方法 (branch length) 為 Lin *et al.* (2001) 引用 Fitch and Margoliash (Fitch and Margoliash, 1967) 的計算方式加以發展而得。

參、結果

一. 定序結果

本研究一共定序了 6 種 71 個個體的粒線體 D-loop 區段，各物種定序片段如圖七所示。此外，為計算分化年代時，並定序 3 種 8 個個體之細胞色素乙 (cytochrome *b*) 基因，以作為分子鐘的估算，定序結果如下：

1. 高體

在本研究中所定序的六隻台灣的高體，一共只有兩種基因型，其差異在於 D-loop 後段一 AT 重複序列 (tandem repeat) 數目不同所造成；此外，並選取大陸四個地點的高體，作為計算台灣與大陸分歧時間的依據，所有採集地點之相關地理位置如圖一所示。此外，作者並由基因庫 (GenBank) 下載大陸一高體之 D-loop 序列 (AY017149)，以用來幫助進行親緣關係研究之探討。

2. 革條副鱗

本研究中一共定序了 11 隻個體，包括台灣 10 隻及大陸九龍江一隻，採集地如圖二所示。其完整 D-loop 區段長度為 913~914bp，台灣族群內 Tamura-Nei 之遺傳距離最大只有 0.55%，一共有六個變異的位置；台灣族群與大陸九龍江樣本間遺傳距離則是在 5.49~5.86% 之間。

3. 羅漢魚

本研究中一共定序了 9 隻個體，包括台灣 7 隻及大陸標本兩隻，採集地點如圖所示。其中台灣之標本為完整 D-loop 之序列，其完整 D-loop

區段長度為 931~933bp，大陸之標本為部分為 D-loop 前段 447bp。台灣族群內 Tamura-Nei 之遺傳距離最大為 2.99%，一共有 22 個發生變異的位置；和大陸之標本相較，遺傳距離為 2.48~4.01% 之間。

4. 菊池氏細鯽

本研究中一共定序了 6 隻個體，分屬三個採集地，採集地如圖所示。其中淡水河族群與花蓮及台東族群 Tamura-Nei 遺傳距離差異達 2.32%，足見東西部的族群已有明顯隔離存在。此外，除 D-loop 區段外，並定序了東西部各一個標本的細胞色素乙序列，東西部的 Tamura-Nei 遺傳距離達 2.33%，與基因庫中之中華細鯽 *Aphyocypris chinensis* 比較，西部標本與其之遺傳距離僅有 0.83%，其原因於討論中再做詳述。

5. 何氏棘

本研究中採用 D-loop 前端，台灣內 Tamura-Nei 之遺傳距離最大為 0.55%，一共有 6 個變異的位置；和大陸九龍江之標本相較，Tamura-Nei 遺傳距離為 9.3~10.18%。

6. 台灣白甲魚

其 D-loop 後段因具有 AT 重複序列 (tandem repeat)，故片段長度差異較大，由 939~946bp 不等。台灣內 Tamura-Nei 之遺傳距離最大為 3.34%，一共有 46 個變異的位置；和大陸九龍江之標本相較，Tamura-Nei 遺傳距離為 9.3~10.44%。

二. 資料分析

1. 親緣關係資料的重建

在高體 的資料分析上(如圖八), 我們使用部分 D-loop 區段(420bp) 之序列進行親緣關係的重建。由於所有台灣的標本僅具有兩種單倍基因型, 但兩種基因型上只有一個 AT 重複序列上差異, 所以當計算遺傳距離時, 並不會將兩種基因型給分開, 所以台灣內之族群遺傳距離為 0; 而大陸的標本涵蓋福建、廣東等西南沿海區域, 且自成一個類群 (clade); 反而是在基因庫上下載的高體 , 插在兩個類群的中間, 與兩個類群間存在明顯的差異。

在革條副鱗完整 D-loop 區段的親緣關係樹形上 (如圖九、十), 台灣的標本形成兩個穩定的分枝 (兩分枝間有固定四個位置的易位發生), 且與大陸之距離甚遠。但台灣的兩個分枝間, 並沒有依照地理區而做區分, 兩個分支內皆有東西部族群分布, 其原因在討論中再做詳述。

作者依據 D-loop 區段所建構之羅漢魚親緣關係樹型圖如圖十一、圖十二, 此樹型圖並沒有依地理區而分群, 且在同一地點所採集到標本遺傳距離可達 1.09 % (頭前溪族群)。此外, 在大陸南盤江所採集到的標本, 混雜在台灣族群內, 表示台灣的族群並沒有和大陸族群產生明顯的分化現象。

菊池氏細鯽由於是台灣特有種, 所以並沒有大陸的族群。其樹型圖 (如圖十三) 呈現出兩個明顯的類群: 花蓮與台東族群並沒有遺傳距離上的差異, 但卻與淡水河族群有明顯的隔離。由於淡水河族群以中央山脈與花蓮、台東族群分隔, 故其遺傳上的差異可能是肇因於中央山脈的隆起事

件，故加入細胞色素乙（cytochrome *b*）基因，作為分子鐘之估算。

何氏棘 是只有在台灣西南及東南部分布的魚種。由親緣關係圖上看來（如圖十四），東西部的何氏棘 雖有明顯的分群，但僅是一個替換（transition）的取代。被插在整個台灣族群外的一個楠梓仙溪（isolate 3）的個體，亦具有西部特有之基因型，但是由於自己具有一個顛換（transversion）與大陸的族群相同，故插在整個台灣族群的外面。

台灣白甲魚之親緣關係樹型圖如圖十五、十六。可區分為三個類群：北部及東北部族群；中部族群；及南部及東南部族群。其分群狀況足以顯示台灣島形成初期之主要河系分布狀況，在討論中會再詳加描述。

2. 分化時間的估算

根據 Fitch and Margoliash（1967）的基本概念，以及 Lin *et al.*（2001）發展出的方法所計算之分化時間如圖十九。白甲魚屬和刺 屬的分化時間約在四千兩百四十萬年前；而台灣白甲魚之台灣與大陸分歧點大約在九百九十萬年前。但是由圖十七、十八得知，由於 Poisson distance 到了低階元之節點不具有解析力，在台灣白甲魚族群間之節點有明顯的偏差情況發生，且由圖 得知 Tamura-Nei 遺傳距離在此節點內尚無飽和等會使取代發生偏差的情況出現，故改用 Tamura-Nei distance 計算細胞色素乙（cytochrome *b*, 1140bp）基因，發生在台灣白甲魚台灣族群內的所有變異。參考由 Poisson 遺傳距離計算出之白甲魚屬和刺 屬的分化時間在四千兩百四十萬年前，則得到台灣白甲魚之台灣與大陸分歧點大約在一千九百九十萬年前，而雙溪族群與其他族群分隔的年代大約在四百九十萬年前，休督溪和水里溪間則是在兩百三十八萬年前。若物種間演化速率相仿，則可進一步由每百萬年約 0.294 %（Tamura-Nei distance）此值計算各

物種之分歧年代。並可進一步得到其與大陸族群間分化的時間，以估計各物種播遷至台灣的時間點。

肆、討論

一. 平原性魚種之分布機制

1. 高體

在同屬廣佈型的平原性魚種方面，高體、革條副鱗及羅漢魚具有相似的生態習性，但依照親緣關係樹型圖圖譜看來，彼此間樹型各不相同，表示這三種魚種在台灣之拓殖史各不相同。其中在高體方面，其全島的族群遺傳變異程度低，也沒有因任何地理屏障而形成隔離的現象。但是相對於大陸的族群，卻呈現相當明顯之分化程度，其分歧時間更達到一千四百九十萬年以上。對於這個結果，作者提出兩種解讀方式：第一種可能，是一般大家所認定的高體這個種，在大陸可能已有遺傳分化的傾向，而播遷來台之高體，只是其中一個族群，而台灣族群在大陸的近緣族群標本是我們所沒有採集到的。而當高體當初遷台之時，只有少量的個體數，所以拓荒者效應（Founder effect）十分顯著。而在這個族群中，本來就只有少數的基因型，自後經過遺傳漂變（Genetic drift）的影響，基因型更為減少，而形成我們目前所看到的狀況，族群量龐大，但族群遺傳歧異度卻很低。

第二種可能性中，作者認為目前所看到之台灣與大陸族群的遺傳距離，是因為台灣與大陸的長久的隔離所造成的。自高體自大陸播遷至台灣後，就沒有再與大陸的原生族群發生基因交流，而後的冰河期非但沒有使台灣的族群與大陸的族群再度交流，更由於溫度的大幅下降，反而使台灣的族群幾近滅絕。所以現在的台灣的族群之遺傳差異度小，就是起因於冰河時期對其族群造成的瓶頸效應（Bottleneck effect）。以上所提出之兩種可能性中，由於高體之大陸與台灣族群分歧時間甚

早於台灣島之形成時間，故兩族群間之高度分化趨勢，若完全肇因於台灣島形成後所造成的隔離種化之可能性較低。而事實上，這兩種可能性也許是同時發生，也就是目前在台灣的族群是由大陸某一族群播遷來台，且經歷過冰河時期所造成之瓶頸效應。但無論如何，若要對高體鰻之在台演化史有深入的了解，仍有賴更深入的族群研究，以及更為完備之大陸標本的蒐集。

2. 革條副鱗

在革條副鱗的研究中發現，在台灣內的族群分為兩個明確的類群，其分歧時間達八十三萬年，但這兩個類群內之族群差異程度極低，且沒有按照地緣關係而做分群，也都與大陸族群有相當程度的遺傳分化。對於這種現象，作者認為革條副鱗來台時間點早於中央山脈完全隆起的時間，所以東西兩岸都有其分布，是故中央山脈後來的隆起，對其造成了一定程度的隔離，成為現在我們所看到的兩個分枝，只不過由於後來人為協助的散播，使得兩個基因型互相混雜，失去了依照地理區分群的特性。此外，由兩個分支內歧異度極低的狀況看來，對照其目前的族群數量，推測革條副鱗的族群同樣也曾歷經瓶頸效應，使得兩個族群內的歧異度消失。對照高體鰻的分布機制，作者認為這兩個魚種由於生態習性及環境類似，兩個物種同時在冰河時期族群量大減的可能性極高，所以族群內之基因型數目少，就是由於冰河時間造成的瓶頸效應造成。在此，作者仍無法排除革條副鱗台灣內的兩個類群，是純粹由於基因漂變所造成的結果。但由於台灣族群與大陸族群有明顯的隔離分化，加上平原性魚種較易藉由洪泛等因素快速傳播，因此我們可以合理的假設革條副鱗分布至台灣的時間應早於中央山脈完全隆起的時間，也就是認為第一個推論應是比較合理的。且對照台灣白甲魚南部族群的分化時間，也

正好與革條副鱗兩個類群之分化時間相符，此結論更加支持革條副鱗的兩個類群分化是由於中央山脈南段的隆起而造成的，由此亦可得到其擴散至台灣的時間點早於八十三萬年前。

3. 羅漢魚

羅漢魚的分布機制較難從其親緣關係圖譜上，下一個明確的結論。依照羅漢魚族群歧異度甚高，以及與大陸之標本親緣關係混亂的情況下，作者只能下一個簡單的結論：在台灣羅漢魚族群，仍保留其祖先多型性。這可能是因為羅漢魚來台時間點較晚，以及來台之族群量大，所以整個族群保有基因型之多樣性。不過這些推論仍有賴更進一步的族群遺傳研究，才能獲得解釋。

至於這些平原性魚種分布模式為何未受中央山脈明顯影響，可參考何氏棘 和高身白甲魚的分布模式，以及台灣白甲魚族群間的遺傳距離（如後敘）。中央山脈南段隆起的時間較晚，形成的阻隔效應相對也小很多。這些平原性魚種也極有可能根據同樣的模式進入中央山脈以東的區域，也就是經由中央山脈南部末端區域，擴散到東南部的平原帶。但由於何氏棘 與高身白甲魚受限於棲息環境的限制，皆只分布在水流量大的河川，而平原性魚種沒有這種限制，故能分布的範圍更廣，且洪泛及人為協助的散播，使得其分布範圍至今遍及全省，但是其基因型上並無明顯的隔離存在。

4. 菊池氏細鯽

菊池氏細鯽其棲息環境為較緩流之河段、溝渠中，或是水生植物繁生之池沼水域，為台灣特有種。菊池氏細鯽雖然也屬於平原性魚種，但

與上述三種平原性魚種不同的是，菊池氏細鯽較不會有因人為協助的散播，所造成的問題。本研究中的三個採集點，其中淡水河支流北勢溪族群為一新發現點，位於中央山脈以西；花蓮、台東族群則為中央山脈以東之族群。雖然菊池氏細鯽之生態區位與平原性魚種類似，但是在本研究中發現：中央山脈對菊池氏細鯽產生明顯的隔離。依照分子鐘計算，兩族群間的分隔時間達三百八十四萬年。此外，作者在做細胞色素乙之分子鐘計算時，發現基因庫中之中華細鯽 *Aphyocypris chinensis*，與淡水河的族群在細胞色素乙基因之區段 Tamura-Nei 遺傳距離只有 0.83%，與東部族群則達到 2.33%。由此數據，作者認為菊池氏細鯽是否應作為台灣特有種，或者可能是中華細鯽的同種異名，仍應值得商榷。若是日後再進一步針對中華細鯽及菊池氏細鯽做更深入的族群遺傳之研究，則我們可對其遷徙的機制及時間，以及特有種的定位，有更明確的了解。

二. 溪流性魚種之分布機制

台灣白甲魚是台灣溪流性淡水魚在自然分布中，唯一的全省廣佈種。在 Tzeng (1986) 對台灣淡水魚的分布所做的研究中，也認為台灣白甲魚在台灣島為最早分布的淡水魚種。在本研究中發現，台灣白甲魚在北部各河系間族群的遺傳變異（平均 T-N distance 為 2.2%），明顯地較南部族群大（平均 T-N distance 為 0.5%）。若比對台灣島的形成過程，我們發現中央山脈的隆起，在台灣島的南北並不是同時發生的，北部的隔離在台灣島形成的初期便已建立，而南部的族群則相較之下有較頻繁的基因交流，這個情況與只有在台灣島南部分布的高身白甲魚與何氏棘 類似。

根據台灣白甲魚親緣關係圖譜，配合地質事件及分子時鐘定年的方法，在本研究中可以列舉兩種可能性，說明台灣白甲魚在台灣分布的機制。在第

一種假說中，可推測台灣在早期第三紀主要分為四大水系。北部水系包括現今之淡水河、宜蘭河、雙溪及立霧溪流域；中部水系包括大甲溪、大肚溪、濁水溪和曾文溪；南部水系則包括高屏溪，及東部之秀姑巒溪，花蓮溪。若是如此，則台灣島北部的隔離，是隨著台灣島形成的過程中，便開始建立。其中位於最北之雙溪族群，也是最早與台灣其他族群發生分隔，在此之後，隨著台灣脊梁山脈的隆起，立霧溪族群也開始與宜蘭與西北部地區族群產生隔離的現象。所以在此時，中央山脈在北部隆起的時期，便是使台灣白甲魚立霧溪族群與西北部族群開始產生族群遺傳分化的時間點。

在北部水系因脊梁山脈隆起而分化後，中部及南部（含東部）水系剛開始仍保持頻繁的基因交流，後來因台灣島的持續隆起而形成兩個獨立的河系。其中曾文溪歸屬於中部或南部（含東部）水系仍不明確，因為曾文溪同時具有兩個水系之基因型，這可能是肇因於後期河川襲奪所造成的結果。此外，豐坪溪之基因型落在中部水系之分枝中，這可能是中部水系在中央山脈隆起時，與東部族群分隔，而留在東部的基因型；亦或是中部河系的上游也曾經發生河川襲奪的現象，使得東部族群保有中部河系之基因型。

林（1996）在以同功異構酵素分析台灣地區台灣白甲魚之族群遺傳結構之研究中發現，其中在 EST-2 與 GPI-A 這兩個基因座上有分化的現象。其中 EST-2 這個基因座之對偶基因頻率的分布，可將台灣白甲魚區分為南北兩個類群；而在 GPI-A 基因座上，惟獨立霧溪族群具有特異之基因型，其餘地點之台灣白甲魚族群之基因型大都相同（除蘭陽溪族群具異型合子），且除去此基因座之結果，立霧溪族群應屬於北部族群。對照本研究之結果，可知 EST-2 基因座分化點即為本研究中，北部兩個水系與東南部兩個水系之分化點，此基因座的確是反映出了台灣白甲魚族群遺傳分化的現象，而非林在文中所述，認為此基因可能是受到天擇選汰的壓力，而依緯度而呈現出

不同基因型的結果。至於在 GPI-A 這個基因座，立霧溪特有的基因型，可能是立霧溪族群獨立演化出來的，由於具有天擇上的優勢，所以不但整個族群呈現單一的基因型，並有逐漸向外擴散的趨勢。整體而言，其研究結果與本研究一致，但是本研究利用粒線體 DNA 序列分析，不但得到了更高的解析力，亦可計算分子時鐘所得到之分化年代，對於台灣白甲魚的族群遺傳結構，有更深入的了解。

在南部族群方面，由於中央山脈在此隆起的時間點較晚，所以高屏溪族群與東部縱谷區的族群沒有明顯的隔離發生，是故在遺傳距離上也沒有差異。在這個推論中，對照具有相似分布的高身白甲魚與何氏棘，也可以得到類似的結論。在高身白甲魚的族群遺傳結構研究中（陳，2001），發現高身白甲魚在 D-loop 區段的族群遺傳變異僅有 0~0.5%，東西部的族群間遺傳差異只有一個替換（transition），可見隔離的時間相當短；而在本研究中，何氏棘在 D-loop 區段的族群遺傳變異也僅有 0.27~0.55%，東西部族群間遺傳差異同樣只有一個替換（transition），表示兩族群間並無明顯分化。而這些證據在在說明了台灣南部中央山脈所造成的隔離是在近期內才發生的，所以東西部族群間的遺傳距離並不明顯。

關於台灣白甲魚分布機制的另一種推論中，對於北部族群的推論是相同的。但是中南部族群的兩個分支，在此推論中設定為是南部中央山脈隆起所造成的東西兩個族群。但是在西部主族群中，參雜了一個東部樣本（豐坪溪）之基因型；且東部主族群中也混有在高屏溪及曾文溪採得的樣本，而這種情形可能是導因於河川襲奪所造成的結果。在往後關於地質史的資料更加明確後，我們才能確定台灣白甲魚之分布機制，到底是依循哪一種推論而達成的。

若是當我們考慮到台灣白甲魚台灣與大陸間的遺傳距離時，可藉由細胞色素乙（Cytochrome *b*）的資料，定出台灣族群與大陸族群間分歧的年代約

為一千九百九十萬年前，約在第三紀之時。由於大陸樣本採集範圍並不完整，因此無法確定這個時間點是否就是台灣族群與最近的近緣種分化的時間。然而比較明確的證據指出，雙溪的族群最早與台灣其他族群產生隔離分化，若此隔離分化事件是在台灣島上發生，由分子鐘推算其分隔年代在四百九十萬年前，可視為台灣白甲魚來台之時間點，而此時間也符合台灣島形成的年代。

三. 台灣間爬岩鰍與台東間爬岩鰍之種化事件

台灣間爬岩鰍與台東間爬岩鰍一直以來，都被認為是中央山脈所造成的隔離而產生的近緣種，雖然本研究中發現台灣間爬岩鰍和台東間爬岩鰍，其分歧年代大約在兩千三百萬年前，不但當時中央山脈還無法造成隔離，甚至台灣島都尚未露出水面。所以我們應該可以相信，形成目前東西兩岸壁壘分明的分布，其可能原因是由於二次侵入（Second invasion）的結果，不過這些假設仍需更多的證據支持，例如更多間爬岩鰍標本的採集，才能幫助我們釐清這個迷團。

四. 東亞草蜥屬之種化事件

參照以往的台灣生物地理親緣關係的研究，在以往認為台灣東西兩岸有明顯分布區隔的物種中，都認為其種化機制，是肇因於中央山脈的隆起事件。在草蜥屬 Genus *Takydromus* 中，南台草蜥 *T. sauteri* 與蓬萊草蜥 *T. stenjnegeri* 為分別分布於台灣島兩側平原區的台灣特有種（Endemic species），在以往對於動物地理學的認知中，南台草蜥 *T. sauteri* 與蓬萊草蜥 *T. stenjnegeri* 被認為是在台灣島種化而形成的物種，而引發其種化的機制即為中央山脈的隆起事件。但是在東亞草蜥屬 Genus *Takydromus* 13 種種間之親緣關係的研究中指出（Lin et al., personal communication）：台灣西岸的蓬

萊草蜥 *T. stenjnegeri*，與福建地區的北草蜥 *T. septentrionalis* 有密切的親緣關係；而台灣東部的南台草蜥 *T. sauteri*，則是與石垣島的先島草蜥 *T. drosalis* 和沖繩島的翡翠草蜥 *T. smaragdinus*，形成一穩定的單系群（monophyly）。由此研究指出，對蓬萊草蜥與南台草蜥的而言，中央山脈在物種擴散的機制上，形成了一個屏障（barrier），限制了台灣島東西物種的分布，但是卻不是引發台灣島東西兩岸草蜥種化的地理事件。反而是在石垣島的先島草蜥 *T. drosalis*，可能是因中央山脈的隆起，而與台灣東部的南台草蜥 *T. sauteri* 產生隔離分化的事件。這個推論為中央山脈在台灣島生物地理分布上，提供了一個新的定位，同時也為台灣及琉球島弧間生物相的形成，提供了一個新的可能性。

五. 烏頭翁與白頭翁的種化事件

此外，在烏頭翁 *P. taivanus* 與白頭翁 *P. sinensis* 生物地理的分布上，也是明顯地以中央山脈為區隔：中央山脈以東為台灣特有種鳥類烏頭翁 *P. taivanus* 的分布區域；反之，中央山脈以西，以及中國大陸則為白頭翁 *P. sinensis* 的分布範圍。即便像生物地理相上呈現如此明確的分布，烏頭翁與白頭翁 *P. sinensis* 在分子親緣關係的研究上，卻仍呈現互相混雜的狀況。根據其與琉球亞種 *P. sinensis orii* 及海南亞種 *P. sinensis hainanus* 互相混雜的親緣關係圖譜（許，1999），以及對於琉球亞種 *P. sinensis orii* 與海南亞種 *P. sinensis hainanus* 外部型態特徵的描述，作者在此提出一個假說：白頭翁 *P. sinensis* 應是其種內新形成，具有白頭特徵的類群。其自外型特化形成以來，由於在性擇（Sexual selection）上所佔的優勢（劉，1990），以極快的速度向外拓展其棲息範圍，並取代其祖先種之族群，而成為優勢族群；反之，其祖先型之分布區域，便僅侷限於整個族群分布的邊緣地帶。由於許（1999）所建構之分子親緣關係樹，乃根據母系遺傳之粒線體 DNA 控制區，且因為發

生在此種群的性擇，會將祖先種之母系基因型保留下來，所以此一親緣關係樹型圖無法將烏頭翁與白頭翁之族群區別開來，依照此假說之邏輯，也是合理的。

由於白頭的特徵在天擇上所佔的優勢，使其族群快速的散播開來，且所有的族群在粒線體 DNA 上，都保有其祖先多型性，故無法看出地理隔離對其族群所造成的影響。此外，這可能也牽涉到鳥類在遷徙的能力上優於其他脊椎動物，所以其基因交流的程度遠大於其他陸生動物，所以鳥類的族群遺傳分化程度也較低 (Bohonak, 1999)，是故在不同地區在白頭翁族群，並不會因為地理隔離，而產生遺傳分化的現象。

事實上，除了在台灣之外，琉球群島上也有兩個白頭翁亞種的分布，分別為 *P. sinensis orii* 和 *P. sinensis shirogashira*，其中 *P. sinensis orii* 在形態上由頭頂到後頸部為全黑，與烏頭翁 *P. taivanus* 的形態近似；反之，*P. sinensis shirogashira* 的外部型態特徵則與白頭翁如出一轍。且在野外調查紀錄中發現，*P. sinensis shirogashira* 原本是分布在琉球群島的南部，大約在 1970 年代中期，才往北播遷到沖繩島南部，而與 *P. sinensis orii* 的分布範圍重疊 (Brazil, 1991)。所以，若是在琉球群島同時也有雜交種和物種取代的情況出現，則我們可以更確認此一假說，但是，目前這些證據仍有賴更明確的田野調查及研究才能進一步確認。

在這個事件中，中央山脈延遲了白頭翁 *P. sinensis* 向外拓殖的速度，但是由於人為開發的效應，使得白頭翁 *P. sinensis* 族群在這幾十年中，大量入侵原本烏頭翁 *P. taivanus* 之棲地 (劉，1990)，重演之前在其他地區發生的取代事件。所以，若是此假說成立，則中央山脈在此事件中，可視為物種遷移的屏障，角色等同於其造成南台草蜥與蓬萊草蜥東西兩岸分布的主因。

六. 日本絨螯蟹與台灣絨螯蟹之種化事件

日本絨螯蟹 *E. japonica* 與台灣絨螯蟹 *E. formosa* 在台灣的分佈情況，類似於烏頭翁 *P. taivanus* 與白頭翁 *P. sinensis* 的狀況：在台灣東部分佈的台灣絨螯蟹 *E. formosa*，同時也是台灣的特有種；而西部的日本絨螯蟹 *E. japonica* 則為日本、韓國、香港等地的廣佈種。中央山脈的形成在此一種化事件中，便極有可能扮演使絨螯蟹屬產生隔離種化的原動力。

根據從基因資料庫所下載的中華絨螯蟹 *E. sinensis*、日本絨螯蟹 *E. japonica* 與台灣絨螯蟹 *E. formosa* 的 COI (Cytochrome oxidase subunit I) 基因 (AF279269, AF105245-AF105250) 所建立之親緣關係，其中中華絨螯蟹與日本絨螯蟹遺傳距離較近，Tamura-Nei 之遺傳距離為 4.7%；台灣絨螯蟹則與日本絨螯蟹有 13.7%。雖然絨螯蟹屬有降海產卵之特性，但由於其產卵場僅限於近海區域，且其大眼幼蟲期即開始往淡水河流上溯，不會在海水逗留很長的時間，故仍可將之歸類為淡水之物種。所以當中央山脈隆起後，中央山脈以東之絨螯蟹族群被隔離開來，而後種化為台灣絨螯蟹；而中央山脈以西之日本絨螯蟹之族群則可能是來自於琉球群島，藉由更新世海退而形成的陸橋，擴散到台灣來。

七. 中央山脈在台灣島生物地理上的地位

中央山脈最高峰海拔高度近四千公尺，作為台灣東西兩岸的屏障，對於不同的物種都會產生一定程度的隔離效應。許多對於東西部廣佈種的族群遺傳研究資料顯示，東西部不只是存在物種組成上的差異性，在遺傳歧異度上，也是有明顯的區別。如莫氏樹蛙的族群遺傳結構之研究（葉，1997）發現，台灣莫氏樹蛙可依中央山脈為界，區分為兩大族群；國外學者對整個東亞澤蛙之族群遺傳研究中也發現，台灣東部與西部之族群之基因組成有明顯

不同 (Toda, 1999)。這些例子加上之前所介紹的物種之種化事件，以及配合本研究中廣佈型之淡水魚之分布機制及遺傳組成，我們可以將中央山脈對台灣生物相的影響，區分為下面兩點：

1. 對於多次入侵台灣 (multiple invasion)，或是經由不同路徑擴散到台灣的物種，中央山脈成為一個屏障，限制了東西兩岸物種擴張其分布範圍的能力。例如台東間爬岩鰍和台灣間爬岩鰍的種化時間早於其分布至台灣的時間；蓬萊草蜥與南台草蜥在不同的時間，且經由不同的路徑擴散至台灣，都可說明中央山脈對生物分布上所造成的阻隔，影響台灣生物相甚鉅。
2. 中央山脈的持續隆起，使原本廣泛分布的物種漸漸產生隔離，甚至產生種化的原動力。這種情況類似於台灣白甲魚由北而南，隨著被中央山脈隔離的時間不同，東西部族群遺傳距離逐漸變小。這都是由於中央山脈的隆起，所造成的基因交流減少，而漸漸產生種化的現象。

經由以上所述，我們可以知道中央山脈對東西兩岸的物種組成及遺傳距離上的差異，的確有顯著性的影響，這當然也影響了整個台灣島的動物相。藉由本研究，我們可對台灣島的動物相的組成有更深一層的了解。配合分子時鐘定年的結果，本研究可建立台灣動物相形成之時間軸，由此並可得知不同物種之擴散模式及遷台之時間點，以了解台灣動物相形成的時間典及過程。

五、參考及引用文獻

西文部分

- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:489-522
- Avise JC (1994) *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall. New York
- Avise JC (1998) The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Mol Ecol* 7:371-379
- Benton MJ (1999) Early origins of modern birds and mammals: molecular vs. morphology. *Bioessays* 21:1043-1051
- Boggs S, Wang WC, Lewis FS, Chen JC (1979) Sediment properties and water characteristics of the Taiwan shelf and slope. *Acta Oceanographica Taiwanica* 10:10-49
- Brower AVZ (1994) Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 91:6491-6495
- Brown WM, Prager EM, Wang A, Wilson AC (1982) Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution. *J Mol Evol* 18:225-239
- Bermingham E, Martin AP (1998) Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Mol Ecol* 7:499-517
- Brazil MA (1991) *The Birds of Japan*. Smithsonian Institution Press.
- Chang YS, Huang FL, Lo TB (1994) The complete nucleotides sequence of carp (*Cyprinus carpio*) mitochondrial genome. *J Mol Evol* 38:138-155
- Cockerham CC (1969) Variance of gene frequencies. *Evolution* 23:72-84
- Cockerham CC (1973) Analyses of gene frequencies. *Genetics* 74:679-700
- Doda JN, Wright CT, Clayton DA (1981) Elongation of displacement-loop strands in human and mouse mitochondrial DNA is arrested near specific template sequences. *Proc Natl Acad Sci USA* 78:6116-6120
- Emery KO, Nino H, Sullivan B (1971) Post-Pleistocene levels of the East China Sea. Woods Hole Oceanographic Institute, Woods Hole, Mass., Contribution no. 2441, pp. 381-390
- Forey PL, Littlewood DTJ, Ritchie P, Meyer A (1996). Interrelationships of elopomorph fishes. In "Interrelationships of fishes" (Stiassny MLJ, Parenti LR, Johnson GD, Eds), pp. 175-191. Academic Press, San Diego.

- Fitch WM, Margoliash E (1967) Construction of phylogenetic trees. A method based on mutation distances as estimated from cytochrome *c* sequences is of general applicability. *Science* 155: 279-284.
- Huang CY, Yuan PB, Song SR, Lin CW, Wang C, Chen MT, Shyu CT, Karp B (1995) Tectonics of short-lived intra-arc basins in arc-continent collision terrane of the Coastal Range, eastern Taiwan. *Tectonics*. 14:19-38
- Huang CY, Liew PM, Zhao M, An Z, Chang TC, Kuo CM, Chen MT, Wang CH, Zheng LF (1997) Deep Sea and lake sediment records of the Southeast Asian paleomonsoons in the last 25,000 kyrs. *Earth and Planetary Sci. Lett.* 146:59-72
- Jean CT, Lee SC, Hui CF, Chen CT (1995) Phylogenetic relationships of fishes of the subfamily Sparinae (Perciformes: Sparidae) from the coastal waters of Taiwan. *J Zool Syst Evol Res* 33:49-53
- Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences. *J Mol Evol* 16:111-120
- Knowles LL (2000) Tests of Pleistocene speciation in montane grasshoppers (Genus *Melanoplus*) from the sky island of western North America. *Evolution* 54:1337-1348
- Knowlton N, Weigt LA, Solorzano LA, Mills DA, Bermingham E (1993) Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science* 260:1629-1632
- Knowlton N, Weigt LA (1998) New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proc R Soc Lond B* 265:2257-2263
- Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Pääbo S, Villablanca FX, Wilson AC (1989) Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc Natl Acad Sci USA* 86:6196-6200
- Kumar S, Tamura K, Nei M (1993) MEGA: molecular evolutionary genetics analysis, version 1.02. The Pennsylvania State University, University Park, PA
- Lin YS, Poh YP, Tzeng CS (2001) A phylogeny of freshwater eels inferred from mitochondrial genes. *Mol Phyl Evol* 20:252-261
- Nei M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press. New York
- Patterson C (1993) Osteichthyes: Teleostei. In "The Fossil Record" (M. J. Benton Ed.), Vol. 2, pp 621-656. Chapman & Hall, London.
- Saiba E, Tanzariello R, Reyes A, Pesole G, Saccone C (1997) Mammalian mitochondrial D-loop region structural analysis: identification of new conserved sequences and their functional and evolutionary implications. *Gene* 205:125-140

- Stepien CA, Kocher TD (1997) Molecules and morphology in studies of fish evolution. *In: Molecular Systematics of Fishes*. Kocher TD, Stepien CA (eds.) Academic Press. pp. 1-11
- Tamura K, Nei M (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 10: 512-526.
- Teng LS (1990) 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" pp. 299-315
- Tzeng CS (1986) Distribution of the freshwater fishes of Taiwan. *J Taiwan Mus* 39:127-146
- Tzeng CS, Hui CF, Shen SC, Huang PC (1992) The complete nucleotide sequence of the *Crossostoma lacustre* mitochondrial genome: conservation and variations among vertebrates. *Nucleic Acids Res* 20:4853-4858
- Walberg MW, Clayton DA (1981) Sequence and properties of the human KB cell and mouse L cell D-loop regions of mitochondrial DNA. *Nucleic Acids Res* 9:5411-5421
- Zuckerkandl E, Pauling L (1965) Evolutionary divergence and convergence in proteins. *In: Evolving Genes and Proteins*. Bryson V, Vogel HJ (eds.) pp. 97-166

中文部分

- 王子元，1997，台灣與鄰近地區腹吸鰕族魚類之親緣關係研究。清華大學生命科學系碩士論文。新竹。
- 林弘都，1996，台灣地區台灣白甲魚族群遺傳結構之研究。台灣師範大學生物研究所碩士論文。台北。
- 林朝繁，1966，從地質學論台灣與大陸。台灣史蹟研究會。台北。
- 沈中桴，1999，台灣島的植物地理。林業研究專訊第 33 號。14 頁~17 頁。
- 沈世傑，1993，台灣生物相形成與演化——台灣淡水魚類相形成與演化（II）青魚與鰕鮓亞科。行政院國家科學委員會專題研究計畫結果報告，計畫編號：NSC 86-2311-B-002-028-B17
- 陳新言，2001，高身白甲魚族群遺傳結構之研究。清華大學生命科學系碩士論文。新竹。
- 陳聖宗，2001，台灣產短吻小鰕鮓與鄰近地區似鰕魚類分子親緣關係之研究。清華大學生命科學系碩士論文。新竹。
- 許譽騰，1999，由族群結構探討白頭翁與屋頭翁之演化關係。台灣大學動物學系碩士論文。

- 葉文珊，1997，莫氏樹蛙族群地理親緣關係之研究。台灣大學動物學系碩士論文。
台北。
- 劉小如，1990，太魯閣國家公園烏頭翁與白頭翁分佈調查。太魯閣國家公園管理處。