

臺灣地區臺灣鏟頰魚族群遺傳結構之研究

林弘都 黃生*

國立臺灣師範大學生物學系

摘要

本研究係利用同功酵素電泳探討臺灣地區臺灣鏟頰魚之族群遺傳結構。總共檢測了11個水系，13個族群，446個個體。在19種同功異構酵素中，得到34個基因座，其中有變異之基因座為12個，平均多型性基因座比例為5.6%；每一個基因座之平均對偶基因數為1.1；平均觀測異質度 (H_o) 為0.020，平均理論異質度 (H_e) 為0.019。利用F-統計分析結果，族群之近交係數 (F_{IS}) 為-0.026，顯示臺灣鏟頰魚族群內個體為逢機交配，族群間的變異度指數 (F_{ST}) 為0.506，族群間呈現高度分化；換算成基因交流值 (Nm) 為0.244，表示族群間基因交流受到極大的限制；遺傳歧異度 (G_{ST}) 為0.498，顯示約50%的遺傳歧異度是存於族群間的。族群間遺傳距離由0.000到0.063，遺傳距離和地理距離呈現相關，由群叢分析 (UPGMA) 得知，臺灣鏟頰魚可分為南、北兩群和立霧溪獨立的一群。這些結果顯示，臺灣鏟頰魚傾向於逢機交配，族群間由於基因交流不順暢，產生高度的遺傳分化，水系的阻隔和地區性選汰 (local selection) 可能為造成族群高度分化的主因。

關鍵詞：臺灣鏟頰魚、遺傳變異度、同功酵素、族群遺傳

緒 言

臺灣鏟頰魚 (*Varicorhinus barbatulus*) 俗稱鯛魚、苦花、齊口、苦俛，在分類地位上，屬鯉科 (Cyprinidae)、鯉亞科 (Barbinae)、鏟頰魚屬 (*Varicorhinus* Ruppell, 1836)，為臺灣產的初級性淡水魚類之一。鏟頰魚屬之魚類，分佈很廣，可遍及中國大陸、海南島、臺灣、緬甸、中南半島與印度北部至非洲地區。若依其型態特徵，可將鏟頰魚屬分為三個亞屬，分別是：(1)、鏟頰魚亞屬 (*Scaphesthes* Oshima)；(2)、突吻魚亞屬 (*Varicorhinus* Ruppell)；(3)、白甲魚亞屬 (*Onychostoma* Gunther)。臺灣的鏟頰魚均屬於鏟頰魚亞屬，共計兩種，一為高身鏟頰魚 (*Varicorhinus alticarpus*)，是臺灣特有種，分佈於臺灣東、南部水系中，另一即為臺灣

鏟頰魚。臺灣鏟頰魚分佈於中國大陸之長江下游、靈江、閩江和珠江等水系及臺灣 (伍等, 1977)。

臺灣淡水魚類分佈的動物地理區系，最早是由大島正滿氏 (1923) 所提出的，他主張臺灣淡水魚類的分佈，由北部的舊北區魚類優勢逐次往南為印度區魚類優勢，而南、北兩系則以濁水溪為界。在分佈上，可以區劃出三個動物地理區：(1) 東部地區：包含中央山脈以東之各河流域，包括卑南溪、秀姑巒溪、花蓮溪、立霧溪等河流域；(2)、南部地區：包含中央山脈以西，濁水溪 (不含) 以南之曾文溪、高屏河流域；(3)、中、北部地區：包括中央山脈以西、濁水溪以北的區域。在臺灣，臺灣鏟頰魚廣泛分佈於全島各河川之上游，三個動物地理區中，除恆春半島的短小溪流外，幾乎都有其蹤跡。由

* 通信作者 (corresponding author)：黃生 (Shong Huang)；FAX: 886-2-29312904；E-mail: biofv057@sc. ntnu. edu. tw

地質上看，臺灣鏟頰魚可廣泛分佈於臺灣三個動物地理區，其應在更新世之前便分佈於臺灣本島 (Tseng, 1986)。東部的族群在中央山脈隆起後與西部隔離，西部的族群則由於臺灣堆的間隔，大致可分為南、北兩群。因此，臺灣的淡水魚類依據水系分佈，可以將其大致分為東、南、北三個動物地理區。若臺灣鏟頰魚這個種之遺傳變異的分佈型式與此有相關，則臺灣鏟頰魚亦可區分為三大群。

一般而言，初級性淡水魚類的遷移或擴散主要是靠著淡水水系之間的交流，而水系之間的交流除了河川襲奪之外，甚少出現自然擴散的情形 (Sakaizumi, 1986)。因此，陸封型的魚類在水系之間的交流受到海或山系隔離的限制，他們的基因分化程度較降海性或周緣性的魚類為高 (Menezes *et al.*, 1990)。臺灣鏟頰魚廣佈於各溪流中，但受到淡水水系的阻隔，不同水系的基因交流並不順暢，故族群間應有較高的遺傳分化。另外，影響生物族群遺傳變異度的因子是生殖方式，臺灣鏟頰魚在體外受精和多次產卵的雙重生殖模式影響下，其族群內的遺傳變異度應相對提高，故族群內的遺傳變異，若無基因漂變等作用之影響，其遺傳變異度應符合達機配對之模型。本研究擬依據族群生物學的理論和假設取樣，使用同功酵素方法檢測族群內的遺傳物質之變異度，冀評估臺灣鏟頰魚的族群遺傳結構，以建立模型供作學術研究的基本資料和保育工作的參考。

材 料 與 方 法

本研究將同一河系的臺灣鏟頰魚定為同一族群，依臺灣淡水魚類的動物地理區系，

選取十一個河系，共採集十三個族群(圖一、表一)。自1995年7月至1996年2月進行採樣，採樣點中除曾文溪以電捕法外，其餘各點皆採用釣取法選取約三十個個體。捕獲之臺灣鏟頰魚，置於水箱中，攜回實驗室，置於-80°C冰箱中急速冷凍，以待研磨萃取酵素之用。

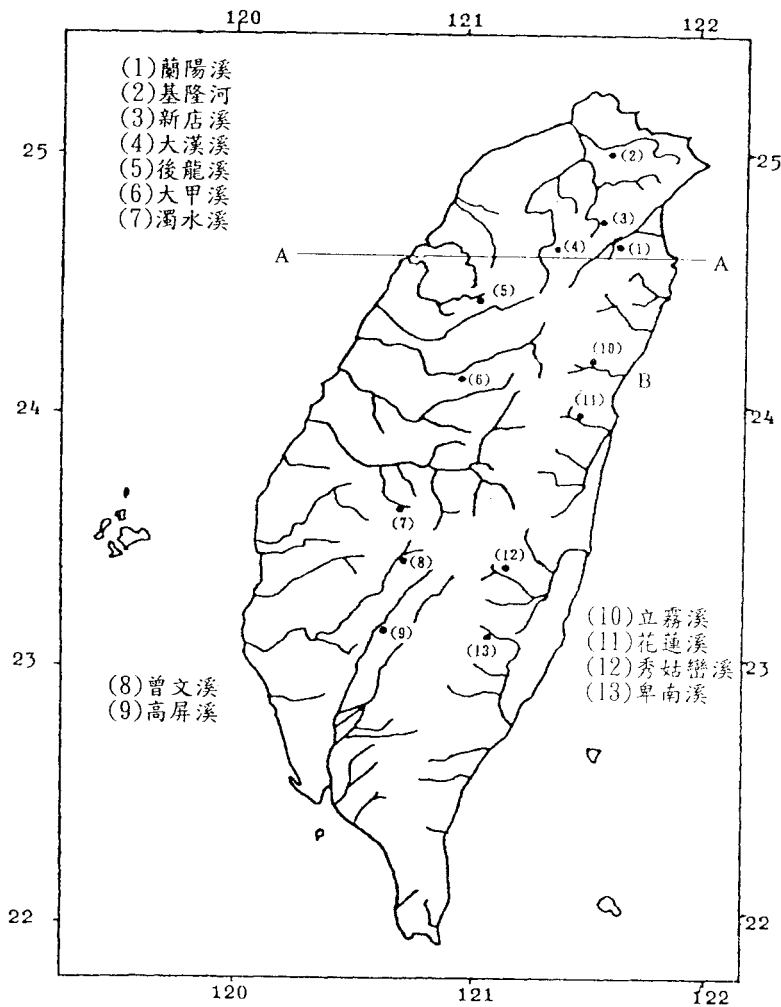
酵素萃取採用Shaklee and Keenan (1986)之Tris-HCl pH 7.0的緩衝萃取液，在魚體上選取眼睛和肝臟作為萃取組織，電泳方法採用Soltis *et al.* (1983)及Shaklee and Keenan (1986)之水平電泳。各酵素系統之電泳膠緩衝液，電泳緩衝液，通電電流(電壓)強度和電泳時間，均參照Soltis *et al.* (1983)、Shaklee and Keenan (1986)及Murphy *et al.* (1996)的方法。染出酵素譜圖後，酵素條帶的分析是根據Shaklee and Keenan (1986)、Soltis *et al.* (1983)和Kephart *et al.* (1990)之基因表現原則分辨基因座，解讀成基因型後，加以記錄並進行統計分析。

所得資料以BIOSYS-1統計軟體分析(Swofford and Selander, 1989)，但基因交流(Nm)值則利用Wright (1943)的公式進行推算。本實驗所分析遺傳歧異度包括：多型性基因座之比率(Percentage Polymorphic loci, P)，各基因座之平均對偶基因數(The mean number of alleles per locus, A)，平均觀測異質度(H_o)，平均理論異質度(H_e)。並應用卡方檢定(Chi-square test)，檢驗各基因座平均觀測異質度與哈溫期望值相差的顯著程度，計算各族群間對偶基因頻率的異質性卡方值(heterogeneity Chi-square value)。遺傳結構則是利用Wright (1943, 1965)的F-統計公式運算，F-統計中的三個固定指數(Fixation index)；近親交配係數(F_{IS})、群族群近親交配指標(F_{IT})

表一、臺灣鏟頰魚之採集河川及其採樣點資料表

Table 1. Location of sampling of *Varicorhinus barbatulus*.

族群編號	採樣時間	採集河系	地理區系	採集河川	採樣點	採樣方式	海拔(m)
1	95/11	蘭陽溪	北部亞區	粗坑溪	粗坑	釣取	100
2	95/10	淡水河	北部亞區	基隆河	東勢格	釣取	250
3	95/11	淡水河	北部亞區	新店溪	哈盆	釣取	600
4	95/08	淡水河	北部亞區	大漢溪	新興	釣取	500
5	95/08	後龍溪	北部亞區	汶水溪	泰安	釣取	500
6	95/08	大甲溪	中部亞區	十文溪	八仙山	釣取	800
7	95/07	濁水溪	中部亞區	清水溝溪	太興	釣取	800
8	95/12	曾文溪	南部地區	曾文溪	達邦	電魚法	800
9	95/12	高屏溪	南部地區	楠梓仙溪	三民	釣取	500
10	95/09	立霧溪	東部地區	沙卡噹溪	神秘谷	釣取	100
11	96/02	花蓮溪	東部地區	木瓜溪	銅門	釣取	200
12	95/12	秀姑巒溪	東部地區	黃麻溪	黃麻	釣取	700
13	96/02	卑南溪	東部地區	新呂武溪	霧鹿	釣取	900



圖一、臺灣鏟頰魚採樣地點位置圖。A-A以北為北族群，以南為南族群；B為立霧溪族群

Figure 1. Distribution of the 13 populations, numbered dots indicate locations of populations. Upper part above A-A indicate north populations. B=Li-Wu River.

和族群間遺傳分化程度 (F_{ST}) 來評估族群內及族群間的遺傳變異分佈情形。基因流傳值 (Nm) 則利用Wright (1931) 的公式： $F_{ST} = 1 / (1 + 4Nm)$ 求出。遺傳相似度與遺傳距離的估算，是採用Nei (1978) 的方法估算，並以UPGMA (unweight pair-group method) 的方法，進行族群間的群叢分析，並繪出群叢樹狀圖。階層分析 (hierarchical analysis) 用來估測族群內及族群間的變異分佈是採用Wright (1978) 的階層分析，整個階層包含三個部份：總族群 (total populations)、地區 (locality) 和族群 (population)。依動物地理區系分為四個區域 (表一)，而每個區系分別有2至5個族群再將計算分析結果，轉換成Nei (1973) 的基因歧異度分析 (genetic diversity analysis)。

結 果

所得的34個基因座中，有22個基因座在所有族群中是呈現同質性的 (monomorphism)，分別為：*AAP-1*、*sAAT-1*、*CK-A*、*CK-B*、*CK-C*、*GPI-B*、*IDHP-3*、*LDH-A*、*LDH-B*、*mMDH-1*、*sMDH-A*、*sMDH-B*、*MDHP-1*、*PER-1*、*PER-2*、*PER-3*、*PGDH-1*、*PGM-1*、*SOD-1*、*TPI-1*、*TPI-2*及*XDH-1*，其他的12個基因座則呈現多型性 (polymorphism) (表二)。多型性基因座百分比 (P) 平均值為6.1% (0.0% ~ 14.7%)。每個基因座平均對偶基因數 (A) 為1.1個，平均理論異質度 (H_E) 為0.019 (0.000 ~ 0.052)，平均觀測異質度 (H_O) 為0.020 (0.000 ~ 0.038)。每一個族群所觀察到的平均觀測異質度 (H_O) 與哈溫定律在統計上並無顯

著的差異 ($p > 0.05$) (表三)。若我們以單一基因座來看，發現每個族群中平均有5.6%的多型性基因座顯著偏離哈溫定律的期望值 ($p < 0.05$) (表四)，顯示族群內的個體傾向於逢機交配。族群間遺傳變異度的異質性卡方分析 (heterogeneity chi-square test)，則顯示出有些基因座在族群間顯著偏離哈溫定律，如：*EST-1*、*GPI-A*、*DIA-1*等基因座，傾向於過多異基因合子，而*EST-2*、*EST-3*、*SOD-2*、*GAPDH-1*等基因座，傾向於缺少異基因合子 (表四)。

F-統計分析結果顯示族群間遺傳變異指數， F_{ST} 值為0.506，根據Wright (1978) 的意見，這表示各族群間存在著非常高度的分化。基因流傳值 (Nm) 為0.244，顯示基因流傳不順暢。 F_{IS} 平均值為-0.026，此值趨近於零，表示臺灣鏟頰魚族群內個體傾向於逢機交配。 F_{IT} 平均值為0.493，其與 F_{IS} 值差異頗大，可能係因各樣品群異質性大，整體計算結果受到華倫德效應 (Wahlund's effect) 的影響 (Li, 1955) (表五)。遺傳變異度的估算是採用Wright (1978) 所提出的階層分析，得到族群間的遺傳歧異度即 $G_{ST} = 0.498$ ，顯示出族群間具有高度的遺傳分化 (表六)。

以Nei (1978) 的方法，估計各族群的遺傳距離與遺傳相似度。所得結果顯示，各族群的遺傳相似度均大於0.90，以立霧溪和曾文溪及高屏溪二族群間的遺傳距離最大，達0.063 (亦即相似度最低，為0.939)，但有五個族群間其遺傳距離為0.000。無遺傳距離的族群可分為兩群，分別是花蓮、秀姑巒、卑南主溪一群和曾文、高屏溪一群。其他族群的遺傳距離則介於0.001 ~ 0.063之間 (表七)。

根據遺傳距離的相對係數 (Nei, 1978)

表二、臺灣鏟頰魚各族群基因頻率

Table 2. Allele frequency for 12 polymorphic loci of 13 studied populations.

Locus	Population												
	蘭陽溪	基隆河	新店溪	大漢溪	後龍溪	大甲溪	濁水溪	曾文溪	高屏溪	立霧溪	花蓮溪	秀姑巒溪	卑南溪
<i>EST-1</i>													
(N)	26	38	26	33	38	37	31	28	40	30	31	46	42
A	.019	.066	.346	.076	.368	.149	.226	.500	.500	.250	.048	.000	.000
B	.981	.934	.654	.924	.632	.716	.710	.500	.500	.750	.952	1.000	1.000
C	.000	.000	.000	.000	.000	.135	.065	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>EST-2</i>													
A	.000	.000	.231	.197	.395	.865	1.000	1.000	1.000	.000	1.000	1.000	1.000
B	1.000	1.000	.769	.803	.000	.135	.000	.000	.000	.983	.000	.000	.000
C	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.017	.000	.000	.000
D	.000	.000	.000	.000	.605	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>EST-3</i>													
A	.000	.000	.000	.000	.000	.041	.016	.071	.000	.000	.000	.000	.000
B	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.878	.968	.929	1.000	1.000	.935	1.000	1.000
C	.000	.000	.000	.000	.000	.081	.016	.000	.000	.000	.065	.000	.000
<i>GPI-A</i>													
A	.365	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	1.000	.000	.000	.000
B	.635	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.000	1.000	1.000	1.000
<i>SOD-2</i>													
A	1.000	.842	.596	.833	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.000	.158	.404	.167	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>GAPDH</i>													
A	.000	.000	.154	.121	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
B	1.000	1.000	.846	.879	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>HK-1</i>													
A	.000	.000	.000	.106	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
B	1.000	1.000	.923	.864	1.000	.892	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
C	.000	.000	.077	.030	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>DIA-1</i>													
A	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.975	.950	1.000	.946	1.000
B	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.025	.050	.000	.054	.000
<i>ACO-1</i>													
A	.019	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
B	.981	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>PGM-2</i>													
A	.000	.000	.019	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
B	1.000	1.000	.981	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>IDHP-1</i>													
A	1.000	1.000	1.000	.985	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.000	.000	.000	.015	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>IDHP-2</i>													
A	1.000	1.000	1.000	.985	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.000	.000	.000	.015	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000

註：N=個體數，A、B、C分別為對偶基因代號

分群，可分為：(1)、立霧溪群集：其相對於其他族群的平均遺傳距離為0.05。(2)、北群集：以臺灣北部溪流為主，包括：蘭陽溪、基隆河、新店溪、大漢溪。(3)、南群

集：以臺灣中、南部和東部的溪流為主，包括：後龍溪、大甲溪、濁水溪、曾文溪、高屏溪、花蓮溪、秀姑巒溪和卑南溪為主(圖二)。

表三、臺灣鏟頰魚各族群基因座之遺傳變異 (括弧內數值為標準差)

Table 3. Summary of genetic variability for 34 loci among 13 populations of *Varicorhinus barbatulus* in Taiwan.

族群	樣本數 (N)	對偶基因座/基因座 (A)	多形性基因座比例*	異合度計算	
				平均觀測異質度 (H _O)	平均理論異質度** (H _E)
蘭陽溪	26.0	1.1	2.9	.019(.017)	.016(.014)
基隆河	38.0	1.1	5.9	.012(.009)	.012(.009)
新店溪	26.0	1.2	14.7	.038(.022)	.052(.023)
大漢溪	33.0	1.2	14.7	.030(.014)	.037(.015)
後龍溪	38.0	1.1	5.9	.022(.022)	.028(.020)
大甲溪	37.0	1.2	11.8	.025(.015)	.033(.017)
濁水溪	31.0	1.1	2.9	.017(.015)	.015(.013)
曾文溪	28.0	1.1	5.9	.034(.030)	.019(.015)
高屏溪	40.0	1.1	2.9	.031(.029)	.016(.015)
立霧溪	30.0	1.1	5.9	.019(.015)	.015(.011)
花蓮溪	31.0	1.1	2.9	.005(.003)	.006(.004)
秀姑巒溪	46.0	1.0	2.9	.003(.003)	.003(.003)
卑南溪	42.0	1.0	.0	.000(.000)	.000(.000)
平均	34.446	1.1	6.1(4.7)	0.020(0.015)	0.019(0.012)

* A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.95

** Unbiased estimate (see Nei, 1978)

表四、臺灣鏟頰魚各基因座異基因合子係數及卡方分析表

Table 4. Coefficients for heterozygote excess or deficiency (-) of 13 populations of *Varicorhinus barbatulus*.

	蘭陽溪	基隆河	新店溪	大漢溪	後龍溪	大甲溪	濁水溪	曾文溪	高屏溪	立霧溪	花蓮溪	秀姑巒溪	卑南溪
<i>EST-1</i>	-.020	-.070	-.359	-.082	-.583*	-.029	-.170*	-1.00*	-1.00*	-.333	-.051	-----	-----
<i>EST-2</i>	-----	-----	.350	-.054	1.000*	.075	-----	-----	-----	-.017	-----	-----	-----
<i>EST-3</i>	-----	-----	-----	-----	-----	.632*	-.025	-.077	-----	-----	.466*	-----	-----
<i>GPI-A</i>	-.244	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>SOD-2</i>	-----	.010	.121	.018	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>GAPDH</i>	-----	-----	1.000*	1.000*	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>HK-1</i>	-----	-----	1.000*	.123*	-----	.439	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>DIA-1</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-.026	-.053	-----	-.057	-----
<i>ACO-1</i>	-.020	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>XDH-1</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>SMDH-A</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>SMDH-B</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>PGM-2</i>	-----	-----	-.020	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>IDHP-1</i>	-----	-----	-----	-.015	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>IDHP-2</i>	-----	-----	-----	-.015	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Data calculated using Leven's (1949) formula from BIOSYS-1 program.

* significant at p<0.05

討 論

臺灣的鏟頰魚若以族群遺傳群集分析之，可以分為三大群。這三大群中，除了立霧溪為獨立的一群外，另外兩群，則以後龍溪與蘭陽溪所連成的一線為界，分為南、北兩大群。若將此結果和臺灣淡水魚類的分佈

地理區來比較，則可以發現臺灣鏟頰魚的北群集，是和動物地理區之北部地區的北部亞區較為相近。此群集中包括：蘭陽溪、基隆河、新店溪和大漢溪。在這個群集中，原為曾氏 (1986) 概括為北部亞區的後龍溪，不符本報告的歸群方式。南群集方面，則包括了動物地理區中之中部亞區、南部地區和東

東部地區，唯立霧溪的鏟頰魚不屬此群集

表五、臺灣鏟頰魚之 F-統計值

Table 5. Summary of F-statistics at all loci in 13 populations of *Varicorhinus barbatulus*.

Locus	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
EST-1	-.468	-.189	.190
EST-2	.425	.879	.790
EST-3	.342	.381	.059
GPI-A	-.244	.764	.810
SOD-2	.065	.303	.254
GAPDH	1.000	1.000	.121
HK-1	.445	.492	.085
DIA-1	-.049	-.010	.037
ACO-1	-.020	-.001	.018
PGM-2	-.020	-.001	.018
IDHP-1	-.015	-.001	.014
IDHP-2	-.015	-.001	.014
Mean	-.026	.493	.506

表六、臺灣鏟頰魚的遺傳變異組成之階層分布(Wright, 1978)

Table 6. Variance components and F-statistics combined across loci.

Comparison	變異組成	分化係數(F_{xy})
地區族群間	.53921	.450
全部族群	.65510	.498
地區之間	.11590	.088

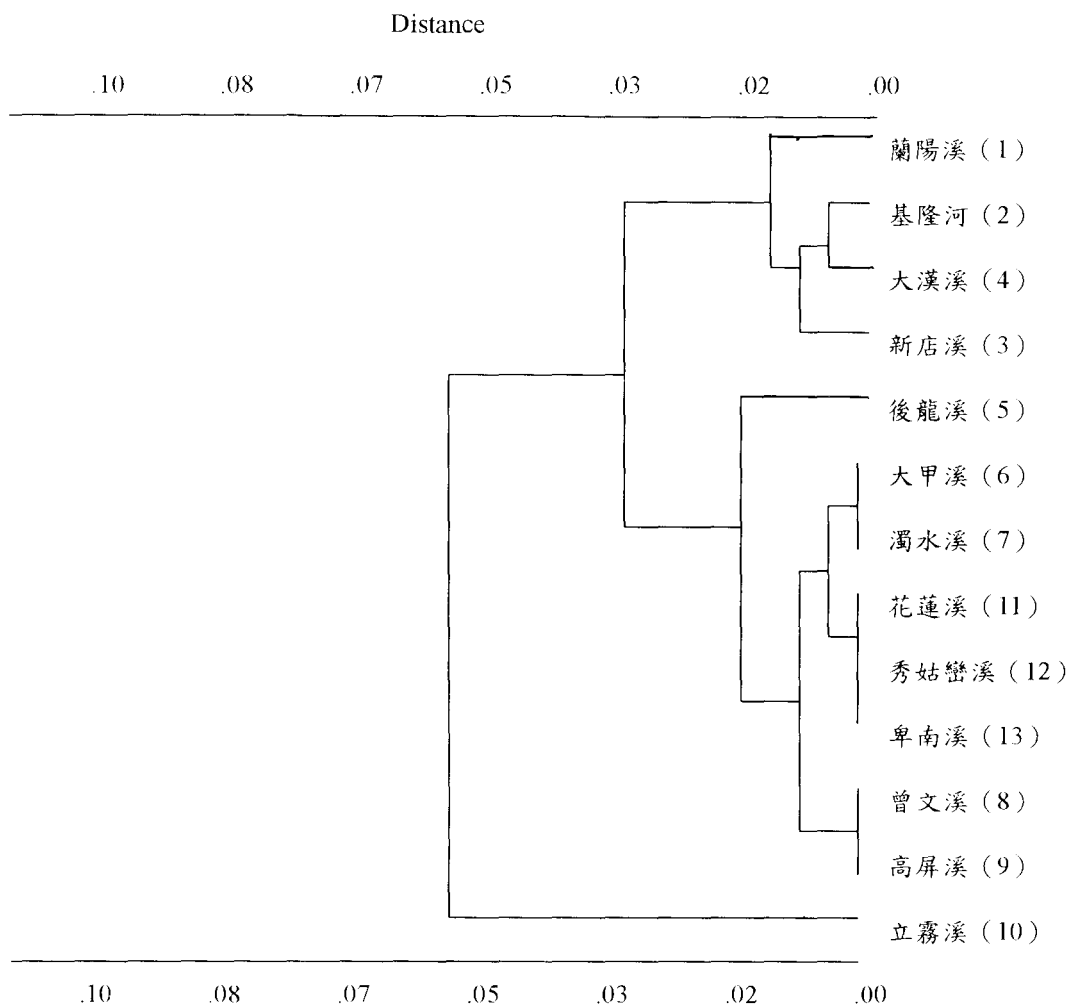
表七、臺灣鏟頰魚各族群間相對遺傳距離與遺傳相似度

Table 7. Matrix of pairwise genetic distance (below) and genetic identity (above) between 13 populations of *Varicorhinus barbatulus*.

Population	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. 蘭陽溪	****	.995	.986	.993	.970	.972	.965	.959	.959	.987	.966	.966	.967
2. 基隆河	.005	****	.994	.998	.974	.975	.968	.964	.964	.969	.970	.970	.970
3. 新店溪	.014	.006	****	.997	.980	.981	.977	.976	.976	.963	.974	.973	.974
4. 大漢溪	.007	.002	.003	****	.980	.984	.978	.974	.974	.966	.979	.979	.979
5. 後龍溪	.031	.026	.020	.020	****	.989	.989	.989	.989	.947	.986	.985	.985
6. 大甲溪	.029	.025	.019	.016	.011	****	.999	.997	.996	.947	.998	.997	.997
7. 濁水溪	.036	.032	.024	.022	.011	.001	****	.998	.998	.941	.999	.998	.998
8. 曾文溪	.042	.037	.024	.027	.011	.003	.002	****	1.000	.939	.994	.993	.993
9. 高屏溪	.041	.037	.024	.027	.011	.004	.002	.000	****	.939	.994	.993	.993
10. 立霧溪	.014	.032	.038	.034	.054	.055	.061	.063	.063	****	.940	.939	.939
11. 花蓮溪	.034	.031	.026	.021	.014	.002	.001	.006	.006	.062	****	1.000	1.000
12. 秀姑巒溪	.034	.031	.027	.021	.015	.003	.002	.007	.007	.062	.000	****	1.000
13. 卑南溪	.034	.031	.027	.021	.015	.003	.002	.007	.007	.062	.000	.000	****

中，而應另成一群。此外，原屬於北亞區的后龍溪應歸入鏟頰魚的南群。由鏟頰魚的分區觀之，臺灣的鏟頰魚之遺傳變異分佈型式，和臺灣淡水魚類的動物地理區並不完全相關，故可分為南、北兩大群及獨立為一群的立霧溪。

當族群間的基因交流因物理（如山脈）或生態上的障礙而有所限制時，位於不同地理區域的族群基因組成可能出現很大的差異（Avise, 1989）。利用Nei's G-統計分析族群內和族群間遺傳變異的分佈情形，得到臺灣鏟頰魚之族群遺傳歧異度（ G_{ST} ）為0.498，此值表示有49.8%的遺傳分化是發生在族群間，而族群內的分化只有50.2%。若利用Wright's F-統計族群間遺傳分化指數（ F_{ST} ）來分析，得到的數值是 $F_{ST} = 0.506$ ，顯示族群間具非常高度的分化（Wright, 1978）。比較世界各地區淡水魚類的族群遺傳歧異度（ G_{ST} ）或族群間遺傳分化指數（ F_{ST} ）發現，大部份淡水魚類的分化指數都偏高，例如：Alves and Coelho (1994) 研究依比利半島六個*Chondrostoma lusitanicum*（鯉科）的族



圖二、13個臺灣鏟頰魚族群之Nei's基因距離群叢分析樹狀圖（地名後之數字為族群編號）

Figure 2. UPGMA dendrogram showing the relationships among 13 populations of *Varicorhinus barbatulus*.

Perkins 及 Krueger (1993) 研究北美洲的 21 個 *Salvelinus fontinalis* (鮭科) 族群，其族群間遺傳變異指數為 0.375，Shimizu 等人 (1993) 研究日本的 34 個 *Rhinogobius flumineus* (鰕虎科) 族群，其族群遺傳歧異度為 0.698。Gyllensten (1985) 比較 10 種初級性淡水魚類的遺傳歧異度，得到平均值 0.318。故臺灣鏟頰魚的遺傳歧異度 ($G_{ST} = 0.498$) 高於其他淡水魚類平均值 ($G_{ST} = 0.318$)。

臺灣鏟頰魚族群之基因交流值 (Nm) 平均為 0.244，表示每一族群在一代中個體流傳只有 0.244 個，代表族群間的基因交流

是不順暢的。根據 Wright 島嶼模型，若 $Nm < 1$ ，則可能因基因漂變的作用而致形成區域性分化 (Slatkin, 1987)。一般而言，當水系之間沒有交流時，各水系中的淡水魚類便成為一獨立的族群，而與其他族群有較高的遺傳分化 (Gyllensten, 1985)。臺灣鏟頰魚為初級性淡水魚類，因此各水系之臺灣鏟頰魚基因交流機會是很低的。另外，若當族群間的基因交流值 $Nm > 1$ 時，族群基因漂變的力量不足以造成基因分化 (Wright, 1931)；若 $Nm > 4$ 時，此族群則可能為一逢機交配的族群 (Hartl and Clark, 1989)。但 Slatkin (1987) 曾指出當基因座受到天擇影

響，不同的族群會維持著不同的對偶基因，產生地區性適應，即使族群間有強的基因交流，亦會被天擇所選汰，這樣的影響使所推算的基因交流量偏低。本研究所選取的淡水河系採樣點，包括基隆河、新店溪和大漢溪三個採樣點，分析此三個族群之遺傳結構，得到 F_{ST} 值為 0.05，表示族群間幾乎沒有分化 ($D=0.003$)，再推算基因交流值 (Nm) 為 4.75，顯示其基因交流相當大且為逢機交配的族群；河系的相連和棲地及氣候區的相近，為族群間低度分化的最大原因。大漢溪和新店溪在多型性基因座比率和遺傳變異度理論期望值方面，是所有族群中最高的，相對地基隆河在此點上卻是較低的（表三）。主要原因可能在於基隆河上游的棲地破壞和過度的捕捉，造成族群數量的劇烈下降，形成多型性基因座比例降低的現象（Nei, 1975）。若群集分析時將族群一一抽離，重新估算群集樹狀圖，則當大漢溪和新店溪從全體中刪除後會改變群集型式，顯示這二個族群在所有族群中是極為重要的，這二族群可能擁有臺灣鏟額魚中的大部份遺傳變異。

平均理論異質度 (H_e)，是指族群內異基因合子個體的理論比率值，平均理論異質度越高，則代表此族群內異基因合子越多。由於異基因合子受到許多演化因素的影響，因此種間的平均異基因合子是不同的（Buth *et al.*, 1991）。有許多學者曾經調查魚類的平均理論異質度，如：Powell (1975) 調查 31 種淡水及海水魚類的平均理論異質度為 0.058 ± 0.006 。Avisé (1977) 調查北美洲 60 種鯉科魚類異基因合子的比率，所得的基因座大約有 14 至 24 個，他認為每一種鯉科魚類的平均理論異質度為 0.052 ± 0.004 (Buth *et al.*, 1991)。另外，Smith & Fuijo (1982) 調查 106 種魚類所有基因座（全蛋白基因型和

酵素基因型），其平均理論異質度為 0.055 ± 0.036 ，若不計算非酵素型的基因座，則 89 種魚類得到的平均理論異質度為 0.060 ± 0.038 。Gyllensten (1985) 調查 9 種初級性淡水魚類的平均理論異質度為 0.043。臺灣鏟額魚族群的平均理論異質度為 0.019 ± 0.012 ，此結果和世界其他魚類相比是較低的。臺灣另外有二種鯉科魚類被報導，宋 (1992) 研究臺灣五條溪流的臺灣光唇魚 (*Acrossocheilus labiatus*) 族群，得到的遺傳變異度值 (H_T) 為 0.025，王 (1995) 由八個粗首臘族群 (*Zacco pachycephalus*)，得到的平均理論異質度為 0.030。顯示臺灣的初級性淡水魚類是屬於較為僵化的族群，造成族群僵化的原因有很多，諸如：天擇 (Allendorf and Phelps, 1981)、基因漂變 (Stepien and Rosenblatt, 1991) 等都有可能；另外，人類的一些活動亦會造成族群的僵化 (Skaala, 1992)，如：棲地的破壞 (Alves, 1994)、養殖個體的移入 (Leary *et al.*, 1993)、污染 (Chang and Lee, 1994) 等。

族群近交係數 (F_{IS}) 是指族群內基因座之平均觀測異質度 (H_o) 與哈溫定律所預測的平均理論異質度 (H_e) 之差異情形。藉由此值可評估物種所傾向的交配方式，臺灣鏟額魚的 F_{IS} 值為 -0.026，顯示在族群內的異基因合子比例近似於哈溫定律預測值，即族群內的個體傾向於逢機交配。臺灣鏟額魚的生殖方式為體外受精，個體間行異配生殖。此外，臺灣鏟額魚多次產卵的生殖策略，大大地增加了個體間交配的機會，使得族群的遺傳變異符合逢機配對的模型。由卡方列聯分析 (contingency chi-square analysis) 可以檢測對偶基因頻率在族群間分佈的異質性 (Swofford and Selander, 1989)。一般而言，在一個逢機交配的大族群裡，各小族群的基

因頻率是不會有差異的，但若各個小族群所處微環境不同，面對不同的選汰壓力時，族群間對偶基因頻率就會有差異；故對偶基因頻率的分佈其實反應了環境的異質性，而且不同的基因座對天擇有不同的反應 (Schaal, 1975)。經由卡方列聯分析發現不同的臺灣鏟頰魚族群間，對偶基因頻率有顯著差異，此差異可能是由於地區性選擇所造成的。

關於遺傳相似度方面的討論，有的學者認為種間的差距至少要大於 Nei 的遺傳距離 (D) 0.1 以上 (Murphy *et al.*, 1990)。若根據 Thorpe (1982) 提出之物種分子鐘模式判斷，則種內的遺傳相似度應大於 0.85。此外，Shaklee 等人 (1982) 則認為魚類族群間的遺傳距離平均值為 0.05，若按這些統計數值，臺灣鏟頰魚遺傳距離最大的二個族群為立霧溪和曾文溪，遺傳距離為 0.063，此值小於 0.1；遺傳相似度為 0.939，亦大於 0.85；遺傳距離平均值為 0.020，顯示臺灣鏟頰魚在遺傳變異上，均屬於種內變異的範圍。

結 論

正確的評估族群結構是有效保育魚類的基礎。因此瞭解遺傳變異在族群內及族群間的分佈是重要的。本研究發現臺灣鏟頰魚之遺傳變異分佈型式，和臺灣淡水魚類的動物地理分區並不完全相關，分為南、北兩大群及獨立為一群的立霧溪。族群間由於水系的隔離，基因交流不順暢而呈現高度遺傳分化。由於體外受精和多次產卵的生殖模式，臺灣鏟頰魚傾向於逢機配對。然而由於各族群生存環境異質性大，故各呈地區性之族群，尤以新店溪和大漢溪的族群，其異質度 (H_F) 最高，立霧溪族群結構上迥異於其他

族群，特別值得保育。

本研究所獲得之結論為：臺灣鏟頰魚族群大小仍足延續，族群基因變異度仍高，尚無滅絕之慮。但由於族群分化明顯，各水系中之臺灣鏟頰魚各具地方特色，保育天然族群使不受干擾，尤忌人為放養，乃為當務之急。

致 謝

本實驗研究承國科會 NSC-85-2311-B003-006-B17 補助經費，謹此申謝。實驗過程中感謝農委會副主委李健全博士、師大生物系呂光洋博士、中研院李信徹博士、清華生科系曾晴賢博士的指導，琉球大學太田英利博士給予極為有價值的建議，馬德彰、吳清福、黃堅庭、林怡吟、林志浩、陳進霖等同學在標本採集與實驗室工作上的協助，於此一並致謝。

參 考 文 獻

- Allendorf, F. W. and S. R. Phelps. 1981. Use of allelic frequencies to describe population structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1507-1514.
- Alves, M. J. and M. M. Coelho. 1994. Genetic variation and population subdivision of the endangered Iberian cyprinid *Chondrostoma lusitanicum*. *J. Fish Biol.* 44: 627-636.
- Avise, J. C. 1989. Gene trees and organismal histories: a phylogenetic approach to population biology. *Evolution* 43: 1192-1208.

- Buth, D. G., T. E. Dowling, and J. R. Gold. 1991. Molecular and cytological investigations. In *Cyprinid fishes. Systematics, Biology and Exploitation* (Winfield, I. J. and Nelson, J. S., eds), pp. 83-126. London: Chapman and Hall.
- Chang, J. T. and S. C. Lee. 1994. Genetic variation of the chinese mudskipper, *Periophthalmus cantonensis* (Osbeck, 1762) (Pisces; Perciformes, Gobiidae) from Taiwan. *Zoological Studies* 33(1): 34-43.
- Gyllensten, U. 1985. The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and fresh-water species. *J. Fish Biol.* 26: 691-699.
- Hartl, D. L. and A. G. Clark. 1989. Principles of population genetics, 2nd. ed. Sunderland, Massachusetts.
- Kephart, S. R. and J. T. Shih. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: A comparative analysis of techniques. *Amer. J. Bot.* 77(5): 693-712.
- Li, C. C. 1955. Population genetics. The University of Chicago press.
- Leary, R.F., F. W. Allendorf, and S. T. Forbes. 1993. Conservation genetics of bull trout in the Columbia and Klamath river drainages. *Conservation Biol.* 7: 856-865.
- Menezes, M. R., N. Taniguchi and S. Seki. 1990. Degree of intraspecific genetic divergence and variability in three sciaenid species. *Japan. J. Ichthyol.* 37: 39-48.
- Murphy, R. W., J. W. Sites Jr, D. G. Buth, and C. H. Haufler. 1996. Proteins: Isozyme electrophoresis. In *Molecular systematics*, ed. Hillis, D. M. C. Moritz, and B. K. Mable. Sunderland: Sinauer Associates Inc., pp. 45-68.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 70: 3321-3323.
- Nei, M., T. Maruyama and R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29: 1-10.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Oshima, M. 1923. Studies on the distribution of the fresh-water fishes of Taiwan and discuss the geographical relationship of the Taiwan island and the adjacent area. *Zool. Mag.* 35(411): 1-49. (In Japanese).
- Perkins, D. L. and C. C. Krueger. 1993. Heritage brook trout in northeastern USA: genetic variability within and among populations. *Trans. of Ame. Fish. Society* 122(4): 515-532.
- Power, J. R. 1975. Protein variation in natural populations of animals. In: *Evolutionary biology*, pp 79-119. Ed by T. Dobzhansky, M. K. Hecht and W. C. Steere, New York: Plenum Press.
- Sakaizumi, M. 1986. Genetic diversity and evolution in wild populations of the medaka *Oryzias latipes* (Pisces: Oryziatidae). *Modern aspects of species*. 161-179.
- Schaal, B. A. 1975. Population structure and

- local differentiation in *Liatris cylindracea*. *Am. Natur.* 109: 511-528.
- Shimizu, T., N. Taniguchi, and N. Mizuno. 1993. An electrophoretic study of genetic differentiation of a Japanese freshwater Goby, *Rhinogobius flumineus*. *Jap. J. of Ichthyology* 39(4): 329-343.
- Shaklee, J. B., C. S. Tamaru, and R. S. Waples. 1982. Speciation and evolution of marine fishes studied by the electrophoretic analysis of proteins. *Pacif. Sci.* 36(2): 141-157.
- Shaklee, J. B. and C. P. Keenan. 1986. A practical laboratory guide to the techniques and methodology of electrophoresis and its application to fish fillet identification. *Aust. CSIRO. Mar. Lab. Rep.*, 177: 1-59.
- Skaala, Q. 1992. Genetic population structure of Norwegian brown trout. *J. Fish Biol.* 41: 631-646.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787-792.
- Smith, P. J. and Y. Fujio. 1982. Genetic variation in marine teleosts: high variability in habitat specialists and low variability in habitat generalists. *Mar. Biol.* 69: 7-20.
- Soltis, D. E., C. H. Haufler, D. C. Darrow, and G. J. Gastony. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A complication of grid-ting buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *Amer. Fern J.* 73: 9-27.
- Stepien, C. A. and R. H. Rosenblatt. 1991. Patterns of gene flow and genetic divergence in the northeastern Pacific Clinidae (Teleostei: Blennioidei), based on allozyme and morphological data. *Copeia* 1991(4): 873-896.
- Swofford, D. L. and R. K. Selander. 1989. BIOSYS-1, A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Illinois Natural History Survey.
- Thrope, J. P. 1982. The molecular clock hypothesis: biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 129-168.
- Tseng, C. S. 1986. Distribution of freshwater fishes of Taiwan. *J. Taiwan Mus.* 39(2): 127-146.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395-420.
- Wright, S. 1978. Evolution and genetics of populations, Vol. 4. Variability within and among natural populations. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- 王弘毅 1995. 臺灣溪流中鱖屬與馬口魚屬（鯉形目：鯉科）的分類系統與遺傳結構之研究。私立東海大學生物學研究所碩士論文。
- 伍獻文，林文瑞，陳景星，陳湘鄰和何明巨 1977. 中國鯉科魚類誌。上海人民出版社印行。
- 宋武修 1992. 臺灣產光唇屬魚類〔*Acrossocheilus* (Cypriniformes: Cyprinidae)〕分類地位之重新界定。私立東海大學生物學研究所碩士論文。

(接受日期 : 1999.6.16)

The Population Genetic Structure of *Varicorhinus barbatulus* (Pellegrin) in Taiwan

Hung-Du Lin and Shong Huang*

Department of Biology, National Taiwan Normal University,
Taipei, Taiwan

ABSTRACT

Genetic structure of *Varicorhinus barbatulus* (Pellegrin) was examined by using isozyme techniques. Among 13 studied populations, it was found that genetic differentiation was high ($F_{ST} = 0.506$). Data of genetic distance analysis showing that there are positive correlations between genetic and geographic groups, i.e. Northern Taiwan, Southern Taiwan and Liwu river, respectively. Gene flow among groups seems to be low ($Nm = 0.244$). Overall survey, genetic variability of this species is still high ($H_E = 0.019$). These results indicated that high genetic diversity ($G_{ST} = 0.498$) of *V. barbatulus* is suggested to be due to random mating ($F_{IS} = -0.026$) and low gene flow and/or local selection due to the isolated river system in Taiwan. However, inbreeding coefficient in overall population ($F_{IT} = 0.493$) was unusually high may indicated that Wahlund effect to be existed in *V. barbatulus* populations.

Key words: *Varicorhinus barbatulus*, Genetic variability, Isozyme, Population genetics

* 通信作者(corresponding author) : 黄生(Shong Huang) ; FAX: 886-2-29312904 ; E-mail: biofv057@scc.ntnu.edu.tw