

台灣地區草蜥類生物地理類緣關係之研究

高善 呂光洋*

國立臺灣師範大學生物學系

摘要

本研究是以同功酵素(isozyme)電泳技術(electrophoretic technique)，對台灣地區蜥蜴科(Lacertidae)草蜥屬(*Takydromus*)之蓬萊草蜥(*Takydromus stejnegeri*)、南台草蜥(*Takydromus sauteri*)、台灣草蜥(*Takydromus formosanus*)、雪山草蜥(*Takydromus hsuehshanensis*)和台灣地蜥(*Takydromus kuehnei*)等五種草蜥進行遺傳結構(genetic structure)與生物地理類緣關係(phylogeography)的探討。此外，使用馬祖之北草蜥(*Takydromus septentrionalis*)及香港的南草蜥(*Takydromus sexlineatus*)作為外群(out-group)生物，進行比對。

實驗中共檢測了十五種同功酵素，得到 26 個基因座(locus)，73 個對偶基因(allele)。其中，台灣五種草蜥與外群(兩種)彼此種間共測得 24 個多型性基因座(polymorphic)，平均多型性基因座比例為 18.801%；每一個基因座之平均對偶基因數為 1.28；平均觀測異質度(Ho)為 0.047，平均理論異質度(He)為 0.073。在台灣所產之五種草蜥中，蓬萊草蜥與雪山草蜥的遺傳距離 [Nei(1978)] 最近 [Nei's(D)=0.174]，而台灣地蜥與台灣草蜥最遠 [Nei's(D)=0.733]。種間呈現極高度的遺傳分化 ($F_{ST}=0.76$)。遺傳距離資料顯示，台灣五種草蜥為同一屬中之獨立種。由階層分析(hierarchy analysis)可知，五種草蜥種間遺傳變異達到 52.7%。種間之群叢樹狀圖將台灣五種草蜥分成類緣關係較遠的兩群：1. 地蜥群(*Platyplopodus* group)，包括台灣地蜥及南台草蜥；2. 草蜥群(*Takydromus* group)，包括蓬萊草蜥、雪山草蜥及台灣草蜥。此外，依實驗結果顯示：在馬祖所採之北草蜥應屬於草蜥群，而來自香港的南草蜥則是屬於地蜥群。

台灣五種草蜥與中國大陸草蜥屬的演化歷程，及地蜥群和草蜥群在台灣地區擴散的方向，仍須更多詳細的資料進行研究。

關鍵字：台灣、蜥蜴科、草蜥屬、同功酵素、遺傳結構、生物地理類緣關係

緒言

全世界蜥蜴科(Lacertidae)之種類已超過二百三十多種，分隸於二十七個屬(Arnold, 1989)。分布於中國的蜥蜴科有三屬：麻蜥屬(*Eremias*)、蜥蜴屬(*Lacerta*)和草蜥屬(*Takydromus*)。其中草蜥屬主要分布地帶是從西伯利亞東南部、日本最北方的北海道、朝鮮半島、中國大陸、琉球群島、臺灣，下至中南半島的越南、緬甸、馬來西亞半島，一

直至印度尼西亞的爪哇等地區(Telford, 1969；Lin and Cheng, 1981；田和江, 1986；Cheng, 1987)。

產於中國的草蜥屬蜥蜴已知有十一種(田和江, 1986；呂等, 1988)，而台灣地區所產的蜥蜴科，目前共有蓬萊草蜥(*Takydromus stejnegeri*)、南台草蜥(*T. sauteri*)、台灣草蜥(*T. formosanus*)、雪山草蜥(*T. hsuehshanensis*)與台灣地蜥(*T. kuehnei*)等五種，同隸屬於 *Takydromus* 這一屬(genus)。這五種草蜥除台灣地

*通信作者(corresponding author): 呂光洋(Kuang-Yang Lue); FAX: 886-2-29312904; E-mail: biof-025@scn.ntnu.edu.tw

蜥外，其餘均為台灣特有種。

有關台灣地區蜥蜴的研究，自 1837 年 Schegel 來台灣收集爬蟲類開始，就斷斷續續有西方學者進行研究。到了二十世紀初期，日本人也開始加入標本收集及研究的行列。這些早期研究的方向所注重的重點是有關整個台灣地區蜥蜴動物相之調查與分類研究，且都是外國學者進行的研究(呂和賴，1991)。近年來國內學者對本島蜥蜴各方面的研究有逐漸增加的趨勢，整理已研究的報告，其中仍是以分類方面的研究居多(Wang and Wang, 1956；Wang, 1962；Liu Yu, 1983；Chen and Lue, 1987；Ota, 1991a, 1991b；林，1993)，此外，在其他方面的研究還包括有：生殖、產卵及生活史(Lin and Cheng, 1984；Chou and Lin, 1992；Huang, 1994；Lin, 1994)、行爲觀察(林和呂，1988；Lin et al., 1993)、食性分析(謝等，1986；范姜，1995)、生態保育(鄭，1987)及地理分布(呂等，1987；呂等，1988；林和鄭，1990；呂和賴，1991；Lue et al., 1992)等；對草蜥類的研究仍是以形態分類(Lin and Cheng, 1980, 1981；Cheng, 1987；Takeda and Ota, 1996)、生殖生理(Cheng and Lin, 1977, 1978；陳等，1987)為主，對於完整的系統分類及類緣關係的研究則較為欠缺。

使用同功酵素電泳技術對蜥蜴之分類、族群遺傳結構及類緣關係的探討，以國外學者居多(Milton et al., 1983；Parker and Selander, 1984；Good, 1988；Sarre et al., 1990；Sites and Murphy, 1991；Martins, 1995；Grismer and McGuire, 1996)，且研究對象大多是鬣蜥科(Iguanidae)及蜥蜴科(Lacertidae)蜥蜴(Webster et al., 1972；Soule and Yang, 1973；Gorman et al., 1975；Bock and McCracken, 1988；Frankel and Middendorf, 1991；Fu et al., 1995；MacCulloch et al., 1995a, 1995b)；中國大陸學者應用此技

術，以單一一種同功酵素對七種蜥蜴進行比較研究(馮等，1995)，但國內對蜥蜴這方面的相關研究至目前為止仍無文獻可查。因此，本研究是以台灣地區草蜥為實驗材料，進行同功酵素的電泳分析，以期瞭解下列所提出種間差異上的問題：

- (1) 台灣產草蜥屬種間基因分化程度為何？
- (2) 台灣地區與產於中國大陸之草蜥(*Takydromus spp.*)，彼此間的生物地理類緣關係為何？

材 料 與 方 法

本研究將台灣劃分成：北區、中區、南區、東區及山脈區等五個地理分區(圖一)(Lue et al., 1991)，各區的範圍如下：

北 区：以大安溪以北及東部宜蘭縣的平地至低海拔地區。

中 区：在本島西部，大安溪以南至曾文溪以北的範圍。

南 区：從西部之曾文溪以南一直到墾丁，包括澎湖群島。

東 区：本島東岸的和平溪以南至大武溪以北，以花蓮和台東兩縣為主。

山脈區：泛指本島中部，海拔在 500 公尺以上之山區。

採集之物種包括有：

蓬萊草蜥：廣泛分佈全台灣平地，海拔高度不超過 1000 公尺。

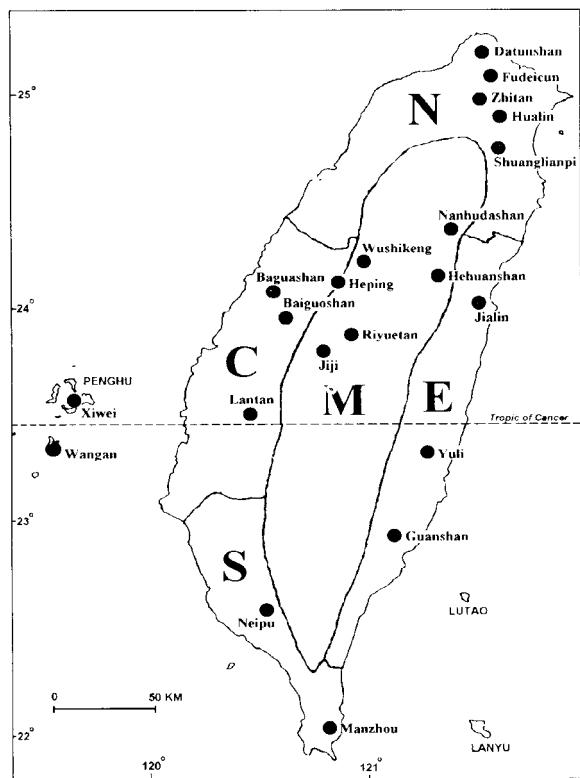
南台草蜥：出現於海拔 500 公尺以下的地區，僅分佈於台灣南部、高雄、屏東一帶及綠島、蘭嶼，為局限分佈類型。

台灣草蜥：廣泛分佈在海拔 1000 公尺以下的地區，但在台灣南部則較少發現。

雪山草蜥：僅分佈於海拔 2000~3500 公尺的

高山地區，已發現的地點有：小雪山、南湖大山、大禹嶺、合歡山、奇萊山及八通關等地。

台灣地蜥：曾在士林、新竹、烏來哈盆、和社、關子嶺、六龜及南仁山等海拔在1000公尺以下的地區出現，但其行動迅速，且數量極為稀少，不易發現(呂等, 1987；呂和賴, 1991；林, 1996)。



圖一、台灣地區草蜥屬(*Takydromus spp.*)之採集地點
Figure 1. Distribution of 5 species of *Takydromus*,
numbered dots indicate location of sampling

採集時間從1996年3月至1997年4月，在每個地理分區內之採集點採集草蜥屬蜥蜴(各採集地點位置標示於圖一)。此外，白馬祖北竿島採集北草蜥(*Takydromus septentrionalis*)，而南草蜥(*Takydromus sexlineatus*)則是由香港帶回，作為外群(outgroup)生物比對(每種

每個族群之地理分區位置及個體數目詳見表一)。

自野外捕獲草蜥，經種類鑑定紀錄後，置入採集箱中，攜回實驗室，移入-76°C冰櫃低溫保存。標本經快速解凍後，在4°C冷房中解剖切取肝臟、尾部骨骼肌等組織，視組織重量，加入3~4倍之緩衝萃取液(Extraction buffer: Tris-HCl pH 7.0; Shaklee and Keenan, 1986)，在冰浴中萃取酵素，以備電泳時取用。

使用已測試完成之緩衝溶液系統，配合適當的電泳條件(電壓、電流、及電泳時間)，在4°C環境下進行水平電泳；各凝膠緩衝液(gel buffer)與電泳緩衝液(electrode buffer)的配方、電泳時間、電壓及電流強度等，均參照 Siciliano and Show (1976)及 Redfield and Salini(1980)的方法。電泳結束，依據 Redfield and Salini (1980)、Shaklee and Keenan (1986)、Pasteur *et al.*(1988)及 Murphy *et al.*(1990)等之化學染色方法進行染色(所使用之同功酵素英文全名及其 EC number 見於附錄)；染色完成後，由酵素在膠片上呈現的譜帶型態(zymogram pattern)，依基因表現原則分辨基因座，並解讀出基因型(Soltis *et al.*, 1983；Shaklee and Keenan, 1986；Kephart, 1990；Shaklee *et al.*, 1990)，加以記錄後，再將資料輸入 BIOSYS-1 軟體(Swofford and Selander, 1989)進行統計分析。所估測出的遺傳變異度(genetic variability)包括有：各基因座之平均對偶基因數目(average number of alleles per locus, A)、95%水準之多型性基因座比例(proportion of polymorphic loci at 95% level, P)、各基因座平均觀測異質結合度(mean observed heterozygosity of per locus, Ho)與平均理論異質結合度(mean expected heterozygosity of per locus, He)，He 之值為根據哈

表一、草蜥屬蜥蜴採集地點及各項採集資料

Table 1. Location and data of sampling of *Takydromus spp.*

SPECIES	採樣地點	地理分區*	數量	採集日期	海拔(公尺)
<i>Takydromus stejnegeri</i>	富德山	N	3	1996/07	100
	直潭	N	14	1996/11	100
	八卦山	C	17	1997/03	200
	百果山	C	8	1997/03	100
	集集	C	13	1996/10	200
	內埔	S	14	1997/01	100
	西衛	S	22	1996/08	50
	望安	S	14	1996/08	50
<i>Takydromus formosanus</i>	大屯山	N	17	1996/03	700
	華林	N	14	1997/2	400
	雙連埤	N	19	1996/07~08	600
	烏石坑	M	6	1996/09	1000
<i>Takydromus hsuehshanensis</i>	合歡山	M	21	1996/09	3100
	南湖大山	M	11	1996/10	3100
<i>Takydromus sauteri</i>	玉里	E	1	1996/01	200
	滿州	S	10	1997/02	100
<i>Takydromus kuehnei</i>	北縣龜山	N	2	1997/04	400
<i>Takydromus septentrionalis</i>	馬祖北竿	---	5	1997/04	50
<i>Takydromus sexlineatus</i>	香港	---	15	1997/04	50

*N：北區；C：中區；S：南區；E：東區；M：山脈區。

溫定律(Hardy Weinberg equilibrium)所推算的期望值，參考 Hamrick and Allard (1972)之計算公式而求得。

遺傳結構(genetic structure)的分析是由F-統計(F-statistics)公式所計算出的三個指數：近親交配係數(F_{IS})、物種近親交配指標(F_{IT})及遺傳分化程度(F_{ST})，對遺傳變異進行估測(Wright, 1943, 1978)。計算基因流傳值(Nm)則是依據 Wright (1978)所提出之島嶼模型中，曾指出基因流傳值可藉由 F_{ST} 指數值的換算而得： $Nm = (1 - F_{ST}) / 4 F_{ST}$ 。遺傳相似度(genetic identity, I)與遺傳距離(genetic distance, D)的評估是採用 Nei (1978)的 unbiased genetic distance 及 Wright(1978)的 Modified Roger's distance 計算方法，對遺傳相似度(I)與遺傳距離值(D)進行估算。

為檢測七種草蜥的遺傳變異，採用 Wright(1978)的階層分析(hierarchy analysis)，以求出 F-statistics 來估算不同階層的遺傳分化程度；整個階層包含三部份：整個屬(total)、種(species)和族群(population)，計算出基因歧異度分析(Nei, 1973, 1977)。利用所得之 Nei's(D) 值及 Modified Roger's distance 值，以 UPGMA (Unweighted Pair-Group Method) (Sneath and Sokal, 1973)方法進行種群間的群叢分析(cluster analysis)，並依遺傳距離繪出群叢樹狀圖。另外，使用 Wright (1978)之 Modified Roger's distance，以 rooting at midpoint of the longest path 方法，繪出 distance Wanger tree，進而求出草蜥彼此之類緣關係。

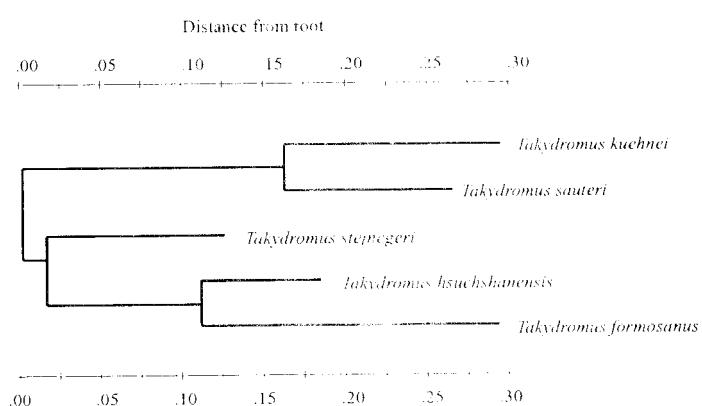
結 果

在實驗所選取之十五種清楚可辨識的酵素中，總共分辨判讀出二十六個基因座(表三)及七十三個對偶基因(allele)。除 *AAT-2** 和 *GDTH** 在各種間呈現單型性(mono-morphic)，其餘二十四個基因座均為多型性(polymorphic)。

七種草蜥各族群的基因頻率於表二-1.~2.。台灣五種草蜥中，平均對偶基因以蓬萊草蜥最高($A=1.288$)，其次是台灣草蜥($A=1.275$)，最低是台灣地蜥($A=1.000$)；多形性基因座比例以南台草蜥最高($P = 23.10\%$)，其次為蓬萊草蜥($P=19.71\%$)，最低亦是台灣地蜥($P=0.0\%$)；平均觀測異質度(H_o)及平均理論異質度(H_e)均以台灣草蜥為最高($H_o= 0.054$, $H_e=0.074$)，最低則是台灣地蜥($H_o= 0.0$, $H_e=0.0$)。產於馬祖的北草蜥及香港南草蜥之各遺傳變異度數值分別為： $A=1.3$, 1.6 ； $P=23.1\%$, 26.9% ； $H_o=0.054$, 0.087 ； $H_e=0.091$, 0.132 (表三)。在遺傳結構分析及基因流傳值(N_m)的測定，七種草蜥之 F -statistic 中的 F_{ST} 平均值為 0.740，表示只有 26% 遺傳變異是在種內，種間則存有高達 74% 的差異，明確顯示出屬內種間之遺傳分化程度已非常的高，五種草蜥及兩外群種彼此皆應屬獨立種(表四)。而種間之基因交流值(N_m)為 0.088，顯示出種間發生基因流傳的可能性非常小。

台灣五種草蜥在種間分析中(表五)，台灣地蜥與台灣草蜥的遺傳距離最遠[$Nei's(D)=0.733$]，最近的則是蓬萊草蜥與雪山草蜥 [$Nei's(D)=0.174$]。將北草蜥與南草蜥併入分析，發現北草蜥與蓬萊草蜥最近 [$Nei's(D)=0.130$]，南草蜥則是與南台草蜥較為接近 [$Nei's(D)=0.281$]。而北草蜥與南草蜥之 $Nei's$

(I) 值為 0.691(表五)。台灣草蜥屬中的五種草蜥在種間已呈現極高度的遺傳分化($F_{XY} = 0.527$)，將北草蜥與南草蜥與台灣五種草蜥一起分析，則種間歧異度有增加的趨勢($F_{XY}=0.533$)(表六、七)。台灣地區所產的五種草蜥使用 Wright(1978) 之 Modified Roger's distance 算法估算類源關係，可得到明顯的兩個群集：(1).台灣地蜥與南台草蜥成一群集：地蜥群(*Platyplacopus* group)；(2).台灣草蜥、雪山草蜥及蓬萊草蜥成另一群集：草蜥群(*Takydromus* group)(圖二)。此外，使用 Wright(1978) 之 Modified Roger's distance 算法，將台灣產五種草蜥與北草蜥、南草蜥一同進行群集分析，所得之 UPGMA 和 distance Wagner tree 的群集圖，亦可顯示出上述的兩大群集(地蜥群集和草蜥群集)；而北草蜥與南草蜥則彼此分別隸屬於不同的兩個群集(圖三-1.~2.)。



圖二、台灣產五種草蜥種間依 Modified Roger's distance (Wright, 1978) 所作之 distance Wagner tree 群集圖

Figure 2. Distance Wagner tree of Wright(1978) Modified Roger's distance showing the phylogeny among 5 species of *Takydromus*.

表二-1、七種草蜥之基因頻率

Table 2-1. Allele frequency for 24 polymorphic loci of 7 *Takydromus spp.*

Locus	SPECIES						
	蓬萊 草蜥	南台 草蜥	台灣 草蜥	雪山 草蜥	台灣 地蜥	北草 蜥	南草 蜥
N	102	11	49	32	2	5	15
<i>AAT-1*</i>							
A	.971	1.000	.929	.938	1.000	.800	.600
B	.029	.000	.000	.063	.000	.200	.200
C	.000	.000	.031	.000	.000	.000	.067
D	.000	.000	.041	.000	.000	.000	.133
<i>CK-1*</i>							
A	.951	1.000	.980	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.049	.000	.020	.000	.000	.000	.000
<i>CK-2*</i>							
A	.985	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.015	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>CK-3*</i>							
A	.975	.955	.980	1.000	1.000	1.000	.967
B	.025	.000	.020	.000	.000	.000	.000
C	.000	.045	.000	.000	.000	.000	.033
<i>EST-1*</i>							
A	1.000	.500	.951	1.000	.000	1.000	.600
B	.000	.500	.049	.000	1.000	.000	.200
C	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.200
<i>EST-2*</i>							
A	.995	.136	.902	1.000	.000	.000	1.000
B	.005	.864	.010	.000	1.000	.000	.000
C	.000	.000	.088	.000	.000	1.000	.000
<i>GDH*</i>							
A	.441	.682	.878	.125	.000	.400	.467
B	.368	.000	.000	.875	1.000	.000	.267
C	.172	.318	.000	.000	.000	.000	.267
D	.020	.000	.122	.000	.000	.600	.000
<i>GPI-1*</i>							
A	.912	.636	.931	1.000	1.000	1.000	.967
B	.088	.364	.039	.000	.000	.000	.033
C	.000	.000	.029	.000	.000	.000	.000
<i>GPI-2*</i>							
A	1.000	.909	1.000	1.000	1.000	1.000	.900
B	.000	.091	.000	.000	.000	.000	.100
<i>G3PDH-1*</i>							
A	1.000	1.000	.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.000	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
<i>G3PDH-2*</i>							
A	.990	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.005	.000	.000	.000	.000	.000	.000
C	.005	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>IDH-1*</i>							
A	.755	.000	.000	1.000	.000	.000	.000
B	.225	.000	1.000	.000	.000	1.000	.000
C	.010	.000	.000	.000	.000	.000	.000
D	.010	.000	.000	.000	.000	.000	.000
E	.000	1.000	.000	.000	1.000	.000	1.000
<i>IDH-2*</i>							
A	.980	.000	1.000	.688	1.000	1.000	.567
B	.020	1.000	.000	.000	.000	.000	.433
C	.000	.000	.000	.313	.000	.000	.000

表二-2、七種草蜥之基因頻率

Table 2-2. Allele frequency for 24 polymorphic loci of 7 *Takydromus spp.*

Locus	SPECIES						
	蓬萊 草蜥	南台 草蜥	台灣 草蜥	雪山 草蜥	台灣 地蜥	北草 蜥	南草 蜥
N	102	11	49	32	2	5	15
<i>LDH-B*</i>							
A	1.000	1.000	.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.000	.000	1.000	.000	.000	.000	.000
<i>LDH-A*</i>							
A	.995	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.005	.000	.000	.000	.000	.000	.000
<i>MDH-1*</i>							
A	1.000	1.000	.010	.000	1.000	1.000	1.000
B	.000	.000	.971	1.000	.000	.000	.000
<i>MDH-2*</i>							
A	.995	1.000	.980	1.000	1.000	1.000	1.000
B	.005	.000	.020	.000	.000	.000	.000
<i>ME-1*</i>							
A	.196	.000	.000	.000	.000	.000	.000
B	.333	1.000	.069	.000	.000	.000	.000
C	.294	.000	.216	.000	.000	1.000	1.000
D	.167	.000	.578	.969	.000	.000	.000
E	.010	.000	.137	.031	.000	.000	.000
F	.000	.000	.000	.000	1.000	.000	.000
<i>ME-2*</i>							
A	.912	.000	.039	.000	.000	.400	.633
B	.088	1.000	.000	.000	1.000	.000	.300
C	.000	.000	.520	.703	.000	.000	.033
D	.000	.000	.441	.297	.000	.000	.033
E	.000	.000	.000	.000	.000	.600	.000
<i>MPI*</i>							
A	1.000	.182	.118	1.000	1.000	1.000	.000
B	.000	.818	.882	.000	.000	.000	1.000
<i>PGM-1*</i>							
A	1.000	.000	.989	.922	.000	1.000	.000
B	.000	1.000	.011	.000	1.000	.000	1.000
C	.000	.000	.000	.078	.000	.000	.000
<i>PGM-2*</i>							
A	1.000	.000	.989	.781	.000	.900	.000
B	.000	.000	.011	.219	.000	.100	.000
C	.000	1.000	.000	.000	1.000	.000	1.000
<i>6-PGD*</i>							
A	.770	1.000	.863	1.000	1.000	.800	.000
B	.157	.000	.137	.000	.000	.000	.100
C	.064	.000	.000	.000	.000	.000	.867
D	.010	.000	.000	.000	.000	.100	.033
E	.000	.000	.000	.000	.000	.100	.000
<i>SOD*</i>							
A	1.000	1.000	1.000	1.000	.000	.800	.000
B	.000	.000	.000	.000	.000	.000	1.000
C	.000	.000	.000	.000	1.000	.200	.000

表三、七種草蜥各分析族群基因座之遺傳變異

Table 3. Summary of genetic variability for 26 loci among 7 species of *Takydromus spp.*

Species	Measures of Genetic Variability*				
	N	A	P	Ho (S.D)	He (S.D)
<i>Takydromus stejnegeri</i>	102	1.28	19.71	0.044 (0.012)	0.072 (0.073)
<i>Takydromus sauteri</i>	11	1.30	23.10	0.056 (0.024)	0.088 (0.033)
<i>Takydromus formosanus</i>	49	1.275	17.30	0.054 (0.027)	0.074 (0.033)
<i>Takydromus hsuehshanensis</i>	32	1.20	19.25	0.040 (0.003)	0.066 (0.004)
<i>Takydromus kuehnei</i>	2	1.00	0.00	0.0	0.0
<i>Takydromus septentrionalis</i>	5	1.30	23.1	0.054 (0.026)	0.091 (0.035)
<i>Takydromus sexlineatus</i>	15	1.60	26.9	0.087 (0.031)	0.132 (0.045)
Mean	12.067	1.280	18.801	0.047	0.073
S.D	5.661	0.177	7.460	0.021	0.31

*N = Mean sample size per locus

A = Mean no. of alleles per locus

P = Percentage of loci polymorphic (A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.95)

Ho=Mean heterozygosity - Directcount (standard deviation in parenthesis)

He= Mean heterozygosity - HdyWbg expected (Unbiased estimate (see Nei, 1978))

表四、七種草蜥種間的 F-統計值及基因流傳值(Nm)

Table 4. Summary F-statistics and Nm at all loci in 7 species of *Takydromus..*

Locus	Chi-square	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}	Nm
<i>AAT-1*</i>	78.910**	0.360	0.449	0.140	1.536
<i>CK-1*</i>	7.379**	0.402	0.420	0.031	7.815
<i>CK-2*</i>	3.406	-0.015	-0.002	0.013	18.981
<i>CK-3*</i>	18.231	-0.035	-0.014	0.021	11.655
<i>EST-1*</i>	4190472**	0.453	0.798	0.632	.146
<i>EST-2*</i>	557.423**	0.274	0.898	0.860	.041
<i>GDH*</i>	274.060**	0.752	0.846	0.380	.408
<i>GPI-1*</i>	47.310**	0.280	0.427	0.201	.994
<i>GPI-2*</i>	220.663**	0.822	0.942	0.676	.120
<i>G3PDH-1*</i>	615.330**	1.000	1.000	0.987	.003
<i>G3PDH-2*</i>	195.030**	0.662	0.989	0.966	.009
<i>IDH-1*</i>	697.731**	0.741	0.979	0.917	.023
<i>IDH-2*</i>	534.317**	0.242	0.748	0.668	.124
<i>LDH-B*</i>	615.330**	1.000	1.000	0.987	.003
<i>LDH-A*</i>	2.594	0.907	0.915	0.094	2.410
<i>MDH-1*</i>	412.632**	0.635	0.980	0.945	.0146
<i>MDH-2*</i>	147.865**	0.658	0.940	0.824	.053
<i>ME-1*</i>	840.815**	0.718	0.925	0.735	.090
<i>ME-2*</i>	882.134**	0.324	0.730	0.601	.166
<i>MPI*</i>	504.383**	0.659	0.947	0.843	.047
<i>PGM-1*</i>	620.577**	0.727	0.985	0.945	.015
<i>PGM-2*</i>	657.562**	-0.044	0.838	0.845	.046
<i>6PGD*</i>	322.509**	0.0195	0.635	0.547	.207
<i>SOD*</i>	937.710**	-0.148	0.888	0.903	.027
Mean		0.450	0.857	0.740	0.088

**P < 0.05

表五、七種草蜥種間遺傳距離與遺傳相似度

Table 5. Matrix of pairwise genetic distance (above) and genetic identity (below) between 7 species of *Takydromus*.

SPECIES	No. of pops.	1	2	3	4	5	6	7
1.蓬萊草蜥	8	*****	0.441	0.292	0.174	0.445	0.130	0.438
2.南台草蜥	1	0.644	*****	0.575	0.514	0.214	0.466	0.281
3.台灣草蜥	4	0.747	0.563	*****	0.222	0.733	0.279	0.502
4.雪山草蜥	2	0.840	0.598	0.801	*****	0.482	0.245	0.463
5.台灣地蜥	1	0.640	0.807	0.481	0.617	*****	0.451	0.368
6.北草蜥	1	0.878	0.627	0.757	0.783	0.637	*****	0.369
7.南草蜥	1	0.645	0.755	0.605	0.630	0.692	0.691	*****

表六、五種草蜥之 Wright 階層分析

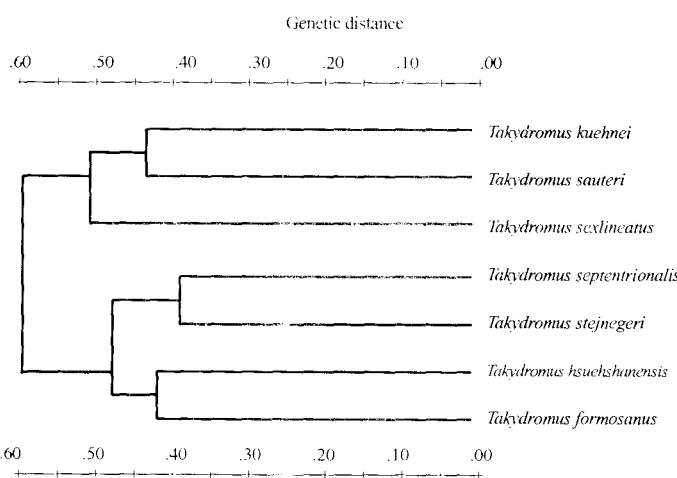
Table 6. Variance components and F-statistics combined across loci of 5 species of *Takydromus*

Comparison		Variance component	F _{XY}
X	Y		
POPULATION- SPECIES		1.334	.433
POPULATION- TOTAL		4.765	.731
SPECIES - TOTAL		3.431	.527

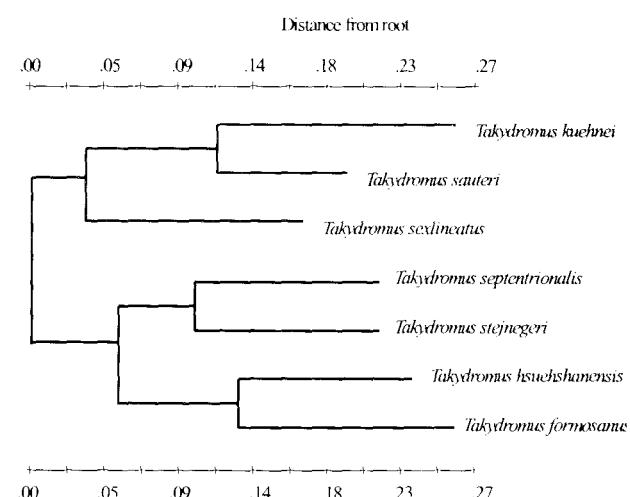
表七、七種草蜥之 Wright 階層分析

Table 7. Variance components and F-statistics combined across loci of 7 species of *Takydromus*.

Comparison		Variance component	F _{XY}
X	Y		
POPULATION- SPECIES		1.329	.415
POPULATION- TOTAL		4.982	.727
SPECIES - TOTAL		3.653	.533



圖三-1、七種草蜥種間之 Modified Roger's distance (Wright, 1978) 群叢分析 (UPGMA) 樹狀圖

Figure 3-1. UPGMA dendrogram of Wright (1978) Modified Roger's distance showing the phylogeny among 7 species of *Takydromus*.

圖三-2、七種草蜥種間依 Modified Roger's distance (Wright, 1978) 所作之 distance Wagner tree 群集圖

Figure 3-2. Distance Wagner tree of Wright (1978) Modified Roger's distance showing the phylogeny among 7 species of *Takydromus*.

討 論

目前台灣五種草蜥均以外部形質(morphology)作為分類依據的標準(呂等, 1987; 林和鄭, 1990; Ota, 1991b)。核型方面的資料, 由於蜥蜴科(Lacertidae)蜥蜴除 *Gallotia* 屬的染色體套數為 $2n=40$ (極少數的 *Takydromus sexlineatus* 個體為 $2n=40$ 或 42) 外, 其餘蜥蜴科蜥蜴之染色體套數均是 $2n=38$ (Arnold, 1989)。因此除外部型質, 並無其他方面的資料, 可對台灣地區五種草蜥的系統分類地位做更明確有力的界定。

由於台灣地蜥自 1909 年被 Van Denburgh 正式發表命名後, 其在屬的分類地位便一直有所爭議。1917 年時, Boulenger 因台灣地蜥具有與其他草蜥不同的特殊趾爪構造(digit structure), 建議台灣地蜥改用 *Platyplacopus* 的屬名(Boulenger, 1917; Lin and Cheng, 1980; Ota, 1991a)。而 Lin and Cheng (1980) 對台灣地蜥各項外部形質特徵重新進行鑑定後, 亦依此特殊之外部形質, 認為台灣地蜥應該歸屬於 *Platyplacopus* 屬, 而非 *Takydromus* 屬。但 Arnold(1989)使用支序分類法(cladistics), 對蜥蜴科各屬間之七十八個外部形質特徵進行類緣關係(phylogeny)研究時, 則是認為 *Platyplacopus* 與 *Takydromus* 應是意義相同(synonym)的屬名, 而將台灣地蜥重新歸隸於 *Takydromus* 中。由於 Thorpe(1982) 認為屬間的遺傳相似度 Nei's(I)值應在 0.35 以下。以屬間相似度為比對依據, 台灣地蜥與台灣四種草蜥及兩種外群草蜥之 Nei's(I) 值均在同屬範圍內, 應同為 *Takydromus* 屬, 故本實驗結果是支持 Arnold(1997)的看法: 台灣地蜥應隸屬於 *Takydromus* 屬。因此建議 *Takydromus kuehnei* 的中文名稱應由台灣地蜥更改回古納氏蛇舅母(陳和于, 1986; 呂,

1990)或是古氏草蜥較為適當。

Adest (1977) 對 *Uma* 屬(Iguanidae)中的五個種進行遺傳相關性探討時指出: 遺傳距離[Nei's(D)]在同種族群間的範圍是 0.0 ~ 0.1, 同屬種間的 Nei's(D)值通常是 0.2 或大於 0.2。而 Thorpe (1982) 則認為同屬種間的 Nei's(I)值範圍應在 0.35 ~ 0.85。電泳資料分析顯示, 台灣五種草蜥的 Nei's(D)值均大於 0.1, 其中南台草蜥、台灣草蜥及雪山草蜥三種間的 Nei's(D)更是相距達 0.5 以上, Nei's(I) 值範圍 0.481 ~ 0.840(表五)。實驗結果與 Adest 及 Thorpe 二人的看法相吻合。因此, 我們可以很明確的知道台灣的五種草蜥為同一屬內之獨立種。將北草蜥與南草蜥加入分析, 除北草蜥與蓬萊草蜥外, 其他種間遺傳相似度仍在同屬種間範圍內。由於北草蜥與蓬萊草蜥具有高達 0.878 的 Nei's(I)值, 依 Thorpe 的看法, 此二種的相似度已到同種族群間之層次; 若按照 Adest 的說法, 此二種亦已瀕臨同種的階段。但 Fu et al., (1995) 在探討 *Lacerta caucasica* 三亞種(subspecies)間的遺傳差異時認為, 雖然 *L. c. caucasica* 與 *L. c. daghestanica* 之間的 Nei's(D)=0.076~0.087, 但因為採樣的誤差及外表型態的差異, 仍將此二亞種視為不同的兩個種。因此上述不符理論現象的產生, 推測原因可能由於對北草蜥的採樣族群及採樣數目過少, 導致在估測遺傳相似度時造成偏差。

類緣關係的推測, 是藉由群叢分析的原理, 分辨出彼此關係的遠近, 將關係相近的一群以分開的方式結合在一起 (Williams, 1971)。Arnold (1997)以三十五個外部形質為基礎, 探討東亞地區十六種草蜥屬蜥蜴類緣關係時, 將草蜥屬細分成兩個亞屬(subgenus), 其中南台草蜥與台灣地蜥、崇安地

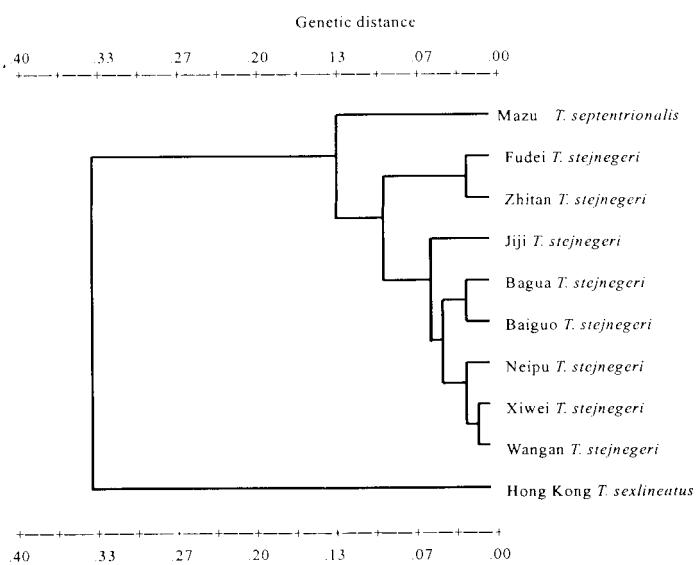
蜥(*T. sylvaticus*)、峨眉地蜥(*T. intermedius*)被分至地蜥亞屬(*Platyplacopus*)中，蓬萊草蜥、雪山草蜥、台灣草蜥、北草蜥及南草蜥則同爲草蜥亞屬(*Takydromus*)。由實驗的電泳資料可顯示出(圖二、三)，台灣產五種草蜥之類緣關係明顯分成兩群，一群是南台草蜥及台灣地蜥，另一群是蓬萊草蜥、雪山草蜥及台灣草蜥。因此，不論是在型態分類資料或同功酵素的電泳訊息，均可說明草蜥屬中分有兩群類緣關係差異較遠的蜥蜴種類。至於此兩個分類群在草蜥屬中是否要分爲兩個不同的亞屬，則須需要更詳細的分子資料來進行驗證。

台灣五種草蜥之類緣關係，以 Roger's(D) 值(Wright, 1978)進行群集分析，所得到的 distance Wanger tree 則顯示，雪山草蜥與台灣草蜥有較相近的類緣關係(圖二)，此結果則是與 Arnold (1997)在型態分類上的推論相符合。此外，蓬萊草蜥與台灣草蜥二者的地理分布重疊性大，外部型態亦是五種草蜥中最爲相近(Cheng, 1987；Ota, 1991b)，對生態環境的需求及在生態習性的表現上，也有極高的相似程度(林及鄭, 1990)，且 Arnold (1997)也認爲此二種蜥蜴彼此類緣關係接近，但在本實驗同功酵素的表現結果顯示，蓬萊草蜥與台灣草蜥的遺傳距離並非最相近。固定基因差異(fixed allelic difference)的產生，將會造成遺傳距離變大，且可作爲區分種間差異的依據(Fu et al., 1995)。由於蓬萊草蜥與台灣草蜥在 *G3PDH-1** 及 *LDH-B** 兩個基因座上有明顯固定基因(fixed allele)的產生，因此可推測 *G3PDH-1** 及 *LDH-B** 是造成蓬萊草蜥與台灣草蜥遺傳距離較遠的主要因素之一。但此現象是由何種演化力量所造成的，仍有待更完整的生態資料進行探討。此外，在所使用的群集分析方法中，南台草蜥與台灣地

蜥始終與其他三種草蜥有差異較大的類源關係，此結果亦與 Arnold (1997)之外表形質的分類論點相符合。

台灣五種草蜥雖然可能具有相同的演化來源，但由於五種草蜥分布在台灣之地理位置差異頗大，對生態環境的適應也有所不同，因而在蛋白質酵素的反應上會產生非逢機的改變(Nevo, 1983)。由 Wright (1978)階層分析可看出五種草蜥種間變異已達 52.7%，種間呈現極高度的分化現象($F_{ST}=0.76$)。由於族群不大、同種間基因交流不順暢，再加上生態因子的選汰作用都有可能是造成台灣五種草蜥種間呈現高度遺傳分化的原因。

七種草蜥使用 UPGMA 及 distance Wanger tree 之群集分析，均顯示北草蜥與南草蜥分別屬不同的兩群。其中北草蜥屬於草蜥群(*Takydromus group*)(包括：蓬萊、雪山和台灣三種草蜥)，與蓬萊草蜥遺傳距離最近；南草蜥則爲地蜥群(*Platyplacopus group*)(包括：台灣地蜥和南台草蜥)，與南台草蜥遺傳距離較近。但是以 Arnold (1997)的說法，北草蜥與南草蜥均應在草蜥群集內且類源關係應是最相近的，但本實驗電泳結果則未能支持 Arnold(1997)在形質上的看法。北草蜥由大陸的北方—吉林，至江蘇、福建、廣東、廣西皆有分布(伍等, 1985；黃等, 1987)，而蓬萊草蜥亦泛分布於台灣及澎湖離島，且在 1987 年以前，蓬萊草蜥就一直被認爲是北草蜥(Cheng, 1987；Ota, 1991a)。若將蓬萊草蜥族群與北草蜥、南草蜥進行群集分析，發現北草蜥和蓬萊草蜥族群間之遺傳距離似乎與地理距離有密切的關連(圖四)。此外，南草蜥廣泛分布於整個東亞地區，包括中國南部、中南半島、印度及印尼的婆羅洲、蘇門達臘等地區，由於分布的範圍廣，外部形質特徵有極大的差異，故南草蜥又可分成兩個亞種



圖四、蓬萊草蜥族群與北草蜥、南草蜥之 Nei (1978) unbiased genetic distance 群叢分析 (UPGMA) 樹狀圖

Figure 4. UPGMA dendrogram of Nei (1978) unbiased genetic distance showing the phylogeny among populations of *Takydromus stejnegeri*, *Takydromus septentrionalis*, and *Takydromus sexlineatus*.

(Arnold, 1997)；而南台草蜥則僅分佈於台灣南部的高雄、屏東一帶及綠島、蘭嶼等地區。雖然在型態分類方面南草蜥與南台草蜥之間存有很大的差異(Arnold, 1997)，但是同功酵素的表現上則是相近。因此在演化過程中物種的外部形質、分子構造及行為表現可能沒有絕對的相關性。由於北草蜥及台灣地蜥採樣數偏低，無法明確說明台灣與大陸之間草蜥屬的演化歷程。至於台灣島中，草蜥群集與地蜥群集在台灣地區的擴散方向為何？仍是值得深入探究的課題。

致 謝

感謝中研院動物所李信徹博士及魚類生化分類學研究室的全體同仁：王弘毅先生、鄭蕙玲小姐、郭建賢先生等人，在實驗過程

中所給予的全力支持與指導。國立海洋科技博物館籌備處陳添喜先生及台灣師大生態學研究室林獻升先生在文獻收集與資料統計分析上的協助；日本京都大學動物系陳賜隆先生在外群採集上的幫忙，於此一並致謝。

參 考 文 獻

- Adest, G. A. 1977. Genetic relationships in genus *Uma* (Iguanidae). *Copeia* 1977: 47-52.
- Arnold, E. N. 1989. Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old-World family of lizards derived from morphology. *Bull. Brit Mus. Nat. Hist. (Zool.)* 55: 209-257.
- Arnold, E. N. 1997. Interrelationships and evolution of the east Asian grass lizard, *Takydromus* (Squamata:Lacertidae). *Zool. J. Linn. Soci. 119*: 267-296.
- Bock, B. C. and G. F. McCracken. 1988. Genetic structure and variability in the green iguana. *J. Herpetol.* 22(3): 316-322.
- Boulenger, G. A. 1917. Description of a new genus *Platyplacopus* (Lacertidae; Reptilia) from Formosa. *Mem. Asiat. Soc. Bengal* 5: 232.
- Chen, S. H. and K. Y. Lue. 1987. A new species of skink, *Sphenomorphus taiwanensis*, from Taiwan (Sauria:Scincidae). *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica* 26(2): 115-121.
- Cheng, H. Y. 1987. The status of lizard *Takydromus stejnegeri* Van Denburgh in Taiwan. *J. Taiwan Mus.*, 40(2): 13-17.
- Cheng, H. Y. and J. I. Lin. 1977. Comparative reproductive biology of the lizards, *Japa-*

- Jura swinhonis formosensis*, *Takydromus septentrionalis* and *Hemidactylus frenatus* in Taiwan. I . Male reproductive cycle. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica* 16: 107-120.
- Cheng, H. Y. and J. I. Lin. 1978. Comparative reproductive biology of the lizards, *Japalura swinhonis formosensis*, *Takydromus septentrionalis* and *Hemidactylus frenatus* in Taiwan. II . Fat body and liver cycles in males. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica* 17(1): 67-74.
- Chou, W. H. and J. Y. Lin. 1992. Note on reproduction of the skink, *Sphenomorphus Taiwanensis* for Taiwan. *J. Taiwan Mus.* 45(2): 1-4.
- Frankel, J. S. and G. A. Middendorf. III. 1991. An electrophoretic study of genetic variation in populations of Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi* (Sauria, Iguanidae) — I. Esterase characterization and polymorphism. *Comp. Biochem. Physiol.* 100: 173-176.
- Fu, J., I. S. Darevsky, R. D. MacCulloch, L. A. Kupriyanova, E. S. Roitberg, T. M. Sokolova, and R. W. Murphy. 1995. Genetic and morphological differentiation among caucasian rock lizards of the *Lacerta caucasica* complex. *Rus. J. Herpetol.* 2(1): 36-42.
- Good, D. A. 1988. Allozyme variation and phylogenetic relationships among the species of *Elgaria* (Squamata:Anguidae). *Herpetologica* 44(2): 154-162.
- Gorman, G. C., M. Soule, S. Y. Yang, and E. Nevo. 1975. Evolutionary genetics of insular Adriatic lizard. *Evolution* 29: 52-71.
- Grismar, L. L. and J. A. McGuire. 1996. Taxonomy and biogeography of the *Sceloporus magister* complex (Squamata: Phrynomatidae) in Baja California, Mexico. *Herpetologica* 52: 416-427.
- Hamrick, J. L. and R. W. Allard. 1972. Microgeographical variation in allozyme frequencies in *Avena barbata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 69: 2100-2140.
- Huang, W. S. 1994. Report on egg clutch size of the long-tailed skink, *Mabuya longicaudata* from Taiwan. *J. Taiwan Mus.* 47(2): 45-47.
- Kephart, S. R. 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: A comparative analysis of techniques. *Amer. J. Bot.* 77(5): 693-712.
- Lin, C. Y., J. S. Lai and K. Y. Lue. 1993. Note on the nesting site and parental care of *Eumeces chinensis formosensis* Van Denburg from Taiwan. *J. Taiwan Mus.* 46(1): 1-3.
- Lin, J. T. 1994. Note on the breeding and unisexuality of *Hemiphyllodactylus typustypus* (Reptilia:Sauria) from Taiwan. *J. Taiwan Mus.* 47(2): 69-73.
- Lin, J. Y. and H. Y. Cheng. 1980. Note on corrected identification and redescription of a ground lizard, *Platyplacopus kuehnei*, with a revised key of family Lacertidae from Taiwan. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica* 19: 63-65.
- Lin, J. Y. and H. Y. Cheng. 1981. A new species of *Takydromus* (Sauria:Lacertidae) from Taiwan. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica*

- 20(1): 43-47.
- Lin, J. Y. and H. Y. Cheng. 1984. Ovarian cycle in the house gecko, *Hemidactylus frenatus*, in Taiwan with reference to food stress in winter. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica* 23(1): 21-28.
- Liu Yu, M. C. 1983. Comparative studies on the structure of climbing organ of Taiwan *Hemidactylus frenatus* and *H. bowringii*. *Biol. Bull. Taiwan Norm. Univ.* 18: 1-9.
- Lue, K.Y., C. Y. Lin, K. S. Chuang and J. S. Lai. 1991. Review on the current status of amphibians in taiwan. In "Proceedings of the First International Symposium on Wildlife Conservation, R.O.C." ed. by Y. S. Lin and K. H. Chang. (eds), Council of Agriculture, Taipei. pp. 173-213. (in Chinese with English abstract)
- Lue, K. Y., S. L. Chen and W. S. Chang. 1992. Notes on the reptiles collected from the offshore island of Penghu Archipelago. *J. Taiwan Mus.* 45(1): 15-18.
- MacCulloch, R. D., Fu, J., I. S. Darevsky, F. D. Danielyan, and R. W. Murphy. 1995a. Allozyme variation in three closely related species of Caucasian rock lizard (*Lacerta*). *Amphibia-Reptilia* 16: 331-340.
- MacCulloch, R. D., R. W. Murphy, L. A. Kupriyanova, I. S. Darevsky, and F. D. Danielyan. 1995b. Clonal variation in the parthenogenetic rock lizard *Lacerta armeniaca*. *Genome* 38: 1057-1060.
- Martins, J. M. 1995. Allozyme variation and expression in lizards of the *Tropidurus nanuzae* species group (Iguania: Tropiduridae). *Copeia* 1995(3): 665-675.
- Milton, D. A., J. M. Hughes, and P. B. Mather. 1983. Electrophoretic evidence for the specific distinctness of *Egernia modesta* and *E. whitii* (Lacertilia:Scincidae). *Herpetologica* 39(2): 100-105.
- Murphy, R. W., J. W. Sites, Jr, D. G. Buth, and C. H. Haufler. 1990. Proteins I : Isozyme electrophoresis. In "Molecular Systematic" ed. by Hillis, D. M. and C. Moritz. (eds), Sunderland: Sinauer Associates Inc., Massachusetts. U.S.A. pp.45-126.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 70: 3312-3323.
- Nei, M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.* 41: 225-233.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nevo, O. 1983. Adaptive significance of protein variation. In "Protein polymorphism: Adaptive and Taxonomic significance" ed. by G. S. Oxford and D. Rollinson (eds), Academic press Inc. London. pp. 239-282.
- Ota, H. 1991a. Advance in the systematics and biology of the lizards of Taiwan : A critical review. *J. Taiwan Mus.* 44(1): 125-133.
- Ota, H. 1991b. Systematics and biogeography of terrestrial reptiles of Taiwan. In "Proceedings of the first international symposium on wildlife conservation, R.O.C." ed. by Y. S. Lin and K. H. Chang. (eds). Council of Agriculture, Taipei. pp.47-112.
- Pasteur, N., G. Pasteur, F. Bonhomme, J.

- Catalan, and J. B. Davidian. 1988. Practical isozyme genetics. Halsted Press, New York. pp.215.
- Parker, E. D. Jr. and R. K. Selander. 1984. Low clonal diversity in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus neomexicanus*. (Sauria:Teiidae). *Herpetologica* 40(3): 245-252.
- Redfield, J. A. and J. P. Salini. 1980. Techniques of starch-gel electrophoresis of penaeid prawn enzymes. (*Penaeus* spp. and *Metapenaeus* spp.). CSIRO. Aust. Div. Fish. Oceangr. Rep. 116: 1-20.
- Sarre, S., T. D. Schwaner, and A. Georges. 1990. Genetic variation among insular populations of the sleepy lizard, *Trachydosaurus rugosus* Gray (Squamata: Scincidae). *Aust. J. Zool.* 38: 603-613.
- 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.
- Shaklee, J. B., F. W. Allendorf, D. C. Morizot, and G. S. Whitt. 1990. Gene nomenclature for protein coding loci in fish. *Trans. Amer. Fish. Soci.* 119: 2-15.
- Sites, J. W. Jr. and R. W. Murphy. 1991. Isozyme evidence for independently derived, duplicate G3PDH loci among squamate reptiles. *Can. J. Zool.* 69: 2381-2396.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Fredman, San Francisco.
- Soltis, D. E., C. H. Haufler, D. C. Darlow, and G. J. Gastony. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: A compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *Amer. Fern. J.* 73: 9 - 27.
- Soule, M. and S. Y. Yang. 1973. Genetic variation in side-blotched lizards on islands in the gulf of California. *Evolution* 27: 593-600.
- Swofford, D. L. and R. B. Selander. 1989. Biosys-1, A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematization. Illinois Natural History Surevey.
- Takeda, N. and H. Ota. 1996. Description of a new species of *Takydromus* from the Ryukyu Archipelafo, Janpan, and a taxonomic redefinition of *T. smaragdinus* Boulenger 1887 (Reptilia:Lacertidae). *Herpetologica* 52(1): 77-88.
- Telford, Jr., S. R. 1969. The ovarian cycle, reproductive potential, and structure in a population of the Japanese Lacertid *Takydromus tachydromoides*. *Copeia* 1969(3): 548-567.
- Thorpe, J. P. 1982. The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 139-168.
- Wang, C. S. 1962. The reptiles of Botel-Tobago. *Quart. Jour. Taiwan Mus.* 15(3,4): 141-191.
- Wang, C. S. and Y. M. Wang. 1956. The reptiles of Taiwan. *Quart. Jour. Taiwan Mus.* 9(1): 1-86.
- Webster, T. P., R. K. Selander, and S. Y. Yang. 1972. Genetic varability and similarity in

- the *Anolis* lizards of Bimini. *Evolution* 26: 523-535.
- Williams, W. T. 1971. Principles of clustering. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 303-326.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations, vol. 4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago.
- 田婉淑和江明耀 1986. 中國兩棲爬蟲動物鑑定手冊。科學出版社。pp. 78-99.
- 伍律、李德俊和劉稱琛 1985. 貴州爬行類誌。貴州人民出版社。pp. 74-85.
- 呂光洋、陳世煌、陳玉松和陳賜隆 1987. 臺灣爬蟲動物－蜥蜴類，臺灣省政府教育廳科學教育資料叢書(XIV)，台北。pp. 116.
- 呂光洋、陳賜隆和葉冠群 1988. 臺灣產蜥蜴類動物相。生物科學 31(1): 45-55.
- 呂光洋 1990. 台灣兩棲爬蟲動物，台灣野生動物資源調查手冊(2)。行政院農業委員會，台北。pp. 44-48.
- 呂光洋和賴俊祥 1991. 臺灣野生動物資料庫(三)蜥蜴類(I)。行政院農業委員會，台北。
- 林雨德和呂光洋 1988. 河床蜥蜴行爲之觀察記錄：台灣草蜥(*Takydromus Formosanus*)、麗紋石龍子(*Eumece elegans*)及印度蜓蜥(*Sphenomorphus indicus*)。師大生物學報 23: 203-219.
- 林俊義和鄭先祐 1990. 臺灣蜥蜴誌。臺灣省立博物館，台北。
- 林華慶 1993. 斯文豪氏攀蜥簡介。自然保育季刊 3: 37-38.
- 林華慶 1996. 南投縣的爬蟲類，台灣省特有生物研究保育中心，南投。
- 范姜衛良 1995. 台北地區黃口攀蜥食性及胃內含物分析。國立臺灣大學植物病蟲害研究所碩士論文，台北。
- 陳善夫、鄭歲和歐保羅 1987. 蓬萊草蜥副睪分泌性顆粒的年週期變化。東海學報 28: 725-738.
- 陳兼善和于名振 1986. 臺灣脊椎動物誌(增訂版)下冊。台灣商務印書館。pp. 101-102.
- 黃美華、金貽郎和蔡春抹 1987. 浙江動物誌－兩棲類、爬行類。浙江科學技術出版社。pp. 129-151.
- 馮照軍、楊克合和林麗萍 1995. 七種蜥蜴幾種組織乳酸脫氫酵素(LDH)同功酵素的比較研究。兩棲爬行動物學研究 4,5: 245-249.
- 鄭先祐 1987. 臺灣產蜥蜴生態學與生態保育。東海學報 28: 763-790.
- 謝淳仁、阮列陽和呂光洋 1986. 哈盆地印度蜓蜥(*Sphenomorphus indicus*)的食性研究。師大生物學報 21: 73-84.

(接受日期：89年12月9日)

附錄、所使用之同功酵素名稱及其 EC 號碼。

Appendix. The English name and EC number of Isozyme

縮寫名稱	英文全名	EC number
AAT	Aspartate aminotransferase	EC 2.6.1.1.
CK	Creatine kinase	EC 2.7.3.2.
EST	Esterase	EC 3.1.1.-
GDH	Glucose dehydrogenase	EC 1.1.1.118.
GPI	Glucosephosphate isomeraes	EC 5.3.1.9.
GTDH	Glutamate dehydrogenase	EC 1.4.1.2.
G3PDH	Glycerol-3-phosphate dehydrogenase	EC 1.1.1.8.
IDH	Isocitrate	EC 1.1.1.42.
LDH	L-Lactate dehydrogenase	EC 1.1.1.27.
MDH	Malic acid dehydrogenase	EC 1.1.1.73.
ME	Malic enzyme	EC 1.1.1.40.
MPI	Mannose-6-phosphate isomerase	EC 5.3.1.8.
PGM	Phosphoglucomutase	EC 5.4.2.2.
6-PGD	6-phosphogluconic dehydrogenase	EC 1.1.1.44.
SOD	Superoxide dismutase	EC 1.15.1.1.

Study on Phylogeography of Lacertida

Shan Kao and Kuang-Yang Lue*

Department of Biology, National Taiwan Normal University

Taipei, Taiwan

Abstract

In this research, we used electrophoretic technique of isozyme to survey the genetic structure and the phylogeography among *Takydromus stejnegeri*, *Takydromus sauteri*, *Takydromus formosanus*, *Takydromus hsuehshanensis*, and *Takydromus kuehnei* in Taiwan. *Takydromus septentrionalis* from Ma-Zu and *Takydromus sexlineatus* from Hong Kong were used as outgroup species animals. Among five species of the Lacertidae in Taiwan and two outgroup, 24 loci were polymorphic, proportion of polymorphic loci was 18.801%, average number of alleles per locus was 1.28, mean observed heterozygosity of per locus was 0.047, and mean expected heterozygosity of per locus was 0.073. The smallest Nei's (1978) genetic distance between *T. stejnegeri* and *T. hsuehshanensis* was [Nei's(D)=0.174], and the largest was found between *T. kuehnei* and *T. formosanus* [Nei's(D)=0.733]. The five species of the Lacertidae were independent species of the same genus. The tree of UPGMA among 5 species had two clusters which were phylogenetically closer: 1. *Platyplacopus* group, including *T. kuehnei* and *T. sauteri*. 2. *Takydromus* group, including *T. stejnegeri* · *T. hsuehshanensis* and *T. formosanus*. In addition, *T. septentrionalis* and *T. sexlineatus* were subordinated to *Takydromus* group and *Platyplacopus* group, respectively.

The correlation of evolution between *Takydromus spp.* of Taiwan and mainland China, and the dispersive direction of *Platyplacopus* group and *Takydromus* group in Taiwan still need more detailed studies for further understanding.

Key words: Taiwan, Lacertidae, *Takydromus*, Isozyme, Genetic structure, Phylogeography

*通信作者(corresponding author):呂光洋(Kuang-Yang Lue); FAX: 886-2-29312904; E-mail: biofv025@scc.ntnu.edu.tw