

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis



以綜合分類學探究臺灣本島與東部三離島

繡眼屬 (*Zosterops*) 之分類

Integrative Taxonomy of the White-eyes

(Genus: *Zosterops*) in Taiwan and the Three East Outlying Islands Based on Multiple Lines of Evidence

趙 萱

Hsuan Chao

指導教授：袁孝維 博士、陳韋仁 博士

Advisor: Hsiao-Wei Yuan, PhD, Wei-Jen Chen, PhD

中華民國 112 年 2 月

February 2023

謝辭

論文付梓之際，回首兩年半的研究歷程，甚覺豐富精彩。謝謝父母的支持，讓我能持續在研究中摸索前行。



論文之所成尤其感謝指導老師袁孝維老師和陳韋仁老師，提供多樣的野外調查機會，並指導我各項數據分析、分子生物的實驗操作和分析、內容爬梳與架構建議。謝謝許育誠老師、林思民老師及丁宗蘇老師撥冗審閱論文，給予寶貴意見使論文更臻完善。謝謝許育誠老師和姚正得老師提供樣本，並分享珍貴的觀察和研究經驗。亦不能缺少蔡孟勳老師、王佩華老師及賴芳裕博士協助及指導基因定序和性別鑑定實驗。

有幸在學長姐的引導之下以龜山島的繡眼鳥為目標開展研究，樣本採集充滿挑戰，萬分感謝崇航學長、智偉學長、瀚柏學長、欣翰學長、佩蓉學姐、妤蓮學姐、孟婕學姐、昶詠學姐、昀萱、周安和 Rajatanan 風雨無阻協助繫放，指導我野外工作的各項技巧，同時交流許多對研究內容的想法，給了我諸多靈感。謝謝惠如協助各項公文申請與支援，謝謝海巡署龜山島安檢所和中央研究院綠島海洋研究站提供舒適的起居環境，讓我們能無後顧之憂。

分子實驗操作和分析於我是嶄新的學習，分外感謝秀貞姐、德媣學姐、凌藍學姐、文君學姐、洪君學長、泓維和美雪的詳細示範教導與經驗分享。

海島上聽濤觀星的日子帶來原始深刻的悸動，謝謝優雅神秘的龜山島、多姿多采的綠島，更要謝謝可愛奇妙的綠繡眼。

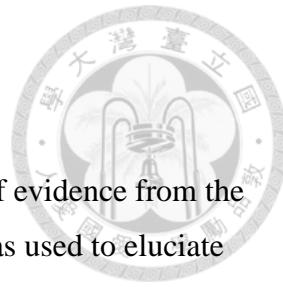
摘要



以綜合分類學（integrative taxonomy）方法結合分子遺傳、形態、行為、生態特徵等多元證據檢定物種假說，在分類學研究上尤其應用於繡眼屬（*Zosterops*）等具分布廣泛且輻射種化特性的類群，可以提供穩定的分類定義。根據過去基於臺灣鳥類相及親緣關係分析之結果，已知三種繡眼鳥分布於臺灣與鄰近區域，分別是斯氏繡眼（*Zosterops simplex*）、低地繡眼（*Zosterops meyeni*）和日菲繡眼（*Zosterops japonicus*），然而尚須多元證據以評估其物種分類地位，並進一步描述其生物地理分布。龜山島位於斯氏繡眼分布範圍東界及日菲繡眼分布範圍西界之間，綠島則被認為是低地繡眼分布的北界。長期的野外觀察紀錄指出東部離島之繡眼鳥形態特徵在島嶼間和與本島間均有差異，為了瞭解臺灣本島與三座東部離島上繡眼鳥的物種歸屬，本研究利用全粒線體基因組、細胞色素 c 氧化酶（*COI*）、粒線體細胞色素 b（*cytb*）和還原型菸鹼醯胺腺嘌呤二核苷酸去氫酶（*ND2*）等基因片段分析其分子親緣關係、生物地理分布及族群遺傳結構，輔以形質測量、體色、鳴叫及歌曲特徵進行綜合分類判斷。研究結果證實該三種繡眼鳥之獨立物種地位，首次確認龜山島應屬於日菲繡眼，綠島的繡眼鳥非低地繡眼而應為日菲繡眼。蘭嶼屬於低地繡眼，臺灣本島則被確認為斯氏繡眼。意即日菲繡眼的分布邊界將延伸至龜山島和綠島與臺灣本島之間；而低地繡眼的分布範圍過去包含菲律賓北部至蘭嶼和綠島，本研究結果更新其北界應南移至綠島與蘭嶼之間。同時，形質測量及歌曲特徵亦能支持分子分析的結果，可做為實地觀察時物種辨認的有效方式。日菲繡眼與低地繡眼均棲息於臺灣東部離島，各自具獨特的族群遺傳和形態特徵，應避免其族群受飼鳥市場交易對其產生獵捕壓力與干擾，將有助於保存遺傳與生物多樣性。

關鍵詞：綜合分類學、親緣關係、物種界定、形質、粒線體基因、繡眼屬

Abstract



In this study, the integrative taxonomy combining multiple lines of evidence from the analyses based on molecular, morphological, and ecological traits was used to elucidate the taxonomic status of the white-eyes in genus *Zosterops* in Taiwan. Based on the taxonomic scheme defined by previous studies according to the phylogenetic results and up-to-date information about bird fauna in Taiwan, three currently recognized *Zosterops* species occur in and around Taiwan. They are Swinhoe's white-eyes (*Zosterops simplex*), Lowland white-eyes (*Zosterops meyeni*), and Warbling white-eyes (*Zosterops japonicus*). However, multiple pieces of evidence are still needed to evaluate their taxonomic status and to further describe their biogeographical distributions. Guishan Island is in the middle of the border of *Z. simplex* from the west and *Z. japonicus* from the east, and Green Island was considered the northern edge of *Z. meyeni* distribution. In this study, the white-eye populations in Taiwan main island and the three east outlying islands were therefore investigated to explore their phylogenetic relationships, biogeographic pattern, and population structure through mitochondrial genome and gene (*Cytochrome c oxidase subunit I [COI]*, *Cytochrome b [cytb]*, and *NADH dehydrogenase subunit II [ND2]*) information. To test the species hypothesis, in addition to the molecular analyses including *COI* and *cytb* based species delimitation, the analyses with supplemented data by morphological measurements, body colors, call, and song traits were also conducted. The resulting multiple lines of evidence confirmed the valid species status of the three white-eye species occurring in Taiwan. It is reported for the first time that the white-eye population on Guishan Island should belong to *Z. japonicus*, and the white eyes on Green Island are *Z. japonicus* instead of *Z. meyeni*. The white eyes on Orchid Island should belong to the *Z. meyeni*. The white eyes occurring on Taiwan main island were confirmed to be the *Z. simplex*. It meant that the distribution range of *Z. japonicus* should be extended to the zone covering Guishan Island and Green Island with a boundary located between Taiwan main island and the east outlying islands. The *Z. meyeni* was previously known to be distributed from the northern Philippines to Green Island and Orchid Island. This study updates its northernmost boundary of the distribution located at the sea between Green Island and Orchid Island. Meanwhile, the molecular species delimitation results corroborated morphological measurements and song characteristics will be applied to species

identification in the field. Since both *Z. japonicus* and *Z. meyeni* inhabit isolated islands and each of them possesses unique genetic and morphological features, for conservation, it is necessary to prevent them from the threat of the bird trading market for biodiversity preservation.

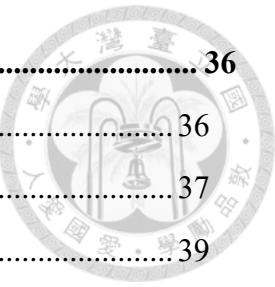


Keywords: Integrative taxonomy, Phylogeny, Species delimitation, Morphology, Mitochondrial DNA, *Zosterops*

目錄

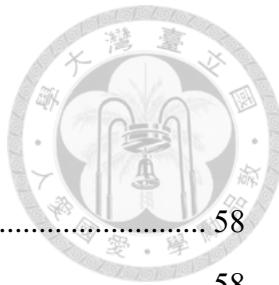


謝辭	i
摘要	ii
Abstract	iii
壹、 前言	1
一、 生物分類學演變	1
二、 繡眼屬鳥類分類歷史	4
三、 臺灣及鄰近區域之地質歷史	8
四、 研究目的	11
貳、 研究方法	13
一、 研究物種	13
二、 研究地點及繫放採樣	15
三、 DNA 樣本萃取	16
四、 性別鑑定	18
五、 親緣關係、物種界定及親緣地理結構分析	19
六、 遺傳多樣性、族群分化及人口學分析	21
七、 分化時間估算	22
八、 形質與體色分析	22
九、 鳴叫與歌曲聲學分析	24
十、 研究倫理聲明	24
參、 結果	25
一、 分子親緣分析	25
二、 族群遺傳距離與中性理論檢驗	27
三、 網狀親緣結構分析及親緣地理訊息	28
四、 分化時間估算	30
五、 形質與體色分析	31
六、 鳴叫與歌曲聲學分析	34



肆、 討論	36
一、 親緣關係及物種界定	36
二、 分化時間估算	37
三、 形質測量、體色及聲學特徵	39
四、 現況與壓力	43
伍、 結論	44
陸、 引用文獻	45
圖	58
表	87
附錄	102

圖目錄



圖一、生物地理區分布中臺灣所在位置及與鄰近島嶼之距離	58
圖二、繫放採樣地點及該樣點採集之樣本數	58
圖三、本研究定序及取自線上資料庫之粒線體基因 <i>COI</i> 、 <i>cytb</i> 及 <i>ND2</i> 樣本採樣地分布圖	59
圖四、鳴叫聲測量項目	59
圖五、歌曲測量項目	59
圖六、全粒線體基因組以最大似然法及貝葉斯法建立之親緣關係樹	60
圖七、 <i>COI</i> 基因以最大似然法及貝葉斯法建立之親緣關係樹	61
圖八、 <i>cytb</i> 基因以最大似然法及貝葉斯法建立之親緣關係樹	62
圖九、接合 <i>COI</i> 、 <i>cytb</i> 和 <i>ND2</i> 基因以最大似然法建立之親緣關係樹	63
圖十、接合 <i>COI</i> 、 <i>cytb</i> 和 <i>ND2</i> 基因以貝葉斯法建立之親緣關係樹	64
圖十一、日菲繡眼及低地繡眼以 <i>COI</i> 基因建立之基因單倍體網絡圖	65
圖十二、斯氏繡眼以 <i>COI</i> 基因建立之基因單倍體網絡圖	65
圖十三、日菲繡眼及低地繡眼以 <i>cytb</i> 基因長序列建立之基因單倍體網絡圖	66
圖十四、日菲繡眼及低地繡眼以 <i>cytb</i> 基因短序列建立之基因單倍體網絡圖	66
圖十五、斯氏繡眼以 <i>cytb</i> 基因長序列建立之基因單倍體網絡圖	67
圖十六、斯氏繡眼以 <i>cytb</i> 基因短序列建立之基因單倍體網絡圖	67
圖十七、以全粒線體基因組於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果	68
圖十八、以 <i>COI</i> 基因於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果	69
圖十九、以 <i>cytb</i> 基因於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果	70
圖二十、以 <i>ND2</i> 基因於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果	71
圖二十一、八項形質測量數據之各採樣地族群數據分布盒形圖與性別差異比較	72
圖二十二、七項形質測量數據之主成分分析結果	73



圖二十三、四項以相片測量之形質各採樣地族群數據分布盒形圖與性別差異比較	74
圖二十四、四項以相片測量之形質數據之主成分分析結果	75
圖二十五、十一項實地測量及以相片測量之形質數據之主成分分析結果	76
圖二十六、六個部位灰度值測量數據之各採樣地族群數據分布盒形圖與性別比較	77
圖二十七、灰度值數據之主成分分析結果	78
圖二十八、六個部位紅綠藍三色數據之各採樣地族群數據分布盒形圖	79
圖二十九、紅綠藍單色數值之性別比較	80
圖三十、紅綠藍三色亮度值數據之主成分分析結果	81
圖三十一、鳴叫聲頻譜圖類型	82
圖三十二、十種鳴叫聲之九項測量值分布盒形圖	82
圖三十三、十種鳴叫聲類型測量數據之主成分分析結果	83
圖三十四、鳴叫聲測量數據之主成分分析結果	83
圖三十五、歌曲頻譜圖之共有小節	84
圖三十六、九項歌曲特徵測量值之盒型圖與物種間比較	85
圖三十七、歌曲測量數據之主成分分析結果	86



表目錄

表一、目標物種分布範圍	87
表二、本研究之繡眼鳥採樣資訊及樣本數	88
表三、本研究定序及取自公開資料庫之粒線體基因序列樣本數	89
表四、以 <i>COI</i> 基因 699 個鹼基對序列長度計算之遺傳距離和遺傳分化指數	89
表五、以 <i>cytb</i> 基因 1065 個鹼基對序列長度計算之遺傳距離和遺傳分化指數	90
表六、日菲繡眼及低地繡眼各採樣點族群以 <i>COI</i> 基因 699 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果	90
表七、斯氏繡眼各採樣點族群以 <i>COI</i> 基因 699 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果	91
表八、日菲繡眼及低地繡眼各採樣點族群以 <i>cytb</i> 基因 1065 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果	92
表九、斯氏繡眼各採樣點族群以 <i>cytb</i> 基因 1065 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果	93
表十、以 <i>COI</i> 基因 669 個鹼基對序列長度計算 AMOVA 之結果	93
表十一、以 <i>cytb</i> 基因 1065 個鹼基對序列長度計算 AMOVA 之結果	94
表十二、日菲繡眼及低地繡眼以 <i>COI</i> 基因 533 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果	95
表十三、斯氏繡眼以 <i>cytb</i> 基因 307 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果	97
表十四、以全粒線體基因組、 <i>COI</i> 、 <i>cytb</i> 、 <i>ND2</i> 基因於 BEAST 分析估算之日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間	98
表十五、形質測量、外觀及聲學數據之樣本數	98
表十六、形質測量、灰度值及紅綠藍色彩亮度值數據對物種之判別函數分析結果	99
表十七、形質測量數據對採樣地族群之判別函數分析結果	99
表十八、灰度值及紅綠藍色彩亮度值數據對採樣地族群之判別函數分析結果	99
表十九、十種鳴叫聲類型之採樣地點、樣本數及類型描述	100
表二十、歌曲測量數據	101



附錄

附錄一、取自線上資料庫之序列編號	102
附錄二、十種鳴叫聲類型各項測量值之差異檢測結果	113
附錄三、形質測量數據比較	115
附錄四、109 年龜山島繫放採樣許可公文	117
附錄五、110 年龜山島繫放採樣許可公文	118
附錄六、110 年至 111 年綠島繫放採樣許可公文	119
附錄七、110 年至 111 年關渡繫放採樣許可公文	120

壹、前言

一、生物分類學演變

物種 (species) 被廣泛認為是正式科學命名 (nomenclature) 的基本單位 (Mayr, 2000) , 而這個分類單元的存在, 自林奈 (Carl Linnaeus) (1707–1778) 提出其分類系統以來並沒有太多爭議。然而如何認定我們所探討的生物對象 (taxa) 為特定的物種或分類單元 (operational taxonomic units, OTU) 則存在許多不同的看法。De Queiroz (2007) 綜合了前人的研究及法則, 認為物種應為各自獨立演化的關聯族群譜系 (metapopulation lineage) , 而所謂的「物種概念」 (species concept) 其實應視為佐證譜系分化的特質 (property) 或者稱之為「物種界定」 (species delimitation) 的準則 (criteria) 。整合多項特質及多元證據的綜合分類學 (integrative taxonomy) 能提供更強而有力的物種邊界與統計上的界定方式, 開展檢定物種假說的嶄新研究領域 (De Queiroz, 2007) 。誠然, 「物種概念」之轉化在傳統分類學者間也引發些許討論, 但在從提出一個更健全的物種假說的面向上, 其看法是一致的。依據外觀差異定義不同的物種是最傳統的方式, 稱為形態物種概念 (morphological species concept, MSC) , 儘管描述的特徵較適合應用於實際觀察, 但容易受到研究者檢視個體的數量、特徵變化的連續性和主觀判斷的影響, 也可能將公母異型的物種錯誤劃分 (Mayr, 2000) 。比較族群之間遺傳因子的遺傳差異和表型分化 (phenotypic divergence) 程度的研究表明, 兩者之間存在弱正相關或無相關性, 表型差異往往超過分子遺傳差異 (Phillimore et al., 2008) 。例如白胸繡眼 (*Zosterops abyssinicus*) 中一群生活於紅海沿岸紅樹林中的繡眼族群相較其餘棲息於海拔 3000 公尺丘陵林地的族群有更鮮豔的羽色及更大範圍的黃色羽毛分布, 但兩個族群在粒線體細胞色素 b (*cytochrome b*, *cytb*) 基因的分析中卻並未呈現明顯分化, 顯示形態差異可能僅由棲地條件及生態棲位分化造成 (Babington et al., 2020) 。

目前鳥類研究中則較常應用生物物種概念 (biological species concept, BSC) 和親緣物種概念 (phylogenetic species concept, PSC) 所定義的「準則」。生物物種準則中納入考慮生物的時空變化, 並定義不同物種間生殖隔離 (reproductive isolation) 是必要因素 (Mayr, 2000) 。鳥類的形態及鳴聲隨環境變化反應不同程度的棲位適應, 並可能用於同物種識別和作為擇偶標準而增強生殖隔離, 累積的



遺傳差異導致譜系分化形成新物種 (Uy and Safran, 2013; Cowles and Uy, 2019)。例如在索羅門群島的栗腹王鶲 (*Monarcha castaneiventris*) 複合群中發現，不同島嶼的族群間羽色變化大於歌曲 (song) 結構變化，並且在姐妹群之間差異最明顯，表明羽色分化得更快。原因可能是聲音信號可長距離並繞過障礙物傳播，而視覺信號則受體型大小和物理環境的限制易被阻擋，例如在密度較高的樹林中更需要聲音信號，開闊地中則可以直接接收視覺信息。鳥類會優先使用聲音信號辨識相同物種，再進一步評估對方身分並進行近距離通訊，在社交互動中對這些不同層次信號的利用將可能形成族群間的生殖前隔離 (Uy et al., 2009; Uy and Safran, 2013)。隨分子生物技術愈趨成熟，親緣物種概念 (phylogenetic species concept, PSC) 所衍生的準則提供了較明確的操作型定義，物種為依據可比 (diagnosable) 特徵組成有性的族群或無性的譜系的最小單位 (Nixon and Wheeler, 1990)，或是具有共同衍徵 (synapomorphies) 的單系群 (monophyly) (Rosen, 1979)。但應用在居於島嶼上的生物常發生因其快速分化而造成的大物種或族群之細分，若共祖族群 (ancestral population) 有較高基因多型性 (genetic polymorphism)，等位基因 (allele) 可因隨機保留及存活率不一致，其子代在分化時常會有不完全譜系分選 (incomplete lineage sorting) 的現象而導致亞種或族群間在親緣關係分析結果中形成併系群 (paraphyly) (Phillimore et al., 2008; Yasuda et al., 2015)，造成物種界定上的分歧。普遍譜系概念 (general lineage concept, GLC) 則藉由區分物種概念與物種界定的方式提供了一種統一的物種概念，任何提供譜系分化證據的特質均有關物種的限制，包含但不限於固有的生殖隔離、單系群、可分辨性、遺傳特徵、不同生態棲位……等，多項證據共同佐證可強化推斷物種邊界和數量的標準以檢定物種假說 (De Queiroz, 2007)。應用 GLC 概念，整合不同特徵組合 (例如遺傳學、形態、行為、地理……等) 多元證據的綜合分類學可作為穩定有效的物種描述方法 (Dong et al., 2015; Venkatraman et al., 2019; Cicero et al., 2021)。O'Connell 和其共同作者 (O'Connell et al., 2019) 依據粒線體 DNA (mitochondrial DNA, mtDNA) 、形態測量數據、羽色和歌曲特徵分析蘇拉威西 (Sulawesi) 東南部的檸黃腹繡眼 (*Zosterops chloris*)，界定其中 *Z. c. flavissimus* 亞種應為獨立物種，不僅在依據 DNA 序列建立之親緣分析中明確地形成單系群，形態及歌曲特徵亦均支持物種界定之結果。Dong 和其共同作者 (Dong et al., 2015) 以形態、歌曲、粒線體和細

胞核 DNA (nuclear DNA) 的綜合方法探討黃眉黃鶲 (*Ficedula narcissina*) 和白眉姬鶲 (*Ficedula zanthopygia*) 複合群內各分類群的分類地位，分析結果認為應將各分類群區分為獨立物種，其形質和歌曲特徵符合高支持度的親緣關係分析結果，並提出新物種中的綠背姬鶲 (*F. elisae*) 和琉球姬鶲 (*F. owstoni*) 面對嚴峻的棲地破碎化和棲地喪失的威脅，應列為全球受脅物種 (Dong et al., 2015)，顯見物種界定資訊用於分類決策，對於生物多樣性保育至關重要。

分子生物技術中定序尤其是次世代定序 (next generation sequencing, NGS) 的演進和相關的分析方法的發展為探討生物多樣性和物種界定大幅增加可探討的特徵。分子親緣關係學 (molecular phylogenetics) 能分析基因或基因組之間存在的序列差異來研究生物之間的演化關係，而族群遺傳學 (population genetics) 探討族群中等位基因分布和變化的過程，了解族群中現存的遺傳變異 (Hartl and Jones, 2009)。分子演化的中性理論 (neutral theory of molecular evolution) 提出基因產生的突變多為中性，不會影響生物的生存和繁殖 (Kimura, 1983)。檢測被保存下來的突變之抽樣事件，可以推測該族群受天擇的影響，並探討遺傳變異和地理資訊的關係。基因單倍型 (haplotype) 可藉由比較序列差異並連結基因單倍型，了解位於不同地理位置之族群結構和基因交流的程度，單倍型網狀圖 (haplotype networks) 揭示不同於樹狀分支的親緣地理結構 (phylogeographic pattern)，了解水平方向的譜系發展，呈現祖先與後代基因共存的可能模式 (Posada and Crandall, 2001)。常用於分析親緣關係、親緣地理和族群遺傳結構的遺傳物質依據來源分為細胞核 DNA 和粒線體 DNA。粒線體 DNA 已廣泛用於動物的生態、保育和演化相關研究。粒線體廣泛被認為是經由內共生假說 (endosymbiosis theory) 成為真核生物的一個胞器，而保有獨立的遺傳機制 (Gray et al., 1999)。由於其缺乏核苷酸切除修復機制 (Croteau et al., 1999) 而能保留較多突變、結構簡單且少有或沒有內含子 (introns) 易於實驗操作、在脊椎動物中有固定的結構和標準的遺傳編碼 (Gray et al., 1999)，使粒線體 DNA 成為常用的研究材料之一。細胞色素 c 氧化酶 (*cytochrome c oxidase subunit I*, *COI*) 基因有明顯的種間差異，但在種內變異上相對保守並容易從大多數物種中擴增此片段以建立豐富的資料庫，而被用作鑑定物種的 DNA 條碼 (DNA barcoding) 進行物種界定 (Hebert et al., 2004; Puillandre et al., 2012)。*Cytb* 基因包含物種特有的序列特徵而同樣適用於親緣關係分析，鳥類的 *cytb* 基因中因有相

較其他脊椎動物更高的核苷酸替代率（nucleotide substitution rate），故適合進一步分析演化快速的類群之親緣地理和族群遺傳結構（Kocher et al., 1989; Parson et al., 2000; Lavinia et al., 2016; Lim et al., 2021）。



二、繡眼屬鳥類分類歷史

繡眼屬鳥類（*Zosterops*）屬於雀形目繡眼科（Passeriformes: Zosteropidae），廣泛分布於非洲、亞洲、澳洲和太平洋地區，在兩百萬年內分化出目前共計 104 個物種，是陸生脊椎動物中分化快速的類群之一，而被稱為「大種化者」（great speciator）（Diamond et al., 1976; Moyle et al., 2009; Cai et al., 2020; Clements et al., 2022）。促成其快速種化的原因可能包含其群體行動的行為模式、快速的形態演化、廣泛的生態棲位適應力及播遷能力（dispersal ability）（Moyle et al., 2009）。在澳洲西部島嶼的灰胸繡眼（*Zosterops lateralis*）複合群中觀察到，牠們會以較大的群體拓殖（colonize）到新島嶼，從而增加族群內保有的遺傳多樣性，降低創始者效應（founder effect）的影響（Clegg et al., 2002a）。這些島嶼上的物種或亞種族群其體型隨島嶼與大陸的距離增加而逐步增大，顯示其表型演化並非隨機，並可能幫助拓殖到新區域的族群有更高的種間競爭力、或可填補當地空缺的生態棲位和獲得生態資源（Clegg et al., 2002b）。播遷能力方面，索羅門群島上的 *Zosterops [griseotincta]* 超種（superspecies）中六個近種（allospecies）和三個亞種展現出短距離拓殖者（short distance colonists）的特性，牠們可能於更新世（Pleistocene）海平面較低的期間快速播遷到鄰近島嶼，當海平面上升使島嶼間距離增加後使之因異域種化（allopatric speciation）形成多個物種；亦可能是由於進入拓殖循環（colonization cycles），即曾經有較高遷徙和播遷能力的物種在定居於新島嶼後逐漸喪失播遷能力（Diamond et al., 1976）；或是僅在行為上減少飛行（behavioral flightlessness），即於合適的生存環境下降低跨海飛行的意願，但當環境變為不適合或生態棲位趨於飽和時則會提高飛行播遷的意願（Moyle et al., 2009）。而分布於婆羅洲（Borneo）南部和爪哇島（Java）北部沿海區域的爪哇繡眼（*Zosterops flavus*）則表現了長距離拓殖的潛力，根據全基因組之基因座（loci）資料集的分析顯示牠們與分布於印度和非洲的繡眼鳥物種親緣關係更密切，而非鄰近印尼區域的物種（Gwee et al., 2020）。

以五個粒線體基因 (*cytb*、*ND2*、*ND3*、*COI* 和 *ATP6*) 、六個核基因內含子 (nuclear intron) (FIB-5、GAPDH-11、MUSK-3、MB-2、ODC-6/7 和 RAG1) 及一個蛋白質編碼基因 (protein coding gene) (TGFB2-5) 之 DNA 序列集建立的親緣關係分析中顯示繡眼科為完整的單系群 (monophyletic group)，與畫眉科 (Timaliidae) 、雀眉科 (Pellorneidae) 、噪眉科 (Leiothrichidae) 及雀鶲科 (Alcippeidae) 組成之演化簇 (cluster) 為姊妹群 (Cai et al., 2019; Cai et al., 2020)；分別依據核基因體 (genome) 中保守的外顯子 (exons) 與高變異的內含子區域和超保守成分區域 (ultraconserved elements loci, UCEs) 建立之親緣關係分析中繡眼屬均為單系群，可進一步區分為印度-非洲 (Indo-African) 、亞洲 (Asiatic) 及紐澳大洋區 (Australasian) 三個主要演化支 (clade)，並顯示亞洲可能是物種輻射演化的起源，而婆羅洲在物種多樣性呈現和分化上與區域內多樣化之機制 (mechanism of within area diversifications) 有關 (Gwee et al., 2020; Oliveros et al., 2021)。

大部分繡眼屬鳥類的共有特徵為黃綠色的羽色和明顯的白色眼圈，但在色澤、眼圈寬度和嘴喙等特徵方面則有許多變化，因而造成依據外觀和分布區域劃分物種的傳統方法之下，這個類群有複雜的分類歷史。臺灣鄰近區域最早被命名的繡眼鳥是 Temminck 和 Schlegel 於 1847 年將在日本觀察到的繡眼鳥命名為 *Zosterops japonicus* (Temminck and Schlegel, 1847)，Mees (1957) 將模式產地限縮為日本的長崎地區 (Nagasaki)。接著 Bonaparte 在 1850 年將於菲律賓呂宋島 (Luzon) 觀察到的不同於爪哇的繡眼鳥命名為 *Zosterops meyeni* (Bonaparte, 1850)，其後 Swinhoe 將在 1861 年於中國南方看到的脇側鉛灰色而非日本 *Z. japonicus* 色的繡眼鳥命名為 *Zosterops simplex* (Swinhoe, 1861)，Mees (1957) 將模式產地限定為中國南方的香港。而 1907 年 McGregor 將菲律賓北部巴丹島 (Batan) 上相較馬尼拉 (Manila) 的 *Z. meyeni* 體型大、前額淺色且黃色範圍大的繡眼鳥另行命名為 *Zosterops batanis* (McGregor, 1907)。由於 *Z. japonicus* 和 *Z. simplex* 在中國西南方分布範圍與灰腹繡眼 (*Zosterops palpebrosus*, Temminck, 1824) 重疊，1990 年代不同的研究者曾將 *Z. japonicus*、*Z. simplex*、*Z. batanis* 因優先權 (priority) 而歸屬於此物種，但仍保留其亞種或形態群的分類地位。而根據目前研究的證據認為這些分類單元，例如 *Z. palpebrosa japonicus* (Hartert, 1905) 和 *Z. palpebrosa japonica* (Kuroda, 1925)

為 *Z. japonicus* 的同物異名 (synonyms)，*Z. palpebrosa simplex* (Hartert, 1910) 為 *Z. simplex* 的同物異名，*Z. palpebrosa batanis* (Kuroda, 1916) 為 *Z. meyeni batanis* 的同物異名。鷹司信輔 (Takatsukasa Nobusuke) 和鹿野忠雄 (Kano Tadao) 紀錄綠島 (火燒島) 之繡眼鳥即採用 *Z. palpebrosa batanis* 此學名 (Takatsukasa and Kano, 1934)。另外，亦有研究者依據該體系將臺灣的繡眼鳥新命名為 *Z. palpebrosa taivaniiana* (Momiyama, 1927)，蘭嶼的繡眼鳥為 *Z. palpebrosa kikutii* (Momiyama, 1927)；也有研究者將蘭嶼的繡眼視為臺灣本島物種的亞種，例如鹿野忠雄曾紀錄蘭嶼的繡眼鳥為 *Z. simplex batanis* (Kano, 1936)。1931 年起 Erwin Stresemann 修訂並統一這些繡眼鳥的分類系統，認為應將東亞區域的這些繡眼鳥歸屬為同一物種：*Z. japonicus*，同時將學名字尾從陽性的“-us”更改為陰性的“-a”，將 *Z. meyeni*、*Z. batanis* 及 *Z. simplex* 均定位為 *Z. japonica* 的亞種。V.C. Wynne-Edwards 和 Ernst Mayr 也分別在 1954 和 1967 的鳥類名錄中延續此一作法，然期間仍有許多同物異名並行使用 (整理自 Mees, 1957; Mees, 1969)。1971 年，Kenneth C. Parkes 撰文建議將 *Z. j. meyeni* 移出 *Z. japonica* (Parkes, 1971; Parkes et al., 1975)，因為牠們體型和喙長明顯更小，且脇側為菸棕色，並非 *Z. japonica* 的棕色。Parkes 同時建議巴丹群島的繡眼鳥為 *Z. meyeni* 的亞種 *Z. meyeni batanis*，因為牠們和呂宋的 *Z. meyeni* 個體具有相似的羽色特徵，僅體型較大。如此在分類上的變動將延伸 *Z. meyeni* 的分布北界到臺灣的綠島和蘭嶼，支持 Hachisuka 和 Udagawa 於 1951 年的建議 (Parkes, 1971)，以及鹿野忠雄的觀察 (Kano, 1936)。Howard 和 Monroe 的鳥類名錄延續此一定義，將前人認定的“*Z. japonica*”分成兩個物種並各自包含數個地區性亞種：*Z. japonica* 和 *Z. meyeni*，其中 *Z. japonica simplex* 分布於西康省、中國、緬甸、越南北部和臺灣本島，*Z. meyeni batanis* 分布於蘭嶼、綠島和巴丹島 (Howards and Moore, 1991)。其後曾有研究以粒線體 DNA 控制區域 (control region, CR) 片段分析居於中國、臺灣本島的高雄、南投、臺東以及離島的蘭嶼和綠島的繡眼鳥族群間的親緣關係，其分析結果顯示蘭嶼、綠島的樣本與中國、臺灣本島的族群樣本為明顯的兩個類群 (陳, 1996)，不過當時臺灣鳥類名錄仍劃分臺灣本島和蘭嶼及綠島的物種分別為 *Z. japonica* 的兩個亞種 (*Z. j. simplex* 和 *Z. j. batanis*)，因此作者僅討論「種」內其亞種間有遺傳上的高度分化，並未釐清其分類地位。

近期的文獻中 *Z. japonica* 的學名字尾回復為當初命名時採用的陽性後綴 “-us”，例如 2008 年修訂之《台灣鳥類名錄》。該名錄並正式審定臺灣紀錄有繡眼屬鳥類 *Z. japonicus* 和 *Z. meyeni* 兩個物種（丁等，2008）。在隨後的《台灣鳥類誌（第二版）》中則進一步說明綠島和蘭嶼分布的繡眼鳥和臺灣本島的繡眼鳥不同，較接近呂宋的 *Z. meyeni*，應為其亞種 *Z. meyeni batanis*（劉等，2012），不過該書籍並未提出將其列為 *Z. meyeni* 亞種的科學佐證數據。2019 年，Lim 和其共同作者（Lim et al., 2019）藉由粒線體 *cytb* 和還原型菸鹼醯胺腺嘌呤二核苷酸去氫酶（*NADH dehydrogenase subunit II*, *ND2*）基因序列資料，重建分布於東亞到東南亞繡眼屬鳥類之親緣關係，並依據分析結果合併原分布於摩鹿加島（Maluku Islands）西北島嶼、蘇門答臘（Sumatera）中部及南部、爪哇、峇里島（Bali）、蘇拉威西島、巴拉望（Palawan）、呂宋島北部、民答那峨（Mindanao）北部及南部山區、內格羅斯島（Negros）、民都洛（Mindoro）等地的 *Z. montanus* 與分布於日本的 *Z. japonicus* 同屬於 *Z. japonicus*。另外作者亦合併分布於泰國南部、馬來半島、蘇門答臘、婆羅洲西側等地之 *Z. palpebrosus* 及分布於中國和臺灣本島但原本認為是 *Z. japonicus* 的亞種（*Z. japonicus simplex*）和海南島的亞種（*Z. japonicus hainanus*）之繡眼鳥為 *Z. simplex* 獨立於 *Z. japonicus*，並說明此兩種繡眼屬鳥類地理分布東北側界線位於臺灣東部與琉球群島（Ryukyu Islands）之間（Lim et al., 2019）。然而，位於地理分布界線位置中央的龜山島在當時並未被提出討論，因此當地分布的繡眼鳥物種仍然未知。依據《2020 年台灣鳥類名錄》及 2021 補充附錄，*Z. japonicus* 之中文名稱更新為日菲繡眼，*Z. simplex* 之中文名稱更新為斯氏繡眼（楊等，2020）。另外，Lim 和其共同作者之研究並未納入任何 *Z. meyeni*（中名：低地繡眼）族群樣本的分析，因此低地繡眼的分類定位及其地理分布仍然尚未完全確定。但依據超保守成分區域建立之親緣關係分析結果，可以確定的是目前推定分布於臺灣本島和離島的繡眼屬鳥類三個可能物種：日菲繡眼（*Z. japonicus*）、斯氏繡眼（*Z. simplex*）和低地繡眼（*Z. meyeni*）均屬於亞洲演化支的物種，而此演化支與紐大洋區演化支為姊妹群（Oliveros et al., 2021）。



三、臺灣及鄰近區域之地質歷史

生物地理學 (biogeography) 探討生物從基因到生物群系 (biomes) 的不同分布模式和演化，結合生物的交互關係和親緣分析探討分布模式則涉及親緣生物地理的領域 (phylogenetic biogeography)，而基於 DNA 序列分析近緣生物相互關係的親緣地理學 (phylogeography) 則為其中一項應用 (Cox et al., 2016)。目前全世界的動物地理分區主要是依據鳥類和哺乳類的分布劃分，可分為古北界 (Palaearctic)、東洋界 (Oriental 或 Indo-Malay)、澳大新界 (Australian 或 Australasia)、衣索比亞界 (African 或 Afrotropic)、新北界 (Nearctic)、新熱帶界 (Neotropical)、大洋界 (Oceania) 和南極界 (Antarctic) (Olson et al., 2001; Cox, 2001)。臺灣島位於西太平洋、歐亞大陸東緣的島鏈上，向東北連接琉球島弧，向東南經綠島及蘭嶼連接呂宋島弧，生物地理區位上處於東洋界的東側，北臨古北界，南接澳大新界，東倚大洋界 (圖一)。

晚新近紀 (Neogene) 以來的造山運動形成了臺灣島，雪山山脈自晚中新世 (Miocene, 11.6 百萬年前) 至更新世 (Pleistocene) 逐步由北向南隆起成為山脈，蓬萊運動 (5–6 百萬年前) 中歐亞大陸邊緣抬升使脊梁山脈的大南澳片岩帶出露，而東部的海岸山脈地體構造則約於上新世 (Pliocene, 4.5 百萬年前) 停止火山活動，約 3.35 百萬年前向西仰衝到歐亞板塊上，同時脊梁山脈的廬山板岩帶才開始出露地表 (陳等, 2016)。臺灣與中國東南之間因多次海進和海退事件而間斷形成陸橋，目前推測在更新世中期及末次冰期 (Last glacial period, 約 18000 年前) 均有陸橋連接，提供陸生生物從歐亞大陸方向進入臺灣本島甚至琉球島弧的路徑。自 15000 年前後持續海進，約 6000 年前海平面處於高位而使海岸線退至現今西部山麓，至約 3000 年前因沉積物堆積而使海岸線西移至現今位置 (Ota, 1998; Kimura, 2000; 陳等, 2016)。

第四紀 (Quaternary) 更新世以來臺灣東北部和東南部的火山活動形成了東部外海三座主要的島嶼。龜山島向東北連接琉球島弧，該島弧由共約 150 個島嶼組成，依據陸生生物的分布可大致區分出三個生物地理區段，分別為琉球群島北段、中段和南段 (Ota, 1998; Kaito and Mamoru, 2016; Shen et al., 2022)。琉球島弧在中新世晚期 (約 8 百萬年前) 後首次與大陸分離，其後於更新世早期 (約 2 百萬年前) 類似半島的陸橋再度連接這些陸地，到更新世晚期 (約 1.0–0.2 百萬年前) 再次分隔成獨立島嶼，至約 0.2–0.04 百萬年前因慶良間通道 (Kerama

gap) 和吐噶喇海峽 (Tokara Gap) 分隔而形成三個島群，南琉球以臺灣島為陸橋再次與大陸連接，其後則逐漸因海平面上升形成目前的群島分布 (Ota, 1998; Kimura, 2000; Kaito and Mamoru, 2016)。依據對陸生爬蟲類的研究指出，琉球中部保有許多孑遺的類型，暗示此區域的地理隔離時間較長 (Ota, 1998)。龜山島為熔岩流和火山碎屑岩組成的火山島，以安山岩內砂岩捕獲岩進行之熱螢光定年 (thermoluminescence, TL) 而得龜山島的地質年代約距今 7000 年 (Chen et al., 2001)，其生成年代晚於琉球群島與大陸和日本本島以陸橋連接的時期，亦短於目前已知繡眼鳥類形成生殖隔離所需的最短時間數萬年至 200 萬年 (Moyle et al. 2009; O'Connell et al., 2019)。綠島和蘭嶼則位於臺灣-呂宋島弧北段，其地貌、年代學、地球化學和地球物理特徵分析可識別出雙弧結構。兩條火山鏈在呂宋島 (18°N) 以北相距 50 公里，並在 20°N 附近匯合。西部鏈的小島較古老，主要由中新世至上新世的火山岩組成，其地勢較低平且有紅土平台和海蝕平台，並被大量再結晶的石灰岩覆蓋。臺灣-呂宋島弧這一段中的活火山都屬於東鏈，其中大部分島嶼的年齡為第四紀 (Yang et al., 1996)。根據鋯石鈾鉛定年 (zircon U-Pb dating) 得知綠島及蘭嶼火山岩的主要噴發年代分別為約 1.3 百萬年與約 2.6 百萬年 (邵, 2015)。這些島嶼自形成以來與附近較大的島嶼 (呂宋島和臺灣本島) 或歐亞大陸均未曾相連 (Voris, 2000)。

臺灣本島及東部三座離島儘管地質年輕，但受益於位處生物地理區交界、歐亞大陸東側及琉球島弧和呂宋島弧中央的地理位置且地形氣候多變，而有多元生物來源，主要分為三個方向：西側來自大陸、東北側來自日本和琉球島弧、南側來自呂宋島弧和菲律賓群島。生物自西側播遷到臺灣多是經由冰河時期所形成的陸橋連接，再進一步向東部離島跨海播遷，例如龜山島上的龜山壁虎 (*Gekko guishanicus*) 較可能是播遷自大陸，其與臺東、臺北及彭佳嶼的鉛山壁虎 (*G. hokouensis*) 形成單系群，與分布於大陸的耳疣壁虎 (*G. auriverrucosus*) 及蹠趾壁虎 (*G. subpalmatus*) 為姊妹群 (Lin and Yao, 2016)。

而來自琉球群島或呂宋島弧的生物均需跨越海洋。生物從地質年代較老的島嶼往較年輕的島嶼拓殖的「島嶼年齡的踏腳石模型 (stepping-stone by island age model)」是常見的機制之一，當形成的島嶼在空間上孤立且呈線性排列時，物種從較老的島嶼輻射向較年輕者，演化的譜系與島嶼年齡一致 (Shaw and Gillespie, 2016)。例如在夏威夷 (Hawaii) 和加拉巴哥群島 (Galápagos Islands)

觀察到陸生爬蟲類生物、蜘蛛和鳥類的演化和擴散歷程與地質年齡吻合

(VanderWerf et al., 2010; Shaw and Gillespie, 2016; Valente et al., 2018)，在臺灣—呂宋島弧段則觀察到從南往北島嶼上共有的源於呂宋的物種數量遞減 (Ota and Huang, 2000)。分布於東亞和中非的長尾蛛屬 (*Macrothele*) 中有 6 個物種分布於臺灣和琉球群島，其物種多樣化 (diversification) 的過程受到中新世和上新世地質事件影響，形成由北到南的序列，首先是奄美群島的類群分化，接著是八重山群島 (Yaeyama Islands)，最後是臺灣的譜系 (Su et al., 2016)。分布於太平洋東緣島嶼上的草蜥屬 (*Takydromus*) 物種的親緣關係結構亦符合受海平面變化影響的島嶼群分離順序 (Lin et al., 2002)。

然而，若該物種於近代大量演化出新物種，或是該地理區域有許多強烈的天氣系統作用，則可能使得生物演化和擴散模式變得複雜。例如在臺灣—呂宋島弧段共有的一類球背象鼻蟲 (*Pachyrhynchus*)，依據粒線體和核基因數據分析，其大量分化的時間在一百萬年之內，當其向外拓張族群時所有的島嶼都可能已經存在，因此牠們呈現向北和向南的短距離及長距離拓殖歷史，不符合踏腳石模型，歸因於臺灣—呂宋島弧段的島嶼排列非單一線性，使生物具更複雜的時空環境和隨機擴散因素 (Tseng et al., 2018)。而東北亞的石龍子屬 (*Plestiodon*) 生物中，依據粒線體 *cytb* 基因分析發現臺灣的麗紋石龍子 (*P. elegans*) 與八重山群島的琉球藍尾石龍子 (*P. stimpsonii*) 和口之島 (Kuchinoshima) 的 *P. marginatus* 為姊妹群，其親緣關係相近之物種並非來自地理位置鄰近的區域，即可能是受到吐噶喇海峽影響黑潮流向而形成遠距離播遷的途徑 (Kurita and Hikida, 2014)。臺灣本島和東部離島上的琉球狐蝠 (*Pteropus dasymallus*) 和大白斑蝶 (*Idea leuconoe*) 則顯示出多個來源的族群組成。龜山島上的臺灣狐蝠 (*P. d. formosus*) 依據粒線體控制區域序列的分析結果顯示其親緣關係近於八重山群島的族群 (*P. d. yaeyamae*)，與琉球群島的族群具共同的基因單倍型，然而臺灣本島的臺東和綠島上的狐蝠族群其親緣關係則較近於菲律賓的族群 (Chen et al., 2021)；臺灣本島東北角的大白斑蝶族群依據形距特徵 (morphometric features) 量化分析結果則指出近於石垣島 (Ishigakijima) 的族群，蘭嶼跟沖繩的族群相近，綠島則近於菲律賓的族群，可能是由種源中心菲律賓多次往北擴散，一次擴散至蘭嶼並由蘭嶼再往臺灣本島及琉球群島擴散，另一次則擴散往綠島 (林, 2012)。

臺灣本島鳥類的來源據研究歸納有三個路徑，分別是經由古北界往南擴散、由中國西南山區經過華東和華南向東播遷、由中國西南向中南半島和東南亞擴散再往北播遷，目前生存於低海拔的鳥種大多屬於東洋界的物種（顏，1989；蕭、李，2015）。而東部離島則有較多鳥種來自琉球群島或呂宋島弧。依據鳥類 *cytb* 基因的分析，日本本島與臺灣本島間鳥類分化的時間多集中於上新世晚期（2.4–3.1 百萬年前）和更新世晚期（0.09–0.17 百萬年前），例如棕耳鶲（*Hypsipetes amaurotis*）從日本本島至臺灣蘭嶼共分化出 6 個亞種，而蘭嶼族群與日本本島族群僅有 0.38% 的序列分化，顯示低度的遺傳變異或分化時間晚；而鄰近區域的綠繡眼包含日本、臺灣本島以及蘭嶼的繡眼鳥的族群研究顯示，日本本島的繡眼鳥與臺灣的繡眼鳥在 *cytb* 基因上有 4.9% 的序列分化，而與蘭嶼的繡眼鳥之間則僅有 1.5% 的分化程度，分別受到上新世和更新世後期海平面上升使島群地理隔離的影響（Nishiumi et al., 2006）。

四、研究目的

龜山島恰位於目前分類下三種繡眼鳥已知分布區域之交界處，於日菲繡眼（*Z. japonicus*）西界、斯氏繡眼（*Z. simplex*）東界及低地繡眼（*Z. meyeni*）北界（BirdLife International, 2023），過去未曾系統性研究過該島上的繡眼鳥族群及其形質和遺傳特徵。根據賞鳥者長期的觀察經驗，指出龜山島、綠島及蘭嶼的綠繡眼形態及鳴聲均與本島的綠繡眼有異，例如龜山島的繡眼鳥體型較大、腹部多有沾黃，嘴喙較長且彎，虹膜色為棕色至灰色；綠島及蘭嶼的繡眼則較小，腹部些許沾黃，嘴喙較粗直，虹膜色為淺棕至灰色；本島常見的繡眼鳥則體型更小，腹部不沾黃，嘴喙較細且虹膜色為深褐色（鄭可，私人通訊）。而低地繡眼（*Z. meyeni*）是前人依據形態特徵等研究自 *Z. japonicus* 獨立出為物種，過去研究包括依據超保守成分區域和粒線體 *cytb* 基因資料分析所建立之親緣關係樹中顯示低地繡眼之親緣關係比起其他繡眼鳥更接近 *Z. japonicus*（Round et al., 2017; Oliveros et al., 2021），但迄今尚未有進一步的如完整地物種界定，包括分子分析以及相關形態證據以檢驗牠們在分類上的地位。

本研究將首次研究龜山島上的繡眼鳥族群，綜合分子分析、形質測量、體色、鳴叫和歌曲等證據，同時比較臺灣本島、綠島與蘭嶼的繡眼鳥族群與鄰近地理區域中繡眼鳥族群之差異。本研究的目的有以下五項：



- 一、以全粒線體基因組及其不同的基因片段建構臺灣本島與東部離島（龜山島、綠島和蘭嶼）以及鄰近東亞、東南亞地區繡眼鳥物種與族群間的親緣關係。
- 二、描述龜山島、綠島及臺灣本島繡眼鳥之形態、體色及鳴聲特徵以比較差異，檢視該特徵能否支持分子親緣及分子物種界定分析結果之假說，確認更穩定的分類地位。
- 三、進一步分析臺灣本島與東部離島（龜山島、綠島及蘭嶼）繡眼鳥之族群遺傳結構。
- 四、釐清臺灣本島與東部離島（龜山島、綠島及蘭嶼）繡眼鳥與鄰近區域繡眼鳥的生物地理分布、估算可能的分化時間以及推測影響其地理分布及分化的假說。
- 五、提供野外觀察辨識物種時可依循的特徵。

貳、研究方法



一、研究物種

(一) 日菲繡眼 (*Zosterops japonicus*)

日菲繡眼共有 15 個亞種，日本區域共 6 個亞種，其頭部、背部、肩部等上表面呈橄欖綠色，喉部和下部尾覆羽呈淡黃色至亮黃色，胸部和腹部灰白色，脇側為乳灰色或棕色，眼周有白色羽毛的眼圈，上嘴喙、腿和腳為黑色，下嘴喙有三分之二呈藍灰色，先端黑色 (Horie et al., 2005)。各亞種外觀相似，可依據體色、形質構造間的比例和鳴聲區分，包括表面綠色的程度、胸部、脇側和腹部的顏色、前額、喉部和尾下覆羽的黃色區塊、嘴喙和腳的灰色及不同虹膜色等特徵 (Yamashina Institute for Ornithology, 2013)。*Z. j. japonicus* 分布於俄羅斯庫頁島 (Sakhalin) 南部、南千島、朝鮮半島南部及沿岸島嶼、北海道 (Hokkaido)、本州 (Honshu)、四國 (Shikoku)、九州 (Kyushu)，冬季會遷徙至屋久島 (Yakushima)、種子島 (Tanegashima)、伊豆群島 (Izu Islands)、奄美群島 (Amami Islands) 和沖繩群島 (Okinawa Islands)。1929 年之後人為引入夏威夷，在群島上有野生族群。*Z. j. stejnegeri* 分布於伊豆群島，冬季會遷徙至靜岡縣；*Z. j. alani* 分布於小笠原群島 (Ogasawara Islands) 的火山列島 (Volcano Islands)；這兩個亞種在小笠原群島的北段形成 *Z. j. stejnegeri* 和 *Z. j. alani* 的雜交族群。*Z. j. insularis* 分布於種子島、屋久島和甑島列島 (Koshikijima Islands)；*Z. j. loochooensis* 分布於奄美群島和琉球群島 (Ryukyu Islands)；*Z. j. daitoensis* 則分布於大東諸島 (Daito Islands) (Yamashina Institute for Ornithology, 2013)。

東南亞區域共 9 個亞種，其頭部、背部為橄欖綠色，眼圈羽色為灰白色，腹部淺灰色，脇側棕色，虹膜淺色 (Jarulis et al., 2021)。*Z. j. obstinatus* 分布於摩鹿加島西北之德那第島 (Ternate)、巴占群島 (Bacan Islands) 和斯蘭島 (Seram)；*Z. j. montanus* 分布於蘇門答臘中部、爪哇、峇里島、蘇拉威西島等；*Z. j. difficilis* 分布於蘇門達臘南部；*Z. j. parkesi* 分布於巴拉望；*Z. j. whiteheadi* 分布於呂宋北部；*Z. j. diuatae* 分布於民答那峨北部；*Z. j. vulcani* 分布於民答那峨南部山區；*Z. j. pectoralis* 分布於內格羅斯島；*Z. j. halconensis* 則分布於民都洛 (表一) (Lim et al., 2019; Clements et al., 2022)。日菲繡眼在臺灣的出



現情況為稀有冬候鳥（楊等，2020）。雌雄表型單型性（sexually monomorphic），但僅有雄鳥會鳴唱歌曲（Yamashina Institute for Ornithology, 2013）。牠們以昆蟲、果實、花蜜等為食。日本區域各亞種棲息於森林、紅樹林、灌木、園林，也能適應都市環境，繁殖季為三月至八月，期間成對活動，一夫一妻（Horie et al., 2005; Horie and Takagi, 2012）；東南亞區域各亞種棲息於海拔 1000 公尺以上之森林（Reis and Garong, 2001）。

（二）斯氏繡眼（*Zosterops simplex*）

斯氏繡眼頭部至背部為黃綠色，喉至上胸和尾下覆羽為黃色，下胸及腹部污白，脇部較灰，虹膜紅褐色，喙黑色，腳為鉛灰色（劉等，2012）。共有 5 個亞種，*Z. s. simplex* 於中國西至甘肅南部、東至江蘇、南至雲南東部、廣東、廣西和福建之間區域、臺灣及越南東北一帶繁殖，北部族群冬季會遷徙，中國東南至中南半島為度冬地；*Z. s. hainanus* 分布於海南島；*Z. s. williamsoni* 分布於泰國南部及馬來半島北部至中部的東側海岸；*Z. s. erwini* 分布於馬來半島西側及東南側海岸森林、蘇門答臘、廖內（Riau）、邦加島（Bangka）、納土納群島（Natuna Islands）及婆羅洲西側海岸；*Z. s. salvadorii* 則分布於恩加諾島（Enggano）和巨島（Mega）（表一）（Lim et al., 2019; Clements et al., 2022; BirdLife International, 2023）。在臺灣為普遍留鳥，主要分布於海拔 1200 公尺以下的林地、丘陵地，亦高度適應都市公園綠地、校園。牠們以昆蟲、果實、花蜜和花粉為食（劉等，2012）。其繁殖季節在四月中旬至八月中旬，期間會成對活動並建立繁殖領域，而非繁殖季時則常組成 20 至 50 隻的鳥群共同覓食。鳥群成員和數量在一天內變動大，且區域間流動性高（李，1989）。

（三）低地繡眼（*Zosterops meyeni*）

低地繡眼頭部黃色，背部大致為深黃綠色，喉至上胸和尾下覆羽黃色，下胸及腹部白色，腹部中央稍黃，虹膜紅褐色，喙黑色，腳鉛灰色。有 2 個亞種，*Z. m. meyeni* 分布於呂宋和加拉延島（Calayan）、盧邦島（Lubang）、佛德島（Verde）、馬林杜克島（Marinduque）、班頓島（Banton）和卡路雅島（Caluya）；*Z. m. batanis* 分布於菲律賓巴丹群島和臺灣的綠島及蘭嶼（表一）（劉等，2012; Clements et al., 2022）。在臺灣為局部普遍留鳥，棲息於平地的次

生林、林緣、灌叢與公園，以昆蟲、果實及花蜜為食。繁殖期為四月至八月（劉等，2012）。



二、研究地點及繫放採樣

本研究自 2020 年至 2022 年於臺灣本島之臺灣大學校園和關渡及東部離島之龜山島和綠島繫放採集樣本（圖二、表二）。龜山島位於臺灣本島東方海面約 9 公里處，向西距日本的琉球群島南端之與那國島（Yonaguni-jima）約 111 公里，面積 2.7 平方公里，海拔最高 398 公尺；綠島向東距臺灣本島約 33 公里，面積 15.09 平方公里，最高海拔為 280 公尺；蘭嶼則向東距臺灣本島約 72 公里，向北距綠島約 68 公里，向南距菲律賓北端之雅米島（Amianan）約 98 公里，面積 46.82 平方公里，海拔最高 548 公尺（圖一）。

龜山島的繡眼鳥繫放採集於 2020 年 10 月 10 至 12 日和 2021 年 10 月 4 至 7 日上午 5 至 8 時及下午 4 至 6 時，於龜尾湖環湖步道繫放，環境之一側為山坡林地與灌叢、一側為開闊湖面。綠島的樣本取於 2021 年 4 月 24 至 26 日，在中央研究院綠島海洋研究站、過山步道及阿眉山步道繫放；海洋研究站為建築物間的灌叢及草地環境，過山步道及阿眉山步道為灌叢和林地環境。臺灣本島的繡眼鳥樣本中，臺灣大學的樣本於 2022 年 3 月 12 日於臺灣大學醉月湖北側採集於建築物旁的櫻花樹，另一側為開闊湖面及環湖分布的樹林。關渡的樣本於 2022 年 3 月 13 日及 4 月 10 日至 MAPS（Monitoring for Avian Productivity and Survival）關渡繫放站採集，該處為密集高草莖、蘆葦叢、灌木之濕地環境。為使研究的繡眼鳥族群涵蓋更完整，向東華大學許育誠副教授鳥類研究室借取花蓮洛韶之樣本及測量之形質數據，為 2020 年 9 月 9 至 11 日繫放取得，於山坡林地環境；亦向行政院農業委員會特有生物研究保育中心姚正得老師借取採集自蘭嶼之樣本，為 2012 年 5 月繫放取得，採樣地為林地（表二），並去信美國自然史博物館（American Museum of Natural History）鳥類標本館取得 6 件標本之形質測量數據。採樣地點海拔多在 200 公尺以下，最低點來自關渡繫放站，海拔約 20 公尺；最高來自花蓮洛韶，海拔約 1200 公尺。以 6 公尺和 12 公尺長的霧網捕捉鳥類後，每隻捕獲的個體均套上申請自社團法人中華民國野鳥學會之金屬腳環以避免重複採樣並供辨識（林，2010）。

每隻捕獲的個體進行八項形態測量，包含自然翼長（毫米）、最大翼長（毫米）、尾長（毫米）、體重（公克）、頭骨前喙長（毫米）、全頭長（毫米）、跗蹠長（毫米）、鼻孔前嘴厚（毫米），分別以游標尺、翼長尺和吊秤測量（林，2010; Round et al., 2017; O'Connell et al., 2019）。由肱靜脈以毛細管抽取約 50 μl 血液並存放於裝有 1 毫升 95% 酒精的 1.5 毫升微量離心管中（Dong et al., 2010）。虹膜色則以 Naturalist's Color Guide (Smithe, 1974) 色卡以肉眼觀察比對，羽色及其色塊分佈以 Canon EOS 70D 相機配合 EF 100mm f2.8L 鏡頭攝影紀錄其正側面、腹面及其他特定部位（脇側、虹膜、尾羽），輔以拍照色卡 X-Rite ColorChecker Passport 校正。相片檔案儲存為 RAW 及 JPG 檔案格式。

於龜山島、綠島、臺大及關渡之繫放點位及周圍區域以 Tascam DR-07 錄音機距目標鳥隻約 5 公尺的距離紀錄其聯繫、警告等鳴叫聲 (contact and alarm call) 和歌曲 (Husemann et al., 2014)。為補足更多鳴叫和歌曲樣本數，亦於臺北市士林區天母地區錄製樣本。以單聲道錄音，採樣頻率 48kHz，檔案儲存為 WAV 檔案格式以保存完整細節。鑑於繡眼鳥通常成對或成群鳴叫，不易記錄個體的鳴叫聲或隔離個體錄音，因此即使有多個個體一起鳴叫仍將該錄音視為一個樣本 (Potvin, 2013)；錄音時輔以目視觀察個體腳環及領域範圍以避免重複紀錄相同個體或鳥群。

三、DNA 樣本萃取

（一）DNA 萃取

粗製 DNA 萃取依循 Qiagen DNeasy Micro Kit (Qiagen, California, USA) 之操作手冊進行。從保存於 95% 酒精的血樣剪取邊長約 0.1 公分的血塊並吸乾去除酒精後，加入 180 μl 細胞裂解緩衝液 (buffer ATL) 和 20 μl proteinase K，置於 56 °C 水浴槽中使樣本反應裂解過夜。其後根據操作手冊之流程進行，以 QIAcube Connect 進行萃取步驟，最終 DNA 樣本儲存於 -20 °C 冰箱中。萃取之 DNA 於 NanoDrop 儀器以分光光度法 (spectrophotometer) 檢測濃度及品質，篩選合適的樣本進行後續步驟。



（二）目標基因片段放大

以聚合酶鏈鎖反應（polymerase chain reaction，PCR）進行，夾取 *COI* 基因之 615 鹼基對長度之片段，及 *cytb* 基因之 1078 鹼基對長度片段。Bird F1 (5'-TTC TCC AAC CAC AAA GAC ATT GGC AC -3') 和 Bird R1 (5'-ACG TGG GAG ATA ATT CCA AAT CCT G -3') 用於夾取 *COI* 基因 (Saitoh et al., 2015)，本研究設計新引子 Zost_cytbF (5'- TAC CTA GGA TCC TTY GCC TTA TC -3') 和 Zost_cytbR (5'- ACG AGT GGG AAG AGG ACT AGA AT -3') 以夾取 *cytb* 基因。PCR 反應總體積 15 μ l，反應物包括 1.5 μ l 模板 DNA、0.3 μ l 正向和反向引子、7.5 μ l 之一倍濃度 PCR Master Mix (Takara, Japan) 及 5.4 μ l 的再蒸餾水 (double distilled water)。混合試劑在低溫環境（冰盆）下操作以維持聚合酶活性。首先預熱（pre-denaturation）五分鐘（*COI* 於 95 °C，*cytb* 於 94 °C），接著進行 35 個循環：變性階段（denaturing），*COI* 於 95 °C 持續 40 秒，*cytb* 於 94 °C 持續 30 秒；黏合階段（annealing），*COI* 於 55 °C 持續 30 秒，*cytb* 於 52 °C 持續 40 秒；延伸階段（extension）於 72 °C 進行，*COI* 持續 40 秒，*cytb* 50 秒。最後於 72 °C 下持續 7 分鐘延長（elongation）反應完成序列放大。增幅後的 PCR 產物取 10 μ l 以 AMPure XP 磁珠純化，經 70% 酒精潤洗後，回溶於 30 μ l 再蒸餾水。

定序步驟委由基龍米克斯生物科技股份有限公司以雙去氧鏈終止法（Sanger sequencing）完成。使用之儀器設備為應用生物系統 ABI 3730。定序結果以 ABI 檔案格式回傳保存，續以 Chromas 2.6.6 軟體 (<http://technelysium.com.au/wp/chromas/>) 檢視定序品質，轉存為 FASTA 檔案格式以利後續編輯和分析。

挑選龜山島、綠島、臺大及蘭嶼採集的繡眼鳥樣本各一（K55427、K55409、K55447、9122）利用全基因體散彈槍法（whole genome shotgun sequencing，WGS）進行全粒線體基因組序列定序。操作委由臺大生物科技研究所蔡孟勳教授研究室進行。樣本各自取約 1 μ g 的 DNA 總量，定序深度為 6-10G，以確保足夠的覆蓋度。以 Covaris M220 (Thermo Fisher Scientific Inc.) 將樣本剪切（shear）為長度 450 至 550 鹼基對長度之片段，續以 TruSeq DNA Nano Library Preparation Kit 藉由 DNA 末端修復機制（end-repair process）經多次 PCR 程序接上腺嘌呤（Adenine）尾部，其後連接（ligation）含胸腺嘧啶

(Thymine) 黏狀末端 (sticky ends) 的銜接子 (adapter) , 銜接子向序列片段兩端外側接合可供辨識的標籤 (index) , 經過純化和 PCR 增幅後完成 DNA 文庫 (DNA library) 製備。其後以 NovaSeq6000 System (Illumina Inc.) 儀器進行雙端定序 (paired-end sequencing) 取得每個 DNA 文庫中 150 縸基對長度序列之定序序列讀數 (reads) 。定序後的短序列去除銜接子並裁剪 (trim) 3' 端定序品質較差的尾段，再進行核酸品質鑑定 (quality control, QC) (Meimberg et al., 2016; Boone et al., 2018) 。測序結果之短片段資料集和品質鑑定檔案儲存為 FASTQ 格式。定序完成之短片段序列以 CodonCode Aligner 10.0.2 軟體 (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA) 中 "bowtie2" 功能排列重組，從序列讀數中選擇 seed 及對應的反向互補序列，再與模板序列比對，過程中以動態規劃運算法 (dynamic programming algorithms) 提高比對精確性 (Langmead and Salzberg, 2012) 。以目前已發表的 *Z. japonicus* 及 *Z. simplex* 之序列 (Venkatraman et al., 2021; Yang et al., 2016) 作為重組比對的模板，並參考其序列以手動方式進行基因組註釋 (DNA annotation) 。

粒線體 DNA 之 *COI* 及 *cytb* 片段定序結果於 BioEdit 7.2 (Hall, 1999) 軟體中修剪編輯，*ND2* 基因係由全粒線體基因組定序結果之四件樣本中，於基因組註釋後剪切出約 1040 個縸基對長度之序列片段。

四、性別鑑定

由於斯氏繡眼及日菲繡眼均為雌雄表型單型性 (Horie et al., 2005; Yamashina Institute for Ornithology, 2013) ，為避免性別差異造成形態分析偏誤，並能檢測是否確實無性別間表型差異，故以分子技術鑑定性別。鳥類性別由 Z 和 W 染色體決定 (雄性為 ZZ，雌性為 ZW) 。擴增片段並以電泳方式檢視鳥類 W 和 Z 性染色體上的 CHD 基因 (Chromo-helicase-DNA Binding 1) 是常用的鳥類性別鑑定方式 (Lee et al., 2010) 。本研究採用 P2 和 P8 引子 (Griffiths et al., 1998) 擴增該片段。引子序列为 P8 (5'-CTCCCAAGGATGAGRAAYTG-3') 和 P2 (5'-TCTGCATCGCTAAATCCTTT-3') 。實驗操作於臺大動物科學技術學系王佩華教授研究室進行。PCR 反應總體積 15 μ l，包含 1.5 μ l 的 10 倍 PCR buffer 、 1.5 μ l 的 P2 及 P8 引子、 1.2 μ l 的 dNTP 、 0.075 μ l Taq DNA Polymerase 、 0.75 μ l 的粗萃取 DNA 樣本及 8.48 μ l 的再蒸餾水。PCR 流程始於五分鐘於 95 °C 的預熱過程，

之後共重複 35 個循環，包含 30 秒的變性 (94 °C) 、45 秒的黏合 (52 °C) 及 45 秒的延伸 (72 °C) ，完成後於 72 °C 進行五分鐘的延長。以溴化乙銨 (ethidium bromide) 染色後於 2% 琼脂糖凝膠電泳中檢視 PCR 產物，兩條光帶者為雌性，一條光帶者為雄性 (Lee et al., 2010; Jarvi and Farias, 2006) 。



五、親緣關係、物種界定及親緣地理結構分析

親緣關係分析方面，本研究定序及下載自線上資料庫 (GenBank 及 BOLD systems) 之三個粒線體基因及全粒線體基因組定序之序列均以 BioEdit 7.2 之多重序列比對 (ClustalW multiple alignments) 功能編輯並排列 (alignment) ，下載之序列包含採集自日本、韓國、中國、泰國、菲律賓、印尼、馬來西亞及新加坡等地之樣本 (圖三、附錄一) 。並於美國生物技術信息中心 (The National Center for Biotechnology Information, NCBI) 中以 BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) 比對序列相似性，挑選合適的序列進行後續分析。依據文獻及前測分析，選擇姊妹群中噪眉科的銀耳相思鳥 (*Leiothrix argentauris*) 、中國畫眉 (*Garrulax canorus*) 及畫眉科的山紅頭 (*Cyanoderma ruficeps*) 作為全粒線體基因組親緣關係分析之外群 (Cai et al., 2019) ；而繡眼屬鳥類中非洲演化支的白胸繡眼 (*Z. abyssinicus*) 、寬眶繡眼 (*Z. poliogastrus*) 及非洲黃繡眼 (*Z. senegalensis*) 則作為 *COI* 、 *cytb* 及 *COI* 、 *cytb* 和 *ND2* 接合之親緣關係分析之外群 (Oliveros et al., 2021) (GenBank accession numbers : HQ690245 、 JQ348398 、 KU362930 、 KX181885 、 KX181886 、 KX181888) 。

將序列排列後的檔案以 MEGAX (Kumar et al., 2018) 中”Find best DNA model”功能依據貝葉斯信息量準則 (Bayesian Information Criterion, BIC) 選擇合適的親緣關係擬合模型。共採用兩種方式建立親緣關係樹，分別為最大似然法 (maximum likelihood, ML) 及貝葉斯法 (Bayesian Phylogenetic Inference, BI) 。最大似然法以 raxmlGUI 2.0 (Silvestro and Michalak, 2012) 之”ML+rapid bootstrap”方式計算 500 個重複，全粒線體基因組採用 GTR+G 模型， *COI* 和 *cytb* 基因採用 HKY+I 模型 (Hasegawa-Kishino-Yano model) ， *COI* 、 *cytb* 和 *ND2* 接合的序列採用 GTR+G 模型。貝葉斯法於 MrBayes v.3.2.6 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003) 進行，全粒線體基因組採用 GTR+G 模型， *COI* 和 *cytb* 基因及 *COI* 、 *cytb* 和 *ND2* 接合的序列第一編碼子位置 (codon positions) 使用 HKY+I

模型，第二和三編碼子位置則為 GTR+I+G 模型。共進行 3,000,000 世代的馬可夫鏈蒙地卡羅（Markov chain Monte Carlo，MCMC）運算，每 1000 世代自助抽樣（bootstrapping）一次。以 FigTree v.1.4.4（Rambaut, 2018a）軟體檢視親緣關係樹的樹形結構，並編輯分支支持度和外觀呈現。

分子物種界定以 Automatic Barcode Gap Discovery (ABGD)、Assemble Species by Automatic Partitioning (ASAP) 和 Bayesian implementation of the PTP model for species delimitation (bPTP) 三個網際網路平台進行運算分析。ABGD 利用成對遺傳距離計算，將個體樣本分組後使兩組序列之間的距離總是大於一定的遺傳距離閾值 (threshold value)，稱為條碼差距 (barcode gap)，取決於組間和組內的遺傳變異 (Puillandre et al., 2012)。ASAP 採用階層式分群計算 (hierarchical clustering algorithm) 方式，將每個序列分為不同組，按遞增順序排列各組的距離作為區分組別的閾值，各組依序合併形成分區 (partition) 並計算分區間的條碼差距，運算直到所有序列形成一個組，得出由分區為單一物種的機率和間隙寬度計算出 ASAP 分數的排序 (Puillandre et al., 2021)。bPTP 基於親緣物種概念，以卜瓦松過程 (poisson tree processes) 根據給定的親緣關係樹推算假定的物種邊界，以期觀察到物種間的變異在統計上顯著高於物種內的變異，並計算貝葉斯支持度 (Bayesian support) (Zhang et al., 2013)。在 ABGD 採用 FASTA 序列檔案，以預設的設定值 (Pmin = 0.001, Pmax = 0.1, Steps = 10, X(relative gap width) = 1.5, Nb bins = 20) 計算；ASAP 使用 FASTA 序列檔案，採用簡單距離 (p-distances) 方式計算；bPTP 則採用親緣關係樹之 Newick 檔案格式，共循環 100,000 世代的馬可夫鏈蒙地卡羅運算，捨棄 10% 不穩定的樣本。

為了瞭解親緣地理結構及物種內基因單倍型之間的相關性，結合取自 GenBank 及 BOLD systems 的日本列島、歐亞大陸、東南亞之序列樣本於 PopART 軟體 (University of Otago, <http://popart.otago.ac.nz>) 以 TCS 方式建立基因單倍型網狀圖，以聚合方式 (agglomerative) 相互連接近緣的基因單倍型 (Hamao et al., 2012; Leigh and Bryant, 2015; O'Connell et al., 2019)，距離愈遠表示差異愈多。分別以 *COI* 和 *cytb* 基因進行分析。



六、遺傳多樣性、族群分化及人口學分析

遺傳多樣性以 DnaSP v.6.12.03 (Rozas et al., 2017) 計算，依據採樣地將序列分為六組：龜山島、綠島、蘭嶼、臺大、關渡及洛韶樣本。包含各採樣點族群的基因單倍型數量 (h) 、族群序列矩陣中具有演化意義的多型性位點 (polymorphic sites, s) 、平均成對核苷酸差異 (pairwise nucleotide differences, k) 、基因單倍型多樣性 (haplotype diversity, Hd) 、核苷酸多樣性 (nucleotide diversity, π) 。以 MEGAX (Kumar et al., 2018) 計算族群間的遺傳距離矩陣 (pairwise distances) ，採 Kimura two-parameter (K2P) 模型 (Kimura, 1980) 。另以 Arlequin ver 3.5.2.2 (Excoffier and Lischer, 2010) 計算組間的遺傳分化係數 (F_{ST}) ，以 10,000 次重複排列分佈 (permutations) 估計錯誤發現率 (false discovery rate, FDR) 檢定顯著性 (Benjamini and Hochberg, 1995; Tusher et al., 2001) ，p 值小於 0.05 視為統計顯著。 F_{ST} 值介於 0-0.05 代表遺傳分化極少，介於 0.05-0.15 代表中度分化，介於 0.15-0.25 代表高度分化，若大於 0.25 則為非常大的遺傳分化 (Balloux and Lugon-Moulin, 2002) 。

分子演化的中性理論之檢定援引 Tajima's D (Tajima, 1989) 及 Fu's Fs (Fu and Li, 1993) 統計值，探討族群統計歷史 (demographic history) 。若 Tajima's D 值等於零且統計上顯著，則該族群之 DNA 多型性 (polymorphism) 符合中性假說。若 Tajima's D 值顯著小於零，顯示該族群可能近期受到瓶頸效應 (bottleneck) 後有擴張現象 (expansion) 而使族群未達平衡；若 Tajima's D 值顯著大於零則顯示該族群受到天擇中的平衡選擇 (balancing selection) 而留下多種基因型 (Tajima, 1989) 。Fu's Fs 若顯著小於零顯示該族群增長或是有遺傳便車效應 (genetic hitchhiking) ，Fu's Fs 若顯著大於零則代表該族群受到平衡選擇。Fu's Fs 相較 Tajima's D 對於整體突變更敏感 (Fu and Li, 1993; Fu, 1997) 。進一步將日菲繡眼和斯氏繡眼各族群內區分為雄性及雌性兩組，斯氏繡眼另外依據地理位置分為北部 (臺大、關渡) 和東部 (洛韶、臺東) 兩組，於 Arlequin ver 3.5.2.2 軟體以分子變異分析 (Hierarchical analyses of molecular variance, AMOVA) 比較族群內 (Φ_{ST}) 、族群間組內 (Φ_{SC}) 和組間 (Φ_{CT}) 的差異。中性假說檢定及分子變異分析均以 10,000 次重複排列分布檢定顯著性，p 值小於 0.05 視為統計顯著。



七、分化時間估算

以貝葉斯分析之親緣樹形結構為基礎估算分化時間，分別選用全粒線體基因組、*COI*、*cytb* 和 *ND2* 基因序列資料集於 BEAST v.2.4.8 軟體（Bouckaert et al., 2014）中分析。全粒線體基因組中 13 個脊椎動物編碼蛋白區域（protein-coding genes, PCGs）和 2 個核醣體 RNA（ribosomal RNA, rRNA）之演化速率採雀形目之粒線體演化速率，介於 0.03% 至 0.25% 之間（values in substitution / site / lineage / million years）。*COI* 基因演化速率採用雀形目之演化速率為每百萬年 0.13%，*cytb* 基因演化速率採雀形目之演化速率為每百萬年 0.14%，*ND2* 基因演化速率採每百萬年 0.23%（Arcones et al., 2021）。由於繡眼屬鳥類沒有化石可供時間校準，因此採用 Moyle 及其共同作者（2009）估計繡眼科和穗鶲屬（*Zosterornis*，原名 *Stachyris* 屬，畫眉科）與其他類群的分化時間 5.01 Myr（4.46–5.57 Myr）為繡眼屬鳥類分化時間的校準點，設定為平均數 5.01、標準差 0.555 的常態分佈（O'Connell et al., 2019）。採用 HKY 模型擬合序列演化，以 Yule 模型（Gernhard, 2008）計算前驗分布，共進行 10,000,000 世代的馬可夫鏈蒙地卡羅運算。於 Tracer v. 1.7.1 軟體（Rambaut et al., 2018b）中每 100 世代採樣一棵樹。所有樣本之有效樣本數（effective sample size, ESS）大於 200，捨棄 20% 不穩定之樣本，以 BEAST 套件中 LogCombiner 軟體組合計算結果，續以 TreeAnnotator v.2.4.8 軟體（Bouckaert et al., 2014）統合時間校準樹，於 FigTree v.1.4.4 檢視並編輯樹形，顯示分支年代 95% 最高後驗密度（highest posterior density, HPD）區間之標準差條形圖。

八、形質與體色分析

為了與長期賞鳥觀察之經驗數據比較，除了繫放時測量的八項身體結構形質，另增加四項表面色塊分布和佔比的外觀形質特徵。將正側面相片於 ImageJ 軟體（Schneider et al., 2012）中以色卡邊緣之刻度校正直線長度，測量嘴喙前端腹側之黑色斑塊長度（毫米）、喉部黃色斑塊至白色眼圈之距離（毫米）、眼睛直徑（經過瞳孔中心前後眼角連線長度，毫米）及白色眼圈下緣寬度（毫米），接著計算黑色斑塊佔喙長之比例及眼睛長度佔全頭長之比例。喙長及全頭長數據採用繫放時測量之形質數據。

灰度值及紅綠藍三色亮度值數據計算方式參考並修改自應用於大山雀 (*Parus major*) 及歌帶鶲 (*Melospiza melodia*) 的操作方式 (Fitze et al., 2003; Luttrell et al., 2015)。體色包括羽色及虹膜色。灰度值數據取自 ImageJ (Schneider et al., 2012) 軟體計算。讀取拍攝之正側面相片 JPG 檔案，轉換為八位元灰階色彩後，選取 12 至 18 個色卡上的色塊，以線性校正將相片色調標準化至白色色塊為灰度約 242.67，黑色色塊為灰度值約 52。接著框選頭部、背部、翼面、喉部、虹膜及脇側六個部位之均勻色塊，計算並記錄框選範圍內之灰度平均值。灰度數值較小者顏色較深。

紅綠藍三色色彩亮度值取自 Adobe Lightroom Classic CC (Adobe Systems Inc., San Jose, CA) 軟體計算。將拍攝畫面中有完整校色色卡之相片的 RAW 檔案以 Adobe DNG Converter (<https://helpx.adobe.com/camera-raw/using/adobe-dng-converter.html>) 將檔案轉換為 DNG (digital negative) 格式，載入 ColorChecker Camera Calibration v.2.2.0 (<https://www.xrite.com/>) 經彩色校正後建立 DCP 檔案，於 Adobe Lightroom Classic CC 套入描述檔以校正相應相片的對比、亮度與色彩，接著框選每隻鳥的頭部、背部、翼面、喉部、虹膜及脇側顏色均勻之區塊，計算並記錄其紅、綠、藍三色亮度值。數值較小者顏色較深。

八項繫放時測量之形質數據、四項以軟體測量相片之數據、灰度值及紅綠藍三色數值均繪製盒形圖觀察數據分布情形，並進一步依據性別分組比較雌雄間是否有形質差異。由於樣本數較少故以 Mann-Whitney U 檢測測試性別間、族群間及物種間的各項測量值是否有顯著差異，並以斯皮爾曼等級相關性分析 (Spearman Rank Correlation Analysis) 檢測各因子之相關性，於 R Software v.3.6.3 (R Core Team, 2020) 平台中分別以”wilcox.test”及”cor”功能計算，p 值小於 0.05 視為統計顯著。並與參考文獻的形質資料比對，觀察本研究中採樣個體之代表性。接著於 R Software v.3.6.3 中將數據標準化後以”prcomp”功能和’vegan’套件 (Oksanen et al., 2020) 中”rda”功能進行主成分分析 (Principal Component Analysis, PCA)，了解形態和色彩特徵之變異，以及族群間和物種間主要的差異。以”biplot”功能繪製樣本點散布圖及測量值向量。繪製平均貢獻圓圈 (circle of equilibrium contribution)，其半徑為 $\sqrt{d/p}$ ，d 為雙標圖 (biplots) 軸數 ($d=2$)，p 為總變數數量。若變數之矢量 (vectors) 超過半徑長度代表該變數對

樣本有高於平均值的解釋力 (Borcard et al., 2018)。續於 R Software v.4.3.1 (R Core Team, 2022) 中以'DFA.CANCOR'套件 (O'Connor, 2022) 中”DFA”功能進行判別函數分析 (Discriminant Function Analysis, DFA)，測試以形質、灰度及紅藍綠色彩特徵判斷物種之正確性。



九、鳴叫與歌曲聲學分析

於採樣地錄製鳴叫和歌曲之 WAV 格式檔案以 Raven Lite 2.0.1 軟體 (Center for Conservation Bioacoustics, 2016) 檢視樣本的頻譜圖 (離散傅立葉轉換 (Discrete Fourier Transform, DFT) 尺寸為 512 個點，視窗大小 11.6mS 寬)，測量每個鳴叫的最低頻率 (赫茲)、最高頻率 (赫茲)、最高強度處的頻率 (赫茲)、鳴叫起始和結束的頻率 (赫茲) 和時間 (圖四)，並以 ImageJ 軟體 (Schneider et al., 2012) 中分割線段功能測量頻譜圖中波形路徑長度，輔以視覺判斷將不同波形、時長及帶寬之鳴叫定義為不同類型。歌曲方面，除測量歌曲的最低頻率 (赫茲)、最高頻率 (赫茲)、最高強度處的頻率 (赫茲) 和起始及結束的時間，並計算歌曲的小節數量、音節數量、最長的小節長度 (秒) 及其包含的小節數量 (圖五)。鳴叫聲頻率隨時間之變化 (斜率) 計為帶寬除以持續時長 (赫茲／秒)，波形之複雜程度計為波形路徑長度除以帶寬與時長之乘積。鳴叫及歌曲的時長計為起始和結束時間之差 (秒)，帶寬計為最高及最低頻率之差 (赫茲)。由於鳴叫和歌曲的樣本大小不均且樣本量小，故使用 Mann-Whitney U 檢測各項測量值於鳴叫類型間及物種間是否存在顯著差異。採用主成分分析以了解鳴叫及歌曲的變異及族群間和物種間的差異。

十、研究倫理聲明

本研究所需之材料均事先獲得主管機關 (交通部觀光局東北角暨宜蘭海岸國家風景區管理處、宜蘭縣政府、臺北市政府、臺東縣政府) 之許可 (公文詳見附錄四至附錄七)，且未採樣保育類物種。

參、結果



一、分子親緣分析

本研究共採樣 104 隻個體樣本，包含 43 隻雌性及 60 隻雄性，僅一件綠島的樣本無法鑑定性別。於龜山島繫放取得 31 件樣本，綠島 19 件樣本，臺大 16 件樣本，關渡 19 件樣本，另借得洛韶樣本 20 件及蘭嶼樣本 5 件。96% 之樣本為成體，僅 4 件樣本為幼鳥（表二）。親緣關係分析中，粒線體基因共有 18 條序列，其中 4 條序列為本研究定序，14 條序列取自 GenBank，包含日菲繡眼和斯氏繡眼各一條序列。*COI* 基因共包含 166 條序列，39 條序列為本研究定序，127 條序列取自 GenBank 及 BOLD systems，包含 121 個日菲繡眼、2 個斯氏繡眼、1 個低地繡眼樣本。*cytb* 樣本則共有 168 條序列樣本，89 條序列為本研究定序，79 條序列取自 GenBank，包含 18 個日菲繡眼、56 個斯氏繡眼、2 個低地繡眼樣本。*ND2* 基因共有 58 條序列，其中 4 條序列為本研究定序，54 條序列取自 GenBank，包含 7 個日菲繡眼、44 個斯氏繡眼樣本（表三，GenBank 及 BOLD systems accession numbers 詳見附錄一）。

本研究首次定序出分布於蘭嶼的繡眼鳥樣本，經由後續粒線體 *cytb* 基因比對及分子物種界定方式進一步分析證實為低地繡眼 (*Z. meyeni*) 之全粒線體基因組，序列長度為 17,815 個鹼基對，包含 13 個脊椎動物編碼蛋白區域、22 個轉運 RNA (transfer RNA, tRNA) 、2 個核糖體 RNA 和 2 個控制區域。整體鹼基組成如下：A (30.1%) 、T (24.6%) 、C (31.0%) 、G (14.3%) 。GC 鹼基佔比 45.3%。來自龜山島和綠島的繡眼鳥樣本依據全粒線體基因組、*COI* 和 *cytb* 基因比對及分子物種界定證實為日菲繡眼，臺大之繡眼鳥樣本經分析確認為斯氏繡眼，此三條全粒線體基因組序列長度介於 17,808 至 17,815 個鹼基對，相近於目前已發表的 *Z. japonicus* 及 *Z. simplex* 之序列長度 (GenBank accession numbers 為 MW574481、KT601061；Venkatraman et al., 2021; Yang et al., 2016)。整體鹼基組成如下：A (30.0–30.2%) 、T (24.5–24.6%) 、C (31.0–31.1%) 、G (14.2–14.5%)。GC 鹼基佔比從綠島之日菲繡眼 45.2% 至臺大之斯氏繡眼 45.5%。

根據全粒線體基因組序列建立之親緣關係分析結果，顯示日菲繡眼（包含龜山島和綠島的樣本以及自日本引至夏威夷的族群）和斯氏繡眼（包含臺灣本島以



及中國的樣本) 分別各自形成單系群，而蘭嶼的低地繡眼則為日菲繡眼的姊妹群(圖六)。

以 *COI* 基因建立之親緣關係樹包括來自鄰近地區的繡眼鳥之序列樣本，從結果可更進一步得知龜山島及綠島所有的樣本序列皆屬於日菲繡眼，與分布於日本區域的日菲繡眼同為一個單系群，該單系群和線上資料庫下載的分布於菲律賓呂宋島的低地繡眼序列樣本互為姊妹群，但分支支持度以最大似然法計算低於 50，貝葉斯法僅為 0.78；蘭嶼的四件低地繡眼樣本序列自己為一單系群，和線上資料庫下載的印尼之 *Z. japonicus montanus* 序列樣本互為姊妹群，此結果使得它們和菲律賓的低地繡眼成為多系群，但分支支持度不高。本島的繡眼族群則確定為斯氏繡眼，和分布於中國及越南的斯氏繡眼同為一個單系群，並明顯與日菲及其他繡眼樣本序列分群，分支支持度為 100 (圖七)。在以 *COI* 序列為分析資料的 ASAP 和 bPTP 之物種界定分析中，日菲繡眼的亞種 (*Z. j. montanus*) 及蘭嶼的低地繡眼個別為獨立物種，而 ABGD 的界定中則將此視為同一分類單元 (圖七)。

以 *cytb* 基因分析結果得到和 *COI* 基因相似的親緣關係分類地位結果。結合線上資料庫的序列可看出臺大、關渡、洛韶和取自資料庫的臺東 (圖八紅框處) 的臺灣本島樣本，和其它鄰近區域如分布於中國、香港、泰國等地的繡眼鳥樣本同為一單系群並同為 *Z. s. simplex* 亞種。不過從親緣關係樹看，斯氏繡眼其中的兩個亞種 (*Z. s. erwini* 和 *Z. s. salvadorii*) 並沒有各自形成單系群 (圖八)。在進一步的物種界定分析中，ASAP 和 ABGD 拒絕這三者均維持亞種分類地位的假說，只接受他們同為一個分類單元，bPTP 則過高評估 *Z. simplex*，把所有的樣本分為三個以上的分類單元且不符合其原先亞種的界定。

本研究定序的蘭嶼的低地繡眼 *cytb* 序列在親緣關係樹和兩條 GenBank 資料庫下載的同為蘭嶼的低地繡眼、但標示為 “*Z. japonicus batanis*” 的 *cytb* 序列群集在一起，並在三種分子物種界定方法中均被界定為獨立的分類單元。然而在本研究分析中，*cytb* 親緣關係樹上之日菲繡眼的亞種 *Z. j. montanus* 和 *Z. j. whiteheadi* 與日本區域的日菲繡眼族群就低地繡眼而言形成併系群。他們四者在分子物種界定分析中除 ABGD 之外皆被界定為各自的分類單元，顯示 *Z. j. montanus* 和 *Z. j. whiteheadi* 應被視為獨立於 *Z. japonicus* 的兩個物種 (圖八)。

最後，利用接合 *COI* 基因 669 個鹼基對、*cytb* 基因 1065 個鹼基對和 *ND2* 基因 1029 個鹼基對共 2763 個鹼基對序列長之合併資料組建立之親緣關係樹，顯示



和個別基因資料組所建立的結果相似的親緣關係結構，且各物種分支的支持度更高。唯以最大似然法和貝葉斯法分析之結果在斯氏繡眼中顯示不同樹形結構，在最大似然法分析中印尼的 *Z. s. salvadorii* 族群親緣關係接近中國和臺灣本島的族群（圖九），而在貝葉斯法分析中，中國和臺灣本島的 *Z. s. simplex* 族群親緣關係較接近新加坡和馬來西亞的族群（*Z. s. erwini*），印尼族群則較遠（圖十）。

二、族群遺傳距離與中性理論檢驗

依據 *COI* 基因 669 個鹼基片段長度之序列分析，日菲繡眼之龜山島與綠島族群間的遺傳距離為 0.52%，而斯氏繡眼之三個本島族群間遺傳距離為 0.26–0.29%。族群分化指數 (*F_{ST}*) 計算結果中，日菲繡眼之龜山島與綠島族群間高度分化 (0.50)，而斯氏繡眼中，臺大跟關渡族群間沒有顯著分化，而臺大與洛韶族群間有中度分化 (0.17)，而關渡和洛韶族群間則有高度分化 (0.26)（表四）。依據 *cytb* 基因 1065 個鹼基片段長度之序列分析，日菲繡眼之龜山島與綠島族群間的遺傳距離為 0.73%，而斯氏繡眼之三個本島族群間遺傳距離為 0.12–0.13%。族群分化指數 (*F_{ST}*) 顯示日菲繡眼之龜山島與綠島族群間高度分化 (0.89)，而斯氏繡眼中，臺大跟關渡族群間沒有顯著分化，而臺大、關渡與洛韶族群間有中度分化（分別為 0.15 和 0.23）（表五）。

以 *COI* 基因序列計算的遺傳變異中，日菲繡眼的綠島族群其核苷酸多樣性 (π) 為 0.0011，龜山島族群為 0.0041；蘭嶼的低地繡眼沒有變異（表六）；斯氏繡眼則介於洛韶族群的 0.0013 至臺大族群的 0.0030（表七）。基因單倍型多樣性 (Hd) 統計中，龜山島族群為 0.71，綠島則為 0.57；蘭嶼的低地繡眼為 0（表六）；斯氏繡眼則介於洛韶族群的 0.67 到關渡族群的 0.95（表七）。以 *cytb* 基因序列計算的遺傳變異中，日菲繡眼的龜山島族群其核苷酸多樣性 (π) 為 0.0004，而綠島則沒有變異，蘭嶼的低地繡眼為 0.0005（表八），而斯氏繡眼則介於洛韶族群的 0.0009 至臺大族群的 0.0012（表九）。基因單倍型多樣性 (Hd) 在龜山島族群有 0.37，綠島則為 0；蘭嶼的低地繡眼為 0.52（表八）；斯氏繡眼中則介於關渡族群的 0.65 到臺大族群的 0.72（表九）。大多數族群都呈現高單倍型多樣性和低核苷酸多樣性，暗示此為經過瓶頸效應後的擴張事件。但在中性理論檢驗採用的 Tajima's D 及 Fu's Fs 值計算結果中，僅斯氏繡眼臺大族群



的統計值為顯著負值，顯示大部分的族群在過去沒有明顯的族群擴張現象（表七、表九）。

AMOVA 分析中，日菲繡眼和斯氏繡眼的雌雄性別間均無顯著遺傳分化。日菲繡眼有中度至高度且顯著的族群間和族群內遺傳變異。斯氏繡眼北部與東部的組別間沒有顯著的遺傳分化，主要的遺傳變異仍來自中度且顯著的族群間和族群內的遺傳變異（表十、表十一）。

三、網狀親緣結構分析及親緣地理訊息

以 *COI* 和 *cytb* 基因分別建立之單倍型網絡圖型大致呈現星狀但部分有明顯分群。斯氏繡眼中，臺大、關渡及洛韶族群共有的基因單倍型位於網絡圖中央，並各自分化出特有但相互鄰近的單倍型（圖十一至圖十六）。*COI* 基因的分析中，本研究新取得的日菲繡眼和低地繡眼以 669 個鹼基對之序列於龜山島、綠島及蘭嶼族群中檢測到共 6 個基因單倍型（表六），若納入線上資料庫中的樣本以 533 個鹼基對長度之序列檢測到共 30 個基因單倍型（圖十一、表十二）；同樣地，斯氏繡眼以 669 個鹼基對長度之序列於臺大、關渡及洛韶族群中檢測到有 11 個基因單倍型（表七），結合線上資料庫中的樣本共檢測到 12 個單倍型（圖十二）；*cytb* 基因分析中，日菲繡眼和低地繡眼以 1065 個鹼基對之序列於龜山島、綠島及蘭嶼族群中檢測到共 6 個基因單倍型（表八），若納入線上資料庫樣本則檢測到共 9 個基因單倍型（圖十三），若納入更多樣本但僅以 311 個鹼基對之序列分析，則共檢測到 7 個基因單倍型，龜山島、綠島及蘭嶼族群含有其中的 4 個（圖十四）；同樣地，斯氏繡眼於臺大、關渡及洛韶族群中共檢測到 11 個基因單倍型（表九），結合線上資料庫樣本共計 13 個單倍型（圖十五）；若納入更多資料庫樣本但僅以 307 個鹼基對序列長度分析，則共檢測到 9 個基因單倍型，臺大、關渡及洛韶族群含有其中的 2 個（圖十六、表十三）。

以 *COI* 序列建立之日菲繡眼包含低地繡眼基因單倍體網絡圖（圖十一）可觀察到兩個主要的共享基因單倍型，分別為伊豆、奄美、沖繩和小笠原群島族群中共 27 個樣本檢測到的 *zj9* 單倍型，以及日本本島、夏威夷、伊豆群島之新島（Niijima）、屋久島、中之島、奄美大島、沖繩群島、綠島和龜山島共 29 個樣本共有的 *zj2* 基因型。此二個共享基因單倍型可推測視為其餘單倍型分化的起點，向外發展出伊豆群島（*zj6*、*zj7*、*zj8*、*zj10*、*zj21*）、奄美群島（*zj8*、*zj17*、*zj20*）。

zj22、zj23、zj24)、先島群島 (Sakishima Islands; zj15、zj18、zj19、zj20)、火山列島 (zj11、zj12、zj13、zj14) 區域之族群含有的單倍型。龜山島族群中除了一个樣本具有主要單倍型 zj2 之外，其餘樣本分別與先島群島及奄美群島族群具共有的單倍型 (zj17、zj20)，同時有一個樣本自奄美群島族群中分化出特有之單倍型 (zj25)；綠島族群則與日本本島及伊豆群島族群具共同的單倍型 (zj2)，並分化出相鄰只差一個突變步驟 (mutation step) 的特有單倍型 (zj26)。過去區分的日本區域六個亞種之基因單倍型的族群互相重疊或之間大多僅有一個突變步驟的差異 (圖十一淺綠色虛線框)，顯示此分類定義方式並不太合適。至於蘭嶼的低地繡眼「巴丹亞種」其基因單倍型 (zm28) 明顯不同於日菲繡眼整體的基因單倍型群集，離最接近的日菲繡眼火山列島族群基因單倍型 (zj11、zj12) 至少有 6 個突變步驟之距離；但相對而言，呂宋島的低地繡眼 (zm27) 比起和蘭嶼的低地繡眼則更鄰近於日菲繡眼，和其最近的基因單倍型，如南硫磺島的族群 (zj14) 僅有 2 個步驟的距離，暗示著其分類地位需進一步確認。最後，印尼的 *Z. j. montanus* 亞種其單倍型 (zjm29、zjm30) 與日本區域的日菲繡眼單倍型間也至少有 7 次突變步驟，其最接近的單倍型為火山列島族群的 (zj11、zj12)。在斯氏繡眼的部分 (圖十二)，本島的臺大、關渡和洛韶族群與越南河內的個體有共同的單倍型 (zs2) 且位於網絡圖中央，臺大與關渡族群有共享的單倍型 (zs4)，也各自有其獨特的基因單倍型，臺大族群有 3 個 (zs3、zs5、zs6)，關渡族群則有 4 個 (zs9–zs12)。洛韶族群除了主要的基因單倍型與臺大和關渡族群相同，另有兩個單倍型未與牠們共享 (zs7、zs8)。

以 *cytb* 基因建立之基因單倍體網絡圖亦呈現相似的結構。以 1065 個鹼基對之序列檢測出較多單倍型，呈現較短序列細緻的親緣關係結構 (圖十三、圖十五)；而以較短序列建構之網狀圖則能納入較多線上資料庫之樣本而得以觀察到更多地區族群間的關係 (圖十四、圖十六)。日菲繡眼包含低地繡眼的部分，以 1065 個鹼基對之序列分析 (圖十三)，日本本州族群檢測出兩個基因單倍型 (zj5、zj6)，其中 zj5 和夏威夷樣本共有，並向外分化出綠島 (zj3) 及屋久島 (zj4) 族群之獨有單倍型，有別於龜山島族群的兩個獨立單倍型 (zj1、zj2)。蘭嶼的低地繡眼則與龜山島之單倍型 zj1 間有高達 16 個突變步驟，族群內則包含三個基因單倍型 (zm7–zm9)，顯示出其獨立於日菲繡眼的分類地位。而以 311 個鹼基對之序列分析 (圖十四)，可以觀察到印尼的 *Z. j. montanus* 亞種和呂宋的

Z. j. whiteheadi 亞種與其它日菲繡眼及低地繡眼之間明顯分群。斯氏繡眼的部分，以 1065 個鹼基對之序列分析（圖十五），本島的臺大、關渡、洛韶和臺東族群與中國雲南的個體有相同的單倍型（zs1）且位於網絡圖中央，臺大與關渡族群共有衍生單倍型（zs2–zs4），也各自有其獨特的基因單倍型，臺大族群有 3 個（zs5–zs7），關渡族群則有 1 個（z8）。洛韶族群除了主要的基因單倍型與臺大和關渡族群相同，另有 3 個特有的單倍型（zs9–zs11）。而以 307 個鹼基對之序列分析（圖十六），可以觀察到臺灣本島與中國陝西、安徽族群與香港米埔、泰國、新加坡春葉自然公園（Springleaf Nature Park）、翠綠崗彎（Greenridge Crescent）、新加坡國立大學（National University of Singapore, NUS）等處共 68 個樣本共享相同的主要單倍型（zs2），其中臺大和香港族群各自有獨立分化的單倍型（zs1、zs3）。三個前人定義的亞種都各自擁有獨立的單倍型群集，但群集間亦僅只有一個突變步驟的差異，顯示此一以亞種定義的分類單元並不太合適。

四、分化時間估算

分化時間估算中，以全粒線體基因組、*COI*、*cytb* 和 *ND2* 基因估算之分類群分化時間和樹形結構略有差異（圖十七至圖二十、表十四）。日菲繡眼、低地繡眼和斯氏繡眼約於 1.42 百萬年前（全粒線體基因組）至 2.76 百萬年前（*cytb* 基因）與其他物種分群。全粒線體基因組估算中，日菲繡眼和蘭嶼的低地繡眼於約 0.34 百萬年前分化，此一單系群與斯氏繡眼和紅脇繡眼（*Z. erythropleurus*）之單系群於 1.16 百萬年前分化，而斯氏繡眼於約 1.02 百萬年前與紅脇繡眼分化。日菲繡眼中，龜山島和綠島族群依序於約 0.12 和 0.07 百萬年前與日本本島族群分化（圖十七）。*COI* 基因估算中，日菲繡眼和呂宋的低地繡眼於約 0.58 百萬年前分化，與蘭嶼的低地繡眼加上印尼的 *Z. j. montanus* 於約 0.69 百萬年前分化，而 *Z. j. montanus* 亞種本身則於約 0.50 百萬年前與蘭嶼的低地繡眼分化。此一日菲繡眼和低地繡眼的單系群於 1.85 百萬年前與斯氏繡眼和紅脇繡眼之單系群分化，而斯氏繡眼本身則於約 1.51 百萬年前與紅脇繡眼分化。日菲繡眼中日本各區域的族群約於 0.52 百萬年之後大量分化，其中綠島族群約於 0.21 至 0.16 百萬年前與日本本島和沖繩群島族群分化，龜山島與奄美群島族群約於 0.11 百萬年前分化，略早於與先島群島族群的分化時間（0.07 百萬年前）。斯氏繡眼中，臺灣本島各區系僅約於 0.34 百萬年前後分化（圖十八）。*cytb* 基因的估計中，日菲繡眼和低地



繡眼約於 0.80 百萬年開始與 *Z. j. montanus* 和 *Z. j. whiteheadi* 分化，蘭嶼的低地繡眼於約 0.71 百萬年前和日菲繡眼日本族群分開；龜山島和綠島的族群與日本本島族群分別於約 0.31 百萬年前和 0.16 百萬年前分化。此一單系群於 2.40 百萬年前與斯氏繡眼及黑頂繡眼 (*Z. atricapilla*) 之單系群分化，而斯氏繡眼本身於約 2.19 百萬年前與黑頂繡眼分化。斯氏繡眼中，臺灣本島、大陸、泰國的族群和馬來西亞、新加坡的族群於 0.71 百萬年前開始分化，臺灣本島內各區系則約於 0.28 百萬年前後開始分化（圖十九）。*ND2* 基因的估計中，日菲繡眼和低地繡眼於約 0.58 百萬年前開始與 *Z. j. whiteheadi* 亞種分化，蘭嶼的低地繡眼於約 0.51 百萬年前和日菲繡眼日本族群分開；日菲繡眼中龜山島族群與日本本島族群約於 0.13 百萬年前分化，綠島族群則稍晚近於約 0.02 百萬年前與日本本島族群分化。此一單系群於 1.54 百萬年前與斯氏繡眼、紅脣繡眼和黑頂繡眼之單系群分化，而斯氏繡眼於約 1.42 百萬年前與紅脣繡眼和黑頂繡眼分化。斯氏繡眼中，臺灣本島和大陸的族群與馬來西亞、新加坡的族群於 0.58 百萬年前分化，臺灣本島內各區系則約於 0.10 百萬年前後分化（圖二十）。

五、形質與體色分析

形質分析數據包含來自龜山島、綠島、臺大和關渡的共 79 個樣本，其中尾長因個體尾羽換羽而缺少 3 個龜山島樣本及 1 個關渡樣本；體重的比較加入洛韶的 20 個和蘭嶼的 6 個樣本，自然翼長、最大翼長、尾長的比較中則加入蘭嶼的 6 個樣本。灰度值和紅綠藍色彩數據僅包含龜山島、綠島、臺大和關渡之樣本，分別有 75 個樣本和 53 個樣本（表十五）。分析過程中樣本個體依照親緣關係分析和物種界定的物種、採樣地點和性別進行不同分組比較。

（一）形質測量數據

八項形質測量數據（自然翼長、最大翼長、尾長、體重、頭骨前喙長、全頭長、跗蹠長、鼻孔前嘴厚）都能觀察到族群間和物種間的顯著差異，性別間則大部分沒有顯著差異，僅蘭嶼的低地繡眼的雌性體重顯著重於雄性（樣本數雌性 3 隻、雄性 3 隻）。日菲繡眼各項測量數據都較斯氏繡眼和低地繡眼大，其中龜山島族群除了尾長和嘴厚外其餘形質均大於綠島族群；斯氏繡眼中臺大族群的體重、嘴厚和跗蹠長顯著小於關渡族群，但尾長則顯著長於關渡族群。蘭嶼的低地



繡眼其自然翼長、最大翼長及體重均介於日菲繡眼和斯氏繡眼之測量值之間並有顯著差異，而尾長則接近斯氏繡眼的尾長（圖二十一）。主成分分析中去除最大翼長一項，因其與自然翼長數值高度相關（相關係數為 0.98， $p\text{-value}<0.001$ ）。分析結果中僅 PC1 的特徵值（eigenvalue）大於 1，可以解釋整體 84.6% 的變異。以平均貢獻圓圈檢測僅尾長對樣本組合有高度重要性（圖二十二）。在水平軸（PC1）方向中，七項形質有平均的解釋比例，頭部長度最高（0.400），尾長最低（0.330）。本島的 *Z. simplex* 與離島的 *Z. japonicus* 區分為兩群，離島的日菲繡眼各項形質數值都較大；垂直軸（PC2）方向，尾長為主要的解釋因子（0.867），其次為體重（0.318），龜山島和綠島的族群沒有明顯分群，臺大的族群則主要由於體重較輕且尾長較長而與關渡的族群分開（圖二十二）。

以相片於 ImageJ 中測量之四項外觀特徵（嘴喙前端下緣黑斑佔喙長比例、喉部黃色區塊與白色眼圈下緣距離、眼長佔全頭長比例、白色眼圈下緣寬度）均可觀察到族群間和物種間的顯著差異，性別間大部分沒有顯著差異，僅龜山島族群的雄性白色眼圈下緣寬度顯著大於雌性。日菲繡眼嘴喙前端下緣黑斑佔喙長比例顯著小於斯氏繡眼，而喉部黃色區塊與白色眼圈下緣距離和眼長佔全頭長比例則顯著高於斯氏繡眼，白色眼圈下緣寬度則有族群間差異（圖二十三）。主成分分析中僅 PC1 的特徵值大於 1，可以解釋整體 50.6% 的變異。以平均貢獻圓圈檢測僅白色眼圈下緣寬度對樣本組合有高度重要性（圖二十四）。在水平軸（PC1）方向，喉部黃色區塊與白色眼圈下緣距離佔最主要的解釋比例（0.624），其次為嘴喙前端下緣黑斑佔喙長比例（0.576），將日菲繡眼和斯氏繡眼大約分為兩群但並不能完全區分開；垂直軸（PC2）方向，白色眼圈下緣寬度為主要的解釋因子（0.942），其次為眼長佔全頭長比例（0.288）（圖二十四）。

若綜合十一項測量值進行主成分分析，PC1（67.4%）和 PC2（9.7%）的特徵值大於 1，共可以解釋整體 77.1% 的變異。以平均貢獻圓圈檢測，尾長和白色眼圈下緣寬度對樣本組合有高度重要性（圖二十五）。在水平軸（PC1）方向，除了尾長外另六項繫放時測量的形質特徵和喉部黃色區塊與白色眼圈下緣距離有平均的解釋比例，全頭長最高（0.355），喉部黃色區塊與白色眼圈下緣距離最低（0.328），將日菲繡眼和斯氏繡眼大約區分為兩群；垂直軸（PC2）方向，白色眼圈下緣寬度為主要的解釋因子（0.908），其次為尾長（0.340），斯氏繡眼中

臺大和關渡族群可大約分為兩群，關渡族群白色眼圈下緣寬度顯著較寬且尾長顯著較短（圖二十五）。



（二）灰度值

在六個部位（頭部、背部、翼面、喉部、虹膜、脇側）的灰度測量值中，除翼面和喉部灰度值外均有顯著的族群間及物種間差異，性別間均無顯著差異（圖二十六）。主成分分析中，PC1 (41.9%)、PC2 (20.6%) 和 PC3 (16.7%) 的特徵值大於 1，共可以解釋整體 79.2% 的變異。以平均貢獻圓圈檢測，虹膜、脇側及背部的灰度值對樣本組合有高度重要性（圖二十七）。在水平軸 (PC1) 方向，頭部的灰度佔最主要的解釋比例 (0.558)，其次為背部和翼面的灰度（分別為 0.543 和 0.476），日菲繡眼和斯氏繡眼大約區分為兩群，日菲繡眼的羽色較斯氏繡眼為深；垂直軸 (PC2) 方向，虹膜色為主要的解釋因子 (0.717)，其次為脇側灰度 (0.593)，日菲繡眼和斯氏繡眼亦能大約分為兩群，日菲繡眼的虹膜色淺於斯氏繡眼（圖二十七）。PC3 中脇側灰度為主要的解釋因子 (0.261)，其次為背部的灰度 (0.145)。

（三）紅綠藍色彩亮度值

六個部位（頭部、背部、翼面、喉部、虹膜、脇側）的紅綠藍三色彩亮度值中，除虹膜色外均有顯著的族群間及種間差異（圖二十八），而各項測量值大部分沒有觀察到性別差異，僅關渡族群雄性喉部的紅色亮度值顯著高於雌性（圖二十九）。主成分分析中，PC1 (54.8%)、PC2 (13.8%)、PC3 (10.2%) 和 PC4 (8.2%) 的特徵值大於 1，共可以解釋整體 86.9% 的變異。以平均貢獻圓圈檢測，虹膜色的紅綠藍色彩亮度值樣本組合有高度重要性（圖三十）。水平軸 (PC1) 方向，頭部、背部、翼面、喉部和脇側之色彩亮度值有較平均的解釋比例，頭部的綠色亮度值比例最高 (0.299)，翼面的藍色亮度值比例最低 (0.215)；垂直軸 (PC2) 方向，虹膜色為主要的解釋因子，藍色、綠色及紅色亮度值的解釋比例依序為 0.609、0.533、0.449。日菲繡眼和斯氏繡眼大約分為兩群，日菲繡眼的羽色較斯氏繡眼深，而虹膜色則較淺（圖三十）。PC3 中脇側的藍色、綠色和紅色亮度值為主要的解釋因子，解釋比例依序為 0.445、0.381、

0.359；PC4 中背部的藍色、綠色和紅色為主要解釋因子，解釋比例依序為 0.420、0.377、0.367。



（四）判別函數分析

判別函數分析 (DFA) 顯示依據親緣關係分析和分子物種界定方法劃定的物種與形質、灰度及紅綠藍色彩等外觀特徵相互匹配。依據八項身體結構的形質測量數據、納入外觀色塊分布及比例共十二項外觀形質數據和紅綠藍色彩亮度值均可完全正確的判斷物種，四項外觀色塊分布比例特徵和灰度值的分辨正確率較低，但仍分別有 95.9% 和 91.3% 的整體判斷正確率（表十六）。在族群的判斷上，相同物種的兩個族群間都有些許特徵重疊造成判斷錯誤。在形質特徵中，綜合身體結構的八項測量數據和四項外觀色塊分布及比例的特徵可以有最高的整體判斷正確率（98.6%），紅綠藍色彩亮度值亦有 98.1% 的正確率，而灰度值的正確率則最低，僅 76.8%（表十七、表十八）。

六、鳴叫與歌曲聲學分析

聲音數據收集自龜山島、綠島、臺大、關渡和天母，鳴叫聲有 67 個樣本，歌曲則有 9 個樣本（表十五）。

依據鳴叫頻率、時長、強度和波形特徵共可定義出十種類型（圖三十一、表十九）。日菲繡眼獨有三種及兩種衍生的亞型（類型 A、B、C 及亞型 C1、C2），斯氏繡眼獨有四種（類型 G、H、I、J），另有三種類型為斯氏繡眼和日菲繡眼共有（類型 D、E、F）。其中類型 A、C、J 錄製自繫放時靜置於鳥袋中的繡眼鳥個體，分別為類型 A 之綠島個體（K55406，雄性），類型 C 之龜山島個體（K55433，雌性）和類型 J 之臺大（K55456、K55457，雄性）和關渡個體（K47264，雄性）。其餘鳴叫聲則為覓食和飛行過程中的聯繫鳴叫聲。

不同鳴叫聲種類之各測量值間有顯著差異（圖三十二、附錄二），日菲繡眼的鳴叫聲帶寬較大，而斯氏繡眼鳴叫聲的波形複雜度較高、最低頻率較高。然而主成分分析之結果無法明顯區分各鳴叫類型、族群和物種（圖三十三、圖三十四）。PC1 (41.8%) 和 PC2 (22.0%) 的特徵值大於 1，共可以解釋整體 63.8% 的變異。以平均貢獻圓圈檢測，鳴叫時長、帶寬、結束頻率、最高和最低頻率、鳴叫聲頻率隨時間之變化均對樣本組合有高度重要性（圖三十四）。在水平軸

(PC1) 方向，鳴叫帶寬的解釋比例最高 (0.508)，其次為結束和最低頻率，分別為 0.492 和 0.485，日菲繡眼鳴叫聲帶寬較斯氏繡眼廣，結束和最低頻率較低。垂直軸 (PC2) 方向，最高頻率為主要的解釋因子 (0.533)，其次為起始頻率和時長，分別為 0.489 和 0.455，日菲繡眼的鳴叫聲時長較長且最高頻率較高，斯氏繡眼鳴叫則是起始頻率較高 (圖三十四)。

歌曲的部分，日菲繡眼和斯氏繡眼的歌曲結構中有節奏相似的小節，且該小節會重複出現於一段歌曲中，但斯氏繡眼鳴唱該小節的時長 (平均 0.981 秒) 略長於日菲繡眼 (0.792 秒，圖三十五)。九項歌曲結構的測量數據中，日菲繡眼歌曲的帶寬顯著大於斯氏繡眼，而斯氏繡眼的歌曲時長、總音節數量和最低頻率顯著高於日菲繡眼 (圖三十六、表二十)。主成分分析中，PC1 (57.9%)、PC2 (21.5%) 和 PC3 (14.3%) 的特徵值大於 1，共可以解釋整體 93.7% 的變異。以平均貢獻圓圈檢測，歌曲總小節數、最長小節的時長及其包含的音節數對樣本組合有高度重要性 (圖三十七)。在水平軸 (PC1) 方向，歌曲帶寬佔最主要的解釋比例 (0.412)，其次為最低頻率及總音節數 (分別為 0.398 和 0.389)，日菲繡眼和斯氏繡眼可區分為兩群；垂直軸 (PC2) 方向，最長小節的時長為主要的解釋因子 (0.580)，其次為最長小節含有音節數及總小節數 (分別為 0.548 和 0.465)，日菲繡眼和斯氏繡眼亦能大約分為兩群，斯氏繡眼的歌曲有較長的最長小節、包含較多音節數和總小節數 (圖三十七)。PC3 中最高強度處的頻率為主要的解釋因子 (0.734)，其次為最高頻率 (0.368)。

肆、討論



一、親緣關係及物種界定

(一) 日菲繡眼 (*Z. japonicus*) 與低地繡眼 (*Z. meyeni*)

本研究首次確認並報告龜山島的繡眼鳥族群屬於日菲繡眼 (*Z. japonicus*)，同時發現綠島之繡眼鳥族群應屬於日菲繡眼，而非過去認為的低地繡眼。過去研究僅觀察到綠島及蘭嶼族群間在粒線體控制區序列的分化程度大於臺灣本島內部和中國族群的分化程度，根據兩島形成時間有約一百萬年的間隔且須跨海飛行而推測兩族群因為留鳥性質而沒有基因交流形成分化（陳，1996），然而這次研究確認兩者應屬於不同物種，其分化時間大約落在 0.34 至 0.71 百萬年前之間，可能在兩島形成後（綠島 1.3 百萬年前，蘭嶼 2.6 百萬年前）分別自日本和菲律賓兩個不同方向播遷而來定居。根據親緣關係分析、物種界定和四項形質測量特徵（自然翼長、最大翼長、體重和尾長）均支持蘭嶼的低地繡眼為有別於日菲繡眼的獨立物種。而親緣關係、物種界定和基因單倍體網絡圖的分析結果無法支持過去依據地理區域和外觀劃分的日菲繡眼日本區域的六個亞種，唯各族群均有其特殊的形態、鳴叫和歌曲特徵，仍具有生態性的重要意義。

另外，本研究建議需要進一步研究確認日菲繡眼亞種中 *Z. j. montanus* 和 *Z. j. whiteheadi* 之分類定位。依據不同基因親緣關係及不同的分子物種界定工具所進行的分析和基因單倍型網絡圖所推行的親緣地理結構，*Z. j. montanus* 和 *Z. j. whiteheadi* 均應各自被視為獨立物種，而非日菲繡眼的亞種階級。亦即前次修訂 (Lim et al., 2019) 將 *Z. montanus* (Bonaparte, 1850) 併入 *Z. japonicus* 的做法並不合適。未來需收集更多形態特徵和聲學數據進行比對和分析以確立牠們「種」的分類地位。同樣地，呂宋的低地繡眼亦需要進一步研究以確認其分分類定位。本研究唯一可供分析的基因序列來自 GenBank 資料庫的 COI 序列 (KC354959)，該序列在各項分子分析結果中皆顯示呂宋的低地繡眼需併入日菲繡眼，也造成低地繡眼物種在 COI 親緣關係樹上呈現多系群的現象。依據前人的研究和觀察 (McGregor, 1907; Parkes, 1971)，巴丹島上的繡眼鳥相較於菲律賓呂宋的繡眼鳥雖然具有相似的羽色特徵，但其前額羽色較淺且黃色色塊範圍較大，在體型上也較大，也因此被獨立出來命名為 *Z. batanis* (McGregor, 1907) 或是有別於菲律賓

呂宋的 *Z. meyeni batanis* (Hachisuka, 1930; Parkes, 1971)。然而，本研究關於低地繡眼可檢視的樣本不多，只有蘭嶼的繡眼鳥樣本，未來仍需收集更多於不同地點採集的樣本進行比對和分析以釐清低地繡眼 (*Z. meyeni*) 的分類地位和分布區域。



（二）斯氏繡眼 (*Z. simplex*)

本研究支持 Lim et al. (2019) 之修訂，即將 *Z. j. simplex* 自 *Z. japonicus* 中獨立為斯氏繡眼，並確認臺灣本島的繡眼鳥屬於該物種，與中國中部和南部（陝西、安徽和雲南）的繡眼鳥為相同物種。另一方面，在親緣關係、物種界定分析及基因單倍型網絡圖的分析結果中不支持斯氏繡眼其中三個大致上依據分布範圍區分的族群有劃分成為不同亞種 (*Z. s. simplex*、*Z. s. erwini*、*Z. s. salvadorii*) 的必要。

二、分化時間估算

本研究估算之大部分繡眼屬鳥類大量分化的年份為 1.56 至 3.14 百萬年前，略久遠於過去文獻估計之 1.40 至 1.89 百萬年前或 2.00 至 2.30 百萬年前 (Moyle et al., 2009; O'Connell et al., 2019)。然而以全粒線體基因組、*COI*、*cytb* 和 *ND2* 基因估計日菲繡眼與蘭嶼的低地繡眼於約 0.34 至 0.71 百萬年前之間完成分化，日菲繡眼和低地繡眼與斯氏繡眼於約 1.16 至 2.40 百萬年前之間完成分化。以 *COI* 和 *cytb* 基因估計之分化時間接近 Nishiumi 等 (2006) 當時以 *cytb* 基因之單倍型估算之分化時間，即日本本島的繡眼鳥與臺灣本島的繡眼鳥之分化時間為 2.40 百萬年前，與蘭嶼的繡眼鳥之分化時間則為 0.74 百萬年前。上新世時期 (5.3–3.6 百萬年前) 溫度較暖使當時的海平面高於現今，隔離大陸與島嶼和琉球群島各島嶼，可能是促成斯氏繡眼及日菲繡眼異域種化的原因 (Nishiumi et al., 2006)；更新世晚期 (約 1.0–0.2 百萬年前) 亦有一次海進事件，造成琉球島弧各島嶼再次分隔 (Ota, 1998; Kimura, 2000; Kaito and Mamoru, 2016)，亦增加琉球島弧各島嶼和蘭嶼之間的跨海距離，可能是造成日菲繡眼和低地繡眼兩個物種異域種化的機制。

日菲繡眼中，龜山島族群有四個 *COI* 基因單倍型，其中一個基因單倍型和來自日本本島及部分沖繩群島的繡眼鳥的基因單倍型共享，另外三個基因單倍型則

分別與沖繩群島、奄美群島和鄰近的先島群島族群的基因單倍型相同或由其分化出特有的單倍型（圖十一）。由於龜山島僅於約 7000 年前形成，因此較可能是於近期發生多次移入事件，且可能經由地理位置接近的先島群島移入，而龜山島的族群則由先島群島上於琉球島弧陸橋連接時期已移入之不同來源的族群所移居之群體組成，此推論亦符合單倍體網絡圖中，石垣島族群中具有含沖繩群島主要基因單倍型（zj9）的個體。而綠島族群的基因單倍型皆和日本本島和部分沖繩群島的基因單倍型一致或近似，可能由於綠島的形成時間恰於琉球島弧至日本本島間有陸橋連結的時期（1.3–1.0 百萬年前，Kimura, 2000），讓來自日本本島、琉球島弧北段和中段族群的個體有機會移入，其後海平面上升、島嶼隔離而沒有琉球群島一帶的族群再次經由琉球島弧進入綠島，使其保留了較接近日本本島和琉球島弧北段至中段族群的基因單倍型，當然此推論仍需更多的樣本資料以驗證之。儘管龜山島、蘭嶼和綠島與臺灣本島的距離相當接近（約 9–70 公里，如圖一），但可能有目前尚未知的播遷障礙，或是這些族群進入拓殖循環、降低飛行意願（Diamond et al., 1976; Moyle et al., 2009），使來自日本的繡眼鳥族群僅分布於龜山島和綠島，而未分布於臺灣本島。例如棲息於西伯利亞東南部、朝鮮半島、中國東北部和中部、日本、臺灣和蘭嶼的褐鷹鴞（*Ninox japonica*）分為定居（sedentary）及冬季遷徙的族群，經由粒線體 *cytb* 基因分析發現，蘭嶼的定居族群與北亞的遷徙族群間並無顯著的遺傳分化而共同形成單一演化支，然而該演化支與鄰近的臺灣本島（相距約 70 公里，如圖一）分布的定居族群間卻有 1.72% 的序列差異，推測可能受不同遷徙路線或其他環境、個體辨識的特徵影響而形成遺傳分化（Lin et al., 2013）。而日菲繡眼在俄羅斯庫頁島和日本北部有遷徙族群，顯示此物種具有遷徙的能力，或許是在過去影響其向南拓殖範圍的因素之一。而日菲繡眼繁殖季會一夫一妻成對活動，活動範圍（home range）約半徑 20 至 50 公尺，且通常終生維持相同伴侶並使用相同區域（Horie and Takagi, 2012），也可能有助於維持遺傳組成穩定且形成與其他地區交流少的族群。

斯氏繡眼中，臺灣本島與中國的族群間沒有明顯的遺傳分化，可能由於最近一次臺灣與大陸間陸橋形成為約 18000 年前，直至 15000 年前後才因為海進再次隔離（陳等，2016），而再次隔離後至今未及累積較多遺傳差異。本島內部觀察到北部（臺大、關渡）和東部（洛韶、臺東）族群有中度遺傳分化（表四、表五），可能由於繡眼鳥棲息於海拔 1200 公尺以下的林地，隔離北部和東部的雪

山山脈和中央山脈足以形成地理屏障限制彼此間的基因交流，且有些繡眼鳥會停留於固定棲地，例如於高雄壽山的繫放紀錄顯示當地斯氏繡眼的平均回收率約為 40%（陳，1996），有利於形成穩定且與其他地區族群基因交流少的族群，而逐漸形成北部和東部的族群分化。



三、形質測量、體色及聲學特徵

本研究測得之日菲繡眼、低地繡眼和斯氏繡眼形質大小與過去資料相近（附錄三）。日菲繡眼和斯氏繡眼在外觀上的明顯差異顯示在形質測量、體色及色塊分布方面。形質測量中各項測量值日菲繡眼均顯著較大（圖二十一）。除了物種間的遺傳差異之外，形態差異亦反應其食性、環境類型和氣候、生活模式等。島嶼上的物種受限於環境資源可能有較長的喙長，以適應更廣泛的棲地類型和食物資源（Grant, 1968）。在紐西蘭和澳洲周圍島嶼拓殖的灰胸繡眼各族群間觀察到其形態差異為有方向性的天擇結果，分布於島嶼的族群其體重通常比澳洲大陸上的重約 20%，頭、喙和翼的長度也增加了約 5%，可能有助於牠們佔據不同的生態棲位、獲得更多生態資源（Clegg et al., 2002b; Potvin, 2013）。斯里蘭卡繡眼（*Zosterops ceylonensis*）在與灰腹繡眼同域分布範圍內的族群相較異域分布的族群有較大的喙長、喙寬及體重，則顯示在資源競爭時可能會改變食性以適應環境並提高競爭力（Wijesundara and Freed, 2018）。

色塊分布和比例方面，斯氏繡眼嘴喙前端下側的黑色斑塊約占喙長 40%，顯著較日菲繡眼的 30% 大，亦符合文獻指出日菲繡眼下嘴喙有三分之二呈藍灰色，先端黑色（Horie et al., 2005）；喉部黃色斑塊與白色眼圈的距離部分，日菲繡眼約相距 1.93 毫米，斯氏繡眼則僅有 0.68 毫米，兩物種間有顯著差異（圖二十三），可作為方便觀察的物種辨識依據。顏色方面，本研究嘗試使用數位相片進行分析獲得有效的分析結果，在灰度值和紅綠藍色彩測量中斯氏繡眼的頭部、背部、翼面的羽色均顯著較淺，虹膜顏色則較深（圖二十六、圖二十八），為過去野外觀察的經驗提供數據支持，亦顯示以數位相片測量亮度值為可行之色塊分布及色彩量化方法。過去許多分析羽毛顏色的方式為使用分光光度計（Cornuault et al., 2015），儘管可獲得更精確的反射光譜，並能偵測到紫外光光譜，但這需要較精細的儀器和標準的測量方式，且只能測量局部或單一羽毛部位的光譜顏色。也有研究者提出將羽色差異程度分成四個等級（低度、中度、高度、非常高度）

以區分表型差異 (Tobias et al., 2010) , 但此方法較容易受觀察者主觀判斷影響而造成偏誤，且區分的細緻度較低。以數位相片測試則可以藉由標準化相片色調的方式一方面降低人為觀察造成的偏差，另一方面能測量象素亮度值來量化整體色塊的平均色調 (Fitze et al., 2003; Luttrell et al., 2015) 。而以 ImageJ 軟體測量色塊大小不僅能量化色塊分布模式以提供觀察時可依循的標準，亦減少研究操作過程中持鳥的時間長度及測量器具的干擾。隨著數位相機的普及，這些方法具發展潛力。然而本研究於繫放操作過程中注意到一些困難，包括拍攝過程中需兼顧鳥類姿態和光線條件，並須避免持鳥時間過長，致使部分個體相片有角度和焦距偏差，需於相片標準化處理時稍作調整和選取色塊測量時多加斟酌。建議未來應發展出更完善的標準作業方式，以提高不同研究結果間的可比性。

然而本研究在相同物種內亦觀察到許多族群間的外觀差異。日菲繡眼的部分，儘管根據單倍體網絡圖分析，龜山島族群較接近琉球群島族群，綠島則較接近日本本島的族群 (圖十一) ，但與山階鳥類研究所 (Yamashina Institute for Ornithology, 2013) 之形態觀察特徵整理做比較卻發現一些出入。例如山階鳥類研究所描述日本本島族群的前胸和脇側會有明顯的葡萄紅褐色，在這次採樣的樣本中所有於龜山島繫放捕獲的個體均有此特徵，綠島族群儘管 69% 的個體 (9 隻) 有此特徵，但色澤深度明顯較淺，為較淡的粉橘黃色，亦反映在灰度值和紅綠藍色彩的測量中 (圖二十六、圖二十八) 綠島族群之測量數值顯著較高，意即顏色較淺、亮度較高。此外，山階鳥類研究所描述琉球群島族群的特徵之一為腹部中央會有黃色線條由喉部延伸至尾下覆羽，此特徵則在綠島的所有採集個體上均觀察到，龜山島儘管 78% 的個體有此特徵，但腹部中央的黃色線條均較淡或較短，只由尾下覆羽延伸至腹部中段。這些觀察顯示日本區域的日菲繡眼各族群間表型特徵多變，而在對紅海沿岸的白胸繡眼研究中便觀察到繡眼鳥的形態差異可能大於遺傳差異，儘管棲息環境和羽色亮度與分布皆有差異，卻尚未發生遺傳分化 (Babington et al., 2020) ，這些外觀差異的生態功能、對個體辨識和配偶選擇方面的影響仍有待進一步探究。

斯氏繡眼的部分，本次採樣過程中觀察到許多個體脇側帶有淺紫紅色，其中於臺大繫放的所有個體前胸和脇側均有淡葡萄紅色，關渡則有 77% 的個體 (10 隻) 有此特徵，洛韶樣本中則有 45% (9 隻) 的個體脇側為紅褐色，其中臺大的樣本在灰度值測量中與龜山島的樣本間沒有顯著差異 (圖二十六) 。此一觀察不



同於 Swinhoe 發表 *Z. simplex* 時區分此物種與日本的繡眼鳥 *Z. japonicus* 的主要原因之一便是脇側僅為灰色 (Swinhoe, 1861)。由於本次研究未能檢視模式產地香港的繡眼鳥族群之羽色特徵，因此不能確定是否有差異。影響前胸和脇側羽色的因素尚不清楚，有可能是受食物資源和環境影響，並可能有季節性差異 (許育誠，私人通訊)。此外，本研究亦發現臺大族群的體重、嘴厚和跗蹠長顯著小於關渡族群，但尾長顯著長於關渡族群 (圖二十一)。經檢視關渡繫放個體之尾羽均無明顯磨損現象，因此可排除因為磨損造成的測量偏誤，推測可能是棲息環境不同造成的形態差異。例如跗蹠長度可能有關其移動模式和環境組成。棲息於安地斯山脈的楔嘴爬木雀 (*Glyphorynchus spirurus*) 其跗蹠長和喙長與海拔高度及樹幹表面的苔蘚覆蓋量呈正相關，可能由於較長的跗蹠有助抓握苔蘚覆蓋度高的樹皮並減少移動時的摩擦力，是適應性分歧 (adaptive divergence) 的驅動因素 (Milá et al., 2009)。關渡為密度較高的高草莖草生地環境，可能較有利跗蹠較長、尾羽長度較短的個體抓握和移動，而篩選留下較多此一性狀之個體。

鳴叫聲方面，儘管測量數據無法區分各種鳴叫類型，但從波形中可以看出日菲繡眼和斯氏繡眼明顯不同 (圖三十一)。鳴叫聲可能受到環境植被密度和形態特徵影響。對澳洲東部的緞藍園丁鳥 (*Ptilonorhynchus violaceus*) 的研究發現在相似環境條件下其鳴叫的結構趨同，於熱帶雨林等植被密度高的環境中使用較低的頻率和較少調變 (modulation)，而在植被密度低的樹林中則使用較高的鳴叫頻率 (Nicholls and Goldizen, 2006)。對灰胸繡眼的研究中則發現，島嶼上體型較大的族群其聯繫和警告鳴叫的最大、最小、平均和峰值頻率均低於澳洲大陸上的族群，島嶼上鳥類族群其鳴叫和歌曲頻率的變化可能是對鳴聲的直接選擇壓力或對形態特徵的選擇而間接影響的結果 (Potvin, 2013)，並提供形成生殖隔離的潛在線索。龜山島的樹林和林下藤蔓與灌木使環境植被密度和高於醉月湖北側、關渡和天母地區的樹林，且日菲繡眼的體型也較斯氏繡眼為大，因此本次研究中觀察到日菲繡眼鳴叫聲的最低頻率低於斯氏繡眼，即可能是受到環境和體型的共同影響。聯繫叫聲被認為是一種重要且各物種特有的社會特徵，可以維持鳥群結構和識別配偶 (Kondo and Watanabe, 2009)。例如在東非居於高地森林且各族群較小的寬眶繡眼相較居於低地草原且各族群較大的白胸繡眼具有較高的聯繫叫聲最高頻率及起始頻率，在族群內的變異較小，並在兩個物種同域分布的林地與草原交界帶，兩物種聯繫叫聲間的頻率特徵差異更明顯，能加強物種和族群的識別



(Husemann et al., 2014)。本次錄音過程中觀察到繡眼鳥群覓食和群體飛行時都會間斷鳴叫，而自鳥袋中錄製的鳴叫類型 A 以回播方式可以吸引綠島中研院海洋研究站和過山步道兩地的其他繡眼鳥，可能該鳴叫聲有聯繫或呼叫同種個體的用意，將有助於維持其族群組成的穩定性並鞏固物種間的區隔。

而歌曲的部分，研究中觀察到綠島個體的歌曲時長較龜山島個體長，而斯氏繡眼的歌曲則顯著更長，歌曲中也包含更多總音節數（表二十）。歌曲的差異可能來自方言（dialects）形成、傳播、文化演變（cultural evolution）和歌曲共享等（Potvin, 2013），而雄鳥會以歌曲吸引雌鳥，也是雌鳥擇偶的依據之一，因此歌曲的結構和長度是形成生殖前隔離的因素之一，可能進一步加深族群間的遺傳分化。過去研究亦有發現日菲繡眼分布於琉球群島南部島嶼的歌曲較短之現象，在石垣島和與那國島的繡眼鳥歌曲顯著短於琉球群島中部和北部族群的歌曲，亦有較少的歌曲音節總數，可能是造成琉球島弧南部島嶼之族群能累積較多特有的基因單倍型的原因之一（Hamao et al., 2013）。本研究依據親緣關係分析及基因單倍型網絡圖之結果顯示綠島族群較接近日本本島和琉球群島北部的族群，龜山島族群則較接近琉球群島中部和南部島嶼的族群，而在龜山島錄製的歌曲時長略短於綠島錄製的歌曲，儘管錄製到的歌曲長度均較前人研究的歌曲時長更久（石垣島和與那國島歌曲約 2~5 秒，奄美、沖繩群島和屋久島約 3~6 秒，喜界島約 4~7 秒，Hamao et al., 2013），仍可觀察到南部島嶼族群的繡眼歌曲略短於北部島嶼族群的現象。而本研究進一步觀察到斯氏繡眼的歌曲顯著更長，此一與日菲繡眼間的差異可能有助於兩個物種在分化過程中，儘管更新世中期琉球島弧以陸橋和臺灣本島及歐亞大陸連接，仍能維持物種識別和生殖隔離。

另外，本研究觀察到斯氏繡眼鳴叫聲之最低頻率多高於日菲繡眼，且其歌曲之帶寬顯著較小，最低頻率亦顯著較高（圖三十六）。除可能受到體型影響外，錄音過程中於臺灣本島的臺大和天母地區觀察到這兩地的繡眼鳥鳴唱歌曲的時間多於晨昏，與上下班時間交通流量高峰時間重疊，環境背景的噪音較多。體型較小的鳥類其歌曲頻率受人為噪音的影響後，頻率變化範圍較體形較大的鳥類更廣，會提高原本與噪音頻率重疊的頻率（Roca et al., 2016），或是降低在較低頻率的區段中發聲的強度（Wood and Yezerinac, 2006）。人為噪音多集中在 0~3000 赫茲（Wood and Yezerinac, 2006），本次錄製到的斯氏繡眼歌曲中最低頻率則均高於 3000 赫茲，因此此次採樣到的斯氏繡眼之歌曲可能是適應都市環境後的現



象；而日菲繡眼（龜山島、綠島）之歌曲樣本則可能較接近未受干擾狀況下的歌曲頻率，因此在物種差異的比較上需要較保守地解釋，未來也需收集更多歌曲樣本以更了解日菲繡眼和斯氏繡眼物種間和族群間的歌曲差異和變化。

四、現況與壓力

儘管目前日菲繡眼、低地繡眼和斯氏繡眼三個物種在國際自然保護聯盟瀕危物種紅色名錄中都為無危狀態（Least Concerned, LC; IUCN, 2022），但繡眼屬鳥類因其外觀、鳴叫和歌曲特徵，是非常熱門的交易鳥種（Dai and Zhang, 2017），在臺灣亦有許多人飼養，甚或舉辦鳴唱和姿態比賽；同時自《野生動物保育法》施行後，飼鳥業者由交易保育鳥種（例如二級保育類臺灣畫眉，*Garrulax taewanus*）轉向非保育類鳥種（劉等，2012），鳥類交易市場中大量出售、屬於臺灣原生種、非全球瀕危且體型小的鳥類都相對便宜，其中有些繡眼鳥的來源可能非法，包含灰腹繡眼（*Z. palpebrosus*）、低地繡眼（*Z. meyeni*）和日菲繡眼（*Z. japonicus*，和／或 *Z. simplex*）（Su et al., 2015）。此外，儘管分布於臺灣的日菲、斯氏和低地繡眼和可能經寵物貿易引入的灰腹和紅脣繡眼間均有顯著的表型和鳴聲差異，仍不可輕忽潛在的雜交風險。例如南非繡眼亞種（*Zosterops virens capensis*）腹部為灰色，與脇側為肉桂色的橙河繡眼（*Zosterops pallidus*）有明顯的外觀差異，但兩物種之間卻有雜交現象，於雜交帶觀察到雜交第二代（F2 或回交個體），顯示兩者之間缺乏足夠的合子後隔離，而外觀差異亦無法形成有效的物種識別（Oatley et al., 2017）。然而在索羅門群島的科隆班加拉島（Kolombangara）上，索羅門繡眼（*Zosterops kulambangrae*）和庫拉山繡眼（*Zosterops murphyi*）則在發生二次接觸的中海拔地區並未發生雜交情形，可能由於兩者間明顯的眼圈大小、鳴叫和歌曲差異形成有效的物種辨識和交配前隔離（premating isolation）而維持兩個物種的生殖隔離（Cowles and Uy, 2019）。

日菲繡眼及低地繡眼在臺灣僅分布於東部離島，島嶼生態系囿於有限的生存空間、環境資源和族群量，生態系統受干擾後不易恢復（Cox et al., 2016），而臺灣本島的斯氏繡眼族群、龜山島和綠島的日菲繡眼族群及蘭嶼的低地繡眼族群均具有特殊的遺傳組成，龜山島和綠島的族群間並無基因交流且各自有特殊的形態和聲學特徵，因此應關注其是否面臨獵捕壓力，避免人為引入的其他繡眼鳥物種造成雜交風險，並維護牠們棲息環境，將能保存繡眼鳥類的遺傳和生物多樣性。

伍、結論

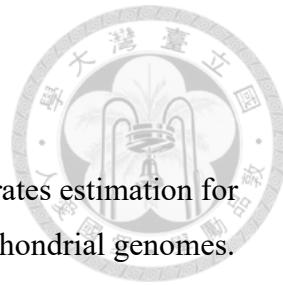
物種界定需要多元證據進行廣泛評估，是為綜合分類學的應用領域。遺傳基因資訊提供較客觀的操作性定義，而整合個體的形態、行為、生態特徵等則能夠促進分類定義的穩定性。物種分類的資訊用於行政決策，對於保護生物多樣性至關重要。本研究以全粒線體基因組序列、*COI*、*cytb* 和 *ND2* 基因輔以形質測量、體色、鳴叫及歌曲特徵分析，提供完整的親緣關係、物種界定和族群遺傳資訊，確定龜山島和綠島之繡眼鳥分類定位應為日菲繡眼，蘭嶼之繡眼鳥為低地繡眼，臺灣本島之繡眼鳥則屬於斯氏繡眼，並修訂日菲繡眼與斯氏繡眼的物種分布界線應西移至龜山島與本島、綠島和本島之間，日菲繡眼與低地繡眼的界線則應南移至綠島和蘭嶼之間。

本研究提供龜山島和綠島生物相組成的更多訊息，並發現蘭嶼的低地繡眼具特殊遺傳特徵，未來應蒐集取得來自菲律賓呂宋島及北部巴丹群島之繡眼鳥遺傳資訊樣本，並包含更完整的形質及鳴唱聲資料，以確認蘭嶼的低地繡眼是否具更獨立的分類地位。而臺灣本島東岸鄰近龜山島、綠島和蘭嶼的區域及各離島上是否有遷徙族群亦尚待未來研究補足。

日菲繡眼和斯氏繡眼的形質測量特徵和歌曲特徵高度支持物種界定定義之物種，可做為野外觀察時辨識物種的重要依據。灰度值和紅綠藍色彩亮度值對物種判定亦有相當高的準確率，將能提供數位相片在物種特徵描述與量化方面的應用。龜山島、綠島和蘭嶼的日菲繡眼和低地繡眼族群均有其獨特的遺傳組成，龜山島和綠島的族群亦含各自特有的形質和聲學特徵，應持續關注牠們面對鳥類貿易壓力的情況，以維護遺傳及生物多樣性。



陸、引用文獻



- Arcones A, Ponti R., Vieites DR. 2021.** Mitochondrial substitution rates estimation for divergence time analyses in modern birds based on full mitochondrial genomes. *Ibis* **163**: 1463–1471.
- Babbington J, Boland CR, Kirwan GM, Schweizer M. 2020.** Morphological differences between ‘Mangrove White-eye’ and montane Abyssinian White-eye (*Zosterops abyssinicus arabs*) in Arabia despite no differentiation in mitochondrial DNA: incipient speciation via niche divergence?. *Journal of Ornithology* **161**: 1051–1060.
- Balloux F, Lugon-Moulin N. 2002.** The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular ecology* **11**: 155–165.
- Benjamini Y, Hochberg Y. 1995.** Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal statistical society: series B (Methodological)* **57**: 289–300.
- BirdLife International. 2023.** Species factsheet: *Zosterops japonicus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 8 January 2023.
- BirdLife International. 2023.** Species factsheet: *Zosterops simplex*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 8 January 2023.
- BirdLife International. 2023.** Species factsheet: *Zosterops meyeni*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 8 January 2023.
- Bonaparte CL. 1850.** Conspectus generum avium. 398.
- Boone M, De Koker A, Callewaert N. 2018.** Capturing the ‘ome’: the expanding molecular toolbox for RNA and DNA library construction. *Nucleic Acids Research* **46**: 2701–2721.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2018.** Unconstrained ordination. In Numerical ecology with R (pp. 151–201). Springer, Cham.
- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu CH, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ. 2014.** BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology* **10**: e1003537.

Cai T, Cibois A, Alström P, Moyle RG, Kennedy JD, Shao S, Zhang R, Irestedt M, Ericson PGP, Gelang M, Qu Y, Lei F, Fjeldså J. 2019. Near-complete phylogeny and taxonomic revision of the world's babblers (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **130**: 346–356.

Cai T, Shao S, Kennedy JD, Alström P, Moyle RG, Qu Y, Lei F, Fjeldså J. 2020.

The role of evolutionary time, diversification rates and dispersal in determining the global diversity of a large radiation of passerine birds. *Journal of Biogeography* **47**: 1612–1625.

Chen SF, Juan CH, Rossiter SJ, Kinjo T, Fukui D, Kawai K, Tsang SM, Veluz MJ, Sakurai H, Jang-Liaw NH, Osawa K, Ko WY, Izawa M. 2021. Population genetic structure of the insular Ryukyu flying fox *Pteropus dasymallus*. *Biotropica* **53**: 548–559.

Chen YG, Wu WS, Chen CH, Liu TK. 2001. A date for volcanic eruption inferred from a siltstone xenolith. *Quaternary Science Reviews* **20**: 869–873.

Cicero C, Mason NA, Jiménez RA, Wait DR, Wang-Claypool CY, Bowie RC. 2021. Integrative taxonomy and geographic sampling underlie successful species delimitation. *The Auk* **138**: ukab009.

Clegg SM, Degnan SM, Kikkawa J, Moritz C, Estoup A, Owens IP. 2002a. Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**: 8127–8132.

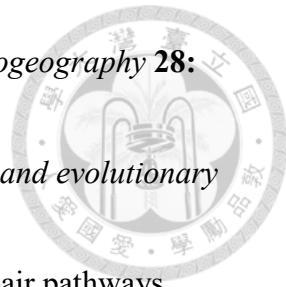
Clegg SM, Degnan SM, Moritz C, Estoup A, Kikkawa J, Owens IP. 2002b.

Microevolution in island forms: the roles of drift and directional selection in morphological divergence of a passerine bird. *Evolution* **56**: 2090–2099.

Clements JF, Schulenberg TS, Illiff MJ, Billerman SM, Fredericks TA, Sullivan BL, Wood CL. 2022. *The Clements Checklist of Birds of the World*. USA: The Cornell Lab of Ornithology.

Cornuault J, Delahaie B, Bertrand JA, Bourgeois YX, Milá B, Heeb P, Thébaud C. 2015. Morphological and plumage colour variation in the Réunion grey white-eye (Aves: *Zosterops borbonicus*): assessing the role of selection. *Biological Journal of the Linnean Society* **114**: 459–473.

Cowles SA, Uy JAC. 2019. Rapid, complete reproductive isolation in two closely related *Zosterops* White-eye bird species despite broadly overlapping ranges. *Evolution* **73**: 1647–1662.



- Cox B. 2001.** The biogeographic regions reconsidered. *Journal of biogeography* **28**: 511–523.
- Cox CB, Moore PD, Ladle RJ. 2016.** *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. USA: John Wiley & Sons.
- Croteau DL, Stierum RH, Bohr VA. 1999.** Mitochondrial DNA repair pathways. *Mutation Research/DNA Repair* **434**: 137–148.
- Dai C, Zhang C. 2017.** The local bird trade and its conservation impacts in the city of Guiyang, Southwest China. *Regional Environmental Change* **17**: 1763–1773.
- De Queiroz K. 2007.** Species concepts and species delimitation. *Systematic biology* **56**: 879–886.
- Diamond JM, Gilpin ME, Mayr E. 1976.** Species-distance relation for birds of the Solomon Archipelago, and the paradox of the great speciators. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **73**: 2160–2164.
- Dong F, Li SH, Yang XJ. 2010.** Molecular systematics and diversification of the Asian scimitar babblers (Timaliidae, Aves) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **57**: 1268–1275.
- Dong L, Wei M, Alstroem P, Huang X, Olsson U, Shigeta Y, Zhang Y, Zheng G. 2015.** Taxonomy of the Narcissus Flycatcher *Ficedula narcissina* complex: an integrative approach using morphological, bioacoustic and multilocus DNA data. *Ibis* **157**: 312–325.
- Excoffier L, Lischer HE. 2010.** Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources* **10**: 564–567.
- Fitze PS, Kolliker M, Richner H. 2003.** Effects of common origin and common environment on nestling plumage coloration in the great tit (*Parus major*). *Evolution* **57**: 144–150.
- Fu YX, Li WH. 1993.** Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics* **133**: 693–709.
- Fu YX. 1997.** Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* **147**: 915–925.
- Gernhard T. 2008.** The conditioned reconstructed process. *Journal of theoretical biology* **253**: 769–778.



- Grant PR.** 1968. Bill size, body size, and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Biology* **17**: 319–333.
- Gray MW, Burger G, Lang BF.** 1999. Mitochondrial evolution. *Science* **283**: 1476–1481.
- Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJ.** 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular ecology* **7**: 1071–1075.
- Gwee CY, Garg KM, Chattopadhyay B, Sadanandan KR, Prawiradilaga DM, Irestedt M, Lei F, Bloch LM, Lee JGH, Irham M, Haryoko T, Soh MC, Peh KSH, Rowe KMC, Fersayi TR, Wu S, Wogan GO, Bowie RCK, Rheindt FE.** 2020. Phylogenomics of white-eyes, a ‘great speciator’, reveals Indonesian archipelago as the center of lineage diversity. *Elife* **9**: e62765.
- Hall TA.** 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* **41**: 95–98.
- Hamao S, Sugita N, Nishiumi I.** 2013. Geographical variation in mitochondrial DNA and vocalizations in two resident bird species in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series A, Zoology* **39**: 51–62.
- Hartl DL, Jones EW.** 2009. *Genetics: analysis of genes and genomes*. Jones & Bartlett Learning.
- Hebert PDN, Stoeckle MY, Zemlak TS, Francis CM, Godfray C.** 2004. Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS biology* **2**: e312.
- Horie S, Matsui S, Takagi M.** 2005. A reproductive record of the Japanese White-eye (*Zosterops japonica daitoensis*) in November on Minami-daito Island. *Japanese Journal of Ornithology* **54**: 58–59.
- Horie S, Takagi M.** 2012. Nest positioning by male Daito White-eyes *Zosterops japonicus daitoensis* improves with age to reduce nest predation risk. *Ibis* **154**: 285–295.
- Howards R, Moore A.** 1991. *A Complete Checklist of the Birds of the World. 2nd Edition*. Academic Press.
- Husemann M, Ulrich W, Habel JC.** 2014. The evolution of contact calls in isolated and overlapping populations of two white-eye congeners in East Africa (Aves, *Zosterops*). *BMC Evolutionary Biology* **14**: 1–11.

IUCN. 2022. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-1.

<https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 2022-11-27.

<https://doi.org/10.15468/0qnb58> accessed via GBIF.org on 2022-11-27.



Jarulis, Sari MM, Wibowo RH. 2021. DNA Barcode of Mountain White-Eye *Zosterops montanus* (Aves: Zosteropidae) Based on Mitochondrial DNA Cytochrome Oxidase Sub Unit I. In 3rd KOBI Congress, International and National Conferences (KOBICINC 2020) (pp. 364–373). Atlantis Press.

Jarvi SI, Farias ME. 2006. Molecular sexing and sources of CHD1-Z/W sequence variation in Hawaiian birds. *Molecular Ecology Notes* **6**: 1003–1005.

Kaito T, Mamoru T. 2016. The biogeographical history of Asian keelback snakes of the genus *Hebius* (Squamata: Colubridae: Natricinae) in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Biological Journal of the Linnean Society* **118**: 187–199.

Kano T. 1936. Some Problems Concerning the Biogeography of Kôthshô. *Geographical Review of Japan* **12**: 1107–1133.

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of molecular evolution* **16**: 111–120.

Kimura M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press.

Kimura M. 2000. Paleogeography of the Ryukyu Islands. *Tropics* **10**: 5–24.

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. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **86**: 6196–6200.

Kondo N, Watanabe S. 2009. Contact calls: information and social function. *Japanese Psychological Research* **51**: 197–208.

Kumar S, Stecher G, Li M, Knyaz C, Tamura K. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution* **35**: 1547.

Kurita K, Hikida T. 2014. Divergence and long-distance overseas dispersals of island populations of the Ryukyu five-lined skink, *Plestiodon marginatus* (Scincidae: Squamata), in the Ryukyu Archipelago, Japan, as revealed by mitochondrial DNA phylogeography. *Zoological science* **31**: 187–194.

Langmead B, Salzberg SL. 2012. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nature methods* **9:** 357–359.

Lavinia PD, Kerr KC, Tubaro PL, Hebert PD, Lijtmaer DA. 2016. Calibrating the molecular clock beyond cytochrome b: assessing the evolutionary rate of COI in birds. *Journal of Avian Biology* **47:** 84–91.

Lee JCI, Tsai LC, Hwa PY, Chan CL, Huang A, Chin SC, Wang LC, Lin JT, Linacre A, Hsieh HM. 2010. A novel strategy for avian species and gender identification using the CHD gene. *Molecular and cellular probes* **24:** 27–31.

Leigh JW, Bryant D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* **6:** 1110–1116.

Lim BT, Sadanandan KR, Dingle C, Leung YY, Prawiradilaga DM, Irham M, Ashari H, Lee JGH, Rheindt FE. 2019. Molecular evidence suggests radical revision of species limits in the great speciator white-eye genus *Zosterops*. *Journal of Ornithology* **160:** 1–16.

Lim HC, Habib A, Chen WJ. 2021. Comparative Phylogeography and Phylogeny of Pennah Croakers (Teleostei: Sciaenidae) in Southeast Asian Waters. *Genes* **12:** 1926.

Lin JT, Yao CJ. 2016. A new species of the genus *Geckko* (Squamata: Sauria: Gekkonidae) from Guishan Isle, Yilan County. *Taiwan. Journal of the National Taiwan Museum* **69:** 1–14.

Lin SM, Chen CA, Lue KY. 2002. Molecular phylogeny and biogeography of the grass lizards genus *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) of East Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **22:** 276–288.

Lin WL, Severinghaus LL, Tseng HY, Lin SM. 2013. Genetic differentiation between migratory and sedentary populations of the Northern Boobook (*Ninox japonica*), with the discovery of a novel cryptic sedentary lineage. *Journal of Ornithology* **154:** 987–994.

Luttrell SA, Gonzalez ST, Lohr B, Greenberg R. 2015. Digital photography quantifies plumage variation and salt marsh melanism among Song Sparrow (*Melospiza melodia*) subspecies of the San Francisco Bay. *The Auk: Ornithological Advances* **132:** 277–287.

Mayr E. 2000. The biological species concept. *Species concepts and phylogenetic theory: a debate.* New York: Columbia University Press.



- McGregor. 1907.** The Philippine journal of science. 343.
- Mees GF. 1957.** A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part I). *Zoologische Verhandelingen* **35**: 1–204.
- Mees GF. 1969.** A systematic review of the Indo-Australian Zosteropidae (Part III). *Zoologische Verhandelingen* **102**: 1–390.
- Meimberg H, Schachtler C, Curto M, Husemann M, Habel JC. 2016.** A new amplicon based approach of whole mitogenome sequencing for phylogenetic and phylogeographic analysis: An example of East African white-eyes (Aves, Zosteropidae). *Molecular phylogenetics and evolution* **102**: 74–85.
- Milá B, Wayne RK, Fitze P, Smith TB. 2009.** Divergence with gene flow and fine-scale phylogeographical structure in the wedge-billed woodcreeper, *Glyphorynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird. *Molecular ecology* **18**: 2979–2995.
- Moyle RG, Filardi CE, Smith CE, Diamond J. 2009.** Explosive Pleistocene diversification and hemispheric expansion of a “great speciator”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 1863–1868.
- Nicholls JA, Goldizen AW. 2006.** Habitat type and density influence vocal signal design in satin bowerbirds. *Journal of Animal Ecology* **75**: 549–558.
- Nishiumi I, Yao CT, Saito DS, Lin RS. 2006.** Influence of the Last Two Glacial Periods and the Late Pliocene on the Latitudinal Population Structure of Resident Songbirds in the Far East. *Memoirs of the National Science Museum* **44**: 11–20.
- Nixon KC, Wheeler QD. 1990.** An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* **6**: 211–223.
- Oatley G, De Swardt DH, Nuttall RJ, Crowe TM, Bowie RC. 2017.** Phenotypic and genotypic variation across a stable white-eye (*Zosterops* sp.) hybrid zone in central South Africa. *Biological Journal of the Linnean Society* **121**: 670–684.
- O’Connell DP, Kelly DJ, Lawless N, O’Brien K, Marcaigh FÓ, Karya A, Analuddin K, Marples NM. 2019.** A sympatric pair of undescribed white-eye species (Aves: Zosteropidae: *Zosterops*) with different origins. *Zoological Journal of the Linnean Society* **186**: 701–724.

O'Connor BP. 2022. DFA.CANCOR: Linear Discriminant Function and Canonical Correlation Analysis. R package version 0.2.5. <https://CRAN.R-project.org/package=DFA.CANCOR>

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H. 2020. R package version 2.5-7. vegan: Community Ecology Package. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Oliveros CH, Andersen MJ, Moyle RG. 2021. A phylogeny of white-eyes based on ultraconserved elements. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **164**: 107273.

Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'Amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* **51**: 933–938.

Ota H. 1998. Geographic patterns of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications. *Researches on Population Ecology* **40**: 189–204.

Ota H, Huang WS. 2000. *Mabuya cumingi* (Reptilia: Scincidae) An Addition to the Herpetofauna of Lanyu Island, Taiwan. *Current herpetology* **19**: 57–61.

Parkes KC. 1971. Taxonomic and distributional notes on Philippine birds. *Nemouria* **4**: 1–67.

Parkes KC, Morony JJ, Farrand J. 1975. Review of A Coded List of Birds of the World; Birds of the World: A Check List; An Annotated List of Birds of the World; Reference List of the Birds of the World, by E. P. Edwards, J. F. Clements, M. A. Cunningham, Joseph G. Griffith, & W. J. Bock. *The Auk* **92**: 818–830.

Parson W, Pegoraro K, Niederstätter H, Föger M, Steinlechner M. 2000. Species identification by means of the cytochrome b gene. *International journal of legal medicine* **114**: 23–28.

Phillimore AB, Owens IPF, Black RA, Chittock J, Burke T, Clegg SM. 2008.

Complex patterns of genetic and phenotypic divergence in an island bird and the consequences for delimiting conservation units. *Molecular Ecology* **17**: 2839–2853.

Posada D, Crandall KA. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in ecology & evolution* **16**: 37–45.

Potvin DA. 2013. Larger body size on islands affects silvereye *Zosterops lateralis* song and call frequency. *Journal of Avian Biology* **44**: 221–225.

Puillandre N, Lambert A, Brouillet S, Achaz GJME. 2012. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular ecology* **21**: 1864–877. Available at: <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/abgdweb.html>

Puillandre N, Brouillet S, Achaz G. 2021. ASAP: assemble species by automatic partitioning. *Molecular Ecology Resources* **21**: 609–620. Available at: <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/asap/asapweb.html>

Rambaut A. 2018a. FigTree v.1.4.4. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. Accessed January 4, 2021.

Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G, Suchard MA. 2018b. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*. syy032. doi:10.1093/sysbio/syy032

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Reis KR, Garong AM. 2001. Late quaternary terrestrial vertebrates from Palawan Island, Philippines. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **171**: 409–421.

Roca IT, Desrochers L, Giacomazzo M, Bertolo A, Bolduc P, Deschesnes R, Martin CA, Rainville V, Rheault G, Proulx R. 2016. Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise: a meta-analysis on birds and anurans. *Behavioral Ecology* **27**: 1269–1274.

- Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003.** MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**: 1572–1574.
- Round PD, Manawattana S, Khudamrongsawat J, Thunhikorn S, Safoowong M, Bhummakasikara T. 2017.** Disentangling avian diversity: South-East Asian mainland Oriental White-eye *Zosterops palpebrosus* constitutes two distinct lineages. *Forktail* **33**: 103–115.
- Rosen DE. 1979.** Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the AMNH* **162**: 267–376.
- Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, Guirao-Rico S, Librado P, Ramos-Onsins SE, Sánchez-Gracia A. 2017.** DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Molecular Biology and Evolution* **34**: 3299–3302.
- Saitoh T, Sugita N, Someya S, Iwami Y, Kobayashi S, Kamigaichi H, Higuchi A, Asai S, Yamamoto Y, Nishiumi I. 2015.** DNA barcoding reveals 24 distinct lineages as cryptic bird species candidates in and around the Japanese Archipelago. *Molecular Ecology Resources* **15**: 177–186.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012.** NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* **9**: 671–675.
- Shaw KL, Gillespie RG. 2016.** Comparative phylogeography of oceanic archipelagos: Hotspots for inferences of evolutionary process. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **113**: 7986–7993.
- Shen HP, Chang CH, Ota H. 2022.** The biogeographical history of giant earthworms of the *Metaphire formosae* species group (Clitellata: Megascolecidae) in Taiwan and the Ryukyu Archipelago, with the description of a new species from Yonagunijima, Southern Ryukyus. *Organisms Diversity & Evolution* **22**: 47–60.
- Silvestro D, Michalak I. 2012.** raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution* **12**: 335–337.
- Smithe FB. 1974.** Naturalist's color guide supplement (Vol. 2). Amer Museum of Natural History.
- Su S, Cassey P, Vall-Llosera M, Blackburn TM. 2015.** Going cheap: determinants of bird price in the Taiwanese pet market. *PloS one* **10**: e0127482.

- Su YC, Brown RM, Chang YH, Lin CP, Tso IM. 2016.** Did a Miocene–Pliocene island isolation sequence structure diversification of funnel web spiders in the Taiwan–Ryukyu Archipelago?. *Journal of Biogeography* **43**: 991–1003.
- Swinhoe, R. 1861.** Notes on ornithology taken between Takoo and Peking, in the neighbourhood of the Peiho River, Province of Chelee, North China, from August to December, 1860. *Ibis* **3**: 323–345.
- Tajima F. 1989.** Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* **123**: 585–595.
- Takatsukasa N, Kano T. 1934.** Birds of Kashoto. *Japanese Journal of Ornithology* **8**: 211–217.
- Temminck CJ, Schlegel H. 1844.** Fauna Japonica, Aves: 57.
- Tobias JA, Seddon N, Spottiswoode CN, Pilgrim JD, Fishpool LD, Collar NJ. 2010.** Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis* **152**: 724–746.
- Tseng HY, Huang WS, Jeng ML, Villanueva RJT, Nuñez OM, Lin CP. 2018.** Complex inter-island colonization and peripatric founder speciation promote diversification of flightless *Pachyrhynchus* weevils in the Taiwan–Luzon volcanic belt. *Journal of Biogeography* **45**: 89–100.
- Tusher VG, Tibshirani R, Chu G. 2001.** Significance analysis of microarrays applied to the ionizing radiation response. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**: 5116–5121.
- Uy JAC, Moyle RG, Filardi CE. 2009.** Plumage and song differences mediate species recognition between incipient flycatcher species of the Solomon Islands. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* **63**: 153–164.
- Uy JAC, Safran RJ. 2013.** Variation in the temporal and spatial use of signals and its implications for multimodal communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **67**: 1499–1511.
- Valente L, Phillimore AB, Etienne R. 2018.** Using molecular phylogenies in island biogeography: It's about time. *Ecography* **41**: 1684–1686.
- VanderWerf EA, Young LC, Yeung NW, Carlon DB. 2010.** Stepping stone speciation in Hawaii's flycatchers: Molecular divergence supports new island endemics within the elepaio. *Conservation Genetics* **11**: 1283–1298.
- Venkatraman MX, Deraad DA, Tsai WL, Zarza E, Zellmer AJ, Maley JM, McCormack JE. 2019.** Cloudy with a chance of speciation: integrative

taxonomy reveals extraordinary divergence within a Mesoamerican cloud forest bird. *Biological Journal of the Linnean Society* **126**: 1–15.

Venkatraman M, Fleischer RC, Tsuchiya MT. 2021. Comparative analysis of annotation pipelines using the first Japanese white-eye (*Zosterops japonicus*) genome. *Genome Biology and Evolution* **13**: evab063.

Voris HK. 2000. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *Journal of biogeography* **27**: 1153–1167.

Wijesundara CS, Freed LA. 2018. Divergence of morphological characters in two white-eye species (Passeriformes: Zosteropidae) in sympatry. *Ecosphere* **9**: e02317.

Wood WE, Yezerinac SM. 2006. Song sparrow (*Melospiza melodia*) song varies with urban noise. *The Auk* **123**: 650–659.

Yamashina Institute for Ornithology. 2013. メジロ (*Zosterops japonicus*)識別マニュアル. 環境省自然環境局野生生物課鳥獣保護業務室.

Yang TF, Lee T, Chen CH, Cheng SN, Knittel U, Punongbayan RS, Rasdas AR. 1996. A double island arc between Taiwan and Luzon: consequence of ridge subduction. *Tectonophysics* **258**: 85–101.

Yang DC, Sun Y, Lu CH. 2016. The complete mitochondrial genome of *Zosterops japonicas* (Aves, Zosteropidae). *Mitochondrial DNA Part A* **27**: 4611–4612.

Yasuda N, Taquet C, Nagai S, Fortes M, Fan TY, Harii S, Yoshida T, Sito Y, Nadaoka K. 2015. Genetic diversity, paraphyly and incomplete lineage sorting of mtDNA, ITS2 and microsatellite flanking region in closely related *Helicopora* species (Octocorallia). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **93**: 161–171.

Zhang J, Kapli P, Pavlidis P, Stamatakis A. 2013. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics* **29**: 2869–2876. Available at: <https://species.h-its.org/>

丁宗蘇、阮錦松、林瑞興、蔡乙榮、潘致遠、歐陽建華、羅柳墀。2008。2008 年台灣鳥類名錄。中華民國野鳥學會。臺北，臺灣。

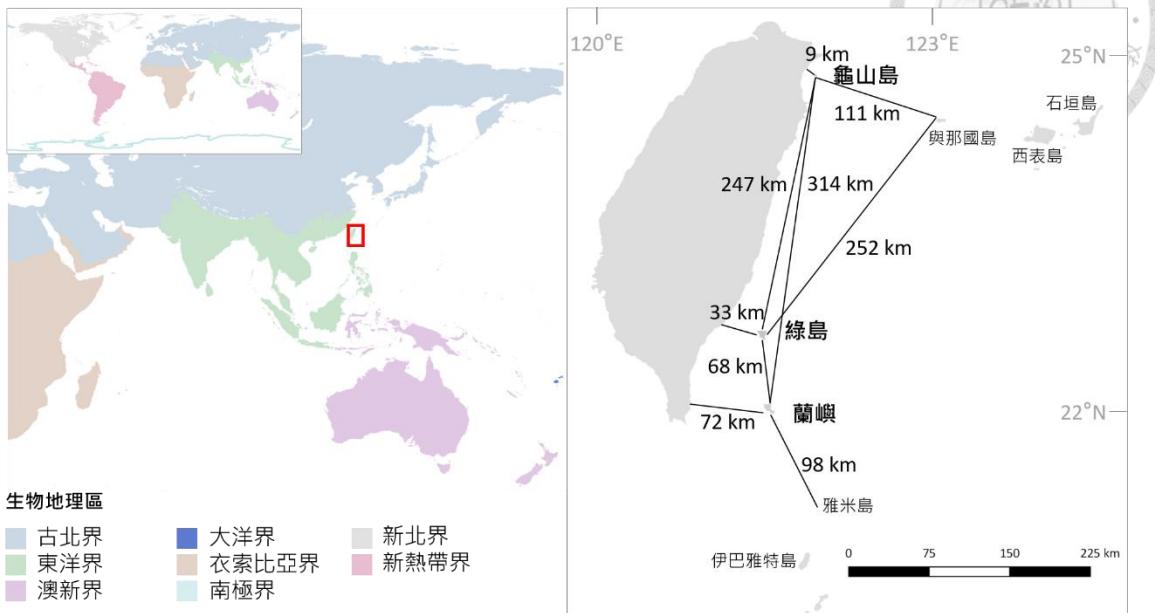
林育綺。2012。以形距分析探究大白斑蝶之分布與分化。碩士論文，國立臺灣師範大學生命科學系學位論文。

林瑞興。2010。鳥類繫放手冊燕雀目強化版。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。



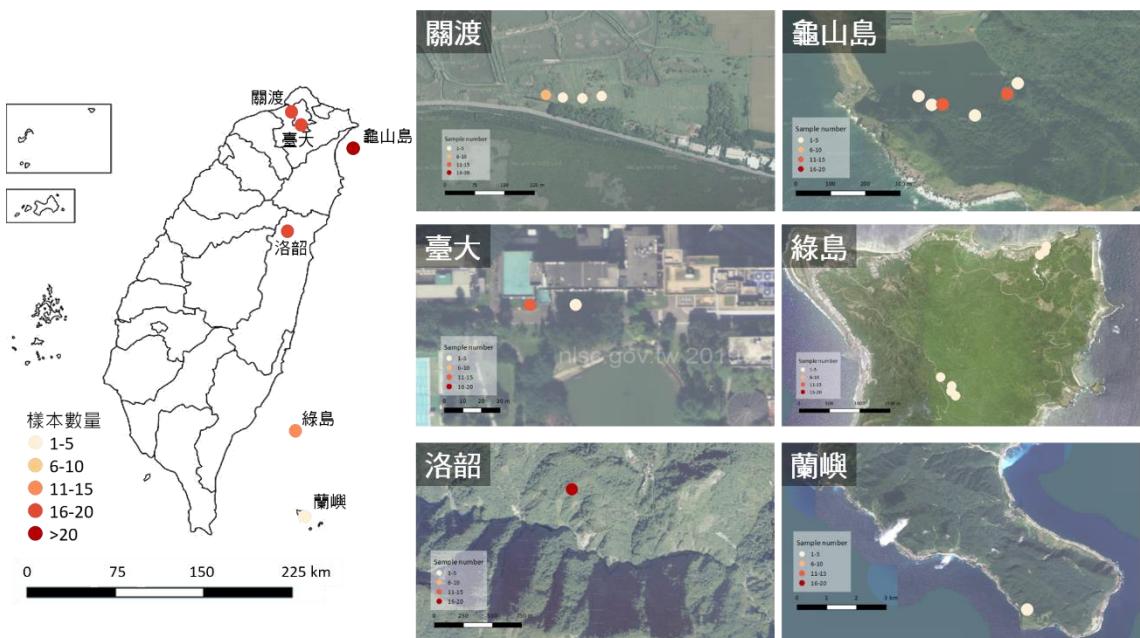
- 李壽先。1989。綠繡眼的生殖及非生殖季成群之研究。碩士論文，東海大學生物學研究所，臺中市。
- 邵文佑。2015。利用鋯石鈾鉛定年與鉿同位素組成探討臺灣東部火成岩之岩石成因。國立臺灣大學地質科學研究所博士論文，臺北市。
- 陳文山、俞何興、俞震甫、鍾孫霖、林正洪、林啟文、王國龍。2016。臺灣地質概論。社團法人中華民國地質學會。臺北市。
- 陳朝聖。1996。綠繡眼粒線體 DNA 控制區域序列變異與族群親緣關係。碩士論文，國立中山大學生命科學研究所，高雄市。
- 楊玉祥、丁宗蘇、吳森雄、吳建龍、阮錦松、林瑞興、蔡乙榮。2020。2020 年臺灣鳥類名錄。中華民國野鳥學會。臺北，臺灣。
- 劉小如、丁宗蘇、方偉宏、林文宏、蔡牧起、顏重威。2012。台灣鳥類誌（下）。行政院農業委員會林務局，臺北市。
- 顏重威。1989。從台灣生物地理探討鳥類相。台北市立動物園保育組編印。台灣動物地理淵源研討會專輯。臺北。
- 蕭木吉、李政霖。2015。臺灣野鳥手繪圖鑑。台北市野鳥學會。

圖

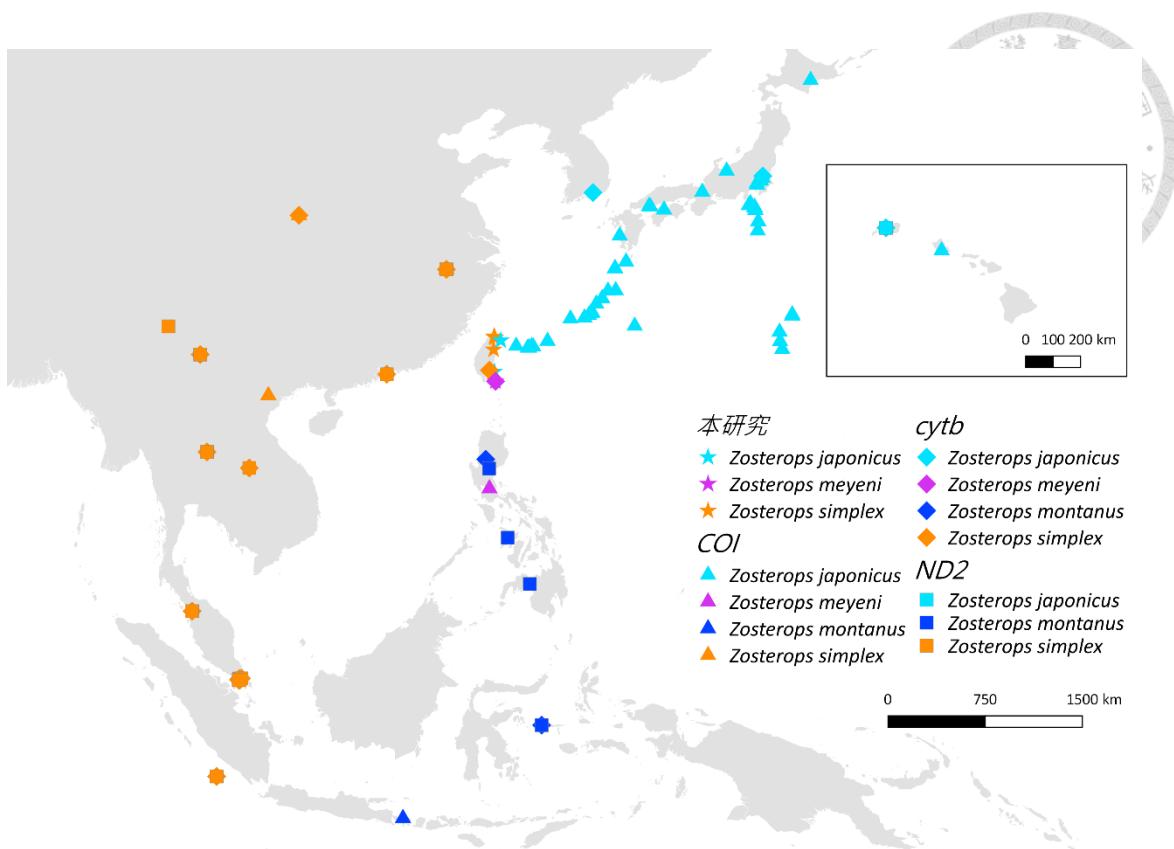


圖一、生物地理區分布中臺灣所在位置及與鄰近島嶼之距離

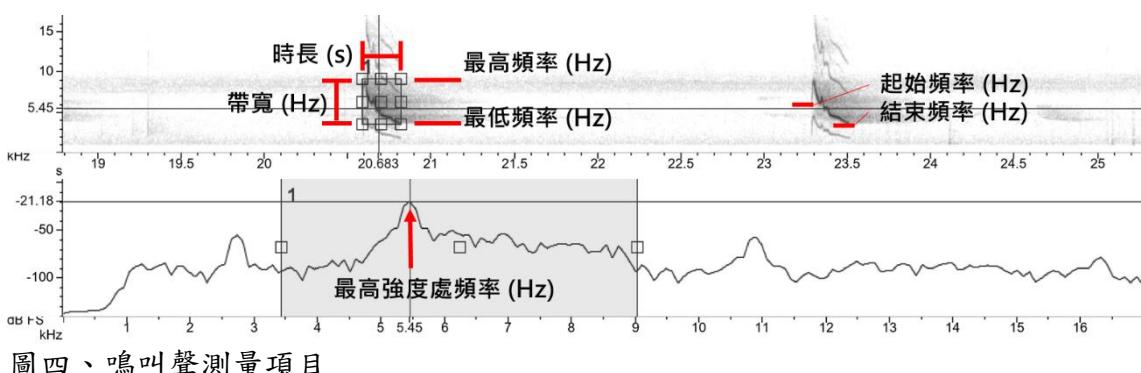
紅色方框中為臺灣的位置。生物地理區依據 Olson et al. (2001) 之劃分。



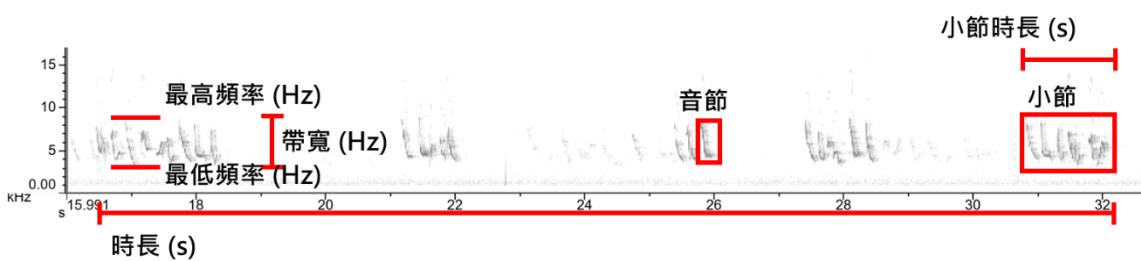
圖二、繫放採樣地點及該樣點採集之樣本數



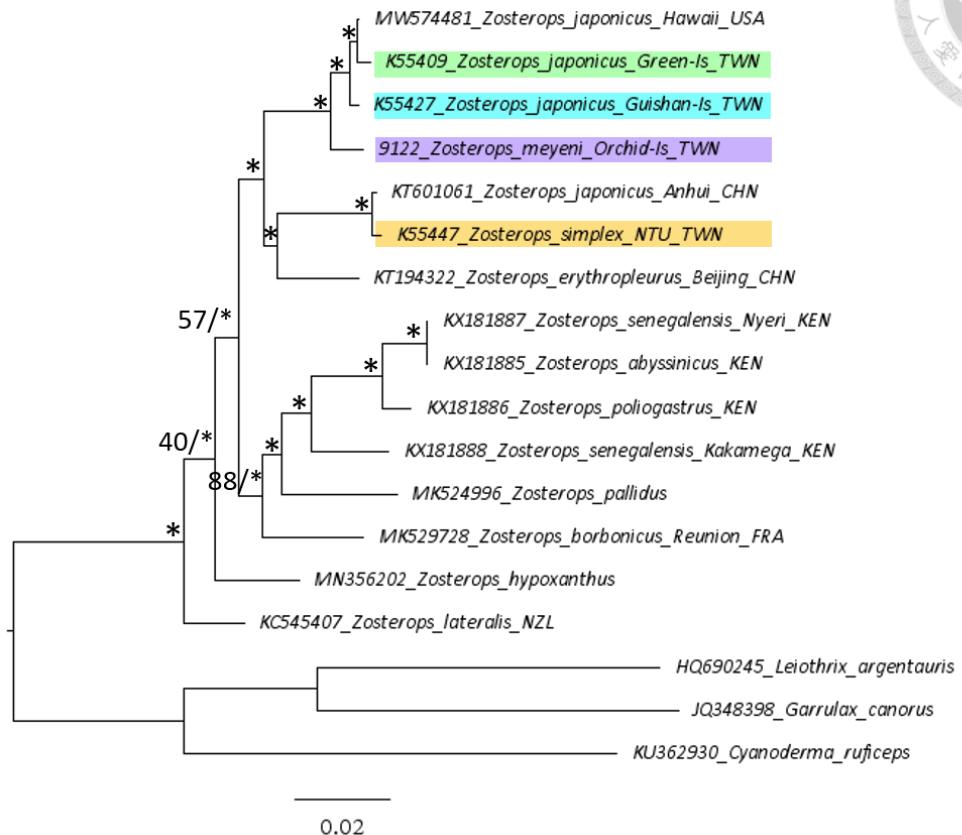
圖三、本研究定序及取自線上資料庫之粒線體基因 *COI*、*cytb* 及 *ND2* 樣本採樣地分布圖



圖四、鳴叫聲測量項目

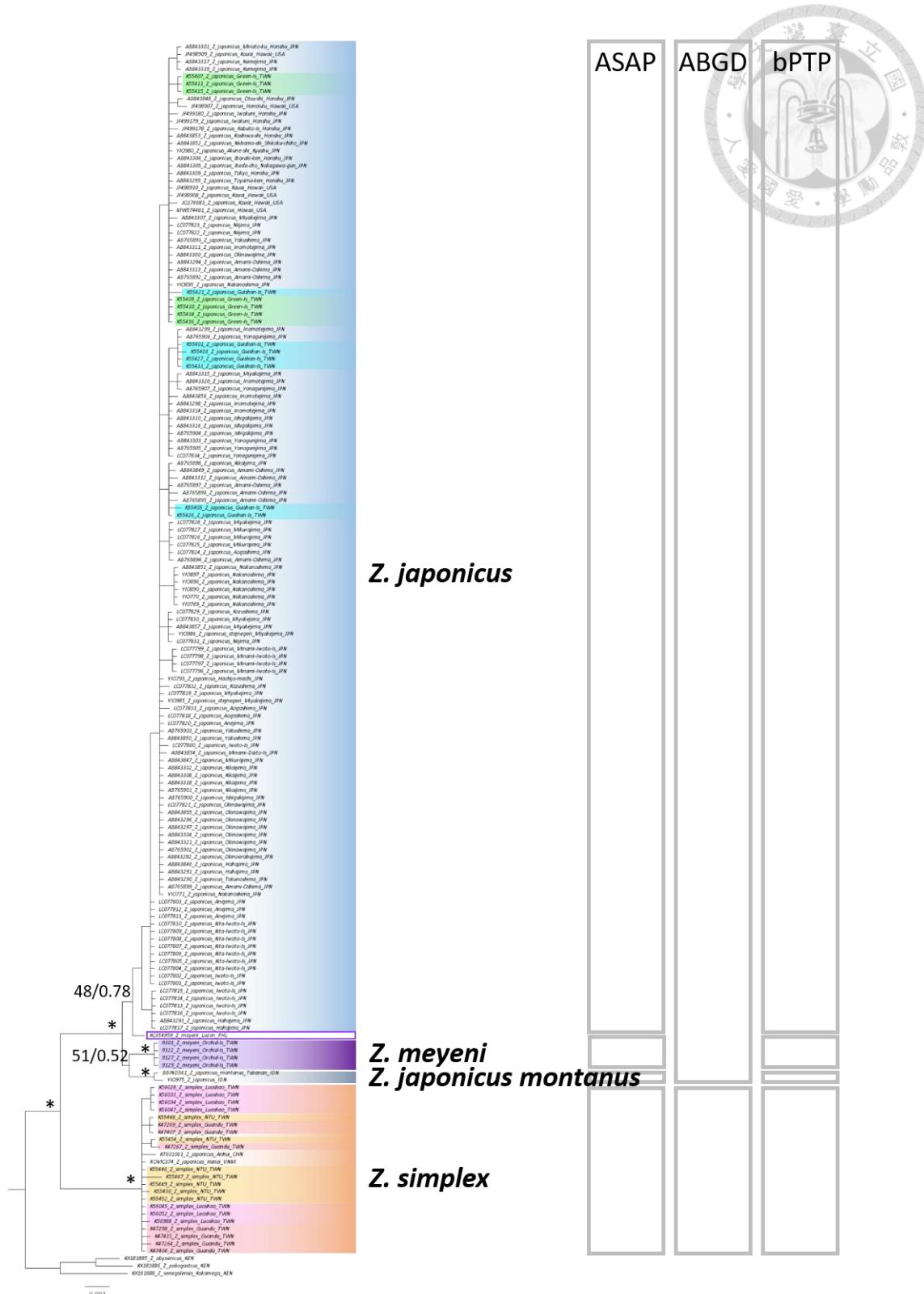


圖五、歌曲測量項目



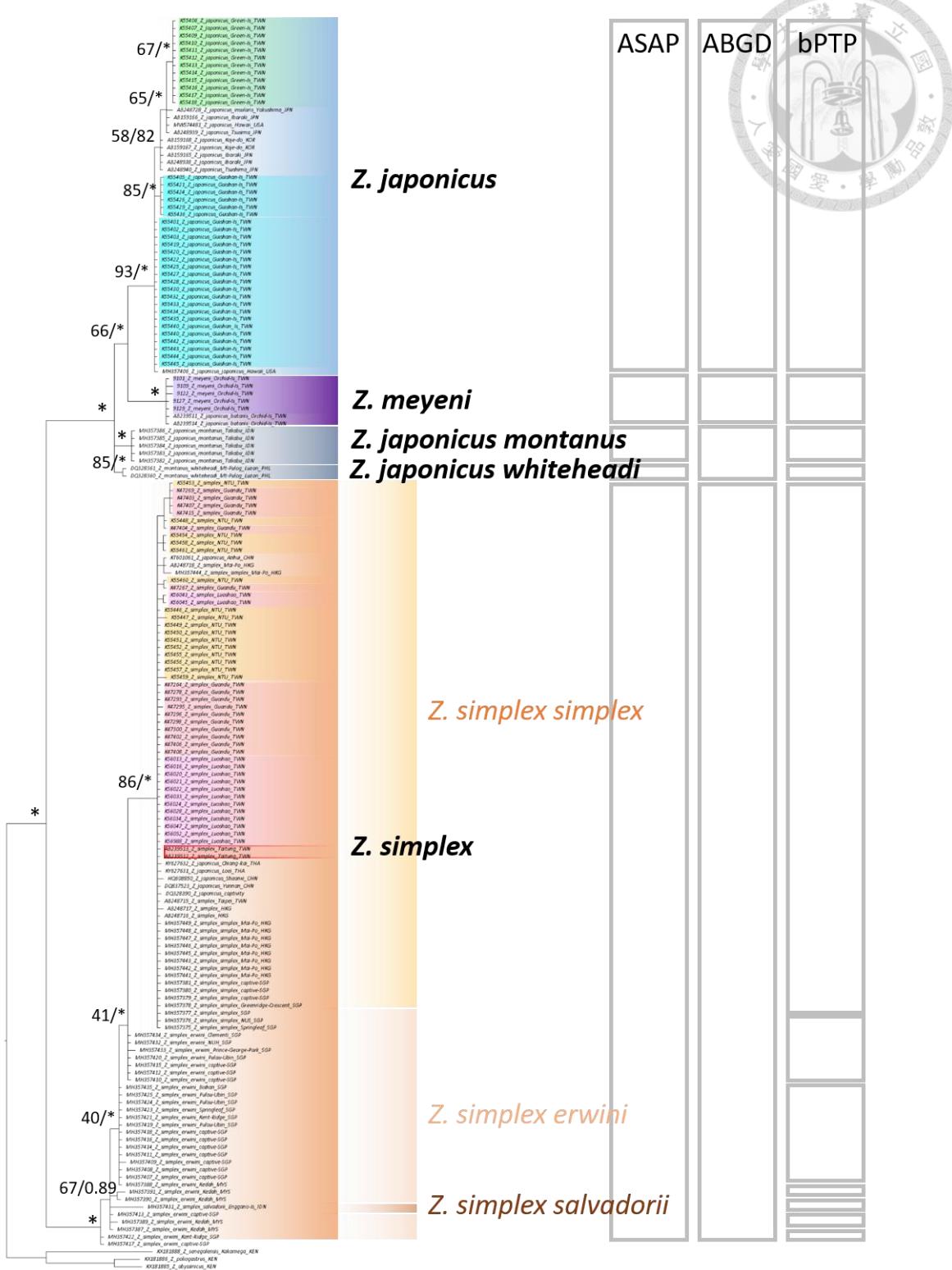
圖六、全粒線體基因組以最大似然法及貝葉斯法建立之親緣關係樹

節點標示之數字於斜線左側為最大似然法之 bootstrap 支持度，斜線右側為貝葉斯後驗概率。星號”**”為該節點支持度大於 95% 和後驗概率大於 0.95。淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本。



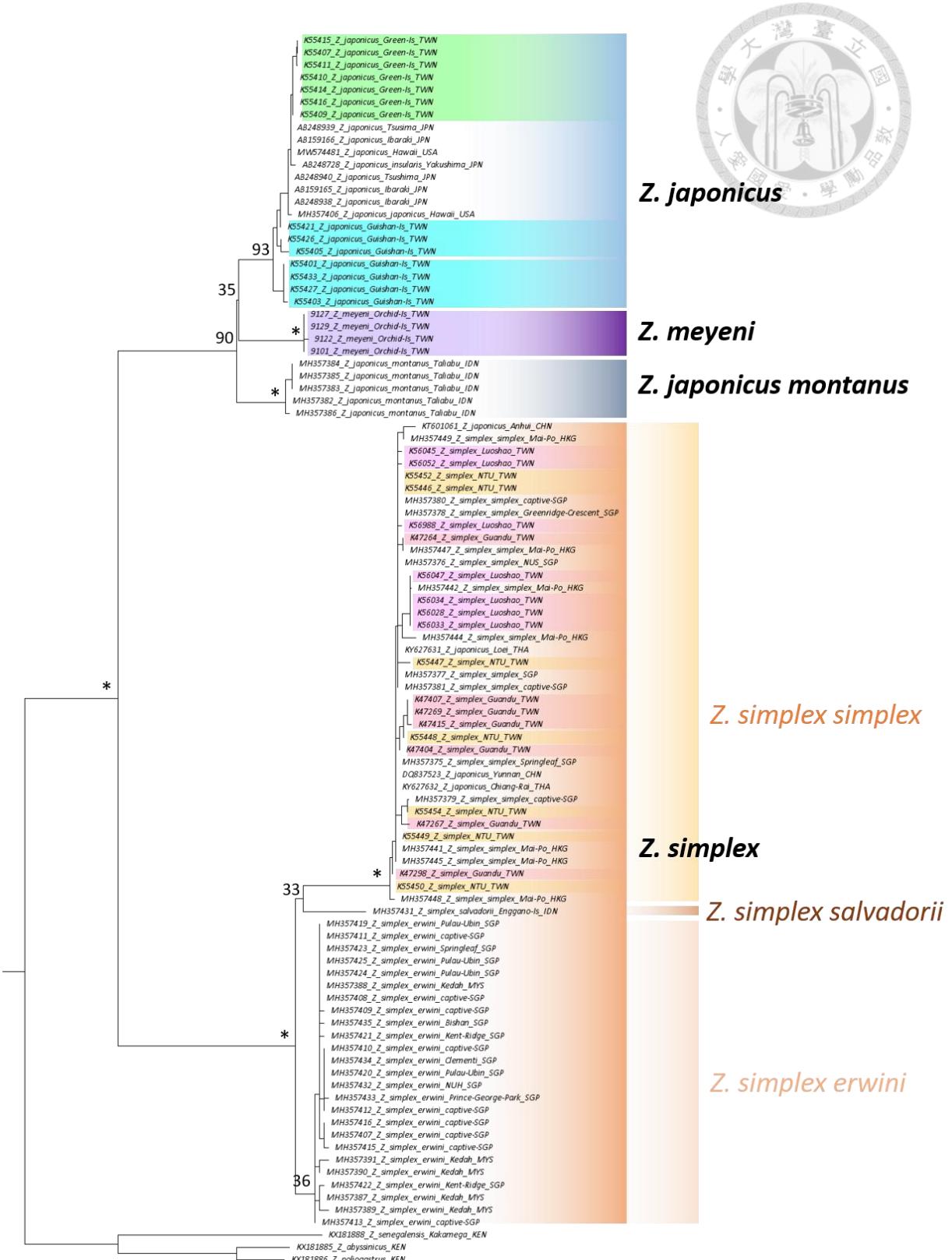
圖七、*COI* 基因以最大似然法及貝葉斯法建立之親緣關係樹

採用 *COI* 基因 669 個鹼基對之序列長度。節點數字斜線左側為最大似然法計算之該分支支持度，斜線右側為貝葉斯法計算之後驗概率，星號”*”為支持度和後驗概率大於 95。淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本，橘色鋪色為關渡樣本，粉紅色鋪色為洛韶樣本。右列方框為三種分子物種界定方法之劃界結果。



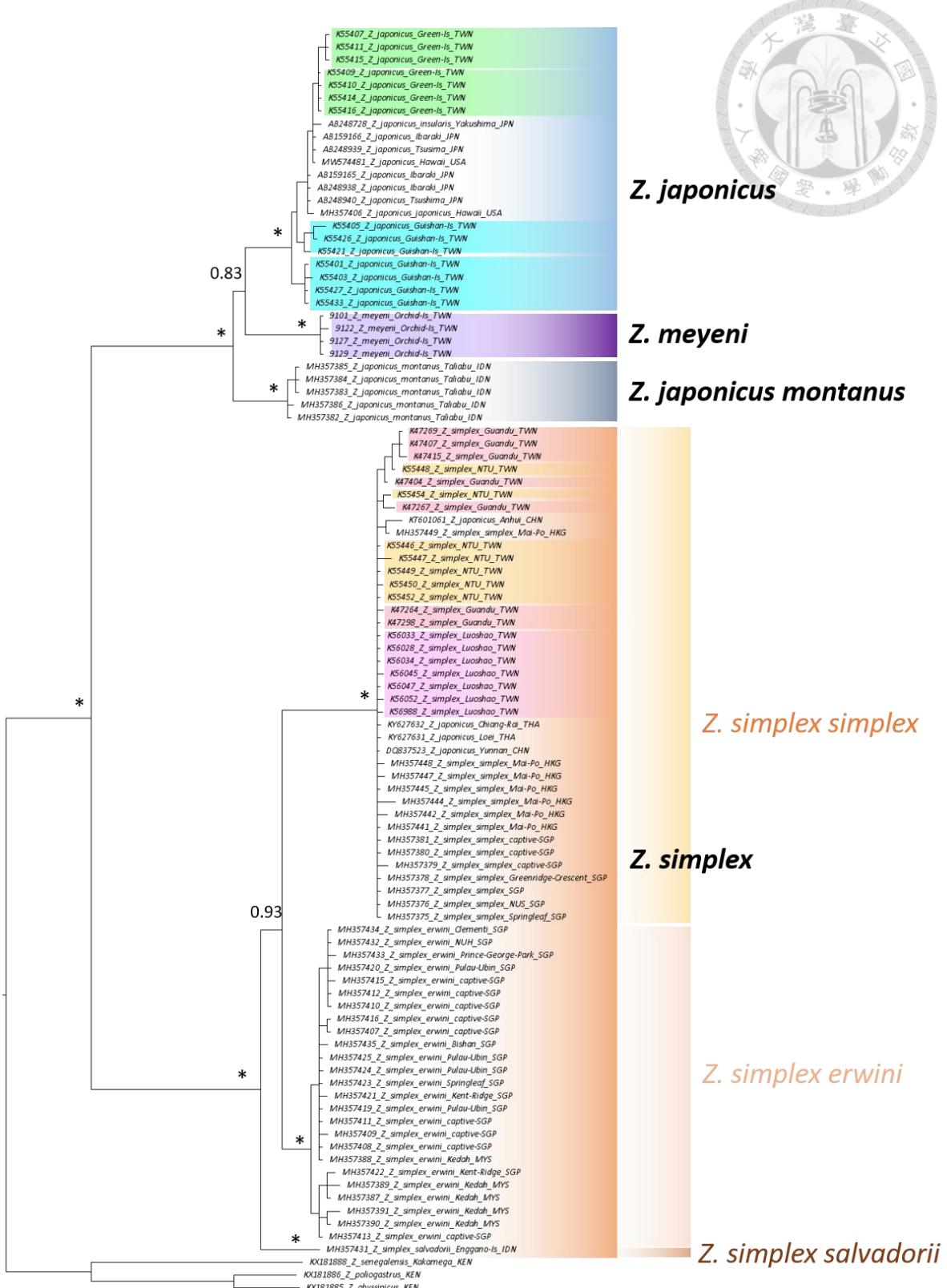
圖八、*cytb* 基因以最大似然法及貝葉斯法建立之親緣關係樹

採用 *cytb* 基因 1065 個鹼基對之序列長度。節點數字斜線左側為最大似然法計算之該分支 bootstrap 支持度，斜線右側為貝葉斯法計算之後驗概率，星號”**”為支持度和後驗概率大於 95。淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本，橘色鋪色為關渡樣本，粉紅色鋪色為洛韶樣本，紅色方框為臺東樣本。右列方框為三種分子物種界定方法之劃界結果。



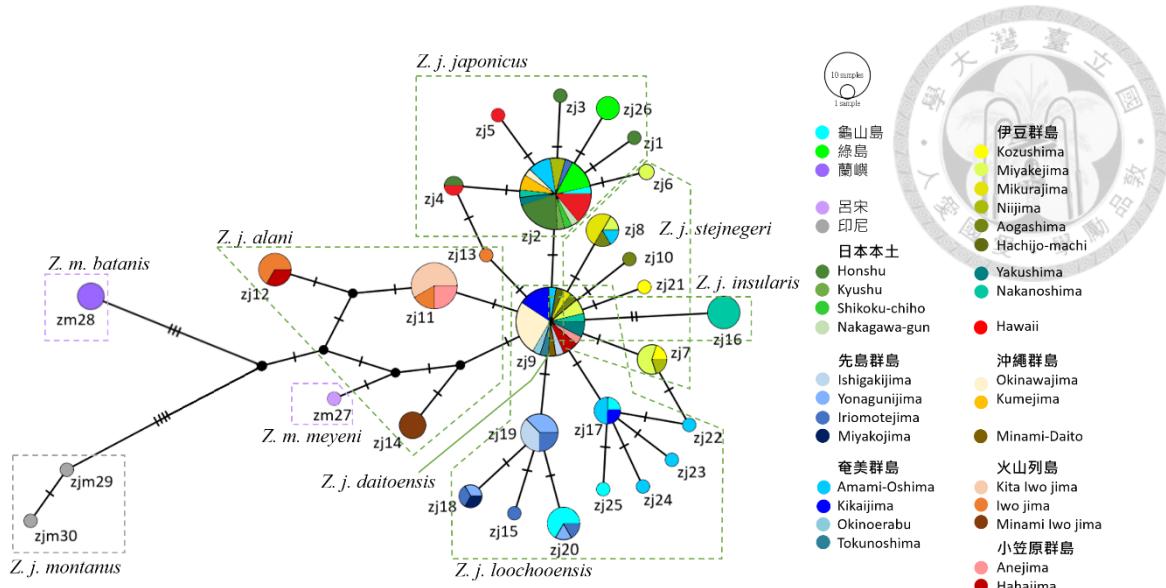
圖九、接合 *COI*、*cytb* 和 *ND2* 基因以最大似然法建立之親緣關係樹

節點數字為最大似然法計算之該分支 bootstrap 支持度，星號***為支持度大於 95。淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本，橘色鋪色為關渡樣本，粉紅色鋪色為洛韶樣本。



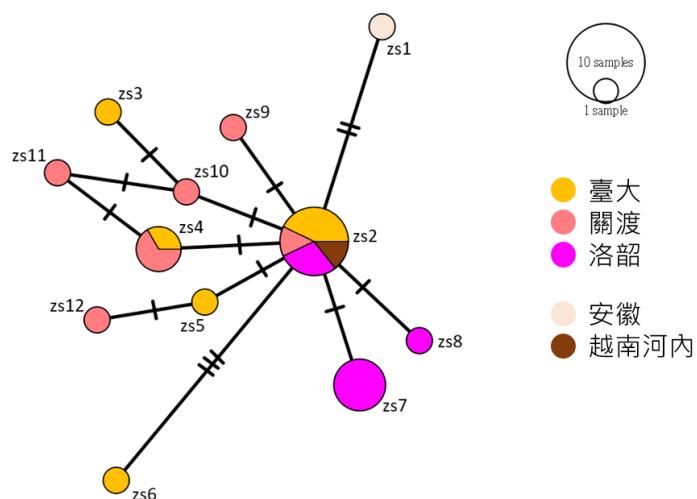
圖十、接合 *COI*、*cytb* 和 *ND2* 基因以貝葉斯法建立之親緣關係樹

節點數字為貝葉斯法計算之後驗概率，星號“**”為後驗概率大於 0.95。淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本，橘色鋪色為關渡樣本，粉紅色鋪色為洛韶樣本。



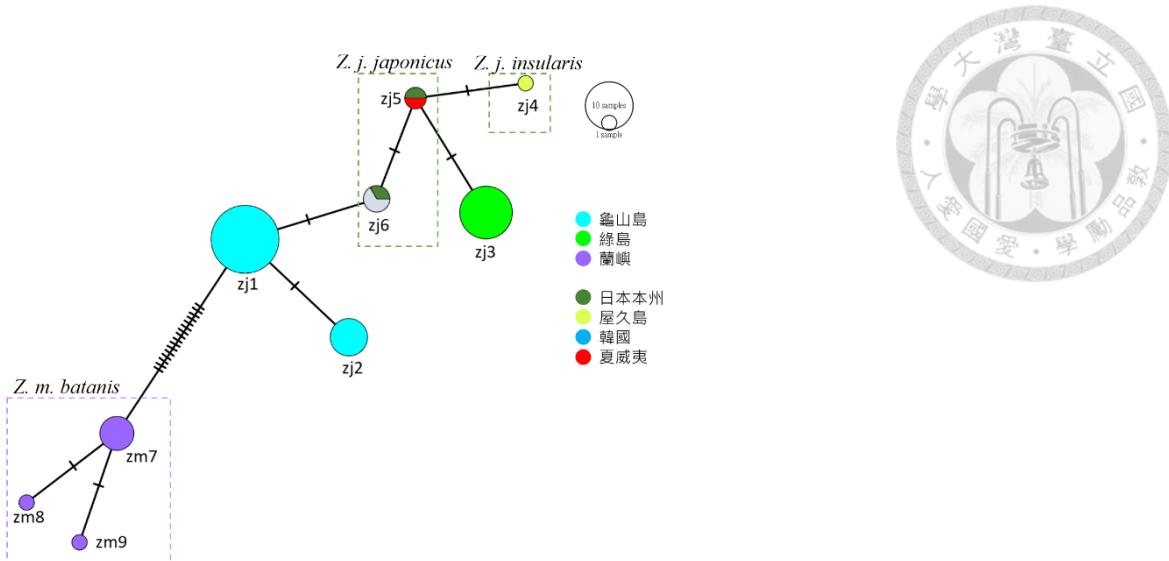
圖十一、日菲繡眼及低地繡眼以 *COI* 基因建立之基因單倍體網絡圖

採 *COI* 基因 533 個鹼基對之序列長度。圖中包含日菲繡眼 (*Z. japonicus*, 含日本區域的 *Z. j. japonicus*、*Z. j. stejnegeri*、*Z. j. alani*、*Z. j. insularis*、*Z. j. loochooensis* 和 *Z. j. daitoensis* 共 6 個亞種及印尼之 *Z. j. montanus* 亞種) 與低地繡眼 (*Z. meyeni*, 含 *Z. m. meyeni* 和 *Z. m. batanis* 亞種)。虛線多邊形框為亞種涵蓋的範圍。圓圈大小為該基因單倍型所含樣本數。兩點之間之短橫線為突變步驟 (mutation steps)，實心黑點為未被採樣到的假設基因單倍型。



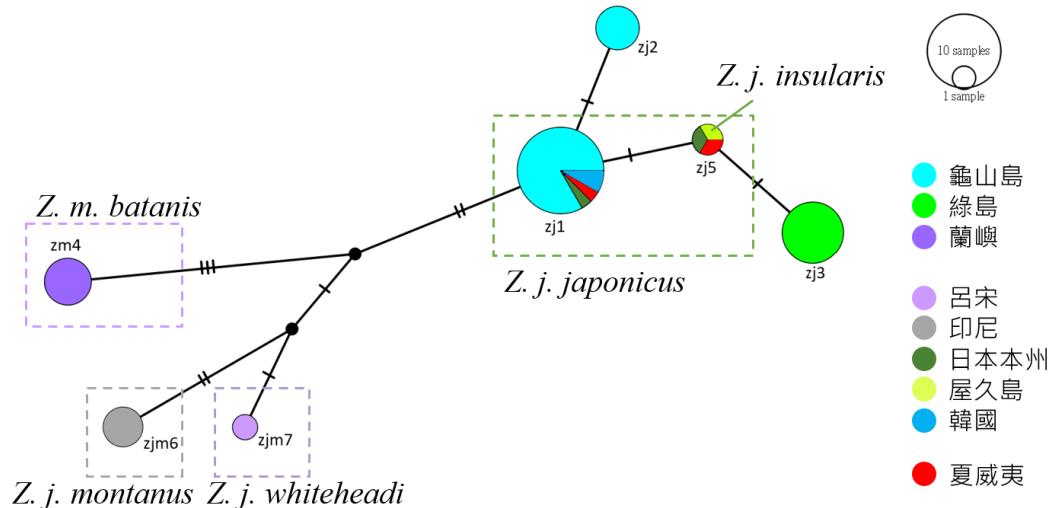
圖十二、斯氏繡眼以 *COI* 基因建立之基因單倍體網絡圖

採 *COI* 基因 669 個鹼基對之序列長度。圓圈大小為該基因單倍型所含樣本數。兩點之間之短橫線為突變步驟。



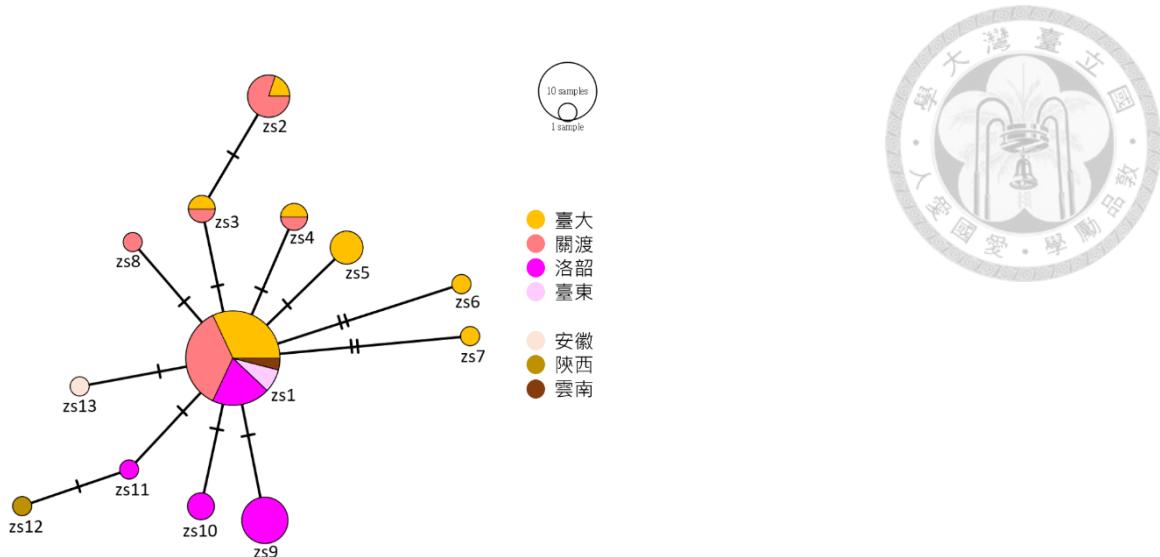
圖十三、日菲繡眼及低地繡眼以 *cytb* 基因長序列建立之基因單倍體網絡圖

採 *cytb* 基因 1065 個鹼基對之序列長度。圖中含日菲繡眼 (*Z. japonicus*，含 *Z. j. japonicus* 和 *Z. j. insularis* 亞種) 與低地繡眼 (*Z. meyeni batanis*)。虛線多邊形框為亞種涵蓋的範圍。圓圈大小為該基因單倍型所含樣本數。兩點之間之短橫線為突變步驟。



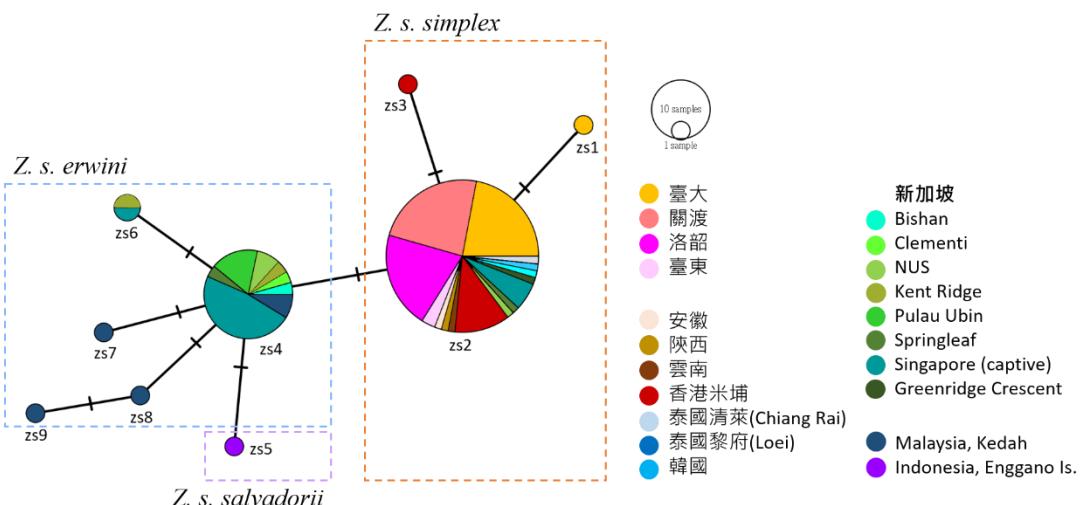
圖十四、日菲繡眼及低地繡眼以 *cytb* 基因短序列建立之基因單倍體網絡圖

採 *cytb* 基因 311 個鹼基對之序列長度。圖中含日菲繡眼 (*Z. japonicus*，含 *Z. j. japonicus* 和 *Z. j. insularis* 亞種) 與低地繡眼 (*Z. meyeni batanis*)。虛線多邊形框為亞種涵蓋的範圍。圓圈大小為該基因單倍型所含樣本數。兩點之間之短橫線為突變步驟，實心黑點為未被採樣到的假設基因單倍型。



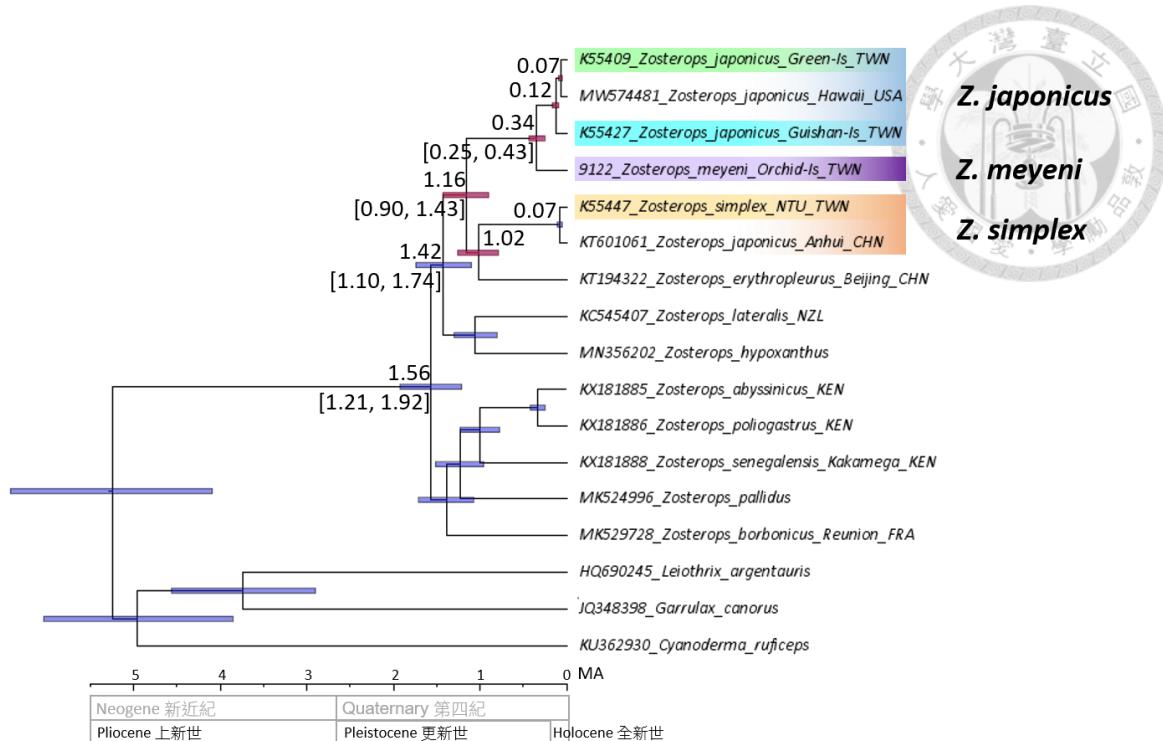
圖十五、斯氏繡眼以 *cytb* 基因長序列建立之基因單倍體網絡圖

採 *cytb* 基因 1065 個鹼基對之序列長度。圓圈大小為該基因單倍型所含樣本數。兩點之間之短橫線為突變步驟。



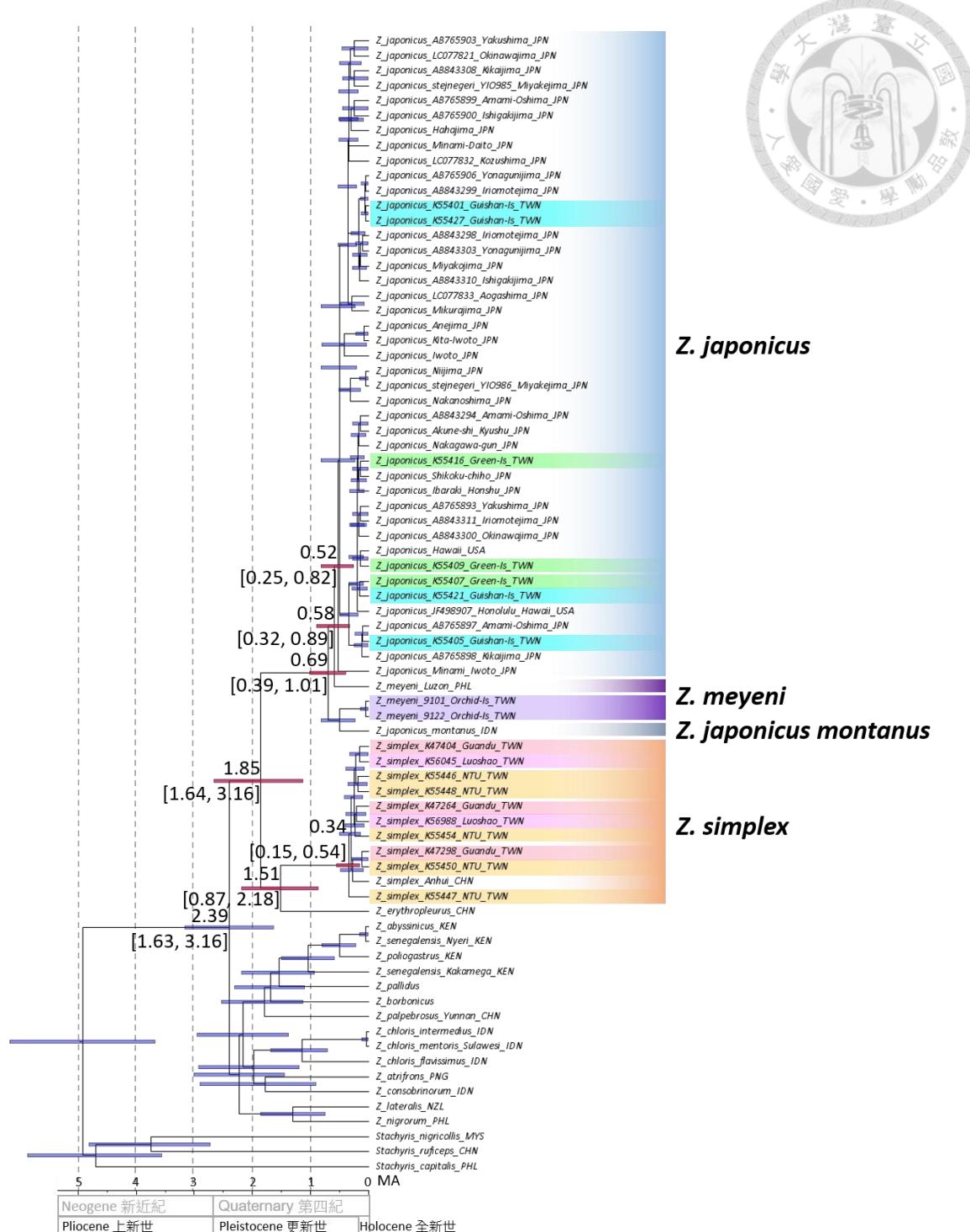
圖十六、斯氏繡眼以 *cytb* 基因短序列建立之基因單倍體網絡圖

採 *cytb* 基因 307 個鹼基對之序列長度。包含斯氏繡眼之 *Z. s. simplex*、*Z. s. erwini* 和 *Z. s. salvadorii* 三個亞種。虛線多邊形框為亞種涵蓋的範圍。圓圈大小為該基因單倍型所含樣本數。兩點之間之短橫線為突變步驟。



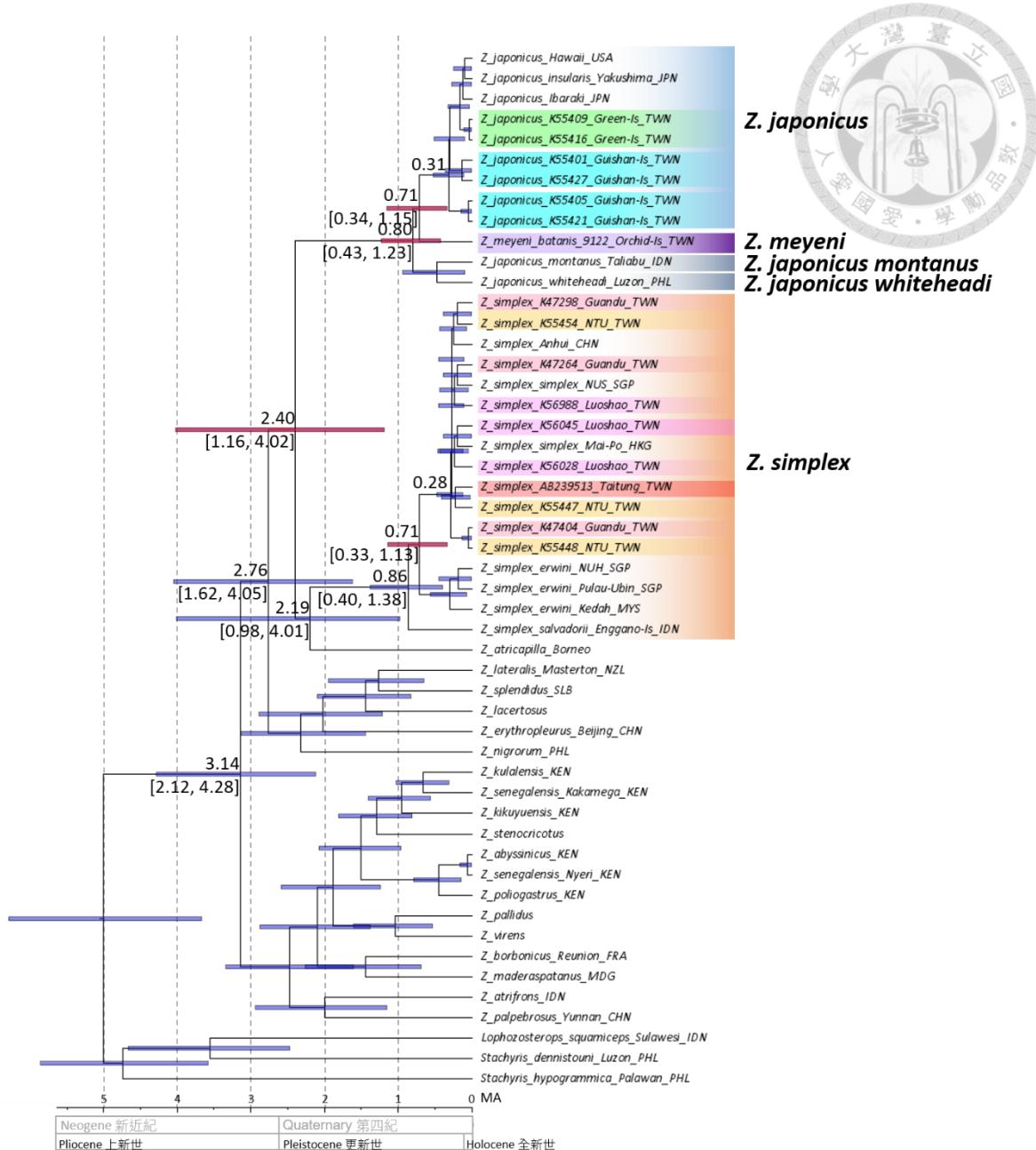
圖十七、以全粒線體基因組於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果

橫軸為距今時間，單位為百萬年（MA）。節點數字為分化時間平均值，大括號內數字及條形圖長度為 95% 最高密度事後概率區間（HPD）範圍。鋪色分類群為本研究目標物種：淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本。



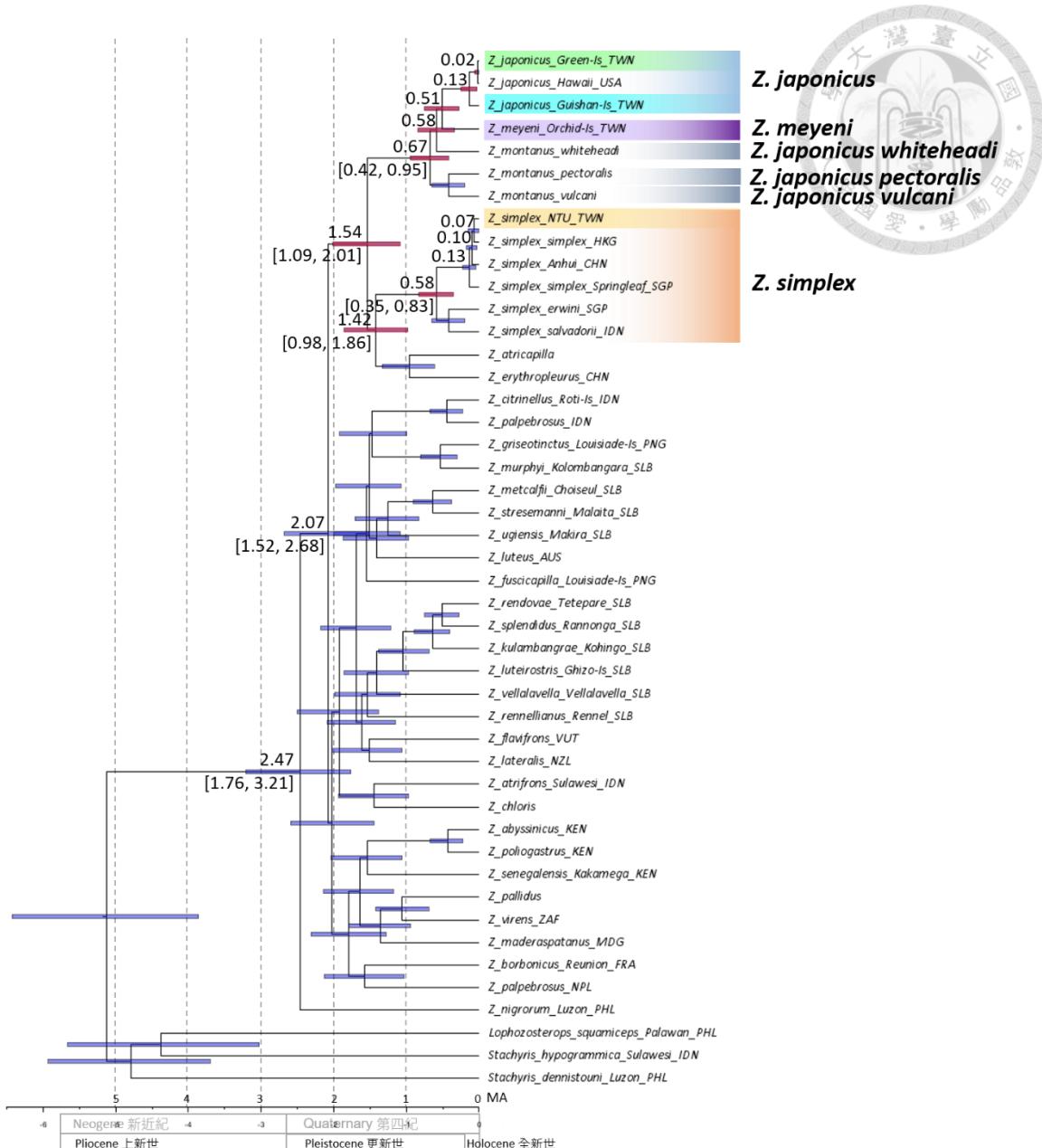
圖十八、以 *COI* 基因於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果

橫軸為距今時間，單位為百萬年 (MA)。節點數字為分化時間平均值，大括號內數字及條形圖長度為 95% 最高密度事後概率區間 (HPD) 範圍。鋪色分類群為本研究目標物種：淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本，橘色鋪色為關渡樣本，粉紅色鋪色為洛韶樣本。



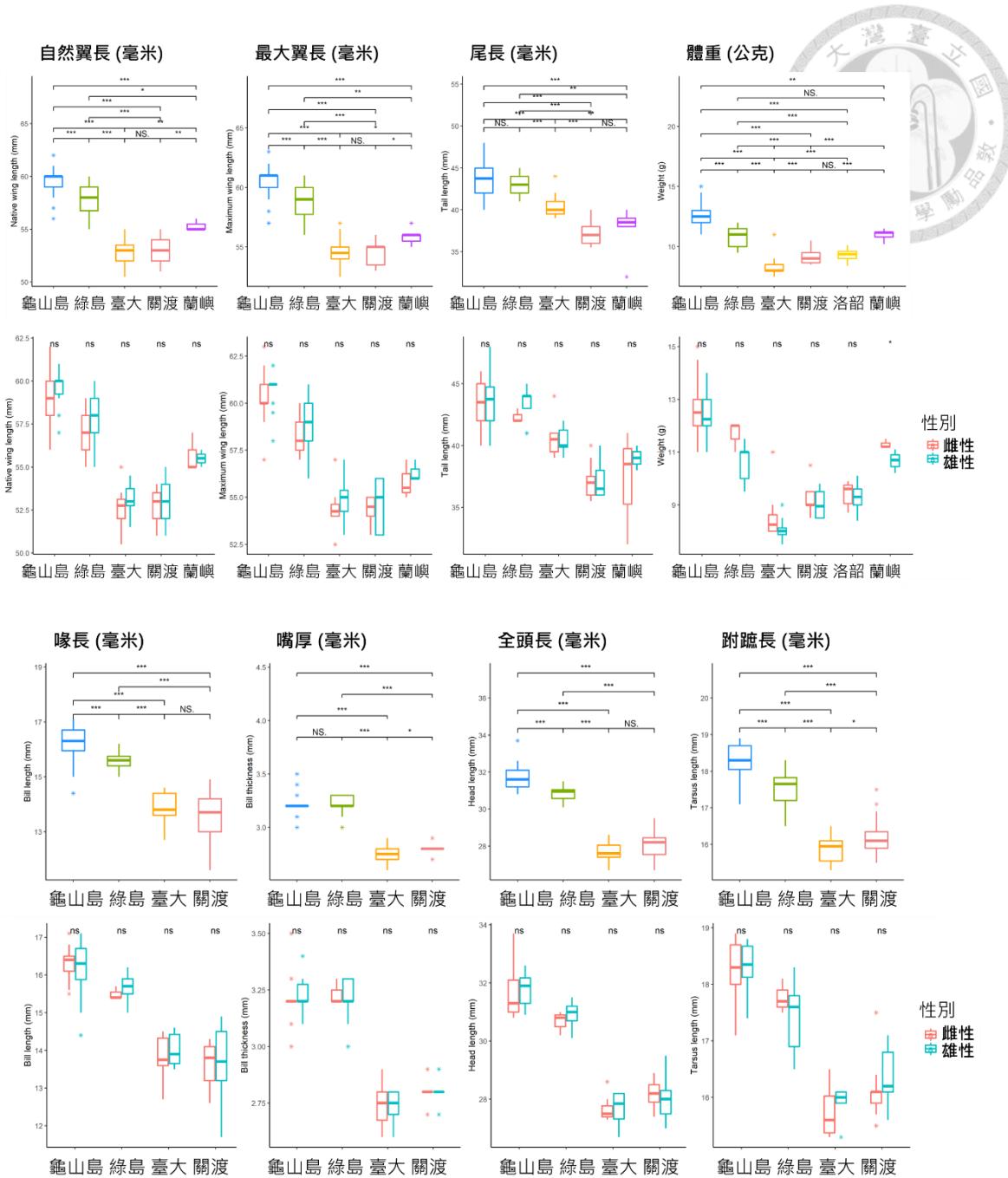
圖十九、以 *cytb* 基因於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果

橫軸為距今時間，單位為百萬年（MA）。節點數字為分化時間平均值，大括號內數字及條形圖長度為 95% 最高密度事後概率區間（HPD）範圍。鋪色分類群為本研究目標物種：淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大樣本，橘色鋪色為關渡樣本，粉紅色鋪色為洛韶樣本，紅色鋪色為臺東樣本。



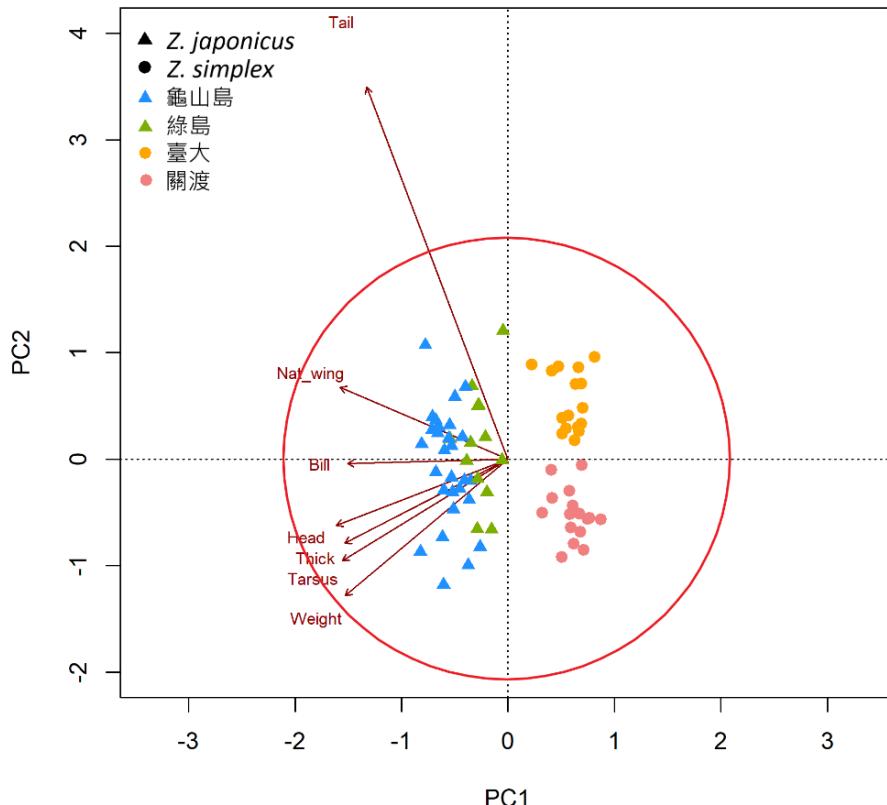
圖二十、以 ND2 基因於 BEAST 分析估算日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間之結果

橫軸為距今時間，單位為百萬年（MA）。節點數字為分化時間平均值，大括號內數字及條形圖長度為 95% 最高密度事後概率區間（HPD）範圍。鋪色分類群為本研究目標物種：淺藍色鋪色為龜山島樣本，綠色鋪色為綠島樣本，紫色鋪色為蘭嶼樣本，黃色鋪色為臺大。



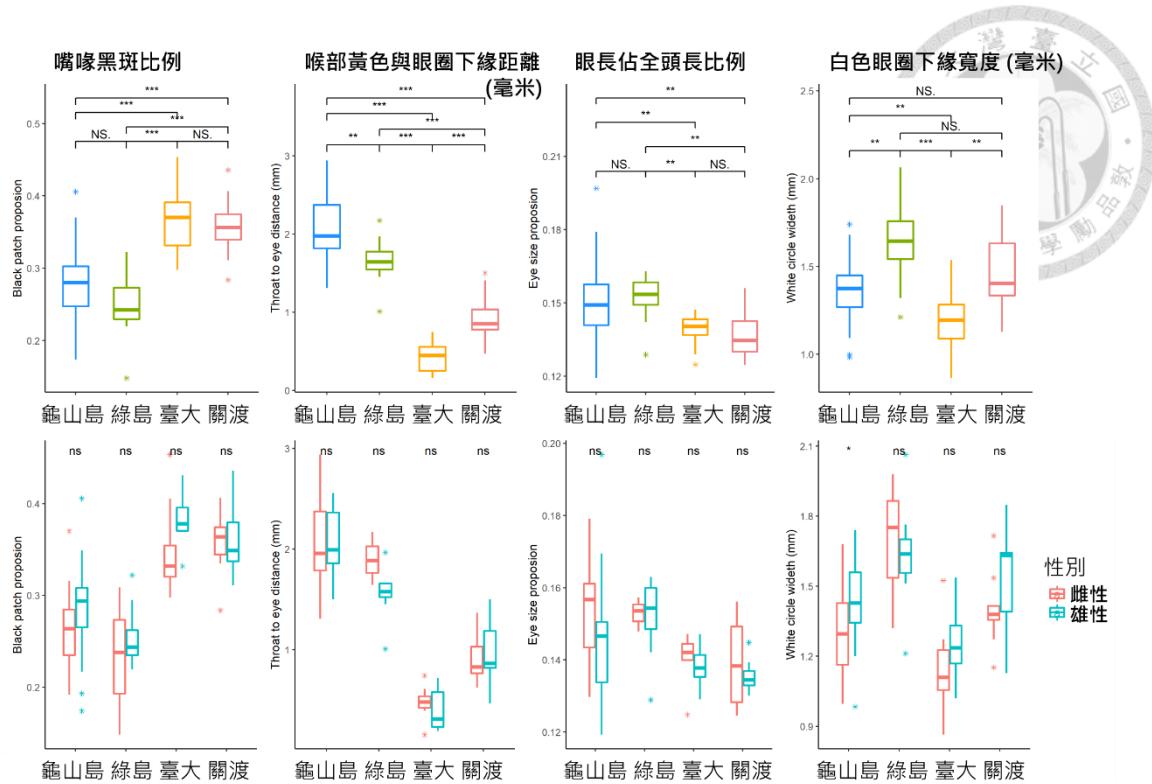
圖二十一、八項形質測量數據之各採樣地族群數據分布盒形圖與性別差異比較

上排由左至右依序為自然翼長、最大翼長、尾長及體重，下排由左至右依序為喙長、嘴厚、全頭長及跗蹠長。性別差異比較中，左側紅色盒形圖為雌性，右側藍綠色盒形圖為雄性。〔星號*為 p -value 顯著性，* $p < 0.05$ ；** $p < 0.01$ ；*** $p < 0.001$ ，ns 為不顯著〕



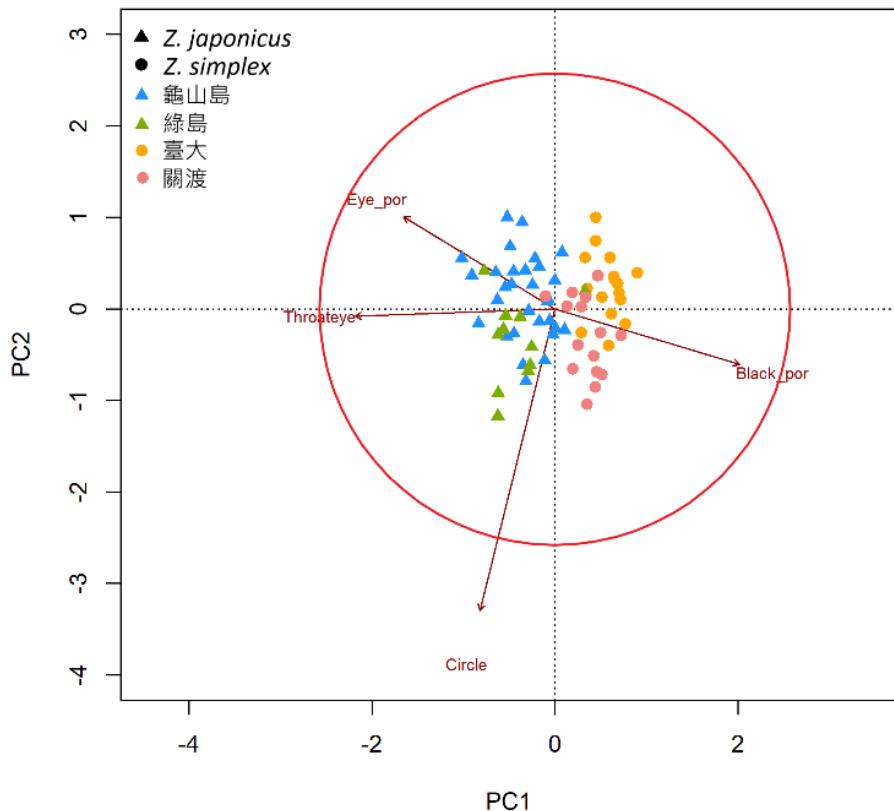
圖二十二、七項形質測量數據之主成分分析結果

圖為日菲繡眼及斯氏繡眼樣本在四個採樣地點樣本之散布圖及七項形質之影響，紅色圓圈為七項因子對變量的平均貢獻 (equilibrium contribution)。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼；藍色為龜山島樣本，綠色為綠島樣本，黃色為臺大樣本，粉紅色為關渡樣本。〔Weight 為體重；Tarsus 為跗蹠長；Thick 為嘴厚；Head 為全頭長；Bill 為喙長；Nat_wing 為自然翼長；Tail 為尾長〕



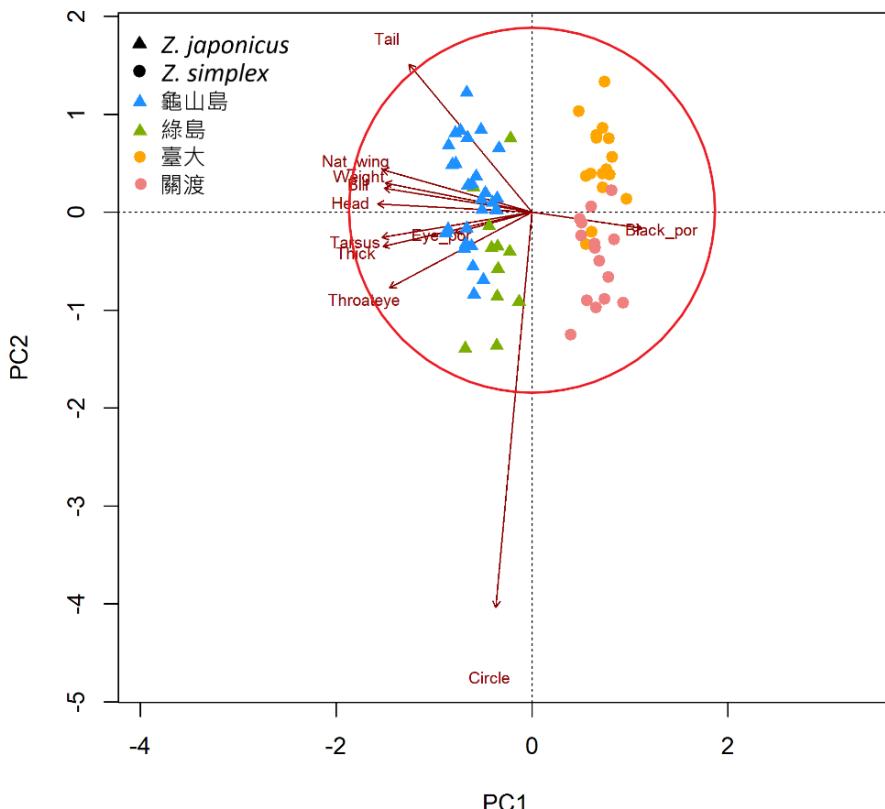
圖二十三、四項以相片測量之形質各採樣地族群數據分布盒形圖與性別差異比較

由左至右依序為嘴喙前端下緣黑斑佔喙長比例、喉部黃色區塊與白色眼圈下緣距離、眼長佔全頭長比例及白色眼圈下緣寬度。性別差異比較中，左側紅色盒形圖為雌性，右側藍綠色盒形圖為雄性。〔星號*為 p -value 顯著性，* $p < 0.05$ ；** $p < 0.01$ ；*** $p < 0.001$ ，ns 為不顯著〕



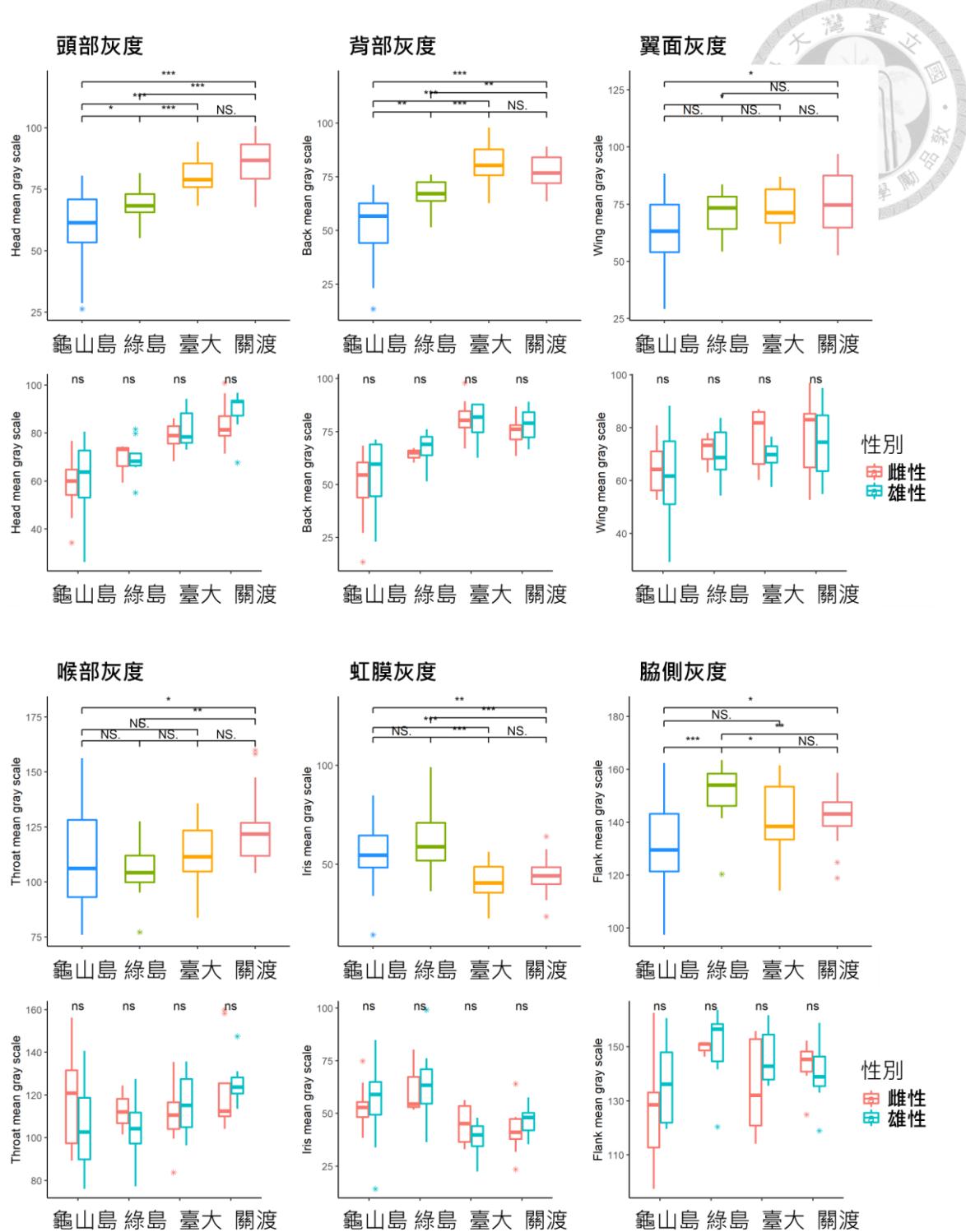
圖二十四、四項以相片測量之形質數據之主成分分析結果

圖為日菲繡眼及斯氏繡眼於四個採樣地點樣本之散布圖及四項形質之影響，紅色圓圈為四項因子對變量的平均貢獻。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼；藍色為龜山島樣本，綠色為綠島樣本，黃色為臺大樣本，粉紅色為關渡樣本。〔Eye_por 為眼長佔全頭長比例；Throateye 為喉部黃色區塊與眼圈下緣之距離；Black_por 為嘴喙前端下緣之黑色斑塊佔喙長之比例；Circle 為白色眼圈下緣寬度〕



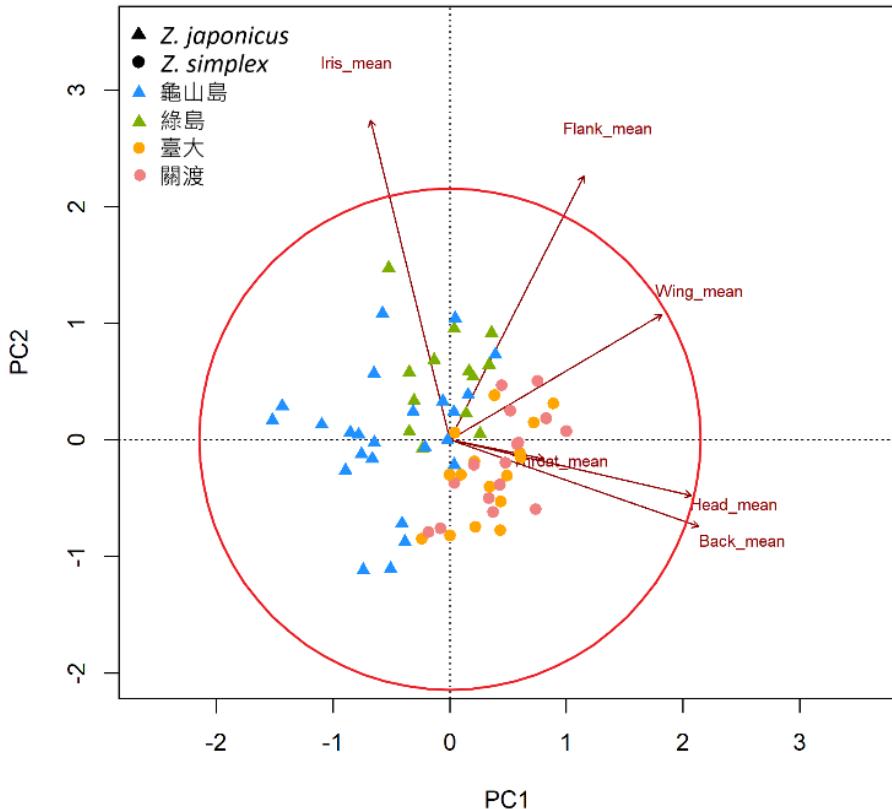
圖二十五、十一項實地測量及以相片測量之形質數據之主成分分析結果

左圖為日菲繡眼及斯氏繡眼於四個採樣地點樣本之散布圖及十一項形質之影響，紅色圓圈為十一項因子對變量的平均貢獻。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼；藍色為龜山島樣本，綠色為綠島樣本，黃色為臺大樣本，粉紅色為關渡樣本。〔Weight 為體重；Tarsus 為跗蹠長；Thick 為嘴厚；Head 為全頭長；Bill 為喙長；Nat_wing 為自然翼長；Tail 為尾長；Eye_por 為眼長佔全頭長比例；Throateye 為喉部黃色區塊與眼圈下緣之距離；Black_por 為嘴喙前端下緣之黑色斑塊佔喙長之比例；Circle 為白色眼圈下緣寬度〕



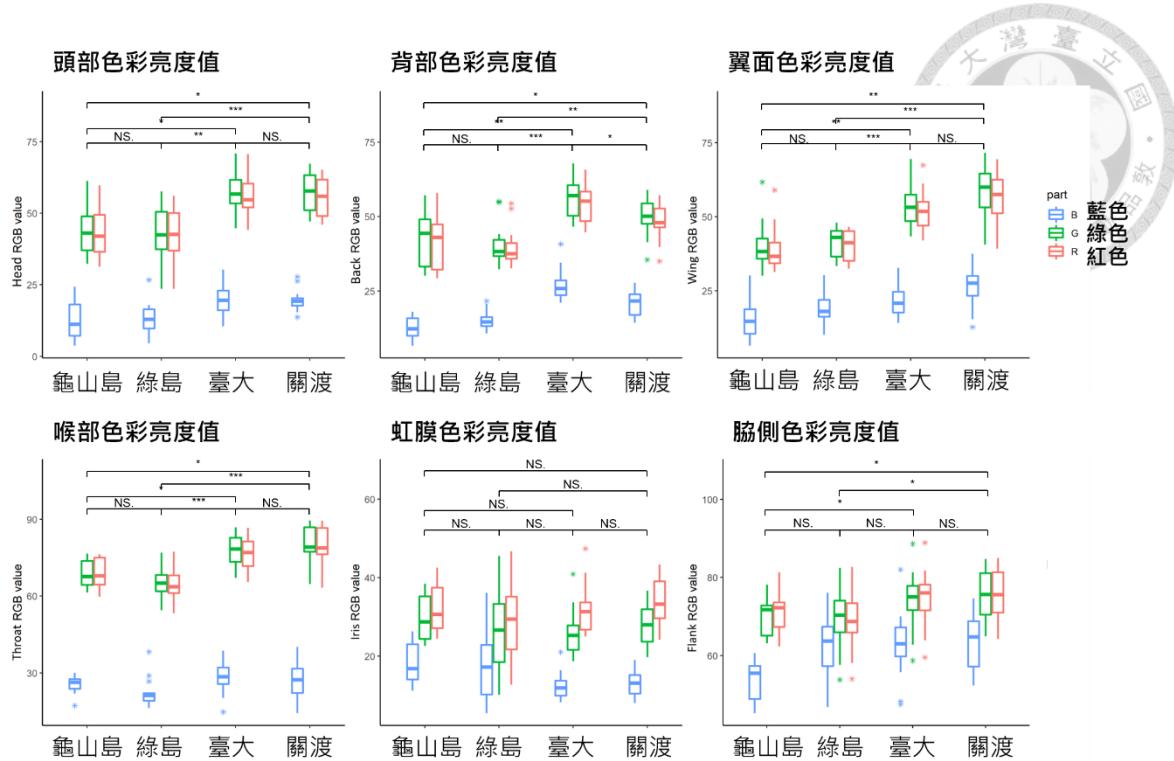
圖二十六、六個部位灰度值測量數據之各採樣地族群數據分布盒形圖與性別比較

上排由左至右依序為頭部、背部及翼面灰度，下排由左至右依序為喉部、虹膜及脇側灰度。性別差異比較中，左側紅色盒形圖為雌性，右側藍綠色盒形圖為雄性。〔星號*為 p -value 顯著性，* $p < 0.05$ ；** $p < 0.01$ ；*** $p < 0.001$ ，ns 為不顯著〕



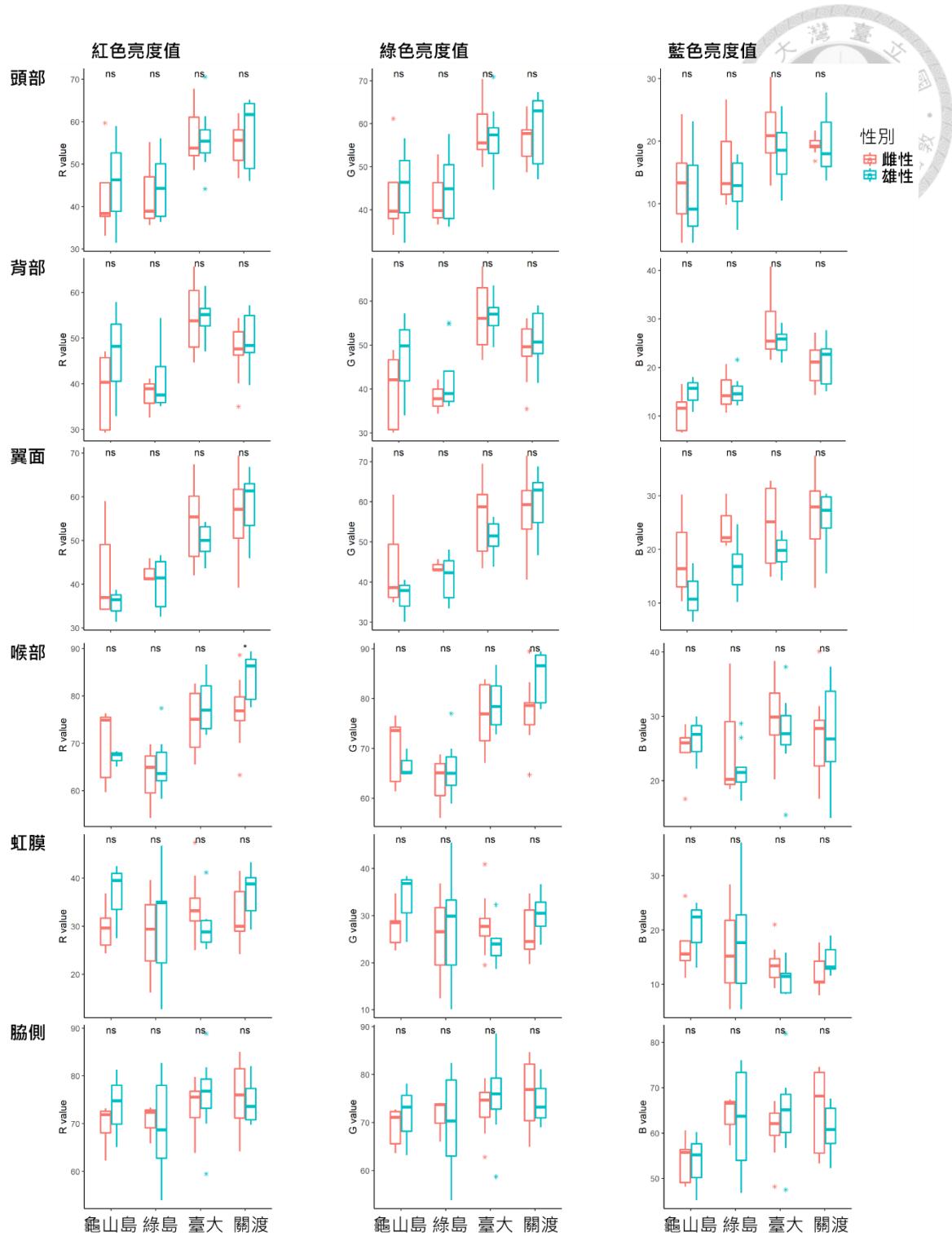
圖二十七、灰度值數據之主成分分析結果

圖為日菲繡眼及斯氏繡眼於四個採樣地點樣本之散布圖及六項灰度值之影響，紅色圓圈為六項因子對變量的平均貢獻。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼；藍色為龜山島樣本，綠色為綠島樣本，黃色為臺大樣本，粉紅色為關渡樣本。〔*Iris_mean* 為虹膜灰度平均值；*Flank_mean* 為脇側灰度平均值；*Wing_mean* 為翼面灰度平均值；*Head_mean* 為頭部灰度平均值；*Back_mean* 為背部灰度平均值；*Throat_mean* 為喉部灰度平均值〕



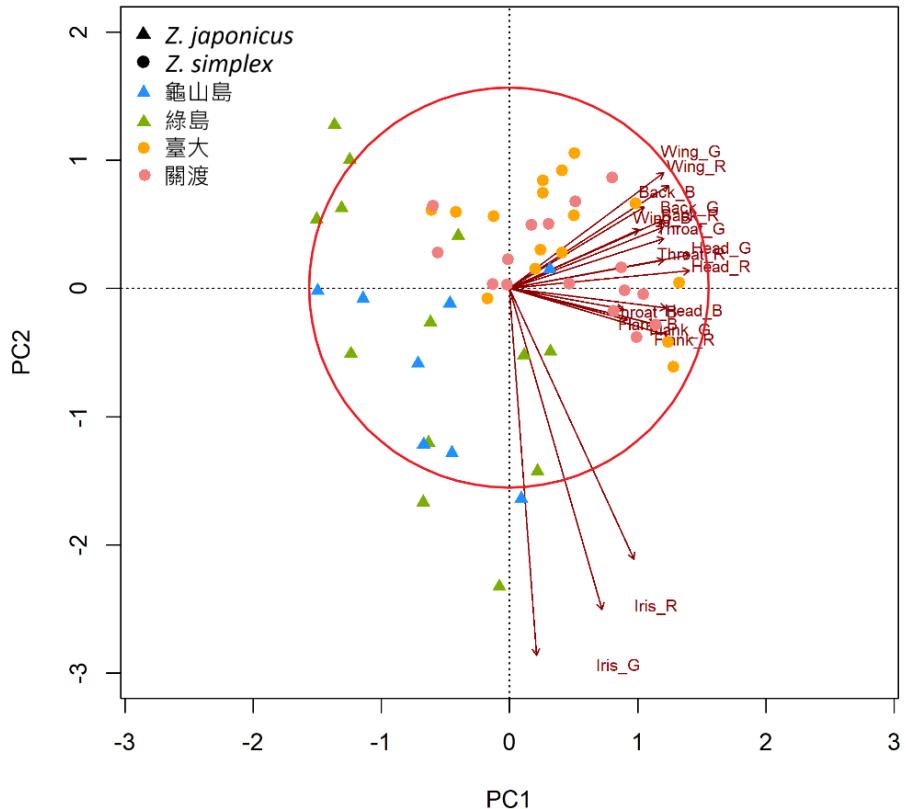
圖二十八、六個部位紅綠藍三色數據之各採樣地族群數據分布盒形圖

上排由左至右依序為頭部、背部及翼面顏色，下排由左至右依序為喉部、虹膜及脇側顏色。〔星號*為 p -value 顯著性，* $p < 0.05$ ；** $p < 0.01$ ；*** $p < 0.001$ ，ns 為不顯著〕



圖二十九、紅綠藍單色數值之性別比較

由上至下依序為頭部、背部、翼面、喉部、虹膜及脇側顏色，由左至右依序為紅色、綠色及藍色。紅色盒形圖為雌性，藍綠色盒形圖為雄性。〔星號*為 p -value 顯著性，* $p < 0.05$ ；** $p < 0.01$ ；*** $p < 0.001$ ，ns 為不顯著〕

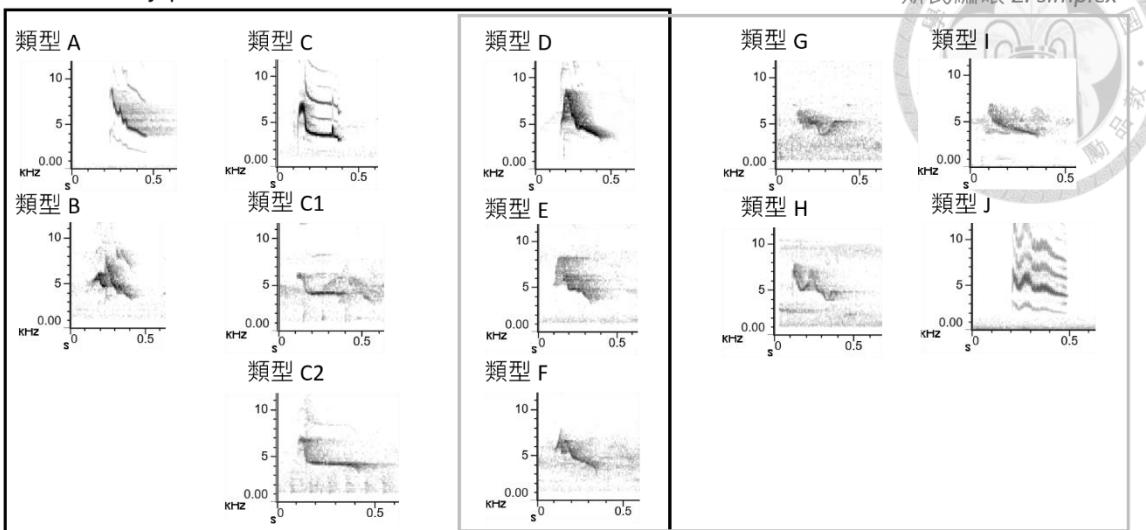


圖三十、紅綠藍三色亮度值數據之主成分分析結果

圖為日菲繡眼及斯氏繡眼於四個採樣地點樣本之散布圖及六項灰度值之影響，紅色圓圈為六項因子對變量的平均貢獻（equilibrium contribution）。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼；藍色為龜山島樣本，綠色為綠島樣本，黃色為臺大樣本，粉紅色為關渡樣本。〔Iris_R、Iris_G、Iris_B為虹膜紅綠藍色亮度值；Flank_R、Flank_G、Flank_B為脇側紅綠藍色亮度值；Wing_R、Wing_G、Wing_B為翼面紅綠藍色亮度值；Head_R、Head_G、Head_B為頭部紅綠藍色亮度值；Back_R、Back_G、Back_B為背部紅綠藍色亮度值；Throat_R、Throat_G、Throat_B為喉部紅綠藍色亮度值〕

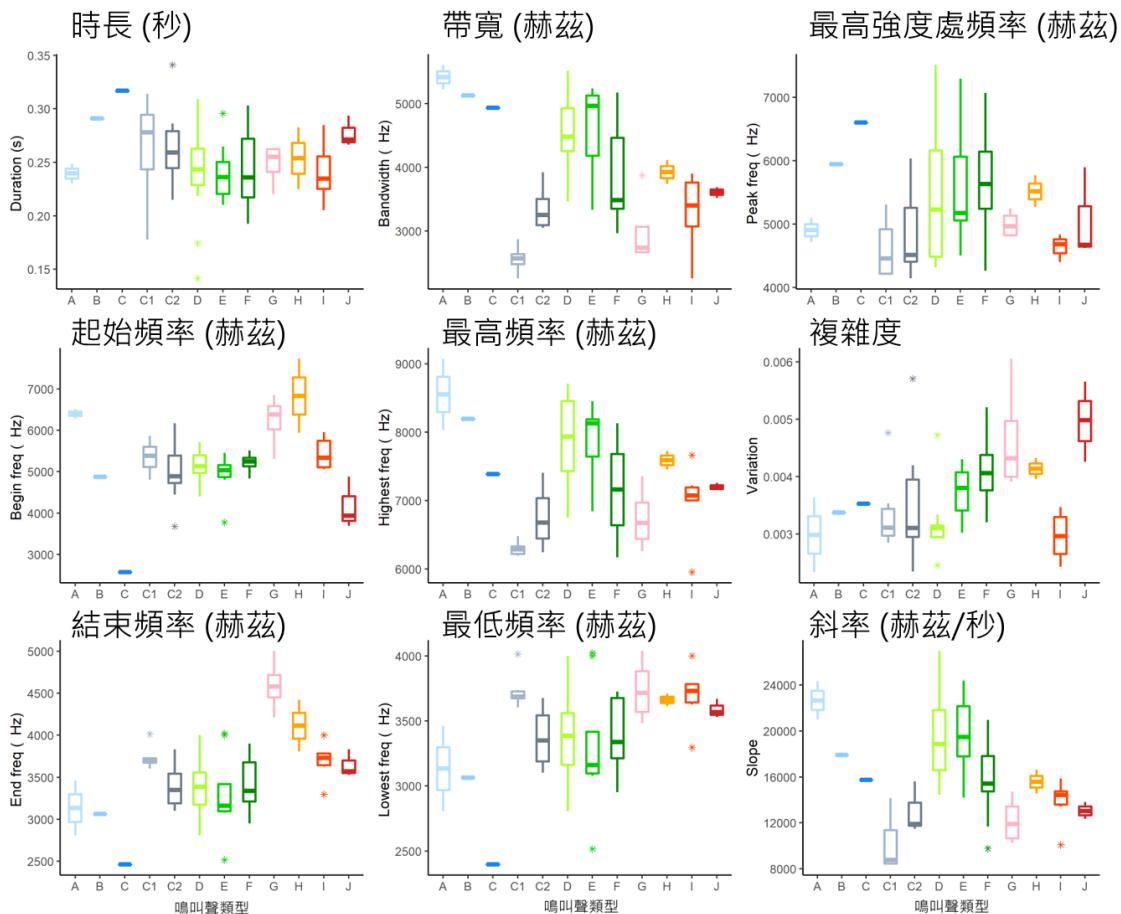
日菲繡眼 *Z. japonicus*

斯氏繡眼 *Z. simplex*



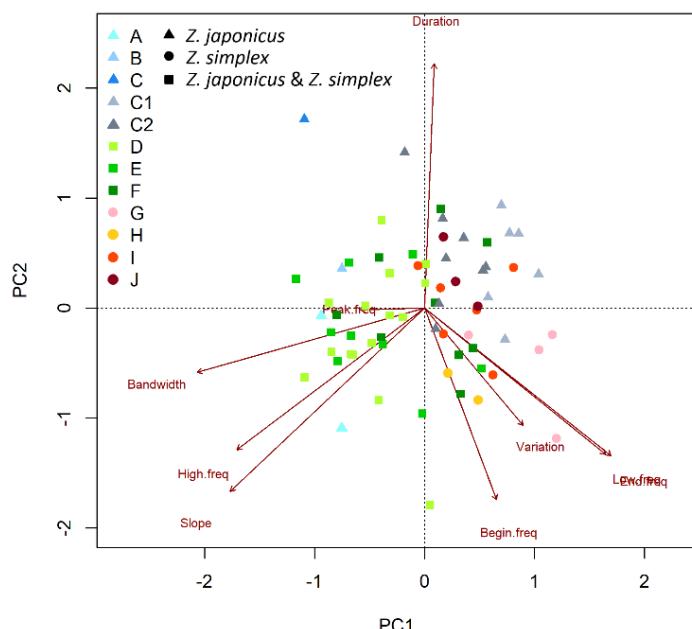
圖三十一、鳴叫聲頻譜圖類型

日菲繡眼獨有類型 A、B、C 及亞型 C1、C2，斯氏繡眼獨有類型 G、H、I、J，類型 D、E、F 為日菲繡眼和斯氏繡眼共有。



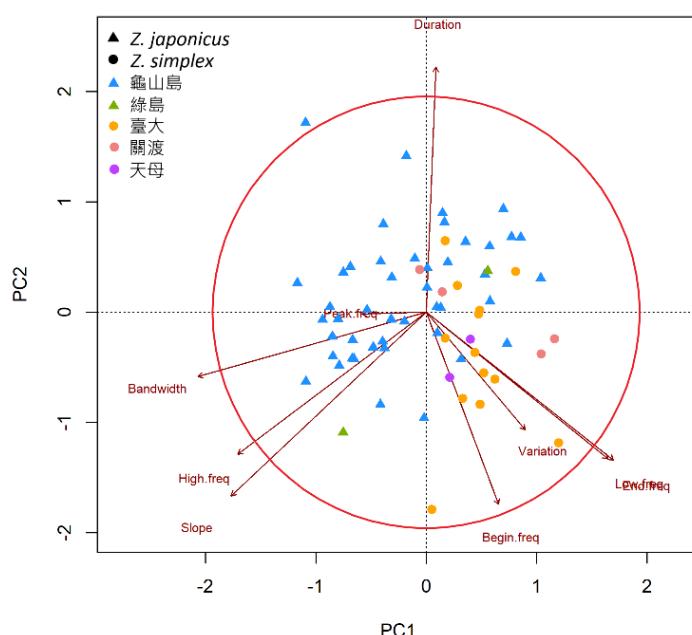
圖三十二、十種鳴叫聲之九項測量值分布盒形圖

上排由左至右依序為時長、帶寬及最強頻率，中排由左至右依序為起始頻率、最高頻率及波形複雜度，下排由左至右依序為結束頻率、最低頻率及鳴叫聲頻率隨時間之變化。



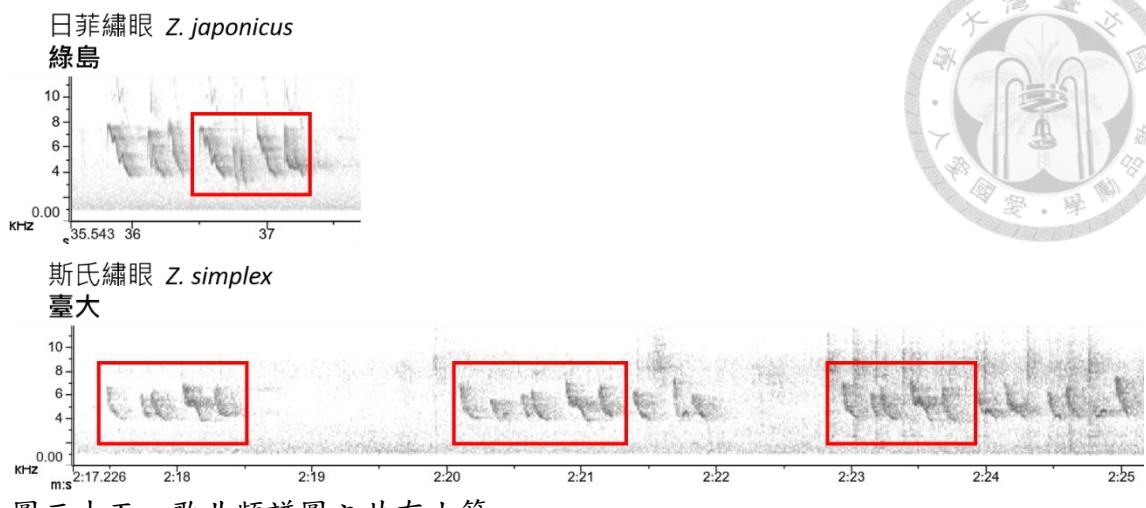
圖三十三、十種鳴叫聲類型測量數據之主成分分析結果

圖為日菲繡眼及斯氏繡眼十種鳴叫聲類型樣本之散布圖及九項鳴叫聲特徵測量值之影響。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼，方形為兩個物種共有的鳴叫聲類型。〔Duration 為鳴叫時長；Peak.freq 為鳴叫聲中最強能量處的頻率；Bandwidth 為鳴叫聲帶寬；High.freq 為鳴叫聲中最高的頻率；Slope 為鳴叫聲頻率隨時間的變化量；Begin.freq 為鳴叫聲起始的頻率；Variation 為鳴叫聲的變化量；Low.freq 為鳴叫聲中最低的頻率；End.freq 為鳴叫聲結束時的頻率〕

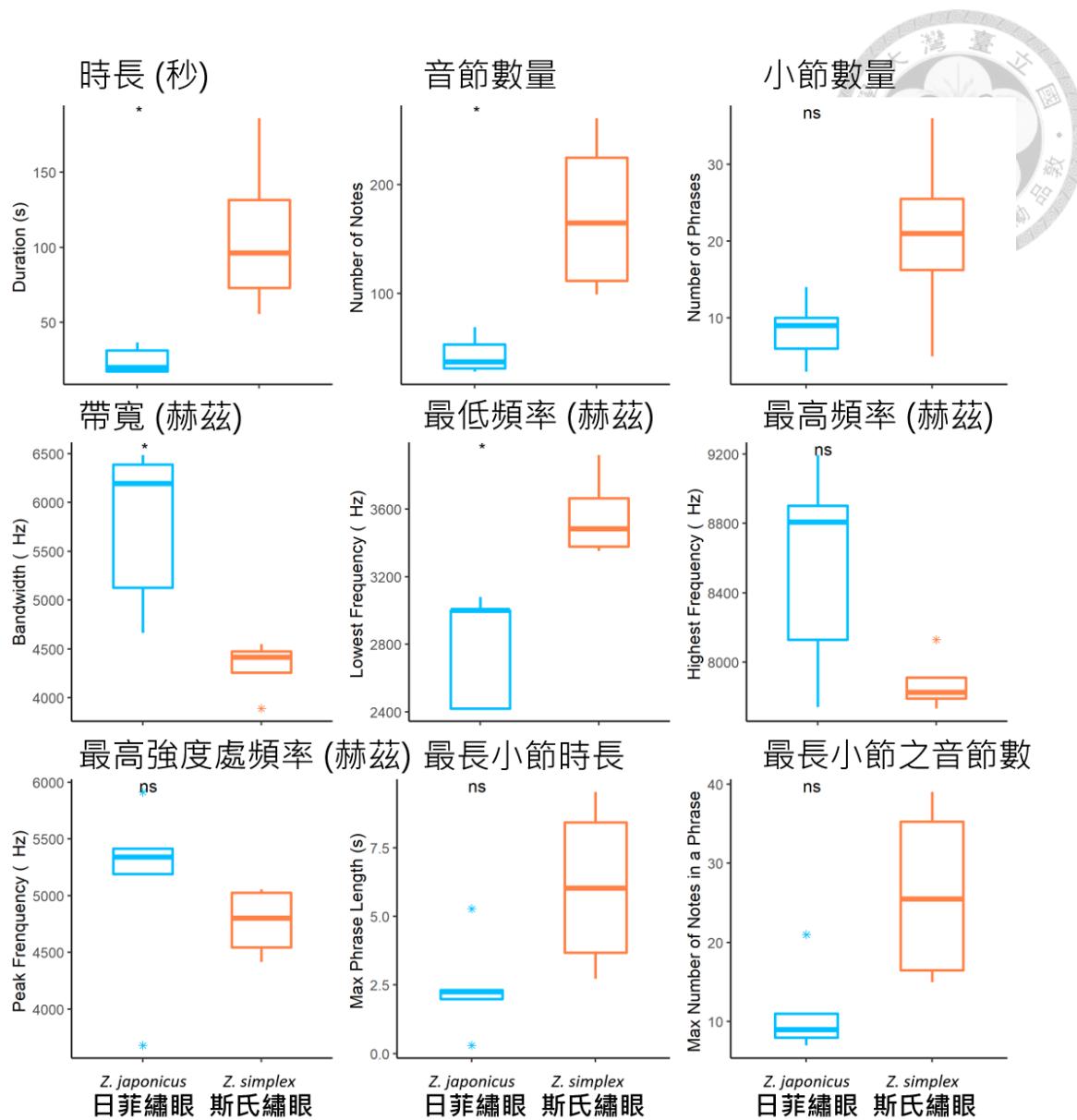


圖三十四、鳴叫聲測量數據之主成分分析結果

圖為日菲繡眼及斯氏繡眼於五個採樣地點樣本之散布圖及九項鳴叫聲特徵測量值之影響，紅色圓圈為九項因子對變量的平均貢獻。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼；藍色為龜山島樣本，綠色為綠島樣本，黃色為臺大樣本，粉紅色為關渡樣本，紫色為天母樣本。

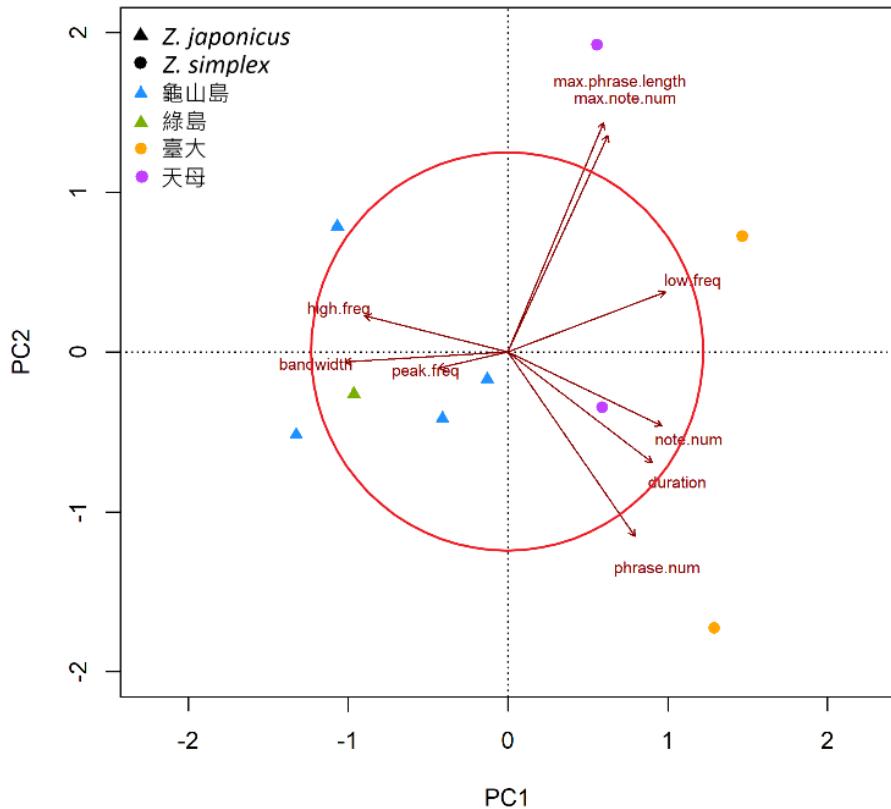


上圖為綠島之日菲繡眼 (*Z. japonicus*) 歌曲頻譜圖，下圖為臺大之斯氏繡眼 (*Z. simplex*) 歌曲頻譜圖。紅框處為相似的歌曲小節。



圖三十六、九項歌曲特徵測量值之盒型圖與物種間比較

上排由左至右依序為時長、音節數量及小節數量，中排由左至右依序為帶寬、最低頻率及最高頻率，下排由左至右依序為最強頻率、最長小節長度及最長小節包含之音節數。藍色盒形圖為日菲繡眼，橘色盒形圖為斯氏繡眼。〔星號*為 p -value 顯著性，* $p < 0.05$ ；** $p < 0.01$ ；*** $p < 0.001$ ，ns 為不顯著〕



圖三十七、歌曲測量數據之主成分分析結果

圖為日菲繡眼及斯氏繡眼於四個採樣地點樣本之散布圖及九項歌曲特徵測量值之影響，紅色圓圈為九項因子對變量的平均貢獻。三角形為日菲繡眼，圓形為斯氏繡眼；藍色為龜山島樣本，綠色為綠島樣本，黃色為臺大樣本，紫色為天母樣本。〔duration 為歌曲時長；peak.freq 為歌曲中最強能量處的頻率；bandwidth 為歌曲帶寬；high.freq 為歌曲中最高的頻率；low.freq 為歌曲中最低的頻率；phrase.num 為歌曲中總小節數；note.num 為歌曲中總音節數；max.note.num 為歌曲中最長小節含有的音節數；max.phrase.length 為歌曲中最長小節的時長〕

表

表一、目標物種分布範圍

分布地圖取自國際鳥盟（BirdLife International, 2023）。繁殖地（native breeding）為夏季居留的範圍，留鳥（native resident）為終年居留的範圍，度冬地（native non breeding）為冬季居留的範圍，引入地（introduced）為人為引入後棲息之範圍。



物種分布範圍	說明
<p>地圖資料 ©2023 Google, INEGI 使用條款</p>	<p>日菲繡眼 Warbling white-eye <i>Zosterops japonicus</i></p>  <p>[攝於龜山島]</p> <p>■繁殖地（南界 38°N） ■留鳥 ■引入地（火山列島和夏威夷群島）</p>
<p>地圖資料 ©2023 Google, INEGI 使用條款</p>	<p>斯氏繡眼 Swinhoe's White-eye <i>Zosterops simplex</i></p>  <p>[攝於臺大]</p> <p>■繁殖地（南界 25°N） ■留鳥 ■度冬地</p>



低地繡眼
Lowland White-eye
Zosterops meyeni



[李豐曉, 2012, 攝於蘭嶼。取自臺灣物種名錄。]

https://taibnet.sinica.edu.tw/chi/taibnet_addpicture3.php?name_code=380489&id=8446

■ 留鳥

表二、本研究之繡眼鳥採樣資訊及樣本數

採樣地點	採樣日期	樣本數	雌性	雄性
龜山島	2020 年 10 月 10-12 日及 2021 年 10 月 4-7 日	31 (含 4 幼鳥)	13 (含 2 幼鳥)	18 (含 2 幼鳥)
綠島	2021 年 4 月 24-26 日	13	3	9
臺大	2022 年 3 月 12 日	16	8	8
關渡	2022 年 3 月 13 日及 2022 年 4 月 10 日	19	9	10
洛韶	2020 年 9 月 9-11 日	20	7	13
蘭嶼	2021 年 5 月	5	3	2
總計		104	43	60

表三、本研究定序及取自公開資料庫之粒線體基因序列樣本數

公開資料庫來源包含 GenBank 及 BOLD systems。

物種	採樣地點	全粒線體基因 組	COI 基因	cytb 基因	雌性	雄性	ND2 基因
日菲繡眼 <i>Z. japonicus</i>	龜山島	1	7	26	13	13	1
	綠島	1	7	12	3	9	1
	公開資料庫	1	121	18			7
斯氏繡眼 <i>Z. simplex</i>	臺大	1	7	16	8	8	1
	關渡	0	7	16	8	8	0
	洛韶	0	7	14	7	7	0
低地繡眼 <i>Z. meyeni</i>	公開資料庫	1	2	56			44
	蘭嶼	1	4	5	3	2	1
	公開資料庫	0	1	2			0
<i>Outgroup</i>		3	3	3			3
小計	本研究	4	39	89	42	47	4
	公開資料庫	14	127	79			54
總計		18	166	168			58

表四、以 COI 基因 699 個鹼基對序列長度計算之遺傳距離和遺傳分化指數

矩陣右上方為以 K2P 參數所求得之平均組間距離 (pairwise distance)；左下方為 F_{ST} 值。數值估算來自於所有基因單倍型的序列。4-1 日菲繡眼 *Z. japonicus* 之龜山島和綠島族群

	龜山島	綠島
龜山島		0.0052
綠島	0.4953***	

〔星號*為 p-value 顯著性，* $p<0.05$ ；** $p<0.01$ ；*** $p<0.001$ 〕4-2 斯氏繡眼 *Z. simplex* 之臺大、關渡和洛韶族群

	臺大	關渡	洛韶
臺大		0.0029	0.0026
關渡	-0.0285		0.0028
洛韶	0.1667*	0.2565***	

〔星號*為 p-value 顯著性，* $p<0.05$ ；** $p<0.01$ ；*** $p<0.001$ 〕



表五、以 *cytb* 基因 1065 個鹼基對序列長度計算之遺傳距離和遺傳分化指數

矩陣右上方為以 K2P 參數所求得之平均組間距離 (pairwise distance)；左下方為 F_{ST} 值。數值估算來自於所有基因單倍型的序列。

5-1 日菲繡眼 *Z. japonicus* 之龜山島和綠島族群

	龜山島	綠島
龜山島		0.0073
綠島	0.8887***	

[星號*為 p-value 顯著性，* $p<0.05$ ；** $p<0.01$ ；*** $p<0.001$]

5-2 斯氏繡眼 *Z. simplex* 之臺大、關渡和洛韶族群

	臺大	關渡	洛韶
臺大		0.0012	0.0013
關渡	0.0395		0.0013
洛韶	0.1546***	0.2311***	

[星號*為 p-value 顯著性，* $p<0.05$ ；** $p<0.01$ ；*** $p<0.001$]

表六、日菲繡眼及低地繡眼各採樣點族群以 *COI* 基因 699 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果

n 為採樣點樣本數； h 為該採樣點觀測到的基因單型數量； s 為該採樣點族群序列矩陣中具有演化意義的多型性位點 (polymorphic sites)； k 為平均成對核苷酸差異 (pairwise nucleotide differences)； Hd 為基因單倍型多樣性 (haplotype diversity)； π 為核苷酸多樣性 (nucleotide diversity)。

單倍型	<i>Z. japonicus</i>			<i>Z. meyeni</i>
	龜山島	綠島	總計	蘭嶼
zj2	1	4	5	
zj17	1		1	
zj20	4		4	
zj25	1		1	
zj26		3	3	
zm28				4
n	7	7	14	4
h	4	2	5	1
s	8	1	8	0
k	2.190	0.571	2.110	0
Hd	0.714	0.571	0.791	NA
π	0.0041	0.0011	0.0040	0.0000
Tajima's D	0.3633	1.3416	1.1839	0.0000
Fu's Fs	0.0433	0.8564	0.2080	NA

[星號*為 p-value 顯著性，* $p<0.05$ ；** $p<0.01$ ；*** $p<0.001$ ；NA 為無法計算]

表七、斯氏繡眼各採樣點族群以 *COI* 基因 699 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果

n 為採樣點樣本數；h 為該採樣點觀測到的基因單型數量；s 為該採樣點族群序列矩陣中具有演化意義的多型性位點；k 為平均成對核苷酸差異；Hd 為基因單倍型的多樣性； π 為核苷酸多樣性。

單倍型	臺大	關渡	洛韶	總計
zs2	3	1	2	6
zs3	1			1
zs4	1	2		3
zs5	1			1
zs6	1			1
zs7			4	4
zs8			1	1
zs9		1		1
zs10		1		1
zs11		1		1
zs12		1		1
n	7	7	7	21
h	5	6	3	11
s	7	5	2	11
k	2.000	1.905	0.857	1.752
Hd	0.857	0.952	0.667	0.886
π	0.0030	0.0029	0.0013	0.0026
Tajima's D	-1.5531*	-0.3303	0.2062	-1.4947*
Fu's Fs	-1.2624	-3.0268*	-0.2373	-6.0163*

〔星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001〕



表八、日菲繡眼及低地繡眼各採樣點族群以 *cytb* 基因 1065 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果

n 為採樣點樣本數；h 為該採樣點觀測到的基因單型數量；s 為該採樣點族群序列矩陣中具有演化意義的多型性位點；k 為平均成對核苷酸差異；Hd 為基因單倍型的多樣性； π 為核苷酸多樣性。

單倍型	<i>Z. japonicus</i>		總計	<i>Z. meyeni</i>
	龜山島	綠島		蘭嶼
zj1	20		20	
zj2	6		6	
zj3		12	12	
zm7				5
zm8				1
zm9				1
n	26	12	38	7
h	2	1	3	3
s	1	0	4	
k	0.369	0	1.605	0.571
Hd	0.369	NA	0.615	0.524
π	0.0004	0	0.0015	0.0005
Tajima's D	0.6690	NA	1.6567	-1.2372
Fu's Fs	1.0034	NA	3.4094	-0.9218

〔星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001；NA 為無法計算〕

表九、斯氏繡眼各採樣點族群以 *cytb* 基因 1065 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果

n 為採樣點樣本數；h 為該採樣點觀測到的基因單型數量；s 為該採樣點族群序列矩陣中具有演化意義的多型性位點；k 為平均成對核苷酸差異；Hd 為基因單倍型的多樣性；π 為核苷酸多樣性。

單倍型	臺大	關渡	洛韶	總計
zs1	8	9	5	22
zs2	1	4		5
zs3	1	1		2
zs4	1	1		2
zs5	3			3
zs6	1			1
zs7	1			1
zs8		1		1
zs9			6	6
zs10			2	2
zs11			1	1
n	16	16	14	46
h	7	5	4	11
s	8	4	3	12
k	1.308	1.108	0.934	1.249
Hd	0.724	0.650	0.714	0.747
π	0.0012	0.0010	0.0009	0.0012
Tajima's D	-1.6488*	-0.2521	-0.0302	-1.6282*
Fu's Fs	-3.1127***	-1.1659	-0.5692	-5.6200*

〔星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001〕

表十、以 *COI* 基因 669 個鹼基對序列長度計算 AMOVA 之結果

10-1 *Z. japonicus* 以性別分組（雄／雌）之分析結果

變異來源	變異數分量	變異百分比	Φ 統計值	p-value
組間 (%)				
雄／雌	-0.428	-28.22	$\Phi_{CT}=-0.282$	1.000
族群間組內 (%)	0.803	52.89	$\Phi_{SC}=0.412$	0.029 *
族群內 (%)	1.144	75.33	$\Phi_{ST}=0.247$	0.018 *

10-2 *Z. simplex* 以性別分組（雄／雌）之分析結果

變異來源	變異數分量	變異百分比	Φ 統計值	p-value
組間 (%)				
雄／雌	-0.044	-5.07	$\Phi_{CT}=-0.051$	0.791
族群間組內 (%)	0.121	13.84	$\Phi_{SC}=-0.132$	0.026 *
族群內 (%)	0.797	91.23	$\Phi_{ST}=0.088$	0.056



10-3 *Z. simplex* 以區域分組（北／東）之分析結果

變異來源	變異數分量	變異百分比	Φ 統計值	p-value
組間（%） 北／東	0.179	18.37	$\Phi_{CT}= 0.184$	0.332
族群間組內（%）	-0.001	-0.10	$\Phi_{SC}=-0.001$	0.512
族群內（%）	0.797	81.73	$\Phi_{ST}= 0.183$	0.010 **

〔星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001〕

〔斯氏繡眼北部樣本含臺大和關渡，東部含洛韶〕

表十一、以 *cytb* 基因 1065 個鹼基對序列長度計算 AMOVA 之結果

11-1 *Z. japonicus* 以性別分組（雄／雌）之分析結果

變異來源	變異數分量	變異百分比	Φ 統計值	p-value
組間（%） 雄／雌	-0.853	-105.81	$\Phi_{CT}=-1.058$	1.000
族群間組內（%）	1.542	191.20	$\Phi_{SC}= 0.929$	0.000 ***
族群內（%）	0.118	14.61	$\Phi_{ST}= 0.854$	0.000 ***

11-2 *Z. simplex* 以性別分組（雄／雌）之分析結果

變異來源	變異數分量	變異百分比	Φ 統計值	p-value
組間（%） 雄／雌	-0.018	-2.91	$\Phi_{CT}=-0.029$	0.590
族群間組內（%）	0.065	10.74	$\Phi_{SC}= 0.104$	0.016 *
族群內（%）	0.558	92.17	$\Phi_{ST}= 0.078$	0.0098 **

11-3 *Z. simplex* 以區域分組（北／東）之分析結果

變異來源	變異數分量	變異百分比	Φ 統計值	p-value
組間（%） 北／東	0.091	13.84	$\Phi_{CT}= 0.138$	0.329
族群間組內（%）	0.014	2.09	$\Phi_{SC}= 0.024$	0.232
族群內（%）	0.551	84.07	$\Phi_{ST}= 0.159$	0.009 **

〔星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001〕

〔斯氏繡眼北部樣本含臺大和關渡，東部含洛韶和臺東〕



表十二、日菲繡眼及低地繡眼以 *COI* 基因 533 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果
 n 為採樣點樣本數；h 為該採樣點觀測到的基因單型數量；Hd 為基因單倍型的多樣性；π 為核苷酸多樣性。

單倍型	龜山島	綠島	先島群島	奄美群島	沖繩群島	伊豆群島	火山列島	小笠原群島	中之島	屋久島	日本本土	夏威夷	印尼	呂宋	蘭嶼	總計
zj1											1					1
zj2	1	4	1	3	3	2			1	1	9	4				29
zj3											1					1
zj4											1	1				2
zj5												1				1
zj6						1										1
zj7						5										5
zj8			1			5										6
zj9		1		5	10	5		3	1	2						27
zj10						1										1
zj11							9	3								12
zj12							4	2								6
zj13							1									1
zj14						4										4
zj15			1													1
zj16								6								6
zj17	1			3												4
zj18			3													3
zj19			8													8
zj20	4			2												6
zj21					1											1

(續上頁)



單倍型	龜山島	綠島	先島群島	奄美群島	沖繩群島	伊豆群島	火山列島	小笠原群島	中之島	屋久島	日本本土	夏威夷	印尼	呂宋	蘭嶼	總計
zj22				1												1
zj23					1											1
zj24						1										1
zj25		1														1
zj26			3													3
zm27													1			1
zm28														4		4
zjm29													1			1
zjm30													1			1
n	7	7	16	15	13	20	18	8	8	3	12	6	2	1	4	140
h	4	2	6	7	2	7	4	3	3	2	4	3	2	1	0	30
Hd	0.7140	0.5710	0.7330	0.8480	0.3850	0.8370	0.6860	0.7500	0.4640	NA	0.4550	0.6000	NA	NA	NA	0.9030
π	0.0041	0.0011	0.0020	0.0026	0.0007	0.0026	0.0038	0.0026	0.0021	NA	0.0009	0.0013	NA	NA	0.0000	0.0048
Tajima's D	0.3633	1.3416	-1.0173	-0.8628	0.4256	-0.6281	0.4824	0.8387	-0.1774	0.0000	-1.6293	-1.1320	0.0000	0.0000	0.0000	-1.7837
Fu's Fs	0.0433	0.8564	-2.5501*	-3.0751*	0.6891	-2.4470*	1.6152	0.8252	0.3901*	0.2007	-2.1237	-0.8584	0.0000	NA	NA	-18.7020

[星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001]

表十三、斯氏繡眼以 *cytb* 基因 307 個鹼基對序列長度計算之單倍型頻率、遺傳變異及遺傳結構中性測試結果

n 為採樣點樣本數；h 為該採樣點觀測到的基因單型數量；Hd 為基因單倍型的多樣性；π 為核苷酸多樣性。



單倍型	臺大	關渡	洛韶	臺東	中國	泰國	香港	新加坡 (<i>simplex</i>)	新加坡 (<i>erwini</i>)	新加坡 (Pulau Ubin)	新加坡 (Kent Ridge)	新加坡籠養 (<i>erwini</i>)	馬來西亞	印尼	總計
zs1	1														1
zs2	15	16	14	2	3	2	8	7							68
zs3							1								1
zs4								5	4	1	11	2			23
zs5													1	1	
zs6										1	1				2
zs7												1			1
zs8												1			1
zs9												1			1
n	16	16	14	2	3	2	9	7	5	4	2	12	5	1	99
h	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	4	1	9
Hd	0.125	NA	NA	NA	NA	NA	0.222	NA	NA	NA	NA	0.167	0.9	NA	0.478
π	0.00041	0	0	NA	NA	NA	0.00072	0	0	0	NA	0.00054	0.00456	NA	0.00195
Tajima's D	-1.1622	0	0	0	0	0	-1.08823	0	0	0	0	-1.14053	-0.1748	0	-1.4888
Fu's Fs	-0.7001	NA	NA	NA	NA	NA	-0.26348	NA	NA	NA	0	-0.47566	-1.6483	NA	-5.61

〔星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001〕

表十四、以全粒線體基因組、*COI*、*cytb*、*ND2* 基因於 BEAST 分析估算之日菲繡眼、低地繡眼及斯氏繡眼分化時間

物種		全粒線體基因組	<i>COI</i>	<i>cytb</i>	<i>ND2</i>
日菲+低地繡眼	斯氏繡眼	1.16	1.85	2.40	1.54
日菲繡眼	低地繡眼（蘭嶼）	0.34	0.69	0.71	0.51
日菲繡眼	低地繡眼（呂宋）		0.58		
<i>Z. j. montanus</i>	低地繡眼（蘭嶼）		0.50		
<i>Z. j. whiteheadi</i>					
<i>Z. j. montanus</i>	日菲+低地繡眼			0.80	0.58
<i>Z. j. whiteheadi</i>					
日菲繡眼（日本）	日菲繡眼（龜山島）	0.12	0.20-0.07	0.31-0.29	0.13
日菲繡眼（日本）	日菲繡眼（綠島）	0.07	0.21-0.16	0.16	0.02
斯氏繡眼（臺灣）	斯氏繡眼（東南亞）			0.71	0.58

單位：百萬年

表十五、形質測量、外觀及聲學數據之樣本數

採樣地點	形質	灰度值	紅綠藍色光	鳴叫	歌曲
龜山島	31	30	8	46	4
綠島	13	13	13	2	1
臺大	16	16	16	13	2
關渡	19	16	16	4	0
洛韶／天母	20 ^{註1}	0	0	2 ^{註3}	2 ^{註3}
蘭嶼	6 ^{註2}	0	0	0	0
總計	105	75	53	67	9

註 1：取自洛韶，僅體重納入分析

註 2：取自美國自然史博物館，僅自然翼長、最大翼長、尾長和體重納入分析

註 3：取自臺北市士林區天母地區

表十六、形質測量、灰度值及紅綠藍色彩亮度值數據對物種之判別函數分析結果

以各項形質測量、灰度值及紅綠藍色彩數據判斷歸類為日菲繡眼 (*Z. japonicus*) 及斯氏繡眼 (*Z. simplex*) 之準確率。形質數據依序為八項身體結構形質/四項外觀色塊分布比例特徵/十二項形質綜合，灰度和色彩數據依序為灰度值/紅綠藍色彩亮度值。數值為歸入該類別的個體的百分比，粗體數字為被正確分類的樣本百分比。

	形質		灰度和色彩	
	<i>Z. japonicus</i>	<i>Z. simplex</i>	<i>Z. japonicus</i>	<i>Z. simplex</i>
<i>Z. japonicus</i>	100/97.56/100	0/2.44/0	86.49/100	13.51/0
<i>Z. simplex</i>	0/6.25/0	100/93.75/100	3.13/0	96.88/100
整體判斷正確率	100/95.9/100		91.3/100	

表十七、形質測量數據對採樣地族群之判別函數分析結果

以各項形質測量數據判斷歸類為龜山島、綠島、臺大及關渡族群之準確率。形質數據依序為八項身體結構形質/四項外觀色塊分布比例特徵/十二項形質綜合。數值為歸入該類別的個體的百分比，粗體數字為被正確分類的樣本百分比。

	<i>Z. japonicus</i>		<i>Z. simplex</i>	
	龜山島	綠島	臺大	關渡
龜山島	100/96.67/100	0/3.33/0	0/0/0	0/0/0
綠島	15.39/18.18/9.09	84.62/72.73/90.91	0/0/0	0/9.09/0
臺大	0/0/0	0/0/0	100/93.75/100	0/6.25/0
關渡	0/0/0	0/0/0	0/12.50/0	100/87.50/100
整體判斷正確率	97.3/90.4/98.6			

表十八、灰度值及紅綠藍色彩亮度值數據對採樣地族群之判別函數分析結果

以各項形質測量數據判斷歸類為龜山島、綠島、臺大及關渡族群之準確率。數值依序為灰度值/紅綠藍色彩亮度值。數值為歸入該類別的個體的百分比，粗體數字為被正確分類的樣本百分比。

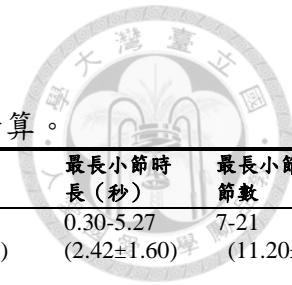
	<i>Z. japonicus</i>		<i>Z. simplex</i>	
	龜山島	綠島	臺大	關渡
龜山島	79.17/100	16.67/0	0/0	4.17/0
綠島	7.69/0	76.92/100	7.69/0	7.69/0
臺大	6.25/0	0/0	75.00/100	18.8/0
關渡	0/0	0/0	25.00/6.25	75.00/93.75
整體判斷正確率	76.8/98.1			

表十九、十種鳴叫聲類型之採樣地點、樣本數及類型描述

日菲繡眼 (*Z. japonicus*) 獨有類型 A、B、C 及亞型 C1、C2，斯氏繡眼 (*Z. simplex*) 獨有類型 G、H、I、J，類型 D、E、F 為日菲繡眼和斯氏繡眼共有。

類型	物種	採樣地點	樣本數	類型描述
A	<i>Z. japonicus</i>	龜山島/綠島	1 / 1	斜率小於-21kHz/s
B	<i>Z. japonicus</i>	龜山島	1	頻率變化有 2 個峰值，第一個小於第二個
C	<i>Z. japonicus</i>	龜山島	1	頻率於鳴叫開始後迅速下降轉為水平；帶寬約 5kHz
C1	<i>Z. japonicus</i>	龜山島	6	帶寬小於 3kHz
C2	<i>Z. japonicus</i>	龜山島/綠島	7 / 1	帶寬大於 3kHz
D			15	斜率由正轉負，轉為負值後
	<i>Z. japonicus</i>	龜山島	14	斜率由絕對值大於 1 轉為小
	<i>Z. simplex</i>	臺大	1	於 1；波型平直
E			10	斜率大致由正轉負，波形轉
	<i>Z. japonicus</i>	龜山島	9	折多變
	<i>Z. simplex</i>	臺大	1	
F			9	頻率變化有 2 個峰值，第一個大於第二個
	<i>Z. japonicus</i>	龜山島	7	
	<i>Z. simplex</i>	臺大	2	
G	<i>Z. simplex</i>	臺大/關渡/天母	1 / 2 / 1	頻率於谷值維持水平約 0.1 毫秒
H	<i>Z. simplex</i>	臺大/天母	1 / 1	頻率變化有 2 個谷值，第一個高於第二個
I	<i>Z. simplex</i>	臺大/天母	4 / 2	斜率大於-16kHz/s
J	<i>Z. simplex</i>	臺大	4	斜率多次變化，多泛音

表二十、歌曲測量數據



每個測量項目之數值為最小值至最大值之範圍，括號內為平均值±標準差。種間差異以 Mann-Whitney U 檢測計算。

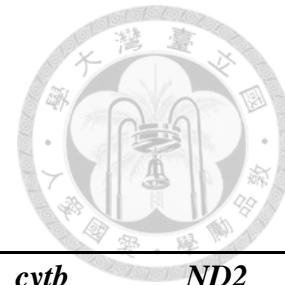
物種	採樣地	樣本數	時長(秒)	帶寬(赫茲)	最強頻率(赫茲)	最低頻率(赫茲)	最高頻率(赫茲)	總音節數	總小節數	最長小節時長(秒)	最長小節含音節數
<i>Zosterops japonicus</i>	龜山島	5	17.10-36.71 (24.51±8.00)	4662.60-6483.87 (5771.23±735.80)	3680.15-5913.25 (5107.99±753.91)	2419.36-3079.34 (2783.61±298.82)	7741.94-9193.55 (8554.84±535.68)	28-69 (43.6±15.36)	3-14 (8.40±3.72)	0.30-5.27 (2.42±1.60)	7-21 (11.20±5.08)
		4	17.19-31.26 (21.46±5.77)	4662.60-6483.87 (5665.65±788.04)	3680.15-5913.25 (5031.45±825.34)	2419.36-3079.34 (2729.51±311.42)	7741.94-8903.23 (8395.16±480.84)	28-69 (41.25±16.35)	3-14 (8±4.06)	0.30-5.27 (2.53±1.78)	7-21 (11.75±5.54)
	綠島	1	36.72	6193.55	5414.18	3000.00	9193.55	53	10	1.99	9
<i>Zosterops simplex</i>	臺大	4	55.54-185.89 (108.46±49.24)	3890.48-4548.39 (4317.49±253.72)	4415.21-5056.53 (4767.99±274.60)	3353.06-3919.05 (3559.96±224.76)	7732.56-8129.03 (7877.46±150.34)	99-261 (172.25±67.21)	5-36 (20.75±10.99)	2.72-9.53 (6.07±2.80)	15-39 (26.25±10.43)
		2	113.52-185.89 (149.71±36.18)	3890.48-4379.50 (4135.00±244.51)	4585.81-5014.43 (4800.12±214.31)	3353.06-3919.05 (3636.05±283.00)	7732.56-7809.52 (7771.04±38.48)	213-261 (237.00±24.00)	20-36 (28.00±8.00)	2.72-8.06 (5.39±2.67)	15-34 (24.50±9.50)
	天母	2	55.54-78.89 (67.21±11.68)	4451.61-4548.39 (4500.00±48.39)	4415.21-5056.53 (4735.87±320.66)	3387.10-3580.65 (3483.87±96.77)	7838.71-8129.03 (7983.87±145.16)	99-116 (107.50±8.50)	5-22 (13.50±8.50)	3.99-9.53 (6.76±2.77)	17-39 (28.00±11.00)
種間差異			0 (0.02*)	20 (0.02*)	16 (0.19)	0 (0.02*)	16.5 (0.14)	0 (0.02*)	4 (0.19)	2 (0.06)	2 (0.06)

[星號*為 p-value 顯著性，* p<0.05；** p<0.01；*** p<0.001]

附錄

附錄一、取自線上資料庫之序列編號

線上資料庫包含 GenBank 及 BOLD system。下載之序列包含全粒線體基因組、COI、cytb 及 ND2 基因。



編號	物種	採樣地	全粒線體基因組	COI	cytb	ND2
HQ690245	<i>Leiothrix argentauris</i>			V		
JQ348398	<i>Garrulax canorus</i>	Ya'an, Sichuan province, China		V		
KU362930	<i>Stachyris ruficeps</i>	Ya'an, Sichuan province, China		V		
MK529728	<i>Zosterops borbonicus</i>	Reunion, Mascarene archipelago		V	V	V
MK524996	<i>Zosterops pallidus</i>			V	V	V
KT194322	<i>Zosterops erythropleurus</i>	Beijing, China		V	V	V
KC545407	<i>Zosterops lateralis</i>	Masterton, New Zealand		V	V	V
MN356202	<i>Zosterops hypoxanthus</i>			V	V	V
KX181885	<i>Zosterops abyssinicus</i>	Chyulu Hills, Kenya		V	V	V
KX181886	<i>Zosterops poliogastrus</i>	Chyulu Hills, Kenya		V	V	V
KX181887	<i>Zosterops senegalensis</i>	Mt. Nyeri, Kenya		V	V	V
KX181888	<i>Zosterops senegalensis</i>	Kakamega Forest, Kenya		V	V	V
MW574481	<i>Zosterops japonicus</i>	Hilo, Hawaii, USA		V	V	V
KT601061	<i>Zosterops simplex</i>	Xiuning County, Anhui Province, China		V	V	V
MW536250	<i>Stachyris nigricollis</i>	Sarawak, Malaysia			V	
HM191347	<i>Stachyris ruficeps</i>	Chayu, Tibet, China			V	
JQ176269	<i>Stachyris capitalis</i>	Luzon, Philippines			V	
ZN1	<i>Zosterops nigrorum</i>	Philippines			KC354960	JN827242 FJ460808
ZA1	<i>Zosterops atrifrons</i>	Papua New Guinea & Indonesia			JQ176682	MT140455 FJ460809
MH492910	<i>Zosterops chloris intermedius</i>	Buton Is, Labundobundo, Indonesia			V	

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組	COI	cytb	ND2
MH492914	<i>Zosterops chloris mentoris</i>	Halu Oleo University, south-east Sulawesi		V		
MH492929	<i>Zosterops consobrinorum</i>	Kabaena Is., Enano, Indonesia		V		
MH492924	<i>Zosterops chloris flavissimus</i>	Wakatobi Islands, Kaledupa Is., Indonesia		V		
AB843306	<i>Zosterops japonicus</i>	Tsukuba-shi, Ibaraki-ken ,Kanto-chiho, Japan		V		
AB843321	<i>Zosterops japonicus</i>	Gima, Okinawajima, Japan		V		
AB843295	<i>Zosterops japonicus</i>	Mt.Tateyama range, Honshu, Japan		V		
AB843301	<i>Zosterops japonicus</i>	Minato-ku, Honshu, Japan		V		
AB843320	<i>Zosterops japonicus</i>	Iriomotejima, Japan		V		
AB843293	<i>Zosterops japonicus</i>	Hahajima, Ogasawara Isls., Japan		V		
AB843291	<i>Zosterops japonicus</i>	Hahajima, Ogasawara Isls., Japan		V		
LC077817	<i>Zosterops japonicus</i>	Hahajima, Ogasawara Isls., Japan		V		
AB843846	<i>Zosterops japonicus</i>	Hahajima, Ogasawara Isls., Japan		V		
AB843305	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakagawa-gun,Hokkaido-chiho, Japan		V		
AB843315	<i>Zosterops japonicus</i>	Miyakojima, Japan		V		
AB843309	<i>Zosterops japonicus</i>	Tokyo, Japan		V		
AB843290	<i>Zosterops japonicus</i>	Tokunoshima, Japan		V		
AB843319	<i>Zosterops japonicus</i>	Kumejima, Japan		V		
AB843317	<i>Zosterops japonicus</i>	Kumejima, Japan		V		
AB843318	<i>Zosterops japonicus</i>	Kikai Island, Japan		V		
LC077826	<i>Zosterops japonicus</i>	Mikurajima, Japan		V		
LC077827	<i>Zosterops japonicus</i>	Mikurajima, Japan		V		
LC077825	<i>Zosterops japonicus</i>	Mikurajima,Japan		V		
AB843847	<i>Zosterops japonicus</i>	Mikurajima, Japan		V		
AB843303	<i>Zosterops japonicus</i>	Yonagunijima, Japan		V		

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組	COI	cytb	ND2
AB765907	<i>Zosterops japonicus</i>	Yonagunijima, Japan		V		
AB765906	<i>Zosterops japonicus</i>	Yonagunijima, Japan		V		
AB765905	<i>Zosterops japonicus</i>	Yonagunijima, Japan		V		
LC077834	<i>Zosterops japonicus</i>	Yonagunijima, Japan		V		
AB843314	<i>Zosterops japonicus</i>	Iriomotejima, Japan		V		
AB843299	<i>Zosterops japonicus</i>	Iriomotejima, Japan		V		
AB843298	<i>Zosterops japonicus</i>	Iriomotejima, Japan		V		
AB843311	<i>Zosterops japonicus</i>	Iriomotejima, Japan		V		
AB843856	<i>Zosterops japonicus</i>	Iriomotejima, Japan		V		
AB765904	<i>Zosterops japonicus</i>	Ishigakijima, Japan		V		
AB843316	<i>Zosterops japonicus</i>	Ishigakijima, Japan		V		
AB843310	<i>Zosterops japonicus</i>	Ishigakijima, Japan		V		
AB765900	<i>Zosterops japonicus</i>	Ishigakijima, Japan		V		
AB843297	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
AB843292	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
AB843304	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
AB843300	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
AB843296	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
AB765902	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
LC077821	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
AB843855	<i>Zosterops japonicus</i>	Okinawajima, Japan		V		
AB765903	<i>Zosterops japonicus</i>	Yakushima, Japan		V		
AB765893	<i>Zosterops japonicus</i>	Yakushima, Japan		V		
AB843850	<i>Zosterops japonicus</i>	Yakushima, Japan		V		
AB843308	<i>Zosterops japonicus</i>	Kikaijima, Japan		V		

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組	COI	cytb	ND2
AB843302	<i>Zosterops japonicus</i>	Kikaijima, Japan		V		
AB765901	<i>Zosterops japonicus</i>	Kikaijima, Japan		V		
AB765898	<i>Zosterops japonicus</i>	Kikaijima, Japan		V		
AB843294	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB843312	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB843313	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB843849	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB765899	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB765897	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB765896	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB765895	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB765894	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
AB765892	<i>Zosterops japonicus</i>	Amami-oshima, Japan		V		
LC077796	<i>Zosterops japonicus</i>	Minami-Iwoto Island, Japan		V		
LC077797	<i>Zosterops japonicus</i>	Minami-Iwoto Island, Japan		V		
LC077798	<i>Zosterops japonicus</i>	Minami-Iwoto Island, Japan		V		
LC077799	<i>Zosterops japonicus</i>	Minami-Iwoto Island, Japan		V		
LC077816	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwoto Island, Japan		V		
LC077800	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwoto Island, Japan		V		
LC077801	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwoto Island, Japan		V		
LC077802	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwoto Island, Japan		V		
LC077813	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwoto Island, Japan		V		
LC077814	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwoto Island, Japan		V		
LC077815	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwoto Island, Japan		V		
LC077804	<i>Zosterops japonicus</i>	Kita-Iwoto Island, Japan		V		

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組	COI	cytb	ND2
LC077805	<i>Zosterops japonicus</i>	Kita-Iwoto Island, Japan		V		
LC077806	<i>Zosterops japonicus</i>	Kita-Iwoto Island, Japan		V		
LC077807	<i>Zosterops japonicus</i>	Kita-Iwoto Island, Japan		V		
LC077808	<i>Zosterops japonicus</i>	Kita-Iwoto Island, Japan		V		
LC077809	<i>Zosterops japonicus</i>	Kita-Iwoto Island, Japan		V		
LC077810	<i>Zosterops japonicus</i>	Kita-Iwoto Island, Japan		V		
LC077820	<i>Zosterops japonicus</i>	Anejima, Japan		V		
LC077803	<i>Zosterops japonicus</i>	Anejima Island, Japan		V		
LC077811	<i>Zosterops japonicus</i>	Anejima Island, Japan		V		
LC077812	<i>Zosterops japonicus</i>	Anejima Island, Japan		V		
LC077818	<i>Zosterops japonicus</i>	Aogashima, Japan		V		
LC077824	<i>Zosterops japonicus</i>	Aogashima, Japan		V		
LC077833	<i>Zosterops japonicus</i>	Aogashima, Japan		V		
AB843307	<i>Zosterops japonicus</i>	Miyakejima, Japan		V		
LC077819	<i>Zosterops japonicus</i>	Miyakejima, Japan		V		
LC077828	<i>Zosterops japonicus</i>	Miyakejima, Japan		V		
LC077830	<i>Zosterops japonicus</i>	Miyakejima, Japan		V		
AB843857	<i>Zosterops japonicus</i>	Miyakejima, Japan		V		
YIO985- 22.COI-5P	<i>Zosterops japonicus stejnegeri</i>	Miyakejima, Japan		V		
YIO986- 22.COI-5P	<i>Zosterops japonicus stejnegeri</i>	Miyakejima, Japan		V		
LC077831	<i>Zosterops japonicus</i>	Niijima, Japan		V		
LC077822	<i>Zosterops japonicus</i>	Niijima, Japan		V		
LC077823	<i>Zosterops japonicus</i>	Niijima, Japan		V		

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組	COI	cytb	ND2
LC077829	<i>Zosterops japonicus</i>	Kozushima, Japan		V		
LC077832	<i>Zosterops japonicus</i>	Kozushima, Japan		V		
JF498910	<i>Zosterops japonicus</i>	Kauai Island, Hawaii, USA		V		
JF498909	<i>Zosterops japonicus</i>	Kauai Island, Hawaii, USA		V		
JF498908	<i>Zosterops japonicus</i>	Kauai Island, Hawaii, USA		V		
JQ176683	<i>Zosterops japonicus</i>	Kauai Island, Hawaii, USA		V		
JF498907	<i>Zosterops japonicus</i>	Oahu Island, Hawaii, USA		V		
JF499180	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwakuni, Honshu, Japan		V		
JF499179	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwakuni, Honshu, Japan		V		
JF499178	<i>Zosterops japonicus</i>	Iwakuni, Honshu, Japan		V		
AB843853	<i>Zosterops japonicus</i>	Chiba, Honshu, Japan		V		
AB843852	<i>Zosterops japonicus</i>	Ehime, Shikoku-chiho, Japan		V		
AB843854	<i>Zosterops japonicus</i>	Minami-Daito Island, Japan		V		
AB843848	<i>Zosterops japonicus</i>	Shiga, Honshu, Japan		V		
YIO795-19.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Hachijojima, Japan		V		
AB843851	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		
YIO769-18.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		
YIO770-18.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		
YIO771-18.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		
YIO890-20.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		
YIO895-20.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組	COI	cytb	ND2
YIO896- 20.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		
YIO897- 20.COI-5P	<i>Zosterops japonicus</i>	Nakanoshima, Japan		V		
YIO980- 22.COI-5P	<i>Zosterops japonicus japonicus</i>	Akune-shi, Kyushu, Japan		V		
YIO975- 22.COI-5P	<i>Zosterops japonicus montanus</i>	Indonesia		V		
BBIND561- 08	<i>Zosterops japonicus montanus</i>	Tabanan, Bedugul, Bali, Indonesia		V		
KC354959	<i>Zosterops meyeni</i>	Luzon, Philippines		V		
ROMC374-07	<i>Zosterops simplex</i>	Hanoi, Vietnam		V		
SH1	<i>Stachyris hypogrammica</i>	Palawan, Philippines			JN827193	FJ460788
SD1	<i>Stachyris dennistouni</i>	Luzon, Philippines			JN827189	FJ460787
LS1	<i>Lophozosterops squamiceps</i>	Sulawesi, Indonesia			JN827094	FJ460793
ZAT1	<i>Zosterops atricapilla</i>	Borneo			JN827239	FJ460802
ZM1	<i>Zosterops maderaspatanus</i>	Madagascar			JN827241	FJ460813
ZV1	<i>Zosterops virens</i>	South Africa			LK056793	FJ460811
ZSP1	<i>Zosterops splendidus</i>	Ranongga Is, Solomon Islands			MT140453	FJ460835
MK069035	<i>Zosterops lacertosus</i>				V	
AB248714	<i>Zosterops erythropleurus</i>	Beijing, China			V	
LK056782	<i>Zosterops stenocricotus</i>				V	
DQ837522	<i>Zosterops palpebrosus palpebrosus</i>	Yunnan, China			V	
LK056708	<i>Zosterops kulaensis</i>	Kenya			V	
LK056755	<i>Zosterops kikuyuensis</i>	Kenya			V	
AB159165	<i>Zosterops japonicus</i>	Ibaraki, Japan			V	
AB159166	<i>Zosterops japonicus</i>	Ibaraki, Japan			V	

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組 <i>COI</i>	<i>cytb</i>	<i>ND2</i>
AB159167	<i>Zosterops japonicus</i>	Gyeongsangnam-do, Korea		V	
AB159168	<i>Zosterops japonicus</i>	Gyeongsangnam-do, Korea		V	
AB248728	<i>Zosterops japonicus insularis</i>	Yakushima, Japan		V	
AB248938	<i>Zosterops japonicus</i>	Tsukuba, Ibaraki, Japan		V	
AB248939	<i>Zosterops japonicus</i>	Tsusima, Japan		V	
AB248940	<i>Zosterops japonicus</i>	Tsusima, Japan		V	
ZJ1	<i>Zosterops japonicus japonicus</i>	Hawaii, USA		MH357406	MH357457
ZJ2	<i>Zosterops japonicus montanus</i>	Taliabu, Indonesia		MH357382	MH357517
ZJ3	<i>Zosterops japonicus montanus</i>	Taliabu, Indonesia		MH357383	MH357516
ZJ4	<i>Zosterops japonicus montanus</i>	Taliabu, Indonesia		MH357384	MH357515
ZJ5	<i>Zosterops japonicus montanus</i>	Taliabu, Indonesia		MH357385	MH357514
ZJ6	<i>Zosterops japonicus montanus</i>	Taliabu, Indonesia		MH357386	MH357513
DQ328361	<i>Zosterops montanus whiteheadi</i>	Mt. Pulog, Luzon, Philippines		V	
DQ328360	<i>Zosterops montanus whiteheadi</i>	Mt. Pulog, Luzon, Philippines		V	
AB239514	<i>Zosterops meyeni batanis</i>	Orchid Island, Taiwan		V	
AB239511	<i>Zosterops meyeni batanis</i>	Orchid Island, Taiwan		V	
HQ608850	<i>Zosterops simplex</i>	Foping, Shaanxi, China		V	
AB239512	<i>Zosterops simplex</i>	Taitung, Taiwan		V	
AB239513	<i>Zosterops simplex</i>	Taitung, Taiwan		V	
AB248715	<i>Zosterops simplex</i>	Taipei, Taiwan		V	
AB248716	<i>Zosterops simplex</i>	Hong Kong		V	
AB248717	<i>Zosterops simplex</i>	Hong Kong		V	
AB248718	<i>Zosterops simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		V	
DQ328390	<i>Zosterops simplex</i>	Captivity		V	
ZS1	<i>Zosterops simplex</i>	Chiang-Rai, Thailand		KY627632	KY627660

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組 <i>COI</i>	<i>cytb</i>	<i>ND2</i>
ZS2	<i>Zosterops simplex</i>	Loei, Thailand		KY627631	KY627659
ZS3	<i>Zosterops simplex</i>	Yunnan, China	ROMC374-07	DQ837523	GU724482
ZS4	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Springleaf Nature Park, Singapore		MH357375	MH357481
ZS5	<i>Zosterops simplex simplex</i>	National University of Singapore, Singapore		MH357376	MH357483
ZS6	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Unknown locality in Singapore		MH357377	MH357484
ZS7	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Greenridge Crescent, Singapore		MH357378	MH357485
ZS8	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Singapore (captive)		MH357379	MH357455
ZS9	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Singapore (captive)		MH357380	MH357482
ZS10	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Singapore (captive)		MH357381	MH357450
ZS11	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357441	MH357519
ZS12	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357442	MH357518
ZS13	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357443	
ZS14	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357444	MH357521
ZS15	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357445	MH357520
ZS16	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357446	
ZS17	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357447	MH357525
ZS18	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357448	MH357523
ZS19	<i>Zosterops simplex simplex</i>	Mai Po, Hong Kong		MH357449	MH357522
ZS20	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357407	MH357456
ZS21	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357408	MH357454
ZS22	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357409	MH357453
ZS23	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357410	MH357452
ZS24	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357411	MH357480
ZS25	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357412	MH357451
ZS26	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357413	MH357479

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組 <i>COI</i>	<i>cytb</i>	<i>ND2</i>
ZS27	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357414	
ZS28	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357415	MH357477
ZS29	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357416	MH357476
ZS30	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357417	
ZS31	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Singapore (captive)		MH357418	
ZS32	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Pulau Ubin, Singapore		MH357419	MH357470
ZS33	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Pulau Ubin, Singapore		MH357420	MH357469
ZS34	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Kent Ridge, Singapore		MH357421	MH357467
ZS35	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Kent Ridge, Singapore		MH357422	MH357465
ZS36	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Springleaf Nature Park, Singapore		MH357423	MH357468
ZS37	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Pulau Ubin, Singapore		MH357424	MH357466
ZS38	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Pulau Ubin, Singapore		MH357425	MH357464
ZS39	<i>Zosterops simplex erwini</i>	National University Hospital, Singapore		MH357432	MH357474
ZS40	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Prince George Park, Singapore		MH357433	MH357473
ZS41	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Clementi, Singapore		MH357434	MH357472
ZS42	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Bishan, Singapore		MH357435	MH357471
ZS43	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Kedah, Malaysia		MH357387	MH357463
ZS44	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Kedah, Malaysia		MH357388	MH357462
ZS45	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Kedah, Malaysia		MH357389	MH357461
ZS46	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Kedah, Malaysia		MH357390	MH357460
ZS47	<i>Zosterops simplex erwini</i>	Kedah, Malaysia		MH357391	MH357459
ZS48	<i>Zosterops simplex salvadorii</i>	Enggano, Island, Indonesia		MH357431	MH357512
FJ460798	<i>Zosterops chloris</i>	Sulawesi, Indonesia		V	
FJ460805	<i>Zosterops flavifrons</i>	Vanuatu		V	
FJ460806	<i>Zosterops palpebrosus</i>	Nepal		V	

編號	物種	採樣地	全粒線體基因組 <i>COI</i>	<i>cytb</i>	<i>ND2</i>
FJ460807	<i>Zosterops palpebrosus</i>	Flores Island, Indonesia		V	
FJ460812	<i>Zosterops luteus</i>	Australia		V	
FJ460815	<i>Zosterops citrinellus</i>	Roti Island, Indonesia		V	
FJ460817	<i>Zosterops metcalfii</i>	Choiseul, Solomon Island		V	
FJ460818	<i>Zosterops rennellianus</i>	Rennel, Solomon Island		V	
FJ460819	<i>Zosterops stresemanni</i>	Malaita, Solomon Island		V	
FJ460820	<i>Zosterops griseotinctus</i>	Louisiade Island, Papua New Guinea		V	
FJ460828	<i>Zosterops vellalavella</i>	Vellalavella, Solomon Island		V	
FJ460829	<i>Zosterops fuscicapilla</i>	Louisiade Island, Papua New Guinea		V	
FJ460830	<i>Zosterops rendovae</i>	Tetepare, Solomon Island		V	
FJ460831	<i>Zosterops kulambangrae</i>	Kohingo, Solomon Island		V	
FJ460833	<i>Zosterops murphyi</i>	Kolombangara, Solomon Island		V	
FJ460834	<i>Zosterops luteirostris</i>	Ghizo Is, Solomon Island		V	
FJ460836	<i>Zosterops ugiensis</i>	Makira, Solomon Island		V	
GU724482	<i>Zosterops simplex</i>	Nujiang, Yunnan, China		V	
KT310496	<i>Zosterops simplex</i>	Yunnan, China		V	
KF819180	<i>Zosterops montanus vulcani</i>	Mindanao, Philippines		V	
KF819184	<i>Zosterops montanus whiteheadi</i>	Luzon, Philippines		V	
KF819188	<i>Zosterops montanus pectoralis</i>	Panay, Philippines		V	



附錄二、十種鳴叫聲類型各項測量值之差異檢測結果

依序為各鳴叫聲之起始頻率、結束頻率、最高頻率、最低頻率、波形複雜程度和鳴叫聲頻率隨時間之變化（斜率）、時長、帶寬、最強處頻率。數值為以 Mann-Whitney U 檢測之 p-value。粗體字為有顯著差異的項目組別。

下方矩陣為起始頻率，上方矩陣為結束頻率

	A	B	C	C1	C2	D	E	F	G	H	I	J
A		1	0.67	0.07	0.40	0.60	0.91	0.40	0.13	0.33	0.14	0.20
B	0.67		1	0.29	0.22	0.19	0.40	0.60	0.40	0.67	0.29	0.50
C	0.67	1		0.29	0.22	0.13	0.20	0.20	0.40	0.67	0.29	0.50
C1	0.07	0.57	0.29		0.01	<0.01	0.07	0.11	<0.01	0.14	0.87	0.38
C2	0.04	1	0.22	0.41		0.97	0.37	0.74	<0.01	0.09	0.04	0.22
D	0.01	0.50	0.13	0.52	0.33		0.40	0.79	<0.01	0.04	0.02	0.15
E	0.04	0.80	0.20	0.13	0.74	0.29		0.67	<0.01	0.15	0.13	0.21
F	0.04	0.40	0.20	0.53	0.21	0.63	0.19		<0.01	0.07	0.11	0.48
G	0.80	0.40	0.40	0.07	0.02	<0.01	0.01	0.02		0.27	<0.01	0.06
H	1	0.67	0.67	0.07	0.18	0.01	0.04	0.04	0.80		0.14	0.40
I	0.07	0.29	0.29	1	0.23	0.27	0.049	0.53	0.07	0.14		0.71
J	0.20	1	0.50	0.048	0.28	0.02	0.10	0.02	0.06	0.20	0.02	

下方矩陣為最高頻率，上方矩陣為最低頻率

	A	B	C	C1	C2	D	E	F	G	H	I	J
A		1	0.67	0.07	0.40	0.60	0.91	0.41	0.13	0.33	0.14	0.20
B	1		1	0.29	0.22	0.19	0.40	0.48	0.40	0.67	0.29	0.50
C	0.67	1		0.29	0.22	0.13	0.20	0.16	0.40	0.67	0.29	0.50
C1	0.07	0.29	0.29		<0.01	<0.01	0.07	0.06	0.91	0.86	0.87	0.047
C2	0.049	0.17	0.33	0.03		1	0.37	0.66	0.06	0.09	0.01	0.28
D	0.29	1	0.63	<0.01	<0.01	0.44	0.83	0.04	0.12	0.02	0.24	
E	0.44	0.60	0.60	<0.01	<0.01	0.77		0.66	0.08	0.33	0.13	0.21
F	0.08	0.16	0.73	0.02	0.16	<0.01	0.02		0.14	0.41	0.05	0.85
G	0.13	0.40	0.40	0.11	1	<0.01	0.01	0.31		1	0.91	0.63
H	0.33	0.67	0.67	0.07	0.049	0.44	0.44	0.41	0.13		0.64	0.40
I	0.07	0.29	0.57	0.06	0.27	<0.01	0.02	0.52	0.48	0.14		0.26
J	0.20	0.50	0.50	0.02	0.08	0.03	0.06	0.85	0.40	0.20	0.38	

下方矩陣為波形變化程度，上方矩陣為波形斜率

	A	B	C	C1	C2	D	E	F	G	H	I	J
A		0.67	0.67	0.07	0.04	0.44	0.33	0.04	0.13	0.33	0.07	0.20
B	1		1	0.29	0.22	0.75	0.80	0.60	0.40	0.67	0.29	0.50
C	1	1		0.29	0.22	0.50	0.60	1	0.40	1	0.57	0.50
C1	0.86	0.86	0.86		0.11	<0.01	<0.01	<0.01	0.17	0.07	0.03	0.17
C2	0.53	0.89	0.89	1		<0.01	<0.01	0.14	0.46	0.18	0.35	0.50
D	0.94	0.25	0.25	0.68	0.68		1	0.03	<0.01	0.18	<0.01	<0.01
E	0.33	0.60	1	0.18	0.28	<0.01		0.05	<0.01	0.22	<0.01	<0.01
F	0.15	0.40	0.60	0.04	0.11	<0.01	0.39		0.08	0.91	0.18	0.21
G	0.13	0.40	0.40	0.07	0.07	<0.01	0.11	0.41		0.27	0.35	0.63
H	0.33	0.67	0.67	0.29	0.27	0.06	0.22	0.91	0.80		0.43	0.20
I	1	0.57	0.29	0.31	0.49	0.57	0.02	<0.01	<0.01	0.07		0.26
J	0.20	0.50	0.50	0.047	0.08	<0.01	0.04	0.10	0.63	0.40	0.02	

下方矩陣為鳴叫時長，上方矩陣為鳴叫帶寬

	A	B	C	C1	C2	D	E	F	G	H	I	J
A		0.67	0.67	0.07	0.04	0.06	0.07	0.04	0.13	0.33	0.07	0.20
B	0.67		1	0.29	0.22	0.38	0.60	0.29	0.40	0.67	0.29	0.50
C	0.67	1		0.29	0.22	0.45	1	0.29	0.40	0.67	0.29	0.50
C1	0.43	0.25	0.29		<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.07	0.07	0.04	0.02
C2	0.40	0.86	0.44	0.67		<0.01	<0.01	0.19	0.13	0.18	0.95	0.28
D	0.82	0.44	0.13	0.18	0.27		0.64	0.03	<0.01	0.13	<0.01	0.02
E	0.91	0.40	0.20	0.22	0.17	0.56		0.06	0.01	0.22	<0.01	0.06
F	1	0.60	0.20	0.53	0.37	1	0.89		0.08	0.55	0.52	0.46
G	0.80	0.40	0.40	0.35	0.68	0.84	0.60	0.71		0.27	0.48	0.40
H	1	0.67	0.67	0.64	0.89	0.82	0.58	0.91	0.80		0.29	0.20
I	0.86	0.29	0.29	0.24	0.23	0.51	0.86	0.86	0.61	0.86		0.71
J	0.20	1	0.50	1	0.37	0.04	0.06	0.37	0.06	0.80	0.10	

鳴叫中最高強度處的頻率

	A	B	C	C1	C2	D	E	F	G	H	I	J
A												
B	0.67											
C	0.67	1										
C1	0.43	0.29	0.29									
C2	0.53	0.67	0.22	0.67								
D	0.72	0.75	0.38	0.04	0.17							
E	0.44	1	0.40	0.04	0.05	0.65						
F	0.33	0.80	0.40	0.02	0.14	0.82	0.93					
G	0.53	0.40	0.40	0.26	0.37	0.74	0.41	0.15				
H	0.33	0.67	0.67	0.14	0.40	0.72	0.91	0.91	0.13			
I	0.43	0.29	0.29	0.70	0.85	0.27	0.049	0.09	0.04	0.07		
J	0.80	0.50	0.50	0.55	0.50	0.82	0.48	0.60	0.63	0.80	0.55	

附錄三、形質測量數據比較

自然翼長、最大翼長、尾長、喙長、全頭長、跗蹠長、嘴厚之數值單位為毫米，體重之數值單位為公克。每個測量項目之數值為最小值至最大值之範圍，括號內為平均值±標準差。

物種	採樣地	樣本數	自然翼長	最大翼長	尾長	體重	喙長	全頭長	跗蹠長	嘴厚	資料來源
<i>Zosterops japonicus</i>	龜山島	31	56.0-62.0 (59.45±1.36)	57.0-63.0 (60.56±1.35)	40.0-48.0 (43.45±1.93)	11.0-15.0 (12.53±1.00)	14.4-17.1 (16.24±0.60)	30.8-33.7 (31.68±0.64)	17.1-18.9 (18.28±0.45)	3.0-3.5 (3.21±0.09)	本研究
	綠島	13	55.0-60.0 (57.46±1.55)	56.0-61.0 (58.62±1.43)	40.0-45.0 (42.85±1.51)	9.5-12.0 (10.96±0.82)	15.0-16.2 (15.58±0.31)	30.1-31.5 (30.77±0.46)	16.5-18.3 (17.44±0.55)	3.0-3.3 (3.22±0.09)	本研究
	綠島	2	56.0-59.0 (57.50)	56.0-59.0 (43.00)	41.0-45.0 (43.00)	—	10.4-11.7 (11.04)	29.3-30.7 (30.00)	16.8-17.3 (17.02)	3.2-3.6 (3.44)	陳，1996
<i>Z. japonicus</i>	日本九州	129-140	53.8-60.6 (57.4±1.27)	56.5-62.5 (60.0±1.30)	36.2-49.8 (40.0±1.80)	9.0-15.1 (11.6±0.96)	12.2-17.8 (13.8±0.78)	28.5-35.4 (30.4±0.81)	16.0-19.9 (17.9±0.53)	2.7-3.6 (3.1±0.15)	山階，2013
	韓國	89-91	55.5-61.8 (59.3±1.38)	56.5-64.5 (61.0±1.59)	35.5-48.0 (40.4±1.73)	10.8-13.5 (12.0±0.69)	12.6-17.4 (14.8±0.90)	28.9-33.7 (31.4±1.21)	15.8-19.8 (18.1±0.68)	2.8-3.8 (3.2±0.17)	山階，2013
		30-33	—	58.5-62.5 (60.00)	37.0-42.0 (39.28)	—	13.3-15.0 (14.29)	—	16.8-18.8 (17.62)	—	Mees, 1957
		35-38	54.1-62.1 (57.6±1.88)	57.1-65.1 (60.1±2.17)	36.0-44.5 (40.2±1.95)	8.9-14.8 (11.3±1.83)	12.3-17.8 (14.4±1.38)	29.5-34.7 (31.3±1.56)	17.2-19.8 (18.1±0.68)	2.7-3.4 (3.0±0.19)	山階，2013
<i>Z. japonicus</i> <i>stejnegeri</i>		11	—	61.5-66.0 (63.18)	40.0-45.0 (42.14)	—	16.8-19.3 (18.11)	—	19.0-21.0 (19.91)	—	Mees, 1957
<i>Z. japonicus</i> <i>alani</i>	46-47	57.5-63.0 (60.6±1.11)	60.5-65.2 (63.1±1.05)	40.7-49.9 (44.0±1.77)	10.4-14.0 (11.3±0.64)	13.2-16.0 (14.5±0.57)	29.9-32.9 (31.9±0.50)	19.4-21.5 (20.4±0.44)	3.2-3.7 (3.4±0.13)	山階，2013	
	6	—	61.0-64.0 (62.92)	43.0-45.0 (43.75)	—	14.0-15.8 (14.67)	—	19.0-20.0 (19.46)	—	Mees, 1957	
	7	53.3-56.6 (54.9±1.40)	55.7-60.0 (58.0±1.30)	41.0-45.0 (43.3±1.29)	8.6-9.3 (9.0±0.21)	14.4-15.7 (15.2±0.43)	28.8-31.3 (30.5±0.76)	18.3-19.8 (19.1±0.49)	3.4-3.6 (3.5±0.06)	山階，2013	
<i>Z. japonicus</i> <i>daitoensis</i>	11	—	56.5-61.0 (58.66)	41.5-46.5 (44.59)	—	14.5-15.0 (14.32)	—	18.0-19.0 (18.50)	—	Mees, 1957	
<i>Z. japonicus</i> <i>insularis</i>	29	56.1-61.1 (58.7±1.17)	58.0-64.0 (61.3±1.41)	38.5-44.4 (41.5±1.25)	10.2-12.5 (11.3±0.53)	13.7-16.1 (15.3±0.53)	30.4-33.1 (32.2±0.69)	17.5-19.8 (18.5±0.53)	3.0-3.6 (3.2±0.15)	山階，2013	
	屋久島、 種子島	9	—	58.0-62.0 (60.06)	36.0-43.0 (39.72)	—	14.8-16.0 (15.67)	—	17.5-19.0 (17.92)	—	Mees, 1957
		8	—	57.5-63.0 (60.19)	37.5-42.0 (39.69)	—	14.5-16.0 (15.31)	—	17.0-18.8 (18.25)	—	Mees, 1957
	對馬	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		153-168	51.4-57.6 (54.5±1.20)	52.5-59.5 (57.0±1.21)	28.5-47.0 (38.4±2.03)	7.9-12.8 (9.7±0.75)	12.1-17.3 (13.7±0.73)	23.6-32.6 (29.5±0.93)	16.0-20.6 (17.5±0.57)	2.4-3.5 (3.0±0.16)	山階，2013
		沖繩	10-12	55.0-59.0 (57.30)	34.5-40.0 (37.50)	—	13.0-15.5 (14.08)	—	17.0-19.0 (17.75)	—	Mees, 1957
<i>Z. japonicus</i> <i>loohoensis</i>	奄美	2	58.0-60.0	58.0-60.0	39.0-40.0	—	14.8-15.0	—	18.3-19.0	—	Mees, 1957

物種	採樣地	樣本數	自然翼長	最大翼長	尾長	體重	喙長	全頭長	跗蹠長	嘴厚	資料來源	
	石垣島	2-4		57.0-58.5 (57.75)	36.0-39.0 (37.75)		14.5-15.0 (14.63)		17.0-17.3		Mees, 1957	
<i>Zosterops simplex</i>	臺大	16	50.5-55.0 (52.91±1.13)	52.5-57.0 (54.69±1.25)	39.0-44.0 (40.53±1.28)	7.5-11.0 (8.34±0.80)	12.7-14.6 (13.91±0.50)	26.7-28.6 (27.68±0.47)	15.3-16.5 (15.83±0.35)	2.6-2.9 (2.74±0.09)	本研究	
	關渡	19	51.0-55.0 (53.00±1.11)	53.0-56.0 (54.45±1.04)	35.5-40.0 (37.25±1.43)	8.5-10.5 (9.11±0.52)	11.6-14.9 (13.51±0.89)	26.7-29.5 (28.03±0.68)	15.5-17.5 (16.22±0.51)	2.7-2.9 (2.79±0.05)	本研究	
		30-33	49.8-56.8 (52.6±1.42)	51.6-58.0 (55.0±1.28)	35.0-39.4 (36.8±1.03)	7.8-9.8 (8.9±0.51)	11.8-13.8 (12.7±0.50)	26.8-29.5 (28.2±0.63)	15.1-17.1 (16.1±0.51)	2.6-2.9 (2.8±0.09)	山階, 2013	
	四川	14-15		55.5-60.0 (57.23)	34.0-38.0 (35.82)		11.5-13.0 (12.37)		14.5-16.8 (15.66)		Mees, 1957	
	中國東南	27-30		54.0-60.0 (56.30)	33.0-39.0 (35.42)		12.0-14.0 (13.05)		15.0-17.0 (16.06)		Mees, 1957	
	臺灣	5		53.0-58.0 (55.00)	34.0-35.5 (34.70)		12.0-13.5 (12.90)		16.0-17.0 (16.20)		Mees, 1957	
	臺灣	10		51.6-54.4 (53.29)	36.5-41.1 (37.97)		8.2-10.2 (9.37)		14.7-17.6 (16.03)		劉等, 2012	
	高雄	9	44.0-55.0 (50.44±2.91)		35.0-41.0 (38.43±2.50)		9.5-11.1 (10.43±0.51)	26.3-28.1 (27.24±0.60)	15.1-18.1 (16.28±0.79)	2.9-3.3 (3.04±0.14)	陳, 1996	
	南投	13	47.0-54.0 (51.92±1.86)		35.0-43.0 (39.42±2.22)		9.6-11.7 (10.45±0.53)	26.2-27.8 (27.15±0.44)	15.6-17.3 (16.16±0.51)	2.7-3.2 (2.96±0.16)	陳, 1996	
	中國	10	49.0-56.0 (52.70±2.24)		35.0-41.0 (38.30±2.00)		9.8-12.4 (10.72±0.71)	26.9-28.5 (27.59±0.41)	15.6-16.8 (16.10±0.48)	2.8-3.3 (3.00±0.14)	陳, 1996	
	清萊	8		55.0-59.0 (57.2)	37.41 (39.6)		11.2-15.8 (13.8)		14.5-17.2 (16.0)		Round et al., 2017	
<i>Z. simplex</i>		7		51.0-55.0 (52.64)	31.0-36.0 (34.00)		12.8-13.5 (13.00)		15.0-15.8 (15.54)		Mees, 1957	
<i>Z. meyeni</i>		3		55.0-60.0 (56.67)	35.0-36.5 (36.00)		13.0-15.0 (14.17)		17.5-18.0 (17.58)		Mees, 1957	
<i>Z. meyeni</i>	巴丹島	5	(模式標本和副模式標本)	57.7-58.4 (57.91)	41.7-42.9 (42.27)			11.4-12.7 (12.14)	17.3-18.5 (17.98)		McGregor, 1907	
	蘭嶼	10		55-59.4 (57.18)	37.1-42.9 (41.21)		10.3-11.9 (11.4)		17.4-19.9 (18.24)		劉等, 2012	
	蘭嶼	4		55.0-58.0 (56.75±1.30)	40.0-43.0 (41.75±1.09)		11.0-12.0 (11.46±0.36)	29.2-30.8 (30.18±0.59)	17.5-19.1 (18.06±0.60)	3.4-3.7 (3.58±0.12)	陳, 1996	
	蘭嶼	6		55.0-57.0 (55.58±0.73)	55.0-57.0 (56.08±0.73)	32.0-41.0 (38.08±2.89)	10.2-11.5 (10.98±0.42)	10.4-11.6 (10.94±0.43)	14.8-17.0 (15.96±0.70)	14.6-15.3 (14.99±0.20)	3.2-4.0 (3.51±0.26)	NMNS (本研究)
<i>Z. meyeni</i>		13		52-56 (53.81)	32-38 (33.92)		12.5-14 (13.10)		15-17 (15.79)		Mees, 1957	

*山階, 2013 : Yamashina Institute for Ornithology, 2013

森林暨自然資源學系
正 本

宜蘭縣政府 函

地址：26060 宜蘭縣縣政北路1號
承辦人：許耿堃
電話：1999(縣外請撥03-9251000分機1536)
電子郵件：kenkunhsu@mail.e-mail.gov.tw

260
宜蘭市神農路1段1號

受文者：社團法人台灣生物多樣性
保育學會

發文日期：中華民國109年9月18日
發文字號：府農畜字第1090153085號

速別：普通件

密等及解密條件或保密期限：

附件：如說明四

主旨：貴會為執行「宜蘭轄區及龜山島陸域生態調查委託服務案」，申請進行採集調查許可一案，請依說明項辦理，請查照。

說明：

- 一、復貴會109年9月14日生保字第1090022號函暨依據野生動物保育法第17條及第19條辦理。
- 二、本府核准計畫捕捉採集方式期限自核准日起至109年11月31日止，本案執行時請相關人員遵守野生動物保育法規定及相關公告，於捕捉時應顧及相關自然生態平衡，並請依計畫內容執行，不得有逾越計畫所述之採集行為；另申請採集地點如涉及其他區域管理單位管轄範圍，請依該單位規定另行申請進入許可。
- 三、旨揭計畫執行完竣後，懇請將研究成果報告1份寄予本府，俾供本府日後經營管理之參考。
- 四、檢還核定之調查人員名冊等相關附件1份，並請貴校調查人員於採集時，攜帶本核定函俾利相關單位查驗。

正本：社團法人台灣生物多樣性保育學會

副本：內政部警政署保安警察第七總隊第四大隊、內政部警政署保安警察第七總隊第四大隊羅東分隊、宜蘭縣政府警察局、本府農業處(均含附件)

第1頁 共2頁

正本

交通部觀光局東北角暨宜蘭海岸國家風景區管理處
函

檔 號：
保存年限：
機關地址：228001 新北市貢寮區福隆里興隆街
36號
聯絡人：陳奕廷
聯絡電話：02-24991115 分機：133
傳真：02-24991283
電子郵件：yitihg-neyc@tbroc.gov.tw

260
宜蘭市神農路一段1號

受文者：社團法人台灣生物多樣性保育學會

發文日期：中華民國109年8月28日
發文字號：觀東管字第1090001167號

速別：普通件

密等及解密條件或保密期限：

附件：如說明四

主旨：有關貴學會陳子英教授執行本處委託之「宜蘭轄區及陸域生態資源調查委託服務案」，申請於龜山島執行動植物調查及夜間工作案，詳如說明，請查照。

說明：

- 一、復貴學會109年8月14日生保字第1090019號函。
- 二、本處原則同意旨揭研究案工作人員計33人，109年11月底前登龜山島及進行夜間工作，惟島上無住宿設施及設備，工作人員應自負安全及遵守規定事項，另請於實際工作前，通知本處預計登島日期及工作人員。
- 三、有關捕捉及標放一般野生動物綠繡眼一節，請依據野生動物保育法向宜蘭縣政府申請同意。
- 四、檢附同意登島及夜間工作人員清冊一份，並同意本處志工老師楊月姿會同協助夜間調查作業。

正本：社團法人台灣生物多樣性保育學會

副本：海洋委員會海巡署北部分署第一岸巡隊(含附件)、宜蘭縣政府、本處駐警隊(含附件)、本處志工楊月姿

第1頁 共2頁

附錄四、109年龜山島繫放採樣許可公文

正 本

宜蘭縣政府 函

地址：26060 宜蘭市縣政北路1號
承辦人：許耿瑩
電話：1999(縣外請撥03-9251000分機1536)
電子郵件：kenkunhsu@mail.e-land.gov.tw

260
宜蘭縣宜蘭市神農1段1號

受文者：社團法人台灣生物多樣性保育學會
主旨：貴會為執行「宜蘭轄區及陸域生態調查委託服務案」，申請進行採集調查許可一案，請依說明項辦理，請查照。
說明：
一、復貴會110年3月12日生保字第110005號函暨依據野生動物保育法第17條及第19條辦理。
二、本府核准計畫捕捉採集方式期限自核准日起至110年11月30日止，本案執行時請相關人員遵守野生動物保育法規定及相關公告，於捕捉時應顧及相關自然生態平衡，並請依計畫內容執行，不得有逾越計畫所述之採集行為；另申請採集地點如涉及其他區域管理單位管轄範圍，請依該單位規定另行申請進入許可。
三、旨揭計畫執行完竣後，惠請將研究成果報告1份寄予本府，俾供本府日後經營管理之參考。
四、檢還核定之調查人員名冊等相關附件1份，並請貴會調查人員於採集時，攜帶本核定函俾利相關單位查驗。

正本：社團法人台灣生物多樣性保育學會
副本：交通部觀光局東北角暨宜蘭海岸國家風景區管理處、內政部警政署保安警察第七總隊第四大隊、內政部警政署保安警察第七總隊第四大隊羅東分隊、宜蘭縣政府警察局、本府農業處

縣長林姿妙

第1頁 共2頁

附錄五、110年龜山島繫放採樣許可公文

正本

交通部觀光局東北角暨宜蘭海岸國家風景區管理處
函

地 址：228001 新北市貢寮區福隆里興隆街36號
聯絡人：張凱雯
聯絡電話：02-24991115 分機：135
傳真：02-24991283
電子郵件：keviny-neyc@tbroc.gov.tw

260
宜蘭縣宜蘭市神農路一段1號
受文者：社團法人台灣生物多樣性保育學會
主旨：有關貴學會陳子英教授執行本處委託之「宜蘭轄區及陸域生態資源調查委託服務案」，申請於龜山島執行動植物調查及夜間工作案，詳如說明，請查照。
說明：

- 一、復貴學會110年2月26日生保字第1100003號函。
- 二、本處原則同意旨揭研究案工作人員計35人，110年11月底前登龜山島及進行夜間工作，惟島上無住宿設施及設備，工作人員應自負安全及遵守規定事項，另請於實際工作前，通知本處預計登島日期及工作人員。
- 三、有關調查研究必要時捕捉及標放一般野生動物綠繡眼及植物標本採集一節，本處原則許可，採集結束後請至安檢所受檢；另請依據野生動物保育法亦向主管機關宜蘭縣政府申請同意。
- 四、檢附同意登島及夜間工作人員清冊一份。

正本：社團法人台灣生物多樣性保育學會
副本：宜蘭縣政府、海洋委員會海巡署北部分署第一岸巡隊(含附件)、本處駐警隊

處長 馬惠達

第1頁 共1頁





電子公文

校級公文 110/03/23
1100019731

檔
號：
保存年限：

臺東縣政府函

地址：95001臺東市中山路276號
承辦人：技士 稱福成
電話：089-343357
傳真：089-318942
電子信箱：g5006@taitung.gov.tw

受文者：國立臺灣大學

發文日期：中華民國110年3月23日
發文字號：府農畜保字第1100052159號
速別：普通件
密等及解密條件或保密期限：
附件：正本單位不含附件

主旨：貴校袁孝維教授等10員為執行「以分子與型態特徵探討
龜山島與臺灣本島、蘭嶼及綠島之繡眼屬鳥類親緣關係」研究計畫之需，申請進入本縣轄區（含綠島鄉、蘭
嶼鄉）內進行一般類研究與採集乙案，本府原則同意，
惟應依說明辦理，請查照。

說明：

- 一、復貴校110年3月12日校生農字第1100015708號函。
- 二、同意貴校袁孝維教授等10員自即日起至111年4月30日止
於本縣轄區內執行該項調查作業。
- 三、惟進入前揭區域進行調查研究時，應遵守野生動物保育
法第18條及同法施行細則第20、21條之規定，若採集時
發現有保育類野生動物，請原地釋放不得攜回。
- 四、另工作人員於前揭地點進行採集調查時，應預先通知鄰
近之警察分局，並攜帶本函影本及身分證明文件，俾供
查驗。
- 五、臺東縣蘭嶼鄉公所102年11月23日蘭鄉農字第1010021547
號函公告：「行政院核定蘭嶼列入文化資產保護區、未
經許可不得擅自將植物或有價文物攜帶出境，並禁止獵
捕保育類動物」，請務必遵守。

第1頁，共2頁

附錄六、110年至111年綠島繫放採樣許可公文

六、如欲進入行政院農業委員會林務局臺東林區管理處、交
通部觀光局東部海岸國家風景區管理處、交通部觀光局
花東縱谷國家風景區管理處、臺東縣蘭嶼鄉之區域範圍
內，應請逕向前揭單位申請許可同意。

七、副本抄送行政院農業委員會林務局臺東林區管理處、交
通部觀光局東部海岸國家風景區管理處、交通部觀光局
花東縱谷國家風景區管理處、臺東縣蘭嶼鄉公所。茲檢
附研究計畫書乙份。

正本：國立臺灣大學

副本：行政院農業委員會林務局臺東林區管理處、交通部觀光局東部海岸國家風景區
管理處、交通部觀光局花東縱谷國家風景區管理處、臺東縣警察局、內政部警
政署保安警察第七總隊第九大隊台東分隊、臺東縣蘭嶼鄉公所、本府農業處畜
產保育科【稱福成】

第2頁，共2頁



校級公文 110/07/20

電子公文



1100050017

檔
號：
保存年限：

臺北市政府函

地址：臺北市信義區吳興街600巷109號

承辦人：劉坤謙
電話：87897158#7021
傳真：87864223
電子郵件：tcapo109@mail.taipei.gov.tw

正本：國立臺灣大學
副本：社團法人台北市野鳥學會關渡自然公園管理處

受文者：國立臺灣大學

發文日期：中華民國110年7月20日
發文字號：府授產業動字第1106014169號
速別：普通件
密等及解密條件或保密期限：
附件：

主旨：為貴校森林環境暨資源學系袁孝維教授等9人利用一般類
野生動物-斯氏繡眼50隻一案，復請查照辦理。

說明：

- 一、依據野生動物保育法辦理，並復臺北市動物保護處上陳
貴校110年7月16日校生農字第1100049036號函。
- 二、本府同意貴校自核准日起迄111年6月30日止，於本市關
渡防潮堤北側，關渡自然公園保育核心區之東南賞鳥廣
場西北西約300公尺堤岸內之濕地(25.1155881,121.473481
5)利用一般類野生動物-斯氏繡眼(Zosterops Zosterops simpl)
- 三、採集時請注意下列事項：

- (一) 經核定之人員請攜服務機關證件與本同意函以備查
驗；採集人員若有異動，請於修正後另案報本府備
查。
- (二) 誤捕保育類野生動物，請妥適照顧並擇適當地點野
放。
- (三) 於關渡自然公園內採集時，請恪遵社團法人台北市野
鳥學會關渡自然公園管理處之入園規範。
- (四) 另請於計畫結束後提供成果報告1份，俾供日後野生動
物及自然生態保育業務之參考。

國立臺灣大學
森林環境暨資源學系
關渡自然公園管理處

第1頁，共2頁

第2頁，共2頁

附錄七、110年至111年關渡繫放採樣許可公文