

臺灣狐蝠的族群動態及遺傳結構 (3/4)
期末報告

Population dynamics and genetic structure of the
Formosan flying fox

計畫編號：113 林發-09.3-保-13

計畫主持人：陳湘繁

計畫主辦人：陳湘繁、張廖年鴻

研究助理：阮仲豪

執行機關：國立臺北大學、臺北市立動物園

執行期間：113 年 1 月 1 日至 113 年 12 月 31 日

目次

目次	I
摘要	III
前言	1
材料與方法	4
1. 樣本採集	4
2. DNA 萃取及 PCR	4
3. 遺傳多樣性	6
4. 遺傳結構	7
5. 族群量估算及性別比	7
6. 單倍型網絡圖	8
結果	9
1. 遺傳多樣性及分化	9
2. 個體鑑定、性別比及族群數估算	10
3. 遺傳結構	11
4. 單倍型網絡圖	12
討論	14
致謝	17
參考文獻	17
表一、本研究所選用之微衛星引子組合一覽表	22
表二、本研究設計之琉球狐蝠性別鑑定引子	24
表三、琉球狐蝠的遺傳多樣性	25
表四、琉球狐蝠成對亞種/族群間之遺傳分化指數 (Φ_{ST}/F_{ST})	27
表五、琉球狐蝠的分子變異數分析	28
表六、臺灣狐蝠於綠島、龜山島及花蓮市的族群估算值及 95%信賴區間	29
表七、琉球狐蝠的單倍型分布表	30
圖一、琉球狐蝠之地理分布圖	32
圖二、臺灣狐蝠的性別鑑定電泳膠圖	33
圖三、臺灣狐蝠近年累積族群數之變化	34
圖四、龜山島及花蓮市近年已鑑定個體之性別比變化	35
圖五、以 STRUCTURE 分析琉球狐蝠個體的遺傳結構	36
圖六、琉球狐蝠的單倍型網絡圖	37

附錄一、歷年臺灣狐蝠的個體資料.....	38
附錄二、野外調查照片	44

摘要

數量稀少且孤立之族群容易遭逢遺傳隨機事件以及遺傳漂變的影響而威脅其生存，故對受威脅物種的保育而言，如何有效地進行監測並維護遺傳多樣性及族群數是十分重要的保育研究議題，尤其是資源有限且環境變動劇烈的島嶼族群。臺灣狐蝠 (*Pteropus dasymallus formosus*) 為琉球狐蝠的臺灣特有亞種，依野生動物保育法公告為瀕臨絕種保育類野生動物，原分布於綠島，曾因過度獵捕及棲地破壞而幾近消失，近年來在龜山島和花蓮市出現穩定的族群。本研究運用分子生物學的方法，以微衛星和性染色體基因型進行個體和性別辨識，並輔以粒線體基因探討遺傳多樣性，以檢視琉球狐蝠的遺傳結構，並進一步分析臺灣狐蝠現今三處居留族群（龜山島、花蓮市及綠島）的族群數量和性別比，建立該瀕危物種的基礎生物學資料。本研究自2006年以降累積琉球狐蝠個體資料庫，至本年度為止共成功鑑定包含5亞種、260隻個體（含134隻雄性、97隻雌性及29隻性別不詳），其中包含195隻臺灣狐蝠個體（105隻雄性、68隻雌性及22隻性別不詳），估計出來的臺灣狐蝠族群數約為474隻，族群穩定成長，性別組成以雄性居多。本年度增加了來自石垣島及與那國島的樣本，分析結果顯示臺灣狐蝠與八重山狐蝠呈現顯著的遺傳分化，惟因相鄰島嶼群間存在頻繁的基因流，故該兩亞種仍然是琉球狐蝠中最為相似的亞種對，未來將持續提升各島嶼的樣本數，以更深入探討琉球狐蝠、尤其是臺灣族群以及與臺灣最為鄰近的八重山族群之間的族群結構。檢視臺灣三處居留族群交流的狀況，龜山島、花蓮市及綠島之間無鑑定出跨地域的移動者，顯示多數成員終年居留於同一棲地並進行繁殖，但雙親遺傳的族群遺傳結構及母系遺傳的單倍型分析皆支持臺灣的族群之間存在基因交流，此外，鑒於本物種分布廣泛且具有跨島嶼飛行的能力，龜山島及花蓮族群若持續成長，不排除未來往外擴張，因此除已知居留族群的重點棲地之外，海岸沿線的棲地保育及串聯廊道的營造也極為重要。考量三處居留族群相異的生態環境及族群成長趨勢，未來應持續累積該物種生活史及棲地利用資訊，以利擬定因地制宜的保育策略。

關鍵字：遺傳分化、島嶼生物地理學、跨洋播遷、族群結構、族群估算、親子配對、狐蝠科、琉球狐蝠

前言

野生動物的監測對於有效的保育經營管理十分重要 (McMahon *et al.*, 2011; Pereira *et al.*, 2013)，除了族群數量的動態外，也應包含遺傳多樣性之評估 (Frankham 2005)。處於瀕臨滅絕邊緣的保育類物種，因數量稀少及欠缺族群交流，易受隨機事件 (stochastic event) 及遺傳漂變 (genetic drift) 等影響，這些威脅將直接減損遺傳多樣性、降低繁殖之適存值，最終導致物種滅絕 (Ellstrand & Elam, 1993; Frankham 2010; Jordan *et al.*, 2016)。

保育類物種受限於取樣不易，族群監測難度高，然而近年來非侵入式採樣 (Non-invasive sampling) 技術的進展，大幅提高樣本來源及品質，其遺傳資訊除可進行個體辨識之外，更可廣泛應用於族群遺傳，甚至於基因體層次之分析 (Norman & Spong 2015; Carroll *et al.*, 2018; Natesh *et al.*, 2019)。故若妥善整合「遺傳」或者「非遺傳面向」(如行為、生態、生活史、族群統計及環境層面等) 的各層考量，將有助於制定更有效的保育管理計畫及族群管理策略 (Hoban *et al.*, 2013; Polechová & Barton 2015; Frankham *et al.*, 2017; Zarzoso-Lacoste *et al.*, 2018)。

琉球狐蝠 (*Pteropus dasymallus*)，廣泛分布於西太平洋諸島，包含日本琉球群島、臺灣及菲律賓北部的群島 (Kinjo & Nakamoto, 2015)。目前已知五個亞種，可根據其分布之島群作區分，包含位於日本琉球群島的四個亞種—大東狐蝠 (*P. d. daitoensis*)、永良部狐蝠 (*P. d. dasymallus*)、折居氏狐蝠 (*P. d. inopinatus*) 及八重山狐蝠 (*P. d. yayeyamae*)，以及位於臺灣的第五個亞種—臺灣狐蝠 (*P. d. formosus*) (Yoshiyuki, 1989; Mickleburgh *et al.*, 1992)。而較晚近才發現的菲律賓族群，則棲息於呂宋島北方的兩處海島群，包含巴丹群島 (Batanes Islands) 及巴布延群島 (Babuyan Islands)，目前尚未被正式命名為一亞種 (Heaney *et al.*, 1998)。

琉球狐蝠近期在國際自然保育聯盟紅皮書 (IUCN Red List) 歸類為易危 (Vulnerable) 的保育等級 (IUCN, 2024)，各亞種實際上的保育現況不盡相同 (Vincenot *et al.*, 2017)。族群數量稀少並具保育迫切性的是大東、永良部及臺灣這三個亞種，野外約僅剩 50-300 隻個體 (Saitoh *et al.*, 2015)，皆已受國家層級的法律保護。其中，大東及永良部亞種被指定為日本的天然紀念物 (Natural Monuments)，尤其大東亞種更被列為國家瀕危物種 (National Endangered Species)；而在臺灣，臺灣狐蝠也列名為瀕臨絕種保育類野生動物。另外三個亞種—折居氏、八重山以及菲律

賓狐蝠，數量相對較為豐富，並未歸類在區域性的受脅等級 (Heaney *et al.*, 1998; Saitoh *et al.*, 2015)。

大東亞種在地理分布上侷限於大東群島的兩處島嶼—南大東島 (Minamidaito-jima) 及北大東島 (Kitadaito-jima)，大部分自然棲地皆已經開發為農地，最主要的威脅是颱風 (Saitoh *et al.*, 2015)。永良部亞種則主要見於大隅群島 (Ōsumi Islands) 及圖克拉群島 (Tokara Islands)，為琉球狐蝠的分布北界 (Yoshiyuki, 1989)。臺灣狐蝠過去主要分布於臺灣東南方的綠島，然而該島族群在 1970 至 80 年代之間，遭受嚴重的狩獵及棲地喪失，數量幾近滅絕 (林良恭和裴家騏, 1999)。晚近至 2004 年，在本島東北方 9.7 公里處的龜山島首度記錄到狐蝠的出現，是目前臺灣數量最多且穩定的狐蝠族群。此外，自 2006 年以降，在臺灣本島東部及東北部也陸續有零星的通報紀錄 (吳慧雯, 2010)。

目前在各亞種之中，已知八重山狐蝠和臺灣狐蝠具有較高的遺傳多樣性，而大東狐蝠的族群變異則相對較低。大多數亞種之間存在顯著的遺傳分化，尤其折居氏、大東及菲律賓應可視為獨立的族群單位管理，然而臺灣與八重山亞種之間的分化並不顯著；而臺灣狐蝠本身存在多個祖先支系的可能來源，其中臺灣本島與綠島的族群相對接近，而龜山島族群則有一支自身的獨立祖先支系、也有另一支與臺灣本島和綠島接近的來源，甚至也有與八重山與折居氏亞種接近的個體存在 (Chen *et al.*, 2021)。

依據近年的監測結果顯示臺灣狐蝠的族群數量呈現增加的趨勢，龜山島個體佔臺灣族群數量的近七成；花蓮市區的部分，除了發現紀錄逐年增加外，也呈現出適應人為環境的現象，多以市區內公園綠地的樹木作為日棲所，育幼季也可觀察到母蝠與幼蝠的互動；反之，原本族群數量豐富的原棲地綠島，在經歷大規模商業狩獵後，如今個體數量十分稀少，近年僅有零星紀錄 (Wu *et al.*, 2022)。

本年度，針對臺灣狐蝠已執行例行調查多年的三處族群—龜山島、花蓮市及綠島進行採集，以能擴大個體資料庫，依據個體基因型標定資料，進行實際族群數 (Nc, census population size) 估算及性別比之監測，以評估臺灣狐蝠族群的現況。此外，本計畫透過海外採集或以國際交流等方式，取得更多琉球狐蝠亞種的樣本，尤其是與臺灣狐蝠地理及遺傳距離最接近的八重山狐蝠，以能進一步了解臺灣狐蝠的近期族群動態及遺傳多樣性之間的變化，並了解臺灣狐蝠與其他琉球狐蝠亞種間的親緣關係，作為規劃保育管理策略的參考。

1. 全程目標：

持續累積臺灣狐蝠的個體及遺傳資訊，於過去計畫建立之平臺基礎上，持續優化臺灣狐蝠的族群動態及遺傳結構監測之技術，目標除了釐清過去與現今族群的親緣關聯及交流歷史，也將持續在族群數及遺傳多樣性的面向上，監測現生族群於短、中、長程之變化趨勢，以利制定適當的保育管理政策。

2. 本年度目標：

1. 累積樣本及個體資料庫：針對臺灣狐蝠三處族群——龜山島、臺灣本島（花蓮為主）及綠島，持續藉由現地調查或與在地志工合作，蒐集各類型樣本，進行個體及性別鑑定，以累積臺灣狐蝠之個體資料庫，並估算族群性別比，進一步應用於後續的族群數估算、親緣分析，以及族群存續之經營管理。
2. 近期族群的動態評估：於龜山島、花蓮地區及綠島進行每季採樣，延續過去2019~2023年期間建立的實際族群 (N_c , population census size) 估算資料，持續監測臺灣狐蝠近年族群的成長狀況，並透過遺傳分化等分析，檢視臺灣境內族群是否存在交流。
3. 持續分析琉球狐蝠之遺傳結構：本團隊過去已藉跨國合作，對琉球狐蝠各亞種的遺傳分化進行探討，得知琉球狐蝠的遺傳交流呈現「距離-隔離模式」(Isolation by distance)，鄰島族群仍存在交流、呈現動態變化的遺傳結構形式。本年度試圖取得更多目前較缺乏的八重山狐蝠樣本，納入過去分析的資料組，持續探討臺灣狐蝠與其他亞種之關聯性。

材料與方法

1. 樣本採集

本研究分析的樣本跨幅 2006~2024 年，樣本來源包括：野外捕捉的活體、屍體、救傷個體、圈養個體和野外採集之排遺、食渣和食餘樣本（附錄二）。涵蓋琉球狐蝠的分布地，包含臺灣和琉球群島等七處不同的島嶼（圖一）(Chen *et al.*, 2021)。樣本類型則包括翼膜切片、血液、肌肉組織、以及非侵入式採樣的排遺、食渣和食餘。翼膜樣本為以 3mm 組織採樣器採樣之翼膜組織，保存於 99.5% 的酒精、Allprotect Tissue Reagent (Qiagen) 或乾燥矽膠微粒之中，直至萃取；血液樣本則是採集 0.5 cc 的血液，保存於 EDTA 採血管中；肌肉組織採自死亡屍體或標本；新鮮排遺、食渣和食餘則保存於 99.5% 的酒精或 RNAlater 試劑 (Stabilization Reagent, Qiagen) 中。

本年度樣本的採集聚焦於臺灣的兩處穩定居留族群（龜山島及花蓮）以及日本八重山群島（石垣島及與那國島）。於龜山島及花蓮，以架設霧網的方式進行野外個體的捕捉，共採集到 19 份翼膜或血樣樣本。非侵入式樣本（新鮮排遺、食渣和食餘）的採集涵蓋多個不同的月份、日期和地點，於龜山島共採得 122 件樣本，花蓮市則透過迴瀾風生態有限公司和荒野保護協會花蓮分會的協助，共採得 284 件排遺或食渣樣本，綠島則並未成功採集到任何有效樣本。本計畫另於九月赴日本八重山群島進行採集，期間共計採得 97 件非侵入式樣本。

2. DNA 萃取及 PCR

若樣本類型為翼膜、血液或肌肉組織，我們使用 DNeasy Blood and Tissue Kit (Qiagen) 進行萃取操作；2019 至 2020 年 10 月所採集的排遺樣本，則使用 QIAamp Investigator Kit 或者 QIAamp Fast DNA Stool Mini Kit (Qiagen) 萃取；自 2020 年 11 月以後至 2023 年所採集的排遺及食渣樣本，主要以 Nucleic Acid Purification Kit (Labturbo) 搭配專屬自動萃取儀器萃取。而自本年度起，非侵入式樣本則一律以 Genomic DNA mini kit (Geneaid) 進行萃取，並修改程序如下：吸取採樣管中 1400 μ l 酒精固定液，並挑取 300 μ l 的檢體量，一併置於新的 2.0 ml 離心管，於自動震盪機中以低轉速 (80 rpm) 震盪 2 小時，結束後再以高速離心機、以 13500 rpm 離心 5 分鐘，倒去上清液。隨後，將帶有沉澱物的空管置於乾浴槽 70 $^{\circ}$ C 揮發樣本的殘餘酒

精，再加入 GT Buffer、Proteinase K 等試劑置於 60 °C 乾浴槽至少 12 小時，再依試劑所附之萃取流程完成剩餘操作。

本研究針對不同目的，挑選不同的遺傳基因標記進行實驗分析之用，包含了粒線體、核基因微衛星基因座及性染色體基因。針對粒線體遺傳片段的分析，參考狐蝠屬物種之親緣地理學研究 (Brown *et al.*, 2011)，選用變異性高的 d-loop 片段，聚合酶鏈鎖反應 (Polymerase chain reaction, PCR) 的總反應體積為 15 μ l，包含 20-100 ng 的模板 DNA、0.375 μ l 的 10 μ M 正反股引子及 7.5 μ l 的 Quick Taq HS DyeMix (TOYOBO)。PCR 使用下列溫度調控：(1) 初始解離溫度為 94 °C (2 分鐘)；(2) 解離溫度 94 °C (30 秒)、黏合溫度 53 °C (30 秒) 及延長溫度 68 °C (60 秒)，此階段進行 40 次循環；(3) 最終延長溫度為 68 °C (10 分鐘)。

本研究使用 ABI 3730XL DNA Analyzer (Applied Biosystems) 進行定序，層析圖以 SeqMan 及 MegAlign (DNASTAR) 進行編輯及比對排列 (align)。我們亦自 NCBI Genbank 上取得三筆琉球狐蝠部分控制區序列，包含一筆來自伊良部島 (Irabu-jima) 的八重山狐蝠序列 (accession NC_002612.1) (Nikaido *et al.*, 2000a, b)；以及兩筆來自巴丹群島 (Batanes Islands) 的菲律賓狐蝠序列，分別來自巴丹島 (Batan Island) 及沙坦島 (Sabantang Island)，其 NCBI 編號分別為 MN477630 及 MN477629 (Tsang *et al.*, 2019a, b)。

核基因的部分，本研究使用 12 個多型性的微衛星分子標誌進行個體鑑定，並以至多 26 個基因座進行族群遺傳多樣性及結構之分析 (Chen *et al.*, 2021)，由於野外採集到的排遺和食渣樣本數量龐大，為增加實驗效率，自 110 年度 (2021 年) 起以多引子的組合 (multiplex PCR) 進行增幅反應，並進行實驗條件之優化，引子的配對組合及接合螢光色詳見表一。每一 PCR 的總體積為 20 μ l，包含 10-50 ng 的模板 DNA、0.3 μ l 的 10 μ M 正反股引子 (各三對) 及 10 μ l 的 Quick Taq HS DyeMix (TOYOBO)。PCR 的溫度調控如下：(1) 初始解離溫度為 94 °C (2 分鐘)；(2) 解離溫度 94 °C (50 秒)、黏合溫度 54 °C (2 分鐘) 及延長溫度 68 °C (1 分鐘)，此階段進行 40 次循環；(3) 最終延長溫度為 68 °C (10 分鐘)。

PCR 產物使用 ABI 3730XL DNA Analyzer 進行分析，再以軟體 GeneMarker 4.2 (SoftGenetics) 檢視每一個基因座的等位基因，使用軟體 Cervus 3.0.7 (Kalinowski *et al.*, 2007) 比對全數樣本的基因型，進行個體鑑定，並刪除重複的個體。為有效控管野外採集樣本的品質，我們以成功率及多型性較佳的三個微衛星基因座—A207、A11

和 B7)，先對每一件樣本進行一次 PCR 反應，若三個基因座中有任一成功，則繼續完成其餘的基因座。

本研究以自行設計的 P-Sry1 (位於 Y 染色體) 搭配 A15 (位於體染色體) 作為樣本性別鑑定的組合引子 (表二)。性別判定的標準如下：每個樣本進行兩次重複的實驗，結果一致即判定為該樣本的性別；若兩次結果不一致，則再進行第三次判定。

PCR 的總反應體積為 10 μ l，包含 20-100 ng 的模板 DNA、0.25 μ l 的 10 μ M 正反股引子及 5 μ l 的 Quick Taq HS DyeMix (TOYOBO)。PCR 的溫度調控如下：(1) 初始解離溫度為 94 $^{\circ}$ C (2 分鐘)；(2) 解離溫度 94 $^{\circ}$ C (30 秒)、黏合溫度 55 $^{\circ}$ C (30 秒) 及延長溫度 68 $^{\circ}$ C (60 秒)，此階段進行 40 次循環；(3) 最終延長溫度為 68 $^{\circ}$ C (10 分鐘)。

PCR 完成後，直接以 2.0% agarose 電泳膠於 UV 光下照射成像，依據產物片段數量及大小鑑定性別，若為雄性，P-Sry1 和 A15 皆可成功增幅，呈現出兩條產物；若為雌性，將僅在正控制組 (A15) 呈現一條產物。電泳膠體的判斷示意圖，詳如圖二。

3. 遺傳多樣性

遺傳多樣性的分析分成粒線體及微衛星遺傳標記兩部分分別說明。粒線體的部分，針對每一亞種我們計算以下指標：單倍型數量 (H , number of haplotype observed)，具多型性的點位數 (S , number of polymorphic site)，該族群特有的單倍型數量 (P_H , private haplotype)，單倍型多樣性 (h , haplotype diversity)，核苷酸多樣性 (π , nucleotide diversity) 及平均核苷酸差異數 (k , average number of nucleotide differences)，以上分析以 Arlequin 3.5.2.2 進行 (Excoffier & Lischer 2010)。

微衛星的部分，我們計算的指標則包含：平均等位基因數量 (N_a)、等位基因豐富度 (A_c , 校正各亞種樣本數而得的等位基因數)、異型合子率觀測值 (H_o)、異型合子率期望值 (H_e)、近親交配指數 (F_{IS} , Inbreeding coefficient)、以及該族群特有之平均等位基因數 (P_A , Private allele, 計算方式為該族群的特有等位基因數量除以使用的基因座總數)，亦計算每個亞種的平均成對之親緣值 (RI , average pairwise relatedness)，以推估個體之間的親緣關係 (Ritland 1996)。為了解琉球狐蝠各族群的親緣關係，我們亦藉 F_{ST} (Φ_{ST}) 估算 AMOVA 及族群成對分化 (pairwise

differentiation)。以上 N_a 、 H_O 、 H_E 、 P_A 和 RI 之分析係以 GenAlEx 6.51 (Peakall & Smouse 2006; Smouse & Peakall 2012) 進行，而 A_C 和 F_{IS} 則是以 Fstat 2.9.4 (Goudet 2003) 計算。

分析樣本涵蓋琉球群島、臺灣及菲律賓北部地區，包括口永良部島、南大東島、沖繩、伊良部島、石垣島、西表島、與那國島、龜山島、綠島、臺灣本島、巴丹島及沙坦島共 12 處島嶼。為進一步了解琉球狐蝠在這些島嶼群的遺傳多樣性現況，並評估族群間的親緣距離，此分析以兩種分群方式界定族群，一為地理上的亞種疆界，另一為樣本的來源島嶼。本研究納入遺傳多樣性分析之個體，皆先經親緣初步分析，排除互為近親（親子對或全手足）的可能性以避免分析偏差。

4. 遺傳結構

為檢驗族群之間的親緣關係及探討族群中是否存在潛在移入者，我們藉由以 Bayesian clustering approach 為基礎的軟體 STRUCTURE 2.3.4 加以判斷遺傳分群上的顯著單位 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003)。分析時的設定值如下：以校正後的等位基因頻率、使用 admixture ancestry model 及開啟 population prior 進行計算，burn-in period 為 100,000 iterations、Markov Chain Monte Carlo (MCMC) 重複值為 1,000,000。祖先族群數 (K) 設定為 1~10，每個 K 值皆跑 10 個獨立回合以確定結果的一致性。並使用網頁版之 StructureSelector (Li & Liu 2018; Kopelman *et al.*, 2015)，以 Evanno 方法求得 ad hoc statistic ΔK 決定最佳的 K 值並產出圖形 (Evanno *et al.*, 2005)。此部分同樣以兩種族群尺度（亞種或島嶼）來呈現結果，所選用的個體樣本如同遺傳多樣性分析，移除可能的近親成員，避免分析偏差。

5. 族群量估算及性別比

本研究藉由直接捕捉、觀察及非侵入式遺傳取樣等方式獲取個體資訊，根據個體資訊，我們得以推估族群的性別比，亦可依據個體鑑定資料以及重複被記錄到的頻度估算族群數量。2009 年三月至 2012 年九月期間及 2019 年十月至 2024 年十月期間，於龜山島進行動物的捕捉，研究人員於日落前於狐蝠的飛行路徑架設霧網，並在旁守候，約於午夜前收網。會於捕捉到的個體肩胛骨之間植入皮下晶片或於前肢大拇指繫上刻有英文及數字標記的金屬指環，以進行個體標示，亦會採集每隻個

體的翼膜，進行基因型辨識及建檔。所有捕捉到的個體經形質測量、性別檢視、採樣及標記後，於原捕捉地釋放。2005 年八月至 2008 年四月期間，綠島的個體稀少，但出沒規律、地點固定，故該地族群是以直接目擊，根據個體的毛色、體型及性別特徵來辨別個體。自 2019 年五月至 2024 年期間，於龜山島、綠島及花蓮市三地區，另以非侵入式遺傳取樣方法，採集新鮮排遺、食渣及食餘，進行 DNA 萃取及遺傳分析，以基因型辨識個體，而性別比的差異則以二項式檢定進行統計檢驗。

本研究應用 Chao2 estimator (replicated incidence data) 估算物種豐富度的原理估算族群數量 (Chao 1987; Chao & Chiu 2016)，以此方法建立後續監測族群趨勢的基礎。Chao2 estimator 的計算公式如下：當 $q_2 > 0$ 時， $\hat{S}_{Chao2} = S_{obs} + \left(\frac{m-1}{m}\right) \frac{q_1^2}{2q_2}$ ；當 $q_2 = 0$ 時， $\hat{S}_{Chao2} = S_{obs} + \left(\frac{m-1}{m}\right) \frac{q_1(q_1-1)}{2}$ 。 $\hat{S}_{Chao2}$ 即為估算出之族群數量， S_{obs} 為樣區內可辨識到的不同個體總數， q_1 及 q_2 則分別為觀察到一次及兩次出現紀錄的個體數，而 m 則為進行調查的次數。經對數轉換後的 95%信賴區間之計算公式為

$$\left[S_{obs} + \frac{(\hat{S}_{Chao2} - S_{obs})}{C}, S_{obs} + (\hat{S}_{Chao2} - S_{obs})C \right], \quad \text{其中 } C = \exp \left\{ 1.96 \left[\log \left(1 + \frac{\text{var}(\hat{S}_{Chao2})}{(\hat{S}_{Chao2} - S_{obs})^2} \right)^{\frac{1}{2}} \right] \right\},$$

當 $q_2 > 0$ 時， $\text{var}(\hat{S}_{Chao2}) = q_2 \left[\frac{1}{2} \left(\frac{m-1}{m} \right) \left(\frac{q_1}{q_2} \right)^2 + \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \left(\frac{q_1}{q_2} \right)^3 + \frac{1}{4} \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \left(\frac{q_1}{q_2} \right)^4 \right]$ ；當 $q_2 = 0$ 時， $\text{var}(\hat{S}_{Chao2}) = \left(\frac{m-1}{m} \right) \frac{q_1(q_1-1)}{2} + \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \frac{q_1(2q_1-1)^2}{4} - \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \frac{q_1^4}{4\hat{S}_{Chao2}}$ 。

6. 單倍型網絡圖

本研究也利用個體的粒線體資訊，以軟體 Popart 1.7 (Leigh & Bryant 2015) 應用 TCS 方法 (Clement *et al.*, 2002) 建立單倍型網絡圖 (haplotype network)，從亞種、次族群乃至個體等多個層次，探討母系遺傳單倍型的分布與變動，了解各族群交流的狀況。為能全面探討個體之間的母系遺傳關係，網絡圖的分析納入所有可成功取得序列的個體，並不排除近親個體。

結果

1. 遺傳多樣性及分化

本年度以歷年累積的資料庫為基礎，增加了採集自日本八重山族群（石垣島及與那國島）的個體，連同其他亞種族群，重新分析各遺傳指標，並探討不同亞種及島嶼單元下的族群親緣關聯，其中，永良部狐蝠因僅有單一樣本，故未納入分析，菲律賓族群則因欠缺微衛星資料，僅進行粒線體部分的分析。當以亞種作為分析的族群單元時，菲律賓族群展現了最高的粒線體多樣性；而無論是在粒線體或微衛星標記的分析結果中，臺灣及八重山族群於多數指標皆有頗佳的遺傳變異、大東狐蝠則是所有分析族群中最低的。所有族群之 F_{IS} 值皆沒有顯著性偏低，顯示琉球狐蝠整體族群並未顯著偏離哈溫平衡，然而親緣值 (RI) 在所有亞種皆顯著性地偏高，以大東狐蝠最為明顯 (表三 a)。

若以島嶼作為分析的族群單元時，臺灣及八重山亞種下的各島嶼族群有高低程度不一的表現差異，臺灣境內的龜山島及本島、八重山群島的西表及石垣島皆有頗高的多樣性，尤其西表島雖樣本數偏少，限制了等位基因 (N_a) 的數量，但在其餘各指標的比較上，皆不遜於其他的島嶼，甚至是唯一一個親緣值未顯著偏高的族群；與那國島則與大東島族群一樣，遺傳多樣性明顯屬於相對偏低的族群。而無論是以何種族群單元分析，各個不同亞種或島嶼內的族群都擁有獨特、未見於他處的等位基因 (P_A) 存在，在亞種分析單元下，尤其以臺灣族群最為可觀 ($P_A=0.692$)，而於島嶼分析單元中，則以龜山島擁有較高比例的特有等位基因 ($P_A=0.462$)；而粒線體的分析中，除了與那國島之外，其餘島嶼也都有其獨特的單倍型 (P_H)，其中於龜山島、綠島及沖繩都有近半數比例的單倍型為該島嶼特有；大東島雖整體遺傳變異偏低，但僅有的三個單倍型皆具獨特性，並不見於其他島嶼族群。永良部及菲律賓族群雖於島嶼尺度下只有單一樣本，無法作進一步分析，但也皆具有獨一無二的單倍型 (表三 b)。

AMOVA 在兩種遺傳標記的分析結果，無論是以亞種或者島嶼作為族群單元，皆呈現顯著的遺傳分化 (表五)，成對亞種間的遺傳分化指數 (Φ_{ST} 及 F_{ST}) 亦可看到顯著差異 (表四)，惟臺灣與八重山亞種間的數值是最小的，代表這兩個相鄰族群是遺傳距離上最接近的亞種。而若以島嶼族群作成對比較，則顯現了若干不同於地理

亞種的分析結果—於微衛星標記的成對比較中，大多數的族群之間都存在顯著分化，惟八重山群島的西表島較為特殊，與臺灣三處族群及石垣島親緣接近，無顯著的遺傳分化；而粒線體分析結果則略有不同，大多數族群之間仍然存在顯著差異，惟部份八重山族群與臺灣族群間兩兩成對的差異呈不顯著：例如石垣島和西表島、與那國島及臺灣本島之間、以及與那國島和龜山島、臺灣本島、西表島、石垣島及沖繩族群之間、甚至於西表島和除了綠島外的族群之間，皆無顯著差異。

2. 個體鑑定、性別比及族群數估算

本研究自 2006 以降開始累積琉球狐蝠個體資料庫，至本年度 (2024 年) 為止，共成功鑑定 260 隻個體 (含 134 隻雄性、97 隻雌性及 29 隻性別不詳)，其中包括 195 隻臺灣狐蝠個體 (含 105 隻雄性、68 隻雌性及 22 隻性別不詳)，以及本年度於八重山群島兩處島嶼 (石垣島及與那國島) 採集非侵入式樣本鑑定所得之 26 隻新增個體 (9 隻雄性、10 隻雌性及 7 隻性別不詳)。針對臺灣狐蝠的個體建立長期追蹤的資料，個體性別、成熟狀況及近 6 年 (2019~2024 年) 出沒紀錄詳見附錄一。值得注意的是，於龜山島近 6 年出現的 119 隻個體中，有 15 隻個體 (12.6%) 具跨年度重複出現的紀錄，跨幅最長的紀錄為一隻於 2019 年首度出現的雄性成年個體，於 2023 年仍可記錄到來自該個體之非侵入式樣本，跨幅年度達 5 年；而於花蓮 44 隻個體紀錄中，則有 11 隻個體 (25%) 有跨年度重複出現的紀錄，其中有 5 隻個體 (11.36%) 跨幅年度達 4 年。

族群數估算的樣本來源包含 2005~2013 年間研究初期的紀錄以及自 2021 年團隊調查努力量提升後的近 4 年監測，分別以三處族群的個別及加總結果來呈現族群估算值的變化趨勢，詳見表六、圖三。首先龜山島部分，於 2009~2012 年間，共計捕捉了 22 隻不同的個體，其中有兩隻個體於研究期間被重複捕捉 ($q_2 = 2$)，族群數之估算值為 114 隻個體 ($CI = 44 \sim 407$)；於 2021 年，龜山島共記錄到 17 隻個體，其中僅 1 隻個體有二次捕捉的紀錄 ($q_2 = 1$)，族群估算值為 102 ($CI = 31 \sim 518$)；而累積至 2022 年時，共鑑定出 38 隻個體，族群估算值為 151 ($CI = 75 \sim 383$, $q_1 = 33$, $q_2 = 4$)；至 2023 年，個體鑑定數達 53，族群估算數增加至 213 ($CI = 116 \sim 464$, $q_1 = 46$, $q_2 = 6$)；最後累積至本年度 (2024 年)，個體數為 72，族群估算值則為 328 ($CI = 181 \sim 676$, $q_1 = 62$, $q_2 = 7$)，龜山島狐蝠族群數整體呈現上升的趨勢。

花蓮市區的部分，於 2021 年起始有穩定的調查監測，該年鑑定出 12 隻個體，

族群估算數為 30 ($CI = 15\sim106$, $q_1 = 9$, $q_2 = 2$)；至 2022 年則鑑定出 21 隻個體，族群估算數為 44 ($CI = 26\sim117$, $q_1 = 12$, $q_2 = 3$)，隨後累積至 2023 年共記錄 24 隻個體，族群估算數為 56 ($CI = 31\sim150$, $q_1 = 14$, $q_2 = 3$)，最後監測至本年度 (2024 年) 年底時，數量明顯上升，個體鑑定數達 39、族群估算數為 140 ($CI = 68\sim394$, $q_1 = 25$, $q_2 = 3$)。花蓮族群數整體亦呈現上升的趨勢，自 2021 年調查以來，族群增長超過 4 倍。

至於綠島族群，在 2005~2008 年及 2021 年期間，僅分別成功鑑定出 4 隻及 2 隻個體，估計族群數分別為 5 隻及 3 隻，沒有重複記錄到的個體 ($q_2 = 0$)。而於 2022 年，僅新增一筆雄性個體的紀錄，族群估算數為 6 ($CI = 3\sim23$)，其後欠缺新增的鑑定個體資料，於 2023 年之後便無法更新族群數。綜合上述三處居留族群，臺灣狐蝠的族群估算數為 474。

性別比的部分，本研究所有分析的臺灣狐蝠樣本性別比為 1.44:1 (雄性:雌性)，顯著以雄性居多 ($P < 0.05$)。個別地區的狀況分述如下：龜山島 (圖四 a) 自 2019 年起調查以來，逐年累積的性別比皆顯著以雄性居多，比例差距最為懸殊的時間點為監測初期的 2019 年 (2.4:1)，其後數年的比例不時變動，截至本年度為止 (2019~2024) 為 1.69:1，也同時為近年以來兩性差距最接近的時期。而花蓮地區監測初期 (2021 年) 的兩性比例亦以雄性居多 (2.33:1，圖四 b)，但可觀察到隨時間增加而雌性比例提高，性別比逐年趨向平衡，截至 2024 年為止，甚至以雌性個體略多 (0.89:1)，此外，與龜山島不同的是，即使性別比差異最大的 2021 年，在統計上也未觀察到顯著差異。

3. 遺傳結構

以軟體 STRUCTURE 分析族群遺傳結構，不論是地理區位或亞種單元，皆可觀察到明顯的次結構 (圖五)。根據 Evanno 方法、以最高之 ΔK 及降低變異數之平均似然值 (mean likelihood value without an increase in variance)，最可能的遺傳分群為 2 ($K = 2$, $\Delta K = 5.936$)，次可能的分群數則為 4 ($K = 4$, $\Delta K = 5.906$)。當 $K = 2$ 時，琉球狐蝠明顯地被分成兩大群，其一為北方的折居氏及大東亞種、其二則為臺灣及八重山諸島族群；而當 $K = 4$ 時，可看出折居氏與大東實則相異的組成，而細微的結構差異也可見於龜山島、綠島、臺灣本島乃至其他八重山島嶼之間，惟西表島及石垣島在島嶼群之中，仍擁有較為相近的結構。而除了臺灣亞種的龜山島族群具有明

顯的次結構之外，臺灣及八重山的其他各島嶼族群之內都保持均質的結構，並無明顯的外來移入者。

4. 單倍型網絡圖

粒線體控制區單倍型的部分，總計分析了 184 隻個體，橫跨各亞種及島嶼族群，檢視 402 bp 的控制區序列，共取得 42 個單倍型（表七、圖六），並直接或間接可溯源至坐落於中央位置的單倍型 hap_6（主要組成爲龜山島、八重山及折居氏亞種的個體），以亞種層次概觀而論，臺灣、八重山甚至折居氏三處族群，彼此皆可發現互相共享的單倍型、但也不乏亞種內的特有序列，唯與其他地理位置鄰近的族群間之遺傳距離仍然頗為接近。而大東、菲律賓、永良部族群都擁有自己獨有的單倍型，不與其他亞種共享，尤其以菲律賓樣本（hap_12，沙坦島）與其他亞種的遺傳距離最為遙遠。

若細看各獨立島嶼單元，其中以龜山島的臺灣狐蝠個體數所佔比例最多，共計 82 隻個體（44.32%），包含 13 個單倍型多樣性，並以 hap_23 及 hap_25 為優勢類型（圖六），兩者合計佔了近半數的臺灣狐蝠樣本數（53 隻，46.1%），其中 hap_25 為龜山島獨有，hap_23 則除了龜山島，亦可見於臺灣本島和八重山的石垣島族群。而特別的是，臺灣本島地區，分別與八重山四處島嶼（hap_10, 23, 24）乃至於沖繩的折居氏族群（hap_16）皆享有專屬的單倍型，且細看這些臺灣個體主要來自花蓮，並不拘特定性別、年分也跨越多世代，不乏早期（2006 年）記錄到的個體（TW_TW_05），以及晚近 2019~2024 年間出沒的多隻個體（TW_TW_01、TW_TW_07、TW_TW_08、TW_TW_09、TW_TW_13、TW_TW_20、TW_TW_21、TW_TW_28、TW_TW_32、TW_TW_34、TW_TW_36、TW_TW_42）。

若特別檢視偶發的臺灣本島紀錄案例，曾於 2006 年宜蘭外海發現的雄性個體（TW_TW_03）也和 2019 年的龜山島雄性個體（TW_G_F004）、2024 年採自石垣島的個體帶有一樣的單倍型特徵（hap_28）；2015 年的雌性貢寮個體（TW_TW_04）雖為僅出現一次的獨立單倍型（hap_33），但親緣距離也和其他龜山島及本島地區可見的單倍型十分接近。值得一提的是，綠島樣本數一向稀少，但於 5 條有效序列中即記錄到 3 個單倍型（hap_08, 30, 31），其中 2 個與臺灣本島較為接近，甚至一隻 2023 年七月於花蓮市公共圖書館所捕捉到的雄性個體（TW_TW_26），便記錄到帶有與綠

島個體共享的單倍型 (hap_31)；而另一單倍型 (hap_08) 則和 2024 年採自石垣島的兩隻雌性個體 (IS_03, IS_11) 共享。此外，臺灣和八重山的多個島嶼單元中，大多島嶼具有獨特、僅見於該島嶼的單倍型，唯獨與那國島尚未記錄到該島特有的單倍型。

討論

本年度延續過去基礎，結合非侵入式遺傳鑑定或捕捉標放等調查方法，持續檢視近年臺灣狐蝠族群數及遺傳結構動態，並評估族群間交流狀況及成長趨勢。本年度除了持續監測三處臺灣居留族群的變動狀況，亦增加了日本八重山群島兩處島嶼（石垣島及與那國島）的樣本，以期更為精確探討琉球狐蝠亞種的遺傳結構，尤其是與臺灣狐蝠無論於地理或過往研究中遺傳距離最為接近的八重山族群。整體而言，目前估算出的臺灣狐蝠族群數量已達 474 隻，龜山島和花蓮的族群均呈現穩定上升的趨勢，其中又以龜山島族群佔比最高，將近七成 (69.02%)。本研究記錄到多隻個體跨年度重複出沒，顯示個體會持續利用固定的棲地，並未觀察到明顯的遷徙行為。過往本團隊分析母系遺傳及核基因遺傳，支持琉球狐蝠存在雄性偏差播遷現象 (Chen *et al.*, 2021)，近年來持續的監測顯示性別比呈現波動變化，然多以雄性為主，若檢視變化趨勢（圖四），龜山島及花蓮的兩性數量於近年漸趨均等。

在雙親遺傳的微衛星分析中，無論是何種分群結果，大東及折居氏亞種來源單純，多數個體皆可對應至所屬分群，而臺灣及八重山亞種則呈現了跨越亞種界線相似的族群結構，最可能的分群數 ($K = 2$) 顯示此兩亞種相較於其他亞種更為相似（圖五），另一方面，粒線體單倍型網絡圖也支持這樣的結果，臺灣及八重山此兩亞種共享多個單倍型（圖六）。

本年度在提高樣本來源及數量後，臺灣及八重山亞種於遺傳分化指數呈現顯著差異（表五 a），若以島嶼作為分析單元檢視，除了分子變異數的群間差異更為明顯（表五 b），此結果也反映至次佳可能的分群數 ($K=4$) 的結構分析中，族群結構可觀察到更多細微的組成差異（圖五）；惟若僅觀看個別小島族群內的組成，除了龜山島外其實都相對單純，幾乎都有血緣較為一致的祖系成員存在，這或許也可以反映在檢視遺傳多樣性時，無論是粒線體或微衛星遺傳中，除了與那國島之外，大多數島嶼都擁有其獨特、僅見於當地的基因型（表三），尤其以龜山島的比例最高。值得注意的是，於雙親遺傳的微衛星結果可發現，西表島和大多數臺灣、八重山群島的族群不具有顯著的遺傳分化，僅和與那國島之成對比較呈現顯著差異。而母系遺傳的粒線體結果，各個島嶼兩兩成對比較的遺傳距離大致與地理距離呈現一致的趨勢，即兩者地理距離越遠， $F_{ST}(\Phi_{ST})$ 差異也傾向越大（表四），並以龜山島、石垣島、與那國島及沖繩共享的單倍型 (hap_6) 為最可能的族群起源（圖六）。臺灣及八重山群

島境內的族群交流，可能呈現反覆往來的基因流歷史，並偶有來自折居氏狐蝠個體基因流挹注，呈現同中有異的族群結構。以下分別就臺灣狐蝠個別的島嶼族群詳加探討其遺傳結構。

龜山島族群無論早期 (2006~2013) 或近期 (2019~2024)，始終有一支罕見於其他族群的祖系個體存在，若考量族群建立時間點尚不超過 50 年，這樣個體的崛起可能是來自少數個體數個世代穩定居留繁殖的結果；然而同時間，也不斷有新個體移入，造就與臺灣本島乃至週邊八重山族群相似的次遺傳結構。

臺灣本島的樣本來源以花蓮為主，雖然族群數不如龜山島多，卻是相鄰的臺灣和八重山兩個亞種中，唯一一個和所有其他臺灣族群 (綠島及龜山島) 及四個八重山島嶼族群 (伊良部島、西表島、石垣島及與那國島) 都有共享單倍型的族群，此外，臺灣本島的樣本中還記錄到至少 4 個獨有的單倍型。花蓮族群數和龜山島一樣呈現持續上升的趨勢，性別比自 2019 年以雄性居多，到近年漸趨均等，很可能如同龜山島，正處於琉球狐蝠於島嶼間播遷的動態過程，由少數拓殖個體定居、繁衍，乃至成長至漸有規模的族群，並逐步擴散，未來值得持續追蹤其遺傳多樣性的變動。

綠島的樣本數自 2006 年調查以來始終稀少，繼 2019 年南部保安林大火後，部分主要棲地被嚴重破壞，至今仍在恢復中 (呂光洋等 2022)，少數如尾湖橋等過往穩定停棲覓食處也受颱風影響，原本慣用的幾處稜果榕已經不復存在而難見個體蹤跡，故我們尚無法對其遺傳多樣性的現況及族群成長趨勢作進一步的解讀，然而其僅有的三個單倍型中，其中一個與花蓮個體共享，另一個與石垣島的個體共享，可見綠島族群與臺灣本島乃至鄰近的八重山群島，仍有密切的往來關聯，然尚無法確定個體移動的方向。

本年度進行調查的兩處八重山族群之一的石垣島族群，與其他鄰近族群相比，無論粒線體或微衛星都擁有頗佳的遺傳多樣性，單倍型及分子變異數分析的結果，也顯示其與鄰近的臺灣本島及西表島於母系遺傳上可能交流頻繁。與那國島其實不論距離臺灣或者其他八重山島嶼都相對遙遠，欠缺踏腳石族群，過往侷限於八重山群島的研究中指出其為孤立的族群，應視為獨立的單位管理 (Taki *et al.*, 2021)，本研究於微衛星的結果也支持其遺傳獨立性；然而粒線體的結果卻呈現相反的趨勢，其和大多島嶼族群並無顯著差異，然而若檢視其 Φ_{ST} ，與不同族群間的遺傳距離變異頗大，數值從 -0.024 至 0.406，事實上，與那國島的粒線體多樣性極低，唯三確定的單倍型，尚與折居氏、龜山島、臺灣本島及石垣島等地共享。與臺灣本島族群呈

現負值的原因可能是兩族群不僅無分化，其差異甚至小於個別族群內的差異；亦可能是因為樣本數過小，導致的計算偏差 (Gerlach *et al.*, 2010)。目前與那國島的族群，尚須累積更多樣本才能作出進一步結論。

總結本計畫監測至今，在臺灣狐蝠三處居留族群間，我們尚未發現有個體跨區出現，推測跨島的遷移現象並不常見，即使有遷移個體，一旦抵達新的棲地後，若條件適宜，可能就在新棲地長期棲息、繁殖，這也呼應遺傳結構 (圖五) 及單倍型分析 (圖六) 中，龜山島即使和鄰域族群具有一定程度的交流活動，但始終存在一支自身獨有的支系及為數不少的特有單倍型，且以花蓮為主要樣本來源的臺灣本島及綠島，也持續具有獨特的單倍型。在加入八重山的樣本分析後，也支持臺灣、八重山兩亞種廣泛存在交流的事實，且並非單一年份或侷限地域的偶發事件，而是與三處臺灣族群都存在著長期的基因流。

雖目前臺灣狐蝠的數量持續上升中，遺傳多樣性也尚未顯示嚴重的匱乏，然而其為典型依賴島嶼生態系的物種，對隨機的環境變動事件或人為因素的棲地利用改變更為敏感 (Jones *et al.*, 2009; Kingston *et al.*, 2023)，考量該物種對棲地存在高度的忠誠性，未來應致力於棲地量體及品質的維護，並使臺灣狐蝠的族群數持續維持成長，且須持續監測隨數量成長所伴隨的遺傳多樣性變化，以減緩族群的生存危機。兩處臺灣狐蝠族群——龜山島及臺灣本島的花蓮，可能對該物種而言，具有南來北往族群中繼站的地位，不僅可能是臺灣族群境內擴散的來源，也可能是未來綠島族群復育時的可能腹地。回顧琉球狐蝠無線電追蹤相關的研究顯示個體雖活動範圍不大，但通常具有多個交替使用的棲所，獨居習性或許也有利其在資源有限、頻繁變動的相鄰島嶼群之間遷移 (Nakamoto *et al.*, 2012)，其族群活動可能高度取決於食物資源的豐度 (Lee *et al.*, 2009; Nakamoto *et al.*, 2011)，而自然情況下的族群擴張亦時有可能發生 (Nakamoto *et al.*, 2011)；透過間接的遺傳證據也指出，島嶼間的地理距離也是直接影響交流的因子 (Taki *et al.*, 2021)。考量臺灣狐蝠與八重山狐蝠可能存在密切的跨境交流，除了臺灣狐蝠三處居留族群的現有棲地外，應逐步結合現有的棲地利用資料，規劃於其未來可能移動、利用的東海岸棲地，營造適宜、暢通的生態廊道，以串聯可供臺灣狐蝠族群生存、繁殖及播遷的永續棲地。

致謝

誠摯感謝林業及自然保育署對本研究的經費支持，沖繩動物園及博物館基金會、平川動物園、琉球大學及臺北市立動物園提供研究樣本，以及東北角暨宜蘭海岸國家風景區、東部海岸國家風景區和海巡署對於龜山島和綠島野外調查工作的支援。感謝日本東海大學河合久仁子博士和岡山理科學中本敦博士等研究者，協助日本之採集工作。此外，特別感謝農業部生物多樣性研究所鄭錫奇主秘及其團隊、社團法人臺灣蝙蝠學會林清隆博士、林業及自然保育署花蓮分署、洄瀾風生態有限公司、荒野保護協會花蓮分會鍾秀綢、花蓮縣立國風國民中學林祖濬及所有曾經協助我們樣本採集、動物捕捉和熱心提供寶貴資訊、研究諮詢的人士。

參考文獻

- 呂光洋、鄭錫奇、許再文、林清隆、林融、劉嘉顯、黃光隆、陳宏彰、許家維、張義榮、葉大詮、張簡琳玟。2022。綠島地區臺灣狐蝠分布、數量調查及其重要棲地研究(2/2)。行政院農業委員會林務局臺東林區管理處。105 頁。
- 林良恭、裴家騏。1999。臺灣狐蝠的野外族群現況。特有生物研究。1(1)：12-19。
- 吳慧雯。2010。臺灣狐蝠生態研究之初探。國立臺灣大學森林環境暨資源學系碩士論文。88 頁。
- BROWN, V. A., A. BROOKE, J. A. FORDYCE, AND G. F. MCCracken. 2011. Genetic analysis of populations of the threatened bat *Pteropus mariannus*. Conservation Genetics 12: 933-941.
- CARROLL, E. L., M. W. BRUFORD, J. A. DEWOODY, G. LEROY, A. STRAND, L. WAITS, AND J. WANG. 2018. Genetic and genomic monitoring with minimally invasive sampling methods. Evolutionary Applications 11: 1094-1119.
- CHAO, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. Biometrics: 783-791.
- CHAO, A., AND C.-H. CHIU. 2016. Species richness: estimation and comparison. Wiley StatsRef: Statistics Reference Online 1: 26.

- CHEN, S.-F., C.-H. JUAN, S. J. ROSSITER, T. KINJO, D. FUKUI, K. KAWAI, S. M. TSANG, M. J. VELUZ, H. SAKURAI, H.-C. LIN, N.-H. JANG-LIAW, K. OSAWA, W.-Y. KO, AND M. IZAWA. 2021. Population genetic structure of the insular Ryukyu flying fox *Pteropus dasymallus*. *Biotropica* 53: 548-559.
- CLEMENT, M., Q. SNELL, P. WALKER, D. POSADA, AND K. CRANDALL. 2002. TCS: estimating gene genealogies. *Parallel and Distributed Processing Symposium, International*, pp. 0184-0184. IEEE Computer Society.
- EARL, D. A. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4: 359-361.
- ELLSTRAND, N. C., AND D. R. ELAM. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- EVANNO, G., S. REGNAUT, AND J. GOUDET. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- FALUSH, D., M. STEPHENS, AND J. K. PRITCHARD. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567-1587.
- EXCOFFIER, L., AND H. E. LISCHER. 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.
- FRANKHAM, R., J. D. BALLOU, K. RALLS, M. ELDRIDGE, M. R. DUDASH, C. B. FENSTER, R. C. LACY, AND P. SUNNUCKS. 2017. Genetic management of fragmented animal and plant populations. Oxford University Press.
- GOUDET J. 2003. FSTAT (ver. 2.9.4), a program to estimate and test population genetics parameters. Retrieved from <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>
- GERLACH, G., A. JUETERBOCK, P. KRAEMER, J. DEPPERMAN, AND P. HARMAND. 2010. Calculations of population differentiation based on GST and D: forget GST but not all of statistics! Wiley Online Library.
- HEANEY, L., D. BALETE, L. DOLAR, AND P. ONG. 1998. A Synopsis of the Mammalian Fauna of the Philippine Islands. *Fieldiana Zoology* 88: 1-61.

- HOBAN, S. M., H. C. HAUFFE, S. PÉREZ-ESPONA, J. W. ARNTZEN, G. BERTORELLE, J. BRYJA, K. FRITH, O. E. GAGGIOTTI, P. GALBUSERA, AND J. A. GODOY. 2013. Bringing genetic diversity to the forefront of conservation policy and management. *Conservation Genetics Resources* 5: 593-598.
- IUCN. 2024. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-2. <https://www.iucnredlist.org>. Accessed on February 2025.
- JONES, K. E., S. P. MICKLEBURGH, W. SECHREST, A. L. WALSH, T. FLEMING, AND P. RACEY. 2009. Global overview of the conservation of island bats: importance, challenges and opportunities. In T. H. Fleming AND P. A. Racey (Eds.), *Island Bats: Evolution, Ecology, and Conservation* (pp. 496-530). University of Chicago Press.
- JORDAN, S., J. J. GIERSCHE, C. C. MUHLFELD, S. HOTALING, L. FANNING, T. H. TAPPENBECK, AND G. LUIKART. 2016. Loss of genetic diversity and increased subdivision in an endemic alpine stonefly threatened by climate change. *PLoS ONE* 11: e0157386.
- KALINOWSKI, S. T., M. L. TAPER, AND T. C. MARSHALL. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology* 16: 1099-1106.
- KINGSTON, T., F. V. FLORENS, AND C. E. VINCENOT. 2023. Large Old World Fruit Bats on the Brink of Extinction: Causes and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 54: 237-257.
- KINJO, K., AND A. NAKAMOTO. 2015. *The wild mammals of Japan*. Shoukadoh Book Sellers.
- KOPELMAN, N. M., J. MAYZEL, M. JAKOBSSON, N. A. ROSENBERG, AND I. MAYROSE. 2015. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources* 15: 1179-1191.
- LEE, Y.-F., T. TAKASO, T.-Y. CHIANG, Y.-M. KUO, N. NAKANISHI, H.-Y. TZENG, AND K. YASUDA. 2009. Variation in the nocturnal foraging distribution of and resource use by endangered Ryukyu flying foxes (*Pteropus dasymallus*) on Iriomotejima Island, Japan. *Contributions to Zoology* 78: 51-64.
- LEIGH, J. W., AND D. BRYANT. 2015. popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1110-1116.
- LI, Y. L., AND J. X. LIU. 2018. StructureSelector: A web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Molecular Ecology Resources* 18: 176-177.

- MCMAHON, S. M., S. P. HARRISON, W. S. ARMBRUSTER, P. J. BARTLEIN, C. M. BEALE, M. E. EDWARDS, J. KATTGE, G. MIDGLEY, X. MORIN, AND I. C. PRENTICE. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 249-259.
- MICKLEBURGH, S. P., A. M. HUTSON, AND P. A. RACEY. 1992. Old World fruit bats. An action plan for their conservation. Gland, Switzerland: IUCN 263.
- NAKAMOTO, A., S. ITABE, A. SATO, K. KINJO, AND M. IZAWA. 2011. Geographical distribution pattern and interisland movements of Orie's flying fox in Okinawa Islands, the Ryukyu Archipelago, Japan. *Population Ecology* 53: 241-252.
- NAKAMOTO, A., K. KINJO, AND M. IZAWA. 2012. Ranging patterns and habitat use of a solitary flying fox (*Pteropus dasymallus*) on Okinawa-jima Island, Japan. *Acta Chiropterologica* 14: 387-399.
- NATESH, M., R. W. TAYLOR, N. K. TRUELOVE, E. A. HADLY, S. R. PALUMBI, D. A. PETROV, AND U. RAMAKRISHNAN. 2019. Empowering conservation practice with efficient and economical genotyping from poor quality samples. *Methods in Ecology and Evolution* 10: 853-859.
- NIKAIDO, M., HARADA, M., CAO, Y., HASEGAWA, M., & OKADA, N. 2000a. Data from: Monophyletic origin of the order Chiroptera and its phylogenetic position among Mammalia, as inferred from the complete sequence of the mitochondrial DNA of a Japanese megabat, the Ryukyu flying fox (*Pteropus dasymallus*). GenBank. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/NC_002612.1
- NIKAIDO, M., HARADA, M., CAO, Y., HASEGAWA, M., & OKADA, N. 2000b. Monophyletic origin of the order Chiroptera and its phylogenetic position among Mammalia, as inferred from the complete sequence of the mitochondrial DNA of a Japanese megabat, the Ryukyu flying fox (*Pteropus dasymallus*). *Journal of Molecular Evolution* 51, 318-328.
- NORMAN, A. J., AND G. SPONG. 2015. Single nucleotide polymorphism-based dispersal estimates using noninvasive sampling. *Ecology and Evolution* 5: 3056-3065.
- PEAKALL, R., AND P. E. SMOUSE. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. *Population genetic software for teaching and research. Molecular Ecology Notes* 6: 288-295.
- PEREIRA, H. M., S. FERRIER, M. WALTERS, G. N. GELLER, R. JONGMAN, R. J. SCHOLES, M. W. BRUFORD, N. BRUMMITT, S. BUTCHART, AND A. CARDOSO. 2013. Essential biodiversity variables. *Science* 339: 277-278.

- POLECHOVÁ, J., AND N. H. BARTON. 2015. Limits to adaptation along environmental gradients. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 6401-6406.
- PRITCHARD, J. K., M. STEPHENS, AND P. DONNELLY. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- RITLAND, K. 1996. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genetics Research* 67: 175-185.
- SAITOH, T., K. KAJI, M. IZAWA, AND F. YAMADA. 2015. Conservation and management of terrestrial mammals in Japan: its organizational system and practices. *Therya* 6: 139-153.
- SMOUSE, R. P. P., AND R. PEAKALL. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28: 2537-2539.
- TAKI, Y., C. E. VINCENOT, Y. SATO, AND M. INOUE-MURAYAMA. 2021. Genetic diversity and population structure in the Ryukyu flying fox inferred from remote sampling in the Yaeyama archipelago. *PLoS ONE* 16: e0248672.
- TSANG, S. M., WIAN TORO, S., VELUZ, M. J., SUGITA, N., NGUYEN, Y. L., SIMMONS, N. B., & LOHMAN, D. J. 2019a. Data from: Dispersal out of Wallacea spurs diversification of *Pteropus* flying foxes, the world's largest bats (Mammalia: Chiroptera). Dryad Digital Repository. <https://doi.org/10.5061/dryad.8892g0m>
- TSANG, S. M., WIAN TORO, S., VELUZ, M. J., SUGITA, N., NGUYEN, Y. L., SIMMONS, N. B., & LOHMAN, D. J. 2019b. Dispersal out of Wallacea spurs diversification of *Pteropus* flying foxes, the world's largest bats (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Biogeography* 47, 527-537.
- VINCENOT, C. E., A. M. COLLAZO, AND D. RUSSO. 2017. The Ryukyu flying fox (*Pteropus dasymallus*)—A review of conservation threats and call for reassessment. *Mammalian Biology* 83: 71-77.
- WU, H.-W., D.-J. LU, C.-L. LIN, H.-C. CHENG, C.-H. JUAN, T.-J. SHEN, H.-C. LIN, AND S.-F. CHEN. 2022. Population and conservation status of the flying fox *Pteropus dasymallus* in Taiwan. *Zoological Studies* 61.
- YOSHIYUKI, M. 1989. A systematic study of the Japanese Chiroptera. *National Science Museum Monographs* 7: 1-242.

表一、本研究所選用之微衛星引子組合一覽表

組合	Locus	Primer sequences (5'-3')	Repeat motif	Size range (bp)	N _A	H _O	H _E	螢光
1	A011	F: TCTGACTTGAGCCCTAAATGCA R: CCAACTGATATCTCTCTGGGTGGT	ATCT	177-213	10	0.714	0.762	HEX
	A207	F: GCCATCGGAAATCTAATGTGC R: ACTGTCAAAACACTCTCCAATAAACAA	ATCT	203-215	4	0.685	0.656	FAM
	B007	F: TCCGTTTTTTGCGTCAGACA R: GCCCTCGCTGTTCTGATATGA	GTTT	153-157	2	0.424	0.428	TAMRA
2	C017	F: TTTGTGGGTTTCCAGCTTCC R: GGCTTATCCAGAGCAACAGGTC	TATG	179-196	5	0.62	0.601	HEX
	C305	F: TGGATTTTGTTAACCAATGTCACC R: GCCGTTTCCAATTTACTTCTCTCA	CATA	143-156	4	0.228	0.572	TAMRA
	A317	F: CCTCACAATCACAGGAGCCA R: GGGCTAGCAGAGAAAGGGAAC	CAGA/ AGAT	215-251	10	0.815	0.836	FAM
3	C220	F: CCACTTACTTCCAATTCTTACCAGC R: TGAGTATTTTACCACTGAGTGTGTTTCG	CATA	221-236	4	0.446	0.544	FAM
	A224	F: CATGGCTCGTGCCTGTTG R: CCTCCCTCTTCTACTCTCTCTCCA	AGAT	177-197	6	0.696	0.728	HEX
	A313	F: CTTTGGGATTTACGGGCTA R: AAAAGGTTGGCCATCCTGTG	AGAT	153-173	6	0.772	0.798	TAMRA
4	A206	F: CTAGTGTTAGAAATCTGGGCTATTAATGTATAC R: AAGAGATAATTGAAAGCAAAGAAAAAAGA	ATAG	231-251	6	0.567	0.707	FAM
	A214	F: GGAAAGAGGTCCCAATGGCT	AGAT	182-206	7	0.685	0.709	HEX

	A226	R: TTTTGAATTCTGCATGAGAGATTTG F: CTTTCCAAATGCCAACTGTTGA R: TCTAGAATGTGAAACATAAGCCTCTGA	AGAT	166-185	6	0.663	0.683	TAMRA
5	A13	F: CATCTTAGCCAAACGCCAGC R: CCTTTCCCTTCTATTTTCCTGGA	ATCT	209-230	6	0.286	0.71	FAM
	B14	F: GCCTCAGTTTCCTCCTCTGTGA R: CCTCCACTTCGGTTTACCAAGA	AAAC	173-181	3	0.338	0.367	HEX
	C312	F: AGAGTGCAAGACAGGCAGGG R: TGAACACAAAATGCAGTATATGGATG	ATGT	209-235	6	0.494	0.602	FAM
6	C2	F: AGGGCAGTATGTCTCCTGAAGC R: TTTAATGCAATCCCTAATTGTTTTTTT	ATGT	188-196	3	0.468	0.41	HEX
	A213	F: GAACTGGGTCATTGGCTGGTA R: GTGGCTCCTGGGCTACATGT	ATCT	164-185	6	0.714	0.773	TAMRA
	A1	F: TCTCGGTCTGTTCCCTGAGG R: TGACTATTTAAGTCATTTGCCCATTT	AAC	299-302	2	0.416	0.463	FAM
7	A19	F: ACATGGAAACGGAGGTTGGA R: CACACGGTCACAGAAGGCTG	GAT	211-214	2	0.416	0.455	HEX
	B215	F: CTTTTGTGTGAGCGCTGGTG R: ACTCAGCCCTCTGCTGTTTCCT	GT/GTCT	174-182	5	0.338	0.367	TAMRA
	A15	F: TTTGGAAAAACGACCCCTT R: GCATCAAAGCATTAGGGAGGAA	AAC	265-286	4	0.364	0.425	FAM
8	A23	F: TCTTGAAAAATAGCTTGTGGAGA R: CCTGTCACACGGGAACCTAAA	ATAG	178-227	6	0.737	0.747	HEX
	D18	F: CTCCTTCAGTTTAGGCTGTGCA R: TTTTGCCAGTGAGATGCCAA	AC	154-166	7	0.429	0.518	TAMRA
9	A222	F: GGGTTGAGAGGAGGCAGTTCT	ATCT	341-386	10	0.766	0.773	FAM

A14	R: CCAAATAGCTTTAGGAAGGTCCT F: TGGCAGCATTATTCACAATAGCA	ATAG	212-236	7	0.636	0.754	HEX
B4	R: GCACGTGTAATAATTCCTTTCCTCTT F: CCGACACATGCCACTTGAGT R: CCCCATGTAATATGCTGCTTTTT	GTTT	115-123	3	0.39	0.394	TAMRA

表二、本研究設計之琉球狐蝠性別鑑定引子

基因片段	引子名稱	F/R	序列	片段大小
SRY gene	P-Sry 1	F	5'-AAC-GCA-TTC-ATA-GTG-TGG-TCT-CG-3'	150
		R	5'-CAA-GGC-GCG-TAG-TCT-CTG-TGC-3'	
Microsatellite	A15	F	5'-TTT-GGA-AAA-ACG-ACC-CCC-TT-3'	260~300
		R	5'-GCA-TCA-AAG-CAT-TAG-GGA-GGA-A-3'	

表三、琉球狐蝠的遺傳多樣性

分別以 402 bp 的粒線體控制區片段及 26 個微衛星基因座進行分析，呈現琉球狐蝠各亞種/族群之遺傳多樣性。 N ：樣本數， S ：具多型的點位數 (number of polymorphic site), H ：可觀察到的單倍型數量 (number of haplotype observed), P_H ：該族群特有的單倍型數量 (private haplotype), h ：單倍型多樣性 (haplotype diversity), π ：核苷酸多樣性 (nucleotide diversity), k ：平均核苷酸差異數 (average number of nucleotide differences), N_a ：每基因座平均的等位基因數 (mean number of alleles per locus), A_c ：等位基因豐富度 (allelic richness), P_A ：該族群特有之平均等位基因數 (private allele), H_O ：異型合子觀測值 (observed heterozygosity), H_E ：異型合子期望值 (expected heterozygosity), RI ：親緣值 (relatedness), F_{IS} ：近親交配指數 (inbreeding coefficient)。若族群僅有單一有效樣本，則不計入亞種/族群層次的分析中。

(a) 以地理上的亞種界線為分析單元

亞種/族群	粒線體 DNA							微衛星 DNA							
	N	S	H	P_H	h	π	k	N	N_a	A_c	P_A	H_O	H_E	RI	F_{IS}
臺灣	52	31	22	14	0.912	0.013	5.147	52	5.154	3.636	0.692	0.568	0.607	0.002*	0.073
八重山	25	19	16	6	0.953	0.008	3.347	22	4.462	3.621	0.154	0.561	0.602	0.002*	0.093
折居氏	22	14	10	7	0.909	0.007	2.835	22	3.846	3.351	0.115	0.542	0.575	0.040*	0.081
永良部	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
大東	8	7	3	3	0.679	0.007	3	7	2.885	2.885	0.077	0.429	0.415	0.158*	0.045
菲律賓	2	17	2	2	1	0.042	17	-	-	-	-	-	-	-	-

*: 統計顯著 ($P < 0.05$)

(b) 以島嶼族群作為分析單元

亞種	族群	粒線體 DNA							微衛星 DNA							
		<i>N</i>	<i>S</i>	<i>H</i>	<i>P_H</i>	<i>h</i>	π	<i>k</i>	<i>N</i>	<i>N_a</i>	<i>A_c</i>	<i>P_A</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>RI</i>	<i>F_{IS}</i>
臺灣	龜山島	35	23	12	6	0.834	0.012	4.679	36	4.731	2.293	0.462	0.571	0.587	0.013*	0.043
	綠島	5	4	3	2	0.800	0.005	1.800	4	2.654	2.149	0.038	0.535	0.468	0.088*	0.003
	臺灣本島	12	21	10	3	0.970	0.015	6.000	12	4.000	2.358	0.077	0.571	0.590	0.029*	0.076
八重山	伊良部島	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	西表島	3	3	3	1	1.000	0.005	2.000	3	2.808	2.346	0.038	0.615	0.504	-0.013	-0.021
	石垣島	16	15	12	4	0.958	0.009	3.733	15	4.192	2.324	0.077	0.567	0.583	0.014*	0.064
	與那國島	5	5	3	0	0.700	0.005	2.000	4	2.423	2.049	0.038	0.487	0.435	0.145*	0.070
折居氏	沖繩	22	14	10	7	0.909	0.007	2.835	22	3.846	2.285	0.115	0.542	0.575	0.04*	0.081
永良部	口永良部島	1	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
大東	大東島	8	7	3	3	0.679	0.007	3.000	7	2.885	1.940	0.077	0.429	0.415	0.158*	0.045
菲律賓	沙坦島	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	巴丹島	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

*: 統計顯著 ($P < 0.05$)

表四、琉球狐蝠成對亞種/族群間之遺傳分化指數 (Φ_{ST}/F_{ST})

表格中以對角線區隔兩種遺傳標記的資料來源：上方為粒線體控制區片段 (Φ_{ST})、下方為核基因之微衛星分析結果 (F_{ST})。

(a) 以地理上的亞種界線為分析單元

亞種	臺灣	八重山	折居氏	大東	菲律賓
臺灣	-	0.044*	0.115*	0.178*	0.364*
八重山	0.016*	-	0.071*	0.173*	0.485*
折居氏	0.055*	0.046*	-	0.233*	0.518*
大東	0.124*	0.137*	0.161*	-	0.421*

(b) 以島嶼族群作為分析單元

亞種		臺灣			八重山			折居氏	大東
亞種	族群	龜山島	綠島	臺灣本島	西表島	石垣島	與那國島	沖繩	大東島
臺灣	龜山島	-	0.314*	0.052 ^{NS}	0.146 ^{NS}	0.086*	0.100 ^{NS}	0.175*	0.243*
	綠島	0.068*	-	0.202*	0.469*	0.221*	0.406*	0.338*	0.438*
	臺灣本島	0.050*	0.072*	-	0.023 ^{NS}	0.016 ^{NS}	-0.024 ^{NS}	0.122*	0.140*
八重山	西表島	0.023 ^{NS}	0.062 ^{NS}	0.000 ^{NS}	-	0.079 ^{NS}	0.143 ^{NS}	0.095 ^{NS}	0.098 ^{NS}
	石垣島	0.031*	0.068*	0.039*	0.035 ^{NS}	-	0.002 ^{NS}	0.099*	0.191*
	與那國島	0.120*	0.108*	0.134*	0.108*	0.108*	-	0.006 ^{NS}	0.188*
折居氏	沖繩	0.065*	0.077*	0.078*	0.052*	0.053*	0.135*	-	0.233*
大東	大東島	0.147*	0.164*	0.129*	0.154*	0.157*	0.237*	0.161*	-

NS：統計非顯著

*：統計顯著 ($P < 0.05$)

表五、琉球狐蝠的分子變異數分析

(a) 以地理上的亞種界線為分析單元

變異來源	粒線體 DNA		微衛星 DNA	
	variation (%)	<i>P</i> value	variation (%)	<i>P</i> value
亞種之間	12.87	< 0.001*	5.8	< 0.001*
亞種之內	87.13		94.2	

*: 統計顯著 ($P < 0.05$)

(b) 以島嶼族群作為分析單元

變異來源	粒線體 DNA		微衛星 DNA	
	variation (%)	<i>P</i> value	variation (%)	<i>P</i> value
族群之間	14.74	< 0.001*	7.68	< 0.001*
族群之內	85.26		92.32	

*: 統計顯著 ($P < 0.05$)

表六、臺灣狐蝠於綠島、龜山島及花蓮市的族群估算值及 95%信賴區間

個體鑑定使用之方法包括：直接目測觀察、捕捉法及非侵入採樣之遺傳基因型鑑定，詳述於內文。族群數欄位內的括弧為 95%信賴區間的上下界估算數值。

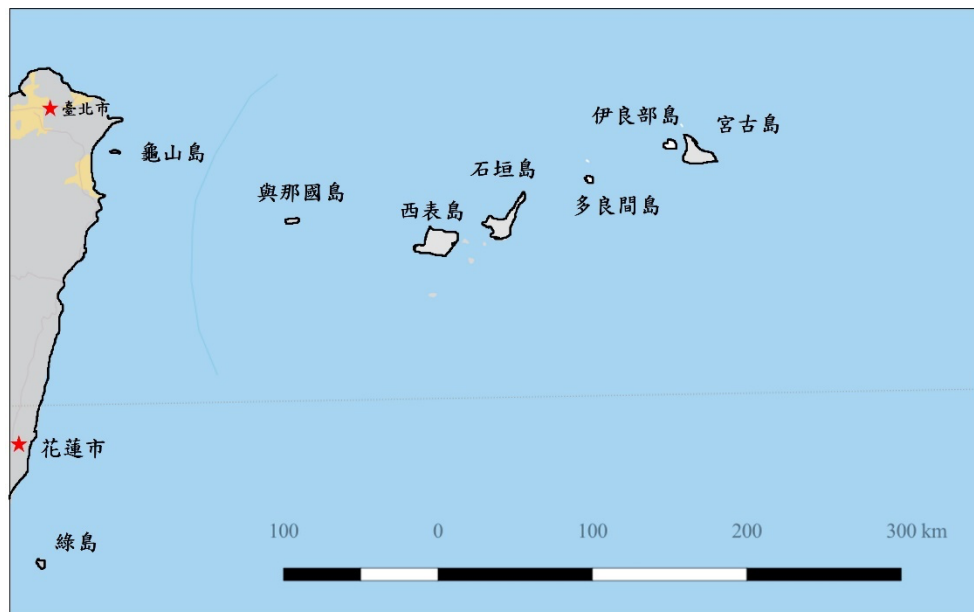
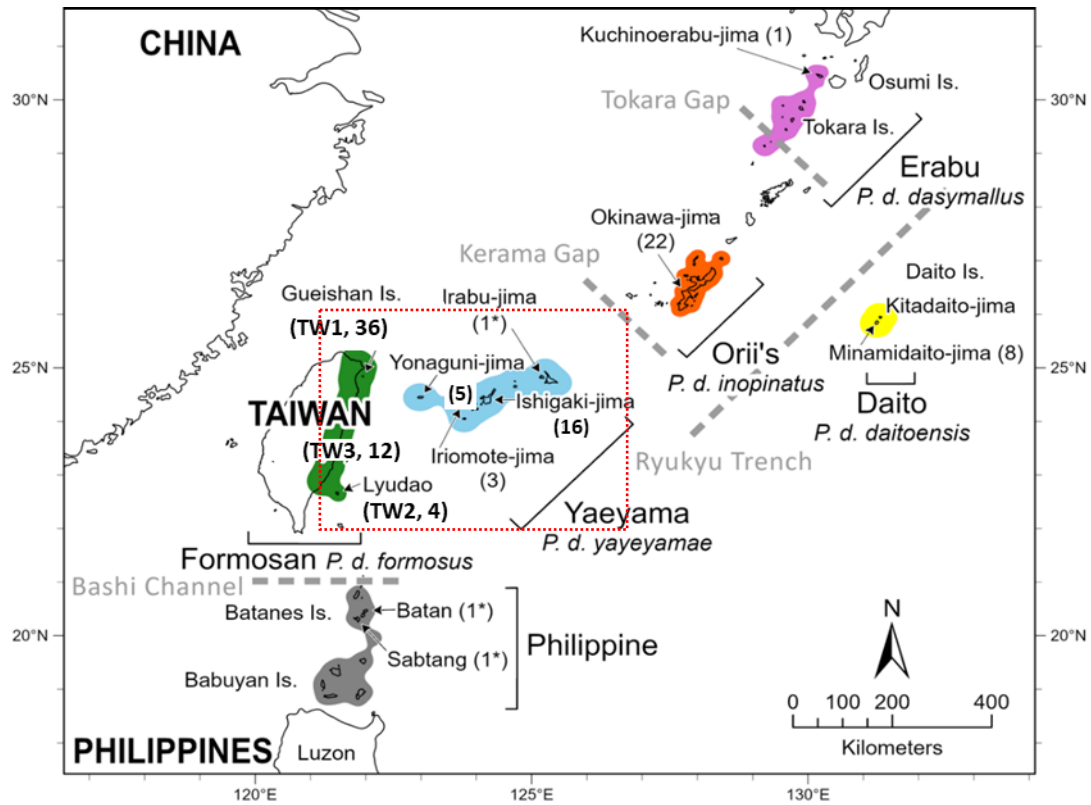
年分 \ 地點	綠島	龜山島	花蓮市	族群數總和
2005~2013	5 (4~17)	114 (44~407)		119
2021	3 (2~11)	102 (31~518)	30 (15~106)	135
2022	6 (3~23)	151 (75~383)	44 (26~117)	201
2023	6 (3~23)	213 (116~464)	56 (31~150)	275
2024	6 (3~23)	328 (181~676)	140 (68~394)	474

表七、琉球狐蝠的單倍型分布表

以個體所在島嶼呈現琉球狐蝠各亞種/族群的單倍型分布狀況，單倍型的順序編號對應圖六的網絡圖。而臺灣本島的族群則依發現地進一步細分為花蓮、貢寮及宜蘭。

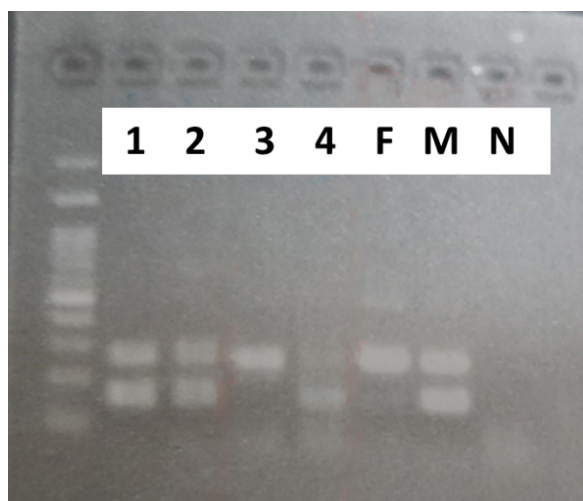
族群 單倍型	臺灣					八重山				折居氏	永良部	大東	菲律賓	
	龜山島	綠島	花蓮	貢寮	宜蘭 外海	西表島	伊良部	石垣島	與那國島	沖繩	口永良部島	南大東島	沙坦島	巴丹島
Hap_1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Hap_2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
Hap_3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hap_4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Hap_5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Hap_6	6	0	0	0	0	0	0	3	6	5	0	0	0	0
Hap_7	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Hap_8	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Hap_9	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
Hap_10	0	0	2	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0
Hap_11	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Hap_12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Hap_13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
Hap_14	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0
Hap_15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Hap_16	1	0	4	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0
Hap_17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hap_18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hap_19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hap_20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hap_21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Hap_22	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_23	29	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Hap_24	2	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Hap_25	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_26	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_27	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Hap_28	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Hap_29	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_30	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_31	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_32	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_33	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_34	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_35	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_36	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_37	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Hap_38	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Hap_39	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Hap_40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hap_41	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Hap_42	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
總計	82	5	26	1	1	3	1	24	8	22	1	8	1	1



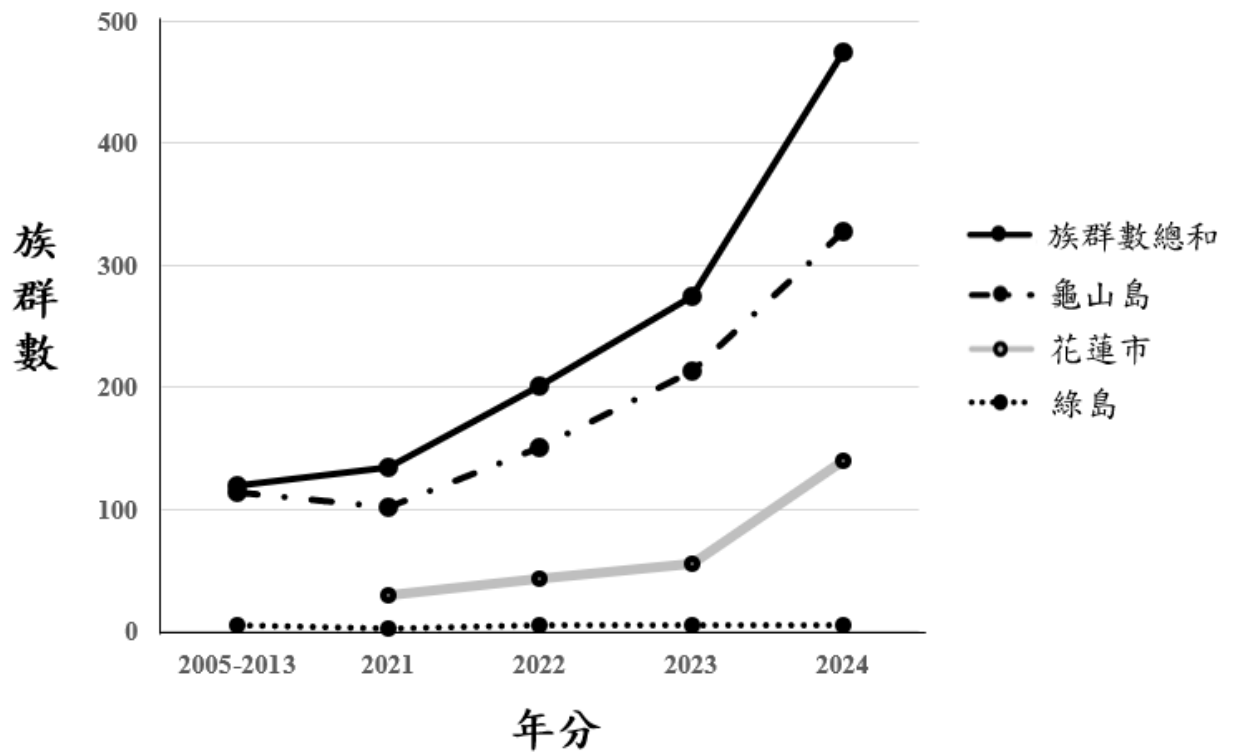
圖一、琉球狐蝠之地理分布圖

本圖呈現琉球狐蝠於各島嶼的族群分布，以不同底色區分不同的亞種族群。本研究所使用之樣本數另外標明在該區域的括弧內。星號 (*) 代表 DNA 序列來自 Genbank 或者 Dryad 數位資料庫。另外，將臺灣及八重山族群分布的島嶼群（上圖紅框處）以較大比例尺呈現相對地理位置（下圖）。



圖二、臺灣狐蝠的性別鑑定電泳膠圖

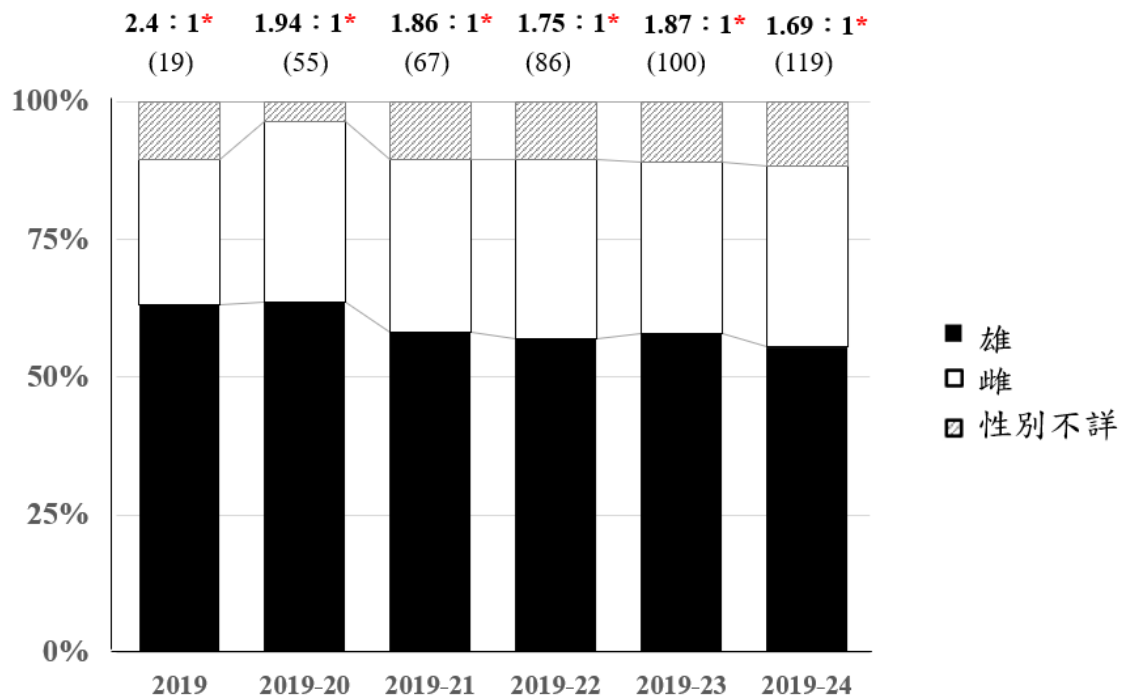
1-4 號為受測試之樣本；F：正控制組，雌性；M：正控制組，雄性；N：負控制組，以二次水取代 DNA template。將受測試樣本與正控制組比對後，鑑定性別如下：1 和 2 為雄性，3 為雌性，4 的條帶模糊且微弱，視為無效。



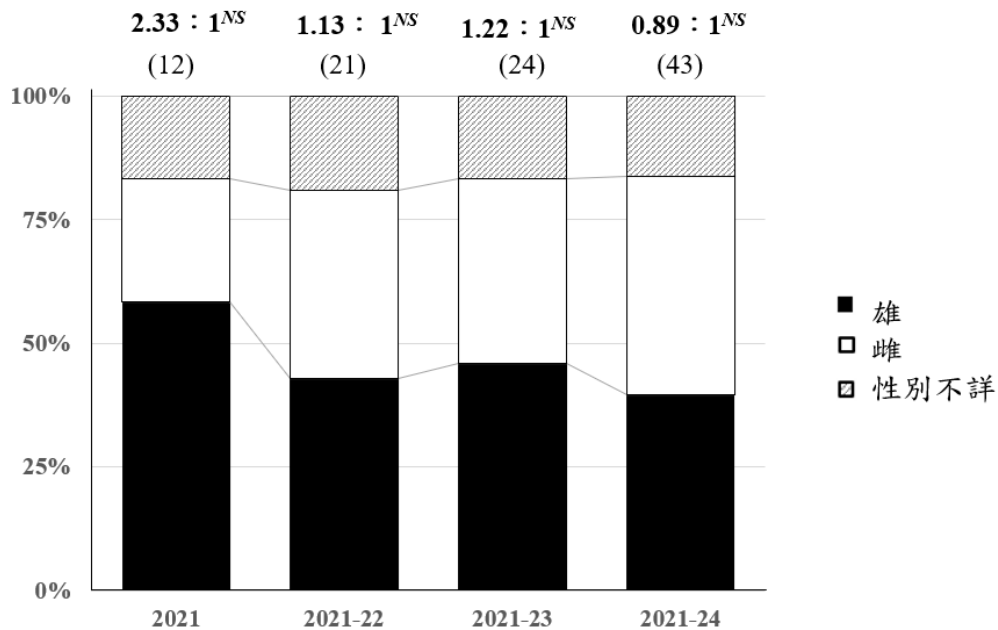
圖三、臺灣狐蝠近年累積族群數之變化

以不同顏色標示綠島、龜山島和花蓮三處居留族群歷年的族群估算值以及加總的族群數量。早期 2005~2013 年的資料整合成一筆估算值呈現，自 2021 年起則逐年累計監測之族群數。

(a)

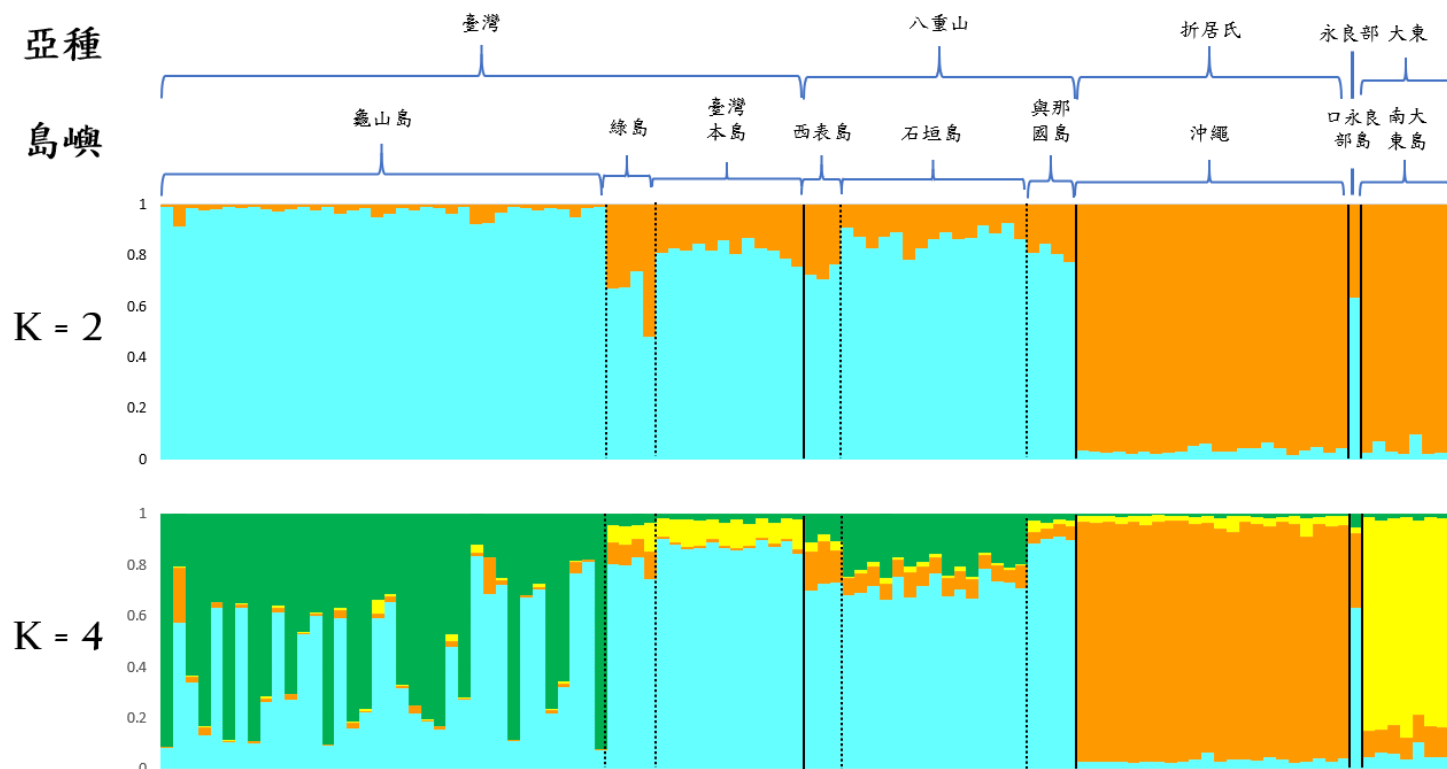


(b)



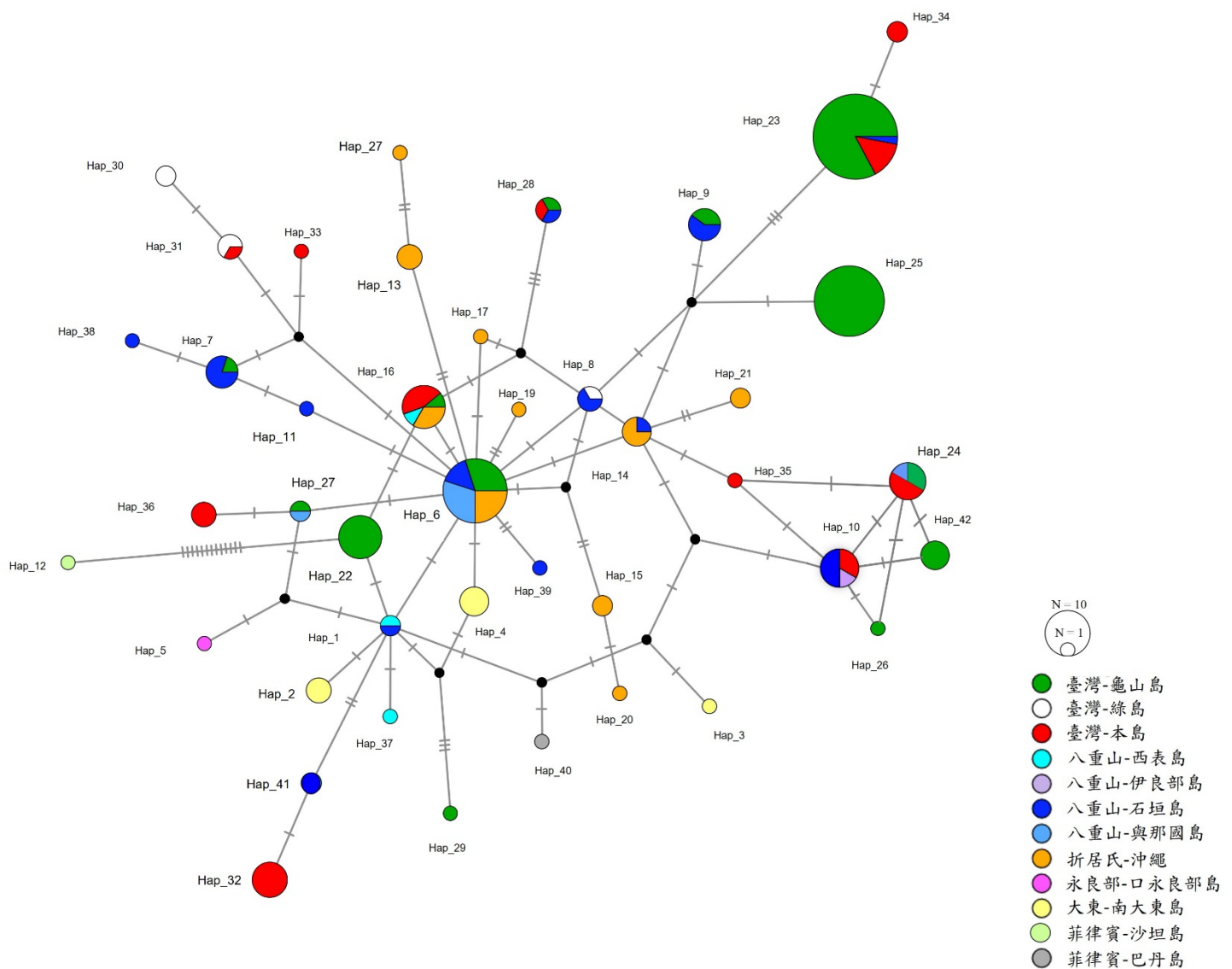
圖四、龜山島及花蓮市近年已鑑定個體之性別比變化

(a) 龜山島 (2019~2024); (b) 花蓮市 (2021~2024)。縱軸代表個體數佔的百分比，橫軸代表年分 (花蓮僅納入 2021 年後採樣及實驗方法穩定後的個體監測紀錄)。直條圖黑色部分代表雄性，白色代表雌性，斜紋部分代表性別不詳的個體，性別比例及樣本數分別標示在每一對應年分上方。^{NS}: 統計非顯著; *: 統計顯著 ($P < 0.05$)



圖五、以 STRUCTURE 分析琉球狐蝠個體的遺傳結構

建構來自五亞種、104 隻琉球狐蝠的遺傳結構圖，黑色垂直實線用以區隔不同的亞種，同亞種之內再以虛線區隔每一座獨立島嶼。每一垂直條代表單一個體，每一顏色代表一個遺傳分群，每種顏色的長度與該個體被歸類至某一分群之機率成正比。分析結果顯示最可能的遺傳分群數目為 2。Y 軸代表比例，範圍在 0~1 之間。上圖為最佳分群 (K=2)，下圖為次佳分群 (K=4)。



圖六、琉球狐蝠的單倍型網絡圖

於 184 隻跨亞種及族群的個體，共計鑑定出 42 個粒線體單倍型。每一顏色代表來自一個獨立島嶼的族群，右下註釋欄中的名稱包含「亞種名-島嶼名」。每個單倍型的尺寸大小與出現頻率成比例。每一線段代表單一點突變；而每一節點則代表一假想的中間單倍型。

附錄一、歷年臺灣狐蝠的個體資料

出沒紀錄僅列出近五年 (2019~2024) 的分布，「●」代表個體於該年度曾出現過，性別欄 M 為雄性、F 為雌性、N 代表性別不詳。「成熟狀況」意為個體首次發現時的紀錄，代號 A 為成體、SA 為亞成體、J 為幼體。若為來自臺北市立動物園、野外救傷或撿拾之死亡個體，另於備註欄註明。

資料庫 個體名	族群	2019	2020	2021	2022	2023	2024	性別	成熟 狀況	首次 記錄 年分	呼名	備註
TW_02	不詳							F	A	1995	蝠小紅	動物園
TW_G_06	龜山島							M	J	2009		
TW_G_08	龜山島							M	A	2009		
TW_G_09	龜山島							M	A	2009		
TW_G_10	龜山島							M	A	2011		
TW_G_11	龜山島							F	A	2011		
TW_G_12	龜山島							F	J	2011		
TW_G_13	龜山島							F	J	2011		
TW_G_14	龜山島							F	J	2011		
TW_G_15	龜山島							M	J	2011		
TW_G_16	龜山島							F	J	2012		
TW_G_17	龜山島							M	J	2012		
TW_G_18	龜山島							M	J	2012		
TW_G_19	龜山島							M	J	2012		
TW_G_20	龜山島							F	J	2012		
TW_G_21	龜山島							M	A	2012		
TW_G_22	龜山島							M	A	2012		
TW_G_23	龜山島							M	A	2012		
TW_G_25	龜山島							M	SA	2012		
TW_G_26	龜山島							F	SA	2012		
TW_G_27	龜山島							M	J	2009		
TW_G_28	龜山島							M	A	2009		
TW_G_29	龜山島							M	A	2009		
TW_G_32	龜山島	●						F	SA	2019		
TW_G_33	龜山島	●						M	A	2019		
TW_G_34	龜山島		●					F	A	2020		
TW_G_35	龜山島		●	●				F	A	2020	小愛	
TW_G_36	龜山島		●					M	SA	2020		

資料庫 個體名	族群	2019	2020	2021	2022	2023	2024	性別	成熟 狀況	首次 記錄 年分	呼名	備註
TW_G_37	龜山島		●	●	●			F	SA	2020		
TW_G_38	龜山島	●	●			●		M	A	2019		
TW_G_39	龜山島		●					F	SA	2020		
TW_G_40	龜山島		●	●				F	SA	2020		
TW_G_41	龜山島		●					M	A	2020		
TW_G_42	龜山島		●					M	J	2020		
TW_G_43	龜山島		●					M	SA	2020		
TW_G_44	龜山島		●					M	J	2020		
TW_G_45	龜山島		●					F	A	2020		
TW_G_46	龜山島			●	●			M	SA	2021		
TW_G_47	龜山島			●				F	A	2021		
TW_G_48	龜山島			●				M	SA	2021		
TW_G_49	龜山島			●				M	A	2021	正男	
TW_G_50	龜山島				●			M	SA	2022		
TW_G_51	龜山島				●			F	A	2022		
TW_G_52	龜山島				●			F	A	2022		
TW_G_53	龜山島			●	●			F	A	2021		
TW_G_54	龜山島				●			F	A	2022		
TW_G_55	龜山島			●	●			F	A	2021		
TW_G_56	龜山島				●			M	SA	2022		
TW_G_57	龜山島		●		●			M	A	2020		
TW_G_58	龜山島				●			F	A	2022		
TW_G_59	龜山島				●			M	SA	2022		
TW_G_60	龜山島				●			F	A	2022		
TW_G_61	龜山島				●			F	A	2022		
TW_G_62	龜山島				●			F	A	2022		
TW_G_63	龜山島				●			M	SA	2022		
TW_G_F001	龜山島	●						M		2019		
TW_G_F002	龜山島	●						F		2019		
TW_G_F004	龜山島	●						M		2019		
TW_G_F005	龜山島	●						M		2019		
TW_G_F006	龜山島	●						N		2019		
TW_G_F007	龜山島	●						N		2019		
TW_G_F008	龜山島	●						M		2019		

資料庫 個體名	族群	2019	2020	2021	2022	2023	2024	性別	成熟 狀況	首次 記錄 年分	呼名	備註
TW_G_F009	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F010	龜山島		●					F		2020		
TW_G_F011	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F012	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F013	龜山島		●					F		2020		
TW_G_F014	龜山島		●					F		2020		
TW_G_F015	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F016	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F017	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F018	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F019	龜山島		●					F		2020		
TW_G_F020	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F021	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F022	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F024	龜山島		●	●		●		M		2020		
TW_G_F025	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F026	龜山島		●					F		2020		
TW_G_F027	龜山島	●	●					M		2019		
TW_G_F028	龜山島		●					F		2020		
TW_G_F029	龜山島		●					F		2020		
TW_G_F030	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F031	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F032	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F033	龜山島	●						M		2019		
TW_G_F034	龜山島			●				M		2021		
TW_G_F035	龜山島	●			●			M		2019		
TW_G_F036	龜山島	●						M		2019		
TW_G_F037	龜山島	●						M		2019		
TW_G_F038	龜山島		●					M		2020		
TW_G_F039	龜山島	●						F		2019		
TW_G_F040	龜山島	●						F		2019		
TW_G_F041	龜山島	●						M		2019		
TW_G_F042	龜山島	●						F		2019		
TW_G_F043	龜山島		●	●				M		2020		

資料庫 個體名	族群	2019	2020	2021	2022	2023	2024	性別	成熟 狀況	首次 記錄 年分	呼名	備註
TW_G_F044	龜山島			●				N		2021		
TW_G_F046	龜山島			●				N		2021		
TW_G_F048	龜山島			●				N		2021		
TW_G_F050	龜山島				●			N		2022		
TW_G_F051	龜山島				●			N		2022		
TW_G_F052	龜山島				●			M		2022		
TW_G_F053	龜山島				●			M		2022		
TW_G_F054	龜山島				●			M		2022		
TW_G_F056	龜山島				●			M		2022		
TW_G_F057	龜山島				●			M		2022		
TW_G_F058	龜山島				●			M		2022		
TW_G_F059	龜山島			●				N		2021		
TW_G_F060	龜山島			●				N		2021		
TW_G_F061	龜山島					●		F		2023		
TW_G_F062	龜山島					●		F		2023		
TW_G_F063	龜山島					●	●	M		2023		
TW_G_F064	龜山島					●		M		2023		
TW_G_F065	龜山島					●	●	N		2023		
TW_G_F066	龜山島					●		M		2023		
TW_G_52	龜山島					●	●	M	SA	2023		
TW_G_F068	龜山島					●		M		2023		
TW_G_F069	龜山島					●		M		2023		
TW_G_F070	龜山島					●	●	M		2023		
TW_G_F071	龜山島					●		F		2023		
TW_G_F072	龜山島					●		N		2023		
TW_G_F073	龜山島					●		M		2023		
TW_G_F074	龜山島					●		M		2023		
TW_G_F075	龜山島						●	N		2024		
TW_G_F076	龜山島						●	M		2024		
TW_G_F077	龜山島						●	M		2024		
TW_G_F078	龜山島						●	M		2024		
TW_G_F079	龜山島						●	N		2024		
TW_G_F080	龜山島						●	M		2024		
TW_G_F081	龜山島						●	F		2024		

資料庫 個體名	族群	2019	2020	2021	2022	2023	2024	性別	成熟 狀況	首次 記錄 年分	呼名	備註
TW_G_F082	龜山島						●	N		2024		
TW_LD_01	綠島							M	A	1986	蝠小綠	動物園
TW_LD_02	綠島							M	A	1986	#4	動物園
TW_LD_03	綠島							M	A	2001	#2	動物園
TW_LD_04	綠島			●				N		2021		
TW_LD_05	綠島			●				N		2021		
TW_LD_06	綠島				●			M		2022		
TW_TW_01	花蓮市區	●			●			N		2019		
TW_TW_02	花蓮市區	●						M	A	2019		死亡
TW_TW_03	宜蘭外海							M	SA	2006	蝠小蘭	救傷
TW_TW_04	新北貢寮							F		2015		救傷
TW_TW_05	花蓮鳳林							M	SA	2006	蝠小花	救傷
TW_TW_06	花蓮市區			●				F		2021		
TW_TW_07	花蓮市區			●			●	M		2021		
TW_TW_08	花蓮市區			●				F		2021		
TW_TW_09	花蓮市區			●	●	●	●	M		2021		
TW_TW_10	花蓮市區			●				M		2021		
TW_TW_11	花蓮市區			●	●		●	M	A	2021	小華	
TW_TW_12	花蓮市區			●				M		2021		
TW_TW_13	花蓮市區			●	●	●	●	M		2021		
TW_TW_14	花蓮市區			●	●			M	A	2021		死亡
TW_TW_15	花蓮市區				●	●	●	M	A	2022	401	救傷
TW_TW_16	花蓮市區				●			F	A	2022	雙蝠	
TW_TW_17	花蓮市區				●			F	SA	2022	小野	
TW_TW_18	花蓮市區				●	●	●	F	A	2022	花媽	
TW_TW_19	花蓮市區			●	●		●	F	A	2021	小菁	
TW_TW_20	花蓮市區				●		●	F		2022		
TW_TW_21	花蓮市區				●			M		2022		
TW_TW_22	花蓮市區			●				N		2021		
TW_TW_23	花蓮市區			●				N		2021		
TW_TW_24	花蓮市區				●			N		2022		
TW_TW_25	花蓮市區				●	●		F	A	2022		
TW_TW_26	花蓮市區					●	●	M	A	2023	麻吉	
TW_TW_27	花蓮市區					●		F		2023		

資料庫 個體名	族群	2019	2020	2021	2022	2023	2024	性 別	成熟 狀況	首次 記錄 年分	呼名	備註
TW_TW_28	花蓮市區					●	●	M	A	2023	小策	
TW_TW_29	花蓮市區						●	M	A	2024	小橋	
TW_TW_30	花蓮市區						●	M	A	2024	警察	
TW_TW_31	花蓮市區						●	M	J	2024	蝠寶	救傷
TW_TW_32	花蓮市區						●	F	J	2024	蝠妹	救傷
TW_TW_33	花蓮市區						●	F		2024	1000	
TW_TW_34	花蓮市區						●	F		2024	嘉嘉	
TW_TW_35	花蓮市區						●	F		2024		
TW_TW_36	花蓮市區						●	M		2024		
TW_TW_37	花蓮市區						●	F		2024		
TW_TW_38	花蓮市區						●	M		2024		
TW_TW_39	花蓮市區						●	N		2024		
TW_TW_40	花蓮市區						●	N		2024		
TW_G_F083	龜山島						●	M		2024		
TW_G_F084	龜山島						●	F		2024		
TW_G_F085	龜山島						●	F		2024		
TW_G_F086	龜山島						●	F		2024		
TW_G_F087	龜山島						●	M		2024		
TW_G_F088	龜山島						●	M		2024		
TW_G_50	龜山島						●	F	SA	2024		
TW_G_51	龜山島						●	F	SA	2024		
TW_G_53	龜山島						●	F	A	2024		
TW_G_54	龜山島						●	F	A	2024		
TW_G_55	龜山島						●	M	A	2024	小新	
TW_TW_41	花蓮市區						●	F	A	2024	文文	
TW_TW_42	花蓮市區						●	F	SA	2024	亮菁菁	
TW_TW_43	花蓮市區						●	F	SA	2024	小原	
TW_TW_44	花蓮市區						●	F		2024		
TW_TW_45	花蓮市區						●	N		2024		
TW_TW_46	花蓮市區						●	M		2024		
TW_TW_47	花蓮市區						●	F		2024		

附錄二、野外調查照片



圖一、龜山島狐蝠的新鮮排遺



圖二、龜山島狐蝠的新鮮食渣



圖三、龜山島環湖步道為狐蝠重要的
夜間覓食場域



圖四、花蓮北濱公園繫放追蹤中的雌性
狐蝠個體



圖五、研究人員於花蓮美崙溪口找尋
排遺、食渣



圖六、綠島尾湖橋過往為少數穩定的狐
蝠覓食點，前年颱風過後坍方，已難再
見到個體



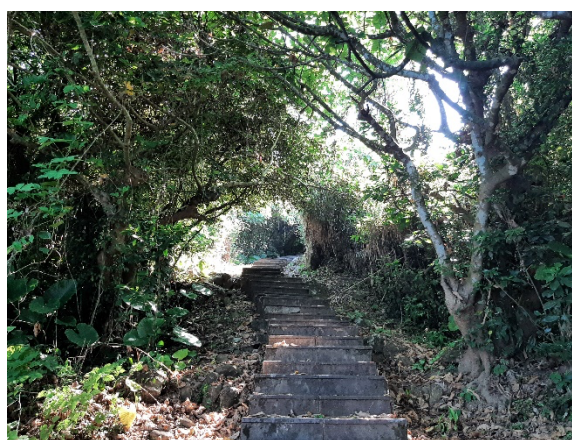
圖七、花蓮市區的新鮮大葉山欖食渣



圖八、龜山島環湖步道的正榕食渣



圖九、龜山島 401 步道的三葉香山圓食渣



圖十、龜山島401步道樣線是狐蝠重要的覓食棲地



圖十一、日本石垣島的狐蝠新鮮食渣



圖十二、臺日研究人員於與那國島架網捕捉狐蝠



圖十三、臺日研究人員為中網個體解網



圖十四、於石垣島夜間觀察狐蝠及採集分析樣本



圖十五、架設霧網捕捉狐蝠



圖十六、石垣島結實累累的瓊崖海棠樹下遍地食渣



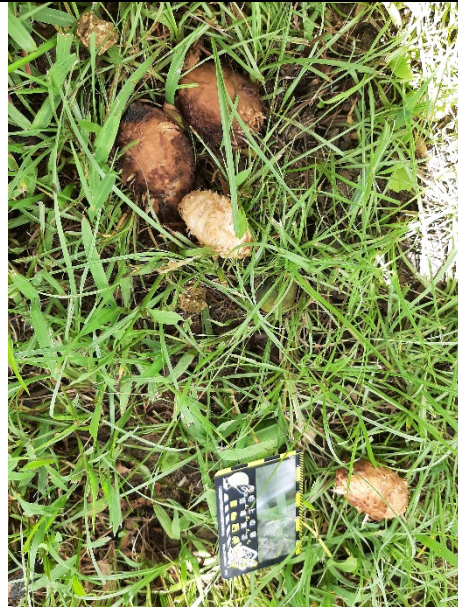
圖十七、與那國島多處民宅種有狐蝠喜食的樹種



圖十八、與那國島一處種植多棵大型福木的狐蝠覓食區



圖十九、研究人員於石垣島搜尋狐蝠排遺及食渣



圖二十、石垣島路旁觀查到的狐蝠攪仁食渣