

Coventry
University

Coventry University Repository for the Virtual Environment (CURVE)

Author names: Yang, J. , Wilkinson, D.M. and Smith H.G.

Title: Fauna and distribution of Testacea (Protozoa) from Arctic, Antarctic and Tibet.

Article & version: Published version

Original citation & hyperlink:

Yang, J. , Wilkinson, D.M. and Smith H.G. (2010) Fauna and distribution of Testacea (Protozoa) from Arctic, Antarctic and Tibet. *Biodiversity Science*, volume 18 (4): 373-382.

<http://www.biodiversity-science.net/EN/abstract/abstract8825.shtml#>

This is an open access article distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs licence. Please see

http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/deed.en_GB for full licence terms.

Available in the CURVE Research Collection: July 2012

<http://curve.coventry.ac.uk/open>

北极、南极和西藏有壳虫区系与分布

杨 军^{1*} Humphrey G. Smith² David M. Wilkinson³

1 (中国科学院城市环境研究所, 城市环境与健康重点实验室, 厦门 361021)

2 (Environmental Sciences, James Starley Building, Coventry University, Priory Street, Coventry CV1 5FB, UK)

3 (School of Natural Science and Psychology, Liverpool John Moores University, Byrom Street, Liverpool L3 3AF, UK)

摘要: 有壳虫(Testacea)是一类常见的自由生活的原生动物, 在生态系统物质循环和能量流动中发挥重要作用。作者在分析地球三极(北极、南极、西藏)地区有壳虫种类名录(62属315种)基础上, 对有壳虫区系特征、地理分布及其影响因素进行了研究。结果显示, 北极地区已记录25科51属232种; 南极地区20科30属131种; 西藏地区22科42属173种。三个地区物种丰富度最高的属均为砂壳虫属(*Diffugia*)、匣壳虫属(*Centropyxis*)、梨壳虫属(*Nebela*)、鳞壳虫属(*Euglypha*)和表壳虫属(*Arcella*); 5个属的种数分别占北极、南极、西藏总种数的51.3%、63.4%和60.1%。此外, 3个地区共有种数是73(23.2%), 共有属数是24(38.7%); 仅在1个地区记录的种数是167种(53.0%)。在三极地区40个亚区域, 苔藓鳞盖虫(*Assulina muscorum*)和旋匣壳虫(*Centropyxis aerophila*)的分布最广泛, 出现频率均高达90%。聚类分析显示, 三个地区种水平相似性系数为51.3–56.3%, 属于中等相似, 北极和西藏相似系数最大。相似性分析表明, 虽然有壳虫具有较强的长距离被动扩散能力, 但是一些大于100 μm的种类不是全球性分布。有壳虫的地理分布格局与个体大小、生境类型、地质历史事件等密切相关, 分析结果受物种鉴定标准、样品数量、空间尺度大小等因素影响。

关键词: 有壳虫, 北极, 南极, 西藏, 区系分析, 地理分布

Fauna and distribution of Testacea (Protozoa) from Arctic, Antarctic and Tibet

Jun Yang^{1*}, Humphrey G. Smith², David M. Wilkinson³

1 Key Laboratory of Urban Environment and Health, Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China

2 Environmental Sciences, James Starley Building, Coventry University, Priory Street, Coventry CV1 5FB, UK

3 School of Natural Science and Psychology, Liverpool John Moores University, Byrom Street, Liverpool L3 3AF, UK

Abstract: Testacea (or testate amoebae, thecamoebians) are free-living amoeboid protozoa inhabiting a shell or test and they play an important role in material cycle and energy flow in terrestrial and aquatic ecosystems. The fauna of Testacea was analyzed from three polar regions of the Earth (Arctic, Antarctic and Tibet). In total, 315 species from 62 genera were recorded in the polar regions, i.e. 232 species (51 genera) in the Arctic, 131 species (30 genera) in the Antarctic, and 173 species (42 genera) in Tibet. In each polar region, the most diverse genera were *Arcella*, *Centropyxis*, *Diffugia*, *Euglypha*, *Nebela*; they accounted for 51.3%, 63.4% and 60.1% of the total species number in the Arctic, Antarctic and Tibet, respectively. Seventy-three species (23.2% of all species) and twenty-four genera (38.7% of all genera) were common to the three polar regions. One hundred and sixty-seven species (53.0% of species) were found only in one of the polar regions. Both *Assulina muscorum* and *Centropyxis aerophila* were widely distributed with the highest frequency (90%) in 40 subregions from the Arctic, Antarctic and Tibet. Cluster analysis revealed that the highest species-level similarity of Testacea was between the Arctic and Tibet (56.3%). Further, species similarity was the highest between the Arctic and Tibet based on Arcellinida species data, but the lowest based on filose Testacea

收稿日期: 2010-06-13; 接受日期: 2010-07-02

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-QN401), 中国科技部国际科技合作项目(2009DFB90120), 福建省科技计划重点项目(2009Y0044), 国家自然科学基金(30800097)和中国科学院优秀博士学位论文、院长奖获得者科研启动专项资金项目

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jyang@iue.ac.cn

species. Distinct differences in Testacea fauna indicate that some species are not ubiquitously distributed in spite of better passive long-distance dispersal than macro-organisms. Geographic distributional patterns of Testacea diversity are closely related to body size, habitat type and historical events, and our perception of these patterns are strongly influenced by taxonomic resolution (morphological criteria), sampling effort and spatial scales. We propose that study of genetic diversity among and within common Testacea morphospecies in relation to ecological and historical factors will elucidate geographic distributional patterns within this interesting group.

Key words: testate amoebae, Arctic, Antarctic, Tibet, faunal analysis, geographic distribution

北极、南极和西藏珠穆朗玛峰分别是地球的最北端、最南端和海拔最高点, 被称为“地球三极”。地球三极地区生态系统对于全球变化特别是气候变化十分敏感, 是研究全球气候变化生态效应的关键地区, 因此三极地区的生物多样性与区系特征亦备受关注。由于研究条件的限制, 以往三极生物区系研究主要集中于大型动物或植物, 例如, 北极熊 (*Ursus maritimus*)、南极企鵝 (*Pygoscelis antarctica*) 和藏羚羊 (*Pantholops hodgsoni*) 的研究已经深入到基因组水平, 但是人们对进化历史较长的单细胞微型生物区系与分布的认识还远远不够 (Petz *et al.*, 2007; Wulff *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2010)。

生物多样性的空间分布是生态学研究的核心问题之一, 也是深入认识生物地球化学循环的关键基础。由于微型生物 (主要包括: 细菌、原生动、单细胞藻类、低等真菌) 具有个体小、繁殖周期短、丰度高、易于全球扩散、物种—面积曲线较平坦、成种速率低、物种灭绝率低等特点, 专家们普遍认为: 微型生物分布于世界各地, 但环境条件决定其是否能够生存 (Wilkinson *et al.*, 2001; Finlay, 2002; O'Malley, 2007)。然而近 10 年来, 随着研究深度和广度的不断拓展, 微型生物是全球性分布的观点逐渐受到质疑, 最直接的证据就是一些微型生物种类存在明显的地理分布格局 (Green & Bohannan, 2006; Martiny *et al.*, 2006; Foissner, 2008)。例如, 一种有壳虫 *Nebela (Apodera) vas* 广泛分布于冈瓦纳大陆和南极地区岛屿, 尽管古北区和新北区有其合适的生存环境, 但是却没有发现其分布 (Smith & Wilkinson, 2007)。

有壳虫 (Testacea) 隶属原生动物界 (Protozoa) 根足门 (Rhizopoda), 是一类具有叶状足、丝状足或网状足, 且胞质外被一个外壳的肉足虫, 又被称作“有壳肉足虫”或“有壳变形虫”。有壳虫是一类古老的单细胞原生动物, 壳体几微米至几百微米, 广泛

分布于淡水、土壤、湿地等生境, 以细菌、藻类、真菌、碎屑、原生动、小型轮虫和线虫等为食, 在生态系统物质循环和能量流动中发挥承上启下的重要作用, 其壳体化石最早可追溯到 7.5 亿年前的元古代 (Ogden & Hedley, 1980; Porter & Knoll, 2000; Meisterfeld, 2002; Mitchell *et al.*, 2008)。国际上对有壳虫的研究始于 1815 年, 迄今已描述 2,000 多种, 其中我国已发现 330 余种 (杨军, 2006; Mitchell *et al.*, 2008)。

北极 (Levander, 1901)、南极 (Richters, 1908)、喜马拉雅山脉 (Penard, 1907) 地区有壳虫考察均开始于 20 世纪初。但是 20 世纪上半叶的调查地点极少、资料较分散, 难于对三极地区有壳虫进行系统的区系与分布分析。近三、四十年来, 欧美学者对南极和北极地区, 亚洲学者对西藏及其邻近地区有壳虫进行了较全面地调查。比利时学者 Beyens 和 Chardez (1995) 最早系统整理了北极地区有壳虫名录, 列出 291 种及亚种。随后, Wilkinson (2001) 分析南极和北极两个地区 127 种有壳虫的地理分布, 发现壳体大于 100 μm 的种类趋向于仅分布于一个地区。2006 年, Yang 等 (2006) 发现西藏及邻近地区有壳虫分布存在地理分布格局, 物种丰富度 (species richness) 与温度和降水量等气候因子显著正相关。最近, Yang 等 (2010) 总结出地球三极地区有壳虫名录, 合计 303 种, 基于壳体大小进行同属内种间比较分析, 发现物种个体愈小, 愈趋于广泛分布。本文拟在三极地区有壳虫名录基础上进行区系特征与地理分布研究, 以期推进有壳虫原生动物区系和生物地理学研究的深入开展。

1 材料与方法

1.1 数据来源

种类数据主要来自 Yang 等 (2010) 总结的地球三

极地区有壳虫名录,共61属303种。此外,本文增加了西藏邻近区域喜马拉雅山脉的有壳虫数据,包括锡金境内16种(Penard, 1907)、尼泊尔境内16种(Laminger, 1972)、印度境内23种(Suxena, 1979; Raju & Suxena, 1979)。总体而言,除了4个北极的未定种和6个南极的未定种外,本文分析的三极地区有壳虫共计包括62属315种。

为比较三极地区不同亚区域有壳虫区系与分布,综合有壳虫调查情况和研究地点地理位置,将北极地区划分为17个亚区域、南极分为11个亚区域(Yang *et al.*, 2010)、西藏分为12个亚区域(Yang *et al.*, 2006)。由于13个种的采样点位置(经纬度)不明,因此40个亚区域共包括302种有壳虫。

1.2 分类整理

有壳虫种类鉴定主要依靠壳体形态进行,目前还没有一个被广泛接受的分类系统。不同学者对有壳虫形态种特别是亚种鉴定标准常常有不同的观点,加之有壳虫的繁殖以无性生殖为主,壳体特征的种内变异有时较大。而且,三极地区有壳虫的主要研究涉及40多位学者,这些学者间种类鉴定方面的分歧往往给区系比较造成了障碍(Yang *et al.*, 2010)。因此,基于形态种在亚种水平分析将难于进行客观、有效的区系比较(Mitchell & Meisterfeld, 2005)。本文分类单元采用分歧相对较小的属和种,亚种均未列出。

参照Meisterfeld(2002)分类系统,对原始记录中的种类进行分类整理,包括部分亚种被提升为种、同物异名的考证与统一。例如:*Pontigulasia bigibbosa* Penard, 1902 是 *Zivkovicia compressa* (Carter, 1864) Ogden, 1983的同物异名,所以,这两个种名在分析中全部统一为后者。此外,根据Nicholls(2003)对壳体特征的分析,弯颈虫属(*Campascus*)从曲颈虫科(Cyphoderiidae)转移到沙名虫科(Psammonobiotidae)。Lara等(2007)基于SSU rRNA基因分析,建立鳞盖虫科(Assulinidae),并且将鳞盖虫属(*Assulina*)和扁壳虫属(*Placocista*)从鳞壳科(Euglyphidae)中独立出来,划分到鳞盖虫科。

1.3 数据分析

利用单因素方差分析(one-way ANOVA)和Turkey HSD检验比较三极地区间有壳虫物种丰富度是否存在显著差异。

应用Sørensen's相似性系数(S)表示各地区间有

壳虫区系相似性程度(Sørensen, 1948),该系数的计算公式为 $S=2c/(a+b)$ 。其中, a 是A地区全部种类数, b 是B地区全部种类数, c 是A、B两地区共同种类数。根据Sørensen's相似性系数公式,可计算出地区之间有壳虫区系的相似性系数矩阵。

利用Primer5.0软件进行相似性分析、聚类分析、非度量多维尺度分析。多维尺度分析(MDS, multidimensional scaling)是基于研究对象之间的相似性或距离,将研究对象在一个低维(二维或三维)的空间形象地表示出来,是排序分析的一种图示法,能简单明了地显示各研究对象之间的相对关系。

2 结果

2.1 区系组成

除2个属(*Pseudoawerintzewia*和*Frenzelina*)的科地位未定外,三极地区60个属隶属于26个科(表1)。其中,叶足类有壳虫(lobose Testacea),即表壳目(Arcellinida)共计15科37属247种,包括科地位未定属1个,*Pseudoawerintzewia*;丝足类有壳虫(filose Testacea)11科25属68种,包括科地位未定的属1个,*Frenzelina*(表1)。

北极地区已记录有壳虫为25科51属232种(包括科地位未定1属1种);南极地区20科30属131种(包括科地位未定1属1种);西藏地区22科42属173种(表1)。

2.2 区系特征

总体而言,三极地区有壳虫物种丰富度最高的5个科依次是:砂壳科、匣壳科、梨壳科、鳞壳科、表壳科,分别占总体的25.1%(79种)、11.7%(37种)、9.8%(31种)、8.3%(26种)和6.3%(20种)。以上5科约占总科数的1/5,共包括19属193种,分别占总属数的30.6%和总种数的61.3%。其余科的种数占总体的比例均小于4%(表1)。北极、南极、西藏3个地区有壳虫主要科的种数显示了相似的趋势,即以上5个科的种数最多,其余科的种数很少(表1)。

三极地区有壳虫物种丰富度最高的属依次是:砂壳虫属(*Diffugia*)、匣壳虫属(*Centropyxis*)、梨壳虫属(*Nebela*)、鳞壳虫属(*Euglypha*)、表壳虫属(*Arcella*),分别占总体的22.9%(72种)、11.1%(35种)、9.2%(29种)、5.7%(18种)和5.1%(16种)(图1)。这5个属仅占总属数的8.1%;但是包括170种,占总种数

表1 地球三极地区有壳虫各科已记录属数和种数

Table 1 Number of genera and species of Testacea recorded from three polar regions of the Earth

科 Family	属数 Number of genera				种数 Number of species			
	北极 Arctic	南极 Antarctic	西藏 Tibet	三极 Three poles	北极 Arctic	南极 Antarctic	西藏 Tibet	三极 Three poles
表壳目 Arcellinida								
砂壳科 Diffugiidae	4	1	6	6	47	28	52	79
匣壳科 Centropyxidae	3	1	1	3	32	19	22	37
梨壳科 Nebelidae	2	1	2	2	20	15	13	31
表壳科 Arcellidae	2	2	3	3	14	7	15	20
缝口虫科 Plagiopyxidae	2	1	3	3	9	5	6	12
三角嘴科 Trigonopyxidae	2	2	2	2	9	4	7	12
旋扁壳科 Lesquereusiidae	3	2	3	4	9	2	8	11
隐砂壳科 Cryptodiffugiidae	3	3	2	3	9	7	2	9
拟方壳科 Paraquadrulidae	1	1	1	1	8	1	2	8
微囊壳科 Microcoryciidae	2	2	0	3	4	4	0	7
截口虫科 Heleoperidae	2	1	2	2	5	3	4	6
螺足虫科 Cochliopodiidae	1	0	1	1	4	0	2	5
茄壳科 Hyalospheniidae	1	1	1	1	4	2	3	4
法帽科 Phryganellidae	1	1	1	1	4	2	3	4
微衣壳科 Microchlamyidae	1	1	1	1	1	1	1	1
地位未定 <i>Incertae sedis</i>	1	0	0	1	1	0	0	1
小计 Subtotal	31	20	29	37	180	100	140	247
丝足类有壳虫 Filose Testacea								
鳞壳科 Euglyphidae	5	3	4	5	22	18	15	26
三足虫科 Trinematidae	2	2	2	2	9	6	6	12
足衣虫科 Chlamydephryidae	3	0	2	4	4	0	4	7
鳞盖虫科 Assulinidae	2	1	1	2	5	2	2	5
拟砂壳科 Pseudodiffugiidae	1	1	1	1	4	2	2	5
沙名虫科 Psammonobiotidae	1	1	1	3	1	1	2	4
曲颈虫科 Cyphoderiidae	2	1	1	2	3	1	1	3
双穴虫科 Amphitremidae	2	0	0	2	2	0	0	2
薄壳科 Lieberkuehnidae	0	0	1	1	0	0	1	1
小网足虫科 Microgromiidae	1	0	0	1	1	0	0	1
保琳虫科 Paulinellidae	1	0	0	1	1	0	0	1
地位未定 <i>Incertae sedis</i>	0	1	0	1	0	1	0	1
小计 Subtotal	20	10	13	25	52	31	33	68
合计 Total	51	30	42	62	232	131	173	315

的54.0%。绝大多数属的物种丰富度较低,其中单种属27个,双种属9个,占总属数的58.1%(36属)。北极、南极、西藏三个地区有壳虫主要属的种数呈现相似的趋势(图1),即以上5个属的种数最多,分别占北极、南极、西藏总种数的51.3%、63.4%和60.1%;其余属的种数很少,其中北极、南极、西藏的单种属分别是21个、12个和18个。

2.3 地理分布

尽管北极、南极、西藏有壳虫种数分别为232、

131和173,分别占总体的73.7%、41.6%和54.9%,但是方差分析对三极地区物种丰富度比较,发现三极之间没有显著差异($F_{2,37} = 0.987, P=0.382$)。

在种水平,三极地区共有种数是73,占总种数的23.2%;北极的特有种最多,为89种;仅分布于南极和西藏地区的种数最少,仅为5种(图2)。在属水平,三极地区共有属高达24个,占总属数的38.7%;仅分布于南极和西藏地区的属数为0(图3)。

仅在1个地区记录的种数是167种(图2),占总种

数的53.0%。在三极40个亚区域, 约1/3的有壳虫种类(100种)仅在一个亚区域发现, 分布频率是2.5%; 有25种的分布频率 $\geq 50\%$ (图4)。这25种包括3种表壳虫(*Arcella arenaria*, *A. discoides*, *A. rotundata*)、1种鳞盖虫(*Assulina muscorum*)、7种匣壳虫(*Centropyxis aculeata*, *C. aerophila*, *C. constricta*, *C. ecornis*, *C. platystoma*, *C. sphagnicola*, *C. sylvatica*)、1种蛹壳虫(*Corythion dubium*)、1种砂壳虫(*Diffflugia penardi*)、5种鳞壳虫(*Euglypha ciliata*, *E. laevis*, *E. rotunda*, *E. strigosa*, *E. tuberculata*)、3种梨壳虫(*Nebela collaris*, *N. dentistoma*, *N. lageniformis*)、1种法帽虫(*Phryganella acropodia*)、3种三足虫(*Trinema complanatum*, *T. enchelys*, *T. lineare*)。其中, 苔藓鳞盖虫(*Assulina muscorum*)和旋匣壳虫(*Centropyxis aerophila*)的分布频率均高达90%, 暖昧蛹壳虫(*Corythion dubium*)是82.5%, 顶足法帽虫

(*Phryganella acropodia*)是80%, 斜口三足虫(*Trinema enchelys*)和线条三足虫(*T. lineare*)均为75%。表明这6种有壳虫在三极地区分布最广。

2.4 区系相似性

三极地区有壳虫种水平相似性系数为51.3–56.3%, 属于中等相似; 属水平相似性系数为64.2–75.3%, 属于中等相似或极相似。基于种相似性系数矩阵的聚类分析显示: 北极和西藏相似性系数最高(56.3%), 北极和南极其次(56.2%), 南极与西藏差异最大, 相似性系数为51.3% (图5)。然而, 属水平相似性系数结果是: 北极和西藏相似性系数最高(75.3%), 北极和南极相似性系数最低(64.2%), 南极与西藏居中(66.7%)。

表壳目有壳虫和丝足类有壳虫聚类分析也显示中等相似(图5), 其中表壳目有壳虫聚类图中, 北极和西藏相似系数最大(56.9%), 南极和西藏相似

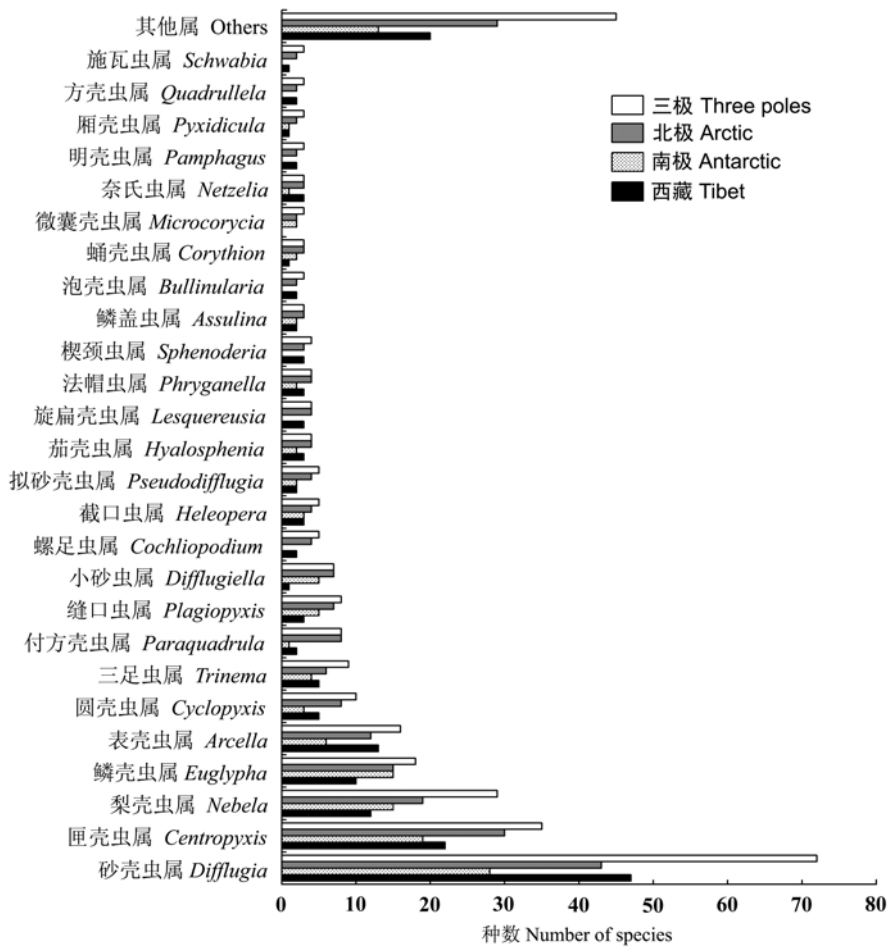


图1 地球三极地区有壳虫主要属的种数
Fig. 1 Species number of main Testacea genera from three polar regions of the Earth

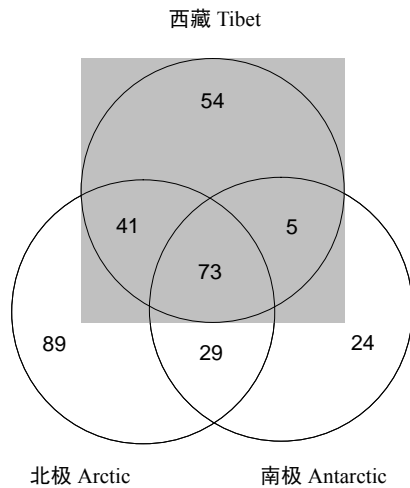


图2 三极地区有壳虫种数分布
Fig. 2 Number of species of Testacea from three polar regions

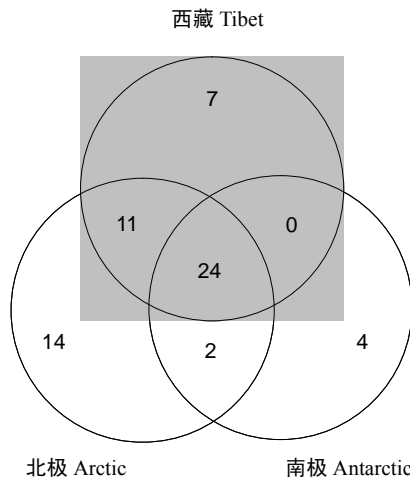


图3 三极地区有壳虫属数分布
Fig. 3 Number of genera of Testacea from three polar regions

系数最小(48.3%); 丝足类有壳虫聚类图中, 北极和西藏相似系数最小(48.3%), 南极和西藏相似系数最大(62.5%)。显然, 不同类群的地理分布格局与生物本身的特征密切相关。

三极地区40个亚区域能够依据区系相似性系数分开(Global $R = 0.433, P < 0.001$)。非度量多维尺度分析结果显示: 北极地区各亚区域排在一起, 区系组成最相似; 南极地区各亚区域相对较分散, 其中5个亚区域(b, c, e, f, g)与北极较相似; 西藏除3个亚区域(10、11、12)外大部分亚区域间也具有较高的相似性(图6)。因此, 尽管有些点排序较特殊, 但

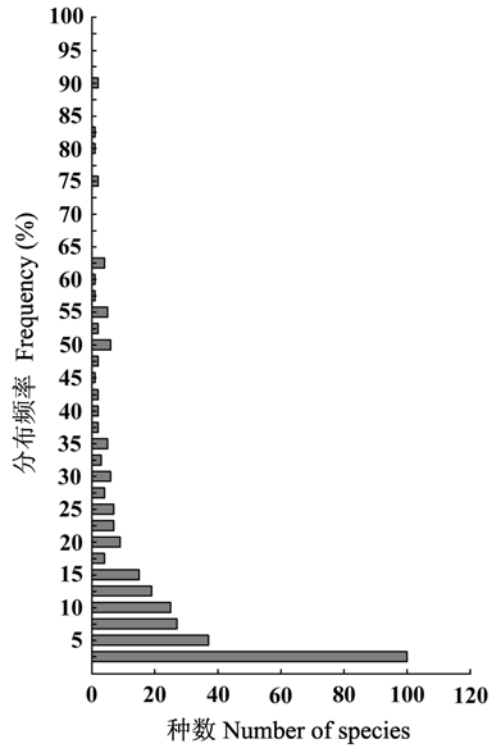


图4 三极地区有壳虫在40个亚区域的分布频率
Fig. 4 Frequencies of Testacea species in 40 subregions from three polar regions

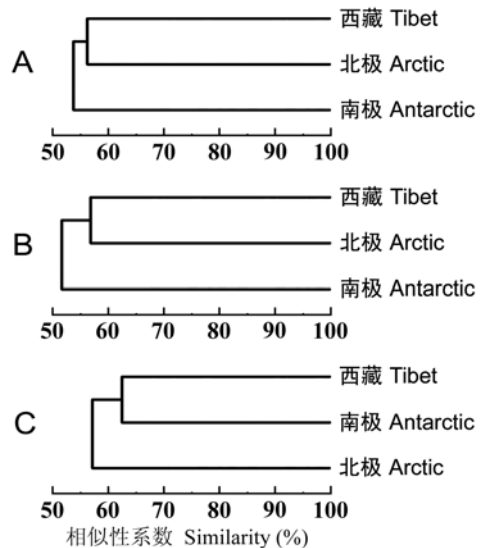


图5 三极地区有壳虫物种相似性聚类图。A: 全部种类; B: 表壳目; C: 丝足类有壳虫。
Fig. 5 Testacea species cluster dendrogram of three polar regions based on Sørensen's similarity coefficients. (A), All species; (B), Arcellinida; (C), Filose Testacea.

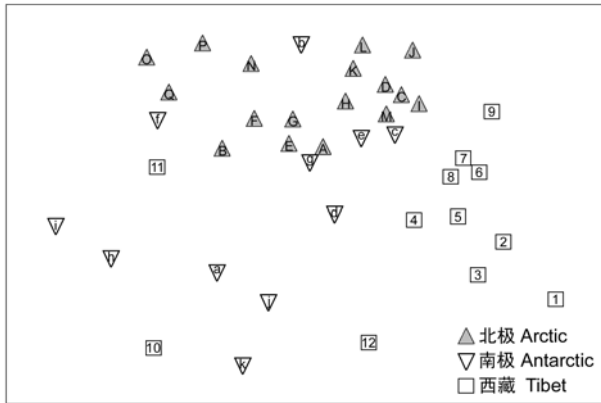


图6 三极地区有壳虫区系非度量多维尺度分析
Fig. 6 Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination of Testacea fauna from three polar regions

仍然可以大致区分开北极、南极、西藏三大区域。

3 讨论

3.1 有壳虫区系

总体而言, 三极地区砂壳科和砂壳虫属占的比例最大, 分别包括79种和72种, 占总种数的25.1%和22.9%。尽管北极记录的有壳虫种类最多, 南极最少, 但是三极之间物种丰富度没有显著差异, 而且区系组成呈现相同的特征, 即物种丰富度最高的属均为砂壳虫属、匣壳虫属、梨壳虫属、鳞壳虫属和表壳虫属。这些类群中很多种类能够在同一区域或同一地点共存, 例如在40个亚区域的分布频率 $\geq 50\%$ 的25种中, 19种(76.0%)属于以上5个物种丰富度最高的属。另外, 约1/3的种类(100种)仅在一个亚区域发现, 揭示当地环境条件是影响有壳虫分布的重要因素。

3.2 分类阶元和物种鉴定标准

有壳虫的高分类阶元划分依据是伪足的形态特征, 绝大多数种类确切的系统发育地位目前仍无定论(Meisterfeld, 2002)。种和属分类阶元的划分依据是壳体特征, 但是人们对有壳虫壳体变异的认识还远远不够, 因此物种鉴定标准的不同将直接导致不同的结果: 综合派(Lumpers)将一些有差异的亚种(甚至种)归为一个种, 因此倾向于全球分布的观点; 分割派(Splitters)将一些特征显著、差异明显的亚种提升为种, 因此支持有壳虫具有地理分布格局的观点(Meisterfeld, 2002; Green & Bohannan, 2006; Mitchell *et al.*, 2008)。不可否认, 早期研究中一些原

始描述仅凭1-2个空壳就确定为新种或新亚种, 不符合现代分类标准(Meisterfeld, 2002)。Heger等(2009)认为仅依靠壳体特征难于区分*Nebela (Argynnia) antarctica*和*N. dentistoma*。前者被认为是限制性分布种, 仅发现于南极地区; 后者被认为是全球性分布种, 三极地区均有报道。总之, 合理正确的分类和物种鉴定标准是生物多样性分析的基础, 为消除亚种水平的差异, 本研究采用相对稳定的种水平和属水平进行分析。

3.3 有壳虫样品数

对于大区域空间尺度的分析, 地理因子是影响微型生物空间分布的关键因子; 而对于小空间尺度分析, 采样点环境因子会影响微型生物群落结构。此外, 样品数量对于分析微型生物多样性地理分布和区系也更为关键(Heino *et al.*, 2010), 足够多的样品数是保证数据真实可靠的前提。每个研究区域各个样品间的有壳虫种数相差较大, 例如西藏邻近地区滇西北一些样品中观察不到有壳虫, 而另一些样品中甚至可发现高达50种之多(Yang *et al.*, 2005)。本文综合了不同研究者的数据进行分析, 三极地区有壳虫的取样强度和取样季节存在一定差异。据本研究统计, 三极地区样品数均超过700个, 其中北极地区超过1,000个, 而且绝大多数样品采自夏秋季节。尽管这些样品数不能保证采集到所有种类, 但是可在很大程度上防止出现采样过少造成数据不完整的情况。

3.4 壳体大小与区系分布

有壳虫个体微小, 容易借助风、水流、其他动植物、人类活动等媒介进行长距离传播, 壳体愈小, 愈容易扩散(Wilkinson, 2001; Yang *et al.*, 2010)。40个亚区域中, 仅在1个亚区域记录的种数是100种; 仅在三极地区中1个地区记录的种数是167, 占总体的53.0%, 这些种的平均大小是95 μm 。但是, 三极地区共有种为73种(图2), 它们的平均大小是82 μm ; 分布最广的6种平均大小是52 μm , 其中旋匣壳虫最大(75 μm), 线条三足虫最小(29 μm)。这些结果提示, 分布广泛的种类壳体相对较小, 但是多数种类不是全球性分布。那些壳体较小且是全球性分布的有壳虫, 其分布区不仅限于三极地区, 而且在地球其他地区也经常记录到(杨军, 2006)。另外, 有壳虫即使形成包囊, 也是在壳体内部进行, 因此个体大小不变, 不像纤毛虫的包囊往往比活体细胞小很

多, 仅有几微米(张文静等, 2010)。总之, 有壳虫物种多样性地理分布格局与壳体大小相关, 个体愈小, 愈趋于广泛分布。

Wilkinson(2001)通过对南极和北极相似生境有壳虫物种多样性分析, 发现仅分布于南极或北极的种类壳体大小可达230 μm , 两极共有的种类最大仅为135 μm , 提示个体较大(特别是大于100 μm)的种类趋向于限制性分布。比较而言, 多数表壳目有壳虫个体大于100 μm , 属于K-选择生物; 而绝大多数丝足类有壳虫个体较小(小于100 μm), 属于r-选择者(Wodarz *et al.*, 1992; Smith *et al.*, 2008)。Smith等(2008)研究表明: 一些大于100 μm 的有壳虫确实存在明显的地理分布格局, 其地理分布范围仅限于特定区域, 不难解释这些限制性分布的有壳虫都属于表壳目有壳虫。例如, 一种匣壳虫(*Centropyxis gasparella*)仅在北极地区记录(Beyens & Chardez, 1995; Petz *et al.*, 2007); 琵琶砂壳虫(*Diffugia biwae*)、瘤棘砂壳虫(*D. tuberspinifera*)和木兰砂壳虫(*D. mulanensis*)等3种砂壳虫仅分布于东亚地区(杨军, 2006)。更重要的是, 这些种类的壳体都大于100 μm , 且形态独特、易于鉴别, 如果它们分布于其他地区则也很容易被发现。因此, 多数有壳虫分布广泛, 但是一些壳体较大的种却不是全球性分布。

3.5 生境类型与区系分布

生境和气候方面, 南极和北极更为相似, 具有明显的极昼、极夜现象; 然而在地理距离方面, 北极和西藏更近。尽管有壳虫仅仅生活于单一特殊生境的情况很少, 但是生境的差异也将会导致有壳虫物种多样性的不同(Beyens & Chardez, 1995)。例如, 梨壳虫属、鳞盖虫属和鳞壳虫属的多数种类属于苔藓或喜苔种类, 在苔藓和土壤生境中十分常见, 而且丰度较其他种类高; 砂壳虫属和匣壳虫属在淡水湖泊和水库中多样性和丰度较高(Meisterfeld, 2002)。三极地区有壳虫采样点生境包括各种淡水、湿地、土壤、苔藓类型。因此, 多种类型生境的样品可反映该地区有壳虫区系的基本组成。

在小空间尺度范围, 食物、pH、温度等环境因子不仅影响有壳虫群落结构, 而且可在一定范围内改变壳体形态, 进而影响有壳虫的分布和区系组成(Wanner, 1999)。例如, 普通表壳虫(*Arcella vulgaris*)具有最适温度, 在20 $^{\circ}\text{C}$ 时繁殖速度最快(Laybourn & Whyman, 1980)。一些有壳虫壳体变异程度很高,

属于大小多型种, 即在同一物种内壳体大小频率分布曲线不是正态分布, 而是双峰分布或多峰分布, 甚至大个体是小个体的2-3倍(Smith *et al.*, 2008)。在同一类型生境的大小单型种, 例如瘤棘砂壳虫, 为了适应当地的环境不同种群间也会在形态特征值方面形成显著的差异(Bobrov & Mazei, 2004; 刘乐冕等, 2010)。最近的研究发现(Heger *et al.*, 2010), 即使属于全球分布的形态种, 其遗传多样性也存在不同程度的地理差异, 甚至一个形态种内存在两个以上隐形种(cryptic species)。

3.6 地质历史事件与区系分布

在大区域乃至全球尺度, 现代生物区系分布特征是由地质事件变化导致祖先区系的分化所决定的。地球上有壳虫进化历史相当长, 其进化过程可能更为复杂(Porter & Knoll, 2000)。Smith和Wilkinson(1986)分析40 $^{\circ}\text{S}$ 以南温带地区和南极14个地点的38种梨壳虫(*Nebela*); 发现物种丰富度随纬度升高而呈现下降趋势, 而且与温度显著正相关; 基于中生代的大陆漂移事件, 提出侏罗纪梨壳虫进化和分化模型。在北极地区也有相同的规律, 即有壳虫物种丰富度随纬度升高而呈现下降趋势(Beyens *et al.*, 2000)。同样, 西藏地区有壳虫的物种丰富度与气候因子(温度和降水)存在显著的正相关关系(Yang *et al.*, 2006); 云南高原湖泊处于温暖湿润的亚热带高原季风气候区, 有壳虫多样性分布与所处水系密切相关(Yang *et al.*, 2009)。由于极地和西藏地区气候分带格局和云南复杂水系的形成有明确的地质历史原因, 因此推测现代有壳虫的区系和分布格局形成与地质事件密不可分。

目前, 瘤棘砂壳虫广泛分布于我国珠江下游和长江中下游, 但是, 西藏地区水系、以及云南境内珠江上游南盘江流域和长江上游金沙江流域的水体没有发现其分布, 其历史原因可能与青藏高原隆升地质事件相关, 地质历史事件不仅影响有壳虫的生活环境, 而且还将进一步影响生物的扩散和迁移(Yang *et al.*, 2009)。有壳虫的群集过程(colonization)与其丰度和扩散能力密切相关, 即使相同生境的大小单型种, 不同地区的种群间也会出现显著的特征差异, 其根源可能与地质历史事件相关。

最后需要指出的是, 结合地球演化历史, 对三极地区典型生境有壳虫多样性进行分析, 在形态、生理生态、分子水平比较种间、隐形种、种内不同

地理种群的差异和多样性, 在进化角度、分子水平进一步揭示有壳虫地理分布格局和生态适应机制, 将会促进有壳虫生物地理学的发展与进步。

参考文献

- Beyens L, Chardez D (1995) An annotated list of testate amoebae observed in the Arctic between the longitudes 27° E and 168° W. *Archiv für Protistenkunde*, **146**, 219–233.
- Beyens L, Chardez D, van de Vijver B (2000) A contribution to the protist-diversity in the polar regions: testate amoebae data from the Russian Arctic. In: *Topic in Ecology: Structure and Function in Plants and Ecosystems* (eds Ceulemans R, Bogaert J, Deckmyn G, Nijs I), pp. 101–110. University of Antwerp, UIA, Wilrijk.
- Bobrov A, Mazei Y (2004) Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in natural populations. *Acta Protozoologica*, **43**, 133–146.
- Finlay BJ (2002) Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, **296**, 1061–1063.
- Foissner W (2008) Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 235–242.
- Green J, Bohannan BJM (2006) Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 501–507.
- Heger TJ, Mitchell EAD, Ledeganck P, Vincke S, van de Vijver B, Beyens L (2009) The curse of taxonomic uncertainty in biogeographical studies of free-living terrestrial protists: a case study of testate amoebae from Amsterdam Island. *Journal of Biogeography*, **36**, 1551–1560.
- Heger TJ, Mitchell EAD, Todorov M, Golemansky V, Lara E, Leander BS, Pawlowski J (2010) Molecular phylogeny of euglyphid testate amoebae (Cercozoa: Euglyphida) suggests transitions between marine supralittoral and freshwater/terrestrial environments are infrequent. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**, 113–122.
- Heino J, Bini LM, Karjalainen SM, Mykrä H, Soininen J, Vieira LCG, Diniz-Filho JAF (2010) Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos*, **119**, 129–137.
- Laminger H (1972) Notes on some terrestrial testacea (Protozoa, Rhizopoda) from Nepal, Himalaya (Lhotse Shar). *Archiv für Protistenkunde*, **114**, 486–488.
- Lara E, Heger TJ, Mitchell EAD, Meisterfeld R, Ekelund F (2007) SSU rRNA reveals a sequential increase in shell complexity among the Euglyphid testate amoebae (Rhizaria: Euglyphida). *Protist*, **158**, 229–237.
- Laybourn J, Whyman L (1980) Effect of diet on reproductive rate in *Arcella vulgaris* Ehrenberg (Sarcodina: Testacida). *Oecologia*, **45**, 282–284.
- Levander KM (1901) Beiträge zur Fauna und Algenflora der süßen Gewässer an der Murmanküste. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, **20**, 1–35.
- Liu LM (刘乐冕), Yang J (杨军), Zhang WJ (张文静), Yu Z (余正) (2010) Morphometric analysis of six natural populations of *Diffflugia tuberspinifera* (Protozoa). *Zoological Research* (动物学研究), **31**: 435–443. (in Chinese with English abstract)
- Martiny JBH, Bohannan BJM, Brown JH, Colwell RK, Fuhrman JA, Green JL, Horner-Driver MC, Kane M, Krumins JA, Kuske CR, Morin PJ, Naeem S, Øvreas L, Reysenbach A-L, Smith VH, Staley JT (2006) Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, **4**, 102–112.
- Meisterfeld R (2002) Order Arcellinida Kent, 1880, testate amoebae with filopodia. In: *An Illustrated Guide to the Protozoa*, 2nd edn. (eds Lee JJ, Leedale GF, Bradbury P), pp. 827–860, 1054–1084. Allen Press, Lawrence Kansas, USA.
- Mitchell EAD, Charman DJ, Warner BG (2008) Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2115–2137.
- Mitchell EAD, Meisterfeld R (2005) Taxonomic confusion blurs the debate on cosmopolitanism versus local endemism of free-living protists. *Protist*, **156**, 263–267.
- Nicholls KH (2003) Form variation in *Campascus minutus* and a description of *Campascus simcoei* sp. n. (Testaceafilosea, Psammonobiotidae). *European Journal of Protistology*, **39**, 103–112.
- O'Malley MA (2007) The nineteenth century roots of 'everything is everywhere'. *Nature Reviews Microbiology*, **5**, 647–651.
- Ogden CG, Hedley RH (1980) *An Atlas of Freshwater Testate Amoebae*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Penard E (1907) On some Rhizopods from the Sikkim Himalaya. *Journal of the Royal Microscopical Society*, 274–278.
- Petz W, Valbonesi A, Schiffner U, Quesada A, Ellis-Evans JC (2007) Ciliate biogeography in Antarctic and Arctic freshwater ecosystems: endemism or global distribution of species? *FEMS Microbiology Ecology*, **59**, 396–408.
- Porter SM, Knoll AH (2000) Testate amoebae in the Neoproterozoic era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon. *Paleobiology*, **26**, 360–385.
- Raju NS, Suxena MR (1979) Algae and Testacea of the Cho Oyu (Himalayas) Expedition-II; Gyanophyta, Chlorophyta, Euglenophyta, Chrysophyta and Testacea. *Hydrobiologia*, **67**, 141–160.
- Richters F (1908) Moosbewohner. In: Nordenskjöld OG (ed) *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903*, Zoologie II, **6**, 1–16.
- Smith HG, Bobrov A, Lara E (2008) Diversity and biogeography of testate amoebae. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 329–343.
- Smith HG, Wilkinson DM (1986) Biogeography of testate rhizopods in the southern temperate and Antarctic zone. *Colloque sur les Écosystèmes Terrestres Subantarctiques*, **58**, 83–96.
- Smith HG, Wilkinson DM (2007) Not all free-living microor-

- ganisms have cosmopolitan distributions: the case of *Nebela (Apodera) vas Certes* (Protozoa: Amoebozoa: Arcellinida). *Journal of Biogeography*, **34**, 1822–1831.
- Sørensen TA (1948) A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter*, **5**, 1–34.
- Suxena MR (1979) Algae and Testacea from high altitudes of Himalayas-I (collected by N.C.C. Punch Chulli Expedition, W. Himalayas 1970). *Hydrobiologia*, **65**, 107–128.
- Wanner M (1999) A review on the variability of testate amoebae: methodological approaches, environmental influences and taxonomical implications. *Acta Protozoologica*, **38**, 15–29.
- Wilkinson DM (2001) What is the upper size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? *Journal of Biogeography*, **28**, 285–291.
- Wodarz D, Aescht E, Foissner W (1992) A weighted coenotic index (WCI): description and application to soil animal assemblages. *Biology and Fertility of Soils*, **14**, 5–13.
- Wulff A, Iken K, Quartino ML, Al-Handal A, Wiencke C, Clayton MN (2009) Biodiversity, biogeography and zonation of marine benthic micro- and macroalgae in the Arctic and Antarctic. *Botanica Marina*, **52**, 491–507.
- Yang J (杨军) (2006) *Taxonomy and Ecology of Freshwater Testate Amoebae from China* (中国淡水有壳肉足虫分类与生态学研究). PhD dissertation, Institute of Hydrobiology of the Chinese Academy of Sciences, Wuhan. (in Chinese with English summary)
- Yang J, Smith HG, Sherratt TN, Wilkinson DM (2010) Is there a size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? A biogeographical analysis of testate amoebae from polar areas. *Microbial Ecology*, **59**, 635–645.
- Yang J, Zhang WJ, Feng WS, Shen YF (2005) Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from northwest Yunnan, China. *Journal of Freshwater Ecology*, **20**, 583–590.
- Yang J, Zhang WJ, Feng WS, Shen YF (2006) Geographical distribution of testate amoebae in Tibet and northwestern Yunnan and their relationships with climate. *Hydrobiologia*, **559**, 297–304.
- Yang J, Zhang WJ, Shen YF (2009) Relationships between testate amoebae assemblages (Protozoa) and geographic factors in Yunnan Plateau lakes, China. *Journal of Freshwater Ecology*, **24**, 437–443.
- Zhang WJ (张文静), Yang J (杨军), Tian Y (田野) (2010) Structure, movement and reproduction of testate amoebae. *Bulletin of Biology* (生物学通报), **45**(1), 12–13. (in Chinese)

(责任编辑: 闫文杰)