

研究简报

英格兰喀斯特瀑布苔藓植物水生群落生态研究

张朝晖^{1,2} 陈家宽² 艾伦·培特客斯³

(1. 贵州师范大学地理与生物科学学院, 贵州省山地环境重点实验室, 贵阳 550001;
2. 复旦大学生命科学院生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433;
3. 英国伦敦帝王大学生命科学部, 伦敦 SE1 8WA)

AQUATIC COMMUNITIES OF BRYOPHYTES ASSOCIATED WITH KARST WATERFALLS IN ENGLAND

ZHANG Zhaohui^{1,2}, CHEN Jiawuan² and PENTECOST Allan³

(1. Guizhou Provincial Laboratory for Mountainous Environment, School of Geography and Biology, Guizhou Normal University, Guiyang 550001;
2. Ministry of Education Key laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433; 3. Division of Life Sciences, King's College, London SE1 8WA)

关键词: 苔藓植物; 水生群落; 瀑布; 喀斯特; 英格兰

Key words: Bryophytes; Aquatic Communities; Karst; Waterfalls; England

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2008)01-0134-07

喀斯特(Karst)是指在可溶性碳酸盐岩(主要石灰岩和白云岩)上发育并演化而形成独特地貌类型^[1,2]。世界喀斯特面积约2200万km², 约占全球陆地总面积的15%^[2]。喀斯特瀑布因具有高浓度的离子、高冲击力的水流和迅速的淡水碳酸钙沉积而成为一般高等植物难以生存的一类特殊生境^[3-5]。而水生苔藓植物群落由于长期适应和进化的结果, 是喀斯特瀑布生态系统最重要高等植物群落代表类群之一^[6-13]。苔藓植物在瀑布面上的生存和分布主要集中在瀑布面、瀑布边缘和瀑布水帘洞内。研究喀斯特瀑布水生苔藓植物群落, 对研究喀斯特地区苔藓植物区系特征、起源与演化等具有重要的意义, 并有助于我们了解一些喀斯特瀑布岩溶沉积形态的起源和成因^[6-14]。

早在20世纪初, 一些国外的研究者注意到了喀斯特瀑布沉积的特殊性, 他们发现这些瀑布喀斯特沉积与水生苔藓植物的生命活动过程有关^[3,6,7]。英国是西欧喀斯特瀑布分布较集中、面积较大和类型较复杂的国家之一, 是研究西欧喀斯特瀑布水生苔藓植物具有重要代表性的国家。开展世界范围内的长期的国际多边合作研究, 特别是长期的国际野

外比较科学考察, 是我们认识中国生物多样性特征和自然资源特色的重要必需手段。在国家自然科学基金委国际合作局(1998—1999年)、英国皇家学会(The Royal Society, 1999—2000年)和国家留学基金委(2002—2003年)分别资助下, 中英作者曾合作对中国西南—西欧典型岩溶地区进行了较系统的国际野外对比考察和室内比较研究, 一些喀斯特洞穴、钙华生物和岩溶环境地球化学等研究成果已陆续在国内外学术刊物报道^[10-13, 17-19]。

本文主要报道有关英格兰12个喀斯特瀑布水生苔藓植物群落研究结果, 以期为中国西南—西欧喀斯特地区苔藓植物区系、生态、喀斯特生物沉积等的进一步比较积累基础的数据和资料。

1 研究地点自然地理概况及研究方法

1.1 研究地点自然地理概况 12个典型喀斯特瀑布位于英格兰东南部、中部和西南部, 考察区海拔50—440m, 地理坐标大约北纬50°48'—54°28', 东经0°42'—西经4°3'。气候为海洋性温带阔叶林气候, 年均温度11℃—13℃, 年均降水量600—

1600mm, 相对湿度 70%—75%。出露的碳酸岩主要是石炭纪石灰岩, 少量地区有晚白垩纪石灰岩分布, 常见喀斯特地貌类型有喀斯特洞穴、喀斯特冰川峡谷、喀斯特瀑布、喀斯特泉和喀斯特山原等^[12—15]。主要植被类型是石灰岩草地、石灰岩灌草丛, 局部地区有少量石灰岩森林发育。

1.2 研究方法

1.2.1 野外工作 喀斯特瀑布一个显著的特点: 在水生苔藓、蓝细菌、硅藻和绿藻等植物群落基本格架上, 沉积形成瀑檐、瀑裙、瀑笋、瀑扇和钙华洞穴等独特的淡水碳酸钙华沉积景观, 因而是一种建设型、生长型的瀑布^[3, 6, 7]。野外研究范围包括了英格兰(England) 6个郡 12个典型喀斯特瀑布地点

(表1)。其中如北约克郡(North Yorkshire, 6个瀑布)、德比郡(Derbyshire, 1个瀑布)、肯特郡(Kent, 1个瀑布)、牛津郡(Oxfordshire, 1个瀑布)、萨默塞特郡(Somerset, 2个瀑布)和赫特福德郡(Hertfordshire, 1个瀑布)等。在上述12个喀斯特瀑布, 主要是在淡水碳酸钙沉积范围内, 进行标本和样品取样。野外采集瀑布水生苔藓植物标本86份, 观察并记载沉积环境特征、苔藓植物生长状况、钙华形态和小环境特点等(表1)。在上述4个研究地点, 采用10cm×10cm金属方框, 取瀑布苔藓植物群落样方48个, 野外观察并记载水生苔藓形态、钙华和环境特征。野外工作时间为1998年10月—2002年5月共8次。

表1 英格兰喀斯特瀑布野外研究地点特征

Tab. 1 Field research sites of karst waterfalls in England

郡名 County	地点编号 Site number	研究瀑布 Research waterfalls	海拔 Altitude (m)	瀑布类型 Types of falls	瀑华面积 Area (m ²)	野外调查日期 Field date
德比郡 Derbyshire	1	马洛克瀑布 Matlock cascade	105	温泉型瀑布	40	2/11/1998
肯特郡 Kent	2	西厂瀑布 West Malling fall	50	溪流型瀑布	5	16/01/2000
北约克郡 N. Yorkshire	3	思洛斯卡瀑布 Scoska waterfall	382	溪流型瀑布	8	01/04/2000
	5	佛拉斯特勤瀑布 Throstle's Nest waterfall	256	季节性溪流型瀑布	35	02/04/2000
	6	哥戴尔斯卡瀑布 Cordale Scar waterfall	358	季节性溪流型瀑布	120	13/07/2000
	7	瓦特福瀑布 Waterfall Beck	335	溪流型瀑布	260	15—21/10/1998 14/07/2000
	8	巴洛洞峡谷瀑布 Boggle Hole Gorge fall	440	小河流型瀑布	500	15/07/2000
萨默塞特郡 Somerset	9	克罗斯科姆贝瀑布 Crocombe waterfall	85	季节性溪流型瀑布	1600	19/05/2002
	10	威特霍瀑布 White hole waterfall	152	小河流型瀑布	30	19/05/2002
牛津郡 Oxfordshire	11	西林瀑布 West Wood waterfall	158	小河流型瀑布	9	05/09/2000
赫特福德郡 Herefordshire	12	休斯莱威尔丝瀑布 Shelsley Walsh waterfall	142	小河流型瀑布	80	28/10/2000

1.2.2 室内工作 (1) 标本鉴定: 在伦敦帝王学院艾伦实验室和英国自然历史博物馆隐花植物标本室, 借助欧洲现代分类工具书, 利用光学显微镜, 实体解剖镜分析并鉴定水生苔藓植物标本。(2) 群落研究: 水生群落主要采用优势种命名原则^[16—19], 同时结合生境和基质特征进行归纳分类; 生活型(Life-form)参考德国学者 Magdefrau 的概念和分类系统^[20]; 区系地理成分的划分, 在重点参考 Smith、Pantens、Hil、Preston 和 S

水生苔藓植物的现代世界地理分布区归纳整理而成。

2 结果与讨论

2.1 种类组成

苔藓植物(Bryophytes)是一类起源古老的孢子植物, 其生活史过程以配子体占主要优势, 现今生存的苔藓植物可分为苔类(Liverworts)、角苔类(Hornworts)和藓类(Mosses)3大类^[19, 20]

成水生苔藓植物群落的物种共有 12 科 19 属 23 种(表 2)。其中水生苔类植物仅 5 科 6 属 6 种, 没有发现角苔类植物; 而水生藓类植物含 7 科 13 属 17 种, 是英格兰岩溶瀑布水生苔藓植物的主要成分。常见的瀑布水生藓类植物有柳叶藓科

(*Amblystegiaceae*, 3 属 5 种)、凤尾藓科(*Fissidentaceae*, 1 属 3 种)、丛藓科(*Pottiaceae*, 3 属 3 种)和青藓科(*Brachytheciaceae*, 2 属 3 种)等。

表 2 英格兰喀斯特瀑布水生苔藓植物种类统计

Tab. 2 The statistics of aquatic bryophytes at karst waterfalls in England

科名 Family	属名 Genus	种名 Species	Distribution waterfalls
绿片苔科 <i>Aneuraceae</i>	绿片苔属 <i>Aneura</i>	绿片苔 <i>A. pinguis</i> (L.) Dum	2, 10
裂叶苔科 <i>Lophoziaceae</i>	无褶苔属 <i>Leiocolea</i>	陀螺无褶苔 <i>L. turbinata</i> (Radii) Buch	9
蛇苔科 <i>Conocephalaceae</i>	蛇苔属 <i>Conocephalum</i>	蛇苔 <i>C. conicum</i> (L.) Underw	5, 6, 9
地钱科 <i>Marchantiaceae</i>	地钱属 <i>Marchantia</i>	地钱 <i>M. polymorpha</i> L.	2
背托苔科 <i>Pressiaceae</i>	背托苔属 <i>Pressia</i>	背托苔 <i>P. quadrata</i> (Scop.) Nees	1
溪苔科 <i>Pelliaceae</i>	溪苔属 <i>Pellia</i>	花叶溪苔 <i>P. endiviifolia</i> (Dicks) Dum	2, 4, 6
凤尾藓科 <i>Fissidentaceae</i>	凤尾藓属 <i>Fissidens</i>	弱小凤尾藓(新拟名) <i>F. exigua</i> Sull. 淡红凤尾藓(新拟名) <i>F. rufulus</i> Br. Eur 淡绿凤尾藓 <i>F. viridulus</i> (Sw.) Wahlenb	6 9 10, 11, 12
丛藓科 <i>Pottiaceae</i>	扭口藓属 <i>Barbula</i> 艳枝藓属 <i>Eucladium</i> 净口藓属 <i>Gymnostomum</i>	灰土扭口藓 <i>B. tophacea</i> (Brid.) Mitt 艳枝藓 <i>E. verticillatum</i> (Brid.) Br. Eur 钩喙净口藓 <i>G. recurvirostrum</i> Hedw	6 1, 2, 5, 6, 10, 12 6
真藓科 <i>Bryaceae</i>	真藓属 <i>Bryum</i>	拟三列真藓 <i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Schwaegr	1, 6, 7
大帽藓科 <i>Encalyptaceae</i>	大帽藓属 <i>Encalypta</i>	丝卓大帽藓 <i>E. streptocarpa</i> Hedw	5
提灯藓科 <i>Mniaceae</i>	走灯藓属 <i>Plagiomnium</i> 提灯藓属 <i>Mnium</i>	钝叶走灯藓 <i>P. rostratum</i> (Schrad.) Kop 提灯藓 <i>M. hornum</i> Hedw	1, 5, 8 9
柳叶藓科 <i>Amblystegiaceae</i>	牛角藓属 <i>Cratoneuron</i> 镰刀藓属 <i>Drepanocladus</i> 柳叶藓属 <i>Amblystegium</i> 青藓科 <i>Brachytheciaceae</i> 美喙藓属 <i>Eurhynchium</i> 长喙藓属 <i>Rhynchostegium</i>	长叶牛角藓 <i>C. commutatum</i> (Hedw.) Roth <i>var. commutatum</i> 长叶牛角藓偏叶变种 <i>C. commutatum</i> (Hedw.) Roth <i>var. falcatum</i> (Brid.) Monk 牛角藓 <i>C. filicinum</i> Spruce 扭叶镰刀藓 <i>D. revolvens</i> (Sw.) Warst 湿地柳叶藓 <i>A. tenax</i> (Hedw.) C. Jens 史威美喙藓 <i>E. swartzii</i> (Tun.) Curn 溪边长喙藓 <i>R. riparioides</i> (Hedw.) C. Jens	2, 8 1, 5, 8 3 9 11 2, 3, 8, 9

Total: 12 families, 19 genera and 23 taxa

在英格兰喀斯特瀑布中, 上述苔藓植物普遍性地发生于各种淡水碳酸钙沉积生境中。其中, 典型的参与淡水碳酸钙沉积形成钙华石的水生藓类植物主要有艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Brid.) Br. Eur.、钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostrum* Hedw.、灰土扭口藓 *Barbula tophacea* (Brid.) Mitt.、拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr.、长叶牛角藓 *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth 和牛角藓原变种 *C. filicinum* (Hedw.) Spruce var. *filicinum* 等 6 种藓类植物。

2.2 区系成分

根据 Smith、Pantens、Hil、Preston 和 Smith 等对英国现代苔藓植物分布的记载^[21-25], 结合苔藓植物的现代世界地理分布区, 可把英格兰的喀斯特瀑布水生苔藓植物划分成如下区系地理成分, 即温带欧洲分布(European Temperature)、北温带分布(North Temperate)、欧洲-北美分布(Europe-North American)和世界广泛分布种(Cosmopolitan)等 4 种类型(表 3)。

喀斯特瀑布水生苔藓中温带欧洲分布种有 1 种, 占总数的 5.55%, 即陀螺无褶苔 *Leiocolea turbinata* (Radii) Buch. 北

温带分布种有 12 种, 占总数的 52.17%, 如钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostrum* Hedw.、蛇苔 *Conocephalum conicum* (L.) Underw.、艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Brid.) Br. Eur.、提灯藓 *Mnium hornum* Hedw.、丝卓大帽藓 *Encalypta streptocarpa* Hedw 和溪边长喙藓 *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. Jens 等。欧洲-北美分布种有 3 种, 占总数的 13.05%, 如淡红凤尾藓 *Fissidens rufulus* Br. Eur.、丝卓大帽藓 *Encalypta streptocarpa* Schwaegr 和湿地柳叶藓 *Amblystegium tenax* (Hedw.) C. Jens 等。世界广布种有 7 种, 占总数的 30.43%, 它们是绿片苔 *Aneura pinguis* (L.) Dum.、拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr.、牛角藓 *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce 等。在上述 4 种类型中, 北温带分布、世界广泛分布种分布占优势。与法国阿尔卑斯山(Mt. Alps, France)溪流型喀斯特瀑布水生苔藓植物相比较, 两地含有 10 种左右相似的物种, 种类组成相似程度较高^[19]; 与中国贵州中部地区喀斯特瀑布相比较, 两地水生苔藓植物相似程度较低^[16]。

表3 英格兰喀斯特瀑布水生苔藓植物区系地理成分

Tab 3 The phyogeographical elements of aquatic bryophytes at karst waterfalls in England

地理成分	种类数量	百分比(%)
Phyogeographical elements	Species number	Percentage
世界分布 Cosmopolitans	7	30. 43
北温带分布	12	52. 17
North the Temperature elements		
温带欧洲分布	1	4. 35
European Temperature elements		
欧洲-北美分布	3	13. 05
Europe-North American elements		

2.3 生殖系统

英格兰喀斯特瀑布水生苔藓植物生殖系统由雌雄异株(Dioecious)、雌雄同株同苞(Synoecious)和雌雄同株异苞(Autoecious)3种类型构成(表4)。其中, 雌雄同株异苞的种类有溪边长喙藓 *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. Jens、湿地柳叶藓 *Amblystegium tenax* (Hedw.) C. Jens 和地钱 *Marchantia polymorpha* L. 等3种, 占总数的13. 04%; 雌雄同株同苞的种类仅有钝叶走灯藓 *Plagiomnium rostratum* (Schrad.) Kop. 1种, 占总数的4. 35%; 而雌雄异株的种类多达18种, 占总数的82. 61%, 如艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Brid.) Br. Eur.、拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr.、灰土扭口藓 *Barbula topacea* (Brid.) Mitt.、钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostrum* Hedw.、牛角藓 *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce 和长叶牛角藓 *C. commutatum* (Hedw.) Roth等。野外调查中我们发现, 大多数英格兰喀斯特瀑布水生苔藓缺乏新鲜或往年宿存的孢子体。因而我们推测, 无性繁殖可能是喀斯特瀑布水生苔藓繁殖后代的主要方式。在亚洲印度 Sahasradhara地区喀斯特水生沉积生境之中, Parihar和Pant曾报道了类似的现象^[27]。

表4 英格兰喀斯特瀑布水生苔藓植物生殖系统

Tab 4 The reproductive systems of aquatic bryophytes at karst waterfalls in England

生殖系统	种类	百分比(%)
Reproductive systems	Species number	Percentage
雌雄异株 Dioecious	19	82. 61
雌雄同株异苞 Autoecious	3	13. 04
雌雄同株同苞 Synoecious	1	4. 35

2.4 生活型

生活型(Life-forms)是苔藓植物生长型、群集方式及其对外界环境的长期综合反映。通过苔藓植物生活型的分析, 可以揭示环境的一般特征^[20]。英格兰的喀斯特瀑布水生苔藓植物生活型, 可划分为4种基本类型(表5): 高丛集型(Tall tufts), 5种, 占总数的21. 74%, 它们是卷叶凤尾藓 *Fissidens*

(Hedw.) Schwaegr. 和钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostrum* Hedw. 等; 矮丛集型(Short tufts), 4种, 占总数的17. 39%, 即灰土扭口藓 *Barbula topacea* (Brid.) Mitt. 和艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Brid.) Br. Eur. 等; 平铺型(Mats), 5种, 占总数的21. 74%, 即绿片苔 *Aneura pinguis* (L.) Dum 和蛇苔 *Conocephalum conicum* (L.) Underw. 交织型(Wefts), 9种, 占总数的39. 13%, 它们是溪边长喙藓 *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. Jens、提灯藓 *Mnium hornum* Hedw.、长叶牛角藓 *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth 和牛角藓原变种 *C. filicinum* (Hedw.) Spruce var. *filicinum* 等。喀斯特瀑布中交织型(Wefts)和丛集型(Tufts)占优势, 反映了水生苔藓植物生境具有潮湿、高流力冲击力和淡水碳酸钙沉积迅速的环境特点。瀑布区苔藓植物群落生活型, 与喀斯特洞穴^[18,28]和喀斯特森林背景下苔藓群落生活型比较, 有显著差异^[29]。

表5 英格兰喀斯特瀑布水生苔藓植物生活型

Tab. 5 Life-forms of aquatic bryophytes at karst waterfalls in England

生活型	种类数量	百分比(%)
Life-forms	Species number	Percentage
矮丛集型(Short tufts)	4	17. 39
高丛集型(Tall tufts)	5	21. 74
交织型(Wefts)	9	39. 13
平铺型(Mats)	5	21. 74

2.5 群落类型

水生苔藓群落是喀斯特瀑布生境中主要植物群落类型之一^[16, 19]。已有的研究表明, 苔藓群落在瀑布区生物喀斯特沉积形成中的生态学贡献^[6-7, 11-15], 主要包括4点:(1)微观晶体生长基础: 苔藓植物茎叶体表面微观构造可为碳酸钙晶体的结核、形成和发育提供稳定的和较大面积的生长基础;(2)光合作用: 喀斯特沉积过程是岩溶水体中CO₂逃逸而淡水碳酸钙沉积的过程, 而苔藓植物光合作用转移岩溶水中的CO₂导致淡水碳酸钙沉积, 结果大大加速了钙华的发育;(3)苔藓植物群落沉积骨架: 沉积点大量的苔藓植物群落形成的基本骨架席, 大大加速和保护稳定了喀斯特沉积物的沉积生长;(4)苔藓植物群落形态控制: 喀斯特沉积物的宏观和微观形态构造, 许多情况下是由苔藓植物群落形态控制的。

根据岩溶沉积水环境特征, 划分英格兰喀斯特瀑布水生苔藓群落为温泉瀑布苔藓群落、溪流瀑布苔藓群落、季节性溪流瀑布苔藓群落和瀑布洞穴苔藓群落等4种基本生态群落分布类型。表6归纳给出了4种群落类型及具体水生苔藓植物群落14个, 这些群落在喀斯特瀑布分布, 构成了12个喀斯特瀑布生态系统中重要的绿色生物成分。

温泉瀑布苔藓群落(Bryophyte communities on warm spring waterfalls)指生长在喀斯特温泉瀑布上的水生苔藓植物群落, 它们往往在泉口及附近沉积淡水碳酸钙。这是考察区中极少罕见的群落类型。考察中所见唯一温泉瀑华位于德比

表 6 英格兰喀斯特瀑布水生苔藓主要群落及其分布环境

Tab. 6 The main communities of aquatic bryophytes at karst waterfalls in England

钙华苔藓群落类型 Bryophyte community types on waterfalls	群落名称 Communities name	群落种类组成 Consist of species	环境 Environment	生长基质 Substratum	分布地点 Sites
温泉瀑布苔藓群落 Communities on warm spring waterfalls	艳枝藓群落 <i>Eucladietum</i>	优 <i>Eucladium verticillatum</i> 伴 <i>Cratoneuron filicinum</i>	低温温泉瀑布, 温度 20℃, 瀑布高 2.4 m, 宽 2 m	瀑布中央和边缘石灰华	1
	背托苔群落 <i>Pressietum</i>	优 <i>Pressia quadrata</i>	低温温泉瀑布, 温度 20℃, 瀑布高 2.4 m, 宽 2 m	瀑布边缘钙华	1
溪流瀑布苔藓群落 Communities on stream waterfalls	长喙藓群落 <i>Rhynchostegietum</i>	优 <i>Rhynchosstegium ripariooides</i>	山谷中阔叶林下大瀑布或激流	瀑布前沿, 激水流钙华	2, 3, 7, 9, 11
	凤尾藓群落 <i>Fissidinetum</i>	优 <i>Fissidens viridulus</i>	沟谷或路边石灰岩断壁小瀑布	瀑布边缘, 潮湿钙华	10, 11, 12
艳枝藓-扭口藓群落 <i>Eucladio-barbuletum</i>	艳枝藓 扭口藓群落 <i>Eucladium verticillatum</i> + <i>Barbula topplacea</i>	优 <i>Eucladium verticillatum</i> + <i>Barbula topplacea</i>	山谷中阔叶林下大瀑布或激流	瀑布边缘, 阴湿钙华	2, 6, 9
	艳枝藓-真藓群落 <i>Eucladio-bryetum</i>	优 <i>Eucladium verticillatum</i> + <i>Bryum pseudotriquetrum</i>	公路边石灰岩断壁小瀑布	瀑布边缘, 石灰华	2, 6, 10, 12
地钱群落 <i>Marchantietum</i>	伴 <i>Pellia endiviifolia</i>				
	牛角藓-绿片苔群落 <i>Cratoneuro-Aneuretum</i>	优 <i>Marchantia polymorpha</i> L.	教堂旁, 岩溶小瀑布 高 1.8m, 宽 2.5m	瀑布边缘, 石灰华	2
季节性溪流瀑布苔藓群落 Communities on seasonal stream waterfalls	蛇苔群落 <i>Conocphalitetum</i>	优 <i>Cratoneuron commutatum</i> + <i>Aneura pinguis</i>	公路边石灰岩断壁小瀑布	瀑布边缘, 石灰华	2, 4, 8, 10, 12
	牛角藓群落 <i>Cratoneuretum</i>	优 <i>Conocephalum conicum</i> 伴 <i>Cratoneuron filicinum</i> + <i>Eurhynchium swartzii</i>	沟谷中或峭壁下季节性瀑布	瀑布前沿檐帽下钙华	5, 6, 9, 11
瀑布洞穴苔藓群落 Communities on waterfall travertine caves	长喙藓-提灯藓群落 <i>Rhynchosstegio-mnietum</i>	优 <i>Leiocola turbinata</i> + <i>Mnium stellare</i>	沟谷中或峭壁下季节性瀑布	瀑布边缘钙华	5, 7, 8, 9
	无褶苔群落 <i>Leiocoltetum</i>	优 <i>Leiocola turbinata</i> 伴 <i>Amblystegium tena</i>	沟谷下钙华洞穴洞口	洞壁纯钙华	9
瀑布洞穴苔藓群落 Communities on waterfall travertine caves	蛇苔群落 <i>Conocphalitetum</i>	优 <i>Leiocola turbinata</i> 伴 <i>Leiocola turbinatae</i> + <i>Amblystegium tena</i>	瀑布下钙华洞穴洞口	洞底 1.5m 深处 seepage	6, 9
	艳枝藓-柳叶藓群落 <i>Eucladio-Amblystegietum</i>	优 <i>Eucladium verticillatum</i> + <i>Amblystegium tena</i>	瀑布下钙华洞穴洞口	洞底钙华	9

注: 优=优势种 伴=伴生种

20℃, 瀑布高 2.4m, 宽 2m。参与沉积钙华的群落是艳枝藓群落 *Eucladietum* 和背托苔群落 *Pressietum*。

溪流瀑布苔藓群落(Bryophyte communities on stream water-

往往在垂直或陡峭的壁上和瀑布基部沉积淡水碳酸钙。这是考察区中分布最广泛的群落类型, 考察中肯特郡(Kent)的西厂瀑布(West Malling)、北约克郡(Noith Yorkshire)的瓦特福

斯卡瀑布(Scoska waterfall)等几个瀑布, 萨默塞特郡(Somerset)的克罗斯科姆贝瀑布(Crocombe)和威特霍(Whitehole)瀑布均有此类型群落, 常见者如长喙藓群落 *Rhynchostegietum*、凤尾藓群落 *Fissidenetum*、艳枝藓-真藓群落 *Eucladietum*-*bryetum* 和牛角藓-绿片苔群落 *Cratoneuretum*-*Aneuretum* 等。

季节性溪流瀑布苔藓群落(Bryophyte communities on seasonal stream waterfalls)指在季节性喀斯特瀑布生长的水生苔藓植物群落, 这是考察区中较普遍的群落类型。考察中北约克郡(North Yorkshire)的佛拉斯特勒瀑布(Throstles Nest)和哥戴尔斯卡瀑布(Cordale Scar)瀑布, 萨默塞特郡(Somerset)的克罗斯科姆贝(Crocombe)瀑布含有此类型群落, 这一类型群落常见者如蛇苔群落 *Conocephalatum*、长喙藓-提灯藓群落 *Rhynchostegio-mnietum* 和牛角藓群落 *Cratoneuretum* 等, 常在瀑布边沿或檐帽阴湿下钙华上生长。

瀑布洞穴苔藓群落(Bryophyte communities on waterfall travertine caves)指在喀斯特瀑布下面发育的钙华洞穴中生长的水生苔藓植物群落, 这是考察区中较少见的群落类型。考察中萨默塞特郡(Somerset)的克罗斯科姆贝(Crocombe)瀑布含有此类型群落, 该类型主要包括蛇苔群落 *Conocephalatum*、无褶苔群落 *Leiocoleatum* 和艳枝藓-柳叶藓群落 *Eudiadie-Amblystegietum* 等。

致谢:

在英格兰访问研究期间, 承蒙英国自然历史博物馆(The Natural History Museum)隐花植物标本室 Le Ellis 博士、Alan Harrington 博士和 Ansga E. Newton 博士, 里丁大学(University of Reading) R. E. Longton 博士及帝王大学(King's College London)艾伦实验室有关工作人员提供资料及标本查阅等友好帮助。在此一并致谢。

参考文献:

- [1] Sweeting M M. Karst landforms [M]. The Macmillan Press Ltd., London, 1972
- [2] Ford D, Williams W P. Karst geomorphology and hydrology [M]. London: Unwin Hyman Ltd, 1989
- [3] Branner J C. The origin of travertine falls and reefs [J]. *Science*, 1901, **14**: 184-185
- [4] Kallio P. A task for ecologists around waterfalls in Labrador-Ungava [J]. *Science*, 1969, **166**: 1598-1601
- [5] Pentecost A, Zhang Z H. The travertine flora of Juizhaigou and Mt. Tengnigou, China, and its relationship with calcium carbonate deposition [J]. *Cave Karst Science*, 2000, **27**: 71-78
- [6] Emig W H. Mosses as rock builders [J]. *The Bryologist*, 1918, **21**: 25-27
- [7] Edward S. Travertine deposits near Lexington, Virginia [J]. *Science*, 1934, **80**: 162-163
- [8] Zhang Z H. Contributions to the bryoflora of Guizhou, S. W. China: new records and habitat notes on mosses from Huangguoshu karst area [J]. *Journal of Bryology*, 1996, **19**: 149-152
- [9] Zhang Z H. A preliminary taxonomical study on tufa-bryophyte in Guizhou Province, S.W. China [J]. *Chenia*, 1998, **5**: 173-176
- [10] travertines of Guizhou and Sichuan, S. W. China [J]. *Journal of Bryology*, 2000, **22**: 66-68
- [11] Pentecost A, Zhang Z H. A review of Chinese travertines [J]. *Cave Karst Science*, 2001, **28**: 15-28
- [12] Pentecost A, Zhang Z H. Bryophytes from some travertinedepositing sites in France and the U. K.: relationships with climate and water chemistry [J]. *Journal of Bryology*, 2002, **24**: 233-241
- [13] Pentecost A, Zhang Z H. Response of bryophytes to exposure and water availability on some European travertines [J]. *Journal of Bryology*, 2006, **28**: 21-26
- [14] Pentecost A. The Quaternary travertine deposits of Europe and Asia Minor [J]. *Quaternary Science Reviews*, 1995, **14**: 1005-1028
- [15] Ford T D, Pedley H M. A review of tufa and travertine deposits in the world [J]. *Earth Sciences Reviews*, 1996, **41**: 117-175
- [16] Zhang Z H, Chen J K. The floristic characteristics of aquatic bryophytes and their biokarst deposition types at waterfalls in central Guizhou, P. R. China [J]. *Carsologica Sinica*, 2007, **26**: 170-177 [张朝晖, 陈家宽. 黔中瀑布水生苔藓植物区系及其生物喀斯特沉积生态类型研究. 中国岩溶, 2007, 26: 170-177]
- [17] Zhang Z H, Pentecost A. Bryophyte communities associated with travertine formation at Yorkshire National Park, U. K. [J]. *Carsologica Sinica*, 1999, **18**: 367-373 [张朝晖, 艾伦·培特客斯. 英国约克郡国家公园(Yorkshire Dale)钙华苔藓植物群落研究. 中国岩溶, 1999, 18: 367-373]
- [18] Zhang Z H, Pentecost A. A study of the bryophyte communities of karst cave twilight zones in Rhone-Alps, France [J]. *Carsologica Sinica*, 2001, **20**(3): 236-240 [张朝晖, 陈家宽, 艾伦·培特客斯. 法国阿尔卑斯罗纳(Rhone-Alps)岩溶洞穴弱光带苔藓植物群落研究. 中国岩溶, 2001, 20: 236-240]
- [19] Zhang Z H, Chen J K, Pentecost A. Ecologic study on aquatic bryophyte community at stream karst waterfall in Alps, France [J]. *Carsologica Sinica*, 2007, **26**: 24-30 [张朝晖, 陈家宽, 艾伦·培特客斯. 法国阿尔卑斯山(Mt. Alps, France)溪流型喀斯特瀑布水生苔藓植物群落生态研究. 中国岩溶, 2007, 26: 24-30]
- [20] Magdefrau K. Life-forms of bryophytes [A]. In: Smith A J E (Eds.), *Bryophyte ecology* [C]. Chapman and Hall, 1982, 45-58
- [21] Smith A J E. The moss flora of Britain & Ireland [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1978
- [22] Smith A J E. The liverworts of Britain & Ireland [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1990
- [23] Hill M O, Preston C D, Smith A J E. *Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland, Volume 1, Liverworts (Hepaticae and Anthocerotae)* [M]. Harley Books, 1991
- [24] Hill M O, Preston C D, Smith A J E. *Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland, Volume 2, Mosses (except Diplolepidaceae)* [M]. Harley Books, 1992
- [25] Hill M O, Preston C D, Smith A J E. *Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland, Volume 3, Mosses (Diplolepidaceae)* [M]. Harley Books, 1994
- [26] Paton J A. *The liverwort flora of the British Isles* [M]. Harley Books,

- [27] Parihar N S, Pant G. Bryophytes as rock builders (I)-bryophytic communities associated with travertine formation at Sahasradhara, Dehra Dun. [C]. In: Naithyal D D (Eds.), *Phyt. Studies on Living & Fossil Plants, Plant Comm.*, 1982, 277—295
- [28] Zhang Z H. The moss communities in karst caves of Maolan, Lipo county, Guizhou [J]. *CHENIA*, 1993, 1: 51—56 [张朝晖. 茂兰喀斯特林区藓类生态. 喀斯特森林生态研究, 1993, 1: 51—56]
- [29] Zhang Z H. Ecological study on the mosses of the Maolan Karst Forest Area [J]. *Ecology Research on Karst Forest*, 1993, 1: 90—101 [张朝晖. 茂兰喀斯特林区藓类生态. 喀斯特森林生态研究, 1993, 1: 90—101]