

文章编号: 1001-4810(1999)04-0367-08

英国约克郡(Yorkshire Dale)国家公园 钙华苔藓植物群落研究*

张朝晖^①, 艾伦·培特客斯^②

(^①贵州师范大学生物科学技术系, 贵阳 550001; ^②英国伦敦帝王大学生命科学部, London SE1 8WA U.K.)

摘要:报道英国约克郡国家公园5个钙华沉积地点苔藓植物群落调查结果。该区域钙华苔藓群落共13个,由12科15属18种组成。区系地理成分由北温带和世界广布两种成分组成;生活型以垫状矮丛集型和交织型占优势。根据钙华沉积环境特征,划分Cron钙华苔藓群落、洞穴钙华苔藓群落、瀑华苔藓群落、峭壁钙华苔藓群落和泉华苔藓群落等5种类型。调查结果表明,研究区现代苔藓植物群落钙华沉积作用十分显著。

关键词:苔藓植物群落;钙华;约克郡

中图分类号:Q948 **文献标识码:**A

岩溶地区水生或亚水生苔藓植物沉积淡水碳酸钙,形成苔藓植物钙华(Bryophyte or moss travertine, tufa; bryoliths)这一独特自然现象,近一个多世纪以来一直是一个引人注目的研究对象^[2~4,8~10]。研究钙华苔藓植物,对阐明现代岩溶地区苔藓植物区系特征,探讨第四纪植物区系历史及全球岩溶环境变迁等均具有一定的理论和实践意义^[12]。

以往有关英国钙华苔藓的研究,内容涉及钙华苔藓沉积速度、化石分析、沉积机理等,并记载了英国钙华苔藓近20种^[11~14]。本文主要根据1998年10月中英作者合作对约克郡国家公园(Yorkshire Dale National Park)的野外考察资料,从钙华沉积基本单位——苔藓植物群落这一新的研究角度出发,以期中英钙华苔藓植物区系、生态、化石记录和沉积环境的进一步比较研究提供基本的数据和资料。

1 研究地点自然地理概况及研究方法

1.1 自然概况

英国约克郡国家公园(Yorkshire Dale National Park)位于英格兰北部,是一个以岩溶自

* 国家自然科学基金(No. 3960007, No. 39810130532)及英国皇家学会(The Royal Society BP Amoco Research Fellowship)联合资助项目。出版成集 Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net
第一作者简介:张朝晖,男,1963年生,副教授,1991年硕士研究生毕业,从事苔藓植物学、岩溶植物生物学和钙华生物学研究。
收稿日期:1999-09-26

然景观保护、研究和旅游相结合的保护区。区内石炭纪石灰岩广泛分布,岩溶地貌发育。该区域是目前英国已知钙华分布面积最大、类型最复杂和分布最集中的区域。据当地气候资料记载^[6,7],1月均温 1.5℃,7月均温 13.5℃,年均气温 7℃;多年平均降水量 1425mm。考察区海拔约 150~500m,主要植被类型为草地,局部地区有森林和岩溶湖泊分布。

1.2 研究方法

1.2.1 野外工作

1.2.1.1 选点

以约克郡岩溶核心区马哈姆(Malham)为研究中心,选择该区苔藓植物钙华沉积作用最典型的5个点作野外研究地点,即哥戴尔峡谷(Gordale Scare)、瓦特福瀑布群(Waterfall Beck)、克罗斯峡谷(Closide Beck)、大克罗丝沼泽(Great Close Mire)和英格莱堡洞(Ingleborough Cave)。研究地点及其水化学特征见表1。

1.2.1.2 取样

在上述5个研究地点,采用 10cm×10cm 金属方框,取钙华苔藓植物群落样方 52 个,野外观察并记录苔藓形态、钙华和环境特征。野外工作时间:1998.10.15~1998.10.21。

1.2.2 室内工作

1.2.2.1 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,借助英国现代分类工具书,利用光学显微镜、实体解剖镜分析并鉴定苔藓植物标本。

1.2.2.2 群落研究

群落概念参考陈帮杰^[1]和 Iwatsuki, Z.^[7]对苔藓群落的命名原则;生活型(Life-form)参考 Magdefrau, K.^[9]的概念和分类系统;植物区系参考 Wijck et al.^[18]对世界苔藓分区的标准。上述概念和标准,结合岩溶地区特点略有变动。

表1 野外研究地点及其岩溶水化学特征

Tab.1 Field research sites and the hydrochemical characteristics of some bryophyte-travertine depositing sites

研究地点	主要苔藓钙华类型	海拔	岩溶水化学特征*			
			温度(℃)	Ca ²⁺ (mM)	HCO ₃ ⁻ (mM)	pH
哥戴尔峡谷	瀑华	300~380	16	1.87	3.78	8.2
瓦特福瀑布群	瀑华、泉华、洞华	260~360	6	1.37	2.37	7.5
克罗斯峡谷	峭壁钙华	260~270	7	1.41	3.78	7.6
大克罗丝沼泽	泉华	415	—	—	—	—
英格莱堡洞	Cron	250~290	—	—	—	—

* 据 Pentecost, A (11)。

2 钙华苔藓植物群落特征

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http

2.1 种类组成

根据我们室内研究结果,约克郡国家公园含有钙华苔藓植物 12 科 15 属 18 种(表 2)。其

中藓类植物(mosses)有8科11属14种,苔类植物(liveworts)有4科4属4种。种类超过2种的科有:丛藓科(Pottiaceae, 4种),柳叶藓科(Amblystegiaceae, 3种)和青藓科(Brachytheciaceae, 2种)。

表2 约克郡国家公园钙华苔藓种类组成

Tab. 2 Bryophytes at the active travertine deposit sites at the Yorkshire Dale National Park, U.K.

科名	属名	种名
叶苔科 Jungermanniaceae	叶苔属 <i>Jungermannia</i>	深绿叶苔(新拟名) <i>J. atrovirens</i> (Dicks.) Dum
溪苔科 Pelliaceae	溪苔属 <i>Pellia</i>	花叶溪苔 <i>P. endiwifolia</i> (Dicks.) Dum
绿片苔科 Aneuraceae	绿片苔属 <i>Aneurax</i>	绿片苔 <i>A. pinguis</i> (L.) Dum
蛇苔科 Conocephalaceae	蛇苔属 <i>Conocephalum</i>	蛇苔 <i>C. conicum</i> (L.) Undrew
凤尾藓科 Fissidentaceae	凤尾藓属 <i>Fissidens</i>	卷叶凤尾藓 <i>F. cristatus</i> Wils. ex Mitt
真藓科 Bryaceae	真藓属 <i>Bryum</i>	拟三列真藓 <i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Schwaegr.
丛藓科 Pottiaceae	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. top hacea</i> (Brid.) Mitt 艳枝藓 <i>E. verticillatum</i> (With.) B. & S. 钩喙净口藓 <i>G. recurvirostrum</i> Hedw. 铜绿净口藓 <i>G. aeruginosum</i> Sm
提灯藓科 Mniaceae	走灯藓属 <i>Plagiomnium</i>	波叶走灯藓 <i>P. undulatum</i> (Hedw.) T. Kop.
珠藓科 Bartramiaceae	泽藓属 <i>Philonotis</i>	钙质泽藓(新拟名) <i>P. calcarea</i> (Br.) Eur. Schimp
青藓科 Brachytheciaceae	青藓属 <i>Brachythecium</i> 长喙藓属 <i>Rhynchostegium</i>	溪边青藓 <i>B. rivulare</i> Br. Eur 溪边长喙藓(新拟名) <i>R. riparioides</i> (Hedw.) C. Jens
柳叶藓科 Amblystegiaceae	牛角藓属 <i>Cratoneuron</i>	长叶牛角藓 <i>C. commutatum</i> (Hedw.) Roth 长叶牛角藓偏叶变种(新拟名) <i>C. commutatum</i> var. <i>falcatum</i> (Brid.) Monk. 牛角藓 <i>C. filicinum</i> (Hedw.) Spruce
绢藓科 Entodontaceae	灰石藓属 <i>Orthothecium</i>	灰石藓 <i>O. rufens</i> Br. Eur.
统计:12科	15属	18种

上述种类中,卷叶凤尾藓 *Fissidens cristatus* Wils. ex Mitt, 波叶走灯藓 *Plagiomnium*

undulatum (Hedw.) T. Kop., 钙质泽藓(新拟名) *Philonotis calcarea* (Br.) Eur. Schimp, 溪边青藓 *Brachythecium rivulare* Br. Eur., 灰石藓 *Orthothecium rufens* Br. Eur. 和长叶牛角藓偏叶变种(新拟名) *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth var. *falcatum* (Brid.) Monk 为英国钙华苔藓植物区系新记录种。

野外观察表明,本地区典型和主要的钙华苔藓种类包括 8 种,它们是本区域较大规模淡水碳酸钙的主要沉积者。这些苔藓有:绿片苔 *Aneura pinguis* (L.) Dum., 灰土扭口藓 *Barbula topheacea* (Brid.) Mitt., 艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (With.) B. & S., 钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostrum* Hedw., 铜绿净口藓 *G. aeruginosum* Sm., 溪边长喙藓(新拟名) *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. Jens., 长叶牛角藓 *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth 和牛角藓 *C. filicinum* (Hedw.) Spruce。

2.2 区系成分

根据世界苔藓分区的一般概念^[18]和史密斯^[15~16]对英国苔藓植物地理分布所作记载,组成约克郡国家公园钙华群落的苔藓种类区系地理成分单调,仅含北温带分布种(North Temperate)和世界广布种(Cosmopolitan)两种类型。其中北温带分布种有 14 种,占总数的 77.8%,如艳枝藓、灰土扭口藓、波叶提灯藓、钙质泽藓、深绿叶苔(新拟名) *Jungermannia atrovirens* Dum. 和长叶牛角藓偏叶变种等;世界广布种有 4 种,占总数的 22.2%,它们是牛角藓、绿片苔、拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schw aegr 和钩喙净口藓等。

2.3 生活型(Life-form)

生活型是苔藓植物生长型和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^[9]。约克郡钙华苔藓植物生活型,可划分为 4 种基本类型:高丛集型(Tall turfs, 2 种,占总数的 11.1%),垫状矮丛集型(Chsion-short turfs, 7 种,占总数的 38.9%)、平铺型(Mats, 1 种,占总数的 5.6%)和交织型(Wefts, 8 种,占总数的 44.4%)。

约克郡钙华沉积区域苔藓垫状矮丛集型和交织型的大量存在,指示了生境潮湿、周期性水淹的环境特征。

3 群落类型及生态分布

通过对英国约克郡钙华苔藓植物群落野外样方统计,本区共有典型群落 13 个。它们在不同的生境中广泛参与沉积淡水碳酸钙,构成形态各异的苔藓植物群落钙华沉积物(参见表 3)。

根据苔藓植物沉积环境特征,可把本区苔藓植物群落划分为如下 5 种基本生态群落类型:

3.1 Cron 钙华苔藓群落

指在 Cron 上沉积淡水碳酸钙的苔藓植物群落。Cron 是一种特殊的钙华沉积类型,最早由 Van Oye & Hubert 报道于比利时的 Lorraine 地区^[17]。其后, Pentecost, A 在研究发源于英国的 Cron 时,认为 Cron 是一种沉积于陡峭谷地中富钙溪流地带的钙华,在形态上它是一种多孔、植物成因的淡水碳酸钙沉积物^[13]。

考察中所见 Cron 位于约克郡英格莱堡洞附近一宽谷中,该钙华沉积区位于溪流左侧,山坡和谷地相对高差约 40m,钙华沉积主要发生在近谷地溪流地面 15~20m 的阶地上。这种生境中有 6 种苔藓植物生长,主要的群落有艳枝藓群落 *Eucladietum*, 牛角藓群落

Cratoneuretum filicili 和泽藓群落 Philonotetum。

表3 英国约克郡国家公园主要钙华苔藓群落及其分布环境

Tab. 3 The main types and the distribution of travertine-bryophyte communities at Yorkshire Dale National Park, U.K.

群落类型	群落名称	群落种类组成*	生境及钙华形态	海拔(m)	分布地点
洞穴钙华苔藓群落	绿片苔群落 Aneuretum pinguis	<i>Aneura pinguis</i>	洞深 5m 处, 洞壁钙华。小丘状直径 3 ~ 5cm, 高 3.5cm。	345	瓦特福
	牛角藓-走灯藓群落 Cratoneuro- Plagiomnietum	优: <i>Cratoneuron commutatum</i> + <i>Plagiomnium undulatum</i> 伴: <i>Bryum pseudotriquetum</i>	洞深 3m 处, 地面滴水钙华。面积约 1m × 0.5m, 高 30cm。	345	瓦特福
	灰石藓群落 Orthothecietum	优: <i>Orthothecium rufens</i> 伴: <i>Eucladium verticillatum</i>	洞深 4.5m 处, 洞壁钙华。小丘状, 直径 2 ~ 6cm, 2 ~ 3cm 高。	345	瓦特福
瀑布钙华苔藓群落	溪边长喙藓群落 Rhynchostegietum riparioides	<i>Rhynchostegium riparioides</i>	瀑布钙华, 高速流水中。钙华面积 1.2m × 1.8m	370	瓦特福
	长叶牛角藓偏叶变种群落 Cratoneuretum commutati var. falcati	<i>Cratoneuron commutatum</i> var. <i>falcatum</i>	瀑布钙华, 高速流水中。钙华面积 4.6m × 3m	380	瓦特福
	灰土扭口藓群落 Barbuletum tophaceae	<i>Barbula tophacea</i>	瀑布钙华, 高速流水中。钙华面积 6m × 5.8m	358	哥戴尔峡谷、瓦特福
峭壁钙华苔藓群落	净口藓群落 Gymnostometum	<i>Gymnostomum aeruginosum</i> 或 <i>G. Recurvirostrum</i>	峡谷中 5 ~ 10m 高峭壁基部堆集。厚垫状, 直径 0.32 ~ 2.6m, 高 0.2 ~ 1.2m。	315	克罗斯
Cron 钙华苔藓群落	艳枝藓群落 Eucladietum	优: <i>Eucladium verticillatum</i> 伴: <i>Bryum pseudotriquetum</i> + <i>Aneura pinguis</i>	高差约 15 ~ 20m 的钙华阶地, 溪流边缘。面积约 20m × 35m。	269	英格莱堡
	泽藓群落 Philonotetum	优: <i>Philonotis calcarea</i> ; 伴: <i>Cratoneuron commutatum</i>	高差约 15 ~ 20m 的钙华阶地, 溪流边缘。面积约 20m × 35m。	284	英格莱堡
	牛角藓群落 Cratoneuretum filicili	<i>Cratoneuro filicinum</i>	高差约 15 ~ 20m 的钙华阶地, 溪流边缘。面积约 20m × 35m	254	英格莱堡
泉华苔藓群落	净口藓-真藓群落 Gymnostom-Bryetum	<i>Gymnostomum aeruginosum</i> + <i>Bryum pseudotriquetum</i>	岩溶山原沼泽地, 小丘状钙华沉积。小丘直径 8 ~ 64cm, 高 25 ~ 45cm	415	大克罗丝沼泽地
	长叶牛角藓群落 Cratoneuretum commutati	优: <i>Cratoneuron commutatum</i> 伴: <i>Pellia endiviifolia</i> + <i>Bryum pseudotriquetum</i>	岩溶山原沼泽地, 小丘状钙华沉积。小丘直径 10 ~ 70cm, 高 20 ~ 45cm	415	大克罗丝沼泽地
	叶苔群落 (<i>Jungermannietum</i>)	优: <i>Jungermannia atrovirens</i> 伴: <i>Aneura pinguis</i> + <i>Bryum pseudotriquetum</i>	岩溶山原沼泽地, 小丘状钙华沉积。小丘直径 8 ~ 36cm, 高 10 ~ 40cm	415	大克罗丝沼泽地

* 优 = 优势种; 伴 = 伴生种。

3.2 洞穴钙华苔藓群落

指分布在洞穴洞口可见光地带沉积淡水碳酸钙的苔藓植物群落。洞穴苔藓钙华沉积形态包括洞穴钟乳石、石笋、向光石鳞片和地表钙华沉积堆集物等。

考察中所见唯一有钙华苔藓分布的洞穴位于瓦特福瀑布群中最大瀑布左岸,洞穴发育在一巨厚石炭纪石灰岩断壁近基部,海拔 345m。洞深约 6m,洞口宽 4.5m,高 3m。该洞有 5 种钙华苔藓生长,主要的群落有牛角藓—走灯藓群落 *Cratoneuro - Plagiomnietum*, 绿片苔群落 *Aneuretum pinguis* 和灰石藓群落 *Orthothecietum*。

3.3 瀑布钙华苔藓群落

指分布在瀑布正中钙华壁、边缘钙华壁、瀑布落地处周围溅华地带沉积淡水碳酸钙的苔藓植物群落。形态上这类钙华沉积可发展成巨大的钙华瀑布。

瀑布或跌水钙华苔藓群落在约克郡分布较广泛,在哥戴尔峡谷、马哈姆和瓦特福附近均有分布。其中瓦特福岩溶瀑布群尤有代表性,该瀑布群分布在海拔 320~450m 的岩溶谷地中,从上向下共有 5 级,最大一个瀑布(第三级)高约 15m,宽 7m,苔藓植物沉积十分明显。在这种高速流水生境中,常见的群落有溪边长喙藓群落 *Rhynchostegietum riparioides*, 灰土扭口藓群落 *Barbuletum tophaceae* 和长叶牛角藓偏叶变种群落 *Cratoneuretum commutati var. falcati*。

3.4 峭壁钙华苔藓群落

指分布在近垂直峭壁上下沉积淡水碳酸钙的苔藓植物群落。形态上这类沉积物包括地表峭壁钟乳石和地面钙华堆积物。

考察中所见这类群落分布于克罗斯峡谷约 2km 地段,这是一类沿高约 4~10m 浅谷峭壁基脚部堆集的地表钙华,沉积水源主要来自石灰岩断层浸水或季节性瀑布。这种生境中最常见的钙华苔藓植物群落是净口藓群落 *Gymnostometum*。

3.5 泉华苔藓群落

指分布在岩溶地区常温或温泉泉口及其附近沉积淡水碳酸钙的苔藓植物群落。形态上这类钙华沉积可发展成大规模泉华沉积区。

泉华苔藓群落在考察区有最广泛的分布,在瓦特福瀑布群、克罗斯峡谷、大克罗丝沼泽地和马哈姆湖(Malham Tarn)附近均有分布。在大克罗丝沼泽地,岩溶山地上流出的富钙泉水,在下游遇到不溶性的页岩(Shale)岩层,在平缓的山原上形成大面积的沼泽。在这种生境中,约有 7 种苔藓植物在这种沼泽地形成大量小丘状钙华沉积物。这种小丘直径约 8~70cm,高度 10~45cm。常见的钙华苔藓群落有长叶牛角藓群落 *Cratoneuretum commutati*, 净口藓—真藓群落 *Gymnostomo - Bryetum* 和叶苔群落 *Jungerminnietum* 等。

致谢 野外工作期间,英国马哈姆野外研究中心(Malham Tarn Field Centre)工作人员提供食宿及当地气候资料;室内部分标本鉴定,蒙承英国自然历史博物馆(The Natural History Museum)隐花植物标本室 Dr·Le Ellis 博士、Alan Harrington 博士和 Angeca E·Newton 博士提供友好帮助。作者在此一并致谢。

参考文献:

- [1] 陈邦杰. 中国苔藓植物生态群落和地理分布初步报告[J]. 植物分类学报, 1958, 7(4): 270~293.
- [2] 张朝晖, 王智慧, 祝安. 黄果树喀斯特洞穴群苔藓植物岩溶的初步研究[J]. 中国岩溶, 1996, 15(3): 224~232.
- [3] 张朝晖. A preliminary taxonomical study on tufa-bryophytes in Guizhou, S. W. China[J]. CHENIA, 1998, Vol. 5: 173~176.
- [4] Emig, W. H. · Moss as rock builders[J]. Bryologist, 1918, 21: 55~59.
- [5] Elizabeth M. Shaw. The Rainfall at Malham Tarn House[A]. the Annual Report of the Council for the Promotion of Field Studies[C]. 1955-1956: 53~56.
- [6] Gordon Manley. The Climate at Malham Tarn, [A]. the Annual Report of the Council for the Promotion of Field Studies, [C]. 1955-1956: 43~53.
- [7] Iwatsuki, Z. · The epiphytic bryophyte communities in Japan[J]. J. Hattori Bot. Lab. 1960, 22: 161~339.
- [8] Magdefrau, K. · Palaobiologie der Pflanzen[M]. Jena, 1956.
- [9] Magdefrau, K. · Life-forms of Bryophytes [A]. Bryophyte Ecology [C]. Chapman and Hall, 1982, 45~58.
- [10] Parihar, N. S. and Pant, G. · Bryophyte as rock builders (I) - Bryophyte communities associated with travertine formation at Sahasradhara, Dehra Dun [A]. Nautiyal D. D. (ed.) : Studies on Living and Fossil Plants. Phyta[C]. 1982, 277~295.
- [11] Pentecost, A. · The tufa deposition of the Malham District, North Yourkshire[A]. Field Studies[C]. 1981, 365~387.
- [12] Pentecost, A. · Some observation on the growth rates of mosses associated with tufa and the interpretation of some postglacial bryoliths. J. Bryol[J]. 1987, 14: 543~550.
- [13] Pentecost, A. · A note on the vegetation of some English cron [J]. Naturalist, 1991, 116: 125~131.
- [14] Pentecost, A. · Moss growth and travertine deposition: the significance of photosynthesis, evaporation and degassing of carbon dioxide [J]. J. Bryol., 1996, 19: 229~234.
- [15] Smith, A.JE. · The moss flora of Britain & Irelan [M]. Cambridge University Press, Cambridge, 1978.
- [16] Smith, A.JE. · The liveworts of Britain & Irelan[M]. Cambridge University Press, Cambridge, 1990.
- [17] Van Oye, P., & Hubert B. · Recherches sur les "crons" du Jurassique Belge [J]. Biologische Jaarboek, 1937, 4: 231~236.
- [18] Wijek · R. V. D. · et al. · Index Muscorum [M], 1956-1969, Vol. 1-5, Netherlands. IAPT.

BRYOPHYTE COMMUNITIES ASSOCIATED WITH TRAVERTINE FORMATION AT YORKSHIRE NATIONAL PARK, U·K·

ZHANG Zhao-hui^①; Allan Pentecost^②

(^①*Department of Biological Science and Biotechnology, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China;*

^②*Division of Life Sciences, King's College, London, U·K·*)

Abstract: This paper is based on a study of 52 samples and specimens of bryophyte collected from 5 active travertine sites at Yorkshire Dale National Park, U·K· The bryoflora consists of 18 species and 15 genera in 12 families. According to Chen's classification (1958), there are 13 typical bryophyte communities associated with travertine deposit in this area. The phyogeographical elements of the bryoflora consist of Cosmopolitans (22.2%) and North the Temperate (77.8%); 4 life-forms of bryophyte can be distinguished, among them, chsion-short turfs and wefts predominate. The ecological distributional types of the bryophyte at Yorkshire are as follows: bryophyte communities on cron; bryophyte communities on spring tufa; bryophyte communities on cave tufa; bryophyte communities on cliff tufa; bryophyte communities on waterfall tufa. The travertine deposit associated with bryophyte communities is active at Yorkshire Dale.

Key words: Bryophyte communities; Travertine; Yorkshire Dale