

文章编号:1001—4810(2002)01—0036—08

# 英国钙华苔藓植物区系特征及其主要钙华沉积类型<sup>①</sup>

张朝晖<sup>1</sup>, 艾伦·培特客斯<sup>2</sup>

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

**摘 要:**根据 1998—2000 年作者采自英国 39 个钙华沉积区 1245 份的野外苔藓植物标本研究, 英国钙华苔藓植物区系具有下列特征: (1) 区系种类由 19 科 34 属 50 种 (含变种亚种) 组成, 其中含英国钙华苔藓新记录 26 种; (2) 区系生活型含高丛集型 (10%)、矮丛集型 (32%)、交织型 (44%)、扇型 (2%) 和平埔型 (12%) 5 种类型; (3) 区系地理成分含北温带分布 (46%)、温带欧洲分布 (6%)、欧洲—非洲分布 (2%)、欧洲—北美分布 (10%)、旧世界温带分布 (4%) 和世界广泛分布 (34%) 等 6 种成分。根据钙华生长的环境特征, 英国苔藓植物钙华可划分为泉华、瀑华、溪流钙华和洞穴弱光带钙华 4 种基本类型及 12 种小类型。

**关键词:**苔藓植物; 区系; 钙华类型; 岩溶; 英国

**中图分类号:**Q948

**文献标识码:**A

钙华苔藓植物 (Travertine bryophytes or Tufa mosses) 是一类生存于喀斯特地区瀑布、溪流、洞口、石灰华坝和岩溶泉等岩溶沉积环境中的绿色自养小型高等植物。在适当条件下, 它们作为主要格架或与硅藻、细菌、蓝藻、部分绿藻和少量维管植物共同组成基本格架, 沉积淡水碳酸钙形成了生物成因的钙华石<sup>[1~3, 7, 8]</sup>。研究钙华苔藓植物, 对研究喀斯特地区钙华植物区系特征、起源、演化和生态等具有重要的意义, 并有助于阐明一些喀斯特地区岩溶沉积形态特征及其成因<sup>[4, 5]</sup>。

英国是西欧现代钙华沉积分布较集中、类型较复杂和面积较大的国家之一, 是西欧钙华沉积和钙华生物具有重要代表性的国家。1998 年至 2000 年, 在国家自然科学基金和英国皇家学会 (The Royal Society) 联合资助下, 中英合作对中国西南—西欧典型岩溶地区苔藓植物、钙华生物、洞穴生物和岩溶环境地球化学等进行了较系统的国际野外对比考察和室内比较研究, 一些研究成果已陆续在国内外学术刊物报道<sup>[6~11]</sup>。本文主要报道有关英国 39 个现代岩溶沉积地点钙华苔藓植物区系及其沉积类型研究结果, 以期为中国西南—西欧岩溶地区苔藓植物区系、生

态、岩溶生物沉积等的进一步比较积累基础的数据和资料。

## 1 研究地点及研究方法

### 1.1 研究地点自然地理概况及研究方法

#### 1.1.1 自然地理概况

研究地点位于英国东南部、中部和西南部, 地理坐标大约北纬 50°48′~54°28′, 东经 0°42′至西经 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%<sup>[12, 13]</sup>。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, 考察区海拔 0~440m, 常见岩溶地貌类型有喀斯特洞穴、喀斯特冰川峡谷、陡崖、瀑布、喀斯特泉和钙华沉积等<sup>[12, 13]</sup>。

#### 1.1.2 研究方法

##### 1.1.2.1 野外工作

研究范围包括了英国 11 个郡 39 个典型钙华沉积地点, 基本情况见表 1。其中威尔士 (Wales) 含 4 个郡 5 个研究地点, 如圭内斯郡 (Gwynedd, 2 个点), 克卢伊德郡 (Clwyd, 1 个点)、南格拉摩根郡 (South

① 基金项目: 国家自然科学基金 (No. 39960009, No. 39810130532)、国家留学基金 (No. 99852026) 及英国皇家学会 (The Royal Society BP Amoco Research Fellowship) 联合资助项目部分成果  
作者简介: 张朝晖 (1965—), 男, 副教授, 主要从事苔藓植物学、岩溶植物生物学和钙华生物学研究。  
收稿日期: 2001—11—02

Glamorgan, 1 个点)和波伊斯郡(Powys, 1 个点)等; 英格兰(England)含 7 个郡 34 个研究地点, 如北约克郡(North Yorkshire, 21 个点), 德比郡(Derbyshire, 3 个点)、肯特郡(Kent, 3 个点)东萨塞克斯郡(East Sussex, 3 个点)、兰开夏郡(Nancashire, 2 个点)、牛津郡(Oxfordshire, 1 个点)和赫特福德郡(Herefordshire, 1 个点)等。在上述 39 个钙华沉积点, 野外采集钙华苔藓植物标本 1245 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。

野外工作时间: 从 1998 年 10 月~2000 年 12 月。

1. 1. 2. 2 室内工作

(1)标本鉴定: 在里丁大学植物标本室、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、扫描电镜、实体解剖镜分析并鉴定苔藓植物标本。

(2)区系分析: 植物区系地理成分参考 Schuster, RM<sup>[14]</sup>和 Tan, B C & Pocs, T<sup>[15]</sup>等对世界苔藓植物分区标准, 根据 Smith, A JE<sup>[16, 17]</sup>和 Paton. JA<sup>[18]</sup>对英国现代苔藓地理分布记载归纳。苔藓植物生活型(Life-form)参考 Magdefrau<sup>[19]</sup>的概念和分类系统; 苔藓植物名称主要参考吴鹏程等的中文译名<sup>[20]</sup>。

表 1 英国野外研究地点特征  
Tab.1 Field research sites in UK

| 郡 名             | 地点编号 | 研究地点                    | 海拔(m) | 钙华类型                    | 钙华面积(m <sup>2</sup> ) | 野外调查日期                    |
|-----------------|------|-------------------------|-------|-------------------------|-----------------------|---------------------------|
| I. 英格兰 England  |      |                         |       |                         |                       |                           |
| Derbyshire      | 1    | Dunslef forest          | 230   | stream crust            | 100                   | 1/11/1998                 |
|                 | 2    | Berwent Gardens Cascade | 110   | warm spring             | 600                   | 1/11/1998                 |
|                 | 3    | Warmspring waterfall    | 105   | cascade                 | 40                    | 2/11/1998                 |
| Sussex          | 4    | Stumleets Pit           | 100   | seepage                 | 1. 5                  | 11/12/1999                |
|                 | 5    | Hastings County Park    | 68    | seepage                 | 1. 5                  | 27/02/2000                |
|                 | 6    | Darwell Wood            | 65    | seepage                 | 2                     | 20/08/2000                |
| Kent            | 7    | West Malling            | 50    | waterfall &. seepage    | 5                     | 16/01/2000                |
|                 | 8    | Watering Bury           | 45    | dams                    | 2                     | 16/01/2000                |
|                 | 9    | Maidstone W. station    | 30    | seepage                 | 1                     | 23/09/2000                |
| Nancashire      | 10   | Whitewell River Hodder  | 119   | stream crust            | 30                    | 17/07/2000                |
|                 | 11   | Cave, Whitewell         | 100   | cave travertine         | 15                    | 17/07/2000                |
|                 | 12   | Great Close Mire        | 415   | spring &. seepage       | 600                   | 15—21/10/1998             |
| Yorkshire       | 13   | Ingleborough Cave       | 250   | cron                    | 400                   | 15—21/10/1998             |
|                 | 14   | Scoska                  | 382   | waterfall &. stream     | 8                     | 01/04/2000                |
|                 | 15   | Scoska Cave             | 386   | cave travertine         | 1. 2                  | 01/04/2000, 15/07/2000    |
|                 | 16   | Bown Scar Beck          | 298   | waterfall               | 6                     | 01/04/2000                |
|                 | 17   | Ingleton(Site1)         | 247   | seepage                 | 8                     | 02/04/2000                |
|                 | 18   | Ingleton(Site2)         | 252   | seepage                 | 12                    | 02/04/2000                |
|                 | 19   | Ingleton(Site3)         | 256   | seepage                 | 24                    | 02/04/2000                |
|                 | 20   | Ingleton(Site4)         | 268   | seepage                 | 18                    | 02/04/2000                |
|                 | 21   | Ingleton(Site5)         | 271   | seepage                 | 6                     | 02/04/2000                |
|                 | 22   | Ingleton(Site6)         | 276   | seepage                 | 5                     | 02/04/2000                |
|                 | 23   | Throsteles Nest         | 256   | waterfall               | 35                    | 02/04/2000                |
|                 | 24   | Mastiles Bridge         | 386   | stream crust &. seepage | 32                    | 31/04/2000                |
|                 | 25   | Cordale Scar            | 358   | waterfall &. seepage    | 120                   | 13/07/2000                |
|                 | 26   | Waterfall Beck          | 335   | waterfall               | 260                   | 14/07/2000, 15—21/10/1998 |
|                 | 27   | Waterfall Beck Cave     | 345   | cave travertine         | 2. 5                  | 14/07/2000                |
|                 | 28   | Closide Beck            | 260   | seepage                 | 40                    | 15—21/10/1998             |
|                 | 29   | Closide Beck Cave       | 310   | cave travertine         | 0. 01                 | 14/07/2000                |
|                 | 30   | Boggle Hole Gorge       | 440   | waterfall &. seepage    | 500                   | 15/07/2000                |
|                 | 31   | Skirfare River          | 200   | seepage                 | 28                    | 15/07/2000                |
|                 | 32   | Sleets Cave             | 290   | cave travertine         | 0. 001                | 15/07/2000                |
| Oxfordshire     | 33   | Darwell Wood            | 158   | waterfall &. seepage    | 9                     | 05/09/2000                |
| Herefordshire   | 34   | Shelsley Walsh          | 142   | waterfall &. stream     | 80                    | 28/10/2000                |
| II. 威尔士 Wales   |      |                         |       |                         |                       |                           |
| Gwynedd         | 35   | Bangor coast line       | 3     | sealine seepage         | 100                   | 31/10/1998                |
|                 | 36   | Nantporth               | 20    | seepage                 | 150                   | 31/10/1998                |
| Clwyd           | 37   | Dyserth                 | 37    | waterfall               | 15                    | 30/10/1998                |
| South Glamorgan | 38   | Barry Island            | 4     | sealine seepage         | 60                    | 28/10/2000                |
| Powys           | 39   | Mt. Cefn cil-saws       | 310   | stream crust            | 6                     | 29/10/2000                |

2 英国钙华苔藓植物区系特征

2.1 区系种类组成统计

英国 39 个钙华沉积地点含有苔藓植物 19 科 34

属 50 种(表 2)。其中苔类植物(Liverworts)仅 6 科 8 属 8 种,而藓类植物(Mosses)含 13 科 26 属 42 种,是钙华苔藓植物的主要成分。较多的苔类植物有绿片苔科 Aneuraceae(2 属 2 种)和地钱科 Marchantiaceae(2 属 2 种);优势的藓类植物大科有柳叶藓科

表 2 英国钙华苔藓植物种类统计

Tab.2 The statistics of the bryophytes at active travertine sites of UK

| 科 名                  | 属 名                          | 种 名                                                                        |
|----------------------|------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
| 苔类 Liverworts        |                              |                                                                            |
| 绿片苔科 Aneuraceae      | 绿片苔属 <i>Aneura</i>           | 绿片苔 <i>A. pinguis</i> (L.)Dum                                              |
|                      | 片叶苔属 <i>Riccardia</i>        | * 羽枝片叶苔 <i>R. multifida</i> (L.)S.F.Gray                                   |
| 蛇苔科 Conocephalaceae  | 蛇苔属 <i>Conocephalum</i>      | 蛇苔 <i>C. conicum</i> (L.)Underw                                            |
| 裂叶苔科 Lophoziaceae    | 无褶苔属 <i>Leiocolea</i>        | 陀螺无褶苔 <i>L. turbinata</i> (Radii)Buch.                                     |
| 叶苔科 Jungermanniaceae | 叶苔 <i>Jungermannia</i>       | 深绿叶苔 <i>J. atroirens</i> Dum.                                              |
| 地钱科 Marchantiaceae   | 地钱属 <i>Marchantia</i>        | * 地钱 <i>M. polymorpha</i> L.                                               |
|                      | 背托苔属 <i>Pressia</i>          | * 背托苔 <i>P. quadrata</i> (Scop.)Nees.                                      |
| 溪苔科 Pelliaceae       | 溪苔属 <i>Pellia</i>            | 花叶溪苔 <i>P. endiviiifolia</i> (Dicks)Dum                                    |
| 藓类 Mosses            |                              |                                                                            |
| 凤尾藓科 Fissidentaceae  | 凤尾藓属 <i>Fissidens</i>        | * 蕨叶凤尾藓 <i>F. adianthoides</i> Hedw                                        |
|                      |                              | 卷叶凤尾藓 <i>F. cristatus</i> Wils ex Mitt.                                    |
|                      |                              | * 弱小凤尾藓(新拟名) <i>F. exiguus</i> Sull.                                       |
|                      |                              | * 蒙尼凤尾藓 <i>F. monguillonii</i> Ther                                        |
|                      |                              | * 淡红凤尾藓(新拟名) <i>F. rufulus</i> Br. Eur                                     |
|                      |                              | * 鳞叶凤尾藓 <i>F. taxifolius</i> Hedw.                                         |
|                      |                              | 淡绿凤尾藓 <i>F. viridulus</i> (Sw.)Wahlenb                                     |
| 丛藓科 Pottiaceae       | 扭口藓属 <i>Barbula</i>          | 灰土扭口藓 <i>B. tophacea</i> (Brid.)Mitt.                                      |
|                      | 艳枝藓属 <i>Eucladium</i>        | 艳枝藓 <i>E. verticillatum</i> (Brid.)Br. Eur                                 |
|                      | 复边藓属 <i>Cinclidotus</i>      | * 复边藓 <i>C. fontinaloides</i> (Hedw.)Beauv                                 |
|                      | 净口藓属 <i>Gymnostomum</i>      | 铜绿净口藓 <i>G. aeruginosum</i> Sm                                             |
|                      |                              | * 钙质净口藓 <i>G. calcareum</i> Nees & Hornsch                                 |
|                      |                              | 钩喙净口藓 <i>G. recurvirostrum</i> Hedw.                                       |
|                      | 丛藓属 <i>Pottia</i>            | 具齿丛藓 <i>Pottia lanceolata</i> (Hedw.)C. Mull                               |
| 真藓科 Bryaceae         | 真藓属 <i>Bryum</i>             | 拟三列真藓 <i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.)Schwaegr                           |
| 大帽藓科 Encalyptaceae   | 大帽藓属 <i>Encalypta</i>        | * 尖叶大帽藓 <i>E. rhapdocarpa</i> Schaeagr                                     |
|                      |                              | * 丝卓大帽藓 <i>E. streptocarpa</i> Hedw.                                       |
| 珠藓科 Bartramiaceae    | 泽藓属 <i>Philonotis</i>        | 钙质泽藓 <i>P. calcarea</i> (Br. Eur.) Schimp                                  |
| 垂蒴藓科 Catosciaceae    | 垂蒴藓属 <i>Catoscopium</i>      | * 垂蒴藓 <i>C. nigrum</i> (Hedw.)Brid.                                        |
| 提灯藓科 Mnaceae         | 提灯藓属 <i>Mnium</i>            | * 提灯藓 <i>M. hornum</i> Hedw.                                               |
|                      | 走灯藓属 <i>Plagiomnium</i>      | 波叶走灯藓 <i>P. undulatum</i> (Hedw.)Kop,                                      |
|                      |                              | * 钝叶走灯藓 <i>P. rostratum</i> (Schradi.)Kop.                                 |
|                      |                              | * 椭圆走灯藓 <i>P. ellipticum</i> (Brid.)Kop                                    |
|                      |                              | * 毛灯藓 <i>R. punctatum</i> (Hedw.)Kop.                                      |
| 平藓科 Neckeraceae      | 木藓属 <i>Thamnobryum</i>       | * 木藓 <i>T. alopecurum</i> (Hedw.)Niewl.                                    |
| 水藓科 Fontinalaceae    | 水藓属 <i>Fontinalis</i>        | * 水藓 <i>F. antipyretica</i> Hedw.                                          |
| 柳叶藓科 Amblystegiaceae | 牛角藓属 <i>Cratoneuron</i>      | 长叶牛角藓 <i>C. commutatum</i> (Hedw.)Roth var. <i>commutatum</i>              |
|                      |                              | 长叶牛角藓偏叶变种 <i>C. commutatum</i> var. <i>falcatum</i> (Brid.)Monk            |
|                      |                              | * 长叶牛角藓曲茎变种 <i>C. commutatum</i> var. <i>virescens</i> (Schimp)Rich & Wall |
|                      |                              | 牛角藓 <i>C. filicinum</i> Spruce var. <i>filicinum</i>                       |
|                      |                              | * 镰刀藓 <i>D. aduncus</i> (Hedw.)Warnst.                                     |
|                      |                              | * 扭叶镰刀藓 <i>D. revolvens</i> (Sw.)Warsnt.                                   |
|                      |                              | * 尖叶湿原藓(新拟名) <i>C. cuspidatum</i> (Hedw.)Kindb.                            |
|                      |                              | * 粗枝细湿藓(新拟名) <i>C. stellatum</i> (Hedw.)J. Lange & C. Jens.                |
|                      |                              | * 湿地柳叶藓(新拟名) <i>A. tenax</i> (Hedw.)C. Jens                                |
|                      |                              | * 卵叶青藓 <i>B. rutabulum</i> (Hedw.)Br. Eur.                                 |
| 青藓科 Brachytheciaceae | 青藓属 <i>Brachythecium</i>     | 溪边青藓 <i>B. rivulare</i> Br. Eur.                                           |
|                      | 美喙藓属 <i>Eurhynchium</i>      | 史威美喙藓 <i>E. swartzii</i> (Turn.)Curn                                       |
|                      | 细喙藓属 <i>Rhynchostegiella</i> | * 曲柄细喙藓(新拟名) <i>R. curriseta</i> (Brid.)Limpr                              |
|                      | 长喙藓属 <i>Rhynchostegium</i>   | 溪边长喙藓 <i>R. ripariodes</i> (Hedw.)C. Jens                                  |
| 绢藓科 Entodontaceae    | 灰石藓属 <i>Orthothecium</i>     | 灰石藓 <i>O. refescens</i> Br. Eur                                            |
| 灰藓科 Hypnaceae        | 梳藓属 <i>Ctenidium</i>         | 梳藓 <i>C. molluscum</i> (Hedw.)Mitt.                                        |

注：\* 代表英国钙华苔藓新记录。

Amblystegiaceae(5 属 9 种)、丛藓科 Pottiaceae(5 属 7 种)、凤尾藓科 Fissidentaceae(1 属 7 种)、青藓科 Brachytheciaceae(4 属 5 种)和提灯藓科 Mniaceae(3 属 5 种)等。

与英国已知的钙华苔藓植物区系相比较<sup>[3~6,16~18,21,23]</sup>,新记录于英国钙华沉积生境中的苔藓植物有 26 种。新的种类记录包括:羽枝片叶苔 *Riccardia multifida* (L.) S. F. Gray、地钱 *Marchantia polymorpha* L.、背托苔 *Pressia quadrata* (Scop.) Nees、蕨叶凤尾藓 *Fissidens adianthoides* Hedw.、弱小凤尾藓(新拟名) *F. exiguus* Sull.、蒙尼凤尾藓 *F. monguillonii* Ther、淡红凤尾藓(新拟名) *F. rufulus* Br. Eur、鳞叶凤尾藓 *F. taxifolius* Hedw.、复边藓 *Cinclidotus fontinaloides* (Hedw.) Beauv.、钙质净口藓 *Gymnostomum calcareum* Nees & Hornsch.、尖叶大帽藓 *Encalypta rhabdocarpa* Schwaegr.、丝卓大帽藓 *E. streptocarpa* Hedw.、垂蒴藓 *Catocypium nigritum* (Hedw.) Brid.、提灯藓 *Mnium hornum* Hedw.、钝叶走灯藓 *Plagiomnium rostratum* (Schradi.) Kop.、椭圆走灯藓 *P. ellipticum* (Brid.) Kop.、毛灯藓 *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) Kop.、木藓 *Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Nieuwl.、水藓 *Fontinalis antipyretica* Hedw.、长叶牛角藓曲茎变种 *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth var. *virescens* (Schimp) Rich & Wall.、镰刀藓 *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst.、扭叶镰刀藓 *D. revolvens* (Sw.) Warst.、尖叶湿原藓(新拟名) *Calliergon cuspidatum* (Hedw.) Kindb.、粗枝细湿藓(新拟名) *Camphylium stellatum* (Hedw.) J. Lange & C. Jens.、湿地柳叶藓(新拟名) *Amblystegium tenax* (Hedw.) C. Jens.、卵叶青藓 *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Br. Eur 和曲柄细喙藓(新拟名) *Rhynchostegiella curriseta* (Brid.) Limpr 等等。

在我们报道的 50 种英国现代钙华苔藓植物中,有 12 种是分布较广泛的钙华苔藓植物。其中苔类 4 种,它们是花叶溪苔 *Pellia endiviifolia* (Dicks) Dum (分布于 20 个地点)、蛇苔 *Conocephalum conicum* (L.) Underw (分布于 16 个地点)、绿片苔 *Aneura pinguis* (L.) Dum (分布于 10 个地点)和方叶无褶苔 *Leiocolea bantriensis* (Hook.) Joeg. (分布于 6 个地点);藓类主要有 8 种,即艳枝藓 *Eucladium verticillatum* (Hedw.) Br. Eur. (分布于 19 个地点)、长叶牛角藓 *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth (分布于 17 个地点)、长叶牛角藓偏叶变种 *C. commutatum*

(Hedw.) Roth var. *falcatum* (Brid.) Monk (分布于 5 个地点)、牛角藓 *C. filicinum* Spruce var. *filicinum* (分布于 6 个地点)、拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr (分布于 10 个地点)、灰土扭口藓 *Barbula tophacea* (Brid.) Mitt. (分布于 9 个地点)、钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostrum* Hedw (分布于 10 个地点)和溪边长喙藓 *Rhynchostegium ripariodes* (Hedw.) C. Jens (分布于 13 个地点)。上述 12 种苔藓植物是形成英国苔藓钙华(Bryophyte travertine)的主要植物种类,其中藓类植物钙华沉积作用特别明显。如艳枝藓、长叶牛角藓、牛角藓、灰土扭口藓和钩喙净口藓等往往作为主要沉积骨架,在不同生境中大量沉积淡水碳酸钙,形成十分纯的藓类钙华(moss travertine & moss tufa)。

## 2.2 区系种类生活型(Life-forms)组成

英国钙华苔藓植物生活型,可划分为矮丛集型(Short turfs)、高丛集型(Tall turfs)、交织型(Wefts)、平埔型(Mats)和扇型(Fans)等 5 种基本类型(见表 3)。其中矮丛集型 16 种,占总数的 32%,它们是卷叶凤尾藓 *Fissidens cristatus* Wils. ex. Mitt.、蕨叶凤尾藓 *F. adianthoides* Hedw.、弱小凤尾藓(新拟名) *F. exiguus* Sull.、蒙尼凤尾藓 *F. monguillonii* Ther、淡红凤尾藓(新拟名) *F. rufulus* Br. Eur.、叶凤尾藓 *F. taxifolius* Hedw.、灰土扭口藓、艳枝藓和钙质净口藓 *Gymnostomum calcareum* Nees & Hornsch. 等等;高丛集型 5 种,占总数的 10%,如拟三列真藓 *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr.、钙质泽藓 *Philonotiscalcarea* (Br. Eur.) Schimp.、尖叶大帽藓 *Encalypta rhabdocarpa* Schwaegr 和淡绿凤尾藓 *Fissidens viridulus* (Sw.) Wahlenb 等等;平埔型 6 种,占总数的 12%,即蛇苔 *Conocephalum conicum* (L.) Underw.、花叶溪苔 *Pellia endiviifolia* (Dicks) Dum 和背托苔 *Pressia quadrata* (Scop.) Nees. 等等;扇型 1 种,占总数的 2%,即木藓 *Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Nieuwl.;交织型 22 种,占总数的 44%,它们是提灯藓 *Mnium hornum* Hedw.、尖叶走灯藓 *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) Kop.、波叶走灯藓 *P. undulatum* (Hedw.) Kop.、柳叶藓 *Amblystegium serpens* (Hedw.) Br. Eur.、湿地柳叶藓 *A. tenax* (Hedw.) C. Jens (新拟名)和钙质细湿藓 *Campylium calareum* Crundw & Nyh(新拟名)等等。由于考察点钙华沉积环境具有多水、潮湿的特点,故矮丛集型和交织型占优势(76%)。

表 3 英国钙华苔藓植物生活型

Tab. 3 The Life type of the bryophytes of travertine in UK

| 生活型  | 数量 | 百分率(%) |
|------|----|--------|
| 矮丛集型 | 16 | 32     |
| 高丛集型 | 5  | 10     |
| 交织型  | 22 | 44     |
| 平埔型  | 6  | 12     |
| 扇型   | 1  | 2      |

2.3 苔藓植物区系地理成分

英国钙华苔藓植物区系地理成分,含温带欧洲分布(European Temperate)、北温带分布(North Temperate)、欧洲—北美分布(Europe-North American)、欧洲—非洲分布(Europe-Africa)、旧世界温带分布(Old Temperate)和世界广泛分布种(Cosmopolitan)等 6 种类型(见表 4)。其中北温带分布种有 23 种,占总数的 34%,如艳枝藓,钩喙净口藓,灰石藓 *Orthothecium rufescens* (Hartw.) Br. Eur 和溪边长喙藓 *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. Jens 等等;温带欧洲分布种有 3 种,占总数的 6%,如陀螺无褶苔 *Leiocolea turbinata* (Radii) Buch. 和长叶牛角藓曲茎变种 *C. commutatum* var. *virescens* (Schimp) Rich & Wall 等;欧洲—非洲分布种有 1 种,占总数的 2%,即蒙尼凤尾藓 *Fissidens monguillonii* Ther; 欧洲—北美分布种有 5 种,占总数的 10%,它们是丝卓大帽藓 *Encalypta streptocarpa* Schwaegr. (新拟名)和湿地柳叶藓 *Amblystegium tenax* (Hedw.) C. Jens (新拟名)等等;旧世界温带分布 2 种,占总数的 4%,包括波叶走灯藓 *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Kop. 和复边藓 *Cinclidotus fontinaloides* (Hedw.) Beau; 世界广布种有 16 种,占总数的 34%,它们是卵叶青藓 *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Br. Eur、拟三列真藓、牛角藓、蕨叶凤尾藓、花叶溪苔和钙质净口藓等等。在上述 6 种类型中,北温带分布、世界广泛分布种和欧洲—北美分布占优势(78%)。

表 4 英国钙华苔藓植物区系地理成分

Tab. 4 The photographical elements of the bryophytes of travertine in UK

| 地理成分    | 种类 | 百分比(%) |
|---------|----|--------|
| 世界分布    | 16 | 34     |
| 北温带分布   | 23 | 46     |
| 温带欧洲分布  | 3  | 6      |
| 旧世界温带分布 | 2  | 4      |
| 欧洲—非洲分布 | 1  | 2      |
| 欧洲—北美分布 | 5  | 10     |

3 英国苔藓植物钙华沉积主要类型

苔藓植物钙华(Bryophyte-tufa or Bryophyte-travertine)是岩溶地区特有的自然现象,这是一类以苔藓植物为主要格架,在适当环境条件下沉积形成的内陆淡水碳酸钙<sup>[1~8]</sup>。苔藓植物在岩溶沉积中的作用,主要可以归纳为如下两个方面:(1)苔藓植物表面(枝茎叶)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)苔藓植物通过光合作用转移岩溶水中的二氧化碳,结果大大加速了淡水碳酸钙的沉积<sup>[3,8,21]</sup>。

根据钙华分布环境地貌特点,结合岩溶水源特征和苔藓种类组成,可把英国苔藓植物钙华沉积主要类型划分为下述 4 种基本类型 12 种小类型(参见表 5):

3.1 苔藓植物泉华(Bryophyte Travertines on Spring & Seepage)

I. 常温泉苔藓植物钙华:指分布在英国岩溶地区喀斯特冰川峡谷、喀斯特山原和沟谷林下常温泉口及其附近沉积淡水碳酸钙的苔藓植物泉华,在我们调查的英格兰和威尔士各郡几乎都有分布。常见参与形成钙华的苔藓植物有艳枝藓、长叶牛角藓、铜绿净口藓和陀螺无褶苔等。

II. 温泉苔藓植物钙华:指分布在岩溶地区温泉口及其附近沉积淡水碳酸钙的苔藓植物泉华,仅见于英格兰德贝郡的马洛克(Matlock)小镇附近。主要参与形成钙华的苔藓植物有艳枝藓、灰土扭口藓和蛇苔等。

III. 海滨苔藓植物钙华:指分布在英国海岸线石灰岩断层渗水处及其附近沉积淡水碳酸钙的苔藓植物泉华,见于威尔士南格拉摩根郡的巴雷岛(Barry Island)和圭内斯郡的班戈尔(Bangor)。这种生境中常见形成钙华的苔藓植物有艳枝藓、牛角藓和长叶牛角藓等。

IV. 峭壁底部苔藓植物钙华:指分布在岩溶峭壁底部泉口或浸水口及其附近沉积淡水碳酸钙的苔藓植物泉华,见于英格兰北约克郡的哥戴尔(Cordale Scar)、瓦特福(Waterfall Beck)和克罗斯(Closide Beck)和威尔士圭内斯郡的内恩泊丝(Nantport)。参与形成钙华的苔藓植物有拟三列真藓、钩喙净口藓、陀螺无褶苔和艳枝藓等。

3.2 苔藓植物瀑华(Bryophyte Travertines on Waterfall)

I. 沟谷苔藓植物瀑华:指在岩溶沟谷内,在瀑布

表 5 英国苔藓植物钙华沉积类型

Tab. 5 Travertine types of bryophytes at active travertine sites in UK

| 岩溶沉积类型          | 主要苔藓植物种类                                                              | 分布地点编号                  |
|-----------------|-----------------------------------------------------------------------|-------------------------|
| (1) 苔藓植物泉华：     |                                                                       |                         |
| I. 常温泉苔藓植物钙华    | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 4,5,7,9,12,18,23,,33,34 |
|                 | 长叶牛角藓 <i>Cratron commutatum</i> (Hedw. )Roth                          | 5,9,10,18,20,34         |
|                 | 铜绿净口藓 <i>Gymnostomum aeruginosum</i> Sm.                              | 7,26,28                 |
|                 | 陀螺无褶苔 <i>Leiocolea turbinta</i> (Raddi. )Buch                         | 12,36                   |
| II. 温泉苔藓植物钙华    | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 2,3                     |
|                 | 灰土扭口藓 <i>Barbula tophacea</i> (Brid. )Mitt.                           | 2                       |
|                 | 蛇苔 <i>Conocephalum conicum</i> (L. )Underw                            | 3                       |
| III. 海滨苔藓植物钙华   | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 35,38                   |
|                 | 牛角藓 <i>Cratron filicinum</i> Spruce                                   | 35                      |
|                 | 长叶牛角藓 <i>Cratron commutatum</i> (Hedw. )Roth                          | 35                      |
| IV. 峭壁底部苔藓植物钙华  | 拟三列真藓 <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw. )Schwaegr                  | 26,37                   |
|                 | 钩喙净口藓 <i>Gymnostomum recurvirostrum</i> Hedw                          | 17,28                   |
|                 | 陀螺无褶苔 <i>Leiocolea turbinta</i> (Raddi. )Buch                         | 36                      |
|                 | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 17,37                   |
| (2) 瀑布苔藓植物钙华：   |                                                                       |                         |
| I. 沟谷苔藓植物瀑华     | 溪边长喙藓 <i>Rhynchostegium ripariodes</i> (Hedw. )C. Jens                | 18,22,28,               |
|                 | 长叶牛角藓偏叶变种 <i>Cratron commutatum</i> var. <i>falcatum</i> (Brid. )Monk | 7,26                    |
|                 | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 26,28                   |
|                 | 蛇苔 <i>Conocephalum conicum</i> (L. )Underw                            | 26                      |
| II. 峭壁苔藓植物瀑华    | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 23,26,37                |
|                 | 灰土扭口藓 <i>Barbula tophacea</i> (Brid. )Mitt.                           | 25                      |
|                 | 铜绿净口藓 <i>Gymnostomum aeruginosum</i> Sm.                              | 25,26                   |
|                 | 灰石藓 <i>Orthothecium rufescens</i> Br. Eur.                            | 25,26                   |
| (3) 溪流苔藓植物钙华：   |                                                                       |                         |
| I. 沟谷溪流苔藓植物钙华   | 绿片苔 <i>Aneura pinguis</i> (L. )Dum                                    | 1,8,10,39               |
|                 | 长叶牛角藓 <i>Cratron commutatum</i> (Hedw. )Roth                          | 10,24,33                |
|                 | 淡红凤尾藓 <i>Fissidens rufulus</i> Br. Eur                                | 34                      |
|                 | 水藓 <i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.                               | 24                      |
| II. Cron 苔藓植物钙华 | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 13                      |
|                 | 钙质泽藓 <i>Philonotis calcarea</i> (Br. Eur. )Schimp                     | 13                      |
|                 | 拟三列真藓 <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw. )Schwaegr                  | 13                      |
|                 | 牛角藓 <i>Cratron filicinum</i> Spruce                                   | 13                      |
|                 | 长叶牛角藓 <i>Cratron commutatum</i> (Hedw. )Roth                          | 13                      |
|                 | 绿片苔 <i>Aneura pinguis</i> (L. )Dum                                    | 13                      |
| (4) 洞穴弱光带苔藓植物钙华 |                                                                       |                         |
| I. 洞穴泉华         | 拟三列真藓 <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw. )Schwaegr                  | 34,10                   |
|                 | 蛇苔 <i>Conocephalum conicum</i> (L. )Underw                            | 26                      |
|                 | 长叶牛角藓 <i>Cratron commutatum</i> (Hedw. )Roth                          | 15,23,26,10             |
|                 | 尖叶大帽藓 <i>Encalypta rhapdocarpa</i> Schwaegr                           | 26                      |
|                 | 铜绿净口藓 <i>Gymnostomum aeruginosum</i> Sm                               | 15,26                   |
|                 | 陀螺无褶苔 <i>Leiocolea turbinta</i> (Raddi. )Buch                         | 32                      |
|                 | 灰石藓 <i>Orthothecium rufescens</i> Br. Eur.                            | 32,26,25                |
|                 | 花叶溪苔 <i>Pellia endiviifolia</i> (Dicks)Dum                            | 26                      |
|                 | 溪边长喙藓 <i>Rhynchostegium ripariodes</i> (Hedw. )C. Jens                | 26,10                   |
|                 | 木藓 <i>Thamnobryum alopecurum</i> (Hedw. )Nieuwl                       | 10                      |
|                 | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 15                      |
|                 | 铜绿净口藓 <i>Gymnostomum aeruginosum</i> Sm.                              | 15                      |
| II. 洞穴钟乳石       | 艳枝藓属 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                  | 32                      |
|                 | 史威美喙藓 <i>Eurhynchium swartzii</i> (Turn. )Curn                        | 32                      |
|                 | 鳞叶凤尾藓 <i>Fissidens taxifolius</i> Hedw                                | 10                      |
| III. 洞侧壁瀑布华     | 艳枝藓属 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                  | 32                      |
|                 | 史威美喙藓 <i>Eurhynchium swartzii</i> (Turn. )Curn                        | 32                      |
|                 | 鳞叶凤尾藓 <i>Fissidens taxifolius</i> Hedw                                | 10                      |
| IV. 洞底滴水钙华      | 艳枝藓 <i>Eucladium verticillatum</i> (Hedw. )Br. Eur.                   | 15                      |
|                 | 鳞叶凤尾藓 <i>Fissidens taxifolius</i> Hedw                                | 32,23,10                |
|                 | 深绿叶苔 <i>Jungermannia atroirens</i> Dum                                | 10                      |
| 万方数据            |                                                                       |                         |

正中、边缘和瀑布落地处周围溅沫沉积形成的苔藓植物钙华,通常这些瀑布是常年有水流的,见于英格兰北约克郡的哥戴尔瀑布(Cordale Scar Waterfall)、瓦特福瀑布(Waterfall Beck),威尔士克卢伊德郡的第西丝瀑布(Dyserth Waterfall)。常见的苔藓植物有溪边长喙藓、长叶牛角藓偏叶变种、艳枝藓和蛇苔等。

II. 峭壁苔藓植物瀑布:指分布在岩溶峭壁瀑布顶部和底部形成的苔藓植物泉华,有时这些瀑布是季节性的有水流,见于英格兰北约克郡的克罗斯小峡谷(Closide Beck Valley)小瀑布和威尔士圭内斯郡的内恩泊丝(Nantporth)峭壁小瀑布。常见的苔藓植物有艳枝藓、灰土扭口藓和铜绿净口藓等。

### 3.3 溪流苔藓植物钙华(Bryophyte Travertines on Stream)

I. 沟谷溪流苔藓植物钙华:指分布在岩溶沟谷溪流边缘或底部结壳形成的苔藓植物钙华,见于英格兰北约克郡的瓦特福(Waterfall Beck)和德贝郡的都丝勒森林(Dunsleif forest)。这种钙华生境中常见的苔藓植物有绿片苔、长叶牛角藓、淡红凤尾藓(新拟名)*Fissedens rufulus* Br. Eur 和水藓 *Fontinalis antipyretica* Hedw. 等。

II. Cron 苔藓植物钙华:指沉积在岩溶陡峭谷地中溪流地带的一种多孔的生物成因的苔藓植物钙华,仅见于英格兰北约克郡的英格莱堡洞(Ingleborough Cave)附近一宽谷中。主要参与形成钙华的苔藓植物有艳枝藓、钙质泽藓、拟三列真藓、牛角藓、长叶牛角藓和绿片苔等。

### 3.4 洞穴弱光带苔藓植物钙华(Bryophyte Travertines within Cave Twilight Zones)

I. 洞穴苔藓植物泉华:指由生长在洞穴弱光带顶部和底部的苔藓植物沉积淡水碳酸钙形成的钙华,可能的岩溶水源包括洞底喀斯特泉或小溪流或洞顶浸水等。苔藓植物钙华一般分布于洞穴口 0~12m 深处,见于北约克郡的丝哥卡洞(Scoska Cave)、丝丽洞(Sleets Cave)、哥戴尔洞(Cordale Scar Cave)、瓦特福洞(Waterfall Cave)和克罗斯洞(Closide Beck Cave),兰开夏郡的白井河洞(Whitewell River Hodder Cave)等 6 个洞穴中,是英国较常见的苔藓植物钙华。参与形成钙华的苔藓植物有拟三列真藓、蛇苔、长叶牛角藓、尖叶大帽藓、铜绿净口藓、陀螺无褶苔、灰石藓 *Orthothecium rufescens* Br. Eur.、花叶溪苔、溪边长喙藓和木藓等。

II. 洞穴苔藓植物钟乳石:指由生长在洞穴顶部可见光范围内苔藓植物沉积形成的倒悬状钟乳石,可能的岩溶水源包括洞口顶部季节性小瀑布或洞顶壁

浸水等。这一类现代生物成因的钟乳石,除表面附有明显苔藓植物外,一些研究报道其具有明显的趋光性<sup>[22,23]</sup>。野外调查中仅见北约克郡的丝哥卡洞有苔藓植物钟乳石分布,分布深度仅 2~5m。参与形成钟乳石的苔藓植物有艳枝藓和铜绿净口藓。

III. 洞穴侧壁苔藓植物钙华:指由生长在洞穴弱光带石灰岩侧壁的苔藓植物周围沉积淡水碳酸钙形成的钙华,可能的岩溶水源是洞壁浸水。洞穴侧壁苔藓植物钙华分布于距洞口 0~6m 深处,见于北约克郡的丝丽洞和兰开夏郡的白井河洞等洞穴。主要参与形成洞穴侧壁苔藓植物钙华的苔藓植物有艳枝藓、史威美喙藓 *Eurhynchium swartzii* (Turn.) Curn 和鳞叶凤尾藓等 3 种藓类植物。

IV. 洞底滴水苔藓植物钙华:指由洞穴洞口顶部滴水或季节性小瀑布水下落后,在洞穴底部的苔藓植物周围沉积淡水碳酸钙形成的钙华,这些钙华在适当条件下可发育形成石笋。洞底滴水苔藓植物钙华分布于距洞口 0~8m 深处,见于北约克郡的丝哥卡洞、丝丽洞、哥戴尔洞和兰开夏郡的白井河洞等洞穴中,是英格兰较常见的苔藓植物钙华。主要参与形成钙华的苔藓植物有艳枝藓、鳞叶凤尾藓和深绿叶苔 *Jungermannia atrovirens* Dum 等。

致谢:在英国访问研究期间,部分疑难苔藓标本承蒙英国自然历史博物馆(The Natural History Museum)隐花植物标本室 Dr. Lee Ellis 博士,Dr. Alan Harrington 博士和 Dr. Angeca E. Newton 博士,北威尔士大学学院(University College of North Wales)Dr. AJE Smith 博士帮助鉴定;野外工作多次获约克郡国家公园(Yorkshire Dale National Park)管理人员支持;英国里丁大学植物系标本室和伦敦大学帝王学院艾伦实验室有关工作人提供资料及技术帮助,作者在此一并致谢。

### 参考文献:

- [1] Emig W H. Mosses as rock builders[J]. *Bryologist*, 1918, 21: 55—59.
- [2] Parihar N S, Pant G. 1982. Bryophytes as rock builders (I)—bryophytic communities associated with travertine formation at Sahasradhara, Dehra Dun. [A]. In: Nautiyal D. D (eds.) *Phyta. Studies on Living & Fossil Plants*, Plant Comm. [C], 1982: 277—295.
- [3] Pentecost A. Calcification in plants[J]. *International Review of Cytology*, 1980, 62: 1—27.
- [4] Pentecost A. Some observation on the growth rates of mosses associated with tufa and the interpretation of some postglacial bryoliths[J]. *Journal of Bryology*, 1987, 14: 543—550.

[5]

Pentecost A. A note on the vegetation of some English crons [J]. Naturalist,1991,116:125—131.

[6]

张朝晖,艾伦·培特喀斯. 英国约克郡国家公园(Yorkshire Dale)钙华苔藓植物群落研究[J]. 中国岩溶,1999,18:367—373.

[7]

Zhang Z H and Pentecost A. New and noteworthy list of bryophytes from active travertine sites of Guizhou and Sichuan,S. W. China[J]. Journal of Bryology,2000,22(1):66—68.

[8]

Pentecost A, Zhang ZH. The travertine flora of Juizhaigou and Munigou,China,and its relationship with calcium carbonate deposition[J]. CAVE AND KARST SCIENCE,2000,27(2):71—78.

[9]

Pentecost A, Zhang ZH. A note on freshwater research in Chi-na, with some observations on the algae from Doupe Pool, Guizhou Province[J]. Freshwater Forum,2001,15:77—84.

[10]

张朝晖,艾伦·培特喀斯. 法国阿尔卑斯—罗纳(Rone-Alps)岩溶洞穴弱光带苔藓植物群落研究[J]. 中国岩溶,2001,20:236—240.

[11]

Pentecost A, Zhang ZH. The Chinese travertines: a review [J]. CAVE AND KARST SCIENCE,2001,27(4): in press.

[12]

Goudie AS and Brunsden D. The environment of the British Isles,an atlas[M]. Oxford University Press,Oxford,1994.

[13]

Willett BM and Gaylard D. Philipi’s Modern School Atlas [M]. George Philip & Son,Ltd. ,London,1986.

[14]

Schuster RM. Phytogeography of the bryologyta[A]. In: RM Schuster (ed. ): New Manual of Bryology [C]. The Hattori Bot. Lab. Nichinan,Japan,1984,(2):463—620.

[15]

Tan B C, Pocs T. Bryogeography and conservation of bryophytes [A]. In : Shaw AJ & Bernard, G ( eds. ): Bryophyte Biology [C]. Cambridge University Press,2000: 403—448.

[16]

Smith AJE. The moss flora of Britain & Irelan[M] Cambridge University Press,Cambridge,1978.

[17]

Smith AJE. The liveworts of Britain & Irelan[M]. Cambridge University Press,Cambridge,1990.

[18]

Paton JA. The liverwort flora of the British Isles[M]. Harley Books,London,1999.

[19]

Magdefrau K. Life-forms of Bryophytes[A]. In:Bryophyte Ecology[C]. Chapman and Hall,1982:45—58.

[20]

吴鹏程,罗健馨,汪楣芝. 苔藓名词及名称[M]. 北京:科学出版社,1984.

[21]

Pentecost A. Moss growth and travertine deposition :the significance of photosynthesis, evaporation and degassing of carbon of carbon dixode[J]. Journal of Bryology,1996,19:229—234.

[22]

Chapman P. Cvaes and cave Life[M]. 1993. Harper Collins Publishers.London.

[23]

Dalby D H. The growth of Eucladium verticillatum in a poorly illuminaeced cave[J]. Reuve. Bryologique et Lichenologique, 1966,34(1—2):288—301.

THE FLORISTIC CHARACTERISTICS OF TUFA BRYOPHYTES  
AND THE MAIN TRAVERTINE DEPOSITION TYPES IN UK

ZHANG Zhao-hui<sup>1</sup>, ALLAN Pentecost<sup>2</sup>

(1. Department of Biological Science and Biotechnology, Guizhou Normal University,Guiyang 550001, China;  
2. Division of Life Sciences, King’s College of London, London SE1 8WA, UK)

**Abstract:** The flora of bryophytes at 39 active travertine sites in UK was studied from 1998 to 2000, the floristic characteristics include that: (1) the bryoflora consists of 50 taxa in 34 genera and 19 families, of which, 26 taxa are new records of UK travertine bryoflora; (2) The Life types are Tall turfs (10%), Short turfs(32%), Mats(12%),Fans(2%) and Wefts(44%); (3) The photogeographical types of the bryoflora include North Temperate (46%), European Temperate (6%), Europe-Africa types (2%), Europe-North American types(10%),Old World Temperate (4%) and Cosmopolitan (34%). According to the characteristics of the growth environment of travertine, 4 travertine types of bryophytes can be distinguished: bryophyte travertines on springs & seepage, bryophyte travertines on waterfall, bryophyte travertines on stream and bryophyte travertines in cave.

**Key words:** Bryophytes; Flora; Travertine types; Tufa; UK