

文章编号: 1000-0550(2007) 04-0603-09

桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物生物多样性 与生态沉积类型研究^①

张朝晖^{1,2} 陈家宽¹

(1 复旦大学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;

2 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)

摘要 作者于 2005 年 11 月赴桂西南野外考察了 14 个喀斯特瀑布, 共采集 245 份水生苔藓植物标本和沉积样品。经室内分析研究, 该地苔藓植物具有下列生物多样性特征: (1) 苔藓(Bryophytes) 种类多样性由 11 科 19 属 36 种(含变种亚种) 组成, 其中含广西新记录 25 种; 藓类(Mosses) 含 8 科 15 属 30 种, 苔类(Liverworts) 3 科 4 属 6 种。(2) 生活型多样性含高丛集型(38.89%)、矮丛集型(19.44%)、交织型(27.78%)和平埔型(13.89%) 4 种类型。(3) 地理成分多样性含世界分布(13.89%)、北温带分布(36.1%)、热带亚洲分布(16.67%)、东亚分布(19.44.11%) 和中国特有(13.89%) 等 5 种成分。(4) 苔藓生殖系统多样性由 3 种类型组成, 其中雌雄异株(Dioecious) 占总数的 83.33%, 雌雄同株异苞(Autoecious) 占总数的 2.78%, 雌雄同株同苞(Synoeceous) 的种类仅占总数的 13.89%。根据桂西南喀斯特瀑布沉积的环境和生物组成特征, 可把生态沉积类型划分为: 溪流瀑华, 河流瀑华, 石灰华坝和洞穴钙华 4 种沉积类型及 12 种生物沉积亚类型。

关键词 水生苔藓植物 生物多样性 生态沉积类型 喀斯特瀑布 桂西南

第一作者简介 张朝晖 男 1963 年出生 博士研究生 生态学和植物学

通讯作者 陈家宽 E-mail: jkcher@fudan.edu.cn

中图分类号 Q948 **文献标识码** A

喀斯特瀑布水生苔藓植物(Aquatic bryophytes) 是一类生长在高速流水、高淡水碳酸钙沉积速率和高钙环境中的小型高等植物^[1~10]。国外有关这类苔藓植物多样性及其喀斯特沉积景观的研究, 早期曾有不少记载: 如 1918 年 Emig 曾报道过在喀斯特瀑布生境中, 3 种水生藓类植物参与了淡水碳酸钙的沉积, 并形成钙华石^[1]; 1921 年 Allorges 曾记载过灰土扭口藓(*Barbula tephacea*) 和牛角藓(*Cratoneuron filicinum*) 等 2 种水生藓类植物参与了喀斯特瀑布生物喀斯特沉积^[2]。随后, 世界著名研究杂志《Science》曾于 1934 年报道了 Edward 对美国维多利亚地区 Lexington 喀斯特瀑布沉积的观察, 并特别注意到了水生藓类钙质泽藓(*Philonotis calcarea*) 对钙华沉积形成的价值和贡献^[3]。近 20 年来, 随着对岩溶瀑布沉积景观研究的逐步深入, 越来越多的研究者认识到, 一些水生苔藓植物是喀斯特瀑布沉积景观形成中具有重要沉积意义的成份之一, 并对岩溶地区生物多样性保护和第四纪岩溶沉积环境重建具有重要理

论参考价值^[4~10]。

广西壮族自治区是中国热带亚热带喀斯特地貌发育最典型、类型最复杂和面积最大的省区之一, 喀斯特地貌约占全区面积的 42%^[19,20]。喀斯特瀑布沉积景观是广西西南部一批国家级和省风景名胜区的组成成分, 如德天瀑布、通灵大瀑布和沙屯瀑布群等, 在有关生态旅游、生物多样性和自然环境保护方面具有一定价值。本文主要报道有关桂西南 14 个喀斯特瀑布水生苔藓植物生物多样性及其沉积类型初步研究结果, 以期为深入研究中国南方喀斯特地区苔藓植物生物多样性特征、起源、保护和生物喀斯特沉积等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 自然地理概况

野外调查区域位于广西西南部, 地理坐标大约北纬 22°25'15.1"-22°N23°01'30.4", 东径 E106°38'9.79"-107°06'56.4"。考察区碳酸盐岩分布广泛, 出露

①国家自然科学基金(批准号: 30460014), 国家人事部留学人员择优资助项目[国人部发(2003)50号]及贵州省优秀科技教育人才省长专项基金[黔科教(2003)04]资助

收稿日期: 2006-12-06

的碳酸盐岩主要是由泥盆系、石炭系、二叠系、三叠系的灰岩、白云岩组成,有些点厚度大于 1 000 m,以质纯厚层灰岩为主。区内地质构造复杂,断裂发育,具有多期次构造运动特征,岩溶十分发育,常见岩溶地貌类型有喀斯特洞穴、喀斯特泉、喀斯特瀑布、喀斯特漏斗、落水洞、溶井、地下河天窗等形态,主要的地貌组合有喀斯特峡谷、峰丛洼地、峰林谷地及孤峰平原等类型。研究点地处亚热带气候条件下,雨热充沛、光照充足,生物资源、旅游资源等自然资源十分丰富。

1.2 研究方法:

1.2.1 野外工作

研究区碳酸盐分布广泛,岩溶地貌强烈发育,瀑布喀斯特沉积分布较广。考察范围包括了广西中越边界的大新县、靖西县和龙州县等 3 个县的 14 个喀斯特瀑布,基本情况见表 1。其中广西大新县主要含德天瀑布及附近小瀑布、沙屯叠瀑布群等;靖西县含三叠岭瀑布、爱布瀑布群、通灵峡谷瀑布(宝洞瀑布)

和通灵大瀑布等;龙州县主要含响水多级瀑布群等。在上述 14 个喀斯特瀑布点,主要在淡水碳酸钙沉积范围内,野外观察并测定有关瀑布环境特征,采集苔藓植物标本和钙华样品 245 份记载沉积环境特征,苔藓植物生长状况,钙华形态和小生境特点等。野外工作时间:2005 11 22-30。

1.2.2 室内工作

(1) 标本鉴定:在实验室内,借助现代中国和国际苔藓植物志及相关分类工具书,并重点参考《Journal of Bryology》《The Bryologist》《Journal of the Hattori Botanical Laboratory》和《Cryptogamic Biology》等国际专业学术刊物,利用光学显微镜,实体解剖镜分析并鉴定苔藓植物标本;(2) 苔藓植物区系分析:苔藓植物分布区的划分,主要依据国内外苔藓植物志及专科专属的研究记载,按现代苔藓植物分布地点归纳^[13~16];(3) 生活型(Life-form)参考 Magdefrau^[14~16]的概念和分类系统;(4) 喀斯特沉积生态类型:

表 1 桂西南喀斯特瀑布野外调查统计表

Table 1 Investigated karst waterfalls in southwest Guangxi

缩写	瀑布名称	地理坐标	海拔/m	瀑布类型	瀑布特征	瀑华特征
1	德天大瀑布	E106° 43 421' N 22° 51. 380'	362	河流型	瀑高 70 m, 宽 120 m 三级河瀑, 纵深 60m	钙华厚 2~ 7 m
2	德天小瀑布	E106° 43 419' N 22° 51. 395'	349	河流型	瀑高 10 m, 宽 6. 5m 河流小分枝	扇状沉积物, 钙华厚 6 m
3	德天瀑布钙华岛	E 106° 43 357' N 22° 51. 410'	386	河流型	瀑高 1. 2 m, 宽 45m 归春河上游	石灰华坝沉积 钙华厚 3~ 6 m
4	沙屯瀑布群 1	E106° 51 135' N 22° 49. 028'	238	河流型	瀑高 5 m, 宽 45m	石灰华坝沉积 钙华厚 6 m
5	沙屯瀑布群 2	E106° 51 036' N 22° 49. 040'	243	季节性河流型	瀑高 4 m, 宽 52 m	石灰华坝沉积 钙华厚 5. 6 m
6	沙屯瀑布群 4	E106° 51 039' N 22° 49. 0520'	246	季节性河流型	瀑高 3. 5 m, 宽 54 m	石灰华坝沉积 钙华厚 40 m
7	沙屯瀑布群 9	E106° 50 717' N 22° 49. 073'	263	季节性河流型	瀑高 3. 15 m, 宽 64 m	石灰华坝沉积 钙华厚 37. 8 m
8	通灵峡谷峭壁 季节性瀑布	E106° 38 979' N 23° 01. 301'	256	季节性溪流型	瀑高 3. 15 m, 宽 64 m	檐帽状沉积物 钙华厚 0. 3~ 0. 6 m
9	通灵宝洞瀑布	E106° 38 987' N 23° 01. 304'	241	溪流型	瀑高 16. 5 m, 宽 3 m	轻薄的沉积物 钙华厚 0. 2~ 0. 68 m
10	通灵大瀑布	E 106° 39 185' N 23° 00. 978'	220	溪流型	瀑高 160 m, 宽 30 m	裙状沉积 钙华厚 1~ 15 m
11	三叠岭瀑布	E 106° 40 232' N 22° 59. 689'	460	溪流型	瀑高 86 m, 宽 62 m	裙状、帘状沉积 钙华厚 6~ 8 m
12	爱布瀑布群(第 5 级)	E 106° 29 421' N 23° 00. 120'	621	河流型	瀑高 42 m, 宽 50 m	石灰华坝沉积 钙华厚 5~ 7. 3 m
13	响水瀑布群 1	E 107° 06 564' N 22° 25. 154'	116	河流型	瀑高 13 m, 宽 12 m	裙状、帘状沉积 钙华厚 2~ 4 m
14	响水瀑布群 2	E 107° 06 552' N 22° 25. 151'	110	河流型	瀑高 5. 1 m, 宽 40. 7 m	石灰华坝沉积 钙华厚 15. 2 m

根据瀑布区喀斯特沉积的环境特征, 结合苔藓植物群落优势种组成特点, 划分生物喀斯特沉积生态类型。其中, 根据水流地貌特点命名第一级单位; 根据苔藓植物群落的优势物种组成特征, 命名第二级单位; (5) 苔藓植物拉丁学名, 主要参考 Pippo (1990), Zhang & Chen (2006) 和 Redfeam 等 (1996)^[18-20]; 中文名称, 主要参考吴鹏程等的中文译名^[21]。

2 桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物生物多样性特征

2.1 种类多样性特征

桂西南 14 个喀斯特瀑布地点含有苔藓植物 (Bryophytes) 11 科 19 属 36 种 (表 2)。其中苔类植物 (Liverworts) 仅 3 科 4 属 6 种, 而藓类植物 (Mosses)

表 2 桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物种类统计

Table 2 Bryophytes at karst waterfalls in southwest Guangxi

科名	属名	种名	分布瀑布
叶苔科 <i>Jungernanniaceae</i>	叶苔 <i>Jungernannia</i>	深绿叶苔 <i>J. atrovirens</i> Dum.	3 4 6 12
溪苔科 <i>Pelliaceae</i>	溪苔 <i>Pellia</i>	溪苔 <i>Pellia epiphylla</i> (L.) Card.	9
地钱科 <i>Marchantiaceae</i>	地钱 <i>Marchantia</i>	东亚地钱 <i>M. arginata</i> Reinw.	3 7 11
		拳卷地钱 <i>M. archantia subintegra</i> Mitt	4
		瘤鳞地钱粗鳞亚种 <i>M. archantia papillata</i> Raddi <i>su bsp. grossibarba</i> (Steph.) Bischl.	7 11 12
	毛地钱 <i>Dumortiera</i>	毛地钱 <i>D. hirsute</i> (Sw.) Reinw. et al.	11
凤尾蕨科 <i>Fissidentaceae</i>	凤尾蕨 <i>Fissidens</i>	爪哇凤尾蕨 <i>Fissidens javanicus</i> Doz. et Molk.	1
		裸萼凤尾蕨 <i>Fissidens gymnogynus</i> Besch.	1
		尖叶凤尾蕨 <i>Fissidens taxifolium</i> Hedw.	4
		羽叶凤尾蕨 <i>Fissidens plagioides</i> Besch.	7
丛藓科 <i>Pottiaceae</i>	净口藓 <i>Gymnostomum</i>	钙土净口藓 <i>Gymnostomum calareum</i> Nees et Homsch	1 4
		钩喙净口藓 <i>Gymnostomum recurvirostre</i> Hedw.	1 10
	石灰藓 <i>Hydrogonium</i>	大叶石灰藓 <i>Hydrogonium majusculum</i> (C. Muell.) P. C. Chen	13 14
		南亚石灰藓 <i>Hydrogonium consguireum</i> (Thwait et Mitt.) Hilp	4 12
		疣叶石灰藓 <i>Hydrogonium gangeticum</i> (C. Muell.) P. C. Chen	5
		细叶石灰藓 <i>Hydrogonium gracileutum</i> (Mitt.) P. C. Chen	1
		暗色石灰藓 <i>Hydrogonium sordidum</i> (Besch.) P. C. Chen	11
		爪哇石灰藓 <i>Hydrogonium javanicum</i> (Doz. et Molk.) Hilp var <i>javanicum</i>	. 1
		狄氏石灰藓 <i>Hydrogonium dixonianum</i> P. C. Chen	1 3 11
		钝叶石灰藓 <i>Hydrogonium williamsii</i> P. C. Chen	1 6 7
	毛口藓 <i>Trichostomum</i>	皱叶毛口藓 <i>Trichostomum crispulum</i> Bruch	6
	湿地藓 <i>Hypophyllum</i>	卷叶湿地藓 <i>Hypophyllum involuta</i> (Hook.) Jaeg	4
	扭口藓 <i>Barbula</i>	灰土扭口藓 <i>Barbula tophaceae</i> (Brid.) Mitt	7
真藓科 <i>Bryaceae</i>	真藓 <i>Bryum</i>	圆叶真藓 <i>Bryum fortifolium</i> Brid	12
		四川真藓 <i>Bryum setchuanicum</i> Broth	1, 4, 5, 7, 11, 12
珠藓科 <i>Bartnisiaceae</i>	泽藓 <i>Philonotis</i>	东亚泽藓 <i>Philonotis tureriana</i> (Schwaegr.) Mitt	13
		毛尖泽藓 <i>Philonotis capilliformis</i> Lou et Wu	1, 4, 5, 7
提灯藓科 <i>Mniaceae</i>	匍灯藓 <i>Plagiannium</i>	大叶匍灯藓 <i>Plagiannium succuleutum</i> (Mitt.) T. Kop	9 10
柳叶藓科 <i>Amblystegiaceae</i>	湿原藓 <i>Calliergonella</i>	大湿原藓 <i>Calliergonella aspidale</i> (Hedw.) Loeske	9
		扭叶水灰藓 <i>Hygrohypnum engyrium</i> (B. S. G.) Broth.	11
		蝎尾藓 <i>Scopidium scopioides</i> (Hedw.) Limpr	11
	牛角藓属 <i>Craonleuron</i>	长叶牛角藓偏叶变种 <i>C. commutatum</i> (Hedw.) Roth var <i>falcatum</i> (Brid.) Monk	1
	镰刀藓属 <i>Drepanocladus</i>	镰刀藓直叶变种 <i>Drepanocladus aduncus</i> var <i>kniffii</i> (B. S. G.) Moenk.	10
青藓科 <i>Bryochetaceae</i>	长喙藓 <i>Rhynchostegium</i>	水生长喙藓 <i>Rhynchostegium riparioides</i> (Hedw.) Card	10
		卵叶长喙藓 <i>Rhynchostegium ovalifolium</i> Okan	7
		斜枝长喙藓 <i>Rhynchostegium inclinatum</i> (Mitt.) Jaeg	7

合计: 11 科 19 属 36 种

含 8 科 15 属 30 种, 是喀斯特瀑布水生苔藓植物的主要成分。苔类中优势科主要是地钱科 *Marchantiaceae* (1 属 3 种); 藓类优势的科有丛藓科 *Pottiaceae* (5 属 12 种)、柳叶藓科 *Amblystegiaceae* (1 属 4 种)、凤尾藓科 *Fissidentaceae* (1 属 4 种) 和青藓科 *Brachytheciaceae* (1 属 3 种) 等, 它们构成了桂西南喀斯特瀑布的优势科属。在我们报道的 36 种桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物中, 有 7 种是分布较广泛的苔藓植物。其中苔类 3 种, 它们是叶苔科 *Jungemanniaceae* 的深绿叶苔 *Jungemania atrovirens* Dum. (分布于 4 个地点)、地钱科的 *Marchantiaceae* 的东亚地钱 *Marchantia emarginata* Reinw. (分布于 3 个地点) 和瘤鳞地钱粗鳞亚种 *Machantia papillata* Raddi subsp. *grossibarba* (Steph.) Bischl (分布于 3 个地点); 藓类主要有 4 种, 即四川真藓 *Bryum setschwanicum* Broth (分布于 6 个地点)、毛尖泽藓 *Philonotis capilliformis* Lou et Wu (分布于 4 个地点)、长叶牛角藓偏叶变种 *C. commutatum* (Hedw.) Roth var. *falcatum* (Bril) Monk (分布于 5 个地点)、狄氏石灰藓 *Hydrogonium dixonianum* P. C. Chen (分布于 3 个地点) 和钝叶石灰藓 *Hydrogonium williamsii* P. C. Chen (分布于 3 个地点)。

与已知的广西苔藓植物种类相比较^[18-20, 22-24], 新记录于广西西南喀斯特瀑布的苔藓植物有 25 种。如: 毛地钱 *Dumortiera hirsute* (Sw.) Reinw. et al、东亚地钱、爪哇凤尾藓 *Fissidens javanicus* Doz et Molk、钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostre* Hedw.、大叶石灰藓 *Hydrogonium majusculum* (C. Muell) P. C. Chen、南亚石灰藓 *Hydrogonium consguireum* (Thwait et Mitt) Hip、疣叶石灰藓 *Hydrogonium gangeticum* (C. Muell) P. C. Chen、细叶石灰藓 *Hydrogonium gracileum* (Mitt) P. C. Chen、暗色石灰藓 *Hydrogonium sordidum* (Besch.) P. C. Chen、爪哇石灰藓 *Hydrogonium javanicum* (Doz et Molk) Hip、钝叶石灰藓、狄氏石灰藓、扭叶水灰藓 *Hygrohypnum engyrium* (B. S. G.) Broth、灰土扭口藓 *Barbula tophacea* (Bril) Mitt、水生长喙藓 *Rhynchostegium rparioides* (Hedw.) Card 和卵叶长喙藓 *Rhynchostegium ovalifolium* Okam 等等。

2.2 生活型 (Life-forms) 多样性

桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物生活型, 可划分为矮丛集型 (Short turfs)、高丛集型 (Tall turfs)、平铺型 (Mats) 和交织型 (Wefts) 等 4 种基本类型 (见表

3)。其中矮丛集型 7 种, 占总数的 19.44%, 如钙土净口藓 *Gymnostomum calcareum* Nees et Homsch、爪哇凤尾藓 *Fissidens javanicus* Doz et Molk、灰土扭口藓 *Barbula tophacea* (Bril) Mitt 等等; 高丛集型 14 种, 占总数的 38.89%, 如大叶石灰藓 *Hydrogonium majusculum* (C. Muell) P. C. Chen、南亚石灰藓 *Hydrogonium consguireum* (Thwait et Mitt) Hip、疣叶石灰藓 *Hydrogonium gangeticum* (C. Muell) P. C. Chen、细叶石灰藓 *Hydrogonium gracileum* (Mitt) P. C. Chen、暗色石灰藓 *Hydrogonium sordidum* (Besch.) P. C. Chen、爪哇石灰藓 *Hydrogonium javanicum* (Doz et Molk) Hip、钝叶石灰藓、狄氏石灰藓等等; 平铺型 5 种, 占总数的 13.89%, 即溪苔 *Pellia epiphylla* (L.) Card、深绿叶苔、东亚地钱和瘤鳞地钱粗鳞亚种等等; 交织型 10 种, 占总数的 27.78%, 它们是大叶匍灯藓 *Plagiurnium succulentum* (Mitt) T. Kop、大湿原藓 *Calliergonella cuspidate* (Hedw.) Loeske、水生长喙藓、卵叶长喙藓和蝎尾藓 *Scorpidium scapioides* (Hedw.) Linpr 等等。由于桂西南喀斯特瀑布水生沉积环境具有多水、潮湿的特点, 故高丛集型和交织型占优势。

表 3 桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物生活型

Table 3 The Life-forms of aquatic bryophytes at karst waterfalls in southwest Guangxi

生活型	数量	百分率 %
矮丛集型 (Short turfs)	7	19.44%
高丛集型 (Tall turfs)	14	38.89%
交织型 (Wefts)	10	27.78%
平铺型 (Mats)	5	13.89%

2.3 地理成份多样性

桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物区系地理成分, 含世界分布 Cosmopolitans, 北温带分布 North Temperate elements, 热带亚洲分布 Tropical Asia elements, 东亚分布 East Asia elements 和中国特有 Endemic to China 等 5 种类型 (见表 4)。

其中, 北温带分布种有 13 种, 占总数的 36.11%, 如溪苔、深绿叶苔、皱叶毛口藓 *Trichostomum crispulum* Buch、钩喙净口藓和溪边长喙藓 *Rhynchostegium rparioides* (Hedw.) C. Jens 等等; 中国特有分布种有 5 种, 占总数的 13.89%, 如大叶石灰藓、狄氏石灰藓 和毛尖泽藓等; 热带亚洲分布有 6 种, 占总数的 16.67%, 它们是爪哇凤尾藓 *Fissidens javanicus*

Doz et Mok、疣叶石灰藓、细叶石灰藓、暗色石灰藓、爪哇石灰藓等等; 东亚分布 7 种, 占总数的 19.44%, 包括东亚泽藓 *Philonotis turneriana* (Schwaegr.) Mitt、大叶匍灯藓 *Plagiomnium succulentum* (Mitt.) T. Kop. 和裸萼凤尾藓 *Fissidens gymnogynus* Besch 等等; 世界广布种有 5 种, 占总数的 13.89%, 它们是尖叶凤尾藓 *Fissidens taxifolium* Hedw.、毛地钱 *Dumortiera hirsute* (Sw.) Reinw. et al 和钙质净口藓等等。在上述 6 种类型中, 北温带分布、东亚分布 占优势, 热带亚洲分布亦占有相当比例。

表 4 桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物区系地理成份

Table 4 The phytogeographical elements of the bryoflora at karst waterfalls in southwest Guangxi

地理成份	种类	百分比 %
世界分布	5	13.89%
北温带分布	13	36.1%
热带亚洲分布	6	16.67%
中国特有	5	13.89%
东亚分布	7	19.44%

2.4 生殖系统 (Reproductive system) 多样性

桂西南喀斯特瀑布钙华苔藓植物生殖系统, 由雌雄异株 (Dioecious), 雌雄同株同苞 (Synoecious) 和雌雄同株异苞 (Autocious) 3 种类型构成 (表 5)。其中雌雄同株异苞的种类仅有尖叶凤尾藓 *Fissidens taxifolium* Hedw. 1 种, 占总数的 13.89%; 雌雄同株同苞的种类大湿原藓 *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske、大叶匍灯藓 *Plagiomnium succulentum* (Mitt.) T. Kop. 溪边长喙藓、卵叶长喙藓和斜枝长喙藓 *Rhynchostegium inclinatum* (Mitt.) Jaeg. 等 5 种, 占总数的 43.5%; 而雌雄异株的种类多达 30 种, 占总数的 83.33%, 如钩喙净口藓、爪哇石灰藓、疣叶石灰藓、细叶石灰藓、暗色石灰藓、圆叶真藓 *Bryum fortifolium* Brid.、四川真藓和灰土扭口藓等等。

表 5 桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物生殖系统

Table 5 The Reproductive systems of the bryoflora at karst waterfalls in southwest Guangxi

生殖系统	种类	百分比 %
雌雄异株	30	83.33
雌雄同株异苞	1	2.78
雌雄同株同苞	5	13.89

野外调查中我们发现, 桂西南喀斯特瀑布大多数苔藓植物缺乏新鲜或往年宿存的孢子体。因而, 我们推测, 无性繁殖可能是桂西南喀斯特瀑布苔藓繁殖后代的主要方式。

3 桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物生态沉积类型

当岩溶水流经陡峭的喀斯特山区时, 在水生植物的参加下, 一些瀑布往往会沉积形成大量的淡水碳酸钙沉积物堆集或简称瀑布钙华 (Travertine or tufa), 如喀斯特瀑檐、瀑扇、瀑裙、瀑笋和水帘洞等^[1-10]。其中, 水生苔藓植物 (Aquatic bryophytes), 特别是水生藓类 (Mosses), 是喀斯特瀑布沉积生境中最显著和最重要的生物因子之一^[1-7]。苔藓植物在喀斯特沉积中的生态学贡献, 主要包括 4 点^[3-9]: (1) 微观晶体生长基础: 生物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: 钙华沉积过程是岩溶水体中 CO₂ 逃逸而淡水碳酸钙沉积的过程, 而绿色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钙华的沉积成长; (4) 苔藓植物形态控制: 钙华的微观和宏观形态构造, 许多情况下是由苔藓植物沉积形态控制的。

根据喀斯特瀑布沉积的水流地貌特点, 结合沉积碳酸钙的苔藓植物群落特征, 可把广西南部苔藓植物生态沉积物划分为若干基本生态类型及亚类型。其中, 根据水流地貌特点命名第一级单位; 根据组成苔藓植物群落的优势物种组成特征, 命名第二级单位。依上原则, 可把桂西南钙华沉积主要类型划分为下述 4 大类生态沉积类型和 12 种生物沉积亚类型 (参见表 6)。

3.1 溪流瀑布苔藓钙华 Spring waterfall travertines

指在岩溶石山峭壁或峡谷发育两侧瀑布上形成的苔藓瀑华, 这些瀑布尽管有明显季节性的波动, 但即使是非雨季仍有少量的水流供给。根据形成溪流瀑布钙华的苔藓植物优势种类, 常见的生物沉积亚类型主要包括:

3.1.1 石灰藓钙华 Hydrogonium-avertine

主要是以丛藓科 Pottiaceae 的石灰藓属 *Hydrogonium* 植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布、激流正面, 石灰藓是激流群落主要建群种。

表 6 桂西南喀斯特瀑布水生苔藓植物生态沉积类型和亚类型

Table 6 The ecological depositing types and subtypes of aquatic bryophytes at karst waterfalls in southwest Guangxi

生态沉积类型 Ecological depositing types	生态沉积亚类型 Ecological depositing subtypes	群落种类组成* Consist of species	环境 Environment	生长基质 Substratum	分布地点 Sites
溪流瀑布苔藓钙华	石灰藓钙华	优 <i>Hydrogonium dixonianum</i> 伴 <i>Bryum setschuanicum</i> + <i>Marchantia emarginata</i>	溪流大瀑布	瀑布前沿, 激水流钙华	11
	水灰藓钙华	优 <i>Hydrohypnum engyrium</i> 伴 <i>Scopidium scopioides</i>	溪流瀑布	瀑布边缘	11
	湿原藓钙华	优 <i>Calliergonella cuspidata</i> 伴 <i>Pellia epiphylla</i> + <i>Plagiomnium succulentum</i>	溪流瀑布	瀑布边缘	8 9
河流瀑布苔藓钙华	石灰藓—泽藓钙华	优 <i>Hydrogonium majusculum</i> 伴 <i>Philonotis turneriana</i> + <i>Hydrogonium gracilentum</i>	河流大瀑布瀑	布前沿, 激水流钙华	1 13 14
	石灰藓—真藓钙华	优 <i>Hydrogonium dixonianum</i> + <i>Bryum setschuanicum</i>	河流大瀑布	瀑布前沿, 激水流钙华	1
	凤尾藓钙华	优 <i>Fissidens javanicus</i> 伴 <i>Hydrogonium williamsii</i> + <i>Gymnostomum recurvirostre</i>	瀑布底部	水边缘湿生	1
	泽藓钙华	优 <i>Philonotis capilliformis</i> 伴 <i>Hydrogonium javanicum</i> + <i>Hydrogonium williamsii</i>	河流大瀑布	瀑布边缘	1
	牛角藓钙华	优 <i>Cratoneuron commutatum</i> var. <i>falatum</i> 伴 <i>Aneura pinguis</i>	瀑布底部	瀑布边缘	1
	石灰华坝苔藓钙华	地钱—真藓钙华	伴 <i>Bryum setschuanicum</i> + <i>Gymnostomum calcareum</i>	河流季节性石灰华坝	湿灰华
扭口藓钙华	叶苔—凤尾藓钙华	优 <i>Barbula tephacea</i> 伴 <i>Fissidens plagiochloides</i> + <i>Hydrogonium congruendum</i> + <i>Hydrogonium gangetium</i>	河流季节性石灰华坝	湿灰华	4 5 6 7
		优 <i>Jungmannia atrovirens</i> + <i>Fissidens taxifolium</i> 伴 <i>Gymnostomum calcareum</i>	河流季节性石灰华坝	湿灰华	4 5 6 7
瀑布洞穴苔藓钙华	净口藓钙华	优 <i>Gymnostomum recurvirostre</i> 伴 <i>Fissidens gymnogynus</i>	瀑布下钙华洞穴洞口	洞底钙华	9

优 = 优势种 伴 = 伴生种。

典型的溪流瀑布钙华沉积者如狄氏石灰藓 *Hydrogonium dixonianum* P. C. Chen、钝叶石灰藓 *Hydrogonium williamsii* P. C. Chen 和大叶石灰藓 *Hydrogonium majusculum* (C. Muell) P. C. Chen, 伴生的种类如 *Bryum setschuanicum*、*Marchantia emarginata* 等。可形成垫状体、钟状体等小型沉积形态和瀑华褶褶、瀑华帘、瀑檐帽、瀑华扇和钙华洞等宏观沉积形态。

3.1.2 湿原藓钙华 *Calliergonella-travertine*

主要是以柳叶藓科 *Amblystegiaceae* 的湿原藓 *Calliergonella* 属植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布边缘水缓流处, 可形成小斑块状瀑布面钙华沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 典型的瀑布钙华沉积苔藓群落优势种一般是大湿原藓 *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske 伴生的种类有 *Pellia epiphylla* 和 *Plagiomnium succulentum* 等。

3.1.3 水灰 藓钙华 *Hygrohypnum-travertine*

主要是以柳叶藓科 *Amblystegiaceae* 的水灰藓 *Hygrohypnum* 属植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布边缘水缓流处, 可形成小块状瀑布钙华沉积。苔藓群落优势种一般是水灰藓 *Hygrohypnum engyrium*, 伴生的种类 *Scorpidium scapioides*

3.2 河流瀑布苔藓钙华 *River waterfall travertines*

指在岩溶峡谷底或河谷河床河流上发育的瀑布上, 在瀑布正中、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较稳定水流的。根据形成河流瀑布钙华的苔藓植物优势种类, 常见的生物沉积亚类型主要包括:

3.2.1 石灰藓—泽藓钙华 *Hydrogonium-Philonotis-travertine*

主要是以丛藓科石灰藓属和珠藓科泽藓属植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布、激流正面, 是激流群落主要建群种。苔藓群落优势种一般是 *Hydrogonium majusculum* 和 *Philonotis turneriana*, 伴生的种类如 *Hydrogonium gracileutum*。

3.2.2 石灰藓—真藓钙华 *Hydrogonium-Bryum-travertine*

主要是以丛藓科石灰藓属和真藓科 *Bryaceae* 真藓属 *Bryum* 植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布、激流正面, 是激流群落主要建群种。苔藓群落优势种一般是 *Hydrogonium dixonianum* 和 *Bryum setschwanicum*。

3.2.3 凤尾藓钙华 *Fissidens-travertine*

主要是以凤尾藓科 *Fissidentaceae* 凤尾藓属 *Fissidens* 植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布檐帽背面或瀑布边缘, 是浸湿水生环境群落主要建群种, 可参与形成垫状体等小型沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 典型的瀑布钙华沉积者如爪哇凤尾藓 *Fissidens javanicus* Doz et Molk、裸萼凤尾藓 *Fissidens gymnogynus* Besch、尖叶凤尾藓 *Fissidens taxifolium* Hedw.、羽叶凤尾藓 *Fissidens plagiochloides* Besch 伴生的种类如 *Hydrogonium williamsii*、*Gymnostomum recurvirostre* 等。

3.2.4 泽藓钙华 *Philonotis-travertine*

主要是以珠藓科 *Bartraniaceae* 泽藓属 *Philonotis* 植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布正面激流处, 也见于瀑布边缘, 是水生环境群落主要建群种, 可形成小型垫状体等沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 典型的瀑布钙华沉积者

如东亚泽藓 *Philonotis turneriana* (Schwaegr) Mitt 和毛尖泽藓 *Philonotis capilliformis* Lou et Wu 伴生的种类如 *Hydrogonium javanicum*、*Hydrogonium williamsii*

3.2.5 牛角藓钙华 *Cratoneuron-travertine*

主要是以柳叶藓科 *Amblystegiaceae* 的牛角藓属 *Cratoneuron* 植物种为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是河成大瀑布底部边缘或溪流瀑布面上, 是浸湿水生环境群落主要建群种, 可形成瀑布边缘连片钙华沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 典型的瀑布钙华沉积者如长叶牛角藓偏叶变种 *Cratoneuron commutatum* (Hedw.) Roth var. *falcatum* (Bril) Monk

3.3 石灰华坝苔藓钙华 *Dam travertines*

指在岩溶溪流或河流上发育的系列阶地或系列小型钙华瀑布, 在瀑布正中、边缘和瀑布落地处周围溅沫沉积形成的苔藓植物钙华, 通常石灰华坝水流有明显的季节性变化。根据形成石灰华坝的苔群群落优势生物学种类, 常见的钙华主要包括:

3.3.1 地钱—真藓钙华 *Marchantia-Bryum-travertine*

主要是以地钱科 *Amblystegiaceae* 的地钱属 *Marchantia* 和真藓科 *Bryaceae* 的真藓属 *Bryum* 植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是河流季节性石灰华坝底部边缘湿灰华, 是浸湿环境群落主要建群种, 可形成边缘连片钙华沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 典型的瀑布钙华沉积者如东亚地钱 *Marchantia emarginata* 和四川真藓 *Bryum setschwanicum*。伴生的种类如钙土净口藓 *Gymnostomum calcareum*。

3.3.2 扭口藓钙华 *Barbula-travertine*

主要是以丛藓科 *Pottiaceae* 扭口藓属 *Barbula* 为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是河流季节性石灰华坝底部边缘湿灰华, 是浸湿环境群落主要建群种, 可形成垫状体和不规则小型沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 如灰土扭口藓 *Barbula topheacea* (Brid) Mitt 伴生的种类如 *Fissidens plagiochloides*、*Hydrogonium consguireum* 和 *Hydrogonium gangeticum*。

3.3.3 叶苔—凤尾藓钙华 *Jungmannia-Fissidens-travertine*

主要是以叶苔科 *Jungmanniaceae* 的叶苔属 *Jungmannia* 和凤尾藓科 *Fissidentaceae* 的凤尾藓属 *Fissidens* 为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一

一般是河流季节性石灰华坝底部边缘湿灰华, 是浸湿生境群落常见种类, 可形成边缘连片钙华沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 典型的瀑布钙华沉积者如主要是以深绿叶苔 *Jungmannia atrovirens* Dum 和 *Jungmannia atrovirens* + *Fissidens taxifolium* 构成的种类, 常见的伴生种类如 *Gymnostomum calcareum*。

3.4 瀑布洞穴苔藓钙华 Waterfall cave-travertines

指由生长在瀑布下钙华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。常见的洞穴苔藓钙华有:

3.4.1 净口藓钙华 *Gymnostomum*-travertine

主要是以丛藓科 Pottiaceae 的净口藓 *Gymnostomum* 属植物为基本格架沉积形成的钙华。分布环境一般是瀑布洞穴檐帽背面或洞穴边缘, 是洞穴湿生境群落主要建群种, 可形成垫状体、悬垂体、钟状体等小型沉积形态。在桂西南喀斯特瀑布水生环境中, 典型的瀑布洞穴钙华沉积者如钙土净口藓 *Gymnostomum calcareum* Nees et Homsch 和钩喙净口藓 *Gymnostomum recurvirostre* Hedw. 等。伴生种类如 *Fissidens gymnogynus*。

致谢 贵州师范大学彭涛和黄文琥 2 位硕士研究生参加了野外调查工作, 作者在此特致谢意。

参考文献 (References)

- Emig W H. Mosses as rock builders. *The Bryologist* 1918, 21: 25-27
- Allorges P. Les associations végétales du vetis. *Franch. Rev. générale Botanique* Paris 1921, 33: 481-544, 589-652
- Edward S. Travertine deposits near Lexington, Virginia. *Science* 1934, 80: 162-163
- Parihar N S & Pant G. Bryophytes as rock builders (I)-bryophytic communities associated with travertine formation at Sahasradhara, Dehra Dun (A). In Nautiyal D D, ed. *Phyta Studies on Living & Fossil Plants Plant Comm. (C)*, 1982: 277-295
- Weijermars R, Mulder-Balken C W and Wiegers J. Growth rate observation from the moss-built Checa travertine terrace central Spain. *Geological Magazine*, 1986, 123: 279-286
- Mitchell H Field. Plant microfossils from the Lower Channel Sediments at Marsworth, Buckinghamshire. *New Phytologist* 1993, 123 (1): 195-201
- Pentecost A, Zhang Z H. The travertine flora of Juizhaigou and Muni-gou China, and its relationship with calcium carbonate deposition. *Cave Karst Science*, 2000, 27(2): 71-78
- Pentecost A, Zhang Z H. A review of Chinese travertines. *Cave Karst Science*, 2001, 28: 15-28
- Pentecost A, Zhang Z H. Bryophytes from some travertine depositing sites in France and the U. K.: relationships with climate and water chemistry. *Journal of Bryology*, 2002, 24: 233-241
- Pentecost A and Zhang Z H. Response of bryophytes to exposure and water availability on some European travertines. *Journal of Bryology*, 2006, 28: 21-26
- 袁道先, 蔡桂鸿著. 岩溶环境学. 重庆: 重庆出版社, 1988 [Yuan Daoxian and Cai Guihong. *The Science of Karst Environment* Chongqing Chongqing Publishing House 1988]
- 李大通, 罗雁. 中国碳酸盐岩分布面积测定. 中国岩溶, 1983, 2: 147-150 [Li Datong and Luo Yan. Measurement of carbonate rocks distribution area in China. *Carsologica Sinica* 1983, 2: 147-150]
- Zhang L, Corlett R T. Phytogeography of Hong Kong bryophytes. *Journal of Biogeography*, 2003, 30: 1329-1337
- Zhang Z H. Bryoflora and some speleothems of karst caves in Guizhou S. W. China. Switzerland, *Proceedings of 12th international Congress of Speleology, Vol 3: Biospeology*, 1997, 297-300
- 张朝晖, 王智慧, 祝安. 黄果树喀斯特洞穴苔藓植物岩溶初步研究. 中国岩溶, 1996, 15: 224-231 [Zhang Chaohui, Wang Zhihui and Zhu An. A preliminary study on bryokarst of caves in Huangguoshu Area. *Carsologica Sinica* 1996, 15: 224-232]
- 张朝晖, 培特喀斯. 英格兰洞穴苔藓植物区系及其岩溶沉积研究. 西北植物学报, 2002, 22: 359-367 [Zhang Zhaohui and Pentecost A. The floristics of the bryophytes and Karst Deposition in Karst Caves, England. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica* 2002, 22: 359-368]
- Zhang Z H. A study on the bryophytes at Flying-Dragon cave of Guizhou. *China* 2002, 7: 91-94
- Piippo S. Annotated catalogue of Chinese Hepaticae and Anthocerotae. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 1990, 68: 1-192
- Zhang Z H, Chen J K. Marchantiophyta and Anthocerothyta in Guizhou province, P. R. China. *Journal of Bryology*, 2006, 28: 170-176
- Redfern P L, Jr B C, Tan S H e. A newly updated and annotated checklist of China mosses. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*, 1996, 79: 163-357
- 吴鹏程, 罗健馨和汪桐芝. 苔藓名词及名称. 北京: 科学出版社, 1984 [Wu Pengcheng, Lou Jianxin and Wang Meizhi. *A Glossary of Terms and Names of Bryophytes*. Beijing: Science Press, 1984]
- Zhang Z H, Wang Z H, Ran J C and Ling H. A preliminary study on bryophytes from three Black Leaf Monkey's Reserves in Guizhou and Guangxi Province, S. W. China. *Guohua*, 1997, 17: 331-337
- Wang Z H, Zhang Z H. Notes on the bryophytes of the karst caves in Guangxi Province. *China* 2002, 7: 95-99
- 张朝晖, 李晓娜, 彭涛, 赵传海. 中国广西岩溶洞穴萤光苔类新记录: 光苔和艳绿光苔 (苔纲, 光苔科). 中国岩溶, 2004, 23: 154-157 [Zhang Zhaohui, Li Xiaona, Peng Tao, Zhao Chuanghai. New records of luminous liverworts from the karst caves of Guangxi province, P. R. China. *Cyathodium cavemanum* Kunze and *C. smaragdium* Schaffn. ex Kessler (Cyathodiaceae: Hepaticae). *Carsologica Sinica* 2004, 23: 154-157]

25 张朝晖, 赵传海, 李晓娜, 等. 中国桂林岩溶洞穴苔藓植物研究. 广西植物, 2005, 25: 107-111 [Zhang Zhaohui, Zhao Chuanhai, Li Xiaona, *et al*. A study on the bryophytes of karst caves threshold at

Kuming area in Yunnan province, P. R. China. *Carsologica Sinica*, 2004, 23: 229-233]

Biodiversity and Ecological Depositing Types of Aquatic Bryophytes at Karst Waterfalls in Southwest Guangxi

ZHANG Zhao-hui^{1, 2} CHEN Jia-kuan¹

(1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering and Institute of Biodiversity Science, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200433)

2 Guizhou Provincial Laboratory for Mountainous Environment, School of Geography and Biology, Guizhou Normal University, Guiyang 550001)

Abstract 245 specimens and samples of aquatic bryophytes were collected from 14 karst waterfalls in southwest Guangxi, P. R. China in November 2005. The characteristics of bryological biodiversity as follows: (1) It consists of 36 bryophyte taxa in 19 genera and 11 families. Among them, 30 moss taxa in 15 genera and 8 families were founded while 6 liverwort taxa in 4 genera and 3 families were recorded. (2) The life-forms are Tall turfs (38.89%), Short turfs (19.44%), Mats (13.89%) and Wefths (27.78%). (3) The phytogeographical elements include Cosmopolitans (13.57%), North Temperate elements (36.11%), Tropical Asia elements (16.67%), East Asia elements (19.44%) and Endemic to China (13.89%). (4) The reproductive systems consist of three types: Dioecious taxa is 83.33%, Synoecious is 13.89% while autoecious 2.78%. According to the feature of environmental factors and key bryophyte species, 4 ecological types (stream waterfall deposition, river waterfall deposition, dam deposition and cave deposition) and 12 subtypes of biokarst depositions associated with bryophytes can be distinguished.

Key words aquatic bryophytes, biodiversity, ecological depositing types, southwest Guangxi