

[瑞典] G. 埃尔特曼 著

孢

粉

学

手

册



4-62

科学出版社

内 容 简 介

孢粉学乃是一门新兴的科学,本书是比较全面地介绍孢粉学有关的各个方面。

书中共分四章,第一章介绍孢粉形态学、孢粉的描述以及和细胞学的关系;第二章介绍孢粉形态学与植物分类学的关系;第三章介绍孢粉学在各个有关方面的应用;第四章介绍在孢粉制片中除了孢粉之外的其他微体化石、实验室设备、制片方法及显微照相技术等。

本书可供战斗在石油、煤炭、地质勘探各条战线上的孢粉分析工作者鉴定孢子花粉和培养干部的参考,也可作为从事孢粉学、植物分类学、细胞学、生态学、植物地理学、微体古生物学、地层学等方面科研和教学工作者的参考。

G. Erdtman

HANDBOOK OF PALYNOLOGY

Munksgaard, Copenhagen, Denmark, 1969

孢 粉 学 手 册

[瑞典] G. 埃尔特曼 著

中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组 译

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1978年6月第一版 开本:787×1092 1/32

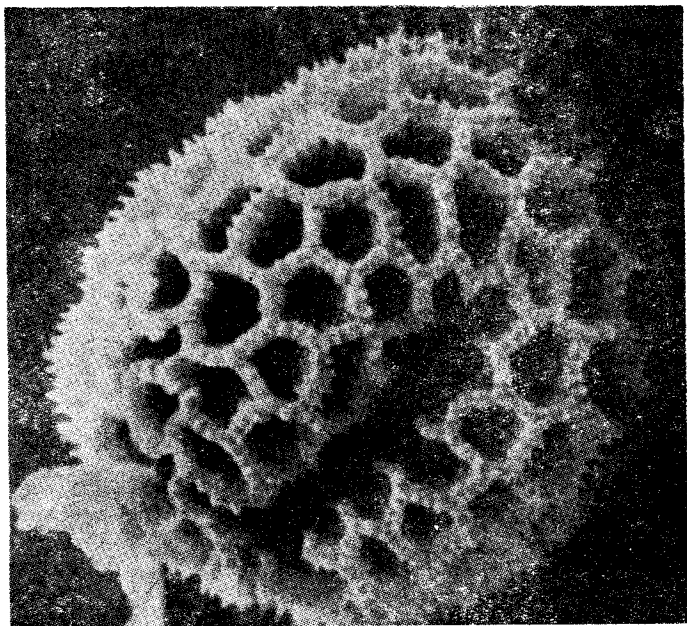
1978年6月第一次印刷 印张:13 3/4 插页:1

印数:0001—5,090 字数:312,000

统一书号:13031·731

本社书号:1053·13—8

定价:1.75元



海石竹(*Armeria maritima*) 花粉粒(扫描电子显微镜,约放大1,000 倍)

序

本书概述了花粉和孢子现代研究的各个变化多端的方面。孢粉学,正如其他正在取得进展的边缘科学一样,它同其他学科有很多的联系。因此,难以给它画出界限来。有时人们把孢粉学和花粉分析或多或少地等同看待。本书不同意这种看法。相反地,在一般意义上说,花粉分析大部分被排除在孢粉学之外,只有它的理论基础的某些部分是例外。为此目的,附有一个关于通常用来表示花粉分析研究结果的工具——花粉式——的说明。为了更广泛地说明花粉分析的方法及其在研究植被和气候史方面的应用,可以参阅专门的教科书。

作者也曾有意只简单地提到比较严格的孢粉学的古植物学和前第四纪方面。虽然这是一个非常深入研究的领域,但其结果不一定有严格的依据。因此,等到情况比较稳定、特别是等到在命名等问题上混乱的影响被消除的时候,对它作较充分的说明似乎是更为合适的。代之,曾参考古植物学手册和化石孢粉图谱。

本书的较大部分用于论述基础的孢粉学研究,特别是孢粉形态学及其分类的意义。这个非常引人注目的专题,研究起来决不是轻而易举的事,其中所涉及的专门名词复杂的细节可能使初学者感到气馁。然而,自然界是无穷无尽的形态的创造者;如果对它的多种多样的表现加以描述的话,那么就需要有专门名词可用。当文字不足以表达时,必须依靠插图:

孢粉式，显微照相和电子显微照相等。只有利用这种方法才能把微小的花粉粒——其直径一般只有百分之几毫米——在体积上放大成为具有几个厘米或者甚至100米以上，从而作为鉴定化石和现代孢粉的可靠方法。

在本书中提到的某些植物甚至对于许多专门的植物学家来说可能都不知道。然而把它们收集进去是因为从孢粉学的观点来看，它们具有实际的或潜在的意义。没有把有待于新的几代的孢粉学研究者去完成的各种激励人的研究问题中的某些问题加以强调，确实是一个严重的疏忽。

于斯德哥尔摩，1968年4月22日

(张金谈译)

目 录

序	i
绪论	1
孢粉学的范围	3

形 态 学

花粉和孢子形态	6
极性	7
对称性	13
萌发孔	13
形状	22
大小	24
花粉表面的再区分	26
单个花粉粒和复合花粉粒	26
孢粉壁	29
明暗-分析	39
附注: 关于名词术语和形态发生学等等	41
花粉和孢子的描述	46
孢粉学和细胞学	66
染色体数目和花粉大小	66
在唇形科中三沟和六沟花粉粒	68
在绒毛藜属(<i>Eriogonum</i>)中的花粉大小	69
花粉的二形性	69

分 类 学

孢粉形态学和植物分类学	72
目以上分类单位的孢粉特征	73
花粉形态与目的分类	74
花粉形态与植物科的界限	78
花粉形态与属的界限	80
在个别种内的花粉形态	85
杂种花粉	86
被子植物的花粉形态与植物分类	87
附录：裸子植物、蕨类、苔藓	115

生 态 学

花粉产生,花粉粒的重量和散布以及其他	118
近代的花粉谱	122
关于某些草本花粉类型及其在表土样品中的频率的说明	131
花粉分析和犯罪学	140
不稳定植物群和杂草的历史	144
沼泽地和土壤剖面的花粉式	153
孢粉学与经济地质学	165
孢粉学的古植物学一些方面	167

附 录

在孢粉标本制片过程中除孢粉以外的其他微体化石(W. Sarjeant)	180
一. 横裂甲藻类(Dinoflagellates)	180
二. 疑源类(Acritarchs)	198
三. 塔斯曼藻类(Tasmanitids)	207
四. 群体藻类(Colonial algae)	209

五. 几丁虫类(Chitinozoa)	210
六. 黑骨片(Melanosclerites)	218
七. 有孔虫类(Foraminifera)	219
八. 虫牙(Scolecodonts)	221
九. 苔藓动物的“褐色体”(Brown bodies)	226
十. 环管虫(Anellotubulites)	226
十一. 蛇线虫(Ophiobolids)	227
十二. 其他	227
十三. 黄铁矿球(Pyritospheres)	229
一个孢粉学实验室	231
孢粉制片: 醋酸酐分解法	238
现代和化石孢子花粉的显微照相(图版 14—17)(K. E. Samuelsson)	243
孢粉学文献	255
词汇	256
· 主要名词和词组	256
主要名词的定义	259
主要名词表	265
参考文献	275

图版 18—125

形态学和分类学(图版 18—93)	277
孢粉学和电子显微镜(图版 94—114)(Anita Dunbar)	373
古植物学方面(图版 115—125)	405
译后记	420
拉丁名索引	421

绪 论

孢粉学是研究植物花粉粒和孢子的科学。在广义上来说——正如本书所采用的——它也包含孢粉以外的微体化石的研究，例如藻类或不知起源的孢囊或类似孢囊体。孢粉学的分界线当然不清楚：有些“孢粉形态”还属于动物界。“孢粉学”这个名词是在二十世纪四十年代由英国加的夫（Cardiff）的 Hyde 和 Williams 所采用的。它采自希腊文的动词 *Palynien*，是扩散或撒在周围的意思——花粉粒和孢子常常是需要借助风、昆虫或其他动物来散布的。在春天或初夏当风媒植物开花的时候，释放出来大量的花粉。当花粉粉末在 5 月或 6 月初像北温带云杉林的烟云那样升起的时候，或者当南半球的山毛榉林在 10 月和 11 月开花的时候，远远望去，我们可能怀疑是森林着火。奇怪的是，雪松是在秋天放出它们的花粉粒。

如果斯堪的纳维亚风媒花植物的花粉粒完全落在土地上，那么一年落下的花粉粒将会覆盖斯堪的纳维亚整个地区。每个立方米将有大约三亿花粉粒。落到正在不断增加的泥炭沉积中的花粉粒立即变为泥炭的混合物。它们活的从生物学上看，重要的内含物在这个过程中被破坏了，但是它们特别富有抵抗力的细胞壁的外面部分，可成为化石保存成千年或几百万年。通过花粉分析——也就是说，通过对于从泥炭沉积或沉积物的表面到底部取来的样品中的花粉粒的分析——可以确定化石的花粉区系及其变化，因此也可以通过这个时代来确定植被和气候历史的某些主要特点。

斯德哥尔摩大学地质学教授瑞典人 Lennart von Post

(1884—1951) 是近代花粉分析的创始人。当他在学生时代以及后来作为政府的一位地质学家而从事工作的时期,他曾经从两位植物学家那儿得到了启发和有价值的知识,这两位植物学家是乌普萨拉大学植物生物学教授 Rutger Sernander 和斯德哥尔摩大学植物学教授 Gustaf Lagerheim。Sernander 教授对沼泽地层学和从中可能得出的关于自最后的冰期以来气候和植被的历史的结论等方面很感兴趣。由于 Lagerheim 具有关于花粉孢子和其他植物微体的非凡知识,因此在本世纪二十年代,花粉分析尚未取得真正突破之前,他就能够进行初步的花粉分析。

对 Lennart von Post 来说,花粉分析首先是一种地质研究的方法,当其他方法不顶用时,这种方法有可能使人们了解不同地层间的相互关系。这样,由大约已知时期的泥炭中箭头、石斧等的发现物而推论出的一些年代也可以适用于其他地方。这提供了泥炭年代学的基础,作为 Gerard De Geer 纹泥年代学的一个补充,同时,泥炭年代学具有更浓厚的地质学的特色。

新的技术,特别是 C^{14} 的年代测定已经有点把花粉分析降低作为一种年代测定法。然而,花粉分析表现出它在其他方面具有这种巨大的可能性,那就是它在导致当今孢粉学的研究中起着重要的作用。

花粉分析者往往从无数研究的对象中任意选择一些研究对象。一克干的泥炭可能含有几十万的花粉粒。某些土壤和岩石类型,例如第三纪的“Fimmenites”和石炭纪的纸煤大部分或绝大部分包含花粉粒和(或)孢子。在冰河的冰中,在湖和海底沉积中,在蜂蜜中,在草食动物的粪便中等也发现有花粉粒和孢子。风可以把个别花粉粒带到两极去。它们可能越过海洋远行。因此,花粉粒在时间和空间上比植物其他部分或许具有更广的分布。

孢粉学的范围

孢粉学或者叫做孢子学的*研究,如果我们局限于花粉粒和孢子有基础或应用的两个方面。花粉和孢子形态学(6—45 页)属于基础的研究,它是孢粉学和细胞学、遗传学、分类学及其他学科(66—117 页)之间的边缘科学。属于应用的研究有地质孢粉学(研究化石的孢子和花粉以及类似孢子的物体;参看 144—210 页),大气孢粉学(通过空气孢子散布在空中;参看 118—121 页),医学孢粉学(与花粉病、法医学等等相关的医学孢粉学),药物孢粉学(在药物等中的孢粉),蜂蜜孢粉学(蜂蜜中以及一般与养蜂有关的孢粉研究),粪便孢粉学(研究排泄物中的孢粉)等等,以上这些名词或多或少是技术专门术语,但作卡片索引,排列文献以及其他方面时是有用的。

医学孢粉学的重要花粉粒已有描绘,正如 R. P. Wodehouse 的花粉病植物(Waltham, Mass., 1945)以及 O. Andrup 的题为挪威,特别是奥斯陆及其附近的花粉病(*Norsk Vid.-Akad. Skr., mat.-naturr. Kl., No. 5, 1945*)。现在在此领域内已进行许多研究主要沿生化-医学方面的。从孢粉学的观点来看,值得注意的是一般对于引起花粉病(枯草热)征兆的花粉粒成分并未试图定位。这些征兆与花粉粒接触后往往出现很快。因此,乍看起来很可能产生征兆的一种物质(或几种物质)与花粉粒最外层上面或里面发现的物质有联系。

至少这种物质中的一部分是来自形成花粉粒的花药隔层

*孢子——在此处及本书其他各处是指孢子或(及)花粉。

周围的绒毡层细胞破坏的产物。有时这种物质与具有双折射蜡质颗粒或棒(图可参看 *Grana palynol.* 1(3): 11, 1958 和 7: 11—13, 1967)有联系,这在偏振光下例如白花丹属(*Plumbago*) (花粉粒直接取自雄蕊并在水或甘油中封片)花粉中长萌发沟的表面容易看见。有时,正如桤属和榛属的花粉,这种物质形成极薄的一层,用一般的化学和光学方法很少能看见。也许是由于这种薄膜——和/或由于电?——花粉粒离开雄蕊之后立即粘在一起成为群体或链状(F. Knoll, *Z. Bot.* 23:609—675, 1930)。同时参看 *Grana palynol.* 1(3): 10—14, 1955, 以及图版 3:5 在 *Grana palynol.* 2(2): 1960; 一张电子显微照相表示草本植物花粉粒外壁的微细结构)。亦参看 *Grana palynol.* 7: 517—569, 1967 关于柳属(*Salix*)和杨属(*Populus*)花粉的文章。

引起花粉病的许多植物都属于杂草类,它与各种不同植物在下面一起作为“不稳定植物群”(见 144 页)。

对于蜂蜜中花粉感兴趣的人可以参看 Zander 具有很多图版的工作“对花蜜来源鉴定的贡献”(Beiträge zur Herkunftsbestimmung bei Blütenhonig) (见文献目录, 275 页)。在其他方面, Zander 还研究过从埃及古墓中取来的木乃伊-蜂蜜的花粉内含物。用这种方法他得到几千年以前尼罗河流域被蜜蜂采集过植物的概念。

对于受过训练的蜂蜜孢粉学家来说,要区别例如从英国康沃尔和从苏格兰珀思郡(Perthshire)石南属植物产区来的蜂蜜是容易的。例如,他也可以告诉我们,珀思郡蜂蜜是在 5 月或 6 月,或晚夏或晚秋出产的。如果蜂蜜中含有澳大利亚西部类型的山龙眼科花粉,印度南部尼尔吉里山区的爵床科花粉,非洲南部不路尼亚科(Bruniaceae)花粉或古巴代表类型的木棉科花粉,那么不用说谁卖“真正苏格兰的蜂蜜”一定

是欺骗者。最后，蜂蜜孢粉学家从古老的饮料角制杯中所取来的花粉遗留物中，可以重建古时海盗做蜂蜜酒时所用的配方。

图 18 (143 页)表示粪便孢粉学的研究所能得到的(野兔粪中的花粉)，从松鸡、旅鼠、绵羊的排泄物和从蝙蝠及袋鼠到长颈鹿及大象的任何东西上容易含有可认识的孢粉外壳。如果研究这些话，许多食草动物的食性可以得到有趣的深入了解。因此，容易看出绵羊的食草比山羊的特殊些等等。亦参看 96 页，关于茅膏菜 (*Drosera*) 那部分。

关于粪便孢粉学方面蝙蝠具有特殊的地位。它们是食虫动物，但是正如伊拉克北部靠近哈里尔 (Harir) 地区的石灰岩洞取来样品的研究(结果未发表)表明其排泄物含有许多数量的花粉粒。这是由于蝙蝠吃一种夜里吸花蜜的蛾所产生的结果。蝙蝠栖宿于洞顶，它们的排泄物落在地上并且经过几百或几千年之后积成很厚的一层鸟粪。在这种蝙蝠粪中，象一种泥炭似的继续累积——除了花粉粒之外，还有是蛾的微小的翅鳞片。因此，粪便孢粉学家通过研究昆虫身上或体内的花粉粒，可以发现当地虫媒(昆虫传粉)植物的某些历史，这些昆虫本身曾被蝙蝠所消化掉的。在新墨西哥州的卡尔斯巴德大山洞 (Carlsbad Caverns) 在摩洛哥贝尔坎的贝尼-纳桑山 (Masside Beni-Snassen) 的骆驼洞 (Grotte du Chameau) 以及法国东南部靠近勒-博 (Les-Baux) 的仙女洞 (Grotte des Fées) 等地区都是与此有关，而且是值得注意的地方。

(张金谈译)

形态学

花粉和孢子形态

在发表于 1735 年的性系统中,林奈把植物分成 24 纲。这种分类主要地建立在雄蕊的数目、位置和相对长度上。用这种方法不可能达到一种自然的植物系统。然而,假如林奈有一台好的显微镜,以及由于它的帮助,能够研究产生于花药中的粉末——花粉,他将对他所说的“*Natura in minimis maxima*”,或者意译为“自然界的伟大最清楚地显示在她的最微小的细节上”的真理,获得一个惊人的证据。他也能够确定某些花粉特性在分类上的重要性。然而直到现在,系统学家才开始接受研究植物的重要性,在某些范围内也包括孢子和花粉在内。在一些植物中,某些固有的差别表现在个体的一般形态上不如在它们的孢子或花粉的大小和形状上清楚。这些例子如具囊蕨类植物,冷蕨(*Cystopteris fragilis*) (广义),以及有花植物中的黄堇菜(*Rorippa sylvestris*)和地榆(*Sanguisorba officinalis*) (图版 10: 4—6)。在这些和类似的问题更详细说明以前,高等植物的花粉和孢子的主要特征将加以描述。

孢子壁或孢壁层(Sporoderm)(拉丁文 *sporodermis*, 来自希腊文 *derma*, 表皮)的外面一层叫外壁(exine)(来自拉丁文 *exterius*, 外面的)。它常常被突起、网状分枝和相连的脊所装饰,由于它们就有可能鉴定孢子的科或者属,有时甚至种或者更小的分类单位。外壁的不同形状和它对腐烂及各种强化学物质的抵抗,是现代孢粉学最重要的先决条件。在已经

对花粉,尤其是它们的外壁的知识作出贡献的人们中,特别显著的有两个德国人 C. J. Fritzsche (大部分活动在俄国,死于1871) 和 Hugo Fischer (死于1939), 奥地利植物学家 Hugo von Mohl (死于1872) 和美国的 Roger Wodehouse (生于1889), 在他的包含广泛的著作花粉粒(1935, 1965 再版)中, 对花粉研究的历史和花粉形态也作了详细的阐明。

由于形状等非常的不同, 花粉和孢子形态学的名词术语是比较复杂些, 部分有待于进一步的研究工作, 还未完全确定下来。

极 性

从薄壁花粉母细胞开始, 花粉通常形成四个的群体, 或者四分体(希腊文 *tetras*, 第二格 *tetrados* 四个)。有时候, 当它们成熟时, 子细胞仍然多少牢固地联合为四分体。四分体各种类型的详细描述和组成它们的孢子的排列可看图 1 (8, 9 页; 也可参看图版 18, 43, 44 等)四分体分析说明。

在四分体时期, 花粉的近极部分(或面)朝内, 远极部分(面)朝外(拉丁文 *praximus*, 最近的; *distalis*, 外面的)。一条想象的极轴从在花粉近极面中心(也就是在或接近四分体的中心)的近极到相对的(外面的)远极面中心的远极通过花粉。在规则的、具有几个对称面的辐射对称花粉中, 赤道为沿着两极之间花粉表面的中线, 另一个准地理学的名词子午线, 表示和赤道成直角的极到极方向的位置。

在等极花粉中, 远极面和近极面看起来像很相似(图 1:12—14, 23 页); 图 2:5 和 14—20, 24—25 页; 图版 1, 5:1—3, 27:2—3)。在异极花粉或孢子中, 两个面基本不同。这样, 一面可能有萌发孔, 而另一面则没有(图 1:1—10, 图 2:1—3

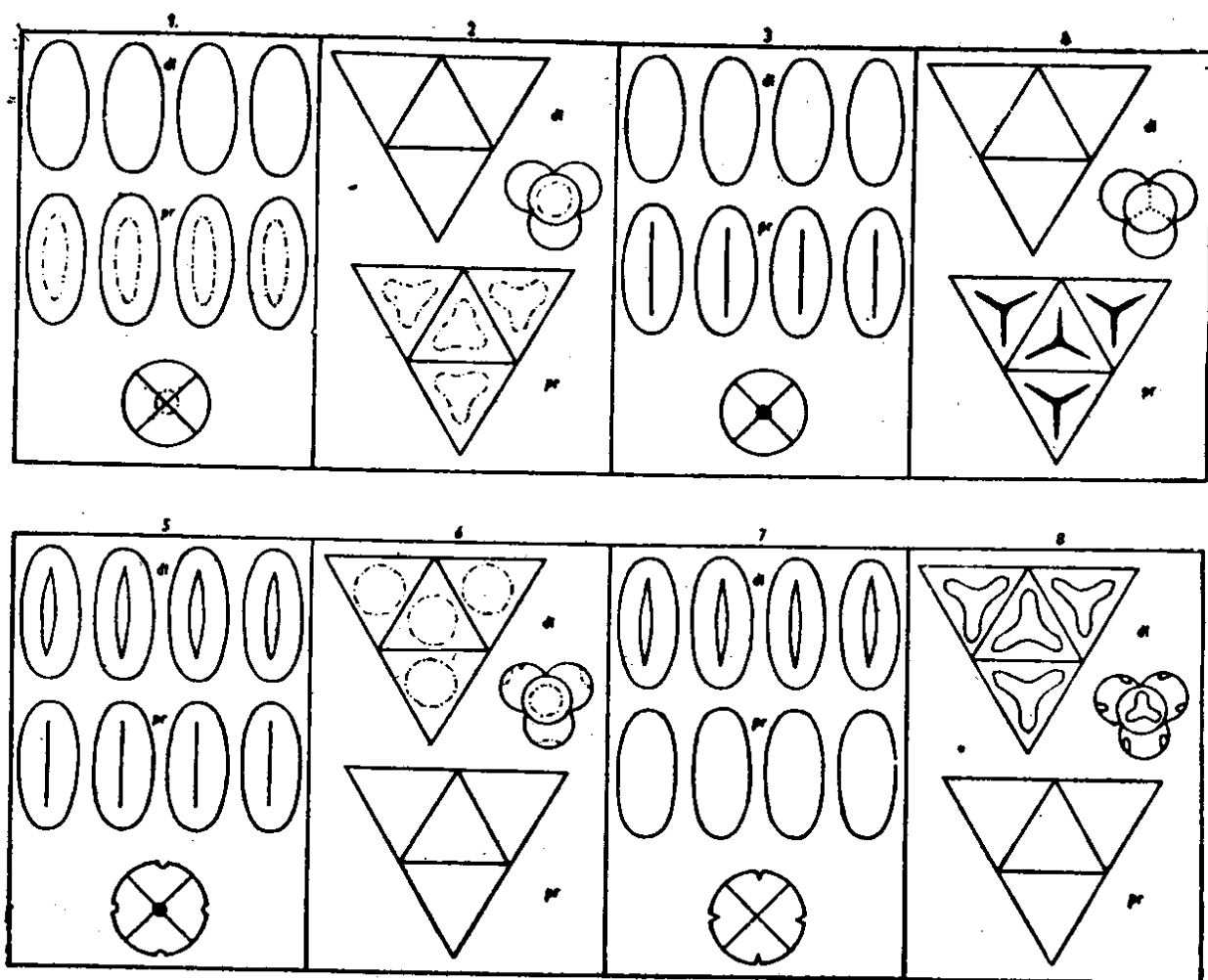
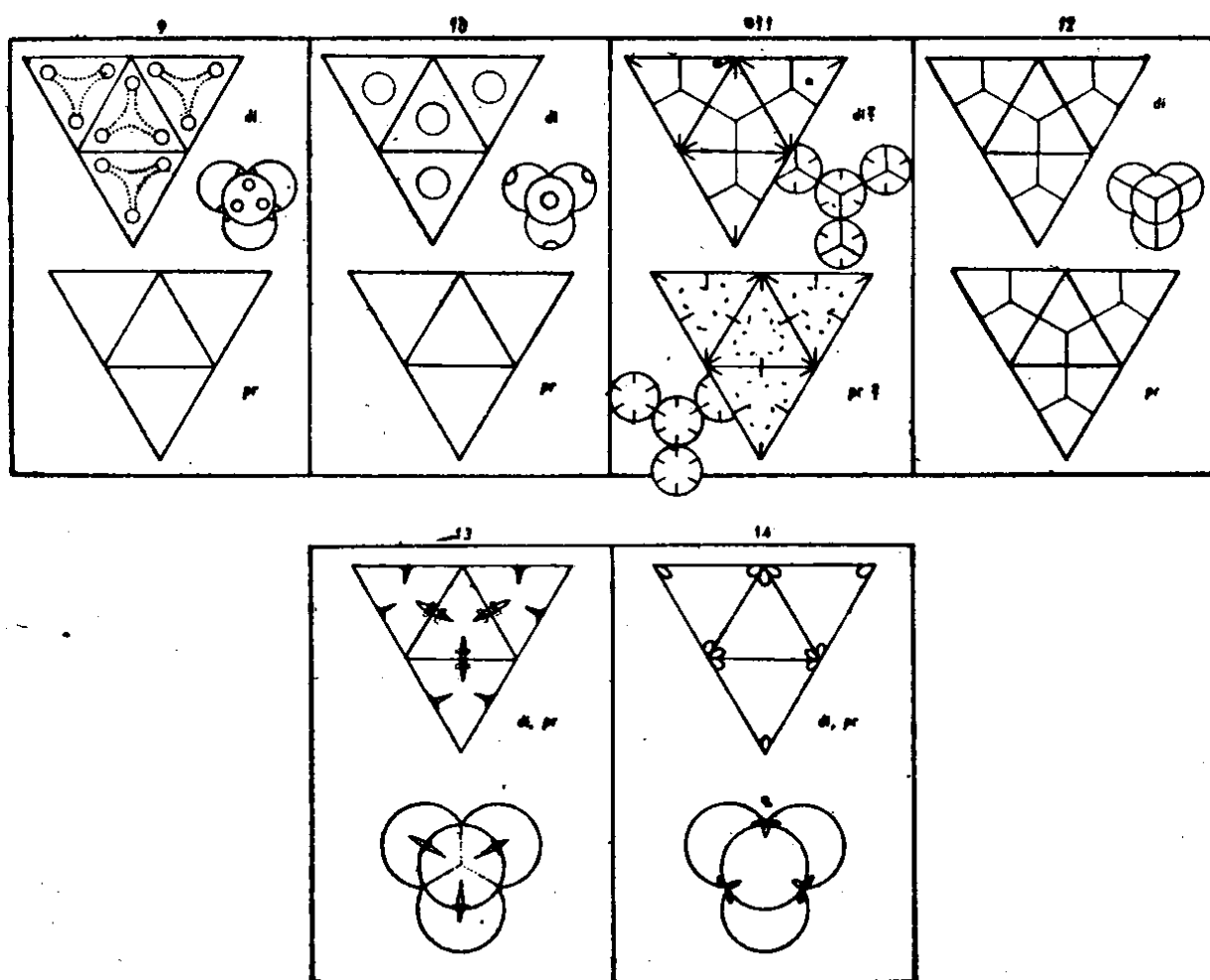


图1 1—14.花粉和孢子四分体

1. 苔藓(例如侧球藓 *pleurophascum*)。组成四分体的年青孢子位于一个平面的近极部分(pr.)和远极部分相反,有一不明显的萌发孔状的薄壁区(leptome, 的孢子,它们粘在一起成四面体形四分体。假如在孢子部分分离以后,四分体被将表示出相反的近极面(pr, 下面的图),每个具有一个三歧脉状的薄壁区; 3. 具四分体痕(关于“单裂缝”和“四分体痕”,看 17、268 页); 4. 卷柏(*Selaginella*, *Whittleseya* (一种古生代的植物,属于种子蕨,裸子植物的亚门)。在花粉远极(*Larix*)具有远极薄壁区; 7. 百合(*Lilium*)具有远极沟(colpus); 8. 油棕在这种棕榈植物中花粉有三个孔,似乎相当于油棕花粉三裂片状萌发孔的顶端; 数单子叶植物一样,花粉只有单个(远极的)萌发孔; 11. 五味子(*Schisandra* 角(*Illicium*, (八角科)花粉具合沟,也就是沟在两极汇合一起,他们的位置与在的植物通常具永久的四分体,在四分体 6 个点上沟两个和两个相遇(“Fischer 如在卷柏(4)和油棕(8)的萌发孔臂或山龙眼科(14)花粉的萌发孔; 14. 山龙和三个相遇(“Garside 规律”)。



以及组成它们的花粉或孢子的图解

上,多少像柑桔的瓣(底图)。成熟的孢子(上排和中排)不长期保持在一起。它们以交替着的点线表示); 2.金发藓 (*Polytrichum*)。中间右边的图表示年青张开,变扁平的四分体一边将表示出孢子远极部分(面)(上面 di),而另外一边单裂缝孢子的蕨类植物(例如蹄盖蕨 *Athyrium filix-femina*)具有纵长的近极 *selaginoides*)甚至在成熟时,孢子常常联合成四面体形四分体(中图),5.面有一个萌发孔,在近极面有一个萌发孔,或者萌发孔似的结构。6.落叶松 (*Elaeis*) 具有三裂片片状远极沟;9.石籽桐 (*Sclerosperma mannii* 棕榈科), 10. *Drimys*(八角科),一种原始的双子叶植物,具有永久的四合体花粉,像大多 *chinensis*) (五味子科)。花粉具6条沟,其中3条在一个极(远极?)相遇;12.八四分体时花粉相互排列的关系还未完全解决;13.帚石南 (*Calluna*), 杜鹃花科规律),注意在中央花粉的沟位于“2、6和10点钟”,不指向“4、8和12点钟”眼科,四分体分开,假如它们保持不分开,萌发孔在四分体表面四个点上将三个