

# 孢子花粉分析概论

[苏联] E. Д. 扎克林斯卡娅讲稿

林 澈 等 译

(内部参考读物)

中国工业出版社



# 孢子花粉分析概论

〔苏联〕E·Д·扎克林斯卡娅讲稿

林 澈 等 译

（内部参考读物）

中国工业出版社

孢粉分析在对比地层、确定地层的地质年代以及恢复古地理、古气候及植被类型等方面，日益被人们所重视。本书系概括地介绍孢子花粉的形态、系统分类及命名法，并阐明具体的分析方法及步骤。最后论述如何根据孢粉资料进行划分地层及追溯植物群。

本书可供地层古生物工作者及院校师生阅读之用。本书附图系按原书译印。

## 孢子花粉分析概论

林 澈 等译

(内部参考读物)

\*

地质部地质书刊编辑部编辑（北京西四羊市大街地质部院内）

中国工业出版社出版（北京佟麟阁路丙10号）

北京市书刊出版业营业许可证出字第110号

中国工业出版社第四印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行·各地新华书店经售

\*

开本 $787 \times 1092^{1/16}$ ·印张 $9^{1/4}$ ·插页12·字数172,000

1965年4月北京第一版·1965年4月北京第一次印刷

印数001—920·定价(科六)1.60元

\*

统一书号：15165·3191（地质-285）

# 目 录

|                                      |     |
|--------------------------------------|-----|
| 第一章 緒論 .....                         | 1   |
| 第二章 花粉和孢子的形态 .....                   | 8   |
| 第三章 孢子壁与花粉壁的构造 .....                 | 24  |
| 第四章 孢子花粉的系統分类与命名 .....               | 31  |
| 第五章 孢粉譜和孢粉組合 .....                   | 43  |
| 第六章 孢粉分析 .....                       | 57  |
| 第七章 孢粉分析及植物群的历史 .....                | 73  |
| 第八章 根据地层学及古地理学的要求解释孢粉分析資料的方法 .....   | 114 |
| 第九章 孢粉分析資料在划分地层及追溯植物群历史方面的解释方法 ..... | 131 |

# 第一章

## 緒 論

孢子花粉分析（以下簡稱孢粉分析）是最通俗的古植物學方法之一。目前在地質-地理研究領域中，包括古地理、地層、實用地質及礦產（例如石油、煤、鋁土等）的普查勘探工作，孢粉分析法已經取得鞏固的地位。最近 20—30 年來，孢粉分析在古植物區系學（Палеофлористика）和古植物學方面，也佔據一定的地位。隨著有關化石植物（無論是大型化石或者是微型化石，其中包括分散的孢子和花粉[spore-pollen]）研究資料的積累，逐漸掌握了可以聯繫植物群形成歷史上的個別階段的關鍵，同時也找到了認識各個植物區中現代植被的起源和形成的途徑。

孢粉分析方法現在應用很廣，為研究古生代、中生代及新生代的地層和古植物群，提供了極豐富的資料。如果缺乏生物地層資料作基礎，要想編制海相、淡鹽水相及陸相沉積的地層劃分圖，那簡直是不可想象的事；有關化石“分散孢子花粉”的資料，正是生物地層學的主要資料之一。

在應用孢粉分析方面，最重要的問題之一就是制定對比孢粉譜的方法，即對比研究同時代海相和陸相地層時所獲得的孢粉譜與現代位於不同植物區，過去位於不同植物地理省，以及相互距離很遠的各地區的同時代地層進行對比。

孢粉分析法不同於古植物學的其他方法，它可以幫助我們查明決定一定建造旋迴以及與之有關的礦產的發展和分布的規律。例如，在歐洲和亞洲的上白堊統和下第三系的交界處，含鋁土礦的地區分布很廣，有很厚的中、漸新世褐煤沉積旋迴（從圖爾蓋到沿海地區）。利用孢粉分析法，可以確定植物群的性質，植被的可能類型、生態組合、氣候條件以及與沉積作用伴生的植物群的時代。下面將分別談一談究竟怎樣解釋孢粉分析法發展的事實，它有哪些特點？優缺點如何？人們今後將把時間與知識貢獻給孢粉分析法的究竟是什麼？

(a) 孢粉分析法的研究對象是在顯微鏡下才能看到的微型植物遺體——種子植物的花粉粒（小孢子），高等孢子植物（蕨類、苔蘚、石松）的孢子。在植物的生殖器官（顯花植物的花粉囊和高等孢子植物的孢子囊）中產生大量的小孢子和孢子，然後自生殖器官中散發出來（圖 1—1），比較均勻地散布於產生孢子花粉的植物體周圍。大部分小孢子和孢子，通過不同的方式（風、水），散落于土壤、湖泊、沼澤、河流及海洋等的表面（以下我們也用一般文獻中所通用的術語即“孢子花粉粒”），經過沉積、埋藏後成為化石。結果成了沉積地層的組成部分（圖 1—2）。我們用適當的方法將孢子花粉粒從沉積物中離析出來，並且尽可能地鑑定它們。

我們研究的對象正是這些分散在沉積物中的孢子和花粉，更確切地說，是研究它們的角質化的外壁，因為孢子和花粉的內含物和內壁在形成化石的過程中已經破壞。

(b) 花粉和孢子往往大量地埋藏（花粉集中），因此，幾乎到處都可以遇到，這就不同於大型的植物化石（葉、木材、果實和種子）；同時，分散的孢子和花粉能夠提供數量統計資料，可以說明各種植物在植被中所佔的數量。可是，利用大型植物化石資料，則往

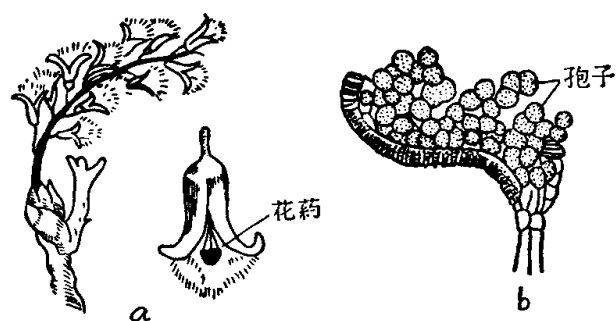


图 1—1 a—开花的柳和b—蕨类的成熟孢子囊



图 1—2 风力传播花粉及孢子的示意图 (根据E.Д. 扎克林斯卡娅)

往做不到这一点。根据大型植物化石，我們通常只能鑑定所研究的植物化石組合的种类。

(c) 花粉和孢子的外壁保存程度 往往很好，这决定于其化学成分（基本上是碳水化合物的孢粉素  $C_{96}H_{14}O_{24}$  以及近似角质和纖維素的浸胶物质）。虽然早寒武世和前寒武紀（震旦紀）的地层已經强烈变质，但是在其中所找到的分散孢子花粉化石（С.Н. 納烏莫娃），却仍然保存着原来的輪廓和构造。花粉和孢子的矿化程度比任何其他植物組織的矿化程度都要低得多。

(d) 由于花粉和孢子的外壁坚固、数量很多、便于迁移，所以到处都有分布。例如在大西洋和太平洋的上空曾发现了花粉粒。苏联科学家在“勇士”号考察船上工作时，从夏威夷到南极洲，在距离大陆数千公里的远洋上空，进行了搜集花粉的工作。此外，在高山冰川的表面上、在南极洲的土被中以及在其他地方，都曾发现了花粉。由此可见，花粉被搬运的距离是非常之远。因此，岩层中分散的孢子和花粉，不象其他大型植物化石那样，仅仅分布于生殖期間植物生长的狭小而有限的区域内。

(e) 由于孢子花粉的产量多，所以保证了被保存下来而成为化石的孢子花粉也相当多。因此我們可以进行統計計算工作。

下面的数据是根据植物的一朵花計算出来的花粉产量的比值[G. 額尔特曼 (Erdtman), 1943 年—Pohl 的資料]，可以作为花粉产量的实例：

|                                  |         |      |
|----------------------------------|---------|------|
| <i>Corylus avellana</i> .....    | 2550000 | 顆花粉粒 |
| <i>Fagus sylvatica</i> .....     | 637000  | 顆花粉粒 |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> ..... | 94000   | 顆花粉粒 |
| <i>Tilia cordata</i> .....       | 43000   | 顆花粉粒 |
| <i>Betula verrucosa</i> .....    | 6700    | 顆花粉粒 |

花粉和孢子由于形态上的特征（有气囊、体积小等），容易被风和水搬运，因此可以提供有关广大地区内植物群的性质和植物群丛组合成分的某些平均“积分”概念。这在古地理研究中尤其重要，因为局部生长环境的特征，不如整个景观植物成分的一般概念重要。

因此，我们用孢粉分析法所研究的对象的基本特点可以归纳如下：

1. 花粉和孢子的孢壁保存得完好；
2. 一个植物体可以产生大量的花粉或孢子；
3. “花粉雨”普遍分布，因此可以得到关于植物群和广义的植物群丛组合成分的某些一般概念。

分析了研究对象的实质之后，我们可以指出哪些优点和缺点呢？正如上面所指出的，孢子花粉可以被搬运到距离产生孢粉的植物体很远的地方去，这样就有助于恢复植物群和该区植被的一般性质，这对研究者来说是一个优点；然而，花粉和孢子的这种特性，使我们可能得到所谓“混合孢粉谱”，其中既包括能够说明当地植物群成分的孢粉组合，同时也包括混杂成分的外来孢粉分子。

花粉和孢子具有完好保存的能力，这无疑是一个优点，远不是植物的其他残余部分所固有的特点。但是，在某些情况下，保存完好的特点却造成了孢粉分析工作中的困难，因为在所研究的地层沉积作用期间，较古老的地层是沉积作用的物质来源，而其中所含的孢子花粉也随之发生了再沉积作用，因此不可避免地要得到所谓的混合孢粉谱。

在孢粉分析领域中，主要的困难仍然在于对现代植物的花粉和孢子的形态研究不够。特别是在新生代植物群和更古老的植物群中，不能鉴定的属，还占很大的百分比。目前已经研究的花粉不过 2000—2500 种，而现代植物群中估计有 206500 种之多<sup>①</sup>。

花粉的保存程度不同，也给我们带来了一些困难。例如 *Larix*（落叶松），*Populus*（杨树）和 *Salix*（柳），*Juniperus*（柏树）的一些种以及其他一些属的花粉与一般保存完好的花粉不同，由于其外壁脆弱而不易保存。我们现在还不了解 *Lauraceae*（樟科）、*Cupressaceae*（柏科）、*Bryales*（苔藓类）、某些 *Liliaceae*（百合科）等花粉的保存情况。因为某些属植物的花粉已全部被破坏，所以可能会歪曲花粉谱。

还可以列举许多条“赞成”和“反对”孢粉分析法的价值、确实性及应用范围的意见。可是，孢粉分析法与其他古植物方法比较起来，其优点如此之大，尽管它有一系列缺陷，却仍然是非常迫切需要而有用的一种方法；自然，在我们的科学研究和实际工作中，应该竭力减少其缺陷。在目前有大量熟练干部的情况下，我们完全有力量做到这一点。然而必须明确了解孢粉分析法有怎样的现实可能性，并且要考虑到没有一种辅助性的古生物方法

① 蕨类植物 6000 种；裸子植物 500 种；被子植物 200000 种。

会是包罗万象的，在利用孢粉分析資料时，也始終應該遵循綜合研究的原则。

关于孢粉分析法在科学中的地位問題，曾經展开过激烈的爭論，这些爭論在苏联 1953 年召开的第二届孢粉分析部門代表會議上提出过，后来还发表了有关的資料 (A. H. 斯拉德科夫 (Сладков), 1957)。A. H. 斯拉德科夫的著作是應該向大家介紹的，因为他的著作对于孢粉分析法及孢粉研究方面存在多年的、由于用不同方式研究花粉或花粉外壁而引起的術語混乱，作了明确的分析和批判。

現在，在植物学中有两个研究孢子花粉形态的領域，即孢粉分析和孢粉比較形态学，都获得了很大的发展，它們主要是研究現代植物和部分化石植物的花粉粒。我們对孢粉分析法和孢粉比較形态学的研究对象、目的以及为进行研究所采用的一套方法，作了概括的比較 (見表 I — 1)①：

表 I—1

|           | 孢 粉 分 析 法                                                                      | 孢 粉 比 較 形 态 学                                                                                                              |
|-----------|--------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 原 始 材 料   | 含有花粉和孢子的泥炭、腐泥、煤及沉积岩                                                            | 現代植物的花粉囊或孢子囊 (或直接是花粉粒或孢子) 化石植物生殖器官中的花粉或孢子                                                                                  |
| 处 理 目 的   | 从样品中分离花粉和孢子粒，在显微镜下研究孢子和花粉富集的組份                                                 | 处理花粉和孢子，使它們的形态构造特点表现得最清楚                                                                                                   |
| 原始材料的处理方法 | 碱处理法和醋解法；此外，还有一些主要用于离析古生代和中生代岩石的方法                                             | 有时不处理原始材料，而在干燥状态下进行研究；或者用渥德郝斯 (Wodehouse) 法、阿維奇相 (Аветисян) 法、醋解法，有时也用碱处理法及乳酸处理法等。往往同时用几种方法 (例如，一部分資料按渥德郝斯法处理，而另一部分用醋解法处理) |
| 分析工作的实质   | 尽可能精确地鑑定花粉和孢子，其精确度决定于孢粉的保存情况和認識孢粉形态特征的水平。在观察所分析的組份时，統計計算所发现的孢子和花粉              | 闡明一定类别的花粉或孢子的形态特征；描述已显示出的特征以及整个花粉粒或孢子                                                                                      |
| 整理資料的方法   | 計算孢粉譜，鑑定譜的类型，分析譜的成分                                                            | 对比各种类别 (一般是指同一属中的种，同一科中的属等) 的花粉粒和孢子的形态特征                                                                                   |
| 結論的性质     | 再造在經過采样分析的岩石形成期間所存在的植被，鑑定这些岩石的时代，将分析結果和利用其他方法所得的資料进行对比，以便在进行地层、古地理、古气候及其他研究时参考 | 根据花粉粒或孢子的形态构造异同点，考虑用其他方法所获得的資料，确定各类植物的亲緣程度                                                                                 |

上述資料显然說明存在两种不同的研究方法，即孢粉分析法及孢粉比較形态学的方法。用这两种方法研究时，研究对象实质上也不相同。在第一种情况下，研究对象是含有花粉孢子化石的沉积岩；在第二种情况下，研究对象是供詳細形态分析用的花粉粒和孢子本身。

孢粉分析是古植物学中的特殊分支，是利用統計法研究化石花粉和孢子的方法；而孢粉比較形态学則由两个研究部分組成：

(a) 孢粉形态学 (Л. А. 庫普里揚諾娃 (Куприянова) 所提出的術語)，这是植物形态学的分支，它所研究的是現代植物花粉、孢子的构造。

(b) 古孢粉形态学，这是古植物学的分支，它研究岩石中的分散孢子花粉的形态，或者研究孢子囊中的孢子花粉的形态。

① 摘自 A. H. 斯拉德科夫的著作 “論孢子花粉法”。勘探与保矿，1957 年，№. 9。

我們在本課程中將作為研究古植物學的方法之一——孢粉分析 (Спорово-пыльцевой анализ) 及與之密切相關的古孢粉形態 (Палеопалиноморфология) 學的研究法; 不研究近來某些研究者所使用的術語“孢粉學” (Палинология) 或“孢粉學分析” (Палинологический Анализ)。

G. 額爾特曼是國外孢粉學的權威, 曾在斯德哥爾摩附近布羅姆城的實驗室中, 進行着有意義的研究; 他研究花粉壁的細微結構和孢子花粉粒的形態, 其目的是擬定植物分類和查明孢粉壁的化學性等等。根據他的意見, 孢粉分析不過是日常的初步的實用工作, 是整个孢粉學的百分之一 (圖 1—3)。我們贊同前面所提到的意見, 即孢粉分析法是古植物學中不可缺少的一部分, 而孢粉形態研究是植物學或古植物學的部分, 這要看它所研究的是現存植物的孢子花粉稱為孢子學 (Спорология), 以地層學為目的而研究化石的孢子花粉稱為孢子描述學 (Спорография)。

但是這樣談就會使我們脫離原來的目的, 而去討論那些在短時間內不可能闡明的理論性問題; 所以, 如果同志們有興趣更深刻地了解術語問題, 可以自己去看有關的文獻。

在下面几章中, 我準備較詳細地敘述孢粉分析法的實質。然而, 首先必需簡短地談一談孢粉分析法的歷史及與之有關的孢粉形態學的工作。

到目前為止, G. G. 愛倫堡 (Ehrenberg) 1838 年的著作被認為是第一本關於發現化石花粉的著作 (額爾特曼)。1885 年出版了瑞土地質學家 J. 弗留 (Früh) 的著作, 在這本書里作者比較詳細地描述了化石花粉。1903 年, B. H. 蘇卡喬夫 (Сукачев) 最先發表了有關泥炭中化石花粉種量比例的著作。後來 (自 1905 至 1909), 瑞典植物學家 G. 拉蓋爾漢姆 (G. Lagerheim) 在其著作中, 對斯堪的納維亞的化石花粉作了統計, 就其內容來說, 這種統計接近於現代某些作者所做的工作。但是, 我們現在所了解的狹義的孢粉分析法的創始人, 是著名的斯堪的納維亞研究家列納爾德·峰·波斯特 (L. Von. Post)。1916 年, 他首先發表了應用孢粉分析法研究泥炭沼澤。L. 波斯特在自己的著作中計算了花粉成分含量的百分比, 並且作了百分比關係圖——孢粉式。他第一個制定了各屬植物花粉的代表符號, 並且用具體的實例說明根據孢粉分析資料可以對比不同泥炭沼澤的剖面。

1923 年在蘇聯出現了最早的有關花粉分析的著作, 這就是 Л. А. 格拉西莫夫 (Герасимов) 研究泥炭沼澤後所著的“加里茨基的苔蘚類”和 В. С. 道克圖洛夫斯基 (Доктуровский) 的兩篇有關孢粉分析方法的文章。此後在 1928 年, B. H. 蘇卡喬夫發表了有關莫斯科近郊特洛斯基村附近間冰期沉積研究的文章。在 1928 年到 1941 年期間, 對間冰期的沉積研究得最多。1941 年, Г. А. 布拉戈維辛斯基 (Благовещенский) 報告了蘇聯歐洲部分中部地帶森林發展歷史的概要。這時, 已經有很多有關間冰期泥炭沼澤研究結果的文章問世了。H. 加姆斯 (Gams) 在自己的著作中, 為歐洲中部、北部和東部三個間冰期和冰川晚期及冰川期後的沉積作了綜合性的孢粉式。H. 加姆斯首先確定, 在木本植被發育的過程中, 存在着不同的發育階段; 他曾經企圖根據孢粉分析資料, 對比整個工作區中各個間冰期的沉積時代。Г. А. 布拉戈維辛斯基將自己的資料和 H. 加姆斯的報告作了對比後, 得出了這樣的結論: 在東歐平原區的森林發展史中, 可以劃分出類似加姆斯為歐洲中部和北部所劃分的幾個階段。1931 年, К. К. 馬爾科夫 (Марков) 在研究泥炭沼澤時, 第一個利用孢粉分析法來解決有關列寧格勒附近第四紀地層的地質問題。自從 1937 年 В. П. 格里丘克 (Гричук) 提出利用一種新的圖列 (Тулe) 比重液分離法, 從岩石中提取花粉, 孢粉分析

法就有了特别重要的意义，并且开始以飞快的速度发展起来了。在C.H.納烏莫娃(1937)的著作中，第一次提出了苏联含煤地层中分散孢子花粉的分类方案。納烏莫娃的著作是孢粉分析界的一件大事。她的分类方案到目前为止，仍然是研究中生代及古生代地层中化石孢子花粉的基础。

至于美洲的孢粉分析著作，有1927年V.奥艾尔(Auer)关于加拿大东南部的著作和1929年西尔斯(Sears), G.D.佛列尔(Fuller)等人关于泥炭沼泽研究的文章。

有关花粉形态学的著作，远在采用孢粉分析法以前很久就有了。N.格魯(Grew)于1682年和馬尔辟其(Malpighi)于1687年，已经开始研究和描述各种植物的花粉粒。此后，经过了长期的间断，于1790—1840年出版了F.包叶尔(Bauer)的巨著，其中描述了很多种的花粉。然而，他的大部分图件都未能出版，而成了博物馆收藏的珍品。在英国博物馆中，现在还保存着这位科学家的185种花粉图的真本。十九世纪中期，有关花粉形态的著作已达到了相当高的水平。在1830年，捷克斯洛伐克的解剖——生理学家普尔金斯(Purkinje 1830)论述了他自己对于花粉粒形态和构造的意见，并且初步尝试确定不同科植物的花粉之间的差异。本书将不准备多谈上世紀和本世紀二十年代以前的大量文献，仅仅指出R.勃朗(Brown, 1811—1820), 莫尔(Mohl) 佛里什(Fritzsche, 1832)的著作，因为他们已经开始尝试进行花粉粒的形态分类。1890年，H.费舍尔(Fischer)的著作问世。他提出了比较严整而完善的花粉粒分类法，其分类基础是花粉粒的构造、外壁的构造和萌发器官的性质等。不过，在1935年渥特郝斯的著作“花粉粒”(“Pollen grains”)出版以前，上述一切著作基本上都带有形式主义的性质，因为他们的分类法主要是根据花粉粒的形态特征而提出的。渥特郝斯最先指出：花粉研究不仅在解决理论问题时，而且在实际工作中，例如在医学等方面，也有很大的意义。同时他首先奠定了花粉形态学的基础。在俄国，有关花粉形态学即狭义的孢粉形态学的工作，进展得相当慢。自1866年洛扎诺夫(Розанов)发表了关于豆科代表的花粉著作之后，直到1923年不曾出版过类似的文章。1923年B.C.道克图洛夫斯基和B.B.庫德里亚邵夫(Кудряшов)由于当时需要鉴定泥炭中的花粉和孢子而发表了关于几种森林植物花粉形态的文章。后来，B.H.安德烈也娃(Андреева)发表了关于蜜蜂所采花粉的文章，其中描述了160种蜜源被子植物的花粉。此后，直到1940年，Л.А.庫普里揚諾娃发表了“蔷薇科花粉形态”；И.В.什太普(Штэп)发表了“山毛榉科花粉”等等。Л.А.庫普里揚諾娃关于单子叶植物花粉形态的著作(1948)，在科学上有很大的贡献。后来又出版了M.M.莫諾斯宗(Монозон)的专著“*Chenopodiaceae* (藜科), *Artemisia* (蒿属)的花粉形态”，A.H.斯拉德科夫的“*Ericaceae* (杜鹃科)花粉, *Lycopodiaceae* (石松科)孢子的形态”以及许多其他有关现代植物花粉形态的文章。鉴定孢子花粉时，上述著作是必读的参考书，因为其中有很多内容是我们所需要的。

到目前为止，对孢粉形态的研究工作，不论是在植物学或者是在古植物学方面，都是落后的一环。

1935年以来，尤其是第二次世界大战之后，孢粉分析法已经传播到世界各国，目前世界各国已将孢粉分析法当做古植物学研究的主要方法。

于1946、1952、1954及1956年，陆续出版了額尔特曼的专著和K.费格利(Fægri)的教科书“现代孢子花粉分析教科书”；1948年出版了B.П.格里丘克和E.Л.扎克林斯卡娅合著的“化石花粉孢子的分析及其在古地理学上的应用”及苏联科学家的集体著作“花粉

分析”。关于区域性植物群花粉的专题著作有：O. 謝林 (Selling)——夏威夷植物群的花粉，T. 哈里斯 (Harris)——新西兰的蕨类孢子，儿瀬——日本植物的花粉及中国科学家关于松科 (Pinaceae) 藜科 (Chenopodiaceae) 等花粉形态的著作等等。

在大多数情况下，拟定化石孢子花粉分类方案，发表有关不同时期孢子花粉的专著，编制区域性的及统一的地层表等，都以孢子花粉分析资料为基础。现在有人试图对比苏联亚洲部分、中国、新西兰或西欧、苏联南部等地的孢粉组合。

现在在各国孢粉分析专家之间，已经建立了友好的科学上的联系，并且经常相互交流经验。有关孢粉分析和孢粉形态学的问题，可以提到国际地质学会和国际植物学会会议上讨论。

孢粉分析专家所发表的著作如此之多，以致必须出版专门的图书索引。这种索引已由在瑞典布罗姆的额尔特曼组织出版，在巴黎的国际植物学会的组织，在乌德勒支的古植物学家的国际组织，印度的植物学机构，在莫斯科的苏联科学院地理研究所等组织出版。

在美国宾夕法尼亚大学的孢子花粉实验室中，由 G. 克列姆普 (Kremp) 编辑出版了古生代、中生代和第三纪地层中新种化石孢子花粉的系统目录，这些新种是由世界各国不同学者所描述的。

因此，孢粉分析以及与之有关的古孢粉形态学，作为古植物研究方法，已进入了极为广阔发展的时期。同时，又产生了迫切的特别重要的新任务，即巩固孢粉分析法的基础和确定工作方法，这是日常运用孢粉分析时的实际需要所提出的任务。

## 花粉和孢子的形态

花粉和孢子是植物器官的組成部分，与植物的生殖有不同程度的联系，但是机能并不完全一样。現在我們来看一下具有頸卵器的高等孢子植物和裸子植物的有性生殖及世代交替过程，及显花被子植物雌蕊的有性生殖过程。

一切高等植物，其中包括苔蘚的有性世代，都是由孢子萌发而发育的。孢子始終是单倍的，因为它有一半数目的染色体，并在无性世代——孢子体上成熟。

a. 苔蘚（葫蘆蘚 *Funaria*）的有性生殖和世代交替（图 2—1）

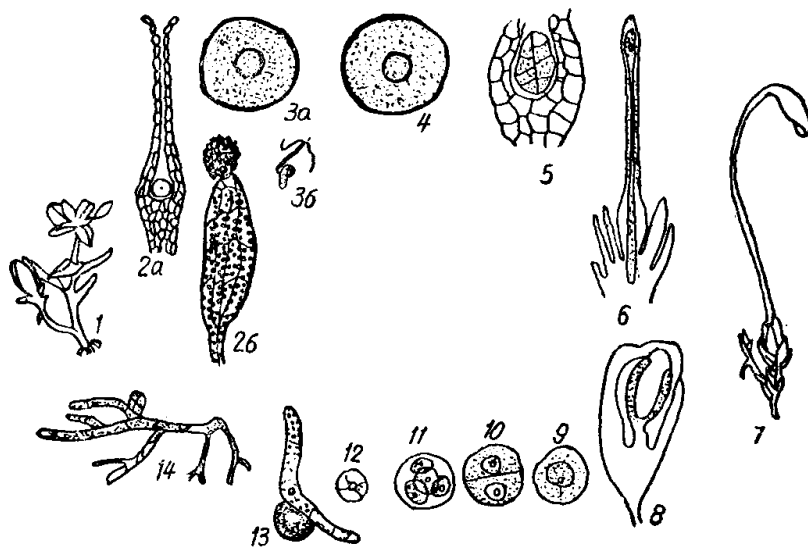


图 2—1 葫蘆蘚 (*Funaria*) 的世代交替 (根据科馬尔尼茨基 (Комарницкий) 和庫尔薩諾夫 (Курсанов))

1—配子体； 2a—雌器； 2b—精子器； 3a—卵細胞(放大)； 3b—精子(放大)； 4—接合子； 5—接合子萌芽； 6—幼孢子器； 7—成熟的孢子体； 8—孢原組織在孢子器內的形成； 9—孢子母細胞(放大)； 10—第一次減數分裂； 11—孢子的四分体； 12—孢子； 13—孢子萌发成原絲体； 14—有芽的原絲体

孢子体是在精子器中的精子使頸卵器中的卵細胞受精以后，在配子枝的頂端由接合子发育起来并且寄生在配子体上的。

孢子是在孢子囊中，由造孢組織（孢原組織）通过母細胞分裂为四分体的方式而形成的。

四分体中的每一份都是一个单独的孢子。成熟的孢子具有致密的孢壁，这些孢子脱离母体植物而落在土壤上，就萌发并长出原絲体或未来配子体的原叶体。孢子是单倍体，它具有半套染色体。染色体在孢原組織的母細胞分裂过程中进行分裂，孢原組織通常有一套染色体，因此是二倍体。

b. 蕨类植物的有性生殖和世代交替（图 2—2）



图 2—2 蕨类的有性生殖和世代交替(根据科馬尔尼茨基和庫尔薩諾夫)



图 2—3 木賊的有性生殖和世代交替(根据茹科夫斯基)



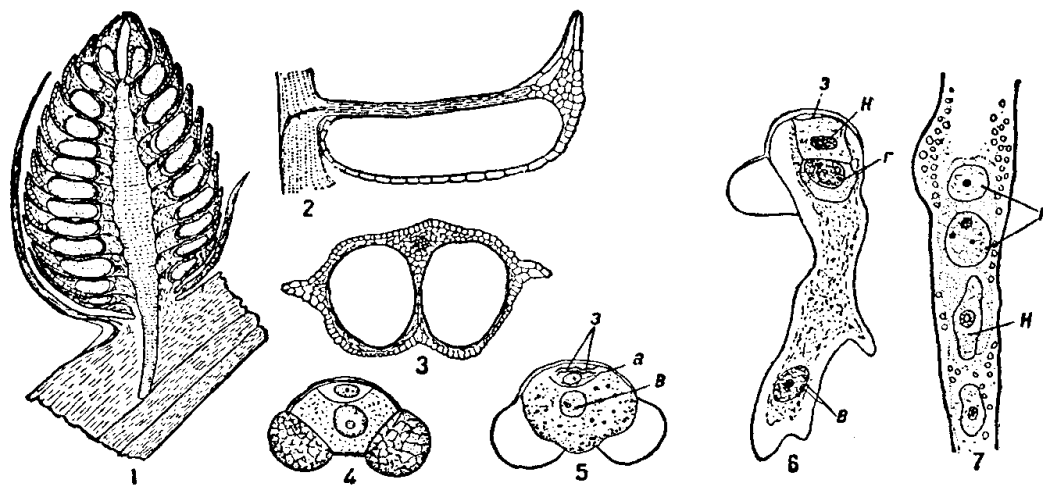


图 2—5a 裸子植物的有性生殖  
(根据科馬尔尼茨基和庫尔薩諾夫)

1—松树雄性花的縱剖面；2—松树小孢子叶的縱剖面 and 3—横剖面，图中未表示花粉囊中的物质；4—花粉；5和6—花粉萌发；7—花粉管的末端（云杉）；H—藏精器細胞（7H—細胞核）；Γ—生殖細胞（7Γ—生殖核）

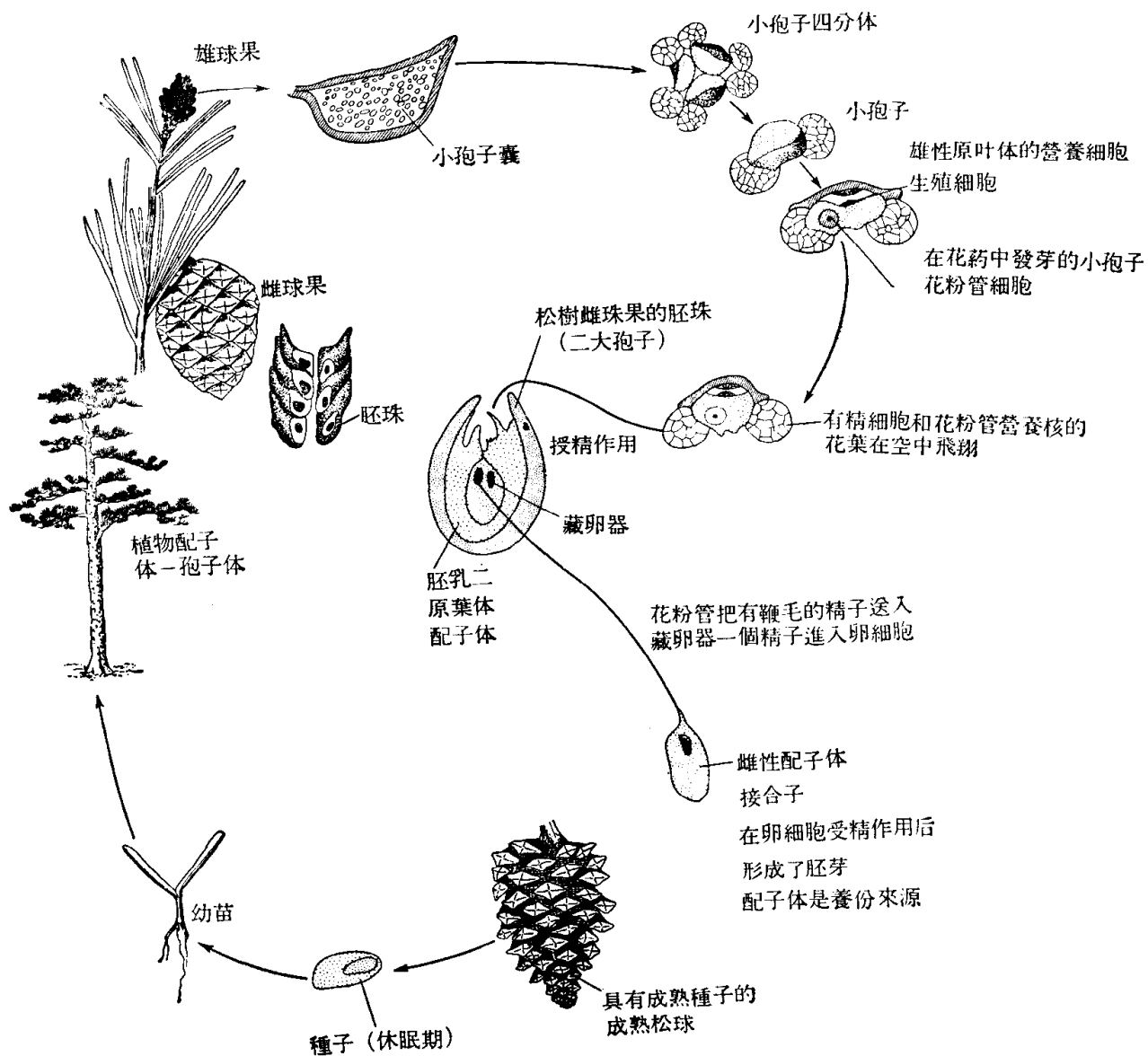


图 2—5b 松树花药的成熟

卷柏的大孢子和小孢子的形状相同，但体积不同（大孢子的直径达0.2—0.5毫米，小孢子的直径20—40微米），它们是在孢子体上孢子叶球的不同部分独立发育起来的。大孢子长在孢子叶球下部的大孢子叶上，而小孢子长在孢子叶球上部的小孢子叶上。孢子体是由受精接合子的胚在接合子上发育而成的，长得很大，成为独立的植物。大孢子和小孢子是在大小孢子囊的孢原母细胞分裂后发育而成的，在母细胞继续分裂的过程中，得到半套的染色体，因而是单倍体。

卷柏的小孢子，在功能上相当于产生雄原叶体的木贼孢子（小孢子）和被子植物及裸子植物的花粉。

e. 裸子植物的有性生殖是没有明显世代交替的(图2—5a, 2—5b)

颈卵器和精子器在同一植株或者在不同植株（雌雄同株植物和雌雄异株植物）上发育。植物不是由原叶体而是由雌孢子叶球里的种子形成的。松树是雌雄同株植物的一个代表。它的雌雄配子体是在同一植株上的不同雌雄孢子叶球上发育起来的。

在松树雄孢子叶球的小孢子叶上，小孢子（花粉）由孢原细胞经过减数分裂而形成，小孢子在花药中就已成熟并且萌发。雄原叶细胞位于小孢子的近极部分，雄原叶细胞退化，不能发育成为单独的有机体。

带有生殖细胞和营养核的花粉，由花药中散发到空气中。一部分花粉粒被带到鳞片基部具有胚珠的雌孢子叶球上。胚珠在发生上与孢子异型植物的大孢子相当（同源），其胚乳相当于配子体的雌原叶体，其中为藏有雌性卵细胞的颈卵器。落在胚珠上的花粉长出花粉管，使精子通过花粉管进入颈卵器，并使卵细胞受精。受精的卵细胞即刻开始形成胚，然后在接合子体中生长，并将后者当作营养的来源。胚长成后形成种子（孢子植物的休眠期一般是在接合子时期度过的）。种子成熟后，落在适宜的土地上，萌发后长成一株新的植物。

因此，裸子植物的花粉在发生上与孢子异型植物的小孢子相当（同源）。

f. 被子植物的有性发育(图2—6)

被子植物与颈卵器植物之间的基本区别在于，它们没有作为独立组织的颈卵器，而且能够从大孢子叶中形成果实（营养及保护的組織）。由于裸子植物的种子没有果实，因此产生了裸子植物这个名称。应该指出，被子植物的花，在形态上相当于营养枝，在芽中开始发育而且往往结束枝的生长。雄蕊和雌蕊是无性生殖的器官，是花中形成孢子的部分，它们将造成不同的孢子，直到孢子萌发时才出现性的区别（雄蕊—雄性，雌蕊—雌性）。雄蕊在形态上是小孢子叶的集合体，雌蕊是一个或几个合生的大孢子叶。花萼和花冠是花的覆盖器官。小孢子—花粉粒—花粉，是在花粉囊中由孢原细胞（花药中的孢原組織）经过两次分裂而形成的。分离的四分体（或二分体）产生成熟的小孢子—花粉粒，它们是单核的细胞。在细胞成熟的过程中，近极部形成雄配子体。成熟的小孢子中包含着雄配子体，随时准备长出带有精子的花粉管，花药破裂后，它们便散落出来，然后被风或昆虫带入空中。其中一部分小孢子落到雌蕊的柱头上，这时雌蕊中的雌配子体—胚囊也就成熟了。具有雌性卵细胞的胚囊是由四个大孢子中的一个形成的，而大孢子则由包含在大孢子叶中的胚珠发育而成。落在雌蕊柱头上的花粉长出花粉管，经过花粉管注入原生质。这时位于花粉管末端的精子，进入雌配子体中的雌性细胞—子房中。受精作用的结果形成胚一种子，种子包在果实里面，成熟后如果落在适宜的环境里（经过休眠期后）便开始萌发。从

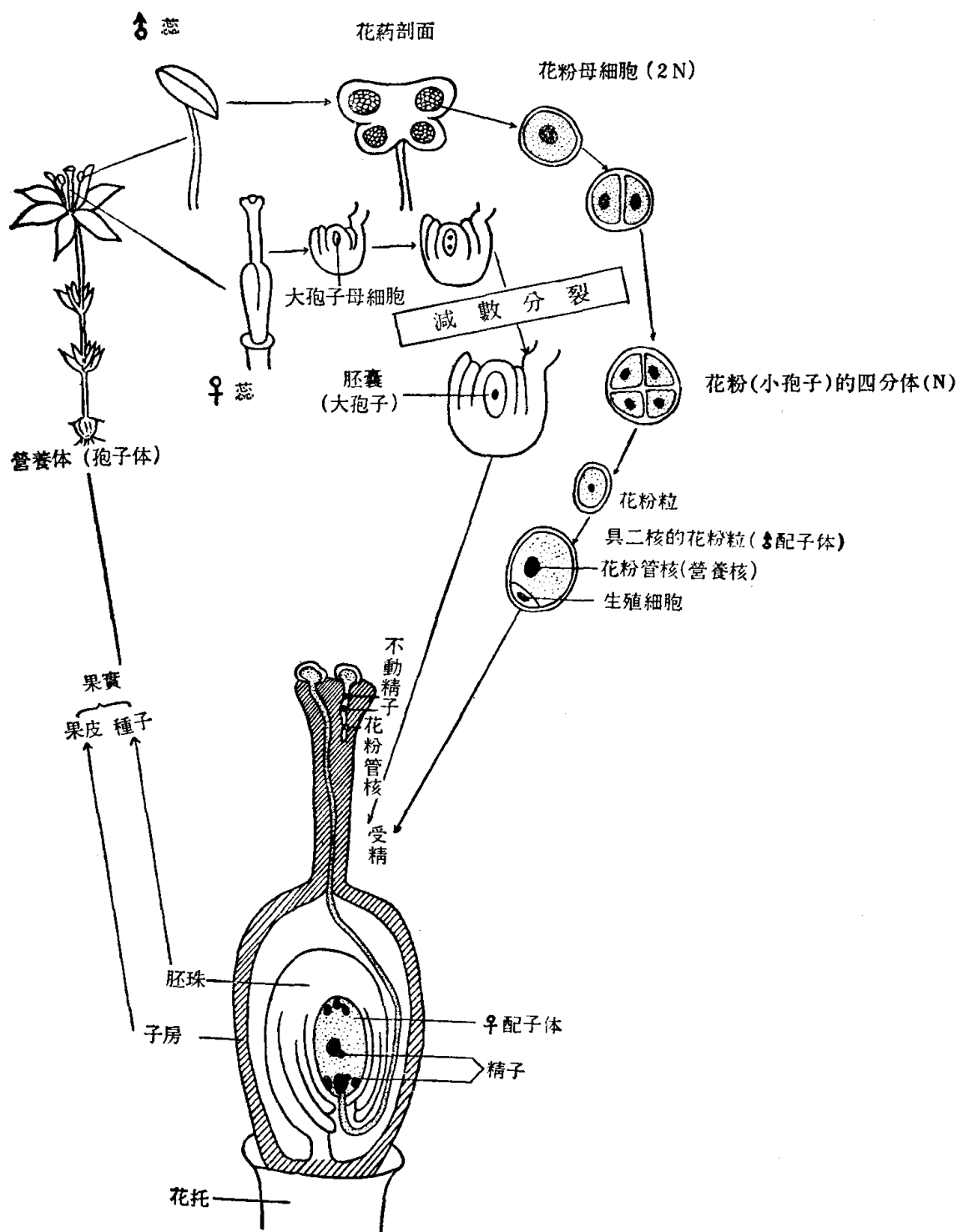


图 2—6 被子植物的有性发育

幼苗生长成为成年的植物（双子叶的或单子叶的，虫媒的或风媒的植物）。此后再开始新的发育周期。因此，可以认为被子植物和裸子植物的花粉在发生上相当于孢子异型植物的小孢子。传粉作用一开始，也就是从小孢子被带到雌蕊柱头上去的时候起，我们就将小孢子称为花粉。同时应该考虑到，当孢子已经散落在我们所研究的植物体之外的時候，我们就不能肯定地区别孢子同型植物的孢子和小孢子，往往也不能区别大孢子和小孢子，只有体积相差明显的孢子例外。

综合上述：高等植物的生殖，可以分无性生殖和有性生殖。苔藓、蕨类、木贼和石松类的有性生殖，具有明显的世代交替。有性世代-配子体，无性世代-孢子体。孢子的发育