

# 花粉形态与植物分类

G. 额尔特曼著

科学出版社

G. Erdtman  
Pollen Morphology and Plant Taxonomy

Angiosperms

The Chronica botanica Co. U. S. A. 1952

内 容 简 介

本书包括 261 科被子植物花粉形态的总括及各科中主要花粉形态类型代表的描述；同时作者根据花粉形态的比較研究，提出分类系統的意見。作者收藏花粉制片超过一万张，許多觀察都是根据第一手的材料，因此具有很广泛的代表性。书后并附术语解释。全书附插图 261 幅。列举参考文献一千二百余种。

本书可供花粉工作者、植物分类学工作者参考。

花粉形态与植物分类

G. 賴爾特曼 著  
王伏雄 錢南芬 譯

\*

科学出版社出版 (北京朝阳门大街 117 号)  
北京市书刊出版业营业許可證出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

\*

1962 年 7 月第一版 书号：2113 字数：615,000  
1962 年 7 月第一次印刷 开本：787×1092 1/18  
(京) 0001—2,450 印张：25 4/9 插页：5

定价：3.30 元

## 目 录

导言.....	1
花粉学的接触面.....	1
花粉制片.....	3
花粉材料的收集.....	3
花粉材料的化学处理 显微制片的制作.....	3
单花粉粒的制片.....	5
不需制片的材料的保存.....	5
花粉及孢子形态学.....	6
极性.....	6
对称性.....	6
萌发孔.....	6
形状.....	9
大小.....	10
孢壁.....	11
孢粉图式.....	15
科的描述.....	16
科.....	16
文献，缩写.....	17
正文.....	18
插图.....	18
科的描述.....	20
术语解释.....	390
文献目录.....	402
索引.....	441

## 導　　言

### 花粉学的接触面

Hyde 及 Williams (Hyde 1944) 所創造的“花粉学”(palynology) 一名詞，意思是花粉和孢子的科学。主要地涉及花粉粒及孢子的壁，而不是它們生活的內含物。

花粉学有基础的及实用的两方面：基础花粉学与細胞学及遗传学、形态学、物理学、化学及其他科学分支，甚至和算学有联系。孢壁(孢壁 = 花粉或孢子壁；在本书中“孢子”一詞，根据上下文系指花粉，孢子或两者都有)形成及生长的詳尽的細胞花粉学的研究，并不多見，因而关于这方面的知識我們知道得很少<sup>1)</sup>。有关染色体数目，減数分裂的异常等等問題，花粉学与細胞学以及遗传学相联系。在同一个属中（例如：*Banksia*, 294 頁）可以出現非常不同的花粉大小，可以吸引細胞学家的兴趣，具有不同数目萌发孔的花粉粒（例如在 *Triticale* 为 0—7, 156, 157 頁）也是同样的情形。

关于极性、对称性、形状、大小、孢壁层数等（6—14 頁）問題更属于形态学及显微解剖学。花粉学的数学方面（关于計算花粉及孢子表面面积及其萌发孔的数目和排列等等的公式）沒有引起多大兴趣 [参考 P. M. L. Tammes, 1930, Turrell 1946 (一篇純粹数学的論文), Vesque 1883, 及 Wodehouse, 1935]。有关花粉孢子物理化学特性的困难問題也是同样的情形（例如参考 Vicari 1936, 以及 H. Erdtman 在 Erdtman 1943a 中 22—23 頁）。应用新技术（X 射线，电子显微鏡等等研究）可以获得許多新資料。

有关于花粉及孢子传播，首先是风媒及水媒的研究，以及泥炭及在形成的沉积中花粉孢子含量的研究等也可归于基础花粉学。用后者这一类的研究，为打开某些实用花粉学的問題提供了钥匙，如各地質时代植物和植被的历史。

实用花粉学及植物分类学之間的广泛接触不需要在导言中評述。在这方面，一种审慎的研究是要表明根据外部形态基础的分类上的訂正，是否可用花粉上的証据来証实。花粉的規范的价值在进一步研究中同时應該有决定性和謹慎的：在相关联的属中花粉粒或多或少是同一类型的，但也有明显的例外 [例如 *Anthotium-Leschenltia* (154—156 頁) 及 *Larix-Pinus*；可是后面两属花粉形态上的差异根据近来的經驗并不是不可解释的]。要采取一种謹慎态度的另一种理由是这一个事实，有时在認為不密切相关的植物中可以找到或多或少同一类型的花粉粒（就用一架普通显微鏡研究所能判断的）。所以相当于 *Limnanthes* (197 頁) 畸形花粉型的对手可以在 Connaraceae-Jol-

1) 在这方面可以参考图 193, 273 頁 (*Cabaea penduliflora*)。这个图的重要性不十分清楚。然而，有的外壁细节有倾向表示，关于外壁生长的有些意見，假使与其說是事实还不如說是假設，可能不是十分正确的。

lydoroideae 中遇見，而 *Adoxa* 的花粉粒多少类似于 *Cynomorium* 的花粉。

在另一方面，在某些屬中可以找到一种以上的花粉型 [例如在 *Abelia* (78 頁), *Anemone* (313 頁), *Centaurea*, *Cneorum* (91 頁), *Morina* (123 頁), 及 *Symplocos* (359 頁)]。在这些情況下，每一不同类型往往限于一个屬的特別組<sup>1)</sup>。甚至于一个单独的种也可产生几种不同的花粉类型。例如：某些磯松科植物 (268 頁)的二型花粉粒；还有 *Primula farinosa* (图 197B, 280 頁) 及 *P. veris* (图 197D)；在这一个种中，两种花粉型不仅大小有差別，而且照例形状及萌发孔的数目也不同。具几种花粉型的植物的其他例子，虽然或多或少有趋于一致的傾向，例如 Bremekamp 曾經提到过。在 *Thunbergia grandiflora* 的同一朵花中，曾发现“螺旋状萌发孔”及“环状萌发孔”的花粉 (Bremekamp 1938, 图 2, 143 頁)，而在另一种爵牀科植物 *Dicliptera javanica* 的同一花药中，曾发现八种花粉型。在它們之間在极性、对称性、萌发孔数目 (2—6) 及形状上多少是不同的，但在外壁层次及图案上是相同的 (Bremekamp 1942, 图 15, 36 頁。<sup>2)</sup>

应用花粉学也包括有关植物地理的研究 (“植物学的花粉分析”；参考 Erdtman 1944a)，有关地質学的研究 [“地質学的花粉分析”目的在于鑑定时代等等以及从一个沉积到另一沉积的轉移 (von Post 1918; 以及 von Post 1950)]，以及或多或少与下列科学有联系：气候学、冰川学、湖沼学、海洋学、土壤学等等。同样地，在原始工艺品、骨骼等等年代的鑑定上，在考古学及动物学方面也用到花粉学。花粉学的重要空中生物学方面，进行的研究主要的有关于枯草热(花粉病)及真菌孢子传播的研究。最后，花粉学的知識对于蜂蜜学的研究等等也有不少的意义。

有关花粉学的文献名录曾由 Erdtman (1927, 1930, 1932, 1934a, 1935b, 1937, 1940b, 1944b, 1945a, 1947b, 1948b, 1949a, 1950, 1952b) 以及 Erdtman, Hedberg, Terasmäe (1951) 发表。有关花粉統計的文献也曾为 Gams 所收集 (1927, 1929, 1931, 1933, 1935, 1937)。

1) 在本书描述部分，曾提到有的情形分类学家曾看作属，而根据外部形态是應該看作組的。

2) 一个植物种的在遗传上稳定的花粉或孢子型，假使必要的話，可以归作“孢型 (sporomorphae)”(狭义)。一个孢型的在遗传上不稳定的亚型(变异)[例如在 *Dicliptera javanica*, *Nothofagus pumilio* (萌发孔数目 4, 5, 6 或 7; 参看 177 頁)，及 *Thunbergia grandiflora*] 可以归于广义的孢型或“亚孢型 (sporomorphidia)”。孢型及亚孢型术语可以用作抽象的也可以用作具体的意义(作为孢子类型或者是属于这些类型的个别孢子的名称)。在化石材料的花粉研究上(特別是第三紀及更古的地层)，往往不可能在孢型及亚孢型之間加以区别。形态上多少不同的“孢型”有时可以仅仅代表一个种。在另一方面，某一“孢型”的代表可以不只一个种的产物；虽然它們在外貌上一致，它們就是几个种的产物，或者来自属于不同属甚至于属于不同科的植物 (Erdtman 1947c)。

# 花粉制片

## 花粉材料的收集

### 新鮮材料

将带花粉的部分 [例如: 檉木柔荑花序的一部分, *Sagina procumbens* 的十朵花, *Pyrola rotundifolia* 的一朵花, *Cobaea* 或 *Nelumbo* 的几个花药; 取芽往往比取已开的花更好(例如有关桃金娘科植物的采集)] 放入指管(例如  $30 \times 5$  厘米大小), 加一毫升冰醋酸, 这样可以保存好几个月, 直到最后制片。一个三夹板的盒子(外面的体积为  $130 \times 130 \times 47$  毫米; 厚度为 5 毫米)可以用来作为指管架。以十张紙板( $120 \times 35 \times 1$  毫米)与另十张紙板交叉隔开, 成为 100 个穴。

### 标本室材料

带花粉的部分用镊子取下, 放于小的紙袋中。

## 花粉材料的化学处理

### 显微制片的制作

#### 1. 新鮮材料 (Cannaceae, Juncaceae, Lauraceae, Marantaceae, Musaceae, 以及 Zingiberaceae 的某些属除外)

当制片时, 假若需要的話, 将具有花粉材料的指管放入一个手搖离心机的管套中, 徐徐搖动离心机。然后将冰醋酸倒掉, 加上醋酸酐(化学純; 不是分析工作用的那一种)及浓硫酸的一种混合液, 只要能把指管中带花粉的材料倒进一个普通的离心管就够了。醋酸酐和浓硫酸混合液的配法是: 把酸一滴一滴或在小滴管中加到九倍多的醋酸酐中去, 混合液只配估計当天要用的量。把带花粉的材料倒进离心管以后, 加上 5 毫升的醋酸酐分解液。每一个管中放进一根玻璃棒, 把离心管移到一个水浴中。如果可能的話, 水浴應該放在一个具滑走窗子的通风柜中。

水在室温开始加热, 或者为了尽快进行加热, 可在  $70^{\circ}$  到  $80^{\circ}$ (摄氏表)之間开始。温度不應該超过  $80^{\circ}$ , 免致离心管破裂, 随之在热水及醋酸酐分解液之間发生一种反应。当到达沸点时, 立刻停止加热, 而且攪拌离心管中的溶液, 然后把离心管移入一个电动离心机中。离心以后, 将混合液倒入一个儲存的容器中。沉淀中加进 10 毫升水。充分搖动离心管, 直至产生泡沫。加上几滴丙酮或酒精以除去泡沫。离心及倾倒以后, 沉淀悬于几滴甘油(一份)及水(一份)的混合液中, 至少停放十分钟。同时可以将一组新离心管移置水浴中, 重复上述手續。也可以放置几个小时, 甚至放到第二天。离心及倾倒以后, 把离心管倒置于滤紙上。

然后按照下面的方法进行显微制片。把一小块甘油胶[按 Kissel 法配制 (Kisser 1937): 动物胶 50 克, 蒸馏水 175 毫升, 甘油 150 毫升, 石炭酸(结晶)約 7 克]粘在一支白金針上, 於是去碰一下带花粉的沉淀的表面或者浸进去一下。然后将粘上花粉材料的甘油胶放在一片載玻片上, 为了检查是否有花粉粒, 花粉粒是否應該漂白, 以及是否需要把不需要的材料移入一个儲存的指管中去, 可以在低倍鏡下检查花粉(加微热之后)。

通常不需要漂白薄壁的花粉粒。然而在日常工作中几乎时常需要漂白花粉而且把經过分解而沒有漂白过的花粉粒与經过分解而后漂白过的花粉粒混合起来, 放在同一制片上。漂白花粉粒所化的时间与劳力并不是白費的, 因为漂白过的花粉粒在研究花粉壁的层次等等有如切片机切的制片一样合用。

漂白按下面的方法进行: 甘油浸透的沉淀中加进去約 5 毫升的冰醋酸, 加上一(或二)滴氯化鈉飽和溶液。在加上一两滴浓盐酸之后, 用一根玻璃棒攪动, 立刻产生氣。它的作用在初产生时特別有效, 照例在几秒鍾之内便可获得漂白。离心以后, 将反应液倒掉, 用蒸馏水洗滌沉淀, 离心管充分搖动, 而且加进儿滴丙酮或酒精, 除去泡沫。再經一次离心, 把水倒掉, 加入淡甘油等等。然后照上述方法把少量带花粉的材料轉移到載玻片上。加微热之后, 把已漂白的花粉同沒有漂白的混合。然后加盖一片洗淨的(用发烟硝酸)、圓而非常薄的蓋玻片。正方或长方形的蓋玻片也可以应用; 但圓的蓋玻片較合适, 因为它們比較容易固封, 参看下面。在估計一张載玻片上用多少甘油胶才是适合的量时, 应該非常小心; 总量必須是这样的小, 使甘油胶盖住——在加盖蓋玻片之后——一个接近于圓的面积, 其直径比蓋玻片的直径約小 5 毫米。可是, 甘油圈可以更小(在这种情形花粉更密集)或者稍大, 主要的只是甘油胶不能到达蓋玻片的边缘。最后一个步驟是固封制片。根据 1950 年在斯德哥尔摩花粉學會議上 J. Muller 的建議, 可以用石蜡固封。用一根玻璃棒从一个盞坩埚中粘一滴溶化的石蜡, 放到蓋玻片的边缘。假若載玻片刚加过热, 石蜡很快扩散到蓋玻片里面去。然后把制片倒置, 使小花粉粒及花粉碎片停留或者接近于蓋玻片上(埋在甘油中的花粉粒——这样多少可以移动——可用同样方法固封)。

---

近来曾采取一种稍加修改的步驟。在分解及水洗之后, 离心管中約三分之一的花粉悬液移入另一管中。后者經過漂白、水洗以后, 同前者的悬液相混合。离心并倒掉液体之后, 如上面所叙述的方法制片[参看 Fischer 及 Hårdstedt 在 Erdtman 1952 (a)文中]。

高速离心照例是不必要的。大孢子用一个手搖离心机轉动几下往往即下沉。从这样緩慢下沉的疏松沉淀做成的显微制片, 常常比用高速离心机轉动下沉的沉淀做出的制片較好(就是細小杂质較少)。

## 2. Cannaceae, Juncaceae, Lauraceae, Marantaceae, Musaceae, 以及 Zingiberaceae 的某些种的新鮮材料

分解以后, 这些植物柔弱的花粉粒往往成为一种或多或少收縮而起皺的状态。

所以，它們應該以 5% KOH 液煮沸几分鍾或者象 Fischer (1890, 1912) 及 Wodehouse (1935, 106—108 頁；同時參考 Erdtman 1943a, 30, 31 頁) 所敘述的方法處理。

### 3. 标本室材料

材料在一個銅篩 [每平方厘米約有 300 眼 (濾牛乳所用的，等)] 上鋪開，放在一個漏斗上 (直徑 5—6 厘米；嘴約 2 厘米)，在銅篩上研磨。然後用醋酸酐 (九份) 及濃硫酸 (一份) 的混合液一滴一滴把漏斗裏面的植物粉末洗進一個離心管中。而後離心管裝入分解液，到 5 毫升線上。以後的處理如上面所描寫的一樣。

關於花粉材料的化學處理及制片的制作更進一步的敘述，見於 Erdtman (1943a) 的書 26—29 頁。

## 单花粉粒的制片

假使含花粉的材料很稀少，可以按照下面的方法制片 (根據 J. Muller 提出的方法)。

在經過分解及最後一次用蒸餾水洗過以後，使帶花粉的材料懸浮於甘油 (兩份) 及 96% 酒精 (一份) 的混合液中。離心及倒掉液體之後，取一滴留下的液體鋪在一個載玻片上，在顯微鏡低倍鏡下找到花粉粒。用一個細鉤粘上一小點甘油膠可以容易地把一粒花粉挑出來。花粉粒粘在甘油膠帶黏性的表面。於是這一小點甘油膠在另一載玻片上溶化，蓋上蓋玻片，封上石蠟。

用同樣的方法花粉粒或孢子可以從任何玻片上挑出來，而保留於——為了收集資料的目的等等——一種特殊的永久制片上 (也可參考 Faegri 及 Iversen 1950, 66 頁)。

## 不需制片的材料的保存

經過化學處理不立刻需要制片的材料，可以保存於裝滿濃甘油的指管中。幾天， few星期或幾個月之後，甘油倒去 (如果需要，在離心之後) 而代之以幾滴甘油膠。要做新的制片時，取一小點帶花粉的甘油膠，放在一個載玻片上即可。

由於在許多標本室的標本上帶花粉的材料少，稀有花粉粒的全面參考收集只可能在少數幾個地方建立。這可以同時為標本管理人員及花粉學家服務。在 Bromma (斯德哥爾摩) 的花粉室約有 2,500 指管儲存的花粉粒 (1951 年 11 月)。

# 花 粉 及 孢 子 形 态 学\*

在自然界任何东西都有几何的形态

——Grew

## 极 性

革叶植物的孢子(这里及以后“孢子”根据上下文指的是花粉粒或孢子或两者都在内)往往为孢子母细胞产生四个(四分体)。孢子的极轴是通过孢子中心到四分体中心的直线(或者在孢子形成时是这样朝向的)。一个孢子的近极(就是孢子内部或里面的中央)朝向四分体的中心;远极在相反的方向。

有的孢子是——仅就外壁而言——无极的,就是说在四分体分离以后在个别孢子上不能辨别出极或极区。隱极孢子与无极孢子样子很象,但在仔细观察时它们显示多少清楚的极性(*Larix*, *Pseudotsuga*, *Equisetum*及其他)。

具极的孢子是等极的、亚等极的、或异极的。在等极孢子一个平面(处于两极之间,与极轴成直角)将孢子分成相等的两半。里面一半的面为近极面,外面一半的面为远极面。在异极孢子,关于萌发孔等两面彼此显著不同。亚等极孢子是介乎等极及异极之间。它们的赤道面往往稍为弯曲。

## 对 称 性

孢子不对称或对称。不对称孢子很少,它们是无定形(没有固定形状)或定形(具固定的形状)。对称孢子照例为辐射对称或两侧对称。辐射对称孢子具有两个以上的对称垂直平面,或者只具有两个这样的平面,总是具等长的赤道轴。两侧对称孢子具有两个对称垂直平面,但与具两个这样平面的辐射对称孢子相反,赤道轴是不等长的。有时要决定一个孢子是辐射对称或两侧对称有一些困难[例如参看 *Crypteronia*(图 74, 107 页), *Eucryphia*(图 96, 133 页), *Isoglossa*(图 6 B, 22 页)的花粉粒]。

## 萌 发 孔

孢子往往是具萌发孔的,少有无萌发孔的。萌发孔是任何开口,或者是多少清楚分辨得出来的薄壁区,经常是柔软的孢子内部物质或者其中一部分出口的地方。在萌发孔的分类中,必须考虑到萌发孔的位置、形状、结构、数目及大小。

### 萌发孔的位置和形状

\* 历史评述参考 Wodehouse 1935 (15—100 页)。

有关于它们的位置，萌发孔经常可分为极的（图 1:1—4），球面的（图 1:7,8），或者是赤道的（图 1:5,6）。

极面萌发孔是单极的（近极或远极）或两极的。苔藓和蕨类孢子的四分体痕是近极萌发孔的例子。单缝孢子具一条四分体痕，三缝孢子的三条痕从近极辐射出来。无缝孢子不具四分体痕。[在具脐孢子（图 1:2）上，四分体痕缩到一个近乎圆的，界限不清楚的萌发孔（拉丁文为 hilum（脐）；参看某些苔藓孢子）。]

在许多单子叶及“假双子叶”植物中，花粉粒的槽属于远极萌发孔（图 1:3）。一个槽往往达到或一直通过远极。具槽花粉为单槽的（就是具有一个槽，极轴由槽的中央通过），稀为三歧槽（具 3 缝槽），非常特殊的为四歧槽（具 4 缝槽）。一个近于远极面的圆形萌发孔，单孔，可以由一个槽或者一个拟槽萌发孔所产生。单孔（ulcus）原意为伤口，象一个伤口一个单孔具光滑的或嚼烂状边缘。在禾本科，露兜树科等等，单孔是光边的，而在帝灯草科（Restionaceae）的某些种中单孔的边是多少嚼烂状。

既不达到也不通过远极的拟槽萌发孔，可称为小槽。小槽处于花粉的远极面（有时甚至于在赤道或近赤道）。一个 2 槽花粉粒具两个彼此平行的槽，远极处于两个槽

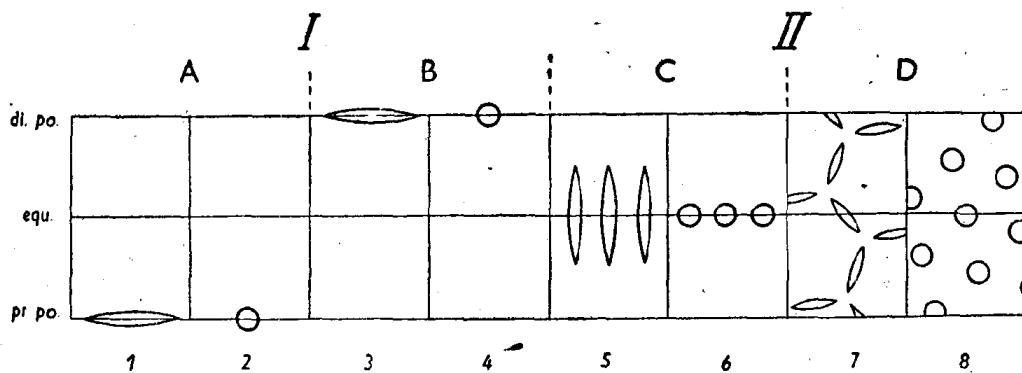


图 1 萌发孔（位置和形状）。——极面的萌发孔，I；非极面的，II；近极的，A；远极的，B；赤道的，C；球面的，D。——1，四分体痕；2，脐；3，槽；4，单孔；5，沟；6，孔；7，縫；8，圆孔。——di. po. 远极；equ. 赤道；pr. po. 近极。

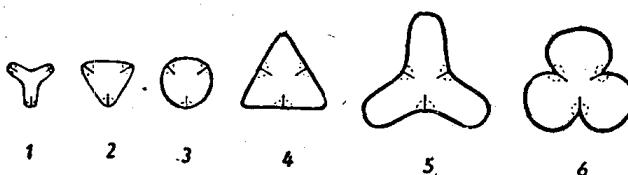


图 2 三孔沟花粉粒的极面轮廓类型。——花粉粒具角孔的，1 及 2；具平孔的，4；具弯孔的，5；具凹孔的，6。

的中央。在 3 槽花粉粒中，小槽同极的关系，有如等边三角形的三条边对三角形中心的关系。在具环状小槽的花粉粒中，小槽会合，因而极被一条相连的萌发孔区所包围。

球面萌发孔均匀地散布于孢子球面上。假如它们多少是长的，它们被称为縫，假使它们是圆的或近乎圆（就是说长度小于宽度的 2 倍），它们被称为圆孔。具縫的花粉粒叫做具縫花粉，具圆孔的花粉粒叫做具圆孔花粉。

赤道或近赤道的，或多或少圓的萌发孔称为孔（图 1:6）。赤道的长萌发孔，具一个軸（几乎总是最长的軸）成直角通过赤道，称为沟（图 1:5）。具沟花粉粒往往多少是具角孔，具凹孔，具平孔或具弯萌发孔[見图 2 及專門名詞解釋，390頁，“极面輪廓”（Amb）条]。具孔花粉粒也是同样的情形。

一个具沟花粉粒的表面可以分为下列各区： $n$  沟間区 ( $n$ : 沟的数目) 及两个沟界极区。一个沟間区以两个相邻的沟及連接它們末端的两条横線为界。沟界极区（一个在近极，另一个在远极）包括其余（非萌发孔的）表面。在一个具孔花粉粒上，同样可以区别出来  $n$  孔間区及两个孔界极区。

假如沟在两个极上相汇合，花粉粒是合沟的（而无沟界极区）；假如它們（或者它們的或多或少象沟的非赤道部分）是开叉的，而且分枝相接，留下一定形状的沟界极区，它們是副合沟。具有六个萌发孔，好象是三个沟每个从它的中点分叉的半沟，这样的花粉粒称为具 3- 双半沟的花粉。一顆花粉粒具三个“半沟”，在一个极上汇合，是一个单极合半沟性的例子。一顆花粉粒具八沟，成 4 排列，可归于 4- 沟对，等等。

根据上述定义，一粒具沟花粉是非常不同于一粒具纓花粉。而在沟与纓之間是存在着过渡类型的，因为赤道沟，也常趋于成对。假使認為必要的話，这样的沟可以归于沟-纓。一个 6 沟-纓的花粉粒因而具有六个赤道的长萌发孔，两两成对；在一个 6 沟花粉粒上，萌发孔不聚合，而在一个 6 纓花粉粒上，萌发孔經常是处于相当于一个四面体的边的地方。

具螺旋状萌发孔的花粉粒[參看 *Aphyllanthes* (图 140C, 196 頁), *Berberis* (图 29 A, 54 頁), *Eriocaulon* (图 94 A, 131 頁), 等等]包含一个形态上不同源的羣。它們具螺旋或拟螺旋萌发孔，或者具或多或少萌发孔状弱的条紋，这些可能起源于沟、纓或槽等等。

在具褶花粉的暂时性的类别中，可以包括許多具褶皺或褶痕而同样多少不是同源的花粉类型，同时不便于归于上述任何萌发孔类型[例如參看 *Spathiphyllum* (图 19 G, 43 頁), *Ephedra*, 及 *Welwitschia* 的多褶花粉粒]。

虽然有这些定义，在划分不明显的萌发孔时会遇到困难。在这种情形之下，可以用“oid”（拟，状）加在名詞語尾上或者插在形容詞的中間：因而一个 3 拟沟的花粉粒具三个沟状萌发孔（拟沟），而一个 3 拟槽的花粉粒具三个“拟槽”，等等。

在具 3 个萌发孔的花粉粒上，萌发孔經常依照“菲舍尔律”（Fischer）排列，就是花粉粒在四分体排列中萌发孔在六个地方两两相会合[參看图 28A (53 頁), 93 A (130 頁), 108 (149 頁), 116A (159 頁), 167C (237 頁), 231B (337 頁)], 或者依照“加色特律”（Garside）排列，就是說萌发孔在四个地方三个会合（參看 Garside 1946）。

#### 简单及复性萌发孔

在结构上有的萌发孔（四分体痕，臍，槽，及小槽）是简单的，而其他（沟，纓，圆孔，及孔）是简单的或复杂的。简单萌发孔由不同孢壁层上連續相合的开口所形成。在复性萌发孔上連續的开口（經常只有两个）是不相合的：萌发孔的表面部分具有沟，沟-纓，纓，圆孔，或孔的形状，而下面部分（形状，大小或者两者都有变异）是圆的，纵长的

(纵向延长),或横向的(横向延长)。因而它们显示出不同形状,称为内孔。具横向内孔的花粉粒,内孔两侧相连,形成一个孔区,称为具环状孔的花粉粒。

一个复性萌发孔的内孔上面部分,保留相应的简单萌发孔的名称。因而具复性萌发孔的花粉往往是具孔沟,具孔沟-縹,具孔縹,具孔圆孔,或者是具孔孔(具内孔的孔)。

根据这一套专门术语,一个有三个具内孔的沟的花粉为3-孔沟,一个有六个具内孔的縹的花粉为6-孔縹花粉等等。一个具双孔的沟具有两个内孔。更多的术语,如具孔拟沟(具内孔的拟沟),具拟孔沟(具拟孔的沟)等等,不需要特别的解说。

萌发孔经常具有萌发孔膜。膜为光滑,具小颗粒,具赘物(具稠密地粗颗粒)等等。在有的萌发孔(沟,沟-縹,縹,孔,圆孔,槽,单孔,小槽)膜有时显著加厚(它们的边缘除外),看起来往往同花粉粒的萌发孔之间部分几乎同一个样子。因此形成了一个具盖沟,圆孔,孔,槽,单孔等等的盖。萌发孔具伸长的盖,盖的末端同萌发孔外的部分相混合,这是具桥状盖的萌发孔(参看 *Dendriopoterium*, 图 223 C, 321 页)。

## 形 狀

辐射对称的,赤道上不收缩的花粉的形状,往往接近一个旋转的椭圆体,以极轴为旋转轴。在赤道观,轮廓是圆的或近于椭圆形。以极轴为椭圆体的长轴,花粉粒随着增加偏心可称为球形,长圆球形,近长球形,长球形,及超长球形,当极轴为椭圆体的短轴时,花粉粒随着增加偏心可称为球形,扁圆球形,近扁球形,扁球形,及超扁球形[参看表 1, 此表还表示花粉极轴(P)与椭圆体的另一个轴(E),即在赤道面观(假设一个萌发孔是处于正中)时花粉的总宽度的关系。近扁球形,扁圆球形,长圆球形,及近长球形花粉可归在一起称为近圆球形]。

表 1. 形状等级及花粉极轴(P)同花粉在赤道面观一个萌发孔处于正中时的总宽(E)的关系(E 的计算可比较图 3:1—18, 10 页):—

形 状 等 级	P/E	100·P/E
超扁球形	<4/8	<50
扁 球 形	4/8—6/8	50—75
近圆球形	6/8—8/6	75—133
近扁球形	6/8—7/8	75—88
扁圆球形	7/8—8/8	88—100
长圆球形	8/8—8/7	100—114
近长球形	8/7—8/6	114—133
长 球 形	8/6—8/4	133—200
超长球形	>8/4	>200

如何计算一个孢子的形状也表示在图 3。在图 3:1—18 及 3:24 为了表明形状,必须作两种测量(极轴及最大宽度);在图 3:20—23 三种测量(极轴,纵直径,横直径)。在具棱角及裂片状极面轮廓的辐射对称孢子上,往往还需要更多的测量[比较图 3:7, 8, 10—14, 16—18 的赤道直径]。对于左右对称孢子的测量等等,也可参看

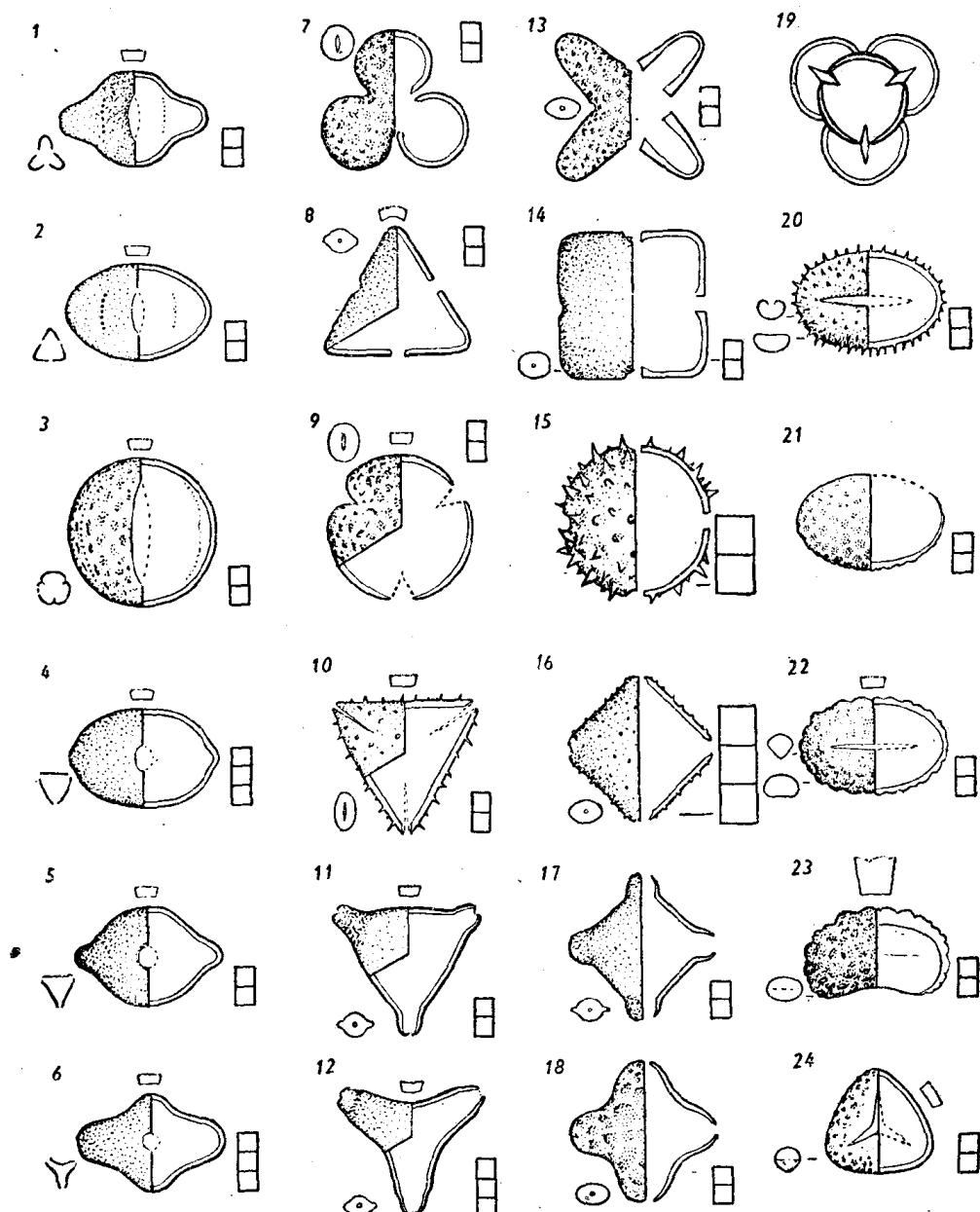


图3 花粉图解(方向及位置等等)。1—6,三萌发孔花粉粒(赤道面观);7—12,三萌发孔花粉粒(极面观);13—18,四萌发孔花粉粒(极面观);19,四面体花粉四分体;20,单槽花粉粒(远极面观);21,单槽花粉粒(赤道面观,纵的位置);22,单缝孢子(近极面观);23,单缝孢子(赤道面观,纵的位置);24,三缝孢子(近极面观)。

## 大 小

根据孢子最长轴的长度,曾建议分为下列大小等级(Erdtman 1945c):——

极小孢子(PI)	$<10\mu$
小形孢子(MI)	$10-25\mu$
中形孢子(ME)	$25-50\mu$
大形孢子(MA)	$50-100\mu$
极大孢子(PA)	$100-200\mu$
巨形孢子(GI)	$>200\mu$

在最小的大小等級，大小可以  $0.1\mu$  来表示，第二个等級可以  $0.5\mu$  表示，更大的等級以  $\mu$  表示等等。在孢子表面突出的刺及其他贅物往往不包括在內，應該分別計算。然而，“表面”的一种确切定义有时是困难或者是不可能的。在这种情況之下，获得測量数字所用的方法應該說明。最后，有时提一提孢子腔的大小是有用的。

## 孢 壁

### 孢壁层次(参看表 2,11 頁)

孢壁經常包含两层主要层次，一层里面的，柔軟的(軟皮的)层，内壁，及一层外面的，坚硬的(硬皮的)层，外孢壁。

外孢壁往往同外壁是同義詞。然而在某些植物(某些苔蘚，蕨类等等)的孢子上，外孢壁还包括一层外面的层，周壁。这一层的存在似乎是由于具有产生周壁特性的一种周緣質團活動的結果。周壁的物理化学性质多少不同于外壁。然而現在仍不可能决定，特別是对于花粉——沒有进行細胞学的研究——，某一孢壁层或者孢壁分子是属于外壁或多少是属于周壁的。在这一点不能肯定証实之前，“周壁”可以划分为同样不具确切意見的术语——“雕紋层”——之中，作为外壁外面具雕紋的部分。但是为了減少术语，在本书沒有采用这个名詞，即使它是多少具有周壁的“外孢壁”以“外壁”来描述。同样地“雕紋层”經常为“外层”所代替。

外层是外壁外面具雕紋的部分。外层常分两层，里面一层(下层)及外面一层(上层)。这些术语在下面的“外层图案”一节中将再加以解說。

外壁里面不具雕紋的部分称为内层。内层經常分为一层外面的，比較厚的，不很具折射的区域(里层)及一层里面的，比較薄的，折射能力較強的区域(底层)。

### 外层图案

在有花植物中，外层的基本分子之一看来由小鼓槌形的短棒(基柱，图4, E:b)所組成，基柱从内层表面成直角突出。每一基柱有一个头部，为一个短棒状頸(棒)所支柱。头部形成外层的上部(上层)，棒組成它的下面基部(下层)。假使头部联結(图4 E:c)或者——理論上——在基柱的頂端形成某一种层

表 2. 孢壁分層：一

孢 壁	外 孢 壁	周 壁			雕 紋 层
		外	外 层	上 层	
		内 层	下 层	里 层	
		内 壁		内 层	

次，与头部联结或盖着头部而使棒离开，就形成了被层(小屋頂)<sup>1)</sup>。假使上层至少两倍厚于下层，这一种具被层的外层是具厚被层的；假使上层至少两倍薄于下层，称为具薄被层的。假使具有小的，或多或少垂直的穿孔(孔)，就称为具孔被层的。具孔被层的外层发现于許多植物的花粉中，而且很容易研究，例如在 *Opuntia* 亚属 *Cylindropuntia* 的大花粉粒上。被层的上面經常是光滑的，或者在具波状被层的外层的花粉中稍为波浪形。有时被层中嵌以雕紋分子，如顆粒、瘤、刺、小刺等等。

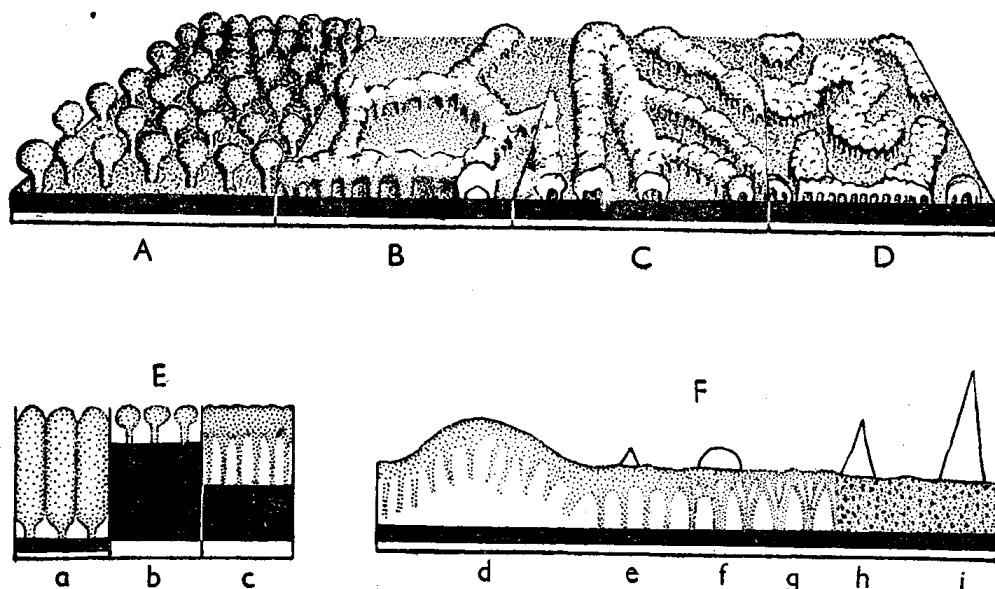


图4 外层图案(A—D)及外壁层次(E, F)。——外壁为厚内层的(E:b), 厚外层的(E:a), 薄内层的(E:a), 薄外层的(E:b)。外层具基柱(A,E:b; 在E:a为多少合基柱的), 网状(B), 条纹状(C)拟网状(D), 具被层-棒(E:c, F:d—g), 具被层-分枝棒(F:f,g), 多少为光滑的(E:c), 亚气囊状(F:d), 小刺状(F:e), 瘤状(F:f), 刺状(F:h,i), 在E:a为厚上层的(薄下层的)。在F:h,i 外层层次多少是模糊的。

在具气囊花粉粒及具亚气囊花粉粒(具“初生态气囊”，成为小囊或不規則的波浪及脊的形状)中，棒局部地与内层分离(例如参看 *Grevillea* spp., *Oenothera* spp., *Pterocephalus papposus diandrus*, *Scabiosa saxatilis*, *Trapa* 等等；同时参看图4 F:d)。

一个条纹状外层图案(图4C)为排列成行的基柱(或者它们的头部)的一种侧面联合所形成。一个网状外层(图4B)为排列成为某种图案，往往为六角形图案的基柱的一种同样联合所形成。一个网由网胞所组成。有的花粉粒，不是常遇見的，是少网胞的，其他为中或多网胞的。也可以区别具同形网胞及具异形网胞的网；在后者——但不是在前者——大小差別很大的网胞常是相邻接的。

一个网也可說是由壁(网脊)及間隙(网眼)所組成。根据在网脊上棒的数目和排列，可能区别出具单棒，具双棒，及具多棒的网脊(棒相应地排列成单，双或数行)。假使网脊不是为个别的棒所支柱，而为棒羣(或多或少联合的棒的羣)所支柱，根据棒羣

1) 厚被层这一术语用来描述厚的，多少成层的被层上(参看菊科等)。

的排列，它們可稱為單，雙，或多棒羣的。在一個窄網脊的網中，網脊的厚度為網眼直徑的五分之一或更少；在一個寬網脊的網中，網脊與網眼直徑一樣厚或更厚。

在典型網狀花粉粒上，網眼往往多少為多角形。大而圓的網眼稱為小穴，而非常小的圓網眼稱為小網眼。小穴之間的網脊有時是細網狀。具小穴的花粉粒是少見的，而具小網眼的花粉可以在某幾科中遇見，例如 Restionaceae。

網脊不是經常連續的。假如——如在 *Cuscuta lupuliformis* 及許多百合科植物——它們由多少是分離的基柱組成，為多角形排列（參看圖 5d），圖案是具基柱網的。在擬網狀花粉上，網脊是彎曲的，有時間斷而不規則地分枝，形成各種不同圖案。

最後，假使外層主要地或僅限於一個網狀外層中網眼的大小和地位，這樣的花粉稱為負網狀（參看圖 5h）。

上述術語在描寫複雜的外層特徵時可以並用：因此在一個條紋-網狀圖案中，網狀排列稍為一種條紋所模糊。許多術語或多或少是含糊的。一種大網，例如在 *Cobaea* 花粉粒上（圖 192E, 272 頁），可以同許多其他植物的細網圖案不是嚴格地相同，例如 *Pogostemon auricularia* 花粉。這已足夠說明在研究外層圖案時所遇到的很大困難，這些困難只能以詳細研究特別合適的對象，孢子的薄的切片等等，以及新方法為電子顯微術的應用來克服。

#### 明暗分析

象圖 5A: a 的一種外層，在顯微鏡的不同調節，顯示不同的圖案。在調節高時，小

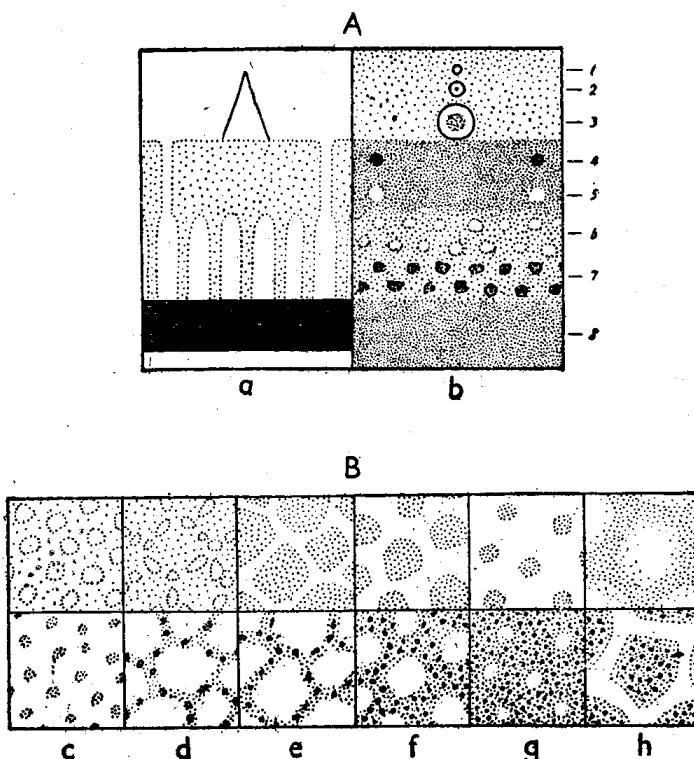


圖 5 明暗分析。——A:a，外壁具孔被層，具刺外層（光切面）；A:b，在 A:a 的外壁的明暗分析。——B，在高及低焦點（相應地上下行）時的不同圖案。外壁具基柱（c），具基柱網脊（d），網狀（e,f；在 e 中網脊單棒，在 f 中雙棒），具小網眼（g），負網（h）。

刺产生的小白島可以看見(图 5 A:b:1)。当焦点稍往下降时，同样的島轉变为多少是暗的(图 5 A:b: 2—3)。在調節中間时，很小而暗的島出現，为被层中的孔所产生(图5 A:b:4)。它們后来变成亮的(图 5 A:b:5)。在調節低时，棒所产生的許多小白島出現，而后同样轉暗(图 5 A:b: 6,7)。这些图案分別称为 S, T, 及 I-图案 (S=被层上的，T=被层的，I=被层內的)。

依照这个方法所作的图案分析，記錄島的每一个系統(不是水域)的第一个影，当它們在显微鏡从高到低在不同焦点所出現的情形是比较方便的。即使不可能在光切面弄清楚抱壁中外层的細节，有时也可能建立——以一外层表面的“明暗分析”——在該抱壁中是否具明暗，暗明，或者更为复杂的图案。为了这一类的觀察，照例必須要用浸油鏡。然而透入外层和描述图案如上述的方法往往是困难而冒险的。

在上述术语中有的建議多少是暂时而初步的，待将来大量植物經過研究，待运用新方法有可能使滲透的程度超过普通显微鏡的限度时，必須以更好的术语替代。

一部分与本书所建議的不同，Iversen 及 Troels-Smith(1950)近來曾提出审慎下定义的描述用的术语。他們在“雕紋”和“肌理”之間加以明显的区别(如以前 Potonié 所做的)。在这儿沒有采用，因为这种区别承認多少是人为的。而且，用一架普通显微鏡，往往不可能决定某一种情形是表面雕紋或者是属于非表面的“肌理”。根据多少是同样的理由，完全接受一方面在“具被层的”花粉粒中，另一方面在“不具被层的”花粉粒中都有“花粉构造的两个主要类型”也不能認為是适当的。

在有的花粉类型中，一个花粉的一部分或者几部分是具被层的，而其他部分不具被层；参看图 135 C, 186 頁。而且，特別是有关于非常小的花粉粒，常常有困难或者不可能在下列 2 和 3 項之間加以明确的区别：——1. 网状花粉粒；网胞具光滑的网眼。——2. 网状花粉粒；网眼滿布棒(例：*Cobaea* spp.)，或者多少棒状或颗粒状贅物。*(Catopheria chiapensis*, 图 130 C, 178 頁)。——3. 具被层的花粉(被层具或多或少等距的棒或具形成一种“内网”的棒)。

有关花粉术语更多的註釋将在 390 頁的專門名詞解說中找到。在本节中沒有提到的下列术语，在那里也有解釋：

拟萌发孔	具曲网脊	具光滑网眼
沟界极区	多类型的	具光滑被层
极区	孔环	具分枝棒
带状加厚	具孔环	具直脊
盾状区	具异形縐	具基柱羣网
具盾状区		
具短沟	具内网	单类型的
具特短沟	厚被层内的	亚基柱的
网胞的	条脊	近光滑的
具龙骨状网脊	具中网胞	近网状