

孢子花粉分析與植物演化

蕭承龍

國立臺灣史前文化博物館籌備處副研究員

壹、孢子花粉分析

孢子花粉分析簡稱為孢粉分析，它研究埋藏在地層中分佈的化石孢子花粉，並選定某些孢子花粉屬種進行統計，計算其百分含量。所以有人稱之為花粉（孢子）統計。孢粉學研究現代和化石的孢子花粉兩個方面，也包括某些從孢粉離析所獲得的具有耐酸鹼壁的微化石，如疑源類等。現所稱的孢粉分析為孢粉學的一個分支。而在1944年前所用的花粉（孢子）分析是現在所稱的孢粉學的同義詞（Tscludy and Scott, 1969）。

孢子是指孢子植物的繁殖細胞，花粉是種子植物的雄性繁殖細胞，不同類型的植物產生不同類型的孢子或花粉。根據不同類型的化石孢子花粉在地質歷史時期中的發展和變化，以此恢復植物群面貌及其發展歷史，並根據植物群的成份和特徵來確定地層時代，解決地層的劃分和對比問題。對不含大化石的“啞層”劃分和對比更為重要，其地層的對比往往依靠微體化石，化石孢子花粉就是其中的一種。另外經孢粉分析的結果，得出當時植物群的面貌來推測古地理狀況和古氣候，所以第四紀判斷冰期和間冰期的變化，大多數根據孢粉分析的資料。近幾十年來，應用孢粉的離析方法從前寒武系的一些古老岩石中獲得很多具耐酸鹼的菌藻類、疑源類等微化石以及它們的孢子化石，此等化石對於前寒武系的劃分和對比提供了生物上之依據，也為研究地球上生命的起源和植物界的演化提供了重要資料（Huang & Chen, 1967）（Shaw, 1990）。

孢粉分析包括下面幾個方面（Faegri, Iversen & Watorbolk, 1964）：

- （一）野外及地下岩樣的採集。
- （二）室內孢粉樣品分析處理。
- （三）將離心管中富集的孢粉粒，加幾滴甘油攪勻後，製成薄片，再用高倍生物顯微鏡進行鑑定、照像、逐一統計、計算其百分含量。
- （四）根據各類孢粉的百分含量繪製變化曲線。

(五) 分析百分含量，大致得出當時當地的植物群的性質，根據植物群的成份和特性確定地層時代，並推測當時古地理、古氣候。

孢子花粉之所以能在生物學、考古學及地質學上廣泛應用，主要是由於它具有以下之特性(Tschudy & Scott, 1969)：

- (一) 易保存：孢粉的外壁含大量的孢粉素，它是由化學性質很穩定的碳水化合物 ($C_{40}H_{60}O_{11}$) 及近似角質和纖維素的物質所組成。這種孢粉素能經受一定的溫度和壓力，受強酸鹼作用也不溶解。所以在室內離析時，用強酸鹼加熱處理，均不受影響，其外壁仍能保持清晰的構造特徵。
- (二) 分佈廣：孢粉粒體積小，多數小於100 微米，比重輕，所以藉風力和水力等作用可使孢粉粒被帶到較遠的地方，與沉積物顆粒一樣的搬運和沉積，分佈廣泛，為地層對比提供了有利條件。
- (三) 數量多：在一株孢子植物或一株種子植物體上都能產生大量的孢子或花粉。據統計一朵花可產生幾千、幾萬、幾十萬、甚至幾百萬粒花粉。因此在地層中保存下來的可能性非常大。這些保存下來的孢粉能反映出當時的植物群面貌，並以此來確定地層的時代。
- (四) 型態複雜：具有相互能區別的特性。

孢子花粉的時代分佈與其母體植物是一致的，從前寒武紀到現代均有分佈。

貳、孢粉分析的應用

孢粉分析的應用包括以下幾方面(Huang & Chen, 1967)：

- (一) 探索植物演化和種的歷史。
- (二) 探索植物群落及生態環境的歷史。
- (三) 確定沉積物的年代。
- (四) 研究氣候歷史。
- (五) 追索人類影響環境的過程。
- (六) 研究人氣中的花粉及其對人類健康的影響。
- (七) 蜂蜜中的花粉(蜂蜜花粉學)。
- (八) 犯罪學。

參、孢粉觀點之植物演化

孢粉化石已被發現出自前寒武紀(Precambrian)到近代(Recent)的岩石中。孢子乃保持有完整結構之最早期植物化石遺體之一，其伴隨物包括有細菌、藻類及蕈類(Traverse, 1988)。

第一個被確定的陸上植物孢子，為帶有三個縫合線之三叉裂孢子，乃於志留紀 (Silurian) 地層中發現，而陸地植物之演化也約在同一時間發生，因為同時亦有維管束植物化石之發現。因為時間上之巧合，又加上早期之簡單維管束植物具有三叉裂之孢子，所以可能兩者之間是有關連的。也許這是一個巧合，也許維管束和生殖構造在演化時間上是一致的，但兩者之演化情況卻是各自獨立的。

異型孢子 (大孢子及小孢子之發育) 是在泥盆紀 (Devonian) 之岩石記錄上首次被提出的。早期泥盆紀還沒有大孢子被發現，到了中期和晚期時，始發現異型孢子並且至少有三種不同植物群，而由異型孢子之發生揭開了種子發生之端。

花粉的兩種主要構造型，即單裂溝型 (monosulcate) 及雙囊型 (bisaccate) 首次出現於賓夕法尼亞紀 (Pennsylvanian)。兩者皆起源於種子蕨類植物群 (Pteridospermous complex)。一般認為單裂溝粒 (monosulcate) 是蘇鐵類 (Cycadophytes) 之特徵。而雙囊粒 (bisaccate) 在松科植物很普遍。更顯著的現象是兩者產生原葉體組織的發芽口都在遠心面上。而三叉裂 (trilete) 及單裂 (monoletc) 之孢子，其發芽口位於沿近心面的接縫線上。

在孢粉演化的最後期，始發現被子植物之花粉的確實證據。雖然其起源時間尚在爭論中，但有關最初發現被子植物花粉方面之記錄和早期白堊紀 (Early Cretaceous) 快結束時之記錄卻是一致的 (Shaw, 1990)。

花粉及孢子在演化上也如同植物其他各部器官一樣由簡單趨向複雜。然而也有些退化及簡化的例子被發現。而且在全然不同分類群下的植物中，也發現具有相同外部形態之孢子或花粉。而這些可能發生的情況，當我們檢定廣泛分佈的化石及其系統上之親緣度時，也須列入考慮範圍。

肆、各地質時代孢粉類型特徵

各地質時期植物群面貌不一樣，因此各地質時期的孢粉組合不同。

(一) 前寒武紀藻類及孢子類型

前寒武紀的植物群為低等的菌藻植物。近幾十年來用孢粉離析法在前寒武紀的地層中獲得較豐富且具耐酸鹼變的微小菌藻類及它們的孢子，還有疑源類等，形態多種多樣，前寒武系的劃分對比增添了生物的依據。前寒武紀早期的菌藻類及孢子多為簡單球狀的單細胞或鏈狀單細胞集合體，輪廓多為圓形、小、表面紋飾比較簡單。而在前寒武紀晚期其輪廓除圓形之外還有橢圓形、多邊形等，比早期大，大多數直徑在10微米以上，表面紋飾也是多種多樣的，有粗糙狀、顆粒狀、瘤狀、刺狀等。在表面還具有各種形狀的褶皺 (Traverse, 1988)。

(二) 早古生代孢粉類型

早古生代時期仍然以海生藻類為主，到志留紀晚期才出現裸蕨植物。所以早古生代仍然以菌藻及孢子為主。輪廓更多種多樣，直徑較晚前寒武紀的大，紋飾也更為複雜，除包括有晚前寒武紀出現的類型外，還出現了各種大刺狀紋飾，到晚期出現了高等植物的三縫孢類型(Traverse, 1988)。

(三) 晚古生代孢粉類型

晚古生代為蕨類植物繁盛時期，亦有種子蕨和柯黛松類等植物出現。所以其孢粉類型與早古生代有明顯的不同，早期的類型以三縫孢為主，其後除圓形、圓三角形類型外還有三裂片狀、橢圓形、豆形等。此外還出現了單縫孢及具氣囊的花粉。表面紋飾多種多樣，並有各種形態的厚的環飾。石炭紀晚期則以環三縫孢為主，單縫孢及具氣囊的花粉逐漸增多。有些地區在二疊紀晚期具氣囊的花粉佔優勢，在二疊紀還出現了蘇鐵和銀杏類的花粉(Traverse, 1988)。

(四) 中生代孢粉類型

中生代為裸子植物繁盛時期，其植物的發展大致可分為三個階段，孢粉類型也與這三個階段是一致的。在早、中三疊紀時植物群以含有晚古生代殘遺分子為特徵，此時常出現一種在二疊紀常見的在本體上有助條紋的花粉，還有具周囊的花粉等。在晚三疊紀至早白堊紀時期具氣囊的花粉，其氣囊與本體由分化不完全到分化完全，其他四種類型的裸子植物花粉也很豐富的。晚白堊紀則以被子植物花粉之逐漸發展為特徵(Traverse, 1988)(Shaw, 1990, 1994) (圖一，二)。

(五) 新生代孢粉類型

新生代為被子植物繁盛時期，所以新生代的孢粉以被子植物花粉為主，類型多樣。除此之外，還有裸子植物花粉，以松型粉為主，其次有柏科粉、杉科粉、麻黃科粉，以及蕨類植物的孢子 (圖三，四，五) (Shaw & Huang, 1983; Shaw, 1984a, 1984b, 1984c, 1985)。

伍、孢粉學之未來展望

孢粉學是屬於古生物學內較新的一門科學，其乃為達到傳統目的的一門新科學。至於研究孢粉學，如果重點在於植物間之關係，可從植物學著手；如果重點在於生物地層學 (Biostratigraphy) 可從地質觀點方面著手。如果重點在於考古學，可從人類與環境相互影響方面著手；如果重點在於自然史，可從植物群落、生態環境、氣候變遷及古地理方面著手。這些方面之研究步驟互不排斥，且具備多方面的充份智識，事實上是必需的。對於地層年代的推斷，可以下列三種現象做為根據：(一) 沉積之過程及沉積物。(二) 化石生物演化記錄。(三) 放射性元素半衰期，以訂出可供使用的時間表。

直到最近只有少數學者積極於孢粉學之研究，亦僅檢驗少數不足道的地殼沉積物，雖然其成就有限，但是那些科學上之貢獻已足以證明孢粉學的價值，及其未來發展是毫無疑問的，此學科之發展將對植物系統學 (Plant Systematic)、植物地理學 (Plant Geography)、古氣候學 (Paleoclimatology) 及石油之生成等方面有更進一步的貢獻，且對植物界歷史方面有更透徹的了解。孢粉學範圍擴大後，必能提供更精確、更廣泛植物學、考古學、地質學及地層學方面之資料。

參考書目：

Fægri, K., J. Iversen & E.T. Watorbolk

1964 The textbook of Pollen analysis, Hafner Pub. Co. 237p.

Huang, Tseng Chieng and Y.Y.Chen

1967 Development of Palynology, Sci. Education, 13(2): 1-10.

Shaw, C.L.

1984a Fossil Sporomorphs of Some Anthocerotaceae in the Plio-Pleistocene of South Taiwan. Yushania, 1(3): 17-28.

Shaw, C.L.

1984b Oligo-Miocene Palynomorphs of Taiwan (I) Pteridophytic spores. Journ. Taiwan Museum, 37(1): 131-166

Shaw, C.L.

1984c The distribution of the Pollen of Ephedraceae in the Mio-Pliocene deposits of Taiwan. Proc. Geol. Soc. China, 27: 153-159.

Shaw, C.L.

1985 The Plio-Pleistocene Palynomorphs from Kuanmiao Section, South Taiwan. Journ. Taiwan Museum, 38(1): 53-74.

Shaw, C.L.

1990 Pollen Analysis on Cretaceous Sediments in Taiwan. Ph. D. Dissertation, Institute of Botany, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, R. O. China. 506p.

Shaw, C.L.

1994 Cretaceous Palynomorphs of Taiwan (I) Huangsporites genus nov. Taiwaniana, 39(1-2): 57-59.

Shaw, C.L. and Huang, Tseng Chieng

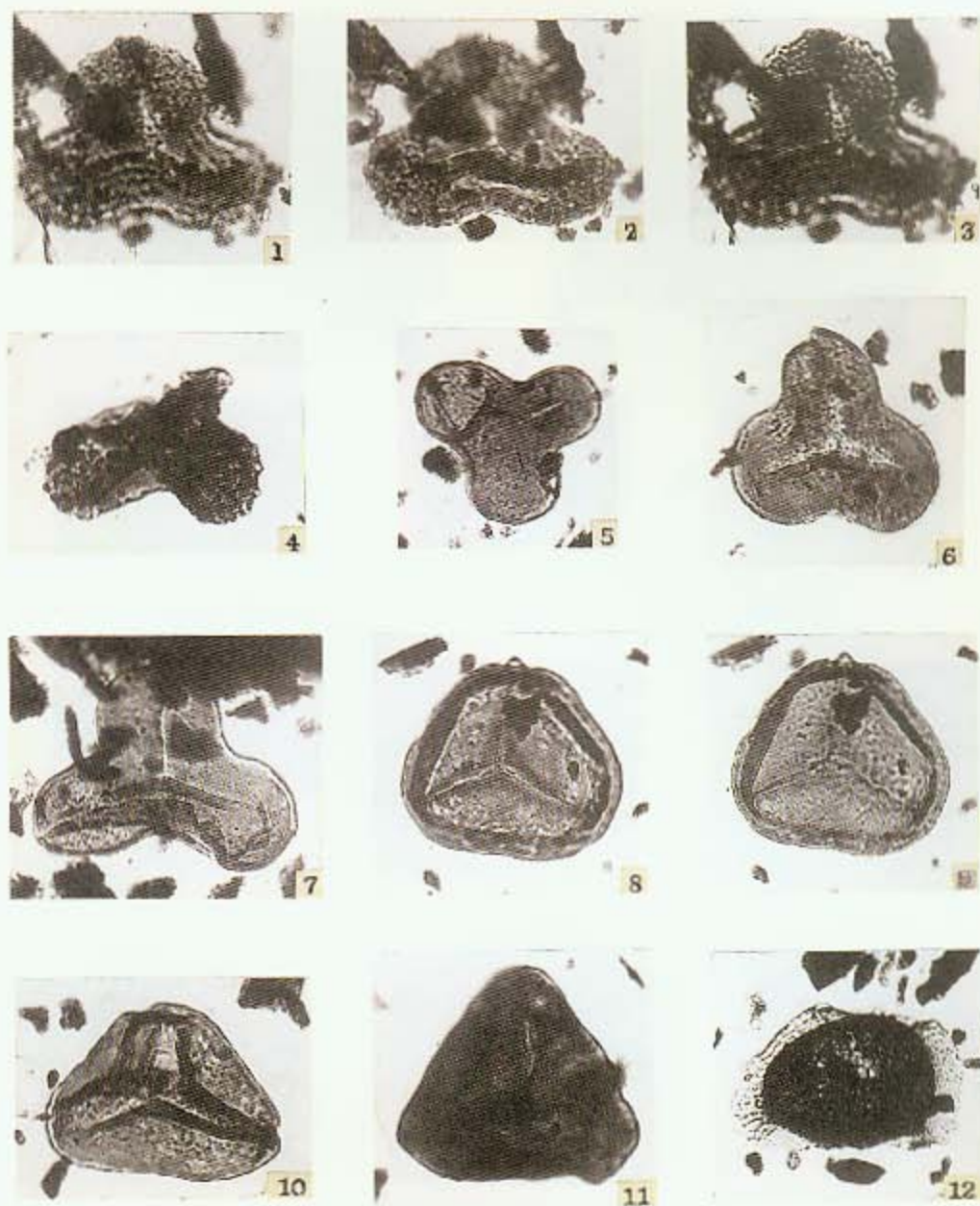
1983 Miocene palynomorphs of Taiwan(VIII)-Pteridophytic spores and
biostratigraph - *Taiwania* - 28 : 19-41 .

Traverse, A.

1988 Palaeopalynology - Allen & Unwin Co - 560p .

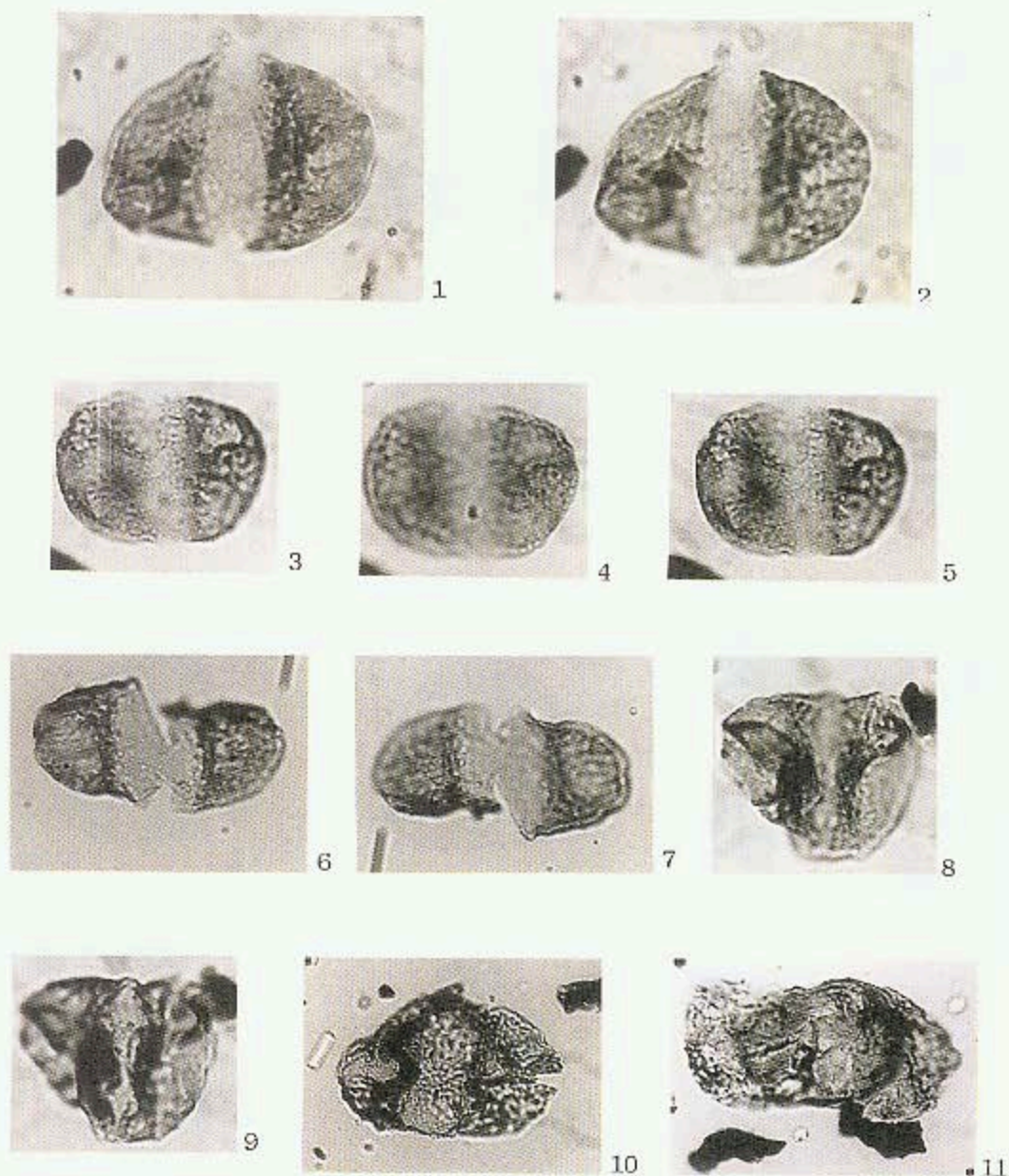
Tschudy, R.H. and R.A. Scott

1969 Aspects of Palynology - John Wiley & Sons - Ins - 510p.



圖版一 臺灣中生代蕨類植物孢粉類型(化石孢粉圖全部放大600倍)

- 1-4 *Impurdecispora apiverrucata* var. *taiwaniana* Shaw & Huang (Film 86:23A-1, 86:24A-2, 86:25A-3, 86:4A-19)
- 5-7 *Cythelidites taiwanensis* Shaw & Huang (Film 86:9A-31, 86:27A-5, 86:32A-10)
- 8-10 *Hircetisporites vulgaris* Shaw & Huang (Film 86:44A-22, 86:1A-23, 86:5A-27)
- 11 *Deltoideospora communis* Shaw & Huang (Film 84:26-3)
- 12 *Aequitriradites spinulosus* var. *taiwanensis* Shaw & Huang (Film 85:24)



圖版二 臺灣中生代裸子植物孢粉類型(化石孢粉1-9放大1550倍, 10-11放大600倍)

- 1-2 *Vitreisporites mediocris* Shaw & Huang (Film 93:36-34 • 93:37-35)
 3-9 *Vitreisporites pallidus* (Reissinger) Nilsson (Film 93:3-1 • 93:4-2 • 93:5-3
 • 98:37A-31 • 97:38A-32 • 92:6-4 • 92:7-5)
 10 *Pityosporites longicarpus* Shaw & Huang (Film 86:6A-29)
 11 *Pityosporites vulgaris* Shaw & Huang (Film 84:41-18)



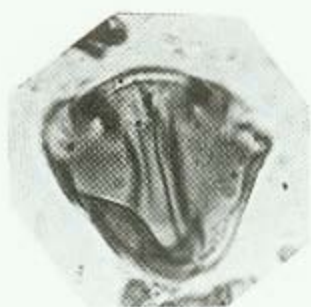
1



2



3



6



4



5

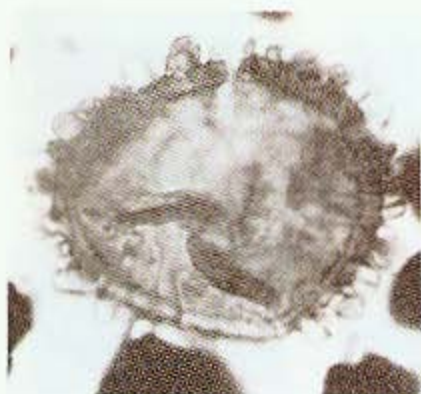


7

圖版三 臺灣新生代被子植物花粉類型(化石孢粉圖全部放大1550倍)

1,3 *Sporotrapoidites erdtmannii* (Nagy) Nagy (Film 36:8-10 + 36:7-9 + 32:5-7)

4-7 *Sporotrapoidites aninor* Gunn (Film 32:0-3 + 32:1-4, 30:6-8 + 30:7-9)

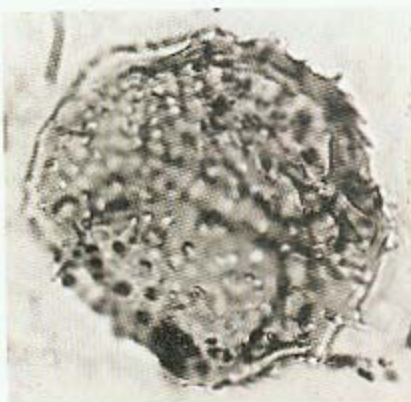
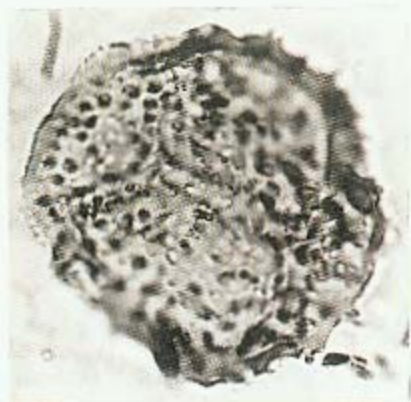


圖版四 臺灣新生代蕨類植物花粉類型(化石孢粉圖全部放大1550倍)

1,2 *Yerrucingulatisporites vermiculatus* Shaw (Film 89:19-25 • 89:18-24)

3,4 *Lophozonotriletes taiwanensis* Shaw (Film 89:23-30 • 89:22-29)

5,6 *Polypodiaceosporites ensiformis* Shaw (Film 90:19-26)



圖版五 臺灣新生代苔蘚植物花粉類型(化石孢粉圖全部放大1340倍)

1-6 *Saccosporites aculeatus* Shaw (Film 88:4-24 • 88:3-23 • 96:26-19 • 96:25-18 • 96:27-20, 89:7-13)

