

花粉粒在作物真菌性病害所扮演的角色

種苗改良繁殖場 鍾文全

加拿大農部Lethbridge研究中心 黃鴻章

中興大學植病系 黃振文

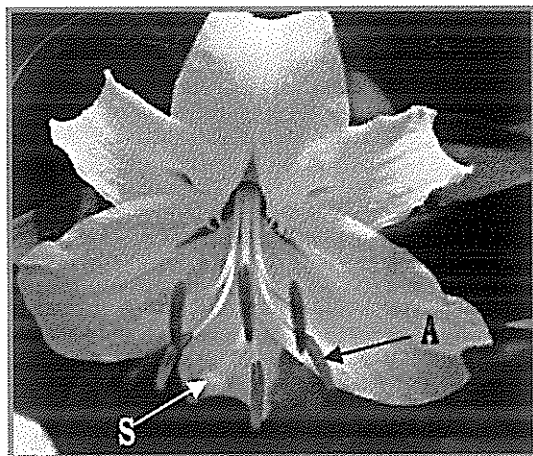
前言

花粉粒產於種子植物的花藥中，主要由小孢子發育而成的雄配子體，其外表常被有花粉壁，且內含一個管核細胞和一個生殖核細胞。當其附著於雌蕊柱頭後，具有親和性的花粉粒即開始吸收柱頭蜜液及水分，隨後刺激內壁膨脹，由發芽孔向外長出花粉管伸入柱頭內，並穿過花柱組織至子房和胚珠受精，進而產生種子。

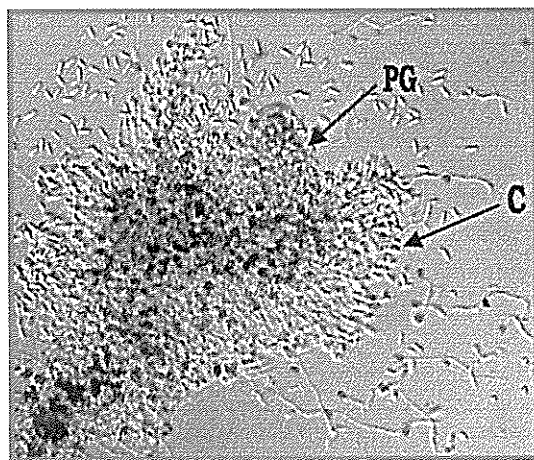
植物病原菌可藉由花粉粒傳至未成熟的種子內，早已受許多學者的重視，惟多數的研究均偏重於植物病毒方面，至於病原真菌可否經由花粉粒傳至種子內或以花

粉粒充作它的養分或媒介的研究卻非常的匱乏。

近年來，Huang 及Kokko(1985，1993)兩氏致力於作物花粉粒對真菌性病害發生的影響，發現花粉粒遭受病原菌感染後，可作為病原菌的養分外，還可促進孢子發芽、菌絲生長與病勢的擴展。Kumar與Mishra(1991)兩氏亦指出高等植物的花粉粒能促進病原真菌或腐生真菌孢子的發芽與菌絲生長，顯示花粉粒在真菌性病害的發生扮演著相當重要的角色。本文目的在於綜合報導花粉粒的生物特性及其對真菌性病害發生的影響，期提醒國人



▲東方型百合花之柱頭(stigma.S)與花藥(anther.A)。



▲蜘蛛花(spider Lily)花粉粒(pollen grain.PG)促進炭疽病菌(Colletotrichum gloeosporioides)(C)分生孢子推產生之情形。

注意作物病害可藉由花粉粒傳播的相關問題。

花粉粒的生物特性

花藥發育初期，花粉囊的中央即開始產生體積大且原生質濃密之花粉母細胞(pollen mother cells)或稱小孢子母細胞(microspore mother cells)。這些母細胞經一次減數分裂而形成具有四個單元染色體的小孢子。小孢子散開後，又各自進行一次有絲分裂，產生兩個核。因此，一個成熟的花粉粒具生殖核與管核，且同時擁有一套完整的染色體，於繁衍後代的過程中擔任遺傳物質的傳遞。

花粉粒通常包被在花粉囊內，其周圍密佈有一層濃密細胞質及蓄積了大量光合產物的絨氈組織(tapetum tissue)，此組織主要功用在於輸送植物體與配子間的養分。當花粉粒成熟時此組織會分解崩裂，並釋出密緻的原生質供花粉粒最後階段發育所需的養分，部分則覆被於花粉粒外壁上。

花粉粒的大小、形狀或色澤常隨作物的種類而有差異。如苜蓿(*Medicago sativa*)花粉粒的大小為 $25 \times 33 \mu\text{m}$ ，歐洲赤松(*Pinus sylvestris*)為 $41.5 \times 45.9 \mu\text{m}$ ，玉米(*Zea mays*)則為 $116.3 \times 107.3 \mu\text{m}$ 。至於其外表形狀，果菜類大多呈球形，豆科則呈長球形。一般而言，風媒花植物的花粉量多、乾燥、形小而質輕，且表面多光滑，蟲媒花植物的花粉則量少、濕潤、形大而質重，且表面多呈突起或具有花紋。

各種作物花粉粒的構造大致相似，均分為外殼(exine)與內膜(intine)二層。外殼

是由含有sporopollenin 物質堆積形成的厚壁，其上有發芽孔，發芽孔數隨植物種類而異。此厚壁除具有耐酸、抗拒酵素腐蝕等功用外，它亦容易被染色，因此可作為花粉粒的識別層。內膜的結構相似於植物細胞壁，主要由纖維素(cellulose)組成，它可自發芽孔突出而形成發粉管。至於其化學組成主要以碳水化合物為主，其中以大分子的多糖類如澱粉(starch)、纖維素(cellulose)等為最多約佔40%總乾物重，其次為小分子糖類如果糖(fructose)、葡萄糖(glucose)等約佔4-10%總乾物重，其餘則為有機酸、脂肪、蛋白質或一些大量與微量元素。當花粉粒與柱頭接觸並吸收水分後，可釋放出一些醣類、氨基酸及酵素等養分，且同時可讓外面一些大分子進入組織內。

因此，花粉粒除可作為遺傳物質的傳遞者外，亦是自身發芽與生長所需之養份與能源的供給者。

花粉粒對真菌性病害發生的影響

真菌是行異營生活，所以生存所需之營養皆取自於外界，尤其以可溶性的物質最易被吸收。當其生長良好，繁殖旺盛時，即存在有較佳的營養狀況，因此，病原真菌的生長繁殖與外在營養供應密切相關。

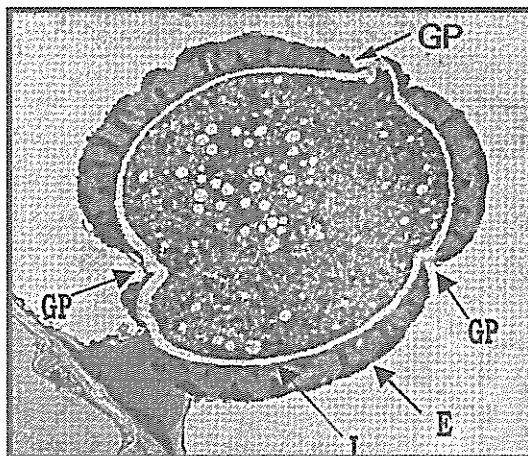
花粉粒本身及其分泌物含有豐富的蛋白質、氨基酸和碳水化合物如草莓(*Fragaria ananassa*)及茄子(*Solanum melongena*)的花粉粒含有高量的葡萄糖、果糖、麩氨酸(glutamic acid)、脯氨酸(proline)與絲氨酸(serine)；裸麥(*Secale*

【研究成果】

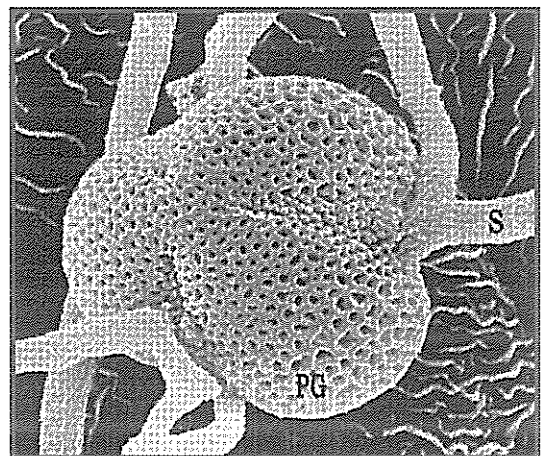
cereale)花粉粒的分泌物含有0.13%蛋白質、0.06%氨基酸及0.63%碳水化合物。此外，其亦可釋出水解酵素(hydrolase)、酯酵素(esterase)、過氧化氫酵素(catalase)、澱粉酵素(amyase)、磷酸酵素(phosphatase)、及亮氨酸氨基酵素(leucine aminopeptidase)等。由於這些物質均易被病原真菌所利用，導致花粉粒不僅可作為其棲息與存活的場所，亦提供生長與繁殖的最佳營養來源。Williams和Colotelo(1975)發現裸麥、小麥(*Triticum aestivum*)、油菜(*Brassica spp.*)及煙草(*Nicotiana tabacum*)花粉粒經24小時後，能促進*Claviceps purpurea* 孢子的發芽，其中以裸麥的花粉粒效果最好。此外，添加裸麥花粉粒或其分泌物至*Helminthosporium sativum*與*Septoria nodorum*等病原菌中，亦可提高裸麥植株的發病率(Fokkema, 1971)。Chahal及Dhindsa(1986)將五種禾本科作物的花粉

粒加至麥角病菌(*Claviceps fusiformis*)中，發現此菌的孢子發芽率顯著的被提高。Chou及Preece(1968)發現草莓和蠶豆(*Vicia faba*)的花粉粒能增進草莓與菜豆灰黴病(*Botrytis cinerea*)病斑的擴展，若去除花粉粒則其發病率明顯下降。McClellan及Hewitt(1973)報導葡萄(*Vitis vinifera*)的花粉粒若掉至其柱頭上時，除明顯提高*B. cinerea* 孢子的發芽與發芽管長度外，還進一步侵入至子房內感染正在發育的種子，最後造成果實腐爛。另一方面，Ogawa及English(1960)指出花粉粒可促進杏仁的花萼遭受灰黴病的為害。Bachelder及Orton(1963)則認為花粉粒的殘體是引起美國與英國冬青屬植株(*Ilex opaca*)發生花腐病的重要因子之一。

一般病原真菌侵染植物組織的過程首先是由孢子附著，發芽，接著菌絲生長，然後於發芽管之頂端生成膨大的附著器(appressorium)，並由附著器處產生侵入



▲健康的油菜花粉粒有三個發芽孔 (germpore, GP)、厚外壁 (exine, E)、薄內壁 (intine, I) 及濃稠的細胞質。



▲油菜花粉粒 (pollen grain, PG) 受菌核病菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) (S) 為害，菌絲由發芽孔冒出來。

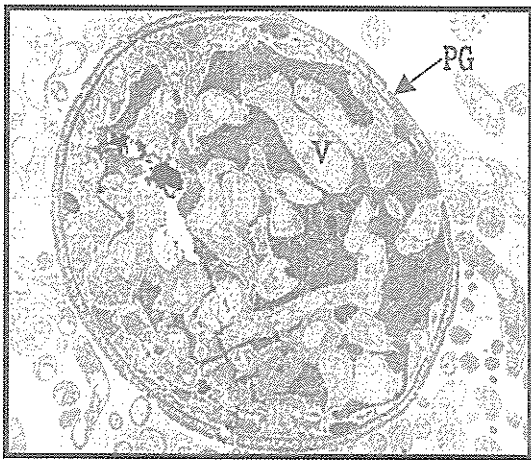
【研究成果】

釘(infection peg)侵入植物體內。許多報告指出一些作物之花粉粒能被*B. cinerea*、*Sclerotinia sclerotiorum*、*Verticillium albo-atrum*及*Colletotrichum gloeosporioides*等病原菌所感染。其感染過程主要包括菌絲體的建立及菌絲分解細胞壁中的sporopollenin而瓦解花粉壁。Yamakawa(1984)指出花粉粒可促進*B. cinerea*附著器的形成，且使茄子的發病率明顯提高。同樣的，在*C. gloeosporioides*亦發生相同的情形(H. C., Huang及J. W. Huang)。

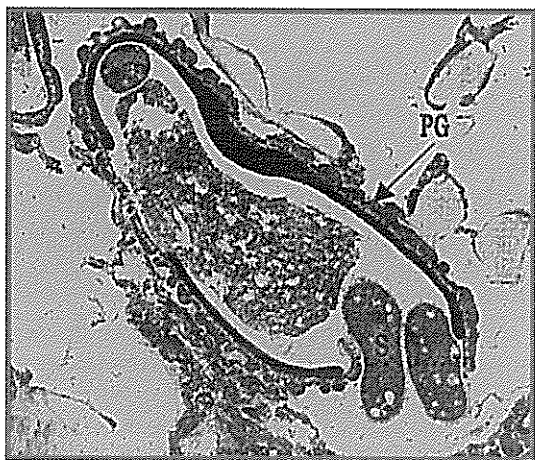
雖然有些花粉可促進病菌附著器的形成，但目前為止尚無真菌侵染花粉必須借助附著器的報導。Konox及Heslop-Harrison(1970)兩氏報導被子植物花粉粒之發芽孔擁有較薄的sporopollenin，使得病原菌的分解酵素可與其內膜結合，而易被病原菌所侵入感染。Huang和Kokko(1993)兩氏利用光學與掃描式顯微

鏡觀察病菌侵染苜蓿和豌豆兩作物花粉粒之過程，發現花芽孔是病菌的主要侵入途徑，且此處細胞壁明顯較其它地方薄。因此，發芽孔是病菌侵入的重要管道。

病菌侵入花粉粒內部後，經纏據生長一段時期，開始溶解細胞膜並使其變薄，然後於細胞質中形成巨大的液胞，並將細胞膜撐破且讓其死亡。俟菌絲與細胞體緊密結合一起時，菌絲可穿透花粉壁而長出於外，並瓦解整個花粉粒，如玉米與苜蓿的花粉粒分別遭受*Peronosclerospora philippensis*或*V. albo-atrum*的感染後，其花粉粒整個被分解。儘管，花粉粒能有效促進病菌生長與繁殖，然亦有無效的報導，例如添加裸麥花粉粒無法影響*Puccinia recondia* f. sp. *recondita*的孢子發芽與生長。Sutton與Deverall(1983)指出菜豆的花粉粒雖可增加*S. sclerotiorum*子囊孢子的發芽率，但對其感染速率卻無影響。



▲苜蓿花粉粒 (pollen grain, PG) 受黃萎病菌 (*Verticillium albo-atrum*) (V) 為害，許多菌在花粉粒中。



▲豌豆花粉粒 (pollen grain, PG) 受*Sclerotinia sclerotiorum* (S) 為害，菌絲在花粉粒中且造成花粉粒的細胞質解體。

【研究成果】

病原的散佈對維持族群、延伸生存的環境、擴大生存與生命延續空間及遺傳性質的發展方面均具有極重要的意義。一般花粉粒之傳播媒介，主要以風及昆蟲為主，而傳粉的昆蟲則以蜂類為最多。蜂於吸蜜、採蜜期間，其體表常攜帶或沾上含有病原的花粉粒，以致在受粉時可將病原菌散佈至植株花器或其它各部位。目前，許多研究發現膜翅類的昆蟲如蜜蜂(*Apis mellifera*)、大黃蜂(*Bombus* spp.)、木蜂(*Xylocopa* spp.)及切葉蜂(*Megachile rotundata*)等均為病原散佈的媒介昆蟲。Huang et al.(1986)指出污染*V. albo-atrum*分生孢子的花粉粒，可藉切葉蜂傳播至苜蓿植株的柱頭與種莢上，導致種子被其感染。

此外，他們也發現大約有30%切葉蜂的體表及口器部位有*V. albo-atrum*的存在。Stelfox et al.(1978)於網室內利用蜜蜂充作*S. sclerotiorum*的媒介昆蟲時，可傳播子囊孢子而引起油菜植株產生梢枯(head blight)的病徵。綜合上述的證據，顯示含有病原的花粉粒可藉由蜂類傳播至

其他植物體上，使病害得以迅速蔓延。

結語

花粉粒儲存著極豐富的養分，是病原菌棲息與存活的最佳場所。一旦花粉粒被病原菌感染或汙染，除可破壞或瓦解花粉粒，影響它們的活力及受精功能外，尚有一項重要的潛在危機，即是棲息在花粉粒的病原菌可藉由發芽管進入子房內，使得病菌不僅可依附在種子表面，亦可棲居在種子的胚或胚乳等部位，致使種子體積變小，種皮變色或皺縮等，嚴重影響種子的品質與產值。因此，在吾國即將加入世界貿易組織之際，為了有效遏止新病原的引進及種煤病害在國內發生及蔓延，必須加強明瞭花粉粒攜帶病原菌的問題和傳播途徑，方能有效控制病害的發生與傳播。