

炭疽病菌的分類與侵染方式

鐘珮哲 (副研究員兼主任)

前言

英國植物病理學協會出版的科學期刊 - 分子植物病理學 (Molecular Plant Pathology) 在 2012 年刊登 1 篇名為 The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology (分子植物病理學中排名前 10 的真菌病原菌) 之文章，該文章從國際間邀請 495 位植物病理學相關專家學者，以投票方式選出前 10 大最具科學及經濟影響力的植物病原真菌，其中炭疽病名列第 8。幾乎所有從熱帶到溫帶地區分布的作物，對 1 至 2 種以上的炭疽病菌呈現感病性，又因為炭疽病菌具有潛伏感染的特性，造成許多水果發生嚴重的儲藏性病害。此結果顯示炭疽病為全球性的重要病害，本文以下針對炭疽病菌的分類與侵染方式進行介紹。

炭疽病菌的分類

在分類上，炭疽病菌屬的病原菌 *Colletotrichum* (炭疽刺盤孢菌屬) 歸屬於 Glomerellaceae (小叢殼科)，炭疽刺盤孢菌屬中許多種類也是植物重要病原菌，如：內生菌與腐生菌等。炭疽病菌分類方式從歷史演進來看，曾經歷過相當紊亂的時期。早期炭疽病的分類是以寄主種類作為分類依據，即便此炭疽病菌於形態上並無差異性仍進行新種命名，然而同屬病原菌常造成許多作物重要病害，而不同種類的炭疽病菌致病能力亦可能不同，因此正確的分類格外重要。至 1957 年左右，von Arx 以較為正

式且專題性的方式基於形態學，將原本約 750 種不同名稱的炭疽病菌歸類為 11 類，其中 *C. gloeosporioides* 涵蓋約 600 種同物異名 (synonyms)。Sutton 分別在 1980 及 1992 年依據形態與菌株人工培養特性接受了 22 和 39 種炭疽病菌種類，然而僅有一些與眾不同的特性作為分類依據，造成錯誤的炭疽病菌鑑定結果頻繁發生。Taylor 等人於 2000 年提出利用系統發育學種識別法 (Genealogical Concordance Phylogenetic Species Recognition, GCPSR) 可辨別真菌類緣種類，Cai 等人則於 2009 年證實此為具體可行之方式。關於此法分辨炭疽病菌種類之方式簡述如下：炭疽病菌的分類系統必須以多基因的系統發展為依據，並與模式標本做比較，而一個良好的系統發育譜系必須與可辨識的多項特徵結合，例如形態、生理學、病原性、培養特性及次級代謝物等。

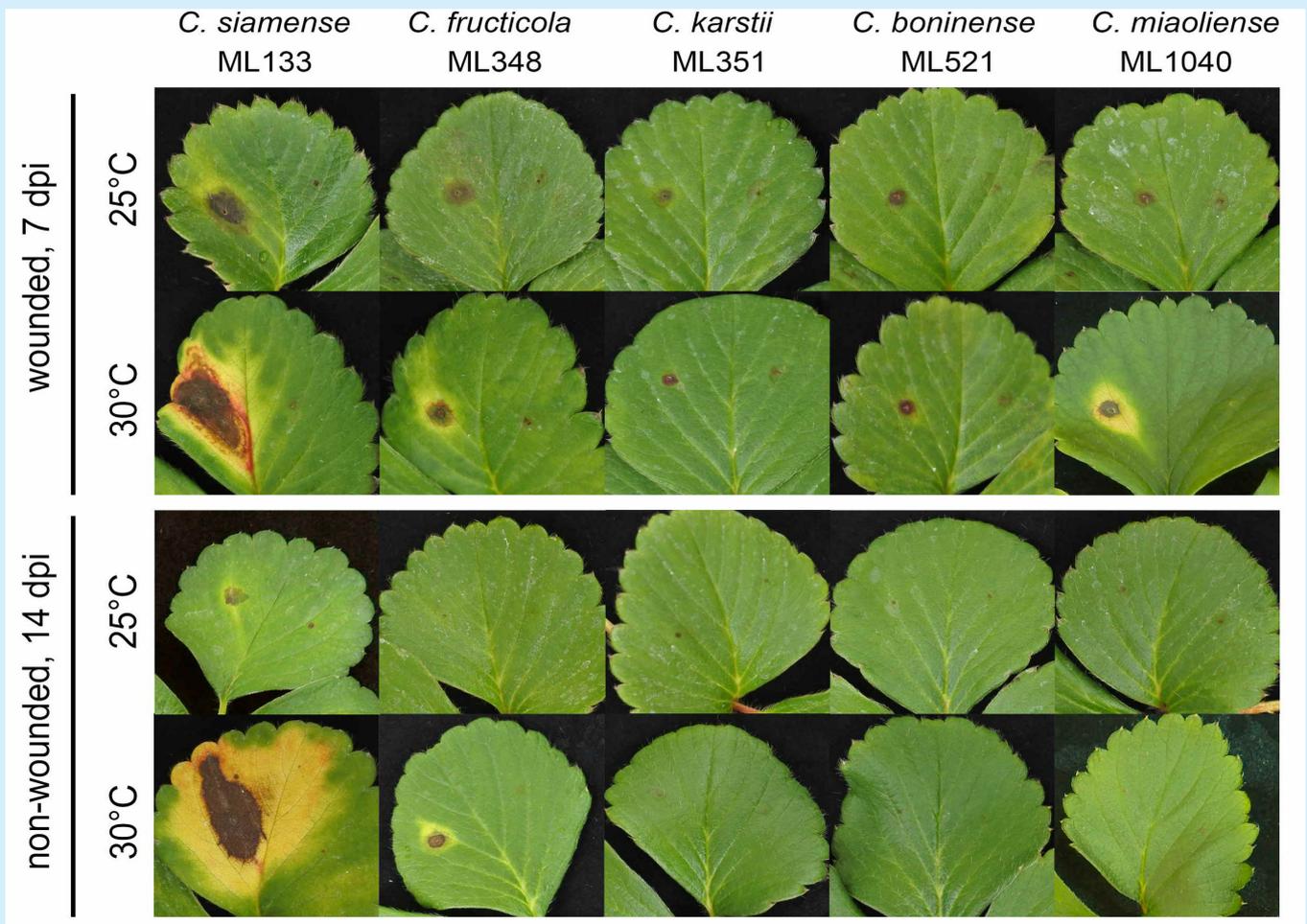
2009 年首次由 Hyde 等人針對炭疽病菌屬中 66 個常用的種名及 19 個有疑慮的種名提供綜合性之概述方式，同時強調必須以分子鑑定方法重新修訂此屬的分類方法。此後，依據分子鑑定方式，炭疽病分類進入新的時代。2012 年，Weir 等人以 8 個基因的多基因序列進行 *C. gloeosporioides* species complex 的類源分析，包含 ITS (Internal transcribed spacer)、*GAPDH* (Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase)、*CAL* (Calmodulin)、*TUB2* (β -Tubulin 2)、*ACT* (Actin)、*CHS-1* (Chitin synthase)、*GS* (Glutamine synthetase)、*SOD2*

(Manganese-superoxide dismutase)。其中 *CAL*、*CHS-1*、*GS*、*SOD2* 可以單一基因序列將 *C. fructicola* 與其他種類區分；而 *C. siamense* 則僅有 *CAL* 與 *TUB2* 可以單一基因序列與其他種類區分。除此之外，Liu 等人於 2015 年結合 ApMat 與 *GS* 之多基因分析，對於清楚界定 *C. gloeosporioides* species complex 的種類非常有幫助。

Damm 等人則分別以 ITS、*ACT*、*TUB2*、*CHS-1*、*GAPDH*、*HIS3* 及 ITS、*ACT*、*TUB2*、*CHS-1*、*GAPDH*、*HIS3*、*CAL* 區別 *C. acutatum* 與 *C. boninense* species complex。近年來炭疽病菌的分類不斷更新，從 2012 年的 119 種，2016 年的 190 種與 11

個 species complexes，2020 年的 247 種與 14 個 species complexes，2021 年的 248 種與 15 個 species complexes，到 2022 年已有 280 種與 16 個 species complexes。近年持續不斷發現新種類，意味著此屬具有高度多樣性。

目前世界各地報導已知之草莓炭疽病種類分屬於 5 種不同的 species complexes，而臺灣已知的草莓炭疽病菌包含屬於 *C. gloeosporioides* species complex 的 *C. siamense* 與 *C. fructicola*，屬於 *C. boninense* species complex 的 *C. boninense* 與 *C. karstii*，以及屬於 *C. acutatum* species complex 的新種 *C. miaoliense*，共計 5 種。在致病能力分析部份，*C. siamense* 及 *C. fructicola* 為主要致病菌，在 25°C 或 30°C 下不論葉片有無傷口皆產生較大之病斑，而其



圖一、臺灣 5 種炭疽病菌對草莓葉片之致病力測試結果。

他三種病原菌僅在有傷口條件下產生微小病斑(圖一)。此外，從臺灣草莓主要產區分離到的炭疽病菌是以 *C. siamense* 為主，從不同溫度下菌絲生長率的實驗結果得知，其最適生長溫度約為 27.9°C，可驗證臺灣草莓炭疽病好發於高溫潮濕氣候條件，至 12 月初氣溫顯著降低，田間炭疽病發生情形也隨之趨緩。

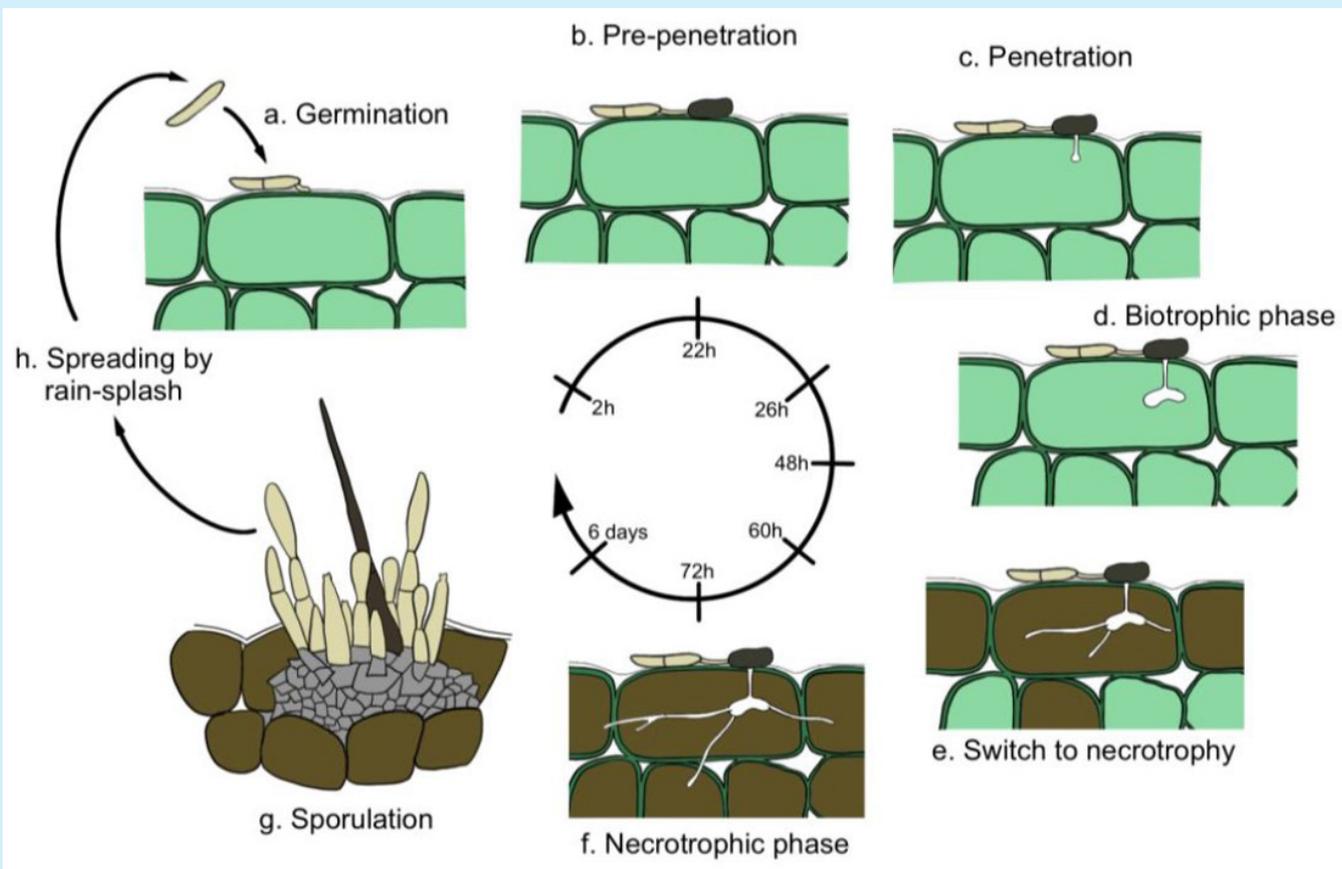
炭疽病菌的侵染方式

植物病原真菌在殖據寄主的時候，可能有不同的感染機制，炭疽病菌大致可歸類為內生型 (endophytic)、潛伏型 (latent)、生物營養型 (biotrophic)、半生物營養型 (hemibiotrophic) 及壞死營養型 (necrotrophic)。炭疽病菌屬的種類繁多，了解炭疽病菌不同的感染方式及其與寄主的交互作用，對於作物免於被病原菌感染相當重要。所謂的潛伏是指炭疽病菌在寄主植物上以此方式存在，直至特殊情況下，病原菌始轉為活躍。以感染酪梨的 *C. gloeosporioides* 為例，當其分生孢子落在未成熟的果實上，於數小時內發芽並在 19 小時之內形成附著器 (appressoria)，接著初生菌絲 (primary hyphae) 於果實表皮呈現分支狀，產生樹突狀結構，侵入果實上皮細胞而產生膨大之菌絲構造。這些結構維持潛伏狀態而未產生病徵，直到果實成熟後再進一步侵染造成採收後病害。病原菌在寄主植物上潛伏感染期間是無病徵的狀態，並且呈現寄主、病原菌及環境間的動態平衡。寄主植物的生理因素、環境因素皆可能會改變原本的平衡狀態，促使病原菌繼續攻擊。

以草莓炭疽病來說，本田發生炭疽病爆發之初次感染原，大多來自無病徵且帶菌之潛伏感染草莓種苗，*C. gloeosporioides* 被認為是半生物營養型病原菌，當此病原菌殖據

在草莓葉片上時可能呈現潛伏感染，但病原菌仍持續產生孢子。另一種危害草莓果實之炭疽病菌 *C. acutatum* 的初級分生孢子 (primary conidia) 落在草莓組織上時，除了形成附著器還會產生次生分生孢子 (secondary conidia)，隨著彈濺水傳播至其他植株上，此期間草莓組織皆為無病徵狀態；附著器與次生分生孢子被認為是造成產果田嚴重感染炭疽病的重要來源。而潛伏感染期時間的長短，受環境溫度、濕度及肥料 (氮肥) 多寡等環境因子之影響，25°C 環境下可能 2~3 天就從潛伏感染，轉為發病狀態進而出現病徵；5°C 則是 6~17 天；5~10°C 時，*C. acutatum* 的潛伏感染期較 *C. gloeosporioides* 短，然而在較高溫度時則相似。

生物營養型的病原菌，感染植物後維持在細胞內並吸取養分，但不會造成植物細胞死亡。雖然炭疽病菌不被認為是真的生物營養型病原菌，但許多種類在其感染過程中確實皆有生物營養型階段，隨之轉為壞死營養型階段，而此種特性即稱為半生物營養型。*C. lindemuthianum* 孢子接觸到寄主表面後發芽並產生附著器，穿透菌絲 (penetration hyphae) 從附著器的基部發展出來，並刺穿表皮與細胞壁，於表皮細胞形成膨大的囊泡及初生菌絲，至此階段屬於生物營養型階段，寄主仍未顯現病徵。約 1~2 天後，植物質膜開始崩解，造成植物細胞死亡，隨之而來的次生菌絲 (secondary hyphae) 分泌大量的細胞壁分解酵素使細胞壁瓦解，進入壞死營養型階段。由 *C. higginsianum* 在阿拉伯芥的生活史可以知道，從孢子落在寄主表面到產生發芽管約需 2 小時 (germination)，並在 22 小時內形成附著器 (pre-penetration)，26 小時內



圖二、*C. higginsianum* 感染阿拉伯芥之發展過程。(引用自 Jayawardena et al., 2021)

侵入寄主，48 小時內為生物營養型階段，60 小時轉為壞死營養型階段（逐漸產生病徵），72 小時壞死營養型 (necrotrophic) 階段，6 天後形成產孢構造，孢子隨雨飛濺傳播至其他寄主上（圖二）。

許多炭疽病菌的感染過程中包含壞死營養型階段。此階段之病原菌會產生次生菌絲，致使寄主產生病徵，並藉由分泌有毒物質與細胞分解酵素殺死寄主細胞，隨後分解植物組織並且消耗作為病原菌生長之養分來源，病原菌存活在已死或正在死亡中的細胞並且完成其生活史。

結語

炭疽病菌的分類系統於近年漸趨一致，使該類菌種的分類鑑定方式有所依循，而正

確的分類攸關接續而來的防治策略擬定，對於產業與農民而言是基本且重要之資訊。臺灣草莓炭疽病截至目前為止，已知有 5 種不同種類可造成感染，而針對其中 2 種最主要致病菌 (*C. siamense* 與 *C. fructicola*) 之發病條件與特性，擬定田間預防與防治策略。炭疽病菌具有潛伏感染特性，而潛伏期間又可產生次生孢子不間斷的傳播，因此於育苗期間不可避免的高溫潮濕與頻繁午後雷陣雨的氣候型態下，搭設簡易遮雨設施與避免噴灌給水，成為繁殖健康種苗不可或缺之基礎設施。