

漫談花粉生理

王月雲

國立臺灣師範大學生物系

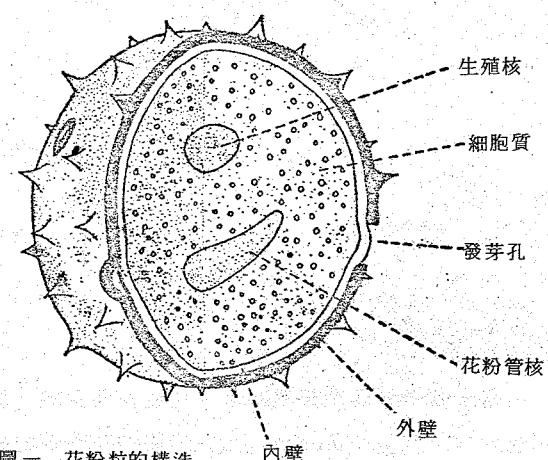
花粉是種子植物的小孢子，是植物為了保持種族的延續，為了將雄核能安全送達卵核而演化的構造。特別是在陸地生活的植物，為了將雄核的花粉能安全送抵柱頭而不必依賴水分為媒介；因此其花粉的外殼大都很堅硬，倘以肉眼觀察，其狀若粉末，惟以顯微鏡觀察；則其大小、形狀及花粉的外壁紋飾皆有不同的變化。此種差異不僅是植物個體之重要形態特徵，且可藉其特性了解植物族群間之關係。

一般植物產生的花粉，數量相當多，據日本中村先生對鴨跖草之研究，統計一朵花大約可生產六萬個花粉，其中能運抵柱頭者約有一千個，而實際上能形成種子者却只有五至十個而已，大多數的花粉藉著昆蟲或自然風到處飄浮，經過若干時間才掉落地面。

花粉粒的大小普通以花粉粒的極軸（長徑）與赤道軸（短徑）之長度表之；一般為5微米（ μ ）至200微米（ μ ）不等。花粉粒之形狀很複雜，有的雖然是同一種植物的花粉粒，由於觀察的角度不同有了很大的差異；依其極軸與赤道軸之比例，大多數呈立體形，有的呈球形、平球形及扁球形不等。花粉粒的顏色大都呈黃色至橘黃色。

一、花粉粒的基本構造

大部份的花粉粒都具有二層花粉壁如圖一；外層稱外壁（Exine），內層為內壁（Intine）。外壁較厚且堅實、它除了由纖維素（Cellulose）、果膠質（Pectin）、脂質、蛋白質等組成外，最主要是含有孢粉質（Sporopollenin）；因孢粉質是類胡蘿蔔素氧化之聚合物，能抗外界高溫、高壓及劇烈化學藥品的侵蝕，甚至可抵抗生物的分解，致使花粉落地後經年累月仍保持完整。花粉壁上所含的蛋白質就是人類對花粉過敏的主要物質，它是研究過敏性



圖一 花粉粒的構造

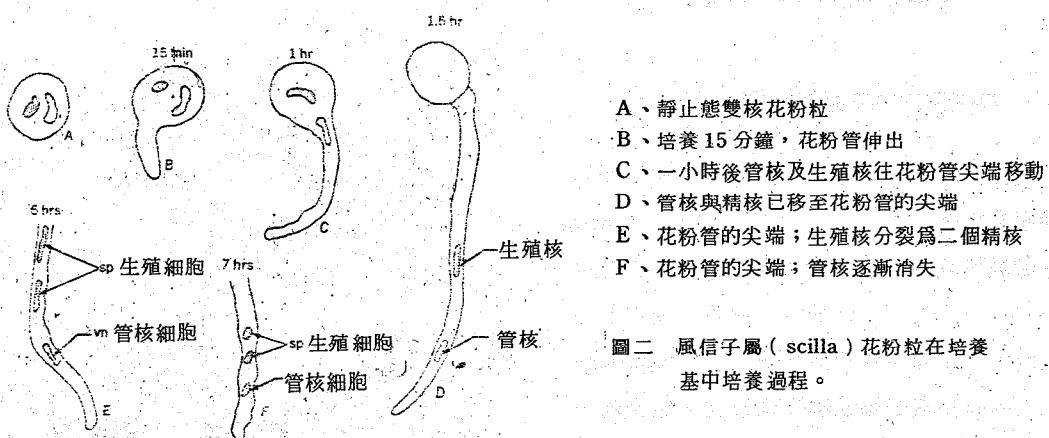
花粉病如枯草熱(Hay fever)的主要對象。某些雙子葉植物花粉的外壁還含有矽膠質、可保護花粉。花粉粒的內壁較薄；主要由纖維素、果膠質及胼胝質(Calloose)所構成，但也有某些種類欠缺其中之一部份者。其壁具有發芽孔，因該處之外壁極薄，發芽時花粉管可經此長出；依發芽孔之形狀，可分為管孔(Pore)及溝孔(Furrow)兩種。發芽孔的數目依種類不同而異，大多數雙子葉植物有三個或三個以上的芽孔，以等間隔並排於壁上，而大部份單子葉植物的花粉都只有一個溝孔。

花粉粒若經強酸(濃硝酸)、強鹼(氫氧化鉀)處理後，僅存外壁，壁上的溝孔及雕紋特別明顯。花粉粒的內部充滿著細胞質，還有生殖核(Generative Nucleus)、花粉管核(Vegetative Nucleus)等構造。有許多植物的花粉在成熟後，散佈前；一般會分裂形成二個或三個細胞的雄配子體，但是通常我們都把花粉粒形成了花粉管之後才稱它為雄配子體。

二、花粉萌芽

花粉真正萌芽是在雌蕊的柱頭上，但是有關花粉萌芽的知識大都在培養基上做實驗所得。只要花粉粒成熟，置于合適的培養基下培養，花粉很快就可萌芽，不但萌芽率高且花粉管伸長很快；據布林克(Brink)的實驗，他觀察棉花花粉在花柱的生長最快為2毫米/小時；若將此花粉置於培養基培養，平均為4~7毫米/小時；其培養基為2%洋菜，7%蔗糖，及少量酵母粉。

由圖二，風信子屬的花粉萌芽結果，可看出花粉管伸長之快(A,B)；當花粉管伸出後，管核及生殖核陸續移至花粉的尖端(C,D)。實際上花粉管伸長主要是局限在花粉管尖端約3~5微米(μm)處；花粉管的生長具有高度的極性。至於它在花柱內的生長，極性如何發生尚不明白。在培養基中培養野風信子的花粉粒六小時(E圖)；可發現生殖核分裂為二個精核，至七小時(F圖)可看到管核逐漸消失。



圖二 風信子屬(*Scilla*)花粉粒在培養基中培養過程。

由電子顯微鏡切片資料顯示，花粉管萌芽時，細胞內高爾基氏體由靜止態轉變成活動態，且有許多液泡形成。羅生(Rosen, 1970)研究花粉粒的細微構造，企圖找出花粉能否萌芽的分辨特徵，結果發現不能萌芽的花粉粒，在電子顯微切片圖中找不到液泡，只有類似的胞器；還有排列密集而呈靜

止的高氏體、粒線體、內質網等。他也發現百合的花粉粒不能萌芽是因缺乏澱粉。由細胞化學分析知花粉管尖端細胞富有核糖核酸（RNA）、蛋白質、多醣體（Polysome）及衆多液泡；並在尖端區約3至5微米下面的細胞，有許多造粉體（Amyloplast）；顯示能萌芽的花粉粒須具有足量的澱粉。

羅生爲了能配合花柱內花粉粒生長的實際情況，他以果膠及動物膠（gelatin）等替代洋菜膠，並改變膠的濃度及黏度；從事花粉管萌芽實驗。由於他還考慮雌蕊柱頭所分泌物質的成分、黏度、及滲透勢等；因此到目前爲止仍尚未找出真正在活體的萌芽條件。

去年，臺東縣新生國中鄭梅玉老師從事花粉管萌芽實驗，他以固體培養基取代一般教科書建議的蔗糖液（註）；優點是可防止觀測時樣品流動及污染顯微鏡；並探討採樣時間。他做成固體培養基方法如下：分別稱取0、3克、6克、9克及12克的葡萄糖置於三角瓶中，再加入蒸餾水至100 ml，配成0%、3%、6%、9%及12%的葡萄糖溶液，各取上述五種溶液加入0.5克洋菜，混合加熱使其充分溶解，趁熱倒在載玻片上，待涼凝固即可使用。將採回花粉撒放於各培養基上，內置一杯清水，用一玻璃罩罩住載玻片及清水，使培養基能保持相當濕度，每隔一段時間取出，放在顯微鏡下直接觀察萌芽率，並測量花粉管伸長的長度。結果發現葡萄糖的濃度以6%萌芽率最好，而12%的葡萄糖萌芽率最差，可能是濃度太高影響滲透勢。據有關花粉萌芽的資料顯示出不同種類的花粉，所適合培養基內糖濃度也不一致。例如北溫帶植物的花粉萌芽的最適濃度糖類一般爲15%至20%，而以蔗糖液最好，如杉樹的花粉。致於洋菜濃度大都是使用2%，鄭氏所使用洋菜濃度爲0.5%也許只適合鴨拓草的花粉；其他洋菜濃度有待進一步研究。除了培養基的條件外，採花的時間是勝敗的關鍵；有些植物的花季受限制，甚至有些植物即使在開花季節中每天也只開放很短的時間，例如常用的鴨跖草桃紅色的小花，只在清晨開放至午後即閉合，這種花粉只有上午十點鐘以前採回，以塑膠袋將小花包住，不致使已成熟的花粉於採回途中被風吹落。

三、花粉的成份分析

由於我們極想知道，什麼條件最適合於花粉的萌芽，不妨先瞭解花粉的成份及花粉生理條件，又由於花粉是主要的過敏原，因此花粉的成份分析更受重視，史坦利（Stanley, 1962）取材玉米、蒲菜、松樹等就大量物質作一統計，結果如表一：

由表一及有關資料顯示，在大量物質成份中，一般草本植物含醣量比其他被子植物高、裸子植物含醣量更低；蛋白質的含量及脂質的含量也都顯示草本的玉米及蒲菜較高，再根據灰分分析資料及纖維殘渣量；可得被子植物灰份只占乾重的5~7%，然裸子植物殘渣約占乾重的15~20%；由於纖維太多，因此使裸子植物在醣含量、脂質、蛋白質的比率均比草本植物少；不過不可否認的；凡含各成份較高者，一般萌芽率都高；同時由花粉成熟程度分析，也知花粉較成熟的，其一般各項含量也較高。

(一) 醣類

醣類是最主要的代謝物，在花粉管形成過程，須有充足氧氣，它消耗糖放出二氧化碳，足見花粉萌芽跟呼吸作用有密切關係。提姆（Tieghem）在一百五十年前就發現培養基中加入蔗糖有助花粉萌

表一：花粉中大量物質分析

植 物 名 稱	乾重量百分比 (%)			
	灰 份	醣 類	蛋 白 質	脂 質
玉 米 (<i>Zea mays</i>)	2.55	36.59	20.32	3.67
蒲 菜 (<i>Typha latifolia</i>)	3.70	17.78	18.90	1.16
撒 比 松 (<i>Pinus sabiniana</i>)	2.59	14.15	11.36	2.73
輻 射 松 (<i>Pinus radiata</i>)	2.35	13.92	13.45	1.80

芽，他也發現貯存醣量高的花粉粒萌芽率較高，如玉米含有 36~40% 糖（乾重量），而棕梠科的植物只含 1~2% 的糖；結果據調查統計，的確玉米花粉的萌芽率遠高棕梠科植物。

在花粉中，醣存在的形式也隨各植物而不同，如表二；在玉米花粉中大部份的醣類都以澱粉形式貯存，少部份以游離糖（註 2）存在，而在松樹花粉中，游離醣占極大多數；其中有 93% 以上的游

表二：花粉中的醣

植 物 名 稱	總 量	乾重量百分比 (%)		
		還 原 糖	非還原糖	澱 粉
玉 米 (<i>Zea mays</i>)	36.6	6.9	7.3	22.4
蒲 菜 (<i>Typha latifolia</i>)	31.9	0.05	18.9	13.0
棕 榆 (<i>Phoenix dactylifera</i>)	1.2	1.1	0.1	0.0
松 (<i>Pinus sabiniana</i>)	13.2	7.5	3.5	2.2

離糖，是以蔗糖存在，澱粉含量很少。除此之外，在松柏類花粉中，普遍都含有鼠李糖（Rhamnose）、棉子糖（Raffinose）及水蘇糖（Stachyose）、阿拉伯糖（Arabinose）、木糖（Xylose）及半乳糖（Galactose）也在大多數花粉中被發現。

（二）蛋白質、核酸

據分析花粉中蛋白質含量，平均約占乾重量的 11 至 30 %，也發現蛋白質含量高的花粉，萌芽較快。利用放射性追蹤實驗，顯示當花粉成熟時，花粉中已有 m - RNA 及 t - RNA，在萌芽過程，祇把這些 RNA 活化製造蛋白質而已，且發現了多醣體增加。然大衛 (David, 1970) 就萌芽與未萌芽花粉從事各類酵素活性檢驗，結果發現沒有顯著差異，表示萌芽過程沒有特殊酵素產生。一般常見的胺基酸均在花粉中被發現，同時找到一個特殊現象，是在貯存較久的花粉中，其麩氨酸 (Glutamic acid) 的含量較低，新鮮花粉中麩氨酸含量較高。並分析玉米不孕性花粉；發現其含脯氨酸 (Proline) 較少，丙氨酸 (Alanine) 含量較高，已受孕的花粉則相反；即脯氨酸含量較多而丙氨酸較少。在蘋果花粉研究也得相同結果；這似乎表示脯氨酸的含量多寡對花粉是否能萌芽是重要因素。至於脯氨酸與花粉萌芽關係，倘不明白；只知脯氨酸對細胞壁的合成有關，有待進一步研究。

(三) 矿物元素

花粉中礦物鹽的分析，一般是讓花粉在濃硫酸中先作成灰份，再由灰份作分析；主要是分析鉀、磷、鈣、鎂、硼等；結果如下表三，由結果分析發現不同種植物的花粉含礦物元素含量差異不大；只有棕梠科植物的花粉含鹽量較一般植物花粉高；同時含鐵、鋅量也較多；最有趣的是有關硼含量的分析，發現

表三：花粉中大量礦物元素分析

植物名稱	乾重重量百分比 (%)				
	灰份	鉀	磷	鈣	鎂
玉米 (<i>Zea mays</i>)	2.55	0.67	0.26	0.10	0.21
蒲菜 (<i>Typha latifolia</i>)	3.82	0.97	0.49	0.30	0.24
棕梠 (<i>Phoenix dactylifera</i>)	6.36	1.14	0.71	1.18	0.38
撒比松 (<i>Pinus sabiata</i>)	2.35	0.88	0.30	0.03	0.11
輻射杉 (<i>Pinus radiata</i>)	2.59	0.87	0.36	0.04	0.09

花粉中含硼量沒有其他部位高；可是大部份學者都認為硼參與花粉生長；因此史奇莫克 (Schmucker) 曾對硼影響花粉萌芽作研究，發現硼對任何植物的花粉，均有刺激萌芽作用，即使在培養基中加入極少量的硼；都可加速萌芽並提高萌芽率；後來證實硼是跟葡萄糖的代謝有關，它可提高葡萄糖代謝達 60 %，他發現以硼酸丁酯 (Butyl Borate) 對花粉的糖代謝最有效。一般花粉的硼含量約為每毫克乾重量 0.7 微克，然柱頭組織的硼含量約為此量的十倍多，花柱的含硼量約為花粉的 2 倍至 3 倍。據實驗知道花粉的生長及組織新芽的發育，硼是必備的。

(四) 胚質 (Callose) 及孢粉質 (Sporopollenin)

花粉中含胚質的部位主要是在花粉內壁；胚質是一種 β , 1, 3 葡萄糖的聚合物，它在花粉中含量比果膠質、纖維素含量多，在花粉成熟時，胚質含量較高，它會隨著萌芽而改變；雖然目前仍不確定胚質的生理功能，然它是一種重要且普遍的醣。在松樹花粉中，胚質占著整個生殖核細胞質的空間，且在花粉管延長伸入花柱時，胚質形成塞狀，此塞先在上端形成，並由外壁封住，如此可阻止細胞質流動，因此認為胚質有貯藏醣類及阻塞花粉管細胞質流動的作用。

孢粉質主要存在花粉之外壁；它是類胡蘿蔔素的氧化聚合物，其成份類似脂質 - 木栓質的物質；它可抵抗外界惡烈環境，包括高溫、化學藥品等侵蝕。

(五) 花粉色素

有百分之八十以上的花粉是呈黃色，它的主要成份為“類胡蘿蔔素”(Carotenoid)及“類黃素”(Flavonoids)二大類；在類胡蘿蔔素中，主要發現有 α -胡蘿蔔素、 β -胡蘿蔔素，蕃紅素(Lycopene)及葉黃素(Xanthophyll)等；這些類胡蘿蔔素在內、外壁均分佈著。而類黃素主要存在花粉的外壁。很少在花粉中找到葉綠素，然偶而可發現花青素。

花粉色素的功能，不少專家學者正在研究中；丁克(Tsinger)曾報導類胡蘿蔔素可刺激蘭花花粉的受精作用；桑莫多瓦(Samorodova)也證明受孕花粉比不受孕花粉堆積較多的類黃素，根據這點，專家想尋找類黃素是否為花粉萌芽的關鍵，結果仍告失望。如今只知培養基中若加入類胡蘿蔔素可促進花粉管生長。類黃素亦然，截至目前為止，仍不能肯定花粉色素的生理作用；有的認為花粉外有顏色可引誘昆蟲替它傳粉，也有的認為這些色素是維他命來源可作昆蟲的營養，使昆蟲樂意替它傳粉。另外一派學者認為花粉色素有保護作用，可避免太陽輻射光破壞花粉，這些爭論有待進一步研究。

(六) 維他命、賀爾蒙及類固醇

花粉中含有豐富的維他命，其成份如表四；這些維他命在生物裡主要是扮演著代謝作用時作為酵素的輔基。其中菸鹼酸含量較高，而生物素(Biotio)含量極少；葉酸含量也不高；每克乾重量

表四：花粉中維他命含量

維他命種類	每克乾重量所含微克數		
	蒙特那松 (<i>Pinus montana</i>)	綿毛赤楊 (<i>Alnus incana</i>)	玉米 (<i>Zea mays</i>)
B ₂ (核黃素) (註3)	5.6	12.1	5.7
B ₃ (菸鹼酸)	79.8	82.3	40.7
B ₅ (泛酸) (註3)	7.8	5.0	14.2
B ₆ (吡哆酸) (註3)	3.1	6.8	5.9
C (維他命C) (註3)	73.7	—	58.5
H (生物素) (註3)	0.62	0.69	0.52

約占 0.42 ~ 2.20 毫克。這些維他命的含量，於花粉萌芽期間會逐漸降低，在花粉貯存過程也減少，據專家研究，花粉中若缺乏某些維他命則會喪失活力。

花粉中也有生長調節劑，即植物生長賀爾蒙，如生長素 (Auxin)、吉貝素 (Gibberellin) 及細胞分裂素 (Kinetin) 等；在蘭花花粉中，專家曾分析並鑑定有吲哚乙酸 (Indole-Acetic Acid) 及吉貝素。若以人工合成的生長賀爾蒙加在花粉萌芽的培養基內，可刺激花粉萌芽及促進花粉管伸長的效果。

很意外地，在花粉成份分析中，專家找到跟人類生殖賀爾蒙相關的類固醇 (steroid)；如在棕櫚樹的花粉中分析出雌酮 (oestrone)；雌酮為人類生殖賀爾蒙之一。陸續又在其他植物的花粉中找到不少種性的賀爾蒙，並發現這些類固醇大部份都跟脂酸結合在一起。

究竟這些類固醇在花粉中有何作用？馬氏八拉 (Matsubara, 1968) 曾以膽固醇為例；分別以不同濃度的膽固醇 (cholesterol) 處理梨子花粉，觀察它對花粉萌芽率及花粉管伸長的作用，結果如表五；由結果明顯地看出膽固醇可促進梨子花粉萌芽率，並促使花粉管伸長，其中以每毫升含 2.5 毫克的濃度最好，可達增加 28% 的萌芽效果，花粉管的伸長也最快。濃度太高反有抑制作用，由菊花的

表五：膽固醇影響梨的花粉

膽固醇濃度 (mg/ml)	花粉管平均長度 (相對單位)	增加萌芽率 (%)
0	32.4	0
1	35.0	8
2.5	41.5	28
5.0	37.5	17

花粉研究，也有相同作用，效果更為明顯。至於膽固醇的作用原理及詳細機制，目前還不明白；只知膽固醇處理後的花粉，其分解細胞壁的酵素活性增加，致使花芽孔的管壁變軟；也許這就是促使花粉萌芽的主要原因。

他同時又以睪丸固酮 (Testosterone) 處理菊花的花粉，觀察其增加的萌芽率如表六；可明顯看出睪丸固酮在 10 P.P.M (百萬分之一) 即可增加 40% 的萌芽率，在 100 PPM 下，可增加 51.8% 的萌芽效果。

當我們瞭解花粉成份後，也許會產生更多的懷疑，如什麼物質 (或因子) 致使花粉趨向胚珠？花粉的什麼物質跟柱頭組織有關？花粉中的賀爾蒙、維他命及類固醇的生理功能如何？甚至花粉中管核的功能呢？我們將如何去模擬一個類似花粉管發育的真實環境？為了解決這些更複雜的問題；祇有等待大家繼續研究。面對著較重要的問題是，如果在臺灣，想從事花粉研究或示範實驗，那一些花粉容易萌芽？這問題已有報導，據林氏從事臺灣常見庭園草花的花粉研究，找到在一小時內能萌芽的有鳳仙花科的非洲鳳仙花及鴨跖草科的鴨跖草。此外根據我們初步探討；大頭茶的花粉也是一個很好的材料；

表六：墨丸固酮對菊花花粉的萌芽

培養基加墨丸固酮 (P.P.M.)	增加萌芽率 (%)
100	51.8
50	41.8
10	39.3
1	0.7
0 (培養基)	0

因它的花粉粒大而呈三角形，觀察萌芽時很容易。此外舊菖蒲也是很好的材料，至於常見的杜娟、美人蕉、朱槿、常春花，等雖可萌芽，但萌芽所需時間太長，不適合作示範教學。

有的花粉對於外界環境因子適應性很大，如非洲鳳仙花及鴨跖草，即使放在自來水或蒸餾水中均可發芽；但發芽後，大多數花粉會破裂；有的發芽後極易泄出原形質；因此若作長久研究最好的萌芽環境是在蔗糖液的培養基中進行，其濃度因品種而略有差異，在非洲鳳仙花以 6% 的蔗糖最適當，而鴨跖草則以 9% 蔗糖液較合適，在北溫帶的植物，其蔗糖濃度一般為 15~20% 最好。至於萌芽後花粉管伸長的快慢依不同材料及環境不同也有差別；在非洲鳳仙花的花粉，若置於 30°C，6% 蔗糖液培養，十分鐘即可伸長 28 微米，20 分鐘長 59 微米，半小時約 152 微米；然鴨跖草的花粉管伸長一般比非洲鳳仙花花粉管為慢，它在 9% 蔗糖液培養十分鐘尚未萌芽，30 分鐘約可伸長 13 微米，40 分鐘平均約 20 微米。

至於溫度影響花粉萌芽，林氏認為溫度對花粉萌芽差異很小。最重要的是選擇材料及採取花粉的要件，大都認為採花粉有時間性，如鴨跖草、鳳仙花等，尤其須採已成熟的花粉（圖三 A、B、C、D、E），且以塑膠袋裝好封緊，不要使採回的花粉，沿途將已成熟花粉掉落，同時取下的花粉不能存放太久，貯放時間與萌芽率呈反比關係。如以非洲鳳仙花為例，採後 24 小時，只剩為原來的 61%，2 天後剩下 30%，置存三天只剩 11%，至第四天後則完全不萌芽。鴨跖草的花粉也有相同的現象。在非洲鳳仙花與鴨跖草花的比較中，以前者為較好；因非洲鳳仙花的萌芽率高，花粉管伸長快，同時花期也較長；不像鴨跖草只有清晨至中午才開放，下午花就謝了。

在鳳仙花科除了非洲鳳仙花外，臺灣鳳仙花也有相同效果；臺灣鳳仙花為一年生草本，可以種子播於校園花圃內，約三個月即可開花，非洲鳳仙花屬多年生草本，在臺灣不易育出種子，然極易插枝成活；因此為教學方便，可利用校園花圃插枝，約三週後即可開花，不但可美化校景且實驗取材方便。



圖三 A：鴨跖草花

鴨跖草葉紫紅色，通常稱紫錦草，有纖毛、能開桃紅色小花、莖葉極脆易折，鴨跖草成長迅速、栽培容易，只要剪取枝條扦插於土壤，每日充分灌水、成長迅速，採花時注意在清晨十時前較好。

圖三 B：吊竹草 (*Zebrina pendula*)

吊竹草是鴨跖草的一種，花跟上述鴨跖草極像，仍可作為選取花粉的良好材料。



圖三C：鳳仙花 *Impatiens balsamina*

附 註

鳳仙花—又稱指甲花；屬鳳仙花科，原產印度，它生長時莖幹直立、植株高。花色有紅、粉紅、銅紅、白、紫等。花有單瓣、重瓣。花期長，春、夏、秋等季節都能開花。成熟花粉容易萌芽。



圖三D：非洲鳳仙花

非洲鳳仙花——屬鳳仙花科。莖幹較短且分枝多，開花於葉梢頂端，花色有紅、粉紅、薔薇紅、銅紅等色。開花容易、易栽培、且花期很長。
Impatiens sp. 花粉容易萌芽。

[註1]：一般在教科書從事花粉萌芽的實驗，通常以蔗糖水溶液培養花粉粒，可能是為了老師在實驗準備方便，而且在短時間內可獲教學效果；然而在文獻上，我們所找到的有關花粉管研究的條件，都在固體培養基中培養：本文所引專家的實驗結果大部份都是在2%洋菜培養基下所得。

[註2]：游離糖指游離的還原糖及非還原糖的總量。

[註3]：B₂ (Riboflavin), B₃ (Nicotinic acid), B₅ (Pantothenic acid), B₆ (Pyridoxine), C (Ascorbic acid), H (biotin)。

參考文獻

- 中山科學大辭典 (1972), 308~310。
- 王仁禮, (1972), “臺灣二葉松花粉的花芽性狀”。
- 林美月, (1980), “臺灣常見庭園植物之花粉萌芽；其形態形成及生理學之研究”科展作品。
- 黃敦友, (1970), “應用花粉學”。
- 黃增泉, (1969), “花粉生理”講義。
- 徐國土, (1971), “臺灣鴨跖草科的系統研究”臺大碩士論文。
- 鄭梅玉, (1981), “花粉管萌芽改良實驗”科展作品。
- Esau (1977) Anatomy of seed plants 歐亞書局。
- Heslop-Harrison, 1971 “pollen development and physiology” Ed. London, Butterworth.
- Jensen, W. A 1968 “cotton embryogenesis: pollen tube development in the nucleus” Can. J. Bot : 47, 383~385.
- Rosen, W. G. 1961 “studies on pollen-tube chemotropism” Am. J. Bot., 48, 889~895.
- Rosen, W. G. 1968 “ultrastructure and physiology of pollen” Ann. Rev. plant physiology 19 : 435~462.
- Matsubara, 1968 “Effects of steroids on pollen germination” pl. cell physiol. 9 : 565.
- Mcmorris, T. C. 1967 “Isolation of A sex Hormone from the water mould” Nature Lond, 215 : 320~321.