

國立臺灣大學生物資源暨農學院園藝暨景觀學系

碩士論文

Department of Horticulture and Landscape Architecture

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

氮及磷肥對兔眼藍莓光合作用、生長與開花之影響

The effect of nitrogen and phosphorus on photosynthesis, growth
and flowering in rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei* Ait.)

黃舜歆

Shun-Hsin Huang

指導教授：李國譚 博士

Advisor: Kuo-Tan Li, Ph.D.

中華民國 103 年 6 月

June, 2014

誌謝



首先感謝我的指導教授李國譚老師，在研究所三年來對我的許多包容還有愛心，也提供我實驗上的各種需要，老師平時的表達不多，但對學生的關懷讓我永遠難忘，也要感謝老師在大學時的授課及提供給學生的公共空間，啟發我對園藝的興趣。也感謝楊雯如老師，在我最低潮的時候拉了我一把，督促我面對生活及論文，幫助我熬過研究所的最後一段時間。也感謝陳振耀學長在大學部及研究所的陪伴及對我的肯定，還有何孟勳學長和許隆俊學長在實驗方法及器材操作上的建議及教導，以及王怡雯同學在生活及學業上的鼓勵，也謝謝廖浩慶、蔡明軒、黃佳音、昌佳致、黃凱煜、林宣佑、侯佳翰在實驗及照顧植物上的幫助，也謝謝其他畢業的學長姐發起的實驗室聚餐，讓這裡有家的感覺。也謝謝大學以來一直有共同興趣的學弟吳宗憲，陪伴我度過不少快樂時光，還有大學時的同學鮑怡臻，雖然研究所時不在同實驗室，仍然對我有許多的鼓勵及關心，也協助我準備論文的口試。系上禱告會的成員張凱傑、林聖恩、陳緯、吳宗瑾、趙勻碩，也謝謝你們的陪伴及禱告。

也感謝研究所時在校外一起住宿的室友俊傑、詠恩及海翔，讓我除了可以學習打理生活中的細節外，也嘗試尊重包容彼此的不同及與人相處，感謝他們包容我所造成的不便及不討喜之處，也謝謝就住在樓下的杜牧師及師母，謝謝他們在台灣的付出及平日的教導，讓我在三年來不用擔心住宿的問題，也在個人方面有所成長。

感謝我的家人，他們一直在背後默默支持我，有他們的供應我才能完成研究所的學業。謝謝爸媽在我出狀況的時候對我的鼓勵及包容，還有對我的信任。

最後我要感謝上帝，因為他應許的不只拯救，還有永遠的陪伴，而這些他都做到了！

目錄



圖目錄.....	ii
表目錄.....	iii
摘要.....	1
Abstract.....	2
第一章 前人研究.....	3
1.1 前言.....	3
1.2 藍莓之營養元素需求.....	4
1.3 肥料中銨根及硝酸根比例對藍莓生長的影響.....	6
1.4 藍莓之花芽分化.....	7
1.5 台灣藍莓生長概況.....	8
1.6 試驗目的.....	9
第二章 材料與方法.....	10
2.1 植物材料.....	10
2.2 不同氮磷濃度之肥料處理.....	10
2.3 光合作用之測量.....	11
2.4 葉片葉綠素計讀值之測量.....	11
2.5 葉片葉綠素計讀值與萃取葉綠素含量之回歸.....	12
2.6 營養生長測量.....	12
2.7 花朵數之計算.....	12
2.8 統計分析.....	13
第三章 試驗結果.....	14
3.1 氮、磷肥對藍莓葉片光合作用的影響.....	14
3.2 氮、磷肥對藍莓葉片葉綠素計讀值之影響.....	14
3.3 氮、磷肥對藍莓開花數及已開放花朵花芽數之影響.....	18
3.4 氮、磷肥對藍莓總枝條生長量之影響.....	19
第四章 討論.....	27
4.1 不同氮、磷施肥處理對藍莓光合作用及葉片葉綠素計讀值的影響.....	27
4.2 不同氮、磷施肥處理對藍莓開放花朵數、花芽數及每花芽產生花朵數之影響.....	28
4.3 不同氮、磷施肥處理對藍莓總枝條生長量之影響.....	29
第五章 結論.....	30
第六章 參考文獻.....	31
附錄.....	37

圖目錄

圖 1. 2013 年 3 月 28 日至 4 月 2 日(a)及 2013 年 9 月 25 日至 10 月 10 日(b) 不同氮磷處理藍莓葉片在不同光強度下的淨光合作用速率	15
圖 2. 於 2013 年 3 月 13 日(a)及 2013 年 11 月 29 日(b)量測不同氮磷處理藍莓葉片之 SPAD 讀值	16
圖 3. 2012 年 11 月 30 日至 2013 年 8 月 26 日不同施肥處理植株累計開放花朵數	20
圖 4. 2013 年 5 月 19 日至 2013 年 8 月 26 日不同施肥處理植株累計有開放花朵花芽數	21
圖 5. 2013 年 5 月 19 日至 2013 年 8 月 26 日不同施肥處理植株平均每花芽開放花朵數	22
圖 6. 不同氮、磷處理藍莓於不同日期之新生枝條總生長量	24
附圖一	37
附圖二	38
附圖三	39

表目錄

表 1. 不同之氮、磷肥施用量，對葉片葉綠素計讀值之影響(未比較控制組).....	17
表 2. 自 2012 年 11 月 30 日起至 2013 年 8 月 26 日累計之開花數、花芽數及每花 芽開放花數.....	23
表 3. 不同氮、磷處理藍莓枝條於不同日期總生長量	25

摘要



兔眼藍莓 (*Vaccinium ashei* Ait.) 為溫帶落葉果樹，低溫需求低、耐熱且對土壤適應力較強，有於台灣平地栽培之潛力。本研究以 3 年生盆植 'Blueshower' 兔眼藍莓為材料，探討氮、磷肥濃度對植株開花與生長之影響。處理為三個氮濃度(100、200、400mg/L)及二個磷濃度(200、400mg/L)之六種組合加上未施用氮磷之對照組共 7 種處理。於 2012 年 11 月 9 日開始每周處理一次肥料溶液。測量植株不同季節葉片之光合作用及 SPAD 值、施肥後之開花數、花芽數及每花芽產生花朵數，以及生長季中枝條總生長量。

秋冬季時，所有施用氮磷之處理植株葉片的淨光合作用速率彼此無差異且顯著高於未施用氮磷的控制組；夏季時所有處理植株之葉片淨光合作用速率彼此無差異且平均值略低於冬季施用氮磷處理之值。秋冬季施用氮磷之處理葉片葉綠素計讀值隨氮施用量增加而顯著上升、磷施用量不造成顯著差異且所有施用氮磷處理之值顯著高於控制組；夏季時施用氮磷之處理葉綠素計讀值與氮、磷之關係與秋冬季相同且平均值較秋冬季低；控制組之值較秋冬季高且與施用 100 mgN/L 之處理無顯著差異。代表在秋冬施用氮磷可顯著增加藍莓葉片之淨光合作用速率及葉綠素計讀值。植株之開花數隨氮之施用量增加而顯著增加，磷施用量未造成顯著差異，且所有施用氮磷之處理皆顯著高於控制組；花芽數及每花芽開放之花朵數不因氮磷施用量而有顯著差異，但氮磷之處理皆顯著高於控制組。植株總枝條生長量隨磷之施用量增加而顯著減少，與氮肥施用量無關，較低濃度之磷肥處理有較多之枝條生長量。

關鍵字：藍莓、營養生長、生殖生長，花期、肥培管理

Abstract

The rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei*) is a deciduous shrub with low chilling requirement, tolerance to high temperature and soil pH range, which has the potential for commercial cultivation in Taiwan's lowland. We investigated the effect of application of N and P on the performance of vegetative and reproductive growth of rabbiteye blueberry in Taiwan's lowland. Potted 3-year-old 'Blueshower' plants were fertigated weekly from 9 November 2012, with N at 100, 200, 400mg/L in combination with P at 200 or 400mg/L. Plants fertigated without N and P were served as the control.

Leaf photosynthesis rate and SPAD-502 value were measured in March and October, 2013, considered as overwinter leaves and summer leaves, respectively. In overwinter leaves, plants fertigated with any N and P conc. had higher photosynthesis rate than the control but no significant difference was detected among fertigation treatments; leaf SPAD-502 value also significantly higher in plants fertigated with N and P than control, and the value increased with N conc. but was not influenced by P conc.. In summer leaves, leaf SPAD-502 value was also increased with N conc. but was not influenced by P conc. There was no significant difference of photosynthesis rate and SPAD-502 value between all treatments.

Numbers of flowers and flowering buds were recorded from the beginning of treatment and both increased with increasing N conc. but was not influenced by P conc. Conc. of N, P only influenced numbers of flowers and flowering buds but did not affect timing of flowering. Cumulative shoot growth in 2013 decreased with increasing P conc. but was not influenced by N., and the control significantly lower than fertigated treatments.

Keywords: blueberry, vegetative growth, reproductive growth, flowering period, fertilizer management

第一章 前人研究



1.1 前言

藍莓為杜鵑花科(*Ericaceae*)越橘屬(*Vaccinium*)青液果節(section *Cyanococcus*)之多年生木本植物，原生於北美洲東部，屬內具多種物種，其中商業上主要栽培者為高叢藍莓(highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L.)、矮叢藍莓(lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait.)及兔眼藍莓(rabbiteye blueberry, *Vaccinium ashei* Reade)三種。矮叢藍莓分佈於美國及加拿大交界之五大湖區北部，具最佳之耐寒性及最高的低溫需求，為高緯度寒冷地區栽培之主要品種；高叢藍莓分佈於美國東北、與加拿大交界處至佛羅里達州北部，具有最佳之果實品質及果實大小，為目前最廣泛栽培之品種；兔眼藍莓分佈於美國東南佛羅里達州附近，具有較低之低溫需求、較廣的土壤 pH 值適應力及較佳之耐旱能力，可栽培於低緯度地區(Galletta and Bringhurst, 1990)。而近年來為拓展藍莓之栽培地區，亦發展出適合栽培於高緯度地區之半高叢藍莓(half-high blueberry)及適合低緯度地區之南高叢藍莓(southern highbush blueberry) (Retamales and Hancock, 2012)。其中半高叢藍莓為北高叢藍莓與矮叢藍莓之雜交，具有比矮叢藍莓長而直立之枝條，產量高於矮叢藍莓，且保留矮叢藍莓的耐寒性，適合高緯度地區商業生產(Finn et al., 1990)。而南高叢藍莓為北高叢藍莓與兔眼藍莓及同屬其他物種如 *V. darrowi* 之雜交後代，低溫需求低，可栽培於低緯度地區(Lyrene, P.M. 1990)，兼具較佳之土壤適應性及耐旱能力(Galletta, 1975)

藍莓果實中含有維他命 C(vitamin C)、類黃酮(flavonoids)、花青素(anthocyanin)等物質，使其具有抗氧化等保健功效(Prior et al., 1998; 張, 2006)，深受消費者喜愛。雖然作物原生於北美，但其栽培已遍及南美、歐洲，中國及日本等地，可全年供應鮮食藍莓(Retamales and Hancock, 2012)。根據聯合國糧食及農業組織(FAO)



於 2012 年統計，全球藍莓總裁培面積為 84823 公頃，產量約為 40 萬噸。台灣目前僅極少量本土生產之藍莓，多仰賴國外進口。據財政部關稅統計局統計，我國於民國 92 年鮮藍莓進口重量為 1.7 噸，進口價值為新台幣 528 萬元，至民國 102 年已增加至 56.4 噸，新台幣 1.9 億元，顯示台灣市場對藍莓需求量成長十分快速。

1.2 藍莓之營養元素需求

藍莓原生於 pH 4.3-5.2 之酸性且富含有機質之土壤內，偏好吸收銨根型態之氮肥(Korack, 1988; Watson, 1974)，在此酸性環境下，土壤將銨根氧化為硝酸根的硝化作用(nitrification)受到抑制，造成土壤中銨根比例大於硝酸根。當土壤 pH 值低時，土中有害之金屬離子(鋁、錳)的溶解度亦會增加，而藍莓吸收同為陽離子的 NH_4^+ 可競爭鋁、錳金屬離子的吸收，避免出現毒害症狀(Korack, 1989)，然而植物以釋放 H^+ 交換的方式來吸收 NH_4^+ ，使吸收過程伴隨著土壤酸化(Raven, 1988)，而土壤酸化又造成土中鋁、錳離子溶解度的增加，抵銷掉 NH_4^+ 的競爭，造成鋁、錳中毒的情形(Korack, 1989)。藍莓組織中的營養元素濃度較其他植物低，與蘋果比較，藍莓乾物中氮含量的百分比為蘋果的 80%，鉀為 32.5%，鈣 40%，鎂 52%，磷差異不大(Hanson and Hancock, 1996; Stiles and Reid, 1991)，因此藍莓對營養元素的需求相對較低，此特性或有助於生長於營養元素較少的酸性環境(Shoemaker, 1975)。pH 值亦是影響藍莓生長之重要因子，當生長環境 pH 值大於 6.0 時，藍莓植株出現新葉黃化提早掉落、枝條長度減少，乾物重減少及果實產量下降等現象(Hart et al., 2006; Rosen et al., 1990; Hayne and Swift, 1985; Townsend, 1969)，當 pH 值降至 3.5 以下時，則出現葉緣焦黑、植株停止生長等現象(Merill, 1939; Townsend, 1971)。由於藍莓根部較細，因此於有機質較多的疏鬆土壤內可有較好的生長(Retamales and Hancock, 2012)，種植於沙質壤土中時，建議之土壤有機質含量為至少 3%(Galletta and Bringhurst, 1990)。

微量元素中，藍莓最常出現鐵的缺乏症狀，造成新葉脈間黃化，而葉脈維持

綠色，葉面上出現綠色血管狀圖案，枝條生長量減少(Hanson and Hancock, 1996)，而缺鐵的常見原因為介質 pH 值過高，造成鐵溶解度降低植物無法利用，而非介質內缺乏鐵元素(Hart et al, 2006)。然而若於栽培時直接提供螯合態鐵元素(chelated iron)可改善因介質中鐵溶解度不足而出現的缺乏症狀(Holmes, 1960)。

商業生產藍莓常需定期施用肥料，在大部分地區的藍莓種植中，氮為最常需要添加的營養元素。藍莓植株缺氮時造成新生枝條長度及數目降低，生長季中抽梢次數下降，下方老葉黃化，提早落葉，產量下降；氮過多則造成枝條生長旺盛，但可能使枝條於生長季末期仍未成熟，於冬季受寒害而造成頂部死亡，產量下降，果實後熟緩慢(Hanson and Hancock, 1996)。在 C_3 植物中，氮為植物葉部與光合作用相關之酵素之重要成分，且光合作用相關酵素內的氮占了葉片氮的大部分比例，因此光合作用效率與葉片氮含量呈正相關(Evans, 1989)。葉面積及光合作用與植物的乾物產量直接相關(Borrell and Douglas, 1997; Peng et al., 1991)。高叢藍莓'Bluecrop'種植於有機質含量少的沙質土壤，施用硫酸銨 0、50、100、150 kg N/ha 後，以 100 kg N/ha 之處理有最高果實產量，施用 0 kg N/ha 者產量最低；而於冬季時，施用 150 kg N/ha 之處理有最嚴重的寒害，未施用氮肥之控制組寒害程度情形最輕，代表增加藍莓氮肥施用量可增加藍莓果實產量，但有其最適用量，過多或過少會減低其效益(Smolarz and Mercik, 1989)。

由於磷元素於土壤中的移動力較低，較不易被淋洗，因此野外之藍莓植株較少對施用之磷肥有反應；當植株缺乏磷時出現停止生長，葉片轉為深綠至紫色，葉片與枝條間夾角變小、平貼於枝條上等徵狀(Hanson and Hancock, 1996)。以矮叢藍莓為材料，連續兩年施用 0、46、92 kg P_2O_5 /ha 之磷肥，第二年時施用 46 及 92 kg P_2O_5 /ha 之植株內磷含量較未施用磷肥之對照組多 50%，然而所有植株之營養生長情形及果實產量無差異(Eaton and Stratto, 1997)。在低 pH 情況下，磷形成不溶性的化合物吸附在土壤上，降低植物對磷的利用效率(Warman, 1987)。過量的磷會抑制藍莓對鐵離子的吸收，使藍莓幼葉出現缺鐵的徵狀(Brown and Draper, 1980)。



1.3 肥料中銨根及硝酸根比例對藍莓生長的影響

植物於土壤中吸收氮元素之型態主要為銨根(NH_4^+)及硝酸根(NO_3^-)兩種，大部分植物於兩種型式的氮肥同時存在時，有較佳的生長(Errebhi and Wilcox, 1990)，若銨根為唯一氮肥來源或濃度過高時植物易出現葉緣焦黑、葉色變淡、葉面積縮小、植株乾重下降及枝條生長受抑制等現象(Britto et al., 2001; Gerendás et al., 1997)。高等植物中，谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS) 及谷氨酸合酶(glutamate synthase, GOGAT) 為植物同化所吸收之銨根的主要酵素，而若植物吸收之氮元素為硝酸根型態，則必須先以硝酸還原酶(Nitrate reductase, NR)及亞硝酸還原酶(Nitrite reductase, NIR)還原為銨根後再行同化(Lea and Mifflin, 1974)。植物適應不同氮源型態之能力與其內部代謝氮的酵素活力有關(Lee and Steward, 1987)，高叢藍莓相較於草莓及覆盆子，植體內硝酸還原酶之活性低且只存於根部，顯示高叢藍莓較偏好之氮源為銨根型式(Claussen and Lenz, 1999)；而南高叢藍莓'Sharpblue'施用以氮之放射性同位素 ^{15}N 標定之 $(\text{NH}_4)\text{SO}_4$ 及 NaNO_3 後，觀察藍莓組織內放射性含量以得知藍莓吸收銨根及硝酸根的速率，結果發現施用 $(\text{NH}_4)\text{SO}_4$ 之植株於48小時，平均每克乾物中含有79毫克施用之氮肥，而施用 NaNO_3 者則為40毫克，顯示南高叢藍莓對銨根有較快的吸收速率(Merhaut and Darnell, 1995)。當藍莓之氮肥來源為純硝酸根時，其乾重及枝條長度顯著低於氮肥來源純銨根及銨根和硝酸根混合者(Peterson et al., 1988; Townsend, 1967)。高叢藍莓施用純銨根與施用銨根及硝酸根比例為1:1時有相同乾重及枝條長度(Townsend, 1967)，然而亦有報告指出高叢藍莓及兔眼藍莓於銨根:硝酸根比例大於3:1時，出現葉緣焦黑及植株乾重下降的情形(Takamizo and Sugiyama, 1991)，顯示藍莓雖偏好銨根之氮肥型態，於銨根濃度過高(銨根:硝酸根 $\geq 3:1$)時仍可能出現銨毒害症狀。



1.4 藍莓之花芽分化

藍莓花芽分化受光周影響，矮叢藍莓之花芽分化條件為日長少於 12 小時，誘導時間 5-6 周可產生正常花芽，且產生之花芽數目隨著日長的縮短而增加，顯示日長對花芽分化之影響應為數量性而非質量性(Aalder and Hall, 1964; Hall and Ludwig, 1961)。高叢藍莓花芽分化機制與矮叢藍莓相似，在日長 8、10、12 小時之日長誘導 8 周下可產生花芽，而同樣誘導時間下，14 及 16 小時之日長則產生較少花芽(Hall et al., 1963)。兔眼藍莓之花芽分化臨界日長亦約 12 小時左右，而當日長減少時，花芽密度增加且花朵開放期間縮短，有較整齊的開花(Darnell, 1991)。

溫度可影響許多植物對光周的反應(Rees, 1987)。以草莓(*Fragaria xananassa* Duch.)之短日型品種為例，當日長小於 12 小時，於 15-20°C 植株產生最多花芽，若將溫度降低至 10-15°C，則植株在較長光周期也可開花，代表較低的溫度可補償光周期對花芽分化誘導的不足，使短日植物在較長的光周下開花(Darrow, 1936; Hartman, 1947; Heide, 1977)，且當溫度增加時，亦需要更多循環的光周誘導才能使植株開花(Sonsteby, 1997)。在矮叢藍莓(lowbush blueberry)中，植株可於兩種日長(11 及 13 小時)及兩種溫度(10°C 及 21°C)的各種組合下形成花芽，但在 21°C 下表現較佳，而在 15 小時日長下，21°C 有部分植株產生異常花序、其餘植株無花芽形成，10°C 則全無花芽產生(Hall and Ludwig, 1961)；而 Aalder 及 Hall(1964)亦觀察到在日長 15 小時的情形下，種植於溫室外的矮叢藍莓可進行花芽分化，推測是由於野外低溫的緣故，使植株於長日情形下產生花芽。南高叢藍莓'Misty'於可進行花芽分化的短日下，在較低的溫度(21°C)下，不論誘導時間的長短(8 周或 4 周)，皆可形成花芽且花芽數量無顯著差異，只是誘導 8 周者有較快的開花速率；而在較高溫度(28°C)下，誘導 4 周植株未形成花芽，只在誘導 8 周之植株形成花芽，形成之花芽體積較小、數量顯著低於 21°C 之處理，且於實驗過程中完全未開花(Spann et al., 2004)。



1.5 台灣藍莓生長概況

台灣藍莓最初由國立臺灣大學生物資源暨農學院附設山地實驗農場(梅峰農場)於 1970 年左右引進，由於引進之品種為低溫需求高之北高叢藍莓，限制當時藍莓只可種植於高海拔之台灣山地，而未在台灣推廣，至 2007 年時重新引進低溫需求之兔眼藍莓及南高叢藍莓，於臺灣大學生物資源暨農學院附設農業試驗場園藝分場(臺大園藝分場)及臺大園藝系溫室種植，並出現秋冬於當季枝條開花結果的現象(Li, 2009)。

觀察種植於臺大園藝分場之藍莓(品種主要為兔眼藍莓及南高叢藍莓)，植株於 4 月初時，開始於上季枝條萌發新枝條，5 月時於植株基部附近萌生吸芽(sucker)，多可形成粗壯之當年生枝條，可作為樹形的主要結構及未來枝條更新之用，而枝條生長可持續至 9 月，生長速率之高峰為 7-8 月，枝條生長期間需注意水分供給，若水份不足造成生長中枝條頂部乾枯，則可能造成接近頂部之數個葉芽萌發，形成多且瘦弱之簇生枝條；5-7 月為果實採收期；9 月時植株基部附近亦會萌生吸芽，然數量不若 5 月般多；9 月下旬時開始花芽分化，肉眼可見成熟枝條頂部之營養芽開始膨大轉為花芽，藍莓之營養芽轉為花芽順序為枝條頂端至基部，然而栽培於台灣北部平地時，由於部分枝條於此時仍持續生長或頂端仍未成熟，而出現花芽分化於枝條中偏上段開始的情形；約於 11 月時，葉色開始轉紅及漸漸落葉，然而不同於傳統栽培地區之藍莓於冬季完全落葉之情形，於台灣栽培之植株於冬季並不會完全落葉，至翌年萌發新芽時，枝條上仍留有約 30%之老葉，且多位於枝條上部，即上一生長季中較年輕之葉片；另一與傳統栽培國家不同之現象為花期，植株於 10 月初即有零星之花朵開放，持續至翌年 2 月，2 月時花朵開始大量開放，2-5 月為主要之花期，種植於溫室內之藍莓主花期可較室外植株提早 2-4 周；觀察種植於溫室內沒有昆蟲授粉的情形下，花朵約於開放 2 周後花瓣及雄蕊脫落，若氣溫較高(約 6-7 月時)花朵約 1 周凋謝。

藍莓需仰賴蜜蜂進行授粉以提高著果率，增加產量(Davies and Buchanan,

1979)。北美洲有許多原生種蜜蜂為藍莓的高效率授粉者，只要一次的訪花便可以
有約 30%的著果率，若訪花次數增加則可提升著果率至 70%及增加 28%的果實重
量(Danka et al., 1993)；而種植臺大園藝分場溫室內之兔眼藍莓，在無授粉昆蟲的
情形下，結果率極低(少於 1%)，因此台灣本地合適之授粉昆蟲有無，為影響藍莓
著果之關鍵因素。

1.6 試驗目的

藍莓雖為溫帶落葉果樹，已證實低溫需求之藍莓品種(兔眼藍莓、南高叢藍
莓等)可於台灣北部平地正常開花(Li, 2009)，因此藍莓於台灣之種植可不被局限於
與溫帶氣候相近之高海拔地區，加上台灣市場對藍莓的需求於近年來增加快速，
應有於台灣商業生產之潛力。

傳統溫帶栽培地區之藍莓於冬季完全落葉進入休眠，之後春季於枝條上無成
熟葉片之情形下萌發花芽；而藍莓栽培於台灣時出現冬季葉色轉紅但落葉不完
全、且於秋冬季零星開花之現象，與國外藍莓於冬季完全落葉及集中春天開花之
現象有所差別，若植株於冬季仍有殘留之葉片，則藉由維持殘留葉片之功能，應
可增加植株秋冬季之碳水化合物含量，增加其秋冬季開放之花朵數及翌年枝條盟
發表現，達到產期調節及促進生長的效果。本研究以全年施用不同濃度氮磷肥的
方式，探討施用氮磷之有無及濃度，對藍莓葉片淨光合作用速率、葉片葉綠素計
讀值、開花表現及枝條生長量的影響，期能得知於台灣栽培藍莓時，全年施用肥
料及不同氮磷濃度對植株之影響。

第二章 材料與方法

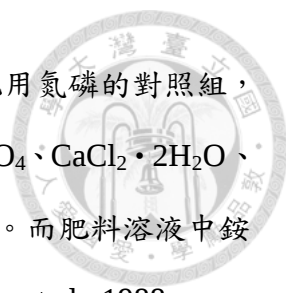


2.1 植物材料

本試驗所使用之材料為 2010 年 10 月 14 日及 2011 年 5 月 31 日扦插之兔眼藍莓(*Vaccinium ashei*) 'Blueshower' 品種，插穗取自當季生長之成熟綠枝，每穗長約 10 公分，除葉至插穗剩餘最上方三片葉子，底部切口處沾吲哚丁酸(Indole Butyric Acid, IBA) 2000 ppm，扦插使用之配方為泥炭土：真珠石=1:2(v/v)之介質，移入臺灣大學生物資源暨農學院附設農業試驗場園藝分場網室扦插床，設施內設有自動噴霧系統，設定每兩小時噴霧一分鐘。所有插穗於 2011 年 9 月 1 日移植至三吋黑色軟盆，種植於臺灣大學生物資源暨農學院附設農業試驗場園藝分場之環控溫室，介質配方為泥炭土：真珠石=2:1(v/v)，期間以花寶二號(N:P₂O₅:K₂O=20:20:20, HYPONEX no.2, HYPONEX Co., Marysville, Ohio)稀釋 1000 倍水溶液與酸性肥料(FeSO₄ · 7H₂O 0.0002M+EDTA-2Na 0.0001M+(NH₄)₂SO₄ 0.002M+0.0094M 濃硫酸水溶液)澆灌，每周施用一次；噴灑蘇力菌 1000 倍及窄域油 500 倍防治病蟲害。2012 年 8 月 15 日移盆至盆徑 13 公分，盆高 17.5 公分，容積約 2 公升之盆內，介質配方為泥炭土：真珠石=2:1(v/v)，種植場所及給予肥料之種類及頻率不變。2012 年 10 月 1 日起停止施肥，2012 年 10 月 27 日選取其中 35 株生長勢相近之植株，移盆至盆徑 21 公分，盆高 20 公分，體積約 5.4 公升之盆內，介質配方為泥炭土：真珠石=2:1(v/v)，預備進行試驗；試驗採用完全隨機設計(complete randomized design, CRD)，每植株為 1 試驗單位，每處理重複 5 植株。

2.2 不同氮磷濃度之肥料處理

本試驗處理之變因為肥料溶液中氮與磷的濃度，肥料溶液中除氮磷之外含有同樣濃度的 K⁺(5.13mM)、Ca²⁺(2mM)、Mg²⁺(1mM)；處理為三個氮濃度(100、200、



400 mg/L)與二個磷濃度(200、400 mg/L)的六種組合，再加上未施用氮磷的對照組，共有七種處理。使用之藥品為 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 、 NH_4NO_3 、 H_3PO_4 、 K_2SO_4 、 $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ (所有藥品來源為 Nacalai Tesque, Inc., Kyoto, Japan)。而肥料溶液中銨根與硝酸根之比例參考前人研究(Claussen and Lenz,1999; Peterson et al., 1988; Townsend, 1967; Takamizo and Sugiyama, 1991)，決定為 $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-=2:1$ 。自 2012 年 11 月 9 日開始每周施用一次，每次施用 600 ml/plant；植株於施用前一天充分澆水，施用後收集底部滲出液 10 分鐘，量測其體積為 300~500 ml。

2.3 光合作用之測量

於 2013 年 3 月 28 日至 4 月 2 日，量測植株於 2012 年 10 月萌發，經過冬季至翌年春天仍存留之葉片之光合作用速率；於 2013 年 9 月 25 日至 10 月 10 日量測植株於當年 5 月萌發之葉片之光合作用速率。量測時每植株選取 1 片位於枝條中段，葉芽未萌發或開花、形成花芽且生育良好之葉片，使用 LI-6400 可攜式光合作用測定儀(含人工光源 6400-02B Blue/Red LED source) (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)，二氧化碳以 LI-6400 注射器(inject system)及 CO_2 鋼瓶(cylinder)提供，維持濃度在 360 ppm，葉箱濕度維持在 50 至 60%，流速控制為 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ 。測量葉片在光強度 0、100、200、400、800、1200 及 $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下之淨光合作用速率(net photosynthesis rate)。

2.4 葉片葉綠素計讀值之測量

於 2013 年 3 月 13 日，量測處理植株於 2012 年 10 月生長之葉片 SPAD 讀值；於 2013 年 11 月 29 日量測處理植株於 2013 年 5 月生長之葉片 SPAD 讀值。量測時每植株選取 1 片位於枝條中段，葉芽未萌發或開花、形成花芽且生育良好之葉片，以葉綠素儀(SPAD-502, Minolta, Tokyo, Japan)於葉片中段主脈兩側量測三次，取三

次數值之平均為此植株之葉綠素計讀值。



2.5 葉片葉綠素計讀值與萃取葉綠素含量之回歸

於 2013 年 10 月 15 日，以 SPAD-502 量測葉片之葉綠素計讀值，每葉量測三次，取三次平均為此葉之葉綠素計讀值，再自同一葉片上取三片直徑 0.6 公分、面積 0.28 cm^2 之葉圓片，置入 5ml DMF (N,N-Dimethylformamide) 中，於黑暗中靜置三天後，置於水平搖晃儀上搖動一天，吸取溶液至長度一公分之石英管內，以分光光度計(U-2001, Hitachi Instrument, Tokyo, Japan)測定溶液 647nm 及 664.5nm 之吸光值，以公式:總葉綠素(mg/L) = $17.90A_{647} + 8.08A_{664.5}$ 決定溶液內總葉綠素之濃度 (Inskeep and Bloom, 1985)。再將公式所得之總葉綠素濃度與記錄之葉綠素計讀值做回歸可得：

$$A = -1.872 + 0.168 \times S \quad r^2 = 0.8310 \quad P < 0.01$$

A：DMF 溶液內總葉綠素含量(mg/L)

S：SPAD-502 讀值

而 5ml DMF 溶液中總葉綠素含量為 $(A \times 5\text{ml}) / 1\text{L} = A / 200$ ，5ml DMF 溶液中 3 片葉圓片面積為 $0.28 \text{ cm}^2 \times 3 = 0.84 \text{ cm}^2$ ，每平方公分葉片之總葉綠素含量(F)為 $(A / 200) \div 0.84$ ，代入葉綠素濃度回歸公式：

$$F(\text{mg} / \text{cm}^2) = (-1.872 + 0.168 \times S) / 168$$

2.6 營養生長測量

於 2013 年 4 月 2、5 月 22 日、6 月 20 日、7 月 26 日量測植株當季生長枝條的總長度。

2.7 花朵數之計算

自 2012 年 11 月 30 日開始，每隔一周記錄一次當周新開放花朵數量；自 2013

年 5 月 12 日起於計算花朵數時一併計算有開放花朵之花芽數，同樣採累計，並將花朵數除以花芽數得每芽花數(Flower /Bud)；2013 年 5 月 12 日以前之花芽數以枝條上花朵開放之痕跡推估。判斷花朵開放之標準為花冠呈筒形開展且前端開裂露出柱頭。花朵計算過後以簽字筆於花萼部分標記，避免重複計算。

2.8 統計分析

本試驗採用完全隨機設計 (complete randomized design, CRD)，共有七處理，每處理五重複；其中六處理為一因子兩個變級、一因子三個變級的複因子試驗，另一處理為控制組。試驗所測得之各數值以變方分析(Analysis of variance, ANOVA)測量所有處理之差異是否有顯著性，以最小顯著差異性分析(Fisher's protected least significant difference test, LSD)兩兩比較各處理間之差異是否達顯著水準($P=0.05$)。將試驗所得之數值依單一因子之變級(本試驗中為氮施用量及磷施用量)排列後，以一次線性迴歸方程式，觀察此一因子變級改變所產生之反應，作為試驗中此因子之主效應分析。統計軟體為 CoStat 6.101 software(CoHort Software, Monterey California, USA)。繪圖軟體為 Sigma Plot 10.0 software (Systat Software Inc, San Jose, California, USA)。

第三章 試驗結果



3.1 氮、磷肥對藍莓葉片光合作用的影響

所有施肥處理植株越冬之葉片，皆於光強度 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 達到最高光合作用值，光補償點為 $0-50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之間(圖 1a)，未施用氮、磷之控制組最高光合作用值($2-4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)顯著低於其他施用氮、磷處理的最高光合作用值($8-10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，施用氮、磷的所有處理最高光合作用值彼此無顯著差異；生長季葉片中，所有處理同樣於光強度 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 時達到最高光合作用值($7-9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)(圖 1b)，所有處理在各光度下的光合作用值皆無顯著差異，最高光合作用值低於冬季葉片施用氮、磷處理的最高光合作用值($8-10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，高於冬季葉片控制組的最高光合作用值($2-4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

3.2 氮、磷肥對藍莓葉片葉綠素計讀值之影響

不施用氮、磷的情形中，冬季葉片中控制組的平均 SPAD 值為 26.67，顯著低於其他施用氮、磷之處理(圖 2a)；而在生長季葉片中，控制組平均 SPAD 值為 33.34，高於冬季葉片，與施用氮、磷處理中氮施用量最少的兩個處理：N100P200、N100P400 無顯著差異(圖 2b)，此二處理平均 SPAD 值分別為 37.7 及 35.68。

在施用氮、磷的情形下，冬季葉片在施用相同磷濃度時，除了處理 N100P400、N200P400 外，其餘處理之平均 SPAD 值皆有隨施用氮濃度增加而上升的情形，生長季葉片中同磷濃度所有處理皆有此趨勢；施用相同氮濃度時，冬季葉片中除了 N100P400 之 SPAD 平均值顯著高於 N100P200 外，其餘同氮濃度之處理無顯著差異，而在生長季葉片中則是所有相同氮濃度的處理皆無顯著差異。不論是冬季或

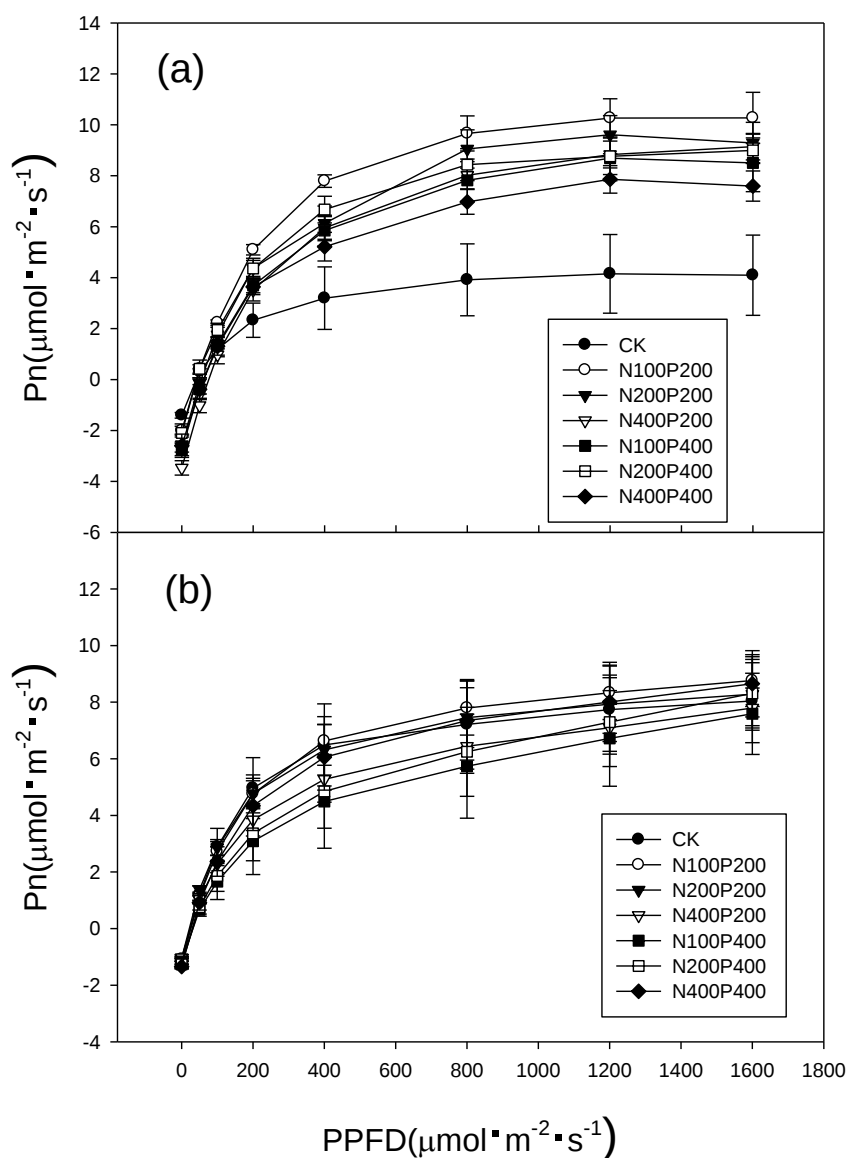


圖 1. 2013 年 3 月 28 日至 4 月 2 日(a)及 2013 年 9 月 25 日至 10 月 10 日(b) 不同氮磷處理藍莓葉片在不同光強度下的淨光合作用速率

Fig 1. The net photosynthesis rate of blueberry leaves of different nitrogen and phosphorous treatment under different PPFD at 28 Mar. to 2 April, 2013(a) to 25 Sep. to 10 Oct., 2013(b). Vertical bars represent standard errors (S.E.), $n=5$. One way analysis of variance(ANOVA) was used, differences was considered statistically significant at $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$ and $P \leq 0.001$, represent as *, ** and *** respectively. ns means $P > 0.05$, considered as non-significance.

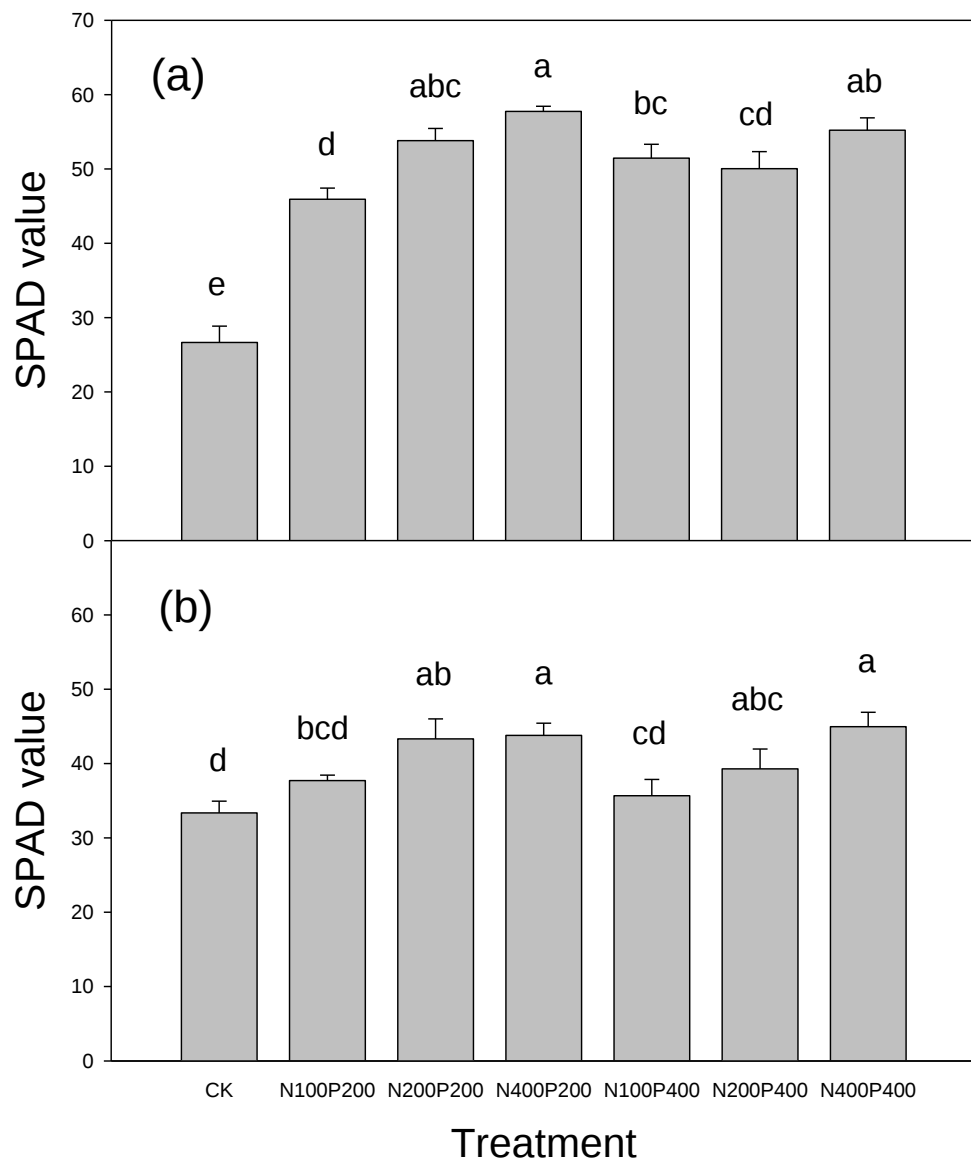


圖 2. 於 2013 年 3 月 13 日(a)及 2013 年 11 月 29 日(b)量測不同氮磷處理藍莓葉片之 SPAD 讀值

Fig. 2. The measurement of different nitrogen and phosphorus treatment blueberry leaves SPAD-502 value of overwinter leaves at 13 Mar., 2013(a) and summer leaves at 29 Nov., 2013(b). Vertical bars represent standard errors (S.E.), $n=5$. Letters indicate mean separation by LSD test at $P \leq 0.05$ in each season.

表 1. 不同之氮、磷肥施用量，對葉片葉綠素計讀值之影響(未比較控制組)

Table 1. The effect of nitrogen and phosphorus concentration on leaf SPAD-502 value, CK was not compared.

Nitrogen conc. (mg/L)	Phosphorous conc. (mg/L)			
	200	400	200	400
	Overwinter leaves ^z		Summer leaves	
100	45.9±3.31 bA ^y	51.5±4.12 aB	37.7±0.74 bA	35.68±2.18 bA
200	53.8±3.71 aA	50.1±5.11 bA	43.32±2.68 abA	39.28±2.67 abA
400	57.7±5.11 aA	55.2±3.73 aA	43.8±1.62 aA	44.96±1.93 aA
Significance ^x				
N	***		**	
P	ns		ns	
N × P	*		ns	

^z The CK treatment are not been compared in this table

^y Mean ± standard error(n = 5). Means within a column (in small letter) and within a row(in capital letter) followed by the same letters are not significantly different by LSD test ($P < 0.05$)

^x F-test of ANOVA. *, ** and ***, significant at 5%, 1% and 0.1% levels, respectively.

生長季葉片，SPAD 值皆受氮濃度的影響而不受磷濃度的影響；冬季葉片中，當磷濃度為 400 mg/L 時，氮與磷對 SPAD 的影響產生交感(表 1)。冬季葉片中，控制組的平均 SPAD 值為 26.67，顯著低於施用氮、磷平均 SPAD 值(45-60)，生長季葉片中，控制組 SPAD 值為較冬季葉片來的高，施用氮、磷處理的 SPAD 值則為 35-45，較冬季葉片低。將葉綠素計讀值以回歸方程式: $F(\text{mg}/\text{cm}^2) = (-1.872 + 0.168 \times S) / 168$ 換算為總葉綠素含量之結果見於附圖 2。

3.3 氮、磷肥對藍莓開花數及已開放花朵花芽數之影響

各處理雖有不同的花朵開放數目，但有相同的花朵開放趨勢，依花朵開放速率分為三個階段(圖 3)：第一階段為 2012 年 11 月 30 日至 2013 年 1 月 25 日，此階段所有處理花朵緩慢開放，花朵數未出現顯著差異，平均每周約開放 2.9 朵花，所有植株開放花朵數皆未超過 50 朵；第二階段為 2013 年 1 月 25 日至 2013 年 6 月 24 日，各處理花數快速增加且處理間出現顯著差異，此階段內開花數最多之處理為 N400P400，每株平均花數由 48.6 朵增加至 1073.62 朵，平均開花速率為 64 朵/周，並於 2 月 8 日至 5 月 19 日間顯著高於其他所有處理，而 2013 年 5 月 27 日之後則與處理 N200P200、N400P200 之間無顯著差異；開花數最低之處理為 CK，每株平均花數由 5.4 朵增加至 388.4 朵，開花速率為 21.7 朵/周，花數顯著低於其他所有處理。其餘處理 N100P200、N200P200、N400P200、N100P400 及 N200P400，平均花數由 24.7 朵增加至 773.8 朵，開花速率為 46.8 朵/周；第三階段為 2013 年 6 月 24 日至 2013 年 8 月 26 日，所有處理之花朵開放速率下降至 4-8 朵/周，此時期結束之後所有植株不再有花朵開放。而在第二階段中之 4 月 26 日至 5 月 12 日，所有處理開花速率曾短暫下降，之後重又上升，但速率較之前來的低(圖 3)。。去除控制組後以 2-way ANOVA 統計分析有施氮磷處理之開花數(表 2)，顯示各處理最後開花數量受肥料中氮肥含量影響，較多的氮肥在花期結束時可有較多花朵數，不受磷肥含量的影響(圖 6)；氮肥與磷肥兩者之間並無交感。



於 2013 年 5 月 12 日至 2013 年 8 月 26 日計算已有開放花朵之花芽數(圖 4)，而 2012 年 11 月 30 日至 2013 年 5 月 12 日之間未計算花芽數，以枝條上花朵開放之痕跡推估 2013 年 5 月 12 日之花芽數。所有處理的花芽數於 2013 年 5 月 12 日至 7 月初有較快的上升速率，7 月初至 2013 年 8 月 26 日上升速率減緩，此趨勢與花朵開放數增加的趨勢一致(圖 3)。控制組有最少之花芽數，由花芽數由 5 月 12 日之 88.2 增加至 8 月 26 日之 122.8，與處理 N100P200、N100P400 及 N200P400 無顯著差異，其餘施用氮、磷之處理花芽數由 5 月 12 日之 120.4-157.2 增加至 8 月 26 日之 163.6-213.2 且彼此之間無顯著差異；去除控制組後以 2-way ANOVA 統計分析有施氮磷處理之花芽數，顯示氮與磷皆對花芽數無影響(表 2)。每芽花數於記錄之時間內變化不大(圖 5)，控制組為 3.25 flower/bud，低於有施氮磷處理的 5.59-4.31 flower/bud，去除控制組後以 2-way ANOVA 統計分析有施氮磷處理之每芽花數，顯示氮與磷皆對每芽花數無影響(表 2)。

3.4 氮、磷肥對藍莓總枝條生長量之影響

2013 年 4 月 2 日時，施用氮、磷的處理新生枝條總長度已達 7-30 公分，而控制組枝條尚未開始生長，此時所有處理的新生枝條總長度無顯著差異(圖 7)。5 月 22 日之後新生枝條總生長量開始出現顯著差異且顯著性隨時間增加(表 3)，其中 5 月 22 日時處理 N400P400 枝條生長量排名第三，處理 N100P200 排名第五，6 月 22 日之後 N400P400 降為第五，N100P200 升為第三，顯示在 6 月 22 日之前 N400P400 有相對較高的生長速率，之後生長速率下降，而 N100P200 則有相反的情形，枝條生長至九月達最大長度，十月之枝條生長量與九月無太大差異，所有處理枝條生長有相同趨勢，呈 S 型曲線，於 4-5 及 10 月生長速率較低，6-9 月間生長速率較高。去除控制組後以 2-way ANOVA 統計分析有施氮磷處理之之條生長量(表 3)，顯示生長量主要是受到磷肥的影響，較多磷肥可得到較低的枝條生長量，與氮肥無關，氮肥與磷肥之間無交互。10 月 20 日時在施用相同氮濃度情形下，總

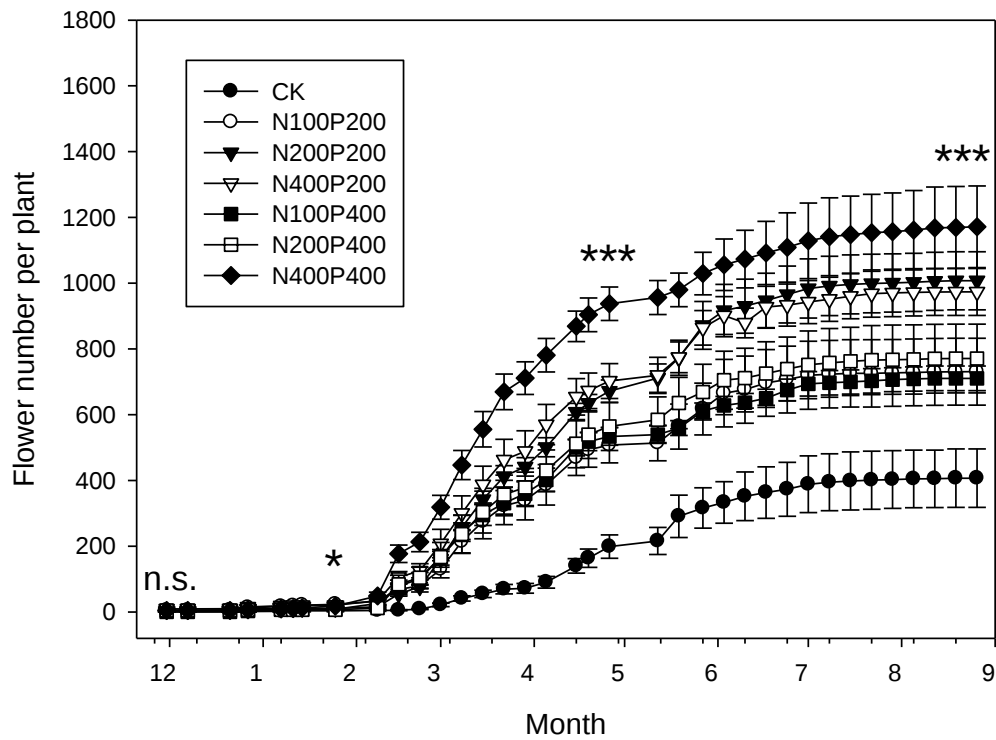


圖 3. 2012 年 11 月 30 日至 2013 年 8 月 26 日不同施肥處理植株累計開放花朵數

Fig. 3. Cumulative flower number during 30 Nov., 2012 to 26 Aug., 2013 of different nitrogen and phosphorus treatment blueberry plants. Vertical bars represent standard errors (S.E.), $n=5$. One way analysis of variance (ANOVA) was used, differences was considered statistically significant at $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$ and $P \leq 0.001$, represent as *, ** and *** respectively.

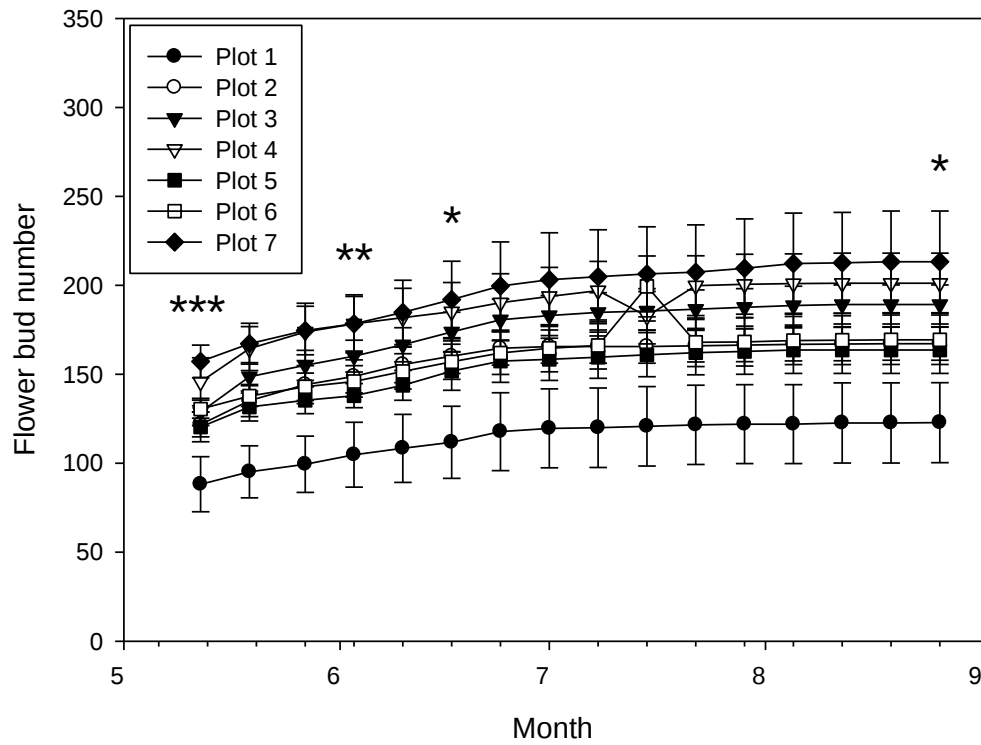


圖 4. 2013 年 5 月 19 日至 2013 年 8 月 26 日不同施肥處理植株累計有開放花朵花芽數

Fig. 4. Cumulative numbers of flower bud with opened flower during 19 May to 26

Aug., 2013 of different nitrogen and phosphorus treatment blueberry plants. Vertical bars represent standard errors (S.E.), $n=5$. One way analysis of variance(ANOVA) was used, differences was considered statistically significant at $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$ and $P \leq 0.001$, represent as *, ** and *** respectively.

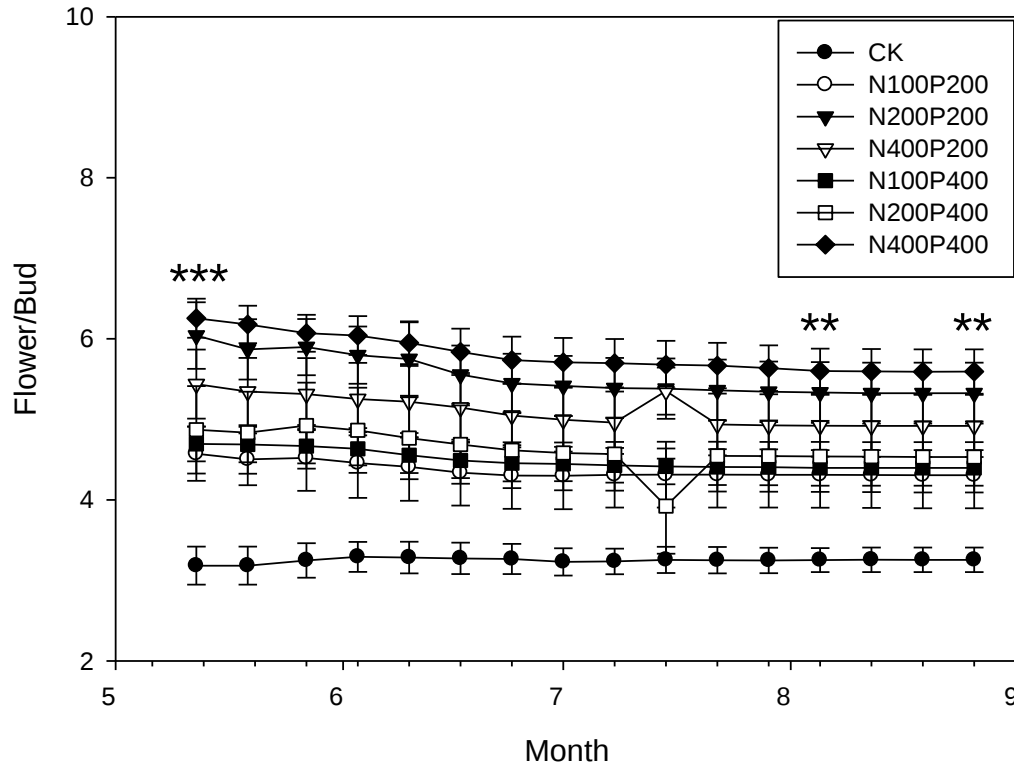


圖 5. 2013 年 5 月 19 日至 2013 年 8 月 26 日不同施肥處理植株平均每花芽開放花朵數

Fig. 5. Average flower number per flower bud during 19 May to 26 Aug., 2013 of different nitrogen and phosphorus treatment blueberry plants. Vertical bars represent standard errors (S.E.), $n=5$. One way analysis of variance(ANOVA) was used, differences was considered statistically significant at $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$ and $P \leq 0.001$, represent as *, ** and *** respectively.



表 2. 自 2012 年 11 月 30 日起至 2013 年 8 月 26 日累計之開花數、花芽數及每花
芽開放花數

Table 2. The effect of nitrogen and phosphorus concentration on total flower, flower bud
number and flower/bud number during 30 Nov., 2012 to 26 Aug., 2013.

Treatment	Flower no.	Flower bud no.	Flower/Bud
CK	407.4±88.82 d ^z	122.8±22.47 b	3.25±0.15 d
N100P200	730.8±101.47 c	167.2±9.3 ab	4.31±0.41 c
N200P200	1007.4±88.31 ab	189.2±10.96 a	5.33±0.38 ab
N400P200	973.4±71.4 abc	201.2±16.83 a	4.92±0.39 abc
N100P400	710.6±37.53 c	163.6±13.08 ab	4.4±0.22 bc
N200P400	770.8±104.54 bc	169.4±13.91 ab	4.53±0.44 bc
N400P400	1172.2±124.31 a	213.2±28.58 a	5.59±0.28 a
Significance ^y			
N	**	ns	ns
P	ns	ns	ns
N×P	ns	ns	ns

^z Mean ± standard error (n = 5). Means followed by the same letters are not significantly
different by LSD test ($P < 0.05$).

^y F-test of ANOVA. *, ** and ***, significant at 5%, 1% and 0.1% levels, respectively.

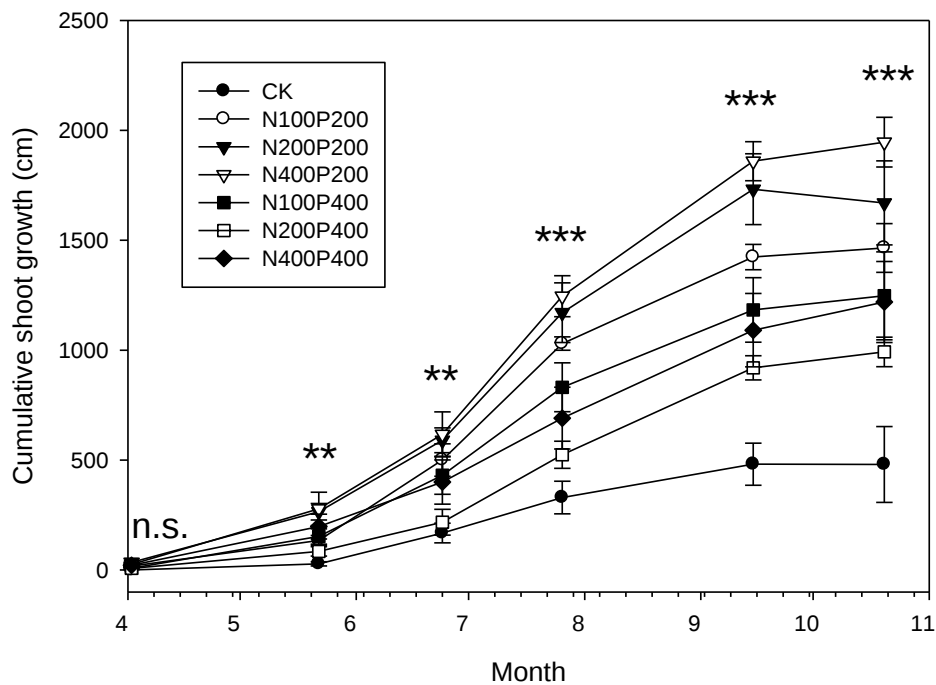


圖 6. 不同氮、磷處理藍莓於不同日期之新生枝條總生長量

Fig. 6. Cumulative shoot growth during 2 Apr. to 20 Oct., 2013 of different nitrogen and phosphorus treatment blueberry plants. Vertical bars represent standard errors (S.E.), $n=5$. One way analysis of variance (ANOVA) was used, differences were considered statistically significant at $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$ and $P \leq 0.001$, represented as *, ** and *** respectively. n.s. means $P > 0.05$, considered as non-significance.

表 3.不同氮、磷處理藍莓枝條於不同日期總生長量

Table 3. The effect of nitrogen and phosphorus concentration on total cumulative shoot growth during 2 Apr. to 20 Oct., 2013.

Treatment	Cumulative shoot growth (cm)					
	4/2/2013	5/22/2013	6/24/2013	7/26/2013	9/15/2013	10/20/2013
CK	0±0 b	27.9±9.67 d	168.36±44.94 c	329.9±74.16 e	481.36±95.83 e	480.1±172.12 d
N100P200	17.82±8.09 ab	134.64±22.89 cd	500.48±73.89 a	1029.9±30.51 ab	1423.7±57.68 bc	1464.67±110.73 b
N200P200	34.5±17.68 a	265.24±37.36 ab	590.22±56.82 a	1170.62±136.08 a	1732.4±160.94 ab	1669.83±191.07 ab
N400P200	25.34±10.21 ab	278.14±75.99 a	617.02±102.31 a	1245.7±93.17 a	1860±88.86 a	1946.33±112.73 a
N100P400	8.42±3.63 ab	152.56±34.69 bc	431.18±86.57 ab	831.2±111.38 bc	1182.9±146.83 cd	1247.57±199.93 bc
N200P400	7.54±5.68 b	84.42±21.24 cd	217.38±59.05 bc	524.1±61.43 de	919.5±55.157 d	992.17±67.16 c
N400P400	21.38±8.71 ab	197.34±56.44 abc	399.89±100.45 ab	690.93±140.51 cd	1091±167.012 cd	1219±184.26 bc
Significance						
N	ns	ns	ns	ns	ns	ns
P	ns	*	**	***	***	***
N×P	ns	ns	ns	ns	ns	ns

^z Mean ± standard error(n = 5). Means followed by the same letters are not significantly different by LSD test ($P < 0.05$).

^x F-test of ANOVA. ns, non-significant; *, ** and ***, significant at 5%, 1% and 0.1% levels, respectively.

枝條生長量無顯著差異(表 3)，其變化為 1356.12(400 mg N/L)、1331(200 mg N/L) 及 1582.67(400 mg N/L)；而在施用相同磷濃度情形下，總枝條生長量有顯著差異，且隨磷濃度增加而減少，其變化為 1693.61(200 mg P/L)及 1152.91(400 mg P/L)。控制組平均枝條生長量為 480.1 公分。

第四章 討論



4.1 不同氮、磷施肥處理對藍莓光合作用及葉片葉綠素計讀值的影響

在冬季葉片及生長季葉片中，不同季節及不同的施肥處理，並未改變藍莓葉片的光飽和點及光補償點，所有處理的光飽和點約 $800-1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，光補償點為 $0-50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 間，冬季葉片最大光合作用值為 $8-10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (圖 1)，與前人研究相近(Davies and Flore, 1986)。本試驗中，葉片光合作用與葉片 SPAD 值有相似的結果，冬季葉片中，控制組的光合作用及 SPAD 值顯著低於其他處理，而接下來生長季葉片中光合作用和 SPAD 值較冬季葉片高，且與施用氮、磷之處理差異縮小(圖 1、圖 2)；由於 C_3 植物之光合作用能力與葉部氮含量呈正相關(Evans, 1989)，且葉部葉綠素濃度為植物體氮含量之指標(Zhao et al., 2005)，可推測冬季葉片控制組及 SPAD 值較低之原因為葉片之葉綠素濃度、氮含量較低。許多植物中，在秋天及早春時，植物體內的氮元素可在不同的部位之間運移(Chapin 1980; Heal et al., 1982)，包括將葉片中的葉綠素分解，再將分解釋出的氮運往根莖部儲存，隔年生長季再將儲存之氮運往新生之葉片及枝條。矮叢藍莓施用以氮之放射性同位素 ^{15}N 標記之肥料，顯示植株吸收之氮在秋天落葉前由葉子轉移至根及莖，而其中 67% 氮在隔年春天轉移至新葉上，顯示藍莓有回收、儲存及再利用上一生長季中葉片氮元素的能力(Eaton and Patriquin, 1990)。推測本試驗中，控制組的冬季葉片因葉綠素分解，氮元素運往根莖部使葉片光合作用及 SPAD 值降低，生長季時在沒有外施氮肥的情形下，由植株本身供應氮元素至新葉，使生長季葉片之光合作用及 SPAD 值較高且和施肥之處理差異縮小，若是以同樣材料重複多次實驗，待控制組之植株消耗儲存之養分後，施用氮磷與否有可能會造成生長季淨光合作用能力之差異。而施用氮、磷之處理則因施肥的緣故而抑制葉片中葉綠素的分解，使其維持較高的光合作用及 SPAD 值。



在施用氮磷的處理中，生長季葉片的最高光合作用值為 $7-9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，略低於冬季葉片的最高光合作用值 $8-10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，而冬季葉片施用氮、磷處理的 SPAD 值(45-60)亦高於生長季葉片 SPAD 值(35-45)，推測原因可能為生長季之高溫使葉片內葉綠素含量降低(Ristic et al., 2007)，連帶使葉片光合作用能力降低之緣故。

4.2 不同氮、磷施肥處理對藍莓開放花朵數、花芽數及每花芽產生花朵數之影響

所有的處理皆有相同的花朵開放趨勢，代表施用氮、磷的有無及施用量僅影響花朵開放的數量，而不影響其開放時間(圖 3)，花朵開放在 5 月初有稍微停頓，原因可能為於秋冬季分化出之花芽已開放完畢。藍莓花芽分化臨界日長約 12 小時(Aalder and Hall, 1964; Hall and Ludwig, 1961; Hall et al., 1963; Darnell, 1991)，而台灣日長 12 小時之日期出現於 3 月 15 日，但此時可能因氣溫較高而增加花芽分化所需時間(Spann et al., 2004)，使這部分花朵較晚開放，而出現花期中間停頓的現象，然而有必要再確認個別花芽分化及開放之時間方能確定此說法。在 5 月 19 日之後有記錄花芽時間裡，花芽之數量變化與花數有相同趨勢(圖 4)，同樣為 6 月之後增加速率減緩趨近於 0，而每花芽花數之變化則不明顯(圖 5)。在肥料對花數、花芽及每芽花數影響的部分，各處理花芽及每芽花數在統計上並無顯著差異，然而在總花數部分有顯著差異(表 2)，對花數有顯著影響之因子為氮肥之施用量(圖 6)，隨氮肥增加可得較多之花數，與增加氮肥施用量可得較高產量之研究有類似結果(Smolarz and Mercik, 1989)。

藍莓著果率之高低受授粉昆蟲有無之影響(Danka et al., 1993; Davies and Buchanan, 1979)，而本試驗於無授粉昆蟲的溫室中進行，因此於有授粉昆蟲環境下藍莓的開花數、花期長度及果實性狀仍需進一步之研究。



4.3 不同氮、磷施肥處理對藍莓總枝條生長量之影響

未施氮，磷的 CK 處理，枝條萌發時間較其它施用氮、磷的處理晚了約 1 個月 (圖 7)，枝條生長主要時間為 6-9 月，而隨著枝條生長越久，控制組與其他施用氮、磷的處理差距增加，可能原因為缺少持續施肥，植株內儲藏之養分不足以供給枝條持續生長所致(Hanson and Hancock, 1996)。枝條之生長量隨磷非施用量增加而顯著減少，不受氮肥影響(表 3)。可能原因為介質內累積過多的磷而影響鐵的吸收，使枝條生長減少(Brown and Draper, 1980)。

第五章 結論



兔眼藍莓可適應台灣平地之氣候，且近年來市場上對藍莓之需求逐漸增加，因此藍莓於台灣應有進行商業生產之潛力。而藍莓栽培於台灣時，出現冬季落葉不完全及秋冬季零星開花，為藍莓傳統栽培地區所無之現象，本試驗以全年施用不同氮磷濃度，探討秋冬季施肥及施用不同氮磷濃度對藍莓之影響。

量測植株冬季之殘留葉片及夏季生長葉片之淨光合作用能力及葉片葉綠素計讀值，控制組植株冬季葉片之光合作用及葉片葉綠素計讀值皆顯著低於處理組植株，夏季生長之葉片則無此差異，顯示秋冬季之施肥可使冬季殘留葉片維持較高葉綠素濃度及光合作用能力，其中不論是冬季葉片或夏季葉片，氮或磷的濃度皆未造成光合作用的顯著差異，葉綠素計讀值則隨氮的增加而上升，磷的濃度不造成影響；開花數同樣隨氮的濃度增加而增加，磷未造成影響，而氮，磷之濃度皆未對花芽數造成顯著影響；總枝條生長量則是隨磷的增加而減少，氮施用量未對枝條生長量造成顯著影響。不論控制組或是施用氮磷的處理組，花朵開放之差異只在於開放花朵之數目，主要之花期仍為 2-5 月，處理組秋冬季之開花數也未顯著增加，顯示施肥處理無法增加藍莓秋冬季開花以達成產期調節之目的，但可增加春初時的開花數，使產季早期的產量增加。授粉昆蟲的有無為影響藍莓著果率的關鍵，本試驗於隔絕授粉昆蟲的情形下進行，因此在有昆蟲進行授粉、生產果實的情形下，植株之生殖及營養生長表現仍需進一步探究。

第六章 參考文獻



- 張玉萍. 2006. 越橘的保健作用及其在我國的開發利用前景. 山西農業科學 34:22-25.
- Aalder, L.E. and I.V. Hall. 1964. A comparison of flower-bud development in the lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. under greenhouse and field conditions. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 85:281-284.
- Bernier, G., A. Havelange, C. Houssa, A. Petetiean, and P. Lejeune. 1993. Physiological signals that induce flowering. Plant Cell 5:1147-1155.
- Bodson, M. 1977. Changes in the carbohydrate content of the leaf and the apical bud of *Sinapis* during transition of flowering. Planta 135:19-23.
- Borrell, A.K., Douglas, A.C.L., 1997. Maintaining green leaf area in grain sorghum increases nitrogen uptake under post-anthesis drought. Int. Sorghum Millets Newsllett. 38:89-92.
- Britto, D.T., M.Y. Siddiqi, A.D.M. Glass, and H.J. Kronzucker. 2001. Futile transmembrane NH_4^+ cycling: A cellular hypothesis to explain ammonium toxicity in plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:4255-4258.
- Brown, J.C. and A.D. Draper. 1980. Differential response of blueberry(*Vaccinium*) progenies to pH and subsequent use of iron. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105:20-24..
- Chapin, F.S.III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 11:233-260.
- Claussen, W. and F. Lenz. 1999. Effect of ammonium or nitrate nutrition on net photosynthesis, growth, and activity of the enzymes nitrate reductase and glutamine synthetase in blueberry, raspberry and strawberry. Plant Soil 208:95-102.

Danka, R.G., G.A. Lang, and C.L. Gupton. 1993. Honey bee(Hymenoptera: Apidae) visits and pollen source effects on fruiting of 'Gulfcoast' southern highbush blueberry. J. Econ. Entomol. 86:131-136.

Darnell, R.L. 1991. Photoperiod, carbon partitioning, and reproductive development in rabbiteye blueberry. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116:856-860.

Darrow, G.M. 1936. Interrelation of temperature and photoperiod in the production of fruit-buds and runners in the strawberry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 34:360-363.

Davies, F. S., and D. W. Buchanan. 1979. Fruit set and bee activity in four rabbiteye blueberry cultivars. Proc. Fla. State Hortic. Soc. 92:246-247.

Davies, F.S. and J.A. Flore. 1986. Short-term flooding effects on gas exchange and quantum yield of rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei* Reade). Plant Physiol. 81:289-292.

Eaton, L.J. and D.G. Patriquin. 1990. Fate of labelled fertilizer nitrogen in commercial lowbush blueberry stands. Can. J. Soil Sci. 70:727-730.

Eaton, L.J. and G.W. Stratto. 1997. Fertilizer phosphorous in lowbush blueberries: effects and fate. Acta Hort. 446

Errebhi, M. and G.E. Wilcox. 1990. Plant species response to ammonium-nitrate concentration ratios. J. Plant Nutr. 13:1017-1029.

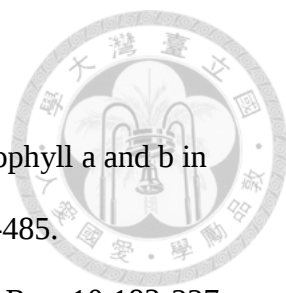
Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. Oecologia 78:9-19.

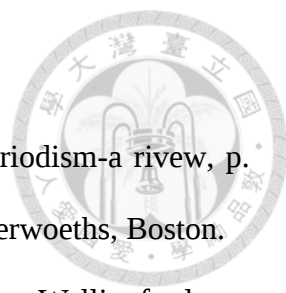
Finn, C.E., J.J. Luby, and D.K. Wildung. 1990. Half-high blueberry cultivars. Fruit Var. J. 44:63-68.

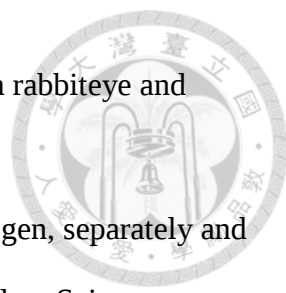
Galletta, G.J. 1975. Blueberries and cranberries, p. 154-196. In: J. Janick and J.N. Moore (eds.). Advances in fruit breeding. Purdue Univ. Press, West Lafayette, Ind.

Galletta, G.J. and R.S. Bringhurst. 1990. G.J. Galletta and D.G. Himelrick (eds.). Small

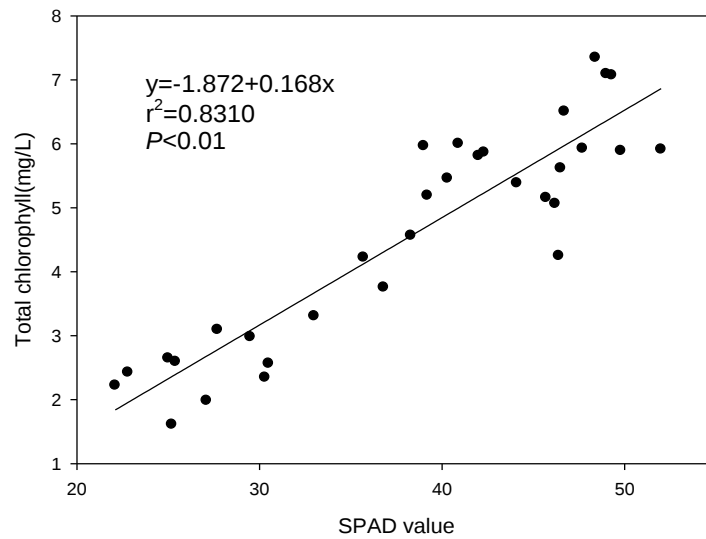
- 
- fruit crop management. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Gerendás, J., Z. Zhu, R. Bendixen, and B. Sattelmacher. 1997. Physiological and biochemical processes related to ammonium toxicity in higher plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 160:239-251.
- Hall, I.V. and R.A. Ludwig. 1961. The effects of photoperiod, temperature, and light intensity on the growth of the lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.). *Can. J. Bot.* 39:1733-1739.
- Hall, I.V., D.L. Craig, and L.E. Aalders. 1963. The effect of photoperiod on the growth and flowering of the highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.). *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 82:260-263.
- Hanson, E.J. and J.F. Hancock. 1996. Managing the nutrition of highbush blueberries. Bulletin E-2011. Michigan State University Extension, East Lansing, Michigan.
- Hart, J., B. Strik, L. White, and W. Yang. 2006. Nutrient management for blueberries in Oregon. Oregon State University Extension Service. EM 8918.
- Hartman, H.T. 1947. Some effects of temperature and photoperiod on flower formation and runner production in the strawberry. *Plant physiol.* 22:407-420.
- Haynes, R.J. and R.S. Swift. 1985. Growth and nutrient uptake by highbush blueberry plants in a peat medium as influenced by pH, applied micronutrients and mycorrhizal inoculation. *Sci. Hort.* 27:285-294.
- Heal, O.W., M.J. Swift, and J.M. Anderson. 1982. Nitrogen cycling in United Kingdom Forests: the relevance of basic ecological research. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 296:427-444.
- Heide, O.M. 1997. Photoperiod and temperature interactions in growth and flowering of strawberry. *Physiol. Plant.* 40:21-26.
- Holmes, R.S. 1960. Effect of phosphorus and pH on iron chlorosis of the blueberry in

- 
- water culture. Soil Sci. 90:374-379.
- Inskeep, W.P. and P.R. Bloom. 1985. Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N,N-Dimethylformamide and 80% acetone. Plant Physiol. 77:483-485.
- Korcak, R.F. 1988. Nutrition of blueberry and other calcifuges. Hort. Rev. 10:183-227.
- Lea, P.J. and B.J. Mifflin. 1974. Alternative route for nitrogen assimilation in higher plants. Nature 251:614-616.
- Lee, J.A. and G.R. Stewart. 1978. Ecological aspects of nitrogen assimilation. Adv. Bot. Res. 6:1-43.
- Li, K.T. 2009. BLUE FORMOSA- a blueberry initiative program in Taiwan. HortScience 44: 1122. (Abstract). July 25-28. Missouri, USA.
- Lyrene, P.M. 1990. Low-chill highbush blueberries. Fruit Var. J. 44:82-86.
- Merhaut, D.J. and R.L. Darnell. 1995. Ammonium and nitrate accumulation in containerized southern highbush blueberry plants. HortScience 30:1378-1381.
- Peng, S.B., Krieg, D.R., Girma, F.S., 1991. Leaf photosynthetic rate is correlated with biomass and grain production in grain sorghum. Photosynth. Res. 28:1-7.
- Peterson, L.A., E.J. Stang, and M.N. Dana. 1988. Blueberry response to $\text{NH}_4\text{-N}$ and $\text{NO}_3\text{-N}$. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 113:9-12.
- Prior, R.L., G. Cao, A. Martin, E. Sofic, J. McEwen, C. O'Brien, N. Lischner, M. Ehlenfeldt, W. Kalt, G. Krewer, and C.M. Mainland. 1998. Antioxidant capacity as influenced by total phenolic and anthocyanin content, maturity and variety of *Vaccinium* species. J. Agric. Food Chem. 46:2686-2693.
- Raven, J.A. 1988. Acquisition of nitrogen by the shoots of vascular plants; its occurrence and implications for acid-base regulation. New Phytol. 109:1-20.
- Reeder, R.K., T.A. Obreza, and R.L. Darnell. 1998. Establishment of a non-dormant blueberry (*Vaccinium corymbosum* hybrid) production system in a warm winter

- 
- climate. J. Hort. Sci. Biotech. 73:655-663.
- Rees, A.R. 1987. Environmental and genetic regulation of photoperiodism-a review, p. 187-202. In: J.G. Atherton (ed.). Manipulation of flowering. Butterwoeths, Boston.
- Retamales, J.B. and J.F. Hancock. 2012. Blueberries. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Ristic, Z., U. Bukovnik, and P.V.V. Prasad. 2007. Correlation between heat stability of thylakoid membranes and loss of chlorophyll in winter wheat under heat stress. Crop Sci. 47:2067-2073.
- Rosen, C.J., D.L. Allan, and J.J. Luby. 1990. Nitrogen form and solution pH influence growth and nutrition of two *Vaccinium* clones. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115:83-89.
- Shoemaker, J. S . 1975. Small fruit culture. Avi., Westport, CT.
- Smolarz, K. and S. Mercik. 1989. Growth and yield of highbush blueberry Bluecrop cv. (*Vaccinium corymbosum* L.) in relation to the level of nitrogen fertilization. Acta Hort. 241.
- Sonsteby, A. 1997. Short-day period and temperature interaction on growth and flowering of strawberry. Acta Hort. 439:609-616.
- Spann, T.M., J.G. Williamson, and R.L. Darnell. 2004. Photoperiod and temperature effects on growth and carbohydrate storage in southern highbush blueberry interspecific hybrid. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 129:294-298.
- Spiers, J.M. 1978. Effects of pH level and nitrogen source on elemental leaf content of 'Tifblue' rabbiteye blueberry. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103:705-708.
- Stiles, W.C. and W.S. Reid. 1991. Orchard nutrition management. Information Bulletin No. 219. Cornell Cooperative Extension, Ithaca, N.Y.
- Sugiyama, N. and M. Hirooka. 1993. Uptake of ammonium-nitrogen by blueberry plants. J. Plant Nutri. 16:1975-1981.

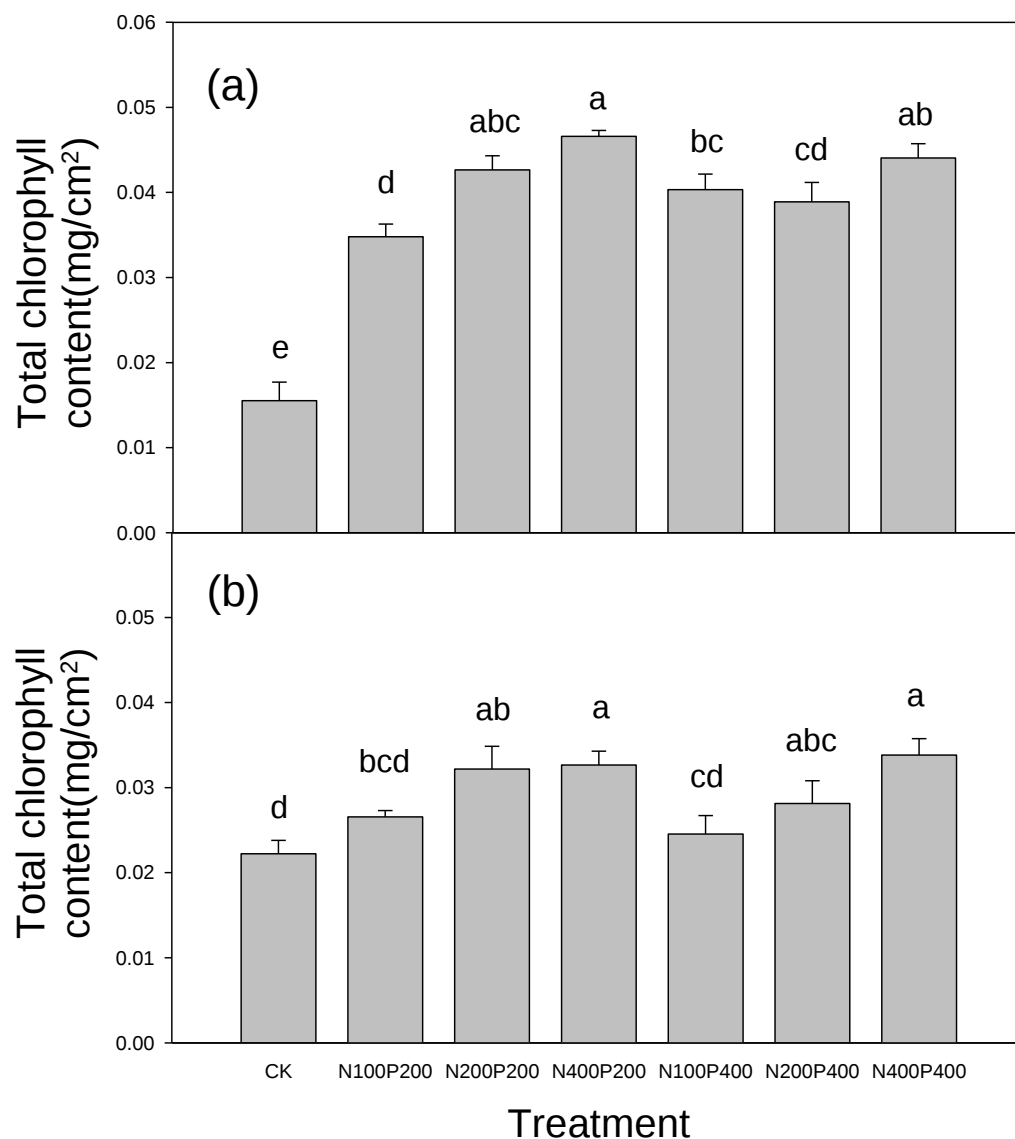
- 
- Takamizo, T. and N. Sugiyama. 1991. Growth response to N forms in rabbiteye and highbush blueberries. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 60:41-45.
- Townsend, L.R. 1967. Effect of ammonium nitrogen and nitrate nitrogen, separately and in combination, on the growth of the highbush blueberry. *Can. J. Plant Sci.* 47:555-562.
- Townsend, L.R. 1971. Effect of acidity on growth and nutrient composition of the highbush blueberry. *Can J. Plant Sci.* 51:385-390.
- Warman, P.R. 1987. The effects of pruning, fertilizers and organic amendments in lowbush blueberry production. *Plant Soil* 101:67-72.
- Watson, S.W. 1974. Gram-negative chemolithotrophic bacteria. Family I. p. 450-456. In: R.E. Buchanan and N.E. Gibbons(eds.). *Bergey's manual of determinative bacteriology*. 8th ed. Williams and Wilkins Co., Baltimore, Md.
- Wilber, W.L. and J.G. Williamson. 2008. Effects of fertilizer rate on growth and fruiting of containerized southern highbush blueberry. *HortScience* 43:143-145.
- Wright, G. 1993. Performance of southern highbush and rabbiteye blueberries on the Corindi Plateau N.S.W. Australia. *Acta Hort.* 346.
- Zhao, D., K.R. Reddy, V.G. Kakani, and V.R. Reddy. 2005. Nitrogen deficiency effects on plant growth, leaf photosynthesis, and hyperspectral reflectance properties of sorghum. *Europ. J. Agro.* 22:391-403.

附錄



附圖 1. 兔眼藍莓 'Blueshower' 之葉綠素計 SPAD-502 值與可萃取總葉綠素濃度回歸

Appendix 1. The overall relationship between SPAD-502 value and total extractable chlorophyll concentration of rabbiteye blueberry 'Blueshower'

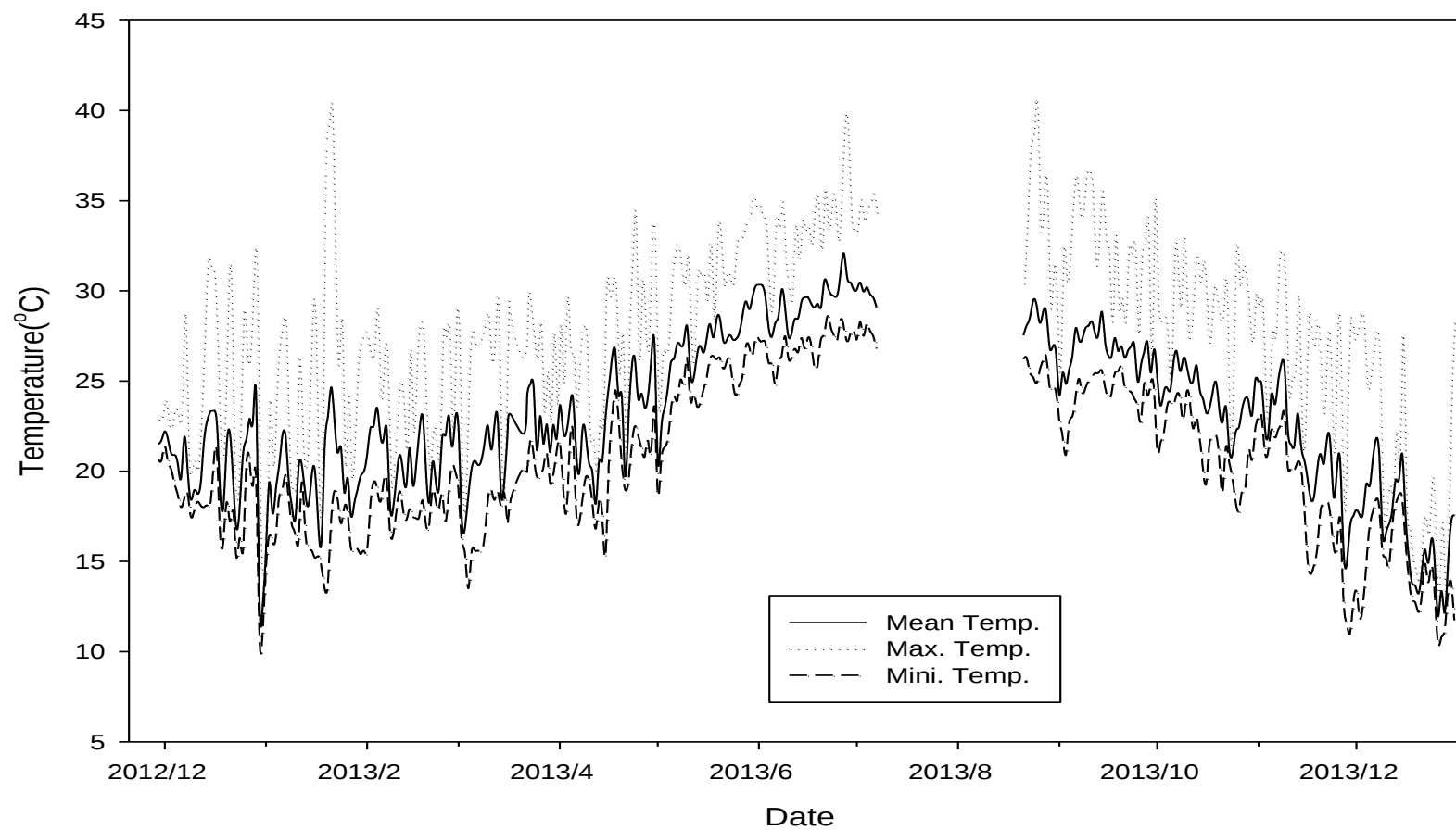


附圖 2. 將 2013 年 3 月 13 日(a)及 2013 年 11 月 29 日(b)量測不同氮磷處理藍莓葉片之 SPAD 讀值，以回歸方程式 $F(\text{mg}/\text{cm}^2) = (-1.872 + 0.168 \times S)/168$ 轉換為每平方公分葉片葉綠素含量。F 為總葉綠素含量，S 為 SPAD-502 讀值

Appendix 2. Transfer measurement of different nitrogen and phosphorus treatment

blueberry leaves SPAD-502 value of overwinter leaves at 13 Mar., 2013(a) and summer leaves at 29 Nov., 2013(b) by regression equation: $F(\text{mg}/\text{cm}^2) = (-1.872 + 0.168 \times S)/168$.

F: total chlorophyll content. S: SPAD-502 value. Vertical bars represent standard errors (S.E.), n=5. Letters indicate mean separation by LSD test at $P \leq 0.05$ in each season.



附圖 2. 2012 年 11 月 29 日至 7 月 7 日及 2013 年 8 月 21 日至 12 月 31 日期間，園藝分場之環控溫室每日高低溫及平均溫度

Appendix 2. The mean, maximum and minimum temperature in environment control greenhouse of Horticultural Research, Experimental Farm, College of bio-resources and Agriculture of National Taiwan University, during 29 Nov., 2012 to 7 July, 2013 and 21 Aug., to 31 Dec., 2013.