

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

利用 CPPU 檢定紅龍果花芽創始的過程

Illumination of Pitaya Floral Initiation

by CPPU Application

徐逸誠

Yi-Cheng Hsu

指導教授：楊雯如 博士、江一蘆 博士

Advisor: Wen-Ju Yang, Ph.D. & Yi-Lu Jiang, Ph.D.

中華民國 106 年 7 月

July 2017

國立臺灣大學碩士學位論文

口試委員會審定書

利用 CPPU 檢定紅龍果花芽創始的過程

Illumination of Pitaya Floral Initiation

by CPPU Application

本論文係徐逸誠君（學號 R04628121）在國立臺灣大學園藝暨景觀學系完成之碩士學位論文，於民國 106 年 7 月 10 日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員： 楊雪如 (簽名)
(指導教授)

江一蘆

張和忠

謝誌

本論文得以完成，承蒙楊雯如老師與江一蘆老師兩位恩師的教導與指點。非常幸運地能在楊雯如老師的指導下成長，不管是學習過程上的指點、思考上的辯思，還是生活上的關心與數不清的小故事。最後三個月中的腦力激盪，讓我重拾對學習與科學的熱忱，也讓我對未來的方向更明確。江一蘆老師儼然就是田間的靠山，總能在他厚實的研究基礎上指引我方向，並以他獨到的方式，帶領我進入深奧的紅龍果世界。兩個老師一裡一外、一搭一唱，能接受這樣指導的我，三生有幸，特別以兩位老師誌於卷首，以示感謝之意。


感謝張栢滄老師對於論文的細心指導，對於研究的指點與問題也讓我看到當局者的盲點，重新理清思緒與邏輯，提供了不同的方向，讓我可以更進一步的思考。特別感謝幕後大功臣—哆囉嚨生態農莊的國王林俊儀大哥，提供試驗的果園與材料，並全力配合我們的需求，產業上的專業意見也讓我得到非常多不同的資訊與想法，受益良多。

感謝試驗好夥伴朱恩儀，一起忍受酷熱的太陽、磅礴的大雨與非常「痛」的紅龍果；感謝實驗室的各位：育如學姊、漢強學長、若瑛學姊、學瑜學姊與學妹佩甄、雅婷、芳瑜帶給實驗室生活美好的回憶，還要一直容忍我忘東忘西的陋習；也要感謝一直支持著我的女朋友橘橘，每次都聽我的胡謔與跳躍的想法，更提供化學領域的幫助，讓我有像哥倫布發現新大陸一樣的大發現，也有了更深的探討與研究。最後要感謝我的家人對我默默的支持與體諒，讓我能無後顧之慮的完成課業。

學習生涯如白駒過隙，想不到轉眼間就即將結束，感謝這一路以來相遇、相伴的朋友們，為我迷茫的研究生生涯抹上了一筆色彩，這兩年的碩士生活是我人生中的珍寶，讓我畢生難忘。期許大家都能在各自的道路上發光發熱，擁有不凡的成就。謹以此篇獻上的誠摯的感謝，謝謝各位。

2017.7.25 徐逸誠 謹誌

摘要



紅龍果(*Hylocereus* sp.)為典型的長日植物，臨界日長約為 12 小時，春分過後花芽創始的過程大約在 8 週完成。氯砒脲(forchlorfenuron, CPPU)破壞分生組織中細胞分裂素與生長素(auxin)的平衡，促使芽體不再繼續完成花芽創始，而是以當下的分生組織的分化階段發育而萌發。因此本研究利用此原理，於當年生枝條噴施 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液，進行枝條年齡與長日誘導時間對花芽創始影響的試驗，建立詳細的紅龍果花芽創始的基本資料。

成熟的當年生枝條於春分前生長 15.5 週以上，在進入長日後即具有感受長日誘導之能力，其花芽創始於春分後 7.5 週時完成，萌發典型花芽；成熟度不足者，由於春分時未能感應長日誘導，初花時間也會延後。於春分後 7.5 週以 CPPU 進行檢定，成熟枝條可以萌發典型花苞，而未成熟枝條則僅能萌發大量部分呼喚型花芽。

此外，本研究結果也更精確的估算臨界日長介於 11 小時 53 分與 12 小時 2 分間，在春分前 1.5 週日長已可以啟動紅龍果的花芽創始過程。紅龍果花芽創始需時 9 週，包含 5 週花芽誘導及 4 週花芽呼喚，2017 年初始萌花發生於 5 月 19 日，即春分後 8.5 週。花芽創始過程中，芽體由營養態轉變為生殖態需要經過三個形態上的轉變，包含形成苞片、轉變葉序排列、與形成花原體。於轉變過程中施用 CPPU 中斷芽體的轉變而逕行萌發，芽體型態因枝條接受長日誘導的時間呈現時序性的變化。

關鍵字：紅龍果、*Hylocereus* sp.、花芽創始、CPPU、枝條年齡、長日誘導


Abstract



Pitaya (*Hylocereus* sp.) is a typical long-day plant with critical day length about 12 hours, and its floral initiation may complete around eight weeks after spring equinox. CPPU may interfere with the balance between cytokinin and auxin in the meristem and thus promote bud emerging at instant differentiating status instead of completing floral initiation. The objective of this research was to build the basic information of pitaya floral initiation via spraying $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ CPPU solution on current shoots that sprouted at different timing.

Mature current shoots, grew more than 15.5 weeks before spring equinox, were competent to respond to long daylength at spring equinox. After 7.5 weeks of the long daylength induction, the mature shoots completed floral initiation and emerged typical flower buds. The bud emergence of immature shoots was much late due to the incompetent of responding to long daylength induction at spring equinox. Therefore, applying CPPU on 7.5 weeks after spring equinox, matured shoots were able to emerged typical floral bud and immature shoots emerged abundance of partial evocation flower buds instead of typical floral buds.

In our study, the inductive daylength was predicted more precisely, ranging between 11 hours 53 minutes and 12 hours 2 minutes, for pitaya floral initiation was onset 1.5 weeks before spring equinox. The duration of pitaya floral initiation required 9



weeks, with 5 weeks of induction and 4 weeks of evocation, and earliest floral bud emergence was recorded on 19 May 2017, which was 8.5 weeks after spring equinox. In the process of floral initiation, pitaya buds should transit from vegetative phase to reproductive phase. Upon the transition, the morphological changes of bract formation phyllotaxy alteration, and floral primordia formation should be completed. Interrupting the transition by CPPU, the emerged buds expressed sequential changes relative to long daylength duration that the shoot received.

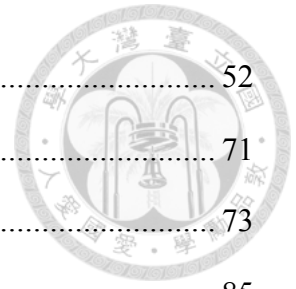
Keywords: pitaya, *Hylocereus* sp., floral initiation, CPPU, age of shoots, long-day induction.

目錄



謝誌.....	i
摘要.....	ii
Abstract.....	iii
目錄.....	v
表目錄.....	vii
圖目錄.....	viii
前言.....	1
第一章、前人研究	
一、紅龍果概述.....	3
二、細胞分裂素 Cytokinin 與其氧化酶抑制劑 CPPU	6
第二章、利用 CPPU 作為紅龍果花芽檢定藥劑之方法建立	
一、前言.....	11
二、材料與方法.....	11
三、結果.....	14
四、討論.....	16
第三章、枝條年齡對長日感應能力的影響	
一、前言.....	27
二、材料與方法.....	27
三、結果.....	30
四、討論.....	32
第四章、當年生成熟枝條上長日誘導時間對芽體分化的影響	
一、前言.....	46
二、材料與方法.....	46
三、結果.....	49

四、討論	52
第五章、結論	71
參考文獻	73
附錄	85



表目錄



第三章、枝條年齡對長日感應能力的影響

表 1. Group 1-8 組枝條之萌芽時間、春分前生長週數、枝條長度、單一稜刺座數、停止生長率與枝條稜邊木質化等級。 35

表 2. Group 1-8 組枝條於 CPPU 處理後第 1 週與第 2 週的四種芽體枝條萌芽率。 36

表 3. Group 1-8 組枝條在自然狀況下於春分後 8.5 及 9.5 週的四種芽體枝條萌芽率。 37

第四章、當年生成熟枝條上長日誘導時間對芽體分化的影響

表 1. 不同長日誘導時間之枝條的春分前生長週數、長度與單一稜刺座數。 57

表 2. 長日誘導時間對處理後 4 週內累積枝條四種芽體比率之影響。 58

圖目錄



第一章、前人研究

- 圖 1. 細胞分裂素 Cytokinin 的生合成路徑 8
- 圖 2. 於 CKO 中以 iP 作為受質的 CK 代謝途徑。 8
- 圖 3. CK 與 CKO 抑制劑的結構。 9

第二章、利用 CPPU 作為紅龍果花芽檢定藥劑之方法建立

- 圖 1. 試驗園區紅龍果植株的田間生長狀態。 19
- 圖 2. 三種枝條年齡的參試枝條。 20
- 圖 3. CPPU 施用方式與濃度對紅龍果枝條萌芽之影響。 21
- 圖 4. 非當年枝條(NC)於噴施與點施 CPPU 處理後之芽體萌發情形。 22
- 圖 5. 當年生持續生長枝條(GUC)在春分後 5.5 週對施用 CPPU 後 3 週內的枝條四種芽體累積枝條萌芽率。 23
- 圖 6. 當年生停止生長枝條(GCC)在春分後 5.5 週對施用 CPPU 後 3 週內的枝條四種芽體累積枝條萌芽率。 24
- 圖 7. 非當年生成熟枝條(NC)在春分後 5.5 週對施用 CPPU 後 3 週內的枝條四種芽體累積枝條萌芽率。 25
- 圖 8. GCC 與 GUC 枝條於施用 CPPU 處理後 2 週後萌發之芽體。 26

第三章、枝條年齡對長日感應能力的影響


- 圖 1. Group 1-8 組枝條的生長曲線。 38
- 圖 2. Group 1-8 組枝條於春分後 7.5 週的外觀。 39
- 圖 3. 枝齡與刺座位置對 CPPU 之反應。 40
- 圖 4. Group 1-8 組枝條在春分後 7.5 週施用 CPPU 芽體之萌發情形。 41
- 圖 5. Group 1-4 組枝條於春分後 7.5 週後 4 週內的萌芽反應。 42
- 圖 6. Group 5-8 組枝條於春分後 7.5 週後 4 週內的萌芽反應。 44

第四章、當年生成熟枝條上長日誘導時間對芽體分化的影響



圖 1. 參試枝條之生長曲線。.....	59
圖 2. 長日誘導時間對處理後 4 週內累積枝條四種芽體比率之影響。.....	60
圖 3. 參試枝條萌發芽體呈現時序性的變化。.....	61
圖 4. 長日誘導時間對四種芽體之萌發比率。.....	62
圖 5. 枝條各區段之芽體總萌發數及芽體萌發比率。.....	63
圖 6. 枝條各區段之芽體萌發數量及時間。.....	64
圖 7. 芽體頂視圖、側視示意圖與實際側視圖。.....	65
圖 8. 花芽誘導及呼喚未完成前萌發之營養態芽體。.....	66
圖 9. 花芽呼喚未完成前萌發之生殖態芽體與完成後萌發之典型花芽。.....	67
圖 10. 當年生成熟枝條施用 CPPU 處理後芽體的分布。.....	68
圖 11. 非當年老生枝條於春分後萌發的 PF 型與 F 型芽體比率變化。.....	69
圖 12. 非當年老生枝條於春分後 4.5 週的萌芽型態。.....	70

前言



紅龍果(*Hylocereus* sp.)屬於仙人掌科(*Cactaceae*)三角柱屬(*Hylocereus*)，為景天酸代謝(Crassulacean Acid Metabolism, CAM)的作物，其特化的肉質莖(succulent stem)具有高容積與厚角質層的特性，且於白天關閉氣孔、夜間進行固碳作用的特性，對於溫度與水分逆境的耐受性非常高，可生長、種植於惡劣的環境，大量減少水資源的消耗(江, 2005; 廖, 2012; Boke, 1980 ; Nerd et al., 2002; Mauseth, 2006)。紅龍果栽培管理較其他果樹簡易，且病蟲害少，有利於有機的栽培管理與減少化學藥劑的使用量(陳, 2015)；果實營養價值高，富含礦物質膳食纖維、多酚類化合物(polyphenol)與具有良好抗氧化能力的甜菜苷色素(Wu et al., 2006; Herbach et al., 2007; Lim et al., 2012)。近年來因品種的改良，選育出果實碩大、味香肉甜又口感佳的紅肉品種，提高甜度與延長長期，伴隨著營養價值的推廣，使消費者漸漸接受紅龍果，提升購買的意願(邱等, 2013; 余, 2016)。由於紅龍果的市場需求增加，近年來栽培面積與產量逐漸提升，可預期一、兩年內產量過剩及產期過期集中等問題即將出現，燈照暗中斷處理的產期調節技術雖已普遍推廣，但獲得穩定產量的關鍵技術仍在枝條管理，然而相關的枝條生理基礎資料仍然不足，需更進一步的研究(邱等, 2013, 范 2010)。

紅龍果為典型的長日植物，臨界日長約為 12 小時，以春分與秋分作為營養生長與生殖生長的轉換點(Jiang, 2012)；在商業栽培模式下果園的植株同時存在當年生、二年生及三年生枝條，因此在臺灣的花期為 4 月中旬至 9 月中旬，果實產期集中於 6 至 10 月(江, 2012)。當年生成熟的紅龍果枝條約於春分時，開始進入花芽創始的階段，過程中分生組織在外圍形成多層的苞片，芽體也隨苞片的增加而膨大，於完成花芽創始時從刺座萌出；剛萌出的小花苞內尚未形成花器，並於萌發後一週內完成花芽分化，形成花被(perianth)、雄蕊與雌蕊(廖, 2011; Jiang et al., 2016)。江(2012)利用短截處理觀察當年生枝條的的芽體萌發型態，估計當年生枝條的花芽創始最早大約在春分後 8 週完成；然而，對於枝齡和成熟度的關係與花

芽創始過程芽體的變化資訊仍缺乏，以致長日誘導及花芽呼喚的時間等基本資料則仍未建立。

植物於花芽創始與分化的過程中，生長素(auxin)與細胞分裂素(cytokinin)濃度的相互關係非常重要，而細胞分裂素氧化酶(cytokinin oxidase)的抑制劑(inhibitor)，阻礙細胞分裂素的降解，可視為細胞分裂素作用的促進劑(Sakakibara, 2006; Kopečný et al., 2010)。因此，利用 CPPU 紅龍果芽體內破壞生長素與細胞分裂素的平衡，可促使芽體以當下的發育狀態萌發為本研究證明的目標之一，藉以建立檢定花芽創始過程芽體變化的方法。再藉由觀察芽體自營養態轉換為生殖態時序性的變化，以瞭解花芽創始與分化的過程；此外，枝齡與長日誘導反應的關連性更為產業上枝條管理的重要資訊，為穩定產期調節技術的基礎。



第一章、前人研究

一、紅龍果概述

1. 紅龍果的生長習性

紅龍果(*Hylocereus* spp.)屬於仙人掌科(*Cactaceae*)三角柱屬(*Hylocereus*)的作物，原生於中南美洲熱帶森林邊緣。紅龍果在演化的過程中，植莖特化成三角柱狀(three-ribbed)的肉質莖(succulent stem)枝條，且具半攀附性，可自枝條維管束的部位形成氣生根(aerial root)，攀附於樹幹或是岩石並沿物體表面向地面生長，伸入土壤後形成根系(江, 2005; Ross, 1982)；葉片則轉變為刺座(areole)上的刺(thorn)與絨毛(thricome)構造，減少水分的散失，腋芽分生組織(axillary meristem)則坐落於刺座下，可形成側枝或花芽(廖, 2012; Noble 1976; Boke, 1980 ; Mauseth, 2006)。


紅龍果屬景天酸代謝(Crassulacean Acid Metabolism, CAM)的作物，CAM 植物對於溫度與水分逆境的耐受性高，可生長、種植於較惡劣的環境，在炎熱與強光的白天環境下關閉氣孔以避免失水，並於夜間時開啟氣孔，光合作用所需的 CO_2 則在夜間進行固定。CAM 植物在夜間開放氣孔與吸收 CO_2 ，以磷酸稀醇式丙酮酸(phosphoenolpyruvate, PEP)固定 CO_2 而形成草醯乙酸(oxaloacetic acid, OAA)，然後在蘋果酸脫氫酶(malate dehydrogenase)作用下還原成蘋果酸(malic acid)，進入液泡儲存；白天光照後蘋果酸從液泡中轉運回細胞質和葉綠體中脫羧，釋放的 CO_2 被核酮糖-1,5-二磷酸 (RuBP) 吸收後進入卡爾文循環(Calvin cycle)。夜間溫度對 CAM 植株之 CO_2 淨吸收速率相對重要，紅龍果於日夜溫 $30/20^\circ\text{C}$ 時 CO_2 淨吸收率可達最大值，若溫度降低或升高的話則會降低，影響光合作用的效率與養分的累積(Nerd et al., 2002)。此外，肉質莖成熟度的差異使 CAM 植物在日夜韻律表現出不同的模式，刺梨(*Opuntia ficus-indica*)生長約 2 個月以上的葉狀莖(cladodes)與果實可表現出 CAM 植物的日夜韻律，但幼嫩葉狀莖與花芽則不表現 CAM 植物的日夜韻律，氣孔開闔表現與 C_3 的植物類似(Acevedo et al., 1983)。

仙人掌科作物因葉的構造退化成刺，以肉質莖作為主要儲水的部位。由於肉質莖具有高容積和表面積比值高，且發育出較厚的角質層被覆以減少水分蒸散，另於其中擁有儲水性薄壁細胞可儲存大量水分，使仙人掌科作物在乾旱缺水的栽培環境中，依然能穩定的生長，且栽培與生產時只需 C3 植物所需水量的 10% (Ross 1982; Mizrahi et al, 2007; Sánchez et al., 2014)。此外，屬於半攀附性的紅龍果根系窄淺，生長深度不超過 40 cm，於以色列沙漠氣候地區於夏季乾燥時以滴灌方式進行灌溉，每年只需要 120 mm 的水量即可支持紅龍果的生長，對於水分逆境的耐受性非常高。(廖, 2012; Nerd et al.2002; Nobel and De La Barrera, 2004 ; Mizrahi, et al. 2007 ; Mizrahi, 2014)。

2. 紅龍果的開花特性

紅龍果為典型長日植物，開花受到日長與溫度的調控，臨界日長約為 12 小時，以春分與秋分作為營養生長與生殖生長的轉換點。紅龍果於北半球花期約為北半球花期於 4 至 10 月之間，於春夏季長日環境下萌花，並於秋冬時轉變為營養生長，為主要的抽稍期 (江, 2012; Nerd et al., 2002; Luders and GCCMahon, 2006; Jiang et al., 2012)。

紅龍果於春分後開始進入光週誘導期(inductive period)，枝條上的成熟芽體接受長日誘導到萌花過程需經歷花芽創始(floral initiation)與花芽發育(floral development)兩個步驟，其中花芽創始又可以分為花芽誘導(floral induction)與花芽呼喚(flower evocation)兩個階段，整個過程約至春分後 8 週完成(江和楊, 2015; Jiang et al., 2012; Jiang et al., 2016)。在花芽誘導的過程中，植株內部相關的生理機制開始啟動；當芽體滿足長日花芽誘導後，即會進入花芽呼喚。花芽呼喚的過程中，分生組織會先形成許多葉原基(leaf primordia)，接著生成多層的苞片(bract)，芽體隨苞片的增加而膨大，可依其膨大程度分為 Stage 0-3(廖, 2011; Jiang et al., 2016)。當芽體達到 Stage 3 時，分生組織分化並形成花原體(flower primodium)，小花苞從



刺座萌出，而此時相關花器尚未形成，須等到約 1 週後才進入花器發育(flower development)的階段，此時可觀察到花原體形成花被、雄蕊與雌蕊的分化，完成花芽分化的過程(廖, 2012 ; Robert, 1983; Mauseth, 2006; Jiang et al., 2016)。若在花芽呼喚過程中尚未滿足環境誘導時，芽體未能完成呼喚提早萌出，即產生部分呼喚型芽體(partial evocation bud)，而此型態芽體也常於秋季日長變短且日夜溫較冷涼時萌發(徐,2004; 江和楊 2015, Bernier et al., 1981)。

紅龍果為連續性開花的植物，且開花時間呈現間歇性開花，每批次萌花大約間隔約 15 天，由萌發花芽至花苞發育至開花約需 17-18 天的時間。紅龍果於夜間花且開花時間甚短，花朵約從傍晚開啟，並於夜間達到盛開持續至清晨，大約至太陽盛照時花朵會完全的閉合，授粉成功的花朵則可於謝花後 3-4 週發育成果實並轉色完全，達到可採收的標準(余, 2016; Weiss et al., 1994)。

3. 台灣紅龍果的發展

台灣的紅龍果，最早於 1645 年由荷蘭人引入種植，二十世紀中期，才又由越南、泰國、菲律賓及中南美洲地區引入其它種類及品系(江, 2005)。早期以白肉種紅龍果 (*H. undatus*)為主要商業品種，但因甜度低，且帶有一股獨特的草腥味，較不受到市場的青睞。近年來農民將具自花授粉特性的白肉品種與自交不親合的紅肉品種雜交、改良與篩選，而選育出果實碩大、味香肉甜又口感佳且適合本地風土特性的紅肉品種，提高甜度與延長長期，使消費者漸漸接受紅龍果。除了市場需求增加以外，又因紅龍果蟲害少、產量高與適栽區域廣，栽培管理較其他果樹簡易，且栽種兩年即有穩定的產量，部分農民開始改種紅龍果，產量與栽培面積在近幾年來有逐年上升的趨勢(邱等, 2013; 陳, 2015)。

紅龍果主要產區於中南部一帶，於 2015 年時彰化縣栽培面積 441 公頃，為最大的產區，佔紅龍果總種植面積 22%；其次依序為屏東縣、南投縣、臺南市、嘉義縣、臺中市等縣(農委會農業統計, 2015)；總種植面積 2,032 公頃，產量 43,631 公

噸，產值 27.04 億元，種植面積較 101 年成長 107%，且持續增加中，成為台灣的新興果樹之一。目前商業栽培種類包括越南白肉種及紅肉種紅龍果，紅肉種包括石火泉種、吳沛然系列、昕運、蜜寶、大紅、蜜龍等(邱, 2013)。紅肉種紅龍果產期長、果實風味佳，且富含特殊的抗氧化成分甜菜苷色素，使消費者對其需求增加，因此近 3 到 5 年新植面積增加與成長皆以紅肉種為主(余, 2016)。

二、細胞分裂素 Cytokinin 與其氧化酶抑制劑 CPPU

1. 細胞分裂素 Cytokinin, CK

細胞分裂素(cytokinins ; CK)是為植物賀爾蒙的一類，主要為 Purine 類的化合物，具有促進細胞分裂、細胞分化、側芽生長與消除頂端優勢、抑制葉綠體降解等功能。根尖分生組織是 CK 的主要合成部位，CK 由根通過木質部進入莖，另外於種子幼胚、發育中的幼葉、膨大期的果實與成熟植株的莖部也可生合成少量的 CK，調控植物的發育(Corbesier et al., 2003; Tanaka et al., 2006; Su et al., 2011)。

CK 在營養生長上與生長素 Auxin 共同調控頂芽優勢。Auxin 自頂芽生合成後，會藉由 Auxin 的極性運輸通道蛋白 PINs，向植物基部運輸 Auxin，抑制 CK 在側芽的生合成、運移與作用。腺苷酸異戊二烯基轉移酶(adenosine phosphate-isopentenyltransferase, IPT)為 CK 合成上重要的酵素，其活性與表現量受而由 PINs 蛋白運輸至莖與側芽的 Auxin 抑制，進而抑制側芽的萌發(Su et al., 2011)。將 Auxin 生合成與活化相關基因突變、外施 CK 與增加 IPT 基因的表現量，均可提升 IPT 蛋白的表現量，促進內生性 CK 量的提升，促進細胞分裂，同時可抑制 PINs 蛋白運輸 Auxin，去除頂芽優勢，並促進側芽的生長(Wang et al., 1997; Zubko et al., 2002; Catterou et al., 2002; Tanaka et al., 2006)。

CK 在芽體分化上也扮演重要的角色，與 Auxin 共同作用引導分化的方向，CK 會將分生組織導向營養芽發育，Auxin 則會促使分生組織分化成根的構造，兩者的濃度平衡會使細胞維持其全能性(totipotency)。CK 與 Auxin 的濃度平衡在花芽分化

的過程中同樣的重要，完成花芽創始的分生組織內生性賀爾蒙的含量上升，達到平衡的 CK 與 Auxin 共同控制芽體的膨大與構造，作用於花原體的形成與花器的發育，若 CK 的含量過高則會導致細胞分裂旺盛，可能回復至營養態或花器不正常的增生(Su et al., 2011; Niki et al., 2012; Li-Mallet et al., 2015)。

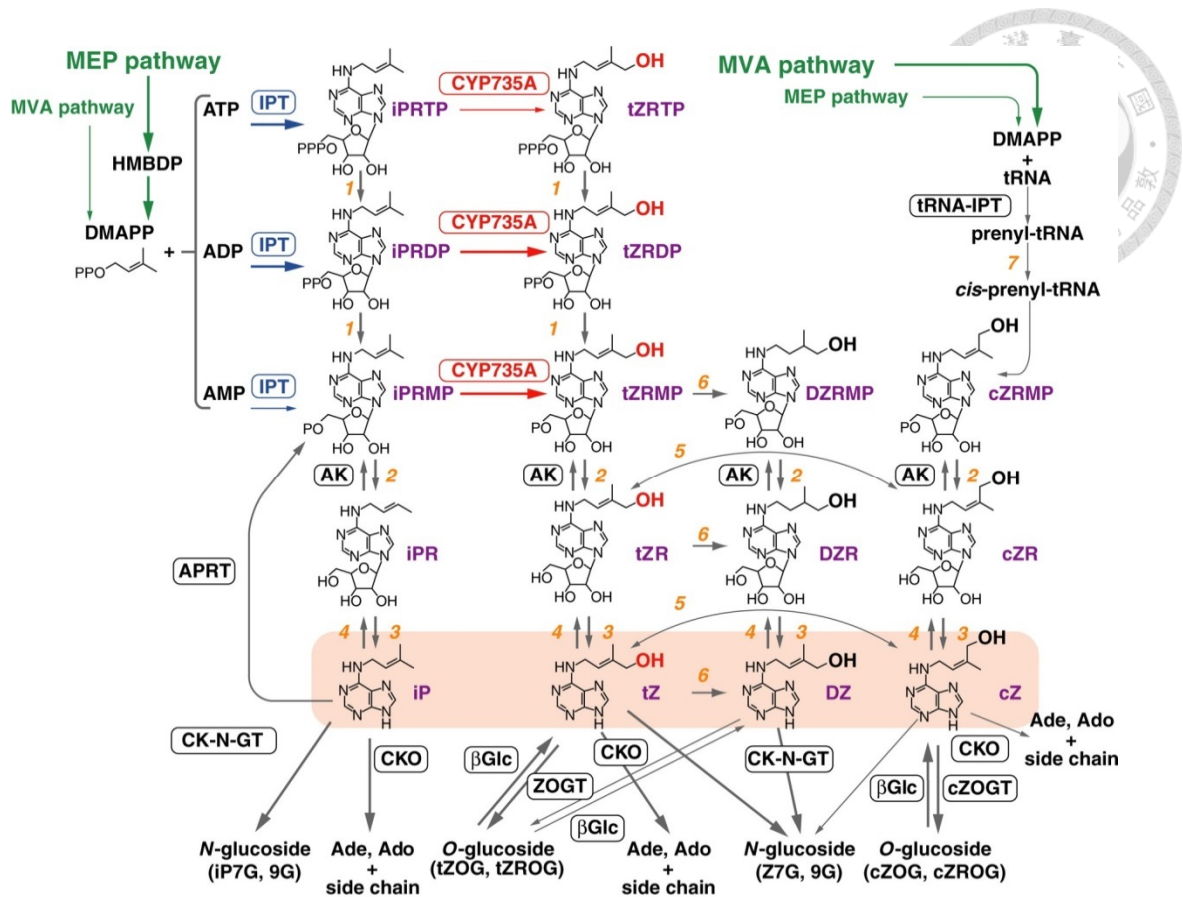
2. CK 的生合成與代謝

植物體內存在多種不同型態的 CK，其中以異戊烯基腺嘌呤(isopentenyladenine, iP)與反式玉米素(*trans*-Zeatin, tZ)為主要具有活性的型態，會因作用的部位與物種上而有含量的差異，為調控植物生長與分化的重要關鍵。於模式生物阿拉伯芥(*Arabidopsis thaliana*)中，CK 的生合成途徑以萜類(terpene)化合物二甲基烯丙基焦磷酸(dimethylallyl pyrophosphate, DMAPP)作為其重要起始物，主要與單磷酸腺苷(adenosine monophosphate, AMP)在 IPT 蛋白的催化下形成關鍵中間體：iPRMP。iPRMP 可進一步受到磷酸水解酶(phosphatase)的作用，形成具有活性的 iP；或是經由 CYP735A 蛋白的氧化形成帶有羥基(hydroxyl group)的 tZRMP，後經磷酸水解酶與腺苷激酶的作用形成 tZ(圖 1) (Sakakibara, 2006)。

CK 常常通過乙酰化(acetylation)與葡萄糖苷(glucoside)的糖基化(glycosylation)轉化為不具 CK 活性的結合態形式(圖 1)，此暫時性的去活性(inactivation)的型態適於貯藏或運輸，為植物體內主要存在的型態。植物體內 CK 代謝途徑則由細胞分裂素氧化酶(cytokinin oxidase, CKO)進行催化，在氧化還原輔酶—黃素腺嘌呤二核苷酸(flavin adenine dinucleotide, FAD)的作用下可使 iP 或 tZ 脫去兩個電子，形成帶有亞胺(imine)結構的中間體 iP-imine (圖 2)，再分解為腺嘌呤(adenine)與 3-甲基-2-丁烯醛(3-methyl-2-butenal) (Sakakibara, 2006)。

2. CPPU 的發現與作用機制

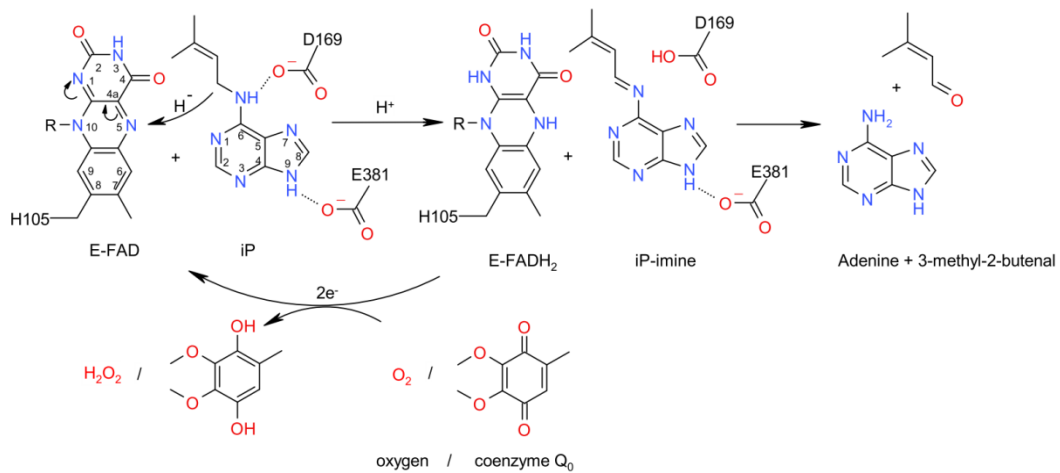
氯砒脲(forchlorfenuron, CPPU)(圖 3)，化學名為 N-(2-Chloro-4-pyridyl)-N'



(Motified by Sakakibara, 2006)

圖 1. 細胞分裂素 Cytokinin 的生合成路徑。

Fig. 1. Biosynthesis pathway of Cytokinin.



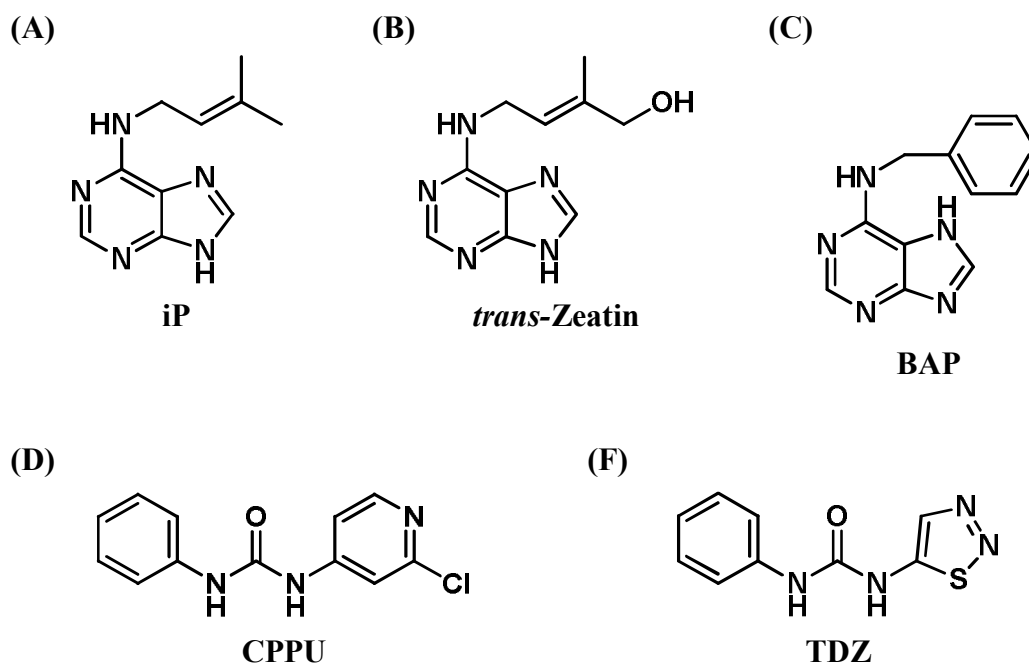
(Kopečný et al., 2010)

圖 2. 於 CKO 中以 iP 作為受質的 CK 代謝途徑。

Fig 2. Scheme of the CKO reaction mechanism with iP as a substrate.

phenylurea，為人工合成之苯脲類(benzylurea)化合物，首次於東京大學藥學部由 Takahashi 等人(1978)與日本協和發酵工業株式會社(Kyowa Hakko Kogyo Co., LTD, Tokyo)共同開發並且合成，當時註記其功能為「在植物體內與特化的 CK 蛋白結合並具有相同的效果且具有相當高的效力」，與苯基噻二唑基脲(thidiazuron, TDZ)等類似結構化合物被共同歸類為尿素類(urea-type)的 CK，直至第一個 CKO 蛋白自玉米(*Zea mays*)上分離出來，CPPU 的作用機制才真正的明瞭(Houba-Hérin et al., 1999; Bilyeu et al., 2001)。


CPPU 為 CKO 的競爭型抑制劑(competitive inhibitor)，其結構上的 2-氯-4-吡啶基環(2-chloro-4-pyridinyl ring)會與 FAD 結合，脲骨架氮(urea backbone nitrogens)則與 CKO 上的天門冬胺酸(aspartic acid)以氫鍵(hydrogen bond)結合，抑制 CKO 和



(Kopečný et al., 2010)

圖 3. CK 與其 CKO 抑制劑的結構。(A)和(B)為植物體內的 iP 與 *trans*-Zeatin；(C) 為人工合成 CK BAP；(D)和(F)為 CKO 抑制劑的 CPPU 與 TDZ。

Fig. 3. Chemical structure of CK and CKO inhibitor. (A) and (B) are plants synthesized CK—iP and *trans*-Zeatin, respectively; (C) is an artificially synthesized aromatic-type CK—BAP; (D) and (F) respectively are CPPU and TDZ, inhibitors of CKO..



受質 iP 與 tZ 的結合而阻斷活性 CK 的代謝路徑，促進內生性的 CK 累積；因此，使植物表現出高 CK 濃度的特性與現象，其效力相較於 iP、tZ 與人工合成的 6-苄氨基嘌呤(6-Benzylaminopurine, 6-BA 或 BAP)本身的作用高上百倍(Kopečný et al., 2010)。

3.CPPU 於園藝生產上的應用

CPPU 施用後於果實內含量的半衰期(half life)非常的短，於奇異果上的半衰期大約為 3-5 天，至施用後 28 天後便偵測不到任何 CPPU 的殘留(Ainalidou et al., 2015)；在大鼠的動物試驗上，口服的 CPPU 雖會被消化道吸收，但可藉由排泄與排遺作用自體內排出，7 天後的體內含量低於 2%(Humphery, 2005)，可見合理 CPPU 施用並無毒害的危險，為安全性的植物生長調節劑。在臺灣農業使用上，CPPU 於農委會由裕元興業以‘福芬素’、‘福祿滿多’登記，獲准施用於促進洋香瓜著果與葡萄的果實膨大上(蔣和袁, 1994)。

CPPU 於園藝作物上主要作為果實著果劑、膨大劑，用於促進果樹、蔬菜、糧食作物等。葡萄、奇異果與藍莓等漿果於果實膨大期，將果串浸泡於 CPPU 溶液，可使中果皮(mesocarp)與內果皮(endocarp)部分細胞數量與面積增加，使果實膨大而產量增加，並且不影響果實品質與櫛架壽命(Antogonozzi et al., 1997; Kim et al., 2006; Peppi and Fidelibus; 2008; Cruz-Castillo et al., 2014; Retamales etl al., 2014)。葫蘆科(*Cucurbitaceae*)作物如西瓜、甜瓜上於開花前於子房部位，均勻的噴施 CPPU 處理，則可以提升果實著果率，達到增加產量的目的(Chung et al., 2002; Huitrón et al., 2007; Núñez et al., 2008)。



第二章、利用 CPPU 作為紅龍果花芽檢定藥劑之方法建立

一、前言

氯吡脞(florigone, CPPU)為一種為抑制細胞分裂素氧化酶(cytokinin oxidase, CKO)的抑制物，施用於植物上可使植物表現出高 CK 濃度的特性，在園藝生產上主要作為果實的膨大劑與著果劑使用(蔣和袁, 1994; Kopečný et al., 2010; Cruz-Castillo et al., 2014)。Khaimov 與 Mizrahi (2006)首次將 CPPU 應用於紅龍果催花上，在枝條未滿足環境誘導前施用會誘發營養芽，在滿足後則可誘發典型花芽，由此結果推論施用 CPPU 所誘發的芽體型態與施用時間有極大關連，反應施用當下芽體受環境誘導的程度，因此推測 CPPU 作為檢定紅龍果枝條上芽體分化狀態的藥劑。本試驗的目的在確定 CPPU 作為鑑定藥劑的可行性並建立其檢定方法，於 2016 年春分後 5.5 週於三種不同年齡枝條上施用 CPPU，觀察枝條萌芽反應與芽體比率，藉以建立最具效率之 CPPU 施用的檢定方法，以利於更進一步的研究。

二、材料與方法

1. 試驗材料與地點

本試驗於台南市東山區哆囉嚨生態農莊進行(圖 1)，試驗植株為二至三年紅肉種紅龍果(*Hylocereus* sp.)品種‘富貴紅’，為白肉品系與紅肉品系之自交親和雜交品種，果實果肉呈紫紅色。紅龍果園總面積約為 3900 m²，以東西向架設之 T 型支架進行栽培，T 型支架以輕鋼架、鋁管與鋼筋作為支架材料，並於支架下方架設水管，以利澆水與施肥。T 型支架一排長約為 25 m，支架間行距為 3 m，於 T 型支架中另以直立鋼筋鐵條劃分成 12 格，一格約為 2.1 m，並於一格中栽種 4 棵植株。試驗支架選用果園中間生長較旺盛的 6 排，每排單邊支條約為 300-350 根枝條。

紅龍果園除試驗處理外，栽培管理皆採取商業生產之無農藥殘留慣行栽培。果園除自然降雨外，另於每週澆水一次；於生長期時，以兩週一次的頻率施用 20-20-20 之水肥，並於結果之中果期施用 15-15-30 之高鉀水肥。營養生長期之病

蟲害管理以施用亞托待克利、賽普護汰寧與陶斯松進行防治；開花結果期以施用氯化鉀、三元硫酸銅與窄域油進行管理，並於採收果實時進行農藥檢測，確定果實無農藥殘留。




2. 試驗枝條標定

試驗開始前於 2016 年 4 月 30 日(春分後 5.5 週),依照田間枝條狀態選定三種不同年齡枝條進行試驗(圖 2)：

- (a)當年生持續生長枝條(growth unceased current shoot, GUC)：於非誘導季節(即為營養季生長季)萌發之枝條，枝條尖端尚未停止生長，枝條肉質莖薄，顏色呈現翠綠色，枝條上無芽體萌發過的痕跡，以長度 120 ± 10 cm 為標準進行標定。
- (b)當年生停止生長枝條(growth ceased current shoot, GCC)：於非誘導季節(營養季生長季)萌發之枝條，於春分未感受過長日的誘導，枝條已停止生長，刺座節間生長完成，長度不再變化，肉質莖開始充實，顏色轉為綠色，枝條上無芽體萌發的痕跡，以長度 100 ± 10 cm 為標準進行標定。
- (c)非當年生枝條(non-current shoots, NC)：萌發前一年度營養季生長季的枝條，枝條肉質莖充實、飽滿，顏色呈現深綠色，該種枝條已於前一年度誘導季節(生殖生長季)感受過長日的誘導，部分枝條已有花芽萌發，因此挑選枝條狀態相近且無芽體萌發之枝條，以長度 100 ± 10 cm 為標準進行標定。

3. CPPU 處理施用方法

試驗於 2016 年 4 月 30 日進行 CPPU 處理，試驗處理為兩種施用方法及三種濃度之組合，共 6 組處理。施用方法為噴施與點施，三種濃度處理為 50、100 與 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液，以英文字母作為施用方法、數字作為濃度進行組合進行表示，例：噴施 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液為 ST50。每處理三重複，每重複三根枝條。

- 
- (a) 噴施處理(spray treatment, ST)：於整個試驗枝條上以噴瓶施用 3-4 mL CPPU 溶液。
- (b) 點施處理(drop treatment, DT)：先將枝條上刺座去除，再使用滴罐瓶於刺座上施用 1-2 滴 CPPU 溶液(50 滴 \approx 1 mL)。

4. 試驗調查

於 2016 年 4 月 30 日進行 CPPU 處理後，每週調查萌芽數量與紀錄萌芽時間，萌發芽體依照江和楊(2015)之標準，依外觀型態區分成典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)四種芽體類型，持續調查與記錄至施用後 3 週(5/20)。將紀錄之數據進行下列的計算：

- (a) 枝條總萌芽率(shoots emerging rate)：對 CPPU 處理產生萌動的枝條百分比，計算公式為： $\text{萌芽枝條數量} / \text{處理枝條數量} \times 100\%$ 。
- (b) 四種芽體枝條萌芽率(shoots emerging rate)：枝條上可觀察到為 S、PS、PF 或 F 四種芽體之百分比。計算公式為： $\text{具 S、PS、PF 或 F 型芽體枝條數量} / \text{處理枝條數量} \times 100\%$ 。枝條可能因為具多種類型芽體重複計算，因此總和可能超過 100%。
- (c) 枝條萌芽數(bud numbers per shoot)：枝條上刺座受 CPPU 處理而萌動之總數。計算公式為： $\text{總萌發芽體數} / \text{萌芽枝條數量} \times 100\%$ 。依芽體類型(S、PS、PF 與 F)分開計算，枝條可能因為具多種類型芽體重複計算，因此總和可能超過 100%。

5. 統計分析

施用後3週之數據以 CoStat 6.4 統計分析軟體進行ANOVA顯著性水準檢測(LSD0.05)，圖形以Sigma Plot 10.0 繪製。




三、結果

以 CPPU 於 4 月 30 日(即為春分後 5.5 週)處理對 GUC 與 GCC 兩種當年生的枝條，促進萌芽效果顯著(圖 3A 和 3B)，且噴施(ST)效果皆高於點施(DT)，兩種枝條的濃度效應類似。GUC 除 ST50 的枝條總萌芽率較低為 66%外，其餘 ST 濃度處理所有枝條皆對 CPPU 產生反應而萌發芽體；DT 組則以 D200 的枝條總萌芽率最高為 88%，反應隨濃度降低而下降；未施用 CPPU 處理的 GUC 對照組枝條無任何芽體的萌發。GCC 枝條之 ST 組近全部萌芽，DT 組之濃度效應也與 GUC 枝條類似，但對照組則於春分後八週時有 33%的枝條萌發芽體。NC 枝條未施用 CPPU 之總萌芽率即達 88%，CPPU 的施用並無顯著的提升(圖 3C)。

就處理的枝條萌發的芽體數分析，當年生的兩種當年生枝條 GUC 與 GCC 枝條的萌芽數量對於 CPPU 施用方法反應上皆是 ST 組為 DT 組的 3 倍，NC 枝條則除 DT50 及 DT200 處理萌發較多 PF 型芽體外，其餘差異不大 (圖 3D-F)。GUC 枝條芽體萌發數明顯高於 GCC 及 NC 枝條，顯示該枝條狀態對 CPPU 處理的敏感度較高；且 GUC 的 DT 組的可明顯看出芽體萌發數隨著施用濃度上升而增加，濃度效應顯著(圖 3D、3E 和 8)。NC 枝條反應則以 DT 組枝條萌芽數較高，且多為 PF 型芽體，但大部分於施用後兩週即消蕾(圖 4)，最後留存且至終開花、結果的芽體數低於 2。

以枝條芽體萌發時程分析，GUC 枝條於春分後 5.5 週施用 CPPU，第 1 週均無任何芽體的萌發，大部分芽體自施用後第 2 週萌發，多數芽體為 PS 型，其次為 PF 型 (圖 5)。ST 組處理促進枝條萌芽效果較佳，ST50、ST100 與 ST200 萌發 PS 型芽體的枝條分別為 66%、77%與 88%；而萌發 PF 型者，以 ST200 的芽體枝條萌芽率最高為 66%，其餘處理組均低於 11%。DT 組的芽體枝條萌芽率較低，DT100 與 DT200 有 55%枝條萌發 PS 型芽體，DT50 則無；PF 型芽體的萌發率不高，介於 11%-22%。所有處理皆無典型花芽(F)萌發，但有少數 S 處理枝條於第 3 週萌發 S 型芽體，對照組枝條均無芽體萌發。



GCC 枝條的萌芽時程與芽體比率趨勢與 GUC 相近，雖於 CPPU 處理 1 週後，ST 組與 DT200 即有少數枝條萌發 PF 型芽體，ST100 也有少數枝萌發 S 型芽體 (圖 6)，但大部分芽體仍自施用後第 2 週萌發。ST 組萌發以 PS 型芽體較高，在 ST50、ST100 與 ST200 萌發 PS 型芽體的枝條分別為 77%、66%與 55%；其次則為 PF 型芽體，分別為 33、55 與 33%。DT 組枝條除了自施用後第 2 週萌發外，於施用後第 3 週有另一波的萌芽高峰，萌發芽體同樣以 PS 與 PF 型芽體占多數，除 DT50 兩種芽體萌芽率均為 11% 外、DT100 與 DT200 萌發 PS 的枝條分別為 66%與 55%，PF 型芽體則分別為 44%與 33%。未處理的 GCC 對照組枝條，於 5 月 13 日開始(即為春分後 7.5 週)萌發 S、PS 與 PF 型芽體。


NC 枝條飽滿、色澤深綠，稜邊與刺座木栓化程度高、發育完整(圖 2C)，且感受過長日的誘導，在萌芽時程與芽體萌發比率上與 GUC、GCC 反應趨勢不同，ST 與 DT 組施用方法間差異不大；4 月 30 日(即為春分後 5.5 週)處理 CPPU，NC 枝條萌發大量的芽體為 PF 型芽體，最早在處理後 1 週後萌發 PF 和 F 型芽體，但 S 與 PS 芽體則於 2 週後；對照組的 F 型芽體在 5 月 20 日(即為春分後 8.5 週)萌生，5 月 13 日開始出現 PF 型芽體(圖 7)。濃度處理間， $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 對促進 F 芽體的萌發效果都較好， $200 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 處理組並無 F 型芽體萌發，ST50 處理組也有 F 型芽體萌發但較 ST100 晚 1 週且萌發量較低。



四、討論

細胞分裂素(cytokinin, CK), 為調控植物側芽萌發之重要激素, 與生長素(auxin) 於分生組織維持平衡, 使細胞維持其全能性(totipotency); 而在花芽分化的階段, Auxin 與 CK 的含量會同時上升, 共同調控花芽構造的分化(Su et al., 2011; Changdler and Werr, 2015)。Khaimov-Armoza 等人(2012)在以色列(35°E, 31°N)的六月中旬分析白肉種紅龍果 *H. undatus* 枝條 CK 含量變化, 偵測到具有活性 CK 型態的 *trans*-Zeatin 含量增加, 並於一個月後開花, 推測在枝條萌花前, 會有 Z-type 與 iP-type 的 CK 累積及作用。氯吡脞(flurorophone, CPPU)為一種人工合成的苯脲類化合物, 於植物上作用機制為抑制細胞分裂素氧化酶(cytokinin oxidase, CKO)的作用, 阻斷 Z-type 與 iP-type 的 CK 之主要分解途徑, 使植物內生性的(endogenous)的 CK 累積, 以減弱頂芽優勢, 並使分生細胞分裂、膨大, 促進側芽的萌發(Burch and Horgan, 1989; Kopečný et al., 2010; Niki et al., 2012)。Khaimov 和 Mizrahi (2006)首次於紅龍果上施用 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 與 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 並將萌花時間提早 1.5-2.5 個月; 然而若施用時間過早, 枝條未滿足環境誘導, 則誘發營養芽的萌生, 反而無法萌生典型花芽; 此外, 施用 CPPU 到芽體萌發的時間, 在以色列典型花芽需時 2 週、營養芽需時 4 週。利用 CPPU 延緩 CK 的不可逆性代謝, 間接克服頂芽優勢, 與江和楊(2015)利用短截去除頂芽優勢原理相同, 皆可迫使紅龍果枝條上的芽體提早萌發。因此, 在長日誘導過程中, 利用 CPPU 可促使刺座下分生組織以當下的狀態萌芽, 可用以建立檢定芽體分化程度。


紅龍果為長日開花植物, 於感受長日誘導(induction)後, 枝條上芽體由營養態轉換為生殖態。在花芽創始(floral initiation)的過程中, 芽體分化程度為了解紅龍果花芽分化過程的指標, 但大部分芽體達成熟後受到頂芽優勢的抑制 (Mohamed-Yasseen, 2001; Khaimov et al, 2012), 於芽體分化過程間並不會萌發, 無法由外觀狀態進行觀察。江和楊(2015)於 2006 年春季期間, 對紅龍果枝條進行短截處理, 去除頂芽優勢, 促使遠軸端成熟芽體萌動, 以當下的狀態進行萌發, 觀



察芽體萌芽類型與花芽分化的過程，認為在 5 月 27 日為典型營養芽及部分呼喚型營養芽最後萌發的時間，同時間部分呼喚型花苞的萌發率也急遽下降、典型花苞則穩定的開始批次性的開花，因此推論春分後 8-9 週為完成花芽分化的關鍵時間。本試驗於 4 月 30 日處理 CPPU，時為春分後 5.5 週，當年生枝條的芽體理論上尚未完成花芽創始，施用後 3 週內萌發的芽體以 PS 及 PF 型芽體為主，確實未觀察到 F 型芽體。因此，CPPU 確實可促使刺座下分生組織以當下的狀態萌芽，可用以建立檢定花芽創始過程中芽體分化程度。

紅龍果當年生枝條遠軸端持續分化新生芽體與伸長，具有非常強的頂芽優勢 (Mohamed-Yasseen, 2001)，於枝條停止生長與成熟前抑制芽體的萌發，無法藉由萌發芽體狀態觀察花芽呼喚與分化程度。當年生枝條在春分後 5.5 週，部分芽體已完成花芽誘導 (floral induction) 的階段，進入花芽呼喚 (floral evocation) 的歷程，以施用 CPPU 作為花芽分化階段之檢定方法，促使部分呼喚型的芽體的萌發，另因尚處於花芽呼喚的前期，大部分芽體尚未通過花芽分化不歸點 (point of no return) (廖, 2012)，以偏營養態的 PS 型芽體為多數。若當年生枝條於生長過程中，因人為或自然環境因素，枝條遠軸端停止生長或遭到去除，迫使枝條加速成熟、充實，可提早具有感應環境誘導開花能力。

NC 枝條為前一年度營養生長季 (non-inductive season) 萌發的枝條，經歷過誘導期間 (inductive period) 6 個月的長日誘導，其上遠軸端的芽體雖已滿足長日誘導，卻因進入秋季短日未及時開花而中斷，由於芽體苞片發育過程中長日並非必要，因此於秋冬季短日環境下仍可持續發育至 Stage 2 或 Stage 3，並於溫度降低後進入休眠 (Jiang et al, 2016)。歷經冬天低溫後，多數發育程度較高之休眠芽死亡，多數存活的芽體於春分時仍處於 Stage 0 與 Stage 1 的階段 (Jiang et al., 2016)，這些芽體隨著溫度上升與重新進入長日環境恢復芽體發育並萌生花苞。本試驗選定的 NC 枝條在春分後 5.5 週仍未有花苞，在自然環境下於春分後 7.5 週萌發 PF 型芽體、8.5 週時萌發 F 型芽體，若在春分後 5.5 週時施用 CPPU (圖 6)，花苞萌發可以提早 2



週顯示 NC 枝條在春分後 5.5 週時苞片已經發育完全；然而，CPPU 可促使 NC 枝條萌發 S、PS、PF、及 F 型芽體，顯示枝條上同時具有不同發育程度的芽體。F 型芽體的萌發顯示前一年的長日誘導效果仍然存在，潛力上 NC 枝條在 5 月初即可能開花，比 GCC 枝條提早 1 個月。

植物對於內生性細胞分裂素 CK 的濃度有顯著的劑量效應(dosage effect) (Corbesier, 2003)，而 CPPU 本身為 CK 的為競爭型抑制(competitive inhibition) (Kopečný et al., 2010)，因此枝條對於其反應同樣也有濃度的效應。當年生枝條 GUC 與 GCC，枝條上的角質層尚未完全形成(圖 2A、2B 和第四章之表 1)，由於 ST 組對於施用量較大且與植株接觸面積大，枝條對 CPPU 的反應較 DT 組強烈，結果顯示 ST100 處理 GCC 及 GUC 枝條所有枝條皆萌發芽體。此外，因 GUC 與 GCC 為當年生枝條，刺座與周圍組織尚未發育完全，於 DT 處理去除刺座的過程中常傷害到其下的分生組織，可能為造成 DT 處理枝條萌芽率較低的原因之一。綜合上述因素，ST 處理可避免傷害刺座分生組織，促使芽體的萌發，有利於芽體狀態的觀察(圖 3A 和 3B)。稜邊木栓層(cork layer)為紅肉紅龍果(*H. polyrizhus*)之特性(江, 2005)，木栓化的範圍隨枝條成熟而增加。NC 枝條為前一年度萌發的枝條，稜邊與刺座多已木栓化(corkification)，稜邊木栓化程度接近 100% (圖 2)，因此 ST 處理的藥劑吸收量不會明顯高於 DT 處理(圖 3C)，未能提高促進萌芽效果，因此 ST 與 DT 組的枝條反應效果差異不大。綜合上述結果，噴施 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液可用於檢定紅龍果當年生枝條芽體分化程度，藉以觀察枝條上芽體受長日誘導及花芽呼喚的程度並定義枝條成熟度。

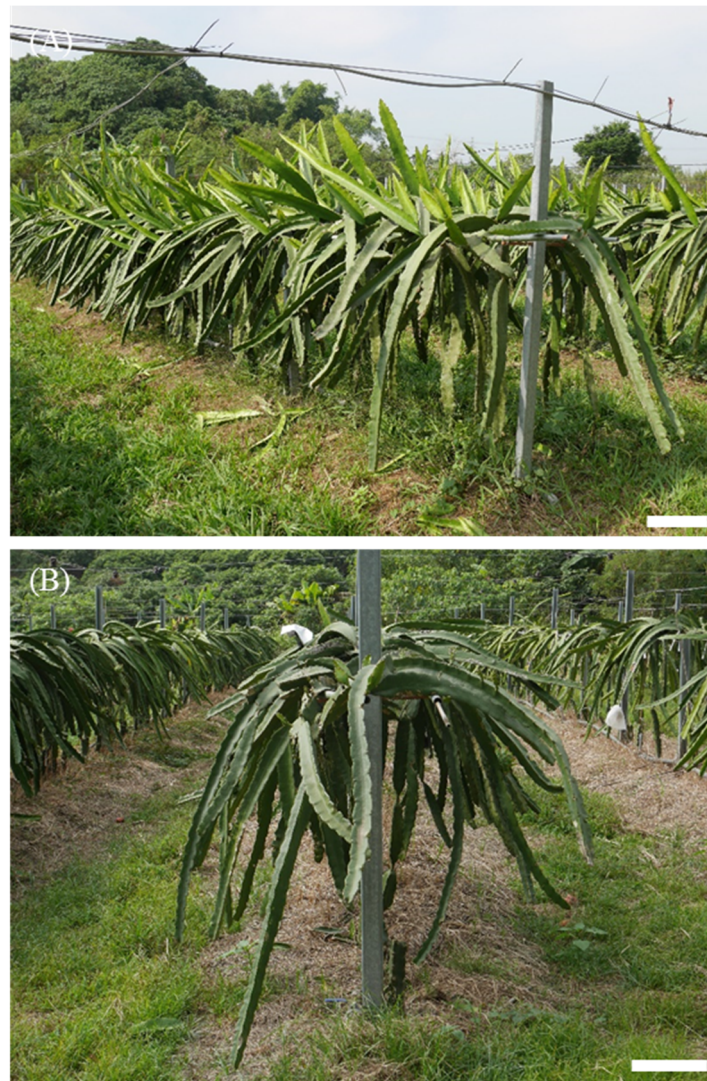


圖 1. 試驗園區紅龍果植株的田間生長狀態。(A)植株以 T 型支架生產模式栽種，(B)將枝條修剪與牽引至支架的兩側，以利枝條修剪與生產管理。比例尺長度為 30 cm。

Fig. 1. The field condition of the tested pitaya (*Hylocereus* sp.) plants. (A) Pitaya vine were cultivated with T-type stand management. (B) Shoots were pruned to left and right side of the stand with better pruning and management. Scales bar for 30 cm.

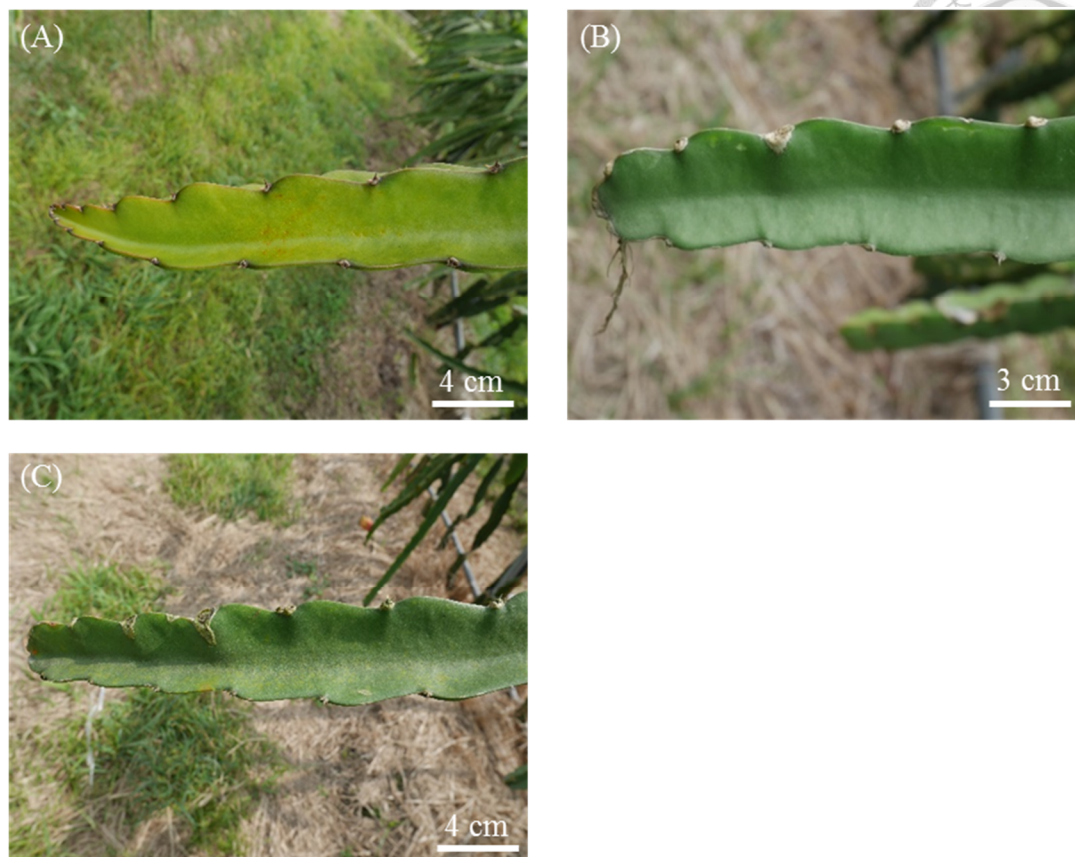


圖 2. 三種枝條年齡的參試枝條。(A)當年生持續生長枝條(growth unceased current shoot, GUC)；(B)當年生停止生長枝條(growth ceased current shoot, GCC)；(C)非當年生枝條(non-current shoots, NC)。

Fig 2. The experimental shoots of three different ages. (A) Growth unceased current shoot (GUC); (B) Growth ceased current shoot (GCC); (C) Non-current shoots (NC).

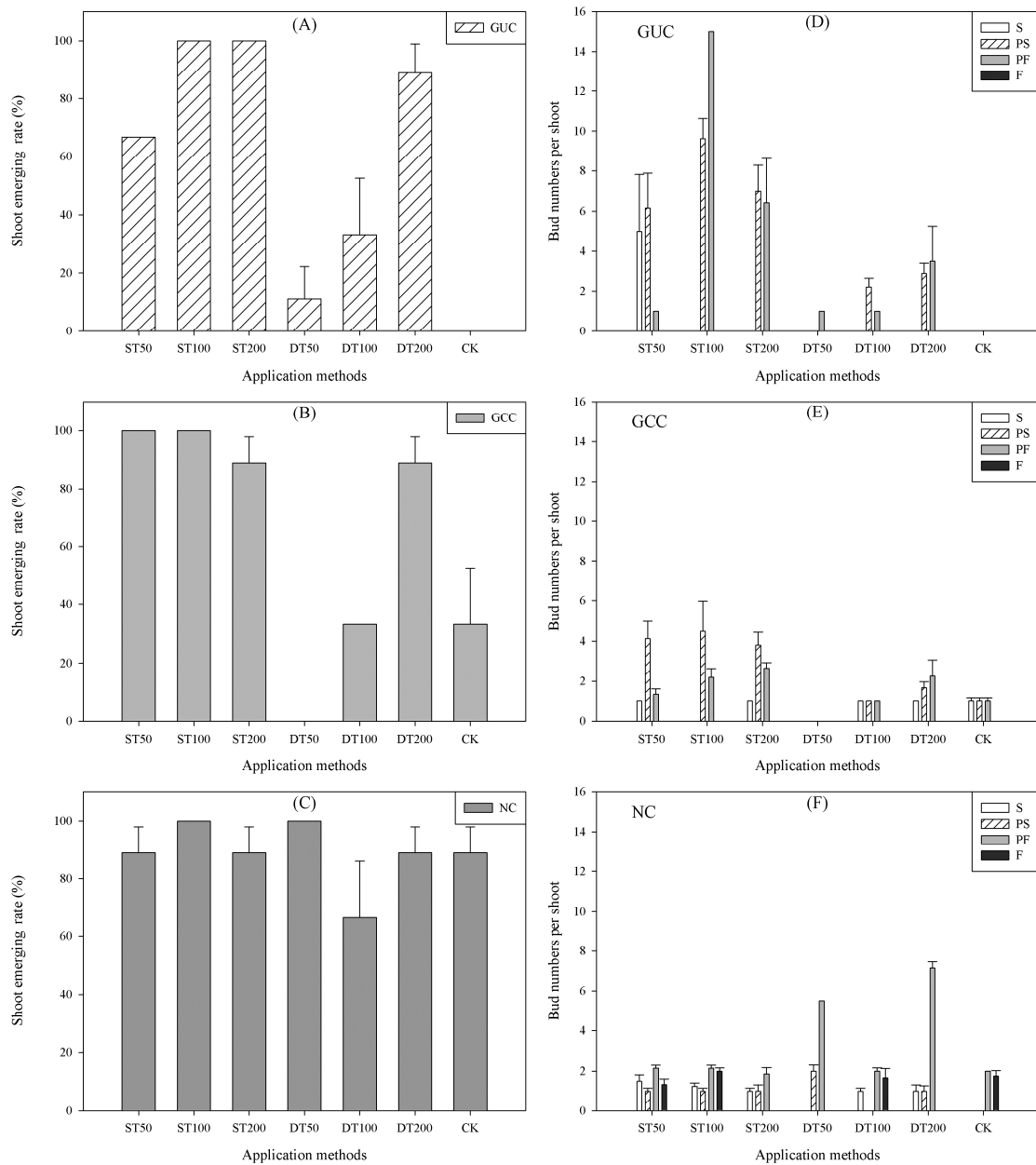


圖 3. CPPU 施用方式與濃度對紅龍果枝條萌芽之影響。當年生持續生長枝條(GUC)、當年生停止生長枝條(GCC)與非當年枝條(NC)在施用後 3 週之枝條萌芽率與萌芽數分別為(A)與(D)、(B)與(E)、(C)與(F)。試驗處理於 2016 年春分後 5.5 週將 50、100 與 200 mg·L⁻¹ 之 CPPU 溶液分別以噴施(ST)與點施(DT)兩種方法施用於枝條上。

Fig.3. Effect of application methods and concentration on the response of the shoot towards CPPU. The shoots emergence rate and bud numbers of (A) and (D) growth unceased current shoots (GUC); (B) and (E) growth ceased current shoots (GCC); (C) and (F) non-current shoots (NC) was recorded 3 weeks after the application. The CPPU solution of 50, 100, and 200 mg·L⁻¹ was sprayed (ST) or dropped (DT) on 5.5 weeks after spring equinox on shoots.

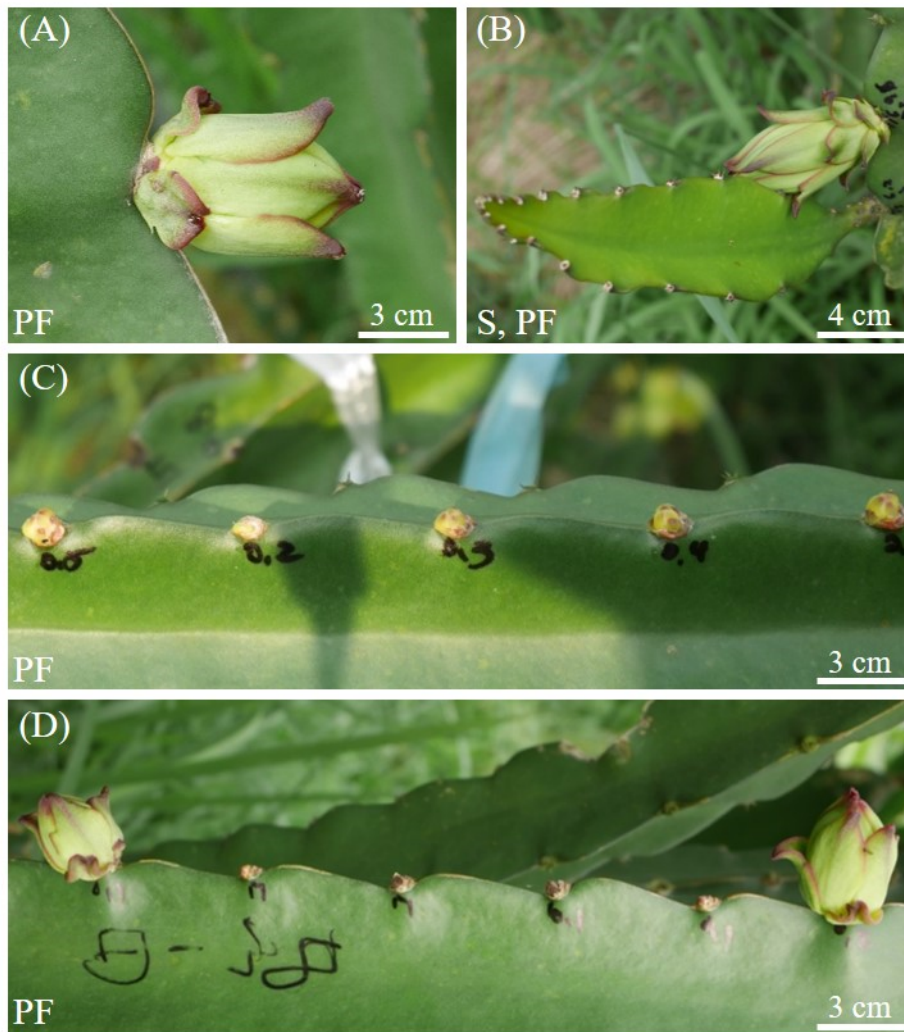


圖 4. 非當年枝條(NC)於噴施與點施 CPPU 處理後之芽體萌發情形。噴施處理 1 週後萌發(A) PF 及(B)同時萌發 S 及 PF 芽體。點施處理 1 週後(C)萌發整排 PF 芽體、2 週後(D)部分芽體消蕾。CPPU 施用濃度為 200 mg·L⁻¹，施用時間為春分後 5.5 週。

Fig 4. The bud emergence of NC shoots in response to spraying and dropping application CPPU. Spraying treatment resulted (A) PF and (B) S and PF bud emergence 1 week after the application. Dropping treatment promoted (C) several buds on the same rib emerged simultaneously at the first week and (D) mostly aborted in following week. The concentration of CPPU solution was 200 mg·L⁻¹ treated on 5.5 weeks after spring equinox.

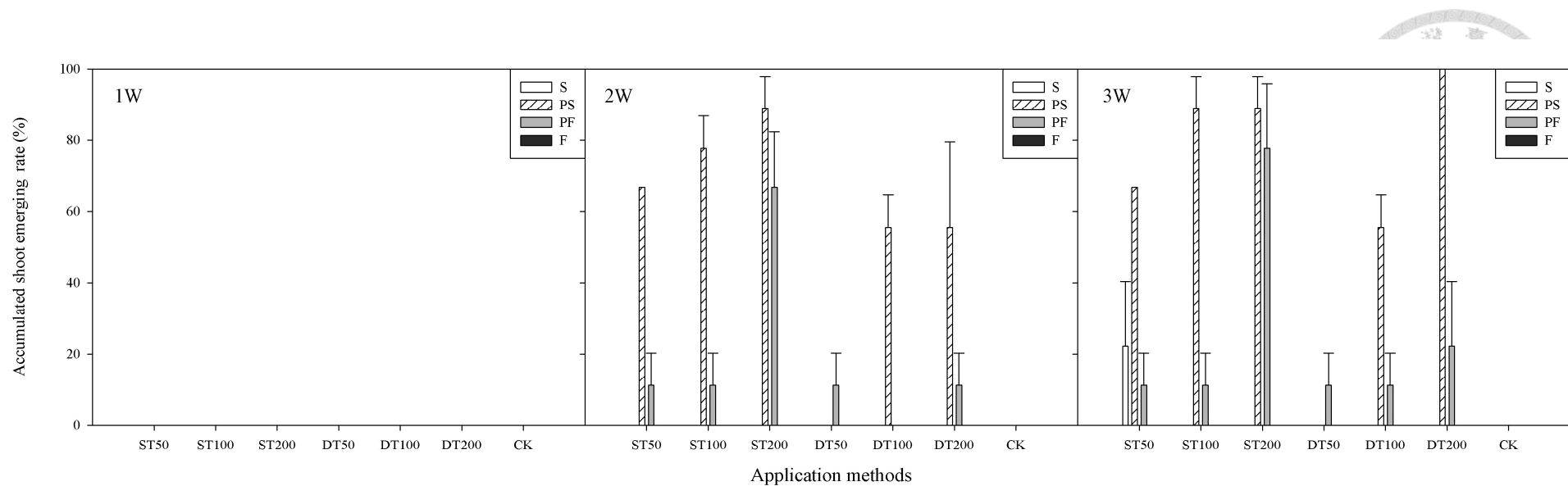


圖 5. 當年生持續生長枝條(GUC)在春分後 5.5 週對施用 CPPU 後 3 週內的枝條四種芽體累積枝條萌芽率。枝條萌芽率依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)。芽體於施用後 3 週分別計算。試驗處理為將 50、100 與 200 mg·L⁻¹ 之 CPPU 溶液分別以噴施(ST)與點施(DT)兩種方法於 2016 年春分後 5.5 週施用於枝條上。

Fig. 5. Effect of CPPU application methods and concentration on the accumulated shoot emerging rate of growth unceased current shoots (GUC). The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded separately 3weeks after application. The CPPU solution of 50, 100, and 200 mg·L⁻¹ was sprayed (ST) or dropped (DT) on 5.5 weeks after spring equinox onto the shoots.

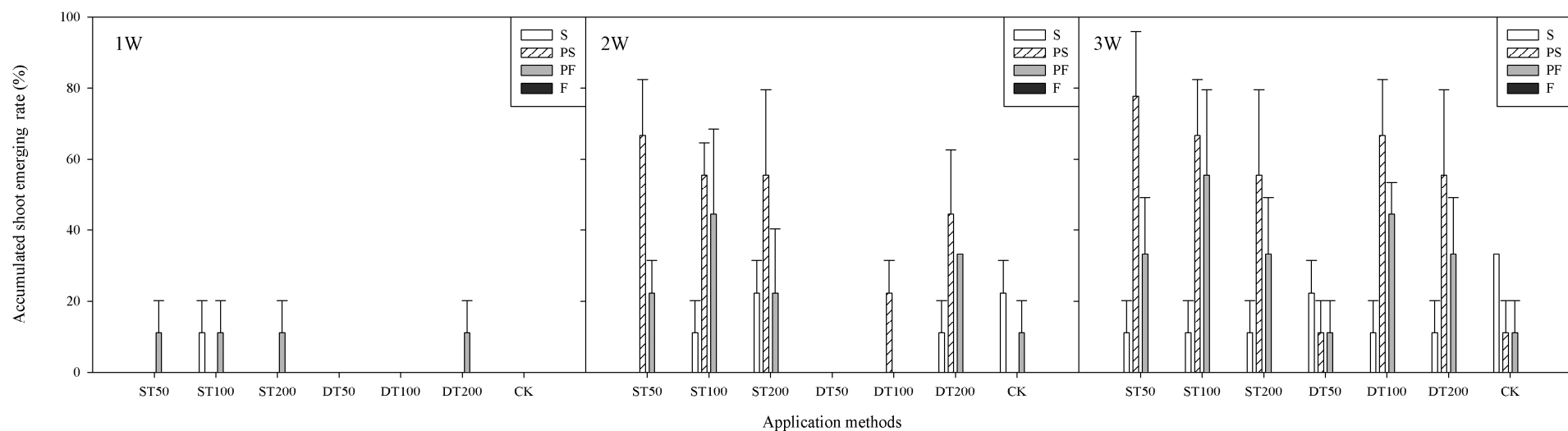


圖 6. 當年生停止生長枝條(GCC)在春分後 5.5 週對施用 CPPU 後 3 週內的枝條四種芽體累積枝條萌芽率。枝條萌芽率依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F) 芽體於施用後 3 週分別計算。試驗處理為將 50、100 與 200 mg·L⁻¹ 之 CPPU 溶液分別以噴施(ST)與點施(DT)兩種方法於 2016 年春分後 5.5 週施用於枝條上。

Fig. 6. Effect of CPPU application methods and concentration on the accumulated shoot emerging rate of growth ceased current shoot (GCC). The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded separately 3weeks after application. The CPPU solution of 50, 100, and 200 mg·L⁻¹ was sprayed (ST) or dropped (DT) on 5.5 weeks after spring equinox onto the shoots.

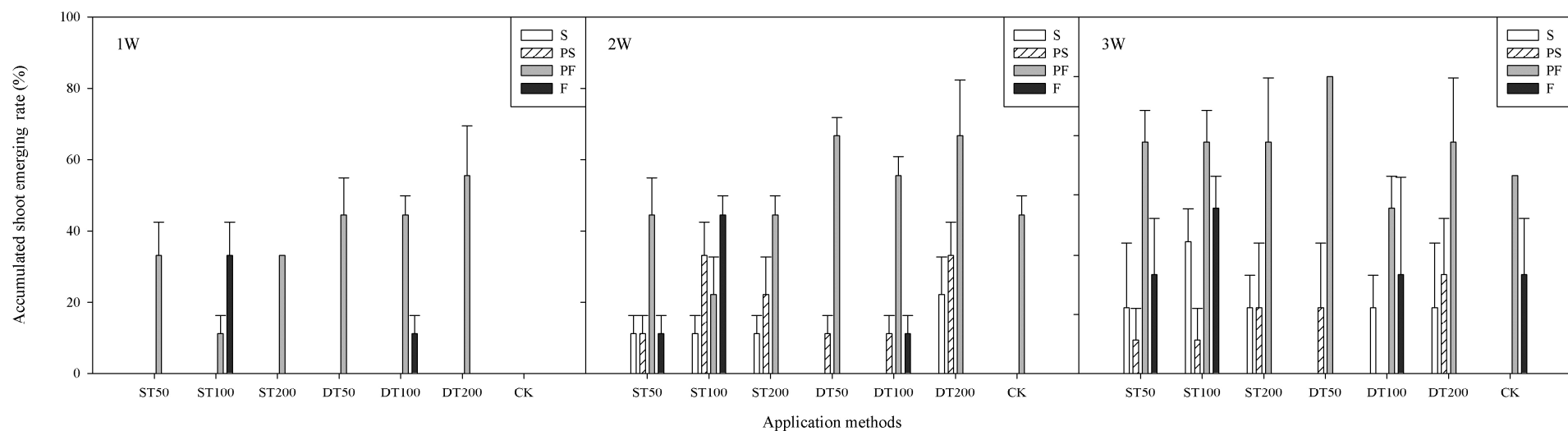


圖 7. 非當年生成熟枝條(NC)在春分後 5.5 週對施用 CPPU 後 3 週內的枝條四種芽體累積枝條萌芽率。枝條萌芽率依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F) 芽體於施用後 3 週分別計算。試驗處理為將 50、100 與 200 mg·L⁻¹ 之 CPPU 溶液分別以噴施(ST)與點施(DT)兩種方法於 2016 年春分後 5.5 週施用枝條上。

Fig. 7. Effect of CPPU application methods and concentration on the accumulated shoot emerging rate of noncurrent shoots (NC). The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded separately 3weeks after application. The CPPU solution of 50, 100, and 200 mg·L⁻¹ was sprayed (ST) or dropped (DT) at 5.5 weeks after spring equinox onto the shoots.

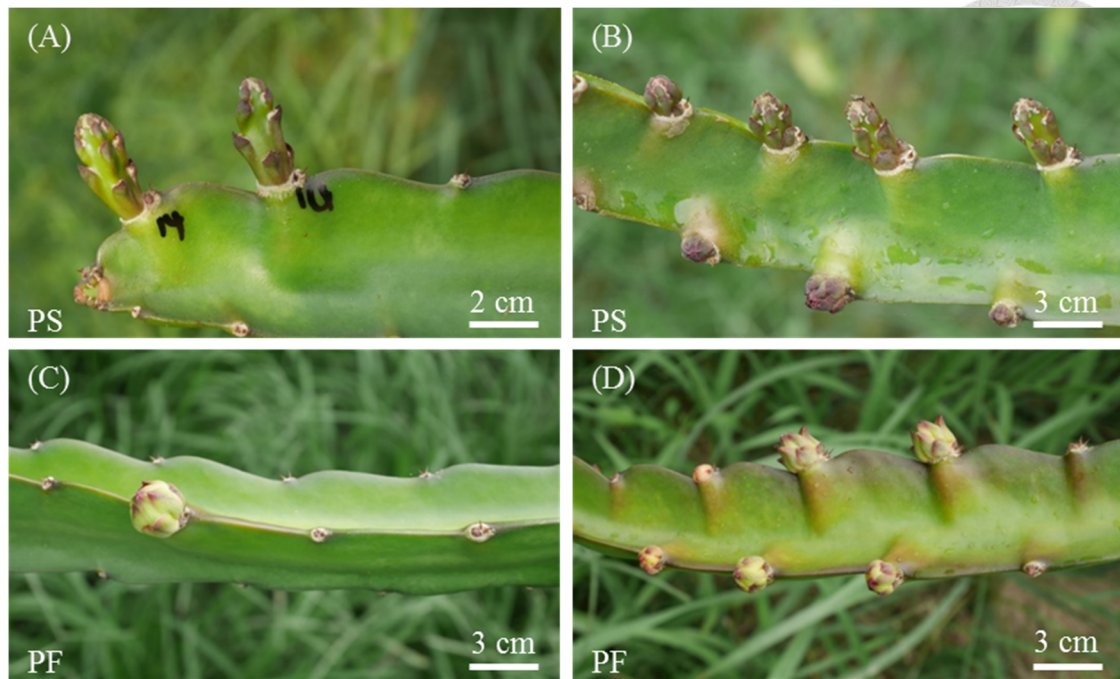


圖 8. GCC 與 GUC 枝條於施用 CPPU 處理後 2 週後萌發之芽體。(A)、(C)為 GCC 枝條分別噴施 100、50 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 之 CPPU 溶液處理萌發之 PS 與 PF 芽體。(B)、(D)為 GUC 枝條分別噴施 100、200 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 之 CPPU 容易處理萌發之 PS 與 PF 型芽體，拍攝於施用後 3 週(5/20)。

Fig. 8. Emerged buds of GCC and GUC shoots on 2 weeks after CPPU treatment. (A) and (C) were PS of ST100 treatment and PF buds of ST50 treatment respectively on GCC shoots. (B) and (D) were PS of ST100 treatment and PF buds of ST200 treatment respectively on GUC shoots.

第三章、枝條年齡對長日感應能力的影響



一、前言

成熟度(maturity)為果樹商業生產上的重要指標，尚未脫離幼年期的植株，即使滿足花芽分化之條件，仍無法進入生殖生長階段、開花並與結果(歐, 1981)。商業栽培的紅龍果植株上，同時存在當年生及非當年生枝條。非當年生枝條在前一年度及經歷過花芽誘導，成熟芽體多已進入花芽呼喚階段，但因進入秋季的短日環境而停滯，處於休眠的狀態；當年生枝條，萌發於前一年度秋分之後，枝條成熟度則決定是否能在邁入春分時感應長日誘導，對於果園枝條的管理為重要資訊。本試驗目的在了解枝條年齡對長日感應能力的影響，在 2016 年 11 月 1 日至 2017 年 1 月 27 日間標定 8 組剛萌發的新枝條，並於春分後 7.5 週(Jiang et al., 2012)進行芽體分化檢定，觀察萌發芽體類型與比率，藉以定義紅龍果枝條成熟度。


二、材料與方法

1. 試驗材料與地點

本試驗地點與試驗一、二相同，為台南市東山區哆囉囑生態農莊，試驗植株為三至四年紅肉種紅龍果(*Hylocereus* spp.)品種‘富貴紅’，選用果園中生長旺盛的且不同於試驗二之 4 排枝條進行試驗，每排單邊支條約為 380-420 根枝條。試驗枝條並未於 2016 進行冬季暗中斷處理，於試驗期間除標定枝條外，其餘枝條修剪皆依照商業生產模式進行。

2. 試驗枝條標定

於 2016 年 11 月 11 日至 12 月 2 日間，每週標定新萌發之營養芽，為 Group 1-4 組，每組 $n > 60$ ；另於 2016 年 12 月 16 日至 2017 年 1 月 13 間，每兩週標定萌發之芽體，為 Group 5-8，每組 $n > 60$ ，共 8 組不同年齡的試驗枝條。試驗期間每兩週測量一次枝條長度、刺座數，並記錄其稜邊木栓化情形。

- 
- (a) Group 1, G1：於 11/11 萌發之芽體，於 12/2 日生長至長度 10 ± 2 cm。
 - (b) Group 2, G2：於 11/18 萌發之芽體，於 12/2 日生長至長度 5 ± 2 cm。
 - (c) Group 3, G3：於 11/25 萌發之芽體，於 12/16 日生長至長度 10 ± 2 cm。
 - (d) Group 4, G4：於 12/2 萌發之芽體，於 12/16 日生長至長度 5 ± 2 cm。
 - (e) Group 5, G5：於 12/16 萌發之芽體，於 12/30 日生長至長度 5 ± 2 cm。
 - (f) Group 6, G6：於 12/30 萌發之芽體，於 1/13 日生長至長度 5 ± 2 cm。
 - (g) Group 7, G7：於 1/13 萌發之芽體，於 1/27 日生長至長度 5 ± 2 cm。
 - (h) Group 8, G8：於 1/27 萌發之芽體，於 2/10 日生長至長度 5 ± 2 cm。

3. 紅龍果芽體分化檢定

紅龍果成熟枝條之芽體大約於春分後 8 週完成花芽分化(Jiang et al., 2012)，因此，本試驗以 2017 年 5 月 12 日(春分後 7.5 週)作為 CPPU 芽體分化檢定處理的時間，參試材料為 G1-8 組成熟度不同之枝條 (n=15)。試驗於開始進行時，以噴施 3-4 mL 之 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液，每週檢定並紀錄芽體萌發情形。試驗採完全隨機設計(completely randomized design, CRD)設計，每處理 3 重複，每重複 5 根枝條。另設有未處理之對照組 CK (n=15)。

4. 試驗調查

於進行 CPPU 處理後，每週調查與記錄萌芽類型、數量、時間與萌芽位置，萌發芽體依照江和楊(2015)之標準，依外觀型態區分成典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)四種芽體類型，持續調查與記錄至施用後 4 週。將紀錄之數據進行下列的計算：

- (a) 枝條位置萌芽數(emerged bud numbers of shoot section)：枝條依長度均分為 I-V 區段，I 為近軸端，V 為遠軸端，紀錄於各區段萌發芽體總數。
- (b) 四種芽體枝條萌芽率(shoot emerging rate)：枝條上可觀察到為 S、PS、PF

或 F 四種芽體之百分比。計算公式為：具 S、PS、PF 或 F 芽體枝條數量 / 處理枝條數量 × 100%。枝條可能因為具多種類型芽體重複計算，因此總和會超過 100%。

- (c) 枝條停止生長率(stop-growing percentage of shoots)：於春分後 7.5 週時，於試驗組枝條(n=30)計算遠軸端莖頂停止生長的比率。
- (d) 枝條稜邊木栓化等級(ridge corkification level)：由稜邊木栓化面積分為 0-4 級，0 級：稜邊木栓化長度佔總長度 5% <；1 級：6% - 25%；2 級：26% - 50%；3 級：51% - 75%；4 級：76% - 100%。

5. 統計分析


施用後 1 週(5月19日)與 2 週(5月26日)四種芽體枝條萌芽率的數據，以 CoStat 6.4 統計分析軟體分別進行 ANOVA 顯著性水準檢測(LSD0.05)，圖形以 Sigma Plot 10.0 與 Excel 2013 繪製。

三、結果

本試驗於 2016 年 12 月 2 日與 12 月 16 日以 10 ± 2 與 5 ± 2 cm 的標準挑選芽體($n > 60$)，以枝條生長速率推算兩種長度芽體分別萌發於 3 週與 2 週前，以此作為 11 月 11 日至 12 月 2 日間四週萌發之芽體，視為枝齡較高的 G1-4 之芽體；於 2016 年 12 月 16 日至 2017 年 2 月 10 日間，每 2 週以 5 ± 2 cm 的標準挑選新生芽體($n > 60$)，以此作為 12 月 16 日至 1 月 27 日萌發之 G5-8 芽體，共 8 組不同枝齡之當年生枝條。G 1- 4 以每週 5.53 至 8.90 cm 的速率成長，並於 4 月 21 日後枝條生長趨緩，每週生長速率降低分別為 4.26 cm 以下(圖 1A)；G 5-8 芽體萌發後，隨生長環境逐漸回溫，枝條生長有增快的趨勢，每週長度變化量最高可達 10.15 cm，且枝條持續生長(圖 1B)。

參試枝條於春分後 7.5 週時，枝齡較高的 G1-G3 枝條已經生長趨緩(圖 1A)，其中 70%以上枝條已停止生長(表 1 與圖 2A-C)，長度與刺座數不再變化，枝齡逐漸上升，肉質莖色澤漸深，稜邊與刺座木栓化程度高、發育完整，木栓化等級達到 1.86 以上；G4-G6 枝條已有 60%以上的枝條停止生長(圖 2D-F)，且刺座數與 G1-G3 相近但長度較短，顯示刺座的節間組織仍處於生長階段，枝條仍在伸長；枝齡較低的 G7 與 G8 枝長度最短，大約只有 30%的枝條停止生長，多數枝條仍持續生長中(圖 2G-H)，遠軸端可持續分化出刺座與伸長節間，枝條尚處於生長迅速的階段。枝條對 CPPU 的反應受枝條年齡及刺座所在位置影響很大，隨著枝齡提高萌發的芽體數越低，且以遠軸端為主要萌芽的位置(圖 3)。CPPU 處理 G1-G4 枝條在 Section V 區段內由於通常不會整排芽體同時萌發(圖 4A-D)，而 G5-8 則是同時萌發出大量的 PF 型芽體(圖 4E-H)。

枝齡較高的 G1-G4 枝條，於春分前生長 15.5 週以上，在噴施 CPPU 後於 1 週內萌發出以 PF 與 F 型為主的芽體及少量營養態芽體(圖 4 和 5)；對於枝齡較低的 G5-G8 枝條，於春分前生長 13.5 週以下，於春分後 7.5 週時以 CPPU 處理檢定芽體分化狀態時，無法觀察到 F 芽體的萌發，但施用後 1 週即有 20%-50%的枝條萌



出 PF 型芽，顯示在春分時尚未能夠感受長日的誘導，開始誘導的時間延緩 (表 2 和圖 6)；此外，G7 與 G8 組，在春分時枝齡僅 9.5 週與 7.5 週，芽體對 CPPU 反應較為強烈，在處理後第 2 週，分別又有 73%和 53%枝條萌發 PF 型芽體，此現象在 G1-6 組則相對較低，G1 組更為 0%。

於對照組枝條，G1-G4 因枝齡較高，在春分前生理年齡即達成熟，因此在 5 月 19 日，即春分後 8.5 週，即自然萌生 F 型芽體；G5 枝條在春分後 9.5 週初次萌花，G6 則較 G5 晚 2 週，G7 及 G8 枝條則是仍在繼續生長中，未見萌花(表 3)。



四、討論

1. 枝齡對花芽分化之影響

木本植物植株達成熟後，葉綠素 b (chlorophyll b) 與葉黃素 (lutein) 生合成量的降低，光合作用與呼吸作用的速率降低，在外表上則會出現改變，並可由這些特徵判斷植株是否達成熟的階段 (Bond, 2000)。當年生枝條外觀顏色隨成熟增加而變深，木栓層面積則自基部開始往遠軸端延伸，稜邊逐漸木栓化 (圖 2)，木栓化程度也因枝齡增加而提高 (表 1)，本試驗以 CPPU 檢定芽體時，木栓化程度低者對於 CPPU 處理反應較為敏感，萌發芽體數較多；同理，枝齡高的枝條，萌發的芽體數較少 (圖 3 和 4)。


成熟度為植物是否具有開花、結果能力的指標，尚未成熟的植物則處於前生殖期 (pre-reproductive) 或是幼年期 (juvenility)，處於此階段的植物，即使在花芽誘導的環境條件下仍無法開花；當植物體本身有能力感受環境或是人為的誘發開花時，則達成熟階段 (歐, 1981)；植株於成熟後，生長量變化會趨緩 (Oñate and Munné-Bosch, 2009)，於 2016 年 12 月 2 日以前萌發之枝條，已經在春分前生長 15.5 週的時間，大部分枝條在試驗開始前 (春分後 7.5 週) 長度變化趨緩 (表 1 和圖 1A) 且莖頂已經停止生長 (圖 2)，這些枝條在春分後 8.5 週初次萌生花苞顯示在春分時已經具有感應長日誘導的能力 (圖 4 和 5)，若於前一週施用 CPPU 處理，雖可略微提高的 8.5 週時的萌花量，但同時促進部分未完成花芽呼喚之 PF 型芽體萌發，因此處理後第 2 週後不再有 F 型芽體的萌發，整體萌花枝條也較未施用之 CK 少 (表 2、3 和圖 4)。而於 2016 年 12 月 16 日以後萌發之枝條，在春分前生長的週數在 13.5-7.5 週間，在試驗開始前多數枝條仍在持續生長中 (圖 1B)，除 G5 (春分前已生長 13.5 週) 在春分後 9.5 週初次萌花外，其餘組別及時間都未觀察到 F 型芽體 (表 3)，以 CPPU 處理時，除 1 週後即萌出的 PF 型芽，G7 和 G8 在第 2 週又萌發出高量 PF 型芽體，可以看出來 G7-8 的枝條萌芽情形明顯與其他組別不同。由 8 組不同年齡枝條的初花的時間推算 (圖 4 和 6)，在 2016 冬季-2017 年春季的環境下，成

熟枝條為春分前生長 15.5 週以上、長日誘導以春分起算 7.5 週即可滿足。成熟度不足者，起始感應時間延後，初花時間也會延後，若於 7.5 週時施用 CPPU 處理，萌發芽體則多為 PF 型，且無 F 型芽體的萌發(表 2 和 3、圖 4 和 5)。本試驗觀察的結果與 Jiang 等人(2012)認為紅龍果成熟枝條之芽體大約於春分後 8 週完成花芽分化的推論一致，未成熟枝條萌花時間則會延緩(圖 5 和 6)(江和楊, 2015)。

此外，2017 年 1 月後萌發的 G7 和 G8 與 2016 年 12 月前萌發的 G5 和 G6 之未成熟枝條，在花芽創始時序上有些許的差異，兩者雖皆因成熟度不足而延緩花芽創始的起始時間，於春分後 7.5 週時尚未完成花芽創始，枝條萌發芽體以 PF 型為主，但 G5 與 G6 枝條於施用後一週即萌發大量 PF 型芽體(表 2 和圖 6)，2017 年萌發之枝條 PF 型芽體萌芽趨勢則於施用後 2 週才達到高峰，顯示芽體呼喚程度的差異。G7 與 G8 枝條雖於成熟度上差了兩週的時間(表 3-1)，但在萌發芽體比率與時間點相似(表 3、圖 3 和圖 6)，推論枝條雖於春分前尚未成熟，但營養生長至一定階段時，可感受長日環境的誘導，加速枝條的發育與成熟，並於相近的時間完成花芽呼喚、萌發花芽(朱等, 2017)。

2. 枝齡對芽體萌芽位置的影響

仙人掌科的植物普遍具有強頂芽優勢(Nieddu, 1992; Mohamed-Yasseen, 2001; Zegbe and Covarrubias, 2009)。持續生長的枝條，其遠軸頂端芽體會生合成生長素 IAA，藉由運輸蛋白 PINs 行耗能的極性運輸，輸送至肉質莖，降低細胞分裂素合成酶基因 *IPT* 的表現量，減少細胞分裂素 CK 於莖部的生合成與運輸，抑制側芽的萌發(Su et al, 2011)。紅龍果遠軸端芽體成熟、具萌芽之能力，為芽體主要萌發的位置，且會抑制其下芽體的分化與萌發。枝條在停止生長前，肉質莖角質層與木栓層尚未發育完全，較易吸收 CPPU 溶液(圖 2D 和 H)，且遠軸端為細胞分裂旺盛之區域，施用 CPPU 可促使較多芽體萌發(圖 4)，另由於遠軸端 Section V 芽體尚未發育完全，部分芽體可於 Section IV 萌發(第三章之圖 5 和 6)；隨著枝齡上升，遠



軸端 Section V 的芽體逐漸成熟，木栓化稜邊與角質層的發育程度較完整，枝條對 CPPU 的吸收降低，且部分芽體已完成花芽創始(圖 4)，F 型芽體雖未萌發但仍抑制其他芽體萌發，使施用 CPPU 效用降低，萌發芽體數降低(第二章之圖 3C 和 D)。枝條成熟且停止生長且尚未接受長日誘導開花時，頂芽優勢減弱，部分芽體可自其他 Section 萌出(圖 4)，因此成熟度低的枝條在 Section V 的萌芽數高但是其他 Section 反而較少。即至遠軸端芽體開始進入生殖生長，莖頂內部生理與生化發生改變，可溶性固形物的濃度提高，有絲分裂活性增加(Havelange and Bernier, 1983; Havelang et al., 1986;)，過程中需要 Auxin 與 CK 等賀爾蒙參與花器的發育，造成非常強的頂芽優勢，抑制其下芽體的萌發，因此完成花芽呼喚之枝條，萌發芽體數較少(圖 3 和 4) (Su et al., 2011; Niki et al., 2012; Chandler and Werr, 2015)。

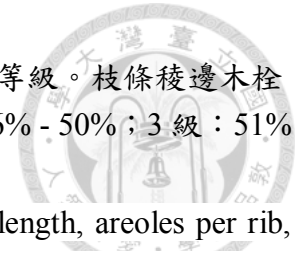


表 1. Group 1-8 組枝條之萌芽時間、春分前生長週數、枝條長度、單一稜刺座數、停止生長率與枝條稜邊木質化等級。枝條稜邊木質化等級(ridge corkification level)分為 0-4 級，0 級：稜邊木栓化長度佔總長度 5% <；1 級：6% - 25%；2 級：26% - 50%；3 級：51% - 75%；4 級：76% - 100%。

Table 1. The characters of group 1-8 shoots included emerged date, pre-growth duration before spring equinox, shoots length, areoles per rib, stop-growing percentage, and ridge corkification level on treated date. Corkification level was defined into level 0-4. Level 1: percentage of shoot corkification length which < 5%; level 2: 6%-25%; level 3: 26%-50%; level 4: 76%-100%.

Group	Shoot emerged date	Pre-growth duration before SE (weeks)	Shoot length ^z (cm)	Areoles / rib	Stop-growing percentage (%)	Corkification level
1	11/11	18.5 ^y	149.9 ± 16.5	34.90 ± 3.16	77.27	2.09 ± 0.79
2	11/18	17.5	148.8 ± 18.3	35.45 ± 5.71	80.64	2.35 ± 0.78
3	11/25	16.5	142.2 ± 18.1	32.67 ± 2.86	70.00	1.86 ± 0.81
4	12/2	15.5	134.8 ± 16.4	32.40 ± 3.95	60.00	1.76 ± 0.71
5	12/16	13.5	133.1 ± 19.1	34.54 ± 5.05	67.74	1.32 ± 5.90
6	12/30	11.5	124.1 ± 15.1	31.54 ± 3.90	57.14	1.32 ± 0.60
7	1/13	9.5	117.5 ± 18.7	31.03 ± 3.63	32.25	1.16 ± 0.57
8	1/27	7.5	111.0 ± 19.9	29.93 ± 2.68	30.00	1.03 ± 0.60

^z Mean ± standard deviation (n = 30). ^y Spring equinox was on 2017/3/21.

表 2. Group 1-8 組枝條於 CPPU 處理後第 1 週(5 月 19 日)與第 2 週(5 月 26 日)的四種芽體枝條萌芽率。枝條萌芽率依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)。試驗處理於 2017 年春分後 7.5 週(5 月 12 日) 噴施 100 mg·L⁻¹ 之 CPPU 溶液於枝條上(n=15)。
 Table 2. The shoots emergence of group 1-8 on 1st week (5/19) and 2nd week (5/26) after CPPU treatment. The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded separately within 2 weeks after application. CPPU treatment was spraying 100 mg·L⁻¹ solution on shoots (n=15) on 7.5 weeks after spring equinox (5/12).

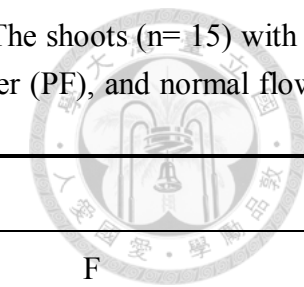
Group	Shoots emerging rate (%) ^z							
	S		PS		PF		F	
	5/19	5/26	5/19	5/26	5/19	5/26	5/19	5/26
1	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	7.69 ± 5.44	0.00 ± 0.00	38.46 ± 5.44	0.00 ± 0.00 b	20.00 ± 0.00 a	0.00 ± 0.00
2	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	26.67 ± 10.89	33.34 ± 14.40 bc	26.67 ± 5.44 a	0.00 ± 0.00
3	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	26.67 ± 5.44	13.34 ± 5.44 cb	20.00 ± 0.00 a	0.00 ± 0.00
4	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	20.00 ± 0.00	13.34 ± 5.44 cb	20.00 ± 9.42 a	0.00 ± 0.00
5	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	46.67 ± 5.44	20.00 ± 9.43 bcd	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00
6	6.67 ± 5.44	6.67 ± 5.44	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	20.00 ± 9.42	13.34 ± 10.89 cb	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00
7	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	26.67 ± 14.40	73.34 ± 5.44 a	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00
8	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	33.34 ± 10.89	53.34 ± 5.44 ab	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00
F-test ^y	ns	ns	ns	ns	ns	*	***	ns

^z Mean ± standard error (n = 15). Means within column followed by the same letter(s) are not significantly different at 5% level by LSD test. Percentage data were arcsine-square-root transformed prior to analysis.

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

表 3. Group 1-8 組枝條在自然狀況下於春分後 8.5(5 月 19 日)及 9.5(5 月 26 日)週的四種芽體枝條萌芽率。枝條萌芽率依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)。(n=15)

Table 3. The shoots emergence of group 1-8 on 8.5th week (5/19) and 9.5th week (5/26) after spring equinox without treatment. The shoots (n= 15) with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation spring equinox flower (PF), and normal flower (F), were recorded separately.



Group	Shoots emerging rate (%) ^z							
	S		PS		PF		F	
	5/19	5/26	5/19	5/26	5/19	5/26	5/19	5/26
1	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	7.14 ± 6.80 b	6.67 ± 5.44	20.00 ± 9.43 abc
2	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	33.34 ± 5.44 a	13.33 ± 5.44	40.00 ± 0.00 a
3	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44 b	13.34 ± 5.44	33.34 ± 19.62 ab
4	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	13.34 ± 5.44 b	13.34 ± 10.89	13.34 ± 5.44 abc
5	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44 b	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44 bc
6	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00 c
7	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00 c
8	0.00 ± 0.00	6.67 ± 5.44	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00 b	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00 c
F-test ^y	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	*

^z Mean ± standard error (n = 15). Means within column followed by the same letter(s) are not significantly different at 5% level by LSD test. Percentage data were arcsine-square-root transformed prior to analysis.

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

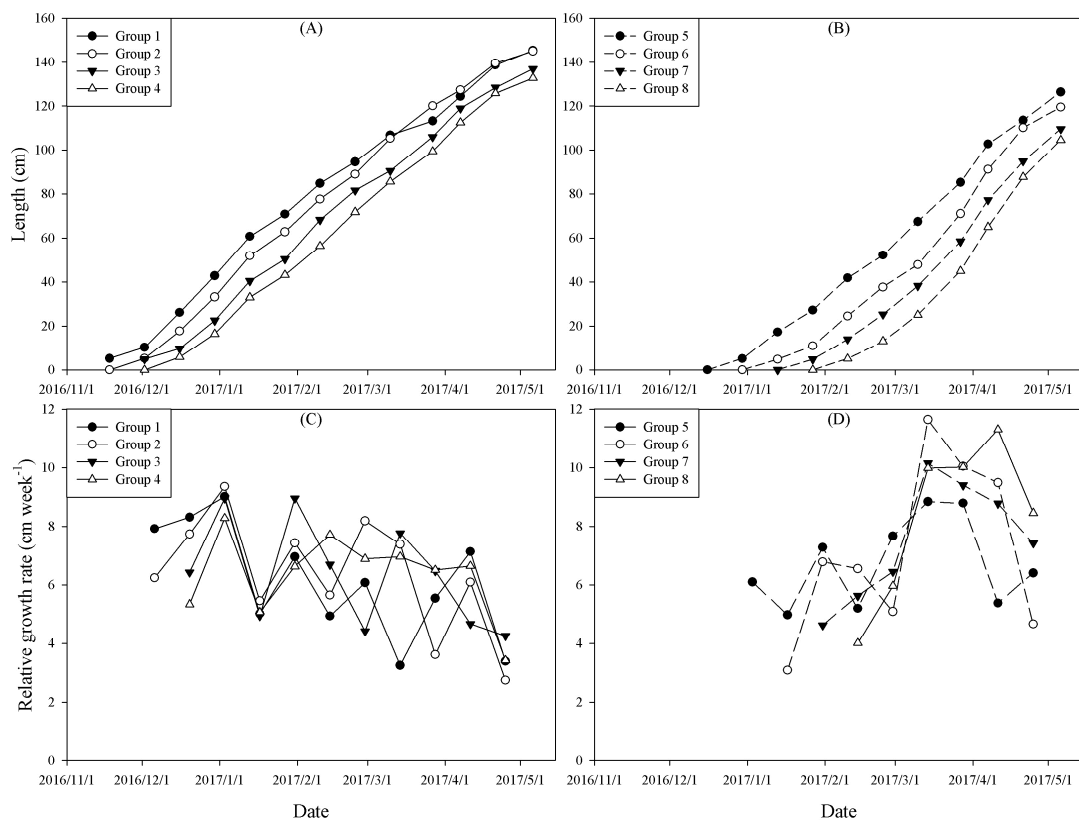


圖 1. Group 1-8 組枝條的生長曲線。(A)與(B)分別為枝齡 1-4 組與 5-8 組之長度生長曲線；(C)與(D) 分別為枝齡 1-4 組與 5-8 組長度之相對生長速率。圖標點為平均值(n>60)。

Fig 1. Growth curve of group 1-8 shoots. (A) and (B) were length growth curve of group 1-4 and group 5-8, respectively; (C) and (D) were relative growth rate of group 1-4 and group 5-8, respectively. Means (n>60) were showed as dot.

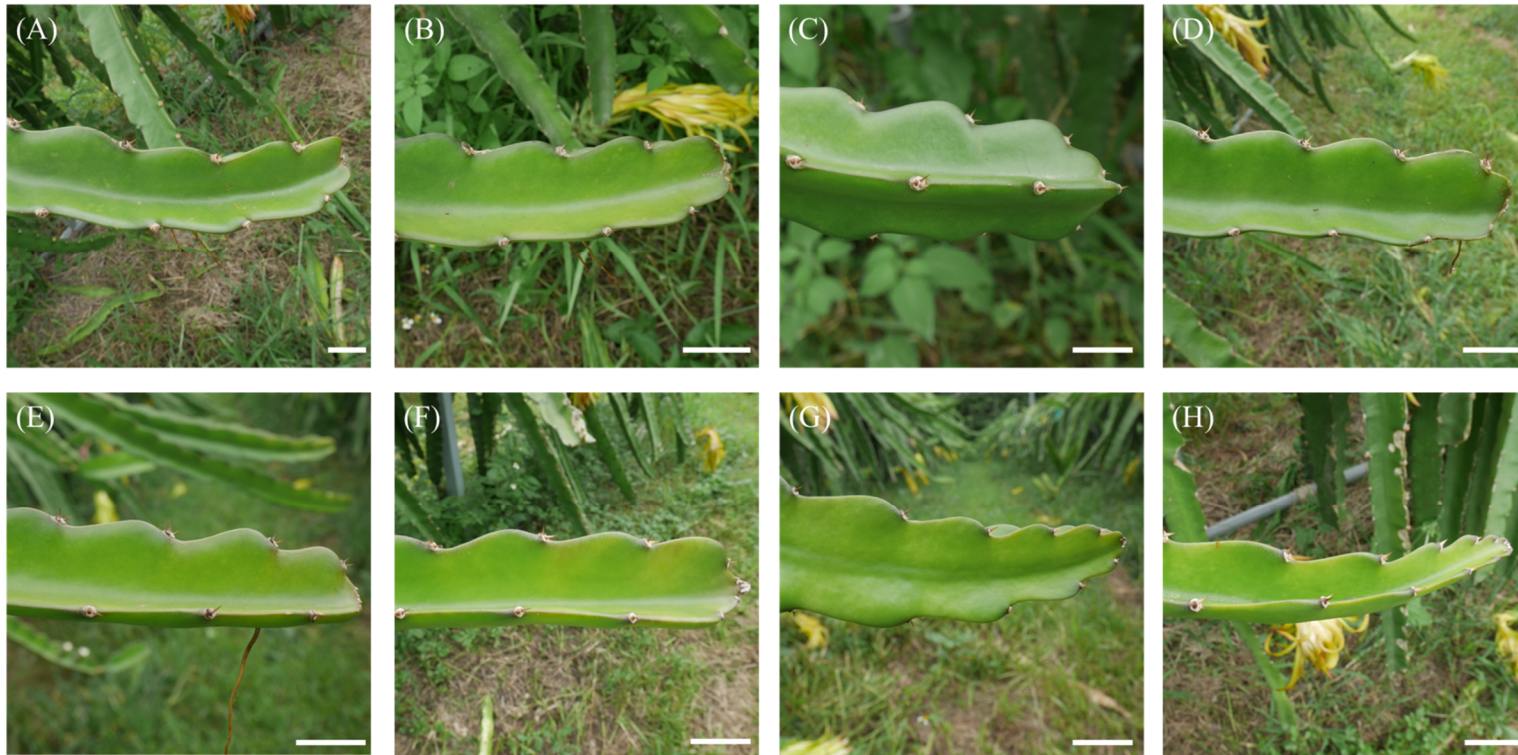


圖 2. Group 1-8 組枝條於春分後 7.5 週(2017 年 5 月 12 日)的外觀。(A)-(H)分別為 Group 1-8 組枝齡不同之枝條。比例尺長度為 2 cm。
Fig 2. Appearance of group shoots on the date of 7.5 weeks after spring equinox, 12 May, 2017. (A)-(H) were the side views of the shoots of age group 1-8, respectively. Scales bar for 2 cm.

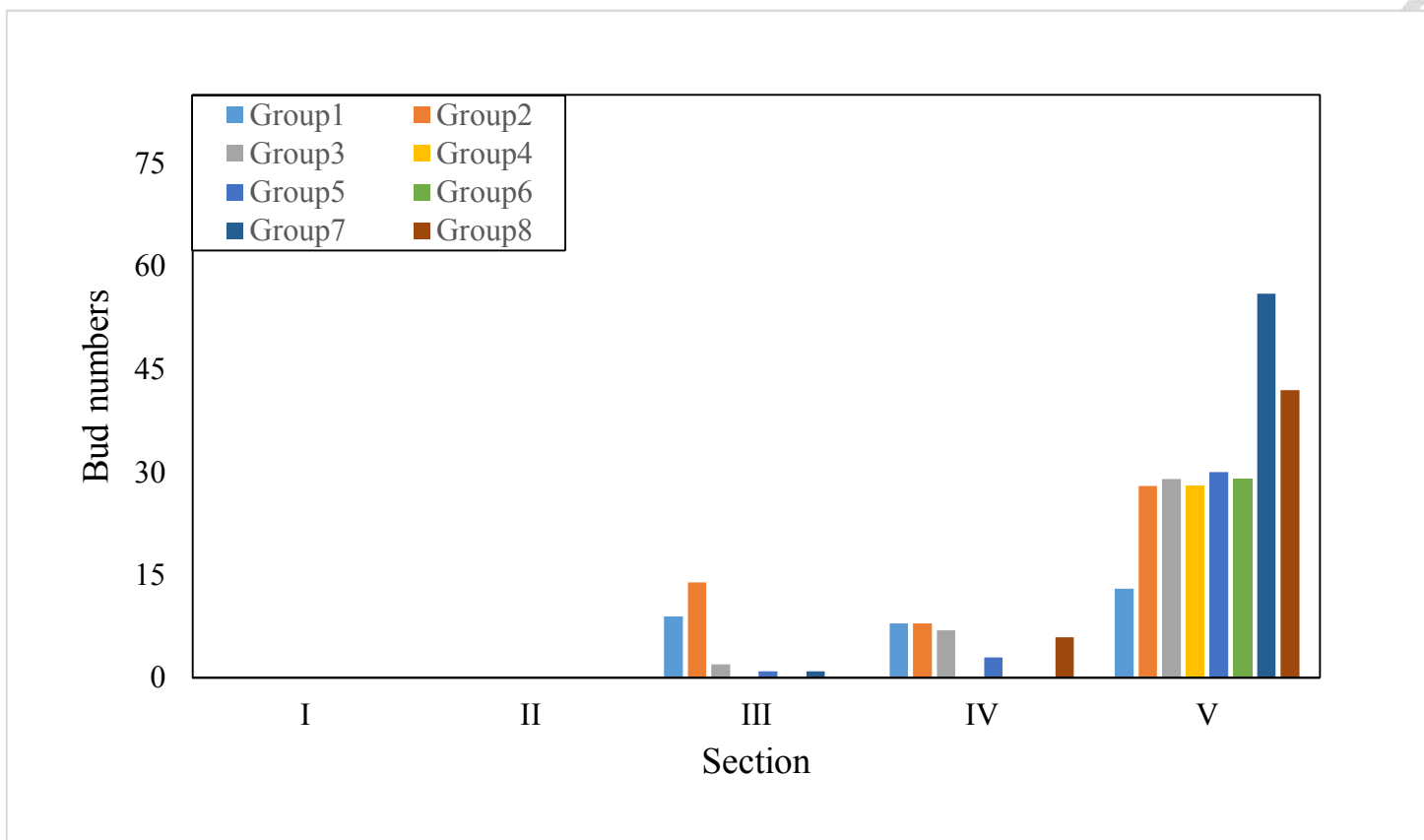


圖 3. 枝齡與刺座位置對 CPPU 之反應。枝條依長度均分為 I-V 區段，I 為近軸端，V 為遠軸端。試驗處理為 2017 年 5 月 12 日，即春分後 7.5 週，於枝條上噴施 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液。(n=15)。

Fig. 3. Effect of shoot age and position on bud response to CPPU treatment. Shoots were divide into 5 section by length. Basal part of shoot was marked as I and distal part as V. $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU were sprayed on shoots (n=15) on 12 May 2017, 7.5 weeks after spring equinox.

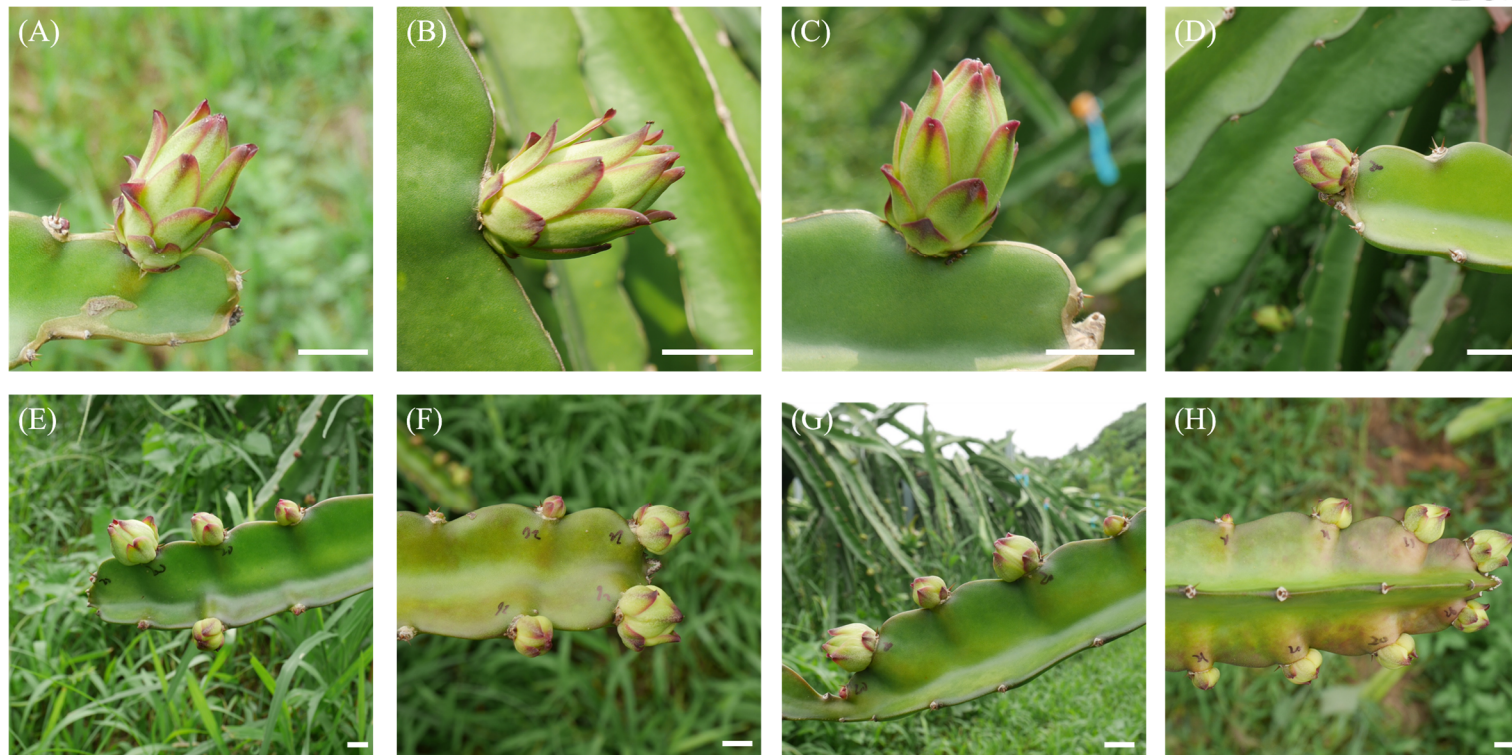


圖 4. Group 1-8 組枝條在春分後 7.5 週施用 CPPU 處理後芽體之萌發情形。(A)-(H)分別為枝齡 Group 1-8 組之枝條。照片皆拍攝於 2017 年 5 月 26 日。(n=15)。比例尺長度為 2 cm。

Fig. 4. The bud type emerged on the group 1-8 shoots after CPPU application CPPU on 7.5 weeks after spring equinox. (A)- (H) represented the shoots of age group 1-8, respectively. All photos were taken on 26 May 2017. (n=15). Scales bar for 2 cm.

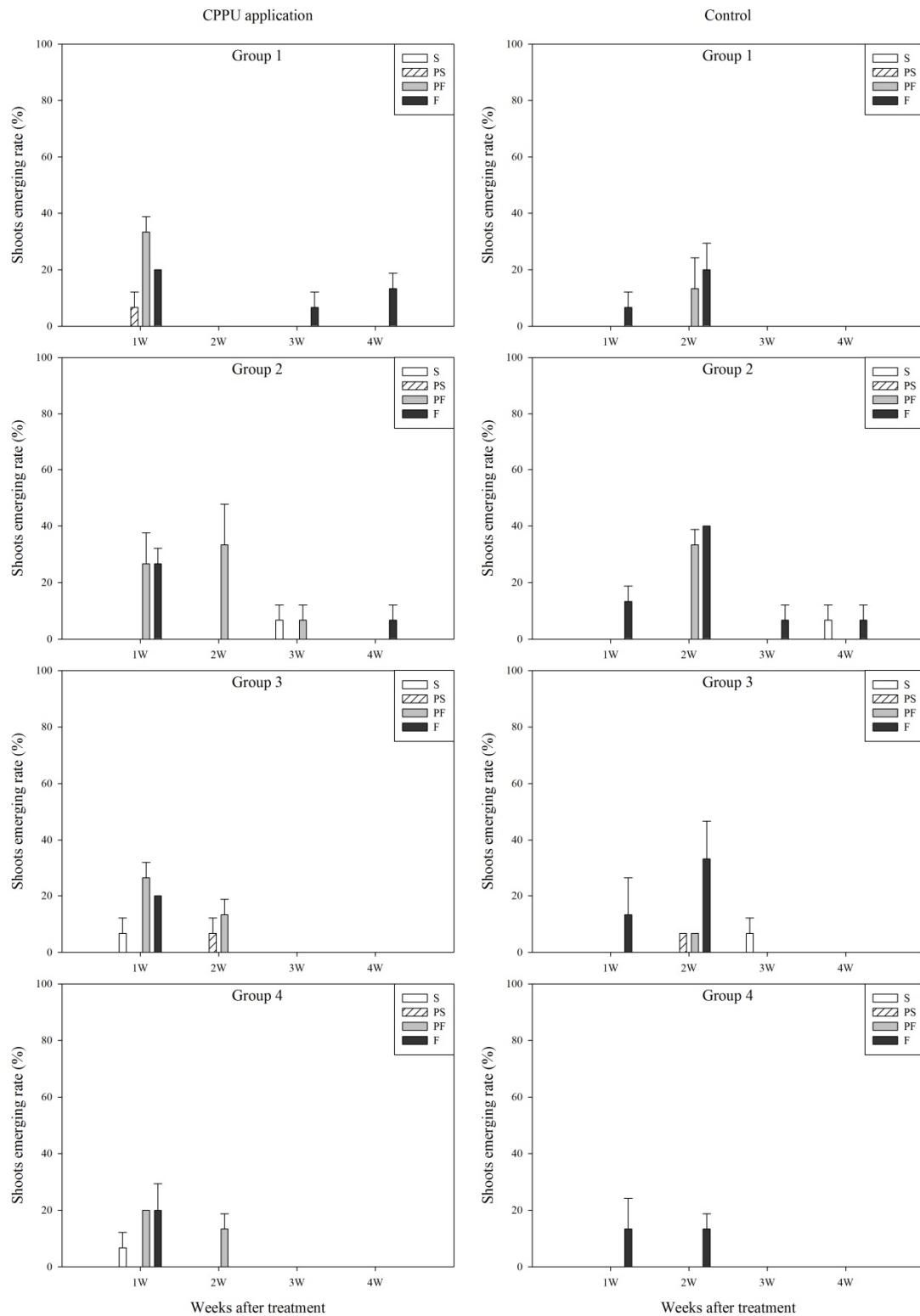


圖 5. Group 1-4 組枝條於春分後 7.5 週後 4 週內的萌芽反應。左圖為 CPPU 噴施處理，右圖為對照組。Group 1-4 組分別於春分前生長 18.5-15.5 週，新萌發的四種芽體型態依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(PF) 芽體。試驗處理為 2017 年 5 月 12 日，即春分後 7.5 週，於枝條上噴施 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液。(n=15)。

Fig. 5. Group 1-4 shoots emerged rate in following 4 weeks of 7.5 weeks after spring equinox. Right column was CPPU treatment and left was CK group. The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded on each week separately until 4 weeks after application. CPPU treatment on shoots (n=15) with $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ were applied on 7.5 weeks after spring equinox (5/12).

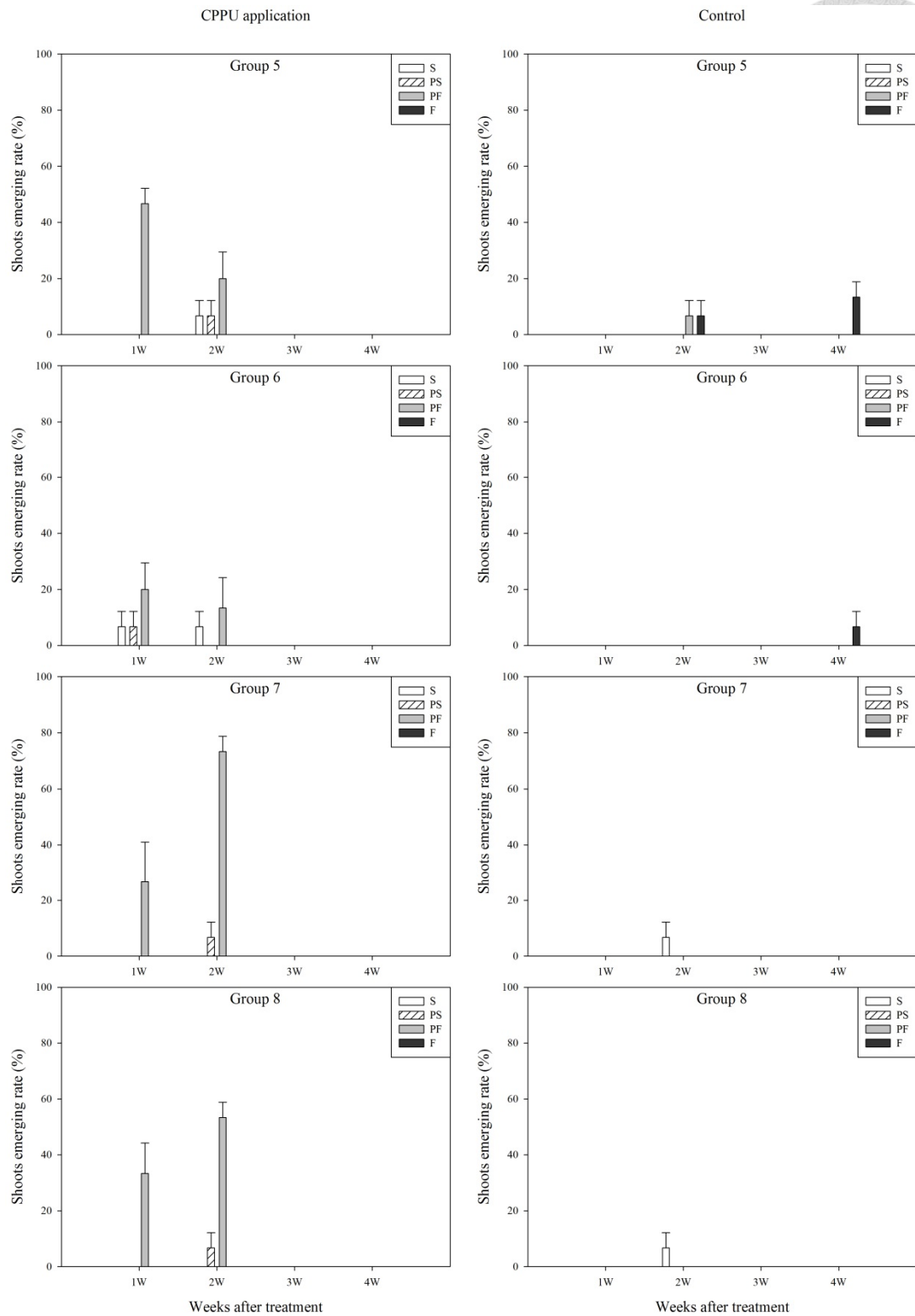


圖 6. Group 5-8 組枝條於春分後 8.5 週後 4 週內的萌芽反應。左圖為 CPPU 噴施處理，右圖為對照組。Group 5-8 組分別於春分前生長 13.5-7.5 週，新萌發的四種芽體型態依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(PF) 芽體。試驗處理為 2017 年 5 月 12 日，即春分後 7.5 週，於枝條上噴施 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液。(n=15)。

Fig. 6. Group 5-8 shoots emerged rate in following 4 weeks of 7.5 weeks after spring equinox. Right column was CPPU treatment and left was CK group. The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded on each week separately until 4 weeks after application. CPPU treatment on shoots (n=15) with $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ were applied on 7.5 weeks after spring equinox (5/12).

第四章、當年生成熟枝條上長日誘導時間對芽體分化的影響



一、前言

紅龍果為典型的長日植物，臨界日長約為 12 小時(Jiang et al., 2012)。江(2012)利用短截處理，估計當年生枝條的花芽創始最早大約在春分後 8 週完成。目前對花芽創始過程芽體的變化、長日誘導及花芽呼喚的時間等基本資料則仍未建立，本試驗利用建立的 CPPU 紅龍果花芽檢定法，針對於春分前已生長 15.5 週以上的當年生成熟枝條，在春分前 1.5 週至春分後 7.5 週間每週進行枝條芽體分化檢定，觀察萌發芽體類型與比率，建立長日誘導時間與花芽創始之關係，以了解紅龍果芽體由營養芽轉變為生殖芽的整個過程。

二、材料與方法

1. 試驗材料與地點

本試驗地點與試驗一相同，為台南市東山區哆囉嚨生態農莊，試驗植株為三至四年紅肉種紅龍果(*Hylocereus* spp.)品種‘富貴紅’，選用果園中生長較旺盛的 3 排枝條進行試驗，枝條以東西向架設之 T 型支架進行栽培，每排單邊支條約為 330-380 根枝條。試驗枝條並未於於 2016 進行冬季暗中斷處理，於試驗期間除標定枝條外，其餘枝條修剪與栽培管理皆依照商業生產模式進行。

2. 試驗枝條標定

於 2016 年試驗 (未顯示的數據)與第三章結果顯示，新生枝條於春分前生長約 15.5 週以上者，可在進入長日後立即開始感受環境長日誘導而開花，以此定義為成熟枝條，並且以枝條年齡作為成熟度之依據；因此本試驗於 2016 年 12 月 2 日標定長度達 5 cm(含以上)之新生營養芽體，由長度推算所有營養芽皆萌發於 11 月 18 日之前，在春分時可達枝齡 16 週以上，為當年生成熟枝條。標定後每兩週測量一次之條長度，由於 2016 年冬季溫度偏高，蟲害嚴重，因此量測期間也同時以當

時枝條長度之標準差 ± 5 為標準標定補充枝條，確保枝條數量大於試驗所需枝條 (n=150)。此外，試驗期間也逢機於單邊試驗支架標定 25 株植株的非當年生枝條 (n>50)，並觀察非當年生枝條萌芽時間與型態，用以對照新舊枝條芽體萌發行爲差異。

3. 紅龍果花芽檢定藥劑 CPPU 施用方法

由於每年 3 月 12 日，臺灣南部日長已經達到 11 小時 56 分，因此本年度試驗選擇於 2017 年 3 月 10 日(春分前 1.5 週)開始進行，試驗處理為每週噴施約 3-4 mL 的 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ CPPU 溶液作為花芽檢定之方法，持續至 5 月 12 日(春分後 7.5 週)，共 10 組施用時間處理組。

因處理枝條可能因支架位置受到遮陰、降雨之影響，故試驗採用逢機完全區集設計(randomized complete block design)，每處理三個區集，每一區集一重複，每重複 5 枝條。

4. 試驗調查

於進行 CPPU 處理後，每週調查與記錄萌芽類型、數量、時間與萌芽位置，萌芽體依照江和楊(2015)之標準，依外觀型態區分成典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)四種芽體類型，持續調查與記錄至施用後 4 週。將紀錄之數據進行下列的計算：

(a)枝條位置萌芽數(emerged bud number of shoot section)：枝條依長度均分為 Section I-V 區段，I 為近軸端，V 為遠軸端，紀錄於各區段萌芽體總數。

(b)四種芽體枝條萌芽率(shoot emerging rate)：枝條上可觀察到為 S、PS、PF 或 F 型四種芽體之百分比。計算公式為：具 S、PS、PF 或 F 型芽體枝條數量 / 處理枝條數量 $\times 100\%$ 。枝條可能因為具多種類型芽體重複計算，因此總和可能超過 100%。

(c)四種芽體之萌發比率(percentage of emerged buds)：枝條上可觀察到為 S、PS、PF 或 F 型四種芽體與該芽體總數之百分比。計算公式為：
$$\frac{\text{S、PS、PF 或 F 型芽體數量}}{\text{該種類芽體總數}} \times 100\%$$

試驗期間非當年生枝條，並未處理 CPPU，依上述標準觀察並記錄其芽體萌發時間及數量。

5. 統計分析

施用後 4 週累積四種芽體枝條萌芽率的數據，以 CoStat 6.4 統計分析軟體進行 ANOVA 顯著性水準檢測(LSD0.05)，圖形以 Sigma Plot 10.0 繪製。



三、結果

由第三章結果得知，在春分前生長 15.5 週以上的枝條，可於春分前成熟，具有感受長日誘導之能力。因此，本試驗材料於 12 月 2 日選定長度 $\geq 5\text{cm}$ 的新生枝條，其平均長度為 7.14 ± 2.77 ($n>70$)，以枝條生長速率推算，參試枝條皆萌發於 11 月 18 日前，於春分前生長 17.5 週以上。枝條自 12 月 2 日標定後 6 週內生長速率較快(圖 1A)，每 2 週的變化量分別為 13.75 cm、15.86 cm 與 18.12 cm(圖 1B)，於 1 月 13 日後進入穩定生長的階段，以每週 4.30 cm-7.66 cm 的速率生長，直至 4 月 21 日後生長趨緩，生長速率降低至 2.01 cm/週。刺座數自 3 月 10 日開始紀錄(表 1)，刺座數隨生長日數增加而穩定增加，至 4 月 28 日後呈現穩定，與枝條長度生長趨勢相似，且具有高度的相關，相關係數為 0.8497。

參試枝條對 CPPU 處理反應敏感萌芽效果明顯，於接受長日誘導時間下，芽體型態呈現時序性的變化，依序出現 S、PS、PF 型，最後完成花芽呼喚，出現典型 F 型芽體(圖 2 和 3)。處理 CPPU 後，S 型芽體的枝條百分比以 3 月 10 日處理最高達 93%，逐漸下降終至不再出現；PS 型的出現高峰呈現間歇性變化，在春分後 1.5-2.5 週及 5.5 週，各有一波高峰，5 月 5 日後處理即不再出現；PF 型的出現高峰亦呈現間歇性變化，兩高峰略晚於 PS 型，分別在春分後 2.5-3.5 週及 5.5-7.5 週；F 型芽體首次出現於 5 月 12 日處理組(春分後 7.5 週)，同時有 46.67%枝條萌發 F 型芽體(表 2)，顯示於 5 月 12 日已有一定比率的枝條滿足長日誘導，完成花芽分化的過程。除此之外，4 月 7 日前，多數芽體在 CPPU 處理後 2 週才萌發，但 4 月 14 日以後，則是處理 1 週即有大量枝條萌發芽體；但 3 月 10 日及 3 月 17 日處理組部分枝條因為昆蟲啃食遠軸端造成去頂芽優勢效果，因此處理後 1 週即萌發 S 型營養芽(圖 2)。

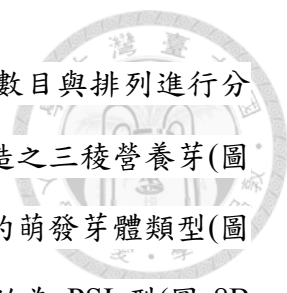
為了檢視枝條上所有芽體的生理狀態，逐一檢視枝條上所有芽體的萌發狀況 3 月 10 日至 5 月 12 日的 10 處理組，共萌發 553 個芽體，將各式芽體萌發比率與處理時間做圖，觀察四種芽體萌發的時序性變化(圖 4)。當年生成熟枝條對 CPPU 處

理非常敏感，在 3 月 10 日處理有誘發 58%的芽體萌發 S 型營養芽及少量 PS 型營養芽；3 月 17 日處理時，S 型營養芽的萌發驟減為 27%，同時 PS 型芽體增加且開始出現 PF 型芽體，S 型芽體逐漸下降且 3 月 31 日以後出現率極低。PS 與 PF 型芽體的出現間歇性萌芽的規律且消長情形類似，在 4 月 14 日(春分後 3.5 週) 後 PF 型芽體比率高於 PS 型芽體，為重要交叉點。F 型芽體的首次出現在 5 月 12 日處理組，即春分後 7.5 週，同時間有 39%的芽體萌發，顯示成熟枝條花芽呼喚的完成並非零星個案。

枝條遠軸端(Section V)刺座對 CPPU 的反應最為強烈，高於 80%的刺座萌芽；反應程度越靠近近軸端越低，大部分芽體皆由遠軸端 Section V 與 Section IV 萌發，Section I 對 CPPU 則幾乎沒有反應(圖 5)。Section V 在 3 月 10 日、3 月 17 日、4 月 7 日與 4 月 28 日的催芽效果顯現出紅龍果枝條間歇性萌芽的特徵(圖 5)，促使處理枝條於 3 月 24 日至 3 月 31 日、4 月 21 日與 5 月 5 日至 5 月 12 日有三波的萌芽高峰，分別萌發了 144、73 與 163 芽體(圖 6)；5 月 12 日為最後一次 CPPU 處理，因此 5 月 19 日後，萌芽數大幅降低。

紅龍果為仙人掌科的植物，其刺座為變形的葉，其排列視為葉序排列，排列為 3 個刺座環繞枝條 1 圈，視為 1 輪，而第 4 個刺座回到與第 1 個刺座垂直的位置，以此計算 1 輪具有 3 個刺座，因此典型的三稜 S 型營養芽排列方式記為 1/3；花苞上苞片為旋轉排列，每兩片苞片間角度約為 $136.68 \pm 22.72^\circ$ ，並於旋轉至第 5 輪的第 14 片的苞片回到接近於第 1 個苞片的垂直位置，但因尚未完成第 5 輪的旋轉，因此記為 4/13(江和楊, 2015)。芽體頂視圖可明顯的觀察到刺座或苞片的稜數與排列，但側視圖則可看到 180° 視線內的稜數，如典型三稜 S 型芽體之側面僅能觀察到 2 個稜邊(圖 7A)、四稜 PS 型芽體則觀察到三個稜邊(圖 7B)；典型的 F 型芽體苞片數目為 14 片苞片著生於芽體基部(圖 7C)，並以輪狀排列構成 4 輪至 5 輪的結構，以 4/13 進行紀錄。

在花芽誘導及呼喚過程中施以 CPPU 處理，則會中斷這個過程而迫使芽體萌



發，因此萌生型態特殊的芽體，依照芽體刺座與苞片的型態、數目與排列進行分類。營養態芽體分為 S 及 PS 型，前者為刺座外無類似苞片構造之三稜營養芽(圖 8A 和 E)，以尚未進入長日環境的春分前 1.5 週處理時間為主要的萌發芽體類型(圖 10)，並於之後驟減；後者刺座有類似苞片構造，且呈垂直排列的為 PSI 型(圖 8B 和 8F)，而旋轉排列成 1/4 以上者歸類為 PSII 型(圖 8C、8D、8G 和 8H)，累積的萌發芽體比率分別於春分後 1.5 週與春分後 5.5 週處理達到 50%。生殖態芽體依據苞片排列與數量區分為 PF 與 F 型芽體(圖 8A、8B、8E 和 8F)，本試驗又將 PF 細分為 PFI、PFII、及 PFIII，PFI 與 PFII 型芽體分別為具三排或四排以上垂直排列的苞片，PFI 型芽體萌發較少，而 PFII 型芽體雖自春分前 0.5 週即有萌發，但仍以春分後 5.5 週後為主要萌發的處理時間；苞片旋轉且滿足 4 輪 13 (4/13)者為 F 型芽體(圖 8D 和 8H)，PFIII 型芽體苞片雖呈現旋轉排列但輪數少於 4 輪，且苞片數目不足 13 片(圖 8C 和 8G)，尚未達到 F 型芽體之標準，兩者萌發芽體皆以春分後 7.5 週為主要的處理時間。

在試驗果園中單排 25 株植株大約有 300 根非當年生枝條，這些枝條從春分後 4.5 週(4 月 21 日)開始萌芽，62 根枝條萌發萌生 42 個 PF 和 61 個 F 型芽體，分別佔總芽數的 40.77%與 59.22%；此後每隔兩週有一個萌芽批次，F 型芽體比率持續上升、PF 型比率逐漸下降(圖 11)，而且萌花的枝條數也持續增加，由 62 個枝條增加為 83 個枝條，而非當年生枝條的未完成花芽創始的 PF 型芽體多屬於 PF II 型與 PF III 型(圖 12)。



四、討論

1. 當年生成熟枝條上長日誘導時間對芽體分化的影響

植物由營養生長轉變為生殖生長過程，包含花芽創始(floral initiation)與花器發育(floral development)兩大步驟，花芽創始又可細分為花芽誘導(floral induction)與呼喚(floral evocation)(江和楊, 2015)。紅龍果的臨界日長約為 12 小時(Jiang et al, 2012)，近赤道地區日長變化不大，紅龍果植株終年可以同時開花及抽稍，由於南、北緯 3° 為終年營養生長與生殖生長同時發生的邊界，及臺灣南部的紅龍果植株在 10 月 1 日以後即不再萌生花苞(Jiang et al., 2012)，因此推測 11 小時 55 分的日長為更精確的臨界點，是以本研究的 CPPU 檢定處理提早於春分前 1.5 週與前 0.5 週間開始進行時，其時日長介於 11 小時 53 分與 12 小時 2 分間，試驗前所有枝條尚未經歷長日，這些當年生成熟枝條的芽體處於未誘導之狀態，其後也確認多數 S 型芽(圖 2、3A 和 4)，已經歷 1 週日長 \geq 11 小時 55 分的環境 1 週後，部分芽體已轉變為 PS 型，萌發 S 型：PS 型芽體比約為 3：2，另有少量 PF 型芽體出現，結果符合 Jiang 等人(2012)先前的推論日長大於 11 小時 55 分即可誘導紅龍果的生殖生長，且 1 週的長日誘導就足以使芽體型態出現改變。

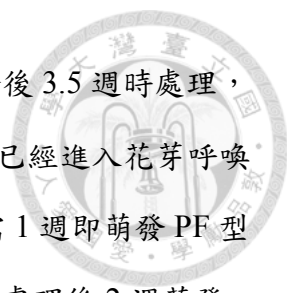
從成熟枝條接受長日誘導到開花，芽體必須經歷花芽創始(floral initiation)，包含花芽誘導(floral induction)及花芽呼喚(floral evocation)兩個緊鄰的階段，芽體在創始過程中的變化以 CPPU 檢定處理呈現時序性的變化(圖 2 和 3)。在春分後 2.5 週以前，芽體狀態偏向營養態，因此萌發的芽體類型以 PS 與 S 型為主(表 2)，芽體多在 CPPU 處理後 2 週才萌發。春分後 3.5 週(4 月 14 日)為 PF 型芽體數量超過 PS 型芽體的關鍵時間，為大部分枝條完成花芽誘導(floral induction)，並進入花芽呼喚(floral evocation)的關鍵時間(圖 4)，且此後萌發的 PF 型芽體皆在 CPPU 處理後 1 週即萌發，一直到春分後 7.5 週(5 月 12 日)，大量 F 型芽體伴隨 PF 型芽體出現也是在 CPPU 處理後 1 週萌發，這個觀察與 Khaimov 和 Mizrahi(2006)的觀察類似，CPPU 誘導營養態芽體萌發所需時間為生殖態芽體的 2 倍。此外，芽體一旦完成誘

導並進入花芽呼喚的階段，即無法回復至營養態而偏向生殖態，且進行 CPPU 檢定處理後芽體萌發速度快，逐漸具備花芽特徵(圖 3C、3D)。春分後 7.5 週，40% 的成熟枝條萌發 F 型芽體，為苞片數目與排列滿足 4/13 標準之典型花芽(圖 3F)，顯示花芽創始的完成，但因花芽具有強頂芽優勢，經 CPPU 處理後，萌發的花苞數低。本試驗結果驗證了 Jiang 等人(2012)推論芽體於春分後 8 週完成花芽分化的過程之說法，F 型芽體萌發後旋即進入分化階段，於在 1 週內形成完整的花器構造(廖, 2012)，於 3-4 週後開花，並於授粉後發育成果實。

2. 花芽呼喚程度對萌芽時序的影響

細胞分裂素(cytokinin, CK)為花芽呼喚的重要因子。植物體在花芽體誘導完成後，內生性 CK 的含量會在短時間迅速的上升 (Ahmadi and Baker, 2000; Chmelnitsky et al., 2001; Bangerth, 2009; Sáenz et al., 2003; Meijón et al., 2011)。Corbesier 等人(2003)以阿拉伯芥為試驗材料，於長日(LD 22:2 h)環境下進行花芽誘導，觀察到於長日下 24h 小時，葉片 iP-type 的 CK 含量相較於短日(LD 8:16 h)下的對照組高出了 6 倍。Khaimov-Armoza 等人(2012)對白肉種紅龍果(*H. undatus*)刺座的 CK 含量進行分析，發現於枝條開花前，具有活性的 Z-type 與 iP-type CK 含量上升，非萌花枝條的 CK 含量則不會有改變，顯示 CK 含量的提升與花芽分化有高度的相關。

CPPU 為細胞分裂素氧化酶(cytokinin oxidase, CKO)的抑制劑，可促進內生性 CK 的累積，對於內生性 CK 生合成的量有放大的作用。Khaimov 與 Mizrahi (2006)於以色列(35°E, 31°N)於白肉種紅龍果(*H. undatus*)上在不同時間點施用 CPPU 進行催芽，在 4 月中旬施用後 4 週萌發營養芽，5 月中旬施用後 2 週萌發花芽。本試驗中於春分 2.5 週前(4 月 7 日)時施用 CPPU 後 2 週萌發的芽體的狀態多屬於營養態，即以 S、PS 型芽體為主及少量的 PF 型芽體(圖 4)。在春分 2.5 週時(圖 2)，遠軸端芽體處於花芽誘導期末期與花芽呼喚前期，內生性的 CK 尚未大量合成，雖萌




發芽體 PF 型比率接近 PS 型，但萌發仍需要 2 週的時間。在春分後 3.5 週時處理，PF 芽體成為主要芽體且只需 1 週時間即可萌發，顯示生理狀態已經進入花芽呼喚的後期，枝條內具有活性的 CK 含量上升，因此 CPPU 處理僅需 1 週即萌發 PF 型芽體；此外，部分枝條上偏向營養態的 PS 芽體萌發高峰仍是在處理後 2 週萌發，顯見 PS 型芽體與 PF 型芽體內生性 CK 含量存在差異性，呼應 Khaimov-Armoza 等人(2012)的觀察。春分後 7.5 週時，近 90% 芽體皆於 CPPU 處理後 1 週萌發，其中將近 50% 的枝條萌發花芽，73% 枝條萌發 PF 型芽體，顯示幾乎所有枝條都已完成花芽呼喚或幾乎完成，因此內生 CK 的提高與 CPPU 的作用下促使芽體發育完整且迅速萌發。本試驗於台灣中南部進行，雖緯度與以色列相差 10°，溫度較高芽體發育速度較快，因此 CPPU 處理後芽體萌發所需時間較短，營養態 PS 與生殖態 PF 分別是 2 週、1 週後萌發，所需時間仍為 2:1 之關係(Khaimov and Mizrahi, 2006)。

3. 花芽創始階段芽體發育過程


紅龍果芽體始由營養態轉換為生殖態，必須經過花芽創始，在這過程中型態轉變，可分為三個部分來看，分別是苞片的形成、葉序(phyllotaxy)排列轉變、與花原體的形成，最後從刺座萌發出 F 型芽體。植物於接受花芽誘導的相關訊息後，分生組織的中間會開始轉變為花原體，周圍則會分化出葉原體，葉原體隨後分化成特化的葉片稱之為苞片(bract)，苞片型態介於營養葉(foliage leaf)與花被(perianth)之間，具有吸引授粉者與保護花芽的作用(Weberling; 1992; Simon et al., 2011; Powell and Magee, 2013)。

紅龍果為三角柱屬仙人掌，刺座為特化的葉，其排列可視為葉序(phyllotaxis)，每輪 3 個刺座呈線狀(垂直)分佈在稜脊上。1868 年植物學家 Hofmeister 在研究分生組織的顯微構造時發表了葉原體的螺旋排列規則，稱之為 Hofmeister 規則(Douady and Couder, 1996)，他認為自然界中許多植物構造都呈現費式數列(Successione di Fibonacci)的排列方式，如費式葉序(Fibonacci phyllotaxis)，在葉片數為無限大及總



光照亮為唯一影響排列的兩大假設下，兩相連葉片間夾角趨近 137.5° ，稱之為黃金角度(golden angle)，呈現螺旋排列。費式數列排列具有植物生態上的意義，如營養葉排列具有最大的光截面積有利於光合作用的效率 (Duncan, 1971; Niklas, 1988; Wang et al., 2014)；於生物動力學上，於芽體分化時，費式葉序的苞片螺旋排列為最穩定且消耗能量最低的排列方式(Okabe, 2015)。紅龍果成熟枝條在接受長日誘導後，分生組織新分化出的葉原基的排形式逐漸由垂直排列轉換為費氏葉序(Fibonacci phyllotaxis)的苞片排列方式，每輪 3 片、兩兩之間平均夾角為 $136.68 \pm 22.72^\circ$ ，由於每輪超過 360° ，這些苞片自然而然呈現螺旋排列，由於花芽生長方向趨近水平，花芽受賀爾蒙的分布不均而呈現向光性，苞片角度可能略為偏離黃金角度，實測滿足 4/13 的 F 型花芽(圖 9D 和 9H)之 14 片苞片角度介於 $108-171^\circ$ 間，平均角度為 $136.68 \pm 22.72^\circ$ ，趨近黃金角度 137.5° 。

在花芽創始尚未完成時，利用短截處理中斷分生組織的誘導或呼喚過程，可以迫使枝條萌發出部分呼喚型芽體(江和楊, 2015; Raghavann, 2000)。本研究利用 CPPU 對 CKO 的抑制，可以增強花芽呼喚中芽體 CK 的作用，間接促使肉質莖上刺座下分生組織以當下的狀態萌芽，從大量誘發出部分呼喚型芽體中，可觀察到芽體轉變過程中時序性變化(圖 3 和圖 7)，其順序為 PSI、PSII、PFI、PFII、及 PFIII(圖 8、9 與 10)。PS 型芽體，看似營養芽，但與 S 型芽體不同，新生芽體上不具刺，取而代之的是類似苞片的構造，PSI 型三稜線性排列 (圖 8B、8F)、PSII 型已經出現四稜，且部分出現旋轉(圖 8D 和 8H)、部分回復垂直排列(圖 8C 和 8G)，在春分前 0.5 週的成熟枝條上同時出現 S、PSI 及 PSII 三種芽體，相較於春分前 1.5 週則僅出現 S 型芽體(圖 3A 和 B)，也可印證 3 月 10 至 17 日間的日長已經可以誘導芽體開始轉向生殖生長。PF 型芽體分生組織周圍的葉原體已分化成苞片，但仍然維持三排者定義成 PFI 型的芽體(圖 9A 與 9E)，苞片的芽體排列出現 4 排但垂直排列定義為 PFII 型(圖 9B 和 9F)；苞片排列已經明顯看出進入費氏數列排列所以出現旋轉，但苞片數不足未滿足 4/13 之標準則為 PFIII 型(圖 9C 和 9G)；苞片的排列及數



目滿足 4/13 之芽體，則為典型的 F 型芽體(圖 9D 和 9H)，可發育成正常的花。分生組織中間的部分轉變為花原體的過程，則需要組織切片觀察，本研究則未進行，但 Jiang et al (2016)對秋季發育中的芽體組織切片的結果，可以，在達接近突破枝條表皮前才完成出花原體的分化。

PS 型芽體幾乎都可以繼續發育成枝條，但部分 PSII 生長速率相似於 PF 芽體，且發育至 5 cm 左右即停止生長，無法回復營養態的發育，因此推測 PSII 為營養態與生殖態轉換的中間型芽體，意義上可以視為花芽分化的不歸點(point of no return)。非當年生枝條在春分後 4.5 週以 CPPU 誘發的芽體，同時具有 PFII、PFIII 及 F 型芽體(圖 12)，由於非當年生枝條上遠軸端的存活的刺座多屬於完成花芽誘導但不具苞片或極少苞片的 0 及 1 芽體(Jiang et al., 2016)，由此可知苞片分化及發育與旋轉的過程，大約需要 4 週。綜合當年生成熟枝條及非當年生枝條的試驗結果，以 11 小時 55 分的臨界日長起算，花芽誘導需時 5 週，花芽呼喚需時 4 週。

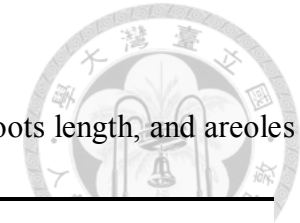


表 1. 不同長日誘導時間之枝條的春分前生長週數、長度與單一稜刺座數。

Table 1. The characters of shoots with different long-day induction time included weeks relative from spring equinox, shoots length, and areoles per rib.

CPPU treatment			
Date	Weeks relative from spring equinox	Shoots length ^z (cm)	Areoles / rib
3/10	-1.5	101.1 ± 12.0	24.53 ± 2.22
3/17	-0.5 ^y	102.6 ± 11.8	25.00 ± 2.63
3/24	0.5	109.3 ± 11.6	27.00 ± 2.16
3/31	1.5	115.2 ± 15.3	27.26 ± 4.21
4/7	2.5	122.7 ± 12.8	28.87 ± 2.60
4/14	3.5	126.5 ± 11.9	30.62 ± 3.50
4/21	4.5	143.5 ± 11.4	32.12 ± 3.30
4/28	5.5	144.0 ± 8.9	34.54 ± 1.95
5/5	6.5	147.4 ± 13.4	35.46 ± 2.31
5/12	7.5	148.6 ± 8.7	34.91 ± 3.73

^z Mean ± standard deviation (n = 15).

^y Spring equinox was between 3/17 and 3/24, so that 3/17 was marked as -0.5 week and 3/24 as 0.5 week.

表 2. 長日誘導時間對處理後 4 週內累積枝條四種芽體比率之影響。枝條萌芽率依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)。芽體於施用後四週分別計算。試驗處理為 100 mg·L⁻¹ 之 CPPU 溶液以噴施於 2017 年春分前 1.5 週 (3/10 日)開始至春分後 7.5 週止(5/12 日)，每週施用於成熟枝條上。

Table 2. Effect of long-day induction time on accumulative shoot emerging rate. The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded separately 4 weeks after application. CPPU treatment on shoots with 100 mg·L⁻¹ were weekly applied from 10 Mar. to 12 May, 2017.

Treatment	Week after spring equinox	Accumulative buds emerging rate (%) ^z			
		S	PS	PF	F
3/10	-1.5	93.34 ± 5.44 a	33.34 ± 5.43 cd	0.00 ± 0.00 d	0.00 ± 0.00 b
3/17	-0.5	66.67 ± 5.44 b	60.00 ± 9.43 abc	33.34 ± 19.63 bc	0.00 ± 0.00 b
3/24	0.5	20.00 ± 16.33 cd	40.00 ± 0.00 bcd	13.34 ± 5.44 cd	0.00 ± 0.00 b
3/31	1.5	26.67 ± 5.44 c	66.67 ± 10.89 ab	20.00 ± 9.43 cd	0.00 ± 0.00 b
4/7	2.5	6.67 ± 5.44 cd	73.34 ± 5.44 a	60.00 ± 9.43 abcd	0.00 ± 0.00 b
4/14	3.5	13.34 ± 5.44 cd	46.67 ± 10.89 abcd	66.67 ± 5.44 ab	0.00 ± 0.00 b
4/21	4.5	6.67 ± 5.44 cd	33.34 ± 5.44 cd	20.00 ± 0.00 bcd	0.00 ± 0.00 b
4/28	5.5	0.00 ± 0.00 d	73.34 ± 5.44 a	73.34 ± 10.89 a	0.00 ± 0.00 b
5/5	6.5	6.67 ± 5.44 cd	33.34 ± 14.40 d	60.00 ± 9.43 ab	0.00 ± 0.00 b
5/12	7.5	0.00 ± 0.00 d	0.00 ± 0.00 e	73.33 ± 10.89 a	46.67 ± 14.40 a
F-test ^x		***	***	**	***
Blocks		Ns	*	ns	ns

^z Mean ± standard error (n = 3). Means within each column followed by the same letter(s) are not significantly different at 5% level by LSD test.

Percentage data were arcsine-square-root transformed prior to analysis.

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

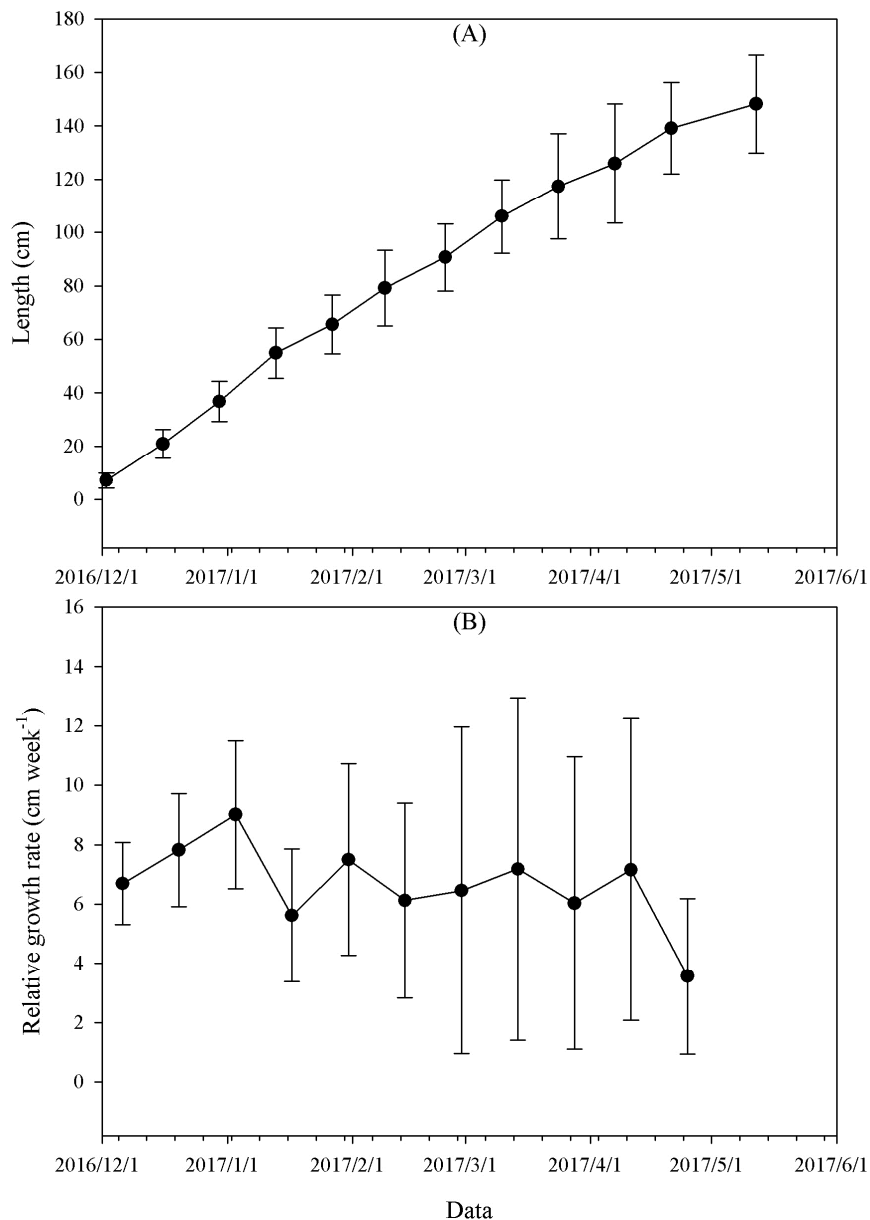


圖 1. 參試枝條之生長曲線。(A)為枝條長度生長量；(B)為枝條相對生長速率。枝條約於2016年11月18日萌發，於春分時已達生理成熟可以感受長日誘導。

Fig. 1. Growth curve of experimental shoots. (A) Length of growth and (B) relative growth rate of the shoots. The shoots, which were putatively emerged around Nov. 18, 2016, were matured and able to respond to long day length at spring equinox. Data represent the means \pm standard deviation ($n > 70$).

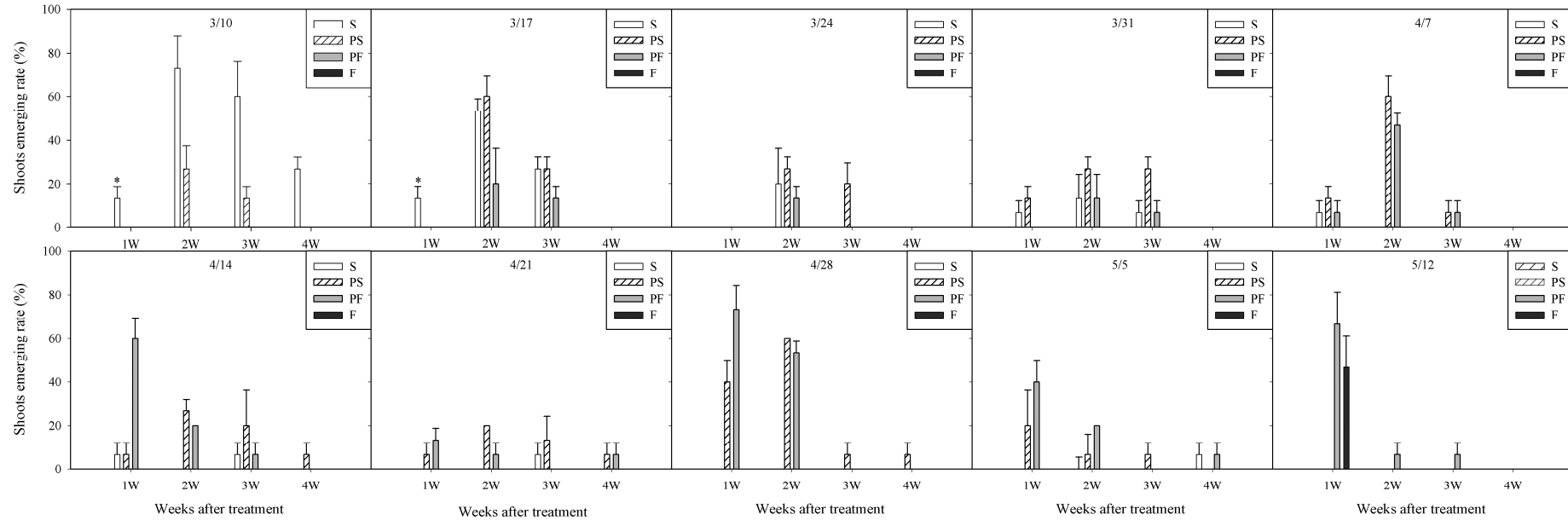


圖 2. 長日誘導時間對 CPPU 處理後 4 週內枝條四種芽體比率之影響。枝條萌芽率依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F) 芽體於施用後四週分別計算。試驗處理為 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 之 CPPU 溶液以噴施於 2017 年春分前 1.5 週 (3/10)至春分後 7.5 週(5/12)每週施用於成熟枝條上(n=15)。*表示該試驗枝條遭到破壞。

Fig. 2. Effect of long-day induction time on shoots emerging rate on following 4 weeks after CPPU treatment. The shoots with anyone of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded on each week separately until 4 weeks after application. CPPU treatment on shoots (n=15) with $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ were weekly applied from 10 Mar. to 12 May, 2017. Bar marked by * means the emerged buds with a damaged experimental shoots.



圖 3. 參試枝條萌發芽體呈現時序性的變化。枝條受長日誘導期(A) -1.5 週：萌發 S 型芽體，(B) -0.5 週：萌發 S 與 PS 型芽體，(C) 3.5 週與(D) 5.5 週：皆萌發 PF 型芽體，(E) 6.5 週：萌發大量 PF 型芽體，(F) 7.5 週：萌發 F 型芽體。CPPU 處理日期為終止枝條受長日誘導，枝條受長日誘導週數以相對於 3 月 21 日春分計算。

Fig. 3. Sequential changes of emerged buds on experimental shoots. Emerged buds type based on long-day induction periods (A)-0.5 week: emerged S buds on three-ribbed shoots; (B) 0.5 weeks: emerged PS and PF buds; (C) 3.5 weeks and (D) 5.5 weeks: emerged PF buds (E) 6.5 weeks: emerged large amount of PF buds; (F) 7.5 weeks: emerged F bud. Date of CPPU application was the termination of shoot inductive process. Weeks of induction were represented as the weeks from spring equinox, 21 March.

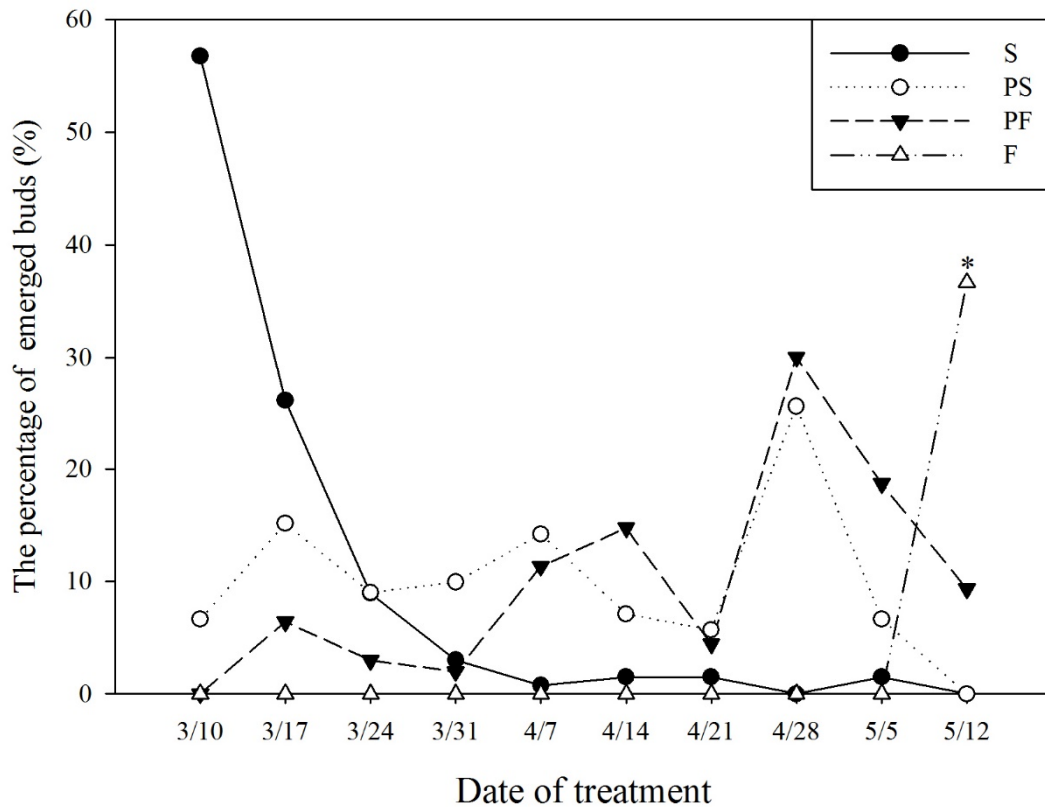


圖 4. 長日誘導時間對四種芽體之萌發比率。萌芽數依照典型營養芽(S)、部分呼喚型營養芽(PS)、部分呼喚型花芽(PF)與典型花芽(F)芽體於施用後 4 週分別計算。試驗處理為 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 之 CPPU 溶液以噴施於 2017 年春分前 1.5 週 (3/10 日) 開始至春分後 7.5 週止 (5/12 日)，每週施用於成熟枝條上 (n=15)。* F 型芽體芽體為當週芽體比率。

Fig. 4. The percentage of emerging bud on different long-day induction time. The bud numbers of the 4 types of newly emerged buds, normal shoot(S), partial evocation shoot (PS), partial evocation flower (PF), and normal flower (F), were recorded in 4 weeks after application. CPPU treatment on shoots (n=15) with $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ were weekly applied from 10 Mar. to 12 May, 2017.. * F buds were presented with buds percentage of the week.

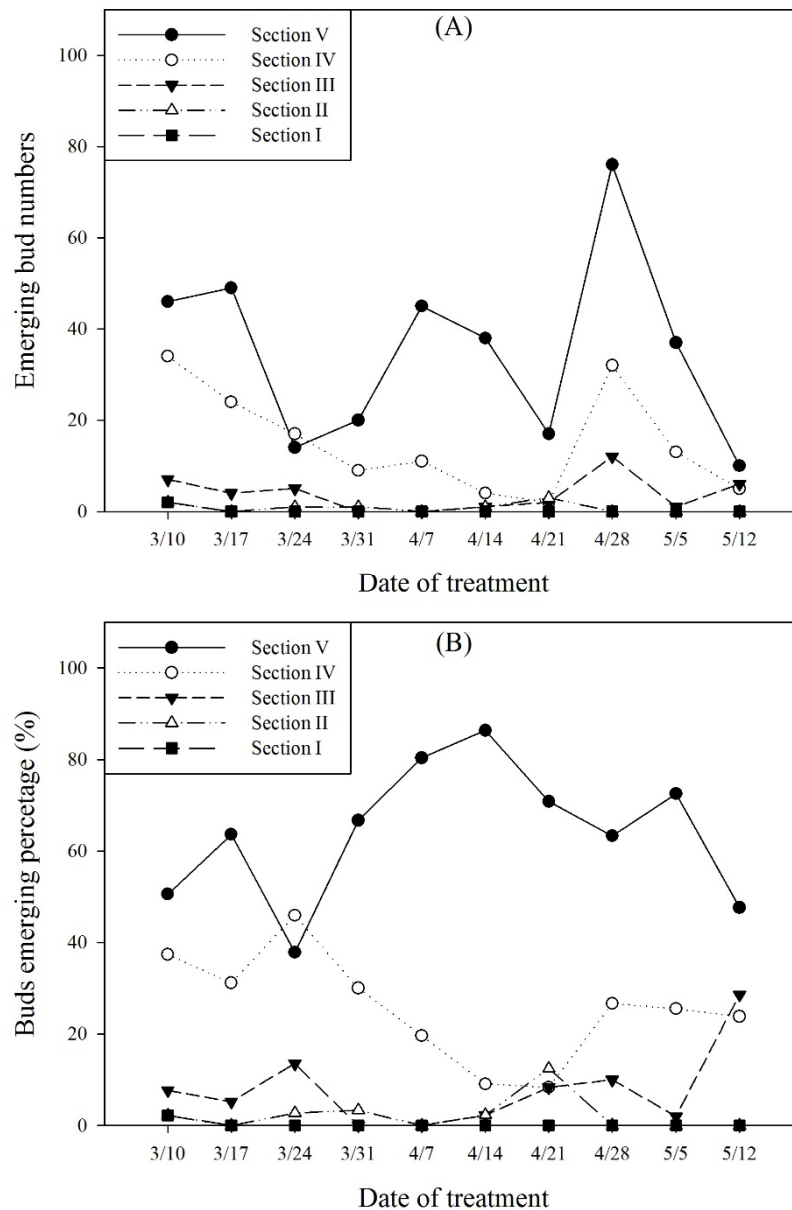


圖 5. 枝條各區段之(A)芽體總萌發數及(B)芽體萌發比率。枝條依長度均分為 Section I-V 區段，I 為近軸端，V 為遠軸端。CPPU 處理為將 $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 之溶液於 3/10 至 5/12 每週噴施於枝條上(n=15)，共處理 10 週，數據為施用後 4 週後的芽體萌發狀況。

Fig 5. Total emerged bud numbers on all ribs of shoots (A), and bud emerging percentage relative to the section of shoots (B). Shoots were divided into 5 sections by length. Basal part of shoot was marked as section I and distal part as section V. CPPU treatment on shoots (n=15) with $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ were weekly applied from 10 Mar. to 12 May, 2017, and data were collected in 4 weeks after the application.

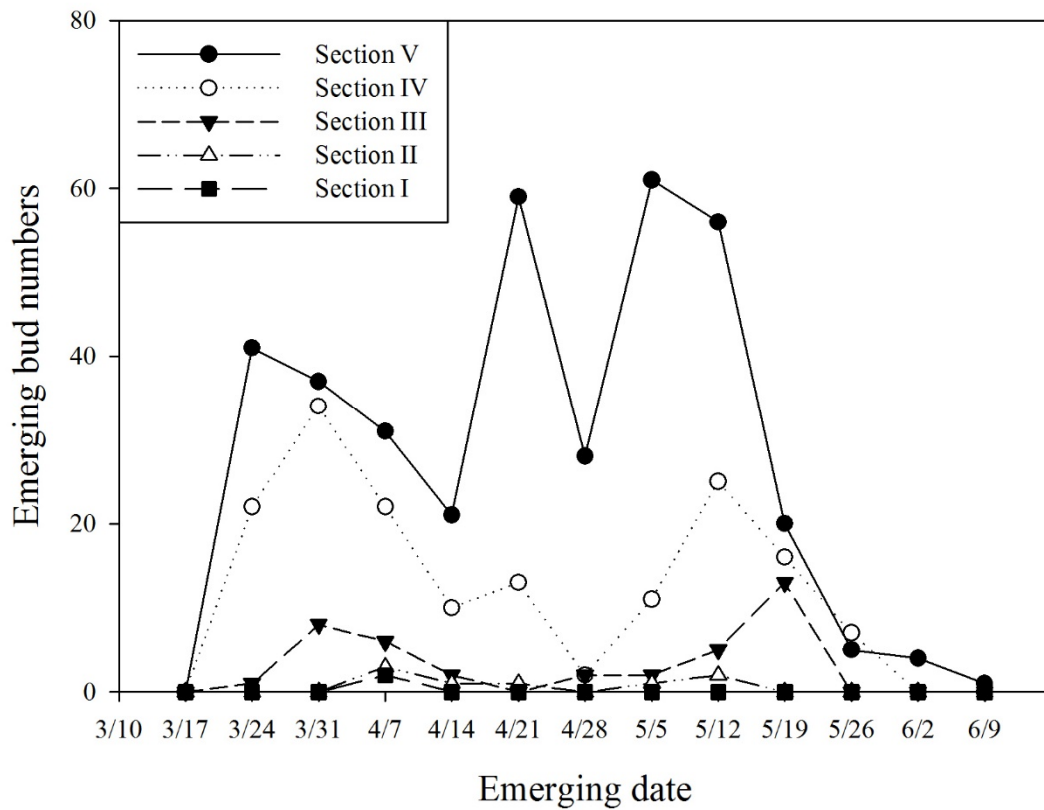


圖 6. 枝條各區段之芽體萌發數量及時間。枝條依長度均分為 Section I-V 區段，I 為近軸端，V 為遠軸端。CPPU 處理為將 $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 之溶液於 3/10 至 5/12 每週噴施於枝條上(n=15)，共處理 10 週，每週觀察並記錄芽體萌發。

Fig. 6. Bud emerging date and number relative to each section of the shoots. Shoots were divided into 5 sections by length. Basal part of shoot was marked as section I and distal part as section V. CPPU treatment on shoots (n=15) with $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ were weekly applied from 10 Mar. to 12 May, 2017, and buds emerging were recorded weekly.

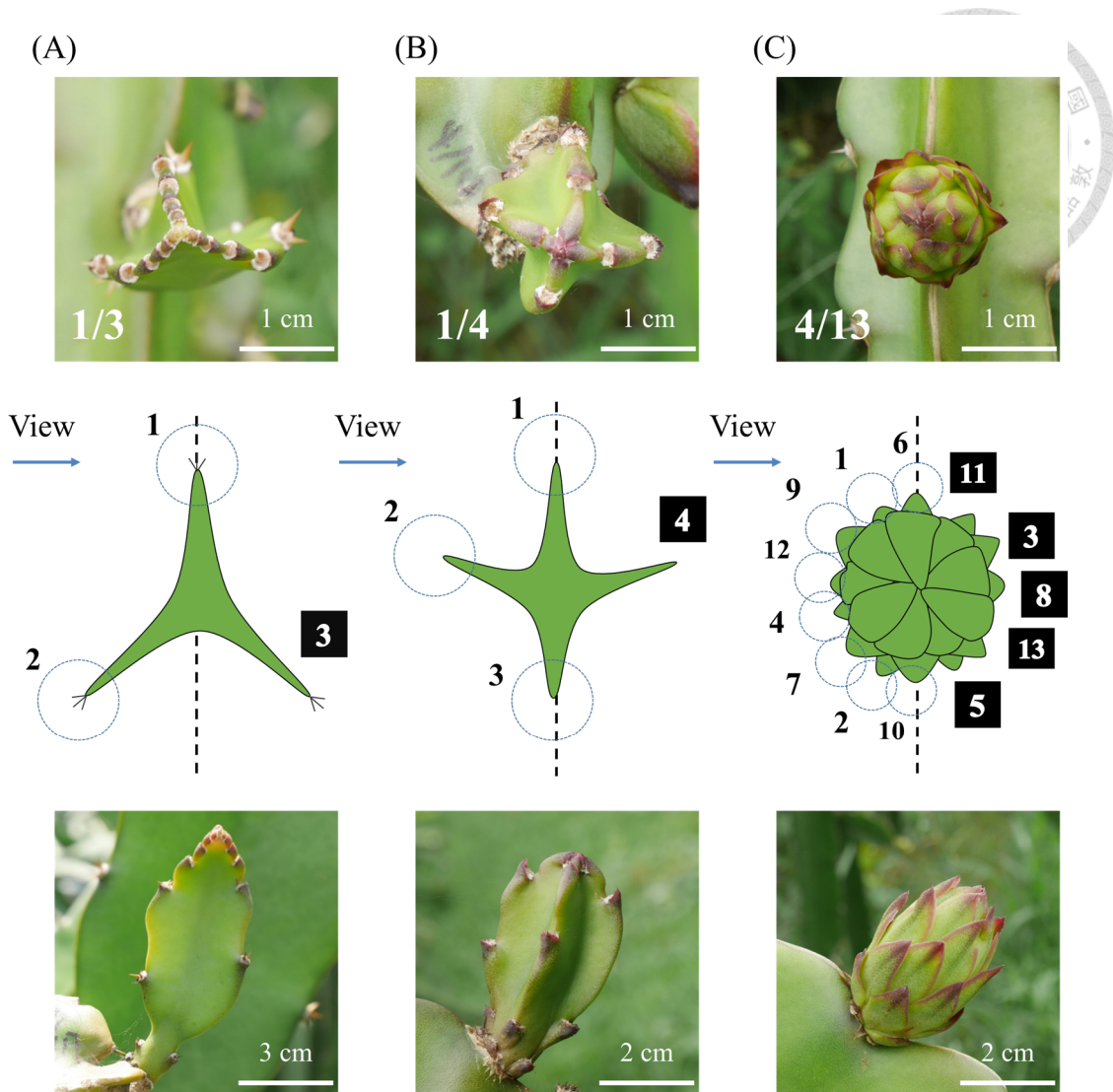


圖 7. 芽體頂視圖、側視示意圖與實際側視圖。(A)為三稜營養芽(S)；(B)為四稜部分呼喚型營養芽(PS)；(C)為典型花芽(F)。芽體側視示意圖以虛線將枝條分成側視可見面與背面，藍色圓圈與黑色數字代表可見刺座；黑底白字則代表不可見之稜邊與苞片編號。

Fig. 7. Buds pictures of top view photos, side view illustrations, and side view photos. (A), (B), and (C) columns mean 3-ribbed shoot(S), 4-ribbed partial evocation shoot (PS), and flower (F), respectively. Dotted line on side view illustration cuts bud into visible side and invisible side. Blue circle and black number means visible rib of bud and numbers, and white number with black back means invisible rib numbers.



圖 8. 花芽誘導及呼喚未完成前萌發之營養態芽體。(A)-(D)側視圖照片與(E)-(H)頂視圖照片。(A)和(E)為典型三稜 S 型；(B)和(D)為 PS I 型；(C)和(G)為四稜垂直排列 PS II 型；(D)和(H)為四稜旋轉 PS II 型。

Fig. 8. Vegetative buds emerged before finish of floral induction and evocation. (A)-(E) Side view photos and (E)-(H) top view photos.(A) and (E) are typical 3-ribbed S bud; (B) and (D) are 3-ribbed PS I bud; (C) and (G) are 4-ribbed PS II bud; (D) and (H) are 4-ribbed rotated PS II bud.

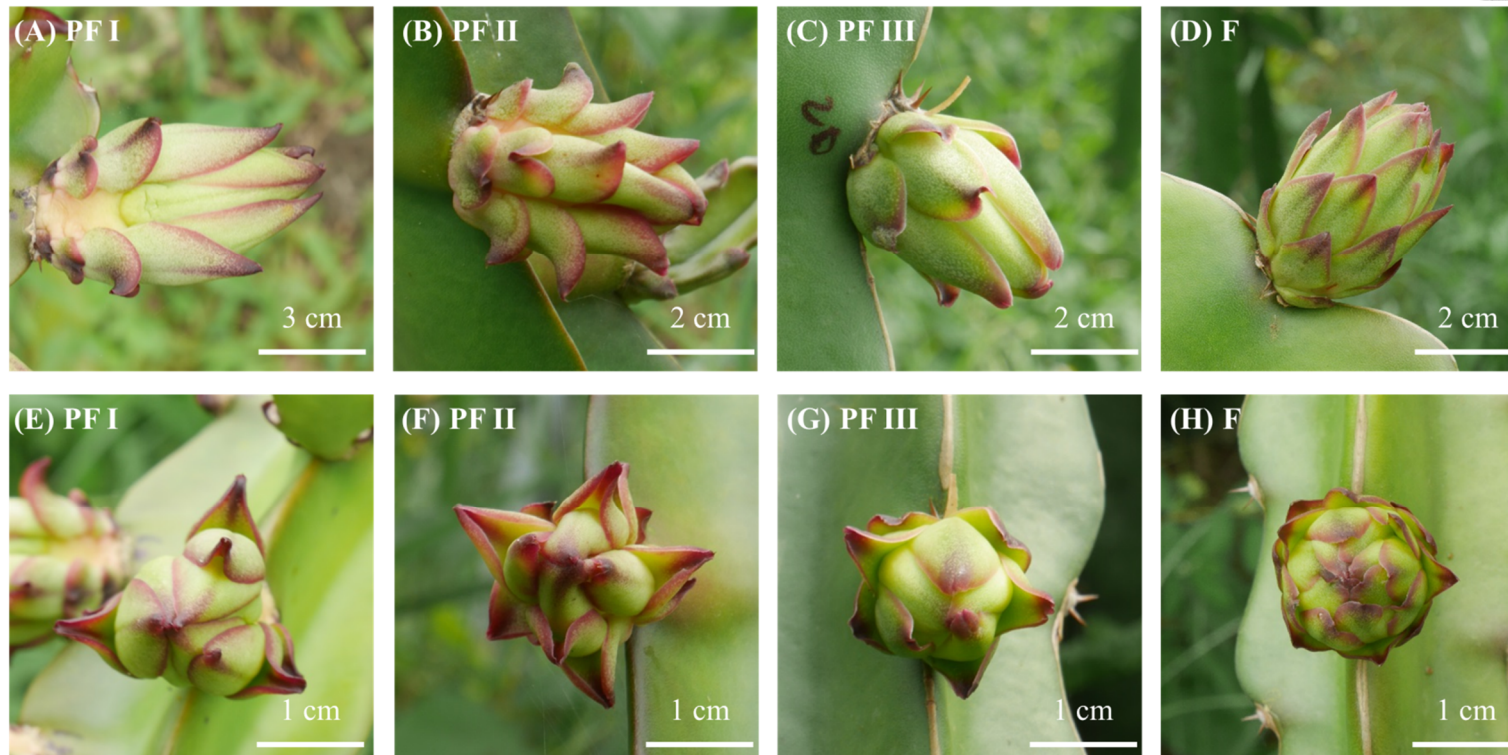


圖 9. 花芽呼喚未完成前萌發之生殖態芽體與完成後萌發之典型花芽。(A)-(D)側視圖照片與(E)-(H)頂視圖照片。(A)和(E)三稜 PF I 型；(B)和(F)為四稜垂直排列 PF II 型；(C)和(G)為旋轉排列之 PF III 型；(D)和(H)為典型 F 型。

Fig. 9. Reproductive buds emerged before finish of floral evocation and typical F bud. (A)-(E) Side view photos and (E)-(H) top view photos.(A) and (E) are 3-ribbed PF I bud; (B) and (F) are 4-ribbed PF II bud; (C) and (G) are PF III bud with loosely packed bracts ; (D) and (H) are typical F bud.

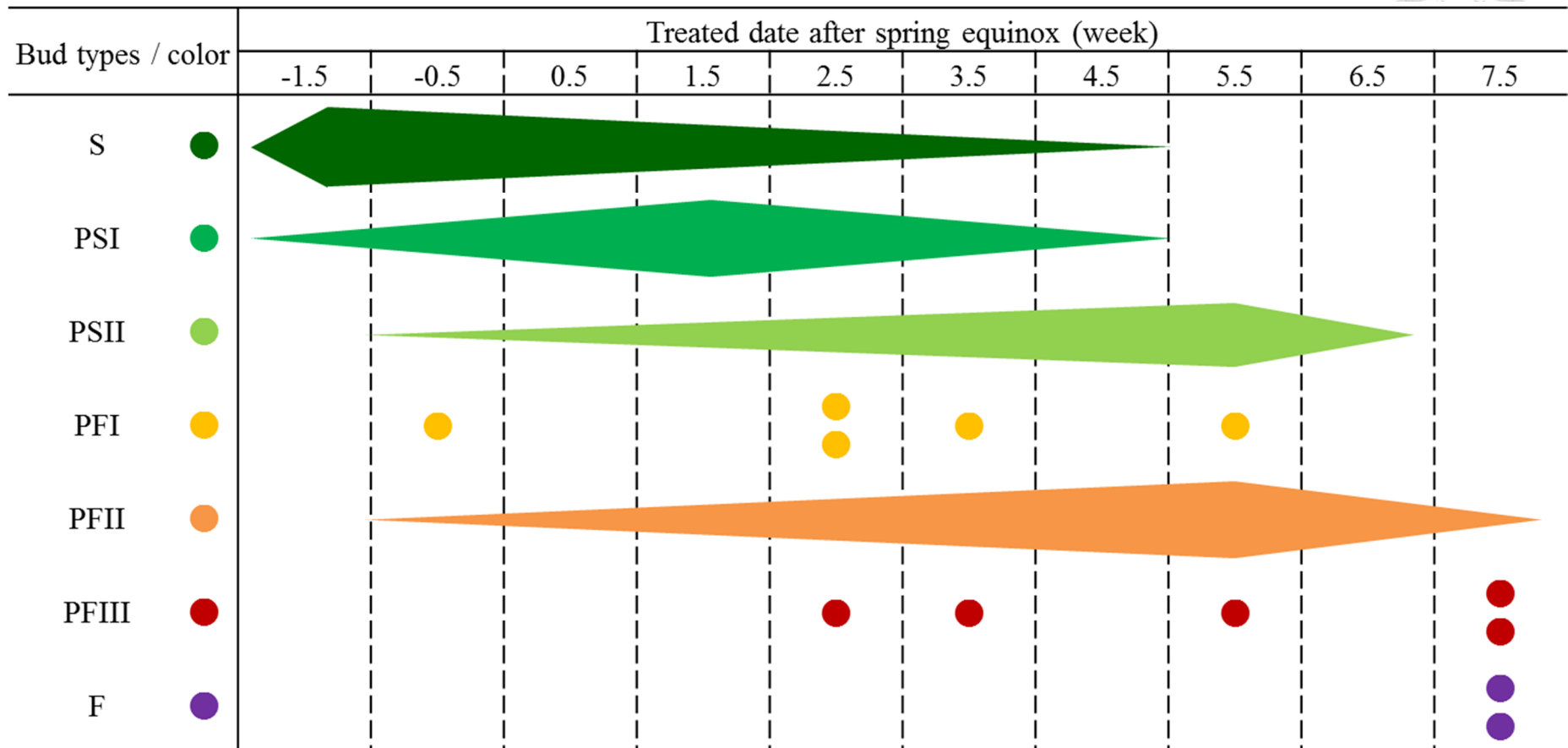


圖 10. 當年生成熟枝條施用 CPPU 處理後芽體的分布。S、PSI、PSII 與 PFII 型芽體以顏色區塊表示(n>90)並以最寬處為 50%的累計萌芽體率。PFI、PFIII 與 F 型芽體(n<30)以圓點表示，單一圓點代表 5 個芽體。

Fig. 10. Distribution diagram of emerged bud types after CPPU application. S, PSI, PSII, and PFII buds were shown as color block, and the widest point of the block meant 50% of accumulated bud percentage. PFI, PFIII, and F buds were shown as color dot and each for 5 buds.

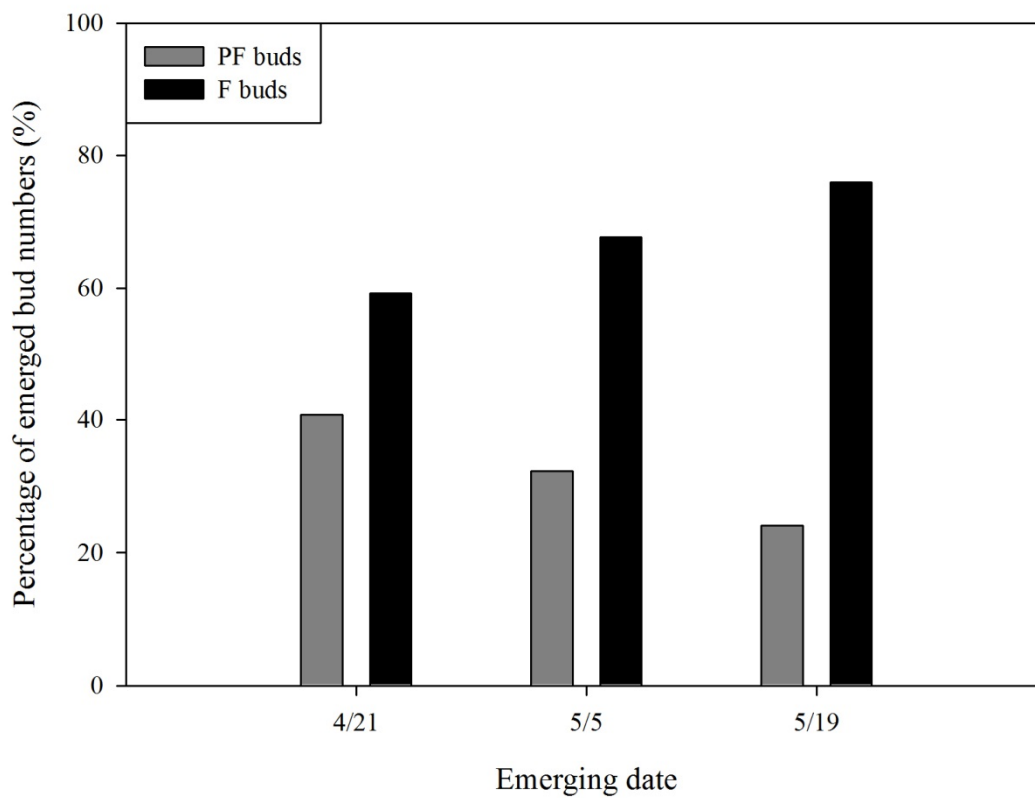


圖 11. 非當年老生枝條於春分後萌發的 PF 型與 F 型芽體比率變化。

Fig. 11. The percentage of PF buds and F buds emerged on the non-current shoots after spring equinox.

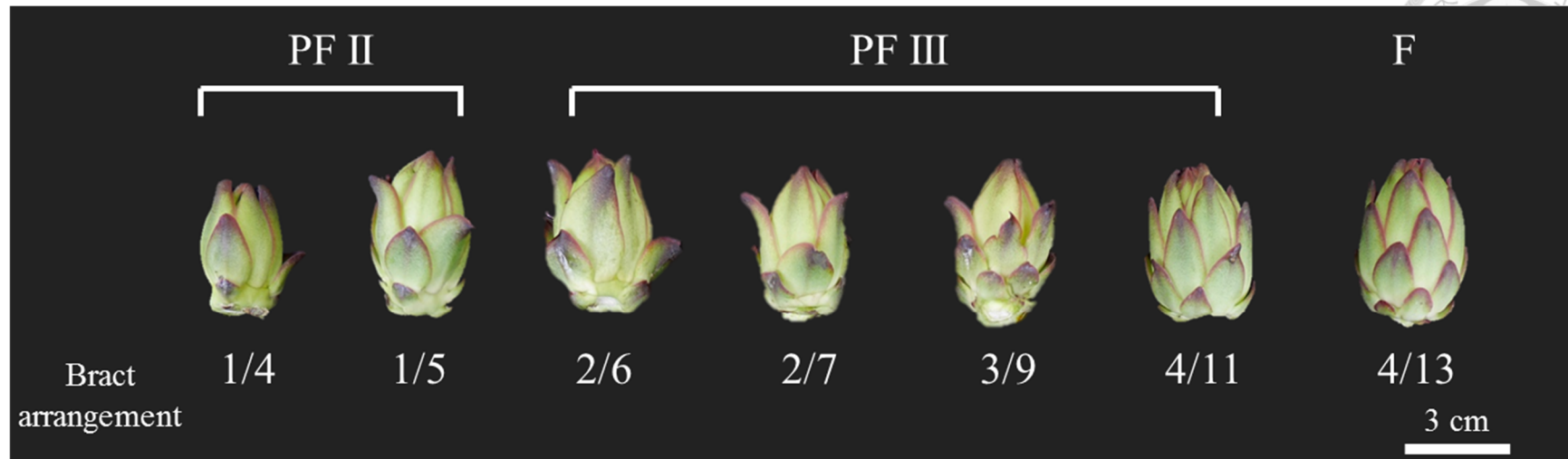


圖 12. 非當年老生枝條於春分後 4.5 週(4 月 21 日)的萌發芽體型態。

Fig 12. The morphology of emerged buds of non-current shoots on 4.5 weeks after spring equinox (21 April).

第五章、結論



一、紅龍果當年生與非當年生枝條開花習性

紅龍果(*Hylocereus* spp.)為典型的長日植物，臨界日長約為 12 小時，春分及秋分扮演生殖生長及營養生長的兩個轉折點。紅龍果花芽創始大約在春分後 8 週完成，並於其後萌生花苞，爾後開始間歇性開花，直到進入秋分後，再度轉變為營養生長萌發新生枝條。

在春分前生長 15.5 週以上的當年生枝條，在進入長日前即具備有感應長日誘導的能力，為成熟的當年生枝條，並可於春分後 7.5 週完成花芽創始，萌生典型的花芽。於花芽創始期間，成熟枝條上芽體尚處於分化階段，再加上遠軸端頂芽優勢的抑制，大部分芽體並不會於創始過程中萌發。非當年生枝條於為前一年度營養生長季萌發的枝條，經歷過誘導期間 6 個月的長日誘導，其上遠軸端的芽體已經滿足長日誘導並進入花芽呼喚的階段，卻因進入秋季短日未及時開花而進入休眠，多屬於接受足夠長日完成花芽誘導，由於苞片數多的 stage 2 及 3 的芽體不耐秋冬季溫度多數死亡，存活芽體為苞片數極少或不具苞片的 Stage1 及 Stage 0 芽體，這些芽體隨著溫度上升與重新進入長日環境後，恢復花芽呼喚的歷程，並於春分後 4.5 週萌生典型的花芽(F)；部分芽體苞片數雖完成花芽創始的過程，仍可與 F 型芽體同時萌發而出現部分呼喚型的花芽(PF)。

二、紅龍果花芽創始階段芽體發育過程

花芽創始分為花芽誘導與花芽呼喚兩個部分，就紅龍果芽體本身而言，花芽創始期間從營養態轉變為生殖態的過程需要經過三個形態上的轉變，分別為苞片的形成、葉序排列轉變、與花原體的形成。利用細胞分裂素氧化酶抑制劑 CPPU，可以延緩細胞分裂素的不可逆性代謝，促進內生性的細胞分裂素累積，並破壞其與生長素之平衡，促使刺座下分生組織以當下的狀態萌芽。使用 CPPU 作為芽體發育檢定藥劑，中斷芽體型態轉變的過程，而在 1 到 2 週內觀察到以當下芽體狀

態萌發的新生芽體，萌發芽體呈現時序性的變化，並且反應出施用時間點芽體所在花芽創始的階段。

CPPU 檢定結果顯示，成熟枝條於 3 月 10 日與 3 月 17 日間(日長 11 小時 56 分)開始受長日誘導，進入花芽誘導的階段。芽體接受長日誘導的效率非常高，暴露在長日下 1 週的時間(≥ 11 小時 56 分)，即有大量部分呼喚型營養芽(PS)型芽體萌發，外型與典型營養芽(S)芽體類似，但不具刺的構造，取而代之的是苞片。PS 型芽體苞片排列隨長日時間增長，逐漸由三稜轉變為多稜與旋轉的排列。花芽誘導約於春分後 3.5 週(4 月 14 日)完成，整個花芽誘導的過程歷時 5 週，並於其後完成花原體的形成，進入花芽呼喚的階段。

紅龍果於花芽呼喚階段，萌發芽體以具有開花、結果能力的 PF 型為主，苞片發育與 PS 型相同，隨呼喚程度漸高，逐漸由三稜轉變為多稜與旋轉的排列。整個花芽呼喚的歷程需時 4 週，並芽體於春分後 7.5 週(5 月 13 日)完成花芽呼喚，萌發芽體苞片排列滿足 4/13 之標準，為典型的花芽(F)。

三、花芽創始資訊與 CPPU 於紅龍果生產上的應用

於紅龍果商業生產之果園中，同時存在當年生與二年以上的非當年生枝條，其中又以非當年生枝條成熟度高、枝條飽滿，為生產果實之主力。非當年生枝條因其上芽體部分已處於花芽呼喚的階段，可於春分後 4.5 週(4 月 21 日)自然萌發出典型的 F 型芽體與 PF 型芽體，部分 PFIII 型芽體因呼喚程度較高，苞片數足夠且呈旋轉排列，可生產具有商品價值之果實；若於芽體完成花芽呼喚前，點施 CPPU 促使 PFIII 型芽體萌發，可使果實產期提早 3-4 週，達到與暗中斷處理相同的效果。當年生枝條因於當季營養生長季萌發，於春分前生長 15.5 週以上的成熟枝條，芽體約於春分後 7.5 週發育至 PFIII 型階段，於其後才可生產具有商品價值之果實；若於春分前生長 15.5 週以下的枝條，因枝條成熟度不足，初花時間也將隨之延緩，可適時選留，並配合短截處理，作為秋季暗中斷時產果之枝條。

參考文獻



- 江一蘆. 2005. 攀附性仙人掌果品系分類、開花著果習性與修剪. 國立臺灣大學園藝學研究所碩士論文. 臺北. 臺灣.
- 江一蘆. 2012. 紅龍果花期調節之研究. 國立臺灣大學園藝學研究所博士論文. 臺北. 臺灣.
- 江一蘆、楊雯如. 2015. 紅龍果春季短截後之芽體萌發物候期. 臺灣園藝 61:45-54.
- 朱恩儀、楊雯如、江一蘆. 2017. 紅龍果(*Hylocereus* sp.)新生枝條成熟度與短截對春分後芽體萌花物候期的影響. 臺灣園藝 64:288-289.
- 余建美. 2016. 台灣紅龍果產業發展現況. 紅龍果整體產業價值鏈整合技術發表暨產業交流研討會特刊. 行政院農業委員會臺中區農業改良場. 臺中. 臺灣.
- 邱一中、徐敏記、黃毓斌、蔡志濃、劉碧鵬. 2013. 紅龍果的栽培與利用. 行政院農業委員會農業試驗所鳳山熱帶園藝試驗分所. 高雄. 臺灣.
- 范忠宇. 2010. 紅龍果產期調節與貯藏之研究. 國立屏東科技大學農園生產系碩士論文. 屏東. 臺灣.
- 徐萬德. 2004. *Hylocereus* spp. 仙人掌紅龍果之栽培、生育習性及物候調查. 國立臺灣大學園藝學系碩士論文. 臺北. 臺灣.
- 袁秋英、蔣慕琰. 1994. 植物生長調節劑之藥害問題. 農藥世界 128:21-27.
- 陳奕君. 2015. 紅龍果有機栽培管理. 行政院農業委員會臺東區農業改良場. 臺東. 臺灣.
- 廖苑吟. 2011. 暗期中斷對紅龍果(*Hylocereus polyrhizus*)芽體分化與萌花之影響. 國立臺灣大學園藝學研究所碩士論文. 臺北. 臺灣.
- 歐錫坤. 1981. 果樹之幼年性與開花. 中國園藝 27: 1-9.
- Acevedo, E., I. Badilla, and P.S. Nobel. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiol.*



72:775-780.

Ahmadi, M. and D. Baker. 2000. Identification and quantification of the major endogenous cytokinins in pistachio seedlings. *Plant Growth Regulat.* 32:351-357.

Ainalidou, A., K. Karamanoli, U. Menkissoglu-Spiroudi, G. Diamantidis, and T. Matsi. 2015. CPPU treatment and pollination: Their combined effect on kiwifruit growth and quality. *Sci. Hort.* 193:147-154.

Aloni, R., E. Aloni, M. Langhans, and C.I. Ullrich. 2006. Role of auxin in regulating *Arabidopsis* flower development. *Planta* 223:315-328.

Antognozzi, E., F. Famiani, P. Proietti, A. Tombesi, F. Ferranti, and G. Frenguelli. 1995. Effect of CPPU (cytokinin) treatments on fruit anatomical structure and quality in *Actinidia deliciosa*. III International symposium on kiwifruit p. 459-466. ISHS. Leuven, Belgium.

Antognozzi, E., F. famiani, P. Protetti, and A. tombesi. 1997. Effect of CPPU (cytokinin) treatments on fruit anatomical structure and quality in *Actinidia deliciosa*. *Acta Hort.* 444:459-465.

Arima, Y., K. Oshima, and K. Shudo. 1994. Evolution of a novel urea-type cytokinin: horticultural uses of forchlorfenuron. *Acta Hort.* 394:75-84.

Bangerth, K. 2009. Floral induction in mature, perennial angiosperm fruit trees:



similarities and discrepancies with annual/biennial plants and the involvement of plant hormones. *Sci. Hort.* 122:153-163.

Bernier, G., J. M. Kinet, and R. M. Sachs. 1981. *The physiology of flowering.*

Volume I and II. CRC press. Boca Raton, Florida.

Bilyeu, K.D., J.L. Cole, J.G. Laskey, W.R. Riekhof, T.J. Esparza, M.D. Kramer, and

R.O. Morris. 2001. Molecular and biochemical characterization of a cytokinin oxidase from maize. *Plant Physiol.* 125:378-386.

Boke, N.H. 1980. Developmental morphology and anatomy in *Cactaceae*. *BioScience* 30:605-610.

Bond, B.J. 2000. Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends Plant Sci.* 5:349-353.

Booker, J., S. Chatfield, and O. Leyser. 2003. Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *Plant Cell* 15:495-507.

Burch, L.R. and R. Horgan. 1989. The purification of cytokinin oxidase from *Zea mays* kernels. *Phytochemistry* 28:1313-1319.

Catterou, M., F. Dubois, R. Smets, S. Vaniet, T. Kichey, H. Van Onckelen, B.S.

Sangwan -Norreel, and R.S. Sangwan. 2002. hoc: an arabidopsis mutant overproducing cytokinins and expressing high in vitro organogenic capacity. *Plant J.* 30:273-287.

Plant J. 30:273-287.



Chandler, J.W. and W. Werr. 2015. Cytokinin–auxin crosstalk in cell type specification.

Trends Plant Sci. 20:291-300.

Chmelnitsky, I., M. Colauzzi, R. Algom, and N. Zieslin. 2001. Effects of temperature on

phyllody expression and cytokinin content in floral organs of rose flowers. Plant

Growth Regulat. 35:207-214.

Chung, H.-D., H.W. Do, and Y.-J. Choi. 2002. Forchlorfenuron application increases

fruit set rate and fruit growth of oriental melon (*Cucumis melo* L. var. *makuwa*,

cv. Geumssaragi-Euincheon) plants. Kor. J. Hort. Sci. Technol. 20:302-305.

Corbesier, L., E. Prinsen, A. Jacquard, P. Lejeune, H. Van Onckelen, C. Périlleux, and

G. Bernier. 2003. Cytokinin levels in leaves, leaf exudate and shoot apical

meristem of *Arabidopsis thaliana* during floral transition. J. Expt. Bot.

54:2511-2517.

Cornelissen, J.H.C., P.C. Diez, and R. Hunt. 1996. Seedling growth, allocation and leaf

attributes in a wide range of woody plant species and types. J. Ecol. 84:755-765.

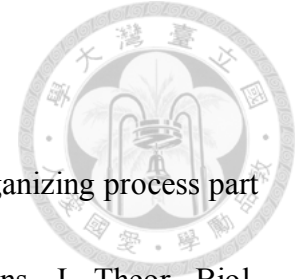
Cruz-Castillo, J., D. Woolley, and G. Lawes. 2002. Kiwifruit size and CPPU response

are influenced by the time of anthesis. Sci. Hort. 95:23-30.

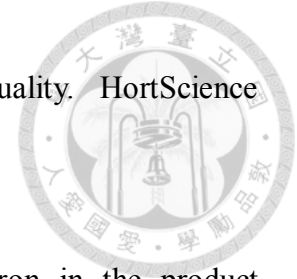
Cruz-Castillo, J.G., A. Baldicchi, T. Frioni, F. Marocchi, S. Moscatello, S. Proietti, A.

Battistelli, and F. Famiani. 2014. Pre-anthesis CPPU low dosage application

increases 'Hayward' kiwifruit weight without affecting the other qualitative and



- nutritional characteristics. *Food Chem.* 158:224-228.
- Douady, S. and Y. Couder. 1996. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process part I: the spiral modes resulting from time-periodic iterations. *J. Theor. Biol.* 178:255-273.
- Duncan, W.G. 1971. Leaf angles, leaf area, and canopy photosynthesis I. *Crop Sci.* 11:482-485.
- Havelange, A. and G. Bernier. 1983. Partial floral evocation by high irradiance in the long-day plant *Sinapis alba*. *Physiol. Plant.* 59:545-550.
- Havelange, A., M. Bodson, and G. Bernier. 1986. Partial floral evocation by exogenous cytokinin in the long-day plant *Sinapis alba*. *Physiol. Plant.* 67:695-701.
- Herbach, K.M., C. Maier, F.C. Stintzing, and R. Carle. 2007. Effects of processing and storage on juice colour and betacyanin stability of purple pitaya (*Hylocereus polyrhizus*) juice. *Eur. Food Res. Technol.* 224:649-658.
- Hofmeister, W.F.B. 1868. Allgemeine morphologie der Gewächse von Wilh: Hofmeister,.... Mit 134 Holzschnitten. W. Engelmann.Leipzig, German.
- Houba-Hérin, N., C. Pethe, J. d'Alayer, and M. Laloue. 1999. Cytokinin oxidase from *Zea mays*: purification, cDNA cloning and expression in moss protoplasts. *Plant J.* 17:615-626.
- Huitrón, M.V., M. Diaz, F. Diáñez, F. Camacho, and A. Valverde. 2007. Effect of 2, 4-D



- and CPPU on triploid watermelon production and quality. *HortScience* 42:559-564.
- Humphery, T..2005. Evaluation of the new active forchlorfenuron in the product SITOFEK 10 ec plant growth regulator. Australian Pesticide and Veterinary Medicines Authority. Canberra. Australia
- Jiang, Y.L., Y.Y. Liao, T.S. Lin, C.L. Lee, C.R. Yen, and W.J. Yang. 2012. The photoperiod-regulated bud formation of red pitaya (*Hylocereus* sp.). *HortScience* 47:1063-1067.
- Jiang, Y.L., Y.Y. Liao, M.T. Lin, and W.J. Yang. 2016. Bud development in response to night-breaking treatment in the noninductive period in red pitaya (*Hylocereus* sp.). *HortScience* 51:690-696.
- Khaimov-Armoza, A., O. Novák, M. Strnad, and Y. Mizrahi. 2012. The role of endogenous cytokinins and environmental factors in flowering in the vine cactus *Hylocereus undatus*. *Isr. J. Plant Sci.* 60:371-383.
- Khaimov, A. and Y. Mizrahi. 2006. Effects of day-length, radiation, flower thinning and growth regulators on flowering of the vine cacti *Hylocereus undatus* and *Selenicereus megalanthus*. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 81:465-470.
- Kim, J., Y. Takami, T. Mizugami, K. Beppu, T. Fukuda, and I. Kataoka. 2006. CPPU application on size and quality of hardy kiwifruit. *Sci. Hort.* 110:219-222.

Kopečný, D., P. Briozzo, H. Popelková, M. Šebela, R. Končítíková, L. Spíchal, J. Nisler, C. Madzak, I. Frébort, M. Laloue, and N. Houba-Hérin. 2010. Phenyl- and benzylurea cytokinins as competitive inhibitors of cytokinin oxidase/dehydrogenase: A structural study. *Biochimie* 92:1052-1062.

Li-Mallet, A., A. Rabot, and L. Geny. 2015. Factors controlling inflorescence primordia formation of grapevine: their role in latent bud fruitfulness? A review. *Botany* 94:147-163.

Lim, H.-K., C.-P. Tan, J. Bakar, and S.-P. Ng. 2012. Effects of different wall materials on the physicochemical properties and oxidative stability of spray-dried microencapsulated red-fleshed pitaya (*Hylocereus polyrhizus*) seed oil. *Food Biop. Technol.* 5:1220-1227.

Luders, L. and G. GCCMahon. 2006. The pitaya or dragon fruit. Department of Primary Industries & Fisheries. Deniliquin, Australia.

Mauseth, J.D. 2006. Structure–function relationships in highly modified shoots of *Cactaceae*. *Ann. Bot.* 98:901-926.

Meijón, M., M.J. Cañal, H. Fernández, A. Rodríguez, B. Fernández, R. Rodríguez, and I. Feito. 2011. Hormonal profile in vegetative and floral buds of azalea: levels of polyamines, gibberellins, and cytokinins. *J. Plant Growth Regulat.* 30:74-82.

Mizrahi, Y. 2014. Vine-cacti pitayas: the new crops of the world. *Rev. Bras. Frutic.*



36:124-138.

Mizrahi, Y., E. Raveh, E. Yossov, A. Nerd, and J. Ben-Asher. 2007. New fruit crops with high water use efficiency. *Issues in new crops and new uses* p:216-222.

Alexandri: ASHA Press. San Diego, California.

Mohamed-Yasseen, Y. 2002. Micropropagation of pitaya (*Hylocereus undatus* Britton et Rose). *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant* 38:427-429.

Núñez, F.J., M.V. Huitrón, M. Díaz, F. Diánez, and F. Camacho-Ferre. 2008. Effect on Production and Quality of Intensifying Triploid Watermelon Crops Using ‘Temporary Trellises’ and CPPU for Fruit Development. *HortScience* 43:149-152.

Nerd, A., Y. Sitrit, R.A. Kaushik, and Y. Mizrahi. 2002. High summer temperatures inhibit flowering in vine pitaya crops (*Hylocereus* spp.). *Sci. Hort.* 96:343-350.

Nieddu, G. and D. Spano. 1990. Flowering and fruit growth in *Opuntia ficus-indica*. *Tropical Fruits, XXIII IHC* 296:153-160.

Niki, T., M. Hirai, T. Niki, A. Kanno, and T. Nishijima. 2012. Role of floral homeotic genes in the morphology of forchlorfenuron-induced paracorollas in *Torenia fournieri* Lind. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 81:204-212.

Niklas, K.J. 1988. The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* 42:1-16.

Nishijima, T. and K. Shima. 2006. Change in flower morphology of *Torenia fournieri* Lind. induced by forchlorfenuron application. *Sci. Hort.* 109:254-261.

Nobel, P.S. 1976. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. *Plant Physiol.* 58:576-582.

Nobel, P.S. and E. De La Barrera. 2004. CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Ann. Appl. Biol.* 144:1-8.

Nomura, K., M. Ide, T. Ashida, and Y. Yonemoto. 2010. Seasonal differences in diurnal patterns of metabolites and enzyme activities in pitaya (*Hylocereus undatus*) grown in a temperate zone. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 79: 135-140.

Oñate, M. and S. Munné-Bosch. 2009. Influence of plant maturity, shoot reproduction and sex on vegetative growth in the dioecious plant *Urtica dioica*. *Ann. Bot.* 104:945-956.

Okabe, T. 2015. Biophysical optimality of the golden angle in phyllotaxis. *Sci. Rpt.* 5.

Peppi, M.C. and M.W. Fidelibus. 2008. Effects of forchlorfenuron and abscisic acid on the quality of 'Flame Seedless' grapes. *HortScience* 43:173-176.

Powell, R. and A. Magee. 2013. *Athanasia argentea* and *A. gyrosa* (Asteraceae), two new species from the cape floristic region of south africa. *South Africa J. Bot.* 88:219-222.

Retamales, J.B., G.A. Lobos, S. Romero, R. Godoy, and C. Moggia. 2014. Repeated



- applications of CPPU on highbush blueberry cv. Duke increase yield and enhance fruit quality at harvest and during postharvest. *Chilean J. Agr. Res.* 74:157-161.
- Ross, R. 1982. Initiation of stamens, carpels, and receptacle in the *Cactaceae*. *Amer. J. Bot.* 69:369-379.
- Sakakibara, H. 2006. Cytokinins: activity, biosynthesis, and translocation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57:431-449.
- Shimomura, T. and K. Fujihara. 1980. Stimulation of axillary shoot formation of cuttings of *Hylocereus trigonus* (*Cactaceae*) by pre-soaking in benzyladenine solution. *Sci. Hort.* 13:289-296.
- Simon, R., M.W. Holderied, C.U. Koch, and O. von Helversen. 2011. Floral acoustics: conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators. *Science* 333:631-633.
- Sáenz, L., L. Jones, C. Oropeza, D. Vláčil, and M. Strnad. 2003. Endogenous isoprenoid and aromatic cytokinins in different plant parts of *Cocos nucifera* (L.). *Plant Growth Regulat.* 39:205-215.
- Sánchez, D., D. Grego-Valencia, T. Terrazas, and S. Arias. 2014. How and why does the areole meristem move in *Echinocereus* (*Cactaceae*)? *Ann. Bot.* 115:19-26.
- Su, Y.-H., Y.-B. Liu, and X.-S. Zhang. 2011. Auxin–cytokinin interaction regulates



meristem development. *Mol. Plant* 4:616-625.

Taiz, L., and Zeiger, E. 2010. *Plant physiology* 5th Ed. Sinauer Associates. Sunderland, UK.

Takahashi, S., K. Shudo, T. Okamoto, K. Yamada, and Y. Isogai. 1978. Cytokinin activity of N-phenyl-N'-(4-pyridyl) urea derivatives. *Phytochemistry* 17:1201-1207.

Tanaka, M., K. Takei, M. Kojima, H. Sakakibara, and H. Mori. 2006. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. *Plant J.* 45:1028-1036.

Wang, J., D. Letham, E. Cornish, and K. Stevenson. 1997. Studies of cytokinin action and metabolism using tobacco plants expressing either the *ipt* or the *GUS* gene controlled by a chalcone synthase promoter. I. Developmental features of the transgenic plants. *Func. Plant Biol.* 24:661-672.

Wang, R.H., J.C. Chang, K.T. Li, T.S. Lin, and L.S. Chang. 2014. Leaf age and light intensity affect gas exchange parameters and photosynthesis within the developing canopy of field net-house-grown papaya trees. *Sci. Hort.* 165:365-373.

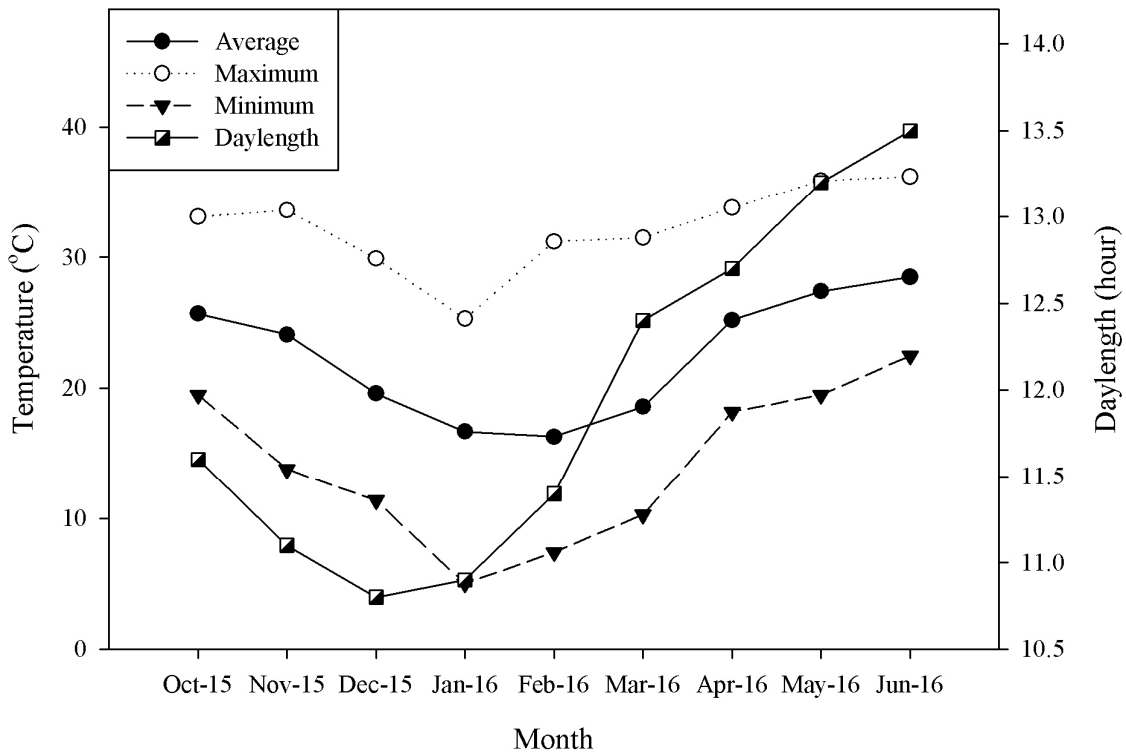
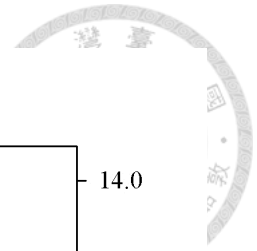
Weberling, F. 1992. *Morphology of flowers and inflorescences*. CUP Archive, Cambridge, England, UK.

Weiss, J., A. Nerd, and Y. Mizrahi. 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. HortScience 29:1487-1492.

Wu, L.C., H.W. Hsu, Y.C. Chen, C.C. Chiu, Y.I. Lin, and J.A. A. Ho. 2006. Antioxidant and antiproliferative activities of red pitaya. Food Chem. 95:319-327.

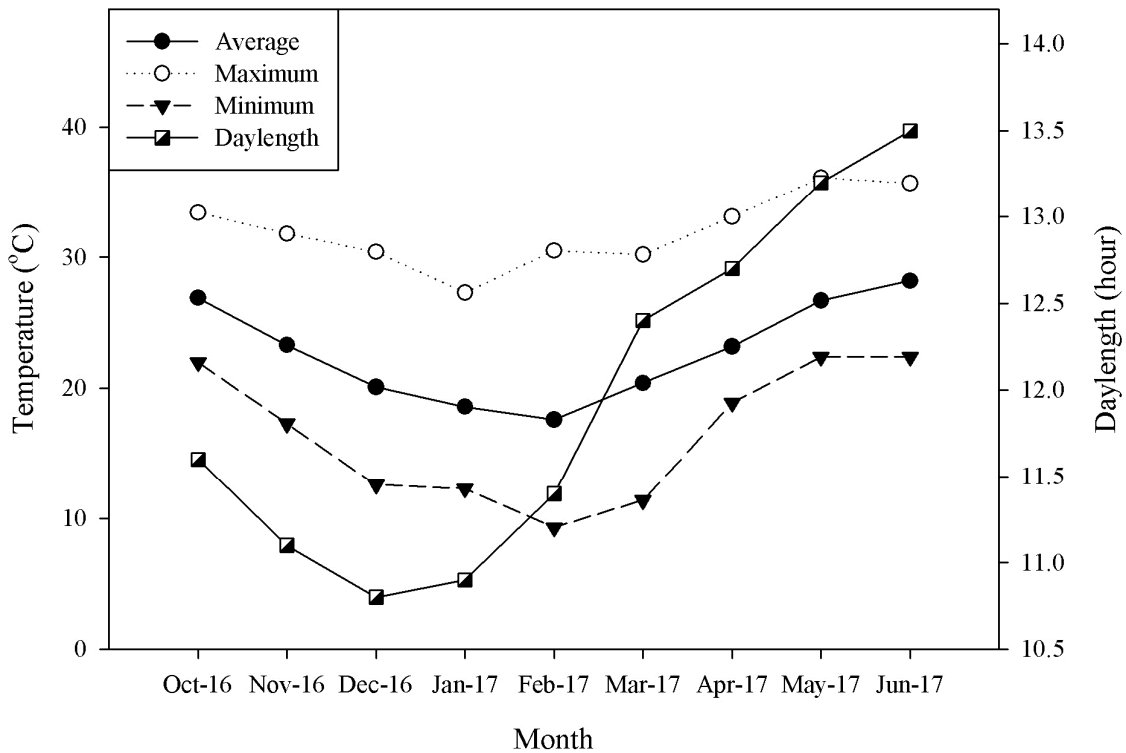
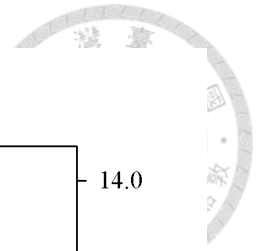
Zegbe, J. and J. Mena-Covarrubias. 2009. Flower bud thinning in 'Rojo Liso' cactus pear. J. Hort. Sci. Biotechnol. 84:595-598.

Zubko, E., C.J. Adams, I. Macháèková, J. Malbeck, C. Scollan, and P. Meyer. 2002. Activation tagging identifies a gene from *Petunia hybrida* responsible for the production of active cytokinins in plants. Plant J. 29:797-808.



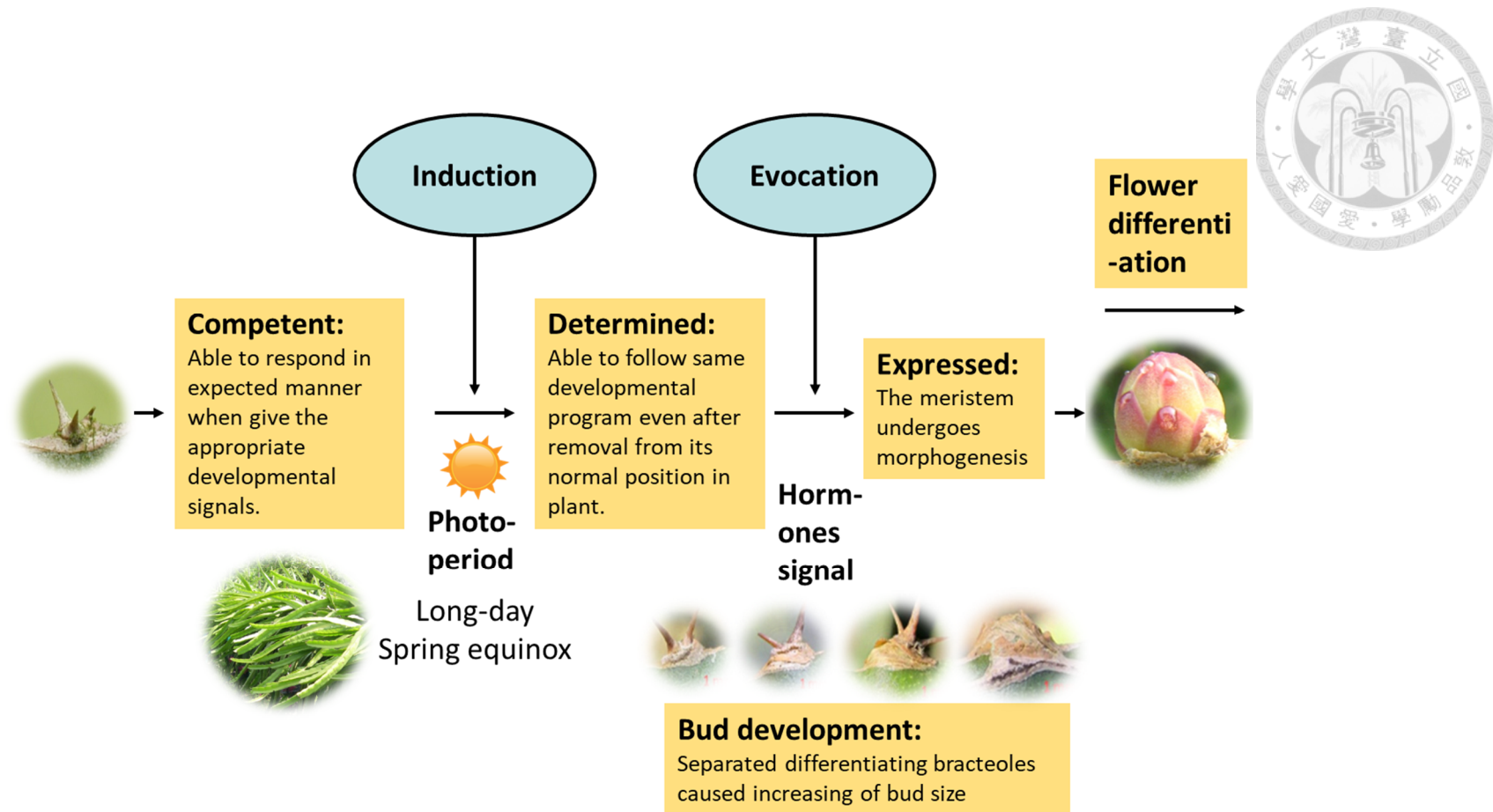
附錄 1. 2015 年 10 月至 2016 年 6 月期間之試驗田間的溫度與日長。數據以月為一單位，紀錄月平均溫度(Average)、月最高溫度(Maximum)、月最低溫度(Minimum)及日長(Daylength)。

Appendix 1. Temperature and daylength of experimental field from Oct. 2015 to June, 2016. Data was collected monthly with average temperature, maximum temperature, minimum temperature, and daylength.



附錄 2. 2016 年 10 月至 2017 年 6 月期間之試驗田間的溫度與日長。數據以月為一單位，紀錄月平均溫度(Average)、月最高溫度(Maximum)、月最低溫度(Minimum)及日長(Daylength)。

Appendix 2. Temperature and daylength of experimental field from Oct. 2016 to June 2017. Data was collected monthly with average temperature, maximum temperature, minimum temperature, and daylength.



(Motified from Taiz and Zeiger, 2010; Jiang et al, 2016)

附錄 3. 紅龍果花芽創始的過程。

Appendix 3. The floral initiation of pitaya (*Hylocereus* sp.).