

紅龍果開花生理與產期調節之研究進展

朱 堉 君¹⁾ 張 哲 嘉²⁾

關鍵字：紅龍果、光週、溫度、細胞分裂素、開花

摘要：紅龍果 (*Hylocereus* spp.) 盛產於夏季，因此被認為是長日性植物。利用疏刪枝條或短截新梢等田間操作，可稍微提早自然產期數週；以燈照中斷暗期誘導花芽於秋冬至早春萌發則為產期調節的主要方法，然而產期調節的成效並不穩定，因此瞭解植株內在因子及環境因子如何調控開花為產期調節之關鍵。紅龍果的芽體位於刺座下方，芽體萌發型態會受到光週的調控，在長日光週或短日下暗期中斷，花芽才可受誘導形成；而溫度則是影響芽體的發育重要因子，與光週互相調控紅龍果的開花。暖溫可刺激芽體發育、膨大，在滿足長日光週的條件下，溫度須達到滿足開花的條件，花芽才得以形成並萌發；短日下或長日下低溫則僅有營養芽能萌出。具活性之細胞分裂素會在花芽萌出前大量表現，顯示荷爾蒙亦參與紅龍果開花之調控，然而在栽培上應用生長調節劑 CPPU 仍須同時滿足開花所需之光週與溫度的條件才能達到催花之效果。未來仍需持續探討光週、溫度及細胞分裂素等因子在調控紅龍果開花上的最佳交互作用條件，以提升產期調節效率。

前 言

紅龍果 (pitaya, pitahaya, dragon fruit) 為仙人掌科 (Cactaceae)，三角柱屬 (*Hylocereus*) 植物，原產於中、南美洲，是攀附性仙人掌的一種，亦為景天酸代謝 (CAM, Crassulacean acid metabolism) 植物；又具耐高溫、乾旱等特性，栽培地區已遍布全球，包括中、南美洲、美國南部、越南、台灣、泰國、中國、澳洲及以色列等，儼然成為最具潛力的新興果樹作物，全球栽培面積估計已超過 5 萬公頃，經濟栽培物種包括白肉種 (*H. undatus*) 及紅肉種

1) 國立中興大學園藝學系博士班研究生、高雄區農業改良場助理研究員。

2) 國立中興大學園藝學系教授及通訊作者。E-mail: jerchiachang@dragon.nchu.edu.tw

(*H. polyrhizus*)兩大類 (顏和江, 2015; Mizrahi *et al.*, 1997; Mizrahi, 2015; Nerd *et al.*, 2002; Ortiz-Hernandez and Carrillo-Salazar, 2012)。

紅龍果之經濟栽培已逾 40 年, 產區雖遍及全球, 但仍以東南亞為主 (顏和江, 2015)。而越南是紅龍果當今產銷規模最大的國家, 至 2015 年之栽培面積已達 4.2 萬公頃, 其中 95% 栽培白肉種, 越南以外銷為導向進行計畫性生產, 超過 80% 產量行銷至全世界 40 多國, 使紅龍果成為全球性的水果 (顏和江, 2015; Hoa *et al.*, 2015; Campbell, 2015)。臺灣紅龍果的經濟栽培始於 1983 年, 近 10 年來, 在栽培技術提升且有優良品種的流通下, 使紅龍果產業迅速的蓬勃發展。紅龍果的自然產期為 5-12 月, 其中又以 7-10 月為盛產期, 藉由對紅龍果開花生理的瞭解, 而研發的產期調節是目前生產的關鍵技術, 將產期延續至冬末及初春, 可降低夏季生產的滯銷風險、避免天災損害, 提高產值, 以穩定供應內、外銷的需求。

以燈照中斷暗期是紅龍果主要的產調技術 (Zee *et al.*, 2004; Jiang *et al.*, 2012), 然而受到品種、樹勢、產地緯度及氣候的影響, 燈照對產調的效果並不穩定, 入冬之後進行燈照需要更長的時間, 才能使花芽萌發 (顏和張, 1997; 蘇, 2004; Jiang *et al.*, 2016), 且冬果生長期較長, 導致生產在 3-4 月間仍有空窗, 長時間的燈照使栽培成本大幅提高, 也增加能源的消耗。本研究將就紅龍果的開花物候、調控開花的因子及產期調節技術進行文獻回顧與探討, 以供未來研究方向之參考。

紅龍果的開花及著果物候期

在臺灣, 紅龍果的營養生長於秋末冬初開始, 營養梢萌發在 12 月至 2 月達到高峰, 至 5 月下旬, 營養梢停止萌發。以屏東地區為例, 白肉及紅肉種的花芽萌發始於 5 月中旬, 在 10 月中旬停止萌發, 紅肉種在 7 月下旬達到高峰, 白肉種則遲至 8 月中旬才達高峰, 部分紅肉品系的花芽可提早於 4 月中旬萌發, 並延遲至 11 月上旬才停止 (徐, 2004)。

除了品種差異, 紅龍果的開花物候會隨產地之日長及氣候而有不同, 在中部產區, 白肉種至 8 月下旬即停止花芽萌發 (邱和陳, 2004); 在以色列的花期則是在 6 月至 10 月 (Weiss *et al.*, 1994); 而在赤道附近的區域, 如馬來西亞全區及印尼位於赤道之產區, 在日長約為 12 小時, 年均溫為 26-27°C 條件下, 可週年自然生產; 印尼位於南緯 5 度以南的產區, 產期則是 11 月至隔年 4 月, 為北半球的反季節產區 (Zainudin and Ahmad Hafiz, 2015; Muas and Jumjunidang, 2015)。

在臺灣的自然產期, 紅龍果每年可萌花數次, 約 10-15 天會有一批花次, 花量不一, 一年最多可有 10 批花次以上, 商業栽培會進行疏花, 調整為 4-6 批花次, 以兼顧產量與品質 (劉, 2013)。然受到高溫影響, 會減少花芽萌發批次, 在以色列, 夏季的高溫達 38°C, 僅能萌發 3-4 批花, 在極度高溫之地區 (44-46°C), 甚至僅在 9 月萌 1 批花 (Nerd *et al.*, 2002)。

花芽萌現後約 17-21 天會開花 (張和顏,1997a; Nerd *et al.*, 2002; Zee *et al.*, 2004)。花朵於傍晚後逐漸暫放,花被至凌晨開放最盛,至翌日清晨及閉合後凋謝 (張和顏,1997a; Weiss *et al.*, 1994; Zee *et al.*, 2004)。紅龍果的花朵呈現漏斗形或高腳碟形。花朵開放時,柱頭與花藥位置依接近的程度可分為兩者有碰觸及無碰觸兩種類型 (江,2005),部分品種具自交不親和特性 (self-incompatibility),為配子體自交不親和 (gametophytic incompatibility),自交不親和的品種需以人工授予其他品種花粉才能著果 (蔡,2003),若是自交親和品種,但柱頭高於花藥位置,且未碰觸者,也需輔以人工授粉,提高著果率。

著果物候可由開花期來推算,紅龍果的果實發育為單 S 生長曲線 (黃和林,2009),在自然產期,白肉種開花後 24-25 天,紅肉種 26-27 天,果皮開始由紅轉綠,開始轉色後 4-5 天,果實即轉色完全 (Nerd *et al.*, 1999; Nomura *et al.*, 2005),轉色期間,果肉內的總可溶性固形物及總可溶性糖會逐漸增加,而澱粉則逐漸降低 (黃和林,2009),紅肉種在花後 30-32 天達最低採收成熟度 (許和吳, 2014)。當開花之後的積溫 (accumulated temperature)達到 25,000-26,000°C,果實的總可溶性固形物含量及 a*值會達到最高,為最佳採收成熟度,在夏季約需 32 天,秋季則需 39 天 (Nomura *et al.*, 2005)。在冬季產調時期,紅龍果開花及果實發育受溫度影響,花芽萌發後至開花需增加至 27-30 天,授粉後至果實成熟時間需增加至 60-90 天不等 (個人未發表資料)。

調控植物的開花因子

植物的開花是由營養相 (vegetative phase)轉為生殖相 (reproductive)的過程,受內在 (endogenous factor)因子或外在因子 (external factor)或二者同時的高度調控。

一、內在因子:如生理時鐘 (circadian rhythms)、生育時期變化 (phase change)及荷爾蒙等。意指植物的開花受到植株年齡、植株大小等內在生理因素而調控開花,而非受到環境的直接調控,又稱為自律調控 (autonomous regulation)。如植物的莖頂分生組織需通過幼年期 (juvenile phase)後,產生相的改變,再透過內在的生理時鐘感受適當之環境因子,而被誘導開花 (Taiz and Zeiger, 2010)。

二、外在因子:包含了日長 (光週, photoperiod)及溫度。植物對光週的反應可分為長日性 (Long-day plants, LDPs)或短日性植物 (Short-day plants, SDPs)。長日性植物係指日長超過某一臨界日長 (critical day length)即開花,或可藉由延長日照 (暗期中斷)而提早開花。若需要在某個臨界長度以上的日長才會被誘導開花者,稱為絕對性長日植物 (qualitative LDPs);而在短日下延後開花,但於長日可促進開花者稱相對性長日植物 (quantitative LDPs)。反之,短日性植物則需在日長短於臨界日長時才開花 (黃, 2002)。植物的開花亦受溫度調控,如透過低溫完成春化作用 (vernalization),進而促進開花。光週及溫度常共同調控植物開花,如短日性開花的草莓 (*Fragaria x ananassa* Duch., cv. 'Korona'),相較長日高溫處理,若在相同光週條件下給予低溫,則其花芽形成率較高 (Verheul *et al.*,2007)。

在花芽形態發生 (expressed) 之前，需在莖頂歷經花的呼喚 (floral evocation)，包含感受期 (competent) 及決定期 (determined) 兩個階段。當植物通過幼年期 (juvenile phase) 後，就可接受到發育的訊號而產生反應，如光週可誘導花器的發育，並決定花器發育的起始。隨後即使被切離母體，仍能持續發育並接受其他訊號，如荷爾蒙或碳水化合物途徑的誘導，頂端分生組織即可發生相的改變而開花 (Taiz and Ziger, 2010)。

在基因層次上對開花調控，以長日性植物阿拉伯芥 (*Arabidopsis thaliana*) 作為模式植物，已初步得知以下四個途徑參與開花的調控 (Taiz and Ziger, 2010)：

(一) 光週途徑 (photoperiodic pathway)：植物的光受體(紅光受體：光敏素 (Phytochrome) 及藍光受體：隱花色素 (cryptochrome)，在接受光週誘導後啟動生理時鐘相關基因，進而誘導表現 CONSTANS (CO) 使得花分生組織的決定基因 LEAFY (LFY) 表現增加，在起始花器形成的相關基因 (AP1、AP2、AP3、AG、PI)。

(二) 自律途徑及春化作用途徑：兩個途徑均會降低開花抑制基因 FLOWERING LOCUS (FLC) (LFY 抑制基因) 的表現，進而調控開花。

(三) 碳水化合物途徑：蔗糖會藉由增加 LFY 的基因的表來促進開花，目前已知海藻糖-6-磷酸 (trehalose-6-phosphate)，會參與此途徑而調控阿拉伯芥的開花。

(四) GA 途徑：GA 會在短日下，誘導阿拉伯芥提早開花。

目前在多年生果樹作物，僅在柑橘 (Endo *et al.*, 2005) 及蘋果 (Tränkner *et al.*, 2010) 等作物於開花生理之研究已達分子及基因層次。紅龍果目前尚無基因調控開花的相關研究，但在光週、荷爾蒙及溫度等傳統生理已有初步之進展 (Jiang *et al.*, 2012; 2016; Khaimov-Armoza *et al.*, 2012)。

影響紅龍果開花之因子

一、光強度、光週、光週及溫度之交互作用對紅龍果開花之調控

光週 (photoperiod) 及光照強度 (light intensity) 均會影響紅龍果開花，若於 6-9 月完全給予紅肉種植株全天 95% 遮陰，會使萌花芽的枝條比例由 32.4% 降至 2% (Jiang *et al.*, 2012); 在以色列，紅龍果不耐當地強烈日照及紫外線輻射，需在遮陰網內栽培，以防止嚴重日燒；惟自然產期內，紅肉種在遮陰達 60% 時，其開花量會較遮陰 30% 的減少約 50% 以上 (Raveh *et al.*, 1998)。

Jiang *et al.* (2012) 於秋季進行暗期中斷可使紅龍果於 10-12 月萌花，且在夏季縮短日長為 8 小時則可抑制萌花，初步證實紅龍果為長日性植物的推論，且進一步估算其臨界日長約為 12 小時。

然而，紅龍果的開花於長日或於暗期中斷的效應下並非絕對性。例如，Jiang *et al.* (2012) 在宜蘭 (北緯 24.4 度) 及屏東 (北緯 22.7 度) 於 9-10 月間，以暗期中斷進行秋季產調後，累積萌花的枝條比例為分別 28% 及 88%，可見以暗期中斷產調的效率並不穩定。又在台灣

南部地區，紅肉種於秋分 (autumn equinox) (日長<12 小時)後進行產調(溫度仍高的 10 月)，僅需 3-4 週即可萌現花芽，若於冬至後(低溫期的 12 月)，則需 80 天以上的燈照時間，才會萌發花芽 (Jiang et al., 2012)。Jiang et al (2016)更指出，紅肉種紅龍果產調可能需在夜溫高於 15°C時進行。白肉種在較溫暖的年份 (夜溫>20°C)進行產期調節，可使花期提早 15 天，若在低溫的年份進行 (夜溫<20°C)，僅能增加第一批自然產期的花量，而無法使花期真正提早(蘇，2004)。

Chu and Chang (2020)於可控溫之人工氣候室內探討紅龍果萌花所需之溫度條件，白肉種紅龍果在長日下萌花適溫為 32/22°C，而萌花所需最低溫度約為 29/19°C，在 25/15°C 下，即使延長日長達 14 小時 14 週，仍無法使花芽萌發 (Chu and Chang, 2020)，顯示在長日光週誘導下，仍須滿足最低之溫度需求，紅龍果花芽才得以形成並萌發。

此外，自然產期內極端的高溫亦抑制紅龍果花芽形成。以色列的 Qutera 地區其夏季平均高溫可達 38°C，致使產季內僅萌生一批花芽，且花期由 6 月延後至 9 月(Nerd et al., 2002)。Khaimov-Armoza 等 (2012)以白肉種 (*H.undatus* clone89-024)為材料，比較不同溫度對萌花之影響，結果顯示，長日高溫 34/28°C (日/夜溫)及低溫 22/16°C (日/夜溫)處理者之萌花量均 28/22°C (日/夜溫)為低，然此研究並未探討芽體發育過程及營養芽之萌發，無法得知溫度對於芽體發育及營養芽萌發的影響。

紅龍果枝條的最適生育溫度為 30/20°C (日/夜溫)，此溫度下的 CO₂ 淨吸收量達到最高，超過 35/25°C 或低於 25/15°C，均影響其光合作用效率，並使枝條產生黃化壞疽 (necrosis) (Nobel and Barrera, 2002)，推測即使於長日或暗期中斷下，若植株受遮陰、自然光照不足，或處於溫度逆境下均可能影響光合作用效率，而降低碳水化合物的合成，最終影響開花。

二、紅龍果芽體發育及萌發與溫度及細胞分裂素 (CPPU) 對其調控

(一) 紅龍果的芽體發育及萌發

肉質莖具有三個稜邊 (three ribs)，形成三角柱狀形，稜邊分布許多刺座 (areole)，刺座如同側芽，芽體被覆蓋於刺座下方，日後萌出營養芽或花芽。Jiang *et al.* (2016)將刺座的芽體依大小及苞片 (bracteole) 的數量分類為 0、1、2、3 等級，並發現無論秋季有無進行暗期中斷，均持續發育，但僅在暗期中斷下的芽體可萌出花苞。在秋分過後至下個春分 (spring equinox) 來臨前，芽體無法發育為花芽，且部分芽體會於冬季死亡 (Jiang *et al.*, 2016)。

江和楊 (2015)將芽體的類型依型態分為典型枝條、部分呼喚型 (partial evocation) 枝條、部分呼喚型花苞及典型花苞，各種類型芽體萌發自 3 月初至 5 月依序出現。部分呼喚型芽體多出現於春分前後的 3-4 月間，係因未接受足夠的環境誘導 (長日) 而提早萌出，營養芽一旦萌動，即使於長日下，也無法完成花芽分化。典型花苞穩定出現於 5 月下旬，進而推測春分後的八週為完成花芽呼喚的關鍵期，並提出紅龍果的臨界日長應為 12 小時 (江和楊，2015)，然而，作者尚忽略溫度與光週的共伴作用。

(二) 溫度對紅龍果芽體發育及萌發之調控

以人工氣候室模擬不同溫度觀察白肉種於長日下芽體之發育，發現暖溫 (32/22°C) 能

促進芽體發育至較高等級 (3 級芽)，並促進生殖芽萌發，而低溫處理 (<27/17°C) 的芽體大多停留至第 2 級，且僅有營養芽萌發，顯示低溫會抑制芽體的發育，且抑制生殖芽之萌發；相較生殖芽，紅龍果的營養芽較不受低溫影響，而生殖芽受到長日誘導形成，然萌發與否則受到暖溫的調控 (Chu and Chang, 2020)。

綜合上述芽體的類型與其萌發的型態研究可知，芽體在任何光週下都會持續發育，在適溫的前提下，長日或短日光週會決定芽體分化的方向為生殖芽或營養芽。

(三) 細胞分裂素對紅龍果開花之調控

紅龍果花芽萌出前，具活性的細胞分裂素會在刺座大量產生，顯示細胞分裂素會參與開花的調控或芽體的萌發 (Khaimov-Armoza *et al.*, 2012)。若於 3-4 月間，在自然光週下，分別於不同週數施用 CPPU，花芽會在 4 月 29 日施用後 1 週萌出，表示此時刺座內的芽體形態在光週條件足夠下已被決定，嗣經植物生長調節劑刺激而萌出花芽 (Jiang and Yang, 2015)。然而在以色列，於 4 月中旬 50 mg/L CPPU 施用一個月後萌出營養芽，需至於 5 月中旬之後施用 CPPU，須經 2 週後才能促使花芽萌發至肉眼可辨別之程度，可能是因早春溫度較低，導致芽體未能轉為生殖芽的狀態而萌出 (Khaimov and Mizrahi, 2006)。

紅龍果產期調節技術之發展

一、以燈照暗期中斷之產調模式

紅龍果被認為是長日性植物，因此以燈照暗期中斷是最主要的產期調節方式，暗期中斷大多配合當地自然產期進行，如越南的主產區前江省、隆安省及平順省，主要栽培白肉種，其正期果產期為 4 至 9 月，產調則於 9 月開始，處理暗期中斷 6-8 小時 15-25 天可萌花；或於 2 月處理 7 小時暗期中斷 10-12 天，產調果於 10 月至隔年 3 月生產 (陳和顏, 2015)。早期越南使用 60W 白熾燈泡 (Incandescent bulb, IB)，近年改用 20W 省電燈泡 (Compact fluorescence bulb, CFB)，甚至以 7W LED 燈進行產調，以節省電費 (Hoa *et al.*, 2015; 顏和江, 2015)。

紅龍果在台灣主要產區為南部及中部，紅肉種自然產期為 5-12 月，白肉種則為 6-10 月，7-10 月為盛產期 (Zee *et al.*, 2004; 劉和留, 2015)。中、南部產區受到氣候限制，二者產調的時間及模式略有差異。產調多以 100W 白熾燈或 23W 省電燈泡行暗期中斷 2-6 小時/日 (Jiang *et al.*, 2012; 江等, 2015; 劉和留, 2015)，又可分為延長產期催晚花 (自然花期的延後，生產冬及早春果) 及隔年催早花 (自然花期的提前，生產春果) 2 種策略 (江等, 2015)。白肉種於中部產區 (固定型網室栽培) 之晚花於 9 月上旬至 10 月中旬開始進行燈照，持續 2 個月後可知，若以白熾燈可來花 3-5 批次，省電燈泡則為 3 批花次，果實於 11 月下旬開始採收，可延長產期至翌年 2 月 (簡等, 2016)。紅肉種於 10 月中旬開始燈照，約 3-4 週後來花，可將產期延後至 1-2 月 (Jiang *et al.*, 2012)。再者，南部產區早花可於 1 月下旬，中部於 2 月中旬至 3 月上旬間再次進行電照，花芽會於 3-4 月萌發，可提高 5 月下

旬的產量 (朱堉君與張哲嘉, 未發表資料)。

二、生長調節劑於紅龍果產期調節之應用

除了燈照, 在越南及以色列亦使用生長調節劑進行催 (Khaimov and Mizrahi, 2006; Hoa *et al.*, 2015; 顏和江, 2015), 如越南使用含細胞分裂素類 (Cytokinin) (100 mg/L) 之生長調節劑 POMOTE-H 及 VAC-VSL1 (VAC, DONA Inc., Vietnam), 然需逐一點漬 (dipping) 在刺座 (areole) 上, 催花雖然快速, 然費工且易造成果實畸形 (顏和江, 2015)。以色列產區位於北緯 29 至 32 度左右, 產地均溫約 15-29°C, 自然產期內受到夏季高溫限制 (超過 38°C) (Nerd *et al.*, 2012), 大部分品種花期分布於 6 月下旬至 10 月上旬, 產期較短 (Weiss *et al.*, 1994), 即使利用燈照也無法使產期提早, 僅於 5 月施用細胞分裂素類的生長調節劑 200 及 50 mg l⁻¹CPPU [N-(2-chloro-4-pyridinyl)-N-phenylurea], 使白肉種紅龍果花期提早 1.5-2.5 個月, 若施用 100 or 500 mg l⁻¹GA₃ 則會使花期延後 1-2 個月 (Khaimov and Mizrahi, 2006)。

三、疏刪、短截與疏花於紅龍果產期調節之應用

除了暗期中斷及生長調節劑等產調方式可生產異時果, 利用疏刪 (thinning)、短截 (heading back) 或疏花等田間操作則可調節自然產期之花期,

紅龍果萌花芽時期與肉質莖的成熟有關, 疏刪及短截等措施可調整新梢之萌發時期, 藉由培養不同成熟度的肉質莖, 並分配其組成比例, 可達到產期調節的效果。紅龍果在產季結束後, 即開始萌發新梢, 至翌年 5 月, 12 月至 2 月為萌梢的高峰, 此時萌發的枝條定義為當年生枝條 (徐, 2004), 因此植株上的枝條是由當年生及一年生以上 2 種肉質莖組成。其中一年生以上的肉質莖為主要的開花結果枝, 且花芽萌發的部位以枝條的遠軸端 (abaxial site) 為主, 產季內約有 47-68% 的枝條可開花著果 (徐, 2004)。未經疏刪的植株, 萌梢的高峰在 3 月, 在 11-12 月疏刪肉質莖, 可促使芽體提早至 1、2 月萌發, 於 5 月下旬成熟後即具開花能力, 故當年生枝條的初始萌花期決定於其萌梢時間, 因此提早於 11-12 月進行疏刪, 有助於提高當年生及一年生以上枝條的萌花比例, 此外在 1-3 月短截當年生枝條 10%, 可使花芽提早 2 周萌出, 並提高自然花期初的花量達 6 倍以上 (江, 2005)。

產季的盛期, 其花芽萌發於當年生及一年以上枝條的比例相近, 然至產季末期以及產期調節時期, 花芽的萌發則會集中於當年生的枝條, 主要是因為非當年生枝條於夏季開花著果, 已消耗大量養分及芽體, 然當年生枝條至夏季才逐漸成熟, 在夏季未因開花著果消耗養分, 且枝條上仍有許多未萌花之芽體所致 (江, 2005; 廖, 2012)。

單一肉質莖在同一產季內經歷一次開花著果後, 再次萌花率低, 僅 0.4-3.4%, 兩次萌花的間隔時間約 53-77 天, 僅有在花期之初即萌花芽的枝條, 可在產季內有足夠時間回復營養狀態, 較有機會再次萌花, 因此若在花芽萌發初期給予枝條短截, 並保留 120 cm 長度, 使初期的萌花率提高, 這些在初期萌花的枝條則較有機會在產季內萌發第二次花 (江, 2005)。

夏季紅龍果植株上是否有花果的負載會影響產調的成功率 (邱和陳, 2004), 且單一肉質的再次萌花率低 (江, 2005), 在自然花期中, 利用疏花可調節下一批次的花期, 於 7 月

底將第一批次的花芽疏除，可延後花期至 8-9 月 (Khaimov and Mizrahi, 2006)，若以夏季 (6-9 月)持續疏花，則可將冬季產調 (10-12 月)的累積萌花枝條比例由 6.1%提高至 20.3%，顯示抑制夏季著果，可提高冬季之萌花量 (Jiang *et al.*, 2012)。

結 論

光週及溫度為調控紅龍果開花的環境因子，在可誘導 (inductive)的光週下，需滿足相當的溫度需求，花芽才得以順利的被誘導形成並且萌發，顯示光週與溫度具有明顯的交感作用，然而兩者間最佳交互作用之條件則有待確認。細胞分裂素亦參與開花調控，並且與光週和溫度均有交感作用，由此交感作用下所對應萌發之芽體型態可推測，成熟枝條的芽體可感受光週及溫度，而長日及適溫下可完成花芽的創始，進而接受細胞分裂素的刺激而萌發。

利用疏刪修剪、短截或疏花等田間操作可使花芽於自然產期開始前提早萌發；而在非誘導 (non-inductive)光週下，則需以燈照中斷暗期誘導花芽形成，暗期中斷配合生長調節劑 (CPPU)之施用雖然可刺激芽體萌發，但受到光週及荷爾蒙與溫度之交感作用之影響，需滿足花芽發育及萌發的溫度才得以產調成功。溫度為產調技術的關鍵因子之一，也影響開花及著果至採收所需時間，因此亦關係到產調的成本與效益，未來如利用氣象預測資料評估產調期間之環境條件是否符合效益，據以擬定產調策略，將能降低成本、節能且準確預測產期。

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系碩士論文。102pp。
- 江一蘆、楊雯如。2015。紅龍果春季短截後之芽體萌發物候期。台灣園藝 61(1):45-54。
- 江一蘆、廖苑吟、楊雯如。2015。紅龍果光週性與萌芽物候期。台灣紅龍果生產技術改進研討會專刊。行政院農委會農業試驗所鳳山熱帶園藝試驗分所。pp. 59-66。
- 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。180pp。
- 陳丁河、顏昌瑞。2015。越南紅龍果的生產現況與銷售。台灣紅龍果生產技術改進研討會專刊。行政院農委會農業試驗所鳳山熱帶園藝試驗分所。pp.147-167。
- 黃敏展。2002。亞熱帶花卉學總論。興大園藝系。381pp。
- 黃琇亭、林慧玲。2009。紅龍果果實生長期間果實和肉質莖組成份之變化。台灣園藝 55(1): 31-42。
- 廖苑吟。2012。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系碩士論文。53pp。

- 劉碧鵬、留欽培。2015。台灣紅龍果品種選育現況與未來展望。台灣紅龍果生產技術改進研討會專刊。行政院農業委員會農業試驗所鳳山熱帶園藝試驗分所。pp. 29-43。
- 蔡正壽。2003。紅龍果(*Hylocereus undatus* Britt.& Rose)異種授粉對果實形質之影響。國立中興大學園藝學系碩士論文。97pp。
- 簡熾捷、朱堉君、張哲嘉。2016。以固定型網室生產白肉種紅龍果(*Hylocereus undatus*)秋季產調果之研究。台灣園藝 62(4): 333-334 (摘要)。
- 簡熾捷、張哲嘉。2018。網室內微氣候及紅肉種'大紅'紅龍果生產夏果、秋果之影響。興大園藝 43(4): 1-13。
- 顏昌瑞、江一蘆。2015。世界紅龍果產業概況。台灣紅龍果生產技術改進研討會專刊。行政院農委會農業試驗所鳳山熱帶園藝試驗分所編印。pp. 19-27。
- 蘇雲翰。2004。光週期及修剪對仙人掌紅龍果(*Hylocereus spp.*)產期調節之影響。國立屏東科技大學農園生產系碩士學位論文。105pp。
- Campbell, J. M., N. V. Hoa, N. M. Chau, and N. H. Hoang. 2015. Value chain initiatives for dragon fruit (pitaya) market development. In: Intl. Wkshp. Proc.: Improving Pitaya Production and Mtg., Jiang, Liu, and Huang (eds.), Food and Fert. Technol. Center. pp. 165-173.
- Chien, Y. C. and J. C. Chang. 2019. Net houses effects on microclimate, production and plant protection of white-fleshed pitaya. HortScience 54(3): 692-700.
- Chu, Y. C. and J. C. Chang. 2020. Regulation of floral bud development and emergence by ambient temperature under a long-day photoperiod in white-fleshed pitaya (*Hylocereus undatus*). Sci. Hortic. 271: 109479.
- Hoa, N. V., J. Campbell, N. H. Hoang, and N. M. Chau. 2015. Development and implementation of gap on pitaya in Vietnam: status and challenges. In: Intl. Wkshp. Proc.: Improving Pitaya Production and Mtg., Jiang, Liu, and Huang (eds.), Food and Fert. Technol. Center. pp. 155-164.
- Jiang, Y. L., Y. Y. Liao, T. Z. Lin, C. L. Lee, C. R. Yen, and W. J. Yang. 2012. The photoperiod-regulated bud formation of red pitaya. HortScience. 47(8): 1063-1067.
- Jiang, Y. L. and W. J. Yang. 2015. Pitaya reproductive phenology in relation to production system. In: Intl. Wkshp. Proc.: Improving Pitaya Production and Mtg., Jiang, Liu, and Huang (eds.), Food and Fert. Technol. Center. pp. 79-86.
- Jiang, Y. L., Y. Y. Liao, M. T. Lin, and W. J. Yang. 2016. Bud Development in response to night-breaking treatment in the non-inductive period in red pitaya (*Hylocereus sp.*). HortScience. 51(6): 690-696.
- Khaimov, A. and Y. Mizrahi. 2006. Effects of day-length, flower thinning and growth regulators on flowering of the vine cacti *Hylocereus undatus* and *Selenicereus megalathus*. J. Hortic.

- Sci. Biotechnol. 81(3): 465-470.
- Khaimov, A., 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*. Israel J. Plant Sci. 60: 371-383.
- Mizrahi, Y. 2015. Thirty-one years of research and development in the vine cacti pitaya cultivation in Israel. In: Intl. Wkshp. Proc.: Improving Pitaya Production and Mtg., Jiang, Liu, and Huang (eds.), Food and Fert. Technol. Center. pp. 1-18.
- Mizrahi, Y., A. Nerd, and P. S. Nobel. 1997. Cacti as crops. Hortic. Rev. 8: 291-391.
- Muas, I. and Jumjunidang. 2015. Status of Dragon Fruit Cultivation and Marketing in Indonesia. In: Intl. Wkshp. Proc.: Improving Pitaya Production and Mtg., Jiang, Liu, and Huang (eds.), Food and Fert. Technol. Center. pp. 19-29.
- Nerd, A., Y. F. Gutman, and Y. Mizrahi. 1999. Ripening and postharvest behavior of fruits of two *Hylocereus* species (Cactaceae). Postharvest Biol. Technol. 17: 39-45.
- Nerd, A., N. Tel-Zur, and Y. M. Nobel. 2002. Fruits of Vine and Columnar Cacti. In: Cacti Biology and Uses. Nobel (eds.) Univ. of California. pp.185-198.
- Nerd, A., Y. Sitrita, R. A. Kaushika, and Y. Mizrahi. 2002. High summer temperatures inhibit flowering in vine pitaya crops (*Hylocereus spp.*). Sci. Hortic. 96: 343-350.
- Nobel, P. S. and E. D. L. Barrera. 2002. High temperature and net CO₂ uptake, and stem damage for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. Biotropica. 34(2): 225-231.
- Nomura, K., M. Ide, and Y. Yonemoto. 2005. Changes in sugars and acids in Pitaya (*Hylocereus undatus*) fruit during development. J. Hortic. Sci. Biotechnol. 80(6): 711-715.
- Raveh, E., A. Nerd, and Y. Mizrahi. 1998. Responses of two hemiepiphytic fruit crop cacti to different degrees of shade. Sci Hortic. 73: 151-164.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2015. Plant physiology. 5th ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. pp.782.
- Verheij, M. J., A. Sønsteby, and S. O. Grimstad. 2007. Influences of day and night temperatures on flowering of *Fragaria x ananassa* Duch., cvs. Korona and Elsanta, at different photoperiods. Sci Hortic. 112: 200-206.
- Weiss, J., A. Nerd, and Y. Mizrahi. 1994. Flowering behavior and pollination requirements in climbing cacti with fruit crop potential. HortScience 29: 1487-1492.
- Zainudin, M. and B. A. Hafiz. 2015. Status of dragon fruit production in Malaysia. In: Intl. Wkshp. Proc.: Improving Pitaya Production and Mtg., Jiang, Liu, and Huang (eds.), Food and Fert. Technol. Center. pp. 31-38.
- Zee, F., C. R. Yen, and M. Nishina. 2004. Pitaya (Dragon Fruit, Strawberry Pear). Fruit Nut. 9:1-3.

Recent Research Advances in the Flowering Physiology and Off-Season Production of Pitaya (*Hylocereus* spp.)

Yu-Chun Chu¹⁾ Jer-Chia Chang²⁾

Key words: Cytokinin, Flowering, Pitaya (*Hylocereus* spp.), Photoperiod, Temperature

Summary

Pitaya (*Hylocereus* spp.) is considered as a long-day plant because it mainly produces fruit in summer. The flower buds of pitaya can be stimulated to emerge several weeks before the natural production season through shoot thinning and heading-back pruning, while night-breaking with artificial light is the main method used for off-season production. However, the resulting production levels are unstable, making it crucial that the internal and environmental factors involved in regulating flowering are elucidated. The bud beneath the areole emerges as a flower bud or a vegetative bud depending on the photoperiod, with flower bud formation being induced by a long-day photoperiod or night-breaking under short-day conditions. Temperature also affects bud development and interacts with the photoperiod to regulate flowering, with warm temperatures accelerating bud development and swelling. Thus, flower bud emergence occurs under long-day conditions when the minimum required temperature is reached, whereas only vegetative buds appear under short-day conditions or under long-day conditions with low temperatures. Expressions of active forms of endogenous cytokinins peak before flower bud formation, indicating that endogenous hormones are also involved in the regulation of flowering. However, flowering can only be forced by the application of the plant growth regulator CPPU [N-(2-chloro-4-pyridyl)-N'-phenylurea] when the photoperiod and temperature are appropriate. Therefore, the effects of photoperiod, temperature, cytokinins, and their interaction on forcing flowering need to be further explored to enhance the efficiency of off-season production.

1) Student in Ph.D. Program, Department of Horticulture, National Chung Hsing University. Assistant Researcher, Kaohsiung District Agricultural Research and Extension Station.

2) Professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University. Corresponding author. E-mail: jerchiachang@dragon.nchu.edu.tw

