

水分影響紅龍果 (*Hylocereus* spp.) 肉質莖光合作用 之研究進展與展望

李 昱 錡¹⁾ 張 哲 嘉²⁾

關鍵字：碳固定及碳同化、絕對型 CAM、相對濕度、乾旱逆境、組織培養

摘要：紅龍果 (*Hylocereus* spp.) 為仙人掌科 (Cactacea) 三角柱屬的景天酸代謝 (Crassulacean acid metabolism, CAM) 植物，具半附生性 (hemi-epiphytic) 之肉質莖 (succulent stem)。臺灣栽培面積達 3,000 公頃，為國際重要的新興果樹。隨著栽培技術精進，植株可接續地生產多批次的果實，但也造成肉質莖乾癟、碳能不足等情況。為能連年穩定產期、產量及果實品質，瞭解肉質莖光合作用 (包含二氧化碳固定及同化) 生理潛能為優先考慮之重點。CAM 光合作用日變化 (diurnal change) 可區分為 4 個時期。第 I 時期(夜晚)為細胞質 PEPC 固定細胞質內二氧化碳及液胞貯存蘋果酸(MA)的時期，MA 在第 III 時期 (白天) 脫羧釋出二氧化碳後，由 Rubisco 催化合成碳同化物。第 II (清晨) 及第 IV (傍晚) 時期則為 PEPC 與 Rubisco 代謝酵素活性轉換時期，細胞內二氧化碳可由此二者酵素進行固定及同化。白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 為絕對型(constitutive)CAM 植物，然其半附生型的肉質莖結構、根系的存在及其栽培環境的水分含量皆會影響植株的光合作用。肉質化的莖段具有貯水能力，配合根系吸收水分，能維持植物長時間進行光合作用；莖段綠色組織 (chlorenchyma) 細胞短縮的間距 ($L_{\text{mesophyll/IAS}}$)，則提高白天二氧化碳同化效率，並減少傍晚肉質莖水分蒸散。乾燥的空氣及介質限制氣孔開張及二氧化碳交換，因此充足的灌溉可維持肉質莖夜間可滴定酸含量及白天的碳同化量，以促進肉質莖的生長發育。有趣地，瓶內高濕度的環境將誘導肉質莖氣孔於白天開張，進而提高植株二氧化碳同化及有機酸累積。臺灣多樣化三角柱屬物種對水分的喜好習性尚不明朗，本文提供三角柱屬植物水分利用及水分調節對光合作用影響之線索，以作為日後生理研究及栽培管理的參考。

1) 國立中興大學園藝系博士班生。

2) 國立中興大學園藝系教授，通訊作者。

前 言

紅龍果 (*Hylocereus* spp.)為仙人掌科 (Cactacea)三角柱屬 (*Hylocereus*)的景天酸代謝 (Crassulacean acid metabolism, CAM)植物，原生於中南美洲雨林，分布範圍介於海拔 2–2,750 公尺之間，廣泛栽培於東南亞國家 (Mizrahi, 2015; Mizrahi et al., 1997; Ortiz-Hernández et al., 2012)。自越南引入後成為臺灣重要的新興果樹(Nobel and De la Barrera, 2004; Zee et al., 2004)。隨著紅龍果品種的推陳出新並配合夜間電照等產期調節技術輔助下，臺灣紅龍果的栽培面積已達 3,000 公頃 (Chu and Chang, 2020)。

臺灣之'大紅' (*H. polyrhizus*)及'富貴紅' (*H. costaricensis*)等紅/紫肉種紅龍果，具有自交親合、高產、高糖度及低栽培限制等優點，為三角柱屬主要的栽培物種，分別占臺灣栽培面積之 42%及 18%；相較之下，白肉種紅龍果 (*H. undatus*)受因於異花授粉的結實機制及特殊風味的低適口性等因素，其栽培面積已逐漸減少至 30% (Jiang and Yang, 2015)。

在臺灣日照及溫度的環境條件下，白肉種紅龍果(*H. undatus*)產期在 5–9 月，紅/紫肉種 (*H. polyrhizus*; *H. costaricensis*)則為 4–10 月，若配合秋冬季產期調節，生產期間植株可接續性地生產近 12 批花 (Chiu et al., 2015)。然而，三角柱屬植物之秋冬季催花率並不穩定 (Jiang et al., 2016; Jiang et al., 2012)，栽培環境的溫度及光週是影響的原因之一 (Chu and Chang, 2020; Khaimov-Armoza et al., 2012; Khaimov and Mizrahi, 2006)。部分留果數過多的肉質莖 (succulent stem)亦有萎縮或乾癟之現象發生，不僅抑制電照產調的催花率外，也降低果實的品質，而此則與其水分及碳水化合物供應有關 (Chu and Chang, 2020; Jiang et al., 2012)。利用疏花及疏果等園藝操作技術，可將三角柱屬植物的多批花期集中至 2–3 批，使該批次之來花數與果實品質得以提高。為能協助植株製造充足的碳水化合物，進而連年穩定產期、產量及果實品質，瞭解肉質莖光合作用 (包含二氧化碳固定及同化)生理潛能為優先考慮之重點。

CAM植物之光合作用表現與物種特性 (Winter et al., 2008)及器官組織結構 (Graham and Nobel, 2005; Males, 2017)等因素有關，也受到栽培環境之溫度 (Nobel and De la Barrera, 2002a; Raveh et al., 1995)、光強度 (Raveh et al., 1995; Raveh et al., 1998)、蒸氣壓差 (Lange and Medina, 1979)及介質水分含量 (Wang et al., 2019)影響，調控植物氣孔開放及生長調節物質之生合成 (Nobel and De la Barrera, 2002b)。

水分對半附生性 (hemi-epiphytic)三角柱屬植物之光合作用有著顯著的影響，灌溉良好的三角柱屬CAM植物，具有肥厚的肉質莖 (Graham and Nobel, 2005)，不僅維持細胞充足水分得以進行光合作用，也能夠供應自身營養及生殖生長充足的碳同化物。空氣濕度等微環境則影響肉質莖的氣孔開放 (stomata aperture)程度，控制植株光合作用的日變化 (Graham and Nobel, 2005; Nobel and De la Barrera, 2002b, 2004)，對提高其生產力 (productivity)應大有助益。

有鑑於此，本文回顧水分於紅龍果 (*Hylocereus* spp.)之研究進展，期供後續生理研究及栽培管理之參考。首先，介紹景天酸代謝的特徵及形式，其次說明肉質莖及根系等營養性狀特徵對植物水分調節及二氧化碳交換的影響；最後，藉由剖析肉質莖周遭如空氣濕度及介質含水量等環境變化，對植物光合作用之影響，以瞭解三角柱屬植物水分與二氧化碳交換之間的關聯性。

景天酸代謝

CAM是被子植物(angiosperm)特別的光合作用模式，占被子植物界物種約6%–10% (Nobel, 1988; Silvera et al., 2010)，廣泛地分布於35科約343屬，包含鳳梨科 (Bromeliaceae)、仙人掌科、藤黃科 (Clusiaceae)、景天科 (Crassulaceae)及蘭科 (Orchidaceae)等植物 (Lüttge, 2010; Males, 2017; Winter, 2019)。隨著生育環境的不同，各物種間獨自演化具有相近光合作用功能的組織器官，如肉質化(succulent)的葉片及莖 (Griffiths and Males, 2017; Herrera, 2009; Males, 2017; Silvera et al., 2005)。

藉由單一或相鄰的綠色組織 (chlorenchyma，具有葉綠體的薄壁組織)細胞內 (圖1)，不同胞器 (空間)的參與及配合，CAM植物分別於夜晚及白天(時間)進行二氧化碳之固定 (fixation/uptake)與同化 (assimilation) (Kluge and Ting, 1978; Nobel et al., 1994)。相較於C₃及C₄植物的光合作用組織，CAM植物的綠色組織同時具備光合作用及貯水能力 (Males, 2017)，當植物遭遇短暫性缺水時，可以維持細胞進行光合作用，因此演化分布於容易發生水分逆境之乾旱及半乾旱地區，或者存在於缺乏土壤或乾燥微氣候等環境，如鳳梨科植物附生於雨林及缺乏土壤的喬木樹幹 (Lüttge, 2010; Nobel, 1988; Silvera et al., 2010)。

一、CAM氣體交換日變化

三角柱屬植物的CAM光合作用特徵已多次記載於文獻中 (Graham and Nobel, 2005; Nobel and De la Barrera, 2004)，而廣泛栽培的白肉種紅龍果 (*H. undatus*)，其淨二氧化碳同化量可達232 mmol/m²/day (Nobel and De la Barrera, 2004)。通常CAM模式之二氧化碳固定及同化的日變化，可區分為4個時期 (phase I–IV; 圖2) (Osmond, 1978)。第I時期為夜間液胞內有機酸的累積時期，主要累積種類為游離型態之蘋果酸 (malic acid)。植物的氣孔在夜間開放後，外界的二氧化碳擴散進入氣孔內腔，併同細胞自身呼吸作用產生的二氧化碳，在綠色細胞之細胞質內與PEP (Phosphoenolpyruvate)經PEPC (PEP carboxylase, E.C.4.1.1.31)固定合成草醋酸(oxalic acid)，再由MDH (Malate dehydrogenase, E.C.1.1.1.37)轉換形成蘋果酸 (malate)，嗣經被動運輸貯存在液胞中 (Holtum et al., 2005; Silvera et al., 2010)，完成夜間二氧化碳貯存之過程。

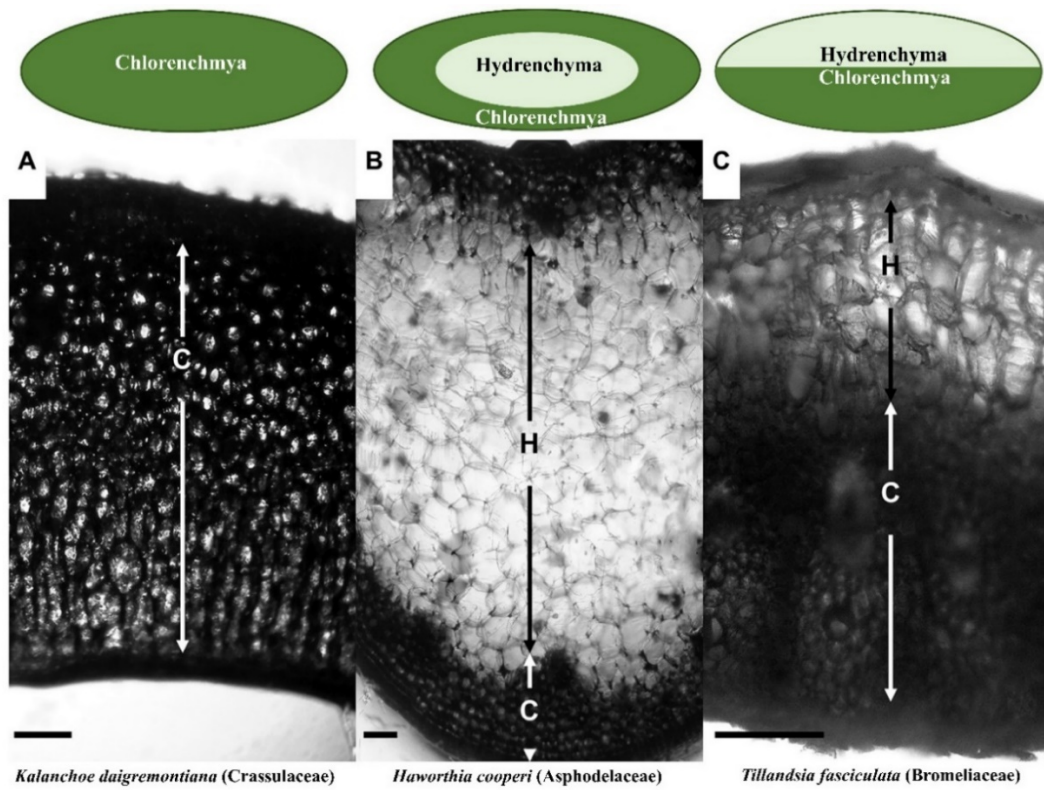


圖1. 肉質化葉片的解剖構造及綠色組織與薄壁組織的可能分布情況。(A)景天科落地生根 (*Kalanchoë daigremontiana*)；(B)刺葉樹科玉露 (*Haworthia cooperi*)；(C)鳳梨科空氣鳳梨(*Tillandsia fasciculata*)。C：綠色組織 (chlorenchyma)；H：薄壁組織 (hydrenchyma)。橫線=200 μm (Griffiths and Males, 2017; Males, 2017)。

Fig. 1 Examples of leaf-succulent anatomy (transverse section), and possible distributions of chlorenchyma and hydrenchyma. (A) *Kalanchoë daigremontiana* (Crassulaceae); (B) *Haworthia cooperi* (Asphodelaceae); (C) *Tillandsia fasciculata* (Bromeliaceae). C, chlorenchyma; H, hydrenchyma. Scale bars=200 μm (Griffiths and Males, 2017; Males, 2017).

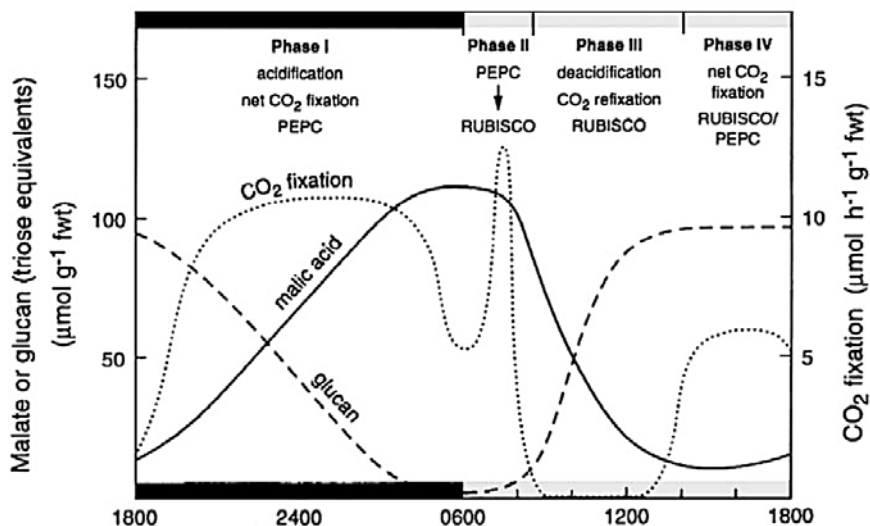


圖 2. CAM 植物二氧化碳固定、蘋果酸累積及碳水化合物含量之日變化。CAM 植株培養於全日照與日夜溫差 10°C–15°C 之環境(Black and Osmond, 2003)。

Fig. 2 Typical daily patterns of CO₂ fixation and the reciprocal malic acid and glucan (carbohydrates) levels in a CAM plant given good cultural care, in full sunlight, with a 10 °C-15°C difference in the day vs. night temperature (Black and Osmond, 2003).

於清晨進入CAM光合作用的第II時期。此時期為光合作用代謝酵素活性轉變時期。細胞質內PEPC活性下降，而葉綠體中催化RuBP (Ribulose-1,5-bisphosphate)與二氧化碳同化形成3碳醣之Rubisco (RuBP carboxylase/oxygenase, EC 4.1.1.39)活性提高，此時氣孔內的二氧化碳可同時由PEPC固定及Rubisco進行同化 (Borland and Griffiths, 1996; Osmond, 1978; Roberts *et al.*, 1997)。

白天則為CAM光合作用之第III時期。細胞質內PEPC羧化反應下降(Kluge and Ting, 1978)，蘋果酸從液胞被動運移(機制尚未明朗)至細胞質後(Holtum *et al.*, 2005; Kluge and Ting, 1978; Silvera *et al.*, 2010)，由細胞質NADP⁺-ME (cytosolic NADP⁺-malic enzyme, E.C.1.1.1.40)脫羧釋出二氧化碳及丙酮酸(Yonemoto *et al.*, 2009)，而提高氣孔內腔的二氧化碳分壓並關閉氣孔。細胞質內的碳酸氫根離子於葉綠體內，經Rubisco催化與RuBP形成3碳醣(Kluge and Ting, 1978; Silvera *et al.*, 2010)。丙酮酸則經由ATP提供能量形成PEP後，進入夜晚循環(Kluge and Ting, 1978; Nobel, 1988)，完成卡爾文循環中二氧化碳同化的過程。

傍晚的第IV時期為CAM光合作用酵素活性(PEPC/Rubisco)的另一個轉換期。當介質含水量或空氣水氣充足時，二氧化碳除了經由有機酸脫羧釋出外(Silvera *et al.*, 2010)，可再度

由開放的氣孔擴散進入氣孔內腔，被Rubisco(主要)及PEPC(次要)同化及固定(Osmond, 1978; Roberts et al., 1997)，此現象亦可見於三角柱屬植物(Graham and Nobel, 2005)，顯示充足的水分有利於肉質莖進行二氧化碳固定及同化，提高植株乾物重累積之潛能。而此階段的同化比率因物種而有不同，介於0%–40% (Black and Osmond, 2003)。

二、絕對型 (constitutive)及誘導型 (facultative) CAM植物

以CAM為主要光合作用模式的植物，多數為絕對型 (constitutive, obligate, or developmental)CAM植物。隨著植株生育成熟，光合作用模式由C₃轉變為CAM (Ting, 1985)，包含龍舌蘭 (*Agave angustifolia*, Winter et al., 2014)、落地生根 (*Kalanchoë daigremontiana*)、白肉紅龍果 (*H. undatus*, Wang et al., 2019)、刺梨 (*Opuntia ficus-indica*, Winter et al., 2008); *O. elatior*, Winter et al., 2011)及蝴蝶蘭 (*Phalaenopsis amabilis*, Guo and Lee, 2006)等植物。

CAM植物之最大生產力(productivity)為38–50 ton/ha/yr，介於C₃ (34–45 ton/ha/yr)及C₄ (47–94 ton/ha/yr)植物之生產表現，但CAM植物卻需要消耗較多的能量來同化二氧化碳 (CAM: avg. 772 KJ/mol CO₂; C₃: 590 KJ/mol CO₂; C₄: avg. 665 KJ/mol CO₂) (Nobel, 1996)。因此，絕對型CAM植物在水分供應充足的環境下，以C₃模式進行光合作用，促使年輕植株快速生長茁壯，以抵抗乾旱缺水的不良環境；CAM光合作用模式則提供植株在水分缺乏環境下，能夠提高水分利用效率 (water-use efficiency)而延續生命及繁衍的能力 (Lina and Eloisa, 2018; Winter, 2019; Winter et al., 2011)。

有趣地，限水逆境有機會提高落地生根 (*K. daigremontiana*; 限水34及21天)及藤黃科書帶木屬 (*Clusia*)之書帶木 (*C. rosea*; 限水13天)等絕對型CAM植物的夜間二氧化碳固定量，並降低其白天二氧化碳同化之表現 (Winter, 2019; Winter et al., 2008)，而於復水後恢復，顯示栽培環境，尤其是水分生理，可改變絕對型CAM植物的光合作用模式 (Hartsock and Nobel, 1976; Lina and Eloisa, 2018)。條件適當時，CAM植物是否存在轉為C₃模式之可能性 (Silvera et al., 2010)，仍需要再探討。

相對地，利用C₃光合作用模式的物種，若因乾旱、高鹽分等缺水環境逆境，誘導產生CAM光合作用特徵時，則為C₃/CAM誘導型 (inducible or facultative CAM)植物。植物在此模式下，有助於提高逆境耐受性及水分利用效率，渡過不適宜的環境條件 (Herrera, 2009; Winter and Holtum, 2014)。由於C₃/CAM光合作用模式的可塑性 (flexible)，環境濕度及光線變化大的複層雨林，擁有高歧異度及族群數量的C₃/CAM誘導型物種 (Lüttge, 2010)。Hartsock and Nobel (1976)指出龍舌蘭 (*A. deserti*)在土壤水分充足條件下 ($\Psi_{\text{soil}} = -0.01\text{MPa}$)，葉片為C₃光合作用模式，當土壤限水3週後轉為CAM模式，復水可恢復為C₃模式。書帶木 (*C. cylindrica*, Winter et al., 2009; *C. pratensis*, Winter et al., 2008; Winter and Holtum, 2014)亦具有相同的趨勢，能快速轉換氣體交換模式，有效調控水分利用。

夜間 (第I時期)的二氧化碳固定量，供應71%–77%植物生長所需的碳同化物，是高CAM型 (strong CAM)植物的光合作用特徵；當第I時期的固碳量低於單日固碳量之三成，

則視為低CAM型 (weak CAM)植物 (Winter and Holtum, 2002)。絕對型CAM及C₃/CAM誘導型植物依物種不同，可具有高CAM型或低CAM型的光合作用模式 (Nelson and Sage, 2008; Winter, 2019)。以絕對型CAM植物為例，落地生根 (*K. daigremontiana*)及鳳梨 (*Ananas comosus*)屬於高CAM型植物，而同樣為絕對型CAM植物的書帶木 (*C. rosea*)則為低CAM型的植物。

白肉種紅龍果 (*H. undatus*)為絕對型CAM植物 (Wang et al., 2019)，然於傍晚第IV時期代謝時，植株肉質莖如具有充分水分，可再次開放氣孔進行二氧化碳固定及同化，惟其受溫度及相對濕度等其他環境因子所影響，需再探討。此外，三角柱屬植物的夜間二氧化碳固定程度尚未有記載，儘管屬於絕對型CAM植物，若其光合作用為低CAM型，則有機會藉由操作環境因子，調控三角柱屬植物之光合作用生理，以作為栽培模式的參考。

植物特徵對紅龍果調控水分及氣體交換之影響

一、低水分散失的肉質莖結構

三角柱屬植物的肉質莖通常呈現肉質化而富含黏液 (多醣體)，可提高水分貯藏的能力，並同時支持肉質莖維持長時間的光合作用能力 (Nobel and De la Barrera, 2002b)；高體積對表面積比例的肉質莖結構，則可減少水分散失程度 (Griffiths and Males, 2017; Males, 2017)。白肉種紅龍果 (*H. undatus*)的水分利用效率為 0.0044 mol CO₂/ mol H₂O (Nobel and De la Barrera, 2002b)，是 C₃ 及 C₄ 植物水分利用效率之 6–10 倍 (Szarek and Ting, 1975)。其肉質莖的氣孔密度平均介於 8.4–10.7 stomata/mm²，與黃龍果 (*H. megalanthus* syn. *Selenicereus megalanthus*)之 11.28 stomata/mm²，同樣屬於 CAM 植物典型的氣孔分布 (18–60 stomata/mm²) (Herrera-Martínez et al., 2015; Sánchez et al., 2013)。紅肉種紅龍果 (*H. polyrhizus*)氣孔下凹及蠟質表皮則減少水分散失 (Raveh et al., 1998)，這些特化構造有助於提升水分使用效率。

土壤水分含量及空氣相對濕度等環境變化，能影響氣孔開張比率及孔徑大小 (Borland and Griffiths, 1996; Flore and Lakso, 1989; Wang et al., 2019)。隨著土壤乾旱程度提升，白肉種紅龍果 (*H. undatus*)降低肉質莖氣孔導度 (Nobel and De la Barrera, 2002b)，並停止第II及IV階段氣孔開張 (Graham and Nobel, 2005; Wang et al., 2019)，以減少單日蒸發量。乾燥空氣下鳳梨科的球苔 (*Tillandsia recurvata*)亦具有相似的表現 (Lange and Medina, 1979)。水分充足(雨季)則有助於提高刺梨 (*O. basilaris*)葉狀莖的水分利用效率 (Szarek and Ting, 1975)。

CAM 植物的葉肉結構可以作為評斷植物光合作用模式的參考 (Sage, 2002; Zambrano et al., 2014)。相較於細胞大小，CAM 植物之葉肉細胞間隙 (<17% intercellular air space [IAS], Nelson and Sage, 2008)及葉肉細胞壁周長對 IAS 的比值 ($L_{\text{mesophyll}}/\text{IAS}$, Nelson et al., 2005)，

明顯低於 C_3 及 C_4 植物之表現量，為 CAM 光合作用模式的分類依據。低 $L_{\text{mesophyll}}/\text{IAS}$ 減少細胞間二氧化碳的擴散距離，降低第 II 時期二氧化碳的散失 (Cousins *et al.*, 2020; Nelson and Sage, 2008; Nelson *et al.*, 2005)，配合此時較高的 PEPC 活性，有助於植株白天的同化效率，以及接下來夜晚的 PEP 合成量 (Borland *et al.*, 1998)。此外，低 $L_{\text{mesophyll}}/\text{IAS}$ 減少第 IV 時期因為低葉肉導度造成氧氣擴散不易 (高 O_2/CO_2 比率) 而產生的光呼吸反應 (Maxwell *et al.*, 1997; Nelson *et al.*, 2005)，並降低氣孔水分蒸散速度，進而提高水分利用效率。

然而親緣較遠的物種間，光合作用模式與 $L_{\text{mesophyll}}/\text{IAS}$ 及 IAS 的關聯性低 (Herrera, 2020; Zambrano *et al.*, 2014)，需要謹慎使用這兩種鑑別方法：例如書帶木屬 CAM 植物具有較高的 $L_{\text{mesophyll}}/\text{IAS}$ 值 ($0.02\text{-}0.05 \mu\text{m}^{-1}$)，與多數 CAM 植物低 $L_{\text{mesophyll}}/\text{IAS}$ 之表現 (avg. $0.026 \mu\text{m}^{-1}$) 相反 (Nelson *et al.*, 2005)。三角柱屬植物肉質莖的組織結構尚未明朗，有待後續研究釐清。

二、肉質莖水分調控之生理特徵

綠色組織 (圖 1) 為三角柱屬植物光合作用的場所，維持細胞水分含量有助於提供植物良好的光合作用及有機酸貯存的環境 (Graham and Nobel, 2005; Nobel, 2006; Wang *et al.*, 2019)。生育環境發生缺水時，白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 的貯水組織提供綠色組織代謝所需的水分，而減少自身細胞大小，隨著水分限制解除後，快速恢復至原先的細胞尺寸 (Nobel, 2006)。儘管貯水組織的細胞不具備葉綠體，無法進行光合作用，但具有維持綠色組織細胞水分及其代謝功能的重要地位 (Flore and Lakso, 1989; Zambrano *et al.*, 2014)。

植物體內的水分運輸與肉質莖年齡及組織細胞的水分潛勢有關。白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 的韌皮部能主動從成熟肉質莖 ($60\text{-}70\text{cm}$; $\Psi_{\text{shoot}} = -0.80$) 運輸水分到發育中的肉質莖 ($0.4\text{-}1.1\text{cm}$; $\Psi_{\text{shoot}} = -0.55$)，這使得水分流動方向與肉質莖水勢梯度相反 (Nerd and Neumann, 2004)。乾旱下發育中肉質莖的細胞膨壓大於成熟肉質莖，可保持新生細胞的延展 (Nerd and Neumann, 2004)。

Nobel and De la Barrera (2002b) 指出經過 12 天的限水乾旱後 (D/N: $30/20^\circ\text{C}$; RH 40/70%; $320 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)，低土壤水勢 ($\Psi_{\text{soil}} = -4.2\text{MPa}$) 不影響白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 一年生成熟肉質莖 (48cm) 的水分潛勢及含水量，限水前後分別為 -0.67Mpa (90.8%) 及 -0.68Mpa (90.3%)。若延長限水期間到 16 週 ($22^\circ\text{C}\text{-}29^\circ\text{C}$; RH 75%-90%)，相較於土壤減少 85% 的含水量，白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 一年生肉質莖的含水量僅下降 10% (儘管已達顯著差異) (Wang *et al.*, 2019)，證實成熟的肉質莖通常能保持高含水率 (高水分潛勢; $\Psi_{\text{shoot}} \geq -1.2\text{MPa}$) 之論述 (Griffiths and Males, 2017)，維持植株正常生長發育。

三、根系

半附生植物 (hemi-epiphytic plant) 的根系深度只達土層表面下方 40cm 處 (Mizrahi, 2014)。肉質莖帶有根系時，該莖段可視為獨立個體，因此當土壤中的根系缺水時，可利用莖段的根系自行吸收水分 (Nobel, 2006)。根系的存在影響三角柱屬植物肉質莖的水分吸收及光合作用表現。白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 根系離土乾旱 4 天後，減少 16% 之單日二氧化碳同化量，復水後可部分恢復第 IV 時期之光合作用表現 (Graham and Nobel, 2005)，與土壤停灌試驗具有相似的結果 (Nobel and De la Barrera, 2002b)。根系充分澆水 7 天後，可恢復白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 之二氧化碳固碳能力 (Nobel and De la Barrera, 2004) 及缺水時龍舌蘭 (*A. deserti*) 葉片減少的水分貯存含量 (Graham and Nobel, 1999)；若僅有部分根系復水，則延長肉質莖含水量及光合作用速率 (二氧化碳固碳) 的恢復時間。肉質莖快速恢復到原先的含水量及光合作用速率水平，反映白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 適應原生雨林階段性乾旱/降雨的環境；而乾旱及復水處理後，第 IV 時期顯著的固碳變化，也顯示第 IV 時期的光合作用對環境水分變化較為敏感，可做為經濟栽培調控灌溉模式的參考。

白天二氧化碳同化量推動夜間的有機酸累積，反之亦然，此皆影響 CAM 植株日後的生長發育 (Borland and Griffiths, 1996; Roberts *et al.*, 1997)。當根系移除時，白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 會短暫地抑制肉質莖第 IV 時期的水分散失 (蒸散) 及二氧化碳同化量，提高第 I 時期二氧化碳固定量 (Graham and Nobel, 2005)，以穩定次日二氧化碳同化的表現；然而隨著缺水逆境 (根系移除) 時間延長至 20 天後，顯著降低 38% 氣孔導度及 50% 淨二氧化碳同化速率 (Nobel and De la Barrera, 2002b)。蒸散作用的消失與根系產生之離層酸 (abscisic acid, ABA) 有關，Nobel and De la Barrera (2002b) 指出植株生合成 ABA，可快速反應缺水環境之特性。給予肉質莖注射 100 μ M ABA，顯著抑制白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 全天之蒸散量及二氧化碳同化量 (Graham and Nobel, 2005)。完整的根系有助於肉質化植株，如白肉種紅龍果 (*H. undatus*, Nobel, 2006) 及龍舌蘭 (*A. deserti*, Graham and Nobel, 1999) 的水分吸收。

環境水分含量對紅龍果光合作用之影響

植物體內的水分來自土壤及空氣的含水量，二者間的水分含量差異，決定日後植物可以使用的程度 (Flore and Lakso, 1989)，也影響植物後續的光合作用代謝、營養生長及生殖生長。

一、肉質莖的蒸氣壓差

氣溫及空氣中的水氣含量決定氣體的相對濕度，空氣與植物氣孔內腔的水氣分壓差距 (vapor pressure deficit, VPD) 則直接影響氣孔的開張 (Chang and Lin, 2007; Flore and Lakso, 1989)。為減少氣孔的蒸散量，白肉種紅龍果 (*H. undatus*) 於夜晚開放氣孔，進行二氧化碳

固定並累積有機酸，而於白天關閉氣孔，以提高水分利用及二氧化碳同化效率 (Graham and Nobel, 2005; Nobel and De la Barrera, 2002b, 2004)。

高蒸氣壓差的乾燥空氣，抑制鳳梨科附生植物球苔 (*Tillandsia recurvata*)之第I、II及IV時期的氣孔開張，並顯著減少夜間50%固碳量 (Lange and Medina, 1979)。黃龍果 (*H. megalanthus*)肉質莖氣孔的開放亦與空氣濕度有關 (Sánchez *et al.*, 2013)。Ben-Asher *et al.* (2006)曾調查白肉種紅龍果 (*H. undatus*)經高溫乾旱處理4天及8天後 (D/N: 38/29°C; 70% shading; 660 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; Mizrahi, 2014)，肉質莖單日二氧化碳同化量分別較第0天減少53%及89%，亦低於中溫乾旱處理7天 (17%)及12天 (57%)之結果 (D/N: 30/20°C; RH40/70%; 320 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$; Nobel and De la Barrera, 2002b)，推測與前者之日夜溫及光強度高於後者之試驗環境，減少空氣濕度而降低肉質莖氣孔導度有關 (Sánchez *et al.*, 2013)。人為低濕度的瓶內環境，會減少CAM植物仙人掌 (*Coryphantha minima*)培植體的生長量 (Malda *et al.*, 1999)。適當的空氣濕度 (RH > 72%)，有助於維持白肉種紅龍果 (*H. undatus*)夜間氣孔導度、二氧化碳固定及後續肉質莖的生長 (Graham and Nobel, 2005)。

二、介質水分含量

半附生植物白肉種紅龍果 (*H. undatus*)自然存在於熱帶及亞熱帶雨林的喬木上，有機會遭遇 6 週以上的乾旱期 (Nobel, 2006)，因此如何調節光合作用及肉質莖生長是三角柱屬植物需要面對的課題。白肉種紅龍果 (*H. undatus*)為等相 (isohydric)物種，其肉質莖的水分潛勢不會因為土壤水分潛勢顯著減少而有明顯的變化，因此無法利用肉質莖的粗細形態變化，判定其二氧化碳同化能力 (Nobel and De la Barrera, 2002b)。然而充分澆水可維持夜間白肉種紅龍果 (*H. undatus*)較高可滴定酸含量 (Wang *et al.*, 2019)，良好的二氧化碳固定量(可滴定酸含量)可提升肉質莖同化物累積(肥厚)程度 (Graham and Nobel, 2005; Nobel, 2006; Wang *et al.*, 2019)。此外，充足的土壤含水量不僅增加刺梨 (*O. basilaris*)葉狀莖水分潛勢，有助於植株累積有機酸 (Szarek and Ting, 1975)，也提高 C_3/CAM 誘導型植物龍舌蘭 (*A. deserti*)之光合作用表現量 (Hartsock and Nobel, 1976)。

白肉種紅龍果 (*H. undatus*)肉質莖 (1 年生)最大的光合作用速率為 8.0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (Nobel and De la Barrera, 2004)。當植株根系缺水 4 天後，會減少 50%夜間二氧化碳固定速率 (Graham and Nobel, 2005)；若延長土壤乾旱達 2 週及 6 週，則植物第 I 時期 (0–2h)之二氧化碳固定速率則分別顯著減少 60%及 94% (Nobel, 2006)。整體而言，隨著乾旱持續進行，植株會依序減少第 IV 及 II 時期氣孔開張的時間，以降低白天水分散失的程度；若乾旱情況仍未解決，則降低第 I 時期 (夜晚)二氧化碳固定表現，最終使得 CAM 植物以空轉模式 (CAM-idling)，循環利用自身呼吸作用產生的二氧化碳存活 (Lüttge, 2010; Ortiz-Hernández *et al.*, 2012; Szarek and Ting, 1975)。

充足的水源能維持白肉種紅龍果 (*H. undatus*)肉質莖有最大的葉綠素螢光值 ($F_v/F_m = 0.9 > 0.84$) (Wang *et al.*, 2019)。連續限水 14 天 (D/N: 25/15°C; RH45/80%; 210 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)

不影響白肉種紅龍果 (*H. undatus*)肉質莖單日二氧化碳同化量、白天二氧化碳同化量及葉綠素螢光值 (Raveh et al., 1995)。然而延長乾旱日數至 24 天及 16 週，則葉綠素螢光值顯著減少至 0.65–0.70，並降低二氧化碳固定量 (Raveh et al., 1995; Wang et al., 2019)。Wang et al. (2019)指出乾旱降低葉綠體內類囊體密度，並減少總體葉綠素含量，顯示長期乾旱將破壞光合作用系統 II，抑制三角柱屬植物潛在的光合作用能力。每 3 天灌溉 1 次，可維持白肉種紅龍果 (*H. undatus*)最大的同化速率 (Ben-Asher et al., 2006)，然而此頻率是否適用於所有三角柱屬植物，仍須要進一步研究探討。

臺灣位在熱帶及亞熱帶氣候區，於春夏交際的梅雨及颱風季節期間，田區時常會有淹(積)水的情況，這將造成果樹根系缺氧，減少氣孔導度 (Flore and Lakso, 1989)，進而導致光合作用速率及生產力下降；而秋冬早期或是遭遇反聖嬰時的乾旱氣候，則可能影響果樹營養及生殖生長。伴隨著氣候變遷逐漸加劇，2020 年臺灣亦遇上自 1964 年以來最枯旱的一年，除了颱風侵臺次數減少導致降水減少外，春雨偏低亦造成植物生長減緩及減產等問題，然而尚未有三角柱屬植物相關的水分生理調查紀錄。因此，如何在有限的水資源條件下維持三角柱屬植物良好的營養及生殖生長，亟待研究。此外，為瞭解淹水是否影響三角柱屬植物之光合作用及二氧化碳同化表現，亦有待研究探討。

三、瓶內水分逆境的調控

為能在穩定的栽培環境因子下，探討植物對水分逆境的影響，部分學者以組織培養的 CAM 培植體小苗為材料，藉由調控通氣性(相對溼度)及培養基糖濃度等單一因子，瞭解瓶內植株光合作用之反應。Malda et al. (1999)率先以仙人掌 (*C. minima*)種子為材料，於封閉式氣體交換系統下 (D/N: 25/27°C, 16/8h; 120-130 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$;)，測定瓶內繼代植株的光合作用表現，結果顯示，瓶內高濕度環境提高仙人掌 (*C. minima*)肉質莖近 1 倍的夜間二氧化碳固定速率及黎明前肉質莖有機酸含量。有趣地，瓶內環境下的仙人掌 (*C. minima*)肉質莖氣孔可於白天開放，並進行 C_3 型態的光合作用，與 Wang et al. (2019)調查一年生之白肉種紅龍果 (*H. undatus*)於水分充足的栽培環境下，氣孔在傍晚可以開放的結果相同。儘管 Tisarum et al. (2018)認為水分逆境會抑制瓶內白肉種紅龍果 (*H. undatus*)的光合作用同化速率，但未有相關氣孔數據呈現，需要進一步探討。

胺基酸 (e.g., proline; Ashraf and Foolad, 2007)、多元醣醇及四級銨化物 (quaternary ammonium compounds, Muller et al., 2011)等滲透調節物質，在植物發生乾旱或是高鹽分等水分逆境時，可穩定細胞內胞器膜體蛋白質機能、清除自由基及緩衝細胞內胞器內氧化還原的代謝作用。蔗糖及果糖分別為白肉種紅龍果 (*H. undatus*)肉質莖貯存及代謝的醣類 (Huang and Lin, 2009)。當培養基內添加甘露醇(mannitol)等多元醣醇，能製造低水分潛勢的培養環境，並具有培植體不易吸收利用等優點 (Tholalabavi et al., 1994)。Tisarum et al. (2018)曾以氣相層析儀測量瓶內白肉種紅龍果 (*H. undatus*)之二氧化碳同化表現，其結果顯示肉質莖的二氧化碳同化速率隨著培養基添加甘露醇的比率增加，由 $2.47\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$

($\Psi_{\text{medium}} = -0.23\text{MPa}$)下降到 $0.57\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ ($\Psi_{\text{medium}} = -1.59\text{MPa}$)，其中水分逆境對瓶內培植體第I時期的二氧化碳固定表現影響較甚，與露天盆植條件下乾旱處理之結果相仿 (Nobel, 2006)。

相對濕度、VPD及培養基水分潛勢等瓶內環境，對三角柱屬植物光合作用的影響尚未全面瞭解，或許在人為環境下，能調控CAM植物表現出 C_3 的光合作用模式，以提高植物生長速率，但此論述需要進一步探討。此外，瓶內植株二氧化碳固定（夜晚）及同化（白天）的表現與肉質莖結構之關聯性亦需要釐清，以建立三角柱屬植物光合作用模式之基本資料，提供生產業者及學術研究可行之栽培模式參考背景。

結 論

本文回顧三角柱屬CAM植物光合作用的4個時期，並整理肉質莖、根系等植株營養性狀及相對溼度、介質含水量等外在環境，在影響植株光合作用所扮演的腳色。特化的肉質莖及根系的存在，有助於植株吸收及貯存水分。當植株具備充足的水分時，可幫助三角柱屬植物的光合作用表現，提高白天第II與第IV時期的二氧化碳同化及夜間第I時期的有機酸累積，亦同時回饋次日參與植物二氧化碳同化所需之PEP含量，兩者相輔相成，促進肉質莖生長發育。三角柱屬植物為臺灣重要的經濟作物，隨著育種技術及品種的增進，需要相關栽培技術的配合，才能生產良好品質的果實。目前三角柱屬植物多樣化品種的水分於光合作用生理研究闕如，亟待釐清並建立基本資料，以作為日後栽培管理及研究的參考。

參 考 文 獻

- Ashraf, M. and M. R. Foolad. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environ. Exp. Bot.* 59(2): 206-216.
- Ben-Asher, J., P. S. Nobel, E. Yossof, and Y. Mizrahi. 2006. Net CO₂ uptake rates for *Hylocereus undatus* and *Selenicereus megalanthus* under field conditions: Drought influence and a novel method for analyzing temperature dependence. *Photosynthetica* 44(2): 181-186.
- Black, C. C. and C. B. Osmond. 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: 'Working the night shift'. *Photosynth. Res.* 76(1-3): 329-341.
- Borland, A. M. and H. Griffiths. 1996. Variations in the phases of crassulacean acid metabolism and regulation of carboxylation patterns determined by carbon-isotope-discrimination techniques. pp. 230-249. In: K. Winter and J.A.C. Smith (eds.), *Crassulacean Acid Metabolism*. Springer, Berlin, Germany.
- Borland, A. M., L. I. Técsi, R. C. Leegood, and R. P. Walker. 1998. Inducibility of crassulacean acid metabolism (CAM) in *Clusia* species; physiological/biochemical characterisation and intercellular localization of carboxylation and decarboxylation processes in three species which exhibit different degrees of CAM. *Planta* 205(3): 342-351.
- Chang, J. C. and T. S. Lin. 2007. Gas exchange in litchi under controlled and field conditions. *Sci. Hortic.* 114(4): 268-274.
- Chiu, Y. C., C. P. Lin, M. C. Hsu, C. P. Liu, D. Y. Chen, and P. C. Liu. 2015. Cultivation and Management of Pitaya. Taiwan Agricultural Research Institute. Tainan, Taiwan.
- 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.
- Cousins, A. B., D. L. Mullendore, and B. V. Sonawane. 2020. Recent developments in mesophyll conductance in C₃, C₄, and crassulacean acid metabolism plants. *Plant J.* 101(4): 816-830.
- Flore, J.A. and A. N. Lakso. 1989. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Hortic. Rev.* 11: 111-157.
- Graham, E. A. and P. S. Nobel. 1999. Root water uptake, leaf water storage and gas exchange of a desert succulent: implications for root system redundancy. *Ann. Bot.* 84(2): 213-223.
- Graham, E. A. and P. S. Nobel. 2005. Daily changes in stem thickness and related gas exchange patterns for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Int. J. Plant Sci.* 166 (1): 13-20.
- Griffiths, H. and J. Males. 2017. Succulent plants. *Curr. Biol.* 27(17): R890-R896.

- Guo, W. J. and N. Lee. 2006. Effect of leaf and plant age, and day/night temperature on net CO₂ uptake in *Phalaenopsis amabilis* var. *formosa*. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 131(3): 320-326.
- Hartsock, T. L. and P. S. Nobel. 1976. Watering converts a CAM plant to daytime CO₂ uptake. *Nature* 262(5569): 574-576.
- Herrera-Martínez, V., L. Rios-Hernández, C. Garcidueñas-Piña, A. Lara-Ibarra, A. Adabache-Ortiz, R. E. Soria-Guerra, E. Pérez-Molphe-Balch, and J. F. Morales-Domínguez. 2015. Effect of culture conditions on stomatal density and stomatal index in four cactus species. *Haseltonia* 20: 43-50.
- Herrera, A. 2009. Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? *Ann. Bot.* 103(4):645-653.
- Herrera, A. 2020. Are thick leaves, large mesophyll cells and small intercellular air spaces requisites for CAM? *Ann. Bot.* 125(6): 859-868.
- Holtum, J. A. M., J. A. C. Smith, and H. E. Neuhaus. 2005. Intracellular transport and pathways of carbon flow in plants with crassulacean acid metabolism. *Funct. Plant Biol.* 32 (5): 429-449.
- Huang, S. T. and H. L. Lin. 2009. Compositional changes in the fruit and cladode of *Hylocereus undatus* during fruit growth and maturation. *J. Taiwan Soc. Hort. Sci.* 55(1): 31-42.
- 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(6): 690-696.
- 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(8): 1063-1067.
- Jiang, Y. L. and W. J. Yang. 2015. Development of integrated crop management systems for pitaya in Taiwan. pp. 73-78. In: Y.-L. Jiang, P.-C. Liu, and P.H. Huang (eds.), *Improving Pitaya Production and Marketing*. Food and Fertilizer Technology Center, Taipei, Taiwan.
- 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(3): 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. Hortic. Sci. Biotechnol.* 81(3):465-470.
- Kluge, M. and I.P. Ting. 1978. *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of An Ecological Adaptation*. Springer. Berlin, Germany. 209pp.

- Lüttge, U. 2010. Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *AoB Plants* 2010:plq005.
- Lange, O. L. and E. Medina. 1979. Stomata of the CAM plant *Tillandsia recurvata* respond directly to humidity. *Oecologia* 40(3): 357-363.
- Lina, A. and L. Eloisa. 2018. How do young cacti (seeds and seedlings) from tropical xeric environments cope with extended drought periods? *J. Arid Environ.* 154: 1-7.
- Malda, G., R. A. Backhaus, and C. Martin. 1999. Alterations in growth and crassulacean acid metabolism (CAM) activity of *in vitro* cultured cactus. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 58(1): 1-9.
- Males, J. 2017. Secrets of succulence. *J. Exp. Bot.* 68 (9): 2121-2134.
- Maxwell, K., S. von Caemmerer, and J. R. Evans. 1997. Is a low internal conductance to CO₂ diffusion a consequence of succulence in plants with crassulacean acid metabolism? *Aust. J. Plant Physiol.* 24(6):777-786.
- Mizrahi, Y. 2014. Vine-cacti pitayas: the new crops of the world. *Rev. Bras. Frutic.* 36(1): 124-138.
- Mizrahi, Y. 2015. Thirty-one years of research and development in the vine cacti pitaya in Israel. pp. 1-18. In: Y.-L. Jiang, P. C. Liu, and P. H. Huang (eds.), *Improving Pitaya Production and Marketing*. Food and Fertilizer Technology Center, Taipei, Taiwan.
- Mizrahi, Y., A. Nerd, and P. S. Nobel. 1997. Cacti as crops. *Hortic. Rev.* 18: 291-319.
- Muller, B., F. Pantin, M. Genard, O. Turc, S. Freixes, M. Piques, and Y. Gibon. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *J. Exp. Bot.* 62(6): 1715-1729.
- Nelson, E. A. and R. F. Sage. 2008. Functional constraints of CAM leaf anatomy: tight cell packing is associated with increased CAM function across a gradient of CAM expression. *J. Exp. Bot.* 59(7): 1841-1850.
- Nelson, E. A., T. L. Sage, and R. F. Sage. 2005. Functional leaf anatomy of plants with crassulacean acid metabolism. *Funct. Plant Biol.* 32(5):409-419.
- Nerd, A. and P. M. Neumann. 2004. Phloem water transport maintains stem growth in a drought-stressed crop cactus (*Hylocereus undatus*). *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 129(4): 486-490.
- Nobel, P. S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. United Kingdom. 270pp.
- Nobel, P. S. 1996. High productivity of certain agronomic CAM species. pp. 255-265. In: K. Winter and J.A.C. Smith (eds.), *Crassulacean Acid Metabolism*. Springer, Berlin, Germany.

- Nobel, P. S. 2006. Parenchyma–chlorenchyma water movement during drought for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Ann. Bot.* 97(3): 469-474.
- Nobel, P. S., M. Cui, and A. A. Israel. 1994. Light, chlorophyll, carboxylase activity and CO₂ fixation at various depths in the chlorenchyma of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller under current and elevated CO₂. *New Phytol.* 128(2): 315-322.
- Nobel, P. S. and E. De la Barrera. 2002a. High temperatures and net CO₂ uptake, growth, and stem damage for the hemiepiphytic cactus *Hylocereus undatus*. *Biotropica* 34(2): 225-231.
- Nobel, P. S. and E. De la Barrera. 2002b. Stem water relations and net CO₂ uptake for a hemiepiphytic cactus during short-term drought. *Environ. Exp. Bot.* 48(2): 129-137.
- Nobel, P. S. and E. De la Barrera. 2004. CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Ann. Appl. Biol.* 144(1): 1-8.
- Ortiz-Hernández, Y. D., M. Livera-Muñoz, J. A. Carrillo-Salazar, A. J. Valencia-Botin, and R. Castillo-Martínez. 2012. Agronomical, physiological, and cultural contributions of pitahaya (*Hylocereus* spp.) in Mexico. *Isr. J. Plant Sci.* 60(3): 359-370.
- Osmond, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29(1): 379-414.
- Raveh, E., M. Gersani, and P. S. Nobel. 1995. CO₂ uptake and fluorescence responses for a shade-tolerant cactus *Hylocereus undatus* under current and doubled CO₂ concentrations. *Physiol. Plant.* 93(3): 505-511.
- Raveh, E., A. Nerd, and Y. Mizrahi. 1998. Responses of two hemiepiphytic fruit crop cacti to different degrees of shade. *Sci. Hortic.* 73(2–3): 15-164.
- Roberts, A., A. M. Borland, and H. Griffiths. 1997. Discrimination processes and shifts in carboxylation during the phases of crassulacean acid metabolism. *Plant Physiol.* 113(4): 1283-1292.
- Sage, R. F. 2002. Are crassulacean acid metabolism and C₄ photosynthesis incompatible? *Funct. Plant Biol.* 29(6): 775-785.
- Silvera, K., K. M. Neubig, W. M. Whitten, N. H. Williams, K. Winter, and J. C. Cushman. 2010. Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. *Funct. Plant Biol.* 37(11): 995-1010.
- Silvera, K., L. S. Santiago, and K. Winter. 2005. Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: Evidence of selection for weak and strong modes. *Funct. Plant Biol.* 32(5): 397-407.

- Sánchez, C., G. Fischer, and D. W. Sanjuanelo. 2013. Stomatal behavior in fruits and leaves of the purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims) and fruits and cladodes of the yellow pitaya [*Hylocereus megalanthus* (K. Schum. ex Vaupel) Ralf Bauer]. *Agron. Colomb.* 31(1): 38-47.
- Szarek, S. R. and I. P. Ting. 1975. Photosynthetic efficiency of CAM plants in relation to C₃ and C₄ plants. pp. 289-297. In: R. Marcelle (ed.), *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*. Springer, Netherlands.
- Tholalakabavi, A., J. J. Zwiazek, and T. A. Thorpe. 1994. Effect of mannitol and glucose-induced osmotic stress on growth, water relations, and solute composition of cell suspension cultures of poplar (*Populus deltoides* var. *Occidentalis*) in relation to anthocyanin accumulation. *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant* 30(3): 164-170.
- Ting, I. P. 1985. Crassulacean acid metabolism. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36(1): 595-622.
- Tisarum, R., T. Samphumphung, C. Theerawitaya, and S. Cha-Um. 2018. Free proline, total soluble sugar enrichment, photosynthetic abilities and growth performances in dragon fruit (*Hylocereus undatus* (Haw) Britt. & Rose) grown under mannitol-induced water deficit stress. *Acta Hort.* 1206: 113-120.
- Wang, L., X. Zhang, Y. Ma, Y. Qing, H. Wang, and X. Huang. 2019. The highly drought-tolerant pitaya (*Hylocereus undatus*) is a non-facultative CAM plant under both well-watered and drought conditions. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 94(5): 643-652.
- Winter, K. 2019. Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 70(22): 6495-6508.
- Winter, K., M. Garcia, and J. A. M. Holtum. 2008. On the nature of facultative and constitutive CAM: Environmental and developmental control of CAM expression during early growth of *Clusia*, *Kalanchoë*, and *Opuntia*. *J. Exp. Bot.* 59(7):1829-1840.
- Winter, K., M. Garcia, and J. A. M. Holtum. 2009. Canopy CO₂ exchange of two neotropical tree species exhibiting constitutive and facultative CAM photosynthesis, *Clusia rosea* and *Clusia cylindrica*. *J. Exp. Bot.* 60(11): 3167-3177.
- Winter, K., M. Garcia, and J. A. M. Holtum. 2011. Drought-stress-induced up-regulation of CAM in seedlings of a tropical cactus, *Opuntia elatior*, operating predominantly in the C₃ mode. *J. Exp. Bot.* 62(11): 4037-4042.
- Winter, K., M. Garcia, and J. A. M. Holtum. 2014. Nocturnal versus diurnal CO₂ uptake: How flexible is *Agave angustifolia*? *J. Exp. Bot.* 65(13): 3695-3703.

- Winter, K. and J. A. M. Holtum. 2002. How closely do the $\delta^{13}\text{C}$ values of crassulacean acid metabolism plants reflect the proportion of CO_2 fixed during day and night? *Plant Physiol.* 129(4): 1843-1851.
- Winter, K. and J. A. M. Holtum. 2014. Facultative crassulacean acid metabolism (CAM) plants: powerful tools for unravelling the functional elements of CAM photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 65(13): 3425-3441.
- Yonemoto, Y., M. Ide, and K. Nomura. 2009. Comparison of photosynthetic properties of field-grown pitaya between in summer and winter conditions. *Trop. Agric. Develop.* 53(3): 67-73.
- Zambrano, V.A. B., T. Lawson, E. Olmos, N. Fernández-García, and A. M. Borland. 2014. Leaf anatomical traits which accommodate the facultative engagement of crassulacean acid metabolism in tropical trees of the genus *Clusia*. *J. Exp. Bot.* 65(13): 3513-3523.
- Zee, F., C. R. Yen, and M. Nishina. 2004. Pitaya (dragon fruit, strawberry pear). *Fruits and Nuts* 9: 1-3.

Research Advances and Prospects of Water Effect and Its Management on Photosynthesis of Succulent Stems in Pitaya

Yu-Chi Lee¹⁾ Jer-Chia Chang²⁾

Keywords: Carbon fixation and assimilation, Constitutive CAM, Relative humidity, Drought stress, Tissue culture

Summary

Pitaya, or dragon fruit (*Hylocereus* spp.), is an important crop from the Cactaceae family, which occupies 3,000 ha of cultivation area in Taiwan. It uses crassulacean acid metabolism (CAM) as photosynthesis pathway. Because the succulent stems of pitaya are prone to shrivel after numerous harvest cycles, especially using forcing techniques, i.e., night-breaking was used to extend its seasons, it is a priority to understand the photosynthetic potential of succulent stems and their assimilation capacity to manage cultivation period and maintain the fruit yield and quality. Four phases of the CAM pathway are described as follows. Carbon dioxide (CO₂), diffused through stomata, is fixed into organic acid by phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) during the nighttime (phase I), and this organic acid (malic acid, especially) is subsequently stored inside vacuoles. During daytime (phase III), CO₂, released by decarboxylation, is assimilated by ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco). The transition periods of both PEPC and Rubisco activities are presented at dawn (phases II) and evening (phase IV); therefore, both carbon assimilation and fixation are allowed to happen simultaneously. Pitaya is a constitutive CAM plant and the factors that influence its photosynthetic rate, i.e., the structure of succulent stems, root characteristics, and the water content of both air and culture media are taken into account in the present review. Stems prolong the CO₂ uptake time course by preserving water, using their succulent characteristics. A short distance among chlorenchyma cells ($L_{\text{mesophyll/IAS}}$) facilitates the daytime carbon assimilation and decreases stomatal transpiration during the nighttime. Moreover, both stomata aperture and photosynthetic rate may be restricted by low

1) Ph.D. student, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

2) Professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University. Corresponding author.

moisture in the cultivation environment, i.e., air and media. Well-irrigating plants have a good accumulation of both titratable acid (nighttime) and carbon assimilates (daytime), promoting vegetative development of pitaya plants. High humidity air causes opening of stomata during the daytime under *in vitro* conditions and increases both titratable acid accumulation and CAM magnitude. The preference for water usage is species-specific; however, this pattern has not been clarified yet because many species of the genus *Hylocereus* exist in Taiwan. This review aims to provide directions for water management that influences the photosynthesis of *Hylocereus* spp. in both field (large scale) and *in vitro* (small scale) conditions