

百香果開花生理與產期調節之研究進展

王 怡 雯¹⁾ 張 哲 嘉²⁾

關鍵字：光週期、溫度、暗期中斷、燈照、花芽敗育、消蕾

摘要：百香果 (passion fruit, *Passiflora edulis*) 在熱帶及亞熱帶地區被廣為栽培，在國際市場具有重要地位，近年來台灣的百香果產業亦蓬勃發展。百香果的營養生長與生殖生長同時進行，所有成熟期節位之腋生分生組織皆自我誘導花原體，而長日光週期與合適的溫度為花芽在花器形成與成熟階段持續發育之重要條件。有些百香果具有自交不親和性，即使為自交親合品種，因花器結構因素，仍需藉由昆蟲或人工授粉。台灣的百香果於春末至秋初自然開花，花後 9-10 週達生理成熟度。秋、冬季短日條件下，花器發育受到抑制，使春季成為週年生產之缺口。產期調節方式為利用燈照中斷暗期以促進花芽於秋冬至早春的發育，然而尚未有最佳燈照條件的相關研究，因此瞭解植株內生及環境因子如何調控開花為擬定產期調節策略之關鍵。

前 言

百香果 (passion fruit, *Passiflora edulis*) 因具有食用價值而被廣為栽培 (Yockteng *et al.*, 2011)。根據 FAO 2018 年版 Food outlook 資料顯示，2015 年至 2017 年全球平均每年百香果生產約 150 萬公噸，且市場需求持續上升 (Altendorf, 2018)。近年來台灣的栽培面積與產量亦不斷增加，2020 年總栽培面積達 895 公頃，總產量近 3 萬公噸 (行政院農委會, 2022a)。盛產期約為每年 7 月至 11 月，2 月至 5 月則為生產的缺口 (李和陳, 2020; 張, 2020; 張等, 2019)，此時供不應求導致價格高昂 (行政院農委會, 2022b)。高屏地區自 2018 年開始在冬季以夜間燈照進行產期調節，使台灣百香果得以週年生產 (李和陳, 2020)，然而目前尚未有關於百香果燈照最佳條件的相關研究。本研究將就百

1) 國立中興大學園藝學系碩士班研究生。

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

香果的分布、分類、應用、台灣產業發展及現況、開花與著果物候、影響開花的因子及產期調節之研究進展進行文獻回顧與探討，以供產業及往後研究之參考。

百香果分布、分類及應用

廣義的百香果包含所有西番蓮屬 (*Passiflora*) 植物，物種數高達 500 種以上，是西番蓮科 (*Passifloraceae*) 植物中物種最豐富的一屬。本屬植物形態多樣，大多為草質或木質藤本，少數為灌木或喬木。大約 95% 的物種分布於中、南美洲，並以美洲熱帶地區為變異中心 (center of diversity) (Fischer, 2004; Yockteng *et al.*, 2011)。

西番蓮屬植物具有食用、觀賞 (Abreu *et al.*, 2009) 及藥用 (Dhawan *et al.*, 2004) 等用途，而果實可供食用者超過 80 種 (Coppens d'Eeckenbrugge, 2003)，但其中僅十餘種有商業化栽培，如 *P. quadrangularis*、*P. ligularis* 及 *P. alata* (Menzel and Simpson, 1994; Yockteng *et al.*, 2011)，並以 *P. edulis* 最廣為栽培，也因此百香果常專指此種作物，可做鮮食、果汁及甜點等用途。

百香果 (*P. edulis* Sims) 為多年生草質藤本，原產於巴西南部、巴拉圭至阿根廷北部，典型的果實外皮呈現紫色。1932 年首次記錄黃色果實，當時由澳洲引入夏威夷種植，但尚未知確切起源為何 (Denger, 1932)。Denger (1932) 依據果實顏色區分 *P. edulis* 之種下分類單元 (infraspecific taxon)，將黃色百香果命名為 *P. edulis* f. *flavicarpa* Deg.。根據《國際藻類、真菌和植物命名法規》(International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants) (Turland *et al.*, 2018)，當一個種下實體 (infraspecific entity) 被確立時，相同分類階層的典型實體 (typical entity) 亦同時被確立，於是 *P. edulis* f. *edulis* 被建立為 Sims 最初所描述之材料的典型形態。然而果實顏色與其它性狀並無關聯，且存在許多中間色，因此 Bernacci 等 (2008) 認為依果實顏色將 *P. edulis* 區分為兩型 (form) 並不合理，應以 *P. edulis* Sims 做為所有顏色百香果之學名。儘管百香果的種下分類尚具爭議，但目前 *P. edulis* f. *flavicarpa* 與 *P. edulis* f. *edulis* 仍為合法學名 (legitimate name) (Missouri Botanical Garden, 2022)。台灣主流品種'台農 1 號'為紫百香果與黃百香果雜交種，學名多以 *P. edulis* × *P. edulis* f. *flavicarpa* 表示，本文亦採用此表示方式。

台灣百香果產業發展及現況

台灣曾多次自國外引進百香果種植。1900 年代，田代安定自日本石川植物園引進紫百香果，但未能推廣栽培，後逸出野外成為歸化植物 (naturalized plant) (李和王, 2007；

Wu *et al.*, 2010)。1964 年汎太平洋農場引進黃百香果進行企業化栽培與推廣，並加工製成果汁後外銷。1967 年農復會園藝作物考察團自中南美洲引進數個紫色及黃色百香果品系，交由鳳山熱帶園藝試驗分所（鳳試所）進行選拔。鳳試所以紫百香果為母本，與黃百香果雜交，於 1982 年育成新品種'台農 1 號'(李和王，2007；林，1994)。現今常見品種有'滿天星'及'黃金百香果'，而'台農一號'具有自交親和 (self-compatible) 及風味優良等特性，至今依然是台灣最主要的百香果栽培品種，其交易量佔百香果批發市場的 9 成以上（行政院農委會，2022b）。

1984 年台灣百香果栽培面積高達 1392 公頃，然而因'台農 1 號'需經無性繁殖，病毒病遂隨其推廣種植而在短時間內快速蔓延，栽培面積因而急遽下降，1985 年後每年栽培面積皆不及 400 公頃。全世界百香果病毒紀錄約有 20 種，由病毒所引起之果實木質化症狀對百香果生產的影響最鉅，在東亞及東南亞地區——包含台灣，主要由東亞百香果病毒 (East Asian Passiflora Virus, EAPV) 感染所引起 (陳，2019；陳等，2014)。1988 年農業試驗所及鳳試所建立百香果無病毒種苗繁殖體系且技術轉移予種苗商，並指導農民每年更新植株，有效控制病毒蔓延 (張，1997；張和林，1992)。而產業興盛與每年更新植株帶動了台灣百香果種苗產業之發展，'台農 1 號'種苗通常以實生黃百香果為根砧，每年國內有超過 100 萬株嫁接苗的需求，出口至東亞及東南亞 (尤其越南) 更達 800 萬株以上，使'台農 1 號'亦成為東南亞的優勢品種 (劉和徐，2019)。

百香果開花及著果物候期

百香果的營養生長與生殖生長同時進行。以'Passion Dream' (*P. edulis*) 為例，在最佳花芽發育條件 (長日，22/16°C) 下，自頂端向下至第 6 節以後均有花原體 (flower primordia) 形成，花原體形成約 15 天後所有花器形成，花原體形成 45 天後開花 (Sobol *et al.*, 2014)。紫百香果在印度米左藍邦 (Mizoram) 及馬來西亞砂拉越 (Sarawak) 可一年四季連續開花 (Kishore *et al.*, 2010; Ramaiya *et al.*, 2020)。黃百香果於 9 月至 3 月在巴西巴伊亞州 (Bahia) (南半球，熱帶季風至熱帶莽原氣候) (Soares *et al.*, 2018) 及 5 月至 12 月在印度米左藍邦開花 (Kishore *et al.*, 2010)。「Passion Dream」在以色列地中海型氣候環境下，每年於春季和初秋開花 (Sobol *et al.*, 2014)。在台灣的自然條件下，'台農 1 號'約於 3 月至 11 日上午 9 點至下午 6 點開花，但平地夏季易有花芽敗育之情形出現；'滿天星'與'黃金百香果'花期較晚結束，可持續開花至 12 月 (張，2020；張等，2017、2019)。

黃百香果具有孢子體型自交不親和性 (sporophytic incompatibility)，紫百香果則有弱自交不親和或自交親和之品系，'台農 1 號'即為自交親和品種 (許，1993；Bruckner, 1993；

Ocampo *et al.*, 2016)。雖百香果為兩性花，但因雄蕊位於柱頭下方且為丁字著藥 (versatile anther)，柱頭向下彎曲後僅能接觸到花藥背面，難以接觸到花粉，故即使為自交親和品種，仍需藉由昆蟲或人工授粉 (Silveira *et al.*, 2012)。每朵花皆僅開放 1 天，開花當天的花粉活力與柱頭對花粉的接受度最高 (張，2020；Soares *et al.*, 2018)。若於開花前授粉，花粉萌發率極低且花粉管的生長僅限於柱頭表面，無法抵達胚珠 (Soares *et al.*, 2018)。Souza 等 (2004) 於每日中午 12 點至下午 5 點間檢測黃百香果之柱頭接受度並進行人工授粉，顯示下午 2 點後柱頭接受度隨著時間推移而快速降低，同時降低了果實的大小、重量與種子數量。

百香果果實發育呈單 S 型曲線，花後 2-3 週達最大體積，然後持續累積各種同化物 (舒，2013；Pocasangre Enamorado *et al.*, 1995; Shiomi *et al.*, 1996)。紫百香果轉色期為花後 70-80 天；黃百香果為 64-100 天；'台農一號'為 63-70 天 (李，2020；舒，2013；Shiomi *et al.*, 1996; Silva *et al.*, 2005)。可滴定酸度在果實開始轉色前達到高峰，總可溶性固形物則在完全轉色前達到高峰，隨後皆因呼吸作用而下降，如紫百香果之可滴定酸度及總可溶性固形物分別於花後 60 天及 70 天到達高峰，並且在花後 60 天即到達生理成熟度 (Shiomi *et al.*, 1996)；黃百香果之可滴定酸度及總可溶性固形物則分別於在花後 60-63 天及 63-76 天到達高峰 (Pocasangre Enamorado *et al.*, 1995; Silva *et al.*, 2005)。

植物花芽形成過程及影響因子

植物開花受到環境因子及內生因子所影響。環境因子包括光週期 (photoperiod)、溫度及逆境(stress)。植物依其對光週期的反應可分為長日植物 (long-day plant)、短日植物 (short-day plant) 以及日中性植物 (day-natural plant) (Taiz and Zeiger, 2010)。在自然的 24 小時晝夜循環中，長日植物與短日植物分別需要日照長度超過與低於某一時間才能開花，此日照長度稱為臨界日長 (critical day length)。日中性植物的開花則不受日長影響 (Taiz and Zeiger, 2010)。溫度則透過直接影響植物的發育速度和春化作用 (vernalization) 影響開花 (Craufurd and Wheeler, 2009)，並且時常和光週期產生相互作用 (interaction)，例如兼性 (facultative) 短日性的草莓 (*Fragaria × ananassa*)，某些品種在 24°C 時任何光週期下皆無法開花，18°C 下臨界日長為約 13 或 14 小時，12°C 下則日長 16 小時以下皆可開花 (Heide, 1977)。除了光週期和溫度以外，逆境近幾年也被認為是誘導開花的一大環境因子，包含乾旱、高溫或低溫、低光度、紫外線、高鹽分、營養不良、缺氮、低氧、擁擠、斷根、機械逆境與生物逆境。在逆境下提早開花是植物面臨威脅時，盡快完成生命週期以延續物種繁殖的策略 (Kazan and Lyons, 2016; Takeno, 2016)。

除了環境因子外，植物還可以由內生因子決定是否開花，包含植株大小、節數、年齡、荷爾蒙 (hormone) 等，此途徑稱為自我調控 (autonomous regulation) (Bernier and Périlleux, 2005; Taiz and E. Zeiger, 2010)。例如，分生組織需要渡過幼年期 (juvenile stage) 才可能誘導花芽形成，而植物生長條件越佳，能越快脫離幼年期；生長受到抑制時則可能使成年期的莖恢復幼年性 (juvenility)，此現象稱為 rejuvenation (Bernier and Périlleux, 2005; Taiz and E. Zeiger, 2010)。

開花的過程可分為花芽誘導 (flower induction)、花芽創始 (flower initiation)、花器形成 (flower organization)、花器成熟 (flower maturation) 與花朵開放 (anthesis) 等階段 (蔣, 1988; Lang, 1952)。植物體由莖、葉或莖頂分生組織 (shoot apical meristem) 等部位感受環境刺激 (如光週期、溫度) 進而產生開花訊號，稱為花芽誘導。受到開花訊號刺激後，分生組織由營養相 (vegetative phase) 轉變為生殖相 (reproductive phase) 而達不可逆的階段稱為花芽呼喚 (flower evocation)，而花芽創始即為隨後的花原體形成。花器形成階段為萼片、花瓣、雄蕊、心皮等部位之分化，亦作花芽分化 (flower differentiation)；花器成熟階段包含花器生長、孢原組織 (sporogenous tissue) 分化、減數分裂、花粉與胚囊的發育等過程。花器形成至開花的過程合稱花芽發育 (flower development) (蔣, 1988; Bernier and Périlleux, 2005; Lang, 1952)。

影響百香果開花之因子

一、幼年性

百香果的葉腋通常同時帶有營養芽、卷鬚 (tendrils) 和花原體，其中，卷鬚及花原體起源於一芽複合體 (bud complex)，分別自脫離幼年性後的過渡階段及成熟階段新梢逐節分化產生，即藤蔓所有達到成熟階段之節位皆有一花原體，其花芽創始可自我誘導 (autonomous induction 或 self-induction)。百香果的葉片有明顯的異胚性 (heteroblastic) 變化，節位的成熟階段可由該節的葉形判斷。幼苗及新梢基部具有幼年性，葉片呈披針形或卵形，全緣，無裂片；在幼年期至成熟期的過渡階段，葉片出現二至三裂，鋸齒緣；達到成熟階段後，葉片呈掌狀三裂。裂葉的過渡有時並不穩定，偶爾發生恢復幼年性的現象，即成熟期藤蔓生長出二裂或全緣無裂片葉，此一現象經常於扦插、嫁接及強剪植株的新生藤蔓基部連續多節發生 (張和鄭, 1988; Chitwood and Otoni, 2017; Cutri *et al.*, 2013)。

然而決定百香果開花之關鍵並非花芽創始時期，而是後續的花芽發育，尤其花器形成階段，該階段受光週期與溫度等環境因子影響，決定其走向開花或敗育 (張和鄭, 1988; Cutri *et al.*, 2013; Nave *et al.*, 2010; Scorza *et al.*, 2017; Hernandez-Lopes *et al.*, 2019)。

二、光週期

光週期 (photoperiod) 或日長 (daylength) 因地軸傾斜而有規律的週年變化，是唯一無關乎氣候而年年不變的環境訊號，為季節推移的可靠指標。植物藉由感應光週期以於特定季節表現不同的生理反應，稱為光週期性 (photoperiodism)，例如：光週期對馬鈴薯塊莖 (Masuda *et al.*, 2006) 與洋蔥鱗莖 (Atif *et al.*, 2020) 的膨大、葉的脫落 (Friedman *et al.*, 2011) 與木本植物芽的休眠 (Böhlenius *et al.*, 2006; Fracheboud *et al.*, 2009; Maurya and Bhalerao, 2017; Soolanayakanahally *et al.*, 2013) 等生理活動皆有影響，其中又以對開花時機的影響最受矚目，例如已被廣泛研究及應用的菊花產期調節技術，於夜間照光以抑制短日植物菊花 (*Chrysanthemum* spp.) 開花、維持營養生長，進而延長花莖長度和供應不同季節之需求 (黃和朱, 1984)。

百香果的花器形成與成熟皆需於長日環境下進行，其感應光週期之部位為成熟葉，可系統性傳遞開花訊號 (Nave *et al.*, 2010)。1965 年首篇百香果光週性之報告被發表，黃百香果於日長 12 小時以上的自然環境與給予暗期中斷 4 小時會開花，8 小時短日處理則不開花 (Waston and Bowers, 1965)。張和鄭 (1992) 於非自然花期 (台北 1 月至 3 月) 對'台農 1 號'百香果行暗期中斷 2 小時，顯著促進其花芽發育，對照組則完全無可視花芽產生；初花期 (台北 4 月至 6 月) 於夜間進行燈照可使可視花芽形成時間提早、數量增加，於白天燈照則與對照組無顯著差異。'Passion Dream'於短日 (8/16 h) 環境下，花芽最多可發育至萼片形成，花芽大小約 1 mm；於長日 (16/8 h) 環境下，花芽可完整發育至開花。而花芽成長至 3 mm 時，所有花器皆已分化完成，然而此時若將植株移至短日 (8/16 h) 環境下，越年輕的花芽越容易敗育 (abortion) (Nave *et al.*, 2010)。

三、溫度

溫度對百香果之營養生長及生殖生長皆有重要的影響。

Liu 等 (2015) 將'台農 1 號'百香果種植於日/夜溫 30/25°C、25/20°C、20/15°C 環境下，溫度越高，節數越多，節間長度也越長。'Purple Gold' (*P. edulis*) 在 25/20°C 下較 30/25°C 與 20/15°C 下有更高的枝條長度、節數、葉面積與乾物重，15/10°C 下則生長明顯受到抑制 (Menzel *et al.*, 1987)。顯示於一溫度範圍內，溫度越高，營養生長越佳。'台農 1 號'百香果於 30/25°C 下營養生長最旺盛，亦有最多的花芽數，然而敗育發生率卻遠大於 25/20°C 下之植株。Liu 等 (2015) 推測高溫下百香果旺盛的營養生長與生殖生長產生養分競爭，因而造成較顯著的花芽敗育情形；Sobol 等 (2014) 則認為花為對高溫敏感之器官，高溫會損害百香果花減數分裂前 (pre-meiotic stages) 的發育。

22/16°C 為'Passion Dream'百香果花芽發育最適溫度，其腋生分生組織距離頂端分生組織 6 節 (node) 時形成花原體，距 13-14 節時 (花原體形成 14-16 天) 所有花器分化完成，平均距離 28.6 節時 (花原體形成 45 天) 開花。而在高溫 (34/22°C) 下，花原體於距頂端

分生組織約 13 節、心皮明顯分化前敗育。於 22/16°C 環境下生長之植株移至 34/22°C 環境下，則距離頂端分生組織 16 節以內之年輕花芽將敗育，而 17 節與更老的花芽可持續發育至開花。若將於 34/22°C 環境下生長之植株自移至 22/16°C 環境下，則約 11 節以內之花原體可持續發育至開花，顯示花原體可忍受短期熱逆境，而此階段之後的花原體則已產生不可逆的損傷 (Sobol *et al.*, 2014)。百香果的花對低溫同樣敏感。'台農 1 號'百香果於 20/15°C 之低溫環境下無法形成可視花芽，其葉片中的乙烯生成量高於 30/25°C 與 25/20°C 下的植株，於 20/15°C 下外施乙烯抑制劑則可促進'台農 1 號'百香果的花芽發育，故 Liu 等 (2015) 認為低溫下生成之乙烯為台灣冬季百香果生產的重要限制因子之一。

產期調節之研究進展

百香果最大專業產區——埔里大坪頂地區，每年冬末春初全區統一更新，2 月中旬定植新植株，3 月底至 5 月開始陸續開花著果，7 月進入盛產期，可連續採收至隔年清園前，2 月至 6 月則為百香果生產之空窗期 (李和陳，2020；張，2020；張等 2019)。為了與埔里專業產區錯開採收期，高雄區農業改良場自 2018 年開始輔導農民在冬季以夜間燈照進行產期調節，生產春季早收果，補足 2 月到 6 月生產的缺口，使台灣百香果得以週年生產 (李和陳，2020)。

中部平地及高屏地區的產期調節模式為 6 月至 10 月定植新植株，10 月以前可自然開花著果，11 月或 12 月日長變短時開始燈照，連續燈照至隔年 2 月中旬日長充足時停止。花期可持續至 5 月，果實採收期則於 12 月開始連續採收至隔年 6、7 月。目前百香果產期調節之燈具多採用 23 瓦黃光螺旋形省電燈泡，燈照時間多採每日 4 小時 17:30-21:30 延長日照或 22:00-02:00 暗期中斷 (李和陳，2020；張等 2019)。

百香果開花受光週期與溫度共同調控 (Nave *et al.*, 2010)，'台農 1 號'於日/夜溫 25/15°C 之低溫環境下無法形成可視花芽 (Liu *et al.*, 2015)，因此利用燈照進行產期調節時還需考量溫度之影響，與紅龍果 (*Hylocereus* sp.) (Chu and Chang, 2020; Jiang *et al.*, 2012) 及鳳梨釋迦 (*Annona aquamosa* × *A. cherimoya*) (江和盧，2017) 相似。紅龍果為長日植物，在台灣南部晚秋夜間燈照 4 小時，4 週後即可顯著促進紅龍果開花；冬季至早春則需燈照 3 個月才能達到類似的效果 (Jiang *et al.*, 2012)。鳳梨釋迦於 9 月下旬修剪並配合夜間燈照，枝條開花率可達 100%；於 10 月下旬修剪及燈照，開花率僅 30%，且 12 月時花器發育發生異常 (盧等，2014)。中部為台灣百香果主要產區 (行政院農委會，2022a)，然而相較於高屏地區，冬季較低的氣溫 (交通部中央氣象局，2022) 為中部地區產期調節仍有待克服之限制因子。

結 論

光週期與溫度為調控百香果開花之主要環境因子，在成熟節位的腋生分生組織自我誘導出花原體後，需同時滿足長日光週期與合適的溫度範圍，花芽才得以持續發育。利用燈照中斷暗期雖可促進花芽發育，但百香果對光照的需求尚待進一步研究，且可能與溫度產生相互作用。未來若能根據品種與氣溫擬定燈照策略，將可降低生產成本與提升產期調節之效益。

參 考 文 獻

- 交通部中央氣象局. 2022. 交通部中央氣象局官方網站. <<https://www.cwb.gov.tw/V8/C/>>
- 行政院農委會。2022a。農情報告資源網。<https://agr.afa.gov.tw/afa/afa_frame.jsp>
- 行政院農委會。2022b。農產品批發市場交易行情站。<<https://amis.afa.gov.tw/main/Main.aspx>>。
- 江淑雯、盧柏松. 2017. 鳳梨釋迦產期調節研究發展與產業調適. 臺中區農業改良場特刊 134: 177-187.
- 李文立、王德男。2007。百香果之栽培管理要點。園藝之友 119: 18-26。
- 李文豪、陳思如。2020。高屏地區春季早收百香果生產模式。高雄區農業專訊 113: 8-1。
- 李瑀萱。2020。‘台農一號’百香果後熟特性與果實貯藏之研究。國立中興大學園藝學研究所碩士論文。20-30pp。
- 林瑩達。1994。認識高品質台灣水果。豐年社。225-232pp。
- 張育森、鄭正勇。1988。百香果開花習性之研究.中國園藝 34 (4): 271-282。
- 張育森、鄭正勇。1992。百香果光週性之研究.中國園藝 38 (2): 63-71。
- 張致盛、張林仁、葉文彬。2017。臺灣葡萄產期調節技術發展歷程與進展。臺中區農業改良場特刊 134: 1-30。
- 張芳魁。2020。臺灣主要百香果品種介紹。臺東區農業專訊 112: 5-7。
- 張清安、林瑩達。1992。無病毒百香果苗栽植後之再感染生態及其防治病毒病效果評估。植物病理學會刊 1 (3): 140-146。
- 張清安。1997。本省應用無病毒種苗之回顧與展望。植物保護學會會刊 31 (1): 63-73。
- 張富翔。2017。百香果產業及栽培管理。臺中區農業專訊 98: 1-4。
- 張富翔、楊旻憲、陳俊位。2019。平地接力大坪頂全年供應百香果-種苗定期更新固本，夜間電照輔以生物性肥料強身。豐年雜誌 69 (4): 94-101。
- 許圳塗。1993。果樹異交授粉及自交不親和性之特性。農業試驗所特刊 37: 19-32。

- 陳立儀。2019。百香果產業南向策略研討會專刊。行政院農委會農業試驗所鳳山熱帶園藝試驗分所。11-24pp。
- 陳金枝鄭櫻慧、鄧汀欽。2014。無病毒健康種苗對百香果產業發展之重要性及未來展望。農業生技產業季刊 37: 63-71。
- 黃敏展、朱建鏞。1984。燈照菊標準照明方法之研究。興大園藝 9: 45-49。
- 舒瓊冰。2013。'台農一號'百香果果實之生長及發育和後熟溫度及掉落處裡對品質之影響。國立中興大學園藝學研究所碩士論文。17-20pp。
- 劉碧鵬、徐智政。2019。百香果產業新南向策略研討會專刊。行政院農委會園藝試驗所鳳山熱帶園藝試驗分所。
- 蔣明南。1988。園藝作物開花創始之研究。中國園藝 34 (1): 1-12。
- 盧柏松、江淑雯、陳奕君。2014。鳳梨釋迦災後復育試驗—夜間燈照處理對開花及果實品質之影響。臺東區農業改良場 103 年試驗研究推廣成果研討會專刊 17-28。
- Abreu, P. P., M. M. Souza, E. A. Santos, M. V. Pires, M. M. Pires, M. M., and A. A. F. de Almeida. 2009. Passion flower hybrids and their use in the ornamental plant market: perspectives for sustainable development with emphasis on Brazil. *Euphytica* 166 (3): 307-315.
- Altendorf, S. 2018. Minor tropical fruits: Mainstreaming a niche market. *Food Outlook*.
- Atif, M. J., M. A. Ahanger, B. Amin, M. I. Ghani, M. Ali, and Z. Cheng. 2020. Mechanism of allium crops bulb enlargement in response to photoperiod: A review. *Intl. J. Mol. Sci.* 21 (4): 1325.
- Bernier, G. and C. Périlleux. 2005. A physiological overview of the genetics of flowering time control. *Plant Biotechnol. J.* 3 (1): 3-16.
- Bernacci, L. C., M. D. Soares-Scott, N. T. V. Junqueira, I. R. D. S. Passos, and L. M. M. Meletti. 2008. *Passiflora edulis* Sims: the correct taxonomic way to cite the yellow passion fruit (and of others colors). *Rev. Bras. Frutic.* 30: 566-576.
- Böhlenius, H., T. Huang, L. Charbonnel-Campaa, A. M. Brunner, S. Jansson, S. H. Strauss, and O. Nilsson. 2006. *CO/FT* regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science* 312 (5776): 1040-1043.
- Bruckner, C. H., V. W. D. Casali, C. F. De Moraes, A. J. Regazzi, and E. A. M. Da Silva. 1993. Self-incompatibility in passion fruit (*Passiflora edulis* Sims). *Intl. Symp. Trop. Fruits* 370: 45-58.
- Chitwood, D. H. and W. C. Otoni. 2017. Divergent leaf shapes among *Passiflora* species arise from a shared juvenile morphology. *Plant Direct* 1(5): 1-15.
- 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*). *Scientia Hort.* 271: 109479.
- Coppens d'Eeckenbrugge, G. 2003. Exploração da diversidade genética das Passifloras.
- Craufurd, P. Q. and T. R. Wheeler. 2009. Climate change and the flowering time of annual crops. *J. Exp. Bot.* 60 (9): 2529-2539.
- Cutri, L., N. Nave, M. B. Ami, N. Chayut, A. Samach, and M. C. Dornelas. 2013. Evolutionary, genetic, environmental and hormonal-induced plasticity in the fate of organs arising from axillary meristems in *Passiflora* spp. *Mech. Dev.* 130 (1): 61-69.
- Degener, O. 1932. *Passiflora edulis*. In: Flora Hawaiiensis. Honolulu, family 250.
- Dhawan, K., S. Dhawan, and A. Sharma. 2004. *Passiflora*: a review update. *J. Ethnopharmacol.* 94 (1): 1-23.
- Fracheboud, Y., V. Luquez, L. Bjorken, A. Sjodin, H. Tuominen, and S. Jansson. 2009. The control of autumn senescence in European aspen. *Plant Physiol.* 149 (4): 1982-1991.
- Fischer, E. 2004. Hybrids and hybridization. In: T. Ulmer and J. MacDougal (eds.) *Passiflora: Passionflowers of the world*. Timber, Portland, OR, USA
- Friedman, J. M., J. E. Roelle, and B. S. Cade. 2011. Genetic and environmental influences on leaf phenology and cold hardiness of native and introduced riparian trees. *Intl. J. Biometeorol.* 55 (6): 775-787.
- Heide, O. M. 1977. Photoperiod and temperature interactions in growth and flowering of strawberry. *Physiol. Plant.* 40 (1): 21-26.
- Hernandes-Lopes, J., M. S. Sousa-Baena, R. C. Lemos, T. C., Corrêa, M. A. Van Sluys, and G. F. D. A. Melo-de-Pinna. 2019. Toward understanding inflorescence development and architecture in *Passiflora*: insights from comparative anatomy and expression of *APETALA1*. *Am. J. Bot.* 106 (9): 1173-1189.
- 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.
- Kazan, K. and R. Lyons. 2016. The link between flowering time and stress tolerance. *J. Exp. Bot.* 67 (1): 47-60.
- Kishore, K., K. A. Pathak, R. Shukla, R., and R. Bharali. 2010. Studies on floral biology of passion fruit (*Passiflora* spp.). *Pak. J. Bot.* 42 (1): 21-29.
- Lang, A. 1952. Physiology of flowering. *Annu. Rev. Plant Biol.* 3 (1): 265-306.
- Liu, F. Y., Y. L. Peng, and Y. S. Chang. 2015. Effects of Temperature and Ethylene response inhibitors on growth and flowering of passion fruit. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 33 (3): 356-

363.

- Masuda, J. I., T. Urakawa, Y. Ozaki, and H. Okubo. 2006. Short photoperiod induces dormancy in lotus (*Nelumbo nucifera*). *Ann. Bot.* 97 (1): 39-45.
- Maurya, J. P. and R. P. Bhalerao. 2017. Photoperiod-and temperature-mediated control of growth cessation and dormancy in trees: a molecular perspective. *Ann. Bot.* 120 (3): 351-360.
- Menzel, C. M., D. R. Simpson, and C. W. Winks. 1987. Effect of temperature on growth, flowering and nutrient uptake of three passionfruit cultivars under low irradiance. *Sci. Hortic.* 31 (3-4): 259-268.
- Menzel, C. M. and D. R. Simpson. 1994. Passionfruit. In: *Handbook of environmental physiology of fruit crops*, B. Schaffer and P.C. Andersen (eds.), CRC Press. pp. 225-241.
- Missouri Botanical Garden. 2022. Tropicos. <<https://tropicos.org/home>>
- Nave, N. E. Katz, N. Chayut, S. Gazit, and A. Samach. 2010. Flower development in the passion fruit *Passiflora edulis* requires a photoperiod-induced systemic graft-transmissible signal. *Plant Cell Environ.* 33 (12): 2065-2083.
- Ocampo, J., J. C. Arias, and R. Urrea. 2016. Interspecific hybridization between cultivated and wild species of genus *Passiflora* L. *Euphytica* 209 (2): 395-408.
- Pocasangre Enamorado, H. E., F. L. Finger, R. S. Barros, and R. Puschmann. 1995. Development and ripening of yellow passion fruit. *J. Hort. Sci.* 70 (4): 573-576.
- Ramaiya, S. D., J. S. Bujang, M.H. Zakaria, N. Shahirah. 2020. Floral Behaviour, flowering phenology and fruit production of passion fruit (*Passiflora* Species) in East Malaysia. *J. Agr. Food Dev.* 6: 1-9.
- Scorza, L. C., J. Hernandez-Lopes, G. F. Melo-de-Pinna, and M. C. Dornelas. 2017. Expression patterns of *Passiflora edulis* APETALAI/FRUITFULL homologues shed light onto tendril and corona identities. *EvoDevo.* 8 (1): 1-15.
- Shiomi, S., L. S. Wamocho, and S. G. Agong. 1996. Ripening characteristics of purple passion fruit on and off the vine. *Postharvest Biol. Technol.* 7 (1-2): 161-170.
- Silva, T. V., E. D. D. Resende, A. P. Viana, R. C. C. Rosa, S. M. D. F. Pereira, L. D. Carlos, and L. Vitorazi. 2005. Influência dos estádios de maturação na qualidade do suco do maracujá-amarelo. *Rev. Bras. Frutic.* 27: 472-475.
- Silveira, M. V., A.R. Abot, J. N. Nascimento, E. T. Rodrigues, S. R. Rodrigues, and A. Puker. 2012. Is manual pollination of yellow passion fruit completely dispensable?. *Sci. Hortic.* 146: 99-103.
- Soares, T. L., O. N. de Jesus, E. H. de Souza, and E. J. de Oliveira. 2018. Floral development

- stage and its implications for the reproductive success of *Passiflora* L. *Sci. Hortic.* 238: 333-342.
- Sobol, S., N. Chayut, N. Nave, D. Kafle, M. Hegele, R. Kaminetsky, J. N. Wünsche, and A. Samach. 2014. Genetic variation in yield under hot ambient temperatures spotlights a role for cytokinin in protection of developing floral primordia. *Plant Cell Environ.* 37 (3): 643-657.
- Soolanayakanahally, R. Y., R. D. Guy, S. N. Silim, and M. Song. 2013. Timing of photoperiodic competency causes phenological mismatch in balsam poplar (*Populus balsamifera* L.). *Plant Cell Environ.* 36 (1): 116-127.
- Souza, M. M., T. N. S. Pereira, A. P. Viana, M. G. Pereira, A. T. do Amaral Júnior, and H. C. Madureira. 2004. Flower receptivity and fruit characteristics associated to time of pollination in the yellow passion fruit *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Degener (Passifloraceae). *Sci. Hortic.* 101 (4): 373-385.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2010. *Plant physiology*. 5th ed. China Science Publishing & Media Ltd. 618pp.
- Takeno, K. 2016. Stress-induced flowering: the third category of flowering response. *J. Exp. Bot.* 67 (17): 4925-4934.
- Turland, N.J., J.H. Wiersema, F.R. Barrie, W. Greuter, D.L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T.W. May, J. McNeill, A.M. Monro, J. Prado, M.J. Price, and G.F. Smith (eds.) 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159, Koeltz Botanical Books, Glashütten. DOI: <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Watson, D. P. and F. A. I. Bowers. 1965. Long days produce flowers on passion fruit. *Hawaii Farm Science* 14 (2): 3-5.
- Wu, S. H., T. A. Yang, Y. C. Teng, C. Y. Chang, K. C. Yang, and C. F. Hsieh. 2010. Insights of the latest naturalized flora of Taiwan: change in the past eight years. *Taiwania* 55 (2): 139-159.
- Yockteng, R., G. C. d'Eeckenbrugge, and T. T. Souza-Chies. 2011. *Passiflora*, p.129-171. In: C. Kole (eds.). *Wild crop relatives: Genomic and breeding resources*. Springer, Berlin.

Recent Research Advances in the Flowering Physiology and Off-Season Production of Passion fruit (*Passiflora edulis*)

Yi-Wen Wang¹⁾ Jer-Chia Chang²⁾

Key words: Photoperiod, Temperature, Night-breaking, Lighting, Flower bud abortion, Blasting

Summary

Passion fruit is widely cultivated in tropical and subtropical regions, where occupies a crucial position in the international market. The passion fruit industry has recently flourished in Taiwan because of elite varieties and off-season production by night-breaking. The vegetative and reproductive growth of passion fruit occurs simultaneously with a vine. Flower primordia were induced in all nonjuvenile nodes; however, receiving a long day and suitable temperature simultaneously during the flower organization and maturation stage is essential for the continuous flower development and thus flowering. Some passion fruits are self-incompatible, and even if they are self-compatible varieties, they still need to be pollinated by insects or artificially to enhance fruit set and fruit size because the distance between the stamens and the pistil within a flower remains far. In Taiwan, passion fruits naturally flower from late spring to early autumn and reach physiological maturity 9-10 weeks after flowering. Night-breaking can increase off-season production by promoting the development from late autumn to early spring. However, there is no relevant research on optimal lighting conditions; thus, to develop a productive off-season strategy by understanding how physiological and environmental factors regulate flowering would be needed in future.

1) Student in M.S. program, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

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

