

農業科技之探索-龍眼周年開花技術及其機制

蔡尚翰 白欣澤 顏昌瑞

¹屏東科技大學農園生產系博士生 碩士暨園藝技師 教授兼農學院院長

P9725001@mail.npust.edu.tw yencr@mail.npust.edu.tw

源起

龍眼(*Dimocarpus longans* Lour.)為無患子科亞熱帶常綠性果樹，是少數低成本及少農藥污染之水果，已成為台灣經濟栽培果樹，根據 97 年農業年報顯示，台灣栽培面積為 11704 公頃，以台南縣為主要產區，其次為台中縣、高雄縣及南投縣。主要的生產國家為泰國、台灣、大陸、澳洲及美國。台灣主要栽培品種為粉殼，佔主要栽培面積之 80%以上，由於栽培品種單一化，使得產期集中於 7-9 月間，另外，隔年結果(大小年)是龍眼栽培上最大問題，且為全世界普遍現象，台灣地區民國 88 年每公頃產量為 11275 公斤，然至民國 89 年每公頃產量降為 7344 公斤，龍眼栽培百餘年來均在大小年中輪迴，兩者造成價格起伏不定，盛產期果品價格低落，影響農民收益與農村經濟發展。

顏昌瑞教授根據以往觀察顯示寺廟旁之龍眼偶有在非開花期而開花(異時花)之現象，與以往認為之「龍眼需要一段時間的乾燥及低溫的環境下(通常 $\leq 18^{\circ}\text{C}$)才可以誘導花芽分化，進而開花結果」之認知不同，因此從寺廟所舉辦的相關活動行為中尋找促進開花的原因，例如燒香、焚燒金紙、燃放炮竹等，最終證實炮竹燃放後所殘留的火藥為促進龍眼開花的物質，因此進一步針對火藥中不同的成分去探討，何者為主要影響開花的物質，結果如 Table1 所示，分別以爆竹火藥、爆竹火藥+泥炭土、氯酸鉀+硫磺、氯酸鉀、硫磺、氯酸鉀+硫磺+石灰+炭粉等於高雄及嘉義兩地進行，結果顯示含有火藥或氯酸鉀者皆能促進開花，而硫磺單獨施用時則少有花穗，此結果顯示氯酸鉀為促進龍眼開花之主要成分。Table 1. The effects of various chemicals on longan flowering. (顏等, 2001)

Treatment	% of flower ²	
	Kao-shiung	Chia-yi
Gunpowder	57.5±31.1	65.0±33.2
Gunpowder+Peat moss	82.5±20.5	51.0±33.2
KClO ₃ +Sulfur	67.5±22.8	66.0±32.1
KClO ₃	67.5±30.9	46.0±40.4
Sulfur	0	2.4±4.3
KClO ₃ +Sulfur+ CaCO ₃ +C powder	57.5±32.9	35.0±43.6

基本上人體接觸氯酸鉀並無毒害，但如與其他化學藥劑混合亦產生起火或爆炸之意外，在正常田間使用不致發生危險，但部分商販或農民為增添效果，常

加入其他藥劑，反而造成植株及使用人之危害。氯酸鉀單獨使用已足以達到有效之催花，不需添加其他化學藥劑，添加其他化學藥劑如硫磺反而造成植株生長受損甚至枯死，甚至增加意外之危險，因此氯酸鉀應單獨貯存，勿與其他肥料或化學藥品混合或置放於同一室內。

氯酸鉀施用方法對誘導龍眼開花之效果

自從顏昌瑞教授成功的找到氯酸鉀具有對龍眼開花的效果後，更被世界上重要的龍眼生產國家泰國及大陸廣為應用與研究，然而施用過程中有效果不穩定的現象發生。因此，氯酸鉀該如何施用？又該在何時施用？將成為成功催花重要的關鍵。

施用的方式可分為：

一、土壤施用 (Table 2) 的方式，在樹冠下土壤下每平方公尺土壤施用 0、1、2、4、8、12g 的氯酸鉀，分別對 E-Daw 及 Si-Chompoo 這兩個品種作處理，從表中可以發現，E-Daw 這品種在每平方公尺施用 4g 時可以誘導開出 86% 的花，每公尺平方施用 8g 時可以達到 100%。而 Si-Chompoo 這品種更為敏感，每平方公尺只需施用 1g 氯酸鉀即可達 100% 的開花效果 (Manochai *et al.*, 2005)。

Table 2. Effect of various concentrations of $KClO_3$ applied as soil drench on flowering of longan cv. E-Daw and Si-Chompoo 3 weeks after treatment.

$KClO_3$ (g/m ²) (as soil drench)	Flowering(%)	
	E-Daw ^a	Si-Chompoo
0	0	n. d.
1	n. d.	100
2	n. d.	100
4	86	100
8	100	--
12	96	--

n. d. : not determined.

^a Off season treatment (5th November 1998).

(Manochai *et al.*, 2005)

Table 3. Effect of $KClO_3$ on flowering and flower sex ratio of longan cv. Si-Chompoo when applied as injection. (3-mm diameter, 2-4 cm deep)

$KClO_3$ used (g/cm branch Ø)	Percent flowering terminal buds (%) weeks after $KClO_3$ application		
	5	6	7
0	0.0	3.3b	23.3b
0.025	13.3c	56.7b	60.0ab
0.05	53.3b	63.3a	83.3a
0.25	80.0a	83.3a	90.0a

Figures within a row followed by the same letter are not significant at $P=0.05$

(Manochai *et al.*, 2005)

二、注射 (Table 3) 的方式，先在龍眼樹幹上鑽出 3mm 深約 2-4cm 的孔洞，然後在以加壓注射器將氯酸鉀打入植物體內，打入的濃度依樹幹直徑每公分分別施用 0.025、0.05、0.25g 的氯酸鉀，從結果中可以看出，施用 0.05g 的氯酸鉀在五周後可以誘導龍眼產生 53.3% 的龍眼花芽，在第七周可以達到 83.3%。而

施用 0.25g 的氯酸鉀，於第五周即可達 80.0% 的花芽產生，於第七周可以達 90.0% (Manochai *et al.*, 2005)。

三、葉面噴施的方式，分別噴灑 1000 倍及 2000 倍氯酸鉀於龍眼樹上，不同濃度間並沒有明顯的差異。

不同的施用方法中，噴施操作容易，但效果較差，且易出現落葉等不良反應；樹幹注射用藥量低，但操作很煩瑣，故生產上大多數採用土壤施用的方式 (Manochai *et al.*, 2005)。

但在不同季節施用上亦會有所差異，Manochai 等人(2005)認為冷季可以達到相當高的催花效果，在熱季的催花效果卻相當的低，推測可能是在夏季噴灑的藥劑在葉面還沒來的及吸收時已經被蒸發掉了，導致催花效果不良而且盛夏高溫期催花與樹體原本的生長發育節奏和環境要求差異大，容易造成生物鐘混亂；雨季效果差，可能是土施用氯酸鉀後因下雨的關係，在龍眼根系還未吸收前氯酸鉀已被雨水沖洗而流失；春天催花與龍眼原本的生長發育時期和對環境的要求基本相近，催花效果較好，冬天催花雖然催花效果好，但該時期處理的花期與正常花期重疊，難以說明處理效果。

到目前為止，運用氯酸鉀當龍眼催花劑最成功的國家是泰國，主要是泰國氣候較熱；現在，泰國的龍眼 1 年四季可採收，並外銷到中國大陸，就是使用這項催花技術。中國大陸農業部也投注經費，在廣東和華南一帶進行研究，但因冬天氣候較冷，催花效果沒有泰國好。但這項催花技術在台灣沒有被廣泛運用，最主要是氯酸鉀是製造鞭炮的管制項目，不易取得。另外，台灣的龍眼樹樹齡多較長，根埋得較深，氯酸鉀澆到土壤後不易吸收，因此催花效果沒有那麼好。

氯酸鉀促進龍眼開花的機制

關於氯酸鉀的開花機制，至今仍沒有直接的證據，顏等(2001)認為氯酸鉀的作用機制可能是透過對根部的影響而達到催花效果，但至今仍沒有直接的證據，諸位學者專家僅以推測的方式，說明其可能的原因。

1. 荷爾蒙平衡假說

龍眼以不同濃度氯酸鉀處理後，植株莖頂 cytokinin 類似物質含量變化如 Table 4 所示，氯酸鉀施用後 3 周，cytokinin 類似物質含量與對照組皆達顯著差異 (Wangsin and Pankasemsuk, 2005)。Potchanasin 等人(2009 b)，利用溫室進行環控，分別以低溫、高溫、高溫+氯酸鉀處理龍眼盆栽，並觀察枝條中 Z/ZR (Zeatin/Zeatin riboside) 的含量，結果顯示正常開花的低溫處理組有最高的 Z/ZR 含量，次高者為高溫+氯酸鉀催花處理組，高溫處理者不開花，亦有最低的 Z/ZR 含量。Potchanasin 等人(2009a)於龍眼枝條上環刻及除去葉片，Sringarm 等人(2009a)則對植株遮陰，皆會抑制氯酸鉀的催花效果，其 Z/ZR 含量亦顯著受到抑制，而單獨氯酸鉀處理者則有最高的 Z/ZR 含量。

GA(Gibberellin)在果樹上被認為是會抑制花芽分化的物質。龍眼以不同濃度氯酸鉀處理後，自處理後第 2 周起，植株莖頂 GA 類似物質含量對照組為 $0.315 \mu\text{g}$ ，不同濃度氯酸鉀處理組之 GA 類似物質含量顯著低於對照組，乃至處理後 4 周，不同濃度氯酸鉀處理者已測不到 GA 類似物質。龍眼植株以低溫、高

溫、高溫+氯酸鉀處理後 11 天時，高溫處理者枝條中 GA_3 含量達到最高，自處理後 21 天起，各處理間 GA_3 含量差異皆不顯著(Potchanasin *et al.*, 2009b)。因此龍眼以氯酸鉀處理後 GA 的含量有可能下降，也有可能變化不大，目前尚無氯酸鉀處理後 GA 含量上升的例子，因此 GA 在龍眼的催花中所需的量應是一個「相對」低量而非要有絕對的下降，陳及李(2004)指出抑制開花荷爾蒙的增加雖不利於花芽的形成，但由於 ZRs 整體的提高，並不破壞荷爾蒙間的平衡關係，因此不影響花芽分化，所以認為可用 ZR_s/GA_{1+3} 的比值作為龍眼開花的參考指標(Fig. 1)。在蘋果上也有以 Cytokinin/ GA 的比值作為開花指標的例子(Grochowska, 1984)。

Table 4. Contents of cytokinin-like substance in 'Do' longan stem apex prior to flowering after treated with $KClO_3$ at the rates of 200, 500 and 800 g/tree. (Wangsin and Pankasemsuk, 2005)

$KClO_3$ (g/tree)	Contents of cytokinin-like substance (μ g kinetin equivalent/g fresh wt.)					
	Time after treated with $KClO_3$ (weeks)					
	1	2	3	4	5	6
0	0.028a	0.035a	0.054b	0.084b	0.095b	0.182b
200	0.050a	0.098a	0.155a	0.237a	0.223a	0.363a
500	0.057a	0.108a	0.125a	0.257a	0.274a	0.338a
800	0.049a	0.136a	0.187a	0.233a	0.307a	0.365a
LSD	ns	ns	0.064	0.092	0.118	0.108
c. v. (%)	95.42	73.40	26.05	24.14	27.96	18.32

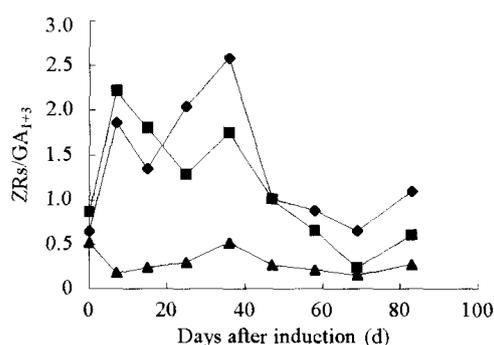


Fig. 1. Change of the content of ZR/GA_{1+3} in leaves in the process of inducing longan to form floral bud treated with $KClO_3$. ◆: $KClO_3$ 700g+ CTK 50g+ KH_2PO_4 300g; ■ $KClO_3$ 700g+ KH_2PO_4 300g ; ▲: water+ KH_2PO_4 300g. (陳及李, 2004)

2. 硝酸還原假說

Matsumoto 等人(2007a)試驗結果顯示 2 gal (7.6L) 的漂白水較氯酸鉀可以在早期達到較高的催花效果。Sritontip 等人(2005)的試驗結果也顯示次氯酸鈉、次氯酸鈣也都具良好催花效果。因此也對於氯酸鉀的催花機制提供一線索。

在阿拉伯芥上的試驗結果顯示氯酸鹽處理者與硝酸鹽處理者，皆可有硝酸還原酶(Nitrate reductase, NR)RNA 之表現，顯示硝酸還原酶也參予氯酸鹽的還原反應(Fig.

2)(LaBrie *et al.*, 1991)。硝酸還原酶可將硝酸還原成亞硝酸，另一方面

也可將氯酸還原成亞氯酸。Fig. 3 為氯酸鉀處理後植株葉片中氯酸鹽含量(A)與

亞氯酸含量(B)之變化，結果顯示施藥後 18 天，有氯酸鹽處理者葉片中氯酸鹽含量會達到最高，隨後兩者皆呈現急速下降的趨勢，到了施藥後 56 天皆維持在非常低的濃度；而在亞氯酸含量變化方面，有含氯酸鹽處理者亦在施藥後 18 天內快速上升，之後雖有些微下降的趨勢，即使到了施藥後 56 天，還可維持在 $4 \mu\text{mol}$ 以上，此結果顯示氯酸鹽於施用後快速被還原成亞氯酸(Huang *et al.*, 2006)，因此硝酸還原酶可能優先於氯酸的還原作用。

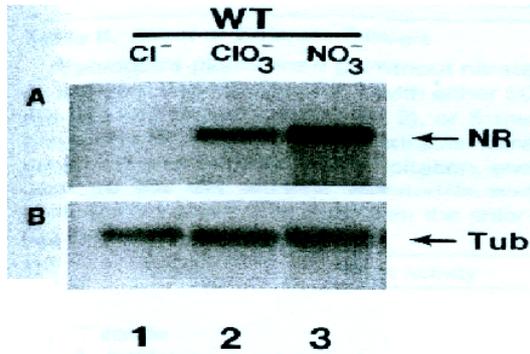


Fig. 2. RNA blot analysis. wild-type, grown in the absence of nitrate (with ammonia as the nitrogen source) were treated with either 50 nM KCl (lanes 1), 50nM KClO₃(lanes 2), or 5mM

Matsumoto 等人(2007b)施用氯酸鉀、漂白水、硝酸鉀、漂白水+硝酸鉀及亞氯酸鈉處理調查硝酸還原酶活性變化，結果如 Fig. 4 所示，單獨硝酸鉀處理者，其硝酸還原酶活性在處理後 2 周顯著高於處理後 1 周，其餘之氯酸鉀、漂白水、漂白水+硝酸鉀及亞氯酸鈉處理者，其硝酸還原酶活性於處理後 2 周顯著低於處理後一周，顯示硝酸還原酶活性受氯酸鹽藥劑處理後會隨時間增加而受到抑制。

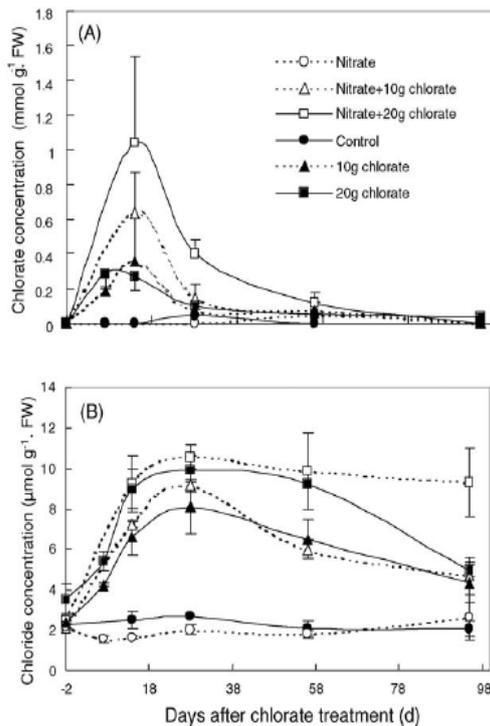


Fig. 3. Changes in leaf chlorate and chloride concentrations of potted 'Shixia' longan trees after treatment with potassium chlorate and/or potassium nitrate (n = 5). (Huang *et al.*,

2006)

上述結果顯示硝酸還原酶的活性在施藥後呈現下降趨勢，因此氯酸鉀會去干擾了硝酸還原酶的還原過程，降低了其活性，但此一變化趨勢是如何影響到花芽分

化的結果尚未明瞭。因此學者就目前得知結果推測：氯酸優先於硝酸參與硝酸還原酶過程產生亞氯酸，而亞氯酸則不斷累積，最後亞氯酸回饋抑制體內硝酸還原酶的活性，當硝酸還原酶受到抑制，原先硝酸要還原成亞硝酸的過程亦無法順利進行，最終影響了植物氮代謝和蛋白質合成過程，抑制氨態氮的形成，提高了植物體內的碳氮比(C/N ratio)，有利於成花(LaBrie *et al.*, 1991; Subhadrabandhu and Yapwattanaphun, 2001)。

結論

關於氯酸鉀誘導龍眼開花機制的研究，雖然提出了各種推測與假說，但都未能從本質上來解釋其誘導龍眼成花的機制，因此藉由了解現有的假說，可思考下一步果樹開花的研究方向。本報告顯示，氯酸鉀施用後，有促進龍眼開花的效果。Wangsin 和 Pankasemsuk(2005)認為經氯酸鹽處理後，引起的荷爾蒙變化可能是導致了有利開花的荷爾蒙環境。而陳及李(2004)與 Grochowska(1984)的報告皆認為可用 Zeatin/GA 的值作為果樹開花的參考。然而荷爾蒙平衡假說只是提出花芽分化所需的一個“狀態條件”即花芽分化所需的荷爾蒙環境，而不能說明荷爾蒙在花芽分化中的動態作用，花芽分化的不同階段可能對荷爾蒙的平衡有不同要求。但荷爾蒙的變化終究是氯酸鉀處理後所觀察到的現象，而事實上是荷爾蒙環境的改變有利於催花，或是芽體已經接收催花的信號，而去改變荷爾蒙，使其成為催花後

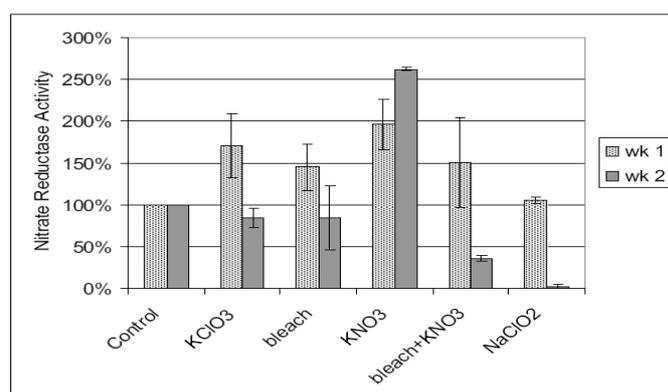


Fig. 4. Relative nitrate activity of field grown 'Egami' longan plants treated with potassium chlorate (KClO₃), bleach (NaOCl), potassium nitrate (KNO₃), bleach plus KNO₃ or sodium chlorite (NaClO₂) one and two weeks after treatment. Bars represent standard error. (Matsumoto *et al.*, 2007b)

的結果，其中的因果關係有待思考。

由於漂白水可取代氯酸鉀而應用於龍眼催花，因此推測可能的機制為氯酸優先於硝酸參與硝酸還原酶過程產生亞氯酸，亞氯酸抑制體內硝酸還原酶的活性，干擾了植物氮代謝和蛋白質合成過程，抑制氨態氮的形成，提高了C/N比，而有利於成花(LaBrie *et al.*, 1991; Subhadrabandhu and Yapwattanaphun, 2001)。但 Wangsin 及

Pankasemsuk(2005)的研究結果顯示，氯酸鉀對碳氮比無顯著影響，Huang 等人(2006)則指出盆栽龍眼施用氯酸鹽後會破壞葉綠體，對光合作用產生抑制，Matsumoto(2006)的研究中亦無分

離出任何與氮利用(例如硝酸還原酶)相關的基因,雖然 Matsumoto(2006)認為這可能氮利用的基因其轉錄調節的作用是發生在花芽創始的更早之前,例如在氯酸鉀施用後即產生作用,但由許多試驗結果顯示氯酸鉀對碳與氮的含量變化並無法提高碳氮比值,因此氯酸鉀催花的效果不一定是藉由改變碳氮比的結果。

在植物開花過程中,莖頂分生組織由營養狀態轉變為生殖態的花原體創始為開花過程的分界點,其控制機制錯綜複雜,因此 Bernier(1988)提出「多因子控制模式」試圖予以解釋,亦即此轉變過程由許多因子控制,例如植物體本身的營養狀態、荷爾蒙或外在的因子如溫度、水分、日照等,有時各因子之間可以互相取代,因此有些因子為非絕對必需的,例如在龍眼中低溫是促進花芽分化的因子,但氯酸鉀卻具有取代低溫的效果。未來多年生木本果樹的開花機制應可利用此種調控方法進行深入探索。

參考文獻

1. 陳清西 李松剛. 2004. 氯酸鉀誘導龍眼成花與內源激素的變化. 園藝學報 31:451-455.
2. 顏昌瑞 趙政男 張哲璋. 2001. 化學藥劑對龍眼催花之影響. 中國園藝 47:195-200.
3. Bernier, G. 1988. The control of flower evocation and morphogenesis. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39:195-219.
4. Grochowska, M. J., A. Karaszewska, B. Jankowska, and A. Mika. 1984. The pattern of hormones of intact apple shoots and its changes after spraying with growth regulators. Acta Hort. 149:25 - 38.
5. Huang, X. M., J. M. Lu, H. C. Wang, C. L. Zhang, L. Xie, R. T. Yang, J. G. Li, and H. B. Huang. 2006. Nitrate reduces the detrimental effect of potassium chlorate on longan (*Dimocarpus Longan* Lour.) trees. Scientia Hort. 108:151-156.
6. LaBrie, S. T., J. Q. Wikinson, and N. M. Crawford. 1991. Effect of chlorate treatment on nitrate reductase and nitrite reductase gene expression in *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol. 97:873-879.
7. Manochai, P., P. Sruamsiri, W. Wiriya-alingkorn, D. Naphrom, M. Hegele, and F. Bangerth. 2005. Year around off season flower induction in longan (*Dimocarpus longan*, Lour.) trees by KC103 applications: potentials and problems. Scientia Hort. 104:379-390. (Review)
8. Matsumoto, T. K. 2006. Genes uniquely expressed in vegetative and potassium chlorate induced floral buds of *Dimocarpus longan*. Plant Sci. 170:500-510.
9. Matsumoto, T. K., M. A. Nagao, and B. Mackey. 2007. Off-season flower induction of longan with potassium chlorate, sodium chlorite, and sodium hypochlorite. HortTech. 17:296-300.
10. Matsumoto, T. K., T. Tsumura, and F. Zee. 2007b. Exploring the mechanism of potassium chlorate-induced flowering in *Dimocarpus longan*. Acta Hort. 738:451-458.
11. Potchanasin, P., K. Sringarm, D. Naphrom, and K. F. Bangerth. 2009a.

Floral induction in longan (*Dimocarpus longan*, Lour.) trees IV. The essentiality of mature leaves for potassium chlorate induced floral induction and associated hormonal changes. *Scientia Hort.* 122:312-317.

12. Potchanasin, P., K. Sringarm, P. Sruamsiri, and K. F. Bangerth. 2009b. Floral induction (FI) in longan (*Dimocarpus longan*, Lour.) trees: Part I. Low temperature and potassium chlorate effects on FI and hormonal changes exerted in terminal buds and sub-apical tissue. *Scientia Hort.* 122:288-294.
13. Sritontip, C., Y. Khaosumain, S. Changjaraja, and R. Poruksa. 2005. Effect of potassium chlorate, sodium hypochlorite and calcium hypochlorite on flowering and some physiological changes in 'Do' longan. *Acta Hort.* 665:269-274.
14. Subhadrabandhu, S. and C. Yapwattanaphun. 2001. Regulation off season flowering of longan in Thailand. *Acta Hort.* 558: 193-198.
15. Wangsin, N. and T. Pankasemsuk. 2005. Effect of potassium chlorate on flowering, total nitrogen, total nonstructural carbohydrate, C/N ratio, and contents of cytokinin-like and gibberellin-like substance in stem apex of 'Do' longan. *Acta Hort.* 665:255-258.