

荔枝開花與花序形態

林宗賢

國立臺灣大學園藝學系

摘 要

本省荔枝黑葉品種花之呼喚 (flower evocation) 時期在11月至1月間，外表特徵為頂芽與腋芽行短暫生長，但節間短、絨毛多，葉原體未進一步發育成羽狀複葉而退化成苞片，此構造暫稱為花序原體。花之呼喚發生後縱使形成所謂的花序原體，但小花並不一定保證形成，在果園中一些所謂的花序原體回轉發育成多分支的營養梢，此即所通稱的「部份呼喚」。花序上之各小花原體必須等到元月花序原體進一步伸長與形成更多分支時才陸續由基部往頂部形成。各種花器在元月至3月間分化，而於3月下旬至4月上旬開花。

荔枝花序屬於二出聚繖型之圓錐花序，即雖具有圓錐花序之輪廓，但每一基本單位為二出之聚繖花序 (dichasium)。每一小花序單位上着生 2~3 級小花；幾乎所有的兩性偏雌花均着於每一小花序之第一級；圓錐花序基部、中部與頂部的花性比例相似。

前 言

荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 為原產我國南部之重要亞熱帶果樹，本省栽培面積亦已達九千餘公頃，直追椪果與柑桔類之後而為本省第三重要果樹，我國對荔枝栽培與有關形態、生理加以深入研究者當推國立中興大學已榮退之黃弼臣教授，所著之「荔枝」一書⁽¹⁾為栽培與研究人員必備經典。由於果皮鮮紅，果肉晶瑩肥潤、味甘多汁，廣受中外人士喜愛。但在本省荔枝廣植於山坡地，管理較粗放，又因產期頗為集中，兼以採收後向不注重保鮮，因此迄未受應有重視。鑒於近年來澳洲、以色列與美國各地對於荔枝研究日益重視，吾人對原產我國的它應多加珍惜與研究。何況荔枝在本省栽培上並非已毫無缺點而不須加以深入探討，相反地，荔枝每株樹結果並不穩定，其主因係由於無法年年開花，亦即於冬春之交，枝梢頂端本應抽出花穗，但或僅見着生紫紅色嫩葉的營養梢。因此，如何控制營養梢，並引導進行生殖生長誠為荔枝栽培與研究之主要課題。更有進者，由於荔枝產期頗為集中，若能設法利用栽培技術或施用化學物質調節或控制開花時期，荔枝產業必能更上一層樓。

雖然低溫與土壤水分逆境促進荔枝開花^(3,4,10)，但開花的控制機制仍待研究。由於開花係一種甚為複雜的過程，本文試自形態上的觀點，重新探討荔枝在花序原體形成、小花原體的創始與花器的形成期間所產生的變化，更進而說明花序形態與花性分佈的關係，冀能藉以做為研究各種開花過程中控制因子與生理變化的基礎。

內 容

(一) 一般植物的開花過程

由於對植物開花的各種過程所使用的名稱尚未統一，故暫採 Bernier 諸氏於 1981 與 1985 年出版之 "The Physiology of Flowering" 三冊書^(5,6,8)中所使用的名稱以便說明荔枝在開花過程中形

態上的變化。

開花現象分成兩主要步驟：1. 花原體的創始 (the initiation of flower primordia)，2. 花原體發育至成型的花⁽⁵⁾。後者包含花器的形成與花粉及胚囊的分化，一般而言，一旦花原體（若在花序，則指小花原體 (floret primordium) 形成後，其次步驟大都能依序發生⁽⁹⁾（雖然花器的形成或花粉及胚囊的分化仍受許多因子控制，詳參 Kinet 諸氏⁽⁸⁾）；相反的，莖頂中分生組織由營養態轉變成生殖態的花原體創始為開花過程的轉捩點亦最為複雜，迄今仍為許多開花生理學家鑽研的重點。

莖頂的分生組織 (meristem) 尚未形成花原體前，莖頂由營養態至生殖態的轉變過程，因有別於在葉片中的誘導 (induction) 過程，因此 Evans⁽⁷⁾ 建議稱為呼喚、喚醒或招魂 (evocation)。由於莖頂在花原體形成前過渡期間的變化在最近廿年來漸受重視與廣泛研究，「花的呼喚」一詞已普受植物開花生理學者引用。在花的呼喚期間莖頂中各層次的變化項目甚多⁽⁶⁾，其中某些變化可能為開花的必要條件，但非充分條件，亦即該等變化縱使發生，尚不能表示該莖頂之分生組織必能轉變成花原體或小花原體。可見花的呼喚係在小花原體形成前發生，其控制因素可能為數頗多，當該等因素無法全部滿足時，則形成既非營養態亦非生殖態的中間型，這現象稱為部份呼喚 (partial evocation)⁽⁶⁾。

(二) 荔枝營養態莖頂與花之呼喚

荔枝枝梢一年當中可生長數次，各梢以單 S 型曲線方式生長 (1; 林宗賢, 未發表資料)。頂梢未萌芽前之莖頂含 3~7 緊密環抱的葉原體 (圖 1a)，在第 3、4 葉原體以上的葉腋中均着生有明顯的側芽 (圖 1b)，在頂芽基部葉腋亦可能形成第二級腋芽 (圖 2a)，在同屬圓錐花序的檸檬⁽²⁾或胡榛子⁽¹³⁾ 中側芽的發生可當做花呼喚的開始，但此原則似不適用於荔枝，因營養芽中側芽亦頗明顯。無論如何，營養態莖頂的分生組織中周邊區域 (peripheral zone) 的細胞分裂頻率似較中央區域 (central zone) 高 (圖 2b)，因前者係形成葉原體的部位。

荔枝進入花之呼喚期，與營養態相較，頂芽產生了許多變化，頂芽萌發快速生長但隨即停止，節間甚短；在頂芽生長時，葉原體並未擴張成常見的羽狀複葉，相反地，該等構造退化形成苞片，苞片或殘留、或脫落；又靠近莖頂之葉原體不若營養態那般緊密環抱 (圖 3a)。某些側芽亦與主軸相似，進行短暫生長，節間短，葉原體也多退化成苞片 (圖 3b)，此等於初期形成粗短而分支多的構造多少均有一段靜止期 (quiescent period)，故呈棕褐色。此與長而無分支，具正常葉片的淺綠或淺褐營養性新梢 (圖 4a) 相異。當荔枝頂芽萌成具備將來圓錐花序主軸與分支的原始構造時，可謂早已進入呼喚階段了，該原始構造可暫稱為「花序原體」(inflorescence primordium)。

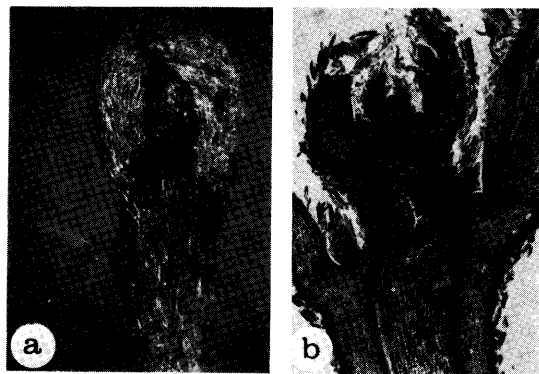


圖 1. 荔枝營養梢莖頂 a. 莖頂；b. 莖頂縱剖面

Fig. 1. Apex of litchi shoot. a. Shoot apex. b. Longitudinal section of shoot apex showing terminal meristem and axillary buds.

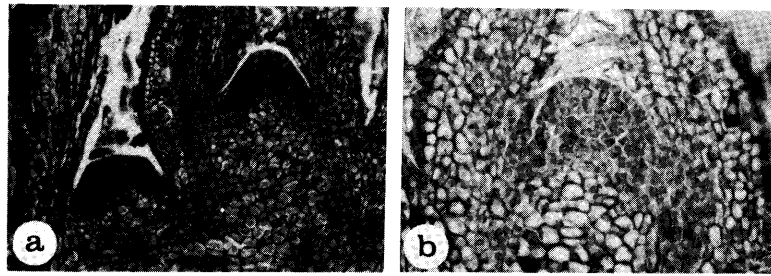


圖 2. 荔枝營養梢之側芽 a. 具有兩級之側芽縱剖面；b. 側芽分生組織縱剖面
 Fig. 2. Axillary buds of vegetative shoot in litchi. a. Longitudinal section of two orders of axillary buds. b. Longitudinal section of axillary buds.

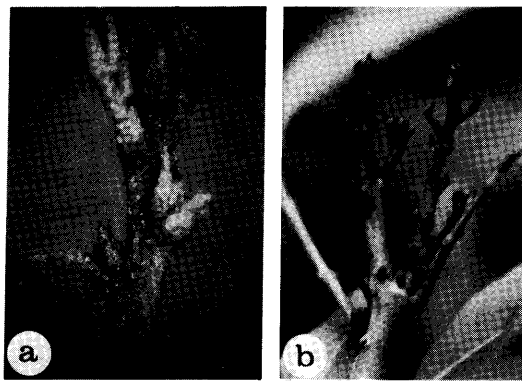


圖 3. 荔枝花之呼喚 a. 花之呼喚前期，側芽明顯，葉原體形成苞片並脫落；
 b. 花之呼喚後期，形成分支、苞片眾多的花序原體
 Fig. 3. Flower evocation in litchi. a. Early evocational stage. Axillary buds clearly seen and leaf primordia transformed into bracts and then abscised. b. Late evocational stage. Inflorescence primordium with many branches and bracts.

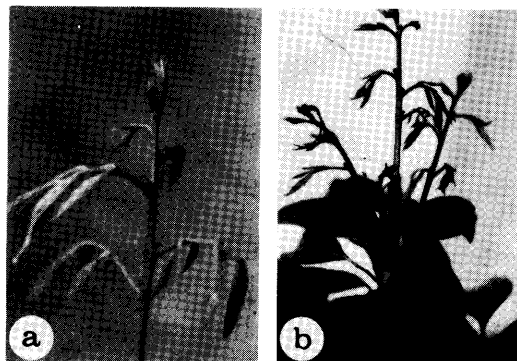


圖 4. 荔枝營養梢 a. 正常的營養梢；b. 部份呼喚的營養梢
 Fig. 4. Vegetative shoot of litchi. a. Normal vegetative shoot. b. Vegetative shoot from partial evocation.

荔枝花之呼喚期以黑葉品種為例，通常在11月至1月間發生，但早在9月中旬即可發生，也有遲至2月者，然而後者之分支較不明顯。「花序原體」的形成並不意謂小花原體必會形成，在田間可觀察到該等「花序原體」會再逆轉回復至營養梢狀態，亦即主軸或分支再生長成帶葉、少有明顯側芽之枝梢（圖 4 b）。由此可推測小花原體在花序原體形成後並不一定立即形成，亦即在呼喚期的11月至12月小花原體可能尚未發生。事實上，經以光學顯微鏡檢查石臘切片，花序原體中之側芽或頂芽之分生組織（圖 5 a）雖較營養態者（圖 5 b）為大，但尚未形成將來構成圓錐花序之各小花原體而只停留在花序第一或第二級分支原體的階段。

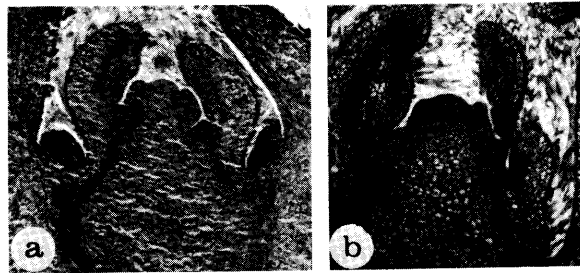


圖 5. a. 荔枝花序原體頂端縱剖面；b. 荔枝營養梢莖頂縱剖面
Fig. 5. a. Longitudinal section of apex in inflorescence primordium.
b. Longitudinal section of apex in vegetative shoot.

(三) 荔枝小花原體創始與小花發育

如上述，11月至12月間形成的花序原體通常有一段靜止期，須至翌年1月至2月間，花序原體再急遽生長分化，花序原體主軸之伸長與 Menzel⁽¹¹⁾ 所觀察者相似，以單 S 型曲線生長（圖 6），花序

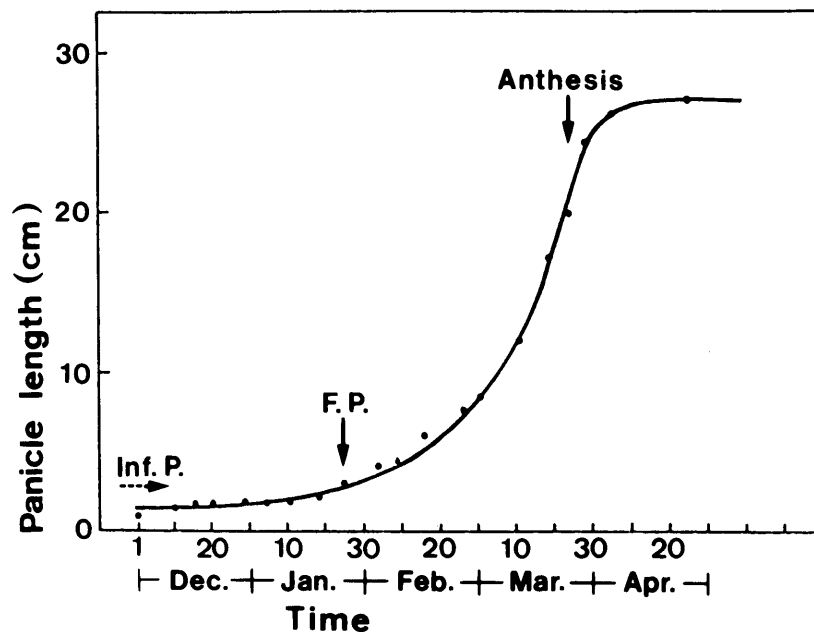


圖 6. 荔枝花序主軸伸長生長情況 (Inf. P. 花序原體, F. P. 小花原體)。
Fig. 6. Axial growth in litchi inflorescence. (Inf. P.: inflorescence primordium, F. P.: floret primordium)

主軸與其上之分支除原已形成的腋芽抽長外，在生長過程中亦同時繼續分化新的側芽而組成完整的花序分支主體（圖 7）。在主軸與各分支抽長時，各分支上的分生組織急速分裂，形成寬而高的圓頂形小花原體（圖 8a, 8b）；小花原體形成後，可能會進而形成次一級的小花原體（圖 8b），因而形成多分支的狀態，每一分支基部均着生苞片，每一分支頂之分生組織均轉化成小花原體（圖 9），各小花原體緊接著進行花器分化，依次形成萼片、雄蕊（圖 10a）與心皮（圖 10b）。無論小花原體或花器的形成順序，在花序的一級分支而言，係由基部往頂端方向進行，但在二級或三級分支上則以固定的二分生方式分化，並且由頂端往基部分化（圖 11a）形成二出聚繖花序（biparous cyme or dichasium）（圖 11b）。花器分化後，各小花之花粉或/與胚囊亦陸續形成而於 3 月底或 4 月初小花開放。



圖 7. 荔枝花序伸長生長、小花原體急速形成（即抽穗）中。
Fig. 7. Elongating litchi inflorescence with initiating floret primordia.

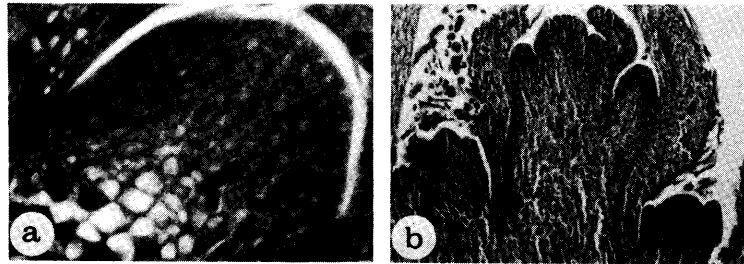


圖 8. 荔枝花序原體上小花原體創始花序。 a. 小花原體形成中； b. 小花原體形成中

Fig. 8. Initiation of floret primordium. a. Longitudinal section of initiating floret primordium. b. Longitudinal section of elongating inflorescence showing the initiating floret primordium.



圖 9. 小花花器形成中的多分支荔枝花序，多數小花原體具有萼片，每一分支基部着生苞片。

Fig. 9. Differentiation of floral parts on branching inflorescence. Calyx shown on each floret primordium and bract at the base of each branch.

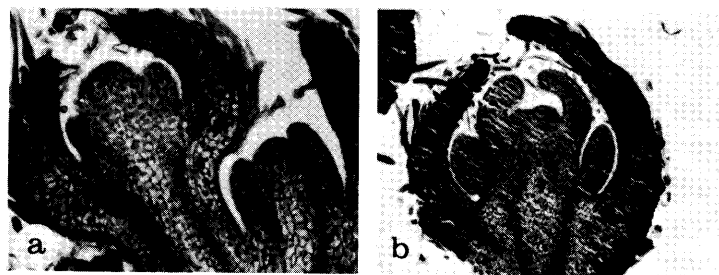


圖 10. 花器分化中的荔枝小花 a. 頂端小花萼片分化完成，雄蕊分化中，基部小花萼片分化中； b. 心皮分化中的荔枝小花。

Fig. 10. Differentiating litchi florets. a. Calyx differentiated in the terminal floret but differentiating in the basal one. Stamen differentiating in the terminal one but still undifferentiated in the basal one. b. Differentiating floret up to the carpel stage.



圖 11. 荔枝二出聚繖花序 a. 小花花器分化中的二出聚繖花序縱剖面； b. 分化中的二出聚繖花序。

Fig. 11. Dichasium (biparous cyme) of litchi. a. Longitudinal section of differentiating dichasium. b. Differentiating dichasium.

綜上所述，荔枝黑葉品種開花過程與發生時期可示如表 1。

表 1. 荔枝開花之主要過程
Table 1. Flowering stages in litchi

階 段	Stage	時間	Period
1. 花的呼喚（形成花序原體）	Flower evocation, formation of inflorescence primordium	11月至1月	Nov. - Jan.
2. 花序伸長與分支，小花創始（形成小花原體）	Inflorescence elongating and branching, initiation of floret primordium	1月至2月	Jan. - Feb.
3. 花器分化與形成花粉、胚囊	Differentiation of floral parts, formation of pollen and embryo sac	2月至3月	Feb. - Mar.
4. 小花開放	Anthesis	3月至4月	Mar. - Apr.

荔枝開花過程因時期的不同在形態上有明顯的變化，在11月至1月中，花的呼喚過程中最主要的形態特徵係形成所謂的花序原體，小花原體、花器須遲至花序原體於1月至2月間進一步抽長時（圖6、表1）方開始形成，而非如 Menzel⁽¹¹⁾ 所謂的在花序形成階段即開始進行，推其因，可能係該綜論 (review) 所根據的研究報告中並未很精確地列出各期間所發生的開花過程以致誤導發生。

由上述，荔枝開花過程雖頗為複雜，但仍有脈絡可尋，若要控制荔枝開花，似宜分別研究「花的呼喚」與小花形成的影響因子與生理變化，此種各個擊破可能要比一竿到底的戰術來得有效。

(四) 荔枝花序形態與花性

荔枝花穗着生於枝梢頂端與靠近頂部的葉腋中，屬於圓錐花序⁽¹⁾。如上述，荔枝花穗輪廓雖為無限型的圓錐花序，但若仔細觀察，可發現每一小花序單位為有限型的二出聚繖花序，故嚴格言之，荔枝花序應為由二出聚繖花序組成的圓錐花序(panicle of dichasium 或 panicle of biparous cyme)。

荔枝為雌雄同株異花⁽¹⁾，依開花時間的先後可將小花分成：第 I 型的雄花、第 II 型的偏雌花與第 III 型的偏雄花，其中雄花最早開放⁽¹²⁾，但亦有人認為偏雌花最早⁽¹¹⁾，無論如何，咸認為偏雌花較慢開放，但經仔細調查黑葉品種，仍有些植株偏雌花較早開放，因此該原則並非一成不變。若改由花朵着生位置來探討花性分佈可能更有意義。因為荔枝每一小花序為二出聚繖型，居頂者先開，為第一級花(計 1 朵)，花梗基部再生 2 朵第二級花，再同法着生 4 朵第三級花(圖 12)，經調查，無論是偏雌花或雄花(含偏雄花)先開，偏雌花幾乎全部着生在第一級，第二級花主要偏雄性，第三級則多屬雄性(表 2)，可見心皮中子房發育程度依着生級數增加而遞減；在椽果中兩性花的分佈比例亦有相

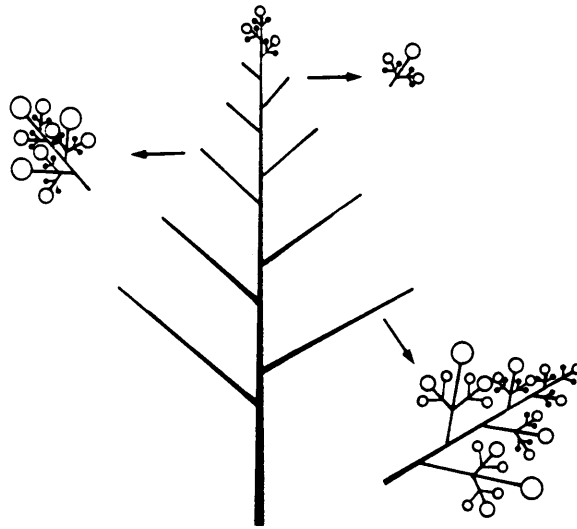


圖 12. 荔枝二出聚繖型圓錐花序示意圖
Fig. 12. Sketch of panicle of dichasium in litchi.

表 2. 荔枝花序上依據小花着生位置的花性比例(%)

Table 2. Percentages of different floral types on different locations of dichasium in litchi inflorescence

	第一級 (I°)			第二級 (II°)			第三級 (III°)		
	雄 Male	偏雄 male Hermaphrodite functioning as	偏雌 female	雄 Male	偏雄 male Hermaphrodite functioning as	偏雌 female	雄 Male	偏雄 male Hermaphrodite functioning as	偏雌 female
雌花先開 Hermaphrodites functioning as female open first	5.5	51.0	43.5	16.5	83.5	0	94.1	5.9	0
雄花先開 Male flowers open first	6.7	34.4	58.9	42.8	54.4	2.8	7.8	21.5	0

同趨勢（林宗賢、繆八龍，未發表資料）。又若將荔枝的花序由基部至頂端依距離分成五等分，藉以探討偏雌花在各級花中佔的比例，其偏雌花所佔比例似不因花序部位有所差異（表3）。雖然影響花性的因素甚多，但由上述，小花着生部位亦為影響花性的主因之一。

表 3. 花序上不同位置荔枝偏雌花的着生百分率

Table 3. Percentage of hermaphrodites functioning as female on different portions of an inflorescence in litchi

	I°	II°	III°
1 基部 Basal	60.6	4.6	0
2	56.8	2.2	0
3	54.9	2.6	0
4	59.4	9.6	0
5 頂部 Terminal	65.3	3.6	0
平均 Average	59.4	4.5	0

既然荔枝偏雌花着生於二出聚繖花序之第一級位置，又第一級花朵最先開放，但在整個花序花朵開放過程中花性分佈又如何？經調查，偏雌花在整個花序中比例不高，而且開放時間均集中於開放前期，開放後期主要為偏雄花或雄花（圖13）。

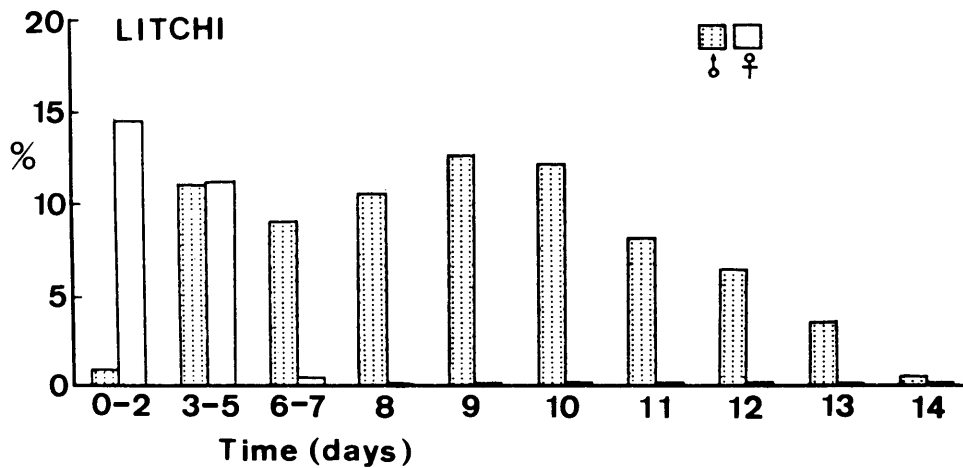


圖 13. 荔枝花序第一花朵開放後偏雌與雄花（含偏雄花）比率的變化情形。

Fig. 13. Changes in percentages of male and female flowers on each inflorescence during anthesis period.

結 論

荔枝開花過程頗為複雜，但在形態變化上可分成各種不同階段，最初在莖頂的變化為形成所謂花序原體的呼喚過程，小花原體須在花序原體呼喚完成後進一步伸長生長時方形成，若呼喚過程不完全，所謂的花序原體會再逆轉成營養梢。小花原體形成後雖能順利進行花器分化，但雄蕊或心皮發育的程度則依在花序上着生的位置有所差異，一般而言，在圓錐花序的二出聚繖型小花序上，偏雌花多着生於第一級小花上，由此可見荔枝開花不僅過程頗為複雜，其影響因素在各步驟亦可能不盡相同，為能有效控制荔枝開花與結果，有關控制花呼喚的要件與影響小花創始、花性變異的因素均值得進一步探討。

誌 謝

本文大部份試驗結果蒙行政院國家科學委員會 NSC 75-0409-B002-53 經費補助，又承顏秀芬、繆八龍與邱輝龍諸君在實驗上的襄助，謹表由衷謝意。

引 用 文 獻

1. 黃弼臣 1966 荔枝 廣益印書局。
2. 許仁宏 1981 椪果的花芽分化 科學發展 9:865-870。
3. 鄧永興 1985 荔枝之花芽分化 (林信山編 果樹產期調節研討會專集) 臺中區農業改良場特刊第1號 p. 125-129。
4. 顏昌瑞、歐錫坤 1985 本省荔枝延長產期之檢討 同上 p. 131-135.
5. Bernier, G., J.-M. Kinet and R. M. Sachs. 1981. The physiology of flowering. Vol. 1. The initiation of flowers. CRC Press. 149pp.
6. Bernier, G., J.-M. Kinet and R. M. Sachs. 1981. The physiology of flowering. Vol. 2. Transition to reproductive growth. CRC Press. 231pp.
7. Evans, L. T. 1969. The nature of flower induction. *In*: The induction of flowering. Some case histories, ed. L. T. Evans, pp. 457-480. MacMillan, Melbourne.
8. Kinet, J.-M., R. M. Sachs and G. Bernier. 1985. The physiology of flowering. Vol. 3. The development of flowers. CRC Press. 274pp.
9. Lang, A. 1965. Physiology of flower initiation. Encyclopedia of plant physiology. Vol 15, part 1, pp. 1380-1536. Springer, Berlin.
10. Menzel, C. M. 1983. The control of floral initiation in lychee: a review. *Scient. Hort.* 21:201-215.
11. Menzel, C. M. 1984. The pattern and control of reproductive development in lychee: a review. *Scient. Hort.* 22:333-345.
12. Mustard, M. J. 1960. Megametophytes of the lychee (*Litchi chinensis* Sonn.). *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 75:292-304.
13. Takeda, F., J. C. Crane and J. Lin. 1979. Pistillate flower development in pistachio. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104:229-232.

討 論

謝順景問：

1. 荔枝的生產限於 6~7 月之兩個月期間，過於短暫，產期之調節非常重要而迫切。荔枝之開花特性似乎為遺傳性狀，是品種的特性，而似乎很難用日照或溫度處理來促進開花，因為廣大的果園內做溫度及光照的處理，在實用上有困難。利用植物賀爾蒙來調節產期，有人認為不可行。在此情形下究竟應該用何種方法較好？

2. 用人工誘變的方法誘導出早開花或遲開花的品系的方法之應用可能性有多大？

林宗賢答：

1. 很贊同荔枝開花期受遺傳基因控制的高見，但其顯現仍可能受到環境因子的影響，因此，為控制荔枝的開花期，在理論上可由改變遺傳基因與控制環境因子兩方面着手。有關遺傳基因方面，除可如在上次研討會中，鄧永興與顏昌瑞及歐錫坤諸位先生所提，依地區種植不同的現有品種外，本人建議再廣蒐種源，擴大遺傳基礎，以做為改變開花期的研究材料。至於以人工誘變誘導早開花或遲開花不失為一良策，但必須注意到經誘變後的營養生長與生殖生長是否會有劣化現象。

2. 有關環境因子問題，依據現有資料，荔枝開花似與日照無關，涼溫可促進開花。如您所提，溫度處理在田間不易實施，但竊以為荔枝開花的控制並不單只溫度一種因素，當可利用其他因素的控制達到相同的開花效果，而這些因素的闡明，尚待專家與農民的共同努力。有關植物生長調節劑的施用，只要有效、成本低、對人體健康及樹勢不會有不良影響而且對生態環境不會造成污染，個人不覺得不可行。

3. 本文探討重點在於荔枝開花過程形態變化的闡述，希以此為基礎，進一步探究荔枝在開花過程中各種生理、生化的變化，再研究影響該等變化的因素，由此，以人為控制荔枝開花的研究方更為踏實。若一味的嘗試錯誤 (try and error) 或是噴了化學藥品就祈求奇蹟出現的方式 (spray and pray)，可能會浪費更多的人力與財力。

莊耿彰問：

1. 荔枝之“不歸路”可能是一點或一個時期，但目前是否能確認這一點發生在“花之呼喚”期或抽穗期？

2. 在“花之呼喚”末期，除去其短暫生長之短梢，在樹體生理上是不是重新進入“花之呼喚”期，其對產量會造成何種影響？

林宗賢答：

1. 這是個很重要而且是很好的問題。如本文所述，在荔枝中，花之呼喚期僅形成花序原體，小花原體與花器形成須在花序原體伸長期（俗稱抽穗期）才會進行。對一般植物而言，當小花原體形成後，就已達到「不歸路」的境界了，若荔枝亦屬此範疇，其「不歸路」似在花呼喚期之末或在抽穗期之初，但仍待進一步鑒定。

2. 須特別聲明的是文中所述的「行短暫生長的短梢」係成為花序原體的主軸或側支，而非營養生長（雖然可能逆轉至營養梢）。在花之呼喚末期，如除去該等短梢，其下的側芽將可能萌發，而該等重新萌發的芽體是否會再進入花之呼喚期則須視內在與外在因子而定，若能再進入花之呼喚，則將來可能會再形成花穗，至於產量係受甚多因子影響，無法依花穗形成即遽下斷言。

余增廷問：

如何促進荔枝開花期的授粉率及結果率？

林宗賢答：

有關影響荔枝授粉率或最初結果率的因子尚未完全闡明，謹就前人研究成果敬覆如下；

1. 促進授粉率方法：

- a. 爲蟲媒花，利用昆蟲可提高授粉率；
 - b. 開花之前或開花期間減少逆境的發生，如土壤過於乾燥，小花可能無法順利發育；夜溫太高時，雌花開花時間縮短。
2. 促進着果方法：
- a. 在氮肥缺乏地區，在開花之前或開花期間施用適量氮肥；
 - b. 在水分逆境情況下（如低土壤水分含量、高氣溫、低相對濕度、強風等），結果率降低，因此，須避免或減少該等逆境產生；
 - c. 在某些品種中，着果率與雌花所佔比率呈正相關，因此設法提高雌花率可提高着果率。

**FLOWERING AND MORPHOLOGY OF INFLORESCENCE
IN *Litchi chinensis* Sonn.**

Tzong-Shyan Lin

Department of Horticulture, National Taiwan University.

ABSTRACT

Flower evocation in litchi (cv. Black-Leaf) occurred between November and January in Taiwan area and was characterized macromorphologically by formation of bracts, initiation and precocious but transient growth of axillary buds. This resulted in the formation of inflorescence primordium. Partial evocation was found in the orchard and the leafy shoots grew out from the so called "inflorescence primordia." The flower (flore) primordium did not initiate until further elongation and branching of the inflorescence primordium began in January. The floral parts differentiated between January and March. The inflorescence was classified as panicle of dichasium i.e., the general feature was panicle type but the individual units were of "biparous cyme" ("dichasium"). There were 2 to 3 orders of flowers on each dichasium. Almost all the hermaphrodites functioning as female were borne on the first order of each dichasium. The sex ratio of the flowers was similar among the basal, middle, and upper parts of the inflorescence.