

植物生長調節劑在春化型花卉上之應用

李 晔

國立台灣大學園藝系

摘 要

具有春化需求的植物，一般多為簇生性 (rosette plants)，其開花常伴隨抽苔現象 (bolting)。本文討論春化作用的研究歷史與定義，與 GA_3 的關係，並舉菊花和星辰花為例，說明品種間於不同生育環境下反應不同，難於簡化概述。

前 言

追溯春化作用的研究歷史與定義，對於植物生長調節劑在春化型花卉之利用，具有相當意義。1857年，Klippart 首先證明冬季的許多氣候因子中，低溫對開花是最重要的決定因子；到1918年，Gassner 發現許多二年生植物 (biennials) 及越冬一年生植物 (winter annuals)，需要經過一段時間的低溫，才能開花，他也發現穀類剛吸水膨脹發芽的種子已能感受低溫的影響；1928年，俄人 Lysenko 發現穀類種子稍微浸潤吸水，就能感受到低溫的作用，可以不需等到發芽就播種，免除不能使用播種機的困難。在俄文中，春麥是 jarovoe (jar 意為春神)，所以他就把這種令冬麥變成春麥的過程，名之為 jarovization，以後翻譯成 vernalization (拉丁語 verum 意為春天) (文獻見 Purvis⁽⁵⁷⁾)。

Lang 把植物的整個開花過程分為四個時期：(1)花的發生 (flower initiation) 為從營養生長點變成花芽分生組織的轉變時期；(2)花的分化 (flower differentiation) 為花部器官形成的時期；(3)花的成熟 (flower maturation) 為花部生長，孢子組織分化，行減數分裂，花粉和胚囊發育的時期；(4)花的綻放 (flower anthesis)。Chouard⁽¹⁶⁾對春化作用的定義為：以人為低溫處理取代自然冬季環境，使處理後的植物花原體得以發生的作用；亦即植物在低溫當時並未花芽分化，只是一段預備過程，等再進入高溫時花芽才分化。而 Lang⁽⁴³⁾則定義為：經歷一段時期的低溫對植物花芽形成的促進作用；包括植株經低溫處理，再移入較高溫的環境後，花芽才開始發生，此為低溫對花芽形成的引發效應 (induction effect)，或者植株必須留在低溫環境中，直到花芽形成，此為低溫對花芽形成的直接效應 (direct effect)。由此二者定義，可見 Lang 氏定義涵蓋範圍較廣。簡言之，春化作用於花芽發生之前，使植株具備有開花的能力⁽¹⁶⁾。但如打破種子，芽與某些球根花卉的休眠，雖也是低溫引發作用 (cold induction)，但在低溫處理後並未形成新器官，所有的器官或原體都已預先存在，只是不生長或生長緩慢，低溫處理可以除去生長抑制物質 (growth inhibitor)，當環境適合，即可迅速生長；且打破休眠 (breaking dormancy) 只針對器官生長而言，春化作用却涉及營養生長至生殖生長的轉變過程⁽¹⁶⁾。如水仙、風信子、鬱金香、番紅花⁽²⁴⁾及臺灣一葉蘭⁽⁴⁶⁾等球根花卉之花芽發生並不需要低溫，在前一年夏季花原體已形成好，藏在鱗莖或球莖芽體內，低溫處理後，只是讓它花芽生長，花莖伸長而已，故只能稱之為具低溫需求 (cold requirement)，不屬於本文所述之春化作用。

春化作用與植株內 GAs (gibberellins) 的含量與活性關係密切，但隨作物種類與品種不同，

各有不同的反應。外施 GAs 能影響植株的抽苔與開花，對春化作用的結果也有某種程度的交感作用，但也隨作物、噴施日期、GAs 結構式及濃度之差異，而各有不同的影響，本文即詳述其間之錯綜關係。

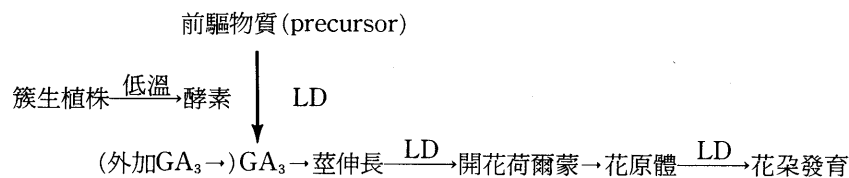
內 容

一、春化作用與 GAs 的關係

許多研究指出春化過程中，植株內 GAs 含量增加^(11,21,26,37,80,81)。冬小麥及黑麥，經 3~4°C 春化處理 45 天後 GAs 含量增加，與春小麥及春黑麥相近⁽⁷⁸⁾；蘿蔔 Miyashigesofuto 品種之幼苗以 5°C 處理 20 天 GA 含量增加，加矮化劑 CCC [(2-chloroethyl) trimethylammonium chloride] 會抑制 GA 的增加，可見在春化過程中 GA 被重新合成^(77,79)；紫羅蘭 Lilac Lavender 及 Ball Supreme 品種在低溫處理時，內生 GA 的含量也增加⁽¹¹⁾。菊花 Shuokan 品種，在春化期間，花芽發生前，物質 E (具 GA 性質) 增加 10 倍⁽²¹⁾。至 1979 年，Hiller 等氏⁽²⁶⁾觀察胡蘿蔔 Royal Chantenay, Danvers 126 和 Scarlet Nantes 品種，其肉質根自採收後到春化 (5°C, 10 週) 貯藏期間，莖頂可萃取 GA 活性一直增加，然後保持穩定，即使延長冷藏期間也不改變。花椰菜經低溫 (0°C, 15 天) 處理後，Lero 及 Lawyna 品種之莖頂 GA 活性增加，但 Novo 及 Janavon 品種則無此反應⁽⁹²⁾。在 *Lunaria annua* 的春化過程中，亦未發現 GAs 的合成或積聚⁽⁹⁴⁾。鹿子百合 (*Lilium speciosum rubrum*) 在低溫冷藏期間 (5°C, 60 天) 內生 GA 含量甚至降低⁽⁵³⁾。顯示春化處理，GAs 的增減並無一致性。

施用 GA 的抑制劑，也會影響春化處理的效果^(53,80,81)。如冬小麥和黑麥，在春化期間 (3~4°C, 45 天) 施用 CCC，會抑制開花，但不影響莖伸長；在春化後，施用 CCC，抑制莖伸長，但不影響開花，可見冬穀類的莖伸長與花芽發生是兩個獨立的過程，對只接受部分春化的植株，施 CCC 會抑制開花，再外加 GA 即可回復，但若春化完全開花不受抑制劑影響，可能此時內生 GA 合成量已超過抑制劑的抑制效果⁽⁷⁸⁾。Miyashige-sofuto 蘿蔔在春化期間施用 CCC，會稍抑制抽苔，春化後施用 CCC，則完全抑制莖伸長，而對花芽形成沒有影響，再加 GA 可以回復⁽⁷⁹⁾。鹿子百合以矮化劑 ancymidol [α -cyclopropyl- α -(4-methoxyphenyl)-5-pyrimidinemethanol] 處理會降低內生 GA 的含量，抑制莖伸長，外加 GA 可以回復，花芽分化不受影響，但花芽發育却受 ancymidol 抑制，也可施 GA 使之回復⁽⁵³⁾。

有許多研究顯示 GA 可以取代部分春化作用^(12,33,49,86,94)。如風鈴草，未經春化處理不會開花，使用 GA 可以引發莖的伸長，但停止施用 GA 後又長出簇生葉形成高生簇生現象 (aerial rosette)，可見 GA 只能取代春化處理後對莖伸長的作用，對花芽形成毫無作用⁽⁸⁹⁾。對 *Lunaria bitnnis* 在非引發花芽的環境下，用 GA 處理後莖伸長而無花芽形成，與未處理 GA 的植株一起接受春化處理 (5°C, 10 週)，發現曾噴過 GA 促使莖伸長的花芽形成較快，所以 GA 雖不能完全取代低溫，但因它促進莖伸長的效果，可在春化後加速花芽形成，而莖伸長可能是花芽形成的前趨步驟 (introductory step)⁽⁸⁶⁾。之後 Zeevaart⁽⁹⁴⁾認為內生 GA 並未涉及 *Lunaria annua* 的整個春化作用，而只參予莖伸長的過程。McComb⁽⁴⁹⁾認為控制矢車菊 (*Centaurium minus*) 的開花過程如下：



矢車菊無論長日或短日下施用 GA_3 都可引發莖伸長，但在短日下停止施用 GA_3 後 30 日內莖就停止伸長，若連續施用 GA_3 ，只會形成很長的莖而無花芽，一旦停止處理，植株仍恢復營養生長，長出簇生葉，形成高生簇生現象；若在花芽發生後，才移至短日處理中，莖伸長和花芽發生仍會繼續，但花芽發育不全。在長日下施用 GA_3 ($75 \mu g / 週$)，可引發未曾接受春化的黑莧若 (*Hyoscyamus niger*) 植株莖伸長，伸長的程度依所施 GA_3 的總量成正比，當莖一旦停止伸長，則植株形成高生簇生狀態的營養生長，不會開花⁽⁵²⁾。春化和 GA_3 都可誘使芹菜抽苔，但只有春化處理可誘使開花⁽⁵⁶⁾。Hiller 等⁽²⁶⁾認為 GA_3 只影響胡蘿蔔花序發育之速度，與花序發生無關。故 GA_3 對莖伸長有直接效果，對花芽發生則否，可見 GA_3 本身並非開花荷爾蒙⁽⁴⁹⁾。GA 對莖伸長和花芽發生的機制至今仍未被充分了解，歸納許多研究，其可能機制為：(一) GA_3 增加莖頂生長點的次頂區域 (subapical region) 的細胞分裂活性 (mitotic activity) (二) GA 增加 auxin 的產生量，或減少 auxin 的破壞量；(三) GA 可引發或調節開花刺激物質 (flower stimulus) 的形成 (文獻見沈和李，1983，1984)^(2,3,4)。

二、菊之春化現象與 GA

菊花 [*Chrysanthemum morifolium* (Ramat) Hemsl] 是一重要經濟花卉作物，也是一著名短日植物，品種繁多。Cathey⁽¹⁴⁾把菊花對溫度的反應分為三類：(一) thermopositive 型：短日下，低夜溫 ($10^{\circ}C$) 延遲開花，如 Encore 品種；(二) thermonegative 型： $21.1^{\circ}C$ 以上之高溫抑制開花，如 Defiance 品種；(三) thermozero 型：開花受溫度影響不大，如 Shasta 品種。但另外還有一種是春化需求型對光週不敏感，需要低溫處理一段時間才可開花⁽⁷⁰⁾，如 Sunbeam, Godfrey's Gem, Cossack, Blaanche de Poitevine^(70,83), Magnet, President⁽⁸³⁾, Shuokan, Kinkazan, Shin-misono⁽²²⁾, Asta Lee⁽⁹⁵⁾等品種。日本的夏菊，於前一年的秋天定植於防寒塑膠布棚內，經冬天自然低溫至春天氣溫迴升，莖伸長而於夏天開花。若要提早開花，待滿足低溫後，於塑膠布棚內加溫，溫度升高促莖伸長而提早開花。故日本春夏菊，花期調節乃利用春化原理，非利用光週效應。這種選擇春化需求型品種，於秋冬種植，即不要加溫也不要電照調節高度，是節省能源最佳途徑，使歐美人士為之側目。

Sunbeam 品種以 $5 \sim 7^{\circ}C$ 處理 3~4 週後，在短日下長 28.6 片葉就開花，未曾春化植株，葉簇生長至 114.7 片葉始部分植株具有花苞⁽⁷⁰⁾。莖頂為接受春化反應的部位⁽⁷²⁾。在暗期的低溫處理比在光期中處理有效，而處理時期超出 3~4 週效果並不會增加⁽⁷⁰⁾。母株可把低溫效應傳給插穗，當母株開花後予低溫處理取下的插穗，即使生長於高溫也仍保有低溫的效果，開花提早⁽⁸³⁾。

Mason 及 Vince⁽⁴⁸⁾將春化需求型菊花的生長與開花受環境影響的過程，分成三類：(一)自春化母株取下之莖端插穗，生長於低溫 ($10^{\circ}C$)，保持簇生狀態，當移至高溫環境 ($\geq 16^{\circ}C$) 莖伸長，於短日高溫環境中順利開花；但若光度太弱，則開花延遲，花芽夭折，或逆轉成營養生長的高生簇生狀態，若溫度過低 ($< 16^{\circ}C$) 也會有同樣情形。(二)插穗未曾低溫處理，在 $16^{\circ}C$ 以上會維持簇生狀態至相當時日，但若摘除頂芽可促進側枝開花，如果予以春化處理則會很快莖伸長而開花。未曾經過低溫處理的植株，開花延遲的程度依品種而不同。(三)插穗未曾經過低溫處理，在長日及高溫的環境下莖會伸長，如果再移至短日高溫加上強光照的環境中，則可順利開花，若缺少強光照則將逆轉成營養生長。這三類過程，受光強度，光週期和溫度的影響，莖伸長和開花有各種不同的反應。凡莖已伸長再逆轉成營養生長的，皆形成頂端簇生葉 (terminal vegetative rosette) (圖 1)。

Vince 及 Mason⁽⁸⁴⁾認為未春化植株莖頂內會產生並積聚某種抑制物質 (I)，抑制莖伸長，所以去頂芽可促進 Sunbeam 側枝開花，而開花促進物質 F 亦在莖頂產生，但產生較慢且向下運移，當 F / I 比率達某一程度，花序開始發生，所以未曾去頂之植株，在株齡夠大時，亦會開花。

Okayamaheiwa, Uchusen 及 Tamaorihime 品種之發根插穗，種於較高夜溫 ($15 \sim 20^{\circ}C$)

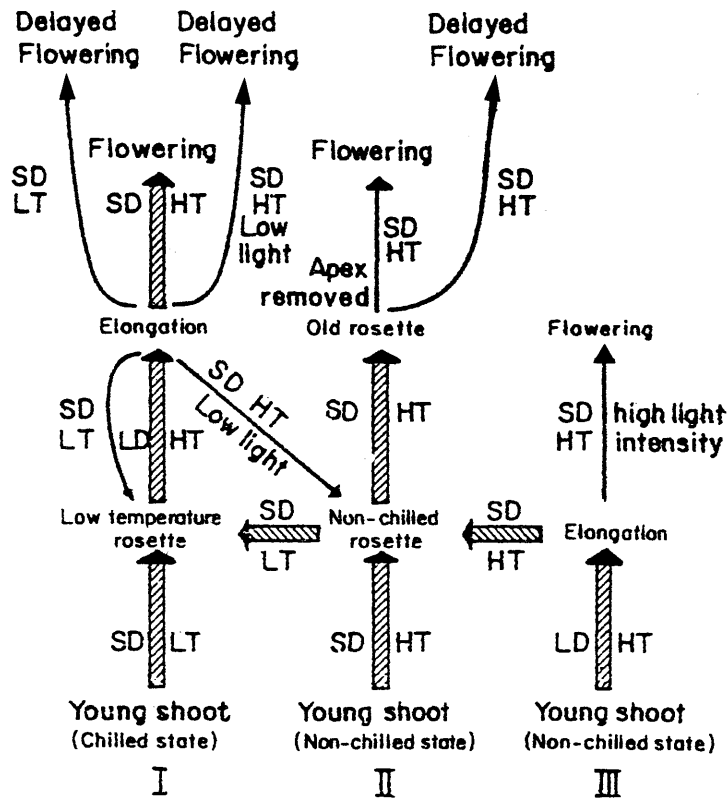


圖1. 不同環境因子對春化需求型菊花生長與開花之影響⁽⁴⁸⁾

Fig. 1. Scheme showing effects of different environmental sequences on growth and flowering in chrysanthemum. Key: SD = short photoperiods; LD = long photoperiods; LT = low temperature, 10°C or below; HT = high temperature, 16°C or above.

下莖伸長開花，若此發根插穗曾以 1~3°C 冷藏則開花較快；若生長於較低夜溫（5~10°C），因生長活性低，植株呈簇生性，倘使發根插穗曾以 1~3°C 冷藏可促進莖頂活性促莖伸長。從日本冬季溫室的加溫費用，切花品質及栽培時期等因素考慮，要防止植株簇生化，最好將發根插穗冷藏於 1~3°C 40 天而後定植，可促進莖伸長、開花及切花品質^(6,7)。

Schwabe 認為 Sunbeam 植株每年都需要再春化處理，乃因植株每年開花後都被逆春化⁽⁷¹⁾。將植株以 40°C 處理 30 小時，或 35°C 處理 30 天，或在 18°C 下，連續暗期處理 3 週，皆不足以產生逆春化現象，以 maleic hydrazide 抑制生長，或在正常照光下除葉，以降低碳水化合物含量，也不會造成逆春化⁽⁷¹⁾。菊花的逆春化效果，是高溫和弱光的交感作用，在 28°C，35 呎燭光的弱光下處理 4 週，則造成逆春化^(71,73)。到 1974 年，Tompsett 及 Schwabe⁽⁸⁰⁾ 發現高溫弱光或外施 auxin，都有逆春化效果，而進一步證明此二處理皆增加內生 auxin 含量減少內生 GA 含量，外施矮化劑 Phosphon D 也會減少 GA 含量而阻礙開花。

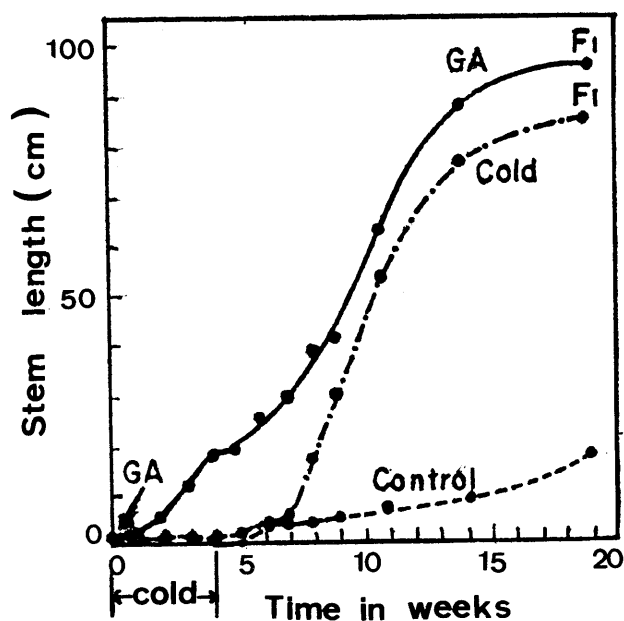


圖2. 春化與 GA 對日本菊花生長曲線之影響⁽²²⁾

Fig. 2. Growth curves of Japanese chrysanthemum (var. Shuokan). ·—·: 50 μ g GA applied in a lanolin paste to the growing points at time 0; ·—·—·: 4 wks of cold treatment; ○····○: controls. (Each point represents the average of eight replications).

Harada⁽²¹⁾發現 Shuokan 品種春化後，植株內物質 E 濃度增加 10 倍，而此物質可能為 auxin 或 GA。以 GA₃ (50 μ g/株) 處理 Shuokan, Kinkazan, Shin-misono 品種，促進莖伸長與開花的效果與低溫處理 (1~5°C, 4 週) 相同，惟 Shin-misono 以 GA₃ 處理者比低溫處理者開花慢 2 週⁽²²⁾。Zimmer 及 Bahnmann⁽⁹⁵⁾認為 Asta Lee 品種需要低溫及短日環境才會開花，在 5°C 短日 (照光 8 小時) 處理 4 週，或長日 (照光 16 小時) 處理 6 週後，皆可開花；在短日或長日中，以 GA₃ (1000 ppm, 處理 1~5 次) 施用於未春化植株皆可增進莖伸長，但皆不能誘發開花。由日本引入臺灣之黃色菊花，品種名遺失，農民稱之為「新種黃」，葉具簇生性，以 GA₃ 10 或 20 ppm，從長日開始每週一次至盛花噴施，均能促進植株伸長，增加節間長度，提高開花率及提早開花之效，單於長日或花蕾可見至盛花處理效果較差；對莖之伸長而言，20 ppm 較 10 ppm 為佳，此結果可能與 Harada 和 Nitsch⁽²²⁾以 GA₃ 噴施低溫需求型之日本菊花，可取代低溫促進莖伸長及誘發開花之類似春化作用之效果 (表 1)⁽⁵⁾。

以前冬天外銷日本最多的是「冬王」品種，它的開花受日長所左右，但冬天若寒流多而冷，「冬王」花莖變粗、節間變短，植株也較矮。

花芽分化與發育大受延遲，致趕不上預期供應日期。在 13~25°C，於花蕾可見後噴施 20 ppm GA₃ 於冬王，均可增加地上部鮮重，尤以莖及花朵鮮重增加最多，促進花朵發育，提早開花 3~8 天，增大花徑及厚度，此結果亦見之其他菊花品種^(15,30)。GA₃ 促進菊花花朵發育可能就如 GA₃ 促進康乃馨之¹⁴C 同化產物由葉運移至花朵而促開花相似。噴施 GA₃ 促莖之伸長，對葉數不具影響，主增加節間及花梗長，與 Sache 等人⁽⁶⁴⁾，Lert⁽⁴⁷⁾，Byrne 和 Pyeatt⁽¹³⁾與 Wilfret 等人⁽⁸⁹⁾所見相

表1. 施用不同GA₃濃度於不同生長時期對菊花「新種黃」品種生長開花之影響Table 1. Effect of GA₃ concentration and application periods on growth and flowering of chrysanthemum cv. Hsin-Chung-Huang^{1,2,3}.

GA ₃ conc. ppm	Application perion	height cm	diameter cm	Internode length cm	Flowering %
10	CK	64.0 ^{be}	0.60 ^{ab}	0.97 ^d	20
	LD-FB	73.2 ^{bc}	0.61 ^a	1.36 ^{cd}	100
	LD	67.8 ^{bc}	0.58 ^{abc}	1.19 ^{cd}	60
	LD-VB	64.4 ^{bc}	0.49 ^{ef}	1.19 ^{cd}	100
	VB-FB	61.2 ^{bc}	0.52 ^{de}	1.02 ^d	40
20	LD-FB	101.0 ^a	0.55 ^{cd}	1.80 ^a	100
	LD	62.0 ^{bc}	0.48 ^e	1.07 ^d	60
	LD-VB	81.4 ^b	0.48 ^e	1.48 ^b	100
	VB-FB	66.2 ^{bc}	0.57 ^{bc}	1.07 ^d	40

Note 1:CK=Control, LD=Long Day, FB=Full Bloom, VB=Visible Bud.

Note 2:Rooted cuttings of mum planted on 11/12/78 under long day conditions and started natural daylength on 12/29/78 which were then harvested at 4/7/79. Each treatment in a mean of 5 pots and one plant in each pot.

Note 3:Each column have a same subscript letter are not significant at 5% level Duncan Multiple Range Test.

同是因 GA₃促進次頂生分生組織 (subapical meristem) 細胞分裂與增大之故^(63,64)。在高溫 (30 / 25°C) 株矮莖細噴施 GA₃無促進伸長作用, 亦未增加鮮重, 可能係因高溫使植株老化快, 形成層和次頂生分生組織細胞分裂能力減低之故。噴施 GA₃對花瓣數無影響與 Cathey 和 Stuart⁽¹⁵⁾所見相同, 25 / 20°C生長者, 噴施 GA₃對花朵效果不佳, 這種高溫施用 GA₃不見其效也見之於夏菊「東亞」品種 (未發表資料)。

三、星辰花之春化作用與 GA₃

星辰花 (*Limonium* spp) 又名紫星花、不凋花、補血草, 日本譯名磯松, 英名 Statice 或 Sea Lavender, 為藍雪科 (Plumbaginaceae) 草本花卉。原產於地中海沿岸, 有一年生及多年生者, 商業栽培為一年生 (*L. sinuatum* Mill 及 *L. bonduellii* Kuntze)。白或黃色星狀小花突出於顏色鮮艷 (有粉紅、深藍、天藍、純白或鮮黃色) 的花萼叢中 (圖 3), 仿如點點星辰, 詩情無限, 為插花之重要配料。又花萼含水量低, 呈紙狀, 可製成乾燥花。在溫帶春播夏開, 生產季節至十月為止⁽⁸⁸⁾, 而世界花卉市場則於十一月至五月需求最殷, 故必於亞熱帶地區生產。美國冬季主由佛羅里達州及中南美洲供應, 歐洲市場則由以色列供給, 日本近年來亦將星辰花列為最受歡迎的新興花卉之一⁽⁸⁾, 並希望由臺灣供應十二月至四月之冬春市場。

Krizek 及 Semeniuk⁽⁴¹⁾認為星辰花之 Midnight Blue 品種, 屬於越冬一年生草本 (winter annual), 就如冬小麥⁽⁵⁷⁾、冬大麥⁽²⁰⁾、及 Petkus 冬裸麥^(28,68)等越冬一年生植物 (annual), 及甘藍^(29,50)、花椰菜^(34,35,65,69)、胡蘿蔔^(54,58,76,79,93)、紫蘿蘭^(17,18,19,25,37,55,66,82)等二年生植物 (biennials), 以及某些品種的菊花^(22,36,39,70,72,82)、延命菊^(40,81)、百合^(44,51,59,60,61,62,85)等多年生植物 (perennials) 一樣, 需要低溫來誘發及促進開花^(8,10,41,45,74,75)。此三類植物之區別在於越冬一年生植物多秋播至春季開花, 營養生長期短, 對低溫無絕對需求性, 低溫只是促進開花^(28,58,68); 而典型的二年生植物, 營

養生長期長，植株必須長到一定大小，才對低溫起反應⁽²⁷⁾，若未曾經過低溫處理，雖生長多年亦不開花^(68,87)；部分多年生植物每年的冬天都需要再春化才會開花^(27,28)。

星辰花為一簇生性植物 (rosette plant) (圖 4, 5) 其簇生葉叢着生於短縮莖上，其根肥厚肉質耐旱，可深入土中吸收養分，生性強健。幼苗期其葉平鋪地面生長 (圖 4)，隨株齡漸大，葉腋開始分蘖，株形漸呈直立 (圖 5, 6)。花序為密生圓錐花序 (densed panicle)，花瓣成星狀五瓣，開花後 1~2 週內即乾枯脫落，而真正觀賞部位為花萼。商業栽培種中，具白色小花，花莖呈三角柱形，花萼則隨品種不同各有其獨特之鮮艷色彩，是屬於 *L. sinnatum*，而具黃色小花，黃色花萼，且花莖呈圓柱形，較細而輕者則屬於 *L. bonduellii*⁽⁹¹⁾，花萼含水量低，可自然風乾不褪色，故切花壽命長，又可做為乾燥花^(88,91)在 1.5°C 可貯藏 6 週⁽⁹⁾。

星辰花生長適溫 15~25°C^(1,41,74,75)，春化適溫為 12~16°C^(1,41,75)，在苗齡 25~35 天，植株約具 7~12 枚本葉時，對低溫處理最敏感，早生種 Modra 與 Gold Coast，所需之低溫期約 2~4 週，中生種 Iceberg 與 American Beauty 約需 4~8 週，而晚生種 Blue Bonnet 及 Kampf's Blue Improvement 則需 8 週以上，才可滿足其春化需求⁽¹⁾。

低溫處理前，生長於日/夜溫 25 / 20°C 者延遲抽苔，而低溫處理後於 30 / 25°C 下生長則有逆春化現象；長日處理可取代早生種之部份春化需求；對中、晚生種無效⁽¹⁾；但 Semeniuk 及 Krizek 認為長日 (16 小時) 處理對各品種皆有促進效果⁽⁷⁴⁾。

表 2. 低溫處理後施用 GA₃ (500 ppm) 對星辰花 Modra 品種生長抽苔之影響

Table 2: Effect of GA₃ (500 ppm) after low temperature treatments (15/13°C) on growth and time of bolting in annual statice cv. Modra.

Low temp treatment	Age of GA ₃ application (days after sowing)	Width (cm)	Bolting days	Bolting date
		Sowing date:		Aug. 30.
Control (Outdoors)	CK	30.1	154 ± 13	1/31
	122	41.0	168 ± 14	2/13
15 / 13°C (41 days)	CK	31.0	107 ± 1	12/15
	109	31.4	125 ± 18	1/2
		Sowing date:		Sep. 19.
Control (Outdoors)	CK	29.8	147 ± 1	2/13
15 / 13°C (41 days)	CK	36.6	95 ± 9	12/23
	89	42.6	101 ± 21	12/29
	102	41.3	107 ± 20	1/4
	102+145	43.8	109 ± 11	1/6
	145	37.8	104 ± 10	1/1
		Sowing date:		Oct. 7.
Control (Outdoors)	CK	37.7	143 ± 17	2/27
15 / 13°C (41 days)	CK	36.9	113 ± 4	1/28

GA₃可促進星辰花開花及增加產量，以 400~500 ppm 之濃度噴施一次最適當（圖 7），重複噴施甚至延遲開花⁽⁹⁰⁾。不同品種對 GA₃之反應有異^(1,90)，GA₃（500 ppm）處理早生種 Mondra 延遲抽苔與開花（表 2），對中生種白花 Iceberg 於播種後，122 天噴施 GA₃於未春化植株有利於開花，但於播種後 165 天，或已于低溫春化者，GA₃未見促進抽苔開花之效（表 3）。致於晚生種 Kampf's Blue Improvement, GA₃處理可促進抽苔開花，於播種後 102~109 天施用較晚後施用者效果好（圖 7），似有取代部分春化需求的效果（表 4）。

星辰花於台灣平地應選早、中生品種於秋播春開，於高冷地育苗再移至平地種植，可提早開花，但對晚生種產期調節則不易。於海拔 1200 m 台灣中部山區，為國立台灣大學之露社山地農場，於二月下旬播種，而後移至海拔 2100 m 梅峰農場感受低溫一個月，再定植於春陽（1200 m）於盛夏盛花（圖 8），售價甚高，但晚生種之 Kampf's Blue Improvement 依然抽苔緩慢而不均，顯示不祇春化需求時間較長，其春化後之生育溫度亦需較涼之氣溫才有利於抽苔開花。

結 論

本文闡述春化引發植物的抽苔開花及 GA 與春化作用的關係，所舉菊、星辰花均詳述品種所需溫度、時間及春化前後之生育環境，以及對 GA 的反應，旨在說明不同品質與生育環境下反應不一，難於簡化概述。於實際栽培中，作物本身的狀況、氣候之瞬息變化，均足以影響作物之開花、產量與品質。對高價之園藝作物，應以選擇適宜地區栽培，必要時再佐以生長調節劑之應用，以達產期調節之目的。

表3. 低溫處理後施用GA₃(500 ppm)對星辰花Iceberb品種生長抽苔及顯花色之影響

Table 3. Effect of GA₃(500 ppm)after low temperature treatment(15/13°C)on growth, bolting and coloring in annual statice cv. Iceberg.

Low temp treatment	Age of GA ₃ application (days after sowing)	Width (cm)	Days to Bolting	Days to Coloring
Sowing date:			Aug. 10.	
Control(Outdoors)	CK	35.5	177±15	200±9
	122	52.0	153±20	192±13
	165	41.3	178±23	... ²
15/13°C(41 days)	CK	37.9	131±10	181±15
	109 35.8	126±20	173±19	
	122	37.0	135±13	180±15
	165	36.2	130±17	171±16
Sowing date:			Sep. 19.	
Control(Outdoors)	CK	38.0	152±7	192±6
15/13°C(41 days)	CK	39.9	115±4	160±15
	89	38.0	120±5	157±11
	102	37.8	118±11	155±8
	145	41.9	115±15	153±14

²Plants damaged by aphids.

表4. 低溫處理後施用GA₃ (500 ppm)對星辰花Kampf's Blue Improvement品種生長抽苔之影響
 Table 4. Effect of GA₃ (500 ppm) after low temperature treatment (15/13°C) on growth and time of bolting in annual statice cv. Kampf's Blue Improvement.

Temp treatment	Age of GA ₃ application (days after sowing)	Width (cm)	Bolting days	Bolting date
		Sowing date:	Aug. 30.	
Outdoors	CK	31.0	197±6	3/15
	109	45.6	162±11	2/8
	122	45.9	188±21	3/6
	122+165	42.4	177±15	2/23
	165	35.1	179±18	2/25
		Sowing date:	Sep. 19.	
Outdoors	CK	46.0	180±6	3/18
15/13°C	CK	38.3	154±12	2/20
(41 days)	89	42.5	163±15	3/1
	102	39.1	141±7	2/7
	145	40.3	154±20	2/20

引用文獻

1. 沈碧君 1981 低溫與 GA₃對星辰花生長與開花的影響 國立臺灣大學園藝學研究所碩士論文 p. 108
2. 沈碧君、李岷 1983 春化作用與 GA_s對植物抽苔開花的影響第一部分春化作用 中國園藝 29 (3) : 169—177。
3. 沈碧君、李岷 1983 春化作用與 GA_s對植物抽苔開花的影響第二部分春化作用與 GA_s中國園藝 29 (4) : 243—249。
4. 沈碧君、李岷 1984 春化作用與 GA_s對植物抽苔開花的影響，第三部分數種園藝作物的春化現象 中國園藝 30 (1) : 1—21。
5. 李岷、施昭彰、陳中和 1981 溫度與 GA₃對菊花開花之影響 中國園藝 27 (4) : 117—126。
6. 小西國義 1975 さし芽苗の低溫處理によるキクのロゼット化防止 園學雜 44 : 288—293。
7. 小西國義 1980 キクのロゼット化に関する研究 園學雜 49 (1) : 107-113。
8. Aron. 1980. 營利栽培家用花卉種苗目錄 ミヨシ株式會社，第78號：9—11，60。
9. Anon. 1968. The commercial storage of fruits, vegetables, and flowers and nursery stocks. Agriculture handbook. No. 66. USDA p.57.
10. Anon. 1978. Scientists' innovations stimulate Israeli exports. Flor. Rev. 162 (4211) : 72-73.
11. Biswas, P.K. and M. N. Rogers. 1963. Synthesis of gibberellin-like substances in *Matthiola incana* under different temperature conditions. Physiol. Plant. 16:311-314.
12. Brian, P.W. 1958. Role of gibberellin-like hormones in regulation of plant growth and flowering. Nature 181:1122-1123.

13. Byrne, T.G. and L.E. Pyeatt. 1976. Gibberell sprays to increase stem length of May Shoemith chrysanthemums. *Florists' Rev.* 157 (4077):31-32, 75.
14. Cathey, H.M. 1954. Chrysanthemum temperature study. B. Thermal modification of photoperiods, previous to and after flower bud initiation. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 64: 492-498.
15. Cathey, H.M. and N.W. Stuart. 1957. Growth and flowering of *Chrysanthem moriflium* Ramat. as affected by time of application of gibberellin acid. *Proc. Amer. Soc. Hort.* 71: 547-551.
16. Chouard. P. 1960. Vernalization and its relations to dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:191-238.
17. Emsweller, S.L. and H.A. Borthwick. 1937. Effects of short periods of low temperature on flower production in stocks (*Matthiola*). *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 35:755-757.
18. Fujita, M. 1979. Studies on establishment of cropping system in common stocks (*Matthiola incana* R. Br.) VI. Effect of low temperature in the young age on flower initiation and blooming. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 48 (3):327-335.
19. Fujita, M. and T. Nishitani. 1978. Studies on establishment of cropping systems in common stocks (*Matthiola incana* R. Br.) III. Varietal differences of flowering in non-branching stocks grown at various temperature schemes. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 47 (2): 217-226.
20. Hansel, H. 1953. Vernalization of winter rye by negative temperature and the influence of vernalization upon the lamina length of the first and second leaf in winter rye, spring barley and winter barley. *Ann. Bot. N. S.* 17: 417-432.
21. Harada, H. 1962. Endogenous gibberellins and flowering. p. 45-50. In: R. Knapp ed, *Eigenschaften and Wirkungen der Gibberelline*. Spring-Verlag, Berlin.
22. Harada, H. and J.P. Nitsch. 1959. Flower induction in Japanese chrysanthemums with gibberellic acid. *Science* 129: 777-778.
23. Harris, G.P., B. Jeffcoat, and J.F. Garrod. 1969. Control of flower growth and development by gibberellic acid. *Nature* 223:1071.
24. Hartsema, A.M. 1961. Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbs and tuberous plants. *Encycl. Plant Physiol.* 16:76-122.
25. Heide, O.M. 1963. Juvenile phase and flower initiation in brilliant stocks (*Matthiola incana* R. Br.) *J. Hort. Sci.* 38:4-14.
26. Hiller, L.K. and W.C. Kelly. 1979. The effect of post-vernalization temperature on seed stalk elongation and flowering in carrots. *Amer. Soc. Hort. Sci.* 104 (2):253-257.
27. Hillman, W.S. 1962. *The physiology of flowering*. Holt, Rinehart and Winston Inc. New York. p. 51-66.
28. Hurd, R.G. and O.N. Purvis. 1964. The effect of gibberellic acid on the flowering of spring and winter rye. *Ann. Bot. N. S.* 28 (109):137-151.
29. Ito, H., T. Saito, and T. Hatayama. 1966. Time and temperature factors for the flower formation in cabbage. II. The site of vernalization and the nature of vernalization sensitivity. *Tohoku J. Agr. Res.* 17(1) : 1-15.

30. Jeffcoat, B. and K.E. Cockshull. 1972. Changes in the levels of endogenous growth regulators during development of the floweres of the *Chrysanthemum morifolium*. J. Expt Bot. 23:722-732.
31. Jeffcoat, B. and G.P. Harris. 1972. Hormonal regulation of the distribution of ¹⁴C labelled assimilates in the flowering shoot of carnation. Ann. Bot. 36:353-361.
32. Jeffcoat, B., M.A. Scott, and G. P. Harris. 1969. Studies on the glasshouse carnation: The detection of gibberellin-like substances in the flower and an effect of gibberellic acid on petal growth. Ann Bot. 33:515-521.
33. Kagawa, A. 1959. Studies on the floral induction of slow bolting spinach. V. Effect of plant growth regulators on floral initiation in spinach. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 28(4) : 277-287.
34. Kato, T. 1964. On the flower head formation and development of cauliflower plants. III. Ecological studies on the flower head formation and development. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 33(4):52-61.
35. Kato, T. 1965. On the flower head formation and development of cauliflower plants. II. Physiological studies on the flower head formation. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 34:49-56.
36. Kher, M.A.M. Yokoi, and K. Kosugi. 1972. Effect of chilling and gibberellin spray on the rosette-like growth of un-chilled plants of chrysanthemum. Tech. Bull. Fac. Hort. Chiba Univ. No. 20:25-29.
37. Kohl, H.C. 1958. Flower initiation of stocks grown with several temperature regimens. Proc. Amer. Soc. Hort. 72:481-484.
38. Kolbasina, E. I. 1978. The dynamics of gibberellin in grains of different winter wheat varieties in relation to vernalization. Fiziologiya i Biokhimiya Kul'turnykh Rastenii. 10(1) : 34-37. Cited in Plant Growth Reg. Abs. 1978. (12):247, No. 1891.
39. Konishi, K. 1975. Rosetting prevention in chrysanthemum by chilling the rooted cutting. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 44(3):285-293.
40. Konishi, K. and A. Azuma. 1975. Studies on the flowering response of Marguerite, *Chrysanthemum frutescens* L. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 44(2) 144-153.
41. Krizek, D.T. and P. Semeniuk. 1972. Influence of day / night temperature under controlled environments on the growth and flowering of *Limonium* "Midight Blue" . J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97(5):597-599.
42. Lang, A. 1952. Physiology of flowering . Ann. Rev. Plant Physiol. 3:265-306.
43. Lang, A. 1965. Physiology of flower initiation. Encyl. Plant Physiol. 15(1):1380-1536. Spring-Verlag, Berlin.
44. Langhans, R.W. and T.C. Weiler. 1968. Vernalization in easter lilies. Hort-Science 3(4): 281-290.
45. Laurie, A., D.C. Kiplinger, and K.S. Nelson. 1976. Commercial flower forcing 8 ed. New York.
46. Lee, N. 1981. Effect of temperature on growth and flowering of *Pleone formosana* Hayata. Proc. Natn. Sci. Coun. (Part A). 5(1):41-48. (R.O.C.).
47. Lert, P.J. 1959. Gibberellins on chrysanthemum. Calif. Agr., April, p. 4.

48. Mason, D.T. and D. Vince. 1962. The pattern of growth in chrysanthemum as response to changing seasonal environment. In: J.G. Garnand ed. *Advances in Hort. Sci. and their Application 2* : 374-383.
49. McComb, A.J. 1967. The control by gibberellic acid of stem elongation and flowering in biennial plants of *Centaureum minus* Moench. *Planta (Berl.)* 76:242-251
50. Miller, J.C. 1928. A study of some factors affecting seed stalk development in cabbage. Thesis for degree of Ph. D. Cornell University.
51. Miller, R.O. and D. C. Kiplinger. 1966. Interaction of temperature and time of vernalization on northwest Easter lilies. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 88:635-645.
52. Mugnier, C. 1977. An attempt to replace vernalization by application of gibberellic acid in biennial *Hyoscyaus niger* L. *Biologia Plantarum.* 19(1):40-47. Cited in *Plant Growth Reg. Abs.* 1977. 3(11):160, No.1250.
53. Ohkawa, K. 1976. The role of gibberellins in shoot emergence and elongation, flower differentiation and development of *Lilium speciosum rubrum*. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 45(3):289-299.
54. Park, Y.H.K. Pyo and B.Y. Lee. 1976. The effect of low temperature and day length on bolting and flowering in radishes. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 17(2):113-118.
55. Post, K. 1934. Temperature as a factor in bud differentiation and flowering of stocks (*Matthiola incana*). *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 32:631-632.
56. Pressman, E., M. Negbi, and M. Sachs. 1978. Morphological responses of celery to vernalization, gibberellic acid and photoperiodic regimes. (Abs.) *Israel J. Bot.* 27(1):32-33.
57. Purvis, O.N. 1961. The Physiological analysis of vernalization. *Encycl. Plant Physiol.* 16: 76-122.
58. Pyo, H.K., B. Y. Lee and Y. Park. 1976. Studies on the regulation of bolting and flowering in radishes. I. The effect of GA, IAA, IAA + GA, ethephon, B-9 and MH treatment at various concentrations, numbers and growth stages on the bolting and flowering of Tokinashi and Seoul-bommo radish (*Raphanus sativus* L.) *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 17(1) 47-54.
59. Roberts. A.N. and L.T. Blaney. 1968. Effects of vernalization and partial defoliation on flowering and correlative relationships in *Lilium longiflorum*, Thunb. "Croft". *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92:646-663.
60. Roh, S.M. and H.F. Wilkins. 1973. The influence and substitution of long days for cold treatments on growth and flowering of Easter lilies (*Lilium longiflorum* Thunb. Georgia and Nellie White). *Florist Rev.* 153(3953):19-21, 60.
61. Roh, S.M. and H.F. Wilkins. 1977. The effects of bulb vernalization and shoot photoperiod treatments on growth and flowering of *Lilium longiflorum* Thunb. cv. Nellie White. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102(3):229-235.
62. Roh, S.M. and H.F. Wilkins. 1977. Comparison of Continuous and alternating bulb temperature treatments on growth and flowering in *Lilium longiflorum* Thunb. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102(3):242-247.
63. Sachs, R.M. and A.M. Kofranek. 1963. Comparative cytohistological studies on inhibition and promotion of stem growth in *Chrysanthemum morifolium*. *Amer. J. Bot.* 50:772-779.

64. Sachs, R.M., A. Lang, C.F. Bretz, and J. Roach. 1960. Shoot histogenesis : subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and Amo-1618. *Amer. J. Bot.* 47:260-266.
65. Sadik, S. and J.L. Ozbun. 1967. Histochemical changes in the shoot tip of cauliflower during floral induction. *Canad. J. Bot.* 45:955-959.
66. Sakanishi, Y. and H. Fukuzumi. 1968. Varietal peculiarities of *Matthiola* in the effect of low temperature on the flower formation. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 37 (4):61-71.
67. Sakr, E.S. and H.C. Thompson. 1942. Effect of temperature and photoperiod on seed-stalk development in carrots. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 41:343-346.
68. Salisbury, F.B. 1963. *The flowering process*. Pergamon Press, Oxford.
69. Salter, P.J. 1960. The growth and development of early summer cauliflower in relation to environment factors. *J. Hort. Sci.* 35:21-33.
70. Schwabe, W.W. 1950. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. I. The effects of photoperiod and temporary chilling. *J. Exp. Bot.* 1:329-343.
71. Schwabe, W.W. 1951. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. VI. Devernalization by low-light intensity in relation to temperature and carbohydrate supply. *J. Exp. Bot.* 8:223-237.
72. Schwabe, W.W. 1954. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. IV. The site of vernalization and translocation of the stimulus. *J. Exp. Bot.* 5:389-400.
73. Schwabe, W.W. 1955. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. V. Devernalization in relation to high temperature and low light intensity treatments. *J. Exp. Bot.* 6:435-450.
74. Semeniuk, P. and D.T. Krizek. 1972. Long days and cool night temperature increase flowering of greenhouse grown *Limonium* cultivars. *Hortscience* 7 (3):293.
75. Semeniuk, P. and D.T. Krizek. 1973. Influence of germination and growing temperature on flowering of six cultivars of annual statice (*Limonium* cv.) *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98 (2):140-142.
76. Shinohara, S. 1959. Genecological studies on the phasic development of flowering centering on the Cruciferous crops especially on the role of vernalization on ripening seeds. *Shizuoka Prefecture Agric. Exp. Stat. Tech. Bull.* 6:1-166.
77. Suge, H. 1970. Changes of endogenous gibberellins in vernalized radish plants. *Plant & Cell Physiol.* 11:729-735.
78. Suge, H. and A. Osada. 1966. Inhibitory effect of growth retardants on the induction of flowering in winter wheat. *Plant & Cell Physiol.* 7:617-629.
79. Suge, H. and L. Rappaport. 1968. Role of gibberellins in stem elongation and flowering in radish. *Plant Physiol.* 43:1208-1214.
80. Tompsett, P.B. and W.W. Schwabe. 1974. Growth hormone changes in *Chrysanthemum morifolium* : Effects of environmental factors controlling flowering. *Ann. Bot.* 38:269-285.
81. Tsukamoto, Y.K. Fujiwara and M. Kimura. 1966. Studies on the flowering in Marguerite. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 35 (2):70-81.

82. Tsukamoto, Y. and K. Konishi. 1960. Effect of light during vernalization on flowering of stocks (*Matthiola incana*). J. Jap. Soc. Hort. Sci. 29(1):70-75.
83. Vince, D. 1955. Some effects of temperature and daylength on flowering in the chrysanthemum. J. Hort. Sci. 30:34-42.
84. Vince, D. and D.T. Mason. 1957. The effect of removing apical sections of the stem on the flowering behaviour of non-vernalized chrysanthemum. J. Hort. Sci. 32:184-194.
85. Weiler, T.C. and R.W. Langhans. 1968. Effect of photoperiod on the vernalization requirement of *Lilium longiflorum* (Thunb) cv. Ace. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 93:630-634.
86. Wellensiek, S.J. 1960. Stem elongation and flower initiation. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. C. 63:159-166.
87. Wellensiek, S.J. and F.A. Hakkaart. 1955. Vernalization and age. Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. C. 58:16-21.
88. Wilfret, G.J. and J.L. Green. 1975. Optimum gibberellic acid (GA_3) concentration to accelerate flowering and increase yield of statice. Proc. Fla. State Hort. Sci. 88:527-530.
89. Wilfret, G.J., J.A. Otte, and B.K. Harbaugh. 1976. Chrysanthemum peduncle elongation and a cost analysis of three production methods. Proc. Fla. State Hort. Soc. 89:316-319.
90. Wilfret, G.J. and J.C. Raulston. 1975. Acceleration of flowering of statice (*Limonium sinuatum* Mill.) by gibberellic acid (GA_3). Hortscience 10:37-38.
91. Wilfret, G.J., J.C. Raulston, S.L. Poe, and A.W. Engelhard. 1973. Cultural techniques for the commercial production of annual statice (*Limonium* spp. Mill.) in Florida. Proc. Fla. State Hort. Soc. 86:399-404.
92. Wurr, D.C.E., J.M. Akehurst, and T.H. Thomas. 1981. A hypothesis to explain the relationship between low-temperature treatment, gibberellin activity, curd initiation and maturity of cauliflower. Scientia Hort. 15:321-330.
93. Yoo, K.C. and G.E. Lee. 1981. Studies on the physiology of bolting and flowering in *Raphanus sativus* L. VI. Bolting reaction in different seed production method on the radish and Chinese cabbage. J. Kor. Soc. Hort. Sci. 22(2):73-80.
94. Zeevaart, J.A.D. 1968. Vernalization and gibberellins in *Lunaria annua* L. Amer. J. Bot. 55:1357-1370.
95. Zimmer, K. and K. Bahnemann. 1980. Effects of gibberellic acid on the vernalization requiring chrysanthemum cv. Asta Lee. Gartenbauwissenschaft 45(2):49-55.

APPLICATION OF GROWTH REGULATORS ON PLANT
VERNALIZATION IN FLORAL CROPS

Nean Lee

Department of Horticulture, National Taiwan University

ABSTRACT

Plant vernalization was shown rosette in juvenile phase, and stem elongation or bolting after low temperature treatment (vernalization). The story, definition of vernalization, and its relation to GAs were reviewed. The growth and flowering of low temperature required chrysanthemum and annual statice, and as affected by GA₃ were discussed.

-
- 圖3. 星辰花白色星狀小花，突出於顏色鮮艷（有粉紅、深藍和純白）的花萼中叢中。
- 圖4. 星辰花苗期葉平鋪地面生長，以黑色塑膠布覆畦，可防雜草、冬保溫、並可減少病蟲害。
- 圖5. 星辰花為簇生性春化需求型植物，播種太早（4月24日）反而抑制抽苔開花，其葉腋分蘖株型漸呈直立，葉多而不見花梗。
- 圖6. 春化過的植株，其葉腋分化葉與花序。
- 圖7. 不同濃度 GA_3 噴施於 Kampf's Blue Improvement 後，平鋪之葉呈直立狀，由左至右為對照（CK）， GA_3 250、500 及 1000 ppm。
- 圖8. 於高地冷地（台大山地農場）春播夏開的星辰花，產量甚高。

- Fig. 1. The flower characteristic in statice.
- Fig. 4. Rosette type in seedling stage of statice. Soil mulch with plastic would control weed, pest and rising soil temperature in winter.
- Fig. 5. Delay flowering time when the seeds were sown in late April. It is a green vernalized plant.
- Fig. 6. Flower stalk formed from leaves axil after vernalization.
- Fig. 7. Response of GA_3 concentration in statice cv. Kampf's Blue Improvement.
- Fig. 8. Summer flowering of statice grown in highland (1100m) of Taiwan showed good quality and high yield.

