

葡萄之花芽分化與果實發育

臺中區農業改良場·果樹研究室·張林仁

栽培於溫帶地區的葡萄，因受冬季低溫限制，生產僅限於短暫之生長季。臺灣地處亞熱帶，特點為生長季長，但有因低溫不足而引起芽體休眠不足的現象。目前吾人已能利用田間管理技術克服此問題，葡萄芽體休眠已不再是週年生產之限制因子。理論上，只要植株本身與環境條件適當，則已發育完成的花芽便可隨時藉由修剪而萌芽、開花。因此，生長季中之潛芽是否含有分化完全之花芽為生產成功與否的要件。一般木本植物之花芽分化不外受環境中之溫度、光線、土壤水養分及植株之生長勢、營養成份含量，以及人為施用生長調節物質等因子所影響。

葡萄花芽分化之過程

葡萄在生長期間，由葉腋形成側芽及腋芽，其中腋芽即通稱之潛芽，為下一季生長枝條的一個縮體。該芽體若在枝條之適當位置與適宜之環境下，便可受誘導而於其內進行分化，形成花序原始體(inflorescence primordia)或稱果房原始體(bunch primordia or cluster primordia)，此潛芽稱為花芽(flower bud)或果芽(fruit bud)。大致上當潛芽僅含頂端分生組織(apical dome)及兩個葉原體(leaf primordia)時為分化敏感期，當芽體已含六個葉原體時則已不具分化之能力。溫帶地區的葡萄，在萌芽後約三星期之嫩梢中即出現含兩個葉原體之潛芽，位置在頂梢(apex)下約第六節處。隨著時間增加，含兩個葉原體之潛芽會出現在愈近頂梢處。如萌芽五星期後，頂梢下之第一節即含兩葉原體之腋芽，而頂梢下8~10節處多已成為含六個葉原體之潛芽。由此可知葡萄花序原始體之誘導，大約在近頂梢的一小段枝條上發生。經誘導而完成分化之花序原始體隨即進入約10星期的發育階段。當發育完畢，潛芽內約含10個以上之葉原體，且在芽軸(bud axis)之4~8節處含有數個花序原始體。接著，包括花序原始體在內的整個潛芽便進入休眠。潛芽在自然狀況下於翌春萌發。在臺灣則可經由修剪及催芽而萌芽、開花，以生產夏果、秋果、冬果或溫室春果。在萌發前後，芽體內花序原始體之每朵小花(individual floral organs)方行重大之分化，經3至4星期，各小花始完全分化完畢，然後花序便吐露而開花結實。因此葡萄的花芽分化可截然分為前期的花序原始體分化（在上一個生長季完成）與後期的小花分化（在萌芽後開始）。

臺灣的葡萄花芽分化

一般正常的葡萄休眠芽體含有3個小芽，通常中間為主芽，主要為下個生長季萌芽用，兩側的小芽則為潛伏的備用芽點（見圖1）。在臺灣，因為生長季長，完成分化之葡萄花芽雖已進入休眠，常因外在氣候因素如颱風、豪雨之影響而有芽體萌動現象。但是這類短暫的外在刺激常不足以使葡萄的芽體完整地進行萌芽開花程序，只是略為萌動即停止繼續發育。這個萌動的芽體（潛芽）在嗣後的生長季中可能因氣候不適而停止生長或壞死。而芽體中未壞死的側芽在接下來的生長

季可繼續發育而成爲含多個小芽的複合芽（見圖2及圖3），在下個生長季則以生長勢較強的小芽進行萌芽開花。



圖1 正常葡萄芽體（巨峰）的縱剖面，可見到3個小芽。

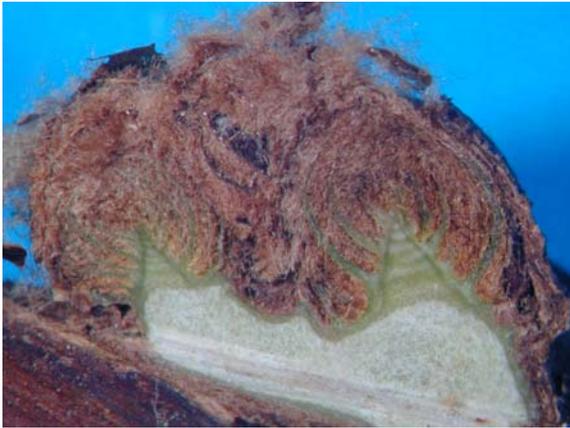


圖2 葡萄芽體（巨峰）中央的小芽壞死（消蕾），只剩左右兩個小芽。



圖3 葡萄複合芽（巨峰）的橫切面，中央小芽壞死後，左右小芽繼續分化，箭頭處爲花序原始體。

葡萄果粒之發育

葡萄開花後，受精成功的果粒的生長，諸如體積、鮮重、乾重、果徑等的增長，都呈現一個雙S曲線(double-sigmoid curve)的模式。此種雙S形生長區分為三個階段，在兩個生長階段之間有一段時期葡萄果粒體積幾乎沒有增長或很少。在第一生長期（細胞分裂期），除了子房中的胚及胚乳外果肉細胞急速地生長分裂，生長曲線陡峭上升。第二生長期則是胚及胚乳的生長以及子房壁的輕微生長，所以果粒外觀上幾近沒有增長，因此生長曲線平緩。第三生長期則是中果皮（果肉）的生長，造成果粒的膨大及成熟。從著果到第三生長期始期稱為綠色期(green stage)，在此時期果粒迅速擴大(除了第二生長期外)，糖類含量低而酸度則高。第三生長期開始後，果粒開始著色及軟化，稱為成熟期，在白色品種則是綠色轉淡或轉黃，隨著成熟期之進展，有色品種之果色逐漸轉深，糖類含量增加而酸度則降低。

果粒形成後，結果母枝貯藏之養分與新梢葉片同化養分的移行對初期的生長有很大關係，通常在開花後10天左右為決定種子之有無及不受精果的時間，自開花期至10-15日為細胞分裂期，但受到氣候及養分條件影響而無固定的細胞分裂模式。在正常狀況下，開花期至30天左右為果實第一生長期，果粒之生長速度最大，初期生長主要為細胞分裂使果粒急速肥大，其後細胞體積增大而使果粒生長，開花期細胞徑為1個單位時中果期時約可長至10倍左右。本場曾進行巨峰葡萄冬果及金香葡萄秋果果粒發育及果實糖酸度的觀察（見圖4、圖5及圖6），巨峰冬果有短暫的第二生長期，但金香秋果則持續穩定生長沒有雙S曲線特徵。

果實發育與成熟

葡萄果實生長到軟化期（硬核後）結果枝大部分停止生長，葉片合成之碳水化合物運移至枝條及果實累積，使果實與枝條保持平衡的成熟程度。此期間二者間之養分是否均衡，則可自外觀的果實成熟與枝條木質化程度判斷果實後期的肥大與品質良否。結果量高時葉果比不足，葉片合成之養分無法同時供應果實及枝條，不但影響果實之著色與品質，使果粒成為擬成熟果，必須增加果實之生育日數並且採收期果實會軟化不耐貯運，樹勢也因而弱化影響翌年的結果。結果中期後以後若氮肥施用量過高，硬核後結果枝仍持續生長時，理論上增加葉片數與葉面積時葉片所生產碳水化合物也隨著增加，應可提高果實之著色與成熟。但事實與理論並非相同，葉片合成養分會被新形成之器官部分消耗，雖然有很多的葉片數，但果實也無法得到足夠養分，而妨礙果實的著色與品質，故成熟前的生育管理工作為決定葡萄品質的重要課題。

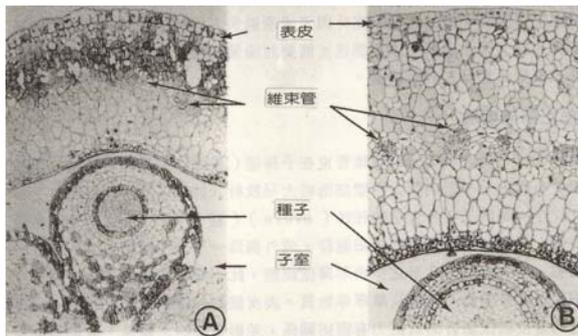


圖4 巨峰葡萄開花期(A)及開花後3天(B)之子房組織切片。

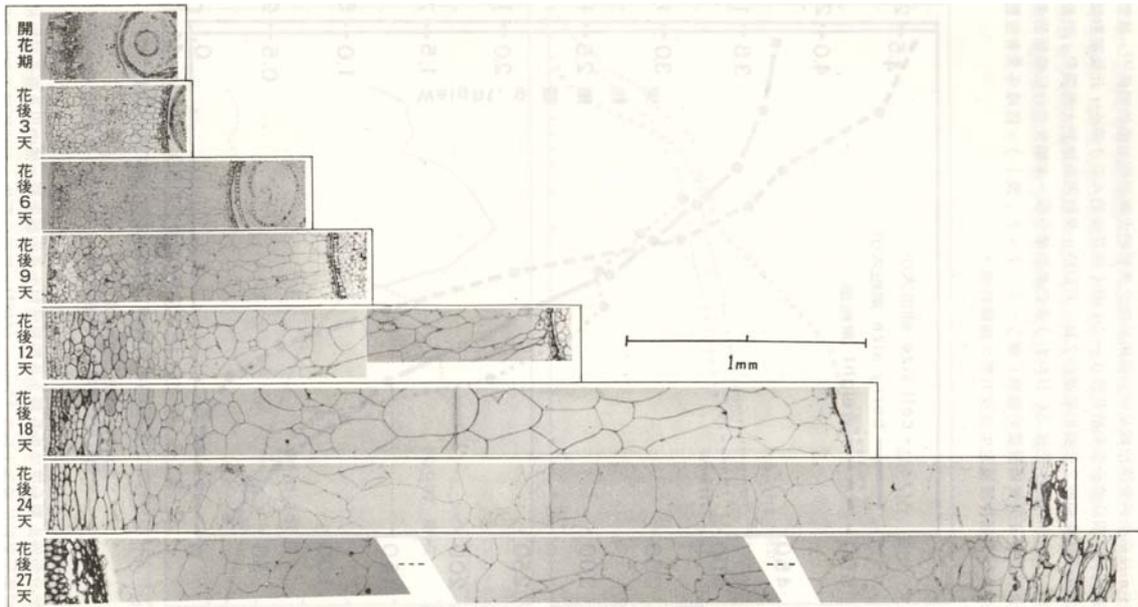


圖5 巨峰葡萄冬果果粒發育初期各階段之組織切片。

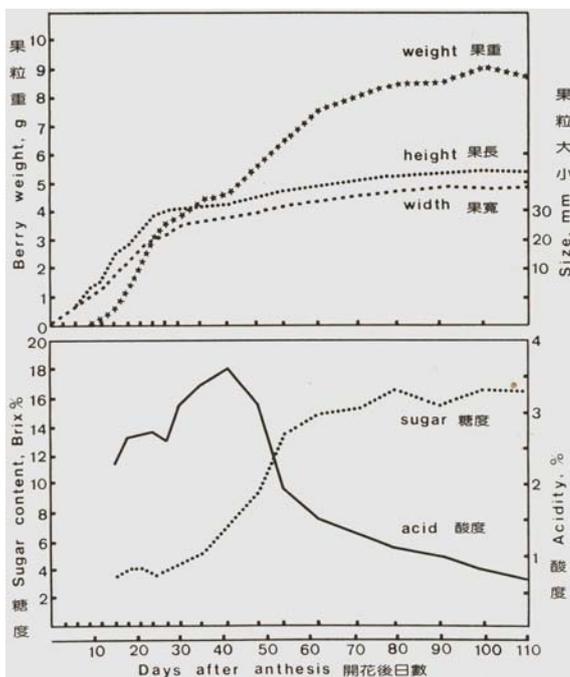


圖6 巨峰葡萄冬果之果粒生長曲線及糖度、酸度之變化。