

知識天地

開花素與作物的產期調節

余天心副研究員(植物暨微生物學研究所)

我們常常會看到新聞報導提到許多作物在盛產期時，會因為大量生產而造成價格疲軟，或是遇到高溫多濕的季節，使得作物的品質受到影響。如果我們能利用產期調節的技術調整作物的收穫期，將可以選擇作物的生產期以避開不適合的季節，作物的品質與價格也可能會因此而提高。許多作物，尤其是果樹及花卉作物，產期調節的技術都是藉由不同的方式控制花期。即使是葉菜類作物，也可以藉由控制花期而進行產期調節。由於葉菜類作物大多是一年生植物，通常開花後植株便會開始老化。如果我們能抑制葉菜類作物花芽的形成，便有機會可以調整採收期。事實上，許多育種技術所生產的新品系如早生或晚生品系都是廣義的產期調節技術。近年來，開花生理學的研究在模式植物中已經有顯著的成果，我們是不是已經有能力利用我們在模式植物中所獲得的知識，針對不同作物進而設計各種產期調節的方式而使作物生產更有效率？

開花素與開花拮抗素的研究

植物花芽的形成會受到許多環境因子的調控。日照長度(光週期)為其中一項很重要的因子，一百年前已經有關於光週期可以控制開花的研究。雖然不同的植物對日照的需求差異很大，大部份的植物依據開花時光週期的需求可粗略的分為長日照植物(如阿拉伯芥)，短日照植物(如水稻)及日中性植物(開花時間不受光週期影響，如番茄)。當植物接受適合的光照刺激後，若將這棵植物的葉片嫁接到另一株未經光照刺激的植物上，受過光照刺激的植物會在葉子中產生一種物質，經由篩管傳送到嫁接枝條的頂芽，進而促進未受光照刺激的植物形成花芽。在1930年代，俄國科學家將此一可以經由嫁接長距離運輸而調控花芽形成的物質稱為開花素(florigen)。後續以長日照或短日照的植物分別進行嫁接實驗更顯示，不同日照需求的植物均會產生相同的開花素。

除了開花素之外，煙草的嫁接實驗顯示植物也會產生可長距離運輸的開花拮抗素(antiflorigen)，同樣經由篩管運送至頂芽而抑制花芽的分化。當長日照品系煙草嫁接至日中性品系後，如果將嫁接植株培養在短日照的環境時，日中性品系煙草的開花也會受到抑制。這是因為長日照煙草品系培養在短日照的環境時，所產生的開花抑制物質，經由嫁接而長距離運輸至日中性品系煙草的結果。可是究竟開花素及開花拮抗素的分子結構是甚麼一直無法確定，雖然某些植物荷爾蒙也具有促進開花的功能，但是這些荷爾蒙只能在特定的植物中促進開花，並不能適用於其他植物。例如植物荷爾蒙GA只能促進長日照植物的開花，但無法促進短日照植物(如水稻)的開花。因此探討開花素及開花拮抗素的分子結構數十年來一直是開花生理學中遺失的聖杯。

阿拉伯芥開花的研究

在阿拉伯芥(*Arabidopsis thaliana*)中，目前已知花芽的形成受到四個主要的途徑所調節：光週期，溫度，植物荷爾蒙(主要為GA)及自主性(autonomous)開花調節途徑。近幾年阿拉伯芥的分子遺傳學研究，對於這些途徑的相關基因及其基因產物已有相當程度的了解。在研究的過程中，其中一個重要的突破就是發現開花素及開花拮抗素的基因，為開花生理的研究建立了重要的里程碑。目前的研究證實，阿拉伯芥中FLOWERING LOCUS T (FT)的基因產物即為開花素。在阿拉伯芥中，FT的基因表現受到光週期的調控，在長日照的表現量高，在短日照則受到抑制。若將FT基因大量表現在植物中可以使植物提早開花，反之，抑制FT基因則會嚴重延遲開花時間。阿拉伯芥嫁接實驗顯示FT的蛋白質及RNA可以由砧木中長距離運輸至嫁接枝條的頂芽，進而促進嫁接枝條的開花。有趣的是，開花拮抗素*Arabidopsis thaliana* CENTRORADIALIS homologue (ATC)基因與開花素FT屬於同一個基因家族(gene family)，但在調控開花的功能上則扮演了完全相反的角色。ATC基因在短日照的表現量較高，在植物中大量表現ATC會使植物延遲開花，而且這個抑制開花的功能也可經由嫁接而影響嫁接枝條的開花時間。因此植物在演化的過程中，發展出利用同一基因家族中一對功能相反的開花調節基因來感應日照週期的長短而調整花芽的形成。

應用開花素調整作物的產期

臺灣盛產各種水果，目前業界已經發展許多有效的產期調節的方式。而果樹的產期調節最成功的例子之一為蓮霧。過去蓮霧的產期通常為夏季，經由產期調節的技術，目前臺灣蓮霧的產期大部分均調整至冬季。由於果實的品質比夏季產的果實品質明顯優良許多，而且又遇上農曆春節的銷售旺季，因此產品的價格也相對提高。另一成功的例子為高接梨，一般的做法是將低溫處理後的溫帶梨花芽，在冬季的休眠期間嫁接在橫山梨上。由於嫁接

後可以正常開花並結出品質優良的溫帶梨，所以可以在本省的平地栽植。另一個例子為棗子，大都以遮光或夜間照明的方式改變花期。但是大面積遮光或夜間照明相對困難，如果我們可以瞭解果樹的產期調節究竟調節了哪些開花調節基因，我們將可以設計更有效率的方式而達成產期調節的目的。例如遮光或夜間照明很可能是因為改變了光週期途徑中開花調控基因的表現，而改變果樹的開花。同樣的，其他業界所使用的產期調節的方式很可能也是改變了一些開花調節基因的表現而影響開花。如果我們建立各種作物中開花基因的表現圖譜，也許我們可以藉此圖譜而系統性的檢視並發展各種產期調節的方式。

傳統的育種常常需要很冗長的時間來產生新品系，尤其是果樹、蘭花或其他生長期很長的作物。最簡單的方式就是以基因轉殖的方式調節花期，但是目前有關基因改良作物(GMO)的爭議很多，為了避免此一問題，近年來已開始利用其他方式生產非基因改良作物。最近所發展的技術virus induced flowering (VIF)，是利用攜帶開花素基因的改良病毒當成載體，將開花素基因暫時性的於植株中表現，而使植株於短時間內開花產生下一代。由於改良的病毒載體感染植株後並不會組成完整的病毒顆粒，因此不會造成病徵而影響植物健康。另外由於病毒並無法進入分生組織，利用此一方法產生的下一代品系通常並不會有病毒殘留的問題，而且其基因組成並未改變，因此不是GMO作物。由於阿拉伯芥開花素基因在不同的植物中都可促進開花，因此不需選殖其他植物的開花素基因以進行VIF實驗。目前此一技術已經成功的運用在棉花。除了VIF的方法之外，由於開花素可以由遠端組織移動至頂芽調控開花，因此可以利用嫁接的方式，將不含轉殖基因的枝條嫁接至基因轉殖株上，由於開花素的基因產物可以經由篩管長距離運送至嫁接條的頂芽調節開花，因此我們將可藉由調整基因轉殖株中(砧木)開花素基因的表現時期，進而控制嫁接枝條的開花時間。結合這兩種技術，未來我們將能提供其他產期調節方式的選擇。

參考文獻

- Huang N.-C., Jane W.-N., Chen J., and Yu T.-S. (2012). “*Arabidopsis thaliana* CENTRORADIALIS homologue (ATC) acts systemically to inhibit floral initiation.” *Plant J.* 72, 175-184.
- Lu K.-J., Huang N.-C., Liu Y.-S., Lu C.-A., and Yu T.-S. (2012). “Long-distance movement of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS TRNA participates in systemic floral regulation.” *RNA Biology* 9, 653-662.
- McGarry R.C., and Kragler F. (2013). “Phloem-mobile signals affecting flowers: applications for crop breeding.” *Trends Plant Sci.* 18, 198-206.
- Zeevaart J.A.D. (2008). “Leaf-produced floral signals. Curr. Opin.” *Plant Biol.* 11, 541-547.