

環境與品種對蓮霧果皮花青素之影響

陳思如¹、李國譚^{2,4}、葉德銘²、許仁宏³

摘要

果實大小、果形、果色、質地、風味及糖、酸度等，皆為構成果實品質之重要因子。雖然果皮紅色深淺並不能代表果實的成熟度和甜度，但是消費者在挑選紅色水果時，傾向於挑選較深色者。不同品種的蓮霧果色有白色、綠色和紅色等，目前臺灣主要的栽培品種皆屬紅色系列。花青素具有抗氧化、抗發炎與抗癌等的保健特性，增進蓮霧果皮的紅色，不僅可以提高果品的價值，亦具有保健的意義，因此本文探討環境與品種對蓮霧果皮花青素之影響。‘粉紅’蓮霧果皮花青素主要由矢車菊素和芍藥素所組成，花青素的合成為需光誘導的途徑，且與苯丙胺酸裂解酶活性相關。‘粉紅’蓮霧幼果果皮離體培養系統中，培養基添加糖類有利於果皮花青素的累積，其中以添加蔗糖之處理效果最顯著。栽培上噴施過氧化氫及莖部環刻可提升馬來西亞蓮霧果皮花青素濃度，而 30°C 之高溫環境不利於‘粉紅’蓮霧果皮著色。由於不同花青素對高溫的敏感性不同，而且不同品種所含的花青素也有所差異，因此在高溫季節生產蓮霧，可選擇果皮著色對高溫較不敏感的品種，以利果皮轉色。

關鍵語：矢車菊素、環刻、芍藥素、苯丙胺酸裂解酶

前言

蓮霧(*Syzygium samarangenes* Merr. et Perry)為桃金娘科(Myrtaceae)赤楠屬之熱帶果樹，原產於馬來西亞及印度安曼群島，於印尼、泰國、臺灣及馬來西亞等熱帶地區皆有大規模商業栽培^(24,28)。臺灣蓮霧主要栽培品種為‘粉紅’種，果實自然產期為5月至7月，果皮為粉紅色，隨著產期調節技術的精進及產地的擴張，臺灣蓮霧產期已可調節至全年⁽⁶⁾。產調後的冬春果品質顯著提升，不僅果色深紅、果大而脆、糖份高、果肉較厚、口感紮實、裂果率低且無子⁽²⁾。

果皮色澤為蓮霧果實品質最重要的因子之一，因此臺灣外銷蓮霧分級標

¹ 高雄區農業改良場作物改良課助理研究員(國立臺灣大學園藝暨景觀學系博士生)

² 國立臺灣大學園藝暨景觀學系助理教授及教授

³ 美和科技大學生物科技系教授

⁴ 通訊作者: kuotanli@ntu.edu.tw

準在果皮顏色由高到低分為鮮黑、泛黑、淡黑、鮮紅、泛紅及淡紅六級⁽¹⁰⁾。春夏季生產的‘粉紅’蓮霧著色困難一直是維持果色品質的瓶頸，目前以近年來引進生產的‘紅寶石’(‘Thub Thim Chan’，或稱「泰國種」)蓮霧填補優質果品的產期空窗期⁽⁶⁾。構成紅色系列蓮霧果皮的色素主要為花青素⁽¹¹⁾，花青素屬於類黃酮，存在植物體的特定組織內，具有吸引動物授粉及傳播種子的功能，並可遮蔽葉綠素，防止高光對葉肉細胞造成傷害^(14, 21)。花青素對人體亦具有保健功能，不僅具有預防心血管疾病、抗癌、抗微生物及抗病毒活性等功能，對於糖尿病、神經退化症及肝臟、胃、眼睛等具有正面效應，亦被認為是有益人體健康的天然抗氧化物質⁽¹³⁾，因此提升果皮著色程度不僅使果品外觀價值提升，亦具有食品保健意義。本文探討蓮霧果皮花青素累積與果皮色澤的影響因子，以利產業應用於不同栽培季節與環境下穩定提升果實品質。

花青素的種類

花青素屬於類黃酮，通常於第3、第5或第7個碳上的-OH基與糖類進行糖化作用，形成花青素糖苷(anthocyanins)，花青素因環上不同位置鍵結-OH基或-OH基甲基化的不同，形成不同的花青素配基，常見的花青素配基包括天竺葵素(pelargonidin)、矢車菊素(cyanidin)、飛燕草素(delphinidin)、矮牽牛素(petunidin)、芍藥素(peonidin)及錦葵素(malvidin)(圖1)。花青素配基與糖鍵結形成花青素糖苷，結合之糖類的種類及鍵結位置的不同，或是-OH基的醮化修飾，造就不同的花青素種類，因此自然界被鑑定出來之花青素種類已多達500種⁽¹³⁾。

花青素配基(Anthocyanidins)的合成是由苯丙胺酸(phenylalanine)經苯丙胺酸裂解酶(Phenylalanin ammonia-lyase, PAL)催化合成肉桂酸(cinnamate)，再依續由 cinnamate-4-hydroxylase (C4H)及 4-coumarateCoA ligase 催化合成 4-coumaric acid 及 4-coumaroyl-CoA，再與 3 個 Malonyl-CoA 經 Chalcone synthase (CHS)催化結合而成 Chalcone，形成 C6-C3-C6 的 15 個碳的結構，再經由 chalcone isomerase (CHI)、flavone 3-hydroxylase (F3H)及 dihydroflavonol 4-reductase 一連串的催化，產生無色花色色素配基(leucoanthocyanidins)，最後無色花色色素配基再由 anthocyanidin synthase (ANS)催化合成花青素配基(anthocyanidins)，花青素配基在 anthocyanidin glucosyltransferase (FGT)的作用下與糖結合，形成呈色的花青素糖苷(圖2)⁽¹³⁾。

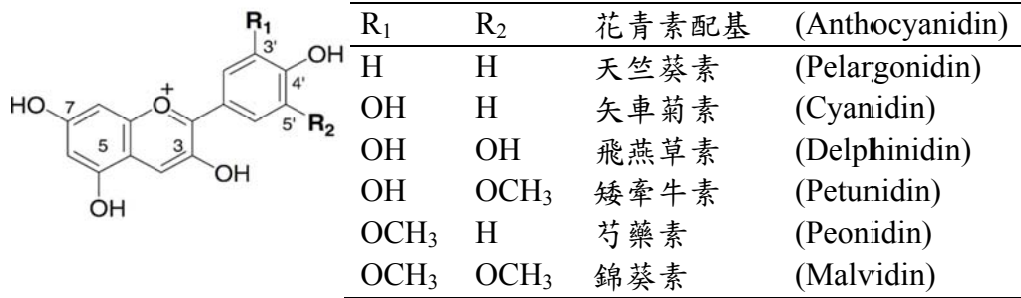


圖 1. 主要花青素配基的構造 (de Pascual-Teresa and Sanchez-Ballesta, 2008)

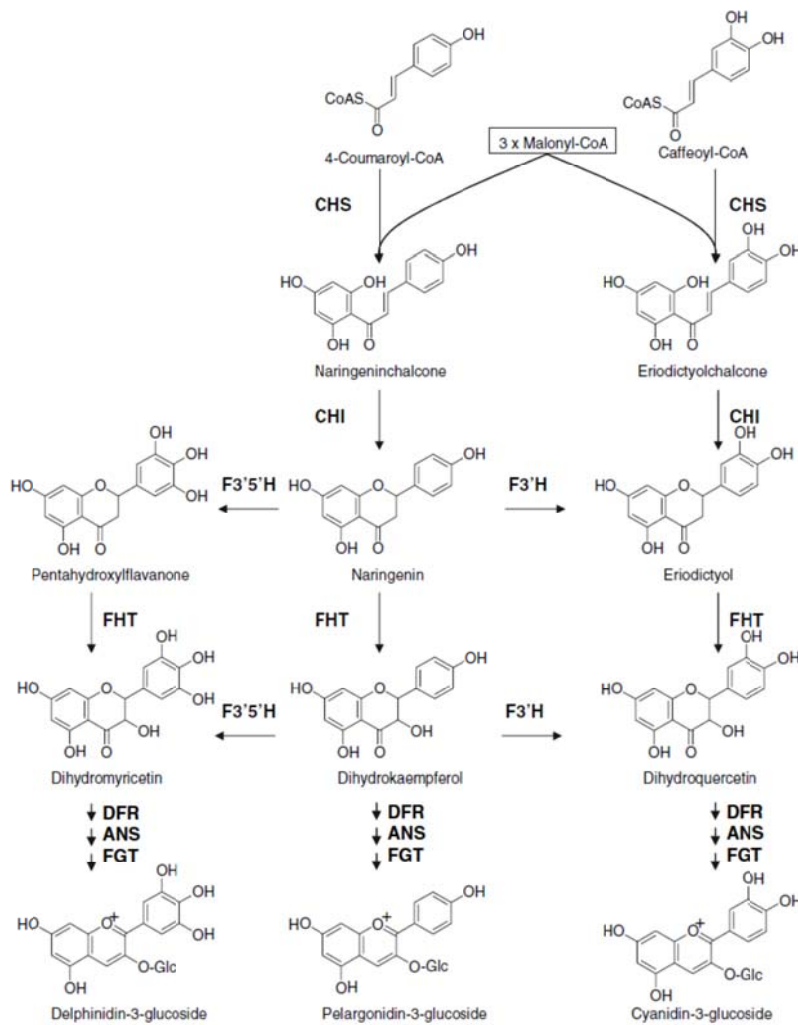


圖 2. 花青素生合成圖 (de Pascual-Teresa and Sanchez-Ballesta, 2008)

影響蓮霧果皮著色的因子

利用果皮離體培養測試系統，可於兩週的短時間內，於控制的離體培養環境下篩選各項影響果皮著色之環境因子或藥劑，為較有效率之測試方法⁽⁸⁾。‘粉紅’蓮霧幼果果皮離體培養於含 6%蔗糖之培養基時，其花青素逐漸累積，葉綠素濃度則逐漸下降，與果實掛樹生長期間的變化趨勢類似，但在離體培養下之變化程度較掛樹果實更顯著，而培養期間果皮組織的總可溶性固形物含量、可溶性蛋白質、PAL 活性及總酚類化合物皆逐漸累積，並與花青素濃度的變化呈正相關^(7, 26)。

(一) 糖類對蓮霧果皮著色的影響

一般認為蓮霧果皮色澤愈深者通常糖度愈高，蓮霧開花後至成熟期各階段的果皮花青素濃度與果實總可溶性固形物含量呈顯著正相關⁽¹⁾，顯示蓮霧果實的糖類濃度與果皮著色有密切關係。蓮霧幼果果皮離體培養基中添加 0-12%的糖類(果糖、葡萄糖、蔗糖或麥芽糖)，培養 14 天後，培養的果皮組織內花青素濃度隨添加糖類濃度提升而增加，顯示較高的糖濃度有利於果皮花青素的累積，其中又以蔗糖效果最顯著⁽⁸⁾。阿拉伯芥幼苗培養基中添加蔗糖亦可促進其花青素累積，培養基中添加其他糖類或滲透調節物質對花青素累積的促進程度不如蔗糖，或是沒有影響⁽³⁰⁾，顯示蔗糖含量與組織中花青素的累積關係密切。

許多報告指出糖類可誘導花青素生合成相關基因的表現，進而促進花青素累積，葡萄葉圓片離體培養之培養基中添加 0.4-1.2 mM 蔗糖，可促進花青素及總酚類化合物之累積⁽²⁵⁾。紅色蘿蔔(*Raphanus sativus*)下胚軸離體培養之培養基中添加蔗糖可促進其花青素之累積，且有六個與花青素合成之相關基因 phenylalanine ammonia lyase (PAL)、chalcone synthase (CHS)、chalcone flavones isomerase (CHI)、flavone 3-hydroxylase (F3H)、dihydroflavonol reductase (DFR)和 anthocyanidin synthase (ANS) 表現量皆增加，而白色蘿蔔下胚軸離體培養之培養基中添加蔗糖僅促進微量的花青素累積，上述之花青素合成相關基因在白色蘿蔔的表現亦未因添加蔗糖而顯著增加表現量⁽¹⁶⁾。培養基中添加蔗糖誘導阿拉伯芥幼苗花青素累積的作用與蔗糖促進 MYB75/PAP1 gene 的表現有關，藉由 MYB75/PAP1 調控 DFR 之表現，進而促進花青素之生合成⁽³⁰⁾。

(二) 光照對蓮霧果皮著色的影響

‘粉紅’蓮霧果皮花青素的合成為需光誘導的途徑，離體培養的幼果果皮在黑暗下停止花青素的合成，在光照下則可持續合成⁽²⁷⁾。於冬季或陰雨日較

多的地區栽培蓮霧時，一般認為需加強疏剪、增加透入樹冠內的光照，以促進蓮霧果皮著色，與前述之離體培養的試驗結果相符。葡萄花青素合成途徑中的 *DFR* 基因表現至少有三個調控機制：除了蔗糖相關調控機制以外，另有需光照的調控機制以及發育調控的機制⁽¹⁵⁾，推測蓮霧果皮的花青素合成同樣受到多重因子的共同調控。

(三) 溫度對蓮霧果皮著色的影響

涼溫被認為較有利於蓮霧果皮著色，‘粉紅’蓮霧果皮離體培養於 20°C 及 25°C 者累積較高濃度之花青素，而 30°C 高溫下培養者花青素濃度遠低於較低溫之處理^(9, 27)；田間加溫的試驗中同樣顯示 30°C 高溫處理者花青素濃度低於不加溫的對照組，顯示高溫不利於蓮霧果皮花青素之累積⁽⁹⁾。PAL 為花青素合成之關鍵酵素之一，‘粉紅’蓮霧果皮花青素濃度與其 PAL 活性呈顯著正相關($r=0.461^*$)，而其 PAL 活性受到高溫抑制，可能是造成高溫不利其果皮著色的原因之一⁽³⁾。除了花青素生合成受到高溫抑制以外，高溫是否也造成蓮霧果皮已合成之花青素的降解，則仍待進一步驗證。

高溫是許多作物果皮花青素合成的限制因子，葡萄果皮花青素的累積受到高溫抑制，無論光照或遮陰，Merlot 葡萄田間增溫處理下果皮花青素濃度皆較低，並影響其花青素生合成途徑中之醯基化(acylation)與氫氧基化，改變其不同種類花青素的組成比率⁽²⁹⁾。Cabernet Sauvignon 紅酒葡萄於 35°C 高夜溫下，除了 malvidin 類以外的花青素含量皆劇烈下降，然而花青素合成基因的表現在高溫下並未受到如此強烈的抑制，經由同位素試驗結果驗證，高溫亦促進已合成之花青素發生降解⁽²³⁾。因此高溫對花青素累積的不利影響，不僅可歸因於花青素生合成相關基因的表現量下降，亦與高溫下花青素分子的降解有關。

(四) 噴施過氧化氫對蓮霧果皮著色的影響

花果發育期噴施過氧化氫被研究應用於提升馬來西亞蓮霧品種之著果率及果實品質，於花朵開放前兩週開始，每週噴施一次 20 mM 過氧化氫水溶液，共噴施八次，不僅提升著果率及產量，果長、果寬、果汁率及果實總酚類、總類黃酮、花青素及類胡蘿蔔素濃度皆顯著提升⁽²⁰⁾。蓮霧果皮花青素濃度與 PAL 活性呈正相關^(3, 26)，而馬來西亞品種蓮霧噴施過氧化氫後 PAL 活性亦顯著上升，可能因此促進花青素之生合成⁽²⁰⁾，但噴施過氧化氫對於‘粉紅’蓮霧果皮著色之影響，則尚待驗證。

(五) 環刻對蓮霧果皮著色的影響

根據馬來西亞的研究，蓮霧開花前於枝條進行環刻，不僅提升著果數、平均果重、果長、果寬、乾物重，果實總糖、總酚類及總類黃酮及花青素濃

度亦顯著提升⁽²⁰⁾。環刻已知可誘導葡萄果皮花青素的累積⁽¹⁷⁾，於果實轉色期施行莖幹環刻可顯著改善亞熱帶氣候區一年二收模式之夏季葡萄果皮著色不良問題，並可增加果實總可溶性固形物含量⁽²²⁾。莖部環刻可減少或阻斷地上部的光合產物往地下部的運輸，可促進地上部糖類的累積，但少有研究探討環刻對植株內生荷爾蒙的影響。棉花樹主幹環刻之植株較未環刻者有較低濃度的細胞分裂素及較高濃度的 ABA⁽¹²⁾，內生 ABA 可能藉由促進乙烯合成及提高 PAL 活性，在草莓後熟期間促進果實轉色⁽¹⁸⁾。但環刻對蓮霧果皮花青素累積的影響是透過糖類的累積或內生荷爾蒙的變化所誘導，目前仍無深入之研究。

(六) 不同品種蓮霧果皮著色特性之差異

蓮霧種原眾多且果皮色澤歧異度高，高雄區農業改良場蓮霧種原圃保留之多個種原中，果實外觀色澤亦具有明顯的差異，除著色深淺之不同，淺色者亦有淺綠、粉紅及粉橘色，深色者有橘紅色、青棕色、鮮紅色及紫紅色之顏色差異^(4, 5)(圖 3)。薛(2004)分析 26 種蓮霧品系果實之果皮色澤及花青素組成，蓮霧果皮花青素於逆向液相層析儀分析下有五個波峰，而‘粉紅’蓮霧之花青素主要為矢車菊素與芍藥色素，亦為大多數受試蓮霧的主要花青素種類，白色或綠色品系亦含有少量的矢車菊素與芍藥色素，顯示其花青素合成機制並未缺失⁽¹¹⁾。



圖 3. 高雄區農業改良場保留之蓮霧種原，果實外觀色澤具有歧異性。左上：泰國綠鑽石、中上：kw049、右上：kw044、左下：越南粉紅、中下：韓水蓊、右下：kw057。

紅色系列蓮霧不同品種於高溫季節時果皮著色程度不同，臺灣普遍栽培的‘粉紅’或大果品系蓮霧於冬季果皮色澤深紅，但夏季呈粉紅色，部分品種於高溫下仍可穩定著色，如：‘紅寶石’及‘韓水翁’（又稱「圓葉種」）蓮霧。李(2012)比較‘粉紅’及‘韓水翁’蓮霧果皮花青素之特性，‘粉紅’蓮霧高溫下果皮著色不良，其花青素濃度與 PAL 活性有關，且高溫抑制其 PAL 活性，施用乙烯抑制劑亦不利其果皮著色，而‘韓水翁’於高溫下果皮仍著色良好，其果皮花青素與 PAL 活性無顯著相關性，果皮著色亦不受乙烯抑制劑影響，兩者果皮花青素於液相層析儀分析下高峰出現時間不同，應屬不同類花青素⁽³⁾。

結 論

果皮色澤為蓮霧重要的品質因子之一，果皮紅色較深的果品被認為品質較佳，因此栽培者需透過產期調節、環境控制及栽培管理來促進果皮著色。根據前人研究顯示，蔗糖、光照及 20-25°C 之低溫有利於誘導蓮霧果皮花青素的累積，因此栽培上應注重光合產物的合理分配，冬季適當疏剪以增加果串的光照，高溫季節生產則可選擇果皮著色對高溫不敏感的品種。

此外，過氧化氫噴施與環刻有利於蓮霧果實酚類物質合成與花青素累積，未來應可持續探討其他處理造成之氧化逆境、過氧化氫生成、PAL 活性變化，對‘粉紅’蓮霧果皮著色之影響，以利瞭解其花青素誘導特性，並應用於改善栽培技術；不同品種間的果皮花青素種類與對高溫之敏感性不同，可透過育種將穩定著色之特性導入現有的主要栽培品種，並可探討利用 PAL 表現量或過氧化氫生成量做為選種指標，加速口感優良、著色穩定之優良品種育成，以簡化栽培作業並穩定產品品質。

參考文獻

1. 王雅巧. 2001. 堆肥、尿素與光照對發育中的蓮霧之花青素和果實品質的影響. 國立臺灣大學農業化學研究所碩士論文. 73pp.
2. 王德男. 1994. 農業推廣教育教材. 蓮霧栽培及產期調節技術. 行政院農委會編印. 27 pp.
3. 李宜穎. 2012. 蓮霧著色與苯丙胺酸裂解酶和乙烯抑制劑之關係. 國立中興大學園藝系碩士論文.
4. 陳思如、賴榮茂. 2008. 蓮霧種原蒐集與利用. 高雄區農業改良場 97 年年報. p.51-53.
5. 陳思如、賴榮茂. 2009. 蓮霧育種. 高雄區農業改良場 98 年年報. p.51-52.
6. 陳思如. 2014. 臺灣蓮霧週年生產的產業布局. 農業世界. 371:28-34.
7. 許仁宏、廖秀真、林慧玲、李國權. 1998. 蓮霧果實生育期間果實外部形

- 態與內部有機成份的變化. 中國園藝. 44:491-501.
8. 廖秀真、許仁宏、林慧玲、李國權. 1998. 糖對蓮霧果皮花青素生合成的影響. 中華農學會報. 185:72-80.
 9. 潘曉華. 2002. 溫度對蓮霧果實特徵與生理的影響. 國立屏東科技大學熱帶農業研究所碩士論文.
 10. 賴榮茂、陳明昭、柯立祥、梁佑慎. 2012. 蓮霧外銷採後處理. In: 主要外銷果樹採後處理技術專刊. ed. 劉碧鵬. p.65-76. 行政院農業委員會農業試驗所. 臺灣
 11. 薛振暉. 2004. 蓮霧果皮色素組成及外加 ABA 對花青素之影響. 國立屏東科技大學農園生產系研究所碩士論文. 62pp.
 12. Dai, J. and H. Dong. 2011. Stem girdling influences concentrations of endogenous cytokinins and abscisic acid in relation to leaf senescence in cotton. *Acta Physiol. Plant* 33:1697-1705.
 13. de Pascual-Teresa, S. and M.T. Sanchez-Ballesta. 2008. Anthocyanins: from plant to health. *Phytochem. Rev.* 7:281-299.
 14. Field, T.S., D.W. Lee, N. M. Holbrook. 2001. Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of red-osier dogwood. *Plant Physiol.* 127:566-574.
 15. Gollop, R., S. Even, V. Colova-Tsolova, and A. Perl. 2002. Expression of the grape dihydroflavonol reductase gene and analysis of its promoter region. *J. Experi. Bot.* 53:1397-1409.
 16. Hara, M., K. Oki, K. Hoshino, T. Kuboi. 2004. Effects of sucrose on anthocyanin production in hypocotyls of two radish (*Raphanus sativus*) varieties. *Plant Biotechnol.* 21:401-405.
 17. Harsimranjit, S.B., S. Zora, S. Ewald, and I. Cameron. 2008. Girdling and grapevine leaf roll associated viruses affect berry weight, colour development and accumulation of anthocyanins in 'Crimson Seedless' grapes during maturation and ripening. *Plant Sci.* 175:885-897.
 18. Jiang, Y. and D.C. Joyce. 2002. ABA effects on ethylene production, PAL activity, anthocyanin and phenolic contents of strawberry fruit. *Plant Growth Regul.* 39:171-174.
 19. Khandaker, M.M., A.N. Boyce, and N. Osman. 2012. The influence of hydrogen peroxide on the growth, development and quality of wax apple (*Syzygium samarangense*, [Blume] Merrill & L.M. Perry var. jambu madu) fruits. *Plant Physiol. Biochem.* 53:101-110.
 20. Khandaker, M.M., A.S. Hossain, N. Osman, and A.N. Boyce. 2011.

- Application of girdling for improved fruit retention, yield and fruit quality in *Syzygium samarangense* under field condition. *Int. J. Agric. Biol.* 13:18-24.
21. Lev-Yadun, S. and K.S. Gould. 2009. Role of anthocyanins in plant defence. p. 21-41. In: Gould K., K.M. Davies, and C. Winefield (eds.). *Anthocyanins: biosynthesis, functions and applications*. Springer Science+Business Media, LLC. New York, U.S.A.
 22. Li, K.T., J.C. Chang, L.L. Wang, Y.T. Liu, C.L. Lee. 2015. Girdling improved berry coloration in summer but suppressed return growth in the following spring in 'Kyoho' grapevines cultivated in the subtropical double cropping system. *Vitis* 54:59-63.
 23. Mori, K., N. Goto-Yamamoto, M. Kitayama, and K. Hashizume. 2007. Loss of anthocyanins in red-wine grape under high temperature. *J. Experi. Bot.* 58:1935-1945.
 24. Nakasone, H.Y. and P.E. Robert. 1998. *Tropical fruits*. Biddles Ltd., UK.
 25. Perie, A. and M.G. Mullins. 1976. Changes in anthocyanin and phenolics content of grapevine leaf and fruit tissues treated with sucrose, nitrate, and abscisic acid. *Plant Physiol.* 58:468-472.
 26. Shu, Z.H. 1998. Total soluble solids, protein, phenylalanine ammonia-lyase activity and total phenolic compounds as related to anthocyanin biosynthesis in cultured wax apple fruit skin. *中華農學會報* 185:101-110.
 27. Shü, Z.H., C.C. Chu, L.J. Hwang, and C.S. Shieh. 2001. Light, temperature, and sucrose affect color, diameter, and soluble solids of disks of wax apple fruit skin. *HortScience* 36:279-281.
 28. Shü, Z.H., Z. Meon, R. Tirtawinata, C. Thanarut. 2008. Wax apple production in selected tropical asian countries. *Acta Hort.* 773:101-164.
 29. Tarara, J.M., J. Lee, S.E. Spayd, and C.F. Scagel. 2008. Berry temperature and solar radiation alter acylation, proportion, and concentration of anthocyanin in Merlot grapes. *Amer. J. Enol. Vitic.* 59:235-246.
 30. Teng, S., J. Keurentjes, L. Bentsink, M. Koornneef, and S. Smeekens. 2005. Sucrose-specific induction of anthocyanins biosynthesis in *Arabidopsis* requires the MYB/PAP1 gene. *Plant Physiol.* 139:1840-1852.