



嫩葉的紅

文、圖 ■ 鹿兒陽 ■ 國立台灣大學森林環境暨資源學系助理教授（通訊作者）

蔡仲涵 ■ 國立台灣大學森林環境暨資源學系研究生

一、前言

去年春天在溪頭進行調查工作時，經過的遊客問我正在盛放的紅花是哪種植物，我一時摸不著頭腦，不明白他說的是什麼，他指著路邊的紅楠，那滿樹的紅艷美極了，我才知道他將嫩葉的紅當作大朵紅花，其實紅楠的花不紅，而是青綠色的，小小的花即使開滿樹也少人注意。溫帶地區的春天一時繁花盡開，姍紫嫣紅，但是在熱帶、亞熱帶地區一齊綻放的卻是紅色的嫩枝葉。嫩葉驚人的美色來自花青素（anthocyanins）（Harborne, 1979），而這紅色在葉子開展的過程中逐漸消逝，取而代之的是我們熟悉的綠色。Dominy et al. (2002) 整理中美洲、亞洲及非洲七個熱帶雨林試驗地的資料，發現其中兩個森林中具有紅色嫩葉植物種類的比例高達50%以上。其實紅色與其他非綠色（白色、粉紅色、淡藍色等）的嫩葉共同被歸入具有Delayed greening的特徵（Coley and Kursar, 1996、Numata et al., 2004），也就是嫩葉轉變為綠色延遲的現象，不綠的嫩葉中所含的氮、葉綠素及Rubisco（主要光合作用酵素）比較低（Kursar and Coley, 1991、1992），雖然可能因此而降低了嫩葉的光合



▲紅楠（樟科）。

作用速率，卻可以在食植動物取食時減少氮、葉綠素、光合酵素等的損失（Kursar and Coley, 1992）。但是嫩葉鮮豔的紅色又有什麼作用？

花青素使得花及果顏色鮮豔，可以吸引動物來幫助植物授粉及傳播種子（Taiz and Zeiger, 2002），但是醒目的紅出現在嫩葉時期似乎不是件有利的事，開展中的嫩葉是葉子一生中最脆弱的階段，在熱帶、亞熱帶森林中昆蟲取食的傷害以此時為最（Coley and Aide, 1991、李治逸，2007），因此植物應該將嫩葉好好藏起別被發現，而不是用鮮豔顏色大肆自我宣傳。所以許多人想知道，



▲三斗石櫟（殼斗科）。

這花青素對植物有什麼正面效用嗎？目前所提出關於嫩葉花青素功用的主要假說包括：

（1）抗真菌作用（fungicidal effect）（Coley and Aide, 1989）、（2）光保護效果（photo-protection）（Gould et al., 1995）、（3）抗氧化作用（antioxidant）（Neill et al., 2002）、（4）抗食植動物（anti-herbivore）（amilton and Brown, 2001、Dominy et al., 2002、Manetas, 2006，李俊等人，2006）。看起來植物中的花青素功能極具多樣性，因此Gould（2004）還以“大自然的瑞士小刀（Swiss army knife）”比喻花青素的萬用功能，但是這些功能都有證據支持嗎？還是有些功能的可能性大過其他？以下將針對這些假說進行討論及評估。

二、抗真菌作用

Coley and Aide（1989）將Panama熱帶潮濕森林的20個常見木本植物的嫩葉切成小圓盤，放置在培育真菌的切葉蟻（fungus-



▲瓊楠（樟科）。

growing leaf-cutting ants）（*Atta columbica*）行進的路徑上，在白色、粉紅、深紅、淺紫、深紫等顏色不同的嫩葉中，切葉蟻偏好花青素含量較少的圓盤，因此作者推測花青素可能會抑制真菌的生長，在濕熱的熱帶雨林中有保護嫩葉不受病原性真菌侵襲的功能。Numata et al.（2004）研究Peninsular Malaysia低地雨林的8種*Shorea*屬樹木（Dipterocarpaceae），發現嫩葉紅或紫的種類其嫩葉受傷害的程度較低，作者認為一般嫩葉傷害主要來自昆蟲取食及真菌感染，但尚無法證實花青素對真菌的抑制作用。

熱帶雨林潮濕的下層中較易發生病原性真菌的傷害，而且以角質層（cuticle）尚未完全形成的嫩葉時期最易受害（Coley and Kursar, 1996），若是花青素具有抗真菌的效果，下層植物紅葉發生的比例應會比乾爽的上層為高，但是Dominy et al.（2002）研究中卻未發現樹冠下層植物的紅色嫩葉發生的比例顯著為多，難以支持Coley and Aide（1989）的假說。



三、光保護效果

Lee and Lowry (1980) 於馬來半島 (Malay Peninsula) 的熱帶雨林中研究6種植物 (5種樹木, 1種木質攀藤), 發現這些植物的嫩葉在UV - B區的反射率 (reflectance) 比成熟葉明顯為低, 推測嫩葉中大量的花青素及總酚類 (total phenols) 可能藉由吸收UV輻射來產生保護的效果。但是, Lee and Brammeier (1987) 針對芒果及可可樹嫩葉的研究結果卻不支持花青素有過濾 (screen against) UV輻射的功效, 而認為花青素可能只是快速開展器官中其他類黃酮化合物 (flavonoid compounds) 代謝的副產物而已。

Gould et al. (1995) 研究熱帶雨林下層陰暗處的兩種草本植物—Malaysia的*Begonia pavonina* (秋海棠科) 及Costa Rica的*Triolena hirsuta* (野牡丹科), 認為這兩種植物紅色葉子不產生光抑制, 是因為花青素吸收光子, 免於葉綠素b吸收過多能量。Gould et al. (1995) 及Gould et al. (2000) 認為在熱帶森林的下層, 植物的光合系統已適應陰暗環境, 易受短暫而強烈的斑光 (sunflecks) 傷害而產生光抑制, 因此下層植物葉子的花青素具有保護效果。雖然熱帶森林中保護葉子不產生光抑制的主要色素是葉黃素 (xanthophyll) (Krause et al., 1995), 但是Gould (2004) 在回顧報告中認為花青素可扮演補充葉黃素作用的角色, 而且其保護植物的效果較為長期。

相反地, Dominy et al. (2002) 認為樹冠上層植物生長於陽光強烈之處, 易受到UV輻射的傷害, 所以紅色嫩葉的發生應該集中



▲ 楓香 (金縷梅科)。

在上層植物, 可是Dominy et al. (2002) 的研究結果並未發現上下層的嫩葉發生比例有明顯差異。

四、抗氧化作用

Gould等人的團隊研究數種紐西蘭原生植物, 探討這些植物葉子中花青素的抗氧化作用, Gould et al. (2002) 發現直立灌木*Pseudowintera colorata* (Winteraceae) 葉子紅色部分 (含有花青素的細胞) 清除 (scavenge) 傷害所誘發 (wound-induced) 的 H_2O_2 的效率比綠色部分要高; Neill et al. (2002a) 研究生長在森林下層潮濕遮蔭處的匍匐植物*Elatostema rugosum* (Urticaceae), 比較嫩葉紅或綠的不同植株, 發現紅色嫩葉中花青素含量較高, 抗氧化作用較有效率, 而隨著葉齡漸增, 花青素濃度與抗氧化能力也隨之下降; Neill et al. (2002b) 再研究生長於山脊陽性的半附生樹木*Quintinia serrata* (Escalloniaceae), 本種植株的葉子亦有紅有綠, 不同於前述之*Elatostema rugosum*, 本種



▲米飯花（杜鵑花科）。

紅色植株的葉子是隨著年齡增長而越來越紅，可是研究中並未發現花青素與抗氧化作用有明顯關聯。

五、抗食植動物

比起綠色葉子，紅色的葉子被取食傷害程度較低嗎？有些研究的結果的確支持這個說法。Furuta（1986）研究日本槭樹（*Acer amoenum*）上的蚜蟲，發現秋葉的顏色決定侵入蚜蟲的多寡，蚜蟲偏好黃橙色的葉子，但會盡量避開葉子為紅色的植株；Coley and Aide（1989）研究中的切葉蟻對花青素含量高的嫩葉偏好亦明顯降低；Numata et al.（2004）發現 *Shorea* 屬嫩葉紅或紫的種類受傷害的程度較低；Karabeorgou and Manetas（2006）研究地中海常綠硬葉樹 *Quercus coccifera* 也發現紅色嫩葉受傷害程度較低。昆蟲避開含花青素葉子的原因是什麼？Dominy et al.（2002）提出“隱形”的說法，Hamilton and Brown（2001）、李俊等人（2006）主張“警戒色”的理論，Lev-Yadun et al.（2004）卻認為是

因為葉子上的紅色破壞了食植昆蟲的偽裝。

Dominy et al.（2002）認為其研究結果不支持花青素具有抗真菌或光保護的功能，因此提出隱形效果的可能性。嫩葉花青素的反射高峰在630 nm附近（Lee et al., 1987），而多數無脊椎動物卻缺乏長波長（>532 nm）的視覺受器（visual receptors）（Dominy et al., 2002），所以紅色的嫩對許多食葉動物來說是黯淡或枯死的樣子，並非吸引人的美食。

相對於隱形這個論點，Hamilton and Brown（2001）認為紅色也有可能是警戒色，警告食植昆蟲這株植物在防禦上已下了功夫，別來招惹比較好。Hagen et al.（2003）發現山樺樹（*Betula pubescens*）早秋葉子變黃（相當於綠色）比例越高則下一季昆蟲傷害的程度較低，因而認為這符合Hamilton and Brown（2001）的假說；Hagen et al.（2004）進一步研究山樺樹，發現秋葉鮮豔的植株狀況較佳，因此應該有較強能力來抵禦食植動物。李俊等人（2006）支持“警戒色”的理論，因此以此為題專文介紹，文中舉的一個例子是Hansen et al.（2003）於Mascarene Islands所進行的研究，Hansen et al.（2003）推測島上木本植物幼株（juveniles）紅色部分（葉緣、中肋、葉柄）對當地食植脊椎動物（以鳥類為主）造成的視覺效果，因而降低幼株受傷害的程度。

Lev-Yadun et al.（2004）認為綠色的食植昆蟲完美的偽裝會因為植物花、果、葉、葉柄、枝條的顏色變異而被破壞，所以食植昆蟲的敵人就容易找到食物，可以說是植物



利用敵人的敵人來保護自己。但是，根據本文作者觀察，事實似乎並非如此，台灣的許多蛾類的幼蟲在綠色型之外也常有紅色型，年輕的幼蟲與葉子、葉柄、枝條的紅色一般無二，之後隨著葉子成熟，幼蟲先是紅綠交雜，最後變成綠色，每一個階段的幼蟲與葉子顏色搭配的天衣無縫。Schaefer and Rolskausen (2006) 也認為，許多昆蟲種類未必是全然的綠色，蟲體上顏色的變化反而提高了在紅綠相間的葉子上隱身的程度。

警戒是正面告誡敵人，表示嫩葉中已具備周全的防禦工事，相對來說，隱形是欺敵，與嫩葉的防禦工作完備與否較不相關，就視覺上來說，許多食植昆蟲眼中黯淡的顏色，對鳥類或哺乳動物卻十分醒目，是否因此而產生截然不同的效果呢？期望更多的研究來幫助釐清這些問題。

Manetas (2006) 也針對葉子中的花青素功能進行文獻回顧及探討，認為所謂花青素的光保護（高光、UV）或抗氧化的功能與其他化合物（葉黃素或其他酚類化合物、類黃酮化合物等）的功能無法區隔，而且這些化合物的濃度在嫩葉中常與花青素同時提高（例：Lee and Lowry, 1980），此外，花青素在葉子中或細胞內的位置也不能完全與前述功能所需要的位置相符，需要保護的是葉肉細胞中的葉綠體，但是花青素常集中在上下表皮組織並累積在液泡（vacuoles）中。雖然尚未能有許多直接證據支持，Manetas (2006) 認為花青素抗食植動物的效果是較值得持續探究的假說。



▲細枝柃木（茶科）。

六、結語

花青素的抗氧化效果 (Gould et al., 2002、Neill et al., 2002a) 對人類也很有吸引力，因此已成為目前很受歡迎的保健食品，但是花青素對植物來說主要功能究竟為何？如前所述，在台灣森林中有許多植物種類的嫩葉有明顯的紅色，本文作者在台大實驗林溪頭營林區的初步調查，即發現相當多種的木本植物嫩葉是鮮紅色的（如圖），這紅色的生態及生理意義是什麼？還要靠大家努力研究才能有更多了解。♻️

參考文獻（請逕洽作者）



（圖片／高遠文化）