

三種甘藷葉片葉綠素生合成 與崩解途徑之研究

許明晃¹ 黃文達¹ 楊志維² 蔡養正¹ 楊棋明² 張新軒¹

¹國立台灣大學農藝學系

²中央研究院植物研究所

摘要：本文主要探討紫、綠與黃三種顏色甘藷葉之不同葉位，其葉片之葉綠素 (chlorophyll, Chl)、生合成中間物包括 protoporphyrin IX (PPIX)、magnesium protoporphyrin IX (MGPP)、protochlorophyllide (Pchl) 與崩解代謝物包括 chlorophyllide (Chlide)、pheophytin (Phe)、pheophorbide (Pho) 等含量變化與崩解途徑、及類胡蘿蔔素 (carotenoid, Car) 含量變化。結果顯示，紫色及綠色甘藷葉 Chl 及其代謝物、Car 之含量皆明顯高於黃色葉。Chl、Phe 及 LP Car 等極性較小之代謝物，其含量隨著葉位的增加而增多，而吡啉 (PPIX、MGPP、Pchl)、Chlide 及 MP Car 等極性較大之代謝物，其含量則隨著葉位的增加而降低。三種甘藷葉在幼葉階段，葉綠素崩解以 Chl→Chlide→Pho 為主要途徑 (major route)，而以 Chl→Phe→Pho 為次要途徑 (minor route)。而隨著葉片逐漸成熟與老化，其葉綠素崩解之途徑卻有明顯的不同，即主要途徑為 Chl→Phe→Pho，而次要途徑則為 Chl→Chlide→Pho。

關鍵詞：甘藷葉、葉綠素、類胡蘿蔔素、生成、崩解、代謝物

中英文縮寫對照：

葉綠素，chlorophyll (Chl)；脫植醇葉綠素，chlorophyllide (Chlide)；脫鎂葉綠素 pheophytin (Phe)；脫鎂脫植醇葉綠素，pheophorbide (Pho)；吡啉，porphyrin；吡啉原 IX，protoporphyrin IX (PPIX)；鎂吡啉原 IX，magnesium protoporphyrin IX (MGPP)；葉綠素原，protochlorophyllide (Pchl)；類胡蘿蔔素，carotenoid (Car)；相對極性較小之類胡蘿蔔素，less polar carotenoid (LP Car)；相對極性較大之類胡蘿蔔素，more polar carotenoid (MP Car)；脫植醇或未酯化色素，dephytylated or nonesterified pigment；含植醇或酯化色素，phytylated or esterified pigment。

Study on the chlorophyll biosynthetic and degradative pathway in the leaves of three sweet potatoes

Ming-Huang Hsu¹, Wen-Dar Huang¹, Zhi-Wei Yang², Yang-Zeng Tsai¹, Chi-Ming Yang², and Shin-Shinge Chang¹

¹ Department of Agronomy, National Taiwan University, Taipei, Taiwan 106, Republic of China

² Institute of Botany, Academia Sinica, Nankang, Taipei, Taiwan 115, Republic of China

Abstract. We examined the contents of chlorophyll (Chl), biosynthetic intermediates (protoporphyrin IX, PPIX; magnesium protoporphyrin IX, MGPP; protochlorophyllide, Pchlde), degradative intermediates (chlorophyllide, Chlide; pheophytin, Phe; pheophorbide, Pho), and carotenoid in the leaves of three different types of sweet potatoes during their growth and development. The levels of less polar (LP) intermediates such as Chl, Phe and LP Car elevated with increasing leaf position, while the levels of more polar (MP) intermediates such as porphyrins (PPIX, MGPP, Pchlde), Chlide and MP Car were decreased. The biosynthetic and degradative rate of Chl in Yellow sweet potato was lower than Purple and Green sweet potatoes due to smaller amounts of Chl, intermediates and Car. Chl→Chlide→Pho was the major route of Chl degradation at young leaves stage in three sweet potatoes, while Chl→Phe→Pho was the minor route. When leaves were aging and senescent, Chl→Phe→Pho was the major route and Chl→Chlide→Pho became the minor route of Chl degradation.

Keywords: Sweet Potato Leaves, Chlorophyll, Carotenoid, Biosynthesis, Degradation Intermediates.

前 言

高等植物葉片中含有多種色素，參與各項生理活動，含量最多的為光合色素(photosynthetic pigments)，包括類胡蘿蔔素(carotenoid, Car)和葉綠素(chlorophyll, Chl)，與其生合成及崩解代謝物。高等植物Chl包括Chl *a*及Chl *b*，植物的葉片均可合成，而Chl *a/b*比值在正常狀況下約為3 (Chang and Troughton, 1972)。在多種植物上已發現有Chl缺乏突變種(Chl-deficient mutant)，例如大麥 (*Hordeum vulgare*)、豌豆 (*Pisum sativum*)、玉米 (*Zea mays*)、小麥 (*Triticum aestivum*)、甜苜蓿 (*Melilotus alba*)、單胞藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*)等及其它植物

(Markwell *et al.*, 1986及其文獻)。Chl缺乏突變種可分為兩類，一為幾乎測不到Chl *b*，稱為無Chl *b*突變種 (Chl *b*-lacking mutant)，其Chl *a/b*比值接近無限大；另一種則為Chl *b*產生量較少，稱之為Chl *b*缺乏突變種 (Chl *b*-deficient mutant)，通常此種植物Chl *a/b*比值大於4，葉色為淡黃綠色(King, 1991; Yang *et al.*, 1993)。Chl *a*及*b*之含量會隨光環境而調控，其Chl *a/b*比值亦隨環境而改變。正常植物在強光下，其Chl *a/b*比值會稍高於3，在弱光下此比值則小於3。陰性植物(shade plant)因長期處於弱光環境，其Chl *a/b*比值會低於3，而陽性植物(sun plant)因處於較強光環境，其Chl *a/b*比值通常高於3(Boardman, 1980; Yang *et al.*, 1994)。因此，Chl *a/b*比值也

可作為植物適應光環境的指標(Dale and Causton, 1992)。

葉片顏色主要由其所含之色素種類及含量而定。在完全黑暗環境中生長之黃化幼苗經照光後，開始合成Chl而綠化(Barry *et al.*, 1991)。落葉植物在秋天葉片老化過程中，其葉片色素質量產生變化(Hendry *et al.*, 1987; Matile *et al.*, 1989)，葉片顏色也因而轉變(Matile *et al.*, 1992b)。植物遭受逆境時，譬如淹水、乾旱、高低溫、除草劑或病蟲害時，葉片色素含量與顏色變化與自然老化時之情形相似(Hendry *et al.*, 1987)。水稻葉片葉綠素累積的供給面與消耗面都受到三種酚酸的影響，供給面受到抑制，可能消耗面則受到促進，而導致葉綠素的短缺(Yang *et al.*, 2002)。果實的發生或後熟過程中，各種色素質量產生變化，伴隨著果皮顏色的轉變，通常由綠色變為黃色、紅色、橙色、褐色、藍色或雜色等(Hsu *et al.*, 1995; Chen *et al.*, 1996)。

甘藷生性強健，適應性廣，易於栽培管理。在本省育成之葉菜用甘藷品種，可適應全年氣候栽培，由於生長快速，不需多施農藥，價格便宜，一年四季皆可生產。新鮮甘藷葉為營養價值極高之健康蔬菜，深具發展潛力，並廣受市場歡迎(Villareal *et al.*, 1979)。甘藷葉片含有豐富

Chl、Car、維他命C及膳食纖維等營養素(Tung *et al.*, 1961)，並可預防高血壓及腫瘤生成(Li and Liu, 1973)。甘藷具有多種葉色，包括綠色、紅色、紫色、黃(綠)色等，在葉片生長、發育與老化過程，光合色素質量的變化伴隨著顏色的轉變，而在正常生長狀況下，不同顏色之葉片其光合色素質量是否有差異是值得探討之課題。另葉片色素含量的改變除了造成視覺上的差異外，在反射光譜上亦產生變化(Gitelson and Merzlyak, 1994, 1996; Matile *et al.*, 1992a)，此即為利用光譜進行遙測監控之重要基礎關聯。本研究以黃色、紫色及綠色葉之甘藷品種為材料，探討不同葉位間，其葉片Car和Chl與其生合成與崩解代謝物之含量變化，藉以此為基礎，進一步探討色素含量與反射光譜之關聯，並擴展至太空遙測之研究。

材料與方法

一、植物材料

本研究以三種不同葉色的甘藷變種，即淺綠葉(黃葉)、紫葉及桃園2號(綠葉)為材料(圖1)，單本插植於 $10 \times 10 \times 30 \text{ cm}^3$ 之盆鉢後置於溫室。插植時取約10節之甘藷蔓先端苗，將7節



Fig. 1. Photography of three types of sweet potatoes with different leaf colors. (A) Yellow, (B) Purple and (C) Green (Taoyuan 2).

埋入土中，並施用肥料N : P₂O₅ : K₂O = 0.1 : 0.2 : 0.3 g/盆。生長三週後，取同一條蔓自頂端往基部算起葉身完全展開之第1、3、5、7葉位(leaf position)之葉片，進行葉綠素生成代謝物及崩解產物之測定。

二、葉綠素生成及崩解產物的測定

根據Yang等(1998)所建立之方法進行測定，其步驟簡述如下：

1. 葉綠素(Chl)及類胡蘿蔔素(Car)的測定
植物樣品以液態氮急速冷凍，並以研鉢磨成細粉後進行冷凍乾燥。然後稱取0.01 g樣品細粉，以80%丙酮萃取色素，在4,500 rpm離心5分鐘，取上清液，以Hitachi U-2000分光光度計測定A_{663.6}、A_{646.6}、A_{440.5}的吸收值。三者分別為Chl *a*、Chl *b*及Car的強吸收處。以Porra等(1989)的公式計算Chl *a*與Chl *b*的含量；以Holm(1954)的方法計算Car的含量。
2. 不同極性崩解物的分離
以同體積正己烷與前述丙酮萃取液混合，以震盪器激烈混合後靜置，直到明顯分層。此時上層為極性較弱的正己烷層，下層為極性較強的丙酮層，分別含不同極性的各類色素。
3. 脫植醇或未酯化色素(dephytylated or nonesterified pigments)的測定
取下層液測A₆₆₆的吸收值，此為脫植醇色素的綜合吸收值。以吸收值直接比較。
4. 含植醇或酯化色素(phytylated or esterified pigments)的測定
其中上層液測A₆₆₁即為未脫植醇色素之吸收值。以吸收值直接比較。
5. PPIX、MGPP及Pchlide的測定
丙酮層的A₅₇₅、A₅₉₀、A₆₂₈之吸收值分別是

PPIX、MGPP及Pchlide的吸收值，以Kahn等(1976)之公式計算其濃度。

6. Chlide *a*及Chlide *b*的測定
丙酮層的A₆₆₇及A₆₅₀分別是已脫植醇的Chlide *a*及Chlide *b*之吸收值，其計算公式是根據測定chlorophyllase活性的方法(McFeeters *et al.*, 1971)。該方法以測定生成物Chlide *a*及Chlide *b*的吸收值後利用Beer-Lambert公式換算出兩生成物的莫耳濃度。
7. 丙酮層的A_{440.5}是相對極性較大的類胡蘿蔔素(MP Car)之吸收值，再利用Holm(1954)及Porra(1989)等的方法計算MP Car的含量。
8. 將正己烷層液體以氮氣吹乾後，以80%丙酮充分溶解並加50É瓩的12.5% HCl破壞Chl後，測定A_{665.4}、A_{653.4}及A₄₇₀的吸收值。A_{665.4}、A_{653.4}分別是未脫植醇的Phe *a*及Phe *b*的吸收值，亦利用公式換算出兩物的莫耳濃度。A₄₇₀是相對極性較小的類胡蘿蔔素(LP Car)之吸收值(Lichtenthaler, 1987)。

結果與討論

一、葉綠素(Chlorophyll, Chl)

不論任何葉位，Chl含量都以紫色葉最高，綠色葉次之，黃色葉最低；前二者間含量相近，但後者的差異甚大；紫色及綠色葉Chl含量為黃色葉之3~4倍(圖2A)。當紫色葉Chl含量自9200漸增至13000 µg/g時，綠色葉之Chl含量則自8,400漸增至10,500 µg/g，亦即，此兩種甘藷葉之Chl含量亦隨著葉位增加而增多。同期間，黃色葉之Chl含量則只自2,800緩增至3,400 µg/g，亦即不同葉位間Chl含量之變化較小。

黃色葉第1、3、5、7的葉片其Chl *a/b*比值依序為4.2、5.0、4.8、4.5，第1葉Chl *a/b*比值最

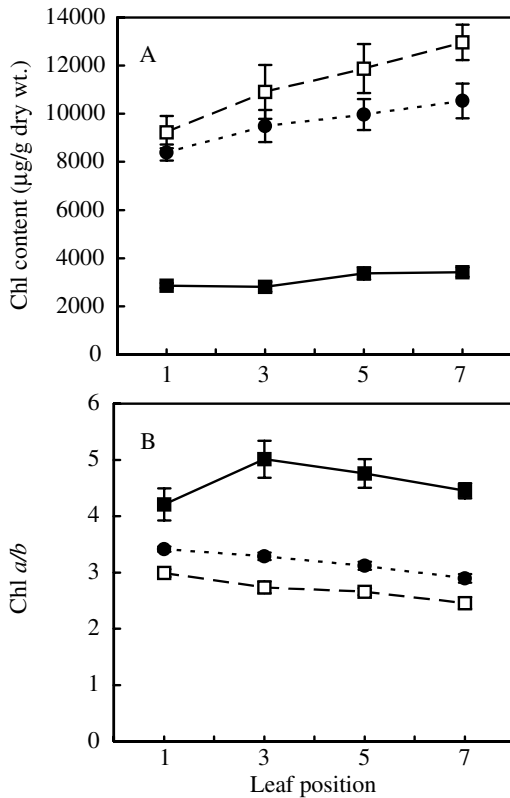


Fig. 2. Change of (A) Chl content and (B) Chl *a/b* ratio in the leaves of three types of sweet potatoes during their growth and development. ■ Yellow; □ Purple; ● Green. Vertical bars indicate the standard deviation.

低，第3至7葉則隨葉位增加而降低；紫色葉第1至7葉Chl *a/b*比值依序為3.0、2.7、2.7、2.5，而綠色葉則為3.4、3.3、3.1、2.9，二者均隨著葉位增加而緩慢降低（圖2B）。綠色葉與紫色葉Chl *a/b*比值都接近3，與一般正常狀況下高等植物的葉片之Chl *a/b*比值相似，顯示其可適應於一般光照環境下生長。黃色葉Chl *a/b*比值明顯高於3甚多，且其Chl含量遠低於正常植物葉片，因此，黃色葉甘藷應屬葉綠素缺乏突變種，可能對光線和溫度都甚為敏感 (Yang *et al.*, 1990；Yang *et al.*, 1993)。當紫色葉和綠色葉甘藷之Chl *a/b*比值隨葉齡增加而逐漸減少時，黃色葉甘藷的Chl

*a/b*比值則先升後降，即第1及3葉之間，Chl *a/b*比值自4.2漸升為5.0，其後則逐漸下降。相對而言，黃色葉甘藷的Chl *a*之累積速率遠大於Chl *b*，但隨著葉位增加，Chl *a*及*b*間的累積速率差距逐漸縮小。隨著葉位增加，三種甘藷葉之Chl *a/b*都呈逐漸下降趨勢，顯現Chl *a*的累積速率比Chl *b*慢，此可能是導因於Chl *a*的生合成速率隨著葉位增加而比Chl *b*慢，或可能是導因於Chl *a*的崩解速率隨著葉位增加而比Chl *b*快些，或導因於前二因素之綜合效應。

二、吡啉(Porphyrins)

不論何種甘藷葉，其Chl含量都隨著葉位增加而有不同程度的增多，但相反地，其吡啉總含量則隨著葉位增加而明顯下降（圖3）。不論任何葉位，吡啉總含量都是紫色葉最高，自2000 nmole/g降為1500 nmole/g；綠色葉次之，自1900 nmole/g降為1100 nmole/g；而以黃色葉最低，自830 nmole/g降為460 nmole/g。在下降幅度方面，紫色葉和綠色葉在第3葉位前減少幅度與黃色葉相似；但過後，當黃色葉仍保持原有之減少幅度，而紫色葉和綠色葉則明顯趨緩。

個別吡啉莫耳百分比 (mole percent of porphyrins)的變化趨勢方面，三種甘藷葉則呈現三種不同類型（圖3）。黃色葉的Pchlde莫耳百分比，當其隨著葉位增加而自76%增加為95%時，MGPP則自24%下降為5%，而PPIX則一直維持在約0%（圖3A）。亦即，PPIX莫耳百分比不受葉位之影響。此顯示，黃色葉甘藷不論何種葉位，PPIX都快速轉化為MGPP，而當葉位增加時，MGPP則更快速的轉化為Pchlde，故而導致後者莫耳百分比的增加，而前者則減少。當紫色葉的Pchlde莫耳百分比自46%緩降為38%時，其PPIX則自20%緩升為31%，而其MGPP則基本上都維持在32%上下（圖3B）。亦即，葉位不影響

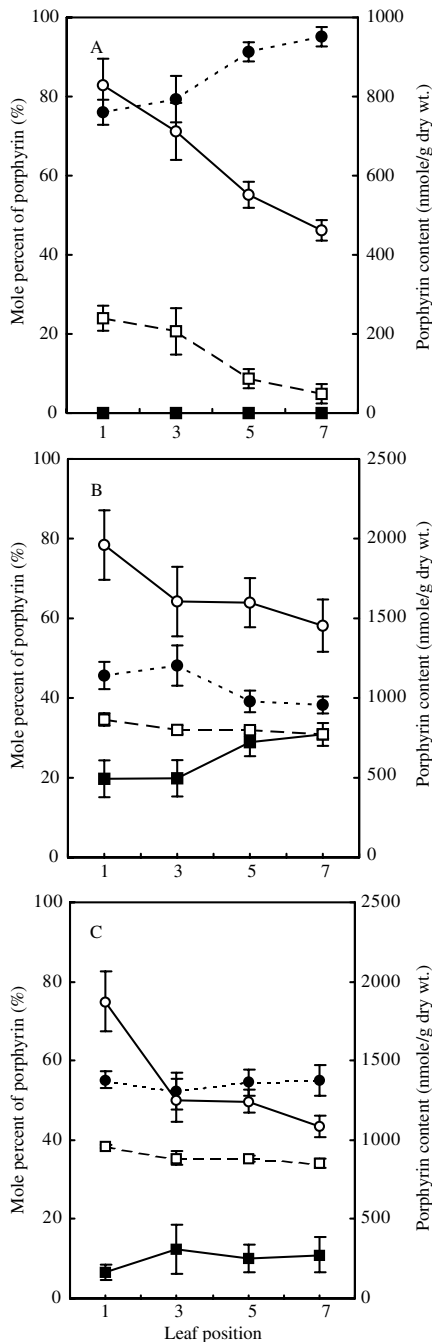


Fig. 3. Change of mole percent of three porphyrins and total porphyrin content in the leaves of (A) Yellow, (B) Purple, and (C) Green sweet potatoes during their growth and development. ■ PPIX; □ MGPP; ● Pchlde; ○ Total porphyrin. Vertical bars indicate the standard deviation.

紫色葉的MGPP累積速率，但隨著葉位增加，PPIX轉化為MGPP之速率下降，但一旦轉化為MGPP後即刻繼續轉化為Pchlde，且很快地再轉化為下一個代謝物。故而導致PPIX莫耳百分比上升而Pchlde莫耳百分比則下降。綠色葉之三種吡啉莫耳百分比受到葉位的影響最不明顯（圖3C），即PPIX、MGPP和Pchlde莫耳百分比分別都保持在10%、35%和55%的水平上。此與大部分正常植物綠葉類似(Hsu *et al.*, 1995; Chen *et al.*, 1996)。

三、脫植醇葉綠素(Chlorophyllide, Chlide)與脫鎂葉綠素(Pheophytin, Phe)

Chl崩解時，自Chl轉化為Pho有兩種可能途徑，每一途徑都需二個步驟。其一為先經由chlorophyllase催化，脫去植醇鏈(phytyl chain)而生成Chlide，再脫去鎂離子而生成Pho，或者先經由Mg-dechelataase催化，脫去鎂離子而生成Phe，繼而脫去植醇鏈而生成Pho (Hendry *et al.*, 1987; Matile *et al.*, 1996)。隨著葉位增加，三種甘藷葉Chlide *a+b*總含量皆同步降低。在任何生長階段，紫色葉與綠色葉Chlide *a+b*總含量高於黃色葉約2倍之多，而Chlide *a/b*比值之變化趨勢則與Chl *a/b*比值相似（圖4）。黃色葉也是在第1和第3葉間先升，而後隨葉位增加而逐漸減少；而紫色葉和綠色葉則自第1葉即逐漸降低。而且，在任何葉位，黃色葉之Chlide *a/b*都比紫色葉和綠色葉高，顯示黃色葉Chlide *a*的累積速率比Chlide *b*更快些，但隨著葉位增加，二者間的差異則逐漸縮小。另外，Chlide *a*和*b*之間累積速率的差距方面，黃色葉比另二種大許多（圖4B）。

紫色葉葉片之Phe含量最高，綠色葉次之，且隨著葉位增加而增多；黃色葉Phe含量最低，不同葉位間之變化不大（圖5A）。紫色葉與綠色葉不同葉位間之Phe *a/b*比值變化不大，黃色葉

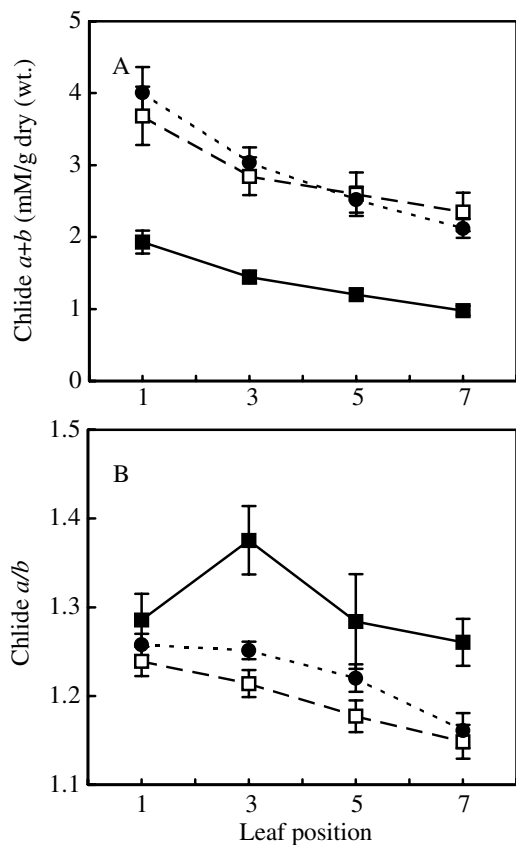


Fig. 4. Change of (A) Chlide content and (B) Chlide *a/b* ratio in the leaves of three types of sweet potatoes during their growth and development. ■ Yellow; □ Purple; ● Green. Vertical bars indicate the standard deviation.

之Phe *a/b*比值則隨著葉位增加而增高(圖5B)。隨著葉位增加,雖然Phe *a+b*在三種甘藷葉都呈增加的趨勢,但Phe *a/b*卻出現二種類型(type),亦即,當紫色葉和綠色葉的Phe *a/b*比值呈現緩慢降低時,黃色葉則相反地呈現較快的增加。此進一步顯示,紫色葉和綠色葉的Phe *a*及Phe *b*的相對累積速率並未受葉位的影響,基本上都維持在固定的範圍內,且Phe *a*快於Phe *b*。但黃色葉則相反,在相對累積速率上,Phe *a*隨著葉位增加而更快累積,導致Phe *a/b*比值的增加。

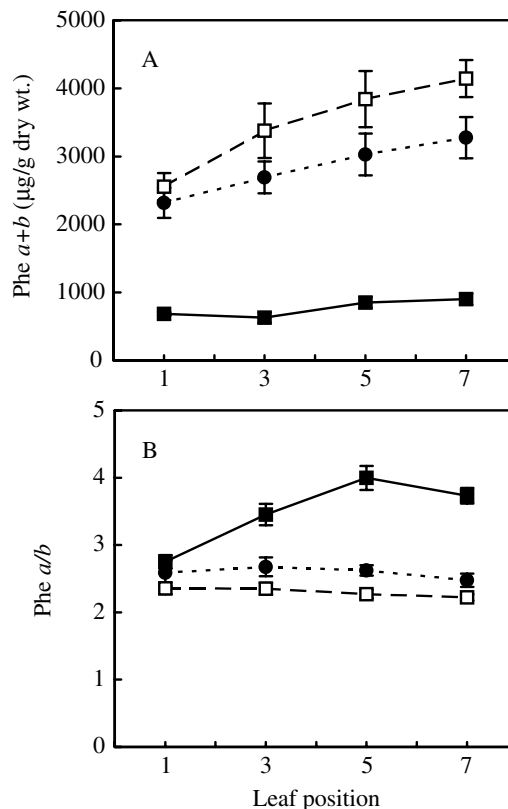


Fig. 5. Change of (A) Phe content and (B) Phe *a/b* ratio in the leaves of three types of sweet potatoes during their growth and development. ■ Yellow; □ Purple; ● Green. Vertical bars indicate the standard deviation.

四、脫植醇葉綠素/脫鎂葉綠素(Chlide/Phe)比值

三種甘藷葉的Chlide *a*/Phe *a*和Chlide *b*/Phe *b*比值,都隨著葉位增加而明顯降低,而且不論何種生長階段,黃色葉的Chlide *a*/Phe *a*和Chlide *b*/Phe *b*比值都比其它二種甘藷葉高約2倍(圖6)。植物色素的崩解是按遺傳設定好的順序進行複雜的生化生理過程,但其崩解途徑可能受到外在因子影響而轉變。在鴛鴦湖自然保護區植物葉綠素崩解模式之研究中,以自然及人為兩種方式進行實驗,結果顯示不同的環境因子會影響葉綠素崩解途徑的選擇,其一的主要途徑為Chl→Chlide→Pho,而以Chl→Phe→Pho為副,另一的

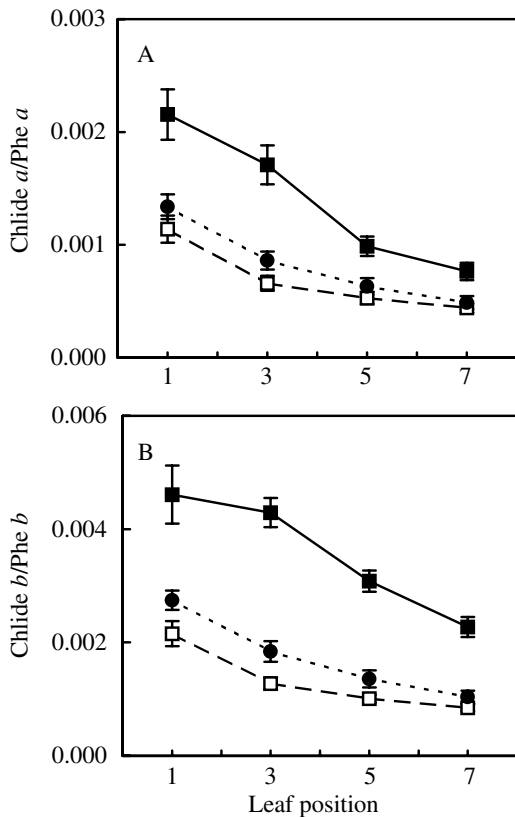


Fig. 6. Change of (A) Chlide *a*/Phe *a* and (B) Chlide *b*/Phe *b* ratio in the leaves of three types of sweet potatoes during their growth and development. ■ Yellow; □ Purple; ● Green. Vertical bars indicate the standard deviation.

主要途徑為Chl→Phe→Pho，而以Chl→Chlide→Pho為副(Yang *et al.*, 1997a, b)。正常種虎尾蘭的葉綠素崩解途徑，是以Chl→Phe→Pho為主要途徑，而以Chl→Chlide→Pho為次要途徑，而虎尾蘭缺葉綠素突變種則反之(Chen *et al.*, 2003)。在本研究中，不論何種甘藷葉，幼葉階段都傾向以Chl→Chlide→Pho為主要崩解途徑(major route)，而以Chl→Phe→Pho為次要途徑(minor route)；但是隨著葉片的生長發育，甘藷葉可能改變為以Chl→Phe→Pho為主要崩解途徑，而以

Chl→Chlide→Pho為次要途徑。這種隨著生長階段的變化，Chl崩解途徑也跟著轉換的現象，是否發生在其他植物？而且，為什麼會有這些途徑的轉換？都值得進一步研究。

五、含植醇與脫植醇色素(Phytylated and dephytylated pigments)

含植醇色素即為酯化之色素，包括Chl及Phe；而脫植醇色素則為未酯化的色素，包括Chlide及Pho(Shioi and Sasa, 1986)。三種葉色甘藷葉之含植醇與脫植醇色素總含量變化趨勢與Chl之含量變化趨勢很相似，即紫色葉及綠色葉色素含量隨著葉位增加而增多，而黃色葉色素含量則不依葉位而有所差異，紫色葉及綠色葉色素含量為黃色葉之3~4倍之多(圖7A)。含植醇/脫植醇色素比值隨著葉位增加而升高(圖7B)，顯示隨著葉位增加，葉片之Chl與Phe含量增加時，Chlide與Pho之含量則減少，此一結果與前述資料一致。即Chl崩解時，主要為先經由Mg-dechelatase催化脫去鎂離子後生成Phe，再脫去植醇鏈後生成Pho，且此一作用隨著葉位增加而增強。

吡啉(包括PPIX、MGPP及Pchlide)、Chlide及Pho等Chl的代謝物都無植醇鏈，故其極性較大而較易溶於水；而Chl及Phe則都含有植醇鏈，其極性較小而為脂溶性。此化學結構的差異造成極性的差異，也因而造成這些物質在葉綠體內基質(stroma)或類囊膜(thylakoid)上分布的差異。明顯地，Chl合成過程中的代謝物或崩解物，只要缺植醇鏈，基本上可能都分布在水溶性較大的基質中；而若有植醇鏈，即存在於脂溶性較大的類囊膜上。在三種甘藷葉片上，隨著葉位增加，極性較小的代謝物，包括Chl及Phe，都有增加的趨勢，而極性較大的代謝物，包括吡啉及Chlide則為降低的趨勢。

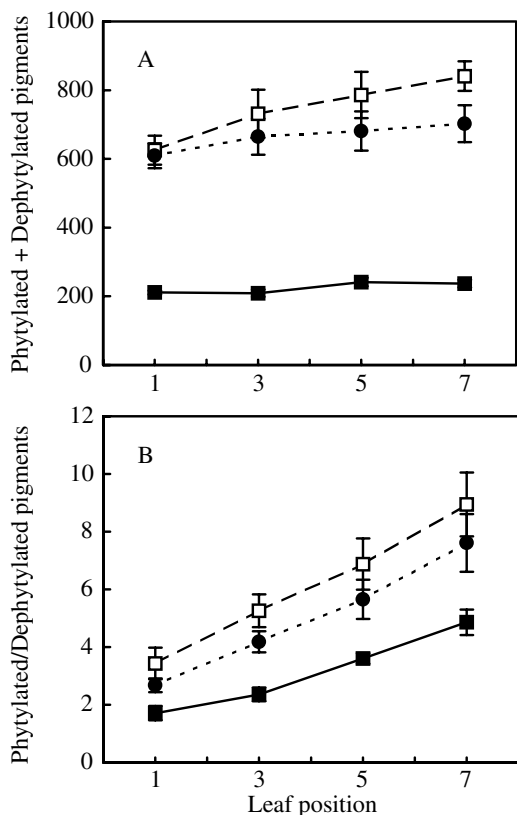


Fig. 7. Change of (A) Phytylated + Dephytylated pigments content and (B) Phytylated/Dephytylated pigments ratio in the leaves of three types of sweet potatoes during their growth and development. ■ Yellow; □ Purple; ● Green. Vertical bars indicate the standard deviation.

六、類胡蘿蔔素(Carotenoids, Car)

三種葉色甘藷葉之Car總含量不隨著葉位之變化而有明顯改變，顯示Car之生成與分解達到平衡狀態（圖 8A）。黃色甘藷葉片之Car總含量較低，約為1000 $\mu\text{g/g}$ ；紫色及綠色甘藷葉片之Car含量較高，約為1900 $\mu\text{g/g}$ 。Car/Chl比值則以黃色葉較高，綠色葉次之，紫色葉最低。三種甘藷葉之Car/Chl比值都依葉位增加而有些微下降，但差距不大（圖8B）。Car的累積受到Chl累積的影響(Oelmullar and Mohr, 1985)，而Car的崩解

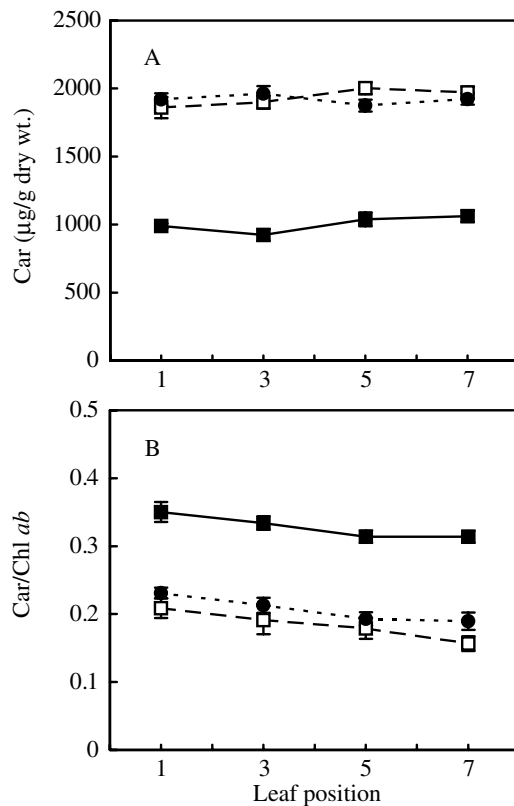


Fig. 8. Change of (A) Car content and (B) Car/Chl ratio in the leaves of three types of sweet potatoes during their growth and development. ■ Yellow; □ Purple; ● Green. Vertical bars indicate the standard deviation.

亦會導致Chl的崩解(Mayfield and Taylor, 1984)。以上的結果顯示，甘藷葉Car與Chl的累積有密切相關，而受到不同葉位的影響較小。

LP Car與MP Car含量，依葉位的增加呈現相反的變化（圖9A和B），亦即，當LP Car之含量逐漸增加時，MP Car之含量則逐漸減低，而導致LP/MP Car比值得逐漸增加（圖9C）。紫色葉與綠色葉的LP Car色素之累積速率比黃色葉快許多，且其含量多於黃色葉數倍。

三種甘藷葉之葉綠素崩解過程，在幼葉階段都傾向以Chl→Chlide→Pho為主要崩解途徑，而

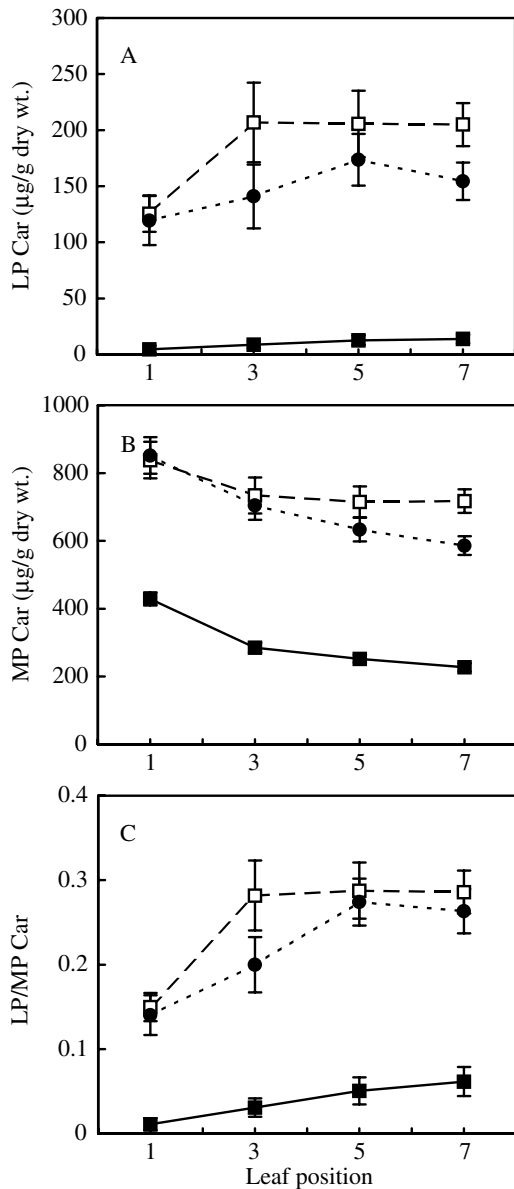


Fig. 9. Change of (A) LP Car, (B) MP Car content and (C) LP/MP Car ratio in the leaves of three types of sweet potatoes during their growth and development. ■ Yellow; □ Purple; ● Green. Vertical bars indicate the standard deviation.

以Chl→Phe→Pho為次要途徑；隨著生長發育，甘藷葉可能改變為以Chl→Phe→Pho為主要崩解途徑，而以Chl→Chlide→Pho為次要途徑。黃色

葉之Chl *a/b*比值高達4~5，葉色呈現淡黃綠色，應屬葉綠素缺乏突變種，且紫色葉與綠色葉各種色素含量皆高於黃色葉2~3倍之多，顯示在Chl生成與崩解作用方面，黃色葉之生理活性明顯地較低，此可能影響其對周遭環境的適應力。紫色葉與綠色葉各種色素含量皆相近，但因為紫色葉含有大量花青素（資料未列表），所以葉色呈現深紫色。葉片顏色的不同，反映出葉片所含色素質量上的差異，顯示由反射光譜偵測色素含量之可行性，可進一步應用於光譜遙測之研究上。

引用文獻

- Barry, P., Young, A. J. and Britton, G. (1991) Accumulation of pigments during the greening of etiolated seedlings of *Hordeum vulgare* L. *J. Exp. Bot.* 42:229-234.
- Boardman, N. K. (1980) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annu. Rev. plant Physiol.* 28:355-377.
- Chang, F. H. and Troughton, J. H. (1972) Chlorophyll *a/b* ratios in C₃-C₄-plants. *Photosynthetica* 6:57-65.
- Chen, H. Y., Li, C. C. and Yang, C. M. (2003) Analysis of the chlorophyll biosynthetic and degradative pathways in a chlorophyll-deficient mutant of *Sansevieria trifasciata*. *J. Agric. Assoc. China* 4: in press.
- Chen, H. Y., Lu, Y. K., Chou, C. H. and Yang, C. M. (1996) Analysis of pigment degradation in exocarp of papaya during late ripening. *J. Chinese Agric. Chem. Soc.* 34:460-468.
- Dale, M. P. and Causton, D. R. (1992) Use of the chlorophyll *a/b* ratio as a bioassay for the light environment of a plant. *Functional Ecol.* 6: 190-196.
- Gitelson, A. A. and Merzlyak, M. N. (1994) Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *J. Plant Physiol.* 143:286-292.

- Gitelson, A. A. and Merzlyak, M. N. (1996) Signature analysis of leaf reflectance spectra: algorithm development for remote sensing of chlorophyll. *J. Plant Physiol.* 148:494-500.
- Hendry, G. A. F., Houghton, J. D. and Brown, S. B. (1987) The degradation of chlorophyll - a biological enigma. *New Phytol.* 107:255-302.
- Holm, G. (1954) Chlorophyll mutations in barley. *Acta Agric. Scand.* 4:457-461.
- Hsu, J. C., Lu, Y. K. and Yang, C. M. (1995) Analysis on pigments in the exocarp of orange fruit. *Taiwania* 40:83-90.
- Kahn, V. M., Avivi-Bieise, N. and Von Wettstein, D. (1976) Genetic regulation of chlorophyll synthesis analyzed with double mutants in barley. In: *Genetics and Biogenesis of chloroplasts and Mitochondria* (ed. by Bhuchler, T.). pp. 119-131. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- King, J. (1991) The chlorophyll-deficient mutants. In: *The Genetics Basic of Plant Physiological Processes* (ed. by King, J.) pp. 153-166. Oxford University Press, Inc.
- Lichtenthaler, H. K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembrane. *Methods Enzymol.* 148: 350-382.
- Li, H. H. and Liu, K. C. (1973) A survey of the medicinal plants in Taiwan. National Research Institute in Chinese Medicine. Taiwan.
- Markwell, J. P., Danko, S. J., Bauwe, H., Osterman, J., Gorz, H. J. and Haskins, F. A. (1986) A temperature-sensitive chlorophyll *b*-deficient mutant of sweetclover (*Melilotus alba*). *Plant Physiol.* 81:329-334.
- Matile, P., Duggelin, T., Schellenberg, M., Rentsch, D., Bortlik, K., Peisker, C. and Thomas, H. (1989) How and why is chlorophyll broken down in senescent leaves? *Plant Physiol. Biochem.* 27:595-604.
- Matile, P., Flach, B. M. -P. and Eller, B. M. (1992a) Autumn leaves of *Ginkgo biloba* L.: Optical properties, pigments and optical brighteners. *Bot. Acta* 105:13-17.
- Matile, P., Schellenberg, M. and Peisker, C. (1992b) Production and release of a chlorophyll catabolite in isolated senescent chloroplasts. *Planta* 187:230-235.
- Matile, P., Hortensteiner, S., Thomas, H. and Krautler, B. (1996) Chlorophyll breakdown in senescent leaves. *Plant Physiol.* 112:1403-1409.
- Mayfield, S. P. and Taylor, W. C. (1984) Carotenoid-deficient maize seedling fail to accumulate light-harvesting chlorophyll *a/b* binding protein (LHCP) mRNA. *Eur. J. Biochem.* 144:79-84.
- McFeeters, R. F., Chichester, C. O. and Whitaker, J. R. (1971) Purification and properties of chlorophyllase from *Ailanthus altissima* (Tree-of-Heaven). *Plant Physiol.* 47:609-618.
- Oelmullar, R. and Mohr, H. (1985) Carotenoid composition in milo (*Sorghum vulgare*) shoots as affected by phytochrome and chlorophyll. *Planta* 164:390-395.
- Porra, R. J., Thompson, W. A. and Kriedelman, P. E. (1989) Determination of accurate extraction and simultaneously equation for assaying chlorophyll *a* and *b* extracted with different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochem. Biophys. Acta* 975: 384-394.
- Shioi, Y. and Sasa, T. (1986) Purification of solubilized chlorophyllase from *Chlorella protothecoides*. *Methods Enzymol.* 123:421-427.
- Tung, T. C., Huang, P. C. and Li, H. C. (1961) Composition of food used in Taiwan. *J Formosan Med. Assoc.* 60:973-1005.
- Villareal, R. L., Lin, S. K., Chang, L. S. and Lai, S. H. (1979) Use of sweet potato (*Ipomoea batatas*) leaf trips as vegetables. *Expl. Agric.* 15:113-116.
- Yang, C. M., Osterman, J. C. and Markwell, J. P. (1990) Temperature-sensitivity as a general phenomenon is a collection of chlorophyll-deficient mutants of sweetclover (*Melilotus alba*). *Biochem. Genet.* 28:31-40.
- Yang, C. M., Hsu, J. C. and Chen, Y. R. (1993) Light- and Temperature- sensitivity of chlorophyll-deficient and virescent mutants. *Taiwania* 38:49-56.
- Yang, C. M., Hsu, J. C. and Shih, C. F. (1994)

- Response of Chlorophyll a/b ratio in Yuan-Yang Lake bryophytes to the alteration of light intensity. *Proc. Nat. Sci. Counc. ROC, Part B, Life Sci.* 18:134-137.
- Yang, C. M., Chang, K. W. and Yin, M. H. (1997a) Influence of the soil characteristics on pigment degradation in Yuanyang Lake Nature Preserve. 1997 International Long-term Ecological Research and Biodiversity Studies Conference. 12-13 November, National Taiwan University, Taipei, Taiwan.
- Yang, C. M., Yin, M. H. and Chang, K. W. (1997b) Pigment degradation of the higher plants in Yuanyang Lake Nature Preserve. 1997 International Long-term Ecological Research and Biodiversity Studies Conference. 12-13 November, National Taiwan University, Taipei, Taiwan.
- Yang, C. M., Chang, K. W., Yin, M. H. and Huang, H. M. (1998) Methods for the determination of the chlorophylls and their derivatives. *Taiwania* 43:116-122.
- Yang, C. M., Lee, C. N. and Chou, C. H. (2002) Effects of three allelopathic phenolics on chlorophyll accumulation of rice (*Oryza sativa*) seedlings: I. Inhibition of supply-orientation. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 43:299-304.

收稿日期：92年2月17日

接收刊登日期：92年6月30日

編輯：謝兆樞

通訊作者：張新軒（電話：02-23630231轉3049；傳真：02-23620879）