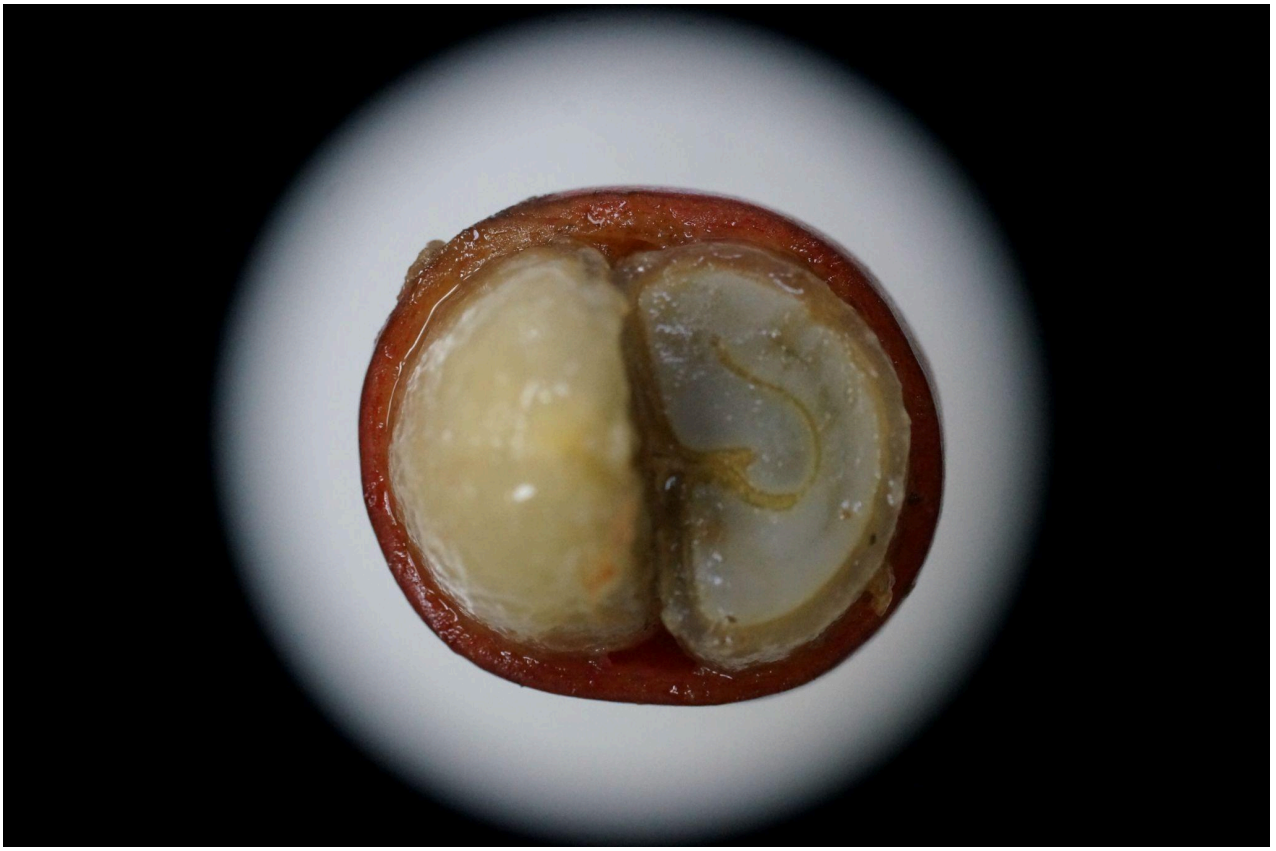
春暖花開囉！（下）

撰文／圖片提供：Kevin Shao

種子的發育

發育成熟的咖啡果實可以分成果皮(pericarp)、銀皮(silver skin)以及胚乳(endosperm)等三個構造，而果皮又可以再細分成外果皮(exocarp)、中果皮(mesocarp)以及內果皮(endocarp)等三部分。中果皮即是俗稱咖啡果肉的部分，而內果皮也有另一個通俗的名稱，就是豆殼。咖啡的胚乳內含有胚芽(embryo)，胚芽可發育成植株，胚乳和胚芽兩者共同構成種子。種子位於咖啡果實的中心，其外圍被內果皮——也就是豆殼所包覆，而在種子與豆殼的中間，尚有一稱之為外胚乳(perisperm)的構造包圍胚乳，為胚乳的外層，外胚乳在發育過程中會逐漸被胚乳吸收取代，在成熟的種子內最後只剩下一層薄膜狀構造，俗稱為銀皮(silver skin) 。成熟的咖啡果實其直徑約1.5公分，由於外型和櫻桃類似，因此俗稱為櫻桃咖啡(Coffee Cherry)。



咖啡花的子房由胚珠(Ovule)、子房室(Ovary locule)以及子房胎座(Ovary Placenta)所組成，外有子房壁(Ovary wall)所包圍保護。胚珠是日後發育成種子的重要構造，外有珠被(integument)以及珠心(ovule nucellus)、內有胚囊(embryo sac)，卵子(egg)位於其中。

咖啡果實以及種子的發育在卵子受精(fecundation)後便開始展開。整個發育過程分成種子（胚珠的發育）以及果實兩部位；兩者的發育不同步，種子會先進入休眠期而果實部分則會發展較早。其過程敘述如下：

在胚珠內，卵子受精後，其所在的胚囊(embryo sac)會先進行細胞分裂，形成內胚乳(endosperm)(Mendes 1941)，內胚乳是種子的前身；而胚珠內的珠心(nucellus)會形成外胚乳(perisperm)、主要提供內胚乳發育時所需的養分，在種子成熟的後期，外胚乳的組織會逐漸地被內胚乳所取代，最後在成熟的種子終止剩下薄博的一層構造，俗稱銀皮(silver skin)。

咖啡果實的發展大致可分成三個階段，在授粉後的前兩個月，其成長的速度緩慢，又稱為休眠期，約略可看出約針頭(pinhead)的型態，接下來的第2至3個月，咖啡的子房，也就是果實的尺寸開始增長，此時的增長主要是由於外胚乳(perisperm)細胞進行細胞分裂以及其細胞體積增長所致，它將佔據整個子房室的空間，。到了第4至5個月，果實的體積及重量持續增加，此時胚囊(embryo sac)開始發展形成內胚乳，並開始取代外胚乳所佔據的空間，外胚乳逐漸地被吸收、擠壓至胚珠的外圍。

內胚乳的構造及發育

在果實發育的過程中，內胚乳在授粉後約3個月左右始可清楚的辨識，一開始內胚乳細胞的細胞壁很薄，其細胞壁於授粉後約第4至6個月增厚，主要由纖維素(cellulose)以及半纖維素(hemicellulose)所組成。纖維素為葡萄糖聚合而成的多醣，而半纖維素則是以阿拉伯半乳聚醣(arabinogalactan)以及半乳甘露聚醣 (galactomannan)所構成的多醣類為主。這個時期又稱為儲存期，細胞內累積蔗糖、儲存性蛋白（11S 蛋白）、細胞壁儲存性多醣等(CWSP)以供後續種子發展或未來萌芽所需。胚乳含有多面形細胞(polyhedric cell)，它可以分化成具有多邊形(polyblonal shape)的細胞構成外側的硬胚乳(hard endosperm)區域，以及分化成中間以四邊形細胞(rectangular cell)構成的軟胚乳(soft endosperm)區域。在胚乳發育過程

中硬組織先行發育，過程中其內部會有空隙，稱為胚乳間隙，發育後期，再由軟組織慢慢生長癒合形成軟胚乳。兩種型態的彼此細胞之間均可以原生質絲(plasmodesmata)相連，可彼此流通細胞質。胚乳是儲存的細胞，儲存養分以供未來胚芽發芽所需的養分，胚芽位於軟胚乳(soft endosperm)區域、咖啡種子前端，此區域的構造稱之為胚乳冠(endosperm cap)。胚芽在萌發長出幼根時會分泌吉貝素（又稱赤黴酸，gibberellic acid，GA）並誘發水解細胞壁的酵素產生（如纖維素酶cellulase，內-β-甘露聚糖酶endo-β-mannanase），使胚乳冠以及軟組織部位的細胞壁軟化分解，以利胚芽突破胚乳冠發芽以及開始動員胚乳儲存的養分，以供萌芽生長所需。

第6至8個月時，果實開始進入成熟期，內胚乳取代並填滿整個原先外胚乳所拓展的空間，而外胚乳最後只剩一層皮狀構造，此時稱之為銀皮。此時胚芽(embryo)也在內胚乳形成。

關於胚芽

咖啡的胚芽(embryo)由下胚軸(hypocotyl, embryo axis)和兩個子葉(cotyledons)所組成。胚芽的發育要到後期才完整，約是授粉後7至8個月。完整的胚芽由軟胚乳所包圍。咖啡種子

的萌芽屬於出土發芽型(epigeal germination)，過程中下胚軸會延展，將種子頂出土面，之後子葉脫離胚乳長出，葉片型態接近圓形，後續再長出初生葉。

果皮的成熟

外果皮(exocarp)顏色的演變從發育最初呈綠色，後漸漸變黃，成熟後轉為紅色。顏色的改變是由於葉綠素(chlorophyll)消退以及花青素(anthocyan)的累積所造成的。在有些變異種上，果皮的顏色在成熟期不會轉紅而是仍然保持黃色。外果皮在成熟過程中同時也是光合作用最旺盛的部位，由此處提供種子發育時（尤其是內胚乳成長）所需要的碳水化合物，根據研究指出，外果皮的光合作用可以提供果實30%呼吸作用所需的能量，以及12%水化合物的需求。其葉綠素的含量也相對較高，直到在授粉後第6至7個月才開始大幅下降，之後便隨著花青素的快速累積。

中果皮(mesocarp)也就是果肉的部分又可以分成兩層，接近外果皮區域的外層果肉是由薄壁細胞(parachyma cell)組成，在成熟的薄壁細胞其細胞壁薄、且果膠多。內層的果肉則是由黏液組織(mucilaginous tissue)所組成，屬於漿果。未成熟的咖啡果實此部位是堅硬的，在成熟的過程中，果膠水解酵素開始分解果膠，造成豐富的還原醣以及小的果膠分子、形成具有黏性的水凝膠狀物質(hydrogel)，。成熟咖啡果肉部分含水量可達70%，果肉含有豐富的還原醣、蔗糖和水，厚度約在0.5至2mm。

內果皮(endocarp)俗稱為豆殼(parchment)，是由七層厚壁細胞(sclerenchyma cells)組成，厚度約150微米、堅硬且木質化的結構，將咖啡種子包圍。在果實成熟的過程中逐漸硬化，可在被食果類昆蟲叮咬時抵抗其所分泌的分解酵素，具有保護種子的功用。

種子的型態

咖啡的種子(coffee seed)也就是所謂的咖啡豆(coffee bean)，嚴格的講，咖啡豆應該稱為咖啡種子，但是因為世人已都稱其為豆，因此也就將錯就錯，將咖啡種子稱為咖啡豆，以下以內容也將稱其為豆。通常一顆成熟的咖啡果實裡面，兩個胚珠會發展成兩顆半橢圓形對生的種子(seed)。

●圓豆 **peaberry**

偶爾會發生其中一個胚珠(ovule)沒有授粉或是授粉後內胚乳(endosperm)發展（或是填充過程）不完整，於是只有一個胚珠成功發育成種子的情況。這導致一顆咖啡果實內只有一顆種子。此時種子的形態為圓形，稱之為圓豆(peaberry)，或部分商業行銷上誤稱為公豆。發育失敗的胚乳仍然會有外果皮包覆，不過會被另一個種子擠壓成扁囊狀。在品質上圓豆的風味與正常豆型無太大差異，但因為量少（約占產量的10至30%，因品種而異）、且型態被認為較適合烘焙，再加上某些產區的商業操作，而使其價位會稍微高一些。

●多胚豆 **polyembryony**

通常一顆胚珠只會有一個胚胎發育成一個種子，而有時胚珠內會有兩個或兩個以上（較罕見）的胚胎一起發育時，就會產生多胚豆。多胚豆的每個胚胎都會有其各自的銀皮包覆但卻是共用一套豆殼。象豆（在此稱之的象豆(Elephant bean)並非鐵比卡品種的變種象豆(Maragogype)，為避免造成混淆，特此說明。）即是典型的多胚豆，在一個豆殼內有兩個種子，而這種「組合」式的種子在外觀上看起來很像一顆大型的種子。但是在去豆殼的過程中很容易將這個組合分開，而形成俗稱耳朵(ear)和核(core)形狀的畸形豆，俗稱貝殼豆(shell)。雖是稱為「畸形」，但每個部分都有其胚芽可和正常種子一樣自行發育成單一植株。

●多精入卵 **Polyspermy**

咖啡受精過程中，偶有一個子房帶有三顆（或以上）種子的情況發生，發生的原因是在受粉（精）過程中，在胚珠中除了卵子還有極核（因減數分裂產生的細胞）也一併受精發育，稱之為多精入卵。此種狀況的種子在發育時會將其子房空間等分，成熟後會將有各自的豆殼以及銀皮包覆，此時種子的型態為三角形（triangular，或稱多心型）。

●空包彈 **Empty Beans**

當種子的內胚乳在內果皮中發育失敗，將會形成一個帶有空殼（只剩內果皮，也就是豆殼）的種子，稱之為空包彈(Empty Beans)。觀察其形態將可以很明顯的看出一「皺縮」的種子，並可在其內部觀察到發育未完全的內胚乳。空包彈可能會發生在果實的其中一顆或是兩顆種子，其發生的原因有可能是遺傳或是生理上的缺陷導致。

參考資料:

1. Davis, A. P., et al. (2006). "An annotated taxonomic conspectus of the genus Coffea (Rubiaceae)." Botanical Journal of the Linnean Society 152(4): 465-512.
2. Lashermes, P., et al. (1999). "Molecular characterisation and origin of the Coffea arabica L. genome." Molecular and General Genetics MGG 261(2): 259-266.
3. Mendes, A. (1941). "Cytological observations in Coffea. VI. Embryo and endosperm development in Coffea arabica L." American Journal of Botany:

784-789.

4. JN Wintgens. Coffee: growing, processing, sustainable production. A guidebook for growers, processors, traders, and researchers. 2004. ISBN: 978-3-527-33253-3.
5. Eira, M. T., et al. (2006). "Coffee seed physiology." Brazilian Journal of Plant Physiology 18(1): 149-163.
6. De Castro, R. D. and P. Marraccini (2006). "Cytology, biochemistry and molecular changes during coffee fruit development." Brazilian Journal of Plant Physiology 18(1): 175-199.