

# 厚壁毛竹非结构性碳水化合物分配格局

刘骏 杨清培\* 杨光耀 方楷 章情 戴艳艳 乐冬英 欧阳明

(江西农业大学/江西省竹子种质资源与利用重点实验室,江西 南昌 330045)

**摘要:** 基于蒽酮比色法,对不同年龄厚壁毛竹叶、枝、秆、笋、鞭、笋根、鞭根 7 器官构件的非结构性碳水化合物(可溶性糖、淀粉)含量及其分配格局进行分析和研究。结果表明:(1) 竹叶可溶性糖的含量较高,平均为 7.89%,淀粉含量较低,只有 4.42%;竹笋、笋根、鞭根和鞭的淀粉含量较高,分别可达 15.02%、13.40%、12.02% 和 5.03%;而可溶性糖的含量较低,说明鞭、笋、根是主要的营养储藏器官。(2) 随年龄增长,竹叶、枝可溶性糖和淀粉含量变化不大,而竹秆、竹笋逐渐升高,从 I 度竹至 VI 度竹,竹秆的可溶性糖和淀粉分别由 1.68%、2.26% 增加到 6.10% 和 4.48%;竹笋也分别由 0.48%、8.62% 增长到 2.02% 和 22.35%,但竹鞭淀粉含量则显著降低,由幼龄鞭的 10.26% 锐减到老龄鞭的 0.07%,减少了 150 倍。总之,厚壁毛竹非结构性碳水化合物含量在器官构件层次上存在较大差异,且受年龄影响较大。

**关键词:** 非结构性碳水化合物;厚壁毛竹;分配格局

中图分类号: S795.702 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2011)05-0924-05

## Allocation Pattern of Non-Structural Carbohydrates of *Phyllostachys edulis* 'Pachyloen'

LIU Jun, YANG Qing-pei\*, YANG Guang-yao, FANG Kai, ZHANG Qing, DAI Yan-yan, LE Dong-ying, OUYANG Ming

(Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Application, JAU, Nanchang 330045, China)

**Abstract:** Based on the anthrone method, the non-structural carbohydrates (NSC, including total soluble, starch, etc) in different organs (leaf, branch, culm, base, rhizome, base root and rhizome root) of *Phyllostachys edulis* 'Pachyloen' at different ages were measured. The results showed that: (1) there were significant differences in NSC concentrate among organs, the content of total sugar was high in leaves, reaching 7.89%, but that of starch (only 4.42%) was low; high starch content was found in bases, rhizome, base root and rhizome root, indicating that they are the major organs for carbohydrates storage. (2) No difference in soluble sugar and starch contents among leaves and branches at different ages, but soluble sugar and starch contents increased in culms from 1.68%, 2.26% to 6.10%, 4.48%, and in bases from 0.48%, 8.62% to 2.02%, 22.35% when aging from I du to VI du. On the contrary starch content in rhizomes declined from 10.26% (young) to 0.07% (old), indicating the complexity of NSC distribution pattern of *Phyllostachys edulis* 'Pachyloen'.

**Key words:** non-constitutive carbohydrate; *Phyllostachys edulis* 'Pachyloen'; allocation patterns

收稿日期: 2011-05-24 修回日期: 2011-07-08

基金项目: 国家自然科学基金(30760204) 和科技部农业成果转化资金

作者简介: 刘骏(1988—) 男, 硕士生, 主要从事竹林生态学研究, E-mail: ljaim99@163.com; \* 通讯作者: 杨清培, 副教授, 主要从事森林生态学研究, E-mail: qingpeiyang@126.com.

非结构性碳水化合物(non-structural carbohydrates, NSC)是植物生命代谢的重要物质,主要包括可溶性糖(如蔗糖、果聚糖等)和淀粉<sup>[1-2]</sup>。可溶性糖是光合作用的直接产物,主要满足植物当前生命活动需要,而淀粉是植物主要的长期贮存形式,主要供应植物将来需求<sup>[1,3-4]</sup>。

厚壁毛竹(*Phyllostachys edulis* 'Pachyloen')属毛竹栽培变种<sup>[5]</sup>,以其秆壁厚、近实心而区别于普通毛竹(*Ph. edulis*),是一个具有很高潜在利用价值的珍稀竹种资源<sup>[5]</sup>。同时,厚壁毛竹主要靠无性过程扩增种群,因此它属典型的克隆植物,具有明显的构件层次性和生理整合性<sup>[6]</sup>。近年来,有关厚壁毛竹形态学、解剖学、生理生化、生态学、遗传学等方面开展了广泛的研究<sup>[7-10]</sup>,但是NSC的研究尚未见到报道。本文试从植物生理生态学和克隆植物生态学的角度,在叶、枝、秆、笋、鞭、根不同器官构件和不同年龄分株层次上,探讨厚壁毛竹NSC的分布规律,以期揭示这一克隆植物构件或克隆单株间相互作用规律及生态适应性,为厚壁毛竹这一珍稀竹种资的保护和有效合理开发提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 取样方法

2010年11月中旬(孕笋期),在江西农业大学竹类植物种质园<sup>[8]</sup>。选取长势良好的I度(1年生)、II度(2-3年生)、III度(4-5年生)、IV度(6-7年生)厚壁毛竹。采用收获法,分叶、枝、秆、笋、鞭、笋根和鞭根7个器官分别采样,每个秆龄取3株,叶、枝分上、中、下3部位,秆从上到下分5等份,分别取样,并作重复处理。同时根据鞭的色泽和鞭芽状况<sup>[11]</sup>,分幼龄、壮龄、成龄和老龄<sup>[12]</sup>分别取样。所有样品都在4h内进行杀青(105℃,20min)处理,使酶变性,然后80℃烘干至恒重<sup>[1]</sup>,粉碎备用。

### 1.2 实验方法

可溶性糖含量的测定,采用蒽酮法<sup>[13]</sup>,并根据实际情况作少许调整。淀粉含量测定,在可溶性糖提取后留下的残渣加1mol/L H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 5mL,80℃水浴40min,4000r/min离心10min,收集上清液,同样方法提取2次,合并上清液,并定容至100mL,测定总糖含量,最后折算成淀粉含量<sup>[14]</sup>。NSC含量(%)=可溶性总糖含量(%) + 淀粉含量(%)。

### 1.3 数据分析

相同器官构件不同秆龄的非结构性碳水化合物含量差异,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分析;不同器官构件NSC含量(不同年龄均值)相关性采用积差相关分析。以上统计与分析由Excel 2007、SPSS 16.0完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 可溶性糖含量及分配格局

可溶性糖是高等植物的主要光合产物,也是碳水化合物代谢和暂时贮藏的主要形式,在植物代谢中占有重要位置<sup>[15]</sup>。厚壁毛竹可溶性糖的含量及其分配格局(图1)。

由图1可知,竹叶的可溶性糖的含量最高,4个年龄平均为7.89%,这与叶的生命活动(尤其是光合作用)最为活跃有关<sup>[11]</sup>,而竹笋的含量最低,平均只有1.33%,其它器官介于二者之间。

随年龄增长,竹叶可溶性糖含量表现为II、IV度高于I、III度竹,可能是因为I、III度竹的竹叶为当

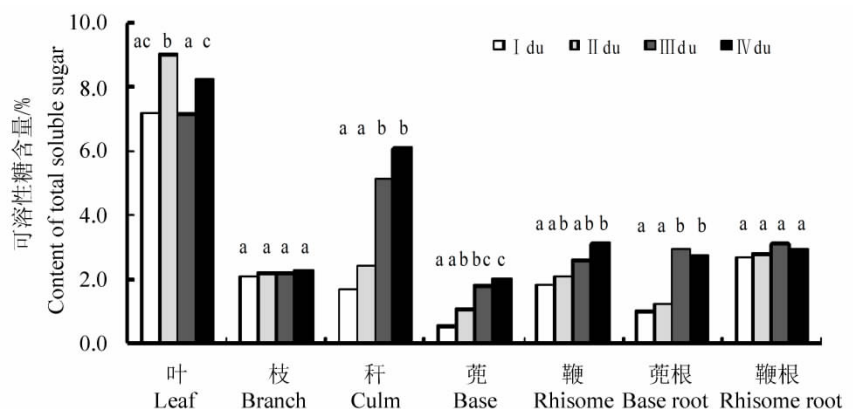


图1 不同秆龄厚壁毛竹各器官可溶性总糖含量  
Fig. 1 Concentrations of total soluble sugar in different organs of *Ph. edulis* 'Pachyloen' at different ages

年生叶,光合产物积累相对较少,而Ⅱ、Ⅳ度竹的叶为2年生叶,光合产物积累相对较多;竹秆、莛、鞭3器官可溶性糖含量逐渐升高,由Ⅰ度至Ⅳ度,秆的可溶性总糖由1.68%增加至6.10%,增加了3.6倍,莛由0.48%增加到2.02%,也增长4.2倍;鞭由1.84%增加到3.07%,而竹叶4个年龄间有一定变化,但规律性不明显,基本保持在较高水平(7.12%~8.99%),竹枝变化幅度更小,介于2.11%~2.28%。另外,Ⅲ、Ⅳ度莛根和鞭根的可溶性总糖含量均较Ⅰ、Ⅱ度竹高。

### 2.2 淀粉含量及分配格局

淀粉是植物主要长期贮藏物质之一,是植物营养状况表征之一<sup>[16]</sup>。厚壁毛竹淀粉含量及其分配格局,见图2。

由图2可以看出,不同器官构件的淀粉含量差异较大。竹莛的淀粉含量最高,各年龄的平均值为15.02%;其次是莛根和鞭根,分别为13.40%和12.05%,鞭的含量也达到了5.03%;而地上部分竹叶、竹枝、竹秆含量较低,分别只有4.42%、2.23%、3.78%。这说明竹莛、竹根和竹鞭都是厚壁毛竹营养的主要储存器官。

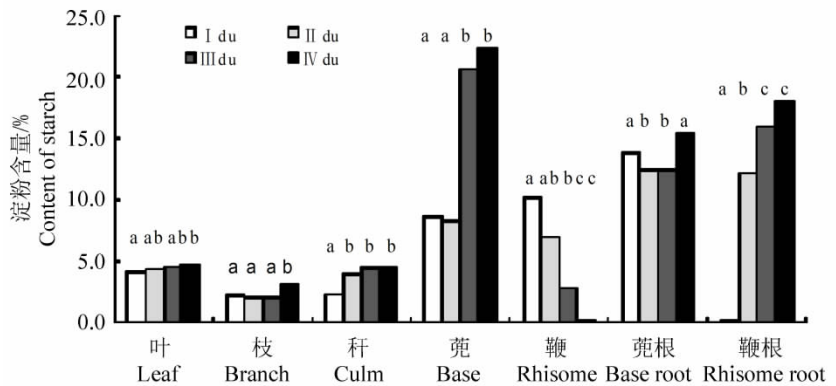


图2 不同年龄厚壁毛竹各器官淀粉含量

Fig. 2 Concentrations of fructose in different organs of *Ph. edulis* 'Pachyloen' at different ages

随年龄增长,竹莛、鞭根和竹秆的淀粉含量呈增加趋势(图2)。由Ⅰ度至Ⅳ度,竹莛淀粉含量由8.62%增加到22.35%,鞭根由0.17%增加到18.00%、秆由2.26%增加至4.48%,说明他们的营养储存功能随年龄增加而逐渐增强,但竹鞭的淀粉含量却呈现降低趋势,由幼鞭的10.26%降至老鞭的0.07%,减少了近150倍,这可能与鞭的持续生长<sup>[17]</sup>,老鞭内的淀粉转移至幼鞭,供幼鞭生长有关<sup>[11]</sup>。竹叶、枝淀粉不仅含量低,而且不同年年间差异较小,变异系数仅为4.89%与18.09%。

### 2.3 非结构性碳水化合物分配格局

植物组织中非结构性碳水化合物(NSC)含量是植物碳吸收(光合同化)与碳消耗(生长与呼吸消耗)的一种量度,反映了可供植物生长利用的物质水平<sup>[18]</sup>。厚壁毛竹NSC含量及分配格局见图3。

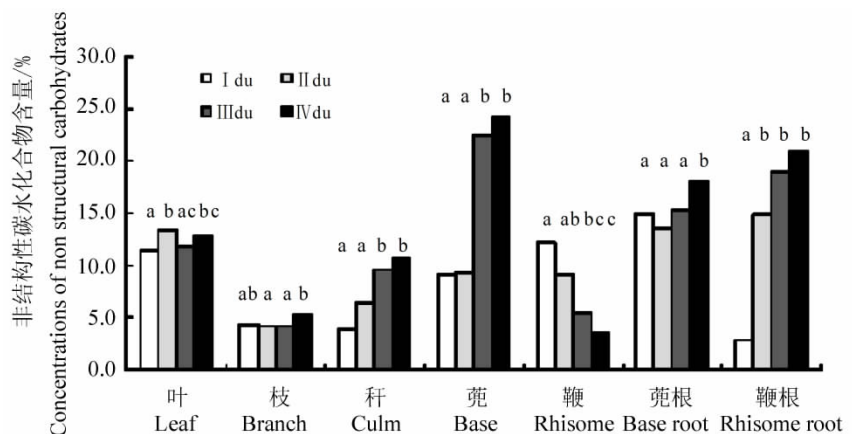


图3 不同年龄厚壁毛竹各器官非结构性碳水化合物含量

Fig. 3 Concentrations of non structural carbohydrates in different organs of *Ph. edulis* 'Pachyloen' at different ages

由图3可以看出,NSC分配规律与淀粉相似,竹莛的NSC含量最高,各年龄的平均值为16.35%,其次是莛根、鞭根和叶,分别为15.51%、14.93%和12.85%;竹枝的含量最低,只有4.45%,说明竹枝的生命力和营养贮存功能都不及其它器官。

由Ⅰ度到Ⅳ度,竹秆、竹莛、鞭根的NSC含量呈现增加趋势,其中鞭根增加幅度最大,由2.80%增加到20.93%;其次是竹莛,由9.10%增加到24.37%;秆也由3.94%增加至10.61%;但竹鞭却随年龄增长呈下降趋势,由新鞭的12.10%下降至老鞭的3.48%。叶、枝变化较小,分别介于11.33%~13.38%和4.10%~5.25%,变异系数也只有7.75%和12.12%,远低于竹莛和竹鞭的变化。

2.4 不同器官间 NSC 相关性分析

对厚壁毛竹叶、枝、秆、莛、鞭、莛根、鞭根 7 器官非结构性碳水化合物进行相关分析(表 1)。由表 1 可知,在 7 个器官构成的 21 对关系中,有 16 对器官可溶性糖呈正相关,5 对呈负相关,其中叶-鞭根、枝-莛、枝-鞭、莛-鞭、莛-莛根、莛-鞭根、鞭-莛根、莛根-鞭根 8 对器官间有显著或极显著相关关系;有 13 对器官的淀粉呈正相关,8 对呈负相关,但只有 1 对(枝-莛)呈显著正相关。有 12 对 NSC 呈正相关,9 对呈负相关,其中,枝-莛间呈显著正相关,而莛-鞭、鞭-鞭根呈显著负相关。

表 1 厚壁毛竹不同器官 NSC 相关性

Tab. 1 Correlation coefficients of NSC between organs

器官 Organ	叶-枝 Lf-Br	叶-秆 Lf-Cl	叶-莛 Lf-Bs	叶-鞭 Lf-Rh	叶-莛根 Lf-Br	叶-鞭根 Lf-Rr	枝-秆 Br-Cl
TSS	0.385	0.000	0.109	0.427	-0.285	-0.549*	0.009
STA	0.109	-0.305	0.394	-0.516*	0.110	0.4680.110	
NSC	0.411	0.080	0.036	-0.284	0.045	0.136	-0.083
器官 Organ	枝-莛 Br-Bs	枝-鞭 Br-Rh	枝-莛根 Br-Br	枝-鞭根 Br-Rr	秆-莛 Cl-Bs	秆-鞭 Cl-Rh	秆-莛根 Cl-Br
TSS	0.509*	0.475*	0.132	-0.141	-0.017	-0.034	0.191
STA	0.451*	-0.397	0.069	0.067	-0.203	0.010	0.019
NSC	0.489*	-0.330	0.184	-0.057	-0.082	0.066	0.004
器官 Organ	秆-鞭根 Cl-Rr	莛-鞭 Bs-Rh	莛-莛根 Bs-Br	莛-鞭根 Bs-Rr	鞭-莛根 Rh-Br	鞭-鞭根 Rh-Rr	莛根-鞭根 Br-Rr
TSS	0.064	0.505*	0.578**	0.567*	0.485*	0.291	0.794**
STA	-0.325	-0.726**	0.257	0.441	0.225	-0.743**	-0.573*
NSC	-0.006	-0.686**	0.430	0.423	0.130	-0.712**	-0.443

TSS - total soluble sugar, STA - starch, NSC - non structural carbohydrate, Lf - leaf, Br - branch, Cl - culm, Bs - base, Rh - rhizome, Br - base root, Rr - rhizome root. \*\* $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ 。

3 结论与讨论

植物非结构性碳水化合物的分布、运输、贮存和生理功能与植物器官、物候和季节有较大关系<sup>[19]</sup>。作为一种克隆植物,厚壁毛竹非结构性碳水化合物在不同器官构件和不同年龄分株间呈现出其特有的分配规律。

厚壁毛竹不同器官构件可溶性糖的含量差异较大( $P < 0.05$ ),其大小次序为,竹叶(7.89%)、竹秆(4.14%)、鞭根(2.87%)、竹鞭(2.40%)、竹枝(2.19%)、莛根(2.11%)、竹莛(1.33%)。竹叶是植物光合器官,生命活动旺盛<sup>[20]</sup>,所以可溶性糖含量较高。另外,可溶性糖含量与植物的抗逆性密切相关<sup>[21]</sup>。11 月中旬较低气温(14℃),可能也促使了可溶性糖的积累。

随年龄增长,各器官可溶性糖含量呈现一定变化规律。竹秆、莛、鞭随年龄的增长而升高,其中竹秆上升最为明显,IV 度竹秆是 I 度竹的 3.6 倍,这可能与竹秆结构形成过程中结构性碳水化合物(纤维素和木质素)合成密切相关<sup>[22-23]</sup>,但竹叶、竹枝可溶性糖含量变化规律性不明显。

厚壁毛竹不同器官淀粉含量差异较大,其大小顺序为:竹莛(15.05%)、莛根(13.40%)、鞭根(12.05%)、竹鞭(5.03%)、竹叶(4.42%)、竹秆(3.78%)、竹枝(2.33%)。地下器官(竹莛、竹鞭和竹根)淀粉含量明显比地上部分(竹叶、竹枝和竹秆)较高,尤其是 IV 度竹莛,其淀粉含量高达 22.35%,表明它们在营养贮存方面起着重要作用<sup>[24]</sup>。同时,根系贮藏了较多淀粉,可能与其细根周转有关<sup>[25]</sup>。研究表明,细根作为植物养分吸收的主要器官,总处于不断死亡和更新的动态过程,这一过程需要消耗大量的碳水化合物<sup>[25]</sup>。

随年龄增长,不同器官淀粉含量也发生了规律性变化。由 I 度至 IV 度,鞭根淀粉含量由 0.17% 增加到 18.00%,竹莛和竹秆的淀粉含量也分别增加了 2.6 倍和 2.0 倍,但竹鞭的淀粉含量却呈降低趋势,由幼鞭的 10.26% 降至老鞭的 0.07%,减少了近 150 倍,这一结果与苦竹、雷竹鞭营养分布相一致<sup>[26]</sup>,这可能与鞭的生长特性有关<sup>[11]</sup>。就竹类植物而言,秆、枝等器官形成后,不再生长,只有竹鞭能持续生长,因此,老鞭为幼鞭不断提供营养物质<sup>[27-28]</sup>。竹叶、枝淀粉不仅含量低,而且不同年均间差异较小,变异系数仅为 4.89% 与 18.09%。

NSC 是评价植物能量“源”与“汇”平衡关系的综合指标。厚壁毛竹 NSC 大小分布格局为:莛(16.35%)、莛根(15.51%)、鞭根(14.93%)、叶(12.32%)、秆(7.62%)、鞭(7.52%)、枝(4.45%)。这与 R. Li 等<sup>[29]</sup>对毛竹的 NSC 空间分布存在很大差异,毛竹叶的总非结构性碳水化合物的含量最高,其次是枝,最低是根。作为毛竹的培育品种,可能厚壁毛竹在结构和功能上发生了一定的变异,也有可能是

测定时间上的差异。与其它树种的 NSC 空间分布规律相比,同样存在较大的差异。一般叶片和树干的 NSC 的含量相对较高,因为叶片是 NSC 的合成器官,树干是主要的贮存器官<sup>[14,30]</sup>,而厚壁毛竹的叶片和茎(竹鞭)的 NSC 含量不是最高,而竹笋、笋根、鞭根等器官较高。这很可能与竹子的克隆生长习性有密切的关系。

笋根与鞭根间可溶性总糖存在极显著的正相关关系,表明了它们间的生命活动节律的一致性,而笋与鞭、鞭与鞭根间的极显著负相关关系,正体现它们功能上的差异性,也体现了厚壁毛竹器官间和不同年龄分株间的 NSC 整合效应。厚壁毛竹的克隆分株年龄可达 10 多年,因材料限制本实验只取了 1~7 年生分株。因此,一个完整年龄结构的克隆种群的 NSC 生理整合有待进一步研究。

#### 参考文献:

- [1] Donald A Yee, David T. Tissue relationships between non-structural carbohydrate concentration and flowering in a subtropical herb, *Heliconia caribaea* (*Heliconiaceae*) [J]. Caribbean Journal of Science, 2005, 41(2): 243-249.
- [2] Yoshiaki Sakamaki, Yoshio Ino. Response of non-structural carbohydrate content of belowground parts in *Equisetum arvense* according to the irradiance change during a growing season [J]. Journal of Plant Research 2004, 117(5): 385-391.
- [3] Bansal S, Germino M J. Temporal variation of nonstructural carbohydrates in montane conifers: similarities and differences among developmental stages, species and environmental conditions [J]. Tree Physiology 2009, 29(4): 559-568.
- [4] Palacio S, Millard P, Maestro M, et al. Non-structural carbohydrates and nitrogen dynamics in mediterranean Sub-shrubs: an analysis of the functional role of overwintering leaves [J]. Plant Biology 2007, 9: 49-58.
- [5] 杨光耀, 黎祖尧, 杜天真, 等. 毛竹新栽培变种——厚皮毛竹 [J]. 江西农业大学学报, 1997, 19(4): 97-98.
- [6] Li R, Werger M J A, Kroon H de, et al. Interactions between shoot age structure, nutrient availability and physiological integration in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* [J]. Plant Biol (Stuttg) 2000, 2(4): 437-446.
- [7] 李建, 杨清培, 施建敏, 等. 当年生厚壁毛竹光和生理动态研究 [J]. 江西农业大学学报, 2010, 32(4): 763-767.
- [8] 施建敏, 杨光耀, 杨清培, 等. 厚壁毛竹光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度倍增的短期响应 [J]. 广西植物, 2010, 30(5): 636-640.
- [9] 施建敏, 杨光耀, 杨清培, 等. 厚壁毛竹光合作用对环境因子响应的季节变化 [J]. 林业科学研究, 2009, 22(6): 872-877.
- [10] 鲁顺保, 饶玮, 张艳杰, 等. 厚壁毛竹热值与生物量分配规律初探 [J]. 竹子研究汇刊, 2009, 28(3): 34-37.
- [11] 黄伯惠. 毛竹矿质营养元素动态的研究 [J]. 竹子研究汇刊, 1983, 2(1): 87-111.
- [12] 吴炳生. 毛竹林地下结构与产量初析 [J]. 竹子研究汇刊, 1984, 3(1): 49-58.
- [13] 邹琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 110-113.
- [14] 印婧婧, 郭大立, 何思源, 等. 内蒙古半干旱区树木非结构性碳、氮、磷的分配格局 [J]. 北京大学学报, 2009, 45(3): 519-527.
- [15] 徐惠风, 金研铭, 张春祥. 向日葵叶片可溶性糖含量的研究 [J]. 吉林农业大学学报, 2000, 22(1): 23-25.
- [16] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展 [J]. 植物学通报, 2002, 19(1): 30-38.
- [17] 南京林产工业学院竹类研究室. 竹林培育 [M]. 北京: 农业出版社, 1974: 49-58.
- [18] Riikka Piispänen, Pekka Saranpää. Variation of non-structural carbohydrates in silver birch (*Betula pendula* Roth) wood [J]. Trees, 2001, 15(7): 444-451.
- [19] Hoch G, Richer A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees [J]. Plant Cell and Environment, 2003, 26: 1067-1081.
- [20] 李振基, 林鹏. 闽南毛竹林几种元素的累积和分配 [J]. 应用生态学报, 1995, 6(Sup): 9-13.
- [21] 刘香萍, 崔国文, 李国良, 等. 紫花苜蓿主根内非结构性碳水化合物累积及其与抗寒性的关系 [J]. 中国草地学报, 2010(2): 113-115, 120.
- [22] 许斌, 蒋身学, 张齐生. 毛竹生长过程中纤维壁厚的变化 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2003, 27(4): 75-77.
- [23] 李党训, 廖水成. 毛竹生长规律初探 [J]. 湖南林业科技, 1998, 25(4): 28-30.
- [24] 白永飞, 许志信, 段淳清, 等. 典型草原主要牧草植株贮藏碳水化合物分布部位的研究 [J]. 中国草地学报, 1996(1): 7-9.
- [25] Philipson J J. Root growth in Sitka spruce and Douglas-fir transplants: dependence on the shoot and stored carbohydrates [J]. Tree Physiology, 1988, 4(2): 101-108.
- [26] 郑炳松, 金爱武, 董林根. 雷竹地下鞭笋芽分化过程中营养动态初步研究 [J]. 浙江林学院学报, 1998, 15(3): 232-235.
- [27] 张春生, 陈建华, 朱凡. 毛竹生长发育规律的调查分析 [J]. 经济林研究, 2007, 25(4): 74-76.
- [28] 张幼发, 林世奎, 张世渊. 毛竹林地下鞭动态生长的研究 [J]. 竹子研究汇刊, 1999, 18(3): 62-65.
- [29] Li R, M J A, Werger, et al. Carbon and nutrient dynamics in relation to growth rhythm in the giant bamboo *Phyllostachys pubescens* [J]. Plant and Soil, 1998, 201: 113-123.
- [30] 吴杰, 潘红丽, 杜忠, 等. 卧龙竹类非结构性碳水化合物与叶氮含量对海拔的响应 [J]. 生态学报, 2010, 30(2): 610-618.