

文章编号: 100F-1498(2002)06-0687-06

采后竹笋老化生理研究

王敬文

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400)

摘要: 4月份出笋期挖取毛竹春笋和高节竹笋, 测定了笋体从基部向顶部 0、5、10、15、20、25 cm 各位段的苯丙氨酸解氨酶(PAL)和过氧化物酶(PO)活性, 以及纤维素和木质素含量。竹笋在 25 °C 放置 96 h 自然老化, 测定了 24、48、72、96 h, 5、10、15、20、25 cm 各位段的苯丙氨酸解氨酶和过氧化物酶活性, 以及 10 cm 位段 24、48、72、96 h 纤维素和木质素含量的变化。结果表明: PAL 和 PO 活性以及纤维素和木质素的含量从基部向顶部逐渐降低, 呈梯形分布, 木质化进程是从基部向顶部推进的; 竹笋离体后, PAL 和 PO 活性大幅度增高, 纤维素和木质素含量大量增加加速了老化进程。讨论了 PAL 和 PO 在竹笋老化过程中的活性变化, 及其在竹笋老化过程中的作用。

关键词: 竹笋老化; 苯丙氨酸解氨酶; 过氧化物酶; 纤维素; 木质素

中图分类号: Q945

文献标识码: A

竹笋是主要的竹副产品, 也是人们喜爱的蔬菜。竹笋是代谢旺盛的芽, 挖取后骤然离体, 笋体内产生一系列的生理生化变化, 导致迅速老化而丧失鲜嫩可口的食用品质。竹笋老化主要表现是纤维素和木质素含量增加, 发生木质化, 笋体变硬, 含水量降低, 营养成分减少。竹笋在发育成竹株的过程中也是在逐步老化的, 而在竹笋离体后由于生理环境发生变化, 加速了老化过程^[1]。

竹笋老化过程中纤维素含量大量增加, 主要是细胞次生壁加厚, 同时伴随着木质素的合成和沉积, 这种木质化过程是在一系列酶促反应下进行的^[2]。纤维素分子是 β -D-葡萄糖残基互相以 1 \rightarrow 4 连结而成的直链多糖类, 而木质素是经莽草酸-苯丙烷途径所产生的对香豆醇、芥子醇和松柏醇经过氧化物酶脱氢聚合而形成的^[3-5]。在木质化过程中, 苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)和过氧化物酶(peroxidase, PO)起着重要作用, PAL 是苯丙烷途径的限速酶, 它的活性高低制约着木质素 3 种芳香醇的产量, PO 则把这 3 种芳香醇聚合成木质素。PAL 和 PO 活性变化可以反映植物组织木质化速率^[4,6]。

本文研究采后竹笋老化过程中苯丙氨酸解氨酶、过氧化物酶活性变化和纤维素、木质素含量的变化, 研究竹笋采后老化生理变化, 从而调节和控制竹笋老化进程, 进行贮藏和保鲜。

1 材料和方法

1.1 材料

毛竹(*Phyllostachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie)笋, 4月初田间挖笋, 选取笋长和基径大

收稿日期: 2002-05-13

基金项目: 2001-2003 年国家攻关项目“竹副产品加工技术研究”

作者简介: 王敬文(1940), 男, 江苏沛县人, 研究员。

体一致的笋,平均笋长48 cm,基径平均13.2 cm。高节竹(*Phyllostachys prominens* Xiong)笋,4月下旬挖笋,平均笋长32 cm,基径平均3.6 cm。

1.2 方法

1.2.1 酶液制备^[7] 将田间采挖的笋冲洗掉泥土,洗净,剥去笋壳,基部横截面切齐。从笋基部向顶端每隔5 cm切取笋组织5 g,3只笋共15 g,切碎混合,称取混合样品1 g,加入10 mL含有 $5 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ 巯基乙醇的tris-HCl缓冲液(pH 8.0),加0.5 g聚乙烯吡咯烷酮(PVP),加少量石英砂研磨,匀浆抽气过滤,滤液在 $10\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心15 min,上清液作为酶粗提制备液。

1.2.2 PAL活性测定^[7] 酶反应液组成:1 mL酶液,1 mL $0.02 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ L-苯丙氨酸,2 mL蒸馏水,总体积4 mL,对照不加L-苯丙氨酸,加3 mL蒸馏水。酶反应液在恒温水浴中 $35 \text{ }^\circ\text{C}$ 保温30 min,加1~2滴5%TCA停止酶反应,于290 nm测OD值,测定时可适当稀释,使OD值在0.2~0.6之间,每产生1 μm 肉桂酸为1个酶单位(u)。

1.2.3 PO活性测定^[8] 酶反应混合液组成:2 mL $0.1 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ 磷酸钠缓冲液(pH值7.0), $0.01 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ 邻苯三酚1 mL, $0.005 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ H_2O_2 1 mL,稀释20倍的酶液1 mL。 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 保温5 min,加入 $1.25 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ H_2SO_4 停止反应,测 ΔOD_{420} ,酶活性以产生 $1 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ 红酚为1个酶单位(u)。

1.2.4 纤维素测定^[9] 将3只竹笋分别分段取样、烘干、混合磨粉,过50目筛,精确称取0.1 g,经醋酸-硝酸混合液处理后,经硫酸-重铬酸钾氧化,用莫尔氏盐滴定,按下式求出纤维素含量:

$$x = 0.675 \cdot K \cdot (a - b) / n$$

式中: x ——纤维素含量(%); k ——莫尔氏盐滴定度; a ——滴定10 mL $0.083 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ 重铬酸钾所用去 $0.05 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ 莫尔氏盐的mL数; b ——测定纤维素所用去 $0.05 \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ 莫尔氏盐的mL数; n ——样品g数;0.675——纤维素标准滴定度乘100。

1.2.5 木质素测定^[9] 材料样品制备同上,分析测定用莫尔氏盐滴定法,按下式求出木质素含量:

$$x = 0.433 \cdot K \cdot (a - b) / n$$

式中: x ——木质素含量(%);0.433——木质素标准滴定度乘100。其余参数含义同1.2.4节公式。

2 结果与分析

2.1 竹笋中各部位PAL、PO活性和纤维素、木质素含量 PAL活性

2.1.1 PAL活性 毛竹春笋和高节竹笋从田间挖取后,立即取样分析测定PAL活性,结果如图1所示。高节竹笋PAL活性高于毛竹笋。这2种竹笋的PAL活性变化的趋势是一致的,从基部向顶部PAL活性逐步降低,呈梯度分布。从基部向顶部高节竹笋0、5、10、15、20、25 cm区段的PAL活性分别为5.61、3.94、2.21、

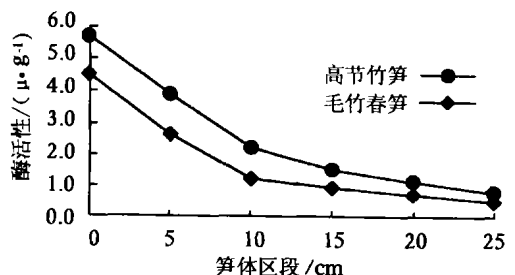


图1 笋体各区段PAL活性

1.51、1.01、0.67 $\text{u}\cdot\text{g}^{-1}$ 鲜样,毛竹春笋各区段的 PAL 活性分别为 4.55、2.61、1.35、0.84、0.51、0.34 $\text{u}\cdot\text{g}^{-1}$ 鲜样。在这两种竹笋中 PAL 活性在各区段的变化反映出苯丙烷代谢活动从基部向顶部逐渐减弱的梯度变化。

2.1.2 PO 活性 测定新鲜竹笋的 PO 活性,结果如图 2。高节竹笋和毛竹春笋中 PO 活性变化的趋势是一致的,同 PAL 活性一样从基部向顶部逐渐降低,呈梯形分布,而且高节竹笋中的 PO 活性高于毛竹春笋中的活性。从基部向顶部高节竹笋 0、5、10、15、20、25 cm 区段的 PO 活性分别为 1.68、1.07、0.67、0.42、0.31、0.27 $\text{u}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$,毛竹春笋各区段的 PO 活性分别为 1.12、0.52、0.36、0.25、0.16、0.12 $\text{u}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

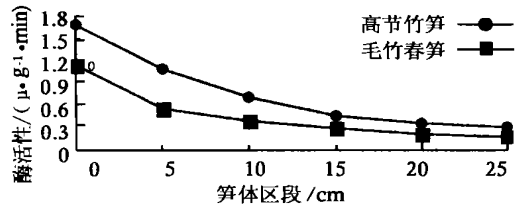


图 2 笋体各区段 PO 活性

2.1.3 纤维素和木质素含量 新采挖的竹笋鲜嫩,其纤维素、木质素含量都较低,但笋体内纤维素和木质素含量分布显著不同,从基部向顶部依次降低,呈梯度分布,如表 1。

表 1 竹笋纤维素、木质素含量(干质量)

%

项目	笋体区段/cm						
	0	5	10	15	20	25	
纤维素	高节竹笋	31.74	22.13	14.62	7.22	5.34	3.27
	毛竹春笋	28.66	19.52	11.72	6.28	4.56	2.77
木质素	高节竹笋	12.83	10.47	7.12	5.24	3.11	1.83
	毛竹春笋	10.27	8.36	5.55	3.93	2.81	1.72

2.2 竹笋老化过程中 PAL、PO 活性和纤维素、木质素含量的变化

从林地挖取毛竹春笋,经同样处理后,置于 25 °C,相对湿度 80% ~ 85%,室内自然光的恒温室中,任其自然老化。每隔 24 h 从基部向顶端每间隔 5 cm 取样测定 PAL 和 PO 活性。同时,在距基端 10 cm 处,每 24 h 取样测定纤维素和木质素含量。

2.2.1 老化过程中 PAL 活性变化 竹笋在 25 °C 自然老化过程中, PAL 活性从基部至顶部发生了显著的变化,如表 2、3。在第 1 d,竹笋在自基部向顶部的 5、10、15、20、25 cm 各区段, PAL 活性从高向低呈梯度分布;在第 2 d,基部 5 cm 处 PAL 活性略有下降,但仍处于较高的水平。而 10、15、20、25 cm 各区段 PAL 活性比第 1 d 有所增高;在第 3 d,基部 5 cm 区段 PAL 活性又有所下降,但仍是 PAL 活性最高区段,其它 10、15、20、25 cm 区段 PAL 活性继续增高,但增高幅度

表 2 毛竹春笋老化过程中各区段 PAL 活性变化

表 3 高节竹笋老化过程中各区段 PAL 活性变化

老化时间	笋体区段/cm				
	5	10	15	20	25
第 1 d	8.87	3.28	2.11	1.11	0.75
第 2 d	7.41	4.35	3.91	1.75	0.87
第 3 d	6.45	4.98	4.35	1.94	0.95
第 4 d	3.72	3.43	2.87	1.43	0.81

老化时间	笋体区段/cm				
	5	10	15	20	25
第 1 d	10.20	5.27	2.54	1.35	0.81
第 2 d	8.90	6.33	4.71	2.11	1.01
第 3 d	7.31	6.85	5.37	2.63	1.18
第 4 d	4.87	4.35	3.71	1.82	0.95

不大,继续维持在较高的水平。在第4 d,笋体各区段 PAL 活性都有所降低,但除5 cm 区段外降低幅度不大,仍维持在较高活性水平。4 d 中 PAL 活性变化动态,显示竹笋木质化苯丙烷代谢活动是从基部向顶部逐渐延伸推进的。

2.2.2 老化过程中 PO 活性变化 毛竹春笋和高节竹笋在 25 ℃放置 4 d 自然老化,PO 活性的动态与 PAL 活性变化有大体相似的趋势,如表 4、5。毛竹春笋和高节竹笋基部 5 cm 区段,PO 活性在第 1 d 处于最高水平,随后 3 d 虽然逐渐有所降低,但仍保持较高的水平。笋体 10 cm 区段 PO 活性第 2 d、第 3 d 持续增高,第 4 d 有所下降,但总体水平仍然较高,仅次于 5 cm 区段。笋体 15 cm 区段 PO 活性 4 d 中持续升高,第 4 d 达到最高。20 cm 和 25 cm 区段 4 d 中 PO 活性也都是持续升高的。

表 4 毛竹春笋老化过程中各区段 PO 活性变化
 $\mu\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$

老化时间	笋体区段/cm				
	5	10	15	20	25
第 1 d	1.56	0.78	0.37	0.26	0.18
第 2 d	1.34	0.93	0.46	0.37	0.27
第 3 d	1.21	1.08	0.59	0.45	0.34
第 4 d	1.08	0.82	0.68	0.51	0.42

表 5 高节竹笋老化过程中各区段 PO 活性变化
 $\mu\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$

老化时间	笋体区段/cm				
	5	10	15	20	25
第 1 d	2.52	1.16	0.63	0.47	0.26
第 2 d	2.21	1.37	0.72	0.61	0.37
第 3 d	1.98	1.48	0.93	0.77	0.49
第 4 d	1.76	1.32	1.14	0.89	0.58

2.2.3 竹笋老化过程中木质素、纤维素含量变化 毛竹春笋和高节竹笋在上述同样条件下室内放置 4 d,使其自然老化。测定距基端 10 cm 区段纤维素和木质素含量,结果如表 6。从表中可以看出,放置 96 h 后纤维素和木质素含量大量增加,高节竹笋纤维素、木质素分别达到总干质量的 58.76% 和 18.72%;毛竹春笋其含量分别达到 46.64% 和 15.63%,已丧失了可食性。

3 讨论和结论

竹笋是刚出土的芽,生长旺盛,通过细胞延长进行生长的同时也进行着次生壁的形成和加厚,纤维素含量急剧增加,同时也伴随着木质素的合成和在次生壁上的沉积^[10],这就导致竹笋迅速成熟和老化,笋体变得坚韧,最后丧失可食性。竹笋出笋期大

多在春夏之交,气温高,笋体代谢旺盛,老化进程快,保持竹笋的鲜嫩可食性十分困难。研究竹笋采挖后的老化生理生化变化,对于控制竹笋老化进程,进行竹笋保鲜,延长加工期和货价期,是有重要的经济意义的。

竹笋在正常生长发育过程中就进行着旺盛的代谢过程,随着细胞的延长和次生壁的加厚,纤维素大量合成并形成纤维束,随之也进行着木质素合成并沉积于纤维束网格中,发生木质化^[10],细胞和组织机械强度大大增加。在发生木质化过程中,苯丙氨酸解氨酶(PAL)起着关键作用。PAL 催化苯丙氨酸脱氨基形成肉桂酸,由肉桂酸在一系列酶促反应条件下最后形成了木质素前体物松柏醇、芥子醇、对-香豆醇等芳香醇。这些芳香醇在过氧化物酶(PO)作用下发生脱 H 聚合,形成苯基醚键连接的聚合物木质素。在形成木质素的这一复杂过程中,PAL

表 6 竹笋距基端 10 cm 区段纤维素、木质素含量变化(干质量) %

项目		老化时间/h			
		24	48	72	96
纤维素	高节竹笋	15.73	23.82	41.56	58.76
	毛竹春笋	11.41	22.17	34.22	46.64
木质素	高节竹笋	5.24	7.86	14.87	18.72
	毛竹春笋	3.93	6.52	11.72	15.63

是限速酶,其活性高低制约着木质素前体芳香醇的数量。因此,研究 PAL 和 PO 在竹笋中的活性和在竹笋老化过程中活性变化的动态,就可以了解竹笋老化的基本生理过程。竹笋发生木质化过程中 PAL 活性和 PO 活性的变化是植物激素调节和控制的^[11, 12]。

竹笋是旺盛生长的芽, PAL、PO 活性本来就处于较高的水平,从基部向顶部是逐渐减弱的,这也和竹笋中纤维素和木质素的含量分布变化是一致的。在竹笋的基部的“0 区段” PO 和 PAL 活性特别高,这可能是在挖笋和切削时基端组织由于机械伤害和过多的暴露于空气中而导致酶活性诱导性增高^[6, 12]。竹笋在 25 °C 室温下自然老化过程中,由于离体切伤、剥壳损伤、直接暴露于空气中,整个笋体 PAL 和 PO 活性都比新挖笋显著增高,尤其是基部 5 cm 区段更高,而且随着放置时间延长,各区段 PAL 和 PO 活性都大幅度增高,这表明竹笋离体后加速了木质化进程,也就是说加速了老化进程,而且这种老化进程是从基部逐渐延伸到顶部,这说明竹笋老化进程是从基部向顶部推进的,最后导致了整个笋体老化,最终全笋丧失了可食性。

竹笋作为竹子的芽,在正常条件下像其他树木的芽一样进行着正常的生长发育和伴随着的木质化^[13, 14],一旦挖笋脱离母体后,离体竹笋木质化速率不是减弱,反而是更为强化。根据竹笋采挖后这一生理变化特点,可以采用一些适当措施降低或抑制木质素合成酶系统的活性,如降低温度、减少供氧、改变 pH 值、施加酶抑制剂等就可以降低木质化速率或阻止木质化进程,从而使竹笋保持嫩脆状态,实现竹笋保鲜。

参考文献:

- [1] Itoh T. Lignification of bamboo during its growth[J]. *Holzforschung*, 1990, 44(3): 191-200
- [2] Majimas S, Fujita M, Saiki H. The cell wall maturation in mose bamboo and the occurrence of peroxidase related to the lignification[J]. *Bulletion of the Kyoto University Forests*, 1991, (63): 236-245
- [3] 古谷雅树, 宫地重远, 玖村敦彦. 植物生理学讲座: 生长与运动[M]. 廉平湖, 周永春译. 北京: 科学出版社, 1977
- [4] Kamata S, Terada T. The activities of phenylalanine ammonia lyase and peroxidase, rate of growth and rate of lignification[J]. *Jap wood Res Soc*, 1969, 15(4): 182-187
- [5] Ishikawa H. Lignin and lignification VII. The formation of lignin in the young plant[J]. *Journal of the Agricultural Chemical Society of Japan*, 1957, 31: 375-379
- [6] 欧阳光察, 薛应龙. 植物苯丙烷代谢的意义及其调控[J]. *植物生理学通讯*, 1998, (3): 9-16
- [7] 王敬文, 薛应龙. 植物苯丙氨酸解氨酶的研究[J]. *植物生理学报*, 1981, 7(4): 373-380
- [8] Kar M, Smith E H. Catalase, peroxidase and polyphenol oxidase activities during rice leaf senescence[J]. *Plant Physiology*, 1976, 57: 315-319
- [9] X H 波钦诺克. 植物生物化学分析方法[M]. 荆家海, 丁钟荣译. 北京: 科学出版社, 1981
- [10] Fujita M, Saiki H, Harada H. The secondary wall formation of compression wood tracheids II. Cell wall thickening and lignification[J]. *J Japan wood Res Soc*, 1978, 24(3): 158-163
- [11] Maska S M, Generalova V N. Lignin formation in differentiation plant tissue[J]. *Fiziol Rast*, 1968, 15(6): 127-132
- [12] Wolter K E, Gordon J C. Hormonal control of growth and lignification in relation to peroxidase level and isoenzyme expression[J]. *Plant Physiology*, 1972, 49 (Supplement): 32
- [13] Terashima N, Fukushima K, Sano Y. Heterogeneity in formation of lignin. Visualization of lignification process in differentiating xylem of pine by microautoradiography[J]. *Holzforschung*, 1998, 42(6): 347-350
- [14] Tsutsumi Y, Sakai K. Lignin biosynthesis in wood angiosperm tissue: lignification and peroxidase activity[J]. *J Japan Wood Res Soc*, 1993, 39(2): 214-220

Study on Ageing Physiology of Postharvest Bamboo Shoots

WANG Jing-wen

(Research Institute of Subtropical Forestry, CAF, Fuyang 311400, Zhejiang, China)

Abstract: The activities of phenylalanine ammonia lyase (PAL) and peroxidase (PO) and contents of cellulose and lignin in new digging bamboo shoot of *phyllostachys pubescens* and *P. prominens* were measured. The PAL and PO activities were progressively reduced from shoot base to top. contents of cellulose and lignin decreased from base to top. Bamboo shoots were placed at 25 °C for 4 day in room. The changes in PAL and PO activity and in cellulose and lignin contents were studied. The results indicated that the activities in PAL and PO and contents in cellulose and lignin increased by a big margin, and the course of lignification was moved forward from shoot base to top. Lignification resulted in loss of edibility.

Key words: ageing of bamboo shoot; phenylalanine ammonia lyase; peroxidase; cellulose; lignin

欢迎订阅《福建林学院学报》

《福建林学院学报》是福建农林大学主办的与林有关的综合性学术类期刊, 刊载全科林学的科研报告、学术论文、文献综述、专题讨论等文章。1960年创刊, 国内外公开发行, 面向全国组稿。《福建林学院学报》鼓励学术创新, 推动科技成果的转化, 促进学术交流, 长期以来被确定为国家科技部中国科技论文统计源期刊、中国科学引文数据库源期刊、中国学术期刊综合评价数据库源期刊、中国自然科学核心期刊、万方数据(China Info)系统科技期刊群、《中国学术期刊(光盘版)》、福建省科技厅海峡信息《福建出版物之窗》首批入编期刊, 《福建林学院学报》被国际著名的检索机构, 如ULRICH'S INTERNATIONAL PERIODICALS DIRECTORY(美国)、AGRIS、CAB、SCI、FA、FPA、CA、AJ、国内所有的林业文摘数据库、中国生物学文摘、中国农业文摘、竹类文摘、CS-TA(英文版)国家数据库、中国农林文献数据库等20多种国内外重要数据库和权威检索期刊收录。所发表的论文被国内外同行专家大量引用。根据中国科学引文数据库公布的“2000年被引频次最高的中国科技期刊300名排行表”与“2000年影响因子最高的中国科技期刊300名排行表”, 《福建林学院学报》的总被引频次为385次, 排名第75位; 影响因子为0.4747, 排名第52位。总被引频次与影响因子同时进入中国科技期刊100强。近年来, 《福建林学院学报》荣获福建省高校优秀学报一等奖, 福建省优秀科技期刊一等奖, 华东地区最佳期刊, 全国高校优秀学报一等奖, 全国优秀科技期刊二等奖, 全国首届《CAJ-CD》执行优秀奖等。国际标准刊号ISSN 1001-389X、国际刊名代码CODEN FLXUE7、国内统一刊号CN 35-1095/S。季刊, 大16开本, 96码, 进口铜版纸印刷, 定价8.00元, 全年订费40.00元(含邮资)。过刊有部分库存: 1984-2002, 季刊, 大16开本, 96码, 每期订费用10.00元(含邮资)。读者请从邮局汇款到本刊编辑部订阅。联系人: 卢凤美。

联系地址 353001 福建南平 福建林学院学报编辑部, 电话: 0599-8508082