

毛竹伐菹根系养分含量、抗氧化能力与伐后年数的关系

郭子武¹, 陈双林^{1*}, 季赛娟², 杨清平¹, 徐小平²

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 2. 浙江省景宁畲族自治县林业技术推广中心, 浙江 景宁 323500)

摘要:【目的】揭示毛竹伐菹根系养分含量和抗氧化能力的年际变化规律,为毛竹林伐菹促腐技术研究提供理论参考。【方法】以6年生立竹的菹根为对照,分析比较了笋材两用毛竹林伐后2 a、4 a、6 a的伐菹根系C、N、P、丙二醛(MDA)、可溶性蛋白质含量和根系活力、抗氧化酶活性。【结果】表明随着毛竹立竹伐后年限的增加,伐菹根系的细胞膜脂过氧化程度提高,渗透调节能力降低,根系活力明显降低,抗氧化能力逐渐下降。但毛竹立竹伐后,甚至伐后6 a时,伐菹根系仍有较强的生理活性和生长更新能力,具有较高的C、N、P含量,尤其是C含量明显提高,主要养分化学计量比产生适应性调节,N/P相对稳定,C/N、C/P趋于升高。【结论】毛竹伐后6 a,菹根仍具有较强的养分吸收能力,也能通过与竹鞭的联系从活立竹转运利用有机C,这是毛竹伐菹难以腐解的重要机制。

关键词: 毛竹;伐菹;养分含量;抗氧化能力;促腐

中图分类号:S795.7

文献标识码:A

Annual Variation of Nutrient Stoichiometry and Resistance Physiology of *Phyllostachys edulis* Stump Roots

GUO Zi-wu¹, CHEN Shuang-lin¹, JI Sai-juan², YANG Qing-ping¹, XU Xiao-ping²

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China;

2. Forestry Technology Extension Center of Jingning She Nationality Autonomous County, Jingning 323500, Zhejiang, China)

Abstract: To approach annual variation of nutrient content and antioxidant ability of *Ph. edulis* stump roots and provide theoretical guidance for research on accretion decay technology, concentration of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), malondialdehyde (MDA), soluble protein and activities of antioxidative enzymes, and root vigor of stump roots from bamboo stumps after cutting 2a, 4a, 6a and 6 – years living bamboo were determined. With the increasing of cutting years, cell osmotic adjustment ability decreased, and cell membrane lipid peroxidation of stump root increased, while the root vigor and resistance physiological activity reduced gradually. Physiological activity and ability of growth and regeneration for bamboo stump root was high even after cutting 6 years, concentrations of C, N, P were also high. Furthermore, C concentrations increased greatly after bamboo cutting. Main nutrient stoichiometry adjusted adaptively, and N/P remained stable while C/N and C/P tended to increase. Stump root was able to adsorb nutrients from soil, and obtained C from the living bamboo parts through the rhizomes, which may be the important mechanism of slow decaying of bamboo stumps.

Keywords: *Phyllostachys edulis*; bamboo stump; nutrient content; antioxidant ability; decomposition

收稿日期: 2015-12-24

基金项目: 中央财政林业科技推广示范资金项目([2013]TS09); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(RISF 2016005); 浙江省农业重大成果转化工程项目(2012T201-02)

作者简介: 郭子武(1975—),男,山东武城人,助理研究员,博士,主要从事竹林生态研究。

* 通讯作者: 陈双林,男,研究员,博士,主要从事竹林生态与培育研究。E-mail: cslbamboo@126.com

毛竹 (*Phyllostachys edulis* (Carr.) H. de Lahaie) 是我国最重要的经济竹种,分布区域广,资源极为丰富。全国 20 多个省(市、自治区)均有毛竹自然分布,现有毛竹林面积 360 多万 hm^2 。毛竹经济价值高,加工利用领域广泛,竹产品利用率高,能达到全竹利用,对区域社会经济发展和生态环境保护具有重要的作用。目前毛竹主产区对毛竹林高效可持续经营十分重视。毛竹林经营过程中实行选择性采收伐竹,度(2 a)伐竹量达 $600 \text{株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 以上。由于毛竹伐兜腐解极为缓慢,完全腐烂需 8 a 以上时间,林内未腐烂的竹伐兜占据了大量的林地空间,妨碍竹鞭的穿透生长,影响林地资源利用率和竹林经济产出。

为促进竹伐兜的腐烂,长期来已开展了较多的相关研究,包括毛竹林竹兜分布特征^[1]、竹兜腐烂对土壤理化性质的影响^[2]、机械挖掘清理^[3]、氢氧化钾促腐^[4]、及除草剂、化肥、食盐等促腐^[5-6]、微生物促腐^[7]等研究,对毛竹伐兜清除和促进腐烂均有一定的作用,但效果不太理想,伐兜腐解仍需较长时间,而且还存在机械清理费工费力、操作不便、易损坏竹鞭、化学促腐污染环境等问题。立竹采伐后,存留于地下的竹兜通过盘根错节的地下鞭系与活立竹相连,可能会发生资源、信息的传递与共享^[8-10],这可能是竹伐兜在一定时间内仍能保持活性、难以腐解的重要原因。为此,作者以笋材两用毛竹林为试验对象,对伐后不同年限的伐兜根系进行碳、氮、磷养分含量和根系活力、抗氧化酶活性的测定,试图揭示毛竹伐兜养分含量和抗氧化能力的年际变化规律,探讨竹伐兜是否存在竹鞭根系生长联系,特别是有机碳的生理联系,为毛竹林伐兜促腐技术研究提供理论参考。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

试验地位于浙江省丽水市景宁县(127°39'~28°11' N, 119°11'~119°58' E)鹤溪街道三枝树村,属中亚热带季风气候,温暖湿润,雨量充沛,四季分明,年平均气温 18.1℃,年平均降水量 1 267 mm,降雨时空分布不均匀,春季和夏季降雨多,秋季多干旱。年无霜期 196~241 d,年平均日照时数 1 728.5 h。海拔高度 350~400 m。土壤为黄壤,土层厚度 80 cm 以上。

1.2 研究方法

1.2.1 试验毛竹林选择和竹兜根系样品取样

2015 年 7 月,选择立地条件基本一致,面积不少于 1.2 hm^2 的试验毛竹林,经样地调查,试验林立竹密度 ($3 124 \pm 143$) 株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 、立竹胸径 (10.34 ± 0.73) cm、立竹年龄结构 1 度竹:2 度竹:3 度竹为 3.81:4.12:2.07,西南坡向,坡度 22°。在试验毛竹林中随机挖取已采伐 2 a、4 a、6 a 的竹伐兜各 9 个及 9 株 6 年生活立竹的竹兜(对照),分别取兜根样品各 800 g 左右,混匀后,四分法各取 200 g 左右置于冰盒带回实验室,用于抗氧化酶活性和根系活力测定;另各取兜根样品 300 g 左右带回实验室,置于烘箱内先 105℃ 杀青 30 min,后 80℃ 烘至恒质量,粉碎,过 40 目筛,装袋储于真空干燥器用于养分测定。

1.2.2 竹兜根系养分和抗氧化酶活性测定 取 0.2 g 新鲜竹伐兜根系样品置于预冷的研钵中,加入 5 mL 预冷的 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(pH 7.8)冰浴研磨,然后用磷酸缓冲液定容至 10 mL,于 4℃ 下 10 500 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 15 min,取上清液(粗酶液)4℃ 保存,以便进行抗氧化酶活性测定。过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定,超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚氧化法测定,可溶性蛋白质含量采用考马斯亮蓝 G250 显色法测定,丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定^[11]。根系活力采用 α -萘胺氧化法测定^[12]。有机碳含量采用重铬酸钾容量法测定,全氮、全磷含量分别采用凯氏定氮法和钼锑抗比色法测定^[13]。

1.3 数据处理方法

试验数据在 Excel 2003 统计软件中进行整理与图表制作,在 DPS 统计软件中采用单因素(One-way)方差分析和 LSD 检验方法,比较不同伐后年限的毛竹伐兜根系测定指标间的差异。

2 结果与分析

2.1 毛竹伐兜根系养分含量和化学计量比的年际变化

由表 1 可知,随着伐后年限的增加,毛竹伐兜根系 C 含量呈升高趋势,伐后 2 a、4 a 的伐兜间无显著差异,均显著地高于对照,但均显著地低于伐后 6 a 的伐兜;毛竹伐兜根系 N 含量随着伐后年限的增加总体上呈先升高后降低的变化趋势,与对照相比,伐后 2 a 的伐兜根系 N 含量显著升高,而伐后 4 a、6 a 的伐兜间差异不显著,均显著地低于对照;毛竹伐兜根系 P 含量随着伐后年限的增加也呈先升高后降低

的变化趋势,伐后2 a的毛竹伐菹较对照显著升高,而后显著下降,伐后4 a时降低至对照水平,伐后6 a时降至最低水平。

随着伐后年限的增加,毛竹伐菹根系 C/N 呈持续升高的变化趋势,且伐菹根系 C/N 显著高于对照,伐后4 a、6 a的伐菹间差异不显著,两者均显著

高于伐后2 a的伐菹;毛竹伐菹根系 C/P 随着伐后年限的增加呈先显著下降后持续显著升高的变化趋势;毛竹伐菹根系 N/P 随着伐后年限的增加呈“V”型的变化趋势,伐后2 a、4 a的伐菹间无显著差异,均显著地低于对照和伐后6 a的伐菹,后者与对照无显著差异(表1)。

表1 伐后不同年限的毛竹伐菹根系主要养分含量和化学计量比

伐后年限	C/(g·kg ⁻¹)	N/(g·kg ⁻¹)	P/(g·kg ⁻¹)	C/N	C/P	N/P
对照	396.38 ± 21.23 c	3.88 ± 0.26 a	0.198 ± 0.012 b	102.2 ± 5.7 c	2 001.8 ± 69.7c	19.6 ± 1.4 a
2 a	458.27 ± 30.29 b	4.02 ± 0.33 a	0.262 ± 0.018 a	113.8 ± 8.0 b	1 748.8 ± 89.2d	15.3 ± 1.0 b
4 a	474.68 ± 28.65 b	3.25 ± 0.19 b	0.201 ± 0.011 b	145.9 ± 7.2 a	2 364.3 ± 95.4 b	16.2 ± 1.0 b
6 a	512.48 ± 33.69 a	3.37 ± 0.21 b	0.165 ± 0.013 c	152.2 ± 6.4 a	310.9 ± 137.5 a	20.4 ± 1.7 a

注:试验数据均为平均值 ± 标准差,下同。

由上述分析可知,毛竹立竹采伐后,竹伐菹根系仍有较高的 C、N、P 含量,尤其是 C 含量明显提高,而且伐菹根系主要养分化学计量比会发生一定范围内的适应性调节,总体上随着伐后年限的增加,C/N、C/P 趋于升高,N/P 相对稳定。试验表明毛竹伐后6 a,其伐菹根系仍具有较强的养分吸收能力,并且能通过与竹鞭的联系从活立竹转运利用有机 C。

2.2 毛竹伐菹根系抗氧化酶活性和根系活力的年际变化

由表2可知,与对照相比,毛竹伐菹根系 CAT 活性伐后2 a时显著降低,而后逐渐升高,伐后4 a

时升至对照水平,伐后6 a时显著高于对照;伐菹根系 POD 活性均显著高于对照,并随着伐后年限的增加而升高,其中伐后4 a、6 a的伐菹间差异不显著,均显著高于伐后2 a的伐菹;伐菹根系 SOD 活性随着伐后年限的增加总体上呈升高趋势,但不同伐后年限的伐菹间变化不明显;伐菹根系活力随着伐后年限的增加呈显著下降的趋势。可见毛竹立竹采伐后6 a,伐菹根系仍有较强的生理活性和生长更新能力,具有一定的养分吸收和传输能力,也需要消耗光合碳同化产物来维持生存。

表2 伐后不同年限的毛竹伐菹根系抗氧化酶活性和根系活力

伐后年限	CAT 活性/(U·g ⁻¹)	POD 活性/(U·g ⁻¹)	SOD 活性/(U·g ⁻¹)	根系活力/(μg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)
对照	208.9 ± 9.3 b	5 892.2 ± 451.2 c	1 699.4 ± 34.3 a	48.7 ± 2.1 a
2 a	117.2 ± 8.7 c	7 566.7 ± 443.4 b	1 706.7 ± 32.6 a	38.6 ± 2.8 b
4 a	215.0 ± 11.1 b	12 017.8 ± 456.8 a	1 760.8 ± 44.5 a	26.4 ± 1.7 c
6 a	291.7 ± 15.3 a	12 403.3 ± 675.4 a	1 742.1 ± 53.6 a	15.5 ± 0.7 d

2.3 毛竹伐菹根系 MDA、可溶性蛋白质含量的年际变化

由图1分析可知,随着伐后年限的增加,毛竹伐菹根系 MDA 含量呈倒“N”型的变化趋势,与对照相比,伐后2 a MDA 含量显著下降,伐后4 a再显著升高,伐后6 a又缓慢地下降;伐菹根系可溶性蛋白质含量随着伐后年限的增加也呈倒“N”型的变化趋势,不同伐后年限的竹伐菹可溶性蛋白质含量均显著低于对照,伐后2 a时降至最低水平,之后显著升高,再显著下降。说明随着伐后年限的增加,毛竹伐菹根系的细胞膜脂过氧化程度提高,细胞渗透调节能力逐渐降低。

3 讨论

本研究发现,随着伐菹年限的增加,毛竹伐菹根系丙二醛(MDA)含量和过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)活性总体上升高,可溶性蛋白质含量总体上降低,说明立竹砍伐去除地上部分生物量后,不仅失去了光合碳同化能力,而且也会对伐菹根系抗氧化系统产生明显的影响,细胞内活性氧积累增加,细胞膜脂过氧化程度提高,细胞渗透调节能力下降,伐菹根系生长减缓,衰老加速,并且随着伐菹年限的增加而不断加剧,这从伐菹根系活力随着伐菹年限的增加而显著下降中也得到反映。这与刈割或砍伐等去除植物地上部分生物量

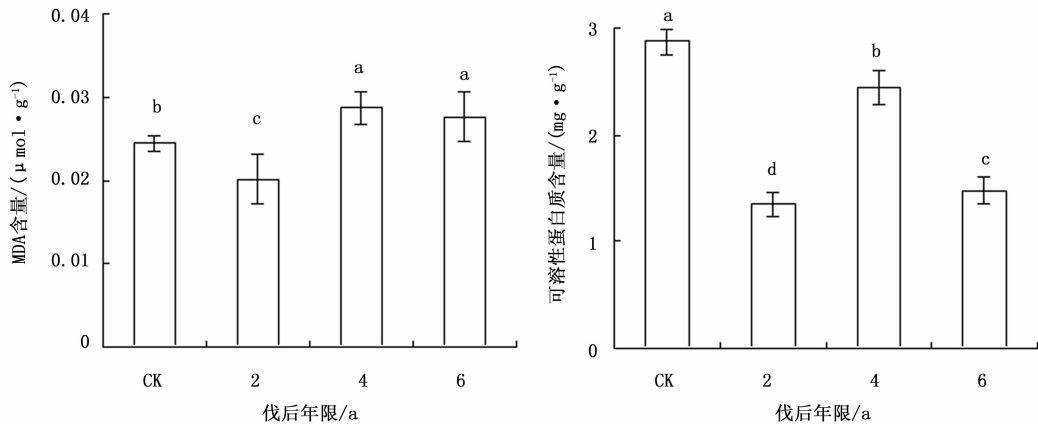


图1 伐后不同年限的毛竹伐兜根系MDA、可溶性蛋白质含量

会对植物地下部分的根系活力、抗氧化系统^[14-15]和渗透调节能力^[16]产生明显影响的结论一致。

随着伐兜年限的增加,毛竹伐兜根系C含量总体上呈显著升高的趋势,说明伐除立竹地上部分,伐桩与毛竹林盘根错节的地下鞭根系统仍相连,能从相连立竹处通过与竹鞭的联系获取大量的C,以维持伐兜根系正常的生理与代谢活性,这可能是竹伐兜腐解缓慢的重要原因之一。立竹砍伐后,对毛竹伐兜根系N、P含量也有明显影响,其中砍伐2a的伐兜根系N、P含量均显著升高,这可能与此时伐兜根系活力较强,仍能保持较高的养分吸收能力,及光合器官的移除会造成兜根养分过量蓄积的短期贮存有关^[17],同时临近相连立竹系统高速生长的养分拉力及水分、养分的传导输送^[18-19]也可能是竹伐兜根系N、P养分升高的重要原因之一。此后,毛竹伐兜根系活性显著下降,吸收能力明显降低,同时竹伐兜腐解与根系凋亡不断加快,使根系N、P含量明显下降,这从兜根可溶性蛋白质含量下降中也得到反映。立竹砍伐后,兜根抗性生理活性特别是酶活性下降和MDA含量升高,致使兜根生理代谢能力特别是C代谢能力下降,这可能是伐兜根系C含量升高的原因之一。而且伐兜根系抗氧化酶活性的下降与胁迫伤害程度的加剧,使兜根活性与吸收能力进一步降低,引起兜根N、P含量下降,但能保持相对稳定的N/P,也说明竹伐兜腐解过程中N、P释放具有同步性^[20]。但竹伐兜根系C的大量积累,N、P的加速流失,使竹伐兜根系C/N、C/P随着伐兜年限的增加而显著升高,明显偏离腐解微生物正常生长、繁殖与生理代谢活动对基质C、N、P含量及其化学计量比阈值的要求^[21-23],这可能也是竹伐兜难以腐解的重要原因。

4 结论

毛竹砍伐后,伐兜根系养分含量和抗氧化酶活性会发生明显的变化。随着伐后年限的增加,伐兜根系细胞膜脂过氧化程度提高,渗透调节能力降低,根系活力和抗氧化能力明显下降。但立竹砍伐6a时,伐兜根系C、N、P产生化学计量上的适应性调节,具有较高的C、N、P含量,尤其是C含量明显提高,N/P相对稳定,C/N、C/P明显升高,说明此时伐兜根系仍具有较强的养分吸收能力,也能通过与竹鞭的联系从活立竹转运利用有机C,这是毛竹伐兜难以腐解的重要机制。因此,毛竹林立竹伐除后,切断与伐兜相连的地下鞭系统,或通过适当提高伐兜N、P含量,降低伐兜根系的C/P和C/N,可提高伐兜腐解微生物的养分可用性和分解活性,促进竹伐兜腐解。

参考文献:

- [1] 林连光. 毛竹林内竹兜分布及其促腐情况的调查分析[J]. 世界竹藤通讯, 2011, 9(3): 57-59.
- [2] 汤万辉. 毛竹林竹兜腐烂对土壤理化性质的影响[J]. 世界竹藤通讯, 2013, 11(2): 31-33.
- [3] 刘婧婧, 傅万四. 伐后竹兜清理技术研究[J]. 林业机械与木工设备, 2011, 39(4): 15-17.
- [4] 朱颜, 龙海艳, 楼崇, 等. 竹兜促腐技术研究[J]. 竹子研究汇刊, 2013, 32(3): 53-57, 62.
- [5] 翁甫金, 汪奎宏, 何奇江, 等. 毛竹伐桩快速腐烂技术试验研究[J]. 竹子研究汇刊, 2001, 20(4): 47-51.
- [6] 华文礼, 吴礼栋. 毛竹竹兜促腐技术研究初报[J]. 林业科技开发, 2000, 14(1): 38-39.
- [7] 李超, 李璐滨, 杨凯, 等. 竹伐桩促腐微生物的分离筛选[J]. 林业科学研究, 2008, 21(2): 253-257.
- [8] Wijesinghe D K, Huthings M J. The effects of environmental hetero-

- geneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale [J]. *Ecology*, 1999, 87(5): 860–872.
- [9] Stuefer J F, Gomez S, Molken T. Clonal integration beyond resource sharing: implications for defence signaling and disease transmission in clonal plant networks [J]. *Evolutionary Ecology*, 2004, 18(5): 647–667.
- [10] Alpert P, Holzapfel C, Sliominski C. Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(1): 27–35.
- [11] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [12] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [13] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局[J]. *自然科学进展*, 2006, 16(8): 965–973.
- [14] 刘 磊, 陈立波, 李志勇, 等. 晚秋刈割对不同秋眠类型苜蓿根系丙二醛含量的影响[J]. *草业与畜牧*, 2009, 165(8): 15–17, 35.
- [15] 陈立波, 刘 磊, 李志勇, 等. 晚秋刈割时间对不同秋眠类型苜蓿根系 POD 活性的影响[J]. *中国草地学报*, 2009, 31(3): 62–65.
- [16] 侯钰荣, 安沙舟, 侯玉林, 等. 伊犁绢蒿根系贮存性营养物质和渗透调节物质季节变化及对刈割强度的响应[J]. *新疆农业科学*, 2011, 48(5): 923–930.
- [17] 陈乐宁, 安沙舟, 孙宗玖, 等. 刈割对伊犁绢蒿根系贮藏营养物质的影响[J]. *干旱区研究*, 2009, 26(6): 859–864.
- [18] 王意焜, 金爱武, 朱强根, 等. 施肥对毛竹种群不同年龄分株间胸径大小关系的影响[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 289–297.
- [19] 胡俊靖, 陈双林, 郭子武, 等. 美丽箬竹水分生理整合的分株比例效应——基于叶片抗氧化系统与光合色素[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 762–772.
- [20] 李雪峰, 韩士杰, 胡艳玲, 等. 长白山次生针阔混交林凋落物中有机物分解与碳、氮和磷释放的关系[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(2): 245–251.
- [21] Hobbie S E, Vitousek P M. Nutrient regulation of decomposition in Hawaiian montane forest: Do the same nutrients limit production and decomposition? [J]. *Ecology*, 2000, 81(81): 1867–1877.
- [22] Aerts R, De Caluwe H. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species [J]. *Ecology*, 1997, 78(1): 244–260.
- [23] 陈法霖, 郑 华, 阳柏芬, 等. 中亚热带几种针、阔叶树种凋落物混合分解对土壤微生物群落碳代谢多样性的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(11): 3027–3035.

(责任编辑:金立新)