

DOI:10.11937/bfyy.201510020

# 空气凤梨对温度逆境的交叉适应

郑桂灵, 李鹏

(青岛农业大学 资源与环境学院, 山东 青岛 266109)

**摘要:**以硬叶空凤(*Tillandsia stricta* ‘Hard leaf’)与贝可丽空凤(*Tillandsia brachycaulos* ‘Multiflora’)为试材,研究了温度逆境处理对空气凤梨形态变化及可溶性糖含量、脯氨酸含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、丙二醛(MDA)含量、可溶性蛋白质含量等生理生化指标的影响。结果表明:2种空气凤梨对低温和高温均有一定的耐受性,但在-5℃低温和45℃高温条件下,2种空气凤梨失绿、萎蔫,说明这2个温度已达到或超过空气凤梨生长的临界温度。但是,不论在低温或高温环境下,2种空气凤梨体内可溶性糖含量、可溶性蛋白质含量、脯氨酸含量、SOD活性、POD活性、MDA含量等产生相似变化,暗示它们对2种相对立的胁迫环境(低温与高温)具有相似的抗性机制,即交叉适应。

**关键词:**空气植物;交叉适应;温度;胁迫

中图分类号:S 682.39

文献标识码:A

文章编号:1001-0009(2015)10-0082-05

植物在某非致死胁迫条件下,不仅可增强对该胁迫的抗性,而且还同时增强对其它胁迫的抗性,这一过程即称为交叉适应<sup>[1]</sup>。现在人们已经从各方面证实了交叉适应现象的普遍存在性,已有研究表明,低温锻炼能够诱导冬黑麦对高温胁迫的抗性<sup>[2]</sup>,高温锻炼也能提高绿豆对低温环境的适应能力<sup>[3]</sup>,而Gong等<sup>[4]</sup>的研究则表明,热激预处理可诱导玉米幼苗对热、冷、干旱和盐胁迫的交叉适应性。但是,由于过去抗性生理大多研究植物对单一胁迫的反应,至今人们对胁迫之间的相互关系知之甚少,因此尚有许多交叉适应的机理不清楚。

空气凤梨属凤梨科多年生草本植物,主要集中在凤梨科(Bromeliaceae)铁兰属(*Tillandsia*)中,是一类生长在空气中、不需要土壤、生长所需的水分和营养可以全部来自空气的特殊植物<sup>[5-6]</sup>。它们有真正的根,但根不发达,没有吸收水分和养分的功能,仅起到固定植株和少量空气交换的作用,叶片表面的鳞片是它们真正吸收水和养分的器官<sup>[5,7]</sup>。因此,它们不需要长在土中,只需要吸收空气中的湿气便可生存,栽培方便,同时品种繁多,既能赏花,又可观叶,是理想的室内观赏植物。正因其巨大的观赏价值和应用价值,尽管空气凤梨原产于美国南方及中南美洲,但现已在全世界广泛引种栽培。早在100多年前就有人栽培观赏,到20世纪80年代在国

外流行起来,我国则是近几年才开始引种的。

对包括中国在内的不是空气凤梨原产地的地区而言,欲要使所引进的空气凤梨正常生长,必须研究其合适的栽培及繁育条件。作为植物最常遭受的逆境条件,温度对空气凤梨正常生长发育的影响就变得异常重要。因此,该试验选择硬叶空凤与贝可丽空凤2种有代表性的空气凤梨,分别进行高温和低温胁迫,比较空气凤梨出现的不同形态、生理和生化响应,探讨植物对2种相对立的胁迫(低温与高温)环境是否有相似或相同的抗性机制,是否存在交叉适应的可能,以期为空气凤梨抗逆性指标体系的建立提供参考,同时也为空气凤梨的繁育和推广应用提供重要的理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料为硬叶空凤(*Tillandsia stricta* ‘Hard leaf’)与贝可丽空凤(*Tillandsia brachycaulos* ‘Multiflora’)。

### 1.2 试验方法

选取正常生长植株15株,于人工气候箱中培养。培养条件为14 h光照/10 h黑暗,湿度80%,光照强度14 400 lx。设置-5、5、15、25、35、45℃共6个温度梯度,每个温度梯度下放置空气凤梨3株,48 h后进行形态分析和生理指标测定。待48 h温度处理结束后,立即取空气凤梨植株相同部位叶片,进行扫描电镜样品制备。制备方法:4%的戊二醛固定48 h,蒸馏水洗涤,每个处理都分别用30%、50%、70%、80%、90%、100%(2次)浓度的酒精脱水10 min,脱水后置于35℃烘箱内烘

**第一作者简介:**郑桂灵(1980-),女,博士,副教授,研究方向为生物修复。E-mail:zglibcas@aliyun.com。

**基金项目:**青岛农业大学高层次人才科研基金资助项目(1113351)。

**收稿日期:**2015-01-26

干,在 $5\times10^{-1}$ Pa下,离子溅射仪镀膜,用Leica S440型扫描电子显微镜观察,拍照。同时对各处理植株的形态,包括叶色、叶形、萎蔫状况等进行观察并记录。

### 1.3 项目测定

可溶性糖含量采用蒽酮-硫酸法测定;脯氨酸含量采用酸性茚三酮法测定;可溶性蛋白质含量采用考马斯亮蓝法测定;SOD活性采用氮蓝四唑法(NBT)测定;POD活性采用愈创木酚法测定;丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定。试验均重复3次,取平均值。

### 1.4 数据分析

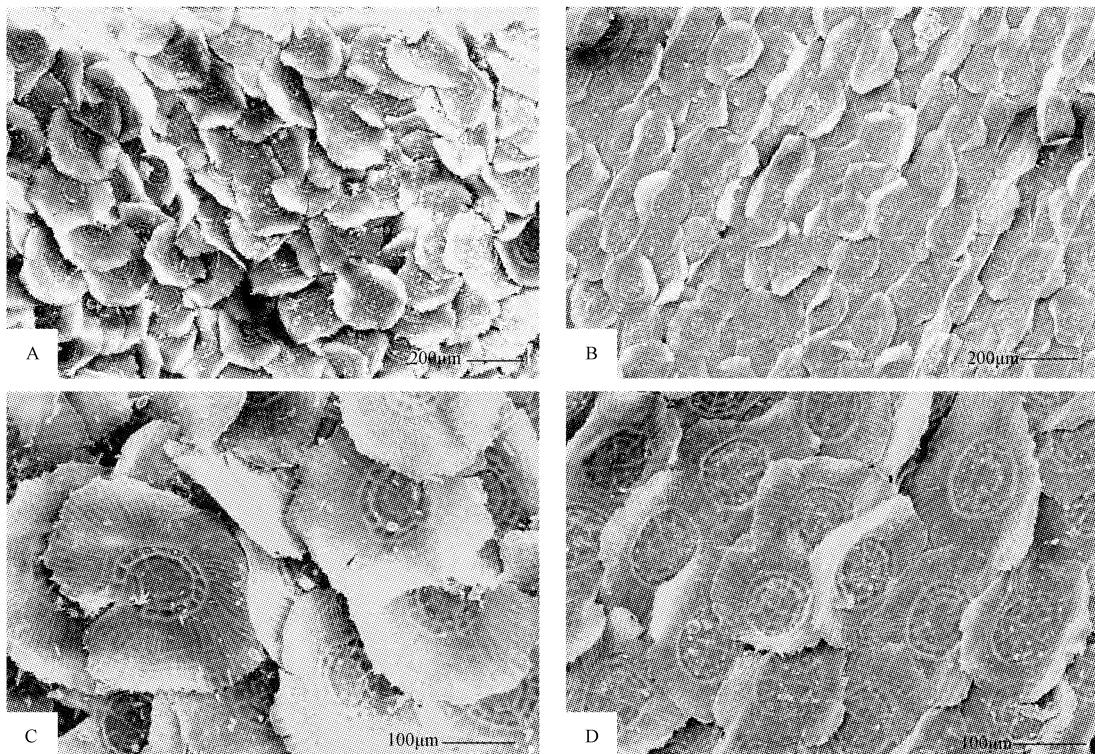
试验数据采用SPSS 13.0软件进行统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 2种空气凤梨在温度胁迫下的形态变化

2种空气凤梨在5~35℃培养下植株形态无明显变化,但在-5℃时叶片失绿、卷曲且失水严重,而在45℃下叶片明显内卷、萎蔫,其中硬叶空凤叶片老叶变黄,贝可丽空凤叶片干枯、开始死亡。

扫描电镜观察表明,2种空气凤梨叶表面密布着厚厚的“葵花状”鳞片,鳞片由最外部的翼状细胞(Wing cell)、处于中间的环状细胞(Ring cell)和最内部的碟状细胞(Disc cell)构成(图1C)。在5~35℃下,2种空气凤梨的鳞片结构变化不大,与25℃时几乎一致(图1A,C),但在-5℃和45℃时鳞片翼状细胞均变得紧贴表皮(图1B,D)。



注:A. 25℃时硬叶空凤叶表鳞片;B. 45℃时硬叶空凤叶表鳞片;C. 25℃时贝可丽空凤叶表鳞片;D. 45℃贝可丽空凤叶表鳞片。

Note: A. Foliar trichomes of *T. stricta* at 25℃; B. Foliar trichomes of *T. stricta* at 45℃; C. Foliar trichomes of *T. brachycaulos* at 25℃; D. Foliar trichomes of *T. brachycaulos* at 45℃.

图1 温度胁迫对2种空气凤梨叶表鳞片的影响

Fig. 1 Effect of temperature stress on foliar trichomes in two *Tillandsia* species

### 2.2 温度逆境对2种空气凤梨生理生化指标的影响

2.2.1 可溶性糖含量的变化 从表1、图2A可以看出,25℃时,贝可丽空凤的可溶性糖含量最高,随着温度升高到45℃或降低到-5℃,可溶性糖含量逐渐降低,即呈较为对称的倒“V”形变化。而在硬叶空凤中,可溶性糖含量最高值出现在15℃,然后随温度升高或降低而逐渐降低,呈现不对称的倒“V”形变化。

2.2.2 脯氨酸含量变化 由表1和图2B可知,25℃时,

2种空气凤梨的脯氨酸含量均最低,其中贝可丽空气凤梨平均为37.82 mg/g,而硬叶空凤脯氨酸含量更低,仅为28.98 mg/g。但是,随着温度升高或降低,2种空气凤梨脯氨酸含量都逐渐升高,均呈现较为对称的“V”形变化。

2.2.3 超氧化物歧化酶(SOD)活性变化 从表1、图2C可以看出,15℃时,2种空气凤梨的SOD活性均最低,其中贝可丽空气凤梨为(323±68)U·g<sup>-1</sup>·min<sup>-1</sup>,而硬叶

空风为 $(340 \pm 37) \text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 。但随着温度升高, SOD活性逐渐升高。同样地, 随着温度降低, SOD活性也逐渐升高。也即是说, 以15℃为拐点, 2种空气凤梨的SOD活性也呈现出对称性的“V”形变化。

表 1

温度逆境对2种空气凤梨生理生化指标的影响

Table 1

Effects of temperature stress on physiological and biochemical characters in two *Tillandsia* species

种类 Species	温度 Temperature /°C	可溶性糖含量 Soluble sugar content /%	脯氨酸含量 Proline content /(mg · g <sup>-1</sup> )	超氧化物歧化酶活性 SOD activity /(U · g <sup>-1</sup> · min <sup>-1</sup> )	过氧化物酶活性 POD activity /(U · g <sup>-1</sup> · min <sup>-1</sup> )	丙二醛含量 MDA content /(nmol · g <sup>-1</sup> )	可溶性蛋白质含量 Soluble protein content /(mg · g <sup>-1</sup> )
<i>Tillandsia brachycaulos</i> ‘Multiflora’	-5	0.010±0.0045b	108.26±16A**	563±42A*	11.23±1.57A**	15.28±0.96A	0.22±0.04Aa
	5	0.015±0.0040a**	85.38±14A	515±32A**	1.07±0.57C	13.11±0.75A**	0.36±0.06Aa
	15	0.016±0.0085a**	54.20±5B	323±68B**	0.27±0.14C**	10.95±1.06B**	0.24±0.05Bb
	25	0.017±0.0090a	37.82±7B*	479±35A**	0.29±0.10C**	5.90±0.63C**	0.36±0.05Aa
	35	0.015±0.0052ab*	52.88±6B**	499±49A*	4.26±3.08B*	6.38±0.70C**	0.39±0.03Aa
	45	0.009±0.0040b	104.85±14A**	558±20A*	20.39±4.13A**	10.20±1.24B	0.19±0.02Bc
<i>Tillandsia stricta</i> ‘Hard leaf’	-5	0.012±0.005 C*	118.26±14A	468±32Bb*	8.23±3.5 A**	13.42±0.76B	0.20±0.04B
	5	0.023±0.0033B**	91.35±21B	357±39Bc**	1.43±0.55B	11.53±0.55A**	0.35±0.01A
	15	0.035±0.0027A**	64.38±9C	340±37Cd**	1.11±0.67B**	5.66±0.64C**	0.22±0.04B
	25	0.024±0.0053B	28.98±3D*	361±39Bb**	1.08±0.24B**	2.35±0.48D**	0.36±0.11A
	35	0.010±0.0024C*	35.84±2D**	445±68Bb*	1.61±0.91B*	5.31±0.50C**	0.38±0.03A
	45	0.008±0.0039C	139.79±15A**	581±56Aa*	34.85±8.81A**	10.05±0.90B	0.19±0.10B

注: 不同大写字母和小写字母分别表示同一品种不同温度间差异极显著( $P<0.01$ )和显著( $P<0.05$ ), \*\* 和 \* 分别表示同一温度不同品种间差异极显著( $P<0.01$ )和显著( $P<0.05$ )。

Note: Different capital and lowercase letters show significant difference among different treatments in the same cultivar at 0.01 and 0.05 levels, respectively. \*\* and \* represents significant difference among different cultivars in the same treatment at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

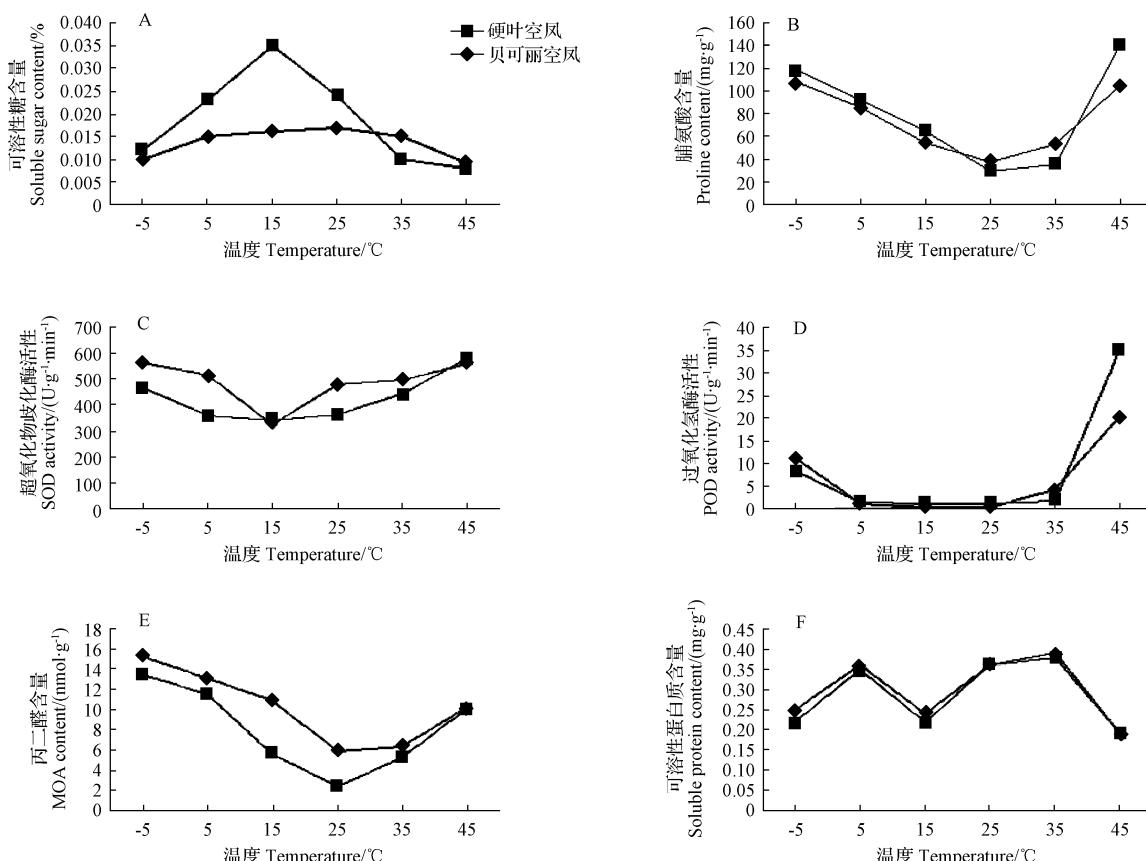


图 2 温度对空气凤梨生理生化的影响

Fig. 2 Effect of temperature on physiological and biochemical characters in two *Tillandsia* species

2.2.5 丙二醛(MDA)含量变化 表1、图2E表明,与脯氨酸含量变化相似,25℃时,2种空气凤梨的MDA含量均最低,随着温度升高或降低而逐渐升高,呈现较为对称的“V”形变化。

2.2.6 可溶性蛋白质含量变化 从表1、图2F可以看出,每种空气凤梨的可溶性蛋白质含量变化较为复杂,但2种空气凤梨可溶性蛋白质含量变化趋向一致,均为35℃>25℃>5℃>15℃>-5℃>45℃,在-5℃和45℃时达到最低。

### 3 讨论与结论

空气凤梨为凤梨科最大的属,有500多个原生种,广泛分布于北美加勒比沿岸及南美地区海拔1 000~3 000 m的广阔区域。原生境大多干旱少雨,但温度较高。因此它们大多习于高温环境,不耐低温<sup>[5,7]</sup>。起源于热带及亚热带的植物或喜温植物,它们生长发育的最低温度约在0℃以上,当大气温度在10~12℃左右或以下就可能遭受冷害。而对于高温环境而言,一般植物处于45℃左右的温度,就会受到伤害或导致死亡<sup>[8]</sup>。该研究表明,在5~35℃,硬叶空凤和贝可丽空凤的外部形态没有出现明显的变化,植物体内可溶性糖含量、脯氨酸含量、可溶性蛋白质含量、SOD活性、POD活性和MDA含量等均呈现出有规律的变化趋势,说明2种空气凤梨对高温和低温环境均有一定的抵抗能力。但在-5℃低温和45℃高温条件下,2种空气凤梨的外部形态出现了较明显的失绿、萎蔫等变化,而且植物体内脯氨酸含量和POD活性产生显著性变化,甚至可溶性蛋白质含量出现反方向变化。这表明在这2个温度条件下,空气凤梨已出现一些死亡特征,-5℃和45℃已经达到或者超过了这2种空气凤梨生长的临界温度。最近有研究表明,有些空气凤梨在0℃左右自然低温条件下,也能存活一定时间,且在低温去除后能够恢复生长<sup>[9]</sup>。结合这一结果可以推测大多数引种的空气凤梨可在0~35℃条件下生存。

已有大量研究表明,作为植物渗透调节物质的可溶性糖含量、可溶性蛋白质含量和脯氨酸含量以及植物体内抗氧化防御系统,SOD活性、POD活性、MDA含量等,在温度逆境环境中,都会产生一定的变化,从而增强植物的抗逆境能力,保护植物免受伤害<sup>[10-12]</sup>,该研究也表明了这一点。

可溶性糖是植物抵御逆境的重要保护物质,它能减低质膜受低温的伤害程度,从而提高植物对逆境的适应能力,通常情况下在高温或低温时植物可溶性糖含量均会有所增加<sup>[13]</sup>。该研究表明,随温度的增加,贝可丽空凤在5~35℃范围内可溶性糖差异小,硬叶空凤在5~25℃波动较小,45℃和-5℃时可溶性糖含量陡降,与其它植物逆境的生理响应相反,这种差异可能与其特殊的

生活环境、遗传特性以及适应性有关。

脯氨酸是植物蛋白质组分之一,在干旱高盐、高温等逆境中,绝大多数植物会大量积累脯氨酸<sup>[14]</sup>。脯氨酸溶解度高、无毒性,可作为植物的渗透调节物质和防脱水剂。因此脯氨酸含量增加,就能在一定程度上反映植物体内的水分情况。该研究脯氨酸含量随温度升高先增后减,高温处理时脯氨酸含量大于低温处理,这与高温下空气凤梨出现叶片萎蔫、植株坏死的形态变化是相对应的。所以脯氨酸含量在低温或高温下的增加,表明空气凤梨的抗冷耐热能力也会相应增加。

可溶性蛋白质也可作为渗透调节物质、能量物质和信息传递物质在抵御植物逆境的过程中起到较大作用。通常情况下,高、低温时可溶性蛋白质含量增加,表明基因的翻译能力增强,对温度的适应调节能力增加<sup>[15]</sup>。2种空气凤梨在15~35℃均积累蛋白质,但在5℃和35℃下积累较多,说明空气凤梨也符合这一特征。但在-5℃和45℃可溶性蛋白质含量明显降低,这可能是高温或低温打断了肽链的氢键,使蛋白质分子的空间构象遭到破坏,蛋白质分子因此展开,失去其原有的生物特性。

高低温胁迫对细胞造成的伤害之一是对细胞膜结构的伤害,由膜脂过氧化作用产生的丙二醛含量可作为植物抗逆性强弱的指标之一<sup>[16]</sup>。植物在逆境会通过大量积累MDA来防脱水和抗脂质过氧化,通过活化POD活性和SOD活性来清除体内的活性氧自由基来保护自己。2种空气凤梨的MDA含量、POD活性、SOD活性均在一5℃和45℃时增加,但45℃较低温升高更多,且呈倍数增加。这说明低温、热害破坏了凤梨抗氧化、脱水物质和保护酶活性的平衡。在45℃处理下,虽各指标均升高,但也不足以抵御高温的伤害,从而影响凤梨的生长代谢甚至导致贝可丽空凤发生永久萎蔫。

值得注意的是,无论是低温或高温胁迫,在空气凤梨中,尽管变化幅度不同,上述几种物质的变化几乎表现出了相同的变化趋势。以15~25℃作为空气凤梨生长的最佳环境,在一5~5℃时,脯氨酸含量、SOD活性、POD活性、MDA含量增加;在35~45℃时,这几种物质含量也增加。-5~5℃时,可溶性糖含量降低,35~45℃时,可溶性糖含量也降低。尽管增幅或降幅不同,但这几种物质在温度逆境下的变化趋势表现出了明显的一致性。这一结果表明空气凤梨对低温和高温2种相对立逆境环境的适应具有很高的相似性,暗示它们对各种胁迫环境很可能存在交叉适应能力。

另外,空气凤梨具有凤梨科植物特有的盾状“鳞片”结构,该结构由翼状细胞、环状细胞和碟状细胞组成<sup>[1,17]</sup>。对2种空气凤梨的研究表明,当处于高温和低温胁迫时,翼状细胞会变得紧贴表皮,增大了散热表面积,从而能够降低叶表面温度,以减少对叶片的灼烧。

作为生长于空气中的特殊植物，空气凤梨为了适应空气中有限的水分和养分以及空气中水分散失速度快的限制，势必进化出一系列适应空气中生长的特殊结构，而鳞片即是其中最明显的结构<sup>[18]</sup>。但它又存在于叶表，是一类叶片表面附属物，自然而然的具有了保护功能。正是由于鳞片这一特殊的保护结构的存在和调节，才使得空气凤梨能够有效适应高温和低温胁迫，保持有较强的生命活力。

### 参考文献

- [1] Knight H, Knight M R. Abiotic stress signaling pathways: specificity and cross talk[J]. Trends of Plant Science, 2001, 6: 262-267.
- [2] Fu P, Wilen R W, Robertson A J, et al. Heat tolerance of cold acclimation puma winter rye seedlings and the effect of a heat shock on freezing tolerance [J]. Plant and Cell Physiology, 1998, 39: 942-949.
- [3] Collins G G, Nie X L, Saltveit M E. Heat shock proteins and chilling sensitivity of mung bean hypocotyls[J]. Journal of Experiment Botany, 1995, 46: 795-802.
- [4] Gong M, Chen B, Li Z G, et al. Heat shock induced cross adaptation to heat, chilling, drought and salt stress in maize seedlings and involvement of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>[J]. Journal of Plant Physiology, 2001, 158: 1125-1130.
- [5] Benzing D H. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [6] 郑桂灵,李鹏.气生植物的生物学特性及研究展望[J].生物学杂志, 2009, 26(5): 56-62.
- [7] Martin C E. Physiological ecology of the Bromeliaceae[J]. Botanical Review, 1994, 60: 1-82.
- [8] Larkindale J, Hall J D, Knight M R. Heat stress phenotypes of *Arabidopsis* mutants implicate multiple signaling pathways in the acquisition of the rmotolerance[J]. Plant Physiology, 2005, 138: 882-897.
- [9] 俞禄生,张蕾,丁久玲,等.不同低温处理对5个空气凤梨品种生长特性的影响[J].安徽农业大学学报,2011,38(1):118-122.
- [10] 刘祖祺,张石诚.植物抗性生理学[M].北京:中国农业出版社,1994.
- [11] 张俊环,黄卫东.植物对温度逆境的交叉适应性及其机制研究进展[J].中国农学通报,2003,19(2):95-100.
- [12] 马德华,庞金安,李淑菊,等.温度逆境锻炼对高温下黄瓜幼苗生理的影响[J].园艺学报,1998,25(4):350-355.
- [13] 张鸽香.瓜叶菊对低温胁迫的生理反应[J].南京林业大学学报(自然科学版),2004,28(5):89-92.
- [14] 王利军,李绍华,李家永,等.温度逆境交叉适应对葡萄叶片膜脂过氧化和细胞钙分布的影响[J].植物生态学报,2004,28(3):326-332.
- [15] 王毅,杨宏福,李树德.园艺植物冷害和抗冷性的研究[J].园艺学报,1994,21(3):239-244.
- [16] 张石城.植物的抗寒生理[M].北京:农业出版社,1990:25-35.
- [17] 王思维,郑桂灵,付英,等.气生凤梨叶片结构研究[J].植物研究,2010,30(2):140-145.
- [18] Pierce S, Maxwell K, Griffiths H. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae[J]. American Journal of Botany, 2001, 88: 1371-1389.

## Cross-adaptation of Two Epiphytic *Tillandsia* Species to Temperature Stress

ZHENG Gui-ling, LI Peng

(College of Resource and Environment, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109)

**Abstract:** Taking *Tillandsia stricta* ‘Hard leaf’ and *Tillandsia brachycaulos* ‘Multiflora’ as the materials, effect of temperature stress on plant morphological and physiological characters including contents of soluble sugars, soluble proteins, proline, the activities of SOD, POD and MDA content were studied. The results showed that two *Tillandsia* species were tolerant to low or high temperature within 5—35°C. However, under the stress of -5°C and 45°C, two *Tillandsia* species began to wither, which suggested that these two temperatures were almost to or beyond the critical temperature. Moreover, contents of soluble sugars, soluble proteins, prolines, the activities of SOD, POD and MDA content decreased or increased synchronically under the low and high temperature, which indicated that two species were cross adapted to temperature stress, i. e. cross-adaptation.

**Keywords:** air plant; cross adaptation; temperature; stress