

喷施亚精胺缓解宽叶香蒲镉毒害的研究

汤春芳¹, 李科林¹, 高自成², 仇银燕¹

(1.中南林业科技大学资源与环境学院, 湖南 长沙 410004; 2.中南林业科技大学机电工程学院, 湖南 长沙 410004)

摘要:采用培养箱培养方法,研究了喷施不同浓度植物生长素 Spd,对不同浓度 Cd²⁺胁迫下宽叶香蒲叶片和地下茎中活性氧、脂质过氧化,抗氧化系统生理指标的影响。结果表明,单一镉处理可以诱导宽叶香蒲叶片和地下茎 O₂^{•-}产生速率、H₂O₂、MDA 和 GSH 含量的增加;外源 Spd 促进叶片和地下茎中 GSH 含量的上升,抑制活性氧和 MDA 的产生,且 0.25 mmol·L⁻¹ Spd 比 0.5 mmol·L⁻¹ Spd 处理更有效地降低了 MDA 含量。镉胁迫不同程度地提高了叶片和地下茎 CAT、GPX、GR 和茎部 SOD 的活性,而使 SOD 活性下降;叶片喷施 Spd 可进一步提高叶片和地下茎中 GR 活性以及地下茎的 SOD、CAT、GPX 活性,但不能缓解镉胁迫下叶片 SOD 活性的下降,叶片 CAT 的活性变化随 Spd 和 Cd²⁺浓度的不同而各异。推测:外源 Spd 可能主要通过提高 GR 活性和抗氧化剂(GSH 和内源多胺)的含量来提高宽叶香蒲对镉胁迫的抗性。

关键词:亚精胺;宽叶香蒲;镉;活性氧;抗氧化酶;抗氧化剂

中图分类号:Q945.78 **文献标识码:**A **文章编号:**1672-2043(2008)01-0105-06

Toxic Influences of Cd²⁺ on *Typha latifolia* L. Mitigated by Spermidine

TANG Chun-fang¹, LI Ke-lin¹, GAO Zi-cheng², QIU Yin-yan¹

(1.College of Resource and Environment, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; 2.College of Mechanical Electrical Engineering, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China)

Abstract: In order to understand the mechanism polyamines (PAs) ameliorating the damage to plants by heavy metal and improving the phytoremediation efficiency of heavy metal-contaminated water, the effects of different concentrations of Spd (0.25~0.50 mmol·L⁻¹) on the antioxidant system under Cd²⁺ stress (0.1~0.2 mmol·L⁻¹) in *T. latifolia* were investigated. The results showed that Cd²⁺ stress induced an increase in the generation of O₂^{•-}, as well as the H₂O₂, MDA and GSH contents in both leaves and caudices. The contents of AOS were decreased by exogenous Spd and the decrease in MDA was more obvious at 0.25 mmol·L⁻¹ of Spd than that at 0.50 mmol·L⁻¹; while the GSH content in both leaves and caudices was obviously prompted by the application of exogenous Spd. With the exception of SOD activity in the leaves, an increase in the activities of CAT, GPX and GR was observed in both leaves and caudices, SOD activity was increased in caudices under Cd²⁺ treatments. Spraying with Spd increased the activity of GR in both leaves and caudices, whereas the activity of SOD, CAT and GPX was increased only in caudices. The SOD activity in leaves decreased with the application of Spd, and changes of CAT activity in leaves depended on the contents of Cd²⁺ and Spd. It is suggested that exogenous Spd elevated the tolerance of *T. latifolia* to Cd²⁺ stress primarily through increasing GR activity and the GSH level.

Keywords: spermidine; *Typha latifolia* L.; Cd²⁺; active oxygen species; antioxidant enzyme; antioxidants

重金属是全球环境最重要的污染物之一, 毒性
强, 难降解, 能通过活性氧的中介作用, 导致植物氧化

伤害, 乃至死亡, 并且能够通过食物链的富集作用危
及人类身体健康^[1,2]。

为减少逆境对机体的氧化伤害, 植物在长期的进
化过程中形成了以抗氧化酶和抗氧化剂为主的活性
氧清除系统。抗氧化酶和抗氧化剂的同时或者相继作
用, 能有效清除植物体内多余的 AOS。

多胺是一种抗氧化剂, 是一类广泛分布于植物细

收稿日期: 2007-03-31

基金项目: 国家自然科学基金(30471418); 中南林业科技大学青年基
金重点项目(06002A)

作者简介: 汤春芳(1969—), 湖南长沙人, 硕士, 副教授, 主要研究植物
重金属毒害机制和环境重金属污染植物修复技术。

E-mail: cshntcf@163.com

胞中的小分子量、具有生物活性的脂肪族含氮碱。其中的亚精胺(spermidine, Spd)、精胺(spermine, Spm)和腐胺(putrescine, Put),不仅具有调节植物生长发育、抑制乙烯合成、延缓植物衰老等功效,还能提高植物对各种环境胁迫,比如重金属、水、臭氧、酸雨、寒冷、百草枯和盐等的抗性^[3-9]。

宽叶香蒲属多年生草本水生植物,既有一定的经济价值,又有重要的环境污染生态修复效用。利用宽叶香蒲构建的人工湿地能有效净化生活污水、采矿等工业废水中的有机物和重金属等污染物。前人研究了重金属在宽叶香蒲体内的分布、累积以及净化效率^[10,11],但重金属对宽叶香蒲活性氧、抗氧化系统的影响,以及多胺对重金属,尤其是主要的重金属环境污染物 Cd^{2+} 毒害的缓解作用还鲜见报道。本文通过水培试验,研究宽叶香蒲叶片和地下茎中 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 、MDA、GSH 含量以及抗氧化酶(SOD、CAT、GPX 和 GR)活性对不同浓度镉胁迫的反应,以及喷施不同浓度亚精胺对镉毒害的缓解作用,为进一步了解植物重金属伤害机制以及多胺对植物重金属胁迫的缓解机理,提高水体重金属污染的植物修复效率提供参考文献。

1 材料与方法

1.1 植物培养与试验方案

宽叶香蒲(*Typha latifolia* L.)采自长沙市郊鸭嘴铺,自来水清洗数次,蒸馏水冲洗干净后,放置大瓷盘中,在培养箱中用 Hogland 营养液培养 25 d 后,挑选叶长、地下茎大小等生长情况一致的秧苗移至盛有 0.5 L 营养液的塑料盆中进行亚精胺预处理,每天 8:00 和 20:00 用亚精胺(Spd, Sigma 公司产品)喷施上下叶面,以叶面湿润为宜。为便于附着,用移液管在 1

L Spd 试液中滴加 1 粒乳化剂(Tween-20),对照组喷施同量吐温-20。多胺预处理 2 d 后,在培养液中添加 CdCl_2 (AR),多胺和镉同时处理 3 d 后采样,样品于 -40°C 冰柜保存备用。

培养条件:光照强度 $300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光照时间 $14\ \text{h}\cdot\text{d}^{-1}$,昼/夜温度 $25^\circ\text{C}/18^\circ\text{C}$,相对湿度 70%~80%,每盆 6 株,每 3 d 更换一次营养液。如表 1,实验共设 9 个处理,采用二因素三水平($3\ \text{PA}\times 3\ \text{Cd}$)完全设计方案,单一镉处理设为对照组。每处理重复 3 次。实验结果为 3 次实验的平均值 $\pm\text{Sd}$ 。处理组与对照组之间的差异显著性分析由 SPSS 统计软件完成,其中 $P\geq 0.05$ 、 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 分别表示无显著、有显著和极其显著差异。

1.2 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率、MDA、 H_2O_2 和 GSH 含量测定

$\text{O}_2^{\cdot-}$ 测定参照文献[12],以鲜重定产生速率;MDA 含量测定同文献 [13]; H_2O_2 、GSH 和 ASA 含量按南京建成生物工程研究所的试剂盒顺序测定。

1.3 酶提取与活性测定

提取液用 pH 7.0、50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸钾缓冲液配制,其中含 1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{Na}_2\text{-EDTA}$, 3 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 消旋体二硫苏糖醇,1% (W/V) 聚乙烯吡咯烷酮,1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 抗坏血酸。4 $^\circ\text{C}$ 条件下,0.5 g 材料用 10 mL 提取液在预冷的研钵上研磨,研磨液经纱布过滤后用 SORVALL Biofuge fresco 冷冻离心机 $15\ 000\times g$ 离心 20 min,上清液分成 4 份, -40°C 保存,用于测定酶活性。SOD、CAT、GR、APX 活性测定采用 Jiang 和 Zhang^[14]的方法;GPX 活性测定同 Aravind 和 Prasad^[13]的方法。以上所有指标均采用岛津 UV-2501 紫外可见分光光度

表 1 实验设计方案

Table 1 The design of the experiment

处理	$\text{Cd}/\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$	$\text{Spd}/\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$
1	0	0
2	0	0.25
3	0	0.50
4	0.10	0
5	0.10	0.25
6	0.10	0.50
7	0.20	0
8	0.20	0.25
9	0.20	0.50

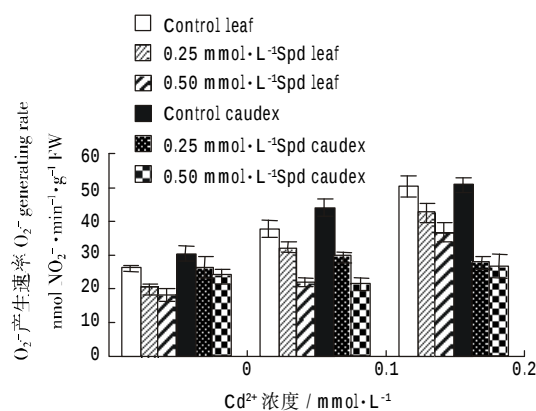


图 1 亚精胺对镉胁迫宽叶香蒲 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率的影响
Figure 1 Effects of exogenous Spd on the generation rate of $\text{O}_2^{\cdot-}$ of *Typha latifolia* under Cd^{2+} stress

计测定。

2 结果与分析

2.1 活性氧和脂质过氧化产物的变化

$\text{O}_2^{\cdot-}$ 是 O_2 接受一个电子后形成的活性氧产物,可自发地或者在 SOD 的作用下歧化为 H_2O_2 和 O_2 。 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率的变化如图 1, 随处理所用 Cd^{2+} 浓度的提高, 除 $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Cd}^{2+}$ 和 $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Spd}$ 同时处理组外, 其他组 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的产生速率都相应提高。喷施 Spd 能有效抑制这种增加, 且呈剂量效应关系, 即 Spd 浓度越大, 抑制效果越佳。统计分析表明: Spd 处理组与对照组之间 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的产生速率没有显著差异。

H_2O_2 具有传递氧化胁迫信号的积极作用, 但过量的 H_2O_2 却能导致植物体的氧化伤害。如图 2 所示, 随着培养液中 Cd^{2+} 浓度的增加, 宽叶香蒲体内各组织 H_2O_2 的含量都上升, 对照组叶片的 H_2O_2 含量增加比地下茎中更明显。同时, 无论是对照组还是 Spd 处理组, 叶片 H_2O_2 含量都显著高于地下茎。叶面喷施 Spd 能降低地下茎的 H_2O_2 含量, 而且 $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Spd}$ 处理组与对照组 H_2O_2 含量差异有统计学意义 ($P < 0.05$); 与对照组相比, 叶片 H_2O_2 含量在 $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Spd}$ 和 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Spd}$ 处理下分别降低和明显提高 ($P < 0.01$)。

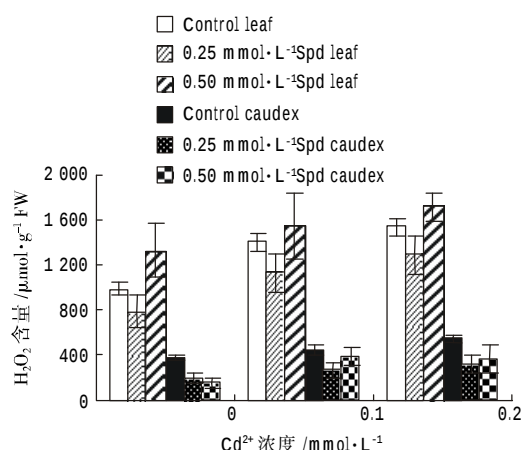


图 2 外源亚精胺对镉胁迫下宽叶香蒲 H_2O_2 含量的影响
Figure 2 Effects of exogenous Spd on H_2O_2 concentration of *Typha latifolia* under Cd^{2+} stress

植物能够逆 Spd 浓度梯度大量吸收并累积高含量的 Spd (达 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$), Spd 能转化为 Spm 和 Put^[15]。因此, 本试验中, 植物体内这 3 种多胺的含量可能由于叶片喷施 Spd 和多胺间的互相转化而增加。而多胺

的氧化去氨基, 以及叶片过氧化物酶体的光呼吸都能产生大量的 H_2O_2 , 这些都能说明为什么叶片, 特别是 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Spd}$ 处理组叶片 H_2O_2 含量明显比地下茎的高。

研究表明, 外源 Spd 能缓解重金属对植物的氧化伤害^[3]。本试验同样证明, 叶片喷施 Spd 能缓解镉诱导的 AOS 的产生, 这种缓解作用取决于试验所用的 Cd^{2+} 和 Spd 的浓度。Spd 能够抑制 AOS 的产生, 除它能够直接清除 AOS, 或者通过间接提高抗氧化酶活性密切相关外, 其他原因如下:

①多胺能够直接螯合重金属, 与 Fe^{2+} 或 Cu^+ 和膜磷脂形成三元复合物, 从而抑制 Fe^{2+} 或 Cu^+ 中介的 Fenton 型 Haber-Weiss 反应产生 $\cdot\text{OH}$ ^[6]。

②在 NADPH 氧化酶作用下, Cd^{2+} 能诱导 NADPH 的氧化反应产生 $\text{O}_2^{\cdot-}$ ^[16], 而多胺能够抑制 NADPH 氧化酶的活性, 从而减少 NADPH 氧化酶中介产生的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ ^[17]。

③Put 能与 SOD、CAT 或小分子抗氧化剂结合, 显著提高它们进入机体细胞氧化胁迫场所的渗透能力。如正常生理条件下, Put-SOD 复合物进入细胞的渗透力是 SOD 的 4 倍, 而且 Put-SOD 复合物的酶活性能保留 80%, 从而促进 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的歧化^[18,19]。

2.2 抗氧化酶 SOD、CAT 活性的变化

SOD 广泛分布于细胞各组成部分, 能催化 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 或 HO_2 歧化为 H_2O_2 , 一定程度上控制着 AOS 的含量, 但其活性又受 AOS 的影响。由图 3 看出, 对照组, 随着培养液中 Cd^{2+} 浓度的提高, 叶片 SOD 活性下降, 地下茎 SOD 活性则上升。外施 Spd, 叶片 SOD 活性继续下降, 下降程度与 Spd 浓度正相关, 而茎部 SOD 活性继续增加, 且喷施 $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Spd}$ 效果更佳。

正常生理条件下, $\text{O}_2^{\cdot-}$ 含量的增加能诱导 SOD 活性上升, 随着胁迫加重, SOD 活性反而受其衍生物 H_2O_2 和 $\cdot\text{OH}$ 的抑制, H_2O_2 能使 Cu、Zn-SOD 中的 Cu、Zn 丢失, 其失活程度随 H_2O_2 浓度的增加而增加^[20]。本实验结果表明, 镉胁迫后叶片 SOD 活性下降, 外源 Spd 能继续促进它的下降, 并且 Spd 浓度越高, 效果越好。原因可能如下:

(1) 外源 Spd 能有效抑制 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的产生, 那么 SOD 会因为缺乏催化歧化反应的底物而活性下降。

(2) 无论对照组还是 Spd 处理组, 叶片 H_2O_2 含量都明显比地下茎的高, 高浓度的 H_2O_2 也会抑制 SOD 的活性。

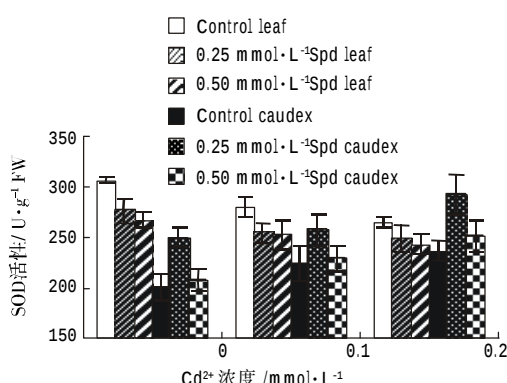


图3 外源亚精胺对镉胁迫下宽叶香蒲超歧氧化酶含量的影响
Figure 3 Effects of exogenous Spd on H_2O_2 concentration of *Typha latifolia* under Cd^{2+} stress

(3) 多胺中的精胺(Spm)、Spd以及腐胺(Put)能相互转化,本试验叶片喷施Spd很可能会提高宽叶香蒲内源Put含量,而Put能与SOD结合,从而导致游离SOD浓度的下降。

CAT主要存在于过氧化物酶体,线粒体、胞质中也有存在,清除 H_2O_2 不需底物,但与 H_2O_2 亲和力低。过氧化物酶在细胞外和细胞内的胞质、液泡中均有分布,与 H_2O_2 亲和力高,能以愈创木酚或抗坏血酸为底物清除 H_2O_2 。对照组,叶片和地下茎CAT和GPX活性都随 Cd^{2+} 浓度提高而增加(图4)。随叶片喷施的Spd浓度的提高,0.1 mmol·L⁻¹ Cd^{2+} 处理下叶片的CAT活性明显增加,但0.2 mmol·L⁻¹ Cd^{2+} 处理下的CAT活性则逐渐下降。与对照组相比(无Spd),喷施0.25 mmol·L⁻¹ Spd明显降低叶片GPX的活性,而0.5 mmol·L⁻¹ Spd则进一步增强叶片GPX活性(图5)。地下茎CAT和GPX活性经Spd处理后继续上升,且与Spd浓度正相关。

一般情况下, H_2O_2 含量的适当增加能诱导其清除酶CAT等酶活性的相应提高。但高浓度 H_2O_2 能直接抑制CAT活性,因此,叶片CAT活性甚至比对照组地下茎的CAT活性还低。宽叶香蒲叶片和地下茎中GR和APX活性的上升,以及地下茎CAT和GPX活性随实验所用Spd浓度的增加而上升,可能是由于Spd诱导了酶蛋白的重新合成、或者结合到现有酶分子上直接调节其活性所致。

2.3 抗氧化酶GR和抗氧化剂GSH含量的变化

GR是谷胱甘肽-抗坏血酸(ASA-GSH)循环中的一种关键酶,催化氧化型谷胱甘肽(GSSG)还原为还原型谷胱甘肽(GSH)。对照组中,叶片和地下茎GR活性均随镉浓度增加稍有增加。尽管外源Spd对

叶片中GR活性没有显著的影响($P>0.05$),但却能显著增加地下茎中GR活性,且与Spd浓度呈剂量效应关系($P<0.01$)(见图6)。

图7表明,GSH含量与处理所用 Cd^{2+} 和Spd的浓度正相关,外源Spd能明显促进 Cd^{2+} 胁迫下GSH含量的继续增加,且与Spd浓度呈剂量效应关系。但

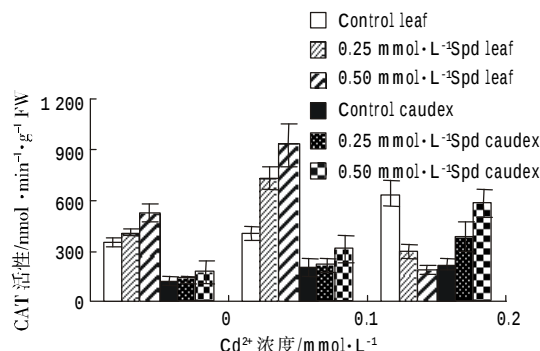


图4 亚精胺对镉胁迫下宽叶香蒲过氧化氢酶活性的影响
Figure 4 Effects of exogenous Spd on activity of CAT of *Typha latifolia* under Cd^{2+} stress

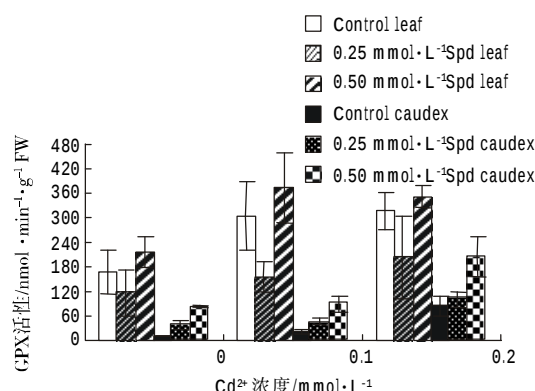


图5 亚精胺对镉胁迫宽叶香蒲愈创木酚过氧化物酶活性的影响
Figure 5 Effects of exogenous Spd on activity of GPX of *Typha latifolia* under Cd^{2+} stress

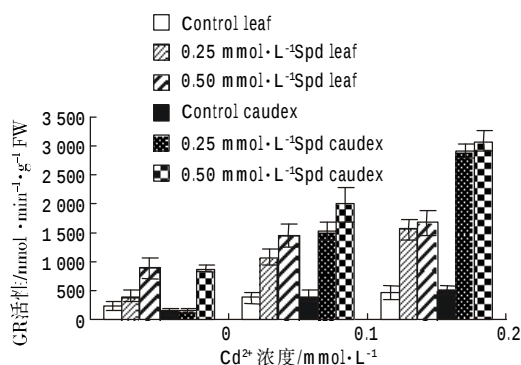


图6 亚精胺对镉胁迫宽叶香蒲谷胱甘肽还原酶活性的影响
Figure 6 Effects of exogenous Spd on activity of GR of *Typha latifolia* under Cd^{2+} stress

是, Spd 处理组和对照组之间 GSH 含量, 都没有显著性差异。

谷胱甘肽在活性氧脱毒过程中起重要作用, 它可直接与活性氧反应, 将其还原, 又可作为 GR 的底物在活性氧的清除过程中扮演重要角色。还原型谷胱甘肽能协同抗坏血酸和 GR 等抗氧化酶再生植物细胞中其他抗氧化剂, 从而提高植物抗氧化胁迫的能力^[21]。Cd 能直接或通过诱导 AOS 间接地导致 GR 活性中心巯基 (–SH) 的氧化^[22], 也能诱导酶蛋白的重新合成, 从而提高 GR 的活性^[23, 24]。GR 活性的提高能使植物体内 GSH/GSSG 维持较高的比值, 保护植物体不受氧化伤害。高等植物中, GSH 是植物络合素 (PC) 的前体。本实验表明, 外源 Spd 能显著增加地下茎中 GR 活性, 且与 Spd 浓度呈剂量效应关系, 这将有利于 GSH 含量提高、促进 PC 的合成, 或者激活 AsA–GSH 循环途径使 APX 活性得以提高, 而这些生理生化反应都能减缓镉造成的氧化损伤。

2.4 MDA 含量的变化

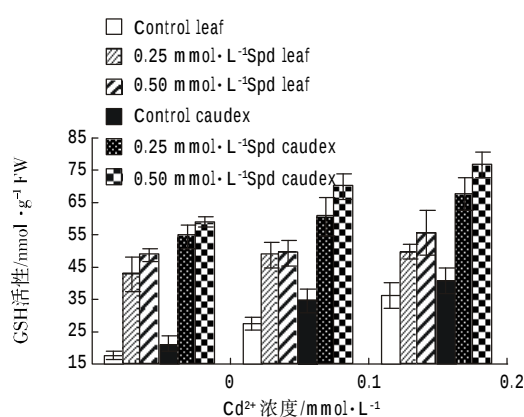


图 7 外源亚精胺对镉胁迫下宽叶香蒲谷胱甘肽含量的影响

Figure 7 Effects of exogenous Spd on GSH concentration of *Typha latifolia* under Cd²⁺ stress

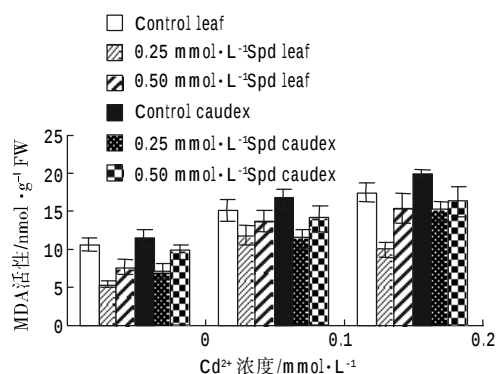


图 8 外源亚精胺对镉胁迫下宽叶香蒲过丙二醛含量的影响

Figure 8 Effects of exogenous Spd on MDA concentration of *Typha latifolia* under Cd²⁺ stress

过量的活性氧和较高的脂氧合酶 (Lipoxygenase) 活性都能引起细胞脂质过氧化, 导致丙二醛含量增加。从图 8 可以看出, 单一镉处理下, 叶片和地下茎的 MDA 含量都与镉胁迫浓度呈量效关系地增加, 即随镉浓度的提高, MDA 含量不断增加。叶面喷施 Spd 能抑制 MDA 含量的增加, 且 0.25 mmol·L⁻¹ Spd 比 0.5 mmol·L⁻¹ Spd 处理效果更好, 但 Spd 处理组和对照组 MDA 含量没有显著性差异。

本试验中, 外施不同浓度的 Spd 都能显著提高宽叶香蒲叶片和地下茎中抗氧化剂的含量和抗氧化酶活性, 特别是 GSH、AsA 含量和 GR 等一些抗氧化酶活性, 从而导致 AOS 含量的降低, 进而抑制 AOS 诱导的生物膜脂质过氧化产物 MDA 的生成。关于多胺降低 MDA 含量的抗衰老机理有以下几种说法:

其一, 正常的生理 pH 下, 多胺带正电荷, 可与植物生物膜中带负电荷的多不饱和脂肪酸、核酸以及蛋白质结合, 抑制磷脂双分子层的运动或者稳定类囊体膜中的分子复合物, 从而减少生物膜的氧化损伤^[25, 26]。

其二, 镉胁迫能提高脂氧合酶活性, 使 MDA 含量上升^[23], 而多胺抑制脂氧合酶以及磷脂酶 D 的活性^[27], 减少它们催化产生的自由基, 进而减少膜脂的过氧化伤害。

3 总结

综上所述, 外源 Spd 能通过提高抗氧化剂含量和抗氧化酶的活性, 直接或间接地降低活性氧和丙二醛的产生, 从而有效地提高宽叶香蒲对镉胁迫的抗逆性, 但 0.25 mmol·L⁻¹ Spd 比 0.5 mmol·L⁻¹ Spd 处理效果更好。推测: 外源 Spd 可能主要通过提高 GR 活性和抗氧化剂 (GSH 和内源多胺) 的含量来提高宽叶香蒲对镉胁迫的抗性。

参考文献:

- [1] 王志坤, 廖柏寒, 黄运湘, 等. 镉胁迫对大豆幼苗生长影响及不同品种耐镉差异性研究[J]. 环境科学学报, 2006, 5: 1143–1147.
- [2] 高家合, 王树会. 镉胁迫对烤烟生长及生理特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2006, 5: 1167–1170.
- [3] Groppa M D, Tomaro M L, Benacides M P. Polyamine as protectors against cadmium or copper induced oxidative damage in sunflower[J]. Plant Sci, 2001, 161: 481–488.
- [4] Xing G Sh, Zhou G K, Li Zh X, et al. Studies of polyamine metabolism and β -N-oxalyl-L- α , β -diamino-propionic acid accumulation in grass pea (*Lathyrus sativus*) Under Water Stress[J]. Acta Bot Sin, 2000, 42 (10): 1039–1044.
- [5] Lee T M. Polyamine regulation of growth and chilling tolerance of rice (O-

- ryza sativa L.) roots cultured in vitro[J]. *Plant Sci*, 1997, 122: 111–117.
- [6] Velikova V, Yordanov I, Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants protective role of exogenous polyamines[J]. *Plant Sci*, 2000, 151: 59–66.
- [7] Navakoudis E, Lütz C, Langebartels C, et al. Ozone impact on the photo-synthetic apparatus and the protective role of polyamines[J]. *Biochimica Biophysica Acta*, 2003, 1621: 160–169.
- [8] Ye B, Müller H H, Zhang J, et al. Constitutively elevated levels of putrescine and putrescine-generating enzymes correlated with oxidant stress resistance in *Coryza bonariensis* and wheat [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115: 1443–1451.
- [9] Zhao F G, Sun C, Liu Y L, et al. Relationship between polyamine metabolism in roots and salt tolerance of barley seedlings[J]. *Acta Bot Sin*, 2003, 45 (3): 295–300.
- [10] 招文锐, 杨 兵, 朱新民, 等. 人工湿地处理凡口铅锌矿金属废水的稳定性分析[J]. *生态科学*, 2001, 20(4): 16–20.
- [11] 阳承胜, 蓝崇钰, 束文圣. 重金属在宽叶香蒲人工湿地系统中的分布与积累[J]. *水处理技术*, 2002, 28(2): 101–104.
- [12] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧物自由基与羟胺反应的定量关系[J]. *植物生理学通讯*, 1990, 6: 55–57.
- [13] Aravind P, Prasad M N V. Zinc alleviates cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* L.: a free floating freshwater macro-phyte[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2003, 41: 391–397.
- [14] Jiang M Y, Zhang J H. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings[J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42(11): 1265–1273.
- [15] Tassoni A, Buuren M V, Franceschetti M, et al. Polyamine content and metabolism in *Arabidopsis thaliana* and effect of spermidine on plant development[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2000, 38: 383–393.
- [16] Kawano T, Kawano N, Muto S, et al. Cation-induced superoxide generation in tobacco cell suspension culture is dependent on ion valence [J]. *Plant Cell Environ*, 2001, 24: 1235–1241.
- [17] Kitada M, Igarashi K, Hirose S, et al. Inhibition by polyamines of lipid peroxide formation in rat liver-microsomes [J]. *Biochem Biophys Res Com*, 1979, 87: 388–394.
- [18] Poduslo J F, Curran G L. Increased permeability of superoxide dismutase at the blood-nerve and blood-brain barriers with retained enzymatic activity after covalent modification with naturally occurring polyamine, putrescine[J]. *J Neurochem*, 1996, 67: 734–741.
- [19] Wengenack T M, Curran G L, Olson E E, et al. Putrescine-modified catalase with preserved enzymatic activity exhibits increased permeability at the blood-nerve and blood-brain barriers [J]. *Brain Research*, 1997, 767: 128–135.
- [20] 方允中, 郑荣梁. 自由基生物学理论与应用[M]. 北京: 科学出版社, 2002. 340–342.
- [21] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制[J]. *生物工程学报*, 2001, 17(2): 122–126.
- [22] Schüttendübel A, Polle A. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(372): 1351–1365.
- [23] Dixit V, Pandey V, Shyam R. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad) [J]. *J Exp Bot*, 2001, 52(38): 1101–1109.
- [24] Vitória A P, Lea P J, Azevedo R A. Antioxidant enzymes responses to cadmium in radish tissues[J]. *Phytochemistry*, 2001, 57: 701–710.
- [25] Popovic R B, Kyle D J, Cohen A S, et al. Stabilization of thylakoid membranes by spermine during stress-induced senescence of barley leaf discs[J]. *Plant Physiol*, 1979, 64: 721–726.
- [26] Besford R T, Richardson C M, Campos J L, et al. Effect of polyamines on stabilization of molecular complexes of thylakoid membranes of osmotically stressed oat leaves[J]. *Planta*, 1993, 189: 201–206.
- [27] Lester G E. Polyamines and their cellular anti-senescence properties in honey dew muskmelon fruit[J]. *Plant Sci*, 2000, 160: 105–112.