

镉胁迫下多胺对玉米苗期生长的影响及其机理

李 佳, 刘 杨*, 羌维民, 王棹仁, 温晓霞, 廖允成*

(西北农林科技大学农学院, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 选用对 Cd 胁迫抗性不同的玉米品种, 通过水培试验在苗期进行 Cd 胁迫处理, 测定不同玉米品种内源精胺(Spm)、亚精胺(Spd)和腐胺(Put)含量变化, 同时结合外源多胺处理, 测定玉米苗期植株生长、抗氧化酶活性以及光合速率等指标, 分析 Cd 胁迫下多胺对玉米苗期生长的影响及其生理机制。结果表明, Cd 胁迫通过破坏玉米植株体内的抗氧化酶系统, 诱导玉米植株体内活性氧过量产生、降低叶绿体含量、抑制玉米光合作用, 从而抑制玉米植株的生长发育; Cd 胁迫下玉米植株中内源 Spd 和 Spm 含量的提高有利于增强玉米幼苗对 Cd 胁迫的抗性, 而外源 Spd 和 Spm 则显著促进了玉米幼苗的生长。这表明, Spd 和 Spm 能够有效缓解 Cd 胁迫对玉米幼苗生长的抑制作用, 其机制可能与其能缓解 Cd 对抗氧化酶系统的破坏、抑制活性氧的产生、提高叶绿素含量和植株的光合作用等因素有关; 与此不同, Put 可能在缓解玉米 Cd 胁迫的过程中未起主要作用。

关键词: 镉; 多胺; 玉米; 抗氧化酶; 光合作用

中图分类号: X503.231 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2015)06-1021-07 doi:10.11654/jaes.2015.06.001

The Effect of Polyamine on Growth of Maize Seedlings Under Cadmium Stress and Its Associated Mechanisms

LI Jia, LIU Yang*, QIANG Wei-min, WANG Zhao-ren, WEN Xiao-xia, LIAO Yun-cheng*

(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, China)

Abstract: In the present study, four maize cultivars with different abilities to tolerate cadmium (Cd) were used to investigate the changes of endogenous spermine (Spm), spermidine (Spd) and putrescine (Put) content under Cd stresses. The effect of polyamine on plant growth, antioxidant enzyme activity and net photosynthetic rate of Zhongyu 8, a maize cultivar sensitive to Cd, was also examined by applying external Spd, Spm and Put. Cadmium stress damaged the anti-oxidative system, induced the over-production of reactive oxygen species, inhibited the chlorophyll synthesis and photosynthesis, and finally reduced the maize growth. The content of endogenous Spd and Spm was significantly enhanced by Cd presence, which was much higher in Cd-insensitive than in Cd-sensitive cultivars. Additions of Spd and Spm significantly promoted the maize growth under Cd stresses, suggesting that Spd and Spm could counteract the negative effects of Cd on the maize seedling growth, which might be related to the activated anti-oxidative system, the reduced reactive oxygen species, and the promoted chlorophyll content and photosynthesis. Putrescine might play a limited role in alleviating Cd toxicity to maize.

Keywords: cadmium; polyamine; maize; antioxidant enzymes; photosynthesis

镉(Cd)是植物非必需元素, 具有很强的毒性, 能够使植物叶片失绿、损害光合系统、抑制一些代谢相关酶的活性, 从而显著影响植物的生长发育^[1]。玉米是我国重要粮食作物, Cd 胁迫能显著抑制玉米生长、降低玉米产量^[2]。了解玉米对 Cd 胁迫的响应机制、探讨 Cd 对玉米生长抑制效应的缓解措施, 对我国玉米的

安全生产具有重要意义。多胺是植物体内一类具有生物活性的低分子量脂肪族含氮碱的总称, 被认为是生长调节物质或激素的第二信使^[3], 其具有刺激细胞分裂、促进生长、延缓衰老、调节植物生长发育等方面的作用^[4-7]。前人研究表明多胺在植物响应逆境胁迫中也发挥着重要作用。Duan 等^[8]研究表明, 多胺能够显著缓解水分胁迫对小麦生长的抑制作用; Kamiab 等^[9]研究认为多胺有利于提高植物对盐胁迫的抗性; Yin 等^[10]研究发现外源硅对高粱抗旱性的提高作用与其提高植株体内多胺含量有关。有研究发现多胺在植物响应 Cd 胁迫的过程中同样发挥着重要作用。徐勤松等^[11]研究表明, 外源喷施亚精胺(Spd)能够增强槐叶苹的

收稿日期: 2015-01-20

基金项目: 国家科技支撑项目(2013BAD20B03); 中央高校基本科研业务费(QN2013003)

作者简介: 李 佳(1991—), 女, 硕士研究生, 主要从事作物生理研究。
E-mail: 1525453625@qq.com

* 通信作者: 刘 杨 E-mail: liuyang0328@126.com;
廖允成 E-mail: yunchengliao@163.com

抗 Cd 胁迫能力;汤春芳等^[12]研究发现喷施 Spd 能够缓解 Cd 对宽叶香蒲的毒害作用。以上研究结果表明,多胺可能参与了植物对 Cd 胁迫的响应过程,但是关于 Cd 胁迫下多胺对玉米生长的影响还缺乏相关研究。基于此,本研究选择对 Cd 敏感性不同的玉米品种,主要研究:(1)Cd 胁迫下,不同玉米品种内源 Spd、精胺(Spm)、腐胺(Put)等多胺含量变化与 Cd 胁迫之间的关系;(2)在 Cd 胁迫条件下,外源施用 Spd、Spm 和 Put 对玉米生长、抗氧化酶活性以及光合速率等指标的影响,探讨利用外源多胺缓解玉米 Cd 胁迫的相关机制。

1 材料与方法

1.1 不同基因型玉米对 Cd 胁迫的响应

试验在西北农林科技大学科研温室进行。根据本课题组前期研究结果^[13],选取对 Cd 胁迫敏感性不同的玉米品种 4 个:对 Cd 胁迫不敏感的新户单 4 号和郑单 518,对 Cd 胁迫敏感的陕单 2001 和张玉 8 号,进行水培试验。设置 2 个 Cd 处理水平:无 Cd 对照(T1, 0 mg·L⁻¹)和 Cd 胁迫处理(T2, 100 mg·L⁻¹)。将各个品种的种子播于装满石英砂的白瓷盘中发芽出苗,待长至二叶期取生长一致的幼苗,清洗干净,移入 4 L 水培箱中进行营养液培养。试验采用双因素随机区组设计,4 个玉米品种、2 个 Cd 处理水平,共 8 个处理,每个处理重复 3 次,每个重复设 5 个水培箱,共计 120 个培养箱。每个水培箱在铺设的泡沫板上打 6 个孔,每个孔中移栽 1 颗苗,用海绵固定。每个处理供给营养液为 Hoagland 营养液^[14],每隔 3 d 更换一次营养液,每天用 HCl 或 NaOH 调 pH 值,使 pH 值在 5.5~6.0 之间。Cd 胁迫处理在营养液中加入 CdCl₂·5H₂O。处理当天以及处理后 6、12、18、24 d 取样分别测定玉米叶片 Spm、Spd、Put 含量,每次取样 5 株玉米幼苗。同时在处理 24 d 后取样 5 株玉米幼苗,测定植株高度、植株地上部干重、根干重等指标。

1.2 Cd 胁迫下外源多胺对玉米苗期生长的影响

根据上述试验结果,张玉 8 号对 Cd 胁迫敏感,因此外源多胺试验选择张玉 8 号为研究对象,进行水培试验。试验设置 5 个处理:Cd 处理,营养液中含 100 mg·L⁻¹ Cd;S1 处理,营养液中含 100 mg·L⁻¹ Cd 和 1 mmol·L⁻¹ Spd;S2 处理,营养液中含 100 mg·L⁻¹ Cd 和 1 mmol·L⁻¹ Spm;P1 处理,营养液中含 100 mg·L⁻¹ Cd 和 1 mmol·L⁻¹ Put;CK 处理,营养液中不含 Cd。

种子播种、育苗、移栽过程以及营养液配方、施用

同上,每个处理 5 个水培箱,重复 3 次,共 75 个培养箱。在处理 6、12 d 测定植株最上一片展开叶的净光合速率(Pn)和叶片叶绿素含量(SPAD 值),同时取样测定植株最上一片展开叶超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶活性和丙二醛(MDA)含量。每个处理每次取样 10 株用于测定指标,重复 3 次。在移栽后 24 d,取样测定植株高度、植株地上部干重、根干重,每个处理测定 10 株植株。

1.3 测定方法

多胺含量的测定参照刘俊等^[15]报道,采用高效液相色谱法测定。SOD 活性采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定,POD 活性采用愈创木酚法测定,CAT 活性采用 240 nm 光密度比色法测定,MDA 含量采用硫代巴比妥酸(TBA)显色反应测定,具体测定参照张蜀秋^[16]方法。旗叶光合速率使用便携式光合作用仪(LI-6400R)测定,旗叶叶绿素含量采用日本产 SPAD-502 型叶绿素计测定。将根、茎叶分装后 105 ℃杀青 15 min,70 ℃烘至恒重后测定植株地上部干重、根干重。

1.4 统计分析

采用 SPSS version13.0 软件进行统计分析。

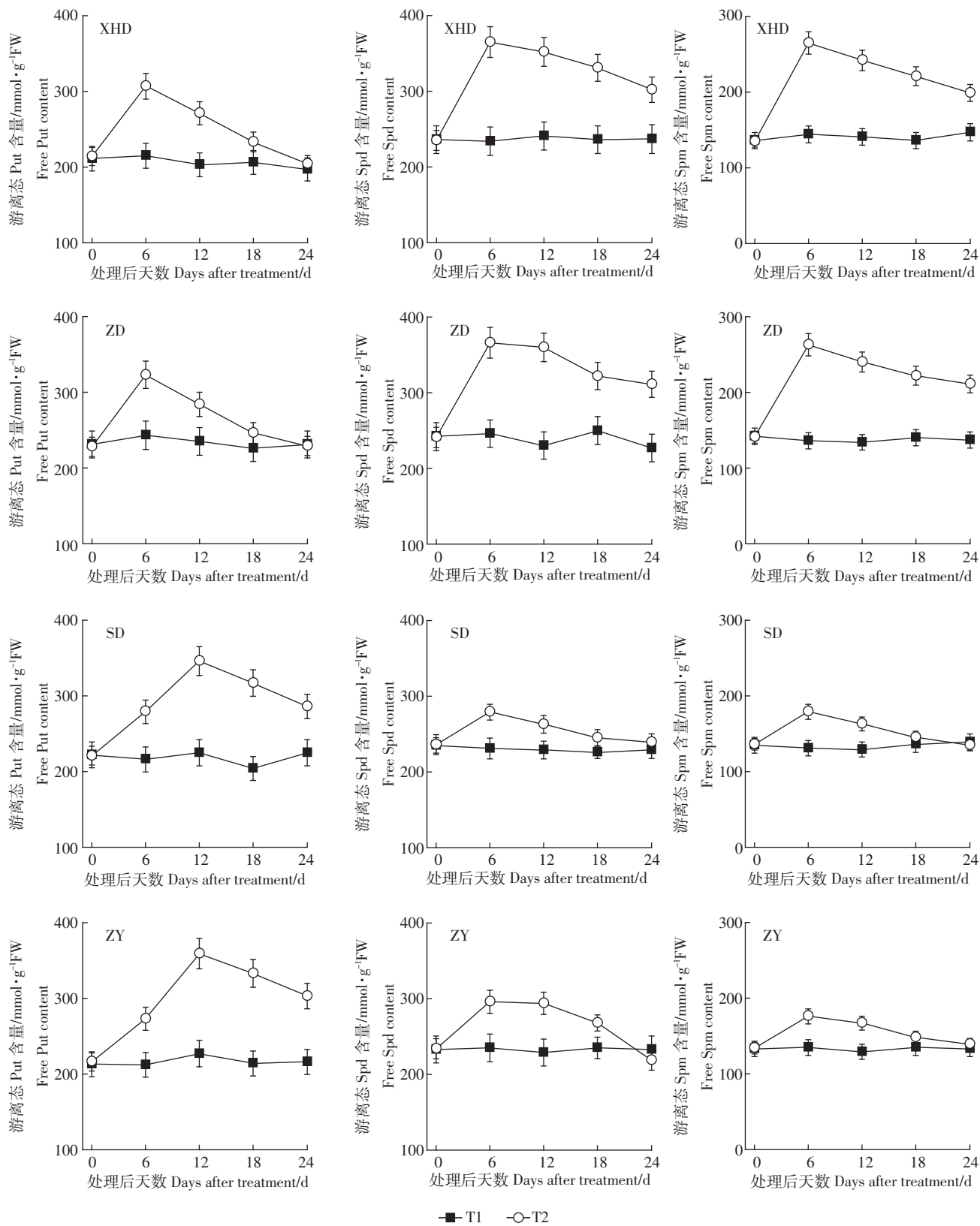
2 结果与分析

2.1 不同基因型玉米生物学指标对 Cd 胁迫的响应

Cd 胁迫显著抑制了玉米幼苗生长(表 1)。各品种 Cd 胁迫处理株高、地上部干物质重、根干物质重、总干物质重均显著低于相对应的无 Cd 对照。但是,不同品种对 Cd 胁迫的响应程度存在明显的差异,新户单 4 号和郑单 518 各指标变异系数(CV,Cd 胁迫处理的测定值/无 Cd 对照测定值)均大于 70%,而陕单 2001 和张玉 8 号各生长指标变异系数均小于 55%。这表明,新户单 4 号和郑单 518 对 Cd 胁迫有较强的抗性,而陕单 2001 和张玉 8 号对 Cd 胁迫抗性较弱。

2.2 不同基因型玉米内源多胺含量对 Cd 胁迫的响应

在无 Cd 条件下,各品种叶片中 Put、Spd 和 Spm 含量变化较为稳定,且并未表现出明显的基因型之间的差异(图 1)。Cd 胁迫显著提高了玉米叶片中 Put 含量,但不同品种玉米叶片中 Put 含量随 Cd 胁迫持续的时间有不同的变化。对 Cd 胁迫抗性较强的新户单 4 号和郑单 518,其叶片中 Put 含量在处理 6 d 达到峰值,对 Cd 胁迫抗性较弱的品种陕单 2001 和张玉 8 号,其叶片中 Put 含量在处理 12 d 达到峰值,且峰



XHD、ZD、SD、ZY 分别代表新户单 4 号、郑单 518、陕单 2001 和张玉 8 号
 XHD, ZD, SD and ZY represent Xinhudan 4, Zhengdan 518, Shandan 2001 and Zhangyu 8, respectively.

图 1 Cd 胁迫对玉米叶片中内源多胺含量的影响

Figure 1 Effect of cadmium on polyamine content in leaves of maize seedlings

表1 Cd对不同基因型玉米幼苗生长的影响
Table 1 Effect of cadmium on maize seedling growth

品种 Cultivar	处理 Treatment	株高/cm Plant height	干物质重 Dry matter weights/ mg·plant ⁻¹		
			茎叶 Shoot	根 Root	总重 Total
新户单4号	T1	24.15a	48.68a	19.33a	68.01a
	T2	17.73b	34.27b	16.24b	50.51b
	CV	73.42	70.40	84.01	74.25
郑单518	T1	30.57a	86.43a	35.97a	122.4a
	T2	22.62b	60.94b	27.41b	88.35b
	CV	73.99	70.51	76.20	72.18
陕单2001	T1	17.53a	28.37a	11.57a	39.94a
	T2	9.50b	14.48b	6.01b	20.49b
	CV	54.19	51.04	51.94	51.30
张玉8号	T1	30.18a	82.26a	35.85a	118.11a
	T2	15.23b	35.44b	18.14b	53.58b
	CV	50.46	43.08	50.60	45.36

注:相同品种同一列内标以不同字母的值在 $P \leq 0.05$ 水平上差异显著;CV为变异系数,Cd胁迫处理的测定值/无Cd对照测定值。

Note: Values followed by different letters in each column for the same cultivar are significantly different at $P \leq 0.05$. CV: Coefficient of variation, ratio of values in Cd treatment (T2) to control (T1) in percentage.

值显著高于新户单4号和郑单518。处理6d后,新户单4号和郑单518叶片中Put含量开始下降至处理0d时的水平,而陕单2001和张玉8号叶片中Put含量在处理12d后才开始下降,但仍显著高于处理0d时的水平。与Put类似,在处理早期Cd胁迫显著提高了玉米叶片中Spd和Spm含量,对于对Cd胁迫抗性较强的新户单4号和郑单518,处理后24d内其叶片中Spd和Spm含量均显著高于单独Cd胁迫处理,而对Cd胁迫抗性较弱的陕单2001和张玉8号,在处理12d内叶片中Spd和Spm含量显著高于单独Cd胁迫处理,但是处理后24d这2个品种叶片中Spd和Spm含量与对照无显著差异,甚至有低于无Cd对照的趋势。同时,在Cd胁迫下,对Cd胁迫抗性较强的郑单518和新户单4号其叶片中Spd和Spm含量显著高于对Cd胁迫抗性较弱的陕单2001和张玉8号。

2.3 Cd胁迫下外源Spm、Spd和Put对玉米幼苗生长的影响

Cd处理显著抑制了玉米幼苗(张玉8号)生长。Cd处理株高、茎叶干物质重、根干物质重等均显著低于CK处理(表2)。与Cd处理相比,S1和S2处理株高、茎叶干物质重、根干物质重及总干物质重均显著提高,表明外源Spm和Spd缓解了Cd对玉米幼苗生

表2 Cd胁迫下外源Spd、Spm、Put对玉米幼苗生长的影响
Table 2 Effects of external Spd, Spm and Put on maize growth under Cd stresses

处理 Treatment	株高 Plant height/cm	干物质重 Dry matter weights/mg·plant ⁻¹		
		茎叶 Shoot	根 Root	总重 Total
CK	32.94a	83.16a	36.11a	119.27a
Cd	17.16c	45.32c	18.74c	64.06c
S1	25.26b	63.21b	27.33b	90.54b
S2	24.93b	62.15b	26.78b	88.93b
P1	16.18c	43.33c	17.47c	60.80c

注:同列标以不同字母的值在 $P \leq 0.05$ 水平上差异显著。

Note: Values followed by different letters in each column are significantly different at $P \leq 0.05$.

长的抑制作用。与此不同,P1处理株高、地上部干物质重、根干物质重及总干物质重均低于Cd处理,但二者之间差异未达到显著水平。

2.4 Cd胁迫下外源Spm、Spd和Put对玉米抗氧化酶活性和MDA含量的影响

在处理8d和16d时,Cd胁迫处理叶片中SOD、CAT、POD的活性均显著低于CK处理,而Cd胁迫处理叶片中MDA含量显著高于CK(图2)。S1和S2处理下,SOD、CAT、POD的活性均显著高于单一Cd胁迫处理,但均低于CK处理。与此相反,S1和S2处理MDA含量显著低于Cd胁迫处理,但高于同期CK。与Spm和Spd不同,外源施用Put对叶片SOD、CAT、POD活性及MDA含量均无显著影响。

2.5 Cd胁迫下外源Spm、Spd和Put对玉米净光合速率和叶片SPAD值的影响

Cd胁迫处理显著抑制了玉米叶片叶绿素合成及光合作用,在处理8d和16d时,Cd处理叶片SPAD值和净光合速率显著低于CK(图3)。外源Spd和Spm明显缓解了Cd胁迫对玉米叶片叶绿素合成及光合作用的抑制作用,在处理8d和16d,S1和S2处理叶片SPAD值和净光合速率均显著高于Cd处理,但均低于CK。与此不同,外源Put对叶片SPAD值和净光合速率均无显著影响,且P1处理叶片SPAD值和净光合速率均低于Cd处理。

3 讨论

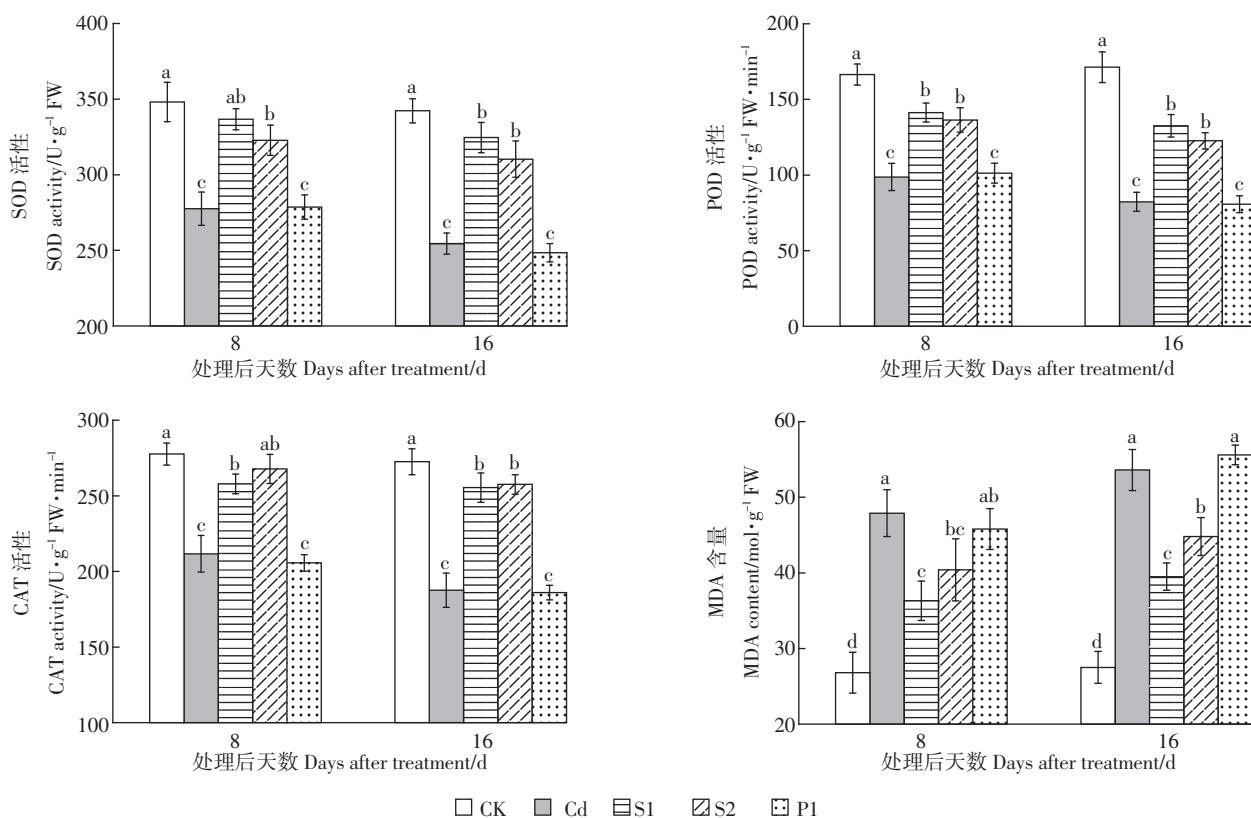
本研究结果显示,4个玉米品种苗期对Cd的敏感性明显不同,新户单4号和郑单518各指标耐Cd指数均大于70%,而陕单2001和张玉8号各生长指标耐Cd指数均小于55%。这表明,不同基因型玉米苗期对Cd胁迫的敏感性存在显著差异。有研究表

明,植物种间及品种间对 Cd 耐性存在明显差异^[17-19]。季书勤等^[20]研究表明不同小麦品种对重金属的吸收率不同。伍钧等^[21]研究表明,不同玉米品种对不同重金属的吸收累积能力存在较大差异。

本研究中对 Cd 胁迫抗性不同的 4 个玉米品种其内源多胺变化存在明显差异,且不同类型多胺变化不同。不同耐性玉米品种内源 Spm 和 Spd 含量变化差异表明:Spm 和 Spd 含量的提高或积累有利于提高玉米幼苗对 Cd 胁迫的抗性;外源施用 Spd 和 Spm 下,玉米显著增加的生物量等指标也证实了 Spm 和 Spd 含量的提高或积累有利于提高玉米幼苗对 Cd 胁迫的抗性。前人在槐叶苹^[11]、宽叶香蒲^[12]等植物上的研究表明,外源施用 Spd 能够缓解 Cd 对植物生长的抑制作用。这表明,与其他植物一致,Spd 和 Spm 能够缓解 Cd 对玉米生长的抑制作用,但只能部分缓解 Cd 胁迫对玉米幼苗生长的抑制作用,并不能完全消除 Cd 对玉米生长的抑制作用。

关于 Put 在植物抗逆性中的作用,前人研究存在

一定争议,有研究认为 Put 能够缓解水分、盐胁迫等逆境胁迫对植物生长的抑制作用^[22],但是也有研究认为 Put 的积累不利于植物对逆境胁迫的适应,反而会加剧逆境胁迫对植物生长的抑制作用^[23]。本研究表明,内源试验中,相对于对 Cd 不敏感玉米品种,对 Cd 敏感型玉米品种具有较高含量的 Put,表明 Put 在抵御 Cd 胁迫的过程中起到有限或间接的作用。外源添加 Put 未能显著促进 Cd 胁迫下玉米的生长,这一结果进一步证明了以上论断。Put 是 Spm 和 Spd 的合成前体^[3],Put 的提高能够为 Spm 和 Spd 的合成提供底物,而对 Cd 胁迫抗性不同的玉米品种其由 Put 向 Spd 和 Spm 转化的能力不同:对 Cd 胁迫抗性较强的新户单 4 号和郑单 958,Cd 胁迫后其 Put 含量提高的同时 Spd 和 Spm 含量也迅速提高,且其 Spd 和 Spm 含量在处理 24 d 内一直显著高于对照,同时其 Put 含量迅速下降;对 Cd 胁迫抗性较弱的陕单 2001 和张玉 8 号,其 Spd 和 Spm 含量短暂升高后迅速下降,而 Put 含量一直保持在较高水平。这些结果表明对



同一处理时间下不同字母表示处理间差异显著($P \leq 0.05$)。下同

Different letters indicate significant differences between each treatment under the same treatment time ($P \leq 0.05$). The same below

图2 Cd胁迫下多胺对玉米幼苗叶片抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性和MDA含量的影响

Figure 2 Effect of external polyamine on antioxidant enzyme(SOD, POD, CAT) activities and MDA content in leaves of maize seedlings under Cd stresses

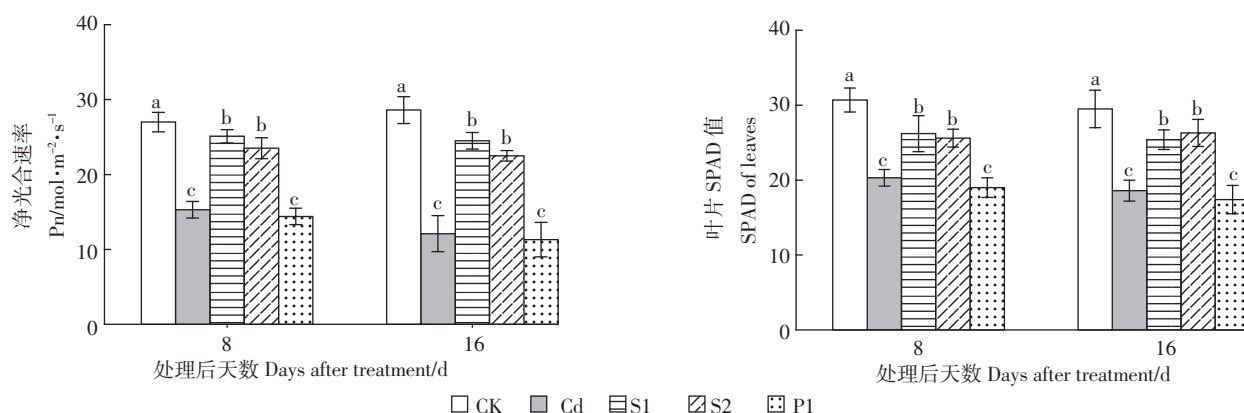


图3 Cd胁迫下多胺对玉米幼苗叶片净光合速率和SPAD值的影响

Figure 3 Effects of external polyamine on net photosynthetic rates and SPAD of maize seedling leaves under Cd stresses

Cd抗性较弱的玉米品种其由Put向Spd和Spm转化的能力较弱,造成了Put的大量积累,而前人研究表明,过高的Put积累对植物抗逆性有不利影响,因为Put的积累会破坏植物细胞的膜脂结构,造成自由基的积累^[23]。

叶绿素含量降低、破坏光合作用是Cd对植物毒害作用最明显的症状之一^[24]。Jiang等^[25]认为叶绿素对环境的响应比地上部干重和根长更加敏感,任何叶绿素水平的变化都会导致植物整个代谢过程受到影响。本研究发现,外源Cd胁迫处理显著降低了玉米幼苗叶片叶绿素含量和净光合速率,严重抑制了光合作用,和前人研究结果一致,Cd胁迫可能是抑制玉米植株生长的主要原因。外源施用Spd和Spm处理叶片叶绿素含量和净光合速率显著高于Cd胁迫处理,表明外源Spd和Spm缓解了Cd胁迫对叶片叶绿素含量和光合作用的抑制作用,提高了植株光合生产。这应是Spd和Spm缓解Cd胁迫对玉米植株生长抑制作用的重要原因。

植物细胞内活性氧的积累会破坏质膜结构、氧化蛋白质和核酸,进而导致细胞的氧化损伤,加速植株衰老。而植物体内存在活性氧自由基清除系统,对维持膜结构完整性和防御活性氧自由基对膜脂的攻击伤害有重要作用,其中SOD、POD、CAT等抗氧化酶起着重要作用。前人研究表明,Cd会诱导植株体内活性氧的产生,进而损坏植物膜结构、破坏叶绿体构成、抑制光合作用和植株生长^[26-27]。本研究结果显示,Cd胁迫提高了过氧化产物MDA的积累,显著降低了SOD、POD和CAT等抗氧化酶活性。这表明,与其他植物类似,Cd胁迫破坏了玉米植株体内的抗氧化酶系统,诱导玉米植株体内活性氧的产生。这可能是Cd

降低叶绿体含量、抑制玉米光合作用的主导因素。而与Cd胁迫处理相比,外源Spd和Spm显著提高了SOD、POD和CAT等抗氧化酶活性、降低了植株体内MDA含量,表明外源Spd和Spm能够缓解Cd胁迫对玉米植株抗氧化酶系统的破坏作用、抑制活性氧的生成,从而缓解Cd胁迫对玉米植株叶绿素、光合特性以及生长的抑制作用。这和前人在其他作物上的研究^[11-12]类似。

4 结论

综合本研究结果可以看出,外源Cd胁迫通过破坏玉米植株体内的抗氧化酶系统,诱导玉米植株体内活性氧产生、降低叶绿体含量、抑制玉米光合生产的积累,从而抑制了玉米植株的生长发育。Spd和Spm能够缓解Cd胁迫对玉米植株抗氧化酶系统的破坏作用、抑制活性氧的产生,从而提高叶绿素的含量和植株的光合作用,显著缓解Cd胁迫对玉米幼苗生长的抑制作用,而Put在玉米幼苗抗Cd胁迫过程中并未发挥主要作用。

参考文献:

- [1] Liu J, Ma J, He C W, et al. Inhibition of cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells by a wall-bound form of silicon[J]. *New Phytologist*, 2013, 200(3):691-699.
- [2] 曹莹, 黄瑞冬, 王国骄. 铅和镉复合胁迫对玉米吸收铅特性及产量影响[J]. *玉米科学*, 2007, 15(3):91-94.
CAO Ying, HUANG Rui-dong, WANG Guo-jiao. Effect on absorption characteristics of lead and yield in maize under combined stress of lead and cadmium[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(3):91-94.
- [3] Davies P J. The plant hormones: Their nature, occurrence and function [M]//Davies P J. Plant hormones, biosynthesis, signal transduction, action! Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004.

- [4] Imai R, Ali A, Pramanik M H R, et al. A distinctive class of spermidine synthase is involved in chilling response in rice[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161:883-886.
- [5] Liang Y L, Lur H S. Conjugated and free polyamine levels in normal and aborting maize kernels[J]. *Crop Science*, 2002, 42:1217-1224.
- [6] Liu H P, Dong B H, Zhang Y Y, et al. Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings[J]. *Plant Science*, 2004, 166:1261-1267.
- [7] Liu J H, Nada K, Honda C, et al. Polyamine biosynthesis of apple callus under salt stress; Importance of arginine decarboxylase pathway in stress response[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57:2589-2599.
- [8] Duan H G, Yuan S, Liu W J, et al. Effects of exogenous spermidine on photosystem II of wheat seedlings under water stress[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(8):920-927.
- [9] Kamiab F, Talaie A, Masood K, et al. Exogenous application of free polyamines enhance salt tolerance of pistachio (*Pistacia vera* L.) seedlings[J]. *Plant Growth Regulation*, 2014, 72:257-268.
- [10] Yin L N, Wang S W, Liu P, et al. Silicon-mediated changes in polyamine and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid are involved in silicon-induced drought resistance in *Sorghum bicolor* L.[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 80:268-277.
- [11] 徐勤松, 施国新, 王红霞, 等. 外源亚精胺对槐叶苣荬耐镉胁迫的增强效应[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(11):2521-2526.
- XU Qin-song, SHI Guo-xin, WANG Hong-xia, et al. Roles of exogenous spermidine in improving *Salvinianatans* tolerance towards cadmium[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(11):2521-2526.
- [12] 汤春芳, 李科林, 高自成, 等. 喷施亚精胺缓解宽叶香蒲镉毒害的研究[J]. *农业环境科学学报*, 2008, 27(1):105-110.
- TANG Chun-fang, LI Ke-lin, GAO Zi-cheng, et al. Toxic influences of Cd^{2+} on *Typha Latifolia* L. mitigated by spermidine[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2008, 27(1):105-110.
- [13] 顾丹丹, 羌维民, 王棹仁, 等. 玉米苗期耐镉胁迫的基因型差异[J]. *西北农业学报*, 2014, 23(10):76-81.
- GU Dan-dan, QIANG Wei-min, WANG Zhuo-ren, et al. Genotypic differences of cadmium tolerance at maize seedling stages[J]. *Acta Agricultrae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2014, 23(10):76-81.
- [14] 李合生. 高级植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- LI He-sheng. Modern plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [15] 刘俊, 吉晓佳, 刘友良. 检测植物组织中多胺含量的高效液相色谱法[J]. *植物生理学通讯*, 2002, 38(6):596-598.
- LIU Jun, JI Xiao-jia, LIU You-liang. High performance liquid chromatography method for measuring polyamine content in plant tissue[J]. *Plant Physiology Communications*, 2002, 38(6):596-598.
- [16] 张蜀秋. 植物生理学实验技术教程[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- ZHANG Shu-qiu. Techniques for plant physiology experiment[M]. Beijing: Science Press, 2011.
- [17] Wang J L, Fang W, et al. Cadmium accumulation in different rice cultivars and screening for pollution-safe cultivars of rice[J]. *Science of the Total Environment*, 2006, 370:302-309.
- [18] Daud M K, Ali S, Variath M T, et al. Differential physiological, ultra-morphological and metabolic responses of cotton cultivars under cadmium stress[J]. *Chemosphere*, 2013, 93(10):2593-2602.
- [19] Lu Z, Zhang Z, Su Y, et al. Cultivar variation in morphological response of peanut roots to cadmium stress and its relation to cadmium accumulation[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2013, 91:147-155.
- [20] 季书勤, 郭瑞, 王汉芳, 等. 河南省主要小麦品种重金属污染评价及镉吸收规律研究[J]. *麦类作物学报*, 2006, 26(6):154-157.
- JI Shu-qin, GUO Rui, WANG Han-fang, et al. Estimate of pollution by heavy metals on wheat in Henan and the rule of cadmium absorption in wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(6):154-157.
- [21] 伍钧, 吴传星, 孟晓霞, 等. 重金属低积累玉米品种的稳定性 and 环境适应性分析[J]. *农业环境科学学报*, 2011, 30(11):2160-2167.
- WU Jun, WU Chuan-xing, MENG Xiao-xia, et al. The analysis of stability and adaptability on low accumulation of heavy metals in various cultivars of *Zea Mays*[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2011, 30(11):2160-2167.
- [22] Minocha R, Majumdar R, Minocha S C. Polyamines and abiotic stress in plants: A complex relationship[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:1-17.
- [23] Yang J C, Zhang J H, Liu K, et al. Involvement of polyamines in the drought resistance of rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58:1545-1555.
- [24] Sun Z G, Wang L H, Chen M M, et al. Interactive effects of cadmium and acid rain on photosynthetic light reaction in soybean seedlings[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2012, 79:62-68.
- [25] Jiang H M, Yang J C, Zhang J F. Effects of external phosphorus on the cell ultrastructure and the chlorophyll content of maize under cadmium and zinc stress[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147:750-756.
- [26] Shah K, Nahakpam S. Heat exposure alters the expression of SOD, POD, APX and CAT isozymes and mitigates low cadmium toxicity in seedlings of sensitive and tolerant rice cultivars[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 27:106-113.
- [27] 王兴明, 涂俊芳, 李晶. 镉处理对油菜生长和抗氧化酶系统的影响[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(1):102-106.
- WANG Xing-ming, TU Jun-fang, LI Jing, et al. Effects of Cd on rape growth and antioxidant enzyme system[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(1):102-106.