

亚精胺对盐胁迫下紫苏种子萌发和幼苗生理特性的影响

张春平¹, 何平^{1*}, 喻泽莉¹, 杜丹丹¹, 胡世俊²

1. 西南大学生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715
2. 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204

摘要: **目的** 通过对紫苏种子萌发和幼苗生理特性的研究, 寻找提高紫苏种子及幼苗在盐胁迫条件下的抗盐能力的方法。**方法** 测定不同浓度亚精胺(Spd)处理后的盐胁迫下紫苏种子的发芽势(G_v)、发芽率(G_r)和发芽指数(G_i), 并对紫苏幼苗叶片的相对含水量、丙二醛(MDA)和超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活性进行了测定。**结果** 盐胁迫下的紫苏种子萌发受到显著抑制, 但是经过不同浓度的 Spd 处理后, 萌发指标均有所升高, 其中经过 0.25 mmol/L Spd 处理, 各项指标均达到最大, G_v 为 59.7%, G_r 为 69.4%, G_i 为 12.8。Spd 处理减缓了盐胁迫下紫苏叶片的相对含水量和总黄酮降低的趋势, 并且降低了叶片 MDA 的量。Spd 处理后 SOD、POD 和 CAT 3 种酶的活性均有所增加, 但在 Spd 为 0.25 mmol/L 时达到最大值, 分别为 72.4 U/g、8.7 U/mg、8.8 U/mg。**结论** 0.25 mmol/L 的 Spd 能够有效地减缓盐胁迫对紫苏种子及幼苗产生的伤害, 提高了种子及幼苗的抗盐能力。

关键词: 紫苏; 亚精胺; 盐胁迫; 种子萌发; 生理特性

中图分类号: R282.21 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2011)07-1407-06

Effect of spermidine on seed germination and physiological characteristics of *Perilla frutescens* seedlings under NaCl stress

ZHANG Chun-ping¹, HE Ping¹, YU Ze-li¹, DU Dan-dan¹, HU Shi-jun²

1. Key Laboratory of Eco-environments of Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research for Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China
2. Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China

Abstract: **Objective** In order to get the method for improving the salt resistance of *Perilla frutescens* seeds and seedlings under NaCl stress, the seed germination and physiological characteristics of *P. frutescens* seedlings were studied. **Methods** Several physiological indexes of *P. frutescens* seeds under NaCl stress, such as the germination vigor (G_v), germination rate (G_r), and germination index (G_i), were measured. And other indexes of the seedlings like relative water contents (RWC), malondialdehyde (MDA), superoxide (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) were also measured. **Results** The germination indexes of *P. frutescens* seeds under NaCl stress was inhibited obviously inhibition. But after the treatment by spermidine (Spd) at the different concentrations, every germination indexes were all increased. And the seeds treated by Spd with the concentration of 0.25 mmol/L had the most significant increase in every index. The G_v was 59.7%, the G_r and G_i were 69.4% and 12.8, respectively. The RWC and total flavonoids in *P. frutescens* leaves decreased under NaCl stress, but after treated by Spd, the rate of decrease had been relieved and the content of MDA was decreased. The activities of three enzymes including SOD, POD, and CAT were increased by the treatment of Spd, and got the maximum (72.4 U/g, 8.7 and 8.8 U/mg, respectively) with the concentration of 0.25 mmol/L were got. **Conclusion** Spd with the concentration of 0.25 mmol/L could significantly alleviate the damages to the seeds and seedlings of *P. frutescens* under NaCl stress, and promote the salt resistance to the seeds and seedlings of *P. frutescens*.

Key words: *Perilla frutescens* (L.) Britton; spermidine (Spd); NaCl stress; seed germination; physiological characteristics

紫苏 *Perilla frutescens* (L.) Britton 为唇形科紫苏属一年生草本植物, 茎、叶及种子入药, 具有散寒解表, 行气和胃、宣肺化痰的功效^[1-2]。研究表明其主要含有紫苏苷、原花色素、紫苏素、木犀草素和

收稿日期: 2010-09-23

作者简介: 张春平, 男, 山东潍坊人, 博士, 主要从事药用植物资源学及植物分子生物学等方面的研究。

Tel: 13667652727 E-mail: chunpingzhang520@163.com

*通讯作者 何平 Tel: (023) 68254122 E-mail: heping196373@126.com

芹黄素等多酚类化合物, 具有抗炎、镇痛和抗衰老等作用, 并且紫苏叶中含有丰富的黄酮类化合物, 具有清除和抑制自由基的作用^[3-4]。紫苏是我国卫生部首批颁布的“药食同源”60 种中药之一, 资源遍布全国 20 个省份^[5]。目前对紫苏的研究大多集中在药用成分、药理作用等方面^[6-11], 但对紫苏种子及幼苗的胁迫生理方面的研究未见报道。

土壤的盐渍化已经成为国内外农业栽培中普遍存在的问题, 严重影响了栽培作物的产量和品质^[12]。盐胁迫可以引起植物产生渗透胁迫和离子胁迫, 改变植物细胞内部离子浓度和种类, 使植物细胞吸水困难, 叶绿体受到损伤, 膜系统遭到破坏, 从而造成植物体的伤害甚至死亡。多胺 (polyamine) 是次生代谢过程中产生的一类具有强烈生理活性的低相对分子质量脂肪族含氮碱, 在植物体内主要以游离态、结合态和束缚态存在。高等植物体内常见的多胺有腐胺 (Put)、尸胺 (Cad)、亚精胺 (Spd)、精胺 (Spm) 等^[13]。大量研究表明, 外源性多胺可以提高植物的抗逆性能力^[14-17]。相对于其他种类的多胺而言, Spd 对植物的生理功能作用更为明显^[18-19]。本研究中以紫苏种子和幼苗为材料, 研究 Spd 对盐胁迫下的紫苏相关生理生化指标的影响, 找到 Spd 对盐胁迫的缓解调节机制, 为紫苏在栽培生产中遇到的盐胁迫问题提供理论依据和解决方法, 对紫苏的大面积推广及规范紫苏的种植具有重要意义。

1 材料

供试的紫苏种子由中国医学科学院药用植物研究所提供, 经西南大学生命科学学院何平教授鉴定为 *Perilla frutescens* (L.) Britton 的干燥成熟种子, Spd 为 Sigma 公司生产。

2 方法

2.1 种子萌发生理指标的测定

选取健壮、饱满、大小一致的紫苏种子, 经消毒后用滤纸吸干。由于紫苏种子外表被覆蜡质, 所以先用蒸馏水浸泡 4 h, 再进行 3 组不同的处理: 空白对照组 (CK1)、NaCl 处理组 (CK2) 和 NaCl+Spd 处理组 (T1~T3), 见表 1。将种子放入铺有双层滤纸的培养皿中, 在培养箱中进行 (23±1) °C / (15±1) °C 的变温培养, 光照时间为 12 h, 光照强度为 2 000 lx, 每天定期在培养皿中添加 NaCl 溶液或蒸馏水。每个培养皿 50 粒种子, 3 次重复, 每天定时统计萌发数, 第 5 天计算发芽势 (G_v), 第 7 天计算发芽率 (G_r) 和发芽指数 (G_i)。计算公式如下: $G_v =$

表 1 对紫苏种子的不同处理组合

Table 1 *P. frutescens* seeds treated by different combinations

处 理	ddH ₂ O	NaCl/(mmol·L ⁻¹)	Spd/(mmol·L ⁻¹)
CK1	+	0	0
CK2	—	100	0
T1	—	100	0.10
T2	—	100	0.25
T3	—	100	0.50

“+”代表加 ddH₂O, “—”代表不加 ddH₂O

“+” means add ddH₂O, “—” means not

5 d 内发芽的种子数 / 供试的所有种子数; $G_r = 7$ d 内发芽的种子数 / 供试的所有种子数; $G_i = \sum(G_t/D_t)$; 活力指数 = $S \times G_i$ 。其中 D_t 为发芽日数, S 为平均根长, G_t 为与 D_t 相对应的每天发芽种子数。

2.2 幼苗相关生理指标的测定

选取两叶期的紫苏幼苗作为实验材料, 将幼苗从培养皿中取出, 根部用蒸馏水洗净, 然后用 1/2 Hoagland 培养液进行水培至四片真叶期, 按表 2 条件进行处理, 每个处理 15 株幼苗, 3 次重复。在喷施 Spd 时, 要对幼苗全株进行喷施, 叶片背面以滴水为限。6 d 后测量叶片的相对含水量、丙二醛 (MDA) 的量和 3 种抗氧化酶活性。

表 2 对紫苏幼苗的不同处理组合

Table 2 *P. frutescens* seedlings treated by different combinations

处理	1/2 Hoagland	NaCl/ (mmol·L ⁻¹)	Spd/ (mmol·L ⁻¹)
CK1	+	0	0
CK2	+	100	0
T1	+	100	0.10
T2	+	100	0.25
T3	+	100	0.50

“+”代表加 1/2 Hoagland 培养液

“+” means adding with 1/2 Hoagland

2.2.1 叶片相对含水量的测定 参照 He 等^[20]的方法, 先称鲜质量, 然后将叶片放入盛有蒸馏水的容器内使其充分吸收水分达到饱和, 称其饱和水分质量, 再在 105 °C 下杀青 30 min, 然后在 80 °C 下烘干至恒定质量, 3 次重复。叶片相对含水量 = (鲜质量 - 干质量) / (饱和鲜质量 - 干质量)。

2.2.2 紫苏叶片总黄酮的测定 选取紫苏幼株, 经 CK1、CK2 和 Spd (0.25 mmol/L) 3 种处理, 10 d 和 20 d 后分别 2 次测量叶片内总黄酮的量。黄酮的提取方法采用本实验室摸索出的超声辅助法进行测

定^[21], 料液比为 1:30, 50%乙醇超声提取 40 min, 然后 70 °C 水浴浸提 1 h。

2.2.3 MDA 的测定 参照 Velikova 等^[22]的硫代巴比妥酸 (TBA) 检测法, 以 $\mu\text{mol/g}$ 表示 MDA 的量。

2.2.4 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的测定 SOD 测量采用张以顺等^[23]的方法进行, 以抑制 NBT 光化还原 50%所需的酶量为 1 个酶活力单位 (U), 计算出酶活力, 以 U/g 来表示。

2.2.5 过氧化物酶 (POD) 活性的测定 POD 采用愈创木酚法进行测量^[24], 以每分钟吸光度 (A) 的变化表示酶活力的大小, 即以每分钟 A 值减小 0.01 定义为 1 个酶活力单位 (U)。

2.2.6 过氧化氢酶 (CAT) 活性的测定 CAT 采用紫外吸收法测定^[25], 以每分钟 A 值减少 0.1 定义为 1 个酶活力单位 (U)。

3 结果与分析

3.1 不同浓度 Spd 对盐胁迫下紫苏种子萌发的影响

由表 3 可以看出, 紫苏种子在不同的处理下, G_r 和 G_v 都有所不同, 与 CK1 的 G_v (52.3%) 和 G_r (60.2%) 对比可以看出, CK2 处理后的种子 G_v (34.6%) 和 G_r (40.2%) 都有显著的降低 ($P < 0.05$), 这表明 CK2 处理显著抑制了紫苏种子的正常萌发。但是当外界喷施 Spd 后, G_v 和 G_r 随着 Spd 浓度的增大呈上升趋势, 当 Spd 达到 0.25 mmol/L 时, G_v 和 G_r 达到最大, 分别为 59.7% 和 69.4%, 比单纯用 NaCl 处理分别提高了 25.1% 和 29.2%, 并且大于 CK1。但是当浓度进一步加大至 0.5 mmol/L 时, G_v 和 G_r 降低至 32.7% 和 39.4%, 甚至低于单纯用 NaCl 处理后的结果。 G_i 的变化趋势与 G_v 和 G_r 的变化趋势基本一致。经 NaCl 处理后, G_i 也是明显降低, 当外界施加 Spd 以后, G_i 逐渐升高, 当 Spd 浓度达到 0.25 mmol/L 时, G_i 最高, 达到 12.8, 并且高于 CK1 (11.6)。但是当 Spd 浓度达到 0.5 mmol/L 时, G_i 又降低至 3.7。总的来说, 不管是 G_v 、 G_r 还是 G_i , 其变化趋势都是基本一致, 在用 CK2 处理后多项生理指标都显著降低, 说明 NaCl 抑制了紫苏种子的正常萌发, 而外施 Spd 则有效地缓解了 NaCl 的抑制作用, 并且当 Spd 浓度达到 0.25 mmol/L 时, G_r 等各项指标均达到最大值, 且高于 CK1。

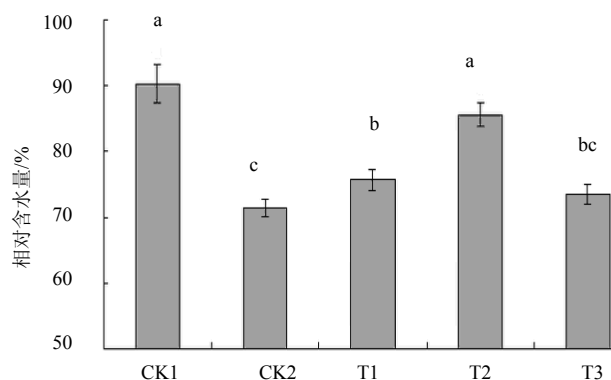
3.2 紫苏幼苗的相关生理指标

3.2.1 叶片相对含水量的测定结果 由图 1 可以看出, CK1 处理的叶片含水量为 91.3%, 当单独用 NaCl 处理后, 叶片相对含水量有较显著的降低, 降至

表 3 紫苏种子萌发的相关生理指标

Table 3 Some physiological indexes of *P. frutescens* seeds

不同处理	$G_v/\%$	$G_r/\%$	G_i
CK1	52.3±1.8	60.2±2.5	11.6±0.8
CK2	34.6±0.8	40.2±0.9	3.8±0.2
T1	41.8±1.2	52.3±1.2	7.5±1.3
T2	59.7±2.8	69.4±3.1	12.8±1.7
T3	32.7±0.7	39.4±1.1	3.7±0.4



不同小写字母表示各处理间在 0.05 水平有显著差异
Different normal letters mean significant differences
among treatments at 0.05 level, same as below

图 1 紫苏幼苗叶片相对含水量

Fig. 1 Relative water content in leaves of *P. frutescens* seedlings

71.4%。但是当施加外源 Spd 后, 叶片相对含水量降低趋势有所减缓, 当 Spd 浓度达到 0.25 mmol/L 时, 其叶片相对含水量为 85.6%, 显著高于 CK2 处理后的结果。浓度进一步加大至 0.50 mmol/L 时, 叶片相对含水量又开始下降, 但是仍然要高于 CK2。在本实验设计的 3 个 Spd 浓度范围内, 均不同程度地缓解由 NaCl 胁迫而引起的相对含水量下降的现象, 特别是当 Spd 浓度为 0.25 mmol/L 时, 效果更加显著。这说明外源 Spd 能有效地缓解幼苗在盐胁迫下的相对含水量降低的发生。

3.2.2 对 MDA 水平的影响 由表 4 可以看出, 正常情况下 CK1 处理的幼苗 MDA 的量较低, 仅为 0.08 $\mu\text{mol/g}$, 但是经过 CK2 处理后, MDA 的量有较为显著的升高, 为 CK1 的 3.8 倍。当施加外源 Spd 后, MDA 量的升高速率减缓, 当 Spd 浓度达到 0.25 mmol/L 时, MDA 量最小, 仅为 CK2 处理的 41.9%。这说明不同浓度的 Spd 对减缓盐胁迫下植物体内 MDA 量升高都具有一定的效果, 特别是在 0.25 mmol/L 下具有显著的效果。

表 4 紫苏幼苗的相关生理指标

不同处理	MDA/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$)	SOD/ ($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$)	POD/ ($\text{U}\cdot\text{mg}^{-1}$)	CAT/ ($\text{U}\cdot\text{mg}^{-1}$)
CK1	0.08 ± 0.01	32.5 ± 1.8	3.2 ± 0.3	3.2 ± 0.4
CK2	0.31 ± 0.03	46.3 ± 1.9	4.8 ± 0.4	5.3 ± 0.3
T1	0.22 ± 0.02	60.8 ± 2.2	7.6 ± 0.6	7.2 ± 0.7
T2	0.13 ± 0.01	72.4 ± 2.8	8.7 ± 0.8	8.8 ± 0.6
T3	0.28 ± 0.02	52.2 ± 1.7	7.2 ± 0.4	7.1 ± 0.3

3.2.3 SOD、POD 和 CAT 3 种抗氧化酶活性的变化 由表 4 可以看出, 经过外源 Spd 处理后, 的紫苏幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 的活性与 CK1 和 CK2 相比, 均有不同程度的提高, 3 种酶的活性均在 0.25 mmol/L 浓度的 Spd 处理后达到最大值, 分别为 72.4 U/g、8.7 U/mg、8.8 U/mg。当 Spd 浓度达到 0.50 mmol/L 时, 酶活性较 0.25 mmol/L 时有所降低, 但仍然高于 CK2。这说明 3 种抗氧化酶在紫苏幼苗受到胁迫时通过提高酶活性抵抗系统产生的活性氧 (reactive oxygen species, ROS), 特别是当施加外源 Spd 后, 能够有效提高酶的活性。

3.2.4 紫苏叶片总黄酮的变化 由图 2 可以看出, 紫苏经过 10 d 和 20 d 处理后黄酮量发生了变化, 在经过各处理 10 d 后, 各处理间紫苏叶片的黄酮量都有不同程度变化, 经过 CK2 处理后的黄酮量略有升高, 但是与 CK1 处理相比差异不显著。经过 20 d 处理后, 黄酮量则发生了显著的变化, 其中 CK2 处理后黄酮量迅速降低, 与各处理差异显著。无论是 10 d 或 20 d 时, 经过 Spd 处理后的紫苏叶片黄酮量与 CK1 相比, 都略有提高, 但是在经过 20 d 后, Spd 处理的结果却显著高于 CK2。这说明黄酮类物质在受到盐胁迫时, 会在短时间内升高, 但是升高幅度不大。随着胁迫时间的延长, 黄酮类物质的量会逐渐降低, 而且降低幅度较大, 与 CK1 相比差异显著。从总的过程来看, 盐胁迫对黄酮量的变化趋势是降低的, 而 Spd 处理减缓了黄酮降低的趋势, 甚至还使黄酮类物质有略微的升高, 这说明 Spd 对维持盐胁迫下植物体黄酮量有重要作用。

4 讨论

4.1 Spd 处理下的紫苏种子的萌发生理

种子萌发是植物体生长中比较重要的阶段, 直接影响到植物体后期的生长发育和形态, 从而会间接影响到产量, 因此种子能够迅速整齐地萌发, 是获得高产、稳产的基础。多胺类物质作为一种生长

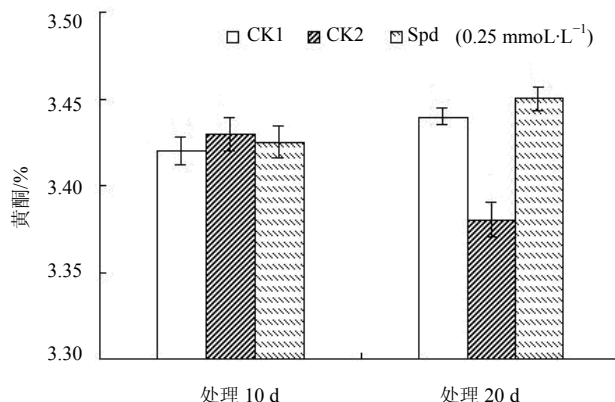


图 2 紫苏叶片总黄酮量

Fig. 2 Content of flavonoids in leaves of *P. frutescens* seedlings

调节剂, 对盐胁迫下的种子萌发具有较好的促进作用。 G_v 是用来测试种子发芽的速度和整齐度的, 是检测种子质量的重要指标之一。 G_r 是检测种子质量的重要指标之一, 农业生产上常常依此来计算用种量。 G_i 同样可以反映种子的发芽质量, G_i 高就说明该种子发芽所用的时间短, 发芽速度快。本实验中, 经过 Spd 处理后的紫苏种子的 G_v 、 G_r 和 G_i 相对于 CK2 来说, 都有不同程度的提高, 而且 G_v 和 G_i 都较高, 说明 Spd 处理可以有效地提高紫苏种子在盐胁迫下的萌发能力。

4.2 叶片的相对含水量和总黄酮量

盐胁迫对大多数植物造成的最大伤害就是植物从外界吸水困难, 由于细胞外的渗透势增大, 所以细胞不仅从外界吸水困难, 还会引起细胞失水。在本研究中, 单纯用 NaCl 处理后, 植物体的相对含水量迅速从 91.3% (CK1) 降到 71.4% (CK2), 但是当使用 Spd 处理后, 叶片相对含水量下降的速度减慢, 极大地缓解了失水程度。多胺类物质可以调节保卫细胞质膜上 K^+ 通道大小和气孔的孔径, 减少水分的丢失^[25]。因此, 通过进行 Spd 处理能够延缓盐胁迫下紫苏幼苗叶片水分的散失。总黄酮在盐胁迫初期的变化是略有升高的, 但是随着胁迫时间的延长, 其量有较大幅度的降低, 所以盐胁迫对其总的趋势是降低了总黄酮的量。这可能是由于盐胁迫降低了植物体内的多项生理代谢进程, 从而影响了黄酮类物质的合成。但是 Spd 处理减缓了黄酮降低的趋势, 甚至还使黄酮类物质略微升高, 这说明 Spd 对维持盐胁迫下植物体黄酮量有重要作用。

4.3 Spd 对盐胁迫下紫苏幼苗叶片 MDA 的量和抗氧化系统的影响

盐胁迫对植物的伤害很大程度上是通过破坏细胞生物膜的生理功能引起的,主要表现在细胞膜结构破坏和功能紊乱以及透性发生变化,而细胞膜的破坏将加速整个细胞的伤害^[26]。盐胁迫可引起体内 ROS 产生,从而进一步导致膜脂发生过氧化作用,而 MDA 又是膜脂过氧化物的主要产物,所以当植物体受到盐胁迫时,其体内的 MDA 量会升高,并且氧化程度越高,其量越高。由于 ROS 的增加,细胞体内的抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)活性都会有所升高以清除产生的 ROS。在本研究中,单独用盐胁迫时,紫苏叶片中的 MDA 量升高程度最大,但经过 Spd 处理后,MDA 量升高程度有所减缓,主要是 Spd 处理后提高了紫苏幼苗叶片细胞膜的稳定性和完整性,从而减少了 MDA 的产生。而抗氧化酶的活性在经过 Spd 处理后均有不同程度的提高,主要是因为细胞通过增加酶活性来清除植物体内的 ROS。

多胺在生理条件下具有多聚阳离子的特性,可与核酸的酸性位点和细胞膜磷脂相结合,阻止盐胁迫下大分子的降解,缓解膜伤害。Spd 通过维持细胞膜的完整性,阻止超氧阴离子产生,或抑制蛋白酶和 Rnase 的活性来提高植物的抗逆性。Spd 可以作为信号调动因子参与逆境下信号的传递过程,提高短期盐胁迫下植株幼苗的耐盐性。有关研究表明,盐胁迫下有关外源多胺能通过抑制淀粉酶和蛋白酶的活性,提高核酸和蛋白质的量,从而影响生长^[27],而蛋白激酶又可以调节非组蛋白的磷酸化作用。并且外源多胺可以提高细胞可溶性蛋白的量,使蛋白表达发生变化,某些光合色素和核酸的量会升高,这也有可能是缓解盐胁迫对紫苏造成伤害的原因之一。另外多胺不仅是阳离子,而且是 H⁺的载体,通过歧化反应来有效清除活性氧,稳定生物膜,提高植株抗盐性,这也可能是缓解盐胁迫的因素之一。

马玉涛等^[28]的研究结果表明,紫苏种子在 160 mmol/L 的 NaCl 下,仍然表现出一定的抗性,萌发率仍然较高。而在本实验中所用的盐胁迫的浓度为 100 mmol/L,即在此浓度下,紫苏种子的萌发就表现出了明显的抑制,这可能与实验中所用的发芽基质有关(本实验所用的基质为双层滤纸),也可能与所选的紫苏品种有关。乔绍俊等^[29]的研究结果表明不同基因性的紫苏种子抗盐性有较大的差别。在实际的生产中,应该根据种植地的实际情况选用合适的品种,以便提高紫苏的产量和品质。

综上所述,通过 Spd 处理可以显著提高盐胁迫下紫苏种子的发芽能力,各项生理指标均有较好的体现。Spd 对幼苗的处理,延缓了植物体叶片相对含水量的减少,减少了 MDA 的产生量,减缓了对细胞膜的伤害作用,提高了紫苏幼苗叶片细胞内抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)的活性,为清除细胞内氧自由基提供了条件。Spd 对紫苏种子及幼苗的处理缓解了 NaCl 对其的胁迫作用,这在农业栽培生产中具有重要的意义。在不同程度盐渍地的农业栽培中,可以通过在播种前以适宜浓度的 Spd 进行预处理,提高种子萌发能力,降低盐胁迫的伤害。

参考文献

- [1] 中国药典 [S]. 一部. 2010.
- [2] 赵中振,肖培根. 当代药用植物典 [M]. 上海: 世界图书出版社, 2007.
- [3] 余小林,徐步前,胡卓炎,等. 两种紫苏水溶性色素物质化学性质的研究 [J]. 华南农业大学学报, 2001, 22(1): 85-87.
- [4] 付煜荣,张万明,陈桂敏,等. 景天三七中没食子酸和总酚酸含量测定 [J]. 中成药, 2006, 28(7): 1016.
- [5] 刘大川,王 静,苏望懿,等. 紫苏植物的开发研究 [J]. 中国油脂, 2001(5): 7-8.
- [6] 王 薇,余陈欢,吴巧凤. 响应面分析法优化白苏中总黄酮的超声提取工艺 [J]. 中药材, 2007, 30(12): 1606.
- [7] 张春平,何 平,何俊星,等. 不同处理对药用紫苏种子萌发特性的影响 [J]. 中草药, 2010, 41(8): 1361-1365.
- [8] 刘 蓉,唐 方. 紫苏提取物对肢体缺血再灌注大鼠结肠环行肌条运动的影响 [J]. 中草药, 2008, 39(10): 1540-1542.
- [9] 胡浩斌,郑旭东,刘富顺,等. 东紫苏根中的 5 种酚性成分 [J]. 中草药, 2007, 38(3): 329-332.
- [10] 冯蓉洁,吕佩惠,盛振华,等. 紫苏提取物抗氧化活性及酚性成分的研究 [J]. 时珍国医国药, 2009, 20(5): 1165-1167.
- [11] Takagi S, Nakagomi K, Sakakane Y. Anti-allergic activity of glycopeptide isolated from *Perilla frutescens* Britton [J]. *Wakan Iyakugaku Zasshi*, 2001, 18(6): 239-244.
- [12] 段辉国,赵俊茗,张轩波,等. 亚精胺预处理对 NaCl 胁迫下青稞幼苗生理特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(6): 1220-1225.
- [13] Martin-Tanguy J. Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches) [J]. *Plant Growth Regul*, 2001, 34(1): 135-148.
- [14] 李 璟,胡晓辉,郭世荣,等. 外源亚精胺对根际低氧胁迫下黄瓜幼苗根系多胺含量和抗氧化酶活性的影响 [J]. 植物生态学报, 2006, 30(1): 118-123.

- [15] Zeid I M. Response of bean (*Phaseolus vulgaris*) to exogenous putrescine treatment under salinity stress [J]. *Pakistan J Biol Sci*, 2004, 7: (5): 219-225.
- [16] Roy P, Niyogi K, Sengupta D N, *et al*. Spermidine treatment to rice seedlings recovers salinity stress-induced damage of plasma membrane and PM-bound H⁺-ATPase in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars [J]. *Plant Sci*, 2005, 168(3): 583-591.
- [17] 张春平, 何平, 韦品祥, 等. 外源 5-氨基乙酰丙酸对盐胁迫下紫苏种子萌发及幼苗抗氧化酶活性的影响 [J]. 中草药, 2011, 42(6): 1194-1200.
- [18] Kasukabe Y, He L X, Nada K, *et al*. Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and upregulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Phys*, 2004, 45(6): 712-722.
- [19] Kasukabe Y, He L X, Watakabe Y, *et al*. Improvement of environmental stress tolerance of sweet potato by introduction of genes for spermidine synthase [J]. *Plant Biotechnol*, 2006, 23(1): 75-83.
- [20] He J X, Wang J, Ling H G. Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves [J]. *Physiol Plant*, 1995, 93(4): 771-777.
- [21] 王薇, 余陈欢, 吴巧凤. 响应面分析法优化白苏中总黄酮的超声提取工艺 [J]. 中药材, 2007, 30(12): 1606-1608.
- [22] 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(2): 59-66.
- [23] 张以顺, 黄霞, 陈云凤. 植物生理学实验教程 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [24] 郝再彬, 苍晶, 徐仲. 植物生理实验 [M]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学出版社, 2004.
- [25] Liu K, Fu H H, Bei Q X, *et al*. Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movement [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124(3): 1315-1326.
- [26] 赵福庚, 孙诚, 刘友良, 等. 盐胁迫对大麦幼苗质膜、液泡膜上共价和非共价结合多胺含量的影响 [J]. 植物学报, 2000, 42(9): 920-926.
- [27] Krishnamurthy R. Amelioration of salinity effect in salt tolerant rice (*Oryza sativa* L.) by foliar application of putrescine [J]. *Plant Cell Physiol*, 1991, 32(7): 699-730.
- [28] 马玉涛, 惠荣奎, 刘焰. 紫苏种子萌发特性的研究 [J]. 种子, 2009, 28(11): 49-51.
- [29] 乔绍俊, 李会珍, 张志军, 等. 盐胁迫对不同基因型紫苏种子萌发、幼苗生长和生理特征的影响 [J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(4): 499-502.