DOI：10.11766/trxb202002180051

陈军，关欣，范翠枝，赵海燕，吴馨怡，韩鹰，顾志壮，郑青松，郑春芳. 盐胁迫对番茄种子萌发中多胺形态变化和抗氧化的影响[J]. 土壤学报，2021，58（6）：1598–1609

CHEN Jun，GUAN Xin，FAN Cuizhi，ZHAO Haiyan，WU Xinyi，HAN Ying，GU Zhizhuang，ZHENG Qingsong，ZHENG Chunfang. Effects of Salt Stress on Form of Polyamine and Antioxidation in Germinating Tomato [J]. Acta Pedologica Sinica，2021，58（6）：1598–1609.

盐胁迫对番茄种子萌发中多胺形态变化和抗氧化的影响*

陈 军[1]，关 欣[2, 3]，范翠枝[3]，赵海燕[3]，吴馨怡[3]，韩 鹰[1]，顾志壮[3]，郑青松[3, 4]，郑春芳[2]

（1. 苏州农业职业技术学院园艺科技学院，江苏苏州 215008；2. 温州大学生命与环境科学学院，浙江温州 325035；3. 南京农业大学资源与环境科学学院，南京 210095；4. 绵阳师范学院四川县域经济发展研究中心，四川绵阳 621000）

摘 要：以番茄“合作 903”为材料，研究 25～200 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫对其种子发芽、种子活力指数（SVI）、丙二醛（MDA）含量、保护酶活性、溶质积累和不同形态多胺含量的影响。结果表明：25、50 mmol·L^{-1} NaCl 处理 7 d，不影响番茄种子发芽率，但显著降低 SVI；随着盐处理浓度上升，发芽率和 SVI 均显著下降。分别以种子发芽率和 SVI 为因变量，NaCl 处理浓度为自变量，种子萌发和萌发后幼苗建成的耐盐阈值分别为 106.1 mmol·L^{-1} NaCl（0.62%）和 43.38 mmol·L^{-1} NaCl（0.25%）。随着 NaCl 处理浓度上升，萌发种子 MDA 含量显著上升，保护酶活性、可溶性蛋白（SP）和可溶性糖（SS）均上升，游离态腐胺（fPut）、游离态亚精胺（fSpd）和游离态精胺（fSpm）、（fSpd+fSpm）/fPut 均显著上升，束缚态腐胺（bPut）、束缚态亚精胺（bSpd）、束缚态精胺（bSpm）均显著增加，而（bSpd+bSpm）/bPut 变化不明显。与对照相比，50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，番茄萌发种子结合态亚精胺（cSpd）、结合态精胺（cSpm）含量及（cSpd+cSpm）/cPut 均极显著上升，随着 NaCl 处理浓度上升，cPut、cSpd、cSpm 含量及（cSpd+cSpm）/cPut 均逐渐下降。综上所述，盐胁迫延缓、抑制番茄种子萌发，对于萌发后幼苗的建成抑制作用更强。番茄种子萌发阶段对盐分具有一定的抗性，主要由于番茄萌发种子中多胺代谢在盐胁迫下呈现（fSpd+fSpm）/fPut 比值的急剧上升、cSpd 和 cSpm 含量的显著上升和束缚态各多胺的显著积累，同时 SS 和 SP 的积累随盐胁迫加剧显著积累，从而提高了萌发种子的抗氧化和渗透调节能力；但是在高盐（150 mmol·L^{-1} NaCl）下，cSpd 和 cSpm 的上升调控作用明显减弱，而束缚态各多胺、fSpd 和 fSpm 的上升以及 SS 和 SP 积累调控作用仍在增强。

关键词：番茄；NaCl 胁迫；萌发；抗氧化；溶质积累；多胺代谢

中图分类号：Q945.78　　**文献标志码：**A

Effects of Salt Stress on Form of Polyamine and Antioxidation in Germinating Tomato Seed

CHEN Jun[1], GUAN Xin[2, 3], FAN Cuizhi[3], ZHAO Haiyan[3], WU Xinyi[3], HAN Ying[1], GU Zhizhuang[3], ZHENG

* 国家自然科学基金项目（31672141）、江苏省现代农业（蔬菜）产业技术体系-苏州推广示范基地项目（JATS[2019]364）和温州市科技计划项目（N20180001）共同资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China（No. 31672141），the Modern Agriculture（vegetable）Industry Technology System of Jiangsu Province- the Extension Demonstration Base Program of Suzhou City of Jiangsu Province（No. JATS[2019]364）and the Science and Technology Program of Wenzhou City of Zhejiang Province（No. N20180001）

† 通讯作者 Corresponding author，E-mails：qszheng@njau.edu.cn；20195101@wzu.edu.cn

作者简介：陈军（1976—），男，江苏盐城人，副教授，主要研究方向：蔬菜栽培生理与生产技术。E-mail：chenjun@szai.edu.cn

收稿日期：2020–02–18；收到修改稿日期：2020–06–08；网络首发日期（www.cnki.net）：2020–09–08

Qingsong[3, 4†], ZHENG Chunfang[2†]

(1. *College of Horticulture and Technology*, *Suzhou Polytechnic Institute of Agriculture*, *Suzhou*, *Jiangsu* 215008, *China*; 2. *College of life and Environmental Sciences*, *Wenzhou University*, *Wenzhou*, *Zhejiang* 325035, *China*; 3. *College of Resources and Environmental Science*, *Nanjing Agricultural University*, *Nanjing* 210095, *China*; 4. *Research Center of Sichuan County Economy Development*, *Mianyang Normal University*, *Mianyang*, *Sichuan* 621000, *China*)

Abstract: 【Objective】 Tomato is one of the fruit and vegetable crops cultivated with the highest economic benefits in open fields and greenhouses. It is of great necessity to explore salt tolerance of germinating tomato seeds and its mechanism, especially changes in polyamine metabolism in the seeds. 【Method】In this study, Impacts of NaCl stress on seed germination percentage (SGP) and development of radical and hypocotyl, seed water content (SWC), seed vigor index (SVI), Malondialdehyde (MDA) content, protective enzyme activity, solute accumulation and contents of various forms of polyamine of/in the seeds of tomato, "Hezuo 903" in variety were studied.【Result】When the soil was treated with 25 or 50 mmol·L^{-1} NaCl for seven days, germination of tomato seeds was slightly delayed, but SGP was not affected, however, SVI of the tomato decreased significantly. With rising salt concentration in the treatment, both the SGP and SVI decreased significantly. With SGP and SVI cited as dependent variables, and NaCl concentration in the treatment as independent variable, salt tolerance threshold for seed germination and seedling establishment was 106.1 mmol·L^{-1} NaCl (0.62%) and 43.38 mmol·L^{-1} NaCl (0.25%), respectively. With rising NaCl concentration, MDA content, soluble protein (SP) content and the activities of enzymes like SOD, POD and CAT in germinating seeds were increased significantly, also, the contents of fPut, fSpd, fSpm, (fSpd+fSpm)/fPut, bPut, bSpd, and bSpm in the germinating tomato seeds all increased significantly, but (bSpd+bSpm)/bPut did not change much. Compared with the seeds in CK, the seeds treated with 50 mmol L^{-1} NaCl did not change much in conjugated Put (cPut), but increased significantly in the contents of cSpd, and cSpm and the ratio of (cSpd+cSpm)/cPut. With increasing NaCl concentration, the seeds declined gradually in cPut, cSpd, cSpm and (cSpd+cSpm)/cPut. It was also found that salt stress significantly reduced the content of total polyamines (TPAs) and free total polyamines (fPAs) in germinating tomato seeds, but increased the content of free total polyamines with rising NaCl concentration. 【Conclusion】Salinity delays and even inhibits germination of tomato seeds, and has a much stronger inhibitory effect on establishment of the seedlings after germination. Tomato seeds per se have certain salt tolerance during their germination phase mainly due to the drastic increase in (fSpd+fSpm)/fPut, cSpd, cSpm, and significant accumulation of all the forms of bound polyamines, SS and SP in the seeds under salt stress, thus raising the seeds' antioxdation and osmotic adjustment capacities. However, when salt reaches as high as 150 mmol · L^{-1} NaCl, the effects of salt stress raising cSpd and cSpm weaken, while the effects raising bound polyamine of all forms, fSpd and fSpm, and regulating SS and SP accumulation are still intensify.

Key words: Tomato; Salt stress; Germination; Antioxadation; Solute accumulation; Polyamine form

土壤盐渍化是典型的非生物逆境之一。中国盐渍化土壤面积约 366 500 km^2,在全球各国排第 3 位，严重抑制植物生长，导致作物产量和品质下降，威胁着农业生产的可持续发展，也限制了经济发展和生活质量的提升[1]。盐渍产生的渗透胁迫和离子毒害，导致种子很低的发芽率，从而显著降低植物生产和农业产量[2]。番茄（*Solanum lycopersicum*）是一种世界性果蔬，具有很好的气候适应性，从热带到温带，甚至北极圈的一些区域均可栽培种植[3]。番茄也是露地和设施栽培产量高、营养丰富和经济效益最高的果蔬之一[4]。而番茄为对盐中度敏感的作物[5]，且又主要种植在世界温暖和干旱地区，这些地区的土壤通常盐度较高。因此，了解番茄等作物对盐渍的响应和忍受机制，深入挖掘土壤生物学潜力，就显得迫切而有现实意义[4, 6]。

高盐分延迟番茄种子萌发、降低其发芽率、降低其幼苗素质[7-9]，而其相关的机理探讨甚少，且已有的研究主要集中在抗氧化[7, 10-11]、离子平衡[12-13]，也有探讨其内在的激素平衡的变化[14-15]。目前有关番茄抵抗盐胁迫中内源多胺（PAs）的作用研究甚少，主要集中于番茄植株中内源游离多胺代谢的研究，而番茄多胺代谢中不同形态与抗盐关系的研究极为匮缺，番茄种子萌发中不同形态多胺变化的研究目前尚未触及。PAs 被确定为新型的植物

生长物质，属于脂肪族含氮碱类，广泛存在于植物界，也具有很广泛的生理作用。PAs 不仅具有植物激素的一些特性，而且它们本身还是抗氧化非酶物质[16]。此外，PAs 还可作为小分子的有机溶质直接起渗透调节作用。PAs 代谢或平衡缓解植物盐害的文献较多。最近几年有关盐胁迫下植物 PAs 代谢，如 PAs 的不同水平和不同化学形态、PAs 合成酶活力及其基因表达等文献报告也日渐增多。诸多研究表明，植物在盐适应中 PAs 水平是上升的，但也有文献表明在盐适应过程中一些植物 PAs 水平是下降的[17]。甚至有研究[5]发现在盐胁迫下番茄生长的幼苗期和坐果期 PAs 水平上升，而其开花期 PAs 水平却又下降的现象。无论是上升还是下降，PAs 的诸多生理作用并未被清楚解释或阐述。一些研究表明渗透胁迫下游离态腐胺（fPut）上升是伤害性反应，而游离态亚精胺（fSpd）和游离态精胺（fSpm）含量的上升能提高植物的抗逆性[5, 16]。抗逆性强的植物为了解除 fPut 的毒害，一方面能通过 S-腺苷蛋氨酸脱羧酶作用使腐胺（Put）向亚精胺（Spd）和精胺（Spm）转化，另一方面使游离态腐胺（fPut）向结合态 Put（cPut）或/和束缚态 Put（bPut）转化。通过这两方面的转化，从而提高了植物体内（fSpd+fSpm）/fPut 的比值[18]。结合态 PAs（cPAs）是指高氯酸可溶性结合态的 PAs，即 fPAs 以酰胺键与一些小分子物质如肉桂酸、阿魏酸及香豆酸等以共价键结合的 PAs。cPAs 有两种类型：碱性酰胺和中性酰胺。前者为水溶性，具有初级胺的功能，主要由脂肪族二胺和多胺如 Put、Spd、Spm 等与轻基肉桂酸等共价结合而成；后者为水不溶性，无电离性质，由脂肪族和芳香族胺如酪胺、多巴胺、色胺等作为胺底物构成。cPAs 形成分子屏障，抵御外界不良因素侵染。cSpd 和 cSpm 可有效清除 ROS，具有较其游离态更高的抗氧化能力[18-19]。束缚态 PAs（bPAs）是指高氯酸不溶性结合态 PAs，即 fPAs 与生物大分子如蛋白质、糖醛酸或木质素等以共价键结合而成的多胺。这些结合态多胺参与了细胞内蛋白质的交联，对蛋白合成过程中的结构修饰，具有稳定细胞中蛋白成分的作用。束缚态多胺通过大分子的交联稳定细胞内成分[18, 20]。本研究采用目前在江苏各地推广使用较好的杂交番茄“合作 903”为材料，研究了不同浓度 NaCl 胁迫对番茄种子萌发、幼苗生长、溶质积累、抗氧化及不同形态和种类多胺含量的变化，揭示番茄种子萌发对盐分的响应机制，尤其多胺的代谢变化，以期为番茄的耐盐栽培和育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

以番茄（*Solanum lycopersicum*）品种“合作 903”为试验材料。番茄种子表面消毒并用蒸馏水清洗干净后，选取健壮、饱满、大小一致的种子转入直径 12 cm、高度 5 cm 的发芽盒中，进行不同盐处理，即向发芽盒中加入分别为 0、25、50、100、150、175、200 mmol·L^{-1} NaCl 溶液，分别表示为 CK、S25、S50、S100、S150、S175、S200 处理，每个处理设 5 个重复，置于 25℃恒温培养箱中进行暗培养 7 d，培养期间始终保持滤纸湿润，即倾斜时盒底无溶液集聚。种子以露白为萌发标准，每天统计各处理的发芽数，7 d 后收样，将萌发种子（去壳）用蒸馏水清洗干净，用吸水纸吸干表面水分，进行下列指标的测定和计算。

1.2 发芽率和种子活力指数测定

每天统计各处理的番茄种子发芽率。用万分之一电子天平（Sartorius，美国）称量萌发种子的鲜物质量（FW）。参考 Ahammed 等[21]文献计算发芽势、发芽率和发芽指数（GI），参考 Wu 等[22]文献计算种子活力指数（SVI）。

发芽势/%=（规定 3 d 内发芽种子数/供检测的种子数）×100

发芽率/%=（规定 7d 内发芽种子数/供检测的种子数）×100

GI=ΣGt/Dt（Gt 指第 *t* 天的发芽率，Dt 指相应的发芽天数）

SVI=单个萌发种子鲜物质量×发芽指数

1.3 丙二醛、可溶性糖和可溶性蛋白含量测定

参考王学奎和黄见良[23]文献，采用硫代巴比妥酸法测定萌发种子丙二醛（MDA）含量，蒽酮比色法测定萌发种子可溶性糖（SS）含量，Folin-酚试剂法测定萌发种子可溶性蛋白（SP）含量。

1.4　番茄萌发种子保护酶系统活性测定

参考王学奎和黄见良[23]文献，称取 0.5 g 萌发种子鲜样用 5 mL 0.05 mol·L^{-1} 磷酸缓冲液（pH 7.8）进行冰浴研磨，离心（4 000 r·min^{-1}，4℃）15 min，取上清液进行相应抗氧化酶活性测定。超氧化物歧化酶（SOD）活性采用氮蓝四唑（NBT）还原法测定，SOD 活性单以抑制 NBT 光化还原的 50%为一个酶活性单位（U）表示；过氧化氢酶（CAT）活性采用紫外吸收法测定，以每分钟光密度 240（OD240）减少 0.1 的酶量为 1 个酶活性单位（U）；过氧化物酶（POD）活性采用愈创木酚比色法测定，以每分钟 OD470 变化 0.01 为 1 个过氧化物酶活性单位（U）。

1.5　番茄萌发种子不同形态多胺含量测定

参照刘金隆[24]方法提取游离态、结合态和束缚态多胺，并稍加修改。称取萌发种子鲜样 2 g，加入预冷的 5%高氯酸 2 mL 冰浴研磨成匀浆后，再加入 4 mL 5%高氯酸混匀后转入离心管中，4℃浸提过夜后离心（14 000 ×g，20 min，4℃）。分别收集上清液和沉淀，上清液用于测定游离态多胺和结合态多胺含量，沉淀则用于测定束缚态多胺含量。

游离态多胺（Free polyamines，fPAs）含量的测定：吸取 1 mL 上清液，加入 1 mL 丹磺酰氯（10 mg·mL^{-1}，溶于丙酮）和 1 mL 饱和 Na_2CO_3，混匀后于 60℃水浴 15 min，然后加入 0.5 mL 脯氨酸（100 mg·mL^{-1}）终止反应。室温下冷却后用 2 mL 甲苯萃取，吸取有机相甲苯后于 40℃下用氮气吹干，溶于 1 mL 乙腈，过滤后取 20 μL 样品用高效液相色谱仪（HPLC，Agilent Technologies 1200，美国）进行检测分析，柱子为 C18 柱，洗脱采用梯度洗脱方法[24]，流速为 1.5 mL·min^{-1}，柱温为 30℃，检测波长为 254 nm，用荧光检测器检测。以 Put、Spd、Spm（购于 Sigma 公司）作标准曲线。

结合态多胺（Conjugated polyamines，cPAs）含量测定：吸取 2 mL 上清液于安瓿瓶中，加入 2 mL 12 mol·L^{-1} HCl，将安瓿瓶封口于 110℃下酸解 18 h，使结合态多胺转变为游离态多胺，然后在 80℃下水浴蒸干多余的 HCl，向其中加入 3 mL 5%高氯酸重悬，离心（14 000 ×g，10 min，4℃），之后测定步骤同游离态多胺含量的测定，然后进行 HPLC 分析，酸解中总多胺含量减去游离态多胺含量获得结合态多胺含量。

束缚态多胺（Bound polyamines，bPAs）含量测定：沉淀用 5%高氯酸清洗 4 次，然后加入 4 mL NaOH 用力涡旋震荡溶解，离心（14 000 ×g，20 min，4℃），吸取 2 mL 上清液，按照结合态 Put、Spd、Spm 含量测定方法，HPLC 分析。

1.6　数据处理与统计分析

利用 Microsoft Excel2013、IBM SPSS 20.0 软件进行数据的处理、统计分析，数据均为“平均数±标准差”格式，采用邓肯（Duncan）新复极差测验法（P<0.05）进行单因素显著性方差分析。

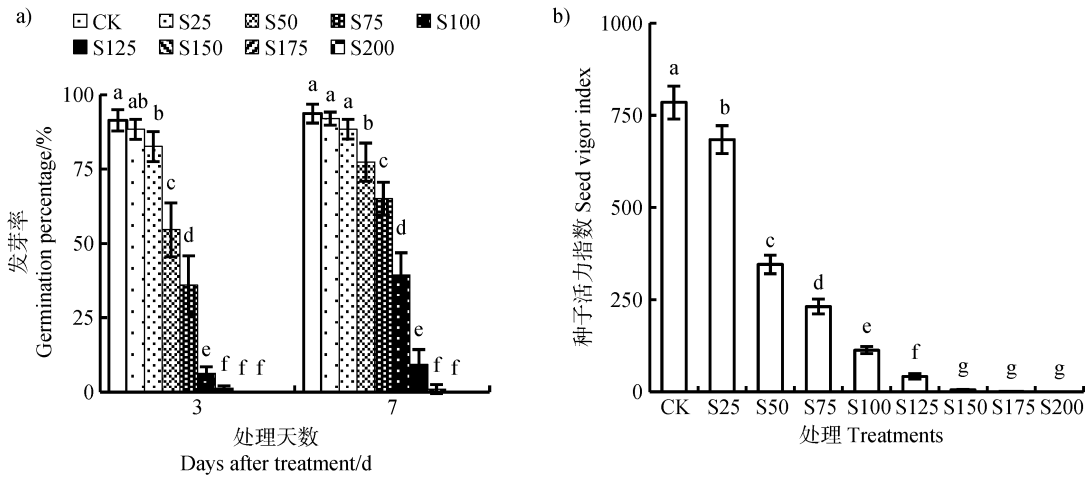
2　结　果

2.1　不同浓度 NaCl 处理对番茄种子发芽和种子活力指数的影响

图 1a）所示，25 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，番茄种子有轻微的延迟发芽现象，但是发芽势和发芽率均不受影响（P>0.05）；50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，明显延迟发芽，发芽势显著下降（P<0.05），但发芽率不受显著影响；75 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，明显延迟发芽，显著降低发芽势和发芽率，分别较对照降低 40%和 17%；100 mmol·L^{-1} NaCl 处理发芽势和发芽率分别较对照降低 61%和 58%；盐处理浓度进一步上升，番茄种子发芽率极显著下降，在 200 mmol·L^{-1} NaCl 处理下 7 d，均无种子萌发。25 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，番茄种子活力指数（SVI）显著下降，随着 NaCl 浓度上升，SVI 显著下降。当处理盐度达到 150 mmol·L^{-1} NaCl，SVI 降至 5.91；当盐浓度高达 175 和 200 mmol·L^{-1} NaCl，SVI 进一步分别降至 0.49 和 0。

2.2　番茄种子萌发的耐盐阈值确定

以番茄种子发芽率为因变量，NaCl 处理浓度为自变量，通过拟合曲线估计，建立回归方程（图 2）发现，种子发芽率、种子活力指数与 NaCl 处理浓度的回归方程分别为：$y=(4\times10^{-7})x^4-0.000\,1x^3+0.006\,1x^2-0.171\,3x+93.73$（$R^2=0.996\,1$）和 $y=(-2\times10^{-6})x^4+0.000\,8x^3-0.071\,4x^2-6.037x+803.6$（$R^2=0.986\,8$）。以种子发芽率或种子活力指数较对照下降 50%为标准计算，得出番茄“合作 903”种子萌发和萌发后生长的耐盐阈值分别为 106.1 mmol·L^{-1} NaCl（0.62%）和 43.38 mmol·L^{-1} NaCl（0.25%）。



注：CK、S25、S50、S100、S150、S175、S200 处理分别表示 0、25、50、100、150、175、200 mmol·L^{-1} NaCl 溶液。

图 1a）同簇柱上、图 1b）柱上不同的小写字母表示处理间差异显著（P<0.05）。下图统计分析同图 1b）。Note：CK，S25，S50，S100，S150，S175，S200 represent 0，25，50，100，150，175，200 mmol·L^{-1} NaCl solutions，respectively. The different lower-case letters on the columns in same cluster(Fig. 1a))and on the columns in Fig. 1b)mean significant difference at the level of 5%. The statistical analysis in the figure below is the same as that in figure 1b ）.

图 1 不同浓度 NaCl 处理下番茄种子发芽率（a））和种子活力指数（b））

Fig. 1 Effects of different NaCl concentration treatments on germination percentage（a））and vigor index（b））of tomato seeds

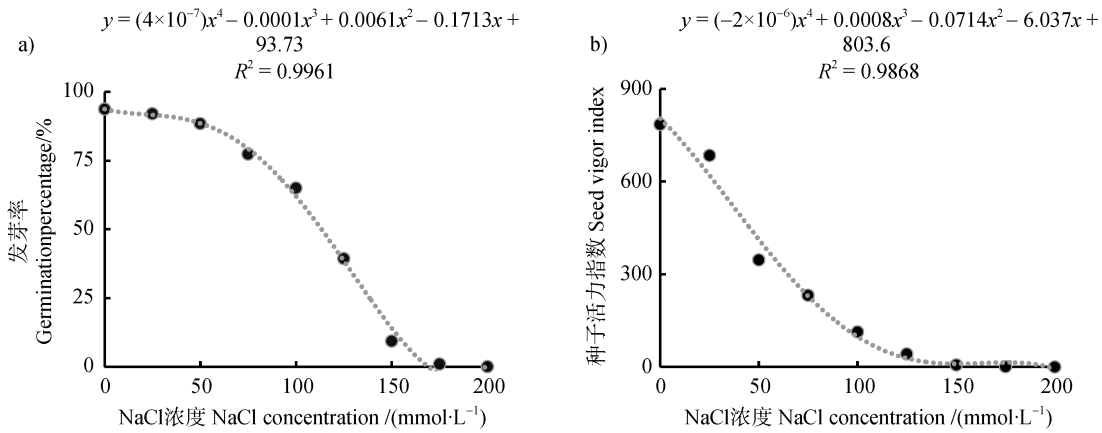


图 2 番茄种子萌发（a））和萌发后幼苗建成（b））的耐盐阈值确定

Fig. 2 Determination of salt tolerance threshold for germination（a））and seedling establishment（b））of tomato seeds

2.2 不同浓度 NaCl 处理对番茄萌发种子抗氧化酶系统和溶质累积的影响

与对照相比，50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下 7 d，番茄萌发种子 MDA 含量显著上升（图 3a）），而其 SOD、POD、CAT 活性变化不显著（图 3b）、图 3c）、图 3d））；100 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，种子 MDA 含量、SOD、POD、CAT 活性均显著上升，分别上升 41%、49%、86%、31%；随着 NaCl 浓度上升，其增幅也进一步增加（图 3b）、图 3c）、图 3d））。50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下 7 d，萌发番茄种子可溶性蛋白（SP）含量无显著变化，但可溶性糖（SS）含量显著下降，100 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，SP 和 SS 含量显著高于对照，分别较对照增加 117%和 27%；150 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，SP 和 SS 含量分别较对照增加 274%和 53%（图 3e）和图 3f））。

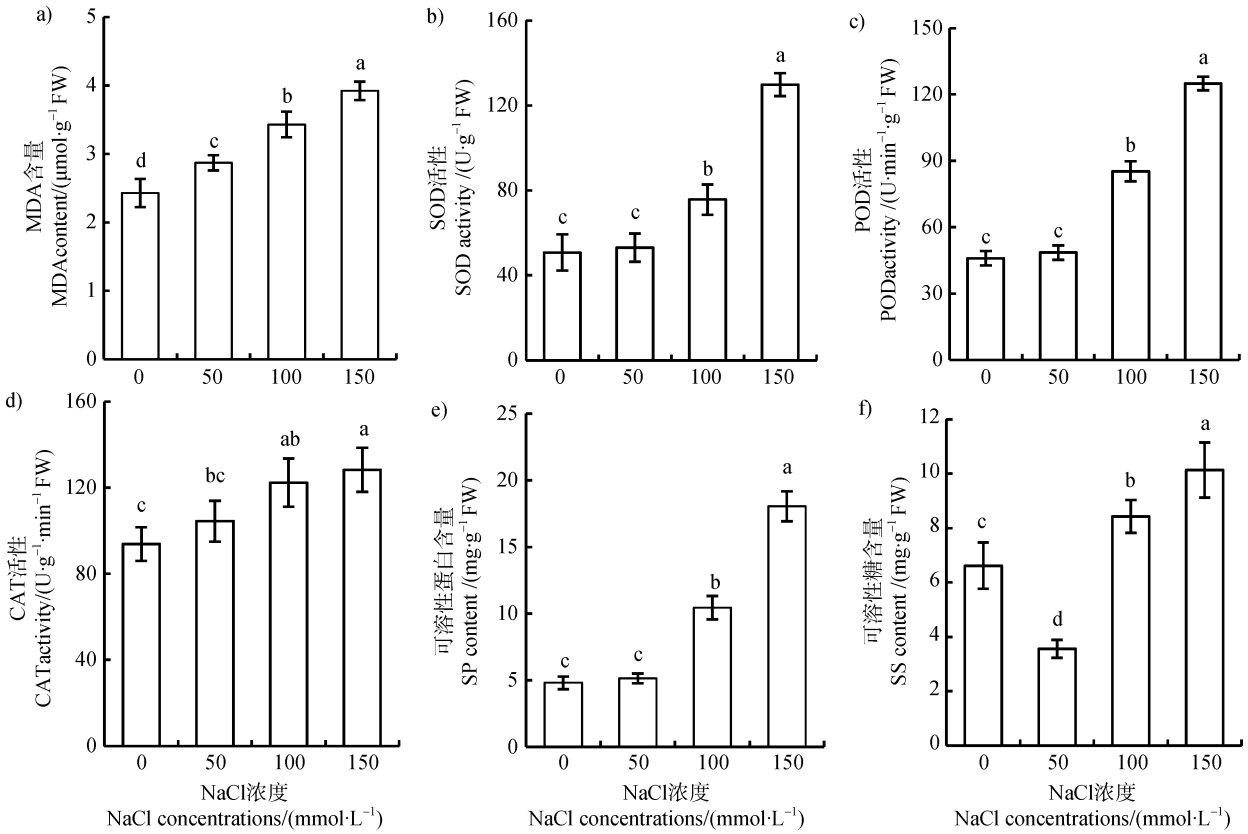


图 3　不同浓度 NaCl 处理下番茄萌发种子的丙二醛（MDA）含量（a））、抗氧化酶（b）～d））和溶质累积（e）～f））（b）. 超氧化物歧化酶（SOD）活性、c）. 过氧化物酶（POD）活性、d）. 过氧化氢酶（CAT）活性、e）. 可溶性蛋白（SP）和 f）.可溶性糖（SS））

Fig. 3　Effects of NaCl treatments on malondialdehyde（MDA）content（a））, protective enzyme activity（b）-d））and solute accumulation（e）-f））in germinating seeds of tomato（b）. superoxide dismutase（SOD）activity, c）. peroxidase（POD）activity, d）. catalase acitivity（CAT）, e）. soluble protein（SP）content and f）. soluble sugar（SS）content）

2.3　不同浓度 NaCl 处理对番茄萌发种子不同形态多胺含量及构成的影响

与对照相比，50 mmol·L^{-1} NaCl 处理 7 d，番茄萌发种子游离态腐胺（fPut）显著下降，随着 NaCl 浓度上升，fPut 含量随之上升，但均显著低于对照。而 50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下萌发种子游离态亚精胺（fSpd）和游离态精胺（fSpm）与对照均无显著差异，随着 NaCl 处理浓度的增加，fSpd 和 fSpm 含量均显著上升。100 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，fSpd 和 fSpm 分别较对照增加 109%和 399%，150 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，fSpd 和 fSpm 分别较对照增加 201%和 578%。与对照相比，50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，（fSpd+fSpm）/fPut 显著上升，随着 NaCl 处理浓度的增加，这一比值上升愈显著。与对照相比，50、100、150 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，（fSpd+fSpm）/fPut 分别增加 382%、829%和 1135%（表 1）。

与对照相比，50 mmol·L^{-1} NaCl 处理 7 d，番茄萌发种子结合态腐胺（cPut）无显著变化，随着 NaCl 处理浓度的增加，cPut 含量显著下降；而 50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下萌发种子结合态亚精胺（fSpd）、结合态精胺（fSpm）含量及（cSpd+cSpm）/cPut 均显著高于对照，随着 NaCl 处理浓度的增加，cSpd、cSpm 含量及（cSpd+cSpm）/cPut 均逐渐显著下降。与对照相比，50 mmol·L^{-1} NaCl 处理 7 d，番茄萌发种子束缚态腐胺（bPut）、束缚态亚精胺（bSpd）、束缚态精胺（bSpm）含量分别增加 4%、8%和 33%；100 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，bPut、bSpd 和 bSpm 分别较对照增加 120%、129%和 253%；150 mmol·L^{-1} NaCl 处理下，bPut、bSpd 和 bSpm 分别较对照增加 263%、288%和 427%（表 1）。

表 1 不同浓度 NaCl 处理下番茄萌发种子不同形态多胺含量和构成

Table 1 Effects of different NaCl concentration treatments on content and composition of polyamines in different form of germinated tomato seeds

处理 Treatment	fPut /（nmol·g^{-1} FW）	fSpd /（nmol·g^{-1} FW）	fSpm /（nmol·g^{-1} FW）	（fSpd+fSpm）/fPut
0 mmol·L^{-1} NaCl	548.5±24.67a	49.94±5.79c	4.88±0.96c	0.085±0.011d
50 mmol·L^{-1} NaCl	124.4±10.23c	45.65±4.55c	5.61±0.65c	0.41±0.03c
100 mmol·L^{-1} NaCl	135.7±11.22bc	104.3±8.78b	24.34±2.12b	0.79±0.05b
150 mmol·L^{-1} NaCl	147.5±12.57b	150.5±10.15a	33.11±4.27a	1.05±0.08a
处理 Treatment	cPut /（nmol·g^{-1} FW）	cSpd /（nmol·g^{-1} FW）	cSpm /（nmol·g^{-1} FW）	（cSpd+cSpm）/cPut
0 mmol·L^{-1} NaCl	167.3±10.17a	25.04±4.76c	26.05±3.21c	0.31±0.03c
50 mmol·L^{-1} NaCl	145.7±14.75a	68.44±7.56a	56.28±5.44a	0.86±0.06a
100 mmol·L^{-1} NaCl	123.3±12.11b	52.45±4.51b	48.67±4.48ab	0.82±0.07ab
150 mmol·L^{-1} NaCl	89.93±8.20c	27.03±4.85c	40.01±5.94b	0.75±0.05b
处理 Treatment	bPut /（nmol·g^{-1} FW）	bSpd /（nmol·g^{-1} FW）	bSpm /（nmol·g^{-1} FW）	（bSpd+bSpm）/bPut
0 mmol·L^{-1} NaCl	4.35±0.56 c	0.24±0.04 c	0.30±0.04 c	0.12±0.01 b
50 mmol·L^{-1} NaCl	4.52±0.43 c	0.26±0.04 c	0.40±0.05 b	0.15±0.03 ab
100 mmol·L^{-1} NaCl	9.56±0.87 b	0.55±0.05 b	1.06±0.08 a	0.17±0.03 a
150 mmol·L^{-1} NaCl	15.81±1.19 a	0.93±0.08 a	1.58±0.12 a	0.16±0.02 a
处理 Treatment	TPut /（nmol·g^{-1} FW）	TSpd /（nmol·g^{-1} FW）	TSpm /（nmol·g^{-1} FW）	（TSpd+TSpm）/TPut
0 mmol·L^{-1} NaCl	720.2±28.29a	75.22±6.45d	31.23±3.67c	0.14±0.02d
50 mmol·L^{-1} NaCl	274.62±16.62b	114.4±9.67c	62.29±6.55b	0.64±0.04c
100 mmol·L^{-1} NaCl	268.26±17.56b	157.3±11.22b	74.07±5.66a	0.87±0.06b
150 mmol·L^{-1} NaCl	253.22±14.51b	178.5±12.22a	74.74±4.59a	1.02±0.07a
处理 Treatment	fPAs /（nmol·g^{-1} FW）	cPAs /（nmol·g^{-1} FW）	bPAs /（nmol·g^{-1} FW）	TPAs /（nmol·g^{-1} FW）
0 mmol·L^{-1} NaCl	603.3±25.65a	218.4±10.54b	4.89±0.12c	826.6±43.58a
50 mmol·L^{-1} NaCl	175.7±11.58d	270.4±10.17a	5.18±0.16c	451.3±21.22c
100 mmol·L^{-1} NaCl	264.4±14.62c	224.5±12.23b	11.17±0.86b	500.0±24.44b
150 mmol·L^{-1} NaCl	327.5±18.76b	157.0±10.78c	18.32±1.35a	506.5±26.56b
处理 Treatment	TPut/TPAs	TSpd/TPAs	TSpm/TPAs	
0 mmol·L^{-1} NaCl	0.88±0.06a	0.08±0.01c	0.04±0.01b	
50 mmol·L^{-1} NaCl	0.62±0.05b	0.24±0.03b	0.14±0.02a	
100 mmol·L^{-1} NaCl	0.54±0.04bc	0.31±0.03a	0.15±0.02a	
150 mmol·L^{-1} NaCl	0.48±0.05c	0.35±0.04a	0.17±0.02a	
	fPAs/TPAs	cPAs/TPAs	bPAs/TPAs	
0 mmol·L^{-1} NaCl	0.74±0.05a	0.25±0.03d	0.006±0.001d	
50 mmol·L^{-1} NaCl	0.37±0.04d	0.62±0.04a	0.011±0.002c	
100 mmol·L^{-1} NaCl	0.54±0.05c	0.45±0.04b	0.022±0.003b	
150 mmol·L^{-1} NaCl	0.64±0.04b	0.32±0.03c	0.036±0.003a	

注：不同的小写字母表示处理间差异显著（$P<0.05$）。Note：The different lower-case letters after same horizontal data mean significant difference at the level of 5%.

表 1 还显示，与对照相比，番茄萌发种子总多胺（TPAs）在不同浓度 NaCl 胁迫下均显著下降，但随着 NaCl 处理浓度的上升，其 TPAs 含量逐渐上升。盐胁迫下番茄萌发种子游离态多胺（fPAs）及其在总多胺中的份额（fPAs/TPAs）显著下降，但是随着 NaCl 处理浓度的上升，番茄萌发种子 fPAs 含量和 fPAs/TPAs 显著上升。而种子结合态多胺（cPAs）在 50 mmol·L^{-1} NaCl 处理下显著上升，而 NaCl 处理浓度上升至 100 mmol·L^{-1}，其 cPAs 下降，与对照差异不显著，上升至 150 mmol·L^{-1} NaCl，其 cPAs 进一步下降，显著低于对照。盐胁迫下番茄萌发种子束缚态多胺（bPAs）及其在总多胺中的份额（bPAs/TPAs）显著上升，随着 NaCl 处理浓度的上升，番茄萌发种子 bPAs 含量和 bPAs/TPAs 显著上升。

3 讨　论

3.1 盐胁迫对番茄种子萌发的抑制及其耐盐阈值

种子萌发是植物生命起始的首要过程，也是植物最早接触盐渍的阶段。阐述种子萌发对盐胁迫的响应，是系统认识盐害和植物耐盐性的较好途径。发芽率首当其冲反映种子质量优劣的主要指标之一。刘庆华等[25]以山西主栽品种“白果强丰”和“德冠 1 号”为研究材料，研究表明 30 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 10 d，番茄品种“白果强丰”发芽率显著下降，而“德冠 1 号”发芽率无显著变化，60 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，“白果强丰”和“德冠 1 号”发芽率分别下降 32%和 17%。苏实等[13]在“合作 908”上研究表明，50、100 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 10 d，番茄发芽率较对照无显著变化，125 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，“合作 908”发芽率显著下降。本研究表明，25、50 mmol L^{-1} NaCl 胁迫 7 d，“合作 903”发芽率与对照相比差异不显著，75 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，“合作 903”发芽率显著下降，125 和 150 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，“合作 903”发芽率极显著下降，发芽率分别较对照下降 58%和 90%（图 1a））。而“白果强丰”在 120 和 150 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，发芽率分别较对照下降 75%和 87%；“德冠 1 号”在 120 和 150 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，发芽率分别较对照下降 54%和 90%[25]。上述结果表明，低盐下，“合作 903”耐盐性与“德冠 1 号”近似，均强于“白果强丰”，而逊于“合作 908”；当高盐达到 150 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，由于吸水困难，上述的番茄品种发芽均严重被抑制，很难区分出耐盐性的差异。本研究表明，当盐分达到 200 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫，“合作 903”种子在 7 d 已经不能露白萌发（图 1a））。而 Huang 等[26]用“Micro-Tom”栽培番茄为材料，发现 200 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 7 d，依然可保持对照 56%的发芽率。Ahammed 等[21]同样以“合作 903”为材料，发现 150 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下 5 d，发芽率仅较对照下降 9%，表明“合作 903”在萌发阶段，具有很高的耐盐性，与本研究多次重复试验的结果不一致，其原因有待于进一步探讨。

种子活力指数（SVI）是种子质量的重要指标，也是种用价值的主要组成部分，它与种子田间出苗密切相关，甚至有人将种子活力作为种子质量的同义词[27-28]。Maleki 等[29]研究发现耐盐藜麦在立苗期、花期和灌浆期的耐盐阈值分别为 8、20 和 15 dS·m^{-1}，表明种子立苗阶段对盐胁迫最为敏感，立苗成功后对盐环境适应性较强，可适应较高浓度的盐胁迫。刘晓威等[30]以泌盐盐生植物红砂为试验材料，分析和计算表明，红砂的最适萌发盐浓度为 45.78 mmol·L^{-1}、最适幼苗生长盐浓度为 50.59 mmol·L^{-1}；同时发现红砂萌发耐盐阈值浓度为 273.0 mmol·L^{-1}，而幼苗生长耐盐阈值为 388.2 mmol·L^{-1}，显然盐生植物红砂幼苗在盐土上生长对盐度的依赖或忍耐均要高，而种子萌发阶段较为敏感，这也符合盐生植物的基本特征。本研究发现，盐胁迫下番茄 SVI 的降幅较发芽率的降幅更显著（图 1），进一步根据耐盐阈值的比较分析可发现，以种子活力指数为因变量的萌发阶段的耐盐阈值要明显低于以发芽率为因变量的（图 2）。这说明番茄种子萌发时遭遇盐分胁迫不仅延缓，甚至抑制种子萌发，对于萌发后幼苗的建成抑制作用更强，与王霞霞等[31]在燕麦上的研究结果一致。这些研究均说明种子萌发阶段是盐生植物或淡土植物逆境条件下成活的关键阶段。在这一阶段，对其生长所在环境胁迫抗性最弱。种子萌发成功后盐生植物幼苗对盐环境适应性较强，可适应较高浓度的胁迫，而相对耐盐性弱的淡土植物幼苗在持续的盐胁迫下通常受抑制更为严重。萌发阈值及生长阈值的确定，为盐生植物或淡土植物研究提供了不同发育层面的数据支撑。

3.2 番茄种子萌发中抗氧化和溶质积累对盐胁迫的应答

盐胁迫包括渗透胁迫和离子胁迫以及由此引起的次级盐害如氧化胁迫等。产生的大量氧自由基和诱发的膜脂过氧化作用导致膜透性发生变化使结构和功能受损[2]。Huang 等[26]发现 200 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫“Micro-Tom”栽培番茄种子萌发 7 d，其叶片 CAT、SOD、POD、谷胱甘肽巯基转移酶（GST）的基因表达均显著上升，而脂肪氧化酶（LOX）、抗坏血酸过氧化物酶（APX）的基因表达下降，同时其可溶性糖（SS）含量上升。刘丹等[10]在有机番茄上的研究表明，盐处理使得番茄种子的 MDA 含量上升，其中耐盐性强的“妙红”MDA 增幅低于相对不耐盐的品种“佳人”，盐处理也使得幼苗 SOD、POD、CAT 活性增加，且随着盐处理强度的增加，番茄的 SOD、POD、CAT 活性也不同程度上升，且耐盐性越强的品种，这一上升现象越明显。霍文雨等[32]以“合作 906”和“合作 909”番茄品种为试验材料，发现 100 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 10 d，SOD、POD、CAT 和抗坏血酸过氧化物酶（APX）均不同程度地显著下降；同时，其可溶性蛋白（SP）均下降，而耐盐的“合作 909”的 SS 含量下降，盐敏感的“合作 906”的 SS 含量上升。杨若鹏等[33]以“福宝”和“东方红”番茄品种为材料，发现 100 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 7 d，萌发的早期幼苗 SOD、POD、CAT 活性均显著上升，胁迫增加至 200 mmol·L^{-1} NaCl，显示下降，但仍显著高于对照。Moles 等[34]研究了 25 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下，耐盐的番茄品种 Ciettaicale 的总抗氧化能力显著上升，而盐敏感品种 San Marzano 的总抗氧化能力下降，与抗氧化能力呼应的是耐盐 Ciettaicale 的 SS 含量在盐处理下显著上升，而盐敏感 San Marzano 的 SS 含量下降。Ebrahim 和 Saleem[11]以栽培番茄 Super Strain-B 的种子为材料，盐处理 12 d，发现 50、100 mmol·L^{-1} NaCl 处理显著提高幼苗叶片 SS 含量，而降低叶片 SP 含量，盐度越高，这一变化趋势越显著。本研究显示盐胁迫导致番茄幼苗膜脂过氧化产物 MDA 含量显著上升，同时幼苗的 SOD、POD、CAT 活性也不同程度上升，且随着盐胁迫强度的上升，上述指标上升愈显著（图 3），与刘丹等[10]在有机番茄上的结果相一致。而溶质如 SS、SP 含量的变化，则因品种、处理时间、处理强度等不同而呈现多样性的变化。

3.3 番茄种子萌发中多胺含量和形态对盐胁迫的应答

Wang 和 Liu[35]研究表明，盐胁迫下多胺氧化酶（PAO）基因的超表达虽然导致盐胁迫下甜橙种子萌发上升，但是抑制胚根伸长和幼苗生长，主要是因为 fSpd 和 fSpm 含量显著下降和大量 H_2O_2 产生导致次生胁迫；下调 PAO 基因，从而上调游离态 Spd 和 Spm 含量，是有效增强植物耐盐性的方法。Afzal 等[36]分别采用 50 mg·L^{-1} Put、Spm 和 Spd 浸种 24 h，发现 Spm 或 Spd 处理可促进番茄种子萌发、提高种子活力，增强其抗氧化能力，而 Put 处理降低了番茄种子的抗氧化能力，从而推迟番茄种子萌发和降低种子活力。Bueno 等[37]研究了盐胁迫对戟叶滨藜和芹叶车前草的萌发效应，发现盐处理明显降低盐生植物戟叶滨藜萌发种子中游离总多胺（fPAs）的含量，而明显增加不耐盐的芹叶车前草的 fPAs 含量，盐胁迫强度越大，上述趋势越明显；进一步分析表明，盐胁迫下耐盐的戟叶滨藜萌发种子中 fPut 下降极显著，fSpd 的下降不如 fPut 明显，而 fSpm 显著上升，从而其（fSpd + fSpm）/fPut 比值显著上升；盐胁迫下不耐盐的芹叶车前草萌发种子中 fPut 下降，但其降幅远不如戟叶滨藜，fSpd 和 fSpm 均显著上升，尤其是 fSpm 上升明显，从而其（fSpd + fSpm）/fPut 比值也显著上升；比较分析显示，200 mmol·L^{-1} NaCl 处理 10 d，戟叶滨藜和芹叶车前草萌发种子（fSpd + fSpm）/fPut 比值分别为各自对照的 5.7 倍和 3.8 倍。本研究表明，50 mmol·L^{-1} NaCl 处理 7 d，fPAs 显著下降，这很可能是因为盐胁迫启动了番茄萌发种子的积极应答；但是随着盐处理浓度的上升，fPAs 又逐渐显著上升，但是依然低于对照的（表 1），这表明随着盐胁迫强度的增加，其积极响应程度在下降。进一步分析发现，盐胁迫下 fPAs 的下降主要是由于 fPut 的下降导致的，而 fSpd 和 fSpm 均显著上升，尤其是 fSpm 的增幅更为显著，从而其（fSpd +f Spm）/fPut 比值也急剧上升，并随着盐胁迫强度的增加而上升愈显著（表 1）。总体而言，种子萌发要适应盐胁迫，其游离态多胺积累趋势是从 fPut 向 fSpd 和 fSpm 的变化，且通常伴随游离态总多胺的下降，这一下降意味着游离态向结合态或束缚态多胺的变化。有关在植株生长阶段这样

变化的文献报告更多。fPut 的下降通常被解释为腐胺通过二胺氧化酶（DAO）分解，最后形成 Pro。盐胁迫下植物 fPAs 总量大多显示下降主要是由于其 fPut 含量明显高于其他多胺，fPut 的变化代表了多胺总量的变化。（fSpd +fSpm）/fPut 比值的上升，体现了盐胁迫下 fSpd 和 fSpm 对植物的保护作用，尤其是对细胞膜的保护作用，而 fPut 通常被表明是不起作用的，因而（fSpd+fSpm）/fPut 比值的上升有利于增强植物细胞的再生能力[35-36]。如 Chen 等[19]研究表明，高盐下野生大麦遭到胁迫，伴随着 fPut 显著上升及 fSpd 和 fSpm 的显著下降，而接种内生真菌 *Epichloë bromicola* 可明显逆转这一过程，从而提高野生大麦的耐盐性。Ke 等[20]研究表明，100 mmol·L^{-1} NaCl 处理小麦幼苗 16 d，其植株遭到严重胁迫，伴随着 fPut 显著上升及 fSpd 和 fSpm 的显著下降，而 1 μ mol·L^{-1} 褪黑素预处理，明显缓解植株盐害，伴随着 fPut 显著下降及 fSpd 和 fSpm 的显著上升。

探讨盐胁迫下作物种子萌发过程中多胺形态代谢的文献极为匮缺。本研究表明，随着盐胁迫的加剧，萌发的番茄种子中游离态多胺（fPAs）和束缚态多胺（bPAs）比重上升，而结合态多胺（cPAs）比重下降（表 1），可见 fPAs 和 bPAs 在提高植物抗渗透能力中的贡献，在小麦、大豆和玉米等植物上均有这样的结果[38]。Scaramagli 等[39]对马铃薯悬浮细胞进行了渗透胁迫试验，诱导出聚乙二醇（PEG）适应性细胞系，即在受到渗透胁迫时，倾向于向高氯酸不溶性结合态多胺（bPAs）转化，特别是 bPut 的含量较对照高达 14 倍。而在种子萌发中，盐胁迫中的渗透胁迫是主要胁迫因素。本研究发现盐胁迫下 bPAs，乃至 bPut、bSpd、bSpm 均呈现显著上升，而且随着盐胁迫强度的增加，其上升越发显著，尤以 bSpm 的上升更为明显（表 1）。Chen 等[19]对野生大麦幼苗的研究表明，盐胁迫下其 fPAs 比重下降，cPAs 是先升再降后升的“波浪式”，而 bPAs 比重一直上升；而接种内生真菌 *Epichloë bromicola* 进一步加剧 fPAs 比重的下降，并导致 cPAs 比重的下降，加大了 bPAs 的比重。由此可见，fPAs、cPAs 向 bPAs 的转化很可能是增强野生大麦幼苗耐盐、番茄种子萌发耐盐的重要原因。盐胁迫诱导野生大麦植株 TPut 上升、TSpd 下降，以及 TSpm 先降后升，但是接种内生真菌 *Epichloë bromicola* 导致植株耐盐性显著上升的同时，伴随 TPut 的显著下降以及 TSpd 和 TSpm 的显著上升，体现了 TPut/TPAs 的显著下降，以及（TSpd+TSpm）/TPut、TSpd/TPAs、TSpm/TPAs 的显著上升[19]。本研究发现盐胁迫下萌发番茄种子也正是体现了这种耐盐特征的变化趋势，且三种形态多胺及上述比值也体现了这一变化趋势（表 1），验证了三种多胺积累趋势均是从 Put 向 Spd 和 Spm 变化，尤其是游离态和束缚态多胺的如是变化。

盐胁迫下，植物不仅可通过抗氧化酶系统去调控细胞的氧化还原稳态，还可通过不同种类的抗氧化物质去调控其稳态。多胺也是这样的抗氧化物质，多胺的作用途径[38]主要包含：（1）通过管理活性氧来调控细胞反应；（2）激活一些酶类，清除活性氧（ROS）；（3）促进活性氧的消耗。Chen 等[19]研究表明，接种内生真菌 *Epichloë bromicola* 的野生大麦植株的游离态 Spd 和 Spm 以及结合态的 Spd 和 Spm 含量显著上升。而 fSpd 和 fSpm 可有效清除 $O_2^{\bullet-}$ 和 H_2O_2；cSpd 和 cSpm 可有效清除其他 ROS，并具有较其游离态更高的抗氧化能力。因而盐胁迫下接菌的野大麦植株具有更高的抗盐能力。本研究表明，盐胁迫显著增加番茄萌发种子中的 fSpd、fSpm、cSpd 和 cSpm，盐度越高，其含量越高；而种子 fPut 和 cPut 在盐胁迫下下降（表 1），体现了番茄种子萌发过程中对盐胁迫的积极应答。

4　结　论

本研究比较全面地探讨了盐胁迫对番茄“合作 903”种子萌发的效应，盐胁迫延缓番茄种子萌发，甚至抑制种子萌发，对于萌发后其幼苗的建成抑制作用更强。番茄种子萌发阶段对高盐分具有一定的抗性，主要由于萌发种子多胺代谢中的（游离态亚精胺+游离态精胺）/游离态腐胺[（fSpd+fSpm）/fPut]比值的急剧上升、结合态的亚精胺和精胺（cSpd 和 cSpm）含量的显著上升以及束缚态各多胺的显著积累，同时可溶性糖和可溶性蛋白随着盐胁迫的加剧显著积累，从而显著提高了萌发种子的抗氧化和渗透调节能力。但是在 150 mmol·L^{-1} NaCl 这样的高盐胁迫下，cSpd 和 cSpm 的上升调控作用明显减弱，而束缚态各多胺、fSpd 和 fSpm 的上升以及可溶性糖（SS）和可溶性（SP）积累调控作用仍在增强。

当然，要进一步更好地理解番茄种子萌发中的多胺代谢、抗氧化、溶质积累等与萌发种子抗盐性的关系，阐述萌发种子中抗氧化、溶质积累和多胺的相互作用，需要就其相关关键酶的生理活性及其基因表达等分子生物学机理开展进一步研究工作。

参考文献（References）

[1] Wen P，Chen X B，Zhang L L，et al. Effects of salt and drought on winter wheat in seedling stage under different nitrogen rates[J]. Soils，2019，51（2）：324—329. [文佩，陈小兵，张乐乐，等. 盐旱交叉胁迫对各施氮水平下小麦苗期的影响[J]. 土壤，2019，51（2）：324—329.]

[2] Xu B，Niu N，Zhao W Y，et al. Comparative study on physiological characteristics of natural quinoa varieties against salt-alkali stress[J]. Soils，2020，52（1）：81—89. [许斌，牛娜，赵文瑜，等. 天然型藜麦品种抗盐碱生理特性比较研究[J]. 土壤，2020，52（1）：81—89.]

[3] Reyes-Pérez J J，Ruiz-Espinoza F H，Hernández-Montiel L G，et al. Evaluation of glycosyl-hydrolases，phosphatases，esterases and proteases as potential biomarker for NaCl-stress tolerance in *Solanum lycopersicum* L. varieties[J]. Molecules，2019，24（13）：2488.

[4] Sun D Z，Han X R，Yang H S，et al. Alleviating effects of exogenous nitric oxide on oxidative damage in tomato seedling leaves under Ca（NO_3）$_2$ stress[J]. Acta Pedologica Sinica，2019，56（3）：728—738. [孙德智，韩晓日，杨恒山，等. 外源 NO 对 Ca（NO_3）$_2$胁迫下番茄叶片活性氧损伤的缓解效应[J]. 土壤学报，2019，56（3）：728—738.]

[5] Zheng Q S，Liu J L，Liu R，et al. Temporal and spatial distributions of sodium and polyamines regulated by brassinosteroids in enhancing tomato salt resistance[J]. Plant and Soil，2016，400（1/2）：147—164.

[6] Zhang J L，Zhang J Z，Shen J B，et al. Soil health and agriculture green development：opportunities and challenges[J]. Acta Pedologica Sinica，2020，57（4）：783—796.[张俊伶，张江周，申建波，等. 土壤健康与农业绿色发展：机遇与对策[J]. 土壤学报，2020，57（4）：783—796.]

[7] Terzi I，Demir Y，Kocacaliskan I. Effects of sea water concentrations on germination of tomato and alfalfa seeds Effects of sea water concentrations on germination of tomato and alfalfa seeds[J]. Journal of Environmental Protection and Ecology，2013，14（3）：1254—1261

[8] Yang F J，Li T L，Zang Z J，et al. Salt resistance of different tomato genotypes at seed germination stage[J]. Chinese Journal of Applied Ecology，2009，20（7）：1691—1697. [杨凤军，李天来，臧忠婧，等. 不同基因型番茄种子萌发期的耐盐性[J]. 应用生态学报，2009，20（7）：1691—1697.]

[9] Ayiguli A，Xireniguli，Lu S X，et al. Effects of compound salt stress on seed germination and seedling growth of 4 varieties of tomato[J]. Journal of Xinjiang Agricultural University，2016，39（6）：467—471. [阿衣古力·阿布都瓦依提，西热尼古丽，卢士学，等. 复合盐胁迫对 4 个番茄品种种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 新疆农业大学学报，2016，39（6）：467—471.]

[10] Liu D，Hu B Z，Xu Y Q，et al. Effect of salt stress on physiological characteristics of organic tomato of germination and seedling[J]. Northern Horticulture，2015（11）：23—27. [刘丹，胡宝忠，徐永清，等. 盐胁迫对有机番茄萌发及苗期生理特性的影响[J]. 北方园艺，2015（11）：23—27.]

[11] Ebrahim M K H，Saleem A R. Alleviating salt stress in tomato inoculated with mycorrhizae：Photosynthetic performance and enzymatic antioxidants[J]. Journal of Taibah University for Science，2017，11（6）：850—860.

[12] Singh J，Sastry E V D，Singh V. Effect of salinity on tomato（*Lycopersicon esculentum* Mill.）during seed germination stage[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants，2012，18（1）：45—50.

[13] Su S，Lian W W，Yang W J，et al. Effects of salt stresses on seed germination and growth of tomato seedlings[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica，2006，21（5）：24—27. [苏实，练薇薇，杨文杰，等. 盐胁迫对番茄种子萌发和幼苗生长的效应[J]. 华北农学报，2006，21（5）：24—27.]

[14] Jang J H，Shang Y，Kang H K，et al. *Arabidopsis* galactinol synthases 1（AtGOLS1）negatively regulates seed germination[J]. Plant Science，2018，267：94—101.

[15] Yang R C，Chu Z N，Zhang H J，et al. The mechanism underlying fast germination of tomato cultivar LA2711[J]. Plant Science，2015，238：241—250.

[16] Yu Z，Jia D Y，Liu T B. Polyamine oxidases play various roles in plant development and abiotic stress tolerance[J]. Plants，2019，8（6）：184.

[17] Janicka-Russak M，KabaŁa K，MŁodzińska E，et al. The role of polyamines in the regulation of the plasma membrane and the tonoplast proton pumps under salt stress[J]. Journal of Plant Physiology，2010，167（4）：261—269.

[18] Wang W，Paschalidis K，Feng J C，et al. Polyamine catabolism in plants：A universal process with diverse functions[J]. Frontiers in Plant Science，2019，10：561. https：//doi.org/10.3389/fpls.2019.00561.

[19] Chen T X，Li C J，White J F，et al. Effect of the fungal endophyte Epichloë bromicola on polyamines in wild barley（*Hordeum brevisubulatum*）under salt stress[J]. Plant and Soil，2019，436（1/2）：29—48.

[20] Ke Q B，Ye J，Wang B M，et al. Melatonin mitigates salt stress in wheat seedlings by modulating polyamine metabolism[J]. Frontiers in Plant Science，2018，9：914.

https：//doi.org/10.3389/fpls.2018.00914.

[21] Ahammed G J，Li Y，Li X，et al. Epigallocatechin-3-gallate alleviates salinity-retarded seed germination and oxidative stress in tomato[J]. Journal of Plant Growth Regulation，2018，37（4）：1349—1356.

[22] Wu L Y，Huo W，Yao D W，et al. Effects of solid matrix priming（SMP）and salt stress on broccoli and cauliflower seed germination and early seedling growth[J]. Scientia Horticulturae，2019，255：161—168.

[23] Wang X K，Huang J L. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments[M]. 3rd Ed. Beijing：High Education Press，2006：171—173，180—181，274—275，276—277，282—287.[王学奎，黄见良. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 3 版. 北京：高等教育出版社，2006：171—173，180—181，274—275，276—277，282—287.]

[24] Liu J L. The effects and mechanisms of brassinolide regulating salt resistance of three dicotyledons[D]. Nanjing：Nanjing Agricultural University，2013. [刘金隆. 油菜素内酯调控三种双子叶植物耐盐性的效应及其机制[D]. 南京：南京农业大学，2013.]

[25] Liu Q H，Lei F J，Liu X L，et al. Effects of NaCl stress on seed of main cultivated varieties in Shanxi tomato[J]. Northern Horticulture，2018（17）：59—63. [刘庆华，雷逢进，刘秀丽，等. NaCl 胁迫对山西主栽番茄品种种子萌发的影响[J]. 北方园艺，2018（17）：59—63.]

[26] Huang W，Xian Z Q，Hu G J，et al. $SlAGO_4A$，a core factor of RNA-directed DNA methylation（RdDM）pathway，plays an important role under salt and drought stress in tomato[J]. Molecular Breeding，2016，36（3）：28.

[27] Zhu J F，Yang X Y，Wu H W，et al. Research advances in salt and alkali tolerance improvement technology at the seed germination stage [J]. Biotechnology Bulletin，2020，36（2）：158—168. [朱建峰，杨秀艳，武海雯，等. 植物种子萌发期耐盐碱性提高技术研究进展[J]. 生物技术通报，2020，36（2）：158—168.].

[28] Xie T，Cui B S，Li S Z，et al. Management of soil thresholds for seedling emergence to re-establish plant species on bare Flats in coastal salt marshes[J]. Hydrobiologia，2018，827（1）：51—63.

[29] Maleki P，Bahrami H A，Saadat S，et al. Salinity threshold value of Quinoa（*Chenopodium* QuinoaWilld.）at various growth stages and the appropriate irrigation method by saline water[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis，2018，49（15）：1815—1825.

[30] Liu X W，Yang X Y，Wu H W，et al. Effects of NaCl stress on the germination of *Reaumuria soongorica* and evaluation of salt tolerance at germination stage[J]. Biotechnology Bulletin，2019（1）：27—34. [刘晓威，杨秀艳，武海雯，等. NaCl 胁迫对红砂萌发的影响及萌发期耐盐性评价[J]. 生物技术通报，2019（1）：27—34.]

[31] Wang X X，Li Y，Tang J W，et al. Analysis of oat seed protein during seed germination under salt stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica，2015，30（3）：48—53. [王霞霞，李龑，唐杰伟，等. 盐胁迫对燕麦种子萌发期蛋白质组影响的研究[J]. 华北农学报，2015，30（3）：48—53.]

[32] Huo W Y，Wu L Y，Yao D W，et al. Effects of solid matrix priming on tomato seeds vigor and physiological and biochemical indexes under NaCl stress[J]. Journal of Northwest A & F University（Natural Science Edition），2018，46（8）：63—70. [霍文雨，吴凌云，姚东伟，等. 蛭石引发对NaCl胁迫下番茄种子活力及生理生化指标的影响[J]. 西北农林科技大学学报（自然科学版），2018，46（8）：63—70.]

[33] Yang R P，Li Y F，Li J. Effects of vermiculite priming on seed germination，seedling growth and physiological characteristics of tomato under salt stress [J]. Jiangsu Agricultural Sciences，2018，46（4）：135—139. [杨若鹏，李爷福，李杰. 蛭石引发对盐胁迫下番茄种子萌发、幼苗生长及生理特性的影响[J]. 江苏农业科学，2018，46（4）：135—139.]

[34] Moles T M，Guglielminetti L，Huarancca Reyes T. Differential effects of sodium chloride on germination and post-germination stages of two tomato genotypes[J]. Scientia Horticulturae，2019，257：108730.

[35] Wang W，Liu J H. $CsPAO_4$ of *Citrus sinensis* functions in polyamine terminal catabolism and inhibits plant growth under salt stress[J]. Scientific Reports，2016，6：31384.

[36] Afzal I，Munir F，Ayub C M，et al. Changes in antioxidant enzymes，germination capacity and vigour of tomato seeds in response of priming with polyamines[J]. Seed Science and Technology，2009，37（3）：765—770.

[37] Bueno M，Lendínez M L，Aparicio C，et al. Germination and growth of *Atriplex prostrata* and *Plantago coronopus*：Two strategies to survive in saline habitats[J]. Flora，2017，227：56—63.

[38] Gupta K，Dey A，Gupta B. Plant polyamines in abiotic stress responses[J]. Acta Physiologiae Plantarum，2013，35（7）：2015—2036.

[39] Scaramagli S，Biondi S，Leone A，et al. Acclimation to low water potential in potato cell suspension cultures leads to changes in putrescine metabolism[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2000，38（4）：345—351.

（责任编辑：陈荣府）