

外源硫化氢和水杨酸对盐胁迫下加工番茄幼苗生长与生理特性的影响

张雪蒙, 亢超, 滕元旭, 陈静怡, 崔辉梅*

(石河子大学农学院, 特色果蔬栽培生理与种质资源利用兵团重点实验室, 新疆石河子 832000)

摘要:以加工番茄 KT-7 为材料, 在水培条件下, 研究外源水杨酸(SA, 0.15 mmol/L)、硫化氢(H_2S)供体硫氢化钠(NaHS, 50 mmol/L)对 150 mmol/L NaCl 胁迫下加工番茄幼苗的渗透调节、活性氧代谢和快速叶绿素荧光的影响, 以探讨 H_2S 和 SA 这 2 种信号分子协同作用、以及实际生产中缓解加工番茄幼苗盐胁迫的生理机制。结果表明: (1) 外源 SA 和 H_2S 处理及其复合处理均能有效缓解加工番茄幼苗受到的 NaCl 胁迫伤害。 (2) 与盐胁迫处理相比, 外源 SA、 H_2S 处理使加工番茄幼苗叶绿素含量、叶片相对含水量、脯氨酸含量均有不同程度的提高, 而丙二醛(MDA)含量、电解质渗透率、过氧化氢(H_2O_2)含量均有不同程度的降低。 (3) 根施外源 0.15 mmol/L SA 和喷施 50 mmol/L H_2S 复配处理下加工番茄幼苗的 MDA 含量、电解质渗透率及 H_2O_2 产生速率均降到最小, 而复配处理幼苗的脯氨酸含量达到最大。研究发现, 盐胁迫下外源 SA、 H_2S 单一或复配处理均能提高加工番茄幼苗的耐盐性, 且 H_2S 和 SA 复配处理具有一定程度的协同作用, 能够降低加工番茄叶片的失水, 诱导幼苗渗透调节能力增加, 使幼苗仍保持较完整的光合结构和较强的活力, 进一步提高加工番茄幼苗对盐胁迫的适应性, 表明 H_2S 和 SA 在减轻加工番茄盐胁迫伤害方面存在相互调控的机制。

关键词: 水杨酸; 硫化氢; NaCl 胁迫; 加工番茄; 生长; 生理特性

中图分类号: Q945.78; Q945.79

文献标志码: A

Effects of Exogenous Hydrogen Sulfide and Salicylic Acid on Growth and Physiological Characteristics of Processing Tomato Seedlings under Salt Stress

ZHANG Xuemeng, KANG Chao, TENG Yuanxu, CHEN Jingyi, CUI Huimei*

(Key Laboratory of Characteristic Fruit and Vegetable Cultivation Physiology and Germplasm Resources Utilization Corps, College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China)

Abstract: Using processed tomato KT-7 as material, under hydroponic conditions, we investigated the effects of exogenous salicylic acid (SA, 0.15 mmol/L) and hydrogen sulfide (H_2S) donor sodium hydride (NaHS, 50 mmol/L) on osmotic regulation, reactive oxygen metabolism and rapid chlorophyll fluorescence of tomato seedlings under 150 mmol/L NaCl stress, to explore the synergistic effect of H_2S and SA signal molecules and the physiological mechanism of alleviating salt stress in processed tomato seedlings in practical production. The results showed that: (1) both the treatments and their combination treatments could effectively alleviate the NaCl stress injury of processed tomato seedlings. (2) Compared with salt stress treatment, exogenous SA and H_2S treatments increased chlorophyll content, leaf relative water con-

收稿日期: 2021-09-22; 修改稿收到日期: 2022-01-18

基金项目: 国家自然科学基金(31860551)

作者简介: 张雪蒙(1997—), 女, 在读硕士研究生, 主要研究方向为蔬菜学。E-mail: 1303490085@qq.com

* 通信作者: 崔辉梅, 教授, 研究方向为蔬菜种质资源与遗传育种研究。E-mail: 429034424@qq.com

tent and proline content to varying degrees, while decreased malondialdehyde (MDA) content, electrolyte permeability and H_2O_2 content to varying degrees. (3) The MDA content, electrolyte permeability and H_2O_2 production rate of processing tomato seedlings decreased to the minimum under the combined treatment of exogenous 0.15 mmol/L SA and 50 mmol/L H_2S , while the proline content of seedlings in the combined treatment reached the maximum. The study found that exogenous SA and H_2S under salt stress of single or compound treatment can improve the salt resistance of processing tomato seedlings, and H_2S and SA distribution treatment has a certain degree of synergy, can reduce the water loss of processing tomato leaf, induced seedling increased osmotic regulation ability, make seedling remains relatively complete the photosynthetic structure and strong vitality. Furthermore, the adaptability of processing tomato seedlings to salt stress was improved, indicating that H_2S and SA had mutual regulation mechanism in alleviating salt stress injury of processing tomato.

Key words: SA; H_2S ; NaCl stress; processing tomato; growth; physiological characteristics

土壤盐渍化是限制植物生产潜力发挥的主要非生物逆境胁迫之一^[1]。土壤盐渍化使植物受不同程度胁迫伤害,盐胁迫破坏植物体内离子平衡和细胞结构,制约根系水分和养分吸收利用,影响植物生长发育^[2]。中国绝大部分加工番茄种植在西北地区盐渍土壤中,而新疆又是中国最大的加工番茄种植和加工基地^[3]。加工番茄作为新疆主要的特色经济作物,对新疆农业经济起着重要的作用^[4]。因此,研究加工番茄耐盐性,对指导加工番茄生产有实际意义。

作物盐害或耐盐机理的研究结果表明,化学调控手段是提高作物耐盐性的有效措施之一^[5]。水杨酸别名邻苯羟基苯甲酸(SA),是一种简单的酚类化合物,它普遍存在于高等植物的细胞体内,参与植物的种子发芽、开花和生理生化离子吸收的生命进程,是植物主要的内源性调节因子^[6]。研究表明,SA可以诱导植物系统性抗性(SAR)的产生、调节细胞抗氧化机制以及调控植物光合作用,从而增强植物对逆境胁迫的耐受性^[7]。水杨酸能够调控盐胁迫下植物的抗氧化代谢,调控植物的抗盐性,已在辣椒^[8]、西瓜^[9]、冬小麦^[10]等植物的研究中得到证实。

近几年的研究表明, H_2S 是植物体内继CO和NO后的第3种内源性气体信号分子^[11]。研究发现低浓度的 H_2S 参与调控植物气孔关闭、种子萌发和根系发育等多种生理过程以及缓解干旱、重金属等逆境胁迫带来的氧化损伤^[12]; H_2S 可作为SA的下游信号分子,参与调控拟南芥对Cd的耐受性和玉米对热胁迫的响应^[13]。潘东云等研究也发现 H_2S 可作为SA的下游信号参与调控低温弱光下黄瓜幼苗的光合作用^[14]。然而SA和 H_2S 两种信号分子在植物响应盐胁迫方面是否存在互作还鲜见报道。本研究以加工番茄幼苗为试验材料,探讨SA、 H_2S 这两种信号分子缓解盐胁迫生理机制的相互

关系,为提高加工番茄的耐盐性提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料与试剂

以课题组前期筛选的KT-7加工番茄品系为试验材料;外源硫化氢(H_2S)供体为NaHS,购自Sigma公司,其他化学试剂购于当地化学试剂公司。

1.2 试验方法

试验于2020年11月在石河子大学农学院试验站进行。选取籽粒饱满、大小均匀、无病虫害的加工番茄种子,41℃浸种3h,后用10%高锰酸钾溶液消毒10min,蒸馏水冲洗数次,再放入垫有滤纸的培养皿中,置于25℃发芽箱内催芽。当种子大约80%露白后,播种在以蛭石为主要基质的育苗盘中,待真叶完全展开后每天洒施营养液1次,当幼苗生长至3~4片真叶时,挑选长势趋近一致的植株定植到Hoagland营养液中,每桶5棵苗,定植前需要用清水洗净幼苗根部的基质。幼苗定植恢复生长后进行不同处理。

在前期研究结果的基础上,本试验设置5个处理:CK,不添加处理试剂;NaCl,添加150 mmol/L NaCl; H_2S ,添加150 mmol/L NaCl+50 $\mu\text{mol/L}$ H_2S ;SA,添加150 mmol/L NaCl+0.15 mmol/L SA; H_2S +SA,添加150 mmol/L NaCl+50 $\mu\text{mol/L}$ H_2S +0.15 mmol/L SA。每个处理3次重复(桶)。其中,NaCl和SA在处理时直接溶于营养液中,NaHS溶液以叶片喷施的方式于每日10:00喷施。胁迫处理6d后各处理选取5株分别测定第4片完全展开叶的快速叶绿素荧光,然后摘下叶片,一部分用于电解质渗透率的测定,另一部分以液氮速冻后于-80℃冰箱中保存,用于其他生理指标的测定。试验过程中每个水培桶24h进行充气泵充气,营养(处理)液每2d更换1次。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 幼苗形态指标 幼苗处理 6 d 后,取样 3 株测定株高、茎粗、苗鲜质量、根鲜质量,105 ℃杀青 15 min,80 ℃烘干至恒重,测定苗干质量,根干质量。

1.3.2 叶片生理指标 叶绿素含量的测定采用 95%酒精浸提法测定^[15]。叶片相对含水量测定采用称重法^[16];叶片电解质渗透率测定采用电导法^[17];脯氨酸含量、丙二醛含量、超氧阴离子产生速率和 H₂O₂ 含量的测定参照高俊凤^[18]的方法。SOD 活性测定采用氮蓝四唑(NBT)法;POD 活性测定采用愈创木酚法;CAT、APX 活性测定参照文献[19]的方法。

1.3.3 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线测定 NaCl 处理 6 d 后,每个处理选取 5 株加工番茄幼苗进行测定。测定前先将叶片暗适应 30 min,然后利用 M-PEA-2 多功能植物效率分析仪(Hansatech,英国)测定叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线,将获得的 O-J-I-P 荧光诱导曲线用于 JIP-test 分析,参照 Schansker^[20]等方法,通过快速荧光诱导曲线可以计算出每个 PSII 反应中心的光能吸收(ABS/CS)、激发能捕获(TR₀/CS)、电子传递(ET₀/CS)情况。

1.4 数据统计分析

计算 3 次重复平均值和标准误差。采用 Microsoft Excel 2010 进行原始数据处理,用 SPSS 19.0 进行统计分析,用 Duncan's 法进行差异显著性检验,以平均值±标准误(Means±SD)表示,用 Origin2017 作图。

2 结果与分析

2.1 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗生长发育的影响

如表 1 所示,与对照(CK)相比,加工番茄幼苗

的株高、茎粗、苗鲜质量、根鲜质量、苗干质量、根干质量在 150 mmol/L NaCl 胁迫处理(NaCl)下均显著降低,而施加外源 H₂S、SA 单一和复配处理(H₂S+SA)均能在不同程度上增加盐胁迫下加工番茄幼苗的生物量、株高和茎粗。其中,复配处理(H₂S+SA)的效果最好,其株高、苗鲜质量和苗干质量分别比盐胁迫处理(NaCl)显著增加了 36.59%、17.82%和 28.53%。说明盐胁迫会显著抑制加工番茄幼苗的生长,而外源 H₂S、SA 单一处理和复配处理均能有效缓解盐胁迫对加工番茄幼苗的生长抑制,并在复配处理下的缓解效果最佳。

2.2 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶片相对含水量和脯氨酸含量的影响

图 1,A 显示,同 CK 相比,NaCl 胁迫使加工番茄幼苗叶片中脯氨酸含量显著增加;H₂S、SA 处理使幼苗叶片脯氨酸含量较 NaCl 处理分别显著提高 29.9%和 27.52%;而在 H₂S 和 SA 复配处理后,加工番茄幼苗叶片脯氨酸含量较 H₂S、SA 单一处理分别显著提高了 17.49%和 16.45%(P<0.05)。同时,加工番茄幼苗叶片的相对含水量在盐胁迫下显著降低(图 1,B),在 H₂S、SA 单一处理以及 H₂S 和 SA 复配处理后均有所增加,但各处理间差异均不显著,却均显著低于对照。说明单一或者复合施加外源 H₂S 和 SA 能够诱导加工番茄幼苗叶片渗透调解物质脯氨酸含量显著增加,增强加工番茄抵御盐胁迫的能力,有效缓解盐胁迫伤害,且复合处理的效果更佳。

2.3 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗丙二醛含量和电解质渗透率的影响

由图 2,A 可知,加工番茄幼苗叶片中 MDA 含量在 NaCl 胁迫下比 CK 显著增加了 79.21%,在 H₂S、

表 1 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗生长发育的影响

Table 1 Effects of exogenous H₂S and SA on the growth and development of processing tomato seedlings under NaCl stress

处理 Treatment	株高 Plant height /cm	茎粗 Stem diameter /mm	苗鲜质量 Shoot fresh weight/g	根鲜质量 Root fresh weight/g	苗干质量 Shoot dry weight/g	根干质量 Root dry weight/g
CK	21.4a	5.797a	21.06a	7.27a	1.84a	0.60a
NaCl	13.3c	4.75b	10.75c	4.18b	1.06c	0.41b
H ₂ S	17.7b	4.783b	12.47bc	5.44b	1.32bc	0.56b
SA	15.7b	4.825b	11.19bc	5.13b	1.26bc	0.56b
H ₂ S+SA	18.2b	4.832b	12.67b	5.44b	1.37b	0.54b

注:CK. 不添加处理试剂;NaCl. 添加 150 mmol/L NaCl; H₂S. 添加 150 mmol/L NaCl+ 50 μmol/L H₂S;SA. 添加 150 mmol/L NaCl+ 0.15 mmol/L SA;H₂S+SA. 添加 150 mmol/L NaCl + 50 μmol/L H₂S+0.15 mmol/L SA. 同列数值不同字母表示差异达 5%显著水平;下同
Note: CK. Control; NaCl. 150 mmol/L NaCl; H₂S. 150 mmol/L NaCl+ 50 μmol/L H₂S; SA. 150 mmol/L NaCl+0.15 mmol/L SA; H₂S+SA. 150 mmol/L NaCl+50 μmol/L H₂S+0.15 mmol/L SA. Different letters within the same column indicate significant difference at 5% level. The same as below

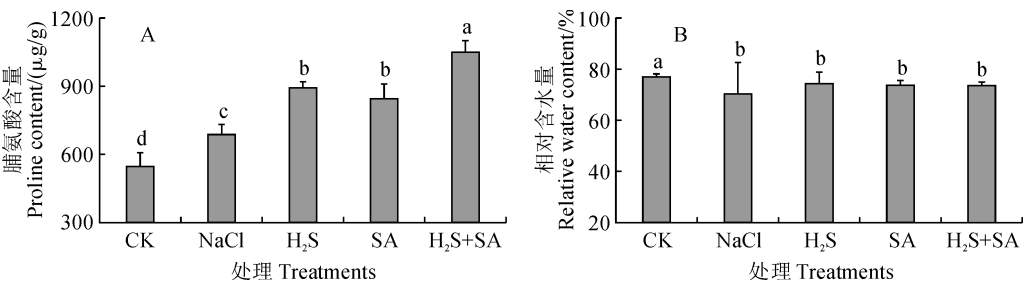


图1 外源 H_2S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶片相对含水量和脯氨酸含量的影响

Fig. 1 The effect of exogenous H_2S and SA on the relative water content and proline content of processing tomato seedling leaves under NaCl stress

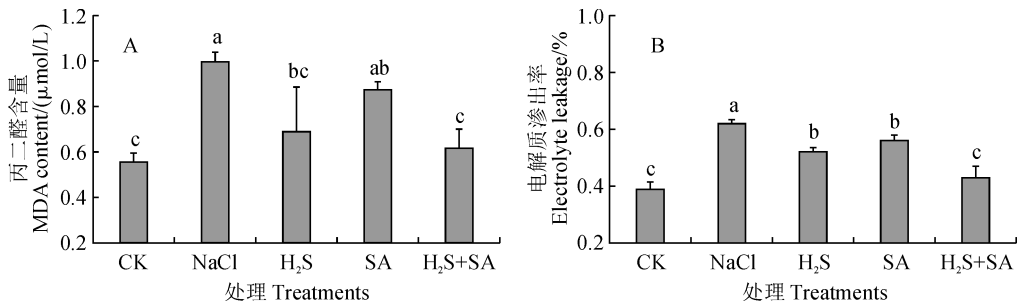


图2 外源 H_2S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗丙二醛含量和电解质渗透率的影响

Fig. 2 Effects of exogenous H_2S and SA on malondialdehyde content and electrolyte permeability of processing tomato seedlings under NaCl stress

SA 和 H_2S 与 SA 复配处理下分别较 NaCl 胁迫处理降低了 30.84%、12.28%和 38.15%，且单一 H_2S 处理和复配处理的降幅达到显著水平，并两者的 MDA 含量与对照无显著差异，其中以复合处理的缓解效果最佳。

同时加工番茄幼苗叶片电解质渗出率在 NaCl 胁迫下也比对照显著升高(图 2,B)；与 NaCl 胁迫处理相比， H_2S 和 SA 单一处理可使加工番茄幼苗电解质渗出率显著降低，降幅分别为 15.61%、14.32%，但仍显著高于对照；而 H_2S 与 SA 复配处理会使幼苗电解质渗出率比单独 H_2S 和 SA 处理进一步显著下降，并接近对照水平。以上结果说明外源 H_2S 和 SA 单独或者复配使用均可以有效缓解 NaCl 胁迫对细胞膜透性造成的破坏，且复合处理缓解盐胁迫的效果更为明显。

2.4 外源 H_2S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗抗氧化酶活性和过氧化氢含量的影响

APX 和 CAT 是植物体内清除 H_2O_2 的抗氧化酶，其活性受 H_2O_2 诱导。图 3 显示：加工番茄幼苗叶片内 APX 和 CAT 活性在 NaCl 胁迫下明显增加，但增幅不显著；在单独施加外源 H_2S 后，APX、CAT 活性均比 NaCl 胁迫处理进一步增加，但未达

到显著水平；在 SA 单独处理后，APX 活性也比 NaCl 胁迫处理显著上升，而 CAT 活性则比 NaCl 胁迫处理稍有降低，回复到对照水平；在外源 H_2S 和 SA 复合处理后，APX 和 CAT 活性与单独处理和 NaCl 胁迫处理均无显著差异。

同时，加工番茄幼苗叶片内 SOD 活性在 NaCl 胁迫下比对照显著增加，而在施加单一 H_2S 、SA 后均比 NaCl 胁迫处理不同程度降低，在 H_2S 与 SA 复配处理下显著高于 H_2S 、SA 单一处理，也稍高于 NaCl 胁迫处理。幼苗叶片内 POD 活性却在 NaCl 胁迫下比对照显著降低，在 H_2S 、SA 单一或者复合处理下均显著高于 NaCl 胁迫处理，并恢复到与对照相近水平。

另外，NaCl 胁迫会诱导加工番茄幼苗叶片 H_2O_2 的产生，其含量比对照显著增加，造成氧化损伤；加工番茄幼苗叶片 H_2O_2 含量在 H_2S 、SA 单一或者复合处理下均较 NaCl 胁迫处理大幅度显著下降，并恢复到甚至低于对照水平，且单独 SA 处理和复合处理的降幅更大(图 3)。表明盐胁迫条件下添加外源 H_2S 、SA 处理可显著增强加工番茄幼苗叶片内 APX、POD 的抗氧化酶活性，有效去除体内产生的过多 H_2O_2 等活性氧，缓解盐胁迫诱导的氧化

伤害,且 SA 和 H₂S 复配处理的效果更好。

2.5 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶绿素含量的影响

由图 4 可知,加工番茄幼苗叶绿素 a、b、a+b 和类胡萝卜素含量在 NaCl 胁迫下均比 CK 有不同程度降低,但未达到显著水平;在单独施用外源 H₂S 后,加工番茄幼苗叶绿素 a、b 和 a + b 含量比 NaCl 胁迫处理分别显著提升了 14. 39%、12. 72% 和 13. 97%,而单独施加外源 SA 和复合处理后,各光合色素含量比单一盐胁迫处理有所增加,但增加幅

度均未达到显著水平。说明外源施加 H₂S 处理能够有效缓解加工番茄幼苗因 NaCl 胁迫而引起的叶绿素含量下降。

2.6 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线及其参数的影响

2.6.1 叶绿素快速荧光动力学曲线 在 150 mmol/L NaCl 胁迫下,加工番茄幼苗叶片叶绿素快速荧光动力学曲线在 J 相较对照处理未发生显著的变化,各处理间荧光的差异在 I 相和 P 相之间较为明显,单一 NaCl 处理下 J 相、I 相和 K 相的荧光值均低于对照(图 5,A)。说明 NaCl 处理下加工番茄幼苗叶片放氧复合体(OEC)受到了伤害。同时,由 V_t 绘制的 OJIP 曲线(图 5,B)可以看出,在 O-J-I 段,单一 NaCl 胁迫处理较对照处理明显降低;而在外源 H₂S、SA 处理及其复合处理则逐渐升高,说明

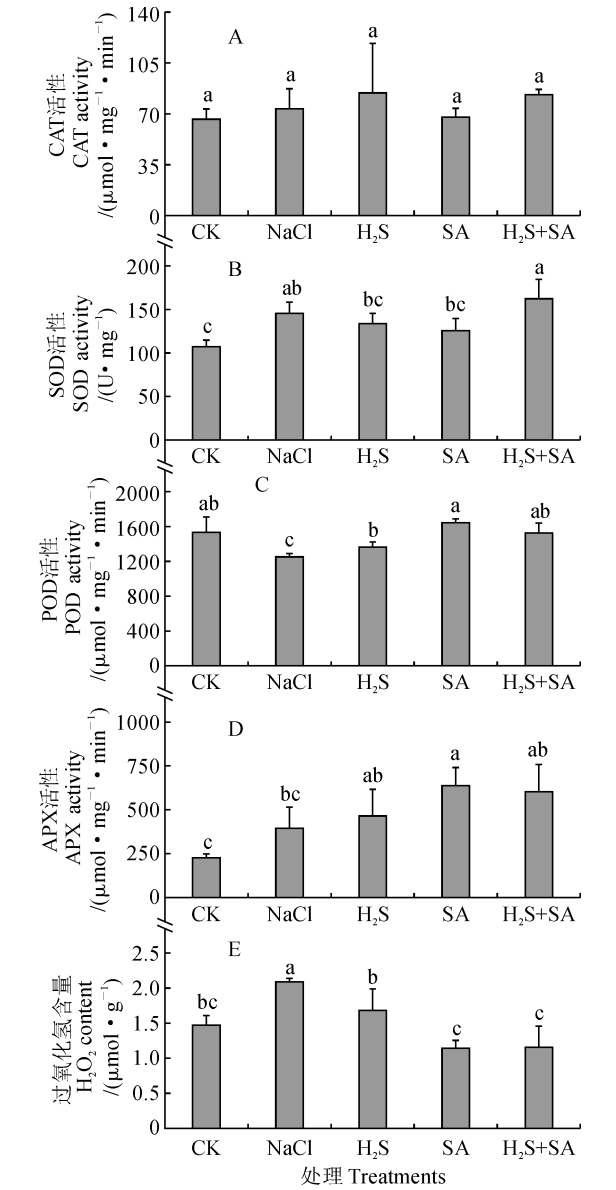


图 3 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗抗氧化酶和过氧化氢含量的影响
Fig. 3 Effects of exogenous H₂S and SA on antioxidant enzyme activities and hydrogen peroxide content of processing tomato seedlings under NaCl stress

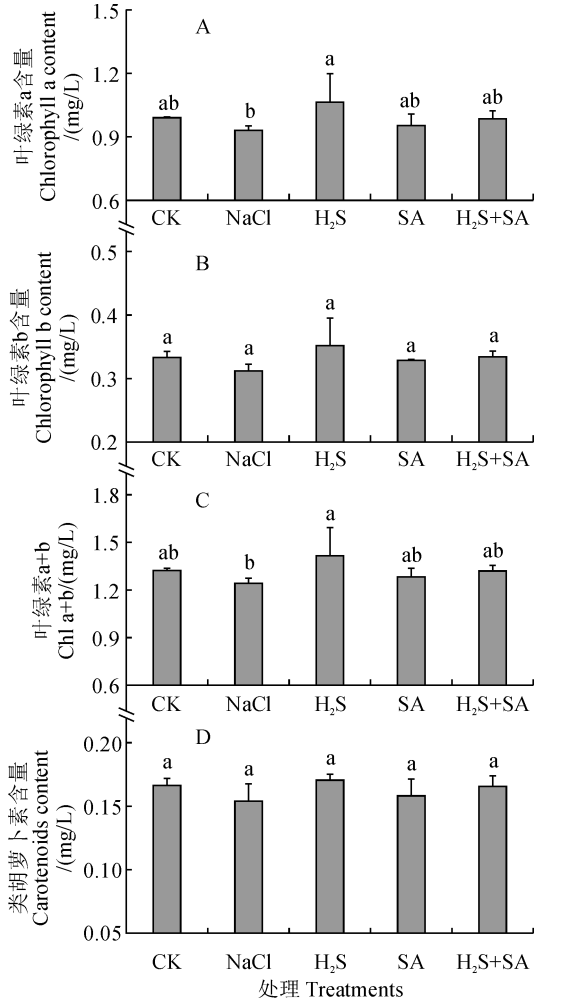


图 4 外源 H₂S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗光合色素含量的影响
Fig. 4 Effect of exogenous H₂S and SA on photosynthetic pigment of processing tomato seedlings under NaCl stress

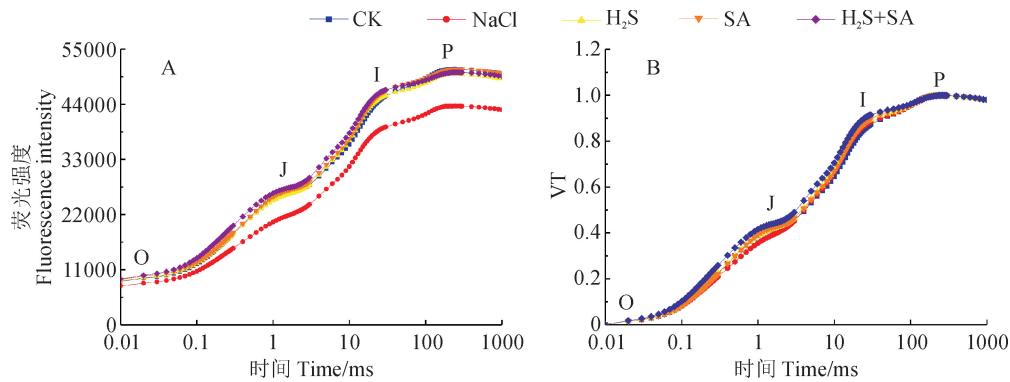


图 5 外源 H_2S 和 SA 对 NaCl 胁迫下快速叶绿素荧光诱导动力学曲线

Fig. 5 Effect of exogenous H_2S and SA on the dynamic curve of rapid chlorophyll fluorescence induction of processing tomato seedlings under NaCl stress

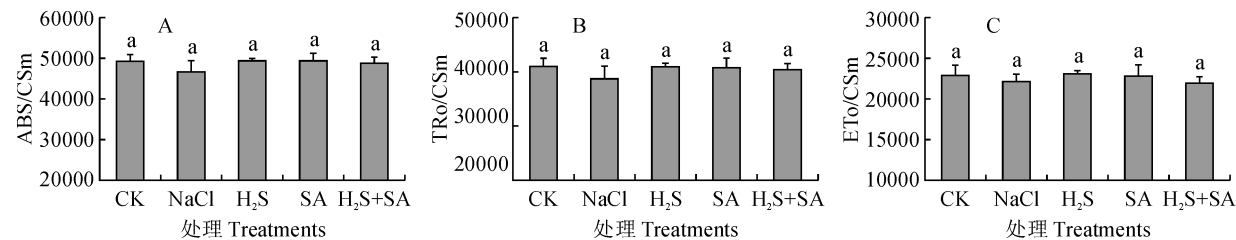


图 6 外源 H_2S 和 SA 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗 ABS/CSm 、 TRo/CSm 和 ETo/CSm 的影响

Fig. 6 Effects of exogenous H_2S and SA on ABS/CSm , TRo/CSm and ETo/CSm of processing tomato seedlings under NaCl stress

外源 SA、 H_2S 处理下加工番茄叶片的受伤程度要低于单一盐胁迫处理,且复合处理效果更明显。

2.6.2 PS II 反应中心活性参数 单位面积吸收的光能 (ABS/CSm)、单位面积捕获的光能 (TRo/CSm) 和单位面积电子传递的量子产额 (ETo/CSm) 可以反映 PS II 反应中心的状况。从图 6 可以看出,加工番茄幼苗叶片 ABS/CSm 、 TRo/CSm 和 ETo/CSm 在盐胁迫下均出现下降,降幅分别为 5.25%、5.60%、3.24%,而在施加了外源 H_2S 、SA 后均有不同程度增加,但各处理之间及其与对照之间均无显著性差异。这可能表明外源 H_2S 与 SA 可以不同程度提高盐胁迫下加工番茄叶片 PS II 反应中心活性,增强其对盐胁迫抗性。

3 讨论

硫化氢(H_2S)、水杨酸(SA)是植物体内潜在的信号分子,均能在逆境条件下调节植物的代谢发挥重要的作用^[21]。施加外源 H_2S ^[22] 或 SA^[23] 均可缓解盐胁迫对植物生长的影响。植物在遭受盐胁迫时,由于植物吸水能力的降低,会导致植物的生长受到抑制^[24]。本研究表明,NaCl 胁迫降低了加工番茄幼苗的生长和叶片的相对含水量。单一施加外源

H_2S 或 SA 均能有效缓解盐胁迫对加工番茄幼苗生长的抑制作用;当 H_2S 和 SA 复配处理时,可显著降低盐胁迫对加工番茄幼苗的抑制作用,且与 H_2S 或 SA 单一处理相比缓解效果明显提高,表明 SA 和 H_2S 共同作用下会进一步提高加工番茄幼苗对盐胁迫的耐受性。

植物体内电解质渗透率和丙二醛含量的高低可以反映细胞膜脂过氧化强弱和细胞质膜受破坏程度,细胞质膜破坏会使细胞膜系统的完整性丧失,代谢功能紊乱^[22]。盐胁迫会破坏细胞内稳态环境,而抗氧化酶系统是植物应对盐胁迫发生的一个重要的防御系统,它可以有效缓解胁迫环境对植物造成的损伤^[25]。本试验表明,单独施用 H_2S 和 SA 在缓解盐胁迫下加工番茄幼苗叶片的膜脂过氧化、保护酶活性和保护细胞膜结构方面效果几乎相同,进而缓解了盐胁迫对加工番茄幼苗的不利影响。同时施加 H_2S 和 SA 处理在调节膜脂过氧化等方面显著优于单一 H_2S 、SA 处理,说明 H_2S 和 SA 复配处理对提高加工番茄幼苗的抗盐性具有明显的加性效应。这与在黄瓜^[26] 低温胁迫上的研究结果相似。

脯氨酸作为植物细胞内一种重要的渗透调节物质,在植物受到盐胁迫时会进行积累^[27]。本研究显

示,单一施加外源 H_2S 或 SA 均能显著提高盐胁迫下加工番茄幼苗叶片的脯氨酸含量,而在 H_2S 和 SA 复配处理下盐胁迫番茄幼苗叶片的脯氨酸含量会进一步提高,这与 Kaya Cengiz 等的研究结果基本一致^[28]。在本研究中,加工番茄幼苗在盐胁迫处理后通过显著提高 H_2O_2 产量表现出氧化应激;在盐胁迫下,单一施加外源 H_2S 、SA 或二者的复配处理均显著降低 H_2O_2 产量,表明他们可协同作用,去除 H_2O_2 并维持细胞氧化还原平衡。本研究中检测到的抗氧化酶防御系统的主要依据是氧化应激,这是由盐胁迫诱导 H_2O_2 的生成所引起的,表明加工番茄可以通过增加抗氧化防御系统活性在一定程度上缓解盐胁迫造成的毒害。

外源施加 SA 可以诱导玉米内源 H_2S 含量的积累,进而提高玉米幼苗的耐热性,其中 H_2S 与 SA 共同处理时缓解效果最佳^[29]。本研究中 H_2S 和

SA 复配在提高盐胁迫加工番茄幼苗耐盐性方面具有明显的协同作用,至于 H_2S 和 SA 协同处理提高植物耐盐性的机理尚不明确,需更进一步探索。

4 结 论

本研究结果表明,盐胁迫对加工番茄幼苗的各生理生化特性都有不利的影响。施加外源 H_2S 和 SA 这 2 种信号分子在降低氧化应激、增强抗氧化防御系统和光合性能方面都具有积极作用,且二者在 NaCl 胁迫下存在着一定程度的协同作用。 H_2S 和 SA 同时处理可降低植物叶片的失水,从而促进生物量的积累。同时,本研究还发现, H_2S 和 SA 复配处理可以诱导增加盐胁迫下加工番茄幼苗的渗透调节能力,使加工番茄幼苗仍保持较完整的光合结构和较强的活力,进一步表明 H_2S 和 SA 在减轻加工番茄盐胁迫伤害方面存在相互调控的机制。

参考文献:

- [1] 孙德智,韩晓日,彭 靖,等. 外源 NO 和 SA 对盐胁迫下番茄幼苗叶片膜脂过氧化及 AsA-GSH 循环的影响[J]. 植物科学学报, 2018, **36**(4): 612-622.
SUN D Z, HAN X R, PENG J, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide and salicylic acid on membrane peroxidation and the ascorbate-glutathione cycle in leaves of *Lycopersicon esculentum* seedlings under NaCl stress[J]. *Plant Science Journal*, 2018, **36**(4): 612-622.
- [2] 韩 静,李旭芬,石 玉,等. 盐胁迫下外源 Si 和 Spd 对番茄幼苗生长及光合荧光特性的影响[J]. 东北农业大学学报, 2019, **50**(11): 17-23.
HAN J, LI X F, SHI Y, *et al.* Effect of exogenous silicon and spermidine on growth and photosynthetic fluorescence characteristics of tomato seedlings under salt stress[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2019, **50**(11): 17-23.
- [3] 郑州元,林海荣,崔辉梅. 外源硫化氢对加工番茄种子耐盐性及抗氧化酶的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2017, **35**(5): 236-241.
ZHENG Z Y, LIN H R, CUI H M. Effects of exogenous hydrogen sulfide on salt tolerance and antioxidant enzymes of processing tomato seeds[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2017, **35**(5): 236-241.
- [4] 张占琴,闫紫薇,杨相昆,等. 不同灌水量及停水时间对机采加工番茄果实成熟及产量的影响[J]. 北方园艺, 2021, (17): 8-14.
ZHANG Z Q, YAN Z W, YANG X K, *et al.* Effects of different irrigation amount and terminating time on maturity and yield of processing tomato harvested by machine[J]. *Northern Horticulture*, 2021, (17): 8-14.
- [5] 刘爱荣,张远兵,叶梅荣,等. 外源水杨酸对盐胁迫下大豆抗氧化能力的影响[J]. 安徽科技学院学报, 2006, **20**(4): 8-11.
LIU A R, ZHANG Y B, YE M R, *et al.* Effect of exogenous salicylic acid on the antioxidant ability of soybean under salt stress[J]. *Journal of Anhui Science and Technology University*, 2006, **20**(4): 8-11.
- [6] 樊清清,王英英,冯晓东. 低温胁迫下水杨酸对茄子种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 延安大学学报(自然科学版), 2020, **39**(2): 71-75.
FAN Q Q, WANG Y Y, FENG X D. Effects of salicylic acid on seed germination and seedling growth of eggplant under low temperature stress[J]. *Journal of Yanan University (Natural Science Edition)*, 2020, **39**(2): 71-75.
- [7] 程晓晴,方婷玉,李凤杰,等. 喷施水杨酸对铝胁迫紫花苜蓿幼苗光合作用和光化学系统的影响[J]. 中国草地学报, 2020, **42**(4): 42-49.
CHENG X Q, FANG T Y, LI F J, *et al.* Effects of salicylic acid spraying on photosynthesis and photochemical system of alfalfa (*Medicago sativa* L.) under aluminum stress[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2020, **42**(4): 42-49.
- [8] 王 莹,王 龙,马 静,等. 水杨酸对盐胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 北方园艺, 2020, (8): 1-6.
WANG Y, WANG L, MA J, *et al.* Effects of salicylic acid on seed germination and seedling growth of pepper under salt stress[J]. *Northern Horticulture*, 2020, (8): 1-6.
- [9] 马广民,赵孟如,怀婷婷,等. 水杨酸对盐胁迫下西瓜种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国果树, 2020, (6): 36-40.
MA G M, ZHAO M R, HUAI T T, *et al.* Effects of salicylic acid on seed germination and seedling growth of watermelon under salt stress[J]. *China Fruits*, 2020, (6): 36-40.
- [10] 付乃鑫,贺明荣,诸葛玉平,等. 外源 SA 对盐胁迫下冬小麦幼苗生长的缓解效应及其机理[J]. 中国农业大学学报, 2020, (6): 36-40.

2019, **24**(3): 10-17.

FU N X, HE M R, ZHUGE Y P, *et al.* Effects and mechanisms of exogenous SA alleviating the growth of winter wheat seedlings under salt stress[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, **24**(3): 10-17.

[11] 闵 雄, 周志豪, 李忠光. 信号分子硫化氢的代谢及其在植物耐热性形成中的作用[J]. *植物生理学报*, 2016, **52**(1): 37-46.

MIN X, ZHOU Z H, LI Z G. The metabolism of signal molecule hydrogen sulfide and its role in the acquisition of heat tolerance in plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, **52**(1): 37-46.

[12] 陈 晨, 姜爱丽, 刘程惠, 等. 硫化氢参与植物抗逆境胁迫研究进展及其在果蔬保鲜中的应用[J]. *核农学报*, 2019, **33**(11): 2 303-2 309.

CHEN C, JIANG A L, LIU C H, *et al.* Research progress in application of hydrogen sulfide in plant stress resistance and preservation of postharvest fruits and vegetables[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, **33**(11): 2 303-2 309.

[13] 滕建晒, 陈 健, 彭 亮, 等. 水杨酸调控内源 H₂S 缓解黑大豆铝胁迫的作用机理研究[J]. *西北植物学报*, 2019, **39**(1): 121-130.

TENG J S, CHEN J, PENG L, *et al.* Mechanism of salicylic acid regulating endogenous H₂S alleviating aluminum stress in the root of black soybean[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(1): 121-130.

[14] 潘东云, 付 鑫, 张晓伟, 等. H₂S 作为下游信号参与 SA 对低温弱光下黄瓜幼苗光合作用的调控[J]. *应用生态学报*, 2020, **31**(9): 3 023-3 032.

PAN D Y, FU X, ZHANG X W, *et al.* Hydrogen sulfide acted as a downstream signal was involved in the regulation of salicylic acid on photosynthesis of cucumber seedlings under low temperature and low light intensity[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(9): 3 023-3 032.

[15] 宋述锐, 于 华, 黄 椰, 等. 不同钾肥对渍水胁迫下紫花苜蓿叶绿素荧光特性的影响[J]. *草业科学*, 2021, **38**(4): 693-702.

SONG S R, YU H, HUANG Y, *et al.* Effects of different potassium fertilizers on chlorophyll fluorescence parameters of alfalfa under waterlogging conditions[J]. *Pratacultural Science*, 2021, **38**(4): 693-702.

[16] 周自云, 梁宗锁, 李 硕, 等. 干旱-复水对酸枣相对含水量、保护酶及光合特征的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2011, **19**(1): 93-97.

ZHOU Z Y, LIANG Z S, LI S, *et al.* Effect of water stress and re-watering on relative water content, protective enzyme and photosynthetic characteristics of wild jujube[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, **19**(1): 93-97.

[17] 张蜀秋. 植物生理学实验技术教程[M]. 北京: 科学出版社, 2011.

[18] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[19] ZHOU Y, DIAO M, CUI J X, *et al.* Exogenous GSH protects tomatoes against salt stress by modulating photosystem II efficiency, absorbed light allocation and H₂O₂-scavenging system in chloroplasts[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, **17**(10): 2 257-2 272.

[20] SCHANSKER G, SRIVASTAVA A, STRASSER R J. Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves[J]. *Functional Plant Biology: FPB*, 2003, **30**(7): 785-796.

[21] KAYA C. Salicylic acid-induced hydrogen sulphide improves lead stress tolerance in pepper plants by upraising the ascorbate-glutathione cycle[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, **173**(1): 8-19.

[22] 郑州元, 林海荣, 崔辉梅. 外源硫化氢对盐胁迫下加工番茄幼苗生理生化特性的影响[J]. *华北农学报*, 2017, **32**(1): 208-214.

ZHENG Z Y, LIN H R, CUI H M. Effect of exogenous hydrogen sulfide on the physiological and biochemical characteristics of processing tomato seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2017, **32**(1): 208-214.

[23] BUKHAT S, MANZOOR H, ATHAR H U R, *et al.* Salicylic acid induced photosynthetic adaptability of *Raphanus sativus* to salt stress is associated with antioxidant capacity[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, **39**(2): 809-822.

[24] 齐 琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. *分子植物育种*, 2020, **18**(8): 2 741-2 746.

QI Q, MA S R, XU W D. Advances in the effects of salt stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, **18**(8): 2 741-2 746.

[25] 孙德智, 韩晓日, 彭 靖, 等. 外源 NO 和 SA 对盐胁迫下番茄幼苗叶片膜脂过氧化及 AsA-GSH 循环的影响[J]. *植物科学学报*, 2018, **36**(4): 612-622.

SUN D Z, HAN X R, PENG J, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide and salicylic acid on membrane peroxidation and the ascorbate-glutathione cycle in leaves of *Lycopersicon esculentum* seedlings under NaCl stress[J]. *Plant Science Journal*, 2018, **36**(4): 612-622.

[26] PAN D Y, FU X, ZHANG X W, *et al.* Hydrogen sulfide is required for salicylic acid-induced chilling tolerance of cucumber seedlings[J]. *Protoplasma*, 2020, **257**(6): 1 543-1 557.

[27] 邓凤飞, 杨双龙, 龚 明. 细胞信号分子对非生物胁迫下植物脯氨酸代谢的调控[J]. *植物生理学报*, 2015, **51**(10): 1 573-1 582.

DENG F F, YANG S L, GONG M. Regulation of cell signaling molecules on proline metabolism in plants under abiotic stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, **51**(10): 1 573-1 582.

[28] KAYA C. Salicylic acid-induced hydrogen sulphide improves lead stress tolerance in pepper plants by upraising the ascorbate-glutathione cycle[J]. *Physiologia Plantarum*, 2020: ppl. 13159.

[29] LI Z G, XIE L R, LI X J. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, **177**: 121-127.