

叶面喷施亚精胺对高温胁迫下番茄 叶绿素合成代谢的影响

向丽霞¹, 胡立盼^{1*}, 孟 森², 邹志荣²

(1 重庆三峡学院 生物与食品工程学院, 重庆万州 404100; 2 西北农林科技大学 农业部西北设施园艺工程重点实验室, 陕西杨陵 712100)

摘 要:以设施番茄栽培品种‘金棚朝冠’幼苗为试验材料, 研究叶面喷施 $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 亚精胺 (Spd) 对高温胁迫下 ($38^\circ\text{C}/28^\circ\text{C}$, 昼/夜) 番茄幼苗生长及叶绿素合成过程中前体物质含量、关键酶活性和叶绿素含量的影响, 探讨 Spd 缓解番茄高温胁迫伤害的生理机制。结果表明: (1) 高温胁迫显著抑制了番茄幼苗的生长, 叶面喷施 Spd 可有效缓解高温胁迫对番茄幼苗地上部生长的抑制作用, 但对于地下部的生长无显著缓解作用。 (2) 高温胁迫下番茄叶片叶绿素合成前体物质 δ -氨基酮戊酸 (ALA) 和胆色素原 (PBG) 的含量显著提高, 而尿卟啉原 III (Uro III)、原卟啉 IX (Proto IX)、镁-原卟啉 IX (Mg-proto IX) 和原叶绿素酸 (Pchl) 的含量显著降低, 证明叶绿素前体由 PBG 向 Uro III 的转化受阻, 导致叶绿素 a (Chla)、总叶绿素 (Chlt) 含量和 Chla/Chlb 显著降低。 (3) 叶面喷施 Spd 能增强高温胁迫下胆色素原脱氨酶 (PBGD) 活性, 有效缓解了高温胁迫对 PBG 到 Uro III 转化的阻碍作用, 促进 PBG 之后叶绿素合成前体物质的合成, Chla 含量和 Chla/Chlb 显著增加。研究发现, 高温胁迫显著抑制番茄幼苗的生长, 叶面喷施 Spd 可通过显著增强 PBGD 活性来缓解由 PBG 向 Uro III 的受阻程度, 促进高温胁迫下番茄叶片的叶绿素前体合成, 提高叶绿素含量和番茄植株的生长量, 减轻高温胁迫对番茄幼苗生长的伤害。

关键词: 番茄; 亚精胺; 高温胁迫; 叶绿素前体

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effects of Foliar-spraying Spermidine on Chlorophyll Synthesis Metabolism of Tomato Seedlings under Heat Stress

XIANG Lixia¹, HU Lipan^{1*}, MENG Sen², ZOU Zhirong²

(1 College of Biology and Food Engineering, Chongqing Three Gorges University, Wanzhou, Chongqing 404100, China; 2 Agriculture Ministry Key Laboratory of Protected Horticultural Engineering in Northwest, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: With tomato cultivar ‘Jinpengchaoguan’ as the experimental material, foliar-spraying $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ spermidine (Spd) were applied to the seedlings, which grows under high temperature condition ($38^\circ\text{C}/28^\circ\text{C}$, day/night). The effects of foliar-spraying Spd on the growth, the contents of chlorophyll precursors, key enzyme activity and the content of chlorophyll of tomato seedlings were discussed. The results showed that: (1) foliar-spraying Spd significantly alleviated the decrease of shoot weight of tomato seedlings under heat stress, but it had no significant effect on root weight. (2) The contents of chlorophyll precursors δ -aminolevulinic acid (ALA) and porphobilinogen (PBG) in tomato leaves increased significant-

收稿日期: 2020-01-17; 修改稿收到日期: 2020-04-11

基金项目: 重庆市教委科学技术研究项目 (KJ1710242); 重庆市科学计划项目 (cstc2018jcyjAX0778); 重庆三峡学院重大培育项目 (18ZDPY03)

作者简介: 向丽霞 (1990—), 女, 硕士, 助教, 主要从事园艺植物逆境生理研究。E-mail: xy408136117@qq.com

* 通信作者: 胡立盼, 博士, 副教授, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: xinonghulipan@163.com

ly under heat stress, but the contents of uroporphyrinogen III (Uro III), protoporphyrin IX (Proto IX), Mg-proto IX (Mg-proto IX) and protochlorophyll (Pchl) decreased significantly under heat stress. The results indicated that chlorophyll synthesis blocked site was from PBG to Uro III, which might cause the reduce of chlorophyll a (Chla), total chlorophyll (Chlt) and Chla/Chlb. (3) Foliar-spraying Spd increased the activity of porphobilinogen deaminase (PBGD) of seedlings under heat stress, which effectively alleviated the hindrance of heat stress on the transformation from PBG to Uro III, and promoted the synthesis of chlorophyll precursors after PBG. In summary, this study showed that tomato growth and chlorophyll synthesis were significantly inhibited under heat stress. This inhibition could be relived through foliar-spraying Spd, which could alleviate the transformation from PBG to Uro III. This process promoted the synthesis of chlorophyll precursors, resulting in increased amount of chlorophyll and less inhibited growth of tomato plants under heat stress.

Key words: tomato; spermidine; heat stress; chlorophyll precursors

番茄(*Solanum lycopersicum* L.)原产于南美西部高原地带,属于喜温作物,是全世界栽培面积最广、消费量最大的重要蔬菜作物之一,也是植物遗传、抗逆生理生化和生物技术改良等研究的模式植物^[1]。番茄不耐高温,对温度比较敏感,适宜的生长温度为15~28℃,温度过高或过低都会阻碍其生长发育,严重时受害,甚至死亡^[2-3]。近几年设施番茄栽培迅猛发展,但在夏季高温季节栽培或晚春、早秋的保护地番茄生产中,温室易出现异常高温,对番茄造成高温胁迫^[4]。

多胺是植物体内普遍存在的一类具有强烈生物活性的低分子量脂肪族含氮碱,主要包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm),对增强植物抗逆性有着重要作用。近几年,关于Spd对植物的光保护作用研究已成为多胺提高植物抗逆性研究的热点之一^[5]。研究表明,多胺能够在逆境环境中提高植物的光合速率,如提高盐胁迫下黄瓜幼苗^[6],干旱胁迫下水稻^[7],以及盐碱胁迫下番茄幼苗的光合速率^[8]等。在植物抗逆过程中,植物的光合性能是反映植物生长情况的重要指标之一,而叶绿素代谢是和植物光合作用联系最为密切的代谢。因此,本试验以西北地区设施番茄品种‘金棚朝冠’为试验材料,研究叶面喷施Spd对高温胁迫下番茄幼苗生长及叶绿素合成前体物质含量的影响,旨在探讨Spd在缓解番茄幼苗光合作用高温胁迫伤害的生理机制,以期为进一步研究和利用Spd提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

本试验以设施番茄栽培品种‘金棚朝冠’为材料(购买于陕西杨凌农城种业科技有限公司),在西北农林科技大学南校区人工气候室内进行(温度可控

范围16~45℃),温度、光环境、湿度等控制设备均由陕西旭田光电科技有限公司提供。育苗期间,白天进行LED灯光照12 h(07:00~19:00),光合有效辐射(PPFD)为 $200 \pm 20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,气温28℃,相对湿度80%;夜间12 h(19:00~07:00),气温18℃,相对湿度80%。

1.2 试验设计

待番茄幼苗长至三叶一心时,选取长势基本一致的幼苗进行试验处理。本试验共设4个处理:(1)对照(CK),气温25℃/15℃(昼/夜);(2)Spd处理(CS),气温25℃/15℃(昼/夜)+叶面喷施0.25 mmol·L⁻¹Spd^[8];(3)高温胁迫(H),气温38℃/28℃(昼/夜)^[9];(4)高温胁迫+Spd处理(HS),气温38℃/28℃(昼/夜)+叶面喷施0.25 mmol·L⁻¹Spd。每天18:00~18:30,叶片正反面均匀喷施Spd或等量的蒸馏水(喷施前加入2滴Tween-20),以叶面产生均匀的水膜为止。在处理第6天时选取自幼苗生长点下第2片完全展开叶片测定叶绿素含量、叶绿素合成前体物质含量及叶绿素相关合成酶活性,所有试验均设3次重复。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 幼苗干重和鲜重 各处理随机选取幼苗10株,从茎基部剪断,地上部鲜重用天平直接称取;地下部先用蒸馏水冲洗干净,再用吸水纸吸干表面水分后称取鲜重。地上部和地下部经115℃杀青15 min,75℃烘干至恒重后称干重,并计算根冠比。根冠比=根鲜重(干重)/地上部鲜重(干重)×100%。

1.3.2 叶绿素及叶绿素合成前体物质含量 叶片原卟啉IX(Proto IX)、镁-原卟啉IX(Mg-Proto IX)和原叶绿素酸酯(Pchl)含量参照Hodgins的方法测定^[10];尿卟啉原III(Uro III)和胆色素原(PBG)含量参照Bogorad的方法测定^[11];δ-氨基酮戊酸(ALA)

含量参照喻敏等的方法测定^[12]。叶绿素含量测定参照张宪政的方法^[13]。以上结果均以鲜重表示。

1.3.3 叶绿素合成关键酶活性 叶片胆色素原脱氨酶(PBGD)和尿卟啉原合酶(UROS)的活性测定参照周珩的方法进行^[14]。

1.4 数据分析

试验数据采用 SAS 8.1 软件进行方差和差异显著性分析($P < 0.05$),用 Excel 2016 进行作图。

2 结果与分析

2.1 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄幼苗生长的影响

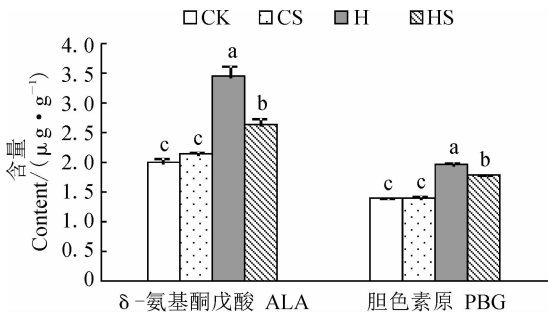
番茄幼苗地上部和地下部的干重和鲜重在单独 Spd 处理(CS)下无显著变化,在高温胁迫(H、HS 组)下显著降低(表 1)。其中,与对照组(CK)相比,幼苗地上部鲜重、干重和地下部鲜重、干重在高温胁迫处理组(H)分别显著降低了 51.90%、52.92%和 42.70%、33.91%,在高温胁迫和喷施 Spd 处理组(HS)分别显著降低了 33.64%、27.34%和 38.64%、37.98%;与 H 处理组对比,HS 处理组幼苗地上部鲜重和干重显著增加,而地下部鲜重和干重均无显著变化。同时,4 个处理组幼苗之间鲜重根冠比无显著差异,干重根冠比表现为 H 处理组显著高于其他 3 个组。可见,叶面喷施 Spd 有效缓解了高温胁迫对番茄幼苗地上部生长的抑制作用,但是对于地下部生长并无显著影响。

2.2 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄叶片叶绿素合成前体物质含量的影响

2.2.1 叶片 ALA 和 PBG 含量 图 1 显示,在正常温度栽培条件下,CS 处理组番茄幼苗叶片 ALA 和

PBG 含量与对照组(CK)并无显著差异;在高温胁迫条件下,H 处理组番茄叶片 ALA 和 PBG 的含量均比 CK 显著提高,增幅分别为 72.43%和 40.64%;但是 HS 处理组番茄叶片 ALA 和 PBG 的含量显著低于 H 处理组,而显著高于 CK。这说明高温胁迫显著提高了番茄叶片 ALA 和 PBG 的含量,但是叶面喷施 Spd 有效缓解了这种增长的趋势。

2.2.2 叶片 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ和 Pchl 含量 如图 2 所示,在正常温度栽培条件下,CS 处理组与番茄幼苗叶片 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ和 Pchl 的含量均与 CK 组无显著差异;在高温胁迫条件下,H 处理组番茄幼苗叶片 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ和 Pchl 的含量均比 CK 显著降低,它们的降幅分别为 34.26%、40.57%、41.36%和 31.58%;同时,HS 处理组番茄叶片的 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ



不同字母表示处理间在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$),下同

图 1 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄叶片 ALA 和 PBG 含量的影响

Different letters meant significant difference among treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below

Fig.1 Effects of foliar-spraying spermidine on contents of ALA and PBG in leaves of tomato seedlings under heat stress

表 1 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄幼苗生长的影响

Table 1 Effects of foliar-spraying spermidine on plant growth parameters of tomato seedlings under heat stress

试验处理 Treatment	地上部鲜重 Shoot fresh weight/g	地上部干重 Shoot dry weight/g	根鲜重 Root fresh weight/g	根干重 Root dry weight/g	根冠比 Root-shoot ratio	
					鲜重 Fresh weight	干重 Dry weight
CK	33.23±3.53a	2.22±0.43a	4.74±0.55a	0.32±0.07a	0.14±0.01a	0.14±0.02b
CS	36.08±5.55a	2.17±0.32a	5.40±1.10a	0.32±0.06a	0.15±0.02a	0.15±0.01b
H	15.98±1.73c	1.05±0.23c	2.72±0.68b	0.21±0.07b	0.17±0.06a	0.20±0.03a
HS	22.05±1.88b	1.62±0.13b	2.91±0.54b	0.18±0.05b	0.13±0.02a	0.11±0.03b

注:CK. 正常温度+叶面喷施 H₂O; CS. 正常温度+叶面喷施 0.25 mmol·L⁻¹ Spd; H. 高温胁迫+叶面喷施 H₂O; HS. 高温胁迫+叶面喷施 0.25 mmol·L⁻¹ Spd;下同。同列不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$);数值为平均值±SE

Note: CK. Normal temperature and foliar-spraying water; CS. Normal temperature and foliar-spraying 0.25 mmol·L⁻¹ Spd; H. Heat stress and foliar-spraying water; HS. Heat stress and foliar-spraying 0.25 mmol·L⁻¹ Spd;The same as below. Different letters within same column meant significant difference among treatments at 0.05 level. Values were means±SE

和 Pchl 含量均显著高于 H 处理组,但仍分别比 CK 组降低了 19.13%、18.44%、26.10% 和 10.01%。这说明叶面喷施 Spd 显著提高了高温胁迫下番茄叶片的 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ 和 Pchl 的含量,但还没有恢复到对照水平。

2.3 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄叶绿素前体合成关键酶活性的影响

图 3 显示,在正常温度栽培条件下,CS 处理组番茄叶片 PBGD 和 UROS 两种酶的活性稍有升高,但均与 CK 组无显著差异;在高温胁迫条件下,H 处理组番茄叶片 PBGD 和 UROS 活性相比对照组均显著下降,两者降幅分别达到 40.65% 和 23.01%;HS 处理组番茄叶片 PBGD 和 UROS 活性比 H 处理组不同程度升高,但 UROS 活性变化不显著,两者相比对照组分别显著降低 23.76% 和 13.69%。这说明高温胁迫显著降低了番茄幼苗叶片叶绿素前体合成关键酶 PBGD 和 UROS 活性,叶面喷施 Spd 能

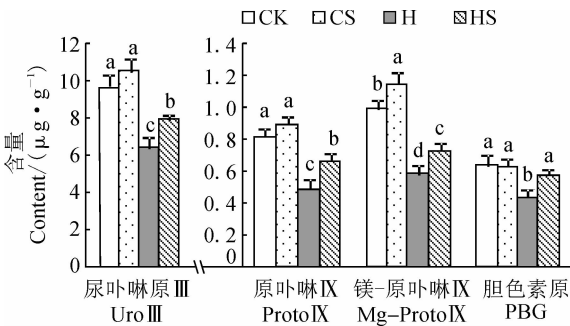


图 2 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄叶片 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ 和 Pchl 含量的影响

Fig. 2 Effects of foliar-spraying spermidine on contents of UroⅢ, ProtoⅨ, Mg-protoⅨ and Pchl in leaves of tomato seedlings under heat stress

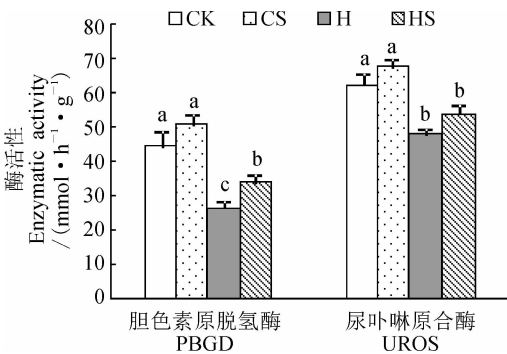


图 3 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄叶片 PBGD 和 UROS 活性的影响

Fig. 3 Effects of foliar-spraying spermidine on the activities of PBGD and UROS in leaves of tomato seedlings under heat stress

一定程度上缓解高温胁迫的这些影响,但仍未恢复到对照水平。

2.4 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄叶片叶绿素含量的影响

从图 4 可知,在正常温度栽培条件下,叶面喷施 Spd 对番茄叶片叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)和总叶绿素(Chlt)含量及比值 Chla/Chlb 均无显著影响;与 CK 相比,高温胁迫组(H)番茄叶片 Chla、Chlt 含量和 Chla/Chlb 分别显著降低了 30.46%、11.08% 和 51.66%,而 Chlb 含量却显著提高了 44.51%;HS 处理组番茄叶片 Chla、Chlt 含量和 Chla/Chlb 均不同程度高于 H 处理组,三者分别比 CK 降低了 13.61%、5.11% 和 27.76%,而 Chlt 含量却变化不显著,同时其 Chlb 含量显著低于 H 处理组,但却比 CK 提高了 19.23%。这表明高温胁迫显著影响了番茄幼苗叶片叶绿素含量及其比值,而叶面喷施 Spd 能一定程度上缓解高温胁迫对番茄幼苗的影响。

3 讨论

多胺类是一类在生理 pH 环境下呈正电性含氮的小分子物质,这些物质广泛存在于植物的各个组织中,对植物生长、发育和抵抗逆境有着非常重要的作用^[15]。本研究结果显示叶面喷施 Spd 有效缓解了高温胁迫对番茄幼苗地上部生长的抑制作用,但是对于地下部的干重和鲜重并无显著影响,即叶面喷施 Spd 对于高温胁迫下番茄幼苗生长的影响主要表现在地上部。

植物叶绿素含量水平主要由叶绿素的合成速率和叶绿素降解速率两方面决定,叶绿素的生物合成主

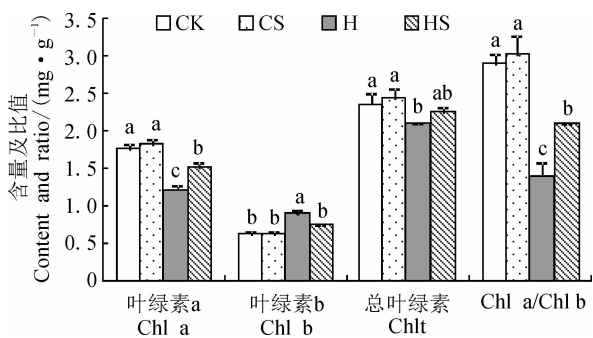


图 4 叶面喷施 Spd 对高温胁迫下番茄幼苗叶片叶绿素含量及比值的影响

Fig. 4 Effects of foliar-spraying spermidine on contents of chlorophyll and ratio in leaves of tomato seedlings under heat stress

要是通过谷氨酸 (Glu)→ALA→PBG→UroⅢ→ProtoⅨ→Mg-protoⅨ→Pchl→Chla→Chlb 途径完成,Mg-protoⅨ形成之前的合成过程均在叶绿体基质中进行,而后发生在类囊体膜上^[16]。其中,任何一步出现障碍都会导致受阻部位之前的中间产物显著积累,受阻位点之后的产物则显著降低^[17]。

本研究发现,高温胁迫使番茄叶片叶绿素前体 ALA 和 PBG 的含量均比对照组显著提高,而使番茄叶片叶绿素前体 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ 和 Pchl 的含量比对照降低,但是叶面喷施 Spd 缓解了这种变化趋势。这些数据表明高温胁迫影响了叶绿素前体 ALA、PBG 到 UroⅢ、ProtoⅨ、Mg-protoⅨ、Pchl 的转变过程,高温胁迫下番茄幼苗叶绿素的合成受阻步骤可能发生在叶绿体基质中 PBG 向 UroⅢ的转化过程,造成 ALA、PBG 含量的升高,此结果与陈新斌等发现海水胁迫下菠菜叶绿素合成受阻位点的研究结果一致^[18]。目前关于逆境胁迫下植物叶绿素合成过程中受阻位点的研究结果各有不同,张丽等认为盐碱胁迫下番茄幼苗叶绿素的合成受阻步骤发生在叶绿体基质中由 UroⅢ向 ProtoⅨ的转化^[19],而王勋陵研究表明 UV-B 抑制植物叶绿素生物合成的受阻位点在由 ALA 生产 PBG 的阶段^[20],造成这种差异的原因可能是由于试验作物种类和逆境环境影响不同所致^[21]。多胺作为多聚阳离子,生理 pH 条件下带正电荷可与负带电荷的磷酸基团、蛋白质及核酸等相互作用,稳定类囊体组成并参与膜构建^[22]。本试验中,在高温胁迫条件下,叶面喷施 Spd 能减缓番茄叶片中 ALA 和 PBG 含量增加的幅度,提高 PBG 之后叶绿素合成前体物质的含量,有效缓解高温胁迫对 PBG 到 UroⅢ转化的阻碍作用。

PBG 到 UroⅢ的转化是由 PBGD 和 UROS 两种酶共同参与的,PBGD 催化 4 分子 PBG 以首尾相连的方式脱氨聚合,形成非常不稳定的 1-羟甲基胆色素烷即原尿卟啉原Ⅰ(HMB),HMB 在 UROS 的催化下环合形成所有天然四吡咯化合物的共同前体

UroⅢ。本试验结果表明,高温胁迫抑制了番茄 PBGD 和 UROS 的活性,叶面喷施 Spd 缓解了高温胁迫对 PBGD 活性的抑制作用,而对 UROS 的活性并无明显缓解作用。这说明高温胁迫可能通过抑制 PBGD 和 UROS 的活性来影响番茄叶片叶绿素前体由 PBG 到 UroⅢ转化,叶面喷施 Spd 可能主要通过提高 PBGD 活性来缓解高温胁迫对叶绿素前体合成的影响,进而缓解高温胁迫对叶绿素合成的影响。

叶绿素作为植物光合器官中最为广泛的光合色素,对于植物吸收和转化光能有着非常重要的作用^[23]。在植物遭受非生物胁迫或者叶片衰老时,叶绿素的含量会减少^[21]。本试验结果表明,高温胁迫使番茄叶片 Chla、Chlt 的含量和 Chla/Chlb 显著降低了,而 Chlb 的含量却显著提高,叶面喷施 Spd 处理缓解了高温胁迫对番茄幼苗 Chla、Chlb、Chla/Chlb 和 Chlt 的影响。研究表明,逆境胁迫环境下植物叶片的 Chl a 比 Chl b 的反应更敏感,更容易发生降解。同时,研究也表明在叶绿素降解过程中 Chl a 的降解产物可以继续生成 Chl b^[24]。在本试验结果中,高温胁迫环境可能导致番茄叶片 PBG 到 UroⅢ转化受阻,从而引起叶片 Chl a 含量显著降低。此外,番茄叶片的 Chl a 可能要比 Chl b 对高温胁迫的反应更为敏感,降解的更快,或者 Chl a 的降解产物可以生成 Chl b^[24],从而可能在 Chl a 降解过程中又重新生成并补充了一部分 Chl b,所以高温胁迫使得叶片 Chl a 含量显著降低,Chl b 含量却显著升高。

综上所述,高温胁迫可能通过抑制番茄幼苗叶片叶绿素前体合成关键酶 PBGD 和 UROS 的活性,阻碍其叶片叶绿素合成前体物质由 PBG 到 UroⅢ的转化,影响到叶绿素的正常合成,造成叶绿素含量降低,进而抑制了植株生长。叶面喷施 Spd 可能主要通过缓解 PBGD 活性的降低来减轻高温胁迫对叶绿素前体合成的影响,进而缓解高温胁迫对番茄幼苗叶绿素合成的影响,减轻高温胁迫对植株生长的抑制。

参考文献:

[1] 王琳,杨再强,杨世琼,等. 高温与不同空气湿度交互对设施番茄苗生长及衰老特性的影响[J]. 中国农业气象,2017,38(12): 761-770.
WANG L, YANG Z Q, YANG S Q, et al. Effects of high temperature and different air humidity on growth and senescence characteristics for tomato seedlings [J]. Chinese Journal

of Agrometeorology, 2017, 38(12): 761-770.
[2] 赵和丽,杨再强,王明田,等. 高温高湿胁迫及恢复对番茄快速荧光诱导动力学的影响[J]. 生态学杂志,2019,38(8): 2 405-2 413.
ZHAO H L, YANG Z Q, WANG M T, et al. Effects of high temperature and high humidity stress and restoration on the fast fluorescence induction dynamics of tomato leaves [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(8): 2 405-2 413.

- [3] 张富存,张 波,王 琴,等. 高温胁迫对设施番茄光合作用特性的影响[J]. 中国农学通报,2011,**27**(28): 211-216.
ZHANG F C, ZHANG B, WANG Q, *et al.* Effect of high temperature stress on photosynthesis characters of tomato [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, **27**(28): 211-216.
- [4] 吴丽君,张俊凤. 高温胁迫对番茄幼苗生长和生理指标的影响[J]. 北方园艺,2013,(23): 19-22.
WU L J, ZHANG J F. Effect of high temperature stress on growth and physiological indexes of tomato seedlings [J]. *Northern Horticulture*, 2013,(23): 19-22.
- [5] SHU S, GUO S R, SUN J, *et al.* Effects of salt stress on the structure and function of the photosynthetic apparatus in *Cucumis sativus* and its protection by exogenous putrescine[J]. *Physiologia Plantarum*, 2012, **146**(3): 285-296.
- [6] ZHANG R H, LI J, GUO S R, *et al.* Effects of exogenous putrescine on gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of NaCl-stressed cucumber seedlings[J]. *Photosynthesis Research*, 2009, **100**(3): 155-162.
- [7] FAROOQ M, WAHID A, LEE D J. Exogenously applied polyamines increase drought tolerance of rice by improving leaf water status, photosynthesis and membrane properties[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, **31**(5): 937-945.
- [8] HU L P, XIANG L X, ZHANG L, *et al.* The photoprotective role of spermidine in tomato seedlings under salinity-alkalinity stress [J]. *PLoS One*, 2014, **9**(10): e110855.
- [9] 苏晓琼,王美月,束 胜,等. 外源亚精胺对高温胁迫下番茄幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响[J]. 园艺学报, 2013,**40**(12): 2 409-2 418.
SU X Q, WANG M Y, SHU S. Effects of exogenous Spd on the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics in tomato seedlings under high temperature stress [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013,**40**(12): 2 409-2 418.
- [10] HODGINS R R, VAN HUYSTEE R B. Rapid simultaneous estimation of protoporphyrin and Mg-protophyrins in higher plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1986, **125**(3/4): 311-323.
- [11] BOGORAD L. Porphyrin Synthesis[M]// COLOWICK S P, KAPLAN N O. Methods in Enzymology. New York: Academic Press, 1962: 885-895.
- [12] 喻 敏,胡承孝,王运华. 低温条件下钼对冬小麦叶绿素合成前体的影响[J]. 中国农业科学, 2006, **39**(4): 702-708.
YU M, HU C X, WANG Y H. Effects of molybdenum on the precursors of chlorophyll biosynthesis in winter wheat cultivars under low temperature [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, **39**(4): 702-708.
- [13] 张宪政. 植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合液法[J]. 辽宁农业科学, 1986,(3): 26-28.
ZHANG X Z. Determination of chlorophyll content in plants—Acetone ethanol mixture method [J]. *Liaoning Agricultural Science*, 1986, (3): 26-28.
- [14] 周 珩. 外源亚精胺缓解高温胁迫下黄瓜幼苗叶绿素代谢的作用机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [15] FUJITA M, SHINOZAKI K. Identification of polyamine transporters in plants: paraquat transport provides crucial clues [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2014, **55**(5): 855-861.
- [16] PORRA R J. Recent progress in porphyrin and chlorophyll biosynthesis[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1997, **65**(3): 492-516.
- [17] 贾俊丽,刘艳艳,池旭娟,等. 桑树斑叶突变体叶绿素合成特性的初步研究[J]. 蚕业科学, 2008, **34**(3): 497-500.
JIA J L, LIU Y Y, CHI X J, *et al.* Primary investigation on properties of chlorophyll synthesis of a leaf-variegated mutant in mulberry (*Morus L.*)/[J]. *Acta Sericologica Sinica*, 2008, **34**(3): 497-500.
- [18] 陈新斌,孙 锦,郭世荣,等. 海水胁迫对菠菜叶绿素代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(9): 1 781-1 787.
CHEN X B, SUN J, GUO S R, *et al.* Chlorophyll metabolism of spinach leaves under seawater stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, **32**(9): 1 781-1 787.
- [19] 张 丽,徐志然,胡晓辉,等. 叶面喷施亚精胺对盐碱胁迫下番茄幼苗生长及其叶绿素合成前体含量的影响[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(1): 125-130.
ZHANG L, XU Z R, HU X H, *et al.* Effect of foliar-spraying spermidine on seedlings growth and contents of chlorophyll biosynthesis precursors in leaves of tomato under saline-alkaline stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, **35**(1): 125-130.
- [20] 王勋陵. 增强紫外 B 辐射对植物及生态系统影响研究的发展趋势[J]. 西北植物学报, 2002, **22**(3): 670-681.
WANG X L. Research advances about effects of enhanced UV-B radiation on plants and ecosystems [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, **22**(3): 670-681.
- [21] SANTOS C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves[J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, **103**(1): 93-99.
- [22] 田 婧,郭世荣,孙 锦,等. 外源 Spd 对高温胁迫下黄瓜幼苗叶片膜脂过氧化及质子泵活性的影响[J]. 应用生态学报, 2011, **22**(12): 3 252-3 258.
TIAN J, GUO S R, SUN J, *et al.* Effects of exogenous spermidine on lipid peroxidation and membrane proton pump activity of cucumber seedling leaves under high temperature stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(12): 3 252-3 258.
- [23] LIN Y P, LEE T Y, TANAKA A, *et al.* Analysis of an *Arabidopsis* heat-sensitive mutant reveals that chlorophyll synthesis is involved in reutilization of chlorophyllide during chlorophyll turnover [J]. *The Plant Journal*, 2014, **80**(1): 14-26.
- [24] SEN G, ERYILMAZ I E, OZAKCA D. The effect of aluminium-stress and exogenous spermidine on chlorophyll degradation, glutathione reductase activity and the photosystem II D1 protein gene (psbA) transcript level in lichen *Xanthoria parietina* [J]. *Phytochemistry*, 2014, 98: 54-59.