

## 5-ALA 对干旱胁迫下小麦幼苗 光合作用及 D1 蛋白的调节作用

王嘉楠 李小艳 魏石美 赵会杰 赵明奇 汪月霞

(河南农业大学生命科学学院, 450002, 河南郑州)

**摘要** 为了探究 5-氨基乙酰丙酸 (5-aminolevulinic acid, 5-ALA) 对干旱胁迫下小麦幼苗光合作用损伤的缓解机制, 选用矮抗 58 小麦品种为试验材料, 在两叶一心期对叶片喷施浓度为 100mg/L 的 5-ALA, 处理 3d 后对根部施加 20% 聚乙二醇 6000 (PEG-6000) 模拟干旱环境, 2d 后取样进行光合以及 *psbA* 基因表达分析和 D1 蛋白含量测定。结果表明, 干旱胁迫明显降低了小麦叶片的相对含水量以及叶绿素含量, 而喷施外源 5-ALA 能够明显缓解干旱造成的伤害, 同时也减缓了干旱胁迫下小麦幼苗净光合速率 ( $P_n$ )、实际光化学效率 ( $\Phi_{PSII}$ )、原初光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 和光化学猝灭系数 ( $q_p$ ) 值的降低, 以及非光化学猝灭系数 ( $q_N$ ) 值的升高, 并且提高了 *psbA* 基因表达水平和 D1 蛋白的含量。以上结果显示, 喷施外源 5-ALA 可缓解干旱胁迫下小麦幼苗的光合性能, 同时诱导 *psbA* 基因表达水平提高, 加快新 D1 蛋白的合成与受损 D1 蛋白的降解, 从而提高小麦幼苗的干旱胁迫耐受性。

**关键词** 小麦; 光合作用; 5-氨基乙酰丙酸; *psbA* 基因; D1 蛋白; PS II; 叶绿素荧光参数

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是中国最主要的粮食作物之一, 其产量的丰欠直接关系到国家粮食安全和社会稳定。干旱胁迫可通过引起植物细胞相对含水量和膨胀率的下降, 降低植物生长速度和生物量积累; 同时抑制叶绿素的合成, 严重时还会加速叶绿素分解, 破坏光合系统, 从而严重影响小麦的生长发育, 造成减产<sup>[1-3]</sup>。因此, 小麦的抗旱生长调节机制及其在农业生产实践中的应用已成为当前研究的热点之一。

植物光合系统中光系统 II (photosystem II, PS II) 反应中心是最易被各种环境胁迫破坏的关键部位<sup>[4]</sup>。研究表明, 干旱胁迫可造成灌浆期小麦叶绿体 *psbA* 基因的转录表达水平明显下降<sup>[5]</sup>, 拟南芥幼苗在干旱胁迫下的实际光化学效率 ( $\Phi_{PSII}$ )、原初光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 和光化学猝灭系数 ( $q_p$ ) 呈下降趋势, 而非光化学猝灭系数 ( $q_N$ ) 却大大增加<sup>[6]</sup>。PS II 是类囊体膜中的一种光合作用单位, 是一个多亚基蛋白复合体, 它由 25 种以上亚基构成,

其中, PS II 反应中心中最易受到逆境破坏的靶位是 D1 蛋白, 而 *psbA* 是 D1 蛋白的编码基因<sup>[7]</sup>。Wang 等的研究结果显示小麦 *psbA* 基因的表达水平在干旱、高温等非生物胁迫下明显降低<sup>[8-9]</sup>, 从而影响 D1 蛋白的周转, 不利于 PS II 的功能修复。

5-氨基乙酰丙酸 (5-ALA) 作为一种潜在的植物生长调节剂, 对缓解植物逆境胁迫具有重要的作用<sup>[10]</sup>。在羊草的生长发育过程中, 喷施外源 5-ALA 可促进光合色素的合成, 从而增强光合作用<sup>[11]</sup>。Niu 等<sup>[12]</sup>的研究表明, 5-ALA 能够提高肯塔基蓝草的干旱耐受性; Phung 等<sup>[13]</sup>的研究也表明, 叶施 5-ALA 能增强水稻对光胁迫的抗性, 通过对吡啉生物合成的严格控制, 即运用了吡啉类生物合成的负调控和光动力的降解, 从而防止有毒的代谢中间体的积累。然而, 5-ALA 对干旱胁迫下小麦幼苗光合作用调节及其与 D1 蛋白周转的关系的研究尚未见报道。

为了阐明外源 5-ALA 对小麦幼苗光合机构在胁迫下所受损伤的缓解机制, 本试验研究了外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦幼苗叶片 PS II 的光化学效率、*psbA* 基因以及 D1 蛋白的表达, 来探明干旱胁迫下小麦的光合与生理生化的变化, 以及 5-ALA 对提高小麦幼苗抗旱性的生理机制, 为农业生产调控措施提供理论依据。

**作者简介:** 王嘉楠, 硕士研究生, 研究方向为作物逆境栽培生理与分子生物学

汪月霞为通信作者, 副教授, 研究方向为作物逆境栽培生理与技术

**基金项目:** 国家自然科学基金—河南联合基金 (U1704103); 河南省教育厅科学技术研究重点项目 (16A210030); 河南农业大学科技创新基金项目 (KJCX2016A06) 和全国大学生创新计划项目 (201710466013)

**收稿日期:** 2018-05-04; **修回日期:** 2018-08-31

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

选择小麦品种矮抗 58 进行水培种植, 并转移到光照培养室内培养。预试验结果表明, 随着喷施 5-ALA 浓度的上升, 5-ALA 对小麦的影响先增大后减小, 浓度为 100mg/L 时影响最大, 因此本试验使用 100mg/L 作为 5-ALA 喷施浓度。在小麦生长至两叶一心期后分 4 组进行处理: CK 和 PEG 组对叶片喷施蒸馏水, ALA 和 P+A (PEG+ALA) 组喷施 100mg/L 的 5-ALA, 每天 1 次, 连续喷施 3d 后, 向 PEG 和 P+A 组 Hoagland 营养液中加入 20% 的聚乙二醇 6000 (PEG-6000) 进行胁迫处理 2d, 观察记录处理前后的表型, 取样于液氮中速冻, 用于生理分析与基因表达的测定。

### 1.2 相对水分含量和叶绿素含量的测定

根据 Sancho-knapik 等<sup>[14]</sup>的方法测定相对水分含量。取 3 株幼苗第二片叶子作为一个样品处理。

叶绿素含量的测定采用 Baglieri 等<sup>[15]</sup>的方法并略有改进, 将 0.15g 叶片加入 95% 的乙醇中充分浸提后, 采用分光光度法测定叶绿素的含量。

### 1.3 光合参数和叶绿素荧光动力学参数的测定

参照 LI-6400 便携式光合仪的使用说明书, 测定净光合速率 ( $P_n$ )。然后参照 Shang 等<sup>[16]</sup>的方法, 采用 Li6400-40 叶绿素荧光叶室测量相关叶绿素荧光参数, 并对测定的  $\Phi_{PSII}$ 、原初光化学效率 ( $F_v/F_m$ )、 $q_p$  和  $q_N$  的值进行统计整理。

### 1.4 小麦总 RNA 的提取和 Real-time PCR 分析

小麦总 RNA 的提取参照由北京索莱宝科技有限公司提供的总 RNA 提取试剂盒说明书。实时荧光定量 PCR 反应使用 iTaq<sup>TM</sup> SYBR<sup>®</sup> Green Supermix kit 试剂盒 (BIO-RAD, CA, 美国), 用 StepOnePlus 实时 PCR 系统 (Applied Biosystems, CA, 美国) 进行。Real-time PCR 以小麦 *Actin* 为内参基因, 5'-AGGTGCCCTGAGGTGCTGTT 和 5'-GAACCTCCACTGAGAACAACATTACC 分别为其上下游引物序列, *psbA* 基因的上下游引物序列分别为 5'-GGAGGGGCAGCGATGAAGGC 和 5'-GCCTGTGGGGTCGCTTCTGC。反应体系体积均为 20 $\mu$ L, 每个体系分别含有 1 $\mu$ L (包含 200nmol/L) 引物, 5 $\mu$ L cDNA (4ng) 和 1 $\times$  iTaq<sup>TM</sup> SYBR<sup>®</sup> Green Supermix 试剂。PCR 循环参数为: 95 $^{\circ}$ C 10min; 每循环 95 $^{\circ}$ C 15s, 60 $^{\circ}$ C 1min, 共 40 个循环。采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法计算差异表达倍数。

### 1.5 总蛋白的提取和 D1 蛋白含量的测定

使用北京索莱宝科技有限公司提供的植物蛋白提取试剂盒 (货号: BC3720), 参照 Zhao 等<sup>[17]</sup>的方法进行 D1 蛋白含量的测定。选取 100~200mg 的植物组织于研钵中, 加液氮充分研磨, 加入裂解液, 4 $^{\circ}$ C 裂解 20min, 期间每隔 5min 震荡 1 次; 4 $^{\circ}$ C, 14 000r/min 离心 30min; 吸取上清液至新试管中; 置于超低温冰箱中保存待用。D1 蛋白含量的测定采用 Western-Blot 方法。

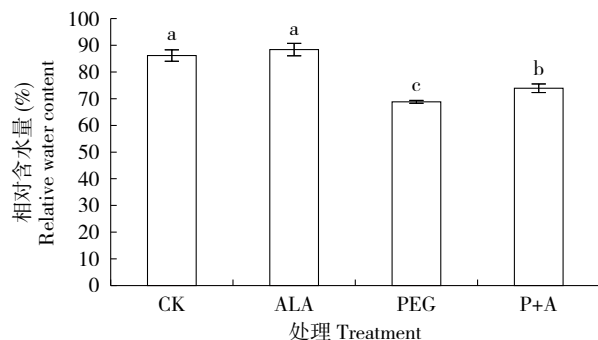
### 1.6 数据处理与分析

使用 Microsoft Excel 进行统计处理原始数据与作图。运用 SPSS 统计软件计算标准差, 同时各处理之间在  $P=0.05$  水平上比较差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦表型及叶片相对含水量的影响

对比 CK 与 PEG 处理, 显示小麦叶片的相对含水量在干旱处理后下降了 20%, 在表型上呈现出严重萎蔫; 而对比 PEG 与 P+A 组, 显示外源喷施 5-ALA 显著提高了干旱情况下小麦幼苗叶片的相对含水量 ( $P<0.05$ ), 这与表型的生长状况一致 (图 1)。CK 与 ALA 处理的叶片相对含水量无显著差异 (图 1)。



误差是 3 次重复的标准误差, 顶部字母不同代表  $P=0.05$  水平差异显著

The error bar is the standard error of 3 repetitions, different letters on the top of bars represent significant difference at  $P=0.05$  level

图 1 不同处理小麦幼苗相对含水量

Fig.1 Relative water content of wheat seedlings under different treatments

### 2.2 外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦叶片叶绿素含量的调节作用

图 2 显示小麦叶片的叶绿素含量在受到干旱胁迫时显著下降, 与 CK 相比, 干旱胁迫下的小麦叶片叶绿素含量下降了 35%; 对比 PEG 与 P+A 处理, 干旱下喷施 5-ALA 使小麦叶片叶绿素含量提升了

24%。且在非干旱条件下, ALA 处理的叶绿素含量比 CK 处理也有显著提高 ( $P<0.05$ )。

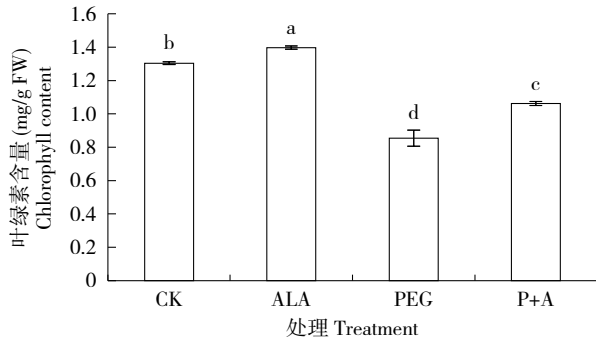


图2 不同处理对小麦幼苗叶绿素含量的影响  
Fig.2 Effects of different treatments on chlorophyll content of wheat seedlings

## 2.3 外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦 PS II 功能的调节作用

图 3 显示, 干旱胁迫能够对小麦的叶绿素荧光动力学参数造成很大的影响, 与 CK 相比显著降低了  $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_m$  和  $q_p$  的值 ( $P<0.05$ ), 分别降低了 54%、24% 和 54%。外源 5-ALA 可以显著提高干旱胁迫下小麦幼苗叶片的  $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_m$  和  $q_p$  ( $P<0.05$ ), 从而缓解干旱胁迫对小麦叶绿素荧光动力学参数的影响。而  $q_N$  在干旱胁迫下大大提高, 比 CK 增高了 74% ( $P<0.05$ ), 而外源 5-ALA 预处理后, 在干旱胁迫下比未经预处理的幼苗叶片降低了 23% ( $P<0.05$ )。

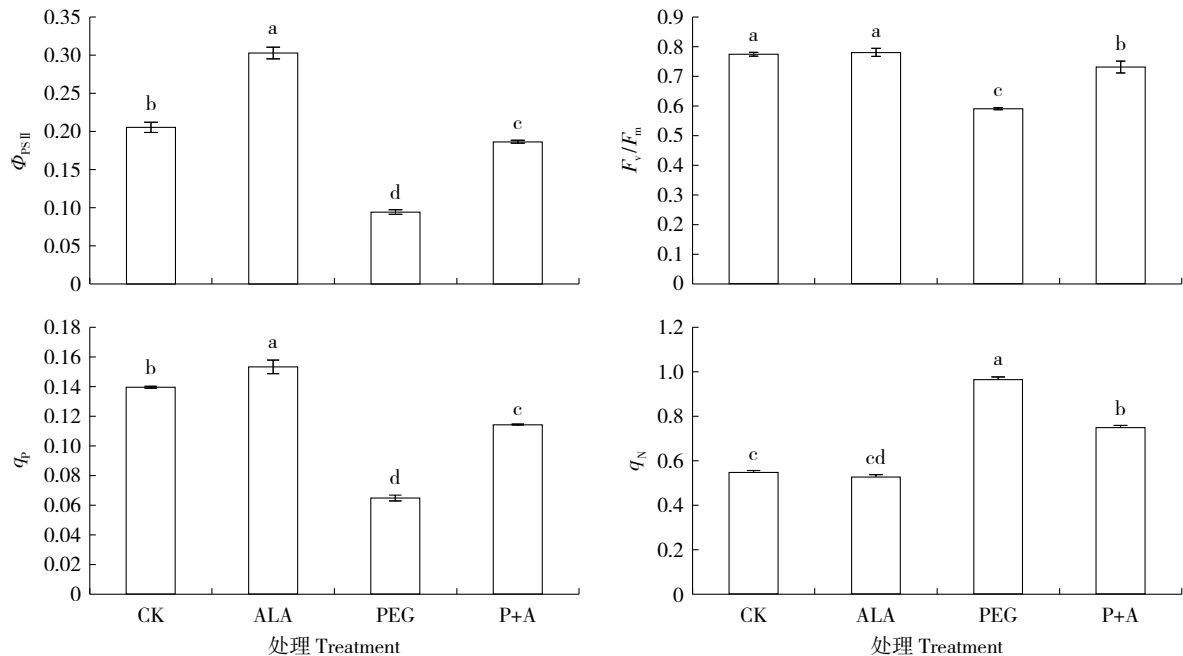


图3 不同处理对小麦幼苗叶片 PS II 功能的影响  
Fig.3 Effects of different treatments on the PS II function of wheat seedlings

## 2.4 外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦 $P_n$ 的影响

如图 4 所示, 干旱胁迫明显降低了小麦幼苗叶片的  $P_n$ , 与 CK 相比下降了 49%。而喷施外源 5-ALA 显著提高了干旱下小麦幼苗叶片的  $P_n$ , P+A 处理较 PEG 处理提高了 55%。CK 处理组与 ALA 处理组的  $P_n$  差异不显著 ( $P<0.05$ )。

## 2.5 外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦 *psbA* 基因表达的影响

从图 5 可以看出, 干旱胁迫明显降低了小麦幼苗叶片 *psbA* 基因的相对表达量, 与 CK 相比下降了 46% ( $P<0.05$ )。而 P+A 处理的 *psbA* 基因的相

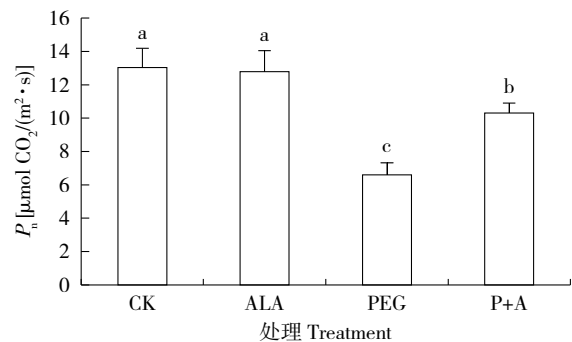


图4 不同处理对小麦幼苗净光合速率的影响  
Fig.4 Effects of different treatments on net photosynthetic rate of wheat seedlings

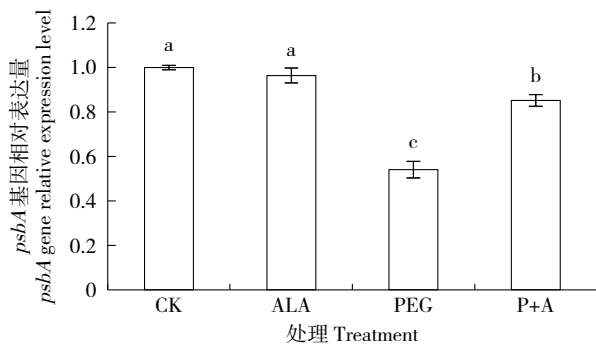
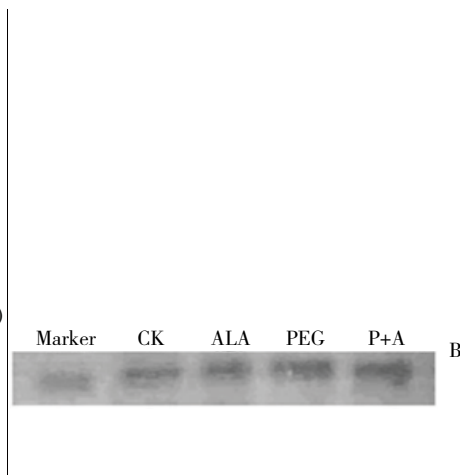
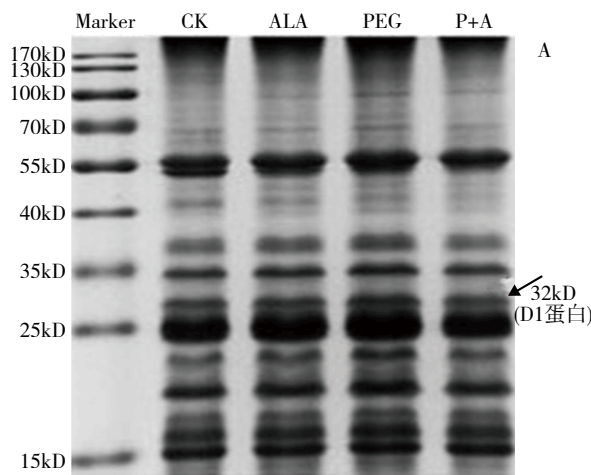


图5 不同处理小麦幼苗 *psbA* 基因相对表达量  
Fig.5 Relative expression of *psbA* gene in wheat seedlings under different treatments

对表达水平有明显提升 ( $P < 0.05$ ), 增加了 58%。CK 处理组与 ALA 处理组的小麦幼苗叶片 *psbA* 基因的相对表达量差异不显著, 但都明显高于 P+A 和 PEG 处理 ( $P < 0.05$ )。

## 2.6 外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦 D1 蛋白含量的影响

通过免疫印迹分析法对 *psbA* 基因的表达量进行测定, 图 6 结果显示, CK 处理的 D1 蛋白含量最低, 相比之下, 外源 5-ALA 处理的 D1 蛋白含量有所提高, 且在 PEG-6000 处理情况下, 用 5-ALA 处理的杂交条带亮度最高, 比用 PEG-6000 胁迫处理



A: SDS-PAGE 电泳图; B: 蛋白质印迹杂交  
A: SDS-PAGE electrophoretogram; B: Western blot

图6 不同处理小麦幼苗叶片 D1 蛋白表达

Fig.6 D1 protein expression in leaves of wheat seedlings under different treatments

的杂交条带亮度更强。

## 3 讨论

### 3.1 外源 5-ALA 处理对干旱胁迫下小麦幼苗伤害的缓解

本研究结果表明, 干旱胁迫明显降低了叶片的相对含水量, 而喷施 5-ALA 缓解了干旱胁迫造成的小麦叶片相对含水量的降低。干旱会导致植物体内相对含水量的降低, 造成植物叶片萎蔫和倒伏。随着干旱强度的不断增加, 植物的生命活动会受到严重影响, 甚至引起植物死亡。刘畅等<sup>[18]</sup>研究得出, 随着干旱的加重, 植物体内矿质元素显著下降, 叶绿素组成成分氮、镁及叶绿素合成过程中酶促反应的辅因子铁、锰、锌等元素缺乏, 因此使叶绿素的生物合成受到抑制。同时干旱胁迫引起叶绿体膜的结构受损, 加速了原有叶绿素的分解, 致使叶绿

素含量下降<sup>[3]</sup>。叶绿素作为植物光合作用中最重要光合色素, 其含量的变化在植物的生长发育以及光合作用过程中起着重要作用。本研究中, 小麦叶绿素含量在干旱胁迫下显著降低, 而外施 5-ALA 可以明显增加叶绿素的含量。Song 等<sup>[19]</sup>研究得出, 外源 5-ALA 能显著缓解由于干旱胁迫引起的羊草叶绿素含量的下降。Akram 等<sup>[20]</sup>也发现, 外源 5-ALA 对缓解油菜幼苗在干旱胁迫诱导下叶绿素含量的降低效果明显, 这可能与 5-ALA 作为叶绿素合成前体直接参与植物叶片中叶绿素合成并调节相关酶的活性有关。

### 3.2 外源 5-ALA 处理对干旱胁迫下小麦幼苗 PS II 的调节作用

干旱胁迫损害了光合作用过程中的动态平衡, 并导致  $P_n$  的显著降低。张姣等<sup>[21]</sup>的研究表明, 干旱胁迫导致小麦苗期与灌浆期  $F_v/F_m$ 、 $q_p$ 、 $P_n$  降低;

谢静静等<sup>[22]</sup>研究干旱胁迫对小麦花后的影响,也显示  $P_n$  在干旱胁迫下显著降低。 $F_v/F_m$  的下降是严重干旱胁迫导致 PS II 的光抑制性猝灭。 $\Phi_{PSII}$  的降低是由 PS II 反应中心激发能量捕获效率降低引起的,同时干旱胁迫处理使植物  $q_p$  值也显著下降,表明激发速率和电子传递速率之间的平衡受到了干旱胁迫的影响。而  $q_N$  水平的升高是植物的一种自我保护机制,即通过消耗光能,降低光合作用的光化学反应效率以免受胁迫的影响。

本研究中,在干旱胁迫下  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $q_p$  和  $P_n$  均显著降低, $q_N$  明显升高。这些数值的显著变化反映小麦幼苗光合系统过程严重受阻。而施用 5-ALA 能够明显缓解由于干旱胁迫引起的  $P_n$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $q_p$  和  $F_v/F_m$  的降低,以及  $q_N$  的升高,表明 5-ALA 可以通过提高光能捕获与转化效率,促进光合作用,来缓解干旱胁迫对小麦 PS II 反应中心的损伤,从而提高小麦幼苗对干旱胁迫的耐受性。

### 3.3 外源 5-ALA 对干旱胁迫下小麦幼苗 *psbA* 基因表达和 D1 蛋白含量的调节

高等植物叶绿体的 PS II 蛋白易发生氧化胁迫,干旱胁迫对 PS II 系统的损伤是通过改变功能性起始蛋白复合物来完成的,尤其是非生物胁迫下反应中心结合蛋白 D1 的损伤最为明显<sup>[23]</sup>。由叶绿体 *psbA* 基因编码的 D1 蛋白是 PS II 反应中心的重要蛋白。通过分析可以得出,干旱胁迫明显降低了 *psbA* 基因的表达量,同时 D1 蛋白的含量比 CK 处理的高,这有可能是干旱胁迫影响了 D1 蛋白的合成与降解相关酶的活性,导致受损 D1 蛋白的富集,使 D1 蛋白的磷酸化降低,使其无法参与受损 PS II 复合体的修复。Xue 等<sup>[24]</sup>研究发现,高温影响了小麦 D1 蛋白的周转,从而影响小麦的光合作用。而本试验中,外施 5-ALA 预处理可以明显增加 *psbA* 基因的表达量,并且在 4 个处理中,其 D1 蛋白的含量最高,说明外源 5-ALA 可以通过增加 *psbA* 基因的表达量,进而加速新 D1 蛋白的合成,并促进 PS II 复合体的修复,同时抑制了 D1 蛋白的降解,从而缓解了干旱胁迫对 PS II 功能修复造成的损伤,提高了小麦幼苗对干旱胁迫的耐受性。

综上所述,外施 5-ALA 能明显促进叶绿素的合成,维持小麦正常生长;通过提高 *psbA* 基因的表达水平,加快受损 D1 蛋白的周转,减少 PS II 结构和功能的破坏,加强了小麦幼苗的光合运转速率,缓解了干旱对小麦幼苗造成的伤害。

### 参考文献

- [1] Wei Q H, Zhang F, Sun F S, et al. A wheat MYB transcriptional repressor TaMyb1D regulates phenylpropanoid metabolism and enhances tolerance to drought and oxidative stresses in transgenic tobacco plants. *Plant Science*, 2017, 265: 112–123.
- [2] Sharma M, Gupta S K, Majumder B, et al. Salicylic acid mediated growth, physiological and proteomic responses in two wheat varieties under drought stress. *Journal of Proteomics*, 2017, 163: 28–51.
- [3] 李合生. 现代植物生理学. 2版. 北京: 高等教育出版社, 2006: 151.
- [4] Chen Y E, Zhang C M, Su Y Q, et al. Responses of photosystem II and antioxidative systems to high light and high temperature costress in wheat. *Environmental & Experimental Botany*, 2017, 135(3): 45–55.
- [5] 汪月霞, 索标, 赵鹏飞, 等. 外源 ABA 对干旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 *psbA* 基因表达的影响. *作物学报*, 2011, 37(8): 1372–1377.
- [6] Chen, Y E, Liu W J, Su Y Q, et al. Different response of photosystem II to short and long-term drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, 2016, 158(2): 225–235.
- [7] 侯鹏飞, 马俊青, 赵鹏飞, 等. 外源甜菜碱对干旱胁迫下小麦幼苗叶绿体抗氧化酶及 *psbA* 基因表达的调节. *作物学报*, 2013, 39(7): 1319–1324.
- [8] Wang Y X, Suo B, Zhao T F, et al. Effect of nitric oxide treatment on antioxidant responses and *psbA* gene expression in two wheat cultivars during grain filling stage under drought stress and rewatering. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(5): 1923–1932.
- [9] Wang Y X, Liu S C, Zhang H L, et al. Glycine betaine application in grain filling wheat plants alleviates heat and high light-induced photoinhibition by enhancing the *psbA* transcription and stomatal conductance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(8): 2195–2202.
- [10] Naeem M S, Warusawitharana H, Liu H B, et al. 5-aminolevulinic acid alleviates the salinity-induced changes in *Brassica napus* as revealed by the ultrastructural study of chloroplast. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2012, 57(8): 84–92.
- [11] Liu M R, Li J H, Niu J H, et al. Interaction of drought and 5-aminolevulinic acid on growth and drought resistance of *Leymus chinensis* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(3): 180–188.
- [12] Niu K J, Ma X, Liang G L, et al. 5-Aminolevulinic acid modulates antioxidant defense systems and mitigates drought-induced damage in Kentucky bluegrass seedlings. *Protoplasma*, 2017, 254(6): 2083.
- [13] Phung T H, Jung S. Perturbed porphyrin biosynthesis contributes to differential herbicidal symptoms in photodynamically stressed rice (*Oryza sativa*) treated with 5-aminolevulinic acid and oxyfluorfen. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 2014, 116: 103–110.
- [14] Sancho-knapik D, Gismero J, Asensio A, et al. Microwave 1-band (1730MHz) accurately estimates the relative water content in poplar leaves. A comparison with a near infrared water index ( $R_{1300}/R_{1450}$ ). *Agricultural & Forest Meteorology*, 2011, 151(7): 827–832.
- [15] Baglieri A, Cadili V, Monterumici C M, et al. Fertilization of bean plants with tomato plants hydrolysates. Effect on biomass production, chlorophyll content and N assimilation. *Scientia Horticulturae*, 2014, 176(2): 194–199.
- [16] Shang Y H, Yang C J, Liu Z H, et al. New evidence for primordial action site of Fluazifop-P-butyl on *Acanthospermum hispidum*, seedlings: From the effects on chlorophyll fluorescence characteristics and histological observation. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 2017, 142: 170–175.
- [17] Zhao H J, Zhao X J, Ma P F, et al. Effects of salicylic acid on protein

- kinase activity and chloroplast D1 protein degradation in wheat leaves subjected to heat and high light stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(5): 259–263.
- [18]刘畅,李雪妹,谭佳缘,等. 聚乙二醇(PEG)模拟水分胁迫对水稻幼苗矿质离子含量的影响. *作物杂志*, 2017(5): 162–167.
- [19]Song J X, Anjum S A, Zong X F, et al. Combined foliar application of nutrients and 5-aminolevulinic acid (ALA) improved drought tolerance in *Leymus chinensis* by modulating its morpho-physiological characteristics. *Crop & Pasture Science*, 2017, 68(5): 474–482.
- [20]Akram N A, Iqbal M, Muhammad A, et al. Aminolevulinic acid and nitric oxide regulate oxidative defense and secondary metabolisms in canola (*Brassica napus* L.) under drought stress. *Protoplasma*, 2018, 255: 163–174.
- [21]张皎,吴奇,周宇飞,等. 苗期和灌浆期干旱-复水对高粱光合特性和物质生产的影响. *作物杂志*, 2018(3): 148–154.
- [22]谢静静,王笑,蔡剑,等. 苗期外源脱落酸和茉莉酸减缓小麦花后干旱胁迫的效应及其生理机制. *麦类作物学报*, 2018, 38(2): 221–229.
- [23]Pospíšil P, Yamamoto Y. Damage to photosystem II by lipid peroxidation products. *BBA-General Subjects*, 2017, 1861(2): 457–466.
- [24]Xue R L, Wang S Q, Xu H L, et al. Progesterone increases photochemical efficiency of photosystem II in wheat under heat stress by facilitating D1 protein phosphorylation. *Photosynthetica*, 2017, 55(4): 664–670.

# Regulation of Exogenous 5-Aminolevulinic Acid on Photosynthesis and D1 Protein of Wheat Seedlings under Drought Stress

Wang Jianan, Li Xiaoyan, Wei Shimei,  
Zhao Huijie, Zhao Mingqi, Wang Yuexia

(College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, Henan, China)

**Abstract** The objectives of this study were to elucidate the alleviation mechanism of exogenous 5-aminolevulinic acid (5-ALA) on the damage of wheat seedlings exposed to drought stress. The Aikang 58 wheat seedlings with two fully expanded leaves were used as the experimental materials. Three days after foliar application of 100mg/L 5-ALA, 20% polyethylene glycol 6000 (PEG-6000) was treated on the root to simulate the drought stress, followed by the photosynthetic physiological and biochemical characteristics and *psbA* gene expression analysis. The result showed that drought stress significantly decreased the relative water content and the chlorophyll content in wheat leaves. The pre-treatment of 5-ALA could obviously alleviate the injury caused by drought stress, inhibiting the decrease of net photosynthetic rate ( $P_n$ ), actual photochemical efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ), primary photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) and photochemical quenching coefficient ( $q_p$ ) values, as well as retarding the increase of non-photochemical quenching coefficient ( $q_N$ ) value. Meanwhile, the transcription of *psbA* gene and D1 protein content under drought stress were also improved by ALA pre-treatment. The present results proposed that the exogenous application of 5-ALA played a positive regulatory role in the photosynthetic rate and improved the expression level of *psbA* gene of wheat seedlings under the drought stress, thus accelerated the turnover of the damaged D1 protein and inhibits the degradation of chlorophyll in wheat leaves, which was the benefit of promoting wheat photosynthesis, thereby alleviating the damages caused by drought stress damages on wheat seedling.

**Key words** Wheat; Photosynthesis; 5-aminolevulinic acid; *psbA* gene; D1 protein; PSII; Chlorophyll fluorescence parameters