



张政达, 康珍, 刘涛, 胡晓辉. 5-氨基乙酰丙酸在植物非生物胁迫与生长中的作用研究[J]. 中国农业大学学报, 2024, 29(10):97-107.
ZHANG Zhengda, KANG Zhen, LIU Tao, HU Xiaohui. The study of the role of 5-Aminolevulinic acid in plant growth and response to abiotic stress[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2024, 29(10):97-107.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2024.10.08

5-氨基乙酰丙酸在植物非生物胁迫与生长中的作用研究

张政达^{1,2} 康珍¹ 刘涛³ 胡晓辉^{1*}

- (1. 西北农林科技大学 园艺学院/农业农村部西北设施园艺工程重点实验室/陕西省设施农业工程技术研究中心, 陕西 杨凌 712100;
2. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心, 上海 200032;
3. 沈阳农业大学 园艺学院, 沈阳 110866)

摘要 为了提供更有有效的非生物胁迫抗性改良策略, 本研究综述了5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, ALA)在生物体内的合成途径以及其在提高植物对非生物胁迫的耐受性和调节植物生长方面的作用机制。结果表明: 1) ALA的生物合成主要通过C5途径和Shemin途径进行, 二者在不同生物体中因适应其特有的生理和生态需求而有所侧重。2) 作为卟啉类化合物的前体, ALA在植物光合作用和代谢过程中扮演关键角色。3) 通过影响植物基因表达、代谢调控和信号转导等途径, ALA提升了植物的抗逆性。4) 进一步的研究将集中于探索ALA的具体分子机制和信号传导路径, 并开发新的途径以利用ALA提高作物品质和增加农业生产力。总的来说, ALA在农业生产和科学研究领域展示出巨大的研究潜力和应用前景, 但要充分发挥其潜力和效用, 还需深入研究其具体分子机制, 并进一步确定ALA作为植物信号分子的角色及其具体受体的存在。本研究不仅为园艺植物提供更有有效的非生物胁迫抗性改良策略, 也为在全球气候变化和环境压力日益增大的背景下保障作物的稳定和可持续生产提供了理论基础。

关键词 5-氨基乙酰丙酸; 非生物胁迫; 生长发育; 调控机制

中图分类号 S626.9

文章编号 1007-4333(2024)10-0097-11

文献标志码 A

The study of the role of 5-Aminolevulinic acid in plant growth and response to abiotic stress

ZHANG Zhengda^{1,2}, KANG Zhen¹, LIU Tao³, HU Xiaohui^{1*}

- (1. College of Horticulture/Key Laboratory of Protected Horticulture Engineering in Northwest, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Shaanxi Protected Agriculture Research Centre, Northwest A&F University, Yangling 712100, China;
2. CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences (CEMPS), Chinese Academy of Sciences (CAS), Shanghai 200032, China;
3. College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China)

Abstract To develop more effective strategies for enhancing abiotic stress resistance in horticultural plants, this study reviews the biosynthesis pathways of 5-aminolevulinic acid (ALA) and its mechanisms in improving plant tolerance to abiotic stress and regulating plant growth. The results indicated that: 1) The biosynthesis of ALA mainly occurs through the C5 pathway and the Shemin pathway, which are emphasized in different organisms to adapt to their unique physiological and ecological needs. 2) As a precursor of porphyrin compounds, ALA plays a crucial role in plant photosynthesis and metabolic processes. 3) ALA

收稿日期: 2024-03-14

基金项目: 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-23-D06)

第一作者: 张政达(ORCID: 0009-0007-9004-1680), 博士研究生, E-mail: Zhengda_Zhang@163.com

通讯作者: 胡晓辉(ORCID: 0000-0002-1236-9820), 教授, 主要从事设施农业理论与生产技术研究, E-mail: hxh1977@163.com

物中,ALA的生物合成都是一个重要的生物过程。值得注意的是,ALA在异养生物和光合自养生物中的合成途径不同。在异养生物中ALA是由琥珀酰辅酶A(Succinyl-CoA)和甘氨酸(Glycine, Gly)通过柠檬酸合成酶(Citrate synthase, EC: 2.3.1.37)合成而来,这一合成途径称为Beale或C₅途径^[18]。ALA在光合自养生物中的这一合成过程被成为Beale或者C₅途径^[19]。在光合自养生物中,ALA的合成需要3种不同的酶,并从TCA循环产生的谷氨酸(Glutamic, Glu)开始(图2)。首先,

Glu在谷氨酰-tRNA合成酶(GluTS, EC: 6.1.1.17)的催化下形成谷氨酰-tRNA(Glutamyl-tRNA, Glu-tRNA);然后,Glu-tRNA在谷氨酰-tRNA还原酶(GluTR, EC: 1.2.1.70)的催化下形成谷氨酸1-半醛(Glutamate 1-semialdehyde, GSA);最后,GSA在GSA转氨酶(GSAT, EC: 5.4.3.8)的作用下生成ALA^[20]。不同生物的ALA合成场所也不相同。例如,动物和真菌的ALA合成酶主要位于线粒体中,而植物体内ALA通常在质体中合成^[13]。

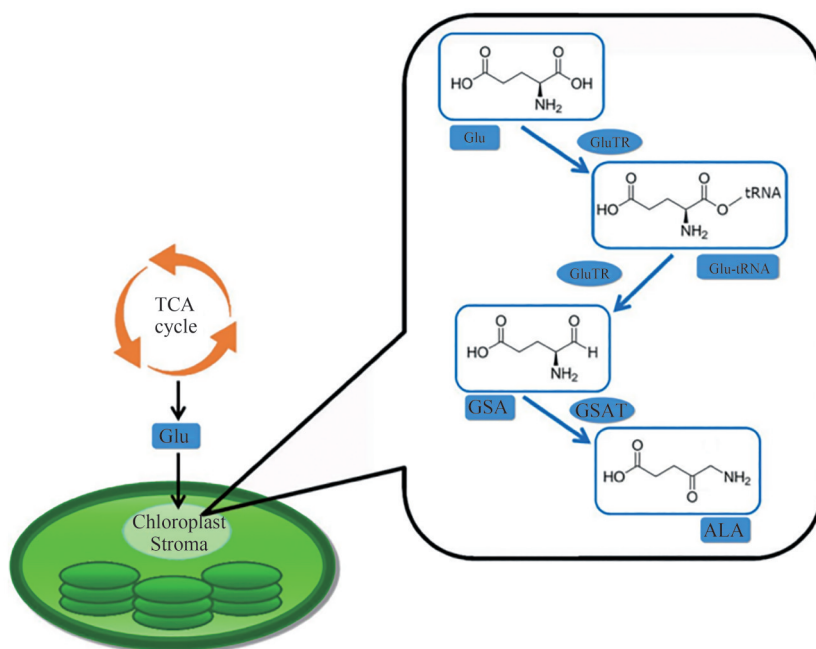


图2 光自养生物中ALA的生物合成途径^[21]

Fig. 2 The biosynthetic pathway of ALA in Photoautotrophs^[21]

2 ALA在缓解植物非生物胁迫中的作用

2.1 ALA在缓解植物低温胁迫中的作用

极端低温的频繁出现每年对全球农业造成了巨大的损失,严重威胁世界的粮食安全^[22-23]。低温条件下,植物体内的活性氧(Reactive oxygen species, ROS)平衡被破坏,导致ROS积聚,这种积聚促进了细胞膜脂过氧化,使得丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量升高,从而损害了细胞膜结构^[24]。细胞膜的破损导致细胞质外流并影响细胞器的完整性,降低细胞膜的流动性^[22]。而外源ALA可以通过多种机制增强植物对低温的耐受性。外源ALA能够提升抗氧化酶系统的活性和光

合作用的效率,增加渗透物质及多胺的含量,激活一氧化氮和 γ -氨基丁酸的信号传递,保护细胞器,增强叶绿素合成及叶黄素循环,并调节植物的次生代谢和矿质元素吸收,从而提高了玉米(*Zea mays* L.)、水稻(*Oryza sativa* L.)、番茄(*Solanum lycopersicum* L.)、黄瓜(*Cucumis sativus* L.)、辣椒(*Capsicum annuum* L.)和茶(*Camellia sinensis* L.)等植物的低温耐性(表1)^[25-36]。转录组和代谢组联合分析表明,外源ALA通过调节谷胱甘肽代谢、 β -丙氨酸代谢、苯丙氨酸代谢和淀粉含量增强番茄幼苗的低温耐受性^[34-35];同时适当浓度的外源ALA可以激活番茄幼苗叶片中ROS信号通路,通过诱导ROS信号传导加强了AsA-GSH循环,最终增强

番茄幼苗的低温耐性^[26];外源ALA可以在低温胁迫下上调辣椒叶片中叶绿素相关合成基因(*HEMA1*、*HEMB*和*FAR1*)的表达量来增强辣椒幼苗的低温耐性^[31];外源ALA还可以通过调节SIMYB4/SIMYB88-SIGSTU43模块来增强番茄幼苗对ROS的清除能力^[36]。

表1 ALA在缓解植物低温胁迫中的作用
Table 1 The role of ALA in alleviating low temperature stress in plant

质量浓度/(mg/L) Mass concentration	物种 Species	作用效果 Effect of action	参考文献 Reference
20	玉米	提高抗氧化酶(SOD、POD)、Rubisco活性以及脯氨酸含量。	[30]
1 114	水稻	提高总酚类物质含量;提高抗氧化酶活性(SOD、POD、APX、GPX);提高多胺生物合成编码酶的基因的相对表达量和多胺物质含量;改善细胞结构。	[29]
25	番茄	激活ROS信号通路;促进AsA-GSH循环。	[26]
30	黄瓜	调节内源激素(茉莉酸、吲哚乙酸、油菜素类固醇、赤霉素)的含量以及矿质(氮、钾、磷、镁、钙、铜、铁、锰)元素的吸收。	[25]
25	番茄	激活NO信号。	[27]
25	番茄	增强了叶绿素合成,提高光合作用效率。	[28]
25	辣椒	激活GABA信号;促进细胞生长;提高抗氧化系统活性。	[31]
30	茶	调节代谢产物含量(表儿茶素、3,4-二羟基苯乙酸和原花青素)。	[32]
25	番茄	提高叶黄素循环能力;加强对矿质元素(氮、铁、镁、钙)的吸收;提高了相关基因的表达量。	[33]
25	番茄	保护根系线粒体结构;增强对ROS的清除能力;加强谷胱甘肽代谢和β-丙氨酸代谢。	[34]
25	番茄	调节淀粉含量和苯丙氨酸代谢。	[35]
25	番茄	调节SIMYB4/SIMYB88-SIGSTU43模块增强对ROS的清除能力。	[36]

2.2 ALA在缓解植物重金属胁迫中的作用

重金属污染具有难以恢复、持续性强、危害大且易于在生物体内富集等特点,对我国粮食的安全生产造成了极大的威胁^[37]。重金属对土壤和植物均具有较强的污染力和毒性,常见的重金属胁迫包括但不限于镉(Cd)、铅(Pb)、镍(Ni)、铜(Cu)、铬(Cr)和砷(As)等。其中,虽然砷不是金属,其危害性却与重金属类似,因此研究常将As胁迫列为重金属胁迫^[38]。过量的重金属使植物产生氧化胁迫,可以破坏细胞器的结构功能,使植物体内多种生命进程发生紊乱,严重时可导致植物体出现死亡^[37]。而少量的重金属会导致植物品质下降,并可通过食物链进入人体,最终威胁人体安全^[38]。研究表明,ALA可以通过提高叶绿素含量和光合气体交换能力,保护细胞器的完整性,调节相关蛋

白质的合成以及增强抗氧化酶的活性提高油菜(*Brassica napus* L.)、向日葵(*Helianthus annuus* L.)、水稻和苜蓿(*Pisum sativum*)等植物的Cd胁迫耐性^[39-44](表2)。同样地,ALA可以通过提高抗氧化酶活性和养分吸收,增加光合效率和可溶性蛋白含量,调节Krebs循环,激活ROS信号通路以及促进植物体细胞生长从而提高油菜、大豆(*Glycine max* L.)、杓桧(*Brassica juncea* L.)和鼠尾草(*Salvia officinalis* L.)对Pb胁迫的耐性^[45-49]。ALA通过提高抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)等抗氧化酶活性来增强小麦(*Triticum aestivum* L.)对As胁迫的耐性^[51]。ALA通过提高POD和SOD等抗氧化酶活性及DHAR的表达量、

增加光合作用效率和叶绿素的合成来提高葡萄 (*Vitis vinifera*) 对 Cu 胁迫耐性,同时, *NCED* 表达量下调可导致脱落酸和甜菜碱含量降低,进一步证实了 ALA 的缓解作用^[50]。

表 2 ALA 在缓解植物重金属胁迫中的作用
Table 2 The role of ALA in alleviating heavy metal stress in plant

质量浓度/(mg/L) Mass concentration	物种 Species	胁迫类型 Type	作用效果 Effect of action	参考文献 Reference
500	油菜	Cd 胁迫	提高叶绿素含量和光合气体交换能力;保护细胞细胞器。	[39]
500	油菜	Cd 胁迫	保护了叶绿体完整性以及减少淀粉含量	[40]
500	油菜	Cd 胁迫	调节应激相关蛋白质的合成、碳水化合物代谢以及催化受损蛋白质的脱水。	[41]
20	向日葵	Cd 胁迫	增加了叶绿素含量、气体交换以及可溶性蛋白含量。	[43]
100	水稻	Cd 胁迫	—	[44]
26	荸荠	Cd/Ni 胁迫	提高抗氧化系统活性和含量。	[42]
25	油菜	Pb 胁迫	提高抗氧化系统活性和含量;降低 MDA 含量;提高养分吸收。	[45]
25	油菜	Pb 胁迫	提高光合效率;加快细胞生长;保护细胞器。	[49]
26	大豆	Pb 胁迫	调节 Krebs 循环和抗氧化系统。	[48]
20	杪楞	Pb 胁迫	提高抗氧化酶活性;激活 ROS 信号通路。	[47]
20	鼠尾草	Pb 胁迫	提高抗氧化酶活性;增加可溶性蛋白含量。	[46]
50	葡萄	Cu 胁迫	提高抗氧化酶活性;降低 MDA 含量;增加叶绿素的合成,提高光合作用效率;提高 DHAR 的表达量;降低 NCED 的表达量。	[50]
30	油菜	Cr 胁迫	提高抗氧化酶活性。	[52]
15	花椰菜	Cr 胁迫	提高气体交换参数和光合色素含量;提高抗氧化酶活性。	[53]
20	番茄	Cr 胁迫	减轻氧化损伤;提高 PSII 的光化学活性。	[54]
100	小麦	As 胁迫	提高抗氧化酶活性。	[51]

注:“—”表示文献中没有相关介绍。
Note:“—” indicates that there is no relevant introduction in the literature.

2.3 ALA 在缓解植物盐胁迫中的作用

随着全球变暖导致的气候变化,淡水的消耗增加和化肥的滥用预计将使约 50% 的灌溉土地面临盐碱化的风险^[35]。同时,设施土壤无法经历自然的雨水淋溶过程,加之内部水汽的大量蒸发和植物的蒸腾作用,导致大量无机盐积累,从而使作物遭受严重的盐胁迫^[55]。研究表明,盐碱胁迫通常分为 2 个阶段:初期主要引起渗透胁迫,而后期则以离子毒害为主^[56]。盐碱胁迫可导致植物吸收离子的动态平衡被打破,特别是植物细胞体内的 Na⁺/K⁺平

衡,植物通过增加对 K⁺的转运和吸收有助于维持 Na⁺/K⁺的稳态,从而缓解盐碱胁迫对植物的毒害^[57]。而外源 ALA 通过增加有机酸、可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、叶绿素和血红素含量,调节氮代谢与离子再分布,提高抗氧化酶活性,增强叶绿素的生物合成和 AsA-GSH 循环,保护细胞器结构,促进根系生长以及激活 ROS 信号来增强匍匐剪股颖 (*Agrostis stolonifera*)、西瓜 (*Citrullus lanatus*)、芦笋 (*Asparagus*)、油菜、黄瓜、草莓 (*Fragaria×ananassa* Duch) 的盐胁迫耐性^[17, 55, 58-63](表 3)。研究表明,

在NaCl胁迫下,外源ALA提高了油菜幼苗中脯氨酸含量并上调了编码脯氨酸代谢酶基因*P5CS*和*ProDH*的表达,提高油菜对NaCl胁迫的耐性^[62];ALA还可以通过调节负责水分管理(*ANN1*, *ANN2*和*PIP1*)、次生代谢物产生(*P5CS1*和*CHS*)和抗氧化剂相关基因(*APX1*和*GPX3*)在植物中的表达来降低芦笋对盐胁迫的敏感性^[55];外源ALA通过增加黄瓜幼苗地上部和根系生物量、AsA/DHA和GSH/GSSG的比例,以及上调了*SOS1*和*HA3*的表达水平,促进了AsA-GSH循环以及Na⁺的外排效率,最终逆转了NaCl胁迫对黄瓜幼苗生长的不利影响^[61, 64]。

表3 ALA在缓解植物盐胁迫中的作用
Table 3 The role of ALA in alleviating salt stress in plant

质量浓度/(mg/L)	物种	作用效果	参考文献
Mass concentration	Species	Effect of action	Reference
0.50	匍匐剪股颖	增加机酸(α-酮戊二酸、琥珀酸和苹果酸)、氨基酸(丙氨酸、5-氧代脯氨酸、天冬氨酸和γ-氨基丁酸)和糖(葡萄糖、果糖、半乳糖、莱克糖、尿糖、木糖、蔗糖和麦芽糖)的积累。	[63]
164	西瓜	增加了可溶性蛋白质和脯氨酸含量;调节氮代谢;离子再分布。	[58]
10	芦笋	提高抗氧化酶活性;提高叶绿素和脯氨酸含量;增强蒸腾作用和光合速率。	[55]
25	油菜	加强叶绿素和血红素的积累;增加脯氨酸含量。	[62]
25	黄瓜	增强叶绿素的生物合成以及保护细胞器。	[60]
25	黄瓜	增强AsA-GSH循环。	[64]
25	黄瓜	促进根系生长;增强Na ⁺ 再分布;增加根细胞的细胞活性。	[61]
10	草莓	促进根系生长;激活ROS信号。	[59]

2.4 ALA在缓解作物其它胁迫中的作用

ALA在缓解作物的干旱^[65]、UV-B胁迫^[66]、光氧化应激^[67]和高温胁迫^[68]方面也有显著成效。ALA通过促进叶绿素和ABA生物合成,调节卡尔文循环,激活ABA和ROS信号通路,提高细胞中脯氨酸和游离氨基酸总含量以及保护叶绿体膜的稳定性来增强肯塔基蓝草(*Poa pratensis* L.)、草莓、向日葵(*Helianthus annuus* L.)和香蕉(*Musa* spp.)对干旱胁迫的耐性^[65, 69-71](表4)。其中,ALA通过抑制草莓叶片中的ABA生物合成和信号基因的表达,同时促进根部相应基因的表达,并阻断叶和根中水通道蛋白基因*PIP*和*TIP*的表达,从而提高草莓对干旱胁迫的耐性^[69]。ALA通过提高APX和CAT酶的活性、叶绿素含量和光合作用效率增强了高羊茅(*Festuca arundinacea* Schreb.)对高温胁迫的耐性^[68]。同时,ALA通过提高SOD和过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性以及RBOH的表达来增强梨叶片对光氧化应激的耐性,RBOH在烟草叶片中的瞬时过表达同样增强了SOD和CAT的活性,从

而减轻了烟草对光氧化应激的损伤^[67]。此外,ALA通过提高抗氧化酶活性,叶绿素、总酚和可溶性糖含量以及γ-TMT和PAL基因的表达来增强生菜(*Lactuca sativa* L.)对UV-B胁迫的耐性^[66]。

3 ALA在植物生长发育和改善品质中的作用

ALA除了在减轻植物受非生物胁迫损伤方面有显著效果外,同时在促进植物生长发育与改善植物产品品质方面同样具有较大潜力。研究表明,外源ALA可以通过提高花青素合成基因的表达,促使ALA转化为吡啶,增强内源ABA和类胡萝卜素的生物合成,提高Vc含量、抗氧化酶的活性、可溶性糖与可滴定酸的比例来促进苹果(*Malus pumila* Mill.)、梨(*Pyrus ussuriensis*)、苹果和李(*Prunus persica* L.)果实的着色、花青素积累并提高果实品质^[10, 16, 72-73](表5)。同时,ALA通过上调ABA生物合成相关基因(*PuNCED1*和*PuNCED2*)的表达,增强ABA信号传导,从而促进了梨果颜色的附着^[16]。

表 4 ALA 在缓解植物其他胁迫中的作用

Table 4 The role of ALA in alleviating other stress in plant

质量浓度/ (mg/L) Mass concentration	物种 Species	胁迫类型 Types of coercion	作用效果 Effect of action	参考文献 Reference
10	肯塔基蓝草	干旱胁迫	促进叶绿素生物合成;调节卡尔文循环。	[65]
10	草莓	干旱胁迫	促进 ABA 合成;激活 ABA 和 ROS 信号通路。	[69]
30	向日葵	干旱胁迫	降低 ROS 含量;提高细胞中脯氨酸和游离氨基酸总含量。	[71]
30	香蕉	干旱胁迫	降低 ROS 的积累;保护叶绿体膜的稳定性。	[70]
30	生菜	UV-B 胁迫	提高抗氧化酶活性,提高叶绿素、总酚和可溶性糖含量。	[66]
100	梨	光氧化应激	提高抗氧化酶活性。	[67]
100	高羊茅	高温胁迫	提高抗氧化酶活性、叶绿素含量以及光合作用效率。	[68]

ALA 通过提高叶片中 PSII 的光化学活性和荧光动力学参数,促进了植物叶片对激发能量的吸收、捕获和电子转移的效率,减少光损伤,并最终缓解了异叶松(*P. heterophylla*)叶片的衰老^[74]。此外,还有研究表明,外源 ALA 可以通过调节生长素外排载体(*PIN1*、*PIN2*、*PIN7*)来改善生长素转运,从而促进拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)初级根的生长^[75]。而且外源 ALA 可以通过大幅增强花粉 Ca^{2+} -ATP 酶的活性来激活钙泵,降低了钙信号传导,进而抑制了花粉萌发和花粉管的生长,最

终促使梨果皮变薄并起到疏花的作用^[76]。在外源 ALA 调节植物气孔运动的研究中表明,ALA 可以通过调节 2A 型蛋白磷酸酶、皮层微管及抑制 ABA 信号(下调 ABA 信号关键 *SnRK2.6* 的基因表达,促使激酶脱磷酸化,降低酶活性,阻断 ABA 信号向下传递)来调节拟南芥和苹果的气孔运动^[77-78]。外源 ALA 还可以通过诱导转录因子 *MdMYB110a* 的表达,进而调节下游基因 *MdGSTF12* 的表达,从而促进了苹果叶片中花青素的积累^[10]。

表 5 ALA 在植物生长发育以及改善品质中的作用

Table 5 The role of ALA in plant growth and quality improvement

质量浓度/ (mg/L) Mass concentration	物种 Species	作用效果 Effect of action	作用途经 Mechanism of action	参考文献 Reference
200	苹果	促进花青素的积累。	提高花青素合成基因的表达;促使 ALA 转化为吡啶。	[72]
0.17	苹果	促进花青素的积累。	上调 <i>MdMYB110a</i> 和 <i>MdGSTF12</i> 的表达。	[10]
0.17	苹果	促进 CO_2 进入植物叶片。	抑制 ABA 信号。	[78]
300	梨	促进果实着色。	上调了 ABA 生物合成相关基因的表达,增强了内源 ABA 的合成。	[16]
400	李	促进果实着色,提高果实品质。	提高 Vc 和可溶性糖的含量;提高抗氧化酶的活性;提高可溶性糖与可滴定酸的比例。	[73]
20	异叶松	延缓叶片衰老。	提高了叶片中 PSII 的光化学活性。	[74]
10	拟南芥	促进初级根的生长。	促进生长素的转运。	[75]
100	梨	使果皮变薄,疏花。	激活钙泵,降低钙信号传导;抑制花粉萌发。	[76]
0.50	拟南芥	调节气孔运动。	调节 2A 型蛋白磷酸酶和皮层微管参与气孔运动。	[77]

4 展望

总体来说,ALA在农业生产和科学研究领域具有重要的应用价值和潜力。作为吡啶类化合物的前体,ALA的生物合成途径在高等植物中已有深入研究,并且在实际应用中 also 显示出显著效果。具体来说,ALA可提高植物对非生物胁迫的耐性。这些研究多集中在调控网络的末端,通过测定生理指标和基因表达量,结合组学的技术,初步揭示了ALA的潜在机制。然而,尽管取得了一些研究进展,ALA在提高植物耐性和改善品质的具体分子机制仍不明确。这一局限性在于现有研究多停留在现象层面,缺乏深入的机制研究,需要通过转基因等方法证明关键基因在ALA调控中的重要性。结合分子生物学、多组学分析以及基因编辑技术,将提供对ALA作用机制的更全面理解。此外,ALA作为植物信号分子的作用也未得到充分证实,未来研究将进一步明晰ALA作为植物信号分子的作用机制及其受体的存在。这不仅有助于全面了解ALA的生物功能,还能为植物生理学和农业科学的发展提供新视角和新方法。通过深入研究,期待实现对ALA的精准应用,为提高农业生产效率和作物品质提供有力的科学支持。

参考文献 References

- [1] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313-324
- [2] Hirayama T, Shinozaki K. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: Past, present and future[J]. *The Plant Journal*, 2010, 61(6): 1041-1052
- [3] Zhang Z D, Wen Y S, Yuan L Q, Zhang Y H, Liu J Y, Zhou F, Wang Q N, Hu X H. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis related to low-temperature stress of the CmGLP gene family in *Cucumis melo* L [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(15): 8190
- [4] Volkov V. Salinity tolerance in plants. Quantitative approach to ion transport starting from halophytes and stepping to genetic and protein engineering for manipulating ion fluxes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 873
- [5] Zhang H L, Yu F F, Xie P, Sun S Y, Qiao X H, Tang S Y, Chen C X, Yang S, Mei C, Yang D K, Wu Y R, Xia R, Li X, Lu J, Liu Y X, Xie X W, Ma D M, Xu X, Liang Z W, Feng Z H, Huang X H, Yu H, Liu G F, Wang Y C, Li J Y, Zhang Q F, Chen C, Ouyang Y D, Xie Q. A Gy protein regulates alkaline sensitivity in crops [J]. *Science*, 2023, 379(6638): eade8416
- [6] 王雷, 郭岩, 杨淑华. 非生物胁迫与环境适应性育种的现状与对策[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10): 1424-1434
- Wang L, Guo Y, Yang S H. Designed breeding for adaptation of crops to environmental abiotic stresses [J]. *Scientia Sinica (Vita)*, 2021, 51(10): 1424-1434 (in Chinese)
- [7] 李天来, 齐明芳, 孟思达. 中国设施园艺发展60年成就与展望[J]. 园艺学报, 2022, 49(10): 2119-2130
- Li T L, Qi M F, Meng S D. Sixty years of facility horticulture development in China: Achievements and prospects [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2022, 49(10): 2119-2130 (in Chinese)
- [8] Begum S, Jing S L, Yu L, Sun X M, Wang E S, Abu Kawochar M, Qin J, Liu J, Song B T. Modulation of JA signalling reveals the influence of StJAZ1-like on tuber initiation and tuber bulking in potato[J]. *The Plant Journal*, 2022, 109(4): 952-964
- [9] Song Z H, Yang Q, Dong B Y, Li N, Wang M Y, Du T T, Liu N, Niu L, Jin H J, Meng D, Fu Y J. Melatonin enhances plant stress tolerance by promoting flavonoid enrichment, focusing on luteolin for salt stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(17): 5992-6008
- [10] Fang X, Zhang L Z, Shangguan L F, Wang L J. MdMYB110a, directly and indirectly, activates the structural genes for the ALA-induced accumulation of anthocyanin in apple [J]. *Plant Science*, 2023, 326: 111511
- [11] Qiu D, Hu W, Zhou Y, Xiao J, Hu R, Wei Q H, Zhang Y, Feng J L, Sun F S, Sun J T, Yang G X, He G Y. TaASR1-D confers abiotic stress resistance by affecting ROS accumulation and ABA signalling in transgenic wheat[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(8): 1588-1601
- [12] Shemin D, Russell C S. δ -aminolevulinic acid, its role in the biosynthesis of porphyrins and purines I [J]. *Journal of the American Chemical Society*, 1953, 75(19): 4873-4874
- [13] Sinha N, Eirich J, Finkemeier I, Grimm B. Glutamate 1-semialdehyde aminotransferase is connected to GluTR by GluTR-binding protein and contributes to the rate-limiting step of 5-aminolevulinic acid synthesis[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(11): 4623-4640
- [14] 蔡长玉. ALA提高草莓抗旱性的机理探究[D]. 南京: 南京农业大学, 2019
- Cai C Y. Mechanism of ALA-improved drought resistance of strawberry [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019 (in Chinese)
- [15] 杨丽婧. 外源5-氨基乙酰丙酸调节娃娃菜镉胁迫响应的生理机制[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2022
- Yang L J. The physiological mechanism of exogenous 5-Aminolevulinic acid regulating cadmium stress in Chinese Cabbage (*Brassica Pekinensis* L)[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2022 (in Chinese)
- [16] Cao X Y, Sun H L, Wang X Y, Li W X, Wang X Q. ABA signaling mediates 5-aminolevulinic acid-induced anthocyanin biosynthesis in red pear fruits[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 304: 111290
- [17] Wu Y, Liao W B, Dawuda M M, Hu L L, Yu J H. 5-Aminolevulinic acid (ALA) biosynthetic and metabolic pathways and its role in higher plants: A review[J]. *Plant Growth Regulation*, 2019, 87(2): 357-374
- [18] Bradshaw R E, Dixon S W, Raitt D C, Pillar T M. Isolation and nucleotide sequence of the 5-aminolevulinic synthase gene from *Aspergillus nidulans*[J]. *Current Genetics*, 1993, 23(5/6): 501-507
- [19] Neidle E L, Kaplan S. Expression of the *Rhodospirillum rubrum* hemA and hemT genes, encoding two 5-aminolevulinic acid synthase isozymes [J]. *Journal of Bacteriology*, 1993, 175(8): 2292-2303
- [20] Akram N A, Ashraf M. Regulation in plant stress tolerance by a potential plant growth regulator, 5-aminolevulinic acid [J]. *Journal of Plant*

- Growth Regulation*, 2013, 32(3): 663-679
- [21] Kořený L, Oborník M, Lukeš J. Make it, take it, or leave it: Heme metabolism of parasites[J]. *PLoS Pathogens*, 2013, 9(1): e1003088
- [22] Gatti L V, Basso L S, Miller J B, Gloor M, Gatti Domingues L, Cassol H L G, Tejada G, Aragão L E O C, Nobre C, Peters W, Marani L, Arai E, Sanches A H, Corrêa S M, Anderson L, Von Randow C, Correia C S C, Crispim S P, Neves R A L. Amazonia as a carbon source linked to deforestation and climate change[J]. *Nature*, 2021, 595(7867): 388-393
- [23] 刘云骥, 徐继彤, 庞松若, 孙周平, 李天来. 日光温室正压式湿帘风机系统设计及其降温效果[J]. 中国农业大学学报, 2019, 24(5): 130-139
- Liu Y J, Xu J T, Pang S R, Sun Z P, Li T L. Design of positive-pressure wet curtain fan system for solar greenhouse and its cooling effects[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, 24(5): 130-139 (in Chinese)
- [24] Lee E S, Park J H, Wi S D, Kang C H, Chi Y H, Chae H B, Paeng S K, Ji M G, Kim W Y, Kim M G, Yun D J, Stacey G, Lee S Y. Redox-dependent structural switch and CBF activation confer freezing tolerance in plants[J]. *Nature Plants*, 2021, 7(7): 914-922
- [25] Anwar A, Yan Y, Liu Y M, Li Y S, Yu X C. 5-aminolevulinic acid improves nutrient uptake and endogenous hormone accumulation, enhancing low-temperature stress tolerance in cucumbers [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(11): 3379
- [26] Liu T, Hu X H, Zhang J, Zhang J H, Du Q J, Li J M. H₂O₂ mediates ALA-induced glutathione and ascorbate accumulation in the perception and resistance to oxidative stress in *Solanum lycopersicum* at low temperatures[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 34
- [27] Liu T, Xu J J, Li J M, Hu X H. NO is involved in JA- and H₂O₂-mediated ALA-induced oxidative stress tolerance at low temperatures in tomato [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 161: 334-343
- [28] Liu T, Jiao X C, Yang S C, Zhang Z D, Ye X L, Li J M, Qi H Y, Hu X H. Crosstalk between GABA and ALA to improve antioxidation and cell expansion of tomato seedling under cold stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 180: 104228
- [29] Sheteiwy M, Shen H Q, Xu J G, Guan Y J, Song W J, Hu J. Seed polyamines metabolism induced by seed priming with spermidine and 5-aminolevulinic acid for chilling tolerance improvement in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 137: 58-72
- [30] Wang Y, Li J, Gu W R, Zhang Q, Tian L X, Guo S, Wei S. Exogenous application of 5-aminolevulinic acid improves low-temperature stress tolerance of maize seedlings [J]. *Crop and Pasture Science*, 2018, 69(6): 587
- [31] Wang H P, Liu Z C, Luo S L, Li J, Zhang J, Li L S, Xie J M. 5-Aminolevulinic acid and hydrogen sulphide alleviate chilling stress in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings by enhancing chlorophyll synthesis pathway[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 167: 567-576
- [32] Yan F, Qu D, Chen X H, Zeng H T, Li X S, Hu C Y. Metabolomics reveals 5-aminolevulinic acid improved the ability of tea leaves (*Camellia sinensis* L.) against cold stress[J]. *Metabolites*, 2022, 12(5): 392
- [33] Zhang Z D, Yuan L Q, Ma Y B, Kang Z, Zhou F, Gao Y, Yang S C, Li T L, Hu X H. Exogenous 5-aminolevulinic acid alleviates low-temperature damage by modulating the xanthophyll cycle and nutrient uptake in tomato seedlings [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 189: 83-93
- [34] Zhang Z D, Zhang Y H, Yuan L Q, Zhou F, Gao Y, Kang Z, Li T L, Hu X H. Exogenous 5-aminolevulinic acid alleviates low-temperature injury by regulating glutathione metabolism and β -alanine metabolism in tomato seedling roots [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, 245: 114112
- [35] Zhang Z D, Dang J, Yuan L Q, Zhang Y H, Zhou F, Li T L, Hu X H. Exogenous 5-Aminolevulinic acid improved low-temperature tolerance tomato seedling by regulating starch content and phenylalanine metabolism[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 210: 108083
- [36] Zhang Z D, Yuan L Q, Dang J, Zhang Y H, Wen Y S, Du Y, Liang Y F, Wang Y, Liu T, Li T L, Hu X H. 5-Aminolevulinic acid improves cold resistance through regulation of SIMYB4/SIMYB88-SIGSTU43 module to scavenge reactive oxygen species in tomato [J]. *Horticulture Research*, 2024, 11(3): uhae026
- [37] 李孟奇. 番茄中油菜素内酯缓解氧化锌纳米颗粒胁迫及褪黑素在硒诱导镉胁迫抗性中的作用机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2016
- Li M Q. Action mechanisms of brassinosteroids ameliorating zinc oxide nanoparticles stress and melatonin involved in selenium-induced cadmium tolerance stress in tomato[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2016 (in Chinese)
- [38] Shukla J, Mohd S, Kushwaha A S, Narayan S, Saxena P N, Bahadur L, Mishra A, Shirke P A, Kumar M. Endophytic fungus *Serendipita indica* reduces arsenic mobilization from root to fruit in colonized tomato plant[J]. *Environmental Pollution*, 2022, 298: 118830
- [39] Ali B, Wang B, Ali S, Ghani M A, Hayat M T, Yang C, Xu L, Zhou W J. 5-aminolevulinic acid ameliorates the growth, photosynthetic gas exchange capacity, and ultrastructural changes under cadmium stress in *Brassica napus* L.[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, 32(3): 604-614
- [40] Ali B, Huang C R, Qi Z Y, Ali S, Daud M K, Geng X X, Liu H B, Zhou W J. 5-Aminolevulinic acid ameliorates cadmium-induced morphological, biochemical, and ultrastructural changes in seedlings of oilseed rape [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2013, 20(10): 7256-7267
- [41] Ali B, Gill R A, Yang S, Gill M B, Farooq M A, Liu D, Daud M K, Ali S, Zhou W J. Regulation of cadmium-induced proteomic and metabolic changes by 5-aminolevulinic acid in leaves of *Brassica napus* L.[J]. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0123328
- [42] El-Amier Y, Elhindi K, El-Hendawy S, Al-Rashed S, Abd-ElGawad A. Antioxidant system and biomolecules alteration in *Pisum sativum* under heavy metal stress and possible alleviation by 5-aminolevulinic acid [J]. *Molecules*, 2019, 24(22): 4194
- [43] Farid M, Ali S, Rizwan M, Ali Q, Saeed R, Nasir T, Abbasi G H, Rehmani M I A, Ata-Ul-Karim S T, Bukhari S A H, Ahmad T. Phyto-management of chromium contaminated soils through sunflower under exogenously applied 5-aminolevulinic acid [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 151: 255-265
- [44] Wang F J, Zhang Y T, Guo Q X, Tan H F, Han J H, Lin H R, Wei H W, Xu G W, Zhu C. Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid and 24-epibrassinolide on Cd accumulation in rice from Cd-contaminated soil[J]. *Rice Science*, 2018, 25(6): 320-329
- [45] Ali B, Xu X, Gill R A, Yang S, Ali S, Tahir M, Zhou W J. Promotive role of 5-aminolevulinic acid on mineral nutrients and antioxidative defense system under lead toxicity in *Brassica napus* [J]. *Industrial Crops*

- and Products, 2014, 52: 617-626
- [46] El-Shora H M, Massoud G F, El-Sherbeny G A, Alrdahe S S, Darwish D B. Alleviation of lead stress on sage plant by 5-aminolevulinic acid (ALA)[J]. *Plants*, 2021, 10(9): 1969
- [47] Singh R, Kesavan A K, Landi M, Kaur S, Thakur S, Zheng B S, Bhardwaj R, Sharma A. 5-aminolevulinic acid regulates Krebs cycle, antioxidative system and gene expression in *Brassica juncea* L to confer tolerance against lead toxicity[J]. *Journal of Biotechnology*, 2020, 323: 283-292
- [48] Taha A M. Phytotoxicity of lead as environmental pollutants on soybean (glycine max L) and ameliorating effect of 5-aminolevulinic acid[J]. 2019, 19(1): 135-142
- [49] Tian T, Ali B, Qin Y B, Malik Z, Gill R A, Ali S, Zhou W J. Alleviation of lead toxicity by 5-aminolevulinic acid is related to elevated growth, photosynthesis, and suppressed ultrastructural damages in oilseed rape [J]. *BioMed Research International*, 2014, 2014: 530642
- [50] Yang Y X, Fang X, Chen M X, Wang L Y, Xia J X, Wang Z C, Fang J G, Tran L S P, Shangguan L F. Copper stress in grapevine: Consequences, responses, and a novel mitigation strategy using 5-aminolevulinic acid[J]. *Environmental Pollution*, 2022, 307: 119561
- [51] Elsheery N I, Helaly M N, El-Hefnawy S F, Elhamahmy M M, Abdelrazik E M, Sardarov Y B, Ahmad P, Zivcak M, Brestic M, Allakhverdiev S I. 5-aminolevulinic acid (ALA) reduces arsenic toxicity stress in wheat (*Triticum aestivum* L)[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(6): 3303-3322
- [52] Gill R A, Ali B, Islam F, Farooq M A, Gill M B, Mwamba T M, Zhou W J. Physiological and molecular analyses of black and yellow seeded *Brassica napus* regulated by 5-aminolevulinic acid under chromium stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 94: 130-143
- [53] Ahmad R, Ali S, Hannan F, Rizwan M, Iqbal M, Hassan Z, Akram N A, Maqbool S, Abbas F. Promotive role of 5-aminolevulinic acid on chromium-induced morphological, photosynthetic, and oxidative changes in cauliflower (*Brassica oleracea botrytis* L)[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2017, 24(9): 8814-8824
- [54] Kaya C, Ugurlar F, Ashraf M, Alyemeni M N, Moustakas M, Ahmad P. 5-aminolevulinic acid induces chromium [Cr (VI)] tolerance in tomatoes by alleviating oxidative damage and protecting photosystem II: A mechanistic approach[J]. *Plants*, 2023, 12(3): 502
- [55] Al-Ghamdi A A, Elansary H O. Synergetic effects of 5-aminolevulinic acid and *Ascophyllum nodosum* seaweed extracts on *Asparagus* phenolics and stress related genes under saline irrigation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 129: 273-284
- [56] 杨建宇. 外源亚精胺在增强番茄盐碱胁迫耐性中信号转导和转录调控功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022
- Yang J Y. Research on signal transduction and transcriptional regulation function in saline-alkali stress resistance enhanced by exogenous spermidine in tomato[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2022 (in Chinese)
- [57] Scherzer S, Böhm J, Krol E, Shabala L, Kreuzer I, Larisch C, Bemm F, Al-Rasheid K A S, Shabala S, Rennenberg H, Neher E, Hedrich R. Calcium sensor kinase activates potassium uptake systems in gland cells of Venus flytraps[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(23): 7309-7314
- [58] Chen G, Fan P S, Feng W M, Guan A Q, Lu Y Y, Wan Y L. Effects of 5-aminolevulinic acid on nitrogen metabolism and ion distribution of watermelon seedlings under salt stress [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2017, 64(1): 116-123
- [59] He S S, Yang H, Cao R Q, Tang Q, An Y Y, Wang L J. 5-Aminolevulinic acid-induced salt tolerance in strawberry (cv 'Benihoppe'): Possible role of nitric oxide on interception of salt ions in roots[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 304: 111294
- [60] Wu Y, Jin X, Liao W B, Hu L L, Dawuda M M, Zhao X J, Tang Z Q, Gong T Y, Yu J H. 5-aminolevulinic acid (ALA) alleviated salinity stress in cucumber seedlings by enhancing chlorophyll synthesis pathway [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 635
- [61] Wu Y, Liu N, Hu L L, Liao W B, Tang Z Q, Xiao X M, Lv J, Xie J M, Calderón-Urrea A, Yu J H. 5-aminolevulinic acid improves morphogenesis and Na⁺ subcellular distribution in the apical cells of *Cucumis sativus* L under salinity stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 636121
- [62] Xiong J L, Wang H C, Tan X Y, Zhang C L, Naeem M S. 5-aminolevulinic acid improves salt tolerance mediated by regulation of tetrapyrrole and proline metabolism in *Brassica napus* L seedlings under NaCl stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 124: 88-99
- [63] Yang Z M, Chang Z L, Sun L H, Yu J J, Huang B R. Physiological and metabolic effects of 5-aminolevulinic acid for mitigating salinity stress in creeping bentgrass[J]. *PLoS One*, 2014, 9(12): e116283
- [64] Wu Y, Hu L L, Liao W B, Mujtaba Dawuda M, Lv J, Xie J M, Feng Z, Calderón-Urrea A, Yu J H. Foliar application of 5-aminolevulinic acid (ALA) alleviates NaCl stress in cucumber (*Cucumis sativus* L) seedlings through the enhancement of ascorbate-glutathione cycle [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 257: 108761
- [65] Niu K J, Ma H L. The positive effects of exogenous 5-aminolevulinic acid on the chlorophyll biosynthesis, photosystem and Calvin cycle of Kentucky bluegrass seedlings in response to osmotic stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 155: 260-271
- [66] Aksakal O, Algur O F, Icoğlu Aksakal F, Aysin F. Exogenous 5-aminolevulinic acid alleviates the detrimental effects of UV-B stress on lettuce (*Lactuca sativa* L) seedlings [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, 39(2): 55
- [67] Sun H L, Hou Y L, Mei Y M, Hao P, Wang X Q, Lv D G. Role of NADPH oxidase-mediated hydrogen peroxide in 5-aminolevulinic acid induced photooxidative stress tolerance in pear leaves [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 294: 110771
- [68] Katuwal K B, Rowe S, Jespersen D. The use of 5-aminolevulinic acid to reduce heat-stress-related damages in tall fescue[J]. *Crop Science*, 2021, 61(5): 3206-3218
- [69] Cai C Y, He S S, An Y Y, Wang L J. Exogenous 5-aminolevulinic acid improves strawberry tolerance to osmotic stress and its possible mechanisms[J]. *Physiologia Plantarum*, 2020, 168(4): 948-962
- [70] Helaly M N, El-Hoseiny H M, Elsheery N I, Kalaji H M, de Los Santos-Villalobos S, Wróbel J, Hassan I F, Gaballah M S, Abdelrhman L A, Mira A M, Alam-Eldein S M. 5-aminolevulinic acid and 24-epibrassinolide improve the drought stress resilience and productivity of banana plants[J]. *Plants*, 2022, 11(6): 743
- [71] Rasheed R, Yasmeen H, Hussain I, Iqbal M, Ashraf M A, Parveen A. Exogenously applied 5-aminolevulinic acid modulates growth, secondary metabolism and oxidative defense in sunflower under water deficit stress [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(3): 489-499
- [72] Xie L, Wang Z H, Cheng X H, Gao J J, Zhang Z P, Wang L J. 5-

- Aminolevulinic acid promotes anthocyanin accumulation in Fuji apples [J]. *Plant Growth Regulation*, 2013, 69(3): 295-303
- [73] Ye J B, Yang X H, Chen Q W, Xu F, Wang G Y. Promotive effects of 5-aminolevulinic acid on fruit quality and coloration of *Prunus persica* (L) Batsch[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 217: 266-275
- [74] Ma J L, Sun M, Qiu L L, Xie Y F, Ma Y L, Liang W C. The 5-aminolevulinic acid (5-ALA) supplement enhances PSII photochemical activity and antioxidant activity in the late growth promotion of *Pseudostellaria heterophylla*[J]. *Plants*, 2022, 11(22): 3035
- [75] An Y Y, Cheng D X, Rao Z X, Sun Y P, Tang Q, Wang L J. 5-Aminolevulinic acid (ALA) promotes primary root elongation through modulation of auxin transport in *Arabidopsis* [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2019, 41(6): 85
- [76] An Y Y, Li J, Duan C H, Liu L B, Sun Y P, Cao R X, Wang L J. 5-aminolevulinic acid thins pear fruits by inhibiting pollen tube growth via Ca^{2+} -ATPase-mediated Ca^{2+} efflux[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 121
- [77] An Y Y, Xiong L J, Hu S, Wang L J. PP2A and microtubules function in 5-aminolevulinic acid-mediated H_2O_2 signaling in *Arabidopsis* guard cells [J]. *Physiologia Plantarum*, 2020, 168(3): 709-724
- [78] Chen Z, An Y Y, Wang L J. ALA reverses ABA-induced stomatal closure by modulating PP2AC and SnRK2.6 activity in apple leaves[J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(6): uhad067
- 责任编辑: 董金波



第一作者简介: 张政达, 博士, 1994年出生于山西省忻州市。2023年6月毕业于西北农林科技大学, 师从胡晓辉教授/李天来院士, 现为中国科学院分子植物科学卓越创新中心博士后。博士期间从事外源ALA提高番茄低温耐性的机制研究, 以第一作者身份在 *Horticulture Research*, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *Plant Physiology and Biochemistry* 及 *International Journal of Molecular Sciences* 期刊发表学术论文5篇, 并获得校长奖学金。



通讯作者简介: 胡晓辉, 教授, 博士生导师。国家大宗蔬菜产业技术体系岗位专家, 陕西省蔬菜产业技术体系岗位科学家。主要从事设施农业理论与生产技术研究, 包括温室环境调控与自动化管理、设施蔬菜优质高效生产技术、无土栽培技术、设施作物抗逆境机理与应用技术等。先后主持国家级、省部级及地方项目25项。获得陕西省教学成果特等奖1项、二等奖3项, 全国农业硕士专业学位研究生实践教学成果二等奖1项, 陕西省科学技术一等奖2项, 陕西省推广一等奖1项, 全国农牧渔业丰收一等奖1项, 神农中华农业科技三等奖1项, 华耐园艺奖1项。