DOI:10.11686/cyxb2025526 http://cyxb.magtech.com.cn
王竞红, 韩迎新, 高冰, 等. 大麦属植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展. 草业学报, 2026, 35(12): 227－243.
WANG Jing-hong, HAN Ying-xin, GAO Bing, *et al*. Progress in research on the responses and tolerance of *Hordeum* species to saline-alkali stress. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(12): 227－243.

大麦属植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展

王竞红,韩迎新,高冰,韩金吉,王申萌,潘一诺,郑雅文,蔺吉祥,李娟霞,代丽娟*
(东北林业大学园林学院,黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要:禾本科大麦属植物具有较高的经济及生态价值,是我国优良作物。当前土地盐碱化作为全球农业发展的重大制约因素,其引发的盐碱胁迫已成为限制植物生长发育的主要非生物胁迫之一,严重威胁作物生产与生态环境。了解盐碱胁迫对植物造成的危害、植物对盐碱胁迫的响应及耐盐碱植物的抗逆机制,将有助于增强作物的耐盐碱能力及推动盐碱地开发利用。本研究系统检索并整理 Web of Science 及 CNKI 等数据库收录的近 20 年来国内外大麦属植物盐碱胁迫相关研究文献,从种子萌发、生长表型、生理生化代谢及分子调控机制等方面,综合分析了大麦属植物对盐碱胁迫的响应机制。结果表明:盐碱胁迫下,大麦属植物通过抑制种子萌发进程、降低生长速率、改变生长表型以减少胁迫损伤,同时启动渗透调节、抗氧化防御、离子平衡维持、气体交换及水分吸收调节等生理生化机制抵御胁迫,且转录因子与耐盐碱相关关键基因在分子层面调控抗逆通路激活,其盐碱抗逆机制呈现多途径协同作用特征。最后针对植物适应盐碱胁迫的研究进行展望,提出当前研究需解决的问题与突破口,旨在为提升大麦属植物耐盐碱能力、增加作物产量、强化其观赏与经济价值,并为推动盐碱地开发改良与利用提供一定的理论依据。

关键词:大麦属;盐碱胁迫;生理响应;分子机制

Progress in research on the responses and tolerance of *Hordeum* species to saline-alkali stress

WANG Jing-hong, HAN Ying-xin, GAO Bing, HAN Jin-ji, WANG Shen-meng, PAN Yi-nuo, ZHENG Ya-wen, LIN Ji-xiang, LI Juan-xia, DAI Li-juan*
College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040, *China*

Abstract: Plants in the genus *Hordeum* (Poaceae) have significant economic and ecological value and are recognized as excellent crops in China. Soil salinization is a major constraint to global agricultural development because it imposes saline-alkali stress. This has become one of the primary abiotic stresses limiting plant growth and development, severely threatening crop production and the ecological environment. Elucidating the damage induced by saline-alkali stress, plant responses to saline-alkali stress, and the stress-tolerance mechanisms of tolerant plants will be useful for enhancing the saline-alkali tolerance of crop plants and for the development and utilization of saline-alkali land. For this review, we retrieved and summarized relevant literature on saline-alkali stress in *Hordeum* published globally over the past 20 years from databases such as Web of Science and CNKI. The responses of *Hordeum* to saline-alkali stress are described in terms of seed germination, growth phenotypes, physiological and biochemical metabolism, and molecular regulatory mechanisms. Research has shown that under saline-alkali stress, plants in the *Hordeum* genus mitigate stress-induced damage by inhibition of seed germination, reduction in growth

收稿日期:2025-12-25;改回日期:2026-03-19
基金项目:国家重点研发计划子课题(2024YFF1306403-02),国家自然科学基金(32072666)和中央高校基本科研项目(2572023CT18-02)资助。
作者简介:王竞红(1974－),女,黑龙江哈尔滨人,教授,博士。E-mail: yuanlin@nefu.edu.cn
*通信作者 Corresponding author. E-mail: dailijuan0060@163.com

rate, and alteration of growth phenotypes. Physiological and biochemical mechanisms such as osmotic adjustment, antioxidant defense, maintenance of ion homeostasis, gas exchange regulation, and water uptake modulation are activated to resist saline-alkali stress. At the molecular level, transcription factors and key genes related to saline-alkali tolerance regulate the activation of stress resistance pathways. The saline-alkali tolerance mechanisms of *Hordeum* species are characterized by synergistic interactions among multiple pathways. Finally, we propose avenues for further research on plant adaptation to saline-alkali stress, and discuss key issues and potential breakthroughs in current research. This review aims to provide a theoretical basis for improving the saline-alkali tolerance and yield of *Hordeum* crops, enhancing their ornamental and economic value, and promoting the development, improvement, and utilization of saline-alkali land.

Key words: *Hordeum*; saline-alkali stress; physiological response; molecular mechanism

盐碱土是在自然环境及人为活动因素的综合作用下,以盐碱化过程为主所形成的土壤,其中含有NaCl、Na_2SO_4、$NaHCO_3$、Na_2CO_3等可溶性盐类,当土壤中NaCl与Na_2SO_4等中性盐含量较多时称为盐土,当$NaHCO_3$、Na_2CO_3等碱性盐含量较多时称为碱土。而通常情况下,中性盐与碱性盐会共同存在于土壤中,称为盐碱土[1]。盐碱地是土壤类型为盐碱土的土地,因其可溶性盐的过度积累致使大部分植物无法正常生长。我国是世界上盐碱地资源分布最多的国家之一,盐碱土地面积约为19.79万km^2,并有约1733.33万hm^2潜在的盐渍化土壤[2],严重制约了粮食生产及生态安全。

盐碱地综合改造利用是耕地保护和改良的重要方面,应挖掘开发利用潜力,加强现有的改造提升,遏制耕地盐碱化趋势。对盐碱地进行合理开发及改良修复,可以有效提升盐碱地利用率,对我国粮食生产、草业畜牧等农业发展有着重大意义。基于文献计量学的可视化分析显示,当前盐碱地改良领域的研究重点已高度聚焦于耐盐碱植物的选育及其生理适应机制,利用植物改良盐碱地已成为热点研究。植物种植可以降低盐碱地的土壤pH与含盐量,改善土壤理化特性,提高土壤肥力,并具有成本较低、可持续发展的特点。研究证明,草本植物在盐碱地中耐盐性较强,其产量也逐年增加,是盐碱地改良的重要材料[3]。

禾本科大麦属(*Hordeum*)植物全世界约有33种,我国约有15种,约占1/2,多为作物、牧草和生态草资源,具有较高的农牧经济价值。其中栽培大麦(*H. vulgare*)与青稞(*H. vulgare* var. *coeleste*)等为粮食作物,其他大麦属植物多为野生种[4],如短芒大麦草(*H. brevisubulatum*)等多为牧草及优质饲料,芒颖大麦草(*H. jubatum*)是兼有生态价值和观赏价值的优良草种。大麦属植物也是重要的耐盐碱植物资源,可用于盐碱性防护林地改良[5]。苏打盐碱地采集的短芒大麦草种子对碱胁迫有特殊耐受性,碱胁迫下仍能保持较高发芽率,甚至在10 $mmol·L^{-1}$的Na_2CO_3处理下,发芽率略高于对照组,可达92.5%,碱胁迫可对短芒大麦草的萌发表现出轻微的促进作用[6]。这说明种子的耐盐碱性可能也与其原产地生境有关,使种子产生适应胁迫的特性,盐碱地中的大麦属植物资源具有较高的可开发利用价值,可为耐盐碱种质资源创新提供方向。

当前对大麦属植物响应盐碱胁迫的研究还较为有限,将Web of Science网站(https://www.webofscience.com)上关于大麦属(*Hordeum*)及盐碱胁迫(saline-alkali stress)的文献导入,进行时间可视化及研究领域聚类可视化,得到图1和图2。综合分析可知,大麦属植物对盐碱胁迫响应的相关研究早期多关注于大麦属植物对盐胁迫的抗氧化系统等基础生理响应;之后研究深入基因表达等,并延伸至拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)等模式植物,以进行其耐盐碱胁迫的分子机制解析,此外相关研究还逐渐引申到与干旱等非生物胁迫的交互作用。从领域可视化可以看出,当前对大麦属植物响应盐碱胁迫的研究仍多注重大麦对盐胁迫的响应及其耐盐性研究,对于其同属其他植物如青稞等植物的研究还相当较少,且多针对盐胁迫,鲜少有对于碱胁迫的研究。未来的研究内容可由生理机制向分子机制、由单一大麦向同属其他作物、由单独盐胁迫向单独碱胁迫及复合盐碱胁迫转变。

因此,本研究对大麦属植物耐盐碱特性进行分析,旨在探讨大麦属植物对盐碱胁迫的响应机制,为提高作物耐盐碱能力从而提高作物产量及其观赏与经济价值提供理论依据,促进耐盐碱作物选育及盐碱地的合理开发与改良利用。

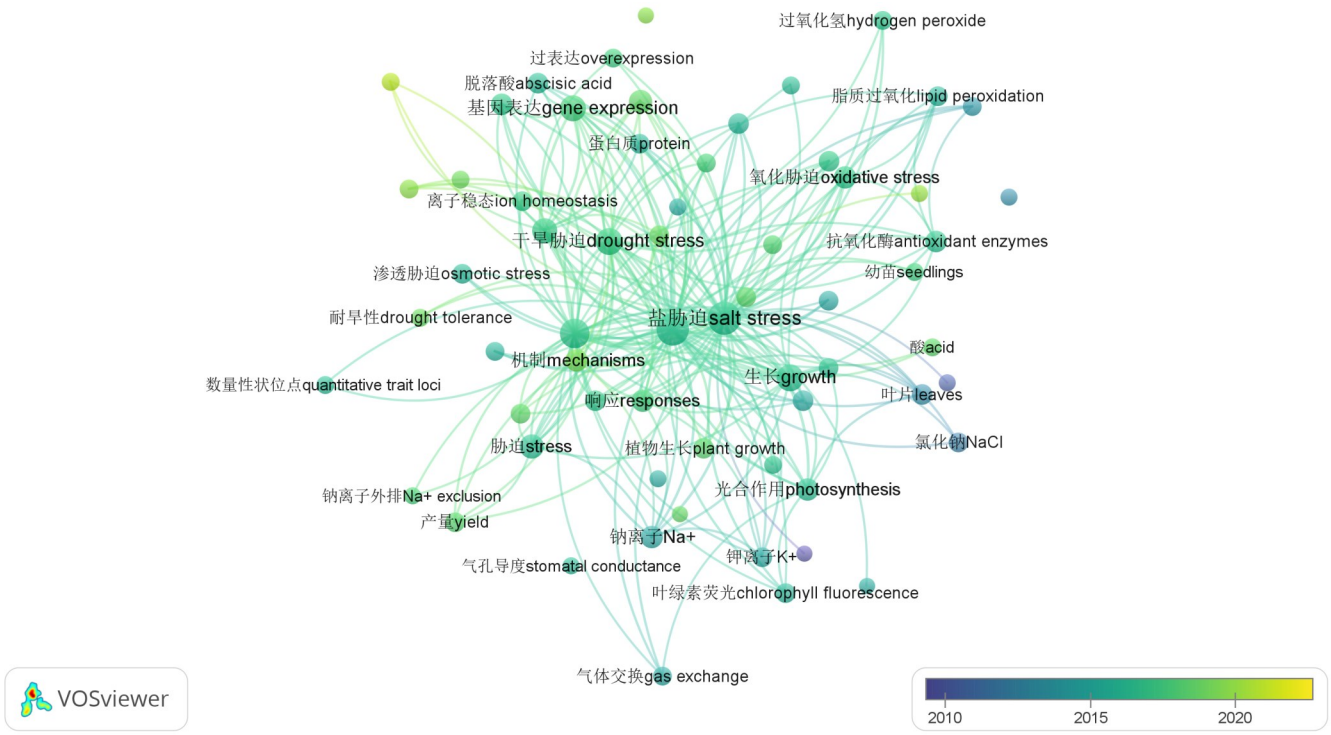


图 1　大麦属植物对盐碱胁迫响应研究的时间可视化

Fig. 1　Temporal visualization of research on saline-alkali stress response in *Hordeum* plants

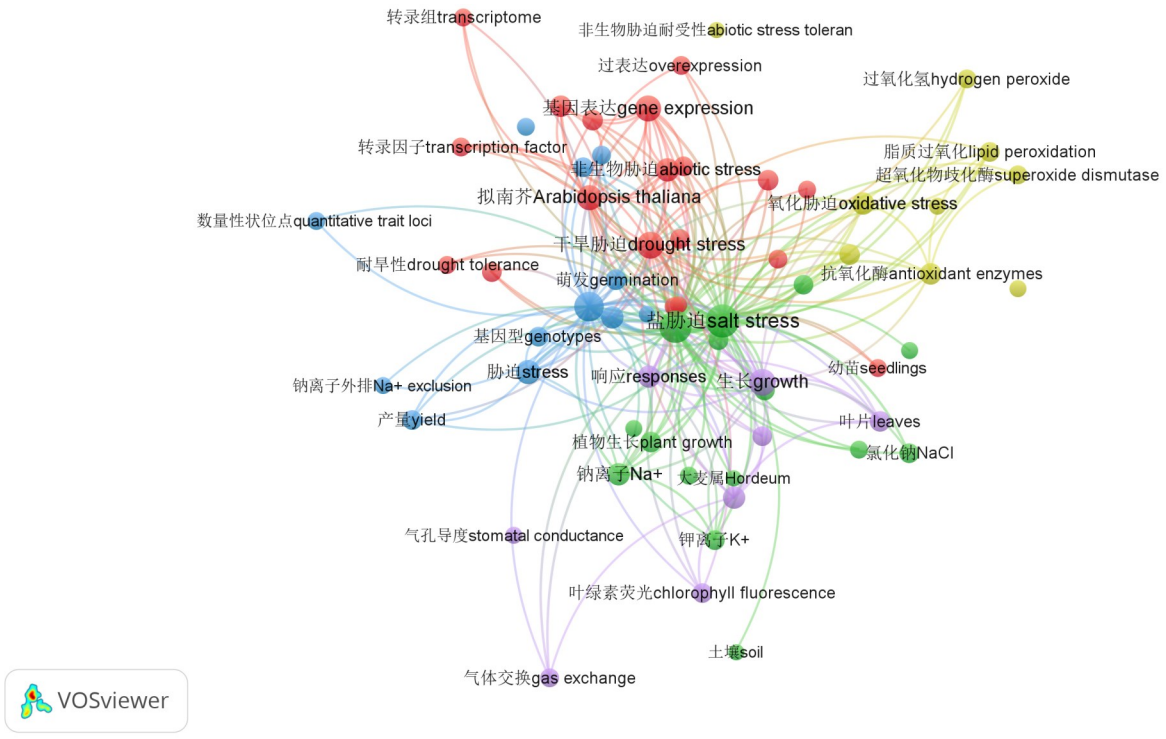


图 2　大麦属植物对盐碱胁迫响应研究的领域可视化

Fig. 2　Visualization of research field on saline-alkali stress response in *Hordeum* plants

1　盐碱胁迫对大麦属植物种子萌发的影响

种子萌发期是植物生长发育的起点和重要环节，与植物其他生长时期相比，种子萌发期更容易受到盐碱胁迫等非生物胁迫的伤害，主要体现在其内部营养物质转化受阻、萌发相关指标的变化等。

1.1 种子内部营养物质转化受阻

种子吸水是其萌发的重要环节,吸水后,其内部营养物质的生理代谢发生变化,进而启动萌发,这一过程在盐碱胁迫下首先受到抑制。Li等[7]发现碱胁迫处理对大麦种子吸水的抑制作用在其吸水后期更为明显,这可能是碱胁迫导致的植物生理干旱而引起的。盐碱胁迫下种子吸水量降低,其营养物质水解转化的相关酶活性也随之降低,使种子内部营养物质不能供应其发芽所需。

Li等[7]发现混合碱胁迫处理下,SCMS及QT9919两个品种的大麦种子淀粉含量随发芽时间的延长显著下降,所有样品可溶性糖含量及淀粉酶活性均"先升后降"。涉及糖酵解途径(Embden-Meyerhof-Parnas pathway, EMP)、三羧酸循环(the tricarboxylic acid cycle, TCA cycle)及磷酸戊糖途径(pentose phosphate pathway, PPP)的6种酶活性均"先升后降",碱胁迫下两个品种所有酶活性均显著降低。说明碱胁迫严重影响了大麦的贮藏物质及碳水化合物代谢。而在高浓度碱环境下,耐碱大麦品种SCMS仍能够保持较高的水解酶活性和渗透调节能力,这有利于贮藏物质的水解、转化,促进营养物质向新生的根、芽组织转移。其他研究者也提出了相似的观点,在单独碱胁迫下,大麦种子的根、芽的转化率,贮藏物质动员量与物质利用率也随着碱浓度增加呈逐渐降低趋势,而耐碱性强的品种可能会保持较高的水解酶活性和渗透调节能力[8]。说明耐碱品种在盐碱胁迫下仍能维持种子发芽率,可能与其酶活性及渗透调节能力相关,通过减轻生理性缺水并促进营养物质的水解与转化,从而促进种子发芽。

1.2 种子萌发相关指标变化

种子萌发相关指标是衡量其发芽能力的具体参数。盐碱胁迫通常会抑制种子发芽,降低发芽整齐度,使发芽势和发芽率下降,严重时甚至会完全抑制种子发芽。李建波等[9]对大麦进行碱胁迫下种子发芽试验,最终将发芽率、发芽指数、活力指数、芽长、根长等作为大麦发芽期的耐碱性评价指标,可在后续相关研究中作为大麦属植物种子耐盐碱性的参考指标。

盐碱胁迫下,大麦属植物种子的发芽指标多呈下降趋势。在混合盐碱胁迫下,黑青稞(*H. vulgare* var. *nigrum*)种子的发芽率、发芽指数及活力指数与盐碱浓度呈负相关关系,随着胁迫浓度的升高,其地上部及根系的生物量积累也受到抑制[10-11]。但有时也会呈"低促高抑"的现象,如张银乐等[12]发现,NaCl浓度≤0.1%时对隆子黑青稞生根率、发芽率及活力指数有一定的促进作用,这可能是微量的无机Na^+对呼吸酶有一定的激活作用。而NaCl浓度≥0.5%时,不同青稞品种的各项发芽指标均出现不同程度的下降趋势,这可能是高浓度NaCl破坏了细胞膜的完整性,致使细胞内离子失调,最终抑制其萌发。

一般来说,相较于盐胁迫,大麦属植物种子萌发受碱胁迫的抑制作用更明显。甘啤大麦种子在中性与碱性盐胁迫下,其发芽率、发芽指数与活力指数均下降,根长与苗长显著受抑,尤其在200 mmol·L^{-1} Na_2CO_3处理下,其发芽势、发芽率、根长以及苗长等指标完全被抑制,表明除了盐胁迫造成的离子毒害及渗透胁迫外,甘啤大麦种子还受到Na_2CO_3带来的高pH影响[13],相较于一般的盐胁迫,碱胁迫下种子萌发受抑更为显著。王继发等[14]也得出了类似结论,发现pH对青稞活力指数、胚根和胚芽生长影响较大,可能是碱胁迫对青稞种子造成了营养破坏、离子失衡、代谢紊乱,从而引起胚根灼伤,说明碱胁迫主要对种子萌发后的生长产生影响。

盐碱胁迫也会延迟大麦属植物种子发芽时间。邹凯等[15]采用氯化钠(NaCl)模拟盐分胁迫,进行种子发芽试验,发现在不同浓度的盐分胁迫下,芒颖大麦草的初始发芽时间及达到最终发芽率(final germination percentage, *FGP*)的时间均较对照组显著延迟,相较于对照组,平均发芽时间甚至可由2.8 d延迟至11.7 d。可知盐碱胁迫对大麦属植物种子萌发指标的抑制作用涉及多方面,既造成发芽率、发芽势等发芽指标的下降,也包括发芽时间延迟等复杂过程。

盐碱胁迫对大麦属植物种子萌发的影响也与种子自身遗传特性有关。在生长最适温度及黑暗条件下,二倍体、四倍体球茎大麦种子的发芽指数随盐胁迫浓度的增加而显著下降,在160 mmol·L^{-1} NaCl浓度处理下其发芽指数仅为5%和10%,但在补充充足水分后,二者均具有较高的恢复发芽率,且四倍体比二倍体具有更高的发芽率,盐耐受性更强[16]。这也为未来通过倍性育种等手段进行耐盐碱品种的研发及耐盐碱植物种质资源的挖掘提

供了思路。

2　大麦属植物对盐碱胁迫的表型响应

植物在受到盐碱胁迫后，会通过改变其形态特征来满足其生长发育所需的能量供应，以维持平衡，从而适应胁迫环境。其表型响应包括地上地下两部分，一般地上部表现更为显著，而地下部根系会首先受到影响。

2.1　地上部分表型响应

在盐碱胁迫下，大麦属植物地上部分的响应主要体现在表型的变化，包括茎叶等的高度、大小、颜色等方面。如盐碱胁迫下，大麦幼苗的株高、叶片数、茎长及地上部分干物质重等均有所下降，主要表现为叶片发生黄化甚至萎蔫干枯，从而降低其植株含水量[17]。其地上部表型变化也随盐碱胁迫浓度的升高而加重，如王继发等[14]发现，随着盐碱溶液浓度及pH的增加，藏青2000等3个青稞品种的幼苗受抑情况也逐渐加重，严重受抑时幼苗矮小，根短且黄，轻微腐烂或死亡。除了降低株高外，随着浓度的逐渐增加，盐胁迫还会导致布顿大麦草(*H. bogdanii*)的分蘖数不断减少[18]，抑制植株生长。

而在此种不利环境下，大麦属植物会通过改变部分表型以增强适应性，如大麦叶片的表皮蜡质增厚，一些表皮蜡质成分会在叶片表面充当水屏障，以降低非气孔水分流失，进而在盐碱胁迫下维持大麦的正常生长发育[17]。芒颖大麦草在盐碱胁迫下的叶面蜡质密度、腺毛密度显著增加，以减少水分流失，保持植株含水量[19]。

2.2　地下部分表型响应

盐碱胁迫对植物地下部分的影响主要体现在抑制其根系生长。根系是植物在盐碱胁迫环境下的直接接触器官。单独碱胁迫下，大麦幼苗的根体积与根尖数均呈下降趋势，并对胁迫浓度的响应较为敏感。其根冠比与根系日生长率也呈先上升后下降的趋势，根系生长速率受碱胁迫抑制[20]。青稞幼苗在碱胁迫下显示出根长的显著减少，在低浓度胁迫下，其根长无变化，而在胁迫浓度为6.4 g·L^{-1}时，青稞幼苗根长显著受抑，降到最小值[21]。类似地，黑青稞在120 mmol·L^{-1}盐碱溶液浓度下，根长下降64.13%，根系生长显著受抑[10]。

当前已有研究证实部分大麦属植物，如海大麦(*H. marinum*)、大麦等会通过改变其根系构型来适应盐碱胁迫。如盐胁迫下海大麦的下胚轴与根结构发生变化，单个根的体积略有减少，但能够产生更多须根[22]。耐盐基因型大麦在盐胁迫下也比盐敏感型大麦表现出更多的侧根数量，但二者侧根长度均有所减短[23]。这可能是由于大麦属植物通过增加根表面积来增强代谢物吸收，并促进离子外排，改善根与根际的相互作用，增强其耐盐性。

综上所述，大麦属植物在盐碱胁迫下的形态响应是地上部与地下部根系的协同适应过程，地上部通过叶片萎蔫并增厚表皮蜡质，以减少水分流失，地下部则减少根系生长，优化根系结构，以维持离子平衡，减轻盐碱毒害。

3　大麦属植物对盐碱胁迫的生理生化响应

盐碱胁迫会对植物生长发育产生不利影响，造成渗透胁迫、离子毒害、氧化胁迫等，此外还会由于碱胁迫下pH的升高对植物造成进一步的伤害。植物在受到盐碱胁迫以后，会通过调节体内生理生化反应，例如渗透调节、离子转运及区域化、光合生理调节、抗氧化系统防御提升等，以适应盐碱胁迫带来的不利环境条件。

3.1　渗透调节

盐碱地中可溶性盐过度沉积，盐分过多，使土壤渗透压升高，对植物造成渗透胁迫，致使植物吸水困难，植株水势降低，严重时可造成生理干旱，使植物生长、光合等生理过程受到抑制，影响其正常生长发育。在盐碱胁迫下，植物细胞膜的结构和功能遭到破坏，质膜透性增大，使渗透势下降[24]。

为维持细胞渗透势，一方面，植物细胞会改变自身相关代谢过程，通过积累渗透物质来进行渗透调节，如脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等，这些物质也能够在一定程度上保护细胞相关结构[25]。当前已有许多研究发现大麦属植物可在盐碱胁迫下积累相关渗透调节物质，如不同基因型的大麦在盐胁迫下，脯氨酸含量平均增加1.6倍，可溶性糖含量平均增加1.4倍[26]，大麦[27]、芒颖大麦草[28]、青稞[29]等在盐碱胁迫下，渗透调节物质含量均有所上升，可在盐碱胁迫下维持植物渗透势。而在东北草地野大麦的研究中发现，盐胁迫下其脯氨酸及可溶性糖含量持续增加，但可溶性蛋白含量呈先升后降的趋势，并在300 mmol·L^{-1}处理时达到最大值(14.95 mg·g^{-1})[30]。在早期

低浓度盐碱胁迫下,野大麦会积累可溶性蛋白等渗透调节物质以调节稳态,但在后期的高浓度盐碱胁迫(500 mmol·L^{-1})下,其蛋白质含量逐渐降低。这说明盐碱胁迫会通过阻碍蛋白质合成进程或降解蛋白质,进而抑制野大麦的部分渗透物质积累。

另一方面,植物会通过根系主动吸收无机离子如Na^+、K^+等,以提高细胞内离子浓度,维持细胞膨压,减少物质外渗,并通过增强细胞吸收水分与矿质离子的能力,适应盐碱胁迫所造成的渗透胁迫和营养缺乏[31]。研究表明,植物吸收无机离子来进行渗透调节所消耗的能量,远小于合成相关渗透物质所消耗的能量[32]。Ishikawa等[33]发现,盐胁迫下大麦根与叶片会迅速吸收部分无机离子来进行渗透调节,以减少供能的损耗。同时对Na^+、K^+间的积累平衡进行调节,减少盐碱胁迫带来的危害,维持植物正常生长。

综上可知,盐碱胁迫下,大麦属植物通过积累有机渗透物质和吸收无机离子两种方式维持细胞渗透势,在低浓度或胁迫初期,大麦属植物通过有机渗透物质积累与无机离子调节共同作用,维持细胞稳态;而在高浓度或胁迫中后期,有机渗透物质合成受阻或降解加剧,部分大麦属植物更侧重于通过无机离子吸收维持渗透势,从而维持细胞结构与功能,减少胁迫损害。

3.2 维持离子平衡

盐碱土中离子过度积累会形成高渗和高离子条件,大量Na^+会经由植物根细胞运输到根木质部、茎部,最终积累于叶片中。由于离子竞争性抑制作用的存在,过量的Na^+、Cl^-等会抑制植物对K^+、NO_3^-的吸收,使植物营养元素缺乏,引起离子毒害,最终影响植物生长发育[34]。在高盐环境下,植物细胞内Na^+内流,K^+外流,使Na^+含量升高而K^+含量降低,致使细胞离子稳态失衡[35]。而碱胁迫带来的高pH也严重影响着植物根部的结构和功能,破坏根部细胞膜的选择通透性,降低其对离子的吸收和分解[36]。Na^+/K^+是评估植物受到盐碱胁迫程度的重要指标,Na^+/K^+过高会直接影响细胞内离子区隔化作用,破坏离子平衡,使细胞代谢紊乱,进而抑制植物生长[37]。研究发现碱胁迫会抑制布顿大麦草对K^+的吸收与运输,并导致其体内Na^+大量积累,使Na^+/K^+升高[38]。类似的现象在混合碱胁迫下的布顿大麦草[39]、盐胁迫下的大麦[40]等研究中均有报道,盐与碱胁迫均能加剧Na^+积累,抑制K^+吸收。除导致细胞内离子失衡外,盐碱环境中过量的Na^+还会置换植物质膜和细胞内膜系统所结合的Ca^{2+},破坏细胞膜结构的完整性,改变膜功能[41]。因此,为保证植物正常的生长发育,盐碱环境下植物需要保持细胞质的低Na^+浓度,促进Na^+外排或区域化,将其封存在液泡或特定的组织与器官中,以减轻对植物细胞的伤害。

感应盐碱信号是在盐碱胁迫条件下实现细胞离子稳态重建的前提。在盐碱条件下,植物通过感知渗透电位、胞质Na^+浓度及pH的变化,激活下游信号通路以激活离子转运蛋白和通道,从而有效响应盐碱胁迫[42]。Isayenkov等[22]研究发现盐胁迫下海大麦的根中Na^+/K^+高于芽中,这表明其会通过离子区隔化减少Na^+从根中向叶片中的运输,进而控制叶片中Na^+浓度,降低叶片中Na^+/K^+,从而维持离子稳态,减轻胁迫带来的伤害。碱胁迫下布顿大麦叶片中K^+含量高于根中,说明布顿大麦植株会加速碱胁迫下的K^+向上运输,以减轻Na^+的毒性,维持离子平衡[38]。盐胁迫下,大麦在不同时间及不同组织部位的Na^+、K^+浓度也会发生动态变化,在盐胁迫初期,大麦会迅速提高木质部的Na^+浓度,后期则减少,这表明大麦在受到盐胁迫后,先吸收一部分无机离子进行渗透调节,之后再将大部分的Na^+区隔于根系液泡中,以减少Na^+对地上部分的毒害,从而提高其对盐胁迫的耐受性[33]。其通过离子区隔化阻隔Na^+向地上部运输的能力,也正是大麦属植物能维持较高耐盐碱能力的关键。

综上,盐碱胁迫会导致大麦属植物过度积累离子,使其营养吸收受抑,离子稳态失衡,还会破坏细胞膜结构等。而为了应对这些损害,大麦属植物一般会通过感知盐碱信号激活相关通路,进行离子区隔化等以调控离子转运,进而维持离子平衡,最终降低离子毒害,促进营养吸收。

3.3 抗氧化防御

正常环境下,植物体内活性氧(reactive oxygen species,ROS)的产生和清除处于动态平衡,而盐碱胁迫会使植物细胞内积累大量ROS,引起氧化胁迫。高浓度的ROS会破坏生物大分子、细胞膜系统和基本生物过程,破坏细胞的正常代谢和功能,甚至危害植物的生存[43]。研究表明ROS可作为激活植物应对胁迫反应和防御途径的信号,但高水平的ROS也表明植物受到氧化损伤。ROS积累会引发细胞膜脂质过氧化,Torun等[27]发现150~300

mmol·L^{-1}NaCl 可诱导大麦 O_2^-、H_2O_2积累，而在 300 mmol·L^{-1}的高浓度 NaCl下，大麦抗氧化酶活性降低较快，ROS损伤严重。丙二醛（malondialdehyde，MDA）是膜脂质过氧化产生的最终产物之一，可作为植物受非生物胁迫伤害及对其耐性的标志[44]。在盐碱胁迫下，植物不同组织部位对胁迫的响应程度有所不同。相同碱浓度下，青稞根中MDA含量比叶中高，表明根比叶对碱胁迫的响应更灵敏，受到的氧化损伤更严重[21]。

为了维持 ROS 平衡，缓解盐碱胁迫损害，植物体内进化出抗氧化酶防御系统来进行活性氧清除，主要包括超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）、过氧化氢酶（catalase，CAT）、过氧化物酶（peroxidase，POD）、抗坏血酸过氧化物酶（ascorbate peroxidase，APX）等。在盐碱胁迫下，植物体内的抗氧化酶活性与植物的抗氧化胁迫能力呈正相关，高活性的抗氧化酶能够有效地清除活性氧，抑制膜脂质过氧化，保护植物细胞和组织免受胁迫的氧化损伤[45]。Shi等[28]研究发现，盐碱胁迫下的芒颖大麦草相较于对照组，其抗氧化酶活性均有所增强，表明其在盐碱胁迫下均有较高耐性，但相较于盐胁迫，碱胁迫对芒颖大麦草造成的损伤更为严重。抗氧化酶活性也与胁迫浓度的高低相关。Xu等[46]发现不同品种、不同盐浓度下大麦的抗氧化酶活性差异显著，与HUA30相比，DH20中APX、CAT、POD和SOD的活性显著更高。在低浓度$NaHCO_3$胁迫下，青稞幼苗根中SOD活性与无胁迫对照组相比无明显差异，而在高浓度$NaHCO_3$（3.2～6.4 g·L^{-1}）下，根中SOD活性显著降低14.48%～52.19%，这可能是$NaHCO_3$抑制了根系中SOD的产生或破坏了其结构功能，致使酶活性下降[47]。

综上，盐碱胁迫会打破植物体内活性氧平衡，使其大量积累引发氧化胁迫，破坏细胞结构与功能。在受到盐碱胁迫时，大麦属植物通过增强 SOD、CAT 等抗氧化酶活性以清除ROS，但高浓度碱胁迫可能会抑制酶活性。

3.4　光合生理及气体交换

盐碱胁迫通过两大途径抑制植物光合作用，低浓度阶段是气孔限制因素主导，盐碱胁迫下植物气孔导度（stomatal conductance，G_s）下降，CO_2供应不足；而高浓度阶段非气孔限制因素占据主导，包括叶绿素降解、光系统Ⅱ（PSⅡ）活性降低等，导致光化学效率下降[48]。

盐碱胁迫带来的Na^+在细胞质中的高度积累会使气孔关闭，限制CO_2的进入，从而降低光合作用的底物可用性，使通过光系统PSⅡ捕获的光与能量利用之间显著不平衡，导致光合作用速率降低，干扰光合作用的生物能量过程，进而降低了植物的光合速率，使净光合速率（net photosynthetic rate，P_n）、气孔导度（G_s）、胞间二氧化碳浓度（intercellular CO_2 concentration，C_i）和蒸腾速率（transpiration rate，T_r）等光合气体交换参数均会受到影响[49]。在盐胁迫下，大麦P_n、G_s、C_i、T_r相较于对照组均显著下降，然而叶绿素含量及PSⅡ最大光化学效率未出现显著变化，说明盐胁迫会通过降低PSⅡ活性，抑制大麦的光合作用[50]。

在盐碱条件下，野生大麦能够保持其气孔密度的恒定，从而保证CO_2的同化速率，并能够在保证光合作用的同时更快地开闭气孔，减少水分蒸腾的损失。此外，野生大麦还能够利用Na^+来进行气孔运动，在防止水分过度流失的同时，保证用于光合作用的CO_2充足，平衡CO_2吸收和水分的流失[51]。类似地，盐胁迫下不同基因型的大麦T_r和G_s均会降低，而耐盐型大麦可以在维持一定相对含水量（relative water content，RWC）的同时，保持较高的G_s和P_n，实现水分与光合的平衡[26]。

叶绿体是盐碱胁迫下较为敏感的细胞器之一。在盐碱胁迫下，高浓度的Na^+在植物组织中的积累导致植物细胞的生理失衡，破坏叶绿体等光合系统器官，严重损害光合系统的结构和其功能的稳定性[52]。盐碱胁迫会破坏类囊体结构，降低光合能力，造成PSⅡ系统反应中心损伤，降低植物的光合电子传递效率以及PSⅡ的反应中心活性[53]。Xu等[46]发现盐胁迫处理后，大麦品种Hua30的叶绿体表现出明显的浆状溶解，囊状体片状排列紊乱，结构模糊。Shi等[54]发现碱胁迫下，芒颖大麦草叶肉细胞中叶绿体等器官失去其结构。此外，植物叶片中的叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素等含量也会随着盐碱浓度的增加而呈下降趋势[55]。有研究者认为，盐碱胁迫下Cl^-的高度积累也会导致大麦叶绿素降解[56]。Abdelrady等[57]发现，在盐碱胁迫下，不同品种的大麦叶绿素含量均减少，推测可能是盐碱胁迫限制了对Mg^{2+}的吸收，阻碍叶绿素的生物合成过程，从而影响光合作用过程。而耐盐品种则会比盐敏感品种保持更高的叶绿素水平，对盐胁迫诱导的叶绿素降解有着较好的恢复能力。Jadidi等[58]研究发现，随着盐碱浓度的升高，绝大部分基因型大麦叶绿素含量及其他光合作用相关性状会呈下降的趋势，但部分基

因型大麦的叶绿素含量会在盐胁迫下略有增加,可能是叶片中盐浓度增加导致叶片面积减少,从而在有限的叶面积中增加了叶绿素含量。这种在盐碱胁迫下保持叶片中叶绿素含量的能力,或许是大麦属植物在盐碱胁迫下维持光合作用的关键因素之一。

综上,盐碱胁迫会严重影响大麦属植物光合系统,破坏叶绿体结构功能,还会引发气孔关闭,使CO_2供应不足,降低光合速率。而野生大麦等大麦属植物能通过调节气孔等维持光合与水分平衡,减少胁迫损害。

3.5 水分调节及蒸腾作用

盐碱胁迫主要通过两种方式来抑制大麦属植物根系的水分吸收:一方面,盐碱胁迫处理使植物根系表面积减少,并降低驱动水分吸收的生物物理力;另一方面,盐碱胁迫会改变植物水分的跨细胞运输,在NaCl胁迫下,经由蒸腾作用的水分损失显著减少,通过减少跨细胞途径的水流来改变水分的跨细胞运输,最终抑制根系对水分的吸收[59],进而抑制对营养元素的吸收利用,引发生理干旱,使植物生长、光合等生理过程受到抑制,影响其正常生长发育。Boussora等[26]发现,在盐胁迫下,与对照组相比,5种基因型的大麦相对含水量均随着盐浓度的升高显著降低,250 mmol·L^{-1}NaCl处理的下降率(7.65%~15.09%)远大于100 mmol·L^{-1} NaCl(3.02%~9.39%)。其含水量降低的原因,可能与根系水力传导率(root hydraulic conductivity,*Lpr*)有关。当前已有研究证实,盐碱胁迫会抑制大麦[60]、布顿大麦草[39]的根系*Lpr*,使其根系水分运输受阻,水分吸收效率下降。

在非生物胁迫下,植物会通过优化自身水分利用来适应胁迫环境,调整蒸腾作用是其中的一大有效方式[61]。盐碱胁迫会导致植物气孔关闭,降低蒸腾作用,以减少水分流失,但仍有部分蒸腾作用能通过叶片的角质层发生,称为残余蒸腾[62]。在盐胁迫下,大麦叶片的表皮蜡形成保护屏障,以减少通过角质层的水分损失,提高水分利用效率,从而提高大麦耐盐性[17]。此外,盐碱胁迫下大麦属植物的夜间蒸腾增强,有利于向嫩芽输送矿质营养以供应植物昼夜生长所需,减少水蒸气的逸出,并增加CO_2的扩散。这种机制使大麦夜间的碳消耗与白天的CO_2同化及碳增加相关,以维持夜间细胞代谢及叶片生长[63]。与白天相比,盐胁迫下大麦叶片的夜间生长对水分的吸收利用效率增加数倍,从而调节自身生长发育。

通过上述减少蒸腾水分散失、促进夜间蒸腾等方式,大麦属植物进而优化水分利用,平衡代谢生长,以此调节自身生长发育,增强其盐碱耐逆性,促进其在逆境下的生存。

4 大麦属植物响应盐碱胁迫的分子调控机理

当前,大麦属植物响应盐碱胁迫的分子机制研究已受到广泛关注,对其耐盐碱相关调控基因进行研究,将有助于未来耐盐碱植物育种研发及深入探究植物抗盐碱机制。

4.1 基于多组学挖掘耐盐碱关键基因

植物在自然界中遭受外部环境的多种非生物胁迫,在长期的进化过程中形成了相应的响应机制,可以通过调节相关抗性基因的表达,进而调控自身性状及相关生理进程以提高抗性,使植物在受到胁迫后得以继续生存。在盐碱胁迫条件下,植物会通过调控耐盐碱相关基因的表达来应对逆境环境,这些基因编码合成不同功能的蛋白质,参与到不同的生理代谢过程中,提高植物的耐盐碱性,减少盐碱胁迫对植物的危害。当前,高通量测序技术如转录组等为解析大麦属植物耐盐碱机制提供了关键工具及平台,能够通过挖掘差异表达基因(differentially expressed genes,DEGs)等深入探究耐盐碱相关功能基因,揭示植物耐盐碱性状的遗传基础及其盐碱响应机理,将有助于利用分子生物学的方法提高大麦属植物的耐盐碱性,并能够挖掘具有优良遗传特性的大麦属种质资源。

目前已有许多研究利用组学技术,尤其是转录组,进行盐碱胁迫下植物差异表达基因的分析,并聚焦于这些差异表达基因涉及的主要通路及相关机制。盐碱胁迫下,芒颖大麦草转录组显示,碱胁迫下的DEGs数量及上调基因比例显著高于盐胁迫,表明植物对碱胁迫的响应更显著,其DEGs主要涉及离子转运、激素信号、活性氧代谢等通路[28]。这可能与碱胁迫下高pH导致的离子失衡与营养吸收抑制相关。宋士伟等[30]对混合盐碱胁迫下的东北草地野大麦进行转录组测序,发现其差异表达基因的主要通路涉及蔗糖合成、脯氨酸合成、过氧化物酶体等代谢途径。Nefissi等[64]发现多个候选基因在不同胁迫时期的叶片与根系中均存在差异调控,共同参与耐盐响应,主要包括离子转运蛋白及通道、抗氧化防御、激素信号、非生物胁迫响应、转录因子和信号转导等过程。

Gharaghanipor 等[65]对盐胁迫下耐盐型与敏感型大麦进行转录组分析，发现在耐盐型大麦中，*HvCML31*、*HvCML58*等编码钙结合蛋白成分的基因和*HvSnRK1alpha2*、*HvSnRK3*等编码蛋白激酶的差异表达基因显著上调，TLK、WNK、WEE、NAK 和 IRE1 等激酶的表达仅在野生耐受基因型中改变。一些进行渗透调节、维持离子稳态或抗氧化防御的耐盐相关机制可以被特异性诱导调控，这些也与前文中大麦通过启动相关生理生化进程响应盐碱胁迫相符合，为后续功能基因挖掘提供了科学依据及研究方向。

全基因组关联研究（genome-wide association study，GWAS）可以找到位于整个基因组中的单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphism，SNP）作为分子标记，是剖析植物中复杂性状遗传基础的有效且方便的工具，当前已被广泛应用于盐碱胁迫等重要相关基因的鉴定。栾海业等[66]对萌发期的大麦种子进行盐胁迫处理，并进行了全基因组关联分析，其中 5 个性状检测到多个 SNP 位点，这说明耐盐性状是多基因控制的数量性状。研究还鉴定了 26 个涉及调控 Na^+/K^+ 离子运输、能量代谢、自由基清除的基因，这些基因可能通过 bZIP 转录因子的表达，增强了植株的耐盐性。除独立分析外，当前已有利用 GWAS 与转录组学等联合分析，挖掘植物耐盐碱关键基因的方法。Xu 等[67]基于 GWAS 和 RNA-seq 分析大麦种质幼苗期离子相关耐盐性状，筛选出 5 个可能与叶片 Na^+/K^+ 离子平衡相关的基因包括 *PGK2*、*BASS3*、*SINAT2*、*AQP* 和 *SYT3*，这些基因可能与表型和单倍型筛选有关。研究者通过 GWAS 及转录组联合分析，明确了大麦苗期耐盐性的遗传基础，为后续的相关研究提供了值得借鉴的方法。

蛋白质组学已广泛应用于植物的非生物胁迫研究中，传统单一蛋白质组仅能反映蛋白量的变化，而定量蛋白质组与磷酸化组的联合分析构建了蛋白丰度及磷酸化修饰的整合调控网络，Feng 等[68]通过定量蛋白质组学与磷酸化蛋白质组学结合生理试验，揭示盐胁迫下短芒大麦草蛋白质丰度如脱水素 HbDHN3、抗氧化酶 GSTs 上调，与磷酸化动态协同调控信号传导、离子及水分转运、ROS 清除等过程。

通过上述转录组学、基因组学、蛋白质组学及多组学联合等手段，有利于解析植物响应非生物胁迫的生理及分子调控网络，深入探究响应机制，未来可根据具体研究目标选择相应组学进行组合。

4.2　耐盐碱关键基因及其功能验证

大麦属植物通过特异性表达耐盐碱相关功能基因，调控离子转运、渗透调节、活性氧清除等生理过程，降低胁迫损伤。阐明其分子响应机制及其调控网络，有助于未来深入研究其作用机理，培育抗性品种，也为盐碱地修复提供科学依据。

4.2.1　离子稳态及渗透调节相关基因　　维持离子稳态及水分吸收、积累渗透调节物质以保持植物细胞的渗透势，是植物减少盐碱胁迫损伤的核心响应机制。盐碱胁迫会诱导渗透物质合成相关基因表达，如东北草地野大麦的蔗糖合酶（sucrose synthase，SuS）编码基因及脯氨酸合酶基因上调，促进蔗糖、脯氨酸积累，维持细胞渗透压，以减少盐碱胁迫造成的水分流失[19]，最终维持大麦属植物在盐碱胁迫下的生长发育。植物 HKT 转运蛋白属于高亲和力钾转运蛋白家族，其核心功能是介导 Na^+ 或 K^+ 跨膜运输，维持植物离子稳态。其中的 HKT 亚家族 2 成员可同时转运 Na^+ 和 K^+，如栽培大麦的 *HvHKT2;1* 过表达能提升耐盐性[69]，海大麦 *HmHKT2;1* 的过表达能使其在高 Na^+ 环境中仍能高效吸收 K^+，维持胞内 K^+ 稳态；其广范围的 Na^+-K^+ 协同转运特性，使海大麦能适应不同离子浓度的生长环境[70]。Huang 等[71]发现敲除 *HvHKT1;5* 的大麦株系盐耐受性显著提升，根向地上部的 Na^+ 转运量大幅减少，植株体内 K^+/Na^+ 升高，说明 *HvHKT1;5* 通过促进根到地上部的 Na^+ 转运，负调控大麦盐耐受性。水稻（*Oryza sativa*）[72]、拟南芥[73]等植物中也有类似的发现，证实 HKT 转运蛋白通过调控体内 Na^+ 和 K^+ 的分布与积累，维持细胞低 Na^+/K^+，避免 Na^+ 过度积累造成离子毒害及 K^+ 缺乏。与上述植物相比，大麦 *HvHKT1;5* 同样定位于根中柱细胞，但其介导 Na^+ 从根中柱细胞到木质部的运输，促进 Na^+ 向地上部转运，导致地上部 Na^+ 积累增加、K^+/Na^+ 下降，从而负调控大麦耐盐性。此外多数 HKT 通过减少地上部 Na^+ 积累正向增强耐盐性，Jadidi 等[58]发现大麦中 *HvHKT2* 可防止 K^+ 外流，*HvHKT3* 在促进 K^+ 从根部向芽部的长距离运输中发挥关键作用。大麦中 *HvNHX3*、*HvNHX1* 等 Na^+/H^+ 反向转运蛋白基因表达量也在盐胁迫下上升，其功能是调控 Na^+ 在细胞内的区室化，*HvNHX1* 及 *HvNHX3* 表达量与根系中 Na^+ 含量负相关。研究还发现 NHX 家族可与 HKT 家族协同作

用,将盐碱胁迫下植物过量积累的 Na^+区隔化至液泡中,降低胞质毒性,同时促进K^+吸收与运输以调节离子稳态,确保酶活性与细胞功能。这也与大麦 *HvHKT2;1*的耐盐性调控更依赖 HKT 与 SOS1、NHX 等其他转运体的协同作用的结论[74]相符合。Tran 等[75]发现 *HvPIP2;8*是大麦 PIP 家族中唯一兼具水通道功能与 Na^+/K^+特异性离子电导的成员,且其离子电导不受Cl^-影响;与拟南芥非选择性阳离子通道 *AtPIP2;1*相比,*HvPIP2;8*的离子选择性更强,仅有 Na^+/K^+。大麦属植物可能通过上述特有的离子及水分转运机制,维持盐碱胁迫下的细胞膨压,缓解渗透损伤,降低离子损害。

4.2.2 营养元素吸收相关基因 碱胁迫下,植物根际环境 pH 升高,使其根系难以吸收铁离子,最终导致铁元素的缺乏[76]。因而促进植物在盐碱胁迫下对铁离子的吸收,可以增强植物对碱胁迫的耐逆性。Murata 等[77]在大麦中鉴定到一个铁转运蛋白 *HvYSL*,将其转入牵牛花(*Ipomoea nil*)中,发现转基因植株能在碱胁迫下生长更好,铁吸收能力更佳,证实了 *HvYSL* 可以通过促进铁吸收,间接增强作物的碱胁迫耐受性。

相较于中性盐胁迫,碱胁迫更不利于植物生长,其关键危害之一是减少植物对必需营养元素的吸收,尤其会抑制硝酸盐的吸收效率[78]。当前已有研究发现并鉴定了相关关键基因。Feng 等[79]鉴定了短芒大麦草中具有优异抗盐碱胁迫能力的关键候选基因并对其进行了功能验证,克隆了 *HbreCaBP. 0710* 和 *HbreNRT2. 6420* 基因,并在大麦(*H. vulgare* 'Golden Promise')中过表达,发现其增加了碱胁迫下的植株生物量及氮吸收量,并显著提高了硝酸盐吸收率及硝酸盐氮含量,二者复合物 CaBP-NRT2 能在碱胁迫下维持短芒大麦草对硝酸盐及氮的吸收,有助于碱胁迫适应性。

目前大麦属植物耐盐碱相关基因及其功能研究进展如表 1 所列,这些基因可为大麦属植物耐盐碱育种提供明确的分子靶标。未来可进一步挖掘耐盐碱相关基因,分析其上下游调控网络,深入探究分子机制及作用机理。

4.3 转录因子介导的转录调控网络

基因的转录水平调控是植物响应逆境胁迫的重要过程,植物中许多功能基因的表达受逆境胁迫诱导或抑制。转录因子(transcription factor,TF)是一种特定蛋白质,它们调控着植物的生长发育,在逆境条件下可以通过调控与植物抗逆性以及适应性相关的靶基因,使其在胁迫下快速表达[84]。目前已报道大麦属植物中多个 TF 家族通过协同或特异性调控,激活耐盐碱相关通路,主要包括 AP2/ERF-AP2、FAR1、WRKY、bHLH、NAC、C2H2、bZIP、C3H 等家族成员,通过调控脱落酸(abscisic acid,ABA)、茉莉酸(jasmonic acid,JA)等激素信号、ROS 清除、细胞程序性死亡抑制等通路,协同响应盐碱胁迫[85]。如大麦中 *HvDREB1* 过表达可激活下游耐盐基因[86],*HvRAF* 能诱导多种胁迫响应基因表达[87]。其主要功能集中在三方面:维持 Na^+/K^+离子稳态、调节渗透平衡、激活抗氧化酶活性以清除 ROS,从而缓解盐碱胁迫带来的氧化损伤。

目前已报道了部分大麦属植物转录因子介导的信号途径及下游基因调控网络。*HvCBP60-8* 通过直接激活 *HvRLK3*、*HvRLK4*、*HvRLK5* 等受体样激酶,并通过 RLK 介导的激酶信号通路上调 *HvHAK1*、*HvNHX1* 等离子转运蛋白基因的表达,限制Na^+在根与芽间的易位,减少枝条中的Na^+积累,以提高大麦耐盐性[88]。Aliakbari 等[83]研究发现 MYC2 与茉莉酸(JA)信号通路协同,通过上调核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶活化酶 A(Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase A,RcaA)的表达,提高大麦光合速率,缓解盐碱胁迫下的光合抑制。但其关键基因转录调控的特定分子机制还需深入研究。

4.4 非编码 RNA 参与应答盐碱胁迫

近年来许多研究表明 lncRNA、miRNA 等参与植物应答非生物胁迫[89]。lncRNA 在调控植物生长和发育,以及在生物和非生物胁迫下应激响应基因的表达中发挥关键作用。Sreesaeng 等[23]利用基于期望最大化算法的 RNA 测序分析方法(RNA-seq by expectation-maximization,RSEM)对耐盐和敏感盐基因型大麦间的差异表达基因进行分析,并识别耐盐与盐敏感基因型间 lncRNA 的差异,共鉴定出 29 种参与增强植物盐耐受性的 lncRNA,并最终鉴定出 13 种与盐耐受相关的差异表达 lncRNA 及其目标基因,但其与靶点的作用机制还需进一步探究。扎桑等[90]对盐碱胁迫下青稞叶片 RNA 进行全转录组测序,鉴定出盐碱胁迫下差异表达 mRNA 和 lncRNA,其功能富集包括"离子转运"、"植物激素信号转导"和"ABA 响应元件结合因子",这可能与青稞的盐碱抗性有关。一些

表 1　大麦属植物耐盐碱相关基因研究进展

Table 1　Research progress on genes related to saline-alkali tolerance in *Hordeum*

基因 Gene	描述 Description	盐碱胁迫下基因功能 Gene function under saline-alkali stress	基因来源 Genetic origin	参考文献 References
HbCIPK2	编码类钙调神经磷酸酶B互作蛋白激酶 Encodes a CBL-interacting protein kinase	维持钠钾平衡。Maintain the balance of Na^+ and K^+.	短芒大麦草 *H. brevisubulatum*	[6]
HbNHX1	编码 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 Encodes the Na^+/H^+ antiporter protein	降低 Na^+ 毒性，促进液泡中 Na^+ 区隔化。Reduces the toxicity of Na^+, and promotes the compartmentalization of Na^+ within vacuoles.	布顿大麦草 *H. bogdanii*	[38]
HvHKT2	编码高亲和性 K^+ 转运蛋白 Encodes a high-affinity K^+ transporter protein	防止 K^+ 外流。Prevents the outflow of K^+.	大麦 *H. vulgare*	[58]
HvHKT3	编码高亲和性 K^+ 转运蛋白 Encodes a high-affinity K^+ transporter protein	促进 K^+ 从根到芽运输。Promotes the transport of K^+ from the roots to the buds.	大麦 *H. vulgare*	[58]
HvCML31	编码钙调蛋白样蛋白 Encodes calmodulin-like protein	胁迫信号感知。Perception of coercion signals.	大麦 *H. vulgare*	[65]
HvSnRK1	编码丝/苏氨酸蛋白激酶 Encodes serine/threonine protein kinase	胁迫信号感知。Perception of coercion signals.	大麦 *H. vulgare*	[65]
HbDHN3	编码脱水素蛋白 Encodes dehydratase protein	其磷酸化修饰可显著增强盐耐受性。Its phosphorylation modification can significantly enhance salt tolerance.	短芒大麦草 *H. brevisubulatum*	[68]
HmHKT2;1	编码高亲和性 K^+ 转运蛋白 Encodes a high-affinity K^+ transporter protein	维持 K^+ 稳态。Maintaining the K^+ homeostasis.	海大麦 *H. marinum*	[70]
HvPIP2;8	编码水通道蛋白 Encodes aquaporins	介导水和离子(Na^+/K^+)运输。Mediates the transport of water and ions (Na^+/K^+).	大麦 *H. vulgare*	[75]
HvYSL	编码铁转运蛋白 Encodes iron transport proteins	促进碱胁迫下铁元素吸收。Promote the absorption of iron under alkali stress conditions.	大麦 *H. vulgare*	[77]
HbreCaBP. 0750	编码 Ca^{2+} 结合蛋白 Encodes Ca^{2+} binding proteins	促进氮吸收。Promotes nitrogen absorption.	短芒大麦草 *H. brevisubulatum*	[79]
HvCIPKs	编码类钙调磷酸酶 B 互作蛋白激酶 Encodes calcium-dependent protein kinases	促进 Ca^{2+} 信号传导。Promotes Ca^{2+} signal transduction.	大麦 *H. vulgare*	[80]
HvNHX1	编码 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 Encodes the Na^+/H^+ antiporter protein	促进 Na^+ 区隔化，或作为 K^+/H^+ 交换体。Promotes the separation of Na^+, or functions as a K^+/H^+ exchanger.	大麦 *H. vulgare*	[81]
HvNHX1	编码 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 Encodes the Na^+/H^+ antiporter protein	促进 Na^+ 区隔化。Promotes the compartmentalization of Na^+.	野大麦 *H. vulgare*	[82]
HvRcaA	编码核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶活化酶 A 蛋白 Encodes rubisco activase A protein	与转录因子 MYC2 联合促进光合作用。Promotes photosynthesis with the transcription factor MYC2.	大麦 *H. vulgare*	[83]

lncRNA被认为是miRNA的靶基因而发挥功能,但其功能及作用机制还需进行深入研究。

miRNA在植物应对盐碱等非生物胁迫中起重要作用,并在植物中介导与胁迫适应相关的调控通路[91]。王玉林等[92]对盐碱处理下的青稞进行miRNA测序,发现青稞miRNA交叉调控了多个靶基因,推断膜系统的形成及离子转运的生物学过程与盐碱胁迫应答密切相关。

5 结论与展望

了解植物耐盐碱的生理及分子响应机制、挖掘耐盐碱关键基因,已成为当前揭示植物耐盐碱机制及提高植物盐碱抗性的重点方向。

盐碱胁迫条件下,过度的无机盐离子积累,破坏植物离子及渗透平衡,且高pH不利于植物根系生长,使植物对微量元素的吸收效率更低,减少其对营养物质的吸收,使有机酸分布不平衡,打破细胞内pH稳定性,不仅抑制了大麦属植物种子的萌发,也影响着其形态特征及生理生化进程,最终影响正常生长发育。

为应对这些损害,大麦属植物通过增厚表皮蜡质,优化根系结构以促进对水分及营养物质的吸收,减少水分流失;通过NHX与HKT家族协同促进离子转运及区隔化,并促进渗透物质积累,以维持离子及渗透平衡;调节光合及蒸腾作用中气孔开闭以减少能量及水分损耗;提高抗氧化酶活性以清除过量的活性氧等,最终调节自身的生长发育。

目前,随着多种天然盐碱植物的挖掘与利用,以及基因组、转录组测序等多组学结合的新技术方法的发展,参与植物离子平衡调节、抗氧化与光合作用等生长生理代谢过程的耐盐碱关键基因及转录因子等被挖掘并鉴定出来,为耐盐碱作物新品种的培育提供了多种重要的基因资源。

然而,目前对于大麦属植物对盐碱胁迫的响应机制研究大多都处于生理阶段,仍有科学问题亟待解决:1)在植物耐盐碱分子机制的研究方面,相比于中性盐胁迫,关于碱性盐胁迫的信号传导及基因表达调控机制的研究还较少,且对盐碱复合胁迫的关注较少,仍有一些问题需要未来的研究深入探索。进一步挖掘耐盐碱大麦属植物品种,鉴定新的耐盐碱基因,通过多种途径提高大麦属植物的抗盐碱能力将成为未来研究的重点方向。2)当前研究多针对盐碱胁迫下大麦属植物应对其钠离子过度积累所导致的离子稳态及渗透调节失衡的响应机制,但其响应碳酸根(CO_3^{2-})与碳酸氢根(HCO_3^-)胁迫的机制仍未有较多研究。未来应致力于揭示大麦属植物响应HCO_3^-/CO_3^{2-}胁迫的机制,以促进其在苏打盐碱地上的培育。3)盐碱化土壤的高pH主要由碳酸氢钠、碳酸钠等碱性盐引起,而研究表明植物应对pH和HCO_3^-/CO_3^{2-}胁迫的响应机制并不完全相同,在两种胁迫下,大麦属植物是否具有共同的关键调控因子及其具体响应机制,未来仍需进行深入研究。

参考文献 References:

[1] Yao D H, Liao Y B, Kong X B, *et al*. Characteristics of saline-alkali land and resources based on three-layer fusion of saline-alkali soil in Songnen Plain of China. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2022, 38(23): 247-257.
姚东恒, 廖宇波, 孔祥斌, 等. 基于"三层"融合的松嫩平原盐碱地资源特征. 农业工程学报, 2022, 38(23): 247-257.

[2] Yun X X, Chen Y S. International development of saline-alkali land and its enlightenment to China. Territory & Natural Resources Study, 2020(1): 84-87.
云雪雪, 陈雨生. 国际盐碱地开发动态及其对我国的启示. 国土与自然资源研究, 2020(1): 84-87.

[3] Wang J, Tian Y L, Mu Z J, *et al*. Hot topics and frontier evolution of plant improvement to saline-alkali soil—visual analysis based on VOSviewer. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(9): 2598-2607.
王静, 田永雷, 慕宗杰, 等. 植物改良盐碱地的热点研究及前沿进展—基于VOSviewer的数据可视化分析. 草地学报, 2023, 31(9): 2598-2607.

[4] Zhou J L, Chen T X, Chen S H, *et al*. Research progress on *Hordeum-Epichloë* symbiosis. Pratacultural Science, 2019, 36(8): 1988-1998.
周景乐, 陈泰祥, 陈水红, 等. 大麦属植物*Epichloë*属内生真菌研究进展. 草业科学, 2019, 36(8): 1988-1998.

[5] Jin J H, Zha Y J, Ding Z E. Improvement effect of barley on saline-alkali shelter-forest soil. Protection Forest Science and Technology, 2011(4): 43-44.

金久宏，查永江，丁志娥．大麦对盐碱性防护林地改良效果分析．防护林科技，2011(4)：43－44.

[6] Liu Z A，Wang K，Li M H，*et al*. Tolerance characteristics of *Hordeum brevisubulatum* to salinity-alkali stress. Journal of Science of Teachers' College and University，2023，43(5)：65－70.
刘子昂，王铠，李明慧，等．短芒大麦草对盐碱胁迫的耐受特性．高师理科学刊，2023，43(5)：65－70.

[7] Li J B，Jin Y N，Liu Z P，*et al*. Morphology and metabolism of storage substances contribution to alkali stress responses in two contrasting barley cultivars during germination stage. Journal of Seed Science，2023，45(6)：e202345030.

[8] Fan H B，Li J B，Liu Z P，*et al*. Research on differences between different genotypes of barley under alkali stress of seed germination and material transformation efficiency. Journal of Inner Mongolia Minzu University (Natural Sciences)，2024，39(1)：26－31.
范宏博，李建波，刘志萍，等．不同基因型大麦碱胁迫下种子萌发及物质转化效率的差异性研究．内蒙古民族大学学报(自然科学版)，2024，39(1)：26－31.

[9] Li J B，Liu Z P，Wang W D，*et al*. Screening and identification of excellent alkali-tolerant germplasm of barley at the germination stage. Pratacultural Science，2023，40(10)：2581－2597.
李建波，刘志萍，王文迪，等．大麦萌发期优异耐碱性种质筛选与鉴定．草业科学，2023，40(10)：2581－2597.

[10] Ya M F，Liu R T，Wang J L. Effects of exogenous melatonin immersion on seed germination characteristics and seedling growth of black barley under different complex saline-alkali stresses. Jiangsu Agricultural Sciences，2023，51(21)：86－92.
亚梦菲，刘人铜，王建林．不同复合盐碱胁迫下外源褪黑素浸种对黑青稞种子萌发特性及幼苗生长的影响．江苏农业科学，2023，51(21)：86－92.

[11] Fu T T，Yao H，Huang H Y，*et al*. Effect of humic acid on seed germination and seedling growth of Longzi black highland barley under salt stress. Tibet Journal of Agricultural Sciences，2025，47(3)：6－12.
付甜甜，姚慧，黄慧云，等．腐植酸对盐碱胁迫下隆子黑青稞种子萌发及幼苗生长的影响．西藏农业科技，2025，47(3)：6－12.

[12] Zhang Y L，Zhao W J，Yu L，*et al*. Effect of NaCl stress on seed germination and seedling growth of different highland barley cultivars. Hubei Agricultural Sciences，2019，58(9)：19－24.
张银乐，赵伟进，于粮，等．NaCl胁迫对青稞种子萌发及幼苗生长的影响．湖北农业科学，2019，58(9)：19－24.

[13] Liu X N，Bao Q J，Zhang H Y，*et al*. Effect of saline and alkali environment on seeds germination period of malting barley cultivar Ganpi 5. Gansu Agricultural Science and Technology，2018(9)：37－41.
柳小宁，包奇军，张华瑜，等．盐碱环境对甘啤5号啤酒大麦种子萌发期的影响．甘肃农业科技，2018(9)：37－41.

[14] Wang J F，Zhaxicuomu，Nimazhuoga，*et al*. Effects of mixed saline-alkali stress on seed germination and single leaf stage seedling growth of Longzi black highland barley. Journal of Plateau Agriculture，2022，6(6)：517－525.
王继发，扎西措姆，尼玛卓嘎，等．混合盐碱胁迫对隆子黑青稞种子萌发及单叶期幼苗生长的影响．高原农业，2022，6(6)：517－525.

[15] Zou K，Wang L J，Wang J Q，*et al*. Seed germination response characteristics of *Thermopsis przewalskii*，*Hordeum jubatum*，and *Halogeton glomeratus* under salt and drought stresses. Pratacultural Science，2018，35(12)：2883－2892.
邹凯，王绿菁，王嘉茜，等．青海野决明、芒颖大麦草和盐生草种子萌发对盐分和干旱胁迫的响应特征．草业科学，2018，35(12)：2883－2892.

[16] Ayijiang·Kakeerman，Amanula·Yimingniyazi，Wang Z Z，*et al*. Seed germination characteristics of diploid and tetraploid *Hordeum bulbosum*. Shandong Agricultural Sciences，2020，52(7)：24－28.
阿衣江·卡克尔曼，阿马努拉·依明尼亚孜，王振振，等．二倍体、四倍体球茎大麦种子萌发特性研究．山东农业科学，2020，52(7)：24－28.

[17] Hasanuzzaman M D，Davies N W，Shabala L，*et al*. Residual transpiration as a component of salinity stress tolerance mechanism：A case study for barley. BMC Plant Biology，2017，17(1)：107.

[18] Long F，Wang K，Zhu Y B，*et al*. Effects of *Epichloë endophyte* on the growth and physiology of *Hordeum bogdanii* under salt stress. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine，2022(15)：13－17，22.
龙凤，王凯，朱亚斌，等．盐胁迫下内生真菌对布顿大麦生长和生理的影响．黑龙江畜牧兽医，2022(15)：13－17，22.

[19] Shi C C. Physiological and transcriptomic analysis of *Hordeum jubatum* seedlings in response to salinity and drought stress under uniform water potential. Harbin：Northeast Forestry University，2023.
石聪聪．等水势下芒颖大麦草响应盐碱与干旱胁迫的生理基础及转录组学分析．哈尔滨：东北林业大学，2023.

[20] Jin Y N，Li J B，Men X L，*et al*. Effects on root growth and physiology of barley seedlings under various alkali stress.

Molecular Plant Breeding, 1-13[2025-12-08]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20231024.0928.002.
靳亚楠, 李建波, 门秀丽, 等. 碱胁迫对大麦幼苗根系形态及生理特性的影响. 分子植物育种, 1-13[2025-12-08]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20231024.0928.002.

[21] Qiao F, Zhou C, Dai J T, *et al*. Changes of physiological indexes of highland barley seedlings under $NaHCO_3$ stress. Qinghai Science and Technology, 2022, 29(3): 108-112.
乔枫, 周诚, 戴江天, 等. $NaHCO_3$胁迫下青稞幼苗相关生理指标的变化. 青海科技, 2022, 29(3): 108-112.

[22] Isayenkov S, Hilo A, Rizzo P, *et al*. Adaptation strategies of halophytic barley *Hordeum marinum* ssp. *marinum* to high salinity and osmotic stress. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(23): 9019.

[23] Sreesaeng J, Li S J, Chen Z H, *et al*. Comparative transcriptome profiling reveals key lncRNAs and regulatory mechanisms for salt tolerance in hulless barley. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 229: 110686.

[24] Lv S L, Tai F, Guo J, *et al*. Phosphatidylserine synthase from *Salicornia europaea* is involved in plant salt tolerance by regulating plasma membrane stability. Plant and Cell Physiology, 2021, 62(1): 66-79.

[25] Sharipova G, Ivanov R, Veselov D, *et al*. Effect of salinity on stomatal conductance, leaf hydraulic conductance, *HvPIP2* aquaporin, and abscisic acid abundance in barley leaf cells. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(22): 14282.

[26] Boussora F, Triki T, Bennani L, *et al*. Mineral accumulation, relative water content and gas exchange are the main physiological regulating mechanisms to cope with salt stress in barley. Scientific Reports, 2024, 14(1): 14931.

[27] Torun H, Novák O, Mikulik J, *et al*. Timing-dependent effects of salicylic acid treatment on phytohormonal changes, ROS regulation, and antioxidant defense in salinized barley (*Hordeum vulgare* L.). Scientific Reports, 2020, 10(1): 13886.

[28] Shi C C, Guo F, Sun Y H, *et al*. Physiological and transcriptomic analysis of *Hordeum jubatum* seedlings in response to salt, alkali and drought stresses under uniform water potential. Environmental and Experimental Botany, 2024, 220: 105677.

[29] Huang X X, Liu Z D, Wang H L, *et al*. The mitigative effects of salicylic acid pretreatment on hulless barley seedlings under salt stress. Guizhou Agricultural Sciences, 2012, 40(10): 47-49.
黄晓西, 刘昭弟, 王怀林, 等. 水杨酸预处理对青稞幼苗盐胁迫的缓解效应. 贵州农业科学, 2012, 40(10): 47-49.

[30] Song S W, Jiao D Z, Yang Y F. Physiological response and transcriptome analysis of *Hordeum brevisubulatum* under mixed salt and alkaline stress. Pratacultural Science, 2019, 36(5): 1379-1388.
宋士伟, 焦德志, 杨允菲. 东北草地野大麦对混合盐碱胁迫的生理响应及转录组分析. 草业科学, 2019, 36(5): 1379-1388.

[31] Zhang H K, Yu C Y, Zhang Q, *et al*. Salinity survival: Molecular mechanisms and adaptive strategies in plants. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1527952.

[32] Tyerman S D, Munns R, Fricke W, *et al*. Energy costs of salinity tolerance in crop plants. New Phytologist, 2019, 221(1): 25-29.

[33] Ishikawa T, Shabala S. Control of xylem Na^+ loading and transport to the shoot in rice and barley as a determinant of differential salinity stress tolerance. Physiologia Plantarum, 2019, 165(3): 619-631.

[34] Etikala B, Adimalla N, Madhav S, *et al*. Salinity problems in groundwater and management strategies in arid and semi-arid regions//Madhav S, Singh P, eds. Groundwater Geochemistry: Pollution and Remediation Methods. Hoboken: Wiley Blackwell, 2021: 42-56.

[35] Lindberg S, Premkumar A. Ion changes and signaling under salt stress in wheat and other important crops. Plants, 2023, 13(1): 46.

[36] Yang S, Xu Y Q, Tang Z Z, *et al*. The impact of alkaline stress on plant growth and its alkaline resistance mechanisms. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(24): 13719.

[37] Hussain S, Hussain S, Ali B, *et al*. Recent progress in understanding salinity tolerance in plants: Story of Na^+/K^+ balance and beyond. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 160: 239-256.

[38] Long F, Hu M F, Chen S, *et al*. Endophytic fungi regulate *HbNHX1* expression and ion balance in *Hordeum bogdanii* under alkaline stress. Journal of Fungi, 2023, 9(3): 331.

[39] Han D, Wang K, Long F, *et al*. Effects of endophytic fungi on the secondary metabolites of *Hordeum bogdanii* under alkaline stress. AMB Express, 2022, 12(1): 73.

[40] Velarde-Buendía A M, Shabala S, Cvikrova M, *et al*. Salt-sensitive and salt-tolerant barley varieties differ in the extent of potentiation of the ROS-induced K^+ efflux by polyamines. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 61: 18-23.

[41] Ran X, Wang X, Gao X K, *et al*. Effects of salt stress on the photosynthetic physiology and mineral ion absorption and distribution in white willow (*Salix alba* L.). PLoS One, 2021, 16(11): e0260086.

[42] Zhao S S, Zhang Q K, Liu M Y, *et al*. Regulation of plant responses to salt stress. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9): 4609.

[43] Feng H, Gao Z N, Yang Y Q, *et al*. Comprehensive evaluation of production performance and silage nutritional quality of 18 barley varieties (lines). Pratacultural Science, 2024, 41(11): 2685-2694.
冯辉, 郜战宁, 杨永乾, 等. 18个大麦品种(系)生产性能与青贮营养价值综合评价. 草业科学, 2024, 41(11): 2685-2694.

[44] Alché J D D. A concise appraisal of lipid oxidation and lipoxidation in higher plants. Redox biology, 2019, 23: 101136.

[45] Zhu Y C, Fu Q, Zhu C, *et al*. Review on physiological and molecular mechanisms for enhancing salt tolerance in turfgrass. Grass Research, 2024, 4(1): e024

[46] Xu H G, Chen H, Halford N G, *et al*. Ion homeostasis and coordinated salt tolerance mechanisms in a barley (*Hordeum vulgare* L.) doubled haploid line. BMC Plant Biology, 2025, 25(1): 52.

[47] Qiao F, Duan G P, Xu X N, *et al*. Effect of antioxidant enzyme activities of hulless barley seedlings treated with $NaHCO_3$ stress. Journal of Qinghai Normal University (Natural Science Edition), 2022, 38(1): 51-56.
乔枫, 段国苹, 许小宁, 等. $NaHCO_3$胁迫下对青稞幼苗抗氧化酶活性的影响. 青海师范大学学报(自然科学版), 2022, 38(1): 51-56.

[48] Wang Z H, Pei L, Zheng X R, *et al*. Photosynthetic characteristics and salt-tolerance indexes of spring wheat with drip irrigation in saline-alkali soils. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2016, 47(4): 65-72, 104.
王振华, 裴磊, 郑旭荣, 等. 盐碱地滴灌春小麦光合特性与耐盐指标研究. 农业机械学报, 2016, 47(4): 65-72, 104.

[49] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551-560.

[50] Zeeshan M, Lu M Q, Sehar S, *et al*. Comparison of biochemical, anatomical, morphological, and physiological responses to salinity stress in wheat and barley genotypes deferring in salinity tolerance. Agronomy, 2020, 10(1): 127.

[51] Kiani-Pouya A, Rasouli F, Rabbi B, *et al*. Stomatal traits as a determinant of superior salinity tolerance in wild barley. Journal of Plant Physiology, 2020, 245: 153108.

[52] Guo L Y, Lu Y Y, Bao S Y, *et al*. Carbon and nitrogen metabolism in rice cultivars affected by salt-alkaline stress. Crop and Pasture Science, 2021, 72(5): 372-382.

[53] Cheng S, Ulaanduu N, Li Z L, *et al*. Research progress in the mechanism of plant photosystem Ⅱ (PSⅡ) responsing to abiotic stress. Biotechnology Bulletin, 2023, 39(12): 33-42.
程爽, Ulaanduu Namuun, 李卓琳, 等. 植物光系统Ⅱ(PSⅡ)应答非生物胁迫机理研究进展. 生物技术通报, 2023, 39(12): 33-42.

[54] Shi C C, Fu Y R, Guo Y Q, *et al*. Comparative effects of water potential stress induced by salt, alkali and drought on photosynthetic electron transport and apparatus in *Hordeum jubatum* seedlings. Crop and Pasture Science, 2022, 74(4): 324-333.

[55] Shi C C, Yang F, Liu Z H, *et al*. Uniform water potential induced by salt, alkali, and drought stresses has different impacts on the seedling of *Hordeum jubatum*: From growth, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 733236.

[56] Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, *et al*. Additive effects of Na^+ and Cl^- ions on barley growth under salinity stress. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(6): 2189-2203.

[57] Abdelrady W A, Ma Z X, Elshawy E E, *et al*. Physiological and biochemical mechanisms of salt tolerance in barley under salinity stress. Plant Stress, 2024, 11: 100403.

[58] Jadidi O, Etminan A, Azizi-Nezhad R, *et al*. Physiological and molecular responses of barley genotypes to salinity stress. Genes, 2022, 13(11): 2040.

[59] Lu Y Y, Fricke W. Diurnal changes in apoplast bypass flow of water and ions in salt-stressed wheat (*Triticum aestivum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L.). Physiologia Plantarum, 2023, 175(4): e13955.

[60] Kaneko T, Horie T, Nakahara Y, *et al*. Dynamic regulation of the root hydraulic conductivity of barley plants in response to salinity/osmotic stress. Plant and Cell Physiology, 2015, 56(5): 875-882.

[61] Wallach R, Da-Costa N, Raviv M, *et al*. Development of synchronized, autonomous, and self-regulated oscillations in transpiration rate of a whole tomato plant under water stress. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(12): 3439-3449.

[62] Hasanuzzaman M, Zhou M X, Shabala S. How does stomatal density and residual transpiration contribute to osmotic stress tolerance? Plants, 2023, 12(3): 494.

[63] Even M, Sabo M, Meng D L, *et al*. Night-time transpiration in barley (*Hordeum vulgare*) facilitates respiratory carbon dioxide release and is regulated during salt stress. Annals of Botany, 2018, 122(4): 569－582.

[64] Nefissi O R, Arasappan D, Abid G, *et al*. Transcriptomic analysis of salt-stress-responsive genes in barley roots and leaves. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(15): 8155.

[65] Gharaghanipor N, Arzani A, Rahimmalek M, *et al*. Physiological and transcriptome indicators of salt tolerance in wild and cultivated barley. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 819282.

[66] Luan H Y, Meng W, Zhang Y H, *et al*. Genome-wide association analysis of traits related to salt tolerance in barley. Journal of Triticeae Crops, 2024, 44(6): 729－734.
栾海业, 孟炜, 张英虎, 等. 大麦耐盐相关性状的全基因组关联分析. 麦类作物学报, 2024, 44(6): 729－734.

[67] Xu T T, Meng S, Zhu X P, *et al*. Integrated GWAS and transcriptomic analysis reveal the candidate salt-responding genes regulating Na^+/K^+ balance in barley (*Hordeum vulgare* L.). Frontiers in Plant Science, 2023, 13: 1004477.

[68] Feng H, Zhao J L, Xiao F, *et al*. Quantitative proteomic and phosphoproteomic analyses reveal salt tolerance mechanisms of the halophyte *Hordeum brevisubulatum*. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 228: 110284.

[69] Mian A, Oomen R J F J, Isayenkov S, *et al*. Over-expression of an Na^+- and K^+-permeable HKT transporter in barley improves salt tolerance. The Plant Journal, 2011, 68(3): 468－479.

[70] Hmidi D, Messedi D, Corratgé-Faillie C, *et al*. Investigation of Na^+ and K^+ transport in halophytes: Functional analysis of the *HmHKT2; 1* transporter from *Hordeum maritimum* and expression under saline conditions. Plant and Cell Physiology, 2019, 60(11): 2423－2435.

[71] Huang L, Kuang L H, Wu L Y, *et al*. The HKT transporter *HvHKT1; 5* negatively regulates salt tolerance. Plant Physiology, 2020, 182(1): 584－596.

[72] Balaji S, Gopinath S, Arulganesh T, *et al*. Regulatory SNP in *OsHKT2; 1* governs *OsRR22* interaction and salt tolerance in rice. International Journal of Biological Macromolecules, 2025, 327: 147171.

[73] Ali A, Raddatz N, Pardo J M, *et al*. HKT sodium and potassium transporters in *Arabidopsis thaliana* and related halophyte species. Physiologia Plantarum, 2021, 171(4): 546－558.

[74] Riedelsberger J, Miller J K, Valdebenito-Maturana B, *et al*. Plant HKT channels: An updated view on structure, function and gene regulation. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(4): 1892.

[75] Tran S T H, Imran S, Horie T, *et al*. A survey of barley PIP aquaporin ionic conductance reveals Ca^{2+}-sensitive *HvPIP2; 8* Na^+ and K^+ conductance. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(19): 7135.

[76] Liu X X, Zhu X F, Zheng S J, *et al*. Beyond iron-storage pool: Functions of plant apoplastic iron during stress. Trends in Plant Science, 2023, 28(8): 941－954.

[77] Murata Y, Itoh Y, Iwashita T, *et al*. Transgenic petunia with the iron (Ⅲ)－phytosiderophore transporter gene acquires tolerance to iron deficiency in alkaline environments. PLoS One, 2015, 10(3): e0120227.

[78] Zhang H, Yu F, Xie P, *et al*. A Gγ protein regulates alkaline sensitivity in crops. Science, 2023, 379(6638): eade8416.

[79] Feng H, Du Q W, Jiang Y, *et al*. *Hordeum* I genome unlocks adaptive evolution and genetic potential for crop improvement. Nature Plants, 2025, 11(3): 438－452.

[80] Gao S S, Feng H, Huang X, *et al*. Identification and expression analysis of barley *CIPK* gene family. Modern Agricultural Science and Technology, 2024(4): 156－163.
高姗姗, 冯浩, 黄鑫, 等. 大麦*CIPK*基因家族鉴定及表达分析. 现代农业科技, 2024(4): 156－163.

[81] Adem G D, Roy S J, Zhou M X, *et al*. Evaluating contribution of ionic, osmotic and oxidative stress components towards salinity tolerance in barley. BMC Plant Biology, 2014, 14(1): 113.

[82] Jabeen Z, Irshad F, Hussain N, *et al*. NHX-type Na^+/H^+ antiporter gene expression under different salt levels and allelic diversity of *HvNHX* in wild and cultivated barleys. Frontiers in Genetics, 2022, 12: 809988.

[83] Aliakbari M, Tahmasebi S, Sisakht J N. Jasmonic acid improves barley photosynthetic efficiency through a possible regulatory module, MYC2-RcaA, under combined drought and salinity stress. Photosynthesis Research, 2024, 159(1): 69－78.

[84] Ng D W K, Abeysinghe J K, Kamali M. Regulating the regulators: The control of transcription factors in plant defense signaling. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(12): 3737.

[85] Admas T, Shu J, Shalmani A, *et al*. Salt stress-responsive transcription factors provide insights to enhance barley improvement: A review. Planta, 2025, 262(3): 56.

[86] Xu Z S, Ni Z Y, Li Z Y, *et al*. Isolation and functional characterization of *HvDREB1*－a gene encoding a dehydration-

responsive element binding protein in *Hordeum vulgare*. Journal of Plant Research, 2009, 122(1): 121－130.

[**87**] Jung J, Won S Y, Suh S C, *et al*. The barley ERF-type transcription factor *HvRAF* confers enhanced pathogen resistance and salt tolerance in *Arabidopsis*. Planta, 2007, 225(3): 575－588.

[**88**] Xu Y F, Liu L J, Shen L, *et al*. A transcription factor *HvCBP60-8* confers salt tolerance in barley. The Plant Journal, 2025, 124(2): e70535.

[**89**] Jiang C, Wang Y, He Y, *et al*. Identification and characterization of miRNAs and lncRNAs associated with salinity stress in rice panicles. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(15): 8247.

[**90**] Zha S, Wang Y L, Yuan H J, *et al*. Transcriptome analysis of Tibetan hulless barley under salt-alkali stress. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2021, 34(7): 1375－1385.
扎桑, 王玉林, 原红军, 等. 盐碱胁迫下青稞全转录组分析. 西南农业学报, 2021, 34(7): 1375－1385.

[**91**] Liu H C, Li Y, Shi X X, *et al*. Analysis of the agronomic traits of 51 accessions of hulless barley germplasm. Barley and Cereal Sciences, 2023, 40(1): 18－25.
刘海翠, 李赢, 石晓旭, 等. 51份裸大麦种质资源农艺性状分析. 大麦与谷类科学, 2023, 40(1): 18－25.

[**92**] Wang Y L, Yuan H J, Zhasang, *et al*. microRNA-mediated membrane system and ion transport are involved in the response to saline-alkali stress in Tibetan hulless barley. Barley and Cereal Sciences, 2020, 37(4): 7－14.
王玉林, 原红军, 扎桑, 等. microRNA调控膜系统及离子转运介导青稞盐碱胁迫的应答. 大麦与谷类科学, 2020, 37(4): 7－14.