

# 青稞抗逆性研究进展

侯昕<sup>1,2</sup>, 覃钟梦怡<sup>1,2</sup>, 周鸿康<sup>2</sup>, 牛莉萍<sup>1,2</sup>, 张艳茗<sup>1,2</sup>, 达瓦顿珠<sup>3</sup>

(1. 西藏大学生态环境学院, 西藏 拉萨 850000; 2. 武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉 430072; 3. 西藏自治区农牧科学院农业研究所, 西藏 拉萨 850002)

**摘要:** 非生物胁迫对作物的生产和可持续发展构成严重威胁。探究作物抗逆分子机制和挖掘优良抗逆遗传基因, 对粮食安全和农业生产十分重要。青稞作为重要的粮食作物, 展现出独特的抗逆性优势, 其野生近缘种拥有丰富的遗传资源, 挖掘利用这些抗性资源可以增强作物对非生物胁迫的耐受性。结合植物对非生物胁迫(如干旱、洪涝、盐分、低温和高温等)的抗逆分子机制, 综述了青稞在非生物逆境下的抗逆基因功能和抗逆机制研究进展。深入研究青稞的抗逆机制和挖掘抗逆基因, 将有助于指导育种工作, 提升作物的抗逆能力, 以迎接气候变化带来的农业生产挑战。同时, 利用青稞的遗传资源也可以为其他作物的抗逆育种提供重要借鉴和启示。

**关键词:** 青稞; 植物抗逆; 非生物胁迫; 干旱; 盐分

**中图分类号:** S512.3

**文献标识码:** A

## Research Progress on Stress Resistance of Hulless Barley

HOU Xin<sup>1,2</sup>, QIN Zhongmengyi<sup>1,2</sup>, ZHOU Hongkang<sup>2</sup>, NIU Liping<sup>1,2</sup>, ZHANG Yanming<sup>1,2</sup>, Dawadondup<sup>3</sup>

(1. School of Ecology and Environment, Xizang University, Lhasa Xizang 850000, China; 2. College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei 430072, China; 3. Institute of Agriculture Research, Xizang Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa Xizang 850002, China)

**Abstract:** Abiotic stresses severely hinder crop production and sustainable development. Exploring the molecular mechanisms of crop stress resistance and mining elite stress-resistant genes are of great significance for food security and agricultural production. As an important food crop, hulless barley exhibits unique advantages in stress resistance, and its wild relatives possess abundant genetic resources that can enhance crop tolerance to abiotic stresses. Combined with the molecular mechanisms of plant resistance to abiotic stresses (drought, flood, salinity, low temperature and high temperature), this paper reviews the research progress on the functions of stress-resistant genes and stress resistance mechanisms of hulless barley under abiotic stresses. Further studies on the stress resistance mechanisms and mining of stress-resistant genes of hulless barley will help guide breeding practices and improve crop stress resistance to meet the challenges of agricultural production brought by climate change. Meanwhile, the genetic resources of hulless barley can also provide important references for stress resistance breeding of other crops.

**Key words:** highland barley; plant resistance; abiotic stress; drought; salt

近年来,气候变化导致全球气温升高、极端天气频发、海平面上升及沿海地区洪水泛滥等气候问题加剧<sup>[1]</sup>,这些气候变化加剧了非生物胁迫对农作物生产的影响<sup>[2]</sup>。因此研究环境压力对谷物生产的影响变得愈发重要。同时,由于全球

人口持续增长和气候变化的不利影响,对优良作物育种需求也日益增加,需要充分利用驯化植物的基因资源来提高农作物产量。

青稞(*Hordeum vulgare* L. var. *nudum*)是高原农业生产中最早驯化的作物之一<sup>[3]</sup>。青稞从

收稿日期:2026-03-28

基金项目:国家重点研发计划项目——抗逆功能模块的挖掘与在微藻中的重构(2021YFA0909603)。

作者简介:侯昕(1981—),女,教授,主要从事植物抗逆分子遗传学及作物抗逆育种研究,E-mail: xinhou@whu.edu.cn。

野生亲本 *H.spontaneum* 自然杂交驯化而来,驯化青稞的野生近缘种拥有优良的遗传资源,可以提高对非生物胁迫(如高温、盐和干旱等)的耐受性<sup>[4]</sup>,这些遗传资源很容易与驯化作物杂交,并广泛用于育种<sup>[5]</sup>。青稞在抗逆性方面具有高度的遗传多样性,是研究发育和适应性特性遗传学的绝佳模式谷类作物<sup>[5]</sup>。本综述重点关注非生物胁迫(干旱、洪涝、盐分、温度)对青稞的影响及青稞的抗逆机制,深入了解青稞在分子水平上的抗逆反应机制,旨在为作物遗传改良提供理论基础和实践指导。

## 1 干旱

全球气候变化增加了干旱事件的频率和强度<sup>[6]</sup>。缺水限制了植物的生长、发育和繁殖,阻碍了遗传潜力的充分发挥<sup>[7]</sup>。这种限制导致栽培物种产量损失严重,从而严重影响粮食生产。植物响应干旱胁迫的策略分为逃避策略、回避策略和耐受策略<sup>[8]</sup>。为了抵御严重干旱,青稞幼苗采取地上部分提前枯萎的避旱策略;为了抵御中度干旱,青稞采用在干旱胁迫下保持生长的耐受策略<sup>[9]</sup>。在干旱条件下,为了进行渗透调节,青稞主动积累溶质,例如脯氨酸和水溶性碳水化合物,以降低细胞的渗透势<sup>[10]</sup>。

### 1.1 ABA 相关途径

在缺水条件下会导致脱落酸(Abscisic Acid, ABA)的产生,ABA能有效保护植物免受干旱胁迫,ABA通过转录因子和启动子中的ABA响应顺式元件,控制下游基因的表达,从而建立保护机制<sup>[11]</sup>。Zeng等<sup>[12]</sup>发现许多干旱诱导上调表达的基因与ABA生物合成或代谢有关,比如编码9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED)的基因。其他参与ABA诱导信号传导的因子包括ABA受体的吡巴菌素抗性/调节组分(Pyrabatin Resistance/Pyrabatin Resistance 1-Like/Regularly Component of ABA Receptors, PYR/PYL/RCAR蛋白)以及下游效应蛋白,如蔗糖非发酵-1(Sucrose Non-Fermenting 1, SNF1)相关激酶。Fan等<sup>[13]</sup>在青稞的5H染色体上鉴定了一个数量性状基因座(Quantitative trait loci, QTL),NCED可能是该QTL最有可能的候选基因。Wang等<sup>[14]</sup>对野生大麦种群的基因组进

行了广泛分析,并将其与干旱反应进行对比,以揭示适应性进化的特征。他们观察到耐受群体具有更高的遗传多样性,并发现与干旱相关的关键基因中存在高比例的单核苷酸和插入/缺失变异,包括一些参与ABA生物合成(细胞色素P450)或信号转导(PYL2受体、SNF1)的基因。

### 1.2 氧化损伤

非生物胁迫(包含干旱胁迫)通常会导致活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)的增加,ROS具有高活性和毒性,会对蛋白质、脂质、碳水化合物和DNA造成损害从而导致氧化损伤<sup>[15]</sup>。ROS暴发会导致细胞膜、细胞器的过氧化反应,同时激活或失活、降解核酸酶<sup>[16]</sup>。细胞膜稳定性的下降程度可以反映ROS引起的脂质过氧化程度<sup>[17]</sup>。

Chmielewska等<sup>[18]</sup>报道了抗旱性不同的两个大麦品种在水分胁迫后的蛋白组和代谢组变化,发现干旱敏感品种中的 $\alpha$ -生育酚、谷胱甘肽和抗坏血酸水平较高。Gudys等<sup>[19]</sup>定位了大麦干旱响应的QTL区域,并确定了与 $\alpha$ -生育酚和 $\gamma$ -生育三烯酚含量相关的QTL。Templer等<sup>[20]</sup>进行了全基因组关联分析(Genome-Wide Association Studies, GWAS),并揭示了 $\gamma$ -生育酚和谷胱甘肽含量的代谢数量性状基因座(Metabolic quantitative traits locus, mQTL)。这些mQTL与应激保护密切相关,并与抗氧化剂代谢物合成酶尿黑酸植酸转移酶(Homogentisate phytyl-transferase, HPT)和谷胱甘肽合酶(Glutathione Synthase, GS),以及氧化还原稳态中另一种关键酶替代氧化酶的编码基因共定位。在抗旱型野生大麦中,该替代氧化酶编码基因被干旱诱导上调表达<sup>[21]</sup>。与干旱敏感的大麦相比,抗旱型大麦中的谷胱甘肽还原酶更丰富,从而促进还原型谷胱甘肽的再生。Zhang等<sup>[22]</sup>定位了与干旱胁迫下过氧化物酶和过氧化氢酶活性相关的QTL,并鉴定了6个编码过氧化物酶的基因。

脯氨酸含量增加是大多数谷物在干旱胁迫后的共同特征之一<sup>[23]</sup>,在缺水条件下可以明显观察到植物叶片和表皮组织中脯氨酸含量增加<sup>[24]</sup>。但是近期的研究表明,青稞在胁迫下脯氨酸的积累不一定与干旱或盐的耐受性相关<sup>[13]</sup>。

### 1.3 信号转导因子

植物对干旱胁迫的响应涉及到从信号感知

到基因调节的信号转导级联,许多信号转导因子参与了这些途径,其中 ABA 发挥着重要的作用,在青稞中这些途径还涉及到了其他信号转导因子,如水杨酸、乙烯等<sup>[11]</sup>。

Guo 等<sup>[23]</sup>提出了关于青稞抗旱机制的假设:在干旱胁迫下,通过清除 ROS、增强细胞膜的功能及调整气孔来增加青稞的耐旱性。主要有两类蛋白参与其中,第一类包括上游的转录因子,如紫外线受体 UVR8 (UV resistance locus 8)、膜相关蛋白 CP5、钙依赖性蛋白激酶 (Calcium-Dependent Protein Kinase, CDPK)、丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 (Serine/Threonine Kinase-Like Protein, STKL), 以及其他类型的信号调节因子,如类固醇结合蛋白 (membrane steroid binding protein, MSBP) 和亚精胺合成酶 (Spermidine synthase, SPDS); 第二类包括下游的功能蛋白,如碳代谢中的 NADP-苹果酸酶 (NADP-Malic Enzyme, NADP-ME) 和丙酮酸脱氢酶 (Pyruvate dehydrogenase, PDH), 在甘氨酸甜菜碱的生物合成和易位中起渗透保护作用的 C-4 甾醇甲基氧化酶 (C-4 sterol methyl oxidase, CSMO) 和氨基酸转运蛋白 (Amino Acid Permease 2, AAP2), 清除 ROS 进行解毒的抗坏血酸依赖性氧化还原酶 (Ascorbate-dependent oxidoreductase, ADOR)、醛脱氢酶 (Aldehyde dehydrogenase, ALDH)、谷胱甘肽 S-转移酶 (Glutathione S-transferase, GST) 和 SPDS, 维持蛋白质和膜的稳定性方面的热应激蛋白 HSP17.8 (Heat shock proteins, HSP) 和脱水蛋白-3 (Dehydrin 3, DHN3)。

在青稞抗旱性研究领域,目前已通过整合形态特征、光合生理响应与氧化应激调控等多维度评价指标,建立了一套成熟、稳定的耐旱种质筛选技术体系。该体系系统纳入了植株鲜质量、叶绿素荧光参数 (包括最大光化学效率  $F_v/F_m$ 、非光化学淬灭 NPQ、荧光衰减率 RFD)、光合气体交换参数 (蒸腾速率 E、气孔导度  $G_s$ ), 以及耐旱品种特有的活性氧 (ROS) 稳态水平等核心评价指标,通过多组学验证充分证实了上述指标作为抗旱育种生物标志物的可靠性与应用价值<sup>[25]</sup>。进一步对不同抗旱等级的青稞品种开展干旱胁迫处理下的比较转录组学分析,结合加权基因共表达网络 (WGCNA) 技术,成功定位到与光合效

率、叶绿素荧光特性、活性氧代谢水平及生长表型指标高度关联的关键调控基因模块,并通过功能验证明确了 *HvASPR*、*HvHAB1* 等候选基因在调控植物抗旱性中的核心作用。上述研究成果不仅从转录调控层面系统揭示了青稞应对干旱胁迫的分子适应机制,也为大麦及其他近缘禾谷类作物的抗逆分子育种工作提供了重要的遗传靶点资源与理论支撑<sup>[26]</sup>。

## 2 洪涝

洪涝会导致植物被淹,植物呼吸作用和光合作用能力可能会因为缺氧而下降。青稞比其他作物更容易受到洪涝胁迫的影响,青稞平均产量可因洪涝灾害而减少 50%<sup>[27]</sup>。

洪涝胁迫会显著诱导根部细胞壁松弛酶 (Xyloglucan Endo-transglycosylase, XET)、NADPH 氧化酶 (Respiratory Burst Oxidase Homolog D, RBOHD)、丙酮酸脱羧酶 (Pyruvate Decarboxylase, PDC) 的表达,在耐涝品种中尤为显著<sup>[28]</sup>。蛋白质组学研究发现,青稞根部遭受洪涝胁迫后, PDC、ACC (1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid) 氧化酶和 GST 在耐涝品种中含量显著高于不耐涝品种<sup>[29]</sup>。GST 和 ACC 氧化酶定位于已报道的 7H 染色体上的耐涝响应 QTL 区间<sup>[30]</sup>,也有研究发现 GST 被定位于 4H 染色体上<sup>[31]</sup>。PDC、ACC 氧化酶和 GST 分别参与 ATP (Adenosine Triphosphate) 产生、乙烯合成和 ROS 清除途径<sup>[32]</sup>。

在拟南芥和青稞的研究中发现,靶向蛋白水解的半胱氨酸-精氨酸 (Cys-Arg) N 端途径通过调节关键的缺氧反应转录因子,充当植物氧气水平的稳态传感器<sup>[33]</sup>。氨基末端半胱氨酸 (N-terminal cysteine, NtCys) 是一种三级不稳定残基,暴露的 N 端 cys 残基容易氧化,然后被特定的 E3 连接酶泛素化,并成为蛋白体降解的目标。因此 NtCys 是植物体内重要的氧气传感器。NtCys 控制 VII 族乙烯反应因子 (Ethylene Response Factor-VII, ERFVII) 转录因子参与植物低氧反应。青稞 *ERFVII* 通过氧传感器 NtCys 调节洪涝反应<sup>[34]</sup>。在模式植物拟南芥中, NtCys 的氧传感通过单一机制与一氧化氮 (NO) 传感相关, NO 的合成机制主要通过硝酸还原酶 (Nitrate Reductase, NR) 生效,并且发现 NO 和 NR

与 *ERFVII* 存在负相关(图 1)<sup>[34]</sup>。但这一机制在青稞中并没有相关的研究。PROTEOLYSIS6 (PRT6) 是 N 端途径精氨酸(N-termina arginine, NtArg)分支的识别蛋白。在对青稞的生理分析中发现,降低大麦 PRT6 同源物(*HvPRT6*)水平有助于稳定生长和增加叶绿素保留,从而增

强耐涝能力<sup>[35]</sup>。对青稞 ERF 基因家族进行全基因组分析发现,在耐涝品系 TF58 中,*HvERF2.11* 转录因子受到洪涝胁迫的高度诱导,且表现出更高的抗氧化酶和乙醇脱氢酶(Alcohol dehydrogenase, ADH)活性,更耐受洪涝胁迫,这进一步证实了 *HvERF2.11* 的正向调节作用<sup>[36]</sup>。

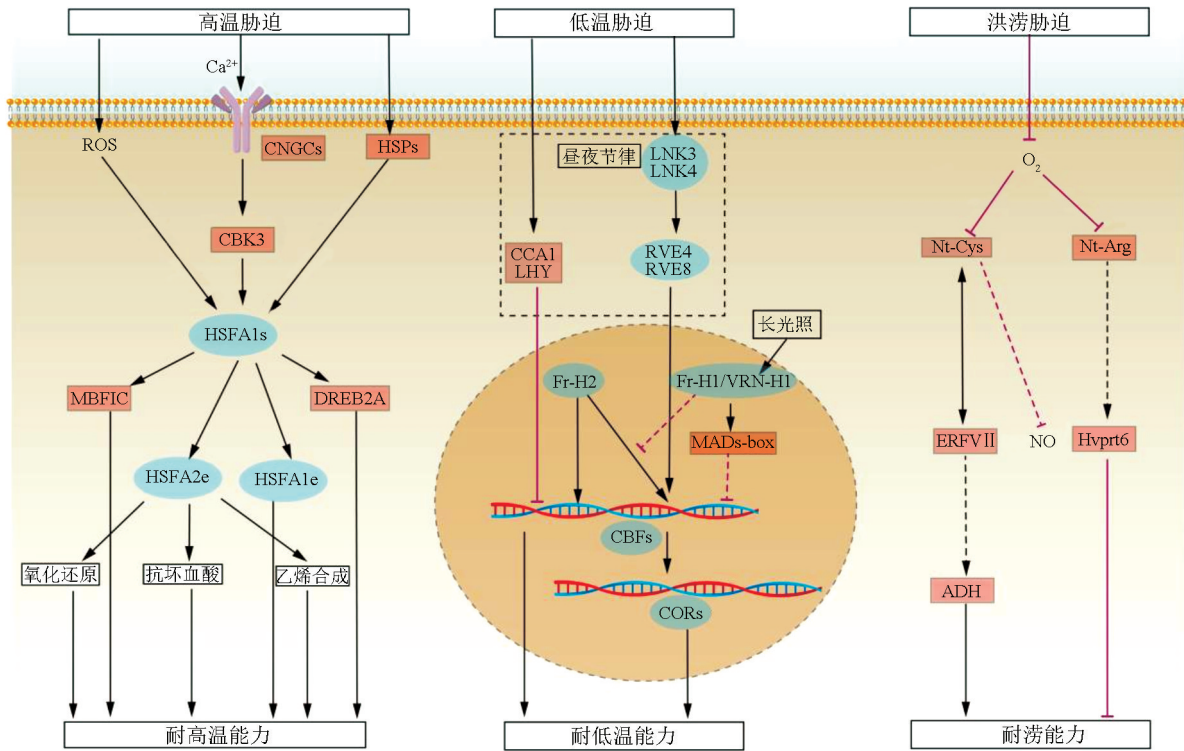


图 1 青稞响应温度与洪涝胁迫的调控机制模式图

### 3 盐分

青稞可以通过在细胞质中积累高浓度的相容性溶质来调节渗透胁迫。植物细胞中的相容性溶质主要有 4 类,包括:含氮化合物(即脯氨酸和甘氨酸甜菜碱)、糖类(即蔗糖和棉子糖)、直链多元醇(如甘露醇和山梨醇)和环状多元醇<sup>[37]</sup>。对于离子稳态,钠外流和维持高钾离子浓度是植物对抗盐胁迫的主要策略。此外,植物长期遭受盐胁迫,会产生大量的活性氧,如  $O_2$ 、 $H_2O_2$ 、 $O_2 \cdot -$ 、 $HO \cdot$ ,对植物造成二次胁迫。相应地,青稞也形成了清除 ROS 的防御系统,主要通过抗氧化酶,如超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(Glutathione peroxidase, GPX)<sup>[37]</sup>。

植物组织在盐胁迫下保留高水平  $K^+$  的能力是植物耐盐性的重要性状。最近的研究报道,保卫细胞外向整流  $K^+$  通道(Guard Cell Outward Rectifying  $K^+$  Channel, GORK)和 ROS 激活的非选择性阳离子通道(Nonselective Cation Channels, NSCC)可以介导 NaCl 诱导的  $K^+$  从细胞质到质外体的流出<sup>[38]</sup>。此外,OsAKT1 系的过度表达增加了  $K^+$  浓度水平<sup>[39]</sup>。Marè 等<sup>[40]</sup>描述了 *HvWRKY38*, 一个编码 WRKY 蛋白的青稞基因,其表达不仅参与寒冷和干旱胁迫反应,而且还与青稞耐盐性有关。

5H 染色体上检测到两个包含 13 个候选基因的簇,第一个簇定位在从 591.355.905 延伸到 596.193.222 bp 的区域内,包含 3 个基因,分别编码碱性螺旋-环-螺旋(bHLH)、WRKY 转录因子和 WD-40 蛋白。在拟南芥中证明 *bHLH* 转录因子家族具有调节细胞伸长的功能<sup>[5]</sup>。在青稞

的研究中发现 *bHLH* 响应 ABA 诱导,并在盐处理下表达显著增加<sup>[41]</sup>。*WRKY* 转录因子在拟南芥的研究中被证实能有效提高种子在盐胁迫下的发芽率<sup>[42]</sup>。过表达 WD-40 蛋白的植物具有更低的渗透势、 $\text{Na}^+$  毒性和活性氧累积<sup>[43]</sup>。5H 上的第二个簇定位在从 610,277,554 延伸到 618,628,735 bp 的区域中,包含 5 个调节根冠比和发芽速度变异的候选基因。该区域中包含 3 个参与耐盐机制的基因,最著名的多功能基因 *HORVU5Hr1G099460* 被注释为 NAC 结构域蛋白,在盐胁迫下激活植物的多种耐盐机制,并且 NAC 结构域参与 *SRR\_S* 变异<sup>[44]</sup>。该簇中剩余的两个基因分别编码具有氧化还原酶活性的 GST 和具有蛋白激酶活性的钙依赖型蛋白激酶 (Calcium-dependent Protein Kinase, CDPK)。这些发现表明了这组基因在赋予青稞耐盐性方面的潜力<sup>[5]</sup>。综上所述,上述基因在青稞耐盐性方面发挥着重要作用,且在 5H 上的位置非常接近,可供选择用于改良盐胁迫下种子的萌发。

## 4 温度

### 4.1 低温

低温胁迫对植物的生理影响主要体现在对质膜系统的损伤。植物的抗寒性高低主要与质膜中饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸的比例呈正相关<sup>[45]</sup>。低温胁迫会影响质膜的流动性,温度降低时质膜会由半流动状态转换为固体状态,从而影响质膜的完整性。对质膜的破坏会导致植物细胞基质的泄露,并破坏植物细胞器膜系统<sup>[46]</sup>。

通过青稞抗寒性遗传分析,青稞的抗寒性主要由 5H 染色体上的两个 QTL 决定:*FR-H1* (Frost resistance-1) 和 *FR-H2* (Frost resistance-2)<sup>[47]</sup>。*FR-H1* 与 *VRN-H1* 共分离,*VRN-H1* 是小麦中介导春化效应的关键基座之一,携带隐性 *vrn-H1* 等位基因的植物显示出延长的营养期,并且需要暴露在低温下才能诱导开花(冬季生长习性)。相比之下,携带显性 *VRN-H1* 等位基因的植物,具有较短的营养期和无论如何低温暴露都能开花的能力(春季生长习性)<sup>[48]</sup>。*FR-H2* 与超过 12 个 C 端重复序列结合因子 (C-Repeat Binding Factor, *CBF*) 基因共分离<sup>[47]</sup>,*CBF* 在拟南芥的冷驯化和抗寒性中起到关键的调节作用。拟南芥中 *CBF* 是转录因子,其直接靶标

在其上游启动子区中的脱水响应元件 (Dehydration response element, DRE) 和 C 端启动子序列 (C-repeat, CRT)。该基序存在于拟南芥和小麦科谷物的冷调节 (Cold-regulated, *COR*) 基因的多个拷贝中<sup>[49]</sup>。*VRN-H1/FR-H1* 起到抑制或减弱 *FR-H2* 处 *CBF* 基因表达的作用<sup>[50]</sup>,*VRN-H1* 表达 MADS-box 结合蛋白, MADS-box 结合蛋白可能通过直接结合 *CBF* 基因组区域而起作用<sup>[51]</sup>,也可能通过影响控制 *CBF* 表达的其他调节因子的变化而间接起作用(图 1)。

在拟南芥中生物钟相关的 *MYB* 类转录因子中有几类转录抑制因子形成负反馈回路,参与冷胁迫下的生理调节。其中昼夜节律时钟相关蛋白 (Circadian clock associated-1, *CCA1*) 和下胚轴晚期伸长因子 (Late elongated hypocotyl, *LHY*) 在常温下抑制冷诱导基因表达, *REVEILLE* (*RVE*) 在冷应激下激活冷响应基因,其中 *RVE4* 和 *RVE8* 在冷诱导基因表达中起到主导作用<sup>[52]</sup>。夜光诱导和时钟调控-3 (Night light-inducible and clock-regulated-3, *LNK3*) 和 *LNK4* 在寒冷条件下特异性磷酸化并与 *RVE* 相互作用来调节冷诱导基因的表达<sup>[53]</sup>。有研究发现光周期是 *VRN1* 的重要调节机制<sup>[50]</sup>。在短光照切换到长光照时,观察到 *VRN-H1* 转录产物增加,青稞抗寒性下降<sup>[54-55]</sup>,说明 *VRN-H1* 表达与光照有关。青稞在长光照下生长的 *CBF* 水平也显著低于短光照<sup>[50]</sup>。以上研究结果说明,在长光照下会促进 *VRN-H1* 转录增加,*VRN-H1* 表达会抑制 *CBF* 转录,从而导致抗寒性下降。

### 4.2 高温

高温可导致细胞膜功能改变,影响呼吸和光合作用等代谢途径。这种环境成分可以改变类囊体的物理化学特征,削弱电子运输,引起离子失衡。高温胁迫可以影响具有  $\text{C}_3$  循环的植物(如青稞)光合作用产生的碳分子数量,表现出明显的光呼吸现象。而较低的同化物产量往往会限制它们在种子中的分配,导致种子变薄,用于胚胎发育的能量储备减少<sup>[56]</sup>。

植物热应激反应 (Heat Stress Response, HSR) 受热应激转录因子的调控。HSFs 的 DNA 结合能力使它们能够与存在于热响应基因启动子中的共有的顺式调节序列 nAGAA nTTCT 结合<sup>[57]</sup>。热休克转录因子 A1s (Heat shock tran-

scription factor A1s, HSFA1s)是植物热应激反应的核心转录因子。据报道环核苷酸门控钙通道-2 (CyClic nucleotide-gated-2, CNGC2)、CNGC24和CNGC6参与热休克依赖性Ca<sup>2+</sup>流入胞质溶胶<sup>[58]</sup>。钙调素结合蛋白激酶-3(Calmodulin-binding protein kinase-3, CBK3)在热应激时被激活,并直接与HSFA1a相互作用以增强DNA结合活性<sup>[59]</sup>。热应激反应会诱导细胞产生ROS,有研究表明ROS会导致HSFA1从细胞质到细胞核的氧化还原依赖性激活和易位<sup>[60]</sup>。热应激反应还会导致胞质中蛋白质折叠不当,并导致HSPs增加,HSP70和HSP90通过蛋白质相互作用将HSFA1从胞质转移到细胞核,并激活热休克转录因子HSFA1s的功能<sup>[61]</sup>。

活化的HSFA1s诱导几种热应激诱导型转录因子的基因表达,包括HSFA2、多蛋白桥接因子1C(Multiprotein bridging factor 1C, MBF1C)、HSFA1e、DREB2A和HSFBs<sup>[62]</sup>。HvHSFA2e与组成型表达的HvHSFA1a在高温胁迫下充当转录级联的关键调节剂(图1)<sup>[63]</sup>。在23种大麦HSF中,HvHSFA2e不仅是在30分钟热应激下表达最高的HSF,也是早期热反应性HSF之一<sup>[57]</sup>。在HVHSFA2e过表达株系中可以观察到多种抗氧化因子和热应激诱导型因子的表达显著增加,包括氧化还原稳态和谷胱甘肽生物合成相关基因——谷胱甘肽合成酶-2(Glutathione synthetase-2, GSH2)、谷胱甘肽过氧化物酶-4和-6(Glutathione peroxidases, GPX)和谷胱甘肽S转移酶F1、T3和U6(Glutathione S transferases, GST)<sup>[64]</sup>;调节细胞抗坏血酸含量相关酶蛋白—APX、单脱氢抗坏血酸还原酶(monodehydroascorbate reductase, MDHAR)和DHAR<sup>[66]</sup>;调节乙烯生物合成过程相关基因—ACO、ERF109、ERF54、ERF60<sup>[63]</sup>。

## 5 结论

青稞作为一种抗逆性强的作物,在面对气候变化带来的非生物胁迫时,展现出了较强的抗逆性。针对干旱、盐分、低温和高温等环境条件,青稞采取了多种适应策略。其抗逆机制包括基因表达、代谢调节、和细胞结构等方面。这些机制使得青稞能够在干旱、盐分、低温和高温等非生物胁迫下适应生存,并保持相对稳定的生物量和

产量。

在洪涝胁迫下,模式植物拟南芥中发现Nt-Cys的氧传感通过单一机制与一氧化氮(NO)传感相关,NO的合成机制主要通过硝酸还原酶(Nitrate Reductase, NR)生效,并且发现NO和NR与ERFVII存在负相关,但这一机制在青稞中并没有相关的研究。高温胁迫下,ROS和热应激蛋白会导致HSFA1s和HSFA2e等热应激型转录因子表达增加,在HSFA2e过表达的青稞株系中可以观察到多种耐热基因和抗氧化因子含量增加,说明HSFA2e对青稞耐高温机制的建立起到重要作用。

在干旱胁迫下,青稞通过ABA途径、减少氧化损伤、激活抗逆基因表达调控等方式,减少水分蒸散、保护细胞。洪涝条件下青稞通过向根部转移营养物质、形成通气组织等途径适应洪涝胁迫。而在盐碱环境中,青稞通过钾转运蛋白、清除ROS、激活耐盐基因表达等途径应对盐胁迫。当面临低温胁迫时,青稞通过调整脂质含量比例、激活冷应激相关基因和转录因子等方式提高耐寒能力。在高温胁迫下,青稞通过调节光合作用和开花过程等途径适应高温胁迫。总体而言,青稞作为一种抗逆性强的作物,在面对气候变化的挑战时展现出了独特的优势。进一步研究和利用青稞的抗逆机制,对于实现农业可持续发展和保障粮食安全具有重要意义。

## 参考文献:

- [1] LUCATELLO S, SANCHEZ R. Climate change in North America: risks, impacts, and adaptation. A reflection based on the IPCC report AR6-2022 [J]. Revista Mexicana de Economía y Finanzas, 2022, 17(4): 1-18.
- [2] POUR-ABOUGHADAREH A, YOUSEFIAN M, MORADKHANI H, et al. Stabilitysoft: A new online program to calculate parametric and non-parametric stability statistics for crop traits [J]. Applications in Plant Sciences, 2019, 7(1): e01211.
- [3] WANG X K, GONG X, CAO F, et al. HvPAA1 encodes a P-Type ATPase, a novel gene for cadmium accumulation and tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(7): 1732.
- [4] PATERSON A H, LIN Y R, LI Z, et al. Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci [J]. Science, 1995,

- 269(5231):1714-1718.
- [5] THABET S G, MOURSI Y S, SALLAM A, et al. Genetic associations uncover candidate SNP markers and genes associated with salt tolerance during seedling developmental phase in barley [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 188: 104499.
- [6] MARRIS E. Water; more crop per drop [J]. *Nature*, 2008, 452(7185): 273-277.
- [7] CIAIS P, REICHSTEIN M, VIOVY N, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 [J]. *Nature*, 2005, 437(7058): 529-533.
- [8] BLUM A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2005, 56(11): 1159.
- [9] CHEN G. Drought resistance in wild barley, *Hordeum spontaneum*, from israel physiology, gene identification and QTL mapping [D], 2005.
- [10] MOUALEU-NGANGUÉ D, DOLCH C, SCHNEIDER M, et al. Physiological and morphological responses of different spring barley genotypes to water deficit and associated QTLs [J]. *Plos One*, 2020, 15(8): e0237834.
- [11] MAROK M A, MAROK-ALIM D, REY P. Contribution of functional genomics to identify the genetic basis of water-deficit tolerance in barley and the related molecular mechanisms [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2021, 207(6): 913-935.
- [12] ZENG X, BAI L, WEI Z, et al. Transcriptome analysis revealed the drought-responsive genes in Tibetan hull-less barley [J]. *BMC GENOMICS*, 2016, 17: 386.
- [13] FAN Y, SHABALA S, MA Y, et al. Using QTL mapping to investigate the relationships between abiotic stress tolerance (drought and salinity) and agronomic and physiological traits [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 43.
- [14] WANG X, CHEN Z H, YANG C, et al. Genomic adaptation to drought in wild barley is driven by edaphic natural selection at the tabigha evolution slope [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(20): 5223-5228.
- [15] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2010, 48(12): 909-930.
- [16] FATEMI F, KIANERSI F, POUR-ABOUGHADAREH A, et al. Overview of identified genomic regions associated with various agronomic and physiological traits in barley under abiotic stresses [J]. *Applied Sciences*, 2022, 12(10): 5189.
- [17] SHARMA P, SAREEN S, SAINI M, et al. Assessing genetic variation for heat stress tolerance in Indian bread wheat genotypes using morpho-physiological traits and molecular markers [J]. *Plant Genetic Resources*, 2017, 15(6): 539-547.
- [18] CHMIELEWSKA K, RODZIEWICZ P, SWARCEWICZ B, et al. Analysis of drought-Induced proteomic and metabolomic changes in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves and roots unravels some aspects of biochemical mechanisms involved in drought tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7, DOI:10.3389/fpls.2016.01108.
- [19] GUDYS K, GUZY-WROBELSKA J, JANIĄK A, et al. Prioritization of candidate genes in QTL regions for physiological and biochemical traits underlying drought response in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 769.
- [20] TEMPLER S E, AMMON A, PSCHIEDT D, et al. Metabolite profiling of barley flag leaves under drought and combined heat and drought stress reveals metabolic QTLs for metabolites associated with antioxidant defense [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(7): 1697-713.
- [21] ASHOUB A, MÜLLER N, JIMÉNEZ-GÓMEZ J M, et al. Prominent alterations of wild barley leaf transcriptome in response to individual and combined drought acclimation and heat shock conditions [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 163(1): 18-29.
- [22] ZHANG M, FU M-M, QIU C-W, et al. Response of Tibetan wild barley genotypes to drought stress and identification of quantitative trait loci by genome-wide association analysis [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(3): 791.
- [23] GURUMURTHY S, SARKAR B, VANAJA M, et al. Morpho-physiological and biochemical changes in black gram (*Vigna mungo* L. Hepper) genotypes under drought stress at flowering stage [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2019, 41(3): 42.
- [24] ARGANDONA V, PAHLICH E. Water stress on proline content and enzyme activities in barley seedlings [J]. *Phytochemistry*, 1991, 30(4): 1093-1094.
- [25] NIU L, BO L, CHEN S, et al. Comprehensive evaluation and construction of drought resistance index system in hull-less barley seedlings [J]. *Int J Mol Sci*, 2025, 26(8): 3799.
- [26] JIANG D, CHEN S, QIN Z, et al. Deciphering drought response mechanism in Tibetan qingke through comprehensive transcriptomic and physiological analysis

- [J].Front Plant Sci,2025,16:1633561.
- [27] SETTER T L, WATERS I. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats [J]. Plant and Soil, 2003, 253(1):1-34.
- [28] LUAN H, GUO B, PAN Y, et al. Morpho-anatomical and physiological responses to waterlogging stress in different barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes [J]. Plant Growth Regulation, 2018, 85(3):399-409.
- [29] LUAN H, SHEN H, PAN Y, et al. Elucidating the hypoxic stress response in barley (*Hordeum vulgare* L.) during waterlogging: A proteomics approach [J]. Scientific Reports, 2018, 8(1):9655.
- [30] EYSHOLDT-DERZSÓ E, SAUTER M. Hypoxia and the group VII ethylene response transcription factor HRE2 promote adventitious root elongation in arabidopsis [J]. Plant Biol (Stuttg), 2019, 21 (Suppl 1): 103-108.
- [31] ZHANG X, ZHOU G, SHABALA S, et al. Identification of aerenchyma formation-related QTL in barley that can be effective in breeding for waterlogging tolerance [J]. Theor Appl Genet, 2016, 129(6): 1167-1177.
- [32] BORREGO-BENJUMEA A, CARTER A, ZHU M, et al. Genome-wide association study of waterlogging tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) Under Controlled Field Conditions [J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 711654.
- [33] GIBBS D J, LEE S C, MD ISA N, et al. Homeostatic response to hypoxia is regulated by the N-end rule pathway in plants [J]. Nature, 2011, 479(7373): 415-418.
- [34] VICENTE J, MENDIONDO G M, MOVAHEDI M, et al. The Cys-Arg/N-end rule pathway is a general sensor of abiotic stress in flowering plants [J]. Curr Biol, 2017, 27(20):3183-3190.
- [35] MENDIONDO G M, GIBBS D J, SZURMAN-ZUBRZYCKA M, et al. Enhanced waterlogging tolerance in barley by manipulation of expression of the N-end rule pathway E3 ligase PROTEOLYSIS6 [J]. Plant Biotechnol J, 2016, 14(1):40-50.
- [36] LUAN H, GUO B, SHEN H, et al. Overexpression of barley transcription factor HvERF2.11 in arabidopsis enhances plant waterlogging tolerance [J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(6):1982.
- [37] WU D, CAI S, CHEN M, et al. Tissue metabolic responses to salt stress in wild and cultivated barley [J]. PLoS One, 2013, 8(1):e55431.
- [38] JAYAKANNAN M, BOSE J, BABOURINA O, et al. Salicylic acid improves salinity tolerance in Arabidopsis by restoring membrane potential and preventing salt-induced K<sup>+</sup> loss via a GORK channel [J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(8):2255-2268.
- [39] AHMAD I, MIAN A, MAATHUIS F J M. Overexpression of the rice AKT1 potassium channel affects potassium nutrition and rice drought tolerance [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(9): 2689-2698.
- [40] MARÈ C, MAZZUCOTELLI E, CROSATTI C, et al. Hv-WRKY38: a new transcription factor involved in cold- and drought-response in barley [J]. Plant Molecular Biology, 2004, 55(3):399-416.
- [41] OSTHOFF A, DONÀ DALLE ROSE P, BALDAUF J A, et al. Transcriptomic reprogramming of barley seminal roots by combined water deficit and salt stress [J]. BMC Genomics, 2019, 20(1):325.
- [42] LV S, TAI F, GUO J, et al. Phosphatidylserine synthase from *Salicornia europaea* is involved in plant salt tolerance by regulating plasma membrane stability [J]. Plant and Cell Physiology, 2021, 62(1):66-79.
- [43] ZHANG M, ZHANG G Q, KANG H H, et al. TaPUB1, a putative E3 ligase gene from wheat, enhances salt stress tolerance in transgenic nicotiana benthamiana [J]. Plant Cell Physiol, 2017, 58(10): 1673-1688.
- [44] JEONG J S, KIM Y S, BAEK K H, et al. Root-specific expression of OsNAC10 improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions [J]. Plant Physiology, 2010, 153(1):185-197.
- [45] MYERS P N, HESTER P B, STEPONKUS P L. Influence of cold acclimation on the phospholipid composition of the plasma membrane of winter rye leaves [J]. Cryobiology, 1985, 22(6):626.
- [46] 常天亮. 外源褪黑素对冷胁迫条件下青稞内源生物节律性的保护作用研究 [D]. 西安:西北大学, 2021.
- [47] FRANCIA E, RIZZA F, CATTIVELLI L, et al. Two loci on chromosome 5H determine low-temperature tolerance in a 'Nure' (winter) x 'Tremois' (spring) barley map [J]. Theor Appl Genet, 2004, 108(4): 670-680.
- [48] MUÑOZ-AMATRÍAN M, HERNANDEZ J, HERB D, et al. Perspectives on low temperature tolerance and vernalization sensitivity in barley: prospects for facultative growth habit [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:585927.
- [49] DAL BOSCO C, BUSCONI M, GOVONI C, et al. cor Gene expression in barley mutants affected in chloroplast development and photosynthetic electron trans-

- port [J]. *Plant Physiol*, 2003, 131(2): 793-802.
- [50] STOCKINGER E J, SKINNER J S, GARDNER K G, et al. Expression levels of barley Cbf genes at the Frost resistance-H2 locus are dependent upon alleles at Fr-H1 and Fr-H2 [J]. *Plant J*, 2007, 51(2): 308-321.
- [51] YAN L, LOUKOIANOV A, TRANQUILLI G, et al. Positional cloning of the wheat vernalization gene VRN1 [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(10): 6263-6268.
- [52] KIDOKORO S, HAYASHI K, HARAGUCHI H, et al. Posttranslational regulation of multiple clock-related transcription factors triggers cold-inducible gene expression in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2021, 118(10): e2021048118.
- [53] KIM J S, KIDOKORO S, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, et al. Regulatory networks in plant responses to drought and cold stress [J]. *Plant Physiol*, 2024, 195(1): 170-189.
- [54] FOWLER D B, BRETON G, LIMIN A E, et al. Photoperiod and temperature interactions regulate low-temperature-induced gene expression in barley [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127(4): 1676-1681.
- [55] DANYLUK J, KANE N A, BRETON G, et al. TaVRT-1, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals [J]. *Plant Physiol*, 2003, 132(4): 1849-1860.
- [56] ESSEMINI J, AMMAR S, BOUZID S. Impact of heat stress on germination and growth in higher plants: physiological, biochemical and molecular repercussions and mechanisms of defence [J]. *Journal of Biological Sciences*, 2010, 10(6): 565-572.
- [57] MISHRA S K, POONIA A K, CHAUDHARY R, et al. Genome-wide identification, phylogeny and expression analysis of HSF gene family in barley during abiotic stress response and reproductive development [J]. *Plant Gene*, 2020, 23: 100231.
- [58] LU S, ZHU T, LUO L, et al. Divergent roles of CNGC2 and CNGC4 in the regulation of disease resistance, plant growth and heat tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Agronomy*, 2022, 12(9): 2176.
- [59] LIU H T, GAO F, LI G L, et al. The calmodulin-binding protein kinase 3 is part of heat-shock signal transduction in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant journal : for cell and molecular biology*, 2008, 55(5): 760-773.
- [60] MITTLER R, ZANDALINAS S I, FICHMAN Y, et al. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022, 23(10): 663-679.
- [61] OHAMA N, KUSAKABE K, MIZOI J, et al. The transcriptional cascade in the heat stress response of *Arabidopsis* is strictly regulated at the level of transcription factor expression [J]. *Plant Cell*, 2016, 28(1): 181-201.
- [62] YOSHIDA T, OHAMA N, NAKAJIMA J, et al. *Arabidopsis* HsfA1 transcription factors function as the main positive regulators in heat shock-responsive gene expression [J]. *Mol Genet Genomics*, 2011, 286(5/6): 321-332.
- [63] MISHRA S K, CHAUDHARY C, BALIYAN S, et al. Heat-stress-responsive HvHSFA2e gene regulates the heat and drought tolerance in barley through modulation of phytohormone and secondary metabolic pathways [J]. *Plant Cell Reports*, 2024, 43(7): 172.
- [64] MADHU, SHARMA A, KAUR A, et al. Glutathione peroxidases in plants: innumerable role in abiotic stress tolerance and plant development [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(2): 598-613.