中国油料作物学报
Chinese Journal of Oil Crop Sciences
2026,48(5):9-18
doi:10.19802/j.issn.1007-9084.2026257

甘蓝型油菜耐盐碱的生理学及遗传学基础——从进化起源到营养生理与基因分析

侯献飞[1,2],刘丰瑞[1],万何平[3],傅廷栋[1],顾元国[2*],沈金雄[1*]
(1. 华中农业大学作物遗传改良全国重点实验室/国家油菜工程研究中心,湖北 武汉,430070;
2. 新疆维吾尔自治区农业科学院作物研究所,新疆 乌鲁木齐,830091;
3. 江汉大学生命科学学院,湖北 武汉,430056)

摘要:培育耐盐碱油菜是拓展油菜种植区域、促进盐碱地利用与改良的重要途径。甘蓝型油菜异源多倍化形成的基因家族扩张和同源基因分化,为该作物响应盐碱胁迫提供了遗传基础和调控可塑性。油菜可通过根系离子选择、Na^+长距离运输及其在叶柄等器官中的截留与再分配,协同维持离子平衡,根系、分泌代谢物及微生物互作亦共同参与盐碱逆境适应过程。甘蓝型油菜耐盐碱性具有多基因控制、环境依赖和发育阶段特异性,现有研究主要集中于萌发期和苗期,对成熟期的耐盐碱机制认识不足;盐碱胁迫的差异性响应、关键数量性状位点(quantitative trait locus,QTL)和候选基因的功能仍需深入解析。未来应加强全生育期、多环境精准鉴定,以产量和稳产性为核心,结合多组学、基因组选择,发掘稳定遗传位点与优异单倍型,推进多基因聚合与田间验证,为耐盐碱油菜分子设计育种提供基因资源和理论依据。

关键词:甘蓝型油菜;盐碱胁迫;异源多倍化;离子稳态;根系分泌物;遗传解析
中图分类号:S565.4　　**文献标识码:**A　　**文章编号:**1007-9084(2026)05-0009-10

Physiological and genetic basis of saline-alkali tolerance in *Brassica napus*: from evolutionary origins to nutritional physiology and genetic dissection

HOU Xian-fei[1,2], LIU Feng-rui[1], WAN He-ping[3], FU Ting-dong[1], GU Yuan-guo[2], SHEN Jin-xiong[1*]
(1. *National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, National Engineering Research Center of Rapeseed, Huazhong Agricultural University, Wuhan* 430070, *China*; 2. *Crop Research Institute, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi* 830091, *China*; 3. *School of Life Sciences, Jianghan University, Wuhan* 430056, *China*)

Abstract: Soil salinization and alkalization severely limit rapeseed production. Developing saline-alkali-tolerant rapeseed is important for expanding cultivation and improving agricultural use of saline-alkali lands. In *Brassica napus*, allopolyploidization has driven gene family expansion and homoeolog divergence, providing a genetic basis for saline - alkali stress responses. Rapeseed maintains ion homeostasis through selective ion uptake by roots, long-distance Na^+ transport, and Na^+ retention and redistribution in organs such as petioles. Root traits, exudate metabolism, and root - microbe interactions also contribute to saline - alkali adaptation. Saline - alkali tolerance in *B. napus* is controlled by multiple genes and is strongly influenced by environment and developmental stage. Current studies mainly focus on germination and seedling stages, whereas tolerance mechanisms at maturity remain poorly understood. Differential responses to salinity and alkalinity, as well as the functions of key QTLs and candidate genes, also require further investigation. Future studies should strengthen precise phenotyping across developmental

收稿日期:2026-07-29
基金项目:新疆维吾尔自治区现代农业产业技术体系项目(XARS-05-202603);国家自然科学基金联合基金重点项目(U22A20469);农业生物育种重大项目(2022ZD0401005)
作者简介:侯献飞(1989-),男,副研究员(博士研究生),研究方向为油料作物生育育种,E-mail: houxianfei@xaas.ac.cn
* 通讯作者:沈金雄(1964-),男,教授,博士,研究方向为油菜遗传育种,E-mail: jxshen@mail.hzau.edu.cn;
顾元国(1981-),男,副研究员,硕士,研究方向为油料作物遗传育种,E-mail: guyuanguo@xaas.ac.cn

stages and environments, with yield and yield stability as core targets. Integrating multi-omics and genomic selection will help identify stable loci and favorable haplotypes, facilitate gene pyramiding and field validation, and support molecular design breeding for saline-alkali-tolerant rapeseed.

Key words: *Brassica napus*; saline-alkali stress; allopolyploidization; ion homeostasis; root exudates; genetic dissection

土壤盐碱化是全球性农业生态问题,严重威胁着作物生产与粮食安全。据统计,全球超过10亿公顷土地受到盐碱化影响,且面积仍在持续扩大[1]。我国拥有约5.5亿亩可利用盐碱地,其中约1亿亩具有农业改良利用潜力[2]。目前,盐碱地改良主要依赖工程措施和化学调理,虽具有一定成效,但普遍存在投入高、周期长、维护难度大、盐碱化易反复及潜在生态风险等问题,难以满足盐碱地绿色、规模化和可持续利用的需求[3]。

油菜作为重要的油料作物,兼具油用、饲用和绿肥用等多重价值,具有较强的耐盐碱潜力,根系泌酸能力及较大的生物量,是实现“以种适地”与“以地适种”相结合最有优势的大田作物之一。已有研究表明,甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)对不同类型盐碱地均具有一定耐受性,包括以NaCl为主的沿海盐碱地、以Na_2SO_4、Na_2CO_3为主的内陆盐碱地及以Na_2CO_3、$NaHCO_3$为主的苏打盐碱地[4]。部分种质资源在1.3%~1.5%的NaCl或0.10%的Na_2CO_3胁迫条件下,仍可以从萌发期生长至抽薹期;在1.8%的NaCl水平胁迫下,华中农业大学选育的华油杂62、华油杂158等耐盐碱品种仍表现出一定的耐受性,但难以完成整个生育周期并收获种子[4,5]。上述研究结果表明,油菜具有较强的盐碱适应潜力,但其耐受程度受胁迫类型、强度、生育阶段和基因型等因素共同影响[6]。

深入解析甘蓝型油菜耐盐碱的生理与遗传机制,不仅有助于揭示作物耐盐碱适应的调控规律,也可为耐盐碱品种的遗传改良提供理论依据。本文围绕甘蓝型油菜耐盐碱适应的进化、生理与遗传基础,系统综述其起源及异源多倍化、根系形态可塑性、离子吸收运输与器官间分配、根系分泌代谢及不同生育阶段耐盐碱性状遗传解析等方面的研究进展;并总结其耐盐碱适应的生理与遗传特征、研究不足及未来方向,为油菜耐盐碱机制解析和遗传改良提供理论参考。

1 芸薹属起源为甘蓝型油菜耐盐碱适应性的形成奠定了重要进化基础

十字花科芸薹族(Brassiceae)作物在全球农业生产中具有重要地位[7-10],其中甘蓝型油菜是重要的异源四倍体油料作物,具有丰富的形态多样性和广泛的生态适应性,在抗虫、耐重金属、耐旱、耐盐碱等方面表现出较强的适应能力[11-13]。这些性状与芸薹属长期的演化历史密切相关[7]。研究发现,芸薹属祖先在约1560万~2830万年前经历了古全基因组三倍化事件(whole-genome triplication, WGT),为后续基因组分化和性状演化奠定了遗传基础[14,15]。此后,多次种间杂交与基因组加倍进一步推动了芸薹属物种的形成与多样化[16]。

系统发育与历史生物地理研究表明,芸薹族可能起源于约2400万年前阿拉伯半岛-撒哈拉地区,随后黑芥-甘蓝(Nigra - Oleracea)谱系在约2000万年前发生分化[7]。白菜(*Brassica rapa*)与甘蓝(*Brassica oleracea*)的核心谱系在约300万年前起源于东北地中海,并分别向亚洲与欧洲扩散;地中海西北部芸薹属野生种资源丰富,是其重要的多样性和分化中心[7,17]。

根据经典的禹氏三角模型,芸薹属3个二倍体物种通过种间杂交和染色体加倍形成3个异源四倍体物种,其中甘蓝型油菜(AACC)由白菜(AA)与甘蓝(CC)杂交形成[18]。目前尚未发现真正的野生甘蓝型油菜群体,其可能由不同类型的白菜和甘蓝祖先经多次独立杂交形成;群体基因组学研究进一步发现,甘蓝型油菜A亚基因组可能来源于欧洲芜菁型(*B. rapa*)祖先,而C亚基因组可能来源于甘蓝类作物的共同祖先[17]。

芸薹属部分祖先、野生近缘谱系分布于地中海及欧洲沿海地区(图1),在演化过程中,不同生态环境选择可能促进了芸薹属植物抗逆相关遗传变异的积累[17,19,20],为甘蓝型油菜耐盐碱性的形成提供了一定的进化基础[21];也为解析异源多倍化、同源基因分化参与盐碱环境适应的分子机制,提供了重要线索。

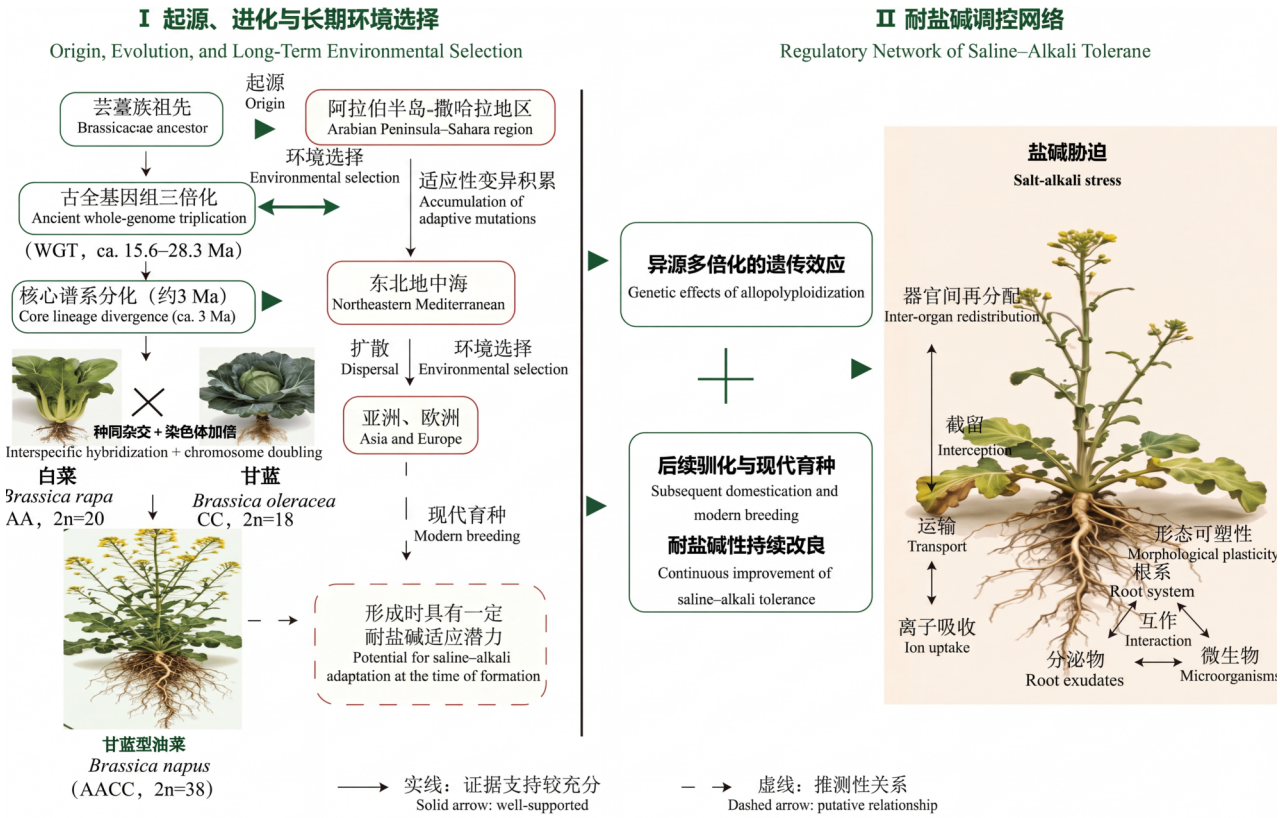


图1　甘蓝型油菜起源演化及耐盐碱适应机制模式图

Fig. 1　Schematic illustration of the origin, evolution, and saline–alkali adaptation mechanisms of *Brassica napus*

2　异源多倍化在甘蓝型油菜耐盐碱适应中具有重要作用

与二倍体祖先相比,异源多倍化导致基因组中存在大量同源基因拷贝,为胁迫响应提供了更丰富的遗传背景和调控可塑性[18,22]。近年来,多项研究从基因家族演化、胁迫诱导表达和功能验证等层面,认为异源多倍化与甘蓝型油菜盐胁迫响应密切相关。在基因家族水平,Li等[23]对*CPP*转录因子家族在油菜及其两个二倍体祖先中的演化进行了系统分析,发现该家族在异源四倍体中存在明显的重复模式,并在盐胁迫条件下呈现差异表达,推测多倍化可能通过改变转录调控网络增强环境适应能力。Lu等[24]鉴定到油菜基因组中存在32个磷脂酶D(*PLD*)基因,基因表达谱和脂质组学分析表明,*BnaPLDα1*和*BnaPLDδ*在NaCl胁迫下被特异性诱导,二者可通过水解膜磷脂生成磷脂酸,参与盐胁迫下的膜脂重塑和信号转导;其家族成员扩张与油菜异源四倍体起源密切相关,可能为盐胁迫下膜脂重塑和信号转导提供了重要的基因基础。Chen等[25]在油菜、白菜和甘蓝中鉴定出80个木葡聚糖转糖苷酶/水解酶(*XTH*)基因,通过共线性分析发现油菜中*XTH*家族成员数与双亲之和存在偏差,表明多倍化过程中发生了基因重组与丢失;部分*BnXTH*基因在盐、碱胁迫下呈差异表达,其可能参与细胞壁重塑相关的逆境响应。Cui等[26]在甘蓝型油菜中鉴定到18个Na^+/H^+逆向转运蛋白(NHX)家族成员,其中BnaNHX1亚组通过调节Na^+的区隔化和外排,在甘蓝型油菜的耐盐碱性中发挥了关键作用。

在功能基因层面,同源拷贝功能分化是甘蓝型油菜盐胁迫响应的重要遗传基础。盐胁迫诱导6个*BnaWIP2*同源拷贝同时表达;敲除全部拷贝,盐胁迫下种子萌发显著降低,而过表达*BnaC06. WIP2*则促进萌发[27]。方艳等[28]发现,4个*BnHY5*同源拷贝具有相似胁迫响应模式,但不同胁迫下存在表达差异。且*BnADH*、*BnaHDZ*以及*BnBBX*家族成员均表现出拷贝间表达差异和功能分化,其中*BnBBX22*多个拷贝呈现组织和时间特异性表达,并通过与*BnHY5. C09*互作调控*BnWRKY33. C03*及活性氧(reactive oxygen species, ROS)清除,增强油菜的耐盐性[29-31]。此外,BnaGRP3在A07和C07染色体上存在3个同源拷贝(其中C07上为串联重复),三者协同表达;单拷贝和双拷贝缺失,盐胁迫下的表型变化不明显,而3拷贝缺失表现出显著的盐敏感性,进

一步证明了油菜同源拷贝功能冗余在响应盐胁迫中具有重要的作用[32]。

除同源拷贝的功能分化与冗余外,表观遗传修饰也参与甘蓝型油菜的盐碱胁迫响应。Liu等[33]发现,盐、碱及盐碱复合胁迫均引起华油杂62全基因组DNA甲基化水平升高,其中盐碱复合胁迫变化最大,且Cn亚基因组的甲基化变化幅度高于An亚基因组。*RBCS-1A*和*RBCS-1B*等光合作用相关基因甲基化水平升高,同时表达量降低;盐碱胁迫下的抗逆相关基因甲基化水平降低,同时表达量升高,分别涉及过氧化物酶体、谷胱甘肽代谢和蛋白质降解等过程。Kong等[34]进一步发现,盐胁迫下An亚基因组以转录响应为主,而Cn亚基因组表现出更显著的DNA甲基化和组蛋白修饰变化。上述结果表明,甘蓝型油菜两个亚基因组在逆境响应中存在差异化调控。

综上,异源多倍化可能通过基因家族扩张与剂量增加、同源拷贝功能互补及协同表达、亚基因组差异化表观调控等机制,为甘蓝型油菜耐盐碱响应提供更丰富的遗传资源和调控潜力。然而,现有研究主要基于基因家族分析和表达响应,直接验证同源拷贝功能互补、剂量效应及亚基因组协同调控的遗传证据仍有限。因此,异源多倍化应被视为耐盐碱性的潜在遗传基础,而非基因扩张直接赋予耐盐碱优势。

3 油菜独特的离子调控策略:从“钠排斥”到“钠存储”

盐碱胁迫引起的渗透胁迫、离子毒害和高pH伤害,可显著影响植物根系和地上部的生长发育[35,36]。根系作为直接感受土壤盐碱胁迫的主要器官,其形态变化可影响水分和矿质元素的吸收,并进一步影响Na^+、K^+、Ca^{2+}等离子的吸收、运输与分配[37,38]。而且根系与地上部对盐碱胁迫的响应存在明显差异,这些形态变化与离子稳态调控密切相关,共同影响植物对盐碱环境的适应能力[38,39]。

甘蓝型油菜具有由主根、不同级次侧根和根毛组成的根系,其耐盐碱性涉及根系离子选择、根系-地上部长距离运输、器官间Na^+分配及组织耐受等多个过程[6,37,40]。盐胁迫下,油菜根系表现出明显的形态可塑性,其响应程度受基因型、发育阶段和胁迫强度等因素影响[35]。Arif等[35]研究发现,盐处理使一级侧根根毛长度和密度分别增加约91%和29%,三级侧根总长及其根毛长度分别增加约48%和22%,表明侧根和根毛的适应性变化可能有助于扩大根系吸收界面,维持水分和矿质元素获取。然而,盐胁迫同时显著抑制地上部生长和生殖发育,表现为叶片、花和角果受损,以及株高降低[35]。因此,盐胁迫下的根系形态重塑可能具有一定的适应和补偿作用,但不足以完全缓解盐胁迫对整株生长发育的抑制。

油菜的器官离子分配特征进一步表明,其耐盐碱性并非完全依赖根系对Na^+的排斥,还与Na^+向地上部的运输及器官间分配密切相关[40,41]。王佳婕等[40]在以Na_2CO_3和$NaHCO_3$为主要盐分的苏打盐碱土中比较油菜与小麦的离子积累特征,发现油菜根、茎、叶柄和叶片中的Na^+积累量总体高于小麦,其中叶片中的Na^+积累量约为小麦的2~8倍,叶柄Na^+含量最高可达88.40 mg g^{-1};相比之下,小麦的Na^+主要积累于根系,其根系Na^+含量最高达到33.45 mg g^{-1},表现出较为明显的根部截留特征。进一步研究发现,油菜叶柄可以截留部分向叶片运输的Na^+,且这种截留作用受到氮素形态的调节,在硝态氮条件下,叶柄Na^+含量以及叶柄与叶片Na^+含量之比均高于铵态氮条件[41]。这些结果表明,油菜具有较强的Na^+向地上部运输和器官间分配能力,叶柄等器官可能通过截留和再分配Na^+,减少其向功能叶片的过量运输,从而缓解Na^+积累造成的离子毒害。

然而,地上部Na^+积累较多并不意味着根系Na^+排斥和离子选择作用减弱[6,37]。Wang等[37]发现,耐盐性较强的油菜材料通常具有较低的根系Na^+含量以及较高的根系K^+/Na^+和Ca^{2+}/Na^+比值,且根系Na^+含量与油菜耐盐性的相关性最为显著,表明限制根系Na^+积累并维持K^+和Ca^{2+}稳态是油菜耐盐的重要生理基础。因此,油菜耐盐性并非依赖单一的Na^+排斥机制,而是通过根系离子选择、Na^+长距离运输与器官间分配等过程协同维持离子稳态[37,42]。

与油菜相比,小麦耐盐性更加依赖限制Na^+向地上部和功能叶片运输[39,43]。小麦HKT1;5类转运蛋白可将Na^+从根系木质部导管回收到木质部薄壁细胞中,从而减少Na^+向地上部运输,并维持较高的叶片K^+/Na^+比值[43]。在盐胁迫下,不同作物的形态变化和离子调控特征存在明显差异。玉米受盐胁迫后通常表现为根长、株高、生物量、叶绿素含量和K^+水平下降,同时Na^+积累增加[44];水稻则表现出根系总长、侧根密度、根系网络长度和生物量下降,且响应程度受基因型、胁迫强度和生育阶段影响[38,45]。

这些差异表明,作物耐盐性是根系形态、Na^+吸收与运输、K^+稳态及组织耐受等共同作用的结果,不能仅依据单一形态或离子积累特征进行判断[38,39]。此外,根系构型受渗透胁迫、碳分配、激素信号、营养状态和离子毒害等多种因素调控,相似的根系表型可能具有不同的生理基础和耐盐机制[38,42]。

综上,甘蓝型油菜对盐胁迫的适应性涉及根系形态调节、离子选择性吸收、Na^+长距离运输和器官间分配等多个过程的协同作用。盐胁迫诱导的侧根和根毛形态变化可能有助于维持水分和矿质元素吸收,但其响应受基因型、发育阶段和胁迫强度影响;耐盐材料通常具有较低的根系Na^+积累以及较高的K^+/Na^+和Ca^{2+}/Na^+比值,而进入地上部的Na^+可通过叶柄、茎秆等器官进行分配和截留[37,40,41,46]。这种多层次的离子调控特征可能是甘蓝型油菜适应盐胁迫的重要生理基础,也为耐盐碱遗传改良提供了新的研究方向。

4 根系分泌与根系微生物互作是油菜耐受较高盐碱浓度的重要机制

根系分泌物是植物根系释放至根际环境中的多种化合物,包括有机酸、氨基酸、糖类和酚类等物质。其不仅参与土壤养分活化、根际环境调节,还可作为信号分子影响根际微生物群落组成,在植物盐碱适应过程中发挥重要作用[47,48]。不同作物在盐碱胁迫下可通过调节根系分泌代谢改变根际生态环境。Wang等[49]发现,碱胁迫诱导小麦根系释放多种含羧基代谢物,其中有机酸、脂肪酸和氨基酸类物质显著积累。盐碱胁迫下玉米根系黄酮类物质及有机酸分泌发生变化,可能参与根际微环境调控[50-52];水稻则通过调节萜类、脂质及苹果酸、琥珀酸等有机酸分泌,影响根际养分循环和盐胁迫适应[53,54]。

在油菜中,盐碱胁迫同样显著改变根系分泌代谢模式,研究发现,盐碱胁迫促进2-羟基异戊酸、3-羟基异戊酸、犬尿喹啉酸、戊二酸、犬尿氨酸、苯甲酸等代谢物释放,并激活TCA循环、碳代谢、乙醛酸和二羧酸代谢以及氨基酸代谢等途径[55]。这些代谢物可通过有机酸螯合土壤中的Na^+、Mg^{2+}等离子,缓解离子毒害,并调节根际pH;同时酚酸类物质(如苯甲酸、阿魏酸、4-香豆酸、肉桂酸等)可参与ROS清除和逆境信号调控,从而增强油菜对盐碱环境的适应能力[54]。

此外,根系分泌物也是植物调控根际微生物群落的重要介质。盐碱胁迫下,植物可通过改变碳源、有机酸和次生代谢物释放,选择性富集具有促生和抗逆功能的微生物类群[56]。在甘蓝型油菜中,盐胁迫显著重塑根际细菌群落,并引起鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*)等类群丰度显著变化[57]。有益根际细菌还可通过改善Na^+/K^+稳态、调节植物激素及增强抗氧化能力缓解盐胁迫;接种肠杆菌属(*Enterobacter*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)等促生菌可降低油菜Na^+积累、提高K^+含量和抗氧化酶活性,并促进盐胁迫下植株生长[58,59]。同时,盐胁迫下根际细菌可形成生物膜,并通过胞外多糖维持生物膜结构稳定、改善根际水分和养分条件,从而提高植物的盐胁迫适应性[60]。因此,根系分泌物介导的植物—微生物互作可能是油菜适应盐碱环境的重要组成部分。

5 油菜耐盐碱性的多基因控制与发育阶段依赖性

在作物耐盐碱研究中,数量性状位点(quantitative trait locus,QTL)、全基因组关联分析(genome-wide association study,GWAS)不仅用于挖掘控制耐盐碱性的遗传位点,更重要的是可以揭示不同作物耐盐碱适应机制的"遗传差异"。对近10年已发表的基因定位文章进行整理发现,水稻、小麦、棉花发表文章在20篇以上,高粱已分离出主效位点*AT1*(*Alkaline Tolerance 1*),其编码一个非典型异源三聚体G蛋白γ亚基,属于水稻*GS3*的同源基因,通过抑制PIP2类水孔蛋白的磷酸化,降低H_2O_2跨膜外排能力,导致胞质ROS积累和氧化伤害加重,从而提高谷子、水稻、玉米等禾谷类作物的耐碱性[61]。玉米中也鉴定到一个主要基因*ZmNSA1*,盐碱胁迫下胞质Ca^{2+}上升促使*ZmNSA1*降解,提升SOS1介导的Na^+/H^+交换与Na^+外排,降低根与地上部Na^+积累,从而提高玉米的耐盐碱性[51]。水稻中也挖掘到两个耐碱相关主效位点*ATT1*和*ATT2*,二者均编码赤霉素20-氧化酶,参与调控赤霉素(GA)合成。研究表明,适宜的GA水平有助于协调活性氧积累与胁迫响应基因表达,从而提高水稻的耐碱和耐高温能力;与*ATT1*相比,*ATT2*能够更精细地调节GA水平,在提高胁迫耐受性的同时维持较高产量[62]。

而油菜尚处于由"性状定位"向"机制归纳"过渡的阶段。油菜耐盐碱相关定位研究显示,其耐性遗传基础并不集中于单一经典离子稳态模块,而是

表现出明显的“多性状耦合、多阶段分化和盐/碱响应部分分离”的特征。油菜耐盐研究覆盖了萌发期、苗期和成熟期,不同发育阶段的遗传信号并不完全一致,具有明显的阶段特异性。油菜耐盐碱相关性状多由多个位点共同控制,不同研究中检测到的QTL数量和解释率差异较大(表1)。Zhang等[63]通过盐胁迫下的萌发期性状定位发现了77个SNP,26个候选基因,贡献率在6.89%~31.83%之间;Yang等[64]发现了110个QTL,8个候选基因;Lang等[65]发现了45个苗期QTL(贡献率在4.80%~51.14%之间),鉴定到一个主要候选基因,未进行机理解析,而Wan等[66]鉴定出25个QTL(4.21%~9.23%),38个候选基因。说明油菜耐盐碱遗传基础具有较强的环境、发育时期的依赖性。在耐盐碱性状上,对盐碱胁迫下叶绿素含量、Na^+、K^+和脯氨酸等相关生理性状也定位到了QTL位点[67-69],说明油菜耐盐性涉及离子稳态、渗透调节与生长维持的复合调控,但单个位点效应普遍偏小,符合数量性状特征,且围绕排Na^+、保K^+及K^+/Na^+稳态等核心离子生理指标开展的遗传定位及相关机理解析仍相对

表1 近10年油菜耐盐碱关联位点

Table 1 Saline–alkali tolerance-associated loci identified in rapeseed over the past decade

时期与胁迫类型 Developmental stage and stress type	样本数量 Population size	表型指标 Phenotypic traits	位点数量 Number of loci	位点解释率 Phenotypic variance explained (PVE)	候选基因数量 Number of candidate genes	文献 Ref.
苗期;盐胁迫 Seedling stage; salt stress	196个$F_{2:3}$ 196 $F_{2:3}$ families	根长、叶鲜重、叶干重、根干重等10个指标 10 traits, including root length, leaf fresh weight, leaf dry weight, and root dry weight	45 QTLs	4.80%~51.14%	1(Bra003640)	[65]
苗期;盐胁迫 Seedling stage; salt stress	368份自然群体 368 Accessions	根长、茎长度;耐盐指数、Na^+含量 Root length, shoot length, salt tolerance index, and Na^+ content	25 QTLs	4.21%~9.23%	38	[66]
萌发期、苗期;盐胁迫 Germination and seedling stages; salt stress	505份自然群体 505 Accessions	16个耐盐系数 16 salt-tolerance coefficients	31 QTLs	——	405	[74]
萌发期;盐胁迫 Germination stage; salt stress	146份自然群体 146 Accessions	发芽势、发芽率和相对盐害指数 Germination vigor, germination rate, and relative salt injury index	77 SNPs	6.89%~31.83%	26	[63]
苗期、成熟期;盐碱胁迫 Seedling and maturity stages; saline-alkali stress	505份自然群体 505 Accessions	株高、地干重、产量等15个指标 15 Traits, including plant height, shoot dry weight, and yield	9 QTLs	——	*BnABA4*、*BnBBX14*、*BnVTI12*等20个 *BnABA4*, *BnBBX14*, *BnVTI12*, and 17 other genes	[67]
苗期、成熟期;盐胁迫 Seedling and maturity stages; salt stress	82份RIL 82 RILs	耐盐率、根长、茎鲜重、茎干重、根鲜重和叶绿素含量 Salt tolerance rate, root length, shoot fresh weight, shoot dry weight, root fresh weight, and chlorophyll content	65 QTLs	7.61%~27.84%	13	[75]
苗期;盐胁迫 Seedling stage; salt stress	505份自然群体 505 Accessions	928个与甘蓝型油菜耐盐性相关的性状 928 Traits associated with salt tolerance in *Brassica napus*	2814 SNPs	——	234	[68]
苗期;盐胁迫 Seedling stage; salt stress	300个$F_{2:3}$ 300 $F_{2:3}$ families	耐盐性等级 Salt-tolerance grade	12 QTLs	——	10	[69]
萌发期;盐胁迫 Germination stage; salt stress	202份自然群体 202 Accessions	相对发芽率 Relative germination rate	110 QTLs	——	8	

不足。水稻[70]、玉米[71]、小麦[72]等研究发现其耐盐碱机制主要是以排Na^+为主;油菜现有结果发现,其耐盐碱性更可能依赖根系形态、生物量维持、光合状态、渗透调节之间的综合协调,而不是单一主效排盐位点主导。

甘蓝型油菜耐盐碱性受多基因共同调控,聚合双亲有利等位基因有助于提高杂交种耐盐碱性。Chen等[73]发现,华油杂62整合了双亲的遗传特征,具有更多开放染色质区域,并利用有利等位基因响应盐胁迫,其基因表达以不完全显性和加性效应为主;双亲有利等位基因的互补与累积是油菜杂种耐盐碱优势的重要遗传基础。因此,筛选耐盐亲本并优化杂交组合,可提高耐盐碱杂交种选育效率。

6 总结与展望

油菜作为盐碱地利用的重要先锋作物,其耐盐碱机制研究已取得较大进展,其耐盐碱性受根系构型、离子稳态、组织耐受、代谢调节及根际互作等多层次共同调控。芸薹属多倍化为油菜提供了丰富的基因资源和较强的调控可塑性;在生理层面,油菜可通过苗期根系限制Na^+积累、后期加强地上部离子分配与组织耐受,并结合根系形态重塑、分泌代谢和根际微生物互作等多层次调控,形成区别于部分禾本科作物的适应策略。在遗传层面,油菜耐盐碱性表现出明显的多基因控制和发育阶段依赖特征,但关键主效基因及其调控网络仍有待深入解析。

现有研究主要集中于萌发期和苗期,对成熟期及产量形成阶段关注不足,大量QTL和候选基因也缺乏稳定的遗传学和田间验证。盐胁迫与高pH碱胁迫是否具有不同的核心调控机制,尚需进一步区分;此外,油菜与盐地碱蓬等耐盐植物之间的比较基因组和比较功能研究仍较薄弱。未来应结合多组学、基因编辑等技术,开展覆盖全生育期、多组织和多环境条件的系统研究;通过遗传定位、功能验证、调控网络解析和跨物种比较,整合QTL/GWAS定位、表观遗传分析及同源拷贝组合编辑,解析遗传变异、拷贝效应和表观调控对不同生育阶段耐盐碱性的贡献,有望鉴定油菜耐盐碱性的关键基因与核心调控节点,阐明其保守性和物种特异性,并为油菜及其他作物的耐盐碱遗传改良提供理论依据和基因资源。

在耐盐碱育种方面,应建立覆盖全生育期的耐盐、耐碱及盐碱复合胁迫评价体系,并以盐碱条件下的产量和稳产性作为核心指标;重点关注根系构型、Na^+积累与器官分配、K^+/Na^+稳态及组织耐受等关键性状,筛选稳定耐受种质。针对甘蓝型油菜异源多倍体特征,应进一步解析同源拷贝、亚基因组差异及有利单倍型效应,优先利用稳定的大效应位点,并结合多基因聚合、标记辅助选择和基因组选择提高育种效率。同时,应加强候选基因和优异材料在多点盐碱环境中的验证,推动耐盐碱基因由机制研究向品种改良转化。

参考文献:

[1] FAO. FAO's global status of salt-affected soils report 2024[EB/OL]. (2024-12-12). https://www.gstimes.in/faos-global-status-of-salt-affected-soils-report-2024/.

[2] 冯起, 尹鑫卫, 朱猛, 等. 统筹推进西北地区盐碱地综合治理利用:现状、挑战与对策建议[J/OL]. 中国科学院院刊, 2024, 39(12):2061-2073. DOI:10.16418/j.issn.1000-3045.20240702002.

[3] Yuan P, Wang J Q, Pan Y J, et al. Review of biochar for the management of contaminated soil: Preparation, application and prospect[J]. Sci Total Environ, 2019, 659: 473-490. DOI:10.1016/j.scitotenv.2018.12.400.

[4] 汪波, 文静, 张凤华, 等. 耐盐碱油菜品种选育及修复利用盐碱地研究进展[J]. 科技导报, 2021, 39(23): 59-64. DOI: 10.3981/j. issn. 1000-7857.2021.23.009.

[5] 万何平, 张浩, 余忆, 等. 油菜耐盐碱研究与应用[J/OL]. 中国农业科技导报, 2022, 24(12):59-67. DOI:10.13304/j.nykjdb.2022.0970.

[6] Dai R, Zhan N, Geng R D, et al. Progress on salt tolerance in *Brassica napus*[J]. Plants, 2024, 13(14): 1990. DOI:10.3390/plants13141990.

[7] Arias T, Beilstein M A, Tang M, et al. Diversification times among *Brassica* (Brassicaceae) crops suggest hybrid formation after 20 million years of divergence[J]. Am J Bot, 2014, 101(1): 86-91. DOI: 10.3732/ajb.1300312.

[8] Zandberg J D, Fernandez C T, Danilevicz M F, et al. The global assessment of oilseed *Brassica* crop species yield, yield stability and the underlying genetics[J]. Plants, 2022, 11(20): 2740. DOI: 10.3390/plants11202740.

[9] Zhang X M, Jia Q, Jia X, et al. *Brassica* vegetables: an undervalued nutritional goldmine[J]. Hortic Res, 2025, 12(2): uhae302. DOI:10.1093/hr/uhae302.

[10] Li X J, Wang F, Ta N, et al. The compositions, characteristics, health benefits and applications of anthocyanins in *Brassica* crops[J]. Front Plant Sci, 2025, 16:

1544099. DOI:10.3389/fpls.2025.1544099.

[11] Ton L B, Qayyum Z, Amas J, et al. Applications of CRISPR/Cas tools in improving stress tolerance in *Brassica* crops[J]. Front Plant Sci, 2025, 16: 1616526. DOI: 10.3389/fpls.2025.1616526.

[12] Muthusamy M, Lee S I. Abiotic stress-induced secondary metabolite production in *Brassica*: opportunities and challenges[J]. Front Plant Sci, 2023, 14: 1323085. DOI:10.3389/fpls.2023.1323085.

[13] Mohan V R, MacDonald M T, Abbey L. Impact of water deficit stress on *Brassica* crops: growth and yield, physiological and biochemical responses[J]. Plants, 2025, 14(13): 1942. DOI:10.3390/plants14131942.

[14] Lysak M A, Cheung K, Kitschke M, et al. Ancestral chromosomal blocks are triplicated in Brassiceae species with varying chromosome number and genome size[J]. Plant Physiol, 2007, 145(2): 402-410. DOI:10.1104/pp.107.104380.

[15] Lysak M A, Koch M A, Pecinka A, et al. Chromosome triplication found across the tribe Brassiceae[J]. Genome Res, 2005, 15(4): 516-525. DOI: 10.1101/gr.3531105.

[16] Wang T P, van Dijk A D J, Cai X, et al. *Brassica* diversity through the lens of polyploidy: genomic evolution, introgression, and homoeologous exchange[J]. Hortic Plant J, 2025, 11(5): 1777-1790. DOI: 10.1016/j.hpj.2025.08.002.

[17] Lu K, Wei L J, Li X L, et al. Whole-genome resequencing reveals *Brassica napus* origin and genetic loci involved in its improvement[J]. Nat Commun, 2019, 10(1): 1154. DOI:10.1038/s41467-019-09134-9.

[18] Chalhoub B, Denoeud F, Liu S Y, et al. Plant genetics. Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome[J]. Science, 2014, 345(6199): 950-953. DOI:10.1126/science.1253435.

[19] Song J M, Guan Z L, Hu J L, et al. Eight high-quality genomes reveal pan-genome architecture and ecotype differentiation of *Brassica napus*[J]. Nat Plants, 2020, 6(1): 34-45. DOI:10.1038/s41477-019-0577-7.

[20] Bird K A, Niederhuth C E, Ou S J, et al. Replaying the evolutionary tape to investigate subgenome dominance in allopolyploid *Brassica napus*[J]. New Phytol, 2021, 230(1): 354-371. DOI:10.1111/nph.17137.

[21] Lema M, Ali M Y, Retuerto R. Domestication influences morphological and physiological responses to salinity in *Brassica oleracea* seedlings[J]. AoB Plants, 2019, 11(5): plz046. DOI:10.1093/aobpla/plz046.

[22] Gulzar R M A, Munir R, Yi Z R, et al. Genome-wide identification of NHX gene family and effects of salicylic acid in regulating antioxidant activity as well as nutrients deposition under salt stress in three *Brassica* species[J]. BMC Plant Biol, 2025, 25(1): 740. DOI: 10.1186/s12870-025-06759-5.

[23] Li M D, Wang F, Ma J Y, et al. Comprehensive evolutionary analysis of *CPP* genes in *Brassica napus* L. and its two diploid progenitors revealing the potential molecular basis of allopolyploid adaptive advantage under salt stress[J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 873071. DOI: 10.3389/fpls.2022.873071.

[24] Lu S P, Fadlalla T, Tang S, et al. Genome-wide analysis of phospholipase D gene family and profiling of phospholipids under abiotic stresses in *Brassica napus*[J]. Plant Cell Physiol, 2019, 60(7): 1556-1566. DOI: 10.1093/pcp/pcz071.

[25] Chen J D, Wan H P, Zhao H X, et al. Identification and expression analysis of the xyloglucan transglycosylase/hydrolase (XTH) gene family under abiotic stress in oilseed (*Brassica napus* L.)[J]. BMC Plant Biol, 2024, 24(1): 400. DOI:10.1186/s12870-024-05121-5.

[26] Cui J Q, Hua Y P, Zhou T, et al. Global landscapes of the Na^+/H^+ antiporter (NHX) family members uncover their potential roles in regulating the rapeseed resistance to salt stress[J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(10): 3429. DOI:10.3390/ijms21103429.

[27] He S C, Yang S Q, Min Y C, et al. *Brassica napus BnaWIP2* transcription factor promotes seed germination under salinity stress by repressing ABA biosynthesis and signaling[J]. Crop J, 2025, 13(2): 444-455. DOI: 10.1016/j.cj.2025.02.003.

[28] 方艳, 岳出, 李洁, 等. 甘蓝型油菜*BnHY5*基因的表达模式及非生物胁迫响应分析[J]. 四川大学学报(自然科学版), 2020, 57(2): 391-399. DOI: 10.3969/j.issn.0490-6756.2020.02.029.

[29] Zhang H, Wang S S, Li O Q, et al. Genome-wide identification of alcohol dehydrogenase (ADH) gene family in oilseed rape (*Brassica napus* L.) and *BnADH36* functional verification under salt stress[J]. BMC Plant Biol, 2024, 24(1): 1013. DOI: 10.1186/s12870-024-05716-y.

[30] Fang Y J, Wang L, Liu K, et al. Genome-wide investigation of HD-ZIP gene family and functional characterization of *BnaHDZ149* and *BnaHDZ22* in salt and drought response in *Brassica napus* L[J]. Plant Sci, 2024, 346: 112130. DOI: 10.1016/j.plantsci.2024.112130.

[31] Zhang Y, Liu X, Shi Y J, et al. The B-box transcription factor *BnBBX22.A07* enhances salt stress tolerance by indirectly activating *BnWRKY33.C03*[J]. Plant Cell Envi-

ron, 2024, 47(12): 5424-5442. DOI: 10.1111/pce.15119.

[32] Li O Q, Zou M, Hou X F, et al. BnaGRP3 mediates salt tolerance *via* Na^+/K^+ homeostasis and BnaPIPs interactions in *Brassica napus* [J]. J Adv Res, 2026. DOI: 10.1016/j.jare.2026.01.018.

[33] Liu X Y, He L, Hu H B, et al. Dual regulation of DNA methylation orchestrates the saline-alkali stress response in salt-tolerant *Brassica napus*[J]. J Agric Food Chem, 2025, 73(42): 27099-27114. DOI: 10.1021/acs.jafc.5c08820.

[34] Kong F Z, Xiao Y F, Li J F, et al. Insights into the salt stress response of allotetraploid *Brassica napus* from epigenetic modification and expression changes[J]. Plant Stress, 2025, 18: 101016. DOI: 10.1016/j.stress.2025.101016.

[35] Arif M R, Islam M T, Robin A H K. Salinity stress alters root morphology and root hair traits in *Brassica napus* [J]. Plants, 2019, 8(7): 192. DOI: 10.3390/plants8070192.

[36] Li J, Yang Y Q. How do plants maintain pH and ion homeostasis under saline-alkali stress [J]. Front Plant Sci, 2023, 14: 1217193. DOI: 10.3389/fpls.2023.1217193.

[37] Wang C F, Han G L, Qiao Z Q, et al. Root Na^+ content negatively correlated to salt tolerance determines the salt tolerance of *Brassica napus* L. inbred seedlings[J]. Plants, 2022, 11(7): 906. DOI: 10.3390/plants11070906.

[38] Shelden M C, Munns R. Crop root system plasticity for improved yields in saline soils [J]. Front Plant Sci, 2023, 14: 1120583. DOI: 10.3389/fpls.2023.1120583.

[39] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 651-681. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.

[40] 王佳婕, 王正楠, Maria B, 等. 油菜和小麦响应盐碱胁迫的生理特性比较[J]. 作物学报, 2025, 51(5): 1215-1229. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2025.44129.

[41] 刘梅, 郑青松, 刘兆普, 等. 盐胁迫下氮素形态对油菜和水稻幼苗离子运输和分布的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2015, 21(1): 181-189. DOI: 10.11674/zwyf.2015.0120.

[42] van Zelm E, Zhang Y X, Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants[J]. Annu Rev Plant Biol, 2020, 71: 403-433. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050718-100005.

[43] Byrt C S, Platten J D, Spielmeyer W, et al. HKT1;5-like cation transporters linked to Na^+ exclusion loci in wheat, *Nax2* and *Kna1* [J]. Plant Physiol, 2007, 143(4): 1918-1928. DOI: 10.1104/pp.106.093476.

[44] Farooq M, Hussain M, Wakeel A, et al. Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management. A review[J]. Agron Sustain Dev, 2015, 35(2): 461-481. DOI: 10.1007/s13593-015-0287-0.

[45] Vázquez-Glaría A, Eichler-Löbermann B, Loiret F G, et al. Root-system architectures of two cuban rice cultivars with salt stress at early development stages [J]. Plants, 2021, 10(6): 1194. DOI: 10.3390/plants10061194.

[46] 孙鲁鹏, 杨洋, 王卫超, 等. 油菜苗期对盐碱胁迫的离子响应机制[J/OL]. 中国农业科技导报, 2023, 25(5): 46-54. DOI: 10.13304/j.nykjdb.2021.0835.

[47] Ren Y, Yan H, Ma A Y. Plant genomic and microbial interplay in the rhizosphere under salt stress: a review[J]. Front Plant Sci, 2025, 16: 1667328. DOI: 10.3389/fpls.2025.1667328.

[48] Kumar N, Haldar S, Saikia R. Root exudation as a strategy for plants to deal with salt stress: an updated review [J]. Environ Exp Bot, 2023, 216: 105518. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2023.105518.

[49] Wang H, Zhao S T, Qi Z X, et al. Regulation of root exudation in wheat plants in response to alkali stress[J]. Plants, 2024, 13(9): 1227. DOI: 10.3390/plants13091227.

[50] Li G G, Wang K X, Qin Q, et al. Integrated microbiome and metabolomic analysis reveal responses of rhizosphere bacterial communities and root exudate composition to drought and genotype in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Rice, 2023, 16(1): 19. DOI: 10.1186/s12284-023-00636-1.

[51] Wang C L, Wei X T, Wang Y M, et al. Metabolomics and transcriptomic analysis revealed the response mechanism of maize to saline-alkali stress[J]. Plant Biotechnol J, 2025, 23(12): 5397-5416. DOI: 10.1111/pbi.70292.

[52] Taheri S, Ronaghi A, Fasaei R G, et al. Co-ordination of root salinity and shoot zinc level with rhizosphere organic acid secretion in maize[J]. Rhizosphere, 2020, 14: 100197. DOI: 10.1016/j.rhisph.2020.100197.

[53] Jiang J H, Wei J F, Zhang B, et al. Integrating metabolomics and metagenomics reveals potential mechanism of rice root exudates in inhibiting nitrification in coastal saline soils[J]. Environ Res, 2026, 298: 124265. DOI: 10.1016/j.envres.2026.124265.

[54] Chen J X, Tang L, Guo W L, et al. Oxalic acid secretion alleviates saline-alkali stress in alfalfa by improving photosynthetic characteristics and antioxidant activity [J]. Plant Physiol Biochem, 2024, 208: 108475. DOI: 10.1016/j.plaphy.2024.108475.

[55] Sun L P, Zhang C H, Chen D J, et al. Metabolomics and physiological regulation processes unveil differential mechanisms underlying salt and alkali tolerance in roots of canola (*Brassica napus* L.) seedlings[J]. Ind Crops Prod, 2026, 242: 122886. DOI: 10.1016/j.indcrop.2026.122886.

[56] Cao Y H, Zhao X W, Nie G, et al. The salt-tolerance of perennial ryegrass is linked with root exudate profiles and microflora recruitment[J]. Sci Total Environ, 2024, 916: 170205. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.170205

[57] Laiq M, Azeem M A, Begum S, et al. Compositional shifts in rhizobacterial communities of *Brassica napus* under salinity stress[J]. Appl Soil Ecol, 2024, 195: 105258. DOI:10.1016/j.apsoil.2023.105258.

[58] Neshat M, Abbasi A, Hosseinzadeh A, et al. Plant growth promoting bacteria (PGPR) induce antioxidant tolerance against salinity stress through biochemical and physiological mechanisms[J]. Physiol Mol Biol Plants, 2022, 28(2): 347-361. DOI: 10.1007/s12298-022-01128-0.

[59] Swiontek Brzezinska M, Świątczak J, Wojciechowska A, et al. Consortium of plant growth-promoting rhizobacteria enhances oilseed rape (*Brassica napus* L.) growth under normal and saline conditions[J]. Arch Microbiol, 2022, 204(7): 393. DOI: 10.1007/s00203-022-03018-1.

[60] Kumar A, Singh S, Gaurav A K, et al. Plant growth-promoting bacteria: biological tools for the mitigation of salinity stress in plants[J]. Front Microbiol, 2020, 11: 1216. DOI:10.3389/fmicb.2020.01216.

[61] Zhang H L, Yu F F, Xie P, et al. A Gγ protein regulates alkaline sensitivity in crops[J]. Science, 2023, 379(6638): eade8416. DOI:10.1126/science.ade8416.

[62] Guo S Q, Chen Y X, Ju Y L, et al. Fine-tuning gibberellin improves rice alkali - thermal tolerance and yield[J]. Nature, 2025, 639(8053): 162-171. DOI: 10.1038/s41586-024-08486-7.

[63] Zhang Y, Li P, Zhang J, et al. Genome-wide association studies of salt tolerance at the seed germination stage and yield-related traits in *Brassica napus* L.[J]. IJMS, 2022, 23(24): 15892. DOI: 10.3390/ijms232415892.

[64] Yang T H, Zhou X Y, Cao Y, et al. Identification of genetic loci for salt tolerance in *Brassica napus* at the germination stage using a genome-wide association study[J]. Ind Crops Prod, 2024, 221: 119319. DOI:10.1016/j.indcrop.2024.119319.

[65] Lang L N, Xu A X, Ding J, et al. Quantitative trait locus mapping of salt tolerance and identification of salt-tolerant genes in *Brassica napus* L[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1000. DOI:10.3389/fpls.2017.01000.

[66] Wan H P, Chen L L, Guo J B, et al. Genome-wide association study reveals the genetic architecture underlying salt tolerance-related traits in rapeseed (*Brassica napus* L.)[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 593. DOI: 10.3389/fpls.2017.00593.

[67] Zhang G F, Peng Y, Zhou J Z, et al. Genome-wide association studies of salt-alkali tolerance at seedling and mature stages in *Brassica napus*[J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 857149. DOI:10.3389/fpls.2022.857149.

[68] Zhang G F, Zhou J Z, Peng Y, et al. High-throughput phenotyping-based quantitative trait loci mapping reveals the genetic architecture of the salt stress tolerance of *Brassica napus*[J]. Plant Cell Environ, 2023, 46(2): 549-566. DOI:10.1111/pce.14485.

[69] Zhang Y, Guo Z T, Chen X Q, et al. Identification candidate genes for salt resistance through quantitative trait loci-sequencing in *Brassica napus* L.[J]. J Plant Physiol, 2024, 294: 154187. DOI: 10.1016/j.jplph.2024.154187.

[70] 刘富远, 肖瑶, 徐雨青, 等. 水稻耐盐碱的分子机制和遗传改良研究进展[J/OL]. 生物工程学报, 2026, 42(1):1-23. DOI:10.13345/j.cjb.250511.

[71] Cao Y B, Zhang M, Liang X Y, et al. Natural variation of an EF-hand Ca^{2+}-binding-protein coding gene confers saline-alkaline tolerance in maize[J]. Nat Commun, 2020, 11(1): 186. DOI: 10.1038/s41467-019-14027-y.

[72] Wang M, Cheng J, Wu J H, et al. Variation in *TaSPL6-D* confers salinity tolerance in bread wheat by activating *TaHKT1;5-D* while preserving yield-related traits[J]. Nat Genet, 2024, 56(6): 1257-1269. DOI: 10.1038/s41588-024-01762-2.

[73] Chen J L, Zhang M Y, Zhang Q, et al. Hybrid epigenome unveils parental genetic divergence shaping salt-tolerant heterosis in *Brassica napus*[J]. New Phytol, 2025, 248(3): 1475-1490. DOI:10.1111/nph.70532.

[74] Zhang G F, Zhou J Z, Peng Y, et al. Genome-wide association studies of salt tolerance at seed germination and seedling stages in *Brassica napus*[J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 772708. DOI:10.3389/fpls.2021.772708.

[75] Zhang Y, Zhang Q, Wang H, et al. Discovery of common loci and candidate genes for controlling salt-alkali tolerance and yield-related traits in *Brassica napus* L.[J]. Plant Cell Rep, 2023, 42(6): 1039-1057. DOI: 10.1007/s00299-023-03011-y.

(责任编辑:郭学兰)