中国油料作物学报
Chinese Journal of Oil Crop Sciences
2026,48(5):53-63
doi:10.19802/j.issn.1007-9084.2026294

盐胁迫下甘蓝型油菜苗期根系性状的全基因组关联分析

张维,罗升,杨廷海,陈锋,周晓婴,付三雄,张洁夫,王晓东,沈悦*
(江苏省农业科学院,江苏 南京,210014)

摘要:土壤盐渍化是制约油菜生产的主要非生物胁迫因子,根系作为感知盐胁迫的首要器官,其构型与耐盐性密切相关。为解析盐胁迫下甘蓝型油菜根系性状的遗传机制,以202份甘蓝型油菜种质资源为材料,测定盐胁迫下相对根长、相对根表面积、相对根体积和相对根尖数4个性状,结合全基因组重测序数据,采用混合线性模型进行全基因组关联分析。结果表明,4个性状表型变异丰富且呈极显著正相关;共获得120个高置信度关联SNP,整合为70个候选区间,结合转录组与基因注释初步筛选到6个根系耐盐候选基因;经主成分分析和隶属函数综合评价,筛选出6份强耐盐种质。本研究为解析甘蓝型油菜根系耐盐分子机制提供了新位点和候选基因。

关键词:甘蓝型油菜;根系耐盐性;全基因组关联分析;候选基因;根系构型
中图分类号:S565.4　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1007-9084(2026)05-0053-11

Genome-wide association study of root traits in *Brassica napus* L. seedlings under salt stress

ZHANG Wei, LUO Sheng, YANG Ting-hai, CHEN Feng, ZHOU Xiao-ying, FU San-xiong, ZHANG Jie-fu, WANG Xiao-dong, SHEN Yue*
(*Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing* 210014, *China*)

Abstract: Soil salinization is a major abiotic stress restricting rapeseed production. As the primary organ sensing salt stress, root architecture is closely associated with salt tolerance. To dissect the genetic mechanism underlying salt tolerance in roots of *Brassica napus*, a natural population consisting of 202 *B. napus* accessions was used as material. 4 root salt-tolerance traits, including relative root length, relative root surface area, relative root volume and relative root tip number, were measured under salt stress. Combined with resequencing data, a mixed linear model was adopted to perform genome-wide association study. The results revealed abundant phenotypic variation in the 4 root traits, with extremely significant positive correlations observed among them. A total of 120 significantly associated single-nucleotide polymorphisms (SNPs) were detected, which were integrated into 70 candidate association intervals. 6 candidate genes responsible for root salt tolerance were ultimately selected by integrating transcriptomic data and gene functional annotation. Comprehensive evaluation of root salt tolerance was performed using principal component analysis and membership function, and 6 germplasm resources with strong salt tolerance were screened out. This study provides novel loci and candidate genes for dissecting the molecular genetic mechanism of root salt tolerance in *B. napus*.

Key words: *Brassica napus*; root salt tolerance; genome-wide association study; candidate genes; root architecture

土壤盐渍化是制约全球农业可持续发展的主要非生物胁迫因素之一。据2024年联合国粮农组织统计,全球盐碱地总面积已超过13.81亿公顷,约占耕地总面积的10.7%[1]。随着全球气候变化和不合理灌溉,这一比例仍在不断增长。我国盐碱地面积宽广,总面积约3670万公顷,其中约1230万公顷具备农业开发利用潜力[2]。伴随国内工业化与城镇化进程加快,人均耕地面积持续缩减,合理开发利

收稿日期:2026-08-31
基金项目:江苏省农业科技自主创新项目(CX(24)1003);国家现代农业产业技术体系(CARS-12)
作者简介:张维(1986-),女,副研究员,硕士,主要从事油菜种质创新与遗传育种研究,E-mail: 20130032@jaas.ac.cn
* 通讯作者:沈悦(1986-),女,副研究员,博士,主要从事油菜种质创新与遗传育种研究,E-mail: syjaas@163.com

用盐碱地已成为保障我国粮油安全的重要途径。

油菜是我国第一大油料作物,菜籽油产量占国产植物油总产量的50%左右,在保障我国食用油供给安全上具有举足轻重的地位[3]。研究表明,油菜属于中度耐盐作物,对盐碱环境具有一定的适应能力[4]。由此可见,系统解析油菜耐盐分子调控机制、发掘耐盐关键基因并创制耐盐新品种,对扩大油菜盐碱适种区域、提高油菜总产量、筑牢国家油料安全屏障具有重要战略价值。

油菜耐盐性属于数量性状,受多基因控制且易受环境因素影响,解析其遗传机制主要依赖数量性状位点(quantitative trait locus,QTL)定位、全基因组关联分析(genome-wide association study,GWAS)及多组学技术。在QTL定位方面,国内外学者利用不同遗传群体开展了大量研究。Lang等以耐盐与盐敏感品系杂交构建的$F_{2:3}$群体为材料,在200 mmol/L NaCl处理下对10项耐盐相关性状进行测定,共检测到45个耐盐性QTL[5];侯林涛等利用GH06与P174衍生的重组自交系群体,经1.6% NaCl溶液连续处理25 d后,测定叶片和根系的干、鲜重,定位到19个耐盐性QTL[6];蒙姜宇等基于Express和SWU07为亲本构建的双单倍体群体,鉴定盐胁迫下幼苗的根长、鲜重和萌发率,定位到12个耐盐QTL[7]。在GWAS研究方面,随着高通量测序技术的发展,自然群体关联分析已成为挖掘耐盐基因的重要手段。Wassan等评估了228个甘蓝型油菜品系在盐胁迫下的发芽率、根长、芽干重及种子活力指数等4个幼苗性状,通过GWAS获得了142个与耐盐性密切相关的单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism,SNP)[8];Zhang等对505份甘蓝型油菜萌发期和苗期的发芽率、叶面积、脯氨酸含量等16个耐盐指标进行GWAS分析,共定位到31个盐胁迫相关QTL,并在萌发期和苗期分别鉴定到177个和228个候选基因,其中*BnCKX5*和*BnERF3*两个候选基因的过表达增强了萌发期对盐胁迫的敏感性[9];黄紫红等对350份油菜种质进行盐胁迫处理,综合萌发势、萌发率、根长比等性状,检测到128个显著关联SNP,筛选获得21个候选基因[10]。Yang等调查了202份油菜种质资源在不同盐浓度下的相对发芽率并进行GWAS,筛选得到8个候选基因[11]。近年来,多组学技术的兴起为油菜耐盐机制研究提供了新的视角。转录组学研究表明,油菜在盐胁迫早期主要激活氧化胁迫和碳水化合物代谢相关基因,晚期则富集跨膜转运、氨基酸代谢及细胞壁重塑等通路,ERF、MYB、NAC、WRKY、bHLH等转录因子家族在耐盐调控中扮演重要角色[12]。代谢组学研究揭示,三羧酸循环、脯氨酸代谢、肌醇代谢、碳水化合物代谢及氧化还原相关代谢物在盐胁迫响应中发生显著变化[13]。Yu等则利用iodo TMT氧化还原蛋白质组学技术,在盐胁迫甘蓝型油菜幼苗中鉴定到912个蛋白的1821个半胱氨酸次磺酸化修饰位点,差异修饰蛋白主要参与光合作用和糖酵解等代谢过程[14]。这些多组学研究的整合分析,为系统解析油菜耐盐分子调控网络提供了重要的数据支撑。

尽管油菜耐盐性研究已取得诸多进展,但现有研究多集中于萌发期耐盐指标、苗期地上部形态及整株生物量等综合性状,针对盐胁迫下根系构型性状的系统遗传解析仍相对匮乏。根系作为植物最先接触土壤盐分的器官,不仅承担着水分和养分吸收的重要功能,同时也是感知盐胁迫并启动防御响应的前端部位,根系构型参数的变化直接关系到植株整体的耐盐表现[15],然而根系耐盐调控的分子遗传机制尚不完全清楚。根系构型指根系各组分在空间中的分布格局,主要包括主根与侧根的伸长、侧根发生(起始、密度)等性状[16]。不同根系构型性状的遗传调控存在分化:拟南芥中控制侧根生长的位点对主根伸长基本无效应[17],油菜中主根长、侧根发生与侧根密度相关QTL亦分布于不同染色体区段[18,19],表明根伸长与根尖发生受相对独立的遗传机制调控。本研究以202份甘蓝型油菜种质资源构成的自然群体为材料,对盐胁迫下相对根长(relative root length,RL)、相对根表面积(relative root surface area,RSA)、相对根体积(relative root volume,RV)和相对根尖数(relative root tip number,RTN)等4个根系构型性状进行全基因组关联分析,旨在鉴定与盐胁迫下根系构型显著关联的SNP位点及关键候选基因,并筛选强耐盐根系构型种质,研究结果将为阐明油菜根系耐盐的分子机制提供理论依据,同时为油菜耐盐分子育种提供重要的基因及种质资源。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究以江苏省农业科学院油菜遗传育种团队搜集保存的202份油菜种质资源构建的关联分析群体(CF群体)为材料。群体中的油菜均为半冬性甘蓝型油菜,遗传多样性丰富。前期研究已对该群体进行了20倍深度重测序,共获得6 093 649个SNP

与996 252个插入缺失标记(Indel)。当连锁不平衡(linkage disequilibrium,LD)系数r^2 = 0.2时,全基因组LD平均衰减距离为90.3 kb[20]。

1.2 盐胁迫处理

每份材料选取30粒饱满种子,依次用75%酒精浸泡2 min、2%次氯酸钠浸泡10 min、无菌去离子水冲洗3次。铺置两层滤纸于直径9 cm培养皿中,加入8 mL 1/2霍格兰营养液,将种子点播至培养皿中。萌发7 d后,处理组和对照组分别选取5株长势一致的幼苗转移至水培箱中(41 cm×27.5 cm×14 cm,潍坊金农生物科技有限公司,山东潍坊),箱内装有8 L 1/2霍格兰营养液,每周更换一次营养液,持续培养2周至四叶期。随后,处理组更换为8 L含257 mmol/L NaCl的1/2霍格兰营养液,对照组更换等量不含NaCl的1/2霍格兰营养液,持续培养2周,每周更换一次处理液。该盐浓度(257 mmol/L NaCl)参照本团队前期苗期耐盐GWAS研究[21]并结合预试验确定,在此浓度下群体根系表型分化明显、幼苗可正常存活,可较好地反映盐胁迫适应响应。试验设置3次生物学重复。试验在江苏省农业科学院经济作物研究所培养室中进行,昼夜温度25℃/16℃,光照周期16 h光照/8 h黑暗,相对湿度50%~60%。

1.3 盐胁迫下根系构型性状的数据采集与分析

每个处理选取3株幼苗,剪去地上部,利用植物根系分析仪(LA-S,杭州万深检测科技有限公司,浙江杭州)测量植株的根长、根表面积、根体积及根尖数,以处理组比对照组分别作为相对根长(RL)、相对根表面积(RSA)、相对根体积(RV)、相对根尖数(RTN)。各性状计算方式如下:

RL = 处理组/对照组根长×100%

RSA = 处理组/对照组根表面积×100%

RV = 处理组/对照组根体积×100%

RTN = 处理组/对照组根尖数×100%

利用Excel 2021软件统计各性状的最大值与最小值,并计算均值、标准差和变异系数等统计量以评估表型变异。

1.4 根系耐盐性综合评价与耐盐种质筛选

采用Origin 2024软件对202份种质资源的RL、RSA、RV及RTN等4个根系耐盐性状进行主成分分析。计算每份种质资源各综合指标(comprehensive index,CI)的隶属函数值($u\left(X_j\right)=\frac{X_j-X_{\min}}{X_{\max}-X_{\min}}$)及权重($w_j=\frac{p_j}{\sum_{j=1}^{n}p_j}$),进一步得到该种质的根系耐盐性综合评价值($D=\sum_{j=1}^{n}\left[u\left(X_j\right)\times w_j\right]$)[22]。其中$u(X_j)$为第j个CI的隶属函数值,$X_j$表示第$j$个CI值,$X_{max}$、$X_{min}$分别为该CI的最大值、最小值。$w_j$表示第$j$个CI的权重,$p_j$为第$j$个CI的贡献率,$n$为CI的数量。$D$值为根系耐盐性的综合评价值,$D$值越大表明该种质根系耐盐性越强。

1.5 全基因组关联分析

基于CF群体全基因组重测序数据与盐胁迫下4个根系构型性状数据,采用GEMMA混合线性模型开展GWAS,加入亲缘关系矫正和群体分层矫正。其中亲缘关系矫正利用GEMMA计算得出,群体分层矫正采用主成分分析法。利用GEC软件计算有效独立SNP数量并计算Bonferroni校正P值,确定显著性阈值。本CF群体Bonferroni校正后显著性阈值为5.16[20]。依据此显著性阈值筛选与盐胁迫下根系构型性状关联的SNP位点。

1.6 候选基因的初步筛选

筛选在2次以上重复中稳定检测出的关联SNP位点认定为高置信度关联位点,并将物理距离小于全基因组LD平均衰减距离的SNP合并为同一候选区间,将位点上下游90.3 kb区间设置为候选关联区间,筛选区间内SNP数量大于5的候选区间作为本研究的关键候选区间。根据基因组注释信息及团队前期的盐胁迫下根系的转录组测序结果,对关键候选区间内的候选基因进行初步筛选。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下根系的表型变异

经过2周的盐胁迫处理,处理组与对照组的根长、根表面积、根体积及根尖数均呈现显著差异。盐胁迫下根长、根表面积、根体积整体呈下降趋势,而多数油菜种质的根尖数显著升高。相对根尖数(RTN)均值为133.94%~134.26%,最高可达272.91%(表1)。对各性状的处理组与对照组的相对值进行统计分析,4个性状均呈现出丰富的表型变异。以RL为例,3次生物学重复的数值分布范围为28.06%~99.88%,变异系数26.26%~26.59%(表1)。RL、RSA、RV及RTN4个性状的数值均符合正态分布(图1),适用于GWAS分析。

2.2 盐胁迫下根系构型性状间的相关性分析

相关性分析结果表明,4个性状之间均存在极显著正相关(P<0.001)(图1)。其中RSA与RL、RV之间的相关性最强,相关系数分别为0.902和0.820。RTN与其他3个性状之间的相关性相对较

表1 盐胁迫下CF群体根系性状的统计分析

Table 1 Statistical analysis of root traits of CF population under salt stress

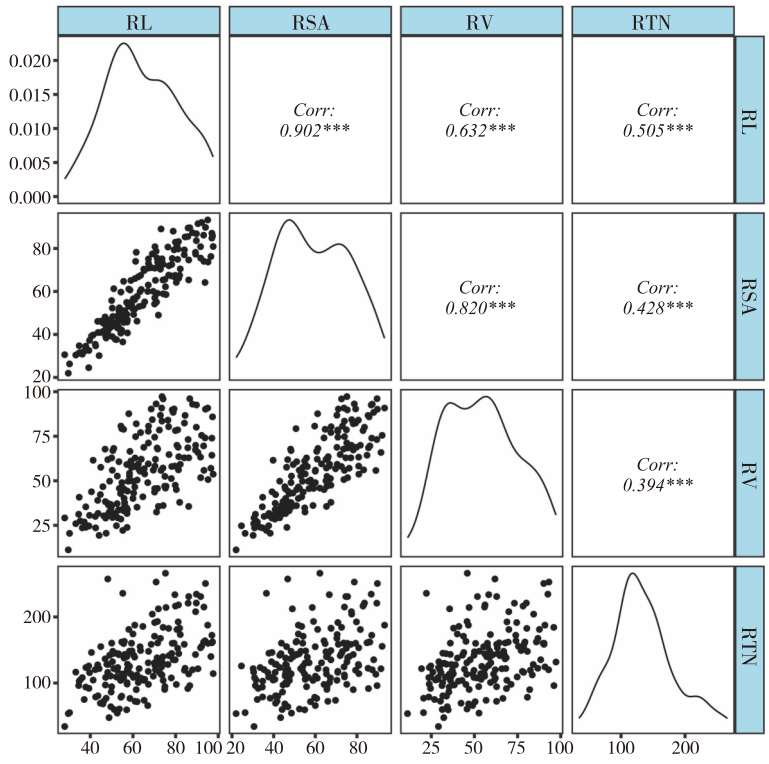
性状 Trait	重复 Replicate	最大值 Max /%	最小值 Min /%	平均值 Mean /%	标准差 Standard deviation /%	变异系数 CV /%
RL 相对根长	1	98.34	28.06	64.14	17.06	26.59
	2	99.55	27.61	64.35	16.90	26.26
	3	99.88	27.98	64.00	16.96	26.50
RSA 相对根表面积	1	95.85	7.10	59.30	18.02	30.38
	2	99.79	24.01	59.10	17.15	29.02
	3	93.03	19.83	58.91	17.42	29.57
RV 相对根体积	1	99.19	10.93	54.60	20.73	37.97
	2	98.95	12.74	54.19	20.86	38.50
	3	99.71	10.02	54.59	20.61	37.75
RTN 相对根尖数	1	262.33	34.62	134.13	45.63	34.02
	2	264.78	33.88	134.26	46.43	34.58
	3	272.91	34.12	133.94	46.48	34.70

弱,相关系数分别为0.505(RTN与RL)、0.428(RTN与RSA)及0.394(RTN与RV)。

2.3 全基因组关联分析

利用前期CF群体的全基因组重测序结果,采用混合线性模型对4个根系耐盐性状进行GWAS分析。将高于显著性阈值($-\log_{10}(P)=5.16$)的SNP列为关联SNP(图2),并将物理距离小于全基因组LD平均衰减距离(90.3 kb,$r^2=0.2$)的SNP合并,得到每个性状的候选关联区间。

对RL的GWAS共检测到157个关联SNP,其中26个在2次以上重复中稳定检出,认定为高置信度关联位点(表2),主要分布于C01(9个)、C02(4个)、C05(3个)、A01(3个)等10条染色体上。单个SNP表型解释率为2.14%~3.04%。C亚基因组上的SNP(19个)明显多于A亚基因组(7个)。将相邻的SNP整合,共获得22个候选关联区间。



注/Note: ***: $P<0.001$

图1 根系耐盐性状间的相关性

Fig. 1 Correlation of root salt-tolerance traits

对RSA的GWAS共检测到205个关联SNP,其中38个为高置信度关联位点(表2),主要分布于A10(8个)、A02(6个)、C09(6个)、A05(5个)等10条染色体上。单个SNP表型解释率为2.14%~2.75%。将相邻的SNP整合,共获得18个候选关联区间。其中A10染色体上的8个SNP聚集在候选区间23 945 233~24 126 713,A02染色体上的5个SNP聚集在候选区间35 129 847~35 347 540。

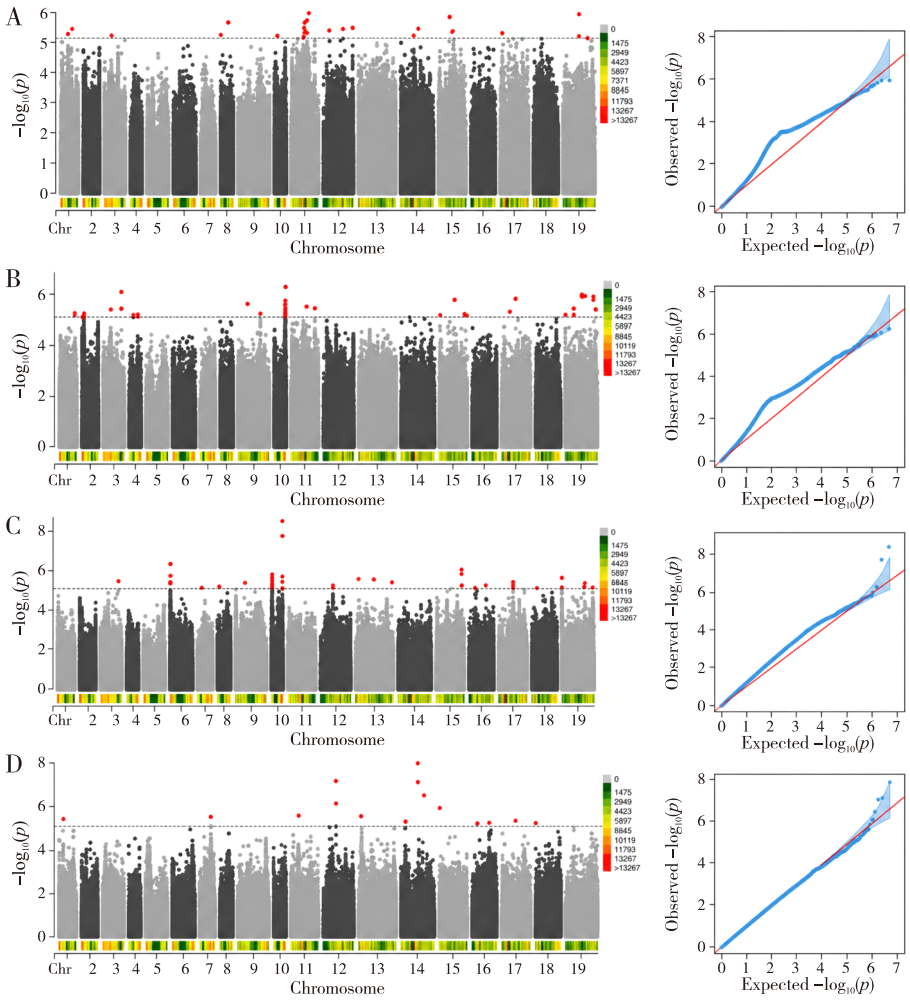
对RV的GWAS共检测到205个关联SNP,其中44个为高置信度关联位点(表2),主要分布于A10(14个)、C02(8个)、C09(6个)、C05(5个)等10条染色体上。单个SNP表型解释率为2.15%~3.89%。将相邻的SNP整合,共获得23个候选关联区间。其中A10染色体上的10个SNP聚集在候选区间2 213 655~2 407 037,C02染色体上的8个SNP聚集在候选区间27 329 638~27 513 789。

对RTN的GWAS共检测到25个关联SNP,其中18个为高置信度关联位点(表2),主要分布于C04(4个)、A07(3个)、C03(3个)等9条染色体上。单个SNP表型解释率为2.15%~3.58%。将相邻的SNP整合,共获得13个候选关联区间。

经综合统计,4个性状共检测到126个关联位点、76个候选关联区间,其中6个位点及6个候选区间在2个性状中被重复检测到;去除重复后,共获得120个高置信度关联位点与70个候选关联区间。共享位点与性状特异位点并存,提示盐胁迫下不同根系构型性状的遗传基础可能既有重叠,又各有其特异的调控位点。

2.4 候选基因的初步筛选

为降低假阳性关联,仅将包含5个以上显著SNP的区间确定为关键候选区间,包括:与RSA关联的A02(35 129 847~35 347 540)和A10(23 945 233~



注:A:RL;B:RSA;C:RV;D:RTN;黑色虚线代表$-\log_{10}(P)=5.16$的显著性阈值

Note: A: RL; B: RSA; C: RV; D: RTN. The black dashed line represents the significance threshold of $-\log_{10}(P)=5.16$

图2 盐胁迫下根系构型的全基因组关联分析

Fig. 2 Genome-wide association study of root architecture under salt stress

表2 基于GWAS的根系耐盐高置信度关联位点

Table 2 High-confidence association loci for root salt-tolerance based on GWAS

性状 Trait	染色体 Chromosome	物理位置 Physical position	SNP数量 Number of SNP
RL	A01	15 900 430~16 081 030	1
	A01	24 646 964~24 827 564	1
	A03	14 932 423~15 114 498	3
	A08	15 904 263~16 084 863	1
	A10	6 649 640~6 830 240	1
	C01	27 384 112~27 564 712	1
	C01	28 539 285~28 719 885	1
	C01	28 882 106~29 062 706	1
	C01	31 197 139~31 377 739	1
	C01	33 109 271~33 289 871	1
	C01	33 913 659~34 094 259	1
	C01	37 217 140~37 397 740	1
	C02	14 184 312~14 364 912	1
	C02	43 470 969~43 651 569	1
	C02	62 963 120~63 148 763	2
	C04	29 087 356~29 267 956	1
	C04	38 330 548~38 511 148	1
	C05	24 291 691~24 472 291	1
	C05	29 084 777~29 265 377	1
	C05	31 696 070~31 876 670	1
	C07	5 049 716~5 230 316	1
	C09	34 141 222~34 321 904	2
RSA	A02	1 364 333~1 544 933	1
	A02	35 129 847~35 347 540	5
	A03	16 142 868~16 325 626	3
	A03	37 850 867~38 031 499	2
	A09	47 131 679~47 312 286	2
	A10	23 945 233~24 126 713	8
	C01	6 252 913~6 433 513	1
	C01	25 214 878~25 395 478	1
	C01	33 109 271~33 289 871	1
	C01	50 102 355~50 282 955	1
	C03	6 616 917~6 797 517	1
	C04	49 689 124~49 869 725	2
	C05	22 494 782~22 675 382	1
	C05	53 546 859~53 727 460	2
	C07	28 593 430~28 774 030	1
	C09	34 570 494~34 751 101	2
	C09	41 533 594~41 714 194	1
	C09	59 091 840~59 272 443	3
RV	A03	16 326 299~16 506 899	1
	A03	37 850 867~38 031 467	1
	A06	948 819~1 129 419	1
	A09	21 183 814~21 364 414	1
	A09	53 382 200~53 562 800	1
	A10	2 213 655~2 407 037	10
	A10	24 344 753~24 558 384	4
	C02	27 329 638~27 513 789	8
	C03	6 616 917~6 797 517	1
	C03	65 569 456~65 750 056	1
	C03	76 855 330~77 035 930	1
	C05	32 461 271~32 641 871	1
	C05	44 619 457~44 800 057	1
	C05	53 546 859~53 727 460	2
	C05	54 609 761~54 790 361	1
	C06	16 697 421~16 878 021	1
	C06	35 658 192~35 838 792	1
	C08	10 075 575~10 256 175	1
	C09	1~109 695	2
	C09	41 533 594~41 714 194	1
	C09	46 180 118~46 360 718	1
	C09	47 973 319~48 153 919	1
	C09	64 947 642~65 128 242	1
RTN	A01	9 804 417~9 985 192	2
	A07	22 994 331~23 174 931	1
	A07	24 266 365~24 446 971	2
	C01	16 629 929~16 810 529	1
	C02	27 402 484~27 583 092	2
	C03	5 679 271~5 859 871	1
	C03	6 840 918~7 023 839	2
	C04	35 742 804~35 923 407	2
	C04	49 085 925~49 266 525	1
	C04	9 690 243~9 870 843	1
	C05	1 068 716~1 249 316	1
	C06	38 956 469~39 137 069	1
	C08	416 814~597 414	1

24 126 713),以及与RV关联的A10(2 213 655~2 407 037)和C02(27 329 638~27 583 092)。

本团队前期对盐胁迫处理(处理方式同1.2)后3 h、12 h、24 h的CF4(关联分析群体中的耐盐种质)与CF39(关联分析群体中的不耐盐种质)的根系进行了转录组测序(数据未公布),比较处理组与对照组基因表达差异,用于辅助初步筛选盐胁迫早期响应相关候选基因。根据转录组结果并结合基因功能注释信息,从关键候选区间内初步筛选获得6个候选基因,这些基因的拟南芥同源基因具有细胞壁

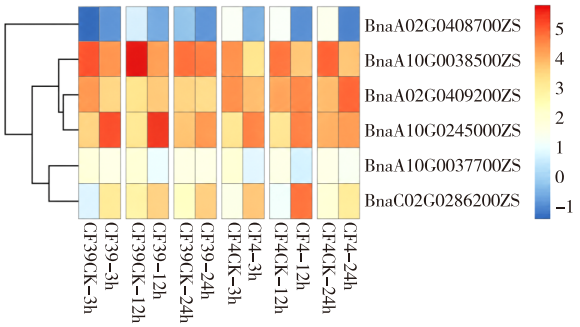


图3 候选基因盐胁迫下的表达热图

Fig. 3 Heat map of candidate genes expression under salt stress

代谢、信号转导及转录调控等功能(表3),在盐处理后3 h、12 h、24 h中的一个或多个时间点,处理组和对照组的基因表达量有显著差异(图3),表明这6个候选基因在盐胁迫早期即受到显著的转录调控,能够快速响应盐胁迫。

2.5 根系耐盐种质的筛选

通过对4个根系耐盐性状进行主成分分析,3个重复中,前2个主成分的累积贡献率均超过80%(表4),表明这两个主成分可涵盖4个性状的绝大部分信息,可作为根系耐盐性的综合指标(CI)。计算每份油菜种质各CI的隶属函数值,并根据贡献率大小,计算其权重。根据隶属函数值和权重,计算每份油菜种质的综合评价值(*D*值)(附表1)。以*D*值评价各种质的根系耐盐性,筛选出6份根系强耐盐种质(图4),包括:CF41(0.931±0.012)、CF37(0.888±0.013)、CF47(0.841±0.015)、CF110

表3 全基因组关联分析获得的根系耐盐相关候选基因

Table 3 Root salt-tolerance candidate genes screened by GWAS

候选基因 Candidate gene	位置 Position	拟南芥同源基因 Homologous	基因名 Short name	功能 Function
BnaA10G0037700ZS	2 270 065~2 272 348	AT1G05470	CVP2	编码肌醇多磷酸5′磷酸酶(5PTase),参与叶片与子叶维管组织细胞分化;属于I型5PTase,可水解IP3、IP4的磷酸基团;cvp2通过调控PIP2稳态影响原生韧皮部分化与根系构型 Encodes inositol polyphosphate 5′-phosphatase (5PTase) involved in differentiation of vascular tissues in leaves and cotyledons; belongs to type I 5PTase capable of hydrolyzing phosphate groups from IP3 and IP4; cvp2 modulates protophloem differentiation and root system architecture by regulating PIP2 homeostasis
BnaA10G0038500ZS	2 325 301~2 328 253	AT1G05570	CalS1, GSL6	编码胼胝质合酶1催化亚基,属于糖基转移酶48家族(GT48) Encodes catalytic subunit of callose synthase 1, belonging to glycosyltransferase family 48 (GT48)
BnaC02G0286200ZS	27 376 602~27 378 048	AT1G75280		推定异黄酮还原酶,与拟南芥异黄酮还原酶同源蛋白P3(SP:P52577)序列一致;含有异黄酮还原酶保守结构域PF02716,参与氧化胁迫响应;其mRNA具备胞间移动特性 Putative isoflavone reductase sharing sequence identity with *Arabidopsis thaliana* isoflavone reductase-like protein P3 (Swiss-Prot: P52577); contains conserved isoflavone reductase domain (PF02716) and participates in oxidative stress response; its mRNA exhibits intercellular movement
BnaA02G0408700ZS	35 219 494~35 223 356	AT5G64440	FAAH	AtFAAH(脂肪酸酰胺水解酶)可水解N-酰基乙醇胺(NAE),生成乙醇胺与游离脂肪酸,调控植物内源NAE含量;NAE的消耗参与植物生长调控,其mRNA具备胞间移动特性 AtFAAH (fatty acid amide hydrolase) hydrolyzes N-acylethanolamines (NAEs) to produce ethanolamine and free fatty acids, thereby regulating endogenous NAE levels; NAE depletion is involved in modulation of plant growth, and its mRNA exhibits intercellular movement
BnaA02G0409200ZS	35 249 274~35 252 857	AT5G64570	BXL4, XYL4	编码隶属于糖苷水解酶3家族的β-D-木糖苷酶 Encodes a β-D-xylosidase belonging to glycoside hydrolase family 3
BnaA10G0245000ZS	23 970 383~23 973 291	AT5G10100	TPPI	推定海藻糖-6-磷酸磷酸酶I(TPPI)催化海藻糖-6-磷酸转化为海藻糖,参与海藻糖代谢通路 Putative trehalose-6-phosphate phosphatase I (TPPI) that catalyzes the conversion of trehalose-6-phosphate to trehalose, participating in trehalose metabolic pathway

表4 各综合指标的系数及贡献率

Table 4 Coefficients and contribution rates of comprehensive indices

项目 Item	重复1 Replicate 1		重复2 Replicate 2		重复3 Replicate 3	
	CI1	CI2	CI1	CI2	CI1	CI2
特征值 Eigen value	2.845	0.697	2.855	0.712	2.845	0.711
方差贡献率 Variance contribution rate /%	71.120	17.420	71.370	17.790	71.14	17.770
权重 Weight	0.803	0.197	0.800	0.200	0.800	0.200
RL1	0.540	−0.074	0.541	−0.072	0.536	−0.051
RSA1	0.560	−0.282	0.561	−0.276	0.561	−0.275
RV1	0.498	−0.302	0.502	−0.294	0.505	−0.316
RTN1	0.383	0.908	0.374	0.912	0.377	0.906



图4 盐胁迫及对照条件下6份根系强耐盐种质的根系表型

Fig. 4 Root phenotypes of 6 strong root salt-tolerant germplasm under salt-stress and control conditions

(0.839±0.018)、CF166(0.833±0.014)及CF22(0.824±0.065)。

3 讨论与结论

根系是植物最先感知土壤盐分的器官,也是盐胁迫损伤的首要靶点。盐胁迫下,植物根系通过调整构型(包括根长、根表面积、根体积和侧根数等)来适应高盐环境,这些形态学改变是根系耐盐性的直观体现[15,23]。本研究以202份遗传多样性丰富的甘蓝型油菜构成的自然群体为材料,对盐胁迫下RL、RSA、RV和RTN等4项根系耐盐性状进行全基因组关联分析。表型变异分析表明,4个根系耐盐性状在CF群体中均表现出广泛的表型变异,变异系数介于26.26%~38.50%之间,表明该群体在根系耐盐性上具有较高的遗传多样性,为全基因组关联分析提供了良好的遗传基础。相关性分析显示,4个性状之间均呈极显著正相关,其中RSA与RL、RV的相关系数分别达0.902和0.820,表明根表面积、根长和根体积可能存在共同的遗传调控基础;RTN与其余3个性状的相关性相对较弱(r = 0.394~0.505),表明根尖数的遗传调控机制存在特异性,这与根系发育中主根伸长与侧根发生受不同遗传通路调控的研究结果相吻合[17-19]。水培盐胁迫下油菜根长等伸长相关性状受抑制,但多数油菜品系的根尖数显著升高,RTN最高可达272.91%。表明盐胁迫抑制油菜根系伸长的同时,植株可通过增加根数来维持根系生长,以此响应盐胁迫。

通过全基因组关联分析,共鉴定到120个高置信度关联SNP,合并得到70个候选关联区间。值得关注的是,RL性状中C亚基因组上的关联SNP(19个)显著多于A亚基因组(7个),暗示C基因组在根系伸长的盐胁迫应答中可能发挥更为重要的作用。而在本团队前期研究中,该群体在苗期水培盐胁迫下,共检测到1310个与8项耐盐性状显著关联SNP;其中70.99%(930个)分布于A亚基因组,29.01%

(380个)分布于C亚基因组[21]。反映了甘蓝型油菜这个异源四倍体物种中A、C两个亚基因组在胁迫应答过程中存在功能分化。

根系应答盐胁迫的机制涉及多个层面。在解剖结构层面,内皮层凯氏带的木质化与栓质化是阻断Na^+质外体旁路进入中柱的关键屏障[24]。耐盐基因型往往通过提前或增强凯氏带发育来限制盐分进入维管系统,从而减轻地上部离子毒害。在生理层面,根系通过渗透调节、离子区隔化和活性氧清除等机制维持细胞稳态[25]。在分子层面,盐胁迫信号经感知后触发多条信号通路,包括磷脂酰肌醇信号、ABA信号、茉莉酸信号等,共同调控根系生长与胁迫应答的平衡[25]。本研究初步筛选获得的6个可能与根系耐盐性相关的候选基因主要包含细胞壁代谢、信号转导及转录调控等功能类别。其中,*BnaA02G0409200ZS*在拟南芥中的同源基因*BXL4*定位于质外体,兼具β-木糖苷酶和α-阿拉伯糖苷酶活性,参与细胞壁半纤维素侧链的修饰与重塑[26]。转录组差异分析结果显示,在耐盐种质CF4中,盐处理12 h和24 h后,*BnaA02G0409200ZS*的表达量显著升高,而在不耐盐种质CF39中,处理组和对照组差异不显著。据此推测,甘蓝型油菜中该基因可能通过改变细胞壁物理特性,影响根系对盐胁迫的适应性,但其在盐胁迫应答中的具体功能仍有待验证。*BnaA02G0408700ZS*编码脂肪酸酰胺水解酶,拟南芥中同源基因*FAAH*通过降解N-酰基乙醇胺(NAEs)调控脂质信号通路;NAE的脂氧合酶代谢产物9-NAE-H(P)OD对根伸长具有显著的抑制效应,且该过程与ABA信号通路存在协同互作[27]。转录组差异分析结果显示,在耐盐种质CF4中,盐处理3 h、12 h和24 h后,*BnaA02G0408700ZS*的表达量均显著降低,而在不耐盐种质CF39中,处理组和对照组差异不显著。FAAH-NAE-ABA调控模块是否在甘蓝型油菜盐胁迫应答中发挥作用,仍有待进一步验证。*BnaA10G0037700ZS*的拟南芥同源基因*CVP2*编码肌醇多磷酸5′-磷酸酶,拟南芥中*CVP2*通过水解细胞膜信号磷脂磷脂酰肌醇-4,5-二磷酸(PIP_2),参与磷脂酰肌醇信号稳态调控。功能缺失突变会导致原生韧皮部分化异常,并系统性地改变整个根系构型[28]。转录组结果显示,在耐盐种质CF4中,盐处理3 h后,*BnaA10G0037700ZS*的表达量显著降低,之后恢复正常。由此推测,在盐胁迫的前期,*BnaA10G0037700ZS*可能通过磷脂酰肌醇信号,参与盐胁迫下根系构型的重塑,其具体机制有待进一步验证。*BnaA10G0038500ZS*编码胼胝质合酶1催化亚基,在拟南芥中,胼胝质合酶CalS1和CalS8催化胞间连丝胼胝质合成,调控胞间通透性,从而影响植物对生物胁迫和非生物胁迫的应答[29]。转录组测序结果显示,在盐处理3 h、12 h和24 h后,CF39和CF4中*BnaA10G0038500ZS*的表达量均显著降低。据此推测该基因可能参与甘蓝型油菜盐胁迫应答,其具体功能有待进一步验证。*BnaA10G0245000ZS*编码海藻糖-6-磷酸磷酸酶I,拟南芥中的同源基因*AtTPPI*通过调控气孔开度和优化根系构型提高植株抗旱性,其表达受ABA信号通路中ABF1、ABF2和ABF4转录因子的直接调控[30]。转录组测序结果显示,在盐处理3 h和12 h后,CF39和CF4中*BnaA10G0245000ZS*的表达量均显著增加,其在甘蓝型油菜耐盐性中的功能及调控机制有待深入研究。*BnaC02G0286200ZS*的拟南芥同源基因*AT1G75280*推定编码异黄酮还原酶,参与氧化胁迫响应[31]。转录组测序结果显示,在盐处理3 h、12 h和24 h后,CF39和CF4中*BnaC02G0286200ZS*的表达量均显著增加,推测该基因可能参与甘蓝型油菜盐胁迫下的氧化损伤响应,其具体功能有待进一步验证。经核查,本研究初步筛选出的候选基因多涉及细胞壁代谢、脂质信号等过程,与已知SOS通路[32]、HKT家族[33]等离子稳态耐盐通路基因功能类别不同,候选区间内未检出此类已知耐盐基因,可能与离子稳态基因在自然群体中效应有限,且其调控与根系构型分属不同生理层面有关。

本研究基于根系耐盐相关性状的主成分-隶属函数分析筛选得到CF41、CF37、CF47、CF110、CF166、CF22共6份强耐盐甘蓝型油菜种质。结合本团队前期基于地上部、地下部生物量指标的耐盐评价结果[17],CF110和CF166在两套评价体系中均表现优异,说明这两份种质无论在根系响应还是植株整体生物量维持层面均具有较好的耐盐稳定性,可作为油菜耐盐育种的优良亲本材料。与之不同,CF41、CF37、CF47和CF22仅在根系性状评价体系中表现突出,在基于生物量的综合评价中综合评价值相对偏低。该结果也进一步印证甘蓝型油菜耐盐性是复杂的数量性状,不同种质抵御盐胁迫的策略存在分化:部分种质可通过优化根系构型、维持根系生长来适应盐胁迫,另一些种质则依靠提升生物量抵御盐胁迫,植株根系耐盐能力与整株耐盐表现并不完全一致。因此在开展油菜耐盐种质筛选与评价工作时,不能仅依靠单一类别的指标,需要

结合根系发育、生物量积累等多维度性状进行综合评判。在耐盐品种选育过程中,可将根系构型与地上部生物量两类性状进行聚合,选用根系耐盐表现突出与整株生物量表现优异的种质进行组配,有望培育出综合耐盐性更强的品种。

本研究利用202份甘蓝型油菜构建的自然群体开展苗期根系构型相关耐盐表型的全基因组关联分析,结果表明RL、RSA、RV、RTN根系耐盐性状存在丰富自然变异且相互间极显著相关。通过GWAS分析共鉴定120个高置信耐盐关联SNP位点与70个候选区间,结合转录组和功能注释初步筛选出6个涉及细胞壁代谢、信号转导及转录调控的根系耐盐候选基因;同时筛选得到6份根系强耐盐种质,为解析油菜根系耐盐分子机制及培育耐盐油菜新品种提供宝贵的基因与种质资源。本研究的表型鉴定是在室内苗期水培可控条件下完成,而实际田间盐碱地存在盐分时空分布不均、水肥波动等复杂环境条件。后续将依托田间盐碱环境开展全生育期鉴定,验证候选位点和基因的育种利用价值,并解析核心基因的耐盐功能,为盐碱地农业高效利用提供更坚实的理论与实践支撑。

附表 请见网络版:1) 本刊网站 http://www.jouroilcrops.cn/; 2) 中国知网 http://www.cnki.net/。

参考文献:

[1] Food and Agriculture Organization of the United Nations. Global status of salt-affected soils - Main report[R]. 2024. DOI: 10.4060/cd3044en.

[2] 于功霞, 李迎, 刘宏元, 等. 我国盐碱地改良与利用技术研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2025(7): 96-103. DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2025.07.0096.

[3] 刘成, 冯中朝, 肖唐华, 等. 我国油菜产业发展现状、潜力及对策[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(4): 485-489. DOI:10.7505/j.issn.1007-9084.2019.04.001.

[4] Shokri-Gharelo R, Noparvar P M. Molecular response of canola to salt stress: insights on tolerance mechanisms[J]. PeerJ, 2018, 6: e4822. DOI:10.7717/peerj.4822.

[5] 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.

[6] 侯林涛, 王腾岳, 荐红举, 等. 甘蓝型油菜盐胁迫下幼苗鲜重和干重QTL定位及候选基因分析[J]. 作物学报, 2017, 43(2): 179-189. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2017.00179.

[7] 蒙姜宇, 梁光伟, 贺亚军, 等. 甘蓝型油菜耐盐和耐旱相关性状的QTL分析[J]. 作物学报, 2021, 47(3): 462-471. DOI:10.3724/SP.J.1006.2021.04034.

[8] Wassan G M, Khanzada H, Zhou Q H, et al. Identification of genetic variation for salt tolerance in *Brassica napus* using genome-wide association mapping[J]. Mol Genet Genom, 2021, 296(2): 391-408. DOI:10.1007/s00438-020-01749-8.

[9] 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.

[10] 黄紫红, 范世航, 华玮, 等. 甘蓝型油菜耐盐性全基因组关联分析与种质筛选[J]. 中国油料作物学报, 2025, 47(6): 1387-1398. DOI:10.19802/j.issn.1007-9084.2024302.

[11] 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.

[12] Wang W C, Pang J Y, Zhang F H, et al. Salt-responsive transcriptome analysis of canola roots reveals candidate genes involved in the key metabolic pathway in response to salt stress[J]. Sci Rep, 2022, 12(1): 1666. DOI:10.1038/s41598-022-05700-2.

[13] El-Badri A M, Batool M, A A Mohamed I, et al. Antioxidative and metabolic contribution to salinity stress responses in two rapeseed cultivars during the early seedling stage[J]. Antioxidants, 2021, 10(8): 1227. DOI: 10.3390/antiox10081227.

[14] Yu L Q, Iqbal S, Zhang Y T, et al. Proteome-wide identification of S-sulphenylated cysteines in *Brassica napus*[J]. Plant Cell Environ, 2021, 44(11): 3571-3582. DOI:10.1111/pce.14160.

[15] 张琪, 李玲玉, 唐乐, 等. 油菜耐盐机理与分子育种应用研究进展[J]. 作物研究, 2026, 40(1): 93-102. DOI:10.3969/j.issn.1001-5280.2026.01.012.

[16] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiol, 1995, 109(1): 7-13. DOI: 10.1104/pp.109.1.7.

[17] Loudet O, Gaudon V, Trubuil A, et al. Quantitative trait loci controlling root growth and architecture in *Arabidopsis thaliana* confirmed by heterogeneous inbred family[J]. Theor Appl Genet, 2005, 110(4): 742-753. DOI: 10.1007/s00122-004-1900-9.

[18] Zhang Y, Thomas C L, Xiang J X, et al. QTL meta-analysis of root traits in *Brassica napus* under contrasting phosphorus supply in two growth systems[J]. Sci Rep,

2016, 6: 33113. DOI:10.1038/srep33113.

[19] Arifuzzaman M, Rahman M. Genome wide association mapping and candidate gene mining for root architectural traits in rapeseed/canola (*Brassica napus* L.) at late growth stage[J]. Euphytica, 2020, 216(10): 164. DOI: 10.1007/s10681-020-02700-z.

[20] Shi R, Cao Y, Yang T H, et al. Genome-wide association study reveals the genetic basis of crude fiber components in *Brassica napus* l. shoots at stem elongation stage [J]. J Agric Food Chem, 2024, 72(29): 16530-16540. DOI:10.1021/acs.jafc.4c03032.

[21] Yang T H, Zhang W, Shen Y, et al. Genetic dissection of salt tolerance architecture in *Brassica napus* at the seedling stage by genome-wide association study[J]. Oil Crop Sci, 2026, 11(2): 138-149. DOI:10.1016/j.ocsci.2026.03.001.

[22] 武晓玲, 梁海媛, 杨峰, 等. 大豆苗期耐荫性综合评价及其鉴定指标的筛选[J]. 中国农业科学, 2015, 48(13): 2497-2507. DOI: 10.3864/j. issn. 0578-1752.2015.13.002.

[23] 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.

[24] Swetha R, Sridhanya V M, Varanavasiappan S, et al. Root apoplastic barrier mechanism: an adaptive strategy to protect against salt stress[J]. Mol Biol Rep, 2024, 52(1): 56. DOI:10.1007/s11033-024-10171-x.

[25] Zhou H P, Shi H F, Yang Y Q, et al. Insights into plant salt stress signaling and tolerance[J]. J Genet Genom, 2024, 51(1): 16-34. DOI:10.1016/j.jgg.2023.08.007.

[26] Guzha A, McGee R, Scholz P, et al. Cell wall-localized BETA-XYLOSIDASE4 contributes to immunity of *Arabidopsis* against *Botrytis cinerea*[J]. Plant Physiol, 2022, 189(3): 1794-1813. DOI:10.1093/plphys/kiac165.

[27] Keereetaweep J, Blancaflor E B, Hornung E, et al. Lipoxygenase-derived 9-hydro(*Pero*)$_x$ides of linoleoylethanolamide interact with ABA signaling to arrest root development during *Arabidopsis* seedling establishment[J]. Plant J, 2015, 82(2): 315-327. DOI: 10.1111/tpj.12821.

[28] Rodriguez-Villalon A, Gujas B, van Wijk R, et al. Primary root protophloem differentiation requires balanced phosphatidylinositol-4, 5-biphosphate levels and systemically affects root branching [J]. Development, 2015, 142(8): 1437-1446. DOI:10.1242/dev.118364.

[29] Cui W E, Lee J Y. *Arabidopsis* callose synthases CalS1/8 regulate plasmodesmal permeability during stress [J]. Nat Plants, 2016, 2: 16034. DOI: 10.1038/nplants.2016.34.

[30] Lin Q F, Wang S, Dao Y H, et al. *Arabidopsis thaliana* trehalose-6-phosphate phosphatase gene *TPPI* enhances drought tolerance by regulating stomatal apertures[J]. J Exp Bot, 2020, 71(14): 4285-4297. DOI:10.1093/jxb/eraa173.

[31] Mueller S, Hilbert B, Dueckershoff K, et al. General detoxification and stress responses are mediated by oxidized lipids through TGA transcription factors in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2008, 20(3): 768-785. DOI: 10.1105/tpc.107.054809.

[32] Zhu J K. Plant salt tolerance [J]. Trends Plant Sci, 2001, 6(2): 66-71. DOI: 10.1016/S1360-1385(00)01838-0.

[33] Platten J D, Cotsaftis O, Berthomieu P, et al. Nomenclature for HKT transporters, key determinants of plant salinity tolerance [J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(8): 372-374. DOI:10.1016/j.tplants.2006.06.001.

(责任编辑:郭学兰)