

# 多胁迫下甘蓝型油菜的抗逆机制与遗传改良研究进展

艾赛提·阿合坦 菲尔东·玉素甫江 牛梦柯 杨 利

(可克达拉职业技术学院,新疆可克达拉 835219)

**摘要:**甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)作为全球最重要的油料作物之一,其生产稳定性直接关系到我国食用油安全。植株在生长发育过程中常遭受干旱、盐碱、低温、高温等非生物胁迫,以及病害和虫害等生物胁迫,显著抑制其正常生长发育,导致产量和品质下降。近年来,尽管在甘蓝型油菜抗逆生理与分子机制方面已取得显著进展,但关于多胁迫交叉响应机制及系统性调控网络的综合分析仍较为缺乏,尤其是在种子萌发与成苗阶段的抗逆机制研究尚不充分。本文系统综述了甘蓝型油菜响应多种逆境胁迫的最新研究进展,重点从生理生化响应、信号转导通路及关键基因功能等多维度进行整合分析,并归纳了不同抗逆调控策略(如栽培管理、外源物质应用及基因工程)的协同应用潜力。最后,对未来研究方向进行了展望,强调利用多组学整合分析、基因编辑等技术解析抗逆分子网络的重要性,以期为甘蓝型油菜抗逆遗传改良和高稳定性品种培育提供理论依据。

**关键词:**甘蓝型油菜;基因编辑;非生物胁迫;生物胁迫;抗逆性;分子机制

## Research Progress on Stress Resistance Mechanisms and Genetic Improvement of *Brassica napus* L. Under Multiple Stresses

ASAT · Ahtam, FIRDON · Yusupjan, NIU Mengke, YANG Li

(Kekedala Vocational and Technical College, Kekedala 835219, Xinjiang)

据国家粮油信息中心数据显示,我国植物油年消费总量已突破 4000 万 t,对外依存度较高,保障油料作物生产稳定性至关重要<sup>[1]</sup>。2021 年我国油菜籽产量为 1471.35 万 t,占国内油料作物总产量 40.72%<sup>[2]</sup>,甘蓝型油菜作为核心油料作物,其种植面积与产量均居世界前列<sup>[3]</sup>,它不仅是食用植物油、饲用蛋白和青贮饲料的重要来源,还在生物柴油、工业及医药用油中扮演关键角色<sup>[4]</sup>。然而,甘蓝型油菜对环境胁迫极为敏感。在长江中下游冬油菜区,秋播时常遭遇秋季干旱或季节性低温<sup>[5]</sup>;而在北方春油菜区及盐碱地推广区,盐胁迫与干旱胁迫则是限制作物出苗的主要因素<sup>[6]</sup>。因此,提高甘蓝型油菜抗逆性已成为保障产量稳定的关键育种目标。本文系统梳理该领域的最新研究进展,深入揭示其抗逆性调控的内在分子网络机制,以期为后续甘蓝型油

菜抗逆育种提供理论参考。

### 1 甘蓝型油菜主要非生物胁迫及其响应机制研究

**1.1 干旱胁迫及其响应机制** 干旱是影响甘蓝型油菜生产的主要非生物胁迫之一,对油菜从种子萌发到产量形成等多个关键生长阶段均具有抑制作用,并影响品质;对此,油菜可启动自身的生理与分子响应机制以提高耐旱性<sup>[7]</sup>。现有的农艺措施、育种技术及生物技术手段主要通过增强植株适应性或改善生长环境,以缓解干旱胁迫的不利影响。Palabyk 等<sup>[8]</sup>研究表明 Flg-22 处理通过激活 GABA 分流途径,并依赖丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联反应,差异性地调控甘蓝型油菜叶片和根系中的 GABA 代谢,从而增强植株的耐旱性。Rezayian 等<sup>[9]</sup>研究表明,在干旱胁迫下,耐旱油菜品种 RGS003 比敏感品种 Sarigol 表现出更稳定的生物量积累和更高的脯氨酸含量,且丙二醛(MDA)积累较少;施用

戊唑醇(PEN)可显著缓解干旱对RGS003生长的抑制,并诱导2个品种的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和多酚氧化酶(PPO)活性升高,但对苯丙氨酸解氨酶(PAL)和酪氨酸解氨酶(TAL)的诱导效应随胁迫加剧而减弱。袁大双等<sup>[10]</sup>研究表明,*BnMAPK2*可调控植株叶片含水量、渗透能力,降低膜脂过氧化,并且介导STRS2-ABA信号途径,促进与干旱相关的基因在ABA信号通路中的表达,以此提高甘蓝型油菜的耐旱性。Mi等<sup>[11]</sup>研究表明,水分亏缺胁迫下冬油菜通过协同调控活性氧清除、内源激素动态变化及胁迫相关蛋白表达,重塑根系构型,以适应干旱环境。Chen等<sup>[12]</sup>研究表明,发根农杆菌转化的甘蓝型油菜Ri系(A11和B3)通过ABA介导的气孔调控降低蒸腾、优化水分利用,并在干旱下维持更高水势,展现出显著的抗旱性和育种应用潜力。综上所述,甘蓝型油菜响应干旱胁迫的机制涉及信号转导(如MAPK、ABA)、代谢重塑(如GABA分流、脯氨酸积累)以及生理调控(如气孔行为、根系构型)等多个层面。现有研究虽已鉴定出如*BnMAPK2*、*BnPgl1*等关键基因,并探索了Flg-22、戊唑醇等外源物质的调控潜力,但多数研究仍集中于单一基因或物质的效应分析,缺乏对多基因协同调控网络及信号通路交叉互作的系统解析。未来研究应注重利用多组学数据整合分析,揭示不同调控层级之间的关联,为多基因聚合育种提供理论支撑。

**1.2 盐胁迫及其响应机制** 在盐碱胁迫下,甘蓝型油菜通过合成大量甜菜碱来增强自身的抗逆性,从而维持植株正常生理活动<sup>[13]</sup>。Xia等<sup>[14]</sup>研究表明,采用适宜浓度的异甜菊醇对甘蓝型油菜种子进行浸种处理,可有效提高盐胁迫下幼苗的生物量和可溶性蛋白含量,同时降低脯氨酸、甜菜碱及活性氧(ROS)水平,减轻氧化损伤。此外,该处理还调控了离子分布,使Na<sup>+</sup>主要滞留于根部,而K<sup>+</sup>更多向地上部转运,表明异甜菊醇可能通过抑制Na<sup>+</sup>向上运输并促进K<sup>+</sup>保留,增强油菜幼苗的耐盐性。Mokari-Firuzsalari等<sup>[15]</sup>研究表明,叶面喷施锌或表油菜素内酯(EBL)均可缓解甘蓝型油菜的盐胁迫伤害,且两者复合处理具有协同增效作用,能显著增强植株耐盐性。Agnieszka等<sup>[16]</sup>研究表明,油菜金属硫蛋白(BnMT1-4)响应盐胁迫并与细菌互作,

其基因表达受盐胁迫和普城沙雷氏菌差异调控,并与植物激素含量显著相关,说明MTs在植物适应环境过程中功能多样。Cui等<sup>[17]</sup>研究表明,甘蓝型油菜*NHX*基因家族(18个成员)通过介导Na<sup>+</sup>转运与区室化,在盐胁迫响应中发挥关键作用,其进化保守性和表达可塑性为耐盐遗传改良提供了重要基因资源。Ali等<sup>[18]</sup>研究表明,褪黑素可通过激活抗氧化防御、维持K<sup>+</sup>稳态及调控Na<sup>+</sup>转运相关基因(如*PM-SOS1*、*HAK5*、*HKT1*和*NHX*)的表达,有效改善盐胁迫下油菜叶片气体交换与离子平衡,并存在品种特异性响应。

综上所述,甘蓝型油菜的耐盐机制是一个涉及离子区隔化(如*NHX*家族)、渗透调节、活性氧清除及激素信号整合的复杂系统。目前研究已从单一的生理指标观测,深入到关键基因家族的功能解析及外源物质的精准调控。未来的挑战在于如何将这些分散的点状知识,串联成一张完整的盐胁迫响应网络,并阐明不同调控层级之间的权重与互作关系。

**1.3 低温胁迫及其响应机制** 抗寒性强的甘蓝型油菜品系在低温条件下通过积累可溶性糖、脯氨酸等渗透调节物质以及维持较高叶绿素含量,以增强细胞渗透调节与抗寒能力<sup>[19]</sup>。Mi等<sup>[20]</sup>研究表明,夜间低温通过诱导甘蓝型油菜*LOC106368911*基因表达进而提高种子芥酸含量,其表达差异源于不同温度敏感性品系启动子中低温响应元件(LTR)的功能完整性不同,揭示该基因在响应低温调控油脂品质中起关键作用。Jin等<sup>[21]</sup>研究表明,甘蓝型油菜*BnGS3-3*基因启动子区域的自然变异通过影响其表达水平,调控植株耐盐性与耐寒性,并与开花时间、根长及产量等农艺性状相关,为抗逆育种提供了重要遗传靶点。目前,甘蓝型油菜在低温信号通路上的研究仍较为薄弱,而该领域的研究对解析其耐寒调控机制具有重要意义。Hayat等<sup>[22]</sup>研究表明,外源褪黑素(100μmol/L)通过激活DREB/CBF-COR通路及增强抗氧化防御系统,显著提高草莓耐寒性,且该过程不依赖脱落酸(ABA)信号途径。鉴于此,结合甘蓝型油菜低温信号通路研究的不足,未来可针对性开展甘蓝型油菜中褪黑素与低温信号通路(如DREB/CBF-COR通路)的关联机制研究,以此填补甘蓝型油菜在该领域的研究空白,为其耐寒性改良提供理论支撑。

**1.4 高温胁迫及其响应机制** 长期高温胁迫会抑制甘蓝型油菜的生殖生长,导致胚胎发育异常、受精率下降及败育增加,进而降低种子产量和品质。高温还引起幼嫩种子中生长素含量下降以及成熟种子中脱落酸(ABA)和吲哚乙酸(IAA)减少,削弱种子休眠性,同时影响硫代葡萄糖苷和油脂组成<sup>[23]</sup>。Ibrahim等<sup>[24]</sup>研究表明,甘蓝型油菜植物血红蛋白1(BnPgb1)可缓解高温引起的育性下降,其机制通过调控活性氧水平及增强抗氧化酶活性,维持花药抗坏血酸含量,从而减轻热胁迫对花粉发育的损害。Hasanuzzaman等<sup>[25]</sup>研究表明,外源脯氨酸(Pro)和甘氨酸甜菜碱(GB)可通过协同增强抗氧化酶系统与乙二醛酶活性,有效减轻高温胁迫引起的氧化损伤和甲基乙二醛毒害,从而提高甘蓝型油菜幼苗的耐热性。Zhu等<sup>[26]</sup>研究表明,甘蓝型油菜Hsf基因家族(64个成员)在进化中发生A9亚类缺失及部分成员结构变异,其A3等亚类成员可协同响应高温、干旱与高CO<sub>2</sub>复合胁迫,为作物抗逆育种提供新靶点。Lohani等<sup>[27]</sup>研究表明,甘蓝Hsf基因家族(35个成员)在芸薹属作物进化中受多倍化驱动和纯化选择作用,形成特有直系同源基因簇,其高度保守的结构与表达模式为作物抗逆育种提供了重要基因资源。

## 2 甘蓝型油菜主要生物胁迫及其响应机制研究

相较于非生物胁迫,由病原菌和害虫引发的生物胁迫同样对甘蓝型油菜的安全生产构成严重威胁。黑胫病、菌核病和蚜虫等是其主要生物胁迫因子,常导致巨大的产量与经济损失。深入解析其抗病抗虫机制,是制定绿色防控策略和培育抗性品种的基础。斑球菌是一种真菌病原体,可引起甘蓝型油菜黑胫病,给世界许多地区带来巨大的产量和经济损失。Zou等<sup>[28]</sup>研究表明,过表达甘蓝型油菜BnNAC19基因可显著增强对黑斑病菌(*Leptosphaeria maculans*)的抗性,该基因通过抑制病原菌菌丝生长及孢子形成,并在幼苗与成株阶段持续发挥正向免疫调控作用。近年来,甘蓝型油菜对核盘菌侵染的响应机制研究取得了重要进展。Joshi等<sup>[29]</sup>研究表明,甘蓝型油菜响应核盘菌侵染的长链非编码RNA(lncRNA)可通过作为miRNA前体(如miR156、miR169和miR394)及顺式或反

式调控机制参与抗病反应。Qasim等<sup>[30]</sup>研究表明,甘蓝型油菜抗病品系通过协同诱导氨基酸与次生代谢物生物合成通路及乙烯、水杨酸和茉莉酸信号途径,激活对菌核病的系统抗性。Li等<sup>[31]</sup>研究表明,甘蓝型油菜通过初期抑制蚜虫繁殖与后期增强耐受性的双重策略响应蚜害,该过程涉及几丁质酶、过氧化氢酶活性及钙信号通路等的协同调控,为抗蚜基因克隆与品种选育提供了依据。

近年来,农业领域对于上述病害抗性机制的研究仍相对匮乏,尤其是在关键基因及分子调控网络的解析方面,尚处于起始阶段。该领域尚未得到充分发掘,存在较大的探索空间。Tian等<sup>[32]</sup>研究表明,CRISPR/Cas9技术可有效克服甘蓝型油菜多倍体基因冗余难题,为重要农艺性状的定向遗传改良及基因功能解析提供了高效、精准的编辑工具,并展现出广阔的应用潜力。Kumar等<sup>[33]</sup>研究表明,CRISPR/Cas9系统凭借高效、灵活和可多基因编辑的特性,为作物抗非生物胁迫(干旱、盐碱、极端温度及重金属等)的精准遗传改良提供了革命性工具,显著加速了抗逆作物品种的选育进程。Geng等<sup>[34]</sup>研究表明,CRISPR介导的BnaIDA基因编辑可有效调控甘蓝型油菜花器官脱落与角果抗裂性,结合快速回交与位点特异性基因分型技术,为油菜精准育种提供了高效实用的新策略。Hu等<sup>[35]</sup>研究表明,利用CRISPR/Cas9技术系统解析根肿病抗性基因Rcr1的功能,发现其早期表达、特定结构域完整性及与半胱氨酸蛋白酶互作是抗性产生的关键,为抗病育种提供了新机制和可诱导型载体工具。

## 3 甘蓝型油菜逆境胁迫响应能力提升的关键调控策略

**3.1 栽培管理** 通过田间管理措施改善油菜生长的微环境,降低胁迫强度,同时强化植株自身长势,提升抗逆基础能力,是农业生产中最直接的调控手段。Faralli等<sup>[36]</sup>研究表明,在冬油菜初花期(GS6.0)每hm<sup>2</sup>喷施1L有效成分为二-1-对薄荷烯型抗蒸腾剂,可有效缓解花期干旱胁迫,使种子产量平均提高22%,展现出良好的田间抗旱保护潜力。此外,通过科学设定种植密度与依据气象条件实施精准播期调控的协同栽培措施,亦能显著提升甘蓝型油菜在逆境胁迫下的生长性能。

**3.2 生理代谢调控** 通过外源施加生理调节剂或

营养物质,激活油菜自身的胁迫响应通路,快速提升短期抗逆能力,适合应急或辅助遗传改良品种发挥效能。Farooq 等<sup>[37]</sup>研究表明,茉莉酸甲酯(MJ)可通过增强抗氧化酶活性、调控次生代谢过程并降低植株砷积累,显著提高甘蓝型油菜对砷胁迫的耐受性。Bano 等<sup>[38]</sup>研究表明,水杨酸与硫通过协同调控碳水化合物代谢和乙烯合成,增强甘蓝型油菜抗氧化防御能力并减少砷积累,从而有效缓解砷胁迫导致的生长抑制与氧化损伤。Zhao 等<sup>[39]</sup>研究表明,盐胁迫前预防性施加血红素(HS处理)可通过增强光合与抗氧化酶活性、减轻膜脂过氧化,有效改善油菜幼苗生长并缓解盐胁迫伤害。Büra 等<sup>[40]</sup>研究表明,外源蔗糖可通过协同调控渗透平衡与抗氧化酶系统(如提升CAT、APX活性并优化SOD功能),有效缓解盐胁迫对向日葵和油菜生长的抑制,且其调控机制在两种作物中具有基因表达层面的差异。

综上所述,外源物质调控已成为增强甘蓝型油菜抗逆性的重要途径。其作用本质在于激活作物的内源防御机制,具体表现为增强抗氧化系统、维持离子与渗透诱导胁迫相关基因的表达。未来,该领域的研究需向更系统、更深入的方向发展:首先在于探讨不同外源物质间的协同效应与互作机理;其次,需深入解析这些物质如何被整合至ABA、ROS、Ca<sup>2+</sup>等内源信号网络中,从而精密调控抗逆反应;最后,应积极探索如纳米材料等新型递送技术,以解决其田间应用的稳定性和效率瓶颈,最终为实现甘蓝型油菜的精准、高效抗逆栽培提供解决方案。

**3.3 基因工程技术** 随着全球植物油需求的持续增长,提高油料作物产量已成为迫切需求。然而,生物与非生物胁迫严重制约了作物生产力。甘蓝型油菜作为重要油料作物,其抗逆性遗传改良日益受到关注。利用基因工程手段对油菜抗逆性状进行定向改良,创制具有强抗逆表型的优良材料,已成为提升其逆境适应能力的关键技术途径之一。Ya 等<sup>[41]</sup>研究表明,甘蓝型油菜 *BnaHB6* 同源基因在序列高度相似基础上呈现功能分化,其中 *BnaA09HB6* 和 *BnaC08HB6* 通过直接结合并正调控胁迫响应基因 *BnaABF4* 和 *BnaDREB2A*,在脱水与盐胁迫应答中发挥了关键作用。Wang 等<sup>[42]</sup>研究表明,碱性盐胁迫下油菜根系通过激活Ca<sup>2+</sup>、ABA和ROS信号通路及其交叉互作,调控bHLH、WRKY等转录因

子及有机酸代谢,从而增强对胁迫的耐受性。Liu 等<sup>[43]</sup>研究表明,O-糖基化转移酶基因 *BnaC09. OGT* 通过促进不饱和脂肪酸生物合成、增强抗氧化能力及渗透调节,显著提高甘蓝型油菜的渗透胁迫耐受性。Guo 等<sup>[44]</sup>研究表明,甘蓝型油菜 *CHYR* 基因家族在进化中显著扩张且成员功能分化,其中 *BnaA03.CHYR.1* 通过定位于细胞核与细胞质,受盐胁迫特异性诱导表达,其过表达可显著增强植物的耐盐性。Soostani 等<sup>[45]</sup>研究表明,10 mg/L 壳聚糖可通过调控离子稳态、增强抗氧化酶活性及相关基因表达(SOD、APX、PAL),并促进渗透调节物质积累,有效提升油菜的耐盐性。Wang 等<sup>[46]</sup>研究表明,通过动态转录组分析与统计建模(PLRKSC)筛选出的346个关键盐响应基因(如 *BnaC07g40860D/RD26*)在油菜耐盐性中起核心作用,其过表达可显著增强植株抗逆性,为耐盐育种提供重要候选基因。

尽管传统育种在油菜改良中已取得一定成效,但在耐逆性状选育方面仍存在明显局限,包括现有种质中遗传变异匮乏、育种周期长、难以在分离群体中获得理想基因型组合等,这些问题促使研究者转向更高效精准的育种手段。基因组编辑技术为解决上述挑战提供了新途径,它能够以精准、可预测的方式对基因组进行最小干扰的修饰,已在多种作物包括油料作物中成功应用<sup>[47]</sup>。与传统方法依赖自然变异或人工诱变并结合耗时表型筛选不同,基因组编辑可在优良遗传背景中直接引入目标性状变异,大幅提高育种效率与精准性<sup>[48]</sup>,为油菜抗逆性定向改良提供了强大工具。

## 4 总结与展望

本综述系统梳理了甘蓝型油菜响应生物与非生物胁迫的生理与分子机制,并评述了栽培管理、外源物质调控及基因工程等抗逆策略的应用前景。当前研究已从单一胁迫因子、单一基因功能研究,逐渐向多胁迫交叉响应、多基因协同调控网络解析方向发展。然而,该领域仍面临以下挑战:(1)多数研究集中于苗期或成株期,对种子萌发与成苗阶段的抗逆机制关注不足;(2)对不同信号通路(如ABA、MAPK、ROS等)之间的交叉对话机制理解尚浅;(3)尽管基因编辑技术展现出巨大潜力,但其在甘蓝型油菜多基因编辑中的应用仍处于起步阶段。

未来,甘蓝型油菜抗逆研究将呈现以下趋势:

在理论上,借助多组学整合分析,构建从信号感知到表型输出的系统性调控网络;在技术上,利用CRISPR等基因编辑工具实现关键位点的精准编辑与多基因聚合,并结合人工智能模型预测优良基因型;在生产上,通过“基因型—环境—管理”(G×E×M)的协同优化,培育出适应未来气候变化的强抗逆、高稳定性油菜新品种,为我国食用油安全战略提供坚实保障。

## 参考文献

- [1] 何微,李俊,王晓梅,林巧,杨小薇. 全球油菜产业现状与我国油菜产业问题、对策. 中国油脂,2022,47(2):1-7
- [2] 中华人民共和国国家统计局. 2022年中国统计年鉴. 北京:中国统计出版社,2022
- [3] 王汉中. 以新需求为导向的油菜产业发展战略. 中国油料作物学报,2018,40(5):613-617
- [4] 万星宇,廖庆喜,廖宜涛,丁幼春,张青松,黄凰,陈慧,朱龙图. 油菜全产业链机械化智能化关键技术装备研究现状及发展趋势. 华中农业大学学报,2021,40(2):24-44
- [5] 孟贞贞,刘陈,盛倩男,熊志豪,方娅婷,赵剑,余秋华,王昆昆,李小坤,任涛. 氮磷钾肥施用对冬油菜增产效果及因冻害减产程度的影响. 作物学报,2025,51(4):1037-1049
- [6] 农业农村部科学施肥指导专家组. 春季主要农作物科学施肥要点. 农民文摘,2019(4):3
- [7] Maria B, Ali Mahmoud E B, Muhammad Umair H, Yang H Y, Wang C Y, Yan Z K, Kuai J, Bo W, Zhou G S. Drought stress in *Brassica napus*: effects, tolerance mechanisms, and management strategies. Journal of Plant Growth Regulation, 2023, 42(1):21-45
- [8] Palabyk E, Etinkaya R, ztürk T A, Bor M. Flagellin induced GABA-shunt improves drought stress tolerance in *Brassica napus* L. BMC Plant Biology, 2024, 24(1):1-14
- [9] Rezayian M, Niknam V, Ebrahimzadeh H. Positive effects of Penconazole on growth of *Brassica napus* under drought stress. Archives of Agronomy and Soil Science, 2018, 64(13):1791-1806
- [10] 袁大双,张晓莉,朱冬鸣,杨友鸿,姚梦楠,梁颖. *BnMAPK2* 对甘蓝型油菜耐旱性的影响. 作物学报,2023,49(6):1518-1531
- [11] Mi C, Zhao Y, Wang Q, Sun C, Zhang Y, Zhou C, Liu Y, Liu Z, Lin L. Responses of differentially expressed proteins and endogenous hormones in winter rapeseed (*Brassica rapa* L.) roots under water deficit stress. Plant Breeding, 2023, 142(5):650-667
- [12] Chen X F, Favero B T, Wang X Z, De Keyser E, Liu F L, Lütken H. Improved water-use strategies in oilseed rape transformed with *Rhizobium rhizogenes* under soil drought. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 227:110117
- [13] 李班,吕莹,杨明焯,宋婷,于放,刘志文. 盐碱胁迫对甘蓝型油菜生理及分子机制的影响. 华北农学报,2022,37(3):86-93
- [14] Xia W, Meng W, Peng Y, Qin Y, Zhang L, Zhu N. Effects of exogenous isosteviol on the physiological characteristics of *Brassica napus* seedlings under salt stress. Plants, 2024, 13(2):2223-7747
- [15] Mokari-Firuzsalari S, Khomari S, Seyed-Sharifi R, Goli-Kalanpa E, Azizpour K. The combined influence of zinc and epibrassinolide increase tolerance to salt stress in *Brassica napus* L. Russian Journal of Plant Physiology, 2019, 66(2):240-249
- [16] Agnieszka M A, Wioleta T M, Agnieszka P, Milena K, Grażyna B D. The potential role of *Brassica napus* metallothioneins in salt stress and interactions with plant growth-promoting bacteria. Genes, 2025, 16(2):166
- [17] Cui J, Hua Y, Zhou T, Liu Y, Huang J, Yue C. Global landscapes of the Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> Antiporter (*NHX*) Family members uncover their potential roles in regulating the rapeseed resistance to salt stress. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(10):3429
- [18] Ali M, Farooq M, Shah A N, Abbasi G H, Ahmad S, Parveen A, Iticha B, Riaz M. Role of melatonin in leaf gas exchange by redox regulation, K<sup>+</sup> homeostasis and gene expression in canola under salinity stress. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2025, 25(1):1661-1678
- [19] 闫蕾,邹锡玲,曾柳,吕艳,丁晓雨,程勇,占强,王小燕,鲍五洲,李小芳. 甘蓝型油菜耐低温生长生理生化响应机制. 中国油料作物学报,2021,43(6):1061-1069
- [20] Mi C, Zhao Y N, Lin L B, Wang J X. Mechanism analysis of increased erucic acid content in *Brassica napus* L. seeds resulting low nighttime temperature. Gene, 2025, 936:149119
- [21] Jin T, Hao X, Huang Z, Zhang X, Li S, Yang Y, Long W. Genome-wide identification of the *GS3* Gene family and the influence of natural variations in *BnGS3-3* on salt and cold stress tolerance in *Brassica napus*. Plants, 2025, 14(7):2223-7747
- [22] Hayat F, Sun Z, Ni Z, Iqbal S, Xu W J, Gao Z, Qiao Y, Tufial M A, Jahan M A, Khan U. Exogenous melatonin improves cold tolerance of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) through modulation of DREB/CBF-COR pathway and antioxidant defense system. Horticulturae, 2022, 8(3):1-18
- [23] Máková K, Prabhullachandran U, Spyroglou I, Štefková M, Pěňčík A, Endlová L, Novák O, Robert H S. Effects of long-term high-temperature stress on reproductive growth and seed development in *Brassica napus*. Cold Spring Harbor Laboratory, 2021, DOI:https://doi.org/10.1101/2021.03.11.434971
- [24] Ibrahim S, Mira M M, Hill R D, Stasolla C. The *Brassica napus* phytochrome 1 (*BnPgb1*) mitigates the decrease in plant fertility resulting from high temperature stress. Journal of Plant Physiology, 2024, 300:154302
- [25] Hasanuzzaman M, Nahar K, Khan M I R, Mahmud J A I, Alam M M, Fujita M. Regulation of reactive oxygen species metabolism and glyoxalase systems by exogenous osmolytes confers thermotolerance in *Brassica napus*. Gesunde Pflanzen, 2020, 72(1):1-14
- [26] Zhu X Y, Huang C Q, Zhang L, Liu H F, Hu Z Y, Hua W. Systematic analysis of *Hsf* family genes in the *Brassica napus* genome reveals

- novel responses to heat, drought and high CO<sub>2</sub> stresses. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1174
- [27] Lohani N, Golicz A A, Singh M B, Bhalla P L. Genome-wide analysis of the *Hsf* gene family in *Brassica oleracea* and a comparative analysis of the *Hsf* gene family in *B. oleracea*, *B. rapa* and *B. napus*. *Functional & integrative genomics*, 2019, 19 ( 3 ): 515–531
- [28] Zou Z, Fernando W G D. Overexpression of *BnNAC19* in *Brassica napus* enhances resistance to *Leptosphaeria maculans*, the blackleg pathogen of canola. *Plant Pathology*, 2024, 73 ( 1 ): 104–114
- [29] Joshi R K, Megha S, Basu U, Rahman M H, Kav N N V. Genome wide identification and functional prediction of long non-coding RNAs responsive to *Sclerotinia sclerotiorum* Infection in *Brassica napus*. *PLoS ONE*, 2016, 11: 1–19
- [30] Qasim M U, Zhao Q, Shahid M, Cai G, Huang H, Li G, Fan C, Zhou Y. Overlapping pathways involved in resistance against Sclerotinia stem rot in *Brassica napus* revealed through transcriptomic and metabolomic profiling. *Plant Growth Regulation: An International Journal on Natural and Synthetic Regulators*, 2024 ( 2 ): 102
- [31] Li Y, Cai L, Ding T, Tian E, Yan X, Wang X, Zhang J, Yu K, Chen Z. Comparative Transcriptome analysis reveals the molecular Basis of *Brassica napus* in response to aphid stress. *Plants*, 2023, 12 ( 15 ): 2223–7747
- [32] Tian Q, Li B, Feng Y, Zhao W, Huang J, Chao H. Application of CRISPR/Cas9 in rapeseed for gene function research and genetic improvement. *Agronomy*, 2022, 12 ( 4 ): 824
- [33] Kumar M, Prusty M R, Pandey M K, Singh P K, Bohra A, Guo B, Varshney R K. Application of CRISPR/Cas9-mediated gene editing for abiotic stress management in crop plants. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 22
- [34] Geng R, Fan X, Sarwar R, Wang Y, Dong K, Tan X L. CRISPR mutant rapid identification in *B. napus*: RNA-Seq functional profiling and breeding technology application. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 16
- [35] Hu H, Yu F. Studies on the temporal, structural, and interacting features of the clubroot resistance gene *Rcr1* using CRISPR/Cas9-based systems. *Horticultural Plant Journal*, 2024, 10 ( 4 ): 1035–1048
- [36] Faralli M, Grove I, Hare M, Kettlewell P. In-field film antitranspirant application shows potential yield protection from flowering-stage drought periods in winter canola ( *Brassica napus* ). *Crop & Pasture Science*, 2017, 68 ( 3 ): 243–253
- [37] Farooq M A, Gill RA, Faisal I, Basharat A, Liu H, Xu J, He S, Zhou W. Methyl jasmonate regulates antioxidant defense and suppresses arsenic uptake in *Brassica napus* L. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 468–468
- [38] Bano K, Kumar B, Tenguria R K, Alsahli A A, Chen Y. Salicylic acid and sulfur synergism ameliorates arsenic toxicity in *Brassica napus* through regulating carbohydrate accumulation and ethylene production. *South African Journal of Botany*, 2023, 160: 246–259
- [39] Zhao H M, Zheng D F, Feng N J, Zhou G S, Khan A, Lu X L, Deng P, Zhou H, Du Y W. Regulatory effects of Hemin on prevention and rescue of salt stress in rapeseed ( *Brassica napus* L. ) seedlings. *BMC Plant Biology*, 2023, 23: 558
- [40] Büra S, Leblebici S. Exogenous sucrose alleviates salt stress in sunflower ( *Helianthus annuus* L. ) and canola ( *Brassica napus* L. ) by modulating osmotic adjustment and antioxidant defense system. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2025, 31 ( 3 ): 405–418
- [41] Ya N, Ciela A, Szaa L, Babula-Skowronska D. Functional and regulatory diversity of homeobox-leucine zipper transcription factors *BnaHB6* under dehydration and salt stress in *Brassica napus* L. *Plant Molecular Biology*, 2024, 114: 59
- [42] Wang W C, Pang J Y, Zhang F H, Sun L P, Yang L, Fu T D, Siddique K H M. Transcriptome analysis reveals key molecular pathways in response to alkaline salt stress in Canola ( *Brassica napus* L. ) roots. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42: 3111–3127
- [43] Liu C, Li Q Y, Peng S, He L, Lin R H, Zhang J H, Cui P, Liu H B. O-Glycosyltransferase gene *BnaC09. OGT* involved in regulation of unsaturated fatty acid biosynthesis for enhancing osmotic stress tolerance in *Brassica napus* L. *Plants*, 2024, 13 ( 14 ): 1964
- [44] Guo Y L, Ren Q X, Song M M, Zhang X X, Wan H P, Liu F. Genome-wide analysis of *CHYR* gene family and *Bna03. CHYR. I* functional verification under salt stress in *Brassica napus* L. *BMC Plant Biology*, 2025, 25: 363
- [45] Soostani S B, Ranjbar M, Memarian A, Mohammadi M, Yaghini Z. Regulation of *APX*, *SOD*, and *PAL* genes by chitosan under salt stress in rapeseed ( *Brassica napus* L. ). *BMC Plant Biology*, 2025, 25: 824
- [46] Wang P, Liu F, Wang Y F, Chen H, Liu T, Li M Y, Chen S J, Wang D J. Deciphering crucial salt-responsive genes in *Brassica napus* via statistical modeling and network analysis on dynamic transcriptomic data. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2025, 220: 109568
- [47] Rao V P, Dinesh K V. Applications and challenges of harnessing genome editing in oilseed crops. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2023, 32 ( 4 ): 751–772
- [48] Hua K, Zhang J S, Botella J R, Ma C L, Kong F J, Liu B H, Zhu J K. Perspectives on the application of genome-editing technologies in crop breeding. *Molecular Plant*, 2019, 12 ( 8 ): 1047–1059

( 收稿日期: 2025-09-16 )