



植物遗传资源学报

Journal of Plant Genetic Resources

ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目: 甘蓝型油菜苗期地上部 7 种矿质元素含量的全基因组关联分析
作者: 鲁金春子, 陈敬东, 余忆, 薛天源, 程苗, 戴希刚, 曾长立, 万何平
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20240409002
收稿日期: 2024-04-09
网络首发日期: 2024-10-15
引用格式: 鲁金春子, 陈敬东, 余忆, 薛天源, 程苗, 戴希刚, 曾长立, 万何平. 甘蓝型油菜苗期地上部 7 种矿质元素含量的全基因组关联分析[J/OL]. 植物遗传资源学报. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240409002>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

甘蓝型油菜苗期地上部 7 种矿质元素含量的全基因组关联分析

鲁金春子, 陈敬东, 余忆, 薛天源, 程苗, 戴希刚, 曾长立, 万何平

(江汉大学生命科学学院/湖北省汉江流域特色生物资源保护开发与利用工程技术研究中心, 武汉 430056)

摘要: 矿物质元素含量是评估饲草品质和开展品质育种的重要指标。近年来, 油菜作为一种优质高产饲料来源, 在缓解我国饲料原料短缺方面发挥了重要作用。本研究旨在揭示油菜核心种质中主要矿质元素的遗传变异情况, 为选育富含矿质营养元素的饲料油菜提供支持。通过对 272 份油菜核心种质进行水培处理, 并采用电感耦合等离子体发射光谱仪 (ICP-OES) 测定甘蓝型油菜地上部分中 K、Ca、Na、Mg、Fe、Zn、Cu 七种主要矿质元素的含量。利用 GWAS 方法对其中具有重测序数据的 261 份油菜种质进行分析, 筛选出与矿质元素含量显著关联的分子标记, 并预测相关的候选基因。研究发现, 矿质元素含量在不同种质中存在显著变异。通过主成分分析将 7 个矿质元素指标转化为 3 个新指标, 累计贡献率为 68.479%。部分矿质元素间存在显著的正负相关性。部分种质材料在多种矿质元素含量上表现出极端值。本研究共定位到 134 个与矿质元素含量相关的 SNP 位点, 预测到 14 个候选基因, 该研究为富含矿质元素油菜的选育和新种质创制提供了重要依据。

关键词: ICP-OES; 油菜; 矿质元素; 全基因组关联分析

Genome-Wide Association Study of Seven Mineral Element Contents in the Aerial Parts of *Brassica napus* Seedlings

LU Jinchunzi, CHEN Jingdong, YU Yi, XUE Tianyuan, CHENG Miao, DAI Xigang, ZENG Changli, WAN Heping.

(College of Life Sciences, Jiangnan University/Hubei Engineering Research Center for Conservation, Development and Utilization of Characteristic Biological Resources in Hanjiang River Basin, Wuhan 430056)

Abstract: The content of mineral elements is a crucial indicator for evaluating forage quality and breeding. In recent years, rapeseed has become a valuable high-yield forage source, playing a key role in alleviating the shortage of feed resources in China. This study aimed to reveal the genetic variation of major mineral nutrients in the core germplasm of *Brassica napus* and to support the breeding of mineral-rich rapeseed. We evaluated the phenotypic variation in the contents of K, Ca, Na, Mg, Fe, Zn, and Cu in 272 core germplasms of *B. napus* using ICP-OES after hydroponic treatment. Through GWAS, we identified molecular markers significantly associated

收稿日期: 2024-04-09

第一作者研究方向为油菜矿质元素含量遗传研究, E-mail: lujchz16@lzu.edu.cn; 陈敬东为共同第一作者

通信作者: 曾长立, 研究方向为植物营养生理与逆境生理、珍稀濒危植物资源保护与利用, E-mail: zengchanlgi@jhun.edu.cn

万何平, 研究方向为油菜耐盐碱遗传研究, E-mail: wanheping@jhun.edu.cn

基金项目: 农业生物育种国家科技重大专项 (2022ZD04010); 国家自然科学基金 (U22A20469); 江汉大学一流学科专项 (2022XKZX17)

Foundation projects: Agricultural biological breeding national major science and technology project (2022ZD04010); National Natural Science Foundation of China (U22A20469); Jiangnan University First-Class Discipline Program (2022XKZX17)

with the content of these minerals and predicted related candidate genes. The results showed significant variation in mineral content among different germplasms, and principal component analysis transformed the seven mineral indicators into three new indicators, with a cumulative contribution rate of 68.479%. Some significant positive and negative correlations were found between different minerals; some germplasms exhibited extreme values for multiple minerals. A total of 134 SNPs related to mineral content were identified, and 14 candidate genes were predicted. This study provides important insights for the breeding and creation of new germplasm rich in mineral nutrients.

Key words: ICP-OES; *Brassica napus*; mineral elements; genome-wide association analysis

油菜是全球范围内最重要的油料作物之一，其中我国油菜产量占世界总产量的30%^[1]。甘蓝型油菜(*Brassica napus*)由白菜型油菜和甘蓝种间杂交培育得到^[2]，作物类型包括油菜(OSR, oilseed rape)、瑞典蔬菜和饲料油菜^[3]。饲料油菜由傅廷栋院士以油菜为基础培育而成，通常以饲油兼用的甘蓝型双低油菜品种为主^[4]。我国农业农村部大力推介“粮改饲”“油改饲”，农业供给侧结构性改革^[5]，对饲料油菜的研究与推广为缓解优质青绿饲料供应不足提供一种切实可行的方案。研究表明，饲料油菜生长周期较短、生物量大、适口性好、持绿性好、营养物质含量高、耐寒性、耐盐碱性较强^[6]；并且田间管理较简单，种植成本低，收益好；作为十字花科属植物，饲料油菜在一定程度上还可以增加土壤有效肥力，改良盐碱地的土壤^[7]。新型优质饲草资源的开发与利用已经成为养殖业发展的关键，饲料油菜作为可以替代传统牧草的一种新型饲草，具有经济、生态、社会等多方面效益，对饲料油菜的饲用价值进行研究会对畜禽养殖业产生积极的影响。

饲料油菜不仅含有大量的粗蛋白、粗脂肪等，还具有丰富的矿质元素。牧草的矿质元素含量是评价牧草品质、平衡饲养动物营养的一项重要指标。开展改善牧草矿质营养的育种研究是保障饲料营养供给、强化饲草品质创新的重要措施。矿质元素在动物生长发育、机体代谢中发挥着重要作用：钙是动物体内主要的矿质元素，支持动物骨骼和组织生长^[8]；钾参与保持细胞的动态酸碱平衡、维持细胞渗透压^[9]；镁对动物体内的许多酶具有激活作用，几乎参与所有的蛋白质合成和能量代谢^[10]；铁具有遗传物质的合成和修复、氧气运输、免疫防御等重要功能^[11]；锌是近 200 种转录因子的结构和功能完整性的基础，影响着 300 多种酶的活性和生物结构；铜是细胞呼吸所必须的元素，还可以防止氧化应激，促进铁的输出^[12]。

近年来，油菜矿质营养元素的研究取得了显著进展。康金涛等^[13]通过 ICP-MS 技术分析了油菜苔和 15 种常见蔬菜的 16 个离子组分含量，发现油菜苔的离子组分含量较为均衡，具有很好的蔬用价值；胡文诗等^[14]研究了高产、高含油量以及常规油菜品种在不同生育期对矿质养分的需求，发现通过调整氮和镁的供应，可以优化油菜的产量和含油量。全基因组关联分析技术(GWAS)因其研究周期短、基于单碱基水平分辨率高、研究材料来源广泛、可作用的变异丰富等优点，近年来也被应用于定位与矿质营养元素相关的关键基因。例如，Wu 等^[15]利用近 2000 个玉米 Ames 组自交系，基于 770 万个 SNP 标记，分析了 11 种元素浓度的关联位点，结果显示 2 个编码金属螯合剂和 5 个金属转运蛋白的基因与玉米一种或多种元素水平关联。Chen 等^[16]利用 244 个玉米自交系和 300 万个 SNP 位点，定位到了与镉、钴、铜、镍、硒和锌含量关联的 842 个数量性状基因座(QTL)，其中 12 个 QTL 在多种元素含量中均被检测到。在油菜中，Alcock 等^[17]利用 GWAS 结合转录组学联合分析，鉴定到 383 个基因型油菜品系中分别有 247 个和 166 个 SNP 标记与叶片中的 Ca 和 Mg 浓度相关；通过检测部分候选基因的拟南芥直系同源突变体植株的钙、镁浓度，发现 4 个突变体植株茎部钙浓度下降，2 个突变体植株茎部镁浓度下降，初步验证了相关候选基因功能。

本研究旨在探究 272 种甘蓝型油菜中 7 种矿质元素的含量水平与变异范围，构建甘蓝型油菜核心种质主要矿质元素含量表型库，结合 261 份油菜材料重测序数据筛选出与矿质元素

含量相关的显著位点和候选基因，为后续制定饲料油菜育种策略提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为华中农业大学国家油菜工程技术研究中心提供的272份油菜核心种质，包括中国各油菜主产区的地方品种、育种材料和栽培品种（附表1）。

1.2 水培处理

2022年4月8日，于武汉市江汉大学生命科学学院实验室开始272份油菜品种的播种工作。使用规格为4×7孔的穴盘共10盘，穴盘、纱布用自来水冲洗20 min后再用漂白剂处理20 min待用。穴盘每格播25粒种子，放置于温室（20℃恒温，16 h光照8 h黑暗）进行发芽处理。2022年4月16日，根据植株生长情况，每格选出10株大小、高矮基本一致的健康幼苗移栽于大棚。大棚设有江汉大学汉江流域生物资源保护开发与利用工程中心构建的半自动化水培系统，水池中注入2000 L营养液。于2022年5月4日和2024年5月16日更换营养液，这两次营养液体积均为4000 L。

表1 营养液配比

Table 1 Nutrient solution ratio

化学试剂名称 Chemical Reagent Name	母液 (g/L) Mother Liquor (g/L)	全营养液 (mL/L) Whole Nutrient Solution (mL/L)
KNO ₃	102	5
MgSO ₄ ·7H ₂ O	98	5
KH ₂ PO ₄	28	5
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	236	5
FeSO ₄ ·7H ₂ O	2.799	5
EDTA-2Na	3.722	5
MnCl ₂ ·4H ₂ O	3.62	0.25
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	0.44	0.25
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0.16	0.25

1.3 植株中矿质元素含量测定

1.3.1 主要仪器与试剂

K、Ca、Mg混合标准溶液由国家标准物质研究中心提供，质量浓度为1000 μg/mL，介质为10% HCl；Fe、Zn、Cu混合标准溶液由国家标准物质研究中心提供，质量浓度为100 μg/mL，介质为10% HNO₃。主要化学试剂包括浓硝酸（优级纯，中国医药集团有限公司），过氧化氢（优级纯，中国医药集团有限公司），氩气（纯度99.99%，武汉润桦辉氧气气瓶检验有限公司）。

主要实验仪器包括ICP-OES电感耦合等离子体发射光谱仪（安捷伦科技中国有限公司），苏泊尔磨粉机（SMF01），石墨消解仪（北京海富达科技）。

1.3.2 材料前处理方法

2024年6月1日收获油菜样品。为排除边际效应，每个品种（系）选取中间行3株长势相近且健壮的油菜苗，分别收获单株的地上部分作为3次生物学重复，装入纸质信封，于60℃烘箱烘干至恒重，并研磨制成干样，放入50ml离心管，置与-4℃冰箱保存待用。

考虑到待测样品的数量、分析方法的速度等方面，本研究选择湿式硝酸-过氧化氢消解

法消解油菜干样。具体步骤如下：从油菜干样中准确称取 0.1 g，无损失的倒入石英玻璃消化管中。另设不另加样品的组别作为空白对照。依次加入 2 mL 浓硝酸和 0.5 mL H₂O₂，静置 5 min 后，转移到石墨消煮炉上消解 25 min，设置温度为 150 °C。至溶液呈黄棕色，加入 1 mL 浓硝酸，和 2 mL 超纯水继续消解 40 min，设置温度为 200 °C。消解完成后，待测组分转化为无机物状态（离子状态）存在于消化液中，消化管内为无色或略带黄色的透明液体。取出消化管，冷却后将消化液转移至 50 mL 容量瓶中，用超纯水定容至 50 ml 并混匀，置于-4 °C 备用。

1.3.3 ICP-OES测定

本研究使用ICP-OES法测定样品中矿质元素K、Ca、Mg、Na、Fe、Zn、Cu的含量。以灵敏度高、干扰少、信号强度合适为原则选定各元素分析谱线。在此分析条件下，测定待测元素5个不同浓度梯度的标准系列溶液（K、Ca、Mg、Na: 0.5 mg·L⁻¹, 1 mg·L⁻¹, 2 mg·L⁻¹, 5 mg·L⁻¹和10 mg·L⁻¹; Fe、Zn、Cu: 0.02 mg·L⁻¹, 0.05 mg·L⁻¹, 0.1 mg·L⁻¹, 0.2 mg·L⁻¹和0.5 mg·L⁻¹），以分析线的响应值为纵坐标，浓度为横坐标，绘制标准曲线，计算回归方程，相关系数应不低于0.999。在同样的分析条件下，同时测定供试品溶液和空白对照，扣除空白对照值，从标准曲线或回归方程中查得相应的浓度，计算样品中各待测元素的含量。

1.4 数据分析

1.4.1 甘蓝型油菜植株中矿质元素含量变异分析

采用 Excel 2016 对试验数据进行初步统计整理，对矿质元素含量特征进行分析并绘制描述性统计分析表；Origin 2018 绘制各元素小提琴图；使用 SPSS.22.0 软件的主成分分析对目标数据提取主成分、计算成分矩阵及绘制图表；使用 R 对数据进行相关性分析及绘制图表；使用 SPSS.22.0 软件对数据进行零-均值规范化，获得标准化分数，筛选出具有极端表型的种质，并绘制 Z 分数雷达图。

1.4.2 全基因组关联分析和候选基因预测

参考基因组 hzau_ZS11.v10。使用的数据来自于 Genedenovo Biotechnology Co., Ltd (广州)使用 Illumina 测序仪对 cDNA 文库进行的重测序。从该高密度物理图谱中获得 7,598,988 个 SNP，最后除去特异性位点和位置不明确的位点，最终获得 3,413,134 个 SNP 用作后续 GWAS 分析^[18]。根据华中农业大学郭亮教授课题组提供的数据^[18]，在 272 份油菜材料中，有 261 份材料具有重测序数据。以这 261 份材料的表型和重测序数据，进行 GWAS 分析。GWAS 全流程的分析内容包括：

(1)非多态性位点去除和标记质控：对原始的标记位点，使用网站的 perl 脚本结合 plink2 软件，按照以下条件进行过滤^[19]：非二等位位点去除；第二等位基因频率（minor allele frequency, MAF）小于 0.05 的位点去除；缺失率大于 0.5 的位点去除；杂合比例大于 0.8 的位点去除。

(2)群体分层分析：基于筛选后得到的 SNP 标记，使用 gcta 软件（v1.93.2）^[30]进行 PCA 分析，获得样本在各个 PC 中的得分矩阵。基于筛选后的 SNP 标记，使用 gcta 软件（v1.93.2）^[20]进行亲缘关系分析，获得两两样本间的亲缘关系矩阵。

(3)关联分析：本项目中进行关联分析所用软件为 R 软件的 gemma 软件（v0.98.1）^[21]。所用模型为混合线性模型 MLM (QK)模型^[22]。gcta 软件计算的群体结构矩阵作为相应模型的 Q 矩阵，gcta 软件计算的样品间亲缘关系矩阵作为相应模型的 K 矩阵。计算得到 p 值，筛选出满足 $-\text{Log}_{10}P > 5$ 及模型条件下与矿质离子含量显著关联的分子标记。用 R 软件的 CMplot 来绘制曼哈顿图以及 QQ 图（Q 代表分位数 Quantile），对关联分析结果进行可视化。

(4)候选基因预测：根据参考基因组 hzau_ZS11.v10 测序结果，将 GWAS 分析中显著性的 SNP 位点定位到甘蓝型油菜的基因组上。将显著 SNP 位点上下游 50 k 作为候选的区间。

结合油菜基因组的注释信息，以及基因在 GO 数据库 (<http://geneontology.org/docs/download-ontology>)和 KEGG 数据库 (<https://www.kegg.jp>)中对区间内基因的富集分析结果，筛选出与矿质元素含量相关的候选基因。

2 结果与分析

2.1 甘蓝型油菜地上部分矿质元素含量变异

在272份甘蓝型油菜种质的地上部分中，7种元素平均含量的变异系数为8.81%~36.80% (表2)，其中变异系数最高的Cu元素含量变幅在1.25~13.34 mg/kg，最高、最低含量相差10.672倍；变异系数最低的Ca元素含量变幅在25.34~45.11 mg/g，最高、最低含量相差1.78倍；K元素含量变幅在40.92~94.12 mg/g；Mg元素含量变幅在4.01~7.17 mg/g；Na元素含量变幅在2.06~5.92 mg/g；Fe元素含量变幅在30.00~142.50 mg/kg；Zn元素含量变幅在23.00~85.00mg/kg。7种矿质元素的变异系数由高到底的顺序为：Cu>Fe>Zn>Na>K>Mg>Ca。变异系数越高说明元素含量在不同品种间的差异越大，Cu的变异系数，属于高度变异，其他元素多属于小变异或中等变异。

表2 272份油菜矿质元素含量特征描述性统计分析表；0.75和0.25分别代表数据的第三四分位数和第一四分位数

Table 2 Descriptive statistical analysis of mineral element content in 272 rape samples; 0.75 and 0.25 represent the third quartile and the first quartile

矿质元素种类	均值	变幅	中位数	极差	变异系数(%)	0.75	0.25
Mineral element	Mean	range	median	range	Coefficient of variation		
Ca (mg/g)	36.97	25.34-45.11	36.52	19.77	8.81	39.27	34.84
K (mg/g)	65.95	40.92-94.12	66.24	53.20	14.82	72.06	59.91
Mg (mg/g)	5.44	4.01-7.17	5.38	3.15	10.45	5.78	5.08
Na (mg/g)	3.70	2.06-5.92	3.64	3.86	18.16	4.15	3.22
Cu (mg/kg)	5.69	1.25-13.34	5.00	12.08	36.80	7.00	5.00
Fe (mg/kg)	83.43	30.00-142.50	82.50	112.50	24.59	95.25	70.00
Zn (mg/kg)	37.22	23.00-85.00	36.25	62.00	21.58	42.00	32.00

2.2 甘蓝型油菜地上部分矿质元素主成分分析

为了检验甘蓝型油菜地上部分矿质元素含量数据与总变异之间的关系，进行主成分分析。图1是主成分分析特征值碎石图，特征值大于1的有3个点，结合表2可知，前3个主成分特征值均大于1，累计贡献率为68.479%，表明前3个主成分可以反映油菜矿质元素含量的主要信息。

结合表3和表4，主成分1贡献了36.434%的变异，主要是由Na、Mg、Fe、Cu浓度驱动的。主成分2贡献了16.264%的变异，主要是由K浓度驱动的。主成分3贡献了15.781%的变异，主要是由Zn浓度驱动的。

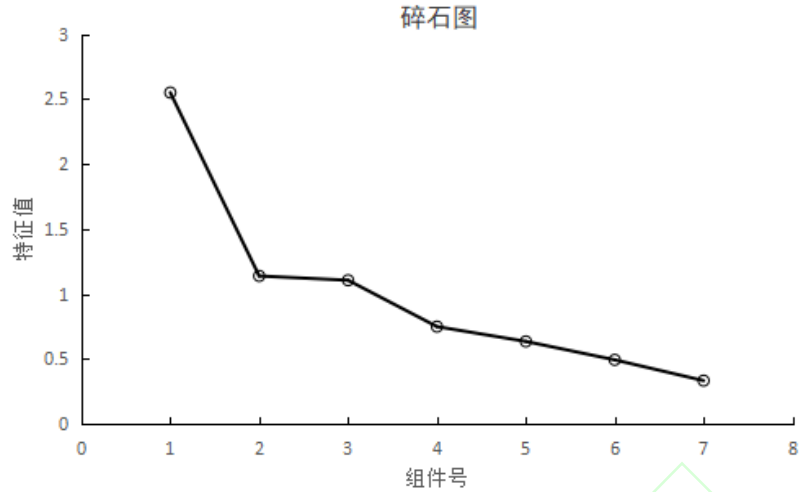


图 1 主成分分析特征值碎石图

Fig.1 Principal component analysis feature root gravel

表 3 主成分特征值、方差贡献率和累计贡献率

Table 3 Eigenvalues, variance contribution rates and cumulative contribution rates of principal components

成分 ingredient	初始特征值 Initial eigenvalue			提取载荷平方和 Extract the sum of squared loads		
	总计 total	方差百分比 Percent variance	累积 % Cumulative	总计 total	方差百分比 Percent variance	累积 % Cumulative
	1	2.550	36.434	36.434	2.550	36.434
2	1.138	16.264	52.698	1.138	16.264	52.698
3	1.105	15.781	68.479	1.105	15.781	68.479
4	0.748	10.692	79.171	0.748	10.692	79.171
5	0.634	9.056	88.227			
6	0.492	7.024	95.251			
7	0.332	4.749	100.000			

表 4 7 种矿质元素浓度的成分矩阵

Table 4 Component matrix of concentrations of seven mineral elements

矿质元素种类 Mineral element	成分 Ingredient			
	1	2	3	4
Ca	0.41	-0.293	-0.643	0.429
K	-0.016	0.852	0.208	0.447
Mg	0.727	0.169	-0.398	-0.014
Na	0.822	0.181	-0.017	0.023
Cu	0.715	0.198	0.116	-0.335
Fe	0.719	-0.144	0.364	-0.167
Zn	0.385	-0.454	0.586	0.473

2.3 甘蓝型油菜地上部分矿质元素相关性分析

对甘蓝型油菜地上部分矿质元素含量进行相关性分析（图 2）。Cu 与 Fe、Ca、Mg、

Na 均具有显著的正相关性，而与 Zn、K 相关性不显著；Fe 与 Zn、Ca、Mg、Na 具有显著的正相关性，而与 K 相关性不显著；Zn 与 Ca、K、Mg、Na 相关性均不显著；Ca 与 K 具有显著负相关性，与 Mg、Na 显著正相关；K 与 Mg、Na 相关性均不显著；Mg 与 Na 具有显著正相关性。

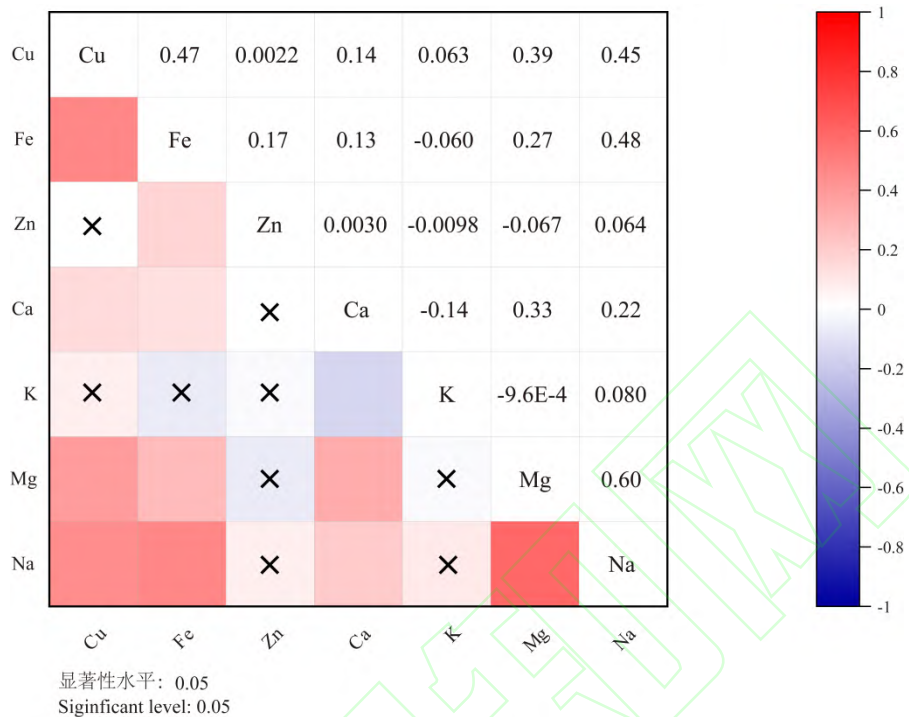


图 2 甘蓝型油菜矿质元素性状的相关性图；红色代表矿质元素性状两两之间正相关，蓝色代表矿质元素性状两两之间负相关，颜色越深相关性越显著；“X”代表矿质元素性状两两之间相关性不显著

Fig.2 Correlation matrix of mineral element traits in *Brassica napus*. Positive correlations between mineral element traits are represented in red, while negative correlations are represented in blue. The intensity of the color indicates the strength of the correlation, with deeper colors denoting more significant correlations. An 'X' indicates a lack of significant correlation between two traits.

2.4 极端表型材料的筛选

对数据进行零-均值规范化，获得标准化分数。santana、P312、03LF1 种质有 3 种以上的元素具有极端最大值；CY13PXW-17、阳光 2009、WH-229 种质有 3 种以上的元素具有极端最小值。这 6 份种质 7 种矿质元素含量的 Z 分数见图 3。

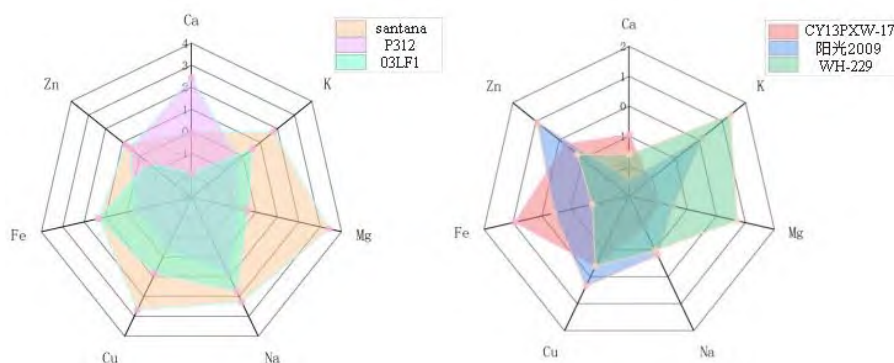


图 3 极端表型的 Z 分数雷达图

Fig.3 Z-score radar Chart of extreme phenotypes

2.5 不同矿质元素含量的相关SNP位点鉴定

通过 MLM (QK) 模型对 280 份甘蓝型油菜的矿质元素含量表型性状进行全基因组关联分析, 用 R 软件的 CMplot 来绘制曼哈顿图以及 QQ 图。如图 4 所示, 计算得到 P 值, 筛选出模型条件下满足 $-\text{Log}_{10}P > 5$ 与矿质离子含量显著关联的分子标记。最终检测到 134 个 SNP 位点分别与 K、Ca、Na、Mg、Fe、Zn、Cu 元素含量表型性状相关 (表 5)。在所有染色体上均检测到显著 SNP 位点, 其中 A07 染色体上最多, 达到 25 个, 而 A02 和 A10 染色体上最少, 仅有 1 个; 其他染色体上 SNP 位点数量介于 7 到 15 个之间。

检测到 37 个位点与 K 元素含量显著相关, 分别位于 A07、A09、C03、C06、C07、C08 和 C09 染色体上, 能解释 4.23%~11.70% 的表型解释率。检测到 12 个位点与 Ca 元素含量显著相关, 分别位于 A01、A03、A07、C04、C07 和 C08 染色体上, 能解释 4.39%~15.91% 的表型解释率。检测到 9 个位点与 Na 元素含量显著相关, 分别位于 C03、C04、C06、C07 和 C08 染色体上, 能解释 5.20%~18.15% 的表型解释率。检测到 10 个位点与 Mg 元素含量显著相关, 分别位于 A07、C01、C04、C05 和 C09 染色体上, 能解释 4.23%~16.73% 的表型解释率。检测到 11 个位点与 Fe 元素含量显著相关, 分别位于 A04、A07、A09、C02、C03、C05、C08 和 C09 染色体上, 能解释 4.33%~9.60% 的表型解释率。检测到 41 个位点与 Zn 元素含量显著相关, 分别位于 A01、A03、A04、A05、A06、A08、A10、C01、C02、C03、C05、C08、C09 染色体上, 能解释 3.96%~14.09% 的表型解释率。检测到 14 个位点与 Cu 元素含量显著相关, 分别位于 A02、A03、A07 和 A09 染色体上, 能解释 4.37%~24.01% 的表型解释率。

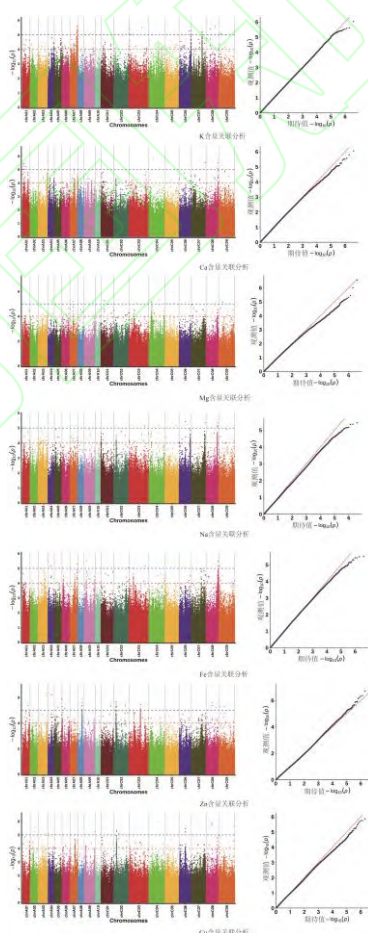


图 4 MLM(QK)模型条件下的钾、钙、镁、钠、铁、锌和铜离子曼哈顿图与 QQ 图

Fig. 4 Manhattan graph and QQ graph of K, Ca, Mg, Na, Fe, Zn and Cu ions under MLM(QK) model

表 5 利用 MLM(QK) 模型检测矿质元素含量性状的关联分析结果

Table 5 MLM(QK) model was used to detect the correlation analysis results of mineral element content characters

矿质元素 种类 Mineral element	标记名称 SNP	染色体 Chr.	位置 (bp) Position (bp)	-Log ₁₀ P	表型贡献率 (%) R ²
K	chrA07__19943554	A07	19,943,554	5.12	5.02
K	chrA07__21768330	A07	21,768,330	5.17	4.23
K	chrA07__21768333	A07	21,768,333	5.17	4.23
K	chrA07__22961562	A07	22,961,562	5.61	4.87
K	chrA07__22961916	A07	22,961,916	5.08	4.44
K	chrA07__22964929	A07	22,964,929	5.39	4.74
K	chrA07__22965679	A07	22,965,679	5.26	4.51
K	chrA07__22969246	A07	22,969,246	5.22	4.59
K	chrA07__22969300	A07	22,969,300	5.29	4.70
K	chrA07__22971665	A07	22,971,665	5.29	4.76
K	chrA07__22971744	A07	22,971,744	5.10	4.39
K	chrA07__22976415	A07	22,976,415	5.18	4.47
K	chrA07__22976420	A07	22,976,420	5.34	4.60
K	chrA07__22976507	A07	22,976,507	5.23	4.44
K	chrA07__22979494	A07	22,979,494	5.20	4.32
K	chrA07__22979511	A07	22,979,511	5.40	4.54
K	chrA07__22979519	A07	22,979,519	5.38	4.49
K	chrA07__22986618	A07	22,986,618	5.53	4.75
K	chrA07__22990848	A07	22,990,848	5.29	4.51
K	chrA07__22991832	A07	22,991,832	5.34	4.36
K	chrA07__23032016	A07	23,032,016	5.31	4.39
K	chrA09__20505984	A09	20,505,984	5.10	4.79
K	chrC03__1622597	C03	1,622,597	5.09	7.93
K	chrC03__1622611	C03	1,622,611	5.46	8.56
K	chrC03__39628716	C03	39,628,716	5.50	9.70
K	chrC06__29479855	C06	29,479,855	5.24	8.39
K	chrC06__35936119	C06	35,936,119	5.02	9.47
K	chrC06__35936359	C06	35,936,359	5.29	8.97
K	chrC07__32672993	C07	32,672,993	5.01	5.27
K	chrC07__32686265	C07	32,686,265	5.18	5.59
K	chrC07__32688603	C07	32,688,603	5.21	5.37
K	chrC08__12732923	C08	12,732,923	5.41	9.07
K	chrC08__27630000	C08	27,630,000	5.58	7.32
K	chrC09__6161274	C09	6,161,274	5.04	6.02
K	chrC09__6161281	C09	6,161,281	5.12	6.20
K	chrC09__6161292	C09	6,161,292	5.10	6.29
K	chrC09__20195566	C09	20,195,566	5.01	11.70

Ca	chrA01__3940655	A01	3,940,655	5.00	4.39
Ca	chrA01__3940658	A01	3,940,658	5.03	4.40
Ca	chrA01__3940971	A01	3,940,971	5.44	4.81
Ca	chrA01__3943113	A01	3,943,113	5.26	6.86
Ca	chrA01__10780515	A01	10,780,515	5.24	14.10
Ca	chrA03__27084106	A03	27,084,106	5.58	5.56
Ca	chrA03__27084164	A03	27,084,164	6.07	6.00
Ca	chrA07__13003386	A07	13,003,386	5.05	5.68
Ca	chrC04__13941328	C04	13,941,328	5.79	15.91
Ca	chrC07__42660904	C07	42,660,904	5.52	9.88
Ca	chrC08__34214045	C08	34,214,045	5.10	5.73
Ca	chrC08__35491059	C08	35,491,059	5.52	4.88
Na	chrC03__48194911	C03	48,194,911	5.13	7.62
Na	chrC04__29728837	C04	29,728,837	5.16	8.36
Na	chrC04__29728855	C04	29,728,855	5.17	8.32
Na	chrC06__19036559	C06	19,036,559	5.44	18.15
Na	chrC07__41678276	C07	41,678,276	5.35	5.65
Na	chrC08__34136672	C08	34,136,672	5.07	5.18
Na	chrC08__34145588	C08	34,145,588	5.35	6.05
Na	chrC08__34166733	C08	34,166,733	5.15	5.30
Na	chrC08__34166743	C08	34,166,743	5.10	5.20
Mg	chrA07__9632951	A07	9,632,951	5.20	4.23
Mg	chrC01__10571532	C01	10,571,532	5.26	10.73
Mg	chrC04__7162176	C04	7,162,176	5.12	4.27
Mg	chrC04__7218406	C04	7,218,406	5.03	4.34
Mg	chrC04__9245996	C04	9,245,996	5.16	5.29
Mg	chrC04__30281675	C04	30,281,675	6.56	11.65
Mg	chrC04__30281694	C04	30,281,694	5.33	9.11
Mg	chrC05__21940486	C05	21,940,486	6.01	16.73
Mg	chrC05__28478421	C05	28,478,421	5.06	7.41
Mg	chrC09__12344543	C09	12,344,543	5.13	7.68
Fe	chrA04__9127124	A04	9,127,124	5.15	5.31
Fe	chrA07__20981835	A07	20,981,835	5.30	4.45
Fe	chrA09__7686732	A09	7,686,732	5.51	5.88
Fe	chrC02__44036870	C02	44,036,870	5.05	6.58
Fe	chrC03__13732408	C03	13,732,408	5.00	4.33
Fe	chrC03__49610717	C03	49,610,717	5.15	8.00
Fe	chrC05__6688800	C05	6,688,800	5.43	9.60
Fe	chrC05__6688801	C05	6,688,801	5.43	9.60
Fe	chrC08__36167258	C08	36,167,258	5.15	4.67
Fe	chrC08__36231505	C08	36,231,505	5.49	5.98
Fe	chrC09__2499834	C09	2,499,834	5.14	7.51
Zn	chrA01__17026682	A01	17,026,682	5.38	7.56
Zn	chrA03__26332527	A03	26,332,527	6.14	5.93

Zn	chrA03__26340105	A03	26,340,105	6.37	8.77
Zn	chrA03__26340114	A03	26,340,114	6.32	8.69
Zn	chrA04__10113885	A04	10,113,885	6.23	5.25
Zn	chrA05__11083165	A05	11,083,165	5.20	7.61
Zn	chrA05__22652302	A05	22,652,302	5.89	5.14
Zn	chrA06__13784	A06	13,784	5.30	4.15
Zn	chrA06__1163485	A06	1,163,485	5.01	4.24
Zn	chrA06__8532943	A06	8,532,943	5.13	7.88
Zn	chrA08__12088015	A08	12,088,015	5.32	4.36
Zn	chrA08__12126280	A08	12,126,280	5.03	4.20
Zn	chrA08__12340448	A08	12,340,448	5.09	4.24
Zn	chrA08__12511541	A08	12,511,541	5.02	3.96
Zn	chrA08__12528688	A08	12,528,688	5.01	4.27
Zn	chrA08__12663463	A08	12,663,463	5.35	4.65
Zn	chrA08__12664416	A08	12,664,416	5.38	4.78
Zn	chrA08__12803718	A08	12,803,718	5.60	4.92
Zn	chrA08__12840965	A08	12,840,965	5.93	7.93
Zn	chrA08__12848842	A08	12,848,842	5.00	3.98
Zn	chrA10__16321846	A10	16,321,846	5.87	8.46
Zn	chrC01__29743785	C01	29,743,785	5.35	8.36
Zn	chrC02__6824183	C02	6,824,183	5.65	7.66
Zn	chrC02__7068497	C02	7,068,497	5.03	6.45
Zn	chrC02__7228284	C02	7,228,284	5.50	6.22
Zn	chrC02__7268663	C02	7,268,663	5.27	6.01
Zn	chrC02__7289530	C02	7,289,530	5.21	5.09
Zn	chrC02__7537183	C02	7,537,183	5.68	14.09
Zn	chrC02__7669754	C02	7,669,754	5.35	6.63
Zn	chrC02__35520487	C02	35,520,487	5.36	9.67
Zn	chrC03__34891887	C03	34,891,887	5.45	5.73
Zn	chrC03__34893359	C03	34,893,359	5.01	4.99
Zn	chrC03__34893363	C03	34,893,363	5.09	5.07
Zn	chrC03__34897203	C03	34,897,203	5.18	5.62
Zn	chrC05__2163512	C05	2,163,512	5.13	8.57
Zn	chrC05__42573703	C05	42,573,703	5.07	7.07
Zn	chrC08__17861927	C08	17,861,927	5.36	4.40
Zn	chrC08__17954667	C08	17,954,667	5.59	4.54
Zn	chrC08__29207221	C08	29,207,221	5.23	11.63
Zn	chrC09__4448369	C09	4,448,369	5.32	9.77
Zn	chrC09__17361851	C09	17,361,851	5.31	9.84
Cu	chrA02__11706791	A02	11,706,791	5.25	9.01
Cu	chrA03__23976927	A03	23,976,927	5.08	10.60
Cu	chrA07__15237784	A07	15,237,784	5.01	4.83
Cu	chrA09__31306430	A09	31,306,430	5.24	4.37
Cu	chrC02__7926638	C02	7,926,638	5.33	6.36

Cu	chrC02__8414326	C02	8,414,326	5.25	6.40
Cu	chrC02__15526724	C02	15,526,724	5.09	11.5
Cu	chrC04__27902009	C04	27,902,009	5.98	19.29
Cu	chrC05__6580378	C05	6,580,378	5.08	9.89
Cu	chrC06__18480764	C06	18,480,764	5.47	7.21
Cu	chrC06__18480770	C06	18,480,770	5.22	6.92
Cu	chrC08__16903598	C08	16,903,598	5.86	13.43
Cu	chrC08__16903639	C08	16,903,639	5.76	13.76
Cu	chrC09__46332424	C09	46,332,424	5.65	24.01

2.6 不同矿质元素含量的相关的候选基因

本研究选取显著 SNP 标记各染色体平均 LD 衰减上下游 50 kb 范围预测候选基因, 结合 GO 数据库和 KEGG 数据库的富集分析结果, 最终筛选到 14 个与矿质元素含量相关的候选基因 (表 6), 分别位于 A01、A03、A06、A08、C01、C02、C07、C08、C09 染色体上。其中 A01 染色体上有 1 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11A01G007420*, 与 Ca 元素含量性状相关; A03 染色体上有 2 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11A03G045690* 和 *ZS11A03G045720*, 都与 Cu 元素含量性状相关; A06 染色体上有 2 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11A06G014950* 和 *ZS11A06G014940*, 都与 Zn 元素含量性状相关; A08 染色体上有 2 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11A08G013680* 和 *ZS11A08G014070*, 都与 Zn 元素含量性状相关; C01 染色体上有 1 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11C01G015850*, 与 Mg 元素含量性状相关; C02 染色体上有 3 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11C02G011390*、*ZS11C02G012340* 和 *ZS11C02G020370*, 分别与 Zn 元素和 Cu 元素含量性状相关; C07 染色体上有 1 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11C07G036900*, 与 Na 元素含量性状相关; C08 染色体上有 1 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11C08G034970*, 与 Fe 元素含量性状相关; C09 染色体上有 1 个候选基因, 基因 ID 为 *ZS11C09G025260*, 与 K 元素含量性状相关。

ZS11C09G025260 (*ADH2*)。植物 *ADH* 基因家族成员在不同的植物中的数目差异较大, *ADH* 在营养器官和生殖器官发育发挥着重要作用, 尤其在响应组织器官发育过程中的生物或非生物胁迫中发挥着不同的作用^[23]。GO 注释结果显示, 它与锌离子结合; 钾离子运输过程相关。

ZS11A01G007420 (*HMA2*)。HMA 家族是一类金属离子转运的重要蛋白家族, 之前的研究中将 P1B-ATPase 分为两个亚族: Group1 (转运 Zn/Cd/Co/Pb) 和 Group2 (转运 Cu/Ag)^[24]。GO 注释结果显示, 它参与了铜、钙、钾、镉离子的转运、结合和跨膜运输等过程。

ZS11C07G036900 (*LTA2*)。LTA 编码苏氨酸醛缩酶。GO 注释结果显示, 它在钠离子转运和跨膜转运蛋白活性过程中发挥了作用。

ZS11C01G015850 (*AKT2*)。AKT2 是 K⁺通道基因家族的成员, 在植物叶片的叶肉细胞中, AKT2 约占 K⁺通透性的 50%^[25]。GO 注释结果显示, 它在离子通道、离子转运和跨膜运输都具有生物学作用。

ZS11C08G034970 (*HIPP31*)。HIPP 编码重金属相关异戊二烯化植物蛋白, HIPP 作为金属伴侣蛋白, 能够结合金属离子并将其转运至靶蛋白以维持细胞的金属离子稳态^[26]。GO 结果显示它参与到了铜和汞离子运输、结合以及调节离子稳态过程。

ZS11A08G013680 (*BRCA1*)。BRCA1 编码蛋白的 N 末端序列含有一环状结构域 (ring domain), 能够与 BRCA1 相关环状蛋白 (BRCA12 associated RING domain protein, BARD1) 组成环 2 环异二聚体^[27]。

ZS11C02G011390 (*HF2AR*)。RHF2A 是 RING-finger 家族的成员, 编码 E3 泛素连接酶。在拟南芥中, RING-finger 蛋白家族作为蛋白降解 E3 连接酶中的重要成员, 存在于各个生

化反应过程中^[28]。

ZS11A03G045690 (ATL29)。*ATL* 家族编码 E3 泛素连接酶，*ATL* 调节植物的不同通路，如胁迫响应和碳响应调节^[29]。

ZS11C02G012340 (WAV3)。*WAV3* 基因编码一个 RING 型 E3 泛素连接酶。GO 注释结果显示，它们都参与到了离子结合尤其是锌离子结合过程中。

ZS11A03G045720 (ALMT12)。*ALMT* 家族蛋白是植物所特有的一类新型阴离子通道，参与调控气孔运动、果实酸度、种子发育、根系抗铝毒等生物学过程。*ALMT12* 参与控制气孔关闭，具有快型 (R-type) 阴离子通道特征，又名快阴离子通道 *QUAC1*。GO 注释结果显示，它参与到离子运输过程中。

表 6 矿质元素含量相关候选基因

Table 6 Mineral element content related candidate genes

矿质元素种类	基因 ID	基因名	描述
Mineral element	GeneID	Symbol	Description
K	<i>ZS11C09G025260</i>	<i>ADH2</i>	乙醇脱氢酶 3 类
Ca	<i>ZS11A01G007420</i>	<i>HMA2</i>	重金属 ATP 酶 2
Na	<i>ZS11C07G036900</i>	<i>LTA2</i>	丙酮酸脱氢酶的质体 E2 亚基
Mg	<i>ZS11C01G015850</i>	<i>AKT2</i>	钾运输 2
Fe	<i>ZS11C08G034970</i>	<i>HIPP31</i>	重金属相关蛋白 31
Zn	<i>ZS11A06G014950</i>	--	<i>BnaA06g14370D</i>
Zn	<i>ZS11A06G014940</i>	--	<i>BnaA06g14370D</i>
Zn	<i>ZS11A08G013680</i>	<i>BRCA1</i>	乳腺癌易感蛋白 1
Zn	<i>ZS11A08G014070</i>	--	未知蛋白质 LOC106410831
Zn	<i>ZS11C02G011390</i>	<i>RHF2A</i>	环-H2 组 F2A
Cu	<i>ZS11A03G045690</i>	<i>ATL29</i>	拟南芥酵母中有毒 29
Cu	<i>ZS11C02G012340</i>	<i>WAV3</i>	E3 泛素连接酶参与根向地性
Cu	<i>ZS11C02G020370</i>	<i>BETA-OHASE</i>	β -胡萝卜素羟化酶 1
Cu	<i>ZS11A03G045720</i>	<i>ALMT12</i>	铝激活苹果酸转运体 12

3 讨论

近年来，随着我国畜牧业的快速发展，饲料用粮的需求量不断增加，饲料油菜及其配套种植技术拓展了优质饲草的来源。研究表明，饲料油菜在供应季节和养分含量上具有无法替代的优势，已经逐渐在全国推广种植^[30]。参考美国豆科与禾本科饲草等级指标，饲料油菜的品质在中等禾本科干草品质以上，具有较高的饲喂价值^[31]。如果利用我国南部和西北地区的冬季空闲田种植油菜，可以降低饲养成本，提高土地利用效率，并且不影响其他粮食作物的种植。有研究表明，合理利用饲料油菜与其他饲料搭配，不仅增重效果显著，还能提升肉质和营养品质^[32]。

矿物质元素含量是牧草品质评价的重要指标。牧草对矿质营养元素的吸收能力和种植土壤的供给能力直接影响牧草体内矿质养分的含量。本研究系统评价了 272 份甘蓝型油菜核心种质苗期地上部分的矿质营养元素含量，筛选出富含矿质营养元素的优异资源，为选育优质饲料油菜品种提供了优良资源。

测定结果显示，272 份甘蓝型油菜地上部分 K 含量平均最高，Na 含量平均最低，呈现高钾低钠的特点。Na 的变异系数最大为 18.16%，微量元素的变异系数范围在 30%~50%之间，变异较丰富。不同种质对元素的吸收存在差异，有些品种富集某些元素，而有些品种则相对排斥一些元素。例如，油菜种质中油 589 的 Fe、Zn 含量显著较少^[33]。与其他作物相比，甘蓝型油菜在矿质元素含量上差异明显，其高钾低钠的特点，有助于改善家畜的营养水平，

提高肉质品质^[34]。

本研究采用半自动化水培系统,为甘蓝型油菜提供了相对稳定的外界环境,支持了大规模快速鉴定甘蓝型油菜表型的研究^[35]。使用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES),能够同时检测多个元素,适配大量样品的快速检测,为本研究中的元素含量测定提供了必要的技术支持^[36]。

GWAS方法用于解析复杂遗传性状的遗传基础,但存在一定局限性,如遗传解释率有限。与Fe元素含量显著相关的SNP位点遗传解释率较小(4.33%~9.60%),表明Fe元素含量受到多个基因的共同影响^[37]。Cu元素含量的遗传解释率相对较高(如SNP位点chrC09_46332424达到24.01%),表明特定基因显著影响Cu元素含量表型。关键候选基因与矿质元素转运和积累密切相关,值得后续研究对其调控矿质元素含量的遗传机制进行深入探讨。本次研究中并未定位到多个元素浓度性状都能检测到的SNP位点,可能表明了油菜积累各元素的遗传机制相对独立。

4 结论

在272份甘蓝型油菜种质中,地上部分主要矿质元素含量平均值从高到低依次为钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)、钠(Na)、铁(Fe)、锌(Zn)、铜(Cu),且不同种质间差异显著。主成分分析表明,主成分1贡献了36.434%的变异,Ca与K、Fe、Zn与Mg表现出较强负相关,Na与Mg、Fe、Cu与Fe表现出较强正相关性。种质santana、P312、03LF1是矿质元素含量最丰富的材料,可用于培育优良品种。通过GWAS分析,从261份具有重测序数据的材料中筛选出134个与主要矿质元素含量相关的SNP位点,预测出14个候选基因,其中ADH2、HMA2、LTA2、AKT2和HIPP31分别与K、Ca、Na、Mg和Fe含量相关,其余候选基因与Zn和Cu含量相关。这些候选基因为油菜矿质营养改良提供了潜在的遗传资源。

参考文献

- [1] 孟春花, 张建丽, 钱勇, 王飞, 石祖梁, 仲跻峰. 油菜秸秆饲料化利用的研究进展. 江苏农业科学, 2021, 49(16): 26-31
Meng C H, Zhang J L, Qian Y, Wang Fei, Shi Z L, Zhong J F. Research progress on forage utilization of rape straw. Jiangsu Agricultural Sciences, 2021, 49(16): 26-31
- [2] Kalaitzandonakes N, Phillips P W, Wesseler J, Smyth S J. The coexistence of genetically modified, organic and conventional foods. Natural Resource Management and Policy, 2016, 49, 1-11
- [3] Thomas C L, Alcock T D, Graham N S, Hayden R, Matterson S, Wilson L, Young S D, Dupuy P J, White J P, Hammond J P, Danku J M, Salt D E, Sweeney A, Bancroft I, Broadley M R. Root morphology and seed and leaf ionic traits in a *Brassica napus* L. diversity panel show wide phenotypic variation and are characteristic of crop habit. BMC Plant Biology, 2016, 16(1): 214
- [4] 李纯, 傅廷栋, 杨小牛. 春播油菜绿肥试验简报. 湖北农业科学, 1987(1): 10-11
Li C, Fu T D, Yang X N. Brief report of spring sowing rape green fertilizer test. Hubei Agricultural Sciences, 1987(1): 10-11
- [5] 刁志成, 曲扬华, 刘策, 高月锋, 罗海玲. 饲用油菜混合青贮对湖羊屠宰性能及肉品质的影响. 中国畜牧兽医, 2018, 45(06): 1564-1570
Diao Z C, Qu Y H, Liu C, Gao Y F, Luo H L. Effects of forage rape mixed silage on slaughter performance and meat quality of Hu sheep. China Animal Husbandry and Veterinary, 2018, (6): 1564-1570
- [6] 牟海日, 王春朋, 胡立艳. 辽宁地区种植国外饲料油菜的试验报告. 中国奶牛, 2012(3): 9-11
Mu H R, Wang C P, Hu L Y. Experimental report on cultivation of foreign feed rape in Liaoning area. Chinese Cow, 2012(3): 9-11
- [7] 李桂花, 张建峰, 梅勇, 韦东普, 杨俊诚. 盐碱胁迫下油菜对磷元素的吸收. 核农学报, 2007, 21(5): 498-501
Li G H, Zhang J F, Mei Y, Wei D P, Yang J C. Phosphorus uptake in rapeseed under salt-alkali stress. Journal of Nuclear Agronomy,

2007, 21(5): 498-501

- [8] 吴静璇, 翟羽佳, 廖秀冬, 张丽阳, 李素芬, 吕林. 饲料钙和非植酸磷水平对肉仔鸡生长性能和血清指标的影响. 中国畜牧杂志, 2023, 59(9): 264-268
- Wu J X, Zhai Y J, Liao X D, Zhang L Y, Li S F, Lv L. Effects of dietary calcium and non-phytate phosphorus levels on growth performance and serum parameters of broiler chickens. Chinese Journal of Animal Science, 2023, 59(9): 264-268
- [9] 汲全柱. 动物饲料添加二甲酸钾在影响畜禽生长性能及替代抗生素中的作用. 新农业, 2021(23): 55-56
- Ji Q Z. Effect of adding potassium diformate to animal feed on the growth performance of livestock and poultry and replacing antibiotics. New Agriculture, 2021(23): 55-56
- [10] 柴明娜, 王婷, 朱志强, 黄雪洁, 韩冰. 刘青燕麦饲草全株及茎叶穗的 5 种矿质元素含量分析. 河北农业科学, 2023, 27(4):31-36, 55
- Chai M N, Wang T, Zhu Z Q, Huang X J, Han B. Analysis on the content of 5 mineral elements in the whole plant and stem, leaf and ear of the forage grass of oats. Hebei Agricultural Sciences, 2023, 27(4):31-36, 55
- [11] 孔雨昕, 马喜波, 王桂芹. 铁的生物学功能及其在鱼类中的应用研究进展. 饲料工业, 2024, 45(8): 56-63
- Kong Y X, Ma X B, Wang G Q. Research progress on biological function of iron and its application in fish. Feed industry, 2024, 45(8): 56-63
- [12] Suttle N. Mineral nutrition of livestock. 4th Edition. Wallingford: CABI Digital Library, 2010: 540-554
- [13] 康金涛, 刘昆鹏, 杨闯, 全成滔, 戴成, 马朝芝. 油菜苔和常见蔬菜 ICP-MS 离子组分分析与评价. 南京农业大学学报, 2023, 46(3): 454-463
- Kang J T, Liu K P, Yang C, Quan C T, Dai C, Ma C Z. Analysis and evaluation of ionic components detected by ICP-MS in rapeseed bolting and common vegetables. Journal of Nanjing Agricultural University, 2023, 46(3): 454-463
- [14] 胡文诗, 李银水, 顾焜明, 代晶, 谢立华, 李小勇, 秦璐, 廖星. 不同油菜品种产量与含油量形成的矿质营养调控研究. 中国油料作物学报, 2023, 45(4): 756-765
- Hu W S, Li Y S, Gu Z M, Dai J, Xie L H, Li X Y, Qin L, Liao X. Regulation of mineral nutrients on seed yield and oil content formation in different oilseed rape cultivars. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2023, 45(4): 756-765
- [15] Wu D, Tanaka R, Li X, Ramstein G P, Cu S, Hamilton J P, Buell C R, Stangoulis J, Rocheford T, Gore M A. High-resolution genome-wide association study pinpoints metal transporter and chelator genes involved in the genetic control of element levels in maize grain. G3 (Bethesda), 2021, 11(4): jkab059
- [16] Chen W, Li X, Zhang X, Chachar Z, Lu C, Qi Y, Chang H, Wang Q. Genome-wide association study of trace elements in maize kernels. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 724
- [17] Alcock T D, Havlickova L, He Z, Bancroft I, White P J, Broadley M R, Graham N S. Identification of candidate genes for calcium and magnesium accumulation in *Brassica napus* L. by Association Genetics. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1968
- [18] Tang S, Zhao H, Lu S, Yu L, Zhang G, Zhang Y, Yang QY, Zhou Y, Wang X, Ma W, Xie W, Guo L. Genome- and transcriptome-wide association studies provide insights into the genetic basis of natural variation of seed oil content in *Brassica napus*. Molecular Plant, 2021, 14(3): 470-487
- [19] Chang C C, Chow C C, Tellier L C, Vattikuti S, Purcell S M, Lee J J. Second-generation PLINK: Rising to the challenge of larger and richer datasets. Gigascience, 2015, 4: 7
- [20] Yang J, Lee S H, Goddard M E, Visscher P M. GCTA: a tool for genome-wide complex trait analysis. American Journal of Human Genetics, 2011, 88(1): 76-82
- [21] Zhou X, Stephens M. Genome-wide efficient mixed-model analysis for association studies. Nature Genetics, 2012, 44(7): 821-824.
- [22] Shen C, Yuan J, Ou X, Ren X, Li X. Genome-wide identification of alcohol dehydrogenase (*ADH*) gene family under waterlogging stress in wheat (*Triticum aestivum*). PeerJ. 2021, 9: e11861
- [23] Jin Y, Zhang C, Liu W, Tang Y, Qi H, Chen H, Cao S. The alcohol dehydrogenase gene family in melon (*Cucumis melo* L.): bioinformatic analysis and expression patterns. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 670
- [24] Ryuichi T, Yasuhiro I, Hugo S. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice. Plant, Cell

- & Environment, 2012, 35(11): 1948-1957
- [25] Dennison K L, Robertson W R, Lewis B D, Hirsch R E, Sussman M R, Spalding E P. Functions of AKT1 and AKT2 potassium channels determined by studies of single and double mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2001, 127(3): 1012-1019.
- [26] 王琪, 许志茹, 陈瑾元, 张双, 黄佳欢, 刘关君. 杨树重金属相关异戊二烯化植物蛋白(HIPPs)基因的鉴定及表达分析. *植物研究*, 2019, 39(6): 935-946
- Wang Q, Xu Z R, Chen J Y, Zhang S, Huang J H, Liu G J. Identification and expression analysis of heavy metal-associated isoprene plant protein (HIPPs) genes in poplar. *Plant Research*, 2019, 39(6): 935-946
- [27] 吴一凡. 拟南芥 *BRCAL* 基因在干旱胁迫应答中的功能分析. 长春: 东北师范大学, 2019
- Wu Y F. Functional analysis of *BRCAL* gene in *Arabidopsis thaliana* in response to drought stress. Changchun: Northeast Normal University, 2019
- [28] 刘敬婧. 拟南芥 RING-finger 家族成员 *RHF1a* 和 *RHF2a* 的功能研究. 北京: 北京大学, 2007
- Liu J J. Functional study of *RHF1a* and *RHF2a* members of the *Arabidopsis* RING-finger family. Beijing: Peking University, 2007
- [29] Plinio G. The prolific ATL family of RING-H2 ubiquitin ligases. *Plant Signaling & Behavior*, 2012, 7(8): 1014-1021
- [30] 刘萍, 张林, 王涛, 王婧泽, 陈燕萍, 吴宇瑶, 龚永会, 秦利军, 代文东. 饲料油菜粗蛋白含量及其氨基酸组成. *草业科学*, 2023, 40(12): 3150-3162
- Liu P, Zhang L, Wang T, Wang J Z, Chen Y P, Wu Y Y, Gong Y H, Qin L J, Dai W D. Crude protein content and amino acid composition of feed rape. *Pratacultural Science*, 2023, 40(12): 3150-3162
- [31] 张占琴, 闫紫薇, 杨相昆, 桑志勤. 新疆地区麦后复种饲料油菜品种比试验. *新疆农垦科技*, 2020, 43(8): 3-6
- Zhang Z Q, Yan Z W, Yang X K, Sang Z Q. Experiment on ratio of forage rape to multiple cropping after wheat in Xinjiang region. *Xinjiang Land Reclamation Science and Technology*, 2020, 43(8): 3-6
- [32] 王洪超, 刘大森, 刘春龙, 陆欣春, 魏巍, 王秀秀. 饲料油菜及其饲用价值研究进展. *土壤与作物*, 2016, 5(1): 60-64
- Wang H C, Liu D S, Liu C L, Lu X C, Wei W, Wang X X. Research progress of forage rape and its feeding value. *Soil and Crops*, 2016, 5(1): 60-64
- [33] 杨雪贞, 许华森, 张月萌, 马文奇, 孙志梅. 河北省主栽山药品种矿质养分累积及矿质营养品质差异. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(09): 1734-1744
- Yang X Z, Xu H S, Zhang Y M, Ma W Q, Sun Z M. Mineral nutrient accumulation and mineral nutrient quality difference of main yam varieties in Hebei province. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2019, 28(9): 1734-1744
- [34] 曾亚文, 刘家富, 汪禄祥, 申时全, 李自超, 王象坤, 文国松, 杨忠义. 云南稻核心种质矿质元素含量及其变种类型. *中国水稻科学*, 2003, 17(1): 26-31
- Zeng Y W, Liu J F, Wang L X, Shen S Q, Li Z C, Wang X K, Wen G S, Yang Z Y. Mineral element content and variety types of Yunnan rice core germplasm. *Chinese Rice Science*, 2003, 17(1): 26-31
- [35] 万何平, 何冰冰, 陈敬东, 戢强强, 曾长立. 一种高通量鉴定甘蓝型油菜耐低氮种质的方法及其在应用. *江苏农业科学*, 2021, 49(19): 78-83.
- Wan H P, He B B, Chen J D, Ji Q Q, Zeng C L. A high-throughput method for identification of low-nitrogen-tolerant germplasm of *Brassica napus* and its application. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49(19): 78-83.
- [36] Douvris C, Vaughan D, Bussan D, Bartzas G, Thomas R. How ICP-OES changed the face of trace element analysis: Review of the global application landscape. *Science of The Total Environment*, 2023, 905: 167242.
- [37] 万何平. 甘蓝型油菜苗期耐盐相关性状的全基因组关联分析. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- Wan H P. Genome-wide association analysis of salt-tolerant traits in *Brassica napus* seedlings. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019.