

## “功能性小麦新品种及其研发利用” 特约专栏文章之四

DOI: 10.16210/j.cnki.1007-7561.2021.02.004

陈广凤, 李冬梅, 邓志英, 等. 小麦籽粒植酸含量聚类及相关基因位点研究[J]. 粮油食品科技, 2021, 29(2): 25-33.

CHEN G F, LI D M, DENG Z Y, et al. Cluster analysis and association mapping of phytic acid content among wheat cultivars[J]. Science and Technology of Cereals, Oils and Foods, 2021, 29(2): 25-33.

# 小麦籽粒植酸含量聚类及相关基因位点研究

陈广凤<sup>1</sup>, 李冬梅<sup>1</sup>, 邓志英<sup>2</sup>, 冯建英<sup>1</sup>, 郑世英<sup>1</sup>, 郑芳<sup>1</sup>, 吴秀芬<sup>1</sup>, 田纪春<sup>2</sup>✉

(1. 德州学院 生态与资源环境学院, 山东 德州 253000;

2. 山东农业大学 农学院, 小麦品质育种研究室, 作物生物学国家重点实验室, 山东 泰安 271018)

**摘要:** 以 205 份中国冬麦区小麦品种(系)为材料, 分析其籽粒植酸含量做聚类分析并解析其关联位点。结果表明, 两个环境群体植酸含量平均值为 4.99 g/kg 和 3.31 g/kg, 变幅分别为 17.90 g/kg 和 10.20 g/kg, 变异范围较大。聚类分析将群体材料聚为 6 类, 类间植酸含量差异均显著。推广品种或骨干亲本中, B54、B40、B86 和 B126 植酸含量最低, 可做为低植酸小麦育种中重要的亲本。高代品系 B131、B141、B181 和 B149 植酸含量最低, 结合优异农艺性状, 有望选出低植酸含量功能性小麦新品种。共检测到 36 个与小麦籽粒植酸含量显著关联的单核苷酸多态性(SNP)标记关联位点( $P < 0.001$ ), 分布在 2B、3A、3B、3D、6A 和 6B 染色体上, 单个关联位点表型变异贡献率为 5.73%~9.69%; 鉴定出了低植酸含量基因的优异等位变异如 Tdurum\_contig35799\_208-G、Excalibur\_c96134\_152-C 和 Tdurum\_contig43538\_1687-A 等对低植酸含量效应较大。

**关键词:** 普通小麦; 植酸含量; 聚类分析; 营养品质

中图分类号: TS202.1 文献标识码: A 文章编号: 1007-7561(2021)02-0025-09

网络首发时间: 2021-02-07 16:42:49

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3863.TS.20210207.1637.009.html>

## Cluster Analysis and Association Mapping of Phytic Acid Content among Wheat Cultivars

CHEN Guang-feng<sup>1</sup>, LI Dong-mei<sup>1</sup>, DENG Zhi-ying<sup>2</sup>, FENG Jian-ying<sup>1</sup>, ZHENG Shi-ying<sup>1</sup>,  
ZHENG Fang<sup>1</sup>, WU Xiu-fen<sup>1</sup>, TIAN Ji-chun<sup>2</sup>✉

(1. Dezhou University, College of Ecology, Resources and Environment, Dezhou, Shandong 253000, China;

2. Agronomy College of Shandong Agricultural University, Stage Key Laboratory of Crop Biology, Group of Wheat Quality Breeding, Tai'an, Shandong 271018, China)

收稿日期: 2020-12-31

基金项目: 山东省自然科学基金(ZR20171702170343); 山东省高等学校科技计划项目(J17KB116; J17KA148); 德州学院横向课题(HXKT2020042); 山东省农业良种工程(2019LZGC017); 国家自然科学基金(31871613)

Supported by: Natural Science Foundation of Shandong (NO. ZR20171702170343); Project of Shandong Province Higher Educational Science and Technology Program (NO. J17KB116; J17KA148); Transverse Project of Dezhou University (NO. HXKT2020042); Agriculture Liangzhong Project Foundation of Shandong Provincial, China (NO.2019LZGC017); National Natural Science Foundation of China (NO.31871613)

作者简介: 陈广凤, 女, 1975 年出生, 博士, 讲师, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: cgdz@163.com.

通讯作者: 田纪春, 男, 1954 年出生, 博士, 教授, 研究方向为作物遗传育种与品质改良。E-mail: jctiansd@126.com.

**Abstract:** In this study, 205 elite wheat lines from winter wheat region of China were used as materials to analyze the phytic acid content, and the cluster analysis and related was further conducted. The results showed that the average Phytic acid content of the two environmental groups was 4.99 g/kg and 3.31 g/kg, and the variation range was 17.90 g/kg and 10.20 g/kg, respectively. The variation range was relatively large. The results of cluster analysis showed that there were significant differences in Phytic acid content among 6 groups. B54, B40, B86 and B126 have the lowest phytic acid content among the extended varieties or backbone parents, which can be used as important parents in low Phytic acid wheat breeding. The higher generation lines B131, B141, B181 and B149 had the lowest phytic acid content. Combined with excellent agronomic traits, it is expected to select new functional wheat varieties with low Phytic acid content. A total of 36 single nucleotide polymorphism (SNP) markers associated with phytic acid content in wheat grains were detected ( $P < 0.001$ ), which were distributed on chromosomes 2B, 3A, 3B, 3D, 6A and 6B. The contribution rate of phenotypic variation of a single Association site was 5.73% ~ 9.69%. Excellent alleles of genes with low Phytic acid content were identified such as *tdurum*, were identified\_contig35799\_208-G、*Excalibur\_c96134\_152-C* and *tdurum\_contig43538\_1687-A*, etc. which had a greater effect on low Phytic acid content.

**Key words:** bread wheat; Phytic acid content; cluster analysis; nutritional quality

小麦种质资源是小麦育种的主要亲本来源，是培育高产、优质和高抗小麦新品种的重要物质基础。随着社会经济发展和生活水平进一步提高，健康和营养已成为近十年我国小麦品质研究的主题，培育特色功能性小麦新品种是小麦育种专家近年来的重要育种目标。

目前，微量营养元素铁、锌等缺乏造成的营养不良非常严重。全世界约 20 亿人患有不同程度的贫血，其中约 12% 由缺铁所致，我国的缺铁性贫血发病率为 20% 左右，贫困地区儿童和孕妇则高达 45% 和 35%<sup>[1]</sup>。小麦是我国北方地区的主要粮食作物，提高人体对小麦籽粒中矿物质元素铁、锌等的吸收利用，对于解决我国人民由于铁、锌等元素含量摄入不足造成的健康问题具有重要意义<sup>[2-3]</sup>。影响铁、锌等生物有效性的限制性因子包括植酸、纤维素、丹宁和重金属等，以植酸最为重要<sup>[4-5]</sup>。小麦籽粒中植酸含量较为丰富，并且通过与矿物质元素铁、锌等正二价金属离子结合，形成螯合态植酸盐，显著降低人体对铁、锌等的吸收利用<sup>[6-7]</sup>。小麦种质资源是选育高产、优质和高抗小麦新品种的重要物质基础，小麦籽粒中植酸含量较为丰富，品种间籽粒植酸含量存在显著差异<sup>[8-9]</sup>，并且含量受遗传因素和环境条件的共同作用<sup>[10]</sup>。因此，对小麦种质资源的深入研究，不

仅能提高所选用育种材料的目标性，而且有利于提高育种科学预见性。自 1921 年 Mellanby 首次提出植酸对营养的影响以来，植酸与营养的关系一直是植酸研究的热点<sup>[11]</sup>。对其研究主要集中在低植酸玉米、大麦和水稻的研究，以期培育兼具营养和环保功能的新型低植酸作物<sup>[12-13]</sup>。李颖睿等<sup>[10]</sup>、吴澎等<sup>[14]</sup>和 Liu 等<sup>[8]</sup>曾对我国的地方品种和河南、山东、陕西、江苏和四川等少数地区的小麦品种进行了植酸含量分析。目前国内外对小麦中植酸的研究主要侧重于植酸对小麦生理功能的影响、植酸的抗营养效应、植酸对人和动物的影响和植酸的工业应用等方面<sup>[13]</sup>。

到目前为止，在遗传方面，关于小麦籽粒植酸含量的报导较少。何秋怡等<sup>[15]</sup>利用重组自交系群体定位到 2 个与植酸含量相关的 QTL 位点，分布在 3B 和 3D 染色体上。凡迪等<sup>[16]</sup>利用小麦重组自交系群体定位到 6 个与籽粒植酸含量相关的位点，分布于 1B、2A、2B 和 6B 染色体上。总体来说，有关植酸含量分析的资料十分有限，中国冬麦区主要品种（系）的植酸含量尚不清楚。

本研究以中国冬麦区共 205 份（包括 20 世纪 80 年代以来的推广品种或骨干亲本 132 和高代品系 73 份）小麦种质资源为研究材料，测定其

植酸含量进行聚类分析, 并定位解析其单核苷酸多态性 (SNP) 标记关联位点, 筛选出低植酸和高植酸种质资源, 为中国冬麦区低植酸小麦品质育种提供优良的育种材料。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验材料

205 份供试材料, 包括中国冬麦区 20 世纪 80 年代以来的推广品种或骨干亲本 132 份和高代品系 73 份, 其中高代品系全部来自中国山东省。于 2016 和 2017 年度将供试材料种植于山东农业大学试验农场, 每份材料种 3 行, 2 次重复, 行长 2 m, 均匀播种 70 粒, 行间距 25 cm。常规田间管理, 生长期间没有发生严重病虫害和倒伏。

高通量组织研磨机, SPEX GENO 2010 GRINDER; 美国 SPEX Sample Prep 公司; 酶标仪, SPECTRA max PLUS384; 北京龙跃科技发展有限公司。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 表型鉴定

种子收获后, 晒干储存于种子库中。试验时取每个小区的种子分别测定。用高通量组织研磨机磨粉。按 Chen 等<sup>[17]</sup>的方法测定植酸含量, 并适当改进。将 30 mg 全粉置于 1.5 mL 离心管中, 加入 0.4 mol/L HCl 1 mL 和 15% 的 TCA 提取液,

室温下振荡 3 h, 再以 2 000×g 离心 10 min, 然后取 50 μL 上清液, 置于 1.5 mL 离心管中 (内装 36.3 mmol/L NaOH 550 μL); 加入 200 μL 显色液 (含 0.03% 氯化铁, 0.3% 磺基水杨酸), 反应后取 200 μL 溶液, 用酶标仪在 500 nm 下读数, 测定植酸含量。

#### 1.2.2 DNA 提取和全基因组 90k SNP 芯片分型

参照略有改动的 Triticarte Pty. Ltd (<http://www.triticarte.com.au/>) 方法提取供试材料群体 DNA, 用 0.8% 琼脂糖电泳检测 DNA 质量和浓度。委托美国加利福尼亚大学戴维斯分校植物科学系生物技术检测中心, 使用美国 Illumina 公司和美国堪萨斯州立大学共同开发的小麦 90k 基因芯片 (81 587 个 SNP) 进行供试群体 DNA 的基因分型, 利用 GenomeStudio 软件读取分型数据并以文本文件形式导出保存。用 PLINK v1.07 对获得的基因型数据进行质量控制, 剔除检出率小于 80% 和低频基因频率小于 5% 的 SNP 标记, 最终获得 24 355 个 SNP 用于植酸含量关联分析。

利用 Wang 等<sup>[18]</sup>对 6 个 DH 遗传群体 (BT-Schomburgk AUS33384、Young AUS33414、Chara Glenlea、W7984×Opata M85、Sundor AUS30604 和 Westonia Kauz) 进行图谱整合的位点信息, 获得本研究群体 SNP 位点遗传信息 (表 1) 及整合复合遗传图谱<sup>[19]</sup>。

表 1 SNP 复合遗传图谱信息

Table 1 Information of SNP in the integrated linkage map

染色体	标记数目	连锁群长度/cm	染色体	标记数目	连锁群长度/cm	染色体	标记数目	连锁群长度/cm
1A	1 506	161.35	1B	2 390	174.10	1D	629	196.97
2A	1 462	185.46	2B	1 977	180.33	2D	769	151.92
3A	1 154	184.56	3B	1 628	150.97	3D	331	156.06
4A	1 145	164.12	4B	882	118.91	4D	78	161.10
5A	1 243	144.15	5B	2 187	219.77	5D	240	207.32
6A	1 463	180.74	6B	1 786	127.54	6D	234	156.53
7A	1 550	232.13	7B	1 471	178.85	7D	230	241.28
Total	24 355	3 674.16						

#### 1.2.3 性状和标记的关联分析

应用 TASSEL 3.0 软件 (<http://www.maizegenetics.net/>) 中的 MLM (mixed linear model) 进行性状和标记之间的关联分析。利用 Structure 2.3.1 软件计算 Q 值, 用 TASSEL 3.0 软件计算 Kinship 值, 对群体结构和基因型过滤后, 运行 MLM\_Q+K

模型进行关联分析, 当标记的  $P \leq 0.001$  时认为标记与性状存在关联。

### 1.3 表型数据处理

采用 SAS (Statistical Analysis System) 8.0 软件, 将植酸含量数据分别按年度进行标准化后, 以欧氏距离为标准, 按 Ward 类平方和法分别对

品种进行聚类。

## 2 结果与分析

### 2.1 205 份种质资源小麦的植酸含量

两个种植年度环境植酸含量均值分别为 4.99 g/kg 和 3.31 g/kg, 变幅分别为 17.90 g/kg 和 10.20 g/kg。结果表明, 供试群体植酸含量变异范围较大, 偏度和峰度绝对值接近 1, 近似符合正态分布, 表明植酸含量属于数量性状, 通过品种筛选降低籽粒植酸含量的潜力较大(表 2)。

### 2.2 聚类分析

将供试群体所有品种的植酸含量数据按年度

进行标准化, 在决定系数 ( $R^2$ ) 为 85% 水平将供试群体聚为 6 类(表 3)。6 类间植酸含量差异均达到极显著水平。其中, 第 2 和第 3 类的品种数量较少(分别包括 3 个和 2 个品种), 其次是第 1 类(包括 15 个品种)、第 5 类和第 6 类(分别包括 24 个和 37 个品种), 第 4 类品种数量最多(包括 124 个品种)。第 3 类品种的平均植酸含量最高, 为 18.35 g/kg, 其次是第 2、1、5 和 6 类, 分别是 15.35 g/kg、12.71 g/kg、8.10 g/kg 和 6.19 g/kg。第 4 类品种的平均植酸含量最低, 为 2.34 g/kg, 显著低于其他 5 类。73 个高代育种品系, 除第 2 和 3 类没有分布之外, 其它各类中都有均匀分布。

表 2 供试群体小麦面粉植酸含量表型变异  
Table 2 Phenotypic variations of Phytic acid content in the wheat population

性状	环境 <sup>a</sup>	最小值	最大值	变幅	均值±标准差	变异系数	偏度	峰度
植酸含量	E1	1.00	18.90	17.90	4.99±3.88	78.54	1.25	0.96
	E2	0.60	10.80	10.20	3.31±1.37	41.39	1.28	1.75

注: a E1 和 E2 代表 2016 年度泰安, 2017 年度泰安。

Note: a E1 and E2, represent Tai'an 2016 and Tai'an 2017, respectively.

表 3 205 份小麦种质资源植酸含量聚类分析  
Table 3 Cluster of 205 cultivars based on Phytic acid content

类别	植酸含量 g/kg	变幅 g/kg	品种代码
Gr1(15/7.32)	12.71±0.96 D	11.30~14.20	B123, B20, B83, <u>B176</u> , <u>B193</u> , <u>B205</u> , <u>B136</u> , B56, <u>B184</u> , B106, <u>B146</u> , B29, B57, <u>B140</u> , <u>B170</u>
Gr2(3/1.46)	15.53±0.31 E	15.20~15.80	B85, B122, B52
Gr3(2/0.98)	18.35±0.78 F	17.80~18.92	B1, B71
Gr4(124/60.49)	2.34±0.93 A	1.00~4.50	B54, <u>B131</u> , <u>B141</u> , <u>B181</u> , B40, B86, B126, <u>B149</u> , B81, B115, <u>B160</u> , <u>B174</u> , B43, B61, B67, B102, <u>B134</u> , <u>B201</u> , B36, B49, B59, B64, B121, <u>B147</u> , <u>B155</u> , <u>B192</u> , B7, B26, B119, B125, <u>B161</u> , <u>B180</u> , <u>B190</u> , <u>B203</u> , B24, B44, B62, B80, B84, <u>B199</u> , B55, B77, B5, B10, B109, <u>B150</u> , <u>B157</u> , <u>B185</u> , <u>B202</u> , B17, B14, B42, <u>B132</u> , <u>B187</u> , B4, B60, B114, <u>B133</u> , <u>B177</u> , <u>B194</u> , B128, <u>B138</u> , <u>B171</u> , B12, B72, B105, <u>B143</u> , <u>B178</u> , B3, B28, B73, <u>B139</u> , <u>B153</u> , <u>B204</u> , B6, B41, B63, <u>B142</u> , <u>B154</u> , <u>B197</u> , B9, B38, B65, <u>B158</u> , B129, B18, B70, <u>B152</u> , <u>B198</u> , B8, B22, B35, <u>B182</u> , B27, B31, B101, B30, B45, <u>B200</u> , B53, B87, B58, B68, B94, <u>B167</u> , <u>B172</u> , <u>B179</u> , <u>B183</u> , B34, <u>B156</u> , <u>B163</u> , <u>B169</u> , B13, B100, <u>B165</u> , B196, B75, B108, B19, B103, B111, B120, <u>B173</u> , B11
Gr5(24/11.71)	8.10±10.70 C	8.10~10.70	B32, <u>B168</u> , B79, B118, <u>B135</u> , B16, B78, <u>B145</u> , B97, B113, B93, B107, B25, B90, B117, B76, B88, B124, B91, <u>B144</u> , B21, B2, B74, B69
Gr6(37/18.05)	6.19±0.79 B	4.80~7.60	B95, B23, B92, B51, B89, <u>B186</u> , B39, B48, <u>B162</u> , <u>B175</u> , B110, <u>B151</u> , B104, B33, B50, B98, <u>B166</u> , <u>B191</u> , B47, B195, B99, <u>B148</u> , <u>B164</u> , B46, B66, B116, B112, B130, <u>B159</u> , B37, B82, <u>B137</u> , B127, B15, B96, <u>B189</u> , <u>B188</u>

注: 括号中数字表示品种数和占总体比例(%); 植酸含量为平均值±标准差; 数据后不同字母表示类间存在极显著差异( $P < 0.01$ ); 品种代码下面下划线为高代育种品系; 各类中品种排序按植酸含量从低到高。

Note: The figure in parentheses is the number of cultivars and population proportion(%). Phytic acid content is shown in mean ± standard deviation, and different letters afterwards indicate significant difference among groups at  $P < 0.01$ . Code of cultivar underlined indicate advanced lines. In each group, cultivars were sorted by phytic acid content with value from high to low.

第 4 类品种数量最多, 包括 124 个品种, 占群体百分比为 60.49%, 且平均植酸含量最低, 为 2.34 g/kg, 表明该种质群体绝大多数种植酸含

量较低。并且第四类品种(系)变幅较小, 在低植酸含量育种中具有较高的利用价值。其中, 132 个推广品种或骨干亲本中, B54、B40、B86 和

B126 植酸含量最低, 有可能成为重要的育种亲本, 在低植酸含量小麦品质育种中发挥作用。高代品系 B131、B141、B181 和 B149 植酸含量最低, 结合品系优异性状, 有可能选育出低植酸含量功能性小麦新品种。

### 2.3 植酸含量全基因组关联位点

两个种植年度环境, 共检测到 36 个与面粉植

酸含量相关联的显著关联位点 ( $P < 0.001$ ), 分布在 2B、3A、3B、3D、6A 和 6B 染色体上, 单个关联位点表型变异贡献率为 5.73%~9.69% (表 4, 图 1)。通过 TASSELV3.0 软件分析, 获得 2 个环境下面粉植酸含量全基因组关联分析的 QQ 图 (图 2), 关联群体的群体结构得到了较好控制。E1 环境检测到 24 个关联位点, 其中, 22 个位点集中在 3A 染

表 4 植酸含量关联位点及其对表型变异的贡献率 ( $R^2$ )

Table 4 Loci associated with Phytic acid content and percentage of phenotypic variation explained ( $R^2$ )

环境	标记	染色体	位置	P 值	贡献率 $R^2/\%$
E1	wsnp_Ex_c28310_37444843	3A	85	$5.56 \times 10^{-4}$	6.03
	CAP8_c1093_136	3A	85	$6.60 \times 10^{-4}$	5.87
	Excalibur_c19671_139	3A	88	$3.73 \times 10^{-4}$	6.42
	wsnp_Ex_c2148_4035913	3A	88	$6.18 \times 10^{-4}$	5.94
	wsnp_Ex_c22766_31972202	3A	88	$2.72 \times 10^{-4}$	6.73
	wsnp_Ex_c24293_33532428	3A	88	$2.72 \times 10^{-4}$	6.73
	wsnp_Ex_c32003_40728918	3A	88	$6.62 \times 10^{-4}$	5.88
	wsnp_Ex_c9468_15697512	3A	88	$2.72 \times 10^{-4}$	6.73
	wsnp_BE406587A_Ta_2_1	3A	88	$2.72 \times 10^{-4}$	6.73
	BobWhite_c9468_453	3A	88	$8.89 \times 10^{-4}$	6.02
	BobWhite_c9468_478	3A	88	$8.89 \times 10^{-4}$	6.02
	TA001068-0306-w	3A	88	$3.73 \times 10^{-4}$	6.42
	TA002217-0946	3A	88	$4.10 \times 10^{-4}$	6.33
	wsnp_RFL_Contig4814_5829093	3A	89	$6.95 \times 10^{-4}$	5.82
	Excalibur_c854_1459	3A	89	$6.82 \times 10^{-4}$	5.84
	Excalibur_rep_c76510_255	3A	89	$3.73 \times 10^{-4}$	6.42
	Kukri_c101770_328	3A	89	$8.89 \times 10^{-4}$	5.61
	wsnp_Ex_rep_c66867_65267909	3A	91	$7.61 \times 10^{-4}$	5.73
	wsnp_JD_c8207_9234643	3A	91	$7.61 \times 10^{-4}$	5.73
	Excalibur_c5561_1013	3A	91	$7.61 \times 10^{-4}$	5.73
	IAAV3488	3A	91	$7.61 \times 10^{-4}$	5.73
	TA005795-0543	3A	91	$7.61 \times 10^{-4}$	5.73
	Tdurum_contig17943_547	3B	14	$3.51 \times 10^{-4}$	7.59
	Tdurum_contig35799_208	3D	5	$2.27 \times 10^{-5}$	9.69
E2	Jagger_c914_155	2B	127	$8.53 \times 10^{-4}$	5.64
	Kukri_c23955_144	3B	135	$1.48 \times 10^{-4}$	7.33
	Kukri_c65481_121	3B	135	$2.26 \times 10^{-4}$	6.96
	RAC875_c23148_680	3B	135	$1.83 \times 10^{-4}$	7.17
	RAC875_c68392_200	3B	135	$2.89 \times 10^{-4}$	6.67
	wsnp_RFL_Contig4557_5390605	6A	111	$6.10 \times 10^{-4}$	5.94
	Excalibur_c2737_309	6A	111	$7.53 \times 10^{-4}$	5.74
	Tdurum_contig97355_194	6A	111	$7.53 \times 10^{-4}$	5.74
	Excalibur_c96134_152	6B	5	$6.03 \times 10^{-4}$	5.95
	Excalibur_c96134_182	6B	5	$6.03 \times 10^{-4}$	5.95
	Tdurum_contig43538_1687	6B	5	$6.03 \times 10^{-4}$	5.95
	BobWhite_c12013_275	6B	80	$6.10 \times 10^{-4}$	5.94

注: a E1 和 E2 代表 2016 年度泰安, 2017 年度泰安。

Note: a E1 and E2, represent Tai'an 2016 and Tai'an 2017, respectively.

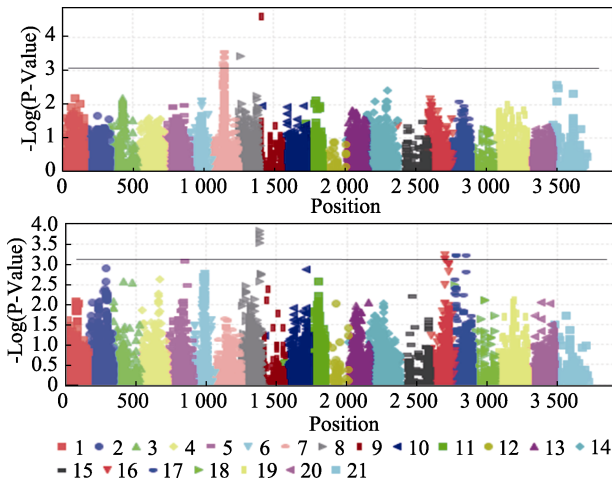


图 1 植酸含量全基因组关联分析曼哈顿图

Fig.1 Manhattan plot for Phytic acid content in two environments

注：1-21 分别代表：1A, 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3A, 3B, 3D, 4A, 4B, 4D, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B, 6D, 7A, 7B, 7D 染色体。上图为 E1 环境，下图为 E2 环境。

Note: In Manhattan plot, 1-21 represent chromosomes 1A, 1B, 1D, 2A, 2B, 2D, 3A, 3B, 3D, 4A, 4B, 4D, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B, 6D, 7A, 7B, 7D, respectively. E1 environment (above), E2 environment (under).

染色体 85-91 区段内，说明这个此区段内可能存在控制小麦面粉植酸含量的重要基因。另外两个位点分别分布在染色体 3B 和 3D 上，3D 染色体上位点，Tdurum\_contig35799\_208，达到极显著关联水平 ( $2.27 \times 10^{-5}$ )。E2 环境检测到 12 个关联位点，分布在 2B、3B、6A 和 6B 染色体上，其中，4 个位点集中在 3B 染色体同一位置，各有 3 个位

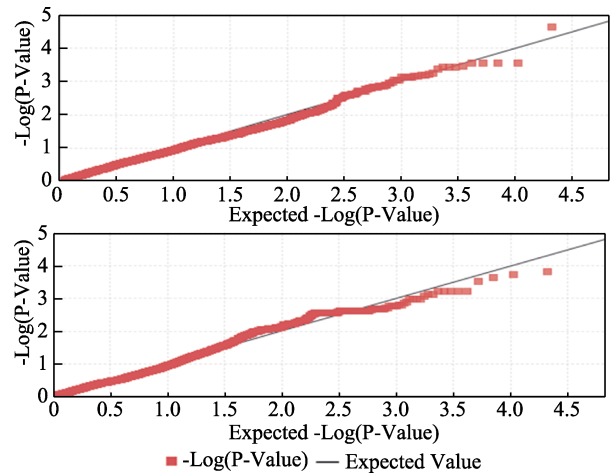


图 2 植酸含量全基因组关联分析 QQ 图

Fig.2 Quantile-quantile plot for Phytic acid content in two environments

注：上图为 E1 环境，下图为 E2 环境。

Note: E1 environment (above), E2 environment (under)

点分别集中在 6A 和 6B 的同一位置上，说明染色体上这些区段是控制小麦籽粒植酸含量基因的重要区段。

## 2.4 关联位点优异等位变异

两个种植年度环境中共检测到 36 个关联位点，其携带不同等位变异品种的植酸含量表型差值为 0~0.98 g/kg。其中，不同等位变异品种的表型差值达到显著性差异水平的位点共 25 个，E1 环境 19 个位点，E2 环境 6 个位点，品种间表型差值为 0.33~0.98 g/kg (表 5)。在 E1 环境检测到的位点

表 5 植酸含量关联位点等位变异表型

Table 5 Phenotypic effect of allelic for Phytic acid content loci

环境	位点	染色体	等位变异	品种数	平均 <sup>a</sup> /(g/kg)	差值/(g/kg)
E1	wsnp_Ex_c28310_37444843	3A	A	107	4.97	0.04
			G	98	4.93	
	CAP8_c1093_136	3A	G	108	5.05	0.22
			A	97	4.83	
	Excalibur_c19671_139	3A	C	116	5.09a	0.33
			T	89	4.76b	
	wsnp_Ex_c2148_4035913	3A	A	92	4.82	0.14
			G	113	4.96	
	wsnp_Ex_c22766_31972202	3A	A	90	4.80	0.27
			C	115	5.07	
	wsnp_Ex_c24293_33532428	3A	C	90	4.76a	0.34
			T	115	5.10b	
	wsnp_Ex_c32003_40728918	3A	A	114	5.05	0.22
			G	91	4.83	
wsnp_Ex_c9468_15697512	3A	A	115	5.10a	0.34	
		G	90	4.76b		
wsnp_BE406587A_Ta_2_1	3A	A	115	5.10a	0.34	
		G	90	4.76b		
BobWhite_c9468_453	3A	A	88	4.74a	0.37	

续表 5

环境	位点	染色体	等位变异	品种数	平均 $\bar{x}$ /(g/kg)	差值/(g/kg)
E1			G	117	5.11b	
	<i>BobWhite_c9468_478</i>	3A	A	88	4.74a	0.37
			C	117	5.11b	
	<i>TA001068-0306-w</i>	3A	T	116	5.09a	0.33
			C	89	4.76b	
	<i>TA002217-0946</i>	3A	C	114	5.10a	0.34
			T	91	4.76b	
	<i>wsnp_RFL_Contig4814_5829093</i>	3A	C	90	4.70a	0.44
			T	115	5.14b	
	<i>Excalibur_c854_1459</i>	3A	A	91	4.68a	0.48
			C	114	5.16b	
	<i>Excalibur_rep_c76510_255</i>	3A	C	89	4.76a	0.33
			T	116	5.09b	
	<i>Kukri_c101770_328</i>	3A	C	115	5.14a	0.44
			T	90	4.70b	
	<i>wsnp_Ex_rep_c66867_65267909</i>	3A	C	76	5.20a	0.67
			T	129	4.53b	
	<i>wsnp_JD_c8207_9234643</i>	3A	C	76	4.53a	0.67
			T	129	5.20b	
	<i>Excalibur_c5561_1013</i>	3A	A	129	5.20a	0.67
		G	76	4.53b		
<i>IAAV3488</i>	3A	A	129	5.20a	0.67	
		C	76	4.53b		
<i>TA005795-0543</i>	3A	C	129	5.20a	0.67	
		T	76	4.53b		
<i>Tdurum_contig17943_547</i>	3B	C	129	5.20a	0.67	
		T	76	4.53b		
<i>Tdurum_contig35799_208</i>	3D	G	34	3.99a	0.98	
		T	171	4.97b		
E2	<i>Jagger_c914_155</i>	2B	A	127	3.42	0.28
			G	78	3.14	
	<i>Kukri_c23955_144</i>	3B	A	132	3.18a	0.37
			G	73	3.55b	
	<i>Kukri_c65481_121</i>	3B	C	131	3.17	0.17
			T	74	3.34	
	<i>RAC875_c23148_680</i>	3B	G	74	3.54a	0.36
			T	131	3.18b	
	<i>RAC875_c68392_200</i>	3B	G	75	3.53a	0.35
			T	130	3.18b	
	<i>wsnp_RFL_Contig4557_5390605</i>	6A	C	14	3.12	0.2
			T	191	3.32	
	<i>Excalibur_c2737_309</i>	6A	C	16	3.14	0.08
			T	189	3.22	
	<i>Tdurum_contig97355_194</i>	6A	A	16	3.14	0
			G	189	3.14	
	<i>Excalibur_c96134_152</i>	6B	C	39	2.74a	0.7
			T	166	3.44b	
<i>Excalibur_c96134_182</i>	6B	C	166	3.44a	0.7	
		T	39	2.74b		
<i>Tdurum_contig43538_1687</i>	6B	A	39	2.74a	0.7	
		G	166	3.44b		
<i>BobWhite_c12013_275</i>	6B	C	14	3.12	0.2	
		T	191	3.32		

注：a 等位变异间的差值。数据后不同字母表示同一位点 2 个等位变异间有显著差异 ( $P \leq 0.05$ )。斜体标记表示携带不同等位变异品种的表型值达到显著性差异水平的位点。

Note: a Difference between alleles. Different capitals after data indicate significant difference between alleles on one locus at  $P \leq 0.05$ . The italic marker indicates the loci at which the phenotypic value of varieties carrying different alleles reaches the level of significant difference.

Tdurum\_contig35799\_208 对低植酸含量效应最大, 差值为 0.98 g/kg, 该位点的碱基 G 相对于 T 为优异等位变异。此外, E2 环境中的优异等位变异 Excalibur\_c96134\_152-C、Excalibur\_c96134\_182-T 和 Tdurum\_contig43538\_1687-A 对低植酸含量效应较大。

### 3 讨论

对我国 76 份小麦地方品种和 62 份来自黄淮、长江中下游和西南麦区品种的分析表明, 小麦植酸含量为 5.16~9.87 g/kg<sup>[7]</sup>。在我国 137 份微核心种质资源中, 植酸含量变异范围为 9.59~29.63 g/kg, 大多数品种植酸含量属于中等水平<sup>[14]</sup>。400 份印度及 CIMMYT 品种和人工合成种植酸含量的变异范围为 11.7~19.3 g/kg<sup>[20]</sup>。黄淮麦区 212 份代表性品种的植酸含量为 2.18~13.37 g/kg, 绝大多数品种植酸含量属于中等水平<sup>[10]</sup>。本研究表明, 中国冬麦区 205 份 20 世纪 80 年代以来的推广品种或骨干亲本及高代品系的植酸含量为 1.00~18.90 g/kg, 绝大多数品种植酸含量较低。与前人报道相比<sup>[9,10,14,20]</sup>, 本研究中植酸含量的变异范围更大, 且绝大多数品种植酸含量较低, 可能与所选取的材料和数量有关。目前还没有对小麦植酸含量进行育种选择, 因而其变异范围较大。因此, 在当前进行小麦低植酸品质改良时, 首先对现有品种的目标性状进行筛选将是一个有效的选择手段。本研究中, 推广品种或骨干亲本中, B54、B40、B86 和 B126 植酸含量较低, 有可能成为重要的育种亲本, 在低植酸含量小麦品质育种中发挥作用。

高代育种品系具有优异目标性状突出、遗传稳定的特征, 有经济价值的可直接在生产上应用, 也可选育成为品种。本群体中 B131、B141、B181 和 B149 等高代育种品系植酸含量较低, 结合品系优异性状, 有可能选育出低植酸含量功能性小麦新品种。

目前, 国内外对小麦籽粒植酸含量 QTL 定位方面的报道较少。本研究分别在 2B、3B、3D 和 6B 染色体上检测到植酸含量的 QTL 位点, 何秋怡等<sup>[15]</sup>在 3B 和 3D 染色体上检测到 2 个控制植酸含量的 QTL, 凡迪等<sup>[16]</sup>在 2B 和 6B 染色体上定位到控制植酸含量的 QTL, 初步推断这些染色体

上可能存在控制植酸含量的重要基因。

国内外对小麦铁、锌等元素含量已进行了较深入研究, 品种间存在显著差异<sup>[21]</sup>, 但植酸含量和铁、锌等微量元素含量相关性研究鲜有报道。建议在本研究的基础上, 进一步测定冬麦区种质资源的铁、锌等微量元素含量, 同时筛选出植酸含量低且铁、锌等微量矿质元素含量高的种质资源, 同时将其用于育种, 为小麦新时代品质育种提供参考。

### 4 结论

两个种植年度环境群体植酸含量平均值为 4.99 g/kg 和 3.31 g/kg, 变幅分别为 17.90 g/kg 和 10.20 g/kg, 群体植酸含量变异范围较大。聚类分析将群体材料聚为 6 类。其中, 高代育种品系除第 2 和 3 类没有分布之外, 其它各类中都有均匀分布; 推广品种或骨干亲本中, B54、B40、B86 和 B126 植酸含量最低, 有可能成为重要的育种亲本, 在低植酸含量小麦品质育种中发挥作用。高代品系 B131、B141、B181 和 B149 植酸含量最低, 结合品系优异性状, 有可能选育出低植酸含量功能性小麦新品种。关联分析共检测到 36 个与小麦籽粒植酸含量相关联的显著关联位点 ( $P < 0.001$ ), 分布在 2B、3A、3B、3D、6A 和 6B 染色体上, 单个关联位点表型变异贡献率为 5.73%~9.69%。同时, 挖掘了一批低植酸含量基因的优异等位变异, 例如 Tdurum\_contig35799\_208-G、Excalibur\_c96134\_152-C、Excalibur\_c96134\_182-T 和 Tdurum\_contig43538\_1687-A 对低植酸含量效应较大。

### 参考文献:

- [1] WELCH R M, GRAHAM R D. A new paradigm for world agriculture: meeting human needs. Productive, sustainable, nutritious[J]. *Field Crops Res*, 1999, 60: 1-10.
- [2] ORTIZ-MONASTERIO J I, PALACIOS-ROJAS N, MENG E, et al. Enhancing the mineral and vitamin content of wheat and maize through plant breeding[J]. *J Cereal Sci*, 2007, 46: 293-307.
- [3] 张勇, 王德森, 张艳, 等. 北方冬麦区小麦品种籽粒主要矿物质元素含量分布及其相关性分析[J]. *中国农业科学*, 2007, 40: 1871-1876.  
ZHANG Y, WANG D S, ZHANG Y, et al. Variation of major mineral elements concentration and their relationships in grain of Chinese wheat[J]. *Sci Agric Sin*, 2007, 40: 1871-1876 (in Chinese with English abstract)
- [4] BOUIS H E, GRAHAM R D, WELCH R M. The consultative



- group on international agriculture research (CGIAR) micronutrients project: justification and objectives[J]. *Food Nutr Bull*, 2000, 21: 374-381.
- [5] ORTIZ-MONASTERIO J I, PALACIOS-ROJAS N, MENG E, et al. Enhancing the mineral and vitamin content of wheat and maize through plant breeding[J]. *J Cereal Sci*, 2007, 46: 293-307.
- [6] ASADA K, TANAKA K, KASAI Z. Formation of phytic acid in cereal grains[J]. *Annu New York Acad Sci*, 1970, 165: 801-814.
- [7] LIU Z H, WANG H Y, WANG X E, et al. Genotypic and spike positional difference in grain phytase activity, phytate, inorganic phosphorus, iron, and zinc contents in wheat[J]. *J Cereal Sci*, 2006, 44: 212-219.
- [8] LIU Z H, WANG H Y, WANG X E, et al. Phytase activity, phytate, iron, and zinc contents in wheat pearling fractions and their variation across production locations[J]. *J Cereal Sci*, 2007, 45: 319-326.
- [9] KIM J C, MULLAN B P, SELLE P H, et al. Levels of total phosphorus, phytate phosphorus and phytase activity in three varieties of Western Australian wheats in response to growing region, growing season and storage[J]. *Aust J Agric Res*, 2002, 53: 1361-1366.
- [10] 李颖睿, 陈茹梅, 朱伟, 等. 黄淮冬麦区小麦品种植酸含量与植酸酶活性聚类分析[J]. *中国作物学报*, 2014, 40(2): 329-336. LI Y R, CHEN R M, ZHU W, et al. Variability of phytate content and phytase activity among wheat cultivars from yellow and huai river valleys[J]. *Acta Agron Sin*, 2014, 40(2): 329-336.
- [11] HURRELL R F, REDDY M B, JUILLERAT M A, et al. Degradation of phytic acid in cereal porridges improves iron absorption by human subjects[J]. *American Society for Clinical Nutrition*, 2003, 77: 1213-1219.
- [12] MARA C P, MONICA A, YOLANDA S, et al. Phytate degradation by Bifidobacterium on whole wheat fermentation[J]. *European Food Research and Technology*, 2007, 5(226): 825-831.
- [13] HAUG W, LANTZSCH, HANS-JOACHIM. Sensitive method for the rapid determination of phytate in cereals and cereal products[J]. *Science of Food and Agriculture*, 1983, 34: 1423-1426.
- [14] 吴澎, 陈建省, 田纪春. 137 个微核心种质资源植酸含量的聚类分析[J]. *中国粮油学报*, 2010, 25(10): 19-23. WU P, CHEN J S, TIAN J C. Cluster analysis of phytic acid for 137 wheat micro-core collections[J]. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2010, 25(10): 19-23.
- [15] 何秋怡. 小麦微量元素及植酸含量的 QTL 定位研究[D]. 四川农业大学, 2013. HE Q Y. Quantitative trait loci mapping of trace elements and phytate concentration in durum wheat population[D]. *Sichuan Agricultural University*, 2013.
- [16] 凡迪. 小麦植酸含量的 QTL 定位及其相关分析[D]. 贵州大学, 2015. FAN D. Quantitative trait loci mapping and correlation analysis on grain phytate concentration in wheat population[D]. *Guizhou university*, 2015.
- [17] CHEN R M, XUE G X, CHEN P, et al. Transgenic maize plants expressing a fungal phytase gene[J]. *Transgenic Res*, 2008, 17: 633-643.
- [18] WANG S C, WONG D, FORREST K, et al. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array[J]. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12: 787-796.
- [19] 陈广凤, 陈建省, 田纪春. 小麦株高相关性状与 SNP 标记全基因组关联分析[J]. *作物学报*, 2015, 41: 1500-1509. CHEN G F, CHEN J S, TIAN J C. Genome-wide association analysis between snp markers and plant height related traits in wheat[J]. *Acta Agron Sin*, 2015, 41: 1500-1509 (in Chinese with English abstract)
- [20] RAM S, VERMA A, SHARMA S. Large variability exists in phytase levels among Indian wheat varieties and synthetic hexaploids[J]. *J Cereal Sci*, 2010, 52: 486-490.
- [21] ZHANG Y, SONG Q, YAN J, et al. Mineral element concentrations in grains of Chinese wheat cultivars[J]. *Euphytica*, 2010, 174: 303-313. 完
- 备注: 本文的彩色图表可从本刊官网 (<http://lyspkj.ijournal.cn/ch/index.aspx>)、中国知网、万方、维普、超星等数据库下载获取。