

影响禾谷类作物籽实营养素含量的遗传因素分析

张冰雪^{1,2}, 张晓敏^{1,2}, 邢燕平^{1,2}, 韩冰^{1,2}, 杨燕^{1,2}

(1. 麦类种质创新利用自治区高等学校重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010026; 2. 内蒙古农业大学生命科学学院植物生物技术功能实验室, 内蒙古 呼和浩特 010026)

摘要: 禾谷类作物是最重要的粮食作物, 为人类提供了必需的营养物质, 淀粉、脂肪、蛋白质、维生素和矿物质作为谷物的主要营养素, 其含量是培育健康谷物的关键。为给育种研究中有效提升禾谷类籽实的营养品质及谷物的有效利用提供参考, 并为培育更具全面营养的谷物提供理论依据, 从饮食源头上为人类健康保驾护航。本文基于近年来相关文献资料的梳理归纳, 对几种主要的禾谷类作物小麦、大麦、燕麦、水稻和玉米中的几种主要营养素含量进行比较分析, 对影响这些营养物质含量和品质的遗传因素进行分析总结, 认为小麦、大麦、燕麦、水稻、玉米等禾谷类籽实所含的各类营养物质有较大差异, 不同物种遗传背景的差异是导致不同禾谷类籽实营养物质差异的根本原因, 而在进化过程中基因突变的平行性又是导致禾谷类籽实中相同营养元素被同类基因编码调控的直接原因。

关键词: 禾谷类作物; 籽实; 营养素; 含量; 遗传因素分析

中图分类号: S51

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2023)08-0687-12

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2023.08.001

Analysis on Genetic Factors Affecting the Nutrient Contents of Grains in Cereals

ZHANG Bingxue^{1,2}, ZHANG Xiaomin^{1,2}, XING Yanping^{1,2}, HAN Bing^{1,2}, YANG Yan^{1,2}

(1. Key Laboratory of Germplasm Innovation and Utilization of Triticeae Crops in Universities of Inner Mongolia Autonomous Region, Hohhot Inner Mongolia 010026, China; 2. Laboratory of Plant Biotechnology, College of Life Sciences, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot Inner Mongolia 010026, China)

Abstract: Cereal crops are the most important food crops, providing humans with essential nutrients such as starch, fat, protein, vitamins, and minerals, the nutrient contents are of great importance in the breeding program of cereals. To provide reference for the effective improvement on nutritional quality of cereal grains and the effective utilization of cereal grains in the breeding program, and to provide theoretical basis for cultivating comprehensive and nutritious grains so as to safeguard human health from the source of diet, this paper compares and analyzes the contents of several major nutrients in major cereal crops such as wheat, barley, oat, rice, and maize, analyzes and summarizes the genetic factors affecting the content and quality of these nutrients. We believe that significant differences are existed in the various nutrients contained in cereal grains such as wheat, barley, oats, rice, and maize. The difference in genetic background among different species is the fundamental reason for the differences in nutrients in various cereal grains, and the parallelism of gene mutations during the evolution is regarded as the direct reason why the same nutrients in cereal grains are encoded and regulated by the same gene.

Key words: Triticeae crop; Grain; Nutrient; Content; Genetic factor analysis

禾谷类作物是最重要的粮食作物, 为人类提供了必需的营养物质, 如淀粉、脂肪、蛋白质、维生素和矿物质。小麦(*Triticum aestivum* L.)、水稻(*Oryza sativa* L.)、大麦(*Hordeum vulgare* L.)和玉

米(*Zea mays* L.)等这些禾谷类籽实的加工品是人们日常饮食中不可缺少的主食, 为人体提供 50% ~ 80% 的热能、40% ~ 70% 的蛋白质、少量脂肪、维生素以及锌铁钙磷等无机盐。目前, 谷物育种家、

收稿日期: 2023-08-07

基金项目: 国家自然科学基金(31960424); 内蒙古自治区直属高校基本科研业务费(BR231519); 饲用作物及有益微生物种质资源创新与分子育种团队(TD202103)资助。

作者简介: 张冰雪(1998—), 女, 内蒙古赤峰人, 硕士, 主要从事麦类种质资源的创新利用研究工作。Email: zbx199803@163.com。

通信作者: 杨燕(1976—), 女, 内蒙古鄂尔多斯人, 教授, 博士生导师, 主要从事麦类种质资源的创新利用研究工作。Email: yangyanchutao@126.com。

营养学家以及消费者对谷物营养品质的关注度日益增加,以应对日益严重的人类隐形饥饿问题,以期从饮食源头上为人类健康保驾护航。禾谷类籽实的营养物质,包括淀粉、蛋白质、脂肪、纤维素和矿物质等,因谷类种类的不同其所含各类营养物质的数量和品质也各不相同,遗传因素是导致其差异的最根本原因。碱性亮氨酸拉链(bZIP)因子、NAC 转录因子、植物 ZIP (锌、铁转运体) 基因家族等都是影响禾谷类籽实营养素主要遗传因子,我们对近年来的相关文献资料进行梳理归纳,以期为后续的相关研究和禾谷类品质改良提供理论依据打下基础。

1 淀粉

1.1 谷物淀粉含量

谷物中含较多碳水化合物(约70%~80%),其中大部分是淀粉,淀粉是人类碳水化合物的重要来源,为人们的健康和日常活动提供必需的能量支持^[1]。据最近的营养学分类结果显示,淀粉可分为缓慢消化淀粉(SDS)、具有抗消化性的抗性淀粉(RS)和快速消化淀粉(RDS)。抗性淀粉在食品加工过程中稳定性好,同时具耐热性高、可有效防止结肠癌的发生、降低血清胆固醇、改善机体糖脂代谢等功能^[2],抗性淀粉的这些生物特征也成为食品营养健康领域的研究热点。不同谷物之间由于自身的遗传背景差异以及环境影响,使得淀粉含量也大不相同。水稻种子中淀粉含量范围62.0%~90.0%^[3],小麦种子中淀粉含量为61.7%~70.3%^[4],玉米种子中淀粉含量为70.0%~75.0%^[5]。水稻、小麦和玉米种子淀粉含量明显高于燕麦种子(*Avena sativa* L.)50.0%~60.0%^[6]和大麦种子46.0%~62.0%^[7-8]。

1.2 影响谷物淀粉含量的遗传因素

1.2.1 淀粉酶 谷物籽粒中淀粉的合成机制比较复杂,该过程需要包括 ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPP)、淀粉合成酶(SS)、淀粉分支酶(SBE)和淀粉去分支酶(SDBE)等系列酶^[9]。其中直链淀粉的合成与淀粉粒结合的淀粉合酶(GBSSI)相关,而支链淀粉的合成则由可溶性淀粉合酶(SSS)、淀粉分支酶(SBE)、淀粉脱支酶(DBE)等几种相关酶调节^[10]。据报道,在大麦中,编码 GBSSI 的蜡质基因(*Waxy*)的突变会导致直链淀粉含量显著降低和淀

粉颗粒形态、粘化特性的改变^[11]。此外,研究发现大麦 *sex6* 突变体缺乏淀粉合酶 IIa (*ssIIa*)活性,导致支链淀粉含量降低和链长分布缩短^[12]。在水稻胚乳突变体中分离出一种缺乏淀粉支链酶 I 的淀粉突变体,称为淀粉分支酶 I (*sbe1*)突变体,该突变体表现出正常的表型,并含有与野生型相同量的淀粉,但是这种突变改变了支链淀粉的精细结构^[13]。含糖突变体的淀粉脱支酶 I (*DBE1*)存在缺陷,因此会影响支链淀粉的生物合成,使得支链淀粉含量降低^[14]。

1.2.2 转录因子 虽然上述淀粉合成酶基因与淀粉含量及特性有关,但淀粉的含量也受到许多调节剂的控制,目前发现已有数十种转录因子直接调控淀粉合成,即 bZIP58、NAC019、MYB14、FLO2、SUSIBA2 等,此外,一些调节剂通过控制淀粉的下游和/或上游产物(即糖和蛋白质)的合成来参与调节,而不是直接调节淀粉合成,包括 MADS47、DOF1 等^[15-16]。

碱性亮氨酸拉链(bZIP)因子是第一个被确定为调节淀粉生物合成的转录因子^[17]。bZIP 调节剂已在水稻、小麦、大麦和玉米等几种作物中得到表征^[18-22]。bZIP 因子在不同谷物的淀粉合成过程中作用不同。水稻中 *Os bZIP58*(也称为 *RISBZI* 或 *OsSMF1*)通过与 ACGT 的基序直接组合来调节 ADP-葡萄糖焦磷酸化酶大亚基 3(*OsAGPL3*)、*Os-GBSSI/Wx*、淀粉合酶 IIa(*OsSSIIa*)、*BEI*、*OsBEI1b* 和异淀粉酶型淀粉脱支酶 2(*ISA2*)的表达来调节淀粉的生物合成^[23-24]。目前,已有部分基因被证实是淀粉合成基因的调节因子,如:Kim^[24]和 Yamamoto 等^[25]发现 *Os bZIP58* 也可通过与 *GCN4* 或 ACGT 基序结合,激活种子储存蛋白的合成和与淀粉生物合成相关的两种 NAC 转录因子的表达。另外,Izawa 等^[18]发现 *Os bZIP20(RITA)*,水稻转录激活因子-1)与回文 ACGT 元件相互作用介导淀粉合成。在玉米中,*Opaque2(O2)*可直接调控淀粉合酶 III(*SSIII*),并通过与醇溶蛋白盒结合因子(PBF)的相互作用间接调控 *SSIIa* 和 *BEI*,进而在转录水平上介导淀粉合成^[22],同时,在小麦和大麦中的 *O2* 和 PBF 同系物也得出了类似的结论^[26-27];在玉米中,*ZmbZIP91*可直接与淀粉合成基因(*pAGPS1*、*pSSI*、*pSSIIa* 和 *pISA1*)启动子中的 ACTCAT 元件

结合, 来补充叶片中淀粉减少的缺陷, 导致正常的淀粉合成^[28]; 在大麦中, 已经鉴定出 10 多个 bZIP 转录因子(例如 HvbZIP05、HvbZIP07、HvbZIP10、HvbZIP58 等), 其表达模式与淀粉合成相关基因(SSRG)相似, 其中两个(HvbZIP10 和 HvbZIP70)可以与 HvAGP-S 的启动子结合, 调控靶基因 *HvAGP-S* 的表达, 从而调节大麦淀粉的合成^[29]。在小麦胚乳中, TabZIP28 与编码胞质的 *AGPase* 基因启动子结合, 增强它们的转录, 正向调节淀粉生物合成^[20]。

目前, 一些参与谷物淀粉和储存蛋白合成调控的 NAC 转录因子被克隆和进一步研究。在玉米中鉴定出三种与淀粉合成相关的 NAC 成员, 分别是 ZmNAC126^[30]、ZmNAC128/ZmNAC34、ZmNAC130^[31]。其中 ZmNAC128/ZmNAC34 和 ZmNAC130 通过与玉米蛋白合成相关基因(如 *Bt2* 和 *16-kγDa*)启动子中的 ACGCAA 基序结合介导胚乳中的淀粉合成。2020 年 Wang 等^[32]发现水稻中 OsNAC20 和 OsNAC26 直接与胚乳中淀粉和蛋白质合成的关键基因结合, 但只有 OsNAC20/26 双突变体显示出胚乳中的淀粉和储存蛋白含量显著降低。另外, Fang 等^[33]在水稻中鉴定出编码四个 NAC 成员(ONAC025, ONAC127, ONAC128 和 ONAC129)的基因簇。在小麦中, 胚乳特异性转录因子 TaNAC019 可以通过调节 SSIIa 来调节淀粉的积累^[34]。另一类 MYB 类转录因子在谷物中相继报道与籽粒中淀粉的合成密切相关。*ZmMYB14* 是促进玉米胚乳淀粉合成基因^[35], *ZmMYB138* 和 *ZmMYB115* 是影响玉米胚乳中调节淀粉合成的候选基因^[36]。大麦中存在一种植物特异性 WRKY 类转录因子: 糖信号因子 SUSIBA2, 已经从大麦、小麦、水稻中分离得到^[37]。SUSIBA2 是能够识别糖响应元件, 影响淀粉分支酶基因 *sbeIIb* 和异淀粉酶基因 *iso1* 的表达, 进而影响胚乳淀粉合成^[38]。SUSIBA2 在水稻中的异源表达创建出淀粉含量更高的水稻品种^[39]。

2 蛋白质

2.1 谷物蛋白质含量

谷物蛋白质是膳食蛋白质的重要来源, 其含量的多少直接影响人体的营养健康。谷物蛋白根据其溶剂中的溶解度不同一般分为: 谷蛋白、

白蛋白(清蛋白)、醇溶蛋白、球蛋白四类^[40]。谷类中主要含有被称为贮藏蛋白的醇溶蛋白和麦谷蛋白, 其主要储存在胚乳中。醇溶蛋白和麦谷蛋白的差异在于前者以单体亚基形式存在, 后者通过分子间二硫键能形成多链结构。麦谷蛋白约占种子贮藏蛋白的 40%, 是麦类作物面筋的关键成分。根据麦谷蛋白在 SDS-PAGE 中的迁移率, 可将其分为高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)和低分子量麦谷蛋白亚基(LMW-GS)^[41]。醇溶蛋白是由键能较低的氢键和疏水键相互结合的单肽链构成赋予了面团粘着性和延展性。裸燕麦中蛋白质含量范围为 11.2%~19.9%^[42], 小麦为 10.9%~15.7%^[43], 水稻为 4.5%~14.3%^[44], 玉米为 7.6%~12.1%^[45], 大麦为 11.2%~17.0%^[46]。

小麦中研究较多的是麦谷蛋白, 包括高和低分子量谷蛋白亚基两种, 其含量对小麦的烘烤品质和蒸煮品质有非常重要的影响^[47]。燕麦是谷物中蛋白质含量最高的作物。裸燕麦中的蛋白质含量由于其品种多样存在部分差异, 平均含量为 14.5%, 其中球蛋白含量占总蛋白含量的 50%~80%, 这是燕麦蛋白优于其他谷物的重要原因^[42]。与其他谷物不同的是燕麦中含有“燕麦朊”(一种特殊类型醇溶谷蛋白)和球蛋白(与豆科植物蛋白质有些类似)。由于燕麦含有水溶性的球蛋白, 因此可以制作成牛奶样物质, 但在没有其他谷物面粉添加的情况下不能用于烘烤成面包。近 60 年前, 有研究发现, 单基因 *opaque-2* 可以大大提高玉米籽粒蛋白的质量, 引发了一系列的研究和思考。猜测可以解决世界蛋白质热量营养不良问题^[48], 玉米是我国用量最大也是最常用的饲料, 由于其蛋白质含量的提高, 使我国大豆进口的压力得到缓解, 使我国养殖业以及饲料工业更加稳定发展。在水稻中, 稻米蒸煮的味道品质深受关注, 其与水稻谷蛋白、醇溶蛋白及总蛋白含量均有强正相关, 其中谷蛋白含量与垩白粒率、垩白度均呈负相关, 而醇溶蛋白含量高低与糙米率、精米率和整精米率有很强的相关性^[49]。

2.2 影响谷物蛋白质含量的遗传因素

谷物中蛋白的含量是典型的数量性状, 由复杂的基因调控, 并受环境因素的影响。

2.2.1 基因组水平 在水稻中, 关于蛋白质含量的

遗传研究主要是其含量的 QTL 定位、水稻蛋白质合成与转运相关基因的克隆^[50-51]。目前已经成功克隆了一些调控蛋白质含量的相关基因,包括 *OsAAP6*、*OsGluA2* 和 *OsASN1*。Peng 等^[51]通过珍汕 97/ 南洋占的 RIL 群体在 1 号染色体 6.7 kb 区域定位了一个主效 QTL(*qPCI*),发现该区域的候选基因 *OsAAP6* 是一个氨基酸转运体编码基因。*OsAAP6* 转运蛋白在水稻中充当谷物蛋白含量的正调节因子,使合成贮藏蛋白的基因进一步表达,使根部对氨基酸更加有效地吸收和转运,使稻米中蛋白质含量的增加^[51]。Yang 等^[52]以籼稻 Habataki 和粳稻 Sasanishiki 作为亲本,确定了两个稳定的 QTLs(*qGPC-1*和 *qGPC-10*),*OsGluA2*(编码谷蛋白 A2 型前体)是 *qGPC-10* 的候选基因,*OsGluA2* 的缺失导致水稻总蛋白质及其各组分含量均降低。Lee 等^[50]的研究表明,*OsASN1* 的过表达引起稻谷中氮素、蛋白质和产量的增加。

在小麦中,前期研究发现蛋白质含量的遗传模型以加性效应为主,但也有研究显示以包括上位性效应和超显性的部分显性为主^[53]。面筋强度和延展性是影响小麦面粉品质的重要影响因素,由 HMW-GS 和 LMW-GS 的种类和含量决定。聚合优质 HMW-GS 可改良强筋小麦制品品质^[54]。HMW-GS 等位基因 *1Ay21* 渗入小麦品种后增加了谷蛋白的含量;HMW-GS 等位基因 *1Ay* 的渗入改善了小麦的品质性状,包括蛋白质含量、谷蛋白/醇溶蛋白比和不可提取的聚合蛋白质比例更高,而农艺性状没有显著变化^[55-57]。

Canci 等^[58]在两个大麦 RIL 的群体中均鉴定出一个位于 6 号染色体上与籽粒蛋白质含量相关的 QTL 位点,经研究此位点不受环境影响,且其表型变异的解释率达到 55%,表明与该位点连锁的候选基因是影响大麦籽粒蛋白质含量的主效基因。Cai 等^[59]利用全基因组关联分析(GWAS)技术检测了大麦籽粒蛋白质含量相关多样性阵列技术(DArT)标记,发现控制籽粒蛋白质含量的两个 *HvNAM* 基因,*HvNAM1* 和 *HvNAM2* 与大麦中籽粒蛋白质含量存在显著的相关性。

2.2.2 转录组水平 在小麦中,Uauy 等^[60]进行了与籽粒蛋白、锌和铁含量增加相关的小麦数量性状位点 *Gpc-B1* 的定位克隆后,发现一个调控衰老

的 *NAC* 基因 *NAM-B1* 可以提高小麦的籽粒蛋白植株。*NAM-B1* 是来源于祖先野生小麦中的等位基因,属于 *NAC* 类转录因子,该因子增加了叶片向发育籽粒的营养迁移,并加速了植株的衰老;而现代小麦品种携带一个无功能的 *NAM-B1* 等位基因。进一步在现代小麦中通过 RNA 干扰降低多个 *NAM* 同源物的 RNA 水平,会延缓衰老至少 3 周,使小麦籽粒蛋白、锌和铁含量降低了 30%以上^[60]。Jin 等^[61]参照 *OsAAP6* 同源克隆得到 *TaAAP6* (3A, 3B, 3D)3 个同源基因,时空表达分析表明,*TaAAP6-3B* 可能在小麦谷蛋白含量调控中发挥重要作用,等位基因型 *TaAAP6-3B-I* 材料中谷蛋白含量显著高于 *TaAAP6-3B-II* 型材料。

对发育中玉米胚乳的转录组分析发现,玉米醇溶蛋白基因约占转录本的 65%,其中 α -玉米醇溶蛋白(α -zeins)基因(19-kD 和 22-kD)占总转录本的近 50%,因此 α -zeins($\alpha 19$ 和 $\alpha 22$)是总蛋白质含量的主要指标^[62]。Wang 等^[63]的研究表明:*opaque7 (o7)*基因编码一种酰基激活酶,会影响玉米赖氨酸含量及醇溶蛋白积累,*o7* 基因会通过影响氨基酸的合成过程中 α -酮戊二酸和草酸含量来影响氨基酸合成,表明了 *o7* 基因是调控玉米籽粒贮藏蛋白的重要基因。近期,我国科研团队通过玉米野生杂交群体构建、基因组测序和遗传分析等方法,成功鉴定出影响玉米蛋白含量的关键蛋白天冬酰胺合成酶 4 (ASN4),而后将其编码基因命名为大刍草高蛋白 9 (*THP9*),发现它是影响玉米蛋白质含量的关键基因,玉米栽培种中 *THP9* 的同源基因片段缺失,使天冬酰胺合成酶活性丧失。进一步将大刍草 *THP9* 基因导入玉米株系,发现其蛋白质含量显著提高^[64]。

燕麦的蛋白质含量相比于水稻、玉米和小麦等的籽粒蛋白质含量较多,但对其自身的遗传机制的研究并没有水稻等明确,目前还未发现直接调控燕麦籽粒蛋白质含量的相关基因。

3 脂肪

3.1 谷物脂肪含量

谷类脂肪含量相对较少,包括不饱和脂肪酸和部分磷脂,大部分存在于籽粒糊粉层和胚中。在禾谷类谷物中,燕麦含有较丰富的脂肪,其籽粒的脂肪总含量约 7%左右,部分品种可达 9%^[6],

是小麦籽粒中脂肪含量为 3.0% ~ 5.0% 的 2 ~ 3 倍^[65], 并且发现其含有一种独特的单一不饱和脂肪酸, 具有降血脂和降血压的功能^[6]。水稻籽粒中脂类含量虽然很低, 精米中只有 0.1% ~ 1.5%, 而糙米中含量为 1.7% ~ 3.4%, 但是稻米中的这点少量脂肪含量却能够极显著的改善稻米的口感, 在一定的脂肪含量范围内, 米饭的光泽更好, 食味更佳^[66-67]。普通玉米中籽粒中, 脂肪含量范围为 2.8% ~ 6.0%, 但是特用的高油型玉米, 其籽粒中脂肪酸的含量为 6.0% ~ 10.0%, 是普通玉米籽粒含油量的 2 倍^[68-69]。大麦籽粒中脂肪含量约为 2% ~ 3%^[70]。

3.2 影响谷物脂肪含量的遗传因素

谷物中的脂肪对其产品风味影响显著, 总的来说, 脂肪含量更高的产品风味更佳。

3.2.1 基因组水平 水稻籽粒中脂肪分为两类: 含量较多的非淀粉脂和少量的淀粉脂^[71]。周明全等^[72]用 Gui630 和 02428 的 DH 群体分别在水稻的第 1、2 和 5 号染色体上定位到 3 个控制稻米粗脂肪含量的 QTL 位点, 共解释了 44% 的表型变异率。目前, 已经发现并证明了几个与水稻脂质转化有关的基因。Liu 等^[73]从水稻和大豆中克隆了 6 个脂肪酸去饱和酶 (FAD) 基因, 将该基因在胚乳特异性启动子下超表达水稻, 在定位于内质网上的 *GmFAD3-1* 和 *OsFAD3* 的过表达系的种子中, α -亚麻酸含量分别比非转化子高出 23.8 倍和 27.9 倍。以上结果证明: *OsFAD3* 参与亚油酸 (C18 : 2) 向亚麻酸 (C18 : 3) 的转化。Xia 等^[74]鉴定了与粗脂肪 (游离脂) 含量相关的数量性状位点 *qFC6*, 进一步分析表明, *LOC_Os06g04200* (又称 *Wx*) 是 *qFC6* 的候选基因, *Wx* 负向调控粗脂肪含量, *qFC6* 对结合脂含量有正向影响, 对游离脂含量和口感均有负向影响。

在小麦中, 早在 20 世纪 70 年代有研究发现, 小麦 5 号染色体短臂上的基因可以调控小麦单半乳糖甘油二酯 (MGDG) 和双半乳糖甘油二酯 (DGDG), 并且可以根据它们对 MGDG 和 DGDG 水平的影响大小分别排序为: 5B>5D>5A 和 5D>5B>5A^[75-76]。后期对小麦脂肪的研究主要集中在脂肪氧化酶 (简称 LOX) 方向。其可以催化不饱和脂肪酸发生酶促反应, 以此来降解脂肪。Sumner 等^[77]首次

发现小麦胚芽中存在 LOX。而后在硬粒小麦籽粒中发现控制 LOX 活性的主效基因位于 4BS 染色体上^[78], 后来 Carrera 等^[79]发现在小麦 4B 和 4A 染色体上分别存在 *Lpx-B1* 和 *Lpx-A3* 位点, 来控制脂肪氧化酶活性。进一步研究发现了一种命名为 *Lpx-B1.3* (*HMI26469*) 的新基因, 其位于 *Lpx-B1* 位点上^[80]。Feng 等利用大麦中 *Lox-A*、*Lox-B* 和 *Lox-C* 基因的 cDNA 序列在小麦基因组数据库 (TIGR) 进行比对后设计引物, 克隆得到了分别命名为 *TaLOX1* (*GU167920*)、*TaLOX2* (*GU167921*) 和 *TaLOX3* (*HQ913602*) 的 3 个小麦 LOX 基因, 继续研究发现 *TaLOX1* 基因对小麦 LOX 活性的作用更显著^[81-82]。截至目前, 在硬粒小麦和普通小麦中已发现 *TaLox-B1a* (*HQ406779*)、*TaLox-B1b* (*HQ406780*)^[83]、*Lpx-B1.1a* (*KC679300*)、*Lpx-B1.2* (*KC679301*)^[84] 等多种脂肪氧化酶基因及其变异类型。进一步说明小麦和硬粒小麦中 LOX 基因存在多态性, 根据基因突变的平行性原理推测在其他小麦近缘种中, 该基因同样也存在多态性。

3.2.2 转录组水平 Tiwari 等^[85]发现当 RNAi 介导的 *OsFAD2-1* 基因表达下调时, 伴随着高油酸水稻品系中脂质生物合成途径中许多基因表达的下调, 从而在水稻籽粒中油酸 (18 : 1) 向亚油酸 (C18 : 2) 的转化中发挥重要作用。Zhou 等^[86]首次通过全基因组关联分析 (GWAS) 和连锁分析, 克隆了与水稻籽粒脂质组成相关的 4 个主要基因, 并且揭示了水稻籽粒脂质组成的遗传基础和机制。

研究证实玉米脂肪含量同样是受多基因控制的数量性状, 且比蛋白质含量更复杂。Dudley^[87]通过研究发现玉米中可能存在 69 个控制油分含量的基因。截至目前, 已经发现了许多与玉米油分含量相关的 QTL, 且成功克隆了部分基因。Zheng 等^[88]克隆了与玉米种子油和油酸含量相关的高油 *DGAT1-2*, 该基因位于 6 号染色体上, 编码一种酰基转移酶 *DGAT1-2*, 该酶催化脂肪合成的最后一步。*DGAT1-2* 等位基因的过量表达使玉米籽粒中油的含量增加 41% 且油酸含量增加 107%^[88]。另外, 有 74 个与籽粒油浓度和脂肪酸组成显著相关的位点被发现^[89]。其中, 与油分浓度相关的 26 个位点利用加性模型可以解释高达 83% 的表型变异, 同时通过关联分析和连锁分析定位到 1 个控

制软脂酸的 QTL 位点 (Pal9)。此外, 研究发现有些转录因子与玉米籽粒油分含量相关。如转录因子 *ZmWRI1*, 发现其过表达会产生类似于 *ZmLEC1* 的过表达后油分含量的增加, 并且不影响发芽、幼苗生长和玉米产量^[90]。*ZmLEC1* 的过表达可以使种子油含量增加 48%, 但降低了玉米种子萌发率并减缓叶片生长^[90]。进一步对该转录因子进行研究后发现, *ZmWRI1* 能激活参与种子油生物合成的 18 个靶基因 (MZ00015977、MZ00024552、MZ00024718等)^[91]。目前针对大麦和燕麦籽粒中脂肪的研究还集中含量的测定以及脂肪含量对产品品质的影响方面, 而其遗传机制的研究是空白。

4 维生素及无机盐

4.1 谷物维生素及无机盐含量

谷物是人体 B 族维生素的主要来源, 其中维生素 B₃ 的含量较多。燕麦籽粒中含有较高的维生素 B₂、核黄素、泛酸和叶酸, 与其他谷物相比, 燕麦籽粒中的维生素 B₁、B₅、B₉ 含量相对较高(表 1)。小麦、玉米和大麦籽粒中维生素 B₃ 含量明显高于水稻和燕麦, 且与其他谷物相比, 玉米籽粒中维生素 B₆ 含量最高(表 1)。谷类的无机盐的含量约为 15 g/kg, 其中主要是磷和钾, 其次是镁。谷类的无机盐大都集中在谷皮和糊粉层, 精制米和面中的无机盐含量较低, 而保留了部分麸皮的粗制的米和面含量较高, 玉米籽粒中的钠含量高于其他谷物, 综合看来, 燕麦中的无机盐含量明显高于其他谷物(表 1)。

4.2 影响谷物维生素及无机盐含量的遗传因素

维生素和无机盐虽然在人体内含量很少, 但也是人们身体健康及日常活动不可或缺的营养物质。人体中只有维生素 B₃ 和维生素 D 可以自身合成, 其他维生素均需从食物中获取。

4.2.1 基因的过表达调控维生素水平 在水稻中

关于维生素的研究成果比较多。一是过表达 *thi4* (编码硫胺素噻唑合酶2)和 *thiC* (编码磷酸甲基嘧啶合酶)后, 籽粒中硫胺素(维生素 B₁)含量增加约 5 倍^[92-93]。二是通过靶向和降解水稻 *OsPDX1* (磷酸吡哆醛合酶), 从而降低水稻中的维生素 B₆ 水平^[94]。三是过表达 *OsPDX1.1* 和 *OsPDX1.2* 基因 (*PDX1* 的同源基因) 都可以提高水稻 VB₆ 水平; 在水稻中同时表达 GTP 环化水解酶 I 基因 (*GCHI*) 和氨基脱氧分支酸合酶基因 (*ADCS*), 可以使叶酸水平比对照增加 100 倍^[95], 而在水稻中过量表达其他叶酸生物合成基因, 或将其与 *GCHI* 共同表达, 发现仅产生略高的叶酸^[96]。在小麦和玉米中, Liang 等^[97]通过共同表达 *Gm8gGCHI* 和 *GmADCS* 分别在小麦和玉米中观察到叶酸水平增加了 4.2 倍和 2.3 倍; 为了增强小麦叶酸含量, 在小麦胚乳特异性谷蛋白启动子 (*IDx5*) 的作用下, 共转化 *Gm8gGCHI* 和番茄 *LeADCS* 基因, 使小麦籽粒中的叶酸含量升高了 5.6 倍^[97]。Belanger 等^[98]报道了代表玉米 *thi1* 基因家族成员的两个 cDNAs, 是编码硫胺素生物合成途径的一种酶, 这是首次报道任何植物中编码参与硫胺素生物合成的蛋白质的基因。大麦中发现上调 *HPPD* (4- 羟苯丙酮酸双加氧酶)和 *PDH* (预苯酸脱氢酶)基因的表达, 可以提高尿黑酸 (HGA) 的水平, 其是维生素 E 合成的底物, 从而提高大麦维生素 E 的含量^[99]。燕麦中, *HPPD* 的表达同样与维生素 E 的积累高度相关^[100]。

4.2.2 基因家族参与无机盐的运转和吸收

谷物都含有不同含量的钙、铁、镁、钾、钠、锌和锰等无机盐, 近年来越来越多关于粮食作物锌、铁等无机盐调控的分子机理的研究报道。研究表明, 很多蛋白家族或基因参与无机盐的转运和吸收。植物 *ZIP* (锌、铁转运体) 基因家族是调节微量元素吸收、运输和积累最重要的家族之一, 在水稻、

表 1 5 种谷物籽粒的维生素及无机盐含量一览^[6]

谷物种类	钙 (mg/kg)	铁 (mg/kg)	镁 (mg/kg)	磷 (mg/kg)	钾 (mg/kg)	钠 (mg/kg)	锌 (mg/kg)	锰 (mg/kg)	维生素 B ₁ (mg/kg)	维生素 B ₂ (mg/kg)	维生素 B ₃ (烟酸) (mg/kg)	维生素 B ₅ (泛酸) (mg/kg)	维生素 B ₆ (mg/kg)	维生素 B ₉ (叶酸) (μg/kg)
水稻	20.00	8.00	250.00	1 150.00	1 150.00	50.00	10.90	10.90	0.70	0.50	16.00	10.10	1.60	80
小麦	320.00	31.90	930.00	3 550.00	4 320.00	20.00	33.30	38.21	3.87	1.08	43.81	9.54	3.68	380
玉米	70.00	27.10	1 270.00	2 100.00	2 870.00	350.00	22.10	4.90	3.90	2.00	36.30	4.20	6.20	190
大麦	290.00	25.00	790.00	2 210.00	2 800.00	90.00	21.30	13.22	1.91	1.14	46.04	2.82	2.60	230
燕麦	540.00	47.20	1 770.00	5 230.00	4 290.00	20.00	39.70	49.16	7.63	1.39	9.61	13.49	1.19	560

小麦、玉米和大麦中先后克隆得到多个 *Zip* 家族成员。在水稻中, 目前发现 17 个 *ZIP* 家族基因, 其中 *OsIRT1* 和 *OsIRT2* 编码铁离子转运蛋白, *OsIRT1* 过量表达植株的锌和铁元素含量得到大量积累, 而锰、铜、镉等元素的含量与野生型植株相比没有差异, 说明 *OsIRT1* 只参与锌铁离子的运输^[101]。*OsZIP1* 对于水稻对铜、锌和镉的过量积累有限制作用, 因此认为 *OsZIP1* 是金属外排转运蛋白^[102]。大量研究表明 *OsZIP3*、*OsZIP4*、*OsZIP5*、*OsZIP7* 和 *OsZIP8* 都在水稻锌吸收、转运和分配中发挥重要作用^[103-107]。而 *OsZIP6* 与水稻铁、锌和锰多种离子的转运有关^[108]。在玉米中, 共有 9 个 *ZIP* 家族基因被证实。玉米中 *ZmZIP2*、*ZmZIP4*、*ZmZIP7* 和水稻 *OsZIP2*、*OsZIP4*、*OsZIP7* 的序列相似性较高, 比对发现这 3 个基因为水稻 *ZIP* 基因在玉米中的直系同源基因^[109]。*ZmIRT1* 与锌吸收有关, 而 *ZmZIP4*、*ZmZIP5*、*ZmZIP7* 和 *ZmZIP8* 在铁含量较高的情况下表达上调, 可能影响铁的储存和解毒^[110]。在小麦中共鉴定出 58 个 *TaZIP* 基因, 在 *ZRT1/ZRT2* 双缺失的酵母突变体中, *TaZIP3*、*TaZIP6*、*TaZIP7*、*TaZIP9* 和 *TaZIP13* 能够互补恢复小麦植株转运及吸收锌的能力^[111]。大麦中 *ZIP* 家族中包含 13 个成员, *HvIRT1* 基因受缺铁和缺锰诱导^[112]。*HvZIP7* 只与植物锌吸收转运有关, 与其他元素无关^[113]。*HvZIP3*、*HvZIP5*、*HvZIP8* 都是锌转运体并且调节大麦根部锌的平衡^[114]。此外, 在小麦中肌醇五磷酸激酶下调 (*IPK1*) 可以使谷粒中游离磷酸盐增加, 同时铁和锌含量显著增加^[115]。水稻的凯氏带膜结构域基因 *OsCASPI* 突变体导致水稻植株多种元素含量发生变化, 包括钙、磷含量的显著增加和铁、锰、锌含量的降低^[116]。对于钙离子含量的研究, 目前在小麦中仅限于初步 QTL 定位水平, 尚不清楚调控其含量的基因是什么^[117]。黄色条纹蛋白 (Yellow stripe-like protein, YSL) 是在植物中存在较多的转运蛋白, 主要参与植物铁、锌、铜和锰等金属离子的转运, 最初在玉米中发现的基因 *ZmYSL1*, 在缺铁条件下, 其在根部和地上部表达上调^[118]。在水稻中, *OsYSL2* 可转运 Fe^{2+} -NA 和 Mn^{2+} -NA 螯合物^[119], *OsYSL6* 可转运 Mn -NA 螯合物^[120], *OsYSL15* 可转运 Fe^{3+} -DMA 和 Fe^{2+} -NA 螯合物,

OsYSL15 的过量表达可使叶及种子中的铁含量升高^[121]。*OsYSL16* 可以转运 Cu-NA, 对水稻体内铜的分布有重要影响^[122]。在大麦中, Murata 等^[123]通过酵母互补实验证明 *HvYSL1* 具有转运 Fe^{3+} -MA 的功能。Araki 等^[124]发现 *HvYSL2* 可转运 Fe^{3+} -PS, Mn^{2+} -PS, Zn^{2+} -PS, Cu^{2+} -PS 螯合物, 因此预测此基因可能对大麦体内金属离子的运输有重要作用。

5 结语

高产和优质是育种永恒的目标。在当前消费升级的形势下, 人们对健康、优质粮食的需求逐渐增加。《中国居民膳食指南》建议人们日常要以谷物为主要饮食, 研究认为在“全谷物”中富含蛋白质、纤维素、B 族维生素、硒、锌、镁、碳水化合物、矿物质、抗氧化剂、植物化学素等八大类对人体健康有益的健康因子或功能因子^[125]。欧盟及美国认定的包括小麦、玉米、大麦、燕麦、水稻、高粱等都是优质的全谷物, 其食品是当今世界公认的能够有效防止慢性病的健康食品^[126]。淀粉、脂肪、蛋白质、维生素和无机盐作为谷物的主要营养素, 其含量是培育健康谷物的关键。小麦、大麦、燕麦、水稻、玉米等禾谷类作物籽实所含的各类营养物质因受物种、品种、生长条件、加工方法、遗传因素等方面的影响, 其淀粉、蛋白质、脂肪等营养素含量有较大差异, 不同物种遗传背景的差异是导致不同禾谷类籽实营养物质差异的根本原因, 而在进化过程中基因突变的平行性又是导致禾谷类籽实中相同营养元素被同类基因编码调控的直接原因。本文分析总结了影响禾谷类籽实营养素的相关转录因子和基因, 其可直接影响谷物营养物质的含量, 从而影响谷物品质, 这些发现均为谷物品质改良育种提供了更为直接的理论依据。

参考文献:

- [1] 汪嘉颖, 刘嘉, 雷琳, 等. 干热处理改性谷物淀粉的研究进展[J]. 食品与发酵工业, 2023, 49(14): 302-310; 320.
- [2] ANDERSON G H, CHO C E, AKHAVAN T, et al. Relation between estimates of cornstarch digestibility by the Englyst in vitro method and glycemic response, subjective appetite, and short-term food intake in young men[J]. Am J Clin Nutr, 2010, 91(4): 932-939.
- [3] 郭新颖. 利用 CRISPR/Cas9 技术编辑 *Wx* 基因 5'UTR

- 区降低水稻直链淀粉含量[D]. 南宁:广西大学, 2022.
- [4] 王晓琼, 陈丽, 向娜娜, 等. 基于近红外光谱分析技术测定小麦淀粉的含量[J]. 粮食与饲料工业, 2021(6): 58–60.
- [5] 宋志伟. 不同类型玉米淀粉合成相关基因表达、淀粉颗粒结构及遗传互作的分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [6] 任长忠, 闫金婷, 董锐, 等. 燕麦营养成分、功能特性及其产品的研究进展[J]. 食品工业科技, 2022, 43(12): 438–446.
- [7] 巫小建, 曾凡荣, 岳文浩, 等. 大麦籽粒总淀粉含量近红外快速无损检测模型的构建[J]. 浙江农业科学, 2021, 62(1): 40–41; 45
- [8] 张英虎, 沈会权, 乔海龙, 等. 大麦种质资源农艺性状鉴定及其利用[J]. 大麦与谷类科学, 2018, 35(4): 58–59.
- [9] 邹弈星, 潘志芬, 邓光兵, 等. 谷物籽粒淀粉研究进展[J]. 西北植物学报, 2007(10): 2128–2139.
- [10] BLENNOW A, JENSEN S L, SHAIK S S, et al. Future cereal starch bioengineering: cereal ancestors encounter gene technology and designer enzymes[J]. Cereal Chemistry, 2013, 90(4): 274–287.
- [11] LI Q, PAN Z, LIU J, et al. A mutation in Waxy gene affects amylose content, starch granules and kernel characteristics of barley (*Hordeum vulgare*) [J]. Plant Breed, 2019, 138(5): 513–523.
- [12] MORELL M K, KOSAR-HASHEMI B, CMIEL M, et al. Barley sex6 mutants lack starch synthase IIa activity and contain a starch with novel properties[J]. Plant J, 2003, 34(2): 173–185.
- [13] SATOH H, NISHI A, YAMASHITA K, et al. Starch-branching enzyme I-deficient mutation specifically affects the structure and properties of starch in rice endosperm[J]. Plant Physiol., 2003, 133: 1111–1121.
- [14] NAKAMURA Y. Some properties of starch debranching enzymes and their possible role in amylopectin biosynthesis[J]. Plant Sci, 1996, 121: 1–18.
- [15] LI R, TAN Y, ZHANG H. Regulators of Starch Biosynthesis in cereal crops[J]. Molecules, 2021, 26(23): 7092.
- [16] 刘雨霏, 罗慧琳, 陈响. 高直链淀粉的生物合成和应用研究进展[J]. 化学与生物工程, 2023, 40(2): 1–8; 15
- [17] LOHMER S, MADDALONI M, MOTTO M, et al. The maize regulatory locus Opaque-2 encodes a DNA-binding protein which activates the transcription of the b-32 gene[J]. EMBO J, 1991, 10: 617–624.
- [18] IZAWA T, FOSTER R, NAKAJIMA M, et al. The rice bZIP transcriptional activator RITA-1 is highly expressed during seed development[J]. Plant Cell, 1994, 6(9): 1277–1287.
- [19] KUMAR P, MISHRA A, SHARMA H, et al. Pivotal role of bZIPs in amylose biosynthesis by genome survey and transcriptome analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) mutants[J]. Sci Rep, 2018, 8(1): 17240.
- [20] SONG Y, LUO G, SHEN L, et al. TubZIP28, a novel bZIP family transcription factor from *Triticum urartu*, and TabZIP28, its homologue from *Triticum aestivum*, enhance starch synthesis in wheat[J]. New Phytol, 2020, 226(5): 1384–1398.
- [21] VICENTE-CARBAJOSA J, ONATE L, LARA P, et al. Barley BLZ1: a bZIP transcriptional activator that interacts with endosperm-specific gene promoters[J]. Plant J, 1998, 13(5): 629–640.
- [22] ZHANG Z, ZHENG X, YANG J, et al. Maize endosperm-specific transcription factors O2 and PBF network the regulation of protein and starch synthesis[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2016, 113(39): 10842–10847.
- [23] ONODERA Y, SUZUKI A, WU C Y, et al. A rice functional transcriptional activator, RISBZ1, responsible for endosperm-specific expression of storage protein genes through GCN4 motif[J]. J Biol Chem, 2001, 276(17): 14139–14152.
- [24] KIM J S, CHAE S, JUN K M, et al. Genome-wide identification of grain filling genes regulated by the OsSMF1 transcription factor in rice[J]. Rice, 2017, 10(1): 16.
- [25] YAMAMOTO M P, ONODERA Y, TOUNO S M, et al. Synergism between RPBF Dof and RISBZ1 bZIP activators in the regulation of rice seed expression genes[J]. Plant Physiol, 2006, 141(4): 1694–1707.
- [26] GUO D, HOU Q, ZHANG R, et al. Over-expressing-TaSPA-BReduces prolamins and starch accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.) Grains[J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(9): 3257.
- [27] ORMAN-LIGEZA B, BORRILL P, CHIA T, et al. LYS3 encodes a prolamins-box-binding transcription factor that controls embryo growth in barley and wheat[J]. J Cereal Sci, 2020, 93: 102965.
- [28] CHEN J, YI Q, CAO Y, et al. ZmbZIP91 regulates ex-

- pression of starch synthesis-related genes by binding to ACTCAT elements in their promoters[J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(5): 1327-1338.
- [29] ZHONG X, FENG X, LI Y, et al. Genome-wide identification of bZIP transcription factor genes related to starch synthesis in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Genome*, 2021, 64 (12): 1067-1080.
- [30] XIAO Q, WANG Y, LI H, et al. Transcription factor ZmNAC126 plays an important role in transcriptional regulation of maize starch synthesis-related genes [J]. *Crop J*, 2020, 9(1): 192-203.
- [31] ZHANG Z, DONG J, JI C, et al. NAC-type transcription factors regulate accumulation of starch and protein in maize seeds[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2019, 116(23): 11223-11228.
- [32] WANG J, CHEN Z, ZHANG Q, et al. The NAC transcription factors OsNAC20 and OsNAC26 regulate starch and storage protein synthesis[J]. *Plant Physiol*, 2020, 184(4): 1775-1791.
- [33] FANG Y, YOU J, XIE K, et al. Systematic sequence analysis and identification of tissue-specific or stress-responsive genes of NAC transcription factor family in rice[J]. *Mol Genet Genomics*, 2008, 280(6): 547-563.
- [34] GAO Y, AN K, GUO W, et al. The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improves wheat grain quality[J]. *Plant Cell*, 2021, 33(3): 603-622.
- [35] XIAO Q, WANG Y, DU J, et al. ZmMYB14 is an important transcription factor involved in the regulation of the activity of the ZmBT1 promoter in starch biosynthesis in maize[J]. *FEBS J*, 2017, 284(18): 3079-3099.
- [36] HU Y, LI Y, WENG J, et al. Coordinated regulation of starch synthesis in maize endosperm by microRNAs and DNA methylation[J]. *Plant J*, 2021, 105(1): 108-123.
- [37] SUN C, PALMQVIST S, OLSSON H, et al. A novel WRKY transcription factor, SUSIBA2, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the iso1 promoter [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(9): 2076-2092.
- [38] SUN C, HOGLUND A S, OLSSON H, et al. Antisense oligodeoxynucleotide inhibition as a potent strategy in plant biology: identification of SUSIBA2 as a transcriptional activator in plant sugar signalling [J]. *Plant J*, 2005, 44(1): 128-138.
- [39] SU J, HU C, YAN X, et al. Expression of barley SUSIBA2 transcription factor yields high-starch low-methane rice[J]. *Nature*, 2015, 523(7562): 602-606.
- [40] 田爽, 王晓萍. 水稻蛋白质的研究进展[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 2015, 30(5): 91-95.
- [41] PAYNE P I, CORFIELD K G. Subunit composition of wheat glutenin proteins, isolated by gel filtration in a dissociating medium[J]. *Planta*, 1979, 145(1): 83-88.
- [42] 胡新中, 任长忠. 燕麦加工与功能[M]. 北京: 科学出版社, 2016.
- [43] 温明星, 李东升, 陈琛, 等. 2008—2018年长江中下游小麦区试品系品质分析[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(18): 10-15.
- [44] 路凯, 赵庆勇, 周丽慧, 等. 稻米蛋白质含量与食味品质的关系及其影响因素研究进展[J]. *江苏农业学报*, 2020, 36(5): 1305-1311.
- [45] RAMCHANDRAN D, HOJILLA-EVANGELISTA M P, MOOSE S P, et al. Changes in corn protein content during storage and their relationship with dry grind ethanol production[J]. *J Am Oil Chem Soc*, 2018, 95: 923-932.
- [46] 陈文若, 綦文涛, 负婷婷, 等. 不同品种皮大麦与裸大麦的营养与功能活性成分差异比较及相关性分析[J]. *中国粮油学报*, 2017, 32(8): 39-45; 70.
- [47] 程西永, 吴少辉, 李海霞, 等. 小麦高、低分子量麦谷蛋白亚基对品质性状的影响[J]. *麦类作物学报*, 2014, 34(4): 482-488.
- [48] DEUTSCHER D. The current status of breeding for protein quality in corn[J]. *Adv Exp Med Biol*, 1978, 105: 281-300.
- [49] 徐庆国, 童浩, 胡晋豪, 等. 稻米蛋白组分含量的品种差异及其与米质的关系[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2015, 41(1): 7-11; 41.
- [50] LEE S, PARK J, LEE J, et al. OsASN1 overexpression in rice increases grain protein content and yield under nitrogen-limiting conditions[J]. *Plant Cell Physiol*, 2020, 61(7): 1309-1320.
- [51] PENG B, KONG H, LI Y, et al. OsAAP6 functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice[J]. *Nat Commun*, 2014, 5: 4847.
- [52] YANG Y, GUO M, SUN S, et al. Natural variation of OsGluA2 is involved in grain protein content regulation in rice[J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 1949.
- [53] 李卫华, 曹连莆, 艾尼瓦尔, 等. 不同蛋白含量小麦品种籽粒蛋白质及其组分含量的配合力和杂种优势研究[J]. *作物学报*, 2001(6): 1007-1012.

- [54] 王敬敬. 高分子量麦谷蛋白亚基 N-末端结构域对面粉加工品质的贡献及作用机制[D]. 广东: 华南理工大学, 2018.
- [55] SHEWRY P R, HALFORD N G. Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization[J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(370): 947-958.
- [56] NAKAMURA H. Identification of alleles for complex gene loci Glu-A1, Glu-B1, and Glu-D1, which code for high molecular weight subunits of glutenin in Japanese hexaploid wheat varieties[J]. *J Agric Food Chem*, 1999, 47(12): 5273-5277.
- [57] WAINES J G, PAYNE P I. Electrophoretic analysis of the high-molecular-weight glutenin subunits of *Triticum monococcum*, *T. urartu*, and the A genome of bread wheat (*T. aestivum*)[J]. *Theor Appl Genet*, 1987, 74(1): 71-76.
- [58] UAUY C, DISTELFELD A, FAHIMA T, et al. A NAC Gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat[J]. *Science*, 2006, 314(5803): 1298-1301.
- [59] JIN X, FENG B, XU Z, et al. TaAAP6-3B, a regulator of grain protein content selected during wheat improvement[J]. *BMC Plant Biol*, 2018, 18(1): 71.
- [60] CHEN J, ZENG B, ZHANG M, et al. Dynamic transcriptome landscape of maize embryo and endosperm development[J]. *Plant Physiol*, 2014, 166(1): 252-264.
- [61] WANG G, SUN X, WANG G, et al. Opaque7 encodes an acyl-activating enzyme-like protein that affects storage protein synthesis in maize endosperm[J]. *Genetics*, 2011, 189(4): 1281-1295.
- [62] HUANG Y, WANG H, ZHU Y, et al. THP9 enhances seed protein content and nitrogen-use efficiency in maize[J]. *Nature*, 2022, 612(7939): 292-300.
- [63] CANCI P C, NDUULU L M, DILL-MACKY R, et al. Genetic relationship between kernel discoloration and grain protein concentration in barley[J]. *Crop Science*, 2003, 43(5): 1671-1679.
- [64] CAI S, YU G, CHEN X, et al. Grain protein content variation and its association analysis in barley[J]. *BMC Plant Biol*, 2013, 13: 35.
- [65] 宋永令, 穆 垚, 王若兰, 等. 小麦脂肪及相关酶应用研究进展[J]. *粮食与油脂*, 2014, 27(3): 1-3.
- [66] 薛峰英. 水稻糙米蛋白质及脂肪含量相关 QTLs 的分析和定位[D]. 雅安: 四川农业大学, 2020.
- [67] 吴 焱, 袁嘉琦, 张 超, 等. 稻米脂肪与品质的关系及其调控[J]. *江苏农业学报*, 2020, 36(3): 769-776.
- [68] 李凌雨, 闫彩清, 王学雄, 等. 玉米杂交种间蛋白质、脂肪、赖氨酸含量变异分析[J]. *山西农业科学*, 2003(4): 18-20.
- [69] 黄 勇. 高油玉米品质形成及调控技术研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2006.
- [70] 包海柱, 张凤英, 徐寿军, 等. 啤酒大麦籽粒品质性状胚、胚乳、细胞质和母体遗传效应分析 [J]. *中国粮油学报*, 2018, 33(6): 22-26.
- [71] 刘保国, 成 萍, 卢季昌, 等. 水稻籽粒脂肪及脂肪酸组分的分析[J]. *西南农业大学学报*, 1992(3): 275-277.
- [72] 周明全, 章志宏, 赵 敏, 等. 水稻株高构成因素的 QTL 剖析[J]. *武汉植物学研究*, 2003(1): 22-26.
- [73] LIU H L, YIN Z J, XIAO L, et al. Identification and evaluation of ω -3 fatty acid desaturase genes for hyperfortifying α -linolenic acid in transgenic rice seed[J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(8): 3279-3287.
- [74] TIWARI G J, LIU Q, SHRESHTHA P, et al. RNAi-mediated down-regulation of the expression of OsFAD2-1: effect on lipid accumulation and expression of lipid biosynthetic genes in the rice grain[J]. *BMC Plant Biol*, 2016, 16(1): 189.
- [75] ZHOU H, XIA D, ZHAO D, et al. The origin of Wxlaprovides new insights into the improvement of grain quality in rice[J]. *J Integr Plant Biol*, 2021, 63(5): 878-888.
- [76] XIA D, ZHOU H, WANG Y, et al. qFC6, a major gene for crude fat content and quality in rice[J]. *Theor Appl Genet*, 2022, 135(8): 2675-2685.
- [77] 赵九永, 陆启玉, 孙 辉. 小麦脂类研究进展[J]. *粮油食品科技*, 2010, 18(1): 1-4; 16.
- [78] HERNANDEZ-LUCAS C, CALEYA R F, CARBONERO P, et al. Control of galactosyl diglycerides in wheat endosperm by group 5 chromosomes[J]. *Genetics*, 1977, 85(3): 521-527.
- [79] SUMNER R J. Lipoid oxidase studies a method for the determination of lipoxidase activity[J]. *Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition*, 1943, 15(1): 14-15.
- [80] NACHIT M, ELOUAFI I, PAGNOTTA A, et al. Molecular linkage map for an intraspecific recombinant inbred population of durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum)[J]. *Tag Theoretical & Applied Genetics*, 2001, 102: 177-186.

- [81] CARRERA A, ECHENIQUE V, ZHANG W, et al. A deletion at the Lpx-B1 locus is associated with low lipoxygenase activity and improved pasta color in durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum)[J]. *Journal of Cereal Science*, 2007, 45(1): 67-77.
- [82] VERLOTTA A, DE SIMONE V, MASTRANGELO A M, et al. Insight into durum wheat Lpx-B1: a small gene family coding for the lipoxygenase responsible for carotenoid bleaching in mature grains[J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 263.
- [83] FENGB, DONG Z Y, XU Z B, et al. Molecular analysis of lipoxygenase(LOX) genes in common wheat and phylogenetic investigation of LOX proteins from model and crop plants[J]. *Journal of Cereal Science.*, 2010, 52(2): 387-394.
- [84] FENGB, DONG Z Y, XU Z B, et al. Molecular characterization of a novel type of lipoxygenase (LOX) gene from common wheat(*Triticum aestivum* L.)[J]. *Molecular Breeding*, 2012, 30: 113-124.
- [85] GENG H W. Development of functional markers for a lipoxygenase gene TaLox-B1 on chromosome 4BS in common wheat[J]. *Crop Science*, 2012, 52(2): 568-576.
- [86] INGRID GARBUS. Identification, mapping and evolutionary course of wheat lipoxygenase-1 genes located on the A genome[J]. *Journal of Cereal Science*, 2013, 8(2): 298-304.
- [87] DUDIEY J W. Seventy generations of selection for oil and protein concentration in the maize kernel[J]. *Maydica*, 1974, 37(8): 79-110.
- [88] ZHENG P, ALLEN W B, ROESLER K, et al. A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize[J]. *Nat Genet*, 2008, 40(3): 367-372.
- [89] LI H, PENG Z, YANG X, et al. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels[J]. *Nat Genet*, 2013, 45(1): 43-50.
- [90] SHEN B, ALLEN W B, ZHENG P, et al. Expression of ZmLEC1 and ZmWRI1 increases seed oil production in maize[J]. *Plant Physiol*, 2010, 153(3): 980-987.
- [91] POUVREAU B, BAUD S, VERNOUD V, et al. Duplicate maize Wrinkled1 transcription factors activate target genes involved in seed oil biosynthesis[J]. *Plant Physiol*, 2011, 156(2): 674-686.
- [92] POURCEL LUCILLE, MOULIN MICHAEL, FITZPATRICK TERESA B. Examining strategies to facilitate vitamin B1 biofortification of plants by genetic engineering[J]. *Frontiers in plant science*, 2013, 4(4).
- [93] DONG W, THOMAS N, RONALD P C, et al. Overexpression of thiamin biosynthesis genes in rice increases leaf and unpolished grain thiamin content but not resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 616.
- [94] LIU H, LU C, LI Y, et al. The bacterial effector AvrRx-o1 inhibits vitamin B6 biosynthesis to promote infection in rice[J]. *Plant Commun*, 2022, 3(3): 100324.
- [95] SERGEI S, VEERLE B D, MAARTEN V, et al. Folate fortification of rice by metabolic engineering[J]. *Nature biotechnology*, 2007, 25(11).
- [96] DONG W, CHENG Z J, LEI C L, et al. Overexpression of folate biosynthesis genes in rice(*Oryza sativa* L.) and evaluation of their impact on seed folate content [J]. *Plant Foods Hum Nutr*, 2014, 69(4): 379-385.
- [97] LIANG Q, WANG K, LIU X, et al. Improved folate accumulation in genetically modified maize and wheat[J]. *J Exp Bot*, 2019, 70(5): 1539-1551.
- [98] BELANGER F C, LEUSTEK T, CHU B, et al. Evidence for the thiamine biosynthetic pathway in higher-plant plastids and its developmental regulation[J]. *Plant Mol Biol*, 1995, 29(4): 809-821.
- [99] 柴玉琼. 利用维生素 E 生物合成相关基因调控大麦生育酚含量及其组成[D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [100] GUTIERREZ-GONZALEZ J J, GARVIN D F. Subgenome-specific assembly of vitamin E biosynthesis genes and expression patterns during seed development provide insight into the evolution of oat genome [J]. *Plant Biotechnol J*, 2016, 14(11): 2147-2157.
- [101] LEE S, AN G. Over-expression of OsIRT1 leads to increased iron and zinc accumulations in rice[J]. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(4): 408-416.
- [102] LIU X S, FENG S J, ZHANG B Q, et al. OsZIP1 functions as a metal efflux transporter limiting excess zinc, copper and cadmium accumulation in rice[J]. *BMC Plant Biol*, 2019, 19(1): 283.
- [103] SASALI A, YAMAJI N, MITANI-UENO N, et al. A node-localized transporter OsZIP3 is responsible for the preferential distribution of Zn to developing tissues in rice[J]. *Plant J*, 2015, 84(2): 374-384.
- [104] ISHIMARU Y, MASUDA H, SUZUKI M, et al. Overexpression of the OsZIP4 zinc transporter confers disar-

- rangement of zinc distribution in rice plants[J]. J Exp Bot, 2007, 58(11): 2909–2915.
- [105] LEE S, JEONG H J, KIM S A, et al. OsZIP5 is a plasma membrane zinc transporter in rice[J]. Plant Mol Biol, 2010, 73(4–5): 507–517.
- [106] TAN L, ZHU Y, FAN T, et al. OsZIP7 functions in xylem loading in roots and inter-vascular transfer in nodes to deliver Zn/Cd to grain in rice[J]. Biochem Biophys Res Commun, 2019, 512(1): 112–118.
- [107] YANG X, HUANG J, JIANG Y, et al. Cloning and functional identification of two members of the ZIP(Zrt, Irt-like protein) gene family in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Mol Biol Rep, 2009, 36(2): 281–287.
- [108] KAVITHA P G, SAMKURUVILL M K, MATHEW. Functional characterization of a transition metal ion transporter, OsZIP6 from rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Physiol Biochem, 2015, 97: 165–174.
- [109] 蒲琦. 玉米锌铁转运蛋白ZmZIP4基因的玉米转化及功能验证[D]. 保定: 河北农业大学, 2012.
- [110] 李雨彤. 水稻锌铁转运蛋白家族基因OsZIP9的功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
- [111] 范胜男. TaZip7基因等位变异的鉴定与表达特性分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
- [112] PEDAS P, YTTING C K, FUGLSANG A T, et al. Manganese efficiency in barley: identification and characterization of the metal ion transporter HvIRT1[J]. Plant Physiol, 2008, 148(1): 455–466.
- [113] TIONG J, MCDONALD G K, GENC Y, et al. HvZIP7 mediates zinc accumulation in barley (*Hordeum vulgare*) at moderately high zinc supply[J]. New Phytol, 2014, 201(1): 131–143.
- [114] PEDAS P, SCHJOERRING J K, HUSTED S. Identification and characterization of zinc-starvation-induced ZIP transporters from barley roots[J]. Plant Physiol Biochem, 2009, 47(5): 377–383.
- [115] AGGARWAL S, KUMAR A, BHATI K K, et al. RNAi-mediated downregulation of inositol pentakisphosphate kinase(IPK1) in wheat grains decreases phytic acid levels and increases Fe and Zn accumulation[J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 1664–462X.
- [116] 王志刚. OsCASPI在水稻根内皮层凯氏带形成和矿物质元素吸收中的作用机理[D]. 南宁: 广西大学, 2022.
- [117] 刘玉秀, 黄淑华, 王景琳, 等. 小麦籽粒钙元素含量的研究进展[J]. 作物学报, 2021, 47(2): 187–196.
- [118] UENO D, YAMAJI N, MA J F, Further characterization of ferric-phytosiderophore transporters ZmYS1 and HvYS1 in maize and barley[J]. J Exp Bot, 2009, 60(12): 3513–3520.
- [119] ISHIMARU Y, MASUDA H, BASHIR K, et al. Rice metal-nicotianamine transporter, OsYSL2, is required for the long-distance transport of iron and manganese[J]. Plant J, 2010, 62(3): 379–390.
- [120] SASAKI A, YAMAJI N, XIA J, et al. OsYSL6 is involved in the detoxification of excess manganese in rice[J]. Plant Physiol, 2011, 157(4): 1832–1840.
- [121] LEE S, CHIECKO J C, KIM S A, et al. Disruption of OsYSL15 leads to iron inefficiency in rice plants[J]. Plant Physiol, 2009, 150(2): 786–800.
- [122] ZHENG L, YAMAJI N, YOKOSHO K, et al. YSL16 is a phloem-localized transporter of the copper-nicotianamine complex that is responsible for copper distribution in rice[J]. Plant Cell, 2012, 24(9): 3767–3782.
- [123] MURATA Y, MA J F, YAMAJI N, et al. A specific transporter for iron(III)-phytosiderophore in barley roots[J]. Plant J. 2006; 46(4): 563–572.
- [124] ARAKI R, MURATA J, MURATA Y. A novel barley yellow stripe 1-like transporter (HvYSL2) localized to the root endodermis transports metal-phytosiderophore complexes[J]. Plant Cell Physiol, 2011, 52(11): 1931–1940.
- [125] 姚惠源. 全谷物健康食品发展趋势[J]. 粮食与食品工业, 2012, 19(1): 1–3.
- [126] 姚惠源. 全谷物食品的营养与健康特约专栏介绍[J]. 粮油食品科技, 2022, 30(2): 7–10.