



HAL
open science

Variabilité génétique et environnementale de la teneur des blés en nutriments

Gilles Charmet, Marie-Reine M.-R. Perretant, Catherine Ravel

► **To cite this version:**

Gilles Charmet, Marie-Reine M.-R. Perretant, Catherine Ravel. Variabilité génétique et environnementale de la teneur des blés en nutriments. *Innovations Agronomiques*, 2012, 19, pp.27-36. hal-00964458

HAL Id: hal-00964458

<https://hal.science/hal-00964458>

Submitted on 28 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Variabilité génétique et environnementale de la teneur des blés en nutriments

Charmet G., Perretant M.R., Ravel C.

INRA-UBP UMR 1095 Génétique Diversité Ecophysiologie des Céréales, 63100 Clermont-Ferrand, France

Correspondance : gilles.charmet@clermont.inra.fr

Résumé

Dans le cadre du projet européen HEALTHGRAIN, un panel de 200 variétés de céréales, dont 150 blés tendres, a été évalué pour la teneur en différents composés bioactifs. De larges plages de variations ont été observées pour la majorité des composants, sans que les fortes teneurs soient associées à l'âge des variétés, le rendement ou la qualité technologique. Puis une analyse pluri-locale et pluri-annuelle d'un set de 26 lignées représentatives a permis d'estimer l'héritabilité des teneurs, qui est très variable selon les composés. Les composés qui sont le plus susceptibles de répondre à l'amélioration génétique sont les tocots, sterols, alkylrésorcinols et les arabinoxylanes solubles de la farine (fibres). Pour ces dernières, nous illustrons le développement de marqueurs moléculaires pour faciliter la sélection, par des approches de génétique directe (cartographie de QTL) et de génétique inverse (gènes candidats).

Mots-clés : composés bioactifs, héritabilité, arabinoxylanes, QTL quantitative trait loci, SNP single nucleotide polymorphism

Abstract: Effects of genotype and environment on nutrient wheat grain contents

In the framework of the EU-FP6 program HEALTHGRAIN, a diversity screen was carried out on 200 cereal accessions, among which 150 bread wheats, for their content in various bioactive compounds. Wide ranges of variations were observed for most traits, but the contents in bioactive compounds were correlated neither with the date of variety release nor with yield or breadmaking quality. Then a multi-site multi-year assessment of a subset of 26 lines, representative of the whole panel, enabled to estimate heritability for the content of each bioactive compound. Genetic variation and heritabilities varied among compounds, the highest values being observed for tocots, sterols, alkylresorcinols, and water extractable arabinoxylans (WE-AX) in white flour. Those compounds are thus the most likely to be efficiently improved by plant breeding. For WE-AX in flour, we illustrate the development of molecular markers by either forward or reverse genetic approaches. Such markers can be useful tools for breeders to facilitate and speed up the breeding process.

Keywords: Bioactive compounds, heritability, arabinoxylans, QTL quantitative trait loci, SNP single nucleotide polymorphism

Introduction

Avec une production oscillant entre 650 et 700 millions de tonnes depuis 2008, le blé est la troisième céréale mondiale après le maïs et le riz et fournit la base de l'alimentation à une majorité de l'humanité. C'est aussi la céréale qui fait le plus l'objet d'échanges mondiaux (20% de la production), et aussi depuis quelques années de spéculation liée à la relative instabilité de la production (« weather market »). Contrairement au riz, le blé est essentiellement consommé sous forme de produits transformés, qui présentent une très grande variété selon les pays et les régions (pains, pâtes, biscuits, viennoiserie...). Comme base de l'alimentation dans de nombreux pays, et jusqu'aux années 1950 en France, le blé était principalement considéré comme une source d'énergie, et accessoirement de

protéines, bien que le profil de ces dernières en acides aminés essentiels ne soit pas totalement équilibré pour les monogastriques, dont l'homme. En France, les propriétés organoleptiques ou plus probablement une image de pain blanc associé à la richesse a fait régresser la consommation du pain complet (« noir ») et du pain bis au profit du pain issu de farine très raffinée ; puis l'évolution des modes de vie a fait également diminuer fortement la consommation globale de produits céréaliers au profit de produits d'origine animale et de sucres simples.

Depuis quelques années, l'intérêt nutritionnel des céréales a été redécouvert, à la fois comme source de glucides « lents » (à faible index glycémique, variable toutefois selon les produits) et comme source de micronutriments à effet potentiellement favorable sur la santé (Figure 1).

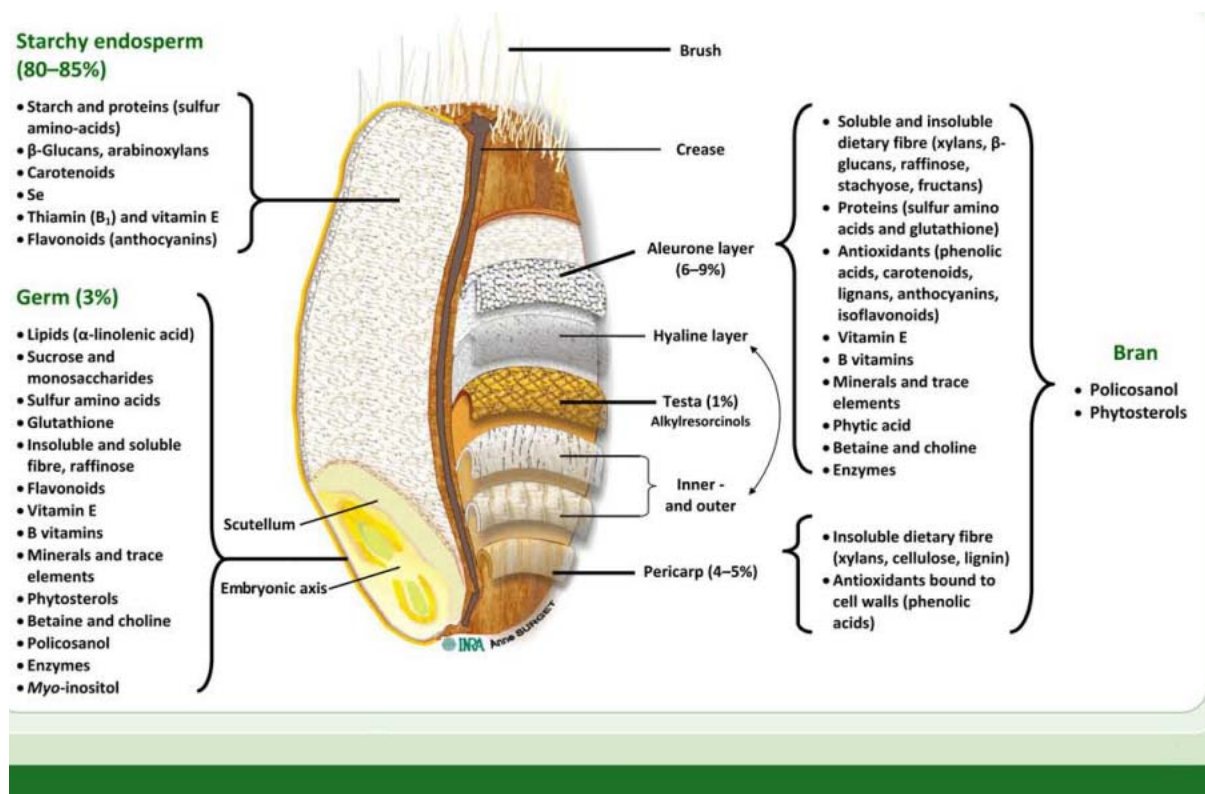


Figure 1 : Les trois grandes parties du grain de blé et les composés bioactifs de chaque tissu.

Ces composés potentiellement bioactifs sont très nombreux dans le grain de blé, depuis les fibres (solubles et insolubles), les minéraux (Mg, Fe, Zn), les vitamines (E, B9...) et les antioxydants (caroténoïdes, composés phénoliques...), dont la teneur varie aussi fortement selon les tissus (albumen ou « farine blanche », enveloppes ou « sons », germe) et donc les produits (pain complet vs pain blanc). Toutefois, la variabilité de composition du blé pour la teneur en ces micronutriments n'a pas encore été largement étudiée, et ces critères ont donc généralement été ignorés par la sélection variétale. Ceci ne signifie pas nécessairement que les variétés modernes soient moins riches en micronutriments que les variétés anciennes ou traditionnelles, sauf si leur teneur était corrélée négativement à un caractère fortement sélectionné comme le rendement ou la force boulangère. L'objectif principal du projet Européen HEALTHGRAIN, en particulier du module 2, était d'établir la gamme de variation du blé pour la teneur en micro-nutriments et dans quelle mesure cette variation est d'origine génétique ou environnementale.

Le panel de diversité HEALTHGRAIN

Afin d'étudier la gamme de variation génétique et l'influence de l'environnement pour la teneur en micronutriments, une stratégie en deux étapes a été utilisée. Un panel de diversité a été constitué à partir des collections de ressources génétiques conservées à l'Académie des Sciences de Hongrie et à l'INRA. Ce panel comprenait 150 blés tendres (130 de type hiver et 20 de type printemps), 10 blés durs, 10 orges, 10 seigles, 5 *T. spelta* (grand épeautre), 5 avoines, 5 *T. monococcum* (petit épeautre) et 5 *T. dicoccum* (engrain). Pour le blé tendre, ces 150 lignées ont été choisies pour représenter la variabilité selon les dates d'inscription (de 1842 à 2004), les origines géographiques, les classes de qualité (hard vs soft, red vs white, teneur en protéines, force de la pâte...). Ces 200 lignées ont été évaluées à Martovasar (Hongrie) en 2005, puis les farines complètes ont été analysées pour un certain nombre de composés potentiellement bioactifs pour la santé humaine (Tableau 1).

Table 1: Activité biologique putative, teneurs, héritabilités des composés bioactifs étudiés. Les analyses ont été réalisées sur la farine complète, à l'exception des arabinoxylanes pour lesquels on a distingué la fraction totale (TOT-AX) et la fraction soluble (WE-AX) à la fois dans le son et dans la farine blanche.

Composé	Activité biologique	Teneur moyenne dans les 150 lignées étudiées	Gamme de variation (rapport max/min)	Héritabilité dans 26 lignées (approx)
Tocols	Vitamine E, antioxydants	49.81 µg/g d.m.	2.96	76%
Stérols	Lipides de membrane, réduction LDL cholestérol	843.8 µg/g d.m.	1.39	57%
Alkylresorcinols	Biomarqueurs de l'ingestion du grain	431.54 µg/g d.m.	2.81	63%
Acides Phénoliques	Antioxydant	657.42 µg/g d.m.	3.60	28%
Folates	Développement neuronal	0.56 µg/g d.m.	2.38	24%
β-glucan	Fibre diététique	7160 µg/g d.m.	1.93	51%
Arabinoxylan (AX)	Fibre diététique			
WE-AX farine		5147 µg/g d.m.	4.76	60%
WE-AX son		4203 µg/g d.m.	2.36	48%
TOT-AX farine		19,308 µg/g d.m.	2.01	72%
TOT-AX son		177,899 µg/g d.m.	1.27	39%

Données issues de Ward et al. (2008), Shewry et al. (2010) et de papiers cités par ces auteurs.

Ensuite, à partir d'une analyse multivariée, 26 variétés représentatives de la gamme de variation pour l'ensemble des micronutriments ont été choisies pour être évaluées dans un dispositif multilocal avec répétitions à Martovasar en 2006, puis dans 4 lieux en France, Grande Bretagne, Hongrie et Pologne en 2007. Ce matériel ainsi que les caractères évalués ont été décrits dans Ward et al (2008). Les analyses ont été réalisées par différents laboratoires partenaires du programme (www.healthgrain.org). La disponibilité de données de 26 géotypes cultivés dans 6 environnements (lieu x année) permet, par un modèle statistique approprié, de décomposer la variance en ses composantes d'origine génétique

(G), environnementale (E) et l'interaction GxE (Shewry et al., 2010). Cette dernière composante est particulièrement gênante pour l'amélioration variétale, car elle rend difficile la prédiction d'une variable d'un lieu ou d'une année à l'autre. Les caractères qui présentent le plus fort rapport entre la variance génétique et la variance totale (encore appelé héritabilité) sont donc ceux qui répondront le mieux à la sélection et pourront être améliorés par la voie génétique « classique ». La contribution de ces différentes composantes à la variance totale est décrite dans cet article.

Variation et héritabilité des composés bioactifs du grain de blé

Les données d'évaluation de la collection complète à Martonvasar ont permis d'établir les plages de variation « phénotypique » pour les différents nutriments. On constate généralement une variation entre espèces supérieure à celle constatée intra-espèce. C'est le cas par exemple pour les fibres totales comme illustré sur la Figure 2, où le seigle et l'avoine apparaissent les plus riches, avec toutefois un fort coefficient de variation (grandes différences entre accessions) pour cette dernière espèce.

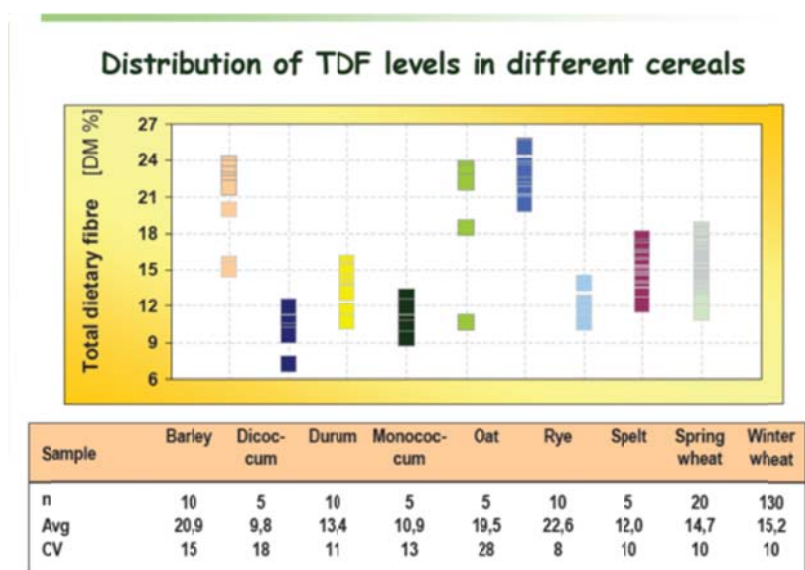


Figure 2 : Gamme de variation observée à Martonvasar (H) en 2006 pour la teneur du grain en fibres totales, moyenne (Avg) et coefficient de variation (CV) pour chaque espèce ou sous-espèce du panel HEALTHGRAIN.

Les travaux se sont ensuite focalisés sur le blé tendre qui était l'objet principal du programme. Les résultats des analyses du panel HEALTHGRAIN sont résumés dans le tableau 1. Comme les composés bioactifs n'ont pas fait l'objet d'une sélection raisonnée, la plupart présente une large plage de variation, avec toutefois des différences puisque l'écart relatif entre les teneurs minimum et maximum varie d'un facteur 1.39 (sterols) à 3.6 (total phenolic acids). La Figure 3 illustre les distributions observées pour deux composés, qui apparaissent continues, suggérant un contrôle génétique de type polygénique. Aucune corrélation n'a été notée entre la teneur en composés bioactifs et la qualité boulangère ou la teneur en protéines, à l'exception de la variété ancienne Atlas 66 (1948) à haute teneur en protéines et micronutriments. Les principales fibres alimentaires du grain de blé sont les polysaccharides pariétaux, β -glucanes et surtout arabinoxylanes (AX). Pour les AX, on a distingué les AX totaux (TOT-AX) et les AX solubles dans l'eau (WE-AX) à la fois dans les sons (bran) et l'albumen (farine blanche). Les TOT-AX et WE-AX de la farine variaient respectivement d'un facteur 2.01 et 4.76, ce qui suggère pour les fibres solubles une très large variation génétique au sein du blé (Gebruers et al 2008).

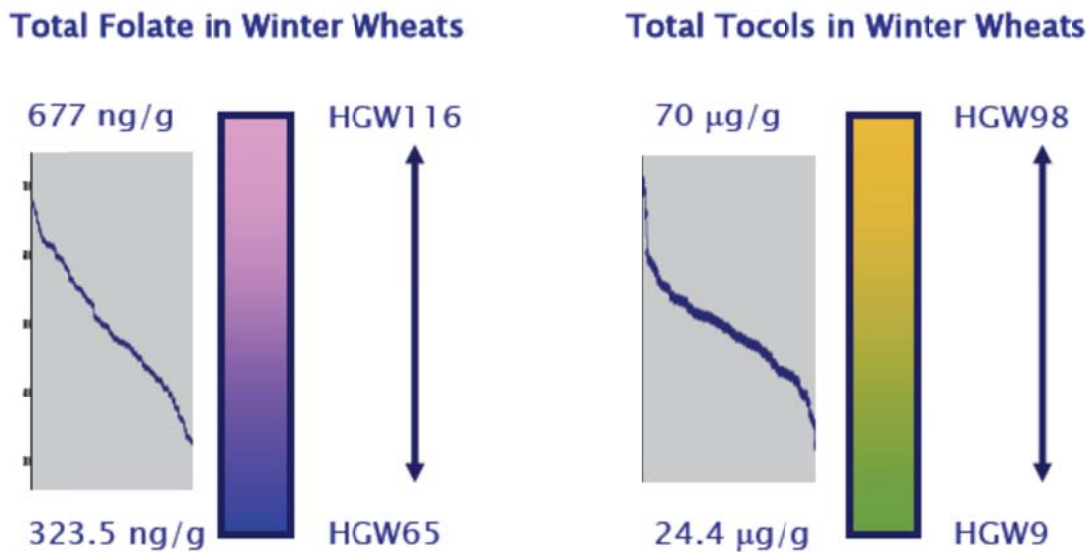


Figure 3 : Distribution de la variation phénotypique des 130 blés tendres évalués à Martonvar (H) en 2006 pour les folates et les tocots.

Les lignées ont été classées par Ward et al. (2008) selon leur teneur en micronutriments et deux scores globaux ont été établis, un pour les composés bioactifs, l'autre pour les fibres (Shewry et al 2011). Pour calculer ces scores, les lignées ont été groupées en 6 classes pour chaque composé, le groupe 6 comprenant les 25 lignées avec les plus fortes teneurs, le groupe 1 les 25 avec les plus faibles teneurs. La somme des numéros de classe pour chaque composé bioactif signifie que les lignées qui sont dans la classe la plus élevée pour tous les composés (tocolés, stérols, alkylrésorcinols, acides phénoliques et folates) ont un score global de 30. De même, les lignées qui sont dans les classes des 25 meilleures pour toutes les composantes des fibres (beta-glucanes, AX solubles farine, AX totaux farine, AX solubles du son, AX totaux du son) ont également un score global maximum de 30. Les 20 lignées ayant les meilleurs scores comprennent 17 variétés modernes d'Europe de l'ouest, et il n'existe aucune corrélation entre les scores nutritionnels et les dates d'inscription des variétés (Figure 4). Ceci montre que les teneurs en composés bioactifs n'ont pas été affectées par la sélection moderne (Shewry et al 2011). Il n'est donc pas nécessaire de recourir systématiquement à des variétés anciennes pour améliorer la valeur nutritionnelle des variétés, et il n'y a pas a priori d'incompatibilité avec l'amélioration d'autres caractères comme le rendement ou la valeur en panification. Néanmoins, certaines lignées anciennes ou exotiques peuvent présenter des caractéristiques intéressantes pour certains composés (par exemple la variété chinoise Yumai 34 pour les fibres solubles).

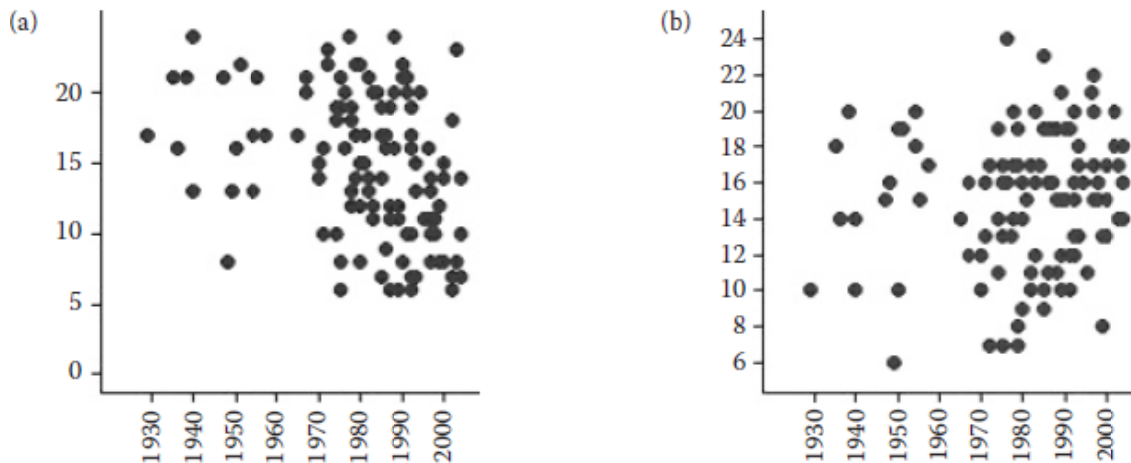


Figure 4 : Relation entre les deux scores nutritionnels a) composés phytochimiques et b) fibres et l'année d'inscription des variétés du panel de diversité HEALTHGRAIN.

La part de la variation génétique était variable selon les composés, certains ayant une faible héritabilité comme les folates ou les acides phénoliques (<30%), d'autres une héritabilité forte (>50%) comme les tocots, stérols et alkylresorcinols, voire très élevée (60-70%) pour les fibres. Cette variation peut se retrouver même au sein d'une même famille de composés comme l'illustre la Figure 5 pour les différentes classes de fibres alimentaires.

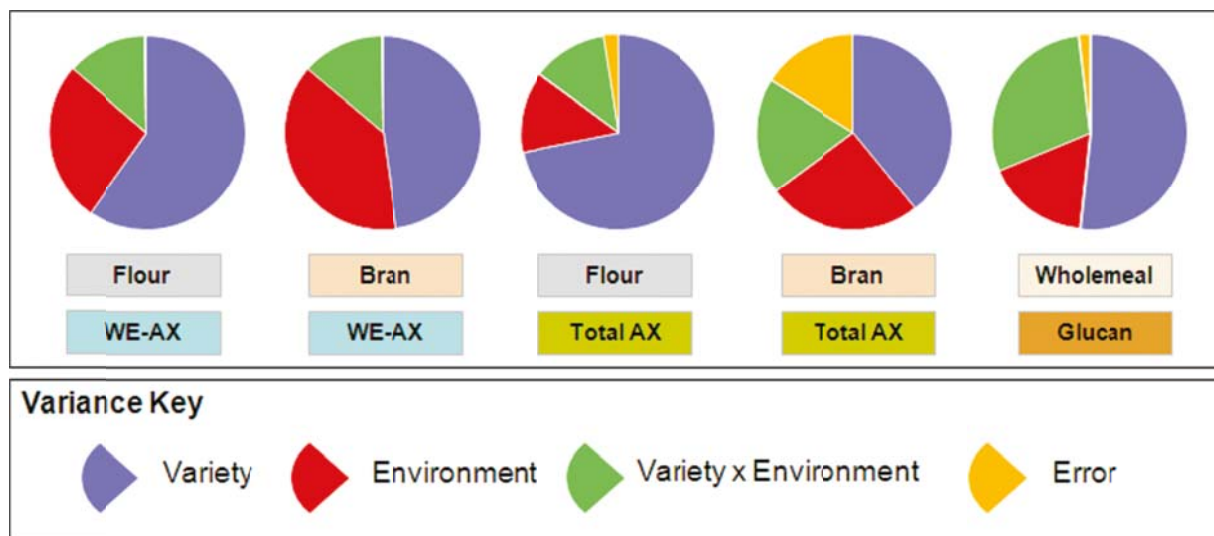


Figure 5 : Composantes de la variance pour les différentes classes de composés pariétaux (fibres), estimées pour 26 variétés cultivées dans 6 environnements.

L'étude du panel de diversité fournit donc des indications essentielles pour envisager l'amélioration génétique du blé pour sa valeur santé. D'une part, il existe bien une variation substantielle pour la plupart des composés bioactifs. Ensuite, seuls certains composés présentent une bonne héritabilité, et constituent donc des cibles réalistes pour la sélection, en particulier les tocots, stérols, alkylresorcinols AX solubles de la farine) et AX dans la farine. Pour ces composés, il peut être envisagé de développer des variétés combinant une valeur santé élevée avec une bonne valeur en panification.

Développement d'outils moléculaires pour faciliter l'amélioration variétale

Pour un caractère héritable comme la teneur en WE-AX, le schéma classique d'amélioration consiste à croiser une lignée à forte teneur avec des variétés apportant d'autres caractères d'intérêt comme le rendement, l'adaptation au stress ou des résistances aux maladies, puis à trier dans les descendances les lignées qui cumulent les qualités désirées. Cette sélection généalogique, basée sur le phénotype, est généralement efficace mais requiert au moins 10 ans pour développer une nouvelle variété, et le progrès génétique peut être limité par les corrélations négatives entre caractères à améliorer. Celles-ci peuvent exister quand la source de forte teneur en nutriments est une lignée ancienne ou exotique, peu adaptée aux conditions européennes. En effet dans de telles descendances, les gènes favorables à la teneur en nutriments seront transmis avec de nombreux gènes défavorables localisés sur un même segment chromosomique ("linkage drag"). L'utilisation de marqueurs génétiques (moléculaires) peut permettre à l'améliorateur de sélectionner les événements de recombinaison favorables pour cumuler les gènes ou QTL (quantitative trait locus) de micronutriments et de rendement et ainsi accélérer le processus de sélection. Toutefois, le développement de marqueurs moléculaires nécessite l'identification des gènes ou au moins des régions chromosomiques responsables des caractères recherchés (cartographie de QTL). Le développement de marqueurs peut être envisagé par deux approches. La première, appelée génétique directe (forward genetics), est basée sur l'analyse génétique de descendances en ségrégation (où les gènes contrôlant le caractère cible sont en disjonction selon les lois de Mendel), par exemple des lignées recombinantes (i.e. possédant des assortiments de gènes différents de ceux présents chez les parents) issues d'un croisement entre parents contrastés pour le caractère. La seconde approche, dite de génétique réverse, consiste à analyser la variabilité moléculaire de gènes candidats, c'est-à-dire susceptibles d'intervenir dans le contrôle du caractère, puis de vérifier si cette variabilité, naturelle ou induite par mutagenèse (Mc Callum et al 2000), est associée à une variation du phénotype.

Analyse génétique de la teneur en WE-AX de la farine

Pour une approche de génétique directe, nous avons utilisé deux populations d'haploïdes-doublés (HD) issus de croisements entre variétés contrastées pour le teneur en WE-AX, estimée par la viscosité d'un extrait aqueux de farine (Charmet et al 2009). Nous avons identifié 3 QTLs : deux QTL, sur les chromosomes 1B et 7B, expliquent 20 à 30% de la variation et correspondent à des QTL déjà publiés (Martinant et al 1998). Le troisième, localisé sur le chromosome 6B, est presque un gène majeur, avec 59% d'explication. Toutefois, l'existence des deux QTL mineurs explique la distribution continue du caractère dans la descendance. La Figure 6 illustre la cartographie de ces 3 QTL par une méthode de méta-analyse (Goffinet et Gerber 2000) utilisant 5 populations (les deux de l'étude et 3 publiées). Une cartographie fine a été entreprise dans le but de cloner le gène responsable, ce qui permettra le développement de marqueurs « parfaits » dérivés du gène lui-même (Quraishi et al 2009). Mais les marqueurs liés sont d'ores et déjà utilisables pour suivre le transfert des allèles favorables de variétés comme Valoris ou Yumai 34 dans des fonds génétiques améliorés pour d'autres caractères agronomiques. Compte tenu du déterminisme relativement simple de la teneur en WE-AX, son amélioration génétique devrait être facilitée par ces marqueurs.

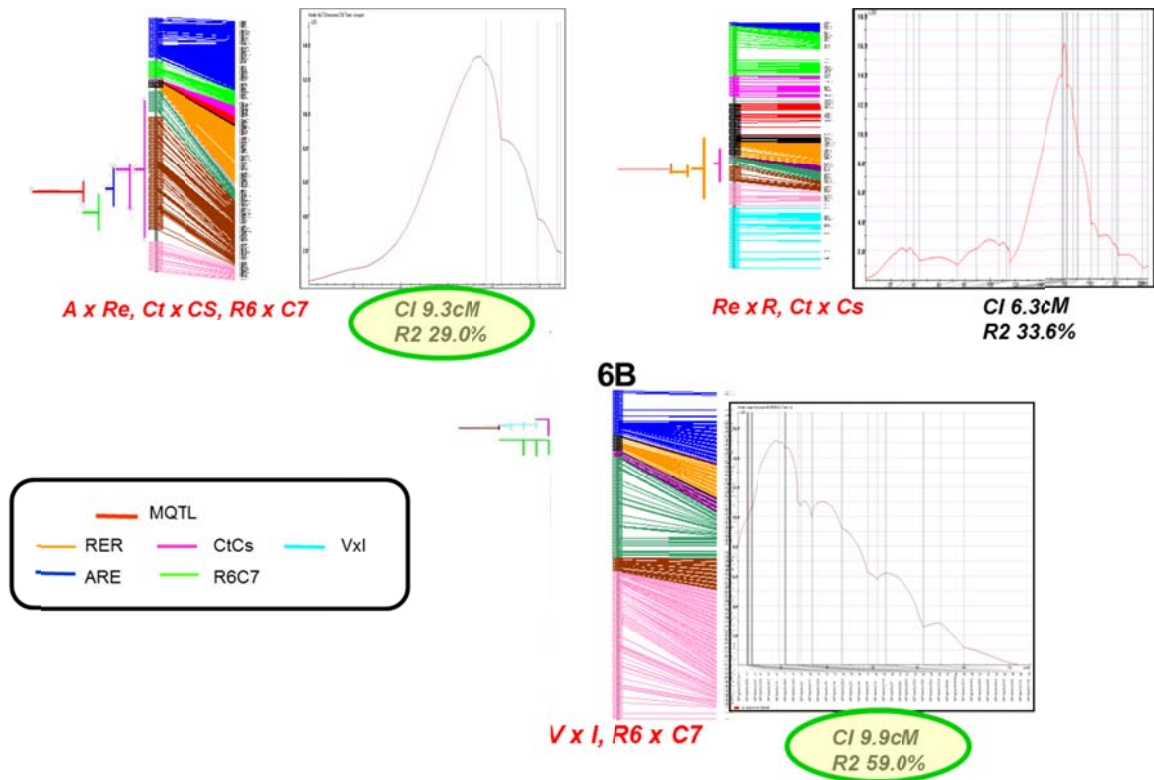


Figure 6 : Cartographie par méta-analyse de 3 QTL pour la teneur en arabinosylanes solubles de la farine. Les courbes indiquent les LOD score, dont le maximum indique la position la plus probable du QTL. Les barres à gauche des chromosomes (dont les couleurs illustrent les « bins de délétion ») représentent les QTL détectés dans différentes populations, avec leur intervalle de confiance, et le « méta-QTL » MQTL qui en fait la synthèse et dont l'intervalle de confiance est en général plus précis.

Génétique inverse: recherche de gènes candidats

Pour la seconde approche, nous avons amplifié et séquencé 34 gènes candidats codant pour des enzymes impliquées dans le métabolisme des arabinosylanes (synthase, isomérase, transférases...) (Parchia et Sheller 2000, Mitchell et al 2007, Saulnier et al 2007), dans les 150 blés tendres du panel de diversité HEALTHGRAIN. Seuls 12 de ces gènes présentaient du polymorphisme. Au total 95 SNP (Single Nucleotide polymorphism) et 23 INDEL (insertion-délétion) ont été trouvés dans 61 copies de gènes homologues (c'est-à-dire issus des 3 génomes ancestraux du blé) et paralogues (c'est à dire provenant de duplications indépendantes de la polyploidisation), mais seulement 5 SNP étaient significativement associés à la teneur ou à la composition des WE-AX. C'est le cas du gène codant pour la COMT (caffeic acid O methyl transferase), gène localisé sur le chromosome 7A (donc potentiel candidat pour le QTL). Cette enzyme catalyse la méthylation de l'acide caféique en acide ferrulique, qui est le principal acide phénolique estérifiant les AX pariétaux et ainsi les rendant insolubles (Lam et al 1996). On conçoit qu'une activité réduite de la COMT conduise à une plus grande proportion de WE-AX aux dépens des AX insolubles. Les effets d'un SNP de la COMT sur 3 caractères sont illustrés dans la Figure 7. Cette association permet d'envisager l'utilisation de ce marqueur SNP pour assister le transfert du caractère « haute teneur en WE-AX » depuis des ressources génétiques exotiques comme Yumai 34 dans des fonds génétiques adaptés, en seulement 2 rétrocroisements, contre 5 ou 6 habituellement requis sans marqueurs.

Classes alléliques	A	G
A/X moyen dans la farine	0,492	0,473
Activité xylanase moyenne (en EU/g)	0,0275	0,0380
Teneur moyenne en β -glucane (%)	0,608	0,642

Figure 7 : Comparaison des valeurs phénotypiques pour les deux classes alléliques (A vs G) d'un SNP du gène COMT pour 3 variables liées aux WE-AX

Conclusions

Le projet HEALTHGRAIN a permis de produire l'une des plus grandes bases de données sur la composition du grain de blé pour une large gamme de composés bioactifs ayant un effet supposé sur la santé. Les études ont démontré l'existence d'une importante variabilité de composition pour la plupart des composants, avec toutefois une part génétique très variable entre et même au sein d'une même famille. Les composants dont la teneur est la plus héritable comme les fibres solubles, les tocots ou les triénols, pourraient faire l'objet d'une sélection efficace pour augmenter leur teneur dans le grain. Dans le cas des fibres solubles, des approches complémentaires de génétique directe et inverse ont permis d'identifier des QTL à effets importants et des marqueurs moléculaires pour faciliter leur transfert dans les schémas d'amélioration variétale.

Les travaux de validation fonctionnelle du gène COMT se poursuivent. Les croisements ont été réalisés pour cumuler des mutants possédant des allèles nuls pour les 3 copies homéologues. On s'attend à une teneur en AX soluble plus élevée du fait d'un déficit en acide ferrulique. Le transfert de l'allèle très fort de Yumai 34 au QTL6B dans des variétés adaptées comme Apache ou Premio est également en cours.

Remerciements

Le projet HEALTHGRAIN a été financé par European Commission in the Communities 6th Framework Programme, Project HEALTHGRAIN (FOOD-CT-2005-514008).

Références bibliographiques

- Charmet G., Masood-Quraishi U., Ravel C., Romeuf I., Balfourier F., Perretant M.R., Joseph J.L., Rakszegi M., Guillon F., Sado P.E., Bedo Z., Saulnier L., 2009. Genetics of dietary fibre in wheat. *Euphytica* 170, 155-168
- Gebruers K., Dornez E., Boros D., Fras A., Dynkowska W., Bedo Z., Rakszegi M., Delcour J.A., Courtin C., 2008. Variation in the content of dietary fiber and components thereof in wheat in the HEALTHGRAIN diversity screen. *J Agric Food Chem* 56, 9740-9749
- Goffinet B., Gerber S., 2000. Quantitative trait loci: a meta-analysis. *Genetics* 155, 463-473
- Lam T.B.T., Liyama K., Stone B.A., 1996. Caffeic acid O-methyl transferase and the biosynthesis of ferulic acid in primary cell walls of wheat seedlings. *Phytochemistry* 41, 1507-1510
- McCallum C.M., Comai L., Greene E.A., Henikoff S., 2000. Targeted screening for induced mutations. *Nature Biotechnology* 18, 455-457
- Martinant J.P., Cadalen T., Billot A., Chartier S., Leroy P., Bernard M., Saulnier L., Branlard G., 1998. Genetic analysis of water-extractable arabinoxylans in bread wheat endosperm. *Theor Appl Genet* 97, 1069-1075
- Mitchell R.A.C., Dupree P., Shewry P.R., 2007. A novel bioinformatics approach identifies candidate genes for the synthesis and feruloylation of arabinoxylan. *Plant Physiology* 144, 43-53

Parchia A.C., Scheller H.V., 2000. Arabinoxylan biosynthesis: identification and partial characterization of beta 1,4-xylosyltransferase from wheat. *Physiol Plant* 110, 450-356

Quraishi U.M., Abrouk M., Bolot S., Pont C., Throude M., Guilhot N., Confolent C., Bortolini F., Praud S., Murigneux A., Charmet G., Salse J., 2009. Genomics in cereals: from genome-wide conserved orthologous set (COS) sequences to candidate genes for trait dissection. *Functional & Integrative Genomics* 9, 473-484

Saulnier L., Sado P.E., Branlard G., Charmet G., Guillon F., 2007. Wheat arabinoxylans: exploiting variation in amount and composition to develop enhanced varieties. *Journal of Cereal Sciences* 46, 261-280.

Shewry P., Pironene V., Lampi A.M., Edelman M., Kariluoto S., Nurmil T., Fernandez-Orozco R., Ravel C., Charmet G., Anderson A.A.M., Aman P., Boros D., Gebruers K., Dornez E., Courtin C.M., Delcour J.A., Rakszegi M., Bedo Z., Ward J.L., 2010. The HEALTHGRAIN wheat diversity screen: Effects of genotype and environment on phytochemicals and dietary fiber components. *J Agric Food Chem* 58, 9291-9298

Shewry P.R., Gebruers K., Andersson A.A.M., Aman P., Piironen V., Lampi A.-M., Boros D., Rakszegi M., Bedó Z., Ward J.L., 2011. Relationship between the Contents of Bioactive Components in Grain and the Release Dates of Wheat Lines in the HEALTHGRAIN Diversity Screen. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 59, 928-933

Shewry P., Charmet G., Branlard G., Lafiandra D., Gergely S., Salgo A., Saulnier L., Bedo Z., Mills E.N.C., Ward J.L., 2012. Developing new types of wheat with enhanced health benefits. *Trends in Food Science & Technology* (in press doi: 10.1016/j.tifs.2012.01.003)

Ward J., Poutanen K., Gebruers K., Piironen V., Lampi A.M., Nyström L., Anderson A.M., Aman P., Boros D., Rakszegi M., Bedo Z., Shewry P., 2008. The HEALTHGRAIN cereal diversity screen: concept, result and prospect. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 56, 9699-9709