

水稻产量与淀粉品质协同调控的分子遗传研究进展

李兴沂^{1,2} 陈玲² 邵建韬¹ 肖素勤² 李金璐² 付惠仙³ 殷富有² 张建红⁴
程在全² 刘丽^{2,*}

(¹云南大学农学院, 昆明 650504; ²云南省农业科学院 生物技术与种质资源研究所, 昆明 650205; ³会泽县农业技术推广中心, 云南 会泽 654200;
⁴云南省陆良县种子管理站, 云南 陆良 655699; *通讯作者, email: liuliyaas@163.com)

Progress in Molecular Genetic Research on Co-regulation of Grain Yield and Starch Quality in Rice

LI Xingyi^{1,2}, CHEN Ling², SHAO Jiantao¹, XIAO Suqin², LI Jinlu², FU Huixian³, YIN Fuyou²,
ZHANG Jianhong⁴, CHENG Zaiquan², LIU Li^{2,*}

(¹School of Agriculture, Yunnan University, Kunming 650504, China; ²Biotechnology and Germplasm Resources Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China; ³Agricultural Technology Extension Center of Huize County, Huize 654200, China; ⁴Luliang County Seed Management Station, Luliang 655699, China; *Corresponding author, email: liuliyaas@163.com)

Abstract: High yield and quality are two major goals in rice breeding programs. The key challenges facing breeding and functional genomics research in rice are the compatible improvement of both grain yield and quality. This work provides a comprehensive review of the advances in molecular genetic research on the co-regulation of grain yield and starch quality in rice. We summarize the genetic regulation of starch synthesis, scrutinize the molecular mechanisms of grain yield, examine the molecular mechanisms of co-regulation, and investigate the cloning and functional analysis of genes related to grain yield and quality. New approaches are proposed to address the trade-off between grain yield and quality, based on the discussion of previous research. The information will be valuable in overcoming the challenges related to grain yield and quality in rice using molecular breeding technology and will greatly facilitate the development of super rice varieties with high yield and good quality.

Key words: rice; grain yield; starch quality; co-regulation

摘要: 高产和优质是水稻育种的两大主要目标, 产量与品质协同改良是水稻育种和功能基因组研究面临的重大挑战。本文从水稻淀粉合成的遗传调控、产量形成的分子生物学基础、产量与淀粉品质协同调控的分子机理及相关基因的克隆与功能研究等方面, 总结水稻产量与淀粉品质协同调控的分子遗传研究进展, 分析现有研究存在的问题, 初步提出未来解决水稻产量与品质难以兼得关键问题的遗传改良策略, 为利用分子育种技术协调产量与品质均衡, 培育既高产又优质的水稻新品种提供信息参考。

关键词: 水稻; 产量; 淀粉品质; 协同调控

高产与优质是水稻育种的核心目标。我国水稻研究在产量提高方面已取得显著进展, 但“高产不优质, 优质不高产”是水稻育种面临的瓶颈问题, 主要原因是稻米品质形成的分子机制研究相对滞后, 其难点在于品质和产量协同调控的遗传网络非常复杂^[1]。水稻籽粒主要以淀粉的形式储藏能量, 淀粉约占精米干质量的 90%, 其比例居

主要粮食作物之首^[2], 同时, 水稻籽粒淀粉的组成、结构与合成过程是决定稻米产量与品质的关键因素。因此, 挖掘产量与淀粉品质协同调控基因并进行种质创新利用, 是调节库-源平衡, 实现高产与优质兼具的最有效途径之一。近年来, 水稻产量与品质功能基因组研究成果为其遗传改良提供了丰富的功能基因和分子标记, 其遗传调控

收稿日期: 2024-09-01; 修改稿收到日期: 2024-11-10。

基金项目: 云南省农业联合专项-重点项目(202301BD070001-149); 云南省种子种业联合实验室项目(202205AR070001-01); 杨庆文专家工作站项目(202305AF150161); 云南省农科院科研预研项目(2024KYZX-09); 云南省科技计划项目(202301AT070165); 西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室开放项目(SKI-KF202325)。

机理解析为水稻高产与优质育种奠定了良好的分子生物学基础。

1 水稻淀粉合成的遗传调控研究

淀粉是稻米籽粒中的关键能量来源,主要由直链淀粉和支链淀粉组成。近年来,国内外对水稻淀粉的生物合成开展了大量研究并取得显著进展,克隆到大量淀粉生物合成酶相关基因,并深入解析其作用机理进而应用于水稻品质改良,但是关于淀粉合成关键调控基因的报道较少,对淀粉的生物合成调控机制研究有待深入。

1.1 淀粉生物合成及遗传调控

水稻淀粉的生物合成包括叶片/源中瞬时淀粉的合成和籽粒/库中储藏淀粉的合成,淀粉生物合成不足严重影响水稻产量和品质。

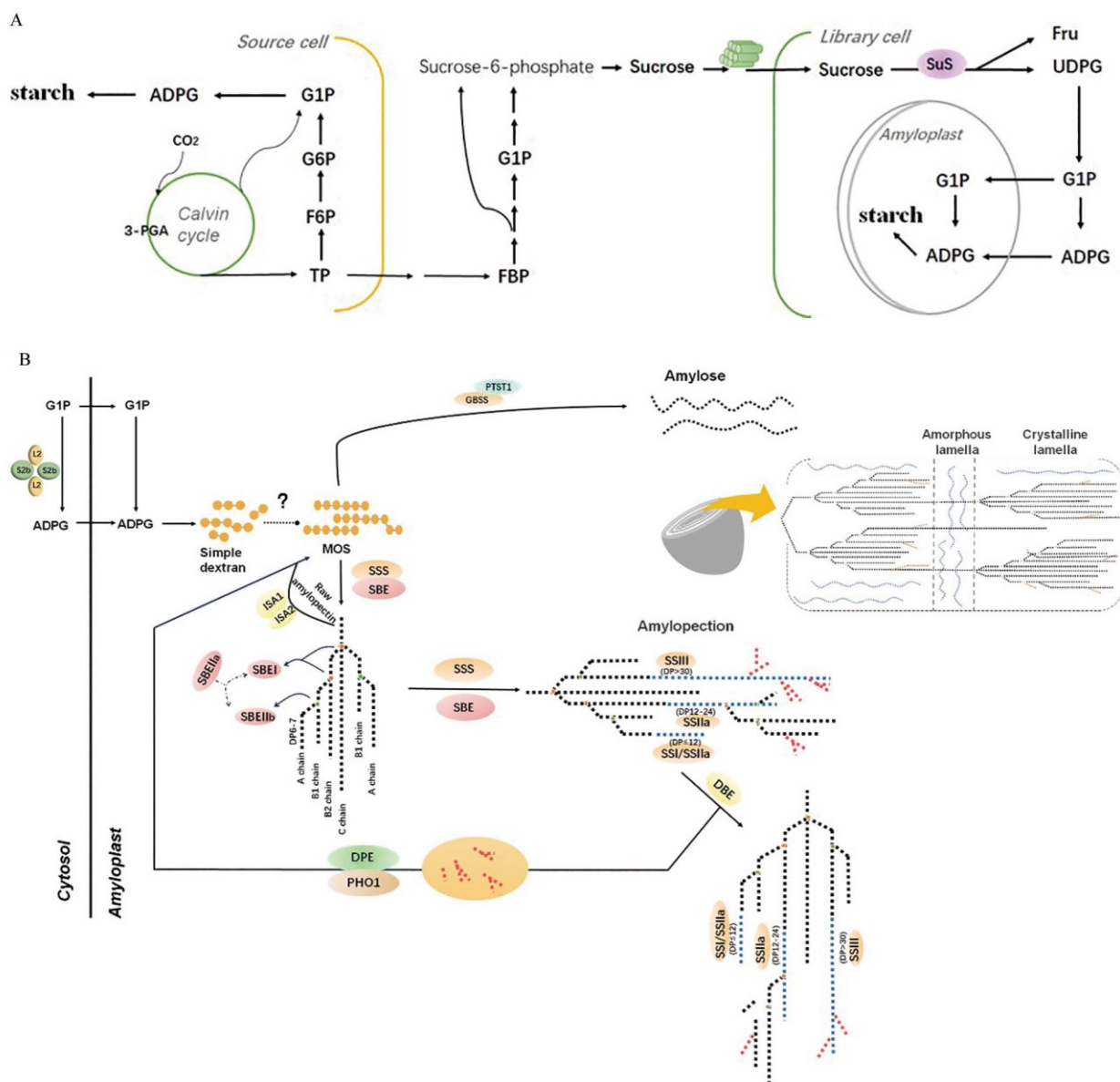
1.1.1 淀粉的生物合成

瞬时淀粉的日合成及夜降解产物为植物代谢提供必需的碳水化合物和碳骨架,对水稻产量有重要决定作用^[3]。瞬时淀粉合成主要利用卡尔文循环固定 CO₂ 后形成的 3-磷酸甘油酸(3-phosphoglyceric acid, 3-PGA),先转化为磷酸丙糖(Triose phosphate, TP),再通过丙糖磷酸易位体,转运至胞液中或在叶绿体中转变成 6-磷酸果糖(Fructose 6-phosphate, F6P),最后转变为 6-磷酸葡萄糖(Glucose 6-phosphate, G6P)和 1-磷酸葡萄糖(Glucose 1-phosphate, G1P)^[4]。G1P 在酶催化下形成腺苷二磷酸葡萄糖(Adenosine diphosphate glucose, ADPG),进一步合成直链淀粉和支链淀粉。储藏淀粉主要在造粉体中合成和累积,为种子发芽提供营养物质。储藏淀粉合成主要利用叶片光合同化产生的有机物,其以蔗糖形式运输到水稻籽粒中,在尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UDP-glucose pyrophosphorylase, UGPase)的作用下水解为 UDP-葡萄糖(Uridine diphosphate glucose, UDPG)和果糖,UDPG 转化为 G1P 后进入造粉体内,再通过酶促反应生成直链淀粉和支链淀粉(图 1-A)。

1.1.2 淀粉合成相关酶及蛋白

水稻中,多种关键酶参与淀粉合成(图 1-B)。蔗糖合成酶(Sucrose synthase, SuS)有 SuS1、SuS2 和 SuS3 三种同工型,催化蔗糖生成 UDPG 和果糖。ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)是由大小亚基组成的异源四聚体,催化 G1P 形成 ADPG^[5]。淀粉合成酶

包括颗粒结合淀粉合成酶(Granule bound starch synthase, GBSS)和可溶性淀粉合成酶(Soluble starch synthase, SS/SSS),均以 ADPG 和 UDPG 为底物。GBSS 有 GBSS I 和 GBSS II 两种同工型,主要控制直链淀粉和支链淀粉中超长链的合成^[6],其中 GBSS I 负责胚乳淀粉合成,GBSS II 与叶片等瞬时淀粉积累密切相关;SSS 有 SS I、SS II a/b/c、SSIIIa/b 和 SSIVa/b 四类同工型,SS I 负责将 A 链和 B₁ 链上葡萄糖基聚合度(Degree of polymerization, DP) DP6~7 的短链延伸至 DP≤12,SSI 缺失对淀粉颗粒与结晶度无明显影响^[7,8]。SS II 将短链延伸至中长链,其中 SSIIa 在水稻胚乳中特异性表达,将 DP≤10 的短链(A、B₁ 链)延伸至 DP12~24,对支链淀粉结构有重要决定作用;SS II b 在叶片中特异性表达,与瞬时淀粉合成有关;SS II c 主要在胚乳中低丰度表达^[9,10];SSIII 负责 DP≥35 的长链 B 链的合成^[11],其中 SSIIIa 和 SSIIIb 分别在胚乳和叶片中表达^[10];SSIV 主要负责瞬时淀粉粒的起始和形成^[12],同时与淀粉颗粒形成、形态及累积有关^[13,14];其中 SSIVb 负责长链延伸,但 SSIVa/b 对胚乳淀粉含量和结构无显著效应^[15,16]。此外,SSS 同工型之间存在功能重叠和互补,与其他酶类之间存在互作效应^[17-19]。淀粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)包括 SBE I、SBE II a/b、SBEIII 和 SBEIV 五种同工型,SBE 切割 SSS 作用形成的 α-1,4 糖苷键并将切割后得到的糖链转移到同一条链或另一条链葡聚糖单元的 C₆ 位置,产生由 α-1,6 糖苷键连接的分支以形成支链淀粉。SBE 同工酶对支链淀粉结构形成有着重要的作用^[20],SBE I 主要作用于中长链 B 链,形成分支点后连接和延伸链长;SBE II 在短链 A 链形成中发挥作用,其产生分支的效率是 SBE I 的 6 倍^[21]。SBE II a 主要负责 DP6~12 短链的产生,SBE II b 在胚乳中特异表达,控制 DP6~7 短链的形成^[7, 22-24]。SBEIII 和 SBEIV 对短链转移或支链淀粉有催化活性,SBEIV 可能在水稻灌浆后期淀粉合成中起重要作用^[25-27]。脱分支酶(Debranching enzyme, DBE)包括异淀粉酶(Isoamylase1/2/3, ISA1/2/3)和普鲁兰酶(Pullulanase, PUL),在淀粉合成中水解 α-1,6 糖苷键。ISA 对支链淀粉的正确合成具有重要的作用,其中 ISA1 可以形成同源寡聚体,也可以与 ISA2 形成异源寡聚体,在水稻胚乳支链淀粉生物合成中异源寡聚体占主导作用,而同源寡聚体则起补充作用^[28-30]。此外,ISA1 和 ISA2 剪切支链淀粉能够产生麦芽低聚糖(Malto-



A: 源细胞 (Source cell) 中瞬时淀粉的合成及库细胞 (Sink cell) 中储藏淀粉的合成。SuS: 蔗糖合酶; 3-PGA: 3-磷酸甘油酸; TP: 磷酸丙糖; F6P: 6-磷酸果糖; G6P: 6-磷酸葡萄糖; G1P: 1-磷酸葡萄糖; ADPG: 腺苷二磷酸葡萄糖; FBP: 1,6-二磷酸果糖; UDPG: 二磷酸尿苷葡萄糖; Fru: 果糖; B: 淀粉合成途径中主要酶类与蛋白的功能及作用。AGPase 由 2 种亚基 (两个大亚基 AGPL 和两个小亚基 AGPS) 组成的异源四聚体; SBE: 淀粉分支酶; GBSS: 颗粒结合淀粉合成酶; SS/SSS: 可溶性淀粉合成酶; DBE: 脱分支酶; DPE: 歧化酶; PHO: 淀粉/ α -葡聚糖磷酸化酶; Amylose: 直链淀粉; Amylopectin: 支链淀粉。

A, Starch is synthesized as transient starch in source cells and as storage starch in library cells. SuS, Sucrose synthase; 3-PGA, 3-phosphoglyceric acid; TP, Triose phosphate; F6P, Fructose 6-phosphate; G6P, Glucose 6-phosphate; G1P, Glucose 1-phosphate; ADPG, Adenosine diphosphate glucose; FBP, Fructose 1,6-bisphosphate; UDPG, Uridine diphosphate glucose; Fru, Fructose. B, The main enzymes involving in starch synthesis and their functions in the pathway. AGPase is a heterotetramer composed of two structurally distinct subunits (two large regulatory subunits AGPL and two small catalytic subunits AGPS); SBE, Starch branching enzyme; GBSS, Granule-bound starch synthase; SS/SSS, Soluble starch synthase; DBE, Debranching enzyme; DPE, Dismutase; PHO, Starch/ α -glucan phosphorylase.

图 1 淀粉的生物合成

Fig. 1. Biosynthesis of starch

oligosaccharide, MOS); ISA3 以单体存在, 参与淀粉降解和转运过程。PUL 主要降解 α -1,6 糖苷键链接的分支, 对 ISA 有补偿作用^[31-33]。DBE 切割支链淀粉不规则的分支结构, 产生线性寡聚糖, 随

后这些寡聚糖在歧化酶(Disproportionating enzyme, DPE)作用下组装形成更长的链, 从而获得淀粉/ α -葡聚糖磷酸化酶(Starch/ α -glucan phosphorylase, PHO/SP)进行磷酸水解反应的底物^[34]。水稻中歧化

酶和淀粉磷酸化酶均有两种同工型, 分别为质体型 DPE1 和胞质型 DPE2、基质型或 L-型 PHO1 和胞质型或 H-型 PHO2。除了上述酶以外, 还有一些非酶蛋白参与淀粉合成通路, 目前发现有 PTST (Protein targeting to starch)、BT1 (Brittle1)、OsGBP (GAGA-binding protein)、OsLESV (Like early starvation)、OsESV1 (Early starvation1)等^[35-37]。

1.2 淀粉合成的遗传调控

随着淀粉生物合成过程中关键酶基因挖掘和功能研究的不断深入, 水稻淀粉合成调控机理已成为国内外研究的热点。淀粉合成的调控包括基因转录水平、蛋白水平、代谢水平和环境因子等。近年来, 水稻胚乳淀粉合成的上游调控研究取得显著进展, 在转录水平, 大量转录因子参与淀粉合成相关基因的表达调控, 同时受 DNA 甲基化的影响^[38]; 在转录后水平, *Du(dull)*基因对直链淀粉合成相关 *Wx* 基因的 mRNA 剪接有重要决定作用^[39]; 在翻译水平, 磷酸化调节淀粉合成酶的活性及酶复合物的形成。此外, 淀粉合成与赤霉素、脱落酸等植物激素和环境温度也密切相关^[40]。

1.2.1 转录水平的调控

转录因子对淀粉合成基因的调控已引起国内外广泛关注, 目前已鉴定出大量转录调控基因, 包括 AP2/EREBP (Apetala2/ethylene-responsive factor)、bHLH (Basic/helix-loop-helix)、bZIP (Basic leucine zipper)、DOF (DNA binding with one finger)、DREB (Dehydration responsive element binding protein)、MADS-box、MYC (MYC-responsive TGF-beta-like)、NAC、和 NF-Y (Nuclear-transcription factory Y)家族^[41,42]。这些基因通过增强转录, 调控发育胚乳中淀粉和蛋白的合成、淀粉累积、淀粉合成与降解、籽粒灌浆和胚乳发育, 进而影响水稻产量与品质。

转录抑制因子 OsSGL 与 *OsSuS1* 和 *OsSBE1* 基因启动子结合, 调控淀粉合成^[43]。水稻 AGPase 编码基因有 7 个, 包括 *OsAGPS1* (ADP-glucose pyrophosphorylase small subunit 1)、*OsAGPS2a/b* 编码小亚基, *OsAGPL1* (ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit 1)、*OsAGPL2*、*OsAGPL3*、*OsAGPL4* 编码大亚基, 上游转录因子调控这些基因的表达进而影响淀粉合成^[44]。bZIP 蛋白家族 OsbZIP20、OsbZIP33、OsbZIP58/ RISBZ1 与 GBSS 编码基因 *Waxy* (*Wx*)启动子的 ACGT 互作, 激活 GBSS 的表达^[45,46]。此外, OsbZIP58 与淀粉合成基因 *OsAGPL3*、*OsSSIIa*、*SBEI*、*OsBEIIB* 和

ISA2 启动子结合调节其表达^[45]。转录因子 OsMADS14 与 *OsAGPL2* 和 *Wx* 基因启动子的 CARG-box 结合, 进而调控其表达^[47]。特异性抑制 *OsMADS7* 基因表达对淀粉合成有正向效应^[48]。*O3* (*Opaque3*)基因编码的转录因子 OsbZIP60 能够激活 *GBSSI*、*AGPL2*、*SBEI* 和 *ISA2* 等基因表达, 进而调控胚乳淀粉合成^[49]。转录因子 OsNAC20 和 OsNAC26 调控 *OsAGPL1*、*SSI*、*DPEI* 和 *PUL* 等基因表达, OsNAC24 调控 *OsGBSSI* 和 *OsSBEI* 基因表达进而控制水稻胚乳淀粉合成。此外, OsNAC24 与 OsNAP 具有协同调控作用^[41]。OsNAC20/26 与 OsNAC25 能够形成正、负调控进而平衡淀粉的合成^[50,51]。转录因子 OsNF-YB1 与 NF-YC12 相互结合, 再与 bHLH144 结合形成异源三聚体 NF-YB1-YC12-bHLH144, 其在泛素蛋白酶介导下能够降解 NF-YC12 和 bHLH144 以维持 NF-YB1 的稳定性, 进而通过启动子 G-box 结构域调控 *Wx* 基因的转录, 影响淀粉合成^[52]。同时, NF-YB1 与 OsMADS14 互作, 改变淀粉颗粒形状和大小, 造成总淀粉和直链淀粉含量显著减少。MYC 家族转录因子 OsBP-5 能够与 EREBP 转录因子 OsEBP-89 形成异源二聚体, 调控 *Wx* 基因表达, 从而控制胚乳直链淀粉含量^[53]。AP2 家族转录因子 OsSERF1 (SET and RING finger domain-containing protein1)调控 *GBSSI* 基因的表达, 显著增加淀粉含量; 此外, SERF1 功能缺失会使 RPB1 表达量提高, 导致籽粒增大, 淀粉含量提高^[54,55]。

此外, 除了上述顺式作用元件和反式作用因子相关转录因子以外, 还有一些直接或间接参与淀粉合成的转录调控因子。OsRDR2(RNA-dependent RNA polymerase2)通过 DNA 甲基化调控转基因沉默抑制子 FEM1 的表达, 间接影响水稻淀粉合成酶的转录活性^[56]。AP2 家族转录因子 RSR1(Rice starch regulator1)为 SSRG 负调节因子, *rsr1* 突变导致 *OsBEI*、*OsBEIIB*、*OsSSI*、*OsSSIIa* 和 *OsSSIIa* 基因的上调表达^[57]。

1.2.2 蛋白翻译水平的调控

淀粉合成酶活性调控包括酶蛋白修饰与蛋白互作等, 其中磷酸化修饰是目前研究最广泛的蛋白翻译水平调控, 主要通过调节酶的活性、稳定性及互作效应进而控制淀粉合成。水稻胚乳淀粉合成酶 AGPase、SSIIa、SSIIa、BEI、BEIIB、PUL 和 PHO1 均可以进行磷酸化修饰, 实现对直链淀粉和支链淀粉合成的精准调控^[20,58]。同时, 胚

乳淀粉合成酶 AGPL2、AGPL3、AGPS1、AGPS2、GBSSI、SBEI、BEIIB、PUL 和 PHO1 可以进行泛素化修饰,在高温胁迫下调控淀粉合成,提高水稻的逆境抗性^[59]。此外, SuS2、SuS3、AGPS2、AGPL2、DBE、BEI、PUL 和 PHO 蛋白可以进行乳酸化、琥珀酰化、乙酰化、丙二醛化和 2-羟基异丁基化等酰化修饰,进而影响水稻淀粉合成^[60]。

蛋白互作与蛋白复合体形成对水稻淀粉合成有重要调控作用。GBSS I 与 PUL、SS IIa 与 PUL、SS I 与 SBE I、ISA 与 PUL 以及 SBE I 与 SBE IIb 等蛋白互作对直链淀粉含量有明显影响。SS I 与 SBE、PHO 与 SBE 蛋白互作对淀粉合成有显著效应^[18,61]。此外,SSS 与 SBE、DBE 与 SBE I、SBE IIa 与 PHO1 能够形成蛋白复合物,进而调控淀粉合成^[54,62]。PHO1 调节淀粉合成起始和淀粉颗粒成熟,其与歧化酶 DPE1 组装形成蛋白复合体,调控籽粒淀粉的合成和降解,此外,PHO1-DPE1 复合物对 MOS 合成有促进作用^[63-65]。由此可见,在不同生理和环境条件下,水稻淀粉合成酶相互形成蛋白网络协同调控合成淀粉,但各复合物的功能亟待深入解析。

近年来,还发现一些非酶蛋白参与淀粉合成调控。目前已明确非酶蛋白 PTST 有三个成员 PTST1/2/3,其能够结合淀粉颗粒并调控叶片直链淀粉合成,转运蛋白 BT1 在造粉体被膜上转运 ADPG。其中 PTST1 具有大量的卷曲结构域和碳水化合物结合模块 CBM,在 PTST1 完全缺失的情况下,GBSS 不能定位于淀粉粒,直链淀粉无法形成。含有 CBM48 结构域的 GBSS 的互作蛋白 OsGBP(GAGA-binding protein),通过介导 GBSS 与造粉体的结合,影响水稻叶片及胚乳中直链淀粉的合成。GBSS 结合蛋白 OsGBP 调控 GBSSI 和 GBSSII 与淀粉颗粒的结合,从而影响淀粉生物合成; FLO9(Flouryedosperm9)编码的非酶蛋白 OsLESV 功能缺失使 ISA1 在淀粉颗粒上的定位减少,非酶蛋白复合物 OsLESV-FLO6 与 ISA1 互作,协同调控储藏淀粉合成的分子机制^[37,66];此外, Dong 等^[67]发现 OsLESV 和淀粉结合蛋白 OsESV1 同时调控水稻叶片瞬时淀粉和胚乳储藏淀粉的生物合成,进而影响产量与品质。综上,随着淀粉合成酶相关基因的克隆与功能研究,对水稻淀粉合成调控机制的认识正逐步深入,但各基因间的互作效应、补偿机制和协同调控等关系尚不清楚。

1.3 水稻蒸煮食味品质形成的淀粉遗传基础研究

淀粉相关性状直链淀粉含量(Amylose content, AC)、糊化温度(Gelatinization temperature, GT)和胶稠度(Gelconsistency, GC)是衡量稻米食用与蒸煮品质(Eating and cooking quality, ECQ)的重要指标,其中 AC 影响米饭的柔软性、香味、色泽和光泽,同时与淀粉糊化温度和峰值黏度密切相关。总体而言,优质稻米 AC 含量中等偏低、GT 较低和 GC 偏软。因此,AC 含量对稻米加工品质有重要决定作用。同时,国标(GB/T 1354-2018)明确指出优质籼米 AC 含量为 13.0%~22.0%,优质粳米 AC 含量为 13.0%~20.0%。

近年来,全基因组关联分析广泛用于水稻品质相关基因/QTL 的鉴定。Tian 等^[68]在基因组和转录水平上对 *Wx*、*GBSSII*、*AGPlar*、*AGPiso*、*AGPsm*、*SSI*、*SSIIa*、*SSIIb*、*SSIIc*、*SSIIIa*、*SSIIIb*、*SSIVa*、*SSIVb*、*SBEI*、*SBEIII*、*SBEIV*、*ISA* 和 *PUL* 共 18 个淀粉合成酶基因与稻米品质进行关联分析,明确了直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度的主效基因,并发现微效基因对稻米品质和淀粉合成也有一定影响。通过对优质稻进行全基因组关联分析,鉴定出调节稻米中直链淀粉含量的基因 *Du3*、*FLO2*、*OsSSI*、*Wx* 与控制稻米 ECQ 的主效基因 *SSIIa/ALK* (Starch synthase IIa/alkali digestion)^[69]。

国内外在稻米淀粉品质形成的分子机制研究方面已取得重要突破。大量研究表明 AC 含量主要受 1 个主效基因和几个修饰基因控制,其中 *Wx* 为 AC 含量的主要控制基因, *Du* 基因控制直链淀粉的合成,主要决定籽粒中直链淀粉的比例进而影响淀粉总含量。*Wx* 具有丰富的等位变异,目前报道有 *wx*、*Wx^a*、*Wx^b*、*Wx^{lv}*、*Wxⁱⁿ*、*Wx^{op/hp}*、*Wx^{mq}*、*Wx^{mp}*、*Wx^{mw/la}* 和 *Wx⁴¹⁰*,其中 *Wx^{lv}* 来源于野生稻,籼稻以 *Wx^a* 为主,粳稻以 *Wx^b* 为主,分别为高、中低直链淀粉含量等位变异;糯稻则以 *wx* 为主。*wx* 第 2 外显子有 23 bp 重复插入, *Wx^b* 第 1 内含子 5'端剪切位点为 G/T 突变, *Wxⁱⁿ* 第 6 外显子为 A/C 突变和第 10 外显子为 C/T 突变, *Wx^{op/hp}* 第 4 外显子为 A/G 突变, *Wx^{mq}* 第 4 外显子为 G/A 突变和第 5 外显子为 T/C 突变, *Wx^{mp}* 第 4 外显子的 53 bp 处为 G/A 突变; *Wx^{mw/la}* 第 6 外显子的 623 bp 处为 A/C 突变; *Wx⁴¹⁰* 第 10 外显子 10153 bp 处为 A/G 突变^[70-76]。*Wx* 不同等位变异的表达显著不同,造成不同水稻品种中直链淀粉含量与品质间存在差异。*Du* 等位基因包括 *Du1*、*Du2*、*Du3* 和

Du13, 调控 *Wx* 前体 mRNA 的剪接效率, 进而影响稻米品质^[77]。

GT 和 GC 与淀粉组成、结构、颗粒大小及形态密切相关。研究表明 GT 和 GC 由主效基因和多个微效基因控制。*SSIIa/ALK* 和 *SSIIIa* 基因是稻米 GT、热延展性和支链淀粉合成途径中的关键基因^[78], *SSIIa* 和 *Wx* 紧密连锁共同调控稻米的胶稠度和糊化温度, 进而影响蒸煮食味品质。*SSIIa* 基因调控淀粉糊化温度, 对 GT 有重要决定作用, 同时对 AC 和 GC 有一定影响; *Wx* 基因对 AC 和 GC 有显著效应, 也影响 GT。*BEIIb* 突变造成支链淀粉结构和糊化特性发生改变。异淀粉酶基因 *ISA1* 具有催化可溶性糖合成、阻遏淀粉颗粒形成的作用^[37, 66, 68, 79]。利用 RNAi 技术沉默 *SBEII* 基因表达, 其直链淀粉含量增加。总体而言, 国内外对水稻淀粉的遗传研究主要集中于与淀粉含量有关的基因挖掘及功能解析, 而对于淀粉质量如 RVA 特性、淀粉颗粒大小与结晶度等淀粉结构相关基因以及低直链淀粉、抗性淀粉的遗传研究较少。

2 水稻产量形成的分子生物学基础

源-库-流大小及其协调程度是水稻高产的基础, 利用现代育种技术平衡碳水化合物运输(流/茎秆)和储藏(库/籽粒)是进一步提高水稻产量的重要途径和方法, 因此国内外在水稻籽粒灌浆相关基因、转运因子及淀粉品质协同调控方面开展了大量研究, 定位到一批关键基因并深入解析其功能。

2.1 籽粒灌浆中淀粉合成对产量因子的影响

水稻灌浆过程中库-流对稻米品质有重要决定作用。灌浆期, 水稻植株通过碳代谢将叶片中光合产物转化为蔗糖, 并在一系列酶协同催化下将蔗糖转化为淀粉储藏于淀粉体中, 构成稻米胚乳的主体。淀粉在胚乳中累积的同时籽粒膨胀, 进而决定籽粒产量与品质。

淀粉合成底物以 ADPG 为主, 籽粒灌浆基因 *GIF1*(*Grain incomplete filling1*)编码细胞壁蔗糖酶, 调控光合作用产物蔗糖的卸载和分布, 进而通过一系列反应和转运, 在胞质溶胶和淀粉体中由 AGPase 催化合成 ADPG, 如果蔗糖酶活性低, 植株难以形成饱满籽粒^[40]。*gif1* 突变导致灌浆速度减慢、籽粒垩白, 而 *GIF1* 过表达会引起粒长变长、粒重增加^[80]。*GIF2* 基因编码 ADP-焦磷酸化酶大亚基, 调控淀粉合成, *gif2* 突变造成籽粒灌浆

速度下降、粒重减少^[81]。磷(Pi)对籽粒灌浆有重要影响, 淀粉合成必需的 G-1-P/G-6-P 等均以 Pi 作为底物, 同时反应产生的 Pi 运出胚乳转化为植酸储存。研究表明 *OsPHO1;2* 通过调节胚乳 Pi 含量增强 AGPase 活性进而促进籽粒灌浆; *Ospho1;2* 突变导致籽粒 Pi 过度累积进而抑制淀粉合成酶的活性及表达, 若淀粉合成限速酶 AGPase 活性降低直接造成籽粒灌浆缺陷。在水稻中过表达 AGPase 亚基能够恢复 *Ospho1;2* 突变体的籽粒灌浆缺陷, 而过表达 *OsPHO1;2* 基因可有效降低籽粒中 Pi 含量, 增强 AGPase 活性, 促进淀粉合成, 进而增加籽粒产量^[82]。上述研究表明籽粒灌浆基因和磷素利用基因对淀粉合成有重要调控作用, 进而影响籽粒灌浆和粒重。

籽粒灌浆中糖类代谢通路对淀粉合成有重要调控作用。丙酮酸激酶(PK)是糖酵解三种限速酶之一, Dong 等^[83]鉴定到 10 个 PK 基因, 通过 CRISPR/Cas9 和 RNAi 系统敲除或降低 PK 基因表达, 发现 PK 基因家族对水稻产量与品质有显著效应。进一步研究发现 PK 基因家族通过调节籽粒灌浆进而影响水稻籽粒产量与品质, 其中基因组合 *OsPK3*、*OsPK5*、*OsPK8*、*OsPK10* 与 *OsPK4*, *OsPK5*、*OsPK6*、*OsPK10* 的敲除导致千粒重和结实率显著下降。利用 CRISPR/Cas9 编辑基因组合 *OsPK4*、*OsPK6*、*OsPK8* 与 *OsPK10*, 其淀粉含量显著增加, 编辑基因组合 *OsPK4*、*OsPK8* 与 *OsPK10*, 其直链淀粉含量显著上升, 说明基因 *OsPK4*、*OsPK8* 和 *OsPK10* 对千粒重与直链淀粉含量有负向效应。*ospk2* 中几个参与淀粉合成的基因(如 *AGPL2*、*AGPS1*、*AGPS2b* 和 *GBSS1*)的表达水平降低, *ospk2* 表现出粒重和淀粉含量显著降低, 淀粉理化特性发生改变, 说明水稻质体丙酮酸酶基因 *OsPK2* 在水稻胚乳淀粉合成、淀粉复合颗粒发育及籽粒灌浆过程中起着重要的作用^[84]。由此可见, 糖代谢通路 PK 基因家族对淀粉合成有重要调控作用, 进而影响水稻产量与品质。

近年来, 国内外定位并克隆了大量对水稻产量有重要影响的籽粒灌浆相关库基因。*qGW8/OsSPL16*(*grain weight8/squamosal promoter-binding protein-like16*)基因编码正调控细胞增殖蛋白, 过表达 *GW8* 促进细胞分裂和籽粒灌浆, 水稻粒宽变宽, 产量增加^[85]; *GW2* 基因调控粒宽和粒重, 粳稻品种 WY3 中 *GW2* 等位基因在编码区缺失 1 bp, 导致密码子提前终止, 该功能缺失突变增强小穗细胞增殖, 加速籽粒灌浆, 其粒宽、粒

重和产量显著增加^[86]；同样，*GW6a* 编码具有组蛋白乙酰转移酶(Histone acetyltransferase1, OsglHAT1)活性的 GNAT (GCN5 related N-acetyltransferases)蛋白，OsglHAT1 定位于细胞核中，其过表达增强小穗细胞增殖、加速籽粒灌浆，进而增加粒重和产量；粒重基因 *TGW6* 编码 IAA-葡萄糖水解酶，通过控制生长素和蔗糖代谢在源器官的易位率调节籽粒灌浆和胚乳发育^[87]。Huang 等^[88]定位到一个控制水稻产量性状的主效 QTL *DEP1/qPE9-1*，其通过促进淀粉合成相关基因表达增加淀粉累积，延长籽粒灌浆，进而影响籽粒大小；目前该 QTL 已在我国水稻增产中发挥了关键作用。综上，现有淀粉合成相关库基因的研究主要为粒重和粒宽基因，而与淀粉合成有关且对产量有重要决定作用的粒长基因的研究暂未见文献报道。

此外，影响籽粒灌浆和淀粉品质的调控因子包括 *FLR1*(*FERONIA-like receptor1*)，其调节胶质细胞数量和淀粉代谢相关基因表达，进而调控籽粒灌浆和籽粒大小^[89]。上述 *OsNF-YB1* 与胚乳淀粉合成相关基因共同表达，协同调节胚乳蔗糖转运和籽粒灌浆，抑制其表达导致水稻籽粒发育缺陷^[57]。膜定位蛋白 *GFR1*(*Grain-filling rate1*)通过增加核酮糖-1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)在卡尔文循环中的活性，提高水稻籽粒灌浆速率和产量；敲除 *GFR1* 导致灌浆率和千粒重下降，过表达 *GFR1* 导致粒长和粒宽增加^[90]。水稻淀粉合成是籽粒灌浆的关键步骤，多种分子途径可以协同调控籽粒灌浆与产量形成，因此分子育种技术是聚合籽粒灌浆中的淀粉合成相关基因，进而提高产量的重要途径和方法。

2.2 同化物转运中淀粉合成对产量的效应

蔗糖从源/(如叶片)向库(籽粒)的运输和代谢是影响作物产量的关键环节。蔗糖转运蛋白 SUTs(Sucrose transporters)在韧皮部介导源库蔗糖运输及库蔗糖供应中起关键作用。水稻 *SUT* 家族包含 *OsSUT1*、*OsSUT2*、*OsSUT3*、*OsSUT4* 和 *OsSUT5* 共 5 个成员，其中 *OsSUT1* 基因表达水平最高，但其功能缺失并未影响花粉发育中的淀粉积累，这说明在该过程中可能存在其他糖转运蛋白的补偿效应^[91]。*OsSUT2* 基因的功能与 *OsSUT1* 相似，均与籽粒发育和灌浆密切相关，敲除 *OsSUT2* 则产量降低。*OsSUT3* 基因在花粉中特异性表达，主要调控花粉发育和淀粉累积。*OsSUT4* 的 mRNA 在花药发育过程中参与调控淀粉合成相

关基因 *SBEI*、*SBEIII*、*GBSSI*、*AGPL2*、*AGPL4*、*SSSIII-1* 和 *SSSIII-2* 的表达。*OsSUT5* 基因与水稻结实率及外观品质密切相关，但对淀粉的影响尚未见文献报道^[92-95]。此外，*OsSUT1*、*OsSUT3* 和 *OsSUT4* 基因在水稻籽粒灌浆过程中受核因子 NF-YB1 调控，*NF-YB1* 作为 SUT 上游调控因子，对水稻籽粒灌浆有重要影响^[95]。此外，SWEET 家族也是糖转运蛋白，目前已鉴定出 21 个 SWEET 家族成员，进一步通过 RNA 测序比较基因表达差异，发现 *ossweet11* 突变体在糖-淀粉代谢途径发生显著变化，证实 *OsSWEET11* 能促进蔗糖向胚乳的转运，进而调控籽粒发育^[96]；敲除 *OsSWEET11* 基因导致胚囊中蔗糖浓度下降，籽粒淀粉含量减少。*OsSWEET15* 基因的功能与 *OsSWEET11* 类似，*ossweet11;15* 双敲除突变体的淀粉主要在颖壳中累积，而胚乳中累积较少，造成籽粒干瘪^[97,98]。*GFD1*(*Grain filling duration mutant1*)基因控制水稻碳水化合物向库器官的分配，与野生型相比，*gfd1* 突变体的籽粒淀粉含量降低，粒级变大，粒重无明显变化，穗粒数减少，最终导致产量降低；该基因编码的转运蛋白 MATE(Multidrug and toxic compound extrusion)与糖转运蛋白 *OsSUT2* 和 *OsSWEET4* 互作，介导碳水化合物转运和分配；*GFD1* 通过 *OsSWEET4* 基因控制籽粒灌浆期，利用 *OsSUT2* 调节籽粒大小，三者协同调控穗粒数，进而影响籽粒灌浆、籽粒大小和穗粒数^[99]。此外，Li 等^[100, 101]在 *gfd1* 孕穗茎中检测 *OsAGPL2*、*OsBE1*、*OsBEIIb*、*OsSSI*、*OsSSIIa*、*OsSSIIIa* 和 *OsGBSSI* 等淀粉合成基因及 *OsSUTs* 和 *OsSWEETs* 等糖转运蛋白基因，并分析茎和籽粒淀粉含量，结果发现 *gfd1* 在茎中的淀粉含量较高，而在籽粒中淀粉含量较低，且淀粉合成相关基因在茎中均上调表达，而在籽粒中则下调表达，说明 *GFD1* 基因既控制籽粒灌浆，又作用于籽粒淀粉合成及产量形成。

糖转运蛋白基因编码的 mRNA 结合蛋白 *OsRRM*(RNA recognition motif)对源-库转运中的糖分配有调节作用，通过 RNAi 沉默 *OsRRM* 基因的表达，发现转基因植株的直链淀粉含量、胶稠度和 RVA 值等食用与蒸煮品质与野生型无显著差异，说明 *OsRRM* 基因在水稻中的功能可能冗余，可由其他同源基因补偿^[102, 103]；而 *osrrm* 突变导致矮化、开花延迟、种子变小、直链淀粉和支链淀粉含量变化及糖转运受阻，进一步说明 *OsRRM* 基因通过调控库-流运转进而影响水稻籽粒品质^[102]。

淀粉是多糖的一种,糖转运蛋白与淀粉合成密切相关,解析淀粉合成通路上糖转运蛋白的功能与调控作用,有助于促进同化物向库的转运,进而增加水稻产量。此外,过表达油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)合成基因 *D11(Dwarf11)*和 BR 信号因子 *OsBZR1(Brassinazole-resistant1)*,一方面增加花药量和籽粒糖累积,进而提高产量;另一方面, *D11* 或 *OsBZR1* 过表达促进发育籽粒淀粉累积,从而增加籽粒产量^[104]。*OsBZR1* 可直接促进 CSA(Carbon starved anther)表达以增强糖分分配和代谢相关基因表达,调控源-库糖分子的分配^[104,105];或通过 BR-CSA 级联反应,调节淀粉合成相关基因的表达和籽粒大小,实现水稻增产。因此 BR 等激素相关基因对淀粉合成有一定影响,BR 合成基因的功能及作用也为水稻产量形成遗传调控网络的重要组成。

2.3 其他淀粉合成相关调控因子对水稻产量因子的作用机理

粉质胚乳 *FLO* 基因对水稻籽粒大小和淀粉品质具有重要调控作用。除了上述提到的 *FLO6/9* 外,研究表明 *FLO2* 基因与籽粒形状和淀粉品质关系密切, *flo2* 突变导致淀粉合成相关基因的表达降低、籽粒变小和淀粉品质下降; *FLO2* 基因过表达则使籽粒变大^[106]。*flo4* 突变造成籽粒淀粉含量和直链淀粉含量均显著降低,千粒重明显下降^[107]。*FLO7* 编码 N 端含有转运肽但功能未知的蛋白质,蛋白质进入造粉体; *flo7* 在授粉后灌浆速率明显降低,粒重减少 13%,直链淀粉含量下降,支链淀粉结构异常^[108]。此外, *FLO* 基因还与其他因子互作,进而影响淀粉品质和籽粒产量。

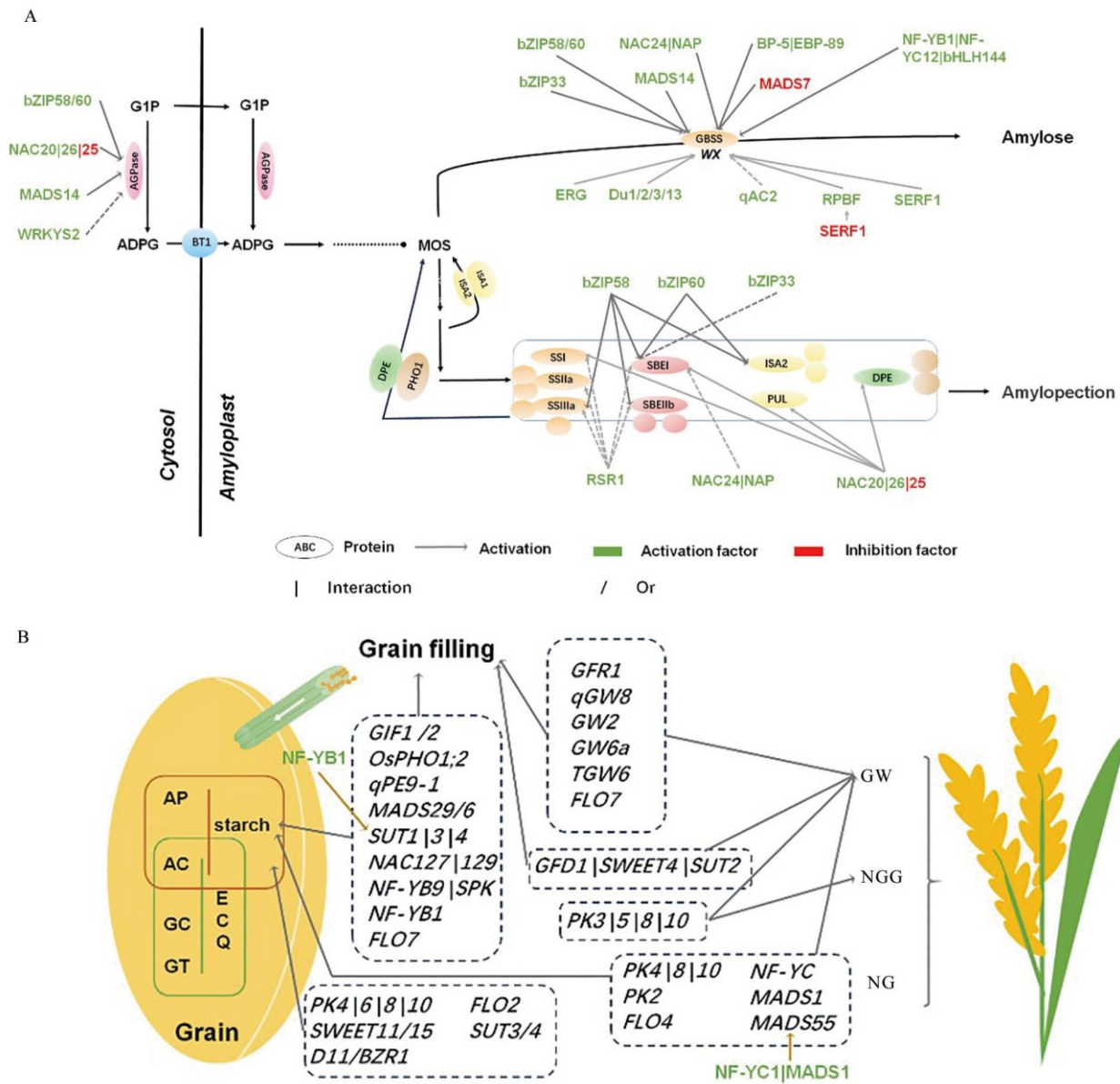
糖类代谢及运输相关转录因子对 *OsAGPL3*、*GBSSI*、*OsSSIIa*、*SBEI*、*ISA2* 和 *OsBEIIb* 等淀粉生物合成基因有重要调控作用,进而影响水稻产量^[23,47,55]。MADS-box 转录调控基因家族对水稻产量有重要影响。最新研究发现, *OsMADS1* 通过调节籽粒淀粉和储藏蛋白的代谢正向调控籽粒品质; *OsMADS1* 与 NF-YC1 相互作用调控 *OsMADS55* 的表达,调节粒度并影响粒重^[23,109];目前,由于 *OsMADS1* 可以结合顺式作用元件调节下游基因表达,靶基因众多^[110],各种组合对水稻籽粒品质的影响研究各不相同,尚需进一步研究和验证。*OsMADS6* 基因调控 *OsAGPS1*、*OsAGPL2* 和 *OsAGPL3* 等 AGPase 多基因表达,其突变导致籽粒灌浆缺陷,淀粉累积显著减少^[111]。*OsMADS29* 通过调控母体组织中的细胞退化对水稻种子的发育起

作用,影响种子胚乳中淀粉的累积,同时影响着次级颖果的灌浆速率和充实度^[112]。

NAC 转录调控基因家族对水稻产量有显著效应。已在水稻 11 号染色体鉴定出 *ONAC025*、*ONAC127*、*ONAC128* 和 *ONAC129* 共 4 个 NAC 家族成员,ChIP-seq 分析表明在水稻籽粒发育中, *ONAC127* 和 *ONAC129* 基因的靶基因为单糖转运蛋白基因 *OsMST6(Monosaccharide transporter 6)*、糖转运蛋白基因 *OsSWEET4*、钙调素类蛋白基因 *OsCML31(Calmodulin-like31)*和 AP2/ERF 应答因子 *OsEATB(Ethylene-response AP2/ERF factor)*^[113],敲除 *ONAC127* 和 *ONAC129* 基因,发现结实率下降、灌浆缺陷和籽粒干瘪,尽管 *ONAC127* 和 *ONAC129* 未直接参与籽粒胚乳淀粉的合成,但通过异二聚体形成参与质外体转运及热应激反应,调控水稻籽粒灌浆与淀粉累积^[40,113]。*OsNF-YB1* 在水稻胚乳糊粉层中特异性表达,与 *OsZIP76*、*OsERF115* 和 *OsNF-YC11* 等转录因子互作进而调控籽粒灌浆、胚乳发育及淀粉合成等关键步骤。NF-Y 转录因子家族成员 *LEC1(Leafy cotyledon 1)* 同源基因 *OsNF-YB9* 参与淀粉合成相关基因表达和淀粉颗粒形态形成, *OsNF-YB9* 与 *SPK(Suc synthase protein kinase)*等蛋白互作,协同调控籽粒灌浆^[52]。敲除 *NF-YC12* 基因,粒重显著降低,淀粉和蛋白累积及淀粉颗粒形成与野生型间差异显著^[114]。此外,目前已鉴定出大量贮藏蛋白和淀粉积累相关调节因子(图 2),但对其协同调控的分子作用机制的研究仍知之甚少,进一步挖掘协同调控基因,明确储藏蛋白与淀粉合成及淀粉颗粒形成的关键协同调控因子可为水稻产量和品质协同改良提供重要线索。

3 水稻产量与淀粉品质协同调控的遗传基础

我国在水稻功能基因组研究领域取得了重要进展,克隆了一系列产量与品质相关基因,引领多个国际前沿。重要性状基因/QTL 的定位已成为水稻遗传研究的主流策略,至今已定位的水稻产量 QTL 有 2060 个,品质相关 QTL 有 589 个(<http://archive.gramene.org>)。已克隆的水稻产量与品质功能基因众多,下面列出具有潜在育种价值的重要基因(表 1)。然而上述基因在育种实践中成功应用的报道很少,主要原因可能是基因间存在显著的相互作用,单个基因在不同遗传背景下难



A: 淀粉合成途径中，多种转录因子调控淀粉合成酶；B: 已报道的淀粉及产量调控基因及转录因子。KW: 籽重；NGS: 穗粒数；NS: 穗数。
A, Multiple transcription factors regulating enzymes in the starch synthesis pathway; B, Genes and transcription factors regulating starch quality and grain yield. GW, Grain weight; NGG, Number of grain per panicles; NG, Number of panicles.

图2 已报道的淀粉及产量相关因子调控图

Fig. 2. Network of reported regulatory factors of starch and grain yield in rice

以表现出较大的效应，且生产上迫切需要一因多效基因，特别是对下游基因有级联放大效应的协同调控基因。

源-库关系是决定水稻综合农艺性状的核心，克隆和鉴定源-库动态调控的关键基因是提高水稻产量、改良品质的关键。目前在水稻中发现具有一因多效、协同调控作用的基因较少^[1,138]，特别是具有潜在育种价值的协同调控产量与品质的源-库流基因仅见葡聚糖水二激酶 1(*Glucan water-dikinase1*, *GWD1*)基因、在种子发育中活性淀粉合

成时期表达的编码水稻丙氨酸转氨酶(*OsAlaAT1*)的基因 *LNUE1/FLO12*(*Improving nitrogen use efficiency1/floury edosperm12*)和控制水稻穗颈大维管束韧皮部面积的基因 *LVP44*(*Large vascular bundle phloem area4*)^[139-141]。

GWD1 不仅参与水稻源器官叶片中过渡型淀粉的代谢调控，在库器官种子相关的重要性状调控中也发挥了关键作用。*GWD1* 过表达植株的千粒重和单株产量均增加 10%左右，粒长增加但粒宽下降，而结实率、单株穗数和每穗粒数不变^[141]。用

表 1 已克隆的水稻产量与品质重要基因

Table 1. Major cloned genes related to yield and quality in rice

性状 Trait	基因 Gene	编码产物 Encoded protein/Enzyme	基因效应 Gene effect	参考文献 Reference
有效穗数 Effective panicle number	<i>GS5</i>	丝氨酸羧肽酶	正调控粒宽和粒重	[115,116]
	<i>HTH5</i>	磷酸吡哆醛结合蛋白	正调控结实率	[117]
	<i>qHd1</i>	<i>Squamosa</i> 启动子	正调控有效穗	[118]
	<i>LAX2-4</i>	核蛋白	负调控有效穗和穗粒数	[119]
	<i>OsDCL3b</i>	Dicer 酶	正调控有效穗	[120]
穗粒数 Spikelets per panicle	<i>GNP1</i>	GA20 氧化酶	正调控穗粒数	[121]
	<i>OsKRN2</i>	WD40 蛋白	负调控穗粒数和产量	[122]
	<i>An-1</i>	bHLH 蛋白	正调控穗粒数	[123]
	<i>COG1</i>	转录因子 OsMADS17	正调控穗粒数和粒重	[124]
	<i>NOG1</i>	烯酰辅酶 A 水合酶	正调控穗粒数	[125]
	<i>LF1</i>	转录因子 HD-ZIP III	正调控穗粒数	[126]
千粒重 1000-grain weight	<i>GS3</i>	Gy 亚基	负调控粒长和粒重	[127]
	<i>GSN1</i>	双特异性磷酸酶	负调控粒型和穗粒数	[128]
	<i>TGW2</i>	细胞数调控因子 OsCNR1	负调控粒宽和粒重	[129]
	<i>DG1</i>	毒性物外排转运蛋白	正调控籽粒灌浆	[130]
	<i>GLW7</i>	转录因子 OsSPL13	正调控粒长和粒重	[131]
	<i>GAD1</i>	短分泌信号肽	正调控粒长、穗粒数	[132]
	<i>GW5</i>	钙调素结合蛋白	正调控粒宽和粒重	[133]
	<i>GLW10</i>	油菜素内酯信号激酶	正调控粒长和粒重	[134]
淀粉合成 Starch biosynthesis	<i>Chalk5</i>	液泡膜质子焦磷酸酶	负调控垩白	[135]
	<i>Wx</i>	淀粉颗粒合成酶	负调控直链淀粉	[76]
	<i>WCR1</i>	F-box 蛋白	负调控垩白	[136]
	<i>SSIIIb</i>	淀粉颗粒合成酶	与 <i>ssIIIa</i> 协同调控抗性淀粉	[137]
	<i>OsLESV</i>	淀粉结合蛋白	正调控储藏淀粉	[36]

CRISPR/Cas9 基因编辑系统对水稻 *GWD1* 基因的启动子 *Osl2* 进行修饰，在叶片中特异表达且不会随着叶片的衰老降低效率，实现了产量和淀粉品质的协同提高；然而 *GWD1* 基因源于拟南芥，在不同水稻遗传背景下的效应尚不清楚，目前应用潜力有限。在拟南芥中鉴定到的源相关基因，进一步进行功能分析发现叶片中过渡型淀粉在光下合成，并在夜间受源基因调控而降解^[142]。在水稻中，过渡型淀粉代谢相关源基因是否调控库基因的表达活性进而影响产量尚不清楚。水稻氮素利用率(nitrogen use efficiency, NUE)涉及氮元素感知、吸收、转运、同化及再分配等多个生理过程，氮素利用效率的提高，关键在于增强氮素的有效转运与同化能力，这一过程能够促进水稻的生长发育，最终体现在有效穗数、单株产量等重要农艺性状及淀粉品质均显著提高。与野生型（*LNUE1* 基因）相比，编码丙氨酸转氨酶(*OsAlaAT1*)的 *lnue1* 突变体和 *LNUE1*-RNAi 植株的 NUE 和氮吸收效率均明显降低，直链淀粉含量下降，支链淀粉结构发生改变，粒重减少^[139, 143]，

说明 *LNUE1* 基因可能正调控水稻 NUE，进而影响产量和稻米品质，可见，*LNUE1* 对水稻产量和品质协同改良具有重要意义。在叶鞘、叶片、茎秆和幼穗中表达 *LVP44*^[139]基因对水稻生长素极性运输、节间细胞分裂和维管束排列模式有显著影响，原位杂交结果显示其在维管组织中表达量很高，第 3 个外显子单核苷酸变异与水稻穗颈大维管束韧皮部面积扩大、小穗数增加和叶片源供应密切相关，同时在源中形成的光合产物包括贮存于茎中的非结构性碳水化合物通过流运送到库籽粒，使穗基部籽粒灌浆饱满，说明 *LVP44* 对水稻源容量、流输送和库大小具有协同调控作用，对稻米品质有显著正向效应。

此外，*HPY1* 基因能够促进源强和库容的协同改良，一方面该基因与 Rubisco 小亚基编码基因 *RbcS2*、*RbcS3* 和 *RbcS4* 等源相关基因直接结合，增强转录，Rubisco 含量与活性显著上升，最终提高水稻光合速率和生物量；另一方面，该基因与籽粒大小相关基因 *CCP1*(*Corncysteineprotease1*)及淀粉品质相关基因 *FLO2* 直接结合，上调其转录，

从而提高水稻光合速率、生物量、籽粒大小与产量^[144]。该机制研究不仅有助于从分子水平深入解析水稻源-库协同调控的作用机理,同时提供了一种协调水稻产量与淀粉品质平衡的新策略。

4 展望

水稻的产量和品质均为复杂的数量性状。迄今为止,国内外不仅已经鉴定出水稻产量相关的QTLs/基因达数百个,同时数量众多的淀粉合成相关基因组成复杂的遗传调控网络,控制着稻米食味和蒸煮品质。然而,上述研究主要针对单一性状如产量或品质进行基因/QTLs定位和克隆,对产量与品质具有协同调控作用的淀粉合成关键基因的定位尚未见文献报道。源-库-流通路既是产量形成途径,也是淀粉合成、代谢通路及糖类代谢与转运过程,深入解析糖代谢及转运遗传调控通路有助于淀粉合成相关调控因子的鉴定与定位。在淀粉合成与代谢方面,淀粉生物合成关键酶基本已经清楚,这些关键酶在行使功能时均具有不同的蛋白修饰作用,但其作用机制仍知之甚少,建议今后深入研究相关修饰在淀粉合成过程中的调控作用。此外,由于淀粉合成是多种酶协同作用的结果,修饰其中的任何一个基因都可能对其他食味品质指标产生影响,因此在稻米食味品质改良中,在提高单一品质性状的同时可能产生的负面影响,要综合考查稻米品质各参数的改良和提高。

在糖类转运通路上,多种转录因子调控转运基因表达,且转运蛋白间互作机制丰富且功能不尽相同,已报道的淀粉合成相关调控基因,具有重要育种应用价值,但其功能和作用尚需进一步研究。如PK家族多以多聚体形式发挥的功能有待进一步验证,以确定对产量及淀粉品质的影响,进而用于水稻分子育种。OsMADS1在水稻发育中发挥多种功能,但其分子机制尚未完全了解,特别是在籽粒形成方面。水稻糖转运SWEET基因家族有21个同源基因^[96],但目前只研究了OsSWEET2a、OsSWEET2b、OsSWEET3a、OsSWEET4、OsSWEET5、OsSWEET11、OsSWEET11b、OsSWEET12、OsSWEET13、OsSWEET14和OsSWEET15等10个基因的生物学术功能,其他11个基因的作用尚不清楚。深入解析糖代谢及转运遗传调控通路有助于淀粉合成相关调控因子的鉴定与定位,因此从水稻种质资源特别是特色稻种资源中挖掘产量与淀粉品质协同调

控的关键库-流基因,解决水稻优异种质匮乏、优质高产调控机理不明、育种技术滞后等科学和技术问题。

就水稻产量与淀粉品质性状改良而言,粳稻品种WY3中GW2等位基因能够显著增加籽粒大小和产量,而对外观品质的影响较小,与稻米食用和蒸煮品质也无负相关关系,因此该基因是水稻高产和优质协同育种的重要靶点;同时qgl3等位基因在不影响籽粒品质的同时粒长变长、产量显著升高,而OsMADS7负调控直链淀粉含量。因此,选择产量或淀粉品质中具有一项优势的品种进行单一性状靶向改良也是水稻分子育种的有效策略。

深入研究产量与淀粉品质相关性状形成的分子生物学基础、鉴定其上下游调控因子与靶点,构建全面的水稻遗传和分子调控网络是解决产量与品质难以兼得的关键。此外,基因编辑技术在未来水稻品质定向改良、新优异种质资源创制中具有广阔的应用前景。今后在细胞水平、分子水平和代谢水平,全面揭示淀粉合成相关源-库流相关性状的遗传调控及淀粉品质组成与结构的分子遗传基础,挖掘协同调控因子,进而利用基因编辑技术进行种质创新,创制既高产又优质的突破性种质,解决水稻生产上面临的“高产不优质、优质不高产”的重大问题,对种业科技自强和种源自主可控具有重要意义。

参考文献:

- [1] Ren D Y, Ding C Q, Qian Q. Molecular bases of rice grain size and quality for optimized productivity[J]. *Science Bulletin*, 2023, 68(3): 314-350.
- [2] 田志喜, 严长杰, 钱前, 严松, 谢会兰, 王芳, 徐洁芬, 刘贵富, 王永红, 刘巧泉, 汤述翥, 李家洋, 顾铭洪. 水稻淀粉合成相关基因分子标记的建立[J]. *科学通报*, 2010, 55(26): 2591-2601.
Tian Z X, Yan C J, Qian Q, Yan S, Xie H L, Xu J F, Liu G F, Wang Y H, Liu Q Q, Tang S Z, Li J Y, Gu M H. Establishment of molecular markers of genes related to starch synthesis in rice [J]. *Scientific Bulletin*, 2010, 55(26): 2591-2601. (in Chinese with English abstract)
- [3] Shi Q B, Xia Y, Xue N, Wang Q B, Tao Q, Li M J, Xu D, Wang X F, Kong F Y, Zhang H S, Li G. Modulation of starch synthesis in *Arabidopsis* via phytochrome B-mediated light signal transduction[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(5): 973-985.
- [4] 张青, 孟杉杉, 陈梓春, 王远江, 韦存虚, 王娟. 谷物胚乳淀粉合成相关酶的调控机制研究进展[J]. *植物生理学报*, 2021, 57(1): 1-11.
Zhang Q, Meng S S, Chen Z C, Wang Y J, Wei C X, Wang J. Research progress on the regulatory mechanisms of starch synthesis related enzymes in grain

- endosperm[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 57(1): 1-11. (in Chinese with English abstract)
- [5] Preiss J, Ball K, Hutney J, Smith-White B, Li L, Okita T W. Regulatory mechanisms involved in the biosynthesis of starch[J]. *Pure and Applied Chemistry*, 1991, 63(4): 535-544.
 - [6] Brown I. Complex carbohydrates and resistant starch[J]. *Nutrition Reviews*, 1996, 54(11): S115.
 - [7] Fujita N, Yoshida M, Asakura N, Ohdan T, Miyao A, Hirochika H, Nakamura Y. Function and characterization of starch synthase I using mutants in rice[J]. *Plant Physiology*, 2006, 140(3): 1070-1084.
 - [8] Commuri P D, Keeling P L. Chain-length specificities of maize starch synthase I enzyme: Studies of glucan affinity and catalytic properties[J]. *The Plant Journal*, 2001, 25(5): 475-486.
 - [9] Umemoto T, Aoki N. Single-nucleotide polymorphisms in rice starch synthase IIa that alter starch gelatinisation and starch association of the enzyme[J]. *Functional Plant Biology*, 2005, 32(9): 763-768.
 - [10] Ohdan T, Francisco P B, Sawada T, Hirose T, Terao T, Satoh H, Nakamura Y. Expression profiling of genes involved in starch synthesis in sink and source organs of rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(422): 3229-3244.
 - [11] Fujita N, Yoshida M, Kondo T, Saito K, Utsumi Y, Tokunaga T, Nishi A, Satoh H, Park J H, Jane J L, Miyao A, Hirochika H, Nakamura Y. Characterization of SSIIa-deficient mutants of rice: The function of SSIIa and pleiotropic effects by SSIIa deficiency in the rice endosperm[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(4): 2009-2023.
 - [12] Seung D, Lu K J, Stettler M, Streb S, Zeeman S C. Degradation of glucan primers in the absence of starch synthase 4 disrupts starch granule initiation in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2016, 291(39): 20718-20728.
 - [13] Szydlowski N, Ragel P, Raynaud S, Lucas M M, Roldán I, Montero M, Muñoz F J, Ovecka M, Bahaji A, Planchot V, Romero J P, D'Hulst C, Mérida Á. Starch granule initiation in *Arabidopsis* requires the presence of either class IV or class III starch synthases[J]. *Plant Cell*, 2009, 21(8): 2443-2457.
 - [14] Roldán I, Wattedled F, Lucas M M, Delvallé D, Planchot V, Jiménez S, Pérez R, Ball S, D'hulst C, Mérida Á. The phenotype of soluble starch synthase IV defective mutants of *Arabidopsis thaliana* suggests a novel function of elongation enzymes in the control of starch granule formation[J]. *Plant Journal*, 2007, 49(3): 492-504.
 - [15] Zhang G, Cheng Z, Zhang X, Guo X, Su N, Jiang L, Mao L, Wan J. Double repression of soluble starch synthase genes *SSIIa* and *SSIIa* in rice (*Oryza sativa* L.) uncovers interactive effects on the physicochemical properties of starch[J]. *Genome*, 2011, 54(6): 448-459.
 - [16] Toyosawa Y, Kawagoe Y, Matsushima R, Crofts N, Ogawa M, Fukuda M, Kumamaru T, Okazaki Y, Kusano M, Saito K, Toyooka K, Sato M, Ai Y, Jane J L, Nakamura Y, Fujita N. Deficiency of starch synthase IIIa and IVb alters starch granule morphology from polyhedral to spherical in rice endosperm[J]. *Plant Physiology*, 2016, 170(3): 1255-1270.
 - [17] Bao J S, Corke H, Sun M. Nucleotide diversity in starch synthase IIa and validation of single nucleotide polymorphisms in relation to starch gelatinization temperature and other physicochemical properties in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 1171-1183.
 - [18] Nakamura Y, Aihara S, Crofts N, Sawada T, Fujita N. *In vitro* studies of enzymatic properties of starch synthases and interactions between starch synthase I and starch branching enzymes from rice[J]. *Plant Science*, 2014, 224: 1-8.
 - [19] Gurunathan S, Ramadoss B R, Mudili V, Siddaiah C, Kalagatur N K, Bapu J R K, Alqarawi A A, Hashem A, Allah E F A. Single nucleotide polymorphisms in starch biosynthetic genes associated with increased resistant starch concentration in rice mutant[J]. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 946.
 - [20] Pang Y H, Zhou X, Chen Y L, Bao J S. Comparative phosphoproteomic analysis of the developing seeds in two indica rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with different starch quality[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66(11): 3030-3037.
 - [21] 贺晓鹏, 朱昌兰, 刘玲珑, 王方, 傅军如, 江玲, 张文伟, 刘宜柏, 万建民. 不同水稻品种支链淀粉结构的差异及其与淀粉理化特性的关系[J]. *作物学报*, 2010, 36(2): 276-284.
 - He X P, Zhu C L, Liu L L, He X P, Zhu C L, Liu L L, Wang F, Fu J R, Jiang L, Zhang W W, Liu Y B, Wan J M. Difference of amylopectin structure among various rice genotypes differing in grain qualities and its relation to starch physicochemical properties[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(2): 276-284. (in Chinese with English abstract).
 - [22] Sawada T, Francisco P B J, Aihara S, Utsumi Y, Yoshida M, Oyama Y, Tsuzuki M, Satoh H, Nakamura Y. *Chlorella* starch branching enzyme II (BEII) can complement the function of BEIIb in rice endosperm[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50: 1062-1074.
 - [23] Qu J Z, Xu S T, Zhang Z Q, Chen G Z, Zhong Y Y, Liu L S, Zhang R H, Xue J Q, Guo D W. Evolutionary, structural and expression analysis of core genes involved in starch synthesis[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 12736.
 - [24] Abe N, Asai H, Yago H, Oitome N F, Itoh R, Crofts N, Nakamura Y, Fujita N. Relationships between starch synthase I and branching enzyme isozymes determined using double mutant rice lines[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 1-12.
 - [25] Jiang H, Dian W, Wu P. Effect of high temperature on fine structure of amylopectin in rice endosperm by reducing the activity of the starch branching enzyme[J]. *Phytochemistry*, 2003, 63(1): 53-59.
 - [26] Smith A M, Denyer K, Martin C R. What controls the amount and structure of starch in storage organs?[J]. *Plant Physiology*, 1995, 107(3): 673-677.
 - [27] Wei K S, Cheng F M, Zhang Q F, Liu K G. Temperature stress at grain filling stage mediates expression of three isoform genes encoding starch branching enzymes in rice endosperm[J]. *Rice Science*, 2009, 16(3): 187-193.
 - [28] Utsumi Y, Utsumi C, Sawada T, Fujita N, Nakamura Y. Functional diversity of isoamylase oligomers: The *ISAI*

- homo-oligomer is essential for amylopectin biosynthesis in rice endosperm[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(1): 61-77.
- [29] Utsumi Y, Nakamura Y. Structural and enzymatic characterization of the isoamylase1 homo-oligomer and the isoamylase1-isoamylase2 hetero-oligomer from rice endosperm[J]. *Planta*, 2006, 225: 75-87.
- [30] Goren A, Ashlock D, Tetlow I J. Starch formation inside plastids of higher plants[J]. *Protoplasma*, 2018, 255: 1855-1876.
- [31] Zeeman S C, Kossmann J, Smith A M. Starch: its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61(1): 209-234.
- [32] Li Q F, Zhang G Y, Dong Z W, Yu H X, Gu M H, Sun S S M, Liu Q Q. Characterization of expression of the *OsPUL* gene encoding a pullulanase-type debranching enzyme during seed development and germination in rice[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2009, 47(5): 351-358.
- [33] Fujita N, Toyosawa Y, Utsumi Y, Higuchi T, Hanashiro I, Ikegami A, Akuzawa S, Yoshida M, Mori A, Inomata K, Itoh R, Miyao A, Hirochika H, Satoh H, Nakamura Y. Characterization of pullulanase (PUL)-deficient mutants of rice (*Oryza sativa* L.) and the function of PUL on starch biosynthesis in the developing rice endosperm[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(3): 1009-1023.
- [34] Takaha T, Critchley J, Okada S, Smith S M. Normal starch content and composition in tubers of antisense potato plants lacking D-enzyme (4- α -glucanotransferase)[J]. *Planta*, 1998, 205: 445-451.
- [35] Seung D, Boudet J, Monroe J, Schreier T B, David L C, Abt M, Lu K J, Zanella M, Zeeman S C. Homologs of PROTEIN TARGETING TO STARCH control starch granule initiation in *Arabidopsis* leaves[J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(7): 1657-1677.
- [36] Yan H G, Zhang W W, Wang Y H, Jin J, Xu H C, Fu Y S, Shan Z Z, Wang X, Teng X, Li X, Wang Y X, Hu X Q, Zhang W X, Zhu C Y, Zhang X, Zhang Y, Wang R Q, Zhang J, Cai Y, You X M, Chen J, Ge X Y, Wang L, Xu J H, Jiang L, Liu S J, Lei C L, Zhang X, Wang H Y, Ren YL, Wan J M. Rice LIKE EARLY STARVATION1 cooperates with FLOURY ENDOSPERM6 to modulate starch biosynthesis and endosperm development[J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(5): 1892-1912.
- [37] Wang W, Wei X J, Gao A J, Chen W Q, Wu Y W, Sheng Z H, Hu S K, Xie L H, Wang J Y, Tang S Q, Hu P S. GBSS-BINDING PROTEIN, encoding a CBM48 domain-containing protein, affects rice quality and yield[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(7): 948-966.
- [38] Anacleto R, Badoni S, Parween S, Butardo V M, Misra G, Cuevas R P, Kuhlmann M, Trinidad T P, Mallillin A C, Acuin C, Bird A R, Morell M K, Sreenivasulu N. Integrating a genome-wide association study with a large-scale transcriptome analysis to predict genetic regions influencing the glycaemic index and texture in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(7): 1261-1275.
- [39] Igarashi H, Ito H, Shimada T, Kang D J, Hamada S. A novel rice dull gene, *LowAC1*, encodes an RNA recognition motif protein affecting *Waxy*^b pre-mRNA splicing[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 162: 100-109.
- [40] Huang L, Tan H, Zhang C, Li Q F, Liu Q Q. Starch biosynthesis in cereal endosperms: An updated review over the last decade[J]. *Plant Communications*, 2021, 2(5): 100237.
- [41] Jin S K, Xu L N, Leng Y J, Yang Q Q, Wang S L, Jia S W, Song T, Wang R A, Tao T, Liu Q Q, Cai X L, Gao J P. The *OsNAC24-OsNAP* protein complex activates *OsGBSSI* and *OsSBEI* expression to fine-tune starch biosynthesis in rice endosperm[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(11): 2224-2240.
- [42] 吴云飞, 张勇, 王磊磊, 余徐润, 熊飞. 水稻籽粒淀粉品质的影响因素及其机制研究进展[J]. 中国农学报, 2021, 37(6): 1-8.
- Wu Y F, Zhang Y, Wang L L, Yu X R, Xiong F. Research progress on influencing factors and mechanisms of grain starch quality in rice [J]. *Chinese Journal of Agronomy*, 2021, 37(6): 1-8. (in Chinese with English abstract)
- [43] Liu Z, Jiang S, Jiang L, Li W, Tang Y, He W, Wang M, Xing J, Cui Y, Lin Q, Yu F, Wang L. Transcription factor *OsSGL* is a regulator of starch synthesis and grain quality in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(11): 3417-3430.
- [44] Zhu Y, Cai X L, Wang Z Y, Hong M M. An interaction between a MYC protein and an EREBP protein is involved in transcriptional regulation of the rice *Wx* gene[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(48): 47803-47811.
- [45] Wang J C, Xu H, Zhu Y, Liu Q, Cai X L. OsbZIP58, a basic leucine zipper transcription factor, regulates starch biosynthesis in rice endosperm[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(11): 3453-3466.
- [46] Cai Y, Xie D, Wang Z, Hong M M. Interaction of rice bZIP protein REB with the 5'-upstream region of both rice *sbe1* gene and *waxy* gene[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47: 310-314.
- [47] Feng T, Wang L, Li L, Liu Y, Chong K, Theißen G, Meng Z. OsMADS14 and NF-YB1 cooperate in the direct activation of *OsAGPL2* and *Waxy* during starch synthesis in rice endosperm[J]. *New Phytologist*, 2022, 234(1): 77-92.
- [48] Zhang H, Xu H, Feng M, Zhu Y. Suppression of *OsMADS7* in rice endosperm stabilizes amylose content under high temperature stress[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(1): 18-26.
- [49] Cao R, Zhao S, Jiao G, Duan Y, Ma L, Dong N, Lu F, Zhu M, Shao G, Hu S, Sheng Z, Zhang J, Tang S, Wei X, Hu P. *OPAQUE3*, encoding a transmembrane bZIP transcription factor, regulates endosperm storage protein and starch biosynthesis in rice[J]. *Plant Communications*, 2022, 3(6): 100463.
- [50] Wang J, Chen Z, Zhang Q, Meng S, Wei C. The NAC transcription factors *OsNAC20* and *OsNAC26* regulate starch and storage protein synthesis[J]. *Plant Physiology*, 2020, 184(4): 1775-1791.
- [51] Wang J, Zhang H, Wang Y, Meng S, Liu Q, Li Q, Zhao Z, Liu Q, Wei C. Regulatory loops between rice transcription factors *OsNAC25* and *OsNAC20/26* balance starch synthesis[J]. *Plant Physiology*, 2024,

- 195(2): 1365-1381.
- [52] Beblo K, Hou Y, Zhao J, Jiao G A, Wu Y W, Li Z Y, Wang Y F, Tong X H, Wang W, Yuan W Y, Wei X J, Zhang J. NF-YB1-YC12-bHLH144 complex directly activates *Wx* to regulate grain quality in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(7): 1222-1235.
- [53] Geigenberger P. Regulation of starch biosynthesis in response to a fluctuating environment[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(4): 1566-1577.
- [54] Crofts N, Abe N, Oitome N F, Matsushima R, Hayashi M, Tetlow, I J, Emes M J, Nakamura Y, Fujita N. Amylopectin biosynthetic enzymes from developing rice seed form enzymatically active protein complexes[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(15): 4469-4482.
- [55] Schmidt R, Schippers J H M, Mieulet D, Watanabe M, Hoefgen R, Guiderdoni E, Roeber B M. *SALT-RESPONSIVE ERF1* is a negative regulator of grain filling and gibberellin-mediated seedling establishment in rice[J]. *Molecular Plant*, 2014, 7(2): 404-421.
- [56] Honma Y, Adhikari P B, Kuwata K, Kagenishi T, Yokawa K, Notaguchi M, Kurotani K, Toda E, Uehara K B, Liu X, Zhu S, Wu X, Kasahara R D. High-quality sugar production by *osgcs1* rice[J]. *Communications Biology*, 2020, 3(1): 617.
- [57] Fu F F, Xue H W. Coexpression analysis identifies Rice Starch Regulator1, a rice AP2/EREBP family transcription factor, as a novel rice starch biosynthesis regulator[J]. *Plant Physiology*, 2010, 154(2): 927-938.
- [58] Pang Y H, Hu Y, Bao J S. Comparative phosphoproteomic analysis reveals the response of starch metabolism to high-temperature stress in rice endosperm[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(19): 10546.
- [59] Ying Y, Pang Y, Bao J. Comparative ubiquitome analysis reveals diverse functions of ubiquitination in rice seed development under high-temperature stress[J]. *Seed Biology*, 2023, 2(1): 69.
- [60] Meng X, Mujahid H, Zhang Y, Peng X, Redoña D E, Wang C, Peng Z. Comprehensive analysis of the lysine succinylome and protein co-modifications in developing rice seeds[J]. *Molecular & Cellular Proteomics*, 2019, 18(12): 2359-2372.
- [61] Nakamura Y, Ono M, Utsumi C, Steup M. Functional interaction between plastidial starch phosphorylase and starch branching enzymes from rice during the synthesis of branched maltodextrins[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2012, 53(5): 869-878.
- [62] Chen Y, Bao J. Underlying mechanisms of zymographic diversity in starch synthase I and pullulanase in rice-developing endosperm[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2016, 64(9): 2030-2037.
- [63] Hwang S K, Koper K, Satoh H, Okita T W. Rice endosperm starch phosphorylase (Pho1) assembles with disproportionating enzyme (Dpe1) to form a protein complex that enhances synthesis of malto-oligosaccharides[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2016, 291(38): 19994-20007.
- [64] Hwang S K, Koper K, Satoh H, Okita T W. The plastid phosphorylase as a multiple-role player in plant metabolism[J]. *Plant Science*, 2020, 290: 110303.
- [65] Hwang S K, Singh S, Kahir B, Satoh H, Okita T W. The plastidial starch phosphorylase from rice endosperm: Catalytic properties at low temperature[J]. *Planta*, 2016, 243: 999-1009.
- [66] Chao S F, Cai Y C, Feng B B, Jiao G A, Sheng Z H, Luo J, Tang S Q, Wang J L, Hu P S, Wei X J. Editing of rice isoamylase gene *ISA1* provides insights into its function in starch formation[J]. *Rice Science*, 2019, 26(2): 77-87.
- [67] Dong N, Jiao G, Cao R, Li S F, Zhao S L, Duan Y Q, Ma L Y, Li X W, Lu F F, Wang H, Wang S W, Shao G E, Sheng Z H, Hu S K, Tang S Q, Wei X J, Hu P S. *OsLESV* and *OsESV1* promote transitory and storage starch biosynthesis to determine rice grain quality and yield[J]. *Plant Communications*, 2024, 5(7): 100893.
- [68] Tian Z, Qian Q, Liu Q, Yan M, Liu X, Yan C, Liu G, Gao Z, Tang S, Zeng D, Wang Y, Yu J, Gu M, Li J. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 2009, 106(51): 21760-21765.
- [69] Gong D, Zhang X, He F, Chen Y, Li R, Yao J P, Zhang M L, Zheng W J, Yu G X. Genetic improvements in rice grain quality: A review of elite genes and their applications in molecular breeding[J]. *Agronomy*, 2023, 13(5): 1375.
- [70] Inukai T, Sako A, Hirano H Y, Sano Y. Analysis of intragenic recombination at *wx* in rice: Correlation between the molecular and genetic maps within the locus[J]. *Genome*, 2000, 43(4): 589-596.
- [71] Bligh H F J, Larkin P D, Roach P S, Jones C A, Fu H, Park W D. Use of alternate splice sites in granule-bound starch synthase mRNA from low-amylose rice varieties[J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 38: 407-415.
- [72] Larkin P D, Park W D. Association of *waxy* gene single nucleotide polymorphisms with starch characteristics in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Molecular Breeding*, 2003, 12: 335-339.
- [73] Bergman C J, Delgado J T, McClung A M, Fjellstrom R G. An improved method for using a microsatellite in the rice *waxy* gene to determine amylose class[J]. *Cereal Chemistry*, 2001, 78(3): 257-260.
- [74] Liu L, Ma X, Liu S, Zhu C, Jiang L, Wang Y, Shen Y, Ren Y, Dong H, Chen L, Liu X, Zhao Z, Zhai H, Wan J. Identification and characterization of a novel *Waxy* allele from a Yunnan rice landrace[J]. *Plant Molecular Biology*, 2009, 71: 609-626.
- [75] Sato H, Suzuki Y, Sakai M, Imbe T. Molecular characterization of *Wx^{mq}*, a novel mutant gene for low-amylose content in endosperm of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Breeding Science*, 2002, 52(2): 131-135.
- [76] Lin L, Li Z, Ning M, Zou Z H, Zhang L, Liu Q Q, Wei C X. A mutant allele of the *Wx* gene encoding granule-bound starch synthase I results in extremely low amylose content in rice[J]. *Plant Physiology*, 2024: 196(4): 2296-2299.
- [77] Cai Y, Zhang W, Fu Y, Shan Z Z, Xu J H, Wang P, Kong F, Jin J, Yan H G, Ge X Y, Wang Y X, You X M, Chen J, Li X, Chen W W, Chen X G, Ma J, Tang X J, Zhang J, Bao Y Q, Jiang L, Wang H Y, Wan J M. *Du13* encodes a C₂H₂ zinc-finger protein that regulates *Wx^b* pre-mRNA

- splicing and microRNA biogenesis in rice endosperm[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(7): 1387-1401.
- [78] Yao S, Zhang Y D, Lu K, Wang C L. Progress in functions, allelic variations and interactions of soluble starch synthases genes *SSIIa* and *SSIIIa* in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2022, 36(3): 227.
- [79] Yu S, Ma Y, Menager L, Sun D W. Physicochemical properties of starch and flour from different rice cultivars[J]. *Food and Bioprocess Technology*, 2012, 5: 626-637.
- [80] Wang E, Wang J, Zhu X, Hao W, Wang L Y, Li Q, Zhang L X, He W, Lu B R, Lin H X, Ma H, Zhang G Q, He Z H. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1370-1374.
- [81] Wei X, Jiao G, Lin H, Sheng Z H, Shao G N, Xie L H, Tang S Q, Xu Q G, Hu P S. *GRAIN INCOMPLETE FILLING2* regulates grain filling and starch synthesis during rice caryopsis development[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2017, 59(2): 134-153.
- [82] Ma B, Zhang L, Gao Q, Wang J M, Li X Y, Wang H, Liu Y, Lin H, Liu J Y, Wang X, Li Q, Deng Y W, Tang W H, Luan S, He Z H. A plasma membrane transporter coordinates phosphate reallocation and grain filling in cereals[J]. *Nature Genetics*, 2021, 53(6): 906-915.
- [83] Dong N N, Chen L N, Ahmad S, Cai Y C, Duan Y Q, Li X W, Liu Y Q, Jiao G A, Xie L H, Hu S K, Sheng Z H, Shao G N, Wang L, Tang S Q, Wei X J, Hu P S. Genome-wide analysis and functional characterization of pyruvate kinase (PK) gene family modulating rice yield and quality[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(23): 15357.
- [84] Cai Y, Li S, Jiao G, Sheng Z H, Wu Y W, Shao G N, Xie L H, Peng C, Xu J F, Tang S Q, Wei X J, Hu P S. *OsPK2* encodes a plastidic pyruvate kinase involved in rice endosperm starch synthesis, compound granule formation and grain filling[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(11): 1878-1891.
- [85] Wang S, Wu K, Yuan Q, Liu X Y, Liu Z B, Lin X Y, Zeng R Z, Zhu H T, Dong G J, Qian Q, Zhang G Q, Fu X D. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice[J]. *Nature Genetics*, 2012, 44(8): 950-954.
- [86] Song X J, Huang W, Shi M, Zhu M Z, Lin H X. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase[J]. *Nature Genetics*, 2007, 39(5): 623-630.
- [87] Chen K, Łyskowski A, Jaremko Ł, Jaremko M. Genetic and molecular factors determining grain weight in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 605799.
- [88] Huang X Z, Qian Q, Liu Z B, Sun H Y, He S Y, Luo D, Xia G M, Chu C C, Li J Y, Fu X D. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice[J]. *Nature Genetics*, 2009, 41(4): 494-497.
- [89] Wang L, Wang D, Yang Z, Jiang S, Qu J N, He W, Liu Z M, Xing J J, Ma Y C, Lin Q L, Yu F. Roles of *FERONIA*-like receptor genes in regulating grain size and quality in rice[J]. *Science China Life Sciences*, 2021, 64: 294-310.
- [90] Liu E, Zeng S, Zhu S, Liu Y, Wu G C, Zhao K M, Liu X L, Liu Q M, Dong Z Y, Dang X J, Xiu H, Li D L, Hu X X, Hong D L. Favorable alleles of *GRAIN-FILLING RATE1* increase the grain-filling rate and yield of rice[J]. *Plant Physiology*, 2019, 181(3): 1207-1222.
- [91] Chen J Y, Liu S L, Siao W, Wang S J. Hormone and sugar effects on rice sucrose transporter *OsSUT1* expression in germinating embryos[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32: 749-756.
- [92] 张雅文, 包淑慧, 唐振家, 王小文, 杨芳, 张德春, 胡一兵. 蔗糖转运蛋白 *OsSUT5* 在水稻花粉发育及结实中的作用[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(16): 3369-3385.
- [92] Zhang Y W, Bao S H, Tang Z J, Wang X W, Yang F, Zhang D C, Hu Y B. Effects of sucrose transporter *OsSUT5* on pollen development and fruiting in rice [J]. *Chinese Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 54(16): 3369-3385. (in Chinese with English abstract)
- [93] Scofield G N, Hirose T, Aoki N, Furbank R T. Involvement of the sucrose transporter, *OsSUT1*, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(12): 3155-3169.
- [94] Chung P, Hsiao H H, Chen H J, Chang C W, Wang S J. Influence of temperature on the expression of the rice sucrose transporter 4 gene, *OsSUT4*, in germinating embryos and maturing pollen[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36: 217-229.
- [95] Hu Z, Tang Z J, Zhang Y M, Niu L P, Yang F, Zhang D C, Hu Y B. Rice SUT and SWEET transporters[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(20): 11198.
- [96] Li P, Wang L H, Liu H B, Yuan M. Impaired SWEET-mediated sugar transportation impacts starch metabolism in developing rice seeds[J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(1): 98-108.
- [97] Ma L, Zhang D, Miao Q, Yang J, Xuan Y H, Hu Y B. Essential role of sugar transporter *OsSWEET11* during the early stage of rice grain filling[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2017, 58(5): 863-873.
- [98] Yang J, Luo D, Yang B, Frommer W B, Eom J S. *SWEET 11* and *15* as key players in seed filling in rice[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(2): 604-615.
- [99] Sun C, Wang Y, Yang X, Tang L, Wan C M, Liu J Q, Chen C P, Zhang H S, He C C, Liu C Q, Wang Q, Zhang K, Zhang W F, Yang B, Li S C, Zhu J, Sun Y J, Li W T, Zhou W H, Wang P R, Deng X J. MATE transporter *GFD1* cooperates with sugar transporters, mediates carbohydrate partitioning and controls grain-filling duration, grain size and number in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(3): 621-634.
- [100] Durand M, Mainson D, Porchrion B, Maurousset L, Lemoine R, Pourtau N. Carbon source-sink relationship in *Arabidopsis thaliana*: The role of sucrose transporters[J]. *Planta*, 2018, 247: 587-611.
- [101] Li S F, Wei X J, Ren Y, Qiu J H, Jiao G A, Guo X P, Tang S Q, Wan J M, Hu P S. *OsBT1* encodes an ADP-glucose transporter involved in starch synthesis and compound granule formation in rice endosperm[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 40124.
- [102] Liu D R, Xu L N, Wang W, Jia S W, Jin S K, Gao J P. *OsRRM*, an RNA-binding protein, modulates sugar transport in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 605276.
- [103] Chen S Y, Wang Z Y, Cai X L. *OsRRM*, a Spen-like rice gene expressed specifically in the endosperm[J]. *Cell*

- Research*, 2007, 17(8): 713-721.
- [104] Zhu X, Liang W, Cui X, Chen M J, Yin C S, Luo Z J, Zhu J Y, Lucas W J, Wang Z Y, Zhang D B. Brassinosteroids promote development of rice pollen grains and seeds by triggering expression of Carbon Starved Anther, a MYB domain protein[J]. *The Plant Journal*, 2015, 82(4): 570-581.
- [105] Zhang H, Liang W, Yang X, Luo X, Jiang N, Ma H, Zhang D B. Carbon starved anther encodes a MYB domain protein that regulates sugar partitioning required for rice pollen development[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(10): 672-689.
- [106] She K C, Kusano H, Koizumi K, Yamakawa H, Hakata M, Imamura T, Fukuda M, Naito N, Tsurumaki Y, Yaeshima M, Tsuge T, Matsumoto K, Kudoh M, Itoh E, Kikuchi S, Kisgimoto N, Yazaki J, Ando T, Yano M, Aoyama T, Sasaki T, Satoh H, Shimada H. A novel factor *FLOURY ENDOSPERM2* is involved in regulation of rice grain size and starch quality[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(10): 3280-3294.
- [107] Zhang L, Zhao L, Lin L, Zhao L X, Liu Q Q, Wei C X. A novel mutation of *OsPPDKB*, encoding pyruvate orthophosphate dikinase, affects metabolism and structure of starch in the rice endosperm[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(8): 2268.
- [108] Zhang L, Ren Y, Lu B, Yang C Y, Feng Z M, Liu Z, Chen J, Ma W W, Wang Y, Yu X W, Wang Y L, Zhang W W, Wang Y H, Liu S J, Wu F Q, Zhang X, Guo X P, Bao Y Q, Jiang L, Wan J M. *FLOURY ENDOSPERM7* encodes a regulator of starch synthesis and amyloplast development essential for peripheral endosperm development in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(3): 633-647.
- [109] Cui Z, Wang X, Dai Y, Sharma S, Yun Q, Li Q, E Z, Chen C. Transcription factor OsNF-YC1 regulates grain size by coordinating the transcriptional activation of *OsMADS1* in *Oryza sativa* L[J]. *The Plant Journal*, 2024, 119(3): 1465-1480.
- [110] Khanday I, Yadav S R, Vijayraghavan U. Rice *LHS1/OsMADS1* controls floret meristem specification by coordinated regulation of transcription factors and hormone signaling pathways[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(4): 1970-1983.
- [111] Zhang J, Nallmilli B R, Mujahid H, Peng Z H. *OsMADS6* plays an essential role in endosperm nutrient accumulation and is subject to epigenetic regulation in rice(*Oryza sativa*)[J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(4): 604-617.
- [112] Yang X, Wu F, Lin X, Du X Q, Chong K, Gramzow L D, Schilling S S, Becker A, Theißen G, Meng Z. Live and let die-the *B_{sister}* MADS-box gene *OsMADS29* controls the degeneration of cells in maternal tissues during seed development of rice (*Oryza sativa*)[J]. *The Public Library of Science Biology*, 2012, 7(12): e51435.
- [113] Ren Y, Huang Z, Jiang H, Wang Z, Wu F S, Xiong Y, Yao J L. A heat stress responsive NAC transcription factor heterodimer plays key roles in rice grain filling[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(8): 2947-2964.
- [114] Xiong Y, Ren Y, Li W, Wu F S, Yang W J, Huang X L, Yao J L. *NF-YC12* is a key multi-functional regulator of accumulation of seed storage substances in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(15): 3765-3780.
- [115] Mao H, Sun S, Yao J, Wang C, Yu S, Xu C, Li X, Zhang Q. Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107(45): 19579-19584.
- [116] Li Y, Fan C, Xing Y, Zhang Q. Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice[J]. *Nature Genetics*, 2011, 43(12): 1266-1269.
- [117] Cao Z, Tang H, Cai Y, Zeng B, Zhao J, Tang X, Lu M, Wang H, Zhu X, Wu X, Yuan L, Wan J. Natural variation of *HTH5* from wild rice, *Oryza rufipogon* Griff., is involved in conferring high-temperature tolerance at the heading stage[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(8): 1591-1605.
- [118] Chen J Y, Zhang H W, Zhang H L, Ying J, Ma L, Zhuang J Y. Natural variation at *qHd1* affects heading date acceleration at high temperatures with pleiotropism for yield traits in rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18: 1-11.
- [119] Dai D, Chen J, Du C, Liang M, Wu M, Mou T, Zhang H, Ma L. A2-MB chromosome inversion interrupted transcription of *lax2-4* and generated pleiotropic phenotypes in rice[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41(6): 2328-2337.
- [120] Liao P F, Ouyang J X, Zhang J J, Yang L, Wang X, Peng X J, Wang D, Zhu Y L, Li S B. *OsDCL3b* affects grain yield and quality in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 2019, 99: 193-204.
- [121] Wang Y, Zhai L, Chen K, Shen C, Liang Y, Wang C, Zhao X, Shu W, Xu J. Natural sequence variations and combinations of *GNP1* and *NAL1* determine the grain number per panicle in rice[J]. *Rice*, 2020, 13: 1-15.
- [122] Chen W, Chen L, Zhang X, Yang N, Guo J H, Wang M, Ji S H, Zhao X Y, Yin P F, Cai L C, Xu J, Zhang L L, Han Y J, Xiao Y N, Xu G L, Wang Y B, Wang S H, Wu S, Yang F, Jackson D, Cheng J K, Chen S H, Sun C Q, Qin F, Tian F, Fernie A R, Li J S, Yan J B, Yang X H. Convergent selection of a WD40 protein that enhances grain yield in maize and rice[J]. *Science*, 2022, 375(6587): eabg7985.
- [123] Luo J, Liu H, Zhou T, Gu B G, Huang X H, Shang Y Y, Zhu J J, Li Y, Zhao Y, Wang Y C, Zhao Q, Wang A H, Wang Z Q, Su T, Wang Z X, Han B. *An-1* encodes a basic helix-loop-helix protein that regulates awn development, grain size, and grain number in rice[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(9): 3360-3376.
- [124] Li Y, Wu S, Huang Y, Ma X, Tan L, Liu F, Lv Q, Zhu Z, Hu M, Fu Y, Zhang K, Gu P, Xie D, Sun H, Sun C. *OsMADS17* simultaneously increases grain number and grain weight in rice[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 3098.
- [125] Huo X, Wu S, Zhu Z, Liu F, Fu Y, Cai H, Sun X, Gu P, Xie D, Tan L, Sun C. *NOG1* increases grain production in rice[J]. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 1497.
- [126] Zhang T, You J, Zhang Y, Yao W, Chen W, Duan Q, Xiao W, Ye L, Zhou Y, X S, Ling Y, He G, Li Y. *LF1* regulates the lateral organs polarity development in rice[J]. *New Phytologist*, 2021, 231(3): 1265-1277.
- [127] Sun S, Wang L, Mao H, Shao L, Li X, Xiao J, Ouyang Y, Zhang Q. A G-protein pathway determines grain size in

- rice[J]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 851.
- [128] Guo T, Chen K, Dong N Q, Shi C L, Ye W W, Gao J P, Shan J X, Lin H X. *GRAIN SIZE AND NUMBER1* negatively regulates the OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6 cascade to coordinate the trade-off between grain number per panicle and grain size in rice[J]. *The Plant Cell*, 2018, 30(4): 871-888.
- [129] Ruan B, Shang L, Zhang B, Hu J, Wang Y, Lin H, Zhang A, Liu C, Peng Y, Zhu L, Ren D, Shen L, Dong G, Zhang G, Zeng D, Guo L, Qian Q, Gao Z. Natural variation in the promoter of *TGW2* determines grain width and weight in rice[J]. *New Phytologist*, 2020, 227(2): 629-640.
- [130] Qin P, Zhang G, Hu B, Wu J, Chen W L, Ren Z J, Liu Y L, Xie J T, Yuan H, Tu B, Ma B, Wang Y P, Ye L M, Li L G, Xiang C B, Li S G. Leaf-derived ABA regulates rice seed development via a transporter-mediated and temperature-sensitive mechanism[J]. *Science Advances*, 2021, 7(3): eabc8873.
- [131] Yang Q, Zhu W, Tang X, Wu Y C, Liu G Q, Zhao D S, Liu Q Q, Zhang Y, Zhang T. Improving rice grain shape through upstream open reading frame editing-mediated translation regulation[J]. *Plant Physiology*, 2024: kiae557.
- [132] Jin J, Hua L, Zhu Z, Tan L, Zhao X, Zhang W, Liu F, Fu Y, Cai H, Sun X, Gu P, Xie D, Sun C. *GAD1* encodes a secreted peptide that regulates grain number, grain length, and awn development in rice domestication[J]. *The Plant Cell*, 2016, 28(10): 2453-2463.
- [133] Liu J, Chen J, Zheng X, Wu F Q, Lin Q, Heng Y Q, Tian P, Cheng Z J, Yu X W, Zhou K N, Zhang X, Guo X P, Wang J L, Wang H Y, Wan J M. *GW5* acts in the brassinosteroid signalling pathway to regulate grain width and weight in rice[J]. *Nature Plants*, 2017, 3(5): 1-7.
- [134] Yuan H, Xu Z, Chen W, Deng C Y, Liu Y, Yuan M, Gao P, Shi H, Tu B, Li T, Kang L Z, Ma B, Wang Y P, Wang J, Chen X W, Li S G, Qin P. *OsBSK2*, a putative brassinosteroid-signalling kinase, positively controls grain size in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(16): 5529-5542.
- [135] Li Y, Fan C, Xing Y, Peng Y, Luo L J, Bao Y, Peng B, Xie W B, Wang G W, Li X H, Xiao J H, Xu C G, He Y Q. *Chalk5* encodes a vacuolar H^+ -translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice[J]. *Nature Genetics*, 2014, 46(4): 398-404.
- [136] Wu B, Yun P, Zhou H, Xia D, Gu Y C, Li P B, Yao J L, Zhou Z Q, Chen J X, Liu R J, Cheng S Y, Zhang H, Zheng Y Y, Lou G M, Chen P L, Wan S S, Zhou M S, Li Y H, Gao G J, Zhang Q L, Li X H, Lian X M, He Y Q. Natural variation in *WHITE-CORE RATE 1* regulates redox homeostasis in rice endosperm to affect grain quality[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(5): 1912-1932.
- [137] Wang A, Jing Y, Cheng Q, Zhou H J, Wang L J, Gong W X, Kou L Q, Liu G F, Meng X B, Chen M J, Ma H Y, Shu X L, Yu H, Wu D X, Li J Y. Loss of function of *SSIIIa* and *SSIIIb* coordinately confers high RS content in cooked rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2023, 120(19): e2220622120.
- [138] Wu Y, Zhao Y, Yu J, Wu C C, Wang Q, Liu X Y, Gao X H, Wu K, Fu X D, Liu Q. Heterotrimeric G protein γ subunit *DEP1* synergistically regulates grain quality and yield by modulating the TTP (TON1-TRM-PP2A) complex in rice[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2023, 50(7): 528-531.
- [139] Fang L, Ma L, Zhao S, Cao R J, Jiao G A, Hu P S, Wei X J. *Alanine aminotransferase (OsAlaAT1)* modulates nitrogen utilization, grain yield, and quality in rice[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(5):510-513.
- [140] Zhai L, Yan A, Shao K, Wang S, Wang Y, Chen Z H, Xu J L. *Large Vascular Bundle Phloem Area4* enhances grain yield and quality in rice via source-sink-flow[J]. *Plant Physiology*, 2023, 191(1): 317-334.
- [141] Wang Z, Wei K, Xiong M, Wang J D, Zhang C Q, Fan X L, Huang L C, Zhao D S, Liu Q Q, Li Q F. *Glucan, Water-Dikinase1(GWD1)*, an ideal biotechnological target for potential improving yield and quality in rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(12): 2606-2618.
- [142] Zhai L Y, Wang F, Yan A, Liang C W, Wang S, Wang Y, Xu J L. Pleiotropic effect of *GNP1* underlying grain number per panicle on sink, source and flow in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 933.
- [143] Yang J, Kim S R, Lee S K, Choi H, Jeon J S, An G. *Alanine aminotransferase1 (OsAlaAT1)* plays an essential role in the regulation of starch storage in rice endosperm[J]. *Plant Science*, 2015, 240: 79-89.
- [144] Fan F, Liu M, Li N, Guo Y, Yuan H R, Si F F, Cheng M X, Chen G L, Cai M, Li N W, Zhang Y X, Yu Y, Pi L M, Yang H C, Yang F, Wang K, Li S Q. Gain-of-function allele of *HPY1* coordinates source and sink to increase grain yield in rice[J]. *Science Bulletin*, 2023, 68(19): 2155-2159.