

水稻源流库形成与调控及其影响因素研究进展

倪晨^{1,2,3} 张家豪^{1,2,3} 朱昌进^{1,2,3} 徐继伟^{1,2,3} 胡秋倩^{1,4} 霍中洋^{1,2,3} 戴其根^{1,2,3}
许轲^{1,2,3} 李国辉^{1,2,3,*}

(¹江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室, 扬州大学 农学院, 江苏 扬州 225009; ²扬州大学 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009; ³扬州大学 水稻产业工程技术研究院, 江苏 扬州 225009; ⁴扬州市职业大学 园林园艺学院, 江苏 扬州 225009; *通信作者, email: lgh@yzu.edu.cn)

Research Progress on the Formation and Regulation of Rice Source, Flow and Sink and Their Influencing Factors

NI Chen^{1,2,3}, ZHANG Jiahao^{1,2,3}, ZHU Changjin^{1,2,3}, XU Jiwei^{1,2,3}, HU Qiuqian^{1,4}, HUO Zhongyang^{1,2,3},
DAI Qigen^{1,2,3}, XU Ke^{1,2,3}, LI Guohui^{1,2,3,*}

(¹Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology, Agricultural College, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; ²Jiangsu Co-innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; ³Research Institute of Rice Industrial Engineering Technology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; ⁴College of Landscape and Horticulture, Yangzhou Polytechnic University, Yangzhou 225009, China; *Corresponding author, email: lgh@yzu.cn)

Abstract: The formation of rice yield depends on the photosynthetic production capacity of the source organ (leaves), the storage capacity of assimilates in the sink organ (grains), the transport capacity of the flow (vascular bundle system), and the coordination of these three traits. Its regulation is influenced by both intrinsic and environmental factors. In recent years, with the innovation of physiological, biochemical, genetic, and molecular biology research methods, researchers have gradually revealed the molecular regulatory and interaction mechanisms underlying rice source organ development, sink capacity construction, and assimilate transport, as well as their response mechanisms to environmental and cultivation factors. This manuscript focuses on the physiological and molecular mechanisms of the formation and regulation of the source-flow-sink system and explores the synergistic regulatory effects of environmental factors, hormone signal transduction, and cultivation techniques on this system and yield formation. Finally, several research directions are proposed to improve rice yield by optimizing the source-flow-sink relationship through strategies such as genetic modification, mining and functional analysis of key genes and proteins, investigation of hormone interaction mechanisms, and dynamic coordination network analysis of the source-flow-sink system.

Keywords: source-flow-sink; assimilate allocation; phloem loading and unloading; regulatory mechanisms; rice

摘 要: 水稻产量形成依赖于源器官(叶)的光合生产能力、库器官(籽粒)的同化产物储存能力和流(维管束系统)的转运能力以及三者的协调, 其调控受内在与环境因子的共同作用。近年来, 随着生理生化、遗传和分子生物学研究手段的革新, 研究者已逐步揭示水稻源器官发育、库容量构建及同化物转运的分子调控和互作机制及其对环境及栽培因素的响应机理。本文重点综述了源-流-库系统的形成及调控的生理和分子机理, 总结了环境因子、激素信号转导和栽培技术对源-流-库的协同调控作用及产量形成的影响。最后指出了通过遗传改造、重要基因和蛋白挖掘及功能解析、激素互作机制和源-流-库动态协调网络解析等策略优化源流库关系来提高水稻产量的研究方向。

关键词: 源-流-库; 同化物分配; 韧皮部装载-卸载; 调控机理; 水稻

水稻源器官(叶)通过光合作用生成大量的碳同化物, 经过流(维管束系统)的转运和分配, 储存于库器官(籽粒), 从而形成产量。水稻高产的实现依赖于高效的光合作用源、高效的物质运输

收稿日期: 2024-11-29; 修改稿收到日期: 2025-02-21。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(32272200); 江苏省重点研发计划资助项目(BE2021361); 江苏省研究生科研与实践创新计划资助项目(KYCX24_3791); 江苏省碳达峰碳中和科技创新专项资金资助项目(BE2022425); 江苏省基础研究计划自然科学基金面上项目(BK20241855); 扬州市自然科学基金-青年科学基金资助项目(YZ2023163); 江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

流以及强大的储存库,并通过协调的源-流-库活动而提高^[1-2],如较高的叶片光合速率和合理的冠层结构(直立且厚的叶片、高比叶重、低冠层消光系数等),能保证较高的干物质生产;良好的维管束发育能增强同化物的转运^[3-4];茎鞘中同化物再转运和蔗糖高效地卸载到籽粒中都是增加产量所必需的^[5-6]。水稻源-流-库关系不协调会导致碳同化物分配异常,造成产量潜力难以发挥和产量降低。因此,深入理解水稻源-流-库形成及其协同调控机理,对于揭示产量形成的生理基础、优化栽培管理策略以及培育高产高效品种具有重要的理论和实践意义。

1 源器官的形成与调控

1.1 叶片生长发育对源光合生产的影响

水稻叶片的生长发育状态决定源的强弱,并受基因、激素水平和环境共同调控^[7]。叶片的形态是决定水稻生长发育、灌浆结实和产量的关键因素,主要包括叶面积、叶厚和叶卷曲度等性状。前人已克隆出叶片形态发育基因 *wll*,该基因可通过增加水稻叶宽提高叶片光合有效面积,从而增强源光合产物的合成^[8]。还有一些基因,如 *Roc5*、*ACLI*、*SRL1* 等的表达控制叶片的卷曲和中脉形成,调控叶片光合作用效率和光合产物输出^[9-11]。叶片发育过程中,赤霉素(GA)水平与叶片中细胞大小和细胞数量相关,高赤霉素水平导致其叶长增加,这依赖于 GA 介导的 *OsGRF7* 和 *OsGRF8* 转录因子的表达,扩大了叶基部具有细胞分裂活性的区域,从而形成了更长的分裂区和更高的细胞生产率,导致水稻叶片变大^[12]。因此,基因表达和植物激素水平可以通过调控叶片生长发育和形态从而增加叶源光合产物的生产,进而提高产量。

叶片衰老是叶片发育的最后阶段,这一过程伴随叶绿素降解、叶片变黄以及光合基因表达和酶活的下降,这些变化导致光合效率下降进而减少光合产物的积累,最终影响籽粒的充实和产量形成;而延迟衰老,即“迟绿”能提高冠层截光率和/或辐射利用效率^[13]。叶片衰老过程伴随着生物大分子的降解和基因表达的剧烈变化,受到植物激素,如脱落酸(ABA)的严格调控^[14]。*NAC* (*NAM/ATAF1/2/CUC2*)在植物生长发育中具有重要的调控作用,水稻中有 149 个 *NAC* 基因,其中一些 *NAC* 是叶片衰老过程中的关键调节因子,如 *OsNAP*、*OsNAC2* 以及 *ONAC106* 等均参与 ABA

介导的叶片衰老调控过程^[15-17]。*Sakuraba* 等^[18]报道 *ONAC054* 通过激活 ABA 信号相关基因 *OsABI5* 和衰老相关基因 *NYC1*,在水稻叶片衰老过程中发挥关键作用。最近一项研究发现水稻 *OsLG3* 转录因子通过下调 *OsABF4* 表达抑制 ABA 信号转导,并通过上调 *OsCATC* 表达增强过氧化氢酶的活性,降低了活性氧的积累,延迟了叶片衰老过程^[19]。叶绿素降解是叶片衰老起始的标志,研究发现 ABA 上调 *ONAC016* 的表达,后者通过直接结合 *OsNAP* 的启动子区域来上调该基因的表达,参与叶绿素降解,促进水稻叶片衰老^[20]。通过基因表达调控抑制叶绿素降解或在生产上推迟氮肥的施用等途径可以延缓叶片衰老,对水稻产量的提高具有积极作用^[21-22]。因此,水稻叶片衰老由内外因素共同决定,深入解析这些因素对叶片衰老的调控作用机理,对延缓叶片衰老,增加叶片同化物的合成和输出,对提高水稻产量具有现实意义。

1.2 光合作用对源光合生产的影响

光合作用为水稻生长和产量形成提供能量和物质基础。光照的拦截量和光合能量转换效率决定了入射太阳辐射的利用率,一定程度决定了源的强度,显著影响生物量积累和产量^[23]。水稻的株型结构对提高光照拦截有重要影响,理想株型中,适度卷曲且直立的叶片能减小叶披垂度,增大受光面积,降低光反射率,增加透光度并改善下部叶片受光条件,有利于维持较低冠层叶片的高光合碳同化,提高植株整体光合能力和同化物转运能力,增加水稻干物质积累,实现高产^[24-25]。叶倾角是反映株型的重要性状,植物激素油菜素甾醇(BR)和生长素(IAA)对叶倾角具有重要调节作用,*OsIAA6* 通过 *OsIAA6-OsARF1* 模块抑制生长素信号,同时 *OsIAA6* 作为 *OsBZR1* 的下游靶基因参与了 BR 信号协同调控叶枕部位近轴面细胞伸长,从而调节水稻叶倾角^[26]。冠层光合速率是作物能否获得高产的重要评判标准^[27],较高的花前冠层光合速率能产生更强的光合同化作用,使节间和鞘的营养器官有更多的光合同化物储备,能使更多的干物质重新动员到发育的穗(花前)和籽粒(花后)中,从而提高产量^[28]。

光合作用效率通常低于 1%,存在显著提升空间,提高光合效率是增加源光合生产并进一步提高作物产量的重要策略之一,光合作用包括光反应和暗反应两个主要阶段,优化光反应和暗反应是提高光合效率的重要途径^[29-30]。优化光反应的

途径包括冠层设计、吸收光谱扩展和电子传递链优化等,如微垄作技术使垄上叶夹角平展、垄沟叶夹角紧凑,有利于增加光能截获,提高了叶片净光合速率^[31];通过基因工程引入新型叶绿素(叶绿素 d、叶绿素 f)扩展叶片的光谱吸收范围,尤其是对远红光的吸收能力,可使光吸收增加约 20%^[29, 32]。此外,提高光合电子传递链细胞色素 b6f 中的 Rieske 铁硫蛋白表达,可以提高叶片光合速率^[33]。优化光合作用暗反应的途径包括创建光呼吸旁路、提高 Rubisco 活性和改善卡尔文循环等,如在水稻中,过表达乙醇酸氧化酶、草酸氧化酶及过氧化氢酶,构建光呼吸支路,可以实现光合速率、生物量及产量的增加,尤其在早稻中,这条通路的效果更加明显^[34]。作为光合作用暗反应中的关键酶,二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)负责碳固定,其含量增加 20%能使作物(如水稻、玉米、高粱和甘蔗等)冠层光合作用提高 8.6%~14.4%,并显著提高单产^[35]。此外,在杂交稻中表达高粱 Rubisco 小亚基替代水稻 Rubisco 小亚基可以提高 Rubisco 酶催化效率^[36]。因此,优化 Rubisco 酶是提高光合效率的有效途径。将 C3 作物改造成为 C4 作物也是提高光合效率的重要途径,在过去的几十年里,科学家们试图在 C3 植物中建立 C4 光合作途径,这需要明确 C3 植物和 C4 植物的基因表达差异。在水稻中,目前已经将 C4 代谢相关的酶过量表达,但是没有实现 C4 代谢流^[37]。最近一项研究开发了单细胞 RNA 测序技术,创建了 C3 作物水稻和 C4 作物高粱光合作用的基因打开和关闭位置的差异图谱,破译了 C3 与 C4 之间的差异密码, C3 光合作用只在叶肉细胞中进行,而在叶肉细胞中,光合作用所需蛋白质的编码基因是在 DNA 顺式调控元件的控制下表达的,这些 DNA 调控区与叶肉细胞特有的转录因子结合,相邻的维管束鞘细胞不表达光合作用基因,但它们表达 DOF 转录因子,光合作用基因获得了与维管束鞘细胞特异性 DOF 结合的顺式调控元件,从而使基因能够在这些细胞中表达^[38]。未来通过基因编辑方式改造水稻光合作用基因来改善光合作用,可将水稻从 C3 植物改造为 C4 植物,提高叶片光合效率,从而大幅提高水稻单产。

2 流的形成与调控

2.1 维管束对流的影响

由木质部和韧皮部组成的维管束是流的通

道,将叶片的光合产物运输到籽粒中。穗颈节维管束是源器官连接穗部的唯一通道,其结构特征与结实率、籽粒充实度和产量密切相关^[39]。在水稻穗颈维管束特征及其与非结构性碳水化合物(NSC)转运和产量关系的研究中发现,维管束数量与产量显著正相关,维管束数量多有利于茎鞘 NSC 向籽粒转运,并且增施氮肥能增加大、小维管束的数量以及横截面积和韧皮部面积^[40]。穗颈节间茎秆越粗,茎壁越厚,其维管束数目越多,维管束面积越大,而维管束数目、韧皮部面积与单穗重和谷粒充实率正相关^[41]。研究人员通过全基因组关联分析和候选基因挖掘发现籼稻亚群的穗颈大维管束数显著多于粳稻,而小维管束数在籼粳稻间无显著差异,并克隆到了一个控制水稻穗颈大维管束韧皮部面积性状的基因 *LVP44*,该基因的突变体与对照相比,穗颈大维管束韧皮部面积(约 12.7%)、每穗总粒数(约 17.2%)、每穗实粒数(约 22.5%)以及叶面积和抽穗期茎鞘非结构性碳水化合物的含量显著增加,源、库、流性状的协同提高,增加了水稻产量^[42]。因此,改良维管束性状有利于提高同化物向籽粒转运的效率,最终实现产量的提升。

2.2 同化物韧皮部转运与调控

光合产物(主要是蔗糖)从源到库通过维管束韧皮部长距离运输^[43],韧皮部转运过程包括蔗糖从薄壁细胞转移至韧皮部筛管的装载过程,接着蔗糖进入一个连续的韧皮部网络进行长距离运输,最终卸载到籽粒中^[44](图 1)。

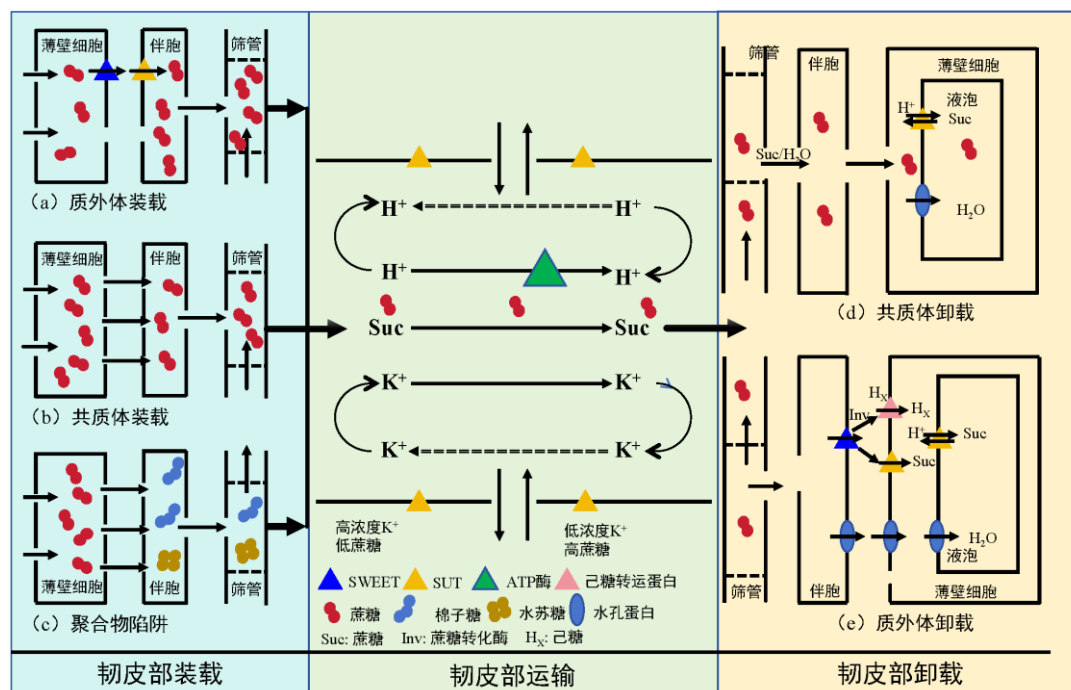
韧皮部装载是蔗糖从薄壁细胞转移至韧皮部筛管的过程,叶片中装载发生在含有筛分子-伴生细胞复合体(sieve element companion cell, SE-CC)较多的次生脉附近,韧皮部装载是同化物长距离转运的起点,韧皮部装载效率决定了同化物的转运效率与产量形成^[45-47]。目前植物体内韧皮部装载途径主要有共质体、质外体途径和聚合物陷阱途径三种。共质体装载利用蔗糖浓度梯度产生的压力差,通过胞间连丝进行被动运输,不消耗能量^[48]。聚合物陷阱途径则是利用伴胞合成棉子糖和水苏糖维持叶片与源端韧皮部蔗糖浓度差,需要能量,随后棉子糖和水苏糖通过大胞间连丝顺浓度梯度进入韧皮部筛管,属于特殊的共质体运输方式^[45]。质外体装载中,蔗糖在 SWEET 蛋白(sugars will eventually be exported transporters)的协助下跨膜转运到细胞间隙,再由蔗糖转运蛋白 SUT (sucrose transporter)转运至筛管-伴胞复合体完成装载^[49]。由于在水稻

韧皮部汁液未检测出聚合物陷阱途径的中间产物的存在,所以排除该途径的可能^[50]。研究发现,水稻的筛管伴胞与叶肉薄壁细胞之间存在稀疏分布的胞间连丝,但荧光染料示踪表明,只能在质体中运输的羧基荧光素二醋酸酯(CFDA)并没有在水稻剑叶中的韧皮部与周围的薄壁细胞之间自由移动,说明水稻韧皮部装载中共质体装载途径受到限制,表明胞间连丝运输不是唯一途径^[6]。目前的研究也表明水稻叶片韧皮部装载是强烈依赖质外体途径^[51]。SWEET 和 SUT 是质外体装载途径所必需的载体,韧皮部薄壁细胞中的蔗糖通过 SWEETs 从细胞质中输出到质外体/细胞壁空间,然后被蔗糖/H⁺转运体(SUTs)主动从外质体中吸收^[52]。水稻中共有 21 个 SWEET 和 5 个 SUT 基因^[53],目前仅有少数基因如 *OsSUT1*、*OsSUT3*、*OsSWEET11* 等在水稻叶片的韧皮部装载中发挥作用得到证实^[43, 54-56]。敲除 *OsSUT1* 后,水稻营养生长未发生显著变化,但籽粒淀粉积累量减少,结实率下降^[57]。最近一项研究揭示了生长素信号级联反应能调控蔗糖转运子 *OsSUT1* 的表达,*OsARF18* 通过直接结合生长素反应元件或糖响应元件抑制 *OsSUT1* 的表达,从而调控蔗糖从源到库的运输^[58]。此外,研究发现, *OsDOF11* 可以通过直接结合 *OsSUT1*、*OsSWEET11* 和 *OsSWEET14* 的启动子区域来调节其表达水平进而调控质外体装载和蔗糖转运^[53]。这些研究结果表明,质外体装载途径中的关键基因在水稻的同化物运输和分配中起着至关重要的作用,通过调控这些基因的表达可以实现水稻的产量增加。

韧皮部的运输并不是一个封闭的管路,而是一个不断泄露和再吸收的过程,蔗糖在韧皮部中长距离运输的动力依靠压力流动理论解释^[43, 59]。在源叶中,蔗糖和氨基酸等溶质在筛管内积累,产生高渗透压,吸引木质部中的水分进入筛管,增加细胞的静水压力;在库组织中,溶质从筛管移至薄壁细胞,水分回流至木质部,降低筛管压力,这种源库间的压力差促使溶液沿压力梯度流动,将蔗糖等溶质输送至库中^[60]。筛管的结构特征尤其是筛板孔型形态特征是影响韧皮部运输的重要因素,Stanfield 等发现筛板孔面积越大,通过筛板孔的液流速率越高,且通过椭圆形筛板孔的液流速率为相同面积圆形筛板孔的 72%~81%^[61]。K⁺作为渗透离子,在韧皮部含量很高(50~150 mmol/L),它在韧皮部的循环可以作为“K⁺电池”驱动蔗糖转运蛋白将输送过程中泄漏的糖重新装回

筛管中^[62],而 *OsSUT1* 蛋白是这一过程的关键参与者^[43](图 1)。在缺钾条件下,蔗糖转运蛋白突变体(*sut1*)光合叶片中的碳输出大幅减少,仅为野生型水平的 4%,但通过提高韧皮部对 K⁺的装载,维持了韧皮部压力,其韧皮部流速可以达到野生型的 50%~75%^[62]。这表明 K⁺的含量对韧皮部流速具有显著影响。

同化物(蔗糖)经过韧皮部进行长距离运输最终到达库端,籽粒背侧维管束是蔗糖卸载的唯一通道,蔗糖依次经过薄壁细胞和珠心突起,随后进入籽粒背部的糊粉层,最终抵达胚乳细胞,背侧维管束的发育状态控制糖的运输和卸载,影响强弱势粒胚乳的发育^[63]。研究发现, *GFD1* 在茎维管束和籽粒背部维管束等物质转运的关键组织中高表达,与 *OsSWEET4* 和 *OsSUT2* 相互作用协同调节每穗粒数,显著影响水稻产量^[64]。韧皮部卸载有共质体和质外体两种途径,共质体卸载是通过相连细胞间的胞间连丝进行转运,胞间连丝的结构数量、传导能力以及超微结构与植物种类、组织类型及其发育阶段有关^[65]。27 kDa 的绿色荧光蛋白(GFP)可以通过胞间连丝卸载到库组织^[66],表明胞间连丝对大分子具有较高的通透性,可以允许较大的分子通过,同时不受限制地卸载小分子。在质外体卸载途径中,蔗糖转运主要由两个蔗糖转运蛋白家族介导: SWEET 和 SUT,除此之外,也可以通过细胞壁转化酶(CWI)将库组织中卸载的蔗糖水解成葡萄糖和果糖,随后由膜结合单糖转运蛋白摄取^[67]。抑制水稻籽粒 *OsSUT1*、*OsCIN2* 和单糖转运蛋白(MST)基因 *OsMSTs* 等的表达导致粒重和结实率下降,这表明 SUT、CWI 和 MST 共同协调蔗糖的卸载过程^[68-69]。*OsSWEET11*、*14* 和 *15* 蔗糖转运蛋白也参与了同化物向种子的卸载,单敲除这些基因后,突变体(*ossweet11*、*14* 和 *15*)表现出籽粒灌浆异常,粒重和淀粉含量降低,而 *OsSWEET11* 和 *15* 双敲除突变体由于种子中蔗糖转运受损,胚乳发育和籽粒灌浆所受的影响要严重得多,表明它们在韧皮部卸载和籽粒灌浆中的冗余作用^[70-71]。水稻的胚和胚乳与种皮中的韧皮部是共质分离的,因此,蔗糖进入胚和胚乳都是通过质外体途径^[72]。研究发现, *OsSUT1* 的表达量在抽穗后 10 d 达到峰值,加速了蔗糖向颖果的输入^[73]。Li 等^[74]观察到抽穗后 7 d 左右 SUT 和 CWI 表达和较高的 CWI 活性,这也证实了在水稻颖果发育早期存在质外体卸载,水稻颖果在发育后期是否向共质体卸载的

图1 水稻韧皮部转运途径^[45, 75]Fig. 1. Phloem transport pathway in rice^[45, 75]

转变仍需要进一步的研究。

3 库器官的形成与调控

3.1 种子发育对库的影响

水稻种子发育可分为四个阶段：阶段 I 形态建成(0–10 DAF)、阶段 II 胚体增大(11–20 DAF)、阶段 III 胚乳灌浆(21–30 DAF)和阶段 IV 籽粒成熟(31 DAF–成熟)，T6P-SnRK1 信号通路在发育阶段转变中具有关键的调节作用^[76]。从韧皮部卸载的蔗糖被分解成单糖，糖类进入库器官可能由 H^+ /单糖共转运蛋白介导，细胞内高葡萄糖/蔗糖比例似乎是调控有丝分裂活动并维持其进行的关键因素，这一比例有助于诱导和维持有丝分裂活动，因此，决定了发育的种子大小^[77]。植物激素在种子发育各阶段和库的填充过程中发挥着关键作用。最近研究发现，*OsSH11* 可直接结合 *OsYUCCAs*、*D11* 和 *OsNAC2* 的启动子并激活其表达，调控 IAA，BR 和 ABA 生物合成和响应，整合多种植物激素途径协同调控水稻籽粒发育，在种子胚乳发育阶段，ABA 合成基因，如 *YUCCA1* 与 *OsYUC9*、*D11* 表达水平上升，而这些基因的突变会导致库填充缺陷和胚乳蛋白；细胞分裂素(CTK)在胚乳发育早期急剧上升，随后下降，并且外施 CTK 可以促进胚乳细胞分裂和谷物填充^[78]。在种

子发育的灌浆阶段，CWI 通常活性较低，但这种酶在碳水化合物代谢的第一步也就是蔗糖转化成单糖的过程中发生着重要作用，因此，会影响籽粒灌浆过程^[77]。水稻种子发育中多维度、多尺度、多层级的互作关系赋予其过程的复杂性，目前种子发育过程中的互作机制已成为研究热点，它们对籽粒发育的调控机制仍需深入研究。

3.2 库活力对库的影响

库活力是库器官吸收和利用同化物的能力，直接影响了水稻生长和发育。叶片等源器官的同化物以蔗糖为主要形式经韧皮部运输到籽粒，之后在一系列酶作用下形成淀粉，其中转化酶(invertase, INV)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SuS)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(adenosine diphosphate glucose pyrophosphorylase, AGP)、淀粉合成酶(starch synthase, StS)、淀粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)和淀粉脱支酶(starch debranching enzyme, DBE)等酶在蔗糖卸载以及蔗糖向淀粉转化过程中起着重要的作用^[79]，这些酶活性反映库活力，调控库同化物高效利用，从而影响籽粒灌浆和产量^[2]。植物激素对这些反应库活力的酶活性具有重要调控作用，IAA 通过增强 SuS、AGP、StS 和 SBE 等淀粉合成过程的关键酶活性来促进籽粒灌浆^[80]，在库形成期可以提高籽粒物质转运率、结实率从而提高产量^[81]。低浓度

的 ABA 和 PAS 在籽粒灌浆初期通过增强籽粒中 SuS 和 AGP 活性,从而提高库活,进而提高水稻的结实率和产量^[82-83];而灌浆后期高浓度的 ABA 却抑制了同化物的转运和籽粒灌浆^[84]。库器官中除了淀粉等主要形式的同化物,蛋白质也是重要的储存有机物。从韧皮部卸载的氨基酸通过扩散或者氨基酸/H⁺共转运蛋白进入库器官,在水稻籽粒灌浆过程中,籽粒中谷氨酰胺合成酶(GS)、谷草转氨酶(GOT)和谷丙转氨酶(GPT)活性均在灌浆前期较高,之后逐渐降低^[85],并且结实期籽粒 GOT 活性和 GPT 活性与蛋白质和氨基酸含量均极显著正相关^[86]。研究发现,总蛋白质含量受发育籽粒的氮供应的强烈调节^[87]。这些结果表明,库蛋白质的形成受库活性的限制,较高的库活力有利于库器官蛋白质合成并受到氮的调控。因此,库活不仅对产量有很大影响,对稻米品质同样很重要。

4 源流库关系的协调机制

源-库-流互相依存又存在反馈调节,源库关系不畅会导致碳同化物分配失衡,产量和品质下降,通过“增源、扩库、畅流”有望释放 40%~60%的增产潜力^[88]。Sun 等^[64]克隆到 MATE 转运蛋白基因 *GFDI*,其编码蛋白与糖转运蛋白 OsSUT2 和 OsSWEET4 互作介导碳水化合物的转运和分配,从而控制水稻灌浆期、籽粒大小和穗粒数等重要农艺性状,显著影响水稻产量,为水稻高产育种从碳水化合物的源-库分配角度提供了新思路。Fan 等^[89]发现了一个高度保守的高产基因 *HPY1*,通过直接结合 Rubisco 小亚基编码基因 *RbcS2*、*RbcS3* 和 *RbcS4*,以及调控籽粒大小基因 *CCP1* 和 *FLO2*,上调其表达,从而提高水稻光合速率、生物量、种子大小和籽粒产量,从分子水平解析了水稻源-库协调的作用机制。近年来,智能育种策略为水稻源-库关系条件提供了新的技术方案,Luo 等^[88]将热响应元件 HSE 精准敲入水稻 *GIF1* 基因的启动子靶向区,通过提高株高和生物量积累,增加穗粒数、结实率和收获指数,优化了源-库关系,使水稻增产 7~13%,在高温逆境下可挽回 41%的产量损失。维管束韧皮部面积是重要的流性状,水稻中过表达 *LVP44* 能显著增加穗颈大维管束韧皮部面积,增产 7.6~9.6%,同时改善稻米品质^[42]。因此,协调水稻碳水化合物的同化(源/叶片)、运输(流/茎秆)和存储(库/籽粒)平衡对进一步提高产量具有重要意义,随着研究的深

入,源流库协调的分子机制将不断被揭示。

5 源流库的影响因素

源库相互作用调节水稻的生长发育过程和产量形成,受到光照、温度、二氧化碳、水分、氮肥、激素和农艺措施等因素的影响。

5.1 光照

在不同生育期遮光均会降低水稻结实率和千粒重,最终导致产量显著降低,水稻营养期遭受严重的弱光胁迫,会造成碳源匮乏,引起植株死亡^[90];水稻幼穗分化期如没有足够的光强,将影响营养物质的积累,导致枝梗分化速度减缓、颖花退化数增加,影响同化物向库器官转运^[91];水稻抽穗后遮阴 30 d 显著降低了籽粒灌浆速率、粒重和穗部干质量,导致产量下降^[92]。一方面,光照不足阻碍水稻颖花授粉受精、柱头外露和花药开裂,降低花粉活性,导致结实率大幅度下降^[93];另一方面,光照不足会降低叶片中碳和氮代谢相关酶的活性、抗氧化系统,从而减少干物质和氮的积累,最终导致产量下降^[94]。此外,光照不足会降低胞间连丝密度,蔗糖从高浓度向低浓度的地方缓慢运输,并在叶肉细胞中积累,导致光合作用的反馈抑制,从而导致转移到穗部的碳同化物减少和产量下降^[95]。因此,确保水稻各个生长阶段获得充足的光照,不仅有利于光合产物的合成,还能促进源库之间有效的流通以及同化物在库中的积累,从而增加产量。近些年来随着空气微粒的增加,太阳光的反射比例增加而照射至地面的光逐渐减少,导致光照强度降低的现象称为全球暗化,光照强度的降低不仅会阻碍叶片光合作用并导致总碳源供应能力的降低,同时粒重等产量构成因素等也受到影响,这表明源库失衡是全球变暗对产量影响的关键因素^[96]。

5.2 温度

直接参与光合作用的酶的热不稳定性是水稻在高温下光合抑制的主要原因,高温下 Rubisco 的降解会阻碍光系统 II 的功能,降低电子传递速率,极端高温还会改变膜的流动性,损伤叶绿体类囊体膜结构,进一步抑制光捕获,导致净光合速率降低,减少源的光合生产^[97-98]。同时,高温还增加呼吸和光呼吸速率,并影响生殖发育^[99-100],从而改变源和库之间动态平衡。高温胁迫时茎中的 NSC 的再分配能补偿光合生产的减少,但高温胁迫也会降低茎 NSC 转运效率,进一步降低产量^[98, 101]。虽然

目前温度对韧皮部装载的机理还不清楚,但高温胁迫下胼胝质大量产生并在筛管中沉积造成共质体运输受阻^[102];而当低温胁迫下叶片胞间连丝会出现关闭的现象,维管束鞘和维管薄壁细胞间的胞间连丝也会因胼胝质堵塞而关闭^[103]。此外,高温还会抑制维管束数目、木质部导管大小和束间纤维次生壁增厚,从而阻碍同化物运输^[104],还造成小花败育减少库对同化物的需求,限制同化物从茎到籽粒的分配^[105]。这些结果都表明温度会影响同化物的运输,高温或低温都会导致流的运输不畅。温度也是影响库活力的重要因素,水稻在遭遇极端高温时发生库限制,导致源库不平衡,造成生物量异常分配,降低产量^[106]。高温胁迫还会影响胚乳中淀粉合成关键酶活性,如 AGP、StS 和 SBE,显著降低籽粒中转化酶活性,从而减少蔗糖向己糖的转化及胚乳中淀粉的合成^[107-108]。水稻颖花对外界温度非常敏感,高温会造成花药发育异常,包括花药壁层紊乱、增大和破裂,小孢子降解、形状不规则,绒毡层降解延迟,小孢子减少,花粉粒异常和败育,从而降低结实率和产量^[109]。温度过低也会影响水稻生殖发育和产量,低温条件下,水稻的抽穗程度、花药开裂系数和可育花粉率显著下降,导致结实率和籽粒产量降低,开花的临界最低日温为 18.5℃~22℃,安全花药开裂的临界最低日温为 19.9℃~22.3℃,安全受精临界最低日平均温度为 19.1℃~21.7℃^[110]。因此,水稻生产上需根据当地温度条件选择适宜种植时间以保障水稻安全生产。

5.3 二氧化碳

CO₂ 是光合作用的关键底物之一,当前大气 CO₂ 浓度远低于 C3 植物光合作用的 CO₂ 浓度饱和点,大气 CO₂ 浓度升高将直接影响水稻光合生产能力进而影响碳源的生成。根据联合国政府气候变化委员会(IPCC)的报道,地球大气 CO₂ 浓度已从工业革命时期约 280 μmol/mol 上升至目前约 424 μmol/mol,而且上升速度依然在增加^[111]。大气 CO₂ 浓度升高将提升水稻光合速率,增加干物质合成,有利于产量的提高^[112]。Long 等^[113]研究指出大气 CO₂ 浓度升高至 550 μmol/mol,理论上应使 C3 作物净光合速率增加 38%,但实际结果只增加了 20%。这表明当前大田作物群体源库关系可能未与大气 CO₂ 浓度升高匹配,使得作物响应没有达到理想水平。Ainsworth^[114]整合分析结果表明,大气浓度从 365 μmol/mol 升高至 627 μmol/mol 可使气孔导度平均下降 25%,导致光合速率下降;

邵在胜研究表明,大气 CO₂ 浓度升高使杂交籼稻叶片气孔导度在拔节和抽穗期降低^[115]。因此,长期处于高浓度 CO₂ 条件下,不利于水稻光合能力提高。Fabre 等^[116]选用不同源库比水稻品种进行气室盆栽实验,结果表明,在 CO₂ 浓度升高条件下,低源库比水稻品种净光合速率的提升大于高源库比品种。Liu 等^[117]最新研究发现携带籼稻 *DNR1* 水稻在大气 CO₂ 浓度升高条件下产量增幅达到 22.8%~32.3%,但携带粳稻 *DNR1* 产量仅增 3.6%~11.1%,这表明籼稻和粳稻对大气 CO₂ 浓度响应差异与 *DNR1* 的亚种间变异有关,携带籼稻 *DNR1* 的水稻品种在大气 CO₂ 浓度升高下产量提升更明显。因此,在大气 CO₂ 浓度不断升高的背景下,开发新的种质资源,挖掘重要基因改良水稻使其适应大气 CO₂ 浓度,进而提高光合能力是增加产量的重要途径。

5.4 水分

水稻作为生态型需水作物,其生长过程中对水分的需求非常敏感,合理的水分管理能够有效地调控源库关系。干湿交替灌溉是一项高效的节水灌溉技术,通过干湿交替灌溉可以显著提高叶片的气孔开度,增加 CO₂ 的供应从而提高光合效率增加源的形成。此外,采用轻干湿交替灌溉可以提高叶片抗氧化能力和激素含量增加光合速率,增加根系吸收能力和茎鞘 NSC 积累从而提高籽粒灌浆的同化物供应能力^[117]。抽穗前适度的干湿交替有利于促进花前茎鞘 NSC 积累以及向穗部转运^[118]。灌浆结实期轻干-湿交替灌溉可以增加籽粒 SuS、AGP、StS、SBE 活性,但重干湿交替结果相反^[119]。同时干湿交替灌溉可以促进穗部的发育,增加穗粒数和千粒重从而通过提高库容来增加产量^[120]。水分胁迫参与碳水化合物向库器官转运和分配的调控,比如在花后适度的水分胁迫也可以增加籽粒蔗糖合成酶(SuS 分解方向)、AGP、StS 和 SBE 的基因表达和酶活性,从而增加籽粒库活性,促进碳从源向库的迁移,促进籽粒的充实,提高产量^[121]。在灌浆中、后期适度水分胁迫增强了弱势粒库活,促进了茎鞘 NSC 向弱势粒的再分配,增加库容和产量^[122]。这些研究表明抽穗前轻干湿交替可以促进源的形成,灌浆中后期适度水分胁迫能够调控库活,从而有效提高水稻产量。因此,灌浆中后期控制土壤干旱促进植株衰老,从而增加茎部预储碳向籽粒的再转移。

5.5 氮肥

氮是水稻生长过程中最重要的营养元素之

一, 氮肥的调控对水稻植株源库关系影响显著。当水稻营养生长期氮肥供应不足, 叶面积指数下降, 源器官同化物积累受到抑制, 从而导致库器官形成时受到源的限制^[123]。然而, 当氮肥全部作为基肥施用, 会导致前期生长过于旺盛, 进入穗分化阶段后, 植株内的氮含量下降, 这限制了源和库的充分扩张, 最终导致产量不高, 相比之下, 采用中度和重度氮肥后移处理的模式, 水稻在生长前期的氮素吸收和生长速度较慢, 但在穗分化后显著增加, 源库也同步扩大。这两种处理方式的产量分别比氮肥全部作为基肥施用时提高了 23.3% 和 23.0%^[124]。同时, 研究发现氮浓度 2~5 mmol/L 是维管束、韧皮部和木质部发育所必需的^[125]。这些结果表明, 合理的氮肥施氮量、施用时间和比例, 能调控水稻生长发育过程, 优化源流库性状进而提升产量。此外, 氮肥的施用方式也会对植株内碳水化合物的积累和转运产生影响。相关研究指出, 减少基肥氮肥和分蘖期氮肥的施用量, 将氮肥后移至幼穗分化期施用能够促进花前茎鞘 NSC 积累和花后茎鞘 NSC 转运^[126-127]; 在籽粒淀粉形成过程中, 通过适量减氮或将氮肥从幼穗分化期后移至颖花分化期施用等氮肥管理措施可提高弱势粒库活并促进茎鞘 NSC 向籽粒运输, 提高灌浆速率和结实率^[128-129]; 过量施用氮肥又会导致水稻植株贪青晚熟, 同化物向库分配减少, 导致籽粒灌浆缓慢^[130]。氮供应水平还影响韧皮部细胞间胞间连丝密度、SUT 和 CWI 基因表达, 调控韧皮部卸载^[74]。因此, 优化氮肥管理能够扩大源库, 促进同化物向库转运从而提升产量。

5.6 激素

植物激素通过影响源-库关系来调节水稻的生长和发育, 目前植物激素主要有生长素类(IAA)、赤霉素类(GAs)、细胞分裂素类(CTK)、脱落酸(ABA)和乙烯(ETH)5 类经典激素, 及油菜素甾醇类(BRs)、多胺(PAs)、茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)和独脚金内酯(SL)等新型激素^[91, 131]。IAA 通过调节籽粒背维管束的发育来控制糖的运输和卸载, 从而影响胚乳的发育^[63]。水稻茎鞘 ABA 含量与茎鞘淀粉含量负相关, 这可能是较高的 ABA 含量抑制了淀粉合成, 增加了蔗糖转运蛋白合成, 从而促进了茎鞘 NSC 向库器官转运^[132]。在胚胎形成早期和储藏物积累阶段, 种子中 ABA 合成基因非常活跃, 在储藏物积累阶段种子中 ABA 含量很高, 贮藏物积累受到 LAFL 网络和 ABA 信号调控^[133]。水稻中低浓度的 ABA 会降低叶片中的叶绿素含量, 并极大

地促进碳储备从茎向籽粒的再转运^[84], 这些结果表明 ABA 在刺激茎部碳储备向籽粒转移方面发挥了关键作用。GAs 对库的调控主要体现在与 IAA 的协同, 比如 GAs 一方面可促进色氨酸合成 IAA, 另一方面可增强 α -淀粉酶的活性, 降低 AGPase 和 StS 的活性^[134]。研究发现, 在孕穗期喷施外源 BRs 能够提高籽粒中 SuS 活性从而提高籽粒灌浆能力。Wu 等^[135]通过构建转基因植株, 发现 BRs 加强了同化物从源向库的转运。因此, BRs 除了在库形成过程中发挥作用, 还能在增强同化物在流中的转运。最近研究发现 *OsSH11* 可直接结合 *OsYUCCAs*, *D11* 和 *OsNAC2* 的启动子并激活其表达, 调控 IAA, BR 和 ABA 生物合成和响应, 整合多种植物激素途径协同调控水稻籽粒发育和耐逆性^[78]。独脚金内酯是近年来发现的一种重要植物激素, 在调控水稻分蘖数中发挥关键作用, 最近一项研究发现低氮环境一方面通过诱导独脚金内酯合成增强信号感知, 另一方面通过促进其受体 D14 的磷酸化抑制蛋白降解, 进而降低独脚金内酯信号感受的终止, 两种机制协同增强了独脚金内酯途径的功能, 实现对分蘖数目的抑制^[131], 这对水稻源大小和库容有重要影响。未来针对 D14 的磷酸化位点进行精准改良, 能够显著降低水稻分蘖对氮肥的依赖性, 实现减氮肥少减分蘖甚至不减分蘖, 从而实现水稻绿色高产。

5.7 农艺措施

优良品种的选择是决定源库协调性和产量的关键, 如高产高效品种淮稻 5 号、淮稻 13 号和连梗 7 号等在灌浆期具有较高的粒叶比和茎蘖成穗率, 抽穗后具有较高的氮转运量、干物质积累, 良好的叶片性状包括较高的剑叶厚度、比叶重、光合速率, 较高的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶、叶绿素、氮和可溶性糖含量, 以及较优的冠层结构(较高的氮消减系数与消光系数之比), 从而获得了更高产量^[3]。调整移栽密度是改变群体源库关系的有效农艺措施之一, 庄文锋等^[136]研究指出, 重穗型品种由于提高了单穗重, 适当降低栽插密度可较好地协调个体与群体关系, 在一定穗数基础上, 发挥大穗优势, 最大限度地提高光能利用率。研究发现, 品种和栽培密度可通过改变叶色调节叶片衰老和籽粒灌浆期, 影响源-库关系^[137]。栽插密度对水稻大小维管束的影响非常明显, 稀植有助于水稻大、小维管束的数目均增加, 而小维管束相对更为敏感, 稀植也更有利于维管束的生长和发育, 能促进光合产物的运输, 提高作物产

量^[138]。这些研究表明,合理的播种密度能够确保每株水稻获得充足的空间进行光合作用,从而增加光合产物积累;同时,适宜的密度还有助于维管束的生长和发育,使同化物的运输更加顺畅,进而提高整体的产量表现。“减穴稳苗”栽培是调节群体密度的栽培技术,可构建更为合理的水稻株叶型和群体结构,既提升水稻上三叶的净光合速率,又改善冠层中下部的光能供给,确保了水稻灌浆结实阶段充足的光合产物供给,最终在有效穗数略有降低的情况下,通过提高结实率和粒重确保水稻高产稳产^[139]。剪叶疏花不仅是研究水稻源库关系常用的手段,也是有效调控源库关系的重要农艺措施。在水稻分蘖期,适当去除部分叶片可以促进分蘖的生长;而在抽穗期,去除部分叶片可以减少叶片之间的相互遮挡,增加植株内部的光照强度,从而提高光合效率,增强源的供应能力^[140]。剪叶疏花通过改变 CTK、GA 和 ABA 等激素含量,可能影响同化物的运输,从而影响产量^[141]。然而随着剪除叶位升高或剪叶数量的增加,水稻结实率以及千粒重下降,从而引起产量降低^[142]。同时,剪叶或疏花处理也会对植株内碳水化合物积累和转运产生直接影响,有研究指出,剪叶处理使成熟期茎鞘非结构性碳水化合物(NSC)积累量显著降低,但转运量和转运率显著增加;但疏花处理则使成熟期茎鞘 NSC 积累显著增加,转运量和转运率降低。这表明疏花处理会影响茎鞘 NSC 向外转运,而剪叶则有利于茎鞘 NSC 向外转运^[143]。适时收获有助于优化光合产物在源和库中间分配,确保源器官叶片在收获前保持较高的光合作用效率继续为籽粒提供光合产物,同时保证作为库器官中淀粉、脂体和蛋白质等贮藏物质得到充分积累,提高籽粒的品质。因此,合理调整水稻栽培管理方法,调节源流库关系是提高产量的重要途径。

6 展望

在全球气候变化以及粮食需求的增加的背景下,调控源库关系从而提高水稻产量成为一个重要的研究方向。基于已有研究,笔者认为将来对水稻源库调控机制方面的研究有以下方向需要加强。

调控源活性或库强可以显著提高作物生产力,如与光合碳代谢相关的转录因子 *HYR* 的过表达促进了叶片中 CO_2 同化和光合作用的效率,提

高了水稻的产量^[144];合成乙醇酸代谢途径工程或新的叶绿体光呼吸通路(GOC 通路:乙醇酸氧化酶、草酸氧化酶、过氧化氢酶)的改造提高了田间的光合效率和产量潜力^[145]。然而,GOC 工程植株仍存在结实率低的问题。因此,实现籽粒产量提高的主要瓶颈是光合产物从源组织到库组织的有效分配,这方面仍需突破。

目前对于水稻蔗糖在韧皮部运输过程中的装载和卸载方式已有较多研究,然而,韧皮部仍然是水稻组织中了解得最少的部分,当前和未来的挑战是深入了解糖转运基因和蛋白的功能及其调控机制,尤其是成员众多的 SWEET 蛋白家族,这可能会提供新的方法来改善它们的功能,这为改良其功能,进而优化水稻的源库关系提供了新思路。

不同激素相互作用对源流库形成以及新型激素对水稻源流库形成的作用及机制仍知之甚少,已有研究大部分是以五类经典植物激素为主,因此未来需要对 BRs、JA、SA 和 SL 的含量变化特点及其对源库关系的影响及作用机制开展深入研究。此外,植物激素在对水稻源叶片衰老和籽粒灌浆研究较多,但对同化物在流转运过程中的影响及调控机制值得深入探索。

目前的研究大多只关注源或库,有关源-流-库协同的研究较少。探索能够协调源-库-流的新型遗传资源,挖掘控制基因及揭示调控的分子机理,通过优化源的光合效能、增强库的容量与活性、改善流的运输效率,并结合环境调控与精准栽培管理,实现源流库关系的最优协调,从而最大化作物产量是重要的研究方向。

参考文献:

- [1] Li P, Chang T, Chang S, Ouyang X, Qu M, Song Q, Xiao L, Xia S, Deng Q, Zhu X G. Systems model-guided rice yield improvements based on genes controlling source, sink, and flow[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(12): 1154-1180.
- [2] Ma B, Zhang L, He Z. Understanding the regulation of cereal grain filling: The way forward[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(2): 526-547.
- [3] Zhu K Y, Yan J Q, Shen Y, Zhang W Y, Xu Y J, Wang Z Q, Yang J C. Deciphering the morpho-physiological traits for high yield potential in nitrogen efficient varieties (NEVs): A Japonica rice case study[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2022, 21(4): 947-963.
- [4] Li G H, Zhang Y, Zhou C, Xu J W, Zhu C J, Ni C, Huo Z Y, Dai Q G, Xu K. Agronomic and physiological

- characteristics of high yield and nitrogen use efficient varieties of rice: Comparison between two near-isogenic lines[J]. *Food and Energy Security*, 2024, 13: e539.
- [5] Ruan Y L. Sucrose metabolism: Gateway to diverse carbon use and sugar signaling[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 33-67.
 - [6] Li G H, Zhou C Y, Yang Z J, Zhang C H, Dai Q G, Huo Z Y, Xu K. Low nitrogen enhances apoplastic phloem loading and improves the translocation of photo assimilates in rice leaves and stems[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2022, 63: 991-1007.
 - [7] Wang H, Kong F, Zhou C. From genes to networks: The genetic control of leaf development[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(7): 1181-1196.
 - [8] You J, Xiao W, Zhou Y, Shen W, Ye L, Yu P, Yu G, Duan Q, Zhang X, He Z, Xiang Y, Sang X, Li Y, Zhao F, Ling Y, He G, Zhang T. The *apc/ctad1*-wide leaf 1-narrow leaf 1 pathway controls leaf width in rice[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(11): 4313-4328.
 - [9] Zou L P, Sun X H, Zhang Z G, Liu P, Wu J X, Tian C J, Qiu J L, Lu T G. Leaf rolling controlled by the homeodomain leucine zipper class IV gene *Roc5* in rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1589-1602.
 - [10] Li L, Shi Z Y, Li L, Shen G Z, Wang X Q, An L S, Zhang J L. Overexpression of *ACL1* (abaxially curled leaf 1) increased Bulliform cells and induced Abaxial curling of leaf blades in rice[J]. *Molecular Plant*, 2010, 3(5): 807-817.
 - [11] Xiang J J, Zhang G H, Qian Q, Xue H W. Semi-rolled leaf1 encodes a putative glycosylphosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells[J]. *Plant Physiology*, 2012, 159(4): 1488-1500.
 - [12] Jathar V, Saini K, Chauhan A, Rani R, Ichihashi Y, Ranjan A. Spatial control of cell division by GA-OsGRF7/8 module in a leaf explaining the leaf length variation between cultivated and wild rice[J]. *The New Phytologist*, 2022, 234(3): 867-883.
 - [13] Antonietta M, Martinez D, Guimmet J J. Delayed senescence and crop performance under stress: Always a functional couple[J]? *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(14): 4244-4257.
 - [14] Kusaba M, Tanaka A, Tanaka R. Stay-green plants: What do they tell us about the molecular mechanism of leaf senescence[J]. *Photosynthesis Research*, 2013, 117: 221-234.
 - [15] Kim H J, Nam H G, Lim P O. Regulatory network of NAC transcription factors in leaf senescence[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 48-56.
 - [16] Zhu X, Chen J, Xie Z, Gao J, Ren G, Gao S, Zhou X, Kuai B. Jasmonic acid promotes degreening via MYC2/3/4- and ANAC019/055/072-mediated regulation of major chlorophyll catabolic genes[J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(3): 597-610.
 - [17] Mao C, Lu S, Lv B, Zhang B, Shen J, He J, Luo L, Xi D, Chen X, Ming F. A rice NAC transcription factor promotes leaf senescence via ABA biosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(3): 1747-1763.
 - [18] Sakuraba Y, Kim D, Han S H, Kim S H, Piao W, Yanagisawa S, An G, Paek N C. Multilayered regulation of membrane-bound ONAC054 is essential for abscisic acid-induced leaf senescence in rice[J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(3): 630-649.
 - [19] Lim C, Kang K, Lim J, Lee H, Cho S H, Paek N C. RICE LONG GRAIN 3 delays dark-induced senescence by downregulating abscisic acid signaling and upregulating reactive oxygen species scavenging activity[J]. *The Plant Journal*, 2024, 120(4): 1474-1487.
 - [20] Gi E, Cho S H, Kim S H, Kang K, Paek N C. Rice ONAC016 promotes leaf senescence through abscisic acid signaling pathway involving OsNAP[J]. *The Crop Journal*, 2024, 12(3): 709-720.
 - [21] Guo Y, Ren G, Zhang K, Li Z, Miao Y, Guo H. Leaf senescence: Progression, regulation, and application[J]. *Molecular Horticulture*, 2021, 1(1): 5.
 - [22] Zhou W, Lv T, Yang Z, Wang T, Fu Y, Chen Y, Hu B, Ren W. Morphophysiological mechanism of rice yield increase in response to optimized nitrogen management[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 17226.
 - [23] Smith E N, van Aalst M, Tosens T, Niinemets Ü, Stich B, Morosinotto T, Alboresi A, Erb T J, Gómez-Coronado P A, Tolleter D, Finazzi G, Curien G, Heinemann M, Ebenhöf O, Hibberd J M, Schlüter U, Sun T, Weber A P M. Improving photosynthetic efficiency toward food security: Strategies, advances, and perspectives[J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(10): 1547-1563.
 - [24] Li C, Zou X, Zhang C, Shao Q, Liu J, Liu B, Li H, Zhao T. OsLBD3-7 overexpression induced adaxially rolled leaves in rice[J]. *PLoS One*, 2016, 11(6): e0156413.
 - [25] Yan Y, Duan F, Li X, Zhao R, Hou P, Zhao M, Li S, Wang Y, Dai T, Zhou W. Photosynthetic capacity and assimilate transport of the lower canopy influence maize yield under high planting density[J]. *Plant Physiology*, 2024, 195(4): 2652-2667.
 - [26] Xing M Q, Wang W, Fang X, Xue H W. Rice *OsLAA6* interacts with *OsARF1* and regulates leaf inclination[J]. *The Crop Journal*, 2022, 10: 1580-1588.
 - [27] Song Q, van Rie J, Den Boer B, Galle A, Zhao H, Chang T, He Z, Zhu X G. Diurnal and seasonal variations of photosynthetic energy conversion efficiency of field grown wheat[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 817654.
 - [28] Cheng, Y X, Xiao F, Huang D Y, Yang Y, Cheng W D, Jin S C, Li G H, Ding Y F, Paul M J, Liu Z H. High canopy photosynthesis before anthesis explains the outstanding yield performance of rice cultivars with ideal plant architecture[J]. *Field Crops Research*, 2024, 306: 109223.

- [29] Croce R, Carmo-Silva E, Cho Y B, Ermakova M, Harbinson J, Lawson T, McCormick A J, Niyogi K K, Ort D R, Patel-Tupper D, Pesaresi P, Raines C, Weber A P M, Zhu X G. Perspectives on improving photosynthesis to increase crop yield[J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(10): 3944-3973.
- [30] Li C, Du X, Liu C. Enhancing crop yields to ensure food security by optimizing photosynthesis[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2025, 52(9): 1082-1095.
- [31] Wang X L, Li L, Wang C Y, Wang Z K, Li M L, Tan X Q, Zhang L, Wang T Y, Zhou Y W, Xie X Z, Qiu S, Liao Y T, Kuai J, Wang B, Wang J, Xu Z H, Zhao J, Zhou G S. Micro-ridge-furrow planting increases rapeseed yield and resource utilization efficiency through optimizing field microenvironment and light-nitrogen matching[J]. *The Crop Journal*, 2025, 13(2): 587-596.
- [32] Blankenship R E, Chen M. Spectral expansion and antenna reduction can enhance photosynthesis for energy production[J]. *Current Opinion in Chemical Biology*, 2013, 17(3): 457-461.
- [33] Ermakova M, Woodford R, Taylor Z, Furbank R T, Belide S, von Caemmerer S. Faster induction of photosynthesis increases biomass and grain yield in glasshouse-grown transgenic Sorghum bicolor overexpressing Rieske FeS[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(6): 1206-1216.
- [34] Shen B R, Wang L M, Lin X L, Yao Z, Xu H W, Zhu C H, Teng H Y, Cui L L, Liu E E, Zhang J J, He Z H, Peng X X. Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(2): 199-214.
- [35] Salesse-Smith C E, Wang Y, Long S P. Increasing Rubisco as a simple means to enhance photosynthesis and productivity now without lowering nitrogen use efficiency[J]. *The New Phytologist*, 2025, 245(3): 951-965.
- [36] Matsumura H, Shiomi K, Yamamoto A, Taketani Y, Kobayashi N, Yoshizawa T, Tanaka S I, Yoshikawa H, Endo M, Fukayama H. Hybrid rubisco with complete replacement of rice rubisco small subunits by sorghum counterparts confers C(4) plant-like high catalytic activity[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(11): 1570-1581.
- [37] Ermakova M, Arrivault S, Giuliani R, Danila F, Alonso-Cantabrana H, Vlad D, Ishihara H, Feil R, Guenther M, Borghi G L, Covshoff S, Ludwig M, Cousins A B, Langdale J A, Kelly S, Lunn J E, Stitt M, von Caemmerer S, Furbank R T. Installation of C(4) photosynthetic pathway enzymes in rice using a single construct[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(3): 575-588.
- [38] Swift J, Luginbuehl L H, Hua L, Schreier T B, Donald R M, Stanley S, Wang N, Lee T A, Nery J R, Ecker J R, Hibberd J M. Exaptation of ancestral cell-identity networks enables C(4) photosynthesis[J]. *Nature*, 2024, 636(8041): 143-150.
- [39] Liu G L, Mei H W, Yu X Q, Zou G H, Liu H Y, Hu S P, Li M S, Wu J H, Chen L, Luo L J. QTL analysis of panicle neck diameter, a trait highly correlated with panicle size, under well-watered and drought conditions in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Science*, 2008, 174(1): 71-77.
- [40] 李国辉. 水稻茎鞘非结构性碳水化合物积累转运和颖果韧皮部卸载机理[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018. Li G H. *Mechanisms of accumulation and translocation of stem non-structural carbohydrates and phloem unloading of caryopsis in rice (Oryza sativa L.)*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018. (in Chinese with English abstract)
- [41] 周红英. 超大穗水稻品种 R1126 及所配组合形态、生理及产量构成研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014. Zhou H Y. *Study on yield components and the characteristics of morphology and physiology of super large panicle restore Line1126 and its combinations*[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2014. (in Chinese with English abstract)
- [42] Zhai L Y, Yan A, Shao K T, Wang S, Wang Y, Chen Z H, Xu J L. Large vascular bundle phloem area 4 enhances grain yield and quality in rice via source-sink-flow[J]. *Plant Physiology*, 2023, 191: 317-334.
- [43] 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.
- [44] Patrick J, Botha F C, Brich R G. Metabolic engineering of sugars and simple sugar derivatives in plants[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2013, 11: 142-156.
- [45] Zhang C, Turgeon R. Mechanisms of phloem loading[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 43: 71-75.
- [46] Lalonde S, Tegeder M, THRONE-HOLST M, Frommer W B, Patrick J W. Phloem loading and unloading of sugars and amino acids[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(1): 37-56.
- [47] Giavalisco P, Kapitza K, Kolasa A, Buhtz A, Kehr J. Towards the proteome of *Brassica napus* phloem sap[J]. *Proteomics*, 2006, 6(3): 896-909.
- [48] Reidel E J, Rennie E A, Amiard V, Cheng L, Turgeon R. Phloem loading strategies in three plant species that transport sugar alcohols[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(3): 1601-1608.
- [49] Chen L Q, Qu X Q, Hou B H, Sosso D, Osorio S, Fernie A R, Frommer W B. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport[J]. *Science*, 2012, 335(6065): 207-211.
- [50] Engels C, Kirkby E, White P. Mineral nutrition, yield and source-sink relationships [M]//Marschner H. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. 3ed. San Diego: Academic

- Press, 2012: 85-133.
- [51] Wang G P, Wu Y, Ma L, Lin Y, Hu Y X, Li M Z, Li W W, Ding Y F, Chen L. Phloem loading in rice leaves depends strongly on the apoplastic pathway[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(10): 3723-3738.
- [52] Singh J, Das S, Gupta K J, Ranjan A, Foyer C H, Thakur J K. Physiological implications of SWEETs in plants and their potential applications in improving source-sink relationships for enhanced yield[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21: 1528-1541.
- [53] Wu Y F, Lee S K, Yoo Y C, Wei J H, Kwon S Y, Lee S W, Jeon J S, An G H. Rice transcription factor *OsDOF11* modulates sugar transport by promoting expression of sucrose transporter and SWEET genes[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11: 833-845.
- [54] Chu Z H, Fu B Y, Yang H, Xu C G, Li Z K, Sanchez A, Park Y J, Bennetzen J L, Zhang Q F, Wang S P. Targeting *xa13*, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112(3): 455-461.
- [55] Aoki K, Suzui N, Fujimaki S, Dohmae N, Yonekura-Sakakibara K, Fujiwara T, Hayashi H, Yamaya T, Sakakibara H. Destination-selective long-distance movement of phloem proteins[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(6): 1801-1814.
- [56] Sun Y, Huang D, Chen X. Dynamic regulation of plasmodesmatal permeability and its application to horticultural research[J]. *Horticulture Research*, 2019, 6: 47.
- [57] Scofield G N, Hirose T, Gaudron J A, Furbank R T, Upadhyaya N M, Ohsugi R. Antisense suppression of the rice transporter gene, *OsSUT1*, leads to impaired grain filling and germination but does not affect photosynthesis[J]. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(7): 815-826.
- [58] Zhao Z, Wang C, Yu X, Tian Y, Wang W, Zhang Y, Bai W, Yang N, Zhang T, Zheng H, Wang Q, Lu J, Lei D, He X, Chen K, Gao J, Liu X, Liu S, Jiang L, Wang H, Wan J. Auxin regulates source-sink carbohydrate partitioning and reproductive organ development in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(36): e2121671119.
- [59] Jeena G S, Kumar S, Shukla R K. Structure, evolution and diverse physiological roles of SWEET sugar transporters in plants[J]. *Plant Molecular Biology*, 2019, 100(4): 351-365.
- [60] Braun D M. Phloem loading and unloading of sucrose: What a long, strange trip from source to sink[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2022, 73: 553-584.
- [61] Stanfield R C, Schulte P J, Randolph K E, Hacke U G. Computational models evaluating the impact of sieve plates and radial water exchange on phloem pressure gradients[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(2): 466-479.
- [62] Ahmad I, Maathuis F J M. Cellular and tissue distribution of potassium: Physiological relevance, mechanisms and regulation[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(9): 708-714.
- [63] Yu Y C, Xu X M, Hu Y X, Ding Y F, Chen L. Indole-3-acetic acid (IAA) and sugar mediate endosperm development in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Rice*, 2024, 17: 66.
- [64] Sun C H, Wang Y, Yang X R, Tang L, Wan C M, Liu J Q, Chen C P, Zhang H S, He C C, Liu C Q. 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: 621-634.
- [65] Turgeon R, Wolf S. Phloem transport: Cellular pathways and molecular trafficking[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2009, 60: 207-221.
- [66] Stadler R, Lauterbach C, Sauer N. Cell-to-cell movement of green fluorescent protein reveals post-phloem transport in the outer integument and identifies symplastic domains in *Arabidopsis* seeds and embryos[J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(2): 701-712.
- [67] Li H, Li L X, Zhong M L, Guo C J, Li H Y, Sun Z H, Liu B H, Kong F J. Phloem development and function in plants: implications for flowering, nitrogen fixation, and crop yield[J]. *Plant Cell and Environment*, 2025, 49(1): 489-513.
- [68] Wang E, Wang J, Zhu X, Hao W, Wang L, Li Q, Zhang L, He W, Lu B, Lin H, Ma H, Zhang G, He Z. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11): 1370-1374.
- [69] Chen G, Zhang Y, Ruan B, Guo L, Zeng D, Gao Z, Zhu L, Hu J, Ren D, Yu L, Xu G, Qian Q. *OsHAK1* controls the vegetative growth and panicle fertility of rice by its effect on potassium-mediated sugar metabolism[J]. *Plant Science*, 2018, 274: 261-270.
- [70] Fei H, Yang Z, Lu Q, Wen X, Zhang Y, Zhang A, Lu C. *OsSWEET14* cooperates with *OsSWEET11* to contribute to grain filling in rice[J]. *Plant Science*, 2021, 306: 110851.
- [71] Yang J, Luo D, Yang B, Frommer W B, Eom J S. *SWEET11* and *15* as key players in seed filling in rice[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(2): 604-615.
- [72] Wu X, Liu J, Li D, Liu C M. Rice caryopsis development I: Dynamic changes in different cell layers[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2016, 58(9): 772-785.
- [73] Furbank R T, Scofield G N, Hirose T, Wang X D, Patrick J W, Offler C E. Cellular localisation and function of a sucrose transporter *OsSUT1* in developing rice grains[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, 28(12): 1187-1196.
- [74] Li G H, Cui K H, Hu Q Q, Wang W C, Pan J F, Zhang G, Shi Y G, Nie L X, Huang J L, Peng S B. Phloem

- unloading in developing rice caryopses and its contribution to non-structural carbohydrate translocation from stems and grain yield formation[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2022, 63(10): 1510-1525.
- [75] Liu J X, Wu M W, Liu C M. Cereal endosperms: Development and storage product accumulation[J]. *Annual Reviews of Plant Biology*, 2022, 73: 255-291.
- [76] Tao Y, An L, Xiao F, Li G H, Ding Y F, Paul M J, Liu Z H. Integration of embryo-endosperm interaction into a holistic and dynamic picture of seed development using a rice mutant with notched-belly kernels[J]. *The Crop Journal*, 2022, 10: 729-742.
- [77] Ji C, Li H, Ding J, Yu L, Jiang C, Wang C, Wang S, Ding G, Shi L, Xu F, Cai H. Rice transcription factor OsWRKY37 positively regulates flowering time and grain fertility under copper deficiency[J]. *Plant Physiology*, 2024, 195(3): 2195-2212.
- [78] Duan E C, Lin Q B, Wang Y H, Ren Y L, Xu H, Zhang Y Y, Wang Y L, Teng X, Dong H, Wang Y P, Jiang X K, Chen X L, Lei J, Yang H, Chen R B, Jiang L, Wang H Y, Wan J M. The transcriptional hub *SHORT INTERNODES1* integrates hormone signals to orchestrate rice growth and development[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(8): 2871-2886.
- [79] 陈雅玲, 包劲松. 水稻胚乳淀粉合成相关酶的结构、功能及其互作研究进展[J]. *中国水稻科学*, 2017, 31(1): 1-12.
- Chen Y L, Bao J S. Progress in structures, functions and interactions of starch synthesis related enzymes in rice endosperm[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2017, 31(1): 1-12. (in Chinese with English abstract)
- [80] 曹转勤. 水稻几个突变体的籽粒灌浆特征及其与内源激素的关系[D]. 扬州: 扬州大学, 2014.
- Cao Z Q. *Grain filling characteristics and their relations with endogenous hormones in several rice mutants*[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2014. (in Chinese with English abstract)
- [81] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森. 脱落酸对亚种间杂交稻籽粒充实的调节作用[J]. *江苏农学院学报*, 1995, 16(4): 1-6.
- Yang J C, Wang Z Q, Zhu Q S. Regulation of abscisic acid to the grain filling of indica-Japonica hybrid rice[J]. *Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition)*, 1995, 16(4): 1-6. (in Chinese)
- [82] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森, 苏宝林. ABA 与 GA 对水稻籽粒灌浆的调控[J]. *作物学报*, 1999, 25(3): 341-348.
- Yang J C, Wang Z Q, Zhu Q S, Su B L. Regulation of ABA and GA to the grain filling of rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(3): 341-348. (in Chinese with English abstract)
- [83] 王静超. 多胺与乙烯对水稻籽粒灌浆的调控作用[D]. 扬州: 扬州大学, 2013.
- Wang J C. *Regulation of polyamines and ethylene to the grain filling of rice*[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2013. (in Chinese with English abstract)
- [84] Wang G Q, Zhang J H. Carbohydrate, hormone and enzyme regulations of rice grain filling under post-anthesis soil drying[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 178: 104165.
- [85] 张国英. 不同氮素水平处理对水稻碳氮代谢关键酶 GS 和 GDH 活性及表达的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2012.
- Zhang G Y. *Effect of different nitrogen levels treatment on activity and expression of key enzyme of carbon and nitrogen*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2012. (in Chinese with English abstract)
- [86] 许光利, 刘佳, 梁成刚, 汪燕, 丁春邦, 李天. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒氮代谢酶及蛋白质含量的影响[J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2016, 42(1): 53-62.
- Xu G L, Liu J, Liang C G, Wang Y, Ding C B, Li T. Changes of nitrogen metabolism enzyme activities and protein content in response to low light during the seed filling stage in rice[J]. *Journal of Zhejiang University: Agriculture and Life Sciences*, 2016, 42(1): 53-62. (in Chinese with English abstract)
- [87] Giordano N, Sadras V O, Correndo A A, Lollato R P. Cultivar-specific phenotypic plasticity of yield and grain protein concentration in response to nitrogen in winter wheat[J]. *Field Crops Research*, 2024, 306: 109202.
- [88] Lou H, Li S, Shi Z, Zou Y, Zhang Y, Huang X, Yang D, Yang Y, Li Z, Xu C. Engineering source-sink relations by prime editing confers heat-stress resilience in tomato and rice[J]. *Cell*, 2025, 188(2): 530-549.e20.
- [89] Fan F F, Liu M M, Li N 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.
- [90] Deng F, Zeng Y, Li Q, He C, Li B, Zhu Y, Zhou X, Yang F, Zhong X, Wang L, Chen H, Zhou W, Ren W. Decreased anther dehiscence contributes to a lower fertilization rate of rice subjected to shading stress[J]. *Field Crops Research*, 2021, 273: 108291.
- [91] 刘立军, 周沈琪, 刘昆, 张伟杨, 杨建昌. 水稻大穗形成及其调控的研究进展[J]. *作物学报*, 2023, 49(3): 585-596.
- Liu L J, Zhou S Q, Liu K, Zhang W Y, Yang J C. Research progress on the formation of large panicles in rice and its regulation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(3): 585-596. (in Chinese)
- [92] Li J, Yokosho K, Liu S, Cao H R, Yamaji N, Zhu X G, Liao H, Ma J F, Chen Z C. Diel magnesium fluctuations in chloroplasts contribute to photosynthesis in rice[J]. *Nature Plants*, 2020, 6(7): 848-859.
- [93] Deng F, Zeng Y, Li Q, He C, Li B, Zhu Y, Zhou X, Yang F, Zhong X, Wang L, Chen H, Zhou W, Ren W. Decreased anther dehiscence contributes to a lower fertilization rate of rice subjected to shading stress[J].

- Field Crops Research*, 2021, 273: 108291.
- [94] Li G H, Liang Y W, Li W, Guo J, Lu W P, Lu D L. Weak-light stress at different grain filling stages affects yield by reducing leaf carbon and nitrogen metabolism in fresh waxy maize[J]. *European Journal of Agronomy*, 2024, 158: 127216.
- [95] Chen G P, Chen H, Shi K, Raza M A, Bawa G, Sun X, Pu T, Yong T W, Liu W G, Liu J, Du J B, Yang F, Yang W Y, Wang X C. Heterogeneous light conditions reduce the assimilate translocation towards maize ears[J]. *Plants*, 2020, 9(8): 987.
- [96] Shao L P, Liu Z J, Li H Z, Zhang Y L, Dong M M, Guo X H, Zhang H, Huang B W, Ni R B, Li G, Cai C, Chen W P, Luo W H, Yin X Y. The impact of global dimming on crop yields is determined by the source-sink imbalance of carbon during grain filling[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(3): 689-708.
- [97] Chen L, Hänninen H, Rossi S, Smith N G, Pau S, Liu Z, Feng G, Gao J, Liu J. Leaf senescence exhibits stronger climatic responses during warm than during cold autumns[J]. *Nature Climate Change*, 2020, 10(8): 777-780.
- [98] Moore C E, Meacham-Hensold K, Lemonnier P, Slattery R A, Benjamin C, Bernacchi C J, Lawson T, Cavanagh A P. The effect of increasing temperature on crop photosynthesis: From enzymes to ecosystems[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(8): 2822-2844.
- [99] Vara Prasad P V, Bheemanahalli R, Krishna Jagadish S V. Field crops and the fear of heat stress: Opportunities, challenges and future directions[J]. *Field Crops Research*, 2017, 200: 114-121.
- [100] Ferguson J N, Tidy A C, Murchie E H, Wilson Z A. The potential of resilient carbon dynamics for stabilizing crop reproductive development and productivity during heat stress[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(7): 2066-2089.
- [101] Zhen F, Zhou J, Mahmood A, Wang W, Chang X, Liu B, Liu L, Cao W, Zhu Y, Tang L. Quantifying the effects of short-term heat stress at booting stage on nonstructural carbohydrates remobilization in rice[J]. *The Crop Journal*, 2020, 8(2): 194-212.
- [102] Azim M F, Burch-Smith T M. Organelles-nucleus-plasmodesmata signaling (ONPS): An update on its roles in plant physiology, metabolism and stress responses[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 58: 48-59.
- [103] Biliska A, Sowinski P. Closure of plasmodesmata in maize (*Zea mays*) at low temperature: A new mechanism for inhibition of photosynthesis[J]. *Annals of Botany*, 2010, 106(5): 675-686.
- [104] Wei H B, Song Z, Xie Y R, Cheng H L, Yan H T, Sun F, Liu H J, Shen J L, Li L G, He X H, Wang H Y, Luo K M. High temperature inhibits vascular development via the PIF4-miR166-HB15 module in *Arabidopsis*[J]. *Current Biology*, 2023, 33(15): 3203-3214.e4.
- [105] 徐鹏, 贺一哲, 尤翠翠, 黄亚茹, 何海兵, 柯健, 武立权. 高温胁迫导致水稻颖花败育的机理及其防御措施研究进展[J]. *江苏农业学报*, 2023, 39(1): 255-265.
- Xu P, He Y Z, You C C, Huang Y R, He H B, Ke J, Wu L Q. Research progress on the mechanism and defense measures of rice spikelet abortion caused by high temperature stress[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 39(1): 255-265. (in Chinese)
- [106] Sun T, Liu B, Hasegawa T, Liao Z, Tang L, Liu L, Cao W, Zhu Y. Sink-source unbalance leads to abnormal partitioning of biomass and nitrogen in rice under extreme heat stress: An experimental and modeling study[J]. *European Journal of Agronomy*, 2023, 142: 126678.
- [107] 张桂莲, 廖斌, 武小金, 肖应辉, 肖浪涛, 陈立云. 高温对水稻胚乳淀粉合成关键酶活性及内源激素含量的影响[J]. *植物生理学报*, 2014, 50(12): 1840-1844.
- Zhang G L, Liao B, Wu X J, Xiao Y H, Xiao L T, Chen L Y. Effect of high temperature on activities of enzymes associated with starch synthesis and hormones contents in endosperm of rice[J]. *Plant Physiology Communications*, 2014, 50(12): 1840-1844. (in Chinese with English abstract)
- [108] Harris P J, Burrell M M, Emes M J, Tetlow I J. Effects of post-anthesis high-temperature stress on carbon partitioning and starch biosynthesis in a spring wheat (*Triticum aestivum* L.) adapted to moderate growth temperatures[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2023, 64(7): 729-745.
- [109] Hu Q Q, Yan N, Cui K H, Li G H, Wang W W, Huang J L, Peng S B. Increased panicle nitrogen application improves rice yield by alleviating high-temperature damage during panicle initiation to anther development[J]. *Physiologia Plantarum*, 2024, 176(2): e14230.
- [110] Gao Y B, Li Y, Huang L, Zhao J S, Li S M, Lu J X, Li X H, Yang T W. Identification of the effects of low temperature on grain-setting rate of different types of late-season rice (*Oryza sativa*) during heading[J]. *Field Crops Research*, 2024, 318: 109584.
- [111] Liu Y L, Zhang S Y, Qian H Y, Shen C B, Hu S J, Zhang W J, Wang Y, Huang S, Wang S H, Liu Z H, Li G H, Fu X D, Ding Y F, Li S, van Groenigen K J, Jiang Y. Variation in a single allele drives divergent yield responses to elevated CO₂ between rice subspecies[J]. *Nature Communications*, 2025, 376: 1-12.
- [112] Wang J Y, Wang C, Chen N N, Xiong Z Q, Wolfe D, Zou J W. Response of rice production to elevated [CO₂] and its interaction with rising temperature or nitrogen supply: a meta-analysis[J]. *Climatic Change*, 2015, 130: 529-543.
- [113] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, Nösberger J, Ort D R. Food for thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations[J].

- Science*, 2006, 312(5782): 1918-1921.
- [114] Ainsworth E A, Long S P. 30 years of free-air carbon dioxide enrichment (FACE): What have we learned about future crop productivity and its potential for adaptation?[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(1): 27-49.
- [115] 邵在胜. 臭氧胁迫对不同水稻品种产量形成的影响及其生理机制[D]. 扬州: 扬州大学, 2020.
Shao Z S. *Effects of ozone stress on yield formation of different rice cultivars and its physiological mechanism*[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2020. (in Chinese with English abstract)
- [116] Fabre D, Dingkuhn M, Yin X, Clément-Vidal A, Roques S, Soutiras A, Luquet D. Genotypic variation in source and sink traits affects the response of photosynthesis and growth to elevated atmospheric CO₂[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43(3): 579-593.
- [117] 徐云姬, 许阳东, 李银银, 钱希旻, 王志琴, 杨建昌. 干湿交替灌溉对水稻花后同化物转运和籽粒灌浆的影响[J]. *作物学报*, 2018, 44(4): 554-568.
Xu Y J, Xu Y D, Li Y Y, Qian X Y, Wang Z Q, Yang J C. Effect of alternate wetting and drying irrigation on post-anthesis remobilization of assimilates and grain filling of rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(4): 554-568. (in Chinese with English abstract)
- [118] Zhang H, Yu C, Kong X, Hou D, Gu J, Liu L, Wang Z, Yang J. Progressive integrative crop managements increase grain yield, nitrogen use efficiency and irrigation water productivity in rice[J]. *Field Crops Research*, 2018, 215: 1-11.
- [119] 杨建昌, 袁莉民, 唐成, 王志琴, 刘立军, 朱庆森. 结实期干湿交替灌溉对稻米品质及籽粒中一些酶活性的影响[J]. *作物学报*, 2005, 31(8): 1052-1057.
Yang J C, Yuan L M, Tang C, Wang Z Q, Liu L J, Zhu Q S. Effect of dry-wet alternate irrigation on rice quality and activities of some enzymes in grains during the filling[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(8): 1052-1057. (in Chinese with English abstract)
- [120] 唐树鹏, 刘洋, 简超群, 徐云姬, 张伟杨, 王志琴, 杨建昌. 干湿交替灌溉对水稻产量、水氮利用效率和稻米品质影响的研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2022, 41(4): 184-192.
Tang S P, Liu Y, Jian C Q, Xu Y J, Zhang W Y, Wang Z Q, Yang J C. Progress on effects of alternating wet and dry irrigation on use efficiency of water and nitrogen, yield and quality of rice[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2022, 41(4): 184-192. (in Chinese with English abstract)
- [121] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Wang W. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling[J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(1): 315-323.
- [122] Wang G Q, Li H X, Feng L, Chen M X, Meng S, Ye N H, Zhang J. Transcriptomic analysis of grain filling in rice inferior grains under moderate soil drying[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(5): 1597-1611.
- [123] 张彩霞, 符冠富, 奉保华, 陈婷婷, 陶龙兴. 水稻同化物转运及其对逆境胁迫响应的机理[J]. *中国农业气象*, 2018, 39(2): 73-83.
Zhang C X, Fu G F, Feng B H, Chen T T, Tao L X. Mechanisms of assimilation transport in phloem of rice and its response to abiotic stress[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2018, 39(2): 73-83. (in Chinese with English abstract)
- [124] 刘彦卓, 梁开明, 潘俊峰, 黄农荣, 钟旭华. 氮肥后移和栽插规格对华南晚稻产量和氮肥利用率的影响[J]. *广东农业科学*, 2022, 49(9): 141-150.
Liu Y Z, Liang K M, Pan J F, Huang N R, Zhong X H. Grain yield and nitrogen use efficiency of late-cropping rice in response to delayed application of nitrogen and altered plant spacing in South China[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2022, 49(9): 141-150. (in Chinese)
- [125] Yang X, Yang G, Wei X, Huang W, Fang Z. OsAAP15, an amino acid transporter in response to nitrogen concentration, mediates panicle branching and grain yield in rice[J]. *Plant Science*, 2023, 330: 111640.
- [126] Fu J, Huang Z, Wang Z, Yang J, Zhang J. Pre-anthesis non-structural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice[J]. *Field Crops Research*, 2011, 123(2): 170-182.
- [127] Deng F, Wang L, Mei X F, Li S X, Pu S L, Ren W J. Polyaspartate urea and nitrogen management affect nonstructural carbohydrates and yield of rice[J]. *Crop Science*, 2016, 56(6): 3272-3285.
- [128] Zheng Y M, Ding Y F, Liu Z H, Wang S H. Effects of panicle nitrogen fertilization on non-structural carbohydrate and grain filling in indica rice[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2010, 9(11): 1630-1640.
- [129] Zhang Z, Chu G, Liu L, Wang Z, Wang X, Zhang H, Yang J, Zhang J. Mid-season nitrogen application strategies for rice varieties differing in panicle size[J]. *Field Crops Research*, 2013, 150: 9-18.
- [130] Yang J, Zhang J. Grain filling of cereals under soil drying[J]. *New Phytologist*, 2006, 169(2): 223-236.
- [131] Hu Q, Liu H, He Y, Hao Y, Yan J, Liu S, Huang X, Yan Z, Zhang D, Ban X, Zhang H, Li Q, Zhang J, Xin P, Jing Y, Kou L, Sang D, Wang Y, Wang Y, Meng X, Fu X, Chu J, Wang B, Li J. Regulatory mechanisms of strigolactone perception in rice[J]. *Cell*, 2024, 187(26): 7551-7567.e17.
- [132] Wang D R, Han R, Wolfrum E J, McCouch S R. The buffering capacity of stems: Genetic architecture of nonstructural carbohydrates in cultivated Asian rice, *Oryza sativa*[J]. *The New Phytologist*, 2017, 215(2): 658-671.
- [133] Yoshida T, Christmann A, Yamaguchi-Shinozaki K, Grill E, Fernie A R. Revisiting the basal role of ABA - roles outside of stress[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(7): 1-11.

- 625-635.
- [134] 叶菀, 齐智伟, 李晓静, 饶玉春. 各种植物激素对水稻籽粒灌浆的影响及其机制[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(1): 9-11.
Ye (W /Y), Qi Z W, Li X J, Rao Y C. Influence and mechanism of each kind of plant hormones on rice grain filling[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2013, 41(1): 9-11. (in Chinese)
- [135] Wu C Y, Trieu A, Radhakrishnan P, Kwok S F, Harris S, Zhang K, Wang J, Wan J, Zhai H, Takatsuto S, Matsumoto S, Fujioka S, Feldmann K A, Pennell R I. Brassinosteroids regulate grain filling in rice[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20(8): 2130-2145.
- [136] 庄文锋, 杨文月, 王全芳, 杨猛, 徐正进. 种植密度和施 N 时期对不同穗型水稻源库关系的影响[J]. 北方水稻, 2013, 43(2): 5-13.
Zhuang W F, Yang W Y, Wang Q F, Yang M, Xu Z J. Plant density and nitrogen application time on source-sink relationship of rice with different panicle type[J]. *North Rice*, 2013, 43(2): 5-13. (in Chinese with English abstract)
- [137] Zhou Z, Struik P C, Gu J, van der Putten P E L, Wang Z, Yang J, Yin X. Quantifying source-sink relationships in leaf-color modified rice genotypes during grain filling[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2024, 23(9): 2923-2940.
- [138] 李伟娟, 张喜娟, 李红娇, 徐正进. 不同田间配置方式对超级稻穗颈维管束数的影响[J]. 北方水稻, 2008, 38(3): 58-61.
Li W J, Zhang X J, Li H J, Xu Z J. Effects on neck vascular bundles of super rice in different field collocation patterns[J]. *North Rice*, 2008, 38(3): 58-61. (in Chinese)
- [139] Deng F, Li B, Yuan Y, He C, Zhou X, Li Q, Zhu Y, Huang X, He Y, Ai X, Tao Y, Zhou W, Wang L, Cheng H, Chen Y, Wang M, Ren W. Increasing the number of seedlings per hill with reduced number of hills improves rice grain quality by optimizing canopy structure and light utilization under shading stress[J]. *Field Crops Research*, 2022, 287: 108668.
- [140] 袁继超, 丁志勇, 俄胜哲, 姚凤娟, 李俊青, 朱庆森, 杨建昌. 源库关系对水稻籽粒灌浆特性的影响[J]. 西南农业学报, 2005, 18(1): 15-19.
Yuan J C, Ding Z Y, (E/ei) S Z, Yao F J, Li J Q, Zhu Q S, Yang J C. Effect of source-sink relation on grain filling properties of rice[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2005, 18(1): 15-19. (in Chinese)
- [141] He A, Jiang M, Nie L, Man J, Peng S. Effects of source-sink regulation and nodal position of the main crop on the sprouting of regenerated buds and grain yield of ratoon rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1043354.
- [142] 丁志勇. 高海拔地区遮光、剪叶和疏花对水稻产量及米质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2005.
Ding Z Y. *Effects of sunshine-shading, leaf-cutting and spikelet-thinning on yield and quality of rice in high altitude region*[D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2005. (in Chinese with English abstract)
- [143] 许蓓蓓, 尤翠翠, 丁艳锋, 王绍华. 源库调节对常规粳稻花后营养器官碳水化合物及氮磷钾转运的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(4): 643-656.
Xu B B, You C C, Ding Y F, Wang S H. Effect of source-sink manipulation on translocation of carbohydrate and nitrogen, phosphorus, potassium in vegetative organs of conventional Japonica rice after anthesis[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(4): 643-656. (in Chinese with English abstract)
- [144] Ambavaram M M R, Basu S, Krishnan A, Ramegowda V, Batlang U, Rahman L, Baisakh N, Pereira A. Coordinated regulation of photosynthesis in rice increases yield and tolerance to environmental stress[J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 5302.
- [145] South P F, Cavanagh A P, Liu H W, Ort D R. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field[J]. *Science*, 2019, 363(6422): eaat9077.