

稻米品质的影响因素、相关基因及改良途径等研究进展

陈思 王慧 吴浩然 李侠芳 黄艳玲 张从合

(安徽荃银高科种业股份有限公司/农业农村部杂交稻新品种创制重点实验室,合肥 230088)

摘要:水稻是世界上最重要的粮食作物之一,其品质优劣直接关系到国家的粮食安全和人民的健康水平。通过对影响稻米品质的主要因素(包括遗传因素、环境因素及栽培方式等)进行综述,探讨与稻米品质相关的关键基因及其功能。此外,还总结了当前稻米品质改良的主要途径,包括分子标记辅助选择及基因编辑技术等,并对未来稻米品质研究的方向和挑战进行了展望,以期为进一步提高稻米品质、满足市场需求提供理论依据及参考价值。

关键词:水稻;稻米品质;相关基因;影响因素;遗传改良

Research Progress on Influencing Factors, Related Genes and Improvement Approaches of Rice Quality

CHEN Si, WANG Hui, WU Haoran, LI Xiafang, HUANG Yanling, ZHANG Conghe

(Anhui Win-All Hi-Tech Seed Co., Ltd./Key Laboratory for New Variety Development of Hybrid Rice of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hefei 230088)

水稻是全球 1/2 以上人口的主食。随着人们生活水平的提高,消费者对稻米品质的要求也显著提升,稻米品质已成为影响消费者选择和市场流通的要素之一。稻米品质受遗传因素、栽培方式、气候等多种因素影响,其中品种是最重要的因素之一。在消费者眼中评价优质稻米的标准是好吃、好看、好种,而在育种家眼中,优质稻米则要符合我国优质稻米国家标准^[1]。本研究介绍了影响稻米品质的因素及与稻米品质有关的相关基因定位与克隆,并探讨了利用分子标记辅助选择和基因编辑技术改良稻米品质的一些途径和应用前景,为稻米品质改良研究提供参考。

1 稻米品质的评价标准及关键指标

大米是全球许多人的主食,我国制定了一系列严格的国家质量标准,稻米食味品质的评价也由初始的感官体验到后期慢慢形成标准体系,为稻米产

业的发展及满足市场需求提供了重要的参考价值。我国 1986 年颁布了农业行业标准 NY 20—1986《优质食用稻米》,后又制订修订了国家标准 GB/T 17891—2017《优质稻谷》、GB/T 1354—2018《大米》和农业行业标准 NY/T 595—2013《食用籼米》、NY/T 593—2021《食用稻品种品质》等稻米质量标准^[2],对稻米品质提出了更详细的评价方法和要求。稻米品质性状评价指标通常分为加工碾磨品质、外观品质、蒸煮食味品质和营养品质四大指标^[3-4]。加工碾磨品质主要包括糙米率、精米率和整精米率指标^[5]。一般糙米率和精米率越高,说明该品种稻谷的加工品质越好。外观品质主要包括粒型、长宽比、透明度和垩白度等指标,影响粒型的性状为粒长、粒宽和长宽比。目前,市场上评价优质外观品质稻米的标准需要符合籽粒完整、垩白度低、透明度高好等指标。蒸煮食味品质主要包括碱消值、直链淀粉含量和香味等指标。直链淀粉含量会直接影响到米饭的适口性,直链淀粉含量低则米饭口感较软,反之则口感较硬。碱消值是评价稻米糊化温度的常用指标,

基金项目:长三角科技创新共同体联合攻关基础研究项目(2024CSJZN01100)

通信作者:张从合

稻米糊化温度高,碱消值低,米饭偏硬,冷饭容易回生;稻米糊化温度低则碱消值高,米饭松软适口。营养品质主要包括蛋白质、脂肪、游离氨基酸、维生素、矿物质、花青素等^[6]。蛋白质、氨基酸等能维持身体的基本生理功能,花青素则可以保护人体免受自由基的伤害,还能有一定的抗癌作用。

2 影响稻米品质的因素

2.1 遗传因素 遗传因素是决定稻米品质的基础,不同水稻品种的遗传基础不同。稻米的品质和品种的选择也有一定的关系,在相同的环境下,稻米品质主要受遗传因素影响较大。稻米的加工碾磨品质主要受环境因素影响,外观和蒸煮食味品质则多数是由遗传力控制。*ALK* 编码可溶性淀粉合成酶 *SSIIa*, 该基因的等位变异是导致品种间稻米糊化温度差异的主要原因,同时, *Wx* 和 *ALK* 也是控制稻米胶稠度和 *RVA* 特性的主效基因^[7]。石春海等^[8] 对不同的杂交组合进行粒型的遗传研究,发现粒长是一个由多基因调控的数量性状,其中加性效应在遗传中占比较高。目前已有大量与粒型相关的基因被定位及克隆,对提高水稻产量和改良粒型有着重要意义。Li 等^[9] 定位到 4 个与稻米垩白相关的 QTL, 其中有 2 个位点 (*qET-3* 和 *qET-8*) 能显著调控垩白水平, 2014 年成功克隆了第一个控制稻米垩白的主效 QTL *Chalk5* 基因。以上这些基因的研究与克隆有助于稻米品质的分子遗传改良。

2.2 环境因素

2.2.1 气候条件 气候条件对于水稻生长极为重要。在水稻生长期,适宜的温度、光照等条件是稻米产量和品质形成的关键因素,若在生育期内遭遇恶劣的气候条件,如高温、低温、光照不足、 CO_2 浓度过高等则可导致水稻产量降低或品质下降。2024 年全球高温的频发,对稻米品质造成了严重的影响,在灌浆结实期遭遇高温的水稻品种,各项品质指标均有所下降。研究表明,水稻在灌浆结实期遇到高温天气可导致垩白粒率和垩白度升高,糙米率、精米率、整精米率和碱消值下降,垩白度和整精米率变化尤为明显^[10]。在灌浆结实期高温处理可使整精米率平均下降 20%~30%,还会增加籽粒的垩白度,而垩白度增加、整精米率下降会直接影响到稻米籽粒的品质,垩白度高,米饭口感也会比较差^[11]。 CO_2 浓度过高也会影响稻米品质,高浓度 CO_2 情况下,

稻米容易出现加工易碎、垩白增加、整精米率下降的趋势^[12]。此外,在灌浆期如遇上阴雨天气,会导致光照不足,有机物的合成受限,从而降低稻米的产量及品质。

2.2.2 土壤养分及水分 水稻是一种需要大量养分和水分的作物,如果土壤养分和水分不足,则会影响水稻的品质和产量。土壤所需的养分主要包括氮、磷、钾和微量元素等。试验证明,不同肥力下麦秆覆盖在保证稻米整精米率的前提下,能有效减少稻米的垩白粒率和垩白度,增加稻米中的蛋白质含量,施氮对稻米的加工品质、外观品质和蒸煮食味品质均有影响^[13]。唐健等^[14] 研究发现施氮量在 $180\text{kg}/\text{hm}^2$ 时各品种的糙米率、精米率和整精米率最高,这是因为随着植株体内含氮量的增加,可使营养物质向穗部进行转运,从而提高谷粒硬度,增加稻谷抗碾磨能力。此外,除了氮肥之外,钾、钙、磷、镁、硅肥等对稻米品质影响也比较明显,在缺钾肥、钙肥的条件下,稻米的碱消值会降低,外观品质和食味品质都会变差^[15]。适量增加硅肥 ($30\sim 40\text{mg}/\text{kg}$) 能改善稻米品质,显著提高籽粒中稻米香气物质含量,但施硅过量的话反而不利于香味物质的积累^[16]。水分在水稻生长、发育以及品质形成的关键时期都起到了重要作用,在不同的生长时期对水分的要求也不同,水分过多或过少都不利于稻米品质的形成。若在灌浆期遇到干旱,则会导致垩白率显著增加,这是因为灌浆期缺水会导致淀粉颗粒排列松散,胚乳结构不紧密。蔡一震等^[17] 通过试验表明,在水稻灌浆结实期,当低限土水势为 -15kPa 时,整精米率提高,胶稠度变软,垩白度和垩白粒率无显著变化;在籽粒灌浆期,低限土水势 $\leq -30\text{kPa}$ 时,整精米率显著降低,垩白粒率和垩白度显著增加,稻米品质明显下降。

2.3 栽培方式 除了品种自身的基因型、环境条件影响外,栽培方式也会影响到稻米的品质。播种及育苗时间对水稻的生长有着重大影响,姚仪敏等^[18] 以 6 个大穗型水稻品种为材料,设计了不同的播期,结果表明,随着播期的推迟,受高温危害较轻,整精米率呈逐渐增加,垩白粒率和垩白度呈逐渐降低的趋势。直链淀粉含量和蛋白质含量也是评价稻米食味品质的重要指标^[19]。孟德龙等^[20] 研究表明,在稻米的出糙率、精米率和蛋白质含量方面:直播稻 > 机插稻 > 手栽稻;在垩白粒率、垩白度、直链淀粉含

量、胶稠度方面:手栽稻>机插稻>直播稻;稻米食味品质会随着蛋白质含量的提高而下降,高直链淀粉含量的稻米口感较硬,冷饭易回生,食味较差。李玉林等^[21]通过对食味型粳稻研究表明,与常规栽培模式相比,有机栽培模式能显著降低粳稻的垩白粒率和垩白度,直链淀粉含量和蛋白质含量也低于常规栽培。不过我国各地的气候、地理条件不一,需要根据当地的实际情况来确定合适的播期和栽培方式,才能使稻米的品质达到最佳状态。

3 稻米品质性状的相关基因研究

3.1 加工品质与外观品质的相关基因 水稻的粒长是评价稻米品质的重要指标。通过科学家们的大量研究,定位到了上百个关于水稻粒型的 QTL 并克

隆了一些主效基因,如 *GS3*、*GS5*、*GS9*、*GW5*、*GW7*、*GW8*、*WTG1* 等。稻米品质的部分相关基因及功能见表 1。

调控水稻粒长的基因主要有 *GS3* 和 *GW5*, *GS3* 被定位在第 3 号染色体近着丝粒区,是调控粒长和粒重的主效 QTL^[22]。水稻中有 3 个 G 蛋白 γ 亚基 *GS3*、*DEP1* 和 *GGC2*, *DEP1* 和 *GGC2* 的功能发挥依赖 G 蛋白 β 亚基 *RGB1* 和 α 亚基 *RGA1*, 它们对籽粒长度的调节作用是加性的, *GS3* 本身对籽粒大小无影响,但它与 *DEP1* 或 *GGC2* 竞争性结合会缩短粒长^[23-24]。华中农业大学张启发团队研究 *GS3* 基因发现,80%~90% 关于粒长的变异都与 *GS3* 有关,而粒长会直接影响稻米的外观品质^[25]。*GW5* 是

表 1 稻米品质的部分相关基因及功能

品质性状	基因名称	基因功能	所在染色体
粒型	<i>GS2</i>	编码转录因子 <i>OsGRF4</i> , 通过 BR 信号通路正向调控籽粒大小	2
	<i>GS3</i>	编码一个水稻 G γ 亚基, 通过 G 蛋白途径负调控粒长	3
	<i>GS5</i>	编码一个丝氨酸羧肽酶, 正向调节粒型因子	5
	<i>GS6</i>	<i>GRAS</i> 基因家族成员, 通过 BR 信号通路负调控籽粒大小	6
	<i>GS9</i>	具转录因子活性, 通过改变细胞分裂来调节粒型	9
	<i>GW2</i>	编码一个 E3 泛素连接酶, 通过蛋白酶体途径负调控粒宽和粒重	2
	<i>GW5/GSE5</i>	钙调素结合蛋白, 通过 BR 信号通路负调控粒宽和粒重	5
	<i>GW8</i>	编码一个转录因子 <i>OsSPL16</i> , 正向调节粒宽	8
	<i>GLW7</i>	编码一个转录因子 <i>OsSPL13</i> , 正调控颖壳细胞大小, 导致稻谷长度和重量增加	7
	<i>GL7/GW7</i>	主效 QTL, 可增加稻米长宽比, 减少垩白度	7
	<i>DGS1</i>	E3 泛素连接酶, 与 <i>OsBZRI</i> 结合正调控水稻籽粒大小	3
	<i>RGA1/D1</i>	编码水稻 Ga 亚基, 参与 BR、GA 的信号传导影响籽粒大小	5
	<i>WTG1</i>	编码一个 Otubain-like 蛋白酶, 通过影响颖壳细胞的扩展从而控制水稻籽粒的大小和形状	8
	垩白	<i>Chalk5</i>	编码一个液泡质子转运磷酸转移酶, 正调控稻米的腹白率
<i>FLO2</i>		影响胚乳中储藏性物质的积累, 在调控水稻籽粒大小和淀粉品质中发挥关键作用	4
<i>FLO7</i>		在造粉体发育和外围胚乳淀粉合成等过程中发挥重要的调控作用	10
<i>FLO10</i>		编码 P 型 PPR 蛋白, 在胚乳发育中起重要作用	3
<i>OsPPDKB</i>		在水稻灌浆中调节碳的代谢, 是水稻灌浆过程中淀粉形成的关键因子	5
<i>OsRab5a</i>		阻碍淀粉体的形成	12
直链淀粉含量	<i>Wx</i>	通过编码淀粉合成酶来影响稻米的直链淀粉含量	6
	<i>flo1</i>	等位基因 <i>flo-1</i> 引起水稻胚乳的直链淀粉含量降低	5
糊化温度	<i>ALK</i>	编码可溶性淀粉合成酶 II, 从而影响稻米的糊化温度	6
香味	<i>Badh2</i>	编码一个甜菜碱醛脱氢酶, 通过催化甜菜碱醛、4-氨基丁醛来调控香味	8
储藏蛋白	<i>OsGluA2</i>	通过增加籽粒储藏蛋白含量和氨基酸总量, 正调控籽粒的蛋白含量	10
	<i>qPC1</i>	编码一个氨基酸通透酶 <i>OsAAP6</i> , 正向调控籽粒蛋白含量	1
氨基酸	<i>OsIPMS1</i>	催化亮氨酸的生物合成	11

调控粒宽和粒重的主要 QTL,对水稻的高产、优质等指标起着重要的作用,*GW5* 编码一个钙调素结合蛋白,通过影响种子的细胞数量来控制籽粒宽度和粒型^[26]。*GW8* 编码一个转录因子 *OsSPL16*,正向调节粒宽,它可以与 *GW7* 结合共同作用并抑制其表达^[27]。*GS3*、*GW8* 和 *GS9* 共同参与水稻颖花和柱头的发育调控,影响其长度或宽度^[28]。*GL7* 是一个控制粒长和粒宽的主效 QTL,编码拟南芥 *LONGIFOLIA* 的同源蛋白,在日本晴背景下过表达 *GL7-S1* 或 *GL7-S2*,不仅可以增加稻米的长宽比,还能够减少垩白粒率和垩白度^[29]。

水稻垩白度也是衡量稻米品质的一个重要指标。目前已经鉴定了大量与垩白度相关的基因:如 *Chalk5*、*FLO2*、*FLO7*、*OsPPDKB*、*OsRab5a* 等(表 1)。*Kang* 等^[30] 克隆了 *OsPPDKB* 基因,该基因在稻米籽粒灌浆期会参与胚乳淀粉的积累过程,从而可以改变垩白度的形成。*Han* 等^[31] 克隆了 *OsRab5a*,该基因会阻碍水稻籽粒淀粉体的形成并影响垩白。

3.2 蒸煮食味品质的相关基因 稻米的蒸煮食味品质主要受 *Wx* 和 *ALK* 两个主效基因控制。*Wx* 基因位于第 6 号染色体的短臂上,1990 年就被克隆^[32],直链淀粉含量是由 *Wx* 基因编码的颗粒结合淀粉合成酶 GBSS 控制的,*Wx* 基因的等位变异会导致水稻胚乳中直链淀粉含量的差异^[33]。*Wx* 基因有多个复等位基因,在我国,选育品种应用最多的 3 个等位基因是 *Wx^a*、*Wx^b* 和 *wx*,其中 *Wx* 为非糯稻的基因型,*wx* 为糯稻的基因型^[34]。不同的等位基因对应着不同的直链淀粉含量,*Wx^a* 对应高直链淀粉(>20%),*Wx^b* 对应中低直链淀粉(14%~18%)^[35]。直链淀粉含量与内含子的表达能力关系密切,因此,目前对直链淀粉的改良主要是通过对 *Wx* 基因转录水平的表达调控来实现。

稻米糊化温度是一个主要由 *ALK* 基因编码的可溶性淀粉合成酶 SSII-3 控制,位于水稻的第 6 号染色体上,是控制糊化温度的主要 QTL^[1,36]。*ALK* 基因根据酶的活性又可以分为控制高糊化温度的 *ALK^c*,其主要存在于籼稻中;另外一种控制低糊化温度的 *ALK^d*,主要存在于粳稻中^[37]。

香味也是评价稻米食味品质的一个关键指标。*Badh2* 是目前仅有的一个被克隆的香味基因,位于

水稻第 8 号染色体上^[38]。2-乙酰基-1-吡咯啉(2-AP)是形成稻米香味的最重要化合物,其合成前体是 4-氨基丁醛,在香米水稻品种中,*Badh2* 基因发生碱基的缺失和变异,可造成蛋白移码突变,突变导致 *Badh2* 蛋白丧失功能,不能催化 4-氨基丁醛的氧化而使 4-氨基丁醛积累,促进 2-AP 合成产生香味,其等位基因分别为 *badh2-E7* (籼稻)和 *badh2-E2* (粳稻)^[39]。在非香米水稻品种中,*Badh2* 蛋白催化 4-氨基丁醛的氧化从而抑制 2-AP 的合成,因此丧失了香味^[40]。

3.3 营养品质的相关基因 稻米营养品质的形成是一个复杂的生物学过程,涉及多个基因的协同作用以及环境因素的影响。其中影响稻米营养品质的主要物质有蛋白质、氨基酸、脂类和花青素等。目前已克隆的关键基因主要有 *OsGluA2*、*qPC1*、*OsIPMS1*、*OsAUX5*、*OsMYB3*、*Rc*、*Rd* 等。*Yang* 等^[41] 克隆了 *OsGluA2* 基因,位于第 10 号染色体,是编码谷蛋白 A2 型前体,也是 *qGPC-10* 的候选基因,正调控稻谷的蛋白质含量。*He* 等^[42] 克隆了 *OsIPMS1* 基因,它是一个异丙基苹果酸合成酶,可催化亮氨酸的生物合成。*Rc* 基因编码一个含有碱性螺旋-环-螺旋(bHLH)基序的蛋白产物,它控制着水稻果皮颜色的色泽^[43]。

4 稻米品质的改良方法

4.1 优化栽培管理措施 首先要选择适应当地气候、抗病性强且品质潜力高的品种,其次要推广优质稻米绿色生产关键技术,如减少农药、合理施肥,实现农作物秸秆资源化利用,通过创新种植技术、改良耕作方式等措施来提高稻米品质。通过科学施肥和灌溉,可以满足水稻生长过程中的养分和水分需求,促进水稻健康生长和发育,从而提高稻米的品质水平。*解文孝*等^[44] 研究发现秸秆还田不仅能降低稻米的垩白粒率和垩白度,还可以增加稻米的胶稠度和食味值。*马兆惠*等^[45] 研究表明磷肥可以改善稻米外观和食味特性,钾肥对质构特性影响比较明显,而镁肥能较好地改善适口性,根据品种间的特性,软米品种以高磷+高钾+高镁为宜,普通品种应以高磷+低钾+中或高镁为宜。

4.2 分子标记辅助选择 分子标记辅助选择(MAS, Marker-assisted selection)是一种利用现代分子生物学技术,从分子水平实现对基因型的直接选择,从

而更加高效、快速地选育出符合要求的优质新品种。王凯等^[46]以香型优质粳稻沪香粳106为母本,与早熟抗稻瘟病品种松早香1号进行杂交配组,利用分子标记辅助选择技术和传统育种手段相结合的方法高效育成聚合低直链淀粉含量基因 *Wxmp*、粒型调控基因 *GW5* 和抗稻瘟病基因 *Pita*、*Pia* 的早熟粳稻新品种沪早粳193,该品种于2021年通过上海市农作物品种审定委员会审定。黄宣等^[47]以携带软米基因 *Wx^{mp}* 的南粳9108为供体亲本,以晚粳品种宁84为受体亲本,利用分子标记辅助选择将 *Wx^{mp}* 基因回交导入到宁84中,创制了宁84(*Wx^{mp}*)改良系,其食味品质明显提高。陈春等^[48]以含有 *GS9* 基因的日本晴为供体亲本,以泗稻17号为受体和轮回亲本,通过杂交回交,利用 *GS9* 基因的功能分子标记,选出了6个中长粒型的单株,增加了籽粒长宽比。

4.3 基因编辑技术 基因编辑技术能够精准地修改或替换水稻基因组中的特定基因,实现稻米品质性状的定向改良。祁永斌等^[49]利用 CRISPR/Cas9 技术对水稻香味基因 *Badh2* 进行定向编辑,获得了香味性状得到明显改良的无转基因成分的株系。Ma 等^[50]利用 CRISPR/Cas9 系统编辑 *Wx* 基因,使直链淀粉含量从 14.6% 降到 2.6%,与糯米的直链淀粉含量相近,为选育糯稻研究提供了坚实的基础。扬州大学刘巧泉教授课题组利用 CRISPR/Cas9 编辑技术对 *Wx* 基因进行编辑,创建了6种微调直链淀粉的新型 *Wx* 等位基因,细微地调控了直链淀粉含量,为提高稻米品质提供了新方法^[51]。浙江大学作物研究所利用基因编辑手段对哈勃601进行定向突变,直链淀粉含量由原来的 15.5% 降至 2.0%~2.6%,接近糯稻水平^[52]。另有研究发现,通过敲除 *OsIPMS1*,可以改良稻米的外观及营养品质,并增加稻米中的蛋白质及氨基酸含量^[42]。基因编辑为稻米品质改良提供了“精准导航”,具有高效精准、多基因聚合、早期选择等优点,尤其适用于各种复杂性状(如食味、垩白)的定向改良,同时,多基因编辑可以同时改良多个品质性状,培育出综合性状优良的新品种。

5 展望

随着全球人口的增长和消费者对稻米品质要求的提高,其产量及品质问题受到广泛关注。未来的研究将更加侧重于稻米品质相关基因的发掘和功

能验证,特别是那些控制稻米食味、营养和加工特性的关键基因,这样科研人员能更加精准地改良稻米的品质特性,才会有更多高品质、高产量的品种被选育出来。但水稻品质的形成受多个基因及环境因素的共同影响,其调控机制也很复杂,使得稻米品质改良的难度较大,所以也要加强环境因素与遗传因素互作对稻米品质影响的研究。如粒型基因的改良对提高稻米品质和产量具有重要意义,但其遗传变异性很大,如何筛选出具有理想粒型基因组合的种质资源成为了当前研究的一个难题。目前通过已发掘的相关基因,已选育出一些优良品种,但是具有重大创新和突破的大品种仍然较少,且选育周期都较长。未来的育种工作将更加注重稻米品质性状的定向改良,整合传统育种与 CRISPR/Cas9 基因编辑技术,加快稻米品种的选育进程。最后在注重稻米品质的同时也要结合产量、抗逆性等其他农艺性状的协同改良,培育出综合性状优良的突破性新品种,以满足未来粮食安全和市场需求的双重挑战。

参考文献

- [1] 夏朵,周浩,何予卿. 稻米品质的遗传研究及分子育种进展. 华中农业大学学报,2022,41(1):48-61
- [2] 李清华,郑长林. 现行稻米质量评价标准介绍及比较. 福建稻麦科技,2022,40(1):14-17
- [3] 王慧,张从合,陈金节,严志,周桂香,黄艳玲. 稻米品质性状影响因素及相关基因研究进展. 中国稻米,2018,24(4):16-21
- [4] 张涛,王子瑞,毛鑫晨,唐家琪,张超,于恒秀. 影响稻米品质性状的相关基因研究进展. 安徽农业科学,2023,51(19):17-22
- [5] 李然,钱前,高振宇. 水稻品质的遗传与育种改良研究进展. 生物技术通报,2022,38(4):4-19
- [6] 江良荣,李义珍,王侯聪,黄育民. 稻米营养品质的研究现状及分子改良途径. 分子植物育种,2004,2(1):113-121
- [7] Gao Z Y, Zeng D L, Cheng F M, Tian Z X, Guo L B, Su Y, Yan M X, Jiang H, Dong G J, Huang Y C, Han B, Li J Y, Qian Q. *ALK*, the key gene for gelatinization temperature, is a modifier gene for gel consistency in rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2011, 53(9): 756-765
- [8] 石春海,申宗坦. 籼稻粒形及产量性状的加性相关和显性相关分析. 作物学报,1996,22(1):36-42
- [9] Li Y B, Fan C C, Xing Y Z, Yun P, Luo L J, Yan B, 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. *Nature Genetics*, 2014, 46(4):398-404
- [10] 周飞捷,李小华,黎兵,刘杨,彭冠,廖智,刘爱民. 杂交水稻组合稻米品质对结实期温度的敏感性研究. 杂交水稻,2023,38(5):

14-19

- [11] Xiong D L, Ling X X, Huang J L, Peng S B. Meta-analysis and dose-response analysis of high temperature effects on rice yield and quality. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 141: 1-9
- [12] 王东明, 陶冶, 朱建国, 刘钢, 朱春梧. 稻米外观与加工品质对大气 CO₂ 浓度升高的响应. *中国水稻科学*, 2019, 33 (4): 338-346
- [13] 严奉君, 孙永健, 马均, 徐徽, 李玥, 代邹, 杨志远. 不同土壤肥力条件下麦茬还田与氮肥运筹对杂交稻氮素利用、产量及米质的影响. *中国水稻科学*, 2015, 29 (1): 56-64
- [14] 唐健, 唐闯, 郭保卫, 张诚信, 张振振, 王科, 张洪程, 陈恒, 孙明珠. 氮肥施用量对机插优质晚稻产量和稻米品质的影响. *作物学报*, 2020, 46 (1): 117-130
- [15] 刘立军, 常二华, 范苗苗, 王志琴, 杨建昌. 结实期钾、钙对水稻根系分泌物与稻米品质的影响. *作物学报*, 2011, 37 (4): 661-669
- [16] Mo Z W, Lei S, Ashraf U, Khan I, Li Y, Pan S G, Duan M Y, Tian H, Tang X R. Silicon fertilization modulates 2-acetyl-1-pyrroline content, yield formation and grain quality of aromatic rice. *Journal of Cereal Science*, 2017, 75: 17-24
- [17] 蔡一震, 朱庆森, 王志琴, 杨建昌, 郑雷, 钱卫成. 结实期土壤水分对稻米品质的影响. *作物学报*, 2002, 28 (5): 601-608
- [18] 姚仪敏, 陈建珍, 闫浩亮, 邵平, 王焱, 田小海. 大穗型水稻品种在不同播期条件下的品质表现. *湖北农业科学*, 2015, 54 (10): 2323-2327, 2383
- [19] 李书先, 蒲石林, 邓飞, 王丽, 胡慧, 廖爽, 李武, 任万军. 不同生态条件下氮肥优化管理对杂交中稻稻米品质的影响. *中国生态农业学报(中英文)*, 2019, 27 (7): 1042-1052
- [20] 孟德龙, 杨波, 秦德荣, 迟铭, 仲维功, 陈留根, 周炜. 淮北稻区不同栽培方式稻米品质的比较. *江苏农业科学*, 2011, 39 (6): 143-145
- [21] 李玉林, 徐承昱, 胡雪, 臧倩, 陆炫睿, 蒋敏, 庄恒扬, 黄丽芬. 有机和常规施肥模式的土壤养分特征及对不同食味型粳稻产量和品质的影响. *核农学报*, 2022, 36 (2): 445-455
- [22] 赵达. 稻米品质性状的全基因组关联分析及品质相关基因的遗传解析. 武汉: 华中农业大学, 2019
- [23] 高彦昊. 基于野生稻 SSSL 的水稻粒形 QTL 精细定位. 广州: 华南农业大学, 2021
- [24] Sun S Y, Wang L, Mao H L, Shao L, Li X H, Xiao J H, Ouyang Y D, Zhang Q F. A G-protein pathway determines grain size in rice. *Nature Communications*, 2018, 9 (1): 851
- [25] Mao H L, Sun S Y, Yao J L, Wang C R, Yu S B, Xu C G, Li X H, Zhang Q F. Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107 (45): 19579-19584
- [26] Duan P G, Xu J S, Zeng D L, Zhang B L, Geng M F, Zhang G Z, Huang K, Huang L J, Xu R, Ge S, Qian Q, Li Y H. Natural variation in the promoter of *GSE5* contributes to grain size diversity in rice. *Molecular Plant*, 2017, 10 (5): 685-694
- [27] Wang S K, Li S, Liu Q, Wu K, Zhang J Q, Wang S S, Wang Y, Chen X B, Zhang Y, Gao C X, Wang F, Huang H X, Fu X D. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. *Nature Genetics*, 2015, 47 (8): 949-954
- [28] Zhu X Y, Gou Y J, Heng Y Q, Ding W Y, Li Y J, Zhou D G, Li X Q, Liang C R, Wu C Y, Wang H Y, Shen R X. Targeted manipulation of grain shape genes effectively improves outcrossing rate and hybrid seed production in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21 (2): 381-390
- [29] Wang Y X, Xiong G S, Hu J, Jiang L, Yu H, Xu J, Fang Y X, Zeng L J, Erbo X, Xu J, Ye W J, Meng X B, Liu R F, Chen H Q, Jing Y H, Wang Y H, Zhu X D, Li J Y, Qian Q. Copy number variation at the *GL7* locus contributes to grain size diversity in rice. *Nature Genetics*, 2015, 47 (8): 944-948
- [30] Kang H, Park S, Matsuoka M, An G. White-core endosperm *floury endosperm-4* in rice is generated by knockout mutations in the C₄-type pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*). *The Plant Journal*, 2005, 42 (6): 901-911
- [31] Han X H, Wang Y H, Liu X, Jiang L, Ren Y L, Liu F, Peng C, Li J J, Jin X M, Wu F Q, Wang J L, Guo X P, Zhang X, Cheng Z J, Wan J M. The failure to express a protein disulphide isomerase-like protein results in a floury endosperm and an endoplasmic reticulum stress response in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 63 (1): 121-130
- [32] Wang Z Y, Wu Z L, Xing Y Y, Zheng F G, Guo X L, Zhang W G, Hong M M. Nucleotide sequence of rice waxy gene. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18 (19): 5898
- [33] Tian X X, Qian Q, Liu Q Q, Yan M X, Liu X F, Yan C J, Liu G F, Gao Z Y, Tang S Z, Zeng D L, Wang Y H, Yu J M, Gu M H, Li J Y. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106: 21760-21765
- [34] 朱霁晖, 张昌泉, 顾铭洪, 刘巧泉. 水稻 *Wx* 基因的等位变异及育种利用研究进展. *中国水稻科学*, 2015, 29 (4): 431-438
- [35] Sano Y. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm. *Theoretical and Applied Genetics*, 1984, 68 (5): 467-473
- [36] Gao Z Y, Zeng D L, Cui X, Zhou Y H, Yan M X, Huang D N, Li J Y, Qian Q. Map-based cloning of the *ALK* gene, which controls the gelatinization temperature of rice. *Science China Life Sciences*, 2003, 46 (6): 661-668
- [37] Bao J S, Sun M, Zhu L H, Corke H. Analysis of quantitative trait loci for some starch properties of rice (*Oryza sativa* L.): thermal properties, gel texture and swelling volume. *Journal of Cereal Science*, 2004, 39 (3): 379-385
- [38] Chen S H, Yang Y, Shi W W, Ji Q, He F, Zhang Z D, Cheng Z K, Liu X N, Xu M L. *Badh2*, encoding betaine aldehyde dehydrogenase, inhibits the biosynthesis of 2-Acetyl-1-Pyrroline, a major component in rice fragrance. *The Plant Cell*, 2008, 20 (7): 1850-1861
- [39] Kovach M J, Calingacion M N, Fitzgerald M A, Mccouch S R. The origin and evolution of fragrance in rice (*Oryza sativa* L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104 (12): 6181-6186

(下转第18页)

国家农作物品种展示示范中心,组织基层农业推广人员、新型职业农民和种植户进行现场直播和田间观摩,开展玉米耐密新品种、大面积单产新技术的培训指导,创新推广方式,提高科学选种、用种和新技术使用水平,切实发挥新品种、新技术在玉米生产中的增产作用,持续促进大面积单产提升。

参考文献

- [1] 陈永强,王雅菲,谢惠玲,张战辉,黑洪超,彭强,杨雪利,何革命,汤继华. 黄淮海地区夏玉米育种目标与策略. 作物学报, 2024, 50 (12): 2917-2924
- [2] 中国三农发布. 我国玉米进口大幅下降,国际市场传导影响趋弱. (2024-10-08) [2025-04-17]. http://www.scs.moa.gov.cn/gzdt/202410/t20241008_6463820.htm3
- [3] 中华人民共和国海关总署. 海关统计数据在线查询平台. <http://stats.customs.gov.cn/>
- [4] 新华社. 我国粮食年产量首次迈上1.4万亿斤新台阶. (2024-12-13) [2025-04-17]. https://www.gov.cn/zhengce/jiedu/tujie/202412/content_6992534.htm
- [5] USDA: 2024 corn yields reach record high. (2024-11-09) [2025-04-17]. https://ethanolproducer.com/articles/usda-2024-corn-yields-reach-record-high?use_xbridge3=true&loader_name=forest&need_sec_link=1&sec_link_scene=im
- [40] Shao G N, Tang S Q, Chen M L, Wei X J, He J W, Luo J, Jiao G A, Hu Y C, Xie L H, Hu P S. Haplotype variation at *Badh2*, the gene determining fragrance in rice. *Genomics*, 2013, 101 (2): 157-162
- [41] Yang Y H, Guo M, Sun S Y, Zou Y L, Yin S Y, Liu Y N, Tang S Z, Gu M H, Yang Z F, Yan C J. Natural variation of *OsGluA2* is involved in grain protein content regulation in rice. *Nature communications*, 2019, 10: 1949
- [42] He Y Q, Cheng J P, He Y, Yang B, Cheng Y H, Yang C, Zhang H S, Wang Z F. Influence of isopropylmalate synthase *OsIPMS1* on seed vigour associated with amino acid and energy metabolism in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 17 (2): 322-337
- [43] Wang J, Deng Q W, Li Y H, Yu Y, Liu X, Han Y F, Luo X D, Wu X J, Ju L, Sun J Q, Liu A H, Fang J. Transcription Factors *Rc* and *OsVPI* coordinately regulate preharvest sprouting tolerance in red pericarp rice. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68 (50): 14748-14757
- [44] 解文孝, 李建国, 刘军, 吕军, 梁传斌, 史鸿儒, 李蒙杉. 不同土壤背景下秸秆全量还田对水稻产量及稻米品质的影响. *中国稻米*, 2021, 27 (2): 73-76, 88
- [45] 马兆惠, 张维本, 程海涛, 路连吉, 宋文雯, 吕文彦, 莫倩. 通过养分管理调控水稻胚乳成分提高稻米食味品质. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28 (1): 45-57

- [6] 国家统计局. 国家统计局农村司副司长魏锋解读粮食生产情况. (2024-12-13) [2025-04-17]. https://www.stats.gov.cn/sj/sjjd/202412/t20241213_1957743.html
- [7] 王文娟, 高岭巍, 姬社林, 马盼盼, 岳振平, 陈智勇, 马昕. “黄金粮” MY73 成为黄淮海地区玉米主推品种的原因分析. *中国种业*, 2025 (4): 42-45
- [8] 明博, 谢瑞芝, 侯鹏, 李璐璐, 王克如, 李少昆. 2005-2016 年中国玉米种植密度变化分析. *中国农业科学*, 2017, 50 (11): 1960-1972
- [9] 刘天学. 河南玉米大面积单产提升的策略分析. *农村·农业·农民*, 2024 (14): 11-12
- [10] 杨久涛, 孙红滨, 鞠正春, 杨武杰, 邢晓飞, 潘月红. 山东省主要粮油作物大面积单产提升可行性及发展路径. *农业展望*, 2023, 19 (8): 76-82
- [11] 济南高新技术产业开发区管理委员会. 我国首张主粮基因编辑安全证书落户济南 舜丰生物矮秆玉米获认可. (2024-05-13) [2025-04-17]. http://innovation.jinan.gov.cn/art/2024/5/13/art_71988_4818229.html?use_xbridge3=true&loader_name=forest&need_sec_link=1
- [12] 李嘉航, 王绍新, 许洛, 李中建, 王宝宝, 冯健英. 玉米种植密度与产量研究现状与趋势. *农学学报*, 2023, 13 (11): 1-11
- [13] 张秀峰, 史凯亮, 孙亚丽, 陈钊钧, 曹慧英. 山东省齐河县玉米大面积单产提升的实践与思考. *中国种业*, 2025 (5): 45-46, 50

(收稿日期: 2025-04-17)

(上接第 13 页)

States of America, 2009, 106 (34): 14444-14449

- [46] 王凯, 赵志鹏, 张美英, 闫影, 张丽霞, 胡泽军, 叶俊华, 杨航, 吴书俊. 利用分子标记辅助培育优质早熟粳稻新品种“沪早粳 193”. *分子植物育种*. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20241017.1442.008>
- [47] 黄宣, 叶朝辉, 严成其. 分子标记辅助选择 *Wx^{mp}* 基因改良晚粳品种宁 84 稻米品质. *作物研究*, 2024, 38 (4): 308-313
- [48] 陈春, 郭新亚, 王磊, 陈卫军. 利用 *GS9* 粒型基因分子标记改良水稻粒型的效应研究. *江西农业学报*, 2022, 34 (2): 15-19
- [49] 祁永斌, 张礼霞, 王林友, 宋建, 王建军. 利用 CRISPR/Cas9 技术编辑水稻香味基因 *Badh2*. *中国农业科学*, 2020, 53 (8): 1501-1509
- [50] Ma X L, Zhang Q Y, Zhu Q L, Liu W, Chen Y, Qiu R, Wang B, Yang Z F, Li H Y, Lin Y R, Xie Y Y, Shen R X, Chen S F, Wang Z, Chen Y L, Guo J X, Chen L T, Zhao X C, Dong Z C, Liu Y G. A robust CRISPR/Cas9 system for convenient, high-efficiency multiplex genome editing in monocot and dicot plants. *Molecular Plant*, 2015, 8 (8): 1274-1284
- [51] Huang L C, Li Q F, Zhang C Q, Chu R, Gu Z W, Tan H Y, Zhao D S, Fan X L, Liu Q Q. Creating novel *Wx* alleles with fine-tuned amylose levels and improved grain quality in rice by promoter editing using CRISPR/Cas9 system. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18 (11): 2164-2166
- [52] 周鑫, 邓丽, 汪庆, 刘洋洋, 张渭章, 舒瑛尧, 谭瑗瑗. 利用基因编辑技术培育糯性水稻. *分子植物育种*, 2018, 16 (17): 5608-5615

(收稿日期: 2025-04-27)