

李强强,赵 玥,李 璠,等. 作物源库关系及其生理调控途径的研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(9):50-56.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.09.009

作物源库关系及其生理调控途径的研究进展

李强强^{1,2}, 赵 玥^{1,2}, 李 璠^{1,2}, 朱一鸣^{1,2}, 杨成淦^{1,2}, 曹佳乐^{1,2}, 王志琴^{1,2}, 杨建昌^{1,2}, 顾骏飞^{1,2}

(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. 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏扬州 225009)

摘要:许多研究表明,提高源强能够增加光合同化物的供给,提高库强如穗数、穗粒数、千粒质量等性状,从而增加库容,提高产量。而有些研究表明,平衡协调库源关系才能提高产量。本文总结了源代谢中叶源在光合作用中的光化学过程、碳同化过程和蔗糖合成过程以及光呼吸等方面关键基因的研究进展,库代谢过程中能量供应和淀粉合成等方面关键调控基因的研究进展,及光合产物在源库中平衡分配的研究进展。最后,提出今后值得深入研究的方向,并探讨了通过栽培措施调控库源关系从而提高产量的途径及其生理遗传机制。

关键词:作物产量;源库关系;调控机制;栽培措施

中图分类号: S311 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)09-0050-06

作物产量的高低主要决定于源、库的强弱和流的畅通程度,产量的形成也是源库协调互作的结果。自 1928 年作物产量的源库理论被提出后,许多研究都把源库关系作为高产生理的热点问题^[1-2],这些研究对农作物产量的提高起到了积极作用,产量提高是伴随着新型源库平衡关系不断建立的过程^[3-4]。但人们对源库关系及特性评价标准各不相同,前人对源库的研究多集中在水分、肥料等不同栽培措施及温度、二氧化碳浓度等环境因素的作用,而对相关生理调控途径及关键控制基因研究不多。本文重点阐述了源代谢过程中叶源光合作用中的光化学过程、碳同化过程和蔗糖合成转运过程以及光呼吸等方面关键调控基因,库代谢过程中能量供应和淀粉合成等方面关键调控基因,以及光合产物在源库分配转运的研究进展,以期为阐明作物栽培措施调控库源关系的生理遗传机制提供基础。

1 源库基本概念

源指合成同化物输送到植株其他部位的组织或器官。源基本上是指成熟的叶,它们合成比维持自身代谢所需的更多的光合产物。这些叶源为库器官提供光合物质,支持库的生长和发育以及库中营养物质的储存积累。植物的库器官是光合作用产物的净输入者,即这些器官不能产生光合产物来维持新陈代谢和生长,而是以糖或相关物质的形式输入碳。所有地下器官在植物生长期间都是碳库,因为它们不能进行光合作用。此外,未成熟的叶子以及其他地上植物器官如花、种子等都是库^[5]。除碳之外的物质分配,例如植物中的氮素和激素等,对植物生长也具有重要作用。根系把从土壤当中吸收的矿物质以及在根系中合成的激素运输到地上部分供其利用。因此,根系也可以看成是一种源^[6]。作物的源、库是动态的,可因其部位和所起作用的不同而发生变化,植物发育期间会经历从源器官到库器官的转换或者从库器官到源器官的转换,如未成熟叶到成熟叶经历了从库到源的转换,种子、块茎等在萌发过程中会从库转换为源。同时部分组织也具有源和库的双重特点,如水稻的茎鞘在未抽穗开花前会储存大量的碳水化合物,在抽穗开花后则供应给籽粒生长^[7]。

2 源代谢生理调控途径的研究

作物生长代谢所需的碳水化合物绝大多数来

收稿日期:2019-06-28

基金项目:国家重点研发计划(编号:2017YFD0200107);国家 973 计划(编号:2015CB150401);国家自然科学基金(编号:31872853);江苏省自然科学基金(BK20181455)。

作者简介:李强强(1994—),男,安徽阜阳人,硕士研究生,主要从事水稻栽培与生理研究。E-mail:1066113795@qq.com。

通信作者:顾骏飞,博士,教授,主要从事作物高光效的生理机制、作物氮高效生理机制、水稻品质的生理调控途径研究。E-mail:gujif@yzu.edu.cn。

自于叶源,然后运输到其他组织供其代谢或储存。在光合产物分配保持不变时,增加光合作用能够增加作物产量^[8-10]。目前对叶源改善主要集中在提高光反应速率、羧化速率、蔗糖合成转运速率以及光呼吸等方面。了解源代谢的生理机制可为提高源的碳水化合物供应能力以及今后的品种选育和栽培管理提供理论依据。

2.1 光同化过程的研究

植物进行光合作用第一步是对光能的吸收,类囊体膜是利用光能的场所,把光能转化为化学能以固定环境中的 CO_2 来满足植株正常生长所需的能量物质需求^[11]。类囊体膜上的细胞色素 b_6f 复合物(cyt b_6f)位于光系统 II (PS II) 和光系统 I (PS I) 之间,负责传递 PS II 吸收光能产生的电子,其中 Rieske FeS 蛋白(PetC)是 cyt b_6f 复合物的关键组分,已被证明是叶绿体电子传递速率的主要决定因素^[12]。Yamori 等研究结果表明,在拟南芥中过表达 Rieske FeS 蛋白质会显著增加 PS I 和 PS II 的量子效率,提高电子传递速率,进而增加生物量和产量^[13-14]。当光照度过高时,光化学反应中心产生的电子超过消耗所需,导致叶绿体中积累过量电子,电子通过 PS I 传递给氧气生成超氧阴离子自由基($\text{O}_2^{\cdot-}$),引起光合细胞损伤,进而影响叶源合成光合产物的速率。光抑制过程中产生的超氧自由基被超氧化物歧化酶(SOD)分解产生过氧化氢,过氧化氢在抗坏血酸过氧化物酶(APX)的催化下与抗坏血酸反应被还原成水,来防止植物的光氧化损伤。Payton 等研究表明,增加叶绿体中 SOD 的表达量可减少活性氧含量,提高电子传递效率^[15]。Ishikawa 等过量表达 APX 基因显著降低叶绿体中活性氧的积累^[16]。叶黄素循环是另一种消耗从光化学反应中心产生过量能量的途径。玉米黄质利用光反应中心产生的过剩能量在玉米黄质环氧酶(ZEP)的催化下生成紫黄质,紫黄质在紫黄质脱氢环氧酶(VDE)催化下重新生成玉米黄质,在二者的相互转换中消耗多余能量。因此,提升二者的转换速率可以保护叶片免受强光损伤。Kromdijk 等研究表明,烟草过表达紫黄质脱氢环氧酶、玉米黄质环氧酶和光系统 II 的 S 亚基能够提高 CO_2 吸收同化速率、增加干物质积累量和产量^[17]。

2.2 碳同化过程的研究

卡尔文循环用来同化 CO_2 的能量来自光反应中心产生的腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)和还原型烟酰

胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)。卡尔文循环分为羧化阶段、还原阶段和受体再生阶,其中核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)是卡尔文循环羧化阶段的关键酶,Rubisco 催化核酮糖-1,5-二磷酸与 CO_2 合成 3-磷酸甘油酸是固定环境中的 CO_2 第 1 步反应。水稻过表达 Rubisco 能够提高在低 CO_2 条件下的干物质生产。增加玉米 Rubisco 的含量可以提高 CO_2 同化速率,从而增加植株生长量。果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)和景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶(SBPase)是催化调节卡尔文循环还原阶段和受体再生阶段的关键酶^[18]。Feng 等发现过表达 SBPase 可以提高水稻二氧化碳的同化能力^[19]。Tamoi 等在烟草中导入蓝藻 FBP/SBPase 基因,在高 CO_2 浓度下植株生长量、光合活性均增加,并且有助于己糖向蔗糖的转化^[20]。蓝藻中的无机碳转运蛋白 B(ictB)参与体内 HCO_3^- 积累,可提高光合细胞内 CO_2 浓度、降低植株 CO_2 补偿点,Lieman-Hruwitz 等将 ictB 基因导入烟草和拟南芥中发现转基因植株 Rubisco 有较高的催化活性和光合速率,以及较高的干物质生长量^[21]。同样,Gong 等在水稻中导入蓝藻 ictB 和 FBP/SBPase 基因,提高了碳同化速率,改善了水稻的光合作用,并且水稻植株的分蘖数显著增加^[22]。

2.3 蔗糖合成的研究

卡尔文循环合成的磷酸丙糖有一部分在叶绿体中合成淀粉,其他部分在磷酸丙糖转运蛋白协助下以细胞质中的无机磷酸为平衡离子,将叶绿体中的磷酸丙糖转运到细胞质,磷酸丙糖在蔗糖磷酸合酶(SPS)和蔗糖磷酸酶(SPP)的催化下合成蔗糖^[23]。提高细胞基质内磷酸丙糖含量,能促进细胞质内蔗糖合成并降低淀粉与蔗糖的比值^[24]。Hashida 等在烟草过表达 SPS 基因显著提升 SPS 在叶片中的活性,植株的光合作用、碳同化能力、蔗糖合成显著增强,并且增加了花的数量^[25]。在敲除 SPS 基因植株中叶片蔗糖合成减少并导致淀粉积累,影响光合速率^[26-27]。

2.4 光呼吸的研究

光呼吸可能是 C_3 作物如水稻、大豆等光合效率的限制因素^[28],可以降低 C_3 作物光合效率的 20%~50%。光呼吸循环有 3 个细胞器参与,分别是叶绿体、过氧化物酶体和线粒体。在叶绿体中,核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的加氧反应会导致 2-磷酸乙醇酸(2-PG)的产生,

其不能在卡尔文循环中直接使用,需要在过氧化物酶体和线粒体中发生一系列反应生成甘油酸,最终在叶绿体中转化为 3-磷酸甘油酸(3-PGA)进入卡尔文循环。该循环不仅消耗大量 ATP,而且每循环 1 次就会丢失 1 分子 CO_2 ,严重影响光合固碳效率。目前对光呼吸的改造主要集中在 2 个方面,一方面是增强过氧化物酶体和线粒体内参与催化反应的关键酶活性,另一方面是绕过光呼吸,即乙醇酸不运送到过氧化物酶体和线粒体参加催化反应。在现有的研究中这 2 个方面均取得显著成就,Cui 等过表达过氧化物酶体中乙醇酸氧化酶(GLO),在过表达植株中 GLO 活性显著提高,在高光和高温条件下根、叶生长量和光合作用显著提高^[29]。在绕过光呼吸方面,取得的成就更加显著,South 等通过在烟草中设计 3 条全新的代谢途径,第 1 条是通过基因工程在叶绿体内引入大肠杆菌(*Escheurichia coli*)乙醇酸代谢途径的酶,第 2 条是在叶绿体内引入乙醇酸氧化酶、苹果酸合酶和大肠杆菌的过氧化氢酶,第 3 条是在叶绿体内引入苹果酸合酶和蓝藻的乙醇酸脱氢酶^[30]。3 种光呼吸代谢途径的改造均显著提高了光合效率和生产力,光合量子产率提高了 20%,生物量提高了 40%。

2.5 C_3 作物的改造

将 C_3 植物改造成 C_4 植物对作物产量的提高具有重要意义^[31],Ishikawa 等将高粱 Rubisco 的小亚基(RbcS)转入水稻中能提高水稻 Rubisco 的催化转换率,即使在较低的 Rubisco 浓度下仍表现出较高光合能力^[32]。Zhang 等在水稻中导入 C_4 循环的碳酸酐酶(CA)、丙酮酸磷酸双激酶(PPDK)、磷酸烯醇式丙酮酸(PEPC),使水稻的光合效率显著增加、产量增加 12%;植株形态如叶片大小、根量明显增加;叶脉数量、维管束细胞增加,叶片中超氧化物歧化酶和过氧化物酶的活性均明显提高^[33-34]。

3 库代谢生理调控途径的研究

库是储存光合作用生产碳水化合物的主要器官,同化产物在库容中主要以淀粉为主要储存形式,淀粉合成需要能量和多种酶的催化。库器官输入的能量多少和淀粉代谢酶活性的高低都会影响淀粉的合成速率,进而影响作物产量。

3.1 能量的输入

越来越多的研究表明,腺苷酸是淀粉合成过程中重要的能量物质,增加腺苷酸库容可以促进淀粉

合成^[35]。腺苷酸激酶(ADK)催化 ATP 和 AMP 合成 2 分子的 ADP 的可逆反应,是平衡腺苷酸代谢库的关键酶,是调控腺苷酸库容量的靶标分子。Regierer 等研究表明,减少 ADK 基因表达量导致腺苷酸激酶的活性降低,有利于腺苷酸库容的增加和 ATP 积累,提高淀粉的积累,增加产量^[36]。类似的,减少尿苷单磷酸合酶(UMPS)表达量,会增加尿苷三磷酸(UTP)的积累,增加尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)含量,促进蔗糖向淀粉的转化,提高产量^[37]。在细胞质中产生的 ATP 需要质体 ATP/ADP 转运蛋白(AATP)运送到质体,增加质体内 ATP 能够促进淀粉合成,提高该转运蛋白的转运效率能够增加淀粉的合成^[38-39]。

3.2 淀粉代谢过程

运输到籽粒中的蔗糖在蔗糖合酶(SUS)催化下与 UDP 形成尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和果糖,为淀粉合成提供活化的单糖基^[40-41]。Edurne 等在马铃薯 SUS 过表达植株块茎内 UDPG、ADPG 和淀粉含量显著增加,植株生物量和块茎的总产量均显著增加^[42]。在水稻中也有类似影响,Fan 等过表达 SUS 增加了水稻植株生物量^[43]。尿苷二磷酸糖焦磷酸化酶(UGPase)在淀粉合成中起着不可或缺的作用,并且有可能限制蔗糖在库组织中的流动^[44]。Coleman 等在番茄中过量表达 UGPase 会增加植株的高度,提高番茄的生物量^[45]。果糖在一系列酶的催化下可以形成葡萄糖-6-磷酸(G6P),G6P 是质体中淀粉合成和氧化戊糖磷酸途径的必需底物,而细胞基质中合成的 G6P 需要葡萄糖-6-磷酸/磷酸转运蛋白(GPT)运输才能到达质体。因此,该转运蛋白具有重要作用,会限制糖类物质的流动^[46]。Smidansky 等反义表达 GPT 的转基因植物葡萄糖-6-磷酸的转运速率的显著降低,减小淀粉颗粒尺寸^[47]。在籽粒中形成的葡萄糖-1-磷酸(G1P)在 ADP 葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)催化下形成腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG),ADPG 是淀粉链合成的底物。此酶被认为是淀粉生物合成中的限速酶。Jeon 等研究表明,提高 AGPase 活性显著增强 ADPG 含量和淀粉合成,种子质量明显提高,产量增加^[48],且植株 AGPase 反应底物葡萄糖-1-磷酸(G1P)以及 UDPG 和 G6P 也有不同程度的升高。此外,调节与淀粉合成相关的其他关键酶如颗粒结合淀粉合成酶(GBSS)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、淀粉分支酶(SBE)等对淀粉合成也有影响,增加这些酶活性同

样可以增加植株淀粉的积累^[49-50]。

4 光合产物在源库的分配研究

光合产物在源库之间的合理分配利用对发挥作物最大产量潜力至关重要。增加作物光合作用可以提高光合产物的合成,但过多的光合产物会受到库容量的限制无法得到充足利用^[51]。因此,同时调节源强和库容可以改善光合产物在源库间的分配^[52-53]。

4.1 酶活性调节

单方面的增加源强会受到库容的限制而无法充分发挥作物的产量潜力,提高库容则会受到源供应能力的限制而无法获得高产。因此,提高光合产物在源端的合成,增加库容对光合产物的吸收显得格外重要。Smidansky 等研究表明,通过对叶片的叶肉细胞焦磷酸酶 (PPase) 的特异性过表达、叶肉细胞 ADP 葡萄糖焦磷酸化酶 (AGPase) 的反义表达,增强了叶片的蔗糖合成能力^[47,54]。过表达库的 2 种质体转运蛋白,即葡萄糖-6-磷酸/磷酸转运蛋白 (GPT) 和腺苷酸转运蛋白 (NTT) 增强库吸收蔗糖的能力,实现了对源强和库容量的同时调节,作物产量得到显著提高。

4.2 糖代谢信号调节

有研究报道海藻糖-6-磷酸 (T6P) 是海藻糖生物合成的中间体,是调节植物体内蔗糖利用的重要物质^[55]。海藻糖-6-磷酸通过改变光合物质在源库的分配影响植株的生长和发育^[56]。白天时,叶片的 T6P 影响光合同化物在蔗糖与氨基酸之间的分配;在夜间,T6P 调动叶片中的临时淀粉分解,合成蔗糖转运到库器官,增加库的生长发育。在库器官中,T6P 调节蔗糖的消耗和淀粉的合成^[57]。增加作物体内 T6P 含量会增加与作物生长和产量有关的生物合成途径的强度,而降低 T6P 含量会促进作物储存物质淀粉向蔗糖的转化^[58]。Nuccio 等研究表明在玉米穗中过表达水稻海藻糖-6-磷酸磷酸酶 (TPP) 基因,能够增加玉米穗中蔗糖的浓度、籽粒产量和收获指数^[59]。SPA 是一种 DnaJ 分子伴侣蛋白质,它的功能为调节糖类物质在植株体内的分配。Bermudez 等结果表明,抑制植物 SPA 基因表达会促进叶片中蔗糖、葡萄糖和果糖等光合产物向库的输送,通过影响光合产物向果实转运调节源库关系,显著增加果实质量^[60]。

5 栽培管理技术对源库的影响

栽培措施能够有效地调节作物的源库关系,提高源强、增加库容促进产量形成。在大田生产中,主要通过调节灌溉和施肥改善作物的源库。作物生长过程中离不开水分,但水分过多或者过少都会影响植物生长发育,甚至导致死亡。合理灌溉不仅减少水资源消耗,还能提高群体质量,增加产量。研究表明,在水稻栽培中采用轻干湿交替灌溉可以提高叶片的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干物质积累 (NSC),从而提高源强^[61-62],还可以增加穗颖花分化、籽粒蔗糖-淀粉代谢途径酶活性,从而提高灌浆速率、结实率等,进而增加产量^[63]。氮素是作物生长的重要元素,是植物体内多种重要有机化合物的组分,如氨基酸、核酸等。氮肥施用显著影响作物的器官建成、形态发育和产量构成。赵建红等研究表明,调节氮素基肥、分蘖肥、穗肥和粒肥施用比例可以改善源库,适当地前氮后移能够延长叶片持绿期,保持较高的光合速率^[64]。此外,肥料的种类也影响作物的源库关系,有机肥可以改善土壤理化性质,增加叶面积指数、提高酶活性增加产量^[65-66]。以上研究均表明,栽培措施的优化可以改善源库关系,显著增加产量,然而其中的生理遗传机制并不清楚,值得深入研究。

6 存在问题及展望

考虑到全球人口的迅速增长和气候变化引发的不确定性,迫切 need 提高作物产量,而调控源库关系从而提高产量是一个重要的研究方向。本文讨论主要集中在源库的碳代谢调节上,然而氮代谢在源库关系中也扮演着重要角色^[67],不仅如此,激素对源库的代谢调节也有重要作用^[68-69],这些都值得进一步研究探讨。在过去的 30 年中,已经对影响库源关系的相关调控基因进行了深入研究,通过这些研究极大地增强了对源库关系的理解。但基因调控大多集中于研究单个基因,多基因调控研究较少。研究表明,栽培调控措施能够协调库源关系,然而对其多基因网络调控遗传分子机制研究不多。作物源库关系的调控途径是复杂的,须要借助系统生物学的方法全面认识作物的源库关系,为以后的研究提供参考依据。

参考文献:

- [1] Diethelm R, Shibles R. Relationship of enhanced sink demand with photosynthesis and amount and activity of ribulose 1,5 - bisphosphate carboxylase in soybean leaves[J]. Journal of Plant Physiology, 1989, 134(1): 70 - 74.
- [2] 吴建富, 潘晓华, 石庆华. 免耕抛栽对水稻产量及其源库特性的影响[J]. 作物学报, 2009, 35(1): 162 - 172.
- [3] 黄育民, 陈启锋, 李义珍. 我国水稻品种改良过程库源特征的变化[J]. 福建农业大学学报, 1998(3): 16 - 23.
- [4] 屠乃美, 官春云. 水稻幼穗分化期间减源对源库关系的影响[J]. 湖南农业大学学报, 1999, 25(6): 6 - 12.
- [5] Venkateswarlu B, Visperas R M. Source - sink relationships in crop plants[J]. Irri Research Paper, 1987(125): 19.
- [6] 王 丰, 张国平, 白 朴. 水稻源库关系评价体系研究进展与展望[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(6): 556 - 560.
- [7] 荣湘民, 刘 强, 朱红梅. 水稻的源库关系及碳、氮代谢的研究进展[J]. 中国水稻科学, 1998(增刊 1): 63 - 69.
- [8] Zhu X G, Long S P, Ort D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield[J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61(1): 235 - 261.
- [9] Long S P, Marshall - Colon A, Zhu X G. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential[J]. Cell, 2015, 161(1): 56 - 66.
- [10] Gu J F, Yin X, Stomph T J, et al. Physiological basis of genetic variation in leaf photosynthesis among rice (*Oryza sativa* L.) introgression lines under drought and well - watered conditions[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(14): 5137 - 5153.
- [11] Noguchi K, Yoshida K. Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves[J]. Mitochondrion, 2008, 8(1): 87 - 99.
- [12] Yamori W, Takahashi S, Makino A, et al. The roles of ATP synthase and the cytochrome b_6/f complexes in limiting chloroplast electron transport and determining photosynthetic capacity [J]. Plant Physiology, 2011, 155(2): 956 - 962.
- [13] Yamori W, Kondo E, Sugiura D, et al. Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield: insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the cytochrome b_6/f complex[J]. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(1): 80 - 87.
- [14] Simkin A J, McAusland L, Lawson T, et al. Over - expression of the Rieske FeS protein increases electron transport rates and biomass yield[J]. Plant Physiology, 2017, 175(1): 134 - 145.
- [15] Payton P, Webb R, Korniyev D, et al. Protecting cotton photosynthesis during moderate chilling at high light intensity by increasing chloroplastic antioxidant enzyme activity[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 52(365): 2345 - 2354.
- [16] Ishikawa T, Shigeoka S. Recent advances in ascorbate biosynthesis and the physiological significance of ascorbate peroxidase in photosynthesizing organisms [J]. Bioscience Biotechnology and Biochemistry, 2008, 72(5): 1143 - 1154.
- [17] Kromdijk J, Glowacka K, Leonelli L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection [J]. Science, 2016, 354(6314): 857 - 861.
- [18] Serrato A J, Barajas - Lopez B, D J, et al. Changing sugar partitioning in FBPase - manipulated plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(10): 2923 - 2931.
- [19] Feng L, Wang K, Li Y, et al. Overexpression of *SBPase* enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic rice plants[J]. Plant Cell Reports, 2007, 26(9): 1635 - 1646.
- [20] Tamoi M, Hiramatsu Y, Nedachi S, et al. Increase in the activity of fructose - 1,6 - bisphosphatase in cytosol affects sugar partitioning and increases the lateral shoots in tobacco plants at elevated CO_2 levels[J]. Photosynthesis Research, 2011, 108(1): 15 - 23.
- [21] Lieman - Hurwitz J, Rachmilevitch S, Mittler R, et al. Enhanced photosynthesis and growth of transgenic plants that express *ictB*, a gene involved in HCO_3^- accumulation in cyanobacteria [J]. Plant Biotechnology Journal, 2003, 1: 43 - 50.
- [22] Gong H Y, Li Y, Fang G, et al. Transgenic rice expressing *ictB* and *FBP/SBPase* derived from cyanobacteria exhibits enhanced photosynthesis and mesophyll conductance to CO_2 [J]. PLoS One, 2015, 10(10): e0140928.
- [23] Lunn J E, Macrae E. New complexities in the synthesis of sucrose [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(3): 208 - 214.
- [24] Hirose T, Aoki N, Harada Y, et al. Disruption of a rice gene for α - glucan water dikinase, *OsGWDI*, leads to hyperaccumulation of starch in leaves but exhibits limited effects on growth[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 147.
- [25] Hashida Y, Hirose T, Okamura M, et al. A reduction of sucrose phosphate synthase (SPS) activity affects sucrose/starch ratio in leaves but does not inhibit normal plant growth in rice [J]. Plant Science, 2016, 253: 40 - 49.
- [26] Volkert K, Debast S, Voll L M, et al. Loss of the two major leaf isoforms of sucrose - phosphate synthase in *Arabidopsis thaliana* limits sucrose synthesis and nocturnal starch degradation but does not alter carbon partitioning during photosynthesis [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(18): 5217 - 5229.
- [27] Baxter C H, Turner J. Elevated sucrose - phosphate synthase activity in transgenic tobacco sustains photosynthesis in older leaves and alters development [J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(389): 1813 - 1820.
- [28] Sage R F. C_3 versus C_4 photosynthesis in rice: ecophysiological perspectives [J]. Studies in Plant Science, 2000, 7: 13 - 35.
- [29] Cui L L, Lu Y S, Li Y, et al. Overexpression of glycolate oxidase confers improved photosynthesis under high light and high temperature in rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1165.
- [30] South P F, Cavanagh A P, Liu H W, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and productivity in the field [J]. Science, 2019, 363(6422): eaat9077.
- [31] Hibberd J M, Sheehy J E, Langdale J A. Using C_4 photosynthesis to increase the yield of rice - rationale and feasibility [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2008, 11(2): 228 - 231.
- [32] Ishikawa C, Hatanaka T, Misoo S, et al. Functional incorporation of

- sorghum small subunit increases the catalytic turnover rate of rubisco in transgenic rice[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1603–1611.
- [33] Zhang C, Li X, He Y, et al. Physiological investigation of C_4 – phosphoenolpyruvate – carboxylase – introduced rice line shows that sucrose metabolism is involved in the improved drought tolerance [J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2017, 115: 328–342.
- [34] Sen P, Ghosh S, Sarkar S N, et al. Pyramiding of three C_4 specific genes towards yield enhancement in rice[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2017, 128(1): 145–160.
- [35] Loeff I, Geigenberger S P. Increased levels of adenine nucleotides modify the interaction between starch synthesis and respiration when adenine is supplied to discs from growing potato tubers[J]. *Planta*, 2001, 212(5/6): 782–791.
- [36] Regierer B, Fernie A R, Springer F, et al. Starch content and yield increase as a result of altering adenylate pools in transgenic plants [J]. *Nature Biotechnology*, 2002, 20(12): 1256–1260.
- [37] Geigenberger P, Regierer B, Nunes – Nesi A, et al. Inhibition of de novo pyrimidine synthesis in growing potato tubers leads to a compensatory stimulation of the pyrimidine salvage pathway and a subsequent increase in biosynthetic performance [J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(7): 2077–2088.
- [38] Wang F, Ye Y, Niu Y, et al. A tomato plastidic ATP/ADP transporter gene *SLAATP* increases starch content in transgenic *Arabidopsis*[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2016, 22(4): 497–506.
- [39] Wang F, Chen X, Zhang F, et al. A soybean plastidic ATP/ADP transporter gene, *GmAATP*, is involved in carbohydrate metabolism in transgenic *Arabidopsis*[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2017, 11(3): 135–146.
- [40] Sun J, Loboda T, Sung S J, et al. Sucrose synthase in wild tomato, *Lycopersicon chmielewskii*, and tomato fruit sink strength[J]. *Plant Physiology*, 1992, 98(3): 1163–1169.
- [41] Zrenner R, Salanoubat M, Willmitzer L, et al. Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Plant Journal*, 1995, 7(1): 97–107.
- [42] Edurne B F, Jose M F, Montero M, et al. Enhancing sucrose synthase activity in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers results in increased levels of starch, ADPglucose and UDPglucose and total yield[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(9): 1651–1662.
- [43] Fan C, Feng S, Huang J, et al. *AtCesA8* – driven *OsSUS3* expression leads to largely enhanced biomass saccharification and lodging resistance by distinctively altering lignocellulose features in rice [J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2017, 10(1): 1–12.
- [44] Appeldoorn N G, Bruijn S D, Koot – Gronsvelt E M, et al. Developmental changes of enzymes involved in conversion of sucrose to hexose – phosphate during early tuberisation of potato [J]. *Planta*, 1997, 202(2): 220–226.
- [45] Coleman H D, Ellis D D, Gilbert M, et al. Up – regulation of sucrose synthase and UDP – glucose pyrophosphorylase impacts plant growth and metabolism[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2006, 4(1): 87–101.
- [46] Rolletschek H, Nguyen T H, Hausler R E, et al. Antisense inhibition of the plastidial glucose – 6 – phosphate/phosphate translocator in *Vicia* seeds shifts cellular differentiation and promotes protein storage[J]. *The Plant Journal*, 2007, 51(3): 468–484.
- [47] Smidansky E D, Clancy M, Meyer F D, et al. Enhanced ADP – glucose pyrophosphorylase activity in wheat endosperm increases seed yield[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(3): 1724–1729.
- [48] Jeon J S, Ryoo N, Hahn T R, et al. Starch biosynthesis in cereal endosperm[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(6): 383–392.
- [49] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Activities of enzymes involved in sucrose – to – starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling[J]. *Field Crops Research*, 2003, 81(1): 69–81.
- [50] Wang Z Q, Xu Y J, Chen T T, et al. Absciscic acid and the key enzymes and genes in sucrose – to – starch conversion in rice spikelets in response to soil drying during grain filling[J]. *Planta*, 2015, 241(5): 1091–1107.
- [51] Reynolds M, Foulkes J, Furbank R, et al. Achieving yield gains in wheat[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(10): 1799–1823.
- [52] Jonik C, Sonnwald U, Hajirezaei M R, et al. Simultaneous boosting of source and sink capacities doubles tuber starch yield of potato plants[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2012, 10(9): 1088–1098.
- [53] Zhang L, Hausler R E, Greiten C, et al. Overriding the co – limiting import of carbon and energy into tuber amyloplasts increases the starch content and yield of transgenic potato plants [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2008, 6(5): 453–464.
- [54] Jiang T, Zhai H, Wang F B, et al. Cloning and characterization of a carbohydrate metabolism – associated gene *IbSnRK1* from sweetpotato[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 158: 22–32.
- [55] Schluepmann H, Pellny T, van Dijken A, et al. Trehalose – 6 – phosphate is indispensable for carbohydrate utilization and growth in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100(11): 6849–6854.
- [56] Oszvald M, Primavesi L F, Griffiths C A, et al. Trehalose – 6 – phosphate regulates photosynthesis and assimilate partitioning in reproductive tissue[J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(4): 2623–2638.
- [57] Martins M M, Hejazi M, Fettke J, et al. Feedback inhibition of starch degradation in *Arabidopsis* leaves mediated by trehalose – 6 – phosphate[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(3): 1142–1163.
- [58] Paul M J, Gonzalez – Uriarte A, Griffiths C A, et al. The role of trehalose – 6 – phosphate in crop yield and resilience [J]. *Plant Physiology*, 2018, 177(1): 12–23.
- [59] Nuccio M L, Wu J, Mowers R, et al. Expression of trehalose – 6 – phosphate phosphatase in maize ears improves yield in well – watered and drought conditions[J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(8): 862.
- [60] Bermudez L, Godoy F D, Baldet P, et al. Silencing of the tomato Sugar Partitioning Affecting protein (SPA) modifies sink strength

杨建春, 杨小康, 朱莹, 等. 优质稻米评定方法和生产主要影响因素[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(9): 56–59.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.09.010

优质稻米评定方法和生产主要影响因素

杨建春^{1,2}, 杨小康³, 朱莹², 蒋文林¹, 张林巧², 杨家伟²

(1. 江苏里下河地区农业科学研究所, 江苏扬州 225007; 2. 江苏金土地种业有限公司, 江苏扬州 225007;
3. 江苏省扬州市邗江区扬寿镇农业服务中心, 江苏扬州 225124)

摘要:为介绍优质稻米评比标准和评比方法, 以江苏好大米评比为例说明具体评比操作流程。分析了现行优质好大米评比活动存在的取样送样简单、检测和品尝权重偏斜、评比过程透明度低等问题和改进之处。综述了生产优质稻米的主要影响因素, 切实做好优质稻米生产的每个细节。以评比和品牌为动力, 从优质稻米品种选择、生长环境控制、施肥影响、病虫害防治、收割与干燥、储存与包装等方面阐述主要技术要求, 为种植大户和生产加工企业指明生产优质品味大米的技术措施和努力发展方向, 为社会提供安全可靠的好大米。

关键词:优质稻米; 评定; 生产; 影响因素

中图分类号: S511.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2020)09-0056-04

随着新时代农业的发展, 人们越来越追求高品质农产品, 这加快了优质稻米发展。各地出现了诸多“XX 好大米”“XX 好稻米”等评比活动, 推动稻米生产向着健康安全、品质品牌化方向发展。为更好地了解和熟悉优质稻米评比标准和方法, 普及优质稻米主要生产技术要点, 实现质量兴农、绿色兴农、品牌强农的新时代农业发展目标, 谨以本文提供参考和帮助^[1]。

1 优质稻米评定方法

优质稻米评选活动一般由农业主管部门、相关协会等部门组织, 相关辖区内粮食生产、加工主体均可参加评选^[2]。参评单位自行送样或邮寄送样, 一般每份参评样米质量在 2.5 kg 以内。

大米理化品质指标由相关资质部门检测, 依据是 GB/T 17891—1999《优质稻谷》。另外, 组织相关专家对食味品质进行评价, 按照 GB/T 17891—1999《优质稻谷》附录《食味品质试验方法》进行打分评比。

食味品质评鉴的是优质稻米的重要感官指标, 主观性较强。根据《食味品质试验方法》标准要求,

收稿日期: 2019-04-17

基金项目: 江苏省重点研发计划(编号: BE2018351-3)。

作者简介: 杨建春(1966—), 男, 江苏扬州人, 副研究员, 主要从事农业应用技术研究和推广。E-mail: 183947880@qq.com。

through a shift in leaf sugar metabolism[J]. The Plant Journal, 2014, 77(5): 676–687.

[61] 徐云姬, 许阳东, 李银银, 等. 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.

[62] Yang J, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling[J]. Plant Physiology, 2001, 127(1): 315–323.

[63] 陈婷婷, 褚光, 华小龙, 等. 花后干湿交替灌溉对水稻强、弱勢粒蛋白表达的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(22): 4665–4678.

[64] 赵建红, 李玥, 孙永健, 等. 灌溉方式和氮肥运筹对免耕厢沟栽培杂交稻氮素利用及产量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(3): 609–617.

[65] Li W, Cheng X, Xia P, et al. Application of controlled-release urea enhances grain yield and nitrogen use efficiency in irrigated rice in

the Yangtze River Basin, China[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 999.

[66] Yao F X, Huang J L, Cui K H, et al. Agronomic performance of high-yielding rice variety grown under alternate wetting and drying irrigation[J]. Field Crops Research, 2012, 126: 16–22.

[67] Chang T G, Zhu X G. Source-sink interaction: a century old concept under the light of modern molecular systems biology[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 166(3): 869–880.

[68] Gu J F, Li Z K, Mao Y Q, et al. Roles of nitrogen and cytokinin signals in root and shoot communications in maximizing of plant productivity and their agronomic applications[J]. Plant Science, 2018, 274: 320–331.

[69] 李志康, 严冬, 薛张逸, 等. 细胞分裂素对植物生长发育的调控机理研究进展及其在水稻生产中的应用探讨[J]. 中国水稻科学, 2018, 32(4): 311–324.