

植物激素对水稻籽粒灌浆、粒质量与品质的调控作用研究进展

刘洋 肖文惠 蔡文璐 张伟杨 王志琴 徐云姬*

(扬州大学教育部农业与农产品安全国际合作联合实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009;
第一作者: 1973639167@qq.com; * 通讯作者: yunjixu@yzu.edu.cn)

摘要:植物激素是植物生长发育的重要调节物质,对水稻籽粒灌浆、粒质量和品质形成具有重要调控作用。本文介绍了水稻籽粒灌浆增重特性及其与稻米品质的关系,重点综述了水稻籽粒中不同植物激素含量的变化特点及其对籽粒灌浆、粒质量和品质的调控作用及其机理的研究进展,并提出了研究存在问题及今后方向,旨在为水稻优质高产的遗传改良和栽培调控提供理论依据。

关键词:水稻;植物激素;籽粒灌浆;粒质量;品质

中图分类号:S511 **文献标识码:**A **文章编号:**1006-8082(2023)03-0009-07

水稻是重要的粮食作物之一,我国有 60%以上的人口以稻米为主食^[1]。随着我国经济社会的发展与人们消费能力的提高,稻米品质愈加受到重视^[2-3]。水稻遗传育种和栽培调控的目标已由单纯追求高产逐渐转向优质高产^[4-5]。籽粒灌浆期是水稻生长发育的关键阶段,对粒质量和稻米品质形成具有决定作用。因此,阐明水稻籽粒灌浆特性及其机理,对促进籽粒灌浆、提高粒质量和品质具有重要意义。

植物激素或称植物生长物质,是一类由植物自身产生且在极低浓度下有明显生理效应的微量有机物^[6]。目前,植物激素有生长素类(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)、茉莉酸类(JA)、水杨酸(SA)和独脚金内酯(SL)等新型植物激素^[7]。大量研究表明,植物激素对水稻籽粒灌浆、粒质量及品质具有重要调控作用,而且不同植物激素发挥的作用及其机制不同。本文在介绍水稻籽粒灌浆增重特性及其与稻米品质关系的基础上,重点综述了水稻灌浆籽粒中不同植物激素含量的变化特点,及其对籽粒灌浆、粒质量和品质的调控作用及其机理研究进展,旨在为水稻优质高产的遗传改良和栽培调控提供理论依据。

1 水稻籽粒灌浆增重特性与稻米品质

1.1 籽粒灌浆增重特性

水稻籽粒灌浆是水稻生长发育的关键阶段,其灌浆物质主要来源于花前茎秆(含鞘)中的非结构性碳水化合物和花后叶片的光合同化物^[8]。通常用 Richards 方

程 $W=A/(1+Be^{-kt})^{1/N}$ 拟合籽粒灌浆增重动态,通过该方程及其变式可推导出平均灌浆速率(G_{mean})、最大灌浆速率(G_{max})、起始生长势(R_0)、活跃灌浆期(D)和灌浆持续时间(T)等灌浆相关参数^[9]。

水稻不同位置籽粒的灌浆增重具有明显的时空差异性,且在大穗型水稻品种中尤为突出。位于稻穗中上部一次枝梗上的颖果一般开花较早,灌浆速率快,结实率高,粒质量高,称为强势粒;而稻穗基部二次枝梗上的颖果开花较迟,灌浆速率慢,结实率低,粒质量低,称为弱势粒^[10]。关于水稻强、弱势粒灌浆差异,目前主要归因于同化物供应限制^[11]、蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性低^[10]、同化物转运效率低^[12-13]、库容及库活性限制^[14-16]等。根据强、弱势粒开花时间的差异,水稻籽粒灌浆类型可分为同步灌浆型和异步灌浆型^[17]。同步灌浆型中,强、弱势粒灌浆启动时间相近,各灌浆参数差异较小;而异步灌浆型中,强、弱势粒灌浆启动时间以及各灌浆参数差异显著^[17]。研究表明,水稻弱势粒较低的灌浆速率和结实率是制约其粒质量及产量提高的重要原因^[18]。

1.2 稻米品质

稻米品质主要包括加工品质、外观品质、蒸煮与食味品质、营养品质和卫生品质,且不同品质类型的指标各不相同(图 1)。其中,蒸煮与食味品质最受人们关

收稿日期:2022-10-17

基金项目:国家自然科学基金(31901444);江苏省自然科学基金青年基金项目(BK20190880);扬州大学大学生创新创业训练计划项目

注,衡量其优劣的指标多与淀粉理化性质有关^[19-20]。据报道,直链淀粉含量较高的稻米质地干松、色泽较淡、胀性大、黏性小、冷却后易变硬,而含量低的米粒则富有光泽、胀性小、黏性高^[21-22]。对于优质大米的评判,籼稻和粳稻品种的标准不同,目前我国已出台了具体的数值指标^[23]。

1.3 籽粒灌浆增重特性与稻米品质的关系

水稻籽粒灌浆增重过程对稻米品质形成至关重要。有学者指出,播期延迟会导致向籽粒运输的灌浆物质减少,整精米率下降,加工品质变劣^[24]。籽粒灌浆充实不良也会引起稻米垩白形成,如高温下籽粒灌浆速率过快,淀粉结构松散^[25]、气隙较大^[26],同时有效灌浆时间缩短,有机物积累不足^[27],会导致垩白增大,透明度下降,严重损害稻米外观品质。随着灌浆期温度的升高,直链淀粉含量、较短支链淀粉比例也会降低^[28],相对结晶度、糊化温度和糊化焓值升高^[28-30]。此外,氮肥后移^[31]、优化氮素管理^[31-32]和轻-干湿交替灌溉^[33]等栽培措施对稻米淀粉理化特性具明显改善作用。

2 水稻灌浆籽粒中植物激素含量的变化特点

2.1 经典植物激素含量的动态变化

在水稻灌浆进程中,籽粒吲哚-3-乙酸(IAA)、玉米素(Z,一种天然细胞分裂素)、玉米素核苷(ZR,也是一种天然细胞分裂素)和脱落酸(ABA)的含量呈明显的倒“V”形单峰曲线变化趋势^[34-36]。研究显示,IAA、Z、ZR和ABA含量在水稻强势粒中到达峰值的时间比弱势粒要早,灌浆前期强势粒中上述植物激素含量高于弱势粒,灌浆后期则相反^[34-35, 37]。但是,上述激素含量在水稻一些突变体材料的强、弱势粒间差异并不明显^[38]。

灌浆籽粒中赤霉素类(GAs)因其种类较多,含量变化相对复杂。GA₃含量一般呈倒“V”形单峰曲线或逐渐降低的变化趋势^[17, 36],GA₄和GA₇均呈先降低后升高、再降低的变化趋势^[40]。而且,水稻强势粒的GAs含量高于弱势粒^[39-40]。

乙烯(ETH)是一种重要的气态植物内源激素,其含量无法直接测定,常用1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC,一种乙烯合成前体)含量和乙烯释放速率(EER, ethylene evolution rate)表示^[41]。水稻籽粒的EER在灌浆初期很高,随着灌浆进程推进总体呈下降趋势^[42],ACC含量变化与EER类似^[43]。与其他4种经典激素不同的是,水稻弱势粒的EER和ACC含量显著高于强势粒^[42-43]。

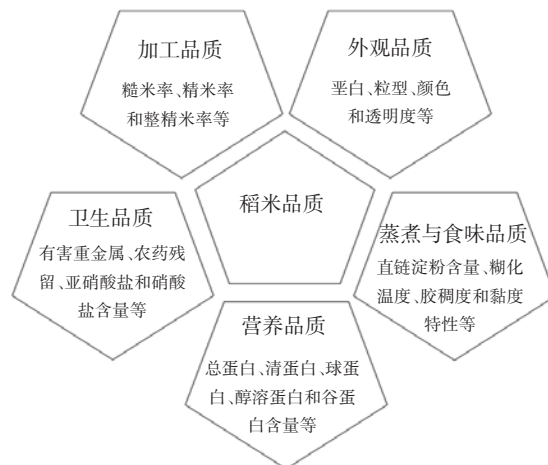


图1 稻米品质的类型及其衡量指标

2.2 新型植物激素含量的动态变化

有关水稻灌浆籽粒新型植物激素含量变化特性的研究相对较少,目前主要集中在多胺(PAs)和水杨酸(SA)上。植物体中PAs主要包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm),在水稻籽粒中多以游离态存在^[44]。游离Put、Spd和Spm含量在籽粒灌浆过程中均呈倒“V”形单峰曲线变化,但其含量大小因多胺种类、品种不同而差异较大^[43, 45]。SA含量在灌浆过程中也表现为倒“V”形单峰曲线变化,灌浆前、后期的SA含量差异明显,其中前期强势粒中SA含量高于弱势粒,而后期则相反^[46]。

3 植物激素对籽粒灌浆和粒质量的调控作用及机理

3.1 生长素(IAA)对籽粒灌浆和粒质量的调控作用及机理

研究表明,内源IAA含量与籽粒灌浆速率呈显著或极显著正相关^[34, 36, 47]。IAA通过增强蔗糖酶(Sucrase)、蔗糖合酶(SuSase)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉合酶(StSase)和淀粉分支酶(SBE)等蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性^[34-36, 48],促进了籽粒灌浆及粒质量提高。王志琴等^[49]认为,籽粒中IAA含量和H⁺-ATP酶活性是反映库容的2个重要指标。籽粒灌浆过程中IAA含量动态变化与籽粒中H⁺-ATP酶(H⁺-ATPases)活性变化趋势基本一致,而其与IAA氧化酶(IAA oxidase)、IAA过氧化物酶(IAA peroxidase)的活性则呈负相关^[48],表明内源IAA可有效增加籽粒库容。

据报道, 喷施外源 IAA 不仅可显著提高籽粒的物质转运率、结实率和粒质量^[50-51], 还可缩小强、弱势粒内源 IAA 含量的差异, 削弱杂交稻的粒间顶端优势^[47, 52-53]。此外, 喷施 IAA 增加了籽粒胚乳细胞数目及体积^[38-39, 54]。而且, IAA 可参与调节与胚乳细胞壁伸展有关的 β -1,3-葡聚糖酶和 β -1,4-葡聚糖酶活性, 进而影响胚乳体积^[48]。

3.2 赤霉素类(GAs)和细胞分裂素类(CTK)对籽粒灌浆和粒质量的调控作用及机理

GAs 对籽粒灌浆和粒质量的调控作用体现在与其他植物激素的协同效应, 如灌浆前、中期较低的 GA_{1+3} /ABA 值、较高的 $GA_{1+3}/(IAA+ABA+GA_{1+3}+GA_{4+7})$ 值有利于籽粒结实率的提高^[39, 55], 而单一喷施外源 GA_{1+4} 对籽粒胚乳增殖速率、灌浆速率、茎鞘物质输出率、结实率和充实度等影响不大^[38, 55-56]。还有研究表明, GAs 一方面可促进色氨酸合成 IAA, 抑制 IAA 氧化酶和 IAA 过氧化物酶的活性^[55], 另一方面可增强 α -淀粉酶的活性, 降低 AGPase 和 StSase 的活性, 抑制淀粉的合成与积累^[56-58]。此外, 王熹等^[59]进一步提出, GAs 对 IAA 的作用具有粒位差异性, 外源喷施 GA_3 促进强势粒中 IAA 含量的提高, 而对弱势粒无显著影响, 导致强、弱势粒灌浆差异更大。

研究表明, 籽粒灌浆前期较高的 Z 和 ZR 含量有利于胚乳细胞体积扩大、细胞数量增多, 且 Z 和 ZR 含量与籽粒灌浆速率、充实率和千粒重均呈正相关^[34, 36]。此外, 喷施外源 6-BA(一种人工合成细胞分裂素)有效减缓了水稻生育后期叶片叶绿素含量、Rubisco 活性及其他蛋白质功能的丧失, 延缓了叶片早衰, 延长了叶片光合作用功能期, 促进籽粒灌浆^[60-61]。CTK 还可调节叶片氮代谢相关酶活性, 提高氮利用效率, 进而促进更多的氮和干物质向穗部分配^[62]。

3.3 脱落酸(ABA)和乙烯(ETH)对籽粒灌浆和粒质量的调控作用及机理

据报道, ABA 对水稻籽粒灌浆的调控作用具有“双重性”。灌浆初期籽粒中低浓度的 ABA 通过增强籽粒中 SuSase 和 AGPase 活性, 进而提高水稻的结实率和产量^[56, 63]; 而灌浆后期高浓度的 ABA 却抑制了同化物质的转运^[64]。灌浆后期 ABA 对籽粒灌浆的抑制作用机制目前尚不清楚。

ETH 对籽粒灌浆具有抑制作用。刘凯等^[65]报道, 喷施硝酸钴(一种 ETH 合成抑制剂)降低了籽粒 ACC 含量和 EER, 提高了灌浆速率和粒质量, 而喷施乙烯利

(ETH 释放的促进剂)的效果则相反。这与籽粒中 SuSase、AGPase 以及可溶性淀粉合酶(SSS)的活性增强或降低密切相关^[42, 57, 65]。据报道, ETH 也可作为信号分子诱导 α -淀粉酶的表达, 降低籽粒中淀粉的积累^[66]。此外, ABA 和 ACC 之间的相互作用也介导了水稻的花后发育, ABA/ACC 值与灌浆速率和籽粒充实率呈显著正相关, 抑制 ETH 水平或提高 ABA/ACC 比值均有利于淀粉合成^[67-68]。

3.4 多胺(PAs)和油菜素甾醇类(BRs)对籽粒灌浆和粒质量的调控作用及机理

据报道, 籽粒游离 Spd 和 Spm 含量与灌浆速率呈显著或极显著正相关, 而游离 Put 含量与灌浆速率无显著相关性甚至呈负相关^[45, 69]。研究显示, 水稻弱势粒中较低的游离 Spd 和 Spm 含量、较高的游离 Put 含量是其灌浆速率慢、粒质量低的重要原因^[69], 较高的游离 Spd 和 Spm 含量、Spd/Put 或 Spm/Put 比值有利于籽粒灌浆和粒质量的提高^[70]。PAs 可通过调节 SuSase、AGPase 和 SSS 活性来影响籽粒灌浆^[43, 45, 69]。

BRs 对水稻籽粒灌浆和粒质量具有正向调节作用。WU 等^[71]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, 促进了籽粒灌浆。王吉生等^[72]在孕穗期对稻穗喷施 2, 4-表油菜素内酯(BRs 家族的一种), 结果显示, 籽粒中 SuSase 活性明显提高, 蔗糖分解加速, 进而促进了淀粉的合成与积累。

4 植物激素对稻米品质的调控作用及机理

4.1 植物激素对稻米加工与外观品质的调控作用及机理

研究表明, 籽粒 ETH 与游离 Put 对稻米加工与外观品质的负面作用明显。EER 和游离 Put 含量与稻米糙米率和精米率呈显著或极显著负相关。喷施外源 ACC 使籽粒 ETH 水平提高, 对稻米加工与外观品质产生不良影响^[73]。灌浆期籽粒中 IAA、Z、ZR 和 ABA 对稻米加工与外观品质也存在显著的调控作用, 但其作用效应比较复杂, 受品种、种植方式、籽粒粒位、外源化学物质施用浓度及施用时期等影响较大, 且内在机理尚不清楚, 有待深入研究^[74-75]。

4.2 植物激素对稻米蒸煮与食味品质的调控作用及机理

据报道, 灌浆中后期根系中 Z 和 ZR 含量与稻米胶稠度(GC)和碱消值呈显著或极显著正相关, 与直链淀粉含量(AC)呈显著或极显著负相关^[76]。灌浆中期根

系 ABA 浓度与 GC 和碱消值呈极显著负相关,与 AC 呈极显著正相关。外源喷施上述激素也有类似效应^[73,76]。研究显示,灌浆中后期淀粉分支酶和异淀粉酶在一些米胶长、AC 低的品种中或外源喷施 Z 和 ZR 后活性较高,而在米胶短、AC 高的品种或喷施 ABA 后活性较低^[76]。除 ABA 外,外源 GAs 也有使 GC 下降、AC 升高的趋势,不利于支链淀粉的积累,这可能与淀粉分支酶活性下降有关^[74]。

此外,不同旱种方式下不同灌浆时期 IAA、GA1、GA4、Z、ZR 和 ABA 等含量与 GC、AC 相关性不显著^[78],这与常二华等^[76]研究结果不同,可能是由于种植方式或品种的差异所致。不同旱种方式下灌浆各时期 EER 与碱消值和崩解值呈显著或极显著负相关^[77],说明 ETH 对稻米蒸煮与食味品质存在一定负面影响^[75]。

4.3 植物激素对稻米营养与卫生品质的调控作用及机理

稻米营养品质主要与稻米蛋白质或氨基酸含量有关^[78]。研究表明,外源 ABA 和 GAs 有使籽粒粗蛋白含量下降的作用,其中外源 ABA 的作用不显著^[74]。XU 等^[79]报道,EER 和 ACC 含量与精米中必需氨基酸(EAAs)、非必需氨基酸(NEAAs)和总氨基酸(TAAs)含量呈极显著负相关,籽粒中较高的 ETH 水平不利于氨基酸的积累。籽粒游离 Spd 和 Spm 等多胺类对稻米营养品质也具有重要影响。据报道,游离 Spd 和 Spm 含量与精米 EAAs、NEAAs 和 TAAs 含量呈极显著正相关,这得益于 Spd 和 Spm 通过增强籽粒中谷氨酸合成酶(GOGAT)、天冬氨酸转氨酶(AST)和丙氨酸转氨酶(ALT)等氨基酸合成代谢关键酶活性,进而促进籽粒氨基酸合成与积累^[79]。

在稻米卫生品质上,潘九月^[80]通过水培实验发现,施用外源 SA 可使籽粒中镉(Cd)含量显著下降,这是因为 SA 促进了细胞壁果胶和木质素的合成以及果胶的去甲酯化,增大了游离羧基的含量以及细胞壁的厚度,从而增强了对 Cd 的吸附和阻挡作用,有效阻止 Cd 离子进入细胞壁。张盛楠等^[81]报道,外源喷施 JA 后,水稻品种中嘉早 17 地上部和根部 Cd 含量均下降,这与 JA 降低 Cd 离子的含量有关。

5 研究展望

近 140 余年来,人们对植物激素的研究不断深入,其在水稻籽粒灌浆、粒质量和品质形成等方面取得的重要进展为稻米优质高产的遗传改良和栽培调控奠定了坚实基础。但是,目前关于植物激素对水稻籽粒灌

浆、粒质量与品质的研究仍存在着一些问题。作者提出以下几点存在问题及今后研究的建议:

1)不同植物激素的相互作用对水稻品质形成的作用及机制缺乏研究。以往研究中,关于不同植物激素相互作用调控水稻灌浆和粒质量的研究较多,而其对稻米品质形成的作用及机制缺乏报道。建议今后进一步研究不同植物激素(包括经典植物激素和新型植物激素)对稻米品质形成的互作机制。

2)新型植物激素对水稻籽粒灌浆、粒质量和品质的影响及其机理研究较少。已有的植物激素对水稻籽粒灌浆、粒质量和品质形成的研究大多以 5 类经典植物激素为中心,对 PAs、BRs 和 SA 等新型植物激素虽然有些研究,但不够深入。建议今后研究水稻籽粒中 BRs、JA、SA 和 SL 的含量变化特点及其对籽粒灌浆、粒质量和品质的重要调控作用。

3)植物激素对水稻籽粒灌浆、粒质量和品质的调控机理研究不深入。关于植物激素对籽粒灌浆、粒质量和品质的调控机理大多局限在蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性的调控上,缺乏深层次的研究。建议今后利用基因组学、转录组学、蛋白质组学、脂质组学以及代谢组学等技术,从籽粒碳、氮代谢途径和信号转导通路等多方位、多角度深入解析植物激素对水稻籽粒灌浆、粒质量和品质形成的生理与分子机制。

参考文献

- [1] 徐春春,纪龙,李凤博,等.当前我国水稻产业发展形势与战略对策[J].华中农业大学学报,2022,41(1):21-27.
- [2] BIRLA D S, MALIK K, SAINGER M, et al. Progress and challenges in improving the nutritional quality of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2017, 57(11): 2 455-2 481.
- [3] BHULLAR N K, GRUISSEM W. Nutritional enhancement of rice for human health: The contribution of biotechnology [J]. *Biotechnology Advances*, 2013, 31(1): 50-57.
- [4] ZHOU H, XIA D, HE Y Q. Rice grain quality-traditional traits for high quality rice and health-plus substances[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 40(1): 1-17.
- [5] BIAN J L, XU F F, HAN C, et al. Effects of planting methods on yield and quality of different types of japonica rice in northern Jiangsu plain, China[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(12): 2 624-2 635.
- [6] 黎家,李传友.新中国成立 70 年来植物激素研究进展[J].中国科学:生命科学,2019,49(10):1 227-1 281.
- [7] 李合生.现代植物生理学[M].2版.北京:高等教育出版社,2006.
- [8] WAKABAYASHI Y, MORITA R, YAMAGISHI J, et al. Varietal difference in dynamics of non-structural carbohydrates in nodal segments of stem in two varieties of rice (*Oryza sativa* L.) at pre- and

- post-heading stages[J]. *Plant Production Science*, 2022, 25(1): 30-42.
- [9] 朱庆森, 曹显祖, 骆亦其. 水稻籽粒灌浆的生长分析[J]. 作物学报, 1988, 14(3): 182-193.
- [10] YANG J C, ZHANG J H. Grain-filling problem in 'super' rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(1): 1-4.
- [11] MURTY P S S, MURTY K S. Spikelet sterility in relation to nitrogen and carbohydrate contents in rice[J]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 1982, 25(1): 40-48.
- [12] CHEN L, DENG Y, ZHU H L, et al. The initiation of inferior grain filling is affected by sugar translocation efficiency in large panicle rice[J]. *Rice*, 2019, doi: 10.1186/s12284-019-0333-7.
- [13] MOHAPATRA P K, PATEL R, SAHU S K. Time of flowering affects grain quality and spikelet partitioning within the rice panicle [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1993, 20(2): 231-241.
- [14] KATO T. Effect of spikelet removal on the grain filling of Akeno-hoshi, a rice cultivar with numerous spikelets in a panicle[J]. *Journal of Agricultural Science*, 2004, 142: 177-181.
- [15] ISHIMARU T, HIROSE T, MATSUDA T, et al. Expression patterns of genes encoding carbohydrate-metabolizing enzymes and their relationship to grain filling in rice (*Oryza sativa* L.): Comparison of caryopses located at different positions in a panicle[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46(4): 620-628.
- [16] YANG J C, ZHANG J H, WANG Z Q, et al. Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling[J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(3): 1 621-1 629.
- [17] 萧浪涛, 王若仲, 丁君辉, 等. 内源激素与亚种间杂交稻籽粒灌浆的关系[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2002, 28(4): 269-273.
- [18] MENG T Y, CHEN X, ZHANG X B, et al. Grain-filling characteristics in extra-large panicle type of early-maturing *japonica/indica* hybrids[J]. *Agriculture-basel*, 2021, 11(11): 1 165.
- [19] HUANG L C, GU Z W, CHEN Z Z, et al. Improving rice eating and cooking quality by coordinated expression of the major starch synthesis-related genes, *SSII* and *Wx*, in endosperm [J]. *Plant Molecular Biology*, 2021, 106(4-5): 419-432.
- [20] ZHANG X C, KUANG L H, ZHAO H F, et al. The difference in the starch properties related to eating and cooking quality among six *indica-japonica* rice hybrids [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2021, 43(12): 157.
- [21] BAO J S, SHEN S Q, SUN M, et al. Analysis of genotypic diversity in the starch physicochemical properties of nonwaxy rice: Apparent amylose content, pasting viscosity and gel texture [J]. *Starch-Starke*, 2006, 58(6): 259-267.
- [22] PARK J, OH S K, CHUNG H J, et al. Structural and physicochemical properties of native starches and non-digestible starch residues from Korean rice cultivars with different amylose contents[J]. *Food Hydrocolloids*, 2020, doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.105544.
- [23] 国家质量技术监督局. GB/T 17891-2017, 优质稻谷[M].
- [24] DHALIWAL Y S, NAGI H P S, SIDHU G S, et al. Physicochemical, milling and cooking quality of rice as affected by sowing and trans-planting dates [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1986, 37(9): 881-887.
- [25] DOU Z, TANG S, LI G H, et al. Application of nitrogen fertilizer at heading stage improves rice quality under elevated temperature during grain-filling stage[J]. *Crop Science*, 2017, 57(4): 2 183-2 192.
- [26] YAMAKAWA H, HIROSE T, KURODA M, et al. Comprehensive expression profiling of rice grain filling-related genes under high temperature using DNA microarray [J]. *Plant physiology*, 2007, 144(1): 258-277.
- [27] 李进波, 戚华雄. 水稻灌浆期间高温对水稻外观品质的影响[J]. 湖北农业科学, 2019, 58(22): 28-30.
- [28] HU Y J, XUE J T, LI L, et al. Influence of dynamic high temperature during grain filling on starch fine structure and functional properties of semi-waxy japonica rice [J]. *Journal of Cereal Science*, 2021, doi: 10.1016/j.jcs.2021.103319.
- [29] HU W X, CHEN J, XU F, et al. Study on crystalline, gelatinization and rheological properties of *japonica* rice flour as affected by starch fine structure[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 148: 1 232-1 241.
- [30] NAKAMURA Y, SATO A, JULIANO B O. Short-chain-length distribution in debranched rice starches differing in gelatinization temperature or cooked rice hardness[J]. *Starch-Starke*, 2006, 58(3-4): 155-160.
- [31] PEREZ C M, JULIANO B O, LIBOON S P, et al. Effects of late nitrogen fertilizer application on head rice yield, protein content, and grain quality of rice[J]. *Cereal Chemistry*, 1996, 73(5): 556-560.
- [32] GHOSH M, MANDAL B K, MANDAL B B, et al. The effect of planting date and nitrogen management on yield and quality of aromatic rice (*Oryza sativa*) [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2004, 142: 183-191.
- [33] XIONG R Y, XIE J X, CHEN L M, et al. Water irrigation management affects starch structure and physicochemical properties of *indica* rice with different grain quality [J]. *Food Chemistry*, 2021, doi: 10.1016/j.foodchem.2021.129045.
- [34] 付景, 徐云姬, 陈露, 等. 超级稻花后强、弱势粒淀粉合成相关酶活性和激素含量变化及其与籽粒灌浆的关系[J]. 中国水稻科学, 2012, 26(3): 302-310.
- [35] 唐塘, 谢红, 吕冰, 等. 植物激素对杂交稻籽粒灌浆及蔗糖合酶活性的影响[J]. 中国水稻科学, 2011, 25(2): 182-188.
- [36] 徐云姬. 三种禾谷类作物强、弱势粒灌浆差异机理及其调控技术[D]. 扬州: 扬州大学, 2016.
- [37] 王丰, 程方民. 生长素对水稻同化物分配的调节[J]. 现代化农业, 2003(11): 13-15.
- [38] 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.
- [39] 段俊, 田长恩, 梁承邺, 等. 水稻结实过程中穗不同部位谷粒中内源激素的动态变化[J]. 植物学报, 1999, 41(1): 75-79.
- [40] ZHANG H, TAN G L, YANG L N, et al. Hormones in the grains and roots in relation to post-anthesis development of inferior and superior spikelets in *japonica/indica* hybrid rice [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2009, 47(3): 195-204.
- [41] ZHANG H, TAN G L, WANG Z Q, et al. Ethylene and ACC levels in

- developing grains are related to the poor appearance and milling quality of rice[J]. *Plant Growth Regulation*, 2009, 58(1): 85-96.
- [42] 赵步洪, 张洪熙, 朱庆森, 等. 两系杂交稻籽粒充实不良的成因及其与激素含量的关系[J]. 中国农业科学, 2006, 39(3): 477-486.
- [43] 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.
- [44] SEN K, CHOUDHURI M M, GHOSH B. Changes in polyamine contents during development and germination of rice seeds [J]. *Phytochemistry*, 1981, 20(4): 631-633.
- [45] 谈桂露, 张耗, 付景, 等. 超级稻花后强、弱势粒多胺浓度变化及其与籽粒灌浆的关系[J]. 作物学报, 2009, 35(12): 2 225-2 233.
- [46] 郑小龙, 周菁清, 滕颖, 等. 梗稻穗部不同部位籽粒产量相关性状差异及其与内源激素的相关性 [J]. 中国水稻科学, 2022, 36(1): 43-54.
- [47] 陶龙兴. 内源 IAA 对亚种间杂交稻籽粒灌浆的信息效应 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2003.
- [48] 王丰, 程方民. IAA 调节杂交稻“异步灌浆”的酶学生理特征[J]. 种子, 2003(6): 66-68.
- [49] 王志琴, 杨建昌, 朱庆森, 等. 亚种间杂交稻籽粒充实不良的原因探讨[J]. 作物学报, 1998, 24(6): 782-787.
- [50] 陈海生. 外源生长素对亚种间杂交稻两优培九籽粒生理活性和结实率的作用[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(1): 80.
- [51] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森. 外源植物激素对水稻光合能力与产量的影响[J]. 江苏农学院学报, 1995, 16(1): 27-31.
- [52] 陶龙兴, 王熹, 张夫道. 内源 IAA 对协优 9308 籽粒灌浆的生理作用[J]. 核农学报, 2003, 17(4): 273-279.
- [53] 王熹, 陶龙兴, 徐仁胜, 等. 初论杂交稻粒间顶端优势[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 980-985.
- [54] YANG J C, ZHANG J H, WANG Z Q, et al. Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice[J]. *Plant Growth Regulation*, 2003, 41(3): 185-195.
- [55] 黄升谋, 邹应斌. 赤霉素和脱落酸对水稻籽粒灌浆及结实的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2006, 33(3): 293-296.
- [56] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森, 等. ABA 与 GA 对水稻籽粒灌浆的调控[J]. 作物学报, 1999, 25(3): 341-348.
- [57] 叶茷, 齐智伟, 李晓静, 等. 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.
- [58] 周述波, 贺立静, 林伟, 等. 外源 GA₃、ABA 对杂交稻种子发芽与亲本穗上发芽的影响研究 [J]. 广东农业科学, 2011, 38 (3): 23-25.
- [59] 王熹, 陶龙兴, 俞美玉, 等. GA₃ 对杂交稻“粒间顶端优势”及灌浆期间籽粒内源 IAA 的影响[J]. 植物生理学报, 2000, 26(3): 247-251.
- [60] ZHU K Y, REN W C, YAN J Q, et al. Grain yield and nitrogen use efficiency are increased by exogenous cytokinin application through the improvement in root physiological traits of rice [J]. *Plant Growth Regulation*, 2022, 97(1): 157-169.
- [61] RUBIA L, RANGAN L, CHOUDHURI R R, et al. Changes in the chlorophyll content and cytokinin levels in the top three leaves of new plant type rice during grain filling [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33(1): 66-76.
- [62] JAMESON P E, SONG J C. Cytokinin: A key driver of seed yield[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(3): 593-606.
- [63] ZHANG W Y, CAO Z Q, ZHOU Q, et al. Grain filling characteristics and their relations with endogenous hormones in large- and small-grain mutants of rice[J]. *PLoS ONE*, 2016, 11(10): e0165321.
- [64] 柏新付, 蔡永萍, 聂凡. 脱落酸与稻麦籽粒灌浆的关系(简报)[J]. 植物生理学通讯, 1989(3): 40-41.
- [65] 刘凯, 叶玉秀, 唐成, 等. 水稻籽粒中乙烯和 ACC 对土壤水分的反应及其与籽粒灌浆的关系 [J]. 作物学报, 2007, 33 (4): 539-546.
- [66] ROOK F, CORKE F, CARD R, et al. Impaired sucrose-induction mutants reveal the modulation of sugar-induced starch biosynthetic gene expression by abscisic acid signalling [J]. *Plant Journal*, 2001, 26(4): 421-433.
- [67] ZHU G H, YE N H, YANG J C, et al. Regulation of expression of starch synthesis genes by ethylene and ABA in relation to the development of rice inferior and superior spikelets [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(11): 3 907-3 916.
- [68] YANG J C, ZHANG J H, WANG Z Q, et al. Post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice in relation to abscisic acid and ethylene [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(1): 149-160.
- [69] WANG Z Q, XU Y J, WANG J C, et al. Polyamine and ethylene interactions in grain filling of superior and inferior spikelets of rice[J]. *Plant Growth Regulation*, 2012, 66(3): 215-228.
- [70] 杨建昌, 彭少兵, 顾世梁, 等. 水稻结实期籽粒和根系中玉米素与玉米素核苷含量的变化及其与籽粒充实的关系 [J]. 作物学报, 2001, 27(1): 35-42.
- [71] WU C Y, TRIEU A, RADHAKRISHNAN P, et al. Brassinosteroids regulate grain filling in rice[J]. *Plant Cell*, 2008, 20(8): 2 130-2 145.
- [72] 王吉生. 孕穗期施用 2, 4-表油菜素内酯对水稻籽粒灌浆及产量的影响[D]. 成都: 四川农业大学, 2010.
- [73] 杨建昌, 常二华, 张文杰, 等. 根系化学讯号与稻米品质的关系[J]. 中国农业科学, 2006, 39(1): 38-47.
- [74] 董明辉, 刘晓斌, 陆春泉, 等. 外源 ABA 和 GA 对水稻不同粒位籽粒主要米质性状的影响[J]. 作物学报, 2009, 35(5): 899-906.
- [75] 张自常, 段华, 杨立年, 等. 水稻育苗移栽早种方式对米质的影响及其与籽粒激素浓度的关系[J]. 中国农业科学, 2008, 41(5): 1 297-1 307.
- [76] 常二华, 王朋, 唐成, 等. 水稻根和籽粒细胞分裂素和脱落酸浓度与籽粒灌浆及蒸煮品质的关系[J]. 作物学报, 2006, 32(4): 540-547.
- [77] 舒庆尧, 吴殿星, 夏英武, 等. 稻米淀粉 RVA 谱特征与食用品质的关系[J]. 中国农业科学, 1998, 31(3): 25-26.
- [78] 张国民, 张玉华, 宋立泉, 等. 浅谈大米中的蛋白质对营养价值及食味品质的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2001(3): 38-39.
- [79] XU Y J, JIAN C Q, LI K, et al. The role of polyamines in regulating amino acid biosynthesis in rice grains [J]. *Food and Energy Security*, 2021, doi: 10.1002/fes3.306.
- [80] 潘九月. 水杨酸对水稻镉积累的影响机制及其信号分子研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [81] 张盛楠. 外源植物激素对水稻和油菜耐镉胁迫的诱抗效应及生理机制[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021. (下转第 23 页)

- stresses[J]. *Plant Physiology*, 2021, 173(4): 1 351–1 368.
- [53] EL–ESAWI M A, ALAYAFI A A. Overexpression of rice *Rab7* gene improves drought and heat tolerance and increases grain yield in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Genes*, 2019, doi: 10.3390/genes10010056.
- [54] WANG C G, WANG G K, GAO Y, et al. A cytokinin–activation enzyme–like gene improves grain yield under various field conditions in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 2020, 102: 373–388.
- [55] SODA N, GUPTA B K, ANWAR K, et al. Rice intermediate filament, OsIF, stabilizes photosynthetic machinery and yield under salinity and heat stress [J]. *Scientific Reports*, 2019, doi: 10.1038/s41598–018–22131–0.
- [56] ZENG Y, LI Q, WANG H Y, et al. Two NHX–type transporters from *Helianthus tuberosus* improve the tolerance of rice to salinity and nutrient deficiency stress [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (1): 310–321.
- [57] JOSHI R, SAHOO K K, SINGH A K, et al. Enhancing trehalose biosynthesis improves yield potential in marker–free transgenic rice under drought, saline, and sodic conditions [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(2): 653–668.
- [58] VERMA R K, KUMAR V V S, YADAV S K, et al. Overexpression of *Arabidopsis ICE1* enhances yield and multiple abiotic stress tolerance in *indica* rice [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, doi: 10.1080/15592324.2020.1814547.
- [59] SENGUPTA S, MUKHERJEE S, BASAK P, et al. Significance of galactinol and raffinose family oligosaccharide synthesis in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, doi: 10.3389/fpls.2015.00656.
- [60] LIU X Q, HUANG D M, TAO J Y, et al. Identification and functional assay of the interaction motifs in the partner protein OsNAR2.1 of the two–component system for high–affinity nitrate transport[J]. *New Phytologist*, 2014, 204: 74–80.
- [61] UMEZAWA T, YOSHIDA R, MARUYAMA K, et al. *SRK2C*, a SNF1–related protein kinase 2, improves drought tolerance by controlling stress–responsive gene expression in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(49): 17 306–17 311.

Progress on Improving Rice Yield under Abiotic Stress by Genetic Engineering

DUAN Junzhi¹, YANG Cuiping¹, WANG Nan¹, QI Xueli², FENG Lili¹, YAN Zhaoling¹, QI Hongzhi¹, CHEN Haiyan¹, ZHANG Huifang¹, ZHUO Wenfei^{1*}, LI Ying^{3*}

(¹ Institute of Agricultural Economy and Information, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; ² Henan Academy of Crops Molecular Breeding, Zhengzhou 450002, China; ³ Editorial Department of Journal of Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; 1st author: junzhi2004@163.com; *Corresponding author: kjcankao@126.com; liying1233@163.com)

Abstract: Abiotic stresses such as drought, salt, low temperature and high temperature seriously affect the growth, development and yield of rice. Increasing rice yield under abiotic stress is of great practical significance for ensuring national food security. Using genetic engineering technology to improve rice yield under abiotic stress is an effective way superior to conventional breeding methods. At present, regulatory genes and functional genes have been confirmed to enhance rice yield under abiotic stresses. This paper systematically reviewed the research progress of these genes in improving rice yield under drought, salt, low temperature, high temperature and other single and combined stresses, and analyzed the existing problems, so as to provide reference for rice variety breeding for stress tolerance and high yield.

Key words: rice; abiotic stress; genetic engineering; regulatory gene; function genes; yield

(上接第 14 页)

Advances in Studies on the Roles of Plant Hormones in Grain Filling, Grain Weight and Quality of Rice

LIU Yang, XIAO Wenhui, CAI Wenlu, ZHANG Weiyang, WANG Zhiguo, XU Yunji *

(Joint International Research Laboratory of Agriculture and Agri-Product Safety, the Ministry of Education of China, Yangzhou University/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; 1st author: 1973639167@qq.com;

*Corresponding author: yunjixu@yzu.edu.cn)

Abstract: Plant hormones are important regulators for plant growth and development, and play a crucial role in regulating grain filling, grain weight and quality of rice. This paper briefly introduced the characteristics of grain filling and weight increase of rice and its relations to rice quality, and mainly reviewed the advances in changing patterns of different plant hormones in grains, and their roles and regulatory mechanisms in grain filling, grain weight and quality, and also discussed the existing problems and future research area. The aim of this study was to provide theoretical basis for genetic improvement and cultivation regulation of rice with good quality and high yield.

Key words: rice; plant hormones; grain filling; grain weight; quality