中国科学: 生命科学 2026 年 第 56 卷 第 5 期: 1050 ~ 1078
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
评 述 中国知名大学及研究院所专栏 华中农业大学作物遗传改良全国重点实验室专辑

# 水稻食味品质的遗传基础及育种策略

楼光明[1†], 付沛[1†], 高浩洲[1], 石桓[1,2], 刘荣家[1], 李艳华[1], 周浩[1], 夏朵[1], 高冠军[1*], 游艾青[2*], 何予卿[1*]

1. 作物遗传改良全国重点实验室, 湖北洪山实验室, 华中农业大学生命科学技术学院, 武汉 430070
2. 湖北省农业科学院粮食作物研究所, 武汉 430064
† 同等贡献
* 联系人, E-mail: gaoguanjun@mail.hzau.edu.cn; aq_you@163.com; yqhe@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2025-06-24; 接受日期: 2025-09-12; 网络版发表日期: 2026-01-09
国家农业科技重大项目资助

**摘要** 稻米蒸煮食味品质作为受淀粉、蛋白质和脂质代谢调控的复杂性状, 是决定消费者偏好与市场价值的关键因素. 本文系统梳理了近年来影响蒸煮食味品质分子机制的最新研究进展, 重点探讨关键基因及其调控网络的作用. 研究发现, *Wx*基因多效性地决定胚乳淀粉、储藏蛋白质和脂质含量, 其主要通过支链淀粉和谷蛋白含量决定稻米食味值. 此外, 综述还总结了水稻胚乳中储藏淀粉与蛋白质积累的整合调控因子, 最后提出蒸煮食味品质改良的育种策略并对未来研究方向进行了展望.

**关键词** 水稻, 蒸煮食味品质, 淀粉, 蛋白质, 脂质, 食味品质, 育种策略

水稻籽粒虽小, 却在人类日常生活中具有举足轻重的地位, 毕竟, 全球半数人口依赖水稻获取每日所需的能量与营养[1]. 在多数禾本科作物中, 籽粒大小与品质是紧密关联的重要农艺性状. 籽粒大小与品质不仅影响植株在自然环境中的生存适应能力, 也左右着人类的选择. 自20世纪60年代以来, 通过半矮秆育种、氮肥的广泛施用、杂种优势利用及超级稻育种等手段, 水稻产量实现了显著提升[2]. 在一定程度上, 这缓解了人口激增与耕地面积不足导致的粮食短缺压力. 随着人们温饱需求的逐步满足及对品质生活的追求, 优质稻米日益受到消费者青睐. 因此, 稻米品质改良已成为现代水稻育种计划的核心目标之一.

稻米品质涵盖作为商品的物理化学特性, 反映其物理与化学性质. 它可分为几类: 外观品质、蒸煮食味品质、营养品质、加工品质及近年认可的卫生品质等. 外观品质通常包括粒形(其包含粒长、粒宽、粒厚、长宽比等参数)、垩白(籽粒胚乳内的不透明区域)和透明度. 蒸煮食味品质主要反映米饭的特性和适口性. 水稻的营养品质受籽粒中淀粉、蛋白质、维生素、矿物质及其他对人体健康有益的化学成分的数量和质量影响. 加工品质指水稻加工过程中的完整性, 通常用糙米率、精米率和整精米率衡量. 水稻的卫生品质反映内外源污染程度, 其评估通常涉及有毒重金属、农药残留和过敏原的检测[3].

尽管稻米品质是市场价格和消费者偏好的关键决定因素, 但水稻蒸煮食味品质是影响其价格的最显著

**引用格式:** 楼光明, 付沛, 高浩洲, 等. 水稻食味品质的遗传基础及育种策略. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 1050–1078
Lou G M, Fu P, Gao H Z, et al. Genetic basis and breeding strategies for rice cooking and eating quality (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2026, 56: 1050–1078, doi: 10.1360/SSV-2025-0191

© 2026《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

因素[1]. 水稻蒸煮食味品质是其核心品质性状, 对应的评价体系呈现多元特征. 该品质的传统评估方式以感官判断为主, 具体涵盖米饭的外观形态、黏性、硬度、食用适口性及香气表现等维度. 随着评价技术的发展, 稻米食味值已成为衡量水稻蒸煮食味品质的重要量化指标. 以日本佐竹公司研发的稻米食味分析仪为例, 其核心原理是通过检测米饭的光学属性, 量化分析其黏性、弹性、硬度及各项指标的平衡度等物理参数, 进而实现对食味值的精准预测与计算. 此外, 水稻蒸煮食味品质还可通过测定淀粉RVA谱特征(如糊化温度、峰值黏度、热浆黏度、最终黏度、崩解值和回冷值)、直链淀粉含量和胶稠度等理化指标进行定量分析[4].

通常, 稻米品质与水稻种子特性密切相关. 水稻种子结构主要包括颖壳、种皮、糊粉层、胚和胚乳. 这些结构的大小、组成和质量显著影响稻米品质. 例如, 颖壳尺寸通常决定籽粒大小. 籽粒大小作为水稻的重要农艺性状, 不仅是水稻产量的关键决定因素, 也是稻米品质(外观品质、蒸煮食味品质和加工品质)的直接指标[5]. 尽管近年来一些科学家开始倡导食用全谷物(据信其提供更多营养)[6,7], 但精米(去除种皮、糊粉层和胚后剩余的胚乳)仍是人类消费的主要形式, 也是决定全谷食味的重要因素. 因此, 胚乳三大组分——淀粉、蛋白质和脂质的合成、组成、分布和积累决定了水稻的蒸煮食味品质(图1).

## 1 淀粉

### 1.1 淀粉对食味品质的影响

直链淀粉和支链淀粉这两种淀粉类型对水稻蒸煮和食味品质的影响存在差异. 直链淀粉含量是决定稻米适口性的关键因素: 高水平直链淀粉通常导致质地更硬、黏性降低及食味品质下降[8,9]. 同时, 支链淀粉的精细结构(如支链长度和分布)也显著影响适口性; 中长链支链比例更高会减缓淀粉消化, 改变米饭质地和口感[10~12]. 淀粉理化特性(包括糊化温度和糊化黏度)与食味品质密切相关: 更高的糊化黏度和更低的糊化温度通常与更优适口性相关[9,13,14]. 由直链淀粉-支链淀粉比例调控的淀粉糊化行为进一步影响米饭质地, 决定其软硬程度和黏弹性[15,16]. 此外, 蒸煮过程中淀粉-蛋白质的相互作用塑造米饭质地: 高蛋白含量会限制淀粉结构破坏, 导致质地更硬和品质下降, 而淀粉-蛋白质复合物会阻碍水分吸收, 加剧品质劣变[15,17~19]. 总体而言, 淀粉组成、结构、糊化特性及其与蛋白质等成分如何决定水稻的食味品质还很不清楚.

### 1.2 直链淀粉

#### 1.2.1 稻米淀粉组成以及*Wx*基因丰富的自然变异

水稻籽粒约由85%~90%的淀粉、7%~12%的蛋白质和0.3%~3%的脂质组成. 水稻中的淀粉主要分为两类: 线性直链淀粉(由通过α-1,4-糖苷键连接的葡萄糖单元组成)和支链淀粉(线性链中含有α-1,4-糖苷键, 分支点处含有α-1,6-糖苷键). 直链淀粉通常占水稻淀粉的15%~25%, 而支链淀粉占75%~85%. 研究一致表明, 水稻胚乳中的直链淀粉含量是决定水稻理化特性和最终品质的最关键因素[20]. 因此, 负责水稻直链淀粉合成的主效基因*Wx*是决定蒸煮食味品质的最重要遗传因子.

水稻品种直链淀粉含量的遗传多样性与*Wx*基因的等位变异密切相关[21]. 迄今为止, 已鉴定出至少9种*Wx*基因的天然等位变体, 即$wx$, $Wx^{a}$, $Wx^{in}$, $Wx^{b}$, $Wx^{mw/la}$, $Wx^{mp}$, $Wx^{mq}$, $Wx^{op/hp}$和$Wx^{lv}$[1]. 其中, 非糯性基因(*Wx*)对糯性基因($wx$)表现为不完全显性. $Wx^{a}$主要分布于籼稻中, 携带该等位基因的水稻籽粒直链淀粉含量较高, 通常超过25%; $Wx^{b}$主要分布于粳稻中, 籽粒直链淀粉含量为中等或低水平(15%~18%). $Wx^{a}$和$Wx^{b}$等位基因中第一个内含子5′剪接位点的单核苷酸变异(Int1-1), 导致籼稻和粳稻中*Wx*的转录后水平及最终籽粒直链淀粉含量存在显著差异[22,23]. 先前对不同水稻群体的关联分析表明, *Wx*基因Ex10-115位点的碱基变异与软胶稠度(GC)和低RVA表型相关[24~28]. 在$Wx^{lv}$等位基因中, Int1-1的G核苷酸和Ex10-115的T核苷酸是导致高表观直链淀粉含量和低黏度的单核苷酸多态性(SNP)[21]. 除了具有T核苷酸的$Wx^{a}$外, 所有其他*Wx*等位基因、大多数野生稻种质以及所有测试的单子叶植物中编码GBSSⅠ的直系同源基因在Ex10-115位点均为C, 表明Ex10-115的C核苷酸是祖先型. 与$Wx^{a}$和$Wx^{b}$相比, $Wx^{in}$中Int1-1和Ex6-62位点的核苷酸分别为G和C, 导致编码的成熟mRNA减少和GBSSⅠ蛋白水平降低[29]. $Wx^{op}$/$Wx^{hp}$等位基因在Ex4-77位点发生A→G变化, 导致Asp165/Gly165替换, 体外检测显示其对GBSSI活性



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

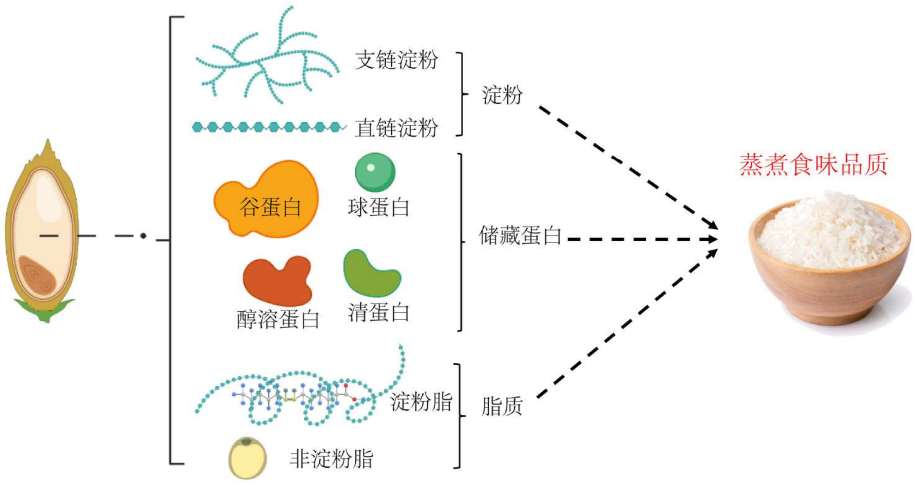



**图 1** 水稻蒸煮食味品质由水稻胚乳的三大成分——淀粉、蛋白质和脂质共同决定
**Figure 1** Rice cooking and eating quality is jointly determined by three major components in rice endosperm—starch, protein, and lipid

无影响, 但显著降低GBSSI与淀粉颗粒的结合, 从而导致水稻种子中直链淀粉含量降低[30,31]. *Wx*$^{mq}$等位基因源自*Wx*$^{b}$的突变, 在Ex4-53和Ex5-52位点存在两个位置突变, 不影响基因表达水平但导致GBSS Ⅰ酶活性降低[32]. *Wx*$^{mp}$由*Wx*$^{mq}$回复突变形成, 仅包含突变的Ex5-52位点[33]. 低直链淀粉含量的水稻因其通常具有更优的蒸煮食味品质和可接受性而受到许多地区消费者的青睐[34]. 然而, 低直链淀粉含量的水稻品种通常表现出籽粒外观暗淡或不透明, 这种缺乏吸引力的视觉品质降低了其商业价值[21,35]. *Wx*$^{la}$/*Wx*$^{mw}$等位基因的发现完美解决了这一问题, 携带*Wx*$^{la}$/*Wx*$^{mw}$等位基因的水稻具有低直链淀粉含量和透明籽粒外观[21,35]. *Wx*$^{la}$/*Wx*$^{mw}$等位基因通过*Wx*$^{b}$和*Wx*$^{in}$的基因内重组产生[21,35]. 最近, 鉴定出一种新的*Wx*等位基因——*Wx*$^{ela}$, 该等位基因由*Wx*第12外显子的第20位碱基发生C→T突变引起, 影响GBSSI的GT1结构域, 从而降低GBSSI活性和籽粒中直链淀粉含量[36].

### 1.2.2 *Wx*基因的进化关系

结合不同基因型的基因序列数据和地理分布特征, 学界已初步揭示*Wx*基因等位变异的进化关联[35,37]. *Wx*$^{lv}$基因的序列与多数野生稻具有高度同源性, 被认定为栽培稻中该基因的祖先等位基因型. 现代栽培稻的各类亚种及亚群起源于多个野生稻类群, 在人工选择与驯化压力的长期作用下, *Wx*$^{lv}$等位基因逐渐分化出多个不同单倍型. 水稻早期驯化阶段, Int1-1或Ex6-62位点发生功能性SNP突变, 分别推动*Wx*$^{lv}$等位基因进化为*Wx*$^{b}$和*Wx*$^{in}$两种基因型. 与此同时, 不同地域的*Wx*$^{lv}$基因单倍型, 因Ex10-115或Ex4-77位点发生碱基突变, 进一步分化出*Wx*$^{a}$和*Wx*$^{op}$/*Wx*$^{hp}$基因型. *Wx*$^{b}$和*Wx*$^{in}$基因型在粳稻亚种中持续存在, 在粳稻后续栽培驯化进程中, *Wx*$^{b}$基因型被优先选择并经历进一步驯化, 其Ex2-113位点插入23 bp片段, 最终形成无功能的*wx*等位基因. 事实上, *Wx*位点的重组率估计为3.34 kb/cM, 约为全基因组平均水平的75倍, 表明基因内重组是*Wx*位点多样性的主要驱动力[35]. 通过不同*Wx*基因型杂交可轻松产生新的*Wx*基因型[27,28]. 值得注意的是, 野生稻中*Wx*基因的变异位点比例(9.76%)和多态性速率($\pi$=0.0936)显著高于栽培稻[38]. 这一发现表明, 野生稻资源在直链淀粉含量方面可能比栽培稻表现出更广泛的多样性.

### 1.2.3 *Wx*基因具有决定稻米胚乳淀粉、蛋白和脂质的多效性功能

*Wx*基因调控籽粒淀粉含量的作用已被充分证实, 也是评价稻米食味的最重要指标, 但其影响蒸煮食味品质的遗传机理还不清楚. Tan等人[39,40]利用中国广泛种植的杂交水稻组合汕优63衍生的重组自交系(RILs), 对食味品质性状直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度以及碾磨性状、蛋白质含量和面粉颜色进行数量性状位点(QTL)定位, 发现*Wx*基因是同时决定稻米直链淀粉含量、胶稠度和糊化温度的关键因子, 三者



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

构成三位一体的关系; 同时也将蛋白质含量定位于*Wx*基因区段. Zhou等人[41]将明恢63的$Wx^b$基因区域利用分子标记辅助选择导入珍汕97($Wx^a$), 获得的改良株系珍汕97B($Wx^b$)与明恢63的杂交组合均表现出直链淀粉含量降低、胶稠度和糊化温度升高, 成功实现了直链淀粉含量、胶稠度、糊化温度的同步改良, 同时改良的珍汕97($Wx^b$)与珍汕97($Wx^a$)相比, 其垩白率从82%下降至约40%, 武汉和海南均得到同样的结果, 表明*Wx*基因是影响稻米垩白率和透明度的重要位点. Wang等人[42]利用珍汕97与德陇208杂交衍生的RIL群体, 分析了17个表征水稻蒸煮食味品质的性状(或参数)的遗传基础, 鉴定出一个与*Wx*位点对应的QTL簇, 该QTL簇除同时主效调控直链淀粉含量、胶稠度和大多数黏度参数外, 还微效调控碱消值等相关性状; 另外, *ALK*位点除主效影响碱消值外, 还微效影响大多数淀粉黏度参数. Yacouba等人[43]利用明恢63($Wx^b$)/KDML105($Wx^{in}$)构建的DH群体同样发现*Wx*和*ALK*基因所在的两个QTL簇同样决定RVA黏度和碱消值相关性状. 当明恢63和中国香稻均携带同一$Wx^b$基因时, 未能检测到*Wx*基因对淀粉黏度相关性状的影响, 但检测到*ALK*对黏度相关性状的主效影响和一些微效基因的作用[44]. Xia等人[45]利用全基因组关联分析在水稻第6染色体上定位到一个主效脂肪酸QTL, 对该QTL进行克隆后发现正是*Wx*基因, 转基因验证其对脂肪含量具有较大影响, 同时影响米饭光泽性和食味值. Chen等人[46]的全基因组关联研究显示, 水稻籽粒蛋白质含量(包括四种贮藏蛋白组分)与*Wx*基因区域显著相关, 尤其是*Wx*的2.3 kb mRNA水平与清蛋白含量呈负相关. Xia等人[45]研究了不同*Wx*基因型在籽粒发育期间不同施氮水平和温度条件下的品质表现, 发现随着*Wx*基因功能增强, 食味品质下降, 同时*Wx*基因还调控淀粉-脂质复合物含量. Ge等人[47]同样利用珍汕97和明恢63的重组自交系群体进行米饭相关性状QTL分析, 鉴定出6号染色体上*Wx*基因同时影响米饭长、米饭延伸性、米饭宽、米饭膨胀性、米饭重和米饭吸水性等性状; Tian等人[48]利用珍汕97/武育粳2号构建的双单倍体群体得到同样的结果. Zhou等人[35]和Zhang等人[49]的研究共同证实, *Wx*基因是籽粒透明度和食味品质变异的主要决定因素. 综上所述, 这些结果表明*Wx*基因除了调控直链淀粉含量外, 还显著影响胶稠度、糊化温度、淀粉黏度、蛋白质含量、脂质含量、垩白率以及其他米饭相关性状, 表明*Wx*基因多效性决定稻米胚乳储藏淀粉、蛋白质和脂肪等性状, 是稻米食味品质的最重要决定基因.

为充分验证*Wx*基因的多效性功能, 本课题组利用镇糯遗传背景下携带不同*Wx*等位基因的一组互补转基因材料(图2), 对淀粉、蛋白质、脂质和食味值进行了综合分析. 结果显示, 随着*wx*, $Wx^{mp}$, $Wx^{la}$, $Wx^b$, $Wx^{in}$和$Wx^{lv}$等位基因的功能强度依次增强, 除直链淀粉含量逐渐增加外, 支链淀粉和总淀粉含量均逐渐减少, 与直链淀粉变化方向正好相反; 四种储藏蛋白组分除清蛋白随直链淀粉的增加而降低外, 球蛋白、醇溶蛋白、谷蛋白和总蛋白均随直链淀粉的增加而增加; 非淀粉脂与直链淀粉变化方向相反, 淀粉脂和总脂随直链淀粉的增加而增加; 食味值随支链淀粉含量的增加而增加. 由于稻米的被食用部分主要是胚乳, 其主要组成成分是淀粉、蛋白和脂质, 而*Wx*基因又多效性地决定淀粉、蛋白和脂质, 因此*Wx*是决定水稻蒸煮食味品质的关键基因.

胚乳淀粉、蛋白和脂质组成如何影响食味? 进一步分析(图3)表明, 直链淀粉、谷蛋白以及总蛋白含量与食味值呈现极显著负相关. 结合谷蛋白是小麦面筋的主要组成成分, 影响面条的硬度, 其同样影响米饭的硬度, 随着直链淀粉含量增加, 米饭越来越蓬松且变硬, 因此, 直链淀粉对食味的影响主要通过谷蛋白实现. 另外, 支链淀粉、总淀粉含量与食味值呈现极显著正相关. 随着支链淀粉含量的增加, 米饭黏(糯)性越来越强(图2), 因此, 支链淀粉含量主要影响米饭的黏度. 非淀粉脂与米饭食味值呈显著正相关, 而糯稻的油分含量最高, 其主要影响米饭的光泽和香味. 稻米胚乳中谷蛋白含量占总蛋白含量的约80%, 支链淀粉含量占总淀粉含量的70%~100%, 是稻米胚乳蛋白和淀粉的最主要组成成分, 因此, *Wx*基因对米饭食味的影响主要是通过支链淀粉含量、谷蛋白含量以及非淀粉脂等共同作用的结果[50].

#### 1.2.4 不同*Wx*等位基因决定人们对稻米的饮食偏好

不同区域饮食与*Wx*等位基因关系密切: 携带$Wx^a$等位基因的籼稻品种直链淀粉含量和谷蛋白含量高, 支链淀粉含量低, 米饭质地较硬且松散, 适合炒饭等干制烹饪方式, 也是稻米粉加工的最好原料[51,52]; $Wx^{in}$相



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

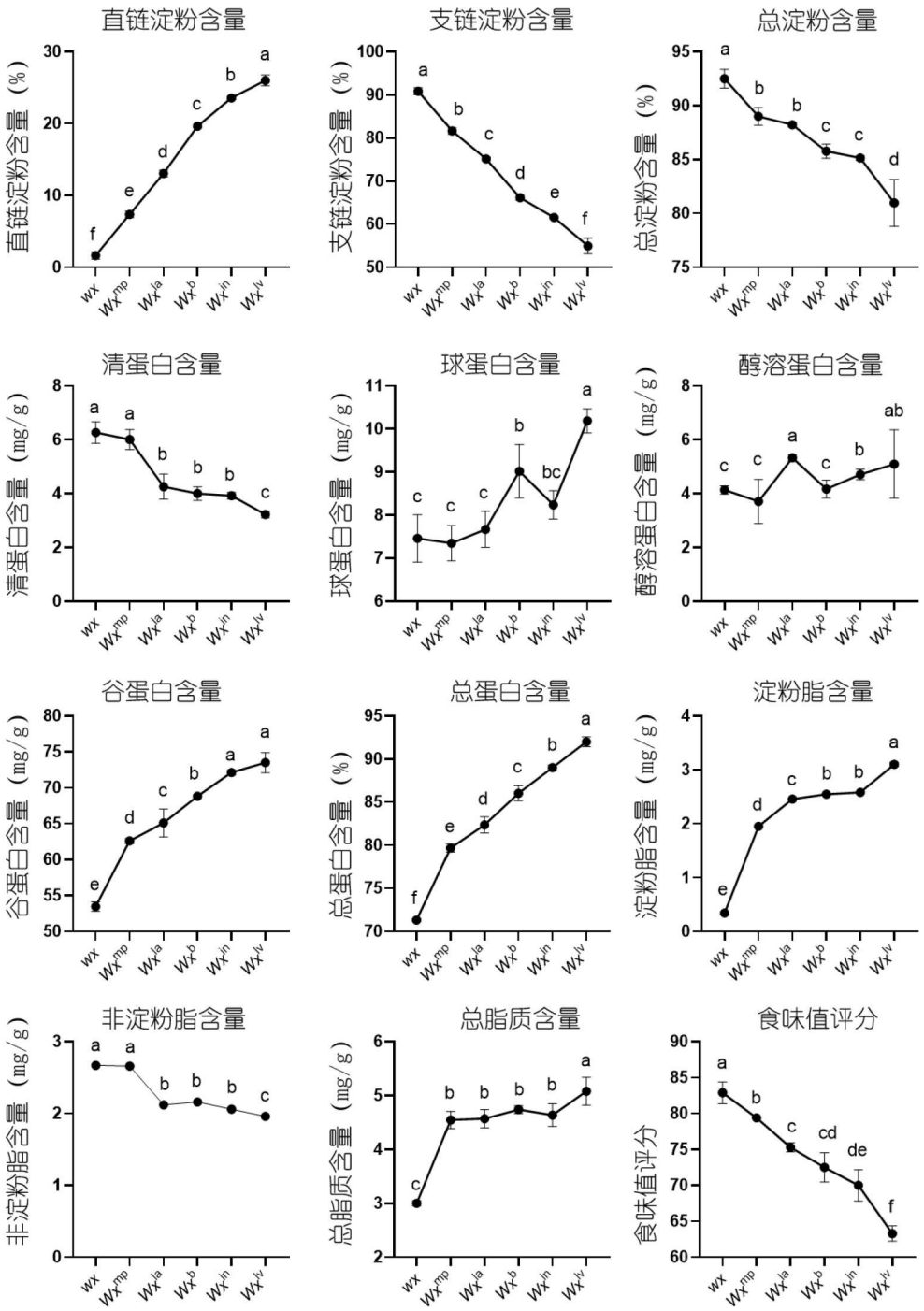



**图 2** 不同*Wx*等位基因型对水稻各项品质性状的影响. 所有数据以平均值±标准差($n \geq 12$)表示. 不同字母表示经Duncan多重范围检验在$P<0.05$水平上存在显著差异(未发表)

**Figure 2** Effects of different *Wx* alleles on various quality traits in rice. All data are presented as mean±standard deviation ($n \geq 12$). Different letters indicate significant differences at the $P<0.05$ level as determined by Duncan's multiple range test (unpublished)

对于$Wx^a$来说, 谷蛋白降低, 支链淀粉增加, 其米饭硬度和黏度适合于制作南亚地区人群(例如, 印度和巴基斯坦等国家)的手抓饭; 而东北亚地区以携带$Wx^b$等位基因的粳稻为主, 其直链淀粉含量低, 谷蛋白含量更低



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

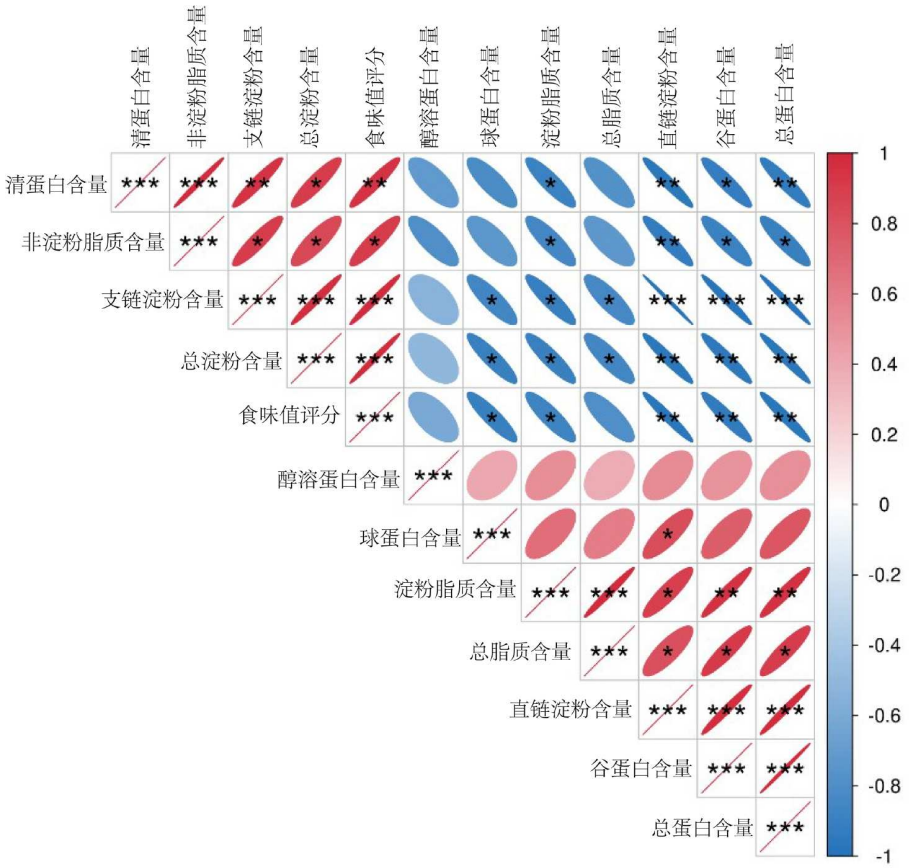



**图 3**　各品质性状之间的相关性分析热图. 显著性差异采用皮尔逊相关性分析获得. 颜色梯度代表相关系数(−1至1), 红色为正相关、蓝色为负相关; *, **, ***分别表示$P$<0.05, $P$<0.01, $P$<0.001水平的显著性相关

**Figure 3**　Heatmap of correlation analysis among various quality traits. Significant differences were determined by Pearson's correlation analysis. The color gradient represents the correlation coefficient (ranging from −1 to 1), with red indicating a positive correlation and blue indicating a negative correlation. *, **, and *** denote significant correlations at the $P$<0.05, $P$<0.01, and $P$<0.001 levels, respectively

而支链淀粉含量则更高, 满足中国和日本等国家的人群对黏软口感的偏好, 也适合于用筷子进食[37,53,54]; 随着携带$Wx^{op}$, $Wx^{mq}$, $Wx^{mp}$, $Wx^{hp}$等位基因的稻米中直链淀粉含量逐渐降低, 其谷蛋白含量也继续降低, 非淀粉脂增加, 黏性增强, 这类稻米被称为软米, 在我国云南、贵州、江浙一带备受欢迎. 糯米携带无功能型的*wx*, 不含直链淀粉, 谷蛋白含量极低, 淀粉均为支链淀粉, 总淀粉也很高. 这些特点导致其质地柔软、黏性最高, 升糖也最快; 油分最高, 但不耐储藏, 容易酸败. 因此, 在亚洲地区常用于制作甜点、元宵或节庆食品[55]. 综上所述, 通过*Wx*基因对稻米胚乳淀粉、蛋白和脂肪的全面影响, 让人们更加深入理解了其不同单倍型对稻米作为不同类型食品的决定性作用, 也决定了不同地域、文化的人们将稻米作为食品的偏好.

### 1.2.5　以*Wx*基因为核心的调控网络

作为水稻品质调控网络中的核心调控因子, 已有研究报道*Wx*基因在淀粉合成过程中受到众多基因的调控或与之相互作用(图4). Du1[56], Du2[57], Du3[58]和Du13[59,60]直接调控*Wx* mRNA的剪接, 而FLO2[61,62], FLO20[63], OsRDR2[64], OsMET1[65]和OsHDT1[66]可能通过表观遗传修饰影响*Wx*剪接效率. 也有研究报道多个数量性状位点可调控*Wx* mRNA的剪接效率[67,68]. 另外, 研究发现, 某些转录因子单独(如SERF1[69], OsNAC20[70], OsNAC26[70], OsMADS7[71], REB[72], OsbZIP20[73], OsbZIP58[74], OsbZIP60[75])或作为调控模块(如OsNAC25-OsNAC20/OsNAC26[76], OsNAC24-OsNAP[77], OsNF-YB9-OsbZIP76-OsNF-YB1[78], OsEBP89-OsBP5[52], OsNF-YC12-bHLH144-OsNF-



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

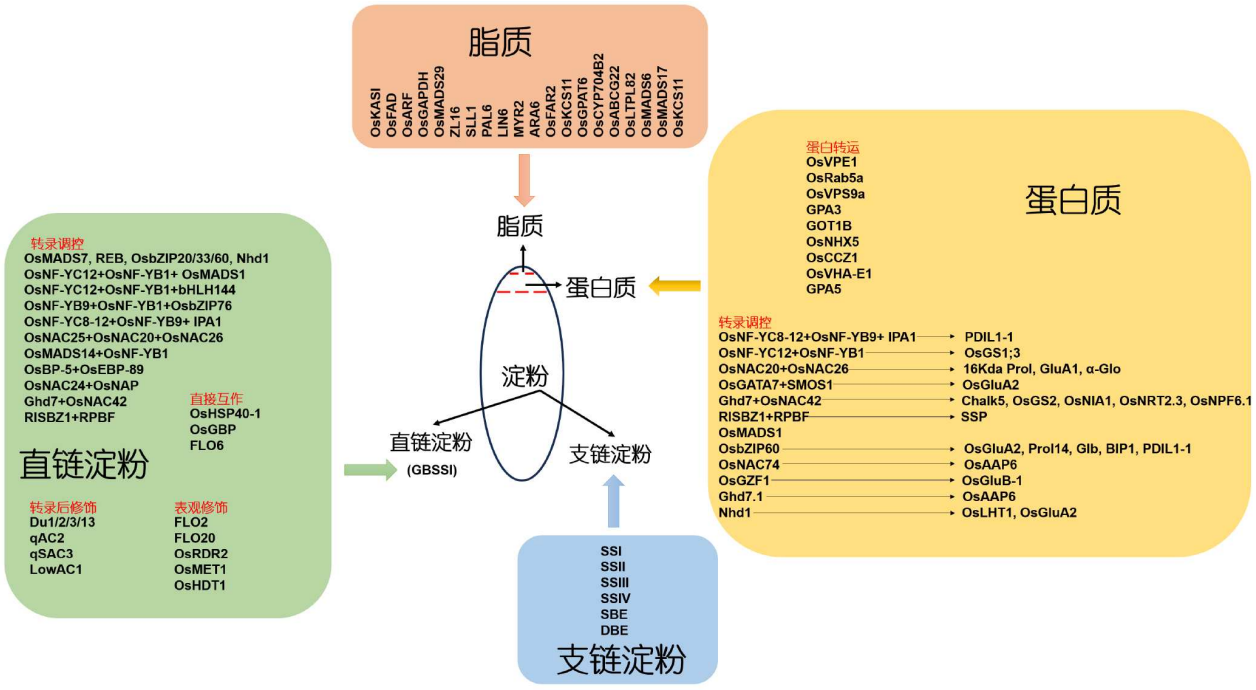



**图 4** 水稻胚乳中淀粉、蛋白质以及脂质的调控网络图. 详细信息见正文. 加号表示存在互作关系. 黑色实心箭头代表对下游靶基因具有调控作用. 椭圆形代表米粒. 米粒上的红色虚线表示根据三种主要储藏物质在胚乳中的大致占比进行划分

**Figure 4** Regulatory network of starch, protein, and lipid in rice endosperm. See text for details. Plus signs (+) indicate the presence of interaction relationships. Solid black arrows represent regulatory effects on downstream target genes. Ovals denote milled rice grains. Red dashed lines on the grains indicate divisions based on the approximate proportions of the three main storage substances in the endosperm

YB1[79], OsMADS14-OsNF-YB1[80])参与调控水稻中*Wx*基因的表达. 近年来, 发现了与GBSSI蛋白直接互作的因子. 热休克蛋白OsHSP40-1可直接与OsGBSSI互作, 并在中等高温条件下增强OsGBSSI的稳定性和活性[81]. OsGBP介导GBSS(包括GBSSI和GBSSII)蛋白靶向淀粉颗粒, 从而促进水稻中直链淀粉的生物合成[82]. FLO6通过与GBSS协作在淀粉合成中起关键作用[83]. 上述*Wx*基因的互作因子可能是改善水稻蒸煮食味品质的优良候选基因.

## 1.3 支链淀粉

### 1.3.1 支链淀粉精细结构对稻米食味品质的影响

通常认为, 相同直链淀粉含量的水稻其蒸煮食味品质差异与支链淀粉的精细结构密切相关[84]. 支链淀粉的精细结构以其广泛的链长分布为特征, 这显著影响了水稻蒸煮食味品质和淀粉理化性质[20]. 支链淀粉的支链长度与淀粉糊化温度呈正相关, 具体而言, 短链支链淀粉含量与糊化温度呈负相关, 而长链支链淀粉含量与糊化温度呈正相关[21,85~87]. 此外, 长链支链淀粉比例高的水稻品种往往表现出更硬的胶稠度, 而短链支链淀粉比例高的品种则倾向于更软的胶稠度, 且胶稠度与糊化温度呈负相关[20,86].

### 1.3.2 参与支链淀粉合成过程的各种酶及其作用

颗粒结合淀粉合成酶在直链淀粉合成中起主导作用, 而可溶性淀粉合成酶(SSs)、淀粉分支酶(SBEs)和淀粉脱支酶(DBEs)则主要参与支链淀粉合成的调控过程(图4). SSs主要负责支链淀粉分支链的延伸, 包括SSI, SSII, SSIII和SSIV四个亚型. SSI的完全缺失不影响种子和淀粉颗粒的大小及形态, 也不影响胚乳淀粉的结晶度, 这表明其他可溶性淀粉合成酶可能部分补偿了SSI的功能[88]. SSI的缺失或显著下调会影响支链淀粉的链长分布[88~90]. 此外, 携带粳稻SSIj等位基因的水稻籽粒相比携带籼稻SSIi等位基因的籽粒, 支链淀粉链更短且食味品质更优[90,91].

*SSIIa*是控制淀粉糊化温度的主效基因, 也称为*ALK*, 负责合成支链淀粉中长支链(聚合度13~25)[87,92]. *ALK*缺陷突变体或沉默突变体显示支链淀粉短链(聚



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

合度≤12)含量增加且糊化温度降低[93]. *SSIIa*/*SSIIIa*双突变体未呈现出基因加性效应, 这一现象暗示*SSIIa*和*SSIIIa*基因在淀粉合成途径中存在相互作用关系. 通过酵母双杂交技术对淀粉合成关键酶类进行分析后发现, *SSIIa*与*SSIIIa*基因的互作机制, 可能是通过二者与淀粉磷酸化酶发生物理层面的相互作用得以实现. 上述研究结果表明, *SSIIa*和*SSIIIa*基因在水稻籽粒的淀粉合成过程中, 各自承担着不同功能, 同时在作用范畴上存在一定重叠[94]. 迄今为止, 至少有四个*ALK*等位基因被认为与水稻品种间的糊化温度差异有关. 其中, $ALK^{c}$/*SSIIa*和$ALK^{d}$控制高糊化温度, 而$ALK^{a}$和$ALK^{b}$控制低糊化温度[21,95]. *ALK*不仅控制水稻的糊化温度, 还微效地影响淀粉的其他理化性质. 在糯米材料中, *ALK*还影响糊化黏度、膨胀体积和回生特性[96]. 在非糯米材料中, *ALK*主要影响回生特性, 而对某些糊化黏度参数(如崩解值和胶稠度)影响较小[87,97]. 这些结果表明, *ALK*是影响稻米糊化的最重要基因, 其功能性单核苷酸多态性在优质糯米和非糯米分子育种中具有应用价值.

SSIII负责合成聚合度>35的长B链, 而SSIV主要起始并形成瞬时淀粉颗粒[98,99]. 在这些同工型中, SSIVb专门负责支链淀粉长链的延伸; 然而, SSIVa/b对胚乳淀粉的含量和结构无显著影响[94,100]. SSIIIa和SSIVb在支链淀粉合成中发挥重叠作用, 它们合成聚合度≥42的分支链[100]. 在*ss3b*和*ss3a-ss3b*突变体的胚乳中, 聚合度13~24的支链淀粉B1链呈不同程度增加, 但仅在*ss3a-ss3b*突变体中观察到聚合度≥37的支链淀粉B3链增加[101]. *OsSSIIIa*基因突变显著增加了水稻胚乳中直链淀粉、抗性淀粉、脂质、直链淀粉-脂质复合物的含量及糊化温度, 而*OsSSIIIb*基因突变不影响这些淀粉表型, 表明两者的功能存在冗余[101,102].

SBE包括SBEI, SBEIIa/b, SBEIII和SBEIV五种同工型. SBE切割由SSS作用形成的α-1,4糖苷键, 并将切割后获得的糖链转移至同一链或另一链葡聚糖单元的C6位置, 生成由α-1,6糖苷键连接的分支, 形成支链淀粉. SBEI主要作用于中长链B链, 在形成分支点后连接并延伸链长; SBEII在短链A链形成中起作用, 其产生分支的效率是SBEI的六倍. SBEIIa主要负责产生聚合度6~12的短链, 而SBEIIb在水稻胚乳中特异性表达, 控制聚合度6~7短链的形成[88,103~105]. SBEIII和SBEIV对短链转移或支链淀粉具有催化活性, SBEIV可能在水稻籽粒灌浆后期的淀粉合成中起重要作用[106~108]. 脱支酶(DBE)包括异淀粉酶(isoamylase1/2/3和ISA1/2/3)和普鲁兰酶(PUL), 其在淀粉合成过程中水解α-1,6糖苷键. ISA在支链淀粉的正确合成中起重要作用, 其中ISA1可形成同源寡聚体, 也可与ISA2形成异源寡聚体. 在水稻胚乳支链淀粉的生物合成中, 异源寡聚体起主导作用, 而同源寡聚体起辅助作用[109~111]. 在*OsBMY4*和*OsISA3*双基因过表达植株中, 表观直链淀粉含量和糊化温度略有升高, 而胶稠度保持不变, RVA谱表明水稻的蒸煮品质得到改善[112]. PUL主要降解由α-1,6糖苷键连接的分支, 对ISA具有补偿作用[113~115]. DBE水解支链淀粉错误分支上的短链麦芽糖和寡糖, 然后在歧化酶(DPE)作用下合成长链, 再作为淀粉/α-葡聚糖磷酸化酶(starch/α-glucanphosphorylase, PHO/SP)的底物. 水稻中的DPE和PHO均有两种同工型, 分别为质体型DPE1和细胞质型DPE2, 以及基质型或L型PHO1和细胞质型或H型PHO2[116].

## 2 蛋白质

### 2.1 稻米蛋白质的构成类型、空间分布特征与营养价值

稻米蛋白质包含多种类型, 依据功能可划分为两大类别: 一类是参与细胞正常代谢活动的结构蛋白, 另一类是承担物质储存与保护功能的储藏蛋白. 结构蛋白的种类较为丰富, 但在稻米总蛋白中所占比例较低; 储藏蛋白则在胚乳中特异性合成且大量积累, 占总蛋白的比例高达95%左右. 因此日常所提及的稻米蛋白质含量, 实际上主要指代储藏蛋白的含量. 按照溶解性的不同, 贮藏蛋白可进一步细分为四类: 水溶性清蛋白(占比约5%), 盐溶性的球蛋白(占比约5%), 醇溶性的醇溶蛋白(占比约10%), 以及能溶于弱碱或弱酸溶液的谷蛋白(占比约80%). 其中, 谷蛋白含量是稻米籽粒总蛋白的主要组成部分, 谷蛋白含量的变化是稻米总蛋白含量差异的主要原因. 清蛋白和球蛋白在稻米中含量较低, 多为活性分子(如酶类), 主要分布于胚、果皮和糊粉层. 目前人类消费的主要形式——精米, 其蛋白质主要为谷蛋白和醇溶蛋白. 稻米谷蛋白富含人体必需氨基酸(如赖氨酸、甘氨酸和精氨酸), 而醇溶蛋白中这些必需氨基酸含量较低. 因此, 与其他以醇溶蛋白为主的禾本科作物(如玉米)相比, 稻米氨



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

基酸组成更均衡, 营养价值更高.

### 2.2 蛋白质对食味品质的影响

多项研究表明, 蛋白质含量与水稻食味品质评分呈显著负相关. 当蛋白质含量较高(>9.34%)或较低(<6.61%)时, 蛋白质可作为评价水稻食味品质的关键指标, 分别解释食味品质评分66.8%和42.9%的变异. 然而, 在中等蛋白质含量范围(6.61%~9.34%)内, 蛋白质对食味品质的预测能力较弱[117,118]. 此外, 蛋白质与直链淀粉的协同效应可共同解释62.1%的食味品质评分变异[118]. 蛋白质通过影响淀粉糊化特性间接改变食味品质: 高蛋白含量降低淀粉峰值黏度和崩解值, 同时增加回生值和糊化温度, 导致蒸煮米饭质地更硬、黏弹性下降[117,119]. 蛋白质的空间位阻还会抑制淀粉糊化并减少水分吸收, 进一步劣化食味品质[13]. 不同蛋白质组分对食味品质的影响存在差异: 较高的清蛋白含量与更优食味品质相关, 可能通过改善蒸煮米饭的外观和质地实现; 较高的球蛋白和谷蛋白含量则降低食味品质评分, 可能归因于硬度增加[8]. 此外, 蛋白质直接影响人体感官特性: 高蛋白含量增加米饭硬度、降低黏性, 形成致密的凝胶网络并影响口感[18,120]. 综上, 蛋白质主要通过调控淀粉糊化特性和改变米饭质地(硬度/黏性)综合决定食味品质.

### 2.3 水稻种子贮藏蛋白的遗传学研究进展

种子储藏蛋白生物合成途径的调控涉及多种细胞器和蛋白质因子, 包括种子储藏蛋白基因的转录调控、mRNA定位、内质网加工与输出, 最终形成新蛋白质或前体蛋白[121]. 种子储藏蛋白及其调控基因的生物合成是影响胚乳蛋白质含量和稻米品质的关键因素.

#### 2.3.1 转录调控

水稻种子贮藏蛋白基因的表达调控涉及众多顺式作用元件(*cis*-actingelements)和反式作用因子(*trans*-actingfactors). 谷蛋白基因家族成员GluA, GluB和GluD均具有高度保守的顺式作用元件, 包括ACGT-box (ACGTG)、醇溶蛋白-box(TGTAAAG)、GCN4-box (TGA(G/C)TCA)和AACA-box(AACAAAA)[122~125]. 在编码其他种子储藏蛋白的基因中也检测到类似于GCN4-box和醇溶蛋白-box的元件[126,127]. 这表明水稻种子储藏蛋白相关基因及其基因家族在种子蛋白合成过程中可能共享相似的调控机制. 水稻种子贮藏蛋白基因在发育胚乳中的高度时空特异性表达, 主要由其启动子内的若干顺式作用元件调控[124,125]. GCN4基序是关键调控元件, 决定这些基因的细胞类型特异性(即在糊粉层和亚糊粉层表达)和表达水平[128,129]. 此外, GCN4基序的多聚体(至少三聚体)能够驱动种子贮藏蛋白的外胚乳特异性表达. 然而, 这些基因的胚乳特异性表达并非仅由GCN4基序调控: 尽管该基序的突变、截短或缺失会消除糊粉层/亚糊粉层特异性表达, 但不会消除其胚乳特异性表达模式[123,128,130,131]. 因此, 种子贮藏蛋白基因更广泛的胚乳特异性表达的调控机制仍有待进一步探索和明确.

越来越多的转录因子被报道参与水稻种子蛋白质的合成调控(图4). 水稻中的碱性亮氨酸拉链因子RISBZ1和水稻醇溶蛋白盒结合因子(RPBF)在体内作为水稻种子储藏蛋白基因的转录激活因子, 二者存在功能冗余和补偿作用, 因此单个基因的下调对大多数种子储藏蛋白影响甚微, 但同时下调二者会导致种子中主要贮藏物质(包括淀粉、蛋白质和脂质)的含量显著降低[122]. 瞬时表达分析表明, RISBZ1和RPBF均能反式激活多种贮藏蛋白基因启动子(包括*GluA-1*, *GluA-2*, *GluA-3*, *GluB-1*, *GluD-1*, 10 kD醇溶蛋白、13 kD醇溶蛋白、16 kD醇溶蛋白和α-球蛋白)驱动的GUS活性[122,127,131]. 值得注意的是, 这两种转录因子共表达所引发的基因表达水平远高于单独使用RPBF或RISBZ1时的水平. 5种不同的bZIP蛋白(RISBZ1~RISBZ5)能够与GCN4基序相互作用, 但仅有RISBZ1能够激活由最小启动子融合GCN4基序五聚体驱动的报告基因表达[74]. 此外, 一种新型CCCH型锌指蛋白OsGZF1被鉴定出可抑制水稻谷蛋白基因*GluB-1*的表达, 同时在瞬时表达系统中降低其激活因子RISBZ1介导的*GluB-1*启动子激活[132]. *OPAQUE3*编码含跨膜结构域的bZIP转录因子OsbZIP60, 其直接结合胚乳贮藏蛋白基因(*OsGluA2*, *Prol14*, *Glb*)启动子中的调控基序(如O2-box)以激活其表达, 从而调控贮藏蛋白的生物合成; 同时, 它结合内质网分子伴侣*BIP1*和*PDIL1-1*启动子中的pUPRE-II元件, 促进其表达并调节内质网蛋白的加工和分泌[75]. OsNAC20和OsNAC26已被证实可直接结合*SBEI*和16 kD醇溶蛋白启动子中的ACGCAA基序, 以及*AGPS2b*, *GluA1*和α-球蛋白启动子共有的未知核心基序, 从而调控这些贮藏物质合成相关



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

基因的表达[70]. 此外, 是NAC结构域而非C和D亚结构域能够结合顺式作用元件[70]. OsNAC74正向调控氨基酸渗透酶基因*OsAAP6*的表达, 在其突变体中, *OsAAP6*和种子贮藏相关基因的表达下调, 籽粒蛋白质含量显著降低[133]. 最近, Cao等人[134]报道OsGATA7直接结合*SMOS1*基因启动子中的GATC-box, SMOS1继而结合谷蛋白合成基因*OsGluA2*的启动子并招募PRC2复合体以抑制其表达, 从而降低蛋白质含量并改善食味品质. 此外, 水稻中的$OsGATA7^{Hap1}$和$SMOS1^{Hap1}$被鉴定为可降低籽粒蛋白质含量并改善食味品质的优异等位基因型. CCAAT-box结合因子OsNF-YC12可结合谷氨酰胺合成酶基因*OsGS1*;*3*的启动子以调控蛋白质合成[135]. OsNF-YC12的互作蛋白OsNF-YB1可直接结合颗粒结合淀粉合成酶基因*Wx*启动子的“G-box”结构域并激活*Wx*转录[79]. 尽管*Wx*作为淀粉合成的主效基因广为人知, 但其也是控制籽粒蛋白质含量的关键因子[4]. 作为MYB转录因子, Nhd1可直接结合*OsLHT1*和*GluA2*启动子中的两个保守顺式作用元件NBS(Nhd1结合位点)和EE(类傍晚元件)以调控其表达, 从而实现对籽粒蛋白质含量和水稻食味品质的调控[136]. OsMADS1极有可能通过特异性结合下游蛋白质合成相关基因启动子区域的CArG-box基序, 影响籽粒蛋白质含量和品质[137]. Yuan等人[138]证实Ghd7.1通过直接结合*OsAAP6*基因启动子区的G-box元件调控*OsAAP6*的表达水平和籽粒蛋白质含量. 最近, Lou等人[139]发现Ghd7通过直接结合携带CCACC核心基序的下游氮同化和转运相关基因(如*OsGS2*, *OsNIA1*, *OsNRT2.3*, *OsNPF6.1*等)调节水稻体内的氮代谢, 并在OsNAC42的协助下实现低籽粒蛋白质含量和优良食味.

### 2.3.2　水稻贮藏蛋白转运突变体

水稻贮藏蛋白的合成、运输及沉积是一个受精确调控的细胞生物学过程[140]. 谷蛋白由57 kD前体、37~39 kD酸性亚基和22~23 kD碱性亚基组成[141]. 其合成始于粗面内质网, 附着的多聚核糖体以谷蛋白mRNA为模板合成信号肽, 引导新生肽链进入内质网, 并完成57 kD前体的翻译. 在前体蛋白形成链内二硫键并折叠成三聚体的过程中, 需要二硫键异构酶和分子伴侣的协助. 随后, 三聚体通过囊泡介导的高尔基体运输途径被转运至蛋白贮藏液泡. 在水稻胚乳中, 通过囊泡加工酶的切割, 57 kD前体解离为酸性亚基和碱性亚基, 这两个亚基通过二硫键组装成六聚体, 最终与球蛋白共同沉积于Ⅱ型蛋白体(PBII)中[142]. 在谷蛋白前体向蛋白贮藏液泡运输的过程中, 任何步骤出现异常都会导致突变体种子中大量积累57 kD谷蛋白前体. 以57 kD谷蛋白前体异常积累为特征的突变体被统称为57H突变体[143]. 作为研究谷蛋白转运机制的关键遗传材料, 57H突变体为解析这一复杂生物学过程提供了重要线索.

迄今为止, 已有相当数量的57H突变体及其致病基因被发现和报道. 首个被报道的57H突变体*esp2*(即胚乳贮藏蛋白突变体), 呈现出极为明显的蛋白质表型异常. 具体表现为谷蛋白前体大量累积、酸性与碱性亚基含量显著下降、Ⅱ型蛋白体(PBII)填充不充分、野生型中常见的Ⅰ型蛋白体(PBI)完全缺失, 同时伴随大量类PBI异常结构的出现. 细胞学层面的分析结果证实, 这些异常结构中同时包含谷蛋白与醇溶蛋白, 这一现象直接表明谷蛋白的转运过程出现了紊乱. 研究已明确, *ESP2*基因的编码产物为蛋白二硫键异构酶(PDI). 该酶作为一类分子伴侣, 能够在内质网环境中催化谷蛋白分子内部和分子之间二硫键的形成. 在*esp2*突变体中, PDI的功能异常, 进而引发严重的内质网应激反应, 最终导致分子伴侣BIP的表达水平上调. 上述一系列结果充分说明, PDI在谷蛋白的合成与折叠调控过程中占据核心地位[144].

在*glup3*/*W379*突变体的胚乳中, 谷蛋白前体呈现显著累积态势, 而酸性与碱性亚基的含量则大幅下降. 透射电镜的观察结果显示, 该突变体中Ⅰ型蛋白体(PBI)的尺寸与结构未出现异常, 但Ⅱ型蛋白体(PBII)呈现圆形形态, 与野生型中不规则的PBII形状存在明显差异. 图位克隆实验证实, *GLUP3*/*W379*基因的编码产物为液泡加工酶OsVPE1, 该酶的核心功能是在PBII中对谷蛋白前体进行加工, 使其转化为成熟的酸性亚基与碱性亚基. 进一步研究发现, OsVPE1的第五外显子存在单碱基替换突变, 这一变异直接导致该酶第269位的半胱氨酸被甘氨酸替代. 这一突变引起OsVPE1的剪接过程出错, 使得成熟OsVPE1的含量较野生型显著降低, 这表明第269位的半胱氨酸对OsVPE1的正确剪接和成熟至关重要[145,146].

*GLUP4*/*GPA1*编码OsRab5a, 这是一种属于RAB家族的小G蛋白. 在*glup4*/*gpa1*突变体中, Ⅱ型蛋白体(PBII)体积减小且填充不足, 同时形成三种不同的异



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

常结构: 沿细胞壁分布的类似分泌囊泡的结构、位于细胞壁周围的类似液泡的结构, 以及细胞壁外含有囊泡的结构. OsRab5a蛋白主要定位于前液泡区室(PVC), 同时也存在于高尔基体、致密囊泡(DV)和蛋白贮藏液泡(PSV)中. 这种分布强烈表明, OsRab5a在水稻贮藏蛋白的运输过程中不可或缺[147,148].

在*glup6*/*gpa2*突变体中, Ⅱ型蛋白体(PBII)的大小显著减小, 谷蛋白前体被错误地运输到细胞外, 导致大量壁旁体(PMBs)的形成. 遗传分析显示, *GLUP6*/*GPA2*基因编码OsVPS9a, 一种鸟嘌呤核苷酸交换因子(GEF). 生化测定和体外GEF激活实验表明, OsVPS9a特异性激活OsRab5a, 证实其为OsRab5a的同源GEF. 与单突变体相比, *gpa1gpa2*双突变体中谷蛋白前体的积累更为明显, PBII更小, PMBs的数量显著增加. 这些发现共同表明, OsRab5a和OsVPS9a协同调控谷蛋白前体在高尔基体后的运输[149,150].

在*gpa3*突变体中, 装载谷蛋白前体的致密囊泡(DVs)出现异常分选, 并被错误地运输到细胞膜附近. 这些DVs通过膜融合将谷蛋白等物质释放到细胞外空间, 从而形成异常的PMB结构. 值得注意的是, *gpa3*突变体的PMBs中异常积累了胼胝质和细胞壁成分. 研究表明, *GPA3*基因编码一种植物特有的高尔基体后囊泡运输调节因子, 该蛋白含有Kelch重复结构域. 进一步研究发现, GPA3可直接与水稻Rab5a的鸟嘌呤核苷酸交换因子VPS9a相互作用, 并通过VPS9a与Rab5a形成调控复合体. 显然, GPA3与VPS9a和Rab5a协同调控水稻中由DV介导的高尔基体后运输过程[151].

在*glup2*/*gpa4*突变体中, 囊泡蛋白运输存在严重缺陷. 胚乳中的复合淀粉粒呈圆形且包裹松散, 导致千粒重大幅下降. 同时, 该突变体中57 kD谷蛋白前体显著积累, 成熟谷蛋白的40 kD酸性亚基和20 kD碱性亚基含量明显减少, 而GluA和GluB的水平则升高. 此外, 定位于囊泡中的液泡加工酶1(VPE1)前体显著增加, 这进一步证实了gpa4突变体中存在贮藏蛋白合成缺陷. 研究表明, *GLUP2*/*GPA4*/*GOT1B*基因编码一种高尔基体转运蛋白. 在水稻胚乳发育过程中, *GLUP2*/*GPA4*/*GOT1B*发挥双重关键作用: 首先, 它介导醇溶蛋白和α-球蛋白的RNA靶向定位于皮质内质网; 其次, 它促进醇溶蛋白和α-球蛋白从内质网顺利运输到高尔基体, 从而确保蛋白运输途径的正常运行[143,152].

在水稻胚乳细胞中, 由GPA6/OsNHX5介导的pH稳态是种子贮藏蛋白高尔基体后运输的必要前提. 在*gpa6*突变体的胚乳中, 尽管总蛋白含量没有变化, 但谷蛋白前体异常积累, 同时成熟谷蛋白的40 kD酸性亚基和20 kD碱性亚基水平下降. 在*gpa6*胚乳细胞中, 谷蛋白前体的错误分选导致质外体中出现致密囊泡并形成PMBs, 同时Ⅱ型蛋白体相对较小. 此外, *gpa6*突变体的高尔基体、反式高尔基体网络和前液泡区室的腔变得更酸. 定位于液泡膜上的GPA6/OsNHX5在将细胞质中的$Na^+$和$K^+$分隔到液泡中起着关键作用[148,153].

GPA7/OsCCZ1在水稻谷蛋白从高尔基体后区向蛋白贮藏液泡的运输过程中起关键作用. 在*gpa7*突变体中, 贮藏液泡的前液泡区室(sPVCs)不仅体积异常增大, 数量也显著增加. 同时, 部分谷蛋白发生错误分选并被误运至细胞外, 导致Ⅱ型蛋白体的大小明显减小. 研究表明, GPA7/OsCCZ1可与OsMON1相互作用, 这两种蛋白协同发挥作用, 兼具Rab5效应因子和Rab7鸟嘌呤核苷酸交换因子(GEF)的双重功能. 值得注意的是, CCZ1功能的缺失会促进液泡蛋白分选相关蛋白VPS9(作为Rab5的鸟嘌呤核苷酸交换因子)在内体的定位, 这一现象表明CCZ1功能的缺失可能对蛋白运输的Rab5相关调控网络产生重大影响[154].

液泡质子ATP酶亚基E, 即OsVHA-E1/OsGPA8, 在促进水稻种子贮藏蛋白的高尔基体后运输中发挥重要作用. 在*gpa8*突变体胚乳细胞的发育过程中, 携带谷蛋白前体的致密囊泡被错误定位到质外体, 导致电子致密聚集体和壁旁体的形成. 此外, *gpa8*突变体还表现出高尔基体的异常弯曲、反式高尔基体网络的缺陷以及致密囊泡大小的增加, 这表明GPA8在调控致密囊泡的生物发生方面具有独特功能. 值得注意的是, *gpa8*突变体中反式高尔基体网络和液泡的腔pH显著升高. 综上所述, 这些结果表明OsVHA-E1维持了水稻胚乳细胞内膜系统腔室的pH稳态, 确保了高尔基体的正常形态, 调节了反式高尔基体网络中致密囊泡的生物发生, 从而促进了后续的蛋白运输过程[155].

在*gpa5*突变体的胚乳中, 谷蛋白前体的异常积累伴随着α-球蛋白含量的显著降低, 这表明谷蛋白的囊泡运输可能存在缺陷. 前期研究结果表明[156], *GPA5*基因编码一种具有磷脂结合能力的植物特异性调控因子. GPA5形成同源二聚体, 并作为GPA1/Rab5a的效应因子, 特异性地与Rab5a和VPS9a下游的活化形式GPA1/Rab5a和GPA2/VPS9a相互作用. 此外, GPA5还



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

与系链复合物CORVET和含VAMP727的膜融合复合物SNARE相互作用, 最终介导致密囊泡与蛋白贮藏液泡的融合, 从而完成谷蛋白的运输.

虽然通过解析谷蛋白前体积累突变体的相关基因功能, 已为水稻谷蛋白前体的转运机制研究提供了重要参考, 但分离鉴定更多调控该过程的因子仍具必要性. 这类潜在调控因子涵盖多个关键复合物及受体, 例如负责囊泡运输的COPI/COPII复合物、系链复合物HOPS与CORVET、AP1复合物、逆转录酶逆向运输复合物, 以及RAB5效应因子MON-CCZ1和EREX、介导膜融合的SNARE复合物, 还有液泡分选受体(VSRs)等, 它们均可能参与水稻谷蛋白前体向蛋白前体贮藏液泡的定向转运途径[157~159].

## 3 淀粉与蛋白质的转化及其对食味品质的影响

在含淀粉的贮藏器官(水稻中主要为种子)中, 氮通常以贮藏蛋白的形式被封存为储备物质. 植物通过贮藏蛋白的合成与沉积实现这一过程. 尽管淀粉与贮藏蛋白生物合成的生化反应相互独立且无直接关联, 但正如Nelson[160]和Kavakli等人[161]所指出的, 这些过程存在紧密的关联性. 这种相关性在玉米中早已被观察到: 例如, 玉米突变体*bt2*产生有缺陷的AGPase小亚基, 导致种子干重减少58%(主要因淀粉耗竭), 贮藏蛋白水平降低67%[162]. 水稻中存在许多类似案例: *FLO6*, *FLO12*, *FLO15*, *FLO16*, *OsNF-YC12*和*OsNF-YB1*等突变体表现出淀粉显著减少但蛋白质含量增加[4]. 同样, 在*OsAAP6*过表达株系中, 蛋白质含量增加而淀粉含量降低[163]; *WCR1*过表达材料中淀粉含量增加但蛋白质含量降低[164]; *OsGluA2*敲除突变体中蛋白质含量减少伴随淀粉含量增加[165]; *OsMADS1*敲除突变体中蛋白质含量降低而淀粉含量升高[166]. 这些结果表明, 植物贮藏器官中碳(淀粉)与氮(贮藏蛋白)存在反向关系. 因此, 各种食味品质调控因子(如*Wx*)可能并非仅通过影响胚乳淀粉来调节米饭食味, 而是通过调控淀粉与贮藏蛋白的转化, 进而影响两者的组成与含量, 实现对食味品质的调控.

淀粉与蛋白质的相互转化及其对食味品质的影响是涉及直链淀粉、支链淀粉和蛋白质含量动态平衡的复杂生理过程. 淀粉与蛋白质通过氢键等相互作用形成稳定的凝胶网络; 高直链淀粉或蛋白质含量会增强这种相互作用, 导致米饭质地变硬, 限制淀粉结构的分解, 进而降低食味品质. 扫描电子显微镜观察结果显示, 这种相互作用会抑制蒸煮过程中淀粉颗粒的膨胀与分解[15]. 蛋白质作为物理屏障, 降低淀粉消化速率, 增加抗性淀粉和慢消化淀粉的含量[167,168]. 例如, 湿热处理(HMT)通过改变淀粉-蛋白质复合物的结构显著增加抗性淀粉含量——以豆类蛋白复合物为例, 其抗性淀粉含量可达19.74%[169]. 高蛋白质含量与直链淀粉的协同效应会抑制淀粉的糊化特性, 降低米饭的黏弹性和适口性[76,170]. 例如, 施氮肥会增加蛋白质含量但减少支链淀粉含量, 导致峰值黏度和崩解值下降, 食味品质评分降低[18,119,171].

线性直链淀粉分子更易与蛋白质结合, 而短链支链淀粉(聚合度6~12)含量高则与更好的食味品质相关[8]. 例如, 高食味品质品种通常具有较低的直链淀粉和较高的短链支链淀粉比例[8]. 直链淀粉向支链淀粉的转化受损可能导致直链淀粉积累, 从而增强与蛋白质的相互作用, 形成更紧密的凝胶结构, 降低米饭的柔软度和适口性. 随机森林分析(RFA)表明, 直链淀粉是影响淀粉-蛋白质相互作用的最关键因素[15].

高氮肥施用增加蛋白质含量, 但抑制淀粉合成酶(如AGPP和GBSS)的活性, 减少支链淀粉积累并提高直链淀粉比例. 例如, 后期施氮会降低支链淀粉的分支度并增加直链淀粉含量, 从而恶化蒸煮品质[119,171,172]. 碳氮代谢失衡(如高蛋白、低淀粉)显著影响食味品质: 蛋白质含量与总淀粉、支链淀粉呈负相关, 与直链淀粉呈正相关[17,173]. 低氮处理(如N1)通过降低蛋白质含量和增加支链淀粉比例改善食味品质[119]. 氮磷肥减量会抑制淀粉合成酶(如SSS和SBE)的活性, 但通过减少直链淀粉积累(如降低GBSS活性)提高食味品质评分[172]. 例如, 适度减少氮肥可增加淀粉糊化焓(ΔHgel)和崩解值, 改善口感[4]. 因此, 优化氮肥管理和选育低直链淀粉、高短链支链淀粉的品种是改善食味品质的关键策略.

## 4 协调水稻种子贮藏蛋白与淀粉积累的整合调控因子

在胚乳发育过程中, 种子贮藏蛋白与淀粉的合成同步进行, 两者竞争资源和能量, 常呈现此消彼长的



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

权衡关系[161]. 因此, 严格意义上无法完全割裂这两种贮藏物质的生物合成与代谢. 粉质胚乳突变体是这种依存关系的典型例证: 尽管大多数粉质突变体最初因淀粉合成缺陷被鉴定, 但这些淀粉缺陷型突变体通常伴随蛋白质含量的改变. 这一现象已在本课题组前期工作中进行过全面总结[4], 此处不再赘述. 以下本文对协调水稻种子贮藏蛋白与淀粉积累的整合调控因子进行总结与分析(图5).

水稻碱性亮氨酸拉链因子1(RISBZ1)和水稻PBF (RPBF)分别作为玉米O2和PBF1的直系同源蛋白, 通过物理互作协同激活种子贮藏蛋白基因的转录. 在*RISBZ1*或*RPBF*表达下调的转基因植株及两者同时下调的植株中, 种子蛋白质、淀粉和脂质含量均显著降低. 在水稻籽粒中, 除*RISBZ1*外, 另有4个碱性亮氨酸拉链基因(命名为*RISBZ2-5*)高表达, 其编码的蛋白质可与RISBZ1形成异源二聚体. 其中, RISBZ2(又称REB)不仅能识别并结合*Wx*基因中的GCN4基序, 还能结合α-球蛋白启动子中的GCCACGT(A/C)AG基序.

OsbZIP60转录因子可激活种子贮藏蛋白编码基因(*OsGluA2*, *Prol14*和*Glb1*)的表达, 并参与淀粉合成相关基因(*GBSSI*, *AGPL2*, *SBEI*和*ISA2*)的调控. 进一步研究表明, OsbZIP60通过直接结合*OsBIP1*和*PDIL1-1*的启动子激活其转录, 在内质网(ER)介导的蛋白质加工与运输中发挥关键作用. 此外, OsbZIP60还调控关键垩白形成相关基因(*GPA3*, *FSE1*, *FLO7*, *Chalk5*, *OsNF-YB1*和*OsPK2*)的表达[174]. 综上, OsbZIP60既参与胚乳贮藏蛋白与淀粉合成的调控网络, 也介入蛋白质加工与分泌的分子通路.

OsNAC20和OsNAC26是两种可直接激活淀粉合成酶I(*SSI*)、普鲁兰酶(*Pul*)、谷蛋白A1(*GluA1*)、谷蛋白B4/5(*GluB4/5*)、α-球蛋白和16-kD醇溶蛋白基因表达的转录因子. 同时, 这两种因子均结合ADP-葡萄糖焦磷酸化酶小亚基2b(*AGPS2b*)、大亚基2(*AGPL2*)和淀粉分支酶I(*SBEI*)基因的启动子区域. 研究表明, *OsNAC20*或*OsNAC26*单突变体对籽粒灌浆过程影响甚微, 而其双突变体的淀粉和种子贮藏蛋白含量显著降低[70]. 这些结果表明, 这两种转录因子存在功能冗余, 通过协同互作共同调控水稻种子淀粉与贮藏蛋白的合成通路.

研究显示, OsNAC25作为OsNAC20/26的上游调控因子及互作蛋白, 与OsNAC20/26存在复杂的调控关系: 一方面, 二者通过相互调控形成正调控回路, 协

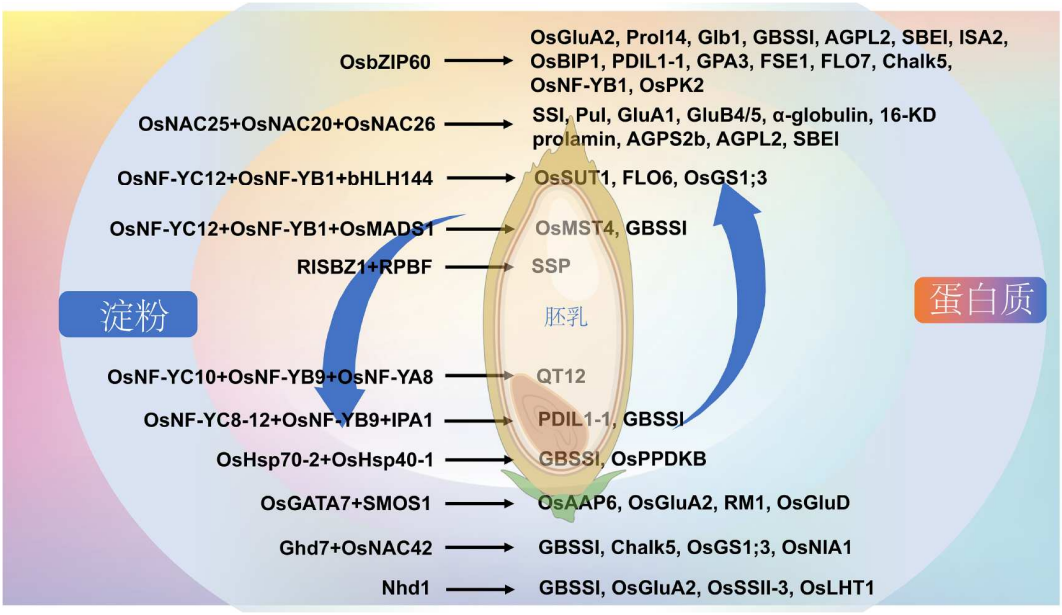



**图 5** 水稻胚乳贮藏蛋白与淀粉积累的整合调控因子及其互作关系. 详细信息见正文. 加号表示存在互作关系. 黑色实心箭头代表对下游过程或靶基因的调控作用(不一定是直接结合的靶基因)

**Figure 5** Integrated regulatory factors and their interaction relationships underlying the accumulation of storage proteins and starch in rice endosperm. See text for details. Plus signs (+) indicate the presence of interaction relationships. Solid black arrows represent regulatory effects on downstream processes or target genes (not necessarily directly bound target genes)



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

同促进淀粉合成相关基因的表达，以满足水稻籽粒灌浆期对淀粉积累的高需求; 另一方面, 三者(OsNAC25, OsNAC20和OsNAC26)间建立负调控回路，通过抑制机制防止淀粉合成相关基因的过度表达. 总体而言, OsNAC25与OsNAC20/26之间的促进与抑制机制共同维持了淀粉合成相关基因的稳定表达及胚乳中淀粉的正常积累, 在水稻籽粒发育中起关键调控作用[76].

水稻中首个克隆的控制籽粒蛋白质含量的QTL——*qPC1*, 编码氨基酸通透酶(OsAAP6). 该基因正向调控种子中贮藏蛋白(包括谷蛋白、醇溶蛋白、清蛋白和球蛋白)的合成与积累. 具体而言, *qPC1*表达增强可能通过OsAAP6蛋白促进更多冗余氨基酸经微管组织运输至种子, 作为合成上述贮藏蛋白的底物, 最终导致水稻种子贮藏蛋白含量显著增加. 此外, *qPC1*基因可能与*Pho1*基因具有相似的调控机制: 通过间接作用于淀粉合成起始复合体[175], 进一步调控淀粉合成相关基因的表达. 该基因一方面促进颗粒结合型淀粉合成酶、可溶性淀粉合成酶和淀粉脱支酶等基因的转录活性, 另一方面抑制淀粉分支酶等基因的表达. 这种差异调控模式驱动直链淀粉的生物合成，同时抑制支链淀粉的合成通路，最终导致种子中直链淀粉含量增加而支链淀粉含量减少[163].

研究表明, 在籼稻中, 具有胚乳特异性差异表达特征的*Chalk5*基因是垩白形成的正调控因子. 该基因高垩白等位基因的自然变异或其过表达均会导致*Chalk5*基因表达水平显著升高，进而上调12个与贮藏物质代谢相关基因的转录活性(包括*SSIIa*, *SSIIIa*, *SSIVb*, *GBSSI*, *Susy3*, *G6P1b*, *ISA*, *Amy3A*, *Globulin1*, *Globulin2*, *FLO2*和*FLO4*). 这一调控过程会引发直链淀粉的异常积累和贮藏蛋白含量的异常降低[176]. 因此, *Chalk5*基因不仅是籼稻垩白形成的关键驱动因子，也是协调水稻胚乳贮藏淀粉与蛋白积累平衡的核心调控组件之一.

NF-YC12通过协调多条通路调控水稻胚乳发育及种子贮藏物质积累. 它与NF-YB1互作, 协同调控糊粉层中的蔗糖转运蛋白基因*OsSUT1*. 在发育的胚乳中, NF-YC12直接结合*FLO6*和谷氨酰胺合成酶基因*OsGS1*;*3*的启动子. 此外, NF-YC12与bHLH144协助NF-YB1抵御泛素/26S蛋白酶体介导的降解, 从而确保NF-YB1对*Wx*基因的稳定持续激活[79,135].

*qGT3*编码OsMADS1，其NYZ等位基因通过可变剪接产生截短蛋白OsMADS1$^{nyz}$. 该蛋白与NF-YB1/YC12互作激活*MST4*基因, 促进单糖向胚乳运输, 从而增加籽粒厚度和饱满度. 此外, OsMADS1$^{nyz}$抑制*Wx*基因表达，导致水稻籽粒中直链淀粉和蛋白质含量降低[166]. 同时，它能提高总淀粉和支链淀粉含量，并改善稻米食味品质.

水稻理想株型与高产基因OsSPL14/IPA1与核因子OsNF-YB9和YC8-12协同互作，联合*Wx*和*PDIL1-1*共同调控籽粒胚乳中贮藏淀粉与蛋白质的积累[177].

昼夜节律调控因子OsCCA1/OsLHY/Nhd1结合并调控*OsSSII-3*, *Wx*, *OsGluA2*和*OsLHT1*的表达, 从而调节水稻种子贮藏物质含量及食味品质[136].

近期，Cao等人[134]报道OsGATA7-SMOS1模块通过调控下游蛋白质生物合成相关基因(包括*OsGluA2*, *OsAAP6*, *RM1*和*OsGluD*)的表达来调控水稻食味品质. 尽管其研究聚焦于该模块在调控水稻蛋白质含量中的作用, 但不可否认的是, 该模块也会诱导胚乳中淀粉含量的伴随性变化. 因此, OsGATA7-SMOS1模块是协调水稻籽粒贮藏物质积累的关键调控因子.

通过多年田间高温试验, Li等人[178]将首个主效水稻品质耐热QTL *QT12*定位到水稻12号染色体, 其编码Sec61转运复合体的β亚基. *QT12*的高表达会破坏胚乳贮藏物质的平衡(蛋白质减少、直链淀粉增加)，导致垩白率升高; 低表达则维持物质平衡并增强品质与产量的耐热性. 位于*QT12*上游的NF-Y复合体共同参与温度响应及胚乳贮藏物质的协同调控.

在水稻中，热休克蛋白OsHsp70-2和OsHsp40-1通过J结构域激活OsHsp70-2的ATP酶活性，互作形成协同分子伴侣模块. 该模块通过抑制蛋白水解降解来增强OsGBSSI和OsPPDKB的蛋白质稳定性及酶活性，从而促进淀粉合成. 此外，在高温条件下，单突变体(oshsp70-2cr和oshsp40-1cr)和双突变体(oshsp70-2/40-1cr)与野生型植株相比，除淀粉水平降低外，蛋白质含量也显著减少[179]. 这表明功能性OsHsp70-2和OsHsp40-1对维持水稻籽粒中淀粉和蛋白质的正常积累至关重要. 推测该模块可能通过稳定相关合成酶来促进蛋白质合成, 从而正向调控水稻蛋白质含量.

近期研究中, Lou等人[139]发现Ghd7负调控水稻籽粒蛋白质含量, 同时正调控直链淀粉含量和食味品质; 而OsNAC42则表现出相反功能. 这两种蛋白质通过形成异源二聚体互作，拮抗调控下游淀粉与蛋白质合成



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

相关基因(如*Wx*, *Chalk5*, *OsGS1*;*3*和*OsNIA1*)的表达, 从而实现水稻优质高产的协同调控. 因此, Ghd7和OsNAC42也是平衡水稻胚乳贮藏淀粉与蛋白积累的关键调控因子.

从上述研究发现的整理与分析可见, OsNF-Ys复合体在调控水稻种子贮藏蛋白与淀粉积累中占据核心地位. 包括OsbZIP60, OsMADS1, QT12乃至Ghd7在内的众多其他因子, 在调控胚乳贮藏相关基因表达过程中均不可避免地与OsNF-Ys复合体发生互作. 因此, 鉴定该复合体的上下游互作因子, 是解析水稻贮藏化合物生物合成调控网络的颇具前景的策略.

在另一项研究中, 本课题组[4]此前总结了水稻中已报道的可能影响籽粒蛋白质含量的氮利用效率相关基因. 随着时间推移, 越来越多的证据验证了这一推论的准确性. 迄今为止, Nhd1, OsMADS1, OsSPL14, OsNAC42和Ghd7均已被证实参与调控籽粒蛋白质含量, 并被认定为调控水稻种子贮藏蛋白与淀粉积累的整合调控因子.

## 5 脂质

### 5.1 水稻脂质与食味品质的关系

尽管脂质仅占精米成分的0.3%~0.6%[180,181], 但其对水稻食味品质的影响不可小觑. 水稻食味品质是极为复杂的性状, 评价指标广泛[182]. 其中, 食味值可直观反映米饭适口性; 而快速黏度分析仪(RVA)特征图谱分析则通过模拟米饭蒸煮过程获取淀粉的各项理化性质, 成为评估水稻食味品质的有效手段之一. Liu等人[183]研究表明, 高崩解值和低回冷值的米饭通常具有更优的食味品质. Xu等人[184]和Guo等人[185]的报道显示, 饱和脂肪酸含量与崩解值呈显著负相关、与回冷值呈显著正相关; 反之, 不饱和脂肪酸含量与崩解值呈显著正相关、与回冷值呈显著负相关. 此外, 脂肪酸可与淀粉形成多种复杂复合物, 破坏淀粉内部螺旋结构并使米粒内部结构更紧密, 从而降低吸水率. 此类米饭蒸煮后往往口感更有嚼劲、颗粒分明且不粘连[186]. 值得注意的是, 不饱和脂肪酸也是米饭蒸煮过程中挥发性风味物质形成时稻米香气的主要来源[187].

### 5.2 控制水稻脂质代谢的基因

尽管与胚乳中另外两种主要贮藏物质——淀粉和蛋白质相比, 水稻油脂含量较低且相关研究较少, 但其富含优质不饱和脂肪酸. 因此, 鉴定和克隆水稻中与脂肪酸含量相关的基因具有重要的科学与实践意义. 近些年, 水稻脂质相关基因也陆续被发现与报道(图4).

利用籼粳交衍生的$F_2$及$F_{2:3}$家系群体, 研究人员进行QTL分析并鉴定出11个与拟南芥脂质代谢关键酶同源基因共定位的QTL. 其中, 一个调控油酸(18:1)和亚油酸(18:2)的强效QTL与编码酰基辅酶A:二酰甘油酰基转移酶(DGAT)的水稻同源基因相关. 另外, 一个控制棕榈酸(16:0)的QTL被定位在与酰基ACP硫酯酶(FatB)基因的水稻同源基因紧邻的区域[188]. 在全基因组关联研究(GWAS)中, 鉴定出7个与不饱和脂肪酸含量相关的QTL及5个候选基因, 包括*OsKASI*, *OsFAD*, *OsARF*, *OsGAPDH*和*OsMADS29*[189]. Ding等人[190]定位并克隆了*OsKASI*基因, 其编码β-酮脂酰-酰基载体蛋白合成酶(KASI), 参与脂肪酸延伸过程. 该酶是拟南芥中参与脂肪酸生物合成的KASI同源蛋白. Liu等人[191]从水稻品种9311中分离出斑马叶突变体(*zl16*), 通过图位克隆证实*ZL16*基因编码β-羟基脂酰-ACP脱水酶(HAD), 该酶是脂肪酸从头合成所必需的. *ZL16*突变导致突变植株总脂肪酸含量降低.

*SLL1*基因编码硬脂酰-酰基载体蛋白去饱和酶家族成员, 是植物全局脂肪酸去饱和过程的关键调控因子. ω-3脂肪酸去饱和酶是膜结合酶, 催化亚油酸转化为α-亚麻酸(ALA), 存在分别定位于微粒体和质体被膜的两种不同亚型[192]. *OsFAD3*基因编码微粒体型ω-3脂肪酸去饱和酶, 由8个外显子和7个内含子组成, 是水稻中首个克隆的FAD相关基因, 其主要功能是催化亚油酸转化为ALA[193]. 已鉴定出4个推定的水稻微粒体Δ12-脂肪酸去饱和酶基因(*OsFAD2*), 其中*OsFAD2-1*在水稻籽粒中表达水平最高. RNA干扰(RNAi)导致的$T_3$代籽粒中*OsFAD2-1*抑制显著增加了油酸含量, 同时降低了亚油酸和棕榈酸水平. 因此, OsFAD2-1酶被认为是通过减少易氧化的亚油酸并提高与胆固醇相关的棕榈酸来提升油酸水平的潜在靶点[194]. Zhou等人[195]通过全基因组关联研究(GWAS)和连锁分析鉴定出46个与脂肪酸含量相关的显著位点, 涉及26个候选基因, 其中16个位点在重组自交系(RIL)群体中得到验证. 进一步克隆并功能验证了4个关键基因——*PAL6*, *LIN6*, *MYR2*和*ARA6*. *PAL6*编码肉豆蔻酰-ACP硫酯酶(FATB), 调控C16:0合成, 其启动子区域62 bp的



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

缺失与粳稻中较低的C16:0含量相关; *LIN6*编码磷脂酰胆碱-二酰甘油胆碱磷酸转移酶(PDCT), 促进C18:1向C18:2转化, 该基因外显子的单核苷酸多态性(SNP)与粳稻中较高的C18:2水平相关; *MYR2*编码影响C14:0和C16:0生物合成的肉豆蔻酰-ACP硫酯酶; *ARA6*编码3-酮脂酰辅酶A合成酶(FAE), 参与极长链脂肪酸(C20~C22)合成. 最近, Yang等人[60]通过多组学GWAS(mGWAS)和泛基因组GWAS(pGWAS)在水稻中定位到一个脂肪酸代谢基因簇(*FGC3*). *FGC3*由水稻基因组中6个紧密连锁的基因组成——*OsFAR2*, *OsKCS11*, *OsGPAT6*, *OsCYP704B2*, *OsABCG22*和*OsLTPL82*, 各自负责脂肪酸代谢的连续步骤. *FGC3*成员的转录调控控制着角质单体羟基酰基甘油(HMGs)的含量和水稻产量. 研究还发现, OsMADS6和OsMADS17直接调控*FGC3*, 从而调节角质单体羟基脂肪酸(HFAs)和HMGs的生物合成与运输, 最终影响水稻雄性生殖和产量. 极长链脂肪酸(VLCFAs)定义为碳链长度超过18的脂肪酸, 是植物合成表皮蜡质、角质层、鞘脂等结构分子的必需成分, 在植物生长发育、环境适应和信号转导中发挥关键作用. 研究人员发现, *OsKCS11*调控极长链脂肪酸的生物合成, 进而影响细胞分裂素代谢并重塑水稻关键生长发育进程[196].

## 6　外观品质基因与稻米食味的关系

### 6.1　水稻垩白基因

垩白不仅降低籽粒透明度和外观价值, 还显著影响水稻的蒸煮食味特性. 垩白区域疏松的淀粉结构导致蒸煮时吸水不均, 米粒硬度增加, 黏弹性下降, 进而使口感和质地变劣[197]. 高垩白品种常伴随直链淀粉含量异常(过低或过高), 进一步影响米饭的软硬和黏弹性[198]. 主效垩白基因*Chalk5*的过表达会提高垩白率、直链淀粉含量和胶稠度, 同时显著降低蛋白质含量[176]. 心白基因*WCR1*的过表达突变体中, 心白率和总蛋白含量(主要为谷蛋白)降低, 而总淀粉含量、直链淀粉含量和食味品质评分升高[164]. 敲除*WBR7*(心白正调控因子)可提高总淀粉、直链淀粉和总蛋白含量[199]. *chalk10*突变体表现出垩白率/度显著增加、淀粉颗粒结构疏松、总淀粉和直链淀粉含量降低, 以及理化性质(糊化温度、黏度)改变. 值得注意的是, CHALK10与绿色革命基因SD1编码的蛋白互作, 共同调控赤霉素水平, 影响最终垩白形成[200]. *swb9*突变体垩白度和垩白粒率增加, 总淀粉和直链淀粉含量降低, 支链淀粉中短链比例升高[197]. *OsSPL14*/*IPA1*功能缺失突变体胚乳中总淀粉和直链淀粉含量显著降低, 蛋白质含量升高[177]. *LCG1*敲除突变体的米饭光泽更差, 食味品质评分降低, 峰值黏度和崩解值下降, 但硬度和回冷值升高. 此外, 研究表明导入来自日本晴的含*LCG1*基因组片段可同时减少籽粒垩白并改善稻米食味品质[201]. 综上, 垩白形成常伴随水稻贮藏物质组成和结构的变化, 这从根本上解释了垩白基因引发食味品质变异的原因.

### 6.2　水稻粒形基因

粒形与垩白的密切关联已被充分证实. 粒形基因通过调控籽粒形态(如长宽比)影响垩白形成. 研究表明, 细长粒(长宽比高)通常与较低的垩白度相关, 而垩白会损害精米的外观和质地, 进而降低食味品质. 例如, 粒形基因通过减少垩白提高籽粒透明度, 改善米饭的均匀性和质地[12,202]. 由于基因的多效性, 粒形基因常对水稻籽粒贮藏物质的合成和结构产生直接或间接调控. *GS3*(调控粒长)和*GW5*/*qSW5*(调控粒宽)的等位变异影响淀粉颗粒的堆积密度, 改变淀粉糊化特性(如黏度和硬度), 从而影响食味品质[198,203]. *GL7*/*GW7*/*SLG7*基因促进纵向细胞分裂形成细长粒, 同时降低垩白率, 提高整精米率和食味品质评分[204,205]. 粒形基因*dep1*与粒重基因的组合可增加粳稻籽粒的细长度, 同时保持低垩白, 从而提高食味品质评分[206]. *OsMADS1*突变(如燕麦状水稻突变体)导致籽粒形态异常, 破坏淀粉合成相关基因的表达, 并降低食味品质[207]. 携带*GLW7.1*的近等基因系表现出垩白减少、直链淀粉含量增加、胶稠度改善和食味值升高[208].

细长粒形通常与更优的质构特性相关. 长宽比高的籽粒在蒸煮时吸水更均匀, 米饭的黏弹性和硬度更符合高品质食味标准(如低硬度和高黏性)[11,209]. 粒形基因还通过调节籽粒厚度影响碾磨时的破碎率: 更薄且均匀的籽粒可减少加工损伤, 保持更高的整精米比例, 进而提升最终食味品质[12,112,210]. 综上, 粒形基因通过减少垩白、优化淀粉结构和增强籽粒物理特性来改善食味品质.



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

## 7 糖转运基因与稻米食味品质的关系

垩白是水稻籽粒灌浆缺陷的表现, 与糖代谢和转运异常直接相关. 高垩白率会劣化蒸煮后米饭的质地和口感, 进而影响食味品质评价. *WBR7*编码蔗糖合成酶SUS3(sucrose synthase3), 其功能结构域的等位变异直接影响水稻籽粒的垩白率(垩白粒比例). 研究表明, 弱功能等位基因(如品种金23B中的变异)可显著降低垩白率, 从而提升籽粒的外观和食味品质[199]. 调控籽粒厚度的主效QTL *qGT3*编码转录因子OsMADS1, 其通过调节下游单糖转运蛋白基因*MST4*的表达, 影响灌浆期糖分向籽粒运输的效率[166]. SUT(蔗糖-质子共转运蛋白)和SWEET(糖外排转运蛋白)家族基因在水稻糖转运过程中起主导作用, 尤其在质外体途径的韧皮部装载中发挥核心功能. *OsSWEET1b*等基因已被证实参与葡萄糖和半乳糖的跨膜转运, 直接影响籽粒中的糖分积累和淀粉代谢, 从而调控食味品质[199,211,212].

糖类(尤其是蔗糖)作为淀粉合成的前体, 其转运效率直接决定籽粒灌浆饱满度和淀粉积累量. 灌浆缺陷会导致籽粒皱缩、垩白增加, 进而劣化食味品质[166,169]. 此外, 糖转运效率降低会减少淀粉合成底物的供应, 导致直链淀粉-支链淀粉比例失衡及支链淀粉链长分布异常, 继而影响米饭黏弹性、硬度等食味品质指标[213~215]. 因此, 糖转运相关基因同样也可能是改善水稻食味品质的潜在分子育种靶点.

## 8 水稻蒸煮食味品质的育种策略

品种改良与选育是农业生产中的关键实践, 有助于系统筛选和利用现有栽培品种中的有益遗传资源. 然而, 这一过程本身耗时较长, 且传统育种策略往往精度较低, 从而限制了其获得最优结果的能力. 因此, 将品种改良与分子育种方法相结合, 可提高育种效率、靶向特异性和整体效果. 定向调控和利用控制水稻蒸煮食味品质的关键基因, 是最直接有效的改良策略. 迄今为止, 育种家通过分子育种方法和针对性改良策略已取得显著进展. 利用控制低直链淀粉含量和优异食味品质的等位基因$Wx^{mp}$, 研究人员成功培育了一系列粳稻优良品种, 包括“南粳46”、“南粳5055”和“南粳9108”[216]. 通过将$Wx^{mp}$等位基因(赋予优异食味品质)和抗稻瘟病等位基因导入两个高产栽培品种的遗传背景中, 培育出了XY99和JXY1两个优良株系, 兼具优异适口性、高产和广谱抗稻瘟病特性[217]. 此外, 将珍汕97中高表达的*OsAAP6*等位基因导入粳稻品种“南洋占”, 显著提升了稻米营养品质[163]. 同样, 将9311中的$ALK^{b}$等位基因导入粳稻品种“日本晴”, 显著改善了水稻蒸煮食味品质[95]. 此外, 通过将*Wx*和*ALK*等位基因(控制日本晴的优异蒸煮食味品质)与*GS3*和*qSW5*等位基因(控制9311的优异籽粒外观品质)杂交, 成功培育了RD1, RD2和RD3三个设计合理的株系, 整合了优异籽粒外观、优良蒸煮食味品质和高产特性[218].

合理设计育种是一种将目标亲本的已知主效基因结合以开发优良新品种的策略. RiceNavi系统的开发和应用是这一策略的典型例子. 利用RiceNavi, 研究人员仅用2.5年时间就实现了优良籼稻品种“黄华占(HHZ)”的定向遗传改良, 使其具备理想的稻米香味、更强的密植适应性和更短的生育期. 以此类推, 将该系统应用于改善水稻的蒸煮和食用品质也可能产生较为理想的结果[219].

自然界中稀有有益等位基因的可获得性严重限制了人类对传统作物目标性状的选择. 为克服这些限制, 突变育种技术得以发展, 通过物理、化学和生物手段进行随机诱变, 引入非天然存在的等位基因. 例如, Lin等人[36]从“武运粳8号”的甲基磺酸乙酯(EMS)诱导突变体中鉴定出一个新的*Wx*等位基因$Wx^{ela}$. 该等位基因导致颗粒结合型淀粉合成酶I的GT1结构域发生氨基酸替换(T506I), 降低GBSSI活性, 可合成极低直链淀粉, 从而改善水稻的蒸煮食味品质. 然而, 该方法存在显著局限性, 在这些缺陷被完全克服之前, 难以在实际生产中发挥更大作用. 首先, 初始诱变后, 必须筛选大量群体以鉴定具有理想籽粒品质特性的突变体. 其次, 由于突变的不可预测性, 在耗费大量人力物力后, 并不总是能产生所需的突变性状; 大多数情况下, 产生的突变是有害的.

基因工程和植物转化技术通过将有益外源基因导入作物或沉默作物内源基因, 在改善作物蒸煮食味品质方面发挥了关键作用. 靶向基因沉默是一种有效策略, 可通过组成型或组织特异性方式调控生物合成途径, 以获得理想表型. 研究人员已利用RNAi技术抑制品质相关基因(包括*Wx*, *SSI*, *SSII-2*, *ALK*和*OsFAD2-1*)的表达, 所得转基因水稻植株相比对照表现出更佳的蒸煮食味特性[216]. 然而, 转基因作物的实际应用和大



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

规模推广面临显著障碍, 包括安全性争议、监管复杂性、生态风险担忧、社会接受度问题和技术伦理困境等多重限制. 相比之下, 不引入外源基因的基因组编辑作物可能更容易被消费者接受, 并更快通过监管审批. 因此, 以成簇规律间隔短回文重复序列/CRISPR相关蛋白9(CRISPR/Cas9)为代表的基因编辑技术已取得实质性进展和发展. 研究人员通过对*Wx*基因的不同组件(包括其启动子、外显子和内含子)进行基因编辑, 获得了一系列直链淀粉含量和蒸煮食味品质改变的突变体[220~223]. Wang等人[224]系统编辑了支链淀粉合成途径中的14个基因, 获得了抗性淀粉积累增加但蒸煮食味品质下降的突变体. Yang等人[225]和Chen等人[226]利用CRISPR/Cas9系统同时敲除多个谷蛋白基因家族成员, 生成了蛋白质含量降低、食味值提高的突变材料. Wang等人[227]利用CRISPR-Cas9技术编辑*OsNF-YC4*的启动子, 导致植株中蛋白质含量增加而淀粉含量降低. Wang等人[228]通过基因编辑技术敲除两个氨基酸转运蛋白基因*OsAAP6*和*OsAAP1*, 从而降低籽粒蛋白质含量并改善水稻的食味品质. 此外, 通过基因编辑敲除脂肪酸去饱和酶2(*FAD2-1*), 获得具有高不饱和脂肪酸谱的突变水稻, 可能有助于改善食味品质[229].

事实上, 水稻的蒸煮食味品质反映了包括米粒柔软度、延展性和黏性等众多特征的复杂性状. 这些性状受主效基因*Wx*和一组微效基因的调控. 因此, 水稻蒸煮食味品质的全面改善需要包括*Wx*在内的多个基因的协同作用. Huang等人[214]证明, 协同调控胚乳中*Wx*和*SSII*的表达是提升水稻蒸煮食味品质的有效策略. 此外, 近期研究表明, 通过编辑顺式调控元件来精细调节靶基因表达水平, 是改善水稻蒸煮食味品质的有前景的方法. Lu等人[179]在*Wx*中鉴定出一个上游开放阅读框(uORF6), 并通过对uORF6的基因编辑上调*Wx*表达, 同时将籽粒直链淀粉含量调控至约1.5%——半糯粳稻的特征水平. 该研究进一步表明, 插入多个拷贝的uORF6可改善高直链淀粉水稻的品质[179]. Yang等人[230]编辑了*OsGLW7*和*OsGW7*的uORF, 以上调mORF基因表达, 生成了籽粒直链淀粉含量降低、胶稠度增加和质地更柔软的突变体.

随着人们对*Wx*基因多效性认识的深入, 水稻食味品质的遗传改良需要以新的视角重新解读. *Wx*基因是食味品质最关键的决定因素, 主要通过支链淀粉、谷蛋白和脂肪的含量来调控. 尽管迄今为止已很好地表征了各种*Wx*基因型, 但这并不等同于完全理解食味品质形成的机制. 值得注意的是, 即使在具有相同*Wx*等位基因的不同水稻品种间, 食味品质评分也可能存在显著差异. 这一现象主要归因于支链淀粉、谷蛋白和脂质的综合效应, 而它们受复杂的多基因网络调控. 因此, 在改善水稻食味品质的背景下, 策略性方法应包括: 首先根据区域对稻米口感的偏好确定*Wx*基因类型, 随后靶向调节支链淀粉和谷蛋白含量, 从而实现培育优异食味品质水稻的目标.

## 9 结论

改善水稻蒸煮食味品质是一项由多基因网络协同调控与创新育种技术驱动的复杂工程. 作为核心枢纽, *Wx*基因的多效性决定了胚乳淀粉、蛋白质和脂质代谢及其调控网络, 同时为品质改良提供了关键靶点. 水稻籽粒是连接外观品质与产量的桥梁, 其中粒形基因协调产量与食味的协同效应: 长粒基因组合*gs3GW5*可提高产量、降低垩白率并提升食味评分[218]; *GLW7.1*通过增加总淀粉含量和降低谷蛋白含量来提高食味评分[208]; *qGT3*通过增加粒长、粒宽和粒厚来提高产量, 同时通过将蔗糖转运至种子, 增强籽粒饱满度并降低垩白率和蛋白质含量来改善食味[166]. 分子标记辅助选择、CRISPR/Cas9介导的编辑(如*Wx*启动子的精准调控)和多基因聚合(如*Wx*+*ALK*+*GS3*)等策略已成功在不影响产量的前提下提升了食味品质.

氮素利用效率、外观(包括垩白和粒形)、糖转运相关基因均影响米饭食味: 抽穗期基因*Ghd7*通过氮素利用效率将氮肥转化为光合产物以提高产量, 在胚乳中则将贮藏蛋白转化为淀粉, 增加胶稠度和食味评分[139]. *Chalk5*在提高垩白率的同时协调调控淀粉和蛋白质的变化, 进而影响食味评分[176]; *WCR1*降低籽粒谷蛋白含量并增加淀粉含量以提升食味评分, 同时改善粒重和产量[164]. 粒形基因*qGT3*/*OsMADS1*的突变类型提高籽粒总淀粉、支链淀粉含量, 同时降低直链淀粉、蛋白质含量, 从而提升米饭的食味值[166]. 来源于“南洋占”的*OsMADS1*$^{nyz}$等位基因一方面通过促进*MST4*基因表达来增强单糖向发育胚乳的转运, 另一方面抑制*Wx*的表达协同调节胚乳中淀粉蛋白的组成从而改善食味[166]. 综上, 除*Wx*基因通过改变胚乳淀粉、蛋白质和脂质直接影响稻米食味外, 任何影响氮利用



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

效率、粒形、垩白或糖转运进而改变外观品质的基因, 均可能诱导胚乳淀粉与蛋白质的相互转化, 从而影响食味.

展望未来, 利用*Wx*等位基因的多样性并将其与氮素利用效率、粒形、垩白和糖转运相关基因聚合——在植株中将氮素转化为光合产物以提高产量, 同时在胚乳中将贮藏蛋白转化为淀粉——将是解决产量与品质遗传权衡的关键. 这一整合框架有望培育出食味优异、高产且抗逆的“绿色超级稻”品种, 以应对全球粮食安全挑战及气候变化背景下不断演变的消费需求.

## 参考文献


1 Bao J, Deng B, Zhang L. Molecular and genetic bases of rice cooking and eating quality: an updated review. Cereal Chem, 2023, 100: 1220–1233

2 Li S, Tian Y, Wu K, et al. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture. Nature, 2018, 560: 595–600

3 Zhou H, Xia D, He Y Q. Rice grain quality—traditional traits for high quality rice and health-plus substances. Mol Breed, 2019, 40: 1

4 Lou G, Alam M, Tan X, et al. Research progress on the relationship between rice protein content and cooking and eating quality and its influencing factors. Seed Biol, 2023, 2: 0

5 Li P, Chen Y H, Lu J, et al. Genes and their molecular functions determining seed structure, components, and quality of rice. Rice, 2022, 15: 18

6 Zhang Q. Purple tomatoes, black rice and food security. Nat Rev Genet, 2021, 22: 414

7 Zhang Q, Zhang Q, Xiao J, et al. Huamoxiang 3, a variety bred for steaming and cooking type of whole grain black rice. Mol Breed, 2024, 44: 31

8 Zhu D, Zheng X, Yu J, et al. Effects of starch molecular structure and physicochemical properties on eating quality of indica rice with similar apparent amylose and protein contents. Foods, 2023, 12: 3535

9 Zhao C, Zhao L, Zhao Q, et al. Genetic dissection of eating and cooking qualities in different subpopulations of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) through association mapping. BMC Genet, 2020, 21: 119

10 Yi X, Li E, Yu S, et al. Combined effects of starch fine molecular structures and water content on starch digestibility of cooked white rice. Int J Biol Macromol, 2022, 215: 192–202

11 Li C, Yao S, Song B, et al. Evaluation of cooked rice for eating quality and its components in geng rice. Foods, 2023, 12: 3267

12 Yang X, Pan Y, Xia X, et al. Molecular basis of genetic improvement for key rice quality traits in Southern China. Genomics, 2023, 115: 110745

13 Hu J, Zhu L, Chen X, et al. The influence mechanism of rice protein on leached amylose molecular structure: steric hindrance effect of protein bodies. Food Res Int, 2024, 199: 115362

14 Chen F, Lu Y, Pan L, et al. The underlying physicochemical properties and starch structures of indica rice grains with translucent endosperms under low-moisture conditions. Foods, 2022, 11: 1378

15 Ma Z, Zhu Y, Wang Z, et al. Effect of starch and protein on eating quality of Japonica rice in Yangtze River Delta. Int J Biol Macromol, 2024, 261: 129918

16 Li C, Gong B. Insights into chain-length distributions of amylopectin and amylose molecules on the gelatinization property of rice starches. Int J Biol Macromol, 2020, 155: 721–729

17 Ma K, Zhou Y. Physiological and biochemical mechanisms of taste decrease in high tasting japonica rice under warming at growth stages. Sci Rep, 2025, 15: 17316

18 Ma Z, Chen X, Cao J, et al. Analysis of the effects of light and panicle fertilizer on rice eating quality based on morphological structural changes in starch and protein during cooking. Int J Biol Macromol, 2025, 305: 141121

19 Guo X, Wang L, Zhu G, et al. Impacts of inherent components and nitrogen fertilizer on eating and cooking quality of rice: a review. Foods, 2023, 12: 2495

20 Li H, Gilbert R G. Starch molecular structure: the basis for an improved understanding of cooked rice texture. Carbohydr Polym, 2018, 195: 9–17

21 Zhang C, Yang Y, Chen Z, et al. Characteristics of grain physicochemical properties and the starch structure in rice carrying a mutated *ALK/SSIIa* gene. J Agric Food Chem, 2020, 68: 13950–13959

22 Hirano H Y, Eiguchi M, Sano Y. A single base change altered the regulation of the *Waxy* gene at the posttranscriptional level during the




https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

domestication of rice. Mol Biol Evol, 1998, 15: 978–987
23 Cai X, Wang Z, Xing Y, et al. Aberrant splicing of intron 1 leads to the heterogeneous 5′ UTR and decreased expression of *waxy* gene in rice cultivars of intermediate amylose content. Plant J, 1998, 14: 459–465
24 Chen M H, Bergman C J, Pinson S R M, et al. *Waxy* gene haplotypes: associations with pasting properties in an international rice germplasm collection. J Cereal Sci, 2008, 48: 781–788
25 Tran N A, Daygon V D, Resurreccion A P, et al. A single nucleotide polymorphism in the *Waxy* gene explains a significant component of gel consistency. Theor Appl Genet, 2011, 123: 519–525
26 Traore K, McClung A M, Chen M H, et al. Inheritance of flour paste viscosity is associated with a rice *Waxy* gene exon 10 SNP marker. J Cereal Sci, 2011, 53: 37–44
27 Teng B, Zhang Y, Wu J, et al. Association between allelic variation at the *Waxy* locus and starch physicochemical properties using single-segment substitution lines in rice (*Oryza sativa* L.). Starch-Stärke, 2013, 65: 1069–1077
28 Hoai T T T, Matsusaka H, Toyosawa Y, et al. Influence of single-nucleotide polymorphisms in the gene encoding granule-bound starch synthase I on amylose content in Vietnamese rice cultivars. Breed Sci, 2014, 64: 142–148
29 Mikami I, Uwatoko N, Ikeda Y, et al. Allelic diversification at the *wx* locus in landraces of Asian rice. Theor Appl Genet, 2008, 116: 979–989
30 Liu L, Ma X, Liu S, et al. Identification and characterization of a novel *Waxy* allele from a Yunnan rice landrace. Plant Mol Biol, 2009, 71: 609–626
31 Mikami I, Aikawa M, Hirano H Y, et al. Altered tissue-specific expression at the *Wx* gene of the opaque mutants in rice. Euphytica, 1999, 105: 91–97
32 Sato H, Suzuki Y, Sakai M, et al. Molecular characterization of *Wx-mq*, a novel mutant gene for low-amylose content in endosperm of rice (*Oryza sativa* L.). Breed Sci, 2002, 52: 131–135
33 Yang J, Wang J, Fan F, et al. Development of AS-PCR marker based on a key mutation confirmed by resequencing of *Wx-mp* in Milky Princess and its application in *japonica* soft rice (*Oryza sativa* L.) breeding. Plant Breed, 2013, 132: 595–603
34 Calingacion M, Laborte A, Nelson A, et al. Diversity of global rice markets and the science required for consumer-targeted rice breeding. PLoS One, 2014, 9: e85106
35 Zhou H, Xia D, Zhao D, et al. The origin of *Wx* provides new insights into the improvement of grain quality in rice. J Integr Plant Biol, 2021, 63: 878–888
36 Lin L, Li Z, Ning M, et al. A mutant allele of the *Wx* gene encoding granule-bound starch synthase I results in extremely low amylose content in rice. Plant Physiol, 2024, 196: 2296–2299
37 Zhang C, Zhu J, Chen S, et al. *Wxlv*, the ancestral allele of rice *waxy* gene. Mol Plant, 2020, 12: 1157–1166
38 Li J S. Study on the polymorphism of *Wx* gene in wild rice (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2017 [李进省. 野生稻品质基因*Wx*的多态性研究. 硕士学位论文. 南昌: 江西农业大, 2017]
39 Tan Y F, Li J X, Yu S B, et al. The three important traits for cooking and eating quality of rice grains are controlled by a single locus in an elite rice hybrid, Shanyou 63. Theor Appl Genet, 1999, 99: 642–648
40 Tan Y F, Sun M, Xing Y Z, et al. Mapping quantitative trait loci for milling quality, protein content and color characteristics of rice using a recombinant inbred line population derived from an elite rice hybrid. Theor Appl Genet, 2001, 103: 1037–1045
41 Zhou P, Tan Y, He Y, et al. Simultaneous improvement for four quality traits of Zhenshan 97, an elite parent of hybrid rice, by molecular marker-assisted selection. Theor Appl Genet, 2003, 106: 326–331
42 Wang L Q, Liu W J, Xu Y, et al. Genetic basis of 17 traits and viscosity parameters characterizing the eating and cooking quality of rice grain. Theor Appl Genet, 2007, 115: 463–476
43 Yacouba N T, Bo Y, Gao G J, et al. QTL analysis of eating quality and cooking process of rice using a new RIL population derived from a cross between Minghui 63 and Khao Dawk Mali105. Aust J Crop Sci 2013, 7: 2036–2047
44 Yan B, Tondi Yacouba N, Chen J, et al. Analysis of minor quantitative trait loci for eating and cooking quality traits in rice using a recombinant inbred line population derived from two indica cultivars with similar amylose content. Mol Breed, 2014, 34: 2151–2163
45 Xia D, Wang Y, Shi Q, et al. Effects of *Wx* genotype, nitrogen fertilization, and temperature on rice grain quality. Front Plant Sci, 2022, 13: 901541
46 Chen P, Shen Z, Ming L, et al. Genetic basis of variation in rice seed storage protein (albumin, globulin, prolamin, and glutelin) content revealed



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

by genome-wide association analysis. Front Plant Sci, 2018, 9: 612
47 Ge X J, Xing Y Z, Xu C G, et al. QTL analysis of cooked rice grain elongation, volume expansion, and water absorption using a recombinant inbred population. Plant Breed, 2005, 124: 121–126
48 Tian R, Jiang G H, Shen L H, et al. Mapping quantitative trait loci underlying the cooking and eating quality of rice using a DH population. Mol Breed, 2005, 15: 117–124
49 Zhang C, Yang Y, Chen S, et al. A rare *Waxy* allele coordinately improves rice eating and cooking quality and grain transparency. J Integr Plant Biol, 2020, 63: 889–901
50 Lou G, Fu P, Gao H, et al. Genetic determinants and breeding strategies for rice cooking and eating quality: a comprehensive review. Plant Biotechnol J, 2025, doi: 10.1111/pbi.70447
51 Zhao P, Liu Y, Deng Z, et al. Creating of novel *Wx* allelic variations significantly altering *Wx* expression and rice eating and cooking quality. J Plant Physiol, 2024, 303: 154384
52 Hu Z, Niu F, Yan P, et al. The kinase OsSK41/OsGSK5 negatively regulates amylose content in rice endosperm by affecting the interaction between OsEBP89 and OsBP5. J Integr Plant Biol, 2023, 65: 1782–1793
53 Xiang X, Kang C, Xu S, et al. Combined effects of *Wx* and *SSIIa* haplotypes on rice starch physicochemical properties. J Sci Food Agric, 2016, 97: 1229–1234
54 Shao Y, Peng Y, Mao B, et al. Allelic variations of the *Wx* locus in cultivated rice and their use in the development of hybrid rice in China. PLoS One, 2020, 15: e0232279
55 Fu Y, Hua Y, Luo T, et al. Generating *waxy* rice starch with target type of amylopectin fine structure and gelatinization temperature by *waxy* gene editing. Carbohydr Polym, 2023, 306: 120595
56 Zeng D, Yan M, Wang Y, et al. Du1, encoding a novel Prp1 protein, regulates starch biosynthesis through affecting the splicing of $Wx^{b}$ pre-mRNAs in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Mol Biol, 2007, 65: 501–509
57 Isshiki M, Nakajima M, Satoh H, et al. *dull*: rice mutants with tissue-specific effects on the splicing of the *waxy* pre-mRNA. Plant J, 2000, 23: 451–460
58 Isshiki M, Matsuda Y, Takasaki A, et al. Du3, a mRNA cap-binding protein gene, regulates amylose content in Japonica rice seeds. Plant Biotechnol, 2008, 25: 483–487
59 Cai Y, Zhang W, Fu Y, et al. *Du13* encodes a $C_2H_2$ zinc-finger protein that regulates $Wx^{b}$ pre-mRNA splicing and microRNA biogenesis in rice endosperm. Plant Biotechnol J, 2022, 20: 1387–1401
60 Yang Y, Zhang T, Shi Y, et al. Introgression of *lac6/tl1/du13* improves the palatability of japonica rice. Crop J, 2024, 12: 1259–1265
61 Wu Y, Pu C, Lin H, et al. Three novel alleles of *FLOURY ENDOSPERM2*(*FLO2*) confer dull grains with low amylose content in rice. Plant Sci, 2015, 233: 44–52
62 She K C, Kusano H, Koizumi K, et al. A novel factor *FLOURY ENDOSPERM2* is involved in regulation of rice grain size and starch quality. Plant Cell, 2010, 22: 3280–3294
63 Yan M, Pan T, Zhu Y, et al. *FLOURY ENDOSPERM20* encoding SHMT4 is required for rice endosperm development. Plant Biotechnol J, 2022, 20: 1438–1440
64 Wang L, Zheng K, Zeng L, et al. Reinforcement of CHH methylation through RNA-directed DNA methylation ensures sexual reproduction in rice. Plant Physiol, 2021, 188: 1189–1209
65 Yamauchi T, Moritoh S, Johzuka-Hisatomi Y, et al. Alternative splicing of the rice OsMET1 genes encoding maintenance DNA methyltransferase. J Plant Physiol, 2008, 165: 1774–1782
66 Li C, Huang L, Xu C, et al. Altered levels of histone deacetylase OsHDT1 affect differential gene expression patterns in hybrid rice. PLoS One, 2011, 6: e21789
67 Takemoto-Kuno Y, Mitsueda H, Suzuki K, et al. *qAC2*, a novel QTL that interacts with *Wx* and controls the low amylose content in rice (*Oryza sativa* L.). Theor Appl Genet, 2015, 128: 563–573
68 Zhang H, Zhou L, Xu H, et al. The *qSAC3* locus from indica rice effectively increases amylose content under a variety of conditions. BMC Plant Biol, 2019, 19: 275
69 Schmidt R, Schippers J H M, Mieulet D, et al. SALT-RESPONSIVE ERF1 is a negative regulator of grain filling and gibberellin-mediated seedling establishment in rice. Mol Plant, 2013, 7: 404–421



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

70 Wang J, Chen Z, Zhang Q, et al. The NAC transcription factors OsNAC20 and OsNAC26 regulate starch and storage protein synthesis. Plant Physiol, 2020, 184: 1775–1791

71 Zhang H, Xu H, Feng M, et al. Suppression of *OsMADS7* in rice endosperm stabilizes amylose content under high temperature stress. Plant Biotechnol J, 2017, 16: 18–26

72 Yang D, Wu L, Hwang Y S, et al. Expression of the REB transcriptional activator in rice grains improves the yield of recombinant proteins whose genes are controlled by a *Reb*-responsive promoter. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 11438–11443

73 Izawa T, Foster R, Nakajima M, et al. The rice bZIP transcriptional activator RITA-1 is highly expressed during seed development. Plant Cell, 1994, 6: 1277–1287

74 Onodera Y, Suzuki A, Wu C Y, et al. A rice functional transcriptional activator, RISBZ1, responsible for endosperm-specific expression of storage protein genes through GCN4 motif. J Biol Chem, 2001, 276: 14139–14152

75 Cao R, Zhao S, Jiao G, et al. OPAQUE3, encoding a transmembrane bZIP transcription factor, regulates endosperm storage protein and starch biosynthesis in rice. Plant Commun, 2022, 3: 100463

76 Wang J, Zhang H, Wang Y, et al. Regulatory loops between rice transcription factors OsNAC25 and OsNAC20/26 balance starch synthesis. Plant Physiol, 2024, 195: 1365–1381

77 Jin S, Xu L, Leng Y, et al. The OsNAC24-OsNAP protein complex activates *OsGBSSI* and *OsSBEI* expression to fine-tune starch biosynthesis in rice endosperm. Plant Biotechnol J, 2023, 21: 2224–2240

78 Niu B, Deng H, Li T, et al. OsbZIP76 interacts with OsNF-YBs and regulates endosperm cellularization in rice (*Oryza sativa*). J Integr Plant Biol, 2020, 62: 1983–1996

79 Bello B K, Hou Y, Zhao J, et al. NF-$YB_1$-$YC_{12}$-$bHLH_{144}$ complex directly activates *Wx* to regulate grain quality in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Biotechnol J, 2019, 17: 1222–1235

80 Feng T, Wang L, Li L, et al. OsMADS14 and NF-YB1 cooperate in the direct activation of *OsAGPL2* and *Waxy* during starch synthesis in rice endosperm. New Phytol, 2022, 234: 77–92

81 Lu F, Jiao G, Qiu J, et al. A molecular module improves rice grain quality and yield at high temperatures. Natl Sci Rev, 2025, 12: nwae416

82 Wang W, Wei X, Jiao G, et al. *GBSS-BINDING PROTEIN*, encoding a CBM48 domain-containing protein, affects rice quality and yield. J Integr Plant Biol, 2019, 62: 948–966

83 Zhang L, Li N, Zhang J, et al. The CBM48 domain-containing protein FLO6 regulates starch synthesis by interacting with SSIVb and GBSS in rice. Plant Mol Biol, 2022, 108: 343–361

84 He X P, Zhu C L, Liu L L, et al. Difference of amylopectin structure among various rice genotypes differing in grain qualities and its relation to starch physicochemical properties (in Chinese). Acta Agron Sin, 2010, 36: 276–284 [贺晓鹏, 朱昌兰, 刘玲珑, 等. 不同水稻品种支链淀粉结构的差异及其与淀粉理化特性的关系. 作物学报, 2010, 36: 276–284]

85 Pandey M K, Rani N S, Madhav M S, et al. Different isoforms of starch-synthesizing enzymes controlling amylose and amylopectin content in rice (*Oryza sativa* L.). Biotechnol Adv, 2012, 30: 1697–1706

86 Tian Z, Qian Q, Liu Q, et al. Allelic diversities in rice starch biosynthesis lead to a diverse array of rice eating and cooking qualities. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 21760–21765

87 Gao Z, Zeng D, Cheng F, et al. *ALK*, the key gene for gelatinization temperature, is a modifier gene for gel consistency in rice (*Oryza sativa* L.). J Integr Plant Biol, 2011, 53: 756

88 Fujita N, Yoshida M, Asakura N, et al. Function and characterization of starch synthase I using mutants in rice. Plant Physiol, 2006, 140: 1070–1084

89 Zhao Q, Du X, Han Z, et al. Suppression of starch synthase I (SSI) by RNA interference alters starch biosynthesis and amylopectin chain distribution in rice plants subjected to high temperature. Crop J, 2019, 7: 573–586

90 Li Q, Liu X, Zhang C, et al. Rice soluble starch synthase I: allelic variation, expression, function, and interaction with *waxy*. Front Plant Sci, 2018, 9: 1591

91 Luo J, Jobling S A, Millar A, et al. Allelic effects on starch structure and properties of six starch biosynthetic genes in a rice recombinant inbred line population. Rice, 2015, 8: 15

92 Gao Z, Zeng D, Cui X, et al. Map-based cloning of the *ALK* gene, which controls the gelatinization temperature of rice. Sci China Ser C, 2004, 46: 661




https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

93 Miura S, Crofts N, Saito Y, et al. Starch synthase IIa-deficient mutant rice line produces endosperm starch with lower gelatinization temperature than japonica rice cultivars. Front Plant Sci, 2018, 9: 645
94 Zhang G, Cheng Z, Zhang X, et al. Double repression of soluble starch synthase genes *SSIIa* and *SSIIIa* in rice (*Oryza sativa* L.) uncovers interactive effects on the physicochemical properties of starch. Genome, 2011, 54: 448–459
95 Chen Z, Lu Y, Feng L, et al. Genetic dissection and functional differentiation of ALK$^{a}$ and ALK$^{b}$, two natural alleles of the *ALK/SSIIa* gene, responding to low gelatinization temperature in rice. Rice, 2020, 13: 39
96 Xu F, Zhang G, Tong C, et al. Association mapping of starch physicochemical properties with starch biosynthesizing genes in *waxy* rice (*Oryza sativa* L.). J Agric Food Chem, 2013, 61: 10110–10117
97 Yang F, Chen Y, Tong C, et al. Association mapping of starch physicochemical properties with starch synthesis-related gene markers in nonwaxy rice (*Oryza sativa* L.). Mol Breed, 2014, 34: 1747–1763
98 Fujita N, Yoshida M, Kondo T, et al. Characterization of SSIIIa-deficient mutants of rice: the function of SSIIIa and pleiotropic effects by SSIIIa deficiency in the rice endosperm. Plant Physiol, 2007, 144: 2009–2023
99 Seung D, Lu K J, Stettler M, et al. Degradation of glucan primers in the absence of starch synthase 4 disrupts starch granule initiation in *Arabidopsis*. J Biol Chem, 2016, 291: 20718–20728
100 Toyosawa Y, Kawagoe Y, Matsushima R, et al. Deficiency of starch synthase IIIa and IVb alters starch granule morphology from polyhedral to spherical in rice endosperm. Plant Physiol, 2016, 170: 1255–1270
101 Huang L, Xiao Y, Zhao W, et al. Creating high-resistant starch rice by simultaneous editing of *SS3a* and *SS3b*. Plant Biotechnol J, 2023, 22: 787–789
102 Wang A, Jing Y, Cheng Q, et al. Loss of function of *SSIIIa* and *SSIIIb* coordinately confers high RS content in cooked rice. Proc Natl Acad Sci USA, 2023, 120: e2220622120
103 Sawada T, Francisco P B, Aihara S, et al. Chlorella starch branching enzyme II (BEII) can complement the function of BEIIb in rice endosperm. Plant Cell Physiol, 2009, 50: 1062–1074
104 Qu J, Xu S, Zhang Z, et al. Evolutionary, structural and expression analysis of core genes involved in starch synthesis. Sci Rep, 2018, 8: 12736
105 Abe N, Asai H, Yago H, et al. Relationships between starch synthase I and branching enzyme isozymes determined using double mutant rice lines. BMC Plant Biol, 2014, 14: 80
106 Jiang H, Dian W, Wu P. Effect of high temperature on fine structure of amylopectin in rice endosperm by reducing the activity of the starch branching enzyme. Phytochemistry, 2003, 63: 53–59
107 Smith A M, Denyer K, Martin C R. What controls the amount and structure of starch in storage organs? Plant Physiol, 1995, 107: 673–677
108 Wei K, Cheng F, Zhang Q, et al. Temperature stress at grain filling stage mediates expression of three isoform genes encoding starch branching enzymes in rice endosperm. Rice Sci, 2009, 16: 187–193
109 Utsumi Y, Utsumi C, Sawada T, et al. Functional diversity of isoamylase oligomers: the ISA1 homo-oligomer is essential for amylopectin biosynthesis in rice endosperm. Plant Physiol, 2011, 156: 61–77
110 Utsumi Y, Nakamura Y. Structural and enzymatic characterization of the isoamylase1 homo-oligomer and the isoamylase1-isoamylase2 hetero-oligomer from rice endosperm. Planta, 2007, 225: 75–87
111 Goren A, Ashlock D, Tetlow I J. Starch formation inside plastids of higher plants. Protoplasma, 2018, 255: 1855–1876
112 Wang D, Wang J, Sun W, et al. Verifying the breeding value of a rare haplotype of Chalk7, GS3, and Chalk5 to improve grain appearance quality in rice. Plants, 2022, 11: 1470
113 Zeeman S C, Kossmann J, Smith A M. Starch: its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants. Annu Rev Plant Biol, 2010, 61: 209–234
114 Li Q F, Zhang G Y, Dong Z W, et al. Characterization of expression of the *OsPUL* gene encoding a pullulanase-type debranching enzyme during seed development and germination in rice. Plant Physiol Biochem, 2009, 47: 351–358
115 Fujita N, Toyosawa Y, Utsumi Y, et al. Characterization of pullulanase (PUL)-deficient mutants of rice (*Oryza sativa* L.) and the function of PUL on starch biosynthesis in the developing rice endosperm. J Exp Bot, 2009, 60: 1009–1023
116 Takaha T, Critchley J, Okada S, et al. Normal starch content and composition in tubers of antisense potato plants lacking D-enzyme (4-α-glucanotransferase). Planta, 1998, 205: 445–451
117 Shi S, Wang E, Li C, et al. Use of protein content, amylose content, and RVA parameters to evaluate the taste quality of rice. Front Nutr, 2022, 8:



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

758547
118 Chen H, Chen D, He L, et al. Correlation of taste values with chemical compositions and Rapid Visco Analyser profiles of 36 indica rice (*Oryza sativa* L.) varieties. Food Chem, 2021, 349: 129176
119 Wang J, Zhang X, Xiao Y, et al. Effect of nitrogen fertilizer on the quality traits of Indica rice with different amylose contents. J Sci Food Agric, 2024, 104: 8492–8499
120 Ge J, Chen X, Zhang X, et al. Comparisons of rice taste and starch physicochemical properties in superior and inferior grains of rice with different taste value. Food Res Int, 2023, 169: 112886
121 He W, Wang L, Lin Q, et al. Rice seed storage proteins: biosynthetic pathways and the effects of environmental factors. J Integr Plant Biol, 2021, 63: 1999–2019
122 Kawakatsu T, Yamamoto M P, Touno S M, et al. Compensation and interaction between RISBZ1 and RPBF during grain filling in rice. Plant J, 2009, 59: 908–920
123 Qu L Q, Xing Y P, Liu W X, et al. Expression pattern and activity of six glutelin gene promoters in transgenic rice. J Exp Bot, 2008, 59: 2417–2424
124 Takaiwa F, Yamanouchi U, Yoshihara T, et al. Characterization of common *cis*-regulatory elements responsible for the endosperm-specific expression of members of the rice glutelin multigene family. Plant Mol Biol, 1996, 30: 1207–1221
125 Washida H, Wu C Y, Suzuki A, et al. Identification of *cis*-regulatory elements required for endosperm expression of the rice storage protein glutelin gene *GluB-1*. Plant Mol Biol, 1999, 40: 1–12
126 Kim J S, Chae S, Jun K M, et al. Genome-wide identification of grain filling genes regulated by the OsSMF1 transcription factor in rice. Rice, 2017, 10: 16
127 Yamamoto M P, Onodera Y, Touno S M, et al. Synergism between RPBF dof and RISBZ1 bZIP activators in the regulation of rice seed expression genes. Plant Physiol, 2006, 141: 1694–1707
128 Wu C Y, Adach T, Hatano T, et al. Promoters of rice seed storage protein genes direct endosperm-specific gene expression in transgenic rice. Plant Cell Physiol, 1998, 39: 885–889
129 Wu C, Suzuki A, Washida H, et al. The GCN4 motif in a rice glutelin gene is essential for endosperm-specific gene expression and is activated by Opaque-2 in transgenic rice plants. Plant J, 1998, 14: 673–683
130 Qu L Q, Takaiwa F. Evaluation of tissue specificity and expression strength of rice seed component gene promoters in transgenic rice. Plant Biotechnol J, 2004, 2: 113–125
131 Kawakatsu T, Yamamoto M P, Hirose S, et al. Characterization of a new rice glutelin gene GluD-1 expressed in the starchy endosperm. J Exp Bot, 2008, 59: 4233–4245
132 Chen Y, Sun A, Wang M, et al. Functions of the CCCH type zinc finger protein OsGZF1 in regulation of the seed storage protein GluB-1 from rice. Plant Mol Biol, 2014, 84: 621–634
133 Peng B, Sun X, Tian X, et al. OsNAC74 affects grain protein content and various biological traits by regulating OsAAP6 expression in rice. Mol Breed, 2023, 43: 87
134 Cao N, Zhou W, Zhao F, et al. OsGATA7 and SMOS1 cooperatively determine rice taste quality by repressing OsGluA2 expression and protein biosynthesis. Nat Commun, 2025, 16: 3513
135 Xiong Y, Ren Y, Li W, et al. NF-YC12 is a key multi-functional regulator of accumulation of seed storage substances in rice. J Exp Bot, 2019, 70: 3765–3780
136 Zhang Y, Zhang S, Zhang J, et al. Improving rice eating and cooking quality by enhancing endogenous expression of a nitrogen-dependent floral regulator. Plant Biotechnol J, 2023, 21: 2654–2670
137 Liu Z, Li P, Yu L, et al. OsMADS1 regulates grain quality, gene expressions, and regulatory networks of starch and storage protein metabolisms in rice. Int J Mol Sci, 2023, 24: 8017
138 Yuan K, Dong Y, Sun W, et al. Ghd7.1 improves eating quality by reducing grain protein content in rice. Crop J, 2025, 13: 1145–1155
139 Lou G, Chen P, Li P, et al. Antagonistic Ghd7-OsNAC42 complexes modulate carbon and nitrogen metabolism to achieve superior quality and high yield in rice. Adv Sci, 2025, 12: e04163
140 Crofts A J, Washida H, Okita T W, et al. The role of mRNA and protein sorting in seed storage protein synthesis, transport, and deposition. Biochem Cell Biol, 2006, 83: 728–737



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

141 Yamagata H, and Tanaka K. The site of synthesis and accumulation of rice storage proteins. Plant Cell Physiol, 1986, 27: 135–145
142 Tian L, Okita T W. mRNA-based protein targeting to the endoplasmic reticulum and chloroplasts in plant cells. Curr Opin Plant Biol, 2014, 22: 77–85
143 Wang Y, Liu F, Ren Y, et al. GOLGI TRANSPORT 1B regulates protein export from the endoplasmic reticulum in rice endosperm cells. Plant Cell, 2016, 28: 2850–2865
144 Han X, Wang Y, Liu X, et al. The failure to express a protein disulphide isomerase-like protein results in a floury endosperm and an endoplasmic reticulum stress response in rice. J Exp Bot, 2012, 63: 121–130
145 Wang Y, Zhu S, Liu S, et al. The vacuolar processing enzyme OsVPE1 is required for efficient glutelin processing in rice. Plant J, 2009, 58: 606–617
146 Kumamaru T, Uemura Y, Inoue Y, et al. Vacuolar processing enzyme plays an essential role in the crystalline structure of glutelin in rice seed. Plant Cell Physiol, 2010, 51: 38–46
147 Wang J, Ding Y, Wang J, et al. EXPO, an exocyst-positive organelle distinct from multivesicular endosomes and autophagosomes, mediates cytosol to cell wall exocytosis in *Arabidopsis* and tobacco cells. Plant Cell, 2010, 22: 4009–4030
148 Fukuda A, Nakamura A, Hara N, et al. Molecular and functional analyses of rice NHX-type $Na^+/H^+$ antiporter genes. Planta, 2010, 233: 175–188
149 Liu T Y, Liu C M, Fu G M, et al. Influence of rice protein in rice flour on pasting properties (in Chinese). Sci Technol Food Ind, 2013, 34: 97–99 [刘桃英, 刘成梅, 付桂明, 等. 大米蛋白对大米粉糊化性质的影响. 食品工业科技, 2013, 34: 97–99]
150 Fukuda M, Wen L, Satoh-Cruz M, et al. A guanine nucleotide exchange factor for Rab5 proteins is essential for intracellular transport of the proglutelin from the Golgi apparatus to the protein storage vacuole in rice endosperm. Plant Physiol, 2013, 162: 663–674
151 Ren Y, Wang Y, Liu F, et al. *GLUTELIN PRECURSOR ACCUMULATION3* encodes a regulator of post-Golgi vesicular traffic essential for vacuolar protein sorting in rice endosperm. Plant Cell, 2014, 26: 410–425
152 Fukuda M, Kawagoe Y, Murakami T, et al. The dual roles of the Golgi transport 1 (GOT1B): RNA localization to the cortical endoplasmic reticulum and the export of proglutelin and α-globulin from the cortical ER to the Golgi. Plant Cell Physiol, 2016, 57: 2380–2391
153 Zhu J, Ren Y, Wang Y, et al. OsNHX5-mediated pH homeostasis is required for post-Golgi trafficking of seed storage proteins in rice endosperm cells. BMC Plant Biol, 2019, 19: 295
154 Pan T, Wang Y, Jing R, et al. Post-Golgi trafficking of rice storage proteins requires the small GTPase Rab7 activation complex MON1-CCZ1. Plant Physiol, 2021, 187: 2174–2191
155 Zhu J, Ren Y, Zhang Y, et al. Subunit E isoform 1 of vacuolar $H^+$-ATPase OsVHA enables post-Golgi trafficking of rice seed storage proteins. Plant Physiol, 2021, 187: 2192–2208
156 Ren Y, Wang Y, Pan T, et al. *GPA5* encodes a Rab5a effector required for post-Golgi trafficking of rice storage proteins. Plant Cell, 2020, 32: 758–777
157 Takemoto K, Ebine K, Askani J C, et al. Distinct sets of tethering complexes, SNARE complexes, and Rab GTPases mediate membrane fusion at the vacuole in *Arabidopsis*. Proc Natl Acad Sci USA, 2018, 115: E2457
158 Tan X, Wei J, Li B, et al. AtVps11 is essential for vacuole biogenesis in embryo and participates in pollen tube growth in *Arabidopsis*. Biochem Biophys Res Commun, 2017, 491: 794–799
159 Sakurai H T, Inoue T, Nakano A, et al. ENDOSOMAL RAB EFFECTOR WITH PX-DOMAIN, an interacting partner of RAB5 GTPases, regulates membrane trafficking to protein storage vacuoles in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2016, 28: 1490–1503
160 Nelson O E. Genetic control of polysaccharide and storage protein synthesis in the endosperms of barley, maize, and sorghum. Adv Cereal Sci Technol, 1980, 3: 41–71
161 Kavakli I H, Slattery C J, Ito H, et al. The conversion of carbon and nitrogen into starch and storage proteins in developing storage organs: an overview. Aust J Plant Physiol, 2000, 27: 561–570
162 Misra P S, Jambunathan R, Mertz E T, et al. Endosperm protein synthesis in maize mutants with increased lysine content. Science, 1972, 176: 1425–1427
163 Peng B, Kong H, Li Y, et al. OsAAP6 functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice. Nat Commun, 2014, 5: 4847
164 Wu B, Yun P, Zhou H, et al. Natural variation in *WHITE-CORE RATE 1* regulates redox homeostasis in rice endosperm to affect grain quality.



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

Plant Cell, 2022, 34: 1912–1932
165 Yang Y, Guo M, Sun S, et al. Natural variation of OsGluA2 is involved in grain protein content regulation in rice. Nat Commun, 2019, 10: 1949
166 Liu R, Zhao D, Li P, et al. Natural variation in OsMADS1 transcript splicing affects rice grain thickness and quality by influencing monosaccharide loading to the endosperm. Plant Commun, 2025, 6: 101178
167 Shao Y, Jiao R, Wu Y, et al. Physicochemical and functional properties of the protein-starch interaction in Chinese yam. Food Sci Nutr, 2023, 11: 1499–1506
168 Zou X, Wang X, Peng P, et al. Glutenin-gliadin ratio changes combining heat-moisture treatment significantly influences the *in vitro* digestibility of starch in recombinant wheat flours. Int J Biol Macromol, 2023, 248: 125920
169 Wu D, Cao Y, Wang D, et al. Auxin receptor OsTIR1 mediates auxin signaling during seed filling in rice. Plant Physiol, 2024, 194: 2434–2448
170 Shi S, Ma Y, Zhao D, et al. The differences in metabolites, starch structure, and physicochemical properties of rice were related to the decrease in taste quality under high nitrogen fertilizer application. Int J Biol Macromol, 2023, 253: 126546
171 Cao X M, Sun H Y, Wang C G, et al. Effects of late-stage nitrogen fertilizer application on the starch structure and cooking quality of rice. J Sci Food Agric, 2017, 98: 2332–2340
172 Jiang H, Zhao Y, Chen L, et al. Grain weight and taste quality in japonica rice are regulated by starch synthesis and grain filling under nitrogen-phosphorus interactions. Plants, 2025, 14: 432
173 Yu W, Tan X, Zou W, et al. Relationships between protein content, starch molecular structure and grain size in barley. Carbohydrate Polyms, 2017, 155: 271–279
174 Yang W, Xu P, Zhang J, et al. OsbZIP60-mediated unfolded protein response regulates grain chalkiness in rice. J Genet Genomics, 2022, 49: 414–426
175 Satoh H, Shibahara K, Tokunaga T, et al. Mutation of the plastidial α-glucan phosphorylase gene in rice affects the synthesis and structure of starch in the endosperm. Plant Cell, 2008, 20: 1833–1849
176 Li Y, Fan C, Xing Y, et al. Chalk5 encodes a vacuolar $H^+$-translocating pyrophosphatase influencing grain chalkiness in rice. Nat Genet, 2014, 46: 398–404
177 Li Y, Guo X, Song J, et al. OsSPL14 and OsNF-YB9/YC8-12 subunits cooperate to enhance grain appearance quality by promoting *Waxy* and *PDIL1-1* expression in rice. Plant Commun, 2025, 6: 101348
178 Li W, Yang K, Hu C, et al. A natural gene on-off system confers field thermotolerance for grain quality and yield in rice. Cell, 2025, 188: 4170–4172
179 Lu K, Zhang Y, He L, et al. Adjusting the amylose content of semi-glutinous japonica rice by genome editing of uORF6 in the *Wx* gene. Crop J, 2024, 12: 1806–1811
180 Choudhury N H, Juliano B O. Lipids in developing and mature rice grain. Phytochemistry, 1980, 19: 1063–1069
181 Morrison W R. Lipids in cereal starches: a review. J Cereal Sci, 1988, 8: 1–15
182 Cheng J, Lin X, Long Y, et al. Rice grain quality: where we are and where to go? Adv Agron, 2022, 172: 211–252
183 Liu X, Wan X, Wan X, et al. Dissecting the genetic basis for the effect of rice chalkiness, amylose content, protein content, and rapid viscosity analyzer profile characteristics on the eating quality of cooked rice using the chromosome segment substitution line population across eight environments. Genome, 2011, 54: 64–80
184 Xu H, Wei Y, Zhu Y, et al. Antisense suppression of *LOX3* gene expression in rice endosperm enhances seed longevity. Plant Biotechnol J, 2014, 13: 526–539
185 Guo J, Zhou X, Chen D, et al. Effect of fat content on rice taste quality through transcriptome analysis. Genes, 2024, 15: 81
186 Oyeyinka S A, Singh S, Ma Y, et al. Effect of high-pressure homogenization on structural, thermal and rheological properties of bambara starch complexed with different fatty acids. RSC Adv, 2016, 6: 80174–80180
187 Li Y, Miao Y, Yuan H, et al. Volatilome-based GWAS identifies OsWRKY19 and OsNAC021 as key regulators of rice aroma. Mol Plant, 2024, 17: 1866–1882
188 Ying J Z, Shan J X, Gao J P, et al. Identification of quantitative trait loci for lipid metabolism in rice seeds. Mol Plant, 2012, 5: 865–875
189 Mai N T P, Nguyen L T T, Tran S G, et al. Genome-wide association study reveals useful QTL and genes controlling the fatty acid composition in rice bran oil using Vietnamese rice landraces. Funct Integr Genomics, 2023, 23: 150
190 Ding W, Lin L, Zhang B, et al. OsKASI, a β-ketoacyl-[acyl carrier protein] synthase I, is involved in root development in rice (*Oryza sativa* L.).



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

Planta, 2015, 242: 203–213
191 Liu Z, Wang Z, Gu H, et al. Identification and phenotypic characterization of ZEBRA LEAF16 encoding a β-hydroxyacyl-ACP dehydratase in rice. Front Plant Sci, 2018, 9: 782
192 Shelley I J, Nishiuchi S, Shibata K, et al. SLL1, which encodes a member of the stearoyl-acyl carrier protein fatty acid desaturase family, is involved in cell elongation in lateral roots via regulation of fatty acid content in rice. Plant Sci, 2013, 207: 12–17
193 Kodama H, Akagi H, Kusumi K, et al. Structure, chromosomal location and expression of a rice gene encoding the microsome ω-3 fatty acid desaturase. Plant Mol Biol, 1997, 33: 493–502
194 Zaplin E S, Liu Q, Li Z, et al. Production of high oleic rice grains by suppressing the expression of the *OsFAD2-1* gene. Funct Plant Biol, 2013, 40: 996–1004
195 Zhou H, Xia D, Li P, et al. Genetic architecture and key genes controlling the diversity of oil composition in rice grains. Mol Plant, 2021, 14: 456–469
196 Zhou J, Pang R, Han Y, et al. CRISPR-Cas9-mediated knockout of *OsKCS11* in rice reveals potential crosstalk between very-long-chain fatty acids and cytokinin. Plant J, 2025, 122: e70208
197 Chen X, Cao J, Ma Z, et al. Grain quality in superior and inferior grains of soft and non-soft rice varieties from the Yangtze River Delta. Front Plant Sci, 2025, 16: 1562708
198 Hao Y, Huang F, Gao Z, et al. Starch properties and morphology of eight floury endosperm mutants in rice. Plants, 2023, 12: 3541
199 Shi H, Yun P, Zhu Y, et al. Natural variation of *WBR7* confers rice high yield and quality by modulating sucrose supply in sink organs. Plant Biotechnol J, 2024, 22: 2985–2999
200 Zhou W, Cao N, Lv Y, et al. The F-box protein CHALK10 mediates SEMIDWARF-1 ubiquitination and degradation to negatively regulate grain chalkiness in rice. Plant Commun, 2025, 6: 101354
201 Tu B, Zhang T, Liu P, et al. The LCG1-OsBP5/OsEBP89-*Wx* module regulates the grain chalkiness and taste quality in rice. Plant Biotechnol J, 2024, 23: 36–50
202 Yang W, Xiong L, Liang J, et al. Substitution mapping of two closely linked QTLs on chromosome 8 controlling grain chalkiness in rice. Rice, 2021, 14: 85
203 Liu M, Fan F, He S, et al. Creation of elite rice with high-yield, superior-quality and high resistance to brown planthopper based on molecular design. Rice, 2022, 15: 17
204 Xia D, Xu P, Zheng S, et al. Haplotype analysis of the GL7/GW7/SLG7 gene and its application in improving the grain quality of three-line hybrid rice. Rice, 2025, 18: 38
205 Wang Y, Xiong G, Hu J, et al. Copy number variation at the GL7 locus contributes to grain size diversity in rice. Nat Genet, 2015, 47: 944–948
206 Mao T, Zhu M, Sheng Z, et al. Effects of grain shape genes editing on appearance quality of erect-panicle Geng/Japonica rice. Rice, 2021, 14: 74
207 Li P, Li H, Liu Z, et al. Characterization of the 'Oat-Like Rice' caused by a novel allele OsMADS1Olr reveals vital importance of OsMADS1 in regulating grain shape in *Oryza sativa* L. Rice, 2020, 13: 73
208 Liu R, Feng Q, Li P, et al. GLW7.1, a strong functional allele of Ghd7, enhances grain size in rice. Int J Mol Sci, 2022, 23: 8715
209 Hori K, Shenton M, Mochizuki K, et al. QTN detection and candidate gene identification for improved eating and cooking quality in rice using GWAS and PLS regression analysis. Theor Appl Genet, 2025, 138: 58
210 Al-Daej M I. Genetic studies for grain quality traits and correlation analysis of mineral element contents on Al-Ahsa rice and some different varieties (*Oryza sativa* L.). Saudi J Biol Sci, 2021, 29: 1893–1899
211 Hu Z, Tang Z, Zhang Y, et al. Rice SUT and SWEET transporters. Int J Mol Sci, 2021, 22: 11198
212 Zhang Q, Chen C, Guo R, et al. Plasma membrane-localized hexose transporter OsSWEET1b, affects sugar metabolism and leaf senescence. Plant Cell Rep, 2024, 43: 29
213 Zhang L, Zhang C, Yan Y, et al. Influence of starch fine structure and storage proteins on the eating quality of rice varieties with similar amylose contents. J Sci Food Agric, 2021, 101: 3811–3818
214 Huang L, Gu Z, Chen Z, et al. Improving rice eating and cooking quality by coordinated expression of the major starch synthesis-related genes, *SSII* and *Wx*, in endosperm. Plant Mol Biol, 2021, 106: 419–432
215 Nawade B, Shim S H, Chu S H, et al. Integrative transcriptogenomic analyses reveal the regulatory network underlying rice eating and cooking quality and identify a role for alpha-globulin in modulating starch and sucrose metabolism. Plant Commun, 2025, 6: 101287



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

216 Sreenivasulu N, Zhang C, Tiozon Jr. R N, et al. Post-genomics revolution in the design of premium quality rice in a high-yielding background to meet consumer demands in the 21st century. Plant Commun, 2022, 3: 100271

217 Xiao N, Pan C, Li Y, et al. Genomic insight into balancing high yield, good quality, and blast resistance of japonica rice. Genome Biol, 2021, 22: 283

218 Zeng D, Tian Z, Rao Y, et al. Rational design of high-yield and superior-quality rice. Nat Plants, 2017, 3: 17031

219 Wei X, Qiu J, Yong K, et al. A quantitative genomics map of rice provides genetic insights and guides breeding. Nat Genet, 2021, 53: 243–253

220 Zeng D, Liu T, Ma X, et al. Quantitative regulation of *Waxy* expression by CRISPR/Cas9-based promoter and 5′UTR-intron editing improves grain quality in rice. Plant Biotechnol J, 2020, 18: 2385–2387

221 Huang L, Li Q, Zhang C, et al. Creating novel *Wx* alleles with fine-tuned amylose levels and improved grain quality in rice by promoter editing using CRISPR/Cas9 system. Plant Biotechnol J, 2020, 18: 2164–2166

222 Xu Y, Lin Q, Li X, et al. Fine-tuning the amylose content of rice by precise base editing of the *Wx* gene. Plant Biotechnol J, 2020, 19: 11–13

223 Liu X, Ding Q, Wang W, et al. targeted deletion of the first intron of the *Wxb* allele via CRISPR/Cas9 significantly increases grain amylose content in rice. Rice, 2021, 15: 1

224 Wang A, Cheng Q, Li W, et al. Creation of high-resistant starch rice through systematic editing of amylopectin biosynthetic genes in *rs4*. Plant Biotechnol J, 2025, 23: 480–488

225 Yang Y, Shen Z, Li Y, et al. Rapid improvement of rice eating and cooking quality through gene editing toward glutelin as target. J Integr Plant Biol, 2022, 64: 1860–1865

226 Chen Z, Du H, Tao Y, et al. Efficient breeding of low glutelin content rice germplasm by simultaneous editing multiple glutelin genes via CRISPR/Cas9. Plant Sci, 2022, 324: 111449

227 Wang L, O'Conner S, Tanvir R, et al. CRISPR/Cas9-based editing of *NF-YC4* promoters yields high-protein rice and soybean. New Phytol, 2024, 245: 2103–2116

228 Wang S, Yang Y, Guo M, et al. Targeted mutagenesis of amino acid transporter genes for rice quality improvement using the CRISPR/Cas9 system. Crop J, 2020, 8: 457–464

229 Abe K, Araki E, Suzuki Y, et al. Production of high oleic/low linoleic rice by genome editing. Plant Physiol Biochem, 2018, 131: 58–62

230 Yang Q, Zhu W, Tang X, et al. Improving rice grain shape through upstream ORF editing-mediated translation regulation. Plant Physiol, 2025, 197: kiae557




https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191

# Genetic basis and breeding strategies for rice cooking and eating quality

LOU GuangMing[1†], FU Pei[1†], GAO HaoZhou[1], SHI Huan[1], LIU RongJia[1], LI YanHua[1], ZHOU Hao[1], XIA Duo[1], GAO GuanJun[1*], YOU AiQing[2*] & HE YuQing[1*]

[1] *College of Life Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Hubei Hongshan Laboratory, National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Wuhan 430070, China*
[2] *Institute of Food Crop, Hubei Academy of Agricultural Science, Wuhan 430064, China*
† *Contributed equally to this work*
* *Corresponding authors, E-mail: gaoguanjun@mail.hzau.edu.cn; aq_you@163.com; yqhe@mail.hzau.edu.cn*

Rice cooking and eating quality, a complex trait regulated by starch, protein, and lipid metabolism, is a key determinant of consumer preference and market value. This review systematically summarizes the latest research advances in the molecular mechanisms underlying cooking and eating quality in recent years, with a focus on exploring the roles of key genes and their regulatory networks. Studies have revealed that the Wx gene pleiotropically determines the contents of endosperm starch, storage proteins, and lipids, and primarily modulates rice eating quality through the contents of amylopectin and glutelin. Additionally, this review summarizes the integrated regulatory factors governing the accumulation of storage starch and proteins in rice endosperm. Finally, breeding strategies for improving cooking and eating quality are proposed, and future research directions are discussed.

**rice, cooking and eating quality, starch, protein, lipid, breeding strategies**

**doi:** 10.1360/SSV-2025-0191



https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2025-0191