



作物品质研究现状与展望

邓祝云¹, 曲乐庆¹, 巫永睿², 张劲松³, 王台^{1*}

1. 中国科学院植物研究所, 北京 100093;

2. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心, 上海 200032;

3. 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101

* 联系人, E-mail: twang@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2021-06-28; 接受日期: 2021-09-08; 网络版发表日期: 2021-10-19

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)和中国科学院战略性先导科技专项(A类)(批准号: XDA24010103)资助

摘要 优质作物的产业化有助于破解居民健康膳食的经济不可负担性难题, 对保障粮食安全和创造美好生活至关重要。品质性状是受环境影响的、多基因参与的复杂农艺性状, 其基础是代谢。作物利用光合产物经过协同有序的初生或次生代谢直接或间接地为人类提供能量和多样化的营养物质。目前, 已克隆一些营养、食味等品质性状的主效基因, 在维生素和花青素等特殊功能物质代谢途径的解析和优质作物设计育种等方面取得了显著进展, 但人们对品质性状调控机制的认识有限, 尚缺乏品质性状环境变异规律方面的知识。本文重点总结了国内外水稻、小麦、玉米和大豆等主要粮食作物品质的研究现状, 讨论了品质研究的未来发展趋势和我国面临的瓶颈, 提出了面向2035年我国作物品质研究的一些思考。

关键词 作物, 品质, 代谢, 健康膳食, 分子设计育种

代谢是一个对环境因子敏感、受多基因(蛋白质)调控的生理过程。作物利用光合产物经过协同有序的初生或次生代谢, 直接或间接地为人类提供能量和几乎所有的营养, 诸如碳水化合物(包括膳食纤维)、蛋白质、脂肪等宏量营养素, 维生素和矿物质等必需微量营养素以及其他具有保健作用的特殊功能物质(如抗氧化物质、多糖、抗性淀粉)。这些营养素特别是宏量营养素也直接或间接地影响其他品质性状, 如水稻和小麦的加工品质、水稻的外观与食味品质等。因此, 代谢是品质性状形成的基础, 代谢的分子网络及其与环境因子的相互作用, 共同调控复杂的品质性状。

品质是作物多层级品质特性的总称, 以籽粒为经济产量的水稻、小麦、玉米、大豆等主要粮食作物因食用形式不同, 被关注的品质性状也有所差异, 除了共性的营养和储藏品质外, 还包括水稻和小麦的加工品质、水稻的食味和外观品质(这里指垩白性状)等。品质是粮食作物重要的经济性性状, 品质的优劣直接决定了粮食的市场价格及应用价值。优质作物设计育种受社会需求和全球气候变化双重驱动。未来20年左右时间, 在全面建设社会主义现代化国家的进程中, 城镇化加快、居民生活水平不断提高和人口老龄化等必将带动我国食物消费结构持续转变升级。因此, 对粮食的

引用格式: 邓祝云, 曲乐庆, 巫永睿, 等. 作物品质研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1405–1414

Deng Z Y, Qu L Q, Wu Y R, et al. Current progress and prospect of crop quality research (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1405–1414, doi: 10.1360/SSV-2021-0223

需求已从吃饱型向膳食健康型、功能型、口感型等多样化方向发展。以优质育种保障营养健康和个性化需求是未来农业发展的必然趋势。此外, 全球气候变化对优质作物新品种培育提出了更迫切的需求和新的挑战。现有数据显示, 1951~2020年我国平均气温每10年升高0.24℃, 明显高于全球平均变暖速率。我国华北、华南和西北地区降水量波动上升, 西南地区降水呈减少趋势, 而青藏地区呈现暖湿化特征。气候变化带来的高温、干旱、洪涝等极端天气事件趋多趋强。大多数品质性状对环境敏感, 极易受环境影响。气候变化是21世纪粮食作物品质改良必须面对的最主要挑战之一。优质作物设计育种对于保障气候变化背景下仍能以前优质作物保障人民健康膳食并满足日益增长的美好生活需要有着非常重要的战略意义。

1 国内外研究现状

1.1 淀粉代谢及其相关品质性状

淀粉是水稻、小麦、玉米等谷类作物胚乳的主要储藏物质, 含量高达70%以上。在淀粉合成过程中, 由光合作用产物转化成的葡萄糖-1-磷酸, 在腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶的催化下转化为腺苷二磷酸葡萄糖, 为淀粉合成提供葡萄糖基。然后, 颗粒结合型淀粉合成酶将腺苷二磷酸葡萄糖的葡萄糖基以 α -1,4糖苷键连接和延伸, 合成链长较长而分支极少的直链淀粉。腺苷二磷酸葡萄糖在可溶性淀粉合成酶(starch synthase, SS)、淀粉分支酶和淀粉脱分支酶协同作用下合成为支链淀粉; 支链淀粉既含有链长较短、 α -1,4糖苷键连接的糖链, 也含有大量的 α -1,6糖苷键连接的分支。

淀粉合成酶、分支酶和脱支酶的相对活性决定了胚乳中直链淀粉和支链淀粉的含量和配比, 直接影响了淀粉的结构和物化特性。水稻葡萄糖焦磷酸化酶的大亚基AGPL2和小亚基AGPS2通过控制淀粉合成的限速步骤影响垩白等外观品质^[1,2]。玉米葡萄糖焦磷酸化酶大小亚基编码基因*shrunk2*和*brittle-2*的隐性突变体籽粒淀粉含量低, 蔗糖含量高, 口感甜脆, 在鲜食甜玉米杂交选育中得到广泛应用^[3]。颗粒结合型淀粉合成酶编码基因*Waxy/Wx/GBSSI*是谷类胚乳直链淀粉合成的主效基因^[4]。在水稻中, *Wx*是蒸煮和食味品质的主要决定因子, 同时还影响胶稠度和垩白等品质指标^[4,5]。*Wx*基因有数量众多的自然变异, 如水稻*Wx^{mw}*,

Wx^{lv}, *Wx^a*, *Wxⁱⁿ*, *Wx^b*, *Wx^{op/hp}*, *Wx^{mq}*, *Wx^{mp}*, *wx*等, 为设计直链淀粉含量在0~30%之间的不同品种提供了丰富的选择^[6,7]。*ALK/SSIIa/SSII-3*参与支链淀粉的长链合成, 该基因是造成水稻品种间糊化温度差异的主要基因^[8]。将*Wx*的优异等位变异*Wx^b*单独导入或与*SSIIa*的优异等位变异同时导入超级杂交稻或其亲本中^[9~11], 或者协调*Wx*, *SSIIa*及其同工酶*SSII-2*的表达^[12], 都能改良稻米食味品质。黏糯的鲜食糯玉米也是由*Wx*基因突变导致的^[13]。在水稻中, 负责支链淀粉长链合成的FLO5/SSIIa不仅直接影响, 同时还与*Wx*或*SSI*协作影响垩白、直链淀粉含量、糊化温度和抗性淀粉含量等^[14~16]。淀粉分支酶BEI, BEIb以及脱支酶ISA1均参与了稻米糊化温度调控^[17,18]。玉米Ae1/BEIb编码基因突变可使直链淀粉含量从25%提高到50%~70%, 是目前已知的高直链淀粉玉米选育的一个主要靶点^[19]。

除以上淀粉合成关键酶类, 研究人员还鉴定出多个淀粉代谢相关基因通过调控淀粉合成关键酶类的表达或活性, 或者通过其他淀粉代谢相关途径影响淀粉合成及胚乳淀粉粒形成, 从而影响垩白、直链淀粉含量、糊化特性等品质性状。例如*BT1*, *FLO2*, *FLO13*, *PDIL1-1*以及AP2/EREBP类转录因子*RSR1*参与淀粉合成关键酶类的表达或活性调控^[20~24]。*DUI*和*DU3*在*Wx^b*的mRNA前体剪切中发挥功能^[25,26]。*FLO6*直接与ISA1互作^[27]。*FLO7*参与淀粉质体发育^[28]。*FLO4*, *FLO8*和*PHO1*参与淀粉代谢的机制目前仍不清楚^[29~31]。

1.2 储藏蛋白代谢及其相关品质性状

蛋白是种子的另一主要贮藏成分。谷类种子中储藏蛋白含量在6%~22%之间, 主要包括谷蛋白、醇溶蛋白、球蛋白和白蛋白, 由相应基因家族负责编码合成。编码谷蛋白前体的*GluA2*基因启动子区自然变异导致籼稻的蛋白含量高于粳稻^[32]。转录因子*RISBZ1*和*RPBF*协同激活种子储藏蛋白基因的表达, 提高蛋白含量^[33]。而单独降低*RISBZ1*或*RPBF*表达能降低赖氨酸降解酶LKR/SDH的水平, 从而增加稻米蛋白赖氨酸的含量^[34]。*AAP6*编码氨基酸转运蛋白, 正调控所有四类种子储藏蛋白, 提高稻米的营养品质^[35]。转录因子*bZIP18*正调控支链氨基酸(亮氨酸、异亮氨酸、缬氨酸)合成途径关键酶支链氨基转移酶编码基因*BCAT1*和*BCAT2*的表达, 是稻米支链氨基酸含量的正调控因

子^[36]. 在小麦中, 高分子量麦谷蛋白亚基等位变异 *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, 低分子量麦谷蛋白亚基等位变异 *Glu-A3*, *Glu-B3*, *Glu-D3*, 以及麦醇溶蛋白等位变异 *Gli-A1*, *Gli-B1*, *Gli-D1* 和 *Gli-A2*, *Gli-B2*, *Gli-D2* 决定了小麦谷蛋白含量以及麦谷蛋白与麦醇溶蛋白的配比, 是影响面筋、面团、面包、面条烘焙和食味品质最主要的调控因子^[37]. 在优良小麦品种背景中导入醇溶蛋白 *Gli-D2* 基因的优异变异 *Gli-D2-null*, 可显著改善小麦面团和面包烘焙品质^[38]. 小麦胚乳特异性转录因子 NAC019 不仅通过结合高分子量麦谷蛋白位点 *Glu-1* 的启动子, 或与 *Glu-1* 调节因子 GAMyb 互作, 直接激活高分子量麦谷蛋白基因的表达, 而且还间接调节小麦储藏蛋白激活因子 SPA (玉米胚乳转录因子 Opaque2 同源蛋白) 的表达, 因此 NAC019 影响小麦面筋含量和烘焙品质; 该基因 *NAC019-B1* 自然变异是高烘焙品质优异等位变异^[39]. *Pina* 和 *Pinb* 编码小麦 friabilin 蛋白的两个主要组分, 是决定小麦籽粒硬度的主效基因. 目前至少鉴定到包括 *Pina-D1a* 和 *Pina-D1b* 在内的 9 个 *Pina* 等位变异, 包括 *Pinb-D1a*, *Pinb-D1b*, *Pinb-D1p*, *Pinb-D1q* 在内的 17 个 *Pinb* 等位变异, *Pina* 和 *Pinb* 等位变异的不同组合导致了不同小麦品种籽粒差异化的软硬质地^[40]. 玉米胚乳转录因子 Opaque2/O2 调控除 16-kD 外所有醇溶蛋白基因的表达; 在 *o2* 突变体中, 醇溶蛋白含量下降 60% 以上, 而非醇溶蛋白表达补偿性地上调, 其赖氨酸和色氨酸含量有极大的提高; 利用胚乳修饰因子, 把 *o2* 的粉质胚乳恢复成硬质胚乳, 同时保持高蛋白质品质性状, 从而培育成优质蛋白玉米^[41]. 利用分子标记辅助育种整合 *Opaque16/O16* 和 *O2* 基因隐性突变, 开发出赖氨酸和色氨酸水平变高的优质蛋白玉米杂交种^[42].

大豆种子储藏蛋白含量在 40% 左右, 是优质的植物性蛋白, 含有所有人体必需氨基酸, 但含硫氨基酸 (半胱氨酸和甲硫氨酸)、赖氨酸和色氨酸含量较低. 大豆种子储藏蛋白主要由 11S 大豆球蛋白和 7S 伴大豆球蛋白组成, 两类球蛋白又分别由单基因控制的不同亚基组成. 大豆 *Scg-1* 位点包含两个 β -伴大豆球蛋白的 α -亚基基因和一个 β -亚基基因; 这些基因的转录后沉默, 造成伴大豆球蛋白的完全缺失和 11S 大豆球蛋白含量的升高, 从而提高大豆中含硫氨基酸的含量^[43]. 通过将大豆 O-乙酰丝氨酸硫基酶 OASS 过量表达, 不仅提高了总蛋白含量, 而且显著提高了半胱氨酸和甲

硫氨酸的含量^[44]. 利用种子特异性启动子在大豆中同时表达天冬氨酸激酶基因 *lysC* 和二氢吡啶二羧酸合酶基因 *dapA* 能使种子中赖氨酸含量增加到原来的 5 倍^[45]. 过量表达色氨酸合成关键调节酶邻氨基苯甲酸合酶的编码基因 *ASA2* 或 *OASA1D*, 可增加大豆中游离色氨酸的含量^[46,47].

1.3 脂肪代谢及其相关品质性状

玉米和大豆也是重要的油料作物. 玉米脂肪含量为 3%~6%, 其中胚的脂肪含量在 17%~45% 之间. 大豆脂肪含量约为 15%~25%. 植物油脂主要在质体中合成, 以乙酰辅酶 A 为底物, 在脂肪酸合酶复合体作用下, 生成 C16 和 C18 脂肪酸. 随后, 脂肪酸以辅酶 A 的形式运输至内质网, 在脂肪酸延伸复合体的作用下生成碳链大于或等于 20 碳的超长链脂肪酸, 并在二脂酰甘油酰基转移酶等一系列酶的催化下, 生成三酰甘油存储在植物的油体中. 同时, 脂肪酸的去饱和也发生在内质网, 在脂肪酸脱氢酶 FAD2 和 FAD3 的作用下, 催化生成 C18:2 和 C18:3.

DGAT1-2 基因编码二脂酰甘油酰基转移酶, 其高油玉米中发生突变, 所编码蛋白在 469 位多了一个苯丙氨酸, 酶活增强, 从而使种子的油和油酸含量分别增加了 41% 和 107%^[48]. 敲除 *FAD2* 和 *FAD3* 可获得高油酸低亚油酸大豆, 提高豆油的氧化稳定性^[49]. 抑制三酰甘油脂肪酶基因 *SDPI* 的表达显著增加大豆种子油含量, 增加油酸含量, 降低亚油酸含量^[50]. 过量表达油质蛋白编码基因 *OLEO1* 可显著增加油体数量, 提高大豆种子含油量^[51]. 除了脂肪合成关键酶类外, 转录因子也在脂肪代谢中发挥了重要功能. 如 *Dof4*, *Dof11*, *Wri1* 和 *SWEET39* 等通过控制蛋白和脂肪的合成影响种子含油量^[52~54]. *GmNFYA*, *GmZF351* 和 *GmZF392* 构成转录因子调控模块, 通过促进油脂合成通路上的基因的表达, 促进大豆种子油分的积累^[55].

1.4 微量营养素和特殊功能物质

除了淀粉、蛋白和脂肪等宏量营养素外, 维生素、矿物质等微量营养元素以及具有保健作用的特殊功能物质, 如抗性淀粉、抗氧化剂、多糖等也日益受到关注. DNA 去甲基化酶 *ROS1/TA2* 突变导致糊粉层厚度增加, 从而提升稻米蛋白质、脂肪酸、维生素、微量元素和膳食纤维等含量^[56]. 研究人员利用此基因

资源, 培育出高营养水稻新品种^[56]。在水稻胚乳中特异性表达3个 β -胡萝卜素合成关键基因, 建立了原本没有的 β -胡萝卜素合成途径, 培育出富含 β -胡萝卜素的“黄金米”^[57,58]。利用CRISPR-Cas9技术在水稻胚乳中特异性表达两个类胡萝卜素合成关键基因*SSU-crtI*和*ZmPsy30*, 培育出无标记的富含类胡萝卜素的大米^[59]。在小麦中, 利用TILLING技术敲除编码番茄红素环化酶的*LCYE*基因, 使类胡萝卜素途径向 β -胡萝卜素合成方向倾斜, 提高麦谷中 β -胡萝卜素的含量^[60]。通过分子标记辅助筛选将 β -胡萝卜素羟化酶基因*CrtRBI*的优质等位变异导入优质蛋白玉米中, 获得高维生素A原、高赖氨酸和色氨酸含量的玉米新品系^[61]。在玉米中, 生育酚甲基转移酶基因*VTE4*的优异单倍型可显著提高籽粒的平均 α -生育酚(维生素E)水平^[62]。将拟南芥合成抗坏血酸的6个基因引入水稻, 成功获得维生素C生物强化水稻^[63]。在水稻或小麦中过量表达参与金属转运的*OsNAS2*或*AtNAS1*等基因可提高种子中铁和锌的含量^[64-66], 过表达参与铜转运的*OsATX1*基因可提高糙米铜含量^[67], 由此获得铁、锌或铜强化谷物^[64-66]。甜菜碱醛脱氢酶*BADH2*和3-磷酸甘油醛脱氢酶*GAPDH*参与了大米香味的形成; 其中*BADH2*是香味主效基因, 通过抑制大米香味来源成分2-乙酰基-1-吡咯啉的生物合成影响水稻食味品质^[68,69]。作物种子抗性淀粉含量主要取决于直链与支链淀粉的配比, 以及淀粉与脂类等植化物质的互作。在水稻和小麦中, 单个或多个淀粉分支酶(*SBEI*, *SBEIIa*, *SBEIIb*)或淀粉合成酶(*SSIIa*, *SSIIb*)基因功能缺失突变或下调表达都能显著提高种子的抗性淀粉含量^[16,70-72]。小麦长链非编码RNA(*TCONS_00130663*)通过正调控脂类合成相关基因*LYPL*的表达, 影响直链淀粉-脂质复合体抗性淀粉的形成^[73]。*bHLH*类转录因子*Rc*和*Kala4*能调节黄酮醇生物合成途径中各种酶类的表达, 从而分别影响红米和黑米中抗氧化剂原花青素和花青素的含量^[74,75]。利用水稻胚乳特异性表达启动子分别驱动8个花青素相关基因在水稻胚乳中叠加表达, 创造出胚乳富含花青素的水稻新种质“紫晶米”^[76]。在大豆中, *MYB*类(如*GmMYB176*, *GmMYB173*, *GmMYB29*, *GmMYB100*和*GmMYB112*等)和*HSFB2b*等转录因子可调控异黄酮的表达^[77,78]。利用水稻胚乳特异性启动子驱动4种虾青素合成基因在胚乳中的过表达, 获得具有较高抗氧化活性的橙红色虾青素米^[79]。利用胚乳

特异性表达系统, 在水稻种子中生产十个食物源的降血压活性肽, 成功获得了降血压转基因水稻^[80]。

2 未来发展趋势

摄入均衡、多样、适量食物的健康膳食, 能保障一个人对宏量营养素和必需微量营养素的需求, 从而保护人们免受营养不足、微量元素缺乏、超重和肥胖等营养不良以及糖尿病、心脏病、中风和癌症等非传染性疾病的困扰, 这是美好生活的基础。据《2020年世界粮食安全和营养状况报告》估计, 全世界超过30亿人无法负担健康膳食, 超过15亿人甚至无法负担仅能满足最低营养需求的膳食; 要实现2030年结束各种形式营养不良的目标仍然任重道远。除了粮食安全外, 高营养食物的经济不可负担性是健康膳食最严峻挑战。粮食生产是推高高营养食物成本的重要因素之一, 因此在对品质性状调控机制研究的基础上, 通过分子设计培育优质、高营养作物, 有助于解决亿万人口因食品价格高和收入低而无法负担健康膳食的问题。

2.1 在基因组水平系统理解优质的遗传基础

品质涉及作物受环境影响的多层级品质特性。群体遗传技术、基因编辑技术、代谢组等组学技术的发展, 将会进一步加强种质资源收集、基因分型和品质性状评价等研究, 加强优质种质资源筛选、保护和利用。在遗传、表观遗传、代谢等多个维度和系统, 研究不同品质性状的遗传基础、分子网络和代谢调控机制, 研究不同品质性状的协同关系和环境变异规律, 从而形成优质作物分子设计育种的系统解决方案。

2.2 优质高产新品种的分子设计

理论上, 优质高产作物既能提供丰富且多样化的营养, 在粮食安全方面也能发挥重要作用, 因此优质高产作物新品种的培育是生物育种的重要目标之一, 但在生产上仍没有完全破解“高产不优质, 优质不高产”这对矛盾。作物宏量营养物质是种子的主要储藏物质, 也是产量的决定因素。在灌浆过程中, 籽粒利用光合器官输入的糖, 通过代谢活动合成淀粉、蛋白质和油脂, 这些物质在籽粒中积累形成经济产量, 但其质量(如蛋白的氨基酸组成, 淀粉的主链与分支特性, 油脂的链长与不饱和性等)决定了品质。协同储藏物质快

速积累和质量控制的优质高产新品种的分子设计育种对保障粮食安全和健康膳食均具有重要意义。

2.3 智慧型优质新品种的分子设计

在气候变化的大背景下, 干旱发生频率加快、气温升高且多变、降雨不规律等因素破坏粮食生产, 推高食物成本。现有数据显示, 气候变化对作物品质产生了重要影响, 例如二氧化碳浓度增加导致作物蛋白质含量降低5%~15%, 也显著降低Fe和Zn以及维生素B的含量^[81]; 干旱、极端的温度和湿度变化影响水稻的产量和加工品质, 温度每增加1℃可导致减产6%, 整米率下降9%~14%^[82], 可见逆境因子通过影响水稻加工品质导致的产量损失远大于其直接引起的产量损失。设计和培育适应气候变化的智慧型优质作物品种有助于应对气候变化进一步推高高营养食物和健康膳食成本的风险。

2.4 功能型和专用型优质新品种的分子设计

通过分子设计培育能显著增加一个或多个微量营养素等成分的生物强化型作物, 有效解决微量营养素或特定功能成分缺乏导致的营养不良问题, 目前一些微营养元素生物强化型水稻、玉米新种质已被释放^[83]。将加工品质基因与外观品质基因耦合, 设计“易加工、卖相好”的新型粮食作物。通过整合淀粉、蛋白和脂肪合成代谢分子网络, 设计胚乳淀粉组成与结构, 以及贮藏蛋白和油脂种类与含量差异化的专用作物新品种, 为各种米食、面食、豆制品、玉米制品、酒、醋等终端粮食产品提供了丰富的加工原料。提高玉米和大豆蛋白和油份含量, 改善不同蛋白和脂肪组分的配比, 从而选育饲料、油料或双料玉米和大豆新品种。

3 我国面临的瓶颈与对策

由于长期受到温饱问题的困扰, 我国的作物品种选育一直把高产作为主要指标, 对保障粮食安全做出了重要贡献。近年来, 在作物品质性状关键基因克隆、优质食味品质水稻品种培育以及花青素生物增强型水稻创制等方面取得了重要进展; 但是, 相比产量性状, 作物品质性状研究起步晚, 对其形成机制的

认识非常有限, 尚缺乏支撑分子设计的“工具箱”, 这制约了优质作物分子设计育种。建议的主要对策如下。

3.1 加强优质种质资源的挖掘

种子是农业的“芯片”, 优异资源是创制“芯片”的基石, 对保障粮食安全、支撑健康膳食和美好生活有重要意义。我国是植物资源大国, 有丰富的水稻、小麦、玉米、大豆等种质资源材料。在长期的人工驯化过程, 通过自然选择筛选了适合不同区域居民饮食需求的优质作物种质材料。应充分收集和利用国内外的种质资源, 根据这些作物品质性状的特点, 系统评价品质性状, 筛选单个或综合品质性状优异的种质资源。为优质作物新品种的培育和优异等位变异基因的挖掘提供强有力的保障。

3.2 拓宽品质性状研究

优质作物分子设计育种依赖于对多层级品质特性的系统知识, 但我国作物品质研究尚缺乏系统布局, 有较大的局限性。除了注重营养品质关键基因研究外, 需加强加工、垩白、储藏、特殊功能等品质的研究, 不同品质性状间协同关系及其与环境互作规律的研究, 深化营养物质代谢、转运和储藏机制的研究。从整体上理解品质性状形成的机制以及不同品质性状的耦合关系。为优质分子作物设计育种提供新知识和新理论。

3.3 挖掘和创制优质性状基因的优异等位变异

在作物驯化过程中, 通过优良品质表型的选择保留了相关性状关键基因的优异等位变异, 这些优异等位变异是通过分子设计培育优质作物的分子元件。利用品质性状遗传机制研究发现关键基因, 通过系统分析种质资源基因组重测序数据和品质表型数据, 挖掘品质关键基因的优异等位变异。利用基因编辑技术创制品质基因新的优异等位变异。发掘种子特异性表达启动子。构建支撑优质作物分子设计的“工具箱”。

3.4 研发优质分子设计育种技术体系

优质作物的分子设计育种需要底盘品种基因组扫描、基因导入与聚合、代谢途径重构、目标基因跟踪、全基因组选择等。基于遗传杂交育种、转基因和

全基因组扫描技术, 进一步开发优异等位基因高效快速编辑技术, 创新和优化基因定点敲入、基因定向删除、单碱基编辑、大片段DNA重组、短小基因高效表达、多基因叠加或聚合、多模块耦合技术等, 为优质作物分子设计育种提供配套的技术体系。

4 面向2035年的战略布局

在面向2035的战略布局上, 建议系统布局作物品质相关的项目, 加强作物优质种质资源和优质性状的遗传基础与分子设计研究, 解决现有作物主栽品种品质改良所面临的瓶颈问题, 提升我国优质作物分子设计育种技术自主创新能力, 确保我国粮食生产在以高产稳产保障粮食供给的基础上, 逐步向优质高产绿色健康作物分子设计育种方向稳健发展。

4.1 作物种质资源研究

针对优质种质资源的需求, 系统收集主要作物的现代品种、农家品种、野生近缘种, 建立快速、准确、科学的品质性状检测与评价技术体系。针对作物食用形式和最终用途的差异, 系统评价资源材料的营养品质、加工品质、垩白等外观品质、食味品质、特殊功能成分和储藏品质等性状, 建立种质资源材料品质性状表型数据; 通过基因分型, 建立种质资源材料的基因型数据库。

4.2 优质性状的分子模块和分子网络研究

针对优质作物分子设计的需求, 利用作物的种质资源, 依托基因型与品质表型等数据库, 利用群体遗传学、组学等手段, 系统解析营养、加工、食味、外观、特殊功能成分、储藏等品质的数量性状位点, 分

离主效基因; 分析不同品质性状以及优质高产性状间协同调控的机制和关键基因; 研究主效基因的作用机制、分子网络及遗传与表观遗传规律关系, 发掘基因的优异等位变异; 同时, 利用基因编辑技术创制品质基因新的优异等位变异, 用于创制优质高产作物以及优质青贮玉米、高油玉米与大豆、强筋小麦等专用型作物新种质。

4.3 品质性状响应环境变化的分子机制研究

针对智慧型优质作物新品种分子设计育种的迫切需求, 开展作物应答与适应高温、干旱、高湿、洪涝、寒冷等胁迫环境的机制研究。系统评价遗传资源材料的营养、加工、食味、外观、特殊功能成分、储藏等品质性状的环境变异, 解析响应品质性状环境变异的主效基因; 解析已知品质性状主效基因的环境变异; 揭示基因遗传变异与环境变异的互作规律, 阐释环境变异适配的优异等位变异, 为智慧型优质作物新品种设计育种提供分子元件和理论支撑。

4.4 营养物质与特殊功能成分积累的代谢通路解析

针对我国人群存在必需微量营养素缺乏和营养失衡问题, 综合利用代谢组学、遗传学、分子生物学和生物信息学等多学科手段, 解析宏量营养素、微量营养素和特殊功能成分的代谢途径和代谢调控网络, 揭示限速步骤基因和关键调控基因, 发掘这些基因的优异等位变异; 发展以主栽作物为底盘, 基于分子设计的代谢途径重构技术; 创制宏量营养素含量显著增加的高营养作物, 以及微量营养素或特殊功能成分生物强化型的作物新种质。

参考文献

- 1 Tang X J, Peng C, Zhang J, et al. ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit 2 is essential for storage substance accumulation and subunit interactions in rice endosperm. *Plant Sci*, 2016, 249: 70–83
- 2 Lee S K, Hwang S K, Han M, et al. Identification of the ADP-glucose pyrophosphorylase isoforms essential for starch synthesis in the leaf and seed endosperm of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Mol Biol*, 2007, 65: 531–546
- 3 Okumura R S, Mariano D D C, Franco A A N, et al. Sweet corn: genetic aspects, agronomic and nutritional traits. *Appl Res Agrotechnol*, 2013, 6: 105–114
- 4 Sano Y. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm. *Theor Appl Genet*, 1984, 68: 467–473
- 5 Chandusingh P R, Singh N K, Prabhu K V, et al. Molecular mapping of quantitative trait loci for grain chalkiness in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian*

- J Genet*, 2013, 73: 244–251
- 6 Zhang C, Zhu J, Chen S, et al. *Wx^{lv}*, the ancestral allele of rice *Waxy* gene. *Mol Plant*, 2019, 12: 1157–1166
 - 7 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*, 2021, 63: 889–901
 - 8 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*, 2003, 46: 661
 - 9 Jin L, Lu Y, Shao Y, et al. Molecular marker assisted selection for improvement of the eating, cooking and sensory quality of rice (*Oryza sativa* L.). *J Cereal Sci*, 2010, 51: 159–164
 - 10 Liu Q, Li Q, Cai X, et al. Molecular marker-assisted selection for improved cooking and eating quality of two elite parents of hybrid rice. *Crop Sci*, 2006, 46: 2354–2360
 - 11 Yi M, Nwe K T, Vanavichit A, et al. Marker assisted backcross breeding to improve cooking quality traits in Myanmar rice cultivar Manawthukha. *Field Crops Res*, 2009, 113: 178–186
 - 12 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
 - 13 Yang W X, Dan C, Qing L Y, et al. Molecular characteristics of two new waxy mutations in China waxy maize. *Mol Breeding*, 2017, 37: 27
 - 14 Fujita N, Yoshida M, Kondo T, et al. Characterization of SSIIa-deficient mutants of rice: the function of SSIIa and pleiotropic effects by SSIIa deficiency in the rice endosperm. *Plant Physiol*, 2007, 144: 2009–2023
 - 15 Ryoo N, Yu C, Park C S, et al. Knockout of a starch synthase gene *OsSSIIa/Flo5* causes white-core floury endosperm in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep*, 2007, 26: 1083–1095
 - 16 Zhou H, Wang L, Liu G, et al. Critical roles of soluble starch synthase *SSIIa* and granule-bound starch synthase *Waxy* in synthesizing resistant starch in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 12844–12849
 - 17 Nishi A, Nakamura Y, Tanaka N, et al. Biochemical and genetic analysis of the effects of *Amylose-Extender* mutation in rice endosperm. *Plant Physiol*, 2001, 127: 459–472
 - 18 Satoh H, Nishi A, Yamashita K, et al. Starch-branching enzyme I-deficient mutation specifically affects the structure and properties of starch in rice endosperm. *Plant Physiol*, 2003, 133: 1111–1121
 - 19 Hannah L C, Boehlein S. Starch biosynthesis in maize endosperm. In: Larkins B, ed. *Maize kernel development*. Oxfordshire: CABI, 2017. 149–159
 - 20 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
 - 21 Hu T, Tian Y, Zhu J, et al. *OsNDUFA9* encoding a mitochondrial complex I subunit is essential for embryo development and starch synthesis in rice. *Plant Cell Rep*, 2018, 37: 1667–1679
 - 22 Li S, Wei X, Ren Y, et al. *OsBT1* encodes an ADP-glucose transporter involved in starch synthesis and compound granule formation in rice endosperm. *Sci Rep*, 2017, 7: 40124
 - 23 Fu F F, Xue H W. Coexpression analysis identifies rice starch regulator1, a rice AP2/EREBP family transcription factor, as a novel rice starch biosynthesis regulator. *Plant Physiol*, 2010, 154: 927–938
 - 24 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*, 2011, 63: 121–130
 - 25 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
 - 26 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
 - 27 Peng C, Wang Y, Liu F, et al. *FLOURY ENDOSPERM6* encodes a CBM48 domain-containing protein involved in compound granule formation and starch synthesis in rice endosperm. *Plant J*, 2014, 77: 917–930
 - 28 Zhang L, Ren Y, Lu B, et al. *FLOURY ENDOSPERM7* encodes a regulator of starch synthesis and amyloplast development essential for peripheral endosperm development in rice. *J Exp Bot*, 2015, 67: 633–647
 - 29 Kang H G, Park S, Matsuoka M, et al. White-core endosperm *floury endosperm-4* in rice is generated by knockout mutations in the C4-type

- pyruvate orthophosphate dikinase gene (*OsPPDKB*). *Plant J*, 2005, 42: 901–911
- 30 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
- 31 Long W, Dong B, Wang Y, et al. *FLOURY ENDOSPERM8*, encoding the UDP-glucose pyrophosphorylase 1, affects the synthesis and structure of starch in rice endosperm. *J Plant Biol*, 2017, 60: 513–522
- 32 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
- 33 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
- 34 Kawakatsu T, Takaiwa F. Differences in Transcriptional regulatory mechanisms functioning for free lysine content and seed storage protein accumulation in rice grain. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51: 1964–1974
- 35 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
- 36 Sun Y, Shi Y, Liu G, et al. Natural variation in the *OsbZIP18* promoter contributes to branched-chain amino acid levels in rice. *New Phytol*, 2020, 228: 1548–1558
- 37 Wang D, Zhang K, Dong L, et al. Molecular genetic and genomic analysis of wheat milling and end-use traits in China: progress and perspectives. *Crop J*, 2018, 6: 68–81
- 38 Li D, Jin H, Zhang K, et al. Analysis of the *Gli-D2* locus identifies a genetic target for simultaneously improving the breadmaking and health-related traits of common wheat. *Plant J*, 2018, 95: 414–426
- 39 Gao Y, An K, Guo W, et al. The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improves wheat grain quality. *Plant Cell*, 2021, 33: 603–622
- 40 Pasha I, Anjum F M, Morris C F. Grain hardness: a major determinant of wheat quality. *Food Sci Technol Int*, 2010, 16: 511–522
- 41 Sofi P A, Wani S A, Rather A G, et al. Quality protein maize (QPM): Genetic manipulation for the nutritional fortification of maize. *J Plant Breed Crop Sci*, 2009, 1: 244–253
- 42 Sarika K, Hossain F, Muthusamy V, et al. Marker-assisted pyramiding of *opaque2* and novel *opaque16* genes for further enrichment of lysine and tryptophan in sub-tropical maize. *Plant Sci*, 2018, 272: 142–152
- 43 Tsubokura Y, Hajika M, Kanamori H, et al. The β -conglycinin deficiency in wild soybean is associated with the tail-to-tail inverted repeat of the α -subunit genes. *Plant Mol Biol*, 2012, 78: 301–309
- 44 Alaswad A A, Song B, Oehrle N W, et al. Development of soybean experimental lines with enhanced protein and sulfur amino acid content. *Plant Sci*, 2021, 308: 110912
- 45 Falco S C, Guida T, Locke M, et al. Transgenic canola and soybean seeds with increased lysine. *Nat Biotechnol*, 1995, 13: 577–582
- 46 Inaba Y, Brotherton J E, Ulanov A, et al. Expression of a feedback insensitive anthranilate synthase gene from tobacco increases free tryptophan in soybean plants. *Plant Cell Rep*, 2007, 26: 1763–1771
- 47 Ishimoto M, Rahman S M, Hanafy M S, et al. Evaluation of amino acid content and nutritional quality of transgenic soybean seeds with high-level tryptophan accumulation. *Mol Breeding*, 2010, 25: 313–326
- 48 Zheng P, Allen W B, Roesler K, et al. A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize. *Nat Genet*, 2008, 40: 367–372
- 49 Demorest Z L, Coffman A, Baltes N J, et al. Direct stacking of sequence-specific nuclease-induced mutations to produce high oleic and low linolenic soybean oil. *BMC Plant Biol*, 2016, 16: 225
- 50 Kanai M, Yamada T, Hayashi M, et al. Soybean (*Glycine max* L.) triacylglycerol lipase GmSDP1 regulates the quality and quantity of seed oil. *Sci Rep*, 2019, 9: 8924
- 51 Zhang D, Zhang H, Hu Z, et al. Artificial selection on *GmOLEO1* contributes to the increase in seed oil during soybean domestication. *PLoS Genet*, 2019, 15: e1008267
- 52 Pouvreau B, Baud S, Vernoud V, et al. Duplicate maize *Wrinkled1* transcription factors activate target genes involved in seed oil biosynthesis. *Plant Physiol*, 2011, 156: 674–686
- 53 Wang H W, Zhang B, Hao Y J, et al. The soybean Dof-type transcription factor genes, *GmDof4* and *GmDof11*, enhance lipid content in the seeds of transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant J*, 2007, 52: 716–729

- 54 Zhang H, Goettel W, Song Q, et al. Selection of *GmSWEET39* for oil and protein improvement in soybean. *PLoS Genet*, 2020, 16: e1009114
- 55 Song Q X, Li Q T, Liu Y F, et al. Soybean *GmbZIP123* gene enhances lipid content in the seeds of transgenic *Arabidopsis* plants. *J Exp Bot*, 2013, 64: 4329–4341
- 56 Liu J, Wu X, Yao X, et al. Mutations in the DNA demethylase *OsROS1* result in a thickened aleurone and improved nutritional value in rice grains. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115: 11327–11332
- 57 Ye X, Al-Babili S, Klöti A, et al. Engineering the provitamin A (beta-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm. *Science*, 2000, 287: 303–305
- 58 Paine J A, Shipton C A, Chaggar S, et al. Improving the nutritional value of Golden Rice through increased pro-vitamin A content. *Nat Biotechnol*, 2005, 23: 482–487
- 59 Dong O X, Yu S, Jain R, et al. Marker-free carotenoid-enriched rice generated through targeted gene insertion using CRISPR-Cas9. *Nat Commun*, 2020, 11: 1178
- 60 Sestili F, Garcia-Molina M D, Gambacorta G, et al. Provitamin A biofortification of durum wheat through a TILLING approach. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 5703
- 61 Goswami R, Zunjare R U, Khan S, et al. Marker-assisted introgression of rare allele of β -carotene hydroxylase (*crtRBI*) gene into elite quality protein maize inbred for combining high lysine, tryptophan and provitamin A in maize. *Plant Breeding*, 2019, 138: 174–183
- 62 Das A K, Chhabra R, Muthusamy V, et al. Identification of SNP and InDel variations in the promoter and 5' untranslated regions of γ -tocopherol methyl transferase (*ZmVTE4*) affecting higher accumulation of α -tocopherol in maize kernel. *Crop J*, 2019, 7: 469–479
- 63 Zhang G Y, Liu R R, Zhang C Q, et al. Manipulation of the rice L-galactose pathway: evaluation of the effects of transgene overexpression on ascorbate accumulation and abiotic stress tolerance. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0125870
- 64 Beasley J T, Bonneau J P, Sánchez-Palacios J T, et al. Metabolic engineering of bread wheat improves grain iron concentration and bioavailability. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17: 1514–1526
- 65 Johnson A A T, Kyriacou B, Callahan D L, et al. Constitutive overexpression of the *OsNAS* gene family reveals single-gene strategies for effective iron- and zinc-biofortification of rice endosperm. *PLoS ONE*, 2011, 6: e24476
- 66 Wu T Y, Gruissem W, Bhullar N K. Targeting intracellular transport combined with efficient uptake and storage significantly increases grain iron and zinc levels in rice. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17: 9–20
- 67 Zhang Y, Chen K, Zhao F J, et al. OsATX1 interacts with heavy metal P1B-type ATPases and affects copper transport and distribution. *Plant Physiol*, 2018, 178: 329–344
- 68 Chen S, Yang Y, Shi W, et al. *Badh2*, encoding betaine aldehyde dehydrogenase, inhibits the biosynthesis of 2-acetyl-1-pyrroline, a major component in rice fragrance. *Plant Cell*, 2008, 20: 1850–1861
- 69 Lin D G, Chou S Y, Wang A Z, et al. A proteomic study of rice cultivar TNG67 and its high aroma mutant SA0420. *Plant Sci*, 2014, 214: 20–28
- 70 Schoen A, Joshi A, Tiwari V, et al. Triple null mutations in starch synthase *SSIIa* gene homoeologs lead to high amylose and resistant starch in hexaploid wheat. *BMC Plant Biol*, 2021, 21: 74
- 71 Miura S, Koyama N, Crofts N, et al. Generation and starch characterization of non-transgenic *BEI* and *BEIb* double mutant rice (*Oryza sativa*) with ultra-high level of resistant starch. *Rice*, 2021, 14: 3
- 72 Xia J, Zhu D, Wang R, et al. Crop resistant starch and genetic improvement: a review of recent advances. *Theor Appl Genet*, 2018, 131: 2495–2511
- 73 Madhawan A, Sharma A, Bhandawat A, et al. Identification and characterization of long non-coding RNAs regulating resistant starch biosynthesis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genomics*, 2020, 112: 3065–3074
- 74 Sweeney M T, Thomson M J, Pfeil B E, et al. Caught red-handed: *Rc* encodes a basic helix-loop-helix protein conditioning red pericarp in rice. *Plant Cell*, 2006, 18: 283–294
- 75 Oikawa T, Maeda H, Oguchi T, et al. The birth of a black rice gene and its local spread by introgression. *Plant Cell*, 2015, 27: 2401–2414
- 76 Zhu Q, Yu S, Zeng D, et al. Development of “purple endosperm rice” by engineering anthocyanin biosynthesis in the endosperm with a high-efficiency transgene stacking system. *Mol Plant*, 2017, 10: 918–929
- 77 Yi J, Derynck M R, Li X, et al. A single-repeat MYB transcription factor, GmMYB176, regulates *CHS8* gene expression and affects isoflavonoid biosynthesis in soybean. *Plant J*, 2010, 62: 1019–1034
- 78 Bian X H, Li W, Niu C F, et al. A class B heat shock factor selected for during soybean domestication contributes to salt tolerance by promoting

- flavonoid biosynthesis. *New Phytol*, 2020, 225: 268–283
- 79 Zhu Q, Zeng D, Yu S, et al. From golden rice to aSTARice: bioengineering astaxanthin biosynthesis in rice endosperm. *Mol Plant*, 2018, 11: 1440–1448
- 80 Qian D, Qiu B, Zhou N, et al. Hypotensive activity of transgenic rice seed accumulating multiple antihypertensive peptides. *J Agric Food Chem*, 2020, 68: 7162–7168
- 81 Uddling J, Broberg M C, Feng Z, et al. Crop quality under rising atmospheric CO₂. *Curr Opin Plant Biol*, 2018, 45: 262–267
- 82 Sreenivasulu N, Butardo Jr V M, Misra G, et al. Designing climate-resilient rice with ideal grain quality suited for high-temperature stress. *J Exp Bot*, 2015, 66: 1737–1748
- 83 Zhao M, Lin Y, Chen H. Improving nutritional quality of rice for human health. *Theor Appl Genet*, 2020, 133: 1397–1413

Current progress and prospect of crop quality research

DENG ZhuYun¹, QU LeQing¹, WU YongRui², ZHANG JingSong³ & WANG Tai¹

1 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

2 CAS Center for Excellence in Molecular Plant Science, Shanghai 200032, China;

3 Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

The industrialization of high-quality crops can help to increase the affordability of healthy diets for residents, and it is crucial to ensure food security and a better life. Quality traits are complex agronomic traits influenced by environment and regulated by multiple genes, whose basis is metabolism. Crops directly or indirectly provide energy and diversified nutrients for human beings through coordinated and orderly primary and/or secondary metabolism of photosynthates. Currently, several major genes responsible for nutrition, taste and other qualities have been cloned, and remarkable progress has been made in the analysis of metabolic pathways of vitamins and some special functional substances such as anthocyanins, and in the molecular design breeding of high-quality crops. However, our understanding of the regulatory mechanism of quality traits is limited, and the knowledge of environmental variation of quality traits is still lacking. Here, we summarized the present quality research on rice, wheat, corn and soybean at home and abroad, discussed the future development trend and bottleneck of quality research in China, and put forward some thoughts for crop quality research in China toward 2035.

crops, quality, metabolism, healthy diet, molecular designer breeding

doi: [10.1360/SSV-2021-0223](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0223)