



植物遗传资源学报
Journal of Plant Genetic Resources
ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目：水稻籽粒抗性淀粉含量全基因组关联分析
作者：姚鑫杰，张风琴，张哲，许冰晗，王敏，胡宁艳，邓子豪，别思源，李培富
DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20241230002
网络首发日期：2025-03-31
引用格式：姚鑫杰，张风琴，张哲，许冰晗，王敏，胡宁艳，邓子豪，别思源，李培富. 水稻籽粒抗性淀粉含量全基因组关联分析[J/OL]. 植物遗传资源学报.
<https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20241230002>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

水稻籽粒抗性淀粉含量全基因组关联分析

姚鑫杰¹, 张凤琴², 张哲¹, 许冰晗¹, 王敏¹, 胡宁艳¹, 邓子豪¹, 别思源¹, 李培富¹

(¹宁夏大学农学院, 银川 750021; ²新疆农业科学院植物保护研究所, 乌鲁木齐 830091)

摘要: 挖掘水稻籽粒抗性淀粉含量相关的 QTL 位点及候选基因, 有助于解析水稻籽粒抗性淀粉含量形成的遗传机制, 为培育高抗性淀粉含量水稻品种提供帮助。本研究利用 139 份水稻种质资源作为研究材料, 2021-2023 连续 3 年种植并测定籽粒抗性淀粉含量, 结合 255501 个高质量 SNPs 标记, 通过 FarmCPU 模型进行全基因组关联分析, 共检测到 12 个与水稻籽粒抗性淀粉含量显著关联的 QTL 位点, 其中 *qRS-8-8* 在 4 种环境中重复检测到, 该位点表型变异率为 33.99%; *qRS-11-1* 在 2 种环境重复检测到, 该位点表型变异率为 14.06%。进一步通过基因功能注释、差异基因表达量和单倍型分析在重复检测到 QTL 区间内筛选出 2 个与籽粒抗性淀粉含量相关的候选基因, 其中 *LOC_Os08g28670* 编码 Bet v1-like 特殊结构域蛋白, 该结构域蛋白在水稻中的功能鲜有报道; *LOC_Os11g44950* 编码糖苷水解酶家族蛋白, 该家族成员在植物体内参与糖类代谢、生长发育和抵抗逆境等生理活动。本研究结果为深入解析水稻籽粒抗性淀粉含量形成的遗传机制提供理论参考, 为水稻品质遗传改良提供帮助。

关键词: 水稻; 籽粒; 抗性淀粉; 全基因组关联分析; 候选基因

Genome-Wide Association Study for Resistant Starch in Rice

YAO Xinjie¹, ZHANG Fengqin², ZHANG Zhe¹, XU Binghan¹, WANG Min¹, HU Ningyan¹, DENG Zihao¹,
BIE Siyuan¹, LI Peifu¹

(¹College of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021; ²Institute of Plant Protection, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091)

Abstract: Identifying Quantitative Trait Loci (QTLs) and candidate genes related to resistant starch (RS) content in rice grains aids in elucidating the genetic mechanisms underlying RS accumulation in rice grains and facilitates the breeding of rice varieties with high RS content. In this study, 139 rice germplasm resources were utilized as research materials, and their grain RS content was measured over three consecutive years from 2021 to 2023. Combining 255501 high-quality Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) markers, a genome-wide association study (GWAS) was conducted using the FarmCPU model, revealing a total of 12 QTLs significantly associated with rice grain RS content. Among them, *qRS-8-8* was consistently detected in four environments, explaining 33.99% of phenotypic variation, while *qRS-11-1* was repeatedly detected in two environments, accounting for 14.06% of phenotypic variation. Furthermore, through gene function annotation, differential gene expression, and haplotype analysis, 2 candidate genes related to grain RS content were screened within the repeatedly detected QTL intervals. Among them, *LOC_Os08g28670* encodes a Bet v1-like special domain-containing protein, the function of which in rice has rarely been reported; *LOC_Os11g44950* encodes a glycoside hydrolase family protein, with members of this family participating in physiological activities such as carbohydrate metabolism, growth and development, and stress resistance in plants. The findings of this study provide a theoretical reference for further elucidating the genetic mechanisms of RS content formation in rice grains and contribute to the genetic improvement of rice quality.

Key words: rice; seed; resistant starch; genome-wide association study; candidate gene

抗性淀粉 (RS, resistant starch) 是一种特殊类型的淀粉, 在人体小肠内难以消化吸收, 被认为是一种有益健康的新型膳食纤维^[1]。在结肠中抗性淀粉经过菌群发酵产生短链脂肪酸 (SCFA, short chain fatty acid) 影响细胞活性和功能, 调节肠道微生态^[2-3]。研究发现相比于普通淀粉, 抗性淀粉具有降低餐后血糖水平、

第一作者研究方向为水稻功能品质遗传育种, E-mail: xinjieyao2022@163.com

通信作者: 李培富, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: peifuli@163.com

基金项目: 宁夏回族自治区粮食作物种质创制与生长调控创新团队 (2022BSB03109); 宁夏农业育种专项课题 (2018NYYZ0302)

Foundation projects: Ningxia Hui Autonomous Region Grain Crop Germplasm Creation and Growth Control Innovation Team (2022BSB03109); Ningxia Agricultural Breeding Special Subject (2018NYYZ0302)

提高胰岛素敏感性和改善肠道功能减少炎症等作用^[4-5]。此外，饮食中增加抗性淀粉的摄入有助于糖尿病、肥胖、脂肪性肝炎和代谢综合征等慢性病患者的缓解与治疗^[6-7]。水稻是主要的粮食作物之一，全球范围内种植广泛，在保障粮食安全方面发挥重要作用。淀粉是水稻籽粒中含量最高的物质，尤其在精米中约占干物质含量 90%^[8]。然而水稻籽粒中抗性淀粉含量较低，大多数主栽品种含量均低于 2%^[9]。因此研究水稻籽粒抗性淀粉含量及其遗传调控机制对培育高抗性淀粉含量水稻品种具有重要作用。

虽然通过诱导突变和基因编辑等技术创制了一些高抗性淀粉水稻新种质，但是对籽粒抗性淀粉形成的遗传和分子调控机制研究较少^[10-14]。目前，利用 QTL 定位以及全基因组关联分析（GWAS, genome-wide association analysis）等方法对抗性淀粉性状遗传位点研究取得相应进展。例如，张风琴等^[15]以 NJ28/JTD 重组自交系（RILs, recombinant inbred line）构建含 1,856 个 Bin 标记的遗传连锁图谱，定位到 1 个与抗性淀粉含量相关的 QTL，该位点贡献率为 9.7%。赵雪等^[16]以杂草稻 WR04-6 与籼稻七山占为亲本构建 RILs 群体，利用高密度分子标记技术建立遗传图谱，定位到 1 个与抗性淀粉含量相关的 QTL，表型变异解释率为 10.64%。林静等^[17]利用包含 143 个家系的 RILs 群体构建含 202 个 SSR 分子标记的连锁图谱，共定位到 2 个加性 QTL: *qRS-6* 和 *qRS-8*，分别解释 51.38%和 7%的表型变异。Praphasanobol 等^[18]对 230 份水稻品种直链淀粉含量、抗性淀粉含量和可消化淀粉含量进行 GWAS 分析，共鉴定到 3 个与淀粉特性相关的位点。Selvaraj 等^[19]采用混合线性模型（MLM, mixed linear model）对 150 份水稻种质资源抗性淀粉含量及其他品质特性进行关联分析，其中发现 9 个与 RS 相关的位点。Singh 等^[20]利用 192 份水稻品种对淀粉特性进行研究，采用 GAPIT 软件中的 FarmCPU（Fixed and random model circulating probability unification）多基因座模型进行关联分析，在显著 SNP 位点附近共鉴定到 15 个候选基因。

尽管前人已经鉴定到一些与水稻籽粒抗性淀粉含量性状相关的 QTL 和 SNP 位点，由于是受多基因调控的数量性状遗传背景复杂，已定位的位点和基因不能完全解释其形成的遗传机制，因此仍需在不同遗传背景材料下深入探究抗性淀粉相关性状的遗传机制。本研究以遗传变异丰富的 139 份水稻种质资源为试验材料，通过一点多年表型测定，利用 GWAS 鉴定籽粒抗性淀粉相关 QTL，并挖掘候选基因，以期解析抗性淀粉性状遗传机制提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料与田间设计

试验材料为 139 份西北早粳稻核心种质资源，由宁夏大学农学院宁夏优势特色作物现代分子育种重点实验室提供^[21]。于 2022 年和 2023 年种植于宁夏永宁县宁夏大学教学试验农场（106°15'E, 38°14'N），每份材料采用单株移栽的方式种植 2 行，每行 10 株。行长设定为 1.2 m，行距为 0.3 m，株距为 0.1 m，田间管理按照一般大田管理进行。成熟期收获种子，脱粒后干燥保存备用。

1.2 水稻籽粒抗性淀粉含量测定与数据分析

使用 Megazyme 抗性淀粉检测试剂盒测定 2022 年和 2023 年籽粒抗性淀粉含量，2021 年籽粒抗性淀粉含量由本实验室前期测定^[22]。使用 Excel 对试验数据进行整理分析，采用 IBM Statistics SPSS 27 软件对数据进行描述性统计量分析。利用 R 语言中的“lme4”计算水稻籽粒抗性淀粉含量性状的最佳线性无偏预测值（BLUP, best linear unbiased prediction）。

1.3 全基因组关联分析

用于全基因组关联分析的 SNP 标记物理图谱来自本课题组前期的重测序工作，根据最大缺失率 0.05，最小等位基因频率 0.05，哈迪温伯格平衡 $1E-3$ 对原始数据进行过滤，共获得 255501 个高质量 SNPs，该群体的连锁不平衡衰减区间为 50 kb，群体结构分析结果参考本实验室前期研究^[23]。使用 R 4.3.2 的 rMVP 包中 FarmCPU 模型对水稻籽粒抗性淀粉含量进行全基因组关联分析，将亲缘关系矩阵和主成分当作协变量加入模型进行校正，并绘制曼哈顿图和 Q-Q 图。

1.4 候选基因分析

根据关联分析结果，将显著性 SNP 标记的物理位置与水稻基因组数据库中序列的物理位置进行比对，以上下游各延伸 50 kb 作为候选区段，将间距在 50 kb 以内的 SNPs 视为一个显著关联 QTL 区域^[24]。利用国家水稻数据中心（<http://www.ricedata.cn>）以及 Rice Genome Browser 网站（<http://rice.uga.edu/cgi-bin/Gbrowse/rice>）查找候选区段内基因功能注释，并结合差异基因表达量筛选潜在候选基因。使用 Haploview4.1 软件进行单倍型分析，确定候选基因的优势单倍型。

2 结果与分析

2.1 水稻籽粒抗性淀粉含量表型分析

对 2021 年、2022 年和 2023 年 139 份水稻籽粒抗性淀粉含量表型数据进行统计分析。2021 年、2022 年和 2023 年籽粒抗性淀粉含量平均值分别为 0.83%、0.86%和 0.38%，变异范围为 0.03%~2.29%（表 1）。不同年份性状的变异系数较大，说明年份间材料表型差异明显，群体的整体表现有所不同。

表 1 水稻籽粒抗性淀粉含量数据统计分析

Table 1 Statistical analysis of rice grains resistant starch content data

年份	平均值(%)	标准差	变异范围(%)	变异系数(%)
Year	Average	SD	Range	CV
2021 ^[22]	0.83	0.19	0.33~2.29	22.89
2022	0.86	0.50	0.03~2.10	57.37
2023	0.38	0.32	0.04~1.85	89.64

2.2 水稻籽粒抗性淀粉含量全基因组关联分析

利用 FarmCPU 模型对 2021 年、2022 年、2023 年水稻籽粒抗性淀粉含量的表型值和 BLUP 值进行全基因组关联分析，当阈值为 $-\log_{10} P \geq 5.4$ 时，共检测到与籽粒抗性淀粉含量显著关联的 SNP 位点 57 个，表型

变异解释率为 0.05%~41.67% (图 1)。检测到 2 次及以上的 SNP 视为高可信度 SNP 位点, 在 4 次独立关联分析中, 有 5 个显著性 SNP 位点被重复检测到, 其中 8 号染色体上鉴定到 4 个 SNP 位点, 表型变异解释率为 7.25%~21.32%; 11 号染色体上鉴定到 1 个 SNP 位点, 表型变异解释率为 6.79%~14.06%。在不同环境关联分析中, 基因组间距在 50 kb 以内的 SNPs 视为一个单一 QTL 区域, 分别在 7 条染色体鉴定出 16 个 QTL, 其中 QTL 位点 *qRS-11-1* 在 2022 年和 BLUP 值 2 个环境中重复鉴定到, *qRS-8-8* 在 2021 年、2022 年、2023 年和 BLUP 值 4 个环境中重复鉴定到 (表 2)。

表 2 水稻籽粒抗性淀粉显著关联 QTL

Table 2 Significant QTL associated with resistant starch composition in rice grains

数量性状位点 QTL	染色体 Chr.	QTL 区间(bp) QTL region	表型变异率(%) PVE	环境 Environment
<i>qRS-1-1</i>	1	22279268 - 22379268	29.46	2023
<i>qRS-2-1</i>	2	11301848 - 11401848	4.41	2021
<i>qRS-7-1</i>	7	18365444 - 18465444	16.12	BLUP
<i>qRS-8-1</i>	8	8042781 - 8142781	9.23	2021
<i>qRS-8-2</i>	8	12582741 - 12683526	25.35	2021
<i>qRS-8-3</i>	8	12703350 - 12803350	19.01	2021
<i>qRS-8-4</i>	8	12994679 - 13094679	32.70	2023
<i>qRS-8-5</i>	8	14953184 - 15053184	41.67	2021
<i>qRS-8-6</i>	8	15285907 - 15391225	36.44	2021
<i>qRS-8-7</i>	8	15370517 - 15470517	26.98	2021
<i>qRS-8-8</i>	8	17442921 - 17545851	33.99	2021/2022/2023/BLUP
<i>qRS-8-9</i>	8	17547639 - 17647639	25.87	2023
<i>qRS-10-1</i>	10	4974570 - 5074573	0.07	2023
<i>qRS-10-2</i>	10	11288596 - 11388598	26.01	2023
<i>qRS-11-1</i>	11	27201439 - 27301439	14.06	2022/BLUP
<i>qRS-12-1</i>	12	11718078 - 11818078	33.55	2023

PVE 为在多个环境间检测的最高值

only the highest value of (phenotypic variance explained) PVE detected in multiple environment was showed

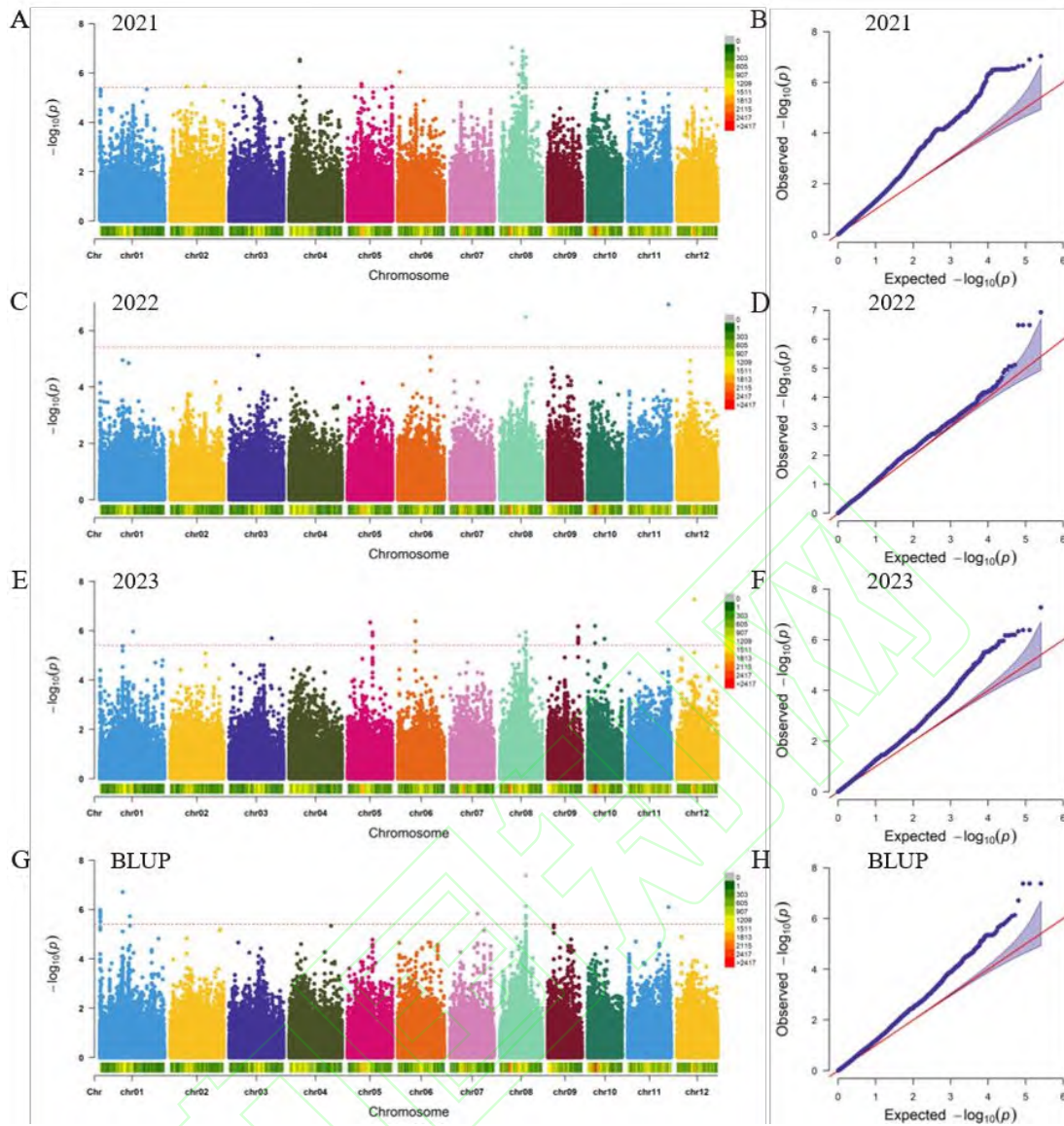
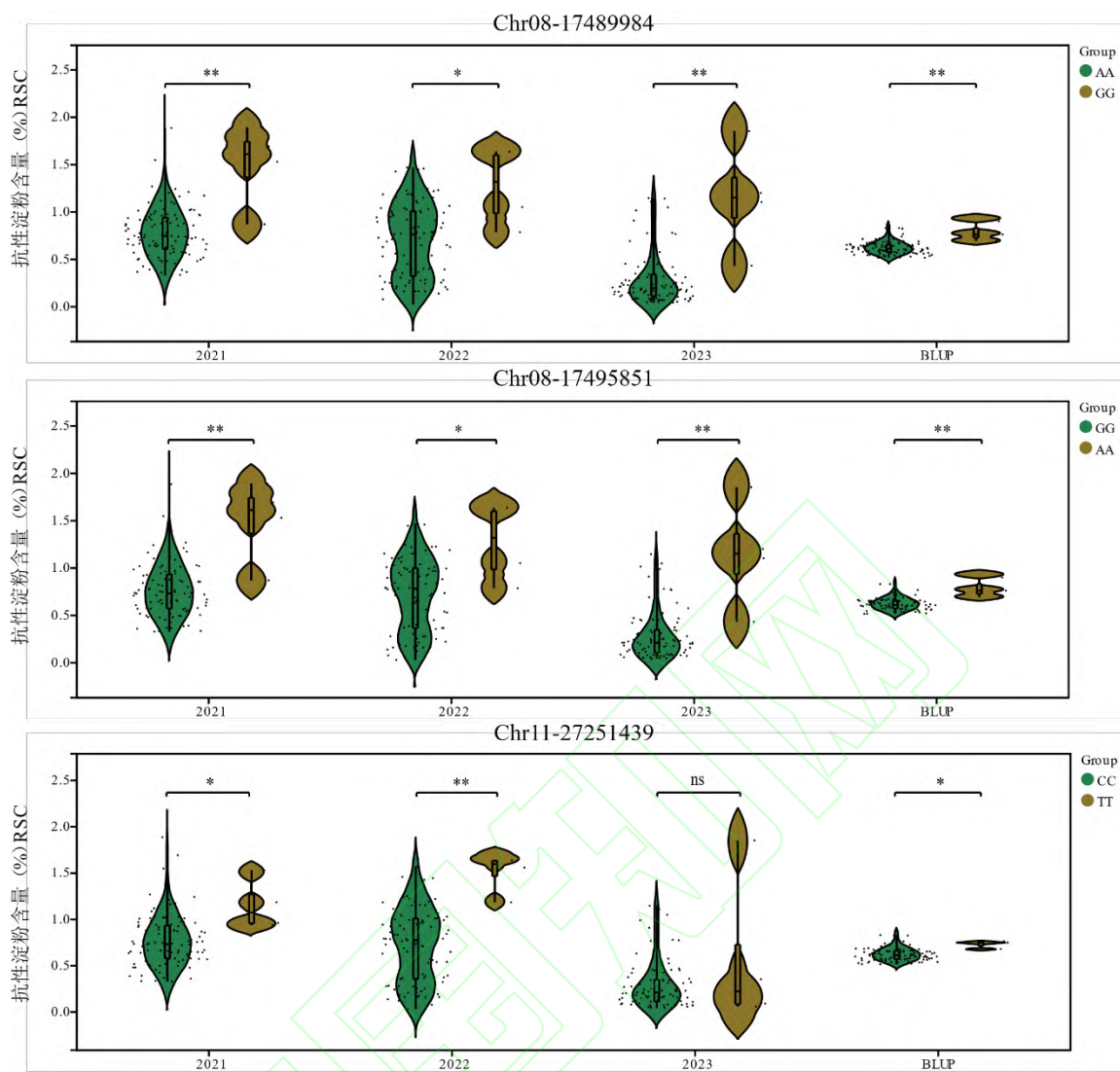


图 1 不同年份水稻籽粒抗性淀粉含量全基因组关联分析的曼哈顿图和 QQ 图

Fig. 1 Manhattan and Q-Q diagrams of resistant starch content in rice grains for three years

2.3 等位变异效应分析

通过对高可信度 SNP 位点进行单倍型分析发现, SNP chr08-17489984 碱基由 A 变为 G, 基因型 GG 可导致 RS 含量在 2021 年、2022 年、2023 年和 BLUP 环境下比基因型 AA 平均提高 0.863%、0.555%、0.957% 和 0.152%; SNP chr08-17495851 碱基由 G 变为 A, 基因型 AA 可导致 RS 含量在 2021 年、2022 年、2023 年和 BLUP 环境下比基因型 GG 平均提高 0.879%、0.539%、0.943%和 0.153%; SNP chr11-27251439 碱基由 C 变为 T, 基因型 TT 可导致 RS 含量在 2021 年、2022 年和 BLUP 环境下比基因型 CC 平均提高 0.342%、0.819%和 0.136% (图 2)。



RSC: 抗性淀粉含量; ns: 无显著差异; *, **分别表示在 0.05、0.01 水平上显著相关

RSC: resistant starch content; ns: not significant; *, ** indicate significant correlation at the levels of 0.05, 0.01, respectively

图 2 SNP 位点效应分析

Fig. 2 SNP loci effect analysis

2.4 水稻籽粒抗性淀粉含量候选基因筛选

利用 Rice Genome Browser 网站 (<http://rice.uga.edu/cgi-bin/gbrowse/rice>) 对重复鉴定到的 QTL 区域进行基因筛选, 共得到 31 个候选基因, 其中 13 个基因是具有功能注释信息 (表 3)。根据候选基因功能注释筛选出 5 个可能与籽粒抗性淀粉相关的候选基因, 定位于 8 号染色体上的基因 *LOC_Os08g28670*、*LOC_Os08g28680* 和 *LOC_Os08g28700* 分别编码 Bet v I 家族蛋白、泛素结合酶和含 dnaJ 结构域的蛋白; 定位于 11 号染色体上的基因 *LOC_Os11g44940* 和 *LOC_Os11g44950* 编码种子成熟蛋白 PM27 和糖基水解酶家族 3 蛋白。

表 3 水稻籽粒抗性淀粉含量候选基因

Table 3. Candidate genes for resistant starch composition in rice grains

基因 ID	染色体	物理位置(bp)	功能注释	基因名
Gene ID	Chr.	Physical position	Functional annotation	Gene name

LOC_Os08g28570	8	17451968~17456043	抗性蛋白	-
LOC_Os08g28600	8	17478892~17470308	抗性蛋白	-
LOC_Os08g28670	8	17511691~17510084	与致病相关的 Bet v I 家族蛋白	-
LOC_Os08g28680	8	17516101~17513006	泛素结合酶	<i>OsUBC5</i> ^[25]
LOC_Os08g28700	8	17540911~17538199	含 dnaJ 结构域的蛋白质	-
LOC_Os11g44940	11	27202904~27200303	种子成熟蛋白 PM27	<i>OsPM27</i> ^[26]
LOC_Os11g44950	11	27210578~27203545	糖苷水解酶家族 3 蛋白	<i>Tips-11-9</i> ^[27]
LOC_Os11g44960	11	27221855~27226087	NBS-LRR 抗病蛋白	-
LOC_Os11g44970	11	27234199~27237260	NBS-LRR 抗病蛋白	-
LOC_Os11g44990	11	27242070~27245161	含 NB-ARC 结构域的蛋白质	-
LOC_Os11g45050	11	27261093~27264194	NBS-LRR 抗病蛋白	-
LOC_Os11g45060	11	27268948~27273348	含 NB-ARC 结构域的蛋白质	-
LOC_Os11g45090	11	27282232~27285045	含 NB-ARC 结构域的蛋白质	-

-: 无基因号。 -: no gene accession number provided.

通过本实验室前期发表的转录组数据可知^[28]，上述 5 个候选基因中有 2 个基因的表达水平在高抗性淀粉粳稻品种 JTD 和低抗性淀粉粳稻品种宁粳 28 号 (NJ28) 籽粒灌浆中后期存在显著差异。*LOC_Os08g28670* 在籽粒灌浆第 10 d 和第 16 d 表达量呈降低趋势，与 NJ28 相比 JTD 中基因表达量显著降低；*LOC_Os11g44950* 在籽粒灌浆第 10 d 和第 16 d 表达量呈升高趋势，与 JTD 相比 NJ28 中基因表达量显著升高；在灌浆中后期，低含量种质 *LOC_Os11g44950* 基因表达量始终高于高含量种质（图 3）。

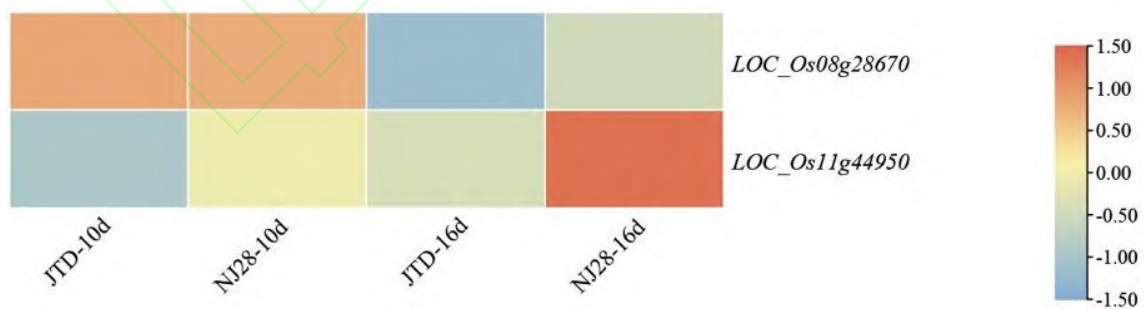


图 3 水稻籽粒抗性淀粉含量候选基因的表达水平热图

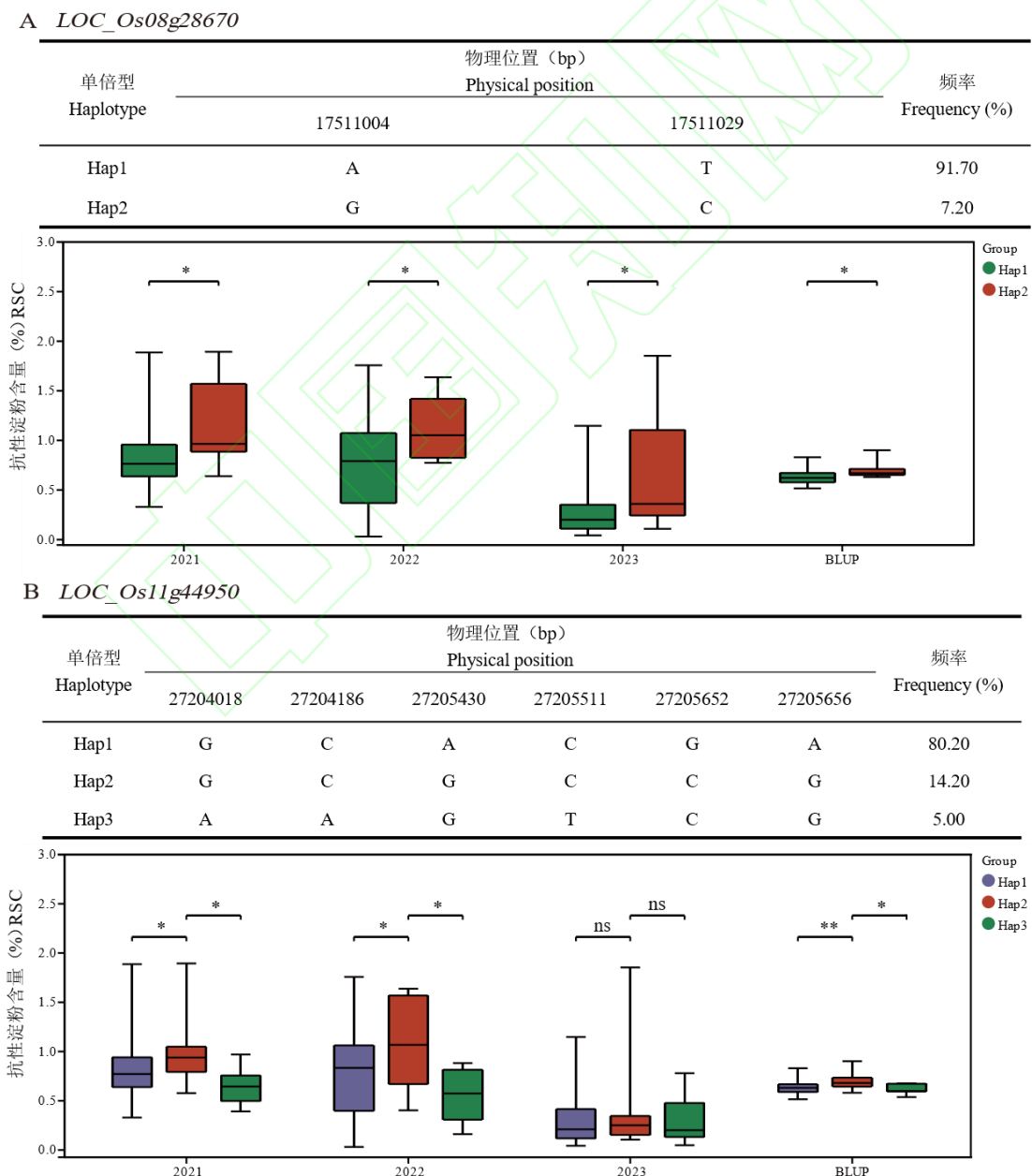
Fig. 3 Relative expression pattern of resistant starch composition candidate genes in rice grains

2.5 候选基因单倍型分析

对上述 2 个候选基因进行单倍型分析发现，*LOC_Os08g28670* 分为 Hap1 和 Hap2 两种单倍型，Hap2 在自然群体中占比 7.20%，且在 4 种环境下籽粒抗性淀粉含量显著优于 Hap1，为优势单倍型（图 4-A）。

LOC_Os11g44950 分为 Hap1、Hap2 和 Hap3 三种单倍型，Hap2 在自然群体中占比 14.20%，2021 年、2022 年和 BLUP 值环境下籽粒抗性淀粉含量显著优于 Hap1 和 Hap3，为优势单倍型（图 4-B）。因此，将 *LOC_Os08g28670* 和 *LOC_Os11g44950* 列为候选基因。

根据 SNP 注释分析，*LOC_Os08g28670* 外显子第 423 个碱基由 T 突变成 C，发生同义突变；第 448 个碱基由 A 突变成 G，导致编码氨基酸从苏氨酸变为丙氨酸。*LOC_Os11g44950* 外显子第 1030 个碱基由 A 突变成 G，导致编码氨基酸从丝氨酸变为甘氨酸；第 1034 个碱基由 G 突变成 C，导致编码氨基酸从甘氨酸变为丙氨酸；第 1175 个碱基由 C 突变成 T，导致编码氨基酸从丝氨酸变为亮氨酸；第 1256 个碱基由 A 突变成 G，导致编码氨基酸从天冬氨酸变为丝氨酸；第 1778 个碱基由 C 突变成 A，导致编码氨基酸从丙氨酸变为谷氨酸；第 1946 个碱基由 G 突变成 A，导致编码氨基酸从甘氨酸变为天冬氨酸。



A: *LOC_Os08g28670* 单倍型分析图; B: *LOC_Os11g44950* 单倍型分析图。*P<0.05, **P<0.01。RSC: 抗性淀粉含量; ns: 无显著差异

A: Haplotype analysis of *LOC_Os08g28670*; B: Haplotype analysis of *LOC_Os11g44950*. *P < 0.05, **P < 0.01. RSC: resistant starch content; ns: not significant

图 4 抗性淀粉含量相关候选基因单倍型分析

Fig. 4 Haplotype analysis of the candidate genes related to resistant starch content

3 讨论

3.1 表型特征分析

本研究通过对 139 份水稻籽粒抗性淀粉表型含量进行分析, 发现 3 个年份中群体籽粒抗性淀粉含量分布在 0.03%-2.30%之间(表 1)符合正态分布, 这与 Yang 等^[29]的研究结果一致。2021 年和 2022 年群体籽粒抗性淀粉含量的平均值为 0.81%和 0.86%, 两个年份间相差不大; 2023 年平均含量值降低, 仅为 0.38%, 推测是由于高温导致水稻籽粒灌浆受阻, 进而影响籽粒中淀粉等物质的合成积累^[30-31]。前人研究表明, 籽粒抗性淀粉含量通常由多基因控制, 是一个典型的数量性状, 同时种植环境以及基因型与环境互作同样会影响籽粒抗性淀粉含量^[32-33]。

3.2 定位结果与候选基因功能分析

本研究利用 FarmCPU 模型对水稻籽粒抗性淀粉含量进行全基因组关联分析, 在 3 年表型数据和 BLUP 值关联分析中共检测到 12 个显著性 QTL 位点, 其中 qRS-8-8 和 qRS-11-1 被重复检测到。位于 8 号染色体 qRS-8-8 位点的候选基因 *LOC_Os08g28670* 编码病程相关 (PR10, Pathogenesis-Related Protein 10) /Bet v1-like 蛋白家族, 该蛋白家族广泛存在于植物中, 在植物生长、生物合成、调控代谢以及抗逆等方面发挥重要作用^[34-36]。Morris 等^[37]研究发现 PR10/Bet v1 蛋白作为一般结合蛋白或者催化剂参与植物生物碱和酚类物质(包括类黄酮)的合成。Pühringer 等^[38]发现 PR10 蛋白在成熟果实中组成型表达, 并与增强 GUS 表达有关。陈捷胤等^[39]研究发现, PR10 基因的过量表达会导致转基因烟草和拟南芥表型发生变化。但是, 水稻 PR10 的 Bet V 结构域的功能很少被报道。位于 11 号染色体 qRS-11-1 位点的候选基因 *LOC_Os11g44950* 是一个与侧根发育相关的基因, 敲除突变体侧根数减少 18%^[27]。该基因编码糖苷水解酶家族 3(GH3, Glycoside Hydrolases 3) 蛋白, 该家族包含 β -葡萄糖苷酶、 β -木聚糖酶和 β -葡萄糖醛酸酶等多种酶, 参与植物糖类代谢、生长发育和抵抗逆境等^[40-41]。目前, 抗性淀粉的研究主要是利用 CRISPR/Cas9 技术对淀粉合成相关基因进行编辑创制高 RS 含量突变体^[42], *LOC_Os08g28670* 和 *LOC_Os11g44950* 需进一步验证在抗性淀粉合成过程中的作用, 本研究结果可为进一步探究水稻籽粒抗性淀粉合成分子调控机制和挖掘相关基因提供参考依据。

参考文献

[1] 胡时开, 胡培松. 功能稻米研究现状与展望. 中国水稻科学, 2021,35(4):311-325

Hu S K, Hu P S. Research progress and prospect of functional rice. Chinese Journal of Rice Science, 2021,35(4):311-325

-
- [2] Park M, Lee H, Kim H R, Kang M, Jeong D, Choi H, Hong J S, Park H. Resistant starch-enriched brown rice exhibits prebiotic properties and enhances gut health in obese mice. *Food Research International*, 2024,187:114417
- [3] Wang N, Zhang C, Li H, Wu J, Zhang D, Li Y, Yang L, Zhang N, Wang X. Structure properties of *Canna edulis* RS3 (double enzyme hydrolysis) and RS4 (OS-starch and cross-linked starch): Influence on fermentation products and human gut microbiota. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024,265(1):130700
- [4] Xiong K, Wang J, Kang T, Xu F, Ma A. Effects of resistant starch on glycaemic control: a systematic review and meta-analysis. *British Journal of Nutrition*, 2021,125(11):1260-1269
- [5] Sanders L M, Dicklin M R, Palacios O M, Maki C E, Wilcox M L, Maki K C. Effects of potato resistant starch intake on insulin sensitivity, related metabolic markers and appetite ratings in men and women at risk for type 2 diabetes: a pilot cross-over randomised controlled trial. *Journal of Human Nutrition and Dietetics*, 2021,34(1):94-105
- [6] Li H, Zhang L, Li J, Wu Q, Qian L, He J, Ni Y, Kovatcheva-Datchary P, Yuan R, Liu S, Shen L, Zhang M, Sheng B, Li P, Kang K, Wu L, Fang Q, Long X, Wang X, Li Y, Ye Y, Ye J, Bao Y, Zhao Y, Xu G, Liu X, Panagiotou G, Xu A, Jia W. Resistant starch intake facilitates weight loss in humans by reshaping the gut microbiota. *Nature Metabolism*, 2024,6(3):578-597
- [7] Ni Y, Qian L, Siliceo S L, Long X, Nychas E, Liu Y, Ismaiah M J, Leung H, Zhang L, Gao Q, Wu Q, Zhang Y, Jia X, Liu S, Yuan R, Zhou L, Wang X, Li Q, Zhao Y, El-Nezami H, Xu A, Xu G, Li H, Panagiotou G, Jia W. Resistant starch decreases intrahepatic triglycerides in patients with NAFLD via gut microbiome alterations. *Cell Metabolism*, 2023,35(9):1530-1547
- [8] Verma D K, Srivastav P P. Isolation, modification, and characterization of rice starch with emphasis on functional properties and industrial application: A review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2022,62(24):6577-6604
- [9] 方长云, 胡贤巧, 卢林, 段彬伍. 稻米抗性淀粉的研究进展. *核农学报*, 2015,29(3):513-520
- Fang C Y, Hu X Q, Lu L, Duan B W. Advances in study on rice resistant starch. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2015,29(3):513-520
- [10] 白建江, 张建明, 朴钟泽, 方军, 李刚变, 王亚, 杨瑞芳. 应用 CRISPR/Cas9 系统编辑水稻 *SBE3* 基因获得高抗性淀粉水稻新品系. *分子植物育种*, 2018,16(5):1510-1516
- Bai J J, Zhang J M, Piao Z Z, Fang J, Li G S, Wang Y, Yang R F. Obtain of new rice variety with high resistant starch based on the edition of rice *SBE3* gene by CRISPR/Cas9 System. *Molecular Plant Breeding*, 2018,16(5):1510-1516
- [11] Wang A, Jing Y, Cheng Q, Zhou H, Wang L, Gong W, Kou L, Liu G, Meng X, Chen M, Ma H, Shu X, Yu H, Wu D, Li J. Loss of function of *SSIIIa* and *SSIIIb* coordinately confers high RS content in cooked rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023,120(19):e2074345176
- [12] Huang L, Xiao Y, Zhao W, Rao Y, Shen H, Gu Z, Fan X, Li Q, Zhang C, Liu Q. Creating high-resistant starch rice by simultaneous editing of *SS3a* and *SS3b*. *Plant Biotechnology Journal*, 2024,22(4):787-789
- [13] Ying Y, Zhang Z, Tappiban P, Xu F, Deng G, Dai G, Bao J. Starch fine structure and functional properties during seed development in BEIIb active and deficient rice. *Carbohydrate Polymers*, 2022,292:119640
- [14] Ying Y, Xu F, Zhang Z, Tappiban P, Bao J. Dynamic change in starch biosynthetic enzymes complexes during grain-filling stages in BEIIb active and deficient rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022,23(18):10714
- [15] 张凤琴, 于雪然, 李玲, 王蕊, 李培富, 马天利. 基于高密度遗传图谱对水稻抗性淀粉 QTL 定位及分析. *植物遗传资源学报*, 2023,24(4):1075-1084

- Zhang F Q, Yu X R, Li L, Wang R, Li P F, Ma T L. Mapping and analysis of QTL of rice resistant starch based on high density genetic map. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023,24(4):1075-1084
- [16] 赵雪. 杂草稻抗性淀粉相关性状的 QTL 定位分析及不良农艺性状的分子改良. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022
- Zhao X. QTL Mapping analysis of resistant starch related traits and molecular improvement of undesirable agronomic traits in weedy rice. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2022
- [17] 林静, 张云辉, 张所兵, 陈海元, 朱晓妹, 唐伟杰, 方先文. 水稻地方品种高抗性淀粉含量 QTL 挖掘与定位. *江苏农业科学*, 2021,49(23):58-61
- Lin J, Zhang Y H, Zhang S B, Chen H Y, Zhu X M, Tang W J, Fang X W. Mining and mapping of QTLs for high-resistant starch content in rice landraces. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021,49(23):58-61
- [18] Praphasanobol P, Purnama P R, Junbuathong S, Chotechuen S, Moung-Ngam P, Kasettranon W, Paliyavuth C, Comai L, Pongpanich M, Buaboocha T, Chadchawan S. Genome-wide association study of starch properties in local thai rice. *Plants (Basel)*, 2023,12(18)
- [19] Selvaraj R, Singh A K, Singh V K, Abbai R, Habde S V, Singh U M, Kumar A. Superior haplotypes towards development of low glycemic index rice with preferred grain and cooking quality. *Scientific Reports*, 2021,11(1):10082
- [20] Singh N, Panda K K, Bhardwaj R, Krishnan S G, Bhowmick P K, Nagarajan M, Vinod K K, Ellur R K, Singh A K, Bollinedi H. Exploring the glycaemic impact and culinary qualities of rice through genome-wide association studies on starch composition and viscosity profiles. *Food Bioscience*, 2024,59:103919
- [21] 马伟, 孙志勇, 刘阳, 徐强, 杨小丽, 陈思怡, 李培富. 西北早粳稻核心种质资源蛋白质含量全基因组关联分析. *种子*, 2023,42(7):31-35, 49
- Ma W, Sun Z Y, Liu Y, Xu Q, Yang X L, Chen S Y, Li P F. Genome-wide association analysis of protein content of core germplasm resources of northwest early *Japonica Rice*. *Seed*, 2023,42(7):31-35, 49
- [22] 张风琴. 西北早粳稻高抗性淀粉种质的筛选与研究. 银川: 宁夏大学, 2023
- Zhang F Q. Screening and study of high-resistant starch varieties of early *Japonica Rice* in northwest china. Yinchuan: Ningxia University, 2023
- [23] 刘阳, 杜怀东, 孙志勇, 于雪然, 李培富. 水稻籽粒锌含量全基因组关联分析及候选基因筛选. *植物遗传资源学报*, 2024,25(9):1516-1523
- Liu Y, Du H D, Sun Z Y, Yu X R, Li P F. Genome-wide association analysis and candidate genes screening for Zn content in rice seeds. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024,25(9):1516-1523
- [24] Fang C, Ma Y, Wu S, Liu Z, Wang Z, Yang R, Hu G, Zhou Z, Yu H, Zhang M, Pan Y, Zhou G, Ren H, Du W, Yan H, Wang Y, Han D, Shen Y, Liu S, Liu T, Zhang J, Qin H, Yuan J, Yuan X, Kong F, Liu B, Li J, Zhang Z, Wang G, Zhu B, Tian Z. Genome-wide association studies dissect the genetic networks underlying agronomical traits in soybean. *Genome Biology*, 2017,18(1):161
- [25] E Z, Zhang Y, Li T, Wang L, Zhao H. Characterization of the ubiquitin-conjugating enzyme gene family in rice and evaluation of expression profiles under abiotic stresses and hormone Treatments. *PLoS ONE*, 2015,10(4):e0122621
- [26] Zhou Y, Zhou S, Wang L, Wu D, Cheng H, Du X, Mao D, Zhang C, Jiang X. *miR164c* and *miR168a* regulate seed vigor in rice. *Journal of Intergrative Plant Biology*, 2020,62(4):470-486
- [27] Wang F, Longkumer T, Catausan S C, Calumpang C, Tarun J A, Cattin-Ortola J, Ishizaki T, Pariasca T J, Rose T, Wissuwa M, Kretschmar T. Genome-wide association and gene validation studies for early root vigour to improve direct seeding of rice. *Plant Cell & Environment*, 2018,41(12):2731-2743
- [28] 王蕊, 张风琴, 田蕾, 罗成科, 李培富, 马天利. 不同水稻抗性淀粉含量差异的转录组学解析. *江西农业大学学报*, 2024,46(5):1109-1123

- Wang R, Zhang F Q, Tian L, Luo C K, Li P F, Ma T L. Transcriptome analysis of differences in resistant starch content in different rice cultivars. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2024,46(5):1109-1123
- [29] Yang C Z, Shu X L, Zhang L L, Wang X Y, Zhao H J, Ma C X, Wu D X. Starch properties of mutant rice high in resistant starch. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006,54(2):523-528
- [30] 杨德生, 黄见良, 彭少兵. 机收再生稻高产优质栽培技术研究进展. *中国稻米*, 2023,29(5):1-8
- Yang D S, Huang J L, Peng S B. Research progresses of mechanized rice ratooning technology for improving grain yield and quality. *China Rice*, 2023,29(5):1-8
- [31] 杨军, 章毅之, 贺浩华, 李迎春, 陈小荣, 边建民, 金国花, 李翔翔, 黄淑娥. 水稻高温热害的研究现状与进展. *应用生态学报*, 2020,31(8):2817-2830
- Yang J, Zhang Y Z, He H H, Li Y C, Chen X R, Bian J M, Jin G H, Li X X, Huang S E. Current status and research advances of high-temperature hazards in rice. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020,31(8):2817-2830
- [32] 张春龙, Channarong P, 张江丽, 于洋, 苏耀华, 杨米, 高亮, 普世皇, 李娟, 金寿林, 谭学林, 文建成. 稻米抗性淀粉含量及其环境稳定性分析. *中国农业科学*, 2019,52(17):2921-2928
- Zhang C L, Channarong P, Zhang J L, Yu Y, Su Y H, Yang M, Gao L, Pu S H, Li J, Jin S L, Tan X L, Wen J C. Evaluation of rice germplasm for grain resistant starch content and its environmental stability. *Scientia Agricultura Sinica*, 2019,52(17):2921-2928
- [33] 李霞, 蒋彦婕, 陶亚军, 李文奇, 王芳权, 陈智慧, 许扬, 王军, 范方军, 朱建平, Sreenivasulu N, 杨杰. 低升糖指数水稻研究进展. *中国水稻科学*, 2022,36(4):336-347
- Li X, Jiang Y J, Tao Y J, Li W Q, Wang F Q, Chen Z H, Xu Y, Wang J, Fan F J, Zhu J P, Sreenivasulu N, Yang J. Research progress of rice with low glycemic index. *Chinese Journal of Rice Science*, 2022,36(4):336-347
- [34] Li Z, Huang Q, Lin B, Guo B, Wang J, Huang C, Liao J, Zhuo K. CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis of a representative member of a novel PR10/Bet v1-like protein subfamily significantly reduces rice plant height and defense against *Meloidogyne graminicola*. *Phytopathology Research*, 2022,4(1):1-13
- [35] Lebel S, Schellenbaum P, Walter B, Maillot P. Characterisation of the *Vitis vinifera* PR10 multigene family. *BMC Plant Biology*, 2010,10:184
- [36] Fernandes H, Michalska K, Sikorski M, Jaskolski M. Structural and functional aspects of PR-10 proteins. *Febs Journal*, 2013,280(5):1169-1199
- [37] Morris J S, Caldo K, Liang S, Facchini P J. PR10/Bet v1-like proteins as novel contributors to plant biochemical diversity. *Chembiochem*, 2021,22(2):264-287
- [38] Pühringer H, Moll D, Hoffmann-Sommergruber K, Watillon B, Katinger H, Da Câmara Machado M L. The promoter of an apple *Ypr10* gene, encoding the major allergen *Mal d 1*, is stress- and pathogen-inducible. *Plant Science*, 2000,152(1):35-50
- [39] 陈捷胤. 棉花重要抗黄萎病相关基因的表达特性分析及 GhPR10 功能初步研究. 北京: 中国农业科学院, 2007
- Chen J Y. Expression analysis of cotton anti-Verticillium wilt related genes and preliminary functional research of GhPR10. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2007
- [40] Marchetti A, Orlando M, Bombardi L, Fusco S, Mangiagalli M, Lotti M. Evolutionary history and activity towards oligosaccharides and polysaccharides of GH3 glycosidases from an Antarctic marine bacterium. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024,275(1):133449
- [41] Cho E J, Nguyen Q A, Lee Y G, Song Y, Park B J, Bae H J. Enhanced biomass yield of and saccharification in transgenic tobacco over-expressing beta-glucosidase. *Biomolecules*, 2020, 10(5):806

[42] Wang A, Cheng Q, Li W, Kan M, Zhang Y, Meng X, Guo H, Jing Y, Chen M, Liu G, Wu D, Li J, Yu H. Creation of high-resistant starch rice through systematic editing of amylopectin biosynthetic genes in *rs4*. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(2):480-488

