环境胁迫与栽培技术对水稻品质形成的多维影响及分子调控研究进展

李兴沂[1,2]　肖素勤[1]　邵建韬[1,2]　陈　玲[1]　殷富有[1]　李金璐[1]
张建红[3]　邢佳鑫[1]　付惠仙[4]　程在全[1]　刘　丽[1]

（[1]云南省农业科学院生物技术与种质资源研究所，650205，云南昆明；[2]云南大学农学院，650504，云南昆明；[3]陆良县种子管理站，655699，云南曲靖；[4]会泽县农业技术推广中心，654200，云南曲靖）

摘　要　优质一直是水稻遗传育种研究的热点。环境因子对淀粉合成酶等品质相关基因表达有重要调控作用，进而影响稻米垩白度和食味值等品质指标；同时肥料施用和水分管理等栽培措施通过调控蛋白积累、淀粉合成及环境胁迫响应基因表达，从而影响稻米品质形成。从生理生化到分子水平，系统阐述了环境胁迫因子和关键栽培技术对水稻碾米品质、外观品质、蒸煮品质、食味品质和营养品质的多维影响及分子调控机理，为解析水稻感知环境胁迫的信号级联响应应分子调控网络研究提供参考。

关键词　水稻；环境胁迫；栽培技术；品质；分子机制

稻米品质鉴定与改良是水稻研究的重要内容，品质评价是其关键环节。稻米品质主要包括碾米品质、外观品质、蒸煮品质、食味品质及营养品质 5 个方面，其中碾米品质包括糙米率、精米率和整精米率；外观品质涉及粒型、垩白度、透明度和色泽等；蒸煮品质包含直链淀粉含量（amylose content，AC）、胶稠度（gel consistency，GC）及糊化温度等；食味品质为糯性、风味和适口性等；营养品质指稻米中所含有的对人体有益的成分，如蛋白质、功能淀粉、脂肪、维生素、膳食纤维以及人体必需的矿物营养元素等[1]。上述品质指标为稻米的理化和感官评价体系，稻米品质改良的核心是淀粉品质和蛋白质含量的协同优化。直链淀粉约占胚乳干重的 90%，其含量对蒸煮品质起决定性作用；储藏蛋白约占胚乳的 8%，其含量过高或过低均对稻米的烹饪口感产生负面影响[2-3]。稻米品质的形成受遗传背景、环境条件与栽培技术三者互作的复杂调控。然而，随着全球气候变暖，极端天气频发，优质水稻育种面临前所未有的挑战，传统育种往往陷入抗逆性提升与品质优化的权衡困境：水稻环境适应性增强的同时，常伴随垩白增加和食味劣变等品质下降问题。这一矛盾形成的原因在于对水稻如何感知环境胁迫信号，并协同调控下游品质形成网络的分子机制的系统性认识薄弱。温度、水分与光照是制约水稻籽粒灌浆的关键环境因子，对籽粒灌浆、碳氮代谢和淀粉合成有重要调控作用，进而影响水稻产量与品质。

目前，国内外已在水稻中鉴定出大量抗逆及品质相关基因，如耐旱基因 *HD-Zip transcription factor*（*OsTF1L*）、*Waxy*/*OsGBSSI* 等位变异等，但这些基因多聚焦于单一性状，且如何响应非生物胁迫及对下游品质的协同调控机理尚不清楚。值得注意的是，一类兼具胁迫响应与品质调控双重功能的基因，为突破抗逆与优质之间的拮抗瓶颈提供了关键分子切入点，该基因不仅参与非生物胁迫的信号转导及适应性调控，还直接或间接介导籽粒灌浆、淀粉合成和蛋白积累等品质形成过程。为此，本文从生理生化及分子层面厘清“环境－基因－品质”的网络关系，探讨关键栽培技术对水稻品质形成的补偿效应，为突破作物育种中抗逆与优质难以协同的瓶颈提供理论参考。

1　环境胁迫的分子级联响应及对品质的影响

水稻遭受高温、干旱和弱光等非生物胁迫时，会启动激素－酶防御分子级联响应，如脱落酸（ABA）激增触发抗氧化系统，协同促进渗透调节

作者简介：李兴沂，研究方向为作物分子育种，E-mail：lxyi_7094@126.com
刘丽为通信作者，主要从事作物分子育种研究，E-mail：liuliyaas@163.com
基金项目：云南省农业联合专项—重点项目（202301BD070001-149）；云南省种子种业联合实验室项目（202205AR070001-01）；云南省农业科学院科研预研项目（2025KYZX-09）；杨庆文专家工作站项目（202305AF150161）；云南省野生稻种种质资源圃建设项目（云农通告[2021]第 8 号）
收稿日期：2025-12-09；修回日期：2026-04-16；网络出版日期：2026-06-11

物积累，重塑细胞稳态，进而影响稻米品质；高温干旱等非生物胁迫通过抑制淀粉粒结合型淀粉合成酶/淀粉分支酶（granule-bound starch synthase/starch branching enzyme IIb，OsGBSSI/OsBEIIb）活性，阻遏 bZIP-NAC 转录因子（bZIP transcription factor-NAC transcription factor，OsbZIP-OsNAC）所介导的逆境信号传递，进而影响稻米品质，表现为垩白度增加、食味变劣。同时，氮肥施用与水分管理等栽培技术通过 DNA 甲基转移酶（methyltransferase 1，*OsMET1*）介导的 DNA 甲基化等表观遗传修饰，以及谷氨酸脱羧酶（glutamate decarboxylase 4，*OsGAD4*）代谢重编程，调控 ABA 积累，从而影响籽粒蛋白含量。这些环境胁迫级联响应网络能够协调渗透平衡、膜完整性及物质分配与运输，为抗逆与品质协同改良提供新机遇。

1.1 温度胁迫对品质的影响

温度是影响稻米品质的首要气候因子[4]，不同生育期水稻对温度胁迫的敏感性存在显著差异。营养生长阶段主要通过物质代谢与细胞膜稳定性适应高温；而生殖生长阶段对高温（＞35 ℃）尤为敏感，表现为灌浆期缩短、光合产物下降及垩白度增加，最终导致稻米品质劣变。低温（＜15 ℃）胁迫则主要在发芽期、苗期及孕穗期造成发育受阻，进而影响稻米品质。水稻品种及亚种间耐热性与耐冷性均存在显著差异。以高温响应为例，籼稻品种成恢 448 与 OM1723 的高温敏感性差异明显；同时籼稻与粳稻对温度的适应性存在明显分化[5]。

灌浆前期和中期是稻米品质形成的关键时期，特别是齐穗后 10~20 d 的温度对品质有重要决定作用[6]。该阶段高温胁迫可抑制多个合成途径中关键酶的活性，造成早花、花粉活性减弱、小穗育性和结实率下降等问题，同时还影响淀粉积累和垩白度[7]。但高温效应因处理时段而异：抽穗后 1~10 d 高温处理下，水稻淀粉含量和葡萄糖焦磷酸化酶（ADP-glucose pyrophosphorylase，AGPase）活性增强；而抽穗后 11~20 d 处理则呈相反趋势，这可能与水稻品种的耐热性差异或高温促进生殖生长有关[8]。灌浆期高温会加速籽粒灌浆速率，缩短灌浆进程，造成灌浆不充分，进而降低糙米率、精米率和整精米率[9]。李进波等[10]发现当灌浆期日均温超过 26 ℃时，垩白度显著上升。黄金杰等[11]比较了 222 份栽培稻的食味品质，发现高温胁迫下 AC 和米饭硬度下降，但米饭外观、口感、黏性和综合评分均明显增强。也有研究[12]表明灌浆期高温胁迫引起稻米凝胶稠度、峰值黏度和崩解值下降，糊化温度升高，上述不同结果可能是研究材料的遗传背景不同造成的，但需进一步验证。此外，高温胁迫还会影响矿物成分积累，如增加稻米中大量元素（Mg、K、P 和 S）及微量元素（Cu、Zn 和 Mo）的含量[8]。因此，高温胁迫对碾米品质、外观品质、蒸煮品质及营养品质均有影响。

高温胁迫加快代谢速率，增强线粒体电子传递链活性，使叶绿体、线粒体和质膜中的活性氧（reactive oxygen species，ROS）大量积累，进而造成膜氧化损伤与蛋白质变性；同时加速叶绿素降解，抑制光合关键酶核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶（ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase，Rubisco）活性，降低羧化效率，并抑制筛管 H^+-ATP 酶活性，削弱蔗糖运输，最终使光合速率下降、营养物质积累减少[7,13]。开花期高温抑制中心碳代谢与碳水化合物分配，导致粒重下降[14]。灌浆期高温改变直链与支链淀粉比例，降低淀粉结晶度，使得垩白度增加，食味品质下降；同时增强氮代谢，使得氨基酸及蛋白含量上升，但由于碳氮竞争与生物稀释效应导致粒重下降[15-16]。综上，高温胁迫抑制碳代谢、诱导淀粉结构异常及增强氮代谢等通路，造成水稻减产与品质劣变。

高温胁迫下，发育籽粒中 ABA 和茉莉酸激素信号通路、热休克蛋白、抗氧化剂和其他非生物胁迫蛋白相关基因差异表达，说明这些蛋白和途径在发育籽粒热胁迫响应中发挥重要调控作用[17]。将高温下这些基因的调控类型大致分为 4 种。第 1 种类型是蛋白与氧化稳态调控，通过分子伴侣系统直接修复高温下变性的淀粉合成酶，维持淀粉合成酶活性，防止胚乳垩白。如在高温胁迫下，Hsp101/FLO24 与淀粉生物合成种的关键酶（AGPL1、AGPL3 和 PHO1）发生物理互作，且热休克蛋白 OsHsp70cp-2/FLO11 与胚乳发育调节因子 OsHsp101/FLO24 互作，二者共同修复因高温失活的淀粉合成酶，维持其活性，进而调控水稻淀粉合成及胚乳发育[18-19]。同时，水稻分子伴侣 OsHsp70-2/FLO11 还与 OsHsp40-1 相互作用，协同调控 OsGBSSI 和 OsPPDKB 等淀粉合成酶的稳定性，缓解高温对淀粉合成的抑制作用，降低垩白度，并维持 AC，进而改善稻米品质[18]。SMG9 正调控籽粒大小，它也能够降低胚乳内的 ROS 积累并延缓细

胞程序性死亡，进而负调控稻米品质和耐热性[20]。FLR3 和 FLR14 通过缓解胚乳中热诱导的氧化应激来降低籽粒垩白[21]。*LOC_Os11g39670* 突变体中 *OsAGPS2b*、*OsAGPL1*、*OsAGPL4*、*OsSSIIa* 和 *OsBEIIb* 基因的表达水平在整个灌浆期显著下调。*CHALK-H* 是 *LOC_Os11g39670* 基因的等位突变体（第 6 外显子 A→T，Glu→Val），高温下其光合相关基因表达下调，导致胚乳淀粉粒松散形成垩白，过表达可恢复正常表型。另一等位突变体 *TSCD11*（第 8 外显子 G→A）同样编码叶绿体丝氨酸 tRNA 合成酶，但主要抑制植株生长（株高、穗长、结实率和千粒重显著降低）。二者表明该基因通过维持高温下叶绿体功能，协同调控耐热性、稻米品质与产量[22-23]。第 2 种类型是叶绿体蛋白降解，如定位于质膜的热损伤感受器 TT3.2，能够感知高温信号，而定位于细胞质囊泡的 E3 泛素连接酶 TT3.1 则能够降解受损的 TT3.2，解除其对叶绿体耐热途径的抑制，从而增强水稻的耐热性。高温下，过表达 *TT3.1* 或敲除 *TT3.2* 均可显著增产；常温下，*TT3.1* 维持基础粒型（*TT3.1* 突变体粒长和粒宽下降），但过表达并不额外改善粒型，其增产效应仅在高温下激活[24]。第 3 种类型是第二信使信号转导，如 *GS3*/*TT2* 是控制籽粒大小的主效 QTL，但其通过介导高温诱导的 Ca^{2+}信号，激活 CaM-SCT1 调控模块，抑制 *OsWR2* 表达，减少蜡质积累，从而负向调控水稻耐热性[25]。第 4 种类型是转录与代谢稳态调控，*QT12* 启动子与 NF-Ys 复合体协同作用，形成“双生锁”基因开关系统，控制高温信号从感知到下游代谢调控的传导过程，在 *QT12* 耐高温变异中，高温信号转导受抑制，从而维持蛋白和淀粉酶的稳定性，改善稻米品质[5]。*TTL1* 是在水稻驯化中被选择的负调控耐热性基因，*ttl1* 突变体在热胁迫下耐热负调控因子（WRKY10、TT2、SCT1）下调、正调控因子（NTL3、CNGC14、ZIP74）上调，从而增强苗期耐热性，同时籽粒长宽、千粒重和产量增加，且 *TTL1* 对其他耐热及粒型基因具有叠加效应[26]。

与高温胁迫类似，低温胁迫同样对水稻产量与品质有显著负向效应。温度胁迫可能引起细胞膜流动性降低，激活 Ca^{2+}通道和受体样激酶等膜相关蛋白，进而改变细胞内的 Ca^{2+}浓度和蛋白磷酸化，启动下游信号转导。温度胁迫下，细胞内 Ca^{2+}浓度升高，进而激活下游的钙依赖性蛋白激酶（calcium-dependent protein kinases，CPKs）和丝裂原活化蛋白激酶（mitogen-activated protein kinase，MAPK）级联[27]。低温与高温胁迫具有相似的早期信号转导机制，但二者在下游转录调控网络上存在显著差异，高温通过 HSFs 诱导热激蛋白等表达，而低温主要激活 ICE-CBF 冷响应通路。张锦文等[28]发现粳稻中 MYB 和 WRKY 转录因子、蛋白磷酸酶在低温胁迫下差异表达；同时低温胁迫响应与激素信号通路、MAPK 信号通路、甘油磷脂代谢通路密切相关。研究[29]表明 MAPK 信号广泛参与生长发育调控以响应环境胁迫，穗粒数负调控因子激活 OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6 级联反应，从而调控细胞分裂代谢，参与水稻穗部形态建成。低温胁迫促进 OsMAPK6 磷酸化，增强低温信号级联反应的核心转录因子 OsICE1（inducer of CBF expression 1）和理想株型蛋白 OsIPA1/OsSPL14（ideal plant architecture1/squamosa promoter binding protein-like 14）的稳定性，进而激活 *OsTPP1* 和 *OsCBFs* 等冷响应基因表达，形成 OsMAPK6-OsIPA1/OsICE1 低温信号级联响应，提高水稻耐冷性，其中，*OsMAPK6* 在调控水稻籽粒大小中发挥重要作用；*OsSPL14* 敲除会导致籽粒变大，但总淀粉和直链淀粉含量下降、蛋白质含量上升、淀粉颗粒形态异常、垩白加剧，过表达 *OsSPL14* 呈完全相反的表型[30-31]。*OsMAPK3* 与 *OsLEA9* 也能够协同增强粳稻的耐冷性，低温胁迫下，OsMAPK3 磷酸化 OsICE1，进而激活 *OsTPP1* 表达，增加海藻糖含量，从而调控 *OsAMY1a* 下调表达、抑制α-淀粉酶活性和淀粉降解，阻遏种子发芽，增强水稻耐冷性[32-33]。此外，低温诱导 *OsMYB30* 表达也有类似的效果[34]。*OsHox12* 与孕穗期耐冷基因 *CTB5*（*cold tolerance at the booting stage 5*）协同调控 ABA 受体基因 *PYL9* 表达，进而增强幼苗中 ABA 信号转导，减少 ROS 积累，提高水稻耐冷性，但其对产量、粒长和粒宽有负调控作用[35]。水稻植株感受到低温信号后 *miR396* 表达水平显著上调，*miR396* 的表达会下调 *OsGRF4*/*LGS1* 的转录本水平，而 *LGS1* 的 2 个碱基突变（LGS1 mRNA 第 487 至 488 位由“TC”变为“AA”）阻碍了 *miR396* 对 *LGS1* 转录本的下调，*LGS1* 促进灌浆速率，形成大胚乳，最终增加粒长、粒宽及粒重[36]。鉴于上述部分低温胁迫响应基因对水稻生育期、产量与品质均有负面效应，因此在应对环境胁迫的研究中，抗逆与优质的

协同面临更大挑战，需要通过精细调控或筛选有利等位基因来突破。

1.2 干旱胁迫对品质的调控

研究[37-38]表明短期轻度干旱[土壤水势为（−20±5）kPa]胁迫下，整精米率、峰值黏度和崩解值升高，垩白度和消减值降低，说明轻度干旱有利于提高稻米加工品质，而土壤水势长期≤−30 kPa则与之相反。灌浆期轻度干旱胁迫下，由于细胞分裂素（cytokinin，CTK）、生长素（indole acetic acid，IAA）和赤霉素（gibberellin，GA）在灌浆前期积累且活性增强，有利于籽粒灌浆，降低垩白度，改善稻米品质。

不同水分胁迫程度对稻米品质的影响存在显著差异，与水稻内源激素尤其是 CTK、1-氨基环丙烷-1-羧酸（1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid，ACC）、乙烯等含量水平以及淀粉合成酶的活性密切相关。干旱胁迫初期水稻 Rubisco 活性瞬时增强，随后其活性显著降低，叶片净光合速率随之下降。干旱胁迫对水稻叶片中糖代谢酶活性呈差异调控，一方面，干旱胁迫显著增强果糖-1,6-二磷酸醛缩酶（fructose-1,6-bisphosphate aldolase，FBA）活性，且胁迫越强，FBA 活性越高；另一方面，干旱胁迫导致蔗糖磷酸合成酶（sucrose phosphate synthase，SPS）和蔗糖合成酶（sucrose synthase，SuSase）活性降低，因此既保障能量供给又减少蔗糖合成[39]。研究[40]表明干旱胁迫引起水稻 ROS 和脯氨酸含量增加，超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）、过氧化物酶（peroxidase，POD）和抗坏血酸过氧化物酶（ascorbate peroxidase，APX）活性增强，而干旱敏感品种由于抗氧化酶活性提升有限、ROS 大量积累、膜脂过氧化导致损伤加重，进而影响籽粒灌浆，使结实率和千粒重显著下降，垩白度大幅增加，整精米率降低，外观和加工品质劣变。上述研究表明水分胁迫对水稻籽粒淀粉合成途径有重要调控作用，同时还影响糖代谢过程及脯氨酸、POD、SOD 等抗氧化物的含量与活性，因此水分胁迫是品质与抗逆协同调控的关键环境因子。

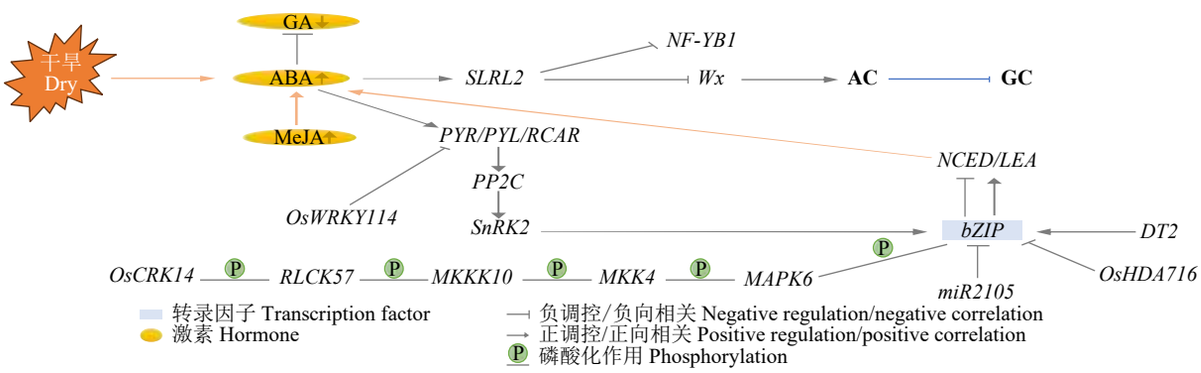
干旱胁迫调控激素含量水平，进而影响水稻生殖和发育。干旱胁迫下，ABA 含量大幅上升，如根系中增加 58~101 倍，叶片中增长 4~9 倍，在形态上关闭气孔，降低蒸腾，以调节细胞反应。ABA 处理能够诱导叶片衰老，从而促进养分向生殖器官转移，提高灌浆速率和粒重，抑制减产，但过量 ABA 处理对水稻产量和品质有负面效应[41-43]。同时干旱胁迫诱导花药中 ABA 合成基因上调表达，由于 ABA 对 GA 具有拮抗作用，因此 ABA 含量水平上升影响脂转运蛋白、β-酮酰还原酶和减数分裂丝氨酸蛋白酶等 GA 信号因子在花药中的表达，以修复干旱诱导的损伤。干旱胁迫下 IAA 显著降低，引起小穗花粉活力和繁殖力下降。干旱胁迫诱导水稻中茉莉酸甲酯（methyl jasmonate，MeJA）含量增加，雄蕊和花粉数量下降，过量 MeJA 还诱导 ABA 合成，协同造成产量损失[44]。在干旱胁迫诱导启动子元件 P_{SARK} 的作用下，CTK 合成限速酶异戊烯基转移酶（isopentenyl transferase，IPT）介导的转基因 P_{SARK}::IPT 水稻耐旱性显著增强，主要原因是干旱胁迫下 CTK 含量下降，激活水稻对 ABA 的响应，关闭气孔并抑制光合作用[45]。此外，干旱胁迫下水稻花药中的转化酶（acuolar invertase isoform2，INV2）、糖苷水解酶、6-磷酸果糖激酶和尿苷二磷酸半乳糖/尿苷二磷酸葡萄糖转运蛋白等编码基因下调表达[46]。综上，干旱胁迫抑制 GA 和 IAA 的合成及糖的供应，并提高花药中 ABA 和 ROS 含量水平，从而抑制花药发育，造成雄性不育及空秕率增加，产量和品质显著下降。

干旱胁迫通过激素通路调控淀粉合成，进而影响水稻品质。在种子发育中，水稻受干旱胁迫后 ABA 含量升高，诱导 AC 关键转录因子 DELLA 家族成员 *SLRL2* 基因表达，进而抑制 *Wx* 基因表达，AC 随之减少。*SLRL2* 对 *Wx* 基因表达的微调控包括直接与 *Wx* 启动子结合进而抑制其表达，或通过激活 *Wx* 基因表达以间接调控 NF-YB1-YC12-bHLH144 复合物形成，最终影响水稻品质[47]。9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶 *NCED2* 和 ABA 转运蛋白基因 *DG1* 突变，均能抑制 ABA 的合成和转运，进而引起 AC 增加，GC 显著下降。同时，*dg1* 突变体穗粒数减少，粒长和粒宽增大，垩白度上升，淀粉品质劣变[48]。

干旱胁迫被细胞膜上的受体识别后激活胞内信号网络。其中，MAPK 级联通路为高度保守的信号传递网络，能够将胞外环境刺激信号转化为胞内信号并向下游传递。MAPK 级联家族包含 MAPK 激酶的激酶（MAP kinase kinase kinase，MKKK）、MAPK 激酶（mitogen-activated protein kinase kinase，MAPKK）和 MAPK 3 种激酶[49]。OsMAPKK3/4/5 为上游 MAPKK 激酶，在级联信

号中激活耐旱正调控因子 OsMAPK5，随后 OsMAPK3/4/5-OsMAPK5 介导 MAKP 信号通路调控 *OsWRKY72* 靶向，并激活启动子中的 W-box 基序，促进 IAA 应答因子 OsARF6 表达，从而调控生长素转运载体 *OsAUX3* 表达，诱导 IAA 响应，粒长和粒重增加。可见，OsMAPK5-OsWRKY72-OsARF6 模块可以通过调节 IAA 含量控制水稻粒型和粒重[50]。*OsERF101* 过表达植株中 ABA 响应基因 *RD22*、*LEA3* 和 *PODs* 均上调表达，结实率高于野生型，说明干旱胁迫通过 ABA 通路影响花粉发育和授精，进而影响粒型[51]。此外，干旱胁迫调控基因还有 *OsLEA3*、*OsAPX2*、*OsNAC1*、*OsDREB2A*、*OsDREB1C*、*OsZIP23*、*OsP5CS*、*OsAHL1* 和 *OsCATA* 等[52]。总体而言，水分胁迫下相关调控基因和转录因子形成 ABA 和 IAA 级联信号分子网络，进而影响水稻产量和品质。

干旱胁迫下水稻感知信号分子激活胞内信号网络，进一步激活耐旱转录因子表达，缓解环境胁迫伤害（图 1）。玉米泛素启动子诱导水稻胞质 ABA 受体吡喃菌素抗性基因家族 *OsPYL/RCAR5* 组成型表达，正调控非生物胁迫响应基因表达。在未胁迫条件下，也能够诱导胁迫响应基因表达，提高水稻干旱胁迫的耐受性[53-54]。干旱胁迫下，水稻 ABA 含量显著增加，其受体蛋白结合形成 PYR/PYLs/RCARs（pyrabactin resistance/pyr1-like/regulatory components of ABA receptor）复合体，抑制蛋白磷酸酶（protein phosphatase 2C，PP2C）的活性，并激活蔗糖非依赖型蛋白激酶（sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 2，SnRK2），进而磷酸化钾离子通道蛋白（potassium channel gene 1，KAT1）及慢型阴离子通道蛋白（slow anion channel-associated 1，SLAC1 和 slow anion channel-associated homolog 3，SLAH3）调控关闭气孔，减少蒸腾；此外，过表达组成型胁迫响应基因表达，显著提高了干旱耐受性但生长变迟缓[55]。耐旱基因 *PYL10* 过表达植株中，转录因子 DREB1F 和 MYB3R2、渗透调节酶（tripeptidyl peptidase 1，TPP1）等显著高于野生型，ABA 积累增加，水分利用效率增强，有效减少叶片水分流失[56]。WRKY 也是干旱胁迫响应的重要基因家族，与 MAPK 家族互作调节幼穗 IAA 含量，同时受 ABA 诱导表达响应干旱胁迫。水稻中 *OsWRKY11* 异位表达使干旱耐受性显著增强，同时诱导干旱响应基因组成型表达；*OsWRKY97* 受各种非生物胁迫和 ABA 诱导，呈组成型表达[57-58]。就 bZIP 转录因子而言，miR2105 靶向切割 *OsbZIP86* mRNA，进而调控 *OsbZIP86* 的转录水平，*OsbZIP86* 的表达量在正常条件下对水稻生长发育和产量无显著影响，但与干旱胁迫耐受性呈正相关关系。干旱胁迫下 SnRK2 蛋白激酶通过磷酸化作用调控 OsbZIP86 表达，从而增强其对 ABA 限速酶 *OsNCED3* 的转录激活，促进干旱胁迫响应[59]。SnRK2 蛋白激酶的磷酸化状态 SAPK2 是 ABA 通路的正调控因子，OsbZIP23 被 SAPK2 磷酸化激活，而抑制蛋白磷酸酶 2C 型 49（OsPP2C49）又抑制 OsbZIP23 转录，表明 bZIP 转录因子与这 2 种酶互作调控水稻 ABA 信号通路和抗旱性[60]。干旱胁迫下，定位于质膜的富含半胱氨酸受体激酶 OsCRK14，磷酸化胞质激酶 OsRLCK57，启动 MAPK 级联（OsMKKK10-OsMKK4-OsMPK6），OsMPK6 进一步磷酸化 ABA 响应转录因子 OsbZIP66，增强其稳定性并激活抗旱基因表达[61]。OsbZIP46 与 ABRE 元件结合，共同调控 ABA 和



斜体代表基因，加粗代表性状。
Genes are italicized, and traits are bolded.

图 1　水稻响应干旱胁迫的关键基因调控网络

Fig.1　The key gene regulatory network of rice in response to drought stress

IAA 信号通路响应干旱胁迫[62]，OsHDA716 与 OsPUB75 协同促进去乙酰化的 OsbZIP46 泛素化与降解，负调控耐旱性[63]。这些研究表明耐旱转录因子通过调控 ABA 和 IAA 信号通路响应胁迫，其中 ABA 受体是水稻响应干旱并缓解环境胁迫的关键因子，为利用栽培技术调控水稻品质的重要靶标。

此外，还有对高温和干旱进行协同调节的基因，如 *OsLEA1b* 作为水稻灌浆期的热应激反应基因，其敲除突变体在高温下表现出严重的稻米品质劣化，胚乳半透明且垩白率达 95%，复粒淀粉形态异常，胶稠度下降，总淀粉、直链淀粉、蛋白质和脂质含量均显著降低，同时短链淀粉（聚合度 6-13）比例减少，而中长链淀粉（聚合度 14-48）比例增加；高温会进一步加剧这些品质缺陷。在干旱胁迫下，*oslea1b* 突变体存活率显著下降，ROS 水平升高，且 PEG 和 NaCl 处理使其根与地上部生长受抑更为明显，表明 *OsLEA1b* 通过维持胚乳淀粉正常合成与积累，在高温和干旱双重逆境下正向调控稻米的外观、蒸煮食味及营养品质[64]。*GSA1* 通过重塑水稻类黄酮代谢谱，间接调节 IAA 的极性运输及其相关基因的表达水平，从而改变细胞的增殖与扩展能力，实现对籽粒粒型的正向调控。同时，过表达 *GSA1* 不仅能显著增大籽粒、提高粒重，还可协同增强水稻对高温、干旱等多种逆境胁迫的耐受性[65]。*OsPP2C49* 是调控水稻对干旱和高温适应性的负调控因子，过表达 *OsPP2C49* 导致 ABA 敏感性降低，株高和穗长增加，粒长、粒宽、粒重和单株产量增加，敲除突变体 *ospp2c49* 中观察到相反表型，*OsPP2C49* 在抗逆和品质方面表现出拮抗作用[66-67]。这些发现揭示了作物在资源分配上的复杂权衡，也为未来培育“逆境稳产、优质协同”的水稻品种提供了多元化的分子靶点。

1.3 光照强度对品质的影响

光照强度是影响水稻产量与品质形成的关键环境因子之一。在我国南方稻区，水稻灌浆结实期常遭遇连续阴雨寡照，严重影响籽粒灌浆过程，目前弱光胁迫已成为制约优质稻生产的重要非生物胁迫因素[68-69]。弱光使碳氮代谢酶活性降低，进而影响籽粒中的淀粉积累与蛋白质含量，垩白度和蛋白质含量增加，直链淀粉含量、峰值黏度和崩解值显著降低，稻米品质劣变[70-71]。

光照强度对水稻品质影响的研究主要集中于生理生化特性，对分子机制研究相对较少。弱光胁迫下突变体 *osmgd2* 光合作用减弱，穗粒数减少 43.8%，千粒重增加 6.3%，产量显著降低，糊化特性下降，亚油酸含量降低 26.6%，而野生型 *OsMGD* 有较强的弱光胁迫耐受性[72-73]。过表达 *OsMGD1* 植株在弱光和高光照条件下均表现出更强的光合能力，生物产量、籽粒产量及膜脂不饱和脂肪酸的比例均显著升高；但在弱光胁迫下过表达 *OsMGD1*，植株叶绿素含量增加，光捕获能力增强，从而提高光合效率，而在高光照条件下，过表达植株中叶黄素循环中脱环氧化状态更高，从而提供充足光保护作用，减少光氧化损伤，提高电子传递速率[74]。此外，*RGA1/D1* 在弱光应答和碳代谢中发挥正调控作用，其功能缺失使稻米外观品质显著改善，垩白度下降，食用和烹饪品质无显著差异，但可能引起 ABA 积累进而抑制种子萌发与早期发育[75-76]。*HPY1* 通过上调 *Rubisco* 小亚基基因（*RbcS2/3/4*）提升叶片碳固定能力，同时激活颖壳发育关键基因 *CCP1* 和 *FLO2*，促进籽粒灌浆、增大籽粒[77]，有望在强光条件下减少垩白发生率，从而正向调控稻米外观品质。

目前，在水稻中鉴定出与温度、干旱及光逆境响应相关的基因如表 1 所示，涵盖编码产物、调控方式与逆境类别、调控功能及对品质性状的影响。这些基因在同一逆境中存在正、负调控因子的协同与拮抗，如 *QT12* 和 *DG1* 基因在调控抗逆性的同时，对粒型、垩白度、淀粉含量及营养组分等品质性状均有显著效应，说明抗逆与品质之间存在复杂的调控网络，这些协同与拮抗基因为深入解析“环境－基因－品质”互作调控网络及分子育种提供了重要靶点。

2 栽培技术调控水稻品质形成的生理基础

水稻生育期主要分为发芽期、幼苗期、分蘖期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆成熟期 8 个阶段，其中前 4 个时期为营养生长阶段，后 4 个时期主要为生殖生长阶段。在水稻栽培中，精准控水为施肥、晒田创造基础条件，科学施肥需结合水分管理提高养分吸收效率，因此在营养生长阶段和生殖生长时期，精准控水和科学施肥对水稻产量和品质有决定作用。

2.1 水分管理对水稻品质的调控研究

水分是水稻生长之基，且不同生育期对水分的需求存在显著差异，因此精准控水需根据其生长阶

表 1　水稻逆境调控基因及其对品质性状的影响

Table 1　Rice stress regulated genes and their effects on rice quality traits

基因 Gene	编码产物 Coding product	调控类型 Regulation type	调控功能 Function	品质性状 Quality trait
Hsp101/FLO24[18-19]	ATP 酶	正调控耐热性	维持淀粉合成酶活性	垩白度，AC
OsHsp70-2/FLO11，*OsHsp40-1*[5]	热激蛋白	正调控耐热性	调控淀粉合成	垩白度
SMG9[20]	春化不敏感蛋白	负调控耐热性	降低 ROS 积累和细胞程序死亡	粒型
FLR3，*FLR14*[21]	受体样激酶	正调控耐热性	缓解氧化应激	垩白度
CHALK-H[22]	丝氨酸 tRNA 合成酶	正调控耐热性		垩白度
TT3.1[24]	RING 锌指蛋白	正调控耐热性	减少细胞损伤	粒型
GS3/TT2[25]	异三聚体 G 蛋白γ亚基	负调控耐热性	调控籽粒灌浆与粒型	粒型
QT12[5]	Sec61 转运蛋白β亚基	负调控耐热性	垩白形成	垩白度，营养成分
TTL1[26]	转录激活因子	负调控耐热性	调控热响应基因表达	粒型
OsMAPK6[30]，*OsMAPK3*[32]	丝裂原活化蛋白激酶	正调控耐冷性	激活冷响应基因表达	粒型，垩白度
OsIPA1/OsSPL14[31]	Squamosa 启动子结合蛋白	正调控耐冷性	激活冷响应基因表达	AC，蛋白质含量，垩白
OsLEA9[32]	胚胎发生晚期蛋白	正调控耐冷性	维持细胞膜结构和蛋白稳定性	/
OsTPP1[33]	海藻糖-6-磷酸磷酸酶	正调控耐冷性	维持细胞渗透平衡	淀粉含量
CTB5[35]	亮氨酸拉链蛋白	正调控耐冷性	促进生殖发育	粒型
SLRL2[47]	GRAS 家族转录因子	正调控耐旱性	调控籽粒灌浆	AC
NCED2[48]	9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶	正调控耐旱性	提高内源 ABA 水平	AC，GC
DG1[48]	ABA 转运蛋白	正调控耐旱性	调控 ABA 信号分布	AC，GC，粒型
OsARF6[50]	IAA 响应因子	正调控耐旱性	激活干旱响应基因表达， 调控叶夹角与粒型	粒型
OsERF101[51]	乙烯应答元件结合蛋白	正调控耐旱性	激活干旱胁迫响应基因表达	粒型
OsbZIP66[61]	TRAB1	正调控耐旱性	激活 ABA 响应基因表达	/
OsHDA716[63]	组蛋白去乙酰化酶 716	负调控耐旱性	抑制干旱响应基因表达	/
OsMGD2[72]	单半乳糖二酰甘油合酶 2	调控耐弱光	维持类囊体膜稳定性	糊化特性
OsMGD1[74]	单半乳糖二酰甘油合酶 1	调控耐弱光	提高光合效率	粒型
RGA1/D1[75]	抗病蛋白 RGA1	正调控耐弱光	增强弱光耐受性	垩白度

段的生理特点动态调整，以创造适宜环境，协调营养供给，确保水稻优质与高产协同发展。

2.1.1　营养生长阶段浅水促蘖和适时晒田对品质的影响　分蘖数直接影响有效穗数，因此对水稻产量的形成具有重要影响。水稻分蘖由腋分生组织（axillary meristem，AM）起始和发育及分蘖芽生长等分子网络协同调控[78]。此外，环境因子和内源激素水平对水稻分蘖也有重要调节作用。

分蘖期为水稻水分需求敏感时期，此时缺水引发系列生理反应，阻碍物质运输和能量传递，分蘖显著减少。因此，水稻分蘖前期需满足根系发达、分蘖节位低以及高温、强光和氧气充足等环境条件以促进分蘖。水层过深可能抑制水稻分蘖或延迟分蘖，形成高位分蘖；水层过浅造成分蘖过多，消耗养分，形成大量无效分蘖[79]。此外，稻田长时间处于淹水状态，根系呼吸作用减弱，并且多呈横向生长，不利于扎深根，根系活力降低，最终导致营养吸收能力下降；而浅水层则有利于提高土壤温度，增加氧气供应，增强根系活力，促进分蘖芽萌发和生长[80]。

研究[81]表明激素对水稻分蘖有重要调控作用，其中 CTK 和 IAA 的调控作用最显著。CTK 在分蘖芽的萌发和生长中均起关键作用，而 IAA 则调控分蘖芽的顶端优势进而影响分蘖数。IAA 下调 CTK 合成基因 *OsIPT* 表达，从而减少 CTK 合成，因此 IAA 和 CTK 协同调控水稻分蘖[81]。独脚金内酯（strigolactones，SLs）是调控分蘖的激素，对株型有重要决定作用。多蘖矮秆基因 *DWARF53* 为 SL 信号的抑制因子，在 SL 信号诱导下，DWARF53 蛋白能够与 SL 信号感知因子 DWARF14 和 DWARF3[SCF（SKP1-CUL1-F-box protein-Ubiquitin ligase）E3 泛素连接酶复合体的 F-box 元件]结合形成复合体，泛素化 DWARF53 蛋白，后被 26S 蛋白酶体识别并降解，解除 DWARF53 蛋白对 SL 下游响应因子的抑制作用，抑制分蘖芽的伸长生长，从而调控水稻株型[82-83]。因此，环境、基因型和发育过程均影响水稻分蘖，国内外对水稻分蘖的分子调控机理开展了大量研究，但目前关于浅水环境或水

层变化如何响应激素及分子信号的机理尚不清楚，推测分蘖形成的部位可能存在感知或接收氧气信号，进而诱导分蘖芽形成的响应机制。

水稻分蘖后期宜适当晒田控蘖。当分蘖数达到目标有效穗数 75%时控水晒田，能够促进根系生长，控制无效分蘖，优化群体结构，有助于水稻生长健壮，显著增加穗粒数和粒重[84-85]。同时，晒田能够增加土壤通透性和含氧量，促进有机质的快速分解，促使根部下扎，增强根部的吸收能力及倒伏抗性[86-87]。

晒田能够促进 ABA 的产生，减少高节位的无效分蘖，进而提高水稻产量[88]。在中度和重度干旱下，水稻幼穗中的 ABA 含量均显著增加，且重度干旱下的增幅大于中度干旱；中度干旱下，水稻幼穗中的油菜素内酯（brassinosteroids，BR）含量也显著上升。中度干旱一方面可以通过调控水稻幼穗中 ABA 和 BR 积累，影响减数分裂过程，协同抑制小穗变性；另一方面有利于水稻籽粒灌浆，增加粒重，如调控籽粒淀粉合成酶 SuSase、AGPase、可溶性淀粉合成酶（soluble starch synthase，SSS）、颗粒结合型淀粉合成酶（granule-bound starch synthase，GBSS）和淀粉分支酶（starch branching enzyme，SBE）的活性，并促进 SuS2、SuS3、SuS4、AGPS2b、AGPL1、AGPL2、SSSIIb、SSSIIc、GBSSI、GBSSII、SBEI 和 SBEIIb 的上调表达，从而在转录水平调控籽粒灌浆[89-90]。上述研究表明，适度晒田不仅创造了适宜的干旱环境，还能够诱导激素及淀粉合成相关基因表达，进而影响水稻的外观品质、蒸煮品质和食味品质。

2.1.2 *生殖生长时期精准控水与品质的关系* 生殖生长时期精准控水有利于改善稻米品质，增加糙米率，降低垩白度，其中对垩白度的影响最为显著[91-92]。不同灌溉方式对稻米蛋白质含量和 AC 的影响因品种而异，而干湿交替灌溉是精准控水的最佳措施。

水稻全生育期进行干湿交替灌溉，其地上部分的生物量、干物质量、叶绿素含量、光合速率和灌浆速率均较常规灌溉高[93]。干湿交替灌溉能够显著降低水稻中砷（As）和镉（Cd）积累，减少 CH_4 排放，因此环境效益显著，同时干湿交替灌溉还有利于促进养分向籽粒的转移，从而增加粒重，提高品质[94-95]。轻度干湿交替灌溉后，水稻根系分泌物中有机酸含量明显增加，而重度干湿交替灌溉下显著降低，有机酸含量变化能够调控根系活性，进而影响水稻产量与品质[96]。在施氮量一致的条件下，与传统水层灌溉相比，干湿交替灌溉的优势主要体现在叶片生理方面，叶绿素含量与净光合速率显著提升，SOD、过氧化氢酶（catalase，CAT）、硝酸还原酶（nitrate reductase，NR）、谷氨酰胺合成酶（glutamine synthetase，GS）和谷氨酸合成酶（glutamate synthase，GOGAT）活性显著增强，POD 及内肽酶活性显著降低，丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量显著下降；在根系中，氮代谢关键酶活性显著提高；在产量与氮效率方面，水稻产量、氮素转运量与转运率及氮肥吸收利用率均显著增加[97]。此外，干湿交替灌溉还影响稻米香味，在分蘖期、孕穗期和灌浆期，干湿交替灌溉能够显著提高籽粒香气物质 2-乙酰-1-吡咯啉（2-AP）的含量[98]。

拔节期和孕穗期是水稻产量和品质形成的关键阶段，这 2 个时期需水量大，水分亏缺直接导致产量因子穗粒数及粒重降低[99]。开花期干旱胁迫影响水稻多个生理性状和产量[100]。减数分裂期，干旱胁迫不可逆地影响水稻花药中的转化酶活性，导致花粉无法将蔗糖转化为己糖，进而造成淀粉积累受阻。同时，干旱胁迫还影响花药的性质和结构，如减数分裂细胞变性、小孢子定向障碍、中间层扩张和空泡化绒毡形成，从而导致不育[46]。然而，在开花期轻度干旱胁迫，可提高水稻千粒重并增加产量；在灌浆期轻度干旱胁迫，则能显著提升穗粒数、结实率和千粒重，进而实现产量增长，这表明开花期与灌浆期的适度水分亏缺具有节水增产效应[38]。综上所述，分蘖期干湿适宜可促进有效分蘖，灌浆期轻度干旱胁迫能够提高千粒重与结实率；而拔节、孕穗、开花期干旱胁迫可能损伤花药导致不育，但轻度胁迫有助于增产，因此水稻栽培中需精准调控水分时序，以提高水稻产量和品质。

2.2 科学施肥对水稻品质的调控作用

水稻科学施肥的关键在于依据生育期需肥规律、土壤供肥能力及目标产量进行科学配比与调控，其中测土配方是关键，原则上“前促中控后保”，避免前期旺长、后期早衰。

水稻施肥按生育期分为基肥、蘖肥、穗肥（促花肥和保花肥）和抽穗肥（粒肥）。氮肥运筹处理中，基蘖肥对水稻吸收总氮量的贡献较小，穗肥的贡献最大；基蘖肥与穗肥比例为 6∶4 或 7∶3 时，水稻产量及品质效益最佳[101-102]。由于氮是氨基酸、

叶绿素和核酸的合成原料，磷是 ATP、NADPH 和磷脂的组成成分，基肥和蘖肥施用氮和磷能够加速根系 ATP 合成，增加 CTK 含量及调控 Rubisco 合成，进而促进水稻分蘖及能量代谢。钾肥能够激活 NR 并调节叶片气孔开闭，提高光合效率，且钾肥对氮肥有一定的补偿效应。适当增施钾量能够补偿施氮不足引起的水稻植株矮小，但钾素营养对叶片颜色的调控存在滞后性，因此前期缺氮可能影响叶片颜色进而氧化损伤叶绿体[103]。水稻氮素亏缺可以根据顶 3 和顶 4 叶的叶色差进行判断，当顶 3 叶叶色的 SPAD 值等于顶 4 叶时，叶片含氮率约为 2.7%（粳稻）和 2.5%（籼稻），此时碳氮代谢平衡，有利于大穗形成，无需追施穗肥；若顶 3 叶叶色＞顶 4 叶，养分不足，分蘖停止；当顶 4 叶叶色＞顶 3 叶，代表植株氮素水平过高。该判断标准不受品种和生育时期的影响，不依赖 SPAD 仪也能够简单地通过叶色深浅确定氮素盈亏，因而广泛用于水稻施肥管理中[104]。

氮肥施用对品质的影响十分复杂，包括碾米品质、外观品质、蒸煮品质、食味品质、营养品质及蛋白组分等。随着施氮水平的提高，糙米率、垩白度和蛋白质含量增加，整精米率下降，精米率、AC 和凝胶稠度无显著变化[105]。但也有研究[106]显示，随着施氮量增加，水稻产量和品质难以协调，呈此消彼长的关系。基于 SPAD 测定阈值的动态施氮策略能够在一定程度上改善水稻产量与品质之间的矛盾，实现二者的协同发展。此外，氮肥施用对蛋白质组分有重要决定作用，单欣兰等[107]发现高氮处理下，水稻籽粒醇溶蛋白与谷蛋白合成基因上调表达，而清蛋白与球蛋白合成基因的表达无明显变化。石吕等[108]研究表明生育后期氮肥施用显著增加了稻米蛋白质组分的含量，且醇溶蛋白和谷蛋白对氮肥更敏感。蛋白质含量上升不利于稻米品质改良，主要原因是高蛋白质含量促进淀粉与蛋白质形成致密凝胶网络，垩白度增加，抑制淀粉糊化过程中的水分吸收和膨化，最终导致米饭变硬且黏性下降，而钾肥的施用能够有效降低 AC 和蛋白质含量，改善蒸煮品质[109-110]。

微量元素在水稻品质形成中也发挥重要作用。施用镁肥可明显提高稻米蛋白质含量，且随镁施用量增加呈上升趋势，而 AC 与垩白度则逐渐降低[111]。硒肥施用也能够增加籽粒蛋白质含量，由对照组的 6.65%增至叶面喷施 75 g/hm^2 处理组的 7.17%，增幅达 7.8%，同时还提高了籽粒中的硒含量，有助于稻米中锰和铁元素吸收，间接改善了稻米营养品质[112]。在 120~200 kg/hm^2 施用水平内，硅肥可显著提高生育后期功能叶片的叶绿素含量、根系活力及茎秆粗纤维素含量，同时其 AC 下降、消减值增加、垩白度减少；此外，富硅微肥施用能够有效促进水稻对氮和磷的吸收，增强肥料利用率与硅含量，进而提高产量[113-114]。总而言之，水稻科学施肥需按生育期精准调控，注重氮、磷、钾协同增效及微量元素的补充作用，同时还要兼顾平衡蛋白－淀粉互作关系，通过科学施肥调控水稻品质。

3　栽培技术对环境胁迫的补偿效应

在环境胁迫与栽培技术对水稻产量与品质的影响研究中，部分栽培技术在应对环境胁迫或水稻内环境稳态失衡时具有补偿作用。低温胁迫后施锌能够促进水稻分蘖恢复；抽穗期高温胁迫下稻米的垩白度显著上升，但施用氮肥与高温胁迫对垩白度存在互作效应，因此抽穗期施用氮肥能够缓解高温造成的垩白度增加，防止稻米品质变劣[115-117]。水稻穗顶部强势粒和基部弱势粒的产生是长期进化中形成的生殖机制，灌浆能力强弱的形成原因之一是强势粒与弱势粒激素水平差异，使后者的糖转运蛋白 *OsSWEET11* 和 *OsSUTs* 表达量大幅下降[118]。灌浆期日均温≥29 ℃时，水稻强势粒灌浆速率过快，叶施氮肥能够减缓灌浆进程；而灌浆期日均温≤23 ℃时，弱势粒灌浆时间延迟，叶施磷及微量元素可提早灌浆开始时间[119]。分蘖期弱光胁迫抑制分蘖的发生，可减少穗数，降低产量，而增施氮素可减少弱光胁迫对分蘖的抑制进而缓解其对产量的影响，尽管垩白度随氮素施用量的增加而降低，但对食味品质的负面效应并未得到改善[120]。氮肥的合理施用可以通过增加每个籽粒中与高温有关的 OsHsp70cp-2 蛋白积累量，来降低垩白度[19,121]。上述研究表明，通过栽培技术调控灌浆期的碳氮代谢水平，补偿性协调温度胁迫下强和弱势粒灌浆的同步性，能够实现稻穗均衡发育及高产优质协同。

水稻自身也具备超级补偿效应，这是生物学中的一种非线性响应过程，通常由环境胁迫或损伤引起的，是植物对有害环境的自我适应行为。例如植株短期淹没能够提高水稻产量，可能原因是涝渍胁迫消除后，籽粒运输营养物质存在补偿或超补偿效应[115]。灌浆期轻度水分胁迫，可以增强淀粉合成

酶活性，从而促进淀粉合成和积累[122]。水稻灌浆期遭遇高温（白天温度≥30 ℃）胁迫时，中度干旱对水稻产量、碾米品质和外观品质均有积极影响[116]，但需严格控制干旱条件，以免造成高温与干旱双胁迫。上述研究说明水稻不同时期面临胁迫时可能存在对应的资源优先分配模式，这可能是前文所述的不同研究间结果不尽相同的原因之一。

此外，激素施用在缓解环境胁迫对水稻的损伤方面也具有显著补偿效应。低温胁迫下，胺鲜酯（DA-6）处理可以使水稻幼苗根系活力提高28.9%[123]。外源 CTK 通过调控 AGPase 和 SBE 活性，促进淀粉积累，从而实现低温胁迫下产量补偿[124]。分蘖期重度干湿交替灌溉条件下喷施 6-苄氨基腺嘌呤（6-benzylaminoadenine，6-BA），并且在剑叶展叶期喷施已酸二乙氨基乙醇酯（diethyl aminoethyl hexanoate，DA）可实现轻度干湿交替灌溉处理下的增产效果[125]，说明 6-BA+DA 对干旱胁迫也有一定的补充作用。目前，栽培技术对环境胁迫的补偿效应研究多聚焦于激素对水稻抗逆生理的调控作用，而对稻米品质影响的研究较少。

4 讨论

综合应用环境胁迫响应分子机制、逆境适应性栽培技术及抗逆与优质基因协同育种是在环境胁迫条件下提升水稻品质，实现抗逆与品质协同的最有效途径。研究环境胁迫下水稻激素变化及其作用机制，探究高效外源激素辅助抵御环境胁迫是一种响应环境胁迫调控淀粉合成，进而提高水稻品质的重要方法。就水稻栽培技术而言，一方面采取物理调节，如高温胁迫可以在温度敏感期灌溉深井水以达到降温效果；另一方面采用生理调节，精准利用水稻自身的胁迫应对措施“逃、避、耐”。高温胁迫下可以通过喷施水杨酸和 BR 增强花粉育性、减少空秕率；分蘖期适度晒田以诱导根系深扎，提高耐旱性。在抗逆与优质协同育种方面，利用优质抗逆水稻如耐盐水稻种质 Pokkali[126]和耐旱耐热种质 Nagina22[127]等，由于 Pokkali 的长链非编码 RNA 参与冷、热和干旱等多种胁迫响应及分子途径，可作为优质基因供体使用[126]；Nagina22 的 EMS 诱导突变体 NH219hwde 热应激耐受性更强，产量与品质稳定性好，是抗逆与优质兼具的重要育种材料[127]。

此外，不同品种对水分胁迫的响应存在显著差异。节水抗旱稻“旱优 113”的抗旱能力强于杂交稻“扬两优 6 号”，适度干旱可以改善节水抗旱稻的垩白度[128]，说明适度胁迫能够改善稻米品质，但不同水稻品种对此存在遗传背景特异性。稻米品质在不同栽培条件下的表型与品质性状的遗传基础密切相关，播种期间接影响灌浆期的有效积温，同时不同 *Wx* 等位基因对播种期的响应存在显著差异，Wx^{mp}、Wx^{b} 和 Wx^{lv} 等基因型，推迟播种期有利于提高峰值黏度、崩解值及食味值；而 *wx* 和 Wx^{la} 基因型，提前播种则更有利于食味品质的提升[129]。耐冷基因 *LTIA1* 与 *LTIA2* 在分布与进化上呈现明显分化，*LTIA1* 缺失稀少且仅限于粳稻，*LTIA2* 缺失广泛且集中于低纬度籼稻；*LTIA2* 起源于 *LTIA1* 的复制并在部分野生稻中发生再缺失，该变异可作为缓解早稻倒春寒低温损害的潜在基因资源[130]。在今后的研究中应进一步挖掘耐逆优质基因资源，明确不同遗传背景下胁迫响应的差异机制，解析这些基因感知环境信号和调控稻米品质的作用模式。

在水稻响应环境胁迫的通路中共享多个交叉调控转录因子和中间途径。如 LEA 编码基因 *OsWsi18* 在耐冷基因 *OsICE1* 过表达植株中上调表达，从而增强干旱下的膜稳定性[131]。MAPK 信号作为多种环境胁迫的中间信号，调控下游基因影响稻米品质。目前已在水稻中鉴定出多个完整的 MAPK 级联通路，包括调控激素信号和环境胁迫响应的 OsMAPKKK10-OsMAPKK4-OsMAPK6、OsMAPKKK63-OsMAPKK1-OsMAPK4 和 OsMAPKKK62-OsMAPKK3-OsMAPK7/14 级联通路[132]，以及控制晶粒大小和叶夹角的信号级联 OsBSK3-OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6-OsWRKY53[133]。说明 MAPK 参与多种环境胁迫响应调控，随着分子模块与分子调控网络研究的不断深入，未来有望挖掘出可协同调控环境胁迫响应、产量及品质的 MAPK 中间信号。此外，WRKY、bZIP、NAC 等转录因子也需要重点关注。

参考文献

[1] 卢林，孙成效，朱智伟，等. 我国稻米品质标准及检测技术创新概述. 中国稻米，2022，28(1)：1-6.
[2] 李兴沂，陈玲，邵建韬，等. 水稻产量与淀粉品质协同调控的分子遗传研究进展. 中国水稻科学，2026，40(1)：1-17.
[3] Zhao D S，Zhang C Q，Li Q F，et al. Genetic control of grain appearance quality in rice. Biotechnology Advances，2022，60：108014.
[4] 吕艳梅，周昆，唐善军，等. 抽穗期低温胁迫对水稻产量性状及稻米品质的影响. 湖南农业科学，2021(12)：23-25，29.
[5] Li W，Yang K，Hu C F，et al. A natural gene on-off system confers

field thermotolerance for grain quality and yield in rice. Cell，2025，188(14)：3661-3678.
[6] 沈泓，姚栋萍，吴俊，等. 灌浆期不同时段高温对稻米淀粉理化特性的影响. 中国水稻科学，2022，36(4)：377-387.
[7] Zhou R，Hu Q J，Meng X F，et al. Effects of high temperature on grain quality and enzyme activity in heat-sensitive versus heat-tolerant rice cultivars. Journal of the Science of Food and Agriculture，2024，104(15)：9729-9741.
[8] Li J Y，Yang C，Xu J，et al. The hot science in rice research: how rice plants cope with heat stress. Plant Cell & Environment，2023，46(4)：1087-1103.
[9] 易晓璇，刘玮琦，曾盖，等. 灌浆期高温胁迫对早籼稻品质性状的影响. 中国水稻科学，2024，38(1)：72-80.
[10] 李进波，戚华雄. 水稻灌浆期间高温对水稻外观品质的影响. 湖北农业科学，2019，58(22)：28-30.
[11] 黄金杰，尹吕，王健，等. 高温胁迫下稻米食味品质相关性状全基因组关联分析. 四川农业大学学报，2025，43(1)：96-103.
[12] Kato K，Suzuki Y，Hosaka Y，et al. Effect of high temperature on starch biosynthetic enzymes and starch structure in japonica rice cultivar ‘Akitakomachi’ (*Oryza sativa* L.) endosperm and palatability of cooked rice. Journal of Cereal Science，2019，87：209-214.
[13] Islam R M，符冠富，奉保华，等. “稻清”减轻水稻穗期高温伤害的原因分析. 中国稻米，2018，24(3)：21-24.
[14] Zhang C X，Feng B H，Chen T T，et al. Heat stress-reduced kernel weight in rice at anthesis is associated with impaired source-sink relationship and sugars allocation. Environmental and Experimental Botany，2018，155：718-733.
[15] Mondal K，Singh R K，Dey N. Combined drought and heat stress affect starch synthesis and grain quality-related traits during the grain-filling stage of rice (*Oryza sativa* L.). Journal of the Science of Food and Agriculture，2025，105(15)：8511-8524.
[16] 梁成刚，张青，李敬，等. 水稻灌浆期高温对天冬氨酸代谢酶活性及其家族氨基酸含量的影响. 中国水稻科学，2013，27(1)：71-76.
[17] Mangrauthia S K，Agarwal S，Sailaja B，et al. Transcriptome analysis of *Oryza sativa* (rice) seed germination at high temperature shows dynamics of genome expression associated with hormones signalling and abiotic stress pathways. Tropical Plant Biology，2016，9：215-228.
[18] Lu F F，Jiao G A，Qiu J H，et al. A molecular module improves rice grain quality and yield at high temperatures. National Science Review，2024，12(2)：nwae416.
[19] Wu H M，Ren Y L，Dong H，et al. Floury Endosperm 24, a heat shock protein 101 (HSP101), is required for starch biosynthesis and endosperm development in rice. The New Phytologist，2024，242(6)：2635-2651.
[20] Wen Y，Hu P，Liu J L，et al. *SMG9* stabilizes grain yield and quality in rice under heat stress. The Crop Journal，2026，14(3)：873-884.
[21] He W，Li W J，Luo X，et al. Rice *feronia-like receptor 3* and *14* affect grain quality by regulating redox homeostasis during endosperm development. Journal of Experimental Botany，2023，74(10)：3003-3018.
[22] Piao R H，Chen M J，Meng F M，et al. Identification and characterization of the chalkiness endosperm gene *CHALK-H* in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Integrative Agriculture，2023，22(10)：2921-2933.
[23] Fang G N，Yang S L，Ruan B P，et al. Isolation of *TSCD11* gene for early chloroplast development under high temperature in rice. Rice，2020，13(1)：49.
[24] Zhang H，Zhou J F，Kan Y，et al. A genetic module at one locus in rice protects chloroplasts to enhance thermotolerance. Science，2022，376(6599)：1293-1300.
[25] Kan Y，Mu X R，Zhang H，et al. *TT2* controls rice thermotolerance through SCT1-dependent alteration of wax biosynthesis. Nature Plants，2021，8(1)：53-67.
[26] Lin Y R，Zhu Y W，Cui Y C，et al. Identification of natural allelic variation in *TTL1* controlling thermotolerance and grain size by a rice super pan-genome. Journal of Integrative Plant Biology，2023，65：2541-2551.
[27] Xie K B，Chen J P，Wang Q，et al. Direct phosphorylation and activation of a mitogen-activated protein kinase by a calcium-dependent protein kinase in rice. Plant Cell，2014，26(7)：3077-3089.
[28] 张锦文，李小林，徐雨然，等. 云南粳稻苗期响应低温胁迫的转录组分析. 西南农业学报，2024，37(12)：2561-2572.
[29] Xu R，Duan P G，Yu H Y，et al. Control of grain size and weight by the OsMKKK10-OsMKK4-OsMAPK6 signaling pathway in rice. Molecular Plant，2018，11(6)：860-873.
[30] Liu J L，Liu J X，He M L，et al. OsMAPK6 positively regulates rice cold tolerance at seedling stage via phosphorylating and stabilizing OsICE1 and OsIPA1. Theoretical and Applied Genetics，2023，137(1)：10.
[31] Feng M，Luo W F，Luo S，et al. Strigolactones regulate sugar allocation to control rice tillering and root development via the OsSPL14-OsSHR1-OsSWEET16 pathway. Plant Biotechnology Journal，2026，24(2)：678-697.
[32] Lou Q J，Guo H F，Li J，et al. Cold-adaptive evolution at the reproductive stage in geng/japonica subspecies reveals the role of *OsMAPK3* and *OsLEA9*. The Plant Journal，2022，111(4)：1032-1051.
[33] Zhang Z Y，Li J H，Li F，et al. OsMAPK3 phosphorylates OsbHLH002/OsICE1 and inhibits its ubiquitination to activate OsTPP1 and enhances rice chilling tolerance. Developmental Cell，2017，43(6)：731-743.
[34] Yu H H，Teng Z N，Liu B H，et al. Transcription factor OsMYB30 increases trehalose content to inhibit α-amylase and seed germination at low temperature. Plant Physiology，2024，194(3)：1815-1833.
[35] Guo H F，Gao S L，Li H H，et al. Natural variation of *CTB5* confers cold adaptation in plateau japonica rice. Nature Communications，2025，16(1)：1032.
[36] Chen X L，Jiang L R，Zheng J S，et al. A missense mutation in *Large Grain Size 1* increases grain size and enhances cold tolerance in rice. Journal of Experimental Botany，2019，70(15)：3851-3866.
[37] 蔡一霞. 土壤水分对稻米品质形成的影响及其机理. 扬州：扬州大学，2004.
[38] 胡明明，龚静，兰艳，等. 不同生育时期水分胁迫对水稻产量及品质的影响. 江西农业大学学报，2021，43(5)：971-982.
[39] Wang X P，Liu H L，Zhang D，et al. Photosynthetic carbon fixation and sucrose metabolism supplemented by weighted gene co-expression network analysis in response to water stress in rice with overlapping growth stages. Frontiers in Plant Science，2022，13：864605.
[40] 赵宏伟，王新鹏，于美芳，等. 分蘖期干旱胁迫及复水对水稻抗氧化系统及脯氨酸影响. 东北农业大学学报，2016，47(2)：

1-7.
[41] 郭展，张运波. 水稻对干旱胁迫的生理生化响应及分子调控研究进展. 中国水稻科学，2024，38(4)：335-349.
[42] 萧浪涛，王少先，彭克勤，等. 自然干旱胁迫下配方肥增效剂对水稻内源激素的影响. 中国水稻科学，2005，19(5)：417-421.
[43] 王莉，钱前，张光恒. 水稻抗旱基因调控机制及其分子育种利用. 分子植物育种，2014，12(5)：1027-1033.
[44] Kim E H，Kim Y S，Park S H，et al. Methyl jasmonate reduces grain yield by mediating stress signals to alter spikelet development in rice. Plant Physiology，2009，149(4)：1751-1760.
[45] Reguera M，Peleg Z，Abdel-Tawab Y M，et al. Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice. Plant Physiology，2013，163(4)：1609-1622.
[46] Yu J，Jiang M Y，Guo C K. Crop pollen development under drought: from the phenotype to the mechanism. International Journal of Molecular Sciences，2019，20(7)：1550.
[47] Wang J D，Wang J，Huang L C，et al. ABA-mediated regulation of rice grain quality and seed dormancy via the NF-YB1-SLRL2-bHLH144 module. Nature Communications，2024，15(1)：4493.
[48] Sun C H，Wang Y，Yang X R，et al. MATE transporter GFD1 cooperates with sugar transporters，mediates carbohydrate partitioning，and controls grain filling duration，grain size and number in rice. Plant Biotechnology Journal，2022，21(3)：621-634.
[49] 杨晨桉，刘霄，杜艳，等. ‘Kitaake’水稻 MAPK 级联基因家族鉴定及辐射后表达分析. 植物生理学报，2025，61(3)：263-276.
[50] Wang F X，Lin J X，Yang F，et al. The OsMAPK5-OsWRKY72 module negatively regulates grain length and grain weight in rice. Journal of Integrative Plant Biology，2024，66(12)：2648-2663.
[51] Jin Y，Pan W Y，Zheng X F，et al. OsERF101, an ERF family transcription factor, regulates drought stress response in reproductive tissues. Plant Molecular Biology，2018，98：51-65.
[52] Alafari H A，Freeg H，Abdelrahman M，et al. Integrated analysis of yield response and early stage biochemical，molecular，and gene expression profiles of pre-breeding rice lines under water deficit stress. Science Reports，2024，14(1)：17855.
[53] Kim H，Lee K，Hwang H，et al. Overexpression of *PYL5* in rice enhances drought tolerance，inhibits growth，and modulates gene expression. Journal of Experimental Botany，2014，65(2)：453-464.
[54] Kim H，Hwang H，Hong J W，et al. A rice orthologue of the ABA receptor, OsPYL/RCAR5, is a positive regulator of the ABA signal transduction pathway in seed germination and early seedling growth. Journal of Experimental Botany，2012，63(2)：1013-1024.
[55] Lin Z，Li Y，Wang Y B，et al. Initiation and amplification of SnRK2 activation in abscisic acid signaling. Nature Communications，2021，12(1)：2456.
[56] Verma R K，Santosh K V V，Yadav S K，et al. Overexpression of ABA receptor PYL10 gene confers drought and cold tolerance to Indica rice. Frontiers in Plant Science，2019，10：1488.
[57] Lee H，Cha J，Choi C，et al. Rice *WRKY11* plays a role in pathogen defense and drought tolerance. Rice，2018，11(1)：5.
[58] Lv M M，Hou D J，Wan J L，et al. *OsWRKY97*, an abiotic stress-induced gene of rice, plays a key role in drought tolerance. Plants，2023，12(18)：3338.
[59] Gao W W，Li M K，Yang S G，et al. miR2105 and the kinase OsSAPK10 co-regulate OsbZIP86 to mediate drought-induced ABA biosynthesis in rice. Plant Physiology，2022，189(2)：889-905.
[60] Wei Z，Ning T，Jun Y，et al. Feedback regulation of ABA signaling and biosynthesis by a bZIP transcription factor targets drought-resistance-related genes. Plant Physiology，2016，171(4)：2810-2825.
[61] Ye T T，Wang H J，Zhang L Q，et al. A novel OsCRK14-OsRLCK57-MAPK signaling module activates OsbZIP66 to confer drought resistance in rice. Molecular Plant，2025，18(8)：1390-1408.
[62] Yang X，Yang Y N，Xue L J，et al. Rice ABI5-Like1 regulates abscisic acid and auxin responses by affecting the expression of ABRE-containing genes. Plant Physiology，2011，156(3)：1397-1409.
[63] Sun Y，Gu X Y，Qu C F，et al. OsPUB75-OsHDA716 mediates deactivation and degradation of OsbZIP46 to negatively regulate drought tolerance in rice. Plant Physiology，2024，197(1)：kiae545.
[64] Li G，Cao R J，Ma L Y，et al. *OsLEA1b* modulates starch biosynthesis at high temperatures in rice. Plants，2023，12(23)：4070.
[65] Dong N Q，Sun Y W，Guo T，et al. UDP-glucosyltransferase regulates grain size and abiotic stress tolerance associated with metabolic flux redirection in rice. Nature Communications，2020，11(1)：2629.
[66] 朱子杰，卜柳冰，王雨鑫，等. 2C 类蛋白磷酸酶基因 *OsPP2C49* 调控水稻干旱和高温胁迫响应的机制研究. 扬州大学学报（农业与生命科学版），2024，45(3)：17-27.
[67] Miao J，Bu L B，Tan W C，et al. OsPP2C49, a negative regulatory factor in the abscisic acid signaling pathway, positively regulates grain yield in rice. Rice，2024，17(1)：65.
[68] 陆丹丹. 优良食味水稻品种籽粒蛋白质合成与累积特征及其对氮素和光照条件的响应. 扬州：扬州大学，2022.
[69] 许光利，刘佳，梁成刚，等. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒氮代谢酶及蛋白质含量的影响. 浙江大学学报（农业与生命科学版），2016，42(1)：53-62.
[70] 刘佳. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒氮代谢关键酶活性及营养品质的影响. 成都：四川农业大学，2010.
[71] Shang L Y，Liu Z C，Ye J Y，et al. Shading at the booting stage improved the grain quality of hybrid rice due to reduced spikelet production. Agriculture，2024，14(3)：371.
[72] Basnet R，Basnet R，Zhang J，et al. Characterization and mutational analysis of a monogalactosyldiacylglycerol synthase gene *OsMGD2* in rice. Frontiers in Plant Science，2019，10：992.
[73] Qi Y H，Yamauchi Y S，Ling J Q，et al. Cloning of a putative monogalactosyldiacylglycerol synthase gene from rice (*Oryza sativa* L.) plants and its expression in response to submergence and other stresses. Planta，2004，219(3)：450-458.
[74] Li S S，Horn P J，Zhang M J，et al. Rice *MGD1*-Mediated improvement of photosynthesis and crop yield by flexible adaptation to different light conditions. Plant Biotechnology Journal，2025，24(2)：769-786.
[75] Li H B，Feng B H，Li J C，et al. *RGA1* alleviates low-light-repressed pollen tube elongation by improving the metabolism and allocation of sugars and energy. Plant Cell & Environment，2023，46(4)：1363-1383.
[76] Yang X，Lu J，Shi W J，et al. *RGA1* regulates grain size, rice

quality and seed germination in the small and round grain mutant srg5. BMC Plant Biology，2024，24(1)：167.
[77] Fan F F，Liu M M，Li N N，et al. Gain-of-function allele of *HPY1* coordinates source and sink to increase grain yield in rice. Science Bulletin，2023，68(19)：2155-2159.
[78] Zhang N，Liu Y H，Gui S T，et al. Regulation of tillering and panicle branching in rice and wheat. Journal of Genetics and Genomics，2025，52(7)：869-886.
[79] 杨青青，何进宇，杨海林，等. 旱作水稻在水分胁迫下的光合生理响应与优化灌溉策略. 中国水稻科学. (2025-09-03)[2026-04-15]. https://link.cnki.net/urlid/33.1146.s.20250902.1622.011.
[80] 徐国伟，孙会忠，陆大克，等. 不同水氮条件下水稻根系超微结构及根系活力差异. 植物营养与肥料学报，2017，23(3)：811-820.
[81] Zha M R，Zhao Y H，Wang Y，et al. Strigolactones and cytokinin interaction in buds in the control of rice tillering. Frontiers in Plant Science，2022，13：837136.
[82] Jiang L，Liu X，Xiong G S，et al. DWARF53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. Nature，2013，504(7480)：401-405.
[83] Ito S，Braguy J，Wang J Y，et al. Canonical strigolactones are not the major determinant of tillering but important rhizospheric signals in rice. Science Advances，2022，8(44)：eadd1278.
[84] 陆婷婷，闫文惠，苏新全，等. 多年生稻产量品质抗逆响应形成的生理生态机制及其调控途径研究进展. 中国水稻科学，2025，39(5)：586-600.
[85] 李非. 不同氮肥施用比例对辽北地区精确定量栽培水稻生长的影响. 中国稻米，2014，20(5)：65-67.
[86] 赵霞，徐春梅，王丹英，等. 根际溶氧量在水稻氮素利用中的作用机制研究. 中国水稻科学，2013，27(6)：647-652.
[87] 郑小兰，王瑞娇，赵群法，等. 根际氧含量影响植物生长的生理生态机制研究进展. 植物生态学报，2017，41(7)：805-814.
[88] Liu X，Hu Q L，Yan J J，et al. ζ-carotene isomerase suppresses tillering in rice through the coordinated biosynthesis of strigolactone and abscisic acid. Molecular Plant，2020，13(12)：1784-1801.
[89] Zhang W Y，Wu M Y，Zhong X H，et al. Involvement of brassinosteroids and abscisic acid in spikelet degeneration in rice under soil drying during meiosis. Journal of Experimental Botany，2024，75(5)：1580-1600.
[90] Wang Z Q，Xu Y J，Chen T T，et al. Abscisic acid and the key enzymes and genes in sucrose-to-starch conversion in rice spikelets in response to soil drying during grain filling. Planta，2015，241(5)：1091-1107.
[91] Chen Z K，Li P，Du Y F，et al. Dry cultivation and cultivar affect starch synthesis and traits to define rice grain quality in various panicle parts. Carbohydrate Polymers，2021，269：118336.
[92] 杨晓龙，王彪，汪本福，等. 不同水分管理方式对旱直播水稻产量和稻米品质的影响. 中国水稻科学，2023，37(3)：285-294.
[93] 王悦，吴周周，刘佳欣，等. 灌溉模式与施氮方式对北方粳稻产量及干物质累积的影响. 中国稻米，2023，29(5)：71-77.
[94] Wu Q H，Mou X Y，Wu H X，et al. Water management of alternate wetting and drying combined with phosphate application reduced lead and arsenic accumulation in rice. Chemosphere，2021，283：131043.
[95] Abu-Ali L，Maguffin S C，Rohila J S，et al. Effects of alternate wetting and drying on oxyanion-forming and cationic trace elements in rice paddy soils: impacts on arsenic, cadmium, and micronutrients in rice. Environmental Geochemistry and Health，2023，45(11)：8135-8151.
[96] 徐国伟，陆大克，王贺正，等. 施氮和干湿灌溉对水稻抽穗期根系分泌有机酸的影响. 中国生态农业学报，2018，26(4)：516-525.
[97] 付景，马梦娟，张骐飞，等. 干湿交替灌溉和施氮量对粳稻光合特性和氮素吸收利用的影响. 作物学报，2024，50(7)：1787-1804.
[98] 张来桐，杨乐，刘洪，等. 水稻香味物质的研究进展. 中国水稻科学，2025，39(2)：171-186.
[99] 吴龙龙，田仓，张露，等. 稻田水氮氧环境因子对水稻生长发育、光合作用和氮利用的调控研究进展. 应用生态学报，2021，32(4)：1498-1508.
[100] Yang X L，Wang B F，Chen L，et al. The different influences of drought stress at the flowering stage on rice physiological traits, grain yield, and quality. Scientific Reports，2019，9(1)：3742.
[101] 胡群，夏敏，张洪程，等. 氮肥运筹对钵苗机插优质食味水稻产量及品质的影响. 作物学报，2017，43(5)：420-431.
[102] 李诚，严小兵，王安乐，等. 施氮量与氮肥运筹模式对和两优 55 产量及稻米品质的影响. 杂交水稻，2023，38(5)：128-133.
[103] 田广丽，李东伟，甄博，等. 灌溉模式和氮肥用量对水稻分蘖期生长特征的影响. 灌溉排水学报，2018，37(12)：46-52.
[104] 凌启鸿，王绍华，丁艳锋，等. 关于用水稻“顶 3 顶 4 叶叶色差”作为高产群体叶色诊断统一指标的再论证. 中国农业科学，2017，50(24)：4705-4713.
[105] 覃金华，洪卫源，冯向前，等. 基于氮肥运筹下水稻产量与品质协同的农艺生理指标解析. 作物学报，2025，51(2)：485-502.
[106] 周婵婵，陈海强，王术，等. 氮肥运筹和移栽密度对水稻产量和品质形成的影响. 中国稻米，2019，25(2)：42-46.
[107] 单欣兰，葛潘阳，江月，等. 不同氮肥处理水稻籽粒品质性状的转录组比较分析. 扬州大学学报（农业与生命科学版），2024，45(6)：28-35.
[108] 石吕，张新月，孙惠艳，等. 不同类型水稻品种稻米蛋白质含量与蒸煮食味品质的关系及后期氮肥的效应. 中国水稻科学，2019，33(6)：541-552.
[109] Chen M D，Geng H，Wang D，et al. Exploring protein-mediated quality control mechanisms in Rice cooking behavior: from static protein content to dynamic architecture. Food Chemistry，2025，493(3)：146133.
[110] Song Y J，Choi I Y，Sharma P K，et al. Effect of different nitrogen doses on the storage proteins and palatability of rice grains of primary and secondary rachis branches. Plant Production Science，2012，15(4)：253-257.
[111] 李晓鸣. 矿质镁对水稻产量及品质影响的研究. 植物营养与肥料学报，2002(1)：125-126.
[112] 方勇，陈曦，陈悦，等. 外源硒对水稻籽粒营养品质和重金属含量的影响. 江苏农业学报，2013，29(4)：760-765.
[113] 邓接楼，王艾平，何长水，等. 硅肥对水稻生长发育及产量品质的影响. 广东农业科学，2011，38(12)：58-61.
[114] 李烨锋，周兵，朱练峰，等. 氮肥减量配施硅肥对水稻产量及病虫害防控的影响. 中国稻米，2020，26(3)：76-80.
[115] Zhang Y J，Wang Z S，Li L，et al. Short-term complete submergence of rice at the tillering stage increases yield. Public Library of Science One，2015，10(5)：e0127982.
[116] Chen H T，Jia M J，Luo S Q，et al. Controlled soil drying mitigates the effects of high-temperature stress on rice quality by enhancing starch accumulation and stabilizing starch structure and functional properties. Carbohydrate Polymers，

2025，362：123688.
[117] Dou Z，Tang S，Li G H，et al. Application of nitrogen fertilizer at heading stage improves rice quality under elevated temperature during grain-filling stage. Crop Science，2017，57(4)：2183-2192.
[118] Jiang Z R，Yang H Y，Zhu M C，et al. The inferior grain filling initiation promotes the source strength of rice leaves. Rice，2023，16(1)：41.
[119] 钱浩宇，李伟玮，陈琳，等. 建立均衡高质量健康群体是实现水稻高产优质协同的关键. 中国稻米，2025，31(4)：13-18.
[120] 余恩唯，蔡沁，徐益，等. 分蘖期弱光胁迫对水稻产量和品质的影响及其氮肥调控效应. 作物研究，2023，37(5)：443-447.
[121] Olusegun I，Tomoyuki K T，Tatsuhiko S，et al. Nitrogen fertilizer application does not always improve available carbohydrate per spikelet but decreases chalkiness under high temperature in rice (*Oryza sativa* L.) grains. Field Crops Research，2023，290：108741.
[122] Chen G Y，Peng L G，Gong J，et al. Effects of water stress on starch synthesis and accumulation of two rice cultivars at different growth stages. Frontiers in Plant Science，2023，14：1133524.
[123] 梁颖. DA-6 对水稻幼苗抗冷性的影响//中国作物学会. 21 世纪作物科技与生产发展学术讨论会论文集. 北京：中国农业科学技术出版社，2002：209-213.
[124] Li K，Xu Y J，Gu D L，et al. Response of different exogenous phytohormones to rice yield under low-temperature stress at the filling stage. Agronomy，2024，14(10)：2450.
[125] 赵黎明，段绍彪，项洪涛，等. 干湿交替灌溉与植物生长调节剂对水稻光合特性及内源激素的影响. 作物学报，2025，51(1)：174-188.
[126] Tiwari S，Jain M，Singla-Pareek S L，et al. Pokkali: a naturally evolved salt-tolerant rice shows a distinguished set of lncRNAs possibly contributing to the tolerant phenotype. International Journal of Molecular Sciences，2022，24(14)：11677.
[127] Poli Y，Basava R K，Panigrahy M，et al. Characterization of a Nagina22 rice mutant for heat tolerance and mapping of yield traits. Rice，2013，6(1)：36.
[128] 王晶，景秀，王开，等. 灌浆期高温干旱胁迫对水稻品质影响研究进展. 山东农业科学，2024，56(8)：165-172.
[129] 潘克强. 不同栽培条件下转 *Wx* 基因水稻食味品质差异特征研究. 武汉：华中农业大学，2023.
[130] Yang J，Peng Y，Mi L M，et al. Origin of the presence/absence variation of the *LTIA1/LTIA2* mini-ribonuclease III genes required for low-temperature growth in rice. The Crop Journal，2024，12(5)：1459-1470.
[131] Chander S，Almeida M D，Serra S T，et al. OsICE1 transcription factor improves photosynthetic performance and reduces grain losses in rice plants subjected to drought. Environmental and Experimental Botany，2018，150：88-98.
[132] Chen J，Wang L H，Yuan M. Update on the roles of rice MAPK cascades. International Journal of Molecular Sciences，2021，22(4)：1-14.
[133] Jin X，Fu L L，Chen C L，et al. *OsBSK3* and *OsBSK2* regulate grain size and leaf angle via MAPK signaling pathway in rice. Theoretical and Applied Genetics，2025，138(5)：104.

Research Progress on Multi-Dimensional Effects of Environmental Stress and Cultivation Techniques on Quality Formation and Molecular Regulation in Rice

Li Xingyi[1,2], Xiao Suqin[1], Shao Jiantao[1,2], Chen Ling[1], Yin Fuyou[1], Li Jinlu[1], Zhang Jianhong[3], Xing Jiaxin[1], Fu Huixian[4], Cheng Zaiquan[1], Liu Li[1]

([1]Biotechnology and Germplasm Resources Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, Yunnan, China; [2]School of Agriculture, Yunnan University, Kunming 650504, Yunnan, China; [3]Luliang County Seed Management Station, Qujing 655699, Yunnan, China; [4]Agricultural Technology Extension Center of Huize County, Qujing 654200, Yunnan, China)

Abstract Good quality has always been a pivotal focus in rice genetics and breeding research. Environmental factors regulate the expression of quality-related genes such as starch synthases to impact quality performance of chalkiness and taste value, while cultivation techniques including fertilization and water management modulate protein accumulation and stress-responsive gene expression to influence rice quality. This review summarizes the multi-dimensional effects of environmental stress factors and key cultivation techniques on rice appearance quality, processing quality, cooking and eating quality, and nutritional quality and molecular regulation mechanisms from physiological and biochemical to molecular perspectives. It was expected to provide useful information for dissecting the molecular regulatory networks underlying the signal cascade responses of rice to environmental stress.

Key words *Oryza sativa* L.; Environmental stress; Cultivation techniques; Quality; Molecular mechanism