

玉米碳水化合物分配机制研究进展与展望

刘忠祥¹, 王晓娟¹, 连晓荣¹, 梁根生¹, 寇向龙², 李永生¹, 周文期¹,
杨彦忠¹, 何海军¹, 周玉乾¹

(1. 甘肃省农业科学院作物研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院
农业质量标准与检测技术研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 源-库互作是重要的产量决定因子, 源库间碳水化合物的转运与分配机制是生命科学领域研究热点。玉米作为同化能力较强的C4植物, 是研究植物碳水化合物分配的理想模型。为给玉米碳水化合物分配机制及源-库互作研究提供理论支持, 通过大量文献资料的整理, 分析了蔗糖长距离运输和瞬时淀粉转化形成蔗糖相关基因的调控作用, 论述了同化产物分配的调控机制, 对影响共质体运输基因、质外体运输基因、韧皮部结构基因和机制调控未知基因对玉米碳水化合物分配调控的分子功能方面的研究进展进行了综述, 并对玉米碳水化合物分配机制研究进行了展望。

关键词: 玉米; 碳水化合物; 分配机制; 研究进展

中图分类号: S513; Q945.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-2172(2023)03-0197-06

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2023.03.001

Research Progress and Prospect of Carbohydrate Distribution Mechanism in Maize

LIU Zhongxiang¹, WANG Xiaojuan¹, LIAN Xiaorong¹, LIANG Gensheng¹, KOU Xianglong²,
LI Yongsheng¹, ZHOU Wenqi¹, YANG Yanzhong¹, HE Haijun¹, ZHOU Yuqian¹

(1. Crops Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China; 2. Institute of Agricultural Quality Standards and Testing Technology, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: Source-sink interaction is an important yield determinant, and the carbohydrate partitioning and transfer mechanism between source and sink is a research hot spot in the field of life sciences. As a C4 plant with strong assimilative capacity, maize is an ideal model for studying carbohydrate partitioning in plants. To provide useful theoretical guidance for the research of carbohydrate distribution mechanism and source-sink interaction in maize, the regulation mechanism of assimilate product distribution is discussed through the regulation of sucrose related genes formed by long-distance sucrose transportation and instant starch transformation. This review focuses on the molecular functions that affect the regulation of carbohydrate allocation in maize by synplasmic transport genes, exoplasmic transport genes, phloem structural genes and genes whose mechanism regulation is unknown, and research on carbohydrate distribution mechanism in maize is prospected.

Key words: Maize; Carbohydrate; Distribution mechanism; Research progress

高等植物器官既有明确的分工又相互协作, 组成一个统一的整体。为维持植物的正常生长发育, 同化产物必须从源器官(成熟叶片)转运到各种库器官(根、果实、种子等), 这种输送模式称为同化产物的分配。根据“源-库理论”, 作物的产量不仅取决于源器官产生的同化产物量, 还取

决于同化产物向库器官运输与分配的量。目前实现作物增产的主要策略是增加库容, 而提高同化产物分配效率方面的研究则相对较少。因此, 鉴定、克隆与同化产物运输分配相关的基因并明确它们的分子功能, 不仅能够阐明“源-库”作用机理, 还能在生产实践上为作物增产提供新的思路

收稿日期: 2023-02-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(32260473, 32160490); 甘肃省重大专项(21ZD11NA005, 21ZD10NF003); 甘肃省农业科学院生物育种专项(2022GAAS04)。

作者简介: 刘忠祥(1964—), 男, 甘肃清水人, 研究员, 主要从事玉米遗传育种工作。Email: lzhiang@sina.com。

通信作者: 周玉乾(1979—), 男, 甘肃白银人, 研究员, 主要从事玉米遗传育种工作。Email: yuqianzhou2008@163.com。

和有价值的基因资源。可见, 研究同化产物的运输与分配不仅具有理论意义, 而且具有重要的实践意义。

1 同化产物分配的调控机制

碳水化合物是最主要的同化产物。在光合作用过程中, 一部分被固定的碳最终被同化为蔗糖, 蔗糖是大多数植物长距离运输的主要或唯一同化产物^[1]。其余被固定的碳大部分形成瞬时淀粉并贮存在叶绿体中^[2], 在夜间无法进行光合作用时, 瞬时淀粉会被重新动员并转化为蔗糖输送到库端, 以克服黑暗条件下的碳源和能量限制, 维持植物生长发育^[3-6]。

1.1 蔗糖长距离运输相关基因的调控作用

蔗糖在源端被装载进入韧皮部的伴胞-筛分子复合体, 然后经长距离运送到库端卸出。蔗糖进出韧皮部有 2 种途径, 为共质体途径和质外体途径。共质体途径是一个被动扩散的过程, 依赖于穿越胞间连丝的溶液集流和溶质扩散; 而质外体途径是一个主动运输的过程, 依赖于膜上的转运蛋白如蔗糖外流蛋白(SUGARS WILL EVENTUALLY BE EXPORTED TRANSPORTERS, SWEETs)、蔗糖/H⁺协同转运蛋白(SUCROSE TRANSPORTERS, SUTs)和能量^[7-9]。

调控共质体运输的基因主要通过控制胞间连丝中的胼胝质含量、影响胞间连丝的通透性发挥作用。例如在拟南芥中, *CALLOSE SYNTHASE3* (*CALS3*)编码一个胼胝质合成酶, 在其功能获得型突变体 *CALS3* 中, 胞间连丝中胼胝质积累增强, 降低了其通透性, 阻碍了蔗糖从伴胞到根内皮层的卸出, 致使根发育异常^[10]。而调控质外体运输的基因主要通过直接或间接影响蔗糖转运蛋白功能发挥作用。例如, 在水稻中 Nuclear Factor YB1 (*OsNF-YB1*)编码一个在籽粒背侧糊粉层特异表达的转录因子, 能够直接结合在蔗糖转运蛋白 *OsSUT1*、*OsSUT3* 和 *OsSUT4* 的启动子区调控其表达, 通过 CRISPR-Cas9 和 RNAi 等技术对 *OsNF-YB1* 进行敲除和表达干扰, 能够调控蔗糖直接进入胚乳, 进而影响籽粒的灌浆和淀粉累积^[11]。

1.2 瞬时淀粉转化相关基因的调控作用

夜间瞬时淀粉被重新动员并形成蔗糖是一个复杂的过程, 如果该过程效率过低, 将导致大量

的碳以淀粉的形式滞留在叶片中, 使分配到库器官的比例大大降低。瞬时淀粉颗粒表面葡聚糖的可逆磷酸化是启动并完成其重新动员所必需的。葡聚糖的磷酸化由 α -葡聚糖水二激酶(Glucan Water Dikinase, GWD)和磷酸葡聚糖水二激酶(Phosphoglucan Water Dikinase, PWD)协同完成^[12]。在水稻中, 敲除 *OsGWD1* 导致其瞬时淀粉转化率降低, 叶片中淀粉积累增加, 致籽粒发育受到影响; 而利用 *Os12* 启动子驱动 *OsGWD1* 在水稻中过量表达则能够提高叶片中瞬时淀粉的转化率, 增加由茎转运至种子的可溶性糖, 进而促进籽粒中积累的淀粉含量相应增加, 最终实现产量的提高^[13]。葡聚糖去磷酸化由磷酸葡聚糖磷酸酶(Phosphoglucan Phosphatases)介导。拟南芥中, *STARCH EXCESS4* (*SEX4*)是一个磷酸葡聚糖磷酸酶的编码基因, 该基因的突变体叶片中淀粉过度积累, 导致叶片褪绿, 植株生长发育受阻^[14]。*SEX4* 的功能在不同物种中是保守的, 其在水稻中的同源基因 *OsSEX4* 也具有同样的功能^[15]。玉米中淀粉磷酸化酶2 (*ZmPHOH*)能够作用于细胞中的可溶性杂多糖(SHG)并参与叶片瞬时淀粉的重新动员, 最终影响细胞中碳水化合物分配的效率^[16]。

2 玉米碳水化合物分配机制研究进展

在玉米中, 蔗糖是碳水化合物长距离运输的唯一形式。由于伴胞-筛分子复合体与源或库的其他细胞之间很少存在胞间连丝, 因此玉米中蔗糖的运输同时依赖共质体途径和质外体途径。在源端, 蔗糖通过胞间连丝介导的共质体途径由其产生部位叶肉细胞进入维管束鞘细胞和维管实质细胞, 随后通过 SWEET 蛋白被释放到质外体空间, 最终通过 SUT1 进入伴胞中, 在伴胞和筛分子之间的转移则又需经由胞间连丝完成。蔗糖进入库端(胚乳)前, 先从筛管卸出到质外体, 并被束缚在细胞壁的蔗糖酶水解为葡萄糖或果糖, 而后进入库器官再合成蔗糖。目前对于玉米碳水化合物分配的相关研究仍然较少且均与蔗糖长距离运输相关(表 1、图 1)。已克隆的基因大致可以分为四类: 一是影响共质体运输的基因, 二是影响质外体运输的基因, 三是影响韧皮部结构的基因, 四是调控机制未知的基因。

表 1 玉米碳水化合物分配相关基因信息

基因名称	基因标识	染色体区间	蛋白类型	参考文献
<i>TDY1</i>	Zm00001d039135	6:178107552-178108370	predicted GPI-anchored protein 58	[26-30]
<i>TDY2</i>	Zm00001d018565	5:225786078-225791865	callose synthase	[25,31]
<i>SXD1/VTE1</i>	Zm00001d015985	5:136230445-136246754	tocopherol cyclase	[17-18]
<i>ZmSUT1</i>	Zm00001d027854	1:15194963-15203327	sucrose transporter	[21]
<i>ZmSUT2</i>	Zm00001d041192	3:105500227-105509431	sucrose transporter	[22]
<i>CPD1</i>	Zm00001d018772	7:4713744-4714851	Pleckstrin homology domain-containing protein	[23]
<i>ZmSWEET13A</i>	Zm00001d023677	10:14827732-14830329	sugars will eventually be exported transporter	[20]
<i>ZmSWEET13B</i>	Zm00001d023673	10:14592719-14595578	sugars will eventually be exported transporter	[20]
<i>ZmSWEET13C</i>	Zm00001d041067	3:95886707-95888621	sugars will eventually be exported transporter	[20]
<i>BK2L3</i>	Zm00001d034049	1:284109758-284112488	COBRA protein	[24]
<i>CPD33</i>	Zm00001d011239	8:139539957-139543487	MCTP Protein	[19]

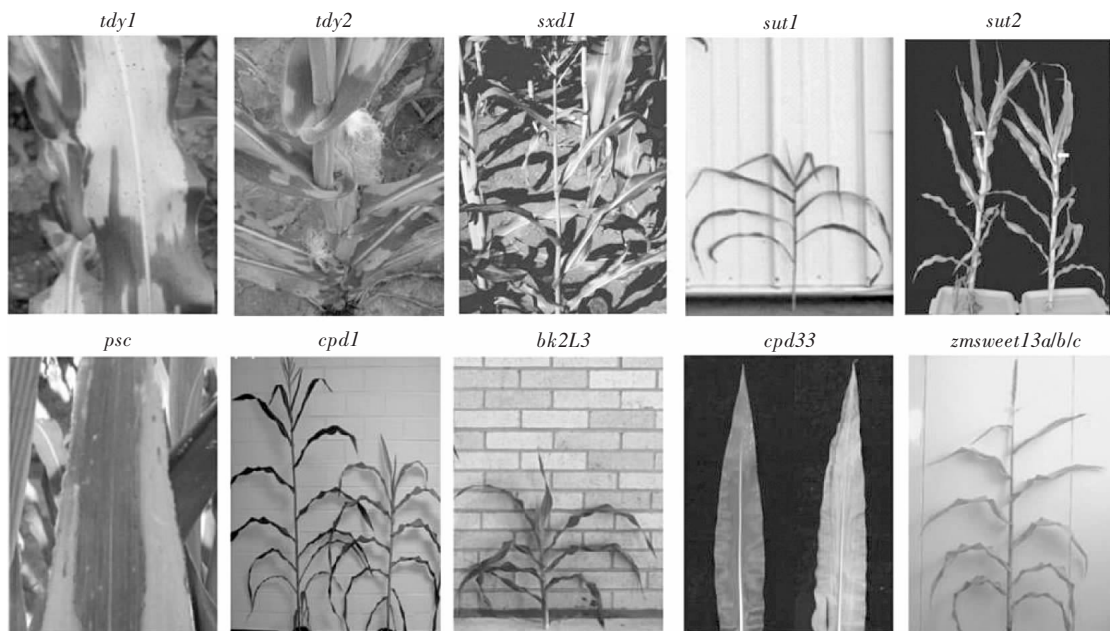


图 1 玉米碳水化合物分配缺陷突变体

2.1 影响共质体运输的基因

影响共质体运输的基因包括 *SUCROSE EXPORT DEFECTIVE1* (*SXD1*) 和 *CARBOHYDRATE PARTITIONING DEFECTIVE33* (*CPD33*)。 *SXD1* 编码生育酚环化酶参与维生素 E 的生物合成。 *sxd1* 突变体的叶片中积累了过量的花青素导致其呈现紫色, 透射电镜观察表明, 胼胝质在维管束鞘细胞和维管实质细胞之间的胞间连丝上异位沉积, 阻碍了共质体运输过程, 导致蔗糖流出速率减慢 [17-18]。

CPD33 编码一个 MCTP 蛋白, 是拟南芥中 *QUIRKY* 的同源基因。 *cpd33* 突变体具有叶片褪绿、淀粉和可溶性糖(葡萄糖、蔗糖、果糖)大量积累的表型; 与之相对应, 拟南芥的 *quirky* 突变体叶片中碳水化合物的含量也显著升高, 暗示其在单双子叶植物中调控碳水化合物分配的功能是保守的。透射电镜观察表明 *cpd33* 突变体中伴胞-筛分子界面上胞间连丝数量显著减少, 表明该基因可能通过影响伴胞-筛分子界面上胞间连丝的形成来调节

蔗糖转运速率^[19]。

2.2 影响质外体运输的基因

影响质外体运输的基因包括 *ZmSWEET13A/B/C*、*ZmSUT1*、*ZmSUT2*，均为编码质外体运输依赖的蔗糖转运蛋白。*ZmSWEET13* 具有 *ZmSWEET13A*、*ZmSWEET13B* 和 *ZmSWEET13C* 等 3 个旁系同源基因，三者具有功能冗余。利用 CRISPR/Cas9 创制的 *zmsweet13alb/c* 3 个突变体有典型的碳水化合物分配缺陷，即叶片褪绿、碳水化合物积累增加^[20]。*Zmsut1* 突变体具有植株矮化、叶片中碳水化合物和花青素过量积累和雌雄穗发育异常的表型^[21]。*Zmsut2* 突变体发育较野生型植株更为迟缓，雌雄穗减小，同时叶片中碳水化合物含量也有所增加。与 *Zmsut1* 突变体相比，*Zmsut2* 的表型较弱，可能是两者功能分化所致：*Zmsut1* 负责将蔗糖由质外体导入伴胞，而 *Zmsut2* 负责将暂时储存在液泡中的蔗糖导出以供重新利用。即经由 *Zmsut1* 导出的蔗糖通量更大，因而其突变体具有更为明显的表型^[22]。

2.3 影响韧皮部结构的基因

影响韧皮部结构的基因包括 *CARBOHYDRATE PARTITIONING DEFECTIVE1 (CPD1)* 和 *BRITTLE STALK2-LIKE3 (BK2L3)*。*CPD1* 编码一个含有 Pleckstrin homology (PH) 结构域蛋白，生物学功能未知。透射电镜观察表明，*cpd1* 突变体的韧皮部存在大量胼胝质的沉积，阻碍了蔗糖的运输，导致其出现株高减低、叶片褪绿、产量降低等碳水化合物分配缺陷的典型表型^[23]。*BK2L3* 编码一个 COBRA 家族的蛋白，这类蛋白被报道与纤维素的合成有关。在 *BK2L3* 的两个等位突变体 *cpd28* 和 *cpd47* 中，纤维素合成受阻导致了筛分子细胞壁结构改变，进而阻碍了碳水化合物的分配^[24]。

2.4 调控机制未知的基因

调控机制未知的基因包括 *TIE-DYEDI (TDY1)* 和 *TDY2*，前者编码一个功能未知的跨膜蛋白，后者编码一个胼胝质合成酶。在这两个基因的突变体中，碳水化合物在叶片的某些部位过度积累导致叶片部分褪绿，形成了类似“扎染”的图案。遗传学分析表明，*TDY1* 和 *TDY2* 位于同一调控通路，但独立于 *SXD1*。透射电镜观察表明，*tdy1* 和 *tdy2* 突变体的伴胞中存在类似于油滴的结构，暗

示其中具有过量的碳储备。结合两个蛋白的亚细胞定位及生物学功能，Baker 等^[25]推测这两个基因可能行相互作用，以促进伴胞-筛分子之间的共质体运输^[26-31]。此外，Slewinski 等^[32]报道了一个名为 *psychedelic (psc)* 的碳水化合物分配缺陷突变体，但由于该突变体的表型似乎不是由单基因控制的而未能克隆相关基因。

3 展望

玉米是光合作用同化最初产物为四碳化合物的 C4 植物，是研究植物碳水化合物分配的理想模型，也是研究光合作用效率高低的模式植物。玉米产量的提高实质上是“源、库、流”性状的遗传改良与其平衡关系不断建立的过程^[33]。选育源强、库大、流通畅的高光效理想株型品种是玉米高产、稳产的重要保障。传统高产栽培研究中，作物产量的提高不仅与作物本身的遗传基因有关，而且与土壤、肥水、化控等环境因素也有密切的关系。要想获得高产，就要使“源、库、流”三者之间同化产物的转运与分配达到协调与平衡^[34-35]。在现代高产栽培的理论中，常用“源、库、流”理论来阐明作物产量形成的规律^[36]；在育种方面，培育具有源强、库大、流畅的理想品种是一个重要的研究方向。因此，研究“源、库、流”间同化产物分配调控关键基因及源库间碳水化合物的转运与分配机制成为生命科学领域研究热点。

植物库器官中碳水化合物的吸收、积累及其转化是决定植物产量和品质的重要因素。植物光合作用的主要产物是糖类，而蔗糖是植物体内碳水化合物运输、分配及其储存主要形式，为植物生长发育提供碳架与能量。玉米碳水化合物分配效率对产量具有决定性作用，蔗糖从“源”到“库”的转运过程中，需要多次跨膜，蔗糖转运蛋白 (sucrose transporter, SUT) 在蔗糖的跨膜运输中起关键作用。因此，探讨库器官中碳水化合物代谢转化的调节机制，以及细胞生物学规律是研究产量形成理论的基础。长期以来人们在代谢链上游对作物光合效能及其同化物的装载研究较多，而对代谢链下游影响库强度的重要因子糖卸载机理研究却较少。随着分子生物学的发展，生物育种技术已经历了原始驯化选择、常规育种、分子育种时代，正向设计育种或智能化育种时代发展，而

智能化育种将基因编辑、生物育种及人工智能相互融合, 将实现性状的精准改良^[37-38]。因此, 采用基因工程手段调控特定 *SUT* 基因的表达水平与转运活性, 鉴定、克隆与同化产物运输分配相关基因并明确它们的分子功能, 人为地控制蔗糖在不同库组织中的分配比例, 对提高植物碳水化合物分配效率、光合效率以及产量等方面具有重要意义。

参考文献:

- [1] AYRE B G. Membrane-transport systems for sucrose in relation to whole-plant carbon partitioning[J]. *Mol Plant*, 2011, 4: 377-394.
- [2] BALL S G, MORELL M K. From bacterial glycogen to starch: understanding the biogenesis of the plant starch granule[J]. *Annu Rev Plant Biol.*, 2003, 54: 207-233.
- [3] FETTKE J, CHIA T, ECKERMANN N, et al. A transglucosidase necessary for starch degradation and maltose metabolism in leaves at night acts on cytosolic heteroglycans(SHG)[J]. *Plant J.*, 2006, 46: 668-684.
- [4] FETTKE J, HEJAZI M, SMIRNOVA J, et al. Eukaryotic starch degradation: integration of plastidial and cytosolic pathways[J]. *J. Exp. Bot.*, 2009, 60: 2907-2922.
- [5] MALINOVA I, STEUP M, FETTKE J. Starch-related cytosolic heteroglycans in roots from *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Plant Physiol*, 2011, 168: 1406-1414.
- [6] FETTKE J, FERNIE A R. Intracellular and cell-to-apoplast compartmentation of carbohydrate metabolism[J]. *Trends Plant Sci.*, 2015, 20: 490-497.
- [7] AYRE B G. Membrane-transport systems for sucrose in relation to whole-plant carbon partitioning[J]. *Mol Plant*, 2011, 4: 377-394.
- [8] BAKER R F, LEACH K A, BRAUN D M. SWEET as sugar: new sucrose effluxers in plants[J]. *Mol Plant*, 2012, 5: 766-768.
- [9] BRAUN D M. Phloem loading and unloading of sucrose: What a long, strange trip from source to sink[J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2022, 73: 553-584.
- [10] VATÉN A, DETTMER J, WU S, et al. Callose biosynthesis regulates symplastic trafficking during root development[J]. *Dev Cell*, 2011, 21(6): 1144-1155.
- [11] BAI A N, LU X D, LI D Q, et al. NF-YB1-regulated expression of sucrose transporters in aleurone facilitates sugar loading to rice endosperm[J]. *Cell Res*, 2016, 26(3): 384-391.
- [12] RITTE G, HEYDENREICH M, MAHLOW S, et al. Phosphorylation of C6- and C3-positions of glucosyl residues in starch is catalysed by distinct dikinases[J]. *FEBS Lett*, 2006, 580(20): 4872-4877.
- [13] WANG Z, WEI K, XIONG M, et al. Glucan, Water-Dikinase 1 (GWD1), an ideal biotechnological target for potential improving yield and quality in rice [J]. *Plant Biotechnol J.*, 2021, 19(12): 2606-2618.
- [14] SANTELIA D, KÖTTING O, SEUNG D, et al. The phosphoglucan phosphatase like sex Four2 dephosphorylates starch at the C3-position in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2011, 23(11): 4096-4111.
- [15] HUANG L F, LIU Y K, SU S C, et al. Genetic engineering of transitory starch accumulation by knockdown of OsSEX4 in rice plants for enhanced bioethanol production[J]. *BiotechnolBioeng*, 2020, 117(4): 933-944.
- [16] QIN Y, XIAO Z Y, ZHAO H Y, et al. Starch phosphorylase 2 is essential for cellular carbohydrate partitioning in maize[J]. *J. Integr. Plant Biol.*, 2022, 64: 1755-1769.
- [17] RUSSIN W A, EVERT R F, VANDERVEER P J, et al. Modification of a specific class of plasmodesmata and loss of sucrose export ability in the sucrose export defective1 maize mutant[J]. *Plant Cell*, 1996, 8: 645-658.
- [18] PROVENCHER L M, MIAO L, SINHA N, et al. Sucrose export defective1 encodes a novel protein implicated in chloroplast-to-nucleus signaling [J]. *Plant Cell*, 2001, 13: 1127-1141.
- [19] TRAN T M, MCCUBBIN T J, BIHMIDINE S, et al. Maize carbohydrate partitioning defective33 encodes an MCTP protein and functions in sucrose export from leaves[J]. *Mol Plant*, 2019, 12: 1278-1293.
- [20] BEZRUTCZYK M, HARTWIG T, HORSCHMAN M, et al. Impaired phloem loading in *zmsweet 13a, b, c* sucrose transporter triple knock-out mutants in *Zea mays* [J]. *New Phytol*, 2018, 218: 594-603.
- [21] SLEWINSKI T L, MEELEY R, BRAUN D M. Sucrose transporter1 functions in phloem loading in maize leaves [J]. *J. Exp. Bot.*, 2009, 60: 881-892.
- [22] LEACH K A, TRAN T M, SLEWINSKI T L, et al. Sucrose transporter2 contributes to maize growth, development, and crop yield[J]. *J. Integr Plant Biol.*, 2017, 59: 390-408.
- [23] JULIUS B T, SLEWINSKI T L, BAKER R F, et al. Maize carbohydrate partitioning defective1 impacts carbohydrate distribution, callose accumulation, and phloem

- function[J]. *J. Exp. Bot.*, 2018, 69: 3917–3931.
- [24] JULIUS B T, MCCUBBIN T J, MERTZ R A, et al. Maize Brittle Stalk2-Like3, encoding a COBRA protein, functions in cell wall formation and carbohydrate partitioning [J]. *Plant Cell*, 2021, 33: 3348–3366.
- [25] BAKER R F, BRAUN D M. Tie-dyed2 functions with tie-dyed1 to promote carbohydrate export from maize leaves[J]. *Plant Physiol*, 2008, 146: 1085–1097.
- [26] MA Y, BAKER R F, MAGALLANES-LUNDBACK M, et al. Tie-dyed1 and sucrose export defective1 act independently to promote carbohydrate export from maize leaves[J]. *Planta*, 2008, 227: 527–538.
- [27] MA Y, SLEWINSKI T L, BAKER R F, et al. Tie-dyed1 encodes a novel, phloem-expressed transmembrane protein that functions in carbohydrate partitioning [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149: 181–194.
- [28] BRAUN, D M, MA Y, INADA N, et al. Tie-dyed1 Regulates carbohydrate accumulation in maize leaves [J]. *Plant Physiol*, 2006, 142: 1511–1522.
- [29] SLEWINSKI T L, MA Y, BAKER R F, et al. Determining the role of Tie-dyed1 in starch metabolism: Epistasis analysis with a maize ADP-glucose pyrophosphorylase mutant lacking leaf starch[J]. *J. Hered*, 2008, 99: 661–666.
- [30] BAKER R F, BRAUN D M. tie-dyed1 Functions non-cell autonomously to control carbohydrate accumulation in maize leaves[J]. *Plant Physiol*, 2007, 144: 867–878.
- [31] SLEWINSKI T L, BAKER R F, STUBERT A, et al. Tie-dyed2 encodes a callose synthase that functions in vein development and affects symplastic trafficking within the phloem of maize leaves[J]. *Plant Physiol*, 2012, 160: 1540–1550.
- [32] SLEWINSKI T L, BRAUN D M. The psychedelic genes of maize redundantly promote carbohydrate export from leaves[J]. *Genetics*, 2010, 185: 221–232.
- [33] 周海燕, 李国龙, 张少英. 作物源库关系研究进展[J]. *作物杂志*, 2007(6): 14–18.
- [34] 牛日华. 改变库源比例和根冠比例对棉花叶片衰老的调节效应[D]. 青岛: 青岛农业大学, 2010.
- [35] 赵全志, 高尔明. 库源质量与作物超高产栽培及育种[J]. *河南农业大学学报*, 1999, 33(3): 226–230.
- [36] 涂坦. 控制水稻源库流性状关键基因 *Ess1* 的精细定位[D]. 雅安: 四川农业大学, 2013.
- [37] 景海春, 田志喜, 种康, 等. 分子设计育种的科技问题及其展望概论 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(10): 1356–1365; 1355.
- [38] 杨天育. 糜子分子遗传研究进展与展望[J]. *寒旱农业科学*, 2022, 1(1): 32–36.

·公益广告·

农村是我国传统文明的发源地，
乡土文化的根不能断，农村不能成为荒芜的农村、留守的农村、
记忆中的故园。