مطالعات علوم زیستی و زیست فناوری
دوره ۸، شماره ۱، بهار ۱۴۰۱
صفحات ۲۸۶- ۲۶۰

Online ISSN: ٤٤٩٣-٢٤٧٦
Print ISSN: ٢٠٢٠-٢٥٣٨
www.irijournals.com

پروفایل بیان ژن‌های دخیل در سنتز نشاسته در سینک و اندام‌های منبع برنج

مریم جابری مهر

کارشناسی ارشد، بیوتکنولوژی کشاورزی، دانشگاه پیام نور مرکز تهران شرق، تهران، ایران

چکیده

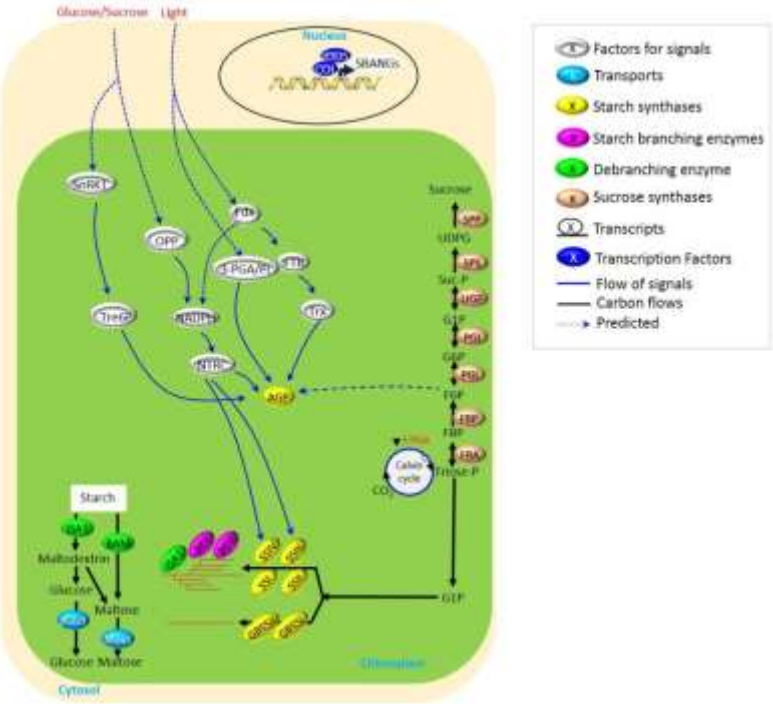
نشاسته ذخیره اولیه کربوهیدرات ها را فراهم می کند که تقریباً ۸۵٪ از وزن خشک آندوسپرم غلات را تشکیل می دهد. دانه های غلات به حداکثر تولید نشاسته سالانه کمک می کنند و غذای اولیه را برای انسان و دام در سراسر جهان فراهم می کنند. با این حال، تقاضای فزاینده برای نشاسته در مواد غذایی و صنعت و از دست رفتن فزاینده زمین های قابل کشت با شهرنشینی بر ضرورت درک بیوسنتز نشاسته و تنظیم آن تاکید دارد. در اینجا، ابتدا مسیرهای سیگنالینگ تنظیمی در مورد بیوسنتز نشاسته برنج را خلاصه کردیم. پس از آن، ما توجه بیشتری به چگونگی پاسخ سیستماتیک عوامل رونویسی (TFs) به محرک‌های مختلف از طریق تنظیم آنزیم‌ها در طول بیوسنتز نشاسته کردیم. در نهایت، بر اساس گزارش های قبلی، راهکارهایی برای بهبود عملکرد و کیفیت برنج ارائه شد. این بررسی به طور جمعی به طراحی مطالعات آینده در مورد بیوسنتز نشاسته در محصولات برنج کمک می کند.

واژه‌های کلیدی: ژن، منبع برنج، نشاسته.

۱- مقدمه

با بهبود استانداردهای زندگی، مردم نیازهای بالاتری برای کیفیت غذا دارند. محتوی و کیفیت نشاسته به عنوان جزء اصلی محصولات غلات، به ویژه برنج، مستقیماً بر منافع اقتصادی محصولات تأثیر می گذارد. بخش‌های هتروتروف برداشت‌شده گیاهان زراعی اصلی معمولاً اندام‌های ذخیره‌کننده نشاسته مانند ریشه‌ها (کاساوا، تارو و سیب‌زمینی شیرین)، غده‌ها (سیب‌زمینی)، و دانه‌های غلات (برنج، ذرت، گندم، جو و سورگوم) هستند (Bahaji et al. , 2014). در این میان، دانه‌های غلات به حداکثر تولید نشاسته سالانه کمک می‌کنند (Nuttall et al. , 2017) و غذای اولیه را برای انسان و دام در سراسر جهان فراهم می‌کنند. با این حال، تقاضای فزاینده برای نشاسته در صنایع غذایی و از دست دادن فزاینده زمین های قابل کشت به دلیل شهرنشینی، بر نیاز به کشف بیوسنتز نشاسته و تنظیم آن تاکید کرد. مکانیسم های تنظیمی دقیق بیوسنتز نشاسته در طول تشکیل بذر تا حد زیادی ناشناخته است، صرف نظر از اکثر آنزیم های متابولیک نشاسته شناسایی شده است (Thitisaksakul et al. , 2012).

نشاسته از آمیلوز و آمیلوپکتین پلیمرهای گلوکان تشکیل شده است که برای تشکیل گرانول های نشاسته نیمه کریستالی نامحلول بسته بندی می شوند (Pfister & Zeeman, 2016). حداقل دو نوع نشاسته سنتز شده در گیاهان وجود دارد (شکل ۱). نشاسته گذرا معمولاً در پلاستیدهای اندام های فتوسنتزی وجود دارد و تنظیم گردش شبانه روزی را با چرخه های روزانه نمایش می دهد (Pfister & Zeeman, 2016). مهمتر از آن، آمیلوپلاست های غیر فتوسنتزی معمولاً به عنوان مکان های مصنوعی برای ذخیره نشاسته عمل می کنند که برای تحقق سنتز نشاسته نیاز به تامین ساکارز و ATP از برگ ها دارند (Bahaji et al. , 2014). بنابراین، انتقال دهنده های مختلف نیز برای سنتز نشاسته ذخیره سازی از طریق تحویل ساکارز و انرژی با استفاده از سیستم عروقی ضروری هستند (Geiger, 2011).



شکل ۱

شکل ۱ بیوسنتز نشاسته گذرا در محصولات برنج. بیوسنتز نشاسته در برگ های برنج گردش ریتمیک را به دنبال نوسانات شبانه روزی چرخه های مکرر تجمع و تخریب نشان می دهد. این تا حد زیادی به سیگنال‌های با واسطه نور و گلوکز/ساکارز برای تنظیم سنتازهای نشاسته، یعنی AGP، SSIII و SSIV مرتبط بود. به نظر می رسید NADPH به عنوان یکی از ماژول های رایج سیگنال های نور و گلوکز/ساکارز استفاده می شود، در حالی که SnRK1-Tre6P به عنوان یک مسیر مستقل برای واسطه گری AGP عمل می کند. همه اینها مکانیسم ظریف و انعطاف پذیر بیوسنتز نشاسته را در برگها تعیین می کنند.

سنتز نشاسته به سه نوع آنزیم نیاز دارد (Myers et al. , 2000)، از جمله سنتاز نشاسته (SS)، آنزیم‌های شاخه‌دار (BEs)، و آنزیم‌های شاخه‌زدایی (DBEs). در میان آنها، SSها مسئول طویل شدن زنجیره های گلوکان هستند، و امروزه، شش ایزوفرم SS (SSI-SSV) به جز SSV، سنتاز نشاسته ای متصل به گرانول (GBSS/Wx) به خوبی در نقش ها در طول سنتز نشاسته مشخص شده اند. (Nougué et al. , 2014). SSI-SSIII برای ایجاد سنتز آمیلوپکتین مناسب حیاتی است، در حالی که GBSS عمدتاً در سنتز آمیلوز عمل می کند (Zeeman, 2016;). علاوه بر این، SSIV ترجیح می‌دهد گلوکان‌های شاخه‌دار را همراه با BEs و DBEs ایجاد کند و تشکیل گرانول را آغاز کند (Lu et al. , 2018). علاوه بر این، BE ها از طریق انتقال گلوکان خطی، یک پیوند α-1، 6 تشکیل می دهند، و DBE ها تشکیل لایه های کریستالی آمیلوپکتین را از طریق حذف پیوندهای α-1، 6 تسهیل می کنند (Pfister & Zeeman, 2016).

نشاسته ۸۵ درصد از وزن خشک آندوسپرم غلات را تشکیل می دهد (Bahaji et al. , 2014) یک کربوهیدرات ذخیره اصلی است که در دانه غلات تشکیل می شود و به عملکرد محصول کمک می کند. بیوسنتز نشاسته در محصولات غلات نیازمند هماهنگی آنزیم های بیوسنتزی نشاسته و هماهنگی با سایر فرآیندهای متابولیکی است که از آنزیم های بیوسنتزی نشاسته استفاده می کنند. بنابراین، مهندسی محصولات با صفات زراعی مطلوب با استفاده از رویکردهای بیوتکنولوژیکی (Bahaji et al. , 2014) و اصلاح کمک نشانگر در محصولات حیاتی است. بر اساس مراجع فعلی، تفاوت کمی بین چندین محصول غلات وجود دارد. با این وجود، منابع بیشتر مرتبط با نشاسته در برنج گزارش شده است. همچنین برنج به عنوان گیاه نمونه تک لپه ای می تواند داوری برای سایر گونه ها داشته باشد. علاوه بر این، تقاضا برای کیفیت برنج با بهبود استاندارد زندگی مردم بیشتر و بیشتر شده است (Bahaji et al. , 2014). کیفیت برنج ارزش تجاری آن را در بازار اقتصادی تعیین می کند و توجه مصرف کنندگان و پرورش دهندگان برنج را به خود جلب کرده است (Bahaji et al. , 2014). با افزایش تقاضا برای برنج با کیفیت خوب، بررسی بیوسنتز نشاسته و مکانیسم های تنظیمی آن حیاتی است که برای بهبود ژنتیکی جهت گیری کیفیت برنج مهم است.

امروزه، بررسی های منتشر شده زیادی در مورد بیوسنتز نشاسته در گیاهان وجود دارد (Bahaji et al. , 2014; López-González et al. , 2019). بر اساس به موقع بودن تحقیقات نشاسته، کارهای جدیدتر در مورد بیوسنتز نشاسته بر روی عوامل رونویسی و مکانیسم‌های تنظیمی متمرکز شده‌اند. این بررسی علاوه بر این، آثار متابولیسم نشاسته در محصولات غلات را بر اساس بررسی های قبلی به روز کرد. از آنجایی که رشد دانه با مدت زمان فتوسنتز برگ پرچم (Borrill et al. , 2015) و مرتبط با سطوح قند و فعالیت آنزیم های مهم سنتز کننده نشاسته (Fahy et al. , 2018) در طول رشد بذر در محصولات برنج محدود می شود، ما برای خلاصه کردن سیگنال های تنظیمی در بیوسنتز نشاسته برگ آغاز شد. پس از آن، ما توجه بیشتری به نحوه پاسخ سیستماتیک عوامل رونویسی (TFs) به محرک‌های مختلف از طریق مقررات آنزیم‌ها در طول سنتز نشاسته آندوسپرم پرداختیم. در نهایت، مکانیسم مولکولی سنتز نشاسته خلاصه شد و استراتژی‌هایی برای عملکرد و بهبود

کیفیت برنج مورد بحث قرار گرفت و مبنای نظری برای بهبود و اصلاح در برنج فراهم شد. برخی از راهبردها برای بهبود عملکرد و کیفیت برنج بر اساس گزارش های قبلی ارائه شد. بررسی ما یک بررسی انتقادی از مطالعات مربوط به تنظیم بیوسنتز نشاسته و برخی استراتژی‌های بالقوه مرتبط با نشاسته برای کاربردها در محصولات ارائه می‌کند.

روش بررسی

برای تکمیل این مقاله، جستجوی ادبیات الکترونیکی به طور جامع در پایگاه‌های اطلاعاتی Web of Science، Google Scholar، Science Direct، Mendeley و EndNote با استفاده از کلمات کلیدی مانند «متابولیسم نشاسته»، «محصولات غلات»، «عوامل رونویسی»، نشاسته گذرا، «نشاسته آندوسپرم»، «برنج»، «ذرت»، «گندم»، «جو»، «ساکارز به نشاسته»، ادغام شده با استفاده از «+»، «یا»، «AND» برای جستجوی خاص برمی گردد. آثار ۲۰ سال گذشته (تا ۲۹ اوت ۲۰۲۱) بیشتر در اینجا متمرکز شده اند. بیش از هشتصد مقاله بازیابی شد و انتخاب مقاله طبق روش قبلی انجام شد (Moher et al. , 2009). اول از همه، مقالات تکراری حذف شدند. پس از آن، مقالات غیر مرتبط پس از بررسی عناوین و چکیده ها غربالگری شدند. در نهایت، مرتبط ترین مقالات به زبان انگلیسی برای تکمیل این بررسی استفاده شد.

بیوسنتز نشاسته گذرا در محصولات غلات

در مقایسه با بسیاری از مطالعات در مورد بیوسنتز نشاسته گذرا در گیاهان دیگر، به عنوان مثال، آرابیدوپسیس، تعداد کمی بر روی محصولات غلات تمرکز کرده اند. این تا حد زیادی به ابهام فنوتیپی ناشی از متابولیسم نابهنجار نشاسته گذرا در برگ‌های غلات و صفات غیرقابل خوردن برگ‌ها نسبت داده می‌شود. با این حال، اگرچه متابولیسم ساکارز به نشاسته با انتقال از طریق آبکش به بافت‌های غرق‌کننده اتفاق می‌افتد (Macneill et al. , 2017)، به دلیل استفاده از فروکتوز فسفات به گلوکز فسفات‌ها به ADP-گلوکز، متابولیسم گذرا نشاسته در برگ‌ها برای شکل‌گیری حیاتی است. دانه ها، و امروزه، کشف منبع سوخت های زیستی بالقوه برای کاهش کمبود انرژی نیز مفید است. چندین بررسی (Geigenberger, 2011) بر متابولیسم نشاسته در گیاهان متمرکز شده اند. بررسی ما سیگنال‌دهی احتمالی بیوسنتز نشاسته را به صراحت بر متابولیسم نشاسته تحت تناوب نور/تاریکی در محصولات، از جمله سیگنال‌های گلوکز/ساکارز، برجسته می‌کند (شکل ۱).

مسیر سیگنالینگ وابسته به نور

چرخش ریتمیک پس از نوسان روز و شب چرخه های مکرر تجمع و تخریب از طریق بیوسنتز نشاسته گذرا در برگ های غلات نشان داده شده است (Fernandez et al. , 2017). با این حال، انواع مختلف تناوب نور/تاریکی و در دسترس بودن گلوکز/ساکارز، و همچنین برهمکنش پروتئین-پروتئین، مکانیسم ظریف و انعطاف پذیر بیوسنتز نشاسته را در برگ ها تعیین می کند (شکل ۱).

از آنجایی که فتوسنتز وابسته به نور مواد خام را برای سنتز نشاسته فراهم می کند، نرخ سنتزی نشاسته در برگ ها برای مواجهه با طول روز نوسان تنظیم می شود. با این حال، نوسانات طول روز معمولاً به طور موقت دوره ای از کمبود کربن را ایجاد می کند که عمدتاً به تعادل مجدد وابسته به نور بودجه کربن بستگی دارد. تعادل مجدد بودجه کربن معمولاً با تسریع سنتز نشاسته در حالی که مانع از سرعت تخریب نشاسته می شود تحقق می یابد (Graf & Smith, 2011). علاوه بر این، از

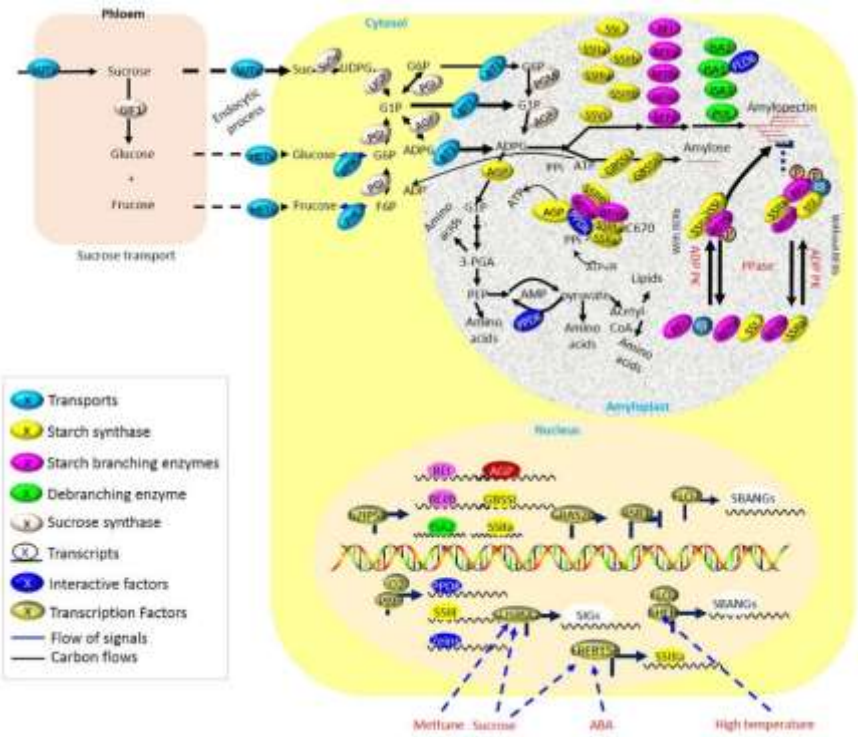
بخشی از کربن تازه تثبیت شده در طول دوره نور، نشاسته سنتز شد و سپس در دوره شب بعدی که به عنوان گردش نشاسته نامیده می‌شود، به گلوکان تجزیه شد (Lee et al. , 2016). این باعث می شود که گردش نشاسته با طول روز هماهنگ شود (Fernandez et al. , 2017)، که کارایی استفاده از کربن را به حداکثر می رساند. بنابراین، گردش نشاسته برای توسعه گیاه و تولید زیست توده ضروری است و مهمتر از آن، پاسخی موثر و کارآمد به سازگاری محیطی وابسته به نور است.

سیگنال دهی وابسته به نور معمولاً از طریق کنترل آنزیم های بیوسنتزی نشاسته تنظیم خود را برای سنتز نشاسته انجام می دهد. ADP-گلوکز پیروفسفوریلاز (AGPase) قرار بود یکی از آنزیم‌های مورد مطالعه در مسیر سیگنال دهی وابسته به نور باشد، که در آن تنظیم AGPase تا حد زیادی با ماژول‌های فتوسنتز مرتبط بود. به عنوان مثال، فرودوکسین (Fdx)، تیوردوکسین ها (Trx) و Trx ردوکتاز وابسته به Fdx (FTR) در تنظیم AGPase در پاسخ به نور شرکت کردند (Lunn et al. , 2014; Davies et al. , 2003). علاوه بر این، از طریق نیکوتین آمید-آدنین دی نوکلئوتید فسفات (NADPH) و NADP-تیوردوکسین ردوکتاز (NTRC)، Fdx ناشی از نور نیز بیان AGPase/نشاسته سنتاز III (SSIII)/SSIV/β-آمیلاز (BAM) را تنظیم کرد (Yadav et al. , 2014). 3-فسفوگلیسرات (۳-PGA؛ Guo et al. , 2012) و فروکتوز-۶-فسفات (F6P؛ Koumoto et al. , 2013) نیز در تنظیم AGPase دخیل بودند، اما مکانیسم های دقیق چندان واضح نبود. در مجموع، برای بیوسنتز نشاسته گذرا، نور برای تنظیم فعالیت آنزیم های بیوسنتزی نشاسته مختلف از طریق حیاتی است (شکل ۱).

(i) 3-PGA→AGPase,
(ii) Fdx→FTR→Trx→AGPase, and
(iii) Fdx→NADPH→NTRC→AGPase/SSIII/SSIV/BAM (Fig. 1).

مسیر سیگنالینگ وابسته به گلوکز/ساکارز

به عنوان اشکال مهم بودجه کربن، گلوکز و ساکارز نیز در تنظیم تخصیص کربن در طول بیوسنتز نشاسته عمل می کنند. با این حال، این یک فرآیند بسیار پیچیده است. علاوه بر این، گلوکز و ساکارز نیز تا حد زیادی با تعادل رشد و تولید مثل با استفاده از کربن موجود، که شامل ترهالوز ۶-فسفات (Tre6P) در گیاهان عالی است، مرتبط هستند (شکل ۲).



شکل ۲

شکل ۲ بیوسنتز نشاسته ذخیره ای در محصولات غلات. در طول دوره پر شدن دانه، ساکارز که در اندام های رویشی (به عنوان مثال، برگ ها) قرار دارد، به شدت از آبکش تخلیه شده و به اندام های تولید مثلی (یعنی دانه ها) منتقل می شود. چندین آنزیم بیوسنتزی نشاسته برای تولید دانه های نشاسته در بیوسنتز نشاسته گذرا و ذخیره سازی همکاری می کنند. پر شدن دانه با رشد طبیعی آمیلوپلاست ها، انتقال پیش سازهای کربن و انرژی از برگ ها به آندوسپرم توسط ناقلان ساکارز (SUT) و آنزیم های بیوسنتز نشاسته آندوسپرم در طول دوره های پر شدن دانه، که به شدت به محیط های نوسانی حساس هستند، مرتبط است.

Tre6P، یک واسطه بیوسنتز ترهالوز (TRE)، در پیوند حسگر ساکارز-Tre6P عمل می کند (Martins et al. , 2013). این شامل هماهنگی متابولیسم کربن و نیتروژن در گیاهان است (Bledsoe et al. , 2017). برای بهینه سازی غلظت ساکارز درون سلولی برای رشد و نمو گیاهان، Tre6P معمولاً هم به عنوان یک سیگنال و هم به عنوان یک تنظیم کننده منفی رتروگراد عمل می کند (Yadav et al. , 2014). اگرچه محتویات Tre6P و TRE کم است، Tre6P در در دسترس قرار دادن ساکارز برای اندام‌ها ضروری است، که به شدت با تغییرات کربن موجود در ارتباط است (Martínez-Barajas et al. , 2011). در طی متابولیسم ساکارز و نشاسته، تعامل Tre6P با سیستم کیناز ۱ (SnRK1) مربوط به غیر تخمیرکننده ساکارز رخ داد (Nunes et al. , 2013). این دیدگاه های جدیدی در مورد تخصیص کربن به دانه های غلات در حال توسعه ارائه کرد.

در واقع، در آندوسپرم محصولات غلات، رسوب دانه های نشاسته با Tre6P ارتباط تنگاتنگی دارد. در چندین محصول غلات، مدلی برای نقش Tre6P در تقسیم کربن و عملکرد پیشنهاد و تایید شد (Langlois, Shulman & Arbesman, 2015). در دسترس بودن ساکارز محلی نقش کلیدی در سیگنال دهی Tre6P/SnRK1 برای تعیین عملکرد و کیفیت دانه ایفا کرد

(Lawlor & Paul, 2014). در سیگنال دهی Tre6P/SnRK1، عامل کلیدی دیگر ترهالوز-۶-فسفات فسفاتاز ۷ (TPP7) بود که گردش Tre6P را افزایش داد و به عنوان یک حسگر انرژی عمل کرد (Kretzschmar et al. , 2015). همچنین، TPP7 می‌تواند آنابولیسم یا کاتابولیسم را بسته به در دسترس بودن ساکارز محلی اندازه‌گیری کند (Nuccio et al. , 2015)، در نتیجه حرکت نشاسته را برای تحریک پویایی رشد جنین جوانه‌زده و غلاف کولئوپتیل دراز افزایش می‌دهد. این در نتیجه تحمل جوانه زنی بی هوازی را در برنج با بذر مستقیم بهبود بخشید (Kretzschmar et al. , 2015). به دلیل غلظت بالای ساکارز، تجمع Tre6P SnRK1 را برای ترویج رشد مهار کرد. با این حال، قند پایین تبدیل از Tre6P به TRE را افزایش داد، و بنابراین، SnRK1 فسفریله شد تا فاکتورهای رونویسی زیپ لوسین پایه C/S1 (bZIP) (TFs) را برای جداسازی منابع در سینک‌ها فعال کند (Langlois, Shulman & Arbesman, 2015). ماژول تنظیمی Tre6P-C/S1 bZIP-SnRK1 هم در تک لپه ای (یعنی برنج؛ Cho et al. , 2012) و هم در دو لپه ها (یعنی Arabidopsis؛ Lunn et al. , 2014; O'Hara, Paul & Wingler, 2013) وجود داشت. سیستم موثر سنجش مواد مغذی به عنوان یک تنظیم کننده مکانی-زمانی عمل کرد (Langlois, Shulman & Arbesman, 2015) که باعث بهبود پایداری عملکرد محصولات اصلی در شرایط نامطلوب شد. جدا از نور، ساکارز یا گلوکز نیز به عنوان عامل دیگری در فعال کردن سیگنال‌دهی NADPH-NTRC برای تنظیم AGPase/SSIII/SSIV عمل می‌کند (Guo et al. , 2012). با این وجود، پنتوز فسفات اکسیداتیو (OPP) و SnRK1 (Nunes et al. , 2013) قرار بود اولین حسگرهای قند باشند.

در مجموع، تجمع ساکارز برای رشد گیاه از طریق تنظیم بیوسنتز نشاسته حیاتی بود، و چندین سیگنال وابسته به ساکارز در اینجا خلاصه شده است، از جمله:

(i) sucrose→SnRK1→Tre6P→AGPase and

(ii) sucrose→OPP→NADPH→NTRC→AGPase/SSIII/SSIV (Fig. 1).

ریتم های شبانه روزی برای بیوسنتز نشاسته

ریتم شبانه روزی نیز یک تنظیم کننده مهم برای بیوسنتز نشاسته است. بیوسنتز نشاسته از ریتم های شبانه روزی پیروی می کرد (Annunziata et al. , 2017) و بر مدت زمان و شدت نور متکی بود (Fernandez et al. , 2017). بنابراین، بر اساس فعالیت وابسته به نور آنزیم های تجزیه کننده نشاسته، نشاسته بیشتر مستعد تخریب بود. این تا حدی به سطوح رونوشت β-آمیلاز ۳ (BAM3)، آنزیم اصلی تجزیه کننده نشاسته با نیمه عمر کوتاه نسبت داده شد (Li et al. , 2017a). با این حال، بسیاری دیگر از آنزیم های مرتبط با تخریب نشاسته، از جمله گلوکان واتر دیکیناز (GWD)، α-آمیلاز ۳ (AMY3) و آنزیم نامتناسب ۲ (DPE2)، نیمه عمر طولانی در چرخه روز/شب داشتند (Skeffington et al. , 2014; Nelson et al. , 2014). این همچنین مشخص کرد که فعالیت آنها احتمالاً در سطح بیان ژن تنظیم نشده است. به عنوان مثال، برای فعال کردن فعالیت آنزیم‌ها و شروع تجزیه نشاسته در نور، سطوح رونویسی ژن‌های رمزگذاری‌شده با AMY3 و BAM1 در استرس اسمزی کنونی تا حد زیادی افزایش یافت. با این وجود، این دو آنزیم برای متابولیسم نشاسته دیل بدون شرایط استرس غیرزیستی ضروری نیستند (Thalmann et al. , 2016). برعکس، در حضور نور، افزایش تمایل بیشتر به تخریب نشاسته با گذشت زمان تا حد زیادی به فسفوریلاسیون BAM1 و AMY3 بستگی دارد (Fernandez et al. , 2017). تنظیم فسفوریلاسیون با افزودن گروه های فسفات به باقی مانده های گلوکز (Glc) با دو GWD و فسفوگلوکان آب دیکناز (PWD)

به دست آمد. این باعث کاهش سطح سازمان‌دهی کریستالی ماتریس گرانول شد و سطح BAMs را در معرض حمله قرار داد، بنابراین باعث افزایش تمایل به تخریب نشاسته با گذشت زمان در طول دوره نور شد (Fernandez et al. , 2017). بنابراین، تنظیم دقیق فعالیت های آنزیمی به شدت با شرایط محیطی مرتبط است.

علاوه بر دوره نور، چندین آنزیم بیوسنتزی نشاسته مستعد عملکرد در شرایط تاریک بودند. به عنوان مثال، GBSS/Wx پلیمرهای آمیلوز آزاد شده از گرانول نشاسته و تجزیه سریع گرانول نشاسته را در شب طولانی کرد (Ortiz-Marchena et al. , 2014). دیگری گرسنگی زودهنگام ۱ (ESV1) بود، یک عامل نسبتاً جدید تخریب نشاسته، که برای کنترل نرخ تجزیه نشاسته در شب ضروری بود (Feike et al. , 2016). با این وجود، از طریق آنزیم های فسفوریلاسیون/دفسفوریلاسیون، ESV1 یک حالت کاری متمایز را انجام داد و به طور مستقیم فسفات متصل به نشاسته را واسطه کرد (Feike et al. , 2016). علاوه بر این، برای تخریب نشاسته، ESV1 و همولوگ های آن نیز ویژگی مکانی-زمانی را نشان دادند. در غیاب ESV1، برای ترویج تجمع مالتوز از تجزیه نشاسته، دانه‌های نشاسته در برگ‌ها در طول روز و شب در دسترس آنزیم‌های هیدرولیتیک هستند (Weise, Weber & Sharkey, 2004). با این حال، ذخیره نشاسته ممکن است در سایر اندام ها به دلیل بیوسنتز همزمان و تجزیه نشاسته جلوگیری شود (Feike et al. , 2016).

پدیده متناوب نور بین روز و شب نیز متابولیسم نشاسته را ریتمیک کرد. عمدتاً از طریق آنزیم تجزیه کننده نشاسته (شکل ۱) به دست آمد. در مقایسه با تنظیم سنتاز نشاسته در سطح بیان ژن، تنظیم فسفوریلاسیون فعالیت‌های آنزیم نیمه‌عمر طولانی به نظر می‌رسد که برای سازگاری بیولوژیکی ریتم نور و استرس بیولوژیکی مساعدتر باشد. علاوه بر این، برخی از عناصر و آنزیم‌های تنظیمی ویژگی بیان زمانی و مکانی خاصی را در بیوسنتز نشاسته نشان دادند. بنابراین، بین سنتز نشاسته موقت و سنتز نشاسته ذخیره سازی تفاوت خاصی وجود دارد. ممکن است به درک تنظیم مؤثر تشکیل دانه کمک کند تا مشترکات و تفاوت ها را شفاف کند.

تحویل پیش‌سازهای کربن از برگ‌ها به دانه‌های در حال رشد

برای تولید انرژی و بیوسنتز نشاسته، ساکارز سنتز شده در برگ ها باید از برگ ها در طول مسیر آوندی طولانی (آبکش) به دانه های در حال رشد منتقل شود (شکل ۲). سه نوع ناقل ساکارز (SUTs یا SUCs) در گیاهان شناسایی شده است (Reinders, Sivitz & Ward, 2012). چندین SUT در حال حاضر در محصولات غلات شناسایی شده است، از جمله علف های C3 مانند برنج (Sun et al. , 2010)، گندم (Aoki et al. , 2004)، و جو (Haupt et al. , 2001)، و چمن C4. از جمله ذرت (Baker et al. , 2016) و سورگوم شیرین (Bihmidine et al. , 2016). SUTهای نوع I برای ادیکوترها منحصر به فرد هستند و در بارگیری و بازیابی سوک در آبکش حمل و نقل نقش دارند (Gould et al. , 2012). برای SUTهای نوع II، حداقل سه عملکرد در غلات پیشنهاد شده است (Baker et al. , 2016). در برگ‌ها، (ب) تخلیه آبکش مکش در بافت‌های سینک، و (iii) بازیابی سوک نشت‌شده. در میان آنها، SUTهای نوع II در برنج نیز عملکرد مشابهی دارند (Scofield et al. , 2002, 2007). علاوه بر این، SUT های نوع III در غشای واکوئولی موضعی می شوند و در جذب ساکارز عمل می کنند (Schulz et al. , 2011). علاوه بر این، حداقل یک SUT نوع III در هر گونه گیاهی وجود دارد. با تنظیم وضعیت انرژی و کنترل گلدهی، عرضه ساکارز به دانه پرکننده برای عملکرد و کیفیت محصول بسیار مهم بود.

علیرغم مطالعات محدود در مورد تنظیم SUTs در محصولات غلات، به نظر می رسد ناقلان ساکارز در گیاهان Viridiplantae نسبتاً حفظ شده باشند. شناسایی ناقل ساکارز در محصولات غلات می تواند توسط توالی ژنوم کامل آرابیدوپسیس و سیب زمینی کمک کند.

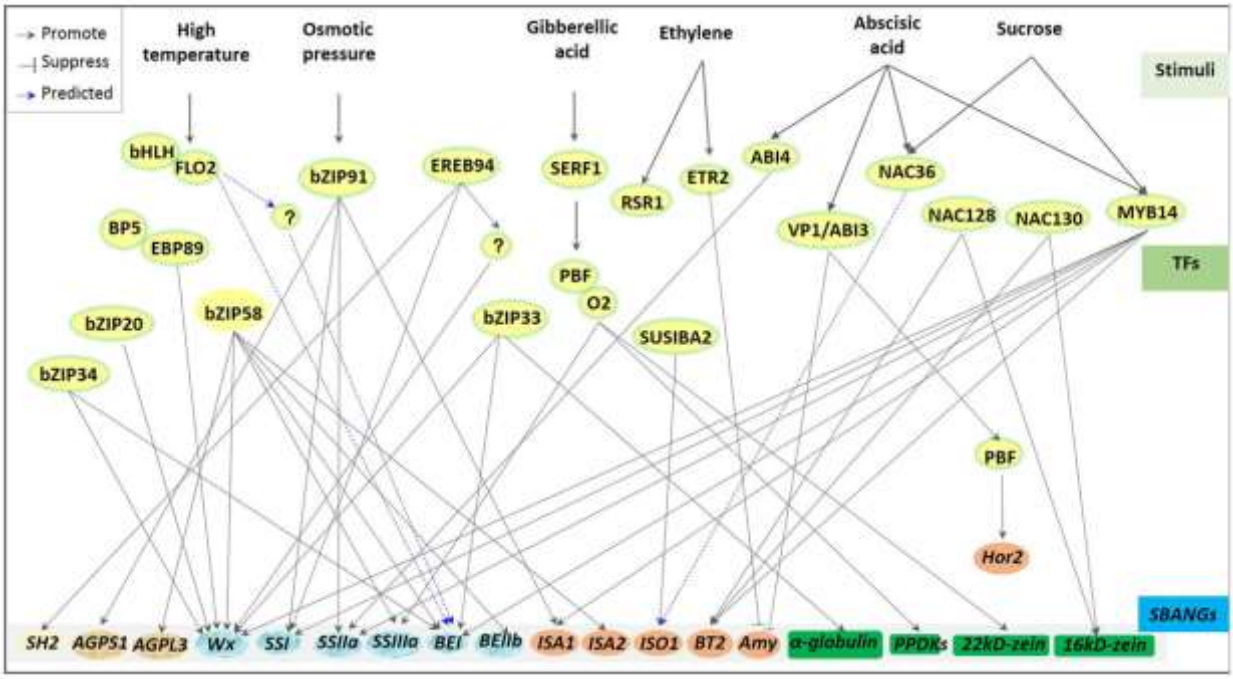
بیوسنتز نشاسته ذخیره سازی در محصولات غلات

جدای از ساکارز و ATP از برگها، رشد طبیعی پلاستیدهای افتراقی، آمیلوپلاستها، برای سنتز نشاسته آندوسپرم ضروری است و در نتیجه، برخی از صفات مشترک بین کلروپلاست و آمیلوپلاست وجود دارد. در طول بیوسنتز نشاسته، بیان ژن‌های بیوسنتزی نشاسته پیشنهاد شد که با واسطه‌های تتراپیرول هم در سلول‌های کشت‌شده BY-2 (Enami et al. , 2011) و هم در برنج (Li et al. , 2021) تنظیم شود. جهش ژنوم برنج بدون جفت ۴، که به عنوان یکی از تنظیم کننده های غالب بیوسنتز کلروفیل نشان داده شد، اثرات منفی بر روی ژن های مصنوعی نشاسته، مانند GBSSI و AGPS1، در آندوسپرم در طول رشد اولیه بذر، تا حدی از طریق واسطه در تجمع هم انجام داد (Li et al. , 2021). بدیهی است که عملکرد خوب آنزیم های بیوسنتزی نشاسته نیز نقش کلیدی در طول سنتز نشاسته ایفا می کند (شکل ۲)، در حالی که جهش ژن های کد کننده آنزیم های بیوسنتزی نشاسته معمولا منجر به عملکرد منفی و/یا کیفیت محصولات می شود. با این وجود، بخشی از جهش همچنین به برخی از ویژگی‌های عجیب آندوسپرم نشاسته‌ای کمک می‌کند که می‌تواند به عنوان ویژگی‌های عالی در کاربردهای اصلاحی عمل کند (به عنوان مثال، آرد). بدیهی است که به نظر می رسد یک شبکه نظارتی پیچیده برای انباشت مواد ذخیره سازی استفاده می شود و بر هماهنگی بین فرآیندهای متابولیکی و سلولی مختلف متکی است.

تنظیم کننده عوامل رونویسی

تنظیم فاکتورهای رونویسی برای بیوسنتز نشاسته ذخیره سازی در گیاهان بسیار گزارش شده است (Mangelsen et al. , 2010; Tiessen et al. , 2012) و تا حد زیادی به محیط های متنوع بستگی دارد (شکل ۳). به عنوان مثال، استرس دمای بالا معمولا بیان ژن‌های مرتبط با سنتز نشاسته، از جمله GBSS، آنزیم منشعب I (BEI؛ Satoh et al. , 2003)، دانه نشاسته نامرغوب (Matsushima et al. , 2014; 2016)، و BEIIb (Regina et al. , 2005)، در حالی که ABA و ساکارز بیان ZmSSIIIa را القا کردند (Huang et al. , 2016). اگرچه ژن‌های بیوسنتزی نشاسته‌ای متنوع از طریق TFهای خاص مختلف هدایت می‌شوند، به نظر می‌رسد که برخی از مقررات دارای اثرات چند ژنی یا پلیوتروپیسم هستند. یک ZmEREB156 به طور خاص با پروموتر ZmSSIIIa برای تنظیم سنتز نشاسته در ذرت ترکیب شده است (Huang et al. , 2016). با این حال، برای تنظیم سنتز نشاسته در آندوسپرم برنج، یک زیپ لوسین bZIP58 سازگاری گسترده ای برای تنظیم چندین ژن نشان داد (Wei et al. , 2017). از جمله OsAGPL3، OsGBSSI (Wx)، OsSSIIa، BEI، OsBEIIb و آنزیم انشعاب ۲ نوع ایزوآمیلاز (ISA2). علاوه بر این، گزارش شده است که GBSSI توسط چندین TF، از جمله bZIP33، bZIP34 (Wang et al. , 2013)، و bZIP58 (Onodera et al. , 2001) در برنج و ZmMYB14 (Xiao et al. , 2017) و پرولامین تنظیم می شود. ضریب اتصال جعبه / مات ۲ (PBF/O2) (Zhang et al. , 2016a) در ذرت. امروزه، بسیاری از TFهای دخیل در بیوسنتز نشاسته آندوسپرم گزارش شده است، از جمله GRAS20 (Cai et al. , 2017)، پاسخ اتیلن ۲ (ETR2؛ Wuriyanghan et al. , 2009)، bZIP91 (Zhang et al. , 2014)، NAC3 (Su et al. , 2015)،

اندوسپرم ۷ آردی (FLO7) (hang et al. , 2014a)، و SUSIBA2 (Su et al. , 2015) در برنج، جو ، و ذرت. با این حال، بسیاری از آنها در ژن‌های تنظیم‌شده خاص با درجه‌ای از مطالعات خود مورد بررسی قرار نگرفته‌اند.



شکل ۳

شکل ۳ تنظیم کننده های فاکتورهای رونویسی دخیل در بیوسنتز نشاسته محصولات غلات. تعداد زیادی از فاکتورهای رونویسی (TFs)، از جمله bZIPs، bHLHs، NACs و MYBs، در تنظیم بیوسنتز نشاسته نقش دارند و با شرایط مختلف، به ویژه تحت تنش محیطی (به عنوان مثال، دمای بالا، استرس اسمزی) و تحریک فیتوهورمون های مختلف از جمله ABA، GA و اتیلن. پاسخ TFs به محرک ها معمولاً تنظیم رونویسی سیستماتیک را نشان می دهد. تقریباً همه TFها چندین ژن از جمله bZIP58، MYB14، bZIP91 و غیره را کنترل می کنند. به نوبه خود، یک ژن نیز ممکن است به چندین TF پاسخ دهد، به عنوان مثال، Wx (GBSSI)، BEI و همکاران. همه اینها نشان می دهد که یک شبکه پیچیده و پیچیده تنظیم شده در طول سنتز نشاسته در محصولات غلات وجود دارد، علیرغم اینکه مکانیسم های ناشناخته زیادی را نشان می دهد.

علاوه بر این، تنظیم رونویسی در بیوسنتز نشاسته نیز می تواند از طریق ترکیب TF با عوامل دیگر محقق شود. تحت دماهای بالا، ژن‌های هسته‌ای مرتبط با بیوسنتز نشاسته (SBANGs) توسط تعامل FLO2 و bHLH تنظیم می‌شوند (She et al. , 2010). یک پروتئین جدید با تعامل FLO2 برای حفظ باروری و کیفیت بذر در برنج نشان داده شد (Suzuki et al. , 2020). تنظیم پیروات ارتوفسفات دیکناز (PPDK)، SSIII، و زین در طول سنتز پروتئین و نشاسته تحت تأثیر متقابل O2 و PBF قرار گرفتند (Zhang et al. , 2016a).

علاوه بر این، در محصولات مختلف غلات، مقررات رونویسی در بیوسنتز نشاسته نیز درجه خاصی از حفاظت را نشان داد. فاکتورهای رونویسی DOF برای واسطه آلفا آمیلاز (AMY) در برنج (Kawakatsu و همکاران، ۲۰۰۹) و در جو (دیاز و همکاران، ۲۰۰۲) به GaMyb متصل می شوند، در حالی که یک فاکتور رونویسی WRKY SUSIBA2 تنظیم سنتز نشاسته آندوسپرم در جو و برنج (سو و همکاران، ۲۰۱۵). علاوه بر این، فاکتور رونویسی bZIP برای تنظیم نشاسته ذخیره‌سازی و

پروتئین‌های ذخیره‌سازی در ذرت (Zhang et al. , 2016a)، گندم (Albani et al. , 1997) و برنج (Onodera et al.) به یک عنصر cis حفاظت‌شده متصل شد. ، ۲۰۰۱). اخیراً، یک TF نوع NAC مخصوص آندوسپرم، TaNAC019، مشخص شد که مستقیماً در تجمع پروتئین‌های ذخیره‌سازی از طریق TaSPA و TaGAMyb برای تنظیم SSIIa و ساکارز سنتاز ۱ (SuSy1) و در نتیجه بر تجمع نشاسته در گندم تأثیر می‌گذارد (Gao. 2021). این با مطالعات قبلی ZmNAC128 و ZmNAC130 که رونویسی ترد ۲ (BT2) و ۱۶-kDa γ-zein را در ذرت تنظیم می‌کردند متمایز شد (Zhang et al. , 2019). با این حال، هر دو در معرض تنظیم تعادل بین نشاسته ذخیره‌سازی و پروتئین‌های ذخیره‌سازی قرار گرفتند. جالب توجه است، تعادل بین نشاسته ذخیره‌سازی و پروتئین‌های ذخیره‌سازی نیز به TFs هماهنگ‌کننده فضایی-زمانی نیاز داشت و تحت کنترل سایر تنظیم‌کننده‌های محوری بالادست این TFs قرار گرفت. در ذرت، در طی پر شدن بذر، گروهی از فاکتورهای رونویسی هماهنگ کننده مکانی-زمانی (شامل OPAQUE2، Prolamin Binding Factor1، NAC128، NAC130 و OPAQUE11) برای تنظیم سنتز نشاسته و پروتئین در آندوسپرم گزارش شد. و ZMABI19 به محرک‌های O2 و سایر فاکتورهای رونویسی (به عنوان مثال، Prolamin Binding Factor1، NAC128، NAC130، و OPAQUE11) متصل می‌شود که نقش کلیدی در پر شدن دانه و پاسخ هورمون گیاهی برای تنظیم بیان آنها دارند (Yang et al. , 2020). . با این حال، نقش محوری ZMABI19 در رشد بذر ذرت هنوز باید با بررسی مکانیسم تنظیم ZMABI19 در هر دو سطح رونویسی و انتقالی، و همچنین سایر عوامل بالادستی تنظیم‌کننده رشد جنین و آندوسپرم در هماهنگی با ZMABI19 بیشتر روشن شود (Yang et al. . ، ۲۰۲۰). به طور خلاصه، تنظیم فاکتورهای رونویسی در بیوسنتز نشاسته سطوح و اشکال مختلفی را در محیط های متنوع نشان می دهد (شکل ۳).

عملکرد آنزیم های بیوسنتزی نشاسته

عملکرد آنزیم های بیوسنتزی نشاسته معمولاً به تنظیم پس از ترجمه، از جمله فسفوریلاسیون، تشکیل کمپلکس گذرا و غیره بستگی دارد (شکل ۲). برای بیوسنتز نشاسته در آندوسپرم غلات، کمپلکس چند آنزیمی وابسته به فسفوریلاسیون ضروری است. کمپلکس وابسته به فسفوریلاسیون SSI/SSIIa/BEIIa/BEIIb در اندوسپرم جو شناسایی شد (احمد و همکاران، ۲۰۱۵). از SSIIa/SSIIIa/SSIVb/BEI/BEIIb/pullulanase (PUL) در آمیلوپلاست اندوسپرم برنج، یک کمپلکس پروتئینی ۷۰۰ کیلو دالتون می تواند تشکیل شود (گوو و همکاران، ۲۰۱۷). تشکیل کمپلکس‌های BEs و SSs به ایزوآنزیم‌های فسفریله BE و فسفریلاز ۱ (Pho1) بستگی دارد، در حالی که جداسازی آن‌ها بر اساس دفسفوریلاسیون سرکوب‌شده فعال می‌شود (Pang et al. , 2018). علاوه بر این، تنظیم فسفوریلاسیون نیز تا حد زیادی با دوره رشد بذر مرتبط است. یک کمپلکس ۲۶۰ کیلو دالتون SSI/BEIIa/BEIIb در دوره رشد میانی و اواخر آندوسپرم دانه به جای مرحله اولیه تشکیل شد (Tetlow et al. , 2008). با این حال، کمپلکس تری پلی پروتئین SSIIa/SSI/BEIIb ماتریکس آمیلوئید اولیه در سنتز یک زنجیره شاخه دار نشاسته ای در طول نمو دیرهنگام بذر شرکت کرد (لیو و همکاران، ۲۰۱۴). جالب اینجاست که محل تشکیل و عمل کمپلکس نشاسته نیز متفاوت بود. محل فسفوریلاسیون SSIIa و BEIIb با گونه ها متفاوت بود (کرافتز، ناکامورا و فوجیتا، ۲۰۱۷). به عنوان مثال، توالی اسید آمینه Thr323 در برنج، ذرت و جو حفظ شد اما در گندم نه. یک مجتمع پروتئینی ۶۷۰ کیلو دالتون متشکل از PPDK/AGPase/SSIII/SSIIa/BEIIa/BEIIa برای تنظیم توزیع کربن بین اسیدهای آمینه، لیپیدها و نشاسته در اندوسپرم ذرت تشکیل شد (Guo et al. , 2012). باقیمانده سر BEIIb توسط کینازها

فسفریله شد، که Ser286 و Ser297 بین گونه‌ها بسیار محافظه‌کار بودند، اما فسفر-Ser649 محافظه‌کار نبود، که به نظر می‌رسید محدود به آنزیم در غلات باشد و جهانی نبود (Makhmoudova et al. , 2014).

مهمتر اینکه، به عنوان یک آنزیم محدود کننده سرعت مهم برای سنتز نشاسته، زیر واحدهای AGPase یک کمپلکس با نقش های مختلف از زیر واحدهای بزرگ و کوچک برای ساختن ADP-Glucose تشکیل می دهند و در نتیجه، فعالیت افزایش یافته AGPase محتوای نشاسته را تا حد زیادی افزایش می دهد AGPase توسط ساکارز (Tiessen et al. , 2012)، پیریدوکسال، DTT و ۳-PGA فعال شد، در حالی که توسط Pi و نیترات سرکوب شد (Scheible و همکاران، ۱۹۹۷) تا با تغییرات محیطی سازگار شود (Geigenberger، ۲۰۱۱).

آنزیم های بیوسنتزی نشاسته نیز از طریق تشکیل و جداسازی کمپلکس های گذرا عمل می کنند (شکل ۲). تجزیه و تحلیل پروتئومی بخش‌های محلول از مراحل مختلف رشد دانه‌ها یا آندوسپرم‌ها نشان داد که بیان افزایشی بسیاری از آنزیم‌های بیوسنتزی نشاسته منجر به بیوسنتز کارآمد نشاسته در محصولات مختلف غلات می‌شود (لانگ و همکاران، ۲۰۱۷). همچنین به خوبی نشان داده شد که اندازه دانه های نشاسته با فعالیت آنزیم های بیوسنتزی نشاسته مرتبط با گرانول در گندم همبستگی دارد (Cao et al. , 2015). به همین ترتیب، در اندوسپرم‌های ذرت، تشکیل دانه‌های نشاسته با اصلاح فسفوریلاسیون کمپلکس‌های گذرا که GBSS، SSI، SSIII، BEI، BEIIa، BEIIb و Pho1 را تشکیل می‌دهند، همراه بود (Grimaud و همکاران، ۲۰۰۸). SGAPهای تغییر یافته به طور عمده نقش مهمی در ازدیاد طول پلی گلوکان و اصلاح ساختار گرانول در ایجاد آندوسپرم برنج ایفا کردند (Yu & Wang, 2016).

در اینجا، برای ترویج تقسیم کربن کارآمد در طول ذخیره نشاسته و پروتئین، یک شبکه هم افزایی از بیوسنتز نشاسته و بیوسنتز پروتئین، و همچنین مسیرهای تاشو پروتئین و PPDK تشکیل شده است (شکل ۲).

تشکیل گرانول در بیوسنتز نشاسته

تشکیل گرانول در نشاسته ذخیره ساز مکانیسم های خاص متمایز از نشاسته گذرا و برخی آنزیم های مرتبط از جمله SSIV، FLO6 و ISA را نشان می دهد (شکل ۲). SSI، SSII، SSIII و GBSS عمدتاً روی الیگوساکاریدهای خطی فعالیت نشان دادند، در حالی که به نظر می رسید SSIV روی مالتولیگوساکاریدهای خطی تمرکز دارد (لو و همکاران، ۲۰۱۸، دیان؛ لو و همکاران، ۲۰۱۸). SSI به عنوان "DP < 10، سنتاز نشاسته محلول" با نقش اختصاص یافته از نوع ساختار آمیلوپکتین نامیده می شود، زمانی که سنتازهای نشاسته محلول زنجیره های گلوکان را به تدریج طولانی تر از SSI به SSIII گسترش می دهند و SSIV در شروع گرانول نشاسته نقش دارد (سیجو و همکاران، ۲۰۱۶).

علاوه بر این، FLO6 یک عملکرد حیاتی برای تنظیم بیوسنتز نشاسته و شروع گرانول نشاسته آندوسپرم در برنج انجام می دهد (Peng et al. , 2014). برخلاف برگ‌های آرابیدوپسیس، شروع گرانول‌های نشاسته در دانه‌های در حال رشد تا حد زیادی به برهمکنش متمایز با ISA1 در برنج بستگی دارد، به عنوان مثال، برهمکنش FLO6 با ISA1 (Peng et al. . ، ۲۰۱۴). جالب توجه است، پروتئین هدف قرار دادن نشاسته ۲ (PTST2)، پروتئین همولوگ FLO6 در برگ، با ISA1 برهمکنش ندارد، در حالی که تعامل بین PTST2 و SSIV برای تأثیر بر تعداد گرانول بررسی شده است (Seung et al. , 2017). با این وجود، PTST2/FLO6 یک عملکرد حفاظت شده در شروع گرانول برگ و اندوسپرم انجام می دهد، اما تحقیقات بیشتری برای تعیین مکانیسم خاص مورد نیاز است.

سنتز نشاسته در برنج

به عنوان یکی از مهمترین محصولات غذایی، دانه های برنج (Oryza sativa L.) از جنین، آندوسپرم و پوشش بذر تشکیل شده است که در این میان اندوسپرم یک اندام ذخیره اصلی برای رشد غلات است (Yu & Wang, 2016). نشاسته به عنوان ماده اصلی ذخیره سازی ۸۵ درصد وزن خشک اندوسپرم غلات را تشکیل می دهد و بنابراین به عنوان یکی از منابع اصلی غذایی برای انسان ها عمل می کند (فریرا و همکاران، ۲۰۱۷). از زمان استفاده از ژن کوتوله (میورا و همکاران، ۲۰۰۹) و هتروزیس (تیان و همکاران، ۲۰۰۹)، عملکرد برنج به طور قابل توجهی دو بار بهبود یافته است. با این حال، با بهبود استاندارد زندگی مردم، تقاضا برای کیفیت برنج بیشتر و بیشتر شده است. بنابراین، کیفیت برنج، به‌ویژه برای کیفیت خوردن و پخت (ECQs)، ارزش اقتصادی و شناخت مصرف‌کننده آن را در بازار تجاری تعیین می‌کند و توجه مصرف‌کنندگان و پرورش‌دهندگان برنج را به خود جلب کرده است (Lau et al. , 2015). کیفیت برنج عمدتاً شامل ویژگی‌های ظاهری، ECQ و محتوای عناصر جزئی است (اوکپالا و همکاران، ۲۰۱۷). با این حال، کیفیت برنج به دلیل تفاوت در فرهنگ غذایی، ترجیحات مختلفی را نشان می دهد (فررو و نگوین، ۲۰۰۴). اگرچه برخی از مناطق عناصر کمیاب و ظاهر را ترجیح می دهند (لاو و همکاران، ۲۰۱۵)، مناطق بیشتری، از جمله چین و برخی از کشورهای اروپایی، توجه بیشتری به کیفیت طعم دارند (فررو و نگوین، ۲۰۰۴). بنابراین، نشاسته نه تنها شکل اصلی ذخیره‌سازی کربوهیدرات در گیاهان است، بلکه ارزش‌های بیولوژیکی و اقتصادی مهمی نیز دارد (Zeeman, Kossmann & Smith, 2010). با افزایش تقاضا برای برنج با کیفیت خوب، بررسی بیوسنتز نشاسته و مکانیسم های تنظیمی آن حیاتی است که برای بهبود ژنتیکی جهت گیری کیفیت برنج مهم است.

همانطور که در بالا نشان داده شد، رسوب نشاسته دانه ها تا حد زیادی به T6P در آندوسپرم بستگی دارد (Yadav et al. , 2014). در برنج، OsTPP7 در افزایش گردش Tre6P نقش دارد و نقش اصلی را برای ترویج بسیج نشاسته ایفا می کند (Kretzschmar et al. , 2015). مدلی برای روشن کردن نقش T6P در پارتیشن بندی کربن و عملکرد گیاه پیشنهاد شده است (Langlois, Shulman & Arbesman, 2015). تجمع T6P ناشی از ساکارز بالا، فعالیت SnRK1 را برای سرکوب رشد مهار می کند، در حالی که سطوح پایین قند باعث تبدیل TRE از T6P می شود و در نتیجه، SnRK1 فسفریله شده متعاقباً فاکتورهای رونویسی C/S1 bZIP را برای جداسازی منابع در سینک ها فعال می کند (Langlois، شولمن و آربسمن، ۲۰۱۵). این مدل توسط چندین گزارش از محصولات غلات تایید شده است. بیان آلوژنیک ژن OsTPP1 در خوشه های ذرت در حال رشد به طور قابل توجهی پایداری عملکرد را در شرایط عادی و تنش خشکی ملایم بهبود بخشید (Nuccio et al. , 2015). همچنین، در تراریخته‌های ذرت OsMADS6-TPP1، محتوای T6P کمتر اما افزایش سطح ساکارز در سنبلچه‌های گوش و گوش‌های در حال رشد مشاهده شد که نشان‌دهنده عملکرد MADS در سینک بهبود یافته بافت‌های تولید مثلی است (Nuccio et al. , 2015). جالب توجه است که ماژول تنظیمی T6P-C/S1 bZIP-SnRK1 در Arabidopsis آشکار شده است (Lunn و همکاران، ۲۰۱۴). جالب توجه است که Tre6P نه تنها در پیوند حسگر ساکارز-Tre6P نقش دارد (مارتینز و همکاران، ۲۰۱۳) بلکه شامل هماهنگی تعادل کربن و نیتروژن نیز می شود (Figueroa et al. , 2016). با استفاده از برچسب زدن CO2۱۴ و CO2۱۳، افزایش Tre6P نشان داده است که محتوای ساکارز را کاهش می دهد، اما سطح اسیدهای آمینه را افزایش می دهد (Figueroa et al. , 2016).

جهش OsFLO6، ارتولوگ پروتئین آرابیدوپسیس با هدف قرار دادن نشاسته ۲ (PTST2)، بر سنتز نشاسته آندوسپرم تأثیر می گذارد و خواص نشاسته را تغییر می دهد، که با نقص در شروع گرانول مرتبط است (پنگ و همکاران، ۲۰۱۴؛ سئونگ و همکاران، ۲۰۱۷). با این حال، مکانیسم زیربنایی شروع گرانول نشاسته در دانه های برنج ممکن است متفاوت از برگ های آرابیدوپسیس باشد (پنگ و همکاران، ۲۰۱۴). FLO6 برنج ممکن است با ISA1 بر اساس سنجش های برهمکنش پروتئین تعامل داشته باشد (Peng et al. , 2014)، در حالی که هیچ شواهدی برهمکنش in vivo PTST2 با ISA1 را در Arabidopsis با استفاده از جهش های isa1 و ptst2 نشان نمی دهد (Seung et al. , 2017). برخلاف کمپلکس ISA1/ISA2 در آرابیدوپسیس، ISA1 عمدتاً به عنوان یک همودایمر در برنج وجود دارد (Streb & Zeeman, 2012). جدا از داشتن آمیلوپلاست های بدون نشاسته، جهش یافته های دارای کمبود ISA1 در برنج نیز قادر به ایجاد گرانول نشاسته ای نبودند، جالب اینکه هر دو صفت در flo6 ارائه شدند، اما پدیده تجمع فیتوگلیکوژن همانطور که isa1 نشان داده شده است در flo6 شناسایی نشد (Kawagoe et al. , 2005). بنابراین، شروع گرانول در آندوسپرم غلات به کمپلکس PTST2/FLO6 حفظ شده مانند برگها نیاز دارد (سئونگ و همکاران، ۲۰۱۷)، اما مکانیسم های زیربنایی آن هنوز به مطالعات بیشتری، به ویژه برای بافت های مختلف گیاهی نیاز دارد.

استراتژی های بهبود دانه از طریق بیوسنتز نشاسته

در مقایسه با اصلاح معمولی، به نظر می رسد مهندسی ژنتیک برای بهبود غربالگری کیفیت دانه مقرون به صرفه تر و کارآمدتر باشد. بیوسنتز نشاسته ذخیره‌سازی نیازمند انتقال پیش‌سازهای کربن و ATP از اندام‌های برگ به اندام‌های ذخیره‌سازی مانند دانه‌های در حال رشد از طریق انتقال آبکش از راه دور است. تبدیل بیشتر نشاسته ساکارز به آمیلوپلاست از طریق یک سری واکنش‌های فعالیت آنزیمی و انتقال پیش‌سازهای کربن (مانند ADPG، G6P)، که در نهایت در آندوسپرم دانه‌ها ذخیره می‌شوند. بنابراین، سنتز اصلاح شده نشاسته آندوسپرم را می توان حداقل از طریق مسیرهای، از جمله (i) تسریع انتقال ساکارز از طریق آبکش برگ-دانه به دست آورد. (ب) ترویج تبدیل ساکارز به UDPG در سلول های آندوسپرم. (iii) ترویج UDPG برای ورود به آمیلوپلاست ها در سلول های آندوسپرم. برخی از استراتژی‌های با واسطه نشاسته در اینجا برای کاربردهای بیشتر بهبود کیفیت در اصلاح محصول خلاصه شده‌اند.

تبدیل ساکارز به نشاسته را ارتقا داد

اگرچه حمل و نقل پیشرفته تر به بیوسنتز نشاسته کمک می کند، SUT های بیان شده بیش از حد، یکی از اصلی ترین انتقال دهنده های ساکارز، نمی توانند محتوای نشاسته را به میزان قابل توجهی افزایش دهند (جدول ۱). با این وجود، ارتقاء تبدیل به نشاسته از ساکاروز که وارد اندام های ذخیره شده است امکان پذیر است. تبدیل ساکارز به نشاسته می تواند به طور موثری محتوای نشاسته را از طریق افزایش فعالیت SuSy افزایش دهد. بیان بیش از حد SuSy به طور قابل توجهی محتویات UDPG، ADPG و نشاسته را افزایش می دهد (Li et al. , 2013;) و منجر به فعالیت بالاتر AGP و نسبت آمیلوپکتین به آمیلوز بالاتر می شود. بنابراین، افزایش محتوای نشاسته با بیان SuSy به پلاستیدها برای تولید ADPG بیشتر امکان پذیر است. یک توضیح احتمالی این است که سنتز نشاسته با واسطه SuSy-AGP-ADPG و آمیلوپکتین یا تخریب تنظیم شده توسط SP به تعادل رسیده است (Lee et al. , 2016). علاوه بر این، SuSy با اسید اینورتاز برای سوبسترای ساکارز رقابت

کرد و به تعادلی برای تنظیم محتوای نشاسته رسید (باروجا-فرناندز و همکاران، ۲۰۰۹). قرار است این یک مکانیسم معقول دیگر باشد. بنابراین، تبدیل ارتقا یافته به نشاسته از ساکارز در اندام های ذخیره سازی امکان پذیر است و به نظر می رسد که در معرض تعادل غلظت ساکارز و نشاسته باشد.

افزایش عرضه ATP

تامین ATP برای بیوسنتز نشاسته ذخیره سازی ضروری است. بنابراین، نشاسته ذخیره سازی را می توان از طریق افزایش عرضه ATP افزایش داد. به عنوان مثال، بیان کاهشی آدنیلات کیناز پلاستیدیال، آنزیمی که ATP را به ADP و AMP کاتالیز می کند، باعث افزایش عرضه ATP در محتوای آمیلوئید و نشاسته دوگانه می شود. این ممکن است به رقابت ضعیف بین آدنیلات کیناز و AGP برای افزایش مخزن ATP مربوط باشد (فرناندز و همکاران، ۲۰۱۷).

حمل و نقل ADPG ارتقا یافته است

همانطور که در بالا نشان داده شد، کاهش ژن‌های کدکننده آدنیلات کیناز پلاستیکی می‌تواند محتوای ADPG را که یکی از پیش‌سازهای کلیدی در سنتز نشاسته بود، افزایش دهد. علاوه بر افزایش سنتز، انتقال افزایش یافته ADPG سیتوزولی به آمیلوئید به نظر می رسد مسیر معقول دیگری برای افزایش ADPG باشد. بیان افزایش یافته پروتئین BT1 می تواند انتقال ADPG سیتوزولی به آمیلوئید را افزایش دهد و در نتیجه محتوای نشاسته آندوسپرم را افزایش دهد (لی و همکاران، b۲۰۱۷). با این حال، جهش bt1 دارای رشد و ناباروری غیرطبیعی بود که نه تنها به کاهش فعالیت انتقال ADPG و کمبود نشاسته در آمیلوئید آندوسپرم (Kirchberger et al. , 2007) مرتبط بود، بلکه ممکن است به برخی از فرآیندهای میتوکندری نیز مرتبط باشد (Bahaji et al. آل. ، ۲۰۱۱). با این وجود، به دلیل وجود آندوسپرم سفید قلب و کاهش محتوای آمیلوز، جهش bt1 می تواند به عنوان یکی از مواد آرددار در زمینه های غذایی خاص عمل کند.

فعالیت افزایش یافته AGPase

به عنوان یک آنزیم محدود کننده سرعت مهم، فعالیت افزایش یافته AGPase محتوای نشاسته را تا حد زیادی افزایش می دهد. دو راه برای اعمال این استراتژی در بهبود بذر پیشنهاد شد (پنگ و همکاران، ۲۰۱۴). یکی بیان هترولوگ ژن E. coli glgC در گیاهان برای تولید ایزومراز AGP بود که می تواند به طور قابل توجهی فعالیت AGP را در دانه ها افزایش دهد (Nagai et al. , 2009). در مقابل، دیگری بیان هترولوگ زیرواحد بزرگ AGP بود که ژن SH2 را کد می کند (Pérez-Ruiz et al. , 2006) و زیرواحد کوچک کد کننده ژن BT2 (Pérez-Ruiz و همکاران، ۲۰۰۶) در برنج، که می تواند به طور قابل توجهی افزایش یابد. فعالیت AGPase و افزایش محتوای نشاسته. بنابراین، راه‌هایی برای افزایش فعالیت AGPase در دانه‌ها عمدتاً بر بیان هترولوگ ایزومراز AGP متمرکز است. بنابراین، با توجه به محدودیت های قانونی، در حال حاضر در برنامه های اصلاحی غیرممکن به نظر می رسد.

فعالیت تنظیم شده نشاسته سنتاز

بدون شک، تنظیم آنزیم‌های بیوسنتزی نشاسته تا حد زیادی بر بیوسنتز نشاسته ذخیره‌ای در دانه‌ها تأثیر می‌گذارد و کیفیت دانه را به ویژه برای کیفیت غذا و پخت (ECQs) واسطه می‌کند. در برنج، GBSSI/Wx بیان بیش از حد بر محتوای آمیلوز

(AC) و قوام ژل (GC) تأثیر گذاشت، اما تأثیرات کمتری بر دمای ژلاتینه شدن (GT) داشت (Hanashiro et al. , 2008). با این حال، بیان بیش از حد SSII بر AC، GC و GT تأثیر می گذارد (Lin et al. , 2013). علاوه بر این، بیان بیش از حد ISA و SBE3 مستعد تأثیر بر GC و GT بود (یون، تاکایوکی و یاسوشی، ۲۰۱۱). علاوه بر بهبود کیفیت دانه، بیان بیش از حد برخی از سنتازهای نشاسته ترجیحاً محتوای نشاسته را افزایش می دهد، به عنوان مثال SSIV، (Guo et al. , 2017).

علاوه بر این، اصلاح ژن‌های بیوسنتزی نشاسته می‌تواند یک مسیر عملی برای بهبود کیفیت و عملکرد دانه باشد. اخیراً، ویرایش ISA1 از طریق سیستم اندونوکلئاز ۹ مرتبط با CRISPR/CRISPR (CRISPR/Cas9) بر توزیع طول زنجیره GT و نشاسته در طول توسعه آندوسپرم تأثیر گذاشته است که پیامدهای بالقوه ای برای بهبود کیفیت برنج دارد (چائو و همکاران، ۲۰۱۹). علاوه بر این، سرکوب SSI توسط تداخل RNA (RNAi) می تواند تا حد زیادی بر بیوسنتز نشاسته و توزیع زنجیره آمیلوپکتین در برنج تحت دمای بالا تأثیر بگذارد (Zhao et al. , 2019). سرکوب ژن های آلفا آمیلاز همچنین می تواند کیفیت بذر را در برنج در دمای بالا بهبود بخشد (Hakata et al. , 2012).

جلوگیری از تخریب نشاسته

تعادل شبکه ای بین سنتز و تجزیه نشاسته منجر به غنی شدن نشاسته در آندوسپرم شد. بنابراین، افزایش محتوای نشاسته از طریق جلوگیری از تخریب نشاسته امکان پذیر است (Bahaji et al. , 2014). آلفا آمیلاز (سئونگ و همکاران، ۲۰۱۳) و آنزیم مرتبط با فسفوریلاسیون نشاسته GWD (Ral et al. , 2012) نقش های تنظیمی مهمی در تخریب نشاسته آندوسپرم ایفا کردند. در دمای بالا، بیان پایین ژن‌های کدکننده آلفا آمیلاز باعث افزایش محتوای نشاسته می‌شود (هاکاتا و همکاران، ۲۰۱۲). اگرچه بیان کاهشی GWD باعث افزایش محتوای نشاسته نیز شد، اما صفات همسان وزن خشک، تعداد پنجه و تعداد شاخه موثر برنج را نشان نداد (Koumoto et al. , 2013). بنابراین، به نظر می رسد تولید انواع با کیفیت بالا از طریق تنظیم واحد آنزیم های تجزیه نشاسته غیرممکن باشد، اما در واقع، راهی برای بهبود محتویات نشاسته نیز فراهم می کند.

افزایش محتوای نشاسته در برگها

اگرچه سنتز نشاسته برگ به طور مستقیم بر عملکرد یا کیفیت دانه تأثیر نمی گذارد مانند سنتز نشاسته آندوسپرم، کاربرد بیوتکنولوژیکی نیز می تواند راه موثری برای بهبود محتوای نشاسته محصول با تغییر یا اصلاح فعالیت های آنزیمی مرتبط باشد. بیان بیش از حد OsCRCT، یک CONSTANS پاسخگو به CO2، CONSTANS مانند و زمان کلروفیل a/b Binding Protein1 (CCT) پروتئین (CRCT)، به طور قابل توجهی محتوای نشاسته را در آبکش تیغه برگ و غلاف برگ در طول مراحل رویشی افزایش می دهد. ، که قرار بود یک رویکرد جایگزین یا بالقوه برای بهبود بازده مواد غذایی و سوخت زیستی باشد (موریتا و همکاران، ۲۰۱۵). اخیراً، در ذرت، تحمل گیاهان به دمای بالا از طریق اصلاح ۶-فسفوگلوکونات دهیدروژناز (PGD) و آنزیم‌های موضعی اولیه پلاستید محقق شده است PGD3 .(Ribeiro et al. , 2020) با ادغام پپتید کلروپلاست کد کننده Waxy1 در چارچوب خواندن کد باز PGD1 و PGD2، پایداری حرارتی را در آمیلوپلاست ها نشان داد، بنابراین مقاومت حرارتی و عملکرد گیاهان در ذرت را به طور قابل توجهی بهبود بخشید (Ribeiro et al. , 2020). همه اینها کاربرد بالقوه ژن های بیوسنتزی نشاسته برگ را برای بهبود کیفیت و عملکرد دانه پیشنهاد می کنند.

پرورش انواع غلات با آمیلوز بالا

نشاسته مقاوم (RS) مجموع نشاسته ای است که نمی تواند توسط روده کوچک هضم و جذب شود (ردی، سوریا و هاریپریا، ۲۰۱۳)، و مصرف آن می تواند پاسخ های متابولیک پس از غذا را تعدیل کند (مک نیل و همکاران، ۲۰۱۳). بنابراین، دارای مقادیر بالقوه برای جمعیت های خاص، به عنوان مثال، بیماران دیابتی است. تشکیل RS تا حد زیادی به GBSSI/W بستگی دارد. اصطلاح. SSIIIa تشکیل RS را از طریق بیان بالای ژن Wx تنظیم می کند، در حالی که جهش آن تا حد زیادی بیان Wx را برای تولید کمپلکس های نشاسته ای مقاوم و آمیلوز-لیپیدی سرکوب می کند (ژو و همکاران، ۲۰۱۶). سایر آنزیم های فعال در تشکیل RS شامل پولولاناز (Long et al. , 2018) و آمیلاز (Hakata et al. , 2012) است. اخیراً، لاین‌های ذرت با آمیلوز بالا با AC بیش از ۵۵ درصد کاهش بیان BEIIb و SSIIIa را نشان دادند، اما بیان افزایش یافته ISA2 را نشان دادند که مستعد گسترش زنجیره‌های آمیلوپکتین بود اما طول زنجیره‌های کوتاه آمیلوز را محدود می‌کرد (Zhong et al. , 2020). جالب توجه است، ما اخیرا همچنین دریافتیم که جهش یک ژن پلاستید، OsGUN4، باعث محتوای بالای آمیلوز در برنج می‌شود (Li et al. , 2021)، که ممکن است تا حد زیادی با بیان افزایشی GBSSI مرتبط باشد. بنابراین، به نظر می‌رسد تشکیل RS یا آمیلوز بالا به تعادل GBSSI و سایر ژن‌های بیوسنتزی نشاسته، یعنی SSIIIa، BEIIb و PUL/ISA مرتبط است.

نتیجه گیری

بیوسنتز نشاسته نه تنها نقش مهمی در شکل گیری عملکرد و کیفیت دانه در محصولات غلات ایفا می کند، بلکه شامل هماهنگی فرآیندهای مختلف بیولوژیکی و اندام های مختلف نیز می شود. این فرآیندها شامل سنتز و انتقال ساکارز در اندام‌های منبع (مانند برگ)، ساکارز و تحویل انرژی از اندام‌های منبع در سراسر سیستم عروقی (آب‌کش) به اندام‌های فرورفته (اندوسپرم)، تبدیل ساکارز به ADPG در آندوسپرم، و تشکیل آمیلوپکتین است. - و آمیلوز-نشاسته در آندوسپرم. بهبود هدف گرا بر عملکرد و کیفیت دانه در محصولات غلات، تقاضای فعلی نشاسته را برای برآورده کردن استانداردهای زندگی بهینه می کند و برای غلبه بر مشکلات موجود در زمین های قابل کشت با استفاده از مکانیسم های شناخته شده بیوسنتز نشاسته مفید است.

منابع

1. Albani D, HammondKosack MC, Smith C, Conlan S, Colot V, Holdsworth M, Bevan MW. 1997. The wheat transcriptional activator SPA: a seed-specific bZIP protein that recognizes the GCN4-like motif in the bifactorial endosperm box of prolamin genes. *Plant Cell* 9:171-184

2. Annunziata MG, Apelt F, Carillo P, Krause U, Feil R, Mengin V, Lauxmann MA, Köhl K, Nikol oski Z, Stitt M+1 more. 2017. Getting back to nature: a reality checks for experiments in controlled environments. *Journal of Experimental Botany* 68(16):4463-4477

3. Aoki N, Hirose T, Scofield GN, Whitfeld PR, Furbank RT. 2003. The sucrose transporter gene family in rice. *Plant and Cell Physiology* 44:223-232

4. Aoki N, Scofield GN, Wang XD, Patrick JW, Offler CE, Furbank RT. 2004. Expression and localisation analysis of the wheat sucrose transporter TaSUT1 in vegetative tissues. *Planta* 219:176-184

5. Bahaji A, Li J, Sánchez-López ÁM, Baroja-Fernández E, Muñoz FJ, Ovecka M, Almagro G, Montero M, Ezquer I, Etxeberria E+1 more. 2014. Starch biosynthesis, its regulation and biotechnological approaches to improve crop yields. *Biotechnology Advances* 32:87-106

6. Bahaji A, Muñoz FJ, Ovecka M, Baroja-Fernández E, Montero M, Li J, Hidalgo M, Almagro G, Sesma MT, Ezquer I+1 more. 2011. Specific delivery of AtBT1 to mitochondria complements the aberrant growth and sterility phenotype of homozygous AtBT1 Arabidopsis mutants. *Plant Journal* 68(6):1115-1121

7. Baker RF, Leach KA, Boyer NR, Swyers MJ, Benitez-Alfonso Y, Skopelitis T. 2016. Sucrose transporter zmsut1 expression and localization uncover new insights into sucrose phloem loading. *Plant Physiology* 172:1876-1898

8. Bihmidine S, Julius BT, Dweikat I, Braun DM. 2016. *Tonoplast Sugar Transporters (SbTSTs)* putatively control sucrose accumulation in sweet sorghum stems. *Plant Signaling & Behavior* 11:e1117721

9. Bledsoe SW, Henry C, Griffiths CA, Paul MJ, Feil R, Lunn JE, Stitt M, Lagrimini LM. 2017. The role of tre6p and snrk1 in maize early kernel development and events leading to stress-induced kernel abortion. *BMC Plant Biology* 17(1):74

10. Borrill P, Fahy B, Smith AM, Uauy C. 2015. Wheat grain filling is limited by grain filling capacity rather than the duration of flag leaf photosynthesis: a case study using NAM RNAi plants. *PLOS ONE* 10:e0134947

11. Cao H, Yan X, Chen GX, Zhou JW, Li XH, Ma WJ, Yan Y. 2015. Comparative proteome analysis of A- and B-type starch granule associated proteins in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and *Aegilops crassa*. *Journal of Proteomics* 112:95-112

12. Chen J, Yi Q, Cao Y, Wei B, Zheng L, Xiao Q, Xie Y, Gu Y, Li Y, Huang H+8 more. 2016. ZmbZIP91 regulates expression of starch synthesis-related genes by binding to actcat elements in their promoters. *Journal of Experimental Botany* 67:1327-1338

13. Chen J, Zhang J, Liu H, Hu Y, Huang Y. 2012. RETRACTED: molecular strategies in manipulation of the starch synthesis pathway for improving storage starch content in plants (review and prospect for increasing storage starch synthesis) *Plant Physiology and Biochemistry* 61(6):1-8

14. Cho YH, Hong JW, Kim EC, Yoo SD. 2012. Regulatory functions of SnRK1 in stress-responsive gene expression and in plant growth and development. *Plant Physiology* 158(4):1955-1964

15. Cho JI, Kim HB, Kim CY, Hahn TR, Jeon JS. 2011. Identification and characterization of the duplicate rice sucrose synthase genes *Ossus5* and *Ossus7* which are associated with the plasma membrane. *Molecules and Cells* 31:553-561

16. Davies EJ, Tetlow IJ, Bowsher CG, Emes MJ. 2003. Molecular and biochemical characterization of cytosolic phosphoglucomutase in wheat endosperm (*Triticum aestivum* L. cv. Axona) *Journal of Experimental Botany* 54:1351-1360

17. Enami K, Ozawa T, Motohashi N, Nakamura M, Tanaka K, Hanaoka M. 2011. Plastid-to-nucleus retrograde signals are essential for the expression of nuclear starch biosynthesis genes during amyloplast differentiation in tobacco BY-2 cultured cells. *Plant Physiology* 157:518-530

18. Fahy B, Siddiqui H, David LC, Powers SJ, Borrill P, Uauy C, Smith AM. 2018. Final grain weight in wheat is not strongly influenced by sugar levels or activities of key starch synthesising enzymes during grain filling. *Journal of Experimental Botany* 70:5461-5475

19. Feike D, Seung D, Graf A, Bischof S, Ellick T, Coiro M, Soyk S, Eicke S, Mettler-Altmann T, Lu KJ+3 more. 2016. The starch granule-associated protein early starvation1 is required for the control of starch degradation in *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Cell* 28:1472-1489

20. Fernandez O, Ishihara H, George GM, Mengin V, Flis A, Sumner D. 2017. Foliar starch turnover occurs in long days and in falling light at the end of the day. *Plant Physiology* 174:2199-2212

21. Figueroa CM, Feil R, Ishihara H, Watanabe M, Kölling K, Krause U. 2016. Trehalose 6-phosphate coordinates organic and amino acid metabolism with carbon availability. *Plant Journal* 85(3):410-423

22. Gao Y, An K, Guo W, Chen Y, Zhang R, Zhang X, Chang S, Rossi V, Jin F, Cao X+8 more. 2021. The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improves wheat gain quality. *Plant Cell* 33(3):603-622

23. Geigenberger P. 2011. Regulation of starch biosynthesis in response to a fluctuating environment. *Plant Physiology* 155(4):1566-1577

24. Geiger D. 2011. Plant sucrose transporters from a biophysical point of view. *Molecular Plant* 4(3):395-406

25. Gould N, Thorpe MR, Pritchard J, Christeller JT, Williams LE, Roeb G, Schurr U, Minchin PEH. 2012. AtSUC2 has a role for sucrose retrieval along the phloem pathway: evidence from carbon-11 tracer studies. *Plant Science* 188:97-101

26. Graf A, Smith AM. 2011. Starch and the clock: the dark side of plant productivity. *Trends in Plant Science* 16(3):169-175

27. Grimaud F, Rogniaux H, James MG, Myers AM, Planchot V. 2008. Proteome and phosphoproteome analysis of starch granule-associated proteins from normal maize and mutants affected in starch biosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 59:3395-3406

28. Guo H, Liu Y, Li X, Yan Z, Xie Y, Xiong H, Zhao L, Gu J, Zhao S, Liu L. 2017. Novel mutant alleles of the starch synthesis gene *TaSSIVb-D* result in the reduction of starch granule number per chloroplast in wheat. *BMC Genomics* 18(1):358

29. Guo X, Ronhovde K, Yuan L, Yao B, Soundararajan MP, Elthon T, Zhang C, Holding DR. 2012. Pyrophosphate-dependent fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase induction and attenuation of hsp gene expression during endosperm modification in quality protein maize. *Plant Physiology* 158(2):917-929

30. Hakata M, Kuroda M, Miyashita T, Yamaguchi T, Kojima M, Sakakibara H, Mitsui T, Yamakawa H. 2012. Suppression of α-amylase genes improves quality of rice grain ripened under high temperature. *Plant Biotechnology Journal* 10(9):1110-1117

31. Hanashiro I, Itoh K, Kuratomi Y, Yamazaki M, Igarashi T, Matsugasako J, Takeda Y. 2008. Granule-bound starch synthase I is responsible for biosynthesis of extra-long unit chains of amylopectin in rice. *Plant and Cell Physiology* 49:925-933

32. Haupt S, Duncan GH, Holzberg S, Oparka KJ. 2001. Evidence for symplastic phloem unloading in sink leaves of barley. *Plant Physiology* 125:209-218

33. Huang H, Xie S, Xiao Q, Wei B, Zheng L, Wang Y, Cao Y, Zhang X, Long T, Li Y+6 more. 2016. Sucrose and ABA regulate starch biosynthesis in maize through a novel transcription factor, *ZmEREB156*. *Scientific Reports* 6:27590

34. Kawagoe Y, Kubo A, Satoh H, Takaiwa F, Nakamura Y. 2005. Roles of isoamylase and ADP-glucose pyrophosphorylase in starch granule synthesis in rice endosperm. *Plant Journal* 42:164-174

35. Kawakatsu T, Yamamoto MP, Touno SM, Yasuda H, Takaiwa F. 2009. Compensation and interaction between RISBZ1 and RPBF during grain filling in rice. *Plant Journal* 59:908-920

36. Kirchberger S, Leroch M, Huynen MA, Wahl M, Neuhaus HE, Tjaden J. 2007. Molecular and biochemical analysis of the plastidic ADP-glucose transporter (ZmBT1) from *Zea mays*. *Journal of Biological Chemistry* 282:22481-22491

37. Kosar-

38. Koumoto T, Shimada H, Kusano H, She KC, Iwamoto M, Takano M. 2013. Rice monoculm mutation *moc2*, which inhibits outgrowth of the second tillers, is ascribed to lack of a fructose-1,6-bisphosphatase. *Plant Biotechnology* 30(1):47-56

39. Kretzschmar T, Pelayo MA, Trijatmiko KR, Gabunada LF, Alam R, Jimenez R. 2015. A trehalose-6-phosphate phosphatase enhances anaerobic germination tolerance in rice. *Nature Plants* 1:15124-15128

40. Langlois C, Shulman S, Arbesman CE. 2015. From leaf to kernel: trehalose-6-phosphate signaling moves carbon in the field. *Plant Physiology* 169:912-913

41. Lau WCP, Rafii MY, Ismail MR, Puteh A, Latif MA, Ramli A. 2015. Review of functional markers for improving cooking, eating, and the nutritional qualities of rice. *Frontiers in Plant Science* 6(832):1-11

42. Lawlor DW, Paul MJ. 2014. Source/sink interactions underpin crop yield: the case for trehalose 6-phosphate/snrk1 in improvement of wheat. *Frontiers in Plant Science* 5:418

43. Lee SK, Eom JS, Hwang SK, Shin D, An G, Okita TW, Jeon JS. 2016. Plastidic phosphoglucomutase and ADP-glucose pyrophosphorylase mutants impair starch synthesis in rice pollen grains and cause male sterility. *Journal of Experimental Botany* 67:5557-5569

44. Lee SK, Hwang SK, Han M, Eom JS, Kang HG, Han Y, Choi SB, Cho MH, Bhoo SH, An G+ 3 more. 2007. Identification of the ADPglucose pyrophosphorylase isoforms essential for starch synthesis in the leaf and seed endosperm of rice (*Oryza sativa* L.) *Plant Molecular Biology* 65:531-546

45. Li K, Bao J, Corke H, Sun M. 2017b. Association analysis of markers derived from starch biosynthesis related genes with starch physicochemical properties in the USDA rice mini-core collection. *Frontiers in Plant Science* 8:1-17

46. Li C, Gilbert RG. 2016. Progress in controlling starch structure by modifying starch-branching enzymes. *Planta* 243:13-22

47. Li R, Jiang M, Zheng W, Zhang H. 2021. GUN4-mediated tetrapyrrole metabolites regulates starch biosynthesis during early seed development in rice. *Journal of Cereal Science* 101:103317

48. Lin Q, Facon M, Putaux JL, Dinges JR, Myers AM. 2013. Function of isoamylase-type starch debranching enzymes isa1 and isa2 in the *Zea mays* leaf. *New Phytologist* 200:1009-1021

49. Long W, Dong B, Wang Y, Pan P, Wang Y, Liu L, Chen X, Liu X, Tian Y, Chen L+1 more. 2017. Floury endosperm8, encoding the UDP-glucose pyrophosphorylase 1, affects the synthesis and structure of starch in rice endosperm. *Journal of Plant Biology* 60:513-522

50. Long J, Zhang B, Li X, Zhan X, Xu X, Xie Z. 2018. Effective production of resistant starch using pullulanase immobilized onto magnetic chitosan/Fe_3O_4 nanoparticles. *Food Chemistry* 239:276-286

51. Lu KJ, Pfister B, Jenny C, Eicke S, Zeeman SC. 2018. Distinct functions of starch synthase 4 domains in starch granule formation. *Plant Physiology* 176:566-581

52. Lunn JE, Delorge I, Figueroa CM, Van Dijck P, Stitt M. 2014. Trehalose metabolism in plants. *Plant Journal* 79(4):544-567

53. López-González C, Juárez-Colunga S, Morales-Elías NC, Tiessen A. 2019. Exploring regulatory networks in plants: transcription factors of starch metabolism. *PeerJ* 7:e6841

54. Ma J, Hanssen M, Lundgren K, Hernández L, Delatte T, Ehlert A, Liu CM, Schluepmann H, Dröge-Laser W, Moritz T. 2011. The sucroseregulated Arabidopsis transcription factor bZIP11 reprograms metabolism and regulates trehalose metabolism. *New Phytologist* 191(3):733-745

55. MacNeil S, Rebry RM, Tetlow IJ, Emes MJ, McKeown B, Graham TE. 2013. Resistant starch intake at breakfast affects postprandial responses in type 2 diabetics and enhances the glucose-dependent insulinotropic polypeptide--insulin relationship following a second meal. *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism* 38(12):1187-1195

56. Macneill GJ, Sahar M, Minow M, Patterson JA, Tetlow IJ, Emes MJ. 2017. Starch as a source, starch as a sink: the bifunctional role of starch in carbon allocation. *Journal of Experimental Botany* 16(16):4433-4453

57. Makhmoudova A, Williams D, Brewer D, Massey S, Patterson J, Silva A, Vassall KA, Liu F, Subedi S, Harauz G+3 more. 2014. Identification of multiple phosphorylation sites on maize endosperm starch branching enzyme IIb, a key enzyme in amylopectin biosynthesis. *Journal of Biological Chemistry* 289(13):9233-9246

58. Mangelsen E, Wanke D, Kilian J, Sundberg E, Harter K, Jansson C. 2010. Significance of light, sugar, and amino acid supply for diurnal gene regulation in developing barley caryopses. *Plant Physiology* 153:14-33

59. Martins MC, Hejazi M, Fettke J, Steup M, Feil R, Krause U, Arrivault S, Vosloh D, Figue roa CM, Ivakov A+5 more. 2013. Feedback inhibition of starch degradation in Arabidopsis leaves mediated by trehalose 6-phosphate. *Plant Physiology* 163:1142-1163

60. Martínez-Barajas E, Delatte T, Schluepmann H, de

61. Matsushima R, Maekawa M, Kusano M, Kondo H, Fujita N, Kawagoe Y, Sakamoto W. 2014. Amyloplast-localized substandard starch grain4 protein influences the size of starch grains in rice endosperm. *Plant Physiology* 164:623-636

62. Matsushima R, Maekawa M, Kusano M, Tomita K, Kondo H, Nishimura H, Crofts N, Fu jita N, Sakamto W. 2016. Amyloplast membrane protein substandard starch grain6 controls starch grain size in rice endosperm. *Plant Physiology* 170:1445-1459

63. Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, Altman DG, The PRISMA Group. 2009. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: the prisma statement. *PLOS Medicine* 6(7):e1000097

64. Nagai YS, Sakulsingharoj C, Edwardsg E, Satoh H, Greene TW, Blakeslee B, Okita TW. 2009. Control of starch synthesis in cereals: metabolite analysis of transgenic rice expressing an up-regulated cytoplasmic ADP-glucose pyrophosphorylase in developing seeds. *Plant and Cell Physiology* 50(3):635-643

65. Nelson CJ, Alexova R, Jacoby RP, Millar AH. 2014. Proteins with high turnover rate in barley leaves estimated by proteome analysis combined with in planta isotope labeling. *Plant Physiology* 166:91-108

66. Nougué O, Corbi J, Ball SG, Manicacci D, Tenaillon MI. 2014. Molecular evolution accompanying functional divergence of duplicated genes along the plant starch biosynthesis pathway. *BMC Evolutionary Biology* 14:103

67. Nuccio ML, Wu J, Mowers R, Zhou HP, Meghji M, Primavesi LF. 2015. Expression of trehalose-6-phosphate phosphatase in maize ears improves yield in well-watered and drought conditions. *Nature Biotechnol* 33:862-869

68. Nunes C, O'Hara LE, Primavesi LF, Delatte TL, Schluepmann H, Somsen GW. 2013. The Trehalose 6-Phosphate/SnRK1signaling pathway primes growth recovery following relief of sink limitation. *Plant Physiology* 162:1720-1732

69. Nuttall JG, O'Leary GJ, Panozzo JF, Walker CK, Barlow KM, Fitzgerald GJ. 2017. Models of grain quality in wheat—A review. *Field Crops Research* 202:136-145

70. O'Hara LE, Paul MJ, Wingler A. 2013. How do sugars regulate plant growth and development? New insight into the role of trehalose-6-phosphate. *Molecular Plant* 6:261-274

71. Onodera Y, Suzuki A, Wu CY, Washida H, Takaiwa F. 2001. A rice functional transcriptional activator, RISBZ1, responsible for endosperm-specific expression of storage protein genes through GCN4 motif. *Journal of Biological Chemistry* 276:14139-14152

72. Ortiz-Marchena MI, Albi T, Lucas-Reina E, Said FE, Romero-Campero FJ. 2014. Photoperiodic control of carbon distribution during the floral transition in Arabidopsis. *Plant Cell* 26:565-584

73. Pang Y, Zhou X, Chen Y, Bao JS. 2018. Comparative phosphoproteomic analysis of the developing seeds in two indica rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with different starch quality. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 66:3030-3037

74. Paul MJ, Jhurreea D, Zhang Y, Primavesi LF, Delatte T, Schluepmann H, Wingler A. 2010. Upregulation of biosynthetic processes associated with growth by trehalose 6-phosphate. *Plant Signaling & Behavior* 5:386-392

75. Paul MJ, Primavesi LF, Jhurreea DJ, Zhang Y. 2008. Trehalose metabolism and signaling. *Annual Review of Plant Biology* 59:417-441

76. Peng C, Wang Y, Liu F, Ren Y, Zhou K, Lv J, Zheng M, Zhao S, Zhang L, Wang C+5 more. 2014. *FLOURY ENDOSPERM6* encodes a CBM48 domain-containing protein involved in compound granule formation and starch synthesis in rice endosperm. *Plant Journal* 77:917-930

77. Pfister B, Lu KJ, Eicke S, Feil R, Lunn JE, Streb S, Zeeman SC. 2014. Genetic evidence that chain length and branch point distributions are linked determinants of starch granule formation in Arabidopsis. *Plant Physiology* 165(4):1457-1474

78. Pfister B, Sánchez-Ferrer A, Diaz A, Lu K, Otto C, Holler M, Shaik FR, Meier F, Mezzenga R, Zeeman SC. 2016. Recreating the synthesis of starch granules in yeast. *eLife* 5:e15552

79. Pfister B, Zeeman SC. 2016. Formation of starch in plant cells. *Cellular and Molecular Life Sciences* 73(14):2781-2807

80. Pérez-Ruiz JM, Spínola MC, Kirchsteiger K, Moreno J, Sahrawy M, Cejudo FJ. 2006. Rice NTRC is a high-efficiency redox system for chloroplast protection against oxidative damage. *Plant Cell* 18(9):2356-2368

81. Ral JP, Bowerman AF, Li Z, Sirault X, Furbank R, Pritchard JR, Bloemsma M, Cavanagh CR, Howitt CA, Morell MK. 2012. Down-regulation of glucan, water-dikinase activity in wheat endosperm increases vegetative biomass and yield. *Plant Biotechnology Journal* 10(7):871-882

82. Regina A, Kosarhashemi B, Li Z, Pedler A, Mukai Y, Yamamoto M, Gale K, Sharp PJ, Morell MK, Rahman S. 2005. Starch branching enzyme IIb in wheat is expressed at low levels in the endosperm compared to other cereals and encoded at a non-syntenic locus. *Planta* 222:899-909

83. Reinders A, Sivitz AB, Ward JM. 2012. Evolution of plant sucrose uptake transporters. *Frontiers in Plant Science* 3:22

84. Ribeiro C, Hennen-Bierwagen TA, Myers AM, Cline K, Settles MA. 2020. Engineering 6-phosphogluconate dehydrogenase improves grain yield in heat-stressed maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117(52):33177-33185

85. Satoh H, Nishi A, Yamashita K, Takemoto Y, Tanaka Y, Hosaka Y, Sakurai A, Fujita N, Nakamura Y. 2003. Starch-branching enzyme I-deficient mutation specifically affects the structure and properties of starch in rice endosperm. *Plant Physiology* 133(3):1111-1121

86. Satoh H, Shibahara K, Tokunaga T, Nishi A, Tasaki M, Hwang SK, Okita TW, Kaneko N, Fujita N, Yoshida M+5 more. 2008. Mutation of the plastidial α-glucan phosphorylase gene in rice affects the synthesis and structure of starch in the endosperm. *Plant Cell* 20(7):1833-1849

87. Scheible WR, Gonzalezfontes A, Lauerer M, Mullerrober B, Caboche M, Stitt M. 1997. Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco. *Plant Cell* 9(5):783-798

88. Schulz A, Beyhl D, Marten I, Wormit A, Neuhaus E, Poschet G, Buttner M, Schneider S, Sauer N, Hedrich R. 2011. Protondriven sucrose symport and antiport are provided by the vacuolar transporters SUC4 and TMT1/2. *Plant Journal* 68:129-136

89. Scofield GN, Hirose T, Aoki N, Furbank RT. 2007. Involvement of the sucrose transporter, OsSUT1, in the long-distance pathway for assimilate transport in rice. *Journal of Experimental Botany* 58:3155-3169

90. Scofield G, Hirose T, Gaudron J, Upadhyaya N, Ohsugi R, Furbank RT. 2002. Antisense suppression of the rice sucrose transporter gene, *OsSUT1*, leads to impaired grain filling and germination but does not affect photosynthesis. *Functional Plant Biology* 29:815-826

91. Seung D, Boudet J, Monroe JD, Schreier TB, David LC, Abt M, Lu KJ, Zanella M, Zeeman SC. 2017. Homologs of protein targeting to starch control starch granule initiation in Arabidopsis leaves. *Plant Cell* 29:1657-1677

92. Seung D, Thalmann M, Sparla F, Hachem MA, Sang KL, Issakidis-Bourguet E, Svensson E, Zeeman SC, Santelia D. 2013. *Arabidopsis thaliana* AMY3 is a unique redox-regulated chloroplastic α-amylase. *Journal of Biological Chemistry* 288:33620-33633

93. She KC, Kusano H, Koizumi K, Yamakawa H, Hakata M, Imamura T, Fukuda M, Naito N, Tsurumaki Y, Yaeshima M+13 more. 2010. A novel factor floury endosperm2 is involved in regulation of rice grain size and starch quality. *Plant Cell* 22:3280-3294

94. Skeffington AW, Graf A, Duxbury Z, Gruissem W, Smith AM. 2014. Glucan, water dikinase exerts little control over starch degradation in Arabidopsis leaves at night. *Plant Physiology* 165:866-879

95. Streb S, Zeeman SC. 2012. Starch metabolism in Arabidopsis. *The Arabidopsis Book* 10:e0160

96. Su J, Hu C, Yan X, Jin Y, Chen Z, Guan Q. 2015. Expression of barley SUSIBA2 transcription factor yields high-starch low-methane rice. *Nature* 523(7562):602-606

97. Sulpice R, Pyl E-T, Ishihara H, Trenkamp S, Steinfath M, Witucka-Wall H, Gibon Y, Usadel B, Poree F, Piques MC. 2009. Starch as a major integrator in the regulation of plant growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(25):10348-10353

98. Sun C, Palmqvist S, Olsson H, Borén M, Ahlandsberg S, Jansson C. 2003. A novel WRKY transcription factor, SUSIBA2, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the iso1 promoter. *Plant Cell* 15(9):2076-2092

99. Sun Y, Reinders A, LaFleur KR, Mori T, Ward JM. 2010. Transport activity of rice sucrose transporters OsSUT1 and OsSUT5. *Plant and Cell Physiology* 51(1):114-122

100. Suzuki R, Imamura T, Nonaga Y, Kusano H, Teramura H, Sekine KT, Yamashita T, Shimada H. 2020. A novel FLOURY ENDOSPERM2 (FLO2)-interacting protein, is involved in maintaining fertility and seed quality in rice. *Plant Biotechnology* 37(1):47-55

101. Tetlow IJ, Beisel KG, Cameron S, Makhmoudova A, Liu F, Bresolin NS. 2008. Analysis of protein complexes in wheat amyloplasts reveals functional interactions among starch biosynthetic enzymes. *Plant Physiology* 146(4):1878-1891

102. Thalmann M, Pazmino D, Seung D, Horrer D, Nigro A, Meier T, Kölling K, Pfeifhofer HW, Zeeman SC, Santelia D. 2016. Regulation of leaf starch degradation by abscisic acid is important for osmotic stress tolerance in plants. *Plant Cell* 28(8):1860-1878

103. Thitisaksakul M, Jiménez RC, Arias MC, Beckles DM. 2012. Effects of environmental factors on starch biosynthesis and composition. *Journal of Cereal Science* 56(1):67-80

104. Tiessen A, Nerlich A, Faix B, Hümmer C, Fox S, Trafford K. 2012. Subcellular analysis of starch metabolism in developing barley seeds using a non-aqueous fractionation method. *Journal of Experimental Botany* 63:2071-2087

105. Wang JC, Xu H, Zhu Y, Liu QQ, Cai XL. 2013. *OsbZIP58*, a basic leucine zipper transcription factor, regulates starch biosynthesis in rice endosperm. *Journal of Experimental Botany* 64:3453-3466

106. Wei X, Jiao G, Lin H, Sheng Z, Shao G, Xie L, Hu P. 2017. GRAIN INCOMPLETE FILLING 2 regulates grain filling and starch synthesis during rice caryopsis development. *Journal of Integrative Plant Biology* 59:134-153

107. Weise SE, Weber AP, Sharkey TD. 2004. Maltose is the major form of carbon exported from the chloroplast at night. *Planta* 218:474-482

108. Xiao Q, Wang Y, Du J, Li H, Wei B, Wang Y, Li Y, Yu G, Liu H, Zhang J+3 more. 2017. ZmMYB14 is an important transcription factor involved in the regulation of the activity of the ZmBT1 promoter in starch biosynthesis in maize. *FEBS Journal* 284(18):3079-3099

109. Yadav UP, Ivakov A, Feil R, Duan GY, Walther D, Giavalisco P, Piques M, Carillo P, Hub berten H-M, Stitt M+1 more. 2014. The sucrose-trehalose 6-phosphate (tre6p) nexus: specificity and mechanisms of sucrose signalling by tre6p. *Journal of Experimental Botany* 65(4):1051-1068

110. Yang T, Guo L, Ji C, Wang H, Wang J, Zheng X, Xiao Q, Wu Y. 2020. The B3 domain-containing transcription factor ZmABI19 coordinates expression of key factors required for maize seed development and grain filling. *The Plant Cell* 33(1):104-128

111. Yu H, Wang T. 2016. Proteomic dissection of endosperm starch granule associated proteins reveals a network coordinating starch biosynthesis and amino acid metabolism and glycolysis in rice endosperms. *Frontiers in Plant Science* 7:707

112. Zeeman SC, Tiessen A, Pilling E, Kato KL, Donald AM, Smith AM. 2002. Starch synthesis in Arabidopsis. Granule synthesis, composition, and structure. *Plant Physiology* 129:516-529

113. Zhang JJ, Chen J, Yi Q, Hu YF, Liu HM, Liu YH, Huang Y. 2014. Novel role of zmanac36 in co-expression of starch synthetic genes in maize endosperm. *Plant Molecular Biology* 84:359-369

114. Zhang Z, Dong J, Ji C, Wu Y, Messing J. 2019. NAC-type transcription factors regulate accumulation of starch and protein in maize seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(23):11223-11228

115. Zhang Y, Primavesi LF, Jhurreea D, Andralojc PJ, Mitchell RAC, Powers SJ. 2009. Inhibition of SNF1 related protein kinase1 activity and regulation of metabolic pathways by trehalose-6-phosphate. *Plant Physiology* 149:1860-1871

116. Zhang L, Ren Y, Lu B, Yang C, Feng Z, Liu Z. 2016b. *Floury endosperm*7 encodes a regulator of starch synthesis and amyloplast development essential for peripheral endosperm development in rice. *Journal of Experimental Botany* 67:633-647

117. Zhang DP, Wu JG, Zhang YJ, Shi CH. 2012. Phenotypic and candidate gene analysis of a new floury endosperm mutant (*osagpl2-3*) in rice. *Plant Molecular Biology Reporter* 30:1303-1312

118. Zhang Z, Zheng X, Yang J, Messing J, Wu Y. 2016a. Maize endosperm-specific transcription factors O2 and PBF network the regulation of protein and starch synthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113(39):10842-10847

119. Zhao Q, Du X, Han Z, Ye Y, Pan G, Asad M, Zhou Q, Cheng F. 2019. Suppression of starch synthase I (SSI) by RNA interference alters starch biosynthesis and amylopectin chain distribution in rice plants subjected to high temperature. *The Crop Journal* 7(5):3-16

120. Zhong Y, Liu L, Qu J, Li S, Guo D. 2020. The relationship between the expression pattern of starch biosynthesis enzymes and molecular structure of high amylose maize starch. *Carbohydrate Polymers* 247(12):116681