

杨为海,陆超忠,向沛锦.糖代谢与信号调控果实脱落的研究进展[J].江苏农业科学,2022,50(1):14-19.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.01.003

糖代谢与信号调控果实脱落的研究进展

杨为海¹,陆超忠²,向沛锦^{2,3}

(1. 宜春学院生命科学与资源环境学院,江西宜春 336000; 2. 中国热带农业科学院南亚热带作物研究所,广东湛江 524091;
3. 华中农业大学园艺林学学院,湖北武汉 430070)

摘要:果实是一个库力强大的异养器官,其生长发育需要消耗大量的糖类物质。糖不仅为果实器官的生命活动提供碳源和能源物质,还能作为信号分子来调节果实的生长发育和胁迫响应。糖营养的供求平衡对果实坐果起着关键作用,糖营养供应不足则引发严重落果。蔗糖代谢和己糖代谢相关酶调控果实的糖代谢进程,影响糖的积累及其组分水平,是引起果实脱落的重要因素之一。糖饥饿诱导糖信号发生,并通过己糖激酶(HXK)、SnRK1(SNF1-related protein kinase 1)和TOR(target of rapamycin)激酶转导,与内源激素(脱落酸和乙烯)信号网络连接,协调调控果实脱落。通过总结有关糖代谢与信号调控果实脱落方面的研究进展,旨在为深入研究果实脱落调控机制提供思路与参考,并对今后利用技术手段进行糖信号综合调控网络研究进行了展望。

关键词:果实脱落;糖代谢;糖信号;内源激素;物质调节

中图分类号: S184 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2022)01-0014-06

果实脱落是植物生殖发育过程中普遍存在的一种生理现象,受到环境因子、生理生化代谢和基因表达等多种因素的协同调控^[1-4]。在果树生产上,果实除正常成熟或衰老而引起的自然脱落外,还发生生理脱落和胁迫脱落。其中,生理落果是树体调节营养生长与生殖生长平衡的结果,通过发挥植株自身的遗传生理机制来调控树体养分资源集中保障留树果实的正常发育;胁迫落果则是逆境条件通过影响碳水化合物的供求平衡而使得植株必须利用有限的碳素营养来保障其子代的生存,是树体应对逆境胁迫的一种必然表现^[5]。然而,由这些内外因素所诱发的果实脱落主要通过调控果实的糖代谢和内源激素平衡来实现。

糖不仅是细胞所必需的结构成分,还是其生命过程中能量及信号物质的重要来源。在果实发育过程中,糖代谢是整个生物代谢的中心,并影响着内源激素代谢。因此,研究果实糖代谢参与调控果实脱落的机制对全面揭示落果机制具有重要意义。近年来,国内外学者对果实脱落调控机制的研究取

得了长足的进步,前人就内源激素调控果实脱落的分子生理机制研究进展也有过相关综述^[4,6-10],但对糖在落果中的调控作用却尚未有相关论述。本文主要侧重于评述近年来有关影响果实脱落的糖营养、代谢和信号转导及其与激素信号交联调控等方面的研究进展,以期为落果机制的研究提供参考。

1 糖营养与果实脱落

在植物生理代谢中,糖不仅是主要的碳源和能量物质,还是重要的光合产物,对植物产量起着关键作用^[11]。众所周知,果实发育是在授粉受精后由子房的内源激素启动,且依赖光合产物的供应得以持续。作为一个库力强大的异养器官,果实通过自身光合作用生产的光合产物远不能满足其发育的需求,主要依赖外源营养,特别是叶片的光合产物供应。在大多数果树的成熟叶片中,蔗糖是其光合作用的主要产物,亦是其碳水化合物运输的主要形式。当糖类被运输至果实后,主要以淀粉和(或)可溶性糖的形式进行碳素营养积累,以供果实生长发育和应对非生物胁迫^[12]。研究发现,碳素营养的供求平衡在坐果/脱落中扮演重要的调节作用^[5,13-14]。降低和阻断光合产物的供应,如遮阴^[15-16]、去叶^[17-18]、喷施光合抑制剂^[19]和果柄环剥^[20]等,以及光合产物需求的增加,如竞争器官的生长^[21-22],均导致碳素营养供求失衡,引发大量落

收稿日期:2021-03-26

基金项目:江西省教育厅科学技术研究项目(编号:GJJ190847);国家自然科学基金(编号:32060652);滇桂黔石漠化地区特色作物产业发展关键技术集成示范项目(编号:SMH2019-2021)。

作者简介:杨为海(1978—),男,江西吉安人,博士,副研究员,主要从事果树栽培与生理学研究。E-mail: seayang2004@126.com。

果,造成减产;而提高树冠碳素营养水平的枝干环剥处理^[23-24]和蔗糖注射处理^[18,20]等,则显著促进坐果。这种由碳素营养的供求平衡调节落果的现象被认为是果树坐果的自我调节^[6]。然而,这一自我调节的生理机制并未得到深入研究。换言之,碳素营养不足时如何启动果实脱落尚不清楚。

在果实生长发育过程中,糖类是其直接利用的碳素营养,暗示糖含量可能是调控果实脱落发生与否的重要因子^[16,18,25-26]。对柑橘^[27]、龙眼^[28]、芒果^[29]等的研究表明,果实的糖含量低于其生长所需的临界阈值时,就会触发果实脱落。通过饥饿胁迫处理诱导果实脱落的各种试验表明,遮阴导致易于脱落的苹果幼果内的葡萄糖浓度明显降低^[30],以促进苹果枝梢生长来加剧营养胁迫的 6-苄氨基腺嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA)处理显著降低幼果内的蔗糖含量^[31],柑橘去叶处理致使幼果内葡萄糖相对降幅高于蔗糖^[17],龙眼结果母枝环剥+去叶处理则使得果实中蔗糖的相对降幅最大,其后依次为葡萄糖与果糖^[28]。笔者亦通过对澳洲坚果结果枝进行环剥+去叶处理以诱导落果,发现果皮及种仁的蔗糖含量相对降幅均明显高于葡萄糖与果糖(未发表)。此外,果实脱落与果柄离层的形成密切相关。糖饥饿会诱导果柄中产生大量活性氧,进而导致离层加速形成,诱发果实脱落^[32]。果实脱落诱导试验表明,柑橘果柄环剥会明显降低果柄内的蔗糖含量^[20],苹果遮阴亦导致果实离区内的海藻糖水平降低^[16]。因此,果实内糖营养供应不足可能是启动果实脱落的原初事件^[7]。然而,究竟是何种糖组分物质诱导了果实脱落,仍需深入研究。

2 糖代谢与果实脱落

糖代谢能够为细胞的生命活动提供能量,一旦能量缺乏则引发新陈代谢紊乱,导致细胞程序化死亡。果实作为一个强大的代谢库,其碳水化合物水平的高低与糖代谢密切相关。对苹果^[16,33]与荔枝^[15]进行树冠遮阴以诱导果实脱落,发现影响果实脱落的最大一类功能基因与糖代谢有关。糖代谢主要包括蔗糖代谢和己糖代谢,其中蔗糖代谢是碳水化合物积累与代谢的关键环节,也是影响果实脱落的重要因素之一^[34]。

在蔗糖代谢过程中,转化酶(invertase, INV)、蔗糖合成酶(sucrose synthase, SUSY)和蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)可调控蔗糖分解

与合成反应,是果实中蔗糖积累和代谢的关键酶,其活性的变化决定了果实的糖代谢进程,进而影响果实的糖组分水平,这在苹果^[35]、荔枝^[36]、番茄^[37]、柑橘^[22]、扁桃^[34]等树种上已有大量报道。在果实脱落诱导期间,蔗糖代谢以蔗糖转化分解为主。杨子琴等通过环剥+去叶处理诱导龙眼果实脱落,发现酸性转化酶(acid invertase, AINV)活性在果实中明显增强^[28]。付崇毅指出 AINV 与柑橘生理落果有关^[38]。黄永敬等认为柑橘夏梢生长增强了果实 AINV 与中性转化酶(neutral invertase, NINV)的活性,加速了果实中蔗糖的消耗,是导致果实脱落的原因之一^[22]。郭春苗等进一步研究发现蔗糖分解方向的酶(AINV 和 SUSY)活性增加与扁桃幼果脱落密切相关^[34]。在分子水平上,果实的糖含量与糖代谢相关基因的表达有关,如 SUSY 和 AINV 参与调控蔗糖的分解^[39]。在遮阴诱导苹果幼果脱落期间,果柄离区内编码胞质 INV 与细胞壁 INV 的基因表达增强,导致离区蔗糖含量下降^[16]。笔者通过饥饿胁迫处理诱导澳洲坚果幼果脱落时,发现树体遮阴处理明显上调了果实内 NINV 的表达,结果枝环剥+去叶处理也明显增强了果皮与果柄内 NINV 的表达水平(未发表)。另有研究表明,INV 不仅直接参与蔗糖代谢以增加库强,还通过产生己糖信号来调控库强,在果实脱落调控中发挥重要作用^[40-41]。

己糖代谢是光合产物运输至果实后进行其他生理代谢的基础。葡萄糖和果糖是果实中最重要的己糖,在己糖代谢过程中葡萄糖是最通用的反应底物,但果糖比葡萄糖更容易被消耗。研究表明,己糖激酶(hexokinase, HKX)和果糖激酶(fructokinase, FRK)具有很强的专一性及亲和力,可分别催化葡萄糖与果糖发生磷酸化,二者活性的变化会直接调控果实中葡萄糖与果糖的比率^[42]。在一定程度上,HKX 和 FRK 是植物糖代谢和糖分平衡的核心^[43]。对苹果脱落诱导研究发现,遮阴促进了果皮 HKX 表达^[16],表明己糖代谢相关基因可能参与果实脱落调控。

3 糖信号传导与果实脱落

在植物体中,糖不但为诸多代谢活动提供前体物质和能量,还可以作为重要的信号分子来调控植物的生长发育。研究表明,绿色植物已形成了特定的糖信号感知和转导系统来响应糖的可利用性,从

而调控细胞分裂、营养生长、衰老以及胁迫响应等重要生理过程^[44-45]。作为一个库力强大的异养器官,果实生长发育需消耗大量的碳水化合物营养,而碳素营养的供应水平往往直接反映在糖的水平上,这就不排除在碳素营养供应不足时,糖还能作为信号分子调控果实发育^[46]。Botton 等认为,糖饥饿胁迫有助于糖信号的产生^[31]。在库器官内,蔗糖或者蔗糖裂解的产物充当首要的糖信号^[47],其中葡萄糖是最主要的信号分子^[44,48]。现已研究证实,糖信号不但可以通过特异的糖传感器直接传导,亦可通过能量和代谢物质调节信号传导蛋白进行间接传递^[49]。此外,糖信号还能与光信号、钙信号、内源激素信号等其他信号网络连接,协同调节果树的生长发育^[50]。

目前,有关糖信号调控网络机制的研究已成为热点。葡萄糖传感器 HXK、信号分子海藻糖-6-磷酸(trehalose-6-phosphate, T6P)以及植物激酶 SnRK1 (SNF1-related protein kinase 1)与 TOR (target of rapamycin)是糖调控网络的主要节点,起到反映植物营养与能量状态变化的作用^[51]。大量证据表明, HXK 是植物葡萄糖信号感知和转导的核心组成成分^[52-53],能够作为葡萄糖传感蛋白感知细胞间的葡萄糖水平,进而触发葡萄糖信号^[54]。另外,植物中还存在受 HXK 催化活性影响的海藻糖信号转导路径,是通过由 HXK 催化葡萄糖形成的且能够被海藻糖-6-磷酸合酶(trehalose-6-phosphate synthase, TPS)与海藻糖-6-磷酸酯酶(trehalose-6-phosphate phosphatase, TPP)所感知的 T6P 发挥信使功能^[55]。T6P 既是反映蔗糖可利用性状态的信号,又是蔗糖水平的负反馈调节器^[56]。Paul 等认为, T6P 可能是蔗糖信号网络的关键组分,植物是通过 T6P 发挥蔗糖信号的特异性与作用机制^[56]。T6P 能作为信号分子感知蔗糖的可利用性^[57-58],并抑制低糖诱导的 SnRK1 活性^[59]。研究表明, T6P 水平的变化反映了糖含量对 SnRK1 活性的调节,饥饿胁迫发生时 T6P 水平的下降导致 SnRK1 活性的增加^[60-61]。Botton 等认为,在即将脱落的苹果幼果中蔗糖含量降低可能导致其 *SnRK1* 基因的上调表达^[31]。Zhu 等通过饥饿胁迫诱导苹果幼果脱落时发现,果皮与离区中的 HXK 表达增强,而 TPS 与 TPP 的表达减弱,且认为激活了依赖 HXK 的糖信号转导路径^[16]。笔者亦通过环剥+去叶处理诱导龙眼的果实脱落,发现碳水化合物饥饿

胁迫下 *HXK2* 及 *TPS1* 在果皮与离区中的表达水平均明显降低,暗示 T6P 水平下降,以响应蔗糖的减少;当蔗糖含量降至最低时(即果实大量脱落时), *SnRK2* 一度表达增强,意味着果皮与离区可能产生了响应蔗糖缺乏的 T6P/SnRK 信号路径^[62],进而参与了果实脱落诱导(未发表)。在植物的糖信号网络中, TOR 激酶通过蛋白的合成正向调节植物代谢和生长,并以拮抗 SnRK1 激酶的作用方式响应糖的变化^[49]。有证据表明,碳素营养亏缺时 SnRK1 活化,而 TOR 活性与糖积累有关,受到葡萄糖^[63]和蔗糖^[64]的激活。然而,这种通过糖的可利用性来调节 SnRK1 和 TOR 活性的精确方式仍然有待于进一步研究。

4 糖与激素信号交联调控果实脱落

果实脱落是一个精细协调控制的生理过程,除了受到糖信号的调控外,还受到激素、多胺等信号物质的调节。Huang 等指出,植物中存在一个由糖、激素和其他营养信号相互关联的复杂信号转导网络^[65]。糖与激素信号转导路径间的交联反应在平衡碳水化合物利用方面发挥重要作用^[66]。植物的糖响应可通过糖信号与激素信号相偶联来调节其生长发育^[52]。

糖信号转导与脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯的生物合成及其信号转导之间存在紧密联系^[61,67]。ABA 和乙烯是果实脱落调控机制中的关键激素及信号分子^[68]。在梨^[69]、甜橙^[70]与荔枝^[71]等果实上的研究发现, ABA 和乙烯含量的增加可诱导果实脱落,且乙烯在脱落的起始和激活中起着重要作用。Gómez-Cadenas 等认为,幼果中 ABA 的积累可能是感知了糖营养胁迫,并参与了乙烯诱导的脱落激活过程^[17]。糖饥饿可能产生信号功能,促进 ABA 合成和乙烯产生,从而抑制生长素的合成,并限制其自果实向离区的极性运输^[72]。研究表明,葡萄糖诱导的 ABA 生物合成及其信号转导基因表达是葡萄糖信号转导的核心机制,低浓度的葡萄糖可以明显促进 ABA 合成关键基因 *NCED* 与 *AAO* 的表达以及 ABA 积累^[72]。在饥饿胁迫诱导的苹果幼果脱落期间,果皮及离区的 *NCED* 与 *AAO* 均上调表达^[16,26]。Cho 等认为,葡萄糖与 ABA 信号间的信息交流是由 HXK 所介导^[54]。Zhu 等发现, *HXK* 是一个信号基因,可在遮阴或萘乙酸诱导的果实脱落期间于果皮及离区中增强表达,激活了依赖 HXK 的糖

信号途径^[16]。Botton 等认为, *SnRK* 基因也可作为感知营养胁迫的信号分子, 参与饥饿胁迫诱导的苹果脱落^[31]。在 T6P/*SnRK1* 信号路径中, *SnRK1* 在糖与 ABA 信号交流机制中发挥中心作用^[73], 但 ABA 可通过活化 *SnRK2* 来抑制 TOR 信号转导^[74]。笔者在碳水化合物饥饿诱导龙眼果实脱落期间, 发现果皮及离区中 *HXK2* 和 *SnRK2* 的表达水平一度增加, 且与 *AAO3*、*NCED* 的表达变化一致, 这说明 *HXK2* 和 *SnRK2* 可能充当了感受糖胁迫的信号基因, 介导了对 ABA 的合成调控, 也暗示了饥饿胁迫引发的龙眼果实脱落涉及了糖与 ABA 信号间的信息交流。另外, 在 *HXK* 介导的糖信号路径中, 葡萄糖信号分子可诱导乙烯信号转导中的关键转录因子 EIN3 发生降解, 使其活性弱化^[75]。通过饥饿胁迫诱导果实脱落的研究发现, 去叶处理易造成蜜桔幼果的 ABA 及乙烯前体物 1-氨基环丙烷羧酸 (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC) 含量显著上升^[17], 环剥+去叶处理可诱导荔枝幼果离区、果皮及种子内编码乙烯合成的 ACC 氧化酶 (ACC oxidase, ACO) 基因 *ACO1* 与 *ACO2* 均明显上调表达^[76], 遮阴处理也上调了苹果幼果离区与果皮内涉及乙烯生物合成与信号转导的基因表达水平^[16]。以上这些研究意味着糖饥饿胁迫促进了果实内 ABA 与乙烯的生物合成, 并且表明了糖与 ABA、乙烯之间存在信号交流机制, 共同调控果实的脱落过程。

5 展望

果实脱落不仅取决于碳素营养, 还依赖于内源激素, 并由逆境和发育信号所诱导。近年来, 虽已证实糖营养及其代谢和果实脱落之间存在密切联系, 也注意到糖信号转导及其与内源激素信号间的信息交流在果实脱落调控中发挥了重要作用, 但植物中存在多种糖信号发生方式, 且影响脱落进程的内源激素种类也较多, 从而增加了对糖信号诱导果实脱落调控机制研究的复杂性, 使得糖信号转导和糖类调控网络的研究仍然面临众多挑战。为此, 进一步明确果实中糖信号的发生规律, 深入研究糖信号和不同内源激素信号间的调控网络机制, 揭示糖信号在果实脱落诱导中的作用机制, 将对果实脱落调控提供重要的理论支持。

随着植物基因编辑和遗传转化技术的日益完善以及基因组、蛋白组与代谢组等组学技术在果树

上的广泛应用, 使得人们对果实脱落调控机制的研究工作变得高效快捷。运用这些强大的技术工具, 可以进一步揭示糖信号传导网络中各个脱落相关基因的功能, 探明糖信号通路之间相互连接的方式及其与逆境胁迫、内源激素等信号转导途径的相互作用, 解析诱导果实脱落的综合分子调控网络机制, 这是果树学中未来重要的研究方向。在揭示清楚果实脱落调控机制之后, 可通过制定针对性的栽培管理技术措施来提高果实产量与品质, 防止不必要的损失; 另外, 还可通过杂交选育、遗传转化、基因编辑, 基因敲除等生物技术对果实脱落相关基因进行定向改造, 培育出低落果率的优良品种, 进而推动果树产业技术的发展。

参考文献:

- [1] Taylor J E, Whitelaw C A. Signals in abscission [J]. New Phytologist, 2001, 151 (2): 323-340.
- [2] Roberts J A, Elliott K A, Gonzalez - Carranza Z H. Abscission, dehiscence, and other cell separation processes [J]. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 131-158.
- [3] 齐明芳, 许涛, 郭泳, 等. 园艺植物器官脱落研究进展 [J]. 沈阳农业大学学报, 2010, 41 (6): 643-648.
- [4] 文晓鹏, 仇志浪, 洪怡. 果树落果的生理及分子机制研究进展 [J]. 山地农业生物学报, 2018, 37 (4): 1-17.
- [5] Lakso A N, Robinson T L, Greene D W. Integration of environment, physiology and fruit abscission via carbon balance modeling - Implications for understanding growth regulator responses [J]. Acta Horticulturae, 2006, 727: 321-326.
- [6] Bangerth F. Abscission and thinning of young fruit and their regulation by plant hormones and bioregulators [J]. Plant Growth Regulation, 2000, 31: 43-59.
- [7] Zhao M L, Li J G. Molecular events involved in fruitlet abscission in litchi [J]. Plants, 2020, 9 (2): 151.
- [8] 王森, 阳佳位, 魏召新, 等. 柑橘脱落研究进展概况 [J]. 中国南方果树, 2009, 38 (2): 61-64.
- [9] 蔡小林, 潘介春, 周煜棉, 等. 荔枝落果研究进展 [J]. 江西农业学报, 2017, 29 (1): 26-31.
- [10] 崔姬松, 陈庆富, 霍冬舫, 等. 植物落花落果的分子机理研究进展 [J]. 广西植物, 2018, 38 (9): 1234-1247.
- [11] Zhen Q L, Fang T, Peng Q A, et al. Developing gene - tagged molecular markers for evaluation of genetic association of apple SWEET genes with fruit sugar accumulation [J]. Horticulture Research, 2018, 5: 14.
- [12] 韩佳欣, 郑浩, 张琼, 等. 果树中糖类代谢和调控研究 [J]. 植物科学学报, 2020, 38 (1): 143-149.
- [13] Iwanami H, Moriya - Tanaka Y, Honda C, et al. Relationships among apple fruit abscission, source strength, and cultivar [J]. Scientia Horticulturae, 2012, 146: 39-44.

- [14] Lordan J, Reginato G H, Lakso A N, et al. Natural fruitlet abscission as related to apple tree carbon balance estimated with the MaluSim model[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 247: 296 – 309.
- [15] Li C Q, Wang Y, Huang X M, et al. *De novo* assembly and characterization of fruit transcriptome in *Litchi chinensis* Sonn and analysis of differentially regulated genes in fruit in response to shading[J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 552.
- [16] Zhu H, Dardick C D, Beers E P, et al. Transcriptomics of shading – induced and NAA – induced abscission in apple (*Malus domestica*) reveals a shared pathway involving reduced photosynthesis, alterations in carbohydrate transport and signaling and hormone crosstalk[J]. *BMC Plant Biology*, 2011, 11: 138.
- [17] Gómez – Cadenas A, Mehouchi J, Tadeo F R, et al. Hormonal regulation of fruitlet abscission induced by carbohydrate shortage in citrus[J]. *Planta*, 2000, 210(4): 636 – 643.
- [18] Iglesias D J, Tadeo F R, Primo – Millo E, et al. Fruit set dependence on carbohydrate availability in *Citrus* trees[J]. *Tree Physiology*, 2003, 23(3): 199 – 204.
- [19] Yuan R C, Huang H B. Litchi fruit abscission: its patterns, effect of shading and relation to endogenous abscisic acid [J]. *Scientia Horticulturae*, 1988, 36(3/4): 281 – 292.
- [20] Iglesias D J, Tadeo F R, Primo – Millo E, et al. Carbohydrate and ethylene levels related to fruitlet drop through abscission zone A in *Citrus*[J]. *Trees*, 2006, 20(3): 348 – 355.
- [21] McFadyen L M, Robertson D, Sedgley M, et al. Post – pruning shoot growth increases fruit abscission and reduces stem carbohydrates and yield in *Macadamia*[J]. *Annals of Botany*, 2011, 107(6): 993 – 1001.
- [22] 黄永敬, 马培恰, 吴 文, 等. 砂糖橘夏梢生长对果实糖代谢及脱落的影响[J]. *园艺学报*, 2013, 40(10): 1869 – 1876.
- [23] Goren R, Huberman M, Goldschmidt E E. Girdling: physiological and horticultural aspects [M]//Horticultural reviews. Oxford: John Wiley & Sons, 2010.
- [24] Mahouchi J, Iglesias D J, Agustí M, et al. Delay of early fruitlet abscission by branch girdling in *Citrus* coincides with previous increases in carbohydrate and gibberellin concentrations[J]. *Plant Growth Regulation*, 2009, 58(1): 15 – 23.
- [25] Kuang J F, Wu J Y, Zhong H Y, et al. Carbohydrate stress affecting fruitlet abscission and expression of genes related to auxin signal transduction pathway in *Litchi* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(12): 16084 – 16103.
- [26] Giulia E, Alessandro B, Mariano D, et al. Early induction of apple fruitlet abscission is characterized by an increase of both isoprene emission and abscisic acid content[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(4): 1952 – 1969.
- [27] Talon M, Tadeo F R, Ben – Cheikh W, et al. Hormonal regulation of fruit set and abscission in *Citrus*: classical concepts and new evidence[J]. *Acta Horticulturae*, 1998, 463: 209 – 218.
- [28] 杨子琴, 李 茂, 章笑赞, 等. 饥饿胁迫对龙眼果实脱落及糖代谢的影响[J]. *果树学报*, 2011, 28(3): 428 – 432.
- [29] Hagemann M H, Winterhagen P, Roemer M G, et al. Proposed physiological mechanism of mango fruitlet abscission [J]. *Acta Horticulturae*, 2016, 1119: 73 – 80.
- [30] Stopar M, Resnik M, Pongrac V Z. Non – structural carbohydrate status and CO₂ exchange rate of apple fruitlets at the time of abscission influenced by shade, NAA or BA [J]. *Scientia Horticulturae*, 2001, 87(1/2): 65 – 76.
- [31] Botton A, Eccher G, Forcato C, et al. Signaling pathways mediating the induction of apple fruitlet abscission [J]. *Plant Physiology*, 2010, 155(1): 185 – 208.
- [32] Yang Z Q, Zhong X M, Fan Y, et al. Burst of reactive oxygen species in pedicel – mediated fruit abscission after carbohydrate supply was cut off in longan (*Dimocarpus longan*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 360.
- [33] Zhou C J, Lakso A N, Robinson T L, et al. Isolation and characterization of genes associated with shade – induced apple abscission[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2008, 280(1): 83 – 92.
- [34] 郭春苗, 杨 波, 木巴热克·阿尤普, 等. 扁桃生理落果期不同组织蔗糖代谢动态特征及与落果的关系[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(2): 317 – 326.
- [35] 王永章, 张大鹏. 红富士苹果果实蔗糖代谢与酸性转化酶和蔗糖合酶关系的研究[J]. *园艺学报*, 2001, 28(3): 259 – 261.
- [36] 王惠聪, 黄辉白, 黄旭明. 荔枝果实的糖积累与相关酶活性[J]. *园艺学报*, 2003, 30(1): 1 – 5.
- [37] 齐红岩, 李天来, 张 洁, 等. 番茄果实发育过程中糖的变化与相关酶活性的关系[J]. *园艺学报*, 2006, 33(2): 294 – 299.
- [38] 付崇毅. 日光温室柑橘诱导成花及落果机理研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [39] Ma Q J, Sun M H, Lu J, et al. Transcription factor AREB2 is involved in soluble sugar accumulation by activating sugar transporter and amylase genes [J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(4): 2348 – 2362.
- [40] Ruan Y L, Jin Y, Yang Y J, et al. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential, and response to drought and heat [J]. *Molecular Plant*, 2010, 3(6): 942 – 955.
- [41] Bihmidine S, Hunter C T, Johns C E, et al. Regulation of assimilate import into sink organs: update on molecular drivers of sink strength [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 177.
- [42] Stein O, Granot D. Plant fructokinases: evolutionary, developmental, and metabolic aspects in sink tissues [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 339.
- [43] Yang J J, Zhu L C, Cui W F, et al. Increased activity of MdFRK2, a high – affinity fructokinase, leads to upregulation of sorbitol metabolism and downregulation of sucrose metabolism in apple leaves[J]. *Horticulture Research*, 2018, 5: 71.
- [44] Rolland F, Baena – Gonzalez E, Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 675 – 709.
- [45] Cho Y H, Yoo S D. Signaling role of fructose mediated by FINS1/ FBP in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PLoS Genetics*, 2011, 7

- (1):e1001263.
- [46] 谢祝捷,姜东,戴廷波,等. 植物的糖信号及其对碳氮代谢基因的调控[J]. 植物生理学通讯,2002,38(4):399-405.
- [47] Roitsch T, González M C. Function and regulation of plant invertases;sweet sensations[J]. Trends in Plant Science,2004,9(12):606-613.
- [48] Finkelstein R R, Gibson S I. ABA and sugar interactions regulating development:cross-talk or voices in a crowd? [J]. Current Opinion in Plant Biology,2002,5(1):26-32.
- [49] Li L, Sheen J. Dynamic and diverse sugar signaling[J]. Current Opinion in Plant Biology,2016,33:116-125.
- [50] 赵江涛,李晓峰,李航,等. 可溶性糖在高等植物代谢调节中的生理作用[J]. 安徽农业科学,2006,34(24):6423-6425,6427.
- [51] Lastdrager J, Hanson J, Smeekens S. Sugar signals and the control of plant growth and development[J]. Journal of Experimental Botany, 2014,65(3):799-807.
- [52] Cho Y H, Yoo S D, Sheen J. Regulatory functions of nuclear hexokinase1 complex in glucose signaling[J]. Cell,2006,127(3):579-589.
- [53] Cho J I, Ryoo N, Eom J S, et al. Role of the rice hexokinases OsHXK5 and OsHXK6 as glucose sensors[J]. Plant Physiology, 2008,149(2):745-759.
- [54] Cho Y H, Sheen J, Yoo S D. Low glucose uncouples Hexokinase1-dependent sugar signaling from stress and defense hormone abscisic acid and C₂H₄ responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2009,152(3):1180-1182.
- [55] John R, Raja V, Ahmad M, et al. Trehalose;metabolism and role in stress signaling in plants[M]//Stress Signaling in Plants. Cham: Springer International Publishing,2016.
- [56] Paul M J, Primavesi L F, Jhurreea D, et al. Trehalose metabolism and signaling[J]. Annual Review of Plant Biology,2008,59(1):417-441.
- [57] O'Hara L E, Paul M J, Winkler A. How do sugars regulate plant growth and development? new insight into the role of trehalose-6-phosphate[J]. Molecular Plant,2013,6(2):261-274.
- [58] Yadav U P, Ivakov A, Feil R, et al. The sucrose-trehalose 6-phosphate (Tre6P) nexus;specificity and mechanisms of sucrose signalling by Tre6P[J]. Journal of Experimental Botany,2014,65(4):1051-1068.
- [59] Paul M J, Jhurreea D, Zhang Y H, et al. Up-regulation of biosynthetic processes associated with growth by trehalose 6-phosphate[J]. Plant Signaling & Behavior,2010,5(4):386-392.
- [60] Cho Y H, Hong J W, Kim E C, et al. Regulatory functions of SnRK1 in stress-responsive gene expression and in plant growth and development[J]. Plant Physiology,2012,158(4):1955-1964.
- [61] Liu Y H, Offler C E, Ruan Y L. Regulation of fruit and seed response to heat and drought by sugars as nutrients and signals[J]. Frontiers in Plant Science,2013,4:282.
- [62] Nunes C, Primavesi L F, et al. The trehalose 6-phosphate/SnRK1 signaling pathway primes growth recovery following relief of sink limitation[J]. Plant Physiology,2013,162(3):1720-1732.
- [63] Zhao Y, Wang X Q. The hot issue:TOR signalling network in plants [J]. Functional Plant Biology,2020,48(1):1-7.
- [64] Zhang Z Z, Zhu J Y, Roh J, et al. TOR signaling promotes accumulation of BZR1 to balance growth with carbon availability in *Arabidopsis*[J]. Current Biology,2016,26(14):1854-1860.
- [65] Huang H H, Xie S D, Xiao Q L, et al. Sucrose and ABA regulate starch biosynthesis in maize through a novel transcription factor, ZmEREB156[J]. Scientific Reports,2016,6:27590.
- [66] Solfanelli C, Poggi A, Loreti E, et al. Sucrose-specific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology,2005,140(2):637-646.
- [67] Ramon M, Rolland F, Sheen J. Sugar sensing and signaling[J]. The Arabidopsis Book,2008,6:e0117.
- [68] Meir S, Philosoph-Hadas S, Sundaresan S, et al. Microarray analysis of the abscission-related transcriptome in the tomato flower abscission zone in response to auxin depletion [J]. Plant Physiology,2010,154(4):1929-1956.
- [69] Einhorn T C, Arrington M. ABA and shading induce 'Bartlett' pear abscission and inhibit photosynthesis but are not additive [J]. Journal of Plant Growth Regulation,2018,37(1):300-308.
- [70] Zhao W, Baldwin E A, Bai J H, et al. Comparative analysis of the transcriptomes of the calyx abscission zone of sweet orange insights into the huanglongbing-associated fruit abscission [J]. Horticulture Research,2019,6:71.
- [71] Li C Q, Ma X S, Huang X M, et al. Involvement of HD-ZIP I transcription factors LcHB2 and LcHB3 in fruitlet abscission by promoting transcription of genes related to the biosynthesis of ethylene and ABA in litchi [J]. Tree Physiology,2019,39(9):1600-1613.
- [72] Cheng W H, Endo A, Zhou L, et al. A unique short-chain dehydrogenase/reductase in *Arabidopsis* glucose signaling and abscisic acid biosynthesis and functions[J]. The Plant Cell,2002,14(11):2723-2743.
- [73] Jossier M, Bouly J P, Meimoun P, et al. SnRK1 (SNF1-related kinase 1) has a central role in sugar and ABA signalling in *Arabidopsis thaliana*[J]. The Plant Journal,2009,59(2):316-328.
- [74] Wang P C, Zhao Y, Li Z P, et al. Reciprocal regulation of the TOR kinase and ABA receptor balances plant growth and stress response [J]. Molecular Cell,2018,69(1):100-112. e6.
- [75] Yanagisawa S, Yoo S D, Sheen J. Differential regulation of EIN3 stability by glucose and ethylene signalling in plants[J]. Nature, 2003,425(6957):521-525.
- [76] Li C Q, Wang Y, Huang X M, et al. An improved fruit transcriptome and the identification of the candidate genes involved in fruit abscission induced by carbohydrate stress in litchi[J]. Frontiers in Plant Science,2015,6:439.