



调控热带果树成花的因素和机理研究进展

王照, 宋喜梅, 杨倩, 万继锋, 邹明宏, 曾辉, 李文鑫

引用本文:

王照, 宋喜梅, 杨倩, 等. 调控热带果树成花的因素和机理研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(5): 596–606.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4935>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

亚热带常绿阔叶林89种木本植物一级根碳氮浓度变异规律

Variation Patterns in C and N Concentrations in the First-order Roots of 89 Woody Species in Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 474–482 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4372>

树木木质部生长动态及其调节机制研究进展

Research Progresses on Xylem Formation Dynamics and Its Regulation Mechanism

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 541–547 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4101>

茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林群落组成和优势种更新类型

Community Composition and Regeneration Types of Dominant Species in Evergreen and Deciduous Broad-leaved Mixed Karst Forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2018, 26(6): 651–660 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3893>

木兰科常绿与落叶物种叶片构建策略的差异

Different Leaf Construction Strategies in Evergreen and Deciduous Species of Magnoliaceae

热带亚热带植物学报. 2019, 27(3): 272–278 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3978>

尧山国家级自然保护区种子植物区系研究

Floristic Studies of Seed Plants in Yaoshan National Nature Reserve

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 217–226 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4097>

向下翻页，浏览PDF全文

调控热带果树成花的因素和机理研究进展

王照, 宋喜梅, 杨倩, 万继锋, 邹明宏, 曾辉, 李文鑫

(中国热带农业科学院亚热带作物研究所, 农业农村部热带果树生物学重点实验室, 广东 湛江 524091)

摘要: 成花诱导是果树的重要生理过程。热带果树生长在热带地区, 作为常绿树种, 生长习性与温带落叶树种不同, 更多受到环境调节而刺激开花。该综述总结了近几年来热带果树成花研究领域的最新进展, 包含遗传、外源和内源因素的影响, 重点讨论了成花关键基因、miRNA、lncRNA、选择性剪切和表观遗传修饰对成花的调控, 关注了热带果树成花在温度、水分、光照、内源激素、碳水化合物和矿质营养上与温带果树的异同, 并依据国内外的相关前沿研究进行了展望, 以期为进一步了解热带果树的成花机制提供有价值的参考。

关键词: 热带果树; 成花; 调控机制

doi: 10.11926/jtsb.4935

CSTR:32235.14.jtsb.4935

Research Progress on Factors and Mechanisms of Regulating Flower Formation of Tropical Fruit Trees

WANG Zhao, SONG Ximei, YANG Qian, WAN Jifeng, ZOU Minghong, ZENG Hui, LI Wenxin

(South Subtropical Crops Research Institute CATAS, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Key Laboratory of Tropical Fruit Biology, Ministry of Agriculture & Rural Affairs, Zhanjiang 524091, Guangdong, China)

Abstract: Flower induction is an important physiological process in fruit trees. Tropical fruit trees, which grow in the tropical regions as evergreen species, exhibit different growth habits compared to temperate deciduous species and are more stimulated to flower by environmental. The recent advances in the field of tropical fruit tree flowering, including the effects of genetic, exogenous and endogenous factors were summarized. It focuses on the regulation of flowering events by key genes, microRNAs (miRNAs), long non-coding RNAs (lncRNAs), alternative splicing, and epigenetic modifications. The review also discusses the differences and similarities of flower formation in the tropical fruit trees relative to temperate fruit trees, considering factors such as temperature, water, light, endogenous hormones, carbohydrates, and mineral nutrition. Finally, drawing on the relevant cutting-edge research from around the world, this review offers outlooks aimed at providing valuable references for further understanding of the flowering mechanism of tropical fruit tree.

Key words: Tropical fruit tree; Flower formation; Regulatory mechanism

全球热区面积 $5.30 \times 10^7 \text{ km}^2$, 热带作物占全球农产品种类的 89.5%^[1]。热带果树对热量条件要求较高, 在年绝对低温 0°C 以上、日均温度 10°C 以上、无霜冻、年降水量 1 000 mm 以上的地区才能

正常生长。成花机理有碳氮比学说、激素平衡假说、激素信号调节假说和营养假说, 但归根结底是受到内部代谢条件和外部环境因子的共同作用, 并启动相关基因表达从而调控成花转变^[2]。这些内源和外

收稿日期: 2024-06-28

接受日期: 2024-09-13

基金项目: 国家重点研发计划项目(2023YFD2200700); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1630062024022, 1630062022002, 1630062024036)资助

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (Grant No. 2023YFD2200700), and the Special Project for Central Public-interest Scientific Institution Basal Research (Grant No. 1630062024022, 1630062022002, 1630062024036).

作者简介: 王照(1997年生), 女, 硕士, 研究实习员, 主要从事热带果树种质资源和遗传育种研究。E-mail: 1851834778@qq.com

源因子在热带果树花诱导过程中也十分重要,如龙眼(*Dimocarpus longan*)^[3]。本文拟聚焦热带果树的成花特点,并着重对热带果树的成花诱导机理进行系统分析。

1 热带果树的开花习性

林木的开花结实是森林更新的基础。在温带森林中,植物群落生殖物候通常高度同步,开花普遍从春季到初夏;亚热带森林中,植物开花主要集中在春季;而在热带森林中,这种同步现象减弱,各种物种的开花时间遍布四季,主要受旱季和雨季影响。随着纬度的下降,物候事件的季节性高峰,特别是开花和结果,变得不那么清晰^[4]。多数情况下,热带果树通过外界环境诱导开花,温带落叶乔木的开花通常是自主的^[5]。多年生植物需要足够的生物量才能开花^[6],热带果树也是如此,且某些热带果树品种具有多次开花的现象,如四季蜜龙眼^[7]。澳洲坚果(*Macadamia integrifolia*)的童期长达7~8 a,开花部位大多在多年生老熟内膛枝上,部分品种在合适的环境下能够2次甚至3次开花。可见,多年生热带果树往往有较长的童期,其花诱导也与叶龄和枝龄高度相关。

2 热带果树花芽分化内部结构变化

大多数热带果树成花都是从花序开始的,而不是单花,如龙眼、荔枝(*Litchi chinensis*)、香蕉(*Musa nana*)、番石榴(*Psidium guajava*)、榴莲(*Durio zibethinus*)、锥栗(*Castanea henryi*)、橄榄(*Canarium album*)、杨梅(*Morella rubra*)、酸豆(*Tamarindus indica*)、菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus*)、黄皮(*Clausena lansium*)、芒果(*Mangifera indica*)、红毛丹(*Nephelium lappaceum*)、菠萝(*Ananas comosus*)、枇杷(*Eriobotrya japonica*)、杨桃(*Averrhoa carambola*)、椰子(*Cocos*

nucifera)等,其分化过程包括花序原基的诱导、花序伸长和分化及花器官建成等3个部分^[8]。从图1可见,荔枝的芽生长点由尖长变为扁平,出现圆锥花序原基的突起,随着花序原基细胞不断分裂,侧生花序原基不断发育,分枝到整个花序原基基部侧生小花序中心的生长锥开始花器官分化,而后性别分化,此外,荔枝花芽液泡中可见由内质网组成的同心圆包被着的淀粉粒^[9]。同样的,澳洲坚果也有类似的花分化顺序,并且在花芽表皮、生长点、基部和成花枝条的韧皮部中均出现大量后含物,这预示着热带果树花分化是一个大量耗能的过程。

3 调控热带果树成花的遗传因素

3.1 成花基因

植物的成花基因在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)上已被系统研究,花的诱导、分化和花器官形成3个阶段,以不同的方式独立展开。

3.1.1 叶芽向花芽的转化

从拟南芥中已经克隆到了许多决定花序或花发生的基因,即花分生组织决定基因,主要包括 *LEAFY (LFY)*、*FRUITFULL (FUL)*、*APETALA1 (API)*、*AP2*、*CAULIFLOWER (CAL)*和 *TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)*等^[11]。Qin等^[12]对杨桃关键开花基因进行全基因组分析和转录组分析表明 *LFY*、*API*和 *FUL*的表达与花诱导相关, *TFL1*抑制成花转变,表明花分生组织决定基因在热带果树中具有一定保守性。除开花主效基因外, *WRKY*转录因子家族也参与龙眼花诱导的遗传控制^[13]。

*FT*是一个值得研究的功能基因,虽不被认为是花分生组织决定基因,但其编码的多肽被认为是开花诱导素,从韧皮部移动到顶端分生组织,能提供拟南芥开花的远距离信号,并且在嫁接植物中也能进行这种长距离移动^[14],与 *TFL*相互竞争调节花序

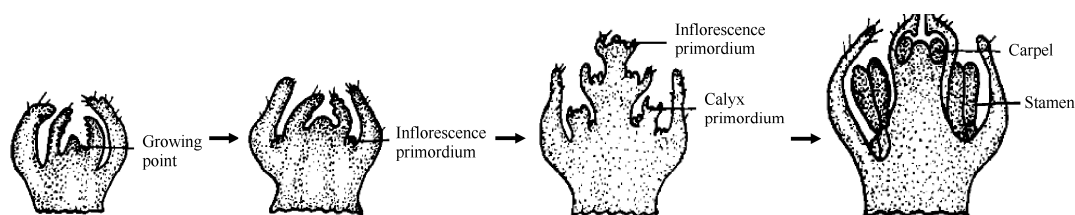


图1 荔枝的花芽分化过程(改自季作梁等^[10])

Fig. 1 Flower bud differentiation process of litchi (Adapted from JI Z L, et al.^[10])

发育^[15]。但在菠萝中, *FT* 仅在顶端表达, 没有发生长距离运输, 并与 *TFL* 共表达, 其作用可能是在顶端分生组织中维持一个未分化的细胞池, 以继续发育新的花原基^[16]。然而杧果^[17]的 *FT* 家族某些成员的基因功能截然相反, 类似于 1 个多重开关调节热带果树成花, 这些表现展示了 *FT* 家族在热带果树中的差异进化。

3.1.2 开花时间的控制

6 种开花途径通过关键开花基因的表达来调节开花时间, 主要包括 *FT*、*SUPPRESSOR OF OVER-EXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)*、*LFY*、*FLOWERING LOCUS C (FLC)*、*SQUAMOSA PROMOTER-BINDING PROTEIN-LIKE (SPLs)* 和 *API*, 其中, *FT*、*SOC1* 和 *LFY* 的表达被 *EARLY FLOWERING 3 (ELF3)*、*SHORT VEGETATIVE PHASE (SVP)* 和 *TEMPRANILLO (TEM)* 等开花阻遏基因形成的复合物抑制^[18]。Rehman 等^[19]认为 *TFL1* 和 *FT* 基因主导被子植物开花时间, *SOC1*、*FT*、*LFY* 和 *FLC* 等基因调控植物向开花期过渡。但研究表明, *LcFT1/LcTFL1-2* 的表达比决定着荔枝花芽分化的成功与

否^[20], *SOC1* 调节荔枝开花时间^[21]。开花调节基因在热带果树中的功能出现了变化, 它们可能存在互作和冗余。

3.1.3 花器官的形态建成

花器官发育的遗传调控在龙眼^[22]、荔枝^[23]和菠萝^[24]上有较深入的研究。花发育 ABCDE 模型由 *MADS-box* 和 *AP2* 转录因子家族组成^[25], 如图 2 所示, A 功能由 *AP1* 和 *AP2* 执行, B 功能由 *AP3* 和 *PISTILLATA (PI)* 执行, C 功能由 *AGAMOUS (AG)* 执行, D 功能由 *SEEDSTICK (STK/AGL11)* 和 *SHATTER-PROOF (SHP)* 执行, E 功能由 *SEPALLATA1/2/3/4 (SEP1/2/3/4)* 执行^[24]。Heijmans 等^[26]认为 *FLORAL BINDING PROTEIN6/7/11 (FBP6/7/11)* 也参与胚珠形成, 但存在功能冗余。*AGAMOUS-like6 (AGL6)* 为 *MADS-box* 家族的一个古老亚家族, 是小麦(*Triticum aestivum*)花器官形成的主要调节因子, 与 E 类 *MADS-box* 基因亲缘关系密切, 调控四轮花器官的形成^[27], 但 *DIAGL6* 仅在龙眼的 3 个组织(萼片、花瓣和雄蕊)中检测到^[22], 花器官的调控基因在模式植物和热带果树间出现差异, 部分基因功能弱化。

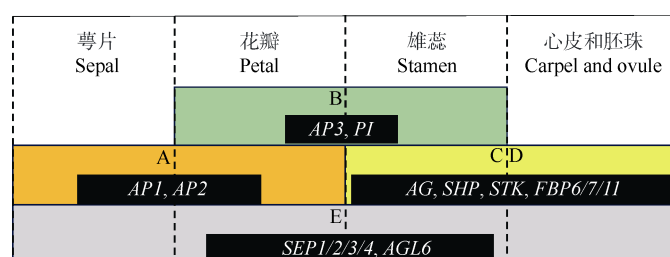


图 2 ABCDE 花器官发育模型

Fig. 2 ABCDE floral organ development model

3.2 miRNA

MicroRNA (miRNAs) 是一类重要的行使基因功能但不编码蛋白质的基因, 长度约为 18~24 个核苷酸(nt), 通过切割靶标或抑制靶标转录后的翻译充当转录后调节因子, 在调节开花中起着重要作用^[28]。拟南芥中 11 个 miRNA 家族, 分别是 miR156、miR159、miR160、miR164、miR166/165、miR167、miR169、miR172、miR319、miR390 和 miR399, 它们协作控制着花朵发育的不同阶段, 并受到温度、激素和树体年龄的调控^[29] (图 3)。其中, miR156 和 miR172 是童期的主要调节因子。牛油果(*Vitellaria paradoxa*)幼苗中, miR156 丰度在发芽后 18 个月开始下降, 在 10 a 生以上的树中最低, 澳洲坚果叶片

miR156 丰度也随着树龄的增加稳步下降; miR172 在 1 个月大的牛油果幼苗中表达水平最低, 在 10 a 生殖成熟的树木中表达最高, 在澳洲坚果和杧果的成年树木中也展现出最高丰度^[30]。这预示着 miR156 和 miR172 可能在热带果树童期调控上发挥重要作用, 是值得关注的树体营养生长-生殖生长转变的 miRNA。一般认为, miRNA 及其调控途径/靶基因在不同物种间具有高度保守性, 但在香蕉中发现了 2 个新家族 miR4995 和 miR5538^[31], 这表明 miRNA 在热带果树中被赋予更为复杂的调控网络。总之, 利用 miRNA 调节关键转录因子, 可以调节整个下游基因调控网络^[32], 在热带果树上具有极大的研究潜力。

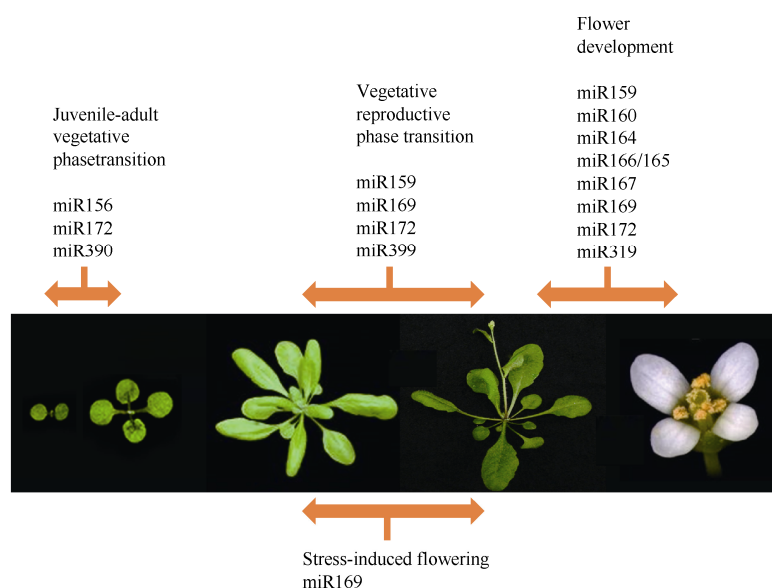


图3 拟南芥中参与不同开花阶段的 miRNAs (引自 Hong 等^[29])

Fig. 3 miRNAs involved in different flowering stages in *Arabidopsis* (quoted from Hong et al.^[29])

3.3 lncRNA

花诱导的另一个潜在调节因子是长链非编码 RNA (lncRNA), 这是一类长度超过 200 nt 的 RNA 转录本, 缺乏蛋白质编码能力。lncRNAs 可以作为 miRNAs 的诱饵, 减少 miRNAs 对靶 mRNA 的抑制作用^[33]; 或通过 miRNA 竞争和共享靶 mRNA 来抑制基因表达; 或产生 miRNA, 抑制靶 mRNA^[34]。动物的 lncRNAs 具有较高的保守性, 但 Sang 等^[35]对 25 种开花植物的 lncRNA 进行研究, 认为只有 6.79% 的 lncRNA 是保守的, 植物 lncRNA 具有快速的进化速度, 序列保守性差, 并且与非保守的 lncRNAs 相比, 保守的 lncRNA 具有较低的组织特异性。龙眼中, 12 个 hub-DElncRNA 正向调控昼夜节律、蔗糖代谢和生长素信号转导 3 类基因共表达, 积极参与花芽诱导的调控^[3]。菠萝中鉴定出了被乙烯诱导表达的 3 个反义 lncRNA, 它们位于 *FTL9* 和 *FTL4* 基因位点上, 并调节这 2 个基因的表达以参与乙烯催花过程^[36]。但大多数 lncRNA 的功能尚不清楚, 需要进一步的研究来揭示 lncRNA 的功能。

3.4 选择性剪切

选择性剪切(AS)是一种常见的成花调节机制, 其将初级转录本剪接成 2 个或多个不同的成熟转录本, 从而增加蛋白质组的多样性。开花激活剂 *CO* 能产生 2 个转录本 *Coα* 和 *Coβ*, *Coα* 的过表达加速开花诱导, *Coβ* 的过表达导致拟南芥晚开花, 当 *Coβ* 与 *Coα* 共表达时, *Coβ* 通过形成非功能性异

二聚体来减弱 *COα* 功能, 使 *COα* 对开花诱导的促进作用受到影响^[37]。AS 在开花中的具体作用可参考 Park 等^[38]的综述。在热带果树上, 剪接调节因子 SR 的选择性剪切参与调控花器官的发育, 在龙眼胚发育过程中存在大量 *DloSR* 前体 mRNAs 的内含子保留事件^[39], 可变剪切对胚的正常发育有重要作用, 但热带果树领域已有的报道仅对剪切事件进行了推测和统计, 详细的可变剪切机制有待研究。

3.5 表观遗传调控

植物表观遗传主要涉及 DNA 甲基化、组蛋白修饰、RNA 甲基化、染色质重塑、非编码 RNA、基因组印迹和母性效应等典型的调控类型。其中, DNA 甲基化、组蛋白修饰几乎贯穿植物从花原基形成到雌雄蕊发育的全部过程^[40]。DNA 甲基化发生在 3 个序列环境中: CG、CHG 和 CHH (H=A/T/G); 组蛋白的修饰主要是甲基化和乙酰化, 甲基化是在赖氨酸(K)和精氨酸(R)上发生的单甲基化(me1)、二甲基化(me2)或三甲基化(me3), 乙酰化和去乙酰化分别由乙酰化酶(HAT)和去乙酰化酶(HDAC)介导, 最终导致基因沉默或促进基因表达^[41](图 4)。拟南芥从分生组织到成花初期, 许多胞嘧啶位点从头甲基化, 从花初期到花后期许多位点去甲基化^[42], 在去乙酰化酶缺失的情况下, 组蛋白 H3K9K14 的高乙酰化促使 *FLC* 高表达并延迟开花^[43], 而去乙酰化、H3K4 去甲基化、H3K9 和 H3K27 二甲基化和三甲基化等抑制性组蛋白修饰, 将活性转录的 *FLC* 染色

质转化为异染色质样状态,抑制 *FLC* 表达^[44]。一些参与成花调控的激素信号,如赤霉素、茉莉酸、脱落酸和生长素,对 DNA 甲基化和组蛋白修饰有重要影响^[45]。乙烯可调节 DNA 去甲基化基因 *REPRESSOR OF SILENCING1 (ROS1)*、*DEMEE-*

THER 和 *IDM1* 的表达,使菠萝 DNA 迅速做出甲基化反应,CG 甲基化减少,CHH 甲基化增加,最终调节 *FTLs* 的表达和运输来参与开花^[36]。通过表观遗传修饰,植物在成花过程中对激素信号做出快速反应。

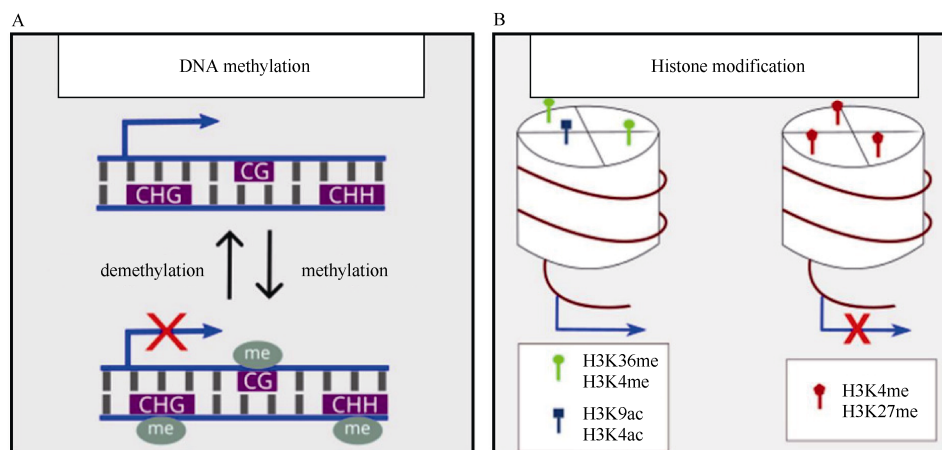


图 4 植物中的表观遗传修饰(引自 Kurpisz 等^[41])。A: DNA 甲基化; B: 组蛋白修饰(甲基化和乙酰化)。假定在组蛋白 H3 上,赖氨酸 4 和 36 的甲基化以及赖氨酸 4 和 9 的乙酰化增强基因表达,而赖氨酸 4 和 27 的甲基化抑制选定基因的表达。

Fig. 4 Epigenetic modifications in plants (quoted from Kurpisz et al.^[41]). A: DNA methylation; B: Histone modifications (methylation and acetylation). It is assumed that methylation of lysine 4 and 36 and acetylation of lysine 4 and 9 on histone H3 enhance gene expression, while methylation of lysine 4 and 27 inhibits the expression of selected genes.

4 调控热带果树成花的环境因素

4.1 温度

虽然分布范围为热带区域,但高温仍会对热带果树产生不良反应,导致花朵败育^[46],适当的低温条件对成花有利。相较于温带果树成花,热带果树成花对低温的要求相对宽泛,杧果^[47]、荔枝、龙眼^[48]等需要冬季 15 °C~20 °C 的低温条件进行开花诱导。低温促使荔枝开花,相对于晚花品种,早花品种中 *LcFT1* 的启动子对低温更敏感^[49]。Haberman 等^[50]也报道橄榄叶片中 *OeFT1/2* 的表达量在冬季增加,在冬季温暖环境生长的树木叶片中 *OeFT1/2* 表达低且不开花。这些都说明了低温对热带果树成花的重要性,并且 *FT* 家族在此过程中扮演了重要角色。

4.2 水分

在热带气候地区,树木总是对旱季的水分胁迫做出反应,多次开花。亚马逊西部森林中,随着大气变暖和潮湿,花卉产量会减少^[51],而这种影响在温带地区则不那么明显^[52]。研究表明, *FT* 基因在干旱处理下促进荔枝开花^[53]。在缺水胁迫下,细胞膜

上的离子和水运输系统控制保护细胞的膨胀压力变化,催化 ABA 合成的基因 *9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 3 (NCED3)* 被干旱胁迫诱导表达,内源 ABA 迅速产生,引发一系列生理反应^[54]。同时,水分胁迫还影响了可溶性糖、脯氨酸和甘氨酸等渗透调节物质的浓度和酶活性,多方面参与热带果树成花过程^[55]。

4.3 光照

热带雨林中的喜光物种往往比遮荫物种更快繁殖,能够获得更多光照的树木开花也更频繁^[52]。在热带地区,光周期几乎是恒定的,但植物的开花依旧受日长变化的影响。虽然短日照植物主要来源于热带和亚热带,长日照植物主要源于温带和寒带,但这并不是绝对的。目前,绝大多数热带果树并未依据光周期的偏好进行系统分类,但与温带果树类似,长日照和补充光照有利于热带植物成花。营养期的长日照加速了香蕉开花^[56];遮光处理显著降低荔枝芽中 *LcCO* 和 *LcFT2* 基因的表达水平,并且遮荫的时间越长,抑制成花效应越大^[57]。长日照植物主要通过 *CONSTANS (CO)* 响应光周期变化,并

引起 *FT* 及下游开花基因表达影响开花时间^[58], 但在热带果树中是否有同样的机制还尚未可知。在龙眼中, 几乎所有与开花相关的 DEG 都参与了光周期和昼夜节律时钟途径^[59], 无疑说明光照对热带果树的重要性, 其分子机制还需研究者们不断深耕。

5 调控热带果树成花的内源因素

5.1 内源激素

植物激素是开花过程最重要的内源信号参与者, 生产上环剥、拉枝等促花方法的部分原理是引导激素变化, 通过激素信号转导调节养分分配和物质转运, 从而刺激开花。

赤霉素 赤霉素(GA)在花芽分化形成过程中占据主导地位, 但通常抑制大多数多年生物种的开花过程^[5], 对杧果^[60]、澳洲坚果^[61]和菠萝^[62]成花也表现出抑制作用。GA 通过调控下游重要成花基因的表达, 积极参与荔枝花朵的性别分化^[23]。拟南芥中, DELLA 是 GA 信号转导中的负调节因子, 并作为 GAF1 的共激活因子促进目标基因转录, 但 DELLA 在 GA 存在的情况下会迅速降解, 此时 TOPLESS-RELATED (TPR) 结合 GAF1 成为阻遏复合物抑制目标基因的转录^[63], 通过抑制靶基因 *ELF3*、*SVP*、*TEM1/2* 等开花阻遏基因来促进 *FT* 和 *SOC1* 的表达^[18](图 5)。

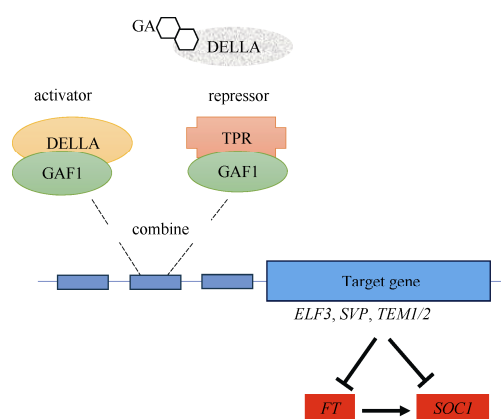


图5 拟南芥成花的 GA 调控模式。→: 促进表达; ⊥: 抑制表达。

Fig. 5 GA regulation mode of flowering in *Arabidopsis*. →: Promoting expression; ⊥: Inhibiting expression.

乙烯 乙烯(ET)在热带果树上应用得较多, 长期以来一直被用于促进菠萝的商业开花, 也能有效促进荔枝的花芽发育^[64](图 6)。首先, 乙烯相关基因, 包括乙烯受体(ETRs)和乙烯响应因子(ERF), 响应乙烯刺激^[65], 乙烯生物合成基因 *ACS* 和 *ACO* 受到外源乙烯的正调控, 并增加内源乙烯的合成^[66]。之后, 乙烯一方面刺激 *MYB*、*WRKY*、*NAC* 和 *bHLH* 等转录因子的表达, 一方面增加糖代谢蛋白 GluPAT 和 BGLU^[67], 促使植物生长发育增强, 生物量增加, 糖化程度提高, 提早开花^[68], 同时促进或抑制茉莉酸(JA)、生长素(IAA)、GA 和脱落酸(ABA)响应基因

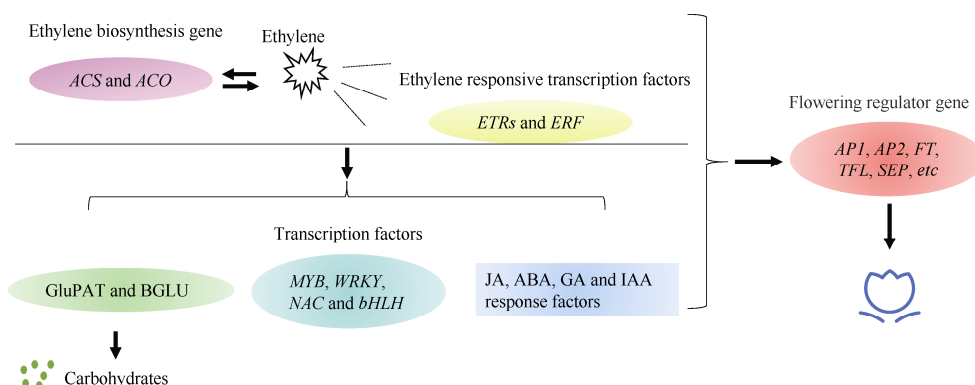


图6 菠萝乙烯催花分子机制

Fig. 6 Molecular mechanism of ethylene induced flowering in pineapple

的表达, 调节激素水平, 最终上调成花转变基因 *API*、*AP2*、*FT*、*TFL* 和 *SEP* 等的表达, 启动芽从营养生长到开花的过渡^[16]。在荔枝中也有类似的结果^[69]。

其他激素 除赤霉素和乙烯外, IAA^[60]、多效唑(PPP₃₃₃)^[70]和 JA^[23]等多种激素也介导了热带果

树花芽分化。在澳洲坚果花芽分化期间, 各激素的变化处于一种动态平衡, 无法得到某一直接相关的成花关键激素, 但是激素间的比例变化却与花芽分化进展极度相关^[61], 预示着激素间的动态平衡是热带果树成花的关键。

5.2 碳水化合物

碳水化合物可调节鳞状启动子结合样基因(*SPLS*)的表达,影响花器官的时间、模式和大小,是植物成花的必需物质^[71-72],其积累对温带和热带果树都同样重要。在低温诱导荔枝开花的过程中伴随着糖和淀粉含量的增加^[73],在易成花和难成花芒果的差异基因中也存在许多与糖生物合成有关的基因^[60]。糖作为一种信号分子,可将营养状态转化为转录调控信号并调节早期生殖生长^[74],其调控机理涉及到外界环境调控、糖信号、糖代谢、激素信号转导以及植物体内源库器官的转变协调^[75]。海藻糖-6-磷酸(*trehalose-6-phosphate*, T6P)被建议作为植物中碳水化合物的代表, T6P 生物合成关键基因 *TREHALOSE-6-PHOSPHATE SYNTHASE (TPS)* 的丢失导致拟南芥开花极晚^[71],其表达也与龙眼的花分化过程极度相关^[3]。此外,促进植物营养生长的 *miR156* 被外源糖降低了丰度^[76]。澳洲坚果的可溶性糖积累对花芽分化有利^[77],仅老熟枝条成花的特性可能与此有关,树体的营养状况可能成为热带果树生殖转变的信号。

5.3 矿质营养

矿质元素是植物代谢的基本组分,依据物种的不同,树种之间对养分的偏好有所差异。但总体而言,碳氮比(C/N)对多种果树的成花都具有重要意义, C/N 较大有利于荔枝雄蕊分化,反之则有利于雌蕊分化^[9]。矿质元素对成花的调控涉及因素较广。在龙眼中,外源 $KClO_3$ 被硝酸盐转运蛋白吸收,而后叶片水势、蒸腾作用和淀粉含量降低,可溶性糖、果糖、葡萄糖、蔗糖、可溶性氨基酸和活性氧含量增加,顶芽中 GA、IAA 和 ABA 降低,细胞分裂素(CKs)增加,促进碳水化合物向芽的移动,同时增强成熟叶片中 *D1FT1* 的表达,促进龙眼的花芽分化^[78]。矿质营养参与植物生长发育的方方面面,影响了多种离子转运蛋白、转录因子、基因、microRNA 或数量性状位点(QTL)的活性^[79],成花机理较为复杂,但确实是生产上调控热带果树成花简单高效的手段。

6 展望

目前,热带果树成花机制在荔枝、芒果、龙眼和菠萝上研究较深,其成花受外界环境影响较大,机理也更加多变和复杂,研究较多的还是偏向于激

素和外界环境对成花的调控。但模式植物和温带果树的成花机制提供了很好的参考信息,与温带果树类似,一定程度的低温、良好的光照条件和碳水化合物的积累对热带果树成花是有利的,区别在于,热带果树对低温的要求不高,水分对热带果树有着较大影响,干旱和低温在调节热带树木开花时间基因表达方面产生了重要作用。

Ahsan 等^[30]报道包括 *API* 和 *SOCI* 在内的各种成花基因在生殖阶段上调,可以作为生殖阶段转变的潜在标志物。Ding 等^[80]利用 *LcFT1* 启动子的序列差异设计分子标记,鉴定易开花和难开花的荔枝种质资源。利用开花相关基因和 DNA 分子标记技术,对热带果树种质资源进行鉴定与分类,以达到分子辅助育种的目的,缩短育种进程是值得关注的领域。

热带果树成花涉及多种调控机制,基于基因表达的转录水平调控有大量研究,一些开花基因和 miRNA 在热带果树上出现进化差异,产生了更多的新家族,被赋予更复杂的功能机制,这也提醒人们在研究开花基因时应扩大关注范围。但近几年来,转录后水平的调控成为新的研究热点,非编码 RNA、RNA 修饰和表观遗传调控影响了植物花原基的形成和花器官的发育,这些转录和翻译后的调控机制使植物在面对外界环境变化时能更快更准确的做出反应。就现有报道而言,表观遗传调控在热带果树上的研究主要集中在果实发育和品质上,成花调控方向的相关研究少有报道,这或许会成为下一步的研究重点。

参考文献

- [1] LI G H, LI Y P, ZENG X H, et al. Research on the development status and strategies of global tropical crop industry [J]. Trop Agric Sci, 2024, 44(7): 115–124. [李光辉, 李玉萍, 曾小红, 等. 全球热带作物产业发展现状与策略研究 [J]. 热带农业科学, 2024, 44(7): 115–124. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2024.07.019.]
- [2] JIN Z, LU S, JIANG J H, et al. Research progress on influencing factors and mechanisms of flower bud differentiation in horticultural plants [J]. Acta Hort Sin, 2023, 50(5): 1151–1164. [金洲, 卢山, 江俊浩, 等. 园艺植物花芽分化影响因素及机理研究进展 [J]. 园艺学报, 2023, 50(5): 1151–1164. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2022-0058.]
- [3] LIANG F, ZHANG Y Y, WANG X D, et al. Integrative mRNA and long noncoding RNA analysis reveals the regulatory network of floral

- bud induction in longan (*Dimocarpus longan* Lour.) [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 923183. doi: 10.3389/fpls.2022.923183.
- [4] SATAKE A, NAGAHAMA A, SASAKI E. A cross-scale approach to unravel the molecular basis of plant phenology in temperate and tropical climates [J]. *New Phytol*, 2022, 233(6): 2340–2353. doi: 10.1111/nph.17897.
- [5] WILKIE J D, SEDGLEY M, OLESEN T. Regulation of floral initiation in horticultural trees [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(12): 3215–3228. doi: 10.1093/jxb/ern188.
- [6] KHAN M R G, AI X Y, ZHANG J Z. Genetic regulation of flowering time in annual and perennial plants [J]. *WIREs RNA*, 2014, 5(3): 347–359. doi: 10.1002/wrna.1215.
- [7] QIU H Y, ZHU J H, DING F, et al. Molecular cloning of *FLOWERING LOCUS T (FT)* gene and its expression in Sijimi Longan [J]. *SW China J Agric Sci*, 2020, 33(2): 224–232. [邱宏业, 朱建华, 丁峰, 等. 四季蜜龙眼 *FLOWERING LOCUS T (FT)* 同源基因克隆及其表达分析 [J]. *西南农业学报*, 2020, 33(2): 224–232. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2020.2.002.]
- [8] LIANG L F. Floral formation processes of litchi and the important restrictive factors [J]. *Guangdong Agric Sci*, 2021, 48(4): 37–46. [梁立峰. 荔枝成花过程及其重要制约因子 [J]. *广东农业科学*, 2021, 48(4): 37–46. doi: 10.16768/j.issn.1004-874X.2021.04.006.]
- [9] XIAO H S. Studies on cytology, physiology and biochemistry of floral sex differentiation in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2002. [肖华山. 荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 花性分化的细胞学及生理生化基础 [D]. 福州: 福建农林大学, 2002.]
- [10] JI Z L, LI P W, LIANG L F, et al. A preliminary observation on the flower bud initiation of litchi [J]. *Acta Hort Sin*, 1984, 11(2): 134–137. [季作梁, 李沛文, 梁立峰, 等. 荔枝花芽分化的初步观察 [J]. *园艺学报*, 1984, 11(2): 134–137.]
- [11] CHANDLER J W. Floral meristem initiation and emergence in plants [J]. *Cell Mol Life Sci*, 2012, 69(22): 3807–3818. doi: 10.1007/s00018-012-0999-0.
- [12] QIN S, LI X P, WU C M, et al. Genome-wide transcriptome analysis reveals the gene regulatory network in star fruit flower blooming [J]. *Trop Plant Biol*, 2023, 16(1): 1–11. doi: 10.1007/s12042-022-09322-w.
- [13] JUE D W, SANG X L, LIU L Q, et al. Identification of *WRKY* gene family from *Dimocarpus longan* and its expression analysis during flower induction and abiotic stress responses [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(8): 2169. doi: 10.3390/ijms19082169.
- [14] CORBESIER L, VINCENT C, JANG S, et al. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2007, 316(5827): 1030–1033. doi: 10.1126/science.1141752.
- [15] ZHU Y, KLASFELD S, JEONG C W, et al. *TERMINAL FLOWER 1-FD* complex target genes and competition with *FLOWERING LOCUS T* [J]. *Nat Commun*, 2020, 11(1): 5118. doi: 10.1038/s41467-020-18782-1.
- [16] PAULL R E, KSOURI N, KANTAR M, et al. Differential gene expression during floral transition in pineapple [J]. *Plant Direct*, 2023, 7(11): e541. doi: 10.1002/pld3.541.
- [17] GAFNI I, RAI A C, HALON E, et al. Expression profiling of four mango *FT/TFL1*-encoding genes under different fruit load conditions, and their involvement in flowering regulation [J]. *Plants (Basel)*, 2022, 11(18): 2409. doi: 10.3390/plants11182409.
- [18] FUKAZAWA J, OHASHI Y, TAKAHASHI R, et al. *DELLA* degradation by gibberellin promotes flowering via GAF1-TPR-dependent repression of floral repressors in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2021, 33(7): 2258–2272. doi: 10.1093/plcell/koab102.
- [19] REHMAN S, BAHADUR S, XIA W. An overview of floral regulatory genes in annual and perennial plants [J]. *Gene*, 2023, 885: 147699. doi: 10.1016/j.gene.2023.147699.
- [20] YANG M C, WU Z C, CHEN R Y, et al. Single-nucleus RNA sequencing and mRNA hybridization indicate key bud events and *LcFT1* and *LcTFL1-2* mRNA transportability during floral transition in litchi [J]. *J Exp Bot*, 2023, 74(12): 3613–3629. doi: 10.1093/jxb/erad103.
- [21] SHI Y Y, ZHANG S W, GUI Q L, et al. The *SOC1* gene plays an important role in regulating litchi flowering time [J]. *Genomics*, 2024, 116(2): 110804. doi: 10.1016/j.ygeno.2024.110804.
- [22] WANG B Y, HU W S, FANG Y X, et al. Comparative analysis of the *MADS-Box* Genes revealed their potential functions for flower and fruit development in longan (*Dimocarpus longan*) [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 12: 813798. doi: 10.3389/fpls.2021.813798.
- [23] GUAN H L, WANG H, HUANG J J, et al. Genome-wide identification and expression analysis of *MADS-Box* family genes in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) and their involvement in floral sex determination [J]. *Plants (Basel)*, 2021, 10(10): 2142. doi: 10.3390/plants10102142.
- [24] HU J, CHANG X J, ZHANG Y, et al. The pineapple *MADS-box* gene family and the evolution of early monocot flower [J]. *Sci Rep*, 2021, 11(1): 849. doi: 10.1038/s41598-020-79163-8.
- [25] FAN L J, CHEN M Q, DONG B, et al. Transcriptomic analysis of flower bud differentiation in *Magnolia sinostellata* [J]. *Genes (Basel)*, 2018, 9(4): 212. doi: 10.3390/genes9040212.
- [26] HEIJMANS K, AMENT K, RIJPKEMA A S, et al. Redefining C and D in the petunia ABC [J]. *Plant Cell*, 2012, 24(6): 2305–2317. doi: 10.1105/tpc.112.097030.

- [27] KONG X C, WANG F, GENG S F, et al. The wheat *AGL6-like MADS-box* gene is a master regulator for floral organ identity and a target for spikelet meristem development manipulation [J]. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20(1): 75–88. doi: 10.1111/pbi.13696.
- [28] DONG Q K, HU B B, ZHANG C. microRNAs and their roles in plant development [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 824240. doi: 10.3389/fpls.2022.824240.
- [29] HONG Y G, JACKSON S. Floral induction and flower formation: The role and potential applications of miRNAs [J]. *Plant Biotechnol J*, 2015, 13(3): 282–292. doi: 10.1111/pbi.12340.
- [30] AHSAN M U, HAYWARD A, IRIHIMOVITCH V, et al. Juvenility and vegetative phase transition in tropical/subtropical tree crops [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 729. doi: 10.3389/fpls.2019.00729.
- [31] CHAI J, FENG R J, SHI H R, et al. Bioinformatic identification and expression analysis of banana microRNAs and their targets [J]. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0123083. doi: 10.1371/journal.pone.0123083.
- [32] SCHWAB R, OSSOWSKI S, RIESTER M, et al. Highly specific gene silencing by artificial microRNAs in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2006, 18(5): 1121–1133. doi: 10.1105/tpc.105.039834.
- [33] PATTURAJ M, MUNUSAMY A, KANNAN N, et al. *Biologia futura: Progress and future perspectives of long non-coding RNAs in forest trees* [J]. *Biol Futura*, 2022, 73(1): 43–53. doi: 10.1007/s42977-021-00108-x.
- [34] YOON J H, ABDELMOHSEN K, GOROSPE M. Functional interactions among microRNAs and long noncoding RNAs [J]. *Semin Cell Dev Biol*, 2014, 34: 9–14. doi: 10.1016/j.semedb.2014.05.015.
- [35] SANG S Y, CHEN W, ZHANG D, et al. Data integration and evolutionary analysis of long non-coding RNAs in 25 flowering plants [J]. *BMC Genom*, 2021, 22(S3): 739. doi: 10.1186/s12864-021-08047-6.
- [36] WANG J B, LI Z Y, LEI M, et al. Integrated DNA methylome and transcriptome analysis reveals the ethylene-induced flowering pathway genes in pineapple [J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 17167. doi: 10.1038/s41598-017-17460-5.
- [37] GIL K E, PARK M J, LEE H J, et al. Alternative splicing provides a proactive mechanism for the diurnal *CONSTANS* dynamics in *Arabidopsis* photoperiodic flowering [J]. *Plant J*, 2017, 89(1): 128–140. doi: 10.1111/tpj.13351.
- [38] PARK Y J, LEE J H, KIM J Y, et al. Alternative RNA splicing expands the developmental plasticity of flowering transition [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 606. doi: 10.3389/fpls.2019.00606.
- [39] CHEN X D, HUANG S Q, JIANG M Q, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *SR* gene family in longan (*Dimocarpus longan* Lour.) [J]. *PLoS One*, 2020, 15(8): e0238032. doi: 10.1371/journal.pone.0238032.
- [40] WANG J Y, CHEN X H, LAI Z X. Molecular mechanism and biological functions of plant epigenetic modifications [J]. *Chin J Trop Crops*, 2020, 41(10): 2099–2112. [王静宇, 陈晓慧, 赖钟雄. 植物表观遗传修饰的分子机制及其生物学功能 [J]. *热带作物学报*, 2020, 41(10): 2099–2112. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2020.10.016.]
- [41] KURPISZ B, PAWŁOWSKI T A. Epigenetic mechanisms of tree responses to climatic changes [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(21): 13412. doi: 10.3390/ijms232113412.
- [42] YANG H X, CHANG F, YOU C J, et al. Whole-genome DNA methylation patterns and complex associations with gene structure and expression during flower development in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2015, 81(2): 268–281. doi: 10.1111/tpj.12726.
- [43] LUO M, TAI R, YU C W, et al. Regulation of flowering time by the histone deacetylase HDA5 in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2015, 82(6): 925–936. doi: 10.1111/tpj.12868.
- [44] HE Y H. Control of the transition to flowering by chromatin modifications [J]. *Mol Plant*, 2009, 2(4): 554–564. doi: 10.1093/mp/ssp005.
- [45] CAMPOS-RIVERO G, OSORIO-MONTALVO P, SÁNCHEZ-BORGES R, et al. Plant hormone signaling in flowering: An epigenetic point of view [J]. *J Plant Physiol*, 2017, 214: 16–27. doi: 10.1016/j.jplph.2017.03.018.
- [46] LIU H, WANG C C, CHEN H B, et al. Genome-wide transcriptome analysis reveals the molecular mechanism of high temperature-induced floral abortion in *Litchi chinensis* [J]. *BMC Genom*, 2019, 20(1): 127. doi: 10.1186/s12864-019-5493-8.
- [47] LIU X Y, XIAO Y L, ZI J, et al. Differential effects of low and high temperature stress on pollen germination and tube length of mango (*Mangifera indica* L.) genotypes [J]. *Sci Rep*, 2023, 13(1): 611. doi: 10.1038/s41598-023-27917-5.
- [48] LU Y, LIAO Y J. A study on the normal flowering of litchi and longan in winter at short and low temperatures [J]. *China Trop Agric*, 2005(6): 29–31. [陆英, 廖勇军. 荔枝龙眼冬季短低温正常成花研究 [J]. *中国热带农业*, 2005(6): 29–31. doi: 10.3969/j.issn.1673-0658.2005.06.014.]
- [49] DING F, ZHANG S W, CHEN H B, et al. Promoter difference of *LcFT1* is a leading cause of natural variation of flowering timing in different litchi cultivars (*Litchi chinensis* Sonn.) [J]. *Plant Sci*, 2015, 241: 128–137. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.10.004.
- [50] HABERMAN A, BAKHSHIAN O, CERESO-MEDINA S, et al. A possible role for flowering locus T-encoding genes in interpreting environmental and internal cues affecting olive (*Olea europaea* L.) flower induction [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(8): 1263–1280. doi: 10.1111/pce.12803.

- 10.1111/pce.12922.
- [51] VLEMINCKX J, ARON HOGAN J, METZ M R, et al. Flower production decreases with warmer and more humid atmospheric conditions in a western Amazonian forest [J]. *New Phytol*, 2024, 241(3): 1035–1046. doi: 10.1111/nph.19388.
- [52] BABWETEERA F, PLUMPTRE A J, ADAMESCU G S, et al. The ecology of tree reproduction in an African medium altitude rain forest [J]. *Biotropica*, 2018, 50(3): 405–417. doi: 10.1111/btp.12563.
- [53] SHEN J Y, XIAO Q S, QIU H J, et al. Integrative effect of drought and low temperature on litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) floral initiation revealed by dynamic genome-wide transcriptome analysis [J]. *Sci Rep*, 2016, 6(1): 32005. doi: 10.1038/srep32005.
- [54] OSAKABE Y, OSAKABE K, SHINOZAKI K, et al. Response of plants to water stress [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 86. doi: 10.3389/fpls.2014.00086.
- [55] ROUEN A, BAGHIZADEH A, ROGHAMI M, et al. Physiological and biochemical responses of watermelon landraces to water deficit stress [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2023, 70(6): 134. doi: 10.1134/S1021443723601350.
- [56] FORTESCUE J A, TURNER D W, ROMERO R. Evidence that banana (*Musa* spp.), a tropical monocotyledon, has a facultative long-day response to photoperiod [J]. *Funct Plant Biol*, 2011, 38(11): 867–878. doi: 10.1071/FP11128.
- [57] YAN X Q. A study on the effect of shading on budbreak in litchi and its mechanisms [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2019. [闫笑晴. 光照对荔枝芽萌动的影响及其机理研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2019.]
- [58] JOHANSSON M, STAIGER D. Time to flower: Interplay between photoperiod and the circadian clock [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(3): 719–730. doi: 10.1093/jxb/eru441.
- [59] JUE D W, SANG X L, LIU L Q, et al. Comprehensive analysis of the longan transcriptome reveals distinct regulatory programs during the floral transition [J]. *BMC Genom*, 2019, 20(1): 126. doi: 10.1186/s12864-019-5461-3.
- [60] LIANG Q Z, SONG K H, LU M S, et al. Transcriptome and metabolome analyses reveal the involvement of multiple pathways in flowering intensity in mango [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 933923. doi: 10.3389/fpls.2022.933923.
- [61] ZENG H, CHEN H B, DU L Q, et al. Effect of spraying gibberellin on the flower bud formation of *Macadamia integrifolia* [J]. *J Fruit Sci*, 2008, 25(2): 203–208. [曾辉, 陈厚彬, 杜丽清, 等. 喷施赤霉素推迟和减少澳洲坚果成花的效应 [J]. *果树学报*, 2008, 25(2): 203–208. doi: 10.3969/j.issn.1009-9980.2008.02.012.]
- [62] XIE Y L, LIU W, DONG B, et al. Advances in flowering induction and gene regulation of pineapple [J]. *Chin J Trop Agric*, 2023, 43(12): 34–38. [谢月亮, 刘文, 董斌, 等. 菠萝开花诱导与基因调控研究进展 [J]. *热带农业科学*, 2023, 43(12): 34–38. doi: 10.12008/j.issn.1009-2196.2023.12.006.]
- [63] FUKAZAWA J, TERAMURA H, MURAKOSHI S, et al. *DELLAs* function as coactivators of *GAI-ASSOCIATED FACTOR1* in regulation of gibberellin homeostasis and signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(7): 2920–2938. doi: 10.1105/tpc.114.125690.
- [64] CRONJE R B, HAJARI E, JONKER A, et al. Foliar application of ethephon induces bud dormancy and affects gene expression of dormancy- and flowering-related genes in ‘Mauritius’ litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) [J]. *J Plant Physiol*, 2022, 276: 153768. doi: 10.1016/j.jplph.2022.153768.
- [65] LI Y H, WU Q S, HUANG X, et al. Molecular cloning and characterization of four genes encoding ethylene receptors associated with pineapple (*Ananas comosus* L.) flowering [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 710. doi: 10.3389/fpls.2016.00710.
- [66] ESPINOSA M E Á, MOREIRA R O, LIMA A A, et al. Early histological, hormonal, and molecular changes during pineapple [*Ananas comosus* (L.) Merrill] artificial flowering induction [J]. *J Plant Physiol*, 2017, 209: 11–19. doi: 10.1016/j.jplph.2016.11.009.
- [67] LIU C H, LIU Y, SHAO X H, et al. Comparative analyses of the transcriptome and proteome of comte de Paris and smooth cayenne to improve the understanding of ethephon-induced floral transition in pineapple [J]. *Cell Physiol Biochem*, 2018, 50(6): 2139–2156. doi: 10.1159/000495057.
- [68] CHO E J, NGUYEN Q A, LEE Y G, et al. Enhanced biomass yield of and saccharification in transgenic tobacco over-expressing β -glucosidase [J]. *Biomolecules*, 2020, 10(5): 806. doi: 10.3390/biom10050806.
- [69] LI C Q, WANG Y, YING P Y, et al. Genome-wide digital transcript analysis of putative fruitlet abscission related genes regulated by ethephon in litchi [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 502. doi: 10.3389/fpls.2015.00502.
- [70] HUANG H F, LÜ L W. The application progress of paclobutrazol in several tropical fruit trees [J]. *Modern Agric Technol*, 2009(6): 25–26. [黄宏芬, 吕烈武, 多效唑在几种热带果树上的应用进展 [J]. *现代农业科技*, 2009(6): 25–26. doi: 10.3969/j.issn.1007-5739.2009.06.16.]
- [71] WAHL V, PONNU J, SCHLERETH A, et al. Regulation of flowering by trehalose-6-phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Science*, 2013, 339(6120): 704–707. doi: 10.1126/science.1230406.
- [72] ZHOU Q, SHI J W, LI Z N, et al. miR156/157 targets *SPLs* to regulate flowering transition, plant architecture and flower organ size in *Petunia*

- [J]. *Plant Cell Physiol*, 2021, 62(5): 839–857. doi: 10.1093/pcp/pcab041.
- [73] ZHANG H N, SHEN J Y, WEI Y Z, et al. Transcriptome profiling of litchi leaves in response to low temperature reveals candidate regulatory genes and key metabolic events during floral induction [J]. *BMC Genom*, 2017, 18(1): 363. doi: 10.1186/s12864-017-3747-x.
- [74] SCHLUEPMANN H, VAN DIJKEN A, AGHDASI M, et al. Trehalose mediated growth inhibition of *Arabidopsis* seedlings is due to trehalose-6-phosphate accumulation [J]. *Plant Physiol*, 2004, 135(2): 879–890. doi: 10.1104/pp.104.039503.
- [75] ALBACETE A A, MARTÍNEZ-ANDÚJAR C, PÉREZ-ALFOCEA F. Hormonal and metabolic regulation of source-sink relations under salinity and drought: From plant survival to crop yield stability [J]. *Biotechnol Adv*, 2014, 32(1): 12–30. doi: 10.1016/j.biotechadv.2013.10.005.
- [76] YANG L, XU M L, KOO Y, et al. Sugar promotes vegetative phase change in *Arabidopsis thaliana* by repressing the expression of *MIR156A* and *MIR156C* [J]. *Elife*, 2013, 2: e00260. doi: 10.7554/eLife.00260.
- [77] ZENG H, DU L Q, ZOU M H, et al. Dynamic changes of carbohydrate content in *Macadamia* during flower bud differentiation [J]. *Econom For Res*, 2013, 31(2): 65–70. [曾辉, 杜丽清, 邹明宏, 等. 澳洲坚果花芽分化期碳水化合物含量的变化动态 [J]. *经济林研究*, 2013, 31(2): 65–70. doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2013.02.011.]
- [78] HUANG S L, HAN D M, WANG J, et al. Floral induction of longan (*Dimocarpus longan*) by potassium chlorate: Application, mechanism, and future perspectives [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 670587. doi: 10.3389/fpls.2021.670587.
- [79] SHARMA M, TISARUM R, KOHLI R K, et al. Inroads into saline-alkaline stress response in plants: Unravelling morphological, physiological, biochemical, and molecular mechanisms [J]. *Planta*, 2024, 259(6): 130. doi: 10.1007/s00425-024-04368-4.
- [80] DING F, LI H R, WANG J Y, et al. Development of molecular markers based on the promoter difference of *LcFT1* to discriminate easy- and difficult-flowering litchi germplasm resources and its application in crossbreeding [J]. *BMC Plant Biol*, 2021, 21(1): 539. doi: 10.1186/s12870-021-03309-7.