植物果糖激酶研究进展

叶香媛, 周文彬*

中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081

* 联系人, E-mail: zhouwenbin@caas.cn

2020-12-10 收稿, 2021-02-28 修回, 2021-03-01 接受, 2021-03-02 网络版发表

国家重点研发计划(2016YFD0300102)资助

摘要 植物糖代谢是植物科学研究领域的前沿和热点. 果糖是植物糖代谢的重要参与者, 果糖磷酸化则是果糖进入代谢途径的第一道生化反应. 植物果糖激酶是果糖磷酸化的高效酶, 调节细胞中的果糖浓度以及有机碳在细胞中的分配及流向, 在调控植物生长发育、代谢和响应环境胁迫中发挥了非常重要的作用. 近年来, 有关植物果糖激酶的研究越来越多, 其参与生理和代谢功能的重要性也逐渐凸显, 但果糖激酶参与调控的生理代谢功能和分子机制仍有待进一步深入研究. 为系统地总结植物果糖激酶的特点及其在生命活动中的重要功能, 本文综述了果糖激酶在调控植物生长发育、响应逆境胁迫、光合作用及代谢通路中的重要作用, 并提出了今后的研究趋势, 以期植物果糖激酶研究提供参考.

关键词 果糖激酶, 植物发育, 逆境胁迫, 光合作用, 糖代谢

可溶性糖是植物细胞碳和能量的来源, 同时又作为信号分子影响植物的生长发育以及胁迫响应^[1]. 植物光合作用产生的蔗糖通过韧皮部转运到库组织后被蔗糖转化酶(invertase, INV, E.C.3.2.1.26)或蔗糖合酶(sucrose synthase, SUS, E.C.2.4.1.13)水解产生果糖. 果糖经转运进入细胞质后必须先被果糖激酶(fructokinase, FRK, E.C.2.7.1.4)或己糖激酶(hexokinase, HK, E.C.2.7.1.1)磷酸化才能进入到各种代谢途径. 蔗糖水解产生的果糖占己糖含量的一半, 果糖激酶是高等植物中主要对果糖进行磷酸化的激酶, 其对果糖的亲合力远高于己糖激酶^[2]. 果糖激酶是果糖代谢的“控制阀”, 在植物细胞中起调节果糖流量的作用^[3]. 因此, 果糖激酶被认为是植物糖代谢途径中必不可少的激酶.

果糖激酶催化产生的6-磷酸果糖(fructose-6-phosphate)进入细胞质糖酵解途径. 此外, 果糖通过未知的转运体进入质体, 进一步被质体果糖激酶磷酸化, 参与质体代谢途径, 如氨基酸代谢、脂代谢以及卡尔文循

环等. 近年来, 越来越多的研究表明, 果糖激酶除了参与库源相互作用外, 还参与了调控植物的生长发育和逆境胁迫响应, 为果糖激酶研究提供了新的思路与方向. 为此, 本文就果糖激酶在调控植物生长发育、逆境胁迫、光合作用及代谢调节等方面进行了全面的总结, 并讨论了今后果糖激酶的研究方向, 以期为进一步深入开展果糖激酶相关研究提供参考.

1 植物果糖激酶基因家族与系统发育

糖激酶在进化上分为3个不同的大家族, 分别是己糖激酶(hexokinase)、核糖激酶(ribokinase)和半乳糖激酶家族(galactokinase)^[4]. 其中, 核糖激酶家族中的磷酸果糖激酶B型亚家族(phosphofructokinase B type family of carbohydratekinase, PfkB)又包括果糖激酶、酮己糖激酶(ketohexokinase)、2-脱氢-3-脱氧葡萄糖激酶(2-dehydro-3-deoxygluconokinase)、1-磷酸果糖激酶(1-phosphofructokinase)、少数的6-磷酸果糖激酶(the minor 6-

引用格式: 叶香媛, 周文彬. 植物果糖激酶研究进展. 科学通报, 2021, 66: 2820–2831

Ye X Y, Zhou W B. Research advances in plant fructokinases (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 2820–2831, doi: [10.1360/TB-2020-1577](https://doi.org/10.1360/TB-2020-1577)

phosphofructokinase)、肌苷-鸟苷激酶(inosine-guanosine kinase)、腺苷激酶(adenosine kinase)等,但目前该家族仍是一个特征及功能尚不明确的群体^[5-7]。

PfkB家族蛋白在进化上具有较高的保守性,其家族成员均具有PfkB结构域;此外具有催化底物作用的蛋白基序G/AXGD高度保守。果糖激酶亚家族(FRKs)从属于PfkB家族,具有高度保守的ATP(adenosine triphosphate)结合位点和底物识别结构域^[8,9]。植物中FRK的单体分子量约为34~37 kD^[3]。当果糖含量超过一定浓度时,FRK活性受底物果糖浓度的抑制。在番茄中,当果糖浓度超过一定水平(通常约为0.5~1 mmol/L)时,果糖激酶表现为底物抑制^[10]。在拟南芥中,AtFRK1和AtFRK2对果糖有高度特异性,高浓度果糖或ATP(约5 mmol/L)会抑制这两种酶的活性^[11]。此外,当K⁺浓度约为10~20 mmol/L时,这两种果糖激酶的活性被激活^[11]。研究表明,植物中存在一类与FRK序列类似,但不具有FRK活性的蛋白,称之为类果糖激酶(fructokinase-like protein, FLN)。FLN与FRK最大的区别在于ATP结合位点中参与催化的G/AXGD结构,FRK为GAGD,而FLN则为GSGD或A/QSGD^[12]。

通过Phytozome数据库(<http://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>)搜索6种双子叶代表性植物(表1)(拟南芥(*Arabidopsis thaliana* TAIR10)、番茄(*Solanum lycopersicum* ITAG2.4)、苹果(*Malus domestica* v1.0)、棉花(*Gossypium raimondii* v2.1)、大豆(*Glycine max* Wm82.a2.v1)、马铃薯(*Solanum tuberosum* v4.03)),以及4种单子叶代表性植物(表2)(水稻(*Oryza sativa* v7_JG)、玉米(*Zea mays* PH207 v1.1)、谷子(*Setaria italica* v2.2)、高粱(*Sorghum bicolor* v3.1.1))的果糖激酶编码基因。根据数据库显示,双子叶植物拟南芥、番茄、苹果、棉花、大豆和马铃薯的FRK家族成员分别为7、7、5、11、22和11个,而单子叶植物水稻、玉米、高粱和谷子的基因家族成员数量分别是6、6、7和9个。利用MEGA7软件^[13]和Neighbor-Joining算法^[14]对这10个物种FRK基因编码的蛋白质序列进行演化分析(图1)。图1中绿色分支是单子叶植物(monocotyledons),红色分支是双子叶植物(dicotyledons)。从系统发育树可以看出,在每个大的分支中都有单、双子叶植物的亚分支,说明被子植物中的FRK基因可能源自同一个祖先。在拟南芥中,Gilkerson等人^[5]鉴定并命名了7个FRK基因(*At5g51830*、*At2g31390*、*At1g66430*、*At4g10260*、*At1g06020*、*At1g06030*和*At3g59480*),其

中*At1g66430*(*AtFRK3*)为定位于质体,其余6个为胞质FRK。在番茄中,有学者克隆并确定了4个基因*SIFRK1~4*,已经证明*SIFRK3*(*Solyc02g091490*)定位于叶绿体^[15-18]。该系统发育树中未知亚细胞定位的蛋白利用网站TargetP(<http://www.cbs.dtu.dk/services/TargetP>)进行预测:橙色条带(plastid)对应的FRK分枝表示已被证明定位在质体中的FRK,蓝色条带(cytoplasm)对应的FRK分枝为已被证明定位在胞质中的FRK,黄色条带(P-plastid)对应的分枝为预测定位在细胞器中的FRK,紫色条带(P-cytoplasm)对应的分枝为预测定位在胞质中的FRK,蓝绿色条带(S-peptide)对应的分枝表示预测结果为信号肽。系统发育树结果显示,拟南芥质体FRK与番茄质体FRK位于较近的分枝上。分枝相近的FRK基因其在细胞中的定位大多也相似,表明FRK基因在遗传进化方面存在相似性的同时,它们的亚细胞定位也类似,这预示着它们可能在细胞中发挥类似的功能。这些研究表明,类似于HXK蛋白在植物细胞中的定位,FRK蛋白也主要定位于植物的质体和细胞质中,大多数植物只有一个定位于质体的FRK,而在细胞质中具有多个FRK。该系统发育树由p-distance法计算进化距离,最终得到分枝长度之和等于8.08754816的最优树^[19,20]。

2 果糖激酶在植物代谢通路中的调节作用

植物利用光合作用同化大气中的二氧化碳,通过叶绿体中的卡尔文循环产生磷酸丙糖(triose phosphate, Triose-P),磷酸丙糖从叶绿体输出到细胞质中,在胞质中两个Triose-P分子形成1,6-二磷酸果糖(fructose 1,6-diphosphate, F1,6BP),F1,6BP通过连续的酶促反应产生6-磷酸果糖(6-phosphate fructose, F6P)、6-磷酸葡萄糖(glucose 6-phosphate, G6P)、1-磷酸葡萄糖(glucose 1-phosphate, G1P)、尿苷二磷酸葡萄糖(uridine diphosphate glucose, UDP-G)和腺苷二磷酸葡萄糖(adenosine diphosphate glucose, ADP-G)^[1,21]。FRK磷酸化果糖产生F6P,以此调节细胞中果糖浓度。此外,G6P异构化产生F6P,以启动糖酵解、呼吸作用、淀粉合成、脂代谢以及氨基酸合成代谢等(图2)。UDP-G和ADP-G是许多生物合成和糖基化反应的底物。UDP-G与F6P结合形成磷酸蔗糖(sucrose-phosphate, Suc-P),进而去磷酸化产生蔗糖。然后蔗糖可以储存在液泡中,或者通过韧皮部从光合(源)组织输出到非光合(库)组织,在库中作为各种代谢途径的初始底物^[32]。

植物通过光合产生的碳水化合物通常以蔗糖的形

表 1 双子叶植物中FRK的成员信息表

Table 1 FRK member information in dicotyledonous plants

双子叶	基因ID	氨基酸长度(a.a.)	版本	来源
苹果 <i>Malus domestica</i>	MDP0000147281	372	v1.0	GDR: GDR prediction v1.0 on <i>Malus x domestica</i> assembly v1.0
	MDP0000173131	456		
	MDP0000309723	516		
	MDP0000518522	508		
	MDP0000765663	358		
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	At5g51830	343	TAIR10	TAIR
	At2g31390	325		
	At1g66430	384		
	At4g10260	324		
	At1g06020	345		
	At1g06030	329		
	At3g59480	338		
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	Solyc02g091490	389	ITAG2.4	iTAG: <i>Solanum lycopersicum</i> ITAG2.4 on v2.5
	Solyc03g006860	347		
	Solyc06g073190	328		
	Solyc09g011850	478		
	Solyc09g066130	476		
	Solyc10g017620	375		
	Solyc11g042850	325		
棉花 <i>Gossypium raimondii</i>	Gorai.001G087000	388	v2.1	JGI: <i>Gossypium raimondii</i> annotation v2.1 on assembly v2.0
	Gorai.001G234200	327		
	Gorai.001G236300	366		
	Gorai.004G057700	397		
	Gorai.006G180000	480		
	Gorai.006G196700	362		
	Gorai.006G229100	328		
	Gorai.007G254000	307		
	Gorai.008G176200	587		
	Gorai.008G281900	348		
大豆 <i>Glycine max</i>	Gorai.011G141600	328	Wm82.a2.v1	JGI: <i>Glycine max</i> annotation v2.0 on assembly v2.0
	Glyma.01G062100	573		
	Glyma.01G109700	467		
	Glyma.02G120300	573		
	Glyma.02G245800	383		
	Glyma.03G074800	440		
	Glyma.09G148900	357		
	Glyma.09G266300	361		
	Glyma.10G034000	467		
	Glyma.10G041500	409		
	Glyma.10G176900	327		
	Glyma.10G240800	341		
	Glyma.11G127200	331		
	Glyma.12G051800	347		
	Glyma.13G120200	472		
	Glyma.13G128400	313		
	Glyma.13G344500	331		
	Glyma.14G215900	262		
	Glyma.15G029800	330		
	Glyma.16G200600	349		
	Glyma.18G224400	319		
	Glyma.20G153900	341		
	Glyma.20G213300	327		

(续表1)

双子叶	基因ID	氨基酸长度(a.a.)	版本	来源
马铃薯	PGSC0003DMG400009744	409	v4.03	MSU: <i>Solanum tuberosum</i>
<i>Solanum tuberosum</i>	PGSC0003DMG400010277	385		Group Phureja DM1-3
	PGSC0003DMG400019907	476		Genome Annotation
	PGSC0003DMG400020361	388		v3.4 mapped to v4.03
	PGSC0003DMG400024246	347		pseudomolecule sequences
	PGSC0003DMG401025696	275		
	PGSC0003DMG400026916	329		
	PGSC0003DMG400028311	650		
	PGSC0003DMG400030653	389		

表 2 单子叶植物中FRK的成员信息表

Table 2 FRK member information in monocotyledonous plants

单子叶	基因ID	氨基酸长度(a.a.)	版本	来源
水稻	Os01g63220	531	v7_JG	MSU: <i>Oryza sativa</i> MSU Release
<i>Oryza sativa</i>	Os01g66940	323		7 on assembly Os-Nipponbare-
	Os03g40550	589		Reference-IRGSP-1.0 with JGI
	Os06g12600	397		patch of transposon-deactivation
	Os08g02120	336		protocol
	Os08g45180	398		
玉米	Zm00008a004549	661	v1.1	UMN: <i>Zea mays</i> PH207
<i>Zea mays</i> PH207	Zm00008a013073	379		v1.1 on v1.0
	Zm00008a013312	521		
	Zm00008a023492	337		
	Zm00008a032740	323		
	Zm00008a033318	388		
高粱	Sobi.001G172300	583	v3.1.1	JGI: <i>Sorghum bicolor</i> annotation
<i>Sorghum bicolor</i>	Sobi.003G358000	524		v3.1.1 on assembly v3.0.1
	Sobi.003G386000	323		
	Sobi.007G014700	334		
	Sobi.007G161800	365		
	Sobi.007G211800	470		
	Sobi.010G095000	388		
谷子	Seitai.4G101200	389	v2.2	JGI: <i>Setaria italica</i> annotation
<i>Setaria italica</i>	Seitai.5G383200	528		v2.2 on assembly v2
	Seitai.5G411800	323		
	Seitai.6G090000	334		
	Seitai.6G203900	404		
	Seitai.6G254800	363		
	Seitai.7G320600	365		
	Seitai.9G173300	581		
	Seitai.9G229500	407		

式被运送到各个组织器官中。首先蔗糖被运送到质外体, 通过蔗糖转运蛋白进入韧皮部。在维管组织中, 蔗糖可被蔗糖合酶切割以维持维管组织的发育或者直接转运至其他库组织中。库组织中的蔗糖卸载通过胞间

连丝或蔗糖转运蛋白在质外体中进行。蔗糖也可被细胞壁转化酶(cell wall invertase, cwINV)切割, 产生葡萄糖和果糖, 通过特定的己糖转运蛋白进入库组织。库组织中糖代谢反应步骤与源组织中类似。自然界中, 一些

图1 不同单子叶和双子叶植物FRK基因进化树

Figure 1 Evolutionary tree of FRK genes in different monocotyledonous and dicotyledonous plants

植物转运糖醇类物质,如山梨醇或甘露醇,这些植物也产生和转运蔗糖,所转运的糖醇在库组织中最终转化为果糖.液泡和胞质中的蔗糖分别被胞质转化酶(cytoplasmic invertase, cINV)和液泡转化酶(vacuolar invertases, vINV)裂解产生葡萄糖和果糖. INV参与细胞质和质体之间的碳通量调节^[33]. 质体FRK在番茄中首次被发现^[34],意味着果糖磷酸化确实发生在质体中,但质体FRK在质体中发挥作用的分子机制目前尚不清楚.

未成熟的番茄果实存在短暂的淀粉积累期,蔗糖合酶、果糖激酶、ADP-葡萄糖焦磷酸化酶、淀粉合成酶的活性随着发育果实中淀粉水平的降低而显著下降^[35]. 在马铃薯块茎发育过程中,果糖激酶活性影响果糖向蔗糖转化的速率,表明果糖激酶能够调节蔗糖降解与合成之间的平衡,并可能与蔗糖合酶一起维持库组织的强度^[36]. 当库细胞不能完全利用源提供的有机物时,如何减轻对光合作用的负反馈调节,这对库的发育状况尤为重要. 在维持光合产物对库组织积极作用的同时,还需要对糖的感知和信号传导途径有更深入的了解,进而通过改变这些信号传导途径调节光合作用.

叶绿体中的FRK是否具有调控光合作用的功能还需要进一步研究. 在库组织中,蔗糖分解为单糖. 目前已经发现INV定位于细胞壁、胞质、质体以及液泡中^[37]. 这表明,不同位置产生的己糖可能存在不同的作用,因此不同细胞器中的果糖激酶磷酸化对应的果糖. 此外,尚不清楚FRK过表达对植物糖代谢的影响,但有报道提出FRKs和SUS可以协同工作来调节蔗糖代谢^[36].

3 果糖激酶对植物生长发育的影响

3.1 植物FRK对维管组织发育的影响

大量研究表明,植物FRK在维管组织的发育过程中起重要作用(图2(f)). 在番茄中,抑制*SIFRK2*的表达导致木质部导管面积减少,形成具有易变形、细小的次生木质部导管,从而降低了茎、根和叶对水分的传导能力. 此外, *SIFRK2*表达的下降使得番茄茎部形成了狭窄的筛管,导致糖类及营养物质的运输减少,以及植株生物量显著下降^[38]. 基因组表达结果表明, *SIFRK3*在叶和茎的维管组织中表达,包括形成层、分生木质部、初生木质部纤维和韧皮部伴胞;抑制

图 2 植物果糖激酶调控植株生长发育示意图。果糖激酶作为植物生长代谢的关键酶，参与了植物生长发育的各个方面，在花粉及种子发育、维管束及叶绿体发育、逆境胁迫及源库代谢中发挥重要作用。(a) AtFRK3与植物成花素FT蛋白的同源蛋白TSF相互作用^[22]。黄色箭头表示蛋白互作。TSF: 植物成花素类似蛋白(TWIN SISTER OF FT)。(b) 番茄SIFRK4与转化酶LIN7在花粉萌发和成熟的过程中共表达，但具体调控花粉发育的机制还不清楚^[23]。LIN: 转化酶。(c) 库细胞中果糖代谢示意图。F6P: 6-磷酸果糖; G6P: 6-磷酸葡萄糖; G1P: 1-磷酸葡萄糖; ADP-G: 腺苷二磷酸葡萄糖。(d) 拟南芥种子表型。1: 拟南芥野生型种子; 2: 拟南芥*frk6frk7*双突变体种子^[24]。(e) 叶肉细胞叶绿体超微结构。左: 水稻野生型叶绿体超微结构; 右: 水稻*wlp2*(OsFRK4)突变体叶绿体超微结构^[12,25]。(f1) 番茄LeFRK2-antisense茎的木质部和韧皮部结构; (f2) 番茄野生型茎的木质部和韧皮部结构。(g) 逆境胁迫对果糖激酶表达量的影响。红色箭头表示果糖激酶的在盐、干旱、缺氧、低氮胁迫条件下表达量上调^[26-31]。(h) 源细胞中果糖代谢示意图。Suc-P: 磷酸蔗糖; DHAP: 磷酸二羟丙酮; PEP: 磷酸烯醇式丙酮酸; F1,6BP: 1,6-二磷酸果糖; OAA: 草酰乙酸; Acetyl-CoA: 乙酰辅酶A

Figure 2 Schematic diagram of plant fructokinase regulating plant growth and development. Fructokinase, as a key kinase in plant growth and metabolism, is involved in all aspects of plant growth and development, and plays an important role in pollen and seed development, vascular bundle and chloroplast development, stress and source-sink metabolism. (a) AtFRK3 interacts with TSF, a homologous protein of the FT protein^[22]. Yellow arrow showed protein interactions. TSF: TWIN SISTER OF FT. (b) SLFRK4 and LIN7 are co-expressed during pollen germination and maturation, but the specific mechanism of pollen development is still unclear^[23]. LIN: Invertase. (c) Fructose metabolism schematic in sink cells. F6P: 6-phosphate fructose, G6P: 6-phosphate glucose, G1P: Glucose 1-phosphate; ADP-G: Adenosine diphosphate glucose. (d) *Arabidopsis* seed phenotype. 1: *Arabidopsis* wild-type seeds; 2: *Arabidopsis frk6frk7* double mutant seeds^[24]. (e) Chloroplast ultrastructure of mesophyll cells. Left: Chloroplast ultrastructure of rice wild-type; right: Chloroplast ultrastructure of rice *wlp2* (OsFRK4) mutant^[12,25]. (f1) Xylem and phloem structure of tomato LeFRK2-antisense stem. (f2) Xylem and phloem structure of tomato wild-type stem. (g) The effect of stress on the expression of fructokinase. The red arrow indicates the up-regulated expression of Fructokinase under salt, drought, hypoxia, and low nitrogen stress^[26-31]. (h) Schematic diagram of fructose metabolism in source cells. Suc-P: Sucrose phosphate; DHAP: Dihydroxyacetone phosphate; PEP: Phosphoenolpyruvate; F1,6BP: Fructose 1,6-diphosphate; OAA: Oxaloacetic acid; Acetyl-CoA: Acetyl-CoA

*SIFRK3*的表达, 减少了茎木质部面积、茎和根的水分传导以及整个植株的蒸腾作用, 但对植物的生物量及发育影响较小。此外, 嫁接实验表明, 这些生长抑制效应主要是由叶片中养分运输受阻造成的, 叶片的叶柄有不明显的薄壁木质部纤维, 导管周围存在皱缩的薄壁细胞^[39]。

利用RNAi技术下调白杨(*Populus tremula*)FRK2基因的表达, 同时FRK2活性降低, 不但光合组织中的可溶性糖积累减少, 而且也使己糖磷酸酯和尿苷二磷酸葡萄糖的含量降低。由于细胞壁多糖前体在细胞中的碳通量减少, 导致了白杨的纤维细胞壁变薄, 纤维素比例降低。以上研究表明, FRK2的表达活性在木材碳通

量中发挥了重要作用^[40].

因此, FRK对植物维管组织的发育有着重要作用. 目前尚不清楚水稻、玉米等大田作物的FRK是否也在维管组织中发挥重要作用. 大多数作物中有机物运输的动力是依赖源库之间的糖浓度梯度或韧皮部负荷实现的. 因此, 未来可以进一步研究通过调节FRK的基因表达以改善韧皮部装载能力和运输能力来实现作物进一步增产.

3.2 植物FRK对种子及果实发育的影响

糖不仅为细胞的各种生理过程提供能量, 而且还是合成淀粉和纤维素等化合物的底物, 因此糖代谢异常必将影响种子(图2(d))和果实的发育^[1]. 在拟南芥中, 单一突变*AtFRK6*或*AtFRK7*时, 突变体种子与野生型之间未发现差异; 但如果同时缺失质体*AtFRK6*和细胞质*AtFRK7*呈现种子特异性表型, 包括种子表面凹陷、褶皱, 说明*AtFRK6*或*AtFRK7*存在功能冗余. FRK磷酸化果糖产生的F6P对糖酵解非常重要, 双突变体种子的代谢组数据显示, 循环代谢物和脂肪酸代谢物减少. 胚胎发育中后期的特征是细胞膨胀和储藏物质的积累. 透射电子显微镜的分析表明, *firk6 firk7*双突变体的胚胎细胞所含的油粒面积和体积均减少, 含油量明显降低严重影响了胚胎细胞储藏物的积累^[24]. 最近的研究表明, 赤霉素信号转导通过转录和转录后水平调控番茄初生代谢酶活, 从而增强库能力以及增加蔗糖吸收. 研究还发现, 番茄坐果过程至少部分依赖于FRK活性. FRK通过诱导果糖从液泡中释放, 导致细胞质中的果糖浓度上升. 紧接着, FRK催化胞质中的果糖转化为F6P, 促进了分解代谢(糖酵解)和合成代谢(细胞壁及淀粉合成)途径. 与野生型相比, FRK2沉默株系的子房大小显著减少了27%~42%. 这证实了FRK2在结实期子房发育中的重要作用^[41]. 该研究说明了蔗糖代谢及果糖激酶在坐果发生中的关键作用, 同时也建立了激素级联信号与糖代谢之间的联系.

FRK活性在过表达番茄*LeFRK1*的棉花植株中明显增加, 产量分析结果表明, 转基因植株的单铃子棉重和单株结铃数较野生型植株能显著提高. 虽然转基因植株光合作用效率和野生型相比没有显著差异, 但是叶面积和叶片数目增加, 可能与转基因植株的茎秆直径增加有关; 研究还发现, 过表达*LeFRK1*的植株叶片蔗糖含量明显下降, 推测蔗糖含量的减少可能与蔗糖合酶活性增加有关, 而增加FRK活性能减少果糖对蔗糖

合酶活性的抑制作用^[42].

3.3 植物FRK对花粉发育的影响

有研究表明, 番茄*SIFRK4*基因主要在花粉发育和花粉萌发的后期表达. 通过分析*SIFRK4*和其他的糖代谢基因的表达发现, *SIFRK4*和转化酶LIN7在花粉萌发和成熟的过程中共表达(图2(b)). 该研究虽然未完全阐明糖代谢影响花药和花粉发育的机制, 但其结果为FRK调控花粉发育和花药成熟的机制提供了新的认识^[23].

3.4 植物FRK对开花的调节作用

研究表明, 植物FRK对植物开花时间具有调节作用. 番茄*SIFRK1*的反义抑制植株表现为开花延迟^[43], 说明*SIFRK1*在顶端分生组织起作用, 参与诱导开花. 在花诱导过程中, 储存在叶片中的淀粉以蔗糖的形式被转运到顶端分生组织, 表明糖可能参与花诱导过程. 拟南芥质体定位的FRK的基因*AtFRK3*和细胞质定位的FRK基因*AtFRK1*突变后, 在短日照条件下, 突变体表现为延迟开花^[22]. 蛋白互作实验表明, *AtFRK6*与植物成花素FT蛋白的同源蛋白TWIN SISTER OF FT(TSF)互作(图2(a)), 这种互作可能抑制*AtFRK6*的活性^[22], 目前有关*AtFRK1*和*AtFRK3*调控植物开花的分子机制有待深入研究.

4 植物果糖激酶在逆境胁迫中的作用

为了维持自身的生长发育, 面对各类环境胁迫, 植物进化出多种机制适应各种逆境胁迫. 最近的研究表明, FRK作为植物中重要的碳通量调节激酶, 在植物逆境胁迫中发挥重要作用(图2(g)). 在玉米中, 短期的盐胁迫使FRK2基因的表达量上调, 这可以作为盐胁迫的早期标志^[26]; 在向日葵中, 干旱胁迫导致FRK及氮代谢相关的蛋白表达共同上调, 与对照植物相比, 受到干旱胁迫的植物根/芽比增加. 在干旱胁迫下, 向日葵幼苗的叶片中FRK上调了3.3倍, 暗示FRK在干旱条件下发挥重要作用, 因此FRK是向日葵耐旱性生理和分子研究的候选基因^[27]. 此外, FRK可能在缺氧条件下对水稻幼苗碳水化合物代谢发挥重要作用. 在转录水平, *OsFRK1*优先在有氧条件下表达, 而*OsFRK2*受到缺氧条件的诱导. 研究证实, 果糖底物对*OsFRK1*有抑制作用, 而*OsFRK2*活性对高浓度果糖不敏感^[28]. 在缺氧条件下, 水稻幼苗的根和胚芽鞘的生长分别受到浓度高于50和

100 mmol/L外源乙醇的限制,表明根比胚芽鞘对乙醇更敏感。胚芽鞘和胚胎中的OsFRK2被诱导,但在根中未发现此类诱导现象^[29]。在苹果抵抗干旱胁迫中,山梨醇和蔗糖的作用非常明显,与糖代谢有关的大部分基因表达量上调,其中包括MdFRK2基因^[30]。同样在低氮响应中,苹果MdFRK2基因转录显著上调,在根的库组织中,F6P含量显著增加,表明低氮条件下促进糖的利用以及维持根的快速生长^[31]。

5 植物果糖激酶对光合作用的影响

5.1 植物FRK对叶绿体发育的影响

植物质体中有两种RNA聚合酶:一种是质体基因编码的RNA聚合酶(plastid-encoded plastid RNA polymerase, PEP),另一种是核基因编码的RNA聚合酶(nuclear-encoded plastid RNA polymerase, NEP),两者参与质体基因的转录过程。通常,PEP介导光合相关基因的表达,NEP介导质体持家基因的表达^[44]。近年来,越来越多的研究表明,PfkB家族成员在质体基因转录中发挥重要的调控功能。

水稻WLP2(White Leaf and Panicle 2)编码一种PEP相关蛋白,突变体在高温下是白化致死的,表现为叶绿素积累减少、叶绿体超微结构异常和光合活性减弱。根据系统发育树(图2(e))可知,WLP2为水稻果糖激酶(Os01t0851000)。在wlp2突变体中,质体PEP基因、叶绿体发育基因和光合作用相关基因的表达受到影响,表明WLP2对正常叶绿体生物发生是必需的。此外,WLP2及其同源蛋白OsFLN2可以与硫氧还蛋白OsTRXz相互作用,形成TRX-FLN复合体,共同调节PEP参与的基因转录^[25]。

最近报道的水稻突变体*rey*在幼苗早期表现为黄叶,光合色素减少,叶绿体发育迟缓,但在生长后期逐渐恢复。*rey*突变体的表型是由于PfkB1蛋白的破坏引起的。PfkB1基因各个组织都有表达,其蛋白主要靶向叶绿体;在一些细胞中,也有靶向细胞核的现象。此外,PfkB1蛋白在体外具有磷酸果糖激酶活性。*rey*突变体影响叶绿体相关基因的RNA表达水平。值得注意的是,NEP依赖的基因即使在变绿后仍在*rey*中持续高水平表达,表明PfkB1对抑制NEP依赖基因的表达是必需的。综上所述,PfkB1是叶绿体早期发育不可或缺的新型调节因子^[45]。

有意思的是,在植物中发现了一些不具有激酶活

性PfkB蛋白,这些蛋白在叶绿体氧化还原信号途径和基因表达中发挥作用^[46]。拟南芥果糖激酶类似蛋白1和2(Fln1和Fln2),在叶绿体发育和代谢调控中发挥重要作用。fln1突变体表现为在没有外源碳供应的情况下,幼苗出现致死的白化表型,而fln2突变植物在叶子展开之前出现黄化,后逐渐恢复绿色,保持自养,能够生长到成熟,并结出有活力的种子^[47]。除了FLNs之外,另一种叶绿体定位的PfkB型激酶NARA5也已经被鉴定,并且对叶绿体发育和质体基因表达具有重要调控作用。该蛋白对质体基因组中编码的光合基因的表达是必不可少的^[48]。

5.2 植物FRK与淀粉积累

果糖激酶可能在淀粉合成中起重要作用。研究表明,蔗糖合酶和果糖激酶活性与番茄幼果的淀粉积累有很强的相关性,因此果糖激酶在番茄幼果淀粉积累方面可能发挥作用^[35]。然而,反义抑制FRK的转基因番茄植物的研究显示,对幼果中的淀粉合成没有任何影响^[49]。在马铃薯中反义抑制StFRK1的转基因植物没有显著改变叶片碳代谢通量、酶活性以及代谢物含量水平。在马铃薯块茎发育过程中,FRK活性的改变与蔗糖含量的增加相关。当使用放射性标记果糖估算碳代谢通量时,FRK活性显著影响放射性标记的碳向蔗糖的再分布速率。这表明,FRK可能维持蔗糖降解与合成之间的平衡,并且可能与蔗糖合酶(SUS)一同维持库组织的强度^[36]。在木薯(*Manihot esculenta* Crantz)中,MeFRK3和MeFRK4的表达与酶活性在植物发育早期和块茎膨大初期较高,在膨大后期和成熟期较低。这表明,FRK可能是调节块根形成和块根膨大初期淀粉积累的主要果糖磷酸化酶^[50]。

6 展望

糖的运输和代谢在植物发育和实现作物产量方面发挥着关键作用。一旦蔗糖随着韧皮部的卸载到达库细胞,它必须被转化酶水解成葡萄糖和果糖,或被蔗糖合酶降解合成尿苷二磷酸葡萄糖和果糖,进而用于各种代谢及调控相关的生理生化过程^[51]。果糖作为信号分子直接或通过与其他信号通路交叉调节基因的表达,在植物遭受非生物胁迫下发挥重要作用^[52]。FRK是植物中主要的果糖磷酸化酶,在植物糖代谢中发挥重要的作用,参与了调控植物生长发育、胁迫响应以及光合作用生理等过程。与广泛研究的己糖激酶相比,对FRK的研究虽在近年越来越丰富,其作用和重要性也

越来越凸显,但研究仍然较为滞后,许多FRK参与调控的有关生理功能和分子机制仍有待进一步解释和揭示。此外,关于果糖激酶的研究多数都集中在拟南芥等模式植物中,在大田农作物中的研究相对较少。在作物库组织中,部分果糖激酶的活性随库组织的成熟逐渐降低,其在库发育早期很可能发挥增强库强度的作用,这种现象对农作物的增产具有非常重要的研究价值和现实意义。因此,今后应在农作物中加强关于果糖激酶的研究。

关于果糖激酶参与生理功能及调控机制方面,未来在以下研究方向上还值得进一步探索。(1)已有的研究证明,HXK作为葡萄糖的感应蛋白^[53],而FRK是否作为果糖的感应蛋白,尽管有报道FRK可能与糖感知相关^[3],但目前尚未有建立类似HXK作为感应蛋白的证据;此外,在果糖代谢过程中,是否涉及信号转导过程也未明晰。(2)研究表明,糖类物质通过活化免疫反应参与了植物防卫过程,在病原菌等生物胁迫中起到了重要作用^[54]。如上所述,FRK参与了非生物胁迫响应,但目前尚未有研究表明FRK也参与了植物防卫过程。

(3)已知FRK在植物库组织中具有重要的作用,FRK如何调控植物库-源关系,以及是否参与调控作物产量和生物量形成,也是未来值得进一步探索的科学问题。(4)植物开花是植物库-源转换的一个重要生理事件。目前,虽有报道表明,FRK参与了植物开花的调控^[22,43],但分子机理尚不清楚。另一方面,遗传和分子的证据表明,microRNA156(miR156)是进化中高度保守、参与调控植物营养生长时相转变的重要小分子RNA^[55];同时,研究也发现,糖类包括果糖能通过抑制miR156的表达促进植物营养生长的时相转变^[56]。FRK作为果糖代谢的主要激酶,其是否参与调控植物营养生长的时相转变也需要进一步研究。(5)FRK多数定位于植物细胞质中,它们的功能是否存在冗余,还是每个FRK蛋白各有特定的功能?是否所有植物质体中只有一个FRK?什么蛋白负责果糖在细胞质和质体之间的转运?这些问题也有待进一步回答。在未来的研究中,可以应用近年来迅猛发展的组学和基因编辑技术,深入探讨FRK在植物中的生理功能、分子机制以及调控网络,解析FRK在参与植物糖代谢过程中的生物学基础。

参考文献

- 1 Ruan Y L. Sucrose metabolism: Gateway to diverse carbon use and sugar signaling. *Annu Rev Plant Biol*, 2014, 65: 33–67
- 2 Granot D, David-Schwartz R, Kelly G. Hexose kinases and their role in sugar-sensing and plant development. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 44
- 3 Pego J V, Smeeckens S C M. Plant fructokinases: A sweet family get-together. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 531–536
- 4 Bork P, Sander C, Valencia A. Convergent evolution of similar enzymatic function on different protein folds: The hexokinase, ribokinase, and galactokinase families of sugar kinases. *Protein Sci*, 1993, 2: 31–40
- 5 Gilkerson J, Perez-Ruiz J M, Chory J, et al. The plastid-localized pfkB-type carbohydrate kinases FRUCTOKINASE-LIKE 1 and 2 are essential for growth and development of *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 102
- 6 Petersen L A, Downs D M. Identification and characterization of an operon in *Salmonella typhimurium* involved in thiamine biosynthesis. *J bacteriol*, 1997, 179: 4894–4900
- 7 Sigrell J A, Cameron A D, Jones T A, et al. Structure of *Escherichia coli* ribokinase in complex with ribose and dinucleotide determined to 1.8 Å resolution: Insights into a new family of kinase structures. *Structure*, 1998, 6: 183–193
- 8 Chen Y H, Zhang J S. A review for gene evolution and functional study in plant fructokinase (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2016, 14: 359–369 [陈毅鸿, 张积森. 植物果糖激酶基因家族演化及其功能. *分子植物育种*, 2016, 14: 359–369]
- 9 Cui N, Wang W P, Lin F, et al. Update on fructokinase in higher plants (in Chinese). *Chin Agric Sci Bull*, 2010, 26: 41–47 [崔娜, 王卫平, 林凤, 等. 植物果糖激酶的研究进展. *中国农学通报*, 2010, 26: 41–47]
- 10 Petreikov M, Dai N, Granot D, et al. Characterization of native and yeast-expressed tomato fruit fructokinase enzymes. *Phytochemistry*, 2001, 58: 841–847
- 11 Gonzali S, Pistelli L, De Bellis L, et al. Characterization of two *Arabidopsis thaliana* fructokinases. *Plant Sci*, 2001, 160: 1107–1114
- 12 Zhang Z F. Expression and preliminary functional analysis of fructokinase family genes in rice (in Chinese). Master Dissertation. Nanchang: Nanchang University, 2020 [张宗飞. 水稻果糖激酶家族基因的表达及功能初步分析. 硕士学位论文. 南昌: 南昌大学, 2020]
- 13 Kumar S, Stecher G, Tamura K. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol Biol Evol*, 2016, 33: 1870–1874
- 14 Saitou N, Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol*, 1987, 4: 406–425
- 15 Kanayama Y, Dai N, Granot D, et al. Divergent fructokinase genes are differentially expressed in tomato. *Plant Physiol*, 1997, 113: 1379–1384

- 16 German M A, Asher I, Petreikov M, et al. Cloning, expression and characterization of LeFRK3, the fourth tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) gene encoding fructokinase. *Plant Sci*, 2004, 166: 285–291
- 17 German M A, Dai N, Chmelnitsky I, et al. LeFRK4, a novel tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fructokinase specifically expressed in stamens. *Plant Sci*, 2002, 163: 607–613
- 18 German M A, Dai N, Matsevitz T, et al. Suppression of fructokinase encoded by *LeFRK2* in tomato stem inhibits growth and causes wilting of young leaves. *Plant J*, 2003, 34: 837–846
- 19 Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 1985, 39: 783–791
- 20 Nei M, Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. New York: Oxford University Press, 2000
- 21 Huber S C, Huber J L. Role and regulation of sucrose-phosphate synthase in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, 47: 431–444
- 22 Jin S, Kim S Y, Ahn J H. Twin sister of FT (TSF) interacts with FRUCTOKINASE6 and inhibits its kinase activity in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1807
- 23 David-Schwartz R, Weintraub L, Vidavski R, et al. The SIFRK4 promoter is active only during late stages of pollen and anther development. *Plant Sci*, 2013, 199–200: 61–70
- 24 Stein O, Avin-Wittenberg T, Krahner I, et al. *Arabidopsis* fructokinases are important for seed oil accumulation and vascular development. *Front Plant Sci*, 2017, 7: 2047
- 25 Lv Y, Shao G, Qiu J, et al. White Leaf and Panicle 2, encoding a PEP-associated protein, is required for chloroplast biogenesis under heat stress in rice. *J Exp Bot*, 2017, 68: 5147–5160
- 26 Zörf C, Schmitt S, Mühling K H. Proteomic changes in maize roots after short-term adjustment to saline growth conditions. *Proteomics*, 2010, 10: 4441–4449
- 27 Fulda S, Mikkat S, Stegmann H, et al. Physiology and proteomics of drought stress acclimation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Biol*, 2011, 13: 32–42
- 28 Guglielminetti L, Morita A, Yamaguchi J, et al. Differential expression of two fructokinases in *Oryza sativa* seedlings grown under aerobic and anaerobic conditions. *J Plant Res*, 2006, 119: 351–356
- 29 Guglielminetti L, Volterrani M. Effect of ethanol on the expression of two fructokinases in rice seedlings. *Plant Prod Sci*, 2014, 17: 305–310
- 30 Wei X, Liu F, Chen C, et al. The *Malus domestica* sugar transporter gene family: Identifications based on genome and expression profiling related to the accumulation of fruit sugars. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 569
- 31 Zhao H, Sun S, Zhang L, et al. Carbohydrate metabolism and transport in apple roots under nitrogen deficiency. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 155: 455–463
- 32 Kleczkowski L A. Glucose activation and metabolism through UDP-glucose pyrophosphorylase in plants. *Phytochemistry*, 1994, 37: 1507–1515
- 33 Vargas W A, Pontis H G, Salerno G L. New insights on sucrose metabolism: Evidence for an active A/N-Inv in chloroplasts uncovers a novel component of the intracellular carbon trafficking. *Planta*, 2008, 227: 795–807
- 34 Damari-Weissler H, Kandel-Kfir M, Gidoni D, et al. Evidence for intracellular spatial separation of hexokinases and fructokinases in tomato plants. *Planta*, 2006, 224: 1495–1502
- 35 Schaffer A A, Petreikov M. Sucrose-to-starch metabolism in tomato fruit undergoing transient starch accumulation. *Plant Physiol*, 1997, 113: 739–746
- 36 Davies H V, Shepherd L V T, Burrell M M, et al. Modulation of fructokinase activity of potato (*Solanum tuberosum*) results in substantial shifts in tuber Metabolism. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46: 1103–1115
- 37 Roitsch T, González M C. Function and regulation of plant invertases: Sweet sensations. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 606–613
- 38 Damari-Weissler H, Rachmilevitch S, Aloni R, et al. LeFRK2 is required for phloem and xylem differentiation and the transport of both sugar and water. *Planta*, 2009, 230: 795–805
- 39 Stein O, Damari-Weissler H, Secchi F, et al. The tomato plastidic fructokinase *SIFRK3* plays a role in xylem development. *New Phytol*, 2016, 209: 1484–1495
- 40 Roach M, Gerber L, Sandquist D, et al. Fructokinase is required for carbon partitioning to cellulose in aspen wood. *Plant J*, 2012, 70: 967–977
- 41 Shinozaki Y, Beauvoit B P, Takahara M, et al. Fruit setting rewires central metabolism via gibberellin cascades. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 23970–23981
- 42 Mukherjee T, Ivanova M, Dagda M, et al. Constitutively overexpressing a tomato fructokinase gene (LeFRK1) in cotton (*Gossypium hirsutum* L. cv. Coker 312) positively affects plant vegetative growth, boll number and seed cotton yield. *Funct Plant Biol*, 2015, 42: 899–908
- 43 Odanaka S, Bennett A B, Kanayama Y. Distinct physiological roles of fructokinase isozymes revealed by gene-specific suppression of *Frk1* and *Frk2* expression in tomato. *Plant Physiol*, 2002, 129: 1119–1126
- 44 Liere K, Weihe A, Börner T. The transcription machineries of plant mitochondria and chloroplasts: Composition, function, and regulation. *J Plant*

- Physiol, 2011, 168: 1345–1360
- 45 Zhu X, Ze M, Yin J, et al. A phosphofructokinase B-type carbohydrate kinase family protein, PFKB1, is essential for chloroplast development at early seedling stage in rice. *Plant Sci*, 2019, 290: 110295
- 46 Arsova B, Hoja U, Wimmelbacher M, et al. Plastidial thioredoxin *z* interacts with two fructokinase-like proteins in a thiol-dependent manner: Evidence for an essential role in chloroplast development in *Arabidopsis* and *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell*, 2010, 22: 1498–1515
- 47 Wimmelbacher M, Börnke F. Redox activity of thioredoxin *z* and fructokinase-like protein 1 is dispensable for autotrophic growth of *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 2014, 65: 2405–2413
- 48 Ogawa T, Nishimura K, Aoki T, et al. A phosphofructokinase B-type carbohydrate kinase family protein, NARA5, for massive expressions of plastid-encoded photosynthetic genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 151: 114–128
- 49 Dai N, German M A, Matsevitze T, et al. LeFRK2, the gene encoding the major fructokinase in tomato fruits, is not required for starch biosynthesis in developing fruits. *Plant Sci*, 2002, 162: 423–430
- 50 Yao Y, Geng M T, Wu X H, et al. Identification, expression, and functional analysis of the fructokinase gene family in *Cassava*. *Int J Mol Sci*, 2017, 18: 2398
- 51 Braun D M, Wang L, Ruan Y L. Understanding and manipulating sucrose phloem loading, unloading, metabolism, and signalling to enhance crop yield and food security. *J Exp Bot*, 2014, 65: 1713–1735
- 52 Saddhe A A, Manuka R, Penna S. Plant sugars: Homeostasis and transport under abiotic stress in plants. *Physiol Plant*, 2020, <https://doi.org/10.1111/pp1.13283>
- 53 Jang J C, Leon P, Zhou L, et al. Hexokinase as a sugar sensor in higher plants. *Plant Cell*, 1997, 9: 5–19
- 54 Tauzin A S, Giardina T. Sucrose and invertases, a part of the plant defense response to the biotic stresses. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 293
- 55 Zeng S, Liu Y, Pan L, et al. Identification and characterization of miRNAs in ripening fruit of *Lycium barbarum* L. using high-throughput sequencing. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 778
- 56 He J, Xu M, Willmann M R, et al. Threshold-dependent repression of *SPL* gene expression by miR156/miR157 controls vegetative phase change in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet*, 2018, 14: e1007337

Summary for “植物果糖激酶研究进展”

Research advances in plant fructokinases

Xiangyuan Ye & Wenbin Zhou^{*}

Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

^{*} Corresponding author, E-mail: zhouwenbin@caas.cn

Sugars are essential to the fundamental processes required for plant growth and development. The hexose sugars glucose and fructose are central to most metabolic pathways and serve as the raw material for organic matter in plants. Fructose accounts for half of the hexose generated by sucrose cleavage, and it can be phosphorylated either by fructokinase (FRK) or hexokinase (HXK). FRKs are the main fructose phosphorylating enzymes because their substrate specificity and affinity for fructose are much higher than those of the HXK, and thereby regulate fructose concentration and the distribution and flow of organic carbon in cells. Therefore, FRKs are considered to be of critical importance for all metabolic pathways and the formation of organic matter in plants. To date, all plant FRKs have been assigned to the phosphofructokinase type B subfamily, a large group within the sugar kinase family. Unlike mammalian FRKs, which phosphorylate fructose to form fructose 1-phosphate (F1P), plant FRKs, similar to bacterial FRKs, phosphorylate fructose to form fructose 6-phosphate (F6P). Moreover, there are both cytosolic and plastidic FRKs in plants, indicating that they play roles in different cellular compartments. Phylogenetic analysis shows that most of the FRK genes that are located on similar branches encode proteins with similar subcellular localizations, suggesting that they may perform similar functions. A large number of studies have implicated plant FRKs in vascular tissue development, and in recent years, it has been found that FRK is related to seed, fruit, and pollen development. FRK can also interact with the plant FLOWERING LOCUS T protein to co-regulate flowering. Additionally, a large number of experiments have shown that FRK affects chloroplast development mainly by affecting chloroplast gene expression, thus affecting photosynthesis and the source-sink relationship. Beyond these functions, FRK, as an important carbon flux-regulated kinase in plants, also plays an important role in plant stress response and can be used as an early marker of stress response signaling. Despite the fact that numerous studies have highlighted the functions and importance of FRK, detailed studies on the physiological and metabolic functions of this enzyme and the underlying regulatory mechanisms are lacking. Most research on FRK has been focused on model plants such as *Arabidopsis thaliana*, and limited progress has been made studying FRK functions in crops. With the aim of systematically summarizing the characteristics of FRKs and their important roles in plant life activities, this paper reviews their roles in regulating plant growth and development, responding to stress, and regulating photosynthetic and metabolic pathways. In addition, several scientific questions about FRKs are discussed, including whether they act as sugar-sensing signals, whether they are involved in plant defense processes, how they regulate plant source-sink metabolism, whether they are involved in regulating the phase transitions from the vegetative to reproductive growth, and whether there is redundancy in function among family members. Recently developed omics and gene editing technologies are expected to be applied toward answering these questions and discovering the related regulatory networks in order to fully understand the role of FRKs in plant sugar metabolism.

fructokinase, plant development, environmental stress, photosynthesis, sucrose metabolism

doi: [10.1360/TB-2020-1577](https://doi.org/10.1360/TB-2020-1577)