

蔗糖信号调控植物生长和发育的研究进展

石永春, 王旭, 王潇然, 金维环, 田园, 于海东*

河南农业大学生命科学学院, 郑州450002

摘要: 蔗糖是植物中光合产物运输的主要形式。外界环境变化对源叶中蔗糖的合成产生影响, 会进一步在植物中造成从源到库的蔗糖含量波动。这一波动可作为信号在库组织(如根、芽等)中调控激素或其他信号途径, 最终影响生长发育。本文对近年来植物中有关蔗糖信号及其调控机制的相关研究进行综述, 并着重阐述了蔗糖与激素信号途径交叉的相关内容。研究发现蔗糖可以作为长距离信号分子传递外界信号, 并引发植物的整体反应。明晰蔗糖信号调节网络将为理解植物对外界环境的响应机制提供新的研究思路。

关键词: 蔗糖; 信号转导; 调控; 植物生长和发育

在大多数植物中, 蔗糖作为光合产物长距离运输的主要形式, 经韧皮部(phloem)从源组织(叶片等主要光合组织)运输到库组织(幼叶、根、花、果实等)。蔗糖还作为信号分子参与调控植物的多种生理过程, 这一调控机制近年受到了较多的关注。本文将相关研究进展综述如下。

1 蔗糖的合成和降解

1.1 蔗糖的合成

磷酸蔗糖合成酶(sucrose phosphate synthetase, SPS)是植物中合成蔗糖的主要酶类。SPS催化尿苷二磷酸葡萄糖(uridine diphosphate glucose, UDPG)和6-磷酸果糖产生磷酸蔗糖, 再发生脱磷酸反应生成蔗糖和磷酸。多数植物中都有多个SPS同工酶, 并都由单基因编码。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中有4个SPS基因, 分别是*AtSPS1F* (*AtSPS1A*)、*AtSPS2F* (*AtSPS2A*)、*AtSPS3F* (*AtSPSB*)和*AtSPS4F* (*AtSPSC*)。其中, *AtSPS1F*和*AtSPS2F*在叶和根中表达, *AtSPS3F*在根中表达, *AtSPS4F*在茎顶点表达(Solis-Guzmán等2017)。玉米(*Zea mays*)中则有7个SPS基因, 其中*ZmSPS3F*、*4F*和*5F*为组成型表达, *ZmSPS1F*、*2F*、*6F*和*7F*都在叶中表达, *ZmSPS2F*还在花粉中表达。

过表达SPS在单子叶和双子叶植物中都增加了库组织中的蔗糖含量, 并促进植物的生长。单独敲除水稻(*Oryza sativa*)中的*OsSPS1*基因导致叶片中SPS活性降低29%~46%, 叶片中糖含量和植物生长都未造成明显影响; 同时敲除*OsSPS1*和*OsSPSII*导

致叶片中SPS活性降低84%, 叶片中大量积累淀粉, 但未影响植物生长(Hashida等2016)。在拟南芥中, *spсал*和*spsc*单突变体都部分降低了叶片中的SPS活性, 并轻微地造成了淀粉的积累和蔗糖含量的降低; 但在*spсал/spsc*双突变体中, 叶片中淀粉大量积累, 且植株生长受到抑制。可见在单子叶和双子叶植物中, SPS对植物生长的影响可能存在差异。

1.2 蔗糖的降解

蔗糖合酶(sucrose synthase, SS)和转化酶(invertase)是植物中催化蔗糖降解的两个关键酶。SS催化蔗糖和尿苷二磷酸(uridine diphosphate, UDP)反应生成果糖和UDPG。在拟南芥中, 有6个基因编码SS, 其中*SS1*在芽、花、角果、茎和根中强表达, *SS2*在芽和角果中强表达, *SS3*在芽、花、根中表达, *SS4*在角果和根中强表达, *SS5*在各组织中都低水平表达, *SS6*在芽、角果和茎中表达; *SS1*~*6*在叶中都低水平表达。SS活性的最适pH为7, 拟南芥突变体*sus1/sus2/sus3/sus4*和*sus5/sus6*的SS活性略低于对照野生型, 且不影响叶片中正常的淀粉和纤维素合成。过表达SS通常导致植株增高、库组织糖含量增加等生理效应。

转化酶水解蔗糖生成葡萄糖和果糖。根据亚细胞定位的差异, 分为细胞壁转化酶、细胞质转化酶和液泡转化酶。在番茄(*Solanum lycopersicum*)中过表达细胞壁转化酶, 降低了长期热胁迫诱导

收稿 2019-04-22 修定 2019-08-27

* 通讯作者(hdyu001@126.com)。

的授粉后子房的程序性死亡率, 并是以一种不依赖活性氧的方式进行的; 此外, 还增强了蔗糖的转运和吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)的合成, 以及HSP90和HSP100的表达(Liu等2016)。敲除小麦(*Triticum aestivum*)中的细胞质转化酶基因(碱性/中性转化酶), 导致在病毒侵染过程中H₂O₂大量积累和叶片组织坏死, 认为细胞质转化酶可能通过增加细胞质己糖积累、下调光合作用来降低活性氧导致的细胞死亡率。拟南芥中的液泡转化酶与根的伸长有关, 而非与下胚轴伸长有关。抗低温的土豆(*Solanum tuberosum*)中, 液泡转化酶表达水平较低; 敲除液泡转化酶基因则增加了土豆块茎的耐低温储藏能力, 低温诱导下土豆切片的褐化率和丙烯酰胺含量都降低。可见不同种类的转化酶在植物中的功能存在差别, 并可能影响不同的信号传递途径。

2 蔗糖的转运

植物中蔗糖的转运需要通过共质体和质外体途径共同完成。一般来说, 叶肉细胞合成的蔗糖由SWEET (sugars will eventually be exported transporter)蛋白将蔗糖卸载到质外体(apoplast), 再由能量依赖的H⁺/蔗糖共向转运体蔗糖转运蛋白(sucrose transporter, SUT)将蔗糖装载进伴胞, 最终通过胞间连丝进入筛分子, 通过韧皮部向库组织转运。

2.1 蔗糖的装载

SUT负责植物韧皮部中蔗糖的装载, 但除蔗糖外, SUT还转运麦芽糖、水杨苷(salicin)、水杨醛葡萄糖苷(helicin)、 α -苯基葡萄糖苷等。在拟南芥中已发现5个SUT基因, 他们在叶和根中都有表达, 但在根中的具体功能还不完全清楚。

改变SUT基因的表达影响植物的碳分配。通过RNAi抑制杨树(*Populus tremula* $\times$ *P. alba*)中Pta-SUT4的表达, 增加了叶片中的蔗糖含量和地上部的生物量。在土豆中过表达菠菜(*Spinacia oleracea*)的SoSUT1, 叶片中的蔗糖含量降低, 块茎中的糖含量增加, 但氨基酸含量减少。拟南芥中的研究也证明, SUT和SWEET的表达都受光周期影响, 并改变植物中的碳分配(Durand等2018)。

2.2 蔗糖的卸载

在拟南芥中共有17个SWEET蛋白, 负责将蔗糖从细胞到质外体的外向转运。根据蛋白质序列差异将其分为4个亚家族, 其中AtSWEET1、2、3属第一个亚家族, AtSWEET4~8属第二个亚家族, AtSWEET9~15属第三个亚家族, AtSWEET16和17属第四个亚家族(Kryvoruchko等2016)。AtSWEET9是一个蜜腺特异性表达的蔗糖转运体。SWEET11和12定位于质膜并介导蔗糖从韧皮部薄壁细胞到质外体的转运。单独敲除SWEET11或12都没有明显的表型, 同时敲除二者则出现阻断韧皮部装载的表型, 包括植株矮小、叶中淀粉含量增加、根生长减慢等。AtSWEET16定位于液泡, 除蔗糖外, 还转运果糖和葡萄糖。过表达AtSWEET16增加萌发率, 增强抗寒性。AtSWEET17主要负责液泡中果糖的外向转运, 在根皮层中高表达, 过表达AtSWEET17特异性地减少叶片中的果糖含量。玉米和水稻的SWEET4都只转运己糖(葡萄糖和果糖)而非蔗糖。可见AtSWEET11和12在蔗糖卸载过程中起主要作用。

3 蔗糖与激素信号途径的交叉

3.1 蔗糖与脱落酸

蔗糖的合成或降解受多种环境胁迫影响, 并在植物不同组织中引起含量波动。同样, 植物对不同环境的适应过程也涉及内在蔗糖含量的调整, 从而传递或启动相关信号途径(Han等2018; 张玉斌等2017)。脱落酸(abscisic acid, ABA)在植物对生物或非生物胁迫的响应过程中起重要作用。推测ABA和蔗糖信号途径之间可能存在多重交叉。

已发现拟南芥中AtSUC2和AtSUC4基因的表达受盐胁迫、渗透胁迫和ABA的显著诱导, 其功能缺失突变体在种子萌发和幼苗生长阶段, 对非生物胁迫和ABA处理产生超敏反应。与野生型相比, AtSUC2和AtSUC4突变体的叶片中蔗糖含量较高, 根中蔗糖含量较低, 抑制了胁迫和ABA响应基因的表达, 尤其是ABFs基因及其上下游基因。认为AtSUC2和AtSUC4可能通过ABA信号途径响应非生物胁迫。拟南芥AtSUC9突变体表现出和At-

SUC2、*AtSUC4*突变体相似的糖分布情况,并抑制了非生物胁迫诱导的ABA合成;敲除*AtSUC9*基因还抑制了ABA诱导基因的表达,如*ABF2/3/4*、*ABII/3/4*、*RD29A*、*KIN1*、*KIN2*等。

蔗糖和ABA参与种子或果实的成熟过程。Jia等(2017)发现葡萄(*Vitis vinifera*)成熟的过程中,蔗糖通过ABA依赖和不依赖两种途径进行调节,其中ABA和蔗糖诱导的基因,如软化相关基因(*PE*、*PG*、*PL*和*CELL*)、花青素相关基因(*DFR*、*CHI*、*F3H*、*GST*、*CHS*和*UFGT*),都被生长素抑制。Huang等(2016)通过转录组研究发现,在玉米籽粒的成熟过程中,蔗糖和ABA通过ZmERE156转录因子共同调控胚乳中淀粉的合成。苹果(*Malus pumila*)果实中的*MdSUT1*基因可能是ABA信号途径中参与光同化物转运调控相关的一个组分。Tu等(2017)发现,在大豆(*Glycine max*)种子的成熟过程中,种子中的蔗糖含量和ABA含量呈反比,并与钾肥的施用密切相关。

3.2 蔗糖与生长素

植物中蔗糖含量的变化还往往和生长素密切相关,但从已有研究结果来看,提高蔗糖含量似乎增加了IAA的合成和转运。根尖是合成IAA的主要器官之一,但铬抑制拟南芥的根生长。在含有铬的培养基中添加蔗糖,改变了铬毒害下拟南芥根系中IAA的分布情况,使根尖分生组织恢复分裂功能,减轻了铬毒害(Hernández-Madrigal等2018)。给离体月季(*Rosa hybrida*)顶芽饲喂蔗糖,上调了早期生长素合成基因(*RhTAR1*和*RhYUC1*)和生长素转运基因(*RhPIN1*),下调了独脚金内酯转导途径的*RhMAX2*基因和抑制分支形成的*RhBRC1*基因,表明蔗糖参与生长素相关的顶芽中分枝形成的过程。Goren等(2017)通过RNAi抑制了番茄中的蔗糖合酶基因*SS1*、*SS3*和*SS4*,发现对蔗糖和其他可溶性糖的含量没有明显影响,却显著提高了顶芽和叶片中的生长素转运基因*PIN1*的表达水平,说明SS还可能影响生长素的转运。Wang等(2018)通过转录组技术分析蔗糖和甘露糖处理过的蓖麻(*Ricinus communis*)种子,发现除代谢途径外,蔗糖处理还特异性地影响生长素、油菜素内酯、细胞分裂素等激素信号途径,认为蔗糖信号途径可能通过生长

素等多重激素信号途径影响蓖麻种子发育。

3.3 蔗糖与乙烯

蔗糖对植物中乙烯的含量或信号途径存在负调控。切花衰老的过程中会释放大量的乙烯,而在花瓶中添加蔗糖是延缓切花衰老的常用方法。对康乃馨(*Dianthus caryophyllus*)的切花施用蔗糖后,花瓣中乙烯合成途径的关键酶1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase, ACC合酶, ACCS)活性增加的时间延迟,降解乙烯的ACC氧化酶(ACC oxidase)活性被抑制,从而推迟乙烯的大量生成(Pun等2016)。在暗条件下,蔗糖通过一个F-box蛋白ZEITLUPE来影响一个乙烯信号的负调控子CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE1 (CTR1),实现GIGANTEA (GI)蛋白的稳定,从而维持正常的时钟周期(Haydon等2017)。证明蔗糖在控制时钟振荡器的过程中抑制了乙烯信号途径。

乙烯也影响植物中蔗糖的含量或代谢途径。对甘蔗(*Saccharum officinarum*)喷施乙烯利32 d后,显著提高了上段和中段茎中的蔗糖含量;喷施乙烯信号抑制剂氨氧乙基乙烯基甘氨酸(aminoethoxyvinylglycine, AVG) 32 d后,显著降低了中段茎中的蔗糖含量(Cunha等2017)。SS在植物中主要负责蔗糖的分解。在木薯(*Manihot esculenta*)中发现,响应乙烯的MeERF72转录因子抑制*MeSSI*基因的表达,但并未检测是否引起蔗糖含量的变化。因此,乙烯对蔗糖含量或代谢的调控还有待进一步的分组织研究。

3.4 蔗糖和细胞分裂素

细胞分裂素调节蔗糖的代谢。Wang等(2016)等发现,与普通小麦相比,小麦常绿(stay-green)突变体*tasg1*在发育的后期显著延迟衰老,种子中的细胞分裂素显著高于对照,旗叶中蔗糖含量,SPS、SS和细胞壁转化酶活性也显著高于对照。添加细胞分裂素抑制剂洛伐他汀(lovastatin)后,蔗糖含量和转化酶活性明显降低,并伴随早衰的表型,认为细胞分裂素影响了转化酶活性和蔗糖代谢,进而影响植物衰老。蔗糖也影响细胞分裂素含量,用蔗糖处理离体月季芽后,芽的长度随蔗糖处理浓度的增加而增加,且茎中包括异戊烯基腺苷单磷酸和玉米素核苷单磷酸在内的多种细胞分裂素的含量升高。

4 蔗糖与寄生或共生生物

寄生生物和共生生物往往对植物造成生物胁迫。大多数根寄生植物不含叶绿素,无法进行光合作用,其所需碳源主要依赖从宿主植物中掠夺,蔗糖是其掠夺的主要碳源形式。Péron等(2017)通过羧基荧光素示踪法研究肉苁蓉(*Phelipanche ramosa*)从宿主摄取蔗糖的分子机制,发现宿主叶片的蔗糖通过SUT分配到寄生植物的各个营养器官中。

和植物形成共生关系的细菌或真菌很多。已有研究证明,和植物形成共生关系的丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza)侵染植物,影响根中SUT基因的表达水平。在苜蓿中发现,丛枝菌根真菌提供给植物的磷越多,植物提供给它的蔗糖就越多;反过来,当植物供给的蔗糖增加时,根上的共生真菌就越多。在土豆中过表达SUT1基因,提高了菌根化的比例。降低番茄中SISUT2的表达虽然也提高了菌根化比例,但却部分削弱了这种良性的互作。推测这可能和研究的SUT基因不同以及物种不同有关。SWEET蛋白也与植物和丛枝菌根真菌的共生有关。土豆中发现的35个StSWEET,其中22个响应丛枝菌根真菌的共生调控,质膜上的StSWEET7a、StSWEET12a和液泡膜上的StSWEET2c特异性地定位在被真菌侵染的植物细胞上。从而证明SWEET蛋白的蔗糖卸载功能在这种共生关系中起到重要作用(Manck-Götzenberger和Requena 2016)。

5 蔗糖与非生物胁迫

外界环境的改变影响植物中蔗糖的合成、降解和转运,并在不同组织中造成蔗糖含量的波动。300 mmol·L⁻¹的NaCl处理芹菜30 d,植株所有组织中的SUT表达水平下降,在根中尤其显著。与正常培养相比,低温或盐处理4 d,都导致藜麦(*Chenopodium quinoa*)子叶中的蔗糖含量显著升高,SPS活性也显著提高。过表达MdSUT2.2增强了苹果抗盐胁迫的能力,并提高了叶片中的蔗糖含量;在盐胁迫下,MdSUT2.2还被MdCIPK13在Ser²⁵⁴位点磷酸化,并增强了糖转运和苹果抗盐能力(Ma等2018)。Nemati等(2018)发现,干旱胁迫下,抗旱的小

麦品种中积累更多的蔗糖,而且转化酶活性,SS、SPS的表达水平都显著高于干旱敏感型小麦。通过RNAi抑制杨树液泡膜上的蔗糖外向转运体PtaSUT4,导致转基因苗的地上部组织中蔗糖和己糖含量升高;在转基因苗的根中,有关ABA合成的基因高表达,同时还启动了乙烯和JA信号途径(Xue等2016)。黄瑞华等(2017)发现蔗糖能够诱导拟南芥中茉莉酸受体COI1基因表达。推测在地上部,蔗糖含量和植物对非生物胁迫的抗性之间大多存在正相关性,但地下部分的相关研究还有待进一步丰富。

6 蔗糖与营养元素吸收

缺乏微量元素影响植物中的蔗糖含量,但在地上部和地下部存在差异。在水稻中,缺铁增加了叶中的蔗糖含量,降低了根中的蔗糖含量,还抑制了叶中OsSUT1、OsSUT2、OsSUT3、OsSUT4和OsSUT5的表达水平;外源蔗糖处理则抑制了根中的铁缺乏响应,并逆转了铁缺乏诱导的OsYSL15、OsNAS1和OsNAS2表达水平的升高(Chen等2018)。缺镁增加了菜豆(*Phaseolus vulgaris*)叶中的蔗糖含量,降低了根中的蔗糖含量,且蔗糖从源叶的输出量仅为对照水平的10%~20%。缺镁在*Sulla carnosa*中也抑制了蔗糖从源叶向根的输送,并导致根中细胞壁型的转化酶活性升高(Farhat等2016)。

大量元素的缺乏也影响植物中的蔗糖含量。缺氮处理萝卜(*Raphanus sativus*)幼苗后,下胚轴的蔗糖含量显著增加,并伴随花青素的大量积累;添加糖合成抑制剂二氯苯基二甲脲[3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea, DCMU]后,缺氮导致的花青素积累消失;蔗糖处理则增强花青素合成酶的基因表达,降低硝酸还原酶活性,证明缺氮可能通过蔗糖调控花青素的合成(Su等2016)。缺钾处理菜豆后,也抑制了蔗糖从源叶向根的输送。缺磷处理后,大豆根中的蔗糖含量增加,但拟南芥根中的蔗糖含量没有明显变化。

由此可见,对大多数植物来说,根对大量或微量元素的缺乏更为敏感,地上部对缺乏大量或微量元素的响应则可能是通过蔗糖信号输送到地下部分,进而控制根的生长。

7 蔗糖与发育调控

蔗糖还影响植物的发育过程。在组织培养土豆的过程中发现, 培养基中不含蔗糖, 无法完成块茎的分化; 在含有80 g·L⁻¹蔗糖的培养基上至少需要8 d才能出现分化, 提高或降低培养基中蔗糖的浓度都延迟块茎出现的时间(Hossain等2017)。MADS转录因子大多和开花调控有关, 但在大豆中发现的GmNMHC5, 属于MADS转录因子*AGL17*亚家族; 其在根中的表达受蔗糖影响上调, 并促进侧根和根瘤发育。对离体月季芽的研究发现, 蔗糖通过改变生长素信号途径促进顶芽分枝。

开花是植物从营养生长到生殖生长转换的重要现象, 在这一转换期间, 蔗糖含量往往出现短期的增加(Cho等2018)。对野菊花(*Chrysanthemum indicum*)的叶子在短日照下进行蔗糖处理, 能上调顶芽中的*FT*基因表达, 并促进开花(Sun等2017)。对一些开花控制基因(例如*FCA*、*FPA*、*FVC*、*CONSTANS*和*GIGANTEA*)的突变体进行蔗糖处理, 同样促进开花。因此认为, 蔗糖可能通过促进*FT*基因的表达而诱导开花。但更多有关蔗糖调控发育的分子机理还有待发现。

8 蔗糖有关的转录因子

有关蔗糖影响植物生长的分子机理还不清楚。

目前已发现多种转录因子响应蔗糖, 包括*MADS*、*AP2*、*bZIP*、*WOX*等多个家族的不同成员。调控方式也存在很大差异(表1): 大多数转录因子在转录水平受蔗糖调控, 如GmNMHC5和ZmEREB156(Huang等2016); 但也有少数转录因子是在翻译水平受蔗糖调控, 如AtbZIP11, 在其转录本的上游存在一个蔗糖控制的上游开放阅读框(sucrose-controlled upstream open reading frame, SC-uORF), SC-uORF受蔗糖抑制, 被称为蔗糖诱导的翻译抑制(sucrose-induced repression of translation, SIRT)。这种机制还在其他几个bZIP转录因子(AtbZIP1、2、44、53)中也有报道, 原因在于AtbZIP11的SC-uORF的C-末端翻译出的10个氨基酸(29-SFSVxFLxxLYYV-41)对核糖体的组装非常重要, 可以作为细胞内蔗糖浓度的传感器(sensor) (Yamashita等2017)。还有一些转录因子参与调控蔗糖的合成或转运(表2), 并可能由此影响植物的生长发育, 如水稻中的OsDOF11(Wu等2018)和苹果中的MdAREB2 (Ma等2017), 都调控蔗糖转运蛋白的表达等。但蔗糖代谢网络调控还有更多的分子机制有待研究和发现。

9 结语和展望

作为植物中广泛存在的碳源, 蔗糖代谢以及蔗糖影响植物生长发育方面的相关研究比比皆

表1 部分受蔗糖调控的转录因子
Table 1 Some transcription factors regulated by sucrose

名称	类别	受蔗糖调节	功能	参考文献
ZmEREB156	AP2/EREBP	上调	淀粉代谢	Huang等(2016)
WOX7	WOX	上调	抑制侧根发育	Kong等(2016)
ABA-stress-ripening (ASR) proteins	碱性小分子蛋白	上调	果实成熟	Jia等(2016)
RsMYB1	MYB	上调	花青素合成	Ai等(2016)
ANAC032	NAC	上调	抑制花青素合成	Mahmood等(2016)
TSF1~4	MYB	上调	糖蛋白基因表达	Choi等(2017)

表2 部分调控蔗糖代谢或转运的转录因子
Table 2 Some transcription factors involved in sucrose transportation or metabolism

名称	类别	功能	参考文献
OsDOF11	DOF	结合SUT1、SWEET11、SWEET14的启动子	Wu等(2018)
MeERF72	AP2/ERF	负调控SS1	Liu等(2018)
MdAREB2	AREB	结合SUT和淀粉酶的启动子, 促表达	Ma等(2017)

是。但作为响应外界环境刺激的信号分子,蔗糖在不同组织中的信号传递途径究竟如何,包括蔗糖的受体和信号传感器、下游激酶和转录因子等,仍不清楚。虽然发现蔗糖信号和IAA、ABA、乙烯和细胞分裂素等激素信号途径有交叉,但最初传递蔗糖波动的信号分子究竟有哪些,而后经由哪些中间分子与上述激素信号途径互作,还有待进一步的研究。当然,库组织中感受到的蔗糖含量波动,可能很快会被转化酶或SS分解为葡萄糖或果糖信号,并经由葡萄糖的信号传感器己糖激酶,或果糖的信号传感器果糖-1,6-二磷酸酶向下传递信号。这也造成了蔗糖信号传感器的鉴定难度。相信随着科研工作的深入和技术的发展,确切的蔗糖信号传递途径会逐渐浮出水面,从而为植物生长发育的调控提供新的理论指导。

参考文献(References)

- Ai TN, Naing AH, Arun M, et al (2016). Sucrose-induced anthocyanin accumulation in vegetative tissue of *Petunia* plants requires anthocyanin regulatory transcription factors. *Plant Sci*, 252: 144–150
- Chen PF, Chen L, Jiang ZR, et al (2018). Sucrose is involved in the regulation of iron deficiency responses in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Rep*, 37: 789–798
- Cho LH, Pasriga R, Yoon J, et al (2018). Roles of sugars in controlling flowering time. *J Plant Biol*, 61: 121–130
- Choi HI, Baek SY, Kim SY (2017). MYB class transcription factors bind to the tuber-specific and sucrose-response element of a class-I patatin promoter. *Plant Biotechnol Rep*, 11: 239–245
- Cunha CP, Roberto GG, Vicentini R, et al (2017). Ethylene-induced transcriptional and hormonal responses at the onset of sugarcane ripening. *Sci Rep*, 7: 43364
- Durand M, Mainson D, Porcheron B, et al (2018). Carbon source–sink relationship in *Arabidopsis thaliana*: the role of sucrose transporters. *Planta*, 247: 587–611
- Durand M, Porcheron B, Hennion N, et al (2016). Water deficit enhances C export to the roots in *Arabidopsis thaliana* plants with contribution of sucrose transporters in both shoot and roots. *Plant Physiol*, 170: 1460–1479
- Farhat N, Smaoui A, Maurousset L, et al (2016). *Sulla carnosa* modulates root invertase activity in response to the inhibition of long-distance sucrose transport under magnesium deficiency. *Plant Biol*, 18: 1031–1037
- Goren S, Lugassi N, Stein O, et al (2017). Suppression of sucrose synthase affects auxin signaling and leaf morphology in tomato. *PLoS ONE*, 12: e0182334
- Han CS, Kim S, Lee SE, et al (2018). Cross-talk between ABA and sugar signaling is mediated by the ACGT core and CE1 element reciprocally in *OsTIP3;1* promoter. *J Plant Physiol*, 224: 103–111
- Hashida Y, Hirose T, Okamura M, et al (2016). A reduction of sucrose phosphate synthase (SPS) activity affects sucrose/starch ratio in leaves but does not inhibit normal plant growth in rice. *Plant Sci*, 253: 40–49
- Haydon MJ, Mielczarek O, Frank A, et al (2017). Sucrose and ethylene signaling interact to modulate the circadian clock. *Plant Physiol*, 175: 947–958
- Hernández-Madrigal F, Ortiz-Castro R, Ruiz-Herrera LF, et al (2018). Sucrose protects *Arabidopsis* roots from chromium toxicity influencing the auxin–plethora signaling pathway and improving meristematic cell activity. *J Plant Growth Regul*, 37: 530–538
- Hossain S, Hossain M, Hossain T, et al (2017). Varietal performance of potato on induction and development of microtuber in response to sucrose. *Ann Agr Sci*, 62: 75–81
- Huang H, Xie S, Xiao Q, et al (2016). Sucrose and ABA regulate starch biosynthesis in maize through a novel transcription factor, *ZmEREB156*. *Sci Rep*, 6: 27590
- Huang RH, Gu JN, Zhang SC, et al (2017). Study on *Arabidopsis thaliana* *COII* gene regulates plant response to sucrose. *Plant Physiol J*, 53 (4): 668–676 (in Chinese with English abstract) [黄瑞华, 古杰娜, 张盛春(2017). 拟南芥 *COII* 基因调控蔗糖响应的研究. *植物生理学报*, 53 (4): 668–676]
- Jia H, Xie Z, Wang C, et al (2017). Absciscic acid, sucrose, and auxin coordinately regulate berry ripening process of the Fujiminori grape. *Funct Integr Genomics*, 17: 441–457
- Kong D, Hao Y, Cui H (2016). The WUSCHEL related homeobox protein WOX7 regulates the sugar response of lateral root development in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 9: 261–270
- Kryvoruchko IS, Sinharoy S, Torres-Jerez I, et al (2016). MtSWEET11, a nodule-specific sucrose transporter of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*, 171: 554–565
- Li D, Mou W, Wang Y, et al (2016). Exogenous sucrose treatment accelerates postharvest tomato fruit ripening through the influence on its metabolism and enhancing ethylene biosynthesis and signaling. *Acta Physiol Plant*, 38: 225
- Liu C, Chen X, Ma PA, et al (2018). Ethylene responsive factor MeERF72 negatively regulates *Sucrose synthase 1* gene in cassava. *Int J Mol Sci*, 19: 1281
- Liu YH, Offler CE, Ruan YL (2016). Cell wall invertase promotes fruit set under heat stress by suppressing ROS-independent cell death. *Plant Physiol*, 172: 163–180
- Ma QJ, Sun MH, Kang H, et al (2019). A CIPK protein kinase

- targets sucrose transporter MdsUT2.2 at Ser²⁵⁴ for phosphorylation to enhance salt tolerance. *Plant Cell Environ*, 42: 918–930
- Mahmood K, Xu Z, El-Kereamy A, et al (2016). The *Arabidopsis* transcription factor ANAC032 represses anthocyanin biosynthesis in response to high sucrose and oxidative and abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 7: 1548
- Manck-Götzenberger J, Requena N (2016). *Arbuscular mycorrhiza* symbiosis induces a major transcriptional reprogramming of the potato SWEET sugar transporter family. *Front Plant Sci*, 7: 487
- Nemati F, Ghanati F, Gavligi HA, et al (2018). Comparison of sucrose metabolism in wheat seedlings during drought stress and subsequent recovery. *Biol Plant*, 62: 595–599
- Péron T, Candat A, Montiel G, et al (2017). New insights into phloem unloading and expression of sucrose transporters in vegetative sinks of the parasitic plant *Phelipanche ramosa* L. (Pomel). *Front Plant Sci*, 7: 2048
- Pun UK, Yamada T, Azuma M, et al (2016). Effect of sucrose on sensitivity to ethylene and enzyme activities and gene expression involved in ethylene biosynthesis in cut carnations. *Postharvest Biol Technol*, 121: 151–158
- Solis-Guzmán MG, Argüello-Astorga G, López-Bucio J, et al (2017). *Arabidopsis thaliana* sucrose phosphate synthase (*sps*) genes are expressed differentially in organs and tissues, and their transcription is regulated by osmotic stress. *Gene Expr Patterns*, 25: 92–101
- Su N, Wu Q, Cui J (2016). Increased sucrose in the hypocotyls of radish sprouts contributes to nitrogen deficiency-induced anthocyanin accumulation. *Front Plant Sci*, 7: 1976
- Su X, Xu J, Rhodes D, et al (2016). Identification and quantification of anthocyanins in transgenic purple tomato. *Food Chem*, 202: 184–188
- Sun J, Wang H, Ren L, et al (2017). *CmFTL2* is involved in the photoperiod- and sucrose-mediated control of flowering time in chrysanthemum. *Hortic Res*, 4: 17001
- Tu B, Liu C, Tian B, et al (2017). Reduced abscisic acid content is responsible for enhanced sucrose accumulation by potassium nutrition in vegetable soybean seeds. *J Plant Res*, 130: 551–558
- Wang B, Zhang Y, Haque ME, et al (2018). Transcriptomic analyses reveal complex and interconnected sucrose signaling cascades in developing seeds of castor bean. *J Plant Physiol*, 221: 1–10
- Wang W, Hao Q, Tian F, et al (2016). Cytokinin-regulated sucrose metabolism in stay-green wheat phenotype. *PLoS ONE*, 11: e0161351
- Wu Y, Lee SK, Yoo Y, et al (2018). Rice transcription factor OsDOF11 modulates sugar transport by promoting expression of *Sucrose Transporter* and *SWEET* genes. *Mol Plant*, 11: 833–845
- Xue LJ, Frost CJ, Tsai CJ, et al (2016). Drought response transcriptomes are altered in poplar with reduced tonoplast sucrose transporter expression. *Sci Rep*, 6: 33655
- Yamashita Y, Takamatsu S, Glasbrenner M, et al (2017). Sucrose sensing through nascent peptide-mediated ribosome stalling at the stop codon of *Arabidopsis bZIP11* uORF2. *FEBS Lett*, 591: 1266–1277
- Zhang YB, Xue R, Wang YJ, et al (2017). Recent advances on the functions of sucrose in stomatal movement regulation. *Plant Physiol J*, 53 (6): 925–932 (in Chinese with English abstract) [张玉斌, 薛仁, 王依杰等(2017). 蔗糖在气孔运动调节中的功能研究进展. *植物生理学报*, 53 (6): 925–932]

The regulatory role of sucrose as a signal in plant growth and development

SHI Yong-Chun, WANG Xu, WANG Xiao-Ran, JIN Wei-Huan, TIAN Yuan, YU Hai-Dong*

Life Science College, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

Abstract: Sucrose is a main form of plant photosynthetic product and sugar transport. Environmental changes affect the biosynthesis in source leaves and transport of sucrose from source to sink, which further leads to the variation of sucrose contents in the two tissues. It acts as a signal molecule by regulating the plant hormones or other signal pathways that finally regulate plant growth and development. Here, we summarize research progresses about sucrose signaling and regulatory mechanisms, especially the crosstalk of sucrose and plant hormone signaling transductions that highlights sucrose functions as a long-distance signal to trigger whole-plant response by sensing environmental cues. Understanding the network of sucrose signaling might provide new insights to plant response mechanism to environment.

Key words: sucrose; signal transduction; regulation; plant growth and development

Received 2019-04-22 Accepted 2019-08-27

*Corresponding author (hdyu001@126.com).