

‘长富2号’苹果短枝幼果摘除对芽叶可溶性糖积累和成花相关基因表达的影响

杜利莎, 齐思言, 马娟娟, 邢利博, 樊 胜, 李有梅, 张 东, 赵彩平, 韩明玉*

(西北农林科技大学园艺学院, 陕西杨凌 712100)

摘 要: 以‘长富2号’苹果为材料, 在盛花期后 31 d 进行短枝摘果处理, 研究处理后短枝顶芽生长状态、成花率以及短枝芽叶可溶性糖(蔗糖、果糖、葡萄糖及山梨醇)的动态变化, 并利用实时荧光定量 PCR 检测顶芽糖代谢相关基因(*MdSPS6*、*MdSUSY1*、*MdHKK1*、*MdSUT1*)、*MdTPS* 基因和成花相关基因(*MdFT*、*MdFD*、*MdCO*、*MdSOC1*、*MdLFY*、*MdAPI*)的表达模式。结果表明: 摘果处理后, 短枝顶芽长度、宽度及鲜样质量有一定的增加, 次年成花率显著高于对照; 短枝顶芽中蔗糖、果糖、山梨醇变化较为明显, 在生理分化后期都显著高于对照, 而葡萄糖含量变化较小; 短枝叶片中, 4 种可溶性糖含量第 1 个高峰由盛花期后 60 d 提前至 40 d; 顶芽糖代谢相关基因及 3 个 *MdTPS* 基因(*MdTPS1-1* ~ *MdTPS1-3*)都响应摘果处理; *MdFT*、*MdFD*、*MdCO*、*MdSOC1* 和 *MdLFY* 等的表达在盛花期后 40 d 均有显著的上调, 其中 *MdLFY* 的变化最为明显, 而 *MdAPI* 在整个生理分化期与对照无显著差异。

关键词: 苹果; 摘果; 成花; 可溶性糖; 基因表达

中图分类号: S 661.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2017) 04-0622-11

Effects of De-fruit Treatment on Soluble Sugar Accumulation and Expression of Flowering-related Genes in Terminal Spur Buds and Leaves of ‘Fuji’ Apple

DU Lisha, QI Siyan, MA Juanjuan, XING Libo, FAN Sheng, LI Youmei, ZHANG Dong, ZHAO Caiping, and HAN Mingyu*

(College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: ‘Fuji’ apple trees were de-fruited at 31 days after full bloom. The bud growth, flowering rate, and endogenous sugar levels in terminal spur buds and bud-adjacent leaves were surveyed. Additionally, genes associated with sugar metabolism (e.g., *MdSPS6*, *MdSUSY1*, *MdHKK1* and *MdSUT1*) and flowering (e.g., *MdFT*, *MdFD*, *MdCO*, *MdSOC1*, *MdLFY* and *MdAPI*) as well as three *MdTPS* genes in apple terminal spur buds were studied by quantitative real-time PCR. The results revealed that

收稿日期: 2016-10-14; **修回日期:** 2017-04-05

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2013BAD20B03); 国家星火计划项目(2014GA850002); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-28); 国家苹果改良中心杨凌分中心, 陕西省农业科技创新与攻关项目(2015NY114); 陕西省果业发展协同中心和陕西果业发展项目; 国家自然科学基金项目(31672101)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: hanmy@nwsuaf.edu.cn)

de-fruit treatment improved the flowering rate and increased bud size and fresh weight. The content of sucrose, fructose and sorbitol in terminal spur buds had obvious changes, which were significantly higher than in the control during late stage of flower buds physiological differentiation, while the glucose content changed little. In spur leaves, de-fruit treatment advanced the first peak of 4 soluble sugars from 60 to 40 days after full bloom. Genes associated with sugar metabolism and 3 *MdTPS* in terminal buds all responded to de-fruit treatment. Furthermore, the expression of *MdFT*, *MdFD*, *MdCO*, *MdSOC1*, *MdLFY* were significantly up-regulated at 40 days after full bloom. The change of *MdLFY* was the most obvious, while *MdAPI* had no significant difference compared with the control in the whole physiological differentiation period.

Keywords: apple; de-fruit; flowering; soluble sugar; gene expression

‘富士’苹果生产中普遍存在花芽形成难和大小年结果等问题(韩明玉 等, 2008)。花芽分化是一个复杂的形态建成过程, 对开花的数量、质量以及坐果率都有直接影响, 进而影响产量。花芽分化可以分为生理分化期和形态分化期, 受植物体内部因子(营养物质和激素等)和外界环境(如光、温度等)及各组织器官(如叶片、茎、果实等)的共同作用和相互协调(Hanke et al., 2007; Bangerth, 2009)。碳水化合物在这一过程中具有重要作用。顶芽中碳水化合物成分的变化或树体的营养状况与花芽分化紧密相关。越来越多的证据表明, 糖类不仅是能量物质, 而且作为信号分子参与植物的整个生长周期, 包括调控种子萌发、植株生长、成花诱导、植株衰老以及逆境响应等(Gibson, 2005; Xing et al., 2015)。

苹果上已鉴定出一些与成花转变相关的拟南芥的同源基因(Jeong et al., 1999; Sung et al., 1999; Yao et al., 1999; Kotoda et al., 2000; Wada et al., 2002; Esumi et al., 2005; Kotoda & Wada, 2005)。研究表明, *AFL1* (*APPLE FLORICAULA/LFY*) 及 *API* (*APETALA*) 的过量表达会导致植物开花提前(Sung et al., 1999; Kotoda et al., 2000; Wada et al., 2002)。近年的研究显示, 海藻糖-6-磷酸(T6P)是植物碳水化合物的指示剂, 而海藻糖-6-磷酸合成酶基因(*TPS*)是其合成途径的关键基因。在拟南芥中, *AtTPS1* 通过响应糖信号, 促进 *LFY*、*API* 等开花关键基因的表达来诱导拟南芥成花(Wahl et al., 2013)。

许多果树中果实负载量会抑制成花, 这种抑制作用受许多因子的影响, 如环境条件、品种、果实数量及收获时间等(Martínez-Fuentes et al., 2010)。果实负载量过大会导致多数多年生果树次年成花数减少, 负载量较小会增加次年的成花数(Monselise & Goldschmidt, 1982; Samach & Smith, 2013)。在苹果树中, 果实生长和花芽形成有着竞争关系(Fulford, 1966; Foster et al., 2003), 在大小年现象严重的品种中, 短枝成花率被果实严重抑制(McLaughlin & Greene, 1991)。李天红等(1995)的研究表明, 盛花后 14~34 d 摘除幼果, 可以极显著增加‘红富士’苹果短枝花芽形成率, 而且摘除时间越早效果越明显。研究表明果实的存在会影响苹果成花, 但其中的生理与分子机制并不十分清楚。

本研究中通过在‘长富 2 号’苹果花芽生理分化期进行摘果处理, 研究其对成花及可溶性糖积累, 以及 *MdTPS* 和成花基因表达量的影响, 以期揭示摘果影响苹果花芽孕育的生理与分子机制, 为改善富士苹果成花人工调控技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料、处理与采样

试验于 2015 年 5—6 月在陕西省杨凌现代农业创新园国家苹果产业技术体系试验示范果园 (108°04' E, 34°16' N) 进行, 园区属暖温带半湿润季风气候区。试验园土壤为黑垆土, 光照充足, 管理水平良好。

供试苹果材料为 7 年生长富 2 号/M26/八棱海棠, 栽植株行距为 1.5 m × 3.5 m, 密度为 1 905 株 · hm⁻², 采用改良高纺锤形树形, 树势中庸, 树体差异小。

选取生长势和负载量较为一致的植株 60 株, 随机分为 6 个区组, 3 个作为处理, 另外 3 个为对照。每个区组 10 株树, 1 个小区作为 1 个重复。于盛花后 13 d 各标记 100 个短枝顶芽用于次年盛花期 (2016 年 4 月 7 日) 统计成花率。

处理: 于生理分化初期 (盛花期后 31 d, 2015 年 5 月 11 日) 采用人工摘果方式, 将每株树短枝上 (< 5 cm) 的幼果全部摘除, 对照: 不做处理。

分别于盛花期后 30、40、50、60、70 和 80 d, 随机采取当年生短枝顶芽及其邻近莲座叶片, 用锡纸包裹并标记, 迅速保存在液氮中带回实验室, - 80 °C 保存, 用于顶芽内源可溶性糖含量的测定和相关基因的表达分析。

1.2 生理指标与基因序列和定量表达分析

每次采样后, 随机选取 30 个短枝顶芽, 用于鲜样质量及大小的测定。可溶性糖的测定参考邢利博等 (2013) 的方法。

利用实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 技术分析蔗糖磷酸合成酶基因 (*MdSPS6*)、蔗糖合成酶基因 (*MdSUSY1*)、己糖激酶基因 (*MdHXK1*)、蔗糖运输基因 (*MdSUT1*) 等糖代谢相关基因和海藻糖 - 6 - 磷酸合成酶基因 (*MdTPS*) 糖信号相关基因及成花相关基因 (*MdFT*、*MdFD*、*MdCO*、*MdLFY*、*MdSOC1*、*MdAPI*) 的表达情况。

从拟南芥基因组数据库 (<https://www.arabidopsis.org/>) 下载 AtTPS1 蛋白序列, 通过 NCBI BLAST program (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>) 和苹果基因组数据库 (https://www.rosaceae.org/species/malus/malus_x_domestica/genome_v1.0) 注释信息下载与其最为相近的 3 个苹果 *MdTPS* 序列 (MDP0000139096、MDP0000227381 和 MDP0000267875), 分别命名为 *MdTPS1-1*、*MdTPS1-2* 和 *MdTPS1-3*。

不同发育时期 (花后 30 ~ 80 d) 短枝顶芽总 RNA 的提取采用 CTAB 方法, 略有改动 (Xing et al., 2014)。用 DNase I 去除样品总 RNA 中的 DNA 污染。按照 TaKaRa Prime ScriptTM RT Reagent Kit 所提供步骤合成 cDNA 第一链。用 Primer 6.0 软件设计特异性引物 (表 1)。qRT-PCR 反应按照 TaKaRa SYBR[®] Prime EX TaqTM II 的试剂盒说明书进行。反应体系 (20 μL) 为: 2 μL 已稀释的 cDNA 样品, 1 μL 前引物, 1 μL 后引物, 10 μL 2× SYBR Premix Ex Taq II (TaKaRa Bio), 6 μL ddH₂O。在 Bio-RAD IQ5 荧光定量 PCR 仪上完成反应, 条件为: 95 °C 预变性 3 min; 94 °C 15 s, 60 °C 20 s, 72 °C 20 s, 40 个循环。以苹果 *Actin* (序列号 GQ339778) 作为内参, 用 2^{-ΔΔCT} 法计算目的基因的相对表达量 (Livak & Schmittgen, 2001)。设置 3 次重复。

表 1 表达分析基因的引物序列
Table 1 Sequence of primers used for expression analysis

基因 Gene	基因编号 Gene ID	前引物序列 (5' – 3') Forward primer	后引物序列 (5' – 3') Reverse primer
<i>MdTPS1-1</i>	MDP0000139096	GCTCGGTATCTACTTCAGTCCTCG	ATCTCTGAACCGGAAGATGAAACGC
<i>MdTPS1-2</i>	MDP0000227381	GCTGTTAGGAAGGGAGAGGACTCAT	CCAACCAATCCACCTGGCATCG
<i>MdTPS1-3</i>	MDP0000267875	CGGACCACATCCCACCAAATCG	CTTCTCTTAAGTCAACTCAGGCTCA
<i>MdSUSY1</i>	MDP0000250070	CTCAAGCGTGTTAAGCAACAG	CTGAATGGAACACGAAGAATATC
<i>MdSPS6</i>	MDP0000288684	AGGTTCTGTTGAGTATGGCAGTGAG	GTGCTTCAAGTGCCGCTGAGA
<i>MdSUT1</i>	MDP0000275743	TGTTCCGTATGCTTTGGTTTCTTC	AATAGCTGATCCCAAGGTCCACT
<i>MdHXK1</i>	MDP0000309677	CTGAAAGTGGTCGGGAGCAAAC	TGCACGAGTGGCAACTATGTCG
<i>MdFT</i>	MDP0000132050	GCCAGCGAGGTTTCAACTTCTT	TGCCGCAGTAGTTGCTGGAATA
<i>MdFD</i>	MDP0000169473	AGTGACCAGACCAACCACAACA	ATTGGGTGGTGGGATCAGTGA
<i>MdCO</i>	MDP0000298635	GTTGTTGCTCAACCCGGTGAAA	ATTGTTGTTGCTGCTGCTGGT
<i>MdSOC1</i>	MDP0000144597	GTGCGAAGCCGTGGATGGAG	CAACAGCGCGCACCATTTGGC
<i>MdLFY</i>	MDP0000186703	AAGGAGAGGGGCGAAAATG	GATGGAGAGACGGGGATGAG
<i>MdAPI</i>	MDP0000269921	AAAGGAGAAGGAGAAGGCTGCA	TGTGGAAGCAGGTCAAGGTCAT
<i>MdActin</i>	MDP0000912745	TGACCGAATGAGCAAGGAAATTACT	TACTCAGCTTTGGCAATCCACATC

利用 HemI 1.0 (Deng et al., 2014) 热图处理软件, 将不同处理中各个基因在不同时期的表达进行双向分级聚类。用皮尔森相关系数和平均距离法对数据进行聚合。

采用 Microsoft Excel 2007 软件处理数据与制图, 采用 SPSS 17.0 软件的完全随机 *t* 检验方法进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 摘果处理对富士苹果短枝顶芽生长及成花率的影响

由图 1 可见, 盛花期后 60 ~ 80 d, 摘果处理后短枝顶芽的长度显著大于对照; 盛花期后 70 d 的顶芽宽度明显高于对照。此外, 短枝顶芽的鲜样质量在盛花后 70 d 显著高于对照。

摘果处理后, 成花率 (60.54%) 比对照 (46.03%) 增加 14.51 个百分点。

2.2 摘果处理对富士苹果短枝顶芽及其邻近莲座叶片可溶性糖含量的影响

由图 2 可见, 短枝顶芽蔗糖、果糖和山梨醇含量在生理分化前中期有一个明显的累积过程, 后迅速下降; 葡萄糖在生理分化期前 (30 d) 含量较高, 进入生理分化期后迅速下降, 中期较为平稳, 后期又迅速下降。

摘果后短枝顶芽 4 种可溶性糖含量与对照相比后期都有不同程度的增加。蔗糖在花后 60 d 和 80 d, 果糖在花后 40 ~ 80 d, 山梨醇在花后 70 d 和 80 d 都显著高于对照。而葡萄糖只在花芽生理分化的后期 (70 d) 显著高于对照。

由图 3 可见, 顶芽邻近莲座叶片中蔗糖含量先有一个明显的积累过程, 之后下降, 而葡萄糖、果糖和山梨醇含量的变化趋势则是先下降后上升再下降; 可溶性糖在盛花后 60 d 都有一个高峰出现, 而摘果处理, 蔗糖、葡萄糖、果糖、山梨醇高峰提前至盛花后 40 d, 并且此时含量都显著高于对照。

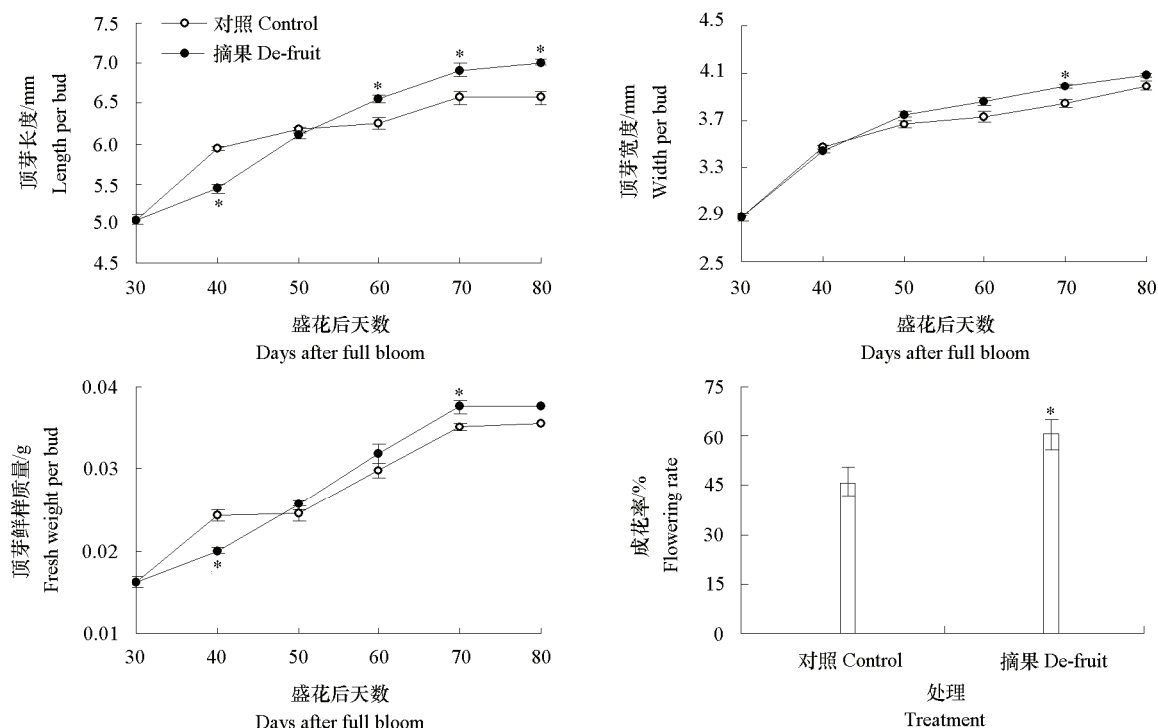


图 1 摘果处理对富士苹果短枝顶芽生长及成花率的影响

* $P < 0.05$. 下同。

Fig. 1 Effects of de-fruit treatment on buds growth and flowering rate

* $P < 0.05$. The same below.

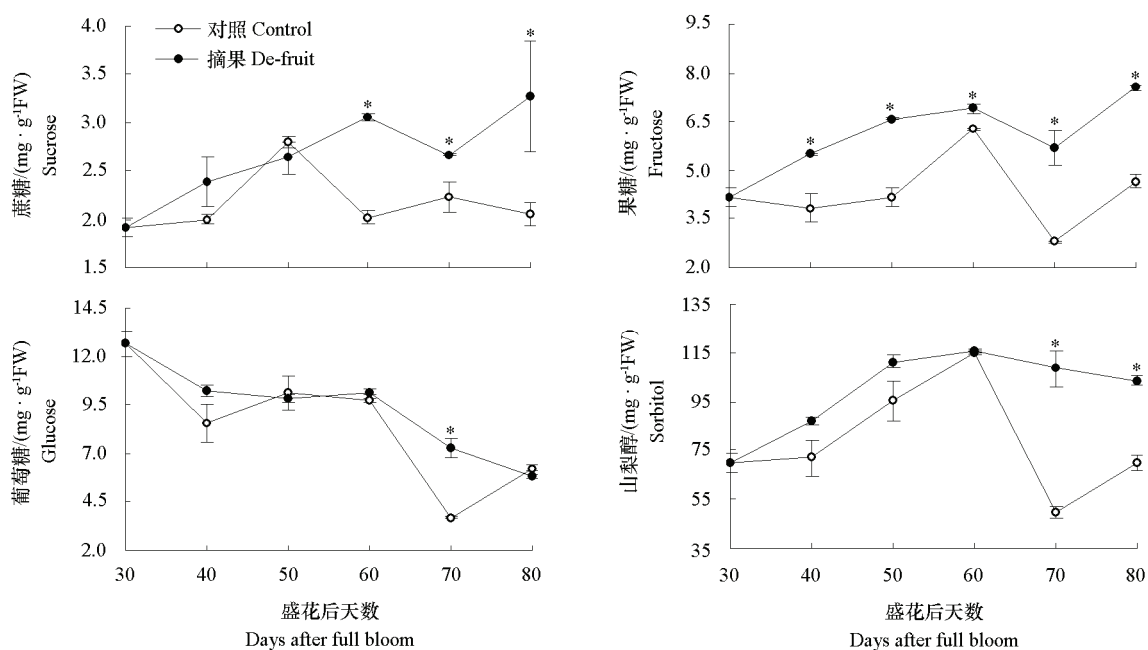


图 2 摘果处理对富士苹果短枝顶芽中可溶性糖含量的影响

Fig. 2 Effects of de-fruit treatment on soluble sugar content in terminal spur buds

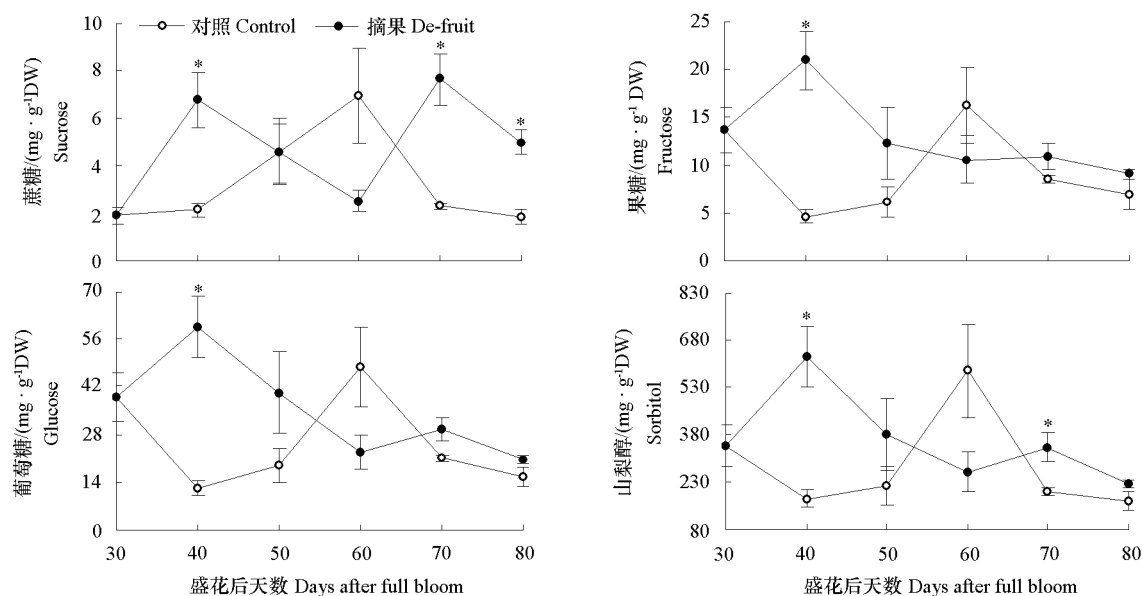


图 3 摘果处理对富士苹果短枝顶芽邻近莲座叶片中可溶性糖含量的影响
Fig. 3 Effects of de-fruit treatment on soluble sugar content in terminal spur bud-adjacent leaves

2.3 摘果处理对富士苹果短枝顶芽糖代谢相关基因表达量的影响

图 4 显示, *MdSPS6* 和 *MdSUSY1* 在盛花后 50 d 表达量最高。摘果处理 *MdSPS6* 在 40 d 和 80 d 显著下调; *MdSUSY1* 在花后 50 d 有显著的下调; *MdH XK1* 在花后 40 d 和 60 d 显著高于对照, 50 d 显著低于对照; *MdSUT1* 在花后 40 d 显著高于对照。

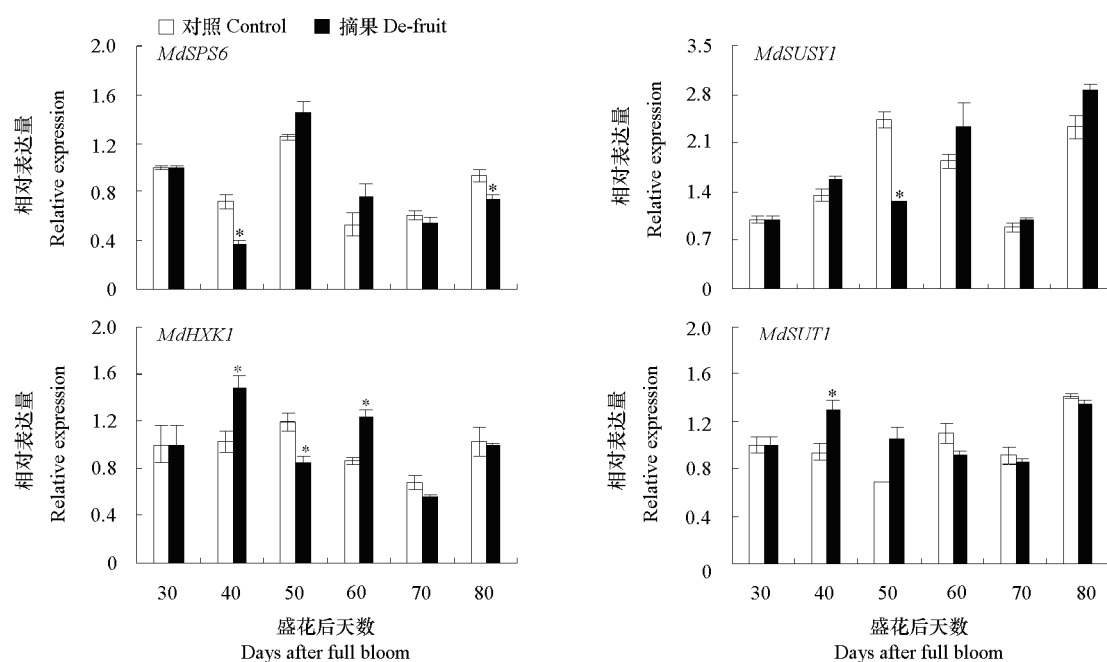


图 4 摘果处理对富士苹果短枝顶芽糖代谢相关基因表达量的影响
Fig. 4 Effects of de-fruit treatment on expression levels of sugar metabolism-associated genes in terminal spur buds

2.4 摘果处理对富士苹果短枝顶芽 *TPS* 基因表达量的影响

图 5 显示, *MdTPS1-1*、*MdTPS1-2* 和 *MdTPS1-3* 都响应摘果处理, 摘果处理后, 其表达都有不同程度的变化。*MdTPS1-1* 在花后 50 d 表达上调, 约为对照的 4 倍; *MdTPS1-2* 在花后 40 d 和 50 d 都上调表达; *MdTPS1-3* 在花后 40 d 上调表达, 但在 80 d 时显著低于对照。

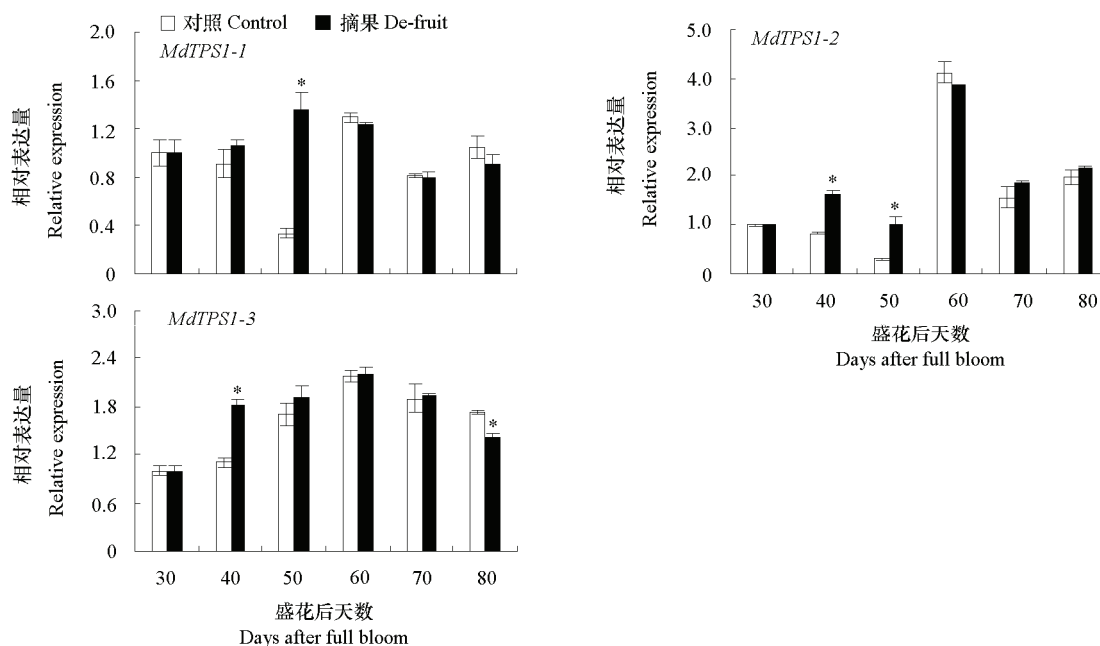


图 5 摘果处理对富士苹果短枝顶芽 3 个 *TPS* 基因表达量的影响

Fig. 5 Effects of de-fruit treatment on expression levels of 3 *MdTPS* genes in terminal spur buds

2.5 摘果处理对富士苹果短枝顶芽成花基因表达量的影响

图 6 显示, 盛花后 30 ~ 80 d *MdFT* 在顶芽内保持相对稳定的表达水平, 摘果处理后, 其表达量在 40 d 有显著的上升, 其他时期无显著差异。

MdFD 和 *MdCO* 在花芽生理分化前期 (30 ~ 40 d) 表达量较低, 中后期 (50 ~ 80 d) 表达量较高, 且摘果后, *MdFD* 表达量在 40 d 显著高于对照, *MdCO* 在 40 d 和 80 d 都显著高于对照。

摘果处理对 *MdLFY* 表达量的影响较为明显, 与对照相比, 其表达量明显上调。

MdSOC1 在花后 50 d 表达水平最高, 摘果处理后, 花后 40 d 表达显著上调, 但花后 80 d 显著下调。

MdAPI 的表达量在盛花后 40 ~ 60 d 上升, 但和对照间并无明显差异。

2.6 基因表达的聚类分析

图 7 显示, 本研究所有基因的表达模式被聚类为两组: 第一组是 3 个 *MdTPS* 基因, *MdAPI*、*MdFD*、*MdLFY*、*MdCO* 等成花整合因子和 *MdSUSY1*, 显示出这 4 个成花整合因子和 3 个 *MdTPS* 基因之间有很强的相关性且对摘果处理有相似的响应模式; 另一组是 *MdSOC1*、*MdFT* 和糖代谢相关基因 *MdSPS6*、*MdHKK1* 及 *MdSUT1*。

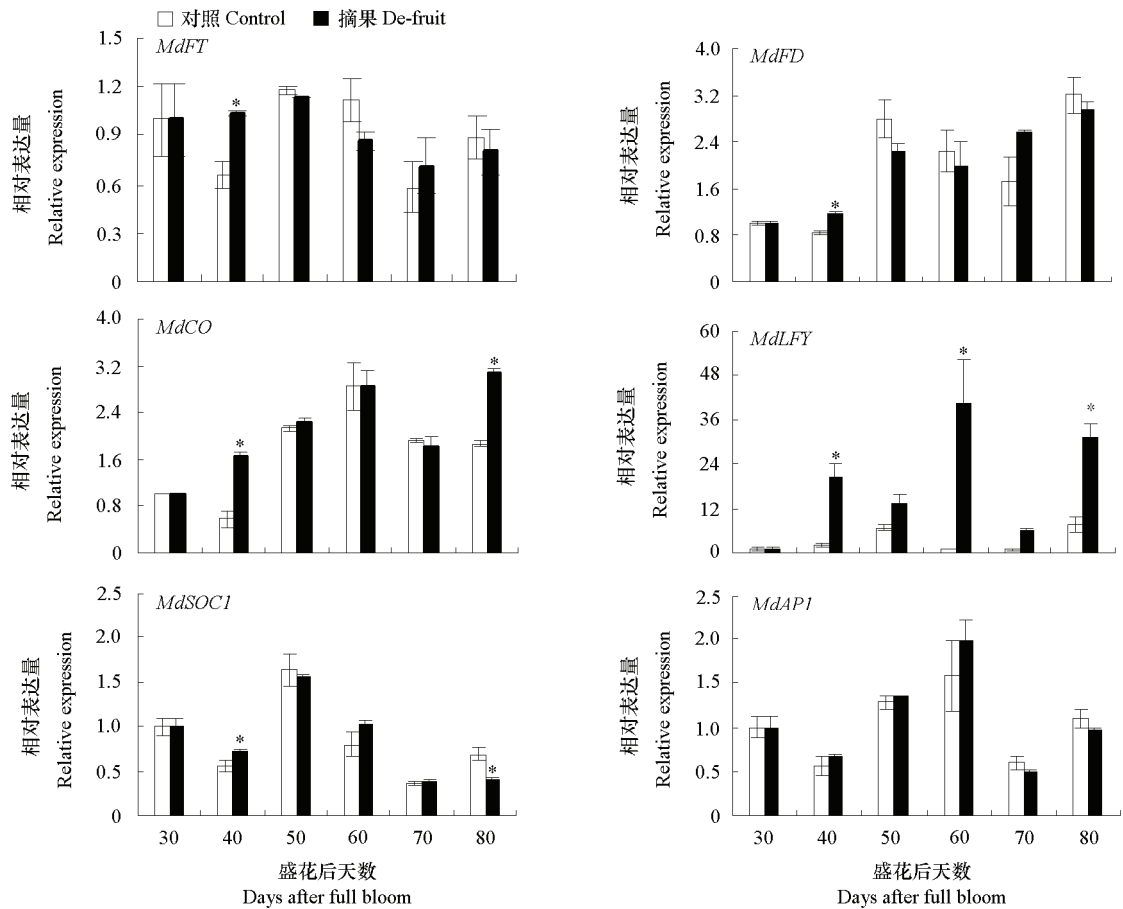


图 6 摘果处理对富士苹果短枝顶芽成花基因表达量的影响
Fig. 6 Effects of de-fruit treatment on expression levels of flowering genes in spur buds

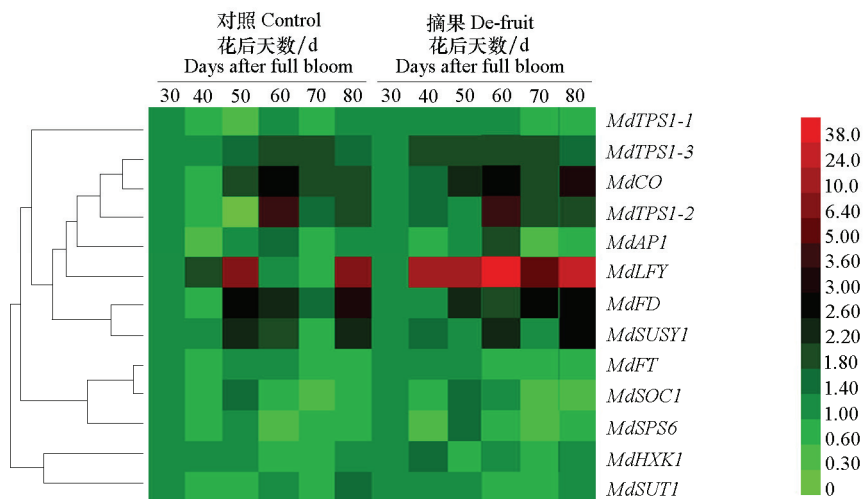


图 7 摘果处理后所有检测基因在 6 个时期相对表达量的分层聚类分析
红色和绿色的方块表示相对于对照 30 d 的高表达和低表达，颜色亮度与相对表达量成比例。
Fig. 7 Hierarchical clustering analysis of the relative expression levels of all detected genes in 6 stages
Red and green boxes indicate higher and lower levels of expression, respectively, relative to control samples at 30 days after full bloom.
The color brightness was found to be directly proportional to the expression ratio.

3 讨论

目前生产上克服富士苹果难成花的措施主要有刻芽、环剥、拉枝等, 这些措施虽然可以一定程度缓解成花问题, 但是对树体有较大伤害。有研究报道, 摘果也可以促进苹果和柑橘花芽的形成 (Foster et al., 2003; Muñoz-Fambuena et al., 2012; Samach & Smith, 2013)。本结果显示, 摘果处理后, ‘长富 2 号’ 苹果短枝的成花率显著提高, 短枝顶芽大小及鲜样质量也有一定程度的增加。

研究表明, 碳水化合物的代谢、运输与积累都与果树花芽分化密切相关, 且高的 C/N 比值有利于果树的成花 (Menzel et al., 1988)。摘果后富士短枝顶芽 4 种可溶性糖含量, 在花芽生理分化的后期 (70 d) 均显著高于对照, 而叶片中蔗糖、葡萄糖、果糖、山梨醇第 1 个高峰由盛花后 60 d 提前到了 40 d。由此可知, 摘果后, 库源强度改变, 减少了对果实 (库器官) 的营养供给, 源叶碳水化合物积累明显, 较多的同化物输送至短枝顶芽, 促进其可溶性糖含量的积累, 进而导致 C/N 比值增加, 与彭丽丽等 (2013) 在桃中研究结果类似。

植物糖代谢是一个复杂的过程, 由一系列酶进行催化反应, 主要涉及蔗糖和己糖代谢 (彭丽丽等, 2013)。SPS 和 SUSY 是蔗糖代谢途径的关键酶基因, Baxter 等 (2003) 将玉米的 SPS 基因转到烟草中, 发现烟草提前开花, 且开花数比野生型多。本试验中, 摘果后短枝顶芽内 *MdSPS6* 表达量在花后 40 d 和 80 d 显著低于对照, *MdSUSY1* 在花后 50 d 有显著的下调。SUT 参与糖的韧皮部装载, *MdSUT1* 在花后 40 d 显著上调, 说明摘果可以促进蔗糖的转运, 影响植物糖分分配。己糖激酶 (hexokinase, HK) 在植物果糖信号转导中起关键作用, 摘果处理后, *MdHXK1* 在花后 40 d 显著高于对照, 这与花后 40 d 果糖含量显著高于对照一致。

有研究报道, 植物中的 T6P 可以通过响应糖信号, 调控 *FT* 的表达, 进而促进 *SOC1*、*LFY*、*API* 等开花关键基因来诱导拟南芥成花 (Wahl et al., 2013), 且 *AtTPS1* 的缺失阻碍拟南芥营养生长到开花的过渡 (van Dijken et al., 2004; Gómez et al., 2006)。本研究中找到 3 个与 *AtTPS1* 序列最接近的 *MdTPS* (*MdTPS1-1* ~ *MdTPS1-3*), 且这 3 个基因都响应摘果处理, 在花后 40 d 和 50 d 表达上调。此外, 聚类结果显示, 这 3 个 *MdTPS* 基因与 *MdAPI*、*MdFD*、*MdLFY* 和 *MdCO* 等成花关键基因之间有很强的相关性。推测 *MdTPS* 可能与 *AtTPS1* 功能相似, 通过响应糖信号, 参与苹果成花诱导。

柑橘中, 果实负载量可以抑制 *CsAPI* 和 *CsLFY* 的表达 (Muñoz-Fambuena et al., 2012)。本结果与之不太一致, 定量结果显示, 摘果处理显著提高了 *MdLFY* 的表达, 但 *MdAPI* 的表达并无明显变化, 其他相关成花基因 (*MdFT*、*MdFD*、*MdCO* 和 *MdSOC1*) 在花后 40 d 表达量均显著高于对照。

综上, 摘果作为一种调控富士苹果成花的简易途径, 其对富士短枝芽叶可溶性糖积累及 *MdTPS* 和成花基因表达量有明显的影响, 为进一步研究苹果花芽孕育奠定了基础。但同时, 摘果后 *MdTPS* 如何响应糖水平、调控下游相关成花基因以及摘果究竟通过哪些途径影响富士成花仍需深入研究。

References

- Bangerth F. 2009. Floral induction in mature, perennial angiosperm fruit trees: similarities and discrepancies with annual/biennial plants and the involvement of plant hormones. *Scientia Horticulturae*, 122: 153 - 163.
- Baxter C J, Foyer C H, Turner J, Rolfe S A, Quick W P. 2003. Elevated sucrose-phosphate synthase activity in transgenic tobacco sustains photosynthesis in older leaves and alters development. *Journal of Experimental Botany*, 54: 1813 - 1820.
- Deng W, Wang Y, Liu Z, Cheng H, Xue Y. 2014. Hemi: a toolkit for illustrating heatmaps. *PLoS ONE*, 9 (11): e111988.
- Esumi T, Tao R, Yonemori K. 2005. Isolation of *LEAFY* and *TERMINAL FLOWER 1* homologues from six fruit tree species in the subfamily Maloideae of the Rosaceae. *Sexual Plant Reproduction*, 17: 277 - 287.

- Foster T, Johnston R, Seleznyova A. 2003. A morphological and quantitative characterization of early floral development in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Annals of Botany*, 92: 199 – 206.
- Fulford R M. 1966. The morphogenesis of apple buds: iii. The inception of flowers. *Annals of Botany*, 30: 207 – 219.
- Gibson S I. 2005. Control of plant development and gene expression by sugar signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 8: 93 – 102.
- Gómez L D, Baud S, Gilday A, Li Y, Graham I A. 2006. Delayed embryo development in the *Arabidopsis trehalose-6-phosphate synthase 1* mutant is associated with altered cell wall structure, decreased cell division and starch accumulation. *Plant Journal*, 46: 69 – 84.
- Han Ming-yu, Li Yong-wu, Fan Chong-hui, Zhao Cai-ping. 2008. Effects of branch bending angle on physiological characteristics and fruit quality of Fuji apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (9): 1345 – 1350. (in Chinese)
- 韩明玉, 李永武, 范崇辉, 赵彩平. 2008. 拉枝角度对富士苹果树生理特性和果实品质的影响. *园艺学报*, 35 (9): 1345 – 1350.
- Hanke MV, Flachowsky H, Peil A, Hättasch C. 2007. No flower no fruit-genetic potentials to trigger flowering in fruit trees. *Genes Genomes Genomics*, 1: 1 – 20.
- Jeong D H, Sung S K, An G. 1999. Molecular cloning and characterization of *CONSTANS*-like cDNA clones of the ‘Fuji’ apple. *Journal of Plant Biology*, 42: 23 – 31.
- Kotoda N, Wada M. 2005. *MdTFL1*, a *TFL1*-like gene of apple, retards the transition from the vegetative to reproductive phase in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Science*, 168: 95 – 104.
- Kotoda N, Wada M, Komori S, Kidou S, Abe K, Masuda T, Soejima J. 2000. Expression pattern of homologues of floral meristem identity genes *LFY* and *API* during flower development in apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science American Society for Horticultural Science*, 125 (4): 398 – 403.
- Li Tian-hong, Meng Zhao-qing, Huang Wei-dong. 1995. Studies on duration of flower bud induction of ‘Red Fuji’ apple. *Acta Agriculturae Universitatis Pekinensis*, 21 (2): 165 – 169. (in Chinese)
- 李天红, 孟昭清, 黄卫东. 1995. 红富士苹果花芽孕育时期的研究. *北京农业大学学报*, 21 (2): 165 – 169.
- Livak K J, Schmittgen T D. 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods*, 25: 402 – 408.
- Martínez-Fuentes A, Mesejo C, Reig C, Agustí M. 2010. Timing of the inhibitory effect of fruit on return bloom of ‘Valencia’ sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90: 1936 – 1943.
- McLaughlin J M, Greene D W. 1991. Fruit and hormones influence flowering of apple I. Effect of cultivar. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 116: 446 – 449.
- Menzel C M, Carseldine M L, Simpson D R. 1988. The effect of fruiting status on nutrient composition of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) during the flowering and fruiting season. *Journal of Horticultural Science*, 63 (3): 547 – 556.
- Monselise S P, Goldschmidt E E. 1982. Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews*, 4: 128 – 173.
- Muñoz-Fambuena N, Mesejo C, González-Mas M C, Primo-Millo E, Agustí M, Iglesias D J. 2012. Fruit load modulates flowering-related gene expression in buds of alternate-bearing ‘Moncada’ mandarin. *Annals of Botany*, 110 (6): 1109 – 1118.
- Peng Li-li, Jiang Wei-bing, Han Jian, Wang Ming-yu, Zhang Bin-bin, Ma Rui-juan. 2013. Effect of fruit (flower) removing on soluble sugar accumulation in peach leaves with different maturity. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 29 (4): 857 – 863. (in Chinese)
- 彭丽丽, 姜卫兵, 韩 健, 王明玉, 张斌斌, 马瑞娟. 2013. 去果(花)对不同成熟期桃叶片可溶性糖积累的影响. *江苏农业学报*, 29 (4): 857 – 863.
- Samach A, Smith H M. 2013. Constraints to obtaining consistent annual yields in perennials II: environment and fruit load affect flowering induction. *Plant Science*, 207: 168 – 176.
- Sung S K, Yu G H, An G. 1999. Characterization of *MdMADS2*, a member of the *SQUAMOSA* subfamily of genes, in apple. *Plant Physiology*, 120: 969 – 978.
- van Dijken A J, Schluepmann H, Smeekens S. 2004. *Arabidopsis trehalose-6-phosphate synthase 1* is essential for normal vegetative growth and transition to flowering. *Plant Physiology*, 135: 969 – 977.
- Wada M, Cao Q F, Kotoda N, Soejima J, Masuda T. 2002. Apple has two orthologues of *FLORICAULA/LEAFY* involved in flowering. *Plant*

- Molecular Biology, 49: 567 - 577.
- Wahl V, Ponnu J, Schlereth A, Arrivault S, Langenecker T, Franke A, Feil R, Lunn J E, Stitt M, Schmid M. 2013. Regulation of flowering by trehalose-6-phosphate signaling in *Arabidopsis thaliana*. Science, 339: 704 - 707.
- Xing L B, Zhang D, Li Y M, Shen Y W, Zhao C P, Ma J J, An N, Han M Y. 2015. Transcription profiles reveal sugar and hormone signaling pathways mediating flower induction in apple (*Malus domestica* Borkh.). Plant and Cell Physiology, 56 (10): 2052 - 2068.
- Xing L B, Zhang D, Li Y M, Zhao C P, Zhang S W, Shen Y W, An N, Han M Y. 2014. Genome-wide identification of vegetative phase transition-associated microRNAs and target predictions using degradome sequencing in *Malus hupehensis*. BMC Genomics, 15: 1125.
- Xing Li-bo, Zhang Xiao-yun, Song Xiao-min, Song Chun-hui, Han Ming-yu, Zhao Cai-ping, Li Gao-chao. 2013. Effects of spraying PBO on flowering rate and carbohydrate accumulation of 'Fuji' apple trees. Agricultural Research in the Arid Areas, 31 (3): 118 - 126. (in Chinese)
- 邢利博, 张晓云, 宋晓敏, 宋春晖, 韩明玉, 赵彩平, 李高潮. 2013. PBO 喷施对矮化富士幼树成花及碳水化合物积累的影响. 干旱地区农业研究, 31 (3): 118 - 126.
- Yao J L, Dong Y H, Kvarnheden A, Morris B. 1999. Seven *MADS*-box genes in apple are expressed in different parts of the fruit. Journal of the American Society for Horticultural Science, 124: 8 - 13.

通 知

“中国园艺学会 2017 年学术年会”征文通知

“中国园艺学会 2017 年学术年会”即日起征集：①研究论文**摘要**，②有关园艺学进展的**综述**。经审查合格的**摘要**将收入《园艺学报》2017 年增刊，**综述**将收入 2017 年正刊（刊期待定），均于会前出版。

征文内容：有关果树、蔬菜、西瓜甜瓜、观赏园艺植物及其它园艺植物的种质资源、遗传育种、生物技术、栽培技术与生理、采后技术与生理等方面未曾发表过的研究论文摘要和文献综述。

投稿要求：摘要稿件需将电子文件发送至本刊电子邮箱（yuanxixuebao@126.com），综述稿件需登录本刊网站（<http://www.ahs.ac.cn>）在线投稿，同时均需将纸质稿件一式两份寄送到：北京中关村南大街 12 号《园艺学报》编辑部（邮编 100081），并请交纳审理费 350 元（邮局汇款地址：北京中关村南大街 12 号中国农业科学院蔬菜花卉研究所，邮编 100081，收款人《园艺学报》编辑部）。对于录用的稿件，将及时通知参会作者，未录用的稿件恕不退回。联系电话：010-62192388。

综述写作要求与《园艺学报》正刊相同。

摘要写作要求：

每篇限 A4 纸 1 页（单倍行距，标准字间距），不写英文和参考文献，不用图表。

题目（黑体，2 号字）

作者姓名（仿宋，4 号字）

（作者单位，城市名 邮编）（宋体，小 5 号字）

内容包括目的与意义，材料与方法，研究结果（宋体，5 号字）

关键词：

基金项目：

E-mail:

Tel:

中国园艺学会