

# 탈리 신호전달의 메커니즘에 대한 최신 연구동향 및 미래 농업의 적용 방안

이진수

## Plant abscission: An age-old yet ongoing challenge in future agriculture

Jinsu Lee

Received: 2 August 2023 / Revised: 4 August 2023 / Accepted: 4 August 2023 / Published: 29 August 2023

© Korean Society for Plant Biotechnology

**Abstract** Plant abscission is a natural process in which plant organs or tissues undergo detachment, a strategy selected by nature for the disposal of nonessential organs and widespread dissemination of seeds and fruits. However, from an agricultural perspective, the abscission of seeds or fruits represents a major factor that reduces crop productivity and product quality. Therefore, during the crop domestication process in traditional agriculture, mutants exhibiting suppressed abscission were selected and crossbred, thereby enabling the production of modern crop varieties such as rice, tomatoes, canola, and soybeans. These crops possess a unique trait of retaining ripe fruits or seeds in contrast to disposal via abscission. During the previous century, research on quantitative trait loci along with genetic and molecular biological studies on *Arabidopsis thaliana* have elucidated various cell biological mechanisms, signaling pathways, and transcription regulators involved in abscission. Additionally, it has been revealed that various hormone signals, which are involved in plant growth, play crucial roles in modulating abscission activity. Researchers have developed several chemical treatments that target these hormones and signal transduction pathways to enhance crop yields. This review aimed to introduce the previously identified signal transduction pathways and pivotal regulators implicated in abscission activity. Moreover, this review will discuss the future direction of research required to investigate crop abscission mechanisms for their potential application in smart farming and other areas of agriculture, as well as areas within model systems that require extensive research.

**Keywords** Abscission, Plant development, Hormone, Reactive oxygen species, Signaling pathways, Smart farm

### 서론

탈리(abscission)는 몸의 일부였던 기관을 제거하는 과정을 일컫는 것으로, 발달 단계 및 변화하는 환경에 대응하여 꽃, 과실, 잎, 또는 감염된 기관을 적시에 제거함으로써 식물의 생존을 보장하는 핵심 메커니즘이다. 이러한 과정은 또한 종자를 식물의 몸으로부터 떨어뜨려 멀리 퍼트리는 효과적인 분산 전략에도 기여하고 있다. 이렇게 식물의 생존과 밀접한 탈리 현상은 인간의 삶과도 무관하지 않은데, 탈리의 제어는 작물화 과정에 필수 요인 중 하나이기도 하다. 번식을 위한 과실과 종자의 탈리 현상은 수확량의 감소로 이어지기에, 오랜 기간에 걸친 작물화 과정 동안 탈리가 잘 일어나지 않는 형질의 돌연변이가 지속적으로 선택되었고, 그 결과 종자의 분리가 현저히 저해된 벼, 밀, 옥수수 등과 같은 현대의 작물들이 형성되었다(Doebley et al. 2006; Li et al. 2006; Lin et al. 2012). 이는 현대 문명사회를 이룩하고 인간 종의 번영을 꽃피우게 한 중요한 발견의 하나로 손꼽히고 있다.

탈리를 제어하고자 하는 인간의 노력은 여전히 진행 중이다. 귀리나 보리에서 탈리는 여전히 중요한 문제가 되고 있는데, 최대 50%의 수확량 손실이 탈리로 인해 발생함이 보고된 바 있다(CLARKE 1981; Niruntrayakul et al. 2009; Thurber et al. 2013). 사과와 같은 과실류에서도 낙과는 생산량에 영향을 주는 중요한 요인 중 하나로, 낙과가 심한 해는 전체 생산량의 50% 정도가 이른 낙과로 인해 손상을 입기도 하였다(Raja et al. 2017). 과실의 성숙이 40~50% 밖에 되지 않았을 때 발생하는 낙과 및 발달의 저해는 상품성을 크게 훼손시킬 뿐 아니라(Meier 1997), 다음 세대를 키우기 위한 종자의 상태에도 영향을 미치게 된다(Kwack et al. 2013; Snipes and

J. Lee (✉)  
서울대학교 기초과학연구원  
(Research Institute of Basic Sciences, Seoul National University,  
Seoul 08826, Republic of Korea)  
e-mail: wslwslq@snu.ac.kr

Baskin 1994). 이처럼 작물 생산을 저해하는 탈리를 막기 위해 화학 약품 개발 등 다양한 방법으로 노력이 진행되고 있지만, 특히 분자 생물학적인 이해를 통해 탈리 현상을 효과적으로 제어하는 것이 반드시 필요하다.

다양한 모델식물을 대상으로 탈리 과정의 세포생물학적 특성과 분자 메커니즘이 연구되어 왔고, 이를 통해 탈리 활성화에 핵심적인 역할을 하는 다양한 신호전달 및 전사조절인자들이 규명되었다. 탈리는 3~4층의 layer로 구성된 abscission zone (AZ)에서 특이적으로 일어나는데, AZ은 기관 발달 초기에 기관의 기저 부에 일찍부터 형성이 된다. 적당한 때가 되어 탈리가 활성화되면 AZ의 중간 부위에서 세포벽의 분리가 일어나 기관을 몸체로부터 떨어뜨리게 된다(Patterson 2001). 이러한 과정에는 다양한 내·외부 신호전달 과정이 관여되어 있는데, 에틸렌(ethylene), 자스몬산(jasmonic acid, JA), 옥신(auxin) 등 식물의 생장을 조절하는 다양한 식물호르몬과 내부 신호전달이 탈리 활성화에 영향을 주는 것으로 알려져 있으며, 외부 환경스트레스(고온, 저온, 건조 등)와 활성산소종(reactive oxygen species, ROS)와 같은 인자들 또한 활성화 시기에 영향을 미친다(Jacobs 1968; Sawicki et al. 2015). 이렇게 활성화된 탈리세포에서는 pectinase와 같은 세포벽 분해 효소의 발현이 촉진되어 실질적인 세포벽 분리로 이어지는데, 이 과정은 INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION (IDA) 펩타이드와 LRR 수용체 단백질인 HAESA (HAE) / HAE-like 2 (HSL2)에 의해 조절된다는 것이 애기장대 꽃 기관 탈리연구를 통해 밝혀졌다(Aalen et al. 2013; Cho et al.

2008; Patharkar and Walker 2015).

자동화된 수확과 작물의 관리를 지향하는 smart farm 시대에 들어서면서 작물의 탈리 육종은 또 다른 변화가 필요하게 되었다. 본 리뷰논문에서는 모델시스템에서 연구된 식물의 탈리 조절 메커니즘에 관한 최신의 이해와 연구방향을 소개하고, 이러한 방향성이 현대 smart farm 시스템에 어떻게 적용되어야 할 것인지, 또한 앞으로 애기장대 모델시스템에서 어떠한 연구가 더 진행되어야 할 것인지에 대한 방향을 제시하고자 한다.

## 본 론

### Abscission zone (AZ)의 형성 및 유지 메커니즘

모델식물인 애기장대의 꽃기관 탈리를 대상으로 분자적 메커니즘을 규명하기 위한 연구가 많이 수행되었다(Taylor and Whitelaw 2001). 애기장대 꽃의 AZ은 2-4개의 세포층으로 구성되어 있으며 기관발달의 초기에 형성된다(Patterson 2001). 애기장대에서 AZ가 형성되고 유지되기 위해선 *BLADE ON PETIOLE 1/2 (BOP1*과 *2)* 2개의 유전자가 주요하게 작용하는 것으로 알려졌다(Hepworth et al. 2005; McKim et al. 2008) (Table 1). *BOP1/2*는 *NONEXPRESSOR OF PR GENES 1 (NPR1)* 유전자군에 속한 전사조절인자로서, 다양한 식물의 발달 뿐만 아니라 방어 반응 관련 유전자의 발현을 조절하는

**Table 1** Regulators involved in formation of the organ abscission zone

Gene	Plant species	Tissue	Reference
<b>MADS box transcription factor</b>			
<i>SHP1</i>	Arabidopsis	Seed	Liljegren et al. 2000
<i>SHP2</i>	Arabidopsis	Seed	Liljegren et al. 2000
<i>STK</i>	Arabidopsis	Seed	Pinyopich et al. 2003
<i>FUL</i>	Arabidopsis	Seed	Gu et al. 1998
<i>FLF</i>	Arabidopsis	Flower	Chen et al. 2011
<i>J</i>	Tomato	Fruit-pedicel	Mao et al. 2000
<i>MC</i>	Tomato	Fruit-pedicel	Nakano et al. 2012
<b>NPR transcription factor</b>			
<i>BOP1</i>	Arabidopsis	Flower	McKim et al. 2008
<i>BOP2</i>	Arabidopsis	Flower	McKim et al. 2008
<b>bHLH transcription factor</b>			
<i>HEC3</i>	Arabidopsis	Seed	Ogawa et al. 2009
<i>IND</i>	Arabidopsis	Seed	Liljegren et al. 2004
<i>ALC</i>	Arabidopsis	Seed	Groszmann et al. 2011
<b>BEL-type homeodomain transcription factor</b>			
<i>SH5</i>	Rice	Seed-pedicel	Yoon et al. 2014
<i>qSH1</i>	Rice	Seed-pedicel	Konishi et al. 2006
<b>MYB transcription factor</b>			
<i>SH4/SHAI</i>	Rice	Seed-pedicel	Qin et al. 2010

것으로 알려져 있다(Khan et al. 2014). *bop1/2* 이중 결손 돌연변이 식물은 AZ에 특이적인 유전자 일부가 정상적으로 발현되기는 하나, AZ의 특성을 보이는 세포층이 결손되어 있고, 이후 탈리가 전혀 일어나지 않는다(Lee et al. 2018; McKim et al. 2008). 이러한 결과들은 BOP1/2가 AZ의 형성과 유지에 필수적임을 시사한다.

작물에서는 과수 및 종자에서 일어나는 탈리에 관한 연구가 진행되었다. 과수의 경우 주로 식물의 과실과 몸통 사이의 pedicel에 AZ이 형성된다(Dong and Wang 2015; Bleecker and Patterson 1997; Tabuchi 1999). *jointless* 토마토는 pedicel의 AZ 형성이 없어진 돌연변이로서, 토마토 가공산업을 위해 재배되는 토마토 품종의 하나로 널리 유용되고 있다(Butler 1936; Rick 1967). *JOINTLESS*는 MADS box 전사조절인자 단백질을 코딩하는데, 사과 등의 다른 종에서 역시 MADS box 전사조절인자의 역할이 보존되어 있는 것으로 보고된다(Ito and Nakano 2015; Mao et al. 2000). MADS box 유전자 군의 또다른 전사조절인자 *MACROCALYX (MC)*는 애기장대 종자 AZ 형성의 주요 인자인 *FRUITFULL (FUL)*의 상동성 유전자로(Gu et al. 1998), *JOINTLESS*와의 상호작용을 통해 토마토 과일의 탈리를 조절하는 것으로 알려졌다(Nakano et al. 2012). 뿐만 아니라, *AGAMOUS (AG)* 그룹 MADS box 전사조절인자인 *SEEDSTICK (STK)* 또한 애기장대 종자의 AZ 형성에 관여하고 있다(Nakano et al. 2012; Pinyopich et al. 2003). 이처럼 NPR 유전자군 뿐만 아니라 작물에서 보존된 MADS box 전사조절인자 역시 애기장대의 다양한 기관의 AZ 형성에 관여할 것으로 여겨지며(Table 1), 이러한 주요 유전자들이 모델시스템에서 탈리를 조절하는 메커니즘의 연구가 다방면으로 이루어져야 할 필요성을 시사한다.

곡물 작물에서 종자의 shattering이나 과실의 탈락 등은 왕겨와 줄기 사이에 존재하는 AZ인 lemma-pedicel의 joint 부분에서 일어난다(Dong and Wang 2015). 벼 (*Oryza sativa*) 염색체에서 진행된 quantitative trait loci (QTLs) 연구를 통해 종자의 탈리를 조절하는 다양한 전사조절인자 유전자가 발견되었다. *Shattering4 (Sh4)* 유전자는 애기장대 *MYB3* 전사조절인자와 상동성을 갖는 유전자로서, pedicel 부위에 탈리층을 형성하는데 중요한 기능을 담당하는 것으로 알려졌다(Li et al. 2006; Qin et al. 2010). 또한, Arabidopsis의 BEL-type homeobox 유전자 *REPLUMLESS (RPL)*의 ortholog인 *qSH1*의 single nucleotide polymorphism (SNP) 돌연변이는 AZ가 발달되지 않는 japonica 품종의 주요 형질의 요인으로 밝혀졌으며, 결과적으로 벼의 탈리가 없는 표현형을 이끌어 내었다(Konishi et al. 2006). *qSH1*과 높은 상동성을 보이는 *SH5*의 돌연변이 역시 AZ가 없고 종자의 탈락이 없는 표현형을 보이며, *SH5*의 과발현은 증가한 탈리 활성으로 인하여 더 많은 종자 탈락이 나타난다(Yoon et al. 2014; Yoon et al. 2017). 이러한 연구 결과들은 유사한 이들 유전자의 SNP가 인류가 이용해온 작

물화 및 인위적 선택 과정에 적용되어 유사한 종자분산 구조 및 발달 메커니즘으로 수렴되어 왔음을 의미한다(Arnaud et al. 2011; Li et al. 2020).

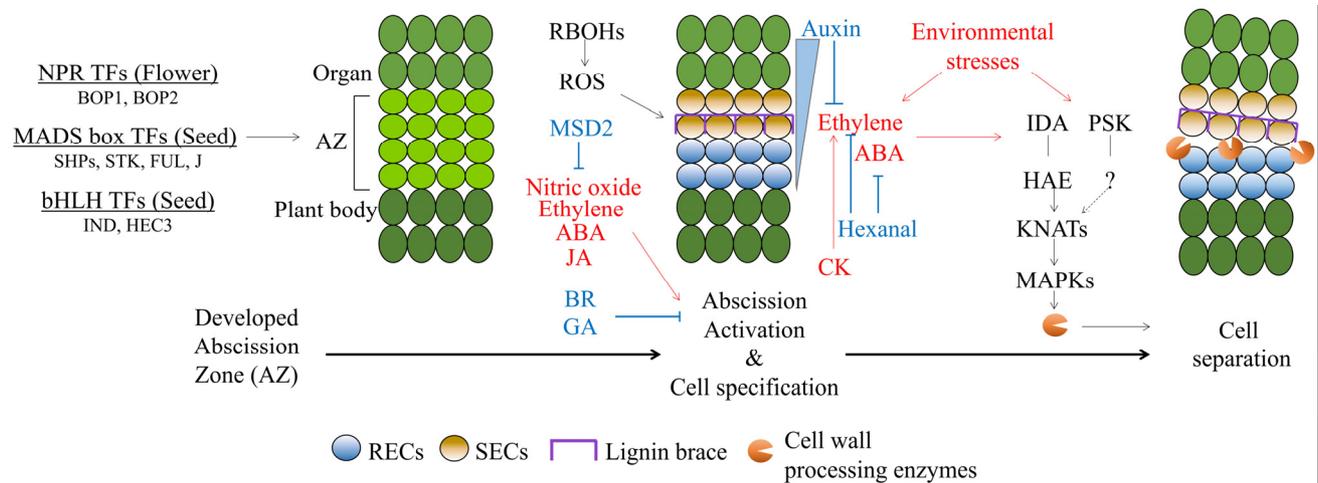
## 탈리 활성화의 신호전달 메커니즘

### 탈리 활성화에 작용하는 호르몬 신호전달의 역할

탈리의 활성화와 그 시기의 조절은 식물 발달의 내부 신호전달과 다양한 외부환경 변화를 통해 결정된다. 오래전부터 식물학자들은 생리학적, 유전학적 연구들을 통해 여러 호르몬이 식물의 발달을 조절하는 물질임을 밝혔는데, 탈리 현상도 다양한 식물 호르몬과 신호전달 과정에 의해 조절됨이 규명되었다(Kim et al. 2013; Meir et al. 2019; Patterson and Bleecker 2004). 에틸렌, ABA (abscisic acid), JA, 혹은 특정 상황에서 사이토키닌(cytokinin, CK)은 탈리를 활성화시키는 반면, 옥신, 지베렐린, 브라시노스테로이드(Brassinosteroid, BR)는 탈리를 억제하는 것으로 알려졌다(Cracker and Abeles 1969; Jacobs 1968; La Rue 1936; Roberts et al. 2002)(Fig. 1). 탈리의 활성화 시기는 이러한 호르몬들의 다양한 교차간섭을 통해 정교하게 조절을 받는다.

에틸렌과 옥신의 밸런스 조절은 대표적인 탈리 활성화 조절을 위한 호르몬이다(Hong et al. 2000; Riov and Goren 1979). 에틸렌은 애기장대 모델의 꽃 기관 탈리를 유발하는 대표적인 호르몬이다. 수분이 이뤄진 꽃 또는 노화한 잎과 열매와 같은 탈리기관은 에틸렌을 생성하여 AZ 세포에 방출하게 되고, 축적된 에틸렌은 세포 분리 과정과 식물체로부터의 기관 분리를 촉진한다(Hong et al. 2000). 에틸렌 수용체 ETR1 및 EIN2는 에틸렌 신호전달의 핵심 구성요소로서 에틸렌에 반응하여 탈리를 조절하는 데에 중요한 역할을 한다. 그러나, *etr1-1* 과 *ein2-1* 애기장대 돌연변이는 탈리가 많이 지연될 뿐 AZ가 형성되고 종국엔 탈리가 일어난다(Alonso et al. 1999; Patterson and Bleecker 2004). 이러한 사실은 에틸렌 이외에도 추가적인 요인이 탈리 활성을 조절하는 데에 작용할 것임을 시사한다(Botton et al. 2011).

다양한 식물종의 연구에서 옥신은 탈리의 억제제로서 예상되어 왔으며(Estornell et al. 2013; La Rue 1936; Taylor and Whitelaw 2001), 남아있는 기관 대비 떨어질 기관의 높은 옥신 농도구배는 AZ의 형성과 탈리 활성을 억제하는 것으로 알려졌다(Addicott et al. 1955; Louie Jr and Addicott 1970). 최근 토마토 과실의 AZ에서 탈리 시기에 따른 DR5::GUS의 패턴이 pedicel AZ를 중심으로 극명히 나뉘는 것을 보였는데, 이는 AZ를 중심으로 한 옥신의 농도구배 및 옥신 극성수송이 기관 탈리에 매우 중요함을 시사한다(Dong et al. 2021). 토마토 꽃의 옥신 생성 조직을 제거하여 옥신 농도를 낮추면 꽃의 탈리가 유도되었으며, 이때 에틸렌 합성을 저해하게 되면 이 효과는 사라졌다(Bar-Dror et al. 2011; Meir et al. 2010). 세포 분리에 필요한 pectinase들의 유전자 발현은 에틸렌에 의해



**Fig 1** A schematic model showing the involved regulatory factors of organ abscission activation. Arrows and blunt lines indicate positive and negative regulation, respectively

촉진되는데(Hong et al. 2000; Jiang et al. 2008), 옥신 처리는 이 pectinase 유전자의 발현을 억제하였다(Hong et al. 2000). 이러한 결과들은 옥신의 농도구배가 에틸렌과의 상호작용을 통해 탈리를 조절한다는 것을 제시하고 있다(Blanusa et al. 2005; Hagemann et al. 2015). 한편, 탈리 시기에 따른 에틸렌의 합성이 이러한 옥신 농도구배에 영향을 준다는 것이 보고되었는데(Kučko et al. 2019), 이는 호르몬 상호작용이 일종의 feedback loop로서 상호 조절할 가능성에 대해 반드시 연구되어야 할 필요성을 보여준다.

ABA는 최초로 어린 목화(*Gossypium hirsutum*)에서 탈리를 유도하는 식물호르몬으로 발견되면서 그 이름이 부여되었다(Addicott and Lyon 1969; Ohkuma et al. 1963). 하지만, ABA에 의한 탈리 유도는 에틸렌 양의 증가를 통한 간접적 효과임이 제시되었고(Cracker and Abeles 1969), 이후 탈리의 연관성에 관한 ABA의 기능 연구는 큰 관심을 받지 못하였다. 최근의 여러 연구는 애기장대에서 ABA가 다른 호르몬과의 상호작용을 통해 꽃 기관의 탈리를 조절할 것임을 제시하고 있다. ABA 결핍 돌연변이 애기장대 *aba2-2*는 정상 탈리 표현형이 관찰되며, *ein2-1* 과의 이중 돌연변이 역시 *ein2-1* 단독 표현형을 따라 가는 것으로 나타난다. 하지만, *ein2-1*, *aba2* 및 *aos* (*ALLENE OXIDE SYNTHASE (AOS)*) 결손 돌연변이, JA 생합성에 관련되어 있다)의 삼중 돌연변이는 야생형 애기장대와 비교했을 때 아주 심각한 탈리 지연 표현형을 보였다(Ogawa et al. 2009). 이러한 결과들은 ABA의 작용은 다른 호르몬과의 상호작용이 밀접한 관계가 있음을 시사한다. 최근 애기장대 꽃 기관의 탈리 단계에 따른 전사체 분석 결과 애기장대 꽃 탈리가 일어날 때, ABA와 에틸렌 생합성 및 신호전달 관련 유전자의 발현은 증가하였으며, JA와 옥신 신호전달 관련 유전자는 감소하는 경향을 보였다. 이처럼 ABA는 에틸렌, 옥신, JA 등 다른 호르몬과의 상호작용을 통해 탈리 활성화에 연관되어 있을 것으로 여겨진다.

호르몬에 의한 탈리 조절은 다양한 작물에서도 그 역할이 보존되어 있다. 시트러스와 사과나무에 에틸렌 합성저해제와 옥신의 처리는 조기 낙과를 방지하는 효과가 있으며(Anthony and Coggins Jr 1999; Yuan and Carbaugh 2007), GA의 처리 역시 체리의 낙과를 줄이는 역할을 하는 등 다양한 호르몬의 처리 효과가 작물에서 보고되고 있다(Webster et al. 2006). 하지만 호르몬이 미치는 다양한 효과에 비해 탈리 관련 호르몬 인자의 기능적/유전학적 이해는 작물에서 매우 제한적이다. 호르몬 신호전달 요소들의 유전자 수준에서의 조절이 탈리 활성화의 시기를 주로 조절하는 것으로 보여지는 만큼, 작물의 수확 시기 결정과 원예/화훼 산업의 발전을 위해 호르몬 신호전달 인자들의 유전적 기능 연구가 더욱 요구된다.

**IDA-HAESA 신호전달의 탈리 조절 메커니즘**

탈리의 활성화화를 위해서는 호르몬 신호전달뿐만 아니라 AZ 세포를 분리시키는 신호전달이 역시 중요하게 작용함이 애기장대에서의 연구를 통해 밝혀졌다. 탈리가 활성화된 이후 세포벽 분해를 통한 세포의 분리가 이루어지는데, 펩타이드 리간드 IDA와 기능적 중복성을 가진 두개의 LRR 수용체 단백질인 HAESA (HAE) / HAE-like 2 (HSL2)의 결합으로 촉발되는 신호전달이 이 분리에 매우 중요하다(Cho et al. 2008; Jinn et al. 2000; Santiago et al. 2016). 리간드의 결합 이후 IDA-HAE 신호전달은 MKK4/5, MPK3/6와 같은 mitogen-activated protein kinase (MAPK)를 활성화시키고, 활성화된 MAPK는 BREVIPEDICELLUS (BP, KNAT1), KNAT 2/6와 같은 전사조절인자의 활성을 조절하여 탈리에 중요한 세포벽 분해 및 변형 효소의 발현 증가로 이어진다(Butenko et al. 2012; Cho et al. 2008; Patharkar and Walker 2015)(Fig. 1).

IDA-HAE 작용의 주된 메커니즘은 주로 애기장대에서 규명되었으나, 최근 작물에서도 유사하게 작용할 것으로 제안

되고 있다. 토마토 과실과 유채 종자의 탈리가 활성화될 때 *IDA-HAE* 신호전달 모듈의 유전자 발현이 증가하였으며 (Geng et al. 2022; Lu et al. 2023), 또한 리치 과실의 성숙에 따라 IDL 유전자의 발현이 증가함을 보였다 (Ying et al. 2016) (Table 2). 뿐만 아니라 담배와 포플러 같은 식물종에서도 IDA와 IDL 유전자의 발현이 증가하는 등 (Stø et al. 2015; Ventimilla et al. 2020), 이러한 결과들은 애기장대와 작물의 AZ의 형성 모델은 다를 수 있지만 유사한 내·외부 신호전달 시스템이 IDA-HAE 모듈을 조절하는 공통적인 메커니즘을 공유하고 있음을 시사한다.

식물 호르몬간의 상호작용이 IDA-HAE 모듈의 상위 조절자로서 탈리 신호전달을 조절할 가능성이 제시되고 있다 (Cho et al. 2008; Goren 2008). 많은 연구들은 에틸렌 호르몬이 탈리 특이적인 IDA의 활성을 조절할 것으로 보고하고 있는데, 애기장대에서 IDA와 IDA-LIKE (IDL) 유전자의 발현은 에틸렌 신호전달에 따라 조절되었으며 (Patterson and Bleeker 2004), 다양한 식물종에서의 에틸렌 처리에서도 AZ에서 특이적인 IDA 유전자의 발현이 증가한 것이 최근 보고되고 있다 (Patharkar and Walker 2018; Stø et al. 2015; Wilmowicz et al. 2016; Ying et al. 2016). 또한, 애기장대 꽃에서 ABA의 AZ 국

소적 처리는 탈리 신호전달 경로 인자인 *IDA-HAE* 유전자의 발현을 촉진시켰으며 (Lee et al. 2022), 이는 에틸렌을 비롯한 다른 호르몬 신호전달과의 상호작용을 통한 작용으로 여겨진다. 옥신 호르몬 또한 IDA-HAE 모듈에 영향을 줄 것으로 제시되고 있지만 옥신과 탈리 신호전달의 상관관계는 아직 불명확하다. 최근 옥신의 처리는 시트러스의 과실 탈리를 저해시키고 *CitIDA* 유전자의 발현을 억제함이 보고되었다 (Mesejo et al. 2021). 반면, 결뿌리원기의 발달에 필요한 세포의 분리에도 IDA-HAE 모듈이 중요하게 작용하는데 (Kumpf et al. 2013), 이 연구에서는 오히려 옥신 신호전달이 IDA와 HAE 유전자의 발현을 증가시킴으로써 결뿌리의 발달과 인접한 세포의 분리를 촉진함을 보였다. 이처럼 다양한 식물 종과 기관 발달과정에서 옥신에 의한 IDA-HAE 신호전달의 조절 메커니즘은 상반될 수 있으며, 향후 주요 옥신 신호전달 인자의 기능학적/유전학적 연구를 통한 추가적인 연구가 필요하다.

### 환경 스트레스가 탈리에 미치는 영향

많은 식물 종들이 환경 스트레스에 노출될 경우 꽃이나 과일 의 빠른 탈리가 유도된다. 가뭄은 식물의 수분함량을 줄이

**Table 2** Regulators involved in the activation of organ abscission

Gene	Plant species	Tissue	Reference
<b>Peptides</b>			
<i>IDA</i>	Arabidopsis	Flower	Cho et al. 2008
<i>IDA-LIKEs</i>	Populus	Leaf	Stø et al. 2015
	Citrus	Fruit-pedicel	Mesejo et al. 2021
	Litchi	Fruit-pedicel	Ying et al. 2016
<i>PSK</i>	Tomato	Fruit-pedicel	Reichardt et al. 2020
<b>Receptor-like kinase</b>			
<i>HAE/HSL2</i>	Arabidopsis	Flower	Cho et al. 2008
<i>EVERSHED/SOBIR1</i>	Arabidopsis	Flower	Leslie et al. 2010
		Flower	Taylor et al. 2019
<i>SERK1/2/3/4</i>	Arabidopsis	Flower	Lewis et al. 2010
		Flower	Meng et al. 2016
<i>CST</i>	Arabidopsis	Flower	Burr et al. 2011
<b>KNAT-transcription factors</b>			
<i>KNAT1/BP</i>	Arabidopsis	Flower	Butenko et al. 2012
<i>KNAT2/6</i>	Arabidopsis	Flower	Butenko et al. 2012
<i>LcKNAT1</i>	Litchi	Fruit-pedicel	Zhao et al. 2020
<b>Hormone-related factors</b>			
<i>ETR1</i>	Arabidopsis	Flower	Patterson and Bleeker 2004
<i>RhERF1</i>	Rose	Flower	Gao et al. 2019
<i>RhERF4</i>	Rose	Flower	Gao et al. 2019
<i>SIERF5</i>	Tomato	Flower	Nakano et al. 2014
<i>ARF1/2</i>	Arabidopsis	Flower	Ellis et al. 2005
<i>SIREV</i>	Tomato	Flower	Hu et al. 2014

고 꽃과 과일이 조기에 떨어지게 만드는 요인으로, 최근 토마토에서 가뭄에 의한 pedicel 탈리가 펩타이드 호르몬인 phytosulfokine (PSK)에 의해 조절됨이 보고되었다(Reichardt et al. 2020)(Table 3). 가뭄조건에서 pedicel에의 생성이 촉진된 PSK는 세포벽 가수분해효소인 *TAPG4* 유전자의 발현을 증가시켜 탈리를 유도하는데, 이는 에틸렌, 옥신 호르몬과는 독립적인 조절 방식이지만 아직 PSK가 이들과 어떠한 상호작용을 할 것인지는 밝혀지지 않았다(Reichardt et al. 2020).

온도 스트레스 역시 목화, 콩, 포도, 고추, 아도카도, 오렌지 등 여러 작물에서 이른 탈리를 유도한다(Greer and Weston 2010; Huberman et al. 1997; Konsens et al. 1991; Monterroso and Wien 1990; Reddy et al. 1992; Sedgley and Annells 1981; Yuan and Burns 2004)(Table 3). 고온 스트레스에 노출된 고추는 에틸렌 생합성과 옥신 수송에 변화가 생겨 과실의 이른 탈리가 유도되었는데, 이는 고온스트레스에 의해 유도되는 호르몬 신호전달의 변화가 기관의 탈리 활성화와 밀접한 관계가 있음을 의미한다(Huberman et al. 1997). 저온스트레스 역시 탈리에 영향을 미친다. 가장 대표적으로, 기온이 내려가는 가을에 발생하는 낙엽은 광주기, 기온, 수분함량 등이 복합적으로 작용하여 발생한다(Addicott 1982). 반면, 화훼 작물의 출하시 저온 보관은 탈리를 억제하는 가장 효과적인 방법이기도 하다. 이는 온도 변화가 탈리에 미치는 영향을 연구하기 위해서는 단순히 온도 조건만 고려하는 것이 아니라 식물의 성장 단계, 환경 조건, 그리고 유전형의 변화 등의 요인도 함께 고려해야 한다는 것을 뜻한다(Sawicki et al. 2015).

활성산소종(ROS)은 광합성과 미토콘드리아성 호흡을

포함한 다양한 세포활동의 부산물로서 다양한 식물의 발달 과정 및 스트레스 반응으로부터 형성된다. 식물은 ROS의 독성을 제거할 뿐만 아니라 신호전달의 분자로서 이용하는 메커니즘을 발달시킴으로써 주변 환경과 대사과정간의 반응의 연결고리를 만들었다(Waszczyk et al. 2018). 애기장대를 비롯한 다양한 식물종에서 AZ에 ROS가 축적됨이 보고되었으며, 이는 탈리 신호전달에 영향을 주는 것으로 알려졌다(Lee et al. 2022; Liao et al. 2016; Sakamoto et al. 2008; Yang et al. 2015). 최근 애기장대에서 ROS의 생성과 분해에 관여하는 Manganese superoxide dismutase 2 (MSD2)는 탈리 영역의 산화질소(nitric oxide) 농도와 ABA 신호전달 경로를 활성화시키고, 이를 통해 IDA-HAE 신호전달이 활성화됨으로써 꽃잎이 떨어지는 타이밍을 조절함이 보고되었다(Lee et al. 2022). 뿐만 아니라 다양한 작물에서도 스트레스에 반응하는 ROS와 IDA-HAE 신호전달이 탈리와 세포 분리작용에 관련 있을 것으로 보고되고 있다(Tucker and Yang 2012; Ventimilla et al. 2020; Ventimilla et al. 2021). 이는 애기장대에서 밝혀진 스트레스와 탈리 신호전달의 상호작용 메커니즘이 다양한 작물에서 보존되어 있을 가능성이 높으며, 고품질 병 저항성 작물의 육종에 이러한 메커니즘의 적용을 고려해야 함을 시사한다.

#### 탈리 활성화 과정에 동반되는 세포벽의 변화

탈리 활성화 신호전달 이후 탈리는 최소한 두 가지의 세포생물학적-생화학적 변화를 동반하며 일어난다. 가장 뚜렷한 변

**Table 3** Effect of chemicals / stress on organ abscission in crops

Plant species	Treatment	Tissue	Reference
<b>Chemical treatment</b>			
Rapeseed	Sealicit	Seed	Langowski et al. 2019
Birdsfoot trefoil	DNBP, PCP, Endothal	Seed	Wiggans et al. 1956
Corn	Sugar	Fruit-pedicel	LeClere et al. 2010
Apple	Benzyladenine	Fruit-pedicel	Botton et al. 2011
Apple	Hexanal	Fruit-pedicel	Sriskanharajah et al. 2021
Soybean	Gibberellin	Seed	Gulluoglu et al. 2006
Sesame	Paclobutrazol	Seed	Mehmood et al. 2021
<b>Environmental stress</b>			
Tomato	Drought	Fruit-pedicel	Reichardt et al. 2020
Cotton		Leaf	Jordan et al. 1972
Cotton	Heat	Fruit-peidcel	Reddy et al. 1992
Soybean		Seed	Konsens et al. 1991
Grapevine		Flower	Greer and Weston 2010
Pepper		Flower	Huberman et al. 1997
Citrus	Waterlogging	Fruit-pedicel	Gómez-Cadenas et al. 1996
Cotton		Leaf	Najeeb et al. 2015
Pepper		Leaf	Goto et al. 2022

DNBP, di-n-butyl phthalate; PCP, pentachlorophenol.

화는 AZ 내의 세포와 조직 간에 존재하는 세포벽 matrix의 구조적 붕괴이다. 세포들을 서로 연결하는 생물학적 접착제인 middle lamella는 주로 pectin으로 이루어져 있다(Carpita and Gibeaut 1993). middle lamella의 붕괴는 다양한 pectinase에 의해 일어나는데, pectin methylesterases (PMEs), polygalacturonases (PGs) 그리고 pectate lyases (PLs)와 같은 것들이 주로 pectin polymers의 cross-linking을 제거하고 다른 분해효소가 세포벽을 분해할 수 있게 해준다(Greenberg et al. 1975; Huberman and Goren 1979; Riov 1974). Middle lamella의 분해와 동시에, 세포를 둘러싸고 있는 1차 세포벽 역시 변성되어 단단한 세포벽 구조를 완하시켜 세포가 팽창하게 된다(Bleecker and Patterson 1997; Roberts et al. 2002).

탈리가 일어난 조직은 마치 칼로 자른듯 매끈한 표면을 보인다. 이것은 공간적으로 정확하게 세포벽 분해를 일으키는 효소들이 작용하였기 때문이며, 세포벽의 lignin이 이러한 공간적 작용을 조절하는 역할을 하는 것으로 알려졌다(Lee et al. 2018). 떨어지는 꽃잎에 형성된 lignin 세포벽은 탈리 활성화 시기 세포벽 분해효소가 올바른 세포층의 세포벽을 절단할 수 있게 하는 가이드의 역할을 한다. 이것은 lignification이 보호층으로서 남아있는 조직을 보호한다는 기존의 설을 뒤집는 것으로(Biggs and Northover 1985; Hepworth and Pautot 2015; Moline and Bostrack 1972; Roberts et al. 2000), 떨어지는 잎 및 잎의 petiole, 또는 다른 종의 탈리 조직에서 역시 동일하게 발견되는 것으로 보아 다양한 조직의 탈리 뿐만 아니라 각종 작물에서 탈리가 일어날 때에도 lignification이 중요할 것으로 여겨진다. Lignin의 고분자 중합 반응에는 ROS의 생성과 분해를 조절하는 여러 산화환원 효소에 의한 monolignol의 산화 반응이 매우 중요하게 작용한다(Barros et al. 2015). AZ에서 높은 발현을 보이는 *RbohD*와 *RbohF*는 퍼옥시데이즈(peroxidase) 의존적 lignin 형성에 필요한 ROS를 제공하는 것으로 밝혀졌으며(Lee et al. 2018), 이는 ROS가 탈리 활성화 뿐만 아니라 AZ의 세포벽의 조정에도 연관되어 있다는 증거로써 향후 ROS 신호전달이 세포수준에서 탈리를 조절하는 메커니즘에 대한 자세한 분자 연구가 필요함을 시사한다(Fig. 1).

#### 탈리를 조절하는 화학물질의 작용과 분자생물학적 적용방안

현대 농업에서는 다양한 화학물질 및 호르몬 합성물이 과실의 탈리나 종자의 shattering을 줄이기 위해 사용되고 있다(Table 3). 예를 들면, *Ascophyllum nodosum* 기반의 생물자극제(Sealicit)는 유채에서의 종자 shattering과 수확 손실을 감소시키는 것으로 보고되었으며(Langowski et al. 2019), Birdfoot trefoil (*Lotus corniculatus*)에서는 건조제의 일종(di-n-butylphthalate (DNBP), pentachlorophenol (PCP), and endothal)을 스프레이 처리시 탈립이 크게 감소하였다(Wiggins et al. 1956). 반면 인위적인 화학약품 처리가 아닌 식물의 발달과정을 이

용해 내부 신호전달을 이용하는 경우도 있다. 감귤나무에서는 잎사귀 제거를 통해 싹트는 것을 자극하고, 이로 인해 발달 중인 열매에 대한 당 공급을 조절함으로써 싹과 열매 사이에서 탄수화물 경쟁이 증가하며 과실의 분리를 유발한다(Alferez et al. 2007).

호르몬 전구체를 식물에 처리하거나 생합성을 조절하여 원하는 시기에 탈리를 조절하기도 한다(Table 3). 사과와 과실의 초기 발달시기 적절한 과실수를 유지하기 위해 인위적으로 탈리를 유도해야 한다. 이 시기 과실에 benzyladenine (BA, 사이토키닌)을 처리하여 탈리를 유도할 수 있다(Botton et al. 2011). 사과에 BA처리 후 약 2일 뒤 에틸렌 합성이 증가하기 시작했으며, 6일만에는 합성량이 최고점을 나타내었다(Botton et al. 2011; Dal Cin et al. 2005; Eccher et al. 2015). 또한, 최근 사과 과실의 탈리를 막기 위해 처리하는 hexanal은 에틸렌과 ABA 생합성 유전자의 발현을 효과적으로 떨어뜨려 탈리 활성을 늦추는 역할을 하는 것으로 밝혀졌다(Sriskantharajah et al. 2021). 또한 콩과 식물에의 지베렐린과 영양 복합체의 처리는 과피의 벌어짐과 종자 shattering을 감소시키는 효과가 있다(Gulluoglu et al. 2006). 그러나, 껍에서 지베렐린 호르몬의 생합성 저해제인 파클로부트라졸(paclobutrazol, PBZ)의 처리는 오히려 종자 shattering을 감소시켜 수확량을 증가시키는데 일부 도움이 된다(Mehmood et al. 2021). 이처럼 각 작물에 효과적인 호르몬 및 케미칼의 처리방법 및 종류는 상이하며, 효율적인 사용과 수확량 증대를 위해 이들이 작용하는 분자 메커니즘이 자세히 밝혀져야 할 것이다. 또한, 개방된 노지 조건에서의 각종 탈리제 및 탈리방지제의 이용은 농경지의 토양오염을 야기할 뿐만 아니라, 군집에 따라 불균일한 탈리 양상을 보이게 되므로 실험 조건뿐만 아니라 실제 필드조건에서 처리시의 다양한 분석적 접근을 통해 이들의 적용 방안을 모색해야 한다(Botton et al. 2011; Botton and Ruperti 2019; Warrington 2018).

#### 앞으로의 전망

애기장대 모델시스템에서의 유전학·분자생물학적 연구들은 식물의 다양한 기관발달 및 생장에 관여하는 인자를 규명할 수 있었으며, 여러 작물의 다양한 발달과정에도 보존된 이러한 인자의 조절 및 신호전달 메커니즘은 다양한 작물에 적용되어 인류에게 유용하게 이용되어 왔다. 그러나 작물 수확에 있어 탈리의 중요성에도 불구하고 탈리 시스템의 분자생물학적 연구와 이를 통한 작물에서의 적용은 아직 많은 부분의 연구가 필요하다.

애기장대 AZ 형성을 조절하기 위해서는 BOP1/BOP2 전사조절인자가 중요함이 잘 알려져 있지만(Hepworth et al. 2005; McKim et al. 2008), 이 외에 AZ 형성이 어떤 신호에 의해 촉발되는지, 또 BOP1/BOP2 전사조절인자가 조절하는 유

전자에 의해 어떻게 AZ가 형성될 수 있는지 등 자세한 분자 생물학적 메커니즘은 아직 밝혀지지 않았다. 또한, 현재까지 작물의 탈리 시스템에서 알려진 AZ 형성을 조절하는 주요 전사인자는 BOP1/BOP2 전사조절인자가 속한 그룹과 큰 차이가 나는 유전자 군이다(Konishi et al. 2006; Nakano et al. 2015). 이러한 사실들은 애기장대 AZ 형성 메커니즘과는 다른 신호전달이 작물에서 이루어질 가능성을 시사하며, 모델 시스템에서의 AZ 형성에 관한 좀더 자세한 분자적 조절 메커니즘이 규명되어야 이들이 공통적으로 가진, 혹은 다른 신호전달 체계에 대한 단서를 찾을 수 있을 것이다.

반면, IDA-HAE 신호전달은 애기장대에서와 마찬가지로 작물에서 그 역할이 보존되어 탈리 활성화에 영향을 줄 수 있을 것으로 여겨지고 있다(Geng et al. 2022; Lu et al. 2023). 이러한 결과는 애기장대와 작물의 AZ의 형성 및 유지 모델은 다를 수 있지만 활성화 신호전달에 관련된 펩타이드와 수용체 시스템은 유사하게 작동할 수 있음을 시사한다. 한편, 최근 HAE (혹은 HSL1) 수용체는 SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASE (SERK), BARELY ANY MERISTEM 1/2 (BAM1/2)와 같은 다른 LRR 수용체와 상호작용을 통해 IDA 뿐만 아니라 다른 펩타이드와 결합하여 식물의 면역반응 또는 식물의 다른 발달과정에도 영향을 주는 것으로 밝혀지고 있다(Hohmann et al. 2018; Roman et al. 2022). 작물의 탈리 제어 위한 향후 연구는 이러한 측면에 대한 이해를 바탕으로 다양한 각도로 접근하여 신호전달이 매개하는 생리적 작용에 대한 기초적 연구가 진행되어야 할 것이다.

최근 탈리 저해작물의 특질은 로봇을 이용하여 자동화된 수확 시스템을 이용하고자 하는 smart farm에서 큰 문제로 여겨진다. 수확하고자 하는 작물의 탈리가 일어나지 않기 때문에 충분히 섬세한 작업을 하지 못하는 로봇은 수확량을 오히려 낮추기 때문이다(van Herck et al. 2020). 공학자들은 이를 해결하기 위해 수확로봇을 더욱 섬세하게 만들고, 작물의 성장과 물리적·수학적 영향에 대한 메커니즘을 도입하여 수확량을 늘리기 위해 노력하고 있다(Bac et al. 2014; Navas et al. 2021). 하지만 복잡한 생물의 성장메커니즘과 자연의 불확실성을 로봇에 도입하기보다, 생물학적 이해를 기반으로 로봇 수확에 문제를 주는 탈리 조절 메커니즘을 조절한 작물의 개발을 하는 것이 좀 더 효율적일 것이다.

미래 농업에 더욱 알맞은 작물은 AZ자체가 존재하지 않는 작물이 아닌 AZ의 형성 이후의 단계를 간단한 조작만으로 조절함으로써 탈리 활성을 수확시기에 맞게 인공적으로 조절할 수 있어야 할 것이며, 이를 위해 애기장대 모델에서는 활성을 촉진하는 정확한 호르몬 신호전달체계의 이해와 환경문제에서 자유로워진 화학물질을 개발하기 위한 연구가 더욱 진행되어야 할 것이다.

## 적 요

식물의 탈리(abscission)는 기관 혹은 조직이 분리되는 현상으로, 필요 없어진 기관을 떨어트리거나 종자와 과실을 널리 퍼트리기 위해 자연이 선택해온 전략이다. 하지만 농업적 관점에서 이러한 종자나 과실의 탈리는 작물의 생산성과 상품의 품질을 떨어트리는 주요 요인이 될 수 있다. 때문에 전통 농업의 작물화 과정을 통해 탈리가 저해된 돌연변이들이 선택되어 교배되면서 자연적으로 익은 과일이나 종자를 떨어트리지 않는 현대의 벼, 토마토, 유채, 콩과 같은 주요 작물 품종을 얻을 수 있었다. 한 세기 가장 진행된 quantitative trait loci (QTLs) 연구 및 애기장대에서의 유전학적·분자생물학적 연구를 통해 탈리 활성화에 관여하는 다양한 세포생물학적 메커니즘과 신호전달 경로 및 전사조절인자가 규명되었다. 뿐만 아니라, 식물 성장에 관여하는 다양한 호르몬 신호전달 역시 탈리 활성을 조절하는 데에 중요함이 밝혀졌으며, 이들 호르몬과 신호전달에 작용하는 여러 케미칼 처리제가 개발되어 작물의 수확량을 증대시키는데 사용되어왔다. 본 리뷰에선 최근까지 밝혀진 탈리 활성화에 관여하는 신호전달과 주요 조절인자에 대해 소개하고, smart farm 시대의 미래농업에 적용되어야 할 작물의 탈리 조절 메커니즘 연구가 무엇인지, 또 이를 위해 모델시스템에서 앞으로 더 연구되어야 할 것이 무엇인지에 대해 논의하고자 한다.

## 사 사

이 논문은 서경배 과학재단(Suh Kyungbae Foundation (SUHF-19010003)) 과 대한민국 정부(MEST)의 재원으로 한국연구재단(National Research Foundation of Korea (NRF-2019R1A6A1A10073437))의 지원을 받아 수행된 기초연구사업임.

## References

- Aalen RB, Wildhagen M, Stø IM, Butenko MA (2013) IDA: a peptide ligand regulating cell separation processes in Arabidopsis. *J Exp Bot* 64(17):5253-5261. doi:10.1093/jxb/ert338
- Addicott F, Lynch R, Carns H (1955) Auxin gradient theory of abscission regulation. *Science* 121(3148):644-645
- Addicott FT (1982) *Abscission*. Univ of California Press.
- Addicott FT, Lyon JL (1969) Physiology of abscisic acid and related substances. *Annual review of plant physiology* 20(1): 139-164
- Alferez F, Zhong GY, Burns JK (2007) Citrus abscission agent induces anoxia- and senescence-related gene expression in Arabidopsis. *J Exp Bot* 58(10):2451-2462. doi:10.1093/jxb/erm111

- Alonso JM, Hirayama T, Roman G, Nourizadeh S, Ecker JR (1999) EIN2, a Bifunctional Transducer of Ethylene and Stress Responses in Arabidopsis. *Science* 284(5423):2148-2152. doi:10.1126/science.284.5423.2148
- Anthony MF, Coggins Jr CW (1999) The efficacy of five forms of 2, 4-D in controlling preharvest fruit drop in citrus. *Scientia Horticulturae* 81(3):267-277
- Arnaud N, Lawrenson T, Østergaard L, Sablowski R (2011) The same regulatory point mutation changed seed-dispersal structures in evolution and domestication. *Current Biology* 21(14):1215-1219
- Bac CW, van Henten EJ, Hemming J, Edan Y (2014) Harvesting robots for high-value crops: state-of-the-art review and challenges ahead. *J Field Robotics* 31(6):888-911. doi:10.1002/rob.21525
- Bar-Dror T, Dermastia M, Kladnik A, Žnidarič MT, Novak MP, Meir S, Burd S, Philosoph-Hadas S, Ori N, Sonogo L (2011) Programmed cell death occurs asymmetrically during abscission in tomato. *The Plant Cell* 23(11):4146-4163
- Barros J, Serk H, Granlund I, Pesquet E (2015) The cell biology of lignification in higher plants. *Ann Bot* 115(7):1053-1074. doi:10.1093/aob/mcv046
- Biggs A, Northover J (1985) Formation of the primary protective layer and phellogen after leaf abscission in peach. *Canadian journal of botany* 63(9):1547-1550
- Blanusa T, Else MA, Atkinson CJ, Davies WJ (2005) The regulation of sweet cherry fruit abscission by polar auxin transport. *Plant growth regulation* 45:189-198
- Bleecker AB, Patterson SE (1997) Last exit: senescence, abscission, and meristem arrest in Arabidopsis. *The Plant Cell* 9(7):1169
- Botton A, Eccher G, Forcato C, Ferrarini A, Begheldo M, Zermiani M, Moscatello S, Battistelli A, Velasco R, Ruperti B (2011) Signaling pathways mediating the induction of apple fruitlet abscission. *Plant physiology* 155(1):185-208
- Botton A, Ruperti B (2019) The yes and no of the ethylene involvement in abscission. *Plants (Basel)* 8(6):187. doi:10.3390/plants8060187
- Burr CA, Leslie ME, Orlowski SK, Chen I, Wright CE, Daniels MJ, Liljegren SJ (2011) CAST AWAY, a membrane-associated receptor-like kinase, inhibits organ abscission in Arabidopsis. *Plant physiology* 156(4):1837-1850
- Butenko MA, Shi C-L, Aalen RB (2012) KNAT1, KNAT2 and KNAT6 act downstream in the IDA-HAE/HSL2 signaling pathway to regulate floral organ abscission. *Plant signaling & behavior* 7(1):135-138
- Butler L (1936) Inherited characters in the tomato II-Joint pedicel. *J Hered* 27:25-26
- Carpita NC, Gibeaut DM (1993) Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *The Plant Journal* 3(1):1-30
- Chen MK, Hsu WH, Lee PF, Thiruvengadam M, Chen HI, Yang CH (2011) The MADS box gene, FOREVER YOUNG FLOWER, acts as a repressor controlling floral organ senescence and abscission in Arabidopsis. *The Plant Journal* 68(1):168-185
- Cho SK, Larue CT, Chevalier D, Wang H, Jinn T-L, Zhang S, Walker JC (2008) Regulation of floral organ abscission in Arabidopsis thaliana. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(40):15629-15634
- CLARKE JM (1981) Effect of delayed harvest on shattering losses in oats, barley and wheat. *Canadian Journal of Plant Science* 61(1):25-28
- Cracker LE, Abeles FB (1969) Abscission: role of abscisic acid. *Plant Physiol* 44(8):1144-1149. doi:10.1104/pp.44.8.1144
- Dal Cin V, Danesin M, Boschetti A, Dorigoni A, Ramina A (2005) Ethylene biosynthesis and perception in apple fruitlet abscission (*Malus domestica* L. Borck). *J Exp Bot* 56(421):2995-3005. doi:10.1093/jxb/eri296
- Doebley JF, Gaut BS, Smith BD (2006) The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127(7):1309-1321
- Dong X, Ma C, Xu T, Reid MS, Jiang C-Z, Li T (2021) Auxin response and transport during induction of pedicel abscission in tomato. *Horticulture research* 8
- Dong Y, Wang Y-Z (2015) Seed shattering: from models to crops. *Frontiers in Plant Science* 6:476
- Eccher G, Begheldo M, Boschetti A, Ruperti B, Botton A (2015) Roles of ethylene production and ethylene receptor expression in regulating apple fruitlet abscission. *Plant Physiol* 169(1):125-137. doi:10.1104/pp.15.00358
- Ellis CM, Nagpal P, Young JC, Hagen G, Guilfoyle TJ, Reed JW (2005) AUXIN RESPONSE FACTOR1 and AUXIN RESPONSE FACTOR2 regulate senescence and floral organ abscission in Arabidopsis thaliana
- Estornell LH, Agustí J, Merelo P, Talón M, Tadeo FR (2013) Elucidating mechanisms underlying organ abscission. *Plant Science* 199:48-60
- Gao Y, Liu Y, Liang Y, Lu J, Jiang C, Fei Z, Jiang CZ, Ma C, Gao J (2019) Rosa hybrida Rh ERF 1 and Rh ERF 4 mediate ethylene- and auxin-regulated petal abscission by influencing pectin degradation. *The Plant Journal* 99(6):1159-1171
- Geng R, Shan Y, Li L, Shi C-L, Wang J, Zhang W, Sarwar R, Xue Y-X, Li Y-L, Zhu K-M (2022) The trifecta of disease avoidance, silique shattering resistance and flowering period elongation achieved by the BnaIDA editing in Brassica napus. bioRxiv:2022.2006.2009.493885
- Gómez-Cadenas A, Tadeo FR, Talon M, Primo-Millo E (1996) Leaf abscission induced by ethylene in water-stressed intact seedlings of Cleopatra mandarin requires previous abscisic acid accumulation in roots. *Plant physiology* 112(1):401-408
- Goren R (2008) Plant cell separation and adhesion. *Annual Plant Reviews, Volume 25*. Oxford University Press
- Goto K, Yabuta S, Tamaru S, Ssenyonga P, Emanuel B, Katsuhama N, Sakagami J-I (2022) Root hypoxia causes oxidative damage on photosynthetic apparatus and interacts with light stress to trigger abscission of lower position leaves in Capsicum. *Scientia Horticulturae* 305:111337
- Greenberg J, Goren R, Riov J (1975) The role of cellulase and polygalacturonase in abscission of young and mature Shamouti orange fruits. *Physiologia Plantarum* 34(1):1-7

- Greer DH, Weston C (2010) Heat stress affects flowering, berry growth, sugar accumulation and photosynthesis of *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines grown in a controlled environment. *Functional plant biology : FPB* 37(3):206-214. doi:10.1071/FP09209
- Groszmann M, Paicu T, Alvarez JP, Swain SM, Smyth DR (2011) SPATULA and ALCATRAZ, are partially redundant, functionally diverging bHLH genes required for Arabidopsis gynoecium and fruit development. *The Plant Journal* 68(5): 816-829
- Gu Q, Ferrándiz C, Yanofsky MF, Martienssen R (1998) The FRUITFULL MADS-box gene mediates cell differentiation during Arabidopsis fruit development. *Development* 125(8): 1509-1517
- Gulluoglu L, Arioglu H, Arslan M (2006) Effects of some plant growth regulators and nutrient complexes on pod shattering and yield losses of soybean under hot and dry conditions. *Asian Journal of Plant Sciences*
- Hagemann MH, Winterhagen P, Hegele M, Wünsche JN (2015) Ethephon induced abscission in mango: physiological fruitlet responses. *Frontiers in Plant Science* 6:706
- Hepworth SR, Pautot VA (2015) Beyond the divide: Boundaries for patterning and stem cell regulation in plants. *Front Plant Sci* 6:1052-1052. doi:10.3389/fpls.2015.01052
- Hepworth SR, Zhang Y, McKim S, Li X, Haughn GW (2005) BLADE-ON-PETIOLE-dependent signaling controls leaf and floral patterning in Arabidopsis. *The Plant Cell* 17(5): 1434-1448
- Hohmann U, Santiago J, Nicolet J, Olsson V, Spiga FM, Hothorn LA, Butenko MA, Hothorn M (2018) Mechanistic basis for the activation of plant membrane receptor kinases by SERK-family coreceptors. *Proc Natl Acad Sci USA* 115(13): 3488-3493. doi:10.1073/pnas.1714972115
- Hong S-B, Sexton R, Tucker ML (2000) Analysis of gene promoters for two tomato polygalacturonases expressed in abscission zones and the stigma. *Plant Physiology* 123(3):869-882
- Hu G, Fan J, Xian Z, Huang W, Lin D, Li Z (2014) Overexpression of SIREV alters the development of the flower pedicel abscission zone and fruit formation in tomato. *Plant Science* 229:86-95
- Huberman M, Goren R (1979) Exo- and endo-cellular cellulase and polygalacturonase in abscission zones of developing orange fruits. *Physiologia Plantarum* 45(2):189-196
- Huberman M, Riov J, Aloni B, Goren R (1997) Role of ethylene biosynthesis and auxin content and transport in high temperature-induced abscission of pepper reproductive organs. *Journal of plant growth regulation* 16(3):129-135. doi:10.1007/PL00006986
- Ito Y, Nakano T (2015) Development and regulation of pedicel abscission in tomato. *Frontiers in Plant Science* 6:442
- Jacobs WP (1968) Hormonal regulation of leaf abscission. *Plant Physiology* 43(9 Pt B):1480
- Jiang C-Z, Lu F, Imsabai W, Meir S, Reid MS (2008) Silencing polygalacturonase expression inhibits tomato petiole abscission. *Journal of Experimental Botany* 59(4):973-979
- Jinn T-L, Stone JM, Walker JC (2000) HAESA, an Arabidopsis leucine-rich repeat receptor kinase, controls floral organ abscission. *Genes & development* 14(1):108-117
- Jordan WR, Morgan PW, Davenport TL (1972) Water stress enhances ethylene-mediated leaf abscission in cotton. *Plant Physiology* 50(6):756-758
- Khan M, Xu H, Hepworth SR (2014) BLADE-ON-PETIOLE genes: setting boundaries in development and defense. *Plant Science* 215:157-171
- Kim J, Dotson B, Rey C, Lindsey J, Bleecker AB, Binder BM, Patterson SE (2013) New clothes for the jasmonic acid receptor COI1: delayed abscission, meristem arrest and apical dominance. *PLoS one* 8(4):e60505
- Konishi S, Izawa T, Lin SY, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yano M (2006) An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* 312(5778):1392-1396
- Konsens I, Ofir M, Kigel J (1991) effect of temperature on the production and abscission of flowers and pods in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Annals of botany* 67(5):391-399. doi:10.1093/oxfordjournals.aob.a088173
- Kučko A, Wilmowicz E, Ostrowski M (2019) Spatio-temporal IAA gradient is determined by interactions with ET and governs flower abscission. *J Plant Physiol* 236:51-60. doi:10.1016/j.jplph.2019.02.014
- Kumpf RP, Shi C-L, Larrieu A, Stø IM, Butenko MA, Péret B, Riiser ES, Bennett MJ, Aalen RB (2013) Floral organ abscission peptide IDA and its HAE/HSL2 receptors control cell separation during lateral root emergence. *Proc Natl Acad Sci USA* 110(13):5235-5240. doi:10.1073/pnas.1210835110
- Kwack Y-B, Kim HL, Chae W-B, Lee JH, Lee EH, Kim JG, Lee YB (2013) Regrowth of buds and flower bud formation in kiwifruit as affected by early defoliation. *Korean Journal of Environmental Agriculture* 32(3):201-206
- La Rue CD (1936) The effect of auxin on the abscission of petioles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 22(5): 254-259
- Langowski Ł, Goñi O, Quille P, Stephenson P, Carmody N, Feeney E, Barton D, Østergaard L, O'Connell S (2019) A plant biostimulant from the seaweed *Ascophyllum nodosum* (Sealicit) reduces podshatter and yield loss in oilseed rape through modulation of IND expression. *Sci Rep* 9(1): 16644-16611. doi:10.1038/s41598-019-52958-0
- LeClere S, Schmelz EA, Chourey PS (2010) Sugar Levels Regulate Tryptophan-Dependent Auxin Biosynthesis in Developing Maize Kernels. *Plant Physiol* 153(1):306-318. doi:10.1104/pp.110.155226
- Lee J, Chen H, Lee G, Emonet A, Kim SG, Shim D, Lee Y (2022) MSD2-mediated ROS metabolism fine-tunes the timing of floral organ abscission in Arabidopsis. *New Phytol* 235(6): 2466-2480. doi:10.1111/nph.18303
- Lee Y, Yoon TH, Lee J, Jeon SY, Lee JH, Lee MK, Chen H, Yun J, Oh SY, Wen X (2018) A lignin molecular brace controls precision processing of cell walls critical for surface integrity in Arabidopsis. *Cell* 173(6):1468-1480. e1469
- Leslie ME, Lewis MW, Youn J-Y, Daniels MJ, Liljegrén SJ (2010)

- The EVERSHED receptor-like kinase modulates floral organ shedding in Arabidopsis. *Development* 137(3):467-476
- Lewis MW, Leslie ME, Fulcher EH, Darnielle L, Healy PN, Youn JY, Liljegren SJ (2010) The SERK1 receptor-like kinase regulates organ separation in Arabidopsis flowers. *The Plant Journal* 62(5):817-828
- Li C, Zhou A, Sang T (2006) Rice domestication by reducing shattering. *Science* 311(5769):1936-1939
- Li F, Komatsu A, Ohtake M, Eun H, Shimizu A, Kato H (2020) Direct identification of a mutation in OsSh1 causing non-shattering in a rice (*Oryza sativa* L.) mutant cultivar using whole-genome resequencing. *Scientific Reports* 10(1):14936
- Liao W, Wang G, Li Y, Wang B, Zhang P, Peng M (2016) Reactive oxygen species regulate leaf pulvinus abscission zone cell separation in response to water-deficit stress in cassava. *Sci Rep* 6(1):21542-21542. doi:10.1038/srep21542
- Liljegren SJ, Ditta GS, Eshed Y, Savidge B, Bowman JL, Yanofsky MF (2000) SHATTERPROOF MADS-box genes control seed dispersal in Arabidopsis. *Nature* 404(6779):766-770
- Liljegren SJ, Roeder AH, Kempin SA, Gremski K, Østergaard L, Guimil S, Reyes DK, Yanofsky MF (2004) Control of fruit patterning in Arabidopsis by INDEHISCENT. *Cell* 116(6):843-853
- Lin Z, Li X, Shannon LM, Yeh C-T, Wang ML, Bai G, Peng Z, Li J, Trick HN, Clemente TE (2012) Parallel domestication of the Shattering1 genes in cereals. *Nature genetics* 44(6):720-724
- Louie Jr D, Addicott F (1970) Applied auxin gradients and abscission in explants. *Plant Physiology* 45(6):654
- Lu L, Arif S, Yu JM, Lee JW, Park Y-H, Tucker ML, Kim J (2023) Involvement of IDA-HAE module in natural development of tomato flower abscission. *Plants* 12(1):185
- Mao L, Begum D, Chuang H-w, Budiman MA, Szymkowiak EJ, Irish EE, Wing RA (2000) JOINTLESS is a MADS-box gene controlling tomato flower abscissionzone development. *Nature* 406(6798):910-913
- McKim SM, Stenvik G-E, Butenko MA, Kristiansen W, Cho SK, Hepworth SR, Aalen RB, Haughn GW (2008) The BLADE-ON-PETIOLE genes are essential for abscission zone formation in Arabidopsis
- Mehmood MZ, Qadir G, Afzal O, Din AMU, Raza MA, Khan I, Hassan MJ, Awan SA, Ahmad S, Ansar M, Aslam MA, Ahmed M (2021) Paclobutrazol improves sesame yield by increasing dry matter accumulation and reducing seed shattering under rainfed conditions. *International journal of plant production* 15(3):337-349. doi:10.1007/s42106-021-00132-w
- Meier U (1997) Growth stages of mono- and dicotyledonous plants= Entwicklungsstadien mono- und dikotyler Pflanzen= Estadios de las plantas mono- y dicotiledóneas= Stades phénologiques des mono- et dicotylédones cultivées. Berlin [etc.]: Blackwell
- Meir S, Philosoph-Hadas S, Riov J, Tucker ML, Patterson SE, Roberts JA (2019) Re-evaluation of the ethylene-dependent and-independent pathways in the regulation of floral and organ abscission. *Journal of experimental botany* 70(5):1461-1467
- Meir S, Philosoph-Hadas S, Sundaresan S, Selvaraj KV, Burd S, Ophir R, Kochanek B, Reid MS, Jiang C-Z, Lers A (2010) Microarray analysis of the abscission-related transcriptome in the tomato flower abscission zone in response to auxin depletion. *Plant Physiology* 154(4):1929-1956
- Meng X, Zhou J, Tang J, Li B, de Oliveira MV, Chai J, He P, Shan L (2016) Ligand-induced receptor-like kinase complex regulates floral organ abscission in Arabidopsis. *Cell reports* 14(6):1330-1338
- Mesejo C, Marzal A, Martínez-Fuentes A, Reig C, Agustí M (2021) On how auxin, ethylene and IDA-peptide relate during mature Citrus fruit abscission. *Scientia horticultrae* 278:109855. doi:10.1016/j.scienta.2020.109855
- Moline HE, Bostrack JM (1972) Abscission of leaves and leaflets in *Acer negundo* and *Fraxinus americana*. *American Journal of Botany* 59(1):83-88
- Monterroso VA, Wien HC (1990) Flower and pod abscission due to heat stress in beans. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 115(4):631-634. doi:10.21273/JASHS.115.4.631
- Najeeb U, Atwell BJ, Bange MP, Tan DK (2015) Aminoethoxyvinylglycine (AVG) ameliorates waterlogging-induced damage in cotton by inhibiting ethylene synthesis and sustaining photosynthetic capacity. *Plant Growth Regulation* 76:83-98
- Nakano T, Fujisawa M, Shima Y, Ito Y (2014) The AP2/ERF transcription factor SIERF52 functions in flower pedicel abscission in tomato. *Journal of experimental botany* 65(12):3111-3119
- Nakano T, Kato H, Shima Y, Ito Y (2015) Apple SVP family MADS-box proteins and the tomato pedicel abscission zone regulator JOINTLESS have similar molecular activities. *Plant Cell Physiol* 56(6):1097-1106. doi:10.1093/pcp/pcv034
- Nakano T, Kimbara J, Fujisawa M, Kitagawa M, Ihashi N, Maeda H, Kasumi T, Ito Y (2012) MACROCALYX and JOINTLESS interact in the transcriptional regulation of tomato fruit abscission zone development. *Plant physiology* 158(1):439-450
- Navas E, Fernández R, Sepúlveda D, Armada M, Gonzalez-De-santos P (2021) Soft grippers for automatic crop harvesting: A review. *Sensors (Basel)* 21(8):2689. doi:10.3390/s21082689
- Niruntrayakul S, Rerkasem B, Jamjod S (2009) Crossability between cultivated rice (*Oryza sativa*) and common wild rice (*O. rufipogon*) and characterization of F1 and F2 populations. *Sci Asia* 35:161-169
- Ogawa M, Kay P, Wilson S, Swain SM (2009) ARABIDOPSIS DEHISCENCE ZONE POLYGALACTURONASE1 (ADPG1), ADPG2, and QUARTET2 are polygalacturonases required for cell separation during reproductive development in Arabidopsis. *Plant Cell* 21(1):216-233. doi:10.1105/tpc.108.063768

- Ohkuma K, Lyon JL, Addicott FT, Smith OE (1963) Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science* 142(3599):1592-1593. doi:10.1126/science.142.3599.1592
- Patharkar OR, Walker JC (2015) Floral organ abscission is regulated by a positive feedback loop. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(9):2906-2911
- Patharkar OR, Walker JC (2018) Advances in abscission signaling. *J Exp Bot* 69(4):733-740. doi:10.1093/jxb/erx256
- Patterson SE (2001) Cutting loose. *Abscission and dehiscence in Arabidopsis*. *Plant physiology* 126(2):494-500
- Patterson SE, Bleeker AB (2004) Ethylene-dependent and-independent processes associated with floral organ abscission in Arabidopsis. *Plant Physiology* 134(1):194-203
- Pinyopich A, Ditta GS, Savidge B, Liljegren SJ, Baumann E, Wisman E, Yanofsky MF (2003) Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development. *Nature* 424(6944):85-88
- Qin Y, Kim S-M, Zhao X, Jia B, Lee H-S, Kim K-M, Eun M-Y, Jin I-D, Sohn J-K (2010) Identification for quantitative trait loci controlling grain shattering in rice. *Genes & Genomics* 32:173-180
- Raja WH, UnNabi S, Kumawat K, Sharma O (2017) Pre harvest fruit drop: a severe problem in apple. *Indian Farmer* 4(8): 609-614
- Reddy K, Hodges H, Reddy V (1992) Temperature effects on cotton fruit retention. *Agronomy journal* 84(1):26-30
- Reichardt S, Piepho HP, Stintzi A, Schaller A (2020) Peptide signaling for drought-induced tomato flower drop. *Science* 367(6485):1482-1485. doi:10.1126/science.aaz5641
- Rick CM (1967) Fruit and pedicel characters derived from Galápagos Tomatoes'. *Economic Botany* 21(2):171-184
- Riov J (1974) A polygalacturonase from citrus leaf explants: role in abscission. *Plant physiology* 53(2):312-316
- Riov J, Goren R (1979) Effect of ethylene on auxin transport and metabolism in midrib sections in relation to leaf abscission of woody plants. *Plant, cell and environment* 2(1):83-89. doi:10.1111/j.1365-3040.1979.tb00778.x
- Roberts JA, Elliott KA, Gonzalez-Carranza ZH (2002) Abscission, dehiscence, and other cell separation processes. *Annual review of plant biology* 53(1):131-158
- Roberts JA, Whitelaw CA, Gonzalez-Carranza ZH, McManus MT (2000) Cell separation processes in plants—models, mechanisms and manipulation. *Ann Bot* 86(2):223-235. doi:10.1006/anbo.2000.1203
- Roman A-O, Jimenez-Sandoval P, Augustin S, Broyart C, Hothorn LA, Santiago J (2022) HSL1 and BAM1/2 impact epidermal cell development by sensing distinct signaling peptides. *Nat Commun* 13(1):876-876. doi:10.1038/s41467-022-28558-4
- Sakamoto M, Munemura I, Tomita R, Kobayashi K (2008) Involvement of hydrogen peroxide in leaf abscission signaling, revealed by analysis with an in vitro abscission system in Capsicum plants. *Plant J* 56(1):13-27. doi:10.1111/j.1365-313X.2008.03577.x
- Santiago J, Brandt B, Wildhagen M, Hohmann U, Hothorn LA, Butenko MA, Hothorn M (2016) Mechanistic insight into a peptide hormone signaling complex mediating floral organ abscission. *Elife* 5:e15075
- Sawicki M, Ait Barka E, Clément C, Vaillant-Gaveau N, Jacquard C (2015) Cross-talk between environmental stresses and plant metabolism during reproductive organ abscission. *Journal of Experimental Botany* 66(7):1707-1719
- Sedgley M, Annells CM (1981) Flowering and fruit-set response to temperature in the avocado cultivar 'Hass'. *Scientia horticulturae* 14(1):27-33. doi:10.1016/0304-4238(81)90075-3
- Snipes CE, Baskin CC (1994) Influence of early defoliation on cotton yield, seed quality, and fiber properties. *Field Crops Research* 37(2):137-143
- Sriskanharajah K, El Kayal W, Torkamaneh D, Ayyanath MM, Saxena PK, Sullivan AJ, Paliyath G, Subramanian J (2021) Transcriptomics of improved fruit retention by hexanal in 'honeycrisp' reveals hormonal crosstalk and reduced cell wall degradation in the fruit abscission zone. *International journal of molecular sciences* 22(16):8830. doi:10.3390/ijms22168830
- Stø IM, Orr RJ, Fooyontphanich K, Jin X, Knutsen JM, Fischer U, Tranbarger TJ, Nordal I, Aalen RB (2015) Conservation of the abscission signaling peptide IDA during Angiosperm evolution: withstanding genome duplications and gain and loss of the receptors HAE/HSL2. *Frontiers in Plant Science* 6:931
- Tabuchi T (1999) Comparison on the development of abscission zones in the pedicels between two tomato cultivars. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 68(5):993-999
- Taylor I, Baer J, Calcutt R, Walker JC (2019) Hypermorphonic SERK1 mutations function via a SOBIR1 pathway to activate floral abscission signaling. *Plant physiology* 180(2):1219-1229
- Taylor JE, Whitelaw CA (2001) Signals in abscission. *New Phytologist* 151(2):323-340
- Thurber CS, Jia MH, Jia Y, Caicedo AL (2013) Similar traits, different genes? Examining convergent evolution in related weedy rice populations. *Molecular Ecology* 22(3):685-698
- Tucker ML, Yang R (2012) IDA-like gene expression in soybean and tomato leaf abscission and requirement for a diffusible stelar abscission signal. *AoB Plants* 2012:pls035-pls035. doi:10.1093/aobpla/pls035
- van Herck L, Kurtser P, Wittemans L, Edan Y (2020) Crop design for improved robotic harvesting: A case study of sweet pepper harvesting. *Biosystems engineering* 192:294-308. doi:10.1016/j.biosystemseng.2020.01.021
- Ventimilla D, Concha D, Gonzalez-Ibeas D, Talon M, Tadeo FR (2020) Differential expression of IDA (INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION)-like genes in *Nicotiana benthamiana* during corolla abscission, stem growth and water stress. *Durham: Research Square, Durham*. doi:10.21203/rs.2.12900/v3
- Ventimilla D, Velázquez K, Ruiz-Ruiz S, Terol J, Pérez-Amador MA, Vives MC, Guerri J, Talon M, Tadeo FR (2021) IDA (INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION)-like peptides and HAE (HAESA)-like receptors regulate corolla abscission in *Nicotiana benthamiana* flowers. *BMC plant*

- biology 21(1):1-226. doi:10.1186/s12870-021-02994-8
- Warrington I (2018) Fruit thinning: Advances and Trends. United States: John Wiley & Sons, Incorporated, United States. doi:10.1002/9781119521082.ch4
- Waszczak C, Carmody M, Kangasjärvi J (2018) Reactive oxygen species in plant signaling. *Annu Rev Plant Biol* 69(1): 209-236. doi:10.1146/annurev-arplant-042817-040322
- Webster A, Spencer J, Dover C, Atkinson C (2006) The influence of sprays of GA3 and AVG on fruit abscission, fruit ripening and quality of two sweet cherry cultivars. *Acta Horticulturae* 727:467-472
- Wiggins S, Metcalfe D, Thompson H (1956) The use of desiccant sprays in harvesting Birdsfoot trefoil for seed 1. *Agronomy Journal* 48(7):281-284
- Wilmowicz E, Frankowski K, Kućko A, Świdziński M, de Dios Alché J, Nowakowska A, Kopcewicz J (2016) The influence of abscisic acid on the ethylene biosynthesis pathway in the functioning of the flower abscission zone in *Lupinus luteus*. *J Plant Physiol* 206:49-58. doi:10.1016/j.jplph.2016.08.018
- Yang Z, Zhong X, Fan Y, Wang H, Li J, Huang X (2015) Burst of reactive oxygen species in pedicel-mediated fruit abscission after carbohydrate supply was cut off in longan (*Dimocarpus longan*). *Front Plant Sci* 6(MAY):1-10. doi:10.3389/fpls.2015.00360
- Ying P, Li C, Liu X, Xia R, Zhao M, Li J (2016) Identification and molecular characterization of an IDA-like gene from litchi, *LcIDL1*, whose ectopic expression promotes floral organ abscission in *Arabidopsis*. *Sci Rep* 6(1):37135-37135. doi:10.1038/srep37135
- Yoon J, Cho LH, Kim SL, Choi H, Koh HJ, An G (2014) The BEL1-type homeobox gene SH 5 induces seed shattering by enhancing abscission-zone development and inhibiting lignin biosynthesis. *The Plant Journal* 79(5):717-728
- Yoon J, Cho L-H, Antt HW, Koh H-J, An G (2017) KNOX protein OSH15 induces grain shattering by repressing lignin biosynthesis genes. *Plant Physiology* 174(1):312-325
- Yuan R, Burns JK (2004) Temperature factor affecting the abscission response of mature fruit and leaves to CMN-Pyrazole and ethephon in 'Hamlin' oranges. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 129(3):287-293. doi:10.21273/JASHS.129.3.0287
- Yuan R, Carbaugh DH (2007) Effects of NAA, AVG, and 1-MCP on ethylene biosynthesis, preharvest fruit drop, fruit maturity, and quality of 'Golden Supreme' and 'Golden Delicious' apples. *HortScience* 42(1):101-105
- Zhao M, Li C, Ma X, Xia R, Chen J, Liu X, Ying P, Peng M, Wang J, Shi C-L (2020) KNOX protein KNAT1 regulates fruitlet abscission in litchi by repressing ethylene biosynthetic genes. *Journal of Experimental Botany* 71(14):4069-4082