

葡萄芽休眠研究进展

闵卓¹, 房玉林^{1,2}

(1. 西北农林科技大学 葡萄酒学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 陕西省葡萄与葡萄酒工程技术研究中心, 陕西 杨凌 712100)

摘要:芽休眠是多年生木本植物对不良环境条件的生物学适应性,是果树生存、产量及品质的前提和保证。该研究在查阅大量相关文献的基础上,对芽休眠的定义、分类及影响因素进行了综述,并通过对葡萄芽休眠的国内外研究进展进行了分析,指出了葡萄芽休眠未来的研究方向。

关键词:葡萄;芽;休眠;研究进展

中图分类号:S 663.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)02-0182-07

多年生木本植物在其生长周期中,不可避免的会遭遇干旱、低温、高温等不良环境甚至是影响其生存的恶劣环境条件,在漫长的进化过程中,为了保护自身、抵御低温环境,产生了不同的防御机制,其生长器官、组织逐渐进化,形成了休眠组织、器官来增强对逆境胁迫的抵御能力,从而安全越冬。当外界环境条件适宜时,休眠解除,重新恢复生长。休眠组织、器官多种多样,其中芽休眠是研究较多且最为常见的休眠方式。近年来,针对不同植物芽休眠的调控机理,众多研究者已从生理生化、细胞信号转导、分子调控等不同层面进行了大量的研究,取得了丰硕的研究成果,为揭示芽休眠这一生命现象的本质提供了理论依据。

葡萄作为继柑橘之后种植面积最大的水果,其芽休眠对葡萄产量和品质同样具有重要的影响。该研究从芽休眠的定义、分类、影响因素进行了概述,并对葡萄芽休眠的国内外研究进展进行了详细的分析,从而对以后葡萄芽休眠的研究方向作出展望,对人工调控葡萄休眠期,进而调控葡萄物候期起指导作用,对葡萄产业发展具有一定的意义。

1 芽休眠的定义与分类

多年生木本植物的芽休眠是其在长期的自然进化过程中形成的对环境和气候的生物学适应,它是一种相对现象,并非绝对停止一切生命活动^[1-2]。LANG 等^[3]

将休眠定义为“包括分生组织在内的任何结构可见生长的暂时停止”,并根据休眠的诱导因素将其分为3类:1)相对休眠(para-dormancy),指由植物细胞内部特殊的化学信号诱导产生的生长停滞现象,该化学信号不是由休眠组织内部信号独自诱导产生的,诱导其产生的生理因素包括顶端优势、日长差异和光周期等;2)生理休眠(endo-dormancy),指植物内部原发性反应所引起的生长停滞现象,这种原发性反应是由休眠组织内部信号独自诱导引发的;3)生态休眠(eco-dormancy),由不良环境因子所引起的休眠,如水分缺乏、营养亏缺、极端环境温度等,一旦环境条件适宜,植物便可重新恢复生长。ROHDE等^[2]将休眠定义为“在适宜条件下,具有生长能力的细胞、器官或分生组织不能起始生长的现象”。从这个定义的角度来看,休眠是分生组织的一种特性。相比较而言,LANG 等^[3]对相对休眠、生理休眠和生态休眠的定义更倾向于反映引起休眠的不同诱导因素,而后者则更倾向于表现分生组织呈现出的生长停滞的状态^[4]。

虽然 LANG 等^[3]提出的上述3种休眠方式通常被认为是单独发生的,但是任何一种芽可能同时被影响休眠的一种或多种信号所调控^[5](图1)。

依据芽休眠程度的深浅,将其分为前休眠、深休眠和后休眠。针对生长于温带的木本植物的芽休眠,FUCHIGAMI 等^[6]提出了一种芽的度生长阶段模式,从图2可以看出,从芽萌发开始(zero growth stage, 0°GS),刚萌发的芽即处于相对休眠相(para-dormancy);春梢经过生长最旺盛的时期(90°GS),到营养生长停止(或称营养成熟, vegetative maturity, VM, 90°~180°GS)、顶芽形成(180°GS)后,即进入休眠程度逐渐加深的内生休眠相(deep endo-dormancy);当枝梢落叶(270°GS),开始感受低温时,芽即进入内休眠深度递减的浅内休眠相(shallow endo-dormancy);待满足低温需求(315°GS)而低温

第一作者简介:闵卓(1990-),女,博士研究生,研究方向为葡萄栽培生理与生态学。E-mail:1031759649@qq.com

责任作者:房玉林(1973-),男,博士,教授,博士生导师,现主要从事葡萄栽培生理与生态学等研究工作。E-mail:fangyulin@nwsuaf.edu.cn

基金项目:农业部“948”资助项目(2014-Z20);国家“十二五”科技支撑计划资助项目(2012BAD31B07)。

收稿日期:2015-09-28

仍然继续时,芽即处于生态休眠相(eco-dormancy);待气温回升时,又回到萌芽(0°GS)原点。该模式强调休眠的各个阶段都有其不同的“深度”,并在各阶段内呈消长或重叠变化。多数木本植物的芽休眠通常是从一年春萌开始(0°)一直持续到翌年春萌(360°)周而复始的过程。

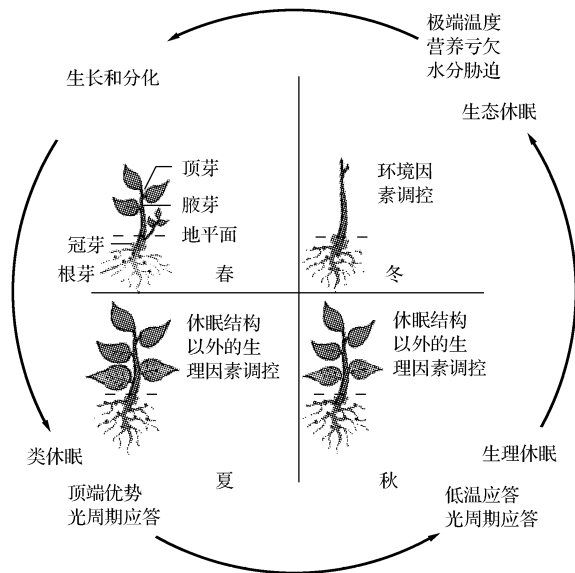


图1 不同类型的休眠所对应的信号、典型季节变化

Fig. 1 Diagram of signals and typical seasons corresponding to the different types of dormancy

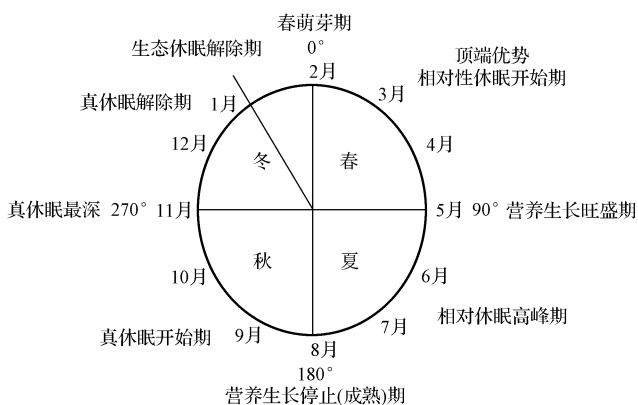


图2 芽休眠的深度生长阶段模式

Fig. 2 Degree growth stage model of bud dormancy

根据是否可被调控,芽休眠被分为可调控休眠和不可调控休眠^[7]。可调控休眠包括内生休眠前期的相对休眠及其后期的生态休眠,前者可通过一定的措施使芽恢复生长,如修剪、除叶和使用化学药剂等,而后者可通过调整温度来加以解除;另外,必须施予一定的低温才能打破的内休眠则被归为不可调控休眠(图3)。

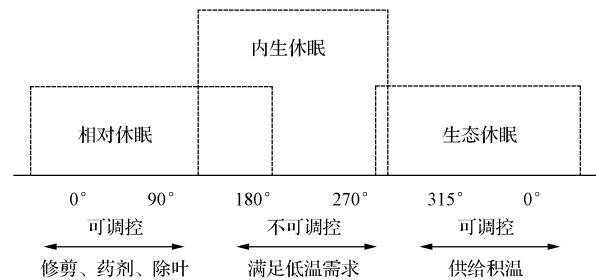


图3 芽休眠的可调控和不可调控性

Fig. 3 The possibility of being regulated of bud dormancy

2 芽休眠的影响因素

2.1 光照

光照通常被认为是调控多年生木本植物内休眠诱导的基本信号,蔷薇科植物家族除外^[8]。对于大多数多年生植物而言,当满足临界日长和足够的短日照天数时,通常短日照可引起停止生长,而长日照促进生长。当控制桑树接受的日照时间不变,降低温度不会引起休眠,表明光照是诱导芽休眠的主要调控因子^[9]。在温带生态系统中,光周期是季节性气候变化最可靠的指示者,芽休眠的光周期调控包括光敏色素和生物钟的调控。在拟南芥和杨树中,光周期信号可被光敏色素所感受,光敏色素可感受红光和远红外光的比率^[10-11],拟南芥的隐花色素也可感受及转换蓝光信号^[12]。光周期信号和其相应的信号受体分子相互作用,以此来响应生物钟调节因子的作用^[12-14]。

2.2 温度

低温是诱导休眠起始和休眠解除的重要因素。低温可促进生理休眠的起始,然而延长低温时间,会致使生理休眠解除^[1-2]。在温带环境条件下,芽在内休眠解除后不立即开始生长,因为低温有助于生态休眠的维持。关于生态休眠的维持机制,目前机理尚不清楚,有人推测是 ABA 在其中发挥了一定的作用^[5]。生理休眠解除和开花所需的春化作用过程均需延长低温的时间,这个共性最初是由 CHOUARD^[15]于 1960 年提出来的。HORVATH 等^[16]对这个问题进行了延伸,根据其研究结果进行推测得出,当外界环境条件适宜时,植物是通过核染色质重构的方式来“记忆”休眠诱导已发生过的事实。后来,在乳浆草^[16]、杨树^[17]和葡萄^[18]的休眠诱导和解除过程中发现核染色质修饰基因的差异表达,进一步证实了上述假说。然而,ROHDE 等^[2]指出春化作用和休眠解除所需低温的时间是不同的,因此它们的机制可能是不同的。

2.3 水分

芽休眠程度与芽内的水分状态及其扩散能力息息相关。研究表明桃树芽^[19]和葡萄冬芽^[20]在休眠过程

中,束缚水和自由水含量随着休眠程度的加深分别表现出增加和降低的变化趋势,而二者的含量随着休眠的解除也会呈现相反的变化趋势,细胞内和细胞间水的流动性增加。因此,植物的休眠与其体内水的组成及其流动性有密切的联系。

2.4 激素

植物的休眠和解除与植物组织内激素种类和含量变化密切相关。目前,研究较多的是生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯,近年来,也发现了可能与芽休眠相关的新型植物激素独角金内酯。不同激素之间相互作用,共同调控季节性的芽休眠。

生长素被认为是调控类休眠向生长期转变的主要激素。将草莓(*Fragaria* × *ananassa* Duch.)置于 12℃低温处理 8 周后能诱导草莓在形态上表现出典型的休眠状态,激素含量分析发现 IAA 含量显著下降,而 ABA 含量明显增加,而 ABA 含量的变化比 IAA 含量的变化稍微滞后,据此推测休眠诱导早期植物体内最先发生的变化可能是 IAA 水平的降低。IAA 含量的变化与植物组织所处的休眠深度呈负相关^[21]。通过对菜豆芽的研究^[22]发现,处于生长期的菜豆芽比处于休眠期的菜豆芽含有更多的 IAA;生长素响应基因偏向正在生长的梨的芽组织内表达^[23];乳浆草从休眠期向生长期转化的过程中,生长素响应基因和生长素代谢相关基因表达量呈现出增加趋势^[16]。而对草莓的研究发现,生长素外流载体 *FaPIN1* 基因会随着休眠的诱导而下调表达,并保持较低水平,通过这种机制来抑制草莓中生长素的极性运输^[21]。

活性 GA 含量与休眠诱导过程呈负相关。对挪威云杉(*Picea abies*)进行短日照处理,可以使其体内活性 GA 含量急剧下降^[24]。短日照诱导使柳树(*Salix pentandra*)进入休眠的过程中,细胞停止分裂并停止伸长是其进入休眠的特征之一,而外源 GA 可使这一现象得到恢复;而当夜间温度较低的时候,使用 GA 生物合成抑制剂多效唑可诱导植物生长暂时停滞^[25]。有研究表明植物对外源 GA 的敏感性随休眠程度的加深而降低^[26]。这与抑制剂有关,它对 GA 的信号转导具有负调控作用。编码 DELLA 蛋白的基因有 2 种:GA-INSENSITIVE (GAI)基因和 REPRESSOR OF *ga1-3* (RGA) 基因,前者被发现可在短日照诱导的杨树顶芽中上调表达^[17],而后者在形成层休眠诱导期表达量下降^[27]。这 2 个 DELLA 基因均可被光敏色素互作因子 PIF4 和 PIF3-LIKE1 激活而表达,而光敏色素互作因子又可被短日照条件诱导表达^[28]。乳浆草叶中合成的糖类物质对地下芽的生长发育具有抑制作用,这与糖类物质对 GA 的生物合成或信号转导的负调控作用相关^[29]。

细胞分裂素对于细胞分裂和器官形成具有至关重

要的作用,当顶端分生组织被去除的时候,脱落酸被认为是促进腋芽生长的关键调控信号,生长素对脱落酸的生物合成具有负调控作用。从杨树^[17]和乳浆草^[16]中得到的数据表明,在内休眠起始之前乙烯水平短暂升高,并且这是内休眠起始必须步骤。在类休眠过程中,至少有 10 种其它的与乙烯的产生和应答相关的基因高表达,但是在随后的内休眠和生态休眠过程中,这些基因的表达被抑制^[16]。在柑橘中关于 ABA 积累的研究表明乙烯可能直接诱导 ABA 生物合成的关键基因 9-CIS-EPOXYCAROTENOID DIOXYGENASE (NCED1)来发挥作用^[30]。反过来,马铃薯休眠解除过程中 ABA 的代谢可能与 NCED 基因的减少有关^[31]。在乳浆草中,ABA 水平在内休眠过程中上升,当过渡到生态休眠后,ABA 水平下降^[16]。

一年生植物体内的独角金内酯,其运输依赖于生长素的极性运输,它可直接影响芽的生长,也可抑制枝条的分支^[32]。目前尚鲜见对于这种新型植物激素是否在多年生植物的类休眠向内休眠过渡过程中发挥作用,这将是一个值得研究的新方向。

2.5 糖

糖含量与植物的营养芽从相对休眠向生理休眠的过渡是相联系的,它被认为是一种可在植物发育过程中起调控作用的信号分子^[33]。响应糖的信号途径与其它很多信号途径(包括那些响应植物激素和光照信号的途径)相互作用,形成复杂的信号传递与信号转导途径^[33]。

关于糖信号分子是如何调控营养芽休眠这个问题,人们已进行了大量的研究,其中对于乳浆草的相关研究和应用最多。相对休眠过程中,乳浆草叶片中的糖与地下芽生长的抑制相关联,进一步的试验表明葡萄糖和蔗糖可以通过 GA 逆转的机制抑制根芽的生长。在植物衰老之前进行剪枝会引起淀粉的快速降解以及蔗糖的减少,这个过程与相对休眠向活跃生长转变的过程是同步的^[33]。与此相反,在秋季衰老过程中,淀粉向蔗糖的转化发生在乳浆草的地下芽中,这与相对休眠向生理休眠的转变过程也是并行的。对杨树生理休眠的研究发现,其形成层分生组织中与淀粉降解相关的基因表达量随着休眠而增加^[34]。依据这些研究结果,可以推断糖信号分子通过与植物激素之间交互作用来调控营养芽的休眠。另外,糖与 GA 的感知是相互拮抗的,但它可增强对 ABA 的感知,在诱导生理休眠和生态休眠的信号传导途径中发挥一定的作用。

2.6 酶

研究发现,植物体内酶的活性会随着芽休眠的诱导或解除而发生一定的变化,目前研究较多的与休眠及休眠解除相关的酶主要有抗氧化酶类、H⁺-ATP 酶及代谢相关的酶等。

对桃树休眠过程中抗氧化相关酶的研究发现,超氧阴离子可能是体内其它抗氧化相关指标的诱导因子,休眠解除时 SOD 活性升高, O_2^- 释放速率下降,减缓歧化反应速率,造成 H_2O_2 的积累;而受 H_2O_2 的诱导,POD 活性持续升高,未表现出下降趋势;CAT 活性与 H_2O_2 的变化趋势相一致^[35-36]。不同物种抗氧化酶类的变化规律虽不尽相同,但总体的活性变化是与休眠过程中产生的一些自由基的浓度变化密切相关的。

H^+ -ATP 酶是一种比较重要的酶,其活性变化与膜系统运输能力的改变有关。对桃树的研究^[37]发现,在休眠初期芽下组织的 H^+ -ATP 酶的活性和数量都高于芽,随着休眠程度的加深,芽下组织的 H^+ -ATP 酶的活性和数量逐渐降低,而芽的 H^+ -ATP 酶的活性和数量逐渐升高,并超过芽下组织,随着休眠的解除,芽和芽下组织的 H^+ -ATP 酶的活性都逐步提高,在萌发时达到高峰。关于胡桃芽质膜内 H^+ -ATP 酶的研究^[38]也发现,其活性和数量在休眠期远小于萌发期,而且这种变化与芽内糖类物质的变化密切相关。芽休眠的形成和解除可能与芽对营养物质的吸收利用能力的变化有极大关系。

3 葡萄芽休眠调控的研究进展

植物的芽休眠是多个基因综合作用共同控制的复杂过程,为了鉴定休眠相关的基因并试图阐释不同物种芽休眠及休眠解除的分子机制,众多学者针对不同物种,从不同角度、不同层次进行了大量研究,挖掘到越来越多与休眠相关的基因。而针对葡萄芽休眠分子机制的挖掘也日渐增多。

对于葡萄芽休眠,众多学者进行了大量的研究,但是对于其诱导、解除及其控制机制,至今仍未探索透彻^[39-41]。芽生理休眠的解除始于对低温或破眠剂信号的感知,接着发生一系列的生化变化引发植物体内进行复杂的信号转导,使得原本受抑制的芽分生组织活性被解除^[7]。目前国内外研究较多的是葡萄芽破眠过程中各生理指标的变化以及人工打破休眠措施对葡萄芽休眠解除的影响机制。

3.1 葡萄芽休眠的国内研究进展

关于葡萄的芽休眠,国内主要是用不同种类的人工破眠剂对不同葡萄品种进行处理,研究对其休眠解除的影响,机制方面的研究相对较少。打破葡萄芽休眠常用的破眠剂有单氰胺(H_2CN_2)、石灰氮($CaCN_2$)、硫脲、叠氮化钠和蒜汁等,可在不同程度上促使酿酒葡萄的冬芽提早萌发^[42-43];在“赤霞珠”和“霞多丽”葡萄芽休眠过程中,芽中水分含量、水分组成及可溶性蛋白质含量会发生一定的变化^[44];在“赤霞珠”葡萄冬芽自然破眠过程中,其体内氮素含量、氮素组成也会发生规律性的变化,并且发现氮素代谢相关酶活性变化会呈现一定的规律

性^[45];通过对酿酒葡萄自然休眠及打破休眠过程中冬芽组织抗氧化系统变化的研究发现随着休眠解除,各种指标呈现规律性变化^[46]。除了对休眠相关生理指标的研究分析,国内近些年开始从分子生物学层面研究葡萄的芽休眠,闵卓等^[47]构建了“赤霞珠”葡萄冬芽和夏芽的抑制消减 cDNA 文库,筛选出大量 EST 片段,经拼接发现这些基因的分子功能多种多样,可参与细胞呼吸、真菌防御、花发育调控、葡萄糖代谢等细胞过程,进一步证实休眠这一性状是众多基因参与并相互作用的结果。

3.2 葡萄芽休眠的国外研究进展

与国内相比,国外的研究主要集中于从分子生物学层面挖掘葡萄芽休眠及其解除机制。大多数研究是利用在可控环境下,施用破眠剂处理,采用单枝插条试验来进行研究的。这一方法可以缩短取样时间,解决田间取样间隔时间过长、不易监控休眠深度的缺点^[48]。OR 等^[18]通过对单氰胺打破葡萄芽休眠早期基因表达水平的变化进行分析,证实了 GDBRPK 基因的调控作用,该基因编码 SNF-like 蛋白激酶,而此蛋白被认为是 AMP 在逆境条件下的感受器,通常也被认为是蔗糖合成酶^[49]、丙酮酸脱羧酶和乙醇脱氢酶的受体^[48-51],它在单氰胺化学诱导休眠解除时上调表达。进一步推测了葡萄响应单氰胺的方式:葡萄芽被施用单氰胺后,使得 CAT 基因(AF236127)表达量降低,过氧化氢酶活性(EC 1.11.1.6)下降^[48],体内过氧化氢积累,产生短暂的氧化胁迫,导致 AMP/ATP 比例增加,AMP 信号被 SNF-like GDBRPK 这个感受器所感受,基因上调表达,引起 SNF-like 蛋白激酶增多,介导信号转导,从而引起葡萄芽休眠的解除。利用单氰胺(hydrogen cyanamide, HC)、热激作用(heat shock, HS)和叠氮化钠(sodium azide, AZ)等打破休眠过程中,检测到乙醛和乙醇含量升高,并且,除了低温和 HC,高温、干燥、缺氧等逆境条件均可引起芽休眠被解除^[41]。另外,HS 可使葡萄芽体内产生类似于施用 HC 后的一系列变化(过氧化氢酶基因和过氧化氢酶活性被抑制),使葡萄芽解除休眠,也证明了 HC 和 HS 处理后,编码多种代谢相关酶的基因均呈现出相似的表达模式,说明引起休眠解除的不同刺激可引发相似的细胞生物学过程。进一步验证短暂的氧化胁迫和呼吸胁迫是引起芽休眠解除的机制之一^[49],暗示线粒体可能是感受休眠解除刺激的中心区域^[49]。另外,为进一步探索休眠解除机制,PEREZ 等^[52]通过比较叠氮化钠(NaN_3 , 一种线粒体呼吸抑制剂)与单氰胺(一种广泛使用的植物破眠剂)对于葡萄芽休眠解除的作用机制,发现二者均能抑制其对氧气的吸收,均会引起抗坏血酸谷胱甘肽和磷酸戊糖代谢途径被激活,引起还原型/氧化型谷胱甘肽比例增加,休眠解除过程的关键酶 β -1,3-D-葡聚糖酶活性升高,表明氧气缺失引起酒精发酵作用增加,这可

能是激活芽休眠解除机制下游阶段的机制之一。同时还有研究表明,在模拟缺氧环境条件下,体内发生一系列的变化,影响到乙烯和脱落酸之间相互作用,使得ABA对分生组织活性的抑制作用被削弱,重新开始生长。为解决葡萄基因组数据库中关于芽的基因数据缺失的问题,KEILIN等^[50]分别构建了葡萄芽自然发育过程和人工破眠处理后幼嫩芽和成熟芽基因表达文库,筛选了大量的与休眠相关的EST,证明葡萄芽休眠解除过程中细胞内发生的生物学过程涉及:氧化应激、钙信号传导、细胞内小泡运输以及碳水化合物的厌氧代谢等。另外,VERGARA等^[53]通过研究葡萄自然休眠解除和破眠剂打破休眠过程中*VvGR*、*VvG6PD*、*VvGLU*等已被证明在休眠解除过程中发挥关键作用的基因的表达模式,发现自然破眠和人工破眠均可激活相同的代谢机制,然而施加低温处理不能引发上述基因的上调表达。

另外,还有一部分研究集中于芽休眠与葡萄开花的相关性。光周期是使植物随着季节性气候变化而生长、开花及休眠的重要环境因子。光周期对大多数植物的开花具有调控作用,所以人们推测调控开花的基因在植物的休眠过程中也发挥一定的作用,例如,*Flowering Locus T(FT)/Terminal Flower1(TFL1)*以及*MADS-box*基因家族。在杨树中,过量表达*PHYA*基因,能够阻止杨树的内休眠诱导。在杨树和乳浆草中,*FT*基因和*TFL1*基因的同源基因都会被诱导休眠的环境因子所抑制^[54]。并且,在转基因杨树中过量表达*PHYA*基因,能够减轻*FT*和*TFL1*同源基因的抑制作用,并阻止其休眠的起始^[54]。另外,这2个基因都会由于感受到引起休眠解除的低温条件而上调表达^[55]。*Flowering Locus C(FLC)*和*Short Vegetative Phase(SVP)*作为*MAD-box*转录因子的成员,可参与拟南芥开花应答的温度调控,也能够调控多年生木本植物的芽休眠^[56]。在积类和乳浆草的内休眠过程中,它们上调表达,而在休眠解除后下调表达^[57-58]。类似的,*SVP*同源基因即*Dormancy Associated MADS-box(DAM)*基因,也参与多种植物,如覆盆子^[59]、杏^[60]、乳浆草^[61]、猕猴桃^[62]和杨树^[17]的生长停止和顶芽形成。杨树的*evergrowing*突变体,缺失6个*SVP-like(PpDAM1-6)*基因,使得顶端新梢分生组织的休眠能力完全缺失^[63]。

通过对河岸葡萄和塞伯拉葡萄越冬芽发育过程中的花序原基分化以及成花途径相关基因的表达分析,鉴定出了具有调控花发育和休眠诱导双重作用的基因,并阐明通过它们之间的相互作用来调控休眠和开花的过程^[64]。DIAZ-RIQUELME等^[65]通过对整个年生长期中葡萄芽转录组学的研究,发现基因差异表达发生时期主要有芽休眠的过程、活跃生长过程以及胁迫应答过程,另外也发现了3个与休眠相联系的转录组变化的主

要时期:相对休眠/生理休眠、生理休眠/生态休眠、生态休眠/芽萌发的过渡阶段。编码生长发育过程相关调控因子的基因被归为3类:与开花诱导相关的基因、与花分生组织起始和分化相关的基因及与休眠相关的基因。同时,也进一步证明了调控开花的基因也参与芽休眠的途径。最近,RUONALA等^[54]指出通过过量表达光敏色素A,可以对短日照诱导休眠起到负调控作用,并且会减轻*PtFT2*和*CENTRORADIALIS-LIKE 1*基因的抑制作用,后者可参与茎的延长以及在短日照诱导生长停止过程中下调表达。这些研究支持了“成花途径相关基因也有调控芽生长周期的作用”这一假说^[2,5]。

研究表明,各种解除休眠的刺激会诱导内源乙烯的产生,并且内源乙烯会引起休眠解除,而利用乙烯信号转导抑制剂处理会抑制葡萄芽休眠的解除^[51],并会减弱HC、AZ、HS等的破眠作用^[66]。ZHENG等^[67]的研究结果表明在深度休眠期,葡萄芽中HC调控的*VvNCED1*表达量降低,而检测到ABA代谢物含量迅速增加,表明HC是通过削弱ABA对休眠解除的抑制作用而发挥作用的。

4 展望

对于葡萄芽休眠机制的研究,很多学者从不同层次、应用不同方法进行了大量的研究,但是筛选到的相关基因有限,而且究竟这些基因是如何相互作用来调控休眠的,目前尚未被研究清楚。随着组学技术的发展,如转录组学、代谢组学和蛋白组学,越来越多的相关研究开始应用定制芯片或转录组学进行研究,或者转录组学与代谢组学及转录组学与蛋白组学相互结合来进行研究,但这些研究主要集中于桃树、杏树、牡丹、大蒜等植物上,对于葡萄芽休眠的相关研究尚鲜见报道。因此,运用组学联用技术来全面揭示葡萄芽休眠复杂的调控过程是未来的研究方向。

参考文献

- [1] LANG G A. Dormancy: a new universal terminology[J]. Hort Science, 1987, 22(5): 817-820.
- [2] ROHDE A, BHALLERAO R P. Plant dormancy in the perennial context[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(5): 217-223.
- [3] LANG G A, EARLY J D, MARTIN G C, et al. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research[J]. Hort Science, 1987, 22(3): 371-377.
- [4] RINNE P L H, WELLING A, van DER SCHOOT C. Perennial life style of *Populus*: dormancy cycling and overwintering[J]. Genetics and Genomics of *Populus*, 2010, 8: 171-200.
- [5] HORVATH D P, ANDERSON J V, CHAO W S, et al. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy[J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(11): 534-540.
- [6] FUCHIGAMI L H, NEE C C. Degree growth stage model and rest-breaking mechanisms in temperate woody perennials[J]. Hort Science, 1987, 22(5): 836-845.

- [7] FAUST M, EREZ A, ROWLAND L J, et al. Bud dormancy in perennial fruit trees: physiological basis for dormancy induction, maintenance and release [J]. Hort Science, 1997, 32(4): 623-629.
- [8] HEIDE O M, PRESTRUD A K. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear [J]. Tree Physiology, 2005, 25(1): 109-114.
- [9] 简令成, 卢存福, 邓江明, 等. 木本植物休眠的诱导因子及其细胞内 Ca^{2+} 水平的调节作用 [J]. 应用与环境生物学报, 2004, 10(1): 1-6.
- [10] ERIKSSON M E. Role of phytochrome A and gibberellins in growth under long and short day conditions [M]. Swedish University of Agricultural Sciences, 2000.
- [11] FRANKLIN K A. Light and temperature signal crosstalk in plant development [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(1): 63-68.
- [12] MCCLUNG C R. Plant circadian rhythms [J]. The Plant Cell Online, 2006, 18(4): 792-803.
- [13] RODRIGUEZ-FALCON M, BOU J, PRAT S. Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response [J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 151-180.
- [14] ROBERTSON F C, SKEFFINGTON A W, GARDNER M J, et al. Interactions between circadian and hormonal signaling in plants [J]. Plant Molecular Biology, 2009, 69(4): 419-427.
- [15] CHOUARD P. Vernalization and its relations to dormancy [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1960, 11(1): 191-238.
- [16] HORVATH D P, CHAO W S, SUTTLE J C, et al. Transcriptome analysis identifies novel responses and potential regulatory genes involved in seasonal dormancy transitions of leafy spurge (*Euphorbia esula* L.) [J]. BMC Genomics, 2008, 9(1): 536-552.
- [17] RUTTINK T, AREND M, MORREEL K, et al. A molecular timetable for apical bud formation and dormancy induction in poplar [J]. The Plant Cell Online, 2007, 19(8): 2370-2390.
- [18] OR E, VILOZNY I, EYAL Y, et al. The transduction of the signal for grape bud dormancy breaking induced by hydrogen cyanamide may involve the SNF-like protein kinase GDBRPK [J]. Plant Molecular Biology, 2000, 43(4): 483-494.
- [19] EREZ A, FAUST M, LINE M J. Changes in water status in peach buds in induction, development and release from endodormancy [J]. Scientia Horticulturae, 1998, 73: 111-123.
- [20] WELLING A, PALVA E T. Molecular control of cold acclimation in trees [J]. Physiologia Plantarum, 2006, 127: 167-181.
- [21] MIERE P, HADLEY P, DARBY J, et al. The effect of temperature and photoperiod on the rate of flower initiation and the onset of dormancy in the strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) [J]. Journal of Horticultural, 1996, 71(3): 361-372.
- [22] GOCAL G F, PHARIS R P, YEUNG E C. Changes after decapitation of indole-3-acetic acid and abscisic acid in the larger axillary bud of *Phaseolus vulgaris* L. cv Tender Green [J]. Plant Physiology, 1991, 95(2): 344-350.
- [23] STAFSTROM J P. Axillary bud development in pea: apical dominance, growth cycles, hormonal regulation and plant architecture [M]. Cellular Communication in Plants, 1993: 75-86.
- [24] MORITZ T. Biological activity, identification and quantification of gibberellins in seedlings of Norway spruce (*Picea abies*) grown under different photoperiods [J]. Physiologia Plantarum, 1995, 95(1): 67-72.
- [25] MOLMANN J A, JUNTILA O, JOHNSEN O, et al. Effects of red, far-red and blue light in maintaining growth in latitudinal populations of Norway spruce (*Picea abies*) [J]. Plant Cell Environment, 2006, 29(2): 166-172.
- [26] JUNTILA O. Apical growth cessation and shoot tip abscission in *Salix* [J]. Physiologia Plantarum, 1976, 38(4): 278-286.
- [27] DRUART N, JOHANSSON A, BABA K, et al. Environmental and hormonal regulation of the activity-dormancy cycle in the cambial meristem involves stage-specific modulation of transcriptional and metabolic networks [J]. Plant Journal, 2007, 50(4): 557-573.
- [28] CASTILLON A, SHEN H, HUQ E. Phytochrome interacting factors: central players in phytochrome-mediated light signaling networks [J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(11): 514-521.
- [29] HORVATH D P, CHAO W S, ANDERSON J V. Molecular analysis of signals controlling dormancy and growth in underground adventitious buds of leafy spurge [J]. Plant Physiology, 2002, 128(4): 1439-1446.
- [30] RODRIGO M J, ALQUEZAR B. Cloning and characterization of two 9-cisepoxycarotenoid dioxygenase genes, differentially regulated during fruit maturation and under stress conditions, from orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck) [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(3): 633-643.
- [31] DESTEFANO-BELTRÁN L, KNAUBER D, HUCKLE L, et al. Effects of postharvest storage and dormancy status on ABA content, metabolism, and expression of genes involved in ABA biosynthesis and metabolism in potato tuber tissues [J]. Plant Molecular Biology, 2006, 61(4-5): 687-697.
- [32] GOMEZ-ROLDAN V, FERMA S, BREWER P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194.
- [33] GIBSON S I. Control of plant development and gene expression by sugar signaling [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2005, 8(1): 93-102.
- [34] SCHRADER J, MOYLE R, BHALERAO R, et al. Cambial meristem dormancy in trees involves extensive remodeling of the transcriptome [J]. Plant Journal, 2004, 40(2): 173-187.
- [35] 邵好好. 梨树花芽休眠解除与活性氧代谢关系的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2003.
- [36] 毕磊. 梨休眠特性及解除休眠的研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2006.
- [37] AUE H L, LECOMTE I, GENDRAUD M, et al. Change in plasma membrane ATPase activity during dormancy release of vegetative peach-tree buds [J]. Physiologia Plantarum, 1999, 106(1): 41-46.
- [38] ALVES G, DECOURTEIX M, FLEURAT-LESSARD P, et al. Spatial activity and expression of plasma membrane H^{+} -ATPase in stem xylem of walnut during dormancy and growth resumption [J]. Tree Physiology, 2007, 27(10): 1471.
- [39] SAURE M C. Dormancy release in deciduous fruit trees [J]. Horticultural Reviews, 1985, 7: 239-300.
- [40] POWELL L E. Hormonal aspects of bud and seed dormancy in temperate-zone woody plants [J]. Hort Science, 1987, 22(5): 539-552.
- [41] LAVEE S, MAY P. Dormancy of grapevine buds-facts and speculation [J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 1997, 3(1): 31-46.
- [42] 房玉林, 李华, 陶永胜. 化学处理打破酿酒葡萄休眠的研究 [J]. 农业工程学报, 2004, 20(7): 122-125.
- [43] 陶永胜, 房玉林, 李华. 破眠剂对攀西地区酿酒葡萄萌芽率的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2007, 35(1): 189-193.
- [44] 高春英, 张昂, 房玉林, 等. 单氰胺对葡萄休眠过程中冬芽水分和碳水化合物化合物的影响 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(6): 1200-1206.
- [45] 房玉林, 耿万刚, 孙伟, 等. 赤霞珠葡萄休眠及萌发过程中的氮素代谢 [J]. 中国农业科学, 2012, 44(24): 5041-5049.
- [46] 张昂, 郑瑜琬, 陈腾, 等. 葡萄休眠解除过程中冬芽组织活性氧与抗氧化系统的变化特征 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(10): 2075-2081.
- [47] 闵卓, 耿万刚, 房玉林, 等. 应用抑制消减杂交技术筛选葡萄冬芽和

夏芽生理休眠相关基因[J]. 中国农业科学, 2014, 47(5): 1029-1040.

[48] OR E, VILOZNY I, FENNELL A, et al. Dormancy in grape buds; isolation and characterization of catalase cDNA and analysis of its expression following chemical induction of bud dormancy release[J]. Plant Science, 2002, 162(1): 121-130.

[49] HALAY T, PANG X, BATIKOFF T, et al. Similar mechanisms might be triggered by alternative external stimuli that induce dormancy release in grape buds[J]. Planta, 2008, 228(1): 79-88.

[50] KEILIN T, PANG X, VENKATESWARI J, et al. Digital expression profiling of a grape-bud EST collection leads to new insight into molecular events during grape-bud dormancy release[J]. Plant Science, 2007, 173(4): 446-457.

[51] OPHIR R, PANG X Q, HALAY T, et al. Gene-expression profiling of grape bud response to two alternative dormancy-release stimuli expose possible links between impaired mitochondrial activity, hypoxia, ethylene-ABA interplay and cell enlargement[J]. Plant Molecular Biology, 2009, 71(4-5): 403-423.

[52] PÉREZ F J, VERGARA R, OR E. On the mechanism of dormancy release in grapevine buds; a comparative study between hydrogen cyanamide and sodium azide[J]. Plant Growth Regulation, 2009, 59(2): 145-152.

[53] VERGARA R, PEREZ F J. Similarities between natural and chemically induced bud-endodormancy release in grapevine *Vitis vinifera* L.[J]. Scientia Horticulturae, 2010, 125(4): 648-653.

[54] RUONALA R, RINNE P L H, KANGASJARVI J, et al. CENL1 expression in the rib meristem affects stem elongation and the transition to dormancy in *Populus*[J]. Plant Cell, 2008(20): 59-74.

[55] RINNE P L H, WELLING A, VAHALA J, et al. Chilling of dormant buds hyperinduces FLOWERING LOCUS T and recruits GA-inducible 1,3-beta-glucanases to reopen signal conduits and release dormancy in *Populus* [J]. Plant Cell, 2011, 23(1): 130-146.

[56] HEMMING M N, TREVASKIS B. Make hay when the sun shines; the role of MADS-box genes in temperature-dependant seasonal flowering responses [J]. Plant Science, 2011, 180(3): 447-453.

[57] ZHANG J Z, LI Z M, MEI L, et al. PtFLC homolog from trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*) is regulated by alternative splicing and experiences seasonal fluctuation in expression level[J]. Planta, 2009, 229(4): 847-859.

[58] DOĞRAMAC M, HORVATH D P, CHAO W S, et al. Low temperatures impact dormancy status, flowering competence, and transcript profiles in

crown buds of leafy spurge[J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73(1-2): 207-226.

[59] MAZZITELLI L, HANCOCK R D, HAUPT S, et al. Co-ordinated gene expression during phases of dormancy release in raspberry (*Rubus idaeus* L.) buds[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(5): 1035-1045.

[60] YAMANE H, KASHIWA Y, OOKA T, et al. Suppression subtractive hybridization and differential screening reveals endodormancy-associated expression of an SVP/AGL24-type MADS-box gene in lateral vegetative buds of Japanese apricot[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2008, 133(5): 708-716.

[61] HORVATH D P, SUNG S, KIM D, et al. Characterization, expression and function of DORMANCY ASSOCIATED MADS-BOX genes from leafy spurge[J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73: 169-179.

[62] WU R M, WALTON E F, RICHARDSON A C, et al. Conservation and divergence of four kiwifruit SVP-like MADS-box gene suggest distinct roles in kiwifruit bud dormancy and flowering[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(2): 797-807.

[63] BIELENBERG D G, WANG Y E, LI Z, et al. Sequencing and annotation of the evergrowing locus in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] reveals a cluster of six MADS-box transcription factors as candidate genes for regulation of terminal bud formation[J]. Tree Genetics and Genomes, 2008, 4(3): 495-507.

[64] SREEKANTAN L, MATHIASON K, GRIMPLET J, et al. Differential floral development and gene expression in grapevines during long and short photoperiods suggests a role for floral genes in dormancy transitioning[J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73(1-2): 191-205.

[65] DIAZ-RIQUELME J, GRIMPLET J, MARTINEZ-ZAPATER J M, et al. Transcriptome variation along bud development in grapevine (*Vitis vinifera* L.) [J]. BMC Plant Biology, 2012, 12(1): 181-194.

[66] MATHIASON K, HE D, GRIMPLET J, et al. Transcript profiling in *Vitis riparia* during chilling requirement fulfillment reveals coordination of gene expression patterns with optimized bud break[J]. Functional and Integrative Genomics, 2009, 9(1): 81-96.

[67] ZHENG C L, HALAY T, ACHEAMPONG K, et al. Absciscic acid (ABA) regulates grape bud dormancy, and dormancy release stimuli may act through modification of ABA metabolism[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66: 1527-1542.

Research Progress of Grapevine Bud Dormancy

MIN Zhuo¹, FANG Yulin^{1,2}

(1. College of Enology, Northwest Agriculture and Forestry Science and Technology University, Yangling, Shaanxi 712100; 2. Shaanxi Engineering Research Center for Viti-viniculture, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: Bud dormancy is a biological adaptive trait of perennial woody plants responding to unfavorable environments, which is of great importance to the survival, yield and quality of fruit trees. On the basis of consulting a large number of relevant literature, we summarized the concept, classification and the influencing factors of bud dormancy, and then analyzed the research progress of grapevine bud dormancy at home and abroad, thus proposed the future research direction.

Keywords: grape; bud; dormancy; research progress