



现代生物农业·园艺

GRAPE MOLECULAR BIOLOGY

葡萄分子生物学

房经贵 刘崇怀/主编



科学出版社

现代生物农业·园艺

葡萄分子生物学

房经贵 刘崇怀 主 编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书结合在葡萄分子生物学方面的研究实践,综合国内外有关的最新研究进展,对葡萄成花、葡萄芽休眠、葡萄果实着色、葡萄果实中香气化合物代谢、葡萄果实糖酸代谢、葡萄氮代谢循环途径、葡萄硫素营养代谢、激素对葡萄果实发育的调控、葡萄 microRNA 与功能等有关的分子生物学的研究进行介绍与分析。全书共分 12 章。

本书内容系统全面,适用的读者面广,具有很高的学术应用价值。本书无论对普及葡萄分子生物学知识,还是利用分子生物学知识指导葡萄生产实践都将起到积极的指导作用。

图书在版编目(CIP)数据

葡萄分子生物学/房经贵,刘崇怀主编. —北京:科学出版社,2014

(现代生物农业·园艺)

ISBN 978-7-03-125533-8

I. ①葡… II. ①房… ②刘… III. ①葡萄—分子生物学 IV. ① S663.11

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 12543 号

责任编辑: 郑金红 / 责任校对: 郑金红

责任印制: 钱玉芬 / 封面设计: 耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京通州皇家印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2014 年 5 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2014 年 5 月第一次印刷 印张: 25 1/4 插页: 8

字数: 572 000

定价: 158.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

编写人员名单

主 编 房经贵 (南京农业大学)
刘崇怀 (中国农业科学院郑州果树研究所)

副主编 赵密珍 (江苏省农业科学院)
王 军 (中国农业大学)
徐 炎 (西北农林科技大学)
王 晨 (南京农业大学)
樊秀彩 (中国农业科学院郑州果树研究所)
刘 新 (青岛农业大学)
张演义 (聊城大学)

编 委 (以姓氏笔画为序)

王 军	王 晨	王西成	刘 新	刘更森	刘崇怀
吴伟民	宋长年	张演义	房经贵	庞学群	赵密珍
徐 炎	贾海锋	解振强	樊秀彩		

参加编写人员 (以姓氏笔画为序)

上官凌飞	王 军	王 晨	王西成	纠松涛	任国慧
刘 丹	刘 洪	刘 新	刘更森	刘崇怀	孙 欣
朱旭东	冷翔鹏	吴伟民	宋长年	张彦革	张演义
李晓鹏	庞学群	房经贵	姜建福	赵方贵	赵密珍
徐 炎	徐鹏程	贾海锋	陶 然	韩 键	解振强
慕 茜	樊秀彩				

序 一

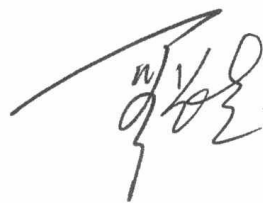
葡萄不仅是人类最早驯化的栽培植物之一，也是世界性重要果树。在一些国家，葡萄学是一个独立设置的学科。随着葡萄全基因组序列测序的完成，葡萄分子生物学研究发展迅速，研究成果卓著，内容较为丰富。房经贵教授、刘崇怀研究员从事果树与园艺专业教学研究工作 20 年，具有丰富的果树学理论知识与研究经验，尤其是在葡萄分子生物学以及基因组学领域做了大量的研究工作。他们根据所积累的大量研究资料、成果以及同行专家有关的研究报道，撰写该书。该书力求侧重从分子水平上探讨葡萄生长发育过程，不仅可以丰富葡萄生物学理论，而且为更好调控葡萄的开花、果实发育与品质形成以及使葡萄健壮生长等提供科学依据，从而有利于葡萄产业的可持续发展。该书反映当今葡萄分子生物学的研究成果，做到图文并茂，既具有学术性，又重视结合葡萄学栽培理论的实际，是国内所见第一本葡萄分子生物学的专著。该书的出版无疑为从事葡萄学、果树学研究的人员，以及在读学生提供了一本很有价值的参考书，并且对国内葡萄学及相关学科的研究与发展产生积极的影响。

刘崇怀

2014 年 1 月

序 二

分子生物学及其相关实验研究技术方法的快速发展，为人类深入系统认识植物生长发育机制提供有力帮助。从分子水平解析植物生长发育的基础理论并揭示人为农艺调控植物生产的科学性与适用性，无疑将有助于更好地聚焦植物生产服务于人类的目标任务。随着分子生物学逐渐成为 21 世纪生命科学中的主导学科以及生物技术在农业生产中的成功应用，葡萄分子生物学研究成果也日新月异，并逐渐成为人类认识葡萄生命现象的重要手段和基本途径，特别是葡萄全基因组的测序与释放为葡萄分子生物学研究提供了优越的条件和发展动力。房经贵教授、刘崇怀研究员从事果树专业教学研究工作数十载，积累了丰富的葡萄学理论知识与研究经验，尤其是在葡萄分子生物学以及基因组学领域做了一定量的研究工作。他们依据多年积累的大量原始资料、研究成果以及同行专家的相关研究报道，经过辛勤劳作撰写完成《葡萄分子生物学》一书。本人有幸提前拜读了该书手稿，从中不难发现该书图文并茂、通俗易懂，在力求系统深入反映当今葡萄分子生物学研究的前沿成果的同时，既体现较高的学术价值，又具有较强的实用性。相信该书的出版，将对国内葡萄学及相关学科研究与发展产生积极的影响，可作为葡萄学、果树学研究人员及在读学生的重要参考书。特撰写此文推荐之。



国家葡萄产业技术体系首席科学家、兼采后处理与加工功能研究室主任
中国农业大学食品科学与营养工程学院葡萄与葡萄酒研究中心主任
中国园艺学会葡萄与葡萄酒分会副会长兼秘书长

2014 年 1 月

前 言

分子生物学是在分子水平上研究生命现象的科学。它是当今生命科学中发展最快、最具影响力的学科。分子生物学的发展为人类认识生命现象带来了前所未有的契机,也为人类利用和改造生物创造了极为广阔的前景。近几十年来,随着植物分子生物学研究方法的发展以及模式植物的建立,人们对植物发育机理的认识也已经进入到分子水平,并且取得了突破性进展。

葡萄是世界性重要果树,也是我国重要果树树种,在我国农业经济中占据着重要地位。加强对葡萄生长发育的研究与认识能够为葡萄产业的发展提供重要的理论基础。葡萄分子生物学则是运用分子生物学理论、技术与方法研究葡萄生长发育以及对逆境胁迫反应的机制,也是认识葡萄生命现象的根本途径。因此,葡萄分子生物学的研究发现必将为指导现代葡萄生产提供更权威的理论依据和技术支撑,并由此为葡萄产业发展和理论研究带来新的动力。正如早在 2000 年澳大利亚著名葡萄学专家 P. K. Boss 等预测,在随后的 20 年里对葡萄基因以及基因功能的认识将促进通过基因工程手段对葡萄结果能力、果实成熟期,以及植株生长习性等进行更有效调控时期的到来。这充分反映出进入分子生物学研究时代开展葡萄分子生物学研究以及获取植物发育分子信息对于葡萄生产具有的重要现实意义。

尽管从分子水平上完全认识葡萄生长发育的机理不是一朝一夕的事情,但是,与其他果树乃至园艺作物相比,葡萄分子生物学的研究成绩斐然。值得注意的是,国内外尚没有关于葡萄分子生物学图书的出版。鉴于葡萄分子生物学研究的重要性与研究现状,我们撰写了《葡萄分子生物学》一书,力图抛砖引玉。本书的撰写也是对以往葡萄分子生物学主要研究成果的总结与阐明。较之介绍分子生物学基础知识、相关技术以及前沿动态的有关分子生物学的书籍,《葡萄分子生物学》立足于向读者展示在分子水平上对葡萄生长发育的认识,阐述了葡萄生物学研究的前沿内容。葡萄分子生物学与生物学、遗传学、生物化学和葡萄栽培生理学等有着紧密联系,研究内容也极为丰富,很难对其进行完美的界定或定义。由于有关研究突飞猛进,研究成果日新月异,本书也很难做到囊括所有,但尽最大可能地介绍了葡萄分子生物学领域的研究成果。有些研究如葡萄分子进化,不完全属于分子生物学的内容,但由于涉及了分子水平上的重要信息,故本书也写进该部分内容。本书是我国第一部关于葡萄分子生物学的专著,其撰写也是作者根据教学与科研以及研究生培养需要而完成的工作。希望本书的出版可以为果树工作者以及对果树分子生物学研究感兴趣的科技人员提供一点参考。

本书结合作者在葡萄分子生物学方面的研究实践,综合国内外有关的最新研究进展,对葡萄成花、葡萄芽休眠、葡萄果实着色、葡萄果实风味和香气化合物代谢、葡萄果实糖酸代谢、葡萄氮代谢循环途径、葡萄硫素营养代谢、激素对葡萄果实发育调控、葡萄 microRNA 与功能、葡萄病程相关蛋白 PR10 的功能分析、葡萄分子进化等有

关分子生物学的研究进行介绍与分析。全书共分十二章，由来自 7 所高校或科研院所的 9 位研究人员负责编写。

由于作者学养识见有限，书中不足和错误在所难免，敬请广大同仁和读者不吝赐教，以便异日更好地修正。该版只是一个新起点，今后我们继续努力探索和认真积累资料，对本书进行及时修订。

感谢南京农业大学吴邦良教授和青岛农业大学戴洪义教授对本书的指导和建议。感谢研究室老师、博士研究生及硕士研究生为本书完成所做出的贡献与努力。最后要致谢科学出版社的编辑们对本书编著过程中给予的关心和帮助。

《葡萄分子生物学》编委会

2014 年 3 月

目 录

序一

序二

前言

第 1 章 葡萄的成花机理	1
1.1 前言	1
1.2 葡萄成花的生物学基础	2
1.2.1 葡萄枝蔓上芽的类型及发育周期	2
1.2.2 葡萄花的类型及形成过程	3
1.2.3 葡萄花发育的特点	5
1.3 葡萄成花过程的分子调控研究	6
1.3.1 与花诱导途径相关基因的研究	6
1.3.2 对葡萄花分生组织特征基因的研究	9
1.3.3 对葡萄花器特征基因的研究	11
1.3.4 葡萄成花相关基因功能的研究	13
1.3.5 葡萄成花相关基因的生物信息学研究	15
1.4 栽培措施和环境因素对葡萄花器发育的影响	16
1.4.1 光对葡萄成花的影响	16
1.4.2 温度对葡萄成花的影响	17
1.4.3 水分对葡萄成花的影响	18
1.4.4 矿质营养元素对葡萄成花的影响	18
1.4.5 激素对葡萄成花的影响	18
1.4.6 基因型、环境和栽培管理技术因素的相互作用对葡萄成花的综合影响	20
1.5 利用基因表达信息预测葡萄物候期	21
1.6 结语	24
第 2 章 葡萄芽休眠的分子机理	25
2.1 前言	25
2.2 葡萄的生长发育与休眠解除	25
2.2.1 葡萄生长发育	26
2.2.2 葡萄芽休眠动态研究	28
2.2.3 葡萄休眠解除	30
2.3 葡萄芽休眠的分子生物学研究	31
2.3.1 休眠期相关基因在葡萄芽中的表达	31
2.3.2 人工诱导休眠解除过程中重要基因表达的变化	32

2.3.3	利用表达序列标签识别休眠解除期间葡萄芽转录组的改变	33
2.3.4	不同人工刺激对休眠解除过程中基因表达的影响	37
2.3.5	人工诱导休眠解除	42
2.3.6	低温诱导休眠解除过程中转录谱的启示	43
2.4	结语	44
第3章	葡萄果实着色的分子生物学机理	46
3.1	前言	46
3.2	葡萄果实发育	46
3.2.1	葡萄果实的生长	46
3.2.2	葡萄生长发育过程中果实着色的变化	47
3.3	葡萄花色苷的生物合成	48
3.3.1	花色苷的结构及种类	48
3.3.2	葡萄花色苷	50
3.3.3	葡萄花色苷生物合成途径的结构基因	51
3.3.4	葡萄花色苷生物合成途径中的调控基因	57
3.3.5	其他 <i>myb</i> 相关基因与花色苷的生物合成	62
3.3.6	栽培措施和环境对葡萄花色苷生物合成途径的影响	67
3.3.7	葡萄花色苷生物合成的操控性	72
第4章	葡萄果实中香气化合物的产生机理	74
4.1	前言	74
4.1.1	葡萄中的衍生化合物有助于葡萄酒的风味和香气	74
4.1.2	葡萄浆果中香气化合物的存在形式	75
4.1.3	风味和香气化合物的生物合成途径	76
4.2	萜烯类成分	76
4.2.1	气味特性描述及其影响	77
4.2.2	单萜和倍半萜的生物合成	80
4.3	降异戊二烯类化合物	84
4.3.1	气味特性描述及其影响	85
4.3.2	降异戊二烯的生物合成	86
4.4	芳香族化合物	88
4.4.1	气味特性描述及其影响	88
4.4.2	芳香化合物的生物合成	90
4.5	脂肪族挥发性有机化合物	93
4.5.1	气味特性描述及其影响	94
4.5.2	挥发性脂肪族化合物的生物合成	94
4.6	挥发性有机硫化合物	99
4.6.1	气味特性描述及其影响	99
4.6.2	有机硫化合物的生物合成	100
4.7	甲氧基吡嗪类化合物	102

4.7.1 嗅感物质特性描述及其影响	102
4.7.2 甲氧基吡嗪的生物合成	103
第5章 葡萄果实发育中黄烷-3-醇合成的分子机制	106
5.1 前言	106
5.2 黄烷三醇类	106
5.3 葡萄中影响黄烷-3-醇组成的因素	109
5.3.1 不同葡萄品种的果实中 PAC 的含量及组成	109
5.3.2 浆果发育过程中 PAC 含量的变化	110
5.3.3 非生物环境与病虫害对 PAC 含量及组成的影响	110
5.4 原花色素的分子合成	111
5.4.1 PAC 单元的合成	111
5.4.2 黄烷-3-醇聚合反应	114
5.4.3 PAC 的运输和螯合	118
5.4.4 PAC 途径的调控	119
第6章 葡萄果实糖酸代谢的分子生物学	122
6.1 前言	122
6.2 葡萄果实中糖酸种类与特点	122
6.2.1 葡萄果实结构与糖分变化	122
6.2.2 葡萄果实中有机酸的种类及其特点	123
6.2.3 葡萄果实中糖运输途径及分子机理	124
6.2.4 糖转运蛋白	125
6.2.5 果实中糖代谢及其调控机制的研究	128
6.3 葡萄果实中糖代谢及其分子机理	129
6.3.1 蔗糖代谢	129
6.3.2 淀粉代谢	139
6.3.3 己糖代谢	142
6.3.4 葡萄果实成熟过程中糖分积累的假想模型	143
6.3.5 葡萄果实糖代谢转录本组的研究	145
6.3.6 果实糖代谢的调控	145
6.4 葡萄果实的酸代谢	149
6.4.1 葡萄果实中的有机酸代谢	149
6.4.2 果实中有机酸代谢基本情况	151
6.5 结语	151
第7章 葡萄氮代谢循环途径的研究进展	153
7.1 前言	153
7.2 氮的同化与转运	157
7.2.1 硝酸盐的还原	158
7.2.2 铵的同化	159

7.2.3 氮源对氨同化酶的调控	171
7.2.4 葡萄氮代谢相关基因的克隆及亚细胞定位	172
7.2.5 叶面喷施尿素对葡萄生长发育及相关基因表达的影响	174
7.3 氮素的研究与应用展望	180
7.4 结语	182
第8章 葡萄硫素和铜素营养代谢	183
8.1 前言	183
8.2 硫和铜元素功能简介	183
8.2.1 硫和铜元素的生物学功能	183
8.2.2 葡萄生产中硫素和铜素的杀菌作用	184
8.2.3 葡萄采收后硫素的杀菌作用	185
8.2.4 葡萄酒中硫元素和铜元素的作用	186
8.3 葡萄硫酸盐的吸收与转运	186
8.3.1 葡萄硫酸盐的吸收	186
8.3.2 葡萄硫酸盐转运蛋白	187
8.4 硫酸盐的同化	190
8.4.1 硫酸盐的同化	190
8.4.2 葡萄硫同化酶基因	192
8.4.3 葡萄硫缺乏时细胞分裂素信号途径基因的表达	193
8.5 葡萄铜离子吸收及抗铜机制的分子研究	194
8.5.1 葡萄中铜离子的吸收	194
8.5.2 葡萄中的铜转运蛋白	194
8.5.3 葡萄的抗铜机制	195
8.6 结语	197
第9章 激素对葡萄果实发育与成熟的调控	198
9.1 前言	198
9.2 葡萄果实发育相关激素	198
9.2.1 赤霉素与葡萄果实的发育	198
9.2.2 油菜素甾醇类物质的积累及其对果实成熟的影响	201
9.2.3 乙烯	205
9.2.4 脱落酸	211
9.2.5 生长素	217
9.2.6 细胞分裂素	220
9.2.7 水杨酸	221
9.2.8 茉莉酸	222
9.3 激素与葡萄果实单性结实	224
9.4 激素间的相互作用	225
9.5 葡萄果实发育过程中对外源赤霉素和乙烯响应的 microRNA 的鉴定	227
9.6 结语	228

第 10 章 葡萄病程相关蛋白 PR10 的功能分析	231
10.1 前言	231
10.2 病程相关蛋白及其分类	231
10.3 PR10 蛋白及其功能特征	232
10.3.1 PR10 蛋白的序列及结构特征	232
10.3.2 PR10 蛋白的组成型表达	232
10.3.3 PR10 蛋白的诱导表达	232
10.3.4 PR10 蛋白体外核糖核酸酶的活性和抑菌作用	233
10.3.5 PR10 蛋白与病原菌互作	233
10.4 华东葡萄病程相关蛋白基因 <i>VpPR10</i> 克隆	234
10.5 华东葡萄病程相关蛋白基因 <i>VpPR10</i> 序列比较	235
10.6 华东葡萄病程相关基因 <i>VpPR10</i> 的系统进化关系分析	237
10.7 华东葡萄 <i>VpPR10</i> 蛋白的诱导表达及可溶性分析	239
10.8 华东葡萄 <i>VpPR10</i> 蛋白的可溶性和包涵体蛋白的纯化	239
10.9 华东葡萄病程相关蛋白 <i>VpPR10</i> 降解葡萄基因组总 RNA 活性分析	241
10.10 华东葡萄病程相关蛋白 <i>VpPR10</i> 降解葡萄基因组 DNA 活性分析	241
10.11 华东葡萄病程相关蛋白 <i>VpPR10</i> 突变型蛋白的纯化	243
10.12 华东葡萄病程相关蛋白 <i>VpPR10</i> 突变型蛋白的核酸酶活性分析	245
10.13 华东葡萄病程相关的蛋白 <i>VpPR10</i> 突变型蛋白纯化抑菌活性分析	247
10.13.1 野生型和突变型 <i>VpPR10.1</i> 蛋白体外抑制烟草赤星病原菌活性鉴定	247
10.13.2 葡萄瞬时表达分析 <i>VpPR10.1</i> 体外抑制葡萄白粉病活性	248
10.14 华东葡萄病程相关蛋白 <i>VpPR10</i> 突变型蛋白诱导细胞程序性死亡分析	250
10.15 酵母双杂交筛选与 <i>VpPR10.1</i> 蛋白互作的蛋白基因	252
第 11 章 葡萄 microRNA 的研究	255
11.1 前言	255
11.2 miRNA 研究进展	255
11.2.1 miRNA 的发现	255
11.2.2 miRNA 的分子特征	256
11.2.3 miRNA 的生物合成	258
11.2.4 miRNA 的作用机制	259
11.2.5 植物 miRNA 的生物学功能	261
11.2.6 miRNA 的研究方法	262
11.2.7 miRNA 表达的检测方法	265
11.2.8 miRNA 作用靶基因方式的研究方法	267
11.3 果树 miRNA 的研究概况	268
11.4 葡萄 miRNA 研究的重要性	269
11.5 葡萄 miRNA 研究概况	270
11.5.1 葡萄 miRNA 的生物信息学预测	270

11.5.2 葡萄 miRNA 的鉴定与功能分析	271
11.6 葡萄 miRNA 靶基因的生物信息学预测	289
11.7 葡萄 miRNA 靶基因的鉴定	291
11.7.1 欧亚种葡萄 miRNA 靶基因的验证	292
11.7.2 欧美杂交种葡萄 miRNA 靶基因的鉴定	293
11.8 葡萄发育过程中 miRNA 调控靶基因的作用模式动态变化分析	295
11.9 葡萄 miRNA 研究展望	302
第 12 章 葡萄分子进化的研究进展	303
12.1 前言	303
12.2 葡萄驯化的地理与历史演变	303
12.3 基于细胞核基因组序列与分子标记的葡萄进化分析	305
12.3.1 基于葡萄细胞核基因组序列的葡萄进化分析	305
12.3.2 基于细胞核基因组序列分子标记的葡萄进化分析	307
12.4 基于细胞质基因组序列与分子标记的葡萄进化分析	312
12.4.1 基于叶绿体基因组的葡萄进化分析	312
12.4.2 基于线粒体基因组 (mtDNA) 信息的葡萄进化分析	334
12.5 基于蛋白质序列及结构特征比较的葡萄进化分析	334
12.5.1 基于血红蛋白序列及结构特征构建的葡萄进化分析	334
12.5.2 基于葡萄醛脱氢酶 (ALDH2) 基因的葡萄进化分析	336
12.6 结语	337
参考文献	338
图版	

第 1 章 葡萄的成花机理

1.1 前 言

葡萄(*Vitis vinifera* L.)是多年生藤本落叶果树，其基本生长习性及器官的形成和发育模式与一年生草本植物或其他多年生多次结果木本植物具有明显的不同(Mullins et al., 1992; Boss et al., 2003; Carmona et al., 2007a)。这种差异使葡萄成为研究植物成花分子机制的代表性系统之一。已有相关文献报道葡萄成花的过程及其影响因素(李宪利等, 2002; 曹尚银等, 2003; Vasconcelos et al., 2008)。葡萄的成花周期往往超过一年。春季时，葡萄花序从主芽侧生分生组织(原基)中开始发端，夏季持续发育直至以不成熟的状态进入休眠状态，翌春完成发育，产生花和果实(图 1-1)。

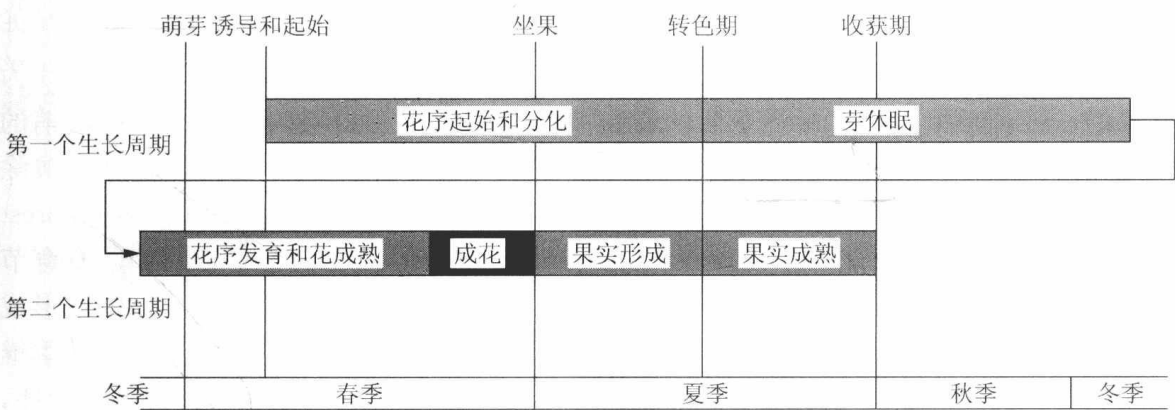


图 1-1 葡萄在两个生长周期的生殖发育循环图(Carmona et al., 2008)

借鉴拟南芥等模式植物的研究成果，目前已分离克隆到一些葡萄成花的相关基因并对其表达情况进行研究，这些研究有助于加深人们对葡萄成花机制的了解。但总体而言，目前对葡萄如何在分子水平上调控成花进程知之甚少。葡萄花和果实的生长发育是密切联系的，某些开花相关基因也在果实发育阶段表达。葡萄基因组草图序列的绘制，对葡萄成花的分子机理研究起到极大的促进作用，但目前仍有一些问题亟待解决，如怎样才能快速鉴别基因的功能并将该基因与葡萄花发育生物学过程及有关性状相联系。对不同作物 75 年多的产量数据进行分析比较发现，迄今为止葡萄产量的季节性变化最大(年际变化为 32.5%)，比出现类似季节性变化的作物高出近 2 倍(可食用的豆科粮食和亚麻的年际变化为 18.5%)(Chloupek et al., 2004)。考虑到气候变化导致葡萄出现季节性产量波动，明确控制花序、花诱导和花发育的遗传机制及其与环境的相互作用非常重要。为此，本章对葡萄成花的生物学基础、葡萄成花过程的分子调控、栽培措施和环境因素对葡萄花发育的影响等进行概述。

1.2 葡萄成花的生物学基础

葡萄的茎(又被称为蔓或枝蔓)细软而长,其上着生卷须,以利于攀缘。葡萄枝蔓的生长是单轴的,其主轴的延长依靠其自身的不断生长(Gerrath and Posluszny, 2007)。伴随着枝蔓的不断生长,葡萄各节位上的芽自下向上逐渐分化。同时由于芽异质性的存在,各节位上的芽分化的质量和进程也有所不同。

1.2.1 葡萄枝蔓上芽的类型及发育周期

一般情况下,葡萄枝蔓每一个节点上都有一个混合腋芽,而没有真正的顶芽。葡萄的芽有两种:冬芽和夏芽,都位于新梢的同一个叶腋内。冬芽内部包括1个主芽(中心芽)和3~8个副芽(预备芽),但只有2或3个副芽发育较大且较好。冬芽为晚熟性,一般当年不萌发,翌年萌发为新梢。一个主芽在当年能分化6~8节,主芽萌发后所形成的新梢,称为主梢。因环境条件和遗传组成不同,不同葡萄品种主梢的生长时间也不同。副芽位于主芽周围,构造与主芽相似,分化程度和发育质量不如主芽的分化程度和发育质量。副芽一般不萌发,但若营养充足、温度和湿度条件适宜或局部遭受刺激时,也可萌发抽生新梢,一个副芽能分化出3~5节。潜伏芽为冬芽的一种,是指当年发育不完全、翌春不萌发而潜伏在皮层内的芽,多在新梢的基部。潜伏芽在其形成的生长季节中会一直保持休眠状态,修剪措施刺激可以解除这种休眠状态。夏季休眼前,通常在其第4~第6个叶的对侧产生花序原基(inflorescence primordia),在随后的叶对侧产生卷须原基。葡萄枝蔓基部芽休眼前期,发育节的数量在5或6个变化,在枝中部最多达9节,向枝顶部缓慢减少。次生休眠芽形成于主芽的前两个基部先长出叶的腋部,这些芽在正常生长条件下于下一个生长季继续发育并形成枝。冬芽中有花序原基的芽称为混合芽,无花序原基的芽则称为叶芽,冬季二者在外形上无大区别。通常,一年生枝基部的芽质量较差,中部的芽多为饱满的花芽,上部的芽次之。某些葡萄品种如‘夏黑’葡萄在生长季节内,其上部节位可以形成花芽,但形成的花芽常因营养供给不足而难以完成分化。葡萄花芽形成的多少与质量的好坏,直接影响葡萄果实的产量与品质。

葡萄夏芽具早熟性,由夏芽抽生的新梢称为副梢。副梢叶腋间同样形成当年不萌发的冬芽和当年萌发的夏芽。夏芽在芽萌发后10天内就有花序分化,但较小,具有二次成花和结果特性,这也是葡萄能够一年多次结果的基础。一般新梢第4~第8节上的冬芽,在适宜的条件下可分化形成花序原基(inflorescence primordia),这种冬芽称为花芽。各节上的冬芽从下而上逐渐分化,以第3~第4节的花芽分化最早,中部各节(第4~第10节)的花芽分化最好。同一芽位上,主芽最易形成花序,部分副芽虽也能形成花序,但质量较差,尤其是欧亚种的东方种群品种副芽花序形成率最低。当冬芽仅含顶端分生组织(apical meristem)和两个叶原基(leaf primordia)时为分化敏感期,而当芽体已含有6个原基时则不具分化能力。冬芽的花芽分化有两个关键时期:一是花后开始形成花序原基,二是翌春冬芽膨大期,花序原基继续发育,形成花器原始体,

至开花前花器全部形成。这两个关键时期加强肥水管理对保证当年和翌年的产量有重大影响。夏芽花发端时间较短，出现在当年新梢的第5~第7节上。夏芽花发端品种间差异较大。

葡萄是对光照长短不敏感型果树(Boss and Thomas, 2002)，在条件适宜情况下，任何时间都有成花的可能。例如，‘藤稔’葡萄在生长季节的每一个时间段都能成花。但据小林章报道，光照长短可以影响葡萄每花序的花数和花粉发芽能力，尤其是欧亚种葡萄品种。不同的葡萄品种花芽在新梢上的分布节位有差异，一般欧美杂交种葡萄品种的花芽分布节位较低，欧亚种葡萄品种的花序分布节位较高。曹雪等(2011)研究‘藤稔’葡萄不同节位芽的花发育情况发现，尽管葡萄不同节位芽在饱满程度、分化进度、生长势和萌芽力等方面存在一定的差别，其低节位(第2节)到高节位(第33节)芽都具有成花能力。在经过解除顶端优势及营养竞争阻碍的处理下，‘藤稔’葡萄各节位都能成花，成花时间先后顺序差别不大。但根据花序抽生时间与发育状况看，相比较对照，枝蔓上相同节位上处理芽的花发育时间要早3~7天，且处理组中第5节位、第22节位花数量较其他节位花数量多(图1-2)。此外，从花序大小可以看出中部的芽发育比上部和下部芽发育质量高、发育时间早，同时期抽生花序较大，这可能是由于在花芽分化过程中，受分化时间早晚的影响。晁无疾等(2002)报道指出，在良好的管理条件下，葡萄花芽高节位分化是很多品种共有的特性。

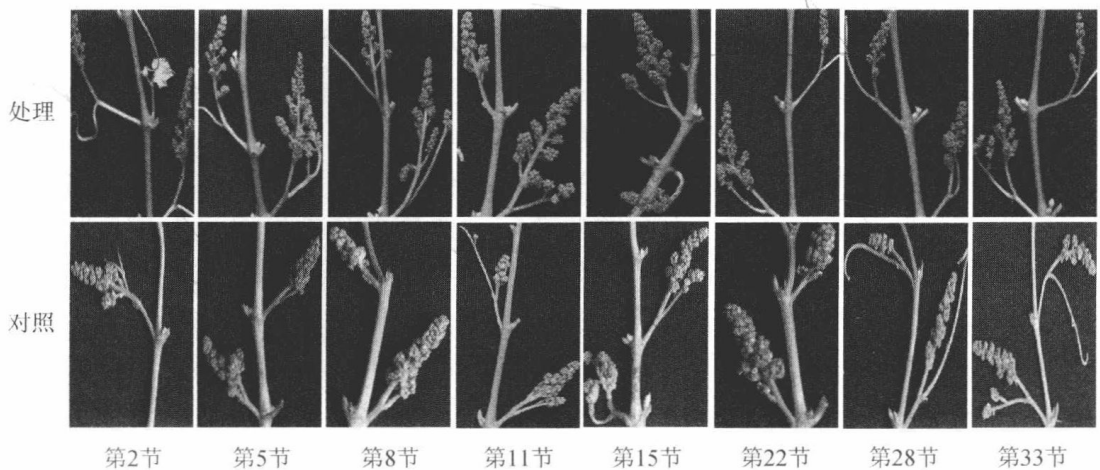


图1-2 ‘藤稔’葡萄不同短截节位间处理与对照花序情况比较(慕茜等, 2013)(另见图版)

1.2.2 葡萄花的类型及形成过程

葡萄栽培品种的花大多是雌雄同株的完全花(两性花)，既具有雄蕊也具有雌蕊，目前生产上主栽葡萄品种多是两性花，少数葡萄品种如‘黑贝蒂’、‘俄罗斯康可’和‘意大利玫瑰’等为雌能花。野生葡萄大多数为雌雄异株，仅在极少数种如刺葡萄和山葡萄中发现两性花植株。目前存在几种不同的葡萄授粉方式，如虫媒授粉、风媒授粉和自花授粉。据研究，野生雌雄异株植物或者是风媒授粉或者是虫媒授粉；但