

葡萄卷须及其相关研究

张彦苹, 慕茜, 李晓鹏, 王晨, 宋长年, 房经贵*

南京农业大学园艺学院, 南京210095

摘要: 葡萄卷须是为葡萄攀爬提供支持的营养附属器。葡萄中的卷须是花序的形态同源物, 可以看成是潜在的生殖器官。因此开展对葡萄卷须发育机理的研究对于葡萄花发育的调控以及产量的提高具有重要的理论指导意义。为了解卷须的类型及其生长发育研究的进展, 本文对目前已报道的研究进行了总结与介绍。

关键词: 葡萄; 卷须; 花序; 激素; 基因

Advances of Studies on Grape Tendrils

ZHANG Yan-Ping, MU Qian, LI Xiao-Peng, WANG Chen, SONG Chang-Nian, FANG Jing-Gui*

College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Tendrils of grape are regarded as vegetative appendages which provide support for climbing. The tendrils of the grapevine are morphologically homologous to inflorescences and can be regarded as potential reproductive organs. Therefore, to carry out research on tendrils developmental mechanism for the regulation as well as the production of grape flower development has important theoretical significance. To investigate the types of tendrils and understand its growth and development progress, this review summarized and introduced the reports has been studied on it.

Key words: grape; tendril; inflorescence; hormone; gene

葡萄为葡萄科(Vitaceae)葡萄属(*Vitis* L.)落叶藤本植物, 是世界上栽培最早、分布最广的果树之一, 产量及栽培面积长期居于首位, 20世纪90年代后仅次于柑橘(陶然等2012; 王晨等2009), 它也是继拟南芥、水稻、杨树之后完成全基因测序的第4种开花植物(Jallon等2007)。与其他大多数木本果树不同, 葡萄是带有卷须的一种重要果树, 鲜食、酿酒以及饮料加工的葡萄长期以来一直在人类的饮食和健康方面扮演者重要角色。卷须的主要作用是攀缘他物, 固定枝蔓以使植株得到充足阳光, 有力生长。卷须缠绕之后迅速木质化, 如遇不到支撑物, 绿色的卷须慢慢干枯脱落。在人工栽培中, 为了减少养分消耗, 避免给管理带来困难, 常将卷须摘除。目前有关卷须的研究报道还比较少, 但已有研究表明葡萄卷须与花序为同源器官, 通过一定的激素处理, 二者可以相互转化。因此研究葡萄卷须的相关机理对于葡萄成花调控理论具有重要的价值。为了解卷须目前的研究现状, 本文综述了与葡萄卷须有关的主要研究, 为以后卷须的研究及其在生产实践中的应用提供基础。

1 卷须的形态分类及着生位置

植物卷须是攀缘植物为了适应生长环境, 经过长期的自然选择而进化成适应于攀援生长的变态结构。根据植物卷须发育来源可以分为茎卷须和叶卷须(吴清韩等2011)。葡萄是带有卷须的一种重要果树, 最初葡萄并不是攀援植物, 为了使匍匐的枝蔓不在其他物体上脱落下来, 在必要时, 它的花序变成卷须, 缠绕在其他植物体上(卢诚和俞忠华2009)。葡萄的卷须属于茎卷须, 在自然情况下, 其作用在于缠绕住其他物体, 固定新梢攀缘向上。当卷须缠绕住其他物体后就会迅速生长并很快木质化。没有其他物体可攀缘时, 卷须可较长时间的保持绿色, 以后便逐渐枯黄; 在人工栽培条件下, 任卷须自由缠绕会造成新梢生长紊乱, 还可能损伤枝蔓或果穗而感染病害, 消耗营养, 所以, 应结合绑蔓及时摘除。

葡萄卷须形态有分叉(一般2~3个)和不分叉(即单分叉), 分支很多和带花蕾的几种类型(图1和

收稿 2012-12-27 修定 2013-02-28

资助 江苏省研究生培养创新工程(CXZZ12_0284)。

* 通讯作者(E-mail: fanggg@njau.edu.cn; Tel: 025-84399069)。



图1 卷须的分枝形状示意图

Fig.1 The diagram of tendrils branching shape

图2)。卷须和花序结构的中间型早在1971年就被Pratt观察到。在生产中我们经常观察到卷须末端有单个的花或花序末端有卷须的现象。因此,根据卷须存在的形式,有完全卷须和不完全卷须之分(即基部着生花序的不完全卷须和基部着生卷须的花序)(图2)。卷须的着生位置与花序相同,均着生在叶的对面,排列方式与花序也基本相同,即在

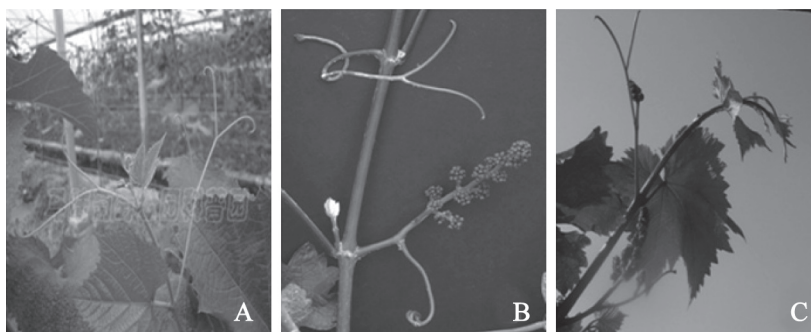


图2 生产中葡萄卷须以及它们的中间形态

Fig.2 Completed and intermediate structures of tendrils in filed condition

A: 卷须; B: 基部着生花序的不完全卷须; C: 基部着生卷须的不完全花序。

新梢上排列的方式依种类不同而异,真葡萄亚属的种和品种的卷须,美洲种为连续性着生,即每节叶的对面都有卷须或花序,欧亚种均为非连续性(间歇性),即连续出现两节卷须后,中间间断一节;欧美杂种的卷须在节位上常不规则的出现。Boss和Thomas (2002)报道,欧亚种葡萄栽培品种‘Pinot Meunier’的矮化突变体与正常植株相比在茎上只产生花序,没有卷须形成。

2 卷须的形成机理

2.1 卷须的发育机制

目前关于葡萄卷须的研究主要集中在用不同的方法促使其向花序转化,提高葡萄的产量方面。另外也有关于卷须可以作为外植体诱导体细胞胚胎发生的报道(Salunkhe等1997)。Yadav和Grumet (1994)报道葡萄幼嫩的、活跃生长的卷须可以用来观察染色体。卷须一般被认为是为攀爬植物提供支持的营养附属器,但葡萄卷须与花序是形态学同源物,都属于茎的变态,可以被看作是潜在的生殖器官(中村正博和刘培德1981)。研究表明,葡萄卷须的发育始于侧生分生组织结构即未分化原基(uncommitted primordial)(图3),通过末端和腋芽分生组织形成(Pratt 1971; Srinivasan和Mull-

ins 1976)。未分化原基形成的二分枝原基(two-branched primordia),其可塑性强,既能分化为卷须又能发育成花序或新梢。环境条件不适宜时,则二分枝原基分枝较少而仅形成卷须原基(tendrill primordia),因此卷须原基可看作分化差的二分枝原基;当环境条件适宜时,二分枝原基的顶端不断产生分枝原基(branched primordia)最后发育成花序原基。未分化原基总是在葡萄藤上的每2~3个

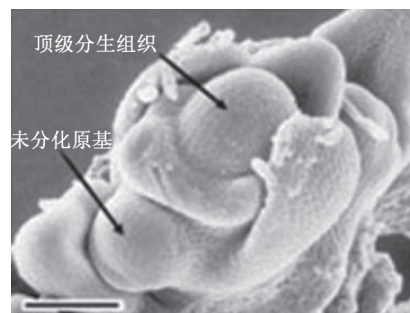


图3 侧芽顶端分生组织扫描电镜图(未分化原基已经从顶端分生组织中分离)
Fig.3 Scanning electron micrograph of a shoot meristem from latent bud (showing an uncommitted primordial (that has separated from the shoot apical meristem)

修改自Boss和Thomas (2002)。

叶对面出现(Pratt 1971; Srinivasan和Mullins 1981a), 并且当原基在活跃生长的芽中形成时, 其发育成卷须, 而那些潜伏芽中未分化原基发育成花序(Boss和Thomas 2002)。

卷须和花序在树上的着生位置完全相同且都来自原基分生组织凸起, 两个可选择发育途径的本质区别是经历重复发枝的原基发育成花序而发枝次数少的成长为卷须。葡萄卷须和花序均着生在叶片对面, 被认为是同源结构(Pratt 1971, 1974; Srinivasan和Mullins 1981a)。支持这一结论的三个主要证据是: 二者来自相同的分生组织结构; 存在一种结构转变为另一结构的可能性; 存在两者间的中间结构。半卷须半花序的中间杂合结构在许多基因型中是非常常见的。葡萄卷须可以被看作弱分化的花序, 切除的卷须通过在体外用多种细胞分裂素处理能够转化为花序或花序类似结构(Srinivasan和Mullins 1978)。葡萄卷须具有分枝特性并在每个分枝基部着生苞片, 因此卷须也被认为是变态的新梢(Pratt 1974), Gerrath (1992)曾提出“卷须是葡萄花穗发育不完全的形式”, 在通常着生卷须的位置上有时产生带叶的新梢。由花序分化的过程可知, 花序和卷须着生于新梢的同一位置, 与叶对生, 花序、卷须新梢是同源器官, 环境条件和某些化学物质会促使三者之间相互转化, 在葡萄植株上可看到各种花序和卷须的过渡体。

葡萄开花系统中, 未分化的原基似乎是营养分生组织和花序分生组织的一个中间体。如果它在形成的当季不从芽中长出, 它将经历反复的发枝并形成花序原基在下一个季节产生花序, 然而, 如果迫使它在长出的当季成长, 未分化的原基通常形成卷须(Srinivasan和Mullins 1981a)。Srinivasan和Mullins (1976, 1980a)通过化学和环境处理也从原基中诱导茎尖发育的研究使得情况复杂化, 因为这表明和之前提出的一致(Morrison 1991), 花序和卷须是茎类似结构。或许不受约束的原基可以被看做是弱分化的花序分生组织, 它通常会发育成一个花序或一个卷须, 但在某些情况下可能会恢复成一个营养体阶段。所有的资料支持这一观点, 即卷须和花序有共同的来源并且两者间的发育可以转换导致同源物的产生(图4)。

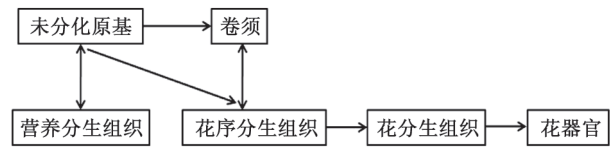


图4 葡萄从营养分生组织到花的分化途径工作模型
Fig.4 The working models of the different pathways from vegetative meristems to flowers in grape
“→”表示单向转化, “↔”表示双向转化。

2.2 激素对卷须发育的影响

2.2.1 细胞分裂素

当用细胞分裂素处理卷须原基和卷须时会产生花序(Srinivasan和Mullins 1978, 1979, 1980a, 1981b) (图5)。卷须对细胞分裂素的反应依赖于施用方法, 对整个植株喷洒细胞分裂素不能导致花序的产生而对卷须的顶端直接施用PBA时无论在体内(Srinivasan和Mullins 1979)还是体外(Srinivasan和Mullins 1978)都能导致卷须向花序的快速转化。对茎尖持续的施用低浓度的细胞分裂素似乎对葡萄开花是必要的。细胞分裂素介导卷须向花序转化的机制还不清楚。用细胞分裂素处理卷须结合去除竞争组织如幼叶和茎尖, 能够强化卷须, 从而提供有利于花序形成的情况。在体外培养基中由切除的卷须形成花需要两种细胞分裂素, ZR和PBA (Srinivasan和Mullins 1978), 但在完整的植株中, 只施用PBA就能够从卷须转化产生花和果。

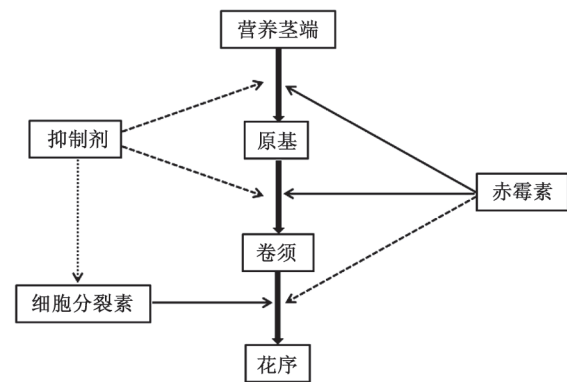


图5 葡萄中激素控制原基, 卷须和花序形成的假定方案
Fig.5 A hypothetical scheme for the hormonal control of anlage, tendrils and inflorescence formation in the grapevine (*Vitis vinifera* L.)

根据Srinivasan和Mullins (1980a)绘制。“→”表示增强; “-.->”表示抑制; “-.->”表示促进。

通过扫描电镜研究芽的解剖结构知道, 经历广泛分枝的原基产生花序, 经历2~3个分枝的原基形成卷须(Srinivasan和Mullins 1979)。当在体外用BA、PBA或ZR培养分离的卷须时, 会诱导其大量分枝形成花序(Srinivasan和Mullins 1978)。在完整的葡萄植株和部分去叶的葡萄中, 对茎尖反复的施用PBA, 会导致花序而不是卷须的形成, 并且细胞分裂素的这一效应在葡萄的12个品种、6个其他葡萄种和*Muscadinia rotundifolia*中出现(Srinivasan和Mullins 1979, 1981b), 并且这些细胞分裂素诱导的花序能够产生包含可见种子的果实。细胞分裂素处理的葡萄卷须可以形成花序, 无论是雄株、雌株或雌雄同株(Srinivasan和Mullins 1981b; 中村正博和刘培德1981)。当用细胞分裂素处理时, 雄株比雌株或雌雄同株的卷须更易转化为花序(Srinivasan和Mullins 1980a)。反复施用细胞分裂素对于卷须转化为花序是必要的, 这一发现表明外源细胞分裂素对原基持续的影响对于葡萄花的形成是需要的。在有些情况下, 原基也可形成新梢, 如低温($<21^{\circ}\text{C}$) (Srinivasan和Mullins 1976)、高浓度外源CTK($>1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)和(或) CCC (Srinivasan和Mullins 1981a, c)。当离体卷须在 $5\sim 10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的PBA或BA条件下时可形成花序, 此花序在大于 $20\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的PBA条件下可形成新梢(Srinivasan和Mullins 1981a)。葡萄成花在花序原基形成阶段对高温有特殊要求(Possingham 1994; Srinivasan和Mullins 1981a), 较高温度有利于未分化原基形成花序原基, 较低温度有利于未分化原基形成卷须(Buttrose 1969)。

当在许多葡萄的茎尖进行反复处理时, 细胞分裂素PBA诱导花序而不是卷须的形成(Srinivasan和Mullins 1979, 1980b, 1981a)。这表明花序的形成是未分化原基在茎尖顶端发育的改变而不是转换不成熟的卷须形成的。然而处理幼嫩的卷须也有可能达到相同的结果(Srinivasan和Mullins 1979), 这暗示了卷须一旦从分生组织出现, 就具有形成花原基的能力。这是非常有趣的, 因为这表明卷须的分生组织可能是花序分生组织缺少花原基的一个改变形成的。细胞分裂素转化卷须为花序的能力不只限制在田间栽培植株上, 在幼苗中也存在。用细胞分裂素(PBA或BA)反复处理葡萄

幼苗的茎尖和幼嫩的卷须诱导第一个形成的卷须在萌芽4周内开花。在萌芽的8个月内用PBA处理赤霞珠和玫瑰香葡萄的幼苗诱导开花并形成带有可见的种子的果实(Srinivasan和Mullins 1981b)。可以从卷须获得花序和果实的发现为在小的容器内在一年的任何时间产生花和葡萄分枝提供了可能。这一系统对于植物的育种是无价的。

2.2.2 赤霉素 葡萄卷须中的赤霉素含量通常比其他组织中高(Monankov 1976)。卷须的伸长是近端分生组织活跃生长的结果(Tucker和Hoefert 1968), 而赤霉素是近端分生组织活动的刺激物, 极大的促进卷须的生长(Srinivasan和Mullins 1978; Weaver和McCune 1959)。已由证据表明, 赤霉素抑制葡萄开花(Boss和Thomas 2002)。外源赤霉素可导致花序向卷须或卷须类似结构的转化(Monankov 1976; Mullins 1986)。自然条件下, 葡萄产生很多原基但大多数成长为卷须只有很少一部分原基产生花序。这表明赤霉素比较容易获得, 利于原基开始和卷须延长, 而花序的形成通常被细胞分裂素的提供所限(Srinivasan和Mullins 1979, 1980b)。卷须和花序是同源器官, 卷须的出现就标志着有性生殖的开始, 卷须出现而花序未出现的原因由Mullins (1986)的试验得到证明, 他提出赤霉素控制原基和卷须的纵向生长, 因此有利于原基或卷须的形成而不利于原基或卷须横向分枝形成花序原基。赤霉素有利于葡萄早期原基的形成, 但用赤霉素处理形成的原基在赤霉素影响下形成卷须而非花序。花轴形成需要赤霉素作用, 而葡萄卷须可看作花轴, 已形成的原基或卷须其构造形同有限枝轴(determinate shoot), 其纵向生长受赤霉素控制, 赤霉素可减少花序原基或叶原基数目, 增加节间长度, 可使花序转变为卷须(李宪利等2002)。

激素处理已经表明, 赤霉素和细胞分裂素在控制花分化时具有拮抗作用。细胞分裂素促进花序从原基中发育(Srinivasan和Mullins 1978, 1979, 1980a), 而赤霉素对于原基发育是必要的但它抑制原基分化成花序, 促进卷须的形成(Srinivasan和Mullins 1980a) (图5)。

2.2.3 植物生长延缓剂 生长减缓例如施用矮壮素和多效唑诱导花序而不是卷须的形成(Coombe 1967; Utsunomiya等1978; Srinivasan和Mullins

1980a, 1981b; Banno等1984) (图5)。生长延缓剂矮壮素除了促进潜伏芽中花序原基的形成, 还能通过转化主茎和侧茎上的卷须诱导“二次花序”形成花序(Coombe 1967; Srinivasan和Mullins 1980a; Sugiura等1976), 矮壮素是赤霉素生物合成的抑制剂(Lang 1970), 抑制原基的形成和卷须的伸长(Srinivasan和Mullins 1980a)。矮壮素诱导花序而不是卷须的形成(Srinivasan和Mullins 1980a), 这可能反应了矮壮素与细胞分裂素合成效应相关(Skene 1968)。在葡萄中, 矮壮素在控制开花时可能起双重作用, 抑制赤霉素的合成和提高细胞分裂素的水平。

2.3 卷须发育的分子机理

卷须和花序是紧密相关的器官, 它们都来自相同的叫做原基或不完整原基的分生组织结构。两个结构之间紧密的关系表明在基因水平上有一个控制步骤决定原基的分化方向, 即分化为卷须或花序的途径, 并且这一过程是可塑的。

Calonje等(2004)从葡萄中克隆了2个*MADS-box*基因*VFUL-L*和*VAPI*, 并研究了它们在营养发育和生殖发育组织中的表达, 研究发现这2个基因在营养生长器官中, 如叶片和根中均没有表达。相反的, 它们在卷须的整个发育过程中都表达。这2个基因在未经历花转化的幼嫩葡萄苗卷须中的表达表明, 这一表达是独立于开花过程的。在营养发育过程中用RNA探针杂交分析基因的表达表明在营养生长点, 叶片或藤发育不同阶段的芽中以及在体外生长的植物根中均没有检测到*VFUL-L*和*VAPI*的转录。然而, 这2个基因在卷须中都有高水平的转录。他们进一步将卷须分成3个部位进行研究: 基部区域(h)、分支区(b)、hypocladie分成2个臂——内壁和外壁(a), 并分析2个基因在靠近茎尖发育的5个连续卷须臂上(从茎顶端开始分别对应T1、T2、T3、T4、T5)的转录(图6)。*VFUL-L*和*VAPI*在5个卷须中都有表达尤其在发育最早的卷须里表达最高。同时研究了这2个基因在卷须5的3个部位的空间表达: 即臂(T5a)、分枝域(T5b)以及基部区域(T5h)。*VFUL-L*在卷须的3个部位均有较高的表达, 而*VAPI*在臂中表达较高, 在分枝域表达低, 在卷须基部区域没有检测到表达。

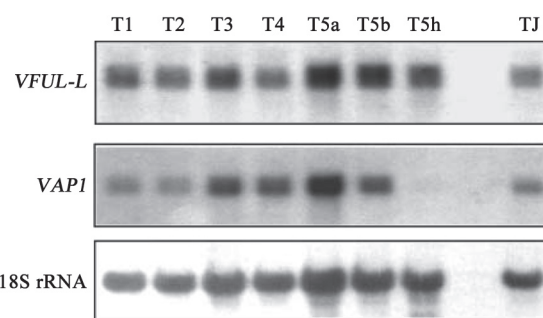


图6 RNA杂交检测到的*VFUL-L*和*VAPI*在卷须发育过程中的表达(引自Calonje等2004)

Fig.6 *VFUL-L* and *VAPI* expression during tendril development studied by RNA blot (cited from Calonje et al 2004)

TJ: 幼苗形成的第一个卷须的表达, 18SRNA用做对照。

进一步的原位杂交实验确认了RNA探针杂交实验的结果: 即*VFUL-L*和*VAPI*在卷须的整个发育过程中均有表达(图7)。一旦侧生分生组织在SAM边缘清晰可辨, *VFUL-L*和*VAPI*就开始表达(图7-A为*VFUL-L*的表达)。两个基因以不同的空间形式在卷须的发育过程中表达。在发育卷须的各个部位都能检测到*VFUL-L*的表达(图7-B、C), 而*VAPI*只在卷须的臂中有表达(图7-E、F)。在拟南芥和其他草本植物以及木本植物中, *API*和*FUL*类似基因的表达与生殖结构的发育有关。卷须被认为是营养攀爬器官, 在卷须中检测它们的葡萄同源物, 可能反映了卷须和花序的同源性, 但它们的功能不一定相关。为了测验是否*VFUL-L*和*VAPI*在卷须中的表达和植物的生殖状态有关, Calonje等(2004)也分析了这2个基因在还没经历花诱导的幼嫩植物最早形成的卷须中的表达。在从种子长出的植物第一次形成的卷须中检测到了2个基因的表达(图5), 该植株在开始开花前还会经历2~5年多的营养生长阶段。这暗示了这些表达不依赖花诱导而是特有的和卷须发育有关。

*VFUL-L*和*VAPI*在发育卷须中强烈和独特的表达以及它们独立于花诱导的表达表明它们在卷须发育过程中的相关作用。这可能代表了这些基因参与葡萄卷须发育的新作用。基因新用以执行不同发育功能的例子在之前已有报道。例如, 豌豆中的*UNI*和*PEAFIM*基因是拟南芥*LEAFY*和*UNUSUAL FLORAL ORGANS*的同源基因, 在豌豆中不参与花的开始和分化但对于复合叶的形成来说

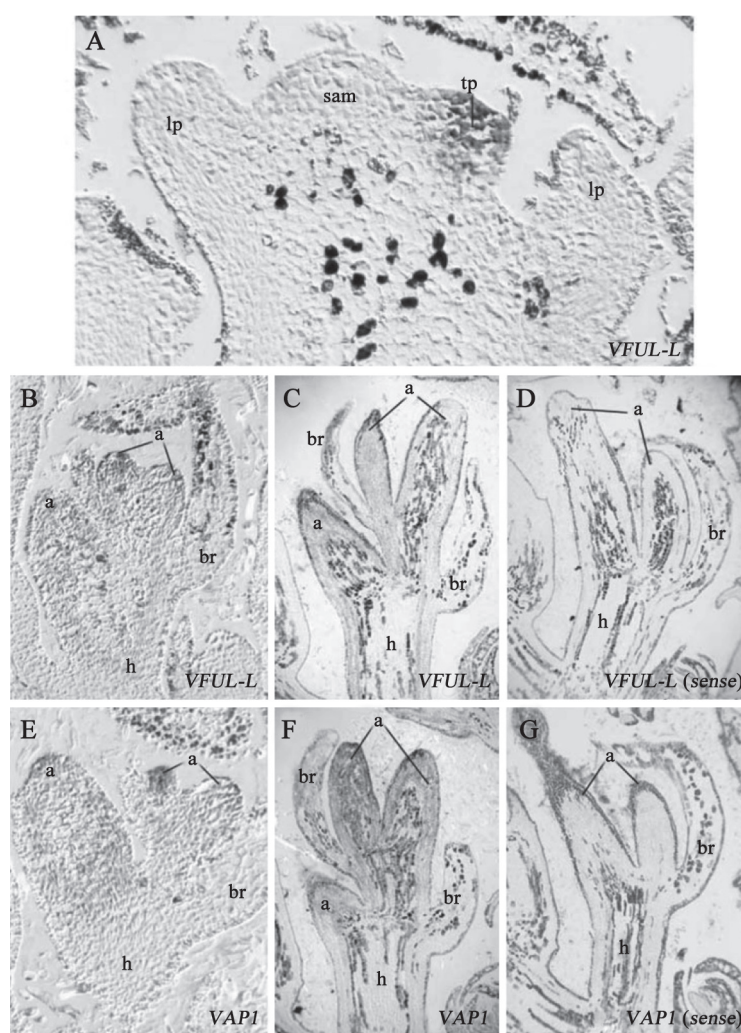


图7 原位杂交检测VFUL-L和VAPI在卷须中的表达(引自Calonje等2004)

Fig.7 *VFUL-L* and *VAPI* expression in tendrils studied by *in situ* hybridization (cited from Calonje et al 2004)

A~C: *VFUL-L*的表达; E~F: *VAPI*的表达。B~C: *VFUL-L*在卷须的发育过程中表达; D: 用正义*VFUL-L*探针杂交卷须的相似阶段; E~F: *VAPI*的表达限制在发育卷须的顶端区域; G: 用正义*VAPI*探针杂交卷须的相似阶段。lp: 叶原基; tp: 卷须原基; br: 花萼; a: 卷须臂; h: 卷须(hypoclad)。

是需要的(Gourlay等2000; Taylor等2001)。豆科植物-根瘤菌的共生现象是新发育途径补充基因的另外一个例子(Szczyglowski和Amyot 2003)。

目前,有关卷须发育相关基因的报道还很少,其他报道的基因在卷须中有表达的还有*VvMADS8* (Sreekantan和Thomas 2006)。该基因在花序发育的最早期阶段有较高的表达,在花发育的后期阶段下降。并且在成熟的花和果实中没有检测到该基因的表达,在发育的卷须中有微量表达。另外,关于葡萄花分生组织的识别基因,拟南芥*LEAFY (LFY)*转录因子(Weigel等1992)的单个同源基因*VFL*已在葡萄中发现(Carmona等2008)。原位杂交

实验表明在侧生分生组织检测到的*VFL*的表达早于任何部位,并且在卷须的发育过程中下调,在侧芽发育的花序分生组织中高度上调。

3 结语

葡萄卷须作为一种攀爬结构是自然界长期选择的结果,是物种进化过程中的适应性之一,是为适应生长由生殖器官转化而来的组织结构。目前葡萄的人工栽培方式使得卷须失去了其应有的作用,在生产上常常人为的去掉。因此研究如何使卷须向花序转化以提高葡萄的产量对葡萄生产是很有价值的。目前已有的研究主要是关于激素处理对卷须造成的影响,而关于卷须基因水平上的

研究还很少, 因此还需要在分子生物学方面基因水平上对卷须的生长发育做进一步的研究。相信在不久的将来, 葡萄卷须的发育机制将会得到更全面的阐述。

参考文献

- 李宪利, 袁志友, 李凌浩, 韩兴国(2002). 葡萄的成花过程及其影响因素. 果树学报, 9 (5): 330~335
- 卢诚, 俞忠华(2009). 浅谈葡萄的起源和进化. 河北林业, 4: 22~23
- 陶然, 王晨, 房经贵, 上官凌飞, 冷翔鹏, 张彦莘(2012). 我国葡萄育种研究概况. 江西农业学报, 24 (6): 24~30
- 王晨, 刘洪, 房经贵, 刘洪(2009). 葡萄与葡萄酒的营养成分. 江苏林业科技, 36 (4): 38~40
- 吴清韩, 赵庆芳, 马瑞君(2011). 植物卷须形态解剖研究. 广东农业科学, 11: 71~72
- 中村正博, 刘培德(1981). 葡萄的开花-由卷须向花序和果穗转化. 葡萄科技, 3: 35
- Banno K, Sugiura A, Tomana T (1984). Control of flowering grapevine. 2. Induction of inflorescence by growth regulators to roots of grapevine in sandculture. Bull Fac Agr Tottori U, 36: 8~13
- Boss PK, Thomas MR (2002). Association of dwarfism and floral induction with a grape 'green revolution' mutation. Nature, 416: 847~850
- Buttrose MS (1969). Fruitfulness in grapevines: effect of light intensity and temperature. Bot Gaz, 130: 166~173
- Calonje M, Cubas P, Martínez-Zapater JM, Carmon MJ (2004). Floral meristem identity genes are expressed during tendril development in grapevine. Plant Physiol, 135: 1491~1501
- Carmona MJ, Chaib J, Martínez-Zapater JM, Thomas MR (2008). A molecular genetic perspective of reproductive development in grapevine. J Exp Bot, 59 (10): 2579~2596
- Coombe BG (1967). Effects of growth retardants on *Vitis vinifera* L. Vitis, 6: 278~287
- Gerrath JM (1992). Developmental morphology and anatomy of grape flowers. Hort Rev, 13: 315~337
- Gourlay CW, Hofer JMI, Ellis THN (2000). Pea compound leaf architecture is regulated by interactions among the genes *UNIFOLIATA*, *COCHLEATA*, *AFILA* and *TENDRIL-LESS*. Plant Cell, 12: 1279~1294
- Jallon O, Aury JM, Noel B (2007). The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. Nature, 449: 463~467
- Lang A (1970). Gibberellins structure and metabolism. Annu Rev Plant Physiol, 21: 537~570
- Monankov MK (1976). The role of gibberellins in the morphogenesis of *Vitis vinifera* tendrils. Bot Zh (Leningrad), 61: 69~77
- Morrison JC (1991). Bud development in *Vitis vinifera* L. Bot Gaz, 152: 304~315
- Mullins MG (1986). Hormonal regulation of flowering and fruit set in the grapevine. Acta Hort, 179: 309~315
- Possingham JV (1994). New concepts in pruning grapevines. Hort Rev, 16: 235~254
- Pratt C (1971). Reproductive anatomy in cultivated grapes: a review. Am J Enol Vitic, 22: 92~109
- Pratt C (1974). Vegetative anatomy of cultivated grapes-a review. Am J Enol Vitic, 25: 131~150
- Salunkhe CK, Rao PS, Mhatre M (1997). Induction of somatic embryogenesis and plantlets in tendrils of *Vitis vinifera* L. Plant Cell Rep, 17: 65~67
- Skene KGM (1968). Increase in the levels of cytokinins in bleeding sap of *Vitis vinifera* L. after CCC treatment. Science, 159: 1477~1478
- Sreekantan L, Thomas MR (2006). *VvFT* and *VvMADS8*, the grapevine homologues of the floral integrators FT and SOC1, have unique expression patterns in grapevine and hasten flowering in *Arabidopsis*. Func Plant Biol, 33: 1129~1139
- Srinivasan C, Mullins MG (1976). Reproductive anatomy of the grapevine (*Vitis vinifera* L.): origin and development of the anlage and its derivatives. Ann Bot, 40: 1079~1084
- Srinivasan C, Mullins MG (1978). Control of flowering in the grapevine (*Vitis vinifera* L.): formation of inflorescences *in vitro* by isolated tendrils. Plant Physiol, 61: 127~130
- Srinivasan C, Mullins MG (1979). Flowering in *Vitis*: conversion of tendrils into inflorescences and bunches of grapes. Planta, 145: 187~192
- Srinivasan C, Mullins MG (1980a). Effects of temperature and growth regulators on formation of anlagen, tendrils and inflorescences in *Vitis vinifera* L. Ann Bot, 45: 439~446
- Srinivasan C, Mullins MG (1980b). Flowering in *Vitis*: effects of genotype on cytokinin-induced conversion of tendrils into inflorescences. Vitis, 19: 293~300
- Srinivasan C, Mullins MG (1981a). Physiology of flowering in the grapevine-a review. Am J Enol Vitic, 32: 47~63
- Srinivasan C, Mullins MG (1981b). Induction of precocious flowering in grapevine seedlings by growth regulators. Agronomie, 1: 1~5
- Srinivasan C, Mullins MG (1981c). Modification of leaf formation by cytokinin and chlomequat (CCC) in *Vitis*. Ann Bot, 48: 529~534
- Sugiura A, Utsunomiya N, Kobayashi A (1976). Induction of inflorescence by CCC application on primary shoots of grapevines. Vitis, 15: 88~95
- Szczyglowski K, Amyot L (2003). Symbiosis, inventiveness by recruitment? Plant Physiol, 131: 935~940
- Taylor S, Hofer J, Murfet I (2001). *Stamina pistilloida*, the pea ortholog of *Fim* and *UFO*, is required for normal development of flowers, inflorescences, and leaves. Plant Cell, 13: 31~46
- Tucker SC, Hofer LL (1968). Ontogeny of the tendril in *Vitis vinifera*. Am J Bot, 55: 1110~1119
- Utsunomiya N, Sugiura A, Tomana T (1978). Effect of CCC and pinching on inflorescence induction and development on lateral shoots in grapevine. J Jpn Soc Hortic Sci, 47: 151~157
- Weaver RJ, McCune SB (1959). Response of certain varieties of *Vitis vinifera* to gibberellin. Hilgardia, 28: 297~350
- Weigel D, Alvarez J, Smyth DR, Yanofsky MF, Meyerowitz EM (1992). Leafy controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. Cell, 69: 843~859
- Yadav RC, Grumet R (1994). Tendrils as an alternate tissue source for chromosome visualization. Hort Sci, 119 (4): 850~852