



上官凌飞,唐梅,宋思言,等.葡萄芽破眠技术与休眠调控机制研究进展[J].南京农业大学学报,2026,49(4):719-730.

Shangguan L F,Tang M,Song S Y,et al. Advances in bud dormancy-breaking techniques and regulatory mechanisms of dormancy in grapevine[J].
Journal of Nanjing Agricultural University,2026,49(4):719-730.

葡萄芽破眠技术与休眠调控机制研究进展

上官凌飞^{1,2,*},唐梅¹,宋思言^{1,3},方项^{1,4},王西成⁵,徐卫东⁶,范慧慧¹,房经贵¹

(1.南京农业大学园艺学院/江苏省果树品种改良与种苗繁育工程研究中心,江苏 南京 211800;2.西北农林科技大学作物
抗逆与高效生产全国重点实验室,陕西 杨凌 712100;3.江苏丘陵地区镇江农业科学研究所,江苏 句容 212400;
4.江苏农林职业技术学院农学院园艺学院,江苏 句容 212400;5.江苏省农业科学院果树研究所,
江苏 南京 210014;6.张家港市神园葡萄科技有限公司,江苏 张家港 215600)

摘要:芽休眠是葡萄等多年生果树适应冬季低温等环境变化而演化出的生物学特征,直接关系植株的生长周期、果实品质与最终产量,其调控技术与调控机制研究对葡萄产业的发展具有重要意义。本文系统综述了葡萄芽休眠的概念、分类以及休眠芽发育特点,讨论了影响葡萄芽休眠的环境因素和生理因素,重点总结了近年来常用的葡萄芽休眠调控技术以及内源激素、环境因子等协同作用的葡萄芽休眠调控机制与网络。在此基础上,针对当前葡萄芽休眠调控面临的关键问题与技术瓶颈,展望了下阶段芽休眠调控技术研发与休眠调控机制解析的研究方向,以期对葡萄生产实践与基础研究提供技术参考和理论支持。

关键词:葡萄;芽休眠;破眠技术;调控机制;多年生果树;调控网络

中图分类号:S663.1

文献标志码:A

文章编号:1000-2030(2026)04-0719-12

Advances in bud dormancy-breaking techniques and regulatory mechanisms of dormancy in grapevine

SHANGGUAN Lingfei^{1,2,*},TANG Mei¹,SONG Siyan^{1,3},FANG Xiang^{1,4},
WANG Xicheng⁵,XU Weidong⁶,FAN Huihui¹,FANG Jinggui¹

(1.College of Horticulture/Jiangsu Province Fruit Tree Variety Improvement and Seedling Propagation Engineering Research Center,
Nanjing Agricultural University,Nanjing 211800,China;2.State Key Laboratory for Crop Stress Resistance and High-Efficiency
Production,Northwest A&F University,Yangling 712100,China;3.Zhenjiang Agricultural Sciences Research Institute in
Hilly Regions of Jiangsu Province,Jurong 212400,China;4.School of Agronomy and Horticulture,Jiangsu Vocational
College of Agriculture and Forestry,Jurong 212400,China;5.Fruit Tree Research Institute,Jiangsu Academy of
Agricultural Sciences,Nanjing 210014,China;6.Zhangjiagang Shenyuan Grape Technology Co.,Ltd.,
Zhangjiagang 215600,China)

Abstract:Bud dormancy is a biological characteristic evolved in grapevines and other perennial fruit trees to adapt to environmental changes such as low winter temperatures. It is directly related to plant growth cycle,fruit quality,and final yield,and studies on its regulation techniques and mechanisms are of great significance to the development of the grape industry. This review systematically summarized the concept,classification,and developmental characteristics of grapevine bud dormancy,discussed the environmental and physiological factors affecting grapevine bud dormancy,and focused on summarizing the commonly used grapevine bud dormancy regulation techniques in recent years,as well as the coordinated regulatory mechanisms and networks of grapevine bud dormancy involving endogenous hormones and environmental factors. On this basis,aiming at the key problems and technical bottlenecks in current grapevine bud dormancy regulation,this review prospected the research directions of bud dormancy regulation technology development and dormancy regulation mechanism analysis in the next stage,in order to provide technical references and theoretical support for grape production practice and basic research.

Keywords:grapevine;bud dormancy;dormancy-breaking techniques;regulatory mechanisms;perennial fruit trees;regulatory network

收稿日期:2025-03-31

基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金(KYLH2025017);江苏省自然科学基金青年基金项目(BK20240503);江苏省农业科技自主创新资金[CX(23)3063];江苏农林职业技术学院高层次人才科研启动项目(2024rc16);作物抗逆与高效生产全国重点实验室开放课题项目(SKLCSRHPKF2025012);宁夏回族自治区重点研发项目(2023BCF01001);江苏省科技副总项目(FZ20240764);苏州市科技计划项目(SNG2023003);江苏省高等学校优势学科项目(PAPD)

作者简介:上官凌飞,教授,主要从事葡萄栽培生理与分子生物学研究,E-mail:shangguanlf@njau.edu.cn.* 通信作者。

为适应冬季低温等不利环境条件,多年生木本植物在长期的自然选择与进化过程中逐渐形成了独特的生物学特征。其中,芽休眠作为一种重要的生理适应策略,使植物在不适宜的生长季节主动暂停生长活动,待外界环境改善后再恢复生长,从而保障植株安全越冬并维持其生命周期的正常延续^[1]。葡萄作为我国重要的经济果树,其冬芽休眠的质量直接影响果实产量与品质,进而影响产业的经济效益。近年来,围绕葡萄芽休眠的精准调控问题,研究者开展了大量研究工作,逐步形成了多种具有实用价值的调控技术,并从生理、生化和分子等多个层面对其调控机制进行了系统解析,取得了显著研究进展^[1-6]。本文在前人研究基础上,结合本课题组研究成果,综述葡萄芽休眠的定义、分类及其发育特点,探讨影响芽休眠的外界环境因素与内在生理因素,系统梳理当前常用的葡萄芽破眠技术及其调控机制。对标产业发展需求与瓶颈,本文进一步展望了葡萄芽休眠精准调控技术及其机制研究的发展趋势,以期对葡萄高效生产及相关基础研究提供技术参考与理论支持。

1 芽休眠定义、分类及发育特点

芽休眠是指芽分生组织可见生长活动的暂停导致植物生长发育中断的现象,是植物生长周期中的一种重要生理状态,也是一种随着多年生木本植物对环境 and 季节变化长期适应而进化出的生物学特性^[7]。需要指出的是,芽休眠并不等同于植物生命活动的完全静止,而是一种相对的、周期性发生的现象,表现为植物生长活动的暂时抑制。早期研究中,Lang 等^[8]根据诱导休眠的主要因素,将芽休眠划分为3类:类休眠(paradormancy)、内休眠(endodormancy)和生态休眠(ecodormancy),该分类方法至今仍被广泛引用。随着研究的不断深入,越来越多的学者认为芽休眠并非由3个彼此独立的阶段组成,而是内源信号与外界环境因素共同作用下形成的一个连续动态过程,且不同休眠阶段之间存在一定程度的重叠,其实质是芽分生组织从深度抑制状态逐步转向恢复活性状态的过渡。Chen 等^[6]结合‘赤霞珠’葡萄冬芽的形态学观察及多组学分析结果,将葡萄芽从休眠到萌发的过程划分为休眠期、休眠解除期和芽发育期3个阶段,更加贴近葡萄芽实际发育进程的生理特征。

在葡萄芽经历冬芽形成、休眠维持至解除的过程中,其形态结构发生了阶段性变化。随着气温下降和日照时长缩短,葡萄枝条叶腋处的腋芽复合体逐渐发育,形成包括1个主芽和2~3个副芽在内的复合芽,由芽鳞片和绒毛包裹保护^[3]。冬芽形成后,芽体停止生长,结构趋于稳定,外观紧凑,不再发生明显变化。进入休眠后,即便外界条件适宜,芽体仍维持静止状态,不表现出萌发迹象。随着休眠解除的启动,芽体进入萌动阶段,形态逐渐膨大(横纵径约膨大30%),茎端分生组织重新恢复活性,标志着由休眠向生长的转变^[7]。

与形态变化相对应,葡萄芽在休眠过程中呈现出复杂的生理生化动态调控特征^[9]。激素水平方面,脱落酸(abscisic acid, ABA)在休眠诱导和维持阶段保持高浓度^[10];赤霉素(gibberellins, GA)、细胞分裂素(cytokinin, CTK)等促进生长的激素在休眠解除阶段含量逐步上升,重新激活细胞分裂与伸长过程^[6]。糖类代谢方面,可溶性糖和淀粉的积累与转化贯穿休眠全过程,表现为休眠初期以淀粉储存为主,随着解除过程的推进,淀粉逐渐降解并转化为可溶性糖,为芽萌发提供能量与碳源支持^[11]。水分状态上,随着休眠程度加深,芽组织内束缚水比例升高,自由水比例降低,而休眠解除阶段水分活性恢复,自由水含量回升,有利于细胞代谢和物质转运的重新激活^[9]。

在信号转导和细胞结构方面,休眠期间活性氧(ROS)^[12]特别是过氧化氢(H_2O_2)含量显著升高^[13],可能作为信号分子参与胞壁修饰、胞间连接重建以及休眠解除过程的调控。同时,相关抗氧化酶系统呈现出动态响应,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT),其活性变化与ROS水平密切相关,参与调控氧化还原稳态。此外,在杨树和苹果上的研究揭示,休眠期间芽组织中胼胝质在胞间连丝处沉积,导致细胞间质连接受阻,抑制细胞间通信^[14-16];而在休眠解除过程中,胼胝质逐渐降解,胞间连丝重新开放,细胞信号交流得以恢复^[17],胼胝质可能在葡萄芽休眠调控中也存在类似功能与结构特点。能量代谢方面,三羧酸循环(TCA)、磷酸戊糖途径(PPP)及交替呼吸途径等关键代谢通路在休眠解除前后活性增强,并与核酸代谢和呼吸代谢相关酶活性的升高相协调,为芽体由静止状态向代谢活跃状态转变提供能量和代谢基础^[18]。

由此可见,葡萄芽休眠是一个涉及形态、激素、水分、碳代谢、活性氧及能量代谢等多层次、多因子的协调调控过程(图1)。不同阶段的变化相互衔接,共同构建了芽体从休眠状态向萌发状态过渡的生理基础。

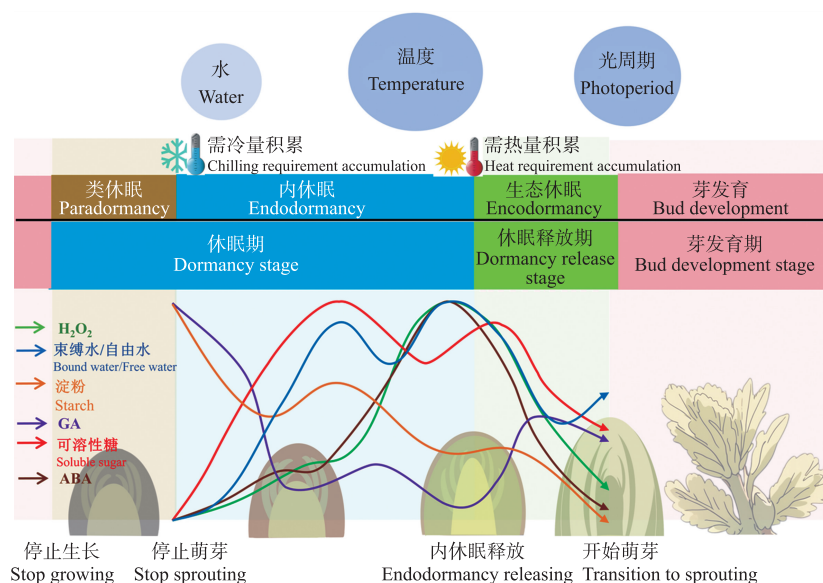


图1 芽在休眠各阶段的具体变化示意图

Fig. 1 The specific changes diagram of buds in each stage of dormancy

2 影响葡萄芽休眠的因素

葡萄芽休眠是多年生木本植物在长期进化过程中形成的重要适应机制,其形成、维持与解除受到多种外界环境因素与内在生理因素的协同调控。这些因素通过影响激素代谢、能量平衡、信号传导与基因表达等过程,共同决定了休眠的强度与解除的时机,进而影响来年葡萄的萌芽整齐度与产量形成。

2.1 环境因素

温度是调控葡萄芽休眠启动与解除最关键的环境因子。随着秋冬季气温逐渐降低,葡萄芽逐步进入内休眠阶段^[19]。充足的低温累积(即“需冷量”)是内休眠解除并进入生态休眠的重要条件,其中传统需冷量模型常以 $\leq 7.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的低温时间表征低温需求^[20];在需冷量基本满足后,芽体进一步依赖春季升温或强迫温度条件下的热量积累,即“需热量”,以完成萌动并恢复生长^[21]。需冷量积累不足常导致春季萌芽延迟、不整齐,影响新梢生长与果实形成^[7]。不同品种对需冷量的需求存在显著差异,欧美种普遍需冷量较高(700~1 000 h),而欧亚种则相对较低(550~800 h)^[22],并且在不同产区表现出的需冷量也会因气候条件差异而波动^[23-24]。

温度不仅决定了休眠的进程,其变化还能诱导葡萄芽内激素水平、基因表达及代谢状态的显著调整^[25]。例如,适度的低温可上调低温应答基因的表达,如 *VvWRKY37* (tryptophan-arginine-lysine-tyrosine 37) 与 *VvCBF* (C-repeat binding factor),同时促进表观遗传修饰变化,驱动季节性生长基因的表达,从而促进葡萄休眠解除^[26]。中高温条件则有助于提升呼吸代谢活性^[27]。在实际生产中,短时间高温处理(如 $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 水浴)可在一定程度上促进萌发,但处理强度与时间需精确控制,以避免芽体损伤^[28]。本课题组研究发现,当葡萄冬芽需冷量积累仅 10% 时, $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理对芽休眠解除无明显作用,而当需冷量积累至 80% 左右时, $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理可显著促进萌芽(未发表数据)。

短日照被认为是诱导植物进入休眠的关键信号之一,其作用机制可能涉及 ABA 代谢、激素平衡及相关基因表达变化,并在休眠诱导早期发挥重要作用^[29]。大量研究揭示光周期是调控杨树等植物芽休眠的重要影响因素^[30-31],但在葡萄芽休眠调控中的作用研究则不够深入^[6]。但其与激素信号(如 ABA/GA)、表观调控因子及细胞间通讯的协同作用,仍可能参与调节葡萄芽休眠诱导时序与休眠维持状态,这有待进一步深入研究。

水分状况作为影响芽体代谢活性的基础因子,在休眠过程中具有重要调控作用。冬季期间,尽管芽体存在水分蒸腾,但其总体水分含量保持相对稳定,主要依靠与相邻组织的水分交换维持水平^[32]。适度脱水有助于提升芽体的抗寒性和休眠稳定性,而过度干旱或快速复水则可能打破静止状态,诱导非正常萌发^[33]。此外,氧气供应变化与 ROS 信号的积累也被认为是休眠解除的关键触发因素^[34]。缺氧状态有助于维持芽的低代谢平衡,而氧气恢复过程则伴随 ROS 迅速积累,可激活抗氧化酶系统与信号传导通路,促

进细胞代谢活性恢复^[35]。

综上所述,温度是决定葡萄芽休眠进程的主导因子,光周期、水分与氧气等因素则通过激素代谢与信号转导等路径辅助调控芽的休眠状态,共同构建了葡萄芽休眠调控的多层次环境信号网络。

2.2 生理因素

在外界环境信号的诱导与驱动下,葡萄芽的休眠过程依赖于一系列内源生理因素的精密调控。其中,植物激素在整个休眠周期中扮演核心角色。ABA 作为休眠维持的关键因子,其含量在休眠诱导与维持阶段显著升高,抑制细胞周期与能量代谢,同时促进糖类储存,强化休眠状态^[36]。研究发现,ABA 不仅通过经典信号转导通路调节休眠基因表达,还能通过调控转录因子(如 WRKY)整合多种生理信号^[37]。与之相对,GA 则在休眠解除中发挥促进作用,其含量在解除阶段快速上升,促进细胞伸长与新生组织发育^[17]。GA 合成与代谢通路基因(如 *GA20ox*、*GA3ox* 与 *GA2ox*) 在休眠解除过程中呈动态调控,且受 SVP (short vegetative phase) 类转录因子的影响显著^[38]。

除 ABA 与 GA 外,CTK、生长素(IAA)与乙烯等激素也可能参与调节芽从休眠至萌发的转变。CTK 一般具有促进萌芽作用,可与 ABA 形成拮抗^[39];乙烯在不同物种中功能不一,既可能诱导 ABA 上调延缓芽萌发,也可能在特定条件下促进休眠解除^[40]。总体而言,葡萄芽休眠状态实质上反映了多种激素之间的动态平衡过程。

碳水化合物的代谢状态亦是影响芽休眠的重要生理基础。休眠诱导阶段葡萄芽体中淀粉与蔗糖含量逐渐积累,为后续萌发提供能量储备。进入解除阶段后,淀粉降解转化为可溶性糖,激活代谢与组织分裂^[11,33]。同时,糖类不仅作为能量物质,也作为信号分子参与调控相关激素敏感性与基因表达,进而影响休眠基因(如 DAM 家族)的表达,调节休眠深度与解除节奏^[12]。细胞壁改造相关代谢如木葡聚糖水解在此过程中亦具有重要作用,协助细胞膨大与结构松弛,促进芽萌动^[14,17]。

ROS 信号则在休眠解除前后呈现“触发”特征^[6],其在受到温度、缺氧或化学处理(如氰胺)刺激后可快速积累,激活抗氧化酶系统(如 SOD、CAT 与 POD),促进细胞代谢与信息传递^[34]。与 ROS 相关的谷胱甘肽酶(GSH)与抗坏血酸(AsA)等物质在休眠解除过程中发挥抗氧化与信号调节作用,尤其 GSH 的氧化还原状态转变被认为是芽由静止向活跃过渡的标志^[9]。此外,水分代谢状态也影响休眠转变,芽体水活性在休眠解除阶段显著升高,有利于物质交换与细胞生长^[9],而水孔蛋白基因的动态表达可作为水分调控的分子指标。

3 葡萄芽破眠技术

在设施条件下,常用的葡萄冬芽休眠调控手段主要分为物理方法^[41-44]和化学方法^[45-57](表 1)。

表 1 不同处理方法对葡萄休眠芽破眠的效果

Table 1 Effects of different treatment methods on the dormancy-breaking of grape dormant buds				
处理方法 Treatment method	具体类型 Specific type	具体措施 Concrete measures	破眠效果 Dormancy-breaking effect	参考文献 Reference
物理处理	低温处理	利用温控开关进行低温处理,当温度高于 7.2℃ 时自动喷水降温,每次 5 min	使用此系统可使棚内低温维持在 0~7.2℃,可以在短时间内满足葡萄的需冷量。‘矢富罗莎’和‘里扎玛特’葡萄冬芽分别提前萌发 10 和 7 d	[43]
	高温处理	在 40、50、60、70℃ 高温下水浴 1 h	50℃ 促进‘红地球’‘美人指’‘圣诞玫瑰’和‘玫瑰香’葡萄冬芽的萌发,其他 3 个温度对不同品种破眠效果不同,4 个温度均抑制‘奥古斯特’葡萄冬芽萌发	[28]
	机械处理	去除芽鳞片	在热带地区葡萄芽休眠的早期阶段,可减少芽鳞中 ABA 的抑制作用,促进萌芽	[44,56]
化学处理	氰氨类化合物	2.5% 单氰胺	提前破眠 15 d 左右,提高‘玫瑰香’萌芽率和萌芽整齐度	[47]
		2.5% 单氰胺 (1/2 次涂抹,1 次喷雾)	5% 单氰胺 1 次喷雾或 1~2 次涂抹处理较佳,‘紫金红霞’葡萄果实完熟期比对照提早 3 d	[50]
		5% 单氰胺 (1/2 次涂抹,1 次喷雾)		
		3.5%~4.5% 单氰胺	3.5%~4.5% 单氰胺处理‘Fiano’萌芽率高于对照 10%~15%	[48]
		1.4%、2.8% 单氰胺	对‘巨峰’葡萄均有显著破眠效果	[53]
	化学试剂	单氰胺 20 倍液	涂抹后‘超级女皇’葡萄萌芽率较对照组提高了 22.9%	[49]
		1%~5% 硫脲	使用后增加萌芽率和年产量	[48]
		129.83 g·L ⁻¹ CoCl ₂	CoCl ₂ 抑制‘赤霞珠’芽的萌发	[10]
		2% 硫代硫酸银溶液	硫代硫酸银溶液抑制‘赤霞珠’芽的萌发	[10]
		100 mg·L ⁻¹ 2,3,5-三碘苯甲酸(TIBA)	TIBA 可提高‘赤霞珠’冬芽内的淀粉和 H ₂ O ₂ 含量,促进萌芽率的上升	[57]
		20 mg·L ⁻¹ 氟啶酮	氟啶酮对‘赤霞珠’冬芽无明显破眠效果	[57]
		20% 二烯丙基二硫化物	对‘巨峰’葡萄有破眠效果,但不如石灰氮和单氰胺效果显著	[53]

续表 1 Table 1 continued

处理方法 Treatment method	具体类型 Specific type	具体措施 Concrete measures	破眠效果 Dormancy-breaking effect	参考文献 Reference
植物生长 调节剂	植物生长 调节剂	10、25、50、100 mg·kg ⁻¹ GA ₃	对‘巨峰’葡萄冬芽施用高浓度(50、100 mg·kg ⁻¹)的GA的破眠效果比低浓度(10、25 mg·kg ⁻¹)效果更加明显,其中50 mg·kg ⁻¹ 的GA效果最佳	[54]
		200 mg·L ⁻¹ GA ₃	对‘玫瑰香’葡萄冬芽施用200 mg·L ⁻¹ GA ₃ 后萌芽率低于对照,对破眠效果起抑制作用	[47]
		0.001、0.01、0.1、1、1.25、2.5、5、10、20、40 mg·L ⁻¹ GA ₃	低浓度GA ₃ (0.001 mg·L ⁻¹)对‘Early Sweet’葡萄冬芽的萌发无抑制作用,但抑制作用会随着GA浓度增加而增加,施用20、40 mg·L ⁻¹ 时有严重抑制	[38]
		10 mg·L ⁻¹ GA ₄₊₇ (2:1)	施用10 mg·L ⁻¹ GA ₄₊₇ 会对芽的萌发有显著抑制	[38]
		100 mg·L ⁻¹ 乙烯	施用乙烯显著上调‘Early Sweet’葡萄冬芽内基因VvA8H-CYP707A4(编码ABA8-‘OH’)的表达促进ABA的降解,促进破眠	[10]
		0.7%、0.8% 乙烯利	0.7%和0.8%乙烯利处理‘Early sweet’葡萄冬芽均可以提高萌芽率,其中0.7%可提高2.4倍,0.8%乙烯利可提高1.3倍	[40]
		150 mg·L ⁻¹ 6-BA	6-BA处理‘玫瑰香’葡萄冬芽后破眠时间可提前5 d,葡萄成熟期可提前15 d左右,但最终萌芽率相差不大	[47]
		10、100 μmol·L ⁻¹ ABA	10 μmol·L ⁻¹ ABA处理‘Early Sweet’葡萄冬芽后11、14、18和21 d的出芽率分别比对照降低了18%、23%、25%和16%。用100 μmol·L ⁻¹ ABA抑制作用更强,破芽率分别降低了25%、48%、46%和26%	[47]
		200 mg·L ⁻¹ ABA	ABA抑制‘赤霞珠’葡萄冬芽萌发	[57]
		25 mg·L ⁻¹ 吡啶-3-甲酸(ICA)	吡啶-3-甲酸对‘赤霞珠’冬芽无明显破眠效果	[57]
		1 000 mg·L ⁻¹ 多效唑	多效唑对‘赤霞珠’冬芽无明显破眠效果	[57]
		0.0、0.2、0.4、0.6 mg·L ⁻¹ 油菜素内酯(EBR)	0.4 mg·L ⁻¹ EBR处理‘美乐’葡萄冬芽能够显著提高萌芽率	[38]
		2%、10% 水杨酸	水杨酸处理对‘藤稔’葡萄冬芽破眠基本无效	[51]
	化学处理	2.5% 单氰胺+0.006 5% 复硝酚钠	复硝酚钠与单氰胺对‘紫金红霞’葡萄混用后效果比单独施用单氰胺破眠效果更好,但混用后可溶性固形物的含量较低	[50]
		2.5% 单氰胺+0.005% 赤霉素	赤霉素与单氰胺对‘紫金红霞’葡萄混用后效果比单独施用单氰胺破眠效果更好,但混用后可溶性固形物的含量较低	[50]
		5% Erger(3.1% 氨态氮+5.8% 硝酸盐氮+6.1% 尿素氮+3.3% 钙)	5% Erger处理‘Fiano’萌芽率无明显差异,均高于对照10%~15%	[48]
		3% 单氰胺处理后0、2、6和10 d施用10 mg·L ⁻¹ GA ₃	3% 单氰胺处理‘Early Sweet’后10 d施用1 mg·L ⁻¹ GA与对照萌芽率无明显差异,但单氰胺不能完全抵消较高浓度的GA(5和10 mg·L ⁻¹)的抑制影响	[38]
		5° Be 石硫合剂+0.25 mg·mL ⁻¹ ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)	提早打破‘阳光玫瑰’葡萄冬芽休眠,且不影响后续成花率及花穗质量,对操作人员较为安全	[5]
物理处理和 化学处理	复配试剂	4 倍破眠剂1号水溶液(石灰氮和硝酸钾及GA)	可提前使‘夏黑’葡萄休眠冬芽萌芽,提高萌芽率和萌芽整齐度,其破眠时间在施用石灰氮和单氰胺之间	[55]
		2% 植物油	使用植物油后增加萌芽率和年产量	[48]
		2%~4% 石蜡油	使用石蜡油后增加萌芽率和年产量	[48]
		新鲜大蒜膏	对‘巨峰’葡萄有破眠效果,但效果不如石灰氮和单氰胺	[53]
		20% 大蒜油	对‘巨峰’葡萄有破眠效果,但效果不如石灰氮和单氰胺	[53]
	有机化合物	2% AZ	可提高‘Early Sweet’葡萄冬芽内乙烯的释放浓度,从而诱导葡萄芽休眠解除	[40]
		20% 石灰氮上清液	石灰氮对‘无核白’葡萄有破眠效果	[53]
		15%、25% 石灰氮	石灰氮可以提高‘藤稔’葡萄冬芽内POD活性和过氧化氢含量,降低CAT活性在休眠初期进行处理没有破眠效果,在深休眠期及以后对葡萄冬芽进行处理效果较为显著。25%的石灰氮对破眠效果最佳,萌芽时间可提前5 d左右	[51]
		石灰氮6 倍液	施用石灰氮6 倍液能够提高‘超级女皇’葡萄萌芽率和坐果率	[49]
		2.5%~3.0% 单氰胺涂芽、刻芽及涂芽+刻芽	2.5% 单氰胺涂芽结合刻芽处理对‘香悦’葡萄破眠效果最佳,提前对照14 d萌芽,但对‘夏黑’葡萄破眠效果最好的是只涂芽处理	[56]

3.1 物理方法

物理方法主要通过模拟自然环境变化或直接干预芽体状态,以调节葡萄冬芽的休眠进程。温度处理是其中最常用的手段,包括高温、低温和变温等形式。研究表明,在葡萄芽积累一定需冷量后,短期高温(如50℃水浴1 h)可有效促进‘红地球’和‘美人指’等品种的萌发,而过早或过频的高温处理则可能抵消低温效应,延迟休眠解除^[41]。相较恒定温度,昼夜波动的变温(如6~15℃)更接近自然条件,破眠效果更优^[42]。低温处理方面,如通过水喷雾系统将温度控制在0~7.2℃,可在短时间内满足葡萄对冷量的需求,

使‘矢富罗莎’和‘里扎玛特’等品种冬芽的萌发时间提前^[43]。水分调节在不同休眠阶段亦具有双重作用,适度水分有助于激活芽体代谢,而生态休眠阶段水分过多则可能延迟萌发。此外,机械处理如刻芽或去除芽鳞片可破除芽体外部屏障,并可能通过减弱芽鳞片相关抑制作用,改善局部气体交换与物质运输条件促进萌发^[44];其中,刻芽结合促芽剂处理可提升‘香悦’等葡萄品种的萌芽率与整齐度^[56]。总体而言,物理方法操作简便、安全性高,适合设施条件下的调控管理,但对环境条件与芽体状态较为敏感,需精准控制操作时机与方式。

3.2 化学方法

化学方法通过外源施用氰胺类化合物、植物生长调节剂等调节剂干预葡萄冬芽内部代谢过程,是目前破眠处理中应用广泛的手段之一^[45]。其中,单氰胺(hydrogen cyanamide, HC)类化合物最常用且效果显著,常用浓度为2.0%~3.3%,可显著提升‘玫瑰香’‘超级女皇’等品种的萌芽率与整齐度,提前物候期并提高可溶性固形物含量^[45-50]。石灰氮作为另一种常用破眠剂,也具有较好的破眠效果,25%的石灰氮处理可将‘藤稔’冬芽的萌芽期提前5 d^[51],但也有一定的药害风险^[49,52-53]。植物生长调节剂方面,GA₃在50~100 mg·kg⁻¹浓度下对‘巨峰’等品种的破眠效果显著^[54],而在部分品种如‘玫瑰香’中,200 mg·L⁻¹浓度反而表现出抑制作用^[47];乙烯及其诱导剂(如ACC、乙烯利)则可促进ABA降解,缓解其对休眠维持的抑制,显著提升‘Early Sweet’等品种的萌发率^[40]。此外,复配制剂(如单氰胺+GA₃、石硫合剂+ACC、破眠剂1号)可实现多路径协同调控,在提高破眠效率的同时,改善萌芽整齐度与安全性^[5,38,50,55]。研究表明,在休眠末期对‘阳光玫瑰’冬芽施用石硫合剂+ACC,可有效提高萌芽率且不影响成花率与花穗质量^[5]。但是,化学调控效果受施用时期、芽休眠深度、环境条件等多种因素影响,需依据品种特性和栽培环境精准施用,以实现安全、高效、可控的破眠目标。除此之外,也有研究发现,刻芽结合单氰胺处理比单一物理或者化学方法能够促进葡萄芽约提前14 d萌发^[56]。

相较而言,化学方法操作简便、见效快,但不同品种对单氰胺等试剂的敏感性不同,且对剂量、施用时机等高度依赖,存在一定经验性和不确定性。目前尚无统一、高效的标准化破眠方案,技术组合的优化与应用仍是研究重点。

4 葡萄芽休眠调控机制

芽休眠是多年生植物对不利环境适应的重要策略,尤其在葡萄等落叶果树中,其形成与解除深刻影响后续的生长发育和产量。随着高通量组学技术的发展,大量研究逐步揭示了葡萄芽休眠调控所涉及的转录组、蛋白质组、激素代谢组与表观组学等多维网络。这些组学数据从不同层面揭示,芽休眠是一个涉及多通路协同调控的动态过程,其调控网络正逐步得到解析。

4.1 转录组水平

转录组作为揭示芽休眠分子机制的核心技术,已在多个时间点和组织中揭示出数千至上万个差异表达基因(DEG),表明芽休眠伴随剧烈的基因表达重塑^[4]。如Min等^[58]在休眠芽与萌发芽之间检测到4 864个DEG,Shangguan等^[4]在4月休眠解除期与2月休眠期之间检测到10 000余个DEG。主成分分析表明,77.5%的表达变异与休眠-生长转换及环境响应有关^[59]。这些DEG集中富集于植物激素信号、细胞周期、次生代谢及氧化还原调控等关键通路,构成葡萄芽休眠调控的核心框架。不同阶段的表达特征反映出功能转变:休眠加深期表现为细胞分裂抑制、代谢下调和胁迫响应增强,而解除期则出现与细胞周期启动、生物合成和ROS响应相关的基因上调^[4,6]。

在植物激素信号通路中,ABA相关基因在休眠期上调,如合成关键酶基因*VvNCED4*(9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase 4)高表达,降解相关基因则在解除期上调,PP2C类抑制因子在休眠维持期表达增强^[6,60-61]。而促进生长的GA与CTK等激素信号在休眠期间则受到抑制。例如:*CYCD3*(cyclin D3)、*TCH4*(Touch 4)等BR(brassinosteroid)/CTK信号成分在潜伏芽中显著下调^[58];GA通路中DELLA(DELLA protein)类抑制基因在休眠期表达升高,解除阶段迅速下降^[62]。Auxin信号呈现相反模式,其合成基因在休眠芽中高表达,可能通过BRC(BRANCHED)等TCP转录因子介导,与细胞周期标记基因*HISTONE H4*呈负相关,从而抑制细胞分裂^[58]。细胞周期基因如*VvCYCDs*、*VvCYCB1*;2在休眠期间表达较低,进入解除阶段后迅速激活^[4],而在转录后调控中,*miR156*通过抑制*SPLA*(squamosa-promoter binding protein-like transcription factor gene)、*UFO*(unusual floral organ)等靶基因限制细胞分裂,形成内休眠的重要调控机

制^[63]。在次生代谢方面,休眠期木质素合成基因上调,有助于结构稳定和抗逆性增强,而类黄酮合成途径基因如 *VvF3H* (flavanone 3-hydroxylase)、*VvANS* (anthocyanidin synthase) 等在休眠解除期被激活,表明芽体功能与活性恢复^[6,58,62]。氧化还原系统亦发生明显变化,休眠解除阶段如 *VvAPX* (ascorbate peroxidase)、*VvGPX2* (glutathione peroxidase 2) 等抗氧化酶编码基因上调,而 *VvCAT2* (catalase 2) 等 ROS 清除酶编码基因下调,提示 ROS 积累可能作为解除休眠的重要信号^[62]。此外,转录因子家族如 DAM (dormancy-associated MADS-box)、MYB (myeloblastosis)、bHLH (basic Helix-Loop-Helix)、WRKY (tryptophan-arginine-lysine-tyrosine) 和 bZIP (basic Leucine Zipper) 广泛参与休眠调控,其中 *MYB3R1* 可能通过协同 miRNA 与表观遗传机制调控细胞周期基因的表达,在内休眠中发挥核心作用^[63]。

4.2 蛋白质组与代谢组水平

在转录组揭示葡萄芽休眠与解除过程中大规模基因重构的基础上,Chen 等^[6]进一步通过蛋白质组学和激素代谢组学分析,系统解析了‘赤霞珠’冬季芽在不同发育阶段的功能转变,研究共量化 6 224 种蛋白,其中 342 种在田间与室内条件下表现出一致的差异表达,暗示其在休眠转换过程中的保守作用。不同阶段富集的功能模块与芽的生理状态呈阶段性关联:休眠期主要涉及光信号及生长负调控相关过程,休眠解除期则富集氧化应激响应、蛋白质转运和抗氧化酶代谢相关过程;萌芽前后,细胞结构建成和小分子合成相关过程逐步增强,萌芽后氨基酸、蛋白质和维生素合成等通路显著上调,可能为快速生长提供物质与代谢基础。

此外,碳代谢酶类如三磷酸丙糖异构酶与 Rubisco 小亚基的表达增强,提示葡萄芽在解除期重启能量供应。同时,APX、SOD 等抗氧化酶的上调再度强化了 ROS 在解除机制中的信号功能。蛋白质层面 GA 信号通路相关蛋白上调,而 ABA 信号蛋白下调,与转录组共同发挥了激素平衡在休眠转换中的核心调控作用。值得注意的是,蛋白质组与转录组的表达一致性较低,仅 13 个基因在 2 个层面协同变化,提示葡萄芽休眠调控中存在广泛的转录后和翻译后调控机制^[6]。

通过 LC-MS/MS 平台,Chen 等^[6]定量分析了 ABA、GA、CTK、乙烯、茉莉酸、水杨酸、独脚金内酯等激素,发现其含量变化与芽休眠阶段密切相关,呈现激素协同调控的复杂特征。ABA 在休眠维持中发挥主导作用,其含量在休眠期高,解除期下降,在萌芽后又轻度升高,表明其在新生组织中仍参与生长精细调控。CTK,尤其是反式玉米素 (tZ) 在解除期显著积累,其信号转录因子 A-ARR 在解除阶段升高,B-ARR 则在整个休眠期维持较高表达,提示其对细胞活动恢复的调节功能。GA 含量在休眠解除期升高,促进 DELLA 蛋白降解,激活生长路径^[6]。乙烯与茉莉酸信号因子变化复杂,呈现组织与环境依赖性差异。由此可见,ABA、GA、CTK 和乙烯是葡萄芽休眠与解除过程中的关键激素调节因子,其含量与信号路径的时空动态变化共同构建出多层次、互作性强的激素调控网络。

4.3 表观组水平

miRNA 和 DNA 甲基化作为表观遗传机制的重要组成部分,也在葡萄芽休眠中发挥调控作用。在不同休眠阶段 miRNA 的调控对象明显不同,Smita 等^[63]报道 miRNA 在内休眠芽中主要负向调控分生组织与细胞周期相关基因,而在类休眠芽中则靶向碳代谢和能量生成通路。DNA 甲基化研究显示,CHH 甲基化在葡萄芽休眠中发挥主导作用。本课题组在‘阳光玫瑰’冬芽不同发育阶段发现,CHH-DMR 显著多于 CG 与 CHG-DMR,休眠诱导阶段高甲基化与低表达共存,休眠解除期 CHH 甲基化显著下降,基因表达上调(未发表数据)。特别是在 4 月份 CHH-DMR 显著富集,伴随转录重构,说明 DNA 甲基化在休眠转变中具有阶段性调控功能,为芽的启动提供基础。

4.4 外界因素对葡萄芽休眠调控的分子机制

葡萄芽休眠的形成与解除受到复杂内外因子的调控。近年来,单氰胺 (HC)、ABA、GA、光周期、修剪等外源因素对葡萄芽休眠的相关研究揭示了多种信号转导途径和分子机制,反映了外部环境如何通过调控内源激素代谢、转录因子活性及信号网络实现对休眠状态的精准调节。

HC 是一种常用且效果显著的促萌剂,尤其在暖冬地区被广泛用于打破休眠。HC 通过多种机制介导葡萄芽的生理与分子响应。其一,HC 抑制过氧化氢酶活性,导致 H_2O_2 在芽体中积累,从而诱导氧化应激信号并激活相关抗氧化酶如 POD 和谷胱甘肽 S-转移酶 (GST) 表达^[64]。其二,HC 显著激活钙信号通路,诱导钙调素 (CaM)、钙依赖性蛋白激酶 (CDPK) 等因子的表达;阻断钙信号则会显著降低 HC 的促萌效果^[60]。多组学研究进一步表明,HC 可调控大量与能量代谢、细胞结构重建、繁殖器官发育及水分胁迫响

应相关的基因与蛋白表达^[65]。此外,HC通过激素水平调控休眠状态:在早期阶段,HC显著上调GA失活基因 *VvGA2ox3*,同时下调GA合成基因如 *VvGA3ox2*、*VvGA20ox3/6*,降低活性GA水平;在后期则反向调节,以恢复分生组织生长所需的GA^[17]。另外,HC可下调ABA合成基因(如 *VvNCED*)并促进ABA降解基因(*VvABA8'OH*)表达,降低ABA积累,乙烯信号也被认为参与了这一过程^[10]。

ABA是维持葡萄芽休眠的重要激素,其含量变化与休眠深度紧密相关^[66]。高水平的ABA在休眠诱导与维持阶段被广泛检测到,而其生物合成、信号传导与代谢通路在休眠解除期发生显著改变。休眠维持阶段,*VvNCED2/6*等ABA合成基因高表达,ABA受体(PYL)与信号抑制因子(PP2C)调控通路活跃;休眠解除阶段,这些基因表达下降,而ABA降解酶 *VvCYP707A4* 表达显著上调,使ABA水平降低,从而为萌发提供内源条件^[36]。ABA还通过调控转录因子网络参与正反馈调控,如 *VvSVP3* 可增强ABA合成基因(*NCED3*)及其受体基因的表达,同时上调自身表达水平;而 *VvWRKY37* 则通过抑制ABA降解酶(如 *VvCYP707A4.2*)进一步增强ABA积累,稳定休眠状态^[67]。值得注意的是,ABA还与GA形成拮抗关系,可通过抑制GA合成并促进其失活间接延缓休眠解除^[37]。

GA在葡萄芽休眠调控中发挥双重作用,受处理时间与浓度的影响较大^[17]。在休眠早期施加外源GA₃反而会抑制芽的萌发,其机制可能与GA对CTK信号的拮抗有关,而在内源休眠解除或萌动期后施用GA则促进萌发。自然条件下,GA合成基因(如 *VvGA3ox*、*VvGA20ox*)在休眠维持阶段表达下调,解除期逐步升高,同时GA失活基因 *VvGA2ox* 的表达呈相反趋势^[68]。MADS-box转录因子 *VvSVPI* 是GA代谢调控的关键因子,其能直接结合GA合成与失活基因的启动子,负向调控 *VvGA20ox6*,正向调控 *VvGA2ox3* 表达,从而精确控制GA活性变化。过表达 *VvSVPI* 的愈伤组织中GA合成中间体显著减少,而GA失活产物显著积累,进一步验证其在GA代谢中的调控作用^[17]。

此外,5-AzaC(5-azacytidine)处理葡萄芽可以诱导去甲基化并影响葡萄芽的基因表达,包括蛋白质合成、次级代谢(如类黄酮和苯丙烷类生物合成)、谷胱甘肽代谢、激素信号传导、细胞壁降解以及MAPK信号通路等多个关键的生物学和代谢过程,可能通过抑制乙烯信号来削弱休眠,从而促进芽的萌发^[69]。

光周期作为外界环境的重要信号,在调控葡萄芽休眠方面同样发挥着不可忽视的作用。研究表明,短日照(SD)条件可诱导ABA积累,促使河岸葡萄(*Vitis riparia*)进入休眠状态^[63]。在短日照与长日照(LD)条件下,芽体的转录组与miRNA表达谱表现出显著差异,提示光照信号可通过调控内源激素代谢及其信号转导来调节休眠进程^[63]。尤其是光敏色素B(phytochrome B)在较高温度下可抑制冷胁迫响应关键因子CBF的表达,进而干扰休眠相关基因的激活^[63]。尽管目前对栽培葡萄中光周期作用机制的研究仍不充分,但已有证据提示其在ABA调控及环境适应性中具有潜在关键作用^[17]。

修剪作为一种农业管理措施,主要通过解除顶端优势与调节激素分布来打破葡萄芽的类休眠^[67]。短枝修剪能显著提高休眠芽的萌发率,可能是由于削弱了抑制信号的传导,促进了分生组织活性恢复。虽然关于修剪处理的分子机制研究较少,但其结合HC或激素处理使用时,常可获得协同促进芽萌发的效果,提示其在生产实践中具有广泛应用潜力^[67]。

由此可见,葡萄芽休眠的调控受多种内源激素与外界环境因子的协同作用,形成一个复杂而动态的分子调控网络(图2),亟须通过系统性研究深入解析其机制与交互关系。

5 总结与展望

葡萄芽休眠调控是一个复杂的生物学过程,涉及遗传、激素、环境等多种因素的共同作用。尽管近年来在调控技术与机制研究方面取得了进展,但在基础理论和应用实践层面仍存在多个关键问题,亟须进一步突破。

在基础研究层面,首先,休眠阶段的界定与量化仍缺乏统一标准。目前尚无明确的分子或可见标志物用于识别芽从内休眠向生态休眠的过渡,常用的萌发百分比等间接指标难以准确反映芽体的真实生理状态。其次,需冷量的准确判断体系仍不完善,导致实际生产中加温或破眠处理时机难以精准把握,影响生产期调控与经济效益。再次,核心调控机制尚不清晰。*FT*等关键基因的上游调控网络未明,表观遗传修饰的作用规律仍处于描述阶段,缺乏机制性证据。细胞壁修饰与重构如何参与芽休眠调控仍有待进一步研究。激素作用网络亦未形成完整模型,ABA、GA与其他激素及ROS信号之间的互作机制仍有待阐明。最后,外界因素如何通过激素信号等途径影响休眠转化,仍缺乏系统研究。

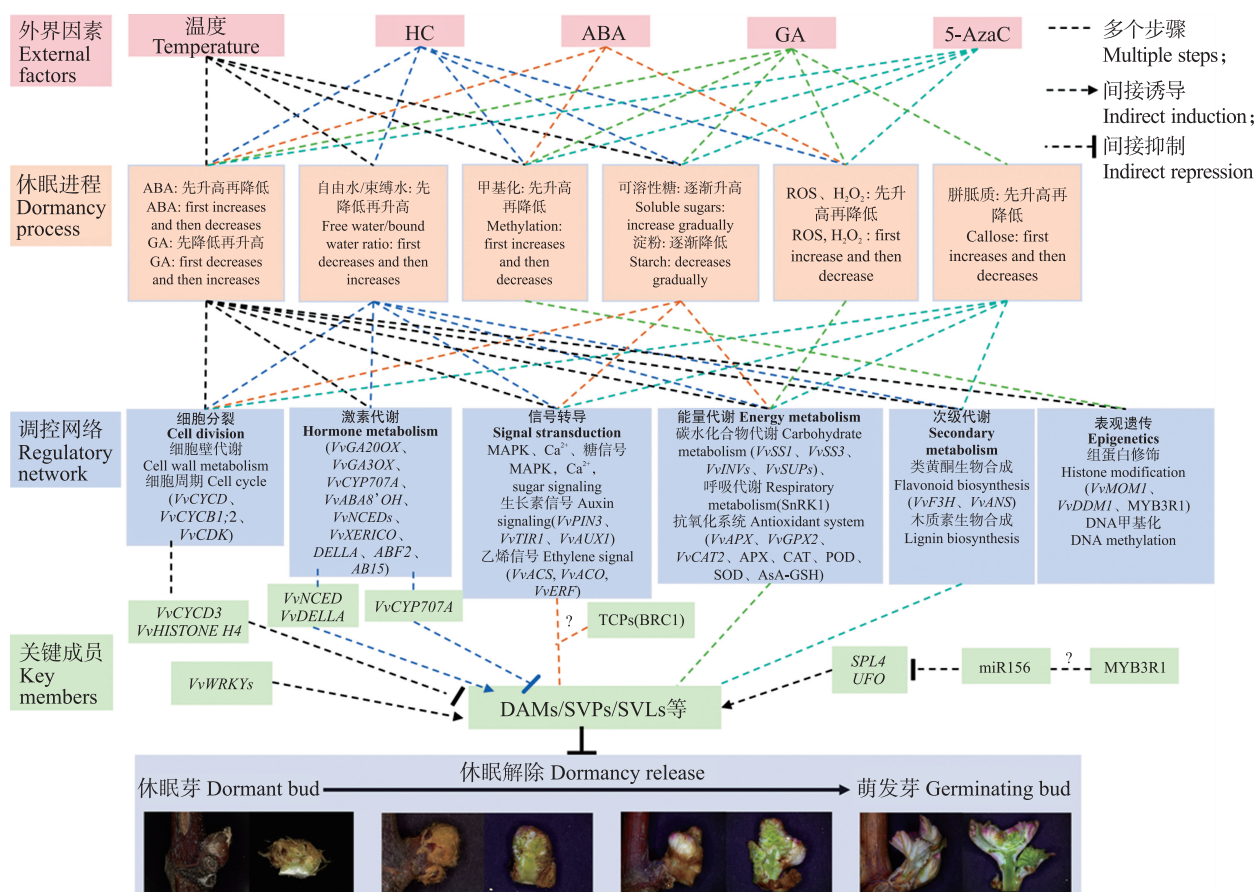


图2 葡萄芽休眠调控网络

Fig. 2 Regulatory network of bud dormancy in grapevine

在技术研发层面,现有化学破眠剂如单氰胺虽应用广泛,但存在毒性大、环境风险高的问题。品种间响应差异显著,破眠效果依赖施用经验,缺乏统一、精准的施用标准。由于全球变暖背景下低温积累不足现象频发,传统依赖物候期判断的破眠技术准确性日益受限,破眠时效性和安全性亟待提高。

未来葡萄芽休眠研究将更加聚焦机制解析深化与调控技术精准化两大方向:1)多组学集成与调控网络构建:整合转录组、蛋白质组、代谢组与激素信号数据,构建涵盖环境感知、激素调节、细胞壁修饰与重塑、基因调控的系统性网络,识别关键调控节点与信号通路;2)表观遗传调控机制解析:重点关注组蛋白修饰、DNA甲基化与lncRNA在休眠诱导和解除过程中的作用机制,明确其与低温积累等外界信号的关联性;3)关键基因功能验证与育种应用:利用CRISPR等基因编辑技术验证DAM、SVP、EBB、WRKY、EXP、XTH等候选基因的功能,为培育低需冷量、易管理品种提供理论支撑;4)激素与ROS、胼胝质等协同作用机制研究:深入解析ABA、GA与乙烯、茉莉酸、CTK等激素之间的互作网络,明确ROS信号与激素、胼胝质等调控之间的关系,建立完整的协同调控模型;5)休眠状态精准量化与预测模型建立:开发可用于动态监测的分子标记物,构建融合环境变量与基因表达的大数据模型,实现对休眠进程的实时感知与萌发时机的精准预测;6)安全高效破眠技术研发:基于机制研究成果,开发新型绿色破眠剂或生物制剂,提升破眠效率,降低环境与药害风险,推动设施葡萄生产向绿色、安全、可持续方向转型。

综上所述,未来葡萄芽休眠研究亟须多学科交叉与机制-技术一体化推进,重点聚焦调控网络解析、状态识别精准化与破眠工具绿色升级,为实现葡萄产业智能化、高效化管理提供坚实支撑。

参考文献 References:

- [1] 上官凌飞,王子诚,方项,等. DAM基因调控多年生果树芽休眠的机制[J]. 南京农业大学学报,2020,43(5):790-799.
Shangguan L F, Wang Z C, Fang X, et al. Regulation mechanism of bud dormancy by DAM gene in perennial fruit trees[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2020, 43(5): 790-799 (in Chinese with English abstract).
- [2] 王硕,范慧慧,徐文清,等. 江苏省葡萄芽休眠调控调查与分析[J]. 中外葡萄与葡萄酒,2025(3):56-64.
Wang S, Fan H H, Xu W Q, et al. Investigation and analysis of grape bud dormancy regulation in Jiangsu[J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine,

- 2025(3):56–64(in Chinese with English abstract).
- [3] Monteiro A I, Malheiro A C, Bacelar E A. Morphology, physiology and analysis techniques of grapevine bud fruitfulness: a review [J]. Agriculture, 2021, 11(2):127.
- [4] Shanguan L F, Chen M X, Fang X, et al. Comparative transcriptome analysis provides insight into regulation pathways and temporal and spatial expression characteristics of grapevine (*Vitis vinifera*) dormant buds in different nodes [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20:390.
- [5] 饶余倩, 黄亚倩, 夏龙腾, 等. 不同破眠处理对阳光玫瑰葡萄冬芽萌发的影响 [J]. 果树学报, 2024, 41(5):897–910.
Rao Y Q, Huang Y Q, Xia L T, et al. Effects of different bud dormancy breaking treatments on winter bud germination in Shine Muscat grapevines [J]. Journal of Fruit Science, 2024, 41(5):897–910(in Chinese with English abstract).
- [6] Chen L, Chen K Q, Jiang J P, et al. Multi-omics analysis of the regulatory network in winter buds of ‘Cabernet Sauvignon’ grapevine from dormancy to bud break [J]. Plant Biotechnology Journal, 2025, 23(6):2110–2124.
- [7] 樊绍刚, 吴胜, 朱明涛, 等. 葡萄冬芽生理休眠机理研究进展 [J]. 东北农业大学学报, 2019, 50(10):88–96.
Fan S G, Wu S, Zhu M T, et al. Progress research on mechanism of grape bud dormancy [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2019, 50(10):88–96(in Chinese with English abstract).
- [8] Lang G A, Early J D, Martin G C, et al. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research [J]. HortScience, 1987, 22(3):371–377.
- [9] 闵卓, 房玉林. 葡萄芽休眠研究进展 [J]. 北方园艺, 2016(2):182–188.
Min Z, Fang Y L. Research progress of grapevine bud dormancy [J]. Northern Horticulture, 2016(2):182–188(in Chinese with English abstract).
- [10] Zheng C L, Halaly T, Acheampong A K, et al. Abscissic acid (ABA) regulates grape bud dormancy, and dormancy release stimuli may act through modification of ABA metabolism [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(5):1527–1542.
- [11] Pan W Q, Liang J H, Sui J J, et al. ABA and bud dormancy in perennials: current knowledge and future perspective [J]. Genes, 2021, 12(10):1635.
- [12] 田莉莉, 方金豹. 落叶果树芽休眠调控研究进展 [J]. 中国南方果树, 2003, 32(6):61–63.
Tian L L, Fang J B. Advances in the research of the control of bud dormancy of deciduous fruits [J]. South China Fruits, 2003, 32(6):61–63(in Chinese).
- [13] 董杰, 徐继忠, 陈海江, 等. 短时高温打破‘早露’蟠桃花芽休眠效应研究 [J]. 河北农业大学学报, 2007, 30(2):50–53.
Dong J, Xu J Z, Chen H J, et al. Effect of short-term heating on bud dormancy in ‘Zaolu’ peach trees (*Prunus persica* var. *comperessa* Bean.) [J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2007, 30(2):50–53(in Chinese with English abstract).
- [14] da Silveira Falavigna V, Severing E, Lai X L, et al. Unraveling the role of MADS transcription factor complexes in apple tree dormancy [J]. New Phytologist, 2021, 232(5):2071–2088.
- [15] Ruonala R, Rinne P L H, Kangasjärvi J, et al. *CENLI* expression in the rib meristem affects stem elongation and the transition to dormancy in *Populus* [J]. The Plant Cell, 2008, 20(1):59–74.
- [16] Rinne P L H, Welling A, Vahala J, et al. Chilling of dormant buds hyperinduces *FLOWERING LOCUS T* and recruits GA-inducible 1,3- β -glucanases to reopen signal conduits and release dormancy in *Populus* [J]. The Plant Cell, 2011, 23(1):130–146.
- [17] Li J Y, Sun P Q, Chen A N, et al. *VvSVPI* negatively regulates gibberellin accumulation before the dormant bud break of grapevine triggered by hydrogen cyanamide [J]. Horticultural Plant Journal, 2025, 11(3):1078–1089.
- [18] 王海波, 王孝娣, 史祥宾, 等. 葡萄冬芽自然休眠诱导期间的呼吸代谢变化 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(16):3287–3295.
Wang H B, Wang X D, Shi X B, et al. Respiratory metabolism changes during dormancy induction of grape buds [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(16):3287–3295(in Chinese with English abstract).
- [19] Rohde A, Bhalerao R P. Plant dormancy in the perennial context [J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(5):217–223.
- [20] Fadón E, Herrera S, Guerrero B, et al. Chilling and heat requirements of temperate stone fruit trees (*Prunus* sp.) [J]. Agronomy, 2020, 10(3):409.
- [21] 孙利鑫, 张亚红. 落叶果树休眠期解除界定的研究进展 [J]. 中国果树, 2016(2):55–59.
Sun L X, Zhang Y H. Research progress on the definition of dormancy period of deciduous fruit trees [J]. China Fruits, 2016(2):55–59(in Chinese).
- [22] 王海波, 刘凤之, 韩晓, 等. 葡萄需冷量和需热量估算模型及设施促早栽培品种筛选 [J]. 农业工程学报, 2017, 33(17):187–193.
Wang H B, Liu F Z, Han X, et al. Grape chilling requirement estimated models and heat requirement estimated models and selection of early cultivars in greenhouse [J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2017, 33(17):187–193(in Chinese with English abstract).
- [23] 王海波, 王宝亮, 王孝娣, 等. 设施葡萄 22 个常用品种需冷量的研究 [J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2009(11):20–22, 25.
Wang H B, Wang B L, Wang X D, et al. Study on the chilling requirement of 22 important grape cultivars for protected cultivation [J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2009(11):20–22, 25(in Chinese with English abstract).
- [24] 黄泳碧, 覃园媛, 陆秀边, 等. 妮娜皇后葡萄需冷量及休眠解除过程中相关基因表达分析 [J]. 南方农业学报, 2023, 54(11):3165–3173.
Huang Y B, Qin Y Y, Lu X B, et al. Chilling requirement and related gene expression analysis during dormancy release of Queen Nina grape [J]. Journal of Southern Agriculture, 2023, 54(11):3165–3173(in Chinese with English abstract).

- [25] 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 & Integrative Genomics, 2009, 9(1): 81–96.
- [26] Vergara R, Noriega X, Pérez F J. *VvDAM-SVPs* genes are regulated by *FLOWERING LOCUS T (VvFT)* and not by ABA/low temperature-induced *VvCBFs* transcription factors in grapevine buds[J]. Planta, 2021, 25(2): 31.
- [27] 徐玉涵, 孙鲁龙, 高振, 等. 葡萄芽、根总呼吸变化与空气、土壤有效积温的关系研究[J]. 植物生理学报, 2020, 56(4): 799–806.
Xu Y H, Sun L L, Gao Z, et al. Research on the correlation between overall respiration changes of grapevine buds and roots and effective accumulated temperature of air and soil temperatures[J]. Plant Physiology Journal, 2020, 56(4): 799–806 (in Chinese with English abstract).
- [28] 罗国安, 张亚红, 李鹏, 等. 高温对葡萄休眠芽萌发及需热量的影响[J]. 西南农业学报, 2018, 31(12): 2548–2553.
Luo G A, Zhang Y H, Li P, et al. Effect of high temperature on germination and heat requirement of dormant bud of grape[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2018, 31(12): 2548–2553 (in Chinese).
- [29] Veerabagu M, van der Schoot C, Turečková V, et al. Light on perennality: para-dormancy is based on ABA-GA antagonism and endo-dormancy on the shutdown of GA biosynthesis[J]. Plant, Cell & Environment, 2023, 46(6): 1785–1804.
- [30] Azeez A, Sane A P. Photoperiodic growth control in perennial trees[J]. Plant Signaling & Behavior, 2015, 10(12): e1087631.
- [31] Howe G T, Hackett W P, Furnier G R, et al. Photoperiodic responses of a northern and southern ecotype of black cottonwood[J]. Physiologia Plantarum, 1995, 93(4): 695–708.
- [32] Kovács L G, Du G Q, Ding P H. Tissue moisture loss during sample preparation lowers exotherm temperatures in dormant grape buds[J]. HortScience, 2002, 37(4): 701–704.
- [33] 张立霞, 朱雯莎, 徐国前, 等. 冬季保温被覆盖对贺兰山东麓葡萄植株越冬生理代谢的影响[J]. 中国农业大学学报, 2024, 29(7): 68–78.
Zhang L X, Zhu W S, Xu G Q, et al. Effects of winter thermal insulation cover on the overwintering physiological metabolism of grapevines in the eastern foothills of Helan Mountain[J]. Journal of China Agricultural University, 2024, 29(7): 68–78 (in Chinese with English abstract).
- [34] Vergara R, Parada F, Rubio S, et al. Hypoxia induces H_2O_2 production and activates antioxidant defence system in grapevine buds through mediation of H_2O_2 and ethylene[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(11): 4123–4131.
- [35] Zheng C L, Acheampong A K, Shi Z W, et al. Abscissic acid catabolism enhances dormancy release of grapevine buds[J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(10): 2490–2503.
- [36] Dong Y, Liu J, Huang L Y, et al. SHORT VEGETATIVE PHASE 3 mediates hormonal signals control of bud dormancy in grape[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 211: 105342.
- [37] Wang F P, Zhao P P, Zhang L, et al. The *VvWRKY37* regulates bud break in grape vine through ABA-mediated signaling pathways[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 929892.
- [38] Zheng C L, Kwame Acheampong A, Shi Z W, et al. Distinct gibberellin functions during and after grapevine bud dormancy release[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(7): 1635–1648.
- [39] Sato H, Yamane H. Histone modifications affecting plant dormancy and dormancy release: common regulatory effects on hormone metabolism[J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75: eae205.
- [40] 施招婉. 葡萄芽休眠解除过程中乙烯合成与信号途径关键基因的筛选与功能分析[D]. 广州: 华南农业大学, 2019.
Shi Z W. Screening and functional analysis of key genes involved in ethylene biosynthesis and signaling pathways during grape bud dormancy release[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2019 (in Chinese with English abstract).
- [41] Erez A, Lavee S. The effect of climatic conditions on dormancy development of peach buds. I. Temperature[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1971, 96(6): 711–714.
- [42] Lyr H, Hoffmann G, Richter R. On the chilling requirements of dormant buds of *Tilia platyphyllos* Scop[J]. 1970, 96(6): 711–714.
- [43] 崔国忠, 王惠萍, 徐小燕. 微喷水冷降温提前解除设施葡萄休眠期试验研究[J]. 林业科技通讯, 2017(11): 53–54.
Cui G Z, Wang H P, Xu X Y. Experimental study on early release of dormancy period of protected grapes by micro-water spraying and cooling[J]. Forest Science and Technology, 2017(11): 53–54 (in Chinese).
- [44] 王小红, 韦权高, 杨世波, 等. 甜樱桃芽休眠原因及破眠催芽方法[J]. 农业与技术, 2022, 42(19): 82–85.
Wang X H, Wei Q G, Yang S B, et al. Causes of dormancy of sweet cherry buds and methods of breaking dormancy and accelerating germination[J]. Agriculture and Technology, 2022, 42(19): 82–85 (in Chinese).
- [45] 刘芳. 不同破眠处理对葡萄生物学特性影响及单酰胺破眠的转录组分析[D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
Liu F. Effects of different dormancy breaking treatments on biological characteristics of grapes and transcriptome analysis of dormancy breaking with cyanamide[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2018 (in Chinese with English abstract).
- [46] 龚林忠, 刘芳杰, 李林, 等. 不同浓度单酰胺处理对夏黑葡萄生长发育·产量·经济性状的影响[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(29): 14225–14226, 14303.
Gong L Z, Liu F J, Li L, et al. Effects of hydrogen cyanamide with different concentrations on growth and development, yield and economic characteristics of summer black grape (*Vitis vinifera*) [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2012, 40(29): 14225–14226, 14303 (in Chinese with English abstract).
- [47] 孙培琪, 刘婧, 贾建民, 等. 不同药剂对打破玫瑰香葡萄芽休眠的效果研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(8): 222–225.
Sun P Q, Liu J, Jia J M, et al. Effect of different chemicals on dormancy release of *Vitis vinifera* ‘Muscat hamburg’ [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(8): 222–225 (in Chinese with English abstract).

- [48] Guillaón J G, Dicenta F, Sánchez-Pérez R. Advancing endodormancy release in temperate fruit trees using agrochemical treatments [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 12: 812621.
- [49] 唐嘉玲, 王朝勇, 李涛. 不同催芽处理对成都平原超级女皇葡萄品质影响的试验 [J]. *黑龙江粮食*, 2024(1): 48–50.
Tang J L, Wang Z Y, Li T. Effects of different germination accelerating treatments on the quality of super queen grape in Chengdu Plain [J]. *Heilongjiang Grain*, 2024(1): 48–50 (in Chinese).
- [50] 钱亚明, 王博, 王西成, 等. ‘紫金红霞’葡萄促早栽培破眠技术研究 [J]. *中国南方果树*, 2022, 51(6): 176–179.
Qian Y M, Wang B, Wang X C, et al. Technique of promoting early maturing culture for ‘Zijinhongxia’ grape by break of dormancy [J]. *South China Fruits*, 2022, 51(6): 176–179 (in Chinese with English abstract).
- [51] 姜卫兵, 韩浩章, 费宪进, 等. 石灰氮和水杨酸对破除葡萄芽休眠的影响 [J]. *园艺学报*, 2007, 34(2): 317–324.
Jiang W B, Han H Z, Fei X J, et al. Effects of calcium cyanamide and salicylic acid on dormancy-release of grape bud [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(2): 317–324 (in Chinese with English abstract).
- [52] 孔凡梅. 不同药剂打破葡萄休眠试验研究 [J]. *辽宁农业职业技术学院学报*, 2016, 18(1): 4–5.
Kong F M. Experimental study on breaking grape dormancy with different chemicals [J]. *Journal of Liaoning Agricultural Technical College*, 2016, 18(1): 4–5 (in Chinese).
- [53] Kubota N, Matthews M A, Takahagi T, et al. Budbreak with garlic preparations: effects of garlic preparations and of calcium and hydrogen cyanamides on budbreak of grapevines grown in greenhouses [J]. *American Journal of Enology and Viticulture*, 2000, 51(4): 409–414.
- [54] 朱海燕, 韩晓丽. 赤霉素对解除葡萄休眠的影响 [J]. *安徽农业科学*, 2023, 51(14): 48–50.
Zhu H Y, Han X L. Effect of gibberellin on relieving grape dormancy [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2023, 51(14): 48–50 (in Chinese with English abstract).
- [55] 王海波, 王孝娣, 史祥宾, 等. 破眠剂 1 号对葡萄冬芽休眠解除及萌芽过程中呼吸代谢的影响 [J]. *中国果树*, 2016(4): 5–10.
Wang H B, Wang X D, Shi X B, et al. Effects of sleepbreaking agent No.1 on dormancy release and respiratory metabolism of grape winter bud during germination [J]. *China Fruits*, 2016(4): 5–10 (in Chinese).
- [56] 刘芳, 寇芯, 聂萧, 等. 不同促萌处理对葡萄芽萌发和果实品质的影响 [J]. *分子植物育种*, 2017, 15(1): 370–376.
Liu F, Kou X, Nie X, et al. The effect of different treatments of stimulating germination on grapes buds and fruit quality [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15(1): 370–376 (in Chinese).
- [57] 张鸿雁, 陈莉, 屈嘉燕, 等. 外源植物激素对‘赤霞珠’葡萄冬芽萌发的影响 [J]. *中外葡萄与葡萄酒*, 2022(5): 52–58.
Zhang H Y, Chen L, Qu J Y, et al. Effects of exogenous plant hormones on germination of grape winter buds [J]. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2022(5): 52–58 (in Chinese with English abstract).
- [58] Min Z, Zhao X F, Li R Y, et al. Comparative transcriptome analysis provides insight into differentially expressed genes related to bud dormancy in grapevine (*Vitis vinifera*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 225: 213–220.
- [59] Díaz-Riquelme J, Grimpel J, Martínez-Zapater J M, et al. Transcriptome variation along bud development in grapevine (*Vitis vinifera* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 181.
- [60] Khalil-Ur-Rehman M, Sun L, Li C X, et al. Comparative RNA-Seq based transcriptomic analysis of bud dormancy in grape [J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17: 18.
- [61] Zheng C L, Halaly T, Acheampong A K, et al. Absciseic acid (ABA) regulates grape bud dormancy, and dormancy release stimuli may act through modification of ABA metabolism [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(5): 1527–1542.
- [62] Zheng C L, Kwame Acheampong A, Shi Z W, et al. Distinct gibberellin functions during and after grapevine bud dormancy release [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(7): 1635–1648.
- [63] Smita S, Robben M, Deuja A, et al. Integrative analysis of gene expression and miRNAs reveal biological pathways associated with bud paradormancy and endodormancy in grapevine [J]. *Plants*, 2021, 10(4): 669.
- [64] Khalil-Ur-Rehman M, Wang W, Zheng H, et al. Role of hydrogen cyanamide (HC) in grape bud dormancy release: proteomic approach [J]. *3 Biotech*, 2020, 10: 1–9.
- [65] Khalil-Ur-Rehman M, Wang W, Dong Y, et al. Comparative transcriptomic and proteomic analysis to deeply investigate the role of hydrogen cyanamide in grape bud dormancy [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(14): 3528.
- [66] Ding J H, Wang K J, Pandey S, et al. Molecular advances in bud dormancy in trees [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(19): 6063–6075.
- [67] Fan S G, Luo F X, Wang M J, et al. Comparative transcriptome analysis of genes involved in paradormant bud release response in ‘Summer Black’ grape [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1236141.
- [68] Cheng Y X, Zhou Y Z, Ma Z Y, et al. Gibberellin application and RNA-Seq-based transcriptomic analysis of leaf and buds in grape [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2025, 66(3): 627–639.
- [69] Jia H R, Zhang Z B, Sadeghnezhad E, et al. Demethylation alters transcriptome profiling of buds and leaves in ‘Kyoho’ grape [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20: 544.