

## 포도 유전체 연구현황 및 전망

허윤영 · 정성민 · 윤해근

# Current status and prospects of genomics and bioinformatics in grapes

Youn Young Hur · Sung Min Jung · Hae Keun Yun

Received: 16 December 2015 / Revised: 24 December 2015 / Accepted: 25 December 2015  
© Korean Society for Plant Biotechnology

**Abstract** Grape is one of the important fruit crops around the world, and exposed to disease and pests, and internal or environmental stresses in the vineyards. Breeding and cultivation of new varieties of high quality-grapes resistant to diseases and pests and tolerant to stresses are the most important steps in the grape production. However, conventional breeding has laborious and time-consuming procedures in maintaining and selecting seedlings in the fields. Development of molecular breeding technology through understanding of molecular mechanism of useful traits can be used as an alternative strategy to improve the efficiency of grape breeding program by cross hybridization in grape development programs. The completion of the grape genome sequencing project provided the way to discover the novel genes and to analyze their functions. Comparative genomics, transcriptomic analysis, and the genome-wide identification and analysis of useful genes as well as development of molecular marker for valuable traits could provide novel insights into fruit quality and the responses to diseases and stresses, and can be used as important information in molecular breeding programs for grape development.

**Keywords** Grape, Genome, Transcriptome, Molecular Markers, Genetic Map, Molecular Breeding

Y. Y. Hur · S. M. Jung  
국립원예특작과학원 과수과  
(National Institute of Horticultural & Herbal Science, Rural Development Administration, Wanju 55365, Korea)

H. K. Yun (✉)  
영남대학교 원예생명과학과  
(Department of Horticulture and Life Science, Yeungnam University, Gyeongsan 42271, Korea)  
e-mail: [haekeun@ynu.ac.kr](mailto:haekeun@ynu.ac.kr)

## 서론

포도는 전세계적으로 생산되는 주요 과수 중의 하나로, 7천9백만 ha의 면적에서 6천7백만톤이 생산되어 생과는 물론 포도주와 건포도를 비롯한 가공품으로 소비되고 있으며, 소비시장은 계속해서 확대되고 있다(FAO 2014). 포도는 북위 50에서부터 남위 40도지역에 분포하며, 해발 3,000 m의 산간지역에서도 재배되는 적응성이 매우 강한 과종이다. 포도(*Vitis* sp.)는 포도과(Vitaceae)에 속하는 식물로서, 진정포도아속(*Euvitis*, 2n=38)과 머스카딘포도아속(*Muscadinia*, 2n=40)으로 구분되며 총 60여 종이 이에 속한다. 북미지역과 동아시아 지역에 다양한 종이 분포하고 있으며, 원생지에 따라 구분하면 서아시아원생종(유럽종), 동아시아원생종 및 북아메리카원생종군으로 구분할 수 있다. 재배종은 주로 유럽종 포도인 *Vitis vinifera*로부터 유래하였으며 흑해와 카스피해 인근에서 6,000년~1만년전부터 재배되기 시작하여 아시아와 지중해연안으로 전파되어 현재는 재배품종의 94%가 이에 속한다(Reisch et al. 2012).

포도재배가 성행하면서 유용형질을 발현하는 품종이나 자연돌연변이를 선발하여 주로 재배하여, 포도 품종 및 유전자원의 다양성은 현저하게 감소하게 되었다(This et al. 2006). 포도는 주로 자가화합성이지만 방화곤충 또는 풍매수분에 의해 타가수분이 빈번하여 유전적으로 고도의 이질성이며 열성변이를 축적하여 왔다(Olmo 1979). 자식열세현상이 심하여 자식 2~3 세대 후에는 불임이 되기도 한다. 대부분의 야생 포도속 식물은 38개의 염색체(2n=38)를 지니고 있으며 종간교잡종의 경우에는 임성을 유지하고 있다. 많은 수의 염색체는 유전체의 배수성 상태를 의미하며, 부분적 유전체 염기서열 조합을 완성하였지만 연구를 통해 밝혀야 할 부분이 많이 남아 있다(Jaillon et al. 2007; Velasco et al. 2007; Zharkikh et al. 2008).

포도의 유전체에 관한 연구는 아주 오랫동안 행해져 왔으며, 유럽종 양조용 포도인 ‘Pinot Noir’ 품종을 대상으로 유전체서열이 보고(Jaillon et al. 2007)된 이후, 최근에는 next generation sequencing (NGS) 기술의 발달로 인해 (Mardis 2008) 전세계에서 포도유전자원의 유전체 연구가 진행되고 있다. 다양한 포도 유전자원을 대상으로 SSR표지와 SNP표지를 발굴하고(Emmanuelli et al. 2013), 유전체 구조 및 재배기원을 밝히는 연구(Myles et al. 2010; 2011) 등이 진행되고 있으며, 포도 과실의 발육에 따른 전사체의 변화(Deluc et al. 2007; Fortes et al. 2011; Sweetman et al. 2012), 열 및 자외선 등의 외부자극에 의해 발현되는 유전자의 발현(Liu et al. 2012; Pontin et al. 2010), 병원균에 대한 유전체 기반 유전자 발현분석(Wu et al. 2013) 등의 연구가 보고되어 있다.

본 논문에서는 포도의 유전체 분석, 전사체 분석 및 유용 유전자 대량발굴, 포도 신품종 육성을 위한 분자육종에 요구되는 분자표지의 개발에 관한 연구현황과 국내에서의 활용방안에 대해 언급하고자 한다.

## 포도나무 유전체 분석 연구

### 포도 표준유전체

포도는 유럽종 양조용 품종인 ‘Point Noir (*V. vinifera*)’의 염기서열 분석이 완료되어 유용형질과 연관된 marker 개발, 유전자지도 작성, 종 간 비교유전체 연구 등 포도 유전, 육종 연구에 활용되고 있다(The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization 2007). 포도 유전체 서열 해독은 열매 작물로서는 처음이고 개화 식물 중에서는 네 번째로 이루어진 것이다. 염기서열 분석은 ‘Pinot Noir’ 품종을 여러 차례 자가수정하여 homozygosity를 높인 PN40024 계통을 whole-genome shotgun 전략으로 ABI3730xl 분석기를 사용하였다. 포도 유전체 크기는 480Mb 이고, 30,434개 유전자가 annotation되었다. 포플라, 애기장대, 벼 등 염기서열분석이 완료된 다른 종과 단백질을 비교하면 포플라와 상동성을 가진 단백질이 12,996개로 제일 가까웠다. *V. vinifera*에는 레스베라트를 합성과 관련된 stilbene synthases와 과실 및 와인의 풍미와 관련된 terpenoid를 합성하는 terpene synthases 관련 유전자들이 많이 존재했다. 프랑스 GENOSCOPE는 포도 웹 데이터베이스로 유전체 정보(genome browser), 유전자 정보 등 유전체 중심의 데이터를 제공하고 있으며 2012년 포도 표준유전체 12X 버전이 새롭게 update 되었다(http://www.genoscope.cns.fr). 유럽종 생식용 무핵 품종인 ‘Sultanina (*V. vinifera*)’의 염기서열이 칠레 연구팀에 의해 해독되어 무핵, 과립비대 등 생식용 품종의 유용형질에 대한 연구 기반이 마련되었다

(Genova et al. 2014). 2007년 보고된 표준유전체와 비교하여 전이인자와 관련된 유전자, 병저항성 등 방어반응과 관련된 유전자, 배발달, 탄소-질소 결합, methytransferase와 안토시아닌 합성 등 240개의 새로운 유전자가 보고되었다.

### 유용형질 보유 자원 및 종별 유전체 재분석

주요 포도 생산국들을 중심으로 목표 형질에 적합한 자생 유전자원의 수집, 평가 및 유연관계 분석을 위한 유전체 연구가 진행되고 있다. 미국 USDA-ARS에서는 포도 유전자원 종간, 종 내 품종간 다양성을 평가하기 위해 유전체정보로부터 6,000개 마커를 개발하고 Vitis9KSNP array라는 맞춤형 array를 제작하여 체계적인 유전자원 연구에 이용하고 있다(Miller et al. 2013). 미국 전역의 26개 포도 연구팀이 참여하는 ‘VitisGen project’에서는 내병성, 내한성, 과신품질 및 양조적성이 뛰어난 품종을 육성하기 위한 연구를 진행하고 있는데, 내병성, 내한성이 강한 *V. labrusca*, *V. aestivalis*, *V. rupestris* (Barba et al. 2015), *V. riparia* (Rex et al. 2014), *Muscadinia rotundifolia* (Feechan et al. 2013) 등 미국 야생종과 재배종을 교배하여 육성된 18개 집단, 3,000개 교배실생을 GBS 방법으로 유전자형을 분석하고 표현형 조사 결과와 비교하여 형질 연관 마커를 대량으로 개발하기 위한 pipeline을 구축하고 있다(Hyma et al. 2015, http://www.vitisgen.org/). 중국에서도 자국 야생자원이 가진 유용 형질들을 발굴하는 연구가 진행되고 있다. 포도속 (*Vitis*)에 속하는 종들 중 내한성이 가장 강하다고 알려진 *V. amurensis* (Xu et al. 2014), 흰가루병에 저항성인 *V. quinquangularis* (Gao et al. 2012), 그리고 병저항성 뿐만 아니라 건조와 같은 비생물학적 스트레스에도 강한 *V. pseudoreticulata* (Wang et al. 2014)에 대한 분자생물학적인 특성 검증 연구가 보고되었다. 우리나라에는 왕머루(*V. amurensis* Rupr.)를 포함한 5종의 머루가 자생하고 있으며, 자생 머루는 내한성(He et al. 1990; Luo and Zhang 1990), 내습성(Nakagawa 1991), 내건성(Hur et al. 2010) 등 불량 환경에 대한 적응성이 높아 최근 새로운 육종 소재로 그 중요성이 부각되고 있다(Hur et al. 2012).

현재까지 NCBI SRA DB에 등록된 포도 유전체 자료는 Table 1과 같다.

## 포도나무 전사체 및 유용유전자 대량발굴 연구

### 과실발육관련 전사체 분석

과수는 과실이 발육함에 따라 변화하는 호흡양상에 따라 크게 호흡급등형(climacteric type)과 비호흡급등형(non-climacteric type)의 두가지 형태로 구분되며 포도, 무화과, 양앵두, 오렌지 등은 비호흡급등형에 속한다. 사과를 비롯한 호흡

급등형 과실의 발육과 성숙에 관한 연구에 비해 포도 과실의 발육에 관한 연구는 미흡한 편이다(Fortes et al. 2011). 포도과실의 발육은 명확한 3단계로 구성되는 이중S자형 성장곡선 형태를 나타낸다(Coombe et al. 2000).

포도 과실의 발육단계에 따른 전사체 분석에 관한 연구는 단백질연구와 함께 유전체를 기반으로 매우 활발히 진행되고 있다(Deluc et al. 2007; Fortes et al. 2011; Guillaumie et al. 2011; Pilati et al. 2007; Terrier et al. 2005; Waters et al. 2005; Zenoni et al. 2010).

Deluc 등(2007)은 세계에서 가장 널리 재배되는 양조용 포도 품종인 ‘Cabernet Sauvignon’을 대상으로 과실 발육을 7단계로 구분하여 과실의 발달과 성숙에 따른 전사체와 대사체를 분석하였다. 포도속(*Vitis*)에서 발굴된 유전자를 대상으로 microarray를 수행한 결과, 74.5%의 유전자가 검출되었으며 그 중에서 14,477개의 유전자는 unigene이었다. 발현되는 유전자의 60% 정도가 생육시기에 따라 특이적으로 발현되었으며, 전사체의 28%인 4,151개의 unigene이 2배이상의 발현 차이를 나타내어 과실 발육이 매우 역동적으로 진행되고 있다고 보고하였다. 발현 양상을 비교하면, 과실 발육의 모든 단계에서 발현이 유도되거나 억제되는 유전자군, 일시적인 발현이나 억제를 나타내는 유전자군을 확인하였으며, 주로 파이토크롬생합성과 반응, 칼슘대사 수송 신호전달, 세포벽 대사 및 확장, 성숙, 연화, 플라보노이드합성, 유기산과 아미노산 대사, 당대사, 전분대사, 광합성, 병저항성 등의 대사와 관련되어 중요한 역할을 담당하는 것으로 보고하였다. 특히 변색기와 같은 포도과실에 있어서 매우 중요한 단계에 깊이 관여하는 전사요소, 아브시스산(ABA)생합성, 칼슘이온대사 등에 관련된 유전자군과, 과실세포에서의 옥신, 방향성분물질 합성, 플라보노이드 합성 대사 등에 관련된 다양한 유전자군을 선발하였다. 변색기 이후 성숙기에 당대사와 관련한 포도당, 3탄당 인산 생산 등에 다른 생합성 경로가 있음을 보고하였다(Deluc et al. 2007).

Zenoni 등(2010)은 RNA-seq의 첨단기술을 이용하여 유럽종 포도(‘Corvina’) 과실의 발육단계별로 결실후, 변색기, 성숙기로 구분하여 59백만개 이상의 cDNA의 염기서열을 포도 표준유전체를 기반으로 조합하여 분석하였다. 그들은 과실의 발육에 따라 17,324개의 유전자가 발현되었으며, 그 중에서 6,695개가 하나의 발육단계에서 특이적으로 발현되어 특정단계에서 특이적으로 작용한다고 추정하였다. 과실발육에 특이적으로 발현되는 유전자군으로는 식물세포의 액포 내에서 안토시아닌 색소 합성과 관련이 있는 64개의 glutathione S-transferase (GST) 유전자, 포도과실의 가장 대표적인 기능성성분인 resveratrol 합성에 관여하는 43개의 stilbene synthase 유전자, 플라보노이드 합성조절에 관여하는 36개의 myb transcription factor 유전자 등이 확인되었다. 그 중에서 MYB transcription factor

유전자는 기존에 108개의 유전자가 보고되었는데, 36개의 유전자 중에서 28개가 새로이 발견된 것이다. 또한 이들은 385개의 유전자가 splicing현상이 일어나는 것을 보고하여 기존에 알려진 것보다 훨씬 더 복잡한 경로로 유전자의 전사가 일어난다는 것을 제안하였다(Zenoni et al. 2010).

Fortes 등(2011)은 포르투갈 포도 품종인 ‘Trincadeira’의 과실을 대상으로 3단계(녹색기, 변색기, 성숙기)로 구분하여 발육에 따른 전사체를 분석하여 비교하였다. 이들은 18,726개의 유전자가 검출되었으며, 그 중에서 절반 이상의 유전자가 1.5배 이상 발현에 차이를 나타내었다고 보고하였다. 그 중에서 5,877개의 유전자는 생육단계에서 공통으로 발현되어 공통의 기작에 관여하고 나머지는 발육단계에 특이적으로 발현된다고 보고하였다. 또한 정량발현분석을 위한 8개의 유전자를 선발하여 real-time PCR을 수행하여 arginine decarboxylase (ADC), flavonone-3-hydroxylase(F3H), ethylene receptor 1 (ETR1), quercetin 3-O-methyltransferase 1 (OMT1), gamma-glutamylcysteine synthetase (GCS) 등 5개 유전자가 발육과 관련하여 발현이 유도되고 L-galactono-1,4-lactone dehydrogenase (LGDH), succinic semialdehyde dehydrogenase (SSADH1) 등의 유전자는 발현이 감소한다는 것을 확인하였다.

와인의 주질과 특성은 성숙한 과실의 특성에 영향을 받므로 Guillaumie 등(2011)은 백색 포도 품종인 ‘Chardonnay’를 대상으로 성숙단계를 3단계(수확7일전, 수확, 수확10일후)로 구분하여 후반부에서의 포도과실의 성분변화와 관련하여 전사체를 분석하였다. 양조결과 수확기의 과실을 이용하여 가장 양호한 포도주를 양조할 수 있었으며, 수확7일전의 시료와 수확시기의 시료를 대상으로 Qiagen/Operon microarrays 기법을 이용하여 성숙시기에 따라 특이적으로 발현되는 52개의 유전자를 선발하였다. 또한 real-time PCR을 이용하여 적색포도주 품종인 ‘Cabernet Sauvignon’ 포도와 비교하여 9개의 유전자가 두 품종에서 유사한 양상으로 발현되었으며, 그 중에서 carotenoid cleavage dioxygenase, galactinol synthase, late embryogenesis abundant protein, dirigent-like protein, histidine kinase receptor, valencene synthase, putative S-adenosyl-L-methionine:salicylic acid carboxyl methyltransferase 등의 7개의 유전자가 ‘Cabernet Sauvignon’ 품종에서 특이적으로 과실의 성숙과 연관이 있는 것으로 보고되었다(Guillaumie et al. 2011).

국내에서는 새머루(*V. flexuosa*), 주요 재배 포도품종인 ‘캠벨얼리’와 ‘거봉’을 대상으로 착색 및 기능성 성분과 관련된 유전자군을 대량으로 선발하는 연구가 진행 중이다. 머루에서 특이적으로 발현이 유도되는 유전자군을 대량으로 발굴하고 있으며 당대사와 관련하여 주요 품종간의 발현차이를 분석하고 있다. 또한 과실발육에 있어서 무핵품종과 인위적인 무핵유기를 통해 종자형성과 관

련된 유전자군을 선발하고 이를 이용하여 무핵 또는 종자형성 기작을 밝히는 연구가 진행되어 왔다(Jung et al. 2014).

포도과실의 발육단계에 따라 특이적으로 발현이 조절되는 다량의 유전자군을 발굴하고 발현양상을 밝힘으로써, 다양한 포도 품종에서의 과실발육의 조절 기작에 관해 체계적으로 연구를 수행할 수 있으며 유전자군의 기능을 분석하고 유추함으로써 과실발육에 있어서 이들의 역할을 정확히 찾아낼 수 있을 것이다. 다양한 연구진의 연구결과로 종합적으로 얻어진 포도과실의 발육과 관련한 전사체의 분석자료는 특정 기후조건에서 특정 품종에서의 성장조절, 발현조절, 후성유전발현, 신호전달 등의 과정에서 탄수화물, 아미노산 대사에 관련된 유전자들의 발현과 관련된 중요한 정보를 제공하고 있다. 또한 수용체, 전사요소, kinase 등의 유전자 발현을 확인함으로써, 비호흡급등형 과실의 성숙조절과 관련한 모델 시스템으로서도 중요한 의미를 지니게 될 것이다(Fortes et al. 2011; Guillaumie et al. 2011).

#### 스트레스 반응(저온, 고온, 자외선 등)관련 전사체 분석연구

##### 저온내성

다른 식물에서와 마찬가지로, 생육기의 포도나무도 저온에 노출되면 생장이 억제되고 광합성도 저해되어 생산량이 감소하고 식물체는 고사하게 된다(Fuller and Telli 1999; Mahajan and Tuteja 2005). 포도나무는 매우 광범위한 온도 범위에서 생육하도록 다양한 유전자가 발현된다(Hemstad and Luby 2000; Luby et al. 2003). 포도나무의 녹색 신초는 순화과정을 거쳐서 저온에 내성을 나타내는데 Ma 등(2010)은 신초에서 다양한 반응을 왕성하게 발현할수록 내한성이 강하다고 보고하였다. 최근 효율성이 높은 NGS기술의 도입으로 RNA-seq.을 활용한 포도나무에서의 저온에 대한 전사체의 연구도 진행되고 있으며(Xin et al. 2013), 내한성과 관련한 다양한 유전자의 발굴에 관한 연구도 활발히 진행중이다(Barka et al. 2006; Kim et al. 2013; Mathiason et al. 2009; Tattersall et al. 2007).

WRKY 유전자는 저온에 노출된 왕머루에서 특이적으로 발현하였으며(Xin et al. 2013), LRR 유전자는 저온에 노출된 'Campbell Early' 포도나무에서 발현이 유도되었다(Kim et al. 2013). 저온에 의해서 발현이 유도되거나 억제되는 유전자군은 신호전달(5%), 수송(6%), 유전자전사(9%)에 관여하는 유전자들이었으며, 주요 유전자로서 chalcone isomerase, flavonol synthase, endo- $\beta$ glucanase, glutathione peroxidase, glutathione S-transferase, leucine-rich repeats, manganese superoxide dismutase, phenylalanine ammonia-lyase, polygalacturonase-inhibiting protein, small heat shock protein, thaumatin-like protein 유전자는 유도되고, CBF like transcription factor, chitinase, cold

induced protein, glycerol-3-phosphate acyltransferase, and mitogen-activated protein kinase 유전자는 저온에 의해 발현이 억제되었다(Kim et al. 2013).

Seki 등(2002)은 내한성과 관련되어 발현되는 54개의 유전자 중에서 CBF/DREB1 유전자의 발현이 내한성의 발현에 중요한 역할을 한다고 보고하였다. 다양한 대사 및 물질수송, 신호전달 및 유전자의 전사와 관련하여 유도되는 유전자는 포도나무에서 저온처리 4시간 후에 발현량이 많았으며, 다양한 유전자의 발현량이 많을수록 포도나무의 내한성이 증가하는 것으로 보고되었다. 또한, 저온 스트레스와 반응하여 포도나무에서는 galactinol, MYB, UDP-glucosyl, chalcone, subtilase 단백질, 전해질막 수송관련 단백질 등의 다양한 유전자의 발현이 조절된다고 보고되었다(Xin et al. 2013; Ma et al. 2010).

국내에서 김 등(2016)은 국내의 주요 포도품종인 'Campbell Early'와 'Kyoho'를 대상으로 전사체를 분석한 결과, polygalacturonate 4- $\alpha$ -galacturonosyltransferase 유전자 등은 '거봉'에서는 유도되고 '캠벨얼리'에서는 억제되는 반면, subtilase family protein 유전자 등은 '캠벨얼리'에서는 유도되고 '거봉'에서는 억제되는 것을 확인하였다.

##### 고온내성관련 전사체 분석

대부분의 식물체는 생육과정에서 생육적온 이상의 고온에 노출되면 생산량이 감소하고 생산물의 품질이 저하된다(Wahid et al. 2007). 포도에서도 많은 지역에서 생산량이 감소하고 성숙불량 등 품질이 저하되며 이듬해의 결실에도 영향을 끼친다(Howell 2001; Schulz 2007). 최근 지구의 이상기후로 인한 고온발생이 많아지면서 피해도 증가하고 있다(Cramer et al. 2011; Van Leeuwen 2004), 특히 포도시설재배에서 고온에 의한 피해가 더욱 많이 발생하는데, 35°C 이상의 온도에서는 포도나무의 광합성효율을 감소시킨다(Kriedermann 1986).

과거에는 포도의 고온에 대한 내성과 적응성에 관한 연구는 주로 형태, 생리학적 특성 구명 등에 집중되어 광합성, 호흡, 세포막 안정성, 호르몬 변화, 활성산소 변화 등을 분석하였다(Caprio et al. 2002; Howell 2001; Mori et al. 2007; Wang et al. 2006; Wang and Li 2009; Luo et al. 2011). 그러나, 최근에는 포도 유전체 서열이 해독되면서 기능유전체의 연구가 가능하게 되었다(Cramer 2010; Cramer et al. 2011; Jaillion et al. 2007; Velasco et al. 2007). 비록 애기장대를 비롯한 여러 식물에서 고온스트레스에 관한 전사체 연구가 활발히 진행되고 있지만, 포도에서는 주로 과실 발육에 집중되어 고온에 관한 연구는 미흡한 실정이다.

Liu 등(2012)은 고온에 노출된 포도나무의 반응과 회복의 과정에 관한 분자생물학적 접근을 피하고자 포도나무를 고온에 노출시키고 전사체를 분석하였다. 표준유전체

에서 밝혀진 15,700개의 유전자를 활용하여 microarray와 real-time PCR 기술을 이용하여 고온에 반응하여 특이적으로 발현되는 유전자군을 발굴하였다. 전체의 유전자군에서 8%가 고온스트레스에 대해서 또는 회복되는 과정에서 반응하여 특이적으로 발현하였다. 고온에 반응하는 유전자의 수는 회복되는 과정에서 발현되는 유전자의 수보다 두배 정도 많았다. 고온에 특이적으로 반응하는 유전자는 활성산소변화, heat-shock protein (HSP), 1~2차대사, 유전자 전사요소, 신호전달, 및 발육 등의 생물학적 대사경로에 있어서 매우 중요한 역할을 수행하는 유전자군이다. 또한 다량의 HSP가 발굴되었는데 일반적인 HSP 유전자는 고온 스트레스에서는 발현이 유도되고 회복 단계에서는 감소하였지만, 특정한 HSP 유전자는 고온 스트레스와 회복 과정에서 특이한 반응을 나타내었다. 포도에 있어서 고온스트레스와 이후 회복단계에서는 여러 단계에서 매우 다양한 기작이 관여하는 것이 밝혀졌으나, 특정 유전자는 오히려 두 단계에서 정반대의 발현 양상을 나타내었다. 고온 스트레스에 있어서는 HSPs, ascorbate peroxidase, galactinol synthase 등의 유전자가 깊이 관련되어 있고 HSF30가 주요한 조절인자로서 작용하지만 HSF7와 HSF1은 회복단계에서만 특이적으로 반응하였다. 이러한 결과는 포도나무 잎과 수체에서의 고온에 대한 내성을 발현하는 기작에 관한 연구에 중요한 분자생물학적 정보를 제공하고 있다(Liu et al. 2012).

포도과실의 당함량 증진, 스틸벤화합물 축적 및 착색 증진에 관련된 stilbene synthase, chalcone synthase, flavone 3-hydrogenase, polygalacturonase 등의 유전자는 고온에 노출된 변색기의 포도과실에서는 30°C에서 발현이 증진되었으나, 35°C의 고온에서는 발현이 억제되었다(Kim et al. 2015b). 이러한 결과는 향후 기후변화로 인해 발생하는 고온에 대응하여 나타나는 포도나무의 전사체 분석을 통해 다양한 반응을 분석하는 데에 중요한 관련 정보를 제공할 것으로 여겨진다.

#### 자외선(UV, ultraviolet) 내성

자외선인 UV-B (파장: 280-314 nm)는 자연태양광의 구성요소로서 식물의 생리에 매우 중요한 영향을 끼치며, 식물체는 투광률, 광량, 일조시간, 파장 등에 따라 다양하게 반응한다(Brosché and Strid 2003; Frohnmeyer et al. 2003; Jenkins 2009). 식물체의 자외선 자극에 대한 다양한 방어 반응 중에서 가장 중요한 보호기작은 페놀화합물과 같이 자외선을 흡착하는 물질을 축적하거나 항산화 활성을 발휘하는 것이다(Rozema et al. 1997; Bornman et al. 1997; Jansen et al. 1998). 포도나무에서도 유사한 반응이 보고되고 있으나(Berli et al. 2008; 2009; Ulm and Nagy 2005), 전사체 수준의 연구는 미흡하다.

Pontin 등(2010)은 기내에서 자외선에 노출된 'Malbec'

품종의 포도나무 잎을 대상으로 전사체의 변화를 비교하였다. 자외선의 선량이 강할수록 유전자가 두배 높게 발현이 유도되었으며 기능별로 군집화할 수 있었다. 일반적인 식물체와 마찬가지로 페놀화합물축적(phenyl propanoid 합성경로), 항산화활성, 병저항성과 관련한 방어반응(스틸벤화합물 축적), 내재해성 방어반응 등의 다양한 방어 반응과 관련한 유전자의 발현이 유도되었으며 세포분화가 정지되고 단백질 분해가 억제되었다. 또한 ABA 및 옥신 대사와 세포벽을 강화하여 자외선에 적응하는데 요구되는 기작이 활성화되었다고 보고하였다. 이러한 전사체 연구결과는 자외선으로부터 자신을 보호하고 상처로부터 회복하려는 기작과 다양한 방어경로를 연구하는데 중요한 정보를 제공하고 있다.

#### 수분스트레스 내성

포도나무는 대체로 건조에 내성을 지니고 있기 때문에 낮은 토양수분에서도 잘 자라며 오히려 약한 건조스트레스는 포도과실의 품질을 향상시키는 효과가 있다(Chaves 2007). 수분스트레스로부터 빠르고 효율적인 회복이 식물체의 생육에 매우 중요하며 건조에 저항성인 포도나무('Grenache' 품종)를 대상으로 수분 스트레스를 가한 후 엽병에서의 전사체를 분석하였다(Perrone et al. 2007). 스트레스로부터 회복되는 상태의 포도나무는 플라보노이드 합성, 당대사, 물질수송, aquaporin 유전자 등 2차대사에 관여하는 유전자군이 영향을 많이 받았다. 스트레스를 받은 식물체는 건전한 식물체에 비해 호흡대사에 관련된 유전자군의 활력이 낮았으며, 이는 높은 호흡효율을 인식하는 기구와 이에 반응하는 기구가 존재한다는 것을 의미하는 것이라 보고하였다. 또한 ABA와 관련된 대사에 관여하는 유전자가 활성화되어 낮은 호흡을 유도한다고 보고하였다.

장기간(16일)의 수분 결핍과 염류 스트레스를 받은 포도나무('Cabernet Sauvignon')의 전사체를 분석하여, 염류 스트레스에 노출된 포도나무에 비해 수분스트레스를 받은 나무에서 대사, 물질수송, 세포 구성성분 합성 등의 활성이 강하고 염류 스트레스에서는 전사, 단백질합성, 단백질 변성 등의 유전자가 발현되었다고 보고되었다(Cramer et al. 2007).

#### 병해저항성 관련 전사체 연구

세계적으로 중요한 과수인 포도나무는 다양한 병해에 노출되어 있으며, 진균(*Uncinula necator*-흰가루병균, *Plasmopara viticola*-노균병균, *Elinoe ampelina*-새눈무늬병균, *Botrytis cinerea*-갯빛곰팡이병균), 세균(*Agrobacterium vitis*-줄기혹병균), 바이러스(*grapevine leaf roll virus*, *grapevine fan leaf virus*, *grapevine fleck virus*) 등의 다양한 병원균(병원체)이

포도나무를 가해하여 경제적 손실을 초래한다(Pearson and Goheen 1998). 미국 등의 서양에서는 원엽포도(*V. rotundifolia*,  $2x=40$ )로부터 흰가루병 저항성인자(*Run1*)를 동정하여 유럽종 포도와 여교잡을 통해 저항성 품종의 육성을 시도 하였으며(Bouquet 1986), 이후에 아시아종으로부터 저항성 유전자좌를 동정하고 유전자지도를 작성하였다(Coleman et al. 2009; Ramming et al. 2011; Riaz et al. 2011). 포도나무 흰가루병에 대한 진정포도아속에서의 QTL 분석과 R-gene analog 분석 등의 연구도 수행되었다(Moreira et al. 2011; Welter et al. 2007).

포도 노균병은 전 세계적으로 매우 중요한 병해임에도 불구하고, 병해 발생 및 저항성에 관한 연구는 미흡하다. 포도나무 노균병 저항성은 주로 미국종 포도에서 동정되었으며, 양적형질로 유전된다고 보고되어 있다(Bellin et al. 2008). 유럽종 포도 중에서 진균류에 저항성인 ‘Regent’ 품종과 감수성인 ‘Trincadeira’ 품종을 대상으로 microarray, real-time PCR 기법을 이용하여 특이 유전자를 발굴하였다(Figueiredo et al. 2008). 두 품종간의 유전자 발현 차이를 비교하여, ‘Regent’ 품종에서 노균병에 대한 저항성과 관련된 유전자를 선발하였는데 subtilisin-like protease, phenylalanine ammonia lyase, S-adenosylmethionine synthase, WD-repeat protein like, and J2P 등과 같은 자극과 방어를 관련된 유전자군이 선발되었다. 또한 이들 유전자의 저항성 발현과의 연관성을 대사체의 발현 차이와 함께 분석하였다. Wu 등 (2010)은 제한효소를 절단한 cDNA를 대상으로 solexa 염기서열분석법을 이용하여 포도나무 노균병에 감염된 왕머루(*V. amurensis*) ‘Zuoshan-1’ 품종의 전사체를 분석하였다. 8.5백만개의 read를 대상으로 7.5백만개를 분석하였다. 병원균을 접종한 잎에서 총 15,249개의 유전자, 대조구에서는 14,549개의 유전자가 선발되었으며, 그 중에서 절반정도가 5배 이상의 발현량의 차이를 보였다. 그 중에서 12개 유전자를 real-time PCR을 이용하여 발현 분석하여 그들의 발현차이를 확인하였으며, 주로 리보솜 구조, 광합성, 아미노산, 당 대사에 관여하는 유전자들이었다.

또한 국내 자생종인 새머루를 대상으로 새눈무늬병에 대한 반응을 비교한 결과, 단백질기능(21.1%) 활성산소분해(11.7%) 등에 관여하는 유전자를 발굴하였다(Ahn et al. 2014).

포도나무의 바이러스 병해에 대한 저항성 발현은 보고되어 있지 않으며 바이러스 병의 발생 진전에 관한 분자생물학적 수준의 연구 또한 미흡하다. Espinoza 등(2007)은 바이러스(*grapevine leaf roll virus-3*)에 감염된 ‘Carménère’와 ‘Cabernet-Sauvignon’ 품종의 포도나무를 대상으로 전사체를 분석하였다. 발현에 변화가 유도된 유전자군은 매우 다양하였으며 주로 유전암호변역, 단백질흡착, 수송, 방어 반응과 관련된 유전자군이며, 세포막의 대사와 관련된 유전자군의 발현이 가장 많았다. 유도된 대부분

의 유전자는 수송에 관련되어 바이러스 감염에 기여한 것으로 추정되었다.

## 분자표지 개발 및 분자유종 연구

### 유전자지도 작성

최초의 포도 유전자지도가 1995년 동위효소와 RFLP, RAPD 표지를 이용하여 병저항성과 연관된 표지를 개발하기 위해 만들어진 이래(Lodhi et al. 1995), 10개국의 21개 연구팀이 *Vitis* Microsatellite Consortium (VMC)를 구성하여 371개의 SSR 마커를 개발하였고, 이 중 152개의 SSR 마커가 위치한 표준 유전자지도가 보고되었다(Riaz et al. 2004). 이후, VVI, VVMD, VVS, VH와 UDV 등 추가로 SSR 마커 set이 개발되었으며 ‘Syrah’ × ‘Grenache’ 조합 실생을 대상으로 310개의 마커를 이용하여 포도속 19개 염색체를 나타내는 최초의 유전자지도가 발표되었다(Adam-Blondon et al. 2004). AFLP 마커, BAC end sequence-기반 마커, EST-기반 마커 및 SSR 마커 등 1,134개 마커를 이용하여 ‘Syrah’ × ‘Pinot Noir’, ‘Syrah’ × ‘Grenache’, ‘Cabernet Sauvignon’ × ‘Riesling’ 등 3개 조합으로부터 유래한 새로운 통합 표준 유전자지도가 작성되어 사용되고 있으며(Vezzulli et al. 2008), 세계의 여러 그룹에서 다양한 표지를 포함하는 유전자지도가 작성되고 있다. 최근에는 whole genome sequencing 또는 GBS 기술을 이용, SNP를 대량 발굴하여 고밀도 유전자지도를 작성하고 있다(Hyma et al. 2015). 유럽을 중심으로 진행되는 포도 유전체 연구의 주요 목표는 와인의 품질을 유지하면서 내병성이 증진된 품종을 육성하는 것이다. SNP 고밀도 유전자지도는 목표형질을 조절하는 유전적 요인을 결정하기 위해 다양한 사례에 적용되고 있다. 와인 품질이 우수한 품종과 내병성 품종간의 여교잡 실생을 대상으로, 내병성 연관 마커를 이용한 foreground selection, 우량품종의 전체 유전체를 커버할 수 있는 genome-wide SNP 마커 등을 이용한 background selection 시스템 개발 연구가 진행 중이다. 포도 유전자지도 작성 현황에 대한 정보는 *Vitis* International Variety catalogue (<http://www.vivc.de/>)에서 확인할 수 있으며, 2년 마다 개최되는 ‘Grapevine conference’에서 Working group 회의를 통해 결과물들을 공유한다.

### 과실품질 관련 분자표지 개발

포도에서 무핵 형질은 독립적으로 유전하는 3개의 열성 보족 유전자와 이들의 발현을 조절하는 우성유전자 *SDI* (seed development inhibitor)의 유무에 의해 결정된다고 보고되었다(Adam-Blondon et al. 2001; Bouquet and Danglot 1996;

Doligez et al. 2002; Lahogue et al. 1998). *SDI* 유전자와 연관된 SCC8 (Lahogue et al. 1998), VMC7F2 (Cabezas et al. 2006), SCF27 (Mejía et al. 2007) 및 *SDI* 후보유전자로 제안된 *VvAGL11*의 전사조절 부위에 위치한 P3\_VvAGL11 (Mejía et al. 2011) 등 4개의 마커가 개발되었다. P3\_VvAGL11 마커를 이용하여 포도 무핵 품종 20 점을 분석한 결과 ‘Sultanina’와 ‘Kishmish Chernyi’ 품종으로부터 유래한 무핵 품종에서 무핵 특성 특이적인 밴드(196 bp)가 증폭되었으나 ‘Concord’ 품종의 무핵 아조변이인 ‘Concord Seedless’ 품종으로부터 유래한 무핵 품종들에서는 P3\_VvAGL11 특이적인 밴드가 증폭되지 않았다(Hur et al. 2014). 이러한 결과를 통해 ‘Sultanina’와 ‘Kishmish Chernyi’, 그리고 ‘Concord Seedless’가 서로 다른 기작을 통해 무핵 계통이 되었을 가능성을 제시하였다(Hur et al. 2014).

포도의 과피색 변이는 안토시아닌 생합성에 관여하는 유전자들의 전사를 조절하는 *VvmybA1* (*V. vinifera mybA1*)의 promoter 부분에 *Gret1*이라고 하는 전이인자가 삽입되어 promoter 부분과 암호화 부위가 분리되고, 유전자의 전사가 조절됨으로써 안토시아닌 색소가 생성되지 않아 적색포도에서 청포도로 변이가 발생한다(Kobayashi et al. 2004). 청포도 품종인 ‘Chardonnay Blanc’과 이 품종에서 유래한 적색포도 ‘Chardonnay Rose’ 품종간의 염기서열 분석을 통해, *VvmybA1* 유전자의 promoter 부분에 짧은 길이의 *Gret1*이 삽입되면, *VvmybA1* 유전자의 부분적인 발현을 가능하게 함으로써 적색 색소가 다시 생성된다(This et al. 2007). 포도의 과피색과 관련된 *Myb*과 *Myb*-like 유전자들은 2번 염색체 상의 200-kb 지역에 걸쳐 유전자군(haplotype)을 이루고 있으며, 이들 중 *VvmybA1*과 *VvmybA2* 유전자가 과피색 조절에 관여한다고 보고되었다(Azuma et al. 2011). 각 *Myb* 유전자의 염기서열로 디자인 한 분석용 프라이머를 사용하여 13 품종에 대한 과피색 유전자형과 표현형을 분석한 결과 청색, 적색, 흑색 품종을 구분할 수 있었다(Kim et al. 2015a). 이러한 표지들은 과

피색 관련 특성을 조기에 검정하기 위한 마커로 활용될 수 있다.

향기 성분은 생식용 및 양조용 포도 품질을 결정하는 중요한 요인 중 하나이다. 포도 과립에서 monoterpenoids가 집적되면서 발생하는 머스캇향과 관련된 유전자인 *VvDXS*와 연관된 마커가 개발되었다(Emanuelli et al. 2014). 교배집단 염기서열분석 결과를 이용하여 당도와 산함량과 관련된 QTL 분석이 수행되어 각각 10개, 3개의 QTL이 동정되었다(Chen et al. 2015). 또한 과육의 식감과 관련된 유전자, 풍산성 눈과 관련된 *VvTFL1A* 유전자가 동정되어 아삭한 과육, 빈가지 발생이 적은 계통을 조기에 선발하기 위한 지표로 활용할 수 있게 되었다(Crane et al. 2012).

#### 생물학적, 비생물학적 스트레스 저항성 관련 분자표지 개발

재배되고 있는 포도 품종의 95% 이상을 차지하고 있는 유럽종(*V. vinifera* L.)은 내병성 및 내한성이 약하므로 주요 병에 저항성인 야생 유전자원과의 교배를 통해 저항성 유전자와 연관된 분자표지 개발 연구가 수행되어 왔다. 머스카디니아속 야생 유전자원으로부터 포도 흰가루병 저항성 유전자인 *Run1* (Resistance to *U. nectar* 1)이 도입(Bouquet et al. 1986)된 이래, 지금까지 모두 서로 다른 저항성친으로부터 유래한 6개의 흰가루병 저항성 유전자 *Run2* (Riaz et al. 2011), *Ren1* (Hoffmann et al. 2008), *Ren2* (Dalbo et al. 2001), *Ren3* (Welter et al. 2007), *Ren4* (Riaz et al. 2011), *Ren5* (Blanc et al. 2012)와 연관된 분자표지가 개발되었다. Barba 등(2014)은 GBS (genotyping-by-sequencing) 방법을 이용한 고밀도 SNP 유전자지도를 작성하고 흰가루병에 감수성 유전자인 *Sen1* (Susceptibility to *E. necator* 1)을 염색체 9번에 위치시켰다. 이러한 *V. vinifera*의 감수성 유전자좌에 대한 정보는 교배실생 선발 시, negative selection에 활용될 수 있다.

**Table 1** NGS data of *Vitis* in NCBI SRA DB

<i>Vitis</i> species	Types of data	Number
<i>Vitis vinifera</i>	Whole Genome Sequencing	156
	RNA-seq (Transcriptome)	520
	Other (Reduced representation genomic DNA)	11
	ncRNA-Seq, miRNA-Seq	98
<i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>silvestris</i>	RNA-seq (Transcriptome)	8
<i>Vitis</i> sp.	Whole Genome Sequencing	3
	Other (GBS, (Reduced representation genomic DNA)	5
<i>Vitis thunbergii</i>	Whole Genome Sequencing	1
<i>Vitis flexuosa</i>	Whole Genome Sequencing	1
<i>Vitis labrusca</i>	Other (Reduced representation genomic DNA)	1

**Table 1** NGS data of *Vitis* in NCBI SRA DB (Continue)

<i>Vitis</i> species	Types of data	Number
<i>Vitis amurensis</i>	Whole Genome Sequencing	3
	RNA-seq (Transcriptome)	5
	Other (Reduced representation genomic DNA)	1
<i>Vitis coignetiae</i>	Whole Genome Sequencing	1
<i>Vitis girdiana</i>	Whole Genome Sequencing	1
	RNA-seq (Transcriptome)	2
<i>Vitis aestivalis</i>	Whole Genome Sequencing	1
<i>Vitis cinerea</i>	Whole Genome Sequencing	1
<i>Vitis davidii</i>	Whole Genome Sequencing	1
<i>Vitis palmata</i>	Whole Genome Sequencing	1
	RNA-seq (Transcriptome)	2
<i>Vitis pseudoreticulata</i>	RNA-seq (Transcriptome)	18
<i>Vitis quinquangularis</i>	RNA-seq (Transcriptome)	8
<i>Vitis riparia</i>	Whole Genome Sequencing	2
<i>Vitis rotundifolia</i>	Whole Genome Sequencing	2
	Other (Reduced representation genomic DNA)	1
<i>Vitis rupestris</i>	Whole Genome Sequencing	1
( <i>Vitis vinifera</i> × <i>Vitis berlandieri</i> ) × <i>Vitis berlandieri</i>	RNA-seq (Transcriptome)	52
<i>Vitis</i> hybrid cultivar	Whole Genome Sequencing	8
<i>Vitis labrusca</i> × <i>Vitis vinifera</i>	RNA-seq (Transcriptome)	9
<i>Vitis riparia</i> × <i>Vitis rupestris</i>	Whole Genome Sequencing	1
	RNA-seq (Transcriptome)	54

노균병 저항성 유전자인 *Rpv1* (Resistance to *P. viticola* 1)에 대한 연구 또한 머스카디니아속 야생 유전자원을 이용해 시작되었다(Merdinoglu et al. 2003). 현재까지 11개의 노균병 저항성 유전자가 보고되었고(Table 2), 이 중 *Rpv1*은 흰가루병 저항성 유전자인 *Run1*과 매우 가깝게 위치하고 있음이 보고되었다(Merdinoglu et al. 2003). 줄기 흑병에 대한 저항성 유전자 *Rcg1* (Kuczmog et al. 2012)와 연관된 표지 및 새눈무늬병 저항성 유전자와 연관된 표지가 개발(Kim et al. 2008)되어 내병성 육종 시 선발효율을 높이기 위한 도구로 활용되고 있다.

마그네슘, 철과 같은 미량원소 흡수와 관련된 연구를 통해 마그네슘 결핍과 관련된 QTL 분석(Mandl et al. 2006), 철 결핍 내성과 관련된 QTL 분석(Bert et al. 2013)이 수행되었다. 이러한 결과는 미량원소의 과잉 또는 결핍이 자주 발생하는 토양에 적합한 품종을 선정하는데 활용될 수 있다.

**향후 연구전망**

현재까지 포도에서는 유럽종 양조용 포도인 ‘Pinot Noir’ 품종을 대상으로 유전체서열이 보고(Jaillon et al. 2007)된

이후, NGS 기술의 발달로 인해 전세계에서 다양한 포도 유전자원의 유전체 연구가 활발히 진행되고 있다.

미국에서는 표현형, 유전체, 전사체를 포함하는 대규모의 유전체 연구가 진행되고 있으며, 유럽에서도 다양한 국가가 참여하는 컨소시엄을 구성하여 주요 포도생산국의 주요 품종에 대한 유전체 연구가 활발히 진행되고 있다. 미국 전역의 26개 포도 연구팀이 참여하는 ‘VitisGen project’에서는 미국 야생종을 이용하여 유전자형을 분석하고 표현형 조사 결과와 비교하여 pipeline을 구축하고 있다. 중국에서도 자국 야생자원이 가진 유용 형질들을 발굴하는 연구가 진행되고 있다. 다양한 포도 유전자원을 대상으로 SSR표지와 SNP표지를 발굴하고, 유전체구조 및 재배기원을 밝히는 연구 등이 진행되고 있으며, 포도과실의 발육에 따른 전사체의 변화, 외부자극 및 병원균에 의해 발현되는 유전자의 발현 등의 연구가 보고되어 있다. 다른 식물체와 마찬가지로 향후 NGS기술과 RNA-seq을 이용한 전사체, 후성유전체, 대사체 등의 연구가 활발히 진행되고 있다.

전사체, 후성유전체, 대사체 분석을 통해 조직 발달단계, 다양한 내·외부 환경 변화 등에 따른 유전자 발현에 대한 정보를 확보하고, 형질과 유전자발현을 연결하는 네트워크 분석을 수행함으로써 유전자 발현 조절과 유전



**Table 2** Traits and alleles relevant to disease resistance

Trait/allele	Symbol	Associated marker	Chr.	Reference
<i>Erysiphe (Uncinula) necator</i>	<i>Ren1</i>	UDV-020	13	Hoffmann et al. (2008)
	<i>Ren2</i>	CS25	14	Dalbo et al. (2001)
	<i>Ren3</i>	UDV-015b	15	Welter et al. (2007)
	<i>Ren4</i>		18	Mahanil et al. (2010)
		VMC7f2	18	Riaz et al. (2011)
	<i>Run1</i>	VMC4f3.1	12	Barker et al. (2005)
	<i>Run2.1</i>	VMC7f2	18	Riaz et al. (2011)
	<i>Run2.2</i>	VMC7f2		Riaz et al. (2011)
<i>Plasmopara viticola</i>	<i>Rpv1</i>	VMC72, VVIb32	12	Merdinoglu et al. (2003)
	<i>Rpv2</i>		18	Wiedemann-Merdinoglu et al. (2006)
	<i>Rpv3</i>	UDV-112	18	Welter et al. (2007)
		UDV-305		Bianca Bellin et al. (2009)
	<i>Rpv4</i>	VMC7h3	4	Welter et al. (2007)
	<i>Rpv5</i>	VVIo52b	9	Marguerit et al. (2009)
	<i>Rpv6</i>	VMC8G9	12	Marguerit et al. (2009)
	<i>Rpv7</i>	UDV-097	7	Bellin et al. (2009)
	<i>Rpv8</i>	Chr14V015	14	Blasi et al. (2011)
	<i>Rpv9</i>	CCoAOMT	7	Moreira et al. (2011)
	<i>Rpv11</i>	VVMD27	5	Fischer et al. (2004)
		CS1E104J11F		Bellin et al. (2009)
	<i>Rpv13</i>	VMC1G3.2	12	Moreira et al. (2011)

자 기능 연구 등도 활발히 이루어질 것이다.

고품질의 표준 유전체 서열을 기반으로한 유용한 분자 마커(SSR, SNP, InDel 등)를 활용한 고밀도 유전자 연관 지도를 완성하고, 통합 유전자 지도를 통해 병해충 저항성, 포도 과실 특이적 형질의 상세 연관분석과 유전자 기능 검정 등이 용이할 것이며 분자유종프로그램의 구현도 가능할 것이다. 또한 유전자가위와 같은 기술의 도입으로 다양한 유전자의 기능을 밝히는 연구 또한 포도 육종 효율을 증진시키는데 매우 유용할 것이다. 우리나라에는 왕머루(*V. amurensis* Rupr.)를 포함한 5종의 머루가 자생하고 있으며, 내한성, 내건성, 내병성, 내습성 등 불량 환경에 대한 적응성이 높아 최근 새로운 육종 소재로 그 중요성이 부각되고 있다. 최근 국내 자생 육종소재를 대상으로 유전체 및 전사체 연구 및 주요 품종의 형질을 대상으로 분자유전 연구가 진행중이며 향후 유전체 연구결과를 국내에서도 포도 육종프로그램에 활용할 수 있을 것으로 기대한다.

## 적 요

포도는 전 세계적으로 가장 많이 재배되는 과수 작물 중의 하나로서 재배과정에서 많은 병해충이나 기상재해와

같은 스트레스에 직면한다. 과실의 고품질과 더불어 병충해 저항성인 품종 또는 내재해성 품종을 육성하는 것은 포도 생산에서 매우 중요한 과정이다. 고전적인 교배 육종을 이용한 신품종의 개발은 포장을 관리하는 데에 많은 노동력과 비용이 요구되며 오랜 시간이 소요되는 단점이 있다. 유용형질을 지닌 새로운 품종의 개발에 이용할 분자유종기술은 포도 육종프로그램에서 전통적인 교배육종효율을 증진시킬 수 있는 매우 유용한 기술로 여겨진다. 포도의 유전체 해독을 완성함으로써 신품종육성에 활용될 유용유전자를 대량으로 발굴할 수 있고, 기능을 분석하는데 큰 도움을 주고 있다. 포도의 비교유전체, 전사체, 후성유전체, 유전체에 근거한 유전자 발굴, 분자 마커 개발 등의 연구는 과실의 품질, 병해와 스트레스에 대한 저항성 기작을 구명하는데 중요한 단서를 제공하고 포도 육종에 유용하게 활용될 것이다.

## 사 사

본 논문은 농촌진흥청 차세대바이오그린21사업(과제번호 : PJ00821302)의 지원에 의해 이루어진 것임.

## References

- Adam-Blondon AF, Lahogue-Esnault F, Bouquet A, Boursiquot JM, This P (2001) Usefulness of two SCAR markers for marker-assisted selection of seedless grapevine cultivars. *Vitis* 40:147-155
- Adam-Blondon AF, Roux C, Claux D, Butterlin G, Merdinoglu D, This P (2004) Mapping 245 SSR markers on the *Vitis vinifera* genome: a tool for grape genetics. *Theor Appl Genet* 109:1017-1027
- Ahn SY, Kim SA, Jo SH, Yun HK (2014) De novo transcriptome analysis of *Vitis flexuosa* grapevine inoculated with *Elsinoe ampelina*. *Plant Genet Resour-Charact Util* 12: S130-S133
- Azuma A, Udo Y, Sato A, Mitani N, Kono A, Ban Y, Yakushiji H, Koshita Y, Kobayashi S (2011) Haplotype composition at the color locus is a major genetic determinant of skin color variation in *Vitis × labruscana* grapes. *Theor Appl Genet* 122:1427-1438
- Barba P, Cadle-Davidson L, Galarnau E, Reisch B (2015) *Vitis rupestris* B38 confers isolate-specific quantitative resistance to penetration by *Erysiphe necator*. *Phytopathology* 105:1097-1103
- Barba P, Cadle-Davidson L, Harriman J, Glaubitz JC, Brooks S, Hyma K, Reisch B (2014) Grapevine powdery mildew resistance and susceptibility loci identified on a high-resolution SNP map. *Theor Appl Genet* 127:73-84
- Barka EA, Nowak J, Clement C (2006) Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growth-promoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *Appl Environ Microbiol* 72:7246-7255
- Bellin D, Peressotti E, Merdinoglu D, Wiedemann-Merdinoglu S, Adam-Blondon AF, Cipriani G, Morgante M, Testolin R, Di Gaspero G (2009) Resistance to *Plasmopara viticola* in grapevine ‘Bianca’ is controlled by a major dominant gene causing localised necrosis at the infection site. *Theor Appl Genet* 120:163-76
- Berli F, D’Angelo J, Cavagnaro B, Bottini R, Wuilloud R, Silva MF (2008) Phenolic composition in grape (*Vitis vinifera* L. cv. Malbec) ripened with different solar UV-B radiation levels by capillary zone electrophoresis. *J Agric Food Chem* 56:2892-2898
- Berli F, Moreno D, Piccoli P, Hespagnol-Viana L, Silva MF, Bressan-Smith R, Cavagnaro B, Bottini R (2009) Abscisic acid is involved in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaf tissues to ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compounds, antioxidant enzymes and membrane sterols. *Plant Cell Environ* 33:1-10
- Bert PF, Bordenave L, Donnart M, Hevin C, Ollat N, Decroocq S (2013) Mapping genetic loci for tolerance to lime-induced iron deficiency chlorosis in grapevine rootstocks (*Vitis* sp.). *Theor Appl Genet* 126:451-473
- Blanc S, Wiedemann-Merdinoglu S, Dumas V, Mestre P, Merdinoglu D (2012) A reference genetic map of *Muscadinia rotundifolia* and identification of Ren5, a new major locus for resistance to grapevine powdery mildew. *Theor Appl Genet* 125:1663-1675
- Bornman JF, Reuber S, Cen YP, Weissenböck G (1997) Ultraviolet radiation as a stress factor and the role of protective pigments, p. 157-168. In: PJ Lumsden (Ed.). *Plants and UV-B: Responses to Environmental Change*. Cambridge University Press, Cambridge
- Bouquet A (1983) Contribution à l’étude de l’espèce *Muscadinia rotundifolia* (Michx) Small et de ses hybrides avec *Vitis vinifera* L. Applications en sélection. Thèse Doct, Université Bordeaux II, France
- Bouquet A, Danglot Y (1996) Inheritance of seedlessness in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Vitis* 35:35-42
- Bouquet A. 1986. Introduction dans l’espece *Vitis vinifera* :L. d’un caracterebde resistance a l’oidium (*Uncinula necator* Schw. Burr.) issu de l’espece *Muscadinia rotundifolia* (Michx) Small. *Vignevini* 13. Suppl 12:141-146
- Brosché M, Strid Å (2003) Molecular events following perception of ultraviolet-B radiation by plants. *Physiol Plant* 117:1-10
- Cabezas JA, Cervera MT, Ruiz-Garcia L, Carreno J, Martinez-Zapater JM (2006) A genetic analysis of seed and berry weight in grapevine. *Genome* 49:1572-7585
- Caprio JM, Quamme HA. 2002. Weather conditions associated with grape production in the Okanagan Valley of British Columbia and potential impact of climate change. *Can J Plant Sci* 82:755-763
- Chaves MM, Santos TP, Souza CR, Ortuno MF, Rodrigues ML, Lopes CM, Maroco JP, Pereira JS (2007) Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. *Ann Appl Biol* 150:237-252
- Chen J, Wang N, Fang L-C, Liang Z-C, Li S-H, Wu B-H (2015) Construction of a high-density genetic map and QTLs mapping for sugars and acids in grape berries. *BMC Plant Biol* 15:28
- Coleman C, Copetti D, Cipriani G, Hoffmann S, Kozma P, Kovács L, Morgante M, Testolin R, Gaspero GD (2009) The powdery mildew resistance gene REN1 co-segregates with an NBS-LRR gene cluster in two Central Asian grapevines. *BMC genetics* 10:89
- Coombe, B.G., McCarthy, M.G. (2000) Dynamics of grape berry growth and physiology of ripening. *Austr J Grape Wine Res* 6: 131-135
- Cramer GR (2010) Abiotic stress and plant responses from the whole vine to the genes. *Austr J Grape Wine Res* 16:86-93
- Cramer GR, Ergül A, Grimplet J, Tillett RL, Tattersall EAR, Bohlman MC, Vincent D, Sonderegger J, Evans J, Osborne C, et al. (2007) Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Funct Integr Genomics* 7:111-134
- Cramer GR, Urano K, Delrot S, Pezzotti M, Shinozaki K (2011) Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biol* 11:163
- Crane O, Halaly T, Pang X, Lavee S, Perl A, Vankova R, Or E. (2012) Cytokinin-induced *VvTFLIA* expression may be involved in the control of grapevine fruitfulness. *235:181-192*
- Dalbo MA, Ye GN, Weeden NF, Wilcox WF, Reisch BI (2001) Marker-assisted selection for powdery mildew resistance in grapes. *J Am Soc Hortic Sci* 126:83-89

- Deluc LG, Grimplet J, Wheatley MD, Tillett RL, Quilici DR, Osborne C, Schooley DA, Schlauch KA, Cushman JC, Cramer GR (2007) Transcriptomic and metabolite analyses of Cabernet Sauvignon grape berry development. *BMC Genomics* 8:429
- Di Gaspero G, Cipriani G, Adam-Blondon A-F, Testolin R (2007) Linkage maps of grapevine displaying the chromosomal locations of 420 microsatellite markers and 82 markers from R-gene candidates. *Theor Appl Genet* 114:1249-1263
- Doligez A, Bouquet a, Danglot Y, Lahogue F, Riaz S, Meredith CP, Edwards KJ, This P (2002) Genetic mapping of grapevine (*Vitis vinifera* L.) applied to the detection of QTLs for seedlessness and berry weight. *Theor Appl Genet* 105:780-795
- Emanuelli F, Sordo M, Lorenzi S, Battilana J, Grando MS (2014) Development of user-friendly functional molecular markers for *VvDXS* gene conferring muscat flavor in grapevine. *Mol Breeding* 33:235-241
- Emmanuelli F, Lorenzi S, Grzeskowiak , Catalano V, Stefanini M, Troglio M, Myles S, Martinez-Zapater J, Zyprian E, Moreira F, Grando M (2013) Genetic diversity and population structure assessed by SSR and SNP markers in a large germplasm collection of grape. *BMC Plant Biol* 13:39
- Espinoza C, Vega A, Medina C, Schlauch K, Cramer G, Arce-Johnson P (2007) Gene expression associated with compatible viral diseases in grapevine cultivars. *Funct Integr Genomics* 7:95-110
- FAOSTAT (2014) Food and agricultural commodities production. <http://faostat.fao.org>
- Feechan A, Anderson C, Torregrosa L, Jermakow A, Mestre P, Wiedemann-Merdinoglu S, Merdinoglu D, Walker AR, Cadle-Davidson L, Reisch B, Aubourg S, Bentahar N, Shrestha B, Bouquet A, Adam-Blondon AF, Thomas MR, Dry IB (2013) Genetic dissection of a TIR-NB-LRR locus from the wild North American grapevine species *Muscadinia rotundifolia* identifies paralogous genes conferring resistance to major fungal and oomycete pathogens in cultivated grapevine. *Plant J* 76:661-674
- Figueiredo A, Fortes AM, Ferreira S, Sebastiana M, Choi YH, Sousa L, Acioli-Santos B, Pessoa F, Verpoorte R, Pais MS (2008) Transcriptional and metabolic profiling of grape (*Vitis vinifera* L.) leaves unravel possible innate resistance against pathogenic fungi. *J Exp Bot* 59:3371-3381
- Fortes AM, Agudelo-Romero P, Silva MS, Ali K, Sousa L, Maltese F, Choi YH, Grimplet J, Martinez-Zapater JM, Verpoorte R, Pais MS (2011) Transcript and metabolite analysis in Trincadeira cultivar reveals novel information regarding the dynamics of grape ripening. *BMC Plant Biol* 11:149
- Frohnmeier H, Staiger D (2003) Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection. *Plant Physiol* 133:1420-1428
- Fuller MP, Telli G (1999) An investigation of the frost hardiness of grapevine (*Vitis vinifera*) during bud break. *Annu Appl Biol* 135:589-595
- Gao M, Niu J, Zhao S, Jiao C, Xu W, Fei Z, Wang X (2012) Characterization of *Erysiphe necator*-responsive genes in Chinese wild *Vitis quinquangularis*. *Intl J Mol Sci* 13:11497-11519
- Genova AD, Almeida AM, Muñoz-Espinoza C, Vizoso P, Travisany D, Moraga C, Pinto M, Hinrichsen P, Orellana A, Maass A (2014) Whole genome comparison between table and wine grapes reveals a comprehensive catalog of structural variants. *BMC Plant Biol* 14:7
- Guillaumie S, Fouquet R, Kappel C, Camps C, Terrier N, Moncomble D, Dunlevy J, Davies C, Boss P, Delrot S (2011) Transcriptional analysis of late ripening stages of grapevine berry. *BMC Plant Biol* 11:165
- He N, Yaolan F, Shurong L (1990) Grape breeding for cold resistance in northeast China for 30 years. *Proc. of 5<sup>th</sup> International Symposium on grape breeding. Vitis special issue* pp. 329
- Hemstad, P.R. and J.J. Luby (2000) Utilization of *Vitis riparia* for the development of new wine varieties with resistance to disease and extreme cold. *Acta Hort* 528:487-490
- Hoffmann S, Di Gaspero G, Kovacs L, Howard S, Kiss E, Galbacs Z, Testolin R, Kozma P (2008) Resistance to *Erysiphe necator* in the grapevine 'Kishmish vatkana' is controlled by a single locus through restriction of hyphal growth. *Theor Appl Genet* 116:427-438
- Howell GS (2001) Sustainable grape productivity and the growth-yield relationship: A review. *Am J Enol Vitic* 52:165-174
- Hur YY, Choi YJ, Kim EJ, Yoon MS, Park YS, Jung SM, Noh JH, Park SJ, Ma KH, Park KS (2012) Analysis of genetic relationship of grape rootstock cultivars and wild *Vitis* species using RAPD and SSR markers. *Kor J Breed Sci* 44:19-28
- Hur YY, Choi YJ, Roh JH, Kim SH, Shin YU, Lee HC, Lee HJ (2010) Changes of leaf water potential and CO<sub>2</sub> assimilation in Korean native *Vitis flexuosa* during drought and subsequent recovery. *Proc. of 28th International Horticultural Congress. Abstract II* p.724
- Hur YY, Jung CJ, Noh JH, Jung SM, Nam JC, Ma KH, Park KS (2014) Analysis of genetic relationship of seedless germplasm and validation assay of the *P3\_VvAGL1* marker linked to seedlessness in grapevines. *Kor J Breed Sci* 46:28-36
- Hyma KE, Barba P, Wang M, Londo JP, Acharya CB, Mitchell SE, Sun Q, Reisch B, Cadle-Davidson L (2015) Heterozygous mapping strategy (HetMappS) for high resolution genotyping-by-sequencing markers: a case study in grapevine. *PLoS ONE* 10(8):e0134880
- Jaillon O, Aury JM, Noel B, Policriti A, Clepet C, Casagrande A, Choisne N, Aubourg S, Vitulo N, Jubin C, et al. (2007) The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449:463-467
- Jansen MAK, Gaba V, Greenberg BM (1998) Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends Plant Sci* 3:131-135
- Jenkins GI (2009) Signal transduction in responses to UV-B radiation. *Annu Rev Plant Biol* 60:407-431
- Jung CJ, Hur YY, Noh JH, Park KS, Lee HJ (2014) Gibberellin application at pre-bloom in grapevines down-regulates the expressions of *VvIAA9* and *VvARF7*, negative regulators of fruit set initiation, during parthenocarpic fruit development. *PLoS ONE* 9(4):e95634
- Kim ES, Chang EH, Hur YY, Kim TW, Jung SM (2015a) Anthocyanin contents and composition of *VlmybA1-2* and *VlmybA2* genes

- in *Vitis labrusca* hybrid grape cultivars and cross seedlings. *Plant Omics J* 8:472–478
- Kim GH, Yun HK, Choi CS, Park JH, Jung YJ, Park KS, Dane F, Kang KK (2008) Identification of AFLP and RAPD markers linked to anthracnose resistance in grapes and their conversion to SCAR markers. *Plant Breeding* 127:418–423
- Kim SA, Ahn SY, Han JH, Kim SH, Noh JH, Yun HK (2013) Differential expression screening of defense related genes in dormant buds of cold-treated grapevines. *Plant Breed Biotech* 1:14–23
- Kim SA, Ahn SY, Han HH, Son IC, Yun HK (2015b) Expression of genes affecting skin coloration and sugar accumulation in grape berries at ripening stages under high temperatures. *Adv Environ Res* 87:25–31
- Kim SA, Ahn SY, Yun HK (2016) Transcription analysis of grapevines exposed to low temperature. *Hort Environ Biotechnol* (accepted)
- Kobayashi S, Goto-Yamamoto N, Hirochika H (2004) Retrotransposon induced mutations in grape skin color. *Science* 304:982
- Kriedemann PE (1986) Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature, and leaf age. *Vitis* 7:213–220
- Lahogue F, This P, Bouquet A (1998) Identification of a codominant SCAR marker linked to the seedlessness character in grapevine. *Theor Appl Genet* 97:950–959
- Liu GT, Wang JF, Cramer G, Dai ZW, Duan W, Xu HG, Wu BH, Fan PG, Wang LJ, Li SH (2012) Transcriptomic analysis of grape (*Vitis vinifera* L.) leaves during and after recovery from heat stress. *BMC Plant Biol* 12:174
- Lodhi MA, Daly MJ, Ye GN, Weeden NF, Reisch BI (1995) A molecular marker based linkage map of *Vitis*. *Genome* 38:786–794
- Luby JJ, Mansfield AK, Hemstad PR, Beam BA (2003) Development and evaluation of cold hardy wine grape breeding selections and cultivars in the upper Midwest. AVERN Report
- Luo F, Zhang F (1990) Grape breeding in China. Proc. 5<sup>th</sup> International Symposium on grape breeding. pp. 212–216
- Luo HB, Ma L, Xi HF, Duan W, Li SH, Loescher W, Wang JF, Wang LJ (2011) Photosynthetic responses to heat treatments at different temperatures and following recovery in grapevine (*Vitis amurensis* L.) leaves. *PLoS ONE* 6:e23033
- Ma YY, Zhang YL, Lu J (2010) Differential physio-biochemical responses to cold stress of cold-tolerant and non-tolerant grapes (*Vitis* L.) from China. *J Agro Crop Sci* 196:212–219
- Mahajan S, Tuteja N (2005) Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Arch Biochem Biophys* 444: 139–158
- Mandl K, Santiago JL, Hack R, Fardossi A, Regner F (2006) A genetic map of Welschriesling × Sirius for the identification of magnesium deficiency by QTL analysis. *Euphytica* 149:133–144
- Mardis ER (2008) The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends Genet* 24:133–141
- Mathiason K, He D, Grimplet J, Venkateswari J, Galbraith DW, Or E, Fennell A (2009) Transcript profiling in *Vitis riparia* during chilling requirement fulfillment reveals coordination of gene expression patterns with optimized bud break. *Funct Integr Genomics* 9:81–96
- Matus JT, Mason CE, Mane SM, Stephens M, Gilad Y (2008) Analysis of the grape MYB R2R3 subfamily reveals expanded wine quality-related clades and conserved gene structure organization across *Vitis* and *Arabidopsis* genomes. *BMC Plant Biol* 8:83
- Mejía N, Gebauer M, Munoz L, Hewstone N, Munoz C, Hinrichsen P (2007) Identification of QTLs for seedlessness, berry size, and ripening date in a seedless table grape progeny. *Am J Enol Vitic* 58:499–507
- Mejía N, Soto B, Guerrero M, Casanueva X, Houel C, Miccono MA, Ramos R, Le Cunff L, Boursiquot JM, Hinrichsen P, Adam-Blondon AF (2011) Molecular, genetic and transcriptional evidence for a role of *VvAGL11* in stenospermocarpic seedlessness in grapevine. *BMC Plant Biol* 11:57
- Merdinoglu D, Wiedemann-Merdinoglu S, Coste P, Dumas V, Haetty S, Butterlin G, Greif C (2003) Genetic Analysis of Downy mildew resistance derived from *Muscadinia rotundifolia*. *Acta Hort* 603:451–456
- Miller AJ, Matasci N, Schwaninger H, Aradhya MK, Prins B, Zhong GY, Simon C, Buckler ES, Myles S (2013) *Vitis* phylogenomics: Hybridization intensities from a SNP array outperform genotype calls. *PLoS ONE* 8:e78680
- Moreira FM, Madini A, Marino R, Zulini L, Stefanin M et al. (2011) Genetic linkage maps of two interspecific grape crosses (*Vitis* spp.) used to localize quantitative trait loci for downy mildew resistance. *Tree Genet Genomics* 7:153–167
- Mori K, Goto-Yamamoto N, Kitayama M, Hashizume K (2007): Loss of anthocyanins in red-wine grape under high temperature. *J Exp Bot* 58:1935–1945
- Myles S, Boyko AR, Brown PJ, Grassi F, Owens CL, Aradhya M, Prins B, Reynolds A, Chia JM, Ware D, Bustamante CD, Buckler ES (2011) Genetic structure and domestication history of the grape. *PNAS* 108:3530
- Myles S, Chia JM, Hurwitz B, Simon C, Zhong GY, Buckler E, Ware D (2010) Rapid genomic characterization of the genus *Vitis*. *PLoS ONE* 5:e8219
- Nakagawa S (1991) Studies on the use of Japanese native *Vitis* species for grape production. Osaka. Pref Univ Fac Agr Sci Rep
- Olmo HP (1976) Grapes, *Vitis*, *Muscadinia* (Vitaceae). p.294–298. In: NW Simmonds (ed.). Evolution of crop plants. Longman, London
- Pearson RC, Goheen AC (1998) Compendium of grape disease. APS Press, St. Paul
- Pelsy F, Hocquigny S, Moncada X, Barbeau G, Forget D, Hinrichsen P, and Merdinoglu D (2010) An extensive study of the genetic diversity within seven French wine grape variety collections. *Theor Appl Genet* 120:1219–1231
- Perrone I, Pagliarani C, Lovisolio C, Chitarra W, Roman F, Schubert A (2012) Recovery from water stress affects grape leaf petiole transcriptome. *Planta* 235:1383–1396
- Pilati S, Perazzolli M, Malossini A, Cestaro A, Demattè L, Fontana P, Dal Ri A, Viola R, Velasco R, Moser C (2007) Genome-wide transcriptional analysis of grapevine berry ripening reveals a set of genes similarly modulated during three seasons and the

- occurrence of an oxidative burst at véraison. *BMC Genomics* 8:428
- Pontin MA, Piccoli PN, Francisco R, Botini R, Martinez-Zapater JM, Lijavetzky D (2010) Transcriptome changes in grapevines (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaves induced by ultraviolet-B radiation. *BMC Plant Biol* 21:224
- Ramming DW, Gabler F, Smilanick JL, Margosan DA, Cadle-Davidson M, Barba P, Mahanil S, Frenkel O, Milgroom MG, Cadle-Davidson L (2011) A single dominant locus, Ren4, confers rapid non-race-specific resistance to grapevine powdery mildew. *Phytopathology* 101:502-508
- Reisch BI, Owens CL, Cousins PS (2012) Grape, p. 225-262. In: ML Badebes, DH Byrne (eds.). *Fruit breeding; Handbook of plant breeding (II)*, Springer, New York
- Rex F, Fechter I, Hausmann L, Töpfer R (2014) QTL mapping of black rot (*Guignardia bidwellii*) resistance in the grapevine rootstock 'Börner' (*V. riparia* Gm183 × *V. cinerea* Arnold). *Theor Appl Genet* 127:1667-1677
- Riaz S, Dangl GS, Edwards KJ, Meredith CP (2004) A microsatellite marker based framework linkage map of *Vitis vinifera* L. *Theor Appl Genet* 108:864-872
- Riaz S, Tenscher AC, Ramming DW, Walker MA (2011) Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding. *Theor Appl Genet* 122:1059-1073
- Riaz S, Tenscher AC, Ramming DW, Walker MA. 2011. Using a limited mapping strategy to identify major QTLs for resistance to grapevine powdery mildew (*Erysiphe necator*) and their use in marker-assisted breeding. *Theor Appl Genet* 122:1059-73
- Rozema J, van de Staaij J, Björn LO, Caldwell M (1997) UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. *Trends Ecol Evol* 12:22-28
- Schultz HR (2007) Abiotic stress ecophysiology and grape functional genomics. In *Climate change and world viticulture. Cost Action 858 Workshop: Vineyard under environmental constraints: adaptations to climate change*. Poland: University of Lodz
- Seki M, Narusaka M, Ishida J, Nanjo T, Fujita M, Oono Y, Kamiya A, Nakajima M, Enju A, Sakurai T, Satou M, Akiyama K, Taji T, Yamaguchi-Shinozaki K, Carninci P, Kawai J, Hayashizaki Y, Shinozaki K (2002) Monitoring the expression profiles of 7000 Arabidopsis genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *Plant J* 31: 279-292
- Sweetman C, Wong DC, Ford CM, Drew DP (2012) Transcriptome analysis at four developmental stages of grape berry (*Vitis vinifera* cv. Shiraz) provides insights into regulated and coordinated gene expression. *BMC Genomics* 13:691
- Tattersall EAR, Grimplet J, DeLuc L, Whearley MD, Vincent D, Osborne C, Ergul A, Lomen E, Blank RR, Schlauch KA, Cushman JC, Cramer GR (2007) Transcript abundance profiles reveal larger and more complex responses of grapevine to chilling compared to osmotic and salinity stress. *Funct Integr Genomics* 7:317-333
- Terrier N, Glissant D, Grimplet J, Barrieu F, Abbal P, Couture C, Ageorges A, Atanassova R, Léon C, Renaudin JP, et al. 2005. Isogene specific oligo arrays reveal multifaceted changes in gene expression during grape berry (*Vitis vinifera* L.) development. *Planta* 222:832-847
- The Angiosperm Phylogeny Group (2009) An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105-121
- The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization (2007) The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449:463-468
- This P, Lacombe T, Cadle-Davidson M, Owens CL (2007). Wine grape (*Vitis vinifera* L.) color associates with allelic variation in the domestication gene *VvmybA1*. *Theor Appl Genet* 114:723-730
- This P, Lacombe T, Thomas MR (2006) Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends Genet* 22:511-519
- Ulm R, Nagy F (2005) Signaling and gene regulation in response to ultraviolet light. *Curr Opin Plant Biol* 8:477-482
- van Leeuwen C, Friant P, Chone X, Tregoat O, Koundouras S, Dubourdieu D (2004) Influence of climate, soil, and cultivar on terroir. *Am J Enol Vitic* 55:207-217
- Velasco R, Zharkikh A, Troggio M, Cartwright DA, Cestaro A, Pruss D, Pindo M, Fitzgerald LM, Vezzulli S, Reid J, et al. (2007) A high quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety. *PLoS One* 2:e1326
- Vezzulli S, Troggio M, Coppola G, Jermakow A, Cartwright D, Zharkikh A, Stefanini M, Grando MS, Viola R, Adam-Blondon A-F, Thomas M, This P, Velasco R (2008) A reference integrated map for cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L.) from three crosses, based on 283 SSR and 501 SNP-based markers. *Theor Appl Genet* 117:499-511
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR (2007) Heat tolerance in plants: An overview. *Environ Exp Bot* 161:199-223
- Wang L, Wei J, Zou Y, Xu K, Wang Y, Cui L, Xu Y (2014) Molecular characteristics and biochemical functions of VpPR10s from *Vitis pseudoreticulata* associated with biotic and abiotic stresses. *Intl J Mol Sci* 15:19162-19182
- Wang L, Li S (2006) Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca<sup>2+</sup> homeostasis and antioxidant systems in young grape plants. *Plant Sci* 170:685-694
- Wang L, Li S (2009) Heat acclimation induced acquired heat tolerance and cross adaptation in different grape cultivars: Relationships to photosynthetic energy partitioning. *Funct Plant Biol* 36:516-526
- Waters DL, Holton TA, Ablett EM, Lee LS, Henry RJ (2005) cDNA microarray analysis of developing grape (*Vitis vinifera* cv. Shiraz) berry skin. *Funct Integr Genomics* 5:40-58
- Welter LJ, Gokturk-Baydar N, Akkurt M, Maul E, Eibach R, Topfer R, Zyprian EM (2007) Genetic mapping and localization of quantitative trait loci affecting fungal disease resistance and leaf morphology in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Mol Breeding* 20:359-374
- Wu J, Zhang Y, Zhang H, Huang H, Folta KM, Lu J (2010) Whole

- genome wide expression profiles of *Vitis amurensis* grape responding to downy mildew by using Solexa sequencing technology. *BMC Plant Biol* 10:234
- Xin H, Zhu W, Wang L, Xiang Y, Fang L, Li J, Sun X, Wang N, Londo JP, Li S (2013) Genome wide transcriptional profile analysis of *Vitis amurensis* and *Vitis vinifera* in response to cold stress. *PLoS ONE* 8:3
- Xu J (2014) Next-generation sequencing: Current Technologies and Applications. Caister Academic Press, Ontario, Canada
- Xu W, Li R, Zhang N, Ma F, Jiao Y, Wang Z (2014) Transcriptome profiling of *Vitis amurensis*, an extremely cold-tolerant Chinese wild *Vitis* species, reveals candidate genes and events that potentially connected to cold stress. *Plant Mol Biol* 86:527–541
- Zenoni S, Ferrarini A, Giacomelli E, Xumerle L, Fasoli M, Malerba G, Bellin D, Pezzotti M, Delledonne M (2010) Characterization of transcriptional complexity during berry development in *Vitis vinifera* using RNA-Seq. *Plant Physiol* 152: 1787–1795
- Zharkikh A, Troglio M, Pruss D, Cestaro A, Eldridge G, Pindo M, Mitchell JT, Vezzulli S, Bhatnagar S, Fontana P, et al.: (2008) Sequencing and assembly of highly heterozygous genome of *Vitis vinifera* L. cv Pinot Noir: problems and solutions. *J Biotechnol* 136:38–43