



陈和明,蔡文杰,吕复兵,肖文芳,李佐,朱根发.兰科植物遗传图谱与 QTL 定位研究进展[J].中国农业大学学报,2023,28(06):63-72.

CHEN Heming, Tsai Wen-Chieh, LV Fubing, XIAO Wenfang, LI Zuo, ZHU Genfa. Research progress of genetic maps and QTL mapping in Orchidaceae[J].

Journal of China Agricultural University, 2023, 28(06): 63-72.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2023.06.06

## 兰科植物遗传图谱与 QTL 定位研究进展

陈和明<sup>1</sup> 蔡文杰<sup>2\*</sup> 吕复兵<sup>1</sup> 肖文芳<sup>1</sup> 李佐<sup>1</sup> 朱根发<sup>1</sup>

(1. 广东省农业科学院 环境园艺研究所/广东省园林花卉种质创新综合利用重点实验室,广州 510640;

2. 台湾成功大学 热带植物与微生物科学研究所,中国 台南 701)

**摘要** 兰科植物俗称兰花,是最重要的观赏花卉,构建遗传图谱,特别是高密度遗传图谱有助于提高育种水平,本研究主要对兰科植物遗传图谱与重要性状的 QTL 定位进行了综述。结果表明:1)2007 年报道出兰科石斛属第一张遗传图谱以来,累计发表了 13 张兰科植物遗传连锁图谱。2)从图谱类型来看,5 张为品种间图谱,8 张为种间图谱;从图谱用途来分,7 张可以用于 QTL 定位,3 张可用于精细定位或基因克隆,另 3 张为基础参考图谱。3)从已构建的兰科植物遗传图谱看,总图距越来越高且平均图距越来越小,为图谱的实际应用奠定了基础,但作图群体较小始终是个问题。4)虽然在蝴蝶兰叶片、花色,石斛兰萼片大小及石斛茎及多糖含量等相关性状上进行了 QTL 定位,但在花朵大小、花朵数、花香、花型、花斑和植株抗性等均未涉及。因此,构建遗传图谱,特别是高密度遗传图谱能够为兰花的生物学研究及分子标记辅助育种提供参考依据。

**关键词** 兰科植物;遗传图谱;QTL 定位

中图分类号 S682.31

文章编号 1007-4333(2023)06-0063-10

文献标志码 A

## Research progress of genetic maps and QTL mapping in Orchidaceae

CHEN Heming<sup>1</sup>, Tsai Wen-Chieh<sup>2\*</sup>, LV Fubing<sup>1</sup>, XIAO Wenfang<sup>1</sup>, LI Zuo<sup>1</sup>, ZHU Genfa<sup>1</sup>

(1. Environmental Horticulture Research Institute/Guangdong Provincial Key Laboratory of Ornamental Plant Germplasm Innovation and Utilization, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China;

2. Institute of Tropical Plant Sciences and Microbiology, Cheng Kung University, Tainan 701, China)

**Abstract** Orchidaceae, commonly known as orchids, is the most important ornamental flowers. Constructing genetic maps, especially high-density genetic maps, can improve breeding level, this paper reviewed the genetic map and QTL mapping of important traits of Orchidaceae plants. The results showed that: 1) Since the first genetic map of *Dendrobium* in Orchidaceae was published in 2007, a total of 13 linkage maps of Orchidaceae plants have been published. 2) In terms of map type, 5 maps are for inter-cultivar mapping and 8 maps are for inter-species mapping. In terms of map usage, 7 maps could be used for QTL mapping and 3 maps could be used for fine mapping or gene cloning. 3) According to the constructed genetic map of Orchidaceae, the total map distance is higher and the average map distance is smaller which lays a foundation for the practical application of the map. However, the small mapping population is always a problem. 4) Although QTLs are mapped for leaf and flower color of *Phalaenopsis*, sepal size

收稿日期: 2022-10-17

基金项目: 高端外国专家引进计划项目(G2022030025L);国家重点研发计划项目(2019YFD1001003);广东省省级科技计划项目(2017A030303040);广州市科技计划项目(202206010128);肇庆市科技计划项目(2021N006);广东省农业科学院学科团队建设项目(202127TD);2023 年国家(广东)农业基础性长期性科技工作监测(粤农农计[2023]19 号)蝴蝶兰子项目;广东省现代农业产业技术体系花卉创新团队盆花育种岗位项目(2022KJ121)

第一作者: 陈和明(ORCID:0000-0001-5846-4527),副研究员,主要从事兰花资源与遗传育种研究,E-mail:chenheming@163.com

通讯作者: 蔡文杰(ORCID:0000-0001-9389-168X),教授,主要从事植物生理学、植物基因组学、植物分子生物学研究,E-mail:tsaiwc@mail.ncku.edu.tw

and stem and total polysaccharide contents of *Dendrobium*, but it is not involved in flower size, flower number, flower fragrance, flower type, flower spot, plant resistance and so on. Therefore, the construction of genetic map, especially the high-density genetic map can provide reference for the biological research and molecular marker-assisted breeding.

**Keywords** Orchidaceae; genetic maps; QTL mapping

兰科植物(Orchidaceae)有5个亚科801个属28237个种,是单子叶植物第一大科,约占所有被子植物种类的10%<sup>[1-2]</sup>,其物种分布于世界各地,主要生长于热带及亚热带雨林,亦有部分生存于温带地区。我国兰花资源十分丰富,分布于5个亚科约有190个属1600个种以及大量的变种,但以云南、台湾和海南最为丰富<sup>[3-4]</sup>。目前我国兰花品种的选育仍以选择育种和杂交育种为主,但常规育种存在育种年限长、工作量大和育种效率低,以及易受外界环境条件影响等实际问题<sup>[2]</sup>,导致我国兰花品种选育较为缓慢,不能满足日益增长的市场需求。伴随着现代生物技术的发展,构建高密度遗传图谱,挖掘与目标性状紧密连锁的分子标记进行早期间接选择,能够大幅缩短育种周期,加快育种进程<sup>[5]</sup>。但有关兰科植物遗传图谱构建和QTL定位的研究相对较少,且多数兰科植物遗传组成杂合性高,遗传背景复杂,许多重要观赏性状多为数量性状基因所控制,易受环境条件的影响,一定程度上制约了兰花分子标记辅助育种的进程<sup>[6-7]</sup>。因此,本研究拟对有关兰科植物遗传图谱的构建与重要性状的QTL定位的研究进展进行综述,旨在为兰科植物遗传图谱的加密、重要性状的基因定位和分子标记辅助育种等提供参考。

## 1 遗传图谱及相应的分子标记

遗传图谱是指以基因或遗传标记间重组频率为基础的染色体或基因位点的相对位置线性排列图<sup>[8]</sup>,通常以厘摩(Centi-morgan, cM)表示标记间的距离<sup>[9]</sup>。1994年Peltier等<sup>[10]</sup>以矮牵牛构建了第一张基于RAPD标记和形态学标记的花卉连锁遗传图谱。早期研究主要通过扩增片段长度多态性(Amplification fragment length polymorphism, AFLP)和随机扩增多态性(Random amplified polymorphic DNA, RAPD)等分子标记构建遗传图谱,但所构建的遗传图谱质量较低,只能通过多个群体和多次作图才能将图谱加密;而微卫星(Simple sequence repeat, SSR)标记是一种共显性标记,广泛应用于不同的群体研究,但易受到标记数量限制且标记密度

较低。随着技术的发展,目前出现了单核苷酸多态性(Single nucleotide polymorphism, SNP)标记,它是在基因组水平上由单个核苷酸变异引起的DNA序列多态性,变异类型和变异频率丰富,其标记的数量多且密度高,在染色体上的分布也很均匀<sup>[11]</sup>。当前随着高通量测序技术的快速发展和成本的不断降低,SNP标记已广泛运用于高密度遗传图谱的构建、重要性状的QTL定位和基因挖掘等方面的研究<sup>[12-13]</sup>。

## 2 兰科植物遗传图谱的构建

### 2.1 亲本组合

杂交组合亲本的选择对遗传图谱的构建具有决定性意义,应选择亲缘关系较远、遗传差异较大的亲本进行杂交,以便获得更多分离位点的F<sub>1</sub>代,进而提高图谱密度。但双亲间的遗传差异也不能太大,过大会抑制杂种染色体间的正常配对与重组,出现严重的偏分离现象,并造成杂种可育性下降或不育,影响所建图谱的准确性和可靠性;双亲间的遗传差异也不能过小,太小则亲本间多态性水平低,导致连锁图相对饱和度不高<sup>[5,14]</sup>。因此,亲本选择在遗传差异性和杂种后代可育性都应兼顾。从表1可以看出,所构建的兰科植物遗传图谱亲本选择均在品种或种间,其中蝴蝶兰‘462’(Phalaenopsis ‘462’)和蝴蝶兰‘20’(P. ‘20’)是蝴蝶兰品种亲本<sup>[15-16]</sup>,台湾白花蝴蝶兰(*P. aphrodite*)和小兰屿蝴蝶兰(*P. equestris*)是蝴蝶兰种间亲本<sup>[17]</sup>,春石斛‘044’(Dendrobium Lucky Gal)和春石斛‘051’(D. Fantasy)<sup>[18]</sup>、春石斛‘025’(D. Second Love)和春石斛‘028’(D. Sekand Rave)<sup>[19]</sup>均是春石斛品种亲本,铁皮石斛(*D. officinale*)和重唇石斛(*D. hercoglossum*)<sup>[20]</sup>、铁皮石斛(*D. officinale*)和细茎石斛(*D. moniliforme*)<sup>[21]</sup>、铁皮石斛(*D. officinale*)和钩状石斛(*D. aduncum*)<sup>[22]</sup>、金钗石斛(*D. nobile*)和细茎石斛(*D. moniliforme*)<sup>[23]</sup>、细茎石斛(*D. moniliforme*)和铁皮石斛(*D. officinale*)<sup>[24-25]</sup>、金钗石斛(*D. nobile*)和大包鞘石斛(*D. wardianum*)<sup>[26]</sup>均是石斛种间亲本,秋石斛

‘0942’(D. ‘0942’)和秋石斛‘32’(D. ‘32’)<sup>[27]</sup>、秋石斛‘紫色火焰’(D. Mangosteen)和秋石斛‘粉红2号’(D. Burana Pink No. 2)<sup>[28]</sup>均是秋石斛品种亲本,而大花蕙兰‘玉女兰’(*Cymbidium* ‘Yunv’)和墨兰‘黄叶红花’(*C. sinense* ‘Huangyehong’)<sup>[29]</sup>是兰属(*Cymbidium*)不同种间亲本。

## 2.2 作图群体

包括兰科植物在内的观赏植物由于遗传背景较复杂、杂合性高和世代周期长等特点,作图群体的构建比较困难。而拟测交或双假测交(Two-way pseudo-testcross)理论<sup>[30]</sup>的提出使得高度杂合的亲本之间杂交获得的 F<sub>1</sub> 群体也能够构建遗传图谱。兰花的种子极为细小,呈粉末状,由种胚和种皮构成,不含贮存组织胚乳,缺乏营养物质,在自然条件下很难萌发<sup>[31]</sup>,只能通过人工授粉杂交的方式获得种子并采用组织培养无菌播种的方法繁殖种苗<sup>[32-33]</sup>,从而获得杂种 F<sub>1</sub> 代,即作图群体。遗传图谱的精度是由作图群体的大小所决定。当构建的群体越小,则遗传图谱精度越低且图距越大,基因定位时很难检测到重组事件,并引起标记偏分离现象的产生;当作图群体越大,则遗传图谱精度越高且图距越小,有利于紧密连锁位点的区分,但作图费用和工作量增大。因此,构建兰花遗传图谱时,应根据亲本的遗传差异、群体分离情况、标记类型以及作图目标等确定作图群体大小,但从已有的兰科植物作图群体来看,群体的数量在 88~190 株之间(表 1),与林木的遗传图谱基本一致<sup>[34]</sup>。

## 2.3 作图软件

在构建遗传图谱的过程中需要利用相关的计算机软件进行作图处理。作图的算法大多采用 Allard 的计算公式和表格法<sup>[35]</sup>,目前主要的作图软件有 Mapmaker<sup>[36-37]</sup>、JionMap<sup>[38]</sup>和 HighMap<sup>[39]</sup>等。其中,Mapmaker 软件应用最为广泛,但缺乏对原始数据的检查与分析,无法得到连锁图模型文件,影响作图的精度,而 MapDraw 很大程度上弥补了 Mapmaker 在绘图方面的不足<sup>[40]</sup>;JionMap 软件操作简便,功能强大,可用于标记数量较多的遗传图谱的构建,主要适用于 F<sub>2</sub>、BC、RIL、DH 和 CP 等类型的分离群体<sup>[40]</sup>;HighMap 软件能够处理更多、甚至上万的标记进行构图,主要包括连锁分群、标记排序、基因型纠错和图谱评估等部分,是基于高通量测序构建高密度遗传图谱的理想软件<sup>[24]</sup>,其运算速

度、标记的排序和图谱质量等方面远胜其他作图软件。从已构建的兰科植物遗传图谱来看,2007—2017 年其作图软件主要采用 Mapmaker 3.0 和 Mapdraw 2.1、JoinMap 3.0 和 JoinMap 4.0,相对应的分子标记主要是 SRAP、ISSR、RAPD、EST-SSR 和 SSR 等,而 2018—2022 年主要采用 HighMap 软件,相对应的分子标记是 SNP,表明兰科植物作图精度越来越高(表 1)。

## 3 兰科植物遗传图谱研究现状

兰科植物遗传图谱的研究较晚。2007 年黄少玲<sup>[18]</sup>以春石斛‘044’(D. Lucky Gal)×‘051’(D. Fantasy)的 90 株 F<sub>1</sub> 代个体作为作图群体,利用 RAPD 标记构建了国内外第一张兰科春石斛遗传图谱,该图谱产生了 121 个 RAPD 标记,分布于 9 个连锁群上,覆盖基因组总长度为 6 568.7 cM,平均图距为 50.11 cM,为兰科遗传图谱构建提供了基础。但该图谱标记较少,图距较大,不能用于后续 QTL 定位研究。为了构建更好的石斛遗传图谱,Xue 等<sup>[20]</sup>、赵红燕<sup>[21]</sup>和 Feng 等<sup>[23]</sup>增加了标记类型,赵丹<sup>[19]</sup>、Lu 等<sup>[22]</sup>、任羽<sup>[27]</sup>和潘宏兵<sup>[28]</sup>不但增多了标记类型还扩大了作图群体,他们所构建石斛图谱的图距相对于黄少玲<sup>[18]</sup>的较小,精度有所提高,但仍然存在标记较少,图距较大,饱和度不高的问题(表 1)。为了构建更高密度的石斛遗传图谱,2018 年刘玉洋<sup>[24]</sup>及 Lu 等<sup>[25]</sup>以细茎石斛(*D. moniliiforme*)作为母本,铁皮石斛(*D. officinale*)作为父本构建了 111 株 F<sub>1</sub> 代的作图群体,利用 SLAF-seq 技术对石斛双亲及其杂交后代进行简化基因组高通量测序,开发了大量石斛全基因组多态性 SNP 标记,绘制了第一张石斛高密度遗传图谱。该图谱包含 8 573 个 SNP 标记,分布于 19 条连锁群,总图距为 2 737.49 cM,平均图距为 0.32 cM。2019 年 Li 等<sup>[26]</sup>利用石斛(*D. noble*)×大苞鞘石斛(*D. wardianum*)的 100 株个体的 F<sub>1</sub> 群体进行作图,采用 RNA 测序(RNA-seq)技术进行高通量测序,绘制了另一张石斛高密度遗传图谱,该图谱包含 9 645 个 SNP 标记,同样分布于 19 个连锁群,总长度为 3 612.12 cM,平均标记间隔为 0.41 cM。

除石斛外,在兰属和蝴蝶兰方面也构建了遗传图谱。陈起馨<sup>[29]</sup>以大花蕙兰‘玉女兰’(*Cymbidium*

表1 已构建的兰科植物遗传图谱

Table 1 Genetic maps of Orchidaceae which has been constructed

序号 Code	材料 Material	作图群体 Mapping population	群体大小 Population size	标记类型 Marker type	作图软件 Mapping software	图谱密度 Genetic map density	图谱类型 Genetic map type	参考文献 Reference
1	蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis</i>	蝴蝶兰‘462’×蝴蝶兰‘20’得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>P.</i> ‘462’× <i>P.</i> ‘20’)	88	AFLP	JoinMap 3.0	母本‘462’:14个连锁群,175个标记,总图距为878.3 cM,平均图距为5.0 cM;父本‘20’:15个连锁群,122个标记,总图距为820.3 cM,平均图距为6.7 cM。构建了国内外第一张蝴蝶兰遗传图谱。	品种	[15-16]
2	蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis</i>	台湾白花蝴蝶兰×小兰屿蝴蝶兰得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>P. aphrodite</i> × <i>P. equestris</i> )	117	SNP	Mapchart 2.3	27个连锁群,113 517个 SNP 标记,总图距为15 192.05 cM,平均图距为0.13 cM。构建了国内外第一张蝴蝶兰高密度遗传图谱。	种间	[17]
3	石斛 <i>Dendrobium</i>	春石斛‘044’×春石斛‘051’得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. Lucky Gal</i> × <i>D. Fantasy</i> )	90	RAPD	Mapmaker 3.0 Mapdraw 2.1	9个连锁群,121个标记,总图距为6 568.7 cM,平均图距为50.11 cM。构建了国内外第一张石斛遗传图谱。	品种	[18]
4	石斛 <i>Dendrobium</i>	春石斛‘025’×春石斛‘028’得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. Second Love</i> × <i>D. Sekand Rave</i> )	92	SSR	JoinMap 4.0 Mapchart 2.1	Den. 025:12个连锁群,124个标记,总图距为571.0 cM,平均图距为4.6 cM。Den. 028:10个连锁群,67个标记,总图距566.3 cM,平均图距为8.5 cM。	品种	[19]
5	石斛 <i>Dendrobium</i>	铁皮石斛×重唇石斛得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. officinale</i> × <i>D. hercoglossum</i> )	90	RAPD, SRAP	Mapmaker 3.0 Mapdraw 2.1	铁皮石斛:14个连锁群,62个标记,总图距为629.4 cM,平均图距为11.2 cM。重唇石斛:19个连锁群,112个标记,总图距为1 304.6 cM,平均图距为11.6 cM。	种间	[20]
6	石斛 <i>Dendrobium</i>	铁皮石斛×细茎石斛得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. officinale</i> × <i>D. moniliiforme</i> )	90	EST-SSR, SRAP, ISSR, RAPD	Mapmaker 3.0 Mapdraw 2.1	细茎石斛:20个连锁群,226个标记,总图距为1 332.6 cM,平均图距均为10.41 cM;铁皮石斛:22个连锁群,220个标记,总图距为1 425.9 cM,平均图距均为10.41 cM。	种间	[21]

表 1(续)

序号 Code	材料 Material	作图群体 Mapping population	群体大 小/ 个 Population size	标记类型 Marker type	作图软件 Mapping software	图谱密度 Genetic map density	图谱类型 Genetic map type	参考 文献 Reference
7	石斛 <i>Dendrobium</i>	铁皮石斛 × 钩状石斛得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. officinale</i> × <i>D. aduncum</i> )	140	SRAP, SSR	JoinMap 4.0 Mapdraw 2.1	27 个连锁群, 157 个标记, 总图距为 1 580.4 cM, 平均图距为 11.89 cM。	种间	[22]
8	石斛 <i>Dendrobium</i>	金钗石斛 × 细茎石斛得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. nobile</i> × <i>D. moniliiforme</i> )	90	RAPD, ISSR	Mapmaker 3.0 Mapdraw 2.1	金钗石斛: 15 个连锁群, 116 个标记, 总图 距 1 474 cM, 平均图距为 14.75 cM; 细茎石 斛: 16 个连锁群, 117 个标记, 总图距 1 326.5 cM, 平均图距为 14.88 cM。	种间	[23]
9	石斛 <i>Dendrobium</i>	细茎石斛 × 铁皮石斛得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. moniliiforme</i> × <i>D. officinale</i> )	111	SNP	HighMap	19 条连锁群, 8 573 个 SNP 标记, 总图距为 2 737.49 cM, 平均图距为 0.32 cM, 构建了 第一张石斛高密度遗传图谱。	种间	[24-25]
10	石斛 <i>Dendrobium</i>	金钗石斛 × 大苞鞘石斛得到 的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. nobile</i> × <i>D. veardianum</i> )	100	SNP	HighMap	19 个连锁群, 9 645 个 SNP 标记, 总图距为 3 612.12 cM, 平均图距为 0.41 cM。	种间	[26]
11	石斛 <i>Dendrobium</i>	秋石斛 '0942' × 秋石斛 '32' 得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. '0942'</i> × <i>D. '32'</i> )	190	SSR, SRAP, RSAP, ISSR	JoinMap 4.0	29 个连锁群, 274 个标记, 总图距为 1 421 cM, 平均图距为 9.56 cM。	品种	[27]
12	石斛 <i>Dendrobium</i>	秋石斛 '紫色火焰' × 秋石斛 '粉红 2 号' 得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>D. Mangosteen</i> × <i>D. Burana</i> Pink No. 2)	190	SSR, SRAP, ISSR	JoinMap 4.0 Mapchart 2.2	26 个连锁群, 230 个标记, 总图距为 1 548.9 cM, 平均图距为 9.91 cM。	品种	[28]
13	兰属 <i>Cymbidium</i>	大花蕙兰 '玉女兰' × 墨兰 '黄 叶红花' 得到的 F <sub>1</sub> 群体 ( <i>C. 'Yunv'</i> × <i>C. sinense 'Huan- gyehong'</i> )	94	SSR	Mapmaker3.0 Mapdraw 2.1	13 个连锁群, 56 个标记, 总图距为 1 608.90 cM, 平均图距为 32.15 cM。构建 了国内外第一张兰属遗传图谱。	种间	[29]

‘Yunv’)×墨兰‘黄叶红花’(*C. sinense* ‘Huangyehong’)的F<sub>1</sub>群体94个个体为作图群体,利用SSR标记从墨兰转录组和大花蕙兰转录组中获得78个SSR标记,采用Mapmaker/EXP 3.0作图软件构建出包含13个连锁群和56个SSR标记的遗传连锁图谱,总图距为1 608.90 cM,平均图距为32.15 cM,构建了第一张兰属SSR分子标记遗传图谱。许申平<sup>[15]</sup>及Xu等<sup>[16]</sup>报道了第一张蝴蝶兰遗传连锁图谱,利用AFLP标记对蝴蝶兰‘462’×蝴蝶兰‘20’的88个F<sub>1</sub>个体植株进行连锁作图,其中蝴蝶兰‘462’连锁图产生了175个AFLP标记,分布于14个连锁群,总图距为878.3 cM,平均图距为5.0 cM;蝴蝶兰‘20’连锁图产生了122个AFLP标记,分布于15个连锁群,总图距为820.3 cM,平均图距为6.7 cM。陈起馨<sup>[29]</sup>构建的兰属遗传图谱图距较大,而Xu等<sup>[16]</sup>构建的蝴蝶兰图谱饱和度不高,与刘玉洋<sup>[24]</sup>和Li等<sup>[26]</sup>采用SNP标记构建的高密度石斛遗传图谱相比,还需要更多的标记和更大的群体来构建更全面的遗传图谱。因此,2022年Hsu等<sup>[17]</sup>利用台湾白花蝴蝶兰(*P. aphrodite*)×小兰屿蝴蝶兰(*P. equestris*)的117株F<sub>1</sub>群体进行作图,采用全基因组测序技术(GWAS)进行高通量测序,绘制了第一张蝴蝶兰高密度遗传图谱。该图谱包含113 517个SNP标记,分布于27个连锁群,总长度为15 192.05 cM,平均图距为0.13 cM(表1)。

## 4 兰科植物重要性状的QTL定位

### 4.1 叶片相关性状的QTL定位

叶片是绿色植物积累有机物质的重要场所,对植株的生长发育具有十分重要的作用。据报道蝴蝶兰叶长与叶面积具有很高的相关性,其开花率与叶面积呈正相关<sup>[41-42]</sup>。在叶片相关性状的基因定位方面,许申平等<sup>[43]</sup>以蝴蝶兰杂交组合*P.* ‘462’×*P.* ‘20’后代为材料,对88个单株F<sub>1</sub>的叶长、叶宽和株幅3个性状进行了初步的QTL定位研究(表2)。结果表明,在父本中共检测到60个QTL,分布于8个连锁群上,包括控制叶长性状的20个QTL,控制叶宽性状19个QTL,控制株幅性状21个QTL;在母本中共检测到28个QTL,分布于5个连锁群上,包括控制叶长性状10个QTL,控制叶宽性状8个QTL,控制株幅性状10个QTL;且统计分析表明蝴蝶兰叶长与株幅间具有显著相关性,2个性状调控基因位点在MLG-1、MLG-2、MLG-3、MLG-8、

MLG-9、FLG-3和FLG-6连锁群上都有QTL重叠现象,呈现出同一或相近连锁群的现象,即性状相关度高的QTL大多聚集在同一连锁群的相近或相同区域内,而且具有相关功能的基因成簇分布的现象<sup>[44-46]</sup>。这是蝴蝶兰的首个QTL研究,为今后蝴蝶兰基因克隆与分子标记辅助育种等提供依据。

### 4.2 花色相关性状的QTL定位

花色是兰科植物重要的观赏性状之一<sup>[47]</sup>。花色调控是一个复杂的过程,影响花色的因素很多:植物品种<sup>[48]</sup>、糖转运<sup>[49]</sup>、环境应激<sup>[50]</sup>、逆转录转座子激活<sup>[51]</sup>、类胡萝卜素和花青素生物合成途径<sup>[52]</sup>以及调控基因如MYB家族<sup>[53]</sup>和MADS-box家族<sup>[54]</sup>等。Hsu等<sup>[17]</sup>在对NCBI nr数据库进行BLAST搜索后,从10个QTL中鉴定出唇瓣黄色(LipYel)、唇瓣红色(LipMag)、花瓣红色(PetalMag)和花瓣红色区(PetalMagArea)等4个不同颜色相关性状的35个候选基因。其中,6个QTL中的26个候选基因与3个不同性状的PetalMagArea、PetalMag和LipMag相关,这些基因分别包括与PetalMagArea性状显著相关的SNP S2\_195281745和S5\_43813578周围的MYB52基因和MYB11启动子区。MYB家族中的不同基因具有通过调节花青素生物合成来确定红色花部组织的功能。并在S2\_195281745、S5\_45647571和S5\_45345022的QTL中分别鉴定了MADS-box家族基因AGL65、MADS5和MADS4,这些基因可能不仅调节花形态发生,而且参与花青素生物合成途径。同时,位于LipYel性状的4个QTL中的9个候选基因包括黄酮3-羟化酶(F3H)基因和磺基喹诺糖基转移酶SQD-2基因,以及在PetalMag性状的QTL S5\_45647571中也发现了F3H的一个短片段。因此,F3H可能参与蝴蝶兰红色和黄色的调控。这是蝴蝶兰遗传图谱和花色相关QTL的首次报道。

### 4.3 花朵萼片相关性状的QTL定位

花朵数量遗传学研究揭示了自然选择是如何在数量性状QTL位点上运作<sup>[55-57]</sup>。任羽等<sup>[58]</sup>对石斛兰花萼相关的4个性状(中萼片长、中萼片宽、侧萼片长和侧萼片宽)进行了QTL定位,在母本的遗传连锁图谱上检测到9个QTL,其中中萼片长1个、中萼片宽3个、侧萼片长2个和侧萼片宽3个,获得紧密连锁的标记2个(M10E3-146和M8E8-284);在父本的遗传连锁图谱上检测到6个QTL位点,其中中萼片长2个、中萼片宽1个、侧萼片长2个和

侧萼片宽 1 个。同时还发现 4 个性状之间在连锁群存在共区域的现象,在母本图谱上检测到的侧萼片宽 Lsw3 位点与中萼片长 Dsl 位点和侧萼片长 Lsl2 位点位于相邻区段;中萼片长 Dsl 位点和侧萼片长 Lsl2 位点在 16 连锁群上位于 R6R10-1121-M10E5-96 同一区段内;在父本图谱上检测到的中萼片长的 2 个位点和侧萼片长的 2 个位点都位于同一区段内。这与已经报道的花器官大小 QTL 的共区域现象是一致的<sup>[59-61]</sup>。

4.4 石斛茎及多糖相关性状的 QTL 定位

石斛的茎是石斛主要药用和食用部位。Li 等<sup>[26]</sup>利用高密度遗传图谱鉴定了 3 个与茎长和茎粗相关的 eQTL (Expression quantitative trait locus, 一类能够影响基因表达量的遗传位点),其中

2 个 eQTL 与茎长相关,分别位于 LG3 和 LG19 上,共有 33 个标记;另一个 eQTL 与 LG13 的茎粗相关。这 3 个 eQTL 分布在不同的连锁群上,每个 eQTL 解释的表型变异在 11.74%~19.85%。刘玉洋<sup>[24]</sup>及 Lu 等<sup>[25]</sup>利用构建的高密度遗传图谱检测到 11 个与石斛茎总多糖含量 (STPC) 相关的 QTL,表型贡献率在 8.10%~11.80%,平均贡献率为 9.15%,其中 STPC-9 表型贡献率最高,是主效 QTL。11 个 QTL 分别位于 6 个连锁群上,其中 LG2 连锁群上有 4 个, LG15 和 LG19 连锁群上分别有 2 个, LG5、LG11 和 LG13 连锁群上分别有 1 个。石斛茎及多糖含量 STPC 相关的 QTL 定位,为以后石斛碱、黄酮和酚类等石斛重要活性成分相关的 QTL 定位奠定了基础。

表 2 兰科植物相关性状 QTL 定位  
Table 2 QTL mapping for related characters in Orchidaceae

序号 Code	材料 Material	性状类型 Trait type	性状名称 Trait name	标记类型 Marker type	QTL 数量 QTL numbers	参考文献 Reference
1	蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis</i>	叶片性状	叶长	AFLP	在母本中检测到 10 个,在父本中检测到 20 个。	[43]
			叶宽		在母本中检测到 8 个,在父本中检测到 19 个。	
			株幅		在母本中检测到 10 个,在父本中检测到 21 个。	
2	蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis</i>	花色性状	花瓣颜色、 唇瓣颜色	SNP	10 个与唇瓣、花瓣颜色相关的 SNP。	[17]
3	石斛 <i>Dendrobium</i>	花萼性状	中萼片长	SSR, SRAP, RSAP, ISSR	在母本中检测到 1 个,在父本中检测到 2 个。	[58]
			中萼片宽		在母本中检测到 3 个,在父本中检测到 1 个。	
			侧萼片长		在母本中检测到 2 个,在父本中检测到 2 个。	
			侧萼片宽		在母本中检测到 3 个,在父本中检测到 1 个。	
4	石斛 <i>Dendrobium</i>	石斛茎	总多糖含量	SNP	11 个 QTL 分别位于 6 个连锁群上,其中 4 个在 LG2 连锁群上, LG15 和 LG19 连锁群上分别有 2 个, LG5、LG11 和 LG13 连锁群上分别有 1 个。	[24-25]
5	石斛 <i>Dendrobium</i>	石斛茎	茎长 茎粗	SNP	2 个与茎长相关的 eQTL 位于 LG3 和 LG19 上, 1 个与茎粗相关的 eQTL 位于 LG13 上。	[26]

5 展望

目前已构建的兰科植物遗传图谱,总图距越来越高且相邻分子标记间的平均图距越来越小,为图谱的实际应用奠定了基础,但作图群体较小始终是个问题。在构建遗传图谱时,为了能够检测到减数

分裂时的重组事件,需要一定数量的群体。徐云碧等<sup>[62]</sup>认为构建图谱的理论群体数量应>150 个,当需要检测到的重组率达到 0.3 时,则群体数量至少需 300 个<sup>[63-64]</sup>。目前已构建的兰科植物遗传图谱群体数量在 88~190 之间,其中<150 的有 11 个,<300 有 2 个。一般认为标记间的平均距离<10 cM,

则图谱能够用于 QTL 定位;而标记间的平均图距  $<1$  cM,则图谱能够用于基因精细定位或基因克隆<sup>[65]</sup>。当前已构建的 13 个兰科植物遗传图谱,其中 7 个可以用于 QTL 定位,仅有 3 张图谱可用于精细定位或基因克隆,分别是春石斛<sup>[24-26]</sup>和蝴蝶兰<sup>[17]</sup>。在重要性状的 QTL 定位方面,虽然在蝴蝶兰叶片、花色,石斛兰萼片大小及石斛茎及多糖含量等相关性状进行了基因定位,但还有很多性状如花朵大小、花朵数、花香、花型、花斑和抗寒耐热性等方面均未涉及。因此,基于已构建的兰科植物遗传图谱,今后应加强以下 3 个方面的科研工作:1)已构建的作图群体偏小,大部分群体数量小于 150 个,为构建更饱和及分布更均匀的遗传图谱,必须扩大作图群体,才能够满足兰科植物的深入研究;2)已构建的遗传图谱标记间的平均距离多数较大,且均匀性不够好,给基因定位、基因克隆和分子标记辅助育种等带来较大困难,应完善图谱,使其更加饱和;3)观赏价值高的性状,如花数、花香和花型等方面应深入研究,结合遗传图谱加快育种进程。

## 参考文献 References

- Royal B G K. *State of the World's Plants* [M]. London: Royal Botanic Gardens Kew, 2007
- 朱根发, 杨凤玺, 吕复兵, 李佐, 陈和明, 高洁, 肖文芳, 任锐, 魏永路, 金建鹏, 陆楚桥. 兰花育种及产业化技术研究进展[J]. 广东农业科学, 2020, 47(11): 218-225  
Zhu G F, Yang F X, Lü F B, Li Z, Chen H M, Gao J, Xiao W F, Ren R, Wei Y L, Jin J P, Lu C Q. Research advances in orchid breeding and industrialization technology [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(11): 218-225 (in Chinese)
- 陈心启, 吉占和. 中国兰花全书[M]. 2 版. 北京: 中国林业出版社, 2003  
Chen X Q, Ji Z H. *The Orchids of China* [M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House, 2003 (in Chinese)
- 韦霄, 唐健民, 柴胜丰. 广西兰科植物资源现状与可持续发展战略研究[J]. 广西科学院学报, 2022, 38(2): 99-107, 117  
Wei X, Tang J M, Chai S F. Study on the current situation and sustainable development strategy of orchidaceas resources in Guangxi [J]. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 2022, 38(2): 99-107, 117 (in Chinese)
- 郭丽丽, 李昱莹, 郭大龙, 侯小改. 重要花卉植物高密度遗传连锁图谱构建研究进展[J]. 生物技术通报, 2021, 37(1): 246-254  
Guo L L, Li Y Y, Guo D L, Hou X G. Research progress on high-density genetic linkage map construction of important ornamental plants: A review [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(1): 246-254 (in Chinese)
- Chuang H T, Huang K L, Hsu S T. Cut-column pollination method to overcome pollination barrier in *Phalaenopsis* [M]. In: Chang H T, Huang K L, Hsu S T. *Springer Protocols Handbooks*. New York: Springer New York, 2018: 241-256
- 任羽, 尹俊梅, 潘红兵, 徐世松, 黄少华. 园艺植物遗传图谱的研究进展[J]. 中国农学通报, 2012, 28(7): 89-94  
Ren Y, Yin J M, Pan H B, Xu S S, Huang S H. Research progress in genetic linkage map of horticulture plant [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(7): 89-94 (in Chinese)
- 阮成江, 何祯祥, 钦佩. 中国植物遗传连锁图谱构建研究进展[J]. 西北植物学报, 2002, 22(6): 246-256  
Ruan C J, He Z X, Qin P. Research progress of plant genetic linkage map in China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, 22(6): 246-256 (in Chinese)
- 朱玉贤, 李毅, 郑晓峰. 现代分子生物学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2013  
Zhu Y X, Li Y, Zheng X F. *Modern Molecular Biology* [M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2013 (in Chinese)
- Peltier D, Farcy E, Dulieu H, Bervillé A. Origin, distribution and mapping of RAPD markers from wild *Petunia* species in *Petunia hybrida* Hort lines [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 88(6): 637-645
- Ganal M W, Altmann T, Röder M S. SNP identification in crop plants [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(2): 211-217
- 王洋坤, 胡艳, 张天真. RAD-seq 技术在基因组研究中的现状及展望[J]. 遗传, 2014, 36(1): 41-49  
Wang Y K, Hu Y, Zhang T Z. Current status and perspective of RAD-seq in genomic research [J]. *Hereditas*, 2014, 36(1): 41-49 (in Chinese)
- Jiang Z H, Wang H Y, Michal J J, Zhou X, Liu B, Woods L C S, Fuchs R A. Genome wide sampling sequencing for SNP genotyping: Methods, challenges and future development [J]. *International Journal of Biological Sciences*, 2016, 12(1): 100-108
- 阮莹. 矮牵牛遗传图谱构建及重瓣分子标记筛选[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019  
Ruan Y. Construction of genetic linkage map and screening of molecular markers associated with double flower trait in *Petunia* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019 (in Chinese)
- 许中平. 蝴蝶兰分子遗传图谱的构建及若干性状的 QTL 分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2010  
Xu S P. Construction of molecular genetic map of *Phalaenopsis* and QTL analysis of some characters [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2010 (in Chinese)
- Xu S P, Liao F X. A genetic linkage map of *Phalaenopsis*-based on AFLP markers and the Two-way pseudo-testcross mapping strategy [J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2017, 19(3): 551-557
- Hsu C C, Chen S Y, Chiu S Y, Lai C Y, Lai P H, Shehzad T, Wu W L, Chen W H, Paterson A H, Chen H H. High-density genetic map and genome-wide association studies of aesthetic traits in *Phalaenopsis* orchids [J]. *Scientific Reports*, 2022, 12: 3346
- 黄少玲. 春石斛兰品种的倍性鉴定及 RAPD 分子遗传图谱的构建[D]. 武汉: 华中农业大学, 2007  
Huang S L. Identification chromosome ploidy of *Dendrobium* and construction of RAPD molecular genetic maps [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2007 (in Chinese)
- 赵丹. 春石斛兰 SSR 遗传图谱构建[D]. 广州: 华南师范大学, 2014  
Zhao D. Construction of SSR genetic map of *Dendrobium nobile* [D]. Guangzhou: South China Normal University, 2014 (in Chinese)
- Xue D W, Feng S G, Zhao H Y, Jiang H, Shen B, Shi N N, Lu J J, Liu J J, Wang H Z. The linkage maps of *Dendrobium* species based on RAPD and SRAP markers [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2010, 37(3): 197-204
- 赵红燕. 石斛分子遗传连锁图谱的构建[D]. 杭州: 杭州师范大学, 2011  
Zhao H Y. Construction of molecular genetic linkage map of *Dendrobium* [D]. Hangzhou: Hangzhou Normal University, 2011 (in Chinese)
- Lu J J, Wang S, Zhao H Y, Liu J J, Wang H Z. Genetic linkage map of EST-SSR and SRAP markers in the endangered Chinese endemic herb *Dendrobium* (Orchidaceae) [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2012, 11(4): 4654-4667
- Feng S G, Zhao H Y, Lu J J, Liu J J, Shen B, Wang H Z. Preliminary



- genetic linkage maps of Chinese herb *Dendrobium nobile* and *D moniliforme*[J]. *Journal of Genetics*, 2013, 92(2): 205-212
- [24] 刘玉洋. 石斛高密度遗传图谱构建及茎总多糖含量 QTL 定位[D]. 杭州: 杭州师范大学, 2018  
Liu Y Y. High-density genetic map construction and STPC related QTL mapping for *Dendrobium*[D]. Hangzhou: Hangzhou Normal University, 2018 (in Chinese)
- [25] Lu J J, Liu Y Y, Xu J, Mei Z W, Shi Y J, Liu P L, He J B, Wang X T, Meng Y J, Feng S G, Shen C J, Wang H Z. High-density genetic map construction and stem total polysaccharide content-related QTL exploration for Chinese endemic *Dendrobium* (Orchidaceae)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 398
- [26] Li J, Xu Y C, Wang Z H. Construction of a high-density genetic map by RNA sequencing and eQTL analysis for stem length and diameter in *Dendrobium* (*Dendrobium nobile* × *Dendrobium wardianum*) [J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 128: 48-54
- [27] 任羽. 石斛兰种质资源评价、创新及遗传图谱构建的研究[D]. 海口: 海南大学, 2013  
Ren Y. Study on evaluation, innovation and genetic linkage map construction of *Dendrobium* germplasm[D]. Haikou: Hainan University, 2013 (in Chinese)
- [28] 潘宏兵. 石斛遗传连锁图谱构建[D]. 海口: 海南大学, 2013  
Pan H B. Construction of genetic linkage map for *Dendrobium* [D]. Haikou: Hainan University, 2013 (in Chinese)
- [29] 陈起馨. 兰花分子图谱的构建[D]. 广州: 华南农业大学, 2016  
Chen Q X. A linkage map construction of *Cymbidium* using SSR marker [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016 (in Chinese)
- [30] Grattapaglia D, Sederoff R. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using a pseudo-testcross: Mapping strategy and RAPD markers[J]. *Genetics*, 1994, 137(4): 1121-1137
- [31] 周建金, 曾瑞珍, 刘芳, 易懋升, 黎扬辉, 张志胜. 不同倍性蝴蝶兰杂交后代的染色体倍性研究[J]. 园艺学报, 2009, 36(10): 1491-1497  
Zhou J J, Zeng R Z, Liu F, Yi M S, Li Y H, Zhang Z S. Investigation on chromosome ploidy of the hybrids of *Phalaenopsis* polyploids[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36(10): 1491-1497 (in Chinese)
- [32] 周丽, 胡春根. 几种兰花远缘杂交育种技术研究[J]. 黔南民族师范学院高等专科学校学报, 2009(1): 113-115, 118  
Zhou L, Hu C G. Study on several distant hybridization breeding techniques of orchids[J]. *Journal of Southwest Guizhou Teachers College for Nationalities*, 2009(1): 113-115, 118 (in Chinese)
- [33] 刘思恩, 陈娟, 郭顺星. 兰科植物种子萌发的研究进展[J]. 种子, 2015, 34(6): 43-50  
Liu S S, Chen J, Guo S X. Review on germination of orchid seeds[J]. *Seed*, 2015, 34(6): 43-50 (in Chinese)
- [34] 周文才, 左继林, 赵松子, 幸伟年, 黄建建, 龚春. 林木遗传图谱的构建策略及存在的问题[J]. 南方林业科学, 2016, 44(2): 62-66  
Zhou W C, Zuo J L, Zhao S Z, Xing W N, Huang J J, Gong C. Construction strategies of genetic linkage map of forest trees and existing problems[J]. *South China Forestry Science*, 2016, 44(2): 62-66 (in Chinese)
- [35] Allard R W. Formulas and tables to facilitate the calculation of recombination values in heredity[J]. *Hilgardia*, 1956, 24(10): 235-278
- [36] 何祚祥, 林国忠, 施季森. 遗传作图软件应用及辅助软件的研制[J]. 南京林业大学学报, 1999, 23(3): 1-5  
He Z X, Lin G Z, Shi J S. The application of MAPMAKER 3.0 (for PC) and the development of a companion program[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 1999, 23(3): 1-5 (in Chinese)
- [37] Lander E S, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly M J, Lincoln S E, Newburg L. MAPMAKER: An interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations[J]. *Genomics*, 1987, 1(2): 174-181
- [38] Stam P. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: JoinMap[J]. *The Plant Journal*, 1993, 3(5): 739-744
- [39] Wei Q Z, Wang Y Z, Qin X D, Zhang Y X, Zhang Z T, Wang J, Li J, Lou Q F, Chen J F. An SNP-based saturated genetic map and QTL analysis of fruit-related traits in cucumber using specific-length amplified fragment (SLAF) sequencing[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 1158
- [40] 陈皓, 何仁锋, 姜梦莹, 孙涛, 应奇才, 冯尚国, 王慧中. 近5年我国药用植物遗传连锁图谱构建的研究进展[J]. 中草药, 2015, 46(3): 435-442  
Chen Z, He R F, Jiang M Y, Sun T, Ying Q C, Feng S G, Wang H Z. Research progress in construction of genetic linkage maps of medicinal plants in recent five years[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2015, 46(3): 435-442 (in Chinese)
- [41] 李奥, 宫子惠, 孙纪霞, 张英杰, 房义福, 朱志奇, 刘学庆. 'V3' 蝴蝶兰叶片性状与开花性状的相关性研究[J]. 中国农学通报, 2018, 34(36): 75-80  
Li A, Gong Z H, Sun J X, Zhang Y J, Fang Y F, Zhu Z Q, Liu X Q. The correlation between leaf and flowering traits of *Phalaenopsis* sogo yukidiana 'V3' [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(36): 75-80 (in Chinese)
- [42] 宫子惠, 李奥, 孙纪霞, 张英杰, 张京伟, 郭文姣, 房义福, 刘学庆. 蝴蝶兰品种大辣椒叶片与花性状相关性研究[J]. 黑龙江农业科学, 2019(4): 76-80  
Gong Z H, Li A, Sun J X, Zhang Y J, Zhang J W, Guo W J, Fang Y F, Liu X Q. Research on the correlation between leaf and the flowering traits of *Phalaenopsis* species big pepper[J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2019(4): 76-80 (in Chinese)
- [43] 许中平, 刘晓荣, 刘金梅, 汪国平, 连芳青, 廖飞雄. 基于 AFLP 分子图谱的蝴蝶兰 3 个叶片性状 QTL 分析[J]. 分子植物育种, 2011, 9(1): 104-112  
Xu S P, Liu X R, Liu J M, Wang G P, Lian F Q, Liao F X. Analysis of QTLs for three leaf traits in *Phalaenopsis* based on AFLP molecular genetic map[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2011, 9(1): 104-112 (in Chinese)
- [44] Xiao J, Li J, Yuan L, Tanksley S D. Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92(2): 230-244
- [45] Li Z F, Wan J, Xia J, Zhai H. Mapping quantitative trait loci underlying appearance quality of rice grains (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30(3): 251-259
- [46] Jiang G H, Xu C G, Li X H, He Y Q. Characterization of the genetic basis for yield and its component traits of rice revealed by doubled haploid population[J]. *YiChuan Xue Bao*, 2004, 31(1): 63-72
- [47] 郑清冬, 王艺, 耿悦, 柯玉洁, 姚亚合, 王梦洁, 陈嘉忆, 艾叶. 兰科植物花色相关基因研究进展[J]. 园艺学报, 2021, 48(10): 2057-2072  
Zheng Q D, Wang Y, Ou Y, Ke Y J, Yao Y H, Wang M J, Chen J Y, Ai Y. Research advances of genes responsible for flower colors in Orchidaceae[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2021, 48(10): 2057-2072 (in Chinese)
- [48] Li L H, Yang G P, Ren M J, Wang Z N, Peng Y S, Xu R H. Co-regulation of auxin and cytokinin in anthocyanin accumulation during natural development of purple wheat grains[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40(5): 1881-1893
- [49] Hara M, Oki K, Hoshino K, Kuboi T. Enhancement of anthocyanin biosynthesis by sugar in radish (*Raphanus sativus*) hypocotyl[J]. *Plant Science*, 2003, 164(2): 259-265
- [50] Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(3): 218-223
- [51] Hsu C C, Su C J, Jeng M F, Chen W H, Chen H H. A HORT1 retrotransposon insertion in the PeMYB11 promoter causes harlequin/black flowers in *Phalaenopsis* orchids[J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(3): 1535-1548
- [52] Ohmiya A. Molecular mechanisms underlying the diverse array of petal colors in chrysanthemum flowers[J]. *Breeding Science*, 2018, 68(1):

- 119-127
- [53] Takahashi R, Yamagishi N, Yoshikawa N. A MYB transcription factor controls flower color in soybean[J]. *Journal of Heredity*, 2013, 104(1): 149-153
- [54] Liu F, Yang Y J, Gao J W, Ma C L, Bi Y P. A comparative transcriptome analysis of a wild purple potato and its red mutant provides insight into the mechanism of anthocyanin transformation[J]. *PLoS One*, 2018, 13(1): e0191406
- [55] Mojica J P, Lee Y W, Willis J H, Kelly J K. Spatially and temporally varying selection on intrapopulation quantitative trait loci for a life history trade-off in *Mimulus guttatus*[J]. *Molecular Ecology*, 2012, 21(15): 3718-3728
- [56] Scoville A G, Lee Y W, Willis J H, Kelly J K. Explaining the heritability of an ecologically significant trait in terms of individual quantitative trait loci[J]. *Biology Letters*, 2011, 7(6): 896-898
- [57] Spigler R B, Lewers K S, Ashman T L. Genetic architecture of sexual dimorphism in a subdioecious plant with a proto-sex chromosome[J]. *Evolution*, 2011, 65(4): 1114-1126
- [58] 任羽, 鹿京华, 黄少华, 张志群, 孔震. 四倍体石斛兰花瓣相关性状的 QTL 定位[J]. *分子植物育种*, 2018, 16(8): 2533-2539  
Ren Y, Lu J H, Huang S H, Zhang Z Q, Kong X. QTLs location of *Calyx*-related traits in tetraploid *Dendrobium* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, 16(8): 2533-2539 (in Chinese)
- [59] Bouck A, Wessler S R, Arnold M L. QTL analysis of floral traits in Louisiana iris hybrids[J]. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2007, 61(10): 2308-2319
- [60] Fishman L, Kelly A J, Willis J H. Minor quantitative trait loci underlie floral traits associated with mating system divergence in *mimulus*[J]. *Evolution*, 2002, 56(11): 2138
- [61] Goodwillie C, Ritland C, Ritland K. The genetic basis of floral traits associated with mating system evolution in *Leptosiphon*(Polemoniaceae): An analysis of quantitative trait loci [J]. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2006, 60(3): 491-504
- [62] 徐云碧, 朱立煌. 分子数量遗传学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994  
Xu B Y, Zhu L H. *Molecular Quantitative Genetics* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1994 (in Chinese)
- [63] Wu J, Li L T, Li M, Khan M A, Li X G, Chen H, Yin H, Zhang S L. High-density genetic linkage map construction and identification of fruit-related QTLs in pear using SNP and SSR markers [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 5771-5781
- [64] 孙文英, 张玉星, 张新忠, 乐文全, 张海娥. 梨分子遗传图谱构建及生长性状的 QTL 分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2009, 10(2): 182-189  
Sun W Y, Zhang Y X, Zhang X Z, Le W Q, Zhang H E. Construction of a genetic linkage map and QTL analysis for some growth traits in pear [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2009, 10(2): 182-189 (in Chinese)
- [65] 马建强. 茶树高密度遗传图谱构建及重要性状 QTL 定位[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013  
Ma J Q. Construction of high-density genetic map and its application for QTL analysis in tea plant[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013 (in Chinese)

责任编辑: 董金波



**第一作者简介:** 陈和明, 硕士, 副研究员, 硕士研究生导师。2005年7月从福建农林大学毕业后进入广东省农业科学院环境园艺研究所工作, 主要从事兰花资源与遗传育种研究。工作以来作为主要完成人获得神农中华农业科技奖优秀创新团队奖1项, 广东省科技进步一等奖1项、二等奖1项、三等奖1项, 福建省科技进步一等奖1项; 作为第一完成人获得广东省农业技术推广奖二等奖1项, 作为主要完成人获得广东省农业技术推广奖二等奖5项、三等奖1项; 作为主要完成人制定中华人民共和国农业行业标准“蝴蝶兰 DUS 测试指南”1个, 获得兰花植物新品种权30个, 审定或评定省级兰花新品种47个, 国际登录109个兰花新杂交种, 获得国家发明专利20件, 并以第一作者发表学术论文48篇。



**通讯作者简介:** 蔡文杰, 台湾成功大学热带植物及微生物科学研究所教授, 多年来利用基因体学、生物信息学、分子生物学以及功能基因体学进行兰花生物学研究; 运用比较基因体学及相关研究工具, 来揭示兰花的起源与演化, 并了解兰花发展适应环境能力的秘密。共发表60余篇SCI文章, 其中包括 *Nature*、*Nature Genetics*、*Nature Plants*、*Nature Communications*、*New Phytologist*、*Plant Physiology*、*Journal of Experimental Botany* 和 *Plant Journal* 等国际顶尖及国际知名期刊。此外, 也获得数个中国、中国台湾及美国有关兰花的发明专利。