

月季花色研究进展

温佳辛¹, 王超林^{2,3}, 冯 慧³, 李珊珊^{4,5}, 王亮生^{4,5}, 武荣花^{1,*}, 赵世伟^{3,*}

(¹河南农业大学林学院, 郑州 450002; ²北京农学院园林学院, 北京 102206; ³北京市园林科学研究院, 北京 100102; ⁴中国科学院植物研究所, 北京植物园, 北方资源植物重点实验室, 北京 100093; ⁵中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 对月季花色成分、花色形成分子机制和花色遗传育种的研究进展进行了综述, 并讨论了月季花色研究中存在的问题和发展前景, 以期为月季花色分子育种提供参考。

关键词: 月季; 花色; 类黄酮; 类胡萝卜素; 育种

中图分类号: S 685.12

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2021) 10-2044-13

Research Progress on Flower Color of Rose

WEN Jiaxin¹, WANG Chaolin^{2,3}, FENG Hui³, LI Shanshan^{4,5}, WANG Liangsheng^{4,5}, WU Ronghua^{1,*}, and ZHAO Shiwei^{3,*}

(¹College of Forestry, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China; ²School of Landscape Architecture, Beijing Agricultural University, Beijing 102206, China; ³Beijing Institute of Landscape Architecture, Beijing 100102, China; ⁴Beijing Botanical Garden, Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ⁵University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: This paper reviewed the pigment composition, key enzymes and transcription factors involved in flavonoid biosynthesis, flower color genetic characteristics, as well as flower color breeding, and discussed the existing problems and development prospects in the research of flower color of rose. The objective of this work was to provide a reference for flower color breeding of rose.

Keywords: *Rosa hybrida*; flower color; flavonoids; carotenoids; breeding

月季 (*Rosa hybrida*) 花期长, 花色艳丽, 香气浓郁, 适应性强, 地栽、盆栽均可。月季不仅具有重要的观赏价值, 还有食用价值和药用价值, 不仅可以赏色闻香, 还可以用来提取香精。近年来, 月季在中国得到越来越多的关注, 并广泛应用于园艺、食品和化妆品等行业。目前, 国内外有关月季的研究主要集中于四季开花、花香、株高、花瓣数量、抗病以及抗寒等性状 (万会花, 2018; 李淑斌 等, 2019), 缺乏对月季花色的整体认知。本文综述了近年来月季花色素组成和遗传育种方面的研究进展, 以期能为培育月季新花色品种和资源综合利用提供参考。

1 月季花色

月季可分为古老月季和现代月季。1966 年, 美国月季协会提出以 1867 年为界, 之前的品种定

收稿日期: 2021-09-10; 修回日期: 2021-10-12

基金项目: 北京市园林科学研究院绿化植物育种北京市重点实验室研发项目 (YZZD202103)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wuronghua06@126.com; 2668587780@qq.com)

义为古老月季, 之后培育的品种定义为现代月季 (赵世伟 等, 2008; 王国良, 2018)。初期的古老月季多蔓生、单瓣, 并且花色以红色居多。之后出现直立株形, 花瓣数也出现了多瓣, 花色变为红色、白色等 (张景普, 2019)。现代月季花大色艳, 有了丰富的花形及花色。现代月季目前已成为世界上品种数最多的花卉种类, 品种数已达 35 000 多个 (尹世华 等, 2021)。

月季花色极其丰富, 可以分为红色系、粉色系、黄色系、白色系、橙色系、黑色系、紫蓝色系、绿色系、复色系和表里双色系 (杜晓华 等, 2011; 张杰, 2012)。月季典型花色见图 1。目前, 月季品种以红色系、粉色系、黄色系和白色系居多, 仍缺少绿色、蓝色以及更新颖奇特的复色品种。值得一提的是, 近年来欧美国家以单叶蔷薇亚属中的波斯蔷薇为材料, 培育出多个花瓣基部具色斑, 俗称“花眼”的月季品种。特殊的花形和中心略深的花色, 如同眼睛一样, 让人印象深刻。

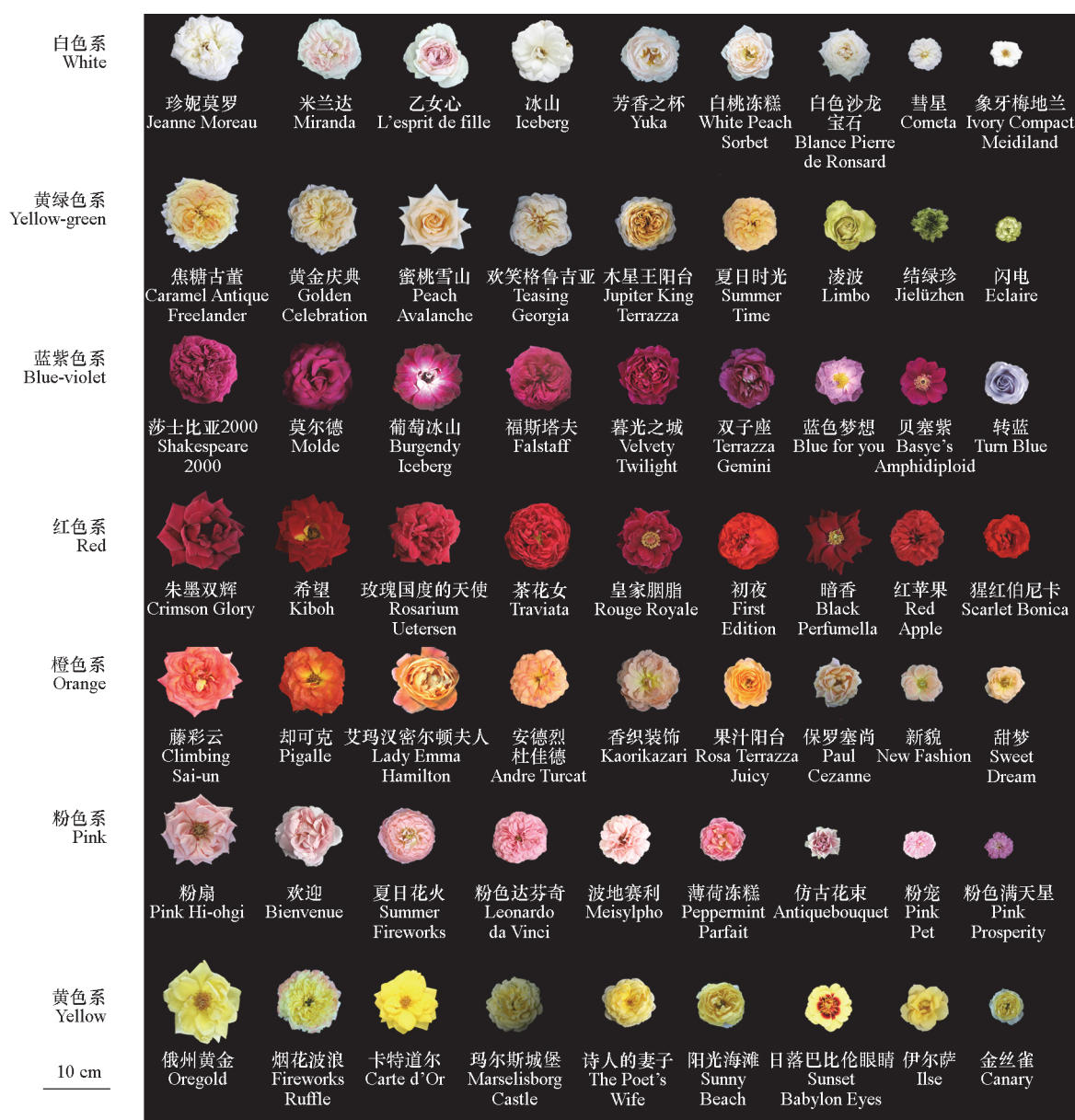


图 1 月季典型花色

Fig. 1 Typical flower colors in *Rosa chinensis*

2 月季的花色素组成

2.1 花色素种类

月季花瓣中主要含有类黄酮和类胡萝卜素, 叶绿素含量很低。月季花瓣中的类黄酮主要包括花青素苷和黄酮醇苷, 由于色素种类及含量不同, 赋予月季除蓝色系外的其余全部色系 (Eugster & Märki-Fischer, 1991)。其中花瓣颜色呈黄色主要是类胡萝卜素, 粉红色和红色花瓣主要含有花青素苷, 橙色通常同时含有以上两类色素 (万会花, 2018)。目前从月季花瓣中共检出 34 种类黄酮和 17 种类胡萝卜素 (表 1)。

表 1 月季花瓣中检出的花青素苷、黄酮醇苷和类胡萝卜素
Table 1 Anthocyanins, flavonol glycosides and carotenoids detected in rose petals

类型 Type	序号 No.	化合物 Compound	参考文献 Reference
花青素苷 Anthocyanin	1	天竺葵素 3,5-di- <i>O</i> -葡萄糖苷 Pelargonidin 3,5-di- <i>O</i> -glucoside	Biolley & Jay, 1993; Schmitzer et al., 2009; Lee et al., 2011; 王峰, 2017; 万会花, 2018
	2	矢车菊素 3,5-di- <i>O</i> -葡萄糖苷 Cyanidin 3,5-di- <i>O</i> -glucoside	Biolley & Jay, 1993; Schmitzer et al., 2009; Lee et al., 2011; 王峰, 2017; 万会花, 2018
	3	矢车菊素 3- <i>O</i> -葡萄糖苷 Cyanidin 3- <i>O</i> -glucoside	Biolley & Jay, 1993; Schmitzer et al., 2009; Lee et al., 2011; 王峰, 2017; 万会花, 2018
	4	天竺葵素 3- <i>O</i> -葡萄糖苷 Pelargonidin 3- <i>O</i> -glucoside	Biolley & Jay, 1993; Schmitzer et al., 2009; 王峰, 2017; 万会花, 2018
	5	芍药素 3- <i>O</i> -葡萄糖苷 Peonidin 3- <i>O</i> -glucoside	Yuki et al., 2000; 王峰, 2017
	6	矢车菊素 3- <i>O</i> -芸香糖苷 Cyanidin 3- <i>O</i> -rutinoside	Yuki et al., 2000; 王峰, 2017
	7	芍药素 3- <i>O</i> -芸香糖苷 Peonidin 3- <i>O</i> -rutinoside	Yuki et al., 2000
	8	矢车菊素 3- <i>p</i> -香豆酰基葡萄糖苷-5-葡萄糖苷 Cyanidin 3- <i>p</i> -coumaroylglucoside-5-glucoside	Yuki et al., 2000; 王峰, 2017
	9	芍药素 3- <i>p</i> -香豆酰基葡萄糖苷-5-葡萄糖苷 Peonidin 3- <i>p</i> -coumaroylglucoside-5-glucoside	Yuki et al., 2000; 王峰, 2017
	10	芍药素 3- <i>O</i> -槐糖苷 Peonidin 3- <i>O</i> -sophoroside	Yuki et al., 2000
	11	矢车菊素 3-桑布双糖苷 Cyanidin 3-sambubioside	王峰, 2017
	12	天竺葵素 3- <i>O</i> -芸香糖苷 Pelargonidin 3- <i>O</i> -rutinoside	王峰, 2017
	13	芍药素 3-(6''- <i>p</i> -香豆酰基葡萄糖苷) Peonidin 3-(6''- <i>p</i> -coumaroylglucoside)	王峰, 2017
黄酮醇苷 Flavonol glycoside	14	槲皮素 3- <i>O</i> -葡萄糖苷-半乳糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -glucoside-galactoside	Sarangowa et al., 2014
	15	槲皮素 3- <i>O</i> -槐糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -sophoroside	Sarangowa et al., 2014
	16	山奈酚 3- <i>O</i> -槐糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -sophoroside	Sarangowa et al., 2014
	17	槲皮素 3- <i>O</i> -半乳糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -galactoside	Sarangowa et al., 2014
	18	槲皮素 3- <i>O</i> -葡萄糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -glucoside	Cai et al., 2005; Sarangowa et al., 2014
	19	山奈酚 3- <i>O</i> -葡萄糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -glucoside	Sarangowa et al., 2014; 万会花, 2018
	20	槲皮素 3- <i>O</i> -鼠李糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -rhamnoside	Cai et al., 2005
	21	槲皮素 3- <i>O</i> -芸香糖苷 Quercetin 3- <i>O</i> -rutinoside	Cai et al., 2005
	22	山奈酚 3- <i>O</i> -阿拉伯糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -arabinoside	Cai et al., 2005; 万会花, 2018
	23	山奈酚 3- <i>O</i> -鼠李糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -rhamnoside	Cai et al., 2005; Sarangowa et al., 2014; 万会花, 2018
	24	山奈酚 3- <i>O</i> -鼠李糖苷-7- <i>O</i> -葡萄糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -rhamnoside-7- <i>O</i> -glucoside	万会花, 2018
	25	槲皮素 7- <i>O</i> -葡萄糖苷 Quercetin 7- <i>O</i> -glucoside	Yuki et al., 1995; 万会花, 2018
	26	山奈酚 3- <i>O</i> -芸香糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -rutinoside	万会花, 2018
	27	山奈酚 3- <i>O</i> -葡萄糖酸苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -glucuronide	万会花, 2018

续表 1

类型 Type	序号 No.	化合物 Compound	参考文献 Reference
黄酮醇 Flavonol 类胡萝卜素 Carotenoid	28	山奈酚 3- <i>O</i> - (没食子酰) - 葡萄糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -(galloyl)-glucuronide	万会花, 2018
	29	槲皮素 7- <i>O</i> - 鼠李糖苷 Quercetin 7- <i>O</i> -rhamnoside	万会花, 2018
	30	山奈酚 3- <i>O</i> - 木糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -xyloside	Raymond et al., 1995; 万会花, 2018
	31	山奈酚 7- <i>O</i> - 葡萄糖苷 Kaempferol 7- <i>O</i> -glucoside	Yuki et al., 1995; 万会花, 2018
	32	山奈酚 7- <i>O</i> - (没食子酰) - 葡萄糖苷 Kaempferol 7- <i>O</i> -(galloyl)-glucuronide	万会花, 2018
	33	山奈酚 3- <i>O</i> - (香豆酰) - 葡萄糖苷 Kaempferol 3- <i>O</i> -(<i>p</i> -coumaroyl)-glucuronide	万会花, 2018
	34	山奈酚 Kaempferol	万会花, 2018
	35	(13 <i>Z</i>) - 紫黄质 (13 <i>Z</i>)-Violaxanthin	Molnár et al., 1985; Eugster & Märki-Fischer, 1991; Menéndez-Martínez et al., 2013; 万会花, 2018
	36	(all- <i>E</i>) - 紫黄质 (all- <i>E</i>)-Violaxanthin	万会花, 2018
	37	(13/13' <i>Z</i>) - 花药黄质 (13/13' <i>Z</i>)-Antheraxanthin	Bonaccordsi et al., 2016; 万会花, 2018
	38	(13/13' <i>Z</i>) - 新黄质 (13/13' <i>Z</i>)-Neoxanthin	Strand et al., 2000; 万会花, 2018
	39	(9 <i>Z</i>) - 紫黄质 (9 <i>Z</i>)-Violaxanthin	Molnár et al., 1985; Eugster & Märki-Fischer, 1991; Menéndez-Martínez et al., 2013; 万会花, 2018
	40	(all- <i>E</i>) - 花药黄质 (all- <i>E</i>)-Antheraxanthin	万会花, 2018
	41	(all- <i>E</i>) - 叶黄素 (all- <i>E</i>)-Lutein	万会花, 2018
	42	(all- <i>E</i>) - 玉米黄素 (all- <i>E</i>)-Zeaxanthin	万会花, 2018
	43	(9/9' <i>Z</i>) - 环氧叶黄素 (9/9' <i>Z</i>)-Lutein epoxide	Buchecker et al., 1976; Antonio et al., 2006; 万会花, 2018
	44	(all- <i>E</i>)-5,6 - 环氧隐黄质 (all- <i>E</i>)-Cryptoxanthin 5,6-epoxide	Farin et al., 1983; 万会花, 2018
	45	(all- <i>E</i>) - 异黄素 (all- <i>E</i>)-Alloxanthin	Britton, 1995; 万会花, 2018
	46	(13 <i>Z</i>)- β - 胡萝卜素 (13 <i>Z</i>)- β -Carotene	Menéndez-Martínez et al., 2013; 万会花, 2018
	47	(all- <i>E</i>)- β - 胡萝卜素 (all- <i>E</i>)- β -Carotene	万会花, 2018
	48	(9 <i>Z</i>)- β - 胡萝卜素 (9 <i>Z</i>)- β -Carotene	Menéndez-Martínez et al., 2013; 万会花, 2018
	49	(all- <i>E</i>) - 黄体黄质 (all- <i>E</i>)-Luteoxanthin	万会花, 2018
	50	叶黄素 1 Xanthophyll 1	Cheng et al., 2021
	51	(13 <i>Z</i>)+(di- <i>Z</i>) - 紫黄质 (13 <i>Z</i>)+(di- <i>Z</i>)-Violaxanthin	Cheng et al., 2021

影响月季花色的花青素苷不仅与液泡 pH、辅助色素有关, 还与类黄酮 B 环上的羟基数量有关, 羟基数量增加, 花瓣颜色会更蓝, 而甲基化则可以轻微增加其红色效应。研究表明, 黄色月季花瓣不含或含极少量的花青素苷, 粉色或橙色月季花瓣中均含有花青素苷 (万会花, 2018)。Biolley 和 Jay (1993) 发现现代月季的花色变化与矢车菊素 3,5-di-*O* - 葡萄糖苷 (Cy3G5G) 和天竺葵素 3,5-di-*O* - 葡萄糖苷 (Pg3G5G) 的含量密切相关。通过液质联用技术 (HPLC - MS/MS) 检测发现, 月季品种中以天竺葵素和矢车菊素的 3,5 - 双葡萄糖苷为主外, 还与两者的 3-*O* - 葡萄糖苷密切相关, 甚至有些品种含有芍药素 3-*O* - 葡萄糖苷 (Pn3G) (Schmitzer et al., 2009)。在月季野生种或某些品种中还发现了包括矢车菊素和芍药素的 3-*O* - 芸香糖苷和 3-*p* - 香豆酰基葡萄糖苷-5-*O* - 葡萄糖苷, 以及矢车菊素 3-*O* - 槐糖苷等新的花青素苷类型 (Yuki et al., 2000; Cunja et al., 2014)。综上所述, 月季花瓣中的花青素 (又叫花青素苷元) 主要有 3 种, 分别是天竺葵素、矢车菊素和芍药素, 主要在 3,5 位或 3 位发生葡萄糖基化为稳定的花青素苷。通过在种质资源水平上的花青素苷测定分析发现, Pg3G5G 和 Cy3G5G 是月季花瓣呈色的主要色素物质, 各色系中总花青素苷含量的高低主要由 Pg3G5G 和 Cy3G5G 决定 (王峰 等, 2017a)。

黄酮醇苷是一类重要的辅助色素, 使花色表型更加稳定 (Shiono et al., 2005), 同时具有抗氧化、抗炎、抗菌等生物活性。Cai 等 (2005) 研究发现月季 ‘月月粉’ 花瓣中主要含有槲皮素 3-*O* -

鼠李糖苷、槲皮素 3-*O*-芸香糖苷、山奈酚 3-*O*-阿拉伯糖苷和山奈酚 3-*O*-鼠李糖苷等黄酮醇苷。Sarangowa 等 (2014) 在 31 个月季野生种花瓣中共发现了 15 种黄酮醇苷, 主要组分是槲皮素 3-*O*-葡萄糖-半乳糖苷、槲皮素 3-*O*-槐糖苷、山奈酚 3-*O*-槐糖苷、槲皮素 3-*O*-半乳糖苷、槲皮素 3-*O*-葡萄糖苷和山奈酚 3-*O*-葡萄糖苷。万会花 (2018) 在‘太阳城’月季花瓣中鉴定出 19 种黄酮醇苷, 包括 13 种山奈酚苷、3 种槲皮素苷和 3 种山奈酚酰基化苷, 其中山奈酚 3-*O*-香豆酰葡萄糖苷、山奈酚 7-*O*-没食子酰基葡萄糖苷以及槲皮素 7-*O*-鼠李糖苷在蔷薇属植物中为首次发现。总结以上研究结果, 月季花瓣中的黄酮醇主要有两种, 即山奈酚和槲皮素, 主要在 3 位和 7 位发生糖基化, 参与糖基化的糖基供体主要包括葡萄糖、半乳糖、鼠李糖、木糖和阿拉伯糖等 (Yuki et al., 1995; Sarangowa et al., 2014)。

类胡萝卜素是一类脂溶性色素。天然类胡萝卜素约有 750 种 (Turcsi et al., 2016; Hermanns et al., 2020)。月季花瓣的黄色或橙色通常是由类胡萝卜素决定的 (Grotewold, 2006)。此外, 类胡萝卜素还可以与红色或紫色的花青素形成复合物, 使花瓣呈现棕色或青铜色 (Forkmann, 1991)。月季花瓣中的类胡萝卜素主要包括不含氧原子的胡萝卜素、含氧的环氧类胡萝卜素和羟基胡萝卜素等 (Eugster & Märki-Fischer, 1991)。与影响花色形成的类黄酮相比, 有关月季花瓣中的类胡萝卜素组成的研究相对较少 (万会花, 2018)。Eugster 和 Märki-Fischer (1991) 研究了不同月季种和品种中的类胡萝卜素组成。月季花瓣中主要的类胡萝卜素种类是 β -胡萝卜素、紫黄质、隐黄质以及玉米黄质等。万会花 (2018) 在‘太阳城’月季花瓣中共鉴定出 16 种类胡萝卜素, 其中 (13/13'-Z)-花药黄质、(9/9'-Z)-环氧叶黄素、(all-*E*)-5,6-环氧隐黄质以及 (all-*E*)-异黄素为首次在月季花瓣中发现。

2.2 花色与类黄酮及类胡萝卜素的关系

月季花瓣中的类黄酮组分与花色关系密切。王峰等 (2017b) 在现代月季品种中发现, 明度 L^* 与总花青素苷含量呈显著负相关, 当彩度 C^* 值大于 70 时, 花瓣中含有大量的天竺葵素、少量的矢车菊素, 色相角 h 在 $332^\circ \sim 344^\circ$ 时, 偏蓝紫色的月季品种中含有大量的黄酮醇。总花青素苷含量与花瓣色相 a^* 值、色相 b^* 值、色相角 h 极显著正相关, 与明度 L^* 值极显著负相关。王峰等 (2017b) 还发现总花青素苷含量越高, 色相 a^* 值越大, 明度越暗, 花色越红; 总黄酮醇含量越高, 花色越艳丽。同时说明了类黄酮含量的高低影响着花色的呈现, 并且花青素苷含量的高低是影响花色深浅的主要因素。

研究发现, 与彩色月季相比, 白色月季花瓣中不含有花青素苷, 仅含有较少的类胡萝卜素和黄酮醇苷 (Vries et al., 1974)。黄酮醇苷和类胡萝卜素不仅在白色、象牙色、奶油色和黄色中有助于这些花色的形成, 而且还影响红色、粉色等其他色系的正常着色 (Vries et al., 1974; Forkmann, 1991; Roberts et al., 2003)。早期有的学者认为叶黄素是月季亮黄色花瓣的主要呈色色素 (Forkmann, 1991; Roberts et al., 2003), 但后来发现, 明黄色形成可能是因为含有大量的玉米黄质、花药黄质和紫黄质, 而不是叶黄素 (Galpaz et al., 2006; Zhu et al., 2010)。迄今为止, 对月季花瓣中类胡萝卜素组成的研究还不够全面和深入。为探寻月季黄色、橙色等花色的呈色机理, 阐明类胡萝卜素组成与花色形成的相关性, 还需要深入展开月季花瓣中类胡萝卜素种类和含量的细致研究。

3 月季类黄酮合成与调控

3.1 月季类黄酮生物合成的关键酶基因

到目前为止, 人们对月季花瓣次生代谢物质合成途径及花色形成机制已有一定程度的认识。月季类黄酮代谢途径中的关键酶基因包括: 查耳酮合酶基因 (*CHS*)、查耳酮异构酶基因 (*CHI*)、二氢黄酮醇还原酶基因 (*DFR*)、黄烷酮 3 - 羟化酶基因 (*F3H*)、花青素合酶基因 (*ANS*)、黄酮醇合酶基因 (*FLS*) 和类黄酮糖基转移酶基因 (*UFGT*) 等。

查耳酮合酶 (*CHS*) 是催化类黄酮生物合成途径第一步的关键酶。骆菁菁等 (2013) 从代谢及分子水平上研究了变色月季 ‘光谱’ 的变色机理, 通过测定月季 ‘光谱’ 在正常光照和遮光处理下的花青素苷含量, 比较其花瓣中 *CHS* 和 *DFR* 在两种光照条件下的差异表达, 结果表明遮光处理抑制了 *CHS* 和 *DFR* 的表达, 导致 ‘光谱’ 花瓣中花青素苷元不能正常合成, 使花冠不着色。这些结果表明 *CHS* 和 *DFR* 在花青素合成过程中具有重要的作用。二氢黄酮醇还原酶 (*DFR*) 是位于类黄酮合成通路分支点处的关键酶, 能催化二氢山奈酚、二氢槲皮素和二氢杨梅素还原生成相对应的无色花青素苷元。因此, *DFR* 对催化底物的选择性可以影响花色形成。黄烷酮 3 - 羟化酶 (*F3H*) 和类黄酮 3',5' - 羟基化酶 (*F3'5'H*) 属于 P450 酶系, 是生成矢车菊素和飞燕草素的关键酶。Tanaka 等 (1995) 从月季 ‘红衣主教’ 的 cDNA 文库中克隆出与矮牵牛同源的全长 *DFR* 基因。Katsumoto 等 (2007) 通过将内源 *DFR* 下调, 同时表达外源 *DFR* 和 *F3'5'H*, 使花瓣中合成了飞燕草素, 最终培育出蓝色月季。黄酮醇合酶 (*FLS*) 催化二氢黄酮醇形成黄酮醇。贾檬 (2016) 利用农杆菌遗传转化技术把从玫瑰中克隆到的 *RrFLS* 基因转入月季 ‘萨曼莎’ 体细胞胚中, 获得了白色切花月季新品种。此外, 类黄酮糖基转移酶 (*UFGT*) 可以把不稳定的花青素苷元转变为稳定的花青素苷。Jun 等 (2005) 从月季花瓣中分离出有活性的花青素葡萄糖基转移酶, 发现它可以在花青素苷元分子上的两个不同位置催化糖基化反应, 首先发生在 5-OH, 然后发生在 3-OH 上, 这个过程发生在月季花青素苷合成的最后一步。Jun 等 (2005) 将这种月季独有的新糖基转移酶命名为 UDP 葡萄糖: 花青素 5,3-O - 糖基转移酶。

3.2 月季类黄酮生物合成的关键转录因子

大部分植物调控花青素苷合成的转录因子主要有 3 类, 分别是 MYB、bHLH 和 WD40。这 3 类转录因子组成蛋白复合体 MBW 与相应结构基因的启动子相互作用, 调控关键酶基因的表达 (Ramsay & Glover, 2005; Fu et al., 2020; Meng et al., 2020)。MYB 转录因子是研究最为深入的一类转录因子家族, 大量研究表明, 月季花青素苷和黄酮醇苷类生物合成均受到 MYB 转录因子的调控。谢吉容等 (2008) 通过半定量 PCR 分析发现在红花芽变月季品种 ‘往日情怀’ 中 *RhMYB1* 基因与 *CHS* 基因表达量比在黄花月季 ‘金银岛’ 亲本中高。赵佳等 (2015) 克隆了月季 ‘红胜利’ 两个 R2R3-MYB 基因 (*RhMYBs4-1* 和 *RhMYBs6-1*), 比较 7 种不同颜色月季花瓣中花青素苷和这两个基因的表达水平, 结果发现在红色月季花瓣中高水平表达。Omid 等 (2020) 采用 qPCR 技术研究了 4 个来自不同地方的大马士革月季花发育 3 个阶段中, 基因 *RhPAR*、*RhMYB1* 和 *RhANS* 的相对表达量和花青素苷的含量, 发现 *RhMYB1* 的表达量变化和花青素苷含量变化一致, 花青素苷含量均以完全开放时最高。以上表明, MYB 基因是花青素苷合成和花色表型的重要调控基因, 在月季花青素苷研究中较为广泛。

4 月季花色遗传和育种

4.1 花色遗传

月季花色受多基因控制,遗传较为复杂。Debener 和 Mattiesch (1999) 首次在月季遗传连锁图谱第二条连锁群上定位出 1 个控制粉色花色的基因 *Blfa*; Zhang (2003) 在构建的四倍体月季图谱上将花色相关的 QTL 定位在第 4 连锁群。Yu 等 (2015) 在第 2 和第 6 连锁群定位了 2 个控制粉色花的 QTL, 在第 4、6、7 连锁群定位了 4 个控制黄色花的 QTL。后来, Henz 等 (2015) 分析不同环境下二倍体月季子代的总花青苷含量, 将月季花色主效 QTL 定位在 LG2、LG3、LG4 和 LG6 上, 且定位了两个主要的 QTL, 分别在 LG2 上定位了 *F3H* 基因, 在 LG6 上标记了 *bHLH* 基因。还有几个在 LG3 和 LG4 上定位的次要 QTL。Spiller 等 (2011) 基于 4 个二倍体群体和 1 000 多个初始标记的信息, 构建了第 1 个月季整合共识图谱 (ICM)。Virginia 等 (2016) 分析了四倍体月季群体花青素苷成分的数量变异, 并把该群体花色性状 QTL 的染色体位置定位在 ICM 1、ICM 2、ICM 6 和 ICM 7 上。根据已报道的这些基因的标记位置, ICM 1 上的 QTL 位于 *GT-5* 基因区域内, ICM 6 上的 QTL 位于 *bHLH* 基因区域内, ICM 7 上的 QTL 位于 *DFR* 基因区域内。以‘云蒸霞蔚’为母本, 以‘太阳城’为父本, 获得的花色分离的四倍体月季 F₁ 代群体为材料, 分析其花瓣中类黄酮和类胡萝卜素组成, 又构建了高密度遗传连锁图谱, 对花色相关性状进行了 QTL 定位, 筛选出 41 个类黄酮代谢的候选基因、20 个类胡萝卜素代谢的候选基因 (万会花, 2018)。Yu 等 (2021) 通过特定位点扩增片段测序 (SLAF-seq) 构建遗传图谱, 并在图谱中定位与类胡萝卜素含量相关的 QTL, 发现 LG4 和 LG7 上都存在 QTL 簇。Cheng 等 (2021) 利用全基因组重测序技术检测全基因组 SNP, 共有 9 259 个标记被定位到 7 个连锁群上, 同时测定了群体中花青素苷、黄酮醇和类胡萝卜素的含量, 进行了 QTL 分析。在 33 个组分中, 通过物理聚类检测到 46 个 QTL, 主要分布在 LG2、LG4、LG6 和 LG7 连锁群上。在 LG6 上检测的 QTL 数量最多, 均与类黄酮含量的变化有关, LG4 和 LG7 上的大部分 QTL 与类胡萝卜素含量的变化有关。并且发现不同类胡萝卜素的 QTL 位于 LG4 和 LG7 大致相同的区域。Santos 和 Simon (2002) 还发现, 控制 β -胡萝卜素和 ζ -胡萝卜素含量的多个 QTL 聚集在一起, 这可能是因为相关表型性状受 1 个或几个多效性基因调控。以上这些结果为月季的分子标记辅助花色育种奠定了基础。

自然界中, 月季花色除蓝色外其他颜色都有。由于月季等花卉自身缺乏 *F3'5'H* 基因或其功能弱化, 导致缺乏蓝色系 (Holton & Tanaka, 1994)。*F3'5'H* 是合成蓝色飞燕草素的关键基因, 将其导入马鞭草、矮牵牛等植物基因组中, 可获得蓝色系的转基因植株。Katsumoto 等 (2007) 在月季体内通过下调内源 *DFR* 基因, 并同时过表达荷兰鸢尾 *DFR* 和堇菜属 *F3'5'H* 基因, 使花瓣中出现飞燕草素积累, 进而首次培育出了可稳定遗传的蓝色月季。Nanjara 等 (2019) 构建了链霉菌的次级代谢产物谷氨酰胺蓝靛素合成酶基因 *idgS* 和该蛋白翻译后活化基因 *sfp* 的表达载体, 然后在白色月季花瓣上注射农杆菌进行瞬时转化, 在培育 12 h 后花瓣颜色由白色变成天蓝色, 这是月季蓝色花育种史上又一次突破。此外, 黄色系月季育种研究相对缓慢, 花色形成和遗传机理仍不明确。现代月季中黄色系和橙色系可追溯到同一个黄色品种的种质资源: ‘Soleild’Or’, 其黄色来自 ‘波斯黄’ [*R. foetida* var. *persian* (Lem.) Rehder] (王丽娜和刘青林, 2008)。近年来, 以单叶蔷薇为亲本, 经过长期培育, 已形成 *Hulthemia* 品种群。这类月季花瓣的基部的色斑增加了观赏价值, 但色斑的形成机制尚未见报道。

4.2 花色育种

月季育种最早始于中国, 中国的月季可追溯到公元 960 年以 *R. chinensis* 为亲本的杂交选育。但中国近代月季育种起步较晚, 始于 20 世纪 50—70 年代。从世界月季育种数量来看, 中国培育的月季新品种数量较少。现阶段不断有新的育种者加入月季育种行业, 每年月季新品种数也在不断增加。

杂交育种创造了庞大的现代月季杂交品种群。如马燕和陈俊愉 (1990) 利用中国古老月季和野生蔷薇种与现代月季进行远缘杂交得到了表现优良的品种‘雪山娇霞’‘一片冰心’‘春芙蓉’等。杨树华等 (2016a) 利用弯刺蔷薇 (*R. beggeriana*) 与现代月季进行远缘杂交, 培育出了 5 个优良灌丛月季品种‘天香’‘天山白雪’‘天山桃园’‘天山之光’与‘天山之星’。通过品种间杂交育种, 高述民等 (2020) 年选育出微型月季新品种‘桔月’; 吴洪娥等 (2020) 培育出了新品种‘花好月圆’。

诱变育种也是培育月季植物新品种重要途径之一。中国从 1981 年开展月季辐射育种研究工作以来, 相继培育出多个月季新品种, 如许肇梅等 (1986) 用这一方法育成了‘彩叶明星’‘和平之光’‘郑州大奖章’‘白玉牡丹’; 王增贵 (1987) 育成了‘霞光万道’‘南海浪花’等新品种; 李树发等 (2011) 利用 $^{60}\text{Co}\gamma$ 辐射 10 个切花月季品种的芽, 选育出 1 个新品种; 杨树华等 (2016b) 利用 γ 射线诱变育种得到月季新品种‘哈雷彗星’。

芽变育种是通过体细胞突变培育成新品种。如 1945 年由法国 F. Meilland 通过‘和平’的芽变育成‘藤和平’‘火红的和平’‘芝加哥和平’; 通过花瓣粉红色的‘伊丽莎白’芽变育出花白色的‘东方欲晓’, 又通过‘东方欲晓’的芽变育出花粉红色串白色条纹的‘断桥残雪’ (冯浩 等, 2013); 又如通海锦海农业科技发展有限公司由切花月季品种‘橙色芭比’的芽变培育出了‘梦幻芭比’ (杨世先 等, 2019)、‘妩媚芭比’ (杨世先 等, 2020a)、‘甜心芭比’ (杨世先 等, 2020b), 由切花月季品种‘金香槟’的芽变选育出的‘温馨’ (张军云 等, 2017)。

月季花色基因工程育种也在快速发展。Gutterson (1995) 通过抑制查耳酮合酶基因 (*CHS*) 表达的方法, 将深红色的月季转变为淡红或洋红色。

5 讨论与展望

目前国内外关于月季的研究多集中在四季开花、瓣形、株形等问题, 对花色形成机理的研究还不够系统和深入。花色形成主要受花色素种类和含量的影响, 但目前的研究结果大多基于某些特定类群, 受样本数量少的限制, 还没有形成对月季花色形成的整体认知。今后还应在种质资源水平上开展花色分布再调查, 深入探索花色和色素组成之间的内在关系, 尤其应以类胡萝卜素种类和含量对月季花色包括复色花花色形成的贡献为重点。月季不仅花色丰富, 具有连续开花等优良性状, 其基因组相对小 (约 560 Mb) 且已经被测序 (Raymond et al., 2018), 正成为研究木本植物花色分子调控的模式物种。国内外对月季丰富花色形成原因的分子机理研究还处于初级阶段, 仅有月季类黄酮代谢相关基因 *CHS*、*DFR*、*F3'H*、*FLS* 和 *UFGT* 等克隆与功能研究的报道, 完整的分子调控机制至今仍不清楚 (Kumar et al., 2009; Sarangowa et al., 2014; 万会花, 2018)。

综上所述, 目前月季虽然有 3 万多个品种, 月季产业已经形成了较大规模, 但还缺乏色泽纯正品种、大花绿色品种、纹理更美观的复色品种、色香俱佳品种、观赏食用兼用型品种、满足康养产业迫切需求的功能性品种。其中月季花瓣的类黄酮代谢途径已经被初步阐明, 国外育种家已经培育出了稳定遗传的蓝色月季, 但在国内外花卉市场上还没有大量推广应用。其次, 对色斑形成分子机

制的研究仅局限于郁金香、矮牵牛、牡丹等少数植物。在国内外均未见针对蔷薇属植物花瓣色斑形成机制的研究报道，月季色斑形成机制的研究还远不够深入。

因此，需要通过杂交育种、分子标记辅助育种、基因组编辑育种等多种育种手段相结合，推动月季育种技术的进步。基因工程技术在改良花色性状上具有巨大优势，从分子生物学角度揭示月季花色的调控网络，加深对植物花瓣呈色模式的理解和应用，可为培育更加新颖奇特的月季品种提供理论基础和技术指导，同时还可以为其他观赏植物的花色育种和种质创新提供研究思路。通过基因工程育种技术有望培育出更多花色新特、适应性强、生长健壮的新优月季品种。这些新优品种的深度开发和应用，将成为月季品种换代和推动产业发展的强大动力。

References

- Antonio J, Menéndez-Martínez, George B, Isabel M Vicario, Francisco J H. 2006. HPLC analysis of geometrical isomers of lutein epoxide isolated from dandelion (*Taraxacum officinale* F. Weber ex Wiggers) . *Phytochemistry*, 67 (8): 771 – 777.
- Biolley J P, Jay M. 1993. Anthocyanins in modern roses: chemical and colorimetric features in relation to the colour range. *Journal of Experimental Botany*, 44 (268): 1725 – 1734.
- Bonaccorsi I, Cacciola F, Utczas M, Inferrera V, Giuffrida D, Donato P, Dugo P, Mondello L. 2016. Characterization of the pigment fraction in sweet bell peppers (*Capsicum annuum* L.) harvested at green and overripe yellow and red stages by offline multidimensional convergence chromatography/liquid chromatography–mass spectrometry. *Journal of Separation Science*, 39 (17): 3281 – 3291.
- Britton G. 1995. *UV/Visible Spectroscopy*. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag: 13 – 63.
- Buchecker R, Liaaen-Jensen S, Eugster C H. 1976. Reinvestigation of original taraxanthin samples. *Helvetica Chimica Acta*, 9 (4): 1360 – 1364.
- Cai Y Z, Xing J, Sun M, Corke H. 2005. Phenolic antioxidants (hydrolyzable tannins, flavonols, and anthocyanins) identified by LC-ESI-MS and MALDI-QIT-TOF MS from *Rosa chinensis* flowers. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53 (26): 9940 – 9948.
- Cheng B X, Wan H H, Han Y, Yu C, Luo L, Pan H T, Zhang Q X. 2021. Identification and QTL analysis of flavonoids and carotenoids in tetraploid roses based on an Ultra-High-Density genetic map. *Frontiers in Plant Science*, 12: 682305.
- Cunja V, Mikulic-Petkovsek M, Stampar F, Schmitzer V. 2014. Compound identification of selected rose species and cultivars: an insight to petal and leaf phenolic profiles. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 139 (2): 157 – 166.
- Debener T, Mattiesch L. 1999. Construction of a genetic linkage map for roses using rapd and aflp markers. *Theoretical & Applied Genetics*, 99 (5): 891 – 899.
- Du Xiao-hua, Zhou Rui-jin, Wang Xue-ju, Zhang Feng-yong. 2011. Classification and evaluation of rose variety resources. *Guangdong Agricultural Science*, 38 (5): 106 – 108. (in Chinese)
- 杜晓华, 周瑞金, 王雪菊, 张凤勇. 2011. 月季品种资源的分类与评价. *广东农业科学*, 38 (5): 106 – 108.
- Eugster C H, Märki-Fischer E. 1991. The chemistry of rose pigments. *Angewandte Chemie International Edition in English*, 30 (6): 654 – 672.
- Farin D, Ikan R, Gross J. 1983. The carotenoid pigments in the juice and flavedo of a mandarin hybrid (*Citrus reticulata*) cv Michal during ripening. *Phytochemistry*, 22 (2): 403 – 408.
- Feng Hao, Liu Jian-min, Liu Ying. 2013. On modern rose breeding. *Agriculture and Technology*, 33 (6): 149. (in Chinese)
- 冯浩, 刘建民, 刘颖. 2013. 浅谈现代月季育种. *农业与技术*, 33 (6): 149.
- Forkmann G. 1991. Flavonoids as flower pigments: the formation of the natural spectrum and its extension by genetic engineering. *Plant Breeding*, 106 (1): 1 – 26.
- Fu Z Z, Shang H Q, Jiang H, Gao J, Dong X Y, Wang H J, Li Y M, Wang L M, Zhang J, Shu Q Y, Chao Y C, Xu M L, Wang R, Wang L S, Zhang H C. 2020. Systematic identification of the light-quality responding anthocyanin synthesis-related transcripts in petunia petals. *Horticultural Plant Journal*, 6 (6): 428 – 438.
- Galpaz N, Ronen G, Khalfa Z, Zamir D, Hirschberg J. 2006. A chromoplast-specific carotenoid biosynthesis pathway is revealed by cloning of the tomato white-flower locus. *The Plant Cell*, 18 (8): 1947 – 1960.

- Gao Shu-Min, Zhou Yan, Fan Li-Juan, Chao Yang. 2020. A new variety of miniature moonflower ‘Orange Moon’. *Acta Horticulturae Sinica*, 47 (2): 401 - 402. (in Chinese)
- 高述民, 周 燕, 范莉娟, 巢 阳. 2020. 微型月季新品种 ‘桔月’. *园艺学报*, 47 (2): 401 - 402.
- Grotewold E. 2006. The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annual Review of Plant Biology*, 57: 761 - 780.
- Gutterson N. 1995. Anthocyanin biosynthetic genes and their application to flower color modification through sense suppressio. *HortScience*, 30 (5): 964 - 966.
- Henz A, Debener T, Linde M, Henz T, Debener M L. 2015. Identification of major stable QTLs for flower color in roses. *Molecular Breeding*, 35: 190.
- Hermanns A S, Zhou X S, Xu Q, Tadmor Y, Li L. 2020. Carotenoid pigment accumulation in horticultural plants. *Horticultural Plant Journal*, 6 (6): 343 - 360.
- Holton T A, Tanaka Y. 1994. Blue roses-apigment of our imagination. *Trends Biotechno*, 12: 40 - 42.
- Jia Meng. 2016. Cross breeding of three *Rosa* species and transformation of *RrFLS* gene by *Rosa* ‘Samantha’ [M. D. Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University. (in Chinese)
- 贾 檬. 2016. 蔷薇属三种植物杂交育种及月季 ‘萨曼莎’ 转化 *RrFLS* 基因的研究[硕士论文]. 武汉: 华中农业大学.
- Jun O, Yoshiaki K, Yoshio I, Hidehito T, Masahiko S. 2005. Anthocyanin biosynthesis in roses. *Nature: International Weekly Journal of Science*, 435 (7043): 757 - 758.
- Katsumoto Y, Fukuchi-Mizutani M, Fukui Y, Brugliera F, Holton T A, Karan M, Nakamura N, Yonekura-Sakakibara K, Togami J, Pigeaire A, Tao G Q, Nehra N S, Lu C Y, Dyson B K, Tsuda S, Ashikari T, Kusumi T, Mason J G, Tanaka Y. 2007. Engineering of the rose flavonoid biosynthetic pathway successfully generated blue-hued flowers accumulating delphinidin. *Plant and Cell Physiology*, 48 (11): 1589 - 1600.
- Kumar N, Bhandari P, Singh B, Bari S S. 2009. Antioxidant activity and ultra-performance LC- electrospray ionization-quadrupole time-of-flight mass spectrometry for phenolics-based fingerprinting of Rose species: *Rosa damascena*, *Rosa bourboniana* and *Rosa brunonii*. *Food and Chemical Toxicology*, 47 (2): 361 - 367.
- Lee J H, Lee H J, Choung M G. 2011. Anthocyanin compositions and biological activities from the red petals of Korean edible rose (*Rosa hybrida* cv. Noblered). *Food Chemistry*, 129 (2): 272 - 278.
- Li Shubin, Wang Weijia, Wu Gaoqiong, Yu Chunxia, Tang Kaixue, Wang Siqing, Dai Silan. 2019. Research progress on omics and genetic determinism of blooming behavior and flower scent in rose. *Acta Horticulturae Sinica*, 46 (5): 995 - 1010. (in Chinese)
- 李淑斌, 王伟佳, 吴高琼, 余春霞, 唐开学, 王四清, 戴思兰. 2019. 月季组学及其开花习性和花香性状研究进展. *园艺学报*, 46 (5): 995 - 1010.
- Li Shu-fa, Zhang Hao, Qiu Xian-qin, Ge Hong, Jian Hong-ying, Wang Qi-gang, Yan Hui-jun, Tang Kai-xue. 2011. Preliminary report on ⁶⁰Coγ irradiation mutagenesis breeding in cut-flower moonflower. *Journal of Nuclear Agriculture*, (4): 713 - 718, 833. (in Chinese)
- 李树发, 张 颢, 邱显钦, 葛 红, 蹇洪英, 王其刚, 晏慧君, 唐开学. 2011. 切花月季 ⁶⁰Coγ 辐照诱变育种初报. *核农学报*, (4): 713 - 718, 833.
- Luo Jing-jing, Li Hong, Bai Bin-bin, Yu Hong-qiang, You Jie. 2013. Effects of light on anthocyanin synthesis and *CHS* and *DFR* gene expression of rose ‘Spectrum’. *Molecular Plant Breeding*, 11 (1): 126 - 131. (in Chinese)
- 骆菁菁, 李 虹, 柏斌斌, 俞红强, 游 捷. 2013. 光照对月季 ‘光谱’ 花青素合成及其 *CHS* 和 *DFR* 基因表达的影响. *分子植物育种*, 11 (1): 126 - 131.
- Ma Yan, Chen Junyu. 1990. Preliminary research on breeding new varieties of Prickly Rose Moon (I)-exploration of incompatibility and sterility in distant crosses of Moon. *Journal of Beijing Forestry University*, (3): 18 - 25, 125. (in Chinese)
- 马 燕, 陈俊愉. 1990. 培育刺玫月季新品种的初步研究 (I) ——月季远缘杂交不亲和性与不育性的探讨. *北京林业大学学报*, (3): 18 - 25, 125.
- Meng J X, Gao Y, Han M L, Liu P Y, Yang C, Shen T, Li H H. 2020. *In vitro* anthocyanin induction and metabolite analysis in *Malus spectabilis* leaves under low nitrogen conditions. *Horticultural Plant Journal*, 6 (5): 284 - 292.
- Menléndez-Martínez A J, Stinco C M, Liu C, Wang X D. 2013. A simple HPLC method for the comprehensive analysis of cis/trans (Z/E) geometrical

- isomers of carotenoids for nutritional studies. Food Chemistry, 138 (2): 1341 – 1350
- Molnár P, Szabolcs J, Radics Lajos. 1985. Naturally occurring di-cis-violaxanthins from viola tricolor: isolation and identification by ¹H NMR spectroscopy of four di-cis-isomers. Phytochemistry, 25 (1): 195 – 199.
- Nanjaraj U, Ankanahalli N, Hu Y L, Li P W, Yuchi Z G, Chen Y H, Zhang Y. 2019. Cloning and expression of a nonribosomal peptide synthetase to generate blue rose. ACS synthetic biology, 8 (8): 1698 – 1704.
- Omid R, Nima A, Sajad R M. 2020. Molecular characterization and expression pattern of *RhPAR*, *RhMYB1* and *RhANS* genes involving in scent and color production in *Rosa damascena*. Scientia Horticulturae, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109399>.
- Ramsay N A, Glover B J. 2005. MYB-bHLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity. Trends in Plant Science, 10 (2): 63 – 70.
- Raymond O, Biolley J, Jay M. 1995. Fingerprinting the selection process of ancient roses by means of floral phenolic metabolism. Biochemical Systematics and Ecology, 23 (5): 555 – 565.
- Raymond O, Gouzy J, Just J, Badouin H, Verdenaud M, Lemaître A, Vergne P, Sandrine M, Nathalie C, Caroline P, Sébastien C, Jean-Claude C, Arnaud C, Ludovic C, Jean-Marc A, Judit S, David L, Mohammed-Amin M, Léa F, Fu X P, Yang S H, Annick D, Florence P, Antoine L, Magali P, Karine L, Lauriane P, Benjamin G, Yoan L, Priscilla V, Claudia B, Véronique B, Céline L R, Pascal H, Teva V, Michiel V, Hadi Q, Adnane B, Abdelhafid B, Liu C, Manuel L B, Jérôme S, Sylvie B, Moussa B, Patrick W, Mohammed B. 2018. The *Rosa* genome provides new insights into the domestication of modern roses. Nature Genetics, 50 (6): 772 – 777.
- Roberts A, Debener T, Gudín S, Byrne D B, Zieslin N. 2003. Encyclopedia of rose science. Three-volume Set. Amsterdam Boston: Elsevier Academic Press.
- Santos C A, Simon P W. 2002. QTL analyses reveal clustered loci for accumulation of major provitamin a carotenes and lycopene in carrot roots. Molecular Genetics and Genomics, 268 (1): 122 – 129.
- Sarangowa O, Kanazawa T, Nishizawa M, Yamagishi T. 2014. Flavonol glycosides in the petal of *Rosa* species as chemotaxonomic markers. Phytochemistry, 107: 61 – 68.
- Schmitzer V, Robert V, Gregor O, Franci S. 2009. Changes in the phenolic concentration during flower development of rose ‘KORcrissett’. Journal of the American Society for Horticultural Science, 134 (5): 491 – 496.
- Shiono M, Matsugaki N, Takeda K. 2005. Phytochemistry: structure of the blue cornflower pigment. Nature, 436 (7052): 791.
- Spiller M, Linde M, Oyant L, Tsai C J, Byrne H, Smulders M, Foucher F, Debener T. 2011. Towards a unified genetic map for diploid roses. Theoretical and Applied Genetics, 122 (3): 489 – 500.
- Strand A, Kvernberg K, Karlsen A M, Liaaen-Jensen S. 2000. Geometrical *E/Z* isomers of (6R)- and (6S)-neoxanthin and biological implications. Biochemical Systematics and Ecology, 28 (5): 443 – 455.
- Tanaka Y, Fukui Y, Fukuchi-Mizutani M, Holton T A, Higgins E, Kusumi T. 1995. Molecular cloning and characterization of *Rosa hybrida* dihydroflavonol 4-reductase gene. Plant Cell Physiol, 36 (6): 1023 – 1031.
- Turcsi E, Nagy V, Deli J. 2016. Study on the elution order of carotenoids on endcapped *C18* and *C30* reverse silica stationary phases. A review of the database. Journal of Food Composition and Analysis, 47: 101 – 112.
- Vries D, Keulen H, Bruyn J. 1974. Breeding research on rose pigments. 1. The occurrence of flavonoids and carotenoids in rose petals. Euphytica, 23 (2): 447 – 457.
- Virginia W, Gitonga R S, Carole F S, Koning B, Mitra A, Richard G F, Visser C M, Frans A K. 2016. Inheritance and QTL analysis of the determinants of flower color in tetraploid cut roses. Molecular Breeding, 36 (10): 143.
- Wan Hui-hua. 2018. Identification and QTL analysis of flavonoids and carotenoids in rose petals [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 万会花. 2018. 月季花瓣中类黄酮和类胡萝卜素的鉴定及 QTL 分析 [博士论文]. 北京: 北京林业大学.
- Wang Feng. 2017. Analysis of flower color phenotype and anthocyanin components of rose germplasm resources [M. D. Dissertation]. Beijing: Beijing Forestry University. (in Chinese)
- 王 峰. 2017. 月季种质资源花色表型及花青苷组分分析 [硕士论文]. 北京: 北京林业大学.
- Wang Feng, Yang Shu-hua, Chang Zhi-zhi, Jia Rui-dong, Zhao Xin, Ge Hong. 2017a. Basic study on flower color of rose germplasm resources .

- Grassland and lawn, 37 (2): 82 - 88. (in Chinese)
- 王 峰, 杨树华, 常智慧, 贾瑞冬, 赵 鑫, 葛 红. 2017a. 月季种质资源花色基础研究. 草原与草坪, 37 (2): 82 - 88.
- Wang Feng, Yang Shu-hua, Liu Xin-yan, Cui jiao-peng, Chang Zhi-hui, Ge Hong. 2017b. Flower color diversity of rose germplasm resources and its relationship with anthocyanins. Acta horticulturae Sinica, 44 (6): 1125 - 1134. (in Chinese)
- 王 峰, 杨树华, 刘新艳, 崔娇鹏, 常智慧, 葛 红. 2017b. 月季种质资源花色多样性及其与花青素苷的关系. 园艺学报, 44 (6): 1125 - 1134.
- Wang Guo-liang. 2018. Evolution of ancient Chinese rose. Chinese Flower Horticulture, (z1): 10 - 13. (in Chinese)
- 王国良. 2018. 中国古老月季演化历程. 中国花卉园艺, (Z1): 10 - 13.
- Wang Li-na, Liu Qing-lin. 2008. Genetic law of main characters of rose. Agricultural science and technology and information (Modern Garden), (6): 79 - 83. (in Chinese)
- 王丽娜, 刘青林. 2008. 月季主要性状的遗传规律. 农业科技与信息 (现代园林), (6): 79 - 83.
- Wang Zeng-gui. 1987. Radiation mutagenesis breeding of moonflower. Chinese Flora Bonsai, (5): 32. (in Chinese)
- 王增贵. 1987. 月季辐射诱变育种. 中国花卉盆景, (5): 32.
- Wu Hong-e, Jin Jing, Wu Nan, Dong Wan-peng, Zhu Li, Zhou Hong-ying. 2020. A new variety of abundant-flowering moonflower 'Flowering Good Moon'. Acta Horticulturae Sinica, 47 (S2): 3078 - 3079. (in Chinese)
- 吴洪娥, 金 晶, 吴 楠, 董万鹏, 朱 立, 周洪英. 2020. 丰花月季新品种 '花好月圆'. 园艺学报, 47 (S2): 3078 - 3079.
- Xie Ji-rong, Xiong Yun-hai, Cheng Zai-quan, Huang Xing-qi. 2008. Full length cloning and expression analysis of MYB gene cDNA of *Rosa chinensis*. Chinese Agricultural Sciences, 41 (12): 4173 - 4179. (in Chinese)
- 谢吉容, 熊运海, 程在全, 黄兴奇. 2008. 月季 MYB 基因 cDNA 全长克隆和表达分析. 中国农业科学, 41 (12): 4173 - 4179.
- Xu Zhao-mei, Zhao Guang, Gu De-xiang, Yang Zong-qu. 1986. Radiation selection and breeding of new moonflower varieties such as 'Colorful Leaf Star'. Henan Science, (Z1): 157 - 161. (in Chinese)
- 许肇梅, 赵 光, 谷德祥, 杨宗渠. 1986. '彩叶明星' 等月季新品种的辐射选育. 河南科学, (Z1): 157 - 161.
- Yang Shi-xian, Zhang Jun-yun, Dong Chun-fu, Wang Wen-zhi, Zhang Zhong, Li Xiao-liang, Zhang Jian-kang, Qian Zun-yao, Yang Guang-zhao. 2020a. Selection, breeding and cultivation technology of a new multi-headed variety of cut flower moonflower 'Sweetheart Barbie'. Yunnan Agricultural Science and Technology, (4): 51 - 52. (in Chinese).
- 杨世先, 张军云, 董春富, 王文智, 张 钟, 李晓亮, 张建康, 钱遵姚, 杨光昭. 2020a. 切花月季多头新品种 '甜心芭比' 的选育及栽培技术. 云南农业科技, (4): 51 - 52.
- Yang Shi-xian, Zhang Jun-yun, Dong Chun-fu, Zhang Zhong, Zhang Jian-kang, Qian Zun-yao, Yang Guang-shao, Zhang Cui-ping. 2020b. Selection and breeding of a new multi-headed variety of cut flower moonflower 'Flirty Barbie' and the main points of cultivation technology. Modern Horticulture, (1): 75. (in Chinese)
- 杨世先, 张军云, 董春富, 张 钟, 张建康, 钱遵姚, 杨光昭, 张翠萍. 2020b. 切花月季多头新品种 '妩媚芭比' 的选育及栽培技术要点. 现代园艺, (1): 75.
- Yang Shi-xian, Zhang Jun-yun, Dong Chun-fu, Zhang Zhong, Zhang Jian-kang, Qian Zun-yao, Yang Guang-shao, Zhang Cui-ping, Lin Jiao-jiao. 2019. Selection and breeding of a new multi-headed variety of cut-flower moonflower 'Dream Barbie' and the main points of cultivation technology. Agricultural Science and Technology Newsletter, (11): 347 - 348. (in Chinese)
- 杨世先, 张军云, 董春富, 张 钟, 张建康, 钱遵姚, 杨光昭, 张翠萍, 林姣姣. 2019. 切花月季多头新品种 '梦幻芭比' 的选育及栽培技术要点. 农业科技通讯, (11): 347 - 348.
- Yang Shu-hua, Li Qiu-xiang, Jia Rui-dong, Huang Shan-wu, Ge Hong. 2016a. New moonflower varieties 'Tianxiang', 'Tianshan Baixue', 'Tianshan Peach Garden', 'Tianshan Light' and 'Tianshan Star'. Acta Horticulturae Sinica, 43 (3): 607 - 608. (in Chinese)
- 杨树华, 李秋香, 贾瑞冬, 黄善武, 葛 红. 2016a. 月季新品种 '天香'、'天山白雪'、'天山桃园'、'天山之光' 与 '天山之星'. 园艺学报, 43 (3): 607 - 608.
- Yang Shu-hua, Li Qiu-xiang, Jia Rui-dong, Huang Shan-wu, Ge Hong. 2016b. New moonflower varieties 'Yanni', 'Greenfield' and 'Halley's Comet'. Acta Horticulturae Sinica, 43 (4): 813 - 814. (in Chinese)
- 杨树华, 李秋香, 贾瑞冬, 黄善武, 葛 红. 2016b. 月季新品种 '燕妮'、'绿野' 和 '哈雷彗星'. 园艺学报, 43 (4): 813 - 814.

- Yin Shi-hua, Wang Kang, Huang Xiao-xia, Li Shu-bin, Cheng Xiao-mao. 2021. Phenotypic diversity analysis and comprehensive evaluation of 47 rose varieties. *Journal of Jiangxi Agricultural University*, 43 (1): 94 - 105. (in Chinese)
- 尹世华, 王 康, 黄晓霞, 李淑斌, 程小毛. 2021. 47 份月季品种表型多样性分析及综合评价. *江西农业大学学报*, 43 (1): 94 - 105.
- Yu C, Luo L, Pan H T, Guo X L, Wan H H, Zhang Q X. 2015. Filling gaps with construction of a genetic linkage map in tetraploid roses. *Frontiers in Plant Science*, <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00796>.
- Yu C, Wan H H, Peter M B, Ceng B X, Luo L, Pan H T, Zhang Q X. 2021. High density genetic map and quantitative trait loci (QTLs) associated with petal number and flower diameter identified in tetraploid rose. *Journal of Integrative Agriculture*, 20 (5): 1287 - 1301.
- Yuki M, Masato Y, Yoshihiro U, Norio S. 1995. Flower flavonol and anthocyanin distribution in subgenus *Rosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 23 (2): 183 - 200.
- Yuki M, Yokoi M, Ueda Y, Saito N. 2000. Anthocyanins in flowers of genus *Rosa*, sections *Cinnamomeae* (= *Rosa*), *Chinenses*, *Gallicanae* and some modern garden roses. *Biochemical Systematics and Ecology*, 28 (9): 887 - 902.
- Zhang Jie. 2012. Survey of Nanyang rose resources and study on genetic law of main characters[M. D. Dissertation]. Zhengzhou: Henan Agricultural University. (in Chinese)
- 张 杰. 2012. 南阳月季资源调查及主要性状的遗传规律研究[硕士论文]. 郑州: 河南农业大学.
- Zhang Jing-pu. 2019. Main characteristics and classification of modern rose. *Modern Agricultural Science and Technology*, (24): 114 - 115. (in Chinese)
- 张景普. 2019. 现代月季的主要特征及其分类. *现代农业科技*, (24): 114 - 115.
- Zhang Jun-yun, Zhang Zhong, Dong Chun-fu, Yang Shi-xian, Zhang Jian-kang, Wang Wen-zhi. 2017. Selection and breeding of a new variety of moonflower 'Warm'. *Northern Horticulture*, (8): 164 - 165. (in Chinese)
- 张军云, 张 钟, 董春富, 杨世先, 张建康, 王文智. 2017. 月季新品种 '温馨' 的选育. *北方园艺*, (8): 164 - 165.
- Zhang L. 2003. Genetic linkage mapping in tetraploid and diploid rose[Ph. D. Dissertation]. Clemson: Clemson University.
- Zhao Jia, Liu Rong, Yang Fan, Li Xin, Liu Hou-sheng, Yan Qian, Xiao Yue-hua. 2015. Anthocyanin related *R_{2R}* cloning and expression analysis of *3-MYB* protein gene. *Chinese Agricultural Sciences*, 48 (7): 1392 - 1404. (in Chinese)
- 赵 佳, 刘 荣, 杨 帆, 李 鑫, 刘厚生, 严 倩, 肖月华. 2015. 月季花青素苷相关 *R_{2R}*-*3-MYB* 蛋白基因的克隆和表达分析. *中国农业科学*, 48 (7): 1392 - 1404.
- Zhao Shi-wei, Zhang Zuo-shuang, Xu Gui-hua. 2018. The value of ancient Chinese roses. *Gardens*, (12): 122 - 123. (in Chinese)
- 赵世伟, 张佐双, 许桂花. 2008. 中国古老月季的价值. *园林*, (12): 122 - 123.
- Zhu C F, Bai C, Sanahuja G, Yuan D W, Farré G, Naqvi S, Shi L X, Capell T, Christou P. 2010. The regulation of carotenoid pigmentation in flowers. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 504 (1): 132 - 141.