西北林学院学报 2009，24(6)：43～47
Journal of Northwest Forestry University

蔷薇属分子生物技术研究进展

白锦荣， 张启翔*， 潘会堂， 罗 乐， 李 卉， 王 琼

（北京林业大学 园林学院，国家花卉工程技术研究中心，北京 100083）

摘 要：对近20 a来蔷薇属植物分子生物学技术研究取得的进展进行了系统回顾与分析。由于蔷薇属植物基因组高度杂合，分子生物技术成为研究蔷薇属系统进化与遗传多样性的重要手段，现已成功构建二倍体月季和四倍体月季遗传图谱，并在分析重要遗传性状、分离和鉴定基因等方面取得有价值的结果。分子标记辅助育种与常规杂交育种相结合将加速现代月季品种群的育种进程。中国是蔷薇属植物重要分布中心之一，但对其研究和育种与国外还有很大差距，部分工作刚刚开展，本文对我国蔷薇属研究存在的问题和发展方向进行了分析。

关键词：蔷薇属；分子标记；育种；遗传分析

中图分类号：S685.120.1 **文献标识码**：A **文章编号**：1001-7461(2009)06-0043-07

Recent Advances in Molecular Biotechnology of the Genus *Rosa* L.

BAI Jin-rong, ZHANG Qi-xiang, PAN Hui-tang, LUO Le, LI Hui, WANG Qiong

(*College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing* 100083, *China*)

Abstract: Advances in the researches of molecular biotechnology of the genus *Rosa* L. were reviewed during the last two decades from the aspects of genetic diversity of germplasm, construction of genetic linkage map, inheritance of rose traits and identification of cultivars for roses. China is one of distribution centers of genus *Rosa* L., however, there is a wide gap between China and other countries in genetic study and the breeding. Additionally, some problems in the application of molecular markers in genetics and breeding of roses and isolation genes were discussed.

Key words: The genus *Rosa*; molecular marker; breeding; genetic analysis

蔷薇属（*Rosa* L.）隶属于蔷薇科，包括200余种，广泛分布于北半球温带和亚热带地区[1]。根据蔷薇属植物目前发现的化石和蔷薇原种自然野生分布在20°～70°N的研究，普遍认为蔷薇属植物起源于第三纪、北半球北温带的大陆，自寒温带至亚热带，遍及欧、亚大陆及北美、北非各处，而中亚和西南亚则是蔷薇属植物的分布中心[2]。由于蔷薇属植物对自然环境的广泛适应性，栽培已遍及全世界。但由于蔷薇属基因组高度杂合，属内具有自交或杂交不亲和及多倍化现象，坐果率低、萌发率小、生长周期长，这些因素限制了对其遗传特性的进一步研究，增加了育种的盲目性。通过分子生物技术，蔷薇属的遗传特性的研究取得很大进步，一些性状的遗传模式得以了解。通过对国内外分子生物学技术在蔷薇属研究中的应用进行综合评述，旨在为研究月季的遗传特性和加速育种进程提供理论基础。

1 蔷薇属亲缘关系、系统演化和遗传多样性

1737年，林奈（C. Linne）对蔷薇属植物进行了描述，并定名为蔷薇属（*Rosa* L.）。蔷薇属具有高度的杂合性，野生种的过渡类型多样。Linnaeus认为，“蔷薇属的种很难辨认，只见到几个种比识别过很多种的人更容易对其加以区分……”[3]。18世纪

收稿日期：2009-01-19 修回日期：2009-03-24
基金项目：国家林业局948重大项目(2006-4-C08)；国家环保总局重点项目(2004BA525B11)
作者简介：白锦荣，女，在读博士，主要从事花卉种质资源与育种研究。
*通讯作者：张启翔，男，教授，博士生导师，研究方向为园林植物遗传育种。E-mail：zqx@bjfu.edu.cn。

末，分类学家即开始研究蔷薇属种质资源。但是，许多早期的研究可能使蔷薇属分类更易被混淆。1896年，Crepin对此进行了评价："…与其他属相比，蔷薇属很幸运地用以研究，但由于这些工作的叠加，也使种更难辨认，所以今天大多数的植物学家都被研究蔷薇属所吓倒。"[4]尽管如此，仍有很多研究致力于蔷薇属不同种和品种的起源。

由于传统形态学分类易受生长环境、气候等外界因素的影响，产生系统分类学上的分歧。对于蔷薇属内种的划分，不同学者看法尚不一致。美国月季协会 Modern Rose X 中登录了250种；英国的Lindley记载为281种、亚种、变种；英国的P. Beales在Classic Roses中记述全世界共有167种、变种和变型，分为4亚属、10组、26园艺品种群(garden groups)。目前，国际上惯用的分类系统是4亚属、10组，即Subgen. *Hesperhodos*、Subgen. *Platyrhodon*、Subgen. *Hulthemia*，以上3组均包括1～2个种，Subgen. Eurosa(芹叶组Sect. *Pimpinellifoliae*，桂味组Sect. *Cinnamomeae*，月季组Sect. *Chinensis*或*Indicea*，法国蔷薇组Sect. *Gallicannae*，合柱组Sect. *Synstylae*，木香组Sect. *Banksianae*，金樱子组Sect. *Laevigatae*，硕苞组Sect. *Bracteatae*，狗蔷薇组Sect. *Caninae*，卡罗莱纳组Sect. *Carolinae*)[5]。

俞德浚在中国植物志中记载中国产和引进蔷薇属植物82种，分为2亚属、9组、7系，增加小叶组Sect. *Microphyllae*，而不包括狗蔷薇组Sect. *Caninae*和卡罗莱纳组Sect. *Carolinae*[2]；在《Flora of China(9)》中谷粹芝沿用俞德浚分类系统，去除引进植物，记载中国蔷薇属植物95种(65种为特有种)，其中，合柱组增加13种，全部为新发现种[6]；张佐双等[7]根据国内外分类和20世纪80年代以来的国外引种，将中国产和引进的蔷薇属植物115种分为2亚属、11组、26园艺品种类群。

蔷薇属是现代月季品种群的重要亲本，由于其漫长的育种史和复杂性，种源复杂多样。一些种在自然生长条件下种间缺乏明显的差异性，很难从谱系中估计种间的遗传关系和遗传多样性，也无法从拉丁学名上辨别种、杂交种和庭院类型，栽培品种也有很多重名[3]。Wissemann等提出传统意义上的生物学概念的种在蔷薇属的分类中并不适用，生物学概念中的种具有生殖隔离，而蔷薇属几乎所有种可进行完全的种间杂交并产生可育后代。所以，蔷薇属的分类学家往往采用2种分类的概念，一个为基于表型差异的形态学分类系统；另一个为进化系统，综合了大量的基于进化学的证据。与分子数据相比，现在所采用的绝大多数系统进化的重要特征具有趋同性[8]。

随着对蔷薇属种质资源的研究和月季育种、栽培的进一步商业化，发展可靠的简便方法用于证明种间和品种间差异显得尤为重要，对不同品种、类型遗传的深层次的理解也有利于月季的育种进程，又可防止侵权或保护专利。分子标记可以反映生物个体或种群间基因组中的某种差异特征，近年来成为研究生物遗传多样性的有力工具。分子标记结合形态学特征，可鉴定月季基因型[9-12]，分析蔷薇属系统演化[13-14]及部分种的起源[15-16]，研究野生种间和品种间(尤其是现代品种)的遗传关系[17-23]及野生种的居群多样性[24]。Jan等利用RAPD技术对月季的分类结果与传统分类法基本一致[18]。通过分子标记，可以鉴别相同遗传背景下表型特征的差异，Rusanov等[25]对大马士革蔷薇不同基因型的精油生产品种和古老品种进行微卫星分析，结果表明，他们具有共同的起源。Debener等[17]采用104个RAPD标记区别单个月季品种和种，结果表明，与野生种相比，栽培品种有很高的遗传多样性(尽管月季类群中单个形态学特征可能较少多态性)。这与以前的研究结果相悖，以往认为栽培品种缺乏遗传多样性。

许多分子标记技术被用于鉴定月季栽培品种和构建指纹图谱，研究内容主要集中在分析不同品种[26-27]及杂种的鉴定[28-29]，以及月季品种及其对应的亲本之间的遗传相似性[30-31]。由于月季的栽培品种显示出高度的等位基因的多态性，最常用的技术有RFLP[32]、RAPD[33-34]、AFLP[35-37,20]、SSR[37-40,12]等标记。郭立海等[41]利用RAPD技术对月季品种和蔷薇品种进行了遗传多样性分析，并将扩增出的特异性分子标记转化为SCAR标记。Deneber等[38]研究发现，在芽变和品种鉴定中，AFLP标记比RAPD标记能够检测出更高水平的多态性和重复性，但是，AFLP在检测切花品种的芽变时不够灵敏。Esselink等[12]建立的序列探针微卫星位点标记可在杂种香水月季和砧木品种中显现出高度多态性、高度重复性和共显性，且广泛存在于基因组中，成为构建DNA指纹图谱的主要方法。从蔷薇属种、杂种、品种中得到的标记数据在理解月季天然的遗传变异、地理变异及驯化过程中起到积极的作用。其中，SSR标记以其数量丰富、多态性高、呈共显性、结果重复性好等优点，已成为居群遗传、种质资源鉴定、亲缘关系分析和图谱构建等优越的分子标记工具。

Wu 等[42]利用核糖体 DNA(nrITS)序列对日本的蔷薇属植物进化进行研究，Wissemann 等[43]对蔷薇属狗蔷薇组的分析，二者均认为蔷薇属植物属于单起源。Matsumoto 等[10]用 matK 序列，分析蔷薇属植物的多态性，提供了现代商品月季的遗传背景狭窄的分子生物学证据，研究结果表明，分子生物学分类与传统分类具有高度一致性。月季花、巨花蔷薇、野蔷薇、光叶蔷薇和法国蔷薇属于一个分化枝，这与原种在杂交育种中利用的状况一致，但在种的归属上与经典分类略有差异，芹叶组中芹叶密刺蔷薇(*R. spinosissima* var. *pimpinellifolia*) 、二色异味蔷薇(*R. foetida* var. *bicolor*)、绢毛蔷薇(*R. sericea*)并未形成一个分化枝；之后根据蔷薇亚属 16 个种的 nrITS 序列研究系统发育，其结果与 RFLP 和 matK 序列分析结果基本一致，但将芹叶组的 *R. spinosissima* 和卡罗莱纳组的 *R. carolina* 聚在一起[10]。

利用叶绿体 DNA 序列分析系统演化和野生种遗传多样性，为蔷薇属野生种的评价提供了新的证据，Shunsuke[44]比较了蔷薇属种间 cpDNAs，认为合柱组和月季组、卡罗莱纳组和桂味组分别属于一个进化枝，这与形态学分类一致，卡罗莱纳组、桂味组和芹叶组与其他组的距离较远，可能在进化早期即具有分化。Anne 等[14]的研究结果与此类似，并不完全支持 Rehder 分类系统，将蔷薇属分为两大分支，第一支系包括卡罗莱纳组、桂味组和芹叶组，但第二分支中木香(*R. banksiae*)(木香组)、缫丝花(*R. roxburghii*)(*Platyrhodon* 亚属)和 *R. persica* (*Hulthemia* 亚属)与其他各组并列，同时发现 *R. minutifolia*(*Herperhodos* 亚属)与其他各组遗传距离较远。这一研究结果与 Wissemann 等和 Wu 等的研究结果不一致，后者认为，*R. persica* 与其他各组亲缘关系较远。Wissemann 等在前人基础上，根据目前的研究结果对蔷薇属的分类系统进行了修订，将蔷薇亚属分为 9 个组，并将 *R. roxburghii* 单个种归为 *Platyrhodon* 亚属。尽管已进行的系统演化分析无法推导出蔷薇属完全的分类结论，但在很大程度上已取得进展，在进化上将蔷薇属内分为两大分支[8]。

2　构建月季遗传图谱

构建观赏植物遗传图谱是加速育种进程的重要步骤之一。通过在遗传图谱中定位月季重要性状，可对其染色体基因连锁和重组一目了然，有利于现代月季从野生种中获得期望基因。

近年来，通过分子标记分析不同相对性状的杂交后代，建立了基于重组率的二倍体月季遗传图谱[38,45]和四倍体月季遗传图谱[46]，并定位部分性状基因[47-48]和 QTL 位点[49-51]。Debener 等[38]采用 RAPD 和 AFLP 标记对二倍体野蔷薇(*R. multiflora*)杂交后代进行标记，建立了第一张二倍体月季遗传图谱，共包括 300 个标记，并定位控制重瓣花基因(Blfa)和粉色花的基因(Blfo)。随后，分别将抗黑斑病基因(Rdr1)和抗白粉病基因(Rpp1)定位于连锁群 1 和 3 上，通过分子标记连接基因的间接手段进行以上 2 个基因的定位。除此之外，建立了包括 Rdr1 基因的月季染色体图谱，与此相关的分子标记技术得到确认。Rajapakse 等[46]构建 2 张四倍体月季遗传图谱，并识别皮刺和苹果酸脱氢酶位点[46]。Crespel 利用双二倍体现代月季品种和二倍体光叶蔷薇(*R. wichuraiana*)的杂交后代构建另一套二倍体遗传图谱，并定位皮刺数量、重瓣花和重复开花基因位点。AFLP 分子标记用于建立 2 个分离的父母本基因组图谱，其中，光叶蔷薇图谱包括 6 个连锁群，在整个基因组中涵盖 286 cm，双二倍体亲本图谱包括 8 个连锁群[31]。Yan 等[51]利用 AFLP、SSR、RFLP 和 SCAR 等标记构建了月季高密度遗传连锁图谱，共整合 520 个分子标记和形态学标记，包括对应于 7 条染色体的 7 个连锁群，分别涵盖父母本基因组的 487 cm 和 490 cm。Dugo 等[49]利用 133 个标记，其中包括 130 个 RAPD 标记，2 个 SSR 标记，1 个形态标记，对灌丛诺塞特(Blush Noisette)和光叶蔷薇的杂交后代月季构建了遗传图谱，并分析 QTL 位点，共定位 13 个与园艺性状相关的 QTL 位点，其中包括 4 个与花径相关的位点，2 个与花期相关位点，5 个叶径位点，2 个抗白粉病位点，这为今后的分子辅助选择提供了有用的信息资源[52]。Zhang 等[53]利用 SSR 技术，对 2 张已构建的四倍体月季遗传图谱进行了整合，设计的 SSR 引物对中，多态性比例为 57%。

对所有的月季基因进行定位，构建高密度的染色体图谱，可作为永久的遗传和基因组学资源，为将来基于图谱的基因分离提供基础，推动构建物理图谱，有助于分子标记辅助育种。但由于蔷薇属内染色体倍性差异较大，一些野生种为二倍体，现代杂种香水品种多为四倍体，因而，构建通用遗传图谱成为深入研究的目标。

3　研究蔷薇属遗传特性

现代月季品种繁多，但缺少一些重要品质，如芳

香性、耐低温弱光性、抗病性和无刺等，将野生种或者传统品种的优良性状转入现代月季品种是改良月季品质的一条重要途径。了解性状的遗传特性可以提高育种的效率，增加育种的目的性。

蔷薇属遗传特性的研究分为二倍体月季和四倍体月季两大类型，目前多集中于二倍体月季。WOB (*R. wichurana*×*R. chinensis*'Old Blush')系统是近年来常用的建立月季遗传图谱的试验材料，杂种后代具有广泛分离的相对性状，包括生长习性(匍匐/直立)、皮刺(无/有)、花瓣数量(单瓣/重瓣)、花色(白色/粉色)、开花习性(一季开花/四季开花)、花径大小和抗病性等，便于分析后代遗传性状的分离[54]。大量研究表明，重复开花或连续开花由隐性等位位点控制，而一次开花受同一位点的显性位点调控；重瓣性受一个显性位点调控，同时，环境的交互效应和其他基因的作用能够对花瓣数产生影响。白粉病是一种由显性基因控制的性状，Linde 等分离鉴定了白粉病的 8 个病原菌生理小种和抗性位点(Rppl)，并采用人工接种统计病情指数，鉴定植物材料的抗性。黑斑病是月季的主要病害之一，目前已鉴定出 2 个抗性位点(Rdrl 和 Rdr2)由显性基因控制[48]。

表 1 为蔷薇属的主要遗传性状[53-57]。

表 1 蔷薇属主要性状的遗传分析

Table 1 Inheritance of rose traits

性状	遗传方式	资料来源
香性	单一显性基因	De Vries 和 Du Bois,1984
连续开花性	单一隐性基因	Seminiuk,1971;Svejda,1977; Debener, Malek, Mattiesch 等,2001;Crepel 等,2002
微型	单一显性基因	Du Bois 和 DeVries,1987;Svejda,1979
耐霜性	多基因	De Vries 等,1974; Marshall 等,1983
花青素沉着	多基因	Debener 等,2001
重瓣性	单一显性基因	Debener 等,1999;2001;Crepel 等,2002
花瓣数	QTL	Oyant 等,2007
抗黑斑病	单一显性基因(Rdrl)	Malek 和 Debener 等,1998;Debener 等,2001;Kauffmann 等, 2003;Hattendorf 等,2004
抗白粉病	显性基因(Rppl)	Hattendorf 等,2004;Dugo 等,2005;Linde 等,2004,2006
皮刺的有无	单一显性位点	Rajapakse 等,2001
刺的密度	2 个 QTLs	Crepel 等,2002
花期	QTL	Dugo 等,2005;Oyant 等,2007
叶片大小	QTL	Dugo 等,2005
花的大小	QTL	Dugo 等,2005
粉色花	单一显性基因	Debener 等,1999
生活力相关特征	QTL	Yan 等 2007

4 分子标记辅助选择育种

现代杂种香水月季主要来源于已有的品种间的杂交。尽管现代月季的栽培和早些年代的栽植已有很大程度的不同，但是培育新品种的技术仍然主要依赖于有性杂交和自然突变中选择。为了改善品种的品质，育种者希望通过扩大育种亲本库、使用分子生物学技术等手段达到这一目的[58]。

传统月季育种存在种间及种与品种之间杂交不育、育种年限长、育种方向不明确等缺点。利用与基因控制的特征紧密连锁的标记进行表型选择，可缩短育种年限，加速培育月季新品种。通过构建高密度图谱及分离紧密连锁标记的 BAC 文库识别位点，以及利用分子标记手段能更加有效地剔除野生种质不良性状特征[59]。罗玉兰等通过 SSR 分子标记结合形态学观察，对刺玫月季杂交后代进行鉴定，发现多引物结合在一定程度上能够准确地确定杂交后代的真实性，弥补了形态学观察和细胞学鉴定的缺陷，既缩短了育种的进程，又提高了选择的效率[60]。标记的另一有效领域是将野生种质的有用基因引入栽培品种中。野生亲本中标记连锁的性状和标记，以遗传图谱的形式分布于改良品种的整个基因组中，可用于育种后代的选择，不仅有助于追溯野生种中的有益等位基因转入栽培品种的过程，而且可用于减少后代的显性亲本的遗传背景[61]。目前，分子标记辅助育种在观赏植物品种选育中应用并不广泛，但在农作物上已见成效，成功应用于水稻[62]、棉花[63]、小麦[64]等育种工作中。

5 鉴定与分离基因

月季基因组中包含许多有用的基因，分离这些基因有助于理解性状调节机制和基因克隆，而且克隆月季基因将对其他物种的种质提供帮助。目前主要采用功能克隆和 PCR 同源克隆的方法获得功能基因。

重复开花性(evb)是月季受欢迎的主要原因之一，月季重复开花是至今在木本观赏植物中发现的唯一的单一隐性基因 r 控制克服季节性障碍的性状，它对理解和调控木本观赏植物和果树的开花分子基础提供了可能性。通过候选基因途径克隆重复

开花基因，首先确定月季染色体区域携带的基因与其他研究深入的物种遗传分析的相似性，如从模式植物拟南芥和水稻中可以获取大量有用的信息。通过构建 BAC 文库进行 evb 基因的分析将有助于这一基因的克隆[54]。

大部分现代品种中缺乏对常见病害的天然抗性，抗病基因的分离成为月季研究的主要方向之一，研究领域包括分离抗病基因，研究抗病模式，并通过基因工程和分子标记选择后代。目前，抗黑斑病基因 Rdr1 已被识别，并在物理水平上进行了定位和研究。基于此，对高抗性品种 *R. rugosa* var. *rubra* 构建 BAC 文库，从基因图谱上获得的与 Rdr1 紧密连锁的标记用于分离 BAC 文库[61]。

花香是月季香料工业中最有价值和最趋完美的特征。因此，月季非常适合花香成分、相应基因和化学成分的研究。但由于花香是由成千上万的化学物质相互作用而成，难以筛选和定量研究，而分离控制其他性状基因的遗传方法不适于克隆花香基因。利用基因组学有助于定位花瓣中表达的基因、香味产生的位置。在花瓣中表达的数以千计的序列中，通过构建花瓣 cDNA 文库，应用 EST 表达序列标签和基因芯片表达分析，分离了许多与花香有关的序[65]，如苯乙醛合成酶基因、苯甲基醇乙酰转移酶基因 BAAT 和香叶醇/香茅醇乙酰转移酶基因 RhAAT、甲基间苯二酚－O－甲基转移酶基因 OOMT1 和 OOMT2[66]。

除了开花基因、抗病基因和花香基因，其他进行观察研究的基因包括花色、皮刺的有无、生长习性、矮化、切花保鲜等。马男等[67]探讨了外源乙烯对月季切花花朵开放的影响及其与花瓣内源乙烯生物合成相关基因表达之间的关联性，分析了外源乙烯对切花月季品种间花朵开放影响的差异，认为可能与花瓣内乙烯生物合成关键酶转录水平上的诱导差异有关，并明确了月季切花 3 个 ACS 基因之间的表达存在发育期和诱导方式上的特异性。

6　问题与展望

在所有的观赏植物中，月季是迄今为止遗传研究最多的植物之一。预计月季将在未来继续得到更多关注，同时由于月季基因组较小，月季可能被作为模式植物来研究和理解观赏植物和香味植物的重要特征，如花香、精油、花的质量和其他特征如花瓣数目、大小、形状、颜色和采后保存期，而模式植物拟南芥和水稻不适于研究这些特征。但是，月季遗传研究的文献资料非常有限，大部分研究集中在私人培育者或月季公司，他们很少公开发表自己的研究[68]，因此，加强科研院所、大学与育种者之间的合作与交流至关重要。

DNA 分子标记的重要性状在育种中可用于后代选择，加速月季常规育种进程。在选择一些难以仅仅通过表型特征进行筛选的多态性性状中尤为重要。许多月季的重要特征已经用于分子标记探针，如 AFLP、STS 和 SSR，巩固现有的遗传图谱将在一定程度上加速其研究的进程。但这些标记在育种进程中筛选种质资源和后代中并不十分有效。对全世界 100 多位果树和观赏植物育种者进行的一项调查显示，不及 50％的育种计划及相关研究项目中应用分子标记，其中主要是应用于植株鉴别和遗传多样性，其余依次为构建分子图谱、寻找分子探针和鉴定特殊性状的基因、标记辅助育种、解释系统分类学。总之，尽管在这一领域的研究很热，但在实际中应用很少。究其原因，一是缺乏可利用的标记，二是利用标记筛选大量后代的成本过高。同时，分子标记辅助育种中的应用需加以改进，如简化技术流程，PCR 反应可直接从研磨叶片开始，避免长时间的提取纯化 DNA 的过程等；对于筛选大量的杂交后代，应首选简单的 PCR 基础的标记；无胶化验技术取代目前繁琐的凝胶电泳试验；所用标记应适用于所有的月季(包括二倍体和四倍体)等将有助于广泛应用标记；将最初的 PCR 基础的等位特定标记转化为 SNP 标记，并使用比色仪检测选择的等位基因[69]。

构建高密度的通用月季遗传图谱对月季的研究具有深远的意义。利用 SSR 分子标记将现有的图谱进行整合，筛选更多 SSR 引物，继续深入研究形态特征的遗传机理(花色、花型、花朵开放时间长度、有无皮刺)，筛选抗病基因(黑斑病、白粉病)，获得更多可用于构建遗传图谱的分离后代群体，构建物理图谱，发展功能基因组学，将成为今后发展的方向。采用 QTLs 分析、ESTs 序列分析、构建 BAC 文库、同源序列比对、从模式植物中筛选候选基因等，将成为基因鉴别和分离的主要技术手段。

我国是蔷薇属植物重要分布中心之一，拥有许多优良的种质资源和基因资源，但目前对蔷薇属的研究与国外有较大差距，生产上也主要依赖国外进口品种，这在很大程度上制约了我国月季育种与生产的发展。因此，利用国外先进技术，结合国内外已有研究成果对我国特有种质资源进行深入研究，分离和鉴定优良性状基因，将加速培育具有自主知识产权的现代月季品种的进程。

参考文献：

[1] WYLIE A P. The history of garden roses. Masters memorial lecture[J]. J. Roy. Hort. Soc, 1954, 79: 8-24.

[2] 俞德浚.中国植物志(第37卷)[M].北京:科学出版社,1985:360-455.

[3] GUDIN S. Rose: genetics and breeding[J]. Plant Breed Rev, 2000,17:159-189.

[4] BLACKBURN K B. Chromosomes and classification in the genus rosa[J]. The American Naturalist, 1925,59(662):200-205.

[5] REHDER. Mannual of cultivated trees and shrubs hardy in North American[M]. ed. 2. New York:Macmillan,1940.

[6] WU ZH Y, HONG D Y. Flora of China(9)[M]. Beijing: Science Press, 2001:39-382.

[7] 张佐双,朱秀珍.中国月季[M].北京:中国林业出版社.2006.

[8] WISSEMANN V, RITZ C M. Evolutionary patterns and processes in the genus *Rosa* (Rosaceae) and their implications for host-parasite co-evolution[J]. Plant Systematics Evolution, 2007, 266: 79-89.

[9] MATSUMOTO S, FUKUI H. Identification of rose cultivars and clone plants by random amplified polymorphic DNA[J]. Scientia Horticulturae, 1996, 67(1-2):49 -54.

[10] MATSUMOTO S, KOUCHI M, FUKUI H, *et al*. Phylogenetic analyses of the subgenus Eurosa using the its nrDNA sequence[J]. Acta Horticulturae, 2000, 521: 193-202.

[11] WU S Q,UEDA Y, NISHIHARA S M. Phylogenetic analysis of Japanese *Rosa* species using matK sequences[J]. Breeding Science, 2000,50(4): 275-281.

[12] ESSELINK G D, SMULDERS M J M, VOSMAN B. Identification of cut rose (*Rosa hybirida*) and rootstock varieties using robust sequence tagged microsatellite site markers[J]. Theor Appl Genet , 2003,106: 277-286.

[13] MILLAN T, QSUNA F, COBOS S, *et al*. Using RAPDs to study phylogenetic relationship in *Rosa*[J]. Theor Appl Genet, 1996, 92:273-277.

[14] ANNE B, JUKIAN R S, SIMON J. Phylogenetic relationships in the genus rosa: new evidence from chloroplast DNA sequences and an appraisal of current knowledge[J]. Sysematic Botany, 2007,32(2):366-378.

[15] IWATA H, KATO T, OHNO S. Triparental origin of *Damask roses*[J]. Gene, 2000, 259(12): 53-61.

[16] ANNE B, SIMON J, JULIAN R, *et al*. Molecular markers indicate that the narrow quebec endemics rose rousseauiorum and rosa williamsii are synonymous with the widespread rosa blanda[J]. Canadian Journal of Botany, 2005,83(4): 386-398.

[17] DEBENER T, BARTELS C, Mattiesch L. RAPD analysis of genetic variation between a group of rose cultivars and selected wild rose species[J]. Mol. Breeding, 1996,2: 321-327.

[18] JAN C H, DAVID H B, MANHART J, *et al*. Rose germplasm analysis with RAPD markers[J]. Hortscience, 1999, 34(2):341-345.

[19] 陈向明,郑国生,孟丽.玫瑰、月季、蔷薇等蔷薇属植物RAPD分析[J].园艺学报,2002,29(1): 78-80.

[20] LEUS L, JEANNETEAU F, HUYLENBROECK J V, *et al*. Molecular evaluation of a collection of rose species and cultivars by aflp, ITS, rbcL and matK[J]. Acta Horticulturae, 2004,651(2): 141-147.

[21] BARDAR N G, BAYDAR H, DEBENER T. Analysis of genetic relationships among rosa damascena plants grown in Turkey by using AFLP and microsatellite markers[J]. Journal of Biotechnology,2004, 111(3):263-267.

[22] KIM G J, CHOI J K, GI G Y. Selection of RAPD primers for efficient fingerprinting in roses[J]. Korean Journal of Horticultural Science & Technology, 2006, 24(2): 253-257.

[23] VALENTINA S, AZIZ A, ROBERTO B. Characterization and genetic relationships of wild species and old garden roses based on microsatellite analysis[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2006,131(1): 66-73.

[24] WEN X P, PANG X M, DENG X X. Characterization of genetic relationships of *Rosa roxburghii* Tratt and its relatives using morphological traits, RAPD and AFLP markers[J]. The Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2004, 79(2):189-196.

[25] RUSANOV K, KOVACHEVA N, VOSMAN B, *et al*. Microsatellite analysis of *Rosa damascena* Mill. accessions reveals genetic similarity between genotypes used for rose oil production and old damask rose varieties[J]. Thero. Appl. Gene,2005,111:804-809.

[26] CARMELLA F, AMENDA W, NANCY M. Randomly amplified polymorphic DNA analysis on the musk roses[R]. Proceedings of the 15th annual meeting of the Florida State Horticultural Society, 2003:117-119.

[27] DEBENER T. The utilization of molecular tools for rose breeding and genetics[J]. Acta Horticulturae, 2003,630:29-44.

[28] VOSMAN B,VISSER D,VAN DER VOORT J R,*et al*. The establishment of 'essential derivation' among rose varieties, using aflp[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004,109 (8):1718-1725.

[29] NYBOM H, WERLEMARK G, OLSSON A M E, *et al*. Between and within population diversity in dogrose species[J]. Acta Horticulturae, 2001,546: 139-144.

[30] NYBOM H, ESSELINK G D, WERLEMARK G, *et al*. Microsatellite DNA marker inheritance indicates preferential pairing between two highly homologous genomes in polyploid and hemisexual dogrose, *Rosa* L. sect. Caninae DC[J]. Heredity, 2004, 92:139-150.

[31] CREPEL L, ZHANG D, MEYNET J,*et al*. Estimation of heterozygosity in two botanic rose species using AFLP markers[J]. Acta Horticulturae, 2001,546:187-191.

[32] HUBBARD M, KELLY J, RAJAPAKSE S, *et al*. Restriction fragment length polymorphism in rose and their use for cultivar identification[J]. Hort Science, 1992,27(2):172-173.

[33] TORRES A M. Identifying rose cultivars using random amplified polymorphic DNA markers[J]. Hort Science, 1992,28 (4):333-334.

[34] GALLEGO F J, MARTINEZ I. Molecular typing of rose cultivars using rapds[J]. Journal of Horticultural Science, 1996,71(6):901-908.

[35] CRESPEL L,CHIROLLET M,DUREL E,*et al*. Mapping of qualitative and quantitative phenotypic traits in Rosa using AFLP mark-

ers[J]. Theor Appl Genet, 2002,105:1207-1214.

[36] 王国良,上田善弘,巫水钦.切花月季芽变品种的分子标记与鉴别研究[J].江苏林业科技, 2001,28(1):1-9.

[37] ZHANG D, BESSE C, CAO M Q, *et al.* Evaluation of aflpS for variety identification in modern rose (*Rosa hybrida* L.) [J]. Acta Horticulturae, 2001,546: 351-357.

[38] DEBENER T. Construction of a genetic linkage map for roses using RAPD and AFLP markers[J]. Theor Appl Genet, 1999,99: 891-899.

[39] ZHANG L. Genetic linkage mapping in tetraploid and diploid rose[M]. Dissertation:Clemson University, 2003:1-160.

[40] BALLARD R, RAJAPAKSE S, ABBOTT A, *et al.* DNA markers in roses and their use for cultivar identification and genome mapping[J]. Acta Horticulturae, 1996,424: 265-268.

[41] 郭立海,金德敏,王斌,等.月季种质鉴定和多样性分析[J].园艺学报,2002,29(6):551-555.

[42] WU S Q,UEDA Y, NISHIHARA S. Phylogenetic analysis of Japanese rosa species using DNA sequences of nuclear ribosomal internal transcribed spacers (ITS) [J]. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2001,76: 127-132.

[43] WISSEMANN V, RITZ C M. The genus rosa (Rosoideae, Rosaceae) revisited: molecular analysis of nrITS-1 and atpB-rbcL intergenic spacer (IGS) versus conventional taxonomy [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2005, 147: 275-290.

[44] SHUNSUKE T. Phylogenetic relationship in the genus rosa based on the restriction enzyme analysis of the chloroplast DNA[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science,2000,69(5):598-604.

[45] DEBENER T, MATTIESCH L, VOSMAN B. A molecular marker map for roses[J]. Acta Horticulturae, 2001, 547: 283-287.

[46] RAJAPAKSE S, BYRNE D H, ZHANG L, *et al.* Two genetic linkage maps of tetraploid roses[J]. Theor Appl Genet, 2001, 103:575-583.

[47] VON MALEK B, WEBER W E, DEBENER T. Identification of molecular markers linked to rdrl, a gene conferring resistance to blackspot in roses[J]. Theor Appl Genet, 2000, 101:977-983.

[48] LINDE M, DEBENER T. Isolation and identification of eight races of powery mildew of roses (Podosphaera pannosa (Wallr:Fr.) de Bary) and the genetic analysis of the resistance gene Rppl[J]. Theor. Appl. Genet, 2003, 107:256-262.

[49] DUGO M L, SATOVIC Z, MILLAN T, *et al.* Genetic mapping of QTLs controlling horticultural traits in diploid roses [J]. Theor Appl Genet, 2005,111(3):511-520.

[50] HIBRAND-SAINT OYANT L, CRESPEL L, RAJAPAKSE S, *et al.* Genetic linkage maps of rose constructed with new microsatellite markers and locating QTL controlling flowering traits[J]. Tree Genetics Genomes. 2007,1614-2942.

[51] YAN Z, VISSER P B, HENGRIKS T, *et al.* QTL analysis of variation for vigour in rose[J]. Euphytica, 2007, 154:53-62.

[52] YAN Z, DENNEBOOM C, HATTENDORF A, *et al.* Construction of an integrated map of rose with AFLP, SSR, PK, RGA, RFLP, SCAR and morphological markers[J]. Theor Appl Genet, 2005,110: 766-777.

[53] ZHANG L H, YRNE D H, BALLARD R E. Microsatellite marker development in rose and its application in tetraploid mapping[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2006, 131(3): 380-387.

[54] GREG H, DAVID H B, HONGBIN Z. Toward positional cloning of everblooming gene (evb) in plants: A BAC library of *Rosa chinensis* cv. old blush[J]. Acta Horticulturae, 2006,677:145-149.

[55] DE VRIES D P, DUBOIS A M. Inheritance of recurrent flowering and moss characters in F1 and F2 hybrid tea x R. centifolia muscosa (Aiton) Seringe populations[J]. Gartenbauwissenschaft, 1984, 49(3):97-100.

[56] DE VRIES D P, DUBOIS A M. On the transmission of the yellow flower colour form Rosa foetida to recurrent flowering hybrid tea-roses[J]. Euphytica, 19,27:205-210.

[57] DEBENER T, VON MALEK B, MATTIESCH L, *et al.* Genetic and molecular analysis of important characters in roses[J]. Acta Horticulturae, 2001, 547:45-49.

[58] 邱丽娟,王昌龄,周国安,等.大豆分子育种研究进展[J].中国农业科学, 2007,40(11):2418-2436.

[59] KAUFMANN H, MATTIESCH L, LORZ H, *et al.* Construction of a BAC library of *Rosa rugosa* Thunb and assembly of a contig spanning Rdrl, a gene that confers resistance to blackspot[J]. Mol Genet Genomics, 2003, 267:666-674.

[60] 罗玉兰,张冬梅.SSR 标记及形态性状鉴定红刺玫和月季杂交 F_1 后代[J].分子植物育种, 2007,5(6):839-842.

[61] DEBENER T, JANAKIRAM T, MATTIESCH L. Sports and seedlings of rose varieties analysed with molecular markers[J]. Plant Breeding , 2000 ,119: 71-74.

[62] 谢建平.水稻分子标记辅助育种研究进展[J].种子, 2006,25(11):43-45.

[63] 石玉真,刘爱英,李俊文,等.与棉花纤维强度连锁的主效 QTL 应用于棉花分子标记辅助育种[J].分子植物育种, 2007,5(4):521-527.

[64] 张晓科,夏先重,王忠伟,等.小麦品质性状分子标记多重 PCR 体系的建立[J].作物学报,2007,33(10):1703-1710.

[65] GUTERMAN I, SHALIT M, MENDA N, *et al.* Rose Scent: genomics approach to discovering novel floral fragrance related genes[J]. The Plant Cell, 2002, 14(10):2325-2338.

[66] 谢吉容,程在全,黄兴奇,等. 月季功能基因研究与应用进展[J].北方园艺,2007(8):65-69.

[67] 马男,蔡蕾,陆旺金,等.外源乙烯对月季(Rosa hybrida)切花花朵开放的影响与乙烯生物合成相关基因表达的关联[J].中国科学, 2005,35(2):104-114.

[68] GUDIN S, MOUCHOTTE J. Integrated research in rose improvement. A breeder's experience[J]. Acta Horticulturae, 1996,424:285-292.

[69] RAJAPAKSE S. Gene mapping[M]//ROBERTS A, DEBENER T, GUDIN S. Encyclopedia of rose sciences. Elsevier, Oxford, 2003:326-334.