

# MYB、bHLH、WD40 调控兰科植物花色花香研究进展

杨跃敏<sup>1,2</sup>, 罗丹妮<sup>1,2</sup>, 秦梦珂<sup>1,2</sup>, 郭润杰<sup>1,2</sup>, 王媛媛<sup>1,2</sup>, 刘鲲鹏<sup>1,2</sup>, 马晓开<sup>2,3</sup>

(<sup>1</sup>福建农林大学生命科学学院, 福州 350002; <sup>2</sup>福建农林大学海峡联合研究院基因组学研究中心, 福州 350002; <sup>3</sup>福建农林大学兰科植物保护与利用国家林业和草原局重点实验室, 福州 350002)

**摘要:** MYB、bHLH 和 WD40 转录因子在高等植物中发挥核心调控作用, 包括次级代谢途径 (如花青素与原花青素代谢)、表皮细胞形态发育 (如花瓣表皮细胞分化、毛状体形成) 及环境响应。兰科植物具有多样花色、丰富花香和特化花部结构, 这些性状对吸引传粉者以促进繁殖成功至关重要, 也是其观赏价值与经济潜力的重要基础。近年来, 研究者对兰科植物花色形成及花香合成相关代谢物的分子调控机制研究不断深入。本文系统梳理了 MYB、bHLH 和 WD40 参与兰科植物花色与花香形成调控机理的研究进展, 重点综述花色素类型与花香成分的次生代谢途径; MYB-bHLH-WD40 复合体调控花色花香代谢的分子机制, 为兰科植物花部综合性状的分子机理解析及观赏性状分子改良提供理论支持与方向。

**关键词:** MYB; bHLH; WD40; 兰科植物; 花颜色; 花气味

## Research Progress on MYB、bHLH and WD40 Regulation of Flower Color and Scent in Orchidaceae

YANG Yuemin<sup>1,2</sup>, LUO Danni<sup>1,2</sup>, QIN Mengke<sup>1,2</sup>, GUO Runjie<sup>1,2</sup>, WANG Yuanyuan<sup>1,2</sup>, LIU Kunpeng<sup>1,2</sup>, MA Xiaokai<sup>2,3</sup>

(<sup>1</sup>College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002; <sup>2</sup>Center for Genomics, Haixia Institute of Science and Technology,

Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002; <sup>3</sup>Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration for Orchid Conservation and

Utilization, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002)

**Abstract:** The MYB-bHLH-WD40 (MBW) transcriptional complex functions as a conserved master regulator of diverse biological processes in higher plants, particularly in secondary metabolite biosynthesis, epidermal cell morphogenesis, and environmental responses. Orchidaceae is renowned for its exceptional diversity in floral traits, which play a crucial role in pollinator attraction and reproductive success, in turn contributing to the significant ornamental and economic value of orchids. Consequently, elucidating the molecular networks that govern the formation of floral color and scent in orchids has become a major research focus. This review systematically synthesizes recent advances regarding the pivotal role of the MBW complex in regulating floral pigmentation and scent production in orchids. We mainly focus on the biosynthetic pathways of major floral pigments and aromatic

**收稿日期:** 2025-07-07      网络出版日期:

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250707001>

第一作者研究方向为兰科植物花色相关基因筛选及验证, E-mail: yang\_ym0115@163.com

通信作者: 马晓开, 研究方向为植物繁育系统的起源演化和分子机理, E-mail: maxk@fafu.edu.cn

**基金项目:** 国家自然科学基金 (31700199); 福建农林大学科技创新专项基金 (KFb22112XA)

**Foundation projects:** National Natural Science Foundation of China (31700199); Earmarked Fund of Science and Technology Innovation for Fujian Agriculture and Forestry University (KFb22112XA)

volatiles, together with the molecular mechanisms by which the MBW complex regulates the expression of structural and regulatory genes. This overview establishes a theoretical framework for understanding the molecular basis of complex floral traits and offers insights into molecular breeding and genetic improvement of ornamental orchids.

**Key words:** MYB; bHLH; WD40; Orchidaceae; Flower color; Floral scent

花色与花香是被子植物花部性状的重要组成部分，不仅决定其观赏与经济价值，还在吸引传粉者、促进有性繁殖及维系种群多样性方面发挥关键作用。兰科（*Orchidaceae*）作为被子植物最大的科之一，涵盖800余属、25000余种，其花部性状呈现极高的多样性<sup>[1-2]</sup>。独特的形态结构、丰富的花色模式与多变的花香特征，使兰科成为研究花部性状传粉适应性的经典模型，也是观赏兰花育种的核心目标。

兰科植物在花色与花香方面具有显著的特殊性。色素在花器官中呈现明显的空间异质性，如唇瓣与花被片间的色彩差异，以及条纹、斑块等复杂图案的形成<sup>[3-4]</sup>；花香化学成分则涵盖萜类、苯丙素/苯基丙烯类及脂肪酸衍生物等多类化合物，并在花发育阶段、昼夜节律以及授粉生态策略间呈现动态变化<sup>[5-6]</sup>。尽管两者涉及产物不同：花色主要由花青素和类胡萝卜素生物合成途径决定，花香主要源自萜类及苯丙素/苯基丙烯类途径，但这些代谢途径在调控机制上具有共性，均涉及多步复杂酶促反应和精细复杂的转录调控<sup>[7]</sup>。其中，以MBW（MYB-bHLH-WD40）复合体为核心的调控模块，通过不同成员单一或协同调节关键结构基因的表达，影响代谢流向与产物积累，进而决定色素与挥发性有机化合物（VOCs, volatile organic compounds）的种类、含量及时空分布，实现花色与花香在生态适应过程中的协同优化<sup>[8]</sup>。

## 1 兰科植物花颜色和气味性状研究

### 1.1 兰科植物花色素类型研究

花色是兰科植物吸引传粉者的关键视觉信号，直接影响繁殖成功率<sup>[5,9]</sup>。其呈色机制受表皮细胞结构、色素类型及环境因素共同调控，其中色素组成与含量起主导作用<sup>[10]</sup>。兰花主要呈色色素包括类黄酮衍生物与类胡萝卜素<sup>[11]</sup>。类黄酮衍生物中，花青素作为水溶性显色成分，赋予花朵红、紫、蓝等色调，主要类型为矢车菊素（Cyanidin）、飞燕草素（Delphinidin）和天竺葵素（Pelargonidin），其中紫红色花以矢车菊素与芍药素（Peonidin）为主<sup>[12-13]</sup>。类胡萝卜素分为胡萝卜素（Carotenenes）与叶黄素（Xanthophylls），后者使花器官呈现黄色<sup>[14-15]</sup>。

唇瓣常因局部积累花青素或类胡萝卜素而形成条纹、斑点或色块，构成复杂花色图案<sup>[16]</sup>。石斛属（*Dendrobium*）28个品种中，花青素以矢车菊素为主，芍药素与天竺葵素次之；花瓣pH值及辅助色素（Copigments）显著影响最终显色<sup>[17]</sup>。白及（*Bletilla striata*）花色变异与矢车菊素-3-O-芸香糖苷（Cyanidin 3-O-rutinoside）和芍药素-3-O-芸香糖苷（Peonidin 3-O-rutinoside）积累相关<sup>[18]</sup>。硬叶兜兰（*Paphiopedilum micranthum*）中，叶黄素（Lutein）、玉米黄质（Zeaxanthin）与花青素协同调控花瓣呈色<sup>[19]</sup>。矢车菊素、芍

药素和矮牵牛素 (Petunidin) 是墨兰 (*Cymbidium sinense*) 花主要的呈色物质, 不同杂交种在其含量上有所不同<sup>[20]</sup>。

## 1.2 兰科植物花香成分研究

花香也是兰科植物吸引传粉者的关键要素, 同时也是提升观赏价值的重要性状<sup>[5]</sup>。兰科植物花香成分主要包括萜类 (如单萜、倍半萜)、苯丙素类/苯类化合物和脂肪酸衍生物等<sup>[21]</sup>。不同物种、花器官及发育时期, 其 VOCs 种类与比例具有显著差异, 形成了复杂而独特的香气谱<sup>[22-23]</sup>。

萜类化合物是兰科植物花香的主要成分, 包括单萜和倍半萜等<sup>[24]</sup>。石斛属部分物种盛花期富含烯萜类化合物<sup>[25]</sup>。蕙兰 (*Cymbidium faberi*)、春兰 (*Cymbidium goeringii*) 主要花香成分为倍半萜法呢醇 (Farnesol), 文心兰属 (*Oncidium*) 多数品种以罗勒烯 (Ocimene) 及其异构体 (Z)-3,7-二甲基-1,3,6-辛三烯为主<sup>[21, 26]</sup>。苯丙素/苯并酮类化合物在兰科植物花香释放物中也同样重要<sup>[2]</sup>。贝丽娜蝴蝶兰 (*Phalaenopsis bellina*) 与小兰屿蝴蝶兰 (*Phalaenopsis equestris*) 的香气成分以单萜烯 (Monoterpenes)、芳樟醇 (Linalool)、芳樟醇衍生物 (Linalool derivatives)、反式香叶醇 (Trans-geraniol)、香叶醇衍生物 (Geraniol derivatives) 为主, 同时含有苯丙素类及脂肪酸衍生物, 其中无香型小兰屿蝴蝶兰能释放苯丙素/苯丙类挥发物<sup>[27]</sup>。手参属 (*Gymnadenia*) 会释放出近 50 种 VOCs 用于吸引不同传粉媒介, 其中丁香酚和醋酸苜酯是其主要花香挥发物<sup>[28]</sup>。建兰 (*Cymbidium ensifolium*) 主要花香挥发物为脂肪酸衍生物和萜类化合物 (如茉莉酸甲酯、法呢醇和芳樟醇)<sup>[29]</sup>。杓兰 (*Cypripedium calceolus*) 花气味主要由脂肪族、萜类和芳香族组成<sup>[30]</sup>。在锋兰属 (*Ophrys*) 中, 花朵可释放富含萜烯且含酚类成分的亲脂性分泌物以吸引传粉者<sup>[31]</sup>。除以上三种常见 VOCs 外, 长距彗星兰 (*Angraecum sesquipedale*) 随着不同花发育阶段在昼夜节律释放的 VOCs 种类有所差异, 在花蕾期主要是萜类为主, 开花期则主要为脞、萜类及苯丙类物质<sup>[6]</sup>。铁皮石斛 (*D. officinale*) 中共鉴定出 78 种挥发性化合物及 33 种关键香气成分, 其中醇类化合物占主导<sup>[32]</sup>。心唇围柱兰 (*Encyclia cordigera*) 释放的花香挥发物中除常见三类 VOCs 外还含有 5% 的含氮挥发性化合物-吲哚<sup>[33]</sup>。

## 2 MBW 转录因子复合体调控植物花色花香代谢

MBW 转录因子复合体是由三类转录因子——MYB (Myeloblastosis)、bHLH (basic helix-loop-helix) 和 WD40-repeat 蛋白组成的三元调控复合体, 在植物的多种生理和发育过程中发挥核心调控作用<sup>[34]</sup>。其中, MYB 蛋白负责识别特定 DNA 顺式作用元件, bHLH 蛋白通过与 MYB 互作增强其 DNA 结合活性, 而 WD40 蛋白则作为支架蛋白促进复合体的组装与稳定<sup>[35]</sup>。MBW 复合体已被广泛报道参与次生代谢物合成 (如花青素、类黄酮等)、毛状体发育及激素信号应答等多个生物过程, 是调控植物特异性性状形成的重要分子基础<sup>[36]</sup>。随着对 MBW 复合体在植物花色与花香代谢调控机制的深入研究, 其在花部特异性代谢通路中的关键作用日益明晰。

## 2.1 MBW 复合体调控植物花色研究

花青素是植物中重要的水溶性次生代谢产物，广泛分布于花、果、叶等组织，在植物生长发育、环境适应及花色形成中发挥关键作用。研究表明，花青素合成主要受 MBW 复合体的转录激活调控。该复合体通过协同调控花青素合成途径中关键结构基因（如 *CHS*、*CHI*、*F3H*、*DFR*、*ANS* 和 *UFGT*）的表达，促进花青素的合成与积累。这一机制已在拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）、矮牵牛（*Petunia hybrida*）和葡萄（*Vitis vinifera*）等模式植物中得到实验证实<sup>[35-38]</sup>。

此外，MBW 复合体的活性受一系列负调控因子的精细调节，尤其来自同一 MYB 家族的抑制型 MYB 蛋白（如 MYB4 和 MYBL2）。它们通过与 bHLH 蛋白竞争性结合阻碍 MBW 复合体形成，或直接作用于靶基因启动子区域抑制结构基因表达，从而负向调控花青素积累<sup>[39-41]</sup>。

## 2.2 MBW 复合体调控植物花香研究

花气味在吸引传粉者、促进繁殖和抵御病虫害中具有重要生态功能。目前，MBW 复合体在花香调控中的研究相对有限，但已有证据表明其可通过直接或间接调控香气合成途径的关键基因，参与花香物质生物合成。如在拟南芥中，*MYB21* 和 *MYB24* 通过调控苯丙素合成相关基因，促进芳香物质的产生<sup>[42]</sup>。在桂花（*Osmanthus fragrans*）中，*OfMYB1R70/114/201* 等调控苯丙烷/苯丙酮等香气物质合成，影响 $\beta$ -紫罗酮等挥发物含量<sup>[43]</sup>。MYB 和 ERF 也参与萜类代谢，通过调控萜烯类合成酶基因（*TPS*, terpene synthase）表达影响花香成分<sup>[44]</sup>。此外在南非醉茄（*Withania somnifera*）首次鉴定到可调节花香的转录因子 *ODORANT 1*（*ODO 1*）<sup>[45]</sup>。此后有研究表明矮牵牛（*Petunias hybrida*）*EOB I*和 *EOB II* 能够正向调节 *ODO1*，从而增强苯类化合物合成促进调节花香产生<sup>[46-48]</sup>。

与花色调控类似，MBW 复合体在花香代谢中的活性也可能受到抑制型 MYB 转录因子的反馈调节，这类抑制因子通过与 bHLH 或靶基因启动子竞争结合，抑制挥发性有机物合成相关基因的表达，从而实现对外香气释放强度和时空特异性的精细控制<sup>[47]</sup>。

## 3 兰科植物 MYB 转录因子调控花色花香进展

近年来，多个兰科植物属种中均已系统地鉴定出 MYB 家族成员（表 1），其中以 R2R3-MYB 类型为主，普遍与花青素及类黄酮代谢密切相关。

表 1 兰科植物 MYB 家族成员鉴定信息表

Table 1 Identification information of MYB family members in Orchidaceae

物种 Species	MYB 成员总数 Total number of MYB members	MYB 家族				参考文献 Reference
		1R-MYB 成员数 Number of 1R-MYB members	R2R3-MYB 成员数 Number of R2R3-MYB members	3R-MYB 成员数 Number of 3R-MYB members	4R-MYB 成员数 Number of 4R-MYB members	

建兰 <i>Cymbidium ensifolium</i>	136	27	102	2	2	[49]
春兰 <i>Cymbidium goeringii</i>	-	-	104	-	-	[50]
墨兰 <i>Cymbidium sinense</i>	160	55	100	4	1	[51]
黄石斛 <i>Dendrobium catenatum</i>	133	32	99	1	1	[52]
金钗石斛 <i>Dendrobium nobile</i>	276	123	125	27	1	[53]
铁皮石斛 <i>Dendrobium officinale</i>	165	42	117	4	2	[54]
小兰屿蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis equestris</i>	159	40	115	3	1	[54]
蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis aphrodite</i>	-	-	99	-	-	[55]
白及 <i>Bletilla striata</i>	223	-	94	-	-	[56]

-表示原文未提供该类别数据；下同

-indicates that the original source did not provide data for this category; The same as below

### 3.1 兰科植物 MYB 转录因子成员调控花色研究

MYB 转录因子家族在兰科植物花色形成中的调控作用较为清晰。蝴蝶兰属拥有成熟的遗传操作体系和完整的高质量基因组数据，是解析花色分子机制的理想研究材料。其花色呈现形式丰富，包括斑点、条纹、渐变及多种复色类型，涉及花青素、类黄酮及类胡萝卜素等多种色素物质，为研究复杂调控机制提供了代表性材料。蝴蝶兰中鉴定出 3 个 R2R3-MYB 转录因子：PeMYB2、PeMYB11 和 PeMYB12。瞬时沉默实验显示，PeMYB2 沉默导致萼片红色色素沉着缺失，PeMYB11 沉默引起红色静脉模式丧失，PeMYB12 沉默则使红色斑块沉着消失<sup>[54, 57]</sup>。此外，Wang 等<sup>[58]</sup>鉴定了 1 个新型 R2R3-MYB 亚群成员 PeMYB4L，该因子能促进花瓣、萼片和唇瓣的花青素积累，并直接激活 PeCHS 表达。

在建兰中共鉴定出 136 个 MYB 成员，根据转录组表达推测 S6 亚家族成员 CeMYB52 和 CeMYB104 可能是导致花色变异的关键基因<sup>[49]</sup>。随后，Ai 等<sup>[59]</sup>通过瞬时表达实验证明 CeMYB104 能导致白色蝴蝶兰花被片花青素中积累，使其呈紫红色。Chen 等<sup>[50]</sup>在春兰中鉴定到 104 个 R2R3-MYB 成员，CgMYB32 的表达与 CgMYB91 相反，而 CgMYB91 与黄色唇瓣上的红色斑点形成有关，推测 CgMYB32 可能在花青素含量低的花器官中高表达，与 CgMYB91 具有相反调节作用。

在兰科植物花色形成的分子机制研究中，对于花青素生物合成途径的报道较丰富，而对类胡萝卜素合成途径及其调控网络的研究报道则相对稀缺，目前仅在文心兰、卡特兰 (*Rhyncholaeliocattleya*) 等少数物种中有报道。卡特兰是一种著名的观赏兰花品种，具有较大的花型，萼片和花瓣呈淡粉色、唇瓣具有不同的颜色分布：基部呈现黄色，顶端呈现紫红色。其红色和黄色分别由花青素和类胡萝卜素控制。Li 等<sup>[4]</sup>研究发现，卡特兰 (*Rhyncholaeliocattleya* Beauty Girl ‘KOVA’) 花色受到 3 种 R2R3-MYB 转录因子的调控，开花前 RcPAP1 在唇瓣顶端特异性表达，促进花青素积累，呈现紫红色；开花后，RcPAP2 导致花被中花青素积累减少，呈现淡粉红色；而 RcPCPI 仅在唇瓣基部表达，驱动 $\alpha$ -胡萝卜素和叶黄素积累，呈现黄色。文心兰 (*Oncidium* Gower Ramsey) 花色的形成由类胡萝卜素和花青素共同调控，主要位于萼片、花瓣和唇瓣，OgMYB1 能激活黄色唇瓣中 OgCHI 和 OgDFR 的表达，在黄色唇瓣中积累红色色素<sup>[60]</sup>。Chiou 等<sup>[61]</sup>进一步揭

示 *OgZEP* 能导致 $\beta$ -胡萝卜素的积累，使花器官呈现黄色。

除了对花青素和类胡萝卜素的相关研究外，研究人员对兰科植物中的类黄酮调控机制的探索也逐步拓展，为兰科植物色素代谢研究开辟了新方向。白及是一种富含类黄酮化合物的兰科植物，Huang 等<sup>[56]</sup>通过全基因组分析鉴定出 94 个 R2R3-MYB 成员。其中来自 S7 亚家族的 *BsMYB36* 在拟南芥过表达可促进类黄酮积累并抑制花青素合成；S5 亚家族的 *BsMYB51* 则同时提高类黄酮和花青素的含量。两者均能上调花青素合成相关基因的表达，揭示了 R2R3-MYB 在花青素和类黄酮代谢中的双重调控作用，为兰科植物色素研究提供了重要依据。

部分 MYB 成员可负调控花青素合成。Fu 等<sup>[62]</sup>在蝴蝶兰大辣椒 (*Phalaenopsis* cv. Big Chili) 鉴定到抑制因子 *MYBx1*，该基因在矮牵牛中异源过表达可显著下调查尔酮合酶 (CHS, chalcone synthase)、黄酮-3-羟化酶 (F3H, flavanone 3-hydroxylase) 和二氢黄酮醇还原酶 (DFR, dihydroflavonol) 等结构基因表达，从而抑制花瓣色素合成。

兰科植物中 MYB 转录因子家族成员数量较多，功能多样，调控机制精细。它们既可激活色素合成关键酶转录，也通过时空特异性表达，调节花色分布与变化。在不同属种间其表达模式、靶基因作用途径和调控方向既有共性又具差异，体现出高度复杂且物种特异的调控特征，为深入解析兰科植物花色形成的分子机制奠定了重要基础。

### 3.2 兰科植物 MYB 转录因子成员调控花香研究

目前 MYB 在兰科植物花香研究大多数集中在兰属植物。Xu 等<sup>[63]</sup>对蕙兰花香物质进行测定，检测到其花香主要成分是茉莉酸甲酯 (MeJA, methyl jasmonate)，茉莉酸甲酯受到多种植物激素的串扰调节，其生物合成途径包括 3 个 $\beta$ -氧化循环，属于脂肪酸降解途径的一部分<sup>[64]</sup>。通过对蕙兰开花株和枯萎株进行比较转录组分析，共鉴定出 934 个转录因子，其中数目位列前三的家族是 MYB、AP2-ERF 和 bHLH，具体花香调控模式未揭示，这为深入研究蕙兰花香形成和调控机制提供参考。春兰是一种具有馥郁芳香的兰花品种，Ramya 等<sup>[65]</sup>测定到其花香主要源于萜类化合物：包括法尼醇 (Farnesol)、茉莉酸甲酯、(E)- $\beta$ -法呢烯 ((E)-beta-farnesene) 和橙花醇 (cis-3,7-dimethyl-2,6-octadienol)；进一步对不同发育阶段春兰花的转录组分析，鉴定出调控萜烯生物合成的关键结构基因及相关转录因子，其中 ERF、NAC、MYB 和 bHLH 家族成员在差异表达基因中占比显著，为解析春兰花香气味的分子机制奠定了基础。Ramya 等<sup>[66]</sup>对蕙兰栽培种 Sael Bit 研究发现，花香挥发物主要源于烯烃和苯类化合物，通过 qRT-PCR 分析，发现 *CsMYB1* 在盛花期显著高表达，推测其通过调控苯类代谢途径参与花香合成。以上研究表明 MYB 类转录因子在花香化合物苯丙素类/苯丙环类化合物、脂肪酸类衍生物合成中起着重要作用。

除此之外，彗星兰中非基因 (*Angraecum* SAJOVL Base) 的花香释放具有昼夜节律，萜类与芳香族化合物在黄昏时大量释放，鉴定出两个 MYB 转录因子：其中 *AngODO1* 可能激活苯丙烷类化合物合成通路基因，

促进苯丙氨酸等前体供应以驱动花香的昼夜节律性释放；*AngLHY* 通过抑制 *DXS* 和 *AngODOI* 基因表达，间接调控花香的节律性释放<sup>[67]</sup>。西藏虎头兰（*C. tracyanum*）以花大、花量多、香气浓郁而出名，是现切花市场大花蕙兰重要的育种亲本。Tu 等<sup>[68]</sup>系统解析了西藏虎头兰花香的生物合成与调控机制，确定萜类化合物是其主要挥发性成分，筛选到 4 个萜烯合酶基因（*CtTPS1*、*CtTPS2*、*CtTPS3* 和 *CtTPS8*）及调控其表达的 MYB 转录因子；通过实验验证 *CtMYB2* 能同时激活 *CtTPS3* 和 *CtTPS8* 的表达，*CtMYB3* 可同时激活 *CtTPS2*、*CtTPS3* 和 *CtTPS8* 的表达。该研究首次系统阐明兰花花香合成通路，为芳香型品种选育提供理论支撑。

兰科植物花香的生物合成及调控涉及复杂的分子调控网络，涵盖萜类、苯丙素及脂肪酸衍生物等多条代谢途径。MYB 转录因子在调控上述途径中起关键作用。尽管在蕙兰、春兰、西藏虎头兰等物种中已鉴定出部分关键基因及调控因子并完成功能验证，但 MYB 家族在兰科植物花香整体调控网络中的系统框架尚未完全建立。

## 4 兰科植物 bHLH 转录因子调控花色花香研究进展

目前已在 6 种兰科植物中发现并鉴定出了 bHLH 家族成员（表 2），且大多与类黄酮生物合成及应对非生物胁迫响应的代谢途径有关。

表 2 兰科植物 bHLH 家族成员鉴定信息表

Table 2 Identification information of bHLH family members in Orchidaceae

物种	bHLH 成员数	参考文献
Species	Number of bHLH members	Reference
建兰 <i>Cymbidium ensifolium</i>	94	[69]
黄石斛 <i>Dendrobium catenatum</i>	108	[70]
铁皮石斛 <i>Dendrobium officinale</i>	98	[71]
霍山石斛 <i>Dendrobium huoshanense</i>	83	[72]
蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis aphrodite</i>	115	[73]
竹叶兰 <i>Arundina graminifolia</i>	70	[74]

### 4.1 兰科植物 bHLH 转录因子成员调控花色研究

bHLH 转录因子家族在石斛属的研究较为深入。Jia 等<sup>[75]</sup>在黄石斛（*D. catenatum*）中基于转录组和基因组分析鉴定到 bHLH 转录因子 *DcTT8*，其通过结合 *DcF3'H* 启动子，调节 *DcF3'H* 和 *DcUFGT* 的表达，直接调控矢车菊素合成，影响花瓣红色素含量。Li 等<sup>[76]</sup>在石斛杂交种（*D. hybrids*）中鉴定出 *DhbHLH1*，其与 *DhMYB2* 互作，共同激活花青素合成基因 *DhDFR* 和 *DhANS*，导致白色花瓣形成紫色斑点。蝴蝶石斛（*D. phalaenopsis*）中，*DpMYB4* 和 *DpbHLH1* 均参与花瓣紫红色斑点形成，但仅 *DpMYB4* 具有转录激活活性；*DpbHLH1* 依赖与 *DpMYB4* 的互作，由后者结合靶基因启动子驱动表达<sup>[77]</sup>。Yang 等<sup>[78]</sup>发现铁皮石斛中 *DobHLH26* 可独立结合 *DoCHS* 和 *DoDFR* 启动子促进花青素的合成；当 *DobHLH26* 与 *DoMYB5* 形成复合体时，协同增强调控作用，显著提升花青素积累。Albert 等<sup>[79]</sup>将外源 MYB/bHLH 导入大花蕙兰（*Cymbidium*

hybrid Jung Frau dos Pueblos)花瓣,促进花青素合成。Nakatsuka 等<sup>[80]</sup>鉴定出 *CybHHLH1* 和 *CybHHLH2*(*DhbHHLH1* 同源基因),并通过酵母双杂交证实 *CyMYB1* 与其互作后激活 *CyDFR* 和 *CyANS*,驱动花被片花青素积累。Wang 等<sup>[69]</sup>在建兰中鉴定到 94 个 bHLH 转录因子,其中 *CebHHLH75* 和 *CebHHLH13* 在红/紫红色萼片中高表达,推测其正向调控花青素合成。

bHLH 可通过异源二聚体发挥作用,如红梨 (*Pyrus*) 中 *PybHHLH3* 与 *PyWRKY26* 互作形成复合体,激活 *PyMYB114* 启动子促进花青素积累<sup>[81]</sup>,但该机制尚未在兰科中发现。类胡萝卜素赋予花朵黄/红色调,但兰科中 bHLH 调控该途径的研究极少。当前类黄酮合成相关 bHLH 研究集中于双子叶植物,单子叶植物(如兰科)仍较匮乏。

## 4.2 兰科植物 bHLH 转录因子成员调控花香研究

bHLH 在兰科萜类合成中起关键作用。蝴蝶兰中, *PbbHHLH4* 主导激活单萜合成基因 GDPS (Geranyl diphosphate synthase)<sup>[82]</sup>。铁皮石斛中 *DobHHLH4* 是芳樟醇合成的正向调控因子,促进萜类积累<sup>[83]</sup>;高香型品种中 bHLH 可能特异性激活或抑制下游基因调控花香<sup>[84]</sup>。西藏虎头兰中 bHLH 作为顺式作用元件调控挥发性萜类代谢<sup>[68]</sup>。蕙兰中 *CfbHHLH* 直接结合 *CfAOC* 和 *CfJMT* 启动子,促进茉莉酸甲酯合成<sup>[85]</sup>。Ramya 等<sup>[65]</sup>发现春兰 bHLH 协同其他因子调节萜烯生物合成。

花香气形成是复杂生物学过程。bHLH 通过直接结合结构基因或协同其他因子调控香气合成,其机制与色素调控相似,提示该家族在花器官发育中可能存在普适性调控模式。

# 5 兰科植物 WD40 转录因子调控花色花香研究进展

## 5.1 兰科植物 WD40 转录因子成员调控花色研究

在兰科花色的调控中,WD40 主要通过 MYB 和 bHLH 转录因子之间作用,共同调控花青素的合成与积累。目前在兰科植物中 WD40 的研究十分有限(表 3),Hsu 等<sup>[86]</sup>克隆了三种蝴蝶兰 bHLH 蛋白(*PebHHLH1*、*PebHHLH2* 和 *PebHHLH3*)和一种 WD40 蛋白(*PeWDR1*),分析它们与蝴蝶兰 MYB 蛋白的关联,结果显示,*PebHHLH1* 在花瓣/唇瓣紫色部分的表达量比白色部分高,而 *PebHHLH2*、*PebHHLH3* 和 *PeWDR1* 在白色部分的表达量则略高于紫色部分。

WD40 蛋白在植物花色调控中扮演着关键角色,尽管目前在兰科植物中的报道相对较少。未来,随着更多相关研究的开展,有望进一步揭示 WD40 蛋白在兰科植物花色调控中的具体机制,为兰科植物花色改良和新品种培育提供理论依据和技术支持。

表3 兰科植物 MYB、bHLH 和 WD40 转录因子功能汇总表

Table 3 Summary of the functions of MYB, bHLH, and WD40 transcription factors in Orchidaceae

兰亚科 Subfamily of Orchidaceae	物种 Species	家族 Family	基因 Gene	性状 Floral traits	代谢产物 Metabolite	参考文献 Reference
	建兰	MYB	<i>CeMYB52/CeMYB104</i>	花色	花青素	[49,59]
树兰亚科		bHLH	<i>CebHLH75/CebHLH13</i>	花色	花青素	[68]
<i>Epidendroideae</i>	春兰	MYB	<i>CgMYB32/CgMYB91</i>	花色	花青素	[50]
		bHLH	<i>CgbHLH1</i>	花香	萜烯类化合物	[65]
	蕙兰	MYB	<i>CyMYB1</i>	花色	花青素	[80]
		bHLH	<i>CybHLH1/CybHLH2</i>	花色	花青素	[80]
	蕙兰	bHLH	<i>CjbHLH</i>	花香	茉莉酸甲酯	[85]
	西藏虎头兰	MYB	<i>CtMYB2/CtMYB3</i>	花香	萜烯类化合物	[68]
		bHLH	<i>CtbHLH</i>	花香	萜烯类化合物	[68]
	彗星兰	MYB	<i>AngODO1/AngLHY</i>	花香	苯丙类化合物	[67]
	蕙兰栽培种	MYB	<i>CsMYB1</i>	花香	苯丙类化合物	[66]
	黄石斛	bHLH	<i>DcTT8</i>	花色	花青素	[75]
	铁皮石斛	MYB	<i>DoMYB5</i>	花色	花青素	[78]
		bHLH	<i>DobHLH26</i>	花色	花青素	[78]
		bHLH	<i>DobHLH4</i>	花香	芳樟醇	[83]
	石斛杂交种	MYB	<i>DhMYB2</i>	花色	花青素	[76]
		bHLH	<i>DhbHLH1</i>	花色	花青素	[76]
	蝴蝶石斛	MYB	<i>DpMYB4</i>	花色	花青素	[77]
		bHLH	<i>DpbHLH1</i>	花色	花青素	[77]
	文心兰	MYB	<i>OgMYB1</i>	花色	花青素	[60]
		-	<i>OgZEP</i>	花色	类胡萝卜素	[61]
	卡特兰	MYB	<i>RcPAP1/RcPAP2</i>	花色	花青素	[4]
			<i>RcPCP1</i>	花色	类胡萝卜素	[4]
	小兰屿蝴蝶兰	MYB	<i>PeMYB2/PeMYB11/PeMYB12</i>	花色	花青素	[54, 57]
		MYB	<i>PeMYB4L</i>	花色	花青素	[58]
		WD40	<i>PeWDR1</i>	花色	花青素	[86]
	贝丽娜蝴蝶兰	bHLH	<i>PbbHLH4/PbbHLH6</i>	花香	单萜烯类化合物	[82]
	蝴蝶兰	MYB	<i>MYBx1</i>	花色	花青素	[62]
	白及	MYB	<i>BsMYB36/BsMYB51</i>	花色	花青素	[56]
	独蒜兰	MYB	<i>PlMYB10</i>	花色	花青素	[87]
		bHLH	<i>PlbHLH20/PlbHLH26</i>	花色	花青素	[87]
		WD40	<i>PlWD40-1</i>	花色	花青素	[87]

## 5.2 兰科植物 WD40 转录因子成员调控花香研究

兰科植物花香调控的研究目前多集中在 *TPS* 基因和 *MYB* 类转录因子上, 而关于 *WDR* 转录因子在兰科植物花香代谢调控中的具体作用尚未见报道。WD40 基因在兰科花香调控中的具体作用仍处于初步探索阶段。WD40 结构域蛋白参与许多细胞代谢过程, 包括类黄酮等代谢物的生物合成, 这一过程与矮牵牛花的气味产生有关<sup>[88]</sup>。Shor 等<sup>[89]</sup>发现矮牵牛 *PhWD2* 是气味产生的负调节因子, 抑制 *PhWD2* 表达后, 苯丙烷挥发物的积累显著增加, 阐明了其在花香调控中的作用方式。这些研究为深入探究 WD40 在兰科植物花香调控中的潜在功能提供了重要线索。

## 6 MBW 复合体各转录因子间协同调控兰科植物花色和花香研究

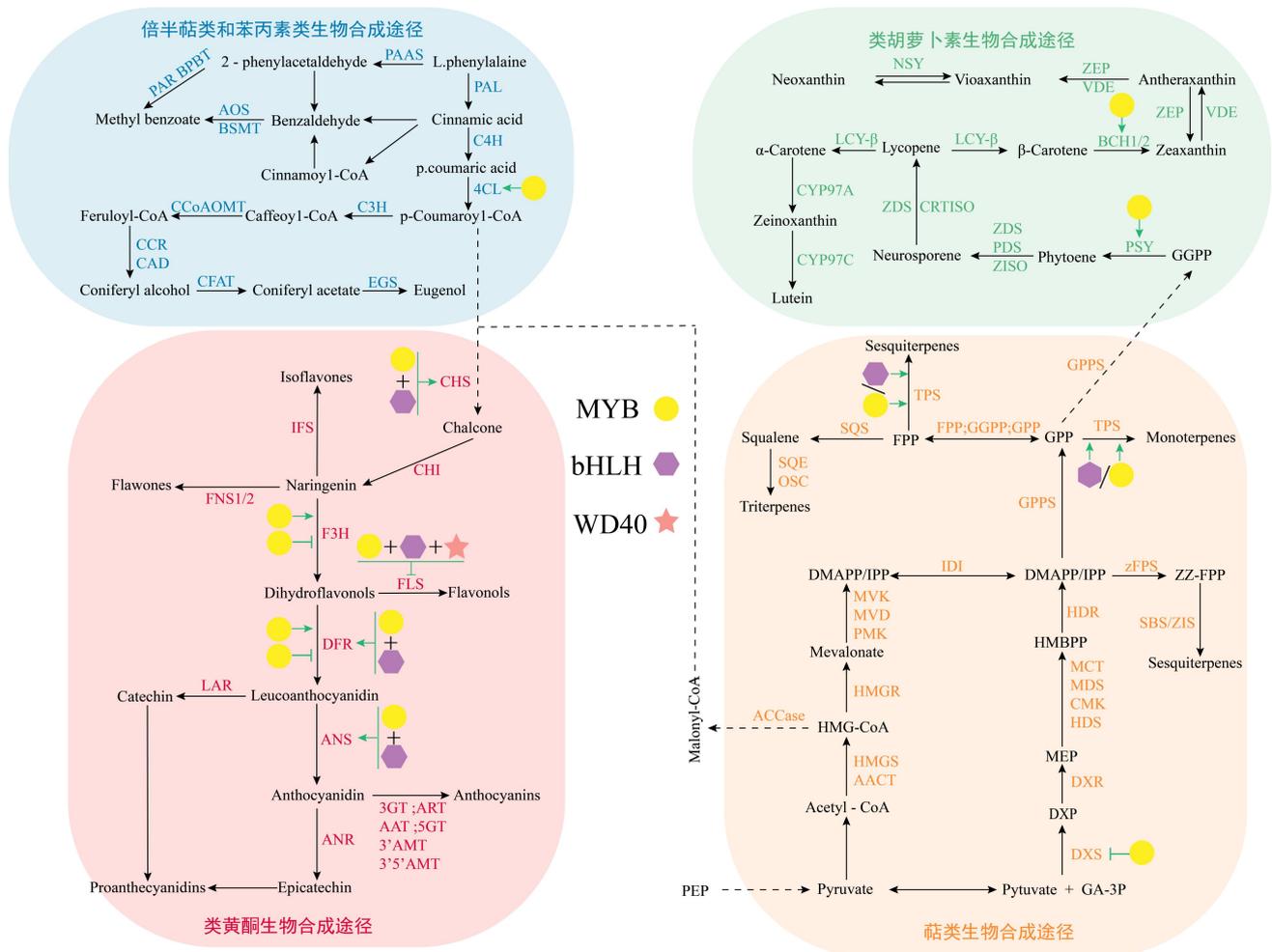
*MYB*、*bHLH* 和 *WD40* 转录因子除独立调控兰科花色素与花香化合物外, *MBW* 复合体成员间还通过协同作用共同调控花色与花香性状。这种协同涵盖三元复合体、二元复合体及同家族成员间的协作。

兰科 *MBW* 三元复合体的案例目前仅在类黄酮途径中发现(图 1)。独蒜兰(*Pleione limprichtii*)中 *P1MYB10* 可与 *P1bHLH20* 或 *P1bHLH26* 及 *P1WD40-1* 形成 *MBW* 复合体, 通过抑制 *PIFLS* 表达, 负调花青素积累, 影响花色<sup>[89]</sup>。

二元复合体协同在类黄酮途径中有报道(图 1)。铁皮石斛中 *DoMYB5* 与 *DobHLH26* 形成复合体增强 *DoCHS* 和 *DoDFR* 表达, 促进花青素积累<sup>[78]</sup>。大花蕙兰中 *CyMYB1* 与 *CybHLH1/CybHLH2* 互作激活 *CyDFR* 和 *CyANS*, 驱动花被片色素沉积<sup>[80]</sup>。

同家族成员间亦存在协同。卡特兰中 *RcPAP1/RcPAP2* 参与类黄酮途径, 而 *RcPCP1* 调控 *RcPSY* 和 *RcBCHI* 影响类胡萝卜素合成<sup>[4]</sup>。蝴蝶兰中 *PeMYB2*、*PeMYB11* 和 *PeMYB12* 激活 *F3H* 和 *DFR* 促进花青素合成, 而 *MYBx1* 抑制两者表达阻遏色素沉积, 为同一家族的正负调控提供了范例(图 1)<sup>[54, 62]</sup>。

尽管兰科中 *MYB/bHLH* 在花青素合成中的作用已有揭示, 但 *WD40* 及完整 *MBW* 复合体的研究仍匮乏。未来需深入解析 *MBW* 作用机制, 尤其 *WD40* 的功能及其互作网络。*MBW* 协同调控花香的研究尚处探索阶段, 花色与花香化合物的共同调控机制仍不明确, 但其他物种中花青素与苯丙烷挥发物的关联性提示二者可能存在协同。*MBW* 复合体通过精细调控协调花色与花香这对关键传粉性状, 不仅关乎植物授粉成功, 也为园艺育种提供新方向。



黑色实线箭头代表同一途径生成；黑色虚线箭头代表跨途径生成；并用绿色箭头标识出已报道的 MYB、bHLH、WD40 三类转录因子在兰科植物花色与花香研究中的调控底物，其中指向箭头代表促进作用，T 型箭头代表抑制作用。

Solid black arrows indicate reactions within a pathway, while dashed black arrows denote cross-pathway reactions. Green arrows mark reported MYB, bHLH and WD40 regulatory substrates in orchid floral color and scent. Pointed arrows represent activation, and T-shaped arrows indicate repression

图 1 兰科植物 MYB、bHLH、WD40 三类转录因子参与主要花色素与花挥发性有机化合物生物合成途径的模式图

Figure 1 Schematic diagram of MYB, bHLH, WD40 transcription factors involved in the biosynthetic pathways of major floral pigments and volatile organic compounds in Orchidaceae

## 7 展望

近年来，随着兰科植物高质量基因组数据的公布及相关下游功能验证研究的深入开展，花色与花香形成的分子调控机制正逐步明晰，尤其在色素与挥发性代谢物合成通路及其转录调控方面取得重要进展。MYB、bHLH 与 WD40 转录因子作为核心调控元件，在花青素、类胡萝卜素等色素积累及部分芳香代谢物合成中发挥关键作用。在兰科植物花色研究方面，尽管花青素合成途径已被系统解析，但类胡萝卜素相关机制尚不明确，目前仅在卡特兰中证实 *RcPCPI* 参与调控类胡萝卜素合成。两类色素在发育过程中的协同积累机制仍缺乏系统性认识。后续研究可结合系统发育分析与表达谱数据，系统挖掘 MYB、bHLH 与 WD40

家族成员的功能分化与演化趋势，逐步完善不同色素调控网络及其协同机制，以解析兰科植物花色多样性的分子基础，促进新品种定向培育。

相较之下，兰科植物花香的分子调控研究尚处于起步阶段，尤其在香型形成的分子机制、转录调控网络构建方面仍显薄弱。已有研究表明，部分 MYB 与 ERF 转录因子参与调控苯丙素类、萜类及脂肪酸衍生类芳香物质的合成，但其与 bHLH 和 WD40 因子的协同调控机制仍不明确。未来应聚焦于花香代谢通路中关键转录因子的系统识别与功能解析，通过跨物种比较研究揭示调控模式的保守性与特异性。多组学联合分析将有助于解析调控网络的动态复杂性，推动花香形成机制的系统构建。

此外，兰科植物花色与花香的调控可能存在交叉调控，部分转录因子可能同时介导两类代谢通路，通过共享信号通路（如光照、激素）参与花部综合性状的整合表达。探索这类调控元件在花色与花香间的功能重叠与分化，构建联合调控模型，将深化对花部发育与功能演化的理解。利用单细胞和空间组学等前沿技术，解析基因的组织特异性表达及调控机制，并与代谢组、蛋白组数据整合，构建“基因-转录-蛋白-代谢”多层次调控网络。同时，进一步优化遗传转化体系，加速关键因子功能验证与网络重构，从而推动花部性状的精准改良。

综上所述，兰科植物花色与花香的研究正步入机制解析与应用转化并重的新阶段。系统解析 MYB-bHLH-WD40 复合体等关键转录因子的调控网络，揭示其在多通路协同中的作用，不仅将丰富植物发育与次生代谢调控的理论体系，也为分子育种与高附加值品种培育提供坚实支撑。

## 参考文献

[1] 中国科学院中国植物志委员会. 中国植物志. 科学出版社, 1999,17:1

Chinese Academy of Sciences, Editorial Committee of Flora Reipublicae Popularis Sinicae. The flora of China, Science Press, 1999,17:1

[2] Hsiao Y, Pan Z, Hsu C, Yang Y, Hsu Y, Chuang Y, Shih H, Chen W, Tsai W, Chen H. Research on orchid biology and biotechnology. *Plant and Cell Physiology*, 2011,52(9):1467-1486

[3] Lu T, Chen W, Chen P, Shu Y, Chen H. Perturbation of periodic spot-generation balance leads to diversified pigmentation patterning of harlequin *Phalaenopsis* orchids: in silico prediction. *BMC Plant Biology*, 2024,24(1):681

[4] Li B, Zheng B, Wang J, Tsai W, Lu H, Zou L, Wan X, Zhang D, Qiao H, Liu Z, Wang Y. New insight into the molecular mechanism of colour differentiation among floral segments in orchids. *Communications Biology*, 2020,3(1):89

[5] Schiestl F P, Johnson S D. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013,28(5):307-315

[6] Jiang K, Møller B L, Luo S, Yang Y, Nelson D R, Jakobsen Neilson E H, Christensen J M, Hua K, Hu C, Zeng X, Motawie M S, Wan T, Hu G, Onjalalaina G E, Wang Y, Gaitán-Espitia J D, Wang Z, Xu X, He J, Wang L, Li Y, Peng D, Lan S, Zhang H, Wang Q, Liu Z, Huang W. Genomic, transcriptomic, and metabolomic analyses reveal convergent evolution of oxime biosynthesis in Darwin's orchid. *Molecular Plant*, 2025,18(3):392-415

- [7] Yeon J Y, Kim W S. Biosynthetic linkage between the color and scent of flowers: A review. *Horticultural Science and Technology*, 2021,39(6):697-713
- [8] Jiang L, Gao Y, Han L, Zhang W, Fan P. Designing plant flavonoids: Harnessing transcriptional regulation and enzyme variation to enhance yield and diversity. *Frontiers in Plant Science*, 2023,14:1220062
- [9] Trunschke J, Lunau K, Pyke G H, Ren Z, Wang H. Flower color evolution and the evidence of pollinator-mediated selection. *Frontiers in Plant Science*, 2021,12:617851
- [10] Huang L, Huang H, Chuang Y, Chen W, Wang C, Chen H. Evolution of terpene synthases in orchidaceae. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021,22(13):6947
- [11] Zhao X, Li Y, Zhang M, He X, Ahmad S, Lan S, Liu Z. Research advances on the gene regulation of floral development and color in orchids. *Gene*, 2023,888:147751
- [12] Shen Y, Rao Y, Ma M, Li Y, He Y, Wang Z, Liang M, Ning G. Coordination among flower pigments, scents and pollinators in ornamental plants. *Horticulture Advances*, 2024,2(1):6
- [13] Li Y, Bao T, Zhang J, Li H, Shan X, Yan H, Kimani S, Zhang L, Gao X. The coordinated interaction or regulation between floral pigments and volatile organic compounds. *Horticultural Plant Journal*, 2025,11(2):463-485
- [14] Iorizzo M, Ellison S, Senalik D, Zeng P, Satapoomin P, Huang J, Bowman M, Iovene M, Sanseverino W, Cavagnaro P, Yildiz M, Macko-Podgórní A, Moranska E, Grzebelus E, Grzebelus D, Ashrafi H, Zheng Z, Cheng S, Spooner D, Van Deynze A, Simon P. A high-quality carrot genome assembly provides new insights into carotenoid accumulation and asterid genome evolution. *Nature Genetics*, 2016,48(6):657-666
- [15] Sun T, Rao S, Zhou X, Li L. Plant carotenoids:Recent advances and future perspectives. *Molecular Horticulture*, 2022,2(1):3
- [16] Zhang D, Zhao X, Li Y, Ke S, Yin W, Lan S, Liu Z. Advances and prospects of orchid research and industrialization. *Horticulture Research*, 2022,9:220
- [17] Kuehnle A R, Lewis D H, Markham K R, Mitchell K A, Davies K M, Jordan B R. Floral flavonoids and pH in *Dendrobium* orchid species and hybrids. *Euphytica*, 1997,95(2):187-194
- [18] Zheng S, Mi Z, Chang Y, Huang R, Li J, Jiang X, Liu S, Wang Z. Resequencing and functional analysis revealed that *BsDFR4* could cause the formation of different flower colors in *Bletilla striata* (orchidaceae). *International Journal of Molecular Sciences*, 2025,26(8):3555
- [19] Deng X, Hu C, Xie C, Lu A, Luo Y, Peng T, Huang W. Metabolomic and transcriptomic analysis reveal the role of metabolites and genes in modulating flower color of *Paphiopedilum micranthum*. *Plants*, 2023,12(10):2058
- [20] Yang F, Gao J, Wei Y, Ren R, Zhang G, Lu C, Jin J, Ai Y, Wang Y, Chen L, Ahmad S, Zhang D, Sun W, Tsai W, Liu Z, Zhu G. The genome of *Cymbidium sinense* revealed the evolution of orchid traits. *Plant Biotechnology Journal*, 2021,19(12):2501-2516
- [21] Ramya M, Jang S, An H, Lee S, Park P, Park P H. Volatile organic compounds from orchids: From synthesis and function to gene regulation. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020,21(3):1160
- [22] De Agostini A, Robustelli Della Cuna F S, Cortis P, Cogoni A, Sottani C, Soddu F, Sanna C. Volatile organic compounds (VOCs) diversity in the orchid *Himantoglossum robertianum* (Loisel.) P. Delforge from Sardinia (Italy). *Diversity*, 2022,14(12):1125

- [23] Du Z, Jin Y, Wang W, Xia K, Chen Z. Molecular and metabolic insights into floral scent biosynthesis during flowering in *Dendrobium chrysotoxum*. *Frontiers in Plant Science*, 2022,13:1030492
- [24] Mohd-Hairul A R, Namasivayam P, Cheng Lian G E, Abdullah J O. Terpenoid, benzenoid, and phenylpropanoid compounds in the floral scent of *Vanda mimi palmer*. *Journal of Plant Biology*, 2010,53(5):358-366
- [25] 张钰莹, 赵瑞晶, 许凤, 李涵, 李东徽, 曹桦. 4种香花型石斛花朵的挥发性成分分析. *热带亚热带植物学报*, 2024,32(2):264-272
- Zhang Y Y, Zhao R J, Xu F, Li H, Li D H, Cao H. Analysis of volatile components of four aromatic *Dendrobium* flowers. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2024,32(2):264-272
- [26] Sadler J, Smith J, Zettler L, Alborn H, Richardson L. Fragrance composition of *Dendrophylax lindenii* (Lindley) Bentham ex Rolfe (orchidaceae), using a novel technique applied in situ. *European Journal of Environmental Sciences*, 2011,1:137-141
- [27] Hsiao Y, Tsai W, Kuoh C, Huang T, Wang H, Wu T, Leu Y, Chen W, Chen H. Comparison of transcripts in *Phalaenopsis bellina* and *Phalaenopsis equestris*(orchidaceae) flowers to deduce monoterpene biosynthesis pathway. *BMC Plant Biology*, 2006,6(1):14
- [28] Huber F K, Kaiser R, Sauter W, Schiestl F P. Floral scent emission and pollinator attraction in two species of *Gymnadenia*(orchidaceae). *Oecologia*, 2005,142(4):564-575
- [29] Ai Y, Li Z, Sun W, Chen J, Zhang D, Ma L, Zhang Q, Chen M, Zheng Q, Liu J, Jiang Y, Li B, Liu X, Xu X, Yu X, Zheng Y, Liao X, Zhou Z, Wang J, Wang Z, Xie T, Ma S, Zhou J, Ke Y, Zhou Y, Lu H, Liu K, Yang F, Zhu G, Huang L, Peng D, Chen S, Lan S, Van de Peer Y, Liu Z. The *Cymbidium* genome reveals the evolution of unique morphological traits. *Horticulture Research*, 2021,8:255
- [30] Braunschmid H, Guilhot R, Dötterl S. Floral scent and pollinators of *Cypripedium calceolus L.* at different latitudes. *Diversity*, 2021,13(1):5
- [31] Francisco A, Ascensão L. Structure of the osmophore and labellum micromorphology in the sexually deceptive orchids *Ophrys Bombyliflora* and *Ophrys tenthredinifera*(orchidaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 2013,174(4):619-636
- [32] Yang Y, Zhao J, Du Z. Unravelling the key aroma compounds in the characteristic fragrance of *Dendrobium officinale* flowers for potential industrial application. *Phytochemistry*, 2022,200:113223
- [33] Vasconcelos F M D, Andrade E H A, Teixeira L O A, Maia J G S. Volatile constituents of floral scents from *Encyclia cordigera*(Kunth) dressler and *E. randii* (Barb. Rodr.) porto & brade (orchidaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 2022,33(1):96-101
- [34] Ramsay N A, Glover B J. MYB-bHLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity. *Trends in Plant Science*, 2005,10(2):63-70
- [35] Xu W, Dubos C, Lepiniec L. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB-bHLH-WDR complexes. *Trends in Plant Science*, 2015,20(3):176-185
- [36] Hichri I, Barrieu F, Bogs J, Kappel C, Delrot S, Lauvergeat V. Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway. *Journal of Experimental Botany*, 2011,62(8):2465-2483
- [37] Koes R, Verweij W, Quattrocchio F. Flavonoids: A colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends in Plant Science*, 2005,10(5):236-242

- [38] Gonzalez A, Zhao M, Leavitt J M, Lloyd A M. Regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway by the TTG1/bHLH/Myb transcriptional complex in *Arabidopsis* seedlings. *The Plant Journal : For Cell and Molecular Biology*, 2008,53(5):814-827
- [39] Dubos C, Le Gourrierec J, Baudry A, Huet G, Lanet E, Debeaujon I, Routaboul J, Alboresi A, Weisshaar B, Lepiniec L. MYBL2 is a new regulator of flavonoid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 2008,55(6):940-953
- [40] Li Y, Shan X, Gao R, Han T, Zhang J, Wang Y, Kimani S, Wang L, Gao X. MYB repressors and MBW activation complex collaborate to fine-tune flower coloration in *Freesia hybrida*. *Communications Biology*, 2020,3(1):396
- [41] Albert N W, Davies K M, Lewis D H, Zhang H, Montefiori M, Brendolise C, Boase M R, Ngo H, Jameson P E, Schwinn K E. A conserved network of transcriptional activators and repressors regulates anthocyanin pigmentation in Eudicots. *The Plant Cell*, 2014,26(3):962-980
- [42] Reeves P H, Ellis C M, Ploense S E, Wu M, Yadav V, Tholl D, Chételat A, Haupt I, Kennerley B J, Hodgens C, Farmer E E, Nagpal P, Reed J W. A regulatory network for coordinated flower maturation. *PLoS Genetics*, 2012,8(2):1002506
- [43] Yan X, Ding W, Wu X, Wang L, Yang X, Yue Y. Insights into the MYB-related transcription factors involved in regulating floral aroma synthesis in sweet osmanthus. *Frontiers in Plant Science*, 2022,13:765213
- [44] Zheng J, Hu Z, Guan X, Dou D, Bai G, Wang Y, Guo Y, Li W, Leng P. Transcriptome analysis of *Syringa oblata* Lindl. inflorescence identifies genes associated with pigment biosynthesis and scent metabolism. *PLoS ONE* 2015,10(11):0142542
- [45] Gupta P, Akhtar N, Tewari S K, Sangwan R S, Trivedi P K. Differential expression of farnesyl diphosphate synthase gene from *Withania somnifera* in different chemotypes and in response to elicitors. *Plant Growth Regulation*, 2011,65(1):93-100
- [46] Spitzer-Rimon B, Marhevka E, Barkai O, Marton I, Edelbaum O, Masci T, Prathapani N, Shklarman E, Ovadis M, Vainstein a. *EOBII*, a gene encoding a flower-specific regulator of phenylpropanoid volatiles biosynthesis in *Petunia*. *The Plant Cell*, 2010,22(6):1961-1976
- [47] Spitzer-Rimon B, Farhi M, Albo B, Cna Ani A, Ben Zvi M M, Masci T, Edelbaum O, Yu Y, Shklarman E, Ovadis M, Vainstein A. The R2R3-MYB-like regulatory factor EOBI, acting downstream of EOBII, regulates scent production by activating *ODO1* and structural scent-related genes in *Petunia*. *The Plant Cell*, 2012,24(12):5089-5105
- [48] Verdonk J C, Haring M A, van Tunen A J, Schuurink R C. ODORANT1 regulates fragrance biosynthesis in *Petunia* flowers. *The Plant Cell*, 2005,17(5):1612-1624
- [49] Ke Y, Zheng Q, Yao Y, Ou Y, Chen J, Wang M, Lai H, Yan L, Liu Z, Ai Y. Genome-wide identification of the MYB gene family in *Cymbidium ensifolium* and its expression analysis in different flower colors. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021,22(24):13245
- [50] Chen J, Bi Y, Wang Q, Liu D, Zhang D, Ding X, Liu Z, Chen S. Genome-wide identification and analysis of anthocyanin synthesis-related R2R3-MYB genes in *Cymbidium goeringii*. *Frontiers in Plant Science*, 2022,13:1002043
- [51] Zhu M, Wang Q, Tu S, Ke S, Bi Y, Ahmad S, Zhang D, Liu D, Lan S. Genome-wide identification analysis of the R2R3-MYB transcription factor family in *Cymbidium sinense* for insights into drought stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023,24(4):3235
- [52] Zhang T, Cui Z, Li Y, Kang Y, Song X, Wang J, Zhou Y. Genome-wide identification and expression analysis of MYB transcription factor superfamily in

*Dendrobium catenatum*. *Frontiers in Genetics*, 2021,12:714696

- [53] Wu L, Fan J, Su X, Peng D, Xing S. Genome-wide identification of R2R3-MYB family genes and their response to stress in *Dendrobium nobile*. *Frontiers in bioscience (Landmark Ed)*, 2024,29(1):1
- [54] Hsu C, Chen Y, Tsai W, Chen W, Chen H. Three R2R3-MYB transcription factors regulate distinct floral pigmentation patterning in *Phalaenopsis* spp. *Plant Physiology*, 2015,168(1):175-191
- [55] Fan H, Cui M, Li N, Li X, Liang Y, Liu L, Cai Y, Lin Y. Genome-wide identification and expression analyses of R2R3-MYB transcription factor genes from two orchid species. *PeerJ*, 2020,8:9781
- [56] Huang R, Chang Y, Zheng S, Li J, Liu S, Niu J. Integrative analysis of the R2R3-MYB gene family revealed that *BsMYB36* and *BsMYB51* significantly regulate the accumulation of flavonoids in *Bletilla striata*(orchidaceae). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2025,222:109733
- [57] Wang L M, Zhang J, Dong X Y, Fu Z Z, Jiang H, Zhang H C. Identification and functional analysis of anthocyanin biosynthesis genes in *Phalaenopsis* hybrids. *Biologia Plantarum*, 2018,62(1):45-54
- [58] Wang R, Mao C, Ming F. PeMYB4L interacts with PeMYC4 to regulate anthocyanin biosynthesis in *Phalaenopsis* orchid. *Plant Science*, 2022,324:111423
- [59] Ai Y, Zheng Q, Wang M, Xiong L, Li P, Guo L, Wang M, Peng D, Lan S, Liu Z. Molecular mechanism of different flower color formation of *Cymbidium ensifolium*. *Plant Molecular Biology*, 2023,113(4):193-204
- [60] Chiou C, Yeh K. Differential expression of *MYB* gene (*OgMYB1*) determines color patterning in floral tissue of *Oncidium* Gower Ramsey. *Plant Molecular Biology*, 2008,66(4):379-388
- [61] Chiou C, Pan H, Chuang Y, Yeh K. Differential expression of carotenoid-related genes determines diversified carotenoid coloration in floral tissues of *Oncidium* cultivars. *Planta*, 2010,232(4):937-948
- [62] Fu Z, Wang L, Shang H, Dong X, Jiang H, Zhang J, Wang H, Li Y, Yuan X, Meng S, Gao J, Feng N, Zhang H. An R3-MYB gene of *Phalaenopsis*, *MYBx1*, represses anthocyanin accumulation. *Plant Growth Regulation*, 2019,88(2):129-138
- [63] Xu Q, Wang S, Hong H, Zhou Y. Transcriptomic profiling of the flower scent biosynthesis pathway of *Cymbidium faberi* Rolfe and functional characterization of its jasmonic acid carboxyl methyltransferase gene. *BMC Genomics*, 2019,20(1):125
- [64] Yang J, Duan G, Li C, Liu L, Han G, Zhang Y, Wang C. The crosstalks between jasmonic acid and other plant hormone signaling highlight the involvement of jasmonic acid as a core component in plant response to biotic and abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 2019,10:1349
- [65] Ramya M, Park P H, Chuang Y, Kwon O K, An H R, Park P M, Baek Y S, Kang B, Tsai W, Chen H. RNA sequencing analysis of *Cymbidium goeringii* identifies floral scent biosynthesis related genes. *BMC Plant Biology*, 2019,19(1):337
- [66] Ramya M, Lee S Y, An H R, Park P M, Kim N S, Park P H. *MYB1* transcription factor regulation through floral scent in *Cymbidium* cultivar 'Sael Bit'. *Phytochemistry Letters*, 2019,32:181-187
- [67] 罗韶凡. ‘中非基音’彗星兰花距和花香的表型特征及候选基因挖掘.上海: 上海师范大学, 2024
- Luo S F. Phenotypic Characterization of Spur and Floral Scent in *Angraecum* 'Central African Bass' and Candidate Gene Mining. Shanghai: Shanghai

Normal University, 2024

- [68] Tu M, Liu N, He Z, Dong X, Gao T, Zhu A, Yang J, Zhang S. Integrative omics reveals mechanisms of biosynthesis and regulation of floral scent in *Cymbidium tracyanum*. *Plant Biotechnology Journal*, 2025,23(6):2162-2181
- [69] Wang M, Ou Y, Li Z, Zheng Q, Ke Y, Lai H, Lan S, Peng D, Liu Z, Ai Y. Genome-wide identification and analysis of bHLH transcription factors related to anthocyanin biosynthesis in *Cymbidium ensifolium*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023,24(4):3825
- [70] Li C, Cai X, Shen Q, Chen X, Xu M, Ye T, Si D, Wu L, Chen D, Han Z, Si J. Genome-wide analysis of *basic helix-loop-helix* genes in *Dendrobium catenatum* and functional characterization of *DcMYC2* in jasmonate-mediated immunity to *Sclerotium delphinii*. *Frontiers in Plant Science*, 2022,13:956210
- [71] Wang Y, Liu A. Genomic characterization and expression analysis of basic helix-loop-helix (bHLH) family genes in traditional Chinese herb *Dendrobium officinale*. *Plants*, 2020,9(8):1044
- [72] He X, Zhang W, Sabir I A, Jiao C, Li G, Wang Y, Zhu F, Dai J, Liu L, Chen C, Zhang Y, Song C. The spatiotemporal profile of *Dendrobium huoshanense* and functional identification of *bHLH* genes under exogenous MeJA using comparative transcriptomics and genomics. *Frontiers in Plant Science*, 2023,14:1169386
- [73] Liu C, Leng J, Li Y, Ge T, Li J, Chen Y, Guo C, Qi J. A spatiotemporal atlas of organogenesis in the development of orchid flowers. *Nucleic Acids Research*, 2022,50(17):9724-9737
- [74] Ahmad S, Lu C, Gao J, Ren R, Wei Y, Wu J, Jin J, Zheng C, Zhu G, Yang F. Genetic insights into the regulatory pathways for continuous flowering in a unique orchid *Arundina graminifolia*. *BMC Plant Biology*, 2021,21(1):587
- [75] Jia N, Wang J, Liu J, Jiang J, Sun J, Yan P, Sun Y, Wan P, Ye W, Fan B. DcTT8, a bHLH transcription factor, regulates anthocyanin biosynthesis in *Dendrobium candidum*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021,162:603-612
- [76] Li C, Qiu J, Ding L, Huang M, Huang S, Yang G, Yin J. Anthocyanin biosynthesis regulation of *DhMYB2* and *DhbHLH1* in *Dendrobium* hybrids petals. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017,112:335-345
- [77] 丁灵. 蝴蝶石斛兰花色和花香形成相关基因的表达与分析.海南: 海南大学, 2016
- Ding L. The relative expression and the analysis of key genes associated with the formation of floral color and scent in *Dendrobium phalaenopsis*. Hainan. Hainan University. 2016
- [78] Yang K, Hou Y, Wu M, Pan Q, Xie Y, Zhang Y, Sun F, Zhang Z, Wu J. DoMYB5 and DobHLH24, transcription factors involved in regulating anthocyanin accumulation in *Dendrobium officinale*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023,24(8):7552
- [79] Albert N W, Arathoon S, Collette V E, Schwinn K E, Jameson P E, Lewis D H, Zhang H, Davies K M. Activation of anthocyanin synthesis in *Cymbidium* orchids: variability between known regulators. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2010,100(3):355-360
- [80] Nakatsuka T, Suzuki T, Harada K, Kobayashi Y, Dohra H, Ohno H. Floral organ-and temperature-dependent regulation of anthocyanin biosynthesis in *Cymbidium* hybrid flowers. *Plant Science*, 2019,287:110173
- [81] Li C, Wu J, Hu K, Wei S, Sun H, Hu L, Han Z, Yao G, Zhang H. *PyWRKY26* and *PybHLH3* cotargeted the *PyMYB114* promoter to regulate anthocyanin

biosynthesis and transport in red-skinned pears. *Horticulture Research*, 2020,7:37

- [82] Chuang Y, Hung Y, Tsai W, Chen W, Chen H. PbbHLH4 regulates floral monoterpene biosynthesis in *Phalaenopsis* orchids. *Journal of Experimental Botany*, 2018,69(18):4363-4377
- [83] Yu Z, Zhang G, Teixeira Da Silva J A, Zhao C, Duan J. The methyl jasmonate-responsive transcription factor DobHLH4 promotes *DoTPS10*, which is involved in linalool biosynthesis in *Dendrobium officinale* during floral development. *Plant Science*, 2021,309:110952
- [84] Yang Y, Xia K, Wu Q, Lu X, Lu S, Zhao Z, Qiu S. Combined analysis of volatile compounds and extraction of floral fragrance genes in two *Dendrobium* species. *Horticulturae*, 2023,9(7):745
- [85] Zhou Y, Xu Z, Chen X, Zhou J, Wang S, Xu Y. Functional characterization of the *CfAOC* and *CfJMT* gene promoters related to MeJA biosynthesis in *Cymbidium faberi*. *Plant Biotechnology Reports*, 2023,17(2):243-253
- [86] Hsu C, Su C, Jeng M, Chen W, Chen H. A *HORT1* retrotransposon insertion in the *PeMYB11* promoter causes harlequin/black flowers in *Phalaenopsis* orchids. *Plant Physiology*, 2019,180(3):1535-1548
- [87] Zhang Y, Zhou T, Dai Z, Dai X, Li W, Cao M, Li C, Tsai W, Wu X, Zhai J, Liu Z, Wu S. Comparative transcriptomics provides insight into floral color polymorphism in a *Pleione limprichtii* orchid population. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020,21(1):247
- [88] Zvi M M B, Negre-Zakharov F, Masci T, Ovadis M, Shklarman E, Ben-Meir H, Tzfira T, Dudareva N, Vainstein A. Interlinking showy traits: Co-engineering of scent and colour biosynthesis in flowers. *Plant Biotechnology Journal*, 2008,6(4):403-415
- [89] Shor E, Skaliter O, Sharon E, Kitsberg Y, Bednarczyk D, Kerzner S, Vainstein D, Tabach Y, Vainstein A. Developmental and temporal changes in petunia petal transcriptome reveal scent-repressing plant-specific RING-kinase-WD40 protein. *Frontiers in Plant Science*, 2023,14:1180899