 DOI :10.13430/j.cnki.jpgr.20251013003

观赏植物遗传图谱构建及 QTL 定位研究进展

徐　佳[1,2]，周明芹[1]，李华阳[2]，贾瑞冬[2]，赵　鑫[2]，葛　红[2]，寇亚平[2]，杨树华[2]

（[1]长江大学园艺园林学院，湖北荆州 434025；[2]中国农业科学院蔬菜花卉研究所/蔬菜生物育种全国重点实验室/农业农村部花卉生物学与种质创制重点实验室（北方），北京 100081）

摘要：观赏植物作为重要的园艺作物，其花型、花色、花香、开花习性、株型、皮刺等观赏性状直接决定其观赏效果和市场价值。现代分子育种技术是快速培育植物新品种的有效手段，但重要性状关键基因的定位与挖掘缺乏，限制了现代分子育种技术在观赏植物中的应用。遗传连锁图谱是以遗传标记间重组频率为基础的染色体或基因组内位点相对位置的线性排列图，是研究生物复杂性状遗传规律和分子机制的关键工具，可为性状关键基因的定位、识别和遗传机制解析提供基础，为分子育种提供理论和实践指导。近年来，随着测序和分子生物学技术的发展，观赏植物的遗传连锁图谱构建和数量性状位点（QTL）定位研究取得了一些进展，但缺乏系统归纳与总结。本文对月季、兰花、菊花等主要观赏植物遗传连锁图谱的构建和重要性状（株型、花色、花香、花瓣数量、抗性等相关性状）QTL 定位方面的研究进展进行了归纳总结，并对观赏植物遗传图谱构建与应用中存在的问题、解决方案和未来的发展方向提出展望，以期为观赏植物分子育种提供参考和理论指导。

关键词：观赏植物；遗传图谱；分子标记；QTL 定位

Research Advances in Genetic Map Construction and QTL Mapping of Ornamental Plants

XU Jia[1,2], ZHOU Mingqin[1], LI Huayang[2], JIA Ruidong[2], ZHAO Xin[2],GE Hong[2], KOU Yaping[2], YANG Shuhua[2]

（[1]*College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei*; [2]*Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences/State Key Laboratory of Vegetable Biobreeding/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Floricultural Crops (Northern Region), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081*）

Abstract: Ornamental plants are important horticultural crops, and their traits such as plant shape, flower color, flower form, flower fragrance, flowering habitat directly determine their ornamental and market value. Modern molecular breeding techniques are effective ways for rapidly developing new varieties. However, the lack of localization and mining of key genes for important traits greatly limits the application of these techniques in ornamental plants. Genetic linkage map is a linear arrangement map of the relative positions of chromosomal or intra-genomic loci based on the recombination frequency of genetic markers. It is a crucial tool for studying the genetic laws and molecular mechanisms of complex traits in organisms, providing a foundation for the localization, identification and genetic mechanism analysis of key genes for traits, and offering theoretical and practical guidance for molecular breeding. In recent years, with the development of sequencing and molecular biology techniques, some progress has been made in genetic map construction and quantitative trait loci (QTL) mapping of ornamental plants, but it lacks systematic induction and summarization. This paper reviews the research progress on the construction of genetic linkage maps and QTL mapping for important ornamental traits including plant shape, flower color, fragrance, petal number, and resistance-related traits in ornamental plants such as roses, orchids, and chrysanthemums etc. It also discusses the existing problems, solutions and future development in the construction and application of genetic maps in ornamental plants, aiming to provide references and theoretical guidance for molecular breeding of ornamental plants.

Key words: ornamental plants; genetic map; molecular marker; QTL mapping

观赏植物具有重要经济和生态价值，在园林绿化、景观营造、盆栽栽培、切花生产、香料香精及药用

收稿日期：2025-10-13　　**网络出版日期：**2025-11-19
URL：https: //doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20251013003
第一作者研究方向为丰花月季遗传育种，E-mail: xujia2722025@163.com
通信作者：杨树华，研究方向为花卉种质资源与遗传育种，E-mail: yangshuhua@caas.cn
寇亚平，研究方向为花卉色香代谢的遗传调控，E-mail: kouyaping@caas.cn
基金项目：国家重点研发计划（2023YFD2300901, 2024YFD1200503）
Foundation projects: National Key R&D Program of China（2023YFD2300901, 2024YFD1200503）

成分提取等领域应用广泛。近年来，随着社会经济的快速发展和人们生活品质的提升，花卉产业正经历从“数量型需求”向“品质型、功能型消费”的转型升级。新优品种迭代更新速度和多功能花卉的选育，成为花卉产业国际市场竞争力的重要体现。然而，目前多数观赏植物品种改良仍主要采用常规杂交育种，存在遗传基础复杂、性状遗传规律不明、改良周期长、精准度低等问题[1]，难以满足现代园艺产业对高效率、定向化选育的需求。因此，亟需通过分子标记与基因组学手段解析观赏植物的重要性状遗传机制，为分子标记辅助育种（MAS, marker-assisted selection）提供支撑[2]。

近年来，随着高通量测序技术的飞速发展，植物遗传图谱构建的精度与密度显著提升，使得基于数量性状位点（QTL, quantitative trait loci）的基因定位与功能解析成为可能。目前在水稻、玉米、小麦等主要粮食作物，马铃薯、花生等经济作物，以及苹果、梨、猕猴桃、黄瓜、辣椒等园艺作物中大量应用[3-11]。相比之下，观赏植物的遗传基础研究相对滞后，长期受限于其高杂合度、自交不亲和、基因组复杂及缺乏稳定作图群体等因素。但越来越多观赏植物全基因组测序的完成，为观赏植物分子育种研究提供了资源平台[12]。基于此背景，本论文系统综述了主要观赏植物的遗传图谱构建与重要性状 QTL 定位研究进展，提出了当前存在的主要问题和未来发展趋势，旨在为后续开展观赏植物高密度遗传图谱构建和遗传定位研究提供参考，为重要性状遗传机制解析和分子标记辅助育种提供依据与技术基础。

1 植物遗传图谱构建概述

遗传连锁图谱是利用遗传重组造成的多态性，对获得的遗传标记连锁分析，从而得到其在基因组上相对位置的排列图，是开展重要性状相关基因定位、分子标记开发以及遗传机制解析的基础。构建高质量的遗传图谱需依赖合适的作图群体与高密度标记体系[13]。

在植物中，常用的作图群体类型包括 F_2 群体、回交群体（BC, backcross）、加倍单倍体群体（DH, doubled haploid）以及重组自交系群体（RILs, recombinant inbred lines）等。然而，林木和观赏植物普遍具有杂合度高、自交不亲和、生活史长及世代周期延长等生物学特性，导致稳定的分离群体难以获得，成为遗传图谱构建的主要限制因素。针对这一问题，Hemmat 等[14]提出了“双假测交（Pseudo-testcross）”策略，即将 F_1 杂交群体视为与隐性亲本测交得到的 BC_1 群体，通过分析符合 1:1 分离比例的标记实现作图。这一策略被广泛应用于苹果、梨、月季等木本或观赏植物的遗传图谱构建[13]。目前，大多数木本植物采用 F_1 群体进行连锁分析，少数物种尝试通过控制授粉和扩大群体获得 F_2 或 BC 群体[15]。此外，群体规模对图谱的分辨率与精度影响显著，较大的样本量可有效减少重组率估计偏差并提高 QTL 定位精度[16]。

早期植物图谱构建依赖形态学、细胞学及生化标记，信息量有限。随着分子生物学的发展，DNA 分子标记成为主流，包括 RFLP、RAPD、AFLP、SSR 及 SCAR 等类型[17]。近年来，高通量测序技术的普及推动了 SNP 标记的大规模开发。基于测序的技术体系如全基因组测序（WGS, whole genome sequencing）、全

基因组重测序（WGRS, whole genome re-sequencing）、简化基因组测序（SLAF-seq, specific-locus amplified fragment sequencing）和转录组测序（RNA-seq, RNA sequence）已成为重要花卉植物高密度遗传图谱的核心手段[18]。

遗传图谱的构建依赖统计模型与作图软件对标记数据的整合。目前常用的软件包括 JoinMap、MapMaker、OneMap、HighMap、IciMapping 和 Lep-MAP3 等。其中，JoinMap[19]、HighMap[20]和 Lep-MAP3[21]适用于 F_1 群体的连锁分析。由于不同软件在遗传模型设定、缺失数据处理和群体类型支持方面存在差异，研究者应根据材料特性与标记分离模式选择合适的平台以获得最优图谱结构。

构建高质量的遗传连锁图谱不仅为基因组组装与基因定位提供框架，也为 QTL 定位、全基因组选择和分子标记辅助育种提供支撑。QTL 定位通过结合标记基因型与表型数据，解析数量性状的遗传基础，其精度取决于标记密度与表型数据质量。针对林木和观赏植物中环境效应显著、性状复杂的特点，多点位（Multi-environment）与多年连续观测数据的整合分析是实现精确 QTL 定位的关键策略[22]。

2 观赏植物遗传图谱构建的研究进展

基于分子标记的遗传图谱构建为观赏植物遗传学研究提供了重要技术手段。目前，已在二十余种观赏植物中完成了遗传图谱构建，主要集中于月季（*Rosa*）、兰科植物、菊花（*Chrysanthemum morifolium*）、矮牵牛（*Petunia hybrida*）、红掌（*Anthurium andraeanum*）、香石竹（*Dianthus caryophyllus*）等园艺价值高、变异类型丰富且具重要育种潜力的物种。

2.1 月季遗传图谱构建研究

月季是蔷薇科蔷薇属植物，是全世界最重要的花卉种类之一。月季遗传图谱研究起步较早（表 1），自 20 世纪末以来，分子标记已在相关研究中得到系统应用。例如，Debener 等[23]首先利用二倍体 F_1 群体，采用 RAPD 和 AFLP 标记，分别构建了双亲长度为 326 cM 和 370 cM 的月季遗传图谱，标记间平均距离分别为 2.4 cM 和 2.6 cM，为后续作图研究提供了参考框架。此后，Yan 等[24-25]综合使用 AFLP、SSR、RFLP、SCAR 等多种类型标记，显著提升了图谱密度，标记间平均距离缩小至 0.99 cM。在作图策略上，早期多采用低通量标记（RAPD、AFLP），但标记数量有限、重复性较差；Crespel 等[27]与 Oyant 等[28]改用 SSR 与 EST-SSR 标记，获得了较稳定的遗传连锁关系。Linde 等[30]及 Spiller 等[31]通过构建和整合不同群体（如 94/1、97/7、HW、OB×WOB26），建立了整合图谱（ICM, integrated consensus map），将标记数量提升至 597 个，平均间距缩小至 0.88 cM，显著提高了图谱分辨率。随后，Roman 等[29]利用更大的 HW 群体和 SSR 标记，构建了长达 468 cM 的图谱，进一步提升了覆盖度。进入高通量测序时代后，SNP 标记成为主流。Yu 等[42]在四倍体月季中应用 AFLP、SSR 与 SNP 标记，构建了包含 6842 个标记、总长度 1158.9 cM、平均间距 0.18 cM 的高密度图谱。Bourke 等[45-46]进一步优化多倍体作图算法，利用 K5 群体构建了覆盖 573.66 cM、平均间距仅

0.02 cM 的超高密度图谱，实现了四倍体月季的基因组级定位。近期，Cheng 等[43-44]利用超高通量 SNP 分型，获得了超过 7.5 万个标记位点，标志着月季遗传图谱进入了超高分辨率阶段。

表 1 月季遗传图谱构建研究进展

Table 1 Research progress on the construction of genetic maps in rose

群体名称 Population name	倍性 Ploidy	群体类型/数量 Population type/ number	标记类型 Marker type	标记数量 Marker number	图谱长度（cM） Map length	标记间平均距离（cM） Average distance between markers	参考文献 Reference
94/1（‘93/1-117’×‘93/1-119’）	**2x**	**F_1/60**	**RAPD、AFLP**	**278**	**326.00，370.00**	**2.40，2.60**	**[23]**
		F_1/88	**AFLP、SSR、PK、RGA、RFLP、SCAR 和形态学标记**	**547**	**545.00**	**0.99**	**[24-26]**
HW（*R.* ‘H190’×*R. wichurana*）	**2x**	**F_1/91**	**AFLP、SSR**	**176**	**238.40，287.30**	**3.50，2.67**	**[27]**
		F_1/91	**EST-SSR、G-SSR**	**241**	**432.00，438.00**	**4.11，3.22**	**[28]**
		F_1/209	**SSR**	**60**	**468.00**	**7.80**	**[29]**
97/7（‘95/13-79’×‘82/78-1’）	**2x**	**F_1/270**	**AFLP、RGA、CAP、SSR**	**233**	**418.00**	**1.79**	**[30]**
整合图谱（ICM）94/1，97/7，HW，OB×WOB26	**2x**	**F_1/–**	**AFLP、PK、SSR、RGA、CAPS、SSCP、RFLP、SCAR**	**597**	**530.00**	**0.88**	**[31]**
Spain（*R.* ‘Blush Noisette’× *R. wichurana*）	**2x**	**F_1/96**	**SSR、RAPD、形态学标记**	**137**	**388.00，260.00**	**4.45，5.20**	**[32]**
TF×RW（*R.* ‘The Fairy’× *R. wichurana*）	**2x**	**F_1/98**	**SSR、SCAR**	**125**	**391.10，406.90**	**7.11 , 5.81**	**[33-34]**
YW（*R.* ‘Yesterday’× *R. wichurana*）	**2x**	**F_1/90**	**SSR、AFLP、形态学标记**	**595**	**526.00，536.00**	**1.93 , 1.66**	**[35]**
‘月月粉’×光叶蔷薇	2x	F_1/164	SSR	34	285.70	10.58	[36]
金叶弯刺蔷薇×山刺玫	2x	F_1/112	SSR、AFLP	214	607.20	6.60	[37]
OB×BT（*R.* ‘Old Blush’× *R.* ‘Basyes Thornless’）	2x	F_1/152	SNP	2213	1027.43	0.10	[38]
90/69（‘86-7’×‘82-1134’）	4x	F_2/52	AFLP、SSR、形态学标记	338	902.00，682.00	5.27，4.08	[39]
‘J06-20-14-3’×‘Little Chief’ ‘J06-20-14-3’×‘Vineyad Son’ ‘Old Blush’×‘Red Fairy’	2x	F_1/234	SNP、SSR	837	892.20	0.25	[40]
***R.* ‘Yunzheng Xiawei’×**	**4x**	F_1/189	SSR、AFLP	295	874.00	2.87	[41]
***R.* ‘Sun City’**		**F_1/187**	**SSR、AFLP、SNP**	**6842**	**1158.90**	**0.18**	**[42]**
		F_1/187	**SSR、SNP**	**9259**	**1285.11**	**0.14**	**[43]**
		F_1/187	**SNP**	**75810**	**43842.10**	**0.58**	**[44]**
				39475	**–**	**1.06**	
				2478	**–**	**3.39**	
K5（‘P540’×‘P867’）	**4x**	**F_1/151**	**SNP**	**25695**	**573.66**	**0.02**	[45-46]
FC×GC（‘Fragrant Cloud’×‘Golden Gate’）	4x	F_1/132	AFLP、SSR、形态学标记	449	632.00，616.00	–	[47]
‘Red New Dawn’×‘Red New Dawn’	4x	F_1/103	SNP	1929	1765.50	0.90	[48]
‘CA60’×‘SITR’	**4x**	**F_1/227**	**SNP**	**1055**	**1980.00**	**–**	**[49]**
‘Stormy weather’×‘Brite eyes’	4x	F_1/200	SNP	5494	541.56	0.11	[50]
‘Brite eyes’×‘My girl’	4x	F_1/157	SNP	5675	613.51	0.10	

–：信息未知；加粗标识为基于遗传连锁图谱，已进行目标性状定位的群体；下同

–: Information unknown ; The bolded marks are the populations in which the target traits have been located based on genetic linkage maps; The same as below

2.2 兰科植物与菊花遗传图谱构建研究

兰科植物是被子植物中物种数量最多的科，具有高度特化的花部性状和较高的药食同源价值。由于兰科植物基因组较大，有些尚未完成基因组解析，且染色体数量较多，倍性复杂，杂交后代常出现非整倍体现象，因此开展高密度遗传图谱构建存在一定的难度。目前，已完成的遗传图谱的兰科植物主要有石斛（*Dendrobium* spp.）、蝴蝶兰（*Phalaenopsis* spp.）、兜兰（*Paphiopedilum* spp.）和蕙兰（*Cymbidium faberi*）。主要基于 RAPD、AFLP、SRAP、SSR 等标记对 F_1 群体进行遗传连锁图谱的构建（表 2）。例如，陈起馨[64]基于‘玉女兰’×‘黄叶红花’的 F_1 群体，利用 SSR 标记构建了长度为 1608.9 cM 的遗传图谱。任羽等[56-57]则在石斛属中利用 SSR 与 AFLP 标记，揭示了部分花部和茎部性状的 QTL 分布。随着高通量测序技术的发展，基于 SLAF-seq 和 RNA-seq 测序技术分别对石斛和兜兰开展 SNP 分子标记开发，完成了两张高精度的遗传图谱构建[62-63]。

表 2 兰科植物和菊花遗传图谱构建研究进展

Table 2 Research progress on the construction of genetic maps of Orchidaceae and Chrysanthemum

物种 Species	作图亲本 Mapping parents	倍性 Ploidy	群体类型/数量 Population type/ number	标记类型 Marker type	标记数量 Marker number	图谱长度（cM） Map length	标记间平均距离（cM） Average distance between markers	参考文献 Reference
石斛	*D.* ‘Lucky Gal’×*D.* ‘Fantasy’	4x	F_1/90	RAPD	121	6568.70	50.11	[51]
Dendrobium spp.	*D. officinale*×*D. hercoglossum*	4x	F_1/90	RAPD、SRAP	62	629.40	11.20	[52]
					112	1304.60	11.60	
	D. officinale×*D. moniliforme*	4x	F_1/90	SSR、SRAP、	226	1332.60	10.41	[53]
				ISSR、RAPD	220	1425.90	10.41	
	D. officinale×*D. aduncum*	2x	F_1/140	SRAP、SSR	157	1580.40	11.89	[54]
	D. nobile×*D. moniliforme*	–	F_1/90	RAPD、ISSR	116	1474.00	14.75	[55]
					117	1326.50	14.88	
	D. ‘Mangosteen’×D. ‘Burana Pink No.2’	**4x**	**F_1/190**	**SSR、SRAP、 RSAP、ISSR**	**274**	**1421.00**	**9.56**	**[56-57]**
		4x	F_1/190	SSR、SRAP、ISSR	230	1548.90	9.91	[58]
	D. moniliforme*×*D. officinale	**2x**	**F_1/111**	**SNP**	**8573**	**2737.49**	**0.32**	**[59]**
	D. nobile*×*D. wardianum	**2x**	**F_1/100**	**SNP**	**9645**	**3612.12**	**0.41**	**[60]**
蝴蝶兰	**P. ‘462’×P. ‘20’**	**2x**	**F_1/88**	**AFLP**	**175**	**878.30**	**5.00**	**[61]**
Phalaenopsis					**122**	**820.30**	**6.70**	
spp.	***P. aphrodite*×*P. equestris***	–	**F_1/117**	**SNP**	**113517**	**15192.05**	**0.13**	**[62]**
兜兰	***P. concolor*×*P. hirsutissimum***	–	**F_1/95**	**SNP**	**8410**	**1616.18**	**0.19**	**[63]**
Paphiopedilum								
spp.								
兰属 *Cymbidium*	大花蕙兰‘玉女兰’×墨兰‘黄叶红花’	–	F_1/94	SSR	56	1608.90	32.15	[64]
菊花	**‘雨花落英’×‘奥运含笑’**	**6x**	F_1/142	RAPD、SSR、	210	1034.00	6.20	[65]
Chrysanthemum				AFLP	190	1095.00	6.90	
morifolium			**F_1/142**	**RAPD、SSR、**	**333**	**1912.80**	**6.90**	**[66]**
				AFLP、SRAP	**342**	**1887.90**	**6.60**	
	‘DB36451’ × ‘DB39287’	**6x**	**F_1/406**	**SNP**	**30312**	**752.10**	**–**	**[67]**
	‘Candy’ × ‘225’	**6x**	**F_1/305**	**SSR**	**6452**	**4301.50**	**0.76**	**[68]**
	‘66’ × ‘RSC’	**6x**	**F_1/192**	**SSR**	**264**	**954.50**	**3.60**	**[69]**
	‘Nannong Xuefeng’ × ‘Monalisa’	**6x**	**F_1/162**	**SPAP、SSR**	**268**	**1420.40**	**9.93**	**[70]**
					234	**1669.40**	**11.20**	
			F_1/167	**SNP**	**11941**	**2967.76**	**–**	**[71]**

菊花是我国传统名花和世界著名切花之一，具有优良的观赏价值和经济效益。菊花具有自交不亲和特

性，品种主要为多倍体，六倍体居多，也存在非整倍体，由于基因组高度杂合，高密度遗传图谱的构建也存在很大的难度。已报道的菊花遗传图谱均为六倍体的 F_1 群体，Zhang 等[65-66]基于 RAPD、SSR、AFLP、SRAP 等多标记联合作图，分别构建了群体双亲的遗传图谱。van Geest 等[67]首次在大群体（406 个 F_1）中引入 SNP 标记，标记数量超过 3 万个，实现了菊花首张高密度遗传图谱。此后 Su 等[70-71]基于杂交组合‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’，利用简化基因组测序技术构建了高密度 SNP 标记的遗传图谱，并用于目标性状的基因定位和紧密连锁分子标记的开发，为复杂倍性菊花的分子育种奠定了基础。

2.3 其他观赏植物遗传图谱构建研究

除月季、兰花、菊花等重要花卉种类外，还有许多观赏植物也开展了遗传连锁图谱的构建（表 3）。其中，梅花（*Prunus mume*）、牡丹（*Paeonia suffruticosa*）、百合（*Lillum* spp.）、莲花（*Nelumbo nucifera*）、红掌、紫薇（*Lagerstroemia indica*）、桂花（*Osmanthus fragrans*）、山茶花（*Camellia japonica*）和绣球（*Hydrangea macrophylla*）等基于 F_1 作图群体完成了遗传图谱构建。例如，早期科研人员利用 SRAP、RAPD、SSR、ISSR、和 SNP 标记，先后构建了 6 个二倍体红掌遗传连锁图谱[62-76]。基于 SSR 和 SNP 标记，对紫薇完成了两个二倍体遗传连锁图谱的构建[86-87]。利用 RAPD、ISSR 标记和 AFLP 标记，构建了两个二倍体百合遗传图谱[88-90]。莲花作为赏食兼用植物，已基于 RAD、SSR 和 SNP 标记技术构建了 6 张针对花色、花瓣数量、根状茎膨大等不同性状的遗传连锁图谱[92-97]。以 3 个牡丹作图群体为材料，基于 SLAF、RADseq 和 SNP 标记构建了不同精度的遗传连锁图谱[99-101]。基于 RAPD、AFLP、SSR 标记和 SLAF 标记构建了两张梅花遗传连锁图谱[110-111]。此外，山茶花[78]、绣球[85]、桂花[98]也分别完成了首张二倍体遗传图谱的构建。

表 3 其他观赏植物遗传图谱构建

Table 3 Genetic maps construction of other Ornamental plants

物种 Species	作图亲本 Mapping parents	群体类型/数量 Population type/ number	标记类型 Marker type	标记数量 Marker number	图谱长度（cM） Map length	标记间平均距离（cM） Average distance between markers	参考文献 Reference
红掌	‘Pink Champion’×‘Dakota’	F_1/94	SRAP	254	1689.50	6.65	[72]
Anthurium andraeanum	*A.* ‘*ornatum*’×*A. andreanum*	F_1/43	RAPD、ISSR、SRAP	228	1233.50	13.70	[73]
（2n=2x=30）					1023.50		
	***A.* ‘Mystral’×*A.* ‘Alabama’**	**F_1/94**	**SSR**	**229**	**1428.10**	**16.80**	**[74]**
	A. ‘Mystral’×*A.* ‘Alabama’	F_1/200	SSR	74	768.50	10.39	[75]
	***A.* ‘Pink Champion’×*A.* ‘Acropolis’**	**F_1/160**	**SNP**	**9134**	**2202.27**	**0.24**	**[76]**
观赏羽衣甘蓝	**‘05-DH-65’×‘06-DH-71’**	**F_1/150**	**SNP**	**1696**	**775.81**	**0.46**	**[77]**
Brassica oleracea							
（2n=2x=18）							
山茶花	*C. japonica*×*C. chekiangoleosa*	F_1/98	SNP	4255	2481.24	0.59	[78]
Camellia japonica							
（2n=2x=30）							
长春花	‘gsr-8’×‘Delhi Pink’	$F_1$191	RAPD、ISSR、SSR、microRNA	173	1790.40	–	[79]
Catharanthus roseus							
（2n=2x=16）							
香石竹	**‘Carnation Nou No.1’×‘PrettyFavvare’**	**F_1/134**	**RAPD、SSR**	**146**	**605.00**	**4.90**	**[80]**
Dianthus caryophyllus	**‘85-11’×‘Pretty Favvare’**	**F_2/90**	**SSR**	**178**	**843.60**	**6.40**	**[81]**
（2n=2x=30）		**F_2/91**	**SSR**	**412**	**969.60**	**0.42**	**[82]**

			RAPD、SSR	**348**	**978.30**	**0.36**	
	‘806-46b’×‘Mizuki’	F_1/93	SSR、RADseq	2404	971.40	0.40	[83]
石竹	**‘MH’×‘X4’**	**F_2/140**	**SNP**	**2353**	**967.54**	–	**[84]**
Dianthus chinensis							
（2n=2x=30）							
绣球	‘Veitchii’×‘Endless Summer’	F_1/90	SSR、SNP	1767	1383.40	0.80	[85]
Hydrangea macrophylla							
（2n=2x=36）							
紫薇	*L. fauriei*×‘Pocomoke’	F_1/361	SNP	5660	1853.00	0.33	[86]
Lagerstroemia indica	**‘金幌’×‘堇秀’**	**F_1/181**	**SSR**	**429**	**1998.81**	**4.63**	**[87]**
（2n=2x=48）							
百合	**‘Montreux’×‘Connecticut King’**	**F_1/96**	**RAPD、ISSR**	**95**	**867.50**	–	**[88-89]**
Lilium spp.				**119**	**1114.80**		
（2n=2x=24）	**（‘Connecticut King’×‘Pirate’）× ‘Connecticut King’**	**BC_1/100**	**AFLP**	**251**	**1367.00**	–	**[90]**
	‘White Fox’×‘Connecticut King’	**F_1/98**	**NBS、DArT**	**411**	**1627.00**	**3.90**	**[91]**
	‘Connecticut King’×‘Orlito’	**BC_1/100**	**NBS、DArT**	**305**	**1517.00**	**5.00**	
莲花	**‘满天星’×‘巨无霸’**	**F_2/96**	SNP	8971	581.30	0.74	[92]
Nelumbo nucifera		**F_2/168**	**SNP**	**6376**	**1046.82**	**0.16**	**[93]**
（2n=2x=16）	**‘Baige’×‘Winter Red 1’**	**F_2/138**	**SNP**	**2935**	**896.11**	–	**[94]**
	‘Chinese Antique’×‘AL1’	F_1/51	SSR、RADseq	4030	494.30	0.70	[95]
	‘Nelumbo lutea’×‘单洒锦’	F_1/45	SSR	88	420.70	4.80	[96]
	‘白花建莲’×‘金秋’	**F_2/121**	**SNP**	**1939**	**772.92**	**0.49**	**[97]**
桂花	‘Wan Yingui’×‘Huangchuan Jingui’	F_1/129	SLAF	14189	2962.46	0.21	[98]
Osmanthus fragrans							
（2n=2x=46）							
牡丹	**‘Fen Dan Bai’×‘Hong Qiao’**	**F_1/195**	**SLAF**	**3518**	**1061.94**	**0.84**	**[99]**
Paeonia suffruticosa	‘QingLongWoMoChi’×‘MoZiLian’	F_1/120	RADseq	1471	965.69	0.66	[100]
（2n=2x=10）				793	870.21	1.10	
	‘Feng Danbai’×‘Xin Riyuejin’	**F_1/150**	**SNP**	**3868**	**13175.50**	**3.41**	**[101]**
矮牵牛	（‘St40’×‘T1v1’）×‘T1v1’	BC_1/100	RAPD、形态学标记	42	262.90	8.20	[102]
Petunia hybrida	（‘V23’×‘R51’）×（‘V23’、‘R51’、*P. mitchell*）	BC_1/152	RFLP、形态学标记	27	–	–	[103]
（2n=2x=14）	（‘V26’×‘W137’）×‘W137’	BC_1/61	AFLP	228	260.90	–	[104]
	（‘V23’×‘R51’）×（‘V23’、‘R51’、*P. mitchell*）	BC_1/48/48/79	AFLP、RFLP	163	331.90	–	
	‘W138’×*P. parodii*	BIL/63	AFLP	201	–	–	[105]
	‘W138’×*P. inflata*	BIL/75	AFLP	264			
	P. exserta×*P. parodii*	F_2/173	SSR	119	700.00	6.008.00	[106]
	P. axillaris×*P. inflata*	BC_1/176	SSR	125	970.00		
	P. integrifplia*×*P. axillaris	**F_2/212**	**SSR、CAPS**	**81**	**359.10**	**4.78**	**[107]**
	P. axillaris*×*P. exserta	**RIL/173**	**SNP**	**368**	**227.10**	**0.75**	**[108]**
	***P. axillaris*×重瓣矮牵牛**	**F_1/101**	**SNP、SCAR**	**4474**	**2022.77**	**0.76**	**[109]**
梅花	‘雪梅’×‘粉皮宫粉’	F_1/143	RAPD、SSR、AFLP	48	232.00	4.80	[110]
Prunus mume				42	305.00	7.30	
（2n=2x=16）	**‘LiuBan’×‘FenTaiChuiZhi’**	**F_1/387**	**SLAF**	**8007**	**1550.62**	**1.56**	**[111]**
波斯毛茛	‘violet-greenish’×‘violet’	F_1/232	SNP	3376	829.00	–	[112]
Ranunculus asiaticus	‘violet-greenish’×‘Cipro’						
（2n=2x=16）							
三色堇	‘JB-1-1-2’×‘08H’	F_2/66	SRAP	118	327.90	4.90	[113]
Viola tricolor							
（2n=2x=26）							

对于一二年生草本花卉而言，其育种方式与水稻、玉米等农作物，以及白菜、黄瓜、辣椒等蔬菜作物类似，因此多采用 F_2、BC_1、RIL、BIL 等群体进行遗传图谱的构建。Guo 等[77]通过小孢子培养获得 2 个 DH 系，杂交建立 F_1 群体后，利用 SNP 标记完成了二倍体观赏羽衣甘蓝（*Brassica oleracea*）遗传图谱的构建。

Chaudhary 等[79]以 191 株 RIL 群体为作图群体，利用 RAPD、ISSR、SSR 和 microRNA 标记构建了二倍体长春花（*Catharanthus roseus*）的遗传图谱。Yagi 等[80-83]先后基于 RAPD、SSR、和 SNP 标记，完成了多个香石竹遗传图谱的构建，标记数在 146~2404 个之间，图谱长度在 605~978.3 cM 之间，标记间平均距离在 0.36~6.4 cM 之间。此外，Wang 等[84]利用 140 个 F_2 杂交后代，基于 SNP 标记对石竹（*Dianthus chinensis*）进行了针对花瓣数量性状的遗传图谱构建。王虎等[113]利用 SRAP 标记，构建以 66 株 F_2 为作图群体的二倍体三色堇（*Viola tricolor*）遗传图谱。矮牵牛既是观赏植物，也是植物学研究的模式物种，基于形态学、RAPD、AFLP、SSR、CAPS 和 SNP 等标记，构建了不同杂交群体的遗传连锁图谱，并对株高、分枝数、节间数、重瓣花、花径等目标性状进行了研究[102-109]。

综上所述，多种类型分子标记的综合应用，促进了观赏植物高密度遗传连锁图谱的构建，推动了其 QTL 定位及分子标记的挖掘。SNP 与高通量测序技术的应用显著提高了作图效率与精度，尤其是 SLAF-seq 和 GBS（Genotyping-by-Sequencing）技术，能够同时实现大规模标记开发与作图群体基因型分析。因此，利用 SSR、SNP 等分子标记构建全面覆盖观赏植物重要性状的高密度遗传图谱，对进一步实现对观赏植物复杂性状（如花色、花型、香味）的遗传改良具有重要意义。

3 观赏植物重要性状的 QTL 定位

3.1 植株形态相关的 QTL

3.1.1 株型性状相关的 QTL 株高、冠幅、节间长度、分枝数和茎粗等是影响株型的重要因素（表 4）。Kawamura 等[34]利用二倍体月季 TF×RW（*R.*‘The Fairy’×*R. wichurana*）构建遗传图谱，定位到 16 个与月季株型（株高、分枝角度、茎秆粗、节间长）相关的 QTL；Lu 等[59]利用石斛 *D. moniliforme*×*D. officinale* 构建遗传图谱，共定位到 11 个与茎总多糖含量相关的 QTL；Li 等[38]利用石斛 *D. nobile*×*D. wardianum* 为作图群体，共定位到 3 个与茎长、茎粗相关的 eQTL；Vallejo 等[107]以矮牵牛 *Petunia integrifolia*×*P. axillaris* 为作图群体，共定位到 24 个与分枝数、节间长等性状相关的 QTL；Cao 等[108]利用矮牵牛 *Petunia axillaris*×*P. exserta* 构建遗传图谱，共定位到 13 个与植高、冠幅等七个性状相关的 QTL；Zhang 等[111]利用梅花‘LiuBan’×‘FenTaiChuiZhi’构建遗传图谱，在第 7 连锁群上定位到 1 个控制垂枝性状的主效 QTL，其位置在 71.88 cM 处；Wang 等[84]利用石竹‘MH’×‘X4’构建遗传图谱，共定位到 19 个与株高、冠幅、分枝数、主茎粗、茎颜色性状相关的的 QTL；Liu 等[94]利用莲花 BG×WR1（‘Baige’×‘Winter Red 1’）为作图群体，共定位到 14 个与根茎膨大等性状显著相关 QTL，并在 *cqREI-LG2* 区间内鉴定到 1 个候选基因 *NnBEL6*，通过转基因土豆试验验证了其在莲藕膨大中的功能；Zhang 等[76]以红掌‘Pink Champion’×‘Acropolis’为作图群体，共定位到 41 个与花梗长、花梗宽及株高等相关性状的 QTL；姜聖姬等[87]利用紫薇‘金幌’×‘堇秀’构建遗传图谱，定位到 4 个控制株高的 QTL、2 个控制地径的 QTL 和 1 个控制分枝数的 QTL，且控制同一性状的

位点分布在相同连锁群的不同或相邻位置。总体来看，不同观赏植物的株型相关 QTL 呈现多基因分布、环境效应显著的特点，常集中于特定连锁群或染色体区间，揭示了株高、分枝等性状的遗传基础具有一定的保守性与多样性。

表 4 部分观赏植物株型及叶部相关性状 QTL 定位研究

Table 4 QTL mapping research on plant type and leaf-related traits of some ornamental plants

性状类型 Trait type	性状名称 Trait name	物种 Species	QTL 数量 QTL number	定位连锁群 Located linkage group	表型变异率（%）PVE	参考文献 Reference
株型相关性状 Plant type-related traits	花梗长、花梗宽、株高	红掌 *Anthurium andraeanum*	41	1、2、4、6、7、8、9、10、12	8.06~29.56	[76]
	茎总多糖含量	石斛 *Dendrobium nobile* Lindl.	11	2、5、11、13、15、19	8.10~11.80	[59]
	茎长、茎粗		3	3、13、19	11.74~19.85	[38]
	株高、冠幅、分枝数、主茎粗、茎颜色	石竹 *Dianthus chinensis.*	19	2、6、7、11	13.00~39.70	[84]
	株高、地径、分枝数	紫薇 *Lagerstroemia indica* L.	7	1、22、44	4.32~59.02	[87]
	根茎膨大	莲花 *Nelumbo nucifera*	14	2	6.70~22.30	[94]
	分枝数、节间长	牵牛花 *Petunia hybrida*	24	1、2、3、4、5、6、7	26.20~43.00	[107]
	株高、植株大小、冠幅		13	1、2、4	6.80~22.90	[108]
	株高、地径	梅花 *Prunus mume*	4	3	1.02~13.37	[114]
	垂枝		1	7	–	[111]
	刺密度	月季 *Rosa chinensis* Jacq.	2	B4	13.80~66.40	[27]
	株高、节间数、茎粗		11	1、2、3、5、6、7	12.00~35.00	[25]
	株高、分枝角度、茎秆粗、节间长		16	2、3、4、5、6、7	30.50~59.50	[34]
	茎长、茎刺、叶柄刺		5	2、3、4、6、7	13.00~25.00	[46]
叶部相关性状 Leaf-related traits	叶厚、叶色	红掌 *Anthurium Andraeanum*	2	1、2	8.90~11.30	[75]
	叶柄长、叶柄宽、叶长、叶宽		18	4、5、6、7、9、10、12、15	9.94~14.01	[76]
	叶长、叶宽、叶长/宽	菊花 *Chrysanthemum morifolium Ramat*	4	4、5、8	11.30~15.70	[69]
	复叶、顶小叶、侧小叶大小、叶柄长	牡丹 *Paeonia suffruticosa Andrews*	29	1、2、3、4、5	8.30~16.20	[99]
	叶长、叶宽、叶厚、叶片数	兜兰 *Paphiopedilum spp.*	12	1、2、3、5、7、9、10、11	11.86~21.58	[63]
	叶长、叶宽、株幅	蝴蝶兰 *Phalaenopsis*	88	–	–	[61]
	叶长、叶宽、叶面积、气孔功能	梅花 *Prunus mume*	55	1、2、3、4、5、6、7、8	1.02~13.37	[114]
	叶长、叶宽、叶形指数	观赏羽衣甘蓝 *Rassica Oleracea var. acephala*	8	1、3、4、7、9	4.89~32.82	[77]
	叶面积	月季 *Rosa chinensis* Jacq.	5	D10-1、D10-2、E15-2、E15-9、E15-10	10.60~35.10	[32]
	叶面积、叶绿素含量		8	1、2、3、4、6、7	12.00~35.00	[25]
	气孔功能		3	2、5、6	32.00	[115]
	叶绿素含量		2	4、7	11.00	[22]

PVE: Phenotypic variation explained; The same as below

3.1.2 **叶部性状相关的** QTL　叶片是观赏植物的光合与观赏关键部位，叶部性状相关 QTL 在观赏植物中表现出复杂的多基因控制和显著的数量遗传差异（表 4）。Dugo 等[32]利用二倍体月季 Spain（*R.*‘Blush Noisette’×*R. wichurana*）群体构建遗传图谱，定位到 5 个与叶面积相关的 QTL；Yan 等[25]利用二倍体月季 94/1（‘93/1-117’×‘93/1-119’）群体构建遗传图谱，共定位到 42 个与生长势相关的 QTL，其中有 8 个与叶面积、叶绿素含量相关的 QTL；孙丽丹[114]以梅花‘粉瓣’×‘扣子玉蝶’构建遗传图谱，共定位到 59 个与株高、地径和叶部性状相关的 QTL，其中与叶部性状相关的 QTL 有 55 个；Cai 等[99]利用牡丹‘Fen Dan Bai’×‘Hong Qiao’

构建高密度遗传图谱，定位到 29 个与复叶、顶小叶、侧小叶大小及叶柄长等叶部性状相关的 QTL，远多于其枝部性状；杨易[75]利用红掌‘Mystral’×‘Alabama’构建遗传图谱，定位到 2 个控制叶色和叶片厚度相关的 QTL；Li 等[63]利用兜兰 *P. concolor*×*P. hirsutissimum* 构建高密度遗传图谱，定位到 12 个与叶长、叶宽、叶厚和叶片数相关的 QTL；Zhang 等[76]利用红掌‘Pink Champion’×‘Acropolis’构建遗传图谱，共定位到 18 个与叶柄长、叶柄宽、叶长和叶宽相关性状的 QTL；Guo 等[77]利用观赏羽衣甘蓝‘05-DH-65’×‘06-DH-71’构建高密度遗传图谱，定位到叶长、叶宽和叶形指数等 8 个显著影响叶形的 QTL。

3.1.3 **皮刺性状相关的** QTL　刺的类型与密度常为种和品种鉴定的指标，目前只有月季中有较少 QTL 定位研究。Crespel 等[27]利用二倍体月季 HW（*R.* ‘H190’×*R. wichurana*）群体构建遗传图谱，共定位到 1 个与皮刺数量相关的主效 QTL（*t4*）及 1 个次要 QTL（*t4b*），表明皮刺数量受多基因遗传控制；Koning-Boucoiran 等[116]利用四倍体月季 K5（*R.* ‘P540’×*R.* ‘P867’）群体构建遗传图谱，在连锁群 A2-2、A2-3 和 A3-1 上分别检测到与茎部皮刺数量相关的 QTL；Bourke 等[46]也利用相同群体构建遗传图谱并进行多环境 QTL 分析，确定茎刺和叶柄刺的 QTL 分布在不同的连锁群上，表明这两种皮刺性状的遗传控制可能不同。

3.2 **花部性状相关的** QTL

3.2.1 **花色**　花色是影响观赏植物经济价值的重要观赏性状之一，花色的形成是由多基因、多通路协同调节（表 5）。Debener 等[23]最早在首张二倍体月季整合图谱上定位到 1 个控制花粉色相关的基因 *Blfa*；Yu 等[41]利用四倍体月季‘云蒸霞蔚’×‘太阳城’遗传图谱定位到 2 个控制粉色花性状的 QTL 和 4 个控制黄色花性状的 QTL；Cheng 等[43-44]以相同亲本杂交群体通过全基因组重测序构建四倍体高密度图谱，定位到多个与色素含量性状相关的 QTLs，涉及 33 种代谢物（4 种花青素、18 种黄酮醇、11 种类胡萝卜素），后基于四倍体月季基因组构建了近饱和的高密度遗传图谱，检测到多个与花色相关的 QTL 簇，并鉴定出 *CHYB*、*CCD4* 等与类胡萝卜素合成相关的候选基因。Hsu 等[62]通过 *P. aphrodite*×*P. equestris* 的高密度遗传图谱和 GWAS 分析，成功定位到 10 个控制蝴蝶兰花色（红色和黄色）的 QTL 位点，并鉴定出 35 个与花青素生物合成相关的候选基因。van Geest 等[67]利用六倍体菊花高密度遗传图谱定位到 3 个与粉色花遗传相关的 QTL，且发现位点之间存在显著的互作效应。利用亚洲百合‘Montreux’×‘Connecticut King’构建遗传图谱，分别定位到花被片花青素色素沉着相关位点 *Lap* 和类胡萝卜素色素沉着相关位点 *qCARmon6*[88-89]；通过‘White Fox’×‘Connecticut King’和‘Connecticut King’×‘Orlito’两个亚洲百合群体分别构建遗传图谱，定位到控制花黄色/橙色性状相关位点 *LFCc* 和花朵斑点相关位点 *lfs*[91]。李静等[93]通过莲花‘满天星’×‘巨无霸’遗传图谱，在第 6 连锁群上检测出 1 个稳定控制莲红花/白花性状的 QTL，筛选到 5 个候选基因，并开发了 3 个与花色性状紧密连锁的 PARMS 标记。

表 5 部分观赏植物植株花部性状 QTL 定位研究

Table 5 QTL mapping research on floral traits of some ornamental plants

性状名称 Trait name	物种 Species	QTL 数量 QTL number	定位连锁群 Located linkage group	表型变异率（%） PVE	参考文献 Reference
花瓣数量	石竹 *Dianthus chinensis*	2	5、6	20.70、78.10	[84]
Petal number	莲花 *Nelumbo nucifera*	1	5	>30.00	[97]
	牵牛花 *Petunia hybrida*	1	5	3.82~12.71	[109]
	月季 *Rosa chinensis* Jacq.	1	B3	–	[23]
		2	A4/B4	29.00	[28]
		3	2、3、5	–	[29]
		1	3	70.55	[42]
		2	2	21.00	[46]
花色	百合 *Lilium brownii var. viridulum*	2	1、6	58.20	[88-89]
Flower color		2	12、18	–	[91]
	菊花 *Chrysanthemum morifolium* Ramat	3	5、7、9	47.80	[67]
	莲花 *Nelumbo nucifera*	1	6	49.96	[93]
	蝴蝶兰 *Phalaenopsis aphrodite*	10	2、5、9	–	[62]
	月季 *Rosa chinensis* Jacq.	1	B2、A2	–	[23]
		46	2、4、6、7	11.85~47.72	[43]
		100	B1、B2、B5、A1、A2、A3、A4、A6	4.04~39.72	[44]
		6	4、6	-	[41]
花香	月季 *Rosa chinensis* Jacq.	6	1、2、3、5、7	23.00~60.00	[26]
Floral fragrance					
花期	菊花 *Chrysanthemum morifolium* Ramat	4	2、3、4、8	–	[67]
Flowering period	牡丹 *Paeonia suffruticosa* Andrews	1	3	20.40	[101]
	月季 Rosa chinensis Jacq.	1	B4	34.00	[28]
		3	3、4、6	–	[29]
		2	D10-6、D10-3	31.80、39.80	[32]
		3	3、4、7	51.50	[33]
花径	菊花 *Chrysanthemum morifolium* Ramat	7	3、5、6、8	10.50~15.30	[69]
Flower path		4	Y1、A1、A18、A19	9.00~76.00	[66]
	牵牛花 *Petunia hybrida*	6	1、3、4、7	5.00~24.10	[108]
	月季 Rosa chinensis Jacq.	4	D10-1、D10-2、E15-1、E15-2	36.10~47.90	[32]
		4	2、4、7	10.00~19.22	[42]
花序	月季 *Rosa chinensis* Jacq.	31	1、2、3、4、5、7	51.00~70.00	[33]
Inflorescence					
	菊花 *Chrysanthemum morifolium* Ramat	8	Y10、Y13、Y15、Y17、A20、A24、A30	4.00~68.00	[66]
		5	4、5、7、8	–	[67]
		35	1、2、3、4、6、10、11、14、15、17、20、27	3.00~39.40	[68]
花型	菊花 *Chrysanthemum morifolium* Ramat	32	2、4、6、7、8	6.80~18.90	[69]
Flower pattern		42	4、5、6	–	[117-118]
花萼	石斛 *Dendrobium nobile* Lindl.	15	M10、M13、M15、M16、M21、F5、F17	11.80~17.30	[57]
Calyx					
花瓣长	牡丹 *Paeonia suffruticosa* Andrews	2	2、5	16.10~18.80	[101]
Petal length					
花朵数量		1	1	13.80	
Flower number					

3.2.2 **花香** 花的香气成分是植物分类的重要标记化合物，其形成受到代谢和环境等多重因素的控制和影响，目前观赏植物中对花香的 QTL 定位研究极少，且已发现部分主效 QTL 与醇类化合物积累密切相关（表 5）。

Spiller 等[26]利用月季 94/1 群体构建的遗传图谱，成功定位到 6 个与香气相关的 QTL。其中，香叶醇积累的关键位点有 1 个，2-苯乙醇积累的关键位点有 2 个，β-香茅醇积累关键位点有 3 个。此外，花香中还包含其他烷烃类、烯类、醚类、酯类等多种芳香物质，但对其定位研究有待深入。

3.2.3 **花期** 花期是衡量观赏性状开始及持续时间的重要指标，目前在月季中研究较多（表 5）。Dugo 等[32]利用月季 Spain 群体的遗传图谱，定位到 2 个与盛花期相关的 QTL；Oyant 等[28]利用 HW 群体的遗传图谱，在第 4 连锁群上定位到 1 个与初花期相关的主效 QTL；Kawamura 等[33]利用 TF×RW 构建的遗传图谱定位到 3 个与初花期相关的 QTL；Roman 等[29]对 HW 和 FW 两个遗传群体连续 8 年进行表型观测结合遗传图谱，共定位到 3 个与初花期性状相关的 QTL，且两个群体连续 8 年均在第 4 连锁群上定位到 1 个与 *RoFT* 基因紧密相关的 QTL。此外，研究人员还利用六倍体菊花‘DB36451’×‘DB39287’构建高密度遗传图谱，共定位到 4 个与开花时间相关的 QTL，其中第 4 连锁群表现为单等位基因 QTL，第 2 和 3 连锁群则表现为多等位基因 QTL[64]；利用牡丹‘Feng Danbai’×‘Xin Riyuejin’构建高密度遗传图谱，在第 3 连锁群上也成功定位到 1 个与开花持续时间（首次开花到花朵凋谢的天数）相关的 QTL[101]。花期相关 QTL 多集中于特定连锁群，并与开花调控基因（如 *RoFT*）紧密共定位，表明开花时间受主效基因及环境互作的共同控制。

3.2.4 **花瓣数量** 花瓣数量是影响观赏植物花型丰富度和视觉效果的关键因素（表 5）。Debener 等[23]在第 3 连锁群上定位到 1 个与花瓣数量相关的基因（*Blfo*）；随后又利用月季 94/1 和 97/7 两个群体发现花瓣数量为数量性状，并定位到 2 个与花瓣数量相关的 QTL；Oyant 等[28]利用 HW 群体的遗传图谱，在 A4/B4 连锁群上各定位到 1 个控制重瓣花数量的 QTL；Roman 等[29]利用 HW 和 FW 群体，发现控制花瓣数量的性状受单基因控制，并定位到 3 个与花瓣数量相关的 QTL；Bourke 等[46]利用四倍体月季 K5 群体高密度遗传图谱，共检测到 2 个与控制花瓣数量相关的 QTL，且在多个环境中均表现出显著效应，具有较高的稳定性；Yu 等[41-42]利用四倍体月季‘Yunzheng Xiawei’×‘Sun City’遗传图谱定位到 3 个控制花瓣数量的 QTL；后通过高通量测序提高图谱密度，检测到 1 个受环境因素影响较小、且能稳定遗传控制花瓣数量的主效 QTL。此外，严寒松[97]以中国莲‘白花建莲’×‘金秋’构建高密度遗传图谱，在第 5 个连锁群上定位到 1 个控制花瓣数量的 QTL；Wang 等[84]利用石竹‘MH’×‘X4’构建高密度遗传图谱，定位到 2 个主效控制花瓣数量的 QTL，并鉴定出控制石竹重瓣花的形成的候选基因 *DcAG*；Wang 等[109]利用矮牵牛 *P. axillaris*×重瓣矮牵牛构建遗传图谱，定位到 1 个与重瓣花性状相关的 QTL，并通过与马铃薯基因组的共线性分析发现，定位的基因组区域与马铃薯在某些基因组区域存在相似性。花瓣数量的 QTL 研究在不同物种中均可定位到稳定遗传的主效位点。部分候选基因如 *DcAG* 等与花器官发育密切相关，反映出花瓣多样性进化的遗传基础，并为重瓣型花卉的分子改良提供方向。

3.2.5 **花径** 花径大小直接决定了花朵在空间中的观赏效果（表 5）。Dugo 等[32]利用二倍体月季 Spain 群体构建遗传图谱，在第 1、2 连锁群上定位到 4 个与花径大小显著相关的 QTL，该性状受多基因控制，可能涉

及花器官发育相关基因的协同作用；Yu 等[42]利用四倍体月季‘Yunzheng Xiawei’×‘Sun City’的高密度遗传图谱也定位到 4 个与花径相关的 QTL，其中 1 个主效 QTL 连续 2 年被检测到。研究人员利用六倍体菊花‘雨花落英’×‘奥运含笑’构建遗传图谱，定位到 4 个与花径相关的 QTL[66]；利用六倍体菊花‘66’×‘RSC’的遗传图谱，共定位到 5 个控制花径的主效 QTL 和 2 个微效 QTL[69]。Cao 等[108]利用矮牵牛 *P. axillaris*×*P. exserta* 高密度遗传图谱共定位出 6 个与花径相关的 QTL。花径相关 QTL 普遍表现为多基因控制特征，不同位点间可能存在互作效应。花径的形成涉及花器官发育与细胞扩张等多个生理过程，揭示了花部形态与细胞生长调控网络之间的紧密联系。

3.2.6 **花序**　花序直接决定了观赏植物的整体观赏价值（表 5）。Kawamura 等[33]利用月季 TF×RW 的遗传图谱，定位到 31 个控制月季花序发育相关的 QTL，遗传连锁分析显示开花和赤霉素信号相关的基因与花序性状 QTL 有共定位关系。在六倍体菊花中，研究人员利用‘雨花落英’×‘奥运含笑’构建遗传图谱，共定位到 8 个控制菊花花序性状（舌状小花层数和舌状小花长度）的 QTL，其中多个 QTL 对表型变异的贡献率较高，表明其在菊花花序性状的遗传调控中具有重要作用[66]；利用‘DB36451’×‘DB39287’的高密度遗传图谱，共定位到 5 个与盘状小花褪绿和舌状小花数量相关的 QTL[67]；利用‘Candy’×‘225’的高密度遗传图谱，定位到 3 个控制花冠管融合度（CTMD）和 4 个控制舌状小花相对数量（RNRF）的主效 QTL，并通过转录组分析筛选出 *WRKY2*、*GATL10* 等候选基因，其中部分基因与花器官发育及细胞分裂相关[68]。花序性状 QTL 研究显示其遗传基础复杂且具有多位点调控特征，部分位点与激素信号及花器官发育基因共定位，说明花序结构形成与发育调控网络高度关联，为理解花序演化及改良复合花形提供了遗传支撑。

3.2.7 **花型**　花型可以显著影响植物的观赏效果（表 5）。范敏[69]利用菊花‘66’×‘RSC’的遗传图谱，共定位到 32 个控制菊花花型性状（花心直径、舌状花轮数、舌/管状花数、小花总数、舌状花长/宽）相关的 QTL；Yang 等[117]和 Su 等[118]以六倍体菊花‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’构建遗传图谱，采用 BSA-seq 技术对相同类型群体进行分析，定位到 42 个与花型（最长舌状花长度、管状花长/宽、舌状花长/宽花柱长、管状花长/花柱长、管状花数量、舌状花数量等）相关的 QTL，鉴定出 *U2AF65B*、*CBF5* 等 22 个关键候选基因，并成功开发 2 个 KASP 分子标记（Chr6_33961007、Chr6_179207697），可有效区分托桂花型与非托桂花型菊花，为菊花分子标记辅助育种提供工具。

3.3 抗性相关的 QTL

目前在观赏植物中，月季抗白粉病 QTL 定位研究较多。Dugo 等[32]利用月季 Spain 群体构建遗传图谱，定位到 2 个与白粉病抗性相关的 QTL；Linde 等[30]利用月季 97/7 群体构建遗传图谱，在不同环境中共定位到 28 个白粉病抗性 QTL，其中 3 个主效 QTL 在不同环境中稳定存在；Koning-Boucoiran 等[119]利用月季 K5 群体构建遗传图谱，在第 4 连锁群定位到 1 个抗白粉病的 QTL 位点，位点基因遗传分析研究发现抗性等位基因主要来源于野生亲本光叶蔷薇（*R. wichurana*）。此外，月季黑斑病也是主要病害之一，研究人员利用二

倍体月季97/7群体构建遗传图谱，将与黑斑病抗性相关的两个基因（*Rdr1*和*Rbs*）定位于同一连锁群上[120-121]；利用‘Stormy weather’×‘Brite eyes’和‘Brite eyes’×‘My girl’两个四倍体月季遗传图谱，定位到多个与黑斑病抗性、叶斑病抗性和脱叶性状相关的QTL，且在第5连锁群上均检测到主效黑斑病抗性QTL和叶斑病感病性QTL，二者位置重叠，表明这两个性状可能受紧密连锁的遗传因子调控[112]。

其他观赏植物抗性相关QTL研究也有少量报道。Van Heusden等[90]利用亚洲百合（‘Connecticut King’×‘Pirate’）×‘Connecticut King’构建遗传图谱，定位到4个与镰刀菌抗性和1个TBV（Tulip breaking virus）抗性相关的QTL，其中镰刀菌抗性受多基因和环境共同影响；Yagi等[80-82]利用香石竹‘Carnation Nou No.1’×‘Pretty Favvare’和‘85-11’×‘Pretty Favvare’构建遗传图谱，共定位到1个与细菌性枯萎病抗性相关的QTL，且两个图谱之间有125个SSR标记的位置保持一致；Su等[71]利用六倍体菊花‘Nannong Xuefeng’×‘Monalisa’构建高密度遗传图谱结合转录组数据，共定位到34个耐水淹性状相关的QTL簇，分布在13个连锁群上，QTL簇内的基因分析发现1个关键候选基因*CmWAT6.1*，功能验证结果显示*CmWAT6.1*通过促进细胞壁形成和木质素生物合成以及协调寡糖代谢过程，正向调控菊花的耐水淹性。

综上来看，观赏植物重要性状的QTL定位研究在不同物种与倍性背景下逐渐由单群体、单环境的分散式报告，过渡为能够在多材料间进行对比的综合体系。总体上，株型与叶部等营养器官性状多呈“多位点、环境敏感”的数量遗传特征，而花部形态与色香、花期多见可重复的主效或近主效QTL，并在若干物种间呈现候选通路与基因的功能趋同。在方法学层面，高密度图谱与多环境观测显著提升了位点稳定性；在应用层面，主效簇区段与代谢通路锚定为分子设计与标记辅助选择提供了明确靶点。

4 问题与展望

随着多组学与高通量分型技术的快速发展，观赏植物的遗传图谱构建显著加速。在部分已完成基因组测序的物种中，研究不仅获得了高密度图谱与目标性状的精细定位，亦实现了关键基因的克隆。然而，当前研究仍面临多方面瓶颈。其一，观赏植物多为多年生宿根或木本类型，亲本遗传背景差异造成的杂交不亲和、F_1后代繁殖效率低以及生长周期长，限制了大规模群体的快速建立。因此，利用群体数量较少的群体进行图谱构建，难以充分检测到标记间的交换，标记在染色体上分布不均匀，图谱密度不饱和；当群体规模固定时，增加标记数量并不能提高QTL定位效率，只有通过扩大有效群体规模、提高重组信息，检测到的QTL效应才越稳定。其二，观赏植物由于基因组高度杂合且倍性复杂，一般都采用F_1群体进行图谱构建，且多倍体后代群体中的分离比例不符合常规遗传规律，现有作图软件对于F_1杂交群体，特别是多倍体杂交群体的支持不足，导致遗传距离估计、相位推断与连锁群构建的稳健性受限。其三，与主要农作物相比，观赏植物表型研究缺乏多年多点环境互作评估，且花色、花香等表型对环境高度敏感，若缺乏标准化、跨年度与跨生态点的表型统计，则易降低QTL信号的可信度。其四，目前的研究大多聚焦于传统QTL，即

控制表型变异的遗传位点，对控制基因表达水平变异的遗传位点（eQTL）关注较少，且对表达调控网络的时空特异性缺乏系统解析，限制了对关键观赏性状从遗传变异—调控网络—表型形成的完整机制的深入理解。

高饱和化、通用化和实用化的遗传图谱是今后观赏植物遗传图谱发展的趋势。面向上述挑战，未来的研究中，首先应扩大作图群体数量，注重图谱的可持续性利用，在条件允许时通过构建双单倍体群、重组自交系等永久性作图群体，以增强连锁估计的稳定性与跨项目复用性；在木本与多年生材料中，可探索以多家系联合作图与多亲本群体为基础的协同策略，提高重组覆盖度。其次，应推动更多观赏植物的全基因组测序与高质量参考基因组组装，完善基因组注释与变异资源库，以缓解因参考缺失造成的标记开发与定位瓶颈[12]。同时，应重视表型数据的准确收集，通过标准化表型鉴定体系，结合多年份、多环境条件观测，提高表型数据的准确性，减少环境与主观因素干扰，实现花色、花香等关键观赏性状的精准定位。在机制层面，应将传统 QTL 与 eQTL、共表达网络、顺式调控元件分析相衔接，在高质量参考基因组支撑下，描绘从遗传变异到表达调控再到表型建成的可验证通路。同时，针对多倍体材料需加强专用作图与统计软件研发，采用剂量感知的基因型判定、隐马尔可夫模型及适配双重还原等过程的数学框架，精确刻画复杂分离模式并提升连锁与相位推断的可靠性[123]。总之，通过扩大作图群体、完善基因组资源、强化表型标准化与 eQTL 整合等策略，并结合利用混合群体分离分析法（BSA，bulked segregant analysis）、结合转录组测序（BSR，bulked segregant RNA-seq）或全基因组关联分析（GWAS，genome-wide association studies），预计可显著提升目标性状候选基因的定位效率与准确度。在此基础上，未来应优先关注分子标记的精细开发，利用高密度遗传图谱和多组学技术，提高标记的精准性和特异性，从而提升标记辅助选择（MAS）的效率。同时，深入挖掘与关键观赏性状相关的重要基因，解析不同遗传背景中关键基因的生物学功能及遗传机制，为性状的遗传改良提供基因资源。在育种过程中，通过分子标记实现优良等位基因的精准聚合，确保在跨种、跨品种杂交中实现优良性状聚合的育种目标。此外，基于关键基因的挖掘、功能验证和遗传机制解析，利用如 CRISPR/Cas 等精准编辑技术对关键性状基因进行精确改良，为复杂性状和多基因控制性状提供创新性解决方案，从而推动观赏植物的分子育种向更高水平发展。

参考文献

[1] 陈和明, 蔡文杰, 吕复兵, 肖文芳, 李佐, 朱银发. 兰科植物遗传图谱与QTL定位研究进展. 中国农业大学学报, 2023, 28(6): 63-72
Chen H M, Cai W J, Lyu F B, Xiao W F, Li Z, Zhu Y F. Research progress of genetic maps and QTL mapping in Orchidaceae. Journal of China Agricultural University, 2023, 28(6): 63-72

[2] Collard B C. Y, Mackill D J. Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2008, 363(1491): 557-572

[3] 孙志广, 徐婷婷, 刘艳, 邢运高, 徐波, 迟铭, 李景芳, 周群, 王德荣, 张雅馥, 王宝祥, 徐大勇. 基于高密度遗传图谱定位水稻籽粒性状QTL. 植物

遗传资源学报, 2014, 25(7): 1129-1139

Sun Z G, Xu T T, Liu Y, Xing Y G, Xu B, Chi M, Li J F, Zhou Q, Wang D R, Zhang Y F, Wang B X, Xu D Y. QTL mapping for grain traits based on a high-density genetic map in rice. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, 25(7): 1129-1139

[4] Shi J, Wang Y, Wang C, Wang L, Zeng W, Han G, Qiu C, Wang T, Tao Z, Wang K, Huang S, Yu S, Wang W, Chen H, Chen C, Wang C, Zhu P, Hu Y, Zhang X, Xie C, Lu X, Li P. Linkage mapping combined with GWAS revealed the genetic structural relationship and candidate genes of maize flowering time-related traits. BMC Plant Biology, 2022, 22: 328

[5] 许陶瑜, 唐朝晖, 王长彪, 任永康, 赵兴华, 刘江, 赵霞. SNP标记在小麦遗传育种中的应用研究进展. 山西农业科学, 2017, 45(9): 1549-1552

Xu T Y, Tang Z H, Wang C B，Ren Y K，Zhao X H, Liu L, Zhao X. Research progress on the application SNP marker in genetic breeding of wheat. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2017, 45(9): 1549-1552

[6] Dong J, Li J, Zuo Y, Wang J, Chen Y, Tu W, Wang H, Li C, Shan Y, Wang Y, Song B, Cai X. Haplotype-resolved genome and mapping of freezing tolerance in the wild potato Solanum commersonii. Horticulture Research, 2024, 11(9): uhae181

[7] 郭敬坤, 韩锁义, 许湘茹, 吴征, 陈琳杰, 王长在, 黄冰艳, 董文召, 崔梦杰, 张新友. 花生遗传图谱构建及抗病相关QTL定位研究进展. 植物遗传资源学报, 2025, https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250811001

Guo J K, Han S Y, Xu X R, Wu Z, Chen L J, Wang C Z, Huang B Y, Dong W Z, Cui M J, Zhang X Y. Research advances on construction of genetic maps and disease resistance QTL mapping in peanut. Journal of Plant Genetic Resources, 2025, https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20250811001

[8] 方天, 刘继红. 主要果树重要性状QTL鉴定研究进展. 园艺学报, 2022, 49(12): 2622-2640

Fang T, Liu J H. Advances in identification of QTLs associated with significant traits in major fruit trees. Acta Horticulturae Sinica, 2022, 49(12): 2622-2640

[9] 李思凯, 王然, 齐秀娟. 猕猴桃分子标记、遗传图谱及QTL定位应用研究进展. 果树学报, 2022, 39(4): 662-673

Li S K, Wang R, Qi X J. Recent advances in research on the molecular markers, genetic map and QTL mapping in kiwifruit. Journal of Fruit Science, 2022, 39(4): 662-673

[10] 刘子记, 杨衍, 詹园凤. 瓜类遗传连锁图谱构建的研究现状及比较分析. 园艺学报, 2012, 39(9): 1757-1766

Liu Z J, Yang Y, Zhan Y F. The research progress and comparative analysis of cucurbits genetic linkage maps. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(9): 1757-1766

[11] 张正海, 王永富, 吴华茂, 于海龙, 曹亚从, 冯锡刚, 王立浩. 辣椒重要性状遗传定位与候选基因研究进展. 园艺学报, 2024, 51(3): 669-696

Zhang Z H, Wang Y F, Wu H M, Yu H L, Cao Y C, Feng X G, Wang L H. Advances in genetic mapping and candidate gene analysis of important traits in pepper(*Capsicum* spp.). Acta Horticulturae Sinica, 2024, 51(3): 669-696

[12] Zheng T C, Li P, Li L L, Zhang Q X. Research advances in and prospects of ornamental plant genomics. Horticulture research, 2021, 8(1): 65

[13] 高佳, 汤浩茹, 董晓莉, 罗娅. 果树分子遗传图谱研究进展. 北方园艺, 2007, 10: 44-50

Gao J, Tang H R, Dong X L, Luo Y. Research progress of molecular genetic map in fruit trees. Northern Horticulture, 2007, 10: 44-50

[14] Hemmat M, Weedon N. F, Manganaris A. G, Lawson D. M, Molecular marker linkage map for apple. Journal of Heredity, 1994, 85(1): 4-11

[15] Grattapaglia D, Sederoff R. Genetic linkage maps of Eucalyptus grandis and Eucalyptus urophylla using a pseudo-testcross: mapping strategy and RAPD markers. Genetics, 1994, 134(4): 1121-1137

[16] 石乃星, 文国松, 赵明富. 黄精属植物DNA分子鉴定技术应用研究进展. 植物遗传资源学报, 2021, 22(5): 1209-1218

Shi N X, Wen G S, Zhao M F. Application of DNA molecular identification technology in *Polygonatum* Mill.. Journal of Plant Genetic Resources, 2021,

22(5): 1209-1218

[17] 李达, 于晓英, 吴莉英, 姚觉, 邱收, 周红灿. 观赏植物分子标记研究进展. 生物技术通讯, 2007, 6: 1060-1063

Li D, Yu X Y, Wu L Y, Yao J, Qiu S, Zhou H C. Advances of molecular markers in ornamental plants. Letters in Biotechnology, 2007, 6: 1060-1063

[18] 郭丽丽, 李昱莹, 郭大龙, 侯小改. 重要花卉植物高密度遗传连锁图谱构建研究进展. 生物技术通报, 2021, 37(1): 246-254

Guo L L, Li Y Y, Guo D L, Hou X G. Research progress on high-density genetic linkage map construction of important ornamental plants: A review. Biotechnology Bulletin, 2021, 37(1): 246-254

[19] Van Ooijen J W. Multipoint maximum likelihood mapping in a full-sib family of an outbreeding species.. Genetics Research, 2011, 93(5): 343-349

[20] Liu D, Ma C, Hong W, Huang L, Liu M, Liu H, Zeng H, Deng D, Xin H, Song J, Xu C, Sun X, Hou X, Wang X, Zheng H. Construction and analysis of high-density linkage map using high-throughput sequencing data. PLoS ONE, 2014, 9(6): e98855

[21] Rastas P. Lep-MAP3: Robust linkage mapping even for low-coverage whole genome sequencing data. Bioinformatics, 2017, 33(23): 3726-3732

[22] Bourke P M, Gitonga V W, Voorrips R E, Visser R G F, Krens F A, Maliepaard C. Multi-environment QTL analysis of plant and flower morphological traits in tetraploid rose. Theor Appl Genet, 2018, 131(10): 2055-2069

[23] Debener T, Mattiesch L. Construction of a genetic linkage map for roses using RAPD and AFLP markers. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99(5): 891-899

[24] Yan Z, Denneboom C, Hattendorf A, Dolstra O, Debener T, Stam P, Visser P B. Construction of an integrated map of rose with AFLP, SSR, PK, RGA, RFLP, SCAR and morphological markers. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 110(4): 766-777

[25] Yan Z, Visser P B, Hendriks T, Prins T W, Stam P, Dolstra O. QTL analysis of variation for vigour in rose. Euphytica, 2007, 154(1-2): 53-62

[26] Spiller M, Berger R G, Debener T. Genetic dissection of scent metabolic profiles in diploid rose populations. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(7): 1461-1471

[27] Crespel L, Chirollet M, Durel C, Zhang D, Meynet J, Gudin S. Mapping of qualitative and quantitative phenotypic traits in Rosa using AFLP markers. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105(8): 1207-1214

[28] Oyant H S, Crespel L, Rajapakse S, Zhang L, Foucher F. Genetic linkage maps of rose constructed with new microsatellite markers and locating QTL controlling flowering traits. Tree Genetics and Genomes, 2007, 4(1): 11-23

[29] Roman H, Rapicault M, Miclot A S, Larenaudie M, Kawamura K, Thouroude T, Chastellier A, Lemarquand A, Dupuis F, Foucher F, Loustau S, Hibrand-Saint Oyant L. Genetic analysis of the flowering date and number of petals in rose. Tree Genetics and Genomes, 2015, 11(4): 85

[30] Linde M, Hattendorf A, Kaufmann H, Debener T. Powdery mildew resistance in roses: QTL mapping in different environments using selective genotyping. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113(6): 1081-1092

[31] Spiller M, Linde M, Hibrand-Saint Oyant L, Tsai C J, Byrne D H, Smulders M J M, Foucher F, Debener T. Towards a unified genetic map for diploid roses. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(3): 489-500

[32] Dugo M L, Satovic Z, Millán T, Cubero J I, Rubiales D, Cabrera A, Torres A M. Genetic mapping of QTLs controlling horticulturaltraits in diploid roses. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111(3): 511-520

[33] Kawamura K, Hibrand-Saint Oyant L, Crespel L, Thouroude T, Lalanne D, Foucher F. Quantitative trait loci for flowering time and inflorescence architecture in rose. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122(4): 661-675

[34] Kawamura K, Hibrand-Saint Oyant L, Thouroude T, Jeauffre J, Foucher F. Inheritance of garden rose architecture and its association with flowering

behaviour. Tree Genetics and Genomes, 2015, 11(2): 22

[35] Hosseini Moghaddam H, Leus L, De Riek J, Van Huylenbroeck J, Van Bockstaele E. Construction of a genetic linkage map with SSR, AFLP and morphological markers to locate QTLs controlling pathotype-specific powdery mildew resistance in diploid roses. Euphytica, 2012, 184(3): 413-427

[36] 周青. 高通量SSR标记开发及二倍体月季分子连锁图谱构建. 武汉: 华中农业大学, 2014

Zhou Q. Development of high-throughput SSR and construction of linkage map in diploid roses. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014

[37] 杨树华, 李世超, 贾瑞冬, 赵鑫, 金茂勇, 李凤杰, 葛红. 金叶弯刺蔷薇×山刺玫遗传连锁图谱的初步构建. 园艺学报, 2015, 42(12): 2526-2534

Yang S H, Li S C, Jia R D, Zhao X, Jin M Y, Li F J, Ge H. Preliminary construction of a genetic linkage map of *Rosa beggeriana* 'Aurea' × *R.* Davurica. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42(12): 2526-2534

[38] Li J, Xu Y, Wang Z. Construction of a high-density genetic map by RNA sequencing and eQTL analysis for stem length and diameter in *Dendrobium* (*Dendrobiumnobile* × *Dendrobium wardianum*). Plant Molecular Biology, 2019, 128: 48-54

[39] Rajapakse S, Byrne D H, Zhang L, Anderson N, Arumuganathan K, Ballard R E. Two genetic linkage maps of tetraploid roses. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103(4): 575-583

[40] Yan M, Byrne D H, Klein P E, Yang J, Dong Q, Anderson N. Genotyping-by-sequencing application on diploid rose and a resulting high-density SNP-based consensus map. Horticulture Research, 2018, 5(1): 17

[41] Yu C, Luo L, Pan H, Guo X, Wan H, Zhang Q. Filling gaps with construction of a genetic linkage map in tetraploid roses. Frontiers in Plant Science, 2015, 5: 796

[42] Yu C, Wan H, Bourke P M, Cheng B, Luo L, Pan H, Zhang Q. High density genetic map and quantitative trait loci (QTLs) associated with petal number and flower diameter identified in tetraploid rose. Journal of Integrative Agriculture, 2021, 20(5): 1287-1301

[43] Cheng B, Wan H, Han Y, Yu C, Luo L, Pan H, Zhang Q. Identification and QTL analysis of flavonoids and carotenoids in tetraploid roses based on an ultra-high-density genetic map. Frontiers in plant science, 2021, 12: 682305

[44] Cheng B X, Sun Y L, Wan H H, Zhao K, Sun L D, Luo L, Pan H T, Zhang Q X, Yu C. Compiling molecular evidence from a tetraploid rose genome into a near-saturated map for the identification of pigment-related genes. Horticultural Plant Journal, 2025, 11(1): 351-366

[45] Bourke P M, Arens P, Voorrips R E, Esselink G D, Koning-Boucoiran C F, Van't Westende W P, Santos Leonardo T, Wissink P, Zheng C, van Geest G, Visser R G, Krens F A, Smulders M J, Maliepaard C. Partial preferential chromosome pairing is genotype dependent in tetraploid rose. Plant Journal, 2017, 90(2): 330-343

[46] Bourke P M, Gitonga V W, Voorrips R E, Visser R G F, Krens F A, Maliepaard C. Multi-environment QTL analysis of plant and flower morphological traits in tetraploid rose. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131: 2055-2069

[47] Gar O, Sargent D J, Tsai C J, Pleban T, Shalev G, Byrne D H, Zamir D. An autotetraploid linkage map of rose (*Rosa hybrida*) validated using the strawberry (*Fragaria vesca*) genome sequence. PLoS ONE, 2011, 6(5): e20463

[48] Vukosavljev M, Arens P, Voorrips R E, Van'T Westende W P C, Esselink G, Bourke P M, Cox P, Van De Weg W E, Visser R G, Maliepaard C, Smulders M J. High-density SNP-based genetic maps for the parents of an outcrossed and a selfed tetraploid garden rose cross, inferred from admixed progeny using the 68K rose SNP array. Horticulture Research, 2016, 3(1): 16052

[49] Rouet C, Lee E A, Banks T, O'Neill J, LeBlanc R, Somers D J. Identification of a polymorphism within the *Rosa multiflora muRdr1A* gene linked to resistance to multiple races of *Diplocarpon rosae W.* in tetraploid garden roses (*Rosa* × *hybrida*). Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(1): 103-117

[50] Lau J, Young E L, Collins S, Windham M T, Klein P E, Byrne D H, Riera-Lizarazu O. Rose rosette disease resistance loci detected in two interconnected tetraploid garden rose populations. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 916231

[51] 黄少玲. 春石斛兰品种的倍性鉴定及RAPD分子遗传图谱的构建. 武汉: 华中农业大学, 2008

Huang S L. Identification chromosome ploidy of dendrobium andconstruction of RAPD molecular genetic maps. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008

[52] Xue D W, Feng S G, Zhao H Y, Jiang H, Shen B, Shi N N, Lu J J, Liu J J, Wang H Z. The linkage maps of *Dendrobium* species based on RAPD and SRAP markers. Journal of Genetics and Genomics, 2020, 37(3): 197-204

[53] 赵红燕. 石斛分子遗传连锁图谱的构建. 杭州: 杭州师范大学, 2011

Zhao H Y. Construction of genetie linkagemap for *Dendrobium*. Hangzhou: Hangzhou Normal University, 2011

[54] Lu J J, Wang S, Zhao H Y, Liu J J, Wang H Z. Genetic linkage map of EST-SSR and SRAP markers in the endangered Chinese endemic herb *Dendrobium* (Orchidaceae). Genetics and Molecular Research, 2012, 11(4): 4654-4667

[55] Feng S, Zhao H, Lu J, Liu J, Shen B, Wang H. Preliminary genetic linkage maps of Chinese herb *Dendrobium nobile* and *D. moniliforme*. Journal of Genetics, 2013, 92(2): 205-212

[56] 任羽. 石斛兰种质资源评价、创新及遗传图谱构建的研究. 海口: 海南大学, 2013

Ren Y. Study on evaluation, innovationand genetic linkage map construction of *Dendrobium* germplasm. Haikou: Hainan University, 2013

[57] 任羽, 鹿京华, 黄少华, 张志群, 孔霞. 四倍体石斛兰花萼相关性状的QTL定位. 分子植物育种, 2018, 16(8): 2533-2539

Ren Y, Lu J H, Huang S H, Zhang Z Q, Kong X. QTLs location of calyx-related traits in tetraploid *Dendrobium*. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(8): 2533-2539

[58] 潘宏兵. 石斛遗传连锁图谱构建. 海口: 海南大学, 2013

Pan H B. Construction of genetic linkage map for *Dendrobium*. Haikou: Hainan University, 2013

[59] Lu J J, Liu Y Y, Xu J, Mei Z W, Shi Y J, Liu P L, He J B, Wang X T, Meng Y J, Feng S G, Shen C J, Wang H Z. High-Density Genetic Map Construction and Stem Total Polysaccharide Content-Related QTL Exploration for Chinese Endemic *Dendrobium* (Orchidaceae). Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 398

[60] Li S B, Yang G Q, Yang S H, Just J, Yan H J, Zhou N N, Jian H Y, Wang Q G, Chen M, Qiu X Q, Zhang H, Dong X, Jiang X D, Sun Y B, Zhong M C, Bendahmane M, Ning G G, Ge H, Hu J Y, Tang K X. The development of a high-density genetic map significantly improves the quality of reference genome assemblies for rose. Scientific Reports, 2019, 9(1): 5985

[61] Xu S P, Liao F X. A genetic linkage map of *Phalaenopsis*-based on AFLP markers and the "Two-way pseudo-testcross" mapping strategy. International Journal of Agriculture and Biology, 2017, 19(3): 551-557

[62] Hsu C C, Chen S Y, Chiu S Y, Lai C H, Lai P H, Shehzad T, Wu W, Chen W L, Paterson A H, Chen H H. High-density genetic map and genome-wide association studies of aesthetic traits in *Phalaenopsis* orchids. Scientific Reports, 2022, 12(1): 3346

[63] Li D M, Zhu G F. High-density genetic linkage map construction and QTLs identification associated with four leaf-related traits in lady's slipper orchids (*Paphiopedilum concolor* × *Paphiopedilum hirsutissimum*). Horticulturae, 2022, 8(9): 842

[64] 陈起馨. 兰花分子图谱的构建. 广州: 华南农业大学, 2016

Chen Q X. A linkage map construction of *Cymbidium* using SSR marker. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016

[65] Zhang F, Chen S M, Chen F D, Fang W M, Li F T. A preliminary genetic linkage map of chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium*) cultivars using

RAPD, ISSR and AFLP markers. Scientia Horticulturae, 2010, 125(3): 422-428

[66] Zhang F, Chen S M, Chen F D, Fang W M, Chen Y, Li F T. SRAP-based mapping and QTL detection for inflorescence-related traits in chrysanthemum (*Dendranthema morifolium*). Molecular Breeding, 2011, 27(1): 11-23

[67] van Geest G, Bourke P M, Voorrips R E, Marasek-Ciolakowska A, Liao Y, Post A, van Meeteren U, Visser R G F, Maliepaard C, Arens P. An ultra-dense integrated linkage map for hexaploid chrysanthemum enables multi-allelic QTL analysis. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(12): 2527-2541

[68] Song X B, Xu Y H, Gao K, Fan G X, Zhang F, Deng C Y, Dai S L, Huang H, Xin H G, Li Y Y. High-density genetic map construction and identification of loci controlling flower-type traits in Chrysanthemum (*Chrysanthemum* × *morifolium Ramat*.). Horticulture Research, 2020, 7(1): 108

[69] 范敏. 菊花遗传图谱构建和主要观赏性状QTL定位. 北京: 北京林业大学, 2021

Fan M. Construction of genetic linkage map and QTL analysis for main ornamental traits in *Chrysanthemum morifolium* ramat . Beijing: Beijing Forestry University, 2021

[70] Su J S, Yang X C, Zhang F, Wu S F, Xiong S Y, Shi L M, Guan Z Y, Fang W M, Chen F D. Dynamic and epistatic QTL mapping reveals the complex genetic architecture of waterlogging tolerance in chrysanthemum. Planta, 2018, 247(4): 899-924

[71] Su J S, Li C W, Ou X L, Wen S Y, Zhang X F, Lou L, Zhang F, Song A P, Chen S M, Fang W M, Chen F D. *CmWAT6.1*, mined by high-density genetic map-based QTL mapping, enhances waterlogging tolerance in chrysanthemum. Environmental and Experimental Botany, 2024, 219: 105612

[72] 于翠, 金茂勇, 张宝珠, 明军, 袁素霞, 王钊, 储丽红, 刘春. 基于SRAP分子标记的安祖花遗传连锁图谱的构建. 园艺学报, 2012, 39(6): 1151-1158

Yu C, Jin M Y, Zhang B Z, Ming J, Yuan S X, Wang Z, Chu L H, Liu C. Genetic linkage map of *Anthurium andraeanum* based on SRAP molecular markers. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(6): 1151-1158

[73] Venkat S, Bommisetty P, Patil M, Reddy L, Chennareddy A. The genetic linkage maps of Anthurium species based on RAPD, ISSR and SRAP markers. Scientia Horticulturae, 2014, 17: 132-137

[74] 蒋锦雷. 红掌分子图谱构建及与花色连锁分子标记筛选. 广州: 华南农业大学, 2016

Jiang J L. Development of genetic linkage map and screening of molecular markers linked with flower color in *Anthurium andraeanum*. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016

[75] 杨易. 红掌分子图谱的构建与叶部性状QTL分析. 广州: 华南农业大学, 2018

Yang Y. Construction of molecular map and QTL analysis of leaf traits in *Anthurium andraeanum*. Guangzhou: South China Agricultural University, 2018

[76] Zhang L B, Chen Y Y, Leng Q Y, Lin X G, Lu J P, Xu Y T, Li H Y, Xu S S, Huang S H, López Hernán A, Wang Y R, Yin J M, Niu J H. A High-resolution linkage map construction and QTL analysis for morphological traits in Anthurium (*Anthurium andraeanum* Linden). Plants, 2023, 12(24): 4185

[77] Guo N, Han S, Zong M, Wang G X, Duan M M, Liu F. Construction and application of an F1-derived doubled-haploid population and high-density genetic map for ornamental kale breeding. Genes, 2023, 14(11): 2104

[78] Hu Z K, Fan Z Q, Li S J, Wang M Y, Huang M C, Ma X J, Liu W X, Wang Y P, Yu Y F, Li Y X, Sun Y K, Li X L, Li J Y, Yin H F. Genomics insights into flowering and floral pattern formation: regional duplication and seasonal pattern of gene expression in *Camellia*. BMC Biology, 2024, 22(1): 50

[79] Chaudhary S, Sharma V, Prasad M, Bhatia S, Tripathi B N, Yadav G, Kumar S. Characterization and genetic linkage mapping of the horticulturally important mutation *leafless inflorescence* (*lli*) in periwinkle *Catharanthus roseus*. Scientia Horticulturae, 2011, 129(1): 142-153

[80] Yagi M, Onozaki T, Taneya M, Watanabe H, Yoshimura T, Yoshinari T, Ochiai Y, Shibata M. Construction of a genetic linkage map for the carnation by using RAPD and SSR markers and mapping quantitative trait loci (QTL) for resistance to bacterial wilt caused by *Burkholderia caryophylli*. Journal of the

Japanese Society for Horticultural Science, 2006, 75(2): 166-172

[81] Yagi M, Kimura T, Yamamoto T, Isobe S, Tabata S, Onozaki T. QTL analysis for resistance to bacterial wilt (*Burkholderia caryophylli*) in carnation (*Dianthus caryophyllus*) using an SSR-based genetic linkage map. Molecular Breeding, 2012, 30(1): 495-509

[82] Yagi M, Yamamoto T, Isobe S, Hirakawa H, Tabata S, Tanase K, Yamaguchi H, Onozaki T. Construction of a reference genetic linkage map for carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). BMC Genomics, 2013, 14(1): 734

[83] Yagi M, Shirasawa K, Waki T, Kume T, Isobe S, Tanase K, Yamaguchi H. Construction of an SSR and RAD marker-based enetic linkage map for carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). Plant Molecular Biology Reporter, 2017, 35(1): 110-117

[84] Wang Q, Zhang X, Lin S, Yang S, Yan X, Bendahmane M, Bao M, Fu X. Mapping a double flower phenotype-associated gene *DcAP2L* in *Dianthus chinensis*. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(6): 1915-1927

[85] Wu X B, Hulse-Kemp A, Wadl P, Smith Z, Mockaitis K, Staton M, Rinehart T, Alexander L. Genomic resource development for Hydrangea (*Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser.)-a transcriptome assembly and a high-density genetic linkage map. Horticulturae, 2021, 7(2): 25

[86] Zhou Y, Zheng T C, Cai M, Feng L, Chi X F, Shen P, Wang X, Wan Z T, Yuan C Q, Zhang M, Han Y, Wang J, Pan H T, Cheng T R, Zhang Q X. Genome assembly and resequencing analyses provide new insights into the evolution, domestication and ornamental traits of crape myrtle. Horticulture Research, 2023, 10(9): uhad146

[87] 姜聖姬, 王淑安, 张恩亮, 李林芳, 高露璐, 杨如同, 王鹏. 紫薇遗传图谱构建及株型性状的QTL定位. 江苏农业学报, 2023, 39(9): 1818-1826
Jiang S J, Wang S A, Zhang E L , Li L F, Gao L L, Yang R T, Wang P. Construction of genetic linkage map and QTL mapping of plant architec-ture in *Lagerstroemia indica*. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2023, 39(9): 1818-1826

[88] Abe H, Nakano M, Nakatsuka A, Nakayama M, Koshioka M, Yamagishi M. Genetic analysis of floral anthocyanin pigmentation traits in Asiatic hybrid lily using molecular linkage maps. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105(8): 1175-1182

[89] Nakano M, Nakatsuka A, Nakayama M, Koshioka M, Yamagishi M. Mapping of quantitative trait loci for carotenoid pigmentation in flower tepals of Asiatic hybrid lily. Scientia Horticulturae, 2005, 104 (1): 57-64

[90] Van Heusden A, Jongerius M, Van Tuyl J, Straathof T, Mes J. Molecular assisted breeding for disease resistance in lily. Acta Horticulturae, 2002, 572: 131-138

[91] Shahin A, Arens P, Van Heusden A W, Van Der Linden G,Van Kaauwen M, Khan N, Schouten H J, Van De Weg W E, Visser R G, Van Tuyl J M. Genetic mapping in Lilium: Mapping of major genes and quantitative trait loci for several ornamental traits and disease resistances. Plant Breeding, 2011, 130(3): 372-382

[92] Liu Z W, Zhu H L, Liu Y P, Kuang J, Zhou K, Liang F, Liu Z H, Wang D P, Ke W D. Construction of a high-density, high-quality genetic map of cultivated lotus (*Nelumbo nucifera*) using next-generation sequencing. BMC Genomics, 2016, 17(1): 466

[93] 李静, 刘正位, 朱红莲, 匡晶, 彭静, 王直新, 季群, 柯卫东. 莲花色性状QTL定位及分子标记开发. 植物科学学报, 2022, 40(6): 820-828
Li J, Liu Z W, Zhu H L, Kuang J, Peng J, Wang Z X, Ji Q, Ke W D. Mapping of quantitative trait loci and development of closely linked markers of flower color in lotus (*Nelumbo nucifera* Gaertner). Chinese Journal of Plant Science, 2022, 40(6): 820-828

[94] Liu Y L, Song H Y, Zhang M H, Yang D, Deng X B, Sun H, Liu J, Yang M. Identification of QTLs and a putative candidate gene involved in rhizome enlargement of Asian lotus (*Nelumbo nucifera*). Plant Molecular Biology, 2022, 110(1-2): 23-36

[95] Zhang Q, Li L T, VanBuren R, Liu Y L, Yang M, Xu L M, Bowers J E, Zhong C H, Han Y P, Li S H, Ming R. Optimization of linkage mapping strategy and

construction of a high-density American lotus linkage map. BMC Genomics, 2014, 15(1): 372

[96] 陈岳, 张微微, 莫海波, 付乃峰, 田代科. EST-SSR标记构建莲(*Nelumbo* Adans.)遗传连锁图谱. 分子植物育种, 2017, 15(6): 2265-2273

Chen Y, Zhang W W, Mo H B, Fu N F, Tian D K. Construction of a genetic linkage map of lotus (*Nelumbo* Adans.) using EST-SSR markers. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(6): 2265-2273

[97] 严寒松. 中国莲高密度遗传图谱的构建及花瓣数控制基因的定位. 福州: 福建农林大学, 2019

Yan H P. High-density genetic map and QTL mapping of genes controlling petal number in lotus. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2019

[98] He Y X, Yuan W J, Dong M F, Han Y J, Shang F D. The first genetic map in sweet Osmanthus (*Osmanthus fragrans* Lour.) using specific locus amplified fragment sequencing. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1621

[99] Cai C F, Cheng F Y, Wu J, Zhong Y, Liu G X. The first high-density genetic map construction in tree peony (*Paeonia* Sect. *Moutan*) using genotyping by specific-locus amplified fragment sequencing. PLoS ONE, 2015, 10(5): e0128584

[100] Li S M, Lyu S Z, Yu K, Wang Z Y, Li Y F, Ni X M, Jin X, Huang G, Wang J, Cheng S, Wang E Q, Zhang G Y, Huang J T. Construction of a high-density genetic map of tree peony (*Paeonia suffruticosa* Andr. Moutan) using restriction site associated DNA sequencing (RADseq) approach. Tree Genetics & Genomes, 2019, 15(4): 63

[101] Zhang L, Guo D L, Guo L L, Guo Q, Wang H F, Hou X G. Construction of a high-density genetic map and QTLs mapping with GBS from the interspecific F_1 population of *p. ostii* 'fengdan bai' and *p. suffruticosa* 'xin riyuejin'. Scientia Horticulturae, 2019, 246: 190-200

[102] Peltier D, Farcy E, Dulieu H, Bervillé A. Origin, distribution and mapping of RAPD markers from wild *Petunia* species in *Petunia hybrida* Hort lines. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 88(6-7): 637-645

[103] Strommer J, Gerats A, Sanago M, Molnar S. A gene-based RFLP map of petunia. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100(6): 899-905

[104] Strommer J, Peters J, Zethof J, de Keukeleire P, Gerats T. AFLP maps of *Petunia hybrida*: Building maps when markers cluster. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105(6): 1000-1009

[105] Stuurman J, Hoballah M, Broger L, Moore J, Basten C, Kuhlemeier C. Dissection of fral pollination syndromes in *Petunia*. Genetics, 2004, 168(3): 1585-1599

[106] Bossolini E, Klahre U, Brandenburg A, Reinhardt D, Kuhlemeier C. High resolution linkage maps of the model organism *Petunia* reveal substantial synteny decay with the related genome of tomato. Genome, 2011, 54(4): 327-340

[107] Vallejo V, Tychonievich J, Lin W, Wang C L, Barry C, Warner R. Identification of QTL for crop timing and quality traits in an interspecific *Petunia* population. Molecular Breeding, 2015, 35: 2

[108] Cao Z, Guo Y F, Yang Q, He Y H, Fetouh M I, Warner R M, Deng Z N. Genome-wide search for quantitative trait loci controlling important plant and flower traits in petunia using an interspecific recombinant inbred population of *Petunia axillaris* and *Petunia exserta*. G3 (Bethesda), 2018, 8(7): 2309-2317

[109] Wang G H, Zhang W, Ruan Y, Dai B B, Yang T, Gou T Y, Liu C X, Ning G G, Liu G F, Yu Y X, Bao M Z. Construction of a high-density genetic map and mapping of double flower genes in petunia. Scientia Horticulturae, 2024, 329: 112988

[110] 张俊卫, 包满珠. 梅花研究进展. 现代园林, 2013, 10(6): 43-45

Zhang J W, Bao M Z. Advances in the study of Mei Flower. Modern Landscape Architecture, 2013, 10(6): 43-45

[111] Zhang J, Zhang Q X, Cheng T R, Yang W R, Pan H T, Zhong J J, Huang L, Liu E Z. High-density genetic map construction and identification of a locus controlling weeping trait in an ornamental woody plant (*Prunus mume* Sieb. et Zucc). DNA Research, 2015, 22(3): 183-191

[112] Martina M, Acquadro A, Gulino D, Brusco F, Rabaglio M, Portis E, Lanteri S. First genetic maps development and QTL mining in *Ranunculus asiaticus* L. through ddRADseq. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1009206

[113] 王虎, 刘佳燚, 董丽婷, 崔亚会, 杜晓华. 三色堇与角堇种间遗传连锁图谱构建. 西北植物学报, 2021, 41(3): 398-405

Wang H, Liu J Y, Dong L T, Cui Y H, Du X H. Construction of genetic linkage map for interspecies of *Viola tricolor* and *V. cornuta*. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2021, 41(3): 398-405

[114] 孙丽丹. 梅花遗传连锁图谱构建和表型性状QTLs分析. 北京: 北京林业大学, 2013

Sun L D. Genetic linkage map construction and QTLs analyses for phenotypic traits of Mei. Beijing: Beijing Forestry University, 2013

[115] Carvalho D R A, Koning-Boucoiran C F S, Fanourakis D, Vasconcelos M W, Carvalho S M P. QTL analysis for stomatal functioning in tetraploid *Rosa×hybrida* grown at high relative air humidity and its implications on postharvest longevity. Molecular Breeding, 2015, 35(8): 172

[116] Koning-Boucoiran C F, Esselink G D, Vukosavljev M, Van 'T Westende W P C, Gitonga V W, Krens F A, Voorrips R E, Van De Weg W E, Schulz D, Debener T, Maliepaard C, Arens P, Smulders M J M. Using RNA-Seq to assemble a rose transcriptome with more than 13000 full-length expressed genes and to develop the WagRhSNP 68K Axiom SNP array for rose (*Rosa* L.). Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 249

[117] Yang X D, Fang X Q, Su J S, D L, Guan Z Y, Jiang Z F, Chen S M , Chen Fa D, Fang W M, Zhang F. Genetic dissection of floral traits in anemone-type chrysanthemum by QTL mapping. Molecular Breeding, 2019, 39(9): 136

[118] Su J S, Zhang H M, Yang Y, Wang S Y, Zhang X F, Zeng J W, Zhang F, Ding L, Jiang J F, Fang W M, Chen F D. BSA-seq identified candidate genes and diagnostic KASP markers for anemone type flower in chrysanthemum. Scientia Horticulturae, 2024, 327: 112790

[119] Koning-Boucoiran C F S, Smulders M J M, Krens F A, Esselink G D, Maliepaard C. SNP genotyping in tetraploid cut roses. Acta Horticulturae, 2012, 953: 351-356

[120] Kaufmann H, Mattiesch L, Lörz H, Debener T. Construction of a BAC library of *Rosa rugosa* Thunb. and assembly of a contig spanning *Rdr1*, a gene that confers resistance to blackspot. Molecular Genetics and Genomics, 2003, 268(5): 666-674

[121] Biber A, Kaufmann H, Linde M, Spiller M, Terefe D, Debener T. Molecular markers from a BAC contig spanning the *Rdr1* locus: A tool for marker-assisted selection in roses. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 120(4): 765-773

[122] Lau J, Gill H, Taniguti C H, Young E L, Klein P E, Byrne D H, Riera-Lizarazu O. QTL discovery for resistance to black spot and cercospora leaf spot, and defoliation in two interconnected F_1 bi-parental tetraploid garden rose populations. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1209445

[123] Bourke P M, Geest G V, Voorrips R E, Jansen J, Kranenburg T, Shahin A, Visser R G F , Arens P, Smulders M J M, Maliepaard C. PolymapR—linkage analysis and genetic map construction from F_1 populations of outcrossing polyploids. Bioinformatics, 2019, 35(3): 540