

# 芝麻产量相关性状与 SSR 标记的关联分析

宫慧慧, 张玉娟, 宋华东, 赵逢涛, 孟庆华  
(山东棉花研究中心, 山东 济南, 250100)

**摘要:**为挖掘控制芝麻产量相关性状的基因位点,本研究利用多态性较高的 72 个 SSR 标记,对来自国内外 96 份芝麻品种资源进行遗传多样性和群体遗传结构分析,在此基础上采用 TASSEL3.0 软件的 MLM (Mixed Linear Model) 方法对株高、株蒴数、每蒴粒数、蒴长、蒴宽、千粒重、始蒴部位、空稍尖 8 个产量相关性状进行 SSR 标记的关联分析。结果表明:72 个标记共检测出 446 个等位变异,变异范围为 2 ~ 14 个,平均 6.2 个;引物的多态性信息含量 (PIC) 变异范围为 0.242 1 ~ 0.821 0,平均为 0.540 7;基因多样性指数的变异范围在 0.550 4 ~ 0.989 7,平均值为 0.747 7。群体遗传结构分析将供试材料分为 3 个亚群。关联分析结果显示,51 个标记位点与株高、蒴长、每蒴粒数、始蒴部位、空稍尖显著关联,各标记对表型变异的解释率在 13.29% ~ 32.08%。有 5 个位点在多个环境或均值下被重复检测到,是较为稳定等位变异,如与株高相关联的位点 *Hs1775 – A 2*、*SIM201 – A1*;与每蒴粒数、始蒴部位和株蒴数分别关联的标记位点 *Hs1514 – A1*、*SIM004 – A3* 和 *SIM002 – A1*。

**关键词:**芝麻;SSR 标记;产量相关性状;关联分析

**中图分类号:**S565.301 **文献标识码:**A **文章编号:**1007 – 9084(2018)02 – 0181 – 010

## Genetic diversity and association mapping between SSR markers and yield traits in sesame

GONG Hui – hui, ZHANG Yu – juan, SONG Hua – dong, ZHAO Feng – tao, MENG Qing – hua  
(Cotton Research Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

**Abstract:** Sesame is an important traditional oil crop. In order to explore the gene loci controlling of yield – related traits, we screened a total of 72 SSR markers to evaluate the diversity and population structure among 96 varieties of sesame seeds from home and abroad. Through analyzing population structure, association analysis between SSR markers and 8 yield traits including plant height (PH), height of stem from base to first capsule (SH), seed numbers per capsule (SC), capsule width (CW), capsule length (CL), stem tip (ST), capsule numbers per plant (CP) and 1000 – grain weight (PH) were performed using TASSEL MLM (mixed linear model) programs. The result showed followings: (1) A total of 446 alleles were found, and the average alleles per locus were 6.2, which varied from 2 to 14. The polymorphism information content (PIC) value ranged from 0.242 1 to 0.821 0, with an average of 0.540 7. The gene diversity index ranged from 0.550 4 to 0.989 7, with a mean of 0.747 7. (2) The analysis of population genetic structure divided the experimental materials into three subgroups. (3) Association analysis found that there were 51 markers associated with 5 yield traits, with the rate of phenotypic variation explained from 0.132 9 to 0.320 8. Among them, 5 loci were associated with the same trait in multiple environments or using the average values, which were more stable alleles, for example, SSR loci *Hs1775 – A2* and *SIM201 – A1* which were associated with the height of the plant (PH). The marker sites *Hs1514 – A1*, *SIM004 – A3* and *SIM002 – A1* associated with the seed number per capsule (SC), the height of stem from base to first capsule (SH) and capsule numbers per plant (CP) respectively.

**Key words:** sesame; SSR marker; yield – related traits; association analysis

收稿日期:2017-11-14

基金项目:山东省农业科学院创新工程“棉花与特色经济作物学科团队建设”;山东省自然科学基金(ZR2015PC004);山东省重点研发计划项目(GNC110023)

作者简介:宫慧慧(1982 – ),女,硕士研究生,助理研究员,研究方向为作物遗传育种,E – mail:gh\_yt@126.com

芝麻(*Sesamum indicum* L.,  $2n = 26$ ), 是唇形目胡麻科胡麻属一个历史悠久的栽培种, 基因组较小, 约为 357Mb<sup>[1,2]</sup>。我国芝麻常年种植面积  $70 \times 10^4 \text{hm}^2$  左右, 年产量约 62.4 万吨 (2014 UN Food and Agriculture Organization 统计)。近几年, 中国每年的芝麻需求量为 130 万吨左右, 国内生产总供给量不足 50%, 每年有 60 余万吨依赖进口。挖掘芝麻生产潜力、提高产量, 对促进中国芝麻生产发展、解决总量自给不足十分重要。然而, 产量性状是受多基因控制的复杂数量性状, 遗传力较低易受环境影响, 这对解析芝麻产量性状的遗传机理提出了挑战。关于芝麻产量构成的遗传基础, 国内外已开展了一些研究, 一致认为株蒴数、每蒴粒数和千粒重是最重要的产量构成因素, 与单株产量有显著的正相关<sup>[3-5]</sup>。进一步了解产量性状的遗传规律, 寻找与产量性状紧密连锁的分子标记, 将为复杂数量性状的解析和分子标记辅助育种奠定基础。

利用传统的遗传学方法进行产量相关性状 QTL 定位费时费力, 关联分析 (association analysis) 方法的发展为复杂数量性状基因定位并实现其分子标记辅助选择提供了一种快捷、有效的途径<sup>[6,7]</sup>。关联分析以自然群体中基因或位点间连锁不平衡 (linkage disequilibrium, LD) 为基础, 把目标性状表型同基因或位点的多态性相结合, 可直接鉴定出影响表型变异的基因或标记位点<sup>[8-9]</sup>。近年来已作为一种新的基因定位方法, 广泛应用于玉米、小麦、大麦、拟南芥、水稻等植物中<sup>[10-15]</sup>, 并应用于作物产量相关性状研究中。Huang 等<sup>[14]</sup>利用全基因组关联分析对 950 份水稻品系的 14 个农艺性状进行研究, 得到 32 个与开花期和 10 个与产量性状显著关联的基因位点, 通过基因注释获得 18 个候选基因。Si<sup>[16]</sup>通过全基因组关联分析获得控制水稻粒长的候选基因, 并进行了验证。Wang 等<sup>[17]</sup>利用 531 个 SSR 标记对 262 份小麦材料进行产量相关性状关联分析, 发现 22 个与千粒重显著关联的位点; 张国华等<sup>[18]</sup>以 128 份黄淮麦区小麦品种 (系) 为材料, 检测到 49 个与产量性状显著关联的位点, 发掘了一批与产量性状相关的优异等位变异。关联分析方法的迅速发展为作物产量性状的基因定位提供了有力保障。

近几年, 关于芝麻产量相关性状的基因定位陆续出现, 与产量相关性状标记位点在芝麻 13 条染色体上均有分布<sup>[19-21]</sup>。Wang 等<sup>[19]</sup>以中芝 13 和 ZZM2748 组成的重组自交系 (RIL) 群体为材料, 对芝麻产量相关性状中株高和种皮颜色的 QTL 进行定位, 分布在 10 条染色体上的 41 个与株高、9 个与

种皮颜色显著相关位点被检测出, 分别解释表型变异的 3% ~ 24% 和 3% ~ 46%。结合重新升级的芝麻基因组数据信息, 对株高相关主效 QTL 位点进行候选基因挖掘, 鉴定到 102 个候选基因, 首次预测了芝麻半矮秆控制基因。Mei 等<sup>[20]</sup>以豫芝 4 号和 Bengal Small-seed 组成的 BC<sub>1</sub> 群体作为试验材料, 构建了总长度 1 974.23cM, 包含 13 个连锁群、9 378 个 SLAF 标记的高密度芝麻遗传连锁图谱, 对芝麻产量相关性状中分枝数和每叶腋花数进行 QTL 定位, 分别在第 5 和 11 染色体上成功定位到相关基因 *SiBH* 和 *SiFA*。相对于传统 QTL 遗传作图, 全基因组关联分析对于植物复杂的数量性状分析有独特优势。Wei 等<sup>[21]</sup>对 705 份芝麻品种 (包括农家品种和育成品种) 开展了全基因组重测序和关联分析, 构建出一张精细的芝麻单倍体型图谱。该研究在 4 个不同环境下考察了这些芝麻品种的油份含量、营养成分、生育期、产量、抗病性等 56 个农艺性状, 鉴定到了 549 个控制这些性状的遗传位点。同时, 还验证了与油份含量、脂肪酸合成、产量性状关联主效位点的 46 个候选基因, 为芝麻复杂数量性状研究起到了很好的指引作用。随后, Wei<sup>[22]</sup>等在 94 份芝麻材料组成的自然群体里, 检测到在三个环境下与每蒴粒数和千粒重稳定关联的标记 *ID71* 和 *ZZM452*。关于芝麻株高、株蒴数、蒴长、每蒴粒数等性状与 SSR 标记的关联分析少见报道。本研究对来自国内外的 96 份芝麻品种资源进行群体遗传多样性分析, 明确所选材料的亲缘关系, 同时对产量性状进行 2 年多表型鉴定, 在群体结构分析的基础上进行标记与性状的关联分析, 进一步探讨和丰富与产量性状相关联的标记位点, 为芝麻育种中亲本选择、分子标记辅助选择提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

本研究以来自国内外的 96 份遗传背景不同的芝麻品种为试验材料, 由国家芝麻种质资源中期库提供和本实验室收集而来, 包含中国 9 个省份的 92 份材料 (山东省 40 份、河南 18 份、安徽 11 份、湖北 2 份、广东 10 份、贵州 1 份、辽宁 8 份、福建 1 份、黑龙江 1 份) 和国外 4 份种质材料 (日本 1 份、缅甸 1 份、莫桑比克 2 份)。材料名称及来源见附表 1。

### 1.2 田间试验设计及产量性状调查

供试材料分别于 2015 年、2016 年在济南临港试验基地和济阳基地进行种植。采用随机区组设计, 2 次重复, 每份材料为 1 个小区, 每小区 3 行, 行

长 2m,行距 40cm,株距 20cm,常规田间管理。

于成熟期从每小区中间行选取 5 株,调查记载株高、株蒴数、每蒴粒数、蒴长、蒴宽、千粒重、始蒴部位、空梢尖共 8 个产量相关农艺性状,取平均值用于后续关联分析。

1.3 基因组 DNA 的提取和 SSR 分子标记分析

田间取芝麻苗期幼嫩叶片,采用吕海霞等的方法提取 DNA<sup>[23]</sup>。引物来自公开发表文献中的 122 对<sup>[24-25]</sup>,随机挑选 4 份表型性状差异较大的材

| 表 1 供试芝麻品种(系) |                             |                       | Table 1 Sesame varieties( lines) used in this study |                     |                           |
|---------------|-----------------------------|-----------------------|-----------------------------------------------------|---------------------|---------------------------|
| No.           | 品种名称 Variety name           | 来源地 Origin            | No.                                                 | 品种名称 Variety name   | 来源地 Origin                |
| 1             | 绿宝黑芝麻 Lvbaohleichima        | 中国山东 Shandong, China  | 49                                                  | ZZM3025             | 中国广东 Guangdong, China     |
| 2             | 黑霸王鞭 Heibawangbian          | 中国山东 Shandong, China  | 50                                                  | ZZM3026             | 中国广东 Guangdong, China     |
| 3             | 霸王鞭 Bawangbian              | 中国山东 Shandong, China  | 51                                                  | ZZM3028             | 中国广东 Guangdong, China     |
| 4             | 原种黑芝麻 Yuanzhongheleichima   | 中国山东 Shandong, China  | 52                                                  | ZZM3032             | 中国广东 Guangdong, China     |
| 5             | 丰芝 2 号 Fengzhi 2            | 中国山东 Shandong, China  | 53                                                  | ZZM3040             | 中国广东 Guangdong, China     |
| 6             | 丰芝 3 号 Fengzhi 3            | 中国山东 Shandong, China  | 54                                                  | ZZM3056             | 中国广东 Guangdong, China     |
| 7             | 黑芝 1 号 Heizhi 1             | 中国山东 Shandong, China  | 55                                                  | ZZM3061             | 莫桑比克 Mozambique           |
| 8             | 黑芝 2 号 Heizhi 2             | 中国山东 Shandong, China  | 56                                                  | ZZM3094             | 日本 Japan                  |
| 9             | 黑芝 3 号 Heizhi 3             | 中国山东 Shandong, China  | 57                                                  | 鄂芝 5 号 Ezhi 5       | 中国湖北 Hubei, China         |
| 10            | 黑芝 4 号 Heizhi 4             | 中国山东 Shandong, China  | 58                                                  | 宜阳白 Yiyangbai       | 中国河南 Henan, China         |
| 11            | 黑芝 5 号 Heizhi 5             | 中国山东 Shandong, China  | 59                                                  | 驻芝 18 Zhuzhi 18     | 中国河南 Henan, China         |
| 12            | 优选黑芝麻 Youxuanleichima       | 中国山东 Shandong, China  | 60                                                  | 豫芝 11 Yuzhi 11      | 中国河南 Henan, China         |
| 13            | 黑芝麻王 Heizhimawang           | 中国山东 Shandong, China  | 61                                                  | 98N09               | 中国河南 Henan, China         |
| 14            | 翔羽黑芝麻 Xiangyuleichima       | 中国山东 Shandong, China  | 62                                                  | 漯芝 19 Luozhi 19     | 中国河南 Henan, China         |
| 15            | 翔羽黑芝麻 2 号 Xiangyuleichima 2 | 中国山东 Shandong, China  | 63                                                  | 中芝 13 Zhongzhi 13   | 中国河南 Henan, China         |
| 16            | 12-3 黑芝麻 12-3 heizhima      | 中国山东 Shandong, China  | 64                                                  | 中芝 11 Zhongzhi 11   | 中国河南 Henan, China         |
| 17            | 12-4 黑芝麻 12-4 heizhima      | 中国山东 Shandong, China  | 65                                                  | ZZM0611             | 中国河南 Henan, China         |
| 18            | 豫芝四号 Yuzhi 4                | 中国河南 Henan, China     | 66                                                  | ZZM0624             | 中国河南 Henan, China         |
| 19            | 航芝十号 Hangzhi 10             | 中国山东 Shandong, China  | 67                                                  | ZZM0749             | 中国河南 Henan, China         |
| 20            | 航芝十一号 Hangzhi1 1            | 中国山东 Shandong, China  | 68                                                  | ZZM1060             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 21            | 航芝十二号 Hangzhi1 2            | 中国山东 Shandong, China  | 69                                                  | ZZM2420             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 22            | 绿宝白芝麻 Lvbaobaizhima         | 中国山东 Shandong, China  | 70                                                  | ZZM2875             | 中国贵州 Guizhou, China       |
| 23            | 绿宝芝麻 Lvbaozhima             | 中国山东 Shandong, China  | 71                                                  | ZZM3292             | 中国辽宁 Liaoning, China      |
| 24            | 白芝麻 Baizhima                | 中国山东 Shandong, China  | 72                                                  | ZZM3537             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 25            | 韩芝 1 号 Hanzhi 1             | 中国山东 Shandong, China  | 73                                                  | ZZM3540             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 26            | 韩芝 2 号 Hanzhi 2             | 中国山东 Shandong, China  | 74                                                  | ZZM3573             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 27            | 豫芝十号 Yuzhi 10               | 中国河南 Henan, China     | 75                                                  | ZZM3604             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 28            | 豫芝十一号 Yuzhi 11              | 中国河南 Henan, China     | 76                                                  | ZZM4029             | 中国福建 Fujian, China        |
| 29            | 航天白雪芝麻 Hangtianbaixuezhima  | 中国山东 Shandong, China  | 77                                                  | ZZM1523             | 缅甸 Myanmar                |
| 30            | 航天芝麻 Hangtianzhima          | 中国山东 Shandong, China  | 78                                                  | ZZM0635             | 中国河南 Henan, China         |
| 31            | 航天 2 号 Hangtian 2           | 中国山东 Shandong, China  | 79                                                  | ZZM0910             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 32            | 丰芝 1 号 Fengzhi 1            | 中国山东 Shandong, China  | 80                                                  | ZZM3113             | 莫桑比克 Mozambique           |
| 33            | 丰芝 2 号 Fengzhi 2            | 中国山东 Shandong, China  | 81                                                  | ZZM0603             | 中国河南 Henan, China         |
| 34            | 漯芝 16 号 Luozhi 16           | 中国河南 Henan, China     | 82                                                  | ZZM0711             | 中国河南 Henan, China         |
| 35            | 漯芝 18 号 Luozhi 18           | 中国河南 Henan, China     | 83                                                  | ZZM3499             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 36            | 冀芝 1 号 Jizhi 1              | 中国山东 Shandong, China  | 84                                                  | ZZM3536             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 37            | 节节高 Jiejiegao               | 中国山东 Shandong, China  | 85                                                  | ZZM3554             | 中国安徽 Anhui, China         |
| 38            | 太空 6 号 Taikong 6            | 中国山东 Shandong, China  | 86                                                  | 黑芝麻 Heizhima        | 中国山东 Shandong, China      |
| 39            | 宇航雪芝 88-6 Yuhangxuezhi 88-6 | 中国山东 Shandong, China  | 87                                                  | LZ7                 | 中国山东 Shandong, China      |
| 40            | 航天巨芝 Hangtianjuzhi          | 中国山东 Shandong, China  | 88                                                  | LZ54                | 中国山东 Shandong, China      |
| 41            | 京都雪霸芝麻 Jingduxuebazhima     | 中国山东 Shandong, China  | 89                                                  | 霸王鞭-1 Bawangbian 1  | 中国辽宁 Liaoning, China      |
| 42            | 京都黑霸芝麻 Jingduheiba          | 中国山东 Shandong, China  | 90                                                  | 霸王鞭-2 Bawangbian 2  | 中国辽宁 Liaoning, China      |
| 43            | ZZM2417                     | 中国安徽 Anhui, China     | 91                                                  | 雁过青 Yanguoqing      | 中国辽宁 Liaoning, China      |
| 44            | ZZM2511                     | 中国湖北 Hubei, China     | 92                                                  | 辽品芝 3 号 Liaopinzi 3 | 中国辽宁 Liaoning, China      |
| 45            | ZZM2964                     | 中国广东 Guangdong, China | 93                                                  | ZZM1584             | 中国黑龙江 Heilongjiang, China |
| 46            | ZZM2969                     | 中国广东 Guangdong, China | 94                                                  | 辽芝 7 号 Liaozhi 7    | 中国辽宁 Liaoning, China      |
| 47            | ZZM2974                     | 中国广东 Guangdong, China | 95                                                  | 大八叉 Dabacha         | 中国辽宁 Liaoning, China      |
| 48            | ZZM2979                     | 中国广东 Guangdong, China | 96                                                  | 辽品芝 1 号 Liaopinzi 1 | 中国辽宁 Liaoning, China      |

表 2 芝麻品种(系)8 个产量性状变异分析  
Table 2 Variation analysis for 8 yield traits of 96 sesame varieties (lines)

| 产量性状<br>Trait       | 环境<br>Enviroment | 最小值<br>Min. | 最大值<br>Max. | 平均数<br>Mean | 标准差<br>SD | 变异系数<br>CV/% | 偏度<br>Skewness | 峰度<br>Kurtosis |
|---------------------|------------------|-------------|-------------|-------------|-----------|--------------|----------------|----------------|
| 蒴长<br>CL/cm         | E1               | 2.30        | 3.50        | 2.74        | 0.23      | 12.14        | 0.59           | 0.60           |
|                     | E2               | 2.36        | 3.64        | 2.87        | 0.26      | 11.19        | 0.41           | 0.04           |
|                     | E3               | 2.41        | 3.54        | 2.95        | 0.24      | 12.02        | 0.21           | 0.07           |
|                     | E4               | 2.59        | 3.89        | 3.15        | 0.24      | 13.12        | 0.81           | 1.19           |
|                     | 平均 Average       | 2.42        | 3.64        | 2.93        | 0.24      | 12.12        | 0.50           | 0.48           |
| 株蒴数<br>CP           | E1               | 22.00       | 93.50       | 61.31       | 14.04     | 4.37         | -0.18          | -0.01          |
|                     | E2               | 21.98       | 93.46       | 61.60       | 14.00     | 4.40         | -0.23          | 0.02           |
|                     | E3               | 23.98       | 96.32       | 62.85       | 14.03     | 4.48         | -0.18          | 0.12           |
|                     | E4               | 22.31       | 97.14       | 63.32       | 14.27     | 4.44         | -0.23          | 0.05           |
|                     | 平均 Average       | 22.57       | 95.10       | 62.27       | 14.09     | 4.42         | -0.21          | 0.04           |
| 蒴宽<br>CW/cm         | E1               | 0.50        | 0.80        | 0.58        | 0.05      | 10.49        | 0.68           | 2.05           |
|                     | E2               | 0.40        | 0.70        | 0.52        | 0.06      | 8.50         | 0.29           | -0.15          |
|                     | E3               | 0.40        | 0.86        | 0.60        | 0.08      | 7.94         | 0.47           | 1.08           |
|                     | E4               | 0.46        | 0.81        | 0.58        | 0.06      | 9.82         | 0.67           | 1.80           |
|                     | 平均 Average       | 0.44        | 0.79        | 0.57        | 0.06      | 9.19         | 0.53           | 1.20           |
| 千粒重<br>1 000 - GW/g | E1               | 2.44        | 3.65        | 2.99        | 0.28      | 10.72        | 0.40           | -0.34          |
|                     | E2               | 2.28        | 3.91        | 2.85        | 0.31      | 9.10         | 0.65           | 0.54           |
|                     | E3               | 2.30        | 3.95        | 2.87        | 0.36      | 8.05         | 0.70           | 0.16           |
|                     | E4               | 2.09        | 3.92        | 2.74        | 0.37      | 7.39         | 0.59           | 0.22           |
|                     | 平均 Average       | 2.28        | 3.86        | 2.86        | 0.33      | 8.82         | 0.58           | 0.14           |
| 株高<br>PH/cm         | E1               | 113.50      | 170.90      | 144.30      | 13.49     | 10.69        | -0.32          | -0.55          |
|                     | E2               | 113.45      | 173.90      | 148.77      | 13.79     | 10.79        | -0.36          | -0.49          |
|                     | E3               | 93.50       | 204.00      | 162.23      | 16.05     | 10.11        | -0.83          | 3.19           |
|                     | E4               | 102.41      | 212.07      | 166.81      | 15.78     | 10.57        | -0.59          | 2.67           |
|                     | 平均 Average       | 105.72      | 190.22      | 155.53      | 14.78     | 10.54        | -0.53          | 1.21           |
| 每蒴粒数<br>SC          | E1               | 36.50       | 96.61       | 71.35       | 11.14     | 6.40         | -0.82          | 1.01           |
|                     | E2               | 35.13       | 96.98       | 65.09       | 12.12     | 5.37         | -0.26          | 0.23           |
|                     | E3               | 32.92       | 95.57       | 69.28       | 12.33     | 5.62         | -0.63          | 0.50           |
|                     | E4               | 34.44       | 98.59       | 64.05       | 11.72     | 5.46         | -0.18          | 0.49           |
|                     | 平均 Average       | 34.75       | 96.94       | 67.44       | 11.83     | 5.71         | -0.47          | 0.56           |
| 始蒴部位<br>SH/cm       | E1               | 39.20       | 89.90       | 63.97       | 9.58      | 6.68         | 0.01           | 0.02           |
|                     | E2               | 37.17       | 88.93       | 66.38       | 9.83      | 6.75         | 0.02           | 0.10           |
|                     | E3               | 35.33       | 99.54       | 67.05       | 10.44     | 6.42         | -0.13          | 0.79           |
|                     | E4               | 37.67       | 91.83       | 72.79       | 10.99     | 6.62         | -1.05          | 1.47           |
|                     | 平均 Average       | 37.34       | 92.55       | 67.54       | 10.21     | 6.62         | -0.29          | 0.60           |
| 空稍尖<br>ST/cm        | E1               | 5.80        | 17.50       | 9.59        | 2.43      | 3.95         | 1.06           | 1.12           |
|                     | E2               | 4.23        | 18.97       | 8.92        | 3.02      | 2.96         | 0.92           | 0.92           |
|                     | E3               | 4.51        | 19.11       | 9.13        | 3.03      | 3.01         | 0.91           | 0.93           |
|                     | E4               | 4.16        | 18.39       | 8.54        | 2.96      | 2.89         | 0.87           | 0.76           |
|                     | 平均 Average       | 4.67        | 18.49       | 9.04        | 2.86      | 3.20         | 0.94           | 0.93           |

注: E1: 临港 2015; E2: 济阳 2015; E3: 临港 2016; E4: 济阳 2016  
Note: E1: Lingang 2015; E2: Jiyang 2015; E3: Lingang 2016; E4: Jiyang 2016. PH: Plant height; CL: Capsule length; CW: Capsule width; SC: Seed numbers per capsule; SH: Stem height from base to first capsule; ST: Stem tip; CP: Capsule numbers per plant; 1000 - GW: 1000 - grain weight. Same as below

料用于标记初步筛选,共筛选出 72 个扩增产物稳定且多态性高的 SSR 标记。PCR 体系及扩增程序参照文献<sup>[26]</sup>。扩增产物经 8.0% 聚丙烯酰胺凝胶电泳分离,银染显色。

1.4 SSR 标记与群体结构分析

利用软件 SPSS19.0 对 96 份芝麻的表型数据进行相关性分析,利用一般线性模型 (general linear model, GLM) 对各农艺性状数据进行方差分析。将

供试材料的各标记等位基因型输入 Excel,各引物扩增的每一条带视为 1 个位点,条带清晰可辨的记为 1,缺失的记为 0。利用 Powermarker V3.25 软件进行标记位点的遗传多态性分析,计算各位点的等位基因数 (Allele number)、多态性信息含量 (PIC) 和基因多样性系数 (GeneDiversity)。利用 Nei's 1973 的方法计算供试材料间的遗传距离,并进行聚类分析。利用 Structure 2.3.4 软件估算群体的遗传结

构,并计算材料相应 Q 值(第 I 材料属于第 k 亚群的概率)。根据 structure Harvester (<http://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/#>)确定合适的K 值。

1.5 性状与标记关联分析

利用 TASSEL 3.0 软件的混合线性模型 (MLM, Q + K) 对产量及相关性状进行全基因组关联分析,其中 Q 矩阵由 Structure2.3.4 软件的群体结构分析获得,Kinship 矩阵通过 SPAGedi 软件计算。

2 结果与分析

2.1 产量性状统计分析

在两年两点环境中,8 个产量性状均表现出较大的变异范围(表 2)。其中蒴果长度的变异系数最大,遗传变异最丰富,变异系数 12.1%;空稍尖的变异范围最小,变异系数为 3.2%。方差分析结果表明,产量相关性状在基因型、环境和年份间的变异都达极显著水平(表 3)。说明参试芝麻材料间表型性

状差异较大,变异较丰富,可为今后品种选育提供丰富的亲本材料。

相关分析表明,产量性状之间存在不同程度的相关性,株高与株蒴数、始蒴部位呈极显著正相关,株高、株蒴数和千粒重三者之间互呈正相关;始蒴部位与株蒴数之间呈极显著负相关;千粒重与每蒴粒数呈显著负相关(表 4)。

表 3 8 个产量性状的方差分析  
Table 3 Variance analysis among 8 yield-related traits

| 性状<br>Trait | 年份间<br>Years | 地点间<br>Environments | 基因型间<br>Genotypes |
|-------------|--------------|---------------------|-------------------|
| 蒴长 CL       | 519.08 **    | 238.66 **           | 19.33 **          |
| 株蒴数 CP      | 321.54 **    | 20.27 **            | 1 122.64 **       |
| 蒴宽 CW       | 15.96 **     | 98.47 **            | 3.99 **           |
| 千粒重 1000-GW | 70.29 **     | 25.05 **            | 8.72 **           |
| 株高 PH       | 4 985.92 **  | 341.72 **           | 108.91 **         |
| 每蒴粒数 SC     | 13.16 **     | 126.52 **           | 59.51 **          |
| 始蒴部位 SH     | 36.67 **     | 28.06 **            | 5.18 **           |
| 空稍尖 ST      | 26.71 **     | 15.17 **            | 80.03 **          |

\* P≤0.05; \*\* P≤0.01

表 4 产量性状之间的相关系数  
Table 4 Correlation analysis among 8 yield-related traits

| 性状<br>Trait | 蒴长<br>CL  | 株蒴数<br>CP   | 蒴宽<br>CW    | 千粒重<br>1000-GW | 株高<br>PH   | 每蒴粒数<br>SC | 始蒴部位<br>SH |
|-------------|-----------|-------------|-------------|----------------|------------|------------|------------|
| 株蒴数 CP      | -0.137 ** |             |             |                |            |            |            |
| 蒴宽 CW       | -0.130    | 0.0908      |             |                |            |            |            |
| 千粒重 1000-GW | -0.159 ** | 0.099 6     | 0.207 2 **  |                |            |            |            |
| 株高 PH       | 0.044     | 0.332 6 **  | 0.145 7     | 0.105 2        |            |            |            |
| 每蒴粒数 SC     | 0.096     | -0.228 0    | -0.184 3 ** | -0.435 0 **    | 0.152 5    |            |            |
| 始蒴部位 SH     | 0.147     | -0.547 1 ** | 0.120 9     | 0.113 6        | 0.356 5 ** | 0.104 5    |            |
| 空稍尖 ST      | 0.137     | -0.174 9    | -0.175 4    | -0.186 7 **    | -0.129 2   | 0.086 5    | -0.288 **  |

\* P≤0.05; \*\* P≤0.01

2.2 SSR 标记多态性分析

72 对多态性引物在 96 份芝麻材料间共检测到 446 个等位变异,平均每条引物 6.2 个等位变异,变幅为 2~14 个。其中标记 SIM041 检测到的等位变异最多,为 14 个;其次为 SIM001,检测到 11 个等位变异;P10534 等 5 个标记等位变异最少,只有 3 个等位变异。基因频率的变异范围为 0.229 2~0.854 2,其中标记 HS1972 的等位变异的频率最低,为 0.229 2,标记 HS1577 的等位变异频率最高,为 0.927 1。基因多样性指数的变幅为 0.137 4~0.835 1,平均值 0.580 0。多态信息指数(PIC)的变异范围在 0.242 1~0.821 0,平均为 0.540 7,表明 96 份芝麻材料间存在丰富的遗传变异及较高的遗传多样性。

2.3 芝麻种质资源的聚类分析

按 UPGMA 法进行聚类分析,96 份材料被分成 4 个类群(图 1)。第 I 组群包含 3 份材料,来自辽宁、山东和缅甸;第 II 组群含有 18 份材料,主要来



注:图中数字为品种编号,同表 1  
Note: The numbers in the figure were the variety number, as showed in table 1

图 1 96 份种质资源的 UPGMA 聚类图  
Fig.1 UPGMA dendrogram of 96 accessions

自辽宁和安徽,如霸王鞭,雁过青和辽品芝系列;第Ⅲ类群种类最丰富,共 67 份材料,涵盖了湖北、河南、广东等芝麻主产区种质和大部分育成品种,以及日本、莫桑比克等种质,多数具有相近亲缘关系的品种被聚到同一类;Ⅳ类群以地方品种为主,还包括安徽材料 2 份、辽宁品种 2 份、贵州、河南、莫桑比克材料各 1 份,共 8 份种质。国外与国内种质之间混合分布,显示出一定的遗传相似性。

### 2.4 群体结构分析

利用 Structure 软件,采用基于数学模型的群体结构分析发现,当  $K = 3$  时,  $\Delta K$  出现明显峰值(图 2),由此判断供试群体可分为 3 个亚群(图 3)。这 3 个亚群分别包含 41、26、29 份材料。第Ⅰ亚群包

括河南、安徽、辽宁省等种质材料和 4 份国外种质;亚群Ⅱ包括参试的绝大部分育成品种,如中芝 11、豫芝四号等共 24 个品种(系)及 5 份地方品种;第Ⅲ亚群以广东地方品种和黑芝麻品种为主。

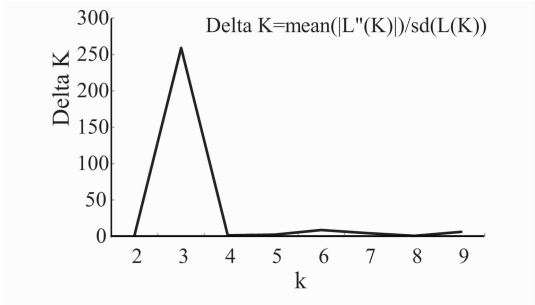
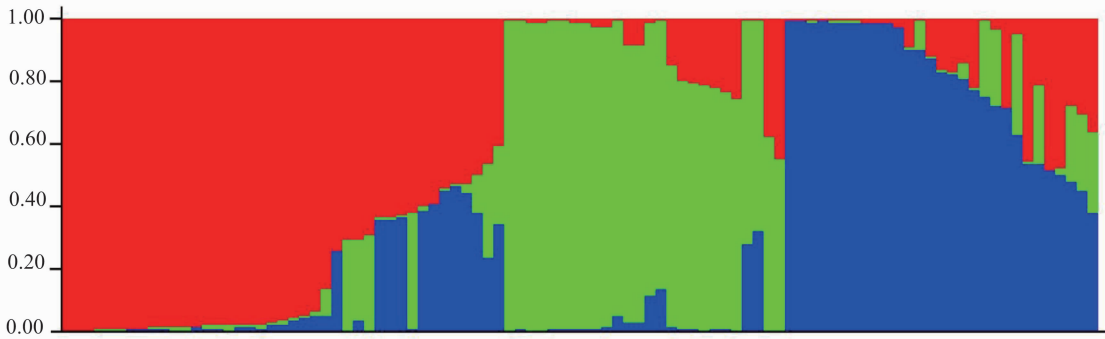


图 2 似然对数的变化折线图 ( $\Delta K$ )  
Fig. 2 Line chart of  $\Delta K$  with change of  $K$  - values



图注:红色代表第一亚群;绿色代表第二亚群;蓝色代表第三亚群  
Note: Red represented group I; Green as group II; blue as group III.

图 3 96 份芝麻材料群体遗传结构  
Fig. 3 Population structure of 96 sesame materials

### 2.5 SSR 标记与产量相关性状的关联分析

利用 72 个 SSR 标记对 4 个环境的表型数据进行关联分析,共检测到 51 个标记位点分别与株高、每蒴粒数、蒴长、空稍尖、株蒴数和始蒴部位显著关联。其中与株高存在关联的位点最多(15 个),与每蒴粒数关联的标记 3 个,与蒴长关联的标记 4 个,与空稍尖关联的标记有 2 个,与始蒴部位、株蒴数关联的标记各 1 个。有 4 个位点与 2 个或以上性状相关联。

检测到控制株高的显著关联位点 15 个,对表型变异的解释率为 14.0% ~ 31.3%。其中位点 *HS1775 - A2* 和 *SIM201 - A1* 在 3 个环境和均值下同时被检测到。有 10 个位点(*HS1514 - A1*、*HS1514 - A2*、*HS1514 - A3*、*HS1656 - A3*、*HS1775 - A1*、*SIM007 - A3*、*SIM007 - A4*、*SIM022 - A5*、*SIM027 - A1*、

*SIM005 - A2*) 在 2 个环境和均值下同时被检测到。检测到 3 个与每蒴粒数相关联的标记,标记 *HS1514 - A1* 在 3 个环境中被同时检测到,表型变异的解释率为 21.5%;标记 *SIM018 - A1* 在 2 个环境下可同时检测到,其对表型变异的解释率达 16.5%。检测到 4 个与蒴长显著关联的位点,2 个环境和均值下同时被检测到的有 1 个(*SIM005 - A1*),其表型变异解释率范围为 14.4% ~ 21.0%,其中最大的是 *P10534 - A1* (21.0%, E3 环境)。标记 *SIM002 - A1* 与株蒴数极显著相关,在 4 个环境下均被稳定检测到,变异的解释率达 15.9%。标记 *SIM002 - A1* 和 *HS1638 - A2* 均与空稍尖显著关联,变异的解释率分别为 15.1% (2 环境均值) 和 13.3% (E1 环境)。与始蒴部位稳定关联的标记 *SIM004 - A3*,在 3 环境下被同时检测到,表型变异解释率为 16.5%。

表 5 关联位点及其对表型变异的解释率  
Table 5 Associated loci and percentage of phenotypic variation explained

| 产量性状<br>Trait | 位点<br>Marker | R <sup>2</sup> /%( P 值 P - value) |                  |                  |                  |            |
|---------------|--------------|-----------------------------------|------------------|------------------|------------------|------------|
|               |              | E1                                | E2               | E3               | E4               | 平均 Average |
| 株高<br>PH      | HS1514 - A1  |                                   |                  | 23.0(5.79E - 06) | 26.1(1.08E - 06) | 24.6       |
|               | HS1514 - A2  |                                   |                  | 19.1(4.59E - 05) | 18.4(6.32E - 05) | 18.8       |
|               | HS1514 - A3  |                                   |                  | 23.1(5.58E - 06) | 25.4(1.64E - 06) | 24.3       |
|               | HS1656 - A3  | 17.5(3.62E - 05)                  | 16.2(7.74E - 05) |                  |                  | 16.9       |
|               | HS1775 - A1  | 32.1(4.08E - 05)                  | 30.5(6.86E - 05) |                  |                  | 31.3       |
|               | HS1775 - A2  | 29.8(8.69E - 05)                  | 28.3(1.43E - 04) |                  | 26.3(3.14E - 04) | 28.1       |
|               | SIM007 - A3  | 20.3(1.05E - 05)                  | 21.3(5.90E - 06) |                  |                  | 20.8       |
|               | SIM007 - A4  | 21.2(6.43E - 06)                  | 21.3(5.92E - 06) |                  |                  | 21.3       |
|               | SIM022 - A5  |                                   |                  | 21.8(2.75E - 05) | 20.3(5.73E - 05) | 21.1       |
|               | SIM201 - A1  | 13.3(3.54E - 04)                  |                  | 16.6(1.33E - 04) | 18.1(6.04E - 05) | 16.0       |
|               | SIM027 - A1  |                                   |                  | 16.7(3.06E - 04) | 18.5(1.29E - 04) | 17.6       |
|               | SIM027 - A2  |                                   |                  |                  | 16.4(3.42E - 04) | 16.4       |
|               | SIM005 - A2  | 15.0(2.06E - 04)                  | 14.5(2.69E - 04) |                  |                  | 14.8       |
|               | SIM005 - A3  | 14.0(3.55E - 04)                  |                  |                  |                  | 14.0       |
|               | SIM005 - A4  | 14.9(2.20E - 04)                  |                  |                  |                  | 14.9       |
| 蒴粒数<br>SC     | HS1514 - A1  | 19.0(3.75E - 05)                  | 21.5(1.12E - 05) | 19.4(2.79E - 05) | 20.7(1.73E - 05) | 20.2       |
|               | SIM201 - A1  | 16.6(1.07E - 04)                  |                  |                  |                  | 16.6       |
|               | SIM018 - A1  |                                   | 16.5(1.14E - 04) |                  | 15.4(2.03E - 04) | 16.0       |
| 始蒴部位<br>SH    | SIM004 - A3  | 16.4(8.35E - 05)                  | 18.9(2.11E - 05) | 14.1(2.94E - 04) |                  | 16.5       |
|               | SIM005 - A1  | 16.0(1.64E - 04)                  |                  |                  | 18.0(5.65E - 05) | 17.0       |
| 蒴长<br>CL      | SIM005 - A2  |                                   |                  |                  | 14.5(3.47E - 04) | 14.5       |
|               | SIM005 - A3  |                                   |                  |                  | 14.4(3.67E - 04) | 14.4       |
|               | P10534 - A1  |                                   |                  |                  | 21.0(1.10E - 04) | 21.0       |
| 株蒴数<br>CP     | SIM002 - A1  | 15.7(1.19E - 04)                  | 15.9(1.06E - 04) | 15.8(1.15E - 04) | 16.2(9.35E - 05) | 15.9       |
| 空蒴尖<br>ST     | SIM002 - A1  |                                   | 15.8(1.35E - 04) | 14.3(2.73E - 04) |                  | 15.1       |
|               | HS1638 - A2  | 13.3(3.73E - 04)                  |                  |                  |                  | 13.3       |

注:P:代表标记与表型之间关联的显著性;R<sup>2</sup>:标记对表型变异的解释率;E1:临港 2015;E2:济阳 2015;E3:临港 2016;E4:济阳 2016  
Note:P - value displays the significance between the phenotype and marker; R<sup>2</sup> value displays the percentage of phenotypic variation explained; E1:Lin-gang 2015; E2:Jiyang2015; E3:Lingang 2016; E4:Jiyang2016

3 讨论

3.1 芝麻种质资源的遗传多样性分析

种质资源的遗传多样性研究是遗传改良及新品种培育中亲本组配的重要依据。利用分子标记技术开展芝麻遗传多样性及遗传背景的研究,已有较多报道<sup>[25,27,28]</sup>。Cho 等<sup>[29]</sup>用 SSR 标记对 150 份芝麻种质进行遗传多样性研究,发现种质间蕴含着广泛的遗传变异和丰富的遗传背景,多态性信息指数范围为 0.03 ~ 0.79,平均值为 0.42。魏立斌等<sup>[30]</sup>用 206 对 SNP 和 INDEL 分子标记对 101 份国内外芝麻材料进行遗传多样性分析,供试材料间的遗传距离变幅为 0.078 ~ 0.876,平均为 0.432。本研究选用的 72 对 SSR 标记,能够较全面地分析 96 份材料的遗传多样性,参试材料的 PIC 值为 0.540 7,遗传基础较为丰富。遗传多样性分析在一定程度上反映了材料间的亲缘关系,聚类分析显示同一地区或同一育种单位育成的品种有较高的遗传相似系数,有

聚在同一类群趋势。

研究中使用 Structure 软件对供试种质进行的类群划分,将供试材料划分为 3 个亚群。群体结构分析与 SSR 聚类结果有一定的相似性,但类群划分结果不完全一致,可能由于二者的原理和类别划分标准不同,Powermarker 根据材料间的遗传距离进行类群划分,主要反映材料间的亲缘关系,而 Structure 软件是以数学模型为基础分析材料间的群体结构<sup>[31]</sup>。群体遗传结构分析和 UPGMA 聚类分析均显示,类群划分与品种地理来源间没有必然联系,来自不同地区的芝麻品种相互交错聚为一类,这与前人的研究结果相一致<sup>[25,32,33]</sup>。在品种选育时,宜选用基因型差异较大材料作亲本并不断引进国内外资源及野生种,以丰富拓宽芝麻的遗传背景。

3.2 产量性状与分子标记的关联分析

随着测序技术的飞速发展,芝麻分子标记的大量开发、遗传图谱的高度加密、解析植物复杂数量性状的手段日臻成熟,应用关联分析方法发掘数量性

状相关基因已成为目前基因组学研究的可行方法。一些学者对芝麻脂肪酸和蛋白质含量<sup>[34,35]</sup>、株高<sup>[19,36,37]</sup>、芝麻素含量<sup>[38]</sup>、抗旱性<sup>[39,40]</sup>、耐湿<sup>[41]</sup>、抗病性等<sup>[42]</sup>重要农艺性状进行了关联分析研究,获得与以上性状显著关联的标记位点和典型材料。Li等<sup>[35]</sup>利用369份芝麻种质,通过关联分析找到17个与油脂代谢途径基因显著关联的标记。王蕾<sup>[39]</sup>选用来源于我国黄河流域至长江流域8省215份芝麻核心种质材料,对芝麻种子中芝麻素(sesamin)和芝麻酚(sesamolin)含量进行测定,检测到33个标记与芝麻素和芝麻酚林极显著( $P \leq 0.01$ )关联标记。Wei等<sup>[34]</sup>、丁霞<sup>[36]</sup>、黎冬华等<sup>[39]</sup>分别对芝麻脂肪酸和蛋白质含量、株高、抗旱性等性状进行关联分析,获得了与表型紧密相关的标记位点。本研究利用72个多态性较高的SSR标记对两年4个环境的表型数据进行关联分析,得到51个标记位点与6个产量性状显著相关。与株高相关的SSR标记位点最多,共15个,这可能与株高在品种间存在较大程度变异有关。Wang等<sup>[19]</sup>研究结果显示控制株高的QTL位点集中分布在芝麻3、4、8、9号等染色体上,本研究通过两种关联分析方法找到1个与株高相关的SSR标记SIM022-A5亦位于9号染色体上,与Wang等定位的 $qtl-9.1$ 距离较近。位点Hs1775-A2分别在2015年临港、2015年济阳和2016年济阳三环境中被检测到,解释株高变异的28.1%,同时在王肖淑<sup>[43]</sup>的研究中发现其与始蒴部位关联,两者具有一致性。株高是个综合性状,影响株高的因素很多,如始蒴部位、空稍尖、节间长度和果节数等,始蒴部位是株高的重要构成要素,两者紧密相关。检测出与每蒴粒数相关联的标记位点3个,分别为Hs1514-A1、SIM201-A1、SIM018-A1,其中位点Hs1514-A1在两年4个环境中均被检测到,解释率为20.2%。有研究<sup>[43]</sup>表明Hs1514与单株籽粒产量相关联,而每蒴粒数是单株产量的重要构成因素,因此Hs1514-A1是与每蒴粒数稳定关联标记的可能性较大。与蒴长、空稍尖、始蒴部位、株蒴数关联的标记较少,分别是4、2、1、1个。未检测到与千粒重、始蒴部位相关的标记,可能是标记数量太少、材料提供的遗传变异不够丰富造成的,今后应该扩大群体数量、选择更多的标记数量进行分析。

研究亦发现在多环境下均能被重复检出的显著关联位点较少,仅有5个,如位点Hs1775-A2和SIM201-A1在3个环境下均值与株高关联,平均贡献率为28.1%和16.0%;位点SIM004-A3在3个环境下均值与始蒴部位关联,平均贡献率为16.5%;

与每蒴粒数相关联位点Hs1514-A1在4个环境中被检出,平均贡献率为20.2%;位点SIM002-A1在4个环境下均值与株蒴数关联,平均贡献率达15.9%。究其原因,产量相关性状是由多基因控制的复杂数量性状,遗传力较低、受环境影响、易与环境发生互作<sup>[44]</sup>。本文中检测到的关联位点中,有的在多个环境中均被检测到,有的仅在一个环境中检测到,其可能原因是不同年份间试验点环境差异较大,等位基因与环境发生互作,使得在不同环境间检测到重复关联位点较少。因此数量性状的表型数据应在多年多环境下准确鉴定,以增加关联分析的可靠性。另外,研究中还普遍存在同一位点与多个性状关联的一因多效现象。如Hs1514-A1、SIM201-A1同时与株高和每蒴粒数相关联;SIM005-A2与株高和蒴长都相关联;SIM002-A1与株蒴数和空稍尖均相关,可能是控制该性状的基因间相互关联。

## 4 结论

利用72对多态性SSR标记分析了来自国内外96份芝麻品种资源的遗传多样性及群体遗传结构,材料间蕴含着丰富的遗传多样性。在对供试材料进行群体结构分析的基础上,通过关联分析方法对芝麻产量相关主要性状进行SSR标记的关联分析,共检测到51个位点与4个环境的产量性状及其均值显著关联( $P \leq 0.005$ ),各标记对表型变异的解释率在13.29%~32.08%。5个位点在3个或以上环境或均值下被重复检测到。鉴于目前芝麻基因组研究水平的高速发展,今后利用高通量标记SNP等研究重要目标性状的关联位点、克隆候选基因,将大大促进复杂数量性状的剖析,加快分子辅助育种进程。

## 参考文献:

- [1] Wang L, Han X, Zhang Y, et al. Deep resequencing reveals allelic variation in *Sesamum indicum* [J]. *Bmc Plant Biology*, 2014, 14(1): 225.
- [2] Zhang H, Miao H, Lei W, et al. Genome sequencing of the important oilseed crop *Sesamum indicum* L [J]. *Genome Biology*, 2013, 14(1): 401.
- [3] 刘红艳, 赵应忠. 芝麻产量性状与品质性状的典型相关分析 [J]. *中国油料作物学报*, 2006, 28(2): 129 - 133.
- [4] Vanishree, Lokesh R, Ravi J R D V. Study on character association and contribution of yield related traits to seed yield in segregating generation ( $F_4$  families) of sesame (*Sesamum indicum* L.) [J]. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 2011, 2(4): 559 - 562.

- [5] Al I E. Genotypic correlation and path coefficient analysis of yield and some yield components in sesame (*Sesamum indicum* L.) [J]. International Journal of Agriscience, 2012, 2(8): 702–716.
- [6] Thornsberry J M, Goodman M M, Doebley J, et al. Dwarf8 polymorphisms associate with variation in flowering time [J]. Nature Genetics, 2001, 28(3): 286.
- [7] 杨小红, 严建兵, 郑艳萍, 等. 植物数量性状关联分析研究进展[J]. 作物学报, 2007, 33(4): 523–530.
- [8] 李仁伟, 王晨, 戴思兰, 等. 菊花品种表型性状与 SRAP 分子标记的关联分析[J]. 中国农业科学, 2012, 45(7): 1 355–1 364.
- [9] 赖运平, 李俊, 刘新春, 等. 小麦南大 2419 及其衍生品种(系)主要农艺性状的关联分析[J]. 分子植物育种, 2011, 9(5): 536–546.
- [10] BelóA, ZhengP, LuckS, et al. Whole genome scan detects an allelic variant of fad2 associated with increased oleic acid levels in maize [J]. Molecular Genetics & Genomics, 2008, 279(1): 1–10.
- [11] TommasiniL, Schnurbusch T, FossatiD, et al. Association mapping of Stagonosporanodorum blotch resistance in modern European winter wheat varieties [J]. Theoretical & Applied Genetics, 2007, 115(5): 697–708.
- [12] Kraakman A T, Niks R E, Pm V D B, et al. Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars [J]. Genetics, 2004, 168(1): 435–446.
- [13] Nordborg M, Borevitz J O, BergelsonJ, et al. The extent of linkage disequilibrium in Arabidopsis thaliana [J]. Nature Genetics, 2002, 30(2): 190–193.
- [14] Huang X, Zhao Y, Wei X, et al. Genome-wide association study of flowering time and grain yield traits in a worldwide collection of rice germplasm [J]. Nature Genetics, 2012, 44(1): 32–39.
- [15] Huang X H, Wei X H, Sang T, et al. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces [J]. Nature Genetics, 2010, 42(11): 961–967.
- [16] Si L, Chen J, Huang X, et al. OsSPL13 controls grain size in cultivated rice [J]. Nature Genetics, 2016, 48(4): 447–456.
- [17] Wang L, Ge H, Hao C, et al. Identifying Loci Influencing 1,000- Kernel Weight in Wheat by Microsatellite Screening for Evidence of Selection during Breeding [J]. Plos One, 2012, 7(2): e29432.
- [18] 张国华, 高明刚, 张桂芝, 等. 黄淮麦区小麦品种(系)产量性状与分子标记的关联分析[J]. 作物学报, 2013, 39(7): 1 187–1 199.
- [19] Wang L, Xia Q, Zhang Y, et al. Updated sesame genome assembly and fine mapping of plant height and seed coat color QTLs using a new high-density genetic map [J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 31. doi:10.1186/s12864-015-2316-4.
- [20] Mei H, Liu Y, Du Z, et al. High-Density Genetic Map Construction and Gene Mapping of Basal Branching Habit and Flowers per Leaf Axil in Sesame [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, doi:10.3389/fpls.2017.00636.
- [21] Wei X, Liu K, Zhang Y, et al. Genetic discovery for oil production and quality in sesame [J]. Nature Communications, 2015, 6: 8 609.
- [22] Wei W, ZhangY, WangL, et al. Genetic Diversity, Population Structure, and Association Mapping of 10 Agronomic Traits in Sesame [J]. Crop Science, 2015, 56(1): 331–343.
- [23] 吕海霞, 张艳欣, 王林海, 等. 芝麻 DNA 高效提取及 PAGE 快速银染方法 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(15): 75–77.
- [24] Wei X, WangL, ZhangY, et al. Development of simple sequence repeat (SSR) markers of sesame (*Sesamum indicum*) from a genome survey [J]. Molecules, 2014, 19(4): 5 150–5 162.
- [25] 岳文娣, 魏利斌, 张体德, 等. 芝麻种质资源 SSR 标记遗传多样性与群体结构分析 [J]. 作物学报, 2012, 38(12): 2 286–2 296.
- [26] 孙建, 张秀荣, 张艳欣, 等. 中国芝麻主要品种遗传多样性特点及遗传基础演变 [J]. 中国农业科学, 2009, 42(10): 3 421–3 431.
- [27] Zhang Y, Zhang X, Che Z, et al. Genetic diversity assessment of sesame core collection in China by phenotype and molecular markers and extraction of a mini-core collection [J]. BMC Genetics, 2012, 13(1): 1–14.
- [28] Wu K, Yang M, Liu H, et al. Genetic analysis and molecular characterization of Chinese sesame (*Sesamum indicum* L.) cultivars using Insertion-Deletion (InDel) and Simple Sequence Repeat (SSR) markers [J]. BMC Genetics, 2014, 15(1): 35.
- [29] Cho Y I, Park J H, Lee C W, et al. Evaluation of the genetic diversity and population structure of sesame (*Sesamum indicum* L.) using microsatellite markers [J]. Genes & Genomics, 2011, 33(2): 187–195.
- [30] 魏利斌, 苗红梅, 李春, 等. 芝麻 SNP 和 InDel 标记遗传多样性、群体结构及连锁不平衡分析 [J]. 分子植物育种, 2017, 5(5): 1–12.
- [31] 赖勇, 王鹏喜, 范贵强, 等. 大麦 SSR 标记遗传多样性及其与农艺性状关联分析 [J]. 中国农业科学, 2013, 46(2): 233–242.
- [32] Laurentin H E, Karlovsky P. Genetic relationship and diversity in a sesame (*Sesamum indicum* L.) germplasm collection using amplified fragment length poly-

- morphism ( AFLP ) [ J ]. BMC genetics, 2006, 7, doi: 10.1186/1471-2156-7-10.
- [33] 张艳欣,张秀荣,车 卓,等.应用 SRAP 标记分析白芝麻核心种质遗传多样性[J].中国油料作物学报,2010,32(1):46-52.
- [34] Wei W, Zhang Y, Lü H, et al. Association analysis for quality traits in a diverse panel of Chinese sesame (*Sesamum indicum* L.) germplasm[J].植物生态学报(英文版),2013,55(8):745-758.
- [35] Li C, Miao H, Wei L, et al. Association mapping of seed oil and protein content in *Sesamum indicum* L. using SSR markers[J]. Plos One, 2014, 9(8):e105757.
- [36] 丁 霞,王林海,张艳欣,等.芝麻核心种质株高构成相关性状的遗传变异及关联定位[J].中国油料作物学报,2013,35(3):262-270.
- [37] Zhang H, Miao H, Li C, et al. Ultra-dense SNP genetic map construction and identification of SiDt gene controlling the determinate growth habit in *Sesamum indicum* L. [J]. Scientific Reports, 2016, 6:31 556.
- [38] 王 蕾,黎冬华,齐小琼,等.芝麻核心种质芝麻素和芝麻酚林的关联分析[J].中国油料作物学报,2014,36(1):32-37.
- [39] 黎冬华,刘文萍,张艳欣,等.芝麻耐旱性的鉴定方法及关联分析[J].作物学报,2013,39(8):1 425-1 433.
- [40] 刘文萍,吕伟,黎冬华,等.芝麻种质资源成株期抗旱性关联分析[J].中国农业科学,2017,50(4):625-639.
- [41] 张艳欣,王林海,黎冬华,等.芝麻耐湿性 QTL 定位及优异耐湿基因资源挖掘[J].中国农业科学,2014,47(3):422-430.
- [42] 张艳欣,王林海,黎冬华,等.芝麻茎点枯病抗性关联分析及抗病载体材料挖掘[J].中国农业科学,2012,45(13):2 580-2 591.
- [43] 王肖淑.芝麻产量及品质性状的关联分析[D].南京:南京农业大学,2013.
- [44] Wu K, Liu H, Yang M, et al. High-density genetic map construction and QTLs analysis of grain yield-related traits in Sesame (*Sesamum indicum* L.) based on RAD-Seq technology [J]. BMC Plant Biology, 2014, 14(1):1-14.

(责任编辑:肖唐华)