

# 芝麻蒴果性状研究进展与展望

师立松, 高媛, 周蓉, 张秀荣, 张艳欣

(中国农业科学院油料作物研究所 / 农业农村部油料作物生物学与遗传育种重点实验室, 武汉 430062)

**摘要:** 芝麻是传统优势特色油料作物, 我国是世界芝麻主产国之一, 也是全球第一消费国和进口国, 选育稳定高产的优良品种是芝麻产业发展的重要任务。构成芝麻产量的主要因素是蒴果数、每蒴果粒数和粒重, 芝麻蒴果性状对于产量的形成至关重要, 蒴果性状的研究为高产、适宜机械化芝麻品种的遗传改良奠定了理论基础。本文对芝麻蒴果相关性状研究进展进行了综述。主要从数量性状和质量性状综述了蒴果形态性状研究; 从蒴果大小和物质积累的变化规律方面综述了蒴果生长发育研究; 还综述了芝麻蒴果成熟开裂、组织结构、抗裂蒴性鉴定及抗裂品种选育研究; 以及蒴果性状相关遗传学、分子标记和基因研究等。最后对芝麻蒴果性状今后研究的重点任务和发展方向等进行了展望, 提出应继续加强芝麻蒴果相关性状研究, 尤其是蒴果大小、单株蒴果数、每蒴果粒数、抗裂蒴性等的研究, 通过蒴果的改良提高芝麻单株产量, 助力高产芝麻新品种选育; 并聚焦于高抗裂蒴芝麻基因资源的精准鉴定、深入发掘与创新利用, 选育抗裂蒴新品种, 破解芝麻抗裂蒴性遗传改良的科学难题, 推动芝麻生产机械化进程; 同时深化芝麻抗裂蒴性功能标记和基因的发掘与应用研究, 解析抗裂蒴性分子机理, 应用于芝麻分子育种。

**关键词:** 蒴果; 形态; 生长发育; 开裂; 组织结构; 遗传学; 分子生物学

## Current Advances and Future Perspectives on Capsule Characters of Sesame (*Sesamum indicum* L.)

SHI Li-song, GAO Yuan, ZHOU Rong, ZHANG Xiu-rong, ZHANG Yan-xin

(Oil Crops Research Institute of the Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan 430062)

**Abstract:** Sesame is a traditional preponderant oil-bearing crop. China is one of the world's main producers of sesame, and also the world's first consumer and importer. Breeding for stable and high-yield varieties will benefit for the development of sesame industry. The sesame yield is contributed by three main components including the number of capsules, the number of seeds per capsule and the weight of seeds. The capsule characters thus become important for the yield production, and unlocking the genetic mechanism will provide a theoretical foundation in the genetic improvement of sesame varieties with high yield and being suitable for mechanized. In this paper, the research progress on the characters of sesame capsule is reviewed. Morphological characters of capsule are reviewed as quantity and quality characters, studies of capsule growth and development are reviewed from capsule size and material accumulation. In addition, research on the ripening and dehiscence, tissue structure, identification of capsule dehiscence resistance and the breeding of varieties with capsule dehiscence resistance, and the capsule characters genetics, related molecular markers and genes are also discussed.

收稿日期: 2019-12-07 修回日期: 2019-12-10 网络出版日期: 2019-12-26

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191207001>

第一作者研究方向为芝麻种质资源, E-mail: shilisoning@163.com

通信作者: 张艳欣, 研究方向为芝麻种质资源, E-mail: zhangyanxin@caas.cn

**基金项目:** 农业农村部农作物种质资源保护与利用专项 (2019NWB033); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-14); 中国农业科学院科技创新工程 (CAAS-ASTIP-2016-OCRI); 国家油料种质资源共享服务平台 (NICGR2019-014)

**Foundation project:** Project of Crop Germplasm Resources Protection (2019NWB033), Resources, the China Agriculture Research System (CARS-14), The Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2016-OCRI), National Infrastructure for Crop Germplasm Resources (NICGR2019-014)

Furthermore, the key tasks and future research focuses on sesame capsule characters have been prospected. We suggest to constantly support the studies of sesame capsule related characters, especially for capsule size, number of capsules per plant, number of seeds per capsule, and capsule dehiscence resistance. Improvement of the single plant yield of sesame might become a potential in breeding of new varieties with high yield. It is also suggested to focus on precise identification, exploration and innovative utilization of sesame gene resources with high resistance to capsule dehiscence, to focus on breeding new varieties with capsule dehiscence resistance, and then cracking the scientific problem of sesame genetic improvement of capsule dehiscence resistance, finally, the mechanization process of sesame production will be promoted. Simultaneously, we will deepen researches on discovery and application of functional markers and genes, and analyzing the molecular mechanism of capsule dehiscence resistance, furthermore apply to sesame molecular breeding.

**Key words:** capsule; morphology; growth and development; dehiscence; tissue structure; genetics; molecular biology

芝麻 (*Sesamum indicum* L.,  $2n=26$ ) 属胡麻科芝麻属, 是古老的特色油料作物, 广泛种植在亚洲、非洲等 70 多个国家<sup>[1]</sup>。芝麻具有较高的营养和保健价值, 种子富含不饱和脂肪酸、蛋白质、维生素, 以及特有的功能成分芝麻素和芝麻酚林等, 深受人民喜爱<sup>[2-5]</sup>。我国是世界芝麻主产国之一, 生产历史达两千多年, 总产和单产均居世界前列<sup>[6]</sup>。近几年我国消费量持续快速增长, 年消费量达 150 余万 t, 其中超过 60% 需要从国外进口, 已成为全球第一消费国和进口国, 面对巨大的需求量, 选育稳定高产的优良品种是促进芝麻产业发展的主要任务之一<sup>[7-8]</sup>。作物产量是一个复杂的性状, 深入了解产量及其构成因素之间的关系对于高产品种的选育和作物改良至关重要, 小麦、玉米的产量三要素是穗数、穗粒数和粒重<sup>[9-10]</sup>; 油菜的产量三要素是角果数、每角粒数和粒重<sup>[11]</sup>; 芝麻的果实称为“蒴果”, 构成芝麻产量主要因素是蒴果数、每蒴果粒数和粒重<sup>[12]</sup>。因此, 芝麻蒴果性状对于产量的形成至关重要。本文从芝麻蒴果形态、生长发育、成熟开裂、组织结构、遗传学及分子生物学等方面研究进展进行了系统论述, 以为高产、适宜机械化芝麻新品种的选育提供理论参考。

## 1 芝麻蒴果形态性状

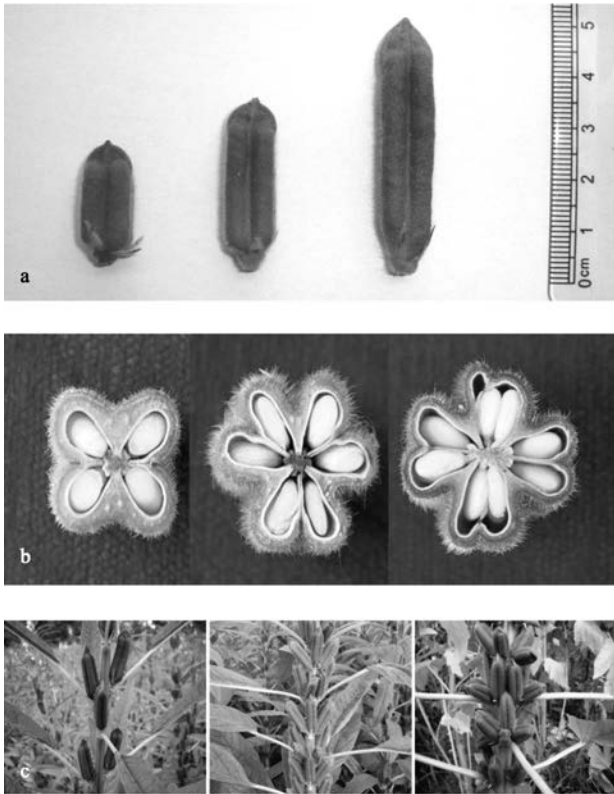
芝麻种植历史悠久, 经过长期的自然进化以及人为选择, 形成了丰富的遗传多样性, 不同种质资源之间蒴果相关形态性状发生较大变异, 主要可以分为数量性状和质量性状两大类。

### 1.1 芝麻蒴果数量性状

芝麻蒴果数量性状主要包括每株蒴果数、蒴果长、蒴果宽、蒴果厚、蒴果心皮数、蒴果棱数、每叶腋

蒴果数<sup>[13-16]</sup>。每株蒴果数与产量呈正相关, 提高每株蒴果数可以提高产量, Kang 等<sup>[17]</sup>利用系谱育种法选育出了短茎密蒴新品种“Namback”, 该品种具有较强的抗枯萎病, 抗倒伏性, 产量比对照品种提高了 24%; Shim 等<sup>[18]</sup>选育出了密蒴高产的白芝麻新品种“Milsung”, 产量比对照品种提高了 5%。不同种质资源之间蒴果长、蒴果宽、蒴果厚存在较大变异 (图 1a), 冯祥运<sup>[19]</sup>将蒴果长划分为短蒴型 (蒴果长  $\leq 2.5$  cm)、中蒴型 ( $2.51$  cm  $\leq$  蒴果长  $\leq 3.49$  cm) 和长蒴型 (蒴果长  $\geq 3.5$  cm) 3 种类型。Yol 等<sup>[20]</sup>指出在芝麻生产过程中应该优先选择蒴果长而密的品种, 因为这一特征可以显著提高芝麻的生产潜力。蒴果由心皮卷合而成, 如图 1b 所示, 芝麻蒴果心皮一般分为二心皮、三心皮和四心皮。蒴果棱数是芝麻进入终花期后主茎中部成熟蒴果的棱数, 由于蒴果子房有 2 室、3 室和 4 室等类型, 表现出蒴果棱数的变异, 一般分为四棱、六棱、八棱、四六八棱混生以及多棱; 而 Yapav<sup>[21]</sup>发现了一个具有三棱蒴果的突变体“*st23B*”, 该突变体的蒴果显著大于亲本的蒴果。每叶腋蒴果数是芝麻主茎中部节位每叶腋着生的蒴果数 (图 1c), 分为单蒴、三蒴、多蒴; 每叶腋着生三蒴的又可分为中位果和侧位果。Rheenen<sup>[22]</sup>利用不同每叶腋蒴果数的两个品种进行回交, 发现每叶腋三蒴在后代群体中没有产量优势; 而 Yol 等<sup>[23]</sup>提出每叶腋三蒴可以提高产量, 是理想株型的重要特征之一。冯祥运<sup>[19]</sup>根据分枝、蒴果棱数、每叶腋蒴果数将芝麻种质资源划分为 12 个等级, 并指出我国芝麻资源主要为分枝单蒴四棱和单秆三蒴四棱两种类型, 占比分别为 29.4% 和 28.9%。芝麻蒴果的许多数量性状属于产量性状, 综合芝麻蒴果性状对产量的影

响,蒴果长而密,每叶腋三蒴果,为高产芝麻的理想特征。



a: 从左至右分别为短蒴型、中蒴型、长蒴型; b: 从左至右分别为二心皮、三心皮、四心皮; c: 从左至右分别为每叶腋单蒴、三蒴、多蒴  
a: From left to right are short capsules, medium capsules, long capsules, b: From left to right are dicarpellary, tricarpellary, tetracarpellary, c: From left to right are one capsule per leaf axil, three capsules per leaf axil, multiple capsules per leaf axil

图1 蒴果长度、蒴果心皮和每叶腋蒴果  
Fig.1 Capsule length, capsule carpel, and capsule per leaf axil

## 1.2 芝麻蒴果质量性状

芝麻蒴果质量性状主要包括蒴果茸毛、蒴果颜色以及裂蒴性等<sup>[13-16]</sup>。芝麻进入结蒴期,蒴果的茸毛稀密、长短也各不相同,茸毛稀密分为无、少、中等、多4种类型,茸毛长短分为短、中、长3种类型。蒴果颜色是指种子达到生理成熟时蒴果表皮的颜色,主要包括黄、黄绿、绿、绿带紫斑4种。芝麻进入成熟收获期,大部分蒴果容易炸裂,张秀荣等<sup>[24]</sup>将芝麻的裂蒴性分为不裂、轻裂、裂3种;师立松等<sup>[25]</sup>将芝麻的抗裂蒴性划分为高抗、抗、中间型、裂、易裂5个等级。芝麻蒴果的质量性状在种质资源间同样存在较广泛的变异,蒴果茸毛和颜色等是辨别不同类型品种资源的主要特征,裂蒴性更是关系芝麻品种是否适宜机械化收获的关键因素。因此,对芝麻

蒴果质量性状的分类和研究具有重要意义,需要建立严格的性状划分标准,明确分类,以便保存、发掘和利用芝麻优质种质资源。

## 2 芝麻蒴果的生长发育

### 2.1 蒴果大小的变化规律

芝麻蒴果的大小与产量有着密切关系。蒴果大小是由蒴果长和蒴果宽决定的,蒴果大小的变化规律可以体现出植株养分供应规律。孙梅英等<sup>[26]</sup>研究认为,芝麻蒴果前期生长快,后期生长慢,蒴果长在开花后前3 d生长速率最快,第3天蒴果长占总长度的45%,第7天占总长度的88.4%。蒴果宽在开花后前7 d生长速率最快,第7天已经达到总宽度的74.8%。张秀荣等<sup>[27]</sup>研究认为,芝麻蒴果的体积随着长度的变化而变化,中位蒴果的长度在授粉后24~27 d达到最大值,随后蒴果失水收缩,在授粉后30 d左右体积基本稳定。Sun等<sup>[28]</sup>研究发现蒴果长度在花后3 d生长最快,开花后11 d停止生长;蒴果宽度在第7天生长速率最快,在第13天停止生长。张秀荣等<sup>[27]</sup>和Sun等<sup>[28]</sup>得到的结论有较大差距,可能是由于不同品种之间芝麻大小的变化规律并不相同。高桐梅等<sup>[29]</sup>研究认为芝麻不同部位的蒴果长度和宽度生长发育规律不同,植株下部蒴果增长最快时期为花后0~6 d,中部蒴果为花后0~9 d,而上部蒴果为0~12 d。Gao等<sup>[30]</sup>发现中部蒴果的长度、宽度均高于下部蒴果和上部蒴果。蒴果在开花后53 d后开始衰老,衰老导致蒴果皮收缩,迫使蒴果开裂。蒴果大小的生长发育规律给大田种植中灌溉和施肥提供了充足的理论依据,在蒴果快速生长阶段要保证充足的养分供应。

### 2.2 蒴果物质积累的变化规律

蒴果物质积累与籽粒灌浆同步进行,蒴果皮的物质积累会影响籽粒灌浆,从而影响最终产量。孙梅英等<sup>[26]</sup>研究发现芝麻开花后第21天蒴果壳的干重和鲜重达到最大值。蒴果壳的干重增长呈慢-快-慢的趋势,其中开花后3~15 d增长速率最快。张秀荣等<sup>[27]</sup>研究发现蒴果壳的鲜重在授粉后第24~27天达到最大值,蒴果干重在授粉后第24天达到最大值,然后开始下降,随后趋于稳定;而且侧位蒴果与中位蒴果发育基本同步,但干重与鲜重均弱于中位蒴果。蒴果的鲜重在授粉后第24~27天达到最大值,而干重在授粉后第24天达到最大值,说明在授粉后第24天开始,蒴果壳的物质积累已经停

止,植株的养分大部分向种子转移。Gao 等<sup>[30]</sup>发现中部蒴果壳鲜重、干重均高于下部蒴果和上部蒴果,说明在蒴果生长发育过程中植株的养分优先供应中部蒴果。

掌握芝麻蒴果的生长发育规律,可以为建立芝麻高产栽培管理制度提供理论依据。根据当年的天气、降水量可以适当早播或者晚播,从而可以避免天气对最终产量造成影响。李承华等<sup>[31]</sup>研究发现芝麻单株叶蒴比和蒴果的生长发育有着密切关系。终花期叶蒴比对蒴果形态影响较小,而对蒴果干物质积累具有较大影响,单株叶蒴比为 20~40 最佳;孙梅英等<sup>[32]</sup>研究发现在芝麻的不同生长发育时期,不同的叶蒴比对于蒴果的生长发育有着不同影响,去叶时间越早越不利于蒴果的物质积累。所以可以通过人工维持芝麻的叶蒴比,促进芝麻蒴果干物质积累的进程,从而最终实现高产的目的。

### 3 芝麻蒴果的成熟开裂与组织结构

#### 3.1 芝麻蒴果成熟易开裂造成落粒

对于绝大多数芝麻,完全成熟的蒴果易从果尖沿果瓣纵轴方向的室间裂缝向下自然开裂,造成自然落粒,裂蒴严重的导致 50% 以上的产量损失。目前世界上种植的 99% 的芝麻只能在中下部蒴果成熟时人工收获,充分晾晒后再人工脱粒,以避免落粒对产量造成的损失<sup>[33]</sup>。前人研究<sup>[34-35]</sup>发现,野生芝麻更易开裂和落粒,芝麻在由野生种驯化为栽培种的过程中,改良的主要性状之一是提高蒴果的抗裂蒴性,减少种子损失,虽然抗裂蒴性在一定程度上得以改良,但目前世界上种植的大部分栽培种仍然属于易裂蒴类型,严重制约着芝麻生产。Langham 等<sup>[36]</sup>描述了芝麻蒴果在干燥过程中的形态,确定了与蒴果开裂有关的 5 个重要的特征,包括蒴果打开、蒴果分裂、蒴果收缩、膜完整性和胎盘附着。蒴果打开是指芝麻进入成熟期,蒴果应在尖部打开,但是如果蒴果开裂过大,种子容易丢失,而如果它们只是稍微打开,蒴果内部可能会生长霉菌。蒴果分裂是指芝麻进入成熟期蒴果应在两个缝合处裂开,并露出假膜,这一特性对芝麻种子的保存并不重要,但对于种子的脱落至关重要。蒴果收缩是指蒴果干燥时容易发生收缩,蒴果壁可能会在种子周围收缩,防止种子脱落,减少损失。膜完整性是指芝麻心皮内的假膜应该尽可能完整并附着,可以将蒴果的两半固定在一起,增强芝麻的抗裂蒴性。不同品种之

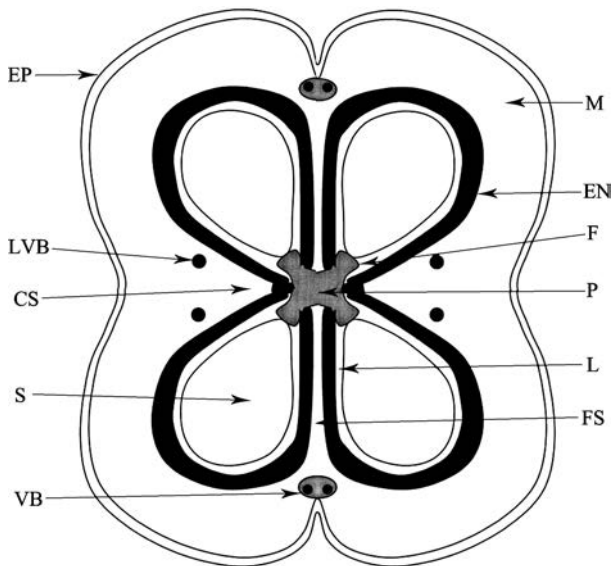
间胎盘特征也各不相同,一些品种的种子是牢固地附着在胎盘上的,而另一些品种的种子并不是完全附着在胎盘上的,当蒴果开裂时,种子会从胎盘上脱落。

#### 3.2 芝麻蒴果的组织结构研究

想要探明芝麻蒴果开裂的根本原因,首先必须从研究蒴果的组织结构入手。与大多数植物一样,芝麻蒴果心皮有 3 个明显的维管束,1 个在内侧,2 个在外侧。芝麻蒴果有一个单细胞外果皮层,大多数品种的外果皮层有许多茸毛,但有一些品种无茸毛。中果皮由被薄壁细胞包围的维管束组成,而且这些细胞并没有排列成一排,这是导致蒴果外表面凹凸不平的原因;不同品种的中果皮细胞大小不同,一般不开裂的有较大的中果皮细胞。除了胎盘突出的地方,内果皮细胞包围着子房;大多数厚壁内果皮细胞沿蒴果长度方向排列,但有些细胞的长轴围绕蒴果周长方向排列;所有品种的内果皮细胞宽度相似。Ashri 等<sup>[34]</sup>在 1964 年对一个不开裂芝麻品种和一个开裂芝麻品种的蒴果进行解剖,得到了第一张芝麻蒴果解剖图。从解剖学角度研究了开裂品种 45 号和不开裂品种 15 号的蒴果,发现这两种类型蒴果的内果皮排列不同;第二个主要的差异是中果皮,开裂的蒴果没有中果皮细胞分裂,不开裂的蒴果尖端中有细胞分裂,因此在不开裂的蒴果这个区域有一个薄壁细胞,阻碍蒴果开裂。Day<sup>[37]</sup>通过对 32 个芝麻品种的蒴果解剖及与留种量有关的解剖特征的研究,探讨了芝麻蒴果开裂和种子丢失的原因。研究发现不同品种中央维管束上的细胞数目不同,这一特性可以防止蒴果开裂和减少种子损失;所有蒴果开裂的芝麻品种都没有与种子保持力相关的蒴果解剖特征;在蒴果衰老过程中,中果皮的薄壁细胞与内果皮的厚壁细胞收缩程度不同,致使蒴果壁产生张力,从而迫使蒴果沿着细胞间的薄弱区打开;抗裂蒴性较强的种质,蒴果连接处外果皮和中维管束之间有许多细胞层,可以有效抑制蒴果开裂。通过芝麻蒴果组织结构(图 2)的研究,有助于了解蒴果是如何开裂和造成种子丢失的,确定芝麻蒴果开裂的机理并采取措施减少种子损失。

#### 3.3 芝麻抗裂蒴性鉴定及抗裂品种选育

芝麻蒴果开裂不利于芝麻机械化收获,严重制约了芝麻产业的发展,因此目前迫切需要培育抗裂蒴、宜机收的芝麻新品种。首先就需要建立一种简便易行、重复性好的芝麻抗裂蒴性鉴定方法。目前,



EP: 外果皮; VB: 外侧维管束; M: 中果皮; EN: 内果皮;  
L: 子房室; S: 种子; FS: 假隔膜; F: 珠柄; LVB: 中央维管束;  
CS: 心皮隔膜; P: 胎盘

EP: epicarp, VB: median vascular bundle, M: mesocarp,

EN: endocarp, L: locule, S: seed,

FS: false septum, F: funiculus, LVB: lateral vascular bundle,

CS: carpel septum, P: placenta

图2 芝麻蒴果横切面组织结构图<sup>[37]</sup>

Fig.2 Diagrammatic representation of sesame capsule transection tissues<sup>[37]</sup>

在大豆<sup>[38-41]</sup>、油菜<sup>[42-45]</sup>等荚(角)果容易开裂落粒的作物中,荚(角)果抗裂性鉴定方法的研究已经非常成熟,而在芝麻上抗裂蒴性鉴定方法的研究却比较薄弱。Langham<sup>[46]</sup>总结了两种用于鉴定芝麻抗落粒的方法,分别是自然法和机械法。自然法鉴定出的抗落粒好的芝麻品种蒴果中种子保留量达65%~97%;机械法鉴定出的抗落粒性好的品种种子保留量能达到65%以上。师立松等<sup>[25]</sup>创建了通过测量蒴果裂口宽来精准鉴定芝麻抗裂蒴性的方法,并利用该方法筛选得到11份高抗裂蒴种质,最小裂口宽仅为0.513 cm。芝麻抗裂蒴性鉴定方法的建立不仅可用于从丰富的种质资源中发掘高抗裂蒴种质,还可以用于连锁分析/全基因组关联分析等基因定位研究群体的抗裂蒴性表型鉴定。

在芝麻种质资源中,有一类特殊遗传类型,称作“闭蒴”(Closed capsule),即蒴果成熟时紧闭不开裂。Langham<sup>[47]</sup>于1946年首先发现了闭蒴芝麻;Cagirgan<sup>[48]</sup>利用土耳其本地芝麻,通过 $\gamma$ 射线照射实验获得了闭蒴突变体;Deshev等<sup>[49]</sup>培育出了保加利亚第一种成熟时带有闭蒴的芝麻品种。目前,闭蒴芝麻已被纳入商业芝麻品种,Sesaco(<https://sesaco.com/about-us>)

公司已开发出抗裂蒴或不开裂的品种,2011年,Langham<sup>[50-51]</sup>选育出了抗裂蒴芝麻品种“Sesaco 27”和抗裂蒴黑芝麻品种“S55”,这两个品种蒴果不开裂,适合机械化收割并且用于实际生产。Stamatov等<sup>[52]</sup>研究发现,芝麻种子的脱水率对种子的脱落有很大的影响,并且提出应该选育具有强附着胎盘或非开裂蒴果的品种。虽然闭蒴芝麻可以防止落粒,减少产量损失,但是目前大部分的闭蒴芝麻生育率低,茎秆扭曲,蒴果短,抗病性差,而且闭蒴芝麻后期脱粒比较困难,脱粒过程中容易造成种子破碎;Langham<sup>[53]</sup>认为微裂蒴芝麻品种,更适合用于农场联合收割机进行机械化收获。抗裂蒴品种的选育最终目的是为了减少种子损失,更有利于芝麻机械化收获。

## 4 芝麻蒴果性状遗传学及分子生物学研究

### 4.1 蒴果性状遗传学研究

孟德尔的分离定律和自由组合定律为解释自然界生物的多样性提供了重要的理论依据,前人对芝麻蒴果的一些重要性状进行了深入系统的遗传学研究。Langham<sup>[47]</sup>利用开裂品种和不开裂品种进行杂交得到了 $F_2$ ,发现蒴果开裂与不开裂植株比例为3:1,认为蒴果开裂是由一对ID/id基因控制,而且蒴果开裂相对于蒴果不开裂是完全显性的。而Kotcha等<sup>[54]</sup>研究发现蒴果的抗裂性分别由两对显性上位性和隐性上位性基因控制的。Culp<sup>[55]</sup>利用两个芝麻杂交后代的表型发现,“纸壳蒴果”为单基因隐性遗传,而且这个性状是重复隐性上位的结果;每株蒴果数受一对基因控制;蒴果皮颜色是受单基因控制的,而且绿色比紫色占优势;每个叶腋一个蒴果优于每个叶腋多个蒴果;蒴果类型、每叶腋蒴果数和植株颜色3个性状之间没有连锁关系。Yol等<sup>[23]</sup>研究发现每个叶腋1个蒴果对3个蒴果占优势,并且该性状由单基因控制的,这与Culp<sup>[55]</sup>的研究结果一致。Culp<sup>[56]</sup>研究发现蒴果长度的遗传受2~5个基因控制,而且短蒴果比长蒴果占优势。以上这些研究结果,是对芝麻遗传改良理论的重要支撑,对于芝麻杂交育种,实现两个或多个优良性状的基因聚合具有指导意义,对于蒴果相关性状关键基因的发掘和深入研究亦具有重要价值。

### 4.2 蒴果性状相关分子标记研究

进入21世纪,随着分子标记技术的快速发展与

应用,已经成为作物遗传改良领域最重要的技术手段之一。芝麻蒴果相关分子生物学研究最先从分子标记入手,早在 2003 年,Uzun 等<sup>[57]</sup>就利用 BSA 方法对闭蒴突变体“cc3”和土耳其品种“Muganli-57”的杂交后代定位,共筛选出 72 个闭蒴连锁的引物,鉴定出一个紧密连锁的 AFLP 标记。Phumichai 等<sup>[58]</sup>构建了一个 F<sub>2</sub> 群体,筛选出 192 个 AFLP 引物,鉴定出 9 条多态性条带,定位到了一个可以区分裂蒴和闭蒴的 AFLP 分子标记 Si-SR-32-19。杨梅等<sup>[12]</sup>为定位与芝麻蒴果大小相关的 QTL,构建了一个 RIL 群体在 3 个环境下种植,3 个环境下一共检测到 40 个与蒴果相关的 QTL,其中有 12 个 QTL 分别在两个环境中被重复检测到,有 9 个 QTL 在 3 个环境中均被检测到;控制中位蒴果果长、宽、厚的 QTL 一共 18 个,效应最大的位点分别是 qMCL13.1、qMCW9.1、qMCT13.1;控制侧位果长、宽、厚的 QTL 一共有 22 个,效应最大的位点分别是 qFCL11.1、qFCW9.1、qFCT9.1。构建遗传连锁图谱有助于重要性状遗传定位,Wu 等<sup>[59]</sup>构建了 224 个重组自交系芝麻的高密度遗传图谱,利用多重区间作图法和混合线性复合区间作图法,定位到了 1 个与每株蒴果数相关的 QTL 和 5 个与芝麻蒴果长度相关的 QTL。Zhou 等<sup>[60]</sup>利用一个包含 705 份种质的自然群体,在 3 个不同环境中的种质,对 39 个种子产量相关性状进行了全基因组关联研究,在 LG5 上定位到了 1 个稳定的与每株蒴果数相关的 QTL;定位到 4 个与蒴果长度相关的 QTL,其中 LG11 上的 QTL 在 3 个环境能够被重复检测到,而且定位到的 QTL 与 Wu 等<sup>[59]</sup>的结果重合。Wei 等<sup>[61]</sup>利用全基因组关联分析的方法定位到一个与每叶腋蒴果数紧密连锁的 SNP 位点,并通过构建群体发现每叶腋单蒴为显性性状。近年来随着现代分子生物技术的不断发展,越来越多的与蒴果性状紧密连锁的标记被筛选、开发,为分子标记辅助选择育种奠定了重要基础。

### 4.3 蒴果性状相关基因研究

随着芝麻全基因组测序组装的完成,以及高通量测序技术的快速发展,许多控制蒴果性状的基因被克隆并进行了功能验证。Wei 等<sup>[62]</sup>利用 EMS 诱导得到了一个每蒴果粒数较少和蒴果长度较短的突变体“*cs1*”,并对“*cs1*”进行了遗传分析、基因克隆和分子机理研究。利用“*cs1*”和“豫芝 11”构建了一个 F<sub>2</sub> 群体,进行关联分析和区域基因组筛选,找到了候选基因 *SiCRC*; *SiCRC* 由 7 个外显子和 6 个

内含子组成,编码 163 个氨基酸;“*cs1*”中的 *SiCRC* 在第 5 内含子和第 6 外显子连接处出现点突变,剪接位点向下游移动 8 个核苷酸,导致剪接错误。转录组分析发现植物激素信号转导,尤其是生长素信号转导途径,是最丰富的差异表达信号转导途径。最终推断 SNP 位点突变破坏了转录因子的功能,其可能作用于 CRC 生长素信号转导通路的下游,最终导致芝麻每蒴果粒数减少和蒴果长度变短。Zhou 等<sup>[60]</sup>利用全基因组关联分析得到了控制每株蒴果数的基因 *SiACS8*, *SiACS8* 以前被鉴定为与每叶腋蒴果数相关,从而进一步证明了 *SiACS8* 是控制芝麻蒴果数的基因, *SiACS8* 在拟南芥上的同源基因 *At4S7770* (*AtACS8*) 参与乙烯生长素的合成,表明芝麻蒴果数量受植物激素的调节;找到了与蒴果长度相关的 3 个基因 *SIN\_1011000*、*SIN\_1010995*、*SIN\_1010983*,对 3 个基因进行实时定量 PCR (qRT-PCR) 表达分析发现,只有 *SIN\_1010995* (*SiLPT3*) 在不同发育阶段的短、长蒴果大小材料间存在显著差异, *SiLPT3* 在短蒴果中比长蒴果表达显著。Zhang 等<sup>[63]</sup>发现芝麻闭蒴和卷叶两个性状连锁,并在第 8 号连锁群上定位到同时控制卷叶和闭蒴的基因 *SiCLI*, *SiCLI* 编码一个转录抑制因子 KAN1 蛋白,在闭蒴卷叶突变体中将 20 个核酸 (caggtagctatatgca) 突变为 6 个核酸 (TCTTTG),最终导致翻译提前终止。通过对控制蒴果性状进行基因克隆和遗传转化,最终可以实现芝麻的精准分子设计育种,缩短育种年限,快速高效地培育出优质的理想品种。

## 5 展望

### 5.1 继续加强芝麻蒴果相关性状研究,助力高产芝麻新品种选育

高产芝麻品种的理想特征包括很多蒴果性状,芝麻蒴果性状具有丰富的遗传变异,然而,长期以来蒴果性状的研究在国内外一直未被重视,笔者在文献查阅过程中发现蒴果相关研究的很多文献年代比较久远,多数是关于蒴果发育规律、不同叶蒴比对蒴果发育的影响、如何提高结蒴率等的研究,在关于蒴果大小、数量、成熟期蒴果开裂落粒等方面几乎没有进展,这些性状毋庸置疑的是影响芝麻产量的重要因素,因此,今后需进一步强化蒴果大小、单株蒴果数、每蒴果粒数、抗裂蒴性等性状的研究,最终目标是通过蒴果的改良提高芝麻单株产量。

## 5.2 聚焦于抗裂蒴新品种的选育,推动芝麻生产机械化进程

目前,我国芝麻生产仍以粗放的劳动密集型为主,生产成本低,比较效益低,仅收获脱粒环节每 667m<sup>2</sup> 需要 4 个工,占芝麻 667m<sup>2</sup> 生产总成本的 60%。随着我国供给侧结构性改革的不断推进,现代芝麻生产发展迫切需要机械化技术来提高生产效率。然而,严重缺乏适宜机械化的抗裂蒴品种,已成为制约我国芝麻生产发展和规模化种植的瓶颈问题。虽然有不少学者对于芝麻闭蒴性状开展了系列研究,还试图将控制闭蒴的基因导入到芝麻品种中进行利用,但是很难获得闭蒴或抗裂蒴且无不良性状的杂交后代,多数材料伴有半不育、卷叶、蒴果短小、紧闭、种子量少、脱粒难度大等不良表现,完全无法用于生产,因此芝麻闭蒴基因型难以用于抗裂蒴育种改良。根据笔者多年研究观察,总结出适宜机械化收获的蒴果特征应为蒴形正常、成熟干燥后蒴果尖部开口为微裂(高抗裂蒴)、腰缝不裂的蒴果。虽然我国保存的芝麻种质资源中高抗裂蒴类型极少,但是芝麻抗裂蒴性存在广泛变异,说明抗裂蒴性遗传改良还有较大的潜力,因此,需要进一步从大量芝麻种质资源中精准鉴定、深入发掘高抗裂蒴基因资源,并进行创新利用,以破解芝麻抗裂蒴性遗传改良的科学难题,最终推动芝麻生产机械化进程。

## 5.3 深化抗裂蒴性标记、基因发掘与应用研究,解析分子机理,应用于分子育种

在其他角(荚)果容易开裂的植物中,抗裂角(荚)性状的基因发掘与遗传基础解析等一直是研究热点,包括模式植物拟南芥,以及主要油料作物大豆和油菜等。在芝麻上,前人研究已初步明确了蒴果开裂的过程及与组织结构的关系,在此基础上,尚需加快开展芝麻抗裂蒴性的分子机理解析,利用全基因组关联分析、连锁作图结合转录组、代谢组分析等有效手段,高效、准确地鉴定芝麻抗裂蒴性关键基因,重点研究参与离区分化形成、木质化以及离区分离层细胞壁降解的基因等,验证基因的功能,发掘优异等位变异,开发功能标记,为我国芝麻抗裂蒴性遗传改良提供分子理论和技术支撑。

### 参考文献

[1] 张秀荣,李培武,汪雪芳,王旭. 芝麻种子木质素组分、粗脂肪、粗蛋白含量及相关性分析. 中国油料作物学报, 2005, 27(3): 90-92  
Zhang X R, Li P W, Wang X F, Wang X. Studies on relationship among lignans oil and protein content in sesame

seed. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2005, 27(3): 90-92

[2] 王蕾,黎冬华,齐小琼,张艳欣,丁霞,王林海,危文亮,高媛,张秀荣. 芝麻核心种质芝麻素和芝麻酚林的关联分析. 中国油料作物学报, 2014, 36(1): 32-37  
Wang L, Li D H, Qi X Q, Zhang Y X, Ding X, Wang L H, Wei W L, Gao Y, Zhang X R. Association analysis of sesamin and sesamol in the core sesame (*Sesamum indicum* L.) germplasm. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2014, 36(1): 32-37

[3] Anilakumar K R, Pal A, Khanum F, Bawa A S. Nutritional, medicinal and industrial uses of sesame (*Sesamum indicum* L.) seeds-an overview. Agriculturae Conspectus Scientificus, 2010, 75(4): 159-168

[4] 张艳欣,王林海,黎冬华,危文亮,高媛,张秀荣. 芝麻茎点枯病抗性关联分析及抗病载体材料挖掘. 中国农业科学, 2012, 45(13): 2580-2591  
Zhang Y X, Wang L H, Li D H, Wei W L, Gao Y, Zhang X R. Association mapping of sesame (*Sesamum indicum* L.) resistance to *Macrophomina phaseolina* and identification of resistant accessions. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(13): 2580-2591

[5] 张艳欣,王林海,黎冬华,高媛,吕海霞,张秀荣. 芝麻耐湿性 QTL 定位及优异耐湿基因资源挖掘. 中国农业科学, 2014, 47(3): 422-430  
Zhang Y X, Wang L H, Li D H, Gao Y, Lv H X, Zhang X R. Mapping of sesame waterlogging tolerance QTL and identification of excellent waterlogging tolerant germplasm. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(3): 422-430

[6] Zhang Y X, Wang L H, Gao Y, Li D H, Yu J Y, Zhou R, Zhang X R. Genetic dissection and fine mapping of a novel dt gene associated with determinate growth habit in sesame. BMC Genetics, 2018, 19(1): 38

[7] Dossa K, Wei X, Niang M, Liu P, Zhang Y X, Wang L H, Liao B S, Cissé N, Zhang X R, Diouf D. Near-infrared reflectance spectroscopy reveals wide variation in major components of sesame seeds from Africa and Asia. Crop Journal, 2018, 6(2): 202-206

[8] Dossa K, Li D H, Zhou R, Yu J Y, Wang L H, Zhang Y X, You J, Liu A L, Mmadi M A, Fonckea D, Diouf D, Cissé N, Wei X, Zhang X R. The genetic basis of drought tolerance in the high oil crop *Sesamum indicum*. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(9): 1-16

[9] 李法计,徐学欣,何中虎,肖永贵,陈新民,王志敏. 三种限水灌溉水平下中麦 175 干物质积累与水分利用特性解析. 中国农业科学, 2018, 51(2): 374-385  
Li F J, Xu X X, He Z H, Xiao Y G, Chen X M, Wang Z M. Dry matter accumulation and water use performance of winter wheat cultivar Zhongmai 175 under three limited irrigation levels. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51(2): 374-385

[10] 马娟,王浩,王利锋,曹言勇,李晶晶,Thomas Lubberstedt,王丽艳,李会勇. 玉米产量相关性状定位和 Meta-QTL 整合. 植物遗传资源学报, 2019, 20(1): 37-47  
Ma J, Wang H, Wang L F, Cao Y Y, Li J J, Thomas L, Wang L Y, Li H Y. QTL mapping and Meta-QTL analysis for grain yield related traits in maize (*Zea mays* L.). Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(1): 37-47

[11] 郑本川,崔成,张锦芳,李浩杰,柴靛,蒋俊,蒋梁材. 甘蓝型油

- 菜育种亲本单株产量与农艺性状相关性分析. 植物遗传资源学报, 2019, 20(1): 113-121
- Zheng B C, Cui C, Zhang J F, Li H J, Chai L, Jiang J, Jiang L C. Correlation analysis of yield per plant and agronomic traits in breeding lines in *Brassica napus* L.. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(1): 113-121
- [ 12 ] 杨梅, 杨文娟, 高媛, 张艳欣, 朱晓冬, 周榕, 黎冬华, 张秀荣, 吴文华, 王林海. 芝麻蒴果大小相关性状的 QTL 定位分析. 中国油料作物学报, 2017, 39(6): 785-793
- Yang M, Yang W J, Gao Y, Zhang Y X, Zhu X D, Zhou R, Li D H, Zhang X R, Wu W H, Wang L H. Quantitative trait locus mapping for sesame capsule size. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2017, 39(6): 785-793
- [ 13 ] 张秀荣, 赵应忠, 冯祥运, 程勇, 郭庆元. 芝麻资源核心收集品的建立. 中国油料作物学报, 1999, 21(3): 28-30
- Zhang X R, Zhao Y Z, Feng X Y, Cheng Y, Guo Q Y. Establishment of sesame germplasm core collection. Chinese Journal of Oil Crop Science, 1999, 21(3): 28-30
- [ 14 ] Bisht I S, Mahajan R K, Loknathan T R, Agrawal R C. Diversity in Indian sesame collection and stratification of germplasm accessions in different diversity groups. Genetic Resources and Crop Evolution, 1998, 45(4): 325-335
- [ 15 ] Zhang X R, Zhao Y Z, Cheng Y, Feng X Y, Guo Q Y, Zhou M D, Toby H. Establishment of sesame germplasm core collection in China. Genetic Resources and Crop Evolution, 2000, 47(3): 273-279
- [ 16 ] 张艳欣, 张秀荣, 孙建. 油料作物种质资源核心收集品研究进展. 植物遗传资源学报, 2009, 10(1): 152-157
- Zhang Y X, Zhang X R, Sun J. Advances in research on core collection of oil crop germplasm resources. Journal of Plant Genetic Resources, 2009, 10(1): 152-157
- [ 17 ] Kang C W, Kim D H, Lee S W, Shim K B, Kang M H, Kim J K, Rho J H, Oh M K, Byeon H S, Kim I J, Ryu B Y, Kim D K, Kwon J B, Kim S K, Oh S K, Kim W S. A new short stem with dense capsule and high yielding sesame variety "Namback". Korean Journal of Breeding Science, 2002, 34(4): 371-372
- [ 18 ] Shim K B, Hwang C D, Pae S B, Lee C K, Kim S U, Park C H, Song D Y, Kim K H, Rho J W, Park K H, Ha T J, Kang D S, Choi K H, Nam S Y, Lee J C, Kwon J B, Lee S J. A new white sesame variety "Milsung" having dense capsule and high yield. Korean Journal of Breeding Science, 2013, 45(2): 138-141
- [ 19 ] 冯祥运. 中国芝麻种质资源研究 I. 搜集、编目与分类. 中国油料作物学报, 1999, 21(2): 78-81
- Feng X Y. Studies on sesame germplasm resources in China I. Collecting and cataloguing. Chinese Journal of Oil Crop Science, 1999, 21(2): 78-81
- [ 20 ] Yol E, Toker C, Uzun B. Inheritance of long and dense capsule characteristics in sesame. Turkish Journal of Field Crops, 2017, 22(1): 8-13
- [ 21 ] Yapav L N. Tricarpellate-capsule mutant in sesame *Sesamum orientale* L.. Science and Culture, 1968, 34: 408
- [ 22 ] Rheenen H A. The desirability of three versus one flowers and capsules per leaf axil in sesame (*Sesamum indicum* L.). FAO Plant Production and Protection Paper, 1981, 29: 97-102
- [ 23 ] Yol E, Uzun B. Inheritance of number of capsules per leaf axil and hairiness on stem, leaf and capsule of sesame (*Sesamum indicum* L.). Australian Journal of Crop Science, 2011, 5(1): 78-81
- [ 24 ] 张秀荣, 冯祥运. 芝麻种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006: 23-25
- Zhang X R, Feng X Y. Descriptors and data standard for sesame (*Sesamum indicum* L.). Beijing: China Agriculture Press, 2006: 23-25
- [ 25 ] 师立松, 高媛, 黎冬华, 杨文娟, 周榕, 张秀荣, 张艳欣. 芝麻抗裂蒴性鉴定方法研究及核心种质抗裂蒴性评价. 中国农业科学, 2019, 52(20): 3520-3532
- Shi L S, Gao Y, Li D H, Yang W J, Zhou R, Zhang X R, Zhang Y X. Study on the method for identification sesame capsule dehiscence resistance and evaluation of capsule dehiscence resistance of the core collection. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(20): 3520-3532
- [ 26 ] 孙梅英, 鲍敬保, 王振廷. 芝麻蒴果发育过程研究. 中国油料作物学报, 1987(2): 48-50
- Sun M Y, Bao J B, Wang Z T. A study of developmental process of sesame capsules. Chinese Journal of Oil Crop Science, 1987(2): 48-50
- [ 27 ] 张秀荣, 孙建, 霍磊, 何平. 芝麻蒴果及种子的生长发育特性. 中国油料作物学报, 2007, 29(3): 291-296
- Zhang X R, Sun J, Huo L, He P. Growth characteristics of sesame capsules and seeds. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2007, 29(3): 291-296
- [ 28 ] Sun M Y, Bao J B, Wang Z T. A study of developmental process of sesame capsules. Oil Crops of China, 1987(1): 48-50
- [ 29 ] 高桐梅, 卫双玲, 李春明, 李丰, 梅鸿献. 芝麻不同部位开花结蒴规律及蒴果发育特性研究. 河南农业科学, 2013, 42(4): 64-67
- Gao T M, Wei S L, Li C M, Li F, Mei H X. Study on blossom and capsule law and capsule development character at different position of sesame. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2013, 42(4): 64-67
- [ 30 ] Gao T M, Wei S L, Li F M, Li F, Mei H X. Capsule development characters at different positions of sesame (*Sesamum indicum*). Agricultural Science & Technology, 2014, 15(1): 43-46, 82
- [ 31 ] 李承华, 李英德, 杨经泽. 芝麻单株叶蒴比与蒴果发育. 中国油料, 1989(2): 29-33
- Li C H, Li Y D, Yang J Z. Relationship between different leaf-capsule ratio of the plant and capsule development of sesame. Oil Crops of China, 1989(2): 29-33
- [ 32 ] 孙梅英, 刘书岭, 余飞, 徐新福, 甄志高, 刘小孟. 芝麻不同时期去叶对蒴果发育和产量的影响及保叶增产措施. 中国油料作物学报, 2001(2): 46-48
- Sun M Y, Liu S L, Yu F, Xu X F, Zhen Z G, Liu X M. Effect of defoliation on capsule development and yield and practices to prolong leaf functional period for high yield in sesame. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2001(2): 46-48
- [ 33 ] Langham D R. Progress in mechanizing sesame in the US through breeding. Trends in New Crops and New Uses, 2002: 157-173
- [ 34 ] Ashri A, Ladijinski G. Anatomical effects of the capsule dehiscence alleles in sesame. Crop Science, 1964, 4: 136-138
- [ 35 ] Bedigian D. Evolution of sesame revisited: domestication, diversity and prospects. Genetic Resources & Crop Evolution, 2003, 50: 779-787



- [ 36 ] Langham D G, Rodriguez M, Reveron E. Dehiscencia, y otras características del ajonjolí (*Sesamum indicum* L.), en relación con el problema de la cosecha. Genesa Publicación Técnica 1, Maracay, Venezuela, 1956
- [ 37 ] Day J S. Anatomy of capsule dehiscence in sesame varieties. *Journal of Agricultural Science*, 2000, 134 ( 1 ): 45-53
- [ 38 ] Yamada T, Funatsuki H, Hagihara S, Fujita S, Tanaka Y, Tsuji H, Ishimoto M, Fujino K, Hajika M. A major QTL, *qPDH1*, is commonly involved in shattering resistance of soybean cultivars. *Breeding Science*, 2009, 59 ( 4 ): 435-440
- [ 39 ] Suzuki M, Fujino K, Nakamoto Y, Ishimoto M. Fine mapping and development of DNA markers for the *qPDH1* locus associated with pod dehiscence in soybean. *Molecular Breeding*, 2010, 25 ( 3 ): 407-418
- [ 40 ] Dong Y, Yang X, Liu J, Wang B H, Liu B L, Wang Y Z. Pod shattering resistance associated with domestication is mediated by a NAC gene in soybean. *Nature Communications*, 2014, 5 ( 2 ): 3352
- [ 41 ] Funatsuki H, Suzuki M, Hirose A, Inaba H, Yamada T, Hajika M, Komatsu K, Katayama T, Sayama T, Ishimoto M, Fujino K. Molecular basis of a shattering resistance boosting global dissemination of soybean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111 ( 50 ): 17797
- [ 42 ] Raman H, Raman R, Kilian A, Detering F, Carling J, Coonbes N, Diffey S, Kadkol G, Edwards D, McCully M, Ruperao P, Parkin I A P, Batley J, Luckett D, Wratten N. Genome-Wide delineation of natural variation for pod shatter resistance in *Brassica napus*. *PLoS One*, 2014, 9 ( 7 ): e101673
- [ 43 ] Liu J, Wang J, Wang H, Wang W X, Zhou R J, Mei D S, Cheng H T, Yang J, Raman H, Hu Q. Multigenic control of pod shattering resistance in Chinese rapeseed germplasm revealed by genome-wide association and linkage analyses. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7 ( 1058 ): 1-14
- [ 44 ] Mongkolporn O, Kadkol G P, Pang E C K, Taylor P W J. Identification of RAPD markers linked to recessive genes conferring siliqua shatter resistance in *Brassica rapa*. *Plant Breeding*, 2010, 122 ( 6 ): 479-484
- [ 45 ] 刘婷婷, 孙盈盈, 曹石, 杨阳, 吴莲蓉, 左青松, 吴江生, 周广生. 油菜抗裂角性状研究进展. *作物杂志*, 2014 ( 3 ): 5-9  
Liu T T, Sun Y Y, Cao S, Yang Y, Wu L R, Zuo Q S, Wu J S, Zhou G S. Research advances on traits of resistance to pod shattering in rapeseed. *Crops*, 2014 ( 3 ): 5-9
- [ 46 ] Langham D R. Method for making non-dehiscent sesame. USA, US006100452A, 2000-08-08
- [ 47 ] Langham D G. Genetics of sesame III: "open sesame" and mottled leaf. *Journal of Heredity*, 1946, 37 ( 5 ): 149-152
- [ 48 ] Cagirgan M I. Radio sensitivity of Turkish sesame to gamma-rays. *Turkish Journal of Field Crops*, 1996, 1 ( 2 ): 39-43
- [ 49 ] Deshev M. Possibilities for increasing the effectiveness of selection in sesame (*Sesamum indicum* L.) for mechanized harvesting. Sadovo, Bulgaria; Doctoral thesis, Institute of Plant Genetic Resources, 2015
- [ 50 ] Langham D R. Non-dehiscent black-seeded sesame variety Sesaco 55. USA, US 08003848, 2011-08-23
- [ 51 ] Langham D R. Non-dehiscent sesame variety Sesaco 27. USA, US07964768, 2011-06-21
- [ 52 ] Stamatov S, Deshev M. Model of breeding for high yields in nonshattering sesame (*Sesamum indicum* L.) suitable for mechanized harvest. *Rasteniev' dni Nauki*, 2010, 47 ( 2 ): 99-101
- [ 53 ] Langham D R. Pygmy sesame plants for mechanical harvesting. USA: US8664472, 2014-03-04
- [ 54 ] Kotcha A, Wongyai W, Pongtongkam P, Verawudh J. Inheritance of shatter resistance capsules in sesame. *Thai Journal of Genetics*, 2012, 5: 149-158
- [ 55 ] Culp T W. Inheritance of papershell capsules, capsule number and plant color. *Journal of Heredity*, 1960, 51 ( 3 ): 146-148
- [ 56 ] Culp T W. Inheritance of plant height and capsule length in sesame, *Sesamum Indicum* L.. *Agronomy Journal*, 1960, 52 ( 2 ): 101-103
- [ 57 ] Uzun B, Lee D, Donini P, Cagirgan M I. Identification of a molecular marker linked to the closed capsule mutant trait in sesame using AFLP. *Plant Breeding*, 2003, 122 ( 1 ): 95-97
- [ 58 ] Phumichai C, Matthayathaworn W, Chuenpom N, Wongkaew A, Somsaeng P, Yodyingyong T, Panklang P, Jenweerawat S, Keawsaard Y, Phumichai T, Sree Wongchai T, Kaveeta R. Identification of a SCAR marker linked to a shattering resistance trait in sesame. *Turkish Journal of Field Crops*, 2017, 22 ( 2 ): 258-265
- [ 59 ] Wu K, Liu H Y, Yang M M, Tao Y, Ma H H, Wu W X, Zuo Y, Zhao Y Z. High-density genetic map construction and QTLs analysis of grain yield-related traits in Sesame (*Sesamum indicum* L.) based on RAD-Seq technology. *BMC Plant Biology*, 2014, 14 ( 1 ): 274
- [ 60 ] Zhou R, Dossa K, Li D H, Yu J Y, You J, Wei X, Zhang X R. Genome-wide association studies of 39 seed yield-related traits in sesame (*Sesamum indicum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19 ( 9 ): 2794
- [ 61 ] Wei X, Liu K Y, Zhang Y X, Feng Q, Wang L H, Zhao Y, Li D H, Zhao Q, Zhu X D, Zhu X F, Li W J, Fan D L, Gao Y, Lu Y Q, Zhang X M, Tang X M, Zhou C C, Zhu C R, Liu L F, Zhong R C, Tian Q L, Wen Z R, Weng Q J, Han B, Huang X H, Zhang X R. Genetic discovery for oil production and quality in sesame. *Nature Communications*, 2015, 6: 8609
- [ 62 ] Wei L B, Li C, Duan Y H, Qu W W, Wang H L, Miao H M, Zhang H Z. A SNP mutation of *SiCRC* regulates seed number per capsule and capsule length of *cs1* mutant in sesame. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 ( 16 ): 4056
- [ 63 ] Zhang H Y, Miao H M, Wei L B, Li C, Duan Y H, Xu F F, Qu W W, Zhao R H, Ju M, Chang S X. Identification of a *SiCLI* gene controlling leaf curling and capsule indehiscence in sesame via cross-population association mapping and genomic variants screening. *BMC Plant Biology*, 2018, 18 ( 1 ): 296