

亚麻分子标记辅助育种研究进展

姜 慧, 潘 根, 常 丽, 黄思齐, 唐慧娟, 李德芳, 赵立宁, 李建军, 伍叶娜, 陈安国
(中国农业科学院麻类研究所, 长沙 410205)

摘要: 亚麻作为一种经济作物, 综合利用价值高, 亚麻籽丰富的营养成分和活性物质以及优质的纤维品质使得亚麻越来越受到青睐, 因而培育高品质亚麻品种成为当前的育种目标。传统育种方法因周期长、选择有限等原因限制了育种进程, 随着分子生物学和分子标记等技术的发展, 传统育种手段结合分子育种在一定程度满足了育种需求。文章对分子标记在亚麻研究中的应用、遗传连锁图谱构建、数量性状基因座位定位、抗性及育性标记定位、全基因组关联分析等研究进展作一综述, 并探讨亚麻分子标记辅助育种研究中存在的问题, 为今后亚麻育种提供一些参考。

关键词: 亚麻; 分子标记; 辅助育种; 研究进展

Advances in Molecular Marker Assisted Breeding of Flax

JIANG Hui, PAN Gen, CHANG Li, HUANG Si-qi, TANG Hui-juan, LI De-fang,
ZHAO Li-ning, LI Jian-jun, WU Ye-na, CHEN An-guo
(Institute of Bast Fiber Crops, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410205)

Abstract: Flax (*Linum usitatissimum* L.) is an economic crop with multiple utilization value. The rich nutrients and active substances of flaxseed as well as high-quality fiber make flax more and more popular. Therefore, producing high-quality flax varieties has become the current breeding goal. Traditional breeding methods have the limitation of the long cycles and limited choices. With the development of molecular biology and molecular markers, the traditional breeding methods combined with molecular breeding have met the breeding requirements. This article reviews the advances made in the application of molecular markers in flax, construction of genetic linkage maps, quantitative trait locus positioning, resistance and fertility marker positioning and genome-wide association analysis. The current problems of molecular marker assisted breeding in flax are discussed to provide some references for flax breeding in the future.

Key words: flax; molecular markers; assisted breeding; research progress

亚麻 (*Linum usitatissimum* L.) 是亚麻科 (Linaceae) 亚麻属 (*Linum*) 一年生草本植物, 人类在 5000 年前就已种植, 是最早栽培利用的农作物之一, 具有适应性广、抗逆性强等特点^[1]。亚麻按用途可分为油用亚麻、纤用亚麻和油纤两用亚麻, 油用亚麻和油纤两用亚麻广泛种植于我国内蒙古、甘肃、河北、新疆、宁夏、山西六省 (区), 纤用亚麻主要分布在

黑龙江、吉林、新疆、内蒙古地区^[2]。亚麻是一种综合利用价值很高的作物, 亚麻纤维具有强韧、吸湿性强、透气、耐磨、耐高温、防静电、抑菌保健等优良性能, 可用于服装制造、复合材料、防火材料等^[3]。亚麻籽含有丰富的 α -亚麻酸 (ALA)、木脂素、膳食纤维、亚麻籽蛋白、酚类化合物等营养成分和活性物质, 具有调节脂质代谢、降低血糖血脂水平、改善心脑血管

收稿日期: 2020-11-24 修回日期: 2020-12-09 网络出版日期: 2020-12-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20201124001>

第一作者研究方向为亚麻遗传育种, E-mail: 2362165363@qq.com; 潘根为共同第一作者

通信作者: 陈安国, 研究方向为麻类作物遗传育种, E-mail: cagibfc@126.com

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31771853); 中国农业科学院基本科研业务费专项院级统筹项目 (Y2019XK15-06)

Foundation Projects: General Project of the National Natural Science Foundation of China (31771853), Special Academy-level Overall Planning Project for Basic Fund of Scientific Research of Chinese Academy of Agricultural Sciences (Y2019XK15-06)

管疾病、预防癌症等功能,同时亚麻籽还可以用于食品、医药及饲料等,是一种优良的功能型食品^[4-6]。

亚麻农艺及品质性状主要指与亚麻籽和亚麻纤维的产量和品质相关性状,抗性性状有抗枯萎病、抗白粉病、抗锈病、耐渍,这些性状均是数量性状,由主效基因和微效基因控制,容易受环境影响。对亚麻经济性状进行遗传改良,提高亚麻纤维和亚麻籽的产量和品质是目前亚麻育种的重要目标。传统育种手段主要依据植物学性状、生理生化性状分析,研究方法有周期长、工作量大、准确性低、可信度小、说服力不强等不足。近年来随着数量遗传学和分子生物学的快速发展,分子标记在亚麻分子育种研究中的应用越来越多^[7]。分子标记是以生物体 DNA 的多态性为基础的一种遗传标记,能够直接检测到个体或种群间的差异,分子标记辅助育种(MAS, molecular marker-assisted breeding)是利用与目标性状紧密连锁或表现共分离的分子标记直接进行选择育种的一种方法,具有稳定、可靠、提高育种效率、加快育种进程等特点^[8-9]。分子标记辅助育种已应用到亚麻遗传育种研究中,主要有遗传多样性分析

和亲缘关系鉴定、指纹图谱构建、种质资源鉴定、系谱分析、遗传连锁图谱构建、数量性状座位(QTL, quantitative trait locus)定位与分析、全基因组关联分析(GWAS, genome-wide association study)等^[7, 10-11],文章将对亚麻分子标记辅助育种研究进展等内容进行论述,为亚麻分子标记辅助育种提供理论基础。

1 分子标记在亚麻研究中的应用

自 1993 年 Gorman 等^[12]首次在亚麻研究中使用分子标记技术以来,分子标记在亚麻研究中的应用愈来愈多,常用的分子标记有扩增片段长度多态性(AFLP, amplified fragment length polymorphism)、随机扩增多态性 DNA(RAPD, random amplified polymorphic DNA)、简单序列重复(SSR, simple sequence repeats)以及单核苷酸多态性(SNP, single nucleotide polymorphism)。分子标记在亚麻中主要应用于遗传多样性分析、指纹图谱构建、亲缘关系分析、种质资源鉴定、遗传图谱构建、QTL 定位以及关联分析等(表 1)。

表 1 分子标记在亚麻研究应用情况一览表

Table 1 Application of molecular markers in research and use of flax

标记类型 Type	应用 Application	参考文献 References
AFLP	遗传图谱构建 Construction of genetic map	[13]
	遗传多样性分析及亲缘关系鉴定 Genetic diversity analysis and relationship identification	[14-17]
	抗枯萎病连锁标记 Fusarium wilt resistance linked marker	[18]
RAPD	遗传图谱构建 Construction of genetic map	[19]
	遗传多样性分析及亲缘关系鉴定 Genetic diversity analysis and relationship identification	[20-28]
	指纹图谱构建 Construction of fingerprint	[26, 29]
	种质资源鉴定 Germplasm identification	[30-31]
	分子验证 Molecular verification	[32-33]
	育性连锁标记 Fertility-linked marker	[34-36]
SSR	抗性标记 Resistance marker	[37-40]
	标记开发 Mark development	[41-48]
	遗传多样性分析及亲缘关系鉴定 Genetic diversity analysis and relationship identification	[49-53]
	种质资源鉴定 Germplasm identification	[54-55]
	遗传图谱构建及 QTL 定位与分析 Genetic map construction and QTL mapping and analysis	[56-60]
SNP	关联分析 Correlation analysis	[61-62]
	标记开发 Mark development	[63-64]
	系统进化分析 System evolution analysis	[65]
	遗传多样性分析 Genetic diversity analysis	[66-67]
	遗传图谱构建及 QTL 定位与分析 Genetic map construction and QTL mapping and analysis	[68-70]
	全基因组关联分析 Genome-wide association study	[71-74]

AFLP 是一种基于 PCR 技术进行基因组 DNA 扩增的技术,扩增片段用聚丙烯酰胺凝胶电泳等方法,鉴定扩增片段的多态性,可重复性高,主要用于亚麻遗传多样性分析和亲缘关系鉴定。李明^[14]用 AFLP 对 18 个中国品种和 67 份来自世界各地的亚麻材料进行遗传多样性分析,表明油用亚麻遗传多样性要远高于纤维亚麻,亲缘关系分析支持了纤维亚麻来自油用亚麻的假说。Vromans 等^[15]基于 110 份来自世界各地的亚麻资源和 1 个野生近缘种 *Linum bienne* 研究纤用亚麻和油用亚麻遗传多样性,表明油用亚麻和野生亚麻 *L. bienne* 是丰富纤维亚麻基因库的潜在种质资源。Chandrawati 等^[16]对 45 个印度亚麻基因型进行指纹图谱分析, NJ 聚类将 45 个基因型划分为 3 个主要类群,类群 III 基因型含油量高,类群 I 含油量低,群体水平上种内变异要远高于种间变异。AFLP 标记步骤较繁琐,操作难度大,但其具有可重复性高、结果稳定可靠、灵敏度高、符合孟德尔遗传规律等特点,使得 AFLP 标记仍是遗传多样性分析、种质资源鉴定、辅助育种等研究强有力的技术手段。

RAPD 利用基因组 DNA 为模板扩增几个随机短引物(8~12 个核苷酸),引物随机设计,操作简单,不需要研究对象 DNA 序列信息,但标记呈显性、实验重复性较差、结果可靠性不高,主要应用于亚麻遗传多样性分析和种质资源鉴定与评价。Fu 等^[20]利用 RAPD 标记对 22 个加拿大栽培种、29 个精选世界栽培种和 10 个地方品种进行遗传多样性分析和亲缘关系鉴定,发现不同种质资源的差异并不大;后又对 2727 份来自 63 个国家亚麻栽培种的地理模式进行分析,依据区域划分为 12 类,东亚和欧洲区域材料多样性丰富,而印度次大陆和非洲区域种质有明显区别,西亚区域种质在遗传关系上与非洲地区种质更相近,但与印度次大陆较远^[21]。邓欣等^[23]用 25 个随机引物对 10 个来自不同国家和地区种的亚麻品种进行遗传多样性分析,用 UPGMA 法建立了 10 个品种的亲缘关系树状图,将其分为 3 组,纤用亚麻聚为一类,油用亚麻各自成类。郝冬梅等^[26]用 32 条多态性 RAPD 引物对 26 份亚麻材料进行遗传多样性分析,26 份材料分为了 3 个类群,第 1 类群的品种与其他 2 个类群的亲缘关系较远;利用 32 个 RAPD 引物筛选出 10 个核心引物,对 26 份材料进行 DNA 指纹图谱构建,通过构建二进制数据转换为十进制数据,初步构建了亚麻 RAPD 标记分子身份证体系以及 26 份材料的分子身

份证。

SSR 是在所有真核细胞和部分原核生物和真细菌中广泛存在的一种高度重复简单序列,其两端 DNA 序列是保守序列,以此设计引物扩增出 SSR 片段,具有共显性、多态性丰富、多基因、数量多、可遗传、可重复、可靠、种属特异性强等特点。在亚麻研究中,已开发了部分 SSR 标记,Cloutier 等^[42]从 10 个亚麻 cDNA 文库中生成了 146611 个表达序列标签(EST),鉴定到 248 个 SSR 标记。Soto-Cerda 等^[46]通过调查 3242 个亚麻基因组序列找到 118 个含有重复的非冗余序列,在 57 个油用亚麻材料和 3 个纤用亚麻材料扩增后得到 60 对多态性的引物。Cloutier 等^[47]对 1164 个细菌人工染色体末端序列(BES, BSA-end sequences),342 个表达序列标签(EST),共 1506 个 SSR 进行评估和比较分析,其中 673(58%)和 145(42%)个引物对分别在 BES 和 EST 中具有多态性。Wu 等^[48]使用简化基因组测序(RRGS, reduced representation genome sequencing)系统获得了 1574 个微卫星,主要由三核苷酸(56.10%)和二核苷酸(35.23%)重复组成,每个基序由 5~8 个重复组成,进一步利用 48 个亚麻种质资源证明了所开发 SSR 标记的灵敏性和特异性。SSR 标记还常用于亚麻遗传多样性分析、亲缘关系鉴定、遗传连锁图谱构建、QTL 定位以及关联分析等。邓欣^[61]对 535 份亚麻材料进行表型性状特征鉴定和遗传多样性分析,构建了包含 182 份亚麻种质的初级核心种质库,用开发的 193 对 SSR 引物解析了亚麻核心种质的遗传多样性及群体结构,同时利用关联分析得到与产量相关性状显著相关的标记位点,其中有 3 个 SSR 位点在通用线性模型(GLM, general linear model)和混合线性模型(MLM, mixed linear model)两种分析模型都表现出与 2 年的表型性状共同关联。

SNP 标记为第 3 代分子标记,具有遗传稳定性高、数量大、多态性高等特点,随着下一代测序技术(NGS, next-generation DNA sequencing)的快速发展,在植物中挖掘到越来越多的 SNP 位点用于遗传资源管理、遗传图谱构建、QTL 定位、系统进化、关联分析、辅助育种以及功能基因组学研究等方面。亚麻中也挖掘到部分 SNP 位点,Fu 等^[64]用 NGS 技术结合简化基因组测序和生物信息学手段,从 2 个亚麻属的多个样品中鉴定出 211 个新的 SNP 和 19 个新的 InDel。Kumar 等^[63]利用 Illumina 测序平台结合简化基因组文库(RRL, reduced represen-

tation libraries) 对 8 个亚麻基因型进行测序, 序列覆盖范围为 $4.33 \times \sim 15.64 \times$, 发现 55465 个 SNP 标记, 其中约 84% 的 SNP 为单基因型。亚麻中挖掘并经过验证的 SNP 标记被用于亚麻遗传多样性分析、种群结构分析、系统进化、遗传图谱构建、QTL 定位以及全基因组关联分析。

AFLP、RAPD 标记主要被用于亚麻遗传多样性分析、亲缘关系鉴定以及种质资源管理, 但因操作繁琐、重复性差等原因逐渐被广泛存在亚麻基因组且重复性好的 SSR、SNP 标记所替代。SSR、SNP 标记因高通量测序、简化基因组测序等技术的快速发展、易发掘更多的变异位点等特点, 被广泛用于亚麻高密度遗传图谱构建、QTL 定位、全基因组关联分析等研究。

2 亚麻遗传连锁图谱构建进展

遗传连锁图谱 (Genetic linkage map) 是指以遗传标记间重组频率为基础的 1 条染色体或基因位点相对位置的线性排列图。一张高密度的遗传连锁图谱可以用于重要性状定位、基因克隆、比较基因组学和分子标记辅助育种等研究^[7]。近年来随着分子标记的不断开发与应用, 通过选择适宜的作图群体和分子标记来构建遗传连锁图谱是亚麻数量性状研究的重点内容。

亚麻遗传图谱研究最早开始于国外, 国内研究起始于近 10 年 (表 2)。1998 年 Spielmeyer 等^[13] 构建了 DH (DH, doubled haploid) 作图群体, 用 213 个 AFLP 标记构建了第 1 张含有 18 个连锁群、全长为 1400 cM 的遗传图谱, 并定位了 2 个亚麻抗枯萎病主效 QTL。Oh 等^[19] 用 94 个标记 (13 个 RFLP、80 个 RAPD 以及 1 个 STS) 构建了第 2 张含有 15 个连锁群、全长 1000 cM 的遗传图谱。Colutier 等^[56] 用 113 个 SSR 标记构建了一张含有 24 个连锁群的遗传图谱后, 又构建一张密度较高的遗传图谱, 该图谱含有 795 个 SSR 标记, 15 个连锁群^[47]。吴建忠等^[57] 用纤用亚麻栽培种 Diane 和油用亚麻栽培种宁亚 17 杂交配置的 30 个 F₂ 单株为作图群体, 用 71 对 SRAP 和 24 对 SSR 共显性标记构建了全长 546.5 cM, 含有 12 个连锁群的亚麻遗传图谱, 标记间平均距离为 5.75 cM。Asgarinia 等^[58] 用易感栽培品种 NorMan 和抗性栽培品种 Linda 杂交产生的 300 个 F₂ 群体构建遗传图谱, 全长 1241 cM, 含

143 个 SSR 标记和 15 个连锁群, 标记间平均距离 11.4 cM。李明等^[75] 用典型种用农家种 CN100910 和典型纤用亚麻 Opaline 杂交的 F₂ 群体, 首次采用 169 个相关序列扩增多态性 (SRAP, sequence-related amplified polymorphism) 标记构建了含有 18 个连锁群、全长 499.30 cM 的遗传图谱, 标记间平均距离 2.95 cM。Kumar 等^[76] 用加拿大品种 CDC Bethune 和 Macbeth 杂交产生的 243 个重组自交系 (RIL, recombinant inbred lines) 群体, 用 691 个标记 (362 个 SSR, 329 个 SNP) 构建了含有 15 个连锁群, 全长 1266 cM 的亚麻遗传图谱, 标记间平均距离 1.9 cM。近年来随着高通量测序的快速发展以及测序成本的降低, 利用简化基因组测序技术 (SLAF-seq) 进行亚麻高密度遗传图谱构建、QTL 定位以及全基因组关联分析的研究越来越多。王利民^[77] 用两系杂交组合 1S × 陇亚 10 号构建 F₂ 作图群体, 采用 SLAF-seq 技术构建胡麻高密度分子遗传图谱, 该图谱含 1344 个 SNP 标记, 15 个连锁群, 平均图距 1.84 cM, 全长 1495.89 cM。Yi 等^[68] 用纯合自交系 R43 (母本) 和 LH-89 (父本) 杂交获得的 F₂ 作图群体, 利用 SLAF-seq 技术开发的 4145 个 SNP 标记构建了一张总图距 2632.94 cM 的遗传图谱, 含 15 个连锁群, 标记间平均距离 0.64 cM, 这也是首次应用 SNP 标记构建的高密度亚麻遗传图谱。Wu 等^[78] 也利用 SLAF-seq 技术, 用 2339 个 SLAF 构建了一张全长 1483.25 cM 的遗传图谱, 图谱含有 15 个连锁群, 标记间平均距离 0.63 cM, 这也是目前密度最高、质量较高的亚麻遗传图谱。Zhang 等^[70] 利用在 4 个不同环境生长的 2 个 RIL 群体, 构建了一张全长 1658 cM, 包含 4497 个 SNP 标记, 含 15 个连锁群的遗传图谱, 标记间平均图距为 2.71 cM, 并对株高和工艺长度两个性状进行了 QTL 定位分析。

近年来, 基于 SLAF-seq 技术进行亚麻遗传图谱构建、QTL 定位的研究越来越多, SLAF 技术可以在群体中扫描到数量较多的 SNP 位点, 且大部分研究都是利用容易获得的 F₂ 暂时性分离群体为作图群体, 能够快速获得与关联性状连锁的标记信息, 但 F₂ 群体无法长期使用, 且定位区间较大。因而从长远来看, F₂ 群体作为初级定位群体应用前景并不长, 永久性分离群体虽难构建, 但可重复使用, 可应用于亚麻遗传连锁图谱构建。

表2 亚麻遗传图谱构建情况一览表

Table 2 List of genetic map construction of flax

作图群体 Population	图谱长度 (cM) Length	标记类型 Type	标记数 Number	连锁群 Linkage group	标记间平均 距离 (cM) Mean distance	参考文献 Reference
DH	1400.00	AFLP	213	18	10.00	[13]
F ₂	1000.00	RFLP	13	15	-	[19]
		RAPD	80			
		STS	1			
DH	833.80	SSR	113	24	7.30	[56]
F ₂	43.40	EST-SSR	13	3	3.30	[45]
DH	1551.00	SSR	795	15	2.00	[47]
F ₂	546.50	SRAP	71	12	5.75	[57]
		SSR	24			
F ₂	1241	SSR	143	15	11.40	[58]
F ₂	499.30	SRAP	169	18	2.95	[75]
RIL	1266	SSR	362	15	1.90	[76]
		SNP	329			
F ₂	1495.89	SNP	1344	15	1.84	[77]
F ₂	2632.94	SNP	4145	15	0.64	[68]
F ₂	1483.25	SLAF	2339	15	0.63	[78]
RIL	1658	SNP	4497	15	2.71	[70]

3 亚麻数量性状基因座位定位研究进展

数量性状基因座是将控制数量性状的基因利用遗传标记连锁到基因组中的某个位置,是一个统计学概念,表明在基因组区段可能存在影响目标性状的概率。高质量高密度的遗传图谱对于 QTL 定位结果的准确性有显著的影响,因而常通过增加标记密度,扩大作图群体来提高遗传图谱的分辨率和 QTL 定位的准确性^[67]。利用构建的遗传图谱进行亚麻主要农艺性状 QTL 定位,对于亚麻分子标记辅助育种、基因精细图谱构建、图谱定位克隆等研究具有重要的作用。

亚麻主要农艺性状有株高、千粒重、穗粒重、分枝数、成熟期、工艺长度、纤维产量等,品质性状有碘值 (IOD)、亚麻酸 (LIN)、亚油酸 (LIO)、棕榈酸 (PAL)、粗脂肪等。近年来对亚麻农艺性状 QTL 的研究主要集中在亚麻籽和亚麻纤维的品质以及产量两个方面,也是亚麻最重要的经济价值。Cloutier 等^[56]用 SSR 标记构建的遗传图谱对亚麻的亚油酸、亚麻酸、碘值以及棕榈酸 QTL 进行定位分析,共得到 7 个 QTL,2 个亚油酸 QTL (QLio.crc-LG7, QLio.crc-LG16)、2 个亚麻酸 QTL (QLin.crc-LG7,

QLin.crc-LG16) 和碘值 QTL (QIod.crc-LG7, QIod.crc-LG16), 另外还检测到 1 个棕榈酸 QTL 位点 (QPal.crc-LG9)。李明等^[75]用构建的 SRAP 遗传图谱,检测到与纤维含量有关的 4 个 QTL 位点,分布于第 17 连锁群的 3 个 QTL 都为主效基因,分布于第 2 连锁群的 1 个 QTL 为微效基因;与工艺长度相关的 4 个 QTL 位点,其中 3 个均位于第 17 连锁群上,最大贡献率为 31.48%,1 个位于 18 连锁群,贡献率为 0.84%,具有负加性效应;与裂果有关的 7 个 QTL 分别位于第 4、15、17 连锁群,最大表型变异率为 56.83%,3 个性状主要 QTL 集中于第 17 连锁群上,是一个重要的连锁群。Kumar 等^[76]检测到与 14 个性状有关的 20 个 QTL,油酸和硬脂酸分别为 3 个 QTL,亚油酸和碘值分别为 2 个 QTL,棕榈酸、亚麻酸、含油量、种子蛋白、细胞壁、秸秆重、千粒重、每铃种子、产量以及成熟期的 QTL 分别为 1 个,其中细胞壁、秸秆重、每铃种子数、产量和成熟期的 QTL 都位于第 4 连锁群上。王利民^[77]利用构建的 SNP 标记图谱检测到 7 个 QTL 位点,株高 QTL 位点 2 个,分别位于第 4、15 连锁群分枝数 QTL 位点 1 个,位于第 1 连锁群,单株产量 QTL 位点 1 个,位于第 1 连锁群,亚油酸 QTL 位

点 1 个, 位于第 5 连锁群, 育性 QTL 位点 2 个, 分别位于第 3、6 连锁群。Chandrawati 等^[59]检测到与 6 个性状相关的 11 个 QTL, 3 个单株果数 QTL, 株高、每果粒重和粗脂肪各 2 个 QTL, 分枝数和单株粒重各 1 个 QTL。吴建忠^[60]共检测到 10 个 QTL, 株高 2 个 QTL 分别位于第 12、14 连锁群, 解释表型贡献率 8.19% 和 12.00%, 工艺长度 1 个主效 QTL 位于第 3 连锁群, 解释贡献率 10.90%, 种子产量的 1 个 QTL 位于第 10 连锁群, 贡献率 11.32%, 原茎产量 3 个 QTL 位于第 2、12、14 连锁群, 贡献率介于 7.96%~10.76%, 纤维产量 2 个 QTL 位于第 1、3 连锁群, 贡献率为 9.03% 和 6.48%, 1 个纤维含量相关 QTL 位于第 14 连锁群, 贡献率 15.84%。高凤云^[69]对 13 个农艺和品质性状进行 QTL 定位分析, 共检测到 35 个 QTL, 亚油酸和粗脂肪各 5 个 QTL, 亚麻酸和千粒重各 4 个 QTL, 棕榈酸、株高、工艺长度各 3 个 QTL, 脂肪酸和分枝数各 2 个 QTL, 单株果数、果粒数、单株粒重、油酸各 1 个 QTL。宋夏夏等^[79]通过设置 4 个不同环境检测亚麻株高 QTL, 共检测到 19 个株高 QTL, 同时通过构建基因混池的方法进行混合池测序, 将 QTL-seq 测序结果和 QTL 定位结果进行联合分析和候选基因预测, 进一步确定了候选基因 *Lu CWINV1-1* 为胡麻株高主效基因。Wu 等^[78]用构建的高密度遗传连锁图谱, 将 6 个与亚麻纤维相关性状的 12 个 QTL 定位到 scaffolds。Zhang 等^[70]检测到 19 个与株高和工艺长度相关的 QTL 位点, 在 MH 群体中株高相关 QTL 位点 8 个, 工艺长度相关 QTL 位点 7 个, 在 PH 群体中, 株高相关 QTL 位点 6 个, 工艺长度相关 QTL 位点 3 个, 通过比较两个群体的 QTL 和候选基因信息, 发现 2 个常见 QTL 和 3 个候选基因。

亚麻主要农艺性状及品质性状 QTL 定位主要集中在亚麻籽和纤维产量及品质, 亚麻酸、亚油酸、棕榈酸、果粒重、株高、工艺长度、原茎产量作为油用亚麻和纤维亚麻最主要的性状而被广泛研究, 但总体来看亚麻 QTL 定位数量较少, 也只有少数标记被精确定位。QTL 定位结果的准确性与图谱质量以及群体大小有关, 因而高密度的遗传图谱以及适宜大小的定位群体有利于 QTL 定位, 近两年研究者^[68, 78]也构建了亚麻密度较高、质量较好的遗传图谱, 这将为亚麻进一步扩大 QTL 定位范围提供基础。

4 亚麻抗性及育性标记定位研究进展

亚麻抗性有抗白粉病、抗锈病、抗枯萎病、耐渍

等, 这些病害影响到亚麻籽和亚麻纤维产量及品质性状, 但对于亚麻抗性 QTL 研究不多。Spielmevyer 等^[13]利用 AFLP 标记遗传图谱定位了 2 个亚麻抗枯萎病主效 QTL。Asgarinia 等^[58]定位到 3 个抗白粉病 QTL 位点, 分别位于第 1、7、9 连锁群, 这些位点显示 97% 的表型变异来自于显性基因的作用。此外, 在亚麻中也不乏利用各种分子标记筛选抗病标记的研究。薄天岳^[37]对含有亚麻抗锈病基因的 5 个近等基因系材料及其轮回亲本 Bison 进行 RAPD 分析, 得到与 *M^r* 基因紧密连锁的 RAPD 标记 OPA18432, 并将其成功转化为 SCAR 标记。另又对亲本和 F₂ AFLP 分析, 发现 *FuJ7(t)* 抗枯萎病基因与特异条带 AG/CAG 紧密连锁, 并成功将其转化为 SCAR 标记^[18]。刘丽艳等^[39]用 240 个随机引物对亚麻抗白粉病进行了 RAPD 分析, 得到 1 条能在亲本和抗感混池间扩增出稳定多态性的 RAPD 标记 OPP02792。杨学等^[40]用 9801-1 和 DIANE 杂交 F₂ 群体, 鉴定与亚麻抗白粉病连锁的 RAPD 标记, 发现 OPP02 标记能够在 9801-1 和所有的抗性个体中扩增出稳定多态性条带, 对该片段进行了测序以将其转化为稳定的 SCAR 标记。李柱刚^[55]利用 SSR 标记鉴定了亚麻抗白粉病种质资源 10 份, 同时获得了亚麻白粉病抗病基因 *Pm9801*, 位于标记 f2 × 4105 附近, 定位在 ScaffoldA 片段内, 并育成亚麻抗病品种 3 个。张倩^[80]用亲本抗白粉病材料 9801-1 和易感病材料 Diane 构建的高代回交群体 BC₃F₆ 为试验材料, 121 对 InDel 标记筛选到一个与亚麻白粉病抗性基因连锁标记 f2 × 4105, 位于 Scaffold145 附近, 将该基因命名为 *Pm-*Linum**。张晓平等^[38]采用分离群体分组分析法对亚麻耐渍基因进行 RAPD 分析, 确定一条与耐渍基因连锁的 RAPD 标记 S1377-800。

亚麻抗性及育性标记的研究大多使用 RAPD 标记, 通过差异亲本或基因混池设计引物筛选与目标性状连锁的稳定多态性引物, 以确定与性状连锁的分子标记。高凤云等^[34, 36]对遗传背景相似的可育株和不育株进行 RAPD 分析, 在 252 条随机引物中有 2 条引物可分别得到 1 个与显性核不育的雄性基因有关的 RAPD 标记 S62-500 和 S135-350。王利民等^[35]利用 BSA 分析法进行育性基因 RAPD 分析, 得到 1 个可能与亚麻温敏雄性不育系可育基因连锁的 RAPD 标记 S1113450。王斌^[49]通过 BSA 法筛选到 1 条可能与亚麻温敏雄性不育系可育基因连锁的 SSR 多态性引物 SSR757。利用

AFLP、RAPD 以及 SSR 标记定位了亚麻部分抗性及其育性性状,但数量不多,且未进行功能验证,在亚麻抗病育种中未得到有效的应用。

5 亚麻全基因组关联分析研究进展

全基因组关联分析是利用自然群体检测全基因组范围内遗传变异多态性位点,将所得基因型与表型数据结合进行群体水平统计分析,挖掘出与性状相关基因^[61]。GWAS 与传统作图定位不同,其节省群体构建时间,定位基因效率高,近年来随着 SLAF-seq 技术的不断发展,测序成本不断降低,检测到的 SNP 位点数量大,利用 GWAS 进行亚麻 QTL 定位的研究随之不断增加。

Soto-Cerda 等^[81]用 460 个微卫星测定了 390 份加拿大亚麻核心种质与种子品质相关的 9 个 QTL,包括含油量、棕榈酸、硬脂酸、油酸、亚油酸、亚麻酸和碘值;后又利用 200 种不同亚麻籽中的粘质物含量(MC, mucilage content)和籽壳含量(HC, hull content)进行全基因组关联分析,得到与 MC 相关的 7 个 QTL,与 HC 相关的 4 个 QTL^[82]。Xie 等^[71]对 224 个核心亚麻种质进行检测,使用 SLAF-seq 技术对生长在 3 个不同环境下的株高、工艺长度、分枝数、蒴果数以及千粒重 5 个农艺性状进行全基因组关联分析,共鉴定出 42 个 SNP 位点与 5 个农艺性状显著相关,利用 GLM 和 MLM 两种模型筛选到 15 个候选基因,UGT 和 PL 是株高候选基因,GRAS 和 XTH 是分枝数候选基因,Contig1437 和 LU0019C12 是蒴果数候选基因,PHO1 是千粒重候选基因。Xie 等^[73]又鉴定了亚麻籽脂肪酸代谢候选基因,对生长在 3 个不同环境下的 224 个亚麻样品利用 SLAF-seq 进行脂肪酸含量的全基因组关联分析,结合含油量差异大的两个亚麻品种的 3 个不同种子发育进程的 RNA-seq 数据确定种子脂肪酸代谢的候选基因,GWAS 检测到 16 个与脂肪酸含量显著相关的 SNP 位点,RNA-seq 分析检测到 11802 个差异表达基因,结合 KEGG 比对数据以及 qRT-PCR 分析表明,有 6 个候选基因参与了重要的脂肪酸代谢途径。You 等^[72]对 3 个不同的亚麻双亲本定位群体的 260 个系,用 Illumina Hi-Seq 测序平台检测到 17288 个 SNP 位点,解释了成熟期碘值、棕榈酸、硬脂酸、亚油酸和亚麻酸 80% 的表型变异,检测到有 23 个独特的基因组区域与 33 个 QTL 相关,33 个 QTL 解释了 48%~73% 的含油量、碘值、棕榈酸、亚油酸和亚麻酸的表型变异,对株高、成熟

天数、种子产量仅解释了 8%~14% 的表型变异。全基因组选择性扫描检测到 114 个基因组区域,占亚麻染色体假分子的 7.82%,并且与 11 个 GWAS 检测到的 11 个性状的 18 个 QTL 相关的基因组区域重叠。伊六喜等^[83]对 4 个环境下的 269 份亚麻种质材料的木酚素含量进行全基因组关联分析,得到 13 个显著的 SNP 位点和 21 个候选基因。

GWAS 分析结合传统 QTL 定位方法,能够更加精确定位区间,进一步确定候选基因。亚麻 GWAS 主要定位了亚麻籽品质及产量相关 QTL 位点,也说明提高亚麻籽品质及产量是亚麻最重要的育种目标之一。近年来随着基因组测序、转录组测序技术的成熟和成本的下降,在亚麻中也逐渐使用转录组结合 GWAS 联合分析确定候选基因的研究,多种技术手段的结合不断加速了功能基因位点挖掘的进度及提高了候选基因挖掘的准确度。

6 讨论

分子标记技术广泛用于作物种质纯度鉴定、遗传群体结构分析、指纹图谱构建以及辅助育种等研究,AFLP、RAPD 等标记因操作繁琐等原因逐渐被取代,而 SNP 标记则依托于测序技术的发展成为主流的研究手段。不同于水稻、小麦、大豆等作物,亚麻分子生物学的研究虽优于红麻、黄麻、苧麻等其他麻类作物,但亚麻分子标记的应用仍处于起始阶段。

国外亚麻分子标记的研究要早于中国,但近几年中国对亚麻遗传图谱构建、QTL 定位以及 GWAS 等的研究逐渐成熟。随着我国测序技术成本的下降、测序平台的不断优化,大部分研究者选择利用测序技术开发 SNP 标记,加强亚麻分子标记应用的研究,特别是通过构建大群体结合 QTL 定位和 GWAS 联合分析,大大提高了性状定位效率和准确度。另外,通过转录组测序和 GWAS 结合,再辅助以实时荧光定量 PCR(qRT-PCR, quantitative real-time PCR)等技术,对亚麻农艺性状及品质性状相关基因进行了定位、筛选与分析。国外研究者则将亚麻中所检测到的 QTL 位点信息进行了整合,瞄准到亚麻染色体上,对性状位点进行物理位置分析,有利于这些基因的克隆。整体来看,亚麻分子标记今后的应用与发展,仍需要测序技术的支持,通过全基因组重测序技术开发 SNP 标记,对亚麻农艺及品质性状进行初步定位以确定候选区域,再结合转录组、混池分离群体分析(BSA, bulk segregation analysis)和 qRT-PCR 等方法联合分析候选基因位点信息。

另外则是对定位到的候选基因进行功能验证, 利用基因编辑技术、转基因等方法在拟南芥、亚麻中进行验证, 为后期亚麻新品种的培育奠定基础。

参考文献

- [1] 胡晓军, 李群, 梁霞. 胡麻籽综合利用研究进展. 农产品加工 (学刊), 2008 (2): 38-40
Hu X J, Li Q, Liang X. Research progress in comprehensive utilization of flax seeds. Academic Periodical of Farm Products Processing, 2008 (2): 38-40
- [2] 邓欣, 陈信波, 邱财生, 龙松华, 郭媛, 郝冬梅, 王玉富. 我国亚麻种质资源研究与利用概述. 中国麻业科学, 2015, 37 (6): 322-329
Deng X, Chen X B, Qiu C S, Long S H, Guo Y, Hao D M, Wang Y F. Overview of the research and utilization of flax germplasm resources in China. Plant Fiber Sciences in China, 2015, 37 (6): 322-329
- [3] 何伟坚, 吴霁弟. 亚麻纤维的特性及其应用. 化纤与纺织技术, 2019, 48 (4): 36-38, 43, 48
He W J, Wu A D. Characteristics and application of flax fiber. Chemical Fiber & Textile Technology, 2019, 48 (4): 36-38, 43, 48
- [4] 邱财生, 郭媛, 龙松华, 邓欣, 王玉富. 亚麻籽的营养及开发研究进展. 食品研究与开发, 2014, 35 (17): 122-126
Qiu C S, Guo Y, Long S H, Deng X, Wang Y F. Research progress on nutrition and development of flaxseed. Food Research and Development, 2014, 35 (17): 122-126
- [5] 王莹, 王雨晴, 卢彦岑, 车丹, 潘峻铭, 刘畅, 杨春瑜. 亚麻及其活性成分的开发应用研究进展. 包装工程, 2019, 40 (21): 23-29
Wang Y, Wang Y Q, Lu Y C, Che D, Pan J M, Liu C, Yang C Y. Development and application research progress of flax and its active ingredients. Packaging Engineering, 2019, 40 (21): 23-29
- [6] 王维义, 许帅强, 何宏燕, 王威. 亚麻籽的营养成分及功能研究进展. 中国油脂, 2020, 45 (4): 83-85
Wang W Y, Xu S Q, He H Y, Wang W. Research progress on the nutritional components and functions of flaxseed. China Oils and Fats, 2020, 45 (4): 83-85
- [7] 陈美霞, 祁建民, 刘伟, 徐建堂, 祁伟, 李爱青, 粟建光, 陶爱芬, 牛小平. 麻类作物分子育种的研究现状与展望. 福建农业学报, 2012, 27 (7): 780-786
Chen M X, Qi J M, Liu W, Xu J T, Qi W, Li A Q, Su J G, Tao A F, Niu X P. Current status and prospects of molecular breeding of hemp crops. Fujian Journal of Agriculture, 2012, 27 (7): 780-786
- [8] Sharma S, Ankita S. Molecular Markers based plant breeding. Advances in Research, 2018, 16 (1): 1-15
- [9] 于庆祥, 雷小利, 张静, 马海财. 小麦分子标记辅助育种研究进展. 甘肃农业科技, 2015 (6): 71-76
Yu Q X, Lei X L, Zhang J, Ma H C. Research progress in wheat molecular marker assisted breeding. Gansu Agricultural Science and Technology, 2015 (6): 71-76
- [10] 何东锋, 陈信波, 高国赋, 王进, 王玉富. 亚麻分子标记应用研究进展. 湖南农业科学, 2009 (5): 21-23
He D F, Chen X B, Gao G F, Wang J, Wang Y F. Progress in the application of flax molecular markers. Hunan Agricultural Sciences, 2009 (5): 21-23
- [11] 郝冬梅, 邱财生, 龙松华, 郭媛, 邓欣, 王玉富. 中国亚麻分子生物学研究进展与建议. 中国农学通报, 2015, 31 (30): 215-219
Hao D M, Qiu C S, Long S H, Guo Y, Deng X, Wang Y F. Research progress and suggestions on flax molecular biology in China. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31 (30): 215-219
- [12] Gorman M B, Cullis C A, Aldridge N. Genetic and Linkage Analysis of Isozyme Polymorphisms in Flax. Journal of Heredity, 1993, 84 (1): 73-78
- [13] Spielmeyer W, Green A G, Bittisnich D, Mendham N, Lagudah E S. Identification of quantitative trait loci contributing to *Fusarium* wilt resistance on an AFLP linkage map of flax (*Linum usitatissimum*). TAG Theoretical and Applied Genetics, 1998, 97 (4): 633-641
- [14] 李明. 亚麻种质资源遗传多样性与亲缘关系的 AFLP 分析. 作物学报, 2011, 37 (4): 635-640
Li M. AFLP analysis of genetic diversity and genetic relationship of flax germplasm resources. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37 (4): 635-640
- [15] Vromans J, 刘飞虎, 郑婷, 龙波. 栽培亚麻的遗传多样性研究. 中国麻业科学, 2011, 33 (3): 154-162
Vromans J, Liu F H, Zheng T, Long B. Research on the genetic diversity of cultivated flax. Plant Fiber Sciences in China, 2011, 33 (3): 154-162
- [16] Chandrawati, Maurya R, Singh P K, Ranade S A, Yadav H K. Diversity analysis in Indian genotypes of linseed (*Linum usitatissimum* L.) using AFLP markers. Gene, 2014, 549 (1): 171-178
- [17] 李丹丹. 部分胡麻种质资源主要农艺性状和 AFLP 分子标记的遗传多样性分析. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015
Li D D. Genetic diversity analysis of main agronomic traits and AFLP molecular markers of some flax germplasm resources. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2015
- [18] 薄天岳, 叶华智, 李晓兵, 朱立煌. 亚麻抗枯萎病基因 *FuJ7* (*t*) 的分子标记. 中国农业科学, 2003, 36 (3): 287-291
Bo T Y, Ye H Z, Li X B, Zhu L H. Molecular markers of flax fusarium wilt resistance gene *FuJ7* (*t*). Chinese Agricultural Sciences, 2003, 36 (3): 287-291
- [19] Oh T J, Gorman M, Cullis C A. RFLP and RAPD mapping in flax (*Linum usitatissimum*). TAG Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101 (4): 590-593
- [20] Fu Y B, Diederichsen A, Richards K W, Peterson G. Genetic diversity within a range of cultivars and landraces of flax (*Linum usitatissimum* L.) as revealed by RAPDs. Genetic Resources and Crop Evolution, 2002, 49 (2): 167-174
- [21] Fu Y B. Geographic patterns of RAPD variation in cultivated flax. Crop Science, 2005, 45 (3): 1084-1091
- [22] Diederichsen A, Fu Y B. Phenotypic and molecular (RAPD) differentiation of four infraspecific groups of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*). Genetic Resources and Crop Evolution, 2006, 53 (1): 77-90
- [23] 邓欣, 陈信波, 龙松华, 王玉富. 10 个亚麻品种亲缘关系的 RAPD 分析. 中国麻业科学, 2007, 29 (4): 184-188, 238
Deng X, Chen X B, Long S H, Wang Y F. RAPD analysis of

- the genetic relationship of 10 flax varieties. *Plant Fiber Sciences in China*, 2007, 29(4): 184-188, 238
- [24] 何东锋, 陈信波, 邓欣, 龙松华, 高原, 王进, 王玉富. 亚麻遗传多样性的 RAPD 分析. *生物技术通报*, 2008(5): 126-129, 144
He D F, Chen X B, Deng X, Long S H, Gao Y, Wang J, Wang Y F. RAPD Analysis of flax genetic diversity. *Biotechnology Bulletin*, 2008(5): 126-129, 144
- [25] 亢鲁毅. 油用亚麻种质资源的基础分类. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009
Kang L Y. The basic classification of oil flax germplasm resources. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2009
- [26] 郝冬梅, 邱财生, 于文静, 邓欣, 贾婉琪, 陈信波, 龙松华, 郭媛, 王玉富. 亚麻 RAPD 标记分子身份证体系的构建与遗传多样性分析. *中国农学通报*, 2011, 27(5): 168-174
Hao D M, Qiu C S, Yu W J, Deng X, Jia W Q, Chen X B, Long S H, Guo Y, Wang Y F. Construction and genetic diversity analysis of flax RAPD marker molecular ID card system. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(5): 168-174
- [27] 张辉, 斯钦巴特尔, 亢鲁毅, 贾霄云, 高风云. 显性核不育亚麻种质资源聚类分析及核心种质库的建立. *华北农学报*, 2012, 27(4): 118-122
Zhang H, Bateer S Q, Kang L Y, Jia X Y, Gao F Y. Cluster analysis of dominant genic male sterile flax germplasm resources and establishment of core collection. *North China Agricultural Journal*, 2012, 27(4): 118-122
- [28] 李秋芝, 宋鑫玲, 曹洪勋, 姜颖, 鲁振家. 100 份亚麻种质资源遗传多样性及亲缘关系的 RAPD 分析. *现代农业科技*, 2015(24): 65-67, 71
Li Q Z, Song X L, Cao H X, Jiang Y, Lu Z J. RAPD analysis of genetic diversity and genetic relationship of 100 flax germplasm resources. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2015(24): 65-67, 71
- [29] 于文静. 亚麻韧皮部特异启动子克隆与 26 份种质 DNA 指纹图谱构建. 北京: 中国农业科学院, 2010
Yu W J. Cloning of flax phloem-specific promoter and construction of 26 germplasm DNA fingerprints. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010
- [30] Fu Y B, Guerin S, Peterson G W, Diederichsen A, Rowland G G, Richards K W. RAPD analysis of genetic variability of regenerated seeds in the Canadian flax cultivar CDC Normandy. *Seed Science and Technology*, 2003, 31(1): 207-211
- [31] 贾霄云, 张辉, 斯钦巴特尔. 运用分子标记技术鉴定亚麻花药培养中小孢子起源的植株. *中国麻业*, 2004, 26(3): 150-154
Jia X Y, Zhang H, Bateer S Q. Using molecular marker technology to identify plants of microspore origin in flax anther culture. *Plant Fiber Sciences in China*, 2004, 26(3): 150-154
- [32] 刘栋, 郭娜, 马建富, 李爱荣. 外源野生胡麻总 DNA 遗传转化栽培胡麻及 RAPD 分子验证. *华北农学报*, 2018, 33(S1): 29-32
Liu D, Guo N, Ma J F, Li A R. Genetic transformation of cultivated flax with total DNA of exogenous wild flax and RAPD molecular verification. *North China Agricultural Journal*, 2018, 33(S1): 29-32
- [33] 宋鑫玲, 曹洪勋, 孙宇峰, 王晓楠, 夏尊民. 纤维亚麻种间杂交 D1 代的 RAPD-PCR 鉴定. *中国麻业科学*, 2019, 41(6): 241-246
Song X L, Cao H X, Sun Y F, Wang X N, Xia Z M. RAPD-PCR identification of the D1 generation of interspecific hybridization of fiber flax. *Plant Fiber Sciences in China*, 2019, 41(6): 241-246
- [34] 高风云, 张辉, 斯钦巴特尔. 亚麻显性雄性核不育基因的 RAPD 标记. *华北农学报*, 2007, 22(1): 129-131
Gao F Y, Zhang H, Bateer S Q. RAPD markers of dominant male sterile genes in flax. *North China Agricultural Journal*, 2007, 22(1): 129-131
- [35] 王利民, 党占海, 张建平. 温敏型亚麻雄性不育系育性相关基因的 RAPD 初探. *西北农业学报*, 2009, 18(1): 123-127
Wang L M, Dang Z H, Zhang J P. A preliminary study on RAPD of fertility-related genes in temperature-sensitive male sterile lines of flax. *Northwest Agricultural Journal*, 2009, 18(1): 123-127
- [36] 高风云, 张辉, 贾霄云, 斯钦巴特尔. 亚麻显性核不育相关基因的克隆及序列分析. *华北农学报*, 2011, 26(5): 54-57
Gao F Y, Zhang H, Jia X Y, Bateer S Q. Cloning and sequence analysis of flax dominant genic sterile genes. *North China Agricultural Journal*, 2011, 26(5): 54-57
- [37] 薄天岳. 亚麻抗锈病、抗枯萎病基因的分子标记及品种资源对枯萎病的抗性评. 成都: 四川农业大学, 2002
Bo T Y. Molecular markers of rust resistance and fusarium wilt resistance genes of flax and evaluation of resistance to fusarium wilt. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2002
- [38] 张晓平, 薛召东, 邱财生, 郝冬梅, 黄海燕, 王玉富. 利用 RAPD-BSA 法筛选亚麻耐渍基因的分子标记. *中国麻业科学*, 2007, 29(5): 290-294
Zhang X P, Xue Z D, Qiu C S, Hao D M, Huang H Y, Wang Y F. Using RAPD-BSA method to screen the molecular markers of flax stain resistance genes. *Plant Fiber Sciences in China*, 2007, 29(5): 290-294
- [39] 刘丽艳, 杨学, 关凤芝, 李柱刚, 吴广文, 王珣, 路颖, 张利国, 刘琦, 陈浩, 张俐俐, 王秀军, 刘昭军, 李铁. 亚麻抗白粉病 RAPD 标记的引物筛选与反应体系的建立. *中国麻业科学*, 2009, 31(2): 130-134
Liu L Y, Yang X, Guan F Z, Li Z G, Wu G W, Wang X, Lu Y, Zhang L G, Liu Q, Chen H, Zhang L L, Wang X J, Liu Z J, Li T. The screening of primers and reaction system for the resistance of flax to powdery mildew RAPD markers establishment. *Plant Fiber Sciences in China*, 2009, 31(2): 130-134
- [40] 杨学, 关凤芝, 李柱刚, 赵云, 王珣, 路颖, 宋洋, 张利国, 肖晖, 陈浩. 亚麻品系 9801-1 抗白粉病基因的 RAPD 标记. *植物病理学报*, 2011, 41(2): 215-218
Yang X, Guan F Z, Li Z G, Zhao Y, Wang X, Lu Y, Song Y, Zhang L G, Xiao H, Chen H. RAPD markers of powdery mildew resistance genes in flax line 9801-1. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2011, 41(2): 215-218
- [41] 张建平, 王斌, 赵丽娟, 王利民, 杨崇庆, 颜瑞霞, 党占海. 亚麻 EST 序列中 SSR 标记的筛选. *西北植物学报*, 2009, 29(5): 910-915
Zhang J P, Wang B, Zhao L J, Wang L M, Yang C Q, Jie R X, Dang Z H. Screening of SSR markers in flax EST sequence. *Acta Botanica Northwest*, 2009, 29(5): 910-915
- [42] Cloutier S, Niu Z X, Datla R, Duguid S. Development and analysis of EST-SSRs for flax (*Linum usitatissimum* L.).

- Theoretical and Applied Genetics, 2009, 119 (1): 53-63
- [43] 龙松华, 李翔, 邓欣, 王玉富, 王进, 何东锋, 陈信波. 亚麻 EST-SSR 信息分析与标记开发. 武汉植物学研究, 2010, 28 (5): 634-638
Long S H, Li X, Deng X, Wang Y F, Wang J, He D F, Chen X B. Flax EST-SSR Information analysis and marker development. Wuhan Botanical Research, 2010, 28 (5): 634-638
- [44] Bickel C L, Gadani S, Lukacs M, Cullis C A. SSR markers developed for genetic mapping in flax (*Linum usitatissimum* L.). Research and Reports in Biology, 2011, 2011: 23-29
- [45] 苏钰. 亚麻 (*Linum usitatissimum* L.) EST-SSR 标记开发及遗传图谱构建. 哈尔滨: 东北农业大学, 2011
Su Y. Development of EST-SSR marker and construction of genetic map of flax (*Linum usitatissimum* L.). Harbin: Northeast Agricultural University, 2011
- [46] Soto-Cerda B J, Carrasco R A, Aravena G A, Urbina H A, Navarro C S. Identifying novel polymorphic microsatellites from cultivated flax (*Linum usitatissimum* L.) following data mining. Plant Molecular Biology Reporter, 2011, 29 (3): 753-759
- [47] Cloutier S, Miranda E, Ward K, Radovanovic N, Reimer E, Walichnowski A, Datla R, Rowland G, Duguid S, Ragupathy R. Simple sequence repeat marker development from bacterial artificial chromosome end sequences and expressed sequence tags of flax (*Linum usitatissimum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125 (4): 685-694
- [48] Wu J Z, Zhao Q, Wu G W, Zhang S Q, Jiang T B. Development of novel SSR markers for flax (*Linum usitatissimum* L.) using reduced-representation genome sequencing. Frontiers in Plant Science, 2017, 7: 2018
- [49] 王斌. 亚麻 EST-SSR 和 SRAP 标记研究. 兰州: 甘肃农业大学, 2010
Wang B. Study on flax EST-SSR and SRAP markers. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2010
- [50] 于文静, 陈信波, 邱财生, 邓欣, 郭媛, 郝冬梅, 龙松华, 王玉富. 利用 SSR 标记分析亚麻栽培种的遗传多样性. 湖北农业科学, 2010, 49 (11): 2632-2635
Yu W J, Chen X B, Qiu C S, Deng X, Guo Y, Hao D M, Long S H, Wang Y F. Analysis of the genetic diversity of flax cultivars using SSR markers. Hubei Agricultural Sciences, 2010, 49 (11): 2632-2635
- [51] 张倩, 姜恭好, 杨学, 曲志会, 李杨, 路颖, 段海燕. 利用 SSR 标记分析 17 个亚麻品种的遗传关系. 中国农学通报, 2014, 30 (21): 211-216
Zhang Q, Jiang G H, Yang X, Qu Z H, Li Y, Lu Y, Duan H Y. Using SSR markers to analyze the genetic relationship of 17 flax varieties. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2014, 30 (21): 211-216
- [52] Pali V, Mehta N, Verulkar S B, Xalxo M S, Saxena R R. Molecular Diversity in flax (*Linum usitatissimum* L.) as revealed by DNA based markers. Vegetos, 2015, 28 (1): 157
- [53] Pan G, Chen A G, Li J J, Huang S Q, Tang H J, Chang L, Zhao L N, Li D F. Genome-wide development of simple sequence repeats database for flax (*Linum usitatissimum* L.) and its use for genetic diversity assessment. Genetic Resources and Crop Evolution, 2020, 67 (4): 865-874
- [54] 党占海. 应用分子标记辅助选择培育抗病优良亚麻雄性不育系及杂交种. 兰州: 甘肃省农业科学院作物研究所, 2011
Dang Z H. Application of molecular marker-assisted selection to breed excellent disease-resistant male sterile lines and hybrids of flax. Lanzhou: Crop Research Institute of Gansu Academy of Agricultural Sciences, 2011
- [55] 李柱刚. 亚麻白粉病抗病基因 *LPm1* 精细定位. 哈尔滨: 黑龙江省农业科学院生物技术研究所, 2015
Li Z G. Fine mapping of flax powdery mildew resistance gene *LPm1*. Harbin: Institute of Biotechnology, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, 2015
- [56] Cloutier S, Ragupathy R, Niu Z X, Duguid S. SSR-based linkage map of flax (*Linum usitatissimum* L.) and mapping of QTLs underlying fatty acid composition traits. Molecular Breeding, 2011, 28 (4): 437-451
- [57] 吴建忠, 黄文功, 康庆华, 赵东升, 袁红梅, 于莹, 刘岩, 姜卫东, 程莉莉, 宋喜霞, 赵茜, 吴广文, 关凤芝. 亚麻遗传连锁图谱的构建. 作物学报, 2013, 39 (6): 1134-1139
Wu J Z, Huang W G, Kang Q H, Zhao D S, Yuan H M, Yu Y, Liu Y, Jiang W D, Cheng L L, Song X X, Zhao Q, Wu G W, Guan F Z. Construction of flax genetic linkage map. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39 (6): 1134-1139
- [58] Asgarinia P, Cloutier S, Duguid S, Rashid K, Mirlohi A, Banik M, Saeidi G. Mapping quantitative trait loci for powdery mildew resistance in flax (*Linum usitatissimum* L.). Crop Science, 2013, 53 (6)
- [59] Chandrawati, Hemant K Y. Development of linkage map and mapping of QTLs for oil content and yield attributes in linseed (*Linum usitatissimum* L.). Euphytica, 2017, 213 (11): 258
- [60] 吴建忠. 亚麻高密度遗传连锁图谱的构建和纤维相关性状 QTLs 分析. 哈尔滨: 东北林业大学, 2018
Wu J Z. Construction of high-density genetic linkage map of flax and QTLs analysis of fiber-related traits. Harbin: Northeast Forestry University, 2018
- [61] 邓欣. 亚麻分子标记的开发及产量相关性状的关联分析. 北京: 中国农业科学院, 2013
Deng X. Development of flax molecular markers and association analysis of yield related traits. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013
- [62] 潘慧云. 亚麻表型性状与 SSR 标记的关联分析. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2019
Pan H Y. Association analysis of flax phenotypic traits and SSR markers. Hohhot: Inner Mongolia University, 2019
- [63] Kumar S, You F M, Cloutier S. Genome wide SNP discovery in flax through next generation sequencing of reduced representation libraries. BMC Genomics, 2012, 13 (1): 684-684
- [64] Fu Y B, Peterson G W. Developing genomic resources in two *Linum* species via 454 pyrosequencing and genomic reduction. Molecular Ecology Resources, 2012, 12 (3): 492-500
- [65] Fu Y B, Dong Y B, Yang M H. Multiplexed shotgun sequencing reveals congruent three-genome phylogenetic signals for four botanical sections of the flax genus *Linum*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2016, 101: 122-132
- [66] Singh N, Agarwal N, Yadav H K. Genome-wide SNP-based diversity analysis and association mapping in linseed (*Linum usitatissimum* L.). Euphytica, 2019, 215 (8): 139
- [67] Hoque A, Fiedler J D, Rahman M. Genetic diversity analysis

- of a flax (*Linum usitatissimum* L.) global collection. BMC Genomics, 2020, 21(1): 557
- [68] Yi L X, Gao F Y, Bateer S Q, Zhou Y, Li Q, Zhao X Q, Jia X Y, Zhang H. Construction of an SNP-based high-density linkage map for flax (*Linum usitatissimum* L.) using specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq) technology. PLoS one, 2017, 12(12): e0189785
- [69] 高凤云. 亚麻 SNP 遗传图谱的构建及品质相关性状的 QTL 定位研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018
Gao F Y. Construction of flax SNP genetic map and QTL mapping of quality-related traits. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018
- [70] Zhang J P, Long Y, Wang L M, Dang Z, Zhang T B, Song X X, Dang Z H, Pei X W. Consensus genetic linkage map construction and QTL mapping for plant height-related traits in linseed flax (*Linum usitatissimum* L.). BMC plant biology, 2018, 18(1): 160
- [71] Xie D W, Dai Z G, Yang Z M, Sun J, Zhao D B, Yang X, Zhang L G, Tang Q, Su J G. Genome-wide association study identifying candidate genes influencing important agronomic traits of flax (*Linum usitatissimum* L.) using SLAF-seq. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 2232
- [72] You F M, Xiao J, Li P C, Yao Z, Jia G F, He L Q, Kumar S, Soto-Cerda B, Duguid S D, Booker H M, Rashid K Y, Cloutier S. Genome-wide association study and selection signatures detect genomic regions associated with seed yield and oil quality in flax. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(8): 2303
- [73] Xie D W, Dai Z G, Yang Z M, Tang Q, Deng C H, Xu Y, Wang J, Chen J, Zhao D B, Zhang S L, Zhang S Q, Su J G. Combined genome-wide association analysis and transcriptome sequencing to identify candidate genes for flax seed fatty acid metabolism. Plant Science, 2019, 286: 98
- [74] 粟建光, 戴志刚, 杨泽茂, 唐靖, 谢冬微, 陈基权, 许英, 徐建堂, 张利国, 龚友才, 宋宪友, 程超华, 邓灿辉. 麻类作物特色资源的创新与利用. 植物遗传资源学报, 2019, 20(1): 11-19
Su J G, Dai Z G, Yang Z M, Tang Q, Xie D W, Chen J Q, Xu Y, Xu J T, Zhang L G, Gong Y C, Song X Y, Cheng C H, Deng C H. Innovation and utilization of characteristic germplasm for bast fiber crops. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(1): 11-19
- [75] 李明, 姜硕, 郑东泽, 杨勇. 亚麻 SRAP 标记连锁图谱的构建及 3 个数量性状的定位. 东北农业大学学报, 2014, 45(2): 12-18
Li M, Jiang S, Zheng D Z, Yang Y. The construction of SRAP marker linkage map of flax and the location of three quantitative traits. Journal of Northeast Agricultural University, 2014, 45(2): 12-18
- [76] Kumar S, You F M, Duguid S, Booker H, Rowland G, Cloutier S. QTL for fatty acid composition and yield in linseed (*Linum usitatissimum* L.). Theoretical and Applied Genetics, 2015, 128(5): 965-984
- [77] 王利民. 胡麻两系杂交组合主要农艺和品质性状的遗传效应分析. 兰州: 甘肃农业大学, 2017
Wang L M. Genetic effect analysis of main agronomic and quality traits in two-line hybrid combination of flax. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017
- [78] Wu J Z, Zhao Q, Zhang L Y, Li S Y, Ma Y H, Pan L Y, Lin H, Wu G W, Yuan H M, Yu Y, Wang X, Yang X, Li Z G, Jiang T B, Sun D Q. QTL Mapping of fiber-related traits based on a high-density genetic map in flax (*Linum usitatissimum* L.). Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 885
- [79] 宋夏夏, 王利民, 张建平, 张天豹, 刘彩月, 龙艳, 裴新梧. 胡麻株高 QTL 定位与候选基因功能分析. 中国农业科技导报, 2020, 22(6): 26-32
Song X X, Wang L M, Zhang J P, Zhang T B, Liu C Y, Long Y, Pei X W. QTL mapping and candidate gene function analysis of flax plant height. Journal of Agricultural Science and Technology, 2020, 22(6): 26-32
- [80] 张倩. 亚麻抗白粉病基因的定位. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2015
Zhang Q. Location of flax powdery mildew resistance genes. Harbin: Heilongjiang University, 2015
- [81] Soto-Cerda B J, Duguid S, Booker H, Rowland G, Diederichsen A, Cloutier S. Association mapping of seed quality traits using the Canadian flax (*Linum usitatissimum* L.) core collection. Theoretical and Applied Genetics, 2014, 127(4): 881-896
- [82] Soto-Cerda B J, Cloutier S, Quián R, Gajardo H A, Olivos M, You F M. Genome-wide association analysis of mucilage and hull content in flax (*Linum usitatissimum* L.) seeds. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(10): 2870
- [83] 伊六喜, 斯钦巴特尔, 冯小慧, 贾霄云, 高凤云, 周宇, 张辉. 胡麻木酚素含量的全基因组关联分析. 分子植物育种, 2020, 18(3): 765-771
Yi L X, Bateer S Q, Feng X H, Jia X Y, Gao F Y, Zhou Y, Zhang H. Genome-wide association analysis of lignan content in flax. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(3): 765-771