

# 橡胶树与胶乳产量相关性状的 QTL 定位

李维国<sup>1,4</sup>, 冯素萍<sup>2,3</sup>, 侯本军<sup>1,6</sup>, 于飞<sup>5</sup>, 王静毅<sup>5</sup>, 武耀廷<sup>2,3</sup>

(<sup>1</sup>海南大学农学院, 海口 570228; <sup>2</sup>琼州学院, 三亚 572022; <sup>3</sup>三亚市热带植物分子育种重点实验室, 三亚 572022;

<sup>4</sup>中国热带农业科学院橡胶研究所, 儋州 571737; <sup>5</sup>中国热带农业科学院热带作物生物技术研究所, 海口 571101;

<sup>6</sup>海南省农业科学院粮食作物研究所, 海口 571100)

**摘要:** 对橡胶树株产干胶等与胶乳产量相关性状进行了 QTL 分析。以热研 88-13 × IAN873 杂交授粉子代 F<sub>1</sub> 群体为材料, 测定其株产干胶、干胶含量、乳管列数、乳管个数和乳管大小等与橡胶树胶乳产量相关的性状, 利用 FsQtlMap 1.0 软件, 复合区间作图法 (CIM, composite interval mapping), 以已构建的 SSR 连锁图谱为基础进行 QTL 分析。结果显示, 各性状偏度和峰度符合正态分布, 除乳管大小外, 各性状的平均值和方差有较大变化; 株产干胶的变异系数最大, 各因子的变异系数顺序为株产干胶 > 乳管个数 > 乳管列数 > 乳管大小 > 干胶含量; LOD 阈值大于 2.5, 检测到与株产干胶相关的 QTL 5 个, 分别可解释 71.3%、69.1%、68.3%、64.4% 和 62.9% 的群体变异, 与乳管大小相关的 QTL 3 个, 分别可解释 84.5%、81.3% 和 15.4% 的群体变异, 未检测到与其他性状相关的 QTL。

**关键词:** 巴西橡胶树; F<sub>1</sub> 群体; 胶乳产量相关性状; QTL 定位

## QTL Mapping for Some Traits Related to Latex Yield of *Hevea brasiliensis*

LI Wei-guo<sup>1,4</sup>, FENG Su-ping<sup>2,3</sup>, HOU Ben-jun<sup>1,6</sup>, YU Fei<sup>5</sup>, WANG Jing-yi<sup>5</sup>, WU Yao-ting<sup>2,3</sup>

(<sup>1</sup> College of Agriculture Hainan University, Haikou 570228; <sup>2</sup> Qiongzhou University, Sanya 572022; <sup>3</sup> Key Laboratory of

Tropical Crop Molecular Breeding of Sanya, Sanya 572022; <sup>4</sup> Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences (CATAS), Danzhou 571737; <sup>5</sup> Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, CATAS, Haikou 571101;

<sup>6</sup> Institute of Cereal Crop Research, Hainan Academy of Agricultural Sciences, Haikou 571100)

**Abstract:** Objective of the study is about to detect quantitative trait loci (QTLs) related to latex yield such as yield per plant and size of laticifer of rubber tree. F<sub>1</sub> population derived from crosses of the rubber tree cultivars Reyan88-13 × IAN873 was used for QTL analysis. Data of trait about yield per plant, dry rubber content (DRC), line of laticifer, number of laticifer, and size of laticifer were collected and recorded. QTLs were detected by composite interval mapping (CIM) using FsQtlMap 1.0 based on the linkage map constructed with SSR markers. The results showed that the skewness and kurtosis of these traits were conformed to normal distribution except number of laticifer, the mean and variance of each trait had great changes. The variation coefficient of yield per plant was maximum, and the order was yield per plant > number of laticifer > line of laticifer > size of laticifer > dry rubber content. The presence of five main-effect QTLs which were related with yield per plant was detected when LOD threshold was greater than 2.5, which could explain 71.3%, 69.1%, 68.3%, 64.4%, and 62.9% population variation respectively. Three main-effect QTLs which were related with number of laticifer was detected, which could explain 84.5%, 81.3% and 15.4% population variation respectively. There were no effect QTLs related with the other traits.

**Key words:** *Hevea brasiliensis*; F<sub>1</sub> population; traits related to latex yield; QTL mapping

收稿日期: 2013-11-25 修回日期: 2014-02-19 网络出版日期: 2014-08-07

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20140807.1022.023.html>

**基金项目:** 中央级公益性科研院所基本科研业务费项目 (ITBBZD0715); 国家自然科学基金 (31100495); 海南省自然科学基金 (314084)

第一作者研究方向为遗传育种。E-mail: Leewg23@163.com

通信作者: 武耀廷, 研究方向为植物分子遗传。E-mail: wuyaoating@tsinghua.org.cn

当前林木遗传图谱主要存在着以下 2 个方面的问题,一是作图群体中个体的数量有限。林木由于树体高大,群体中个体数量的建成受到限制,而图谱上标记数量的多少不能作为衡量图谱质量的标准<sup>[1]</sup>,相对较大的作图群体有利于缩短染色体上标记之间的相对距离和相近标记之间的位置估计精度<sup>[2]</sup>。林木遗传图谱构建所用的群体一般都在 100 个单株左右<sup>[3]</sup>,当前的发展方向就是扩大群体数目提高作图的精度<sup>[4,5]</sup>;在理论上,DH(双单倍体)群体是最理想的 QTL 定位群体,在林木中获得这样的群体几乎不可能,由于长期异交,其遗传组成高度杂合,大量的基因位点  $F_1$  便出现分离,因此  $F_1$  群体常用于林木遗传图谱的构建;二是 RAPD、RFLP 等随机标记在林木遗传图谱研究中的应用广泛,但这些随机标记在种内及种间不同群体间的保守性很差,位于非编码区,同源性亦无从得知,限制了其在林木改良研究中的应用。

SSR 标记虽然开发程序复杂、工作量大、成本高,但其共显性、变异频率高、分布广泛、试验中 DNA 的用量少、操作简便而且重复性较好<sup>[6]</sup>的优点明显,特别是随着 ESTs 数据量呈指数级的增长,有效利用 EST 数据库,能大幅度地降低开发成本。因此,SSR 标记成为一种更适合和经济有效的分子标记,而广泛地应用于遗传多样性分析<sup>[7-9]</sup>、品种鉴定<sup>[10]</sup>、种质资源保存<sup>[8,11]</sup>、杂种优势利用<sup>[12]</sup>、遗传作图<sup>[13-14]</sup>、基因定位<sup>[15]</sup>、QTL 定位及辅助选择<sup>[16]</sup>等方面。

利用分子标记进行遗传连锁分析,检测目标性状遗传控制位点的 QTLs,依据标记对育种目标的基因位点进行跟踪,可提高对产量性状选择的准确性,并可进一步开展超高产橡胶树的分子聚合育种。巴西橡胶树 (*Hevea brasiliensis* Muell-Arg.) 的第 1 张分子标记遗传图谱是 D. Lespinasse 等<sup>[17]</sup>运用拟测交法,利用  $F_1$  的 106 个个体构建而成,该图谱由 18 个连锁群组成,覆盖基因组 2144 cM,由 388 个 AFLP 标记、301 个 RFLP 标记、18 个微卫星标记和 10 个同工酶标记构成。并且利用这张图谱对南美叶疫病的 QTL 进行了定位,此后许多橡胶树研究人员利用这张图谱开展了一系列的研究工作<sup>[18-19]</sup>。和丽岗<sup>[20]</sup>利用 261 个 AFLP 标记构建了 GT1  $\times$  IAN873 的遗传图谱,该图谱覆盖的总图距为 1455.57 cM,并进行了茎围、干胶产量及胶乳中一些生理指标的 QTL

定位。L. M. Souza 等<sup>[21]</sup>利用 284 个 SSR 标记构建了橡胶树遗传图谱,该图谱由 23 个连锁群构成,并且定位了与生长性状相关的 18 个 QTL。冯素萍等<sup>[22]</sup>以热研 88-13  $\times$  IAN873 的 94 个  $F_1$  群体为试材,利用 SSR 标记,采用 Fs Linkage MAP 1.0 软件,构建了巴西橡胶树热研 88-13  $\times$  IAN873 的遗传连锁图谱,包括 18 个连锁群,覆盖橡胶树基因组 2145.14 cM,连锁群的平均长度为 85.81 cM,每个连锁群包含 2~16 个标记,标记间的平均距离为 20.42 cM。与巴西橡胶树胶乳产量相关的性状前人亦有研究<sup>[23]</sup>,但未见有对相关性状进行 QTL 定位的报道。本研究对热研 88-13  $\times$  IAN873 组合  $F_1$  群体的 94 个个体的株产干胶、干胶含量、乳管列数、乳管个数和乳管大小等与橡胶树胶乳产量相关性状进行测定,并以冯素萍等<sup>[22]</sup>构建的遗传图谱为基础,定位相关性状的 QTLs,为橡胶树分子育种及利用分子标记加快育种进度提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

以杂交组合热研 88-13  $\times$  IAN873 的 94 个  $F_1$  群体为材料,该批材料为 1987 年通过人工授粉获得,1989 年在中国热带农业科学院试验场一队建立有性系比区,1995 年开割测产。以冯素萍等<sup>[22]</sup>构建的遗传图谱为基础进行胶乳产量相关性状的 QTL 定位。

### 1.2 方法

**1.2.1 产量测定** 2007-2009 年 4-12 月测定组合的单株产量。采用 S/2、D/2 割制,每月上、中、下旬各测定 1 次,每次测定单株胶乳量和干胶含量,记录每月割胶刀数,干胶含量用 DH925A 微波干含测定仪测定。

每月 3 次干胶含量平均值作为当月干胶含量,胶乳量平均值作为当月株次胶乳量,月干胶含量  $\times$  月株次胶乳量  $\times$  刀数 = 月株干胶。4-12 月的月干胶含量平均值作为该植株的干胶含量,每月干胶之和为该植株的干胶产量。

**1.2.2 乳管特性数据的测定** 按照郝秉中等<sup>[24]</sup>的方法进行。在树干离地面 150 cm 的位置取直径为 1 cm 的树皮(原生皮),石蜡切片,观测形成层至韧皮部射线末端之间的乳管列数,对于不连续的乳管列,计为列的标准是:该列至少有 5 个乳管细胞,并且与其他乳管列间隔至少 3 层细胞以上;有功能

的韧皮部内的乳管列数计数时,也包括紧密相邻有功能的乳管列数。

乳管个数的计数在显微镜 400 倍下进行,每个切片在有功能韧皮部范围内选取 3 个视野分别计数,取平均数并拍照。

乳管大小测量在 400 倍下选一个视野,选出 20 个乳管分别在各个管口划两条直径线,用显微镜自动测量口径平均数。

**1.2.3 与胶乳产量相关的性状统计分析** 采用 SPSS 11.5 对产量及乳管特性数据进行统计分析和相关性分析。

表 1 热研 88-13 × IAN873 作图群体相关性状统计结果

Table 1 Statistics of correlated characters of Reyan 88-13 × IAN873

性状 Traits	最小值 Min.	最大值 Max.	均值 Mean	标准差 SD	变异系数 CV	峰度 Kurtosis	偏度 Skewness
株产干胶(g/t)Yield per plant	0.06	7.97	1.82	1.58	0.87	1.82	1.31
干胶含量(%)Dry rubber content	18.34	37.44	27.43	3.95	0.14	0.58	0.05
乳管大小(μm)Size of laticifer	0.23	1.42	0.61	0.18	0.29	4.41	1.06
乳管列数 Line of laticifer	2.33	50.53	24.43	9.93	0.41	-0.13	0.19
乳管个数 Number of laticifer	8.60	66.33	25.60	10.69	0.42	1.70	1.08

**1.2.4 QTL 定位方法** 本研究所用分析软件为 FsQtlMap 1.0,采用复合区间作图法(CIM)进行 QTL 定位<sup>[25]</sup>。设置 LOD 值为 2.5,即当标记区间 LOD = 2.5 时,认为该区间存在一个 QTL。

2 结果与分析

2.1 热研 88-13 × IAN873 F<sub>1</sub> 群体的性状表现

株产干胶、干胶含量、乳管大小、乳管列数、乳管个数统计结果及性状分布如下(表 1,图 1)。

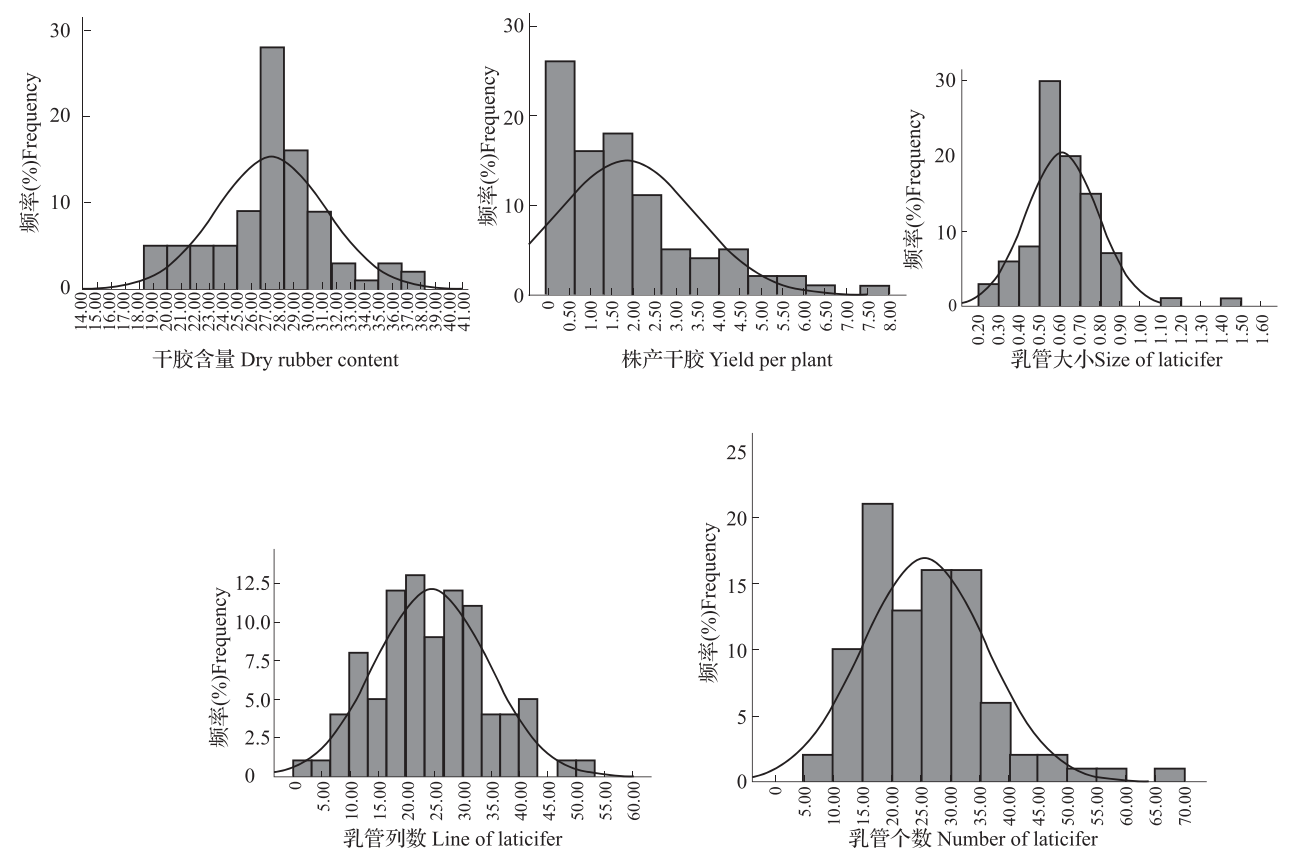


图 1 F<sub>1</sub> 群体产胶相关性状分布图  
Fig. 1 Distribution of related traits of latex yield in F<sub>1</sub> population

从表 1 及图 1 可以看出,热研 88-13 × IAN873 F<sub>1</sub> 94 个个体中,株产干胶分布在 0.06 ~ 7.97g/t/t 之间,平均为 1.82g/t/t,变异系数为 0.87,1.25 ~ 1.75g/t/t 出现的频次最高;干胶含量分布在 18.34% ~ 37.44% 之间,平均为 27.43%,变异系数为 0.14,27.5% ~ 28.5% 出现的频次最高;乳管大小分布在 0.23 ~ 1.42 μm 之间,平均 0.61 μm,变异系数为 0.29,0.53 ~ 0.63 μm 出现的频次最高;乳管列数从 2.33 个到 50.53 个不等,平均 24.43 个,变异系数为 0.41,21.3 ~ 23.8 个出现的频次最高;乳管个数从 8.60 个到 66.33 个,平均 25.60 个,变异系数为 0.42,16.3 ~ 18.8 个出现的频次最高。

除乳管大小外,各性状的标准差有较大变化;株

产干胶的变异系数最大,各因子的变异系数顺序为株产干胶 > 乳管个数 > 乳管列数 > 乳管大小 > 干胶含量;各性状偏度和峰度符合正态分布,表明适用于作图分析。

2.2 各因子之间的相关性分析

利用 SPSS 11.5 统计软件将热研 88-13 × IAN873 F<sub>1</sub> 群体株产干胶、干胶含量和乳管特性各因子之间进行了 Person 相关性分析,结果表明(表 2):株产干胶与干胶含量、乳管大小和乳管列数呈极显著正相关,与乳管个数相关性不显著;干胶含量与乳管列数呈极显著正相关,与乳管大小及乳管个数相关性不显著;乳管大小与乳管列数、乳管个数呈显著、极显著正相关;乳管列数与乳管个数呈极显著正相关。

表 2 各因子之间的 person 相关性分析

Table 2 Statistical tests of correlation coefficient among the traits

	株产干胶 Yield per plant	干胶含量 DRC	乳管大小 Size of laticifer	乳管列数 Line of laticifer	乳管个数 Number of laticifer
株产干胶	1				
干胶含量	0.376 **	1			
乳管大小	0.156 *	0.128	1		
乳管列数	0.473 **	0.316 **	0.156 *	1	
乳管个数	0.134	0.006	0.354 **	0.347 **	1

2.3 热研 88-13 × IAN873 F<sub>1</sub> 群体相关性状的 QTL 定位

将群体的株产干胶、干胶含量、乳管大小、乳管列数、乳管个数与群体标记数据输入 FsQtlMap 1.0 软件,应用复合区间作图法(CIM),在置信度 LOD 值为 2.5 条件下,检测各性状的 QTL 分布,CIM 扫描结果显示,只检测到了株产干胶和乳管大小的 QTL,而未检测到影响干胶含量、乳管列数和乳管个数的 QTL。

2.3.1 与株产干胶相关的 QTL 定位 在 LOD 阈值大于 2.5 的条件下,用 FsQtlMap 1.0 的复合区间作图法,检测到与株产干胶相关的 QTL 5 个,近 M72、HBE0112、HBE237、HBE319 和 GAR4,均具有加性效应,分别位于第 1、2、3、13 和 22 连锁群。贡献率最大的点为 HBE319, QTL 的遗传力为 0.713,其余分别为 0.691、0.683、0.644 和 0.629(表 3)。QTL 扫描图和定位图分别见图 2 和图 3。

表 3 与株产干胶相关的 QTL 定位

Table 3 Results of QTL on the map for yield per plant

连锁群 Linkage group	位置(cM) Position	位点 Locus	标记区间 Interval	LOD	QTL 基因型的效应 Effects of QTL genotype			QTL 的遗传力 QTL heritability
1	453.87	14	M72 – Cir425	4.58	4.4296	1.1693	1.2563	0.683
2	290.11	10	H268 – H0112	3.37	4.5778	1.1868	1.3260	0.691
3	105.79	5	H134 – H237	2.90	1.5477	1.1770	4.5128	0.629
13	18.63	2	H319 – H310	4.58	2.3439	5.3896	1.2143	0.713
22	11.00	1	GAR4 – M574	3.17	4.6734	1.1562	1.9167	0.644

H: HBE

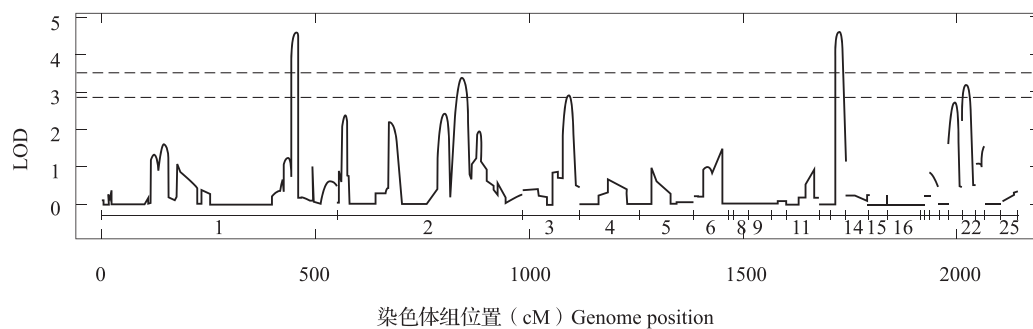


图2 与株产干胶相关的 QTL 扫描图

Fig.2 QTL map scanning for yield per plant

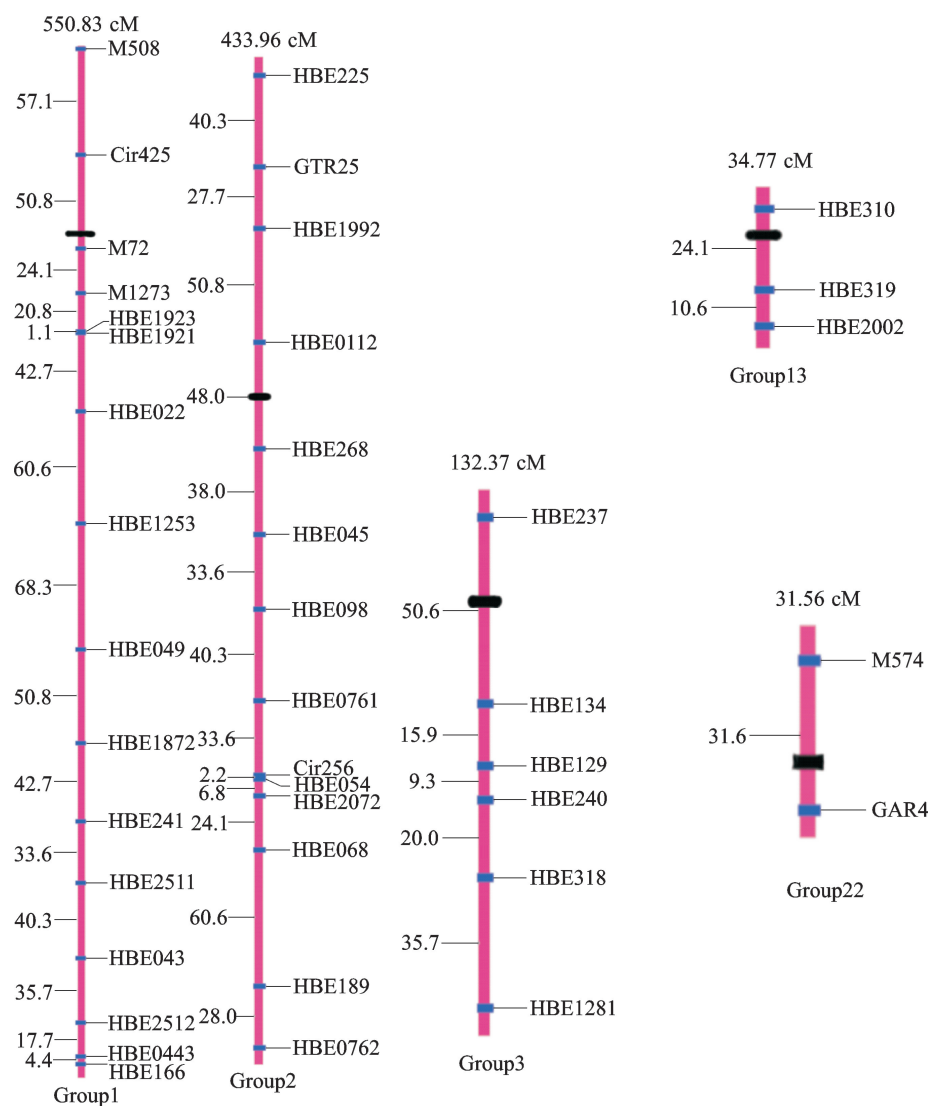


图3 与株产干胶相关的 QTL 在连锁图上的分布

Fig.3 Distribution of QTL on the map for yield per plant



**2.3.2 与乳管大小相关的 QTL 定位** 在 LOD 值大于 2.5 的条件下,检测到与乳管大小相关的 QTL 3 个,近 Cir425、HBE310 和 HBE026,均具有加性效应,分别位于第 1、13 和 18 连锁群。贡献率最大的

点为 Cir425, QTL 的遗传力为 0.845,其余分别为 0.813 和 0.154(表 4)。QTL 扫描图和定位图分别见图 4 和图 5。

表 4 与乳管大小相关的 QTL 定位  
Table 4 Results of QTL on the map for size of laticifer

连锁群 Linkage group	位置 (cM) Position	位点 Locus	标记区间 Interval	LOD	QTL 基因型的效应 Effects of QTL genotype				QTL 的遗传力 QTL heritability
1	490.87	14	M72 – Cir425	3.88	0.5592	0.6200	1.4152	0.6028	0.845
13	25.63	2	H319 – H310	4.84	0.6627	1.2715	0.5623	0.5866	0.813
18	10.00	1	H001 – H026	3.44	0.4993	0.6652	0.6367		0.154

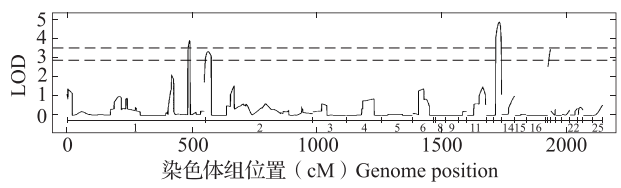


图 4 与乳管大小相关的 QTL 扫描图  
Fig. 4 QTL map scanning for size of laticifer

3 讨论

遗传图谱和数量性状的作图方法是进行 QTL 定位的基础,也是影响定位位点准确度的 2 个重要因素。本研究在冯素萍等<sup>[22]</sup>构建的遗传图谱的基础上进行 QTL 定位,而不同的作图软件构建的遗传图谱亦有差异。冯素萍等<sup>[22]</sup>利用 Fs Linkage Map 构建的 SSR 图谱,由 18 个连锁群、91 个 SSR 标记组成,图谱覆盖橡胶树基因组 1937.06 cM。若采用软件 Joinmap<sup>[26]</sup>对冯素萍等<sup>[22]</sup>的数据构建图谱,则得到由 88 个 SSR 构成,覆盖橡胶树基因组 1107.58 cM 的遗传图谱(数据未列出),总图距只有用 Fs Linkage Map 构建图谱的 57.1%,不同的软件得到的框架图差异显著,在对杨树的研究中也有相似的结果<sup>[27]</sup>。而在 QTL 作图方法的研究中,李杰勤<sup>[28]</sup>分别运用 4 种 QTL 定位方法,区间作图法((IM)、复合区间作图法(CIM)、基于混合线性模型的复合区间作图法(MCIM)和多重区间作图法(MIM)对水稻群体株高性状进行了 QTL 定位,分别得到不同的结果,并且 CIM 法发现 QTL 的能力最强。本研究采用 CIM 法,在 LOD 值大于 2.5 的条件下,检测到株产干胶相关的 QTL 5 个,与乳管大小相关的 QTL 3 个。

相关性状被定位到基因组的相同区域是很普遍的现象,可能是由基因的多效性引起的<sup>[29]</sup>,和丽岗<sup>[20]</sup>的研究中,茎围、胶乳蔗糖、无机磷含量、硫醇及产量相关性状都在第 1 个连锁群上发现了对应的 QTL,L. M. Souza 等<sup>[21]</sup>发现与橡胶树生长相关的农艺性状集中分布在 16a 连锁群上。而在其他作物的研究中,吴晓雷等<sup>[30]</sup>发现在 C2 和 N 等连锁群的特定区域集中分布着与产量密切相关的重要农艺性状

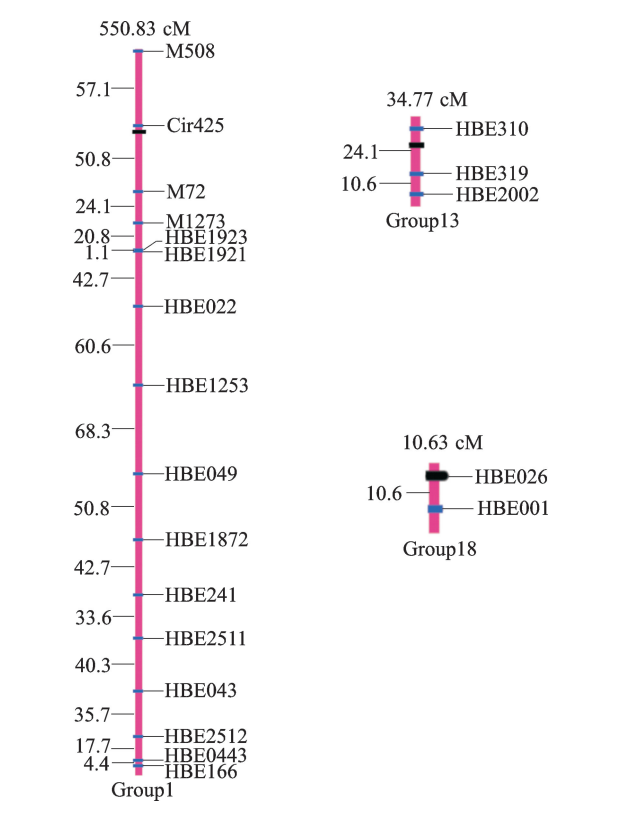


图 5 与乳管大小相关的 QTL 在连锁图上的分布  
Fig. 5 Distribution of QTL on the map for size of laticifer

的一些 QTL 位点,郭龙彪等<sup>[31]</sup>在水稻中发现,有效穗数、穗长、抽穗期、株高和结实率的 5 个 QTL 位于共同区域,D. V. Butruille 等<sup>[32]</sup>、兰进好等<sup>[4]</sup>和王贤智<sup>[5]</sup>也发现 QTL 集中分布的现象。王晓宇等<sup>[33]</sup>对谷子主要农艺性状的 QTL 分析表明,表型数据在作图群体中呈现连续分布,表现为多基因控制的数量性状,且有 6 组 QTL 位点之间存在基因互作效应。本研究中,与胶乳产量相关的干胶含量和乳管大小的 QTL 都被定位到第 13 个连锁群的相同位置上,与前人研究相似。

### 参考文献

- [1] Zamir D, Tadmor Y. Unequal segregation of nuclear genes in plants [J]. Bot Gaz, 1986, 147: 355-358
- [2] Remington D L, Whetten R W, Liu B H, et al. Construction of an AFLP genetic map with nearly complete genome coverage in *Pinus taeda* [J]. Theor Appl Genet, 1999, 98: 1279-1292
- [3] 徐云碧, 朱立煌. 分子数量遗传学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 129-137
- [4] 兰进好, 李新海, 高树仁, 等. 不同生态环境下玉米产量性状 QTL 分析 [J]. 作物学报, 2005, 31 (10): 1253-1259
- [5] 王贤智. 大豆产量相关性状的遗传与稳定性分析及 QTL 定位研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2008
- [6] Gupta P K, Varshney R K. The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat [J]. Euphytica, 2000, 113: 163-185
- [7] Wang K J, Takahata Y. A preliminary comparative evaluation of genetic diversity between Chinese and Japanese wild soybean (*Glycine soja*) germplasm pools using SSR markers [J]. Genet Resour Crop Evol, 2007, 54: 157-165
- [8] Fu Y B, Peterson G W, Yu J K, et al. Impact of plant breeding on genetic diversity of the Canadian hard red spring wheat germplasm as revealed by EST-derived SSR markers [J]. Theor Appl Genet, 2006, 112: 1239-1247
- [9] Folkertsma R T, Frederick H, Rattunde W, et al. The pattern of genetic diversity of Guinea-race *Sorghum bicolor* (L.) Moench landraces as revealed with SSR markers [J]. Theor Appl Genet, 2005, 111: 399-409
- [10] Akag H, Yokozeki Y, Inagaki A. High polymorphic microsatellites of consist of at repeats and a classification of closely related cultivars with these microsatellite loci [J]. Theor Appl Genet, 1997, 94: 61-67
- [11] Cruz V M V, Luhman R, Marek L F, et al. Characterization of flowering time and SSR marker analysis of spring and winter type *Brassica napus* L. germplasm [J]. Euphytica, 2007, 153: 43-57
- [12] Zhebentyayeva T N, Reighard G L, Gorina V M, et al. Simple sequence repeats (SSR) analysis for assessment of genetic variability in apricot germplasm [J]. Theor Appl Genet, 2003, 106: 435-444
- [13] Hearnden P R, Eckermann P J, McMichael G L, et al. A genetic map of 1,000 SSR and DArT markers in a wide barley cross [J]. Theor Appl Genet, 2007, 115: 383-391
- [14] Graham J, Smith K, MacKenzie K, et al. The construction of a genetic linkage map of red raspberry (*Rubus idaeus* subsp. *idaeus*) based on AFLPs, genomic-SSR and EST-SSR markers [J]. Theor Appl Genet, 2004, 109: 740-749
- [15] 刘保申, 孙其信, 高庆荣, 等. K 型小麦细胞质雄性不育系育性恢复基因的 SSR 分子标记分析 [J]. 中国农业科学, 2002, 35 (4): 354-358
- [16] Wang B H, Wu Y T, Huang N T, et al. QTL Mapping for plant architecture traits in upland cotton using RILs and SSR markers [J]. Acta Genet Sin, 2006, 33 (2): 161-170
- [17] Lespinasse D, Rodier-Goud M, Grivet L, et al. A saturated genetic linkage map of rubber tree (*Hevea* spp.) based on RFLP, AFLP, microsatellite, and isozyme markers [J]. Theor Appl Genet, 2000, 100: 127-138
- [18] Venkatachalam P, Priya P, Saraswathy Amma C K, et al. Identification, cloning and sequencing analysis of a dwarf genomic-specific RAPD marker in rubber tree [*Hevea brasiliensis* (Muell.) Arg.] [J]. Plant Cell Rep, 2004, 23: 327-332
- [19] Le Guen V, Lespinasse D, Oliver G, et al. Molecular mapping of genes conferring field resistance to South American Leaf Blight (*Microcyclus ulei*) in rubber tree [J]. Theor Appl Genet, 2003, 108: 160-167
- [20] 和丽岗. 橡胶树分子遗传图谱的构建及相关性状的 QTL 初步定位 [D]. 儋州: 华南热带农业大学, 2007
- [21] Souza L M, Gazaff R, Mantello C C, et al. QTL mapping of growth-related traits in a full-Sib family of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) evaluated in a sub-tropical climate [J]. PLOS one, 2013, 8 (4): e61238
- [22] 冯素萍, 李维国, 于飞, 等. 巴西橡胶树 SSR 遗传图谱的构建 [J]. 遗传, 2010, 32 (8): 857-863
- [23] 卢世香, 马瑞丰, 陈月昇, 等. 巴西橡胶树树皮结构特征与胶乳产量的相关性 [J]. 热带作物学报, 2010, 31 (8): 1335-1339
- [24] 郝秉中, 吴继林. 创作 (割胶) 对巴西橡胶树乳管分化的影响 [J]. 植物学报, 1982, 24 (4): 388-391
- [25] 施季森, 童春发. 树木遗传图谱构建和 QTL 定位统计分析 [M]. 北京: 科学出版社, 2006: 82-86
- [26] Van Ooijen J W. Joinmap 4.0, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations [M]. Wageningen: Netherlands Plant Research International, 2006
- [27] Wang Y X, Xu L A, Huang M R, et al. Comparison of genetic linkage maps of *Populus adenopoda* × *P. alba* hybrid constructed by different mapping softwares [J]. Sci Sil Sin, 2010, 46 (7): 55-63
- [28] 李杰勤. 水稻 SSR 分子图谱的构建和四种不同 QTL 作图方法的比较 [D]. 四川: 四川农业大学, 2005
- [29] Villalta I. Comparative QTL analysis of salinity tolerance in terms of fruit yield using two solanum populations of F<sub>7</sub> Lines [J]. Theor Appl Genet, 2007, 114: 1001-1017
- [30] 吴晓雷, 贺超英, 王永军, 等. 大豆遗传图谱的构建和分析 [J]. 遗传学报, 2001, 28 (11): 1051-1061
- [31] 郭龙彪, 罗利军, 邢永忠, 等. 水稻汕优 63 重组自交系重要农艺性状的 QTLs 和互作分析 [J]. 农业生物技术学报, 2002, 10 (4): 327-333
- [32] Butruille D V, Guries R E, Osborn T C. Linkage analysis of molecular markers and quantitative trait loci in populations of inbred backcross lines of *Brassica napus* L. [J]. Genetics, 1999, 153: 949-964
- [33] 王晓宇, 刁现民, 王节之, 等. 谷子 SSR 分子图谱构建及主要农艺性状 QTL 定位 [J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14 (5): 108-115