

玉米 *dbf1* 基因与耐旱相关性状的关联分析

苏治军, 郝转芳, 谢传晓, 李明顺, 石红良, 吴永升, 张世煌, 李新海

(中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081)

摘要: 脱水响应元件结合因子(DBF1 蛋白)是高等植物体内 DRE/CRT 顺式元件的结合因子, 是水胁迫信号传导的核心构件。本文以玉米自交系郑 22 为材料, 采用 PCR 技术分离得到 *dbf1* 基因区域基因组 DNA(gDNA)全长 949 bp, 起始密码子至终止密码子序列长 654 bp。该基因由 1 个外显子组成, 无内含子。*dbf1* 基因在 175 份玉米自交系中共检测到 9 个 SNP 变异(平均每 57.3 bp 一个), 没有检测到 In/Del 变异, 在 3 个多态性位点间存在较高程度的连锁不平衡($r^2 > 0.5$)。在干旱胁迫下, *dbf1* 基因中的多态性位点 397 与 ASI 和单穗粒重显著关联($P < 0.05$), 位点 477 与单穗粒重和结实株数百分率存在显著关联($P < 0.05$)。位点 397 对 ASI 和单穗粒重的贡献率分别为 6.94% 和 10.03%; 位点 477 对单穗粒重和结实株数百分率的贡献率分别是 1.01% 和 3.66%。根据 2 个位点将 175 份自交系分成 4 种单体型, 其中单体型 4 含有能使 ASI 减小、结实株数百分率增加的等位基因位点, 包含早 49、丹 598、丹黄 02 等耐旱和中度耐旱自交系, 推测单体型 4 可能是 *dbf1* 基因的耐旱单体型。研究结果为基于 *dbf1* 基因开发耐旱功能标记提供信息。

关键词: 玉米; *dbf1*; 单核苷酸多态性; 关联分析; 单体型

Association Analysis between *dbf1* Gene and Drought-Tolerant Traits in Maize

SU Zhi-jun, HAO Zhuan-fang, XIE Chuan-xiao, LI Ming-shun, SHI Hong-liang, WU Yong-sheng,
ZHANG Shi-huang, LI Xin-hai

(National Key Facilities for Crop Gene Resource and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: DBF1 (DRE binding factor) protein encoded by *dbf1* gene, is a cis-element of DRE/CRT and the core element of *in vivo* signal transmission under water stress in higher plant. The genomic sequence information of *dbf1* gene is the premise to study the following natural variations of functional alleles and develop molecular marker for assisting breeding. In the present study, 949bp of genomic region of *dbf1* was sequenced using a maize inbred line Zheng 22 with PCR technology. The coding region of this gene was comprised of only one exon with a length of 654bp from promoter to terminator. Nine SNPs in *dbf1* gene were identified among 175 maize inbred lines, and no IN/DEL(insertion and deletion) was found. Averagely, there was a variation every 57.3bp. Higher LD degree(Linkage disequilibrium, $r^2 > 0.5$) was identified between three polymorphic site pairs. Two SNP sites in *dbf1* gene were identified significantly to be associated with three traits ($P < 0.05$), ASI(Anthesis to silking interval), kernel weight per ear and ear setting percentage. Among them, nucleotide variation T/C on site 397 was significantly associated with traits ASI and kernel weight per ear with phenotypic contributions of 6.94% and 10.03%, respectively. Nucleotide variation A/G on site 477 was significantly associated with traits ear setting percentage and kernel weight per ear with phenotypic contributions of 1.01% and 3.66%, respectively. Based on both two sites, four haplotypes were identified among 175 maize inbred lines. Haplotype 4 by decreasing ASI and increasing ear setting percentage was thought to be superior candidate drought-tolerant haplotype, which was dis-

收稿日期: 2009-04-20

修回日期: 2010-02-26

基金项目: 国家自然科学基金(30600394, 30721140554)

作者简介: 苏治军, 在读博士, 主要从事玉米耐旱分子育种研究。E-mail: caas0661_68@yahoo.com.cn

通讯作者: 李新海, 张世煌, 研究员, 研究方向为玉米种质改良与分子育种。E-mail: lixh2008caas@yahoo.cn

played in some drought-tolerant and medium tolerant inbred lines such as Zao 49, Dan 598, Danhuang 02, etc. The results provide basic information for analyzing the key candidate genes associated with drought tolerance under different water supplying levels.

Key words: Maize; *dbf1* (DRE binding factor); SNP; Association analysis; Haplotype

近年来,全球性气候变化引发干旱发生周期越来越短,程度越来越重,对粮食生产构成严重威胁。玉米是我国主要作物,每年约 50% 种植在干旱半干旱地区,季节性干旱也时有发生^[1-2]。据统计,每年因干旱造成玉米减产约 20% ~ 30%,干旱已成为玉米产量的重要限制因素。实践证明,培育耐旱新品种是增强玉米耐旱能力的有效措施。在传统耐旱育种基础上,发掘耐旱基因位点,揭示耐旱遗传机制对提高作物耐旱性具有重要意义。

玉米 DBF1 蛋白是 DRE 顺式作用元件(核心序列为 TACCGACAT)的反式作用因子,属于 AP2/EREBP 转录因子家族,参与渗透胁迫后依赖于 ABA 的信号传导途径。干旱胁迫下 DBF1 与 DIP1(DBF1 作用蛋白,含 R3H 结构域)结合,可调控 DBF1 活性。DBF1 能够特异结合 ABA 诱导基因 *rab17* 的启动子并诱导其表达,二者受 ABA、干旱及高盐胁迫诱导表达^[3-5]。因此,*dbf1* 基因可作为水分胁迫相关的候选基因。

借鉴人类重要疾病易感基因^[6-7]的研究策略,基于自然群体,对候选基因多态性位点及耐旱相关性状进行关联性分析,有可能发现基因内或基因之间的功能性位点多态性与表型差异之间的关联,从而找到自然存在的、功能性差异的等位基因功能单体型(haplotype),这已成为植物相关基因功能关联性分析的重要策略^[8-9]。本文借助我国常用的 175 份玉米自交系群体,选择与玉米耐旱相关的 *dbf1* 基因,通过两个地点在干旱和灌溉两个处理下获得的表型数据,进行等位基因多态性与耐旱相关性状的关联分析,以期发掘与耐旱性状相关的优异等位基因变异及功能单体型,为耐旱分子育种提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2007 年春,将 175 份玉米自交系种植于中国农业科学院作物科学研究所北京实验基地。这 175 份玉米自交系是从 370 多份本课题组积累的国内外玉米自交系中根据全基因组基因型分析结果选择而确定的,其中大部分的自交系已经进行了不同时期和

不同地点的耐旱性鉴定^[10-13]。本研究中,玉米自交系郑 22 用于分离 *dbf1* 基因的基因组全长,175 个自交系用于 *dbf1* 等位变异分析。于 6 ~ 8 叶期,取无坏死、无损伤、无病斑干净鲜叶约 500 mg,用 CTAB 法提取与纯化基因组 DNA^[14]。

1.2 PCR 引物设计、扩增产物回收与纯化

根据 *dbf1* mRNA 序列(AF493800),采用 primer premier 5.0 软件设计基因组 DNA 的 PCR 扩增引物,通过 oligo6 软件检测引物扩增的可行性。上游引物为 5' CGCAGATGCAGTTCATCCAG 3',下游引物为 5' ACAGACAGACCAGTACACCAATG 3'。

PCR 扩增反应体系 25 μ l,含 2 \times GC PCR buffer (2 mmol/L Mg²⁺),6.25 nmol/L dNTP、10 pmol 正反向引物、1 U Taq DNA 聚合酶(大连宝生物公司)。在 PTC200 型 PCR 扩增仪(Bio-Rad 公司)上按以下程序扩增,94 $^{\circ}$ C 预变性 5 min;94 $^{\circ}$ C 变性 45 s,60 $^{\circ}$ C 退火 45 s,72 $^{\circ}$ C 延伸 1 min,35 个循环;72 $^{\circ}$ C 终延伸 10 min,最后 4 $^{\circ}$ C 保存。

按照 Agarose Gel DNA Purification Kit(TaKaRa 公司,大连)说明书回收与纯化目的片段。

1.3 PCR 扩增产物克隆、转化与测序

将回收产物连接到 pMD18-T 载体上(TaKaRa 公司,大连),转化大肠杆菌 JM109 菌株感受态细胞,蓝白斑筛选。对筛选到的重组子进行菌落 PCR 验证。PCR 阳性的重组子菌落用 ABI3730 测序仪完成克隆片段测序。为保证测序结果的可靠性,每个扩增片段纯化、连接与转化后,采用双样本双向测序,测序引物使用载体通用引物。

1.4 序列多态性分析

序列比对 利用 DNAMAN 软件将所测序列与参考序列比对,去掉引物两端多余序列,保证序列的准确可靠。根据测序结果碱基峰图,对测序质量不好的序列,重新进行测序。对于只在一个自交系中检测到的多态性,进行重复扩增和测序,确保序列的准确性。使用 ClustalX 软件比对获得的所有目的序列^[15]。通过 Realign Selected Sequences 或者 Realign Selected Residue Range 进行局部调整,并将完成比对的序列保存为 PHYLIP 格式文件,用于后续关联分析。

序列多样性分析及 LD 分析 用 TASSEL 软件进行序列多样性分析;LD 结构分析时,选择测量值 D' 和 r^2 ,将 Permutations 值设为 1000^[16-17]。

1.5 关联分析

使用 TASSEL 软件进行耐旱候选基因的关联分析,关联分析将玉米自交系中获得的基因序列比对结果、群体结构及干旱条件下耐旱相关性状数据导入 TASSEL 软件,使用分析单元中的逻辑回归模型进行关联分析,阈值选择 $P < 0.05$ 为显著, $P < 0.01$ 为极显著。

2 结果与分析

2.1 *dbfl* 基因组 DNA 全长及基因结构

通过 PCR 扩增,首先获得玉米自交系郑 22 的 *dbfl* 基因编码区及其上下游侧翼序列。对 *dbfl* 基因的结构(图 1)分析表明,编码区自起始密码子(ATG)至终止密码子(TGA)长 654bp,由 1 个外显子组成,无内含子。此外,获得的序列还包括 5' 非翻译区(UTR)84bp,3'UTR 211bp,总长度 949bp。

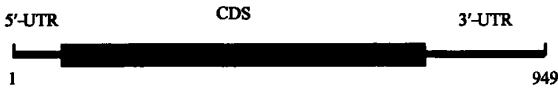


图 1 玉米 *dbfl* 基因结构

Fig. 1 Structure of *dbfl* gene in maize

UTR: 非翻译区 Un-translated region; CDS: 编码序列 Coding sequence

2.2 *dbfl* 基因在染色体上的位置

本研究通过生物信息学电子定位技术,将玉米中与水分胁迫相关的转录因子基因 *dbfl* 定位在玉米染色体 1.07 区段(图 2)。前人的研究表明,该区段与玉米的耐旱性高度相关^[18-20]。

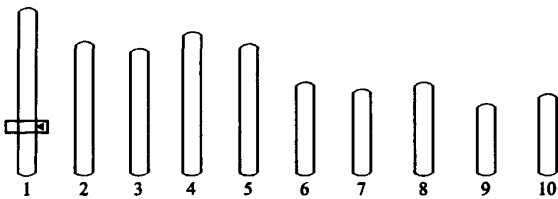


图 2 *dbfl* 基因的电子定位

Fig. 2 *In silico* mapping of *dbfl* gene in maize chromosomes by bioinformatics

2.3 *dbfl* 基因的序列多态性

PCR 扩增基因组 DNA,测序、序列分析后,共获得 175 份自交系在 *dbfl* 基因部分编码区的一致性序列(第 79 ~ 594 位核苷酸,参考序列起始密码子

ATG 的 A 记为 +1)。分析区域总长为 516 bp。编码区内共检测到 9 个多态性位点,全部为 SNP,没有检测到插入缺失位点。对检测到的 9 个 SNP 进行分析,发现核苷酸突变类型以及它们的发生频率均有所不同。SNP 碱基突变共有 5 种类型,分别是 C/T(2)、T/A(1)、G/T(1)、C/A(1) 和 A/G(4),碱基颠换占到总突变类型的 2/3。

2.4 *dbfl* 基因的连锁不平衡结构

对 *dbfl* 基因的序列多态性进行位点间连锁不平衡结构分析(图 3),发现位点 80 和 86、86 和 91 之间存在较强的连锁不平衡结构($r^2 > 0.7$);位点 80 和 91、477 和 526、526 和 574 之间存在较弱的连锁不平衡结构($0.5 > r^2 > 0.2$),推测位点 80、86、91 可能与 *dbfl* 的功能有一定关系。

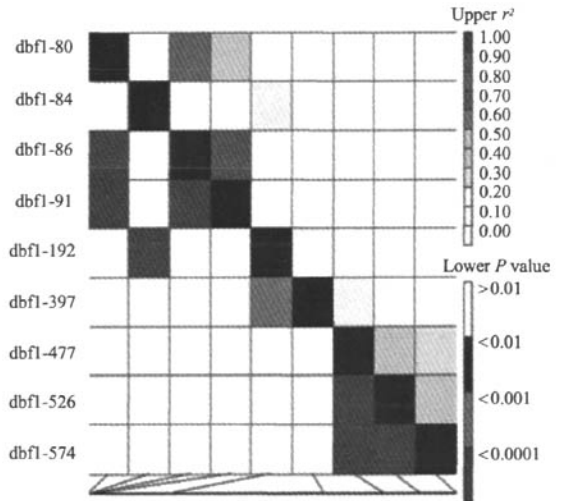


图 3 *dbfl* 基因多态性位点间的连锁不平衡

Fig. 3 Linkage disequilibrium between pairs of *dbfl* sequence polymorphic sites

2.5 *dbfl* 基因的序列多态性与耐旱相关性状的关联分析

利用 TASSEL2.0 软件中的 Logistic 模块将耐旱相关性状^[13]及玉米自交系的群体结构^[21]与 *dbfl* 基因序列多态性变异进行关联分析。2007 年海南试验点在干旱胁迫下检测到位点 397 与 ASI 显著关联($P < 0.05$);在 2008 年新疆试验点检测到位点 397 和位点 477 又与单穗粒重显著关联($P < 0.05$),位点 477 又与结实率百分率显著关联($P < 0.05$)(表 1)。在这两个试验点,没有检测到与株高关联显著的位点。分析这些变异位点对相关性状的贡献率,发现在干旱胁迫下位点 397 对 ASI 和单穗粒重的贡献率分别为 6.94% 和 10.03%;位点

477 对单穗粒重和结实株数百分率的贡献率分别是 1.01% 和 3.66%。这显示某些变异位点同时

调控一个耐旱相关性状,同一位点也可能调控不同性状。

表 1 干旱条件下表型性状与 *dbf1* 基因多态性位点的关联分析

Table 1 Association analysis between phenotypic traits and polymorphic sites of *dbf1* gene under drought stress conditions

性状 Trait	位点 Site	P 值 P value	地点 Location	表型值 Phenotypic value		平均值 \bar{x}	位点贡献率(%) Contribution
ASI	397	0.015	海南	6.7(T)	7.7(C)	7.2	6.94(T/C)
单穗粒重	397	0.009	新疆	44.4(T)	54.3(C)	49.35	10.03(T/C)
	477	0.033	新疆	53.7(A)	54.8(G)	54.25	1.01(A/G)
结实株数百分率	477	0.041	新疆	0.79(A)	0.85(G)	0.82	3.66(A/G)

依据 2 个位点(397 和 477)对供试材料进行单体型分型,将 175 份玉米自交系分为 4 种单体型(表 2)。分析这 4 种单体型,发现单体型 4 含有能使 ASI 减小、结实株数百分率增加的位点,即位点 397 的 T 和位点 477 的 G。此外,耐旱自交系和中度耐旱自交系早 49、丹 598 和丹黄 02 均含有该单体型。推测单体型 4 可能是 *dbf1* 基因的耐旱单体型。

表 2 *dbf1* 基因的耐旱单体型类型

Table 2 Haplotypes of *dbf1* gene

单体型 Haplotype	位点 Site		耐旱性类型 Drought-tolerant type			
	397	477	DS	DT	MDS	MDT
1	C	A	4	5	7	2
2	C	G	30	17	48	47
3	T	A	1			1
4	T	G	4	3	4	2

DS: 干旱敏感 Drought susceptible; MDS: 中度干旱敏感 Medium drought susceptible; DT: 耐旱 Drought tolerance; MDT: 中度耐旱 Medium drought tolerance

3 讨论

3.1 *dbf1* 的基因结构及定位

基因的结构与其功能相适应,了解基因的基本结构对预测和验证基因功能有重要作用。高等植物 DBF 结合因子与 DREB 转录因子类似,都属于 AP2/EREPF 转录因子,在植物逆境胁迫信号传导途径中有重要作用。目前的研究表明,*dbf1* 基因在作物耐旱过程中参与依赖于 ABA 途径以基因家族的形式存在,成员较多,不同非等位基因成员之间有较高的保守性,某些成员可能存在基因冗余。编码 AP2 蛋白结构域的核酸序列保守性较高,在高等植物中,即

使是有核苷酸的差异,也大多是同义突变^[22-24]。因此,组成 AP2 的氨基酸序列很少发生变化。本研究中,通过序列比对发现水稻、小麦、拟南芥、胡萝卜 AP2 氨基酸序列完全相同。玉米与其相比,只有 1 个氨基酸的差异。预示 AP2 结构域可能由古老的基因进化而来。此外,通过基因多态性和 Tajima'D 测验从另一方面也显示 *dbf1* 基因虽然在玉米的驯化与人工选择过程中承受了一定的压力,但是变异率不高,表明其保守性很高。此基因可以作为玉米改良的对象进行定向改良,以提高其正向贡献,增强耐旱性。本研究发现 *dbf1* 基因不含有内含子,属于单一外显子基因。这与徐兆师^[22]对 DREB4B 基因序列分析结果相似。Nickolai 等^[26]也证实玉米基因组中高 GC 含量的序列很少含有内含子。*dbf1* 基因通过核酸序列比对及翻译后的氨基酸序列分析,与玉米 DBF1 参考序列有极高的相似性。

对候选基因进行序列分析的目的在于发现基因内的核苷酸变异,进而结合耐旱相关性状进行关联分析以期发现与目的性状高度相关的变异,为下一步开发功能标记并进行验证打下基础。结合本研究关联分析结果,可以在 *dbf1* 基因与耐旱性状高度相关的位点,开发功能标记(SNP、Indel 等),在 F₂、RIL、NIL 等群体中进行定位及验证,开发的标记可以为玉米耐旱性鉴定及分子标记辅助育种提供基础。

3.2 *dbf1* 基因的序列多态性分析

玉米 LD 的衰退一般来说比较迅速,主要是因为玉米属于异花授粉作物,重组率高,易发生变异。已有研究表明,不同基因和不同玉米研究群体检测到的 LD 范围互不相同,从几百 bp^[27]到 100 kb^[28]乃至 500 kb^[29]开始衰退。在 *dbf1* 基因编码区域的多态性检测中,共检测到 9 个 SNP,平均每 57.3 bp 检

测到1个SNP。这与前人的研究结论相近^[30],即玉米中存在高频率的变异。连锁不平衡分析发现,*dbfl*基因的连锁不平衡程度较弱,显示该基因在进化过程中相对保守。在*dbfl*分析序列的9个SNP位点中,位点84、192和397碱基的变异分别为A/T、C/T、A/G,编码的氨基酸没有变化,属于同义突变。位点80、86、91、477、526、和574的碱基变化均产生氨基酸水平的变化,碱基突变类型分别为T/C、G/T、C/A、A/G、A/G和A/G,相应的氨基酸变化为Val/Ala、Val/Leu、Pro/Gln、Phe/Leu、Asp/Gly、Val/Glu。由此推测*dbfl*的基因功能可能受以下因素影响:一是氨基酸的同义突变不影响或很少影响基因的功能,基因功能的变化主要由发生氨基酸变异的几个多态性位点调控,这种调控或者是改变了蛋白多肽的一级结构或者是通过改变蛋白质的高级结构进而改变其功能;二是编码氨基酸的密码子发生了同义突变,是否氨基酸序列在翻译时有偏爱密码子,进而影响了蛋白质的活性乃至于功能发挥,值得进一步研究验证。此外,这种推测只是根据基因编码的核酸序列变化,至于*dbfl*基因在复制、转录、翻译及翻译后是否还受到其他因素调控,最终产生的蛋白与原来的参考序列在蛋白质一级乃至高级结构上是否有差异,尚需研究验证。

3.3 *dbfl* 基因的序列多态性与相关性状的关联分析

连锁不平衡分析和关联分析发现,在*dbfl*基因编码序列中一些多态性位点引起了不同耐旱相关性状的表型差异。位点397与单穗粒重和ASI存在显著关联,显示该位点可能与耐旱相关。ASI和单穗粒重是本研究中鉴定出的有代表性的耐旱鉴定指标,这与前人研究结果一致^[10-12]。位点477同时与单穗粒重和结实株数百分率显著关联,该位点可能与干旱胁迫下的产量形成有关。单体型4含有2个正向贡献位点,可使ASI减小、结实株数百分率增加,被认为是耐旱单体型。单体型4包含于耐旱或中度耐旱自交系早49、丹598、丹黄02等。由于这些位点均是基因内的位点,在后续研究中可以由基于组成单体型4的2个位点(397和477)或其中一个位点开发分子标记用于耐旱鉴定和耐旱分子标记辅助育种,如可以将丹598、丹黄02作为耐旱基因供体,与属于同一杂种优势群的优良自交系杂交或回交,然后采用耐旱分子标记辅助选择,开展耐旱分子标记辅助育种。此外,单体型1(包含于临系11、

丹9046、东91等耐旱自交系)中含有的多态性位点(397和477)虽然在单位点上没有正向贡献或正向贡献不大,但在组成单体型后是否影响自交系的耐旱响应,需要进一步研究。

此外,由于耐旱性鉴定是在大田的自然状态下进行的,受种植环境影响很大,为此需要多年多环境多重重复进行鉴定,才可以在一定程度上获得表型性状的准确性。将耐旱相关性状结合群体结构分析结果与耐旱相关基因的多态性变异进行关联分析后所得的结果,只是耐旱的候选单体型,结论是否准确尚需进一步验证。本研究使用两点两个处理对比的数据,得出的一致性结果将用于功能标记开发及耐旱表型鉴定。

参考文献


- [1] 吴景社. 世界水土资源的潜力与粮食人口问题[J]. 世界农业, 1994(2): 6-8
- [2] 李江风. 中国干旱半干旱地区气候环境与区域开发研究[M]. 北京: 气象出版社, 1990
- [3] Kizis D, Pages M. Maize DRE-binding proteins DBF1 and DBF2 are involved in *rab17* regulation through the drought responsive element in an ABA-dependent pathway[J]. Plant J, 2002, 30: 679-689
- [4] Josep V, John M, Bodil S, et al. Regulation of the maize *rab17* gene promoter in transgenic heterologous systems[J]. Plant Mol Biol, 1991, 17: 985-993
- [5] Saleh A, Lumberreras V, Lopez C, et al. Maize DBF1-interactor protein 1 containing an R3H domain is a potential regulator of DBF1 activity in stress responses[J]. Plant J, 2006, 46: 747-757
- [6] Corder E H, Saunders A M, Risch N J, et al. Protective effect of apolipoprotein E type 2 allele for late onset Alzheimer disease[J]. Nat Genet, 1994, 7: 180-184
- [7] Kerem B, Rommens J M, Buchanan J A, et al. Identification of the cystic fibrosis gene: genetic analysis[J]. Science, 1989, 245: 1073-1080
- [8] Flint-Garcia S A, Thornsberry J M, Buckler E S. Structure of linkage disequilibrium in plants[J]. Annu Rev Plant Biol, 2003, 54: 357-374
- [9] Syvänen A C. Toward genome-wide SNP genotyping[J]. Nat Genet, 2005, 37: S5-S10
- [10] 李新海, 高根来, 梁晓玲, 等. 我国主要玉米自交系开花期耐旱性差异及改良[J]. 作物学报, 2002, 28(5): 595-600
- [11] 刘贤德, 李晓辉, 李文华, 等. 玉米自交系苗期耐旱性差异分析[J]. 玉米科学, 2004, 12(3): 63-65
- [12] 武斌, 李新海, 肖木辑, 等. 53份玉米自交系的苗期耐旱性分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(4): 665-676
- [13] 苏治军, 郝转芳, 谢传晓, 等. 我国常用玉米自交系的耐旱性评价[J]. 玉米科学, 2009, 17(5): 19-24
- [14] Saghai-Marouf M A, Soliman K, Jorgensen R A, et al. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics[J]. PNAS, 1984, 81: 8014-8018
- [15] Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools[J]. Nucleic Acids Res, 1997, 25: 4876-4882

(下转第482页)

玉米dbf1基因与耐旱相关性状的关联分析

作者: [苏治军](#), [郝转芳](#), [谢传晓](#), [李明顺](#), [石红良](#), [吴永升](#), [张世煌](#), [李新海](#), [SU Zhi-jun](#), [HAO Zhuan-fang](#), [XIE Chuan-xiao](#), [LI Ming-shun](#), [SHI Hong-liang](#), [WU Yong-sheng](#), [ZHANG Shi-huang](#), [LI Xin-hai](#)

作者单位: [中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程](#), 北京, 100081

刊名: [植物遗传资源学报](#) 

英文刊名: [JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES](#)

年, 卷(期): 2010, 11(4)

参考文献(30条)

1. Kerem B;Rnmms J M;Buchanan J A [Identification of the cystic fibrosis gene:genetic analysis](#) 1989
2. Corder E H;Saunders A M;Risch N J [Protective effect of apolipoprotein E type 2 allele for late onset Alzheimer disease](#)[外文期刊] 1994
3. Saleh A;Lumbreras V;Lopez C [Maize DBF1-interacter protein1 containing an R3H domain is a potential regulator of DBF1 activity in stress responses](#)[外文期刊] 2006(5)
4. 徐兆师 [小麦抗逆相关DREB-ERF转录因子基因的克隆与鉴定](#) 2005
5. Singh K;Foley R C;Onate-Sanchez L [Transcription factors in plant defense and stress response](#)[外文期刊] 2002(05)
6. Magnanie;Sjolander K;Hake S [From endonucleases to transcription factors:evolution of the AP2 DNA binding domain in plants](#) 2004
7. Syv(a)nen A C [Toward genome-wide SNP genotyping](#)[外文期刊] 2005
8. Flint-Garcia S A;Thornberry J M;Buckler E S. [Structure of linkage disequilibrium in plants](#)[外文期刊] 2003(0)
9. Josep V;John M;Bodil S [Regulation of the maize rab17gene promoter in transgenic heterologous systems](#)[外文期刊] 1991
10. Kizis D;Pages M [Maize DRE-binding proteins DBF1 and DBF2are involved in rab17 regulation through the drought responsive element in an ABA-dependent pathway](#)[外文期刊] 2002(6)
11. 李江风 [中国干旱半干旱地区气候环境与区域开发研究](#) 1990
12. Bhatramakki D;Dolan M;Hanafey M [Insertion-deletian polymorphisms in 3' regions of maize genes occur frequently and can be used as highly informative genetic markers](#) 2002
13. Jung M;Ching A;Bhatramakki D [Linkage disequilibrium and sequence diversity in a 500-kbp region around the adhl locus in elite maize germplasm](#) 2004
14. Veldboom L;Lee M [Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and nonstress environments: II.Plant height and flowering](#) 1996
15. Ribaut J M;Jiang C;Gonzalez-de-Leon D [Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 2.Yield components and markerassisted selection strategies](#) 1997
16. Ribant J M;Hoiaington D A;Deutsch J A [Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. I.Flowering parameters and anthesis-silking interval](#) 1996
17. Beavis W D [The power and deceit d QTL experiments:lessons from comparative QTL studies](#) 1994
18. Agrama H A S;Moussa M E [Mapping QTL in breeding for drought tolerance in maize\(Zea mays L.\)](#)[外文

期刊] 1996(1)

19. [Nickolai N;Alexandrov;Brover V V Insights into corn genes derived from large-scale cDNA sequencing 2009](#)
20. [Jofuku K D;Denboer B G W;Vanmontagu M Control of arabidopais flower and seed development by the homeotic gene AP/ETALA2\[外文期刊\] 1994\(09\)](#)
21. [Xie C X;Warburton M L;Li M S An analysis of population structure and linkage disequilibrium using mullilocua data in 187 maize inbred lines 2008](#)
22. [Abdallah J M;Goffinet B;Cierco-Ayrolles C Linkage disequilibrium fine mapping of quantitative trait loci:a simulation study\[外文期刊\] 2003\(5\)](#)
23. [Balding D J A tutorial on statistical methods for population association studies 2006](#)
24. [Thompson J D;Gibson T J;Plewniak F The ClustalX windows interface:flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools 1997](#)
25. [Saghai-Marooif M A;Soliman K;Jorgensen R A Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley:Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics\[外文期刊\] 1984](#)
26. [苏治军;郝转芳;谢传晓 我国常用玉米自交系的耐旱性评价\[期刊论文\]-玉米科学 2009\(05\)](#)
27. [武斌;李新海;肖木辑 53份玉米自交系的苗期耐旱性分析\[期刊论文\]-中国农业科学 2007\(04\)](#)
28. [刘贤德;李晓辉;李文华 玉米自交系苗期耐旱性差异分析\[期刊论文\]-玉米科学 2004\(03\)](#)
29. [李新海;高根来;梁晓玲 我国主要玉米自交系开花期耐旱性差异及改良\[期刊论文\]-作物学报 2002\(05\)](#)
30. [吴景社 世界水土资源的潜力与粮食人口问题 1994\(02\)](#)

本文链接: http://d.g.wanfangdata.com.cn/Periodical_zwyczyxb201004016.aspx