

# 小麦生长素结合基因 *TaABP1-D* 的表达与染色体定位

李 欣<sup>1</sup>, 张晓军<sup>1</sup>, 詹海仙<sup>1</sup>, 郭慧娟<sup>1</sup>, 李建波<sup>2</sup>, 畅志坚<sup>1</sup>, 乔麟轶<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>山西省农业科学院作物科学研究所/农业部黄土高原作物基因资源与种质创制重点实验室, 太原 030031; <sup>2</sup>山西大学研究生院, 太原 030006)

**摘要:** 生长素影响了植物生长发育的诸多过程。生长素结合蛋白 ABP1 (auxin binding protein) 作为一种生长素受体, 在质膜上生长素诱导的快速反应中起重要作用。小麦中已经克隆获得了 *TaABP1-D*, 但其在细胞中的作用位置以及在染色体的定位情况仍不明确。本研究利用洋葱表皮细胞瞬时表达系统对小麦生长素结合基因 *TaABP1-D* 进行亚细胞定位, 结果表明 *TaABP1-D* 蛋白为膜蛋白, 存在于细胞质和细胞膜中; 同时利用中国春缺体-四体材料和信息学方法, 将 *TaABP1-D* 定位在小麦 5D 染色体长臂的近着丝粒位置上, 距两侧 EST 标记 BE490079 和 BE405060 的遗传距离分别为 0.51 cM 和 0.28 cM。

**关键词:** 小麦; *TaABP1-D*; 亚细胞定位; 信息学; 染色体定位

## Expression and Chromosomal Localization of Wheat *TaABP1-D* Gene

LI Xin<sup>1</sup>, ZHANG Xiao-jun<sup>1</sup>, ZHAN Hai-xian<sup>1</sup>, GUO Hui-juan<sup>1</sup>, LI Jian-bo<sup>2</sup>, CHANG Zhi-jian<sup>1</sup>, QIAO Lin-yi<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>*Institute of Crop Science, Shanxi Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Crop Gene Resources and Germplasm Enhancement on Loess Plateau, Ministry of Agriculture, Taiyuan 030031;*

<sup>2</sup>*Graduate School of Shanxi University, Taiyuan 030006)*

**Abstract:** Auxin affects many processes of plant growth and development. As an auxin receptor, auxin binding protein (ABP1) plays an important role in the rapid reactions induced by auxin on the plasma membrane. The ABP1 in common wheat, named *TaABP1-D*, was previously cloned, but its chromosome map and the distribution in the cell are still not clear. In this study, we located the *TaABP1-D* on the cytoplasm and cell membrane by transiently expressed system in onion epidermal cells, which indicated that *TaABP1-D* protein was a membrane protein. In addition, using Chinese Spring nullitetrasonic-tetrasomic lines and bioinformatics methods, we located the *TaABP1-D* in the pericentromeric region of the long arm of wheat chromosome 5D. EST markers BE490079 and BE405060 flanked *TaABP1-D* by 0.51 cM and 0.28 cM, respectively.

**Key words:** wheat; *TaABP1-D*; subcellular localization; bioinformatics; chromosomal location

生长素 (auxin) 是植物中最重要的一类激素, 影响着植物生长发育的各个过程<sup>[1]</sup>。生长素受体在上述生长素信号转导通路中有着重要意义。生长素结合蛋白 (ABP1, auxin binding protein 1) 是最早作为生长素受体进行研究的一种蛋白, 自 1972 年首次在玉米胚芽鞘膜上被发现以来<sup>[2]</sup>, 其生化性质<sup>[3-4]</sup>

及其参与的快速电生理反应<sup>[5-7]</sup> 已获得了详尽的研究, 但是 ABP1 与生长素的作用机制尚不明确。随着另一种生长素受体 TIR1 (transport inhibitor resistant 1) 的发现<sup>[8-9]</sup>, 人们曾一度质疑 ABP1 是否作为生长素受体而存在。然而 TIR1 位于细胞核, 无法解释生长素在质膜上诱导的一些快速反应<sup>[5-7]</sup>。近年

收稿日期: 2014-06-06      修回日期: 2014-07-09      网络出版日期: 2014-12-11

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20141211.2220.017.html>

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31171839); 山西省国际科技合作计划项目 (2012081006-2, 2013081007); 山西省科技攻关项目 (20130311001-5); 山西省回国留学人员科研资助项目 (2012-102)

第一作者研究方向为小麦遗传育种。E-mail: saaslixin@126.com

通信作者: 畅志坚, 研究方向为小麦种质创新和外源基因导入。E-mail: changzj@yeah.net

乔麟轶, 研究方向为小麦种质创新。E-mail: qiaoly1988@126.com

来对 ABP1 重新进行了大量研究,证实 ABP1 作为一种生长素受体参与质膜上生长素的响应过程,在细胞周期、细胞增殖<sup>[10-11]</sup>、质膜内吞作用<sup>[12]</sup>和基于 ROP 的细胞骨架重建<sup>[13]</sup>等快速反应中起着重要的作用。最新的研究表明,ABP1 和跨膜激酶蛋白 (TMK, transmembrane kinase) 形成了一个细胞表面生长素传感复合体,激活 ROP 信号通路,调控了非转录细胞质反应以及相关的基本过程<sup>[14]</sup>。该研究结果清楚地阐明了 ABP1 传导生长素信号调控这些胞质反应的机制。

被子植物的 ABP1 大量存在于内质网内腔<sup>[15]</sup>,且 ABP1 蛋白 C 端包含一个特有的内质网滞留信号序列 Lys-Asp-Glu-Leu (KDEL)。辣椒、苧麻等被子植物的 ABP1 基因已经被克隆<sup>[16-17]</sup>。作为一种重要的粮食作物,小麦中的 ABP1 基因也已被克隆,并将 *TaABP1-D* 定位于小麦的 5D 染色体<sup>[18]</sup>,但 *TaABP1-D* 在细胞中的表达部位以及在 5D 染色体上的具体位置尚不明确。

本研究利用洋葱表皮细胞瞬时表达系统对 *TaABP1-D* 基因进行亚细胞定位,并利用中国春缺体-四体材料和信息学方法将 *TaABP1-D* 定位到小麦染色体图谱上,以期小麦生长素受体作用机制的深度阐明提供参考,并为利用该基因进行小麦农艺性状的改良奠定分子基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 品种中国春用于基因克隆;洋葱 (*Allium cepa* L.) 球茎用于基因亚细胞定位。中国春缺体-四体材料用于标记的染色体定位,由美国堪萨斯州立大学小麦遗传资源中心提供。

限制性内切酶 *Hind* III、*Bam*H I 和 T4 DNA 连接酶购自 TaKaRa 宝生物工程公司;RNA 提取试剂盒、反转录试剂盒 (M-MLVRT)、琼脂糖凝胶回收试剂盒、pEASY-T3 载体、p16318h-GFP 载体和 TOP10 感受态细胞购自生工生物公司;农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*) 菌株由山西省农科院作物所保存;引物用 Primer Premier 5.0 软件设计,由华大基因公司合成。

### 1.2 方法

**1.2.1 *TaABP1-D* 基因 cDNA 质粒制备及测序验证** 剪取中国春小麦苗期叶片,按照 RNA 提取试剂盒说明书的方法提取总 RNA,用反转录试剂盒反转

录获得小麦 cDNA。

以 *TaABP1* 的 D 基因组特异引物 gF/gR<sup>[18]</sup> 扩增普通小麦中国春 cDNA。扩增产物经琼脂糖凝胶电泳后回收纯化并连接到 pEASY-T3 载体上,之后转化 TOP10 感受态细胞进行繁殖。采用碱裂解法提取经筛选获得的阳性克隆质粒 DNA,送华大基因公司测序,确认所得 cDNA 序列准确无误。

**1.2.2 *TaABP1-D* 表达载体的构建** 根据 p16318h-GFP 载体序列和 *TaABP1-D* cDNA 序列的酶切位点设计引物 F-*Hind*III: AAGCTTATGGCGAGTGGACACA-CAAC/R-*Bam*H I: CGCGATCCCAGTTCATCTTTAG-GT,对 *TaABP1-D* 基因 cDNA 质粒进行扩增,将产物连接到 pEASY-T3 载体上再次测序验证。验证结果无误后用 *Hind* III + *Bam*H I 双酶切含有 *TaABP1-D* 的 pEASY-T3 载体以及 p16318h-GFP 载体,再用 T4 连接酶将酶切产物连接,得到 35S::TaABP1-D-GFP 融合载体 (图 1)。

**1.2.3 *TaABP1-D* 的表达定位** 参考高山等<sup>[19]</sup>的方法,将 1 cm × 1 cm 幼嫩洋葱表皮于 MS 培养基上 22 °C 预培养 20 h。之后将洋葱表皮浸于 MS 液体培养基重悬的菌液 (OD<sub>600</sub> = 1.0) 中侵染 15 min,用无菌滤纸吸干菌液,平铺于 MS 固体培养基上,以光周期 16 h 光照/8 h 黑暗、25 °C 共培养。12 h 后取出洋葱表皮小块,在 MS 液体培养基中洗涤后,将洋葱上表皮压片,在激光扫描共聚焦显微镜 488 nm 波长激发下,观察 GFP 的表达。

**1.2.4 *TaABP1-D* 的染色体定位** 利用引物 qSF1/qSR1<sup>[18]</sup> 对中国春及其缺体-四体材料进行扩增。PCR 反应总体积为 20 μL,含 2 μL 10 × buffer (10 mmol/L Tris-HCl, 50 mmol/L KCl, 1.5 mmol/L MgCl<sub>2</sub>)、0.2 mmol/L dNTP、1 U *Taq* 酶、0.25 μmol/L 引物和 100 ng 模板 DNA。反应扩增程序为:94 °C 变性 5 min;94 °C 变性 45 s,58 °C (因引物不同而异) 复性 45 s,72 °C 延伸 30 s,共 35 个循环;72 °C 延伸 10 min。对扩增产物用 8% 非变性聚丙烯酰胺凝胶电泳,经硝酸银染色后观察拍照。

将 *TaABP1-D* 基因组序列提交 AGDB 数据库 (<http://dd.agrinome.org/>) 检索对应的粗山羊草 (*Aegilops tauschii*) scaffold 序列,再将该序列递交 GrainGene 2.0 数据库,检索相似性 > 95%、E 值为 0.0 的粗山羊草已定位序列片段,根据这些序列片段的位置信息<sup>[20]</sup>和附近的 EST 标记,将 *TaABP1-D* 整合到小麦 EST 标记图谱上<sup>[21]</sup>。

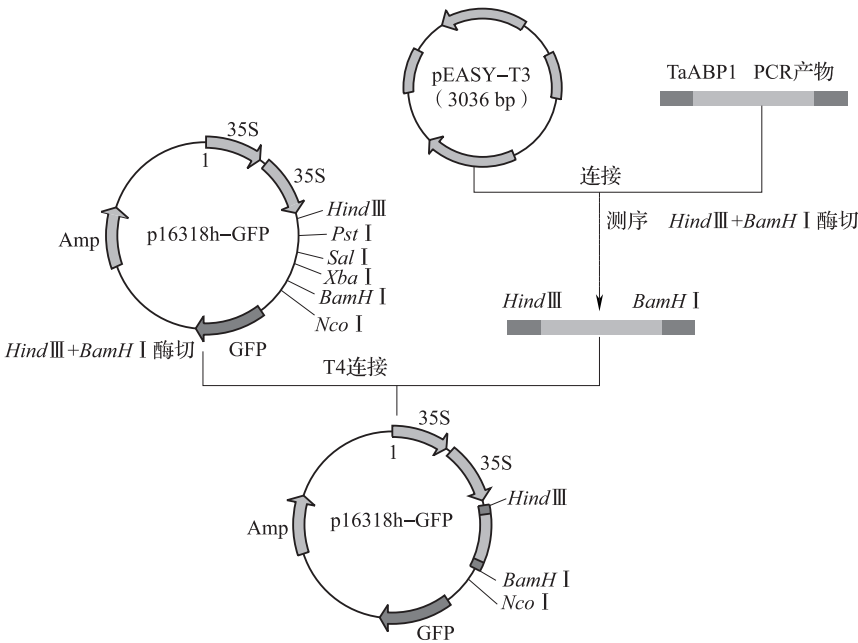


图 1 35S :: TaABP1-D-GFP 融合表达载体的构建

Fig. 1 Construction of 35S :: TaABP1-D-GFP fusion expression vector

2 结果与分析

2.1 TaABP1-D 表达载体的构建

使用引物 F-Hind III/R-BamH I, 对 *TaABP1-D* 基因 cDNA 质粒进行扩增, 得到一条 621 bp 的目标条带(图 2)。

将产物连接到 pEASY-T3 载体上转化 TOP10 感受态细胞, 挑单克隆进行测序验证无误。接着用 *Hind* III + *Bam*H I 双酶切 p16318h-GFP 载体以及 pEASY-TaABP1-D 载体, 再用 T4 连接酶对酶切产物进行连接, 得到 35S :: TaABP1-D-GFP 融合载体(图 3), *Hind* III + *Bam*H I 双酶切验证结果及测序验证结果均无误, 载体构建完成。

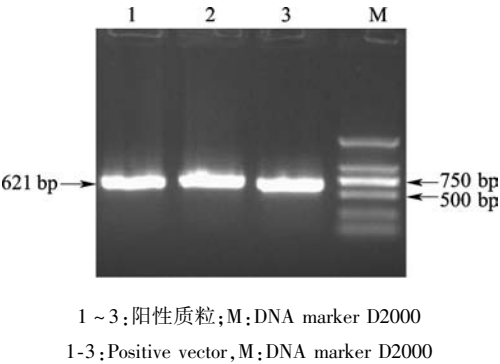


图 2 F-Hind III/R-BamH I 对 *TaABP1-D* 基因 cDNA 的 PCR 扩增

Fig. 2 PCR products of *TaABP1-D* cDNA by F-HindIII/R-BamH I

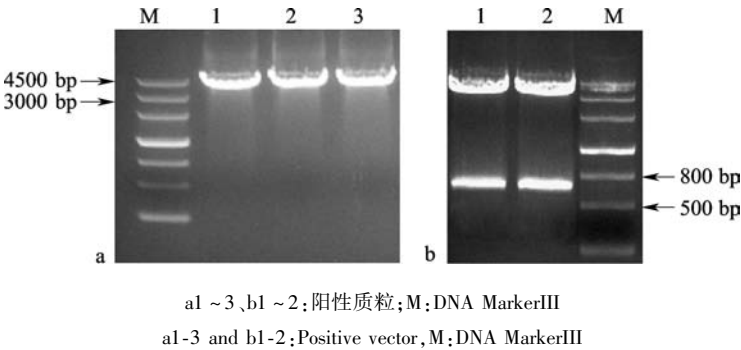


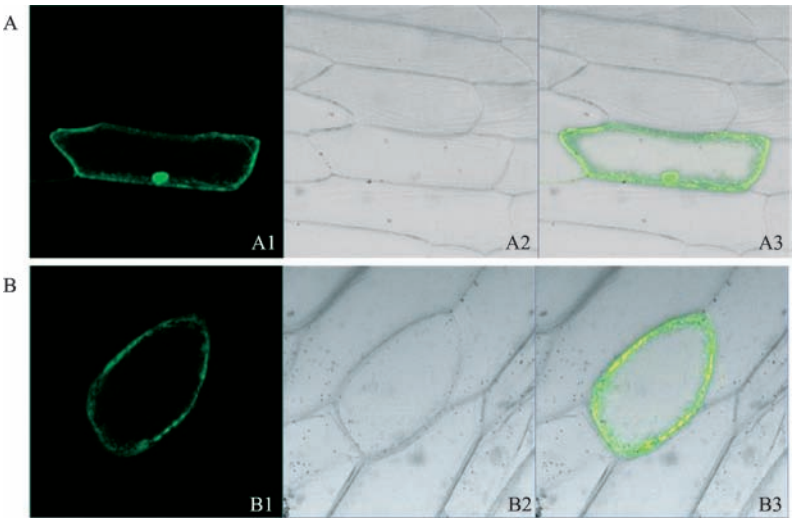
图 3 35S :: TaABP1-D-GFP 融合载体的 PCR 鉴定 (a) 和 *Hind* III + *Bam*H I 双酶切鉴定 (b)

Fig. 3 Identification of recombinant plasmid 35S :: TaABP1-D-GFP by PCR (a) and double enzyme digestion (b)

2.2 TaABP1-D 的表达定位

将构建好的 35S :: TaABP1-D-GFP 融合载体导入洋葱表皮细胞中,共培养后观察。结果显示导入空白载体的洋葱表皮细胞的细胞核、细胞质和细胞膜上都显示出绿色荧光(图 3-B),而导入 TaABP1-D

的洋葱表皮细胞只在细胞质和细胞膜上检测到绿色荧光,即 TaABP1-D 蛋白主要存在于细胞质和细胞膜上。说明 TaABP1-D 蛋白属于一种分泌蛋白。这与 TaABP1-D 蛋白在质膜上发挥 IAA 受体功能是一致的。



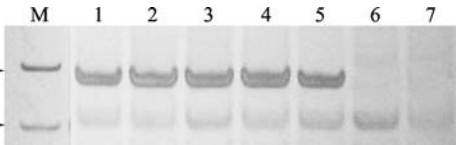
A、B:对照载体和 GFP-TaABP1-D 的瞬时表达图; A1、B1 :荧光图;A2、B2 :明视野图;A3、B3 :A1A2、B1B2 叠加图  
A and B:Transient expression of control vector and GFP-TaABP1-D,A1 and B1 :Fluorescence charts,  
A2 and B2 :Bright field charts,A3 and B3 :A1A2,B1B2 superposition charts

图 4 TaABP1-D 的亚细胞定位

Fig. 4 Subcellular localization of TaABP1-D

2.3 TaABP1-D 的染色体定位

位于 TaABP1-D 5' 端非翻译区的 SSR 标记 qSF1/qSR1 在中国春缺体 - 四体材料 N5AT5B、N5AT5D、N5BT5A 和 N5BT5D 中均能扩增出预期条带,但在 N5DT5A、N5DT5B 中无目标产物,证实 TaABP1-D 位于小麦 5D 染色体上(图 5)。



M:50 bp DNA Marker,1:Chinese Spring,2:N5AT5B,3:N5AT5D,  
4:N5BT5A,5:N5BT5D,6:N5DT5A,7:N5DT5B

图 5 TaABP1-D 的染色体定位

Fig. 5 Chromosomal localization of TaABP1-D

将 TaABP1-D 基因组序列提交至 AGDB 数据库,检索得到粗山羊草序列 scaffold46693,该序列包含与 TaABP1-D 基因 cDNA 序列同源的粗山羊草 CDS 序列 AEGTA23169,以及与 qSF1/qSR1 标记位点相对应的简单重复序列 (GT)<sub>7</sub> (图 6 a-b)。将 scaffold46693 递交 GrainGene2.0 数据库,得到 2 条

粗山羊草序列片段 AT5D4483 和 AT5D4533,根据序列片段位置信息<sup>[19]</sup>对 TaABP1-D 进行初步定位(图 6c),之后利用小麦 5D 染色体上 EST 图谱信息<sup>[20]</sup>,将 TaABP1-D 及其连锁标记 qSF1/qSR1 定位于 BE490079 和 BE405060 之间,遗传距离分别为 0.51 cM 和 0.28 cM(图 6d)。

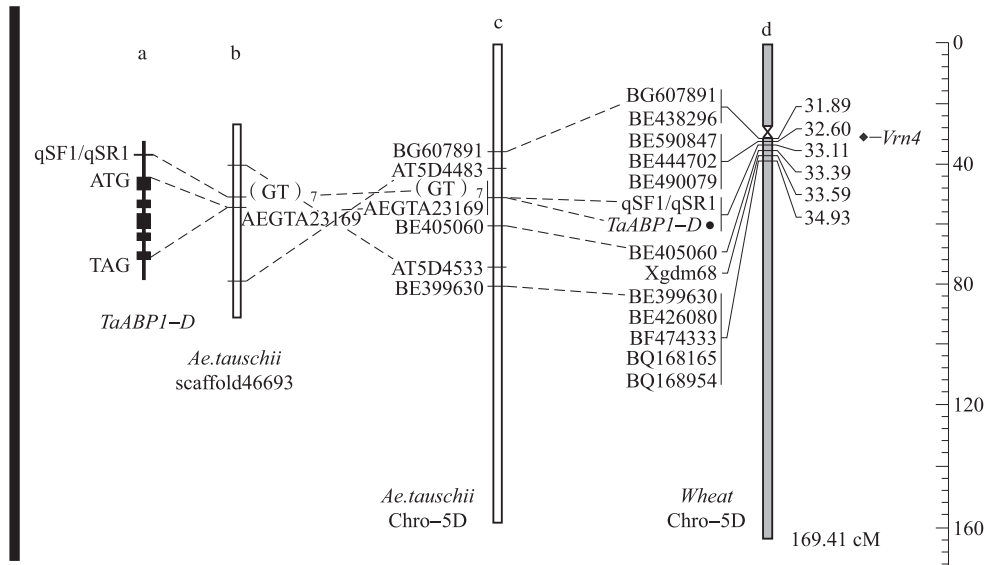
3 讨论

3.1 TaABP1-D 的表达定位

蛋白质在细胞中的有序分布和动态调控是生物体精细调控生命活动的前提。尤其对于真核细胞而言,蛋白质的功能与在细胞中所处的位置密切相关,即蛋白质必须处于合适的亚细胞位置才能发挥其功能<sup>[22]</sup>。ABP1 作为在生长素质膜反应中起重要作用的受体蛋白,其在细胞中的位置对于其功能的研究有着重要意义。

序列分析表明 TaABP1-D 蛋白序列包含一个假定的内质网定位信号 KDEL,但本试验亚细胞定位结果显示 TaABP1-D 分布在细胞膜和细胞质,同样的结果也出现在其他一些研究中<sup>[5-7,23]</sup>。这可能由





a: *TaABPI-D* 基因结构及其连锁标记; b: 与 *TaABPI-D* 对应的粗山羊草 scaffold; c: *TaABPI-D* (AEGTA23169) 在粗山羊草 5 号染色体上的定位; d: *TaABPI-D* 在小麦 5D 染色体上的定位

a: Gene structure and linked markers of *TaABPI-D*; b: *Ae. tauschii* scaffold corresponded with *TaABPI-D*; c: Positioned on *Ae. tauschii* chromosome 5 of *TaABPI-D* (AEGTA23169); d: Positioned on wheat chromosome 5D of *TaABPI-D*

图 6 *TaABPI-D* 的染色体定位

Fig. 6 Chromosomal localization of *TaABPI-D*

于内质网内腔中 pH 值接近 7.0, 在此 pH 环境下 ABP1 几乎不结合生长素, 而在细胞外环境下 (pH 值为 5.0 ~ 5.5) ABP1 与生长素有高度结合性<sup>[24]</sup>。当细胞受到生长素诱导后, ABP1 就从内质网上释放出来, 并被运输到细胞膜上与 TMK 蛋白形成复合体而与生长素结合, 调控质膜上的诸多反应过程。

3.2 *TaABPI-D* 在近着丝粒区域的定位

本实验室曾利用 qSF1/qSR1 在 W7984 × Opa-ta85 国际作图群体 RIL F6 中的分离数据, 试图将 *TaABPI-D* 定位到该群体的分子图谱上, 但未能得到定位结果。通过本研究信息学分析可知, *TaABPI-D* 位于小麦 5D 染色体长臂上的近着丝粒区域, 而在该区域内对基因进行定位是比较困难的。着丝粒及其附近区域包含了大量的 DNA 重复序列, 使得该区域内 SSR 标记 (如 qSF1/qSR1) 的特异性大大降低, 严重干扰了标记在作图群体中的扩增结果, 很可能导致基因定位失败。

小麦 A 基因组供体乌拉尔图小麦 (*Triticum urartu*)<sup>[25]</sup>、D 基因组供体粗山羊草<sup>[26]</sup> 以及普通小麦品种中国春测序草图<sup>[27]</sup> 的公布使得利用信息学对小麦已知序列基因进行定位成为可能。由于 *TaABPI-D* 在小麦 D 基因组中的同源序列 scaffold46693 无定位信息, 因此, 本研究先将 *TaABPI-D* 基因组序列检索数据库得到粗山羊草序列片段, 根

据序列片段位置信息获得附近 EST 标记, 之后利用这些标记将 *TaABPI-D* 整合到基于 EST 标记的小麦分子图谱上, 为候选基因的染色体定位提供了一个新的思路。

3.3 *TaABPI-D* 的功能预测

ABP1 能在细胞水平上调控生长素反应, 进而影响植株表型。拟南芥 *AtABPI* 通过对 PIN 蛋白的调节最终影响了开花期<sup>[28]</sup>, 杂合突变体 *abp1/ABPI* 与野生株相比开花期明显提前。本研究根据染色体定位结果, 在距 *TaABPI-D* 约 3.9 cM 处发现一个春化基因位点 *Vrn4*<sup>[29]</sup> (图 6d)。已有研究表明携带 *Vrn4* 基因的小麦植株在春化环境下会提前开花<sup>[30]</sup>, 且 *TaABPI-D* 与 *AtABPI* 序列相似度高达 94.5%, 因此初步推测 *TaABPI-D* 也可能像 *AtABPI* 一样参与了植株的花期调控。这些猜测需要设计试验进行进一步的验证, 下一步计划采用关联分析的方法<sup>[31-32]</sup>, 利用不同花期的小麦自然群体对 *TaABPI-D* 进行等位变异分析, 并分析不同基因型与花期表型是否存在关联关系。若 *TaABPI-D* 能被证实与小麦农艺性状有关, 那将在小麦性状改良中发挥重要的作用。

参考文献

[1] Vanneste S, Friml J. Auxin; a trigger for change in plant development[J]. Cell, 2009, 136: 1005-1016  
[2] Hertel R, Thomson K S, Russo V E A. In-vitro auxin binding to particulate cell fractions from corn coleoptiles[J]. Planta, 1972,

- 107;325-340
- [3] Venis M A. Solubilisation and partial purification of auxin-binding sites of corn membranes[J]. Nature,1977,266:268-269
- [4] Woo E J, Marshall J, Baully J, et al. Crystal structure of auxin-binding protein 1 in complex with auxin[J]. EMBO J,2002,21:2877-2885
- [5] Venis M A, Napier R M, Barbier-Brygoo H, et al. Antibodies to a peptide from the maize auxin-binding protein have auxin agonist activity[J]. Proc Natl Acad Sci USA,1992,89:7208-7212
- [6] Thiel G, Blatt M R, Fricker M D, et al. Modulation of K<sup>+</sup> channels in vicia stomatal guard cells by peptide homologs to the auxin binding protein C terminus[J]. Proc Natl Acad Sci USA,1993,90:11493-11497
- [7] Steffens B, Feckler C, Palme K, et al. The auxin signal for protoplast swelling is perceived by extracellular ABP1[J]. Plant J,2001,27:591-599
- [8] Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor[J]. Nature,2005,435:441-445
- [9] Kepinski S, Leyser O. The *Arabidopsis* F-box protein TIR1 is an auxin receptor[J]. Nature,2005,435:446-451
- [10] David K M, Couch D, Braun N, et al. The auxin-binding protein 1 is essential for the control of cell cycle[J]. Plant J,2007,50:197-206
- [11] Braun N, Wyrzykowska J, Muller P, et al. Conditional repression of AUXIN BINDING PROTEIN1 reveals that it coordinates cell division and cell expansion during postembryonic shoot development in *Arabidopsis* and tobacco[J]. Plant Cell,2008,20:2746-2762
- [12] Robert S, Kleine-Vehn J, Barbez E, et al. ABP1 mediates auxin inhibition of clathrin-dependent endocytosis in *Arabidopsis*[J]. Cell,2010,143:111-121
- [13] Xu T, Wen M, Nagawa S, et al. Cell surface-and rho GTPase-based auxin signaling controls cellular inter digitation in *Arabidopsis*[J]. Cell,2010,143:99-110
- [14] Xu T, Dai N, Chen J, et al. Cell surface ABP1-TMK auxin-sensing complex activates ROP GTPase signaling[J]. Science,2014,343:1025-1028
- [15] Inohara N, Shimomura S, Fukui T, et al. Auxin-binding protein located in the endoplasmic reticulum of maize shoots: molecular cloning and complete primary structure[J]. Proc Natl Acad Sci USA,1989,86:3564-3568
- [16] 黄好, 刘峰, 郭清泉, 等. 苧麻生长素结合蛋白基因 *ABP1* cDNA 的克隆及表达[J]. 作物学报,2008,34(8):1358-1365
- [17] Choi S Y. Molecular cloning and expression of the hot pepper *ER-abp1* gene encoding auxin-binding protein[J]. Plant Mol Biol,1996,32:995-997
- [18] 乔麟轶, 张磊, 张文萍, 等. 小麦生长素结合基因 *TaABP1-D* 的克隆、功能标记开发及其与株高的关联[J]. 作物学报,2012,38(11):2034-2041
- [19] 高山, 陈桂信, 许端祥, 等. 苦瓜果实  $\beta$ -半乳糖苷酶基因的克隆、表达及亚细胞定位[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(6):1124-1129
- [20] Luo M C, Deal K R, Akhunova E D, et al. Genome comparisons reveal a dominant mechanism of chromosome number reduction in grasses and accelerated genome evolution in Triticeae[J]. Proc Natl Acad Sci USA,2009,106(37):15780-15785
- [21] Akhunov E D, Akhunova A R, Anderson O D, et al. Nucleotide diversity maps reveal variation in diversity among wheat genomes and chromosomes[J]. BMC Genomics,2010,11:702. doi: 10.1186/1471-2164-11-702
- [22] Fujiwar Y, Asogawa M. Prediction of subcellular localization using amino acid composition and order[J]. Genome Inform,2001,12:103-112
- [23] Diekmann W, Venis M A, Robinson D G. Auxins induce clustering of the auxin-binding protein at the surface of maize coleoptile protoplasts[J]. Proc Natl Acad Sci USA,1995,92:3425-3429
- [24] Tian H, Klamt D, Jones A M. Auxin-binding protein 1 does not bind auxin within the endoplasmic reticulum despite this being the predominant subcellular location for this hormone receptor[J]. J Biol Chem,1995,270:26962-26969
- [25] Rachel B, Manuel S, Matthias P, et al. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing[J]. Nature,2012,491:705-710
- [26] Jia J Z, Zhao S C, Kong X Y, et al. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation[J]. Nature,2013,496:91-95
- [27] Ling H Q, Zhao S, Liu D, et al. Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*[J]. Nature,2013,496:87-90
- [28] Effendi Y, Rietz S, Fischer U, et al. The heterozygous *abp1/ABP1* insertional mutant has defects in functions requiring polar auxin transport and in regulation of early auxin-regulated genes[J]. Plant J,2011,65:282-294
- [29] Berry G J, Salisbury P A, Halloran G M. Expression of vernalization genes in near-isogenic wheat lines duration of vernalization period[J]. Ann Mo Bot Gard,1980,46:235-241
- [30] Yoshida T, Nishida H, Zhu J, et al. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat[J]. Theor Appl Genet,2010,120:543-552
- [31] 王荣焕, 王天宇, 黎裕. 关联分析在作物种质资源分子评价中的应用[J]. 植物遗传资源学报,2007,8(3):366-372
- [32] 苏治军, 郝转芳, 谢传晓, 等. 玉米 *dbf1* 基因与耐旱相关性状的关联分析[J]. 植物遗传资源学报,2010,11(4):474-478,482

(上接第 106 页)

- [10] 张羽, 李新生, 冯志峰, 等. 陕西省水稻种质资源的遗传多样性分析和指纹图谱构建[J]. 西北农业学报,2011,20(12):59-65
- [11] 李红宇, 侯昱铭, 陈英华, 等. 用 SSR 标记评估东北三省水稻推广品种的遗传多样性[J]. 中国水稻科学,2009,23(4):383-390
- [12] 辛业芸, 张展, 熊易平, 等. 应用 SSR 分子标记鉴定超级杂交水稻组合及其纯度[J]. 中国水稻科学,2005,19(2):95-100
- [13] 于永红, 应杰政, 王磊, 等. 鉴定水稻品种的微卫星标记筛选[J]. 中国水稻科学,2005,19(3):195-201
- [14] 肖小余, 王玉平, 张建勇, 等. 四川省主要杂交稻亲本 SSR 多态性分析和指纹图谱的构建与应用[J]. 中国水稻科学,2006,20(1):1-7
- [15] 丁立, 齐永文, 张洪亮, 等. 中国三系杂交稻恢复系资源的遗传多样性[J]. 作物学报,2007,33(10):1587-1594
- [16] 程本义, 施用烽, 沈伟峰, 等. 南方稻区国家水稻区域试验品种的微卫星标记分析[J]. 作物学报,2007,33(10):1587-1594
- [17] 郑康乐, 庄杰云, 陆军, 等. 籼稻骨干亲本的 STS 多态性[J]. 农业生物技术学报,1997,5(4):325-330
- [18] Shannon C E, Weaver W. The mathematical theory of communication[M]. Urbana: Univ of Illinois Press,1949
- [19] Yeh F C, Yang R C, Boyle T B J. POPGENE, the user friendly shareware for population genetics data analysis[M]. Edmonton: Molecular biology and biotechnology center, University of Alberta, Canada,1997
- [20] Rohlf F J. NTSYSpc, numerical taxonomy and multivariate analysis system version 2.10e[M]. Setauket: Exeter Software,2000
- [21] 唐浩, 余汉勇, 肖应辉, 等. 基于 DUS 测试的水稻标准品种形态性状多样性分析[J]. 植物遗传资源学报,2011,11(6):853-859