

普通野生稻 *Oryza rufipogon* Griff. 生态分化的初探^X

高立志^{1, 2, 3, 3} 葛 颂² 洪德元²

(¹中国农业科学院作物品种资源研究所, 北京 100081; ²中国科学院植物研究所, 北京 100093)

提 要 为探讨普通野生稻 *Oryza rufipogon* Griff. 的生态分化式样, 对中国的31个天然居群及其生境进行了考察。通过对其生活史特性、生长习性、抽穗光周期、百粒重和繁育系统的初步观察后得到如下结果: 1) 在中国没有发现一年生的天然居群; 2) 随着纬度的升高, 普通野生稻的繁育系统有从无性生殖向有性生殖偏移的趋势; 3) 适应日照长度变化的结果使其始穗期有随着纬度的升高而提早的趋势; 4) 茎的生长习性的多型性与周围栽培稻的基因流有关, 在小生境中水分条件的差异亦可导致生长习性从匍匐到直立的渐变。但是, 等位酶分析的结果表明同一居群内具有不同生长习性的类型之间没有明显的遗传分化。

关键词 普通野生稻; 生态分化

A Preliminary Study on Ecological Differentiation within the Common Wild Rice *Oryza rufipogon* Griff.

GAO L iZhi^{1, 2} GE Song² HONG DeYuan²

(¹ Institute of Crop Germplasm Resources, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ² Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract In order to reveal the pattern of ecological differentiation in *Oryza rufipogon* Griff., 31 natural populations as well as their habitats were investigated in southern China, and the variation of life history, culm growing habits, photoperiod sensitivity, and reproduction systems was observed: (1) annual populations are not recognized in China; (2) as the latitudes increase, the proportion of asexual reproduction tends to increase and that of sexual reproduction decrease; (3) the change of daylight length leads to the initial heading stage from late to early as the latitudes increase; (4) the variation of culm growing habits from creep to vertical is not only influenced by gene flow of cultivated rice nearby, but also can be affected by the differences of water condition in their microhabitats. A allozyme diversity was analyzed for all types of growing habits within an introgressed population, and little genetic differentiation was found among them.

Key words *Oryza rufipogon* Griff.; Ecological differentiation

普通野生稻 *Oryza rufipogon* Griff., 被公认为亚洲栽培稻的祖先^[1, 2], 是水稻遗传改良的重要亲本。它广布于亚洲季风区的热带、亚热带地区, 拥有庞大的居群系统, 种内分化十分剧烈。分布于南亚(如泰国和印度等)的居群有明显的生活史特性分化, 即有多年生类型、

X 中国科学院“九五”重大项目B(若干重要濒危植物的进化生物学研究)(KZ951B12102)和国际科学基金(IFS)联合资助项目; 庞汉华先生提出修改意见, 特此致谢; 3 3 通讯联系人
收稿日期: 1998205225, 接收日期: 1998212212

一年生类型^[3, 4]和多年生2-一年生中间类型^[5], 其中的一年生类型甚至已被独立成种, 称为尼瓦拉野生稻 *O. nivara* Shama et Sharstry^[6]。全国野生稻的普查结果^[7, 8]认为中国的普通野生稻是多年生的, 但最近也有学者^[9, 10]提出在中国有分化出一年生类型的迹象。中国普通野生稻的天然居群中究竟有无一年生类型? 普通野生稻的多年生类型兼有有性与无性繁殖, 在靠近赤道的天然居群中无性繁殖比有性繁殖更重要^[11-13], 可能的原因是生长于赤道附近的居群开花光周期反应比远离赤道的更敏感^[11]。随着纬度的变化, 普通野生稻混合型的繁育系统的变异式样如何? 抽穗光周期有何变化规律? 该种在中国纵跨从低纬度到其北缘的广大区域, 显然有利于我们探讨这两个问题: 广泛分布的普通野生稻和广泛而长期栽培的亚洲栽培稻的交界处常发生不同程度的渗入杂交, 即自交为主的栽培稻的基因流流向野生居群^[2], 构成共交种, 扩大了普通野生稻的基因库, 并与生态地理变异相交织的结果, 使得其形态上变得复杂多样。茎的生长习性便为其中之一, 目前国内学者对该种的种下分类亦多以此为主要性状^[9, 14, 15], 这一性状在居群内与居群间的生态变异式样如何? 对普通野生稻的变异与进化的认识无疑可为这一濒危物种^[16-18]的原位保护策略的制订及其资源利用提供必不可少的基础资料。

1 材料与方法

对31个天然居群进行生态学调查和野外观察(表1); 对2个居群进行详细的对比观察; 选用毗邻栽培稻、茎的生长习性变异式样复杂的广西扶绥居群, 按匍匐型(7个个体)、倾斜型(6)和直立型(7)取样, 用14个酶系统22个等位酶位点进行遗传变异的分析; 在室内对采自天然居群的部分形态性状进行统计观测, 部分资料来自中国稻种资源目录(野生稻种)^[19]; 等位酶分析方法见文献^[18]。结合上述资料及考察地区的气象资料, 按居群生物学原理与方法分析。

2 结果与讨论

2.1 生活史特性的观察

对31个天然居群生活史特性的初步观察表明, 它们都是多年生类型, 从而支持以前的普查结果^[7, 8]。庞汉华等^[9]对中国8省571份普通野生稻在温室移栽观察后发现有一年生的类型; 庞汉华和王象坤^[10]对中国的普通野生稻185份, 国外的一年生和多年生普通野生稻17份的对比观察后再次提出中国有一年生的类型, 推断是多年生普通野生稻和栽培稻天然渗交而成的杂草稻(*weedy rice*)。在受栽培稻基因流频繁渗入的居群(P13和P21等)中, 我们亦观察到零星的一年生植株, 形态上似为二者天然渗交的产物, 但不足形成群体, 这与其他学者的观察结果一致^[20]。

2.2 抽穗光周期分化

光周期现象是植物的重要生态性状之一, 是植物在长期的自然选择下形成的一种日照适应。决定光周期的主要因素是纬度和季节。

从表2看出, 中国普通野生稻的分布区“夏至日”的光照时数大致在13小时50分至15小时之间, 南北时差达1小时之多。不同地区的居群经过长期的自然选择, 形成对当地光周期适应的类型。8个居群的始穗期因纬度不同而发生了分化, 纬度最低的P1在10月上旬、

表 1 普通野生稻 31 个观察居群
Table 1 List of 31 populations of *O. rufipogon* Griff. in the present study

居群号 Population No.	居群 Population	北纬 North latitude	海拔(m) Alt- tude	生境 Habitat	年均温度 (°C) Mean temperature/year	年最低温度 (°C) Extremely low temperature	无霜期 (天) Frostfree period(D)	年日照数 (小时) Daylight hrs/year	离最近 稻田距离* Distance from rice fields
1	海南乐东冲坡	18°30'	7	荒塘沼泽	23.8	1.00	365.0	1921.0	近
2	海澄琼山二公里	19°48'	9	荒塘沼泽	24.6	1.00	365.0	1920.0	近
3	广西合浦公馆	21°45'	3	水沟	22.4	-0.50	364.8	1913.0	近
4	云南景洪嘎洒	21°55'	460	荒塘沼泽	21.7	0.00	364.6	1843.0	近
5	云南景洪曼听	21°55'	553	水塘	21.7	0.00	364.6	1843.0	近
6	广西崇左龙塘	22°10'	150	烂水沟	22.3	-1.90	364.5	1675.1	很远
7	广西上思在妙	22°10'	180	山塘	21.4	-2.0	364.7	1907.7	远
8	玉林市福绵乡	22°35'	100	荒塘、水沟	21.8	0.5	364.9	1840.3	近
9	南宁市江西乡藤村	22°48'	106	荒塘	21.8	-1.6	364.8	1752.9	远
10	广西隆安那桐	23°02'	231	荒塘	21.8	-0.8	364.9	1668.0	近
11	贵港市大圩镇长塘	23°10'	50	荒塘	21.5	-1.90	364.6	1739.0	近
12	新塘乡麻柳塘	23°10'	45	低地及沟隙	21.5	-1.90	364.6	1739.0	近
13	樟岭乡樟岭村	23°10'	50	荒塘	21.5	-1.90	364.6	1739.0	近
14	宾阳黎塘帽子村	23°11'	83	鱼塘、小河旁	20.9	-0.2	364.9	1675.1	近
15	桂平浔旺乡复兴村	23°20'	50	荒塘	21.5	0.2	364.6	1826.1	近
16	上林森堡	23°30'	100	荒塘	20.9	-1.7	364.6	1621.2	近
17	藤县和平乡龙塘村	23°31'	100	荒塘	21.0	-4.1	359.9	1736.9	中
18	来宾石牙乡五里塘	23°32'	150	荒塘	20.7	-3.3	364.1	1789.1	近
19	云南元江曼旦	23°34'	780	荒塘	23.8	0.1	365.0	1879.8	很远
20	广东博罗	23°06'	124	荒塘	23.7	-1.8	365.8	1947.3	近
21	广西武宣禄新	23°35'	110	沿河、沿溪流	21.1	-1.2	363.7	1823.7	近
22	广西东陵元	23°40'	100	水塘、沼泽地	22.0	-0.9	364.7	1936.6	近
23	广西田东百渡	23°40'	121	沼泽地、水沟边	22.0	-0.9	364.7	1936.6	很远
24	广西田东九合	23°40'	105	连塘	22.0	-0.9	364.7	1936.6	近
25	广东佛岗	23°48'	132	荒塘	21.0	-0.9	364.8	1944.5	近
26	广西钟山城厢	24°25'	145	荒塘、沼泽地	19.7	-3.7	347.0	1678.8	近
27	广西恭城和平八角塘	24°50'	162	鱼塘、田基边	19.8	-3.1	356.5	1627.4	近
28	广西罗城龙岸	25°01'	135	荒塘	18.9	-4.0	348.1	1331.1	近
29	桂林市雁山周家村	25°02'	160	沼泽、荒塘水沟	18.8	-4.5	345.1	1741.1	很远
30	湖南江水	25°05'	127	低洼积水荒塘	18.7	-4.0	347.0	1869.8	近
31	江西东乡	28°14'	134	低丘沼泽 水沟和水塘	17.7	-8.5	269.0	1874.5	很远

* 离最近稻田距离: 近 $D \leq 2m$; 中 $200m \geq D > 2m$; 远 $2000m \geq D > 200m$; 很远 $D > 2000m$ Distance from the Nearest rice fields; Near $D \leq 2m$; Medium $200m \geq D > 2m$; Far $2000m \geq D > 2000m$; Very far $D > 2000m$

光照长度大致为14小时10分的条件下抽穗, 而纬度最高的北缘居群 P31在8月下旬, 光照长度大致为15小时的条件下抽穗, 南北抽穗期光照时差长达50分钟。从表3进一步看出, 不同纬度的普通野生稻居群间存在感光性的差异, 始穗期早晚在居群内所占比例随着居群分布的纬度高低而变化, 一般纬度愈高的居群抽穗愈早, 纬度愈低的居群抽穗愈迟。这一从低纬度居群到北缘居群所观察到的结果有力地支持Oka等的结论^[1, 21]。此外, 相近纬度的居群间也表现出始穗早晚的分化(表3), 可能是海拔和小生境的差异所致。

表2 不同纬度下8个普通野生稻居群的始穗期与光照时数变化

Table 2 The change of daylight hours and initial heading stage of eight populations of *O. rufipogon* at different latitudes

北纬 North latitude	居群号 Population No.	6月20日光照时数 The daylight hrs on 20th, June	始穗期 The initial heading stage
15°		13小时50分	
18°30'	1		10月上旬
19°48'	2		10月上旬
20°		14小时10分	
21°55'	4		10月上旬
22°10'	6		10月上旬
23°34'	19		9月下旬
24°50'	26		9月下旬
25°		14小时30分	
25°02'	28		9月下旬
28°14'	31		8月下旬
30°		15小时00分	

表3 27个普通野生稻天然居群始穗期的分化

Table 3 Differentiation of the initial heading stage of 27 natural populations of *O. rufipogon* Griff.

居群号 Population No.	样本大小 Sampling size	居群中不同始穗期个体所占的比例%								
		The percentage of initial heading individuals in different periods%								
		8.21~ 8.31	9.1~ 9.10	9.11~ 9.20	9.21~ 9.31	10.1~ 10.10	10.11~ 10.20	10.21~ 10.31	11.1~ 11.10	11.11~ 11.20
2	125					5.55	5.55	38.91	22.24	22.20
3	56				7.14	55.36	33.93		1.79	
4	35					54.39	45.61			
5	27					52.78	47.22			
6	19					74.08	22.22	3.10		
7	26				5.56	33.33	60.00	11.11		
8	110				46.36	50.00	3.64			
9	38				28.57	71.43				
10	29			6.56	68.85	22.95		1.64		
11	107		0.93	15.90	55.14	28.03				
12	228			0.88	51.32	39.91	7.89			
15	83				32.53	62.65	2.41	2.41		
16	121				20.67	74.38	4.95			
17	26				20.69	55.17	6.90	3.45	10.34	3.45
18	37					95.45	4.55			
19	23				27.51	67.36	3.72	1.11		
20	38				22.53	41.79	31.68			
21	44				20.45	65.91	11.36	2.28		
22	50				20.83	29.17	25.00	16.66	4.17	4.17
25	35			15.38	46.15	38.47				
26	40				100.00					
27	43				50.00	50.00				
28	28				7.14	39.29	42.86	10.71		
29	52				35.30	52.94	11.76			
30	30			3.34	33.33	60.00	3.33			
31	171	0.58		2.34	43.86	46.20	7.02			

2.3 繁育系统的变异

从表4可以看出, 普通野生稻的颖果有随纬度升高而变大的趋势: 在20°N以南地区的居群, 百粒重均不足1.6g; 随着纬度的升高, 百粒重在1.6~1.8g、1.8~2.0g和>2.0g中的

表4 21个居群普通野生稻的百粒重变化比较

Table 4 The comparison on variation of the 100-seeds weight of 21 populations of *O. rufipogon*

北纬 North latitude	居群号 Population No.	百粒重(g) 100seeds weight(g)	北纬 North latitude	居群号 Population No.	百粒重(g) 100seeds weight(g)
< 20°	1	1.41	23.5° ~ 25°	18	1.81
	2	1.58		19	1.94
20° ~ 23.5°	3	1.63		20	1.66
	5	1.56		21	2.04
	6	1.63		22	1.89
	8	1.68		25	1.77
	10	1.71	27	1.94	
	11	1.64	> 25°	29	2.04
	12	1.70		30	2.00
	15	1.74		31	2.13
	16	1.92			

比例加大; 在25°N以北地区的居群, 百粒重均超过20g。在低纬度的居群中未发现有实生的种子苗, 但周进^[22]对北缘居群(P31)的种群生态学调查发现有一定的种子苗(约为10%)。此外, 对6个居群的观测统计表明(表5), 随着纬度升高, 居群的平均结实率明显增高, 单株的分蘖数目无明显变化, 但高节位分蘖的数目逐渐减少。总之, 随着纬度的升高, 该物种的繁育系统

有从无性生殖向有性生殖偏移的趋势。Barbier^[23, 24]对Sano等^[5]所报道的普通野生稻多年生2一年生的中间类型的居群的再研究表明, 它们实际为具有混合型繁育系统的居群, 通过等位酶分析进一步指出繁育系统是影响居群遗传结构的因素之一。但是, 是什么生态因子以及如何影响普通野生稻繁育系统的适应性选择是值得深入研究的问题。

表5 不同纬度下6个居群的普通野生稻繁育系统的变异

Table 5 Variation of reproduction systems of six populations of *O. rufipogon* Griff. at different latitudes

北纬 North latitude	居群号 Population No.	样本大小 Sampling size	结实率%		分蘖数		高节位分蘖数	
			Rate of setting		Number of tillers		Tillers in high nodes	
			平均 Average	变幅 Range	平均 Average	变幅 Range	平均 Average	变幅 Range
21.45	3	35	13.31	0.00~36.40	18.2	10~22	13.5	10~17
23.10	13	14	18.26	10.00~81.20	16.6	12~20	10.8	5~12
23.34	20	38	25.10	3.00~76.80	15.0	14~21	0.6	0~1
23.40	23	42	70.10	35.56~84.05	13.2	5~18	1.5	0~2
25.02	29	30	47.10	22.20~100.00	17.5	10~25	0.3	0~1
28.14	31	25	74.40	38.40~87.71	28.1	15~76	0.0	0~0

2.4 生长习性的分化

生长习性是普通野生稻在形态上呈多型性的重要性状之一, 以前对普通野生稻的种下分类基本以此为主要鉴别特征^[9, 14, 15], 常被分为匍匐、倾斜、半直立和直立四种类型。然而, 在自然居群中该性状的变异实际上是连续的。

对20个普通野生稻天然居群植株的生长习性进行了观察统计(表6)。各类型所占比例在居群间与居群内均有变化, 其中以匍匐类型为主, 其所占比例高于50%的居群数目占总数的80%, 说明匍匐生长是该物种的基本植物学特征。

从表6还可看出其生长习性的分化与居群离栽培稻的距离相关, 离稻田近的居群会出现较高比例的直立或半直立类型, 这与前人的观察结果一致^[9, 25]。对同一居群(扶绥居群)中不同类型的植株进行等位酶分析结果表明, 它们的等位基因频率(表7)、遗传多样性水平(表8)(A为平均等位基因数目, P为多态位点百分率, He为期望杂合度, Ho为观察杂合度)以及诸

表6 普通野生稻20个天然居群植株茎的生长习性的分化

Table 6 Differentiation of culm growing habits in 20 natural populations in *Oryza rufipogon* Griff.

居群号 Population No.	北纬 North latitude	海拔 (m) Altitudes	离栽培稻远近 ³ Distance from rice fields	观察的个体数目 Individuals	茎的生长习性 ^{3 3} (%)			
					匍匐 Creeping	倾斜 Sloping	半直立 Partly erect	直立 Erect
1	18 30	7	近	32	55.56	22.22	0	22.22
2	19 48	9	近	102	77.78	11.11	11.11	0
3	21 35	3	近	56	71.43	25.00	3.57	0
4	21 35	460	近	35	71.43	0	28.57	0
5	22 10	150	近	27	29.62	70.37	0	0
8	22 35	100	近	101	61.26	34.23	3.60	0.91
12	23 10	50	近	95	33.63	58.95	6.11	1.31
15	23 11	83	近	83	69.88	21.69	8.43	0
16	23 20	50	近	45	67.46	27.78	3.97	0.79
18	23 31	100	近	28	86.36	13.64	0	0
19	23 32	150	很远	112	53.31	30.51	14.71	1.47
20	23 34	780	近	38	89.53	8.32	2.15	0
21	23 35	110	近	44	47.73	40.91	11.36	0
22	23 40	108	近	55	52.17	21.74	8.70	17.39
27	24 30	162	近	18	61.11	33.33	0	5.56
28	25 01	135	近	32	91.89	5.41	2.70	0
29	25 02	160	很远	45	91.11	6.67	2.22	0
30	25 05	230	近	30	56.67	20.00	23.33	0
31	28 14	46	很远	51	34.81	32.04	11.60	21.55

3 离最近稻田距离: 近 D < 2m; 很远 D > 2000m Distance from the nearest rice fields: Near D < 2m; Very far D > 2000m.

3 3 生长习性: 根据1986年“全国稻种资源研究计划会”稻属野生种资源调查记载标准: 直立(倾斜超过15°), 半直立(不超过30°), 倾斜(不超过60°), 匍匐(60°至平地)

类型间的遗传距离(表9)没有明显差异, 说明栽培稻的基因渗入导致其复杂的形态变异(尚包括穗长、穗形和芒长等), 但在居群水平上未观察到遗传分化。因此, 普通野生稻的生长习性可能受栽培稻基因流的影响, 但其遗传学证据尚待进一步探讨。

对野外居群与移栽居群的观察表明普通野生稻茎的生长习性的分化与小生境中的水分状况相关。

(1) P20和P29远离稻田, 群体基本为纯合的匍匐类型(分别占91.11%和89.53%), 但生长在塘缘高处、土壤水分缺乏的小生境仍有半直立生长的植株; (2) P3靠近稻田, 生长于深约0.40米的水塘中或塘周, 其中匍匐类型占71.43%, 倾斜类型占25.00%。我们观察到长于塘边的十余丛无性系(clone), 同一无性系靠塘水一面匍匐生长到塘中很远处, 靠塘埂一边却呈半直立生长。这些无性系应当归匍

表7 普通野生稻扶绥居群不同生长习性植株类型的等位基因频率

Table 7 Allelic frequencies of the plants with different growing habits in the Fushui population of *O. rufipogon*

位点 Locus	植株类型 Plant types			位点 Locus	植株类型 Plant types		
	倾斜型 Sloping	直立型 Erect	匍匐型 Creeping		倾斜型 Sloping	直立型 Erect	匍匐型 Creeping
A at21a	1.000	1.000	1.000	Me2a	1.000	1.000	1.000
A at23a	1.000	1.000	1.000	Pgd21a	1.000	1.000	1.000
A dh2a	1.000	1.000	1.000	Pgd22a	1.000	1.000	1.000
D ia21a	0.214	0.000	0.167	Pgi21a	1.000	1.000	1.000
21b	0.643	1.000	0.833	Pgi22a	0.214	0.125	0.278
21c	0.143	0.000	0.000	22b	0.786	0.875	0.667
D ia22a	1.000	1.000	1.000	Pgi23a	0.786	0.875	0.389
F ba2a	1.000	1.000	1.000	23b	0.214	0.125	0.611
G dh2a	1.000	1.000	1.000	Pgm2a	1.000	1.000	1.000
I dh2a	1.000	1.000	1.000	Skd2a	0.214	0.125	0.222
L ap21a	1.000	1.000	1.000	2b	0.429	0.250	0.556
M dh21a	1.000	1.000	1.000	2c	0.357	0.625	0.222
M dh22a	1.000	1.000	1.000	Tpi21a	1.000	1.000	1.000
M dh23a	1.000	1.000	1.000	Tpi22a	1.000	1.000	1.000

表8 普通野生稻扶绥居群不同生长习性植株类型的遗传变异值

Table 8 Genetic variability at 22 loci in the plants with different growing habits in the Fushui population of *O. rufipogon*

植株类型 Plant types	样本大小 Sampling size	A	P ³	Ho	He ^{3 3}
1 倾斜型 Sloping	7 0	1 3	18 2	0 058	0 090
2 匍匐型 Creeping	6 0	1 2	13 6	0 034	0 050
3 直立型 Erect	7 0	1 3	18 2	0 101	0 088

3 A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0 99

3 Unbiased estimate (see Nei, 1978)

表9 普通野生稻扶绥居群不同生长习性植株类型间的遗传一致度比较

Table 9 Matrix of Nei's genetic identity among the plants with different growing habits in the Fushui population of *O. rufipogon*

植株类型 Plant types	1	2	3
1 倾斜型 Sloping	3 3 3 3 3	0 999	0 995
2 匍匐型 Prostrate	0 001	3 3 3 3 3	0 985
3 直立型 Erect	0 005	0 015	3 3 3 3 3

的株丛, 在沟边土壤水分湿润的洼地生长有不少倾斜、半直立或直立的株丛; 与生境中水分条件均一的地段相对应的是生长习性一致的个体的集合; (4) 我们将有多种类型生长习性的P4和P5移栽到西双版纳热带植物园沟谷雨林中的一片水土条件均匀的自然沼泽地, 发现植株之间生长习性的差异在逐渐变小, 更多地呈匍匐生长。这与肖晗等^[26, 27]对东乡居群的观察结果相吻合。换言之, 由于未对生长习性的生态变异予以足够的考虑, 目前据此作出的种下分类^[9, 14, 15]尚不够客观。

当归匍匐类型或半直立类型? 与(1) 相同的现象也在该居群中观察到; (3) P2向我们展示了普通野生稻居群中生长习性生态分化的式样: 在流水缓慢的水沟中央深水处漂浮生长着匍匐类型的株丛, 沟两侧浅水处生长着半直立或倾斜类型

参 考 文 献

- Oka H I, *Origin of Cultivated Rice*, Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1988
- 王象坤 中国栽培稻的起源, 演化与分类, 见: 应存山主编 中国稻种资源 北京: 中国农业出版社, 1993 1~ 16
- Morishima H, H IOka, W T Chang *Evolution*, 1961, (15): 326~ 339
- Morishima H, Y Sano, H IOka *Pl Syst Evol*, 1984, (114): 119~ 135
- Sano Y, H Morishima, H IOka *Bot Mag Tokyo*, 1980, (193), 292~ 305
- Sharma S D, S V Shastri. *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding*, 1985, 25(2): 157~ 167
- 广东农林学院农学系 遗传学报, 1975, 2(1): 31~ 36
- 全国野生稻资源普查协作组 中国农业科学, 1975, (6): 3~ 10
- 庞汉华, 才宏伟, 王象坤 作物学报, 1995, 21(1): 18~ 24
- 庞汉华, 王象坤 作物品种资源, 1996, (3): 8~ 11
- Vaughan D A, and T T Chang, *Plant Genet Resour Newsl*, 1980, (42): 2~ 6
- National Institute of Genetics, *Report of Study tour in 1985-1986*, 1987, NIG Contribution 1729, Mishima, Japan
- Vaughan D A, *IRRI Research Paper Series*, 1989, (138): 1~ 21
- 李道远, 陈成斌 广西农业科学, 1993, (1): 6~ 11
- 李道远, 陈成斌 西南农业学报, 1993, 6(1): 19~ 24
- 高立志, 张寿洲, 周毅等 生物多样性, 1996, 4(3): 160~ 166
- 高立志, 周毅, 葛颂等 中国农业科学, 1998, 31(1): 32~ 39
- 高立志 中国三种野生稻的遗传变异与保护生物学研究, 中国科学院植物研究所博士论文, 1997
- 中国农业科学院作物品种资源研究所 中国稻种资源目录(野生稻种). 北京: 农业出版社, 1991
- 许聪, 吴万春 中国水稻科学, 1996, (6): 3~ 10
- Oka H I. and W T Chang, *Bot Bull Acad Sin*, 1989, (1): 1~ 14
- 周进 普通野生稻北缘居群的保护生物学研究, 武汉大学博士论文, 1995
- Barbier P. *Jpn J Genet*, 1989, (64): 259~ 271
- Barbier P. *Jpn J Genet*, 1989, (64): 273~ 285
- 王象坤, 才宏伟, 孙传清等 中国水稻科学, 1984, (4): 205~ 210
- 肖晗, 应存山 中国水稻科学, 1993, 10(4): 207~ 212
- 肖晗, 应存山, 罗利军 西南农业学报(品资专集), 1996, 8~ 11