

东南亚与南亚稻属 AA 基因组种间的遗传多样性差异

吕建珍¹ 张晓丽² 王海岗² 袁筱萍¹ 徐 群¹ 王一平¹ 余汉勇¹ 魏兴华^{1,*}

(¹中国水稻研究所 水稻生物学国家重点实验室, 浙江 杭州 310006; ²山西农业大学, 山西 太谷 030801; * 通讯联系人, E-mail: xwei@mail.hz.zj.cn)

SSR Analysis on Diversity of AA Genome *Oryza* Species in the Southeast and the South Asia

LU Jian zhen¹, ZHANG Xiao li², WANG Hai gang², YUAN Xiao ping¹, XU Qun¹, WANG Yi ping¹, YU Han yong¹, WEI Xing hua^{1,*}

(¹State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China; ²Shanxi Agricultural University, Taiyu 030801, China; * Corresponding author, E-mail: xwei@mail.hz.zj.cn)

Abstract: Genetic diversity among the AA genome *Oryza* species in the Southeast and the South Asia were investigated. A total of 428 accessions of the AA genome rice species were genotyped by using 36 simple sequence repeat (SSR) markers, which were distributed throughout the rice genome. All of the 36 SSR markers generated polymorphic bands, revealing 100% polymorphism. The number of alleles per locus ranged from 3 to 17 with the mean number of 8.6 alleles. The Nei's genetic diversity index (H_e) ranged from 0.337 at RM455 to 0.865 at RM169 with an average value of 0.650. The genetic diversity of the AA genome *Oryza* species in the Southeast Asia was obviously higher than that in the South Asia, in which the H_e of *O. rufipogon* was the highest. Higher genetic differentiation (F_{st}) was detected among the AA genome *Oryza* species in the Southeast Asia than that in the South Asia. The F_{st} between *O. nivara* and *O. sativa* was the highest. The results from the number of specific alleles, specific loci, and allele frequency confirmed the greater genetic variation among the species, besides some specific alleles (RM161) gave higher frequency (0.193), suggesting its important function in identifying the AA genome *Oryza* species.

Key words: AA genome *Oryza* species; simple sequence repeat; genetic diversity; Southeast Asia; South Asia

摘 要: 选用 36 对水稻微卫星 (SSR) 引物, 对稻属 428 份东南亚及南亚 AA 组种进行遗传多样性分析。试验结果显示选取的 SSR 标记均具有多态性, 多态性位点百分率 (P) 达 100%。36 个多态位点共扩增出 311 个等位基因, 每个位点 3~17 个, 平均 8.6。Nei 基因多样性指数 (H_e) 平均为 0.650, 变幅为 0.337 (RM455) ~ 0.865 (RM169)。东南亚稻属 AA 组的 SSR 多样性大于南亚, 两地区又以普通野生稻的多样性指数 (H_e) 最大。种 (类型) 间遗传分化东南亚小于南亚, 其中以尼瓦拉野生稻与亚洲栽培稻的遗传分化程度最大。特异等位基因的数量、涉及的位点数及频率均表明东南亚及南亚稻属 AA 组间具有较大的遗传差异, 而某些特异位点 (如 RM161) 等位基因所显示的较高频率, 则表明该位点较高的鉴别效率。

关键词: 稻属 AA 基因组; 微卫星标记; 遗传多样性; 东南亚; 南亚

中图分类号: Q943; S511.03

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2008)03-0249-06

稻属是一个与人类生活密切相关的植物类群, 其种间形态特征和基因型高度分化为 10 个染色体组型, 即 AA、BB、CC、BBCC、CCDD、EE、FF、GG、HHJJ 和 HHKK^[1-2]。AA 基因组是稻属中最大的一个基因组, 包括亚洲栽培稻 (*Oryza sativa* L.)、非洲栽培稻 (*O. glaberrima* Steud.)、普通野生稻 (*O. rufipogon* Griff.)、尼瓦拉野生稻 (*O. nivara* Sharma et Shastry.)、南方野生稻 (*O. meridionalis* Ng.)、巴蒂野生稻 (*O. breviligulata* A. Chev et Roehri.)、展颖野生稻 (*O. glumaepatula* Steud.) 和长雄蕊野生稻 (*O. longistaminata* Chev et Roehri.) 占整个稻属的 1/3 以上, 分布相当广泛, 基因组内各种间亲缘关系很近^[3-4]。

东南亚及南亚地区是亚洲栽培稻起源地之一, AA 组稻种资源十分丰富^[5]。该区域 AA 组稻种包括亚洲栽培稻、普通野生稻、尼瓦拉野生稻和杂草型

野生稻 (*fatua* or *spontanea* rice), 其中, 杂草型野生稻通常被认为是当地栽培稻与邻近普通野生稻或尼瓦拉野生稻天然杂交的后代^[6-9]。作为亚洲栽培稻一级基因源 (primary gene pool), 东南亚及南亚地区 AA 基因组稻种资源对水稻育种具有重要意义, 其蕴含的优异基因有的可能是某种病虫害的唯一抗源。20 世纪 70 年代从印度北方邦的尼瓦拉野生稻的一个编号材料中发现了高抗草丛矮缩病的基因 G_5 ^[10], 它被成功地转入到 IR26、IR36、IR64、IR72 等热带栽培稻中, 并被热带和亚热带稻作国家

收稿日期: 2007-09-18; 修改稿收到日期: 2007-11-27。

基金项目: 国家 973 计划资助项目 (2004CB117201); 农业部农业野生植物保护专项资助项目; 中央级公益性科研院所专项基金资助项目 (100006); 浙江省重点科研国际合作项目 (2006C24012)。

第一作者简介: 吕建珍 (1981-), 女, 硕士研究生。

广泛应用^[11-12]。该抗草丛矮病毒基因 *Gs* 至今未在栽培稻中发现,是唯一从野生稻中发现的抗草丛矮缩病基因。目前,虽然对印度^[13]、孟加拉和不丹^[14]、越南^[15]及老挝^[16]等东南亚和南亚地区稻属 AA 组种间 DNA 多样性和遗传结构进行了研究,并对物种保护利用起了一定的作用,但针对东南亚及南亚地区 12 个国家稻属 AA 基因组的遗传多样性缺乏系统研究报道。本研究以微卫星(SSR)标记揭示 12 个国家普通野生稻、尼瓦拉野生稻、杂草型野生稻和亚洲栽培稻共 428 份稻属 AA 组稻种资源的遗传多样性及其地理差异。这不仅对掌握东南亚及南亚地区 4 类 AA 组稻种遗传亲缘关系有一定的科学价值,同时对拓宽水稻育种遗传基础具有较高的实用价值。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料包括原产于东南亚(柬埔寨、印度尼西亚、老挝、马来西亚、缅甸、菲律宾、泰国、越南)和南亚(孟加拉国、印度、尼泊尔、斯里兰卡)地区稻属 AA 组 4 个种(类型)共 428 份材料,原产地及份数分布详见表 1。其中,普通野生稻 45 份、尼瓦拉野生稻 50 份、杂草型野生稻 17 份、亚洲栽培稻 316 份。普通野生稻、尼瓦拉野生稻和杂草型野生稻来自国际水稻研究所种质中心,亚洲栽培稻来自中国水稻研究所国家水稻种质中期库。

1.2 核基因组 DNA 的提取和 SSR 分析

分蘖期取新鲜嫩叶顶部 1~2 cm,加液氮研磨,参考郑康乐等^[17]的 DNA 微量提取法,进行核基因组 DNA 的提取与纯化。

在水稻每 1 条染色体的长臂(L)和短臂(S)上各取 1~2 对共 36 对 SSR(表 5)引物(上海生工生物工程有限公司合成)进行 SSR 分析。PCR 的反应体积为 10 μ L,包括 10 \times buffer 1.0 μ L(含 25 mmol/L $MgCl_2$), 2 mmol/L dNTPs 1.0 μ L, 10 μ mol/L 正、反 SSR 引物各 1.0 μ L, ddH₂O 4.6 μ L, *Taq* 聚合酶(5 U/ μ L)0.4 μ L,模板 DNA 1.0 μ L(30~50 ng)。应用 MJ Research 公司 PTC-100 96v 进行扩增,反应程序为:94 $^{\circ}$ C 下预变性 5 min 后,94 $^{\circ}$ C 下变性 45 s,55 $^{\circ}$ C 下引物与模板靶位点结合 45 s (RM135 和 RM161 退火温度为 61 $^{\circ}$ C, RM142、RM147、RM174 和 RM332 退火温度为 67 $^{\circ}$ C),72 $^{\circ}$ C 下延伸 1 min,30 个循环;最后 72 $^{\circ}$ C 下延伸 8 min。扩增产物在 6% 非变性聚丙烯酰胺凝胶中恒压电泳(8 V/cm),银染^[18]检测。

1.3 数据分析

每 1 对 SSR 引物检测 1 个位点,每 1 条多态性条带视为 1 个等位基因,参照提供的 SSR 信息进行记录。用 PowerMarker ver 3.25 软件^[19]计算遗传多样性参数,包括多态性位点百分率(*P*)、等位基因数(*Na*)及 Nei 基因多样性指数(*He*)^[20];采用 Wilcoxon 成对测验(Wilcoxon matched pairs test)法^[21]检验种间(类型) *Na* 和 *He* 的显著性;应用 POPGENE v 1.31 统计软件^[22]计算 *F* 统计量(*F*-statistics, *F_{st}*),分析种间(类型)的遗传分化。

2 结果与分析

2.1 SSR 多态性

428 份东南亚及南亚稻属 AA 组中,36 对 SSR 引物均显示出多态性,多态性位点百分率为 100%,

表 1 原产 12 个国家的亚洲栽培稻及野生稻材料

Table 1. Asian cultivated rice and wild rice materials from 12 countries tested in this study.

原产国 Origin country	普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	尼瓦拉野生稻 <i>O. nivara</i>	杂草型野生稻 <i>spontanea rice</i>	亚洲栽培稻 <i>O. sativa</i>	合计 Total
柬埔寨 Cambodia	8	24	1	26	59
印度尼西亚 Indonesia	3	2	3	35	43
老挝 Laos	2	-	-	20	22
马来西亚 Malaysia	6	-	-	21	27
缅甸 Myanmar	4	-	-	12	16
菲律宾 Philippines	2	-	-	30	32
泰国 Thailand	8	8	4	23	43
越南 Vietnam	-	-	-	40	40
孟加拉国 Bangladesh	2	-	5	26	33
印度 India	5	16	4	39	64
尼泊尔 Nepal	3	-	-	20	23
斯里兰卡 Sri Lanka	2	-	-	24	26
合计 Total	45	50	17	316	428

共检测到 311 个等位基因,其中频率 < 5% 的稀有等位基因达 163 个,占全部等位基因数的 52.4%;每个 SSR 位点等位基因平均 8.6 个,变幅 3~17 个;Nei 基因多样性指数 (H_e) 为 0.650,变幅 0.337 (RM455)~0.865 (RM169),RM169 因多样性指数较高而检测效率也高。分析发现种间(类型)材料间等位基因类型 SSR 共同位点较多,尤其是亚洲栽培稻与尼瓦拉野生稻间共同位点高达 8 个,占总位点数的 22.2%。

2.2 种(类型)内遗传变异

表 2 显示,东南亚 AA 组稻种资源 SSR 多样性大于南亚,而种(类型)间又以普通野生稻的遗传多样性最丰富 ($H_e = 0.684$, $N_a = 249$),其次为杂草型野生稻 ($H_e = 0.628$),亚洲栽培稻最低 ($H_e = 0.604$)。地区内,同样以普通野生稻的 Nei 基因多样性指数最高(东南亚: $H_e = 0.675$;南亚: $H_e = 0.640$),而尼瓦拉野生稻最低(东南亚: $H_e = 0.588$;南亚: $H_e = 0.479$)。

2.3 种(类型)间遗传分化

稻属 AA 组种(类型)间的等位基因数和 Nei s

基因多样性指数进行 Wilcoxon 成对测验(表 3),结果显示各位点等位基因数仅普通野生稻与杂草型野生稻间没有达到显著水平 ($P = 0.496$),其余 3 种(类型)间达显著水平;Nei 基因多样性指数除普通野生稻与 3 个稻种(类型)间达显著水平外,其他 3 种(类型)间均没有达到显著水平。等位基因数和 Nei 基因多样性指数测验结果的不一致,可能与 AA 组不同种(类型)间稀有等位基因的数量和频率的差异有关。杂草型野生稻稀有等位基因的数量(7 个)仅为普通野生稻(90 个)的 7.8%、尼瓦拉野生稻(56 个)的 12.5%、亚洲栽培稻(101 个)的 6.9%。

东南亚与南亚 AA 组稻种间分化程度相对较高 ($F_{st} = 0.075$),种(类型)间以尼瓦拉野生稻与亚洲栽培稻间最高 ($F_{st} = 0.064$),普通野生稻与尼瓦拉野生稻间最低 ($F_{st} = 0.038$)。种(类型)内则以尼瓦拉野生稻最高 ($F_{st} = 0.136$)。AA 基因组种(类型)间、东南亚与南亚间的遗传分化(表 4)表明,东南亚种(类型)间的分化系数 ($F_{st} = 0.110$) 略低于南亚 ($F_{st} = 0.135$);东南亚以尼瓦拉野生稻与杂草型野生稻间的遗传分化最高 ($F_{st} = 0.088$),南亚则

表 2 东南亚及南亚稻属 AA 组 4 个种(类型)间的 SSR 多样性

Table 2 The number of alleles (N_a) and Nei's genetic diversity (H_e) for four species (types) of the AA genome *Oryza* species.

种(类型) Species(Type)	地区 Region	等位基因数 Number of alleles (N_a)	Nei 基因多样性指数 Nei's genetic diversity index (H_e)
普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	南亚 South Asia	177	0.640
	东南亚 Southeast Asia	229	0.675
	总体 Total	249	0.684
尼瓦拉野生稻 <i>O. nivara</i>	南亚 South Asia	132	0.479
	东南亚 Southeast Asia	179	0.588
	总体 Total	209	0.626
杂草型野生稻 <i>spontanea</i> rice	南亚 South Asia	118	0.508
	东南亚 Southeast Asia	130	0.605
	总体 Total	172	0.628
亚洲栽培稻 <i>O. sativa</i>	南亚 South Asia	214	0.583
	东南亚 Southeast Asia	215	0.590
	总体 Total	239	0.604

表 3 AA 基因组种(类型)间位点等位基因数和 Nei 基因多样性指数 (H_e) 的秩和检验

Table 3 Wilcoxon matched pairs test both in the number of alleles and Nei's genetic diversity index (H_e) among the AA genome *Oryza* species.

类型 Species(Type)	普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	尼瓦拉野生稻 <i>O. nivara</i>	杂草型野生稻 <i>spontanea</i> rice	亚洲栽培稻 <i>O. sativa</i>
普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	-	0.001	0.496	0.000
尼瓦拉野生稻 <i>O. nivara</i>	0.002	-	0.005	0.018
杂草型野生稻 <i>spontanea</i> rice	0.014	0.582	-	0.000
亚洲栽培稻 <i>O. sativa</i>	0.007	0.432	0.278	-

对角线上部为各种(类型)间等位基因数成对测验的 P 值;对角线下部为 Nei 基因多样性指数成对测验的 P 值。

The above diagonal is the probability values based on Wilcoxon matched pairs test of the number of alleles and the below diagonal is the probability values based on Wilcoxon matched pairs test of Nei's genetic diversity index (H_e).

表 4 东南亚及南亚 AA 组稻种遗传分化

Table 4 . The ratio of gene diversities of heterozygosities (F_{st}) among the AA genome *Oryza* species .

类型 Species (Type)	普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	尼瓦拉野生稻 <i>O. nivara</i>	杂草型野生稻 <i>spontanea rice</i>	亚洲栽培稻 <i>O. sativa</i>
普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	0.036	0.060	0.075	0.078
尼瓦拉野生稻 <i>O. nivara</i>	0.109	0.136	0.088	0.078
杂草型野生稻 <i>spontanea rice</i>	0.083	0.104	0.118	0.074

对角线为 AA 基因组稻属 4 种(类型)在东南亚与南亚间的遗传分化 (F_{st}) ;对角线上部为东南亚各种(类型)间的遗传分化 (F_{st}) ;对角线下部为南亚各种(类型)间的遗传分化 (F_{st})。

The diagonal is the F_{st} between two regions for all species ; the above diagonal is the F_{st} between any two species in the Southeast Asia and the below diagonal is the F_{st} between any two species in the South Asia .

以尼瓦拉野生稻与亚洲栽培稻间最高 ($F_{st} = 0.134$)。

36 个多态性位点每个位点上多个等位基因在种(类型)间分布有一定的倾向性规律,即等位基因的偏向性(图 1)。4 种(类型)间中低频率等位基因 ($< 15\%$) 均占 50% 以上,其中除杂草型野生稻 (4%) 外稀有等位基因 (频率 $< 5\%$) 都具有较高比例 (普通野生稻为 36% ;尼瓦拉野生稻为 27% ;亚洲栽培稻为 42%)。

有些等位基因仅分布于某一种(类型)中,即特异等位基因。36 个 SSR 位点仅 28 个检测出特异等位基因,共 68 个,占有所有等位基因的 21.9%, 变幅为 1~4。4 种(类型)特异等位基因的数量、位点数及频率具有明显差异(表 5)。普通野生稻在 17 个位点上发现特异等位基因,每一等位基因的频率变幅为 0.011~0.193,最高的是 RM161 的第 1 等位基因(分子量约 150 bp),其频率为 0.193 ;尼瓦拉野生稻和亚洲栽培稻分别在 10 和 16 个位点上发现特

异等位基因,频率变幅分别为 0.020~0.100 和 0.003~0.123 ;在杂草型野生稻中,仅 3 个位点发现特异等位基因,频率为 0.059~0.118。

3 讨论

东南亚及南亚是亚洲栽培稻的起源地,稻种遗传多样性十分丰富[7,23]。与亚洲栽培稻另一起源地——中国相比,该区域普通野生稻 Nei 基因多样性指数 ($He = 0.684$) 较低,这与以往的研究结果一致[24-26] ;而亚洲栽培稻遗传多样性指数 ($He = 0.604$) 差异较小[27],并明显高于亚洲栽培稻非起源地地区[28-29]。

本研究中,东南亚 AA 基因组稻种等位基因数和 Nei 基因多样性指数均大于南亚地区,这不同于 Yu 等[28] 和孙传清等[25] 的研究结果,南亚偏低的原因归为:其一,偏低的取样数(表 1);其二,东南亚与世界地方稻种最大的遗传多样性中心云南近邻[30-31],易于发生基因交流,致使东南

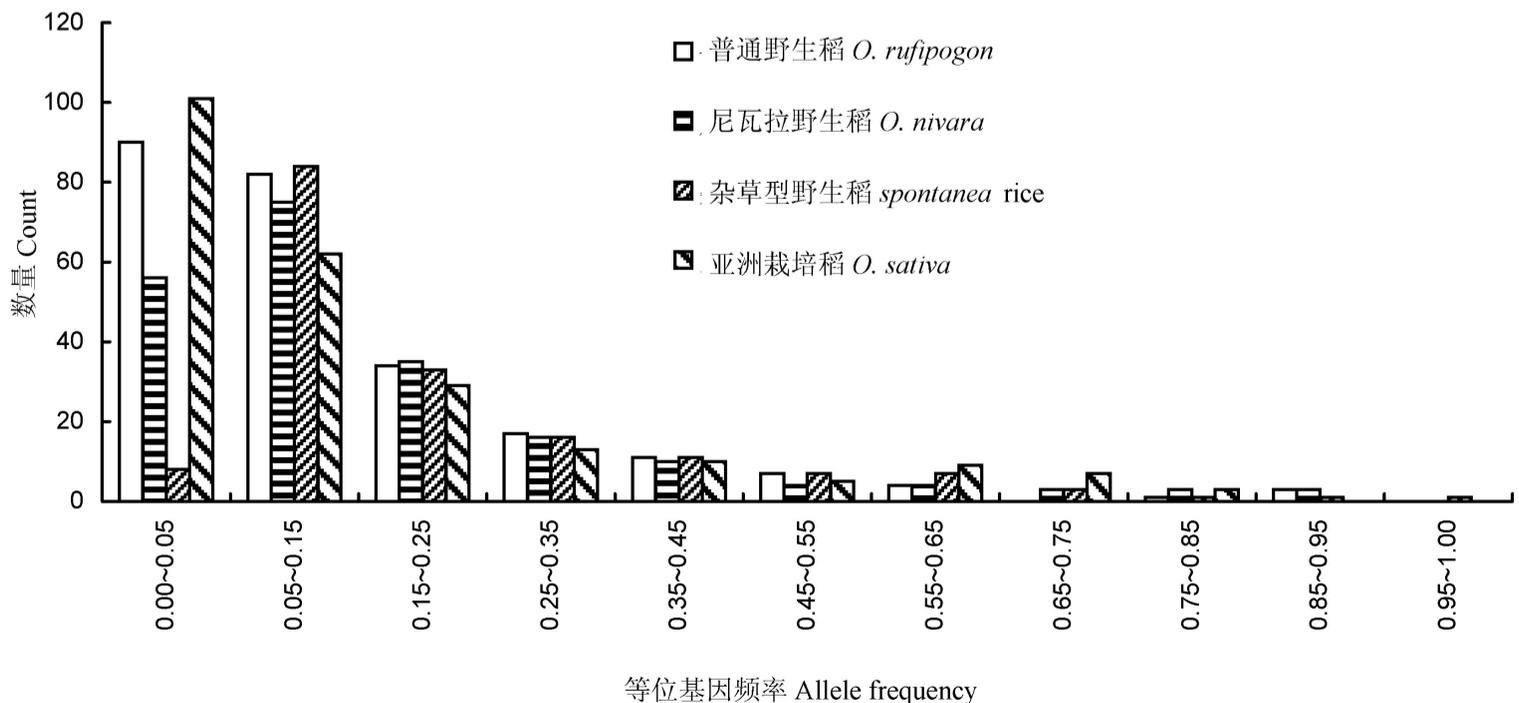


图 1 4 种(类型)间等位基因频率分布

Fig. 1 . Distribution of allele frequencies for different *Oryza* species (types) .

表 5 东南亚及南亚稻属 AA 组的特异等位基因

Table 5 . Specific alleles in the AA genome *Oryza* species in the Southeast and the South Asia .

位点 Locus	特异等位基因数(频率范围) Number of specific alleles (frequency range)			
	普通野生稻	尼瓦拉野生稻	亚洲栽培稻	杂草型野生稻
	<i>O. rufipogon</i>	<i>O. nivara</i>	<i>O. sativa</i>	<i>spontanea rice</i>
RM128	1(0.044)	1(0.020)	-	-
RM283	3(0.011~0.044)	2(0.020~0.080)	-	-
RM495	-	1(0.040)	-	-
RM341	2(0.022~0.022)	1(0.040)	-	-
RM174	2(0.044~0.089)	1(0.080)	-	-
RM211	-	-	2(0.008~0.011)	-
RM135	-	-	1(0.003)	-
RM22	-	-	1(0.040)	-
RM317	3(0.011~0.046)	1(0.100)	1(0.038)	-
RM161	2(0.046~0.193)	-	2(0.010~0.088)	-
RM169	-	1(0.040)	-	-
RM253	-	-	3(0.006~0.123)	-
RM190	-	1(0.100)	2(0.005~0.005)	-
RM420	2(0.022~0.044)	-	-	-
RM455	1(0.022)	-	-	-
RM125	1(0.044)	-	2(0.003~0.003)	1(0.118)
RM427	1(0.033)	1(0.020)	-	-
RM230	1(0.061)	-	1(0.006)	-
RM152	-	-	-	2(0.059~0.118)
RM408	-	-	1(0.054)	-
RM285	1(0.044)	-	-	1(0.059)
RM147	1(0.044)	-	-	-
RM269	2(0.022~0.056)	-	2(0.003~0.022)	-
RM206	-	-	1(0.039)	-
RM332	1(0.022)	-	1(0.003)	-
RM277	-	-	1(0.032)	-
RM463	2(0.022~0.044)	-	1(0.003)	-
RM19	1(0.091)	1(0.040)	4(0.003~0.095)	-
合计(平均) Total(Average)	27(0.071)	11(0.058)	26(0.039)	4(0.118)

亚多样性较高 ;其三 ,南亚相对较高的遗传分化系数 (南亚 : $F_{st} = 0.135$;东南亚 : $F_{st} = 0.110$)。另外 ,本试验中 ,尼瓦拉野生稻东南亚及南亚地区内 Nei 基因多样性指数较低 ,而总体多样性指数较高 ,暗示了该种地区间存在较大的遗传差异 ,这与 F_{st} 分析结果一致(表 4) ,验证了遗传变异与地理环境之间的联系^[32-33]。虽然普通野生稻取样数明显低于亚洲栽培稻 ,但亚洲栽培稻中等位基因数和 Nei 基因多样性指数分别为普通野生稻的 96.0% 和 88.3% (表 2) ,同样 ,尼瓦拉野生稻遗传多样性指数也高于亚洲栽培稻 ,野生稻较高的遗传多样性拓宽了水稻的遗传基础 ,在水稻遗传育种和抗逆生物学中发挥了重要作用 ,如抗病性、抗虫性、产量性状的利用等^[34]。

东南亚及南亚稻属 AA 组种(类型)间 ,以尼瓦拉野生稻与亚洲栽培稻间遗传分化系数最高 ($F_{st} = 0.064$) ,而普通野生稻与尼瓦拉野生稻间最低 ($F_{st} = 0.038$)。地区间 ,尼瓦拉野生稻的遗传分化程度最高 ($F_{st} = 0.136$) ,而普通野生稻相对较低

($F_{st} = 0.036$) ,这一结果与对老挝 AA 组稻种的研究结果相近(尼瓦拉野生稻 : $F_{st} = 0.74$;普通野生稻 : $F_{st} = 0.31$)^[16] ,这可能与普通野生稻的异交率 (30% ~ 50%) 明显高于尼瓦拉野生稻 (5% ~ 25%) 和亚洲栽培稻 (0% ~ 5%) 有关^[24]。

本研究中 ,普通野生稻和亚洲栽培稻具有较多的特异等位基因 ,杂草型野生稻特异等位基因频率最高 ,但数目最少 ,同时其遗传多样性仅次于普通野生稻(表 2) ,这与杂草型野生稻来源于普通野生稻或尼瓦拉野生稻与亚洲栽培稻渐渗杂交^[8] 相符 ,但也可能与杂草型野生稻取样数较少有关。另外 ,某些位点(如 RM161) 具有较高频率的特异等位基因 (0.193) ,预示了作为区分东南亚与南亚 AA 组稻种 SSR 标记的可能。

参考文献 :

- [1] Ren F G , Lu B R , Li S Q , et al . A comparative study of genetic relationships among the AA genome *Oryza* species using RAPD and SSR markers . *Theor Appl Genet* , 2003 , 108 : 113

- 120 .
- [2] 冯九焕,赵杏娟,卢永根.稻属(*Oryza* L.)植物染色组命名的历史回顾.中国水稻科学,2004,18:365-370.
- [3] 卢宝荣,葛 颂,桑 涛,等.稻属分类的现状及其存在问题.植物分类学报,2001,39:373-388.
- [4] Ge S, Sang T, Lu B R, et al. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species, *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96:14400-14405.
- [5] Nanda J S. Antiquity and spread of rice cultivation// Nanda J S, Sharma S D. Monograph on Genus *Oryza*. Enfield, New Hampshire, USA: Science Publishers, 2003:331-346.
- [6] Oka H I, Chang T T. The impact of cultivation on populations of wild rice, *Oryza sativa* f. *spontanea*. *Phyton*, 1959, 13:115-117.
- [7] Chang T T. The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of Asian and Africa rices. *Euphytica*, 1976, 25:435-441.
- [8] Sharma S D. Species of genus *Oryza* and their interrelationships// Nanda J S, Sharma S D. Monograph on Genus *Oryza*. Enfield, New Hampshire, USA: Science Publishers, 2003:73-111.
- [9] 杨致荣,李润植,魏兴华.稻属 AA 染色体组 8 个种间 SSR 多样性与亲缘关系.中国水稻科学,2006,20(6):589-595.
- [10] Vaughan D A. The Wild Relatives of Rice. Los Banos, Manila:IRRI,1994:13.
- [11] 喻大昭,叶志华,王少南.生物资源在减轻植物病害中的作用、潜力及其利用对策.灾害学,2000,15:1-6.
- [12] 章秀福,王丹英,方福平,等.中国粮食安全与水稻生产.农业现代化研究,2005,26:85-88.
- [13] Davierwala A P, Chowdari K V, Kumar S, et al. Use of three different marker systems to estimate genetic diversity of Indian elite rice varieties. *Genetica*, 2000, 108:269-284.
- [14] Parsons B J, Newbury H J, Jackson M T, et al. Contrasting genetic diversity relationships are revealed in rice (*Oryza sativa* L.) using different marker types. *Mol Breeding*, 1997, 3:115-125.
- [15] Fukuoka S, Alpatyeva N V, Eban K, et al. Analysis of Vietnamese rice germplasm provides an insight into japonica rice differentiation. *Plant Breeding*, 2003, 122:497-502.
- [16] Kuroda Y, Sato Y, Bounphanousay C, et al. Genetic structure of three *Oryza* AA genome species (*O. rufipogon*, *O. nivara*, *O. sativa*) as assessed by SSR analysis on the Vientiane Plain of Laos. *Conserv Genet*, 2007, 8:149-158.
- [17] Zheng K L, Subudhi P K, Domingo J, et al. Rapid DNA isolation for marker-assisted selection in rice breeding. *Rice Genet Newsl*, 1995, 12:255-258.
- [18] Panaud O, Chen X, McCouch S R. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLP) in rice (*O. sativa* L.). *Mol Gen Genet*, 1996, 252:597-607.
- [19] Liu K J, Muse S V. PowerMaker: Integrated analysis environment for genetic marker data. *Bioinformatics*, 2005, 21:2128-2129.
- [20] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1973, 70:3321-3323.
- [21] 米 红,张文璋.实用现代统计分析方法与 SPSS 应用.北京:当代中国出版社,2000:198-220.
- [22] Yeh F C, Yang R. POPGENE v 1.31.[2007-09-17].<http://www.rallberta.ca/~fyeh>.
- [23] Oka H I. Origin of Cultivated Rice. Tokyo:Japan Scientific Societies Press/Elsevier,1988:254.
- [34] 朱作锋,孙传清,付永彩,等.用 SSR 标记比较亚洲栽培稻与普通野生稻的遗传多样性.中国农业科学,2002,35:1437-1441.
- [25] 孙传清,王象坤,吉 村,等.普通野生稻和亚洲栽培稻遗传多样性的研究.遗传学报,2000,27:227-234.
- [26] 孙传清,李自超,王象坤.普通野生稻和亚洲栽培稻核心种质遗传多样性的检测研究.作物学报,2001,27:313-318.
- [27] 齐永文,张冬玲,张洪亮,等.中国水稻选育品种遗传多样性及其近 50 年变化趋势.科学通报,2006,51:693-699.
- [28] Yu S B, Xu W J, Vijayakumarr C H M, et al. Molecular diversity and multilocus organization of the parental lines used in the international rice molecular breeding program. *Theor Appl Genet*, 2003, 108:131-140.
- [29] Hashimoto Z, Mori N, Kawamura M, et al. Genetic diversity and phylogeny of Japanese sake breeding rice as revealed by AFLP and nuclear and chloroplast SSR markers. *Theor Appl Genet*, 2004, 109:1586-1596.
- [30] Zeng Y W, Zhang H L, Li Z C, et al. Evolution of genetic diversity of rice landraces (*O. sativa* L.) in Yunnan, China. *Breeding Sci*, 2007, 57:91-99.
- [31] Zhang H L, Sun J L, Wang M X, et al. Genetic structure and phylogeography of rice landraces in Yunnan, China, revealed by SSR. *Genome*, 2007, 50:72-83.
- [32] Londo J P, Chiang Y C, Hung K H, et al. Phylogeography of wild rice, *Oryza rufipogon*, reveals multiple independent domestications of cultivated rice, *Oryza sativa*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103:9578-9583.
- [33] 严学兵,郭玉霞,周 禾,等.青藏高原垂穗披碱草遗传变异的地理因素分析.西北植物学报,2007,27(2):328-333.
- [34] 韩 飞,候立恒.中国普通野生稻优异基因的研究与利用.安徽农业科学,2007,35:7794-7796.