DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00467

野生稻与亚洲栽培稻的遗传多样性

段世华^{1,2} 李绍清² 李绍波³ 朱英国^{2,*}

¹ 井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009; ² 武汉大学植物发育生物学教育部重点实验室, 湖北武汉 430072; ³ 南昌大学生命科学学院, 江西南昌 330031

摘要: 为评价野生稻与亚洲栽培稻的遗传多样性及其变异关系, 56对SSR引物被用于研究广泛地理分布的55份普通野生稻(其中32份 *O. rufipogon* 和23份 *O. nivara*)和25份亚洲栽培稻(14份 *indica* 和11份 *japonica*)样本。298个多态性位点被检出, 占总扩增等位点的98.68%。野生稻多态性位点的百分比(平均达91%)及Nei's遗传多样性值(*h*)明显高于亚洲栽培稻, 表明普通野生稻比亚洲栽培稻更具丰富的遗传多样性。UPGMA聚类分析显示野生稻的两个类群(*O. rufipogon* 和 *O. nivara*)关系密切, 但在遗传上存在明显的分化, 支持其作为两个独立物种的分类观点。许多普通野生稻中籼粳分化尽管不很明显, 然而亚洲栽培稻的籼粳亚种分化是明显的。亚洲栽培稻与多年生普通野生稻(*O. rufipogon*)关系更为密切, 符合异源起源的遗传分化模式。

关键词: SSR; 亚洲栽培稻; 普通野生稻; 遗传多样性

Genetic Diversity of Wild Rice and Cultivated Rice

DUAN Shi-Hua^{1,2}, LI Shao-Qing², LI Shao-Bo³, and ZHU Ying-Guo^{2,*}

¹ College of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China; ² Key Laboratory of Ministry of Education for Plant Developmental Biology, Wuhan University, Wuhan 430072, China; ³ College of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, China

Abstract: To evaluate the genetic diversity and variation of common wild rice and Asian cultivated rice, 55 accessions of common wild rice (32 accessions of *O. rufipogon* and 23 accessions of *O. nivara*) and 25 cultivars of Asian cultivated rice (14 *indica* and 11 *japonica*) collected worldwide were analyzed by 56 SSR primer pairs. The polymorphic loci percentage was 98.68% and 298 polymorphic loci were detected. A comparison of the polymorphic loci percentage and Nei's genetic diversity (*h*) indicated that the genetic diversity of common wild rice was obviously higher than that of Asian cultivated rice. The UPGMA cluster analysis revealed that there was a close relationship between *O. rufipogon* and *O. nivara*, but distinct genetic differentiation was detected between them, supporting the point of view that they are two independent species. The results indicated that the *indica-japonica* differentiation was not very apparent in many wild rice whereas it was obvious in Asian cultivated rice. According to the cluster analysis, there was a closer consanguineous relationship between Asian cultivated rice and *O. rufipogon*, which supported the diphyletic origin hypotheses.

Keywords: SSR; Cultivated rice; Common wild rice; Genetic diversity

水稻是中国乃至全世界最重要的粮食作物之一, 迄今已经有11 000多年的栽培驯化历史^[1]。亚洲栽培稻(*Oryza sativa* L.)在其栽培驯化过程中由于适应不同的农业生态环境, 形成了丰富的遗传多样性和明显的遗传分化, 产生了适应于不同农业生态环境种植的籼型(*indica*)和粳型(*japonica*)栽培稻亚种^[2]。稻属的野生物种中含有丰富的优良性状基因, 是水稻栽培品种改良的重要遗传资源。野生稻(包括一年生的 *Oryza nivara* Sharma et. Shastry 和多年生的

Oryza rufipogon Griff.)被认为是亚洲栽培稻的祖先种, 广泛分布于亚洲热带和亚热带地区。栽培稻与野生稻(*O. nivara* 和 *O. rufipogon*)具有相同的基因组(AA基因组), 遗传关系密切, 近年来许多研究者分别从形态、同工酶和DNA水平对其遗传分化及变异模式进行了广泛的探讨^[3-7], 然而, 依然存在三方面争议: (i)野生稻 *O. nivara* 和 *O. rufipogon* 的分类分级处理; (ii)亚洲栽培稻的起源, 是来源于一年生类型野生稻, 还是多年生类型野生稻或者是多年生与

本研究由国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2006CB101700), 江西省教育厅基础研究项目(2007321), 江西省科技厅指导性项目资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 朱英国, E-mail: zhuyg@public.wh.hb.cn; Tel: 027-68756530

第一作者联系方式: E-mail: shihua_duan@yahoo.com.cn; Tel: 0796-8100493

Received(收稿日期): 2008-05-31; Accepted(接受日期): 2008-10-20.

一年生类型的中间型野生稻; (iii)栽培稻的籼粳亚种是单次起源还是多次起源。

微卫星 DNA(microsatellite DNA)或称简单序列重复(simple sequence repeat, SSR)在水稻染色体上具有广泛的分布^[8-9]。由于其具有检测等位基因数目多, 扩增结果稳定, 重复性好, 检测手段简便易行等优点, 并且 SSR 标记为共显性遗传, 能很好地揭示供试个体或群体内完整的遗传信息, 因此被广泛应用于亲缘关系密切或一些快速辐射类群间遗传变异关系的分析^[10-11]。本研究在基因组 DNA 水平上, 对野生稻(包括 *O. rufipogon* 和 *O. nivara*)与亚洲栽培稻的遗传多样性及其变异关系进行了分析, 同时也对亚洲栽培稻的起源与分化进行了探讨。

1 材料与方法

1.1 植物材料

采用了来自不同稻作国家和地区的亚洲栽培稻样品 25 份, 其中 *O. sativa* ssp. *indica* 14 份, *O. sativa* ssp. *japonica* 11 份, 以及来自广泛地理分布的野生稻样本 55 份(包括 32 份 *O. rufipogon* 和 23 份 *O. nivara*)。野生稻样本均由菲律宾国际水稻研究所遗传资源中心(Genetic Resources Center, International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines)提供(表 1), 所有栽培稻种子样品均为本实验室收集保存(表 2)。

1.2 方法

1.2.1 DNA 的提取 基因组总 DNA 均从各供试

表 1 野生稻样品号、来源及类型
Table 1 Accession number, origins, and types of wild rice used in this study

编号 No.	品系号 Accession No.	来源 Origin	类型 ^a Type ^a	编号 No.	品系号 Accession No.	来源 Origin	类型 ^a Type ^a
1	103835	Bangladesh	N	29	104057	China	R
2	103841	Bangladesh	N	30	105400	China	R
3	105712	Cambodia	N	31	101193	Taiwan, China	R
4	105728	Cambodia	N	32	101974	India	R
5	106309	Cambodia	N	33	104709	India	R
6	103821	China	N	34	105349	India	R
7	103824	China	N	35	105079	India	R
8	81857	India	N	36	106083	India	R
9	101978	India	N	37	106158	Laos	R
10	102163	India	N	38	106145	Laos	R
11	101971	India	N	39	106161	Laos	R
12	104705	India	N	40	105491	Malaysia	R
13	106148	Laos	N	41	106036	Malaysia	R
14	106153	Laos	N	42	106386	Myanmar	R
15	106344	Myanmar	N	43	105696	Nepal	R
16	106345	Myanmar	N	44	105698	Nepal	R
17	105704	Nepal	N	45	106264	Papua New Guinea	R
18	105706	Nepal	N	46	106281	Papua New Guinea	R
19	103415	Sri Lanka	N	47	101075	Philippines	R
20	103419	Sri Lanka	N	48	103305	Philippines	R
21	104612	Sri Lanka	N	49	105568	Philippines	R
22	104650	Thailand	N	50	103423	Sri Lanka	R
23	104659	Thailand	N	51	104599	Sri Lanka	R
24	105887	Bangladesh	R	52	100219	Thailand	R
25	103844	Bangladesh	R	53	101941	Thailand	R
26	105902	Bangladesh	R	54	106166	Vietnam	R
27	105735	Cambodia	R	55	106516	Vietnam	R
28	106321	Cambodia	R				

^a R: *O. rufipogon*; N: *O. nivara*

表 2 栽培稻品种名、来源及类型
Table 2 The name, origins, and types of rice cultivars used in this study

编号 No.	品种名 Name of cultivar	来源 Origin	类型 ^a Type ^a	编号 No.	品种名 Name of cultivar	来源 Origin	类型 ^a Type ^a
56	南特号 Nantehao	Guangdong, China	I	69	Peta	Indonesia	I
57	矮脚南特 Aijiaonante	Guangdong, China	I	70	R1409	Jiangsu, China	J
58	胜泰 1 号 Shengtai 1	Guangdong, China	I	71	L-湘晴 L-xiangqing	Shanghai, China	J
59	湘早籼 Xiangzaoxian 21	Hunan, China	I	72	C418	Liaoning, China	J
60	广陆矮 4 号 Guanglu'ai 4	Guangdong, China	I	73	中花 11 Zhonghua 11	Beijing, China	J
61	珍汕 97 Zhenshan 97	Jiangxi, China	I	74	PC311	Hunan, China	J
62	特青 Teqing	Guangdong, China	I	75	R1229	Tianjin, China	J
63	93-11	Jiangsu, China	I	76	日本晴 Nipponbare	Japan	J
64	明恢 63 Minghui 63	Fujian, China	I	77	秋光 Qiuguang	Japan	J
65	台中本地 1 号 Taichung native 1	Taiwan, China	I	78	台北 309 Taibei 309	Taiwan, China	J
66	密阳 23 Milyang 23	Korea	I	79	Balila	Italy	J
67	IR36	IRRI	I	80	Lemont	USA	J
68	IR64	IRRI	I				

^a I: indica; J: japonica

水稻材料的新鲜叶片中提取，方法为修改的 CTAB 法^[12]。

1.2.2 SSR 扩增反应及扩增产物的电泳检测 共选用了 56 对大致均匀分布于水稻基因组 12 条染色体上的 SSR 引物进行 PCR 扩增(表 3)。25 μL 反应体系中含 10 mmol L⁻¹ Tris-HCl, 50 mmol L⁻¹ KCl, 0.001% Gelatin, 2.5 mmol L⁻¹ MgCl₂, 200 μmol L⁻¹ dNTPs (TaKaRa), 0.3 μmol L⁻¹ SSR 引物, 1 U *Taq* DNA polymerase (TaKaRa), 25 ng 模板 DNA。94℃预变性 5 min, 40 个循环, 每循环 94℃ 1 min, 55~62℃(各引物所用的退火温度根据推荐设置) 1 min, 72℃ 1.5 min, 最后 72℃延伸 10 min。PCR 扩增在 PTC-100 Programmable Thermal Controller PCR 仪上完成。将扩增产物在含有 0.1 g L⁻¹ 溴化乙锭的 4.0%琼脂糖凝胶上电泳分离。DL2000 为 DNA 分子量标准。将电泳产物在凝胶成像系统(Gel DOC 2000, BIO-RAD Laboratories-Segrate, Milan, Italy)的紫外灯下观察、照相并保存图片。

1.2.3 数据统计与分析 每对 SSR 引物检测 1 个位点, 视每条多态性带为 1 个等位基因; 将观测到的每条带视为 1 个性状, 有此带时赋值为“1”, 无此带时赋值为“0”, 按 Nei 的方法求算每两份材料间的遗传距离 D , 即 $D = 1 - [2M_{xy}/(M_x + M_y)]$, 式中 M_x 和 M_y 分别为 X 和 Y 材料的总片段数, M_{xy} 为两材料的公共片段数。对各物种(或亚种)类群内的 SSR 扩

增位点数、多态性位点的百分数、Shannon 指数(I)以及 Nei's 无偏倚遗传多样性值(h)[$h = (N/N - 1)(1 - \sum P_i^2)$]^[13], 通过人工或 1.31 版本的 POPGENE 软件进行统计^[14]。通过所有品系的两两配对组合形成的数据矩阵, 并利用 NTSYS-PC 2.02^[15]软件计算相似系数。根据相似系数的数据集, 利用非加权配对算术平均法(unweighted pair group method with arithmetic average, UPGMA)构建遗传关系树状图。根据 Bostein 等^[16]描述和 Anderson 等^[17]修改的对于自花传粉物种的多态性信息量(polymorphism information content, PIC)值来描述等位基因的多态性, $PIC = 1 - \sum p_{ij}^2$, p_{ij} 是指标记 i 的第 j 种模式的频度直至第 n 种模式的总和。

2 结果与分析

2.1 SSR 引物的 PCR 扩增

56 对 SSR 引物分别对 80 份亚洲栽培稻和野生稻材料进行了 PCR 扩增, 大部分引物产生了丰富的遗传多态性变异模式。图 1 是 RM286 对 80 份水稻材料 PCR 扩增产生的凝胶电泳图谱。56 个 SSR 引物对在 80 份水稻材料中扩增所产生的等位基因数有相当大的变化, 其变化范围为 2~8 个等位点, 平均每个引物对产生的等位基因为 5.4 个。每个 SSR 引物对所揭示的多态性信息量 PIC 表现出非常大的变化, 在 0.431~0.864 之间(表 3)。56 个 SSR 引物对在所

表 3 检测的 SSR 位点及其在供试水稻材料中的等位基因数和多态性信息量
Table 3 SSR locus, allele number, and polymorphism information content (PIC) in rice materials of this study

位点 Locus	染色体 Chromosome	等位基因数 No. of alleles	PIC ^a	位点 Locus	染色体 Chromosome	等位基因数 No. of alleles	PIC ^a
RM5	1	6	0.597	RM214	7	6	0.710
RM212	1	5	0.532	RM11	7	7	0.828
RM220	1	5	0.618	RM10	7	5	0.722
RM243	1	7	0.613	RM248	7	6	0.817
RM323	1	2	0.471	RM230	8	5	0.686
RM154	2	5	0.802	RM407	8	4	0.523
RM263	2	5	0.713	RM544	8	2	0.431
RM250	2	4	0.604	RM556	8	7	0.732
RM208	2	5	0.675	RM419	8	6	0.649
RM282	3	3	0.622	RM105	9	5	0.760
RM85	3	4	0.591	RM285	9	5	0.652
RM156	3	2	0.503	RM189	9	6	0.721
RM168	3	7	0.781	RM271	10	4	0.720
RM307	4	7	0.831	RM228	10	7	0.828
RM255	4	5	0.639	RM330A	10	5	0.732
RM303	4	6	0.762	RM333	10	8	0.823
RM401	4	5	0.627	RM258	10	6	0.757
RM216	4	4	0.722	RM20	11	7	0.817
RM559	4	5	0.632	RM287	11	7	0.832
RM161	5	6	0.641	RM144	11	6	0.764
RM507	5	7	0.821	RM552	11	7	0.697
RM440	5	5	0.546	RM332	11	5	0.650
RM574	5	6	0.723	RM286	11	6	0.721
RM225	6	5	0.769	RM254	11	7	0.805
RM3	6	5	0.722	RM415	12	5	0.631
RM235	6	6	0.805	RM260	12	6	0.864
RM435	6	8	0.823	RM463	12	4	0.596
RM557	6	5	0.621	RM277	12	3	0.560

^a PIC: polymorphism information content.

有的水稻材料中共检测出302个等位点, 其中 298 个为多态性等位点(占 98.68%)。在 56 对 SSR 引物的扩增图谱中有大约 5.3%的杂合位点在供试水稻材料中被检测出, 这可能是亚洲栽培稻与普通野生稻在地理分布上的一定重叠及品种之间相互异交或者基因渗入所致。另外也有一些引物在某些样品中产生零扩增位点, 如引物 RM307 在野生稻样本“103423”和引物 RM559 在栽培粳稻“日本晴”中经过多次反复扩增均没有扩增产物(图片未显示)。

2.2 亚洲栽培稻与野生稻种群内遗传多样性分析

根据 56 个 SSR 引物对在 80 个水稻材料中扩增出的 302 个等位点构成的数据矩阵, 对亚洲栽培稻 (*indica* 和 *japonica*)和野生稻(*O. nivara* 和 *O. rufipogon*)各类群内的遗传多样性参数进行了统计分

析。在所有供试物种或亚种类群中扩增出的多态性位点百分比(percentage of polymorphic bands, PPB)为 98.68%, 其变化范围为 59.79%~93.28%, 野生稻的两个类群的多态性位点明显高于栽培稻的籼粳类群。在不同物种或者亚种类群中观察到的等位基因数(*Na*)呈现出明显的变化, 拥有最高值的是 *O. rufipogon* (1.7273), 最低值的是 *O. sativa* ssp. *japonica* (1.3953)。所有水稻材料的总 Nei's 遗传多样性值(*h*)为 0.1905, 表现出相当程度的变化, 具有最高值的是 *O. rufipogon* (0.1937), 而具有最低值的是 *O. sativa* ssp. *indica* (0.1061)。有效等位基因数(*Ne*)和 Shannon's 信息指数(*I*)在不同物种或者亚种类群中的变化趋势与 Nei's 遗传多样性值(*h*)的变化趋势相类似, 所有供试水稻材料总的有效等位基因数(*Ne*)和 Shannon's 信息指数(*I*)分别是 1.2968 和 0.3048(表 4)。

图 1 RM 286 对亚洲栽培稻和普通野生稻样品扩增电泳图谱
Fig. 1 PCR product from the cultivated rice and common wild rice accessions amplified by the primer pair RM286
图中数字为各水稻材料的编号同表 1 和表 2, M 表示 DNA marker DL2000。

Numbers for each lane correspond with the code for each accession given in Tables 1 and 2. M indicates DNA marker DL2000.

表 4 野生稻和栽培稻物种的遗传多样性
Table 4 Genetic diversity in common wild rice and cultivated rice

物种或亚种名 Species or subspecies	品系数 No. of accessions	多态性条带数 NPB	多态性百分比 PPB (%)	<i>Na</i>	<i>Ne</i>	<i>h</i>	<i>I</i>
<i>O. nivara</i>	23	264	88.59	1.6798	1.3002	0.1887	0.2960
<i>O. rufipogon</i>	32	278	93.28	1.7273	1.3023	0.1937	0.3070
<i>O. sativa (indica)</i>	14	182	61.07	1.4071	1.1688	0.1061	0.1674
<i>O. sativa (japonica)</i>	11	178	59.73	1.3953	1.1863	0.1148	0.1788
总计 Total	80	298	98.68	1.8024	1.2968	0.1905	0.3048

NPB: number of polymorphic bands; PPB: percentage of polymorphic bands; *Na*: observed number of alleles; *Ne*: effective number of alleles; *h*: Nei's genetic diversity; *I*: Shannon's information.

2.3 野生稻及亚洲栽培稻各样品间的遗传关系分析

根据 56 对 SSR 引物扩增位点构建的多态性数据矩阵, 计算出亚洲栽培稻和野生稻各样本间的配对遗传相似系数, 其变化范围为 0.77~0.96。再根据所有水稻材料间的遗传相似系数利用 UPGMA 法构建遗传关系树状图(图 2)。由图可以看出, 所有供试材料大致分成 7 个类群, 分别来自越南和老挝的各一个多年生普通野生稻样本(106166 和 106161)与其供试材料关系较远而构成了树状图的基部类群(第 I 类群), 基于两者与其供试材料间的关系, 本研究倾向将其作为一个原始型多年生普通野生稻类群; 第 II 类群为一年生和多年生普通野生稻组成的复合群体, 主要来自南亚和东南亚的 6 个 *O. nivara* 和 4 个 *O. rufipogon* 样本构成, 这可能是多年生普通野生稻在演化成一年生普通野生稻过程中的一个中间类群; 第 III 类群主要是由 17 个 *O. nivara* 构成的一年

生普通野生稻类群; 第 IV 和第 V 类群分别由 5 份和 19 份多年生普通野生稻组成, 鉴于其与栽培稻粳稻和籼稻亚种较近的聚类关系, 而将它们分别作为偏粳型和偏籼型多年生普通野生稻类群; 除粳稻品种 C418 与籼稻类群聚在一起外, 亚洲栽培稻的 *indica* 和 *japonica* 样本, 各自聚为一个组群(即第 VI 和第 VII 类群), 表明两个亚洲栽培稻亚种(*indica* 和 *japonica*)遗传分化非常明显, 粳稻品种 C418 与籼稻类群聚为一群是由于 C418 在选育过程中并入较多的籼稻遗传背景。此外, 从树状图上也可以看出, 野生稻类群(包括 *O. rufipogon* 和 *O. nivara*)表现出比栽培稻类群(包括 *indica* 和 *japonica*)更为丰富的遗传多样性, 其相似系数的变化范围在 0.79~0.95 之间, 明显大于栽培稻的 0.86~0.96。

3 讨论

从传统分类学角度来看, 亚洲栽培稻的 *indica*

者认为应该将后者划归前者^[18]。本研究聚类结果显示,大部分的 *O. rufipogon* 和 *O. nivara* 样本各自聚在一起,说明它们的分化明显,但在聚类结果中却有 4 份 *O. rufipogon* 和 6 份 *O. nivara* 样本聚在一起,是否可以认为这是一个由多年生和一年生普通野生稻构成的复合类群,并且可能处于原始型多年生普通野生稻分化为偏粳偏粳多年生普通野生稻与一年生普通野生稻的过渡阶段,这也进一步说明这两个类群间密切的遗传关系。但从遗传学的角度,笔者支持将其作为不同物种的观点^[21-23]。

野生稻(包括 *O. rufipogon* 和 *O. nivara*)是亚洲栽培稻的祖先种的观点为研究者普遍接受,两者具有密切的亲缘关系。近年来,许多研究者对亚洲栽培稻和野生稻的遗传分化及多样性关系的广泛评价大致表明,亚洲栽培稻基因多样性下降,杂合度降低,等位基因数明显减少^[3-7,10]。本研究结果显示,普通野生稻群体(包括 *O. rufipogon* 和 *O. nivara*)具有比亚洲栽培稻更丰富的遗传多样性,这种结果还表现在各类群的杂合子比例上,野生稻具有高达 7.2% 的杂合位点,远高于栽培稻(约 2.1%)。其原因可能是野生稻,特别是多年生的 *O. rufipogon* 具较高的异交率。而亚洲栽培稻,在其野生祖先种驯化过程中,经过自然选择和人工选择而成为一种严格自花授粉作物,杂合度降低,遗传多样性下降,遗传基础变窄。这一现象在以往的水稻遗传研究中也多次被报道^[5,24-25]。因此,加强对野生稻遗传多样性的保护,发掘野生稻中优异的基因资源,对水稻种质资源的开发与利用以及水稻品种的遗传改良无疑具有非常重要的意义。

亚洲栽培稻粳亚种的起源与分化问题依然存在诸多争议。目前主要存在两种假说:(i)单源起源假说(monophyletic origin),认为亚洲栽培稻的 *indica* 和 *japonica* 是野生稻经人工驯化成栽培稻以后才开始分化的,二者的差异在野生稻中并不存在^[18,26],或者说 *indica* 是由野生稻 *O. rufipogon* (包括 *O. nivara*)驯化而来,而 *japonica* 则是由 *indica* 进一步分化出的一种适应高海拔高纬度地区的生态型^[21,23,27];(ii)异源起源假说(diphyletic origin),认为 *indica* 和 *japonica* 各自独立起源于不同的普通野生稻(包括 *O. rufipogon* 和 *O. nivara*)群体^[25,28-30]。孙传清等^[31]通过对普通野生稻和亚洲栽培稻的基因组 RFLP 研究表明,除少数原始型普通野生稻外,大多数的国内外普通野生稻都发生了粳分化,但是与

栽培稻相比普通野生稻的粳分化是十分微小和初步的。本研究的聚类结果显示,亚洲栽培稻与多年生普通野生稻(*O. rufipogon*)的遗传关系更为密切,推测栽培稻的 *indica* 和 *japonica* 均可能源自多年生普通野生稻。同时从聚类模式来看,原始型多年生普通野生稻在进化过程中可能产生了偏粳型和偏粳型多年生普通野生稻的分化。因此,本研究也认为栽培稻的 *indica* 和 *japonica* 可能分别从不同的多年生野生稻分化而来,遵循异源起源的分化模式,即粳型普通野生稻演化为粳稻,粳型普通野生稻演化为粳稻^[28]。

4 结论

野生稻比亚洲栽培稻(包括 *indica* 和 *japonica*)具更丰富的遗传多样性;野生稻的两个生态类群, *O. rufipogon* 和 *O. nivara*, 尽管关系非常密切,但存在明显的遗传分化,应将其作为两个物种来分类;许多普通野生稻中已发生了粳分化,虽然不很明显,然而亚洲栽培稻粳分化是明显的;亚洲栽培稻的 *indica* 和 *japonica* 为异源起源,均源自多年生野生稻。

References

- [1] Normile D. Archaeology: Yangtze seen as earliest rice site. *Science*, 1997, 275: 309
- [2] Morishima H, Oka H I. Phylogenetic differentiation of cultivated rice. XXII. Numerable evaluation of the *indica-japonica* differentiation. *Jpn J Breed*, 1981, 31: 402-413
- [3] Oka H I, Morishima H. Phylogenetic differentiation of cultivated rice: 23. Potentiality of wild progenitors to evolve the *indica* and *japonica* types of rice cultivars. *Euphytica*, 1982, 31: 41-50
- [4] Second G. Evolutionary relationships in the *sativa* group of *Oryza* based on isozyme data. *Genet Selection Evol*, 1985, 17: 89-114
- [5] Sun C Q, Wang X K, Li Z C, Yoshimura A, Iwata N. Comparison of the genetic diversity of common wild-rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*O. sativa* L.) using RFLP markers. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 157-162
- [6] Huang Y-H(黄燕红), Cai H-W(才宏伟), Wang X-K(王象坤). Study on different centers of origin of Asian cultivated rice. *J Plant Genet Res* (植物遗传资源学报), 2003, 4(3): 185-190 (in Chinese with English abstract)
- [7] Zhu Q H, Zheng X M, Luo J C, Gaut B S, Ge S. Multilocus analysis of nucleotide variation of *Oryza sativa* and its wild relatives: Severe bottleneck during domestication of rice. *Mol Biol Evol*, 2007, 24: 875-888
- [8] McCouch S R, Chen X, Panaud O, Temnykh S, Xu Y, Cho Y G, Huang N, Ishii T, Blair M. Microsatellite marker development,

- mapping and applications in rice genetics and breeding. *Plant Mol Biol*, 1997, 35: 89–99
- [9] Tenmykh S, Park W D, Ayres N, Cartinhour S, Hanch N, Lipovich L, Cho Y G, Ishii T, McCouch S R. Mapping and genome organization of microsatellite sequence in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 697–712
- [10] Zhu Z-F(朱作峰), Sun C-Q(孙传清), Fu Y-C(付永彩), Zhang P-J(张培江), Wang X-K(王象坤). Comparison of the genetic diversity of common wild rice and cultivated rice using SSR markers. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2002, 35(12): 1437–1441 (in Chinese with English abstract)
- [11] Ren F G, Lu B R, Li S Q, Huang J Y, Zhu Y G. A comparative study of genetic relationships among the AA-genome *Oryza* species using RAPD and SSR markers. *Theor Appl Genet*, 2003, 108: 113–120
- [12] Doyle J J, Doyle J L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf material. *Phytochem Bull*, 1987, 19: 11–15
- [13] Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 1978, 89: 583–590
- [14] Yeh F C, Boyle T, Yang R C, Ye Z, Xiyan J M. POPGENE, the User Friendly Shareware for Population Genetic Analysis Version 1.31. University of Alberta and Centre for International Forestry Research, 1999
- [15] Rohlf F J. NTSYS-pc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 2.02. Exeter Software, Setauket, New York, 1998
- [16] Bostein D, White R L, Skolnick M, Davis R W. Construction of genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *Am J Hum Genet*, 1980, 32: 314–331
- [17] Anderson J A, Churchill G A, Autrique J E, Tanksley S D, Sorrells M E. Optimizing parental selection for genetic linkage maps. *Genome*, 1993, 36: 181–186
- [18] Oka H I. Origin of Cultivated Rice. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1988
- [19] Lu B R, Zheng K L, Qian H R, Zhuang J Y. Genetic differentiation of wild relatives of rice as referred by the RFLP analysis. *Theor Appl Genet*, 2002, 106: 101–106
- [20] Morishima H. Evolution and domestication of rice. In: Khush G S, Brar D S, Hardy B, eds. Rice Genetics IV. Proceedings of the Fourth International Rice Genetics Symposium. Los Banos, the Philippines: International Rice Research Institute, 2001. pp 63–78
- [21] Nayar N M. Origin and cytogenetics of rice. *Adv Genet*, 1973, 17: 153–292
- [22] Vaughan D A. The genus *Oryza* L.: Current status of taxonomy. IRRI Res. Paper. Ser. 138. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute, 1989
- [23] Chang T T. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rice. *Euphytica*, 1976, 25: 435–441
- [24] Duan S-H(段世华), Mao J-N(毛加宁), Zhu Y-G(朱英国). Genetic variation of main restorer lines of hybrid rice in China was revealed by microsatellite markers. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2002, 29(3): 250–254 (in Chinese with English abstract)
- [25] Cheng C Y, Motohashi R, Ohtsubo E. Polyphyletic origin of cultivated rice: based on the interspersed pattern of SINEs. *Mol Biol Evol*, 2003, 20: 67–75
- [26] Wang Z Y, Second G, Tanksley S D. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. *Theor Appl Genet*, 1992, 83: 565–581
- [27] Ding Y(丁颖). The origin and evolution of cultivated rice in China. *Acta Agric Sin* (农业学报), 1957, 8(3): 243–260 (in Chinese)
- [28] Second G. Origin of the genetic diversity of cultivated rice: study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Jpn J Genet*, 1982, 57: 25–57
- [29] Zhu Q H, Ge S. Phylogenetic relationships among A-genome species of the genus *Oryza* revealed by intron sequences of four nuclear genes. *New Phytol*, 2005, 67: 49–265
- [30] Garriss A J, Tai T H, Coburn J, Kresovich A, McCouch S. Genetic structure and diversity in *Oryza sativa* L. *Genetics*, 2005, 169: 1631–1638
- [31] Sun C-Q(孙传清), Wang X-K(王象坤), Yoshimura A, Iwata N. Genetic differentiation of nuclear genome in common wild rice and cultivated rice. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1997, 30(4): 39–44 (in Chinese with English abstract)