

药用野生稻复合体 ITS1 和 ITS2 序列 变异及其系统进化分析

龚汉雨, 刘如亮, 董正伟, 刘虹, 覃瑞, 李刚

(中南民族大学生命科学院/国家民委生物技术重点实验室, 湖北武汉 430074)

摘要:通过 PCR 扩增并测序分析稻属药用野生稻复合体 5 个野生稻种基因组完整的 ITS 区及 5.8S 区, 并与栽培稻 ITS 序列进行比较, 构建分子系统进化树, 探讨了稻属药用野生稻复合体内不同种间的亲缘关系和系统进化。结果表明, ITS1 和 ITS2 均有较高的 G/C 含量, ITS1 序列的长度多态性相对较高, ITS2 序列的碱基突变频率较高。药用野生稻和高秆野生稻亲缘关系很近, 而与栽培稻亲缘关系较远; 短药野生稻、斑点野生稻、澳洲野生稻与药用野生稻亲缘关系渐近, 处于进化的过渡阶段。

关键词:药用野生稻复合体; 系统进化分析; ITS 序列

Phylogenetic Analysis of *Oryza officinalis* Complex Based on Ribosome ITS1 and ITS2 Sequences

GONG Han-yu, LIU Ru-liang, DONG Zheng-Wei, LIU Hong, QIN Rui, LI Gang

(Key Laboratory of State Ethnic Affairs Commission for Biological Technology/College of Life Sciences,
South-Central University for Nationalities, Wuhan 430074)

Abstract: Five wild rice species in the *O. officinalis* complex and two cultivated rice varieties were phylogenetically analyzed based on the ribosome ITS1 and ITS2 sequences. Their complete ITS and the 5.8S sequences on the ribosome region were amplified by polymerase chain reaction technique and were analyzed by online software CLUSTAL W (2.0.12) Multiple Sequence Alignments and Neighbor Joining. The results showed the ITS sequences all had high G/C contents. By comparison, the ITS1 had relatively high sequence length polymorphism and the ITS2 had more base mutations. *O. officinalis* and *O. alta* were clustered together in the phylogenetic tree and they were far from the cultivated rice species. The *O. australiensis*, *O. punctata* and *O. brachyantha* were located between these two clusters and they were on the interim phase of rice evolution.

Key words: *O. officinalis* complex; ITS; Phylogenetic analysis

在稻属 (*Oryza*) 中, 栽培稻有亚洲栽培稻 (*O. sativa* L.) 和非洲栽培稻 (*O. glaberrima* Steud) 两个种; 而野生稻有 20 多个种, 包含了 AA、BB、CC、BBCC、CCDD、EE、FF、GG、HHJJ 和 HHKK 共 10 个不同类型的基因组^[1-3]。稻种在世界范围内的分布广而复杂, 植株性状在种间变异较大, 而且种间杂交事件和多倍体普遍存在。为了便于稻属中种的界定和合理体现各个种间的关系, Vaughan 等^[4-5]把稻属分成 4

个复合体, 即栽培稻复合体 (*O. sativa* complex)、药用野生稻复合体 (*O. officinalis* complex)、马来野生稻复合体 (*O. ridleyi* complex)、疣粒野生稻复合体 (*O. meyeriana* complex)。药用野生稻复合体是稻属中最大的复合体, 有 10 个种, 包含 BB (斑点野生稻, *O. punctata*), CC (药用野生稻, *O. officinalis*), EE (澳洲野生稻, *O. australiensis*)、FF (短药野生稻, *O. brachyantha*) 等二倍体和 CCDD (高秆野生稻, *O. al-*

收稿日期: 2010-08-17 修回日期: 2010-11-02

基金项目: 中南民族大学青年基金 (YZQ05002); 湖北省自然科学基金 (2008CDB392); 中南民族大学自然科学基金 (yz08005)

作者简介: 龚汉雨, 硕士, 主要从事植物分子细胞遗传研究。E-mail: gonghanyu@mail.scuec.edu.cn

通讯作者: 李刚, 博士, 讲师, 主要从事植物遗传与资源开发研究。E-mail: lg863@yahoo.com.cn

ta, CCDD) 等四倍体染色体类型^[3,6]。而且这些物种在形态上有相似性,地理分布有相互重叠,在历史上出现频繁的杂交和多倍化,使得该复合体成为稻属中最大、最复杂,也最具丰富多样性的群体^[1,7]。由于野生稻是栽培稻遗传改良的重要基因资源,弄清稻属种间的遗传关系,将有助于更好地保护和利用野生稻种的遗传资源,同时为深入理解整个稻属的起源和分化以及物种形成方式都具有重要的意义^[8-11]。

核糖体 rRNA 基因是高度重复的串联序列,其中编码 18S、5.8S 和 26S 的 rDNA 为一个转录单位。在该转录单位中,内转录间隔区(internal transcribed spacers, ITS)是介于 18S 和 5.8S 之间(ITS1)以及 5.8S 和 26S 之间(ITS2)的非编码转录区,其转录产物在 rRNA 的加工过程中被切掉。编码 18S 和 26S 的序列为高度保守区,而 ITS1 和 ITS2 序列为进化速度较快的中度保守序列,且各重复单元间具有同步进化的特点^[12-13]。因此,利用 ITS 序列在水稻、大麦等作物或低等的藻类、内生菌的遗传距离分析,以及被子植物的系统进化研究中得到广泛应用^[14-19]。本研究通过 PCR 扩增并测序分析了药用野生稻复合体 5 个野生稻种的完整的 ITS 区及 5.8S 区。以 ITS 序列为研究对象,构建了分子系统进化树,来推测药用野生稻复合体中种间的系统发育关系。研究其 ITS1 和 ITS2 序列的变异来源和特征,为进一步阐明 B、C、E 和 F 基因组之间的关系以及揭示该复合体中多倍体物种形成方式和机制提供有益的依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

斑点野生稻(*O. punctata*, BB)和短药野生稻(*O. brachyantha*, FF)由中国农业科学院作物科学研究所资源中心提供。药用野生稻(*O. officinalis*, CC)由武汉大学遗传研究所提供;澳洲野生稻(*O. australiensis*, EE)、高秆野生稻(*O. alta*, CCDD)由华南农业大学卢永根院士提供。野生稻材料盆栽,常规方法种植。

1.2 PCR 扩增

取野生稻叶片各 5g,采用 CTAB 法提取总 DNA。根据相关文献^[12,20],确定扩增野生稻 rDNA 的 ITS 序列的特异引物序列,由上海 Invitrogen 公司合成。引物序列分别为,ITS F: 5'-AGA AGT CGT AAC AAG GTT TCC GTA GG-3'和 ITS R: 5'-TCC

TCCGCT TAT TGA TAT GCT TAA-3。反应体系为: 10 × buffer (含 MgCl₂) 2μl, 2mmol/L dNTP 1.6μl, 20μmol/L 引物各 0.8μl, DNA 60 ng, Taq 酶 0.1μl, 加水至总体积 20μl。扩增程序为: 94℃ 预变性 5min,接着 94℃ 变性 1min, 58℃ 退火 1min, 72℃ 延伸 2min, 循环 34 次, 72℃ 终延伸 7min。

1.3 克隆测序

PCR 产物用琼脂糖凝胶分离、回收并纯化,然后连接入 TaKaRa 公司的 PMD18-T vector,反应体系含 1μl PMD18-T Vector, 0.1 ~ 0.3pmol Insert DNA, 5μl Solutio I, 加无菌水至 10μl。连接后再转化到大肠杆菌 DH5α 中,用蓝、白斑筛选法挑选阳性克隆,菌落 PCR 检测,验证后合适的含单克隆菌液由上海 Invitrogen 公司测序。每个样本至少重复测序 2 次。

1.4 序列分析

测序结果用 VecScreen (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) 软件在线分析并除去载体序列,用 DNA Editseq (<http://www.dnastar.com>) 分析软件进行序列的剪切、拼接和统计等分析。分析软件 CLUSTAL W (2.0.12) Multiple Sequence Alignments 和 Neighbor Joining (<http://www.ebi.ac.uk/>) 用于进行在线序列比对、同源性和进化树分析。在分析的同时,从 <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> 网站下载栽培稻 9311 和日本晴的相关 ITS 序列作为分析对照。

2 结果与分析

2.1 ITS1 和 ITS2 序列 G/C 含量和长度多态性分析

PCR 反应产物通过电泳分离和克隆测序,再经过 BLAST 搜索同源序列,确定所得的预期产物为 ITS1 + 5.8S rDNA + ITS2 序列。比较分析测序所得的 5 条来源于药稻复合体中不同野生稻的 ITS1 + 5.8S rDNA + ITS2 序列,以及公共网站上公布的 9311 和日本晴的相关序列,发现其中 5.8S rDNA 保守性极强,序列均为 163bp, G/C 含量为 58.90%, 碱基的差异极小,而 ITS 序列在不同材料之间差异较大(表 1)。

分析所有材料 ITS1 和 ITS2 序列的 G/C 含量发现, G/C 含量普遍较高,都在 71.79% 以上,最高达到 79.65% (药用野生稻)。比较各 ITS1 序列,可见其长度几乎各不相同,变化较大,最大为 206bp (澳洲野生稻),最小为 194bp (日本晴),最大相差为

12bp; G/C 含量的变化也较大,最大变异达到 7.34%。比较各 ITS2 序列,发现除了斑点野生稻的序列长度较小(214bp)外,其余的 ITS2 序列长度比较一致(230 ± 1bp);而且 G/C 含量的变化幅度也相对较小。因此,从序列 G/C 含量和长度多态性来看,ITS1 的变异要比 ITS2 序列的变异大一些。

表 1 ITS 序列的 G/C 含量和长度多态性比较

Table 1 Size and G/C contents of ITS1, ITS2 and the total ITS

植物材料 Materials	ITS1 序列 ITS1		ITS2 序列 ITS2		总 ITS 序列 Total ITS	
	长度(bp) Size	G/C (%)	长度(bp) Size	G/C (%)	长度(bp) Size	G/C (%)
9311	196	74.49	229	76.42	425	75.53
Nipponbare	194	72.68	230	75.22	424	74.06
<i>O. brachyantha</i>	195	71.79	229	75.98	424	74.06
<i>O. punctata</i>	203	74.38	214	77.10	417	75.78
<i>O. officinalis</i>	197	77.66	231	79.65	428	78.74
<i>O. alta</i>	206	78.16	229	79.04	435	78.62
<i>O. australiensis</i>	206	79.13	229	74.67	435	76.78

比较总的 ITS 序列,可见栽培稻 9311 和日本晴,以及短药野生稻的序列长度比较一致(424/425bp),而澳洲野生稻和高秆野生稻的 ITS 序列长度较大(435bp),斑点野生稻的序列长度最小(417bp)。从 G/C 含量来看,日本晴和短药野生稻的 ITS 序列有较低的 G/C 含量,9311 和斑点野生稻的 G/C 含量稍高,而同时含有 CC 基因组的高秆野生稻和药用野生稻的 ITS 序列的 G/C 含量最高。

另外通过分析发现比较特殊的是短药野生稻与粳稻日本晴的 ITS 序列长度和 G/C 含量最为相似,它们之间的差异甚至小于籼稻 9311 和日本晴之间的差异。澳洲野生稻在 ITS 序列长度上与高秆野生稻比较接近,但是它的 ITS1 序列的 G/C 含量是所有 ITS1 序列中最高的(79.13%),而且与高秆野生稻接近,ITS2 序列的 G/C 含量却是所有 ITS2 序列中最低的,只有 74.67%。

2.2 ITS 和 ITS2 序列同源性比较分析

利用分析软件 CLUSTAL W(2.0.12)对不同来源的 ITS1 和 ITS2 序列进行比对分析,根据序列对应的匹配百分数值相互比较,发现不同材料的 ITS1 各序列之间的同源性与 ITS2 各序列之间的

同源性存在一定差异(图 1)。对于 ITS1 序列,两两配对百分数值最高的为 98%,最低为 86%;而对于 ITS2 序列,最高配对百分数值为 98%,最低的为 65%。除了澳洲野生稻之外,比较不同材料之间 ITS1 和 ITS2 序列,发现同源性普遍较高,二者之间的差异较小。而澳洲野生稻与其他材料相比较,ITS1 序列的同源性较高,而 ITS2 序列之间同源性相对要低得多。因此,不同材料的 ITS1 各序列之间稳定地保持较高的同源性,而 ITS2 各序列在某些物种之间出现较低的同源性。这些结果与上面 G/C 含量和序列长度多态性分析的结果是存在差异。

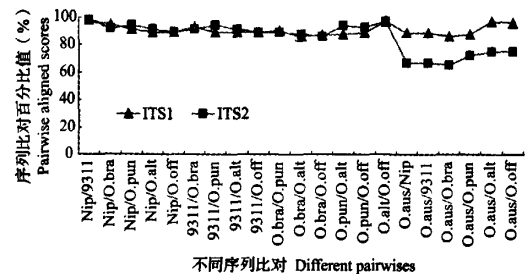


图 1 不同材料 ITS1 和 ITS2 序列的配对百分比值

Fig. 1 pairwise aligned scores between sequences of ITS1 or ITS2 originated from different rice

Nip: 日本晴; O. bra: 短药野生稻; O. pun: 斑点野生稻; O. off: 药用野生稻; O. alt: 高秆野生稻; O. aus: 澳洲野生稻, 下同

Nip: Nipponbare; O. bra: *O. brachyantha*; O. pun: *O. punctata*; O. off: *O. officinalis*; O. alt: *O. alta*; O. aus: *O. australiensis*. The same as below

2.3 利用 ITS 序列进行系统进化树分析

为了直观显示药稻复合体 5 种基因组类型的遗传进化关系,并与 2 个栽培稻 AA 基因组进行比较分析,以其 ITS 序列为分析数据,用分析软件 CLUSTAL W(2.0.12)绘制系统进化树(图 2)。结果显示,同为 AA 基因组的 2 个栽培稻 9311 和日本晴之间遗传关系很近。与 AA 基因组遗传关系较近的是具有 FF 基因组的短药野生稻,亲缘关系次之的是具有 BB 基因组的斑点野生稻。同时含有 CC 基因组的高秆野生稻和药用野生稻具有较近的亲缘关系,可以划分为一组,而它们与 AA 等基因组有较远的亲缘关系。另外,它们与斑点野生稻之间的亲缘关系要近于与短药野生稻之间的亲缘关系。具有 EE 基因组的澳洲野生稻与药用野生稻分支较近,但是发生了较大遗传变异,在进化分化上具有一定的独立性。

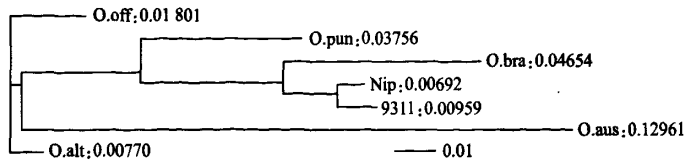


图 2 基于 ITS 序列构建的系统进化树

Fig. 2 Phylogram trees constructed based on the total ITS

2.4 不同材料 ITS1 和 ITS2 序列变异来源分析

在以上分析中,从 G/C 含量和序列长度多态性可以看出,ITS1 在不同材料之间的差异大于 ITS2 之间的变异,而从序列同源性看 ITS2 之间的变异大于 ITS1 之间的变异,二者揭示的结果是不一致的。为了解释这一现象,本研究仔细分析了 2 种序列的详细比对情况(图 3)。对于 ITS1 序列,在 206 个位点中,有 57 个位点发生碱基变异,占碱基总数的 27.7%。其中有 20 个位点发生 GC/AT 碱基的转换,14 个位点发生 G/C 或 A/T 碱基的颠换。特别是在 ITS1 序列中间还有 4 个单/双碱基的插入/缺失突变和 2 个较长碱基的插入/缺失突变,而且这 2 个较长的插入片段都是 G 或 C 碱基。因此,导致了较大的长度多态性和 G/C 含量的变化。除此之外

的碱基高度一致,使得 ITS1 各个序列之间仍然保持较高的同源性。

在 ITS2 序列的 231 个位点中,有 101 个发生碱基的变异,占碱基总数的 43.7%。其中有 54 个位点发生 GC/AT 碱基的转换,29 个位点发生 G/C 或 A/T 碱基的颠换。在 ITS2 序列中间只有斑点野生稻发生了一处较长片段的缺失突变,使得其长度最小,其他为单/双碱基的插入/缺失突变,使得序列长度变异不大。仔细分析这些碱基的替换和颠换突变,发现单独发生在澳洲野生稻和其他稻种之间的有 48 个位点,并在其序列中出现较多的 A/T 碱基,因此,澳洲野生稻的 ITS2 序列不仅与其他序列之间的同源性降低,而且 G/C 含量也最低。

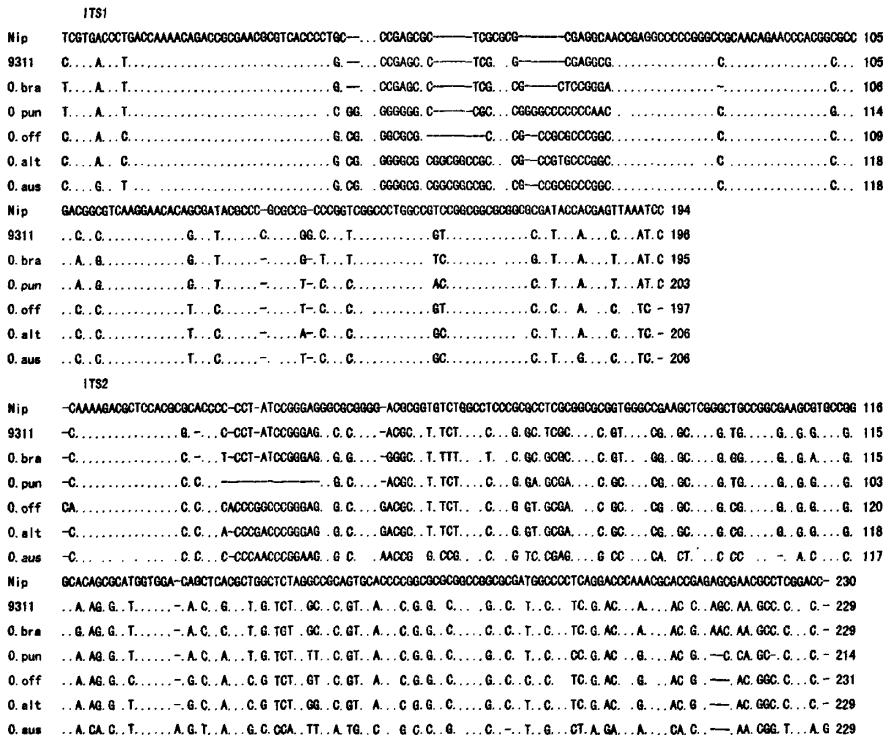


图 3 ITS1 和 ITS2 序列比对

Fig. 3 Aligned sequence of ITS1 and ITS2

-代表缺失碱基位点;.代表相同碱基位点 - indicates the missing base site,. indicates the same base site

3 讨论

重建生命系统发育树是生命科学研究领域里一个具有挑战性的课题,而分子生物学的发展促进了分子系统学的研究。本研究利用的 ITS 序列,是重复序列 rDNA 的一部分,因受到的选择压力小而可以保留更多的遗传多态性,同时该序列比较短 (< 1kb),两侧都有高度保守的序列存在,使用 PCR 扩增检测简单易行。与 rDNA 中编码 18S 和 26S 序列等高度保守区相比较,ITS1 和 ITS2 序列的进化速度较快,可以有效地增加系统发育信息,提高系统发育关系重建的准确性。分析药稻复合体各个材料的 ITS1 和 ITS2 序列特征,发现与以前研究水稻的 ITS1 和 ITS2 序列存在共性和差异。从 G/C 含量上看,药稻复合体各个材料的 ITS1 和 ITS2 序列均有较高的 G/C 含量,都在 71.79% 以上,最高达到 79.65%,这点与前人的研究是一致的。高健等^[14]研究栽培稻种内的 ITS1 和 ITS2,认为籼粳亚种间的区分可以体现在几个碱基的变异上,ITS2 的长度和 G/C 含量变化较 ITS1 的大。而本研究发现在稻属药稻复合体的稻种间 ITS1 的 G/C 含量和长度变异要比 ITS2 序列的变异大一些,较多插入和缺少突变使得 ITS 序列长度多态性要高,而且碱基的变异更加频繁,特别是 ITS2 序列有较多位点发生 GC/AT 碱基的转换或 G/C 或 A/T 碱基的颠换,导致不同材料 ITS2 序列间同源性降低。可见,与种内亚种间 ITS 序列变异相比,药稻复合体种间 ITS 序列变异不仅是碱基突变更为频繁,碱基的插入和缺失也是不可忽视重要因素之一。

遗传距离是不同种群间遗传差异的度量,从理论上说,在一定的范围内,种间遗传距离越近,其亲缘关系也越近^[12]。对稻属不同种间及不同染色体组之间的相互关系的研究近年来进行较多^[1,10,21-22]。Nishikawa 等^[22]选用线粒体和叶绿体 SSR 位点及其邻近核苷酸序列数据位依据分析了稻属 21 个种的系统进化关系,并绘制了细胞器基因组的进化模式图。认为 B、C 和 E 3 个基因组是平行进化的关系。而蓝伟侦等^[23]利用药用野生稻 (CC 基因组) *C₀t-1* DNA 作为探针,对稻属 A、B、C 和 D 基因组进行了荧光原位杂交比较分析,证明了 D 与 C 基因组的亲缘关系较 B 与 C 基因组的近。本文进一步利用 ITS 序列构建药稻复合体不同材料和两个栽培稻的无根进化树 (图 4),以显示种的聚类 and 相对距离。CC 基因组是药稻复合体的核心基因组,同时含有 CC 基

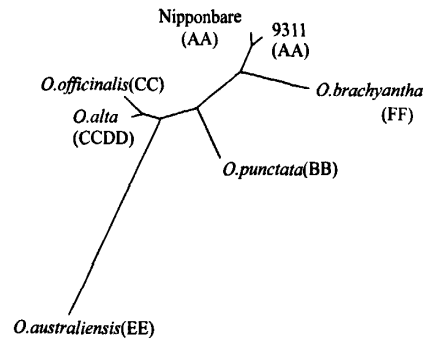


图 4 药稻复合体无根进化树分析

Fig. 4 Unrooted dendrogram tree of *O. officinalis* complex show the clusters of rice species

因组的高秆野生稻和药用野生稻具有较近的亲缘关系,可以划分为一簇。自然界中不存在含 D 基因组的二倍体稻种,由此推测 CCDD 基因组中 D 基因组可能是由 C 基因组变异而来。具有 EE 基因组的澳洲野生稻与 CC 基因组具有较近的分支点,但是由于它保留了较多的变异,具有相对独立的遗传特征。具有 BB 基因组的斑点野生稻与药用野生稻在遗传距离上较具有 FF 基因组的短药野生稻要近一些,具有 AA 基因组的栽培稻与药用野生稻具有相对较远的遗传距离。从进化分支树可以看出,CC/CCDD 基因组簇和栽培稻 AA 基因组簇居于两端,而 EE、BB、FF 基因组都不与二者成簇,居于过渡阶段,特别是 EE 基因组有较大的偏离,在进化分化上具有一定的独立性。

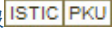
致谢:感谢中南民族大学南方少数民族资源中心为本研究提供科研平台。

参考文献

- [1] Aggarwal R K, Brar D S, Nandi S, et al. Phylogenetic relationships among *Oryza* species revealed by AFLP markers[J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 1320-1328
- [2] 冯九焕, 赵杏娟, 卢水根. 稻属 (*Oryza* L.) 植物染色体组命名的历史回顾[J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(4): 365-370
- [3] 卢宝荣, 葛颂, 桑涛. 稻属分类的现状与存在问题[J]. *植物分类学报*, 2001, 39(4): 373-388
- [4] Vaughan D A. The genus *Oryza* L. current status of taxonomy [M]. Manila: IRRI Res Paper Series, 1989, 138: 1-21
- [5] Vaughan D A, Morishima H, Kadowaki K. Diversity in the *Oryza* genus[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 139-146
- [6] 范树国, 张再君, 刘林, 等. 稻属植物分类研究的历史与现状[J]. *武汉植物学研究*, 2000, 18(4): 329-337
- [7] Xiao J H, Grandillo S, Ahn S N. Genes from wild rice improve yield[J]. *Nature*, 1996, 384: 223-224
- [8] 何光存, 舒理慧. 野生稻遗传基础研究与有利基因的发掘和利用[C]//第一届全国野生稻大会论文集. 北京: 气象出版社, 2004: 193-201
- [9] 张万霞, 杨庆文. 中国野生稻收集、鉴定和保存现状[J]. *植物*

- 遗传资源学报, 2003, 4(4): 369-373
- [10] 包颖, 葛颂. 利用多基因序列探讨稻属药稻复合体二倍体物种的系统发育关系[J]. 植物分类学报, 2003, 41(6): 497-508
- [11] 秦学毅, 朱汝财, 唐健淮, 等. 药用野生稻对褐飞虱抗性基因的遗传分析及利用研究[J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(1): 41-45
- [12] 戴小军, 黄光文, 梁满中, 等. 杂交稻亲本核糖体 DNA 的 ITS 序列比较[J]. 生命科学研究, 2005, 9(2): 163-167
- [13] 戴小军, 梁满中, 陈良碧. 栽培稻种内核糖体基因的 ITS 序列比较研究[J]. 作物学报, 2007, 33(11): 1874-1878
- [14] 高健, 梁满中, 陈良碧. 水稻籼粳亚种间 rDNA 的 ITS (internal transcribed spacer, ITS) 序列分析[J]. 生物技术, 2004, 14(2): 1-3
- [15] 周毅, 邹喻萍, 洪德元. 中国野生稻核糖体 DNA 第一转录间隔区序列分析及其系统学意义[J]. 植物学报, 1996, 38(10): 785-791
- [16] 于薇. 中国近缘野生大麦 ITS 序列分析与二级结构比较[D]. 武汉: 武汉大学, 2006
- [17] 陈国福, 王广策, 张春云, 等. 一株裸甲藻类似种的形态和系统进化分析[J]. 科学通报, 2008, 53(3): 299-305
- [18] 李伟, 纪燕玲, 于汉寿, 等. 中国产禾本科植物内生真菌的遗传多样性及 rDNA-ITS 系统发育分析[J]. 菌物学报, 2006, 25(2): 217-226
- [19] 王建波, 张文驹, 陈家宽. 核 rDNA 的 ITS 序列在被子植物系统与进化研究中的应用[J]. 植物分类学报, 1999, 37(4): 407-416
- [20] White T J, Bruns T, Lee S, et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics[M]. San Diego, USA: Academic Press, 1990, 2: 315-322
- [21] Ge S, Sang T, Lu B R. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species[J]. Proc Natl Acad Sci, 1999, 96: 14400-14405
- [22] Nishikawa T, Vaughan D A, Adowaki K K. Phylogenetic analysis of *Oryza* species, based on simple sequence repeats and their flanking nucleotide sequences from the mitochondrial and chloroplast genomes[J]. Theor Appl Genet, 2005, 110: 696-705
- [23] 蓝伟侦, 覃瑞, 李刚, 等. 利用 C 基因组 *C₄t-1* DNA 对稻属 A, B, C 和 D 基因组的比较分析[J]. 科学通报, 2006, 51(12): 1422-1431

药用野生稻复合体ITS1和ITS2序列变异及其系统进化分析

作者: 龚汉雨, 刘如亮, 董正伟, 刘虹, 覃瑞, 李刚, GONG Han-yu, LIU Ru-liang,
DONG Zheng-Wei, LIU Hong, QIN Rui, LI Gang
作者单位: 中南民族大学生命科学院/国家民委生物技术重点实验室, 湖北武汉, 430074
刊名: 植物遗传资源学报 
英文刊名: JOURNAL OF PLANT GENETIC RESOURCES
年, 卷(期): 2011, 12(3)

参考文献(23条)

1. 蓝伟侦;覃瑞;李刚 利用C基因组CO t-1 DNA对稻属A, B, C和D基因组的比较分析 2006(12)
2. Nishikawa T;Vaughan D A;Adowaki K K Phylogenetic analysis of Oryza species, based on simple sequence repeats and their flanking nucleotide sequences from the mitochondrial and chloroplast genomes[外文期刊] 2005(4)
3. Ge S;Sang T;Lu B R Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species 1999
4. White T J;Bruns T;Lee S Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics 1990
5. 王建波;张文驹;陈家宽 核rDNA的ITS序列在被子植物系统与进化研究中的应用 1999(04)
6. 李伟;纪燕玲;于汉寿 中国产禾本科植物内生真菌的遗传多样性及rDNA-ITS系统发育分析 2006(02)
7. 陈国福;王广策;张春云 一株裸甲藻类似种的形态和系统进化分析 2008(03)
8. 王薇 中国近缘野生大麦ITS序列分析与二级结构比较 2006
9. 周毅;邹喻萍;洪德元 中国野生稻核糖体DNA第一转录间隔区序列分析及其系统学意义 1996(10)
10. 高健;梁满中;陈良碧 水稻籼粳亚种间rDNA的ITS(internal transcribed spacer, ITS)序列分析 2004(02)
11. 戴小军;梁满中;陈良碧 栽培稻种内核糖体基因的ITS序列比较研究 2007(11)
12. 戴小军;黄光文;梁满中 杂交稻亲本核糖体DNA的ITS序列比较 2005(02)
13. 秦学毅;朱汝财;唐健淮 药用野生稻对褐飞虱抗性基因的遗传分析及利用研究 2007(01)
14. 包颖;葛颂 利用多基因序列探讨稻属药稻复合体二倍体物种的系统发育关系 2003(06)
15. 张万霞;杨庆文 中国野生稻收集、鉴定和保存现状 2003(04)
16. 何光存;舒理慧 野牛稻遗传基础研究与有利基因的发掘和利用 2004
17. Xiao J H;Grandillo S;Ahn S N Genes from wild rice improve yield 1996
18. 范树国;张再君;刘林 稻属植物分类研究的历史与现状 2000(04)
19. Vaughan D A;Morishima H;Kadowaki K Diversity in the Oryza genus[外文期刊] 2003(2)
20. Vaughan D A The genus Oryza L. current status of taxonomy 1989
21. 卢宝荣;葛颂;桑涛 稻属分类的现状存在问题 2001(04)
22. 冯九焕;赵杏娟;卢永根 稻属(Oryza L.)植物染色体组命名的历史回顾 2004(04)
23. Aggarwal R K;Brar D S;Nandi S Phylogenetic relationships among Oryza species revealed by AFLP markers 1999