

云南及周边普通野生稻遗传多样性及其分布特征研究

梁新霞¹, 郑晓明¹, 刘莎¹, 王君瑞¹, 乔卫华¹, 张丽芳¹, 齐兰¹, 公婷婷², 苏龙¹,
丁鹰宾¹, 许睿¹, 程云连¹, 高爱农¹, 杨庆文¹

(¹中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081;

²中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081)

摘要: 利用 27 对 SSR 标记对云南普通野生稻的 2 个自然群体进行遗传多样性和起源进化分析, 结果发现我国其他省份的材料与东南亚材料的遗传多样性较高, 云南元江材料的遗传多样性最低。亲缘关系分析结果表明, 云南元江材料与我国其他省份的普通野生稻之间关系较近, 云南景洪普通野生稻与缅甸的普通野生稻关系最近, 且云南元江和景洪的普通野生稻的遗传结构之间存在明显差异, 说明云南普通野生稻属于中国与东南亚普通野生稻的过渡类型, 为水稻起源地的“印度阿萨姆——中国云南”学说提供了科学依据。

关键词: 普通野生稻; SSR; 遗传结构; 遗传多样性

Analysis on Genetic Diversity and the Origin of *Oryza rufipogon* in Yunnan Province

LIANG Xin-xia¹, ZHENG Xiao-ming¹, LIU Sha¹, WANG Jun-rui¹, QIAO Wei-hua¹, ZHANG Li-fang¹, QI Lan¹,
GONG Ting-ting², SU Long¹, DING Ying-bin¹, XU Rui¹, CHENG Yun-lian¹, GAO Ai-nong¹, YANG Qing-wen¹

(¹National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ²Life and Environmental Science College, Minzu University of China, Beijing 100081)

Abstract: To determine the role of *Oryza rufipogon* Griff. populations in Yunnan Province in the origin of cultivated rice, 27 SSR primers were used to analyze the genetic diversity of *O. rufipogon* Griff. populations from Yunnan and the neighbor areas. The analysis result indicated that the genetic diversity of *O. rufipogon* Griff. from other provinces of China and Southeast Asia were higher, while that of Yuanjiang materials was the lowest. The relationship analysis results indicated that there was obvious genetic structure between *O. rufipogon* Griff. in Yuanjiang population and Jinghong population. The population from Yuanjiang County had a closer relationship with those from China; while samples from Jinghong County and Myanmar had the closest relationship. All the results inferred that *O. rufipogon* Griff. from Yunnan might be the bridge type between those from China and Southeast and South of Asia, which may provide the scientific reference for the theory “Cultivated Rice Originated in the Area from India-Assam to China-Yunnan”.

Key words: *Oryza rufipogon* Griff.; SSR; genetic structure; genetic diversity

普通野生稻 (*Oryza rufipogon* Griff.) 是亚洲栽培稻 (*O. sativa* L.) 的祖先种, 保留了许多栽培稻不具备的优异基因, 是水稻遗传育种的重要基因库^[1]。

相关研究表明云南省是我国普通野生稻遗传多样性中心之一, 种质资源丰富, 蕴含着高产、抗病虫及耐逆境等大量优异基因, 对于水稻品种遗传改良具有

收稿日期: 2016-08-29 修回日期: 2016-10-21 网络出版日期: 2017-04-17

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20170417.0904.024.html>

基金项目: 国家自然科学基金项目 (2060302-2)

第一作者研究方向为野生稻遗传多样性与起源进化。E-mail: lxxnir@163.com

通信作者: 郑晓明, 研究方向为野生稻群体遗传。E-mail: zhengxiaoming@caas.cn

高爱农, 研究方向为种质资源调查收集与保存。E-mail: Gaoainong@caas.cn

杨庆文, 研究方向为野生植物多样性保护与利用。E-mail: yangqingwen@caas.cn

重要意义^[2]。此外,云南省拥有我国海拔最高的普通野生稻分布点,通过对云南普通野生稻进行研究,发现许多氨基酸在云南普通野生稻中含量都是最高的^[3]。彭绍裘等^[4]、耿显胜等^[5]研究发现云南景洪的普通野生稻对多种病害具有抗性。晏慧君等^[6]通过对云南普通野生稻的形态性状进行研究,发现云南景洪和云南元江的普通野生稻不仅遗传多样性丰富,而且在形态结构上存在很大差异。20世纪30年代以来,各国学者对亚洲栽培稻的起源地进行了广泛研究,并依据普通野生稻的分布、栽培稻地方品种类型、考古证据等提出了印度、喜马拉雅南麓、华南、云贵高原和长江中下游等多种起源学说^[7],其中喜马拉雅南麓起源学说的重要根据是从印度阿萨姆至中国云南一带既分布有较多的普通野生稻也具有丰富的栽培稻类型,因此,云南普通野生稻的特殊性一直受到人们的高度关注。

据报道,20世纪80年代以前,普通野生稻在云南分布广泛,特别是在西双版纳几乎随处可见,但到80年代初只在云南2个州市的2个县共发现普通野生稻原位分布点25个。至21世纪初,则只剩下云南景洪和元江2个普通野生稻的分布点^[8]。近年来,随着生物化学和分子生物学技术的发展,普通野生稻遗传多样性及其亲缘关系研究已经被广泛用于栽培稻的起源地研究中,因此,研究普通野生稻的遗传结构、地理分布和亲缘关系对于确定栽培稻起源地具有重要意义^[9-10]。部分学者通过对云南普通野生稻的遗传结构研究,发现元江普通野生稻和景洪普通野生稻之间存在较大的分化^[6]。通过比较云南元江与我国其他省份普通野生稻的遗传结构,发现云南元江普通野生稻与其他省份的普通野生稻之间有明显差异^[6,11-13]。袁平荣等^[14]利用过氧化氢酶研究中国普通野生稻的遗传结构,发现云南元江居群与我国其他省份的普通野生稻的亲缘关系较近。C. Q. Sun等^[15]利用mtDNA RFLP标记对云南元江的普通野生稻进行分析,发现元江普通野生稻在核基因组上与中国普通野生稻的关系较近。L. Z. Gao等^[16]通过聚类分析发现部分元江普通野生稻与我国其他省份的普通野生稻聚为一类。孙希平等^[17]研究中国(包括云南元江和景洪)和东南亚三国(越南、老挝、柬埔寨)的普通野生稻的遗传结构,未发现云南普通野生稻与东南亚国家之间明显的关系。R. Liu等^[18]利用单倍型分析普通野生稻的遗传结构,发现云南元江居群具有独特的单倍型,但是其多样性很低。

尽管前人对云南普通野生稻从形态学、同工酶、

分子标记等方面进行了大量研究,但是大部分研究取样方法、对比材料的取样地点以及取样数量存在差异,得出的结论也相差较大甚至相互矛盾,目前对云南普通野生稻与其他地方普通野生稻之间的关系仍不清楚。本研究针对云南普通野生稻居群消失严重的现状,利用SSR标记分析现存的2个居群的遗传多样性和遗传结构,探讨云南普通野生稻的分布特征及其在起源地研究中的地位。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料由249份普通野生稻组成。目前云南普通野生稻主要有两个分布点,分别是元江和景洪,其中元江是普通野生稻海拔最高的分布点,海拔达到780 m,而景洪与缅甸接壤。本研究中,云南元江取样34份,云南景洪取样39份。除此之外,为了保证取材的区域广泛性和代表性,对整个亚洲各个分布点的普通野生稻进行取样,包括我国其他省份普通野生稻材料55份,东南亚普通野生稻材料48份,南亚普通野生稻材料73份。

本研究中,国内其他地区的材料均来自于普通野生稻核心种质,而国外材料因条件限制每个国家获取的样品太少,无法按居群进行分析。为了保证参试材料的可比性,本研究利用permutation方法,对云南的2个居群和国外材料各抽样50次,随机选择分布于12条染色体上的12对引物逐次对其进行比对,并编写相应的抽样程序在linux服务器上运行,剔除重复,从而保证各分布点的材料在核心种质水平上进行比较。为了方便研究,将云南元江材料视为一组(YJ),云南景洪材料视为一组(JH),将除云南外的我国其他省份材料视为一组(CHN),东南亚材料视为一组(SEA),南亚材料为一组(SA),各组材料详细信息见表1。

表1 供试材料的详细信息及来源

Table 1 The sampling information and sources of materials investigated in this study

分组 Group	材料来源及数量 Sources and number of materials
YJ	中国云南元江(34)
JH	中国云南景洪(39)
CHN	中国海南省(26)、广东省(4)、广西省(16)、福建省(3)、湖南省(3)、江西省(3)
SEA	老挝(6)、泰国(8)、越南(2)、印尼(4)、柬埔寨(2)、缅甸(26)
SA	印度(14)、尼泊尔(9)、孟加拉(1)、斯里兰卡(49)

1.2 试验方法

1.2.1 DNA的提取 采用CTAB法^[19]提取材料叶片的DNA,用1%琼脂糖凝胶电泳检测DNA质量,最后用TE将DNA稀释至20 ng/ μ L备用。

1.2.2 引物筛选 本试验利用在基因组中筛选的125对随机引物,并在有代表性的普通野生稻和栽培稻群体中进行扩增,选出其中多样性较高、扩增较好、条带清晰,并且均匀分布在水稻12条染色体上的27对引物(表2)进行遗传结构和多样性分析。

表2 SSR引物在染色体上的位置和序列

Table 2 The location and sequences of SSR primers used in the experiments

引物 Primer	染色体 Chromosome	前引物序列(5'-3') Forward sequence	后引物序列(5'-3') Reverse sequence
RM129	1	tctctccggagccaagcgagg	cgagccacgacgcgatgacc
RM414	1	attcagtcatgcagcagtc	atatctccaatgtggcaggg
RM462	1	acggccatataaaagcctc	aagatggcggagtagctcag
RM71	2	ctagaggcgaacgagatg	gggtgggcgaggtataatg
RM425	2	ccaacgaagattcgaagtc	cagcaccatgaagtcgcc
RM555	2	ttggatcagccaaaggagac	cagcattgtggcatggatc
RM498	2	aatctggcctgctcttttc	tctaggggtaagaaagggg
RM497	2	tctctcacctatgggtgg	gccagctctaggagagttgg
RM301	2	ttactcttggctgtgtgag	ctacgacagctatagatgacc
RM554	3	gttctcgtctctctctc	ccccaaaatctgtcctctc
RM273	4	gaagcctcgtgaagttacc	gtttctactctgctgcgac
RM185	4	agttgtgggagggagaaagcc	aggaggcgacggcgtatcctc
RM267	5	tcagacatagagaaggatg	agcaacagcacaactgatg
RM169	5	tggtggctcctgggtagctg	tcccggtgcctcctcctcc
RM507	5	cttaagctccagccgaaatg	ctcaccctcatcagcc
RM253	6	tcttcaagatgcgcaaac	gcattgtcatctcgaagcc
RM30	6	ggttagcctcgtcacgg	tcacctaccacagacagc
RM234	7	acagatccaaggccctgg	cacgtgagacaaagcggag
RM230	8	gccagaccgtggatgttc	caccgagtcacttttaag
RM149	8	gctgaccaacgaacctaggccg	gttggagccttctcgtaacacg
RM409	9	ccgtctctgtagggatc	gggggtgttcttctctg
RM566	9	accaactacgatcagctcg	ctcaggaacacagctcttc
RM184	10	atcccattgccaaaaccggcc	tgacacttggagagcgggtgg
RM228	10	ctggcattagctcttgg	gcttgcgctctgcttac
RM147	10	tacggctcggcggctgattcc	cccccaatcccctgaaaccc
RM332	11	gcgaagcgaaggtgaag	catgagtgatcactcaacc
RM7102	12	taggagtgttagatgccca	tgggttgcctatacatcag

1.2.3 PCR扩增及检测 PCR反应在Tpersonal PCR仪(Biometra, Germany)上进行。反应体系(15 μ L)包括ddH₂O 10.725 μ L, 10 \times PCR Buffer(+ Mg²⁺) 1.5 μ L, dNTP(Promega公司)0.3 μ L, 前后引物(上海生工公司合成)各加0.6 μ L, Taq聚合酶0.075 μ L(KOD-FX, Japan), 模板DNA(加水稀释至50 ng/ μ L) 1.2 μ L。

PCR反应程序:94 $^{\circ}$ C下预变性5 min, 94 $^{\circ}$ C下变性30 s, 52~63 $^{\circ}$ C退火30 s, 72 $^{\circ}$ C延伸1 min, 共

35个循环,反应完成后在72 $^{\circ}$ C下延伸5 min, 4 $^{\circ}$ C冷却。

1.2.4 测序反应产物纯化 PCR扩增产物用醋酸钠乙醇法进行纯化。取2 μ L扩增产物,加入8 μ L纯水,然后利用Applied Biosystems 3130xl DNA分析仪做毛细管电泳进行片段分析。利用GeneScan和GeneMapper软件进行DNA片段大小和等位基因的分析。

1.3 数据分析

利用软件DataTrans 1.0(2007版)Excel宏程序将SSR引物扩增后的bp数据分别转换为Popgene、PowerMarker、Tessel和Structure统计分析软件所需的数据格式^[20]。利用Structure 2.2对数据进行聚类分析,根据每个个体的遗传成分来分析群体的遗传结构。为了得到最合适的分组,假定有K个群体,其中令K=1、2、3、4、5、6、7、8,而每个K值进行5次独立的计算。将Parameter Set中的不作数迭代(length of burnin period)设为10000,将不作数迭代后的MCMC迭代也设为10000,根据LnP(D)和Evanno's ΔK 分析其遗传结构^[21]。5次循环的K值利用CLUMPP软件进行整合。在软件PowerMarker 3.25中,采用SharedAllele方法计算遗传距离,并构建系统进化树。利用tessel 4.0对材料进行主成分分析,对聚类分析的结果进行验证。利用Popgene32计算群体的平均等位基因数(A)、有效等位基因数(Ae)、香农指数(I)、观察杂合度(Ho)、期望杂合度(He)、多态性位点(P)等遗传参数。

2 结果与分析

2.1 云南普通野生稻与其他地方普通野生稻的遗传多样性比较

从表3中可以看出,在5个供试居群中,平均等位基因数(A)最高为12.41(CHN),最低为1.63(YJ),平均为7.84;有效等位基因数(Ae)最高为6.50(SEA),最低为1.20(YJ),平均为3.82;平均期望杂合度(He)最高为0.76(CHN),最低为0.13(YJ),平均为0.53;实际观察杂合度(Ho)最高为0.61(JH),最低为0.07(YJ),平均为0.37;香农指数(I)最高为1.89(SEA),最低为0.21(YJ),平均为1.21;多态性比例位点云南元江最低为44.44%。从这些数据中明显地看出,云南元江材料的遗传多样性最低,我国其他省份材料和东南亚材料的遗传多样性比较高,而元江材料和景洪材料相比较,景洪材料的遗传多样性相对较高。

表 3 供试材料 5 个地点样品材料的遗传多样性

Table 3 Genetic diversity of five sites of *Oryza rufipogon* Griff. in this study

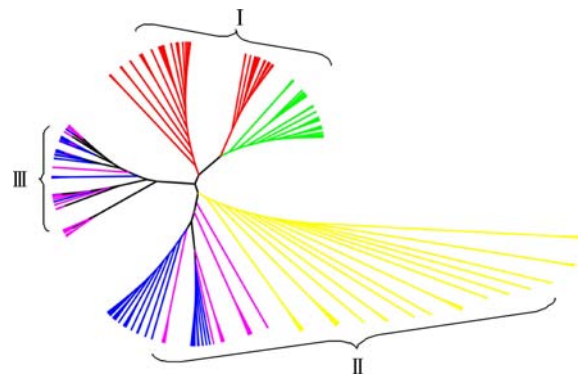
分组 Group	平均等位基因数 A	有效等位基因数 Ae	平均期望杂合度 He	实际观察杂合度 Ho	香农指数 I	多态位点比例 (%) P
元江 YJ	1.63	1.20	0.13	0.07	0.21	44.44
景洪 JH	2.04	1.67	0.33	0.61	0.49	66.67
我国其他省份 CHN	12.41	5.19	0.76	0.50	1.81	100.00
东南亚 SEA	12.00	6.50	0.74	0.31	1.89	100.00
南亚 SA	11.15	4.55	0.69	0.34	1.65	100.00
平均 Mean	7.84	3.82	0.53	0.37	1.21	82.22

A = The average number of alleles, Ae = Effective number of alleles, He = Average expected heterozygosity, Ho = Observed heterozygosity, I = Shannon's Information index, P = The percentage of polymorphic loci

2.2 云南普通野生稻与其他地方普通野生稻的亲缘关系

利用 27 对 SSR 引物分析 249 份普通野生稻材料的遗传结构。首先利用 PowerMarker 软件,用 Share-dAllele 方法计算遗传距离并构建系统进化树,结果见图 1。从系统进化树可以看出普通野生稻大致分为 3 大类,而云南元江和景洪的普通野生稻存在差异,其中第 I 类是云南元江材料和我国其他省份的材料,第 II 类是云南景洪材料(黄色)、缅甸材料(粉色)以及部分南亚材料(蓝色),第 III 类是除缅甸材料外的其他东南亚材料和少许南亚材料。通过系统进化树,可以看出云南元江材料和景洪材料并未聚在一起,而且景洪材料与缅甸的普通野生稻关系最近。

利用 Structure 软件计算每个普通野生稻材料的遗传组成并进行聚类分析,发现 LnP(D) 值随着 K 值增加而减小,ΔK 随着 K 值的增加,在 K = 3 时显示最大值(图 2),而当 K = 5 时,有第 2 个小峰,但是此时聚类结果较为混乱,说明当 K = 3 时聚类结果最清晰。当 K = 3 时,中国的材料、东南亚材料和南亚材料明显可以分为 3 类,其中云南景洪材料与部分东南亚材料(缅甸)以及部分南亚材料为一类,云南元江材料单独一类,其他材料聚为一类。而当 K = 2 时,元江材料与我国其他省份材料、大部分东



红色代表我国其他省份材料,绿色代表元江材料,黄色代表景洪材料,粉色代表东南亚材料,蓝色代表南亚材料
Red: other materials in China, Green: Yuanjiang materials, Yellow: Jinghong materials, Pink: materials of Southeast Asia, Blue: materials of South Asia

图 1 Powermarker 构建的普通野生稻的系统进化树

Fig.1 Results of Neighbour-joining tree of *O. rufipogon* Griff.

南亚材料聚为一类,因此,云南元江材料与我国其他省份材料或东南亚材料的关系更近;而云南景洪材料与部分缅甸和南亚群体聚为一类,那么云南景洪材料可能起源于缅甸和南亚。

PCA 结果显示(图 3),景洪普通野生稻(黄色)与东南亚群体材料(黑色)、南亚群体材料(蓝色)关系较近,而元江普通野生稻(绿色)与我国其他省份材料(红色)关系较近。

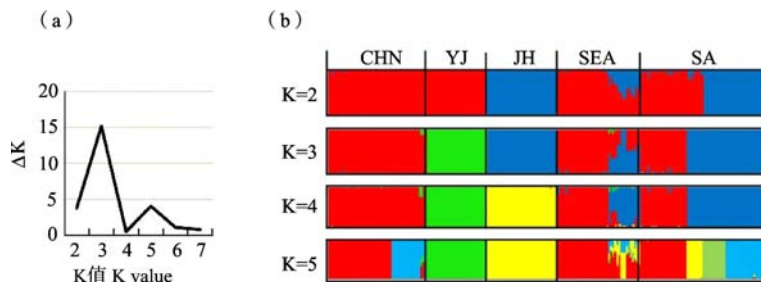
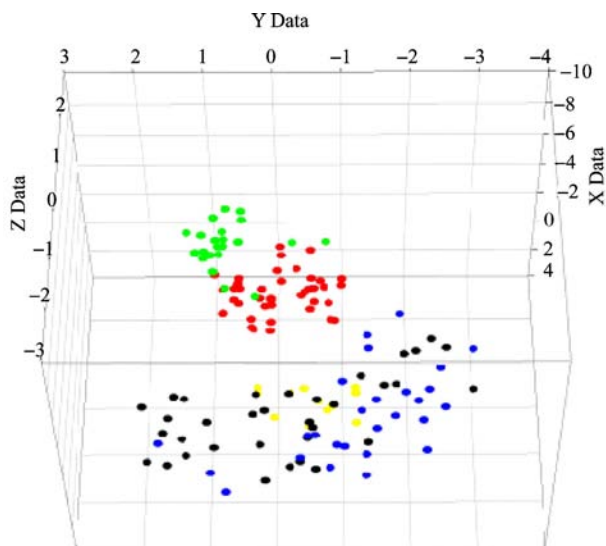


图 a: ΔK 值折线图;图 b: 从 K = 2 到 K = 5 的聚类分析结果

(a) ΔK values received in Structure. (b) Model-based population assignment from K = 2 to K = 5

图 2 Structure 聚类分析结果

Fig.2 Results of the Structure analyses



红色代表除云南外的我国其他省份材料,绿色代表云南元江材料,黄色代表云南景洪材料,黑色代表东南亚材料,蓝色代表南亚材料

Red; other materials in China except Yunnan Province,

Green; Yuanjiang materials, Yellow; Jinghong materials,

Black; materials of Southeast Asia, Blue; materials of South Asia

图3 利用 Tassel 软件得到的 PCA 分析结果

Fig. 3 Results of the Tassel PCA analyses

通过以上3种方法对云南普通野生稻的遗传结构进行研究,结果虽略有差异,但是总体上还是一致的。它们都相互验证了云南元江和景洪材料之间存在明显的分化,元江材料与我国其他省份的普通野生稻的亲缘关系更近,而景洪材料与东南亚材料、南亚材料的亲缘关系更近。

3 讨论

3.1 云南野生稻与其他地方普通野生稻的遗传多样性比较

本研究结果表明,我国其他省份的材料($A_e = 5.19, I = 1.81$)和东南亚材料($A_e = 6.50, I = 1.89$)的遗传多样性都比较高;云南元江居群的各项遗传多样性指数都是最低的,可能因为它在普通野生稻分布中海拔是最高的,周围没有其他野生稻和栽培稻的分布,属于较为保守的居群。一些研究认为种群越小基因丢失越快,遗传漂变效应会更明显,而且许多种群可能会受到人为因素的影响而越来越小,导致遗传漂变显著增加^[22]。尽管云南元江和云南景洪两个居群比较小,且景洪居群现已全部移栽至异地,元江居群也出现过人工恢复情况,但本研究所用材料均为2003年取样,没有出现人为干预,而且本研究结果与L. Z. Gao等^[23]、Z. P. Song等^[24]、M. X. Wang等^[13]、孙希平等^[17]的研究结果一致。

在取样方法上,为了在核心种质水平上统一标准,利用SSR对所有样本进行聚类后剔除重复,增加了样本的代表性,符合李自超等^[25]利用SSR分子标记聚类构建核心种质的条件。

3.2 云南与其他地方普通野生稻的亲缘关系

本研究结果表明,云南元江和云南景洪普通野生稻之间存在明显不同的遗传结构。从聚类图可以看出云南元江和我国其他省份的普通野生稻的亲缘关系较近,而云南景洪与缅甸的普通野生稻的亲缘关系较近。云南在地理位置上比较特殊,东与我国其他省份相连,西与印缅次大陆相连,元江位于云南中南部,与我国其他省份距离较近,而景洪位于云南南部,与缅甸距离更近。本研究结果说明云南景洪与缅甸的普通野生稻基因交流较为频繁或者可能起源于缅甸。而云南元江的普通野生稻可能起源于中国,但是云南元江普通野生稻所处的海拔较高,温度较低,气候冷凉,并且与其他野生稻、栽培稻都形成地理隔离。因此,云南元江的普通野生稻形成了较为独特的类型。该结果与L. Z. Gao等^[26]、C. Q. Sun等^[15]结果一致,云南元江材料与其他省份聚在一起。但是L. Z. Gao等^[23,27]研究发现云南景洪材料与我国其他省份的材料关系较近。M. X. Wang等^[13]和王艳红等^[28]对中国普通野生稻的结构进行研究,却未发现云南普通野生稻与其他省份的普通野生稻之间具有显著的关系。本研究结果与前人研究结果差异较大,可能的原因是取样的材料存在差异,而且未在亚洲其他国家取样。

3.3 云南普通野生稻遗传多样性与水稻起源地的关系

关于水稻的起源存在多个学说,而其中影响较大的主要有以下几种。(1)主要包括日本学者渡部忠世教授提出的“印度阿萨姆邦—中国云南”学说^[29],该学说认为中国水稻起源于云南的可能性最大,其依据是云南的植物种类十分丰富,现存稻种达到3000多种,并且对云南的稻种进行同工酶分析,发现云南现代栽培稻与云南现在普通野生稻的亲缘关系很近。(2)丁颖教授提出的华南学说^[30],该学说认为华南稻作文化悠久,野生稻的遗传多样性丰富,与越泰相连且均有野生稻的分布,故我国栽培稻种起源于华南。(3)起源于长江下游,从中心向外传播,主要依据为长江流域古今野生稻的存在历史、考古的稻谷遗迹及古籍的相关记载,支持该学说的主要有闵宗殿副教授^[31]、严文明教授^[32]等。目前,国内外较为认可的是第一种学说。据调查发现云南

在 20 世纪 90 年代前曾有 26 个普通野生稻的分布点^[33],而目前仅剩 2 个分布点,尽管许多普通野生稻消失了,但是云南原有的普通野生稻居群很多,并且云南的地形复杂,北邻四川盆地,南接青藏高原南侧,西与缅甸接壤,与印缅次大陆相连,且包含红河和澜沧江两条主要河流。红河流域连接中国的云南、贵州和广西,澜沧江流域使得云南与缅甸、泰国、越南、老挝相连。本研究发 现云南的普通野生稻的分布特征是有规律的,在红河流域,它与中国的普通野生稻一致,在澜沧江流域,它与东南亚、南亚的普通野生稻一致。根据其分布特征,该结果支持“印度阿萨姆邦—中国云南”学说。尽管该学说近年来已很少有相关研究报道,且最新研究结果都支持华南起源学说^[34]或长江中下游起源学说^[35-37],但目前尚无定论。云南的两个普通野生稻居群形成了云南特有的类型,使云南成为连接中国和东南亚、南亚的一个过渡区域。在这个过渡区域,普通野生稻的分化特征明显,它们的亲缘关系不一致,我们可以推测,云南以前普通野生稻居群较多,其遗传多样性可能更加丰富,很可能是普通野生稻的遗传多样性中心之一,因此,本研究结果对于支持该学说仍然具有一定的学术意义。

参考文献

- [1] 汤圣祥,魏兴华,徐群. 国外对野生稻资源的评价和利用进展[J]. 植物遗传资源学报,2008,9(2):223-229
- [2] 程在全. 云南野生稻遗传特性及其优良基因克隆的研究[D]. 成都:四川大学,2006
- [3] 吴成军. 云南野生稻资源的保护生物学与遗传性状研究[D]. 上海:复旦大学,2004
- [4] 彭绍裘,魏子生,毛昌祥,等. 云南省疣粒野生稻、药用野生稻和普通野生稻多抗性鉴定[J]. 植物病理学报,1982(4):58-60
- [5] 耿显胜,杨明攀,黄兴奇,等. 云南景洪直立型普通野生稻抗稻瘟病 *Pi-ta⁺* 等位基因的克隆与分析[J]. 遗传,2008,30(1):109-114
- [6] 晏慧君,付坚,李俊,等. 云南普通野生稻遗传多样性和亲缘关系[J]. 植物学报,2006,23(6):670-676
- [7] 姜国勇,祁建民,杨仁崔. 亚洲栽培稻起源与演化[J]. 福建农林大学学报:自然科学版,2002,31(1):5-10
- [8] 戴陆园,黄兴奇,张金渝,等. 云南省野生稻资源保存保护现状[J]. 植物遗传资源科学,2001,2(3):45-48
- [9] 王象坤,孙传清,才宏伟,等. 亚洲各国普通野生稻的分类与遗传多样性研究[C]//杨庆文,陈大洲. 第一届全国野生稻大会论文集. 北京:气象出版社,2003:107-117
- [10] 段世华,李绍清,李绍波,等. 野生稻与亚洲栽培稻的遗传多样性[J]. 作物学报,2009,35(3):467-474
- [11] 孙传清,王象坤,吉村淳,等. 普通野生稻和亚洲栽培稻线粒体 DNA 的 RFLP 分析[J]. 遗传学报,1998,25(1):40-45
- [12] 孙传清,王象坤,吉村淳,等. 普通野生稻和亚洲栽培稻核基因组的 RFLP 分析[J]. 中国农业科学,1997,30(4):37-44
- [13] Wang M X, Zhang H L, Zhang D L, et al. Geographical genetic diversity and divergence of common wild rice (*O. rufipogon* Griff.) in China[J]. Chinese Sci Bull, 2008, 53(22):3559-3566
- [14] 袁平荣,卢义宣,黄迺威,等. 云南元江普通野生稻分化的研究:形态及酯酶、过氧化氢酶同工酶分析[J]. 北京农业大学学报,1995,21(2):133-137
- [15] Sun C Q, Wang X K, Yoshimura A, et al. Genetic differentiation for nuclear, mitochondrial and chloroplast genomes in common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2002, 104(8):1335-1345
- [16] Gao L Z, Zhang C H, Li D Y, et al. Genetic diversity within *Oryza rufipogon*, germplasm preserved in Chinese field gene banks of wild rice as revealed by microsatellite markers[J]. Biod Conser, 2006, 15(13):4059-4077
- [17] 孙希平,杨庆文. 中国与东南亚三国(越、老、柬)普通野生稻遗传多样性的比较研究[J]. 作物学报,2009,35(4):679-684
- [18] Liu R, Zheng X M, Zhou L, et al. Population genetic structure of *Oryza rufipogon* and *Oryza nivara*; implications for the origin of *O. nivara* [J]. Mol Ecol, 2015, 24(20):5211-5228
- [19] Rogers S O, Bendich A J. Extraction of DNA from plant tissues [M]//Plant molecular biology manual. Berlin: Springer Netherlands, 1989:73-83
- [20] 盖红梅,任民. SSR 数据处理宏程序 DataTrans 1.0 [J]. 分子植物育种,2011,9(1):1359-1365
- [21] Evanno G, Regnaut S, Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study [J]. Mol Ecol, 2005, 14(8):2611-2620
- [22] 叶平扬,董姗姗,卢宝荣,等. 普通野生稻小种群的交配系统与遗传多样性[J]. 生态学报,2008,28(4):1608-1615
- [23] Gao L Z, Schaal B, Zhang C H, et al. Assessment of population genetic structure in common wild rice *Oryza rufipogon* Griff. using microsatellite and allozyme markers [J]. Theor Appl Genet, 2002, 106(1):173-180
- [24] Song Z P, Li B, Chen J K, et al. Genetic diversity and conservation of common wild rice (*Oryza rufipogon*) in China [J]. Plant Spec Biol, 2005, 20(2):83-92
- [25] 李自超,张洪亮,曹永生,等. 中国地方稻种资源初级核心种质取样策略研究[J]. 作物学报,2003,29(1):20-24
- [26] Gao L Z, Ge S, Hong D Y, et al. Allozyme variation and conservation genetics of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in Yunnan, China [J]. Euphytica, 2002, 124(3):273-281
- [27] Gao L Z, Hong D Y. Allozyme variation and population genetic structure of common wild rice *Oryza rufipogon* Griff. in China [J]. Theor Appl Genet, 2000, 101(3):494-502
- [28] 王艳红,王辉,高立志. 普通野生稻 *Oryza rufipogon* Griff. 的 SSR 遗传多样性研究 [J]. 西北植物学报, 2003(10):1750-1754
- [29] 渡部忠世. 稻米之路 [M]. 昆明:云南人民出版社,1982:145-156
- [30] 陈文华. 中国稻作起源的几个问题:《中国的稻作起源》序言 [J]. 农业考古,1989(2):84-99
- [31] 闵宗殿. 我国栽培稻起源的探讨 [J]. 江苏农业科学, 1979(1):54-55
- [32] 严文明. 中国稻作农业的起源 [J]. 农业考古,1982(1):19-31
- [33] 戴陆园,吴丽华,王琳,等. 云南野生稻资源考察及分布现状分析[J]. 中国水稻科学,2004,18(02):104-108
- [34] 魏鑫. 基于核苷酸多态性的亚洲栽培稻起源进化研究[D]. 武汉:华中农业大学,2013
- [35] Wang X K, Sun C Q, Cai H W, et al. Origin of the Chinese cultivated rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Chinese Sci Bull, 1999, 44(4):295-304
- [36] Fuller D Q, Qin L, Zheng Y, et al. The domestication process and domestication rate in rice: spikelet bases from the Lower Yangtze [J]. Science, 2009, 323(5921):1607-1610
- [37] Molina J, Sikora M, Garud N, et al. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice [J]. Proc Nation Acad Sci USA, 2011, 108(20):8351-8356