

中国水稻选育品种遗传多样性及其近 50 年变化趋势

齐永文 张冬玲 张洪亮 王美兴 孙俊立 廖登群 魏兴华
 裘宗恩 汤圣祥 曹永生 王象坤 李自超*

(中国农业大学农业部作物基因组学与遗传改良重点实验室, 北京市作物遗传改良实验室, 北京 100094; 中国水稻研究所, 杭州 310006; 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081. * 联系人, E-mail: lizichao@cau.edu.cn)

摘要 利用 36 个微卫星标记和 42 个表型性状对 453 份选育品种进行分析, 研究中国水稻选育品种的遗传多样性地理分布及其近 50 年的变化趋势. 结果表明, 微卫星标记和表型性状分析的遗传多样性具有较高的相似性; 籼稻品种的遗传多样性大于粳稻品种的遗传多样性; 从 20 世纪 50 年代到 80 年代, 选育品种的遗传多样性一直下降, 80 年代降低到最低水平, 90 年代又有显著提高; 在地理上华中稻区的选育品种遗传多样性最大, 东北稻区和西北稻区遗传多样性最小. 位于长江中下游的江苏、江西和西南地区的四川等地是中国水稻选育品种遗传多样性最大的地区. 东北地区作为重要的粳稻生产基地, 遗传基础非常狭窄, 应该发掘新的种质资源拓宽品种的遗传多样性.

关键词 水稻 选育品种 遗传多样性 微卫星 表型性状

品种的遗传多样性对于作物生产非常重要, 但是随着育种的不断进步, 一些优良品种得到大面积推广, 出现严重的品种单一化趋势, 造成大量的基因丢失和农作物遗传多样性的降低^[1-5]. 历史上种植品种狭窄的遗传基础曾给农业生产带来巨大灾难, 如马铃薯上的晚疫病^[6]和玉米小斑病^[7].

水稻是我国的一种重要的粮食作物, 产量占到世界的 32%~35%. 品种改良为中国的水稻增产上起到了重要作用, 平均产量从 20 世纪 50 年代的 3.35 t/hm² 上升到 90 年代的 6.23 t/hm². 截止到 2000 年, 编目的选育品种已有 5132 份, 而且每年还有近 300 份品种进入全国区试^[8]. 但是已有的研究表明, 中国的选育品种遗传基础仍比较狭窄^[8-10]. 林世成等人^[9]对我国水稻选育品种的系谱进行研究表明, 大面积推广的品种都可追溯到矮子占、南特号、农垦 58、银坊主等少数几个品种. 魏兴华等人^[8]对中国选育品种的同工酶分析结果表明选育品种在同工酶上的等位基因数仅为地方品种的 73.1%, 58.3% 的位点上都丢失了数目不等的等位基因. 但前人有关中国水稻选育品种遗传多样性的研究主要是建立在系谱分析或同工酶标记上, 因此利用分子标记分析中国水稻品种的遗传多样性地理分布及其近 50 年来的变化趋势对于水稻育种、品种收集和保护具有十分重要的意义.

目前已经有 RFLP^[11], RAPD^[12], ALFP^[13], 微卫星^[14]等多种分子标记应用于水稻遗传多样性分析. 微

卫星标记即简单重复序列 (simple sequence repeats, SSR), 是指存在于真核生物体由 1~6 个碱基对组成的简单重复序列^[15]. 与其他标记相比, 微卫星标记具有多态性高、共显性、符合孟德尔遗传等特点, 更适宜亲缘关系较近的选育品种遗传多样性分析^[16]. 目前, 微卫星标记已经广泛应用于基因组作图^[17]、群体遗传和进化研究^[18]、种质资源多样性分析^[14,16]、杂种优势预测及分子育种^[19]等诸多领域.

本研究采用微卫星和形态性状两种标记对我国建国以来的 453 份选育品种进行分析, 研究不同类型、地理区域及不同年代选育品种的遗传多样性, 为水稻品种选育、资源收集与管理及核心种质构建提供依据和参考.

1 材料与方法

() 材料. 根据水稻品种的选育单位、品种类型、稻区分布及选育时期, 从中国水稻选育品种的初级核心种质中筛选了 453 份试验材料, 其中籼稻 266 份, 粳稻 187 份. 材料源于 6 个稻区涵盖了 26 个省、市、自治区 (表 1). 从 453 份材料中分别挑选种植面积大、代表性强的品种 274 和 257 份, 研究不同稻区、不同年代的选育品种遗传多样性. 中国水稻选育品种初级核心种质共 520 份其构建方法与地方稻种初级种质的构建方法^[20]相似, 对全部选育品种的表型代表性在 96% 以上.

() 形态和农艺性状考察. 全部材料于 1999 和 2000 年种植于杭州市中国农业科学院水稻研究所,

表1 各地区中的材料数目

地区	籼稻	粳稻	总数	地区	籼稻	粳稻	总数
海南	3		3	陕西	5	1	6
广东	37	2	39	河南	8	11	19
广西	35		35	北京		15	15
福建	35		35	河北		1	1
湖南	29	9	38	黑龙江		17	17
安徽	14	8	22	吉林		12	12
四川	24	14	38	辽宁		21	21
贵州	13	4	17	宁夏		5	5
浙江	22	14	36	山东		5	5
江西	17	2	19	山西		4	4
江苏	19	19	38	天津		6	6
上海		4	4	新疆		6	6
湖北	5	1	6	云南		6	6

按照《稻种资源形态农艺性状鉴定方法》及文献[21]考察了30个质量性状和12个数量性状。考察的质量性状包括叶鞘色、叶片色、叶片茸毛、倒二耳色、叶舌形状、倒二舌色、叶枕色、叶片曲度、柱头色、茎秆粗细、茎秆角度、抗倒性、茎节包露、茎节色、节间色、穗伸出度、穗类型、穗立形状、护颖长度、护颖色、颖壳色、颖壳茸毛、颖尖色、最长芒长、芒色、芒分布、落粒性、叶片衰老、谷粒形状、种皮色。考察的数量性状包括单株穗重、植株高度、倒二叶长、倒二叶宽、倒二舌长、剑叶长度、剑叶宽度、穗长度、一次枝梗、二次枝梗、谷粒长度、谷粒宽度。数量性状按照标准差为1划分等级。

() SSR分析。利用苗期的幼嫩叶片采用1%的CTAB方法[22]提取DNA，利用紫外分光光度计测定浓度。每条染色体上选取3对SSR引物，共计36对(表2)。PCR反应体系为：每15 μL反应体积中含有50 ng模板DNA，10×缓冲液1.5 μL，22.5 mmol/L MgCl₂，SSR引物92.4 ng，dNTP 1.8 mmol/L。反应程序为：95 预变性5 min；95 ， 1 min，55 ， 30 s，72 ， 1 min，30个循环；72 延伸10 min。扩增产物进行8%聚丙烯酰胺凝胶电泳，恒定功率70 W。电泳时间2 h，利用银染法进行染色[23]。

() 数据分析。统计每个SSR位点的等位基因数、Nei基因多样性指数($He = 1 - \sum p_i^2$) [24]和每个表型性状的变异数、Shannon-Weiner多样性指数($Hs = -\sum p_i \cdot \ln p_i$) [25]，采用30个质量性状计算表型水平和DNA水平上遗传多样性指数的相关系数，相关分析

在SPSS 11.0软件下进行。

2 结果与分析

2.1 中国水稻籼粳类型选育品种遗传多样性比较

453份选育品种在36对SSR引物中共检测到452个等位基因(表2)，每个位点的等位基因数为2~23，平均等位变异数为12.6。其中籼稻中共检测到了409个等位基因，每个引物上的等位基因数为3~22，平均多态性为11.4；粳稻中检测到358个等位基因，每个位点的等位基因数为3~22，平均多态性为9.9。在36对引物中，11对引物上籼稻和粳稻的等位基因数相同，18对引物上籼稻的多态性高于粳稻的多态性，只有7对引物上籼稻的多态性低于粳稻的多态性。在452个等位变异中，籼粳稻特异等位基因有137个，即只在籼稻或只在粳稻中出现的等位基因，占有等位基因的30.3%，说明选育品种中籼稻和粳稻遗传基础差异较大。

对籼稻和粳稻的表型变异进行分析，籼稻中共有218个表型变异，而粳稻中仅有196个表型变异(图1)。在DNA和表型水平上，籼稻的变异数都高于粳稻的变异数。

本研究中，籼稻来自华南、华中和西南3个稻区中的14个省(自治区)，都是位于中国中南部气温较高的地区，而粳稻来源于华南、华中、西南、华北、西北和东北共6个稻区中的23个省、市、自治区，从南到北都有分布。从地理上而言，粳稻的分布范围远远大于籼稻，但无论是DNA水平还是形态水平上都是籼稻的遗传多样性明显大于粳稻的遗传多样性(图1)。此外全部材料的遗传多样性指数大于籼型品种或粳型品种的遗传多样性指数，也说明籼、粳类型品种之间存在较大遗传差异。

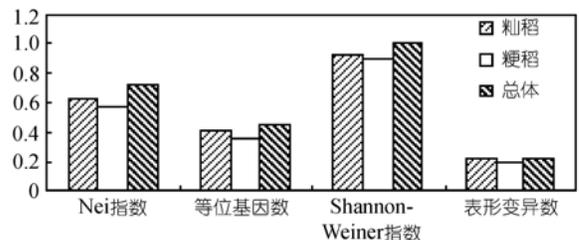


图1 籼稻、粳稻和总材料的Nei指数、Shannon-Weiner指数、SSR等位基因数(/1000)和表型变异数(/1000)

2.2 中国水稻选育品种遗传多样性的地理分布

按照温度、光照、热量、海拔、土壤等自然生态

表 2 36 对引物所在的染色体、等位基因数、Nei 多样性指数

引物	染色体	等位基因数			Nei 指数		
		籼稻	粳稻	总体	籼稻	粳稻	总体
RM23	1	9	4	9	0.7275	0.1077	0.7088
RM5	1	13	17	17	0.7551	0.8379	0.8182
RM81A	1	10	9	11	0.729	0.6719	0.8026
RM211	2	6	5	7	0.4433	0.088	0.554
RM262	2	12	11	12	0.8126	0.5062	0.8174
RM71	2	10	6	10	0.6307	0.1276	0.5673
RM231	3	11	13	14	0.6802	0.7994	0.8217
RM251	3	20	11	23	0.8448	0.2285	0.776
RM60	3	2	2	2	0.2719	0.1294	0.2171
RM241	4	12	13	14	0.8439	0.8138	0.8625
RM255	4	8	8	10	0.358	0.5367	0.5983
RM335	4	17	13	18	0.5786	0.6085	0.7477
RM164	5	11	12	13	0.7743	0.6745	0.8016
RM249	5	18	16	21	0.802	0.8903	0.883
RM267	5	7	7	9	0.6409	0.241	0.7046
RM190	6	10	9	10	0.5424	0.6181	0.7227
RM225	6	11	9	11	0.7466	0.6181	0.7965
RM253	6	12	11	13	0.5915	0.728	0.7718
RM134	7	3	3	3	0.1153	0.107	0.1121
RM18	7	11	11	12	0.481	0.786	0.7373
RM82	7	5	5	5	0.2606	0.6257	0.4566
RM223	8	16	12	18	0.5657	0.7684	0.7892
RM25	8	10	6	10	0.6891	0.6639	0.7626
RM42	8	9	9	9	0.6453	0.698	0.78
RM219	9	16	13	16	0.7466	0.8699	0.8458
RM242	9	17	12	18	0.8551	0.6301	0.8647
RM296	9	4	3	4	0.5485	0.0774	0.4966
RM216	10	11	8	12	0.6231	0.4607	0.7197
RM244	10	5	5	5	0.6976	0.5964	0.7486
RM258	10	11	8	13	0.7674	0.3394	0.7505
RM206	11	22	22	23	0.8872	0.8783	0.8953
RM224	11	20	15	20	0.8123	0.5831	0.834
RM254	11	9	10	10	0.7667	0.8515	0.853
RM235	12	19	12	19	0.8933	0.7023	0.8975
RM247	12	15	20	23	0.328	0.7972	0.7071
RM270	12	7	8	8	0.4348	0.6664	0.7114

条件, 中国水稻种植区域分为 6 个生态区^[26](图 2). 从 6 个稻区选择了推广面积较大的 274 份材料进行分析(表 3). 结果表明, 在 6 个稻区中, 华中稻区的等位基因数和特异等位基因数都是最多, 其次是华南稻区. 华北稻区和东北稻区的材料数虽然多于西南稻区, 但是后者的等位基因数高于华中和东北稻区的等位基因数. 在表型变异上也是华中稻区和华南稻区的变异较多, 西北和东北稻区的变异最少, 但是华北稻区的表型变异数高于西南地区, 这一点和 SSR 分析的结果不同.

计算 6 个稻区的 Nei 多样性指数和 Shannon 多样性指数. 在 DNA 水平上遗传多样性大小依次是华中稻区 > 西南稻区 > 华南稻区 > 华北稻区 > 西北稻区 > 东北稻区, 形态水平上的多样性大小依次是华中稻区 > 华南稻区 > 华北稻区 > 西南稻区 > 东北稻区 > 西北稻区. 相关分析表明 DNA 和表型水平上的多样性指数具有显著的相似性($R = 0.888, P = 0.018$).

通过对我国水稻生产的 17 个主要省(自治区)的水稻品种进行遗传多样性分析表明(这些地区的水稻产量和面积都占我国的水稻生产的 95%以上), 在

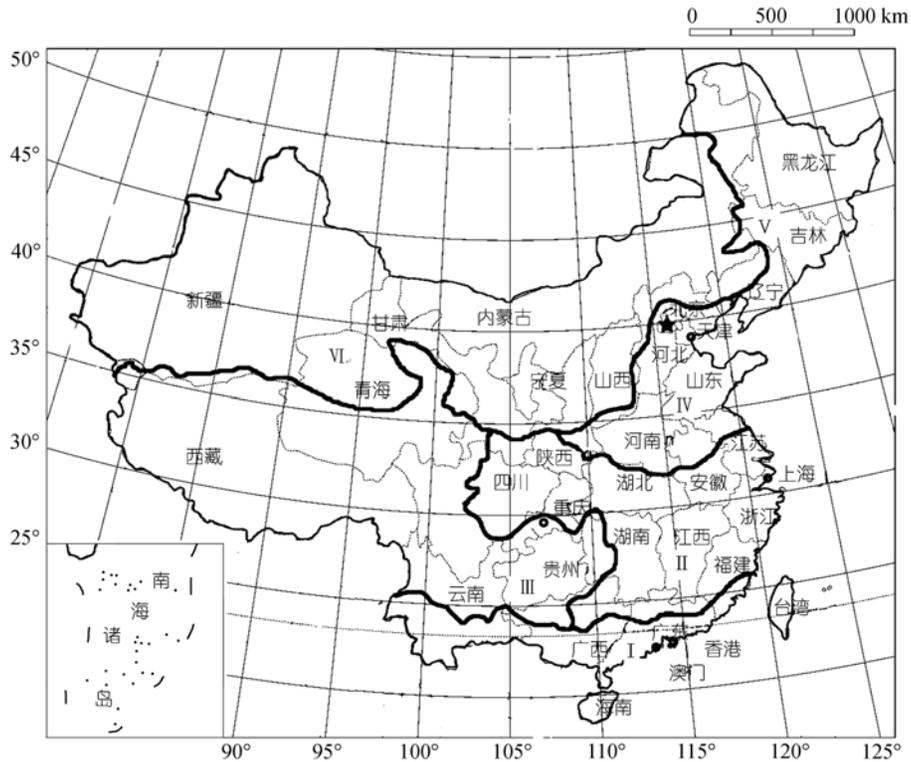


图2 中国稻区分布示意图

，华南双季稻作区(华南稻区)； ，华中双单季稻作区(华中稻区)； ，西南高原单双季稻作区(西南稻区)； ，华北单季稻作区(华北稻区)； ，东北早熟单季稻作区(东北稻区)； ，西北干燥区单季稻作区(西北稻区)

表3 6个稻区中的SSR等位基因数、特异等位基因数、Nei指数、表型变异数和Shannon-Weiner指数

稻区	材料数	SSR			表型	
		等位基因数	特异等位基因数	Nei指数	变异数	Shannon-Weiner指数
华南稻区	62	307	21	0.6324	166	0.8832
华中稻区	73	323	22	0.7110	174	0.9167
西南稻区	34	263	10	0.6988	140	0.8491
华北稻区	40	236	13	0.5689	160	0.8785
东北稻区	54	209	10	0.4834	138	0.7197
西北稻区	11	126/	2	0.4863	118	0.7097

DNA水平上江苏、江西、四川、河南的遗传多样性最高(图3); 在形态水平上是江苏、江西、广西、四川的遗传多样性最高(图4). DNA水平上多样性指数和表型水平上的多样性指数之间的呈显著相关($R =$

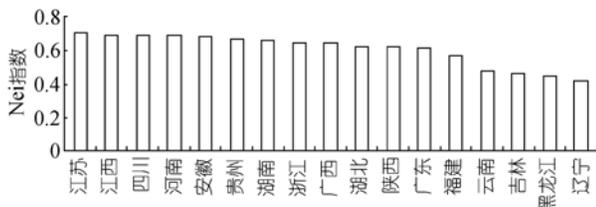


图3 各地区的Nei's多样性指数

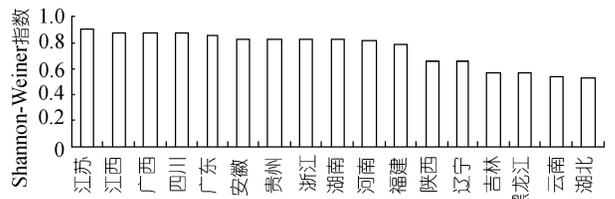


图4 各地区的Shannon-Weiner多样性指数

0.767, $P < 0.01$). SSR和表型分析都表明位于我国南部和中部的省(自治区)的水稻的遗传多样性高于我国东北地区和西北地区省的遗传多样性, 这与按稻

区划分的结果一致。

2.3 不同年代选育品种的遗传多样性分析

选取了从 20 世纪 50 年代到 90 年代的 257 份代表性品种进行分析, 结果表明, SSR 和表型性状的分析结果非常相似($R = 0.828, P = 0.083$), 两种水平上都是 50 年代的遗传多样性指数最高, 此后逐渐降低, 80 年代最低, 90 年代多样性又有显著提高(表 4)。在 SSR 等位基因数上 90 年代最高, 60 年代最低。80 年代的材料数多于 60 年代和 70 年代, 但是表型变异数却低于 60 年代和 70 年代, 这可能和 80 年代推广的品种表型相似性较高有关。

3 讨论

3.1 SSR 和形态两种方法分析遗传多样性结果比较

SSR 和形态是常用的两种多样性分析方法。SSR 体现的是 DNA 水平上的变异, 而表型变异是环境和 DNA 变异互作的结果。从本研究结果看, SSR 分析结果和表型分析结果具有很高的一致性, 但是二者的一致性会随着品种数的减少而降低。按照籼粳进行分组, SSR 和表型分析的结果相对大小完全一样, 在稻区和年代分组中 SSR 和表型分析结果的相关系数为 0.888, 0.828, 而按省(自治区)分组, 尽管 SSR 和表型分析的结果相关也达到显著水平, 但是相关系数(0.767)明显低于按稻区和年代分析的结果。与表型性状相比, SSR 不受品种生长环境的影响, 稳定性好, 更加适宜进行遗传多样性分析, 但是在需要对大规模材料进行遗传多样性分析时如种质资源核心种质构建, 因为利用分子标记对大量材料进行分析非常昂贵。我们可以先用表型性状进行初步分析构建初级核心种质, 然后再利用分子标记对初级核心种质进行分析构建核心种质。

3.2 中国水稻选育品种遗传基础及其地理分布探讨 选育品种的狭窄遗传基础曾给农业生产带来巨

大危害^[6,7], 提高品种的遗传多样性能够提高品种对外界不良环境的抗性^[3], 保证农业生产。杨官品等人^[27]采用单个微卫星标记 RM200 比较了中国的 137 份水稻地方品种和 101 份选育品种的遗传多样性, 认为选育品种与地方品种遗传多样性无显著差异。本实验室用相同的 36 对引物又分别对 3632 份中国地方品种和 864 普通野生稻进行分析, 分别检测到 588 个等位基因和 805 个等位基因(结果未发表)。选育品种等位基因数分别占到地方稻种和野生稻的 81%和 56%, 高于魏兴华等人^[8]在同工酶上的分析结果。

分析选育品种在各个位点上的等位基因分布发现选育品种可能在多个位点上表现出了遗传多样性狭窄的趋势: 一种情况是选育品种在部分引物上的多态性非常低或者在多态性较高的位点上一个或两个等位基因的基因频率非常高, 而其他各个等位基因的频率非常低。如 RM60 上选育品种只有两个等位基因仅占到普通野生稻在该位点上等位基因的 20%; 在 RM211 上选育品种共有 7 个等位基因, 但是仅 03 和 07 两个等位基因的频率之和就达到了 0.94 以上, 其他 5 个基因的频率之和还不到 0.06。另一种情况是选育品种遗传多样性狭窄只是存在于某些稻区, 尤其是北方稻区。如 RM23(其等位基因在各个稻区的分布见图 5)上华南、华中、西南稻区的多样性指数分别为 0.7702, 0.7276, 0.7124, 但华北稻区的多样性仅为 0.1413, 而西北稻区和东北稻区没有多样性。选育品种部分位点多样性较低的原因可能是选育品种的亲本亲缘关系较近或者这些位点和某些重要农艺性状的相关, 在选育过程中基于农艺性状的选择导致了这些位点上的等位基因分布的不平衡。

在中国种植水稻的 6 个生态区中, 华南稻区、华中稻区和西南稻区 3 个稻区位于中国的中南部, 气温较高、水分充足, 是我国最主要的水稻生产区, 这 3 个稻区种植的水稻中籼稻和粳稻都有, 产量占到中

表 4 SSR 等位基因数、Nei 指数、表型变异数和 Shannon 指数

年代	材料数	SSR		表型	
		等位基因数	Nei 指数	表型变异数	Shannon-Weiner 指数
1950~1960	31	282	0.7064	142	0.9557
1960~1970	39	260	0.7055	158	0.9549
1970~1980	58	297	0.6955	162	0.9035
1980~1990	67	300	0.6927	157	0.8691
1990~2000	62	306	0.7039	173	0.9528

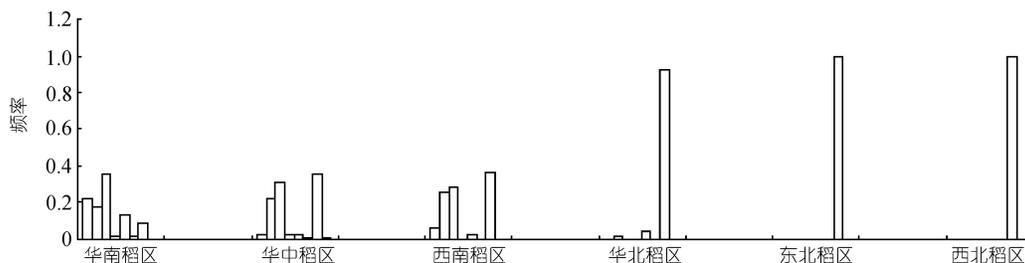


图5 6个稻区中RM23的等位基因分布

国水稻总产的90%以上。北方稻区(包括华北稻区、西北稻区和东北稻区)种植的都是粳稻。从整体上看,南方稻区的遗传多样性明显高于北方稻区,在6个稻区中DNA水平和形态水平上都是华中稻区的遗传多样性最大,此结果与魏兴华等人^[8]在同工酶水平上的研究结果相同。这个稻区也是我国最重要的水稻生产区,保持该地区水稻的遗传多样性对整个中国的水稻生产都具有十分重要的意义。东北稻区是我国重要的优质粳稻生产基地,面积占到北方稻区的约71%,总产占北方稻区的68%以上,但是该稻区的品种在表型、同工酶^[8]和SSR水平上的多样性都较低。其原因可能是东北稻区气候类型单一,种植的品种类型少,而且东北地区种植的大部分品种都含有几个引进品种的血缘^[26]。据统计,从20世纪50年代到80年代的40多年间,整个北方稻区大面积推广的212早粳品种中(东北稻区种植的全部是早粳品种),97.2%的选育品种都具有日本品种的亲缘关系。因此东北稻区应该充分挖掘我国优异的稻种资源和引进新的种质资源,拓宽遗传基础,提高该地区品种的遗传多样性。

尽管选育品种的亲本来源主要是地方稻种,但是选育品种的遗传多样性地理分布与前人在地方稻种上的多样性研究结果^[28,29]并不一致。位于西南地区的四川和长江中下游的江苏、江西等地是中国水稻选育品种遗传多样性最大的稻区。从表3看在材料数最少的西北稻区也找到两个其他稻区没有的特异等位基因,说明每个稻区的选育品种在遗传基础上都有自己的特异性,因此在稻种资源收集与管理及核心种质构建中应充分考虑选育品种自身的特点,兼顾到所有地区。

3.3 近50年来中国水稻品种遗传多样性变化趋势

近年来选育品种的遗传多样性是否在下降也是

人们很关注的问题。从结果来看,从20世纪50年代到80年代中国选育品种遗传多样性一直下降,这一现象与中国水稻育种实践有关。在20世纪50年代和60年代初,中国推广的品种多为地方品种或者从地方品种中经纯系选择而来,这一时期推广的水稻品种数量多、单个品种种植面积小。据统计,在20世纪50年代年推广面积在100万亩(1亩=666.67 m²)以上的品种仅有38个,其中由地方品种系选而来的就占到了27个,而由杂交育种选出的品种仅11个^[26]。其后,杂交育种及杂种优势得到广泛应用,部分品种得到大面积推广,品种单一化趋势明显。如在20世纪80年代年推广100万亩以上的47个常规品种中,由纯系选择而来的仅有4个,而由杂交育种而来的占到了38,其他5个来自诱变育种^[26]。而80年代育成的杂交稻中,仅汕优63在从1980年到1996年的17年间其累积种植面积达就高达5400多万公顷。在杂交育种及杂种优势利用中少数国内的优良骨干亲本往往得到广泛应用,导致品种间相似性增加,因此从50年代到80年代品种的遗传多样性逐渐降低。在20世纪80年代,育种家们开始意识到了品种遗传多样性降低的问题,同时中国也结束了长期闭关锁国的历史,逐渐加强国际交流,从国外引进了许多优异的种质资源,使得育种过程中亲本来源多样化,所以90年代品种遗传多样性有了显著提高。因此,在现代育种工作中,育种家们应该根据本地区的水稻育种目标,在选育过程中注意丰富育种途径、增加亲本来源的多样化,提高水稻品种的遗传多样性。

致谢 本工作为国家重点基础研究发展规划(批准号:G1998010200, 2004CB117201)和国家科技攻关计划(批准号:2004BA525B02-05)资助项目。

参 考 文 献

- 1 Normile D. Variety spices up Chinese rice yield. Science, 2000, 289: 1119~1120 [DOI]

- 2 Tilman, D. The greening of the green revolution. *Nature*, 1998, 396: 211~212 [DOI]
- 3 Zhu Y Y, Chen H R, Fan J H, et al. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 2000, 406: 718~722 [DOI]
- 4 Donini P, Law J R, Koebner R M D, et al. Temporal trends in the diversity of UK wheat. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 912~917 [DOI]
- 5 Tian Q Z, Zhou R H, Jia J Z. Genetic diversity trend of common wheat (*Triticum aestivum* L.) in China revealed with AFLP markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2005, 52: 325~331 [DOI]
- 6 Petra O, Catherine C B, Ralf S P. A genetic analysis of quantitative resistance to late blight in potato: Towards marker-assisted selection. *Mol Breed*, 1999, 5: 399~415 [DOI]
- 7 Ullstrup A J. Evolution and dynamics of corn diseases and insect problems since the advent of hybrid corn. In: Walden D B, eds. *Maize Breeding and Genetics*. New York: Wiley-Interscience, 1978. 283~297
- 8 魏兴华, 汤圣祥, 江云珠, 等. 中国栽培稻选育品种等位酶多样性及其与形态学性状的相关分析. *中国农业科学*, 2003, 17(2): 123~128
- 9 林世成, 闵绍楷. *中国水稻及其系谱*. 上海: 上海科学技术出版社, 1992. 282~292
- 10 庄杰云, 钱惠荣, 陆军. 籼稻品种遗传变异性初探. *中国农业科学*, 1996, 29(2): 17~22
- 11 Sun C Q, Wang X K, Li Z C, et al. Comparison of the genetic diversity of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*Oryza sativa* L.) using RFLP markers. *Theor Appl Genet*, 2001, 102: 157~162 [DOI]
- 12 Virk P, Ford-Lloyd B V, Jackson M T, et al. The use of RAPD for the study of diversity within germplasm collections. *Heredity*, 1996, 74: 170~179
- 13 Vos P, Hogers R, Reijans M, et al. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. *Nucl Acids Res*, 1995, 23: 4407~4414
- 14 Yang G P, Saghai Maroof M A, Xu G G, et al. Comparative analysis of microsatellite DNA polymorphism in landraces and cultivars of rice. *Mol Gen Genet*, 1994, 245: 187~194
- 15 Tautz D. Hypervariability of simple sequence as a general source of polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Res*, 1989, 17: 6463~6471
- 16 Akagi H, Yokozeki Y, Inagaki A, et al. Highly polymorphic microsatellites of rice consist of AT repeats and a classification of closely related cultivars with these microsatellite loci. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 61~67 [DOI]
- 17 McCouch S R, Chen X L, Panaud O, et al. Microsatellite marker development, mapping and applications in rice genetics and breeding. *Plant Mol Biol*, 1997, 89 (35): 89~99 [DOI]
- 18 Svetlana T, Genevieve D C, Angelika L, et al. Computational and experimental analysis of microsatellites in rice (*Oryza sativa* L.): Frequency, length variation, transposon associations, and genetic marker potential. *Genome Res*, 2001, 11: 1441~1452 [DOI]
- 19 Liu X C, Wu J L. SSR heterogenic patterns of parents for marking and predicting heterosis in rice breeding. *Mol Breed*, 1998, 4: 263~268 [DOI]
- 20 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. *作物学报*, 2003, 29: 20~24
- 21 IRRI-IBPGR. Descriptors for rice (*Oryza sativa* L.). Manila: IRRI, 1980. 2~16
- 22 Saghi Maroof M A, Soliman K M, Jorgensen A R, et al. Ribisinal DNA space length polymorphism in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81: 8014~8018
- 23 Panaud O, Chen X L, McCouch S R. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLP) in rice (*Oryza sativa* L.). *Mol Gen Genet*, 1996, 252: 597~607
- 24 Nei M, Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1987, 70(12): 3321~3323
- 25 Shannon C E. A mathematical theory of communication. *Bell Syst Technol*, 1948, 27: 379~423
- 26 熊振民, 蔡洪法. *中国水稻*. 北京: 中国农业出版社, 1990. 50~200
- 27 杨官品, Saghai Maroof M A, 张启发, 等. 水稻一多拷贝卫星 DNA 多态性分析. *遗传*, 1998, 20(2): 27~30
- 28 孙新立, 才宏伟, 王象坤. 水稻同工酶基因多样性及非随机组合现象的研究. *遗传学报*, 1996, 23(4): 276~285
- 29 汤圣祥, 江云珠, 魏兴华, 等. 中国栽培稻同工酶的遗传多样性. *作物学报*, 2002, 28(2): 203~207

(2005-10-21 收稿, 2005-12-27 接受)