

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00679

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

孙希平^{1,2} 杨庆文^{2,*}

¹ 山西农业大学生物工程中心, 山西太谷 030801; ² 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081

摘要: 利用 24 对 SSR 引物, 对来自中国 10 个代表性居群和越南、老挝、柬埔寨的 5 个居群共计 282 份普通野生稻材料进行遗传多样性比较研究。结果表明: (1) 24 个微卫星位点共检测到等位基因 289 个, 平均等位基因数(A)为 12, 有效等位基因数(A_e)为 7; 期望杂合度(H_e)平均为 0.812, 观察杂合度(H_o)平均为 0.543, 香农指数(I)平均为 1.99; (2) 4 个国家中, 中国普通野生稻的遗传多样性最丰富, 老挝次之, 越南和柬埔寨最低, 香农指数(I)分别为 1.92、1.69、1.47 和 1.45; (3) 采用 UPGMA 方法对供试 15 个居群进行聚类分析。老挝和柬埔寨 2 个居群的亲缘关系最近, 二者与越南居群有着较近的亲缘关系; (4) 在中国所有参试居群中, 广西武宣和贺州居群与东南亚 3 国亲缘关系最近。

关键词: 普通野生稻; SSR; 遗传多样性

Comparative Study on Genetic Diversity of Wild Rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in China and Three Countries in Southeast Asia

SUN Xi-Ping^{1,2} and YANG Qing-Wen^{2,*}

¹ Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China; ² Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Simple sequence repeat (SSR) analysis was performed to assess the genetic diversity of *Oryza rufipogon* Griff. using 10 representative populations from China, 2 populations from Vietnam, 1 population from Laos and 2 populations from Cambodia. A total of 282 individuals were screened using 24 different SSR primers. Relationship among populations was analyzed based on the UPGMA cluster method. The results were as follows: (i) Two hundred and eighty nine alleles were detected at 24 microsatellites loci; the average number of alleles (A) was 12; the average effective number of alleles (A_e) was 7; the expected heterozygosity (H_e) was 0.812; the observed heterozygosity (H_o) was 0.543; the Shannon's index (I) was 1.99, which meant that the detected populations from 4 countries were rich of genetic diversity. (ii) The populations from China had the most abundant genetic diversity with I of 1.92, while those from Laos, Vietnam and Cambodia were with I of 1.69, 1.47, and 1.45 respectively. (iii) Populations from Laos and Cambodia had the closest relationship, while populations from Vietnam, Laos, and Cambodia had the closer relationships to each other than to those from China. (iv) Compared with the other populations in China, these from Wuxuan and Hezhou had the closer relationships to these from Southeast countries.

Keywords: *Oryza rufipogon* Griff.; Simple sequent repeat (SSR); Genetic diversity

对遗传多样性与居群遗传结构的了解是科学制定濒危物种保护策略的关键, 而检测基因在其居群内与居群间的分布对衡量居群遗传学参数和进化研究尤为重要。近年来, 国内外学者已对普通野生稻的遗传多样性进行了广泛研究, 分别从形态、同工酶、分子标记等方面揭示出野生稻种内丰富的遗传多样性^[1-12]。但是, 目前的研究主要集中在国内普通野生稻上, 而对国内外普通野生稻的群体遗传结构和遗传多样性尚无报道。

由于特殊的地理条件, 老挝、缅甸、柬埔寨的普通野生稻居群的遗传结构可能有别于中国。本研究利用 SSR (simple sequence repeats) 具有共显性、数量大、多态性高、在不同基因组中随机分布、易于被扩增等^[13-19]优点, 通过比较在微卫星位点上居群的变异水平及其在 15 个普通野生稻居群内与居群间的分布, 旨在分析中国与东南亚普通野生稻居群的遗传多样性及居群间的亲缘关系, 为东南亚普通野生稻的研究利用提供科学依据。

本研究由热带亚热带优势农作物品种繁育技术研究与示范项目(2007BAD68B01)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 杨庆文, E-mail: qwyang@mail.caas.net.cn; Tel: 010-62189165

Received(收稿日期): 2008-08-17; Accepted(接受日期): 2008-10-18.

1 材料与方 法

1.1 供试材料

根据韩东飞^[20]研究结果选择的 10 个代表性居群 P₁~P₁₀, 分别来自海南文昌(P₁)、澄迈(P₂)、琼山(P₃)、广西防城(P₄)、武宣(P₅)、贺州(P₆)、江西东乡(P₇)、湖南江永(P₈)、云南元江(P₉)各 20 株和云南景洪(P₁₀, 17 株)。1 个越南居群(P₁₁, 39 株)由广西壮族自治区农业科学院水稻研究所提供, 另 1 个越南居群(P₁₂, 23 株)与 1 个老挝居群(P₁₃, 14 株)和 2 个柬埔寨居群(P₁₄, 6 株; P₁₅, 3 株)由中国农业科学院作物科学研究所收集。

1.2 试验方法

1.2.1 DNA 的提取、PCR 扩增及数据分析方法

参照孙希平等^[21]等采用的方法进行。采用均匀分布于 12 条染色体上的 24 对引物进行 SSR 分析。

1.2.2 遗传多样性评价 主要采用 Nei^[22]和 Wright^[23]的方法, 以平均等位变异数 *Ae*、平均期望杂合度 *He*、平均观察杂合度 *Ho*、香农指数 *I* (Shannon's information index)等指标评估遗传多样

性水平。

$A_p = \sum A_{p_i}/np$, 式中 A_{p_i} 为第 i 个多态位点的等位基因数, np 为所检测的多态位点的总数。

$$He = \sum_{i=1}^n \frac{1 - \sum_{j=1}^m p_{ij}^2}{n},$$

式中 p_{ij} 表示第 i 个位点上第 j 个等位基因的频率; n 表示检测位点总数, m 表示第 i 个位点等位基因总数。

$$Ho = \sum_{i=1}^n \frac{1 - \sum_{j=1}^m q_{ij}}{n},$$

式中 q_{ij} 表示第 i 个位点上第 j 个等位基因纯合基因型的频率; n 表示检测位点总数, m 表示第 i 个位点上测定到的纯合基因型的种类数。

2 结果与分析

2.1 各位点在总居群上的遗传变异

利用 24 对 SSR 引物对 15 个普通野生稻居群的遗传多样性进行分析, 获得遗传多样性相关参数如表 1。

表 1 供试居群在各 SSR 位点上的遗传变异
Table 1 Values of parameters on genetic diversity at different SSR loci

位点 Locus	染色体 Chr.	有效等位基因数 Effective number of alleles (<i>Ae</i>)	香农指数 Shannon's informa- tion index (<i>I</i>)	期望杂合度 Expected hete- rozygosity (<i>He</i>)	实际观察杂合度 Observed hete- rozygosity (<i>Ho</i>)	异交率 Outcrossing rate (<i>t</i>)
RM23	1	7	2.09	0.860	0.532	0.4933
RM212	1	6	1.99	0.830	0.571	0.5244
RM250	2	8	2.22	0.868	0.720	0.7085
RM154	2	6	1.85	0.831	0.557	0.5038
RM406	2	2	1.03	0.444	0.387	0.7701
RM475	2	6	2.02	0.828	0.550	0.4966
RM545	3	5	1.83	0.801	0.695	0.7512
RM280	4	6	2.10	0.832	0.518	0.4520
RM267	5	10	2.47	0.902	0.635	0.5429
RM253	6	7	2.13	0.851	0.706	0.7886
RM225	6	7	2.21	0.862	0.603	0.5374
RM345	6	3	1.13	0.599	0.472	0.6496
RM336	7	16	2.92	0.939	0.752	0.6667
RM125	7	6	1.88	0.824	0.663	0.6738
RM152	8	3	1.30	0.647	0.351	0.3725
RM433	8	6	1.98	0.846	0.575	0.4784
RM72	8	10	2.38	0.902	0.160	0.0970
RM553	9	4	1.31	0.719	0.284	0.2459
RM201	9	6	2.03	0.842	0.284	0.2029
RM216	10	5	1.92	0.798	0.589	0.5847
RM333	10	18	3.02	0.946	0.784	0.7090
RM287	11	8	2.32	0.878	0.450	0.3488
RM17	12	6	1.98	0.837	0.688	0.6978
RM247	12	5	1.84	0.797	0.511	0.4711
平均 Mean		7	2.00	0.812	0.543	0.5320

从表1可以看出, 24个微卫星位点中共检测到等位基因289个, 其中 A_e 最高为18(位于10号染色体的RM333), 最低为2(位于2号染色体的RM406), 平均为7; H_e 最高为0.946(位于10号染色体的RM333), 最低为0.444(位于2号染色体的RM406), 平均为0.812; H_o 最高为0.784(位于10号染色体的RM333), 最低为0.160(位于8号染色体的RM72), 平均为0.543; I 最高为3.02(位于10号染色体的RM333), 最低为1.13(位于6号染色体RM345), 平均为2.00。位点RM333所有遗传多样性参数值都最高, 位点RM23、RM250、RM267、RM336的 A_e 、 H_e 、 H_o 和 I 均较高, 能更好地检测居群的遗传多样性。

从上述结果可以看到, 虽然位于同一染色体, 但在不同位点检测到的遗传变异水平相差甚远, 说明不仅不同染色体的遗传多样性水平不同, 而且同一条染色体不同位点上检测的多样性也不一样。

2.2 各居群的遗传多样性分析

表2表明, 在15个供试居群中, H_e 最高为0.782(C_1 , 柬埔寨), 最低为0.189(P_9 , 云南元江), 平均为0.545; H_o 最高为0.908(P_4 , 广西防城), 最低为0.088(P_9 , 云南元江), 平均为0.537; A_e 最高为5(L , 老挝), 最低为1(P_9 , 云南元江), 平均为3; I 最高为1.69(L , 老挝), 最低为0.29(P_9 , 云南元江), 平均为1.01。显

然, 元江居群的遗传多样性最低, 而老挝普通野生稻的遗传多样性最丰富, 其香农指数高于国内海南澄迈、广西武宣居群的 $I=1.13$ 、1.37, 这与孙传清^[17]的研究结果不一致, 原因可能在于取样方式不同, 选取的试验样本不同。

2.3 各居群间的遗传关系

根据Nei氏遗传一致度原则, 利用UPGMA方法对参试材料按居群进行聚类分析, 得到15个居群的聚类图(图1)。

从图1可看出, 在遗传一致度 $I=0.38$ 处, P_1 和 P_2 、 P_7 和 P_8 分别聚在一起, P_5 、 P_6 与东南亚居群 L 、 V 、 C 聚在一起, 说明老挝和柬埔寨2个居群的亲缘关系最近, 且都与越南居群有着较近的亲缘关系, 而广西武宣(P_5)、贺州(P_6)居群是中国和东南亚3国亲缘关系较近的两个居群, 北缘居群由于其生态环境相似性高, 也表现出较近的亲缘关系。在遗传一致度 $I=0.54$ 处, P_1 和 P_2 聚在一起, L 、 C_1 和 C_2 聚在一起, V_1 和 V_2 聚在一起, 其他居群均单独分布, 说明地理距离越近的居群, 遗传关系越近。

2.4 供试各国普通野生稻的遗传多样性分析

从表3可看出, 无论 H_e 、 H_o 、 A_e 还是 I 值, 中国普通野生稻居群都很高, 说明其遗传多样性最丰富。在东南亚3个国家中, 各遗传参数表现不完全一

表2 供试15个居群的遗传多样性

Table 2 Genetic diversity of 15 populations based on microsatellite loci

居群代号 Population No.	居群 Population	平均期望杂合度 Average expected heterozygosity (H_e)	实际观察杂合度 Observed heterozy- gosity (H_o)	有效等位基因数 Effective number of alleles (A_e)	香农指数 Shannon's information index (I)
P_1	中国海南文昌 Wenchang, Hainan, China	0.570	0.792	3	1.03
P_2	中国海南澄迈 Chengmai, Hainan, China	0.606	0.646	3	1.13
P_3	中国海南琼山 Qionghshan, Hainan, China	0.378	0.681	2	0.53
P_4	中国广西防城 Fangcheng, Guangxi, China	0.557	0.908	2	0.88
P_5	中国广西武宣 Wuxuan, Guangxi, China	0.673	0.567	3	1.31
P_6	中国广西贺州 Hezhou, Guangxi, China	0.506	0.425	2	0.92
P_7	中国江西东乡 Dongxiang, Jiangxi, China	0.491	0.323	2	0.89
P_8	中国湖南江永 Jiangyong, Hunan, China	0.552	0.371	3	1.09
P_9	中国云南元江 Yuanjiang, Yunnan, China	0.189	0.087	1	0.29
P_{10}	中国云南景洪 Jinghong, Yunnan, China	0.364	0.603	2	0.54
V_1	越南 Vietnam	0.590	0.580	3	1.12
V_2	越南胡志明市 Huzhiming city, Vietnam	0.675	0.564	4	1.42
L	老挝 Laos	0.781	0.455	5	1.69
C_1	柬埔寨 1 Cambodia 1	0.782	0.410	4	1.44
C_2	柬埔寨 2 Cambodia 2	0.458	0.600	2	0.85
	平均 Mean	0.545	0.537	3	1.01

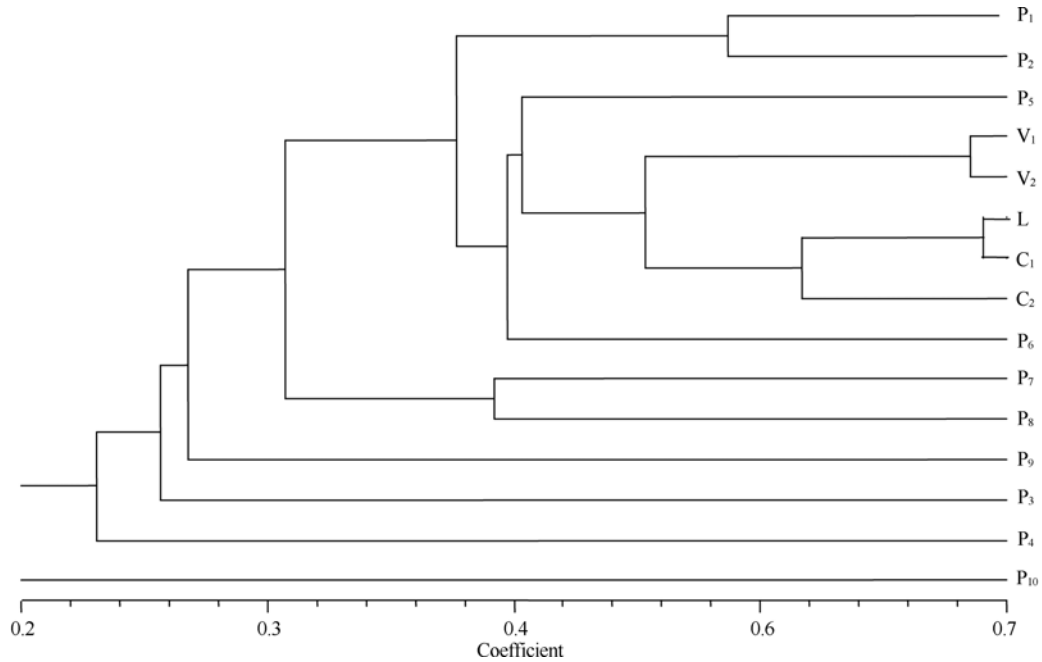


图 1 供试 15 个居群普通野生稻群体的聚类分析图
Fig. 1 UPGRMA dendrogram based on Nei's genetic identity

表 3 供试 4 国普通野生稻居群的遗传多样性

Table 3 Comparison of the genetic diversity of *Oryza rufipogon* Griff. from four countries based on microsatellite loci

居群 Population	平均期望杂合度 Average expected heterozygosity (H_e)	实际观察杂合度 Observed heterozygosity (H_o)	有效等位基因数 Effective number of alleles (A_e)	香农指数 Shannon's information index (I)	异交率 Outcrossing rate (t)
中国 China	0.8084	0.5393	6	1.92	50.05
越南 Vietnam	0.7826	0.5214	4	1.47	49.95
老挝 Laos	0.7814	0.4554	5	1.69	41.13
柬埔寨 Cambodia	0.7563	0.4259	4	1.45	39.19

致, 香农指数 I 值说明老挝居群的遗传多样性高于其他 2 个国家。由于东南亚 3 个国家居群数不同, 居群内样本数也不同且差别很大, 可能不能完全反映各国普通野生稻真实的遗传多样性水平。

3 讨论

3.1 中国与东南亚 3 国普通野生稻的遗传多样性

本研究表明, 中国普通野生稻的遗传多样性最丰富, 其香农指数 I 高达 1.92, 实际观察杂合度为 0.808, 也高于东南亚普通野生稻, 其主要原因有 3 个。首先, 中国和东南亚国家虽然都是普通野生稻的主要分布地, 但在中国分布于南方 7 省(区), 范围广, 地理环境复杂, 生态类型多样, 野生稻在不同自然环境条件下形成了独特的遗传变异, 经过长期积累, 各居群的遗传结构显著不同, 而东南亚 3 国面积较小, 生态环境相对比较单一, 遗传变异较少。其次, 据日

本国立遗传所的观察(资料未发表), 东南亚普通野生稻的自交结实率明显高于中国普通野生稻, 因而中国普通野生稻较东南亚普通野生稻易受外来基因(来自栽培稻)渗入的影响而增加其杂合度, 本研究结果(表 3)也证明这一点。第三, 由于条件限制, 本试验所用的东南亚普通野生稻居群较少, 而中国的居群较多, 试验结果可能不能完全代表各个国家野生稻真实的遗传多样性, 随着取样居群的增加, 东南亚国家野生稻的遗传多样性水平可能会有所变化。

3.2 中国与东南亚 3 国普通野生稻的亲缘关系

从居群聚类图可以看到, 老挝、柬埔寨和越南的普通野生稻居群亲缘关系较近, 这与 3 个国家地理位置相近是一致的。相对于中国其他居群, 广西武宣、贺州和海南文昌、澄迈与东南亚 3 国普通野生稻遗传关系更近一些, 说明这些居群历史上可能基因交流较为频繁, 只是由于北部湾的形成和国界的

限制, 逐渐产生了相对不同的遗传背景。

在国内野生稻居群中, 东乡普通野生稻与江永普通野生稻聚为一类, 同属于北缘居群, 遗传多样性与南方居群相比较低, 这可能由于这一地区的纬度较高、年均气温较低、日照时间较短, 冷凉的气候特点决定了这些居群的变异性相对较低, 这一结论与孙传清等^[25]、杨庆文等^[26-27]、韩东飞^[20]的研究结果一致。

云南元江和景洪普通野生稻是两个独特的居群, 本研究中, 元江野生稻居群所有的遗传多样性指标最低, 因为其分布点是目前普通野生稻中海拔最高的, 周围既无野生稻分布, 也无栽培稻种植, 属于较为原始和保守的居群。景洪居群的特别之处在于其周围曾经分布有野生稻, 并处于栽培稻种植区, 但目前其他居群都已在原生地消失, 所以, 该居群遗传多样性较为丰富。但从亲缘关系上分析, 发现该居群与所有参试居群的遗传距离都较远, 说明景洪独特的地理环境决定该地区的普通野生稻具有独特的遗传背景。本研究对云南元江、江西东乡和云南景洪 3 个居群的研究结果与晏慧君等^[28]的研究结果不一致, 究其原因可能是晏慧君的研究仅使用了 5 份元江、4 份景洪和 1 份东乡的普通野生稻材料, 不能完全代表各居群真实的遗传多样性水平。

3.3 中国和东南亚普通野生稻的利用前景

遗传基础狭窄是当前水稻育种进展缓慢的主要原因之一, 多以几个骨干亲本的基因组合, 较难取得水稻育种大的突破。虽然研究结果表明越南、老挝、柬埔寨普通野生稻的遗传多样性没有中国普通野生稻的丰富, 但由于它们更靠近赤道, 每年都有一定时间的太阳直射期, 光照充足, 降水量大, 非常适宜野生稻的生长繁殖, 特别是越南的胡志明市在北纬 10°附近, 普通野生稻一年四季在高温条件下生存, 并且雨季、旱季明显, 在高温和雨、旱交替的环境下既要适应于高温高湿又要适应高温干旱的恶劣条件, 因而对病虫害(如高温高湿下易流行的稻瘟病)、旱涝灾害等具有极强的抵抗力, 其遗传背景在一定程度上与中国普通野生稻具有显著差异, 还可能具有耐热基因, 而我国北缘居群虽然由于气候原因存在的遗传变异较少, 但是能生存下来的植株必然具有抗寒耐冷的特性。因此, 充分利用中国和东南亚普通野生稻不同的遗传特性, 丰富育成品种的遗传背景, 对于培育更多的高产、优质、多抗优良水稻品种或杂交组合, 实现水稻育种新突破具有非

常重要的现实意义。

4 结论

中国普通野生稻的遗传多样性最丰富, 越南、老挝、柬埔寨普通野生稻居群间的亲缘关系最近, 但中国广西和海南的部分居群也与东南亚普通野生稻的亲缘关系较近。东南亚普通野生稻与中国普通野生稻在遗传背景和遗传特性上的显著差别为水稻育种提供了更加丰富的基因源。

References

- [1] Barbier P. Genetic variation and ecotypic differentiation in the wild rice species *Oryza fufipogon*: I. Population differentiation in life-history traits and isozymic loci. *Jpn J Genet*, 1989, 64: 259-271
- [2] Barbier P. Genetic variation and ecotypic differentiation in the wild rice species *Oryza rufipogon*: II. Influence of the mating system and life-history traits on the genetic structure of populations. *Jpn J Genet*, 1989, 64: 273-285
- [3] Morishima H, Barbier P. Mating system and genetic structure of natural populations in wild rice *Oryza rufipogon*. *Plant Species Biol*, 1990, 5: 31-39
- [4] Gao L-Z(高立志). Genetic Conservation of Three Wild Rice in China. PhD Dissertation of Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 1997 (in Chinese with English abstract)
- [5] Gao L-Z(高立志), Zhou Y(周毅), Ge S(葛颂), Hong D-Y(洪德元), Liang Y-M(梁耀懋), Lin D-H(林登豪), Chen C-B(陈成斌), Wu M-L(吴妙燊), Dong D-A(董德爱). Current status of the genetic resources of *Oryza rufipogon* Griff. and its conservation strategies in Guangxi. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1998, 31(1): 32-39 (in Chinese with English abstract)
- [6] Gao L Z, Ge S, Hong D Y. Low levels of genetic diversity within populations and high differentiation among populations of a wild rice *Oryza granulata* from China. *Int J Plant Sci*, 2000, 161: 691-697
- [7] Zhu Z-F(朱作峰), Sun C-Q(孙传情), Fu Y-C(付永彩), Zhang P-J(张培江), Wang X-K(王象坤). Genetic diversity of *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon* by SSR. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2002, 35(12): 1437-1441 (in Chinese with English abstract)
- [8] Wang Y-H(王艳红), Wang H(王辉), Gao L-Z(高立志). Genetic diversity of *Oryza rufipogon* by SSR. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), 2003, 23(10): 1750-1754(in Chinese with English abstract)
- [9] Xie J-K(谢建坤), Chen Q-L(陈庆隆), Xiao Y-Q(肖叶青), Chen D-Z(陈大洲), Qiu B-Y(邱兵余), Wan Y(万勇). SSLP analysis of nuclear genome in Dongxiang wild rice. *Acta Agric Jiangxi* (江西农业学报), 2002, 14(3): 1-6(in Chinese with English abstract)
- [10] Yang Q-W(杨庆文), Yu L-Q(余丽琴), Zhang W-X(张万霞). Comparative studies on genetic diversities between in-situ and ex-situ conserved germplasm of *Oryza rufipogon*. *Sci Agric Sin*

- (中国农业科学), 2005, 38(6): 1073–1079(in Chinese with English abstract)
- [11] Ren M(任民), Chen C-B(陈成斌), Rong T-Z(荣廷昭), Zhang W-X(张万霞), Ge H-M(盖红梅), Yang Q-W(杨庆文). Genetic diversity of *Oryza rufipogon* Griff. in southeast region of Guangxi in China. *Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2005, 6(6): 1–8 (in Chinese with English abstract)
- [12] Ge H-M(盖红梅), Chen C-B(陈成斌), Shen F-F(沈法富), Zhang W-X(张万霞), Ren M(任民), Wang Y-W(王玉微), Yang Q-W(杨庆文). Genetic diversity and conservation strategy of *Oryza rufipogon* along the Haojiang River in Guangxi Zhuang Autonomous Region. *Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2005, 6(2): 156–162 (in Chinese with English abstract)
- [13] Condit R, Hubbell S P. Abundance and DNA sequence of two base repeat regions in tropical tree genomes. *Genome*, 1991, 34: 66–71
- [14] Bowcock A, Tomfohrde J, Minch E, Kidd J, Cavallisforza L. High resolution of human evolutionary trees with polymorphic microsatellites. *Nature*, 1994, 368: 455–457
- [15] Bruford J, Wayne R. Microsatellites and their application to population genetic studies. *Curr Opin Genet Dev*, 1993, 3: 939–943
- [16] Hall P, Chase M, Bawa K. Low genetic variation but high population differentiation in a common tropical forest tree species. *Conserv Biol*, 1994, 8: 471–482
- [17] Terauchi R, Konuma A. Microsatellite polymorphism in *Dioscorea tokoro*, a wild yam species. *Genome*, 1994, 37: 794–801
- [18] Chase M, Kesseli R, Bawa K. Microsatellite markers for population and conservation genetics of tropical trees. *Am J Bot*, 1996, 83: 51–57
- [19] Provan J, Russell R, Booth A, Powell W. Polymorphic chloroplast simple sequence repeat primers for systematic and population studies in the genus *Hordeum*. *Mol Ecol*, 1999, 8: 505–512
- [20] Han D-F(韩东飞). Genetic Diversity and Conservation of in China. MS Dissertation of Graduate School Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2006(in Chinese with English abstract)
- [21] Sun X-P(孙希平), Yang Q-W(杨庆文), Li R-Z(李润植). Genetic diversity of three wild rice species in Hainan province. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(7): 1100–1107(in Chinese with English abstract)
- [22] Nei M. Estimation of average heterozygosity genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 1978, 89: 583–590
- [23] Wright S. Surface of selective values revisited. *Am Nat*, 1978, 131: 115–123
- [24] Kuroda Y, Yoichiro S, Chay B, Yasuyuki K, Koji T. Genetic structure of three *Oryza* AA genome species (*O. rufipogon*, *O. nivara* and *O. sativa*) as assessed by SSR analysis on the Vientiane plain of Laos. *Conserv Genet*, 2007, 8: 149–158
- [25] Sun C-Q(孙传清), Wang X-K(王象坤), Ji C-C(吉村淳). A study of the genetic diversity of common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivated Rice (*Oryza sativa* L.) by RFLP analysis. *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2000, 27(3): 227–234 (in Chinese with English abstract)
- [26] Yang Q-W(杨庆文). Genetic Diversity and Conservation of *Oryza rufipogon* Griff. in China. PhD Dissertation of China Agricultural University, 2004(in Chinese with English abstract)
- [27] Yang Q-W(杨庆文), Dai L-Y(戴陆园), Shi J-X(时津霞), Zhang W-X(张万霞), Ren J-F(任军方), Miao H(苗晗). Study of genetic diversity and conservation strategy of (*Oryza rufipogon* Griff.) in Yuanjiang. *Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2004, 5(1): 1–5 (in Chinese with English abstract)
- [28] Yan H-J(晏慧君), Fu J(付坚), Li J(李俊), Jia X-Q(贾兴奇), Wang L-X(王玲仙), Cheng Z-Q(程在全). Genetic diversity and relationship of (*Oryza rufipogon* Griff.) in Yunnan. *Chin Bull Bot* (植物学通报), 2006, 23(6): 670–676 (in Chinese with English abstract)