

文章编号:1003-8701(2009)02-0004-04

# 稻属植物基因组型与分类研究进展

张胜利<sup>1</sup>,李东方<sup>2</sup>,马华平<sup>3</sup>,胡宁<sup>3</sup>,吴大付<sup>2</sup>,张改生<sup>4</sup>

(1.河南科技学院河南省高等学校作物分子育种重点学科开放实验室,河南 新乡 453003;2.河南科技学院 资源环境学院,河南 新乡 453003;3.河南省新乡市农业科学院,河南 新乡 453003;4.西北农林科技大学 陕西省作物杂种优势研究与利用重点实验室,陕西 杨凌 712100)

**摘要:**对稻属的合理分类和种间关系的澄清不仅对稻属遗传资源的高效利用至关重要,而且也与稻属资源的合理保护密切相关。故本文概述了稻属植物的分类、基因组型及基因组型间关系的研究进展。

**关键词:**稻属;野生稻;基因组型;分类

中图分类号:Q943.71;S511

文献标识码:A

## Reviews on Genome Type and Taxology of Oryza Genus

ZHANG Sheng-li<sup>1</sup>, LI Dong-fang<sup>2</sup>, MA Hua-ping<sup>3</sup>, HU Ning<sup>3</sup>, WU Da-fu<sup>2</sup>, ZHANG Gai-sheng<sup>4</sup>

(1. *Key Discipline Open Laboratory on Crop Molecular Breeding of Henan Institute of Higher Learning, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003*; 2. *School of Resources and Environmental Sciences, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003*; 3. *Xinxiang Academy of Agricultural Sciences, Henan Province, Xinxiang 453003*; 4. *Shaanxi Key Laboratory of Crop Heterosis, Northwest A&F University, Yangling 712100, China*)

**Abstract:** Rational classification and clear relationship among Oryza Genus are not only very important for the effective utilizing of genetic resources of them, but also closely correlated with the suitably protection of them. Progress on researches of genome type and taxology of Oryza Genus was reviewed in the paper.

**Key words:** Oryza genus; Wild rice; Genome type; Taxology

稻属有两个栽培种,20余个野生种。野生稻广泛分布在热带、亚热带地区,具有丰富的遗传多样性(表1)。由于长期处于野生状态,经受了各种不良环境的自然选择,抗逆性较强,既是栽培稻育种的宝贵种质资源,也是研究栽培稻起源、演变和分化必不可少的材料<sup>[1]</sup>。对稻属的合理分类和种间关系的澄清不仅对稻属遗传资源的高效利用至关重要,而且也与稻属资源的合理保护密切相关<sup>[2-3]</sup>。

一个多世纪以来,世界各国的科学家对稻属

的进化关系开展了广泛的研究,如表型分析、种间杂交、细胞学分析、同工酶分析、RFLP分析、southern杂交分析等<sup>[4-7]</sup>,并已初步确定了10个基因组类型:AA、BB、CC、BBCC、CCDD、EE、FF、HHJJ、HHKK、GG。本文就近年来关于稻属植物基因组型的研究及其分类进展作一综述。

## 1 稻属分类研究进展

鉴于稻属的特殊重要地位,历史上关于稻属分类的研究很多。早期的研究多是从形态性状上进行的,由于稻属分类中可依据的形态性状少,而且多数形态性状在一些物种内变异较大、种间差异较小,加上植物进化过程中普遍存在的种间杂交和多倍化事件以及稻属植物广泛而复杂的地理分布等,造成早期植物分类学家对稻属分类不尽

收稿日期:2008-12-15

基金项目:国家自然科学基金项目(301705760);国家863重大专项计划(2002AA207004);河南科技学院高层次人才引进项目(7004)

作者简介:张胜利(1976-),男,博士,副教授,主要从事作物比较基因组学、作物抗病基因及其分子标记研究与利用。

表 1 稻属 22 个种的名称、染色体数、染色体组、有利性状及地理分布

种 名	染色体数	染色体组	有利性状	地理分布
<i>O. sativa</i> 相似群				
普通栽培稻 <i>O. sativa</i>	24	AA	栽培种	全世界
尼瓦拉野生稻 <i>O. nivara</i>	24	AA	抗草丛矮缩病	南亚、东南亚
普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	24	AA	雄性不育细胞质源、耐淹、耐酸性硫酸土、节间伸长能力强	南亚、东南亚、澳大利亚
非洲野生稻 <i>O. glaberrima</i>	24	AgAg	栽培种	非洲
巴蒂野生稻 <i>O. barthii</i>	24	AgAg	抗黑尾叶蝉	非洲
长药野生稻 <i>O. longistaminata</i>	24	AlAl	抗白叶枯病、异花授粉特性	非洲
南方野生稻 <i>O. meridionalis</i>	24	AmAm	耐旱	澳大利亚
<i>O. officinalis</i> 相似群				
药用野生稻 <i>O. officinalis</i>	24	CC	抗褐飞虱、白背飞虱、黑尾叶蝉和白叶枯病	南亚、东南亚、新几内亚
小粒野生稻 <i>O. minuta</i>	48	BBCC	抗褐飞虱、白背飞虱、稻瘟病、白叶枯病、纹枯病	东南亚、新几内亚
根状茎野生稻 <i>O. rhizomatis</i>	24	CC	根状茎	斯里兰卡
紧穗野生稻 <i>O. eichingeri</i>	24	CC	抗褐飞虱、白背飞虱、黑尾叶蝉、螟虫和白叶枯病	非洲、斯里兰卡
斑点野生稻 <i>O. punctata</i>	24, 48	BB, BBCC	抗褐飞虱、白背飞虱	非洲
宽叶野生稻 <i>O. latifolia</i>	48	CCDD	抗褐飞虱	中美、南美
高秆野生稻 <i>O. alta</i>	48	CCDD	抗二化螟	中美、南美
重颖野生稻 <i>O. grandiglumis</i>	48	CCDD	植株高大、抗白叶枯病	中美、南美
澳洲野生稻 <i>O. australiensis</i>	24	EE	抗褐飞虱、黑尾叶蝉、耐旱	澳大利亚
<i>O. riddleyi</i> 相似群				
马来野生稻 <i>O. riddleyi</i>	48	HHJJ	抗稻水蝇、螟虫	东南亚、新几内亚
长护颖野生稻 <i>O. longiglumis</i>	48	HHJJ	耐荫、抗稻瘟病和白叶枯病	新几内亚、印度尼西亚
<i>O. meyeriana</i> 相似群				
疣粒野生稻 <i>O. meyeriana</i>	24	GG	耐荫、抗白叶枯病	南亚、东南亚
颗粒野生稻 <i>O. granulata</i>	24	GG	耐荫、抗褐飞虱、螟虫、白叶枯	南亚、东南亚
短药野生稻 <i>O. brachyantha</i>	24	FF	抗稻水蝇、螟虫、褐飞虱、白叶枯	非洲
极短粒野生稻 <i>O. schlechteri</i>	48	-	匍匐茎	新几内亚

引自文献[11] 略有改动

相同,处理比较混乱,分类系统众多。

自林奈 1753 年将稻属(*Oryza* L.)划分为禾本科(*Poaceae*)、稻亚科(*Oryzoideae*)、稻族(*Oryzeae*)的 200 多年以来,该属无论在具体物种的数量上,还是分类系统上都发生了很大的变化。20 世纪初期,Pradoehl(1922)对稻属进行了分类研究,认为稻属有 17 个种,但他没有指明属以下种以上的分类处理,之后 Roschevicz 于 1931 年又详细的进行了稻属分类研究,将形态近似的种分成 4 个组:栽培稻组(*Sectio Sativa* Roschev)包含 12 种;颗粒稻组(*Sectio Granulata* Roschev)包含 2 种;密穗稻组(*Sectio Coarctata* Roschev)包含 5 种;钻穗稻组(*Sectio Rhynchoryza* Roschev)包含 1 种,共计 20 个种。Chatteree 1948 年的研究认为稻属有 23 个种。1962 年 Sampath 对稻属种间关系研究时也得出了 23 个种的结论,但具体种类有所不同。Sharma(1965)和 Shastry(1972)提出的分类系统在很大程度上受了 Roschevicz(1931)工作的影响,他们对属以下、种以上的分类等级处理得较合理,但是对稻属的分类定义较为广泛,将如今已不放在稻属的几个物种包括了进去。他们认为稻属分为 3 个组 7 个系,即:sect. *Sativa* (包括 ser. *Latifoliae*, Ser. *Sativae* 和 Ser. *Australiensis*), Sect. *Padia* (包括 Ser. *Meyerianae*, Ser. *Ridleyanae* 和 Ser. *Schlechterianae*)以及 sect. *Brachyantha*(Ser.

*Brachyanthae*),共包括 26 个种。受 Tateoka(1962)分类处理的启发,1989 年 Vaughan 在对全球稻属标本进行了较为全面的查证和研究,并在结合染色体组资料基础上建立了一个 4 个复合体的稻属分类系统,包括 22 个种,即:*O. Sativa* 复合体(含 8 个种),*O. officinalis* 复合体(含 8 个种),*O. riddleyi* 复合体(含 2 个种)和 *O. Meyeriana* 复合体(含 2 个种)。但是,他未将另外 2 个种,*O. schlechteri* 和 *O. brachyantha* 归入任何复合体中。Vaughan 建立的稻属系统不仅在属的界定上更为合理,而且对稻属中各物种的形态变异、地理分布和种间的关系等都有更清楚的描述,得到了大多数同行学者,特别是细胞遗传学家、分子生物学家和育种学家的认可。遗憾的是,Vaughan (1989)采用的属下等级——复合体(complex),不符合国际植物命名法规(ICBN)的规定。之后,1994 年 Vaughan 在其编著《水稻的野生近缘种——遗传资源手册》一书时,又重新修订了稻属的分类,将原来的 22 个种作了重新调整,主要是把原来的展颖野生稻(*O. glumaepatula*)归并为普通野生稻(*O. rufipogon*),并新增加了根状茎野生稻(*O. rhizomatis*)。至此 Vaughan 关于稻属的分类系统共包含 23 个种。我国学者卢宝荣等结合现代对稻属的研究成果和近年来发表的一些新种并借鉴前人对稻属不同的分类系统,于 1999 年提出了新的 3 组 7 系 24 个种

的分类系统<sup>[8]</sup>。2000年范树国等的研究认为,稻属应为24种和一个亚种<sup>[9]</sup>。2001年,卢宝荣等又对其1999年提出的稻属分类系统作了较大修订,并列出了以形态特征为基础的稻属分种检索表<sup>[10]</sup>。

关于稻属的分类不同学者之间依然存在争议<sup>[11]</sup>。其原因有:一方面各分类学者所参照的生物学标准、使用的研究方法不同;另一方面,在栽培稻与其近缘野生稻之间,以及亲缘较近野生稻相互之间广泛存在天然杂交现象,导致杂种群落的形成,这在很大程度上干扰了稻属的分类;其次,野生稻在其生长的环境中,由于外界条件的变化而使它的性状典型性不复存在,从而失去被研究对象的典型性<sup>[12]</sup>。可喜的是,随着新技术、新方法的出现,加上传统形态学、细胞学、遗传学、生物化学、生物统计学、生物地理学、考古学等方法使人们对稻属的分类日趋科学与全面。

## 2 稻属基因组型的确定

生物形态性状差异的大小,可在一定程度上反映出物种间亲缘关系的远近。早期稻属分类主要就是根据各个种的形态学特征来进行的。Zhang等(1997)通过对22个野生稻种叶表皮气孔形状和细胞上乳头状小突起的多寡及大小的比较研究,支持了3个大组的划分,即*sativa*组、*officinalis*组和其它种的混合组(包括长护颖野生稻、马来野生稻、疣粒野生稻和颗粒野生稻等)<sup>[13]</sup>。分子标记技术可以在基因组序列信息未知的情况下,对相关物种基因组的多态性进行有效检测进而对其亲缘关系作出推断。祁仲夏等(2001)应用 AFLP 分子标记技术从分子水平研究了野生稻不同种间的亲缘关系,结果与以往形态学和细胞遗传学的研究结果基本一致,稻属不同物种也被分为三个大群,即*O. sativa*群、*O. officinalis*群和其它远缘混合群<sup>[14]</sup>。Nayar(1973)和Morishima(1984)根据胚的结构和其它形态特征,确认短花药野生稻(*O. brachyantha*)具有FF基因组,它与马来野生稻(*O. ridleyi*)亲缘关系密切。

分类学家们将形态学上与栽培稻比较相像的一些野生稻种与栽培稻一起划分为A组,即:*O. Sativa*复合体;将形态学上与栽培稻差异较大但是相互之间又有一定的相似性且它们相互之间杂种F<sub>1</sub>减数分裂时有一定配对能力的一些野生稻划分为B、C、D、E组,即:*O. officinalis*复合体;将形态特征及细胞学上与前两个复合体有显著差异的短花药野生稻(*O. brachyantha*)划分为F组,稻属其余的一些种如马来野生稻(*O. ridleyi*)、疣粒野

生稻(*O. meyeriana*)等单从形态学及细胞学上难以将其作具体划分。

直到1997年Aggarwal根据基因组总DNA杂交研究结果,将马来野生稻(*O. ridleyi*)基因组分别命名为HHJJ,将疣粒野生稻(*O. meyeriana*)基因组命名为GG<sup>[7]</sup>;1999年Ge等根据稻属20多个野生稻的两个核基因(*A dh1*和*A dh2*)及一个叶绿体基因MatK的分子系统发育树,揭示极短粒野生稻(*O. schlechteri*)含有HHKK染色体组<sup>[15]</sup>。至此,稻属20多个种的基因组已经确定了10个基因组类型,即AA、BB、CC、BBCC、CCDD、EE、FF、GG、HHJJ和HHKK。从地理分布上看,稻属在非洲分布着AA、BB、CC、BBCC和FF等基因组型物种;在东南亚分布着AA、CC、BBCC、GG、HHJJ和HHKK等基因组型物种;澳大利亚分布着AA、CC和EE等基因组型物种;美洲分布着AA和CCDD基因组型物种<sup>[15]</sup>。

## 3 稻属不同基因组型间的亲缘关系

### 3.1 稻属不同基因组型间细胞遗传学研究

根据杂种F<sub>1</sub>染色体配对情况,是确定不同稻种间亲缘关系远近的经典方法。再结合F<sub>1</sub>育性调查,便可判断二者之间的同源性。

Kuwada于1910年首次确定了水稻(*O. sativa* L.)染色体数2n=24条。但是由于当时制片技术不成熟,加上稻属植物染色体很小,染色反应不良,难于确立一套有效的研究体系,稻属植物染色体研究进展较慢。1978年,N. Kurata和T. Omura创建了“标准制片法”,才大大加快了稻属植物染色体的研究,弄清了稻属各种染色体数目。此后,稻属染色体核型、染色体组分析、细胞遗传研究和染色体研究技术逐步发展起来。

Kihara(1964)等发现栽培稻(AA)和小粒野生稻(BBCC)、短舌野生稻(AA)和斑点野生稻(BBCC)的杂种F<sub>1</sub>在减数分裂中期都能产生部分二价体,故认为A、B染色体组之间具有部分同源性。此后,Khush(1997)通过对种间杂种F<sub>1</sub>在减数分裂中期染色体配对行为的分析时也发现,A、B染色体组之间具有部分同源性<sup>[16]</sup>。对栽培稻和药用野生稻(CC)之间的杂种F<sub>1</sub>染色体行为分析,发现杂种F<sub>1</sub>在减数分裂中期I的染色体很少配对,并认为是同源联会消失;Katayama在减数分裂中期I获得了1-5,他提出栽培稻和药用野生稻(CC)的染色体具有同源性;而Li等在杂种F的粗线期末发现任何染色体的配对。Sampath(1962)的研究认

为 B、C、D 染色体组间具有同源性,仅有几个位点上产生差异。Rao 等(1955)认为非洲药用野生稻分类群斑点野生稻 (BBCC) 是同源多倍体或部分异源多倍体。Hu(1970)在研究小粒野生稻与四倍体药用野生稻(CCCC)的杂种  $F_1$ (BCCC)减数分裂配对情况时,发现 B 染色体组能与 C 染色体组部分配对,不抑制 C 染色体组之间的配对;而大护颖野生稻 (CCDD) 与四倍体药用野生稻的杂种  $F_1$ (CCCD)的染色体则为单价体,表明 D 染色体组对 C 染色体组之间的配对有抑制作用。Chevalier (1932)和 Sampath(1962)的研究认为 B、C、D、E 染色体组之间存在一定同源性。

二倍体的疣粒野生稻(GG)和四倍体的马来野生稻(HHJJ)均在亚洲发现。用栽培稻(AA)和小粒野生稻(BBCC)分别与疣粒野生稻(GG)和马来野生稻(HHJJ)杂交,获得杂种  $F_1$  都表现出减数分裂中期 I 染色体配对不规则和花粉高度不育,故认为疣粒野生稻(GG)、马来野生稻(HHJJ)的染色体组型不同于 A、B 和 C 染色体组,它们之间亲缘关系较远;而在长护颖野生稻 (HHJJ) 和马来野生稻(HHJJ)的杂种  $F_1$  减数分裂中出现 24 ,则表明二者染色体组的一致性。Katayama(1992)对澳洲野生稻(EE)与马来野生稻(HHJJ)杂交获得  $F_1$  杂种,根据其花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体的不规则性,推测马来野生稻(HHJJ)的染色体组型不同于澳洲野生稻的染色体组型(EE)。

### 3.2 稻属不同基因组型间分子生物学研究

近年来,分子生物学技术的应用大大加快了稻属植物基因组型的鉴定及其亲缘关系的研究。

Dally 等 (1990) 对稻属植物叶绿体 DNA (cpDNA)的酶切多态性的研究表明,普通野生稻(AA)的核型与栽培稻的最相近,短舌野生稻(AA)的核型与非洲栽培稻相似,在叶绿体基因组的结构上也有同样的相似关系<sup>[4]</sup>。这些酶切模式之间的相似程度基本上反映了种间的亲缘关系。Nakano 等(1992)通过 RFLP 分析认为,普通野生稻和栽培稻关系密切,并认为普通野生稻在驯化成栽培稻之前已经有籼稻、粳稻的分化<sup>[17]</sup>。Wang 等(1992)对叶绿体 DNA 的 RFLP 分析表明 AA 染色体组型中遗传差异超过其他染色体组型。周毅等(1996)利用 PCR 技术对我国 3 种野生稻和亚洲栽培稻的 rDNA 第一转录间隔区进行扩增和序列分析后认为,普通野生稻与栽培稻的亲缘关系最为密切;药用野生稻(CC)与普通野生稻和与栽培稻的相似性都为 82%,说明它与 AA 基因组有一

定的亲缘关系<sup>[18]</sup>。Jena 等(1994)对药用野生稻(CC)和栽培稻的 RFLP 图谱进行了比较研究,发现药用野生稻中 12 条染色体中的 9 条都与栽培稻有高度同源序列,与减数分裂的三体分析相同,即药用野生稻与栽培稻的基因组是同源的。Ge 等(1999)通过对多个野生稻基因组中的两个核基因(*A dh1* 和 *A dh2*)及一个叶绿体基因(*MatK*)的序列的分析表明,BB 和 CC 物种在历史上曾发生过多次的杂交和多倍化事件,其中四倍体 *O. Minuta* (BBCC) 是由 BB 基因组物种作为母本杂交形成的,而四倍体 *O. eichingeri* (BBCC) 则是由 CC 作为母本杂交形成的<sup>[15]</sup>。Ichikawa 等(1986)用叶绿体基因组的分子标记物进行稻属各物种遗传分析,认为 AA 与 CCDD、BB、BBCC、CC 与 FF 的亲缘关系较近;EE 可能由自己的稻属祖先进化而来的。蓝伟侦等(2006)的荧光原位杂交实验结果表明,A 基因组与药用野生稻 C 基因组中高度重复序列的同源性较低,D 与 C 基因组的亲缘关系较 B 与 C 基因组的近。

## 4 结束语

随着细胞遗传学及分子生物学方面的研究日趋深入,对稻属植物不同基因组型的鉴定提供了越来越多、越来越丰富的有力证据,使稻属植物分类中遗留的许多归类难的问题得以解决。但是研究的结果也表明,有时细胞遗传学方面的证据与分子方面的证据在稻属某个种的分类归属上不一致,这与目前两方面研究的局限性有关,细胞遗传学在研究亲缘关系较远的物种时根据染色体配对情况进行推断往往会出现较大偏差,结论不甚可靠;分子生物学方面的研究目前仅局限在个别基因或分子标记上,缺乏系统整体的分子证据。

随着测序技术的进步及测序成本的下降,开展作物比较基因组学研究变得越来越可行。通过对稻属相关同源大片段的测序及序列比较分析有望解决上述问题,并有可能找到诸如栽培稻起源、演变,多倍体形成规律,四倍体与其亲本二倍体中基因表达调控的变化,以及冗余基因的进化、新基因的形成等一些重要生物学问题的答案,与此同时也为利用野生稻中的优良基因对栽培稻进行改良奠定了良好的基础。

参考文献:

- [1] 邓化冰,邓启云,陈立云. 野生稻种资源的研究与利用动态 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(1): 295-299. (下转第 16 页)

建成激素调控生理研究,运用化学调控技术与农艺措施的有机结合将更有利于促进玉米子粒库的建成,充分发挥良种的增产潜力,在增加种植密度基础上,稳定并提高穗粒数是实现玉米高产的有效途径之一。

参考文献:

[1] 王忠孝,高学曾,许金芳,等.关于玉米子粒败育的研究[J].中国农业科学,1986(6):36-40.

[2] 尹枝瑞,李维岳.玉米雌穗花数和粒数的初步研究[J].吉林农业科学,1986(1):1-8.

[3] 赵建华,邱容侠.玉米子粒败育的影响因素及败育过程中的特征变化[J].山西农业科学,2002,30(3):10-13.

[4] Reed,A.J.,Singletory,G.W. Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion [J]. plant physiol, 1989,91(3):986-992.

[5] 唐祈林,荣廷昭,黄玉碧.玉米秃尖的研究(Ⅱ).玉米雌穗不同部位小花、子粒的分化发育时期[J].四川农业大学学报,1999,17(2):162-166.

[6] 江亚丽,张凤路.夏玉米子粒发育动态研究[J].华北农学报,2007,22(增):57-60.

[7] 夏涛,刘纪麟.生长素和玉米素与玉米细胞质雄性不育性关系的研究[J].作物学报,1994,20(1):26-32.

[8] 王纪华,王树安,赵冬梅,等.玉米子粒发育的调控研究(Ⅰ) 离体条件下的化学调控机理探讨[J].作物学报,1996,22(2):208-213.

[9] Zhao De-Gang, HAN Yu-Zhen, FU Yong-Fu. Changes of Plant Hormones in Inflorescence During Sex Determination in Maize [J]. Acta Phyophsiologica Sinica, 1999, 12 (2):



(上接第7页)

[2] 张乃群,李运贤,祝莉莉,等.稻属分类研究综论[J].中国水稻科学,2003,17(4):393-397.

[3] 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[J].中国水稻科学,2004,18(4):365-370.

[4] Dally A M, Second G. Chloroplast DNA diversity in wild and cultivated spe cies of rice (Genus Oryza, Section Oryza) cladistic mutation and genetic distance analysis [J]. Theor. Appl. Genet., 1990, 80(2): 209- 222 .

[5] Sarkar R, Raina S N. Assessment of genome relationships in the genus Oryza L. based on seed- protein profile analysis[J]. Theor. Appl. Genet., 1992, 85(8): 127- 132 .

[6] 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 [J]. Theor. Appl. Genet., 1992, 83(8): 565- 581 .

[7] Aggarwal R K, Brar D S, Khush G S. Two new genomes in the Oryza complex identified on the basis of molecular divergence analysis using total genomic DNA hybridization [J]. Mol. Gen. Genet., 1997, 254(1): 1- 12 .

[8] Lu B R. Taxonomy of the genus Oryza (Poaceae): Historical perspective and current status [J]. International Rice Research Notes, 1999, 24(7): 4- 8 .

[9] 范树国,张再君.稻属植物分类研究的历史与现状[J].武汉

57- 65 .

[10] 王振华,于翠芳,郝连友,等.春玉米雌穗与子粒发育过程中内源激素变化动态初探 [J]. 莱阳农学院学报,1996,13(4): 262- 267 .

[11] 梁建生. ABA 对高等植物基因表达的调节作用 [J]. 植物生理学通讯,1991,27(2): 230- 233 .

[12] 张凤路,赵久然,王纪华.离体条件下玉米子粒发育调控研究[J].杂粮作物,2001,21(4):34-35.

[13] 张凤路,王志敏,赵明,等.玉米子粒败育过程的激素变化[J].中国农业大学学报,1999,4(3):1-4.

[14] 王艳芳,李红,张立军,等.春玉米子粒灌浆期 IAA 对淀粉积累的作用及其机制的研究 [J]. 化学与生物工程,2006,23(3):35-37.

[15] 唐祈林,荣廷昭.玉米秃尖与内源激素的关系 [J]. 核农学报,2007,21(4):366-368.

[16] 孙庆泉,吴元奇,胡昌浩,等.不同产量潜力玉米子粒胚乳细胞增殖与子粒充实期的生理活性 [J]. 作物学报,2005,31(1):612-618.

[17] 刁家连,何钟佩,胡晓军,等.夏玉米穗粒发育与内源激素的相关性研究[J].中国农业大学学报,1997,2(3):36-44.

[18] 刘西美,董树亭,高荣岐.6-BA 对玉米子粒内源激素含量的影响[J].玉米科学,2008,16(1):79-82.

[19] 李建民,董学会,何钟佩,等.乙烯利-甲哌噻复配剂对夏玉米生育及产量的影响[J].农药学报,2004,6(4):83-88.

[20] 师素云,薛启汉,刘蔼民,等.羧甲基壳聚糖对玉米子粒氮代谢关键酶和种子贮存蛋白含量的影响 [J]. 植物生理学通讯,1999,25(2):187-191.

[21] 宋凤兵,孙中立,汪立群.不同生长调节剂对玉米发育及产量的影响[J].玉米科学,1993,1(1):32-34.

植物学研究,2000,18(4):329-337.

[10] 卢宝荣,葛颂,桑涛,等.稻属分类的现状及其存在的问题 [J]. 植物分类学报,2001,39(4):373-388.

[11] 吴万春.稻属植物分类研究的进展[J].华南农业大学学报,1995,16(4):115-122.

[12] 张乃群.稻属种间关系研究综论[J].南阳师范学院学报(自然科学版),2002,1(6):61-66.

[13] Zhang Z Y, wen J, Lu B R. Diversity of leaf epidermal structures used in biosystematics of rice species [J]. International Rice Research Notes. 1997, 22(3): 4- 5 .

[14] 祁仲夏,宋文芹,金刚,等.稻属基因组间相关性的 AFLP 分析[J].南开大学学报(自然科学版),2001,34(3):74-80.

[15] Ge S, Sang T, Lu B R, et al. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species [J]. Proc. Nati. Acad. Sci. USA, 1999, 96(7): 14400- 14405 .

[16] Khush G S. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice[J]. Plant Mol. Biol., 1997, 35(1): 25- 34 .

[17] Nakano M, Yoshimura A, Iwata N. Phylogenetic study of cultivated rice and its wild relative by RFLP[J]. Rice Genetics Newsletter, 1992, 9(7): 132- 134 .

[18] 周毅,邹喻苹,洪德元,等.中国野生稻及栽培稻核糖体 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.