

辽宁省水稻骨干亲本演变及遗传多样性分析

赵一洲¹, 李正茂², 路洪彪¹, 倪善君¹, 张 战¹, 李 鑫¹, 毛 艇¹, 张丽丽¹, 刘 研¹

(1. 辽宁省盐碱地利用研究所, 辽宁 盘锦 124010; 2. 延边大学, 吉林 延吉 133002)

摘要: 骨干亲本是水稻育种的重要基础, 对骨干亲本的演变及多样性分析有利于骨干亲本的利用和新品种选育。对辽宁省 1981—2010 年审定的 221 个水稻品种进行系谱分析, 结果表明, 福锦、黎明、丰锦、辽粳 5 号、辽盐 2 号、辽粳 326、沈农 91、旱 72、沈农 265、辽粳 454、辽粳 294、辽粳 207、丹粳 4 号、中辽 9052、盐丰 47、越光共 16 个品种是辽宁省水稻品种选育过程中的骨干亲本。但随着育种时间的推移, 骨干亲本不段更替, 亲本利用愈加向少数骨干亲本集中。在此基础上利用系谱分析、亲缘系数分析等方法分析了骨干亲本间的亲缘关系, 结果表明, 福锦、黎明、丰锦、辽粳 5 号、辽盐 2 号、辽粳 326、沈农 91、旱 72、沈农 265、辽粳 454、辽粳 294、辽粳 207、中辽 9052、越光等骨干亲本有直接或间接的系谱关系, 骨干亲本间的亲缘系数平均为 0.159。对骨干亲本 23 个表型性状进行主坐标分析显示, 16 个骨干亲本可聚到 4 个类群中。显示出骨干亲本间较近的亲缘关系和较小的表型差异。

关键词: 水稻; 骨干亲本; 演变; 遗传多样性; 辽宁省

中图分类号: S511 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2014)12-0028-06

Evolution and Genetic Diversity of Rice Founder Parents in Liaoning Province

ZHAO Yi-zhou¹, LI Zheng-mao², LU Hong-biao¹, NI Shan-jun¹, ZHANG Zhan¹, LI Xin¹,
MAO Ting¹, ZHANG Li-li¹, LIU Yan¹

(1. Liaoning Province Saline and Alkaline Land Utilization and Research Institute, Panjin 124010, China;

2. Yanbian University, Yanji 133002, China)

Abstract: The founder parent is the important foundation of rice breeding. The analysis on evolution and diversity of the founder parents is beneficial to their utilization and new variety breeding. Based on the pedigree analysis of 221 rice varieties authorized in Liaoning province from 1981 to 2010, sixteen rice varieties, namely Fukunishiki, Reimei, Toyonihiki, Liaojing 5, Liaoyan 2, Liaojing 326, Shennong 91, Han 72, Shennong 265, Liaojing 454, Liaojing 294, Liaojing 207, Danjing 4, Zhongliao 9052, Yanfeng 47 and Koshihikari were considered as the founder parents for rice breeding in Liaoning province. However as years passed, the founder parents were constantly changing, leading to the using frequency toward to a few founder parents. Analysis of the relationship among the founder parents was conducted by the pedigree analysis and parentage coefficient analysis. The results showed that Fukunishiki, Reimei, Toyonihiki, Liaojing 5, Liaoyan 2, Liaojing 326, Shennong 91, Han 72, Shennong 265, Liaojing 454, Liaojing 294, Liaojing 207, Zhongliao 9052, and Koshihikari had direct or indirect pedigree relationship, with the average parentage coefficient of 0.159. The sixteen founder parents were classified to four types based on principal coordinate analysis of 23 phenotypic traits, indicating more close genetic relationship and smaller phenotypic difference among founder parents.

Key words: rice; founder parent; evolution; genetic diversity; Liaoning province

收稿日期: 2014-06-07

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2013BAD05B07); 辽宁省重大科技攻关计划项目(2011201019)

作者简介: 赵一洲(1976-), 男, 广西博白人, 副研究员, 主要从事水稻遗传育种研究。E-mail: 13898702911@139.com

种质资源是水稻育种发展的基础,亲本选择是品种选育的关键。在作物品种选育过程中,有些亲本材料起着重要作用,由它们衍生的品种数目较多,对作物生产贡献较大,因而被称为骨干亲本。汤圣祥等^[1]对 3 656 份常规水稻品种亲缘关系研究发现,对我国常规新品种育成和产量提高作出重大贡献的核心骨干亲本籼稻包括矮仔占、南特号等 19 个品种,粳稻包括农垦 58、笹锦等 16 个品种。熊冬金等^[2]归纳出 1986—2005 年我国 941 个大豆育成品种最重要的 54 个祖先亲本和 37 个直接亲本。黎裕等^[3]在回顾我国玉米育种种质来源的基础上,提出我国玉米的骨干亲本包括丹 340、黄早四、自 330、Mo17 和掖 478 等。同样,小麦上已明确了蚂蚱麦、燕大 1817、欧柔、阿夫、阿勃、矮孟牛和小偃 6 号等 19 个骨干亲本^[4]。可见,骨干亲本在品种更新换代中起着核心的支撑作用。

对作物育种而言,遗传多样性越丰富,物种对环境变化的适应能力越强^[5],用于改良栽培品种或选育新品种的潜力就越大。同时,提高品种的遗传多样性也能增强品种对外界不良环境的抗性^[6]。林世成等^[7]对 212 个早粳品种原始亲本进行追溯,齐永文等^[8]对 453 个水稻品种进行表型性状遗传相似性分析,都从不同角度说明了扩大现有水稻品种遗传基础的必要性。水稻育种中亲本的遗传多样性决定了育成品种的遗传基础,分析骨干亲本的多样性是水稻种质资源评价与利用的重要研究内容。

辽宁省是我国北方粳稻的重要产区,其育种工作在 20 世纪初就已开始,最初是在一些农事试验场从事品种试验工作,选育品种很少,有记载的只有 1921 年熊岳农业试验场选育出的大原、万年 2 个品种。1974—2010 年辽宁省共审定水稻品种、组合达 244 个,其中常规品种占 92.2%。新品种的增多促进了辽宁省水稻品种不断更新,提高了水稻单产水平和总体产量。因此,深入分析常规育成品种骨干亲本演变趋势及遗传多样性,可为今后骨干亲本的合理利用与创新提供重要依据。

1 材料和方法

1.1 材料

对辽宁省 1981—2010 年审定的 221 个水稻品种进行系谱分析,以确定骨干亲本。2012 年将所确定的骨干亲本种植于辽宁省盐碱地利用研究所试验田,顺序排列,行株距 30.0 cm×13.3 cm,小区面积 7.2 m²,田间管理与大田相同。

1.2 性状调查

按照韩龙植等^[9]的方法调查株高、穗长、穗曲度、剑叶长度、剑叶宽度、剑叶角度、全生育期、穗粒数、有效穗数、结实率、千粒重共 11 个农艺性状。依据农业部颁标准 NY147—88^[10]方法测定糙米率、精米率、整精米率、粒长、籽粒长宽比、垩白粒率、垩白度、透明度、碱消值、胶稠度、直链淀粉含量、蛋白质含量共 12 个品质指标。

1.3 分析方法

1.3.1 系谱分析 品种系谱追溯至原始亲本,即终极的地方品种或无法再进一步追溯其遗传来源的亲本。

1.3.2 亲缘系数分析 依据 Cox 等^[11]和 Zhou 等^[12]的方法计算骨干亲本成对组合的亲缘系数(COP)。计算原则为:(1)所有祖先种、亲本及其后代品种都是纯合的,最早的或者没有系谱信息的祖先品种(系)间的亲缘系数为 0;(2)一个品种与其自身的亲缘系数为 1.0;(3)系选、自然突变和诱导突变材料与其祖先的亲缘系数为 0.75;(4)杂交育成品种分别从其双亲得到一半的基因,与双亲本亲缘系数都为 0.5;(5)同一亲本组合的后代两品种间的亲缘系数为 $(0.75)^2=0.5625$;(6)含有部分相同亲本的旁系品种间的亲缘系数计算:假设 c 为 a 与 b 的相同亲本,且各世代都为杂交育成。品种 a 和品种 b 之间的亲缘系数 $R_{ab}=\sum(1/2)^n$,其中 n 为 a 与 c 和 b 与 c 的世代数之和。

1.3.3 主坐标分析 在 NTSYS 2.10e 软件上对 16 个骨干品种的 23 个性状值进行主坐标分析(PCO),并依据引起变异的第 1、2、3 主坐标作出全部品种的三维散点分布图。

2 结果与分析

2.1 辽宁省水稻骨干亲本演变分析

由表 1 可见,1981—2010 年辽宁省各时期育成的水稻品种数为 7~81 个,育成品种的直接亲本数为 14~125 个,亲本应用次数为 21~163 次。将骨干亲本定义为在某个时期直接育成 3 个以上品种的亲本品种,1981—2010 年辽宁省水稻育成品种骨干亲本为福锦、黎明、丰锦、辽粳 5 号、辽盐 2 号、辽粳 326、沈农 91、旱 72、沈农 265、辽粳 454、辽粳 294、辽粳 207、丹粳 4 号、中辽 9052、盐丰 47、越光共 16 个品种。由表 1 可见,不同时期骨干亲本数为 3~14 个,占同期亲本总数的比例为 8.5%~21.4%,平均为 14.2%;骨干亲本应用次数为 8~49 次,占育成品种同时期亲本应用总次数比例为 21.3%~

表 1 1981—2010 年辽宁省水稻育成品种
直接亲本应用情况

时期	全部亲本			骨干亲本		
	数目/ 个	应用 次数	育成 品种/个	数目/ 个	应用 次数	育成 品种/个
1981—1985	14	21	7	3	8	6
1986—1990	29	41	17	4	13	9
1991—1995	34	47	21	6	10	8
1996—2000	47	61	28	4	16	15
2001—2005	125	163	81	14	40	34
2006—2010	93	141	67	12	49	36

由表 2 可见,不同骨干亲本在不同时期应用程度有所不同,福锦、黎明、丰锦是在 1981—1990 年育成品种中使用次数较多的骨干亲本,丰锦、辽粳 5 号、辽粳 326 是在 1991—2000 年育成品种中使用次数较多的骨干亲本,丰锦、辽粳 326、辽粳 454、辽粳 294、丹粳 4 号、中辽 9052、盐丰 47 是在 2001—2010 年育成品种中使用次数较多的骨干亲本。上述分析表明,骨干亲本在辽宁省水稻品种选育中起到核心作用,并且随着育种进程的推移,新的骨干亲本不断产生,旧的骨干亲本应用程度不断下降。

表 2 1981—2010 年辽宁省水稻骨干亲本育成品种数 个

骨干 亲本	1981— 1985	1986— 1990	1991— 1995	1996— 2000	2001— 2005	2006— 2010
福锦	2	3	2			
黎明	3	3	2			
丰锦	3	5	3	3	3	2
辽粳 5 号		1	1	7	2	
辽盐 2 号			1		3	
辽粳 326			1	3	6	2
沈农 91				3	1	1
旱 72					3	1
沈农 265					3	1
辽粳 454					5	11
辽粳 294					7	7
辽粳 207					1	3
丹粳 4 号					4	4
中辽 9052					1	5
盐丰 47					1	9
越光						3

2.2 辽宁省水稻骨干亲本系谱分析

通过追溯原始亲本,在 16 个骨干亲本中福锦、黎明、丰锦、辽粳 5 号、辽盐 2 号、辽粳 326、沈农 91、旱 72、沈农 265、辽粳 454、辽粳 294、辽粳 207、中辽 9052、越光这 14 个骨干亲本具有直接或间接的系谱关系(图 1)。越光、福锦、丰锦、黎明 4 个骨干亲本均为日本品种,其祖先亲本可追溯到日本早期品种

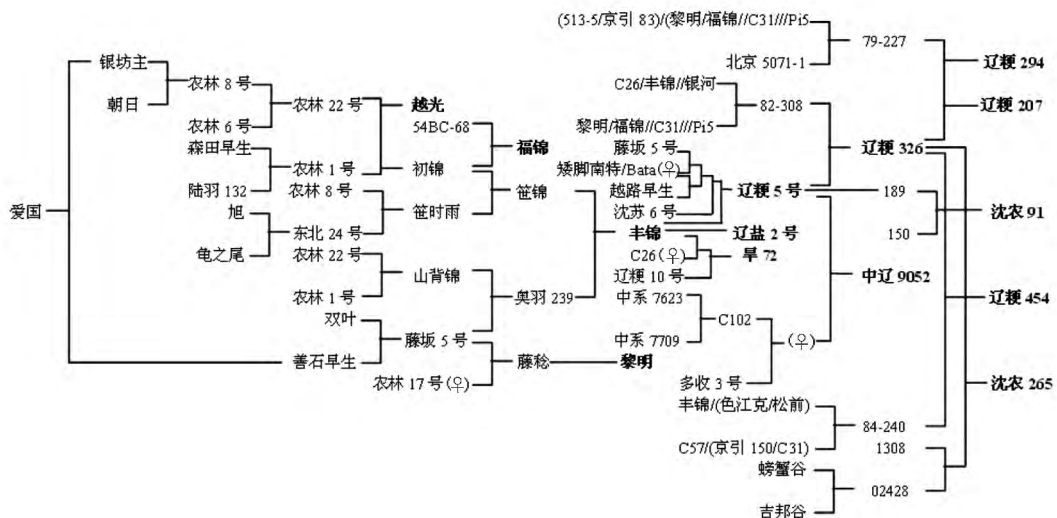


图 1 部分骨干亲本系谱图

爱国。以丰锦为亲本直接衍生出辽粳 5 号、辽盐 2 号、旱 72 共 3 个骨干亲本,其中辽粳 5 号遗传背景最为复杂,在亲本配置上包括日本粳稻藤坂 5 号、越路早生、丰锦,意大利粳稻 Bata,中国北方粳稻沈苏 6 号、南方籼稻矮脚南特在内的多个亲本,丰富的遗传背景为其后育种提供了新的亲本来源,建立了新

的遗传基础。以辽粳 5 号为直接亲本衍生出辽粳 326、中辽 9052 共 2 个骨干亲本,其中辽粳 326 直接利用具有良好遗传基础的本地品系与辽粳 5 号进行组配,进一步丰富了育成品种的遗传背景,改变了亲本利用的局限性。以辽粳 326 为亲本直接衍生出辽粳 294、辽粳 207、辽粳 454、沈农 265 共 4 个骨干亲

本。可见,爱国、丰锦、辽粳 5 号、辽粳 326 是这 14 个骨干亲本重要的阶段性遗传背景来源。

2.3 辽宁省水稻骨干亲本亲缘关系分析

在 16 个骨干亲本形成的 120 对亲缘组合中,品种间 COP 值变异范围在 0~0.75,平均为 0.108。COP 值为 0 的组合数占 24.2%,在 0.013~0.25 的组合占 57.5%,0.25~0.50 的组合数占 13.3%,0.50~0.75 的组合数占 5%。在辽宁省水稻骨干亲本更替过程中,不同时期的骨干亲本由于系谱来源不同其遗传基础有所差异,通过对各阶段骨干亲本 COP 值的比较,有利于了解骨干亲本亲缘结构的变化趋势。1981—1985 年、1986—1990 年、1991—1995 年、1996—2000 年形成的骨干亲本间 COP 值分别为 0.08、0.135、0.281、0.334,亲缘关系呈现出明显的上升趋势。2001—2005 年、2006—2010 年形成的骨干亲本 COP 分别为 0.127、0.093,呈现出下降趋势。将骨干亲本间亲缘系数组成 COP 值矩阵,在 DPS 软件上以欧氏距离为参数,采用可变类平均法进行聚类(图 2),可以看出,16 个骨干亲本可划分为 3 个类群,第 1 类群包括丰锦、辽盐 2 号、旱 72、福锦、越光共 5 个品种,COP 平均值为 0.306;第 2 类群包括辽粳 5 号、辽粳 326、辽粳 454、沈农 265、辽粳 294、辽粳 207、沈农 91、中辽 9052 共 8 个品种,COP 平均值为 0.262;第 3 类群包括黎明、丹粳 4 号、盐丰 47 共 3 个品种,COP 平均值为 0。第 1 类群与第 2、3 类群骨干亲本 COP 平均值分别为 0.13 和 0.016,第 2 类群与第 3 类群骨干亲本 COP 平均值为 0.012。表明,辽宁省水稻育种过程中形成的福锦、黎明、丰锦、辽粳 5 号、辽盐 2 号、辽粳 326、沈农 91、旱 72、沈农 265、辽粳 454、辽粳 294、辽粳 207、中辽 9052、越光等 14 个骨干亲本具有较为密切的亲缘关系,并且随着育种时期的推移,骨干亲本间亲缘

关系呈现出明显的上升趋势,但丹粳 4 号、盐丰 47 两个骨干亲本的形成又极大地改变了骨干亲本间的亲缘关系。同时,骨干亲本间亲缘距离有所不同,从而形成不同的亲缘群体。

2.4 辽宁省水稻骨干亲本主坐标分析

为了更充分地反映骨干亲本形态距离,在对骨干亲本 23 个性状标准化的基础上,采用欧氏距离度量骨干亲本间表型差异。16 个骨干亲本共形成 120 个表型组合,其欧氏距离值在 0.986~2.729,平均值为 1.909。1981—1985 年、1986—1990 年、1991—1995 年、1996—2000 年、2001—2005 年、2006—2010 年 6 个时期骨干亲本间欧氏距离分别为 1.735、2.105、2.047、2.038、1.821、1.847。可以看出,随着育种进程的推进,不同时期骨干亲本表型差异呈现出先增大后减小的趋势。

对 16 个骨干亲本 23 个性状进行主坐标分析,由第 1、2、3 主坐标绘出各骨干亲本的三维散点图(图 3)。图中骨干亲本位置越接近表明它们的相似性越高,越远则表明它们的差异性越大。据此,16 个骨干亲本可划分为 4 个类群,第 I 类群包括黎明、辽盐 2 号、旱 72、中辽 9052、越光共 5 个品种,第 II 类群包括沈农 265、辽粳 454、盐丰 47 共 3 个品种,第 III 类群包括辽粳 5 号、辽粳 326、沈农 91、辽粳 294、辽粳 207 共 5 个品种,第 IV 类群包括福锦、丰锦、丹粳 4 号共 3 个品种。第 I、II、III、IV 类群骨干亲本间欧氏距离平均值分别为 1.994、1.638、1.677、1.871。第 I 类群与第 II、III、IV 类群骨干亲本间欧氏距离平均值分别为 2.093、2.059、1.859,第 II 类群与第 III、IV 类群骨干亲本间欧氏距离平均值分别为 1.672、2.144,第 III 类群与第 IV 类群骨干亲本间欧氏距离平均值为 2.047。可以看出,骨干亲本间仍具有一定的形态差异。

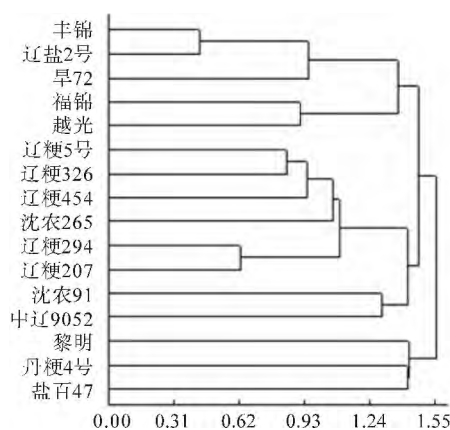


图 2 16 个骨干亲本 COP 值聚类树状图

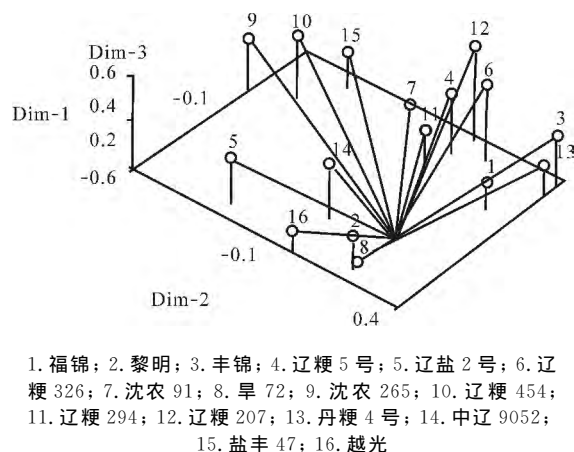


图 3 16 个骨干亲本表型性状 PCO 排序

3 讨论

3.1 辽宁省水稻骨干亲本的演变与多样性

本研究通过对审定的 221 个水稻品种的系谱分析,明确了福锦、黎明、丰锦、辽粳 5 号、辽盐 2 号、辽粳 326、沈农 91、旱 72、沈农 265、辽粳 454、辽粳 294、辽粳 207、丹粳 4 号、中辽 9052、盐丰 47、越光是辽宁省 1981—2010 年水稻育种中的骨干亲本。进一步分析这些骨干亲本的应用情况发现,有的骨干亲本在全部育种时期都在应用,有的只在某时期应用,有的品种由某一个骨干亲本直接育成,而有的品种由多个骨干亲本共同育成,因而从整体上看,这 16 个骨干亲本只占全部育成品种亲本总数的 15%,但其应用次数占到全部育成品种亲本应用总次数的 28.7%,直接育成品种更占到全部育成品种总数的 48.9%。可见,骨干亲本在辽宁省水稻新品种的选育过程中发挥了至关重要的作用。但随着育种时间的推移,骨干亲本应用愈加向少数骨干亲本集中。而仅利用少数骨干亲本,势必带来育成品种遗传单一性的问题。Souza 等^[13]和 Mercado 等^[14]的研究表明,对已知系谱信息的自花授粉作物来说,亲缘系数分析是一种简便的评价遗传多样性的方法,如在一个较大生产区域、较长育种时期分析品种间亲缘关系,对了解种质资源遗传多样性和系统演进更具宏观指导作用。农艺性状是品种最直接的表现,因此,品种间农艺性状差异是判断品种间遗传距离最基本的方法^[15]。

本研究通过对辽宁省 16 个骨干亲本系谱进行追溯,除丹粳 4 号、盐丰 47 外其他骨干亲本均有直接或间接的亲缘关系,其中福锦、丰锦、越光、黎明均由原始品种爱国衍生而来,福锦、丰锦、越光祖先亲本中包含森田早生、陆羽 132、银坊主、朝日等品种,辽粳 5 号、辽盐 2 号、旱 72 均由丰锦直接衍生而来,辽粳 326、中辽 9052 由辽粳 5 号直接衍生而来,辽粳 294、辽粳 207、辽粳 454、沈农 265 均由辽粳 326 直接衍生而来。16 个骨干亲本间 COP 值变异范围在 0~0.75,平均为 0.108。16 个骨干亲本形态距离值在 0.986~2.729,平均值为 1.909。不同时期骨干亲本间亲缘系数、形态距离均呈现出先上升后下降趋势。这揭示了随着育种时期的推进,骨干亲本亲缘关系在变近,形态差异在减小,这与马慧等^[16]利用 SSR 分子标记对辽宁地区水稻育种上主要亲本的遗传多样性和亲缘关系的研究结果相近。

3.2 辽宁省水稻骨干亲本的创新

玄英实等^[17]对东三省 91 份粳稻品种遗传多样性进行分析,认为东三省粳稻遗传基础非常狭窄。陈英华等^[18]用 SSR 标记分析了东北稻区水稻种质资源地区间和品种间的遗传多样性差异以及亲缘关系,表明东北水稻推广品种遗传多样性比较狭窄,并呈现出黑龙江>吉林>辽宁的趋势。姜树坤等^[19]应用 SSR 标记方法对辽宁省近 15 a 的 14 个大面积种植的水稻品种进行遗传多样性分析,认为这些水稻主栽品种遗传多样性不够丰富,多数品种间的亲缘关系较近。这可能与水稻品种选育时所采用的亲本材料遗传基础狭窄有密切关系^[20]。因此,在育种中选配亲本时,需扩大亲本尤其是骨干亲本的遗传多样性。

研究表明,辽宁省水稻骨干亲本群体在不断扩大,但骨干亲本在育成品种群体中的遗传贡献处于不平衡状态,并随着育种时期的推进愈加明显。而在育种过程中相似的育种目标又导致育成品种表型性状相似程度提高,造成育成品种遗传基础日趋狭窄,遗传多样性不断下降。这也正是当前辽宁省水稻育成品种产量性状难有突破、品质性状徘徊不前、品种适应性逐渐变窄的主要原因。分析表明,16 个骨干亲本在亲缘关系和形态距离上可划分为若干类群,类群间品种亲缘关系较远、形态差异较大,显示出骨干亲本间仍具有一定的遗传距离和利用潜力。因此,在分析现有骨干亲本遗传多样性的基础上,注重远缘优良资源利用,拓展骨干亲本群体遗传基础,创造遗传潜力更大的新型骨干亲本,是避免育成品种遗传同质性,提高育成品种产量、品质和抗性的重要保证。

参考文献:

- [1] 汤圣祥,王秀东,刘旭.中国常规水稻品种的更替趋势和核心骨干亲本研究[J].中国农业科学,2012,45(8):1455-1464.
- [2] 熊冬金,赵团结,盖钧镒.中国大豆育成品种亲本分析[J].中国农业科学,2008,41(9):2589-2598.
- [3] 黎裕,王天宇.我国玉米育种种质基础与骨干亲本的形成[J].玉米科学,2010,18(5):1-8.
- [4] 徐鑫,李小军.小麦骨干亲本研究进展[J].河南农业科学,2012,41(2):5-8.
- [5] 季维智,宿兵.遗传多样性研究的原理与方法[M].杭州:浙江科学技术出版社,1999:1-7.
- [6] Zhu Y Y, Chen H R, Fan J H, et al. Genetic diversity and disease control in rice[J]. Nature, 2000, 406: 718-722.

- [7] 林世成, 闵绍楷. 中国水稻品种及其系谱[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1991: 106-138.
- [8] 齐永文, 张冬玲, 张洪亮, 等. 中国水稻选育品种遗传多样性及其近 50 年变化趋势[J]. 科学通报, 2006, 51(6): 693-699.
- [9] 韩龙植, 魏兴华. 水稻种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 65-96.
- [10] 罗玉坤, 林榕辉, 陈玉英, 等. NY147-88 米质测定方法[S]. 北京: 中国标准出版社, 1988.
- [11] Cox T S, Lookhart G L, Walker D E, *et al.* Genetic relationship among hard red winter wheat cultivars as evaluated by pedigree analysis and gliadin ployacrylamide gelelectrophoretic patterns[J]. Crop Science, 1985, 25: 1058-1063.
- [12] Zhou X L, Carter T E, Cui Z L, *et al.* Genetic diversity patterns in Japanese soybean cultivars based on coefficient of parentage[J]. Crop Science, 2002, 42: 1331-1342.
- [13] Souza E, Sorrells M E. Pedigree analysis of North American oat cultivars released from 1951 to 1985[J]. Crop Science, 1989, 29: 595-601.
- [14] Mercado L A, Souza E, Kephart K D. Origin and diversity of North American hard spring wheats[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93: 593-599.
- [15] 胡标林, 万勇, 李霞, 等. 水稻核心种质表型性状遗传多样性分析及综合评价[J]. 作物学报, 2012, 38(5): 829-839.
- [16] 马慧, 李丽丽, 祝红艳, 等. 辽宁稻区主要粳稻骨干亲本的遗传多样性分析[J]. 沈阳农业大学学报, 2012, 43(4): 478-481.
- [17] 玄英实, 姜文洙, 刘宪虎, 等. 中国东北地区水稻主要栽培品种的遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(2): 206-212.
- [18] 陈英华, 李红宇, 侯昱铭, 等. 东北地区水稻种质资源遗传多样性分析[J]. 华北农学报, 2009, 24(3): 165-173.
- [19] 姜树坤, 王政海, 钟鸣, 等. 辽宁省近 15 年的部分水稻主栽品种的简单重复序列(SSR)多态性分析[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(1): 69-72.
- [20] 束爱萍, 张媛媛, 曹桂兰, 等. 中国不同省份粳稻选育品种的遗传相似性[J]. 中国农业科学, 2009, 42(10): 3381-3387.

~~~~~

(上接第 18 页)

- [9] Dibari B, Murat F, Chosson A, *et al.* Deciphering the genomic structure, function and evolution of carotenogenesis related phytoene synthases in grasses[J]. BMC Genom, 2012, 13(6): 221-234.
- [10] Cenci A, Somma S, Chantret N, *et al.* PCR identification of durum wheat BAC clones containing genes coding for carotenoid biosynthesis enzymes and their chromosome localization[J]. Genome, 2004, 47: 911-917.
- [11] Li F Q, Vallabhaneni V, Wurtzel E T. PSY3, a new member of the phytoene synthase gene family conserved in the Poaceae and regulator of abiotic stress-induced root carotenogenesis[J]. Plant Physiol, 2008, 146(3): 1333-1345.
- [12] Lindgren L O, Stalberg K G, Hoglund A S. Seed-specific overexpression of an endogenous *Arabidopsis* phytoene synthase gene results in delayed germination and increased levels of carotenoids, chlorophyll, and abscisic acid[J]. Plant Physiol, 2003, 132: 779-785.
- [13] Gallagher C E, Matthews P D, Li F, *et al.* Gene duplication in the carotenoid biosynthetic pathway preceded evolution of the grasses[J]. Plant Physiol, 2004, 135(3): 1776-1783.
- [14] Palaisa K A, Morgante M, Williams M, *et al.* Contrasting effects of selection on sequence diversity and linkage disequilibrium at two phytoene synthase loci[J]. Plant Cell, 2003, 15: 1795-1806.
- [15] Wong J C, Lambert R J, Wurtzel E T, *et al.* QTL and candidate genes phytoene synthase and zeta-carotene desaturase associated with the accumulation of carotenoids in maize[J]. Theor Appl Genet, 2004, 108(2): 349-359.
- [16] Francki M, Carter M, Ryan K, *et al.* Comparative organization of wheat homoeologous group 3S and 7L using wheat-rice synteny and identification of potential markers for genes controlling xanthophyll content in wheat[J]. Funct Integr Genomics, 2004, 4: 118-130.
- [17] Pozniak C J, Knox R E, Clarke F R, *et al.* Identification of QTL and association of a phytoene synthase gene with endosperm colour in durum wheat[J]. Theor Appl Genet, 2007, 114(3): 525-537.
- [18] He X Y, Zhang Y L, He Z H, *et al.* Characterization of phytoene synthase 1 gene(*Psy1*) located on common wheat chromosome 7A and development of a functional marker[J]. Theor Appl Genet, 2008, 116: 213-221.
- [19] Karovouni Z, John I, Taylor J E, *et al.* Isolation and characterization of a melon cDNA clone encoding phytoene synthase[J]. Plant Mol Biol, 1995, 27: 1153-1162.