



“十三五”国家重点出版物出版规划项目

中国耐盐碱水稻技术创新与研究丛书  
**耐盐碱水稻育种技术**

总主编 袁隆平  
本卷主编 袁隆平

 山东科学技术出版社  
www.lkj.com.cn



### 图书在版编目 ( CIP ) 数据

耐盐碱水稻育种技术 / 袁隆平主编. — 济南: 山东科学技术出版社, 2019.9

ISBN 978- 7- 5331- 9900- 5

I . ①耐… II . ①袁… III . ①水稻—作物育种 IV . ①S511.035

中国版本图书馆CIP数据核字 (2019) 第180614号

### 耐盐碱水稻育种技术

NAIYANJIAN SHUIDAO YUZHONG JISHU

责任编辑: 孙雅臻 李志坚 王 涛

装帧设计: 孙 佳 魏 然

---

主管单位: 山东出版传媒股份有限公司

出 版 者: 山东科学技术出版社

地址: 济南市市中区英雄山路189号

邮编: 250002 电话: (0531) 82098088

网址: [www.lkj.com.cn](http://www.lkj.com.cn)

电子邮件: [sdkj@sdcbcm.com](mailto:sdkj@sdcbcm.com)

发 行 者: 山东科学技术出版社

地址: 济南市市中区英雄山路189号

邮编: 250002 电话: (0531) 82098071

印 刷 者: 济南新先锋彩印有限公司

地址: 济南市工业北路188-6号

邮编: 250100 电话: (0531) 88615699

---

规格: 16开 (185mm × 260mm)

印张: 22.25

版次: 2019年9月第1版 2019年9月第1次印刷

定价: 198.00元

## 《耐盐碱水稻育种技术》编委会

总 主 编 袁隆平

本卷主编 袁隆平

编 委 (按姓氏笔画排序)

丁锦燕 万吉丽 王 晶 刘鹏飞 孙佳丽

李继明 杨通洲 邹丹丹 张 明 张书良

张国东 张继雨 邵晓宇 罗 碧 单 贞

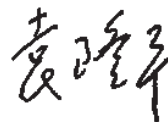
殷会德 栾一方 郭海鹏 彭玉林 魏晓曦

# 序

众所周知，增产粮食有两个主要途径：第一，依靠科学技术提高单位面积产量；第二，增加耕地面积。世界上大约有10亿 $\text{hm}^2$ 盐碱地，亚洲约占1/3，中国的盐碱地面积也在1亿 $\text{hm}^2$ 左右。有效利用这些盐碱地，增加可耕地面积是提高粮食总产量最直接和有效的途径，这也成为农业领域的重要发展方向。

2012年以来，为了有效地推进盐碱地稻作利用产业化，我带领青岛海水稻研究发展中心团队，联合国内外相关机构与研究者，从杂交水稻技术研发应用、耐盐碱水稻选育推广、优质稻米生产加工到智慧农业等多个领域进行了广泛深入的探索，搭建了跨学科融合创新的盐碱地稻作改良与可持续发展的新技术与新模式。

我带领青岛海水稻研究发展中心将以“解决饥饿问题，保障世界粮食安全”为使命，联合各方面力量，实现改良666万 $\text{hm}^2$ 盐碱地的目标，推动现代农业产业发展，助力乡村振兴，同时进行国际推广，加快“一带一路”建设步伐，共建人类命运共同体。



二零一九年七月

# 目 录

## 第 1 章 栽培稻的进化历程 / 001

### 第1节 栽培稻的起源 / 001

一、栽培稻的祖先种 / 001

二、亚洲栽培稻的起源 / 002

三、非洲栽培稻的起源 / 006

四、亚洲栽培稻是非洲栽培稻的祖先种 / 008

### 第2节 栽培稻的演进与分化 / 010

一、亚洲栽培稻的演进与分化 / 010

二、非洲栽培稻的演进 / 014

### 第3节 栽培稻的传播和遗传多样性 / 015

一、传播途径 / 015

二、遗传的多样性 / 016

### 第4节 水稻分类 / 018

一、稻属的分类 / 018

二、亚洲栽培稻的分类 / 024

参考文献 / 030

## 第2章 水稻育种技术的变革 / 033

### 第1节 水稻的常规育种 / 033

- 一、系统选育 / 033
- 二、杂交育种 / 035
- 三、常规育种面临的挑战 / 039

### 第2节 杂交水稻育种技术 / 040

- 一、杂交育种技术和原理 / 041
- 二、“三系”育种 / 043
- 三、“两系”育种 / 049

### 第3节 水稻遗传转化技术育种 / 053

- 一、水稻遗传转化的主要方法 / 053
- 二、水稻遗传转化中应用的外植体 / 055
- 三、水稻基因转化中常用的培养基 / 055
- 四、水稻转化的报告基因和选择基因及选择剂 / 056
- 五、有益农艺性状基因在水稻改良方面的应用 / 056
- 六、水稻遗传转化值得研究的问题 / 056

### 第4节 水稻细胞工程育种 / 057

- 一、多倍体育种 / 057
- 二、单倍体育种 / 060
- 三、原生质体培养 / 061
- 四、远缘杂交技术 / 063

### 第5节 诱变育种 / 066

- 一、诱变育种的特点 / 066
- 二、诱变育种的机理分析 / 068
- 三、航天育种技术 / 070

### 参考文献 / 071

- 第3章 耐盐碱水稻的遗传改良 / 072
  - 第1节 国内外盐碱地现状 / 072
    - 一、新疆干旱半干旱地区 / 074
    - 二、东北苏打冻土盐碱地 / 074
    - 三、黄河三角洲地区 / 074
    - 四、东部沿海小流域滨海盐碱地 / 075
    - 五、南泥湾次生盐碱化盐碱地等类型 / 075
  - 第2节 水稻对盐、碱的生理反应 / 076
    - 一、盐碱胁迫的伤害机理 / 076
    - 二、盐碱胁迫对水稻的影响 / 078
    - 三、水稻耐盐碱的分子机制 / 082
    - 四、植物的耐盐碱基因的克隆及研究进展 / 091
  - 第3节 耐盐碱水稻育种现状 / 095
    - 一、国际耐盐碱水稻育种现状 / 096
    - 二、国内耐盐碱水稻育种历史及现状 / 097
  - 第4节 耐盐碱水稻种质资源的筛选利用 / 098
    - 一、耐盐碱水稻种质资源的鉴定 / 099
    - 二、耐盐碱水稻种质资源的创造 / 109
    - 三、耐碱盐水稻种质资源的利用 / 113
  - 第5节 国内主要耐盐碱品种简介 / 121
    - 一、东稻4号 / 121
    - 二、长白9号 / 123
    - 三、长白10号 / 123
    - 四、长白13号 / 124
    - 五、辽盐2号 / 124
    - 六、辽盐9号 / 125

- 七、辽盐12号 / 126
- 八、盐丰47 / 126
- 九、津源101 / 127
- 十、津源85 / 127
- 十一、盐稻12号 / 128
- 十二、藤系138 / 129
- 十三、绥粳1号 / 129
- 十四、绥粳5号 / 130
- 十五、吉农大30 / 130

参考文献 / 131

#### 第4章 分子育种技术在耐盐碱水稻育种中的应用 / 147

##### 第1节 耐盐碱基因的研究现状 / 147

- 一、耐盐碱基因的发掘和利用 / 147
- 二、耐盐碱基因的克隆和利用 / 152

##### 第2节 分子标记辅助育种技术在耐盐碱水稻育种中的应用 / 157

- 一、分子标记的开发 / 157
- 二、基因定位 / 161
- 三、耐盐碱水稻基因定位 / 175
- 四、分子标记辅助育种 / 181

##### 第3节 分子设计育种 / 188

- 一、分子设计育种概念 / 188
- 二、分子设计育种的原理与方法 / 188
- 三、分子设计育种的研究现状 / 196
- 四、分子设计育种展望 / 201

##### 第4节 全基因组育种在耐盐碱水稻育种中的策略及应用 / 202

- 一、全基因组育种概念 / 202

- 二、全基因组选择育种的优势 / 202
- 三、全基因组育种策略 / 203
- 四、全基因组辅助育种的关键技术 / 207
- 五、全基因组育种研究进展 / 212
- 六、目前存在的问题 / 213
- 七、全基因组育种展望 / 214

参考文献 / 214

## 第 5 章 基因编辑技术在耐盐碱水稻育种过程中的应用 / 238

第 1 节 ZFNs、TALENs 基因编辑技术、RNAi 技术在耐盐碱水稻育种过程中的应用 / 240

- 一、ZFNs 技术及其应用 / 240
- 二、TALENs 技术及其应用 / 244
- 三、RNAi 技术及其应用 / 250

第 2 节 CRISPR-Cas9 技术在水稻耐盐碱育种中的应用 / 258

- 一、CRISPR-Cas9 技术概述 / 258
- 二、CRISPR-Cas 系统的研究历史 / 258
- 三、CRISPR-Cas 系统的分类 / 260
- 四、CRISPR/Cas9 对 PAM 区域的识别 / 263
- 五、影响 CRISPR/Cas9 系统编辑效率的因素 / 263
- 六、CRISPR/Cas9 系统优势 / 265
- 七、CRISPR/Cas9 系统在植物基因组编辑中的应用 / 267
- 八、基因组编辑技术应用于作物改良的基本原则 / 273

参考文献 / 276

## 第 6 章 耐盐碱水稻区域试验及品种审定 / 294

第 1 节 区域试验联合体的申报 / 294

- 一、联合体的组建与申报 / 295

二、耐盐碱水稻区试联合体工作的开展 / 296
第2节 耐盐碱水稻品种区试评价体系 / 297
一、耐盐碱水稻审定生态区划 / 297
二、耐盐碱水稻品种区域化试验体系 / 301
三、耐盐碱水稻品种区试的合理布局 / 310
第3节 耐盐碱水稻品种审定 / 314
一、我国农作物及水稻品种审定的基本标准 / 314
二、耐盐碱水稻品种审定标准 / 317
三、水稻品种全生育期耐盐性鉴定技术规程 / 319
参考文献 / 325
<b>第7章 耐盐碱水稻品种选育和推广的展望 / 327</b>
第1节 耐盐碱水稻品种选育的展望 / 327
一、常规育种与株型选育 / 328
二、借助分子技术选育耐盐碱水稻 / 334
第2节 耐盐碱水稻的推广价值 / 337
参考文献 / 340
<b>附录 水稻芽期抗盐性筛选鉴定流程 / 343</b>
一、所需试剂及设备 / 343
二、芽期耐盐性鉴定 / 344
三、芽期鉴定标准 / 345
四、评价方法 / 346

# 第 1 章 栽培稻的进化历程

## 第1节 栽培稻的起源

### 一、栽培稻的祖先种

世界上共有两个栽培稻种，分别是亚洲栽培稻（*Oryza sativa* L.）和非洲栽培稻（*Oryza glaberrima* Steud.）。研究表明，这两个栽培稻种均为二倍体，染色体 $2n=24$ ，其中，亚洲栽培稻种为AA染色体组，非洲栽培稻种为A<sup>s</sup>A<sup>s</sup>染色体组，两者杂交第一代高度不育。亚洲栽培稻栽培历史悠久，变异广泛、多样，产量高，目前已遍布全球的热带、亚热带、温带、寒温带稻区。非洲栽培稻仅分布于西非尼日尔河上游的低湿地带，因其高秆、少蘖、低产，种植面积日趋缩小。两个栽培稻种的主要农艺性状的差异见表1-1。

表1-1 亚洲栽培稻与非洲栽培稻农艺性状的比较

性状	亚洲栽培稻	非洲栽培稻
叶片	有茸毛	无茸毛
叶舌	长、前端尖、分裂	短、前端圆
穗形	松散	紧凑
二次枝梗	多	甚少或无
柱头色	白色-紫色	紫色



续表

性状	亚洲栽培稻	非洲栽培稻
谷粒稃毛	有（少数光亮）	无，光壳
谷粒色泽	秆黄等	黑褐及黄褐色
糙米色泽	白色，少数赤红、紫色	赤色
休眠性	弱-中	强
再生性	有	无

（引自闵绍楷，《水稻育种学》，1996）

## 二、亚洲栽培稻的起源

近一个世纪以来，关于亚洲栽培稻起源地的研究，观点纷呈，存在着多种解释。其中，主要的起源地学说有印度起源说、喜马拉雅山东南麓起源中心说和中国起源说。

### （一）印度起源说

20世纪70年代前，多数国外学者支持亚洲栽培稻起源于印度的学说。Vavilov（1951）根据作物起源的显性基因中心理论，认为亚洲栽培稻起源于印度北部。其论据是喜马拉雅山南麓印度北部为高纬地区，该地区地形复杂，稻种变异多，野生稻与栽培稻具有密切的生态相关性。加藤茂苞（Kato, 1928）曾将亚洲栽培稻分为印度型（Indica）和日本型（Japonica）；松尾孝岭（Matsuo, 1952）则进一步将栽培稻划分为A、B、C 3个类型，其中A代表日本型，B代表爪哇型，C代表印度型。他们推断，中国的籼稻（即Indica）由印度传入，最初由南亚及东南亚边境经中国的云贵高原，或是由中南半岛进入珠江流域和长江中下游。但中国栽培稻来源于印度这一学说缺乏考古学、民族学和驯化栽培学方面的证据，不符合稻种起源和栽培历史的真实性。

## （二）喜马拉雅山东南麓起源中心说

20世纪80年代，国际上多数学者倾向亚洲栽培稻起源于喜马拉雅山东南麓的印度东北部、不丹、尼泊尔、缅甸北部、中国的西南部绵延长达3 200 km的狭长地区，称之为“亚洲栽培稻的起源中心”。由于多年生普通野生稻，一年生尼瓦拉野生稻和杂草型稻从喜马拉雅山麓直到湄公河流域呈带状连续分布，且地方稻种类型复杂，形成了栽培品种的多样化区域，为驯化中心提供了依据。再结合语言学、古气候学和人种学的资料，张德慈（Chang, 1976）推断，栽培驯化的最原始中心位于包括印度东北部的阿萨姆地区、孟加拉国北部连接缅甸的三角区，到泰国、老挝和越南北部及中国西南部的区域，驯化可能在该中心的内部或边界多点地、独立地同时发生。渡部忠世（1977）通过多年的实地考察，详细分析了亚洲各地古庙宇、宫殿等不同年代遗址残存土基中的稻谷形状及历史变迁，提出了“阿萨姆—云南”起源说，推断亚洲栽培稻起源于印度的阿萨姆丘陵和中国的云南高原。

## （三）中国起源说

### 1. 中国栽培稻的起源地

主张栽培稻起源于中国的早期学者如Roschevich（1931）等指出，中国的神农氏早在公元前2800—前2700年就已经知道了种植“五谷”（麦、稷、黍、菽、稻），河南仰韶发现的稻谷痕迹也有4 000多年，认为中国的稻作历史至少早于印度1 000年，并认为印度的水稻来自中国。关于中国栽培稻究竟起源于何处，有各种不同的意见，目前有代表性的意见主要有以下几种。

（1）起源于华南。这一假说最早由丁颖（1949, 1957, 1961）提出。他根据中国5 000年来稻作文化创建过程、稻作民族地理上的接壤关系、各栽培稻类型的生长发育特性与华南气候特点以及华南现存野生稻特性的关系等，认为中国栽培稻种起源于华南地区的普通野生稻。在研究了中国野生稻的分布和早



期新石器时代出土的农具后，李润权（1985）认为，在中国范围内追溯稻作栽培稻的起源，中心应该在江西、广东和广西三省，其中西江流域是最值得重视的。华南确实是普通野生稻种的分布区，南起海南崖县羊栏乡（ $18^{\circ} 15' N$ ），北至江西东乡（ $28^{\circ} 14' N$ ），东起我国台湾桃园（ $121^{\circ} 15' E$ ），西达云南景洪（ $100^{\circ} 47' E$ ），这一带温暖湿润，河塘湖沼分布广泛，适合稻类作物生长，并且发现有万年以前的新石器时代早期文化遗存，但缺乏早期稻作遗存材料的支持，目前支持者渐少。

（2）起源于云贵高原。柳子明（1975）认为，中国云贵高原海拔变化大，形成了包括热带、亚热带和温带的各种气候条件，植物资源丰富，栽培稻变异丰富，这无疑有利于稻种的演变分化；云贵高原背靠青藏高原和喜马拉雅山脉，长江、西江、元江、澜沧江、怒江均发源于此，分别贯穿中国的华中、华南、西南地区及印度等。源于云贵高原的稻种沿着这些河流分布到各流域地区，其中一支可能通过缅甸或马来西亚传播到印度东部恒河流域。

菲律宾张德慈（1978）认为，中国栽培稻可能起源于尼泊尔—阿萨姆—云南地区，经由云南引入黄河流域，并由越南经海路引入长江盆地。不过，王象坤（1993）的研究认为，云南是亚洲栽培稻的一个重要的多样化中心和变异中心，但从总体看，云南称为栽培稻的次生起源中心较为适宜。

（3）起源于长江下游。20世纪80年代，长江下游说逐步成为中国稻种起源的主流学说之一。安志敏（1984）认为，中国的稻作农耕以长江流域为最早，稻类农作物的发现也最集中，从考古学上可以证明长江流域是稻作农耕的起源地，而长江中、下游可能是稻作农耕起源的中心。杨式挺（1982）根据河姆渡遗址大量稻谷发现、长江流域古今野生稻的存在、栽培稻生长的自然条件、考古发现的稻谷遗迹，以及中国古籍的有关记载，认定长江流域特别是长江下游的东南沿海地区，是中国栽培稻的一个起源区，并认为中国史前栽培稻的分布是以长江下游为中心逐级扩大的。汤圣祥（1993）等通过电镜扫描对河姆渡出土的碳化稻谷进行亚显微结构研究，发现河姆渡古稻谷中存在少量普通野生稻，加上江西东乡现有

大片自生自长普通野生稻的事实，该发现为中国栽培稻起源于长江下游提供了直接证据。

(4) 起源于长江中游—淮河上游。张居中(1994)在综合研究确定栽培稻起源地的4个前提条件与淮河流域稻作遗存资料后，提出栽培稻起源地应包括长江、淮河两大流域和整个华南地区。他认为确定栽培稻最初起源地的4个前提条件为：① 该地必须发现我国最早的栽培谷稻遗存；② 该地当时还必须有栽培稻的野生祖先种普通野生稻；③ 该地当时要具备适于栽培稻及其野生祖先种生长发育的气候与环境条件；④ 当时该地或附近要有以栽培稻为主要食品并具有将野生稻驯化为栽培稻的能力的古人类群体，以及相应的稻作农业工具。王象坤(1995)在分析湖南彭头山和河南贾湖稻作遗存材料后，结合确定栽培稻起源地的4个前提条件，将中国栽培稻起源中心缩小到长江中游—淮河上游，排除了起源于华南的可能。

## 2. 中国起源说的理论依据

中国不仅是栽培稻的最早起源地之一，而且也是稻作栽培历史最悠久的国家之一。其依据是：

(1) 普通野生稻的分布。普通野生稻在中国南方分布广泛，东起我国台湾桃园(121° 15' E)，西至云南景洪(100° 47' E)，南起海南岛三亚(18° 09' N)，北至江西东乡(28° 14' N)，海拔30~600 m的河流两岸沼泽地、草塘和山坑低湿处均有发现。已收集到的中国3 733份普通野生稻材料(中国农业科学院品资所，1991)可分为直立、半直立、倾斜和匍匐4种株型，绝大多数是多年生类型。此外，在耕作栽培较粗放的地区，稻田中常混生着和栽培稻十分相似的杂草。实际上，杂草型稻是野生稻与原始栽培稻“渐渗杂交”(introgression)的后代，是自然选择压力下出现的特殊适应型，其出现时间距今十分久远。杂草稻对基因的交流、稻种的演变具有不可忽视的作用。上述研究证实，中国具有栽培稻的祖先——普通野生稻的生存和演化的基础。

(2) 古气象学的研究。新石器时代，长江流域的气候较现在更为温暖潮湿，



温度高3~4℃，降水量多800 mm，普通野生稻的生长在远古时期可能到达长江流域，北限可达苏、鲁交界处（游修龄，1986）。野生稻在中国古代文献里有多种记载，泛称“秈”“稻”“离”“稷”“旅”等，含有落地自生的意思。古籍中有关野生稻的记载达16处之多，西起长江上游的四川，中经湖北襄阳、江陵，下达浙北、苏南，折向苏中、苏北和淮北，直达渤海湾的沧州，是一条弧线。直到公元4世纪时，长江中、下游一些地方还可能分布有多年生普通野生稻（游修龄，1987）。诚然，对这些古籍中记载的落地自生的“野稻”，是否属于现代概念的普通野生稻尚有不同的看法，但近期研究证明，7 000年前的太湖地区确实曾生长和繁衍过普通野生稻（Sato，1991）。

（3）考古挖掘。迄今，中国已发掘出大量新石器时代遗址，其中含有稻的遗存（碳化稻谷，米粒及茎叶）就有109处之多（汤圣祥，1994），遍布于中国长江流域、华南和西南。已知7个年代最古老的稻谷遗存，长江下游占3个（浙江桐乡罗家角，距今6 890~7 190年；余姚河姆渡，距今6 815~7 075年；慈溪童家岙，距今约7 000年），长江中游占3个（湖北城背溪，距今约7 000年；陕西李家村，距今约7 000年；湖南彭头山，距今约7 800年），加上江苏二涧村（距今约7 000年）。河姆渡的出土稻谷，堆积成层，刚出土时呈金黄色，颖壳上的稃毛及谷芒清晰可见，籼粳并存，还存在很少量的普通野生稻谷粒，反映了原始栽培稻种的杂合性。鉴于种植栽培稻之前必定有相当长时期的野生稻驯化过程，因此有理由相信，中国原始稻作至少已有8 500年以上的历史，中国是稻作栽培历史最悠久的国家。中国发现的大量新石器时期稻作遗迹，有力地证实了中国稻作起源的独立性，否定了中国籼稻原产于印度的见解。

### 三、非洲栽培稻的起源

非洲栽培稻（*O. glaberrima*）起源于热带西非，约有3 500年的历史（Chang，1976），其原始多样化中心（初级起源中心）位于马里境内的尼日尔河沼泽地带，次级多样化中心在塞内加尔、冈比亚和几内亚。大多数非洲栽培稻对短光周

期敏感，虽然品种间在粒型的宽狭、长短上出现变异，但无籼、粳之别，只有深水、浅水和陆稻类型上的差异。籽粒的果皮通常为红色。非洲栽培稻具有对于旱气候的特殊适应性和热带非洲病虫的良好抗性，但由于高秆和低产，并未在整个非洲大陆传播和种植。近年来，由于亚洲栽培稻的引入，非洲栽培稻的种植面积日趋缩小，有的地区将非洲栽培稻与亚洲栽培稻以一定比例混合种植，以求在中等产量水平上的稳产。

近源野生稻种长雄蕊野生稻 (*O. longistaminata*) 和巴蒂野生稻 (*O. barthii*) 被认为是 *O. glaberrima* 的祖先种，这些野生种分布在非洲栽培稻生长的地区甚至以外的地区。

Sampath 和 Rao (1951) 提出，长雄蕊野生稻是人类从展颖野生稻 (*O. glumaepatula*) 中通过选择得到的。其理由是在稻属所有种中，展颖野生稻分布最为广泛，并且在亚洲产生了普通野生稻。这一观点得到了 Richaria (1960)、Seetharaman (1962)、Gopalakrishnan (1964) 等多位学者的认可。其中，一些学者认为，巴蒂野生稻起源于非洲栽培稻与长雄蕊野生稻之间的杂种，这和多年生的野生稻 (*O. rufipogon*) 情况相似。

提出非洲栽培稻起源问题的这一说法是在 Chatterjec (1948) 对稻属校订后不久。在稻属校订中，Chatterjec 将所有美洲、非洲和部分亚洲的多年生野生稻都归于展颖野生稻。虽然长雄蕊野生稻与近缘稻种之间很难产生杂种，但当人们逐渐认识到长雄蕊野生稻具有很强的生殖隔离的特点后，多数学者就不再认为非洲栽培稻起源于巴蒂野生稻了。Sampath 等随后提出，长雄蕊野生稻可能衍生出长雄蕊野生稻和巴蒂野生稻的中间类型，这些类型通过相互杂交产生巴蒂野生稻，再由巴蒂野生稻产生非洲栽培稻。

多数学者认为，巴蒂野生稻是非洲栽培稻起源的野生种祖先。巴蒂野生稻的分布范围虽不及长雄蕊野生稻，但比非洲栽培稻要广得多。巴蒂野生稻不像长雄蕊野生稻长得那么密集，它是一年生野生稻，靠种子繁殖，主要生长在沟溪、沼泽地带，稻田、沟渠、老稻田也经常出现。这种野生稻无浮生习性，不能耐洪