

# 食用菌杂交育种中的技术策略(上)

鲍大鹏

(上海市农业科学院食用菌研究所, 农业农村部南方食用菌资源利用重点实验室,  
国家食用菌工程技术研究中心, 上海市农业遗传育种重点实验室, 上海 201403)

**摘要:** 杂交育种是食用菌育种的重要方法, 但是杂交育种实践存在诸多不确定性。笔者倡导建立食用菌理性杂交育种体系, 并分析实现该体系的9个技术策略, 包括育种目标、杂交理念、骨干亲本、杂交路径、杂交代量、杂交代际、品种系谱、品种系列以及种质资源。明确的育种目标是食用菌育种实践的第一要素, 准确理解和正确运用杂交育种理念是培育新品种的关键; 骨干亲本是杂交育种的核心材料, 是理性杂交育种的关键物质要素; 合适的杂交代量和合理的杂交组合能够提升获得优良杂交子的概率; 杂交代际的合理设计和杂交路径的准确判断体现出育种者对育种目标及育种材料的深刻理解与精准掌控, 有助于通过基因重组等路径强化优良农艺性状, 有助于减少杂交子遗传不稳定性; 品种系谱的传承有序既是大量育种实践的结果, 更是理性杂交育种的基石; 丰富多样的品种系列是食用菌杂交育种成果的直观体现, 也是适应多样栽培环境和满足广泛市场需求的必然产物; 丰富多样的种质资源是杂交育种实践的重要物质载体, 要重视对其遗传多样性的挖掘。建立理性的食用菌杂交育种体系, 不仅能够增强育种实践的确定性, 提高育种成果的预见性, 还可为评判育种实践的成效、成功、成果提供至关重要的参考依据。

**关键词:** 杂交育种; 育种目标; 品种系谱; 骨干亲本; 杂交代际

# Technical Strategies in Cross Breeding of Edible Fungi(I)

BAO Dapeng

[Institute of Edible Fungi, Shanghai Academy of Agricultural Sciences; Key Laboratory of Edible Fungi Resources and Utilization (South), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, P.R.China; National Engineering Research Center of Edible Fungi; Key Laboratory of Agricultural Genetics and Breeding of Shanghai, Shanghai 201403, China]

**Abstract:** Cross breeding is an important approach in edible fungi breeding, but the practice of cross breeding involves many uncertainties. The author raises the notion of establishing a rational cross breeding system for edible fungi, and analyzes the technical strategies in this system from the following nine aspects: breeding goals, crossing concepts, core parental strains, crossing volume, crossing generations, variety pedigrees, variety series, crossing paths, and germplasm resources. A clear breeding goal is the No.1 element of edible fungi breeding practice. Accurate understanding and correct application of cross breeding concepts are crucial for developing new varieties. The orderly inheritance of variety pedigrees is not only the result of extensive breeding practices but also the cornerstone of rational cross breeding. Core parental strains serve as the core material in cross breeding and thus are the key material element of rational cross breeding. Appropriate crossing volume and reasonable crossing combinations can increase the probability of obtaining superior hybrid

收稿日期: 2024-10-08 原稿; 2024-11-02 修改稿  
基金项目: 国家自然科学基金(32372789); 山东重点研发计划(2022CXGC010610)  
作者简介: 鲍大鹏(1969—), 男, 博士, 研究员, 主要从事食用菌遗传育种研究。E-mail: 1610301025@qq.com

offspring. Reasonable design of hybrid generations and the accurate judgment of crossing paths need breeder's deep understanding and precise control of breeding goals and breeding materials, facilitating enhancement of superior agronomic traits through genetic approaches such as gene recombination and reduction of genetic instability of hybrid offspring. A rich and diverse collection of varieties is the embodiment of fruitful achievements in cross breeding of edible fungi, showing adaptation to diverse cultivation environments and broad market demands. Rich and diverse germplasm resources are important materials for cross breeding, and their genetic diversity should be explored with emphasis. A rational cross breeding system for edible fungi not only can increase the certainty of breeding practices and the predictability of breeding results, but also provides a crucial reference for evaluating the effectiveness, outcomes and quality of cross breeding practices.

**Keywords:** Cross breeding; breeding goal; variety pedigree; core parental strains; hybrid generations

自改革开放以来,历经四十余年发展,我国食用菌总产量增幅高达七百余倍,这一成就不仅在我国农业领域具有里程碑意义,也会在全球农业发展史上留下深刻的印记。在这个辉煌成就的背后,我国食用菌种业发挥的重要支撑作用不容忽视。在过去四十余年中,我国食用菌种业同样取得了显著成效。

我国食用菌产业虽然取得了长足进步,但仍未达到国际领先水平,我国尚未成为食用菌强国。我国食用菌种业也面临着诸多挑战与问题,在未来发展中需要持续努力,以更加严谨、务实、理性的态度,推动食用菌种业高质量发展。

中国工程院李玉院士于2022年在《人民日报》上发表的文章中指出,我国食用菌产业当前最为迫切需要突破的关键技术即为“菌种培育技术”<sup>[1]</sup>,但是我国当前的菌种培育技术体系尚不完善,“育种的方法学”尚未完全确立<sup>[2]</sup>。在食用菌育种实践中缺乏有效的理论指导,更缺乏符合统计学原理的试验设计、数据积累、结果分析和规律总结,育种者难以对育种实践结果进行深入的凝练和总结。

2022年,在国家食用菌产业技术体系、中国农学会食用菌分会联合发起的征集活动中,我国食用菌产业发展面临的十大科学问题与十大技术问题被一一列出<sup>[3]</sup>。其中,育种技术是食用菌产业核心技术的重要组成部分,然而,由于我国在种业科技领域的研究尚显不足,导致我国在大宗食用菌品种上缺乏自主知识产权,品种更新速度缓慢,品种严重同质化<sup>[3]</sup>。

最为常见的食用菌育种技术包括系统选育、杂交育种以及突变育种等,其中,杂交育种是最重要的。杂交育种是建立在应用基础研究之上,通过遗传物质重组培育食用菌新品种的技术系统。全面阐明食用菌杂交育种比较困难,至少需要包括理论基础和实践路径两个方面。笔者曾撰写《食用菌杂交育种中的科学问题》一文,尝试剖析食用菌杂交育种中所面临的科学难题与挑战<sup>[4]</sup>。在本文中,笔者尝试从实践层面对杂交育种技术进行系统总结,期望能够为育种者提供参考。

杂交育种作为一项重要育种技术,虽效果显著,却需要育种者在时间与精力上作出巨大投入,且杂交育种结果常常不可预测,令人困扰,如难以筛选出理想的杂交品种、选育出的品种快速退化、杂交数据虽多却难以觅得明确规律等。基于此,笔者认为建立食用菌理性杂交育种体系是值得关注的基本理论建设工作。

我国食用菌栽培种类繁多,中国食用菌协会用于统计我国食用菌总产量的食用菌物种至少有34种<sup>[5]</sup>。在分类地位上,这些食用菌大部分属于担子菌,少数属于子囊菌。不同食用菌的遗传学特性具有很大差异,从交配型系统来看,目前栽培的食用菌,有的属于异宗结合中的二极性系统,有的属于异宗结合中的四极性系统,还有的属于同宗结合<sup>[6]</sup>,因此,要总结一套系统的育种理论和技术体系来指导食用菌育种工作是一个巨大的挑战。

杂交育种的生物学基础是有性生殖,在这一过程中,控制农艺性状的遗传物质通过重组产生新

的等位基因组合，使培育出的杂交后代具有新的性状。尽管不同食用菌具有不同的遗传背景，但是杂交育种过程都遵循这一基本规律，由此笔者提出食用菌理性杂交育种体系的技术策略。

笔者认为食用菌理性杂交育种体系的技术策略至少需要考虑9个方面：育种目标、杂交理念、骨干亲本、杂交路径、杂交体量、杂交代际、品种系谱、品种系列以及种质资源。在食用菌育种实践中，这些策略有的已经得到广泛应用，有的正处于不断探索之中，而有的还未受到足够的重视。在综合分析和总结相关育种实践的基础上，笔者倡导建立食用菌理性杂交育种体系，以期为解决“菌种培育技术”的难题贡献一份力量。

## 1 育种目标

确定清晰明确的育种目标是开展食用菌育种工作的出发点，育种目标是整个育种实践的引路牌和目的地，因此在开展育种工作之前，首先要思考的问题就是育种目标。

### 1.1 对食用菌育种目标的认识

在作物育种实践中，育种目标的明确与落实贯穿于从种质资源收集到新品种测试的整个育种过程中。确定合理准确的育种目标能够最大限度地挖掘种质资源的潜力，降低育种工作的盲目性，提升育种工作的主动性，提高育种工作效率<sup>[7]</sup>。

食用菌育种目标即对育成新品种的生物学性状和经济学性状的要求<sup>[8]</sup>。高产、稳产、优质、高效被认为是食用菌育种的总目标，而针对特定品种的育种目标，要综合考虑当前品种现状、育种技术基础、气候环境特征、栽培习惯和水平、经济条件以及市场需求等要素<sup>[9]</sup>。

改革开放后，我国食用菌产业发展迅猛，栽培技术不断迭代，市场需求持续升级，从而促使育种目标不断演变。此外，我国食用菌产业呈现出鲜明的栽培多样性特点，具体表现为栽培种类繁多、栽培区域分布广泛以及栽培环境复杂多变，这些特点要求在确定新品种育种目标时，需要充分体现出适应栽培多样性的需求。

随着食用菌产业的稳步发展，食用菌产量也在持续增长，这为食用菌加工产业带来丰富的原料资源。近年来，食用菌加工技术在传统工艺的基础上取得了长足的进步，不仅保留了传统的干制、盐渍、罐头、速冻等加工方式，还涌现出许多新兴的加工产品，如即食休闲食品、调味食品、便捷调理食品、主食类食品以及功能性营养产品等<sup>[10]</sup>，这些新产品为市场带来更多选择。因此，确定食用菌育种目标时，也需要充分考虑加工适应性，培育出既满足市场需求又具备良好加工特性的优质品种。

此外，随着消费者对食品健康、营养和风味要求的提高，确定食用菌育种目标时，还需注重提升产品的营养价值，改善其风味和口感，以更好地满足市场需求<sup>[11]</sup>。选育高蛋白、富含膳食纤维和抗氧化成分的食用菌品种，正成为育种的新目标。

### 1.2 我国香菇( *Lentinula edodes* )育种目标的变化

在我国香菇育种进程中，随着栽培技术变革、市场变化、区域扩展和深加工要求而出现不同的育种目标，回顾总结这些育种目标的形成和实现，有助于深化对育种目标的认识，把握新育种目标的产生方向。

#### 1.2.1 适应香菇传统栽培方式变革的育种目标

20世纪50年代，陈梅朋建立起香菇纯菌种分离和生产技术体系，使香菇段木栽培技术在全国得到广泛传播和普及<sup>[12]</sup>。此后，香菇栽培技术革新不断迭代发展，育种成果持续推陈出新。

到20世纪80年代初，我国仍旧存在香菇段木栽培，此时以培育适合段木栽培的香菇品种的育种目标依然存在<sup>[13]</sup>。20世纪60年代，何园素等<sup>[14]</sup>成功研制出香菇室内木屑代料压块法栽培技术，筛选出配套的‘7402’菌种<sup>[15]</sup>，开辟了培育适合香菇木屑压块栽培品种的新赛道。20世纪80年代初，彭兆旺发明人造菇木（代料袋式法）栽培香菇技术之后<sup>[16]</sup>，香菇育种目标再次转向。黄秀治和蔡衍

山<sup>[17-18]</sup>将日本优良香菇菌株和本土野生香菇菌株进行单孢杂交,选育出的品种‘Cr-02’,适合人造菇木的栽培方式,很快成为广泛推广的主栽品种。

除了栽培方式对香菇育种目标的影响之外,市场消费对香菇育种目标也产生导向。20世纪90年代后,随着香菇对外贸易的兴起和发展,适合在冷藏条件下长期保鲜的香菇成为市场最大的需求,这类香菇在流通中因为长期储藏在冷库中又被称为“冰菇”<sup>[19]</sup>。同时,鲜香菇出口贸易带动了国内鲜香菇的消费市场,因此适合鲜品销售的品种成为育种目标,香菇品种‘L808’因为具有朵型圆整、柄短肉厚、菇质致密等特点,能够满足香菇外销和鲜销市场需求而被迅速推广<sup>[20-21]</sup>。

自20世纪90年代以来,我国食用菌产业的“南菇北移”战略取得明显成效<sup>[22]</sup>,其中香菇是尤为突出的标志性代表<sup>[23]</sup>。河南、湖北、河北、辽宁等省份逐步取代福建、浙江等传统香菇产区,成为新的香菇重要主产区<sup>[24]</sup>。在“南菇北移”中,香菇栽培范围从温带南缘的湿润区域扩散至温带中部的干燥区域<sup>[25]</sup>,因此,适合新栽培地域条件和自然环境的香菇品种成为重要育种目标。针对新的育种目标,育种者在提高香菇品种产量和品质的同时,还特别注重新品种对环境的适应能力和抗逆性。通过将野生种质资源与现有栽培品种进行杂交,育种者成功选育出一系列适合不同地域栽培的香菇新品种<sup>[26-28]</sup>。这些新品种不仅具备优良的农艺性状,还能够新的栽培环境中保持稳定的产量和品质,为“南菇北移”战略的实施提供了种源的有力支撑<sup>[29]</sup>。

#### 1.2.2 适应香菇设施化栽培的育种目标

2010年后,香菇的生产呈现出显著的分工合作的现代生产特点,逐步向集中制棒、分散出菇的两段式集约化栽培模式迈进<sup>[30-31]</sup>,这一转变对香菇育种目标提出了新的要求。发菌阶段耗氧量较低的品种被视为更能适应集约化栽培模式<sup>[32]</sup>;另外,鉴于香菇成熟菌棒在受到震动刺激后,易发生未完全转色便“爆出”的现象,进而导致产量、品质和收益下滑<sup>[33]</sup>,因此,在菌棒运输中不易受震动刺激的香菇品种选育也显得尤为重要。

香菇的工厂化栽培模式通过精细调控栽培条件,实现香菇生产的周年化、不间断出菇。这一模式对香菇品种选育提出了新的目标,不仅要求子实体肉质厚、朵型大而圆正的单生品种;同时,为加速出菇房的周转效率,还需选育菌龄短、出菇集中且整齐的香菇品种<sup>[34]</sup>。

#### 1.2.3 适应香菇加工需求的育种目标

香菇现在已成为我国食用菌第一大栽培种类,加工消费量占总消费量的30%<sup>[35]</sup>。香菇加工产业的作用不可忽视,香菇的加工包括干制、切片等初级加工,香菇罐头、调味品、休闲食品、粉体配料等深加工,以及医药及保健产品、化妆品等精深加工<sup>[36]</sup>。不同加工市场对香菇的品质要求不尽相同,尤其是随着香菇消费细分市场的发展,对香菇特定品质的要求越来越明显。

饺子和包子馅等食品加工企业对香菇子实体完整度要求不高,但要求香菇的香气浓郁且价格较低<sup>[35]</sup>,用于鲜销的常规栽培品种很难满足这个需求,而一些野生驯化品种则具有容易开伞、朵型大、香味足等特征,正好契合这类需求;保健品加工企业则需要多糖含量高、不易富集重金属的品种。目前,已有高多糖含量香菇品种被选育,如多糖含量可达13.21%的品种‘沪香922’<sup>[37]</sup>。香菇菌柄由于适口性较差,在鲜销市场不具有优势,但香菇菌柄的深加工利用具有较好的发展前景,菌柄不仅可用于提取蛋白、膳食纤维、多糖等,还可以用于加工香菇酱、香菇柄松、仿真素肉干、果脯等高值化产品<sup>[36,38]</sup>。目前,关注香菇菌柄品质的育种工作开展较少。

### 1.3 我国金针菇(*Flammulina filiformis*)育种目标的变化

金针菇目前是我国食用菌工厂化栽培的第一大种类,在我国金针菇产业的发展历程中,在不同历史阶段也呈现出不同的育种目标。

在20世纪90年代末之前,我国金针菇生产模式主要为袋式栽培<sup>[39]</sup>,此时育种目标以高产为主,

但同时要求子实体菌盖内卷、菌柄白至淡黄色、基部无绒毛且脆嫩,以及风味芬香<sup>[40]</sup>。进入21世纪后,从日本引进的金针菇工厂化瓶式栽培模式快速成为我国金针菇生产的主流模式<sup>[41]</sup>,金针菇的育种目标随之转向白色品种选育<sup>[42]</sup>。鉴于金针菇流通市场对根部紧实度、切口白度、菌柄长度和粗度、菌盖形状和大小等指标都有严格的等级要求<sup>[43]</sup>,与这些指标对应的农艺性状都自然而然地成为金针菇的育种目标。

值得探讨的是,这些针对金针菇鲜品品质的要求,往往并非源自市场终端消费者的直接需求,而是经销商对产品特性的特定追求。鉴于经销商在流通环节中的主导地位,金针菇的育种目标逐渐偏离了满足消费者偏好的初衷,转而更侧重于适应流通环节的需求。这一现象导致近年来白色金针菇鲜品频繁受到消费者的诟病,凸显了育种目标上存在的偏差,这无疑值得育种者反思。

近年来,随着消费市场对工厂化瓶式栽培白色金针菇品质的重新审视,浅黄色金针菇凭借其独特的菌香和滑润的口感,逐渐赢得市场青睐。这一趋势促使育种界将选育浅黄色金针菇工厂化生产菌株作为新的育种目标,以期满足市场的新需求<sup>[44]</sup>。

#### 1.4 关于“三位一体”栽培体系下育种目标的思考

在我国食用菌产业向设施化与工厂化生产模式发展的过程中,一些商业化品种,如金针菇工厂化生产的主导品种‘T-011’与‘T-022’<sup>[45]</sup>、双孢蘑菇(*Agaricus bisporus*)工厂化专用的品种‘A15’<sup>[46]</sup>,都与生产工艺及设施设备紧密融合,形成菌种、工艺、设备相互协调为一体的综合栽培体系。“三位一体”体系在长期栽培实践中历经反复调试与持续优化,达到最佳栽培效果,展现出较强的稳定性和可靠性,对食用菌育种实践产生较大影响。

在育种实践中,尽管一些菌株在实验室规模的育种测试条件下,展现出优异的农艺性状,但在转移至工厂化生产环境后,其表现往往未能达到预期,如生长周期、产量、外观等关键指标难以超越现有的成熟生产品种,深入分析其原因,主要在于食用菌菌种的生长特性常常依赖于特定的环境条件参数。因此,要实现遗传特性的最佳表达,必须确保与之相匹配的环境条件。然而,工厂化生产所设定的工艺参数与环境条件,通常是基于现有生产用品种的优化结果,这在一定程度上限制了实验室条件下新选育品种农艺性状的最优表现。

针对这一挑战,育种者需深入思考并采取有效措施加以应对。目前,一种被广泛采纳的策略是将新选育的杂交菌株纳入生产流程中进行实地测试,与生产用品种进行对比。然而,这一方法在实际操作中面临诸多问题,如科研人员难以实现对测试过程的全程监控、测试数据的准确性难以保证、测试条件可能过于粗放、环境参数难以灵活调整以及测试样本存在被误采的风险等。

为解决上述问题,探索并应用数字孪生技术调控的数字工厂<sup>[47]</sup>以及构建基于大数据与人工智能技术的数字化精准育种平台<sup>[48]</sup>显得尤为重要。这些先进技术的应用,有望为育种者提供更加高效、准确、精细的工具与手段,推动人工智能技术在食用菌育种工作中的应用进程。

另外,香菇集中专业制棒和工厂化出菇等新的生产模式正在有序发展并逐步成熟,这些模式对香菇育种目标提出了新的要求,强调菌种、工艺、设备“三位一体”系统,可以为香菇新时期育种工作提供新的启示。

#### 1.5 清晰有为的育种目标

在食用菌的育种过程中,需要明确育种目标是为了提升食用菌的产量、质量、抗病性等,还是满足市场需求的其他特定性状。这些目标的确立,将直接影响到种质资源的选择、杂交策略的制定以及新品种的筛选和评价,因此,在食用菌的育种过程中,需要深入研究食用菌的生物学特性以及市场需求、消费者偏好,以明确育种目标,为后续的育种工作奠定坚实基础,尤其需要保持敏锐的市场洞察力和创新思维,不断调整和优化育种目标,以适应市场的变化和发展。

只有确立了育种目标才能够以其为根据,有目的地收集种质资源,选配杂交亲本,确定杂交方

法和筛选标准,提高育种效率。清晰有为的育种目标是培育出食用菌优良品种的第一要素,思考育种目标的内涵是获得优良品种的第一步。

## 2 杂交理念

确立明确的育种目标后,育种方法的选择成为关键步骤。尽管存在多种育种技术,笔者特别强调杂交育种作为最有效的育种技术的重要性,并认为深入理解和重视杂交育种能够有效推进食用菌育种工作。国内外育种者通过杂交育种技术培养出大量食用菌新品种,可见杂交育种理念已经得到广泛认可。我国杂交育种实践中仍旧存在一些不足之处,贯彻杂交育种理念不够深入,其发生原因值得引起重视。

### 2.1 我国食用菌杂交育种成果

我国食用菌产业在 20 世纪 80 年代进入迅猛发展阶段后,诸多学者提出要重视杂交育种实践,建议将其放在培育新品种工作的首位,明确指出杂交育种是培育优良菌种的真正有效方法<sup>[40,49]</sup>。在这一背景下,食用菌杂交育种实践得以广泛展开,并随着理论探索的深入,相继提出对称杂交和非对称杂交<sup>[50]</sup>、有性杂交与无性杂交<sup>[51]</sup>等育种理念。

1979 年,三明真菌研究所率先开展香菇杂交育种<sup>[17]</sup>,开启我国食用菌杂交育种工作的先河。此后,我国育种者通过杂交育种选育出许多食用菌新品种,其中部分为系列化品种。

香菇品种有‘Cr-02’、‘Cr-04’、‘Cr-62’<sup>[52]</sup>、‘申香 10 号’<sup>[53]</sup>、‘申香 16 号’<sup>[54]</sup>、‘申香 1513’<sup>[55]</sup>、‘申香 1644’<sup>[32]</sup>、‘L934’和‘L937’<sup>[56]</sup>、‘森源 1 号’<sup>[57]</sup>、‘冀香 15’<sup>[58]</sup>、‘农香 2 号’<sup>[59]</sup>、‘农香 152’<sup>[60]</sup>、‘辽抚 4 号’<sup>[61]</sup>等。

金针菇品种有‘川金 2 号’<sup>[62]</sup>、‘川金 5 号’<sup>[63]</sup>、‘川金 33’<sup>[64]</sup>、‘上研 1820’<sup>[65]</sup>、‘上研 A130’<sup>[66]</sup>、‘农金 6 号’<sup>[67]</sup>、‘农金 7 号’<sup>[68]</sup>、‘农万金 8 号’和‘农万金 9 号’<sup>[69]</sup>等。

斑玉蕈(*Hypsizygus marmoreus*)品种有‘Finc-B-7’<sup>[70]</sup>、‘闽真 5 号’<sup>[71]</sup>、‘农万真 1 号’<sup>[69]</sup>、‘农万真 2 号’<sup>[72]</sup>等。

双孢蘑菇品种有‘As2796’<sup>[73]</sup>、‘W192’<sup>[74]</sup>、‘W 2000’<sup>[75]</sup>、‘福蘑 52’<sup>[76]</sup>、‘福蘑 48’<sup>[46]</sup>等。

### 2.2 日本食用菌杂交育种情况

20 世纪 40 年代,日本建立起食用菌纯菌种技术,在品种开发的早期主要以野生菌株驯化为主。1950 年之后,日本积极采用杂交育种选育香菇、金针菇等食用菌的新品种<sup>[77]</sup>。在日本香菇登录品种中,有 16 个超过 15 年的长寿品种,如‘JMS 5K-16’、‘KB-2010 号’、‘菌兴 141 号’、‘菌兴 697 号’、‘HS71’、‘JMS KV-92’、‘秋山 A-526 号’等<sup>[78]</sup>。在日本金针菇登录的品种中,也存在众多超过 12 年的长寿品种,如‘T-011’、‘ホクト M-90’、‘大木の白雪 616’、‘EB 赤 1 号’、‘雪ぼうし 2 号’等<sup>[79]</sup>。通过检索日本农林水产省的官方网站(<https://www.hinshu2.maff.go.jp/>),笔者发现这些品种均通过杂交育种培育而成。

进一步分析 1978—2006 年(自 2007 年起,新登录品种的育种技术及亲本来源等信息便不再对外公布)日本的香菇品种,发现在登录的 173 个品种中有 153 个品种通过杂交育种获得,占比高达 88.4%。由此可见,日本食用菌育种者之所以能够持续不断地创制大量优良品种,可能正是得益于其长期坚守杂交育种技术路线的结果。

### 2.3 我国食用菌杂交育种不足之处及原因探讨

总体来说,目前我国食用菌育种的许多工作是基于系统选育技术开展的,杂交育种在我国育种实践中的使用率仍然较低,平均使用率约为三分之一。对 2004—2024 年在《园艺学报》上发表的食用菌新品种的选育技术进行统计,这些食用菌新品种均经过审定、认定或者获得专利权,总共有 62

个,其中采用系统选育技术的品种有35个(占比56.4%),采用杂交育种技术的品种为23个(占比37.1%),4个(占比6.5%)采用诱变育种技术。对2014—2024年在《食用菌学报》上发表的育种类论文进行统计,共有14个新品种/菌株,其中7个(占比50.0%)采用系统选育技术,5个(占比35.7%)采用杂交育种技术,2个(占比14.3%)采用诱变育种技术。《菌物学报》自2020年第6期起设立食用菌“新品种快报”专栏,至2024年第11期,该专栏共报道39个食用菌新品种,其中25个(占比64.1%)采用系统选育技术,13个(占比33.3%)采用杂交育种技术,1个(占比2.6%)采用诱变育种技术。

虽然在不同的食用菌新品种选育中杂交育种的使用率会有所不同,但在香菇育种中杂交育种的使用率较高。对2007年和2008年25个香菇国审品种的育种技术进行统计,其中有12个通过杂交育种获得<sup>[80]</sup>,占比48.0%,这明显高于杂交育种技术使用率的平均水平。

我国食用菌新品种选育中杂交育种技术使用率较低的原因,笔者认为可能涉及以下三个方面。

首先,杂交育种实践是一个长期且耗时耗力的工作,需要不断坚持才能够最终获得优良品种,但是我国食用菌新品种知识产权保护机制仍旧存在许多有待提升的空间,不仅有偿使用知识产权的契约意识还没有在业界普遍建立起来,而且食用菌这类微生物品种专利的授权和保护范围以及如何判断专利侵权问题,都存在一定的难度<sup>[81]</sup>,使得育种者的劳动成果难以得到有效保护,这导致科研单位和企业都缺少开展杂交育种的动力。能够坚持食用菌育种工作的机构和企业本就寥寥无几,而能够坚持开展更加费时费力的杂交育种的机构和企业更加稀少。

近年来,食用菌界对食用菌知识产权保护意识正在逐步增强。2022年3月1日新修订《中华人民共和国种子法》正式施行,确立育种保护新范式,引入实质性派生品种(EDV, essential derived variety)保护规则。该规则的实施显著增强对原始品种育种者利益的保障力度,能够实现原始品种权人与实质性派生品种权人的利益平衡<sup>[82]</sup>。截至目前,已经有香菇、糙皮侧耳、金针菇、灵芝属等15个种属食用菌列入我国植物新品种保护名录,建立起植物新品种权认定机制<sup>[83]</sup>,有24个地区(省、市、自治区)建立食用菌品种认定(鉴、评)定工作体系。

2020年,北京知识产权法院宣布我国首例食用菌专利侵权案件审判结果:品种侵权成立。此案件对促进我国食用菌种业健康有序发展具有重大而深远的意义。在此案件中,对侵权菌株中975 bp特异DNA片段进行鉴定、比较是判决的关键,这反映出遗传证据和表型证据具有同样的价值<sup>[84]</sup>。目前,食用菌品种申请植物新品种权的DUS认证,分子标记检测是必要的条件,申请品种与近似品种只有显示出一定的差异才可能通过认证。

MNP(multiple nucleotide polymorphism)分子标记是正在被广泛认可的一种可信度较高的分子标记,已在香菇、金针菇、刺芹侧耳等重要食用菌上对其进行深度开发<sup>[85-87]</sup>。未来在权威机构的组织下,对用于品种鉴定的MNP分子标记数量和种类达成共识之后,我国食用菌品种的知识产权保护水平一定能够迈上一个新的台阶。这些发展中的新现象和新趋势必将增强育种者培育食用菌新品种的信心和动力。

其次,对食用菌杂交育种的遗传学知识掌握不够全面也是一个重要原因。担子菌的遗传学知识相对比较复杂,且在高等教育的真菌学教学中涉及较少且浅尝辄止,加之我国高职院校开设食用菌专业相对不足<sup>[88]</sup>,使得从事食用菌育种研究的科研人员在遗传学基础知识上存在短板。

第三,食用菌学科建设还没有形成一个完整的体系<sup>[89]</sup>,学界长期以来对构建杂交育种理论的忽视,也是导致杂交育种技术发展缓慢的原因之一。相关杂交育种理论和理念缺少深入交流和探讨,难以得到及时更新与深化,和几十年前相比并没有突破性发展。因此,需要加强杂交育种技术研究,并不断更新杂交育种知识,强调杂交育种技术应用体系和理论体系建设的重要性。

## 2.4 认知明确的杂交理念

认知明确的杂交理念是培育出食用菌优良品种的关键。杂交育种的本质是人为的基因重组,是人为加速自然演化和性状聚合。杂交是一种繁琐的育种方法,也是最高效的育种方法。

## 3 骨干亲本

骨干亲本作为重要的种质资源,在杂交过程中发挥主导作用。骨干亲本的选择是杂交育种策略中的关键因素,因此,在决定采用杂交育种技术后,首要任务是从现有的骨干亲本资源中筛选出与育种目标相匹配的亲本菌株。

### 3.1 骨干亲本的作用

在农业育种领域,骨干亲本是指具备高度杂交潜力,能够衍生出众多推广品种,在杂交育种实践中发挥核心作用的育种材料<sup>[90]</sup>。

在农作物育种实践中,骨干亲本比比皆是,它们普遍具有综合性状优良、一般配合力高以及适应性广泛等特征。骨干亲本通常在高强度育种利用中形成,是经过大量育种实践检验过的优良种质类型,往往聚合了来自多个优良材料的优良性状,因此,可以作为基础育种材料培育出众多优良品种<sup>[91]</sup>。

骨干亲本的形成和有效利用对推进作物遗传育种进程具有重要作用<sup>[91]</sup>。在我国常规水稻新品种培育中,有 19 个籼稻(*Oryza sativa* subsp. *indica* Kato)和 6 个粳稻(*O. sativa* subsp. *japonica* Kato)品种是对水稻产量提高作出重大贡献的核心骨干亲本<sup>[92]</sup>。

骨干亲本是新品种培育的重要种质类型,是实现品种升级换代的关键。长期育种实践表明,骨干亲本形成和利用不仅需要考虑其遗传特性,还必须结合育种目标 and 市场需求挖掘、创制和有效利用新型骨干亲本<sup>[91]</sup>。在我国小麦(*Triticum aestivum* L.)从 20 世纪 50 年代到现在的育种发展历程中,不同阶段有着不同的育种目标,包括抗病稳产、矮化与高产、高产和优质、高产抗病等<sup>[93]</sup>,每个阶段的骨干亲本基本反映了当时的育种目标 and 需求<sup>[91]</sup>。在我国食用菌育种的发展历程中,不同阶段的育种目标也不同,骨干亲本也存在差异。

### 3.2 我国金针菇育种中的骨干亲本分析

在农作物育种实践中,大部分骨干亲本的形成历史可以通过追溯系谱进行还原<sup>[91]</sup>。在食用菌育种实践中,如果系谱记录完全,同样可以清晰地追溯到骨干亲本。对于系谱记载不完整或来自变异单株的骨干亲本,在高通量测序技术出现之前,追溯其形成历史是一个困难的问题,而基于高通量测序开发出的高密度分子标记技术,能够为还原骨干亲本的形成历史提供重要遗传信息<sup>[91]</sup>。目前,在分子水平上阐明骨干亲本的遗传构成和利用效应,从而提高作物育种工作中亲本选配的准确性和效率,已经成为国内外作物育种基础理论研究的主攻方向之一<sup>[91]</sup>。笔者尝试通过分析文献资料溯源我国白色金针菇骨干亲本。

目前我国白色金针菇种质资源主要分为两个类群<sup>[94-96]</sup>。XIAO 等<sup>[94]</sup>对 110 个金针菇栽培菌株的遗传多态性进行分析,结果表明白色金针菇菌株分布于两个较近的进化支“Group 2”和“Group 3”中。沈颖越等<sup>[95]</sup>对国内外的 28 个金针菇菌株进行重测序分析,结果表明白色金针菇栽培菌株分别聚集在两个较近进化支“栽培菌株 I”和“栽培菌株 II”上。高利慧等<sup>[96]</sup>对收集自国内外的 92 个金针菇栽培菌株进行遗传分析,结果表明白色金针菇菌株分别聚集在“Group II-1”和“Group II-2”两个进化支上。

我国工厂化生产的白色金针菇品种全部来自日本<sup>[94]</sup>。白色金针菇遗传资源分三次传入我国<sup>[94, 97]</sup>:第一次是 20 世纪 70 年代、第二次是 20 世纪 80 年代、第三次是 21 世纪 10 年代(图 1)。

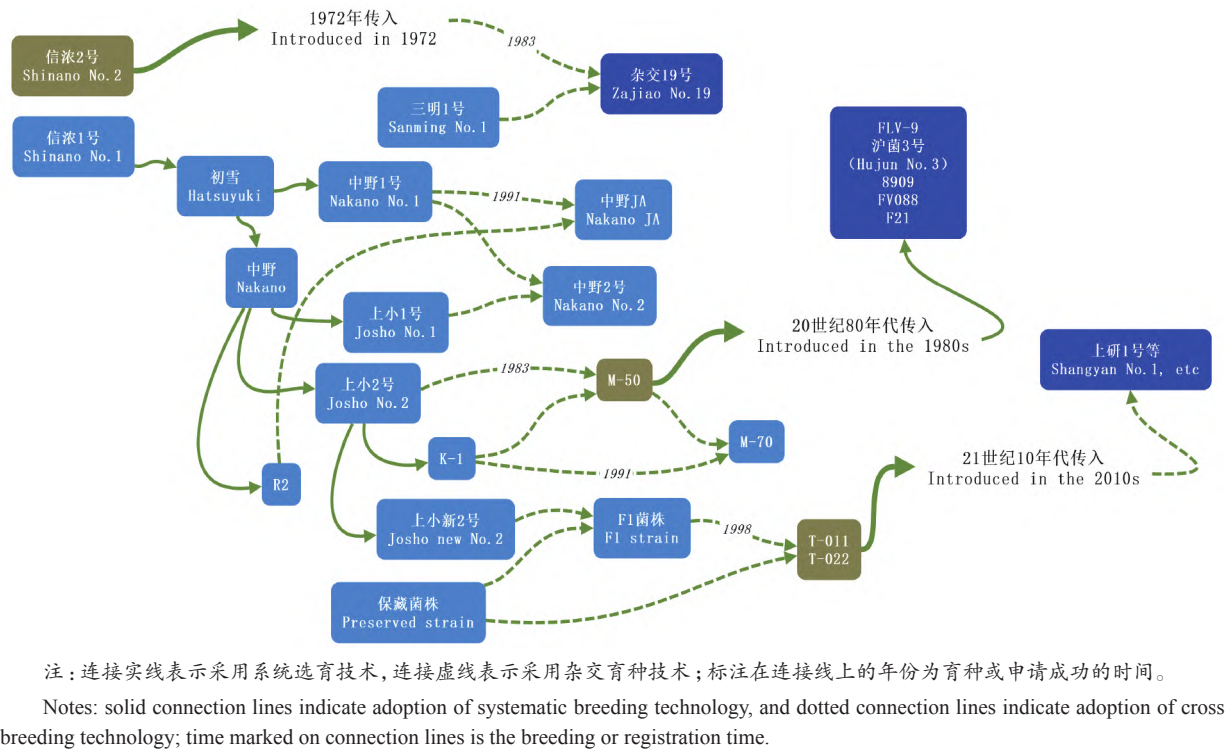


图 1 金针菇白色品种系谱以及传入我国时间

Fig. 1 Pedigree of white varieties of *F. velutipes* and their time of introduction into China

第一次传入的白色金针菇品种是‘XN2’(‘信浓 2 号’), 于 1972 年由黄年来引入<sup>[98]</sup>。‘信浓 2 号’菇体洁白, 但是菌柄基部淡黄色, 还不是真正意义上白色金针菇种质。以‘信浓 2 号’和‘三明 1 号’为亲本杂交选育出‘杂交 19 号’品种<sup>[99]</sup>, 成为广泛应用的当家品种<sup>[100]</sup>。

第二次传入的白色金针菇种质资源没有明确的代表菌株。根据文献报道, 80 年代, 我国多次从日本引入白色金针菇品种, 系统选育出‘FLV-9’<sup>[101]</sup>、‘沪菌 3 号’<sup>[102]</sup>、‘8909’<sup>[103]</sup>、‘FV088’<sup>[104]</sup>、‘F21’<sup>[105]</sup>等多个白色金针菇品种。20 世纪 80 年代, 日本育成真正的纯白色金针菇品种‘M50’并迅速成为主栽品种<sup>[106]</sup>。我国引进日本的品种中均未标明名称, 但其中可能就包括‘M50’, 该品种的一个显著特点是子实体在生长过程中不会因光照影响而带有淡黄色, 这与‘FV088’引种试验报告结果相同<sup>[104]</sup>。

第三次传入正值我国金针菇工厂化企业发展的快速增长期, 传入的是日本千曲化成公司培育的适合工厂化瓶式栽培的品种‘T-011’和‘T-022’<sup>[45]</sup>。目前, 采用这两个品种作为亲本选育的品种报道较少, 其中‘上研 1 号’是采用‘T-011’为亲本多孢自交选育而来<sup>[107]</sup>, 但是基于金针菇种质资源系统发育分析表明, 一些市场上流通的菌种可能都是从这两个品种中系统选育或者杂交选育而来<sup>[103]</sup>。

根据白色金针菇种质资源的遗传多样性分析, 发现第一次和第二次传入的白色金针菇种质具有较近的亲缘关系。LIU 等<sup>[94]</sup>的研究结果表明, 由‘XN2’(‘信浓 2 号’)杂交亲本产生的黄色菌株‘F64’和第二次传入我国的白色菌株‘F21’都聚集在同一个进化支( group 2 ), 而且‘F64’相对于‘F21’位于更加祖先的基部进化分支上, 这说明‘F21’所携带的种质来源于‘F64’; 第三次传入我国的白色菌株‘F150’菌株聚集在另外一个进化支( group 3 ), 并且位于进化分支的基部<sup>[94]</sup>, 这说明‘F150’可能作为育种亲本为该进化支( group 3 )中其他菌株贡献了遗传种质背景。

20 世纪 50 年代到 60 年代前期, 在日本‘信浓 1 号’和‘信浓 2 号’是使用广泛的金针菇品种。由于这个阶段日本育种技术还是以系统选育为主, 这两个品种可能具有较近的亲缘关系。20 世纪 50 时

代到 70 年代后期,通过继代培养和栽培过程中的突变选育,以‘信浓 1 号’为亲本选育出‘初雪’、‘中野’、‘R2’、‘K-1’以及‘上小新 2 号’等品种<sup>[108]</sup>。这些品种颜色偏白、产量高,在上世纪 80 年代初一直是主流栽培品种。20 世纪 70 年代后,杂交技术开始普及。1983 年,日本鸟取大学北本丰以‘K-1’和‘上小 2 号’为亲本杂交选育出第一个纯白色的金针菇品种‘M-50’<sup>[109]</sup>,随后通过杂交育种陆续选育出一批白色金针菇品种。1998 年,在第一个白色金针菇品种‘M-50’选育出 15 年后,以‘上小新 2 号’和育种者收藏菌株为亲本通过杂交和回交选育出品种‘T-011’,以及后来的‘T-022’(图 1)。由此可见,‘M-50’、‘T-011’、‘T-022’都有共同祖先亲本‘信浓 1 号’。‘M-50’、‘T-011’、‘T-022’进一步衍生的后代与‘信浓 2 号’杂交衍生的‘F64’可以聚集在相同的进化支上<sup>[94]</sup>,也说明‘信浓 1 号’和‘信浓 2 号’具有较近的亲缘关系。目前,我国白色金针菇的种质可能都是起源于这两个品种。虽然我国白色金针菇遗传种质分成两个进化类群,但是这两个类群亲缘关系很近<sup>[96]</sup>,这可能与我国白色金针菇菌株都包含有骨干亲本‘信浓 1 号’和‘信浓 2 号’的遗传背景有关。

### 3.3 我国香菇育种中的骨干亲本分析

在我国香菇育种实践中,也存在一些重要的骨干亲本,如‘苏香’、‘L808’。香菇‘L808’之所以能够成为骨干亲本,一方面其本身聚集了大量的优异农艺性状,另一方面在香菇育种实践中,‘L808’被众多育种者作为亲本培育出‘冀香 3 号’<sup>[110]</sup>、‘冀香 15 号’<sup>[58]</sup>、‘森立 17’<sup>[111]</sup>、‘浙香 6 号’<sup>[112]</sup>、‘辽扶 4 号’<sup>[61]</sup>、‘师香 1 号’<sup>[113]</sup>、‘申香 215’<sup>[114]</sup>、‘申香 1513’<sup>[55]</sup>等众多品种。

在作物育种实践中发现,骨干亲本形成存在一定的偶然性,预见性差<sup>[91]</sup>,例如日本森产业的香菇 JMS 系列中,‘明治 1303’和‘明治 1303 早生’菌株在育种实践中成为骨干亲本,培育出众多香菇品种,这两个(或者其一)菌株在 20 世纪 80 年代也被传入我国<sup>[115]</sup>,但是其在育种实践中应用不广泛,以其为杂交亲本只选育出‘赣香 1 号’<sup>[112]</sup>。

### 3.4 作用显著的骨干亲本

作用显著的骨干亲本是培育出食用菌优良品种的重要育种材料。骨干亲本的确立既是育种者经过大量育种尝试的结果,也是科学选择的结果。骨干亲本是开展理性杂交育种的关键物质要素。

## 4 杂交路径

在食用菌杂交育种实践中,育种目标一旦明确,骨干亲本及适宜的种质资源随即被选定。接下来,亟待解决的问题是如何通过恰当的杂交路径,将优良性状有效地整合至杂交后代中,此环节构成了理性杂交育种技术体系中的核心策略。

### 4.1 食用菌杂交类型

笔者认为,食用菌杂交育种是非常重要的技术,应对其存在的不同类型进一步进行细化分类研究。笔者曾经建议按照杂交亲本来源的不同,将食用菌杂交育种分成四种类型,即自体杂交育种、近缘杂交育种、异缘杂交育种和远缘杂交育种<sup>[4]</sup>。自体杂交(简称自交)育种指利用一个孢子印或者同一个双核体菌株的不同孢子印中获得的单孢分离菌株进行杂交选育品种;近缘杂交(简称近交)育种指在较近亲缘关系亲本之间进行杂交选育品种,比如遗传多样性中聚类在同一个进化支中的菌株之间的杂交,或者是同一个骨干亲本与不同菌株杂交后产生的后代之间的杂交;异缘杂交(简称异交)育种指在亲缘关系较远或没有亲缘的亲本之间进行杂交选育品种,通常是进化树上位于两个不同进化支的菌株之间的杂交;远缘杂交(简称远交)育种是指不同物种之间进行杂交选育品种,这些物种在分类上可能属于不同的属、科甚至目。

食用菌杂交亲本可以分成有性单核体和无性单核体。不同单核体之间的杂交获得的双核体的类

型不同,可分成有性双核体、无性双核体和兼性双核体(图2)<sup>[7]</sup>。这些不同类型双核体的遗传多态性不同,一般来说,有性单核体之间的杂交子遗传多态性最高,且不同亲本来源的有性单核体之间的杂交子遗传多态性高于同一个亲本来源的有性单核体之间的杂交子;有性单核体和无性单核体之间杂交子的遗传多态性次之,且不同亲本来源的有性单核体和无性单核体之间的杂交子遗传多态性高于同一个亲本来源的有性单核体和无性单核体之间的杂交子;遗传多态性最低的是无性单核体之间的杂交,且不同亲本来源的无性单核体之间的杂交子遗传多态性高于同一亲本来源的无性单核体之间的杂交子。

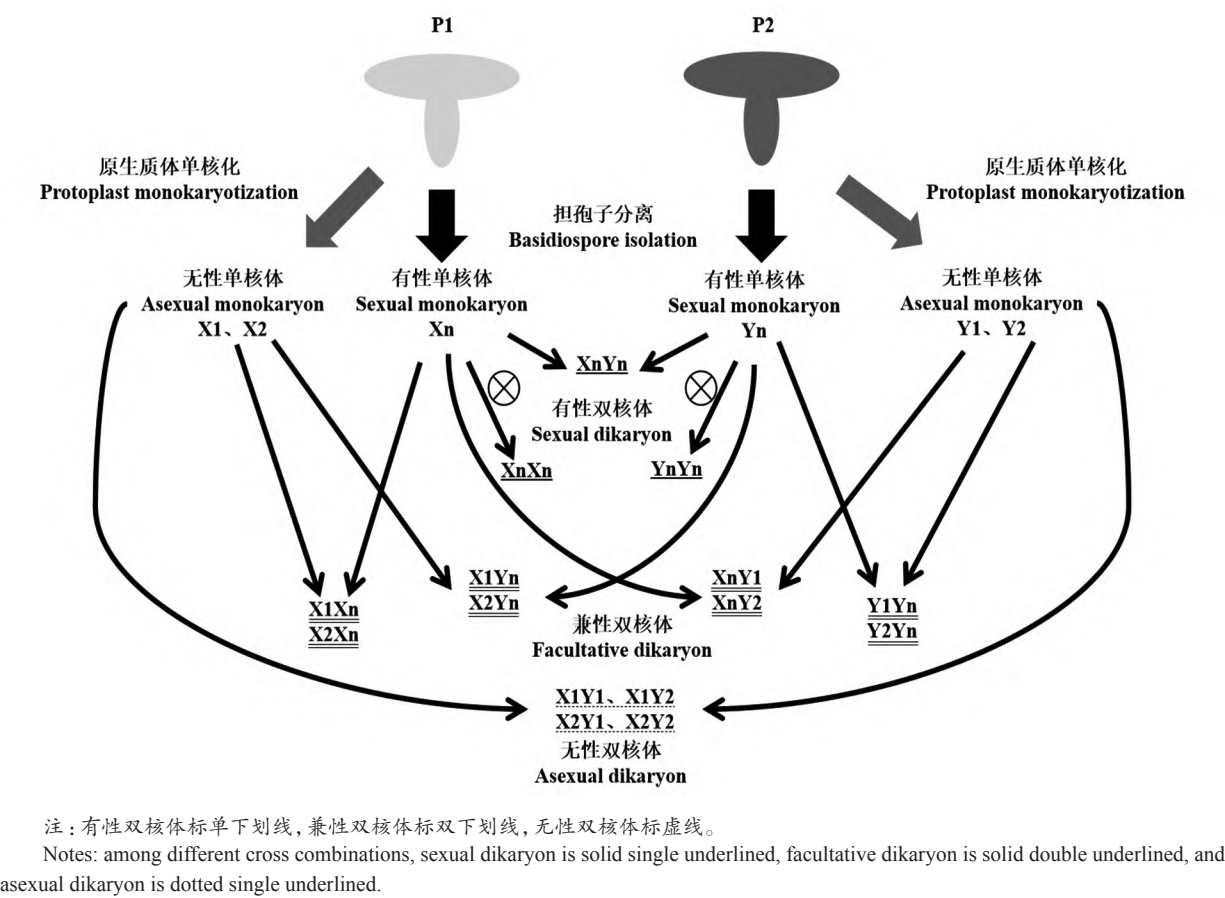


图2 食用菌的有性单核体和无性单核体的杂交育种组合

Fig. 2 Cross breeding combinations of sexual monokaryon and asexual monokaryon of edible fungi

4.2 食用菌杂交育种中的路径分析

在食用菌杂交育种实践中,杂交路径的选择非常重要。根据杂交亲本来源和杂交选配方式,笔者提出一套技术方案,即“三化三合”,涵盖固化、强化、野化、聚合、杂合与纯合六个方面。

固化是指通过有性单核体与无性单核体回交,实现优异等位基因累加与纯化,稳固并提升优良性状的表达。强化是利用侧交技术,增加杂交子中优异等位基因数量的方法,其目的在于显著增强优良性状的表现。野化是通过基因重组将野生种质的遗传信息引入栽培品种中,以丰富栽培种质的基因库,增加遗传多样性。聚合是通过无性单核体与有性单核体杂交,将商业品种中互补的优良基因聚集到杂交子中,创制出能够汇聚双亲优良性状的新品种。杂合则涉及纯合后的亲本与优良商业品种有性单核体之间的杂交,旨在利用杂种优势培育出综合性状优异的新品种。纯合则是通过有性单核体自交或回交,提升等位基因的纯合率,使原本隐性的优异等位基因得以显现,进一步提升品

种的优良特性。

#### 4.3 我国食用菌杂交育种中采用的杂交路径

我国育种者在杂交育种实践中,充分运用了“三化三合”杂交方案。在香菇‘Cr-02’的杂交育种中,其中一个亲本是来自日本的远缘菌株‘7402’,另一个是来自当地的野生菌株‘Lc-01’<sup>[18]</sup>,采用了强化和野化两种杂交方案。金针菇‘杂交19号’的亲本是日本的‘信浓2号’和由野生菌株驯化的‘三明1号’<sup>[98]</sup>,其选育也采用了强化和野化方案。香菇‘辽抚4号’是以长白山野生香菇杂交菌株‘0517’和栽培品种‘L808’为亲本杂交选育而成<sup>[61]</sup>,其选育同样采用了强化和野化技术方案。

‘申香10号’<sup>[53]</sup>、‘申香16号’<sup>[54]</sup>、‘申香18号’<sup>[116]</sup>的选育都是对聚合杂交的实践,均采用原生质体单核化技术制备无性单核体,将应用广泛的香菇‘苏香’、‘26’、‘939’、‘135’、‘申香15号’等菌株的优良性状集中到杂交子代中。

‘农万金9号’采用双单杂交技术将日本商业白色金针菇菌株的优良性状集聚到子代中<sup>[69]</sup>,也采用聚合杂交。

双孢蘑菇‘W192’的选育采用纯合杂交,‘As2796’由‘W95-2’自交产生,‘W192’由‘As2796’与第一轮杂交亲本‘02’回交产生<sup>[74]</sup>,这使得优异等位基因得到纯合。

‘申香1644’以‘申香215’为亲本<sup>[32]</sup>,采用多孢自交育种技术选育而成,运用了纯合杂交方案。

#### 4.4 判断准确的杂交路径

准确选择杂交路径,不仅是培育优质食用菌品种的关键所在,更是育种艺术的深刻体现。成功的杂交配对需要科学指导,更需要育种者对育种材料的深刻洞察和育种路径的熟练掌握,从而实现一种近乎艺术化的精准配对组合。

### 5 杂交体量

杂交子的筛选是育种过程中的重要环节,其中杂交体量是该环节的关键要素,对杂交体量进行准确预估有利于顺利开展工作。若杂交体量过少,则难以发现具有优良性状的组合;反之,若杂交体量过多,则会增加筛选工作的难度。

#### 5.1 食用菌杂交育种体量的分析

杂交子的筛选过程重要而繁琐。在食用菌的杂交育种中,每个从亲本中产生的单核体,都可以独立进行杂交配对产生杂交子,要尽可能选配较多的杂交子,使F1代的同代杂交子群体尽可能多,才有望获得农艺性状优良的F1代品种<sup>[4]</sup>。每个杂交子具有独立生长和扩繁能力,可以通过单株选择法进行农艺性状测试。单株选择法育成的品种都能够形成谱系,可追溯到亲本,但杂交F1代产生大量杂交子,其栽培检测需要投入场地和精力,使得每次检测杂交子的数量有限。

在一次杂交试验中,选择选配多少杂交子构成适度规模,这是一个尚待分析的理论问题。然而,从现有的育种惯例中,可以获得一些具有指导意义的结论。《园艺学报》2004—2024年报道的通过杂交育种获得的23个新品种试验中,有10个提供了进入栽培阶段筛选的杂交子数据,平均为83.8,最多的为230个<sup>[117]</sup>。《食用菌学报》2014—2024年报道的5个杂交育种试验中,配制的杂交子平均数量为65.6,进入栽培阶段筛选的杂交子平均数量是19.8,最多的为45个<sup>[72]</sup>。由此可见我国育种者的杂交育种实践中,杂交子的筛选量级通常为百级。日本报道的食用菌杂交育种实践中,杂交子起始筛选量级通常为千级,接下来每轮筛选会降低一个量级,一般经过三轮筛选得到候选菌株,将其进行扩大栽培试验,最终选出性状优异的新菌株<sup>[118]</sup>。2024年,笔者在走访日本育种公司中了解到,通常一次杂交试验的体量为2 000个杂交子,每个杂交子都只栽培1~2袋(瓶),经过单袋(瓶)初筛,挑选有潜力的杂交子进入下一轮筛选试验。

## 5.2 影响食用菌杂交体量的因素

环境条件、配对方式、杂交子挑选方法、分子标记的应用、表型检测技术的应用等因素都会影响杂交体量的设置。

食用菌生长容易受到环境因素的影响，影响食用菌栽培的环境因素大致分为微观环境因素和宏观环境因素两大类<sup>[119]</sup>。了解环境因素对不同食用菌的生长发育以及基因型的影响具有重要意义。在对杂交子的栽培测试中，观察到的菌株表型是个体基因型、个体所处的具体环境条件以及基因型与特定环境条件之间相互作用的综合结果<sup>[119]</sup>。测试环境条件的设置对杂交体量选择具有较大影响。在筛选工厂化栽培品种时，由于通常在环境可控的条件下进行，其发菌和出菇条件较为一致，因此杂交体量可以较小，而筛选适应性更广的传统栽培品种时，由于需要测试更多的环境条件，就需要更大的杂交体量。

由于杂交子可以分成有性双核体、无性双核体和兼性双核体，这些双核体的遗传多态性呈现出不同程度的差异（图2）。在育种实践中可以根据配对亲本和杂交子的遗传特性制定不同的杂交体量。遗传背景较一致、遗传差异小的杂交子可以降低杂交体量。

食用菌的农艺性状主要由细胞核控制，但近年来发现细胞质遗传对菌丝生长速度、产量等性状都有一定影响<sup>[120]</sup>，因此，需要在杂交配对菌落的两侧挑选同核异质体杂交子<sup>[121]</sup>，这会增加杂交体量。

明确控制某个性状的显性/隐性等位基因，从而开发分子标记辅助杂交子的筛选，可以大幅度降低杂交体量的设置。这是育种者期待的有效筛选方式，也是食用菌遗传学应用基础研究正在努力的方向。

## 5.3 食用菌杂交育种中分子标记的应用

杂交育种在选育过程中要与现代育种技术相结合，特别要充分利用分子标记技术，避免单纯依靠表型选择。分子标记技术可以帮助育种者快速筛选出具有优良性状的杂交后代，减少不必要的田间试验和选择工作。

通过检测杂交子基因组中特定DNA序列或片段，精确追踪、定位与优良性状相关的基因，不仅可以提高育种的准确性和效率，还使育种过程更加科学化和系统化。在食用菌中已有将数量性状与分子标记进行关联分析的报道，如利用InDel(insertions and deletions)标记判定香菇菌株多糖含量高低<sup>[122]</sup>。未来也有望从MNP标记中，通过关联分析找出与产量、抗病性、品质等相关的分子标记，从而助力选育出更优质的食用菌品种<sup>[123]</sup>。

近年来，随着全基因组测序技术的发展和成本下降，可以通过全基因组范围内的分子标记辅助选择，即基因组选择，来评估育种群体的遗传潜能，从而加速育种进程<sup>[124]</sup>。

目前，国际前沿领域已迈入利用人工智能和大数据技术驱动的智能育种技术阶段。在食用菌领域，基于大数据和人工智能的灵芝(*Ganoderma lucidum*)数字化育种平台正在建设之中<sup>[48]</sup>。智能育种技术的利用，将有利于促进食用菌杂交实践中优良菌株的高效筛选。

## 5.4 规模合适的杂交体量

规模合适的杂交体量是培育出食用菌优良品种的必要条件。科学合理的杂交组合如果没有一定杂交量，发现优良杂交子的概率会大大降低。育种者在杂交育种中，可以根据实际情况适当增加配制的杂交子量级，然而盲目增加杂交子数量，不仅不能提升获得优良杂交子的概率，反而会使育种者精力无谓消耗，信心受挫。

# 6 杂交代际

探讨食用菌杂交育种中杂交代际问题尤为关键，这不仅构成了理性杂交育种技术策略的特色部

分,而且是提升食用菌杂交品种稳定性的核心所在。

### 6.1 杂交代际理论假说

食用菌单核体之间杂交后形成双核体杂交子,这是杂交第一代( $F_1$ 代)。 $F_1$ 代双核体杂交子出菇后其有性孢子生成单核体,再次杂交生成新的双核体杂交子,这是杂交第二代( $F_2$ 代),以此类推,可以形成杂交第三代( $F_3$ 代)、第四代( $F_4$ 代).....第 $n$ 代( $F_n$ 代)<sup>[9]</sup>,由此构成杂交代际。

食用菌单核体杂交发生质配之后,由于不立即发生核配,所以杂交子一直处于一种双核体状态。这种杂交子栽培后,在其子实体发生核配之前已经表现出农艺性状。从食用菌杂交路线来看,一次杂交育种试验获得的候选菌株是没有经过核配的杂交子。目前,对双核体细胞核的活跃度认识尚浅,对核间等位基因的研究较少。理论上,食用菌优良性状基因如果分散分布于双核体的两个细胞核中,有可能导致遗传调控和基因表达的不稳定,造成非稳态遗传,这与作物杂交子形成种子不同,种子由二倍体的单核体细胞构成,具有更加稳定的遗传状态。在食用菌杂交育种中,通过增加杂交代际可以将优良基因汇聚到同一个细胞核中,从而使杂交子在双核体机制中提高遗传稳态水平以及优良基因簇的表达水平。

### 6.2 我国食用菌杂交育种中的杂交代际分析

在我国食用菌杂交育种实践的众多案例中,普遍存在多代际杂交的应用。香菇品种‘申香 1513’的杂交选育经过至少两轮杂交代际。第一轮,以香菇中熟品种‘939’和晚熟品种‘申香 15 号’为亲本,利用原生质体单核化技术,采用非对称杂交选育出高产品种‘申香 18 号’<sup>[116]</sup>;第二轮,以‘申香 18 号’和硬质菇品种‘L808’通过孢子单单杂交选育出‘申香 1513’<sup>[55]</sup>。

‘福蘑 52’的选育至少经过四轮杂交代际。第一轮,亲本‘02’和‘8213’之间的同核不育株杂交,选育出杂交子代‘W95-2’;第二轮,‘W95-2’的单孢分离物中选育出‘As2796’,由于双孢蘑菇是次级同宗结合食用菌,因此这一轮杂交相当于自交过程<sup>[125]</sup>;第三轮,‘As2796’的同核不育株与其亲本之一‘02’分离的同核不育株间配对回交,选育出‘W192’<sup>[74]</sup>;第四轮,‘W192’和‘A15’分离的同核不育株杂交获得‘福蘑 52’<sup>[76]</sup>。

### 6.3 日本食用菌典型杂交育种中的多代际杂交运用

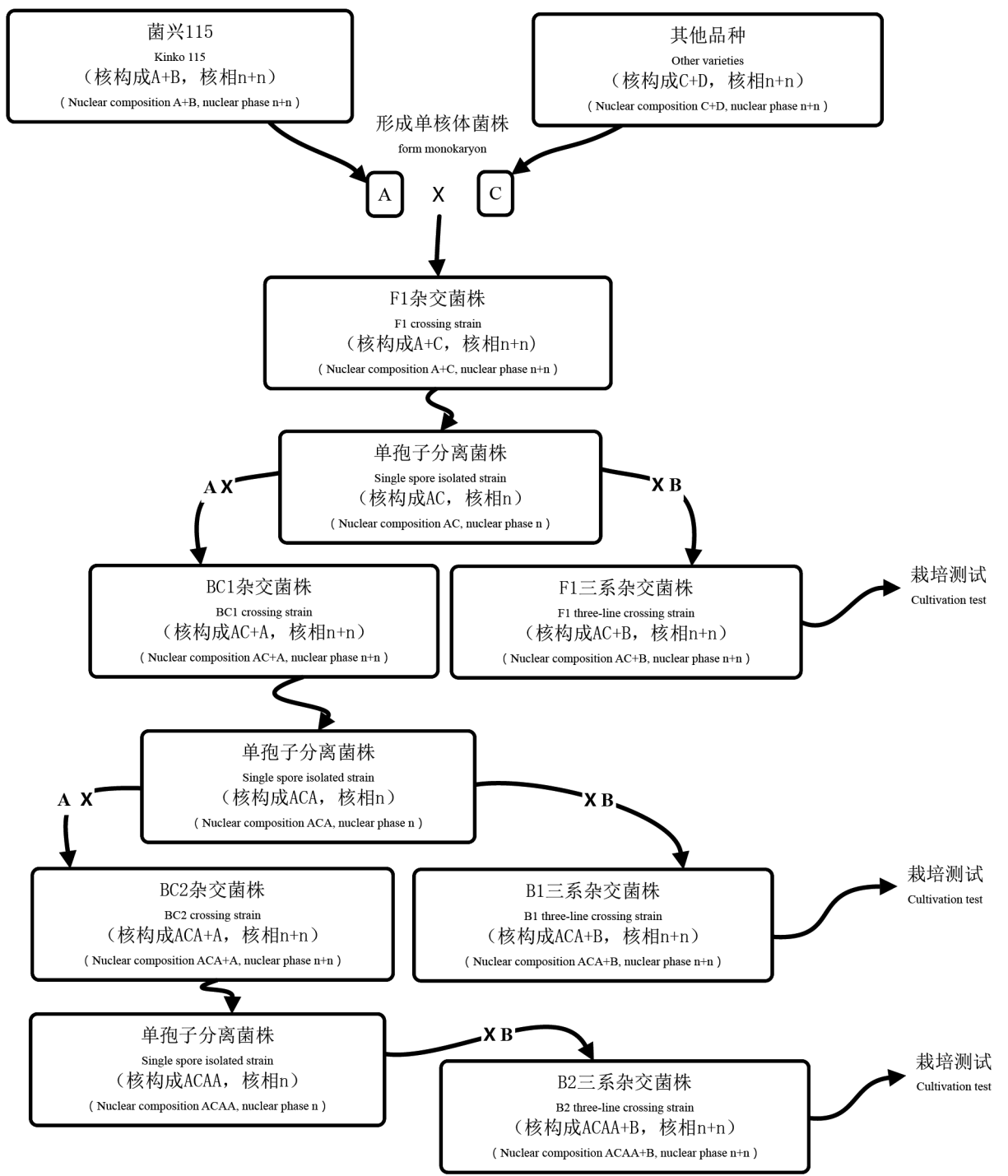
在日本典型的香菇育种过程中可以发现多代际杂交的运用。例如‘JMS 5K-16’的选育经过三轮杂交代际。第一轮,‘明治 1303’和‘明治 1303 早生’杂交,于 1985 年选育出一代品种‘JMS 4H-1’;第二轮,‘JMS 4H-1’和代号为‘No.8074’的菌株测交,于 1988 年选育出二代品种‘JMS 6V-1’;第三轮,‘JMS 6V-1’和一个通过野生菌株和保藏菌株杂交获得杂交菌株杂交,引入野生种质,最终于 1995 年选育出三代杂交品种‘JMS 5K-16’。

日本育种专刊中的一个典型的杂交育种案例包括四轮杂交代际<sup>[126]</sup>(图 3)。第一轮,亲本‘菌兴 115 号’的无性单核体(A 菌株)和其他品种的无性单核体(C 菌株)杂交;第二轮, $F_1$ 代子实体中分离有性单核体和亲本‘菌兴 115 号’的两个无性单核体(A 菌株和 B 菌株)分别回交,其中与 B 菌株回交获得的杂交子开展栽培测试;第三轮,与 A 菌株回交产生的 $F_2$ 代子实体中分离的有性单核体和亲本‘菌兴 115 号’的两个无性单核体(A 菌株和 B 菌株)再次回交,其中与 B 菌株回交获得的杂交子开展栽培测试;第四轮,与 A 菌株回交产生的 $F_3$ 代子实体中分离的有性单核体与 B 菌株再次回交,并开展栽培测试。在该多轮杂交代际中,为了保留‘菌兴 115 号’品种子实体厚实、味道好的特点,反复与之无性单核体回交,最终选育出的新品种‘13-K12’在保留‘菌兴 115 号’优点的同时,还获得了另外一个亲本的采收期长、个体大的特点,单个子实体干重增加 21%<sup>[126]</sup>。

### 6.4 设计合理的杂交代际

杂交路径和多代际杂交是相辅相成的技术组合,实施多代际杂交技术策略时,一定需要选择合

适的杂交路径；而选择杂交路径过程中，一定会产生多代际杂交。笔者结合“三化三合”杂交路径，提出一些强化不同杂交亲本特征的多轮杂交代际的杂交育种路线(图4)，供育种者参考。



注：根据参考文献[126]绘制，有改动。  
Note: figure adapted from reference [126].

图3 日本典型香菇育种多杂交代际的技术路线  
Fig. 3 Technical route of typical multi-cross generations of *L. edodes* breeding in Japan

设计合理的杂交代际是培育出食用菌优良品种必不可少的关键策略。有性过程中的基因重组带来的优良基因聚合、纯合可以固化和强化优良农艺性状(图4)，是消除食用菌双核体杂交子遗传性状不稳定性的有效方法。

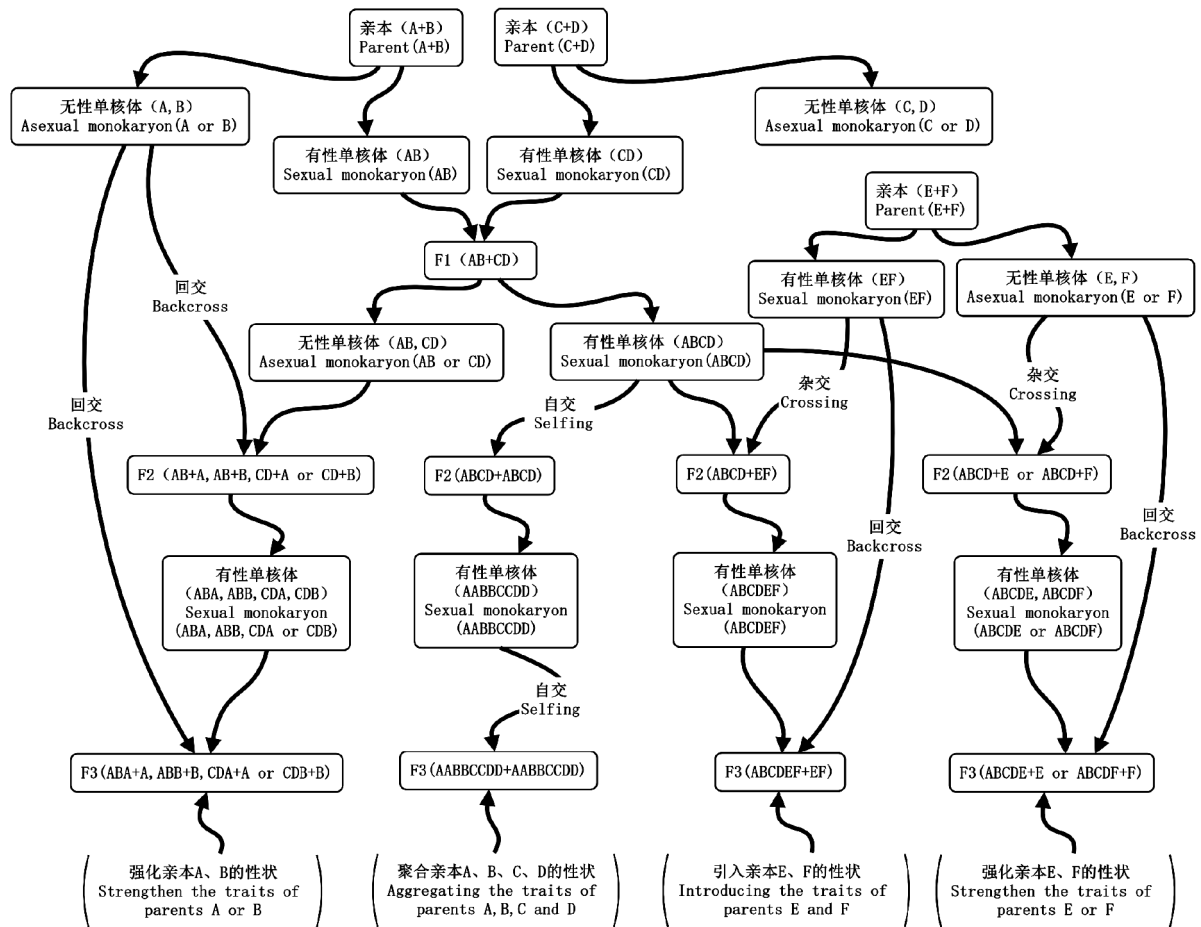


图 4 食用菌杂交育种中杂交代际设计示意图

Fig. 4 Schematic diagram of intergenerational design in cross breeding of edible fungi

( 待续 )

( to be continued )