

香菇单核菌株的交配型鉴定及杂交育种

赵新海¹, 杨帆², 黄亮², 班立桐²

(1. 天津农学院计算机与信息工程学院 天津 300392; 2. 天津农学院农学与资源环境学院 天津 300392)

摘要:为筛选出适配规模化栽培的优良菌株,针对亲本 0912 和七河 9 号各设计 4 对交配型分型引物,建立等位基因特异性 PCR(AS-PCR)检测体系,对双亲衍生的单核菌丝进行交配型鉴定;在此基础上进行单核体杂交,获得杂交菌株并开展出菇试验,调查其生育期、盖柄比及生物学转化率等关键农艺性状。结果显示,AS-PCR 技术准确鉴定出了 0912 和七河 9 号菌株的各 50 个单核体的交配型。对筛选出的 11 个杂交菌株进行出菇试验,鉴定出多个具有显著优势的株系:(1)杂交菌株 Q28×L28 的子实体成熟期最短,为 97 d;Q29×L4 的子实体盖柄比最大,为 5.07。(2)杂交菌株 Q9×L8 一、二潮菇的生物学转化率最高,达 66.40%;(3)杂交菌株 Q22×L20 的一、二潮菇的生物学转化率介于两个亲本之间,且出菇平稳。由此可见,等位基因特异性 PCR 可高效、准确地鉴定香菇单核体交配型及杂交菌株。本研究筛选出的 3 类杂交菌株,分别可适配规模化生产、工厂化栽培与农法种植,为香菇不同栽培模式提供了优质种质资源。

关键词:香菇;杂交菌株;等位基因特异性 PCR;选育;交配型

中图分类号:S646.1² 文献标志码:A 文章编号:1673-2871(2026)09-065-09

Identification of mating types and hybrid breeding of monokaryotic strains in *Lentinula edodes*

Zhao Xinhai¹, Yang Fan², Huang Liang², Ban Litong²

(1. College of Computer and Information Engineering, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300392, China; 2. College of Agronomy and Resources & Environment, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300392, China)

Abstract: To screen for elite *Lentinula edodes* strains suitable for large-scale cultivation, this study established an allele-specific PCR (AS-PCR) detection system based on mating-type typing primers (four pairs for each parent) derived from parental strains 0912 and Qihe No. 9. This system was used to identify the mating types of monokaryotic mycelia derived from both parents. Subsequently, monokaryon crossings were performed to obtain hybrid strains, which were then subjected to fruiting trials to evaluate key agronomic traits including growth period, cap-to-stipe ratio, and biological efficiency. The results showed that AS-PCR technique accurately identified the mating types of 50 monokaryons from each of the parental strains 0912 and Qihe No. 9. Fruiting trials were conducted on 11 selected hybrid strains, and several superior strains were identified: (1) Hybrid strain Q28×L28 exhibited the shortest fruiting bodies maturation period (97 days), while Q29×L4 showed the highest cap-to-stipe ratio (5.07). (2) Q9×L8 achieved the highest biological efficiency (66.40%) for the first and second flushes. (3) Q22×L20 exhibited biological efficiency intermediate between the two parents, with stable fruiting performance. In conclusion, AS-PCR enables efficient and accurate identification of mating types in *L. edodes* monokaryons and hybrid strains. The three types of hybrid strains selected in this study are respectively suitable for large-scale production, industrialized cultivation, and traditional farming practices, providing high-quality germplasm resources for different cultivation modes of *L. edodes*.

Key words: *Lentinula edodes*; Hybrid strain; Allele-specific PCR; Breeding and selection; Mating type

收稿日期:2025-12-19;修回日期:2026-04-07

基金项目:天津市科技计划项目(23YDTPJC00580);中央引导地方科技发展资金项目(24ZYQH006);天津市蔬菜现代农业产业技术体系创新团队(ITTVRS2025016)

作者简介:赵新海,男,副教授,主要从事食用菌与智慧农业研究。E-mail:zhaoxinhai@tjau.edu.cn

通信作者:黄亮,男,教授,主要从事菌类作物研究。E-mail:huangliang@tjau.edu.cn

班立桐,男,教授,主要从事食用菌栽培与育种研究。E-mail:balitong@126.com

随着城乡居民饮食结构升级,香菇因具有高蛋白、低脂肪、富含必需氨基酸等特点,被誉为“健康食品”;2024年我国香菇产量1 309.28万t,在国内所有食用菌品种中产量稳居第一^[1]。2025年中央一号文件再次强调“推动食用菌产业提质增效”,这对推动香菇产业高质量发展提出了新的要求,而做好香菇新品种选育对香菇产业的发展具有决定性作用^[2]。

杂交育种目标性较好,是香菇品种选育的主要手段;交配型的鉴定与香菇杂交育种密切相关,只有符合交配规则的交配型单核体组合才能配对形成杂交种^[3]。香菇属于四极性异宗结合真菌,其交配型由A和B两对交配型因子控制,每个因子包含多个等位基因。长期以来,锁状联合观察法是交配型鉴定的主要手段,但因存在操作周期长、通量低等缺陷限制了新品种选育的效率。而等位基因特异性PCR(AS-PCR)因具有精准性、高效性和操作简便性,逐渐成为交配型鉴定的主流技术。

在AS-PCR技术的应用研究中,张美彦等^[4]于2019年首次基于SNP分型设计香菇交配型鉴定引物,实现了8个交配型组合的精准区分,准确率达98%以上;简文成等^[5]通过重测序分析香菇交配型位点保守区域,优化引物设计策略,将鉴定效率提升30%,进一步验证了该技术在大规模育种中的可靠性;在国际研究中,Zhang等^[6]利用AS-PCR技术鉴定和区分*Grifola frondosa*中A和B交配型位点的等位基因多样性,为证明其四极交配系统提供分子证据,避免了全基因组测序的高成本投入;Choi等^[7]将AS-PCR技术应用于双孢蘑菇A交配型位点的等位基因分型,深化了对该物种交配型遗传结构的理解,开发出一套可直接用于食用菌分子育种的实用工具。此外,上海市农科院开发的异源细胞质(线粒体)育种技术结合AS-PCR鉴定,将野生香菇的细胞质与栽培株细胞核重组,显著丰富了遗传多样性,为抗逆新品种选育提供了新路径^[8]。

孢子单核体育种是食用菌杂交育种的核心环节,其关键在于获得遗传稳定、交配型多样的单核体菌株。传统单核体分离依赖孢子萌发筛选,易出现多孢共存或异核体污染,导致杂交成功率偏低。近年来,结合显微镜操作与分子鉴定的单核体筛选体系逐渐成熟,张芳芳等^[9]采用“孢子稀释-单菌落挑取-AS-PCR验证”的三步法,准确鉴定香菇单核体的交配型,精准区分单核体和异核体,为高效杂交育种奠定了基础。在茶薪菇^[10]、斑玉蕈^[11]的育种研

究中,该技术体系的应用已实现优良性状的定向遗传,证明了孢子单核体育种与分子鉴定结合的普适性。

我国栽培面积较大的香菇品种约150个,主栽品种按区域气候条件进行了划分,如南方多用中高温品种L808,北方多用中低温品种0912等^[8,12]。七河9号具有适应性广、产量高的特点,已在全国20多个省(区、市)规模化推广,广泛应用于山东、河南、湖北、陕西、河北、天津、新疆等地。本研究以香菇0912为骨干亲本,通过与香菇七河9号单核体杂交,结合多引物组合AS-PCR鉴定体系,实现了高效、精准的杂交育种,有助于解决菌种同质化问题,加速遗传多样性种质创制,为应对区域变化及市场需求储备种质资源。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株 试验于2024年1—12月在天津农学院菌物科学与工程实验室及天津市蓟州区种植温室完成。香菇七河9号、香菇0912均来源于天津农学院食用菌技术研发中心。

1.1.2 主要培养基配方 母种培养基:PDA(马铃薯葡萄糖琼脂)培养基。原种配方:细木屑含量78%(ϕ ,下同)(3~8mm,自然堆积3~6个月)、麸皮含量20%、石膏含量1%、蔗糖含量1%,含水量62%。栽培棒配方:杂木屑含量79%、麸皮含量20%、石膏含量1%,含水量62%。

1.2 方法

1.2.1 单核体菌株分离 七河9号和0912栽培出菇后,收集菇形好、八分熟的子实体孢子,制成孢子悬液。稀释后涂布到PDA培养基中,在萌发的单菌落处挑取菌丝转接并检验是否具有锁状联合,弃掉有锁状联合的菌株,保留无锁状联合的单核菌株。

1.2.2 SNP位点开发及引物设计 提取供试菌株七河9号和0912菌丝总DNA后送北京诺禾致源公司进行全基因组重测序,根据张美彦等^[4]的方法进行SNP位点开发和分型引物的设计,引物送生工生物工程有限公司进行序列合成。

1.2.3 AS-PCR扩增 用4对引物对所有单核菌株进行AS-PCR扩增,扩增体系总体积20 μ L,包括2 $\times$ Taq PCR Master Mix 10 μ L,正反向引物各0.5 μ L,DNA模板1 μ L,ddH₂O 4 μ L。PCR反应程序:94 $^{\circ}$ C预变性5 min;94 $^{\circ}$ C变性1 min,55 $^{\circ}$ C退火

1 min, 72 ℃ 延伸 1 min, 35 个循环; 72 ℃ 保持 5 min。PCR 产物经 1.5% 琼脂糖凝胶电泳后观察并拍照。

1.2.4 杂交菌株的获取 根据鉴别出的不同分型单核菌株,将来自 2 个亲本的单核菌株进行杂交,二者接种到 PDA 固体培养基上对峙培养,置于 25 ℃ 下恒温培养,待二者菌丝接触后,小心地挑取 2 块菌落交界前沿区域的菌丝培养后镜检,筛选出具有锁状联合的杂交菌株,转接传代 2~3 代,并编号配对菌株。

1.2.5 杂交菌株生长速度的测定 将筛选出具有锁状联合的杂交菌株接种到 PDA 固体培养基上 25 ℃ 恒温培养,用十字划线法测定菌丝生长速度。

1.2.6 拮抗试验 将筛选出的优良菌株及 2 个亲本的平板菌种用直径 4 mm 的打孔器打孔,用接种铲以无菌操作的方法分别挑取菌块置于同一综合 PDA 平板内培养并标记,菌块在培养基中呈三角形且彼此间相距 2 cm,然后置于 25 ℃ 黑暗培养,菌丝接触后,在自然光下继续培养观察是否有拮抗线并记录。

1.2.7 杂交菌株栽培和性状测定 将初步筛选得到的杂交菌株制种后接入培养料,(25±1) ℃ 避光培养约 30 d 后菌丝长满袋。接种至菌棒(17 cm×33 cm)后转到 25 ℃ 培养房培养,刺孔等按常规操作,记录生育期等。脱袋后的菌棒在天津市蓟州区温室进行转色出菇(2024 年 11—12 月),子实体长

至菌膜将破时采收。每组菌株随机选取 15 个香菇子实体,使用游标卡尺测量菌盖直径、菌盖厚度、菌柄直径、菌柄长度,每个子实体测定 3 次取平均值,综合考察香菇子实体的农艺性状。生物学转化率/%=鲜菇产量/菌棒干料质量×100。

1.3 数据分析

采用 Excel 整理数据,基于 Python 平台,结合 pandas 与 NumPy 科学计算库进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 SNP 位点开发及分型引物设计

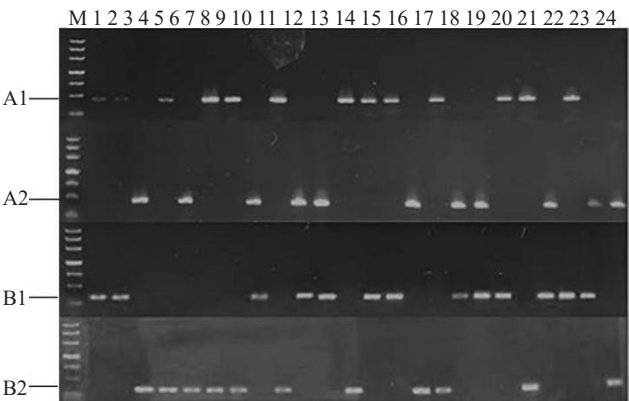
在保守功能区域内,针对 A 和 B 两个交配型因子分别设计 SNP 分型引物,以区分不同菌株的交配型。从 A 因子的 HD1 保守区以及 B 因子 RCB2-PHB3-PHB4 与 RCB4 之间的串联区域筛选出符合要求的 SNP 位点,并将该位点设计为上游 2 条分型引物的 3' 末端碱基,同时设计 1 条下游的通用引物。设计出 2 个供试菌株交配型 A 因子和 B 因子的分型引物对共 8 对,具体引物序列见表 1。

2.2 香菇单核体菌株的交配型鉴定

采用菌株 0912 和七河 9 号交配型分型引物对各 50 个单核体分离株进行 AS-PCR 扩增,部分扩增产物的电泳图谱如图 1~2 所示。两菌株各 4 对分型引物,分别对其各自 50 个单核体分离株交配型进行综合分析,结果如表 2 所示,菌株 0912 的 50 个单核体分离株中交配型为 A1B1 的单核体有 11

表 1 A、B 因子的 SNP 分型引物
Table 1 SNP-based primers for factor A and factor B typing

菌株 Strain	交配因子 Mating factor	交配型 Mating type	引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')	退火温度 Annealing temperature/℃
0912	A 因子 A factor	A1	0912-A1F	TTTACGGTGATGGCGGATGCT	60.2
			0912-A1R	TACTCCTCTTCCTCCTCCTC	
		A2	0912-A2F	TTTACGGTGATGGCGGATGCG	60.8
			0912-A2R	TACTCCTCTTCCTCCTCCTC	
	B 因子 B factor	B1	0912-B1F	TTCATGCTCTGGGTTGGATACC	62.2
			0912-B1R	TTCATGCTCTGGGTTGGATACT	
		B2	0912-B2F	TCTGAAGGATGGGTTTGTGAG	63.5
			0912-B2R	TTCATGCTCTGGGTTGGATACT	
七河 9 号 Qihe No. 9	A 因子 A factor	A3	QH9-A3F	TGAGCATGTTTCATGTCGATGCT	62.4
			QH9-A3R	AGTTACAGTCGGAATCACAAGC	
		A4	QH9-A4F	TGAGCATGTTTCATGTCGATGCC	61.9
			QH9-A4R	AGTTACAGTCGGAATCACAAGC	
	B 因子 B factor	B3	QH9-B3F	AGGTAAACGAGGCTCGAAAGC	61.6
			QH9-B3R	ACAACGATCATAACTCTATTTCGG	
		B4	QH9-B4F	ACAACGATCATAACTCTATTTCGA	62.0
			QH9-B4R	AGGTAAACGAGGCTCGAAAGC	



注:A1、A2、B1 和 B2 分别表示 0912-A1F/A1R、0912-A2F/A2R、0912-B1F/B1R 和 0912-B2F/B2R 引物对的扩增结果;M. DNA Marker; 1~24. 0912 菌株的单核体分离株(部分)。

Note: A1, A2, B1 and B2 represent the amplification results of primer pairs 0912-A1F/A1R, 0912-A2F/A2R, 0912-B1F/B1R and 0912-B2F/B2R, respectively; M. DNA Marker; 1-24. Monokaryotic isolates of strain 0912 (partial).

图 1 分型引物对香菇 0912 不同单核体分离株 A、B 因子的 PCR 扩增结果

Fig. 1 Results of PCR amplification using typing primers on A and B factors of different single spore isolates from the strain 0912



注:A3、A4、B3 和 B4 分别表示 QH9-A3F/A3R、QH9-A4F/A4R、QH9-B3F/B3R 和 QH9-B4F/B4R 引物对的扩增结果;M. DNA Marker; 1~24. 七河 9 号菌株的单核体分离株(部分)。

Note: A3, A4, B3 and B4 represent the amplification results of primer pairs QH9-A3F/A3R, QH9-A4F/A4R, QH9-B3F/B3R and QH9-B4F/B4R, respectively; M. DNA Marker; 1-24. Monokaryotic isolates of strain Qihe No. 9 (partial).

图 2 分型引物对香菇七河 9 号不同单核体分离株 A、B 因子的 PCR 扩增结果

Fig. 2 Results of PCR amplification using typing primers on A and B factors of different single spore isolates from the strain Qihe No. 9

个,交配型为 A1B2 的有 19 个,交配型为 A2B1 的有 12 个,交配型为 A2B2 的有 8 个,不存在异核体或多孢共存情况;菌株七河 9 号的 50 个单分离株中交配型为 A3B3 的单核体有 9 个,交配型为 A3B4 的有 18 个,交配型为 A4B3 的有 12 个,交配型为 A4B4 的有 11 个,不存在异核体或多孢共存情

表 2 AS-PCR 鉴定单核菌株结果统计

Table 2 Results statistics of mononuclear strains identified by AS-PCR

0912	AS-PCR 结果 AS-PCR result	七河 9 号 Qihe No. 9	AS-PCR 结果 AS-PCR result
A1B1	L1 L2 L13 L14 L19 L29 L42 L43 L45 L46 L47	A3B3	Q3 Q8 Q11 Q15 Q26 Q33 Q45 Q46 Q50
A1B2	L11 L18 L21 L22 L23 L28 L30 L32 L33 L35 L36 L37 L38 L39 L40 L41 L44 L48 L49	A3B4	Q1 Q5 Q7 Q9 Q10 Q12 Q17 Q18 Q22 Q29 Q31 Q32 Q34 Q38 Q40 Q42 Q43 Q47
A2B1	L4 L6 L7 L9 L8 L10 L12 L16 L20 L25 L31 L34	A4B3	Q4 Q6 Q14 Q16 Q19 Q20 Q23 Q24 Q25 Q28 Q30 Q48
A2B2	L3 L5 L15 L17 L24 L26 L27 L50	A4B4	Q2 Q13 Q21 Q27 Q35 Q36 Q37 Q39 Q41 Q44 Q49

况。经卡方检测,0912 菌株 $\chi^2=5.20$,介于 4.642($P=0.2$)和 7.815($P=0.05$)之间,观测分布与 1:1:1:1 理论比例相符的概率介于 5%~20%,未超过 $P<0.05$ 的显著性阈值,未出现统计学意义上的显著偏分离。菌株七河 9 号的 $\chi^2=3.60$,略小于 3.665($P=0.3$),观测分布与 1:1:1:1 理论比例相符的概率约为 70%,同样未达到 $P<0.05$ 的显著偏分离阈值,仅存在 A3B4 组数量偏高的轻微偏离趋势,不属于统计学上的显著偏分离。

表 3 分子方法和常规方法鉴定交配型结果比较
Table 3 Comparison of the results of molecular and conventional methods

交配型 Mating type	AS-PCR 结果 AS-PCR result	常规法结果 Conventional method result	不一致率 Discordance rate/%
A1B1	L1 L2 L13 L14 L19 L29 L42 L43 L45 L46 L47	L1 L2 L13 L14 L19 L29 L37 L42 L43 L45 L46 L47	2
A1B2	L11 L18 L21 L22 L23 L28 L30 L32 L33 L35 L36 L37 L38 L39 L40 L41 L44 L48 L49	L11 L18 L21 L22 L23 L28 L30 L32 L33 L35 L36 L38 L39 L40 L41 L44 L48 L49	2
A2B1	L4 L6 L7 L8 L9 L10 L12 L16 L20 L25 L31 L34	L4 L6 L7 L8 L9 L10 L12 L16 L20 L25 L31 L34 L50	0
A2B2	L3 L5 L15 L24 L26 L27 L17 L50	L3 L5 L15 L17 L24 L26 L27	2
A3B3	Q3 Q8 Q11 Q15 Q33 Q26 Q45 Q46 Q50	Q3 Q8 Q11 Q15 Q33 Q26 Q45 Q46 Q50	0
A3B4	Q1 Q5 Q7 Q9 Q10 Q12 Q17 Q18 Q22 Q29 Q31 Q32 Q34 Q38 Q40 Q42 Q43 Q47	Q1 Q5 Q7 Q9 Q10 Q12 Q17 Q18 Q22 Q29 Q31 Q32 Q34 Q38 Q40 Q42 Q43 Q47	2
A4B3	Q4 Q6 Q14 Q16 Q19 Q20 Q23 Q24 Q25 Q28 Q30 Q48	Q4 Q6 Q14 Q16 Q19 Q20 Q23 Q24 Q25 Q28 Q30 Q48	0
A4B4	Q2 Q13 Q21 Q27 Q35 Q36 Q37 Q39 Q41 Q44 Q49	Q2 Q13 Q21 Q27 Q35 Q36 Q37 Q39 Q41 Q44 Q49	0

2.4 杂交菌株的鉴定及初筛

将筛选出的七河 9 号和 0912 的单核菌株进行杂交,共有 202 个杂交后代,有 191 个杂交菌株菌丝生长速度高于亲本(数据未列出),有 11 株与亲本的菌丝在平板上的生长速度存在差异(表 4),且与亲本均有拮抗现象,同时镜检有锁状联合(图 3)。同时通过交配型鉴定引物可有效鉴定不同菌株单杂交后代是否为杂合子,对 11 个生长速度优于亲本的杂交菌株进行出菇栽培试验。

2.5 杂交菌株生育期比较

由表 5 可知,各菌株的满袋时间都在 29 d 左右,其中 Q28×L28 菌株菌丝生长速度最快,满袋时间为 28.50 d,说明该菌株在菌丝生长阶段吃料较快,可能会缩短栽培周期。同时,Q28×L28 菌株可在较短时间内(57 d)完成转色;而菌株 Q45×L29 和 Q49×L33 转色期较长,分别为 71.33 d 和 70.33 d。不同菌株的现蕾时间差异较大,现蕾最早的是 Q45×L29 和 Q49×L33,现蕾时间为 4 d;最晚的是 0912,现蕾时间为 13 d。

综合来看,各菌株的子实体成熟期(接种次日到第一次采收的天数)在 97~114 d。Q45×L29 的成

2.3 分子法与常规法鉴定单核菌株交配型的比较

常规法鉴定菌株交配型需要制备孢子单核体后进行多轮杂交,在显微镜下观察是否具有锁状联合,推断单核菌丝的交配型。常规方法与 AS-PCR 分子方法对全部 50 个孢子单核体的鉴定结果基本相同(表 3),但是常规方法耗费大量的时间和精力,而且有一定的人为误差,所以出现了部分鉴定结果的不一致;而 AS-PCR 技术避免了较长时间的菌株生长过程及肉眼分辨环节,结果可控且准确率高,达到 100%。

表 4 杂交菌株交配型鉴定及生长速度比较

Table 4 Comparison of hybrid mating type identification and growth rate

菌株编号 Strain No.	交配型 Mating type	是否为杂交菌株 Hybrid strain	生长速度 Growth rate/ (cm·d ⁻¹)
Q15×L8	A1A3B2B4	是 Yes	0.554±0.001
Q28×L28	A1A4B1B3	是 Yes	0.454±0.003
Q45×L29	A2A3B1B4	是 Yes	0.511±0.001
Q19×L38	A1A3B2B4	是 Yes	0.513±0.001
Q9×L8	A2A4B1B3	是 Yes	0.455±0.001
Q17×L8	A1A3B1B4	是 Yes	0.458±0.007
Q49×L33	A1A4B1B3	是 Yes	0.453±0.007
Q22×L20	A2A4B2B3	是 Yes	0.455±0.010
Q29×L4	A2A3B1B4	是 Yes	0.451±0.011
Q22×L13	A1A3B2B4	是 Yes	0.457±0.010
Q24×L9	A2A4B1B3	是 Yes	0.418±0.006
七河 9 号 Qihe No. 9	A3A4B3B4	是 Yes	0.323±0.011
0912	A1A2B1B2	是 Yes	0.314±0.032

熟期最长,为 114 d;Q28×L28 的子实体成熟期最短,为 97 d,应用于生产中具有较早上市的潜力优势。菌株的采菇周期在 8.3~13 d,其中 Q28×L28 和

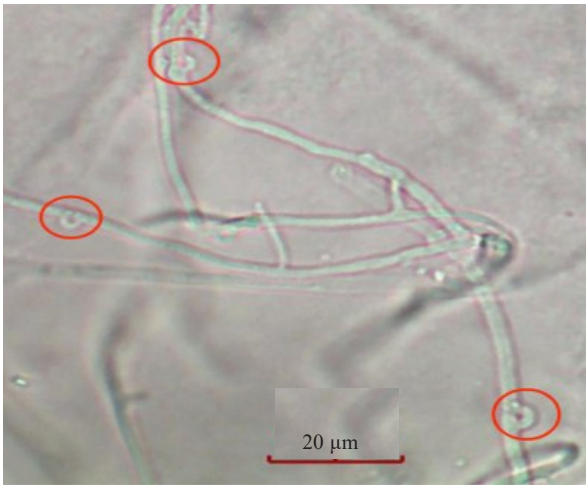


图 3 杂交菌株锁状联合现象

Fig. 3 Lock association phenomenon of hybrid strain

Q24×L29 的采菇周期较短,为 8.33 d,在生产实践中可使采菇劳动时间相对集中,降低一定的人力成本。

由表 6 可知,供试香菇菌株的 3 个农艺性状(转色期、现蕾时间、采菇周期)均达到极显著差异水平,其中现蕾时间的 F 值最高(31.52)。菌株间差异最为显著,表明转色快慢、原基现蕾早晚受菌株遗传特性调控极强,是菌株间生殖生长阶段分化的关键性状,不同菌株从营养生长转向生殖生长的节律差异极显著;菌株遗传差异会显著影响出菇采收持续时长与整体栽培周期,也决定了田间生产周转效率与设施利用率。而满袋时间的菌株间差异不显著,可见供试菌株菌丝营养生长阶段长势相对整齐,菌丝萌发与袋内长满时长稳定性较好,菌株间基础营养生长能力同质化程度高。

2.6 杂交菌株子实体农艺性状比较

由表 7 可知,杂交后菌株菌盖直径均小于亲本,其中 Q19×L38 的菌盖直径最大,达到 63.33 mm,而 Q17×L8 的菌盖直径最小,仅为 41.62 mm。菌盖直径较大通常成熟度较高,适合市场上对大规格香

表 5 不同菌株的生理期指标分析

Table 5 Analysis of physiological period indicators of different strains

菌株编号 Strain No.	满袋时间 Mycelium full bag time	转色期 Browning stage	现蕾时间 Formation time of the primordium	采菇周期 Harvest cycle
Q28×L28	28.50±1.50 a	57.00±0.82 g	5.70±1.79 de	8.33±0.47 e
Q49×L33	29.80±1.60 a	70.33±1.25 a	4.00±0.00 e	8.67±0.47 e
Q22×L13	30.50±0.87 a	58.33±0.47 fg	5.90±2.02 de	9.33±0.47 de
Q9×L8	30.00±2.45 a	69.33±0.47 ab	5.50±2.29 de	10.33±0.47 bcd
Q17×L8	28.80±1.47 a	62.67±0.94 cde	9.80±0.98 b	10.33±0.47 bcd
Q45×L29	29.67±2.05 a	71.33±1.25 a	4.00±0.00 e	11.33±0.47 b
Q15×L8	31.33±0.94 a	60.00±0.82 efg	5.67±2.36 de	9.33±0.47 de
Q29×L4	31.00±1.00 a	66.00±0.00 bc	9.00±0.00 bc	9.67±0.47 cde
Q22×L20	29.80±1.60 a	61.67±1.25 def	5.50±1.50 de	8.67±0.47 e
Q19×L38	29.75±1.79 a	66.00±0.82 bc	4.60±1.20 e	11.00±0.82 bc
Q24×L9	30.20±1.60 a	69.33±0.47 ab	7.25±2.05 cd	8.33±0.47 e
七河 9 号 Qihe No. 9	28.67±1.25 a	63.67±2.62 cd	9.00±0.00 bc	9.00±0.82 de
0912	29.33±1.70 a	63.33±3.09 cde	13.00±0.00 a	13.00±0.82 a

注:同列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。下同。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level. The same below.

表 6 不同菌株生理期的方差分析

Table 6 Analysis of variance (ANOVA) for the physiological stages of different strains

变异来源 Source of variation	满袋时间 Mycelium full bag time	转色期 Browning stage	现蕾时间 Formation time of the primordium	采菇周期 Harvest cycle
菌株间 Between strains	SS=32.10	SS=779.69	SS=800.96	SS=67.69
误差 Error	SS=136.62	SS=74	SS=205.42	SS=12.67
F 值 F value	0.78	22.83**	31.52**	11.58**
P 值 P value	0.66	$P<0.01$	$P<0.01$	$P<0.01$

注:**表示在 0.01 水平差异极显著;SS 为平方和。
Note: ** indicates extremely significant difference at 0.01 level; SS=Sum of squares.

表 7 子实体农艺性状统计结果
Table 7 Statistical results of agronomic traits of fruiting bodies

菌株编号 Strain No.	菌盖直径 Cap diameter/mm	菌盖厚度 Cap thickness/mm	菌柄长度 Stipe length/mm	菌柄直径 Stipe diameter/mm	盖柄比 Cap-stipe ratio	一、二潮菇生物学转化率 BE of 1st & 2nd flush/%
Q15×L8	52.52±3.18 d	17.81±5.12 bc	42.73±6.64 ab	21.39±5.71 b	2.64±0.75 def	53.43±0.49 e
Q45×L29	54.03±7.30 bcd	17.19±3.05 bc	38.04±6.66 abcd	17.37±2.44 bcde	3.20±0.79 cde	49.48±0.29 g
Q28×L28	60.25±10.70 bcd	20.52±2.57 ab	38.50±6.76 abc	21.82±2.98 b	2.76±0.33 def	51.92±0.49 f
Q19×L38	63.33±5.41 abc	12.41±1.22 d	30.07±5.96 cd	13.87±3.73 de	4.86±1.14 a	33.89±0.15 i
Q49×L33	58.50±8.93 bcd	17.65±3.01 bc	41.05±4.71 ab	21.29±2.69 b	2.80±0.57 def	38.72±0.41 h
Q22×L20	58.69±9.46 bcd	15.60±2.39 cd	34.35±9.39 bcd	14.99±4.31 cde	4.14±1.06 abc	56.88±0.41 c
Q17×L8	41.62±7.29 e	15.30±2.14 cd	45.81±11.30 a	21.73±3.47 b	1.92±0.14 f	30.33±0.17 k
Q9×L8	53.79±5.82 cd	23.21±2.81 a	46.07±7.87 a	28.14±7.95 a	2.01±0.44 f	66.40±0.28 a
Q29×L4	61.29±2.70 abcd	16.48±2.02 c	27.82±6.26 d	12.19±1.23 e	5.07±0.50 a	23.18±0.20 l
Q22×L13	57.76±4.49 bcd	17.32±2.12 bc	36.83±7.43 abcd	22.83±2.91 ab	2.55±0.27 ef	54.45±0.37 d
Q24×L9	56.74±10.24 bcd	16.87±2.78 c	35.62±10.13 abcd	14.12±5.18 de	4.43±1.16 ab	31.68±0.14 j
七河 9 号 Qihe No. 9	64.71±5.70 ab	20.80±2.49 ab	39.49±7.88 abc	19.11±5.03 bcd	3.60±0.86 bcd	58.01±0.41 b
0912	71.10±6.28 a	16.02±2.14 cd	41.89±6.14 ab	20.24±2.32 bc	3.55±0.49 bcd	56.76±0.10 c

菇的需求;而菌盖较小的菌株则可能具有较高的密度和更高的单棒产量。Q19×L38 的菌盖厚度最薄,仅为 12.41 mm,这一特征可能使得香菇相对脆弱,保鲜期较短。Q9×L8 的菌盖厚度最厚,为 23.21 mm,厚实的菌盖通常口感更佳,具有更强的抗病性和较长的保鲜期;Q9×L8 的菌柄最粗,达到 28.14 mm,此指标表明该菌株的菌柄较为粗壮,可以应用于市场上香菇酱等产品的制作。

盖柄比是商品菇评价的重要指标^[13],Q29×L4 子实体的盖柄比最大,且菌盖较厚,属于消费者偏爱的类型;但其一、二潮菇的生物学转化率仅为 23.18%,需要进一步深入探究其整体产量后才能推广。一、二潮菇生物学转化率中最高的是 Q9×L8

(66.40%),显著高于两亲本,属于超亲类型,适合工业化高效生产场景。Q22×L20 的转化率(56.88%)介于两亲本之间,且菌柄较短,出菇平稳,适合规模化栽培推广。

由表 8 可知,对子实体外观农艺性状而言,菌盖直径、菌盖厚度、菌柄长度、菌柄直径的 *F* 值均达极显著水平,表明不同菌株子实体形态特征分化明显,菌株遗传特性是决定菇体大小、厚薄、菌柄长短粗细的核心因素,可通过品种筛选定向改良商品外观。盖柄比 *F* 值高达 15.09,差异极显著,说明各菌株菇体形态配比差异突出,直接影响产品品相、加工适配性与市场商品价值。在生产性能方面,一、二潮菇生物学转化率 *F* 值极大(6 779.43),差异达

表 8 不同菌株农艺性状的方差分析
Table 8 Analysis of variance (ANOVA) for the agronomic traits of different strains

变异来源 Source of variation	菌盖直径 Cap diameter	菌盖厚度 Cap thickness	菌柄长度 Stipe length	菌柄直径 Stipe diameter	盖柄比 Cap-stipe ratio	一、二潮菇生物学转化率 BE of 1st & 2nd flush
菌株间 Between strains	SS=6 280.94	SS=803.11	SS=2 706.56	SS=1 823.63	SS=95.30	SS=1.01
误差 Error	SS=6 418.12	SS=727.80	SS=6 458.66	SS=1 771.17	SS=52.10	SS=0.000 6
<i>F</i> 值 <i>F</i> value	8.07**	9.10**	3.46**	8.49**	15.09**	6 779.43**
<i>P</i> 值 <i>P</i> value	<i>P</i> <0.01	<i>P</i> <0.01	<i>P</i> <0.01	<i>P</i> <0.01	<i>P</i> <0.01	<i>P</i> <0.01

到极显著水平,证明菌株自身产能特性差异悬殊,通过菌株遗传特性的改变可以筛选出高产菌株。

3 讨论与结论

分子标记辅助育种可在早期(如菌丝阶段)进行基因型筛选,显著缩短育种周期,提高选择准确

性^[14-15]。AS-PCR 能够在 DNA 水平上精准检测单核苷酸多态性(SNP)位点,从而区分不同的等位基因,在相关食用菌育种实践中,其高效性和准确性为现代分子辅助育种提供了有力支持^[16]。通过设计特异性引物,AS-PCR 可以在基因组水平上直接验证单核体的遗传背景,确保其符合育种目标^[17]。本研究

设计的8对AS-PCR引物,覆盖A、B交配型因子的核心保守区域,对2个亲本的单核体交配型鉴定准确率达100%,验证了AS-PCR技术在香菇育种中的可靠性和优越性。随着生物技术的不断发展,分子标记辅助选择、基因编辑等新技术将在香菇育种中发挥更大的作用^[18]。

本试验中获得七河9号的A3B3、A3B4、A4B3、A4B4四种交配型的比例与孟德尔的分离规律1:1:1:1略有不符,实际比例出现了偏分离现象。偏分离现象与杂交育种效率直接相关,香菇杂交育种依赖不同交配型单核体的组合,偏分离会导致部分优势交配型(如本研究中七河9号的A3B3型仅占18%)数量不足,降低杂交组合的多样性,进而影响优良菌株的筛选概率。七河9号的偏分离可能与部分交配型单核体的萌发能力弱、生长速度慢有关,在单核体分离过程中易被遗漏,这与程水明等^[19]提出的“单核体再生能力差异导致偏分离”的观点相符。菌落形态、菌丝生长速度及萌发能力的差异等指标均有可能导致偏分离现象的发生,单核菌丝挑取的时间可能导致生长极慢的菌株丢失,进一步造成偏分离现象^[20]。偏分离现象直接影响杂交育种效率——优质交配型单核体数量不足会减少有效杂交组合,降低优良菌株筛选概率,因此在后续育种中需优化单核体分离条件,减少偏分离现象带来的不利影响。

在杂交菌株筛选方面,本研究获得的11个优良杂交菌株在生长速度、生育期或农艺性状上均表现出一定的优势。其中,Q9×L8的一、二潮菇生物学转化率达66.40%,高于已报道的多数南方栽培的香菇菌株,如杜适普等^[21]选育的香菇(豫香2号)一、二潮转化率约为58%,陈雪等^[22]在贵阳市栽培的3个香菇品种转化率低于60%,具备工厂化栽培潜力;Q28×L28的成熟期最短(97 d),较亲本提前13~17 d,符合规模化生产对周期的要求;Q22×L20出菇平稳,转化率介于两亲本之间,适合农法栽培。这些结果与鲍大鹏^[8]提出的“靶向育种”策略一致,即根据不同栽培场景针对性地筛选优良菌株,为香菇产业的多元化发展提供了种质资源支撑。

近年来,食用菌育种领域的技术和成果日新月异,不仅关注产量,也愈发重视品质、营养价值和抗逆性等综合性状。如2025年报道的中菌小香蕈1号就是我国首个通过鉴定的香菇新品种,该品种具有出菇整齐、产量高、商品性好、目标性状稳定、抗性等特点,填补了国内香菇新品种的空白^[23]。

自20世纪90年代以来,我国食用菌产业实现了“南菇北移”,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^[24]。随着全球气候变暖,一些适应当地气候的香菇栽培品种也出现了“水土不服”。本研究基于当地主栽品种香菇0912进行改良,通过与广温型品种七河9号进行杂交,获得了一系列可利用的种质。后续将进一步评估杂交后代对温度波动的耐受性,特别是在高温或低温条件下的出菇能力,以鉴定筛选出成功继承七河9号广温性特征的后代菌株;AS-PCR及其衍生技术为关键基因定位提供了实用工具,而优化引物设计和整合多组学数据备受关注^[25-27]。

本研究以香菇七河9号和0912为亲本,利用AS-PCR技术精准鉴定单核体交配型,成功筛选出3个适用于不同场景的优良杂交菌株。AS-PCR技术对香菇单核体交配型鉴定准确率达100%,明显优于常规方法,鉴定出的七河9号单核体交配型存在偏分离现象,是影响杂交育种效率的因素之一;杂交菌株Q28×L28成熟期最短(97 d)、Q9×L8的一、二潮菇生物学转化率最高(66.40%)、Q22×L20出菇平稳,均具备产业化应用潜力。本研究解决了香菇育种中交配型鉴定效率低、菌种同质化等产业痛点,为分子辅助育种提供了高效技术体系,筛选出的优良菌株可满足规模化生产、工厂化栽培和农法栽培的多元化需求,对推动香菇产业提质增效具有一定的应用价值。

参考文献

- [1] 中国食用菌协会. 2024年度全国食用菌统计调查结果分析[J]. 中国食用菌, 2026, 45(3): 122-131.
- [2] 曹斌, 高博. 我国香菇产业发展现状、趋势和对策研究[J]. 食用菌, 2025, 33(4): 242-251.
- [3] 宋春艳, 宋晓霞, 张美彦, 等. 食用菌核质杂种研究现状及遗传机制[J]. 菌物学报, 2024, 43(11): 4-21.
- [4] 张美彦, 宋春艳, 于海龙, 等. 基于SNP分型的香菇交配型AS-PCR鉴定[J]. 食用菌学报, 2019, 26(2): 1-9.
- [5] 简文成, 邢鑫, 王琪, 等. 基于香菇交配型位点保守区重测序设计引物鉴定单核菌丝交配型的研究[J]. 华北农学报, 2024, 39(4): 87-93.
- [6] Zhang S S, Li X, Li G J, et al. Genetic and molecular evidence of a tetrapolar mating system in the edible mushroom *Grifola frondosa*[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(10): 959.
- [7] Choi Y J, Jung S J, Eom H, et al. Structural analysis of the mating type locus and development of the mating type marker of *Agaricus bisporus* var. *bisporus*[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(3): 284.

- [8] 鲍大鹏. 食用菌杂交育种中的技术策略(上)[J]. 食用菌学报, 2024, 31(6): 1-16.
- [9] 张芳芳, 陈雪凤, 张雯龙, 等. 香菇单核体交配型及杂交后代的等位基因特异性 PCR 鉴定[J]. 微生物学通报, 2024, 51(5): 1741-1753.
- [10] 彭新红, 刘颖聪, 陈绪涛, 等. 茶薪菇‘赣茶 AS-5’担孢子单核体菌株的交配型鉴定及菌丝生长速度[J]. 微生物学通报, 2025, 52(1): 263-275.
- [11] 丁一凡, 杨瑞恒, 周陈力, 等. 斑玉蕈双单杂交中双核体细胞核成为先导核的遗传学规律[J]. 菌物学报, 2024, 43(12): 106-115.
- [12] 张丹, 庄振, 季英磊, 等. 设施化专用香菇种质资源挖掘[J]. 菌物学报, 2022, 41(11): 1889-1904.
- [13] 赵新海, 杨帆, 鲍东霞, 等. 原生质体 ARTP 诱变选育白灵菇高产菌株[J]. 核农学报, 2025, 39(10): 2096-2103.
- [14] Anand A, Subramanian M, Kar D. Breeding techniques to disperse higher genetic gains[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 13(1): 1076-1094.
- [15] 常堃, 蔡婧, 李世华, 等. 香菇种间杂交选育菌丝耐高温菌株[J]. 中国食用菌, 2021, 40(10): 93-96.
- [16] Zou G, Nielsen J B, Wei Y J. Harnessing synthetic biology for mushroom farming[J]. *Trends in Biotechnology*, 2023, 41(4): 480-483.
- [17] Yoneyama S, Shirai N, Ando N, et al. Identification of a SNP and development of a PCR-based allele-specific marker of the sporulation-deficient (sporeless) trait of the Tamogitake 108Y2D mutant using next-generation sequencing: Research papers[J]. *Breeding Science*, 2020, 70(5): 530-539.
- [18] 赵新平, 刘金玲, 王昱峰, 等. 基于转录组测序的香菇耐热相关调控基因的筛选与分析[J]. 中国瓜菜, 2025, 38(10): 18-28.
- [19] 程水明, 林范学. 香菇担孢子交配型比例偏分离的遗传分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2296-2302.
- [20] 张小雷, 周会明, 柴红梅, 等. 杨柳田头菇担孢子交配型偏分离成因研究[J]. 西南农业学报, 2012, 25(2): 609-613.
- [21] 杜适普, 郭杰, 刘小奎, 等. 香菇‘豫香 2 号’的选育报告[J]. 菌物学报, 2022, 41(7): 1137-1139.
- [22] 陈雪, 龙芳, 姚南. 10 个香菇品种栽培试验[J]. 食用菌, 2023, 45(4): 25-27.
- [23] 全国首个通过鉴定的小香蕈新品种: 中菌小香蕈 1 号[J]. 中国食用菌, 2025, 44(3): 78.
- [24] 宋莹, 刘娜, 杨瑞恒, 等. 利用地域野生资源创制地方适栽的优质香菇新品种[J]. 菌物学报, 2020, 39(6): 1109-1116.
- [25] 张丹, 董浩然, 徐蒋振, 等. 食用菌遗传连锁图谱研究现状[J]. 食用菌学报, 2024, 31(3): 100-112.
- [26] 杨沁閤, 李巧珍, 向泉桔, 等. 香菇沪香 F2 自交群体产量等性状的 GWAS 分析[J]. 四川农业大学学报, 2024, 42(6): 1280-1291.
- [27] 杨青青, 唐家琪, 张昌泉, 等. KASP 标记技术在主要农作物中的应用及展望[J]. 生物技术通报, 2022, 38(4): 58-71.