

DOI: 10.19462/j.cnki.zgzy.20231109001

藜麦遗传改良现状与发展方向

魏志敏¹ 吕 玮² 赵 宇¹ 崔纪菡¹ 王京新¹ 赵文庆¹ 裴美燕³ 刘建军⁴ 李顺国¹

(¹ 河北省农林科学院谷子研究所 / 河北省杂粮研究实验室 / 国家谷子改良中心, 石家庄 050035; ² 河北省科技创新服务中心, 石家庄 050000; ³ 河北省邯郸市邯山区农业农村局, 邯郸 056002; ⁴ 河北省杂粮产业技术研究院, 邯郸 056001)

摘要: 藜麦育种研究是以改良和优化藜麦的品种, 实现产量、品质和抗逆性的提高为目标, 通过深入研究藜麦的遗传背景和基础, 了解藜麦的遗传多样性, 建立丰富的遗传资源库, 为未来的育种工作提供更多的遗传材料。传统育种方法结合现代分子标记辅助选择和基因组选择技术等手段可以加速藜麦的遗传改良进程, 转基因技术也为提高藜麦的抗病虫能力提供了新途径。然而, 藜麦育种仍面临一些挑战, 包括遗传改良速度较慢、抗病和抗虫育种仍面临挑战, 以及品质改良有待提高。因此, 加强研究合作、拓宽遗传资源来源、加强品种改良和开发适应性更强的品种等是未来藜麦育种研究的重点和方向。通过科研创新和广泛合作, 藜麦育种的发展将会不断推进, 为解决全球粮食安全和可持续发展作出贡献。

关键词: 藜麦; 遗传; 育种; 基因; 发展; 建议

Current Situation and Development Direction of Quinoa Genetic Improvement

WEI Zhimin¹, LYU Wei², ZHAO Yu¹, CUI Jihan¹, WANG Jingxin¹,
ZHAO Wenqing¹, PEI Meiyang³, LIU Jianjun⁴, LI Shunguo¹

(¹ Institute of Millet Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences/Minor Cereal Crops Research Laboratory of Hebei Province/National Foxtail Millet Improvement Center, Shijiazhuang 050035; ² Hebei Provincial Science and Technology Innovation Service Center, Shijiazhuang 050000; ³ Agricultural and Rural Bureau of Hanshan District, Handan City, Handan 056002, Hebei; ⁴ Hebei Academy of Miscellaneous Grain Industry Technology, Handan 056001, Hebei)

藜麦起源于南美洲的安第斯山脉地区, 富含高品质蛋白质、多种氨基酸、纤维、维生素和矿物质, 具有丰富的营养价值和诸多健康益处。近年来, 藜麦虽备受全球食品行业和消费者的关注^[1], 但其生产和利用仍然面临一些挑战, 需要通过育种研究来解决。首先, 通过育种研究可以改良和优化藜麦的品种, 实现产量、品质和抗逆性的提高; 同时, 通过改进藜麦的口感、味道等品质特性, 可以使其更受消费者欢迎^[2]。其次, 深入研究藜麦的遗传背景和基础, 可以为进一步探索其农艺特性和适应性机制

提供理论基础。了解藜麦的遗传多样性和背景, 有助于建立丰富的遗传资源库, 为未来的育种工作提供更多的遗传材料, 这将推动藜麦的育种工作更加系统和有效, 提高育种的成功率和效益。最后, 通过藜麦育种研究, 可以推动农业的可持续发展, 减少对环境的负面影响。藜麦的广泛适应性和抗逆性也使其成为适应气候变化和逆境的重要作物之一。综上所述, 藜麦育种研究的目的在于提高藜麦的生产性能、品质和抗逆性, 推动农业可持续发展, 解决全球饥饿问题, 丰富人类饮食多样性, 并减少农业对环境的负面影响。藜麦育种研究具有广泛的社会价值和实际应用前景, 对社会和环境都具有重要意义^[3]。

基金项目: 河北省农林科学院基本科研业务费包干制项目资助 (HBNKY-BGZ-02-ZDGG-08); 河北省重点研发计划项目 (21326305D)

通信作者: 李顺国

1 藜麦的品种资源和遗传多样性

1.1 藜麦的起源和分布情况 藜麦起源于南美洲的安第斯山脉地区,主要分布在秘鲁、玻利维亚、厄瓜多尔和哥伦比亚等国家,这些地区将藜麦视为重要的主食作物^[4]。随着全球对藜麦的认可和需求的增长,藜麦的种植范围已扩展到其他国家和地区,包括美国、加拿大、欧洲、亚洲和澳大利亚等。藜麦适应性强,可在海拔高达 4500m 以上的高山地区 and 海平面附近的炎热地区生长^[5]。藜麦以其适应性强、营养丰富而受到世界各地的欢迎。

1.2 藜麦的遗传多样性 藜麦的遗传多样性表现在形态、生理和分子遗传水平上。不同品种在植株高度、叶形、花序形状和籽粒大小等方面存在差异。逆境性状如耐旱、耐盐碱和抗病虫害等也表现出不同品种对逆境因素响应能力的差异。通过分子标记技术和基因组学研究可以揭示藜麦品种间的基因差异和遗传关系,为育种工作提供丰富的遗传材料^[6]。为保护藜麦的遗传多样性并促进其育种应用,藜麦原产地国家保存了大量的藜麦种质资源,玻利维亚在 20 世纪后期资助建立了世界上最大的藜麦种质资源库,保存了 5000 份藜麦材料,秘鲁保存了 5351 份藜麦材料,这两个国家的藜麦资源涵盖了盐滩、高原、多雨湿润、海岸和峡谷等 5 种不同的生态类型^[7]。这样的努力与举措有助于保存和保护藜麦的遗传多样性,研究人员可以利用这些资源及其多样性进行品种改良和选择,为藜麦的遗传改良和保护提供科学依据。

2 藜麦的遗传背景和遗传基础

2.1 传统育种方法与技术的应用 传统育种方法在藜麦育种中的应用包括选择育种、杂交育种、突变育种、早代选择和多亲本家系选育。选择育种通过选取优良个体来提高产量和适应性,甘肃省农业科学研究院通过选择育种和栽培驯化相结合选育出藜麦新品种陇藜 1 号^[8]。杂交育种通过利用杂种优势改良藜麦品种。藜麦的花和花序具有向日性,这种特点使其更适应低温和高原环境^[9],然而,这些花的特征也导致了去雄困难,不利于杂交育种。虽然已经有杂交成功的报道,但总体上不足以满足藜麦产业发展对新品种的需求^[10]。根据 Ward 等^[11]的研究结果,可以利用含有雄性不育细胞质的藜麦品种 Apelawa 来进行杂交育种,该品种在开花后没有花药并且柱头显著外露,与正常雄性可育品种进行种

内杂交可以产生雄性不育后代,并且与白藜种间杂交的后代部分恢复了雄性育性。这为藜麦的杂交育种提供了新的思路,可以以 Apelawa 为亲本与其他藜麦品种进行杂交,进一步探索产生新的优良品种。

突变育种是通过诱变诱发基因突变来产生新性状和变异个体。山西华青藜麦产品开发有限公司在 2016 年利用天宫二号实验平台对藜麦种子进行了太空辐射处理,通过此次处理,最终培育出了 2 个性状优良、稳定高产的品种,分别命名为华青 1 号和华青 2 号。河北省农林科学院谷子研究所利用钴 60 辐射藜麦种子,成功育出燕藜 1 号和燕藜 2 号^[12],这是利用辐射诱发藜麦种子的遗传变异,从而筛选出具有优良性状的品种。早代选择是在幼苗期对个体进行性状评估,以选出优良性状的个体。多亲本家系选育则通过组合多个亲本的优良性状,培育综合性状优良的藜麦品种。这些方法均可以改良藜麦的产量、品质和适应性。传统育种方法虽然耗时且需要较多人工操作,但仍然是藜麦育种的重要手段。同时,也可以与现代分子标记辅助选择和基因组选择等技术结合,以加速育种进程并提高效果^[10]。

2.2 分子标记辅助选择与基因组选择技术 分子标记辅助选择和基因组选择技术是现代藜麦育种中常用的高效、准确的方法,这两种技术的应用可以加快育种进程、提高效率和精度。以下是对这两种技术在藜麦育种中应用的简要介绍。

2.2.1 分子标记辅助选择 利用 DNA 上的多态位点,如单核苷酸多态位点(SNP)和序列重复,进行检测和分析,将与目标性状相关的分子标记位点与优良个体或家系连锁,以快速筛选出优秀个体。可用于检测遗传多样性、表达差异和抗逆性等遗传特征。21 世纪初 Muhammad 等^[13]创建了藜麦的遗传连锁图谱,开启了藜麦分子辅助育种的新篇章,为后续研究提供了基础条件。

2.2.2 对藜麦基因组进行全面测序,获取基因组的全部信息 基于单核苷酸多态位点(SNP)或等位基因频率的信息,选择家系或个体来实现目标性状的选择。通过分析大规模基因组数据,找出与性状相关的基因组区域,识别对目标性状有重要影响的基因。目前公布的藜麦参考基因组注释了 44776 个基因^[14-16]。

2016 年 Yasui 等^[17]利用 Illumina 平台完成了

藜麦基因组汇编,大小为1.1GB,为基因组解析和分析提供了基础。2017年Jarvis等^[14]利用第三代测序技术获得了1.39GB高质量藜麦参考基因组,能够全面理解藜麦的遗传基础和复杂性状的遗传机制,对复杂性状具有更好的解释和预测能力。

分子标记辅助选择和基因组选择技术的应用使得藜麦育种更加准确、高效,并能更好地解析和利用遗传多样性。这些现代育种技术的引入有助于加速藜麦品种改良的进程,提高育种效果,并为未来的藜麦育种工作提供更多创新机会^[18-19]。

2.3 转基因技术的应用研究 转基因技术是现代育种领域的高级技术手段,在藜麦育种中,它可以被应用于特定目标的基因引入和基因组改良。

转基因技术是指通过人工手段将外源基因导入到目标植物的基因组中,以实现特定性状的改良。这些外源基因可以来自同一物种的其他个体,也可以来自其他物种。应用范围可以导入抗病性、抗虫性、抗逆性等基因,以增强藜麦的抗性能力,提高产量和质量。其方法是通过基因克隆和转化技术,将目标基因导入到藜麦中,然后通过筛选方法从转基因植株中选择和培育出具有目标性状的藜麦品种^[20-21]。

转基因技术在藜麦育种中的应用可以快速地引入和改良特定性状,提高藜麦的产量、适应性和抗逆性。然而,应用这些技术时需要充分考虑风险评估和安全性问题,并遵守相关的生物安全规定和法律法规。因此,对于转基因技术的应用研究需要在科学、伦理和法律等方面进行全面评估和审议。

3 藜麦抗逆性状的育种研究

3.1 评价藜麦的抗病性状和抗逆性状

3.1.1 抗病性状评价 观察和记录植株的外部病症,如叶片上的病斑、黄化和萎蔫等,可初步判断植株的抗病性。病原检测是使用分子生物学或病原鉴定技术检测藜麦植株中的病原微生物,确定病害类型和严重程度。根据病害发生的程度和病害指标评估系统,对藜麦品种或个体进行等级评定或得分。常见指标包括发病率、病害指数和病原菌数量等^[22]。

3.1.2 抗逆性状评价 藜麦植株对干旱的耐受性可通过叶片脱水速度、水分利用效率和生物量等指标进行评估。评估藜麦植株对盐碱逆境的耐受性可通过叶片脱水速度、叶片离子含量和生长势等指标进行评估。

评价藜麦的抗病性状和抗逆性状需要综合考虑不同环境因素和病原菌的影响。基于评价结果,可以选择抗病和抗逆性较好的品种或个体作为亲本,用于进一步育种和选育工作,以提高藜麦的抗病和抗逆能力。

3.2 藜麦在干旱、盐碱环境下的种质筛选与改良

藜麦在干旱和盐碱环境下适应性强,种质筛选与改良是关键的研究内容。在干旱环境下,可通过田间试验、精细评价和分子标记辅助选择筛选适应性好的品种或种源。在盐碱环境下,可使用简化营养液筛选法、耐盐碱性评估和种质利用筛选出优良种质。种质筛选与改良的目标是培育适应干旱和盐碱环境的藜麦新品种,这一研究可为藜麦的适应性和生产性提供科学依据和技术支持。

3.3 藜麦抗病与抗虫育种的研究进展 藜麦是一种重要的粮食作物,抗病与抗虫育种对于提高藜麦的产量和质量具有重要意义。在抗病方面,研究表明藜麦对多种病原菌具有一定的抗性,例如对叶枯病、锈病等具有一定程度的自然抗性,该抗性特点为选育抗病藜麦品种提供了潜在的遗传资源。通过对藜麦抗病基因的鉴定和分子标记辅助育种技术的应用,一些具有较强抗病性状的藜麦品种得以选育,进一步提高了藜麦的抗病能力。在抗虫方面,藜麦对于一些虫害也表现出一定的抗性。研究人员通过对藜麦与虫害昆虫的互作关系进行深入研究,发现了一些可能与抗虫相关的基因和代谢产物。同时,利用遗传改良技术和转基因技术,研究人员将这些抗虫相关的基因导入藜麦中,成功培育出了抗虫性状显著的藜麦品种。总的来说,通过对藜麦抗病与抗虫育种的研究,研究人员不仅深入理解了藜麦对病虫害的抗性机制,也成功培育出了一系列抗病抗虫品种,为提高藜麦的产量和品质提供了重要的遗传资源和技术支持^[23]。

4 藜麦的农艺性状和品质改良

4.1 藜麦的生育期、产量和耐收获性状 藜麦的生育期、产量和耐收获性状是农艺性状中重要的部分。生育期对栽培管理和收获时间具有指导作用;藜麦的产量受多种因素影响,包括品种、环境、栽培措施和病虫害等;耐收获性状对机械化收获和加工具有重要意义。研究这些特性有助于选择适合特定环境的品种、制定农艺措施、提高藜麦的生产性能。高产的藜麦品种通常具有大穗、多粒和重粒等特征。农户

可结合特定环境选择品种并采取适当的栽培措施以提高产量。耐倒伏、强茎秆和颖壳性状有助于减少机械损伤和颖壳碎裂,提高收获效率和加工品质^[24]。

4.2 藜麦的品质特性与改良方向 藜麦的品质特性包括颗粒大小、形态特征、口感、营养成分和食品加工性能。为了提高藜麦的品质,可以从以下几个方面进行改良:颗粒大小和形态特征的改良、口感和食品加工性能的改良、营养成分的改良以及抗氧化活性的提升。对品质的改良需要综合考虑多个因素,并根据市场需求和消费者偏好进行调整。通过现代育种技术和分子标记辅助选择等手段,可以加快品质改良进程^[25]。

5 藜麦育种面临的挑战

藜麦育种研究在科学和实践上取得了一些成就,包括增加遗传多样性、改良抗逆性状和提高产量、品质等;但仍面临一些问题,如遗传改良速度较慢、抗病和抗虫育种仍面临挑战以及品质改良有待提高。

藜麦育种存在基础研究不足、遗传资源有限和地区适应性差异等问题,为应对这些问题,可以采取加强研究合作、拓宽遗传资源来源、加强品种改良和开发适应性更强的品种等措施。同时,结合现代育种技术和传统育种方法,制定综合的策略,并加强与社会各界的交流与沟通,以推动藜麦育种工作高质量发展。

6 藜麦育种研究的建议和方向

(1)增加对藜麦种质资源的收集和保存,以丰富藜麦的遗传多样性,为提高其抗逆性和遗传改良提供种质资源方面的准备。(2)加强对藜麦的遗传学与基因组学研究,揭示藜麦的遗传特性和基因组结构,为藜麦育种提供理论基础。同时利用生物技术手段进行藜麦的分子标记辅助选育,加速藜麦优质品种的选育速度。(3)开展对藜麦抗逆性的研究,包括抗病虫害,耐盐碱、干旱和高温等方面,通过育种提高藜麦的抗逆性,增强其适应性和稳定性。(4)以改进藜麦的品质,提高食味、蛋白质含量和营养价值为育种目标,增加其作为食品和饲料来源的吸引力。(5)要在优质藜麦繁种过程中严把种子质量关,确保藜麦产业发展所需高质量种子的供应。(6)加强藜麦与其他农作物的优势互补研究,培育适合与其他作物套种的藜麦品种,提高农作物系统

的综合效益。(7)进行市场和消费者研究,培育适合商业化和消费者认知的优质藜麦品种。(8)加强国际合作和知识共享,加速藜麦育种研究,解决全球食品安全和可持续发展的挑战^[26-28]。

7 结论

藜麦育种的发展方向和前景包括提高抗逆性和适应性、改善品质和功能、增加遗传多样性、利用现代育种技术提高效率以及国际合作和资源共享。藜麦作为一种富含营养、耐逆性强的作物,在全球市场上具有广阔的发展前景。随着全球对健康食品和气候适应性作物需求的增加,藜麦有望在全球范围内得到更广泛的种植和应用。通过科研创新和合作努力,藜麦育种的发展将不断推进,为解决全球粮食安全和可持续发展作出贡献。

参考文献

- [1] 魏志敏,李顺国,夏雪岩. 藜麦的特性及其发展建议. 河北农业科学, 2016, 20 (5): 14-17
- [2] 陈紫岩,尹航,林参,李茹. 藜麦育种技术研究进展. 农业装备技术, 2021, 12 (6): 11-12
- [3] 任永峰,王志敏,赵沛义. 内蒙古阴山北麓区藜麦生态适应性研究. 作物杂志, 2016 (2): 79-82
- [4] Jarvis D E, Kopp O R, Jellen E N, Mallory M A, Pattee J, Bonifacio A, Coleman C E, Stevens M R, Fairbanks D J, Maughan P J. Simple sequence repeat marker development and genetic mapping in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). Journal of Genetics, 2008, 87 (1): 39-51
- [5] Gandarillas H. Botanica quinoa y kaniwa. cultivos andinos//Tapia M E. serie librosy materiales educativos. Bogota, Colombia : Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 1979: 20-44
- [6] Mastebroek H D, Van Loo E N, Dolstra O. Combining ability for seed yield traits of *Chenopodium quinoa* breeding lines. Euphytica, 2002, 125 (3): 427-432
- [7] Maliro M F A, Guwela V F, Nyaika J, Murphy K M. Preliminary studies of the performance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) enotypes under irrigated and rainfed conditions of central Malawi. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 227
- [8] 杨发荣. 藜麦新品种陇藜1号的选育及应用前景. 甘肃农业科技, 2015 (12): 1-4, 5
- [9] 张舒,郁文彬,王红. 高山植物花的向日运动及其适应意义. 武汉植物学研究, 2008, 26 (2): 197-202
- [10] Peterson A, Jacobsen S E, Bonifacio A, Murphy K. A crossing method for quinoa. Sustainability, 2015, 7: 3230-3243
- [11] Ward S M, Johnson D L. Cytoplasmic male sterility in quinoa. Euphytica, 1992, 66: 217-223
- [12] 魏志敏,吕玮,刘猛,卢川,刘建军,王新玉,李顺国. 藜麦新品种燕

- 藜1号的选育. 贵州农业科学, 2022, 50 (6): 1-4
- [13] Muhammad A, Foolad M R. Crop breeding for salt tolerance in the era of molecular markers and marker-assisted selection. Plant Breeding, 2013, 132 (1): 10-20
- [14] Jarvis D E, Ho Y S, Lightfoot D J, Schmöckel S M, Li B, Borm T J, Ohyanagi H, Mineta K, Michell C T, Saber N, Kharbatia N M, Rupper R R, Sharp A R, Dally N, Boughton B A, Woo Y H, Gao G, Schijlen E G, Guo X, Momin A A, Negrão S, Al-Babili S, Gehring C, Roessner U, Jung C, Murphy K, Arold S T, Gojobori T, Linden C G, van Loo E N, Jellen E N, Maughan P J, Tester M. The genome of *Chenopodium quinoa*. Nature, 2017, 542 (7641): 307-327
- [15] Paterson A H, Kolata A L. Genomics: Keen insights from quinoa. Nature, 2017, 542 (7641): 300-302
- [16] Zou C, Chen A, Xiao L, Muller H M, Ache P, Haberer G, Zhang M, Jia W, Deng P, Huang R, Lang D, Li F, Zhan D, Wu X, Zhang H, Bohm J, Liu R, Shabala S, Hedrich R, Zhu J K, Zhang H. A high-quality genome assembly of quinoa provides insights into the molecular basis of salt bladder-based salinity tolerance and the exceptional nutritional value. Cell Research, 2017, 27 (11): 1327-1340
- [17] Yasui Y, Hirakawa H, Oikawa T, Toyoshima M, Matsuzaki C, Ueno M, Mizuno N, Nagatoshi Y, Imamura T, Miyago M, Tanaka K, Mise K, Tanaka T, Mizukoshi H, Mori M, Fujita Y. Draft genome sequence of an inbred line of *Chenopodium quinoa*, an allotetraploid crop with great environmental adaptability and outstanding nutritional properties. DNA Research, 2016, 23 (6): 535-546
- [18] Viktória A, Pedro M S, Danilo C M, Muhammad W K, Alicia H, Forough K, Graeff-Höninger S, Cinzia P. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): An overview of the potentials of the "Golden Grain" and socio-economic and environmental aspects of its cultivation and marketization. Foods, 2020, 9 (2): 216
- [19] Rojas W, Soto J L, Catrasco E. Study on the social, environmental and economic impacts of quinoa promotion in Bolivia. Proinpa foundation, La Paz, Bolivia, 2004
- [20] Kolano B, Siwinska D, Pando L G, Szymanowska-Pulka J, Maluszynska J. Genome size variation in *Chenopodium quinoa* (*Chenopodiaceae*). Plant Systematics and Evolution, 2012, 298 (1): 251-255
- [21] Maughan P J, Turner T B, Coleman C E, Elzinga D B, Jellen E N, Morales J A, Udall J A, Fairbanks D J, Bonifacio A. Characterization of *Salt Overly Sensitive 1* (SOS1) gene homoeologs in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). Genome, 2009, 52 (7): 647-657
- [22] Bazile D, Jacobsen S E, Verniau A. The global expansion of quinoa: Trends and limits. Front in Plant Science, 2016, 9 (7): 622
- [23] Li F, Guo X H, Liu J X, Zhou F, Liu W Y, Wu J, Zhang H L, Cao H F, Su H Z, Wen R Y. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of the NAC transcription factor in *Chenopodium quinoa*. Genes, 2019, 10 (7): 500
- [24] Coles N D, Coleman C E, Christensen S A, Jellen E N, Steven M R, Bonifacio A, Rojas-Beltran J A, Fairbanks D J, Maughan P J. Development and use of an expressed sequenced tag library in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) for the discovery of single nucleotide polymorphisms. Plant Science, 2005, 168 (2): 439-447
- [25] 张体付, 戚维聪, 顾闽峰, 张晓林, 李坦, 赵涵. 藜麦 EST-SSR 的开发及通用性分析. 作物学报, 2016, 42 (4): 492-500
- [26] Maughan P J, Smith S M, Rojas-Beltrán J A, Elzinga D, Raney J A, Jellen E N, Bonifacio A, Udall J A, Fairbanks D J. Single nucleotide polymorphism identification, characterization, and linkage mapping in quinoa. Plant Genome, 2012, 5: 114-125
- [27] 陆敏佳, 蒋玉蓉, 陆国权, 陈国林, 毛前. 利用 SSR 标记分析藜麦品种的遗传多样性. 核农学报, 2015, 29 (2): 260-269
- [28] 陆敏佳, 莫秀芳, 王勤, 陆国权, 蒋玉蓉. 藜麦基因组 DNA 提取方法的比较. 江苏农业科学, 2014, 42 (4): 42-45

(收稿日期: 2023-11-09)

(上接第34页)

- 菌1号'. 园艺学报, 2016, 43 (11): 2289-2290
- [7] 陈影, 唐杰, 彭卫红, 甘炳成, 黄忠乾, 王勇. 羊肚菌新品种 '川羊肚菌5号'. 园艺学报, 2017, 44 (9): 1831-1832
- [8] 陈影, 唐杰, 彭卫红, 甘炳成, 黄忠乾, 王勇. 羊肚菌新品种 '川羊肚菌6号'. 园艺学报, 2017, 44 (12): 2431-2432
- [9] 赵琪. 羊肚菌新品种介绍. 菌物研究, 2021, 19 (4): 214-295
- [10] 金琳山, 陈波, 王晓敏, 朱森林, 张邦喜, 张钦语, 杨仁德. 羊肚菌新品种 '黔羊肚菌1号'. 园艺学报, 2023, 50 (S1): 91-92
- [11] 刘春丽, 刘绍雄, 李建英, 尚陆娥, 张俊波, 毛宗洪, 罗孝坤, 华蓉, 孙达锋. 羊肚菌新品种 "中菌羊肚菌1号" 选育. 中国食用菌, 2020, 39 (10): 6
- [12] Chai H M, Chen L J, Chen W M, Zhao Q, Zhang X L, Su K M, Zhao Y C. Characterization of mating-type idiomorphs suggests that *Morchella importuna*, *Mel-20* and *M-sextelata* are heterothallic. Mycological Progress, 2017, 16: 743-752
- [13] Du X H, Zhao Q, Xia E H, Gao L Z, Richard F, Yang Z L. Mixed-reproductive strategies, competitive mating-type distribution and life cycle of fourteen black morel species. Scientific Report, 2017, 7 (1): 1493
- [14] Liu W, Chen L F, Cai Y L, Zhang Q, Bian Y B. Opposite polarity monospore genome de novo sequencing and comparative analysis reveal the possible heterothallic life cycle of *Morchella importuna*. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19 (9): 2525
- [15] 柴红梅, 马渊浩, 刘萍, 陈卫民, 陶南, 赵永昌. 单孢分离菌株的异核不对称特性揭示梯棱羊肚菌为假同宗结合真菌. 菌物学报, 2022, 41 (10): 1607-1618
- [16] 刘伟, 蔡英丽, 何培新, 边银丙. 羊肚菌组织分离物交配型基因缺失现象分析. 食用菌学报, 2020, 27 (3): 1-6
- [17] 曾婷婷. 羊肚菌菌种的交配型研究. 长沙: 湖南师范大学, 2019

(收稿日期: 2023-10-22)