

张怀胜, 张晓祥, 王平喜, 进茜宁, 吴向远. 玉米细胞质雄性不育与恢复基因研究进展 [J]. 广东农业科学, 2022, 49 (5): 1-9.

## 玉米细胞质雄性不育与恢复基因研究进展

张怀胜, 张晓祥, 王平喜, 进茜宁, 吴向远  
(河南科技学院生命科技学院, 河南 新乡 453003)

**摘要:** 玉米作为我国重要的粮、饲两用作物在保障粮食安全, 推动社会经济发展和提供工业能源等方面扮演着关键的角色。细胞质雄性不育是高等植物中普遍存在的生物学现象, 玉米细胞质雄性不育可以分为 T 型、C 型与 S 型 3 种类型。不育基因来源于线粒体基因重排形成嵌合基因, 新形成的嵌合基因对花药中小孢子的发育产生危害导致败育的发生。恢复基因的存在可以消除不育基因的危害, 使小孢子正常生长。由于不育基因为线粒体基因, 恢复基因为细胞核基因, 对细胞质不育与恢复机理的研究同样是探究质-核互作关系的桥梁。同时对雄性不育系的利用是玉米利用杂种优势的一个重要技术手段, 玉米生产上利用细胞质雄性不育对于作物杂种优势的利用、杂交种的制种都有重要意义, 不但能够解放劳动力降低制种成本, 而且提高了制种纯度增加产量。对玉米细胞质雄性不育的分类、特征及近年来发现的玉米细胞质雄性不育基因与育性恢复基因进行概述, 并探讨了玉米细胞质雄性不育应用过程中的问题与发展前景, 以其为细胞质雄性不育在生产上的推广利用提供参考。

**关键词:** 玉米; 细胞质雄性不育; 分子机理; 不育系; 恢复基因

中图分类号: S513.01

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2022) 05-0001-09

## Research Advances on Cytoplasmic Male Sterility and Restorer Genes in Maize

ZHANG Huaisheng, ZHANG Xiaoxiang, WANG Pingxi, JIN Xining, WU Xiangyuan

(College of Life Science and Technology, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, China)

**Abstract:** As an important food and forage crops in China, corn plays a key role in guaranteeing food security, promoting social and economic development and providing industrial energy. Cytoplasmic male sterility (CMS) is a common biological phenomenon in higher plants. CMS of maize can be divided into three types: T type, C type and S type. Sterility genes are derived from mitochondrial gene rearrangement to form chimeric genes. The newly formed chimeric genes harm the development of anther microspores and lead to abortion. The existence of restorer gene can eliminate the harm of sterility gene and make microspore grow normally. Since the sterility genes are mitochondrial genes and the restorer genes are nuclear genes, the study on the mechanism of cytoplasmic sterility and restorer is also a bridge to explore the relationship between cytoplasmic and nuclear interactions. At the same time, the utilization of male sterile lines is an important technical means for maize to utilize heterosis. The utilization of cytoplasmic male sterile lines in maize production is of great significance to the utilization of crop heterosis and seed production of hybrid seeds. It can not only liberate labor force and reduce seed production cost, but also improve seed production purity and increase yield. In this paper, the classification and characteristics of CMS in maize as well as the CMS genes and fertility restorer genes discovered in maize in recent years

收稿日期: 2022-03-07

基金项目: 河南省重点研发与推广专项 (科技攻关) (222102110091, 222102110050); 河南科技学院师资队伍博士化计划建设项目 (103020222001/014)

作者简介: 张怀胜 (1986—), 男, 博士, 讲师, 研究方向为玉米 C 型恢复基因的发掘与应用, E-mail: zhanghuaisheng1106@126.com

were summarized, and the problems and development prospects in the application of CMS in maize were discussed, which could provide references for the promotion and utilization of CMS in production.

**Key words:** maize; cytoplasmic male sterility; molecular mechanism; sterile line; restorer gene

玉米 (*Zea mays* L.) 为禾本科 (Gramineae) 玉蜀黍属 1 年生草本植物, 有玉蜀黍、苞谷、棒子等俗名。玉米起源于南美洲墨西哥地区, 从北纬 58° 的加拿大到南纬 40° 的阿根廷都有种植, 相比水稻和小麦而言, 玉米已成为全世界范围种植最广的农作物, 为全球粮食安全提供了重要保障<sup>[1-3]</sup>。

雄性不育是高等植物中普遍的生物学现象, 指植物在生长发育过程中由于受到环境条件和自身遗传基因的影响所导致的雄花不能产生裂开的花药、有功能的花粉但植株的雌性生殖系统发育正常, 可以接受外来的花粉而受精的一种生物学现象<sup>[4-6]</sup>。雄性不育普遍存在于开花植物中, 1763 年德国植物学家 Joseph Gottlieb Kölreuter 首先发现雄性不育现象以来, 已经在主要农作物如玉米、水稻、小麦、棉花、高粱、油菜及其他作物如甜菜、向日葵、洋葱、辣椒、菜豆、萝卜等在内的 43 科 162 属 617 个种或种间杂种中发现了雄性不育现象<sup>[7-8]</sup>。植物雄性不育根据其表型主要有 5 种类型: (1) 雄花退化或畸形导致产生花粉的功能丧失; (2) 花药里的孢子囊退化导致败育的花药虽然与正常花药外形相似但不能产生有功能的花粉; (3) 花药内部小孢子退化, 引起产生畸形花粉与败育花粉; (4) 花药中的花粉存在功能缺陷, 授粉后不能正常萌发; (5) 花药中的花粉虽然有活力但花药不开裂<sup>[9-10]</sup>。

玉米为异花授粉作物, 雌花和雄花分开的特征使其成为最早利用杂种优势的作物并取得了巨大成功, 杂种优势的利用使杂交种的产量比自交系提高 15% ~ 50%<sup>[11]</sup>。在玉米杂交种子生产过程中, 利用雄性不育制种不但可以省去大量劳动力, 节约制种成本, 而且可以避免母本去雄不彻底带来种子纯度下降而导致的产量降低<sup>[12]</sup>。此外, 质-核互作雄性不育的不育机理与恢复机理涉及到线粒体基因和细胞核基因, 使其成为研究核-质互作的理想模型<sup>[13-14]</sup>。因此, 对玉米细胞质雄性不育进行研究, 不但在生产上可以促进杂种优势利用, 而且对解析质-核互作分子机制具有重要参考价值<sup>[15-17]</sup>。本文阐述了玉米细胞质雄

性不育的特征、分类和恢复基因与不育基因的研究进展, 以及玉米细胞质雄性不育利用过程中的问题与展望, 以期对玉米细胞质雄性不育在生产上应用提供理论参考。

## 1 雄性不育的分类

雄性不育现象的发生是内部基因与外部环境条件综合影响的结果。早在 1947 年 Sears 把自然界中发现的雄性不育现象划分为 3 种类型: 一是细胞核雄性不育 (genic male sterility, GMS), 其不育性状受植株的细胞核基因控制且表现出典型的孟德尔遗传; 二是细胞质雄性不育 (cytoplasmic male sterility, CMS), 其不育性状受细胞质 (线粒体) 基因控制遗传方式为非孟德尔遗传, 属母系遗传; 三是细胞核-细胞质互作不育 (genic-cytoplasmic male sterility), 其不育性状由细胞核基因和细胞质基因两者共同来决定<sup>[18]</sup>。后来对植物雄性不育的深入研究, 发现单一的细胞质雄性不育是不存在的, 1956 年 Edwardson 将雄性不育重新划分为两种类型: 细胞核不育类型和细胞质-核互作不育类型即现在所讲的细胞质雄性不育 (CMS)<sup>[19]</sup>。

玉米是利用其进行杂交制种最早的作物之一。1933 年首次在秘鲁玉米群体中发现了细胞质雄性不育材料, 1950 年细胞质雄性不育开始应用于玉米杂交种生产<sup>[20]</sup>。Beckett 依据育性恢复专效性原理, 首次把 28 个不同来源的玉米细胞质雄性不育材料划分为 S 型、C 型和 T 型 3 种细胞质类型<sup>[21]</sup>。1982 年郑用琏通过不育系与恢复系测交筛选出一套测验方法进行玉米细胞质雄性不育材料的胞质分类: 用待测不育材料作母本与恢 313 进行杂交观察后代的育性表现, 育性恢复的材料划分为 S 型; 被保持的材料做母本再与自凤 1 杂交, 被恢复的材料划分为 C 型; 被保持的划分为 T 型<sup>[22]</sup>。T 型和 C 型均属于孢子体不育类型, 育性受孢子体 (植株) 基因型决定, 与花粉自身基因型无关, 败育发生在减数分裂期, 败育彻底且育性较为稳定。S 型属于配子体不育类型, 育性受花粉自身基因决定; 败育发生在减数分裂后

的单核期与二核期，多数不育材料出现育性不稳定现象。

## 2 玉米细胞质雄性不育与杂种优势的利用

杂种优势 (Hybrid vigor/Heterosis) 指两个遗传组成存在差异的亲本杂交后代，在营养生长 (生活力、生长势等)、生殖生长 (产量、品质、营养等)、抗胁迫 (生物胁迫、非生物胁迫) 能力方面，均明显高于亲本的生物学现象。杂种优势的利用是人类利用遗传规律提高产量最成功的技术手段，早在 19 世纪 60 年代，查尔斯达尔文就描述了玉米中的杂种优势，但直到 20 世纪 20 年代，玉米的杂种优势才开始被利用，并成为了第一个商业化应用的杂交作物 [23]。近年来随着科研工作者的不断探索与努力，目前已经在除了玉米以外的水稻、小麦、油菜等作物上实现了杂种优势利用 [9,24-25]。在玉米、水稻、小麦等农作物的杂交制种过程中，需要进行人工去雄阻止自身花粉的自交结实导致制种的纯度下降。去雄过程中消耗大量的人力、物力与财力，而利用“三系”配套制种技术可以很好解决上述问题。

在农业生产中雄性不育材料的发掘与利用是作物利用杂种优势的基础，生产上雄性不育材料只有在细胞核基因组携带的恢复基因为隐性时才表现出雄性不育现象，如果细胞核所包含的恢复基因为显性时，细胞质虽然含有不育基因但仍然表现可育 [26-27]。玉米细胞质雄性不育系在“三系”杂交制种中的应用如图 1 所示，包括 1 个细胞质雄性不育系 (细胞核基因为隐性不含恢复基因与胞质基因为不育)，1 个保持系 (细胞核基因不育而细胞质基因正常) 用来保持不育系的繁育，1 个恢复系 (细胞核基因为显性含有恢复基因)。由于不育系不能产生正常的花粉，在制种过程中用来做母本通过与保持系杂交繁殖不育系。细胞质雄性不育保持系与恢复系均可以产生有生殖功能的花粉，两者均通过自交获得后代。由于恢复系可以恢复不育系的育性，不育系与恢复系杂交产生的  $F_1$  代种子可育即生产上利用的杂交种。

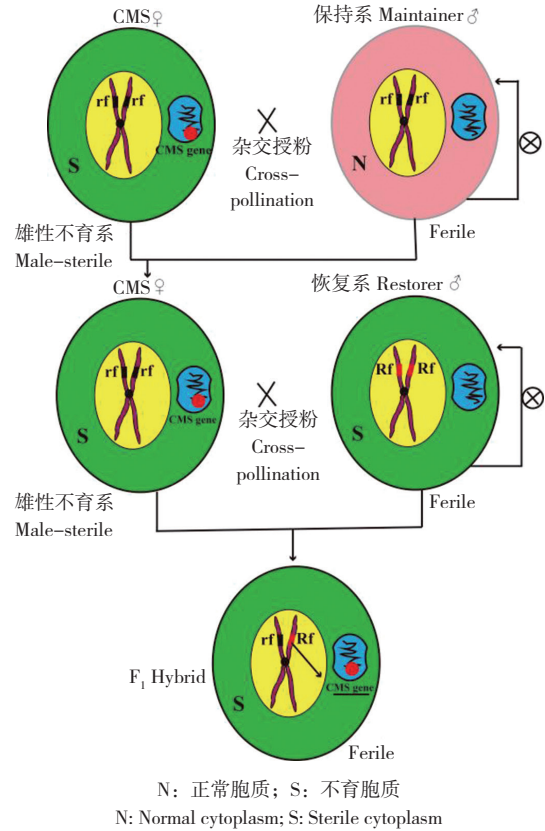


图 1 玉米细胞质雄性不育在“三系”杂交制种中的应用模式  
Fig. 1 Application model of cytoplasmic male sterility in three-line hybrid seed production of maize

关于玉米细胞质雄性不育的研究，前期的工作主要是对 S 型和 T 型不育材料开展。20 世纪 50 年代，T 型不育材料开始应用于玉米杂交种的生产，种植面积曾经达到美国玉米种植面积的 80%，由于 T 型材料高感玉米小斑病，这也引发了玉米小斑病在美国的暴发，导致农业生产遭受巨大经济损失 [28]。S 型不育性不稳定，容易受到环境因素影响导致败育不彻底，生产应用过程中存在较大风险。C 型不育系来源于巴西玉米品种 Churny，不育性稳定，败育彻底，生产上有较大的应用价值。然而魏建昆研究发现存在对 C 型不育材料专化侵染的小斑病生理小种，使 C 型不育系在生产上得利用蒙上了阴影；进一步研究发现小斑病 C 小种只对 C I 亚组不育胞质专化侵染，不侵染 C II 和 C III 亚组的不育胞质，这就为利用 C II 与 C III 亚组不育材料提供了依据 [29]。然而在 C 型不育化制种利用过程中最关键的问题是缺少强有力的恢复系材料，这一问题一直是限制 C 型材料应用的关键问题。因此发现或创造新的细胞质不育类型与具有强恢复能力的恢复系材料，

并对其进行分类是解决玉米细胞质雄性不育应用问题的有效途径<sup>[29-31]</sup>。

### 3 玉米细胞质雄性不育基因及其不育机理研究

#### 3.1 玉米细胞质雄性不育基因的发现

1986年 Dewey 利用不育系和可育系的线粒体 RNA, 分别同不育系线粒体 DNA 文库进行差减杂交, 鉴定到 1 个 T 型不育系特有的基因片段, 该片段包含 2 个开放阅读框 (ORF) *T-urf13* 和 *orf25*。进一步发现 *orf25* 为普通的线粒体基因, 而 *T-urf13* 编码一个大小为 13 ku 多肽为 T 型不育系特有。该基因是玉米中最先发现的不育基因, 进一步证明 URF13 是一个线粒体内膜蛋白, URF13 通过影响线粒体内层膜通透性造成电子传递过程受损能量代谢异常, 最终引起花粉败育<sup>[32-33]</sup>。Yang 等报道了 CMS-C 的不育基因是线粒体基因 *atp6c* (表 1)<sup>[34]</sup>。ATP 合成酶又称  $F_1F_0$ -ATP 合成酶, 在线粒体内催化能量物质 ATP 的合成, 由催化亲

水性的  $F_1$  组分和质子转运的  $F_0$  组分组成。在呼吸作用过程中, 电子传递链释放的能量首先转变为跨膜质子 ( $H^+$ ) 梯差, 最后质子流顺质子梯差利用 ATP 合酶使  $ADP+P_i$  合成 ATP, 满足植物体生长发育对能量的需求。线粒体基因 *atp6* 和 *atp6 $\beta$*  分别编码  $F_0$  和  $F_1$  组分的亚基, 在 87-1 不育系中  $F_1F_0$ -ATP 合成酶复合物积累减少, 但  $F_1'$  组件数量和活性均有增加, 造成此现象的原因是不育系线粒体中 ATP6C 蛋白与 ATP8 蛋白和 ATP9 蛋白的相互作用能力强于 ATP6 与 ATP8 蛋白和 ATP9 蛋白的相互作用, ATP6C 与 ATP6 的竞争使得具有功能活性  $F_1F_0$ -ATP 合成酶的组装数量的大量减少<sup>[34]</sup>。同时由于 ATP 合成酶为线粒体电子传递链得最后一个复合物,  $F_1F_0$ -ATP 合成酶组装减少时, 将会引起线粒体内膜空间中超氧阴离子和过氧化氢大量得积累, 从而引发细胞内活性氧 (ROS) 暴发, 造成了玉米花药绒毡层细胞程序性死亡 (PCD) 的发生时间改变, PCD 的提前发生引起花粉败育, 这一结果与水稻野败型不育基因 *WA352* 类似<sup>[34-36]</sup>。

表 1 已报道玉米 CMS 相关不育基因与恢复基因  
Table 1 CMS related sterility genes and restorer genes in maize reported

类型 Type	ORF	染色体 Chromosome	不育机理 Sterility mechanism	不育类型 Sterility type	恢复基因 Restorer gene	恢复机理 Recovery mechanism	文献 Reference
T	<i>urf13-atp4</i>	3	13 ku 毒性膜蛋白	孢子体不育	<i>Rf1</i>	降低 <i>urf13</i> 转录	[ 32 ] [ 28 ]
		9			<i>Rf2</i>	代谢水平解毒	[ 38 ]
C	<i>atp-6c</i>	8	与 <i>atp6</i> 竞争导致能量损失, 过早 PCD	孢子体不育	<i>Rf8</i>	改变 <i>urf13</i> 转录	[ 42 ]
					<i>Rf4</i>	UN	[ 34 ] [ 49 ]
		5			<i>Rf5</i>	UN	[ 48 ]
S	<i>orf355-orf77</i>	2	毒性蛋白	配子体不育	<i>Rf-I</i>	抑制 <i>Rf5</i> 恢复育性	[ 48 ]
		2			<i>Rf3</i>	对 <i>orf355-orf77</i> 剪切	[ 38,44 ]
					<i>Rf9</i>	降低 <i>orf355-orf77</i> 转录	[ 45 ]

在 S 型不育系小孢子发育过程中, 花粉败育与嵌合基因 *orf355-orf77* 表达密切相关, *orf355-orf77* 为组织特异性表达基因, 在花粉表达量高而在其他组织中表达量极低。此外, 玉米 S 型线粒体基因组以线性形式存在, 而 *orf355* 恰好位于线性化线粒体基因组的端部, 进而转录出导致不育的 1.6 kb 转录本<sup>[37]</sup>。Xiao 等证明了 *orf355* 是 S 型的不育基因, 作者通过酵母筛库鉴定到了一个基因 *ZmDREB1.7* (为转录因子), 该基因在花药中特异表达, 基因的亚细胞定位结果显示其定位于细胞核、细胞质和线粒体, 通过 EMSA 与酵母

单杂交实验证明 *ZmDREB1.7* 能够结合到 *orf355* 基因的启动子区域并促进 *orf355* 的转录<sup>[38]</sup>。

研究发现不育基因 *Orf355* 诱导表达后能够显著增强线粒体逆向信号, 进一步发现其为一个细胞毒性蛋白, *ZmDREB1.7* 能快速响应 *Orf355* 表达后的线粒体逆向信号<sup>[38]</sup>。对 *ZmDREB1.7* 进行序列分析结果发现, *ZmDREB1.7* 启动子区域含有一定数量的未折叠蛋白响应基序, 该基序的存在对 *ZmDREB1.7* 响应线粒体逆向信号非常重要<sup>[38]</sup>。在主效恢复基因 *Rf3* 不存在的情况下, 作者鉴定出一个缺失未折叠蛋白响应基序的单倍

型, 该单倍型能够部分恢复 S 组玉米的育性, 表明其是 S 型不育系的弱恢复基因<sup>[38]</sup>。对于所有细胞质雄性不育而言, 一直不清楚的问题是: 不育基因为什么仅仅影响花药或花粉的发育, 而对其他组织的生长发育没有影响? 在 S 型中推测与花药特异表达的 *ZmDREB1.7* 有关, 在花药中, *ZmDREB1.7* 促进 *orf355* 表达, 而 *orf355* 表达后积累增强线粒体反向信号, 反过来促进 *ZmDREB1.7* 表达; 因此 *ZmDREB1.7* 与 *orf355* 在 S 型玉米的小孢子中形成了一个正反馈调控机制, 最终导致 *orf355* 蛋白的积累和花粉败育<sup>[38]</sup>。

### 3.2 玉米细胞质雄性不育基因来源

细胞质雄性不育在植物界的出现是植物自然选择增加进化的一种结果, 植物之所以选择杀死雄配子保留雌配子功能的原因是因为植物的雌配子不能随意移动, 促进进化最简单、最经济的方法是杀死其雄配子以增加雌花吸收外来花粉的可能性, 扩大自身基因的广泛传播并产生不同的后代, 以利于植物自身的进化与选择, 来适应环境的变化<sup>[12]</sup>。细胞质雄性不育属于母体遗传, 线粒体基因重排的形成的新的 ORF 是引起花粉败育的直接原因, 也是目前已发现大多不育基因的来源<sup>[12]</sup>。植物线粒体蛋白是由线粒体以及核基因共同编码, 大约有 10% 的核基因靶向线粒体, 线粒体通过向细胞核发送信号以从核基因组产生各种蛋白, 满足生命活动的需要<sup>[39]</sup>。在进化过程中, 线粒体基因与细胞核基因如果不协调, 就会引起线粒体基因发生非同源重组形成许多新的 ORF, 这些新的 ORF 常常参与到 RNA 编辑、能量缺失、细胞毒性、活性氧等方面最终会导致雄性不育现象的发生<sup>[12]</sup>。

## 4 玉米细胞质雄性恢复基因及其恢复机理研究

### 4.1 玉米 CMS-T 恢复基因的发现

玉米 T 型胞质雄性不育属于孢子体不育, 其育性恢复需要 2 个互补的显性核基因 *Rf1* 和 *Rf2*<sup>[40-41]</sup>。*Rf1* 的恢复机制是促进 *T-urf13* 转录本的加工, 产生两个大小分别为 1.6 kb 和 0.6 kb 的转录本抑制了 *Turf13* 表达, 使 *T-urf13* 编码的蛋白质 URF13 丰度降低 80%, *Rf1* 突变为 *rf1*, *T-urf13* 不能产生两个大小 1.6 kb 和 0.6 kb 的转录本<sup>[42]</sup>。另外 2 个 T 型的恢复基因 *Rf8* 和 *Rf\** 与 *Rf1* 的功

能相同, 但会产生更小的 *T-urf13* 转录本<sup>[42]</sup>。恢复基因 *Rf1* 并未成功克隆, 在所有报道的恢复基因中第 1 个成功克隆的育性恢复基因是 T 型的恢复基因 *Rf2*, 其基因序列和哺乳动物乙醛脱氢酶基因同源; Cui 等采用转座子标签法克隆了 *Rf2*, 它能部分抑制不育基因 *T-urf3* 导致的不育表型, 但 *Rf2* 对不育基因 *T-urf13* 转录本加工和翻译后蛋白的丰度不产生影响<sup>[40]</sup>。推测恢复基因 *Rf2* 通过改变线粒体内的代谢水平, 来消除毒性蛋白 URF13 对线粒体功能产生的损害。进一步研究结果表明: 恢复基因 *Rf2* 只能部分减轻 T 型胞质中 URF13 毒蛋白引起的伤害, 并未全部使小孢子的育性得到恢复, 因此严格意义上来讲 *Rf2* 并非真正的育性恢复基因<sup>[31,43]</sup>。

### 4.2 玉米 CMS-S 恢复基因的发现

玉米 S 型主要恢复基因为 *Rf3*, 编码基因为 PPR 蛋白, 是一类含有三角状五肽重复结构的编码蛋白。研究表明恢复基因 *Rf3* 具有靶向线粒体的信号肽能够进入线粒体。*Rf3* 与线粒体基因 *orf77* 结合后抑制 *orf77* 基因的功能, 通过未知的机制加快不育基因 *orf355* 的降解, 从而使 S 型的不育表型得到恢复<sup>[44]</sup>。此外, 同属于 S 型的恢复基因 *Rf9*, 作用是减少线粒体基因 *orf355-orf77* 亚基因组的数量来恢复育性, 但 *Rf9* 由于同时受核背景和环境温度的影响, 与恢复基因 *Rf3* 相比, 育性恢复效果较差<sup>[45]</sup>。

### 4.3 玉米 CMS-C 恢复基因的发现

在 C 型不育系中目前已发现了两个恢复基因, 分别位于 8 号和 5 号染色体上的 *Rf4* 和 *Rf5*, *Rf4* 为显性恢复基因可以恢复目前发现的所有的 C 型不育材料, 而 *Rf5* 仅能恢复 *Rf-I* 基因缺失的 C 型不育材料; 且两个基因存在加性效应, *Rf-I* 基因作为育性抑制基因能抑制 *Rf5* 的育性恢复功能<sup>[46-48]</sup>。Jennifer 等报道了 CMS-C 主要恢复基因 *Rf4* 是一个 bHLH 类型的转录因子, 通过 CRISPR/cas9 编辑后的遗传转化证明了 *Rf4* 表型, 但并未对其功能进行解析<sup>[49]</sup>。至今关于 C 型恢复基因 *Rf4* 与不育基因 *atp6c* 的作用机理仍不清楚<sup>[49-50]</sup>。

### 4.4 玉米细胞质雄性不育恢复基因的来源

自然界进化过程中随着不育基因的出现, 从进化角度来讲必然要有恢复基因的存在恢复不育的表型, 这样才能产生有活性的花粉进行后代繁衍。恢复基因的功能解析对于 CMS 的分子机制研

究至关重要,有关玉米细胞质雄性不育恢复基因除了T型恢复基因 *Rf2* 与S型恢复基因 *Rf3* 被克隆之外,关于恢复基因的报道还很少。关于其它作物研究发现多数恢复基因编码PPR蛋白并靶向线粒体发挥而作用,其恢复过程均涉及到了细胞核基因与线粒体基因的互作,而恢复作用则发生在基因水平、转录水平、翻译水平、代谢水平等不同方面<sup>[12]</sup>。虽然目前对玉米细胞质雄性不育的分子机理的解析还不够深入,恢复基因与不育基因的互作相对复杂,如C型不育基因 *atp6c* 为线粒体基因,已经克隆并进行了功能研究,C型恢复基因 *Rf4* 是一个转录因子是细胞核基因,细胞核基因 *Rf4* 是怎样进入线粒体与 *atp6c* 发生作用,目前仍未被解析。

## 5 玉米细胞质雄性不育利用存在问题与展望

我国科研工作者利用雄性不育这一特性,实现农作物的杂交育种和杂种优势利用<sup>[51-52]</sup>。1976年全国开始在推广“三系”杂交稻以来,杂交水稻的种植面积快速达到了全国水稻栽培面积的50%,产量增加20%~30%,创造了世界粮食增产的伟大壮举,使我国的水稻育种一直处在世界领先水平<sup>[53]</sup>。玉米作为我国重要的粮饲作物,同样是杂种优势利用最成功的作物之一,采用细胞质雄性不育进行玉米杂交种生产不仅可以节约制种成本,而且可以提高种子纯度与产量。但目前利用玉米细胞质雄性不育与恢复进行制种并没有得到广泛的应用,总结起来有以下几个方面:

(1) 玉米品种选育与制种过程中因其异花授粉的属性,使两亲本之间的杂交相对于小麦、水稻等自花授粉作物而言非常容易。由于这一特征,使得玉米容易利用具有优良性状的自交系进行杂交育种,获得的杂交种性状整齐、抗性更强及稳定性更好。因此基本不采用不育系/恢复系进行制种。

(2) 遗传背景单一的农作物在生产上大面积推广,使得其对生物或非生物胁迫的抵抗能力下降,存在作物大面积感病、受灾减产甚至绝收的风险<sup>[8,54]</sup>。单一化大面积推广细胞质雄性不育胞质杂交种,具有潜在的遗传脆弱性且存在病菌生理小种专化侵染的风险。例如美国在20世纪50年代玉米生产上开始推广T型不育胞质杂交种,

给玉米生产带来可观的经济效益。但玉米T型的不育基因 *T-urf13*,同时也是造成玉米对叶斑病原菌敏感的关键基因,因此T型胞质杂交种的大面积推广利用,直接导致了玉米小斑病T小种在美国暴发流行,使美国玉米生产遭受巨大的经济损失,最终T型不育胞质杂交种退出生产。

(3) 玉米细胞质雄性不育与恢复机理尚未得到全面解析且不育胞质的强恢复基因资源缺乏,应用过程中亲本导入恢复基因的方法周期长、繁琐复杂。目前对于玉米细胞质雄性不育系相关分子基础研究已有很大突破,如CMS-S的不育与恢复机制已经基本解释清楚,但是由于S型不育属于配子体不育,容易受到环境条件的影响,在利用过程中存在较大风险。CMS-C的不育机制已经解释清楚,但恢复基因的研究相对滞后,其内在的分子机理仍不清楚。与此同时,稳定不育材料与含有强恢复基因材料的发现与获得同样是限制其利用的重要方面<sup>[55]</sup>。

2019年以来,由于受到新冠疫情与国际贸易环境的影响且由于气候条件的变化,玉米生产环境也在不断恶化,极端气候频繁出现,病虫害频发,只有进一步提高玉米单位面积的产量,选育丰产性、抗逆性广的优良品种,减少玉米生产成本,才能满足经济发展与人们对玉米消费持续增长的需求。根据国家“十四五”时期规划纲要,要深化农业供给结构性改革,优化农业农村生产布局的指导方针。随着农村劳动力人数减少,而玉米制种属于劳动密集型产业,不育化制种技术的开发与应用是解决这一问题的一个重要技术手段,不但可以保证玉米杂交种子的纯度与质量,进一步提高单位面积的单产,而且可以节约经济成本,释放制种过程中消耗的大量劳动力,减少劳动成本的投入。相信随着科学技术的不断进步,带动了分子生物学技术的迅速发展,新技术不断应用到植物基因工程和分子育种过程种。相信高新育种技术会很好地解决玉米细胞质雄性不育应用中的问题,玉米细胞质雄性不育的应用会有广阔的发展前景。

### 参考文献 (References) :

- [1] MIR C, ZERJAL T, COMBES V, DUMAS F, MADUR D, BEDOYA C, DREISIGACKER S, FRANCO J, GRUDLOYMA P, HAO P X, HEARNE S, JAMPATONG C, LALOË D, MUTHAMIA Z, NGUYEN T, PRASANNA B M, TABA S, XIE C X, YUNUS M, ZHANG S,

- WARBURTON M L, CHARCOSSET A. Out of America: tracing the genetic footprints of the global diffusion of maize [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(11):2671–2682. DOI:10.1007/s00122-013-2164-z.
- [2] TANUMIHARDJO S A, MCCULLEY L, ROH R, LOPEZ-RIDAURA S, PALACIOS-ROJAS N, GUNARATNA N S. Maize agro-food systems to ensure food and nutrition security in reference to the Sustainable Development Goals [J]. *Global Food Security*, 2019:100327. DOI:10.1016/j.gfs.2019.100327.
- [3] 王丰. 杂交水稻育种成就与展望——广东省农业科学院杂交水稻研究 50 年回顾 [J]. *广东农业科学*, 2020, 47(12):1–11. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.12.001.
- WANG F. Achievements and prospects of hybrid rice breeding—review of 50 Years' research on hybrid rice by Rice Research Institute of Guangdong Academy of Agricultural Sciences [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(12):1–11. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.12.001.
- [4] ZHENG M M, YANG T, LIU X W, LÜ G H, ZHANG P, JIANG B, ZHOU S F, LU Y L, LAN H, ZHANG S Z, LI C, RONG T Z, CAO M J. *qRf8-1*, a novel QTL for the fertility restoration of maize CMS-C identified by QTL-seq [J]. *G3: Genes Genomes Genetics*, 2020, 10(7): 2457–2464. DOI: 10.1534/g3.120.401192.
- [5] 张艳, 陈汉才, 李桂花, 黎庭耀. 菜心 Hau CMS 雄性不育系的转育研究 [J]. *广东农业科学*, 2016, 43(1): 30–33. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2016.01.006.
- ZHANG Y, CHEN H C, LI G H, LI T Y. Trans-breeding Hau cytoplasmic male sterile line in Chinese flowering cabbage [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2016, 43(1):30–33. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2016.01.006.
- [6] 李颖, 王恒明, 徐小万, 徐晓美, 王得元, 李乃坚, 余小林. 华南地区辣椒品种选育及育种技术研究进展 [J]. *广东农业科学*, 2020, 47(11):60–69. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.11.007.
- LI Y, WANG H M, XU X W, XU X M, WANG D Y, LI N J, YU X L. Breeding of pepper cultivars in South China and research progress in pepper breeding technology [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(11): 60–69. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.11.007.
- [7] KAUL M L H. Male Sterility in Higher Plants [M]. New York: 1988, Springer-Verlag.
- [8] 李宏, 周少川, 黄道强, 赖穗春, 王志东, 周德贵, 王重荣, 方小龙. 利用水稻细胞质雄性不育系的育种策略与实践 [J]. *广东农业科学*, 2015, 42(4):1–3. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2015.04.015.
- LI H, ZHOU S C, HUANG D Q, LAI S C, WANG Z D, ZHOU D G, WANG C R, FANG X L. Rice breeding strategy and practices by using CMS line [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2015, 42(4):1–3. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2015.04.015.
- [9] TAJAMUL R S, KAMLESH P, PRADYUMAN K. Maize A potential source of human nutrition and health: A review [J]. *Cogent Food & Agriculture*, 2016, 2(1):1166995. DOI:10.1080/23311932.2016.1166995.
- [10] WU F, GUCU H. Global maize trade and food security: Implications from a social network model [J]. *Risk Analysis*, 2013, 33(12):2168–2178. DOI:10.1111/risa.12064.
- [11] TESTER M, LANGRIDGE P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world [J]. *Science*, 2010, 327(5967):818–822. DOI: 10.1126/science.1183700.
- [12] CHEN L, LIU Y. Male sterility and fertility restoration in crops [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65(1):579–606. DOI:10.1146/annurev-arplant-050213-040119.
- [13] AVERSA R, VICTORIA V R, APICELLA A, TPETRESCU F I. Mitochondria are naturally micro robots a review [J]. *American Journal of Engineering and Applied Sciences*, 2016, 9(4):991–1002. DOI:10.3844/ajeassp.2016.991.1002.
- [14] CHEN Z, HUA J, NIE H, WENDEL JF, ZHAO N, LI S, GROVER C E. Plant mitochondrial genome evolution and cytoplasmic male sterility [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2017, 36(1):55–69. DOI:10.1080/07352689.2017.1327762.
- [15] RANUM P, PENA JP, GARCACASAL MN. Global maize production, utilization, and consumption [J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2014, 1312(1):105–112. DOI: 10.1111/nyas.12396.
- [16] 范彦君, 王瑜, 刘齐元, 周清明, 周玮. 植物细胞质雄性不育研究进展 [J]. *中国农学通报*, 2016, 32(18):70–75. DOI:10.CNKI:SUN:ZNTB.0.2016-18-015.
- FAN Y J, WANG Y, LIU Y Q, ZHOU Q M, ZHOU W. Advances in cytoplasmic male sterility in plants [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*. 2016 32(18):70–75. DOI:10.CNKI:SUN:ZNTB.0.2016-18-015.
- [17] 杨慧丽, 杨露, 张怀胜, 林亚楠, 李冰, 薛亚东. 植物 CMS 不育基因的研究进展 [J]. *广东农业科学*, 2018, 45(10):9–16. DOI: 10.16768/j.issn.1004-874X.2018.10.002.
- YANG H L, YANG L, ZHANG H S, LIN Y N, LI B, XUE Y D. Advanced studies on the cytoplasm male sterility in plants [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2018, 45(10):9–16. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2018.10.002.
- [18] SEARS E R. Nullisomic tetrasomic combinations in hexaploid wheat. *Chromosome manipulations and plant genetics* [J]. *Springer US*, 1966, 20:29–45. DOI: 10.1007/978-1-4899-6561-5-4.
- [19] EDWARDSON J R, CORBETT M K. A sexual transmission of cytoplasmic male sterility [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1961, 47(3):390–396. DOI:10.1073/pnas.47.3.390.
- [20] FORDE B G, LEAVER C J. Nuclear and cytoplasmic genes controlling synthesis of variant mitochondrial polypeptides in male-sterile maize [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1980, 77(1):418–422. DOI:10.1073/pnas.77.1.418.
- [21] BECKETT J B. Classification of male-sterile cytoplasm in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Crop Science*, 1971, 11(5):724–727. DOI:10.1007/BF02862061.
- [22] 郑用琏. 若干玉米细胞质雄性不育类型 (CMS) 育性机理的研

- 究[J]. 华中农学院学报, 1982(1): 44–68. DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.1982.01.005.
- ZHENG Y L. Studies on the fertility mechanism of several cytoplasmic male sterility (CMS) types in maize [J]. *Journal of Huazhong Agricultural College*, 1982(1): 44–68. DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.1982.01.005.
- [23] KIM Y J, ZHANG D B. Molecular control of male fertility for crop hybrid breeding [J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(1):53–65. DOI:10.1016/j.tplants.2017.10.001.
- [24] LIU Y M, WEI G, XIA Y Y, LIU X W, TANG J, LU Y L, LAN H, ZHANG S Z, LI C, CAO M J. Comparative transcriptome analysis reveals that tricarboxylic acid cycle-related genes are associated with maize CMS-C fertility restoration [J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1):1–14. DOI: 10.1186/s12870-018-1409-z.
- [25] STORCHOVA H. The role of non-coding RNAs in cytoplasmic male sterility in flowering plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(11): 2429. DOI:10.3390/ijms18112429.
- [26] 柳武革, 王丰, 李金华, 朱满山, 廖亦龙, 付崇允, 刘迪林, 曾学勤, 马晓智, 霍兴, 孔乐. 水稻三系不育系的分子设计改良与应用 [J]. 广东农业科学, 2021,48(10):69–77. DOI:10.16768/j.issn.1004–874X.2021.10.008.
- LIU W G, WANG F, LI J H, ZHU M S, LIAO Y L, FU C Y, LIU D L, ZENG X Q, MA X Z, HUO X, KONG L. Improvement of three-line rice male sterile lines by molecular design and their application [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(10): 69–77. DOI:10.16768/j.issn.1004–874X.2021.10.008.
- [27] 潘大建, 李晨, 范芝兰, 孙炳蕊, 陈文丰, 江立群, 张静, 吕树伟, 刘清, 毛兴学. 广东省农业科学院水稻种质资源研究 60 年: 成就与展望 [J]. 广东农业科学, 2020,47(11):18–31. DOI:10.16768/j.issn.1004–874X.2020.11.003.
- PAN D J, LI C, FAN Z L, SUN B R, CHEN W F, JIANG L Q, ZHANG J, LYU S W, LIU Q, MAO X X. Sixty years' researches on rice germplasm resources of Guangdong Academy of Agricultural Sciences: Achievements and prospects [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020,47(11):18–31. DOI:10.16768/j.issn.1004–874X.2020.11.003.
- [28] LEVINGS C R. Thoughts on cytoplasmic male sterility in CMS-T maize [J]. *Plant Cell*, 1993, 5(10): 1285–1290. DOI:10.1105/tpc.5.10.1285.
- [29] 刘克明, 吴全安, 刘俊芳, 梁克恭, 魏建昆. 玉米小斑病菌三个生理小种生物学特征比较的初步研究 [J]. 华北农学报, 1989(2):74–78. DOI:10.3321/j.issn:1000–7091.1989.02.013.
- LIU K M, WU Q A, LIU J F, LIANG K G, WEI J K. Preliminary studies on comparative biological traits of three races of *bipolaris maydis* [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1989(2): 74–78. DOI:10.3321/j.issn:1000–7091.1989.02.013.
- [30] 时子文, 何青, 赵卓凡, 刘孝伟, 张鹏, 曹墨菊. 玉米雄性不育资源的发掘与利用 [J]. 遗传, 2022, 44(2): 134–152. DOI:10.16288/j.ycz.21–327.
- SHI Z W, HE Q, ZHAO Z F, LIU X W, ZHANG P, CAO M J. Exploration and utilization of maize male sterility resources [J]. *Genetic*, 2022, 44(2): 134–152. DOI:10.16288/j.ycz.21–327.
- [31] 苏爱国, 宋伟, 王帅帅, 赵久然. 玉米细胞质雄性不育及其育性恢复基因的研究进展 [J]. 中国生物工程杂志, 2018, 38(1): 108–114. DOI:10.13523/j.cb.20180113.
- SU A G, SONG W, WANG S S, ZHAO J R. Advance on cytoplasmic male sterility and fertility restoration genes in maize [J]. *China Biotechnology*, 2018, 38(1): 108–114. DOI: 10.13523/j.cb.20180113.
- [32] DEWEY R E, LEVINGS C S, TIMOTHY D H. Novel recombinations in the maize mitochondrial genome produce a unique transcriptional unit in the texas male-sterile cytoplasm [J]. *Cell*, 1986, 44(3):439–449. DOI:10.1016/0092–8674(86)90465–4.
- [33] LEVINGS C R. The Texas cytoplasm of maize: cytoplasmic male sterility and disease susceptibility [J]. *Science*, 1990, 250(4983):942–947. DOI:10.1007/BF00015611.
- [34] YANG H L, XUE Y D, LI B, LI H C, GUO Z Y, LI W H, FU Z Y, DING D, TANG J H. The chimeric gene *atp6c* confers cytoplasmic male sterility in maize by impairing the assembly of the mitochondrial ATP synthase complex [J]. *Molecular Plant*, 2022. DOI: 10.1016/j.molp.2022.03.002.
- [35] LUO D P, XU H, LIU Z L, GUO J X, LI H Y, CHEN L T, FANG C, ZHANG Q Y, BAI M, YAO N, WU H, WU H, JI C H, ZHENG H Q, CHEN Y L, YE S, LI X Y, ZHAO X C, LI R Q, LIU Y G. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45(5):573–577. DOI:10.1038/ng.2570.
- [36] TORIYAMA K. Molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice [J]. *Plant Biotechnology*, 2021(38): 285–295. DOI: 10.5511/plantbiotechnology.21.0607a.
- [37] MATERA J T, MONROE J, SMELSER W, GABAY-LAUGHNAN S, NEWTON K J. Unique changes in mitochondrial genomes associated with reversions of S-type cytoplasmic male sterility in maize [J]. *PLoS One*, 2011, 6(8):23405. DOI:10.1371/journal.pone.0023405.
- [38] XIAO S L, ZANG J, PEI Y R, LIU J, LIU J, SONG W, SHI Z, SU A G, ZHAO J R, CHEN H B. Activation of mitochondrial *orf355* gene expression by a nuclear-encoded DREB transcription factor causes cytoplasmic male sterility in maize [J]. *Molecular Plant*, 2021,13(9):1270–1283. DOI:10.1016/j.molp.2020.07.002.
- [39] CHEN Z, ZHAO N, LI S, GROVER CE, NIE H, WENDEL JF, HUA J. Plant mitochondrial genome evolution and cytoplasmic male sterility [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2017, 36(1): 55–69. DOI:10.1080/07352689.2017.1327762.
- [40] CUI X Q, WISE R P, SCHNABLE P S. The *rf2* nuclear restorer gene of male-sterile T-cytoplasm maize [J]. *Science*, 1996, 1(8):260–268. DOI:10.1126/science.272.5266.1334.
- [41] WISE P R, GOBELMAN W K. Mitochondrial transcript processing and restoration of male fertility in T-cytoplasm maize [J]. *The Journal of Heredity*, 1999, 90(3):380–385. DOI:10.1093/jhered/90.3.380.
- [42] DILL C L, WISE R P, SCHNABLE P S. *Rf8* and *Rf\** mediate unique T-urf13-transcript accumulation, revealing a conserved motif associated with RNA processing and restoration of pollen fertility

- in T-cytoplasm maize [J]. *Genetics*, 1997, 147(3): 1367–1372. DOI:10.1046/j.1365-2443.1997.1550353.x.
- [43] BUDAR F, TOUZET P, DE P R. The nucleo-mitochondrial conflict in cytoplasmic male sterilities revisited [J]. *Genetics*, 2003,117(1): 3–16. DOI:10.1023/a:1022381016145.
- [44] QIN X E, TIAN S K, ZHANG W L, ZHENG Q, WANG H, FENG Y, LIN Y N, TANG J H, WANG Y, YAN J B, DAI M Q, ZHENG Y L, YUE B. The main restorer *Rf3* of maize S type cytoplasmic male sterility encodes a PPR protein that functions in reduction of the transcripts of *orf355* [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(12): 1961–1964. DOI: org/10.1016/j.molp.2021.10.001.
- [45] SUSAN G L, EVGENY V K, JESSICA M, LEAH R, KATHLEEN J N. Characterization of a novel thermosensitive restorer of fertility for cytoplasmic male sterility in maize [J]. *Genetics*, 2009, 182(1):91–103. DOI:10.1534/genetics.108.099895.
- [46] SISCO P H. Duplications complicate genetic mapping of *Rf4*, are storer gene for CMS-C cytoplasmic male sterility in corn [J]. *Crop Science*, 1991, 31(5):1263–1266. DOI:10.2135/cropsci1991.0011183X00310005 0036x.
- [47] LIU Y M, ZHAO Z F, LU Y L, LI C, WANG J, DONG B X, LIANG B, QIU T, ZENG W B, CAO M J. A preliminary identification of *Rf\**-A619, a novel restorer gene for CMS-C in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Peer J*, 2016, 4(4):2719. DOI:10.7717/peerj.2719.
- [48] HU Y M, TANG J H, YANG H, XIE H L, LU X M, NIU J H, CHEN W C. Identification and mapping of *Rf-I* an inhibitor of the *Rf5* restorer gene for Cms-C in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(2): 357–360. DOI:10.1007/s00122-006-0302-6.
- [49] JAQUETH J S, HOU Z L, ZHENG P Z, REN R H, NAGEL B A, CUTTER G, NIU X M, VOLLBRECHT E, GREENE T W, KUMPATLA S P. Fertility restoration of maize CMS-C altered by a single amino acid substitution within the *Rf4* bHLH transcription factor [J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(1):101–111. DOI:10.1111/tpj.14521.
- [50] ZHANG H S, WANG B, LI B, LIN Y N, YANG H L, DING D, XUE Y D, TANG J H. Comparative proteomic analysis of mitochondrial proteins from maize CMS-C sterile, maintainer and restorer anthers [J]. *The Plant Genome*, 2020, 13(2): 20022. DOI: 10.1002/tpg2.20022.
- [51] 欧阳亦聃, 陈乐天. 作物育性调控和分子设计杂交育种前沿进展与展望 [J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10):1385–1395. DOI:10.1360/SSV-2021-0172.
- OUYANG Y D, CHEN L T. Fertility regulation and molecular design hybrid breeding in crops [J]. *Science China Life Sciences*, 2021, 51(10):1385–1395. DOI:10.1360/SSV-2021-0172.
- [52] 刘倩, 张国豪, 车万均, 肖瑶, 张杰, 胡运高. 杂交水稻重要亲本农艺性状配合力遗传力分析 [J]. 广东农业科学, 2020,47(1):1–8. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.01.001.
- LIU Q, ZHANG G H, CHE W J, XIAO Y, ZHANG J, HU Y G. Analysis on combining ability and heritability in agronomic traits of key parents of hybrid rice [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(1):1–8. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2020.01.001.
- [53] 陈乐天, 刘耀光. 水稻野败型细胞质雄性不育的发现利用与分子机理 [J]. 科学通报, 2016, 61(35):3804–3812. DOI:10.1360/N972016-01044.
- CHEN L T, LIU Y G. Discovery, utilization and molecular mechanisms of CMS-WA in rice [J]. *Chinese Science Bulletin*. 2016, 61(35):3804–3812. DOI:10.1360/N972016-01044.
- [54] TANG H W, XIE Y Y, LIU Y G, CHEN L T. Advances in understanding the molecular mechanisms of cytoplasmic male sterility and restoration in rice [J]. *Plant Reproduction*, 2017, 30(4): 179–184. DOI: 10.1007/s00497-017-0308-z.
- [55] 赵卓凡, 黄玲, 刘永明, 张鹏, 魏桂, 曹墨菊. 玉米 CMS-C 同质异核不育系育性恢复的遗传研究 [J]. 遗传, 2018,40(5):402–414. DOI:10.16288/j.ycz.17-401.
- ZHAO Z F, HUANG L, LIU Y M, ZHANG P, WEI G, CAO M J. Genetics of fertility restoration in the isocyttoplasm allonuclear C-group of cytoplasmic male sterility in maize [J]. *Genetics*, 2018,40(5):402–414. DOI:10.16288/j.ycz.17-401.

(责任编辑 杨贤智)

**更正：**本刊 2022 年第 2 期 9—15 页“紫芝栽培新品种武芝 2 号基于 rDNA-ITS 和 ITS2 的分子鉴定与分析”一文，作者及单位：钟礼义<sup>1</sup>，应正河<sup>2</sup>，刘新锐<sup>3</sup>，陈体强<sup>2</sup>（1. 福建省农业科学院食用菌研究所，福建 福州 3500413；2. 武平县食用菌技术推广服务站，福建 武平 364300；3. 福建农林大学菌物研究中心，福建 福州 350002），更正为：钟礼义<sup>1,2</sup>，应正河<sup>1</sup>，刘新锐<sup>3</sup>，陈体强<sup>1</sup>（1. 福建省农业科学院食用菌研究所，福建 福州 350014；2. 武平县食用菌技术推广服务站，福建 武平 364300；3. 福建农林大学菌物研究中心，福建 福州 350002）

ZHONG Liyi<sup>1</sup>, YING Zhenghe<sup>2</sup>, LIU Xinrui<sup>3</sup>, CHEN Tiqiang<sup>2</sup> 更正为：ZHONG Liyi<sup>1,2</sup>, YING Zhenghe<sup>1</sup>, LIU Xinrui<sup>3</sup>, CHEN Tiqiang<sup>1</sup>

第 9 页倒数第 2 行“研究方向为食药菌生物技术”更正为“研究方向为食药菌育种”。