

# 兰科菌根研究综述

黄运峰, 杨小波\*

(海南大学热带生物研究中心, 海口 570228)

**摘要:** 兰科菌根是一种内生菌根, 主要寄生于兰科(Orchidaceae)植物的种子及根系上。对兰科菌根真菌的分类及真菌资源多样性、兰科菌根的形态和菌根对兰科植物的效应等最新研究进展进行了综述。目前研究已知, 感染兰科植物根部并能与之共生的真菌绝大多数属于担子菌门(Basidiomycota)和半知菌门(Deuteromycotina), 也有部分属于子囊菌门(Ascomycota); 兰科菌根的形成可分为两种情况: 一是对兰科植物种子的侵染; 二是对成长新根的侵染。菌根真菌对兰科植物的种子萌发及植株生长发育均有一定影响。

**关键词:** 菌根; 兰科植物; 真菌资源; 研究进展

中图分类号: Q949.32

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2008)03-0283-06

## Summary of Research on Orchidaceous Mycorrhizae

HUANG Yun-feng, YANG Xiao-bo\*

(Tropical Biological Center, Hainan University, Haikou 570228, China)

**Abstract:** Orchidaceous mycorrhizae which mainly parasitizes on orchid seeds and root systems is one kind of endomycorrhizae. The recent advances in the taxonomy of orchidaceous mycorrhizal fungi and diversities of fungal resources were reviewed, and morphology of orchid mycorrhizae as well as their effects on orchid plants were discussed. The recent studies showed that most orchid mycorrhizae belong to Basidiomycota and Deuteromycotina fungi, and some belong to Ascomycota. There are two modes for the formation of orchid mycorrhizae, one is the infection of orchid seeds and the other is the infection of orchid radicles. Orchid mycorrhizae has certain impacts on germination of orchid seeds and growth of orchid seedlings.

**Key words:** Mycorrhizae; Orchidaceae plants; Fungal resources; Review

兰科(Orchidaceae)是被子植物的大科之一, 是种类数量仅次于菊科植物的第二大科<sup>[1]</sup>, 在系统演化上是属于最进化、最高级的类群<sup>[2]</sup>。据统计, 全世界兰科植物约有 700 属近 20 000 种<sup>[3]</sup>, 广泛分布于除两极和极端干旱沙漠地区以外的各种陆地生态系统中, 特别是热带地区的兰科植物具有极高的多样性<sup>[4]</sup>。我国典型热带地区的面积不大, 因而不是兰科植物种类最丰富的地区, 但是由于我国地跨热带、亚热带和温带 3 个气候带, 其地理环境复杂

多样, 孕育了世界上独一无二的兰科植物区系, 约有 177 属 1 254 种, 主要分布于长江流域、华南、西南、台湾及海南等省的山区<sup>[5-7]</sup>。近些年来, 随着花卉产业和天然药物的快速发展, 对兰科植物资源的需求越来越大, 但是由于许多兰科植物繁殖能力低, 生长缓慢, 使得兰科植物的快速繁殖和快速生长技术的研究倍受重视。组培技术的应用实现了兰科植物的工业化育苗, 但是兰科植物的快速生长技术尚待解决。兰科菌根(orchidaceous mycorrhizae)

zac)是兰科植物与真菌形成的共生联合体,它们在兰科植物的生长和生命活动中具有重要的作用<sup>[8]</sup>。对兰科植物菌根真菌资源进行深入研究,筛选出优良的菌根真菌资源,则有可能将菌根技术应用于兰科植物工业化生产上,加快兰科植物的生长速度。目前已有研究报道兰科植物与真菌之间的专一性以及兰科植物与真菌互作关系等<sup>[8-10]</sup>。然而当前国内对兰科菌根的研究相对缺乏,本文旨在从兰科菌根真菌的分类及真菌资源多样性、兰科菌根的形态和菌根对兰科植物的效应等方面介绍有关兰科菌根研究的一些进展,为兰科菌根的深入研究提供参考。

## 1 兰科植物菌根真菌资源的分类

### 1.1 国外兰科植物菌根多样性研究

自 20 世纪初法国的 Bernard 和德国的 Burgeff 真正揭开兰科菌根之谜后,有关菌根真菌的种类和真菌对种子、幼苗和成株植物作用的研究得到广泛开展。兰根分离物均隶属于半知菌(Deuteromycotina),包括 3 种:匍匐丝核菌(*Rhizoctonia repens*)、斑叶兰丝核菌(*R. goodyeræ-repentis*)和立枯丝核菌(*R. solani*)<sup>[9]</sup>。1929 年, Caton 从兰科植物 *Cypripedium* spp. 根中分离到的一个丝核菌菌株产生了有性世代,定名为 *Corticium catonii*, 归为伏革菌属(*Corticium*), 还发现 *Xerotus javanicus* (干菌属种)可与 *Gastrodia* spp. 形成菌根, *Marasmius coniatu* (小皮伞菌属种)与 *Didymoplexis* spp., 蜜环菌(*Armillaria mellea*)与 *Galeola septentrionalis* 及 *Gastrodia elata* 也可以形成菌根<sup>[11]</sup>。1981 年, Warcup 用 65 种白腐菌接种蔓生兰, 结果有 7 种白腐菌可与种子共生, 促进种子萌发, 其中包括彩绒革盖菌(*Coriolus versicolor*)和 2 种层孔菌(*Fomes*)<sup>[12]</sup>。1987 年, Moore<sup>[12]</sup>将菌丝隔膜的超微结构特征、菌丝细胞内细胞核的数目与真菌分类相联系, 对原包括在丝核菌属中那些形态上有明显区别的真菌进行了研究, 建立了角菌根菌属(*Ceratohiza*)、瘤菌根菌属(*Epulorhiza*)和念珠菌根菌属(*Moniliopsis*)3 新属, 各属对应的有性世代分别是:角担菌属(*Ceratobasidium*)、胶膜菌属(*Tulasnella*)和蜡壳菌属(*Sebacina*)。同一年, Currah 等<sup>[13]</sup>对一系列地生兰的根系进行分离后, 实现了共生菌的纯培养和子实体的诱导, 得到了分属于角担菌属、*Lepdodontium* 和 *Thichosprielle* 的 3 新种, 并首次对兰科植物根内的非丝核类的不育菌丝群(mycelium

*radicis atrovirens*, MRA)类真菌进行了研究。他们<sup>[14]</sup>还证实了 Moore 的真菌分类依据与利用菌落培养特征和菌丝显微结构为分类依据划分的类群是一致的, 并首次列出了兰科菌根的最基本的检索表, 记载了迄今已发现的兰科菌根真菌 15 属 29 种和 2 个腐生类群, 为兰科菌根的分类研究提供了可靠的依据。Richardson 等<sup>[15-16]</sup>对产于哥斯达黎加的 59 种附生兰花的菌根内生真菌进行研究, 从 5 种中分离到属于担子菌的真菌, 其余种分离到的属于子囊菌(Ascomycotina)和半知菌丝孢纲真菌, 总共有 40 属和 2 个不育菌丝组。McCormick 等<sup>[17]</sup>对菌根多样性进行了研究, 结果表明兰花菌根的多样性可能并不是由其光合作用能力所决定。

### 1.2 国内兰科植物菌根多样性研究

徐锦堂等<sup>[18]</sup>从天麻(*Gastrodia elata*)根中分离到紫萁小菇(*Mycena asmundicola*)和蜜环菌, 又从细叶石斛(*Dendrobium hancockii*)和见血清(*Liparis nersesa*)原球茎中分别分离到微囊菌属(*Microascus*)和毛壳菌属(*Chaetomium*)的 2 个未定种菌株<sup>[19]</sup>。范黎等<sup>[20]</sup>从一些兰科植物的根中分离、鉴定了 3 个小菇属(*Mycena*)、26 个兰科丝核菌类(Orchidaceous rhizoctorias)、102 个比孢纲和 1 个腔孢纲的菌株, 其中 7 个菌株已证明能促进某些兰科植物种子的萌发。魏勤等<sup>[21]</sup>对云南西双版纳几种热带兰的根际真菌进行调查, 基质中出现的真菌隶属于 5 目 8 科 18 属, 其中丛梗孢目(Moniliales)为绝对优势菌类群, 且证实了兰科植物菌根真菌主要为担子菌和无孢群菌中的某些属。吴静萍等<sup>[22]</sup>对福建密花石斛(*Dendrobium densiflorum*)菌根进行分离, 纯化并回接, 得到 1 株镰刀菌。对于镰刀菌是否为兰科植物的内生真菌还是自然界中热带兰常见的病菌, 现在还存在着一定争论。伍建榕等<sup>[10]</sup>在云南省 4 个野生兰花最聚集的分布区, 对不同种源地的 100 多种野生兰科植物菌根内生真菌进行分离、鉴定, 大部分为半知菌、丝核菌、镰刀菌、子囊菌门的毛壳菌属及担子菌亚门伏革菌属等, 与范黎等的研究结果基本相同。

目前研究已知, 感染兰科植物根部并能与之共生的真菌绝大多数属于担子菌门(Basidiomycota)和半知菌门(Deuteromycotina), 也有部分属于子囊菌门(Ascomycota), 有 4 纲 10 目 11 科, 其中担子菌门包括 16 属及有性期尚不清楚的丝核菌类(Rhizoctonia), 分别是伏革菌属、亡革菌属(*Thanatephorus*)、刺革菌

属(*Hymenochaete*)、层孔菌属、干菌属(*Xerotus*)、小皮伞菌属(*Marasmius*)、小菇属、杯菌属(*Clitocybe*)、角担菌属、胶膜菌属、蜡壳菌属、角菌根菌属、瘤菌根菌属、念珠菌根菌属、蜜环菌属(*Armillaria*)和欧立菌属(*Oliveonia*);半知菌门有9属,分别是丝核菌属(*Rhizoctonia*)、木霉属(*Trichoderma*)、柱孢霉属(*Cylindrocarpon*)、蚀丝霉属(*Myceliophthoreae*)、头孢霉属(*Cephalosporium*)、筒梗孢霉属(*Chiomos*)、粘帚霉属(*Gloiocladium*)、盘多毛孢属(*Pestalotina*)和镰刀菌属(*Fusarium*);子囊菌门包括毛壳菌属和微囊菌属<sup>[23-24]</sup>。李明等<sup>[25-27]</sup>从朱兰(*Pogonia japonica*)的盆栽基质及根中分离到13株真菌;采用根组织切片法从黄兜兰(*Paphiopedilum armeniacum*)根内分离到13株真菌,其中优势菌主要是镰刀菌和组丝核菌;同样从碧玉兰(*Cymbidium lowianum*)菌根分离得到15株真菌,且菌根感染率为23.44%。这些真菌分别隶属于青霉属(*Penicillium*)、黑曲霉(*Aspergillus*)、毛霉属、痂圆孢属(*Sphaelloma*)、镰刀菌属、组丝核菌属(*Phacodium*)、木霉属、头株霉属(*Oedocephalum*)、黑乌霉属(*Memnoniella*)、丝核菌属、链霉属(*Streptomyces*)等。周斌等<sup>[28]</sup>从云南西双版纳不同生境下的14株热带兰菌根中分离到19株真菌,分别鉴定为9属,优势菌主要为镰孢属。伍建榕等<sup>[29]</sup>从云南兰科植物主产区的11个品种89株兰科植物的营养根上分离到184株真菌,大致可分为18类,报道了65株。

## 2 兰科菌根形态、解剖学研究

简单地说,兰科菌根的形成可分为两种情况:一是对兰科植物种子的侵染,二是对成长新根的侵染。兰科植物种子吸水后膨胀,种皮破裂长出胚根,真菌菌丝体穿过胚根的细胞壁,侵入根细胞腔内生长。对于以块茎越冬的兰科植物,越冬后长出的新根也会经历相同的过程,受真菌侵染形成菌根<sup>[30]</sup>。兰科菌根与其它菌根有着明显的区别,如:与丛枝菌根的区别是菌丝有分隔,有些可形成子实体,可以分离并实现纯培养;与外生菌根的区别是根皮层内无哈蒂氏网,没有菌套,只有松散的根外菌丝<sup>[8]</sup>。兰科菌根菌侵入兰科植物的营养根后,在皮层细胞内形成螺旋状的菌丝圈,或者与宿主的根细胞形成不规则的菌丝附着物,这种结构称为胞内菌丝团(*pelotons*)<sup>[8]</sup>。胞内菌丝团的寿命不长,几天之内就会被宿主根细胞消解,消解的菌丝残体逐渐

被根细胞溶解和吸收,最后消失。Rassmussen<sup>[31]</sup>对兰科菌根真菌的菌丝侵入*Dactylorhiza majalis*种子的过程进行了研究,种子萌发和菌根真菌的定殖需要14 d,在第12天,即菌丝侵入后仅1 d,便可以观察到消解的胞内菌丝团残体。Senthikumar和Krishnamurthy<sup>[32]</sup>认为,宿主的根细胞内包含有两种菌丝:菌丝团状(*pelotons*)和非菌丝团状(*non-pelotons*),前者逐渐被植物的根细胞消解、吸收,而后者会在前者消解之后,形成菌丝团。这两种类型的菌丝在共生系统中担负不同的职责。

在对真菌入侵机制及形成共生体的结构分析方面,范黎等<sup>[33]</sup>研究了天麻种子萌发过程中与其共生真菌间的相互作用,阐述了真菌的入侵机制的同时也较详细地阐述了兰科菌根真菌的形态特征。徐锦堂等<sup>[20]</sup>报道,利用染菌树叶在一定的光照强度下诱导担子菌可形成子实体。Currah<sup>[16]</sup>报道,将不育丝群菌株在4℃低温下存放3~6个月可诱导其形成产孢结构。Senthikumar等<sup>[34]</sup>报道,使用丫啶橙为染料进行荧光显微能使细胞快速呈像,是研究兰科菌根复杂菌丝结构的一种有效方法。Melville等<sup>[35]</sup>利用荧光染料对菌根进行染色,再利用先进的激光扫描共聚焦显微技术观察明胶包埋的菌根切片,得到了兰科菌根结构的三维图像。这一方法为观察和研究菌根提供了一种快捷、高效的新技术手段。

## 3 兰科菌根对兰科植物的效应研究

早在1903年,Bernard就证实了在自然生态条件下,兰科植物种子只有感染了合适的真菌后才能萌发生长<sup>[8]</sup>。此后的研究表明,菌根真菌与兰科植物息息相关。主要表现在以下几个方面:

### 3.1 菌根真菌对兰科植物种子萌发的影响

兰科植物种子胚中所储存的养分,在胚最初的几次细胞分裂中就已消耗殆尽,无法继续提供种子萌发所必需的养分。在种子胚耗能量到幼叶开始光合作用的这段时期内,它们只有依靠真菌生存下去<sup>[8,36]</sup>。对菌根真菌如何促进兰科植物种子萌发的作用机制,有研究认为真菌可能是触发了一些化学物质的产生,这些化学物质能够激活原球茎细胞内的贮存物,使其迅速分解<sup>[36]</sup>。Bernard于1903年首次报道了真菌和兰科植物种子萌发的关系,并且认为自然条件下兰科植物的种子,只有被适宜的真菌感染才能成功萌发<sup>[37]</sup>。Umata<sup>[38]</sup>的研究也证实了

这一观点,他用 *Trametes hiruta* 和 *Lenzites betulinus* 两种担子菌对 *Erythrorchis ochobinesis* 进行侵染,结果表明前者只能促进种子萌发,而后者只对其生长有一定的促进作用。目前已有研究证实,立枯丝核菌、彩绒革盖菌等菌根真菌对兰科种子(如 *Habenaria macroceratitis*、*Spathoglottis plicata* 等)的萌发有促进作用<sup>[39-44]</sup>。

### 3.2 菌根真菌对兰科植物生长发育的影响

#### 3.2.1 分解合成有机物质

菌根真菌与兰科植物形成共生菌时,能分解合成各种有机物质,从而对植株体的生长发育产生影响。Senthilkumar 等<sup>[45]</sup>用生化分析的方法,被真菌浸染后, *Aerides maculosum* 的根系组织含有的消化酶比未被真菌侵染的高。Smith<sup>[46]</sup>报道兰花共生菌能把纤维素分解为葡萄糖,且葡萄糖能进入到兰花植株中,从而对植株的生长产生影响。Harvais 等<sup>[47]</sup>发现立枯丝核菌能释放硫酸素和烟酸到基质中,还能产生谷胺酞氨、谷氨酸、天冬氨酸和少量其它氨基酸,由菌丝运输到果实细胞中供其生长发育之用。张集慧等<sup>[48]</sup>研究了 5 种内生真菌,结果表明真菌不仅能够不同程度地产生 GA<sub>3</sub>、IAA、ABA、Z 和 ZR,而且它们对兰花的生长发育也有较好的促进作用。吴静萍等<sup>[22]</sup>的研究表明,与密花石斛共生的菌根真菌的菌丝体内含有赤霉素,还可以分泌到胞外,菌根真菌还为兰科植物提供 VB<sub>1</sub>、VB<sub>6</sub>、氨基酸等多种物质。潘超美等<sup>[49]</sup>报道了兰花与真菌共生的联合体比未感染的植株具有更强的代谢能力。陈晓梅等<sup>[50]</sup>在离体培养条件下,内生真菌与金钗石斛(*Dendrobium nobile*)共生培养能影响金钗石斛的生长和总生物碱含量,提高多糖含量。有研究<sup>[51-55]</sup>报道春兰(*Cymbidium goeringii*)菌根是典型的地生兰菌根,与植株形成共生体,能够分解并合成各种有机物,对兰苗生长有不同程度的促进作用。

#### 3.2.2 促进矿质营养的吸收

许多兰花具有肥厚的肉质根,这种根只有很少的侧根和根毛,对吸收土壤中不易移动的矿质元素(如 P、Fe 等)很不利,而由兰花菌根中发出的真菌菌丝则可以弥补兰花根系自身吸收能力的不足。兰科菌根真菌和兰科植物共生时,不仅能分解合成有机营养物质以促进植株的生长,还能起着从土壤到植物体的营养传递作用,植物所需要的无机盐及有机化合物由与其共生的真菌从土壤中吸收和分解后再传递给植物<sup>[26]</sup>。Hardley 等<sup>[56]</sup>给兰花菌根供

给<sup>32</sup>P 标记的正磷酸盐,菌根菌能将<sup>32</sup>P 元素从菌丝的端部转运到较老的菌丝体中,这种运转导致<sup>32</sup>P 在与菌丝相连的幼苗中积累,这表明兰花菌根菌与其它菌根菌一样,参与了协助植物吸收矿质营养过程。Smith 证明真菌具有运转碳水化合物能力,并认为菌根真菌能分解土壤基质中的纤维素<sup>[22]</sup>。Burgeff<sup>[57]</sup>报道兰花对大量含 N 物质的吸收是通过菌丝来进行的。McKendrick 等<sup>[58]</sup>用同位素示踪法,证实兰花对 C 物质的吸收可以通过菌丝来传递。赵杨景等<sup>[59]</sup>在菌根真菌与大花惠兰(*Cymbidium* sp.)共生的结果表明,从兰科植物分离出的 3 种内生真菌可使幼苗茎叶干重比增施矿质营养但不接种真菌的处理提高 173.2% ~ 250.1%,并对植株吸收 N、P、K 养分有促进作用。金辉等<sup>[60]</sup>研究了真菌对春兰生长和矿质元素吸收的影响,结果是:接菌苗的平均鲜重增长率、各矿质元素含量均高于未接菌的,微量元素含量的增加尤为明显。所以说,菌根真菌对兰科植物根系吸收营养物质有一定的影响,对兰科植物的生长有较明显的促进作用。

## 4 结语

兰科植物的许多品种具有很高的观赏价值和药用价值,而兰科菌根真菌不仅能促进兰科植物种子胚的萌发和植株的生长发育,而且还能扩大兰科植物根的吸收面积,增强根系对矿质营养物质的吸收,能产生多种抗生素,改善植物根际环境等。因此在兰科植物的人工栽培中,引入兰科菌根技术具有广阔的应用前景。

目前对菌根真菌的研究还不够深入,还有许多问题尚未搞清:如兰科植物与真菌的专一性问题,真菌入侵的条件和机理,共代谢的机制,营养物质的转运和分配,共生系统的调控及活性成分分析等<sup>[8]</sup>。但从应用的角度来看,可从以下几个方面进行深入研究:在广泛的地理区域内对更多的兰科植物菌根资源进行调查,促进菌株的筛选和高效菌剂的研发;加强对能与宿主产生相同或相似的具有生理活性物质的菌株的检测,进行优选与开发研究;进一步研究内生真菌活性成分产生的机制和菌根真菌的生态作用及专一性问题;运用分子生物技术对内生真菌的功能基因进行研究,寻找其相关的功能基因,进而选择并克隆其相关功能基因,以高效获得这些生理活性成分。

从几个方面对兰科菌根真菌进行研究和开发,

促进兰科植物的快速繁殖,最大限度地减少对野生兰科植物的需求,既满足了人们对这些宝贵资源的需要,又减轻了兰科植物的濒危压力,产生一定的社会生态和经济效应。

## 参考文献

- [1] Yang Z Y(杨增宏), Zhang Q T(张启泰), Feng Z D(冯志丹), et al. Orchids — Chinese Orchid Plants Collection [M]. Beijing: Esperanto Press in China, 1993: 8.(in Chinese)
- [2] Lang K Y(郎楷永). Studies on the distribution patterns of some significant genera in Orchid flora [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 1994, 32(4): 328–339.(in Chinese)
- [3] Atwood J T Jr. The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids [J]. Selbyana, 1986, 9: 171–186.
- [4] Gustavo A R. The orchid family [C]// Hagsater E, Dumont V. Orchids — Status Survey and Conservation Action Plan. Switzerland: Gland and Cambridge, 1996: 3–4.
- [5] Luo Y B(罗毅波), Jia J S(贾建生), Wang C L(王春玲). A general review of the conservation status of Chinese orchids [J]. Biodiv Sci(生物多样性), 2003, 11(1): 70–77.(in Chinese)
- [6] Yu Y F(于永福). The orchids in China [J]. For Humankind(森林与人类), 2004, 5: 26–27.(in Chinese)
- [7] Chen X Q(陈心启). A new genus (*Tangtsinia*) in Orchidaceae and on the phylogenetic significance [J]. Acta Phytotaxon Sin(植物分类学报), 1965, 16(4): 196–206.(in Chinese)
- [8] Chen R R(陈瑞蕊), Lin X G(林先贵), Shi Y Q(施亚琴). Research advances of orchid mycorrhizae [J]. Chin J Appl Environ Biol(应用与环境生物学报), 2003, 9(1): 97–101.(in Chinese)
- [9] 范黎, 郭顺星. 兰科植物菌根真菌的研究进展 [J]. 微生物学通报, 1998, 25(4): 227–230.
- [10] Wu J R(伍建榕), Han S F(韩素芬), Wang G P(王光萍), et al. Advance in studies of Orchidaceae mycorrhiza [J]. J SW For Coll(西南林学院学报), 2004, 24(3): 76–80.(in Chinese)
- [11] Harley J L. The Biology of Mycorrhiza [M]. 2nd ed. London: Leonard Hill, 1959: 141–171.
- [12] Warcup J H. The mycorrhizal relationships of Australian orchids [J]. New Phytol, 1981, 87: 371–381.
- [13] Currah R S, Zelmer C, Hambleton S. New records and new taxa of fungi from the mycorrhizae of terrestrial orchids of Alberta [J]. Can J Bot, 1987, 65: 2473–2482.
- [14] Currah R S, Zelmer C. A key and notes for the genera of fungi mycorrhizal with orchids and a new species in the genus *Epulorhiza* [J]. Rept Tottori Mycol Inst, 1992, 30: 43–59.
- [15] Richardson K A, Currah R S, Hambleton S. Basidiomycetous endophytes from the roots of neotropical epiphytic Orchidaceae [J]. Lindleyana, 1993, 8: 127–137.
- [16] Richardson K A, Currah R S. The fungal community associated with the roots of some rainforest epiphytes of Costa Rica [J]. Selbyana, 1995, 16(1): 49–73.
- [17] McCormick M K, Whigham D F, O'Neil J. Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids [J]. New Phytol, 2004, 163(2): 425–438.
- [18] Xu J T(徐锦堂), Guo S X(郭顺星). Fungus associated with nutrition of seed germination of *Gastrodia elata* — *Mycena osmundicola* Lange [J]. Acta Mycol Sin(菌物学报), 1989, 8(3): 221–226.(in Chinese)
- [19] Guo S X(郭顺星), Xu J T(徐锦堂), Xiao P G(肖培根). Studies on the septal ultrastructure of *Armillaria mellea* [J]. Acta Acad Med Sin(中国医学科学院学报), 1996, 18(5): 336–369.(in Chinese)
- [20] Fan L(范黎), Guo S X(郭顺星), Xu J T(徐锦堂). Fungi endophyte from orchid mycorrhizae in China [J]. J Shanxi Univ (Nat Sci)(山西大学学报: 自然科学版), 1998, 21(2): 169–177.(in Chinese)
- [21] Wei Q(魏勤), Zhang L M(张丽梅), He X L(赫晓蕾), et al. The study on the flora of rhizosphere fungi of tropical orchid [J]. J Yunnan Univ (Nat Sci)(云南大学学报: 自然科学版), 1999, 21(3): 222–225.(in Chinese)
- [22] Wu J P(吴静萍), Qian J(钱吉), Zheng S Z(郑师章). A preliminary study on ingredient of secretion from fungi of orchid mycorrhiza [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2002, 13(17): 845–848.(in Chinese)
- [23] Yan R(颜容). Study on *Changnienia amoena* mycorrhizal fungi [D]. Beijing: Beijing Forest University, 2005: 3–11.(in Chinese)
- [24] Chen X Q(陈心启), Ji Z H(吉占和). The Orchids of China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1998: 14–118.(in Chinese)
- [25] Li M(李明), Zhang Z(张灼), Miao J M(缪锦梅). The research of *Cymbidium ensifolium* cultivars of mycorrhizal fungi [J]. J Dali Teachers Coll(大理师专学报), 2000(1): 50–51.(in Chinese)
- [26] Li M(李明), Zhang Z(张灼). Studies and applications on mycorrhiza of *Paphiopedilum armeniacum* [J]. J Biol(生物学杂志), 2001, 18(6): 17–18.(in Chinese)
- [27] Li M(李明), Shi J H(施继惠). Investigations of mycorrhizal fungi of *Cymbidium lowianum* [J]. J Yunnan Norm Univ(云南师范大学学报), 2006, 26(3): 54–55.(in Chinese)
- [28] Zhou B(周斌), Wei Q(魏勤), Li S L(李绍兰), et al. Study on mycorrhizal fungi in some species of tropical orchids in Xishuangbanna, Yunnan [J]. J Yunnan Univ (Nat Sci)(云南大学学报: 自然科学版), 2003, 25(2): 161–163.(in Chinese)
- [29] Wu J L(伍建榕), Han S F(韩素芬), Zhu Y Y(朱有勇), et al. Study on taxonomy of endophytic fungi isolated from orchid mycorrhizae in Yunnan Province [J]. J SW For Coll(西南林学院学报), 2006, 26(3): 5–10.(in Chinese)
- [30] Gong M Q(弓明钦), Chen Y L(陈应龙), Zhong C L(仲崇禄). Mycorrhizal Research and Application [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997: 88–93.(in Chinese)
- [31] Rasmussen H. Cell differentiation and mycorrhizal infection *Dactylophiza majalis* (Rchb. f.) Hunt & Summerh. (Orchidaceae) during germination *in vitro* [J]. New Phytol, 1990, 116(1): 137–147.
- [32] Senthilkumar S, Krishnamurthy K V. A cytochemical study on the mycorrhizae of *Spathoglottis plicata* [J]. Biol Plantarum, 1998, 41

- (1): 111–119.
- [33] Fan L, Guo S X, Xu J T. Interaction between protocorms of *Gastrodia elata* (Orchidaceae) and *Mycena dendrobii* in symbiotic germination [J]. *Mycosystema*, 1999, 18(2): 219–225.
- [34] Senthilkumar S, Krishnamurthy K V, Britto S J. Visualization of orchid mycorrhizal fungal structures with fluorescence dye using epifluorescence microscopy [J]. *Curr Sci*, 2000, 79(11): 1527–1528.
- [35] Melville L, Dickson S, Farquhar M L. Visualization of mycorrhizal fungal structures in resin embedded tissues with xanthene dyes using laser scanning confocal microscopy [J]. *Can J Bot*, 1998, 76(1): 174–178.
- [36] Wang R L(王瑞苓), Hu H(胡虹), Li S Y(李树云). Notes on symbiotic relationship between *Cypripedium flavum* and its mycorrhizal fungi [J]. *Acta Bot Yunnan*(云南植物研究), 2004, 26(4): 445–450.(in Chinese)
- [37] Burgeff H. Mycorrhiza of Orchids [C]// Withner C L. The Orchids: A Scientific Survey. New York: The Ronald Press Co., 1959: 361–395.
- [38] Umata H. Germination and growth of *Erythrorchis ochobinesis* accelerated by monokaryons and dikaryons of *Lenzites betulinus* and *Trametes hirsute* [J]. *Mycoscience*, 1999, 40(4): 367–371.
- [39] 李明, 张灼, 彭彦华. 兰科菌根研究与应用 [J]. *云南农业科技*, 2000(6): 42–44.
- [40] Stewart S L, Kane M E. Symbiotic seed germination of *Habenaria macrocaratis* (Orchidaceae), a rare Florida terrestrial orchid [J]. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 2006, 86(2): 159–167.
- [41] Johnson T R, Stewart S L, Dutra D, et al. Asymbiotic and symbiotic seed germination of *Eulophia alata* (Orchidaceae) — Preliminary evidence for the symbiotic culture advantage [J]. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 2007, 90(3): 313–323.
- [42] Stewart S L, Kane M E. Symbiotic seed germination and evidence for *in vitro* mycobiont specificity in *Spiranthes brevibrabris* (Orchidaceae) and its implications for species-level conservation [J]. *In vitro Cell Devel Bio-Plant*, 2007, 43(3): 178–186.
- [43] Zettler L W, Burkhead J C, Marshall J A. Use of a mycorrhizal fungus from *Epidendrum conopseum* to germinate seed of *Encyclia tampensis in vitro* [J]. *Lindleyana*, 1999, 14(1): 102–105.
- [44] Tan T K, Loon W S, Khor E, et al. Infection of *Spahoglottis plicata* seeds by mycorrhizal fungus [J]. *Plant Cell Rep*, 1998, 18(1/2): 14–19.
- [45] Senthilkumar S, Britto S J, Krishnamurthy K V, et al. Biochemical analysis of mycorrhizal roots of *Aerides maculosum* [J]. *Phytomorphology*, 2000, 50(2): 273–279.
- [46] Smith S E. Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas [J]. *New Phytol*, 1966, 65: 488–499.
- [47] Harvais G, Raitsakas A. On the physiology of a fungus symbiotic with orchids [J]. *Can J Bot*, 1975, 53: 144–155.
- [48] Zhang J H(张集慧), Wang C L(王春兰), Guo S X(郭顺星), et al. Studies on the plant hormones produced by 5 species of endophytic fungi isolated from medicinal plants (Orchidaceae) [J]. *Acta Acad Med Sin*(中国医学科学院学报), 1999, 21(6): 460–465. (in Chinese)
- [49] Pan S M(潘超美), Chen R M(陈汝民), Li L(李玲). Effect of mycorrhizal infection on respiration and activities of some oxidase in rhizome of *Cymbidium sinense* and *C. ensifolium* [J]. *J Trop Subtrop Bot*(热带亚热带植物学报), 2002, 10(1): 46–50.(in Chinese)
- [50] Chen X M(陈晓梅), Guo S X(郭顺星). Effects of four species of endophytic fungi on the growth and polysaccharide and alkaloid contents of *Dendrobium nobile* [J]. *Chin J Chin Mat Med*(中国中药杂志), 2005, 30(4): 253–256.(in Chinese)
- [51] Huang L(黄磊), He X R(贺筱蓉), Zheng L M(郑立明), et al. Preliminary studies on mycorrhizal fungi in promoting the growth of orchid seedlings from tissue culture [J]. *Chin J Trop Crop*(热带作物学报), 2004, 25(1): 36–38.(in Chinese)
- [52] Lü M(吕梅), Wu J R(伍建榕), Ma H C(马焕成). Observation of the microstructure of *Cymbidium goeringii* mycorrhiza [J]. *J SW For Coll*(西南林学院学报), 2005, 25(2): 8–10.(in Chinese)
- [53] Wu J R(伍建榕), Han S F(韩素芬), Zhu Y Y(朱有勇), et al. Ultra-structure of symbiosis mycorrhizal between *Cymbidium goeringii* and *Rhizoctonia* sp. [J]. *J Nanjing For Univ* (Nat Sci)(南京林业大学学报: 自然科学版), 2005, 29(4): 105–108. (in Chinese)
- [54] Wu J R(伍建榕), Jin H(金辉), Han S F(韩素芬), et al. Screening mycorrhizal fungi from *Cymbidium goeringii* [J]. *J Fujian For Coll* (福建林学院报), 2007, 27(3): 267–271.(in Chinese)
- [55] Gui Y(桂阳), Liu Z Y(刘作易). A study on mycorrhizal microstructure of *Cymbidium goeringii* [J]. *Guizhou Agri Sci*(贵州农业科学), 2006, 34(2): 18–19.(in Chinese)
- [56] Harley J L, Smith S E. *Mycorrhizal Symbiosis* [M]. London: Academic Press, 1983: 268–295.
- [57] Burgeff H. *Samenkeimung der Orchideen* [M]. Jena (Germany): Gustav Fischer, 1936: 1–220.
- [58] McKendrick S L, Leake J R, Read D J. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: Transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorrhiza trifida* through shared hyphal connections [J]. *New Phytol*, 2000, 145(3): 539–548.
- [59] Zhao Y J(赵杨景), Guo S X(郭顺星), Gao W W(高薇薇), et al. The symbiosis of three endophytic fungi with *Cymbidium* sp. and its effects on the mineral nutrition absorption [J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), 1999, 26(2): 110–115.(in Chinese)
- [60] Jin H(金辉), Wu J R(伍建榕), Chen X(陈曦), et al. The mycorrhizal fungi effects on the *Cymbidium goeringii* growth and the mineral nutrition absorption [J]. *North Hort Culture*(北方园艺), 2006(6): 90–92.(in Chinese)