

兰科菌根的研究进展

陈瑞蕊* 林先贵 施亚琴

(中国科学院南京土壤研究所 南京 210008)

关键词 兰科菌根; 兰科植物; 生态作用 (图 1 表 1 参 26)

CLC Q948.122.3 : Q949.718.43

RESEARCH ADVANCES OF ORCHID MYCORRHIZAE

CHEN Ruirui*, LIN Xiangui & SHI Yaqin

(Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract Researches on orchid mycorrhizae are reviewed in this paper. The characteristics of orchid, the features of orchid mycorrhizae and the future prospects for utilization of orchid mycorrhizae are elucidated; also, the development of taxonomy of orchid mycorrhizal fungi as well as the important function of orchid mycorrhizae in the ecosystem are particularly discussed. Fig 1, Tab 1, Ref 26

Keywords orchid mycorrhizae; orchid; ecological function

CLC Q948.122.3 : Q949.718.43

兰科植物是一类很重要的植物资源,许多种是名贵花卉和药用植物,有些已有悠久的栽培历史.随着花卉产业和天然药物产业的快速发展,现在对兰科植物资源的需求越来越大.但是许多兰科植物繁殖能力弱,生长缓慢,这就使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.深入了解兰科菌根的特点,筛选优良的兰科菌根真菌资源,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.然而当前国内对兰科菌根的研究相对缺乏,本文介绍了国内外有关兰科菌根研究的一些进展,以期引起对兰科菌根研究的重视.

1 兰科植物

兰科(Orchidaceae),多年生草本,亚灌木.全世界约有 500 属近 17 000 种以及大量的变种,主要分布于热带、亚热带和温带地区,尤以南美洲和亚洲的热带地区为多.中国约有 150 属 1 000 种左右,主要分布于长江流域和华南、西南、台湾各省的山区.兰科植物因为生长环境的不同可分为两类:一类是陆生兰,一般生于有砾石和腐殖质的沙壤土中,极少数也可以生于沼泽和湿地;另一类是附生兰或气生兰,一般生于树上或岩石缝隙中,大多数依附在有苔藓、腐殖质和积土的树干、树叉或岩壁上.最常见的有天麻、石斛、建兰和白芨等^[1~2].

兰科植物有两个显著的特点:

第一,种子十分细小,通常一个蒴果含有数十万粒轻如尘埃的种子,它们不像其它植物,它们的种子内不含胚乳,是分

化不完全的胚细胞,在幼叶进行光合作用之前不能提供萌发所需的物质.

第二,原球茎分化成幼苗的过程中,依赖与真菌建立共生关系,或者在基质中添加特定的营养物质以代替真菌的作用^[3].在自然条件下,兰科植物的根系与菌根真菌共生,形成兰科菌根(orchid mycorrhizae).

2 兰科菌根的特点

菌根是自然界中一种普遍存在的共生现象,是植物在长期的生存过程中与菌根真菌共同进化的结果.菌根可分为内生菌根、外生菌根和内外生菌根,其中内生菌根主要包括丛枝菌根(arbuscular mycorrhizae, AM),兰科菌根(orchid mycorrhizae)和杜鹃类菌根(ericoid mycorrhizae).

简单的说,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,种皮破裂生出胚根,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,越冬后发出的新根也会经历相同的过程,受真菌侵染形成菌根^[4].兰科菌根真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)(图 1).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.国内外专家对于兰科菌根真菌入侵过程的研究很多.1990 年, Rasmussen 发现, *Dactylorhiza majalis* 的种子萌发和菌根真菌的定殖需要 14 d.从 d 9 开始,胚内蛋白质颗粒开始水解、淀粉颗粒开始积累; d 11 表皮细胞的细胞核增大并产生根状突起,此时菌根真菌菌丝侵入,形成胞内菌丝团,胞内菌丝与膨大的细胞核建立起密切的关系; d 12,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^[5]. Senthilkumar 和 Krishnamurthy 认为,宿主的根细胞内包

收稿日期: 2002-03-18 修回日期: 2002-05-17 接受日期: 2002-06-05

* 通讯作者 Corresponding author

含两种菌丝:菌丝团状的(pelotons)和非菌丝团状的(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^[6].1999年,范黎等研究了天麻种子萌发过程中与与其共生真菌间的相互作用,较详细地阐述了真菌的入侵机制和兰科菌根真菌的形态特征.试验表明,胚细胞中出现菌丝团是兰花和真菌共生体形成的最初标志,此时种子开始萌发.菌丝以不同形态存在于原球茎的柄状细胞、外皮层细胞和内皮层细胞.菌丝首先侵入柄状细胞,但不形成菌丝团,在外皮层中形成菌丝团,而在内皮层中的菌丝被消化.含有衰败菌丝的原球茎细胞常被菌丝重新定殖,这种菌丝被消化又重新定殖的现象在整个原球茎发育过程中可不断重复^[7].

兰科菌根与其它菌根有着明显的区别:

①区别于丛枝菌根之处:菌丝有分隔,有些可形成子实体,可以分离并实现纯培养.

②区别于外生菌根之处:根皮层内无哈蒂氏网,没有菌套,只有松散的根外菌丝.

大多数兰科菌根真菌可以在人工培养基上生长,实现纯培养.它们对碳源的利用很广泛,可以利用大部分可溶性糖,如葡萄糖、蔗糖、麦芽糖等.此外,它们能分泌胞外酶分解复杂的有机物如淀粉、果胶、腐殖酸等,并且可以产生多酚氧化酶降解木质素和纤维素^[8].目前分离该类真菌主要使用PDA这一半合成培养基.

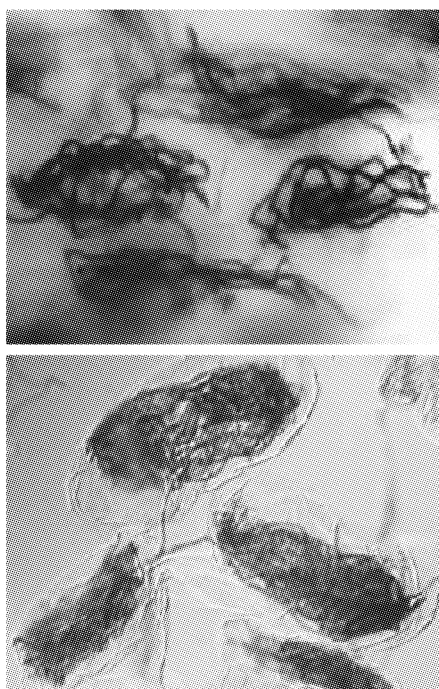


图1 兰科植物根中的胞内菌丝团和菌丝
Fig 1 Pelotons and hyphae in the root of Orchidaceae

随着实验方法尤其是显微技术的发展,不少新的手段正在逐步应用到兰科菌根的研究中去,荧光显微术就是其中之一.2000年,Senthilkumar等报道:使用丫啶橙为染料进行荧光显微,可以使细胞快速呈像,是研究兰科菌根复杂菌丝结构的一种有效方法^[9].Melville等人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象,细胞内含物、菌丝形成及真菌与植物根细胞的着生关系都有清楚的反映^[10].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 兰科菌根真菌的分类

1840年,Link首先发现兰科植物根内有内生真菌(endophytic fungi)生长,以后不断有真菌与兰科植物根系共生的报道,所发现大量的兰科菌根真菌都属于半知菌(Deuteromycotina)丝核菌属(Rhizoctonia),包括匍匐丝核菌(*R. repens*)、斑叶兰丝核菌(*R. goodyerae-repentis*)和立枯丝核菌(*R. solani*).1929年,Catoni从一种兰科植物 *Cypripedium* 上分离到真菌,并在培养中观察到其子实体的形成,故将它重命名为 *Corticium catori*,归为伏革菌属(*Corticium*).在培养基上成功地诱导和形成子实体,大大推动了兰科菌根真菌的分离和鉴定.

已报道的兰科菌根真菌绝大部分属于半知菌亚门和担子菌亚门,如伏革菌属(*Corticium*)、皮伞菌属(*Marasmius*)、角担菌属(*Ceratobasidium*)、密环菌属(*Armillaria*)、假密环菌属(*Armillariella*)、层孔菌属(*Fomes*)、蜡壳菌属(*Sebacina*)等.1981年,Warcup用65种白腐菌对蔓生兰进行接种,发现7种白腐菌可同种子共生,促进种子萌发,其中包括彩绒革盖菌(*Coriolus versicolor*)和两种层孔菌^[11].Currah等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,发现了分属于 *Ceratobasidium*、*Lepdotidium* 和 *Thichospielle* 的3个新种,并且首次对兰科植物根内的非丝核类的不育菌丝群(mycelium radialis atrovirens, MRA)类真菌作了研究^[12].Moore对原来隶属于丝核菌属的兰科菌根真菌重新研究后,建立了3个新属:角菌根属(*Ceratorhiza*)、瘤菌根属(*Epulorhiza*)和念珠菌根属(*Moniliopsis*),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*)^[13].范黎等从产于我国云南和福建的19种兰科植物根中分离到内生担子菌26个,均为不育菌丝,无锁状联合,其特征类似于兰科丝核菌类,将其确定为 *Ceratorhiza*、*Epulorhiza* 和 *Moniliopsis* 的种^[14].1994年,吴静萍和郑师章从密花石斛根部直接分离到一株真菌,经鉴定为镰刀属(*Fusarium*)菌株^[15],这在研究中尚属首次报道.1996年,范黎等研究西双版纳的墨兰时,发现一菌株,菌丝呈白色,具有典型的锁状联合,对其子实体的鉴定表明该菌株代表一新的分类单位——兰小菇(*Mycena orchidiocla* Fan et Guo sp. nov.)^[16].2000年,郭顺星等从我国云南、四川等地采集的野生石斛品种上分离到内生菌根真菌,经鉴定分属于柱孢霉属(*Cylindrocarpum*)、瘤菌根属(*Epulorhiza*)、蚀丝霉属(*Myceliophthoraceae*)、头孢霉属(*Cephalosporium*)、角菌根属(*Ceratorhiza*)、简梗孢霉属(*Chromosporium*)、丝核菌属(*Rhizoctonia*)、粘帚霉属(*Gloiocladium*)、念珠菌根属(*Moniliopsis*)、盘多毛孢属(*Pestalotina*)以及石斛小菇(*Mycena dendrobii*)和兰小菇(*Mycena orchidiocla*)^[17].另外,从兰根分离获得的真菌还有少数属于子囊菌亚门.根据现有文献,兰科菌根真菌的基本分类可归纳成表1.

目前兰科菌根真菌的分类和鉴定还主要依靠形态学的方

表 1 兰科菌根真菌分类简表
Tab1 Brief taxonomy of orchid mycorrhizae

子囊菌亚门 Ascomycotina	核菌纲 Pyrenomycetes	微囊菌目	Microassales	长喙霉科	Ceratocystaceae	微囊菌属	<i>Microascus</i>
		球科菌目	Sphaeriales	毛壳菌科	Chaetomiaceae	毛壳菌属	<i>Chaetomium</i>
		多孔菌目	Pilyporales	革菌科	Thelephoraceae	伏革菌属	<i>Corticium</i>
						刺革菌属	<i>Hemmochaete</i>
担子菌亚门 Basidiomycotina	层菌纲 Hymenomycetes	伞菌目	Agaricales	伞菌科	Agaricaceae	亡革菌属	<i>Thanatephoiu</i>
						多孔菌科	Polyporaceae
						层孔菌属	<i>Fomes</i>
						干菌属	<i>Xerotus</i>
		胶膜菌目	Tulasnellales	胶膜菌科	Tulasnellaceae	密环菌属	<i>Armillaria</i>
						假密环菌属	<i>Armillariella</i>
						小皮伞属	<i>Marasmius</i>
						小菇属	<i>Mycena</i>
		银耳目	Tremellales	银耳科	Tremellaceae	杯菌属	<i>Clitocybe</i>
						胶膜菌属	<i>Tulasnella</i>
						角担菌属	<i>Ceratobasidium</i>
						蜡壳耳属	<i>Sebacina</i>
		无孢目	Agonomycetales	无孢科	Agonomycetaceae	丝核菌属	<i>Rhizoctonia</i>
						角菌根菌属	<i>Ceratorhiza</i>
						瘤菌根菌属	<i>Epulorhiza</i>
						念珠菌根菌属	<i>Moniliopsis</i>
半知菌亚门 Deuteromycotina	丝孢纲 Hyphomycetes	丝孢目	Hyphomycetale	丛梗孢科	Moniliaceae	青霉属	<i>Penicillium</i>
						拟青霉属	<i>Paecilomyces</i>
						木霉属	<i>Trichoderma</i>
						头孢霉属	<i>Cephalos</i>
		瘤座孢目	Tuberculariales	瘤座孢科	Tuberculariaceae	蚀丝霉属	<i>Mycelio</i>
						筒梗孢霉属	<i>Chiomos</i>
						粘帚霉属	<i>Gloiocla</i>
						镰刀菌属	<i>Fusarium</i>
	腔孢纲 Coelomycetes	黑盘孢目	Melanconiales	黑盘孢科	Melanconiaceae	柱孢霉属	<i>Cylindrosporium</i>
						盘多毛孢属	<i>Pestalo</i>

法,而形态学的鉴定基础是有效诱导形成产孢结构.对于共生的兰科菌根真菌诱导产生产孢结构比较困难,现有两种简便而有效的方法可以实现:Currah 等对 MRA 类菌株 4℃低温下存放 6 mo^[12]及范黎等利用染菌树叶在 100 lx 光照下诱导担子菌形成子实体^[14].此外还可以采用许多生化分析方法,如酶活性的测定、同工酶谱分析等.1989 年,徐锦堂等在成功诱导子实体的基础上,采用酯酶同工酶技术,确认了供试菌株为紫萁小菇^[18].随着分子生物学的发展,一门新兴学科—分子真菌学正在崛起.对于形态相似的种类,利用分子技术,如 GC% (DNA 双螺旋中 G-C 的百分含量)、DNA 复性动力学、RAPD 分析 (random amplified polymorphic DNA assay)、RFLP 分析 (restriction fragment length polymorphism analysis) 和分子杂交等可以检测到真菌间的差别^[19],无疑分子手段的引入为真菌的分类开创了一条新的道路.兰科菌根真菌的分类在采用传统方法的同时,辅以分子生物学手段,并结合计算机分析技术,将具有良好的应用前景和发展潜力.

4 兰科菌根的生态作用

早在 1903 年,Noel Bernard 就证实在自然生态条件下,只有感染了合适的真菌后兰科植物种子才能萌发生长.此后,国内外学者不断深入研究,发现菌根真菌与兰科植物息息相关,

尤其是在种子萌发和幼苗生长阶段.兰科菌根具有重要的生态作用,主要表现在以下几个方面:

4.1 兰科菌根能促进兰科植物种子的萌发,并参与幼苗的生长

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.在种子胚耗尽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.许多兰科植物的种子只有在真菌的菌丝体穿过种皮后才能萌发.郭顺星和徐锦堂通过实验证明:从兰科植物原球茎中分离的 3 种真菌对促进石斛种子的萌发有显著效果.采用种子拌菌播种的方法,铁皮石斛种子发芽率达 64%,而无菌拌播的则无 1 粒种子萌发;进一步超微结构的观察说明:真菌菌丝在胚细胞的作用下被分解成碎片,这种消化菌丝的方式是铁皮石斛胚细胞获得营养而萌发的主要途径^[20].对菌根细胞内酸性磷酸酶的研究表明,根皮层中的"真菌消化细胞"(植物细胞)内大量的小颗粒和小液泡具有很高的酸性磷酸酶活性.这些酶颗粒聚集后形成溶酶体小泡,并能主动释放水解酶来消化入侵的菌丝.这一结果在微观上证实,兰科植物是以"真菌为食"的^[21].

在种子萌发的早期阶段,胚中缺乏养分,侵入的真菌向它提供营养成分和其它代谢产物.还有报道,在原球茎的细胞中,

随着菌丝的定殖,细胞内淀粉粒呈现一种由小变大,由出现到逐渐被分解和消失的过程,而淀粉粒的积累又是在胚内的大多数蛋白质颗粒消失后发生的.因此可以认为真菌可能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^[7].地生兰 *Plantanthera hyperborea* 的种子胚中没有子叶, *Rhizoctonia cerealis* 侵入后种子开始萌发. Richardson 等利用电镜观测和 EDS (energy-dispersive spectrometry) 证实:在孢内菌丝团进入液化和消解阶段时,部分液化的菌丝里含有高浓度的磷脂聚合物,而且可以检测到 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 、 K^{+} 等物质^[22].吴静萍的实验结果显示:与密花石斛共生的菌根真菌,不仅菌丝体内含有赤霉素类的植物激素,而且可以分泌到胞外^[15].菌根真菌还能给兰科植物提供 VB_1 、 VB_6 、氨基酸等多种物质.另外,有些种子和兰苗明显缺乏某些酶功能,例如不能进行硫的代谢,菌根真菌的存在可以帮助它们克服缺陷,完成完整的代谢过程.

与其它的菌根真菌不同,兰科菌根真菌无法从宿主的根系获取有机养分,因此它们必须从周围环境中取得养分,然后将其分解成葡萄糖、核糖等小分子碳水化合物,供本身和兰科植物吸收利用.在这种特殊关系下,有机养分是从兰科植物着生的树木或积土开始,经由菌根真菌吸收和分解,再向兰科植物根部流动的.可见,菌根真菌不仅是兰科植物的共生菌,同时又是其它植物的寄生菌,这就解释了为什么许多兰科菌根真菌是植物病原菌,如立枯丝核菌 (*R. solani*)、斑叶兰丝核菌 (*R. goodyerae-repentis*).

4.2 成熟后的兰科植物与菌根真菌的关系发生了微妙的变化

一些兰科植物的叶片长出后可以进行光合作用,因而不需要菌根真菌提供能源物质. Alexander 和 Hadley 的实验,采用 ^{14}C 标记的不溶性碳酸盐作为碳源,分别提供给 3 种不同生长期斑叶兰的根外菌丝,包括原球茎、幼苗和长成的植株.结果发现:原球茎和幼苗体内检出 ^{14}C ,而长成的植株体内没有,甚至在两周没有光照、无法进行光合作用的胁迫条件下,长成的植株体内也没有检测到 ^{14}C 的存在.这说明当宿主植物成长到一定阶段后, C 就不再从真菌流向兰科植物,成熟的植株是可以独立于真菌而存在的^[23].即便是这样,兰科植物和菌根真菌仍旧保持共生关系.有人认为此时的菌根真菌有助于兰根吸收无机养分,其作用类似于丛枝菌根.1984 年, Alexander 在研究 *Goodyerae-repentis* Br. 根系和斑叶兰丝核菌形成的菌根时发现:菌根能够促进植株生长和对 N 、 P 元素的吸收.他们还发现,菌根化植株的根冠比减小,而根冠比的减小与养分供应的增加相关联^[24],这一点在其它菌根系统中也有所表现.而且对于附生兰来说,它们之所以能脱离土壤,在树洞和岩缝中生存,其中一个重要的原因就是与菌根真菌共生.真菌的菌丝扩大了兰科植物的根际范围,帮助吸收更多的无机养分和水分;同时兰科植物进行光合作用,生产有机养分,两者相辅相成.近年来,采用 ^{14}C 试验也已查明,即使某些兰科植物已经长出绿叶,能独立制造养料, ^{14}C 仍是从菌根真菌向宿主方向移动.这说明此时的兰科植物依旧需要菌根真菌补充一部分的碳水化合物^[8].另有报导,在受菌根真菌侵染的兰根次生韧皮部中, Si 、 P 、 S 、 Cl 、 Ca 、 Fe 、 Zn 等元素含量都比未受侵染的高,尤其是 Ca

的增加显著,只有元素 K 的含量下降.

另外还有一些兰科植物终身都没有叶绿素,无法进行光合作用.例如雀巢兰终年生长在密林深处,是异养植物,它的整个生命过程都需要依靠菌根真菌提供养分.从这种意义上说,这些兰科植物是寄生在菌根真菌上的.值得指出的是,这类植物在不同的生理阶段可能与不同的真菌共生,共同完成生命活动.这里最著名的例子是天麻.大多数人都知道,天麻是与密环菌形成共生体系的,其实密环菌的代谢产物对天麻种子有抑制作用,会阻碍天麻种子的萌发和原球茎的分化.郭顺星和徐锦堂经一系列研究后指出:天麻胚萌动初期、种子发芽、原球茎生长以及分化生长出营养繁殖茎的全过程中,都必须消化紫萁小菇等菌的菌丝体以获取营养,这些菌称为"萌发菌".而发芽后的原球茎及营养繁殖茎只有同密环菌建立营养关系,天麻才能正常生长,长出粗壮的新生麻^[18].

兰科菌根形成后,菌根真菌成为有益的优势菌群,释放拮抗物质,可以有效地阻止其它病原菌侵入兰根,大大减轻了兰根遭受病害的危险,从而间接提高幼苗的成活率,促进植株的生长.兰科植物也可产生某些次生代谢产物,抑制其它真菌的生长和繁殖,为菌根真菌创造更优越的共生环境,使它更好的发挥作用.

兰科菌根中真菌和宿主间形成了一种良好共生平衡关系,但是这种平衡是有条件的,土壤理化性质、 pH 、土壤温度、土壤湿度、其它微生物种群和周围植物种类等都会影响这种关系,一旦外界条件发生改变,两者之间的共生平衡就会发生改变.

5 兰科菌根的应用前景

兰科的许多品种具有很高的观赏价值和药用价值,而兰科菌根真菌能促进种子胚的萌发和萌发后的生长发育,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.目前许多名贵花卉和中药材的组培技术已较为成熟,但如何提高组培苗的出瓶成活率,加强组培苗的环境适应性,加速幼苗生长等仍是值得关注的问题.潘超美和宾金华收集了南方各地区 *Cymbidium* 的几个野生种的根系,从根系上分离出十多个菌株,其中两个菌株对大花惠兰、墨兰和蝴蝶兰的组培苗生长有明显的促进作用,接种的兰苗生长量明显要大于不接种的兰苗^[25].我们也正在开展石斛组培苗接种菌根真菌以加速其幼苗生长的研究.

要想实现规模化栽培,菌剂的生产是关键.兰科菌根真菌能够分离并在人工基质上实现纯培养,具有菌剂生产的优势条件,比 AM 菌剂更易实现工业化生产.国外尤其是发达国家已经将筛选的优良菌株用于商品化菌根接种剂的生产,菌剂类型包括:固体菌剂、菌丸菌剂、孢子粉剂、片剂颗粒剂、液体菌剂等各种形式.而我国菌剂的研制尚处于实验室阶段,没有商品化的菌剂销售.2000 年,李民等以组丝核菌 JF74、75、80 为菌种制成菌剂,对杏黄兜兰盆栽苗有一定促进作用^[26].

有关兰科菌根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,等等.这些问题的解决不仅有赖于新技术手段的应用和发展,更需要科技工作者不懈的关注和努力.

References

- 中国科学院北京植物研究所主编. 中国高等植物图鉴(第五册). 北京: 科学出版社, 1980 年
- 南京农学院(现南京农业大学)等编. 植物学. 北京: 人民教育出版社, 1960
- Peterson RL, Currah RS. Synthesis of mycorrhizae between protocorms of *Goodyera repens* (Orchidaceae) and *Ceratobasidium cereale*. *Can J Bot*, 1990, **68**: 1117 ~ 1125
- 弓明钦. 菌根研究及应用. 北京: 中国林业出版社, 1997
- Rasmussen H. Cell differentiation and mycorrhizal infection *Dactylorhiza majalis* (Rchb. f.) Hunt & Summerh. (Orchidaceae) during germination *in vitro*. *New Phytol*, 1990, **116**: 137 ~ 147
- Senthilkumar S, Krishnamurthy KV. A cytochemical study on the mycorrhizae of *Spathoglottis plicata*. *Biol Plantarum*, 1998, **41**(1): 111 ~ 119
- Fan L(范黎), Guo SX(郭顺星), Xu JT(徐锦堂). Interaction between protocorms of *Gastrodia elata* (Orchidaceae) and *Mycena dendrobii* in Symbiotic germination. *Mycosystema*(菌物系统), 1999, **18**(2): 219 ~ 225
- 郭秀珍, 毕国昌. 林木菌根及应用技术. 北京: 中国林业出版社, 1989
- Senthilkumar S, Krishnamurthy KV, Britto SJ. Visualization of orchid mycorrhizal fungal structures with fluorescence dye using epifluorescence microscopy. *Current Sci*, 2000, **79**(11): 1527 ~ 1528
- Melville L, Dickson S, Farquhar ML. Visualization of mycorrhizal fungal structures in resin embedded tissues with xanthene dyes using laser scanning confocal microscopy. *Can J Bot*, 1998, **76**(1): 174 ~ 178
- Warcup JH. The mycorrhizal relationships of Australian orchids. *New Phytol*, 1981, **87**: 371 ~ 381
- Currah RS, Zelmer C, Hambleton S. New records and new taxa of fungi from the mycorrhizae of terrestrial orchids of Alberta. *Can J Bot*, 1987, **65**: 2473 ~ 2482
- Moore RT. The genera of Rhizoctonia-like fungi: *Ascorhitionia*, *Ceratohiza* gen. nov., *Epulorhiza* gen nov., *Moniliopsis*, and *Rhizoctonia*. *Mycotaxon*, 1987, **29**: 91 ~ 99
- 范黎, 郭顺星. 十九种兰科植物根的内生担子菌. 真菌学报, 1989, **8**(3): 221 ~ 226.
- Wu JP(吴静萍), Zheng SZ(郑师章). Isolation and identification of *Fusarium* sp. from mycorrhiza fungus in *Dendrobium densiflorum* and analyses of its metabolites. *J Fudan Univ (Nat Sci)* [复旦学报(自然科学版)], 1994, **33**(5): 547 ~ 552
- 范黎, 郭顺星. 墨兰共生真菌一新种的分离、培养、鉴定及其生物活性. 真菌学报, 1996, **15**(4): 251 ~ 255
- Guo SX(郭顺星), Cao WQ(曹文琴). Isolation and biological activity of mycorrhizal fungi from *Dendrobium candidum* and *D. nobile*. *China J Chin Materia Med* (中国中药杂志), 2000, **25**(6): 338 ~ 340
- 徐锦堂, 郭顺星. 供给天麻种子萌发营养的真菌——紫萁小菇. 真菌学报, 1989, **8**(3): 221 ~ 226
- Anderson TF. A comparative taxonomic study of *Rhizoctonia* sensu lato employing morphological, ultrastructural and molecular methods. *Mycol Res*, 1996, **100**(9): 1117 ~ 1128
- 郭顺星, 徐锦堂. 真菌在罗河石斛和铁皮石斛种子萌发中的作用. 中国医学科学院学报, 1991, **13**(1): 46 ~ 47
- 王贺, 徐锦堂. 天麻幼苗菌根细胞内酸性磷酸酶的细胞化学研究. 植物学报, 1993, **35**(10): 772 ~ 778
- Richardson KA, Peterson RL, Currah RS. Seed reserves and early symbiotic protocorm development of *Plantanthera hyperborean* (Orchidaceae). *Can J Bot*, 1992, **70**: 291 ~ 230
- Alexander C, Hadley G. Carbon movement between host and mycorrhizal endophyte during the endophyte during the development of the orchid *Goodyera repens* Br. *New Phytol*, 1985, **101**: 401 ~ 411
- Alexander C, Alexander IJ, Hadley G. Phosphate uptake by *Goodyera repens* in relation to mycorrhizal infection. *New Phytol*, 1984, **97**: 401 ~ 411
- 潘超美, 宾金华. 菌根真菌与兰科植物共生关系的研究进展. 中澳合作广州国际菌根研讨会论文集. 北京: 中国林业出版社, 1998. 63 ~ 67
- 李民, 张灼. 兰科菌根研究与应用. 云南农业科技, 2000, **6**: 42 ~ 44