

菌根真菌与兰科植物氮营养关系的研究进展

单婷婷 陈彤垚 陈晓梅* 郭顺星* 王爱荣

中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所, 北京 100193

摘要 兰科植物是典型的菌根植物。兰菌根是兰科植物根与真菌形成的菌根共生体。兰菌根真菌的营养来源影响宿主植物的生活方式和营养水平。氮是植物生长的主要限制因子。兰科植物具有富集氮的特征, 其组织和器官的氮含量通常高于同生境中的其他植物。该文综述了兰菌根真菌类别、兰科植物氮营养特征和兰菌根的氮转移机制等的研究进展, 以期为兰科植物资源的保护、再生及可持续利用的相关研究提供参考和借鉴。

关键词 兰科; 真菌异养; 腐生真菌; 外生菌根真菌; 同位素分析

单婷婷, 陈彤垚, 陈晓梅, 郭顺星, 王爱荣 (2022). 菌根真菌与兰科植物氮营养关系的研究进展. 植物生态学报, 46, 516-528. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0364

Advance on the association between mycorrhizal fungi and Orchidaceae in nitrogen nutrition

SHAN Ting-Ting, CHEN Tong-Yao, CHEN Xiao-Mei*, GUO Shun-Xing*, and WANG Ai-Rong

Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences & Peking Union Medical College, Beijing 100193, China

Abstract

Orchid is typical of mycorrhizal plants. Orchid mycorrhiza (OM), the symbiotic association between orchid roots and fungi, is unique to orchids. The nutrient sources of orchid mycorrhizal fungi (OMF) affect the lifestyle and nutrient levels of its host plants. Nitrogen (N) is the main limiting factor of plant growth. Orchids generally have higher tissue N levels compared to neighbor autotrophic plants, meaning N enrichment of plants. This paper reviewed the types and taxa of OMF, N nutrition characteristics of orchids, and N transfer mechanism in OM to provide a reference for the research on protection, regeneration, and sustainable utilization of orchid resources.

Key words Orchidaceae; mycoheterotrophy; saprotrophic fungi; ectomycorrhizal fungi; isotope analysis

Shan TT, Chen TY, Chen XM, Guo SX, Wang AR (2022). Advance on the association between mycorrhizal fungi and Orchidaceae in nitrogen nutrition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 516-528. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0364

兰科是被子植物中物种数量最庞大、多样性最丰富的家族, 有736个属超过28 000个物种, 大约占被子植物数量的10% (Christenhusz & Byng, 2016)。兰科植物的种子没有胚乳, 种子萌发依赖在体内定殖的真菌提供全部营养, 形成一种异养的无叶幼苗——原球茎。完成形态建成后的兰科植物根与真菌形成“兰菌根”(OM)的共生体, 这是兰科家族共有的生物学特性。成年后, 绝大多数绿色兰科植物能够通过光合作用获取全部或部分碳营养, 但仍从菌根真菌获得可观的氮营养(Shan *et al.*, 2021); 少数没有叶片或缺失叶绿体, 地上部分已丧失光合作用能力的兰科植物则终生依赖真菌提供全部营养(Leake, 1994), 如天麻(*Gastrodia elata*)

(杨世林等, 2000)。

氮是植物需求量最大的一种矿质营养元素, 是各类植物组织和各种生理代谢酶的构成性元素。氮通过改变其在叶片中的分配格局影响叶片的光合作用, 并通过改变碳水化合物的库-源关系和能量消耗水平而调节碳同化物质在体内的分配(王琪和徐程扬, 2005)。兰科植物组织和器官的氮含量高; 即使是终生依赖真菌的兰科植物, 其氮含量也通常高于环境中的其他自养植物(Schweiger *et al.*, 2018), 甚至高于同样依赖真菌生活的杜鹃花科植物(Hynson *et al.*, 2016)。同位素分析、高通量测序等的研究表明, 兰科植物富集氮的程度主要受其真菌伙伴的影响(Kuga *et al.*, 2014; Fochi *et al.*, 2017a,

收稿日期Received: 2021-10-12 接受日期Accepted: 2021-12-15

基金项目: 国家自然科学基金(81973427)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (81973427).

* 通信作者Corresponding authors (Chen XM, cxm_implad@163.com; Guo SX, sxguo@implad.ac.cn)

2017b)。本文将从兰科植物营养方式、OM真菌分类、兰科植物氮营养特征和OM的氮转移机制等4个方面综述兰科植物氮营养的研究进展,以期加深对兰科植物与真菌互利共生关系的理解和认识,并为利用菌根技术促进兰科植物的资源保护和人工繁育奠定理论基础。

1 兰科植物营养方式与氮获取途径

植物从真菌获取碳营养的营养方式被称为“真菌异养”。根据成年植物的碳来源,兰科植物被划分为自养型和真菌异养型;根据对真菌碳的依赖程度,后者又被划分为完全真菌异养型和部分真菌异养型,又称混合营养型。目前已发现超过30个独立的兰科植物分支或属中存在完全真菌异养型物种(Selosse, 2014)。在部分真菌异养型兰科植物中,一部分碳来自植物光合作用,另一部分来自共生真菌。部分真菌异养是混合营养的一种形式,被视为兰科进化中的过渡类型,其存在指示了出现完全真菌异养型物种的进化倾向(Motomura *et al.*, 2010; Roy *et al.*, 2013)。

随着同位素分析技术的广泛应用,已发现多种“自养型”绿色兰科植物体内有比例不等的真菌碳,揭示了这些物种隐秘的真菌异养特性。Gebauer和Meyer (2003)报道,在10种被认为是自养型的兰科植物中只有红门兰属(*Orchis*)的2种植物是真正自养,其他植物均不同程度地获取了真菌碳;与碳营养相比,植物对真菌氮的依赖程度更高:自养的红门兰属的*O. ustulata*和*O. mascula*分别有63%和33%–37%的氮来自真菌;真菌碳比例占30%以上的头蕊兰属(*Cephalanthera*)的大花头蕊兰(*C. damasonium*)和火烧兰属(*Epipactis*)的火烧兰(*E. helleborine*)、*E. atrorubens*的真菌氮比例达到80%–100%;真菌碳占比10%以下的7种植物中,有5种植物的真菌氮占比在10%以上。头蕊兰属和火烧兰属等一些绿色兰科植物类群的种群中经常出现“白化”个体,其遗传背景和菌根真菌群落结构与正常植株无差别,但它们是完全真菌异养的,且较正常植株有更高的氮含量和¹⁵N丰度,表明在缺乏叶绿素的情况下,一些自养型植物可以改变获取营养的途径,通过真菌伙伴吸收碳和氮(Gebauer & Meyer, 2003; Selosse *et al.*, 2004; Abadie *et al.*, 2006; Tranchida-Lombado *et al.*, 2010; Hynson *et al.*, 2013)。

2 OM真菌的类型

真菌与植物根系结合形成的共生体称为菌根,它对植物的生长和适应性有重要影响。根据结构和功能,菌根主要划分为4种类型:丛枝菌根(AM)、外生菌根(EcM)、OM和杜鹃菌根(ericoid mycorrhiza)。OM是兰科植物特有的一种内生菌根,其特征是:真菌不侵入内皮层,可以在根皮层细胞内形成“菌丝圈”的典型结构;衰老的菌丝圈最终被植物细胞消化并吸收。研究表明,OM共生体双方对彼此的生物约束力并不对称,植物是共生关系中获益较多的一方(Martos *et al.*, 2012);部分OM真菌与兰科植物的联系不具有专一性(Veldre *et al.*, 2013);真菌异养型兰科植物较自养型植物有更加多样化的菌根真菌谱系(Dearnaley *et al.*, 2012)。

兰科植物的共生真菌包括腐生真菌和少数EcM真菌类群,腐生真菌主要来自伞菌纲(Agaricomycetes)和盘菌纲(Pezizomycetes)(Brundrett & Tedersoo, 2018)(表1)。腐生真菌中包含被称为“类丝核菌”(rhizoctonia-like)的最古老的OM真菌,隶属胶膜菌科(Tulasnellaceae)、角担菌科(Ceratobasidiaceae)及无孢蜡壳科(Serendipitaceae)/蜡壳耳目(Sebacinales)。EcM真菌类群是新近被证实的部分无叶绿素兰科植物的共生真菌(Suetsugu *et al.*, 2021)。此外,还有能生活在兰科植物根系的内生真菌(Petrini, 1991),它们不形成菌根结构,分类上也不属于任何已知的菌根真菌类群。与AM和EcM相比,能形成OM的真菌数量庞大,种类繁多,具有更复杂的生物多样性(van der Heijden *et al.*, 2015)(表1)。兰科植物不断扩大真菌伙伴的范围,这种转变被认为是对兰科家族进化出现真菌异养型物种的预适应(Abadie *et al.*, 2006; Motomura *et al.*, 2010; Dearnaley *et al.*, 2012)。

2.1 腐生真菌

腐生真菌是生态系统的分解者。森林中的腐生真菌主要从落叶、枯枝、树根等无生命的有机质中获取营养物质。营腐生的OM真菌可以分为2类:类丝核菌和非类丝核菌的腐生真菌(以下简称“SAP真菌”)。类丝核菌是占物种数量大多数的自养型兰科植物的优势菌根真菌, SAP真菌主要与少数真菌异养型兰科植物形成共生关系。

2.1.1 类丝核菌

类丝核菌是兰科植物特有的一类OM真菌

表1 兰菌根真菌及其类型

Table 1 Orchid mycorrhizal fungi detected in orchid roots and their types

真菌类型 Fungi type	真菌分类群 Fungi taxon				兰科植物 Orchid	参考文献 Reference
	纲 Class	目 Order	科 Family	属 Genus		
类丝核菌 Rhizoctonia-like	担子菌纲 Basidiomycetes		胶膜菌科 Tulasnellaceae		<i>Dactylorhiza majalis</i> , <i>Ophrys insectifera</i> , <i>Platanthera bifolia</i> , 手参 <i>Gymnadenia conopsea</i> , 四裂红门兰 <i>Orchis militaris</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
				蜡壳耳属 <i>Sebacina</i>	<i>Dactylorhiza majalis</i> , <i>Pseudorchis albida</i>	Stöckel <i>et al.</i> , 2014; Schweiger <i>et al.</i> , 2018
				胶膜菌属 <i>Tulasnella</i>	硬叶兜兰 <i>Paphiopedilum micranthum</i> , 杏黄兜兰 <i>P. armeniacum</i> , 长瓣兜兰 <i>P. dianthum</i> , 黄花杓兰 <i>Cypripedium flavum</i> , 紫点杓兰 <i>C. guttatum</i> , 西藏杓兰 <i>C. tibeticum</i> , 二叶舌唇兰 <i>Platanthera chlorantha</i> , <i>Epipactis atrorubens</i> , <i>Serapias parviflora</i> , <i>Pseudorchis albida</i> , <i>Dactylorhiza majalis</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Yuan <i>et al.</i> , 2010; Stöckel <i>et al.</i> , 2014
			角担菌科 Ceratobasidiaceae		<i>Dactylorhiza majalis</i> , 黄蜂兰 <i>Ophrys insectifera</i> , 细距舌唇兰 <i>Platanthera bifolia</i> , 四裂红门兰 <i>Orchis militaris</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
				角担菌属 <i>Ceratobasidium</i>	新疆火烧兰 <i>Epipactis palustris</i> , 火烧兰 <i>E. helleborine</i> , 剑叶拟兰 <i>Apostasia wallichii</i> , <i>A. nipponica</i> , 二叶舌唇兰 <i>Platanthera chlorantha</i> , 头蕊兰 <i>Cephalanthera longifolia</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Abadie <i>et al.</i> , 2006
				<i>Thanatephorus</i>	细距舌唇兰 <i>Platanthera bifolia</i> , 头蕊兰 <i>Cephalanthera longifolia</i> , 无叶兰 <i>Aphyllorchis montana</i>	Abadie <i>et al.</i> , 2006; Roy <i>et al.</i> , 2009a; Schweiger <i>et al.</i> , 2018
非类丝核菌的 腐生真菌 Non rhizoctonia-like saprotrophic fungi	子囊菌纲 Ascomycetes	粪壳菌目 Sordariales			头蕊兰 <i>Cephalanthera longifolia</i>	Abadie <i>et al.</i> , 2006
	担子菌纲 Basidiomycetes		Meripilaceae		<i>Gastrodia falcone</i> , 肉果兰 <i>Cyrtosia javanica</i>	Lee <i>et al.</i> , 2015
				附毛菌属 <i>Trichaptum</i>	倒吊兰 <i>Erythrorchis altissima</i>	Ogura-Tsujita <i>et al.</i> , 2018
				油伏革菌属 <i>Resinicium</i>	<i>Gastrodia similis</i>	Martos <i>et al.</i> , 2009
				<i>Hydropus</i>	夏天麻 <i>Gastrodia flabilabella</i>	Lee <i>et al.</i> , 2015
				小菇属 <i>Mycena</i>	<i>Gastrodia confuse</i> , 无喙天麻 <i>G. appendiculata</i> , 春天麻 <i>G. fontinalis</i> , <i>G. nantoensis</i> , <i>Wulfschlaegelia aphylla</i>	Martos <i>et al.</i> , 2009; Ogura-Tsujita <i>et al.</i> , 2009; Lee <i>et al.</i> , 2015
				小脆柄菇属 <i>Psathyrella</i>	虎舌兰 <i>Epipogium roseum</i> , 无叶美冠兰 <i>Eulophia zollingeri</i>	Yamato <i>et al.</i> , 2005; Ogura-Tsujita <i>et al.</i> , 2008
				鬼伞属 <i>Coprinus</i>	虎舌兰 <i>Epipogium roseum</i>	Yamato <i>et al.</i> , 2005
				<i>Gymnopus</i>	<i>Wulfschlaegelia aphylla</i>	Martos <i>et al.</i> , 2009
外生菌根真菌 Ectomycorrhizal fungi	子囊菌纲 Ascomycetes		火丝菌科 Pyrenomataceae		火烧兰 <i>Epipactis helleborine</i>	Stöckel <i>et al.</i> , 2014
				<i>Wilcoxina</i>	<i>Epipactis atrorubens</i> , <i>E. distans</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
				<i>Tuber</i>	<i>Epipactis atrorubens</i> , 火烧兰 <i>E. helleborine</i> , <i>E. microphylla</i> , <i>E. muelleri</i> , <i>E. leptochila</i> , <i>E. neglecta</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Seloosse, <i>et al.</i> , 2004; Stöckel <i>et al.</i> , 2014; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
		柔膜菌目 Helotiales			火烧兰 <i>Epipactis helleborine</i>	Schiebold <i>et al.</i> , 2017
				<i>Craterellus</i>	<i>Dactylorhiza majalis</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
	担子菌纲 Basidiomycetes	蜡壳耳目 Sebacinales			尾萼无叶兰 <i>Aphyllorchis caudata</i>	Roy <i>et al.</i> , 2009a
				蜡壳耳属 <i>Sebacina</i>	<i>Lecanorchis japonica</i> var. <i>hokurikuensis</i> , <i>L. trachycaula</i> , <i>L. flavicans</i> var. <i>flavicans</i> , <i>Epipactis microphylla</i> , 火烧兰 <i>E. helleborine</i> , <i>Neottia nidus-avis</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Okayama <i>et al.</i> , 2012; Stöckel <i>et al.</i> , 2014; Schiebold <i>et al.</i> , 2017; Schweiger <i>et al.</i> , 2018

表 1 (续) Table 1 (Continued)

真菌类型 Fungi type	真菌分类群 Fungi taxon				兰科植物 Orchid	参考文献 Reference
	纲 Class	目 Order	科 Family	属 Genus		
外生菌根真菌 Ectomycorrhizal fungi			革菌科 Thelephoraceae		尾萼无叶兰 <i>Aphyllorchis caudate</i> , 无叶兰 <i>A. montana</i> , <i>Cephalanthera exigua</i> , <i>C. austinae</i> , 火烧兰 <i>Epipactis helleborine</i> , 头蕊兰 <i>C. longifolia</i>	Taylor & Bruns, 1997; Abadie <i>et al.</i> , 2006; Roy <i>et al.</i> , 2009a; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
				棉革菌属 <i>Tomentella</i>	<i>Cephalanthera rubra</i> , 大花头蕊兰 <i>C. damasonium</i> , 珊瑚兰 <i>Corallorhiza trifida</i> , 火烧兰 <i>Epipactis helleborine</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Zimmer <i>et al.</i> , 2008; Stöckel <i>et al.</i> , 2014; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
				革菌属 <i>Thelephora</i>	大花头蕊兰 <i>Cephalanthera damasonium</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004
				<i>Craterellus</i>	<i>Dactylorhiza majalis</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
			红菇科 Russulaceae	<i>Hydnum</i>	<i>Dactylorhiza majalis</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
					尾萼无叶兰 <i>Aphyllorchis caudate</i> , 无叶兰 <i>A. montana</i> , <i>Cephalanthera maculata</i>	Taylor & Bruns, 1997; Roy <i>et al.</i> , 2009a
				红菇属 <i>Russula</i>	倒吊兰 <i>Erythrorchis altissima</i> , <i>Lecanorchis flavicans</i> var. <i>acutiloba</i> , <i>L. nigricans</i> , <i>L. trachycaula</i> , <i>L. japonica</i> var. <i>hokurikuensis</i> , <i>L. japonica</i> var. <i>japonica</i> , <i>L. japonica</i> var. <i>kiensis</i> , <i>L. kiusiana</i> var. <i>kiusiana</i> , <i>Cephalanthera maculate</i> , <i>Epipactis purpurata</i>	Taylor & Bruns, 1997; Okayama <i>et al.</i> , 2012; Schiebold <i>et al.</i> , 2017; Ogura-Tsujita <i>et al.</i> , 2018
				<i>Lactarius</i>	<i>Cephalanthera maculate</i> , 裂唇虎舌兰 <i>Epipogium aphyllum</i> , <i>Lecanorchis japonica</i> var. <i>hokurikuensis</i> , <i>L. japonica</i> var. <i>japonica</i> , <i>L. japonica</i> var. <i>kiensis</i> , <i>L. kiusiana</i> var. <i>kiusiana</i> , <i>L. kiusiana</i> var. <i>suginoana</i> , <i>L. virella</i> , <i>L. trachycaula</i> , <i>L. nigricans</i>	Taylor & Bruns, 1997; Roy <i>et al.</i> , 2009b; Liebel & Gebauer, 2011; Okayama <i>et al.</i> , 2012
				裸腹菌属 <i>Gymnomycetes</i>	<i>Cephalanthera maculata</i>	Taylor & Bruns, 1997
			丝膜菌科 Cortinariaceae		头蕊兰 <i>Cephalanthera longifolia</i>	Abadie <i>et al.</i> , 2006
				丝膜菌属 <i>Cortinarius</i>	<i>Epipactis microphylla</i> , 大花头蕊兰 <i>Cephalanthera damasonium</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Selosse <i>et al.</i> , 2004; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
				丝盖伞属 <i>Inocybe</i>	<i>Epipactis atrorubens</i> , 火烧兰 <i>E. helleborine</i> , <i>E. helleborine</i> subsp. <i>Neerlandica</i> , <i>E. purpurata</i> , 裂唇虎舌兰 <i>Epipogium aphyllum</i> , 大花头蕊兰 <i>Cephalanthera damasonium</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Roy <i>et al.</i> , 2009b; Liebel & Gebauer, 2011; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
				<i>Hebeloma</i>	裂唇虎舌兰 <i>Epipogium aphyllum</i>	Roy <i>et al.</i> , 2009b; Liebel & Gebauer, 2011
				层腹菌属 <i>Hymenogaster</i>	大花头蕊兰 <i>Cephalanthera damasonium</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004
			阿泰菌科 Atheliaceae		<i>Lecanorchis flavicans</i> var. <i>acutiloba</i> , <i>L. trachycaula</i>	Okayama <i>et al.</i> , 2012
				<i>Amphinema</i>	头蕊兰 <i>Cephalanthera longifolia</i>	Abadie <i>et al.</i> , 2006
内生真菌 Endophytes			Clavulinaceae		无叶兰 <i>Aphyllorchis montana</i>	Roy <i>et al.</i> , 2009a
				角担菌属 <i>Ceratobasidium</i>	<i>Chamaegastrodia sikokiana</i>	Yagame <i>et al.</i> , 2008
			丛赤壳科 Nectriaceae		头蕊兰 <i>Cephalanthera longifolia</i>	Abadie <i>et al.</i> , 2006
				土赤壳属 <i>Ilyonectria</i>	黄蜂兰 <i>Ophrys insectifera</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
				<i>Phialophora</i>	二叶舌唇兰 <i>Platanthera chlorantha</i> , <i>Epipactis atrorubens</i> , <i>Cephalanthera rubra</i> , 头蕊兰 <i>C. longifolia</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Abadie <i>et al.</i> , 2006
				<i>Phialocephala</i>	<i>Dactylorhiza majalis</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
				<i>Exophiala</i>	手参 <i>Gymnadenia conopsea</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
				<i>Botryobasidium</i>	剑叶拟兰 <i>Apostasia wallichii</i> , <i>A. cf. wallichii</i> , 拟兰 <i>A. odorata</i>	Yukawa <i>et al.</i> , 2009
				<i>Leptodontidium</i>	新疆火烧兰 <i>Epipactis palustris</i> , <i>E. atrorubens</i> , 二叶舌唇兰 <i>Platanthera chlorantha</i> , 红花头蕊兰 <i>Cephalanthera rubra</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004

(Yukawa *et al.*, 2009), 也是兰科植物最主要和最古老的共生真菌(Taylor & Gebauer, 2002)。但是, 类丝核菌对这种共生关系的依赖程度较低, 可以脱离兰科植物单独培养; 另外, 绿色兰科植物也会随着环境条件的变化而与不同的真菌合作(Motomura *et al.*, 2010; Dearnaley *et al.*, 2012; Martos *et al.*, 2012)。类丝核菌营寄生或腐生生活; 有些类丝核菌的生活史中既有营腐生的独立生活时期, 也有营寄生的内生生活时期(Dearnaley *et al.*, 2012; Merckx, 2013)。需要注意的是, 类丝核菌不是一个分类学概念。分子系统发育分析表明, 与兰科植物共生的类丝核菌包含了担子菌门胶膜菌科、角担菌科及蜡壳耳目的真菌(Abadie *et al.*, 2006; Dearnaley *et al.*, 2012; Merckx, 2013)。胶膜菌科是热带和温带地区最常见的OM真菌, 也是地生和附生兰科植物常见的共生真菌(Yuan *et al.*, 2010; Martos *et al.*, 2012; Herrera *et al.*, 2018)。蜡壳耳目主要分为A和B两个亚类群, 已报道的蜡壳耳目类丝核菌都归属于B亚类群, 是能够与兰科和杜鹃花科植物共生的植物内生菌, 通常很难形成子实体(Weiß *et al.*, 2011, 2016)。

2.1.2 SAP真菌

根据营养物质的来源, OM真菌中的SAP真菌可以分为木质分解菌和凋落物分解菌。20世纪初研究者已经发现完全真菌异养型的天麻与木质分解菌蜜环菌(*Armillaria mellea*)的共生关系(Kusano, 1911)。生活在热带及亚热带森林, 环境中缺少EcM真菌群落的完全真菌异养型和部分真菌异养型兰科植物通过与SAP真菌共生直接获得营养, 这种关系被称为“菌根寄生”(Ogura-Tsujita *et al.*, 2009)。Martos等(2009)报道, 完全真菌异养型兰科植物 *Wulfschlaegelia aphylla* 与裸脚菇属(*Gymnopus* spp.)和小菇属真菌(*Mycena* spp.)等凋落物分解菌共生, 菌索在 *W. aphylla* 根与落叶之间建立起了物理联系。目前报道小菇属、蜜环菌属、小皮伞属(*Marasmius*)、层孔菌属(*Fomes*)、*Resinicium*、*Campanella*、*Gymnopus*和*Hydropus*等SAP真菌类群可以与天麻属及其近似属双唇兰属(*Didymoplexis*)的植物形成“菌根寄生”关系(徐锦堂和牟春, 1990; Sekizaki *et al.*, 2008; Martos *et al.*, 2009; Ogura-Tsujita *et al.*, 2009; Lee *et al.*, 2015; Chen *et al.*, 2019), 它们中既有木质分解菌, 也有凋落物分解菌。此外, 2种凋落物分解菌 *Trichaptum* cf. *durum*和*Coniophorafomes matsuzawae*

是倒吊兰属倒吊兰(*Erythrorchis altissima*)的主要真菌伙伴(Ogura-Tsujita *et al.*, 2018); 小脆柄菇属(*Psathyrella*)的一些凋落物分解菌是虎舌兰属 *Epipogium roseum*和美冠兰属*Eulophia zollingeri*的真菌伙伴(Yamato *et al.*, 2005; Ogura-Tsujita & Yukawa, 2008)。

2.2 外生菌根真菌(EcM真菌)

EcM是松科、被子植物灌木及乔木等植物的根与真菌形成的菌根共生体, 是温带森林中树木的优势菌根类型。EcM的特征是: 真菌菌丝在根表面蔓延形成菌鞘; 部分菌丝在根皮层细胞间隙形成哈蒂氏网; 但真菌不侵入根细胞内(Liebel & Gebauer, 2011; van der Heijden *et al.*, 2015)。兰科植物与EcM的关系被描述为“菌根外寄生”, 即兰科植物寄生在EcM共生体上, 形成兰科植物-EcM真菌-树木的三元共生系统(Liebel & Gebauer, 2011)。通过“菌根外寄生”方式, 兰科植物既能获得EcM真菌的矿质营养, 也能通过EcM获得树木的光合产物, 从而使其能够在低光照的林下环境中正常生长(Bidartondo *et al.*, 2004; Ogura-Tsujita *et al.*, 2009; Bougoure *et al.*, 2010)。Bidartondo等(2004)认为, 兰科植物进化中, 招募环境中的EcM真菌成为其合作伙伴应该是先于植物丧失光合作用能力发生的事件。

目前发现的能与兰科植物合作的EcM真菌类群主要包括: 担子菌门革菌目(Thelephorales)、红菇目(Russulales)、伞菌目(Agaricales)、蜡壳耳目A亚类群和鸡油菌目(Cantharellales)角担菌属(*Ceratobasidium*)等(Dearnaley *et al.*, 2012), 以及子囊菌门锤舌菌纲(Leotiomyces)和盘菌纲(Pezizomycetes)(Hynson & Bruns, 2010; Weiß *et al.*, 2011; Dearnaley *et al.*, 2012; Hynson *et al.*, 2013), 其中担子菌较子囊菌有更强的宿主专一性(Hynson & Bruns, 2010)。大多数与EcM真菌共生的完全真菌异养型兰科植物生长在温带森林, 少数生长在热带及亚热带森林; 它们主要来自鸟巢兰属(*Neottia*)、头蕊兰属、孟兰属(*Lecanorchis*)、珊瑚兰属(*Corallorhiza*)、无叶兰属(*Aphyllorchis*)和虎舌兰属等(Taylor & Bruns, 1997; McKendrick *et al.*, 2002; Roy *et al.*, 2009a, 2009b; Motomura *et al.*, 2010; Okayama *et al.*, 2012)。目前的研究显示, 温带兰科植物与EcM真菌的专一性更强, 热带及亚热带兰科植物能与更广泛的EcM真菌类群合作(Dearnaley *et al.*, 2012)。

3 不同营养方式兰科植物的氮营养特征

3.1 同位素分析技术在兰科植物营养研究中的应用

具有不同相对原子质量同位素在化学、生物等反应中以不同比例分配于反应物和产物之间的现象被称为“同位素分馏”(Baskaran, 2011)。生物的分泌作用和呼吸作用有利于 ^{12}C 和 ^{14}N 排出体外,从而导致重同位素 ^{13}C 和 ^{15}N 在生物体中富集(Leake & Cameron, 2010)。包括OM真菌在内的所有菌根真菌都有富集重同位素的特性(Gebauer & Dietrich, 1993),因此同位素分馏现象被广泛用于研究营养元素在菌根共生体中迁移的源汇关系,说明营养元素在共生体合作双方的分配比例。实际研究中用样品中目标元素的富集因子(δ)表示样品的同位素成分, δ 的含义为:样品同位素比值(R_{Sp})相对于标准物质同位素比值(R_{St})的千分差:

$$\delta (\text{‰}) = (R_{\text{Sp}}/R_{\text{St}} - 1) \times 1000$$

式中,同位素比值(R)表示某一元素的重同位素原子丰度与轻同位素原子丰度之比。

双源同位素混合模型是用于量化混合营养程度的常用模型。该模型以生境中自养型植物和完全真菌异养型植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 分别作为2个端点,计算部分真菌异养型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的增益值(Gebauer & Meyer, 2003; Leake & Cameron, 2010)。利用该模型计算部分真菌异养型植物体内真菌来源营养元素的比例时,需要先明确真菌的营养类型和分类地位(Leake & Cameron, 2010; Schiebold *et al.*, 2017)。

上述同位素分析技术是研究兰科植物与其真菌伙伴之间养分吸收、转移、分配等过程的重要技术手段,可以准确判断兰科植物营养方式,精确计算植物体内真菌来源碳、氮等营养元素所占的比例,揭示绿色兰科植物隐藏的部分真菌异养性,并为阐明兰科植物营养特征及兰科植物与OM真菌的互作机制提供直接证据。参考Cameron等(1999)和Chase等(2015)的兰科分类系统,表2归纳了经过 ^{13}C 、 ^{15}N 同位素分析技术研究验证的部分兰科植物的营养方式。

目前研究表明,通常情况下兰科植物的氮含量

表2 基于同位素实验的兰科植物营养方式

Table 2 Trophic mode of orchids determined by isotope experiment

营养方式 Trophic mode	亚科 Subfamily	属 Genus	种 Species	参考文献 Reference	
完全真菌异养型 Fully mycoheterotrophy	香荚兰亚科 Vanilloideae	孟兰属 <i>Lecanorchis</i>	<i>L. nigricans</i>	Motomura <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
			<i>L. thalassica</i>	Lee <i>et al.</i> , 2015; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
		兰亚科 Orchidoideae	肉果兰属 <i>Cyrtosia</i>	肉果兰 <i>C. javanica</i>	Lee <i>et al.</i> , 2015
			山珊瑚属 <i>Galeola</i>	直立山珊瑚 <i>G. falconeri</i>	Lee <i>et al.</i> , 2015
	倒吊兰属 <i>Erythrorchis</i>		<i>E. altissima</i>	Ogur-Tsujita <i>et al.</i> , 2018	
	长药兰属 <i>Serapias</i>		<i>S. parviflora</i>	Stöckel <i>et al.</i> , 2014	
			<i>Pseudorchis</i>	<i>P. albida</i>	Stöckel <i>et al.</i> , 2014
	树兰亚科 Epidendroideae		鸟巢兰属 <i>Neottia</i>	鸟巢兰 <i>N. nidus-avis</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Preiss <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016
				天麻属 <i>Gastrodia</i>	<i>G. confuse</i>
				<i>G. similis</i>	Martos <i>et al.</i> , 2009; Hynson <i>et al.</i> , 2013
				<i>G. flabilabella</i>	Lee <i>et al.</i> , 2015
				无喙天麻 <i>G. appendiculata</i>	Lee <i>et al.</i> , 2015
		<i>G. fontinalis</i>		Lee <i>et al.</i> , 2015	
		<i>G. nantoensis</i>		Lee <i>et al.</i> , 2015	
		<i>Wulfschlaegelia</i>		<i>W. aphylla</i>	Martos <i>et al.</i> , 2009
		虎舌兰属 <i>Epipogium</i>	裂唇虎舌兰 <i>E. aphyllum</i>	Liebel & Gebauer, 2011; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
		兰属 <i>Cymbidium</i>	<i>C. macrorhizon</i> *	Motomura <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
			<i>C. aberrans</i> *	Motomura <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
		无叶兰属 <i>Aphyllorchis</i>	<i>A. caudata</i>	Roy <i>et al.</i> , 2009a; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
			无叶兰 <i>A. montana</i>	Roy <i>et al.</i> , 2009a; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
		头蕊兰属 <i>Cephalanthera</i>	<i>C. exigua</i>	Roy <i>et al.</i> , 2009a; Hynson <i>et al.</i> , 2016	
		珊瑚兰属 <i>Corallorhiza</i>	夏珊瑚兰 <i>C. maculata</i>	Trudell <i>et al.</i> , 2003; Hynson <i>et al.</i> , 2016	

表2 (续) Table 2 (Continued)

营养方式 Trophic mode	亚科 Subfamily	属 Genus	种 Species	参考文献 Reference
部分真菌异养型/混合营养型 Partially mycoheterotrophy/ mixotrophy	兰亚科 Orchidoideae	唇舌兰属 <i>Platanthera</i>	<i>P. bifolia</i> *	Gebauer & Meyer, 2003; Tedersoo <i>et al.</i> , 2007; Schweiger <i>et al.</i> , 2018
			小唇舌兰 <i>P. minor</i> *	Zimmer <i>et al.</i> , 2007; Hynson <i>et al.</i> , 2016
		掌裂兰属 <i>Dactylorhiza</i>	<i>D. sambucina</i> *	Gebauer & Meyer, 2003
		蜂兰属 <i>Ophrys</i>	<i>O. insectifera</i> *	Gebauer & Meyer, 2003; Schweiger <i>et al.</i> , 2018
	树兰亚科 Epidendroideae	兰属 <i>Cymbidium</i>	<i>C. goeringii</i> *	Motomura <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016
			兔耳兰 <i>C. lancifolium</i> *	Motomura <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016
		头蕊兰属 <i>Cephalanthera</i>	<i>C. damasonium</i>	Gebauer & Meyer, 2003; Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Preiss <i>et al.</i> , 2010
			<i>C. longifolia</i> *	Abadie <i>et al.</i> , 2006; Hynson <i>et al.</i> , 2016
			<i>C. rubra</i> *	Gebauer & Meyer, 2003; Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Preiss <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016
		珊瑚兰属 <i>Corallorhiza</i>	银兰 <i>C. erecta</i> *	Motomura <i>et al.</i> , 2010; Hynson <i>et al.</i> , 2016
			珊瑚兰 <i>C. trifida</i> *	Zimmer <i>et al.</i> , 2008
		火烧兰属 <i>Epipactis</i>	<i>E. atrorubens</i> *	Gebauer & Meyer, 2003; Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Hynson <i>et al.</i> , 2016
			<i>E. helleborine</i> *	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Stöckel <i>et al.</i> , 2014; Hynson <i>et al.</i> , 2016; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. distans</i> *	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Hynson <i>et al.</i> , 2016; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. gigantea</i>	Zimmer <i>et al.</i> , 2007; Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. neglecta</i>	Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. helleborine</i> subsp. <i>neerlandica</i>	Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. microphylla</i>	Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. purpurata</i>	Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. leptochila</i>	Schiebold <i>et al.</i> , 2017
			<i>E. muelleri</i>	Schiebold <i>et al.</i> , 2017
自养型 Autotrophy	杓兰亚科 Cypripedioideae	丛宝兰属 <i>Limodorum</i>	丛宝兰 <i>L. abortivum</i>	Gebauer & Meyer, 2003; Hynson <i>et al.</i> , 2016
		对叶兰属 <i>Listera</i>	<i>L. ovata</i> *	Gebauer & Meyer, 2003; Tedersoo <i>et al.</i> , 2007
	兰亚科 Orchidoideae	杓兰属 <i>Cypripedium</i>	杓兰 <i>C. calceolus</i>	Preiss <i>et al.</i> , 2010
		舌唇兰属 <i>Platanthera</i>	<i>P. chlorantha</i>	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004
			<i>P. leucostachys</i> *	Zimmer <i>et al.</i> , 2007
		掌裂兰属 <i>Dactylorhiza</i>	<i>D. majalis</i> *	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004; Schweiger <i>et al.</i> , 2018
		斑叶兰属 <i>Goodyera</i>	<i>G. oblongifolia</i>	Zimmer <i>et al.</i> , 2007
		手参属 <i>Gymnadenia</i>	手参 <i>G. conopsea</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
		红门兰属 <i>Orchis</i>	<i>O. militaris</i>	Schweiger <i>et al.</i> , 2018
			<i>O. ustulata</i> *	Gebauer & Meyer, 2003
			<i>O. mascula</i> *	Gebauer & Meyer, 2003
			<i>E. palustris</i> *	Bidartondo <i>et al.</i> , 2004
	拟兰亚科 Epidendroideae	火烧兰属 <i>Epipactis</i>		

*, 植物的营养型经过双源同位素混合模型验证; 未标注植物的营养型经过¹³C、¹⁵N同位素分析。
*, The trophic mode of orchids were verified by two-source isotopic mixing model; the trophic mode of unlabeled orchids were verified by ¹³C, ¹⁵N stable isotope analysis.

高, ¹⁵N丰度高。在兰科植物真菌异养的幼年阶段, 原球茎氮含量显著高于成年植株(Stöckel *et al.*, 2014)。完全真菌异养型兰科植物的氮含量显著高于环境中的其他自养植物, ¹⁵N丰度和 $\delta^{15}\text{N}$ 与它们真菌伙伴的十分接近(Gebauer & Meyer, 2003; Trudell *et*

al., 2003; Bougoure *et al.*, 2010)。分析 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 发现, 真菌异养型兰科植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 能反映出植物对真菌碳源的依赖程度, 但植物氮同化的情况则比较复杂。与环境中的其他自养型植物相比, 许多真菌异养型兰科植物明显富集¹⁵N; 但是¹⁵N富集并不是真

菌异养型植物的普遍特征, ^{15}N 富集程度也并不总是与植物的真菌异养程度呈线性正相关关系(Leake & Cameron, 2010)。有研究表明, 真菌异养型兰科植物的 ^{15}N 富集能力与菌根真菌的生态功能密切相关。一般情况下, EcM真菌比SAP真菌有更强的 ^{15}N 富集能力; EcM真菌中, 能够利用有机氮的真菌比偏好利用无机氮的真菌有更强的 ^{15}N 富集能力; 具有宿主特异性的真菌比非宿主特异性真菌有更强的 ^{15}N 富集能力(Hobbie *et al.*, 2005; Tedersoo *et al.*, 2007; Hynson *et al.*, 2013; Schweiger *et al.*, 2018)。

3.2 真菌异养型兰科植物的氮营养特征

真菌异养型兰科植物多与EcM真菌和SAP真菌合作, 其中, 部分真菌异养型植物的共生真菌主要是EcM真菌, 也包括类丝核菌类(Abadie *et al.*, 2006; Motomura *et al.*, 2010; Tranchida-Lombardo *et al.*, 2010; Schiebold *et al.*, 2017); 尚未见有完全真菌异养型植物与类丝核菌共生的报道。

目前发现的完全真菌异养型兰科植物的数量是很少的。由于 ^{15}N 和 ^{13}C 稳定同位素研究的技术还有待完善, 研究者多认为从部分真菌异养型向完全真菌型异养过渡和进化的兰科植物的数量被低估了(Schweiger *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2021)。据Jacquemyn和Merckx (2019)推测, 约有580种无叶植物是完全或接近于完全真菌异养的, 其中兰科植物约有295种。随着同位素技术的广泛应用, 陆续发现一些曾被认为是完全真菌异养的植物, 在某个特定发育时期具有部分光合自养的能力(Zimmer *et al.*, 2008; Motomura *et al.*, 2010; Suetsugu *et al.*, 2018)。

大多数绿色兰科植物是部分真菌异养的, 部分真菌异养并非是一种静态的营养模式。它们被认为是由自养型植物向完全真菌异养型植物进化的过渡类型/中间类型(Motomura *et al.*, 2010; Schiebold *et al.*, 2018)。拟兰亚科(Epidendroideae)是兰科中最为原始的类群, Suetsugu和Matsubayashi (2021)报道*Apostasia nipponica*作为绿色兰科植物, 其 $\delta^{15}\text{N}$ 高于与EcM共生的完全异养植物, 证明其为部分异养植物。Wang等(2021)报道至少17种以上兰科植物由自养进化到了完全真菌异养, 其中大多数处于部分真菌异养的过渡状态。

对兰科和杜鹃花科植物的研究表明, 部分真菌异养型植物富集 ^{15}N 的作用较其富集 ^{13}C 的作用更明确, 植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 介于自养型植物和完全真菌异养型

植物之间, 有时甚至高于完全真菌异养型植物(Tedersoo *et al.*, 2007)。

3.2.1 与EcM真菌合作的真菌异养型兰科植物

EcM真菌优先从土壤吸收氮营养, 土壤的氮含量较枯木、落叶等基质的高。此外, EcM真菌既能吸收无机氮(NH_4^+ 和 NO_3^-), 也能吸收有机氮(氨基酸、蛋白质、几丁质等), 可以利用的氮营养形式较SAP真菌更加丰富。因此, EcM真菌子实体 $\delta^{15}\text{N}$ 高于基质氮素贫瘠的SAP真菌和以吸收无机氮为主的自养型植物。Trudell等(2003)报道, 与EcM真菌共生的完全真菌异养型兰科植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 较EcM真菌子实体的平均值提高了3‰—4‰, 且两者之间显著正相关($p < 0.05$), 植物与子实体的 $\delta^{13}\text{C}$ 则很接近; 研究者认为, 真菌细胞质含有蛋白质和氨基酸等富氮成分, 兰科植物根皮层细胞消化衰老菌丝圈的特点, 使得植物能够吸收真菌胞质的氮从而表现出富集 ^{15}N 的特征。在Schiebold等(2017)的研究中, 子囊菌类及担子菌类EcM真菌, 以及腐生真菌子实体的 $\delta^{15}\text{N}$ 分别为 $10.7\text{‰} \pm 2.2\text{‰}$ 、 $5.2\text{‰} \pm 4.0\text{‰}$ 和 $3.3\text{‰} \pm 2.1\text{‰}$; 部分真菌异养的8种火烧兰属植物叶的 $\delta^{15}\text{N}$ 从 $3.2\text{‰} \pm 0.8\text{‰}$ 到 $24.6\text{‰} \pm 1.6\text{‰}$ 不等, 其中, $\delta^{15}\text{N}$ 最高的是只与子囊菌类EcM真菌共生的植物, 其次是与子囊菌类和担子菌类EcM真菌都有联系的植物, 再次是只与担子菌类EcM真菌联系的植物, 与类丝核菌联系的植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 最低。

3.2.2 与SAP真菌合作的真菌异养型兰科植物

到目前为止, 仅发现兰科植物能与SAP真菌合作(Leake & Cameron, 2010), 其中天麻族和香荚兰族与SAP真菌密切相关(Hynson & Bruns, 2010)。与SAP真菌合作的完全真菌异养型兰科植物常表现出对菌根真菌更强的适应能力。天麻在种子萌发阶段是与小菇属真菌合作, 进入成年阶段转为与蜜环菌合作(徐锦堂和牟春, 1990)。倒吊兰属藤本植物*E. cassythoides*在其攀附的树木死亡后, 合作的真菌伙伴由EcM真菌转变为SAP真菌(Dearnaley, 2006)。SAP真菌从树桩、枯树枝、落叶等获取营养, 这些基质中碳素丰富而氮素贫瘠; 因此SAP真菌子实体的 $\delta^{13}\text{C}$ 通常高于EcM真菌子实体, 而 $\delta^{15}\text{N}$ 显著低于EcM真菌(Trudell *et al.*, 2003; Pritsch & Garbaye, 2011)。与SAP真菌合作的兰科植物的同位素信号特点是: $\delta^{13}\text{C}$ 较生境中其他自养植物的有显著提高, 数值之间差距明显; $\delta^{15}\text{N}$ 较生境中其他自养植物略

有提高, 两者之间 $\delta^{15}\text{N}$ 的差距小于与EcM真菌合作的兰科植物与生境中其他自养植物之间 $\delta^{15}\text{N}$ 的差距。

关于木质分解菌与凋落物分解菌对兰科宿主植物 ^{15}N 富集作用影响的差异, 目前的研究尚未形成统一认识。一些报道中, 这两类真菌的宿主植物富集 ^{15}N 的能力没有差异。比如, Lee等(2015)报道, 与木质分解菌合作的3种兰科植物直立山珊瑚(*Galeola falconeri*)、肉果兰(*Cyrtosia javanica*)、夏天麻(*G. flabilabella*)较与凋落物分解菌合作的3种兰科植物春天麻(*G. fontinalis*)、*G. nantoensis*、无喙天麻(*G. appendiculata*)的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均提高约3‰; 但两类植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 之间几乎没有差异, 而与木质分解菌合作的3种兰科植物与EcM真菌合作的兰科植物*Lecanorchis thalassica*的 $\delta^{15}\text{N}$ 相比, 平均减少了约3.5‰。另一些报道中, 与凋落物分解菌合作的真菌异养型兰科植物有更强的 ^{15}N 富集能力。比如, Martos等(2009)报道, 同为完全真菌异养型植物, 与木质分解菌*Resinicium* spp.合作的天麻属植物*G. similis*较取样环境中非兰科绿色植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 提高了1.4‰–3.2‰, 主要与小菇类凋落物分解菌合作的*W. aphylla*较取样环境中非兰科绿色植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 提高了5.4‰。

3.3 自养型兰科植物的氮营养特征

成年后, 大多数兰科植物能够通过光合作用获取碳营养, 但仍需要真菌为其提供氮营养(Gebauer & Meyer, 2003)。自养型兰科植物也具有富集 ^{15}N 的特性, 植株氮含量显著高于环境中的非兰科自养植物, $\delta^{15}\text{N}$ 介于非兰科自养植物和完全真菌异养型兰科植物之间(Dearnaley et al., 2012; Hynson et al., 2013; Schweiger et al., 2018)。尽管从自养型兰科植物根部往往能同时检测到类丝核菌、EcM真菌和SAP真菌, 但类丝核菌被认为是这类植物的共生真菌(Dearnaley et al., 2012)。Zimmer等(2007)报道, 舌唇兰属植物*Platanthera leucostachys*叶片中25%–32%的氮来自真菌, 没有真菌来源的碳, 该植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 较生境中其他非兰科自养植物有显著提高, 但显著低于完全真菌异养的珊瑚兰属植物夏珊瑚兰(*Corallorhiza maculata*)。Bidartondo等(2004)报道, 2种绿色兰科植物: 新疆火烧兰(*E. palustris*)和根爪兰属的*Dactylorhiza majalis*, 它们叶片中真菌来源氮的占比分别为 $30\% \pm 2\%$ 和 $26\% \pm 6\%$, $\delta^{15}\text{N}$ 较生境中非兰科自养植物均有显著提高; 真菌来源碳的占

比分别为 $-2\% \pm 7\%$ 和 $-8\% \pm 16\%$, $\delta^{13}\text{C}$ 与生境中非兰科自养植物没有显著差异。

4 OM共生体中的氮转移机制

兰科植物氮营养的特征与真菌通过OM共生体向植物提供氮营养的作用机制密切相关。与AM中氮在丛枝膜和丛枝前体质膜上的跨膜转运不同, OM中氮还可以通过OM真菌菌丝圈裂解被宿主细胞吸收(Gebauer & Meyer, 2003; Bougoure et al., 2010)。这是兰科植物特有的一种营养运输机制。对于OM中氮营养转移机制的认识经历了2个阶段。早期的观点认为, 氮是单向从真菌向植物转移的: 成熟而健康的真菌通过OM将有机氮和无机氮传递给植物细胞(Cameron et al., 2006; Kuga et al., 2014); 随着真菌的衰老, 菌丝圈退化、降解, 释放出大量碳、氮和磷等养分被植物细胞吸收和利用(郭顺星和徐锦堂, 1990; 徐锦堂和牟春, 1990; Zimmer et al., 2007)。近年的研究发现, 氮在植物和真菌之间可以双向流动, 真菌主要向植物提供有机氮, 并通过菌丝团与植物细胞内的非原生质体共质界面从植物细胞获取无机氮(NH_4^+)(Dearnaley & Cameron, 2017)。

有关OM共生体的氮营养转移形式, 现有的研究表明, 一方面, OM真菌能够促进植物对无机氮营养的吸收和同化。Wu等(2013)报道, 根部接种了类丝核菌的春兰(*Cymbidium goeringii*)盆栽幼苗吸收无机氮的形式发生了转变, 从以吸收 NO_3^- 为主转变为偏好吸收 NH_4^+ ; 同时, 植物吸收甘氨酸的能力提高。Hajong等(2013)报道, 在燕麦培养基上与类丝核菌共生培养提高了石斛属束花石斛(*Dendrobium chrysanthum*)幼苗叶片的硝酸还原酶和亚硝酸还原酶活性, 从而增强了植物的氮同化能力。Shan等(2021)报道, 与小菇属菌株MF23 (*Mycena* sp.)共生培养的铁皮石斛(*D. officinale*)根系吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的速度提高, 谷氨酰胺合成酶和谷氨酸脱氢酶的活性增强, 推测MF23通过促进对氮的吸收和同化促进植物生长, 提高生物量。另一方面, 有机氮是OM真菌为宿主提供的主要氮营养形式。这可能是由于有机氮能够同时满足宿主对碳和氮的需求, 是一种更高效的营养形式。王秋霞等(2014)报道, 接种*Epulorhiza* sp.提高了金钗石斛(*D. nobile*)幼苗对 ^{15}N 标记甘氨酸的吸收和利用。Alghamdi (2020)报道, 与OM真菌共生时, 在含标记氨基酸的培养基上生

长的倒矩兰属 *Anacamptis palustris* 和 *A. laxiflora* 的生物量和体内 ^{13}C 和 ^{15}N 丰度均显著高于在含标记 NH_4NO_3 和葡萄糖的培养基上生长的植物的, 表明共生体吸收和同化氨基酸的能力更强。Cameron 等 (2006) 阐明了斑叶兰属小斑叶兰 (*Goodyera repens*) 通过真菌 *Ceratobasidium cornigerum* 获取氮营养的途径, 认为 ^{13}C 和 ^{15}N 双标记甘氨酸是作为碳源, 而不是氮源, 被真菌根外菌丝吸收, 再传递给植物的。

Fochi 等 (2017a, 2017b) 的研究表明, 在兰科植物 *Serapias vomeracea* 原球茎与 OM 真菌美孢胶膜菌 (*Tulasnella calospora*) 共生的情况下, 真菌的铵转运蛋白 (AMT) 基因 *TcAMT2*, 参与 NH_4^+ 合成的谷氨酰胺合成酶 (GS) 基因 *TcGS1*, 以及氨基酸转运蛋白 (AAT) 基因 *TcAAT1*、*TcAAT2* 和 *TcAAT6* 显著上调表达, 原球茎的铵转运蛋白基因 *SvAMT1* 显著上调表达, 含成熟、完整菌丝圈的原球茎细胞中氨基酸通透酶 (AAPs) 基因 *SvAAP1* 和 *SvAAP2*, 以及赖氨酸组氨酸转运蛋白 (LHTs) 基因 *SvLHT* 显著上调表达; 表明二者共生后, 双方体内的氮代谢相关基因变化剧烈。结合美孢胶膜菌在有机氮源培养基上生长速度更快, 以及美孢胶膜菌基因组缺少硝酸盐同化相关基因等特性, Fochi 等 (2017a, 2017b) 认为, 在美孢胶膜菌-*S. vomeracea* 原球茎的共生体中, 真菌向原球茎主要提供有机氮, 原球茎向真菌回馈 NH_4^+ , 植物-真菌共生后, 关于氮代谢的相关基因不仅在植物中发生变化, 在真菌中也发生变化。

5 展望

与真菌形成菌根是兰科植物的共同特征。OM 是兰科植物特有的一种内生菌根类型。兰科植物要经历一段真菌异养的幼苗期, 种子萌发形成的原球茎完全依赖细胞内定殖的 OM 真菌提供碳、氮等营养物质。近年研究发现了共生萌发形成的原球茎中结构完整、发育成熟的 OM 真菌与原球茎细胞之间碳、氮交换的基本形式和方向, 首次阐明了 OM 的生理作用 (Kuga *et al.*, 2014)。绝大多数成年绿色兰科植物是自养的。同位素分析结果证明, 这个阶段的兰科植物能向 OM 真菌回馈部分光合产物, 但体内仍有比例可观的氮是来自 OM 真菌的。目前有关成年阶段 OM 对植物矿质营养吸收和同化作用的研究, 在数量和深度上都不及异养幼苗阶段。这一现状与兰科植物生长条件苛刻, 繁殖方式特殊, 生命周期

长和成年阶段营养方式的多样化有一定关系。开展成年植物氮、磷等矿质营养的研究能促进对兰科自然资源的保护和恢复, 并为研究建立高效的人工繁育技术奠定理论基础。

随着对兰科植物研究的深入, 不断有新的有关 OM 共生体互作的有趣问题出现。首先, 目前已发现的 OM 真菌主要包括来自伞菌纲 *Agaricomycetes* 和盘菌纲 *Pezizomycetes* 的腐生真菌 (包括类丝核菌和 SAP 真菌), 以及在一些无叶绿素的异养兰科植物中出现的多个 EcM 真菌类群。系统发育分析的研究表明: 类丝核菌是最古老的 OM 真菌, 物种数量占据绝对多数的绿色兰科植物主要与类丝核菌共生; EcM 真菌是兰科植物最新“招募”的一类 OM 真菌, 终生保留异养特性的兰科植物, 包括部分异养的和完全异养的, 主要与 SAP 真菌和/或 EcM 真菌共生 (Dearnaley *et al.*, 2012)。那么, 采取不同营养策略的 OM 真菌分别通过什么途径和方式与宿主植物细胞交流碳、氮等营养物质? 其次, 对天麻的研究发现, 天麻的种子萌发菌是小菇属真菌, 而它地下块茎的生长发育则取决于原球茎能否与适宜的蜜环菌属真菌建立共生关系 (徐锦堂和牟春, 1990)。通过对天麻人工繁殖技术的研究, 人们已经了解到在不同生长阶段依赖不同共生真菌是天麻完成生活史所必需的, 但是对产生这种现象的原因还不得而知。此外, 不论是天麻在不同生长阶段改变共生真菌, 还是更具普遍性的自养兰科植物在不同生长阶段改变营养方式, 它们会对兰科植物的碳、氮吸收同化及生长发育产生哪些影响? 对上述问题的研究将有助于我们更深刻地理解兰科植物和共生真菌的营养关系, 理解兰科植物的生物特点。

参考文献

- Abadie JC, Püttsepp Ü, Gebauer G, Faccio A, Bonfante P, Selosse MA (2006). *Cephalanthera longifolia* (Neottieae, Orchidaceae) is mixotrophic: a comparative study between green and nonphotosynthetic individuals. *Canadian Journal of Botany*, 84, 1462-1477.
- Alghamdi SA (2020). Biological role of mycorrhizal fungi on the assimilation and transportation of carbon and nitrogen to *Anacamptis palustris* and *Anacamptis laxiflor*. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 27, 465-473.
- Baskaran M (2011). *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*. Springer, Berlin.
- Bidartondo MI, Burghardt B, Gebauer G, Bruns TD, Read DJ

- (2004). Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271, 1799-1806.
- Bougoure JJ, Brundrett MC, Grierson PF (2010). Carbon and nitrogen supply to the underground orchid, *Rhizanthella gardneri*. *New Phytologist*, 186, 947-956.
- Brundrett MC, Tedersoo L (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220, 1108-1115.
- Cameron DD, Leake JR, Read DJ (2006). Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. *New Phytologist*, 171, 405-416.
- Cameron KM, Chase MW, Whitten WM, Kores PJ, Jarrell DC, Albert VA, Yukawa T, Hills HG, Goldman DH (1999). A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *American Journal of Botany*, 86, 208-224.
- Chase MW, Cameron KM, Freudenstein JV, Pridgeon AM, Salazar G, van den Berg C, Schuitman A (2015). An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177, 151-174.
- Chen L, Wang YC, Qin LY, He HY, Yu XL, Yang MZ, Zhang HB (2019). Dynamics of fungal communities during *Gastrodia elata* growth. *BMC Microbiology*, 19, 158. DOI: 10.1186/s12866-019-1501-z.
- Christenhusz MJM, Byng JW (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261, 201-217.
- Dearnaley JDW (2006). The fungal endophytes of *Erythrorchis cassythoides*—Is this orchid saprophytic or parasitic. *Australasian Mycologist*, 25, 51-57.
- Dearnaley JDW, Cameron DD (2017). Nitrogen transport in the orchid mycorrhizal symbiosis—Further evidence for a mutualistic association. *New Phytologist*, 213, 10-12.
- Dearnaley JDW, Martos F, Selosse M-A (2012). Orchid mycorrhizas: molecular ecology, physiology, evolution and conservation aspects//Hock B. *Fungal Associations*. 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin. 207-230.
- Fochi V, Chitarra W, Kohler A, Voyron S, Singan VR, Lindquist EA, Barry KW, Girlanda M, Grigoriev IV, Martin F, Balestrini R, Perotto S (2017a). Fungal and plant gene expression in the *Tulasnella calospora*-*Serapias vomeracea* symbiosis provides clues about nitrogen pathways in orchid mycorrhizas. *New Phytologist*, 213, 365-379.
- Fochi V, Falla N, Girlanda M, Perotto S, Balestrini R (2017b). Cell-specific expression of plant nutrient transporter genes in orchid mycorrhizas. *Plant Science*, 263, 39-45.
- Gebauer G, Dietrich P (1993). Nitrogen isotope ratios in different compartments of a mixed stand of spruce, larch and beech trees and of understorey vegetation including fungi. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, 29, 35-44.
- Gebauer G, Meyer M (2003). ^{15}N and ^{13}C natural abundance of autotrophic and myco-heterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytologist*, 160, 209-223.
- Guo SX, Xu JT (1990). Studies on the cell ultrastructure in the course of *Gastrodia elata* digesting *Mycena osmundicola* Lange and *Armillaria mellea* Fr. *Acta Mycologica Sinica*, 9, 218-225. [郭顺星, 徐锦堂 (1990). 天麻消化紫萁小菇及蜜环菌过程中细胞超微结构变化研究. 真菌学报, 9, 218-225.]
- Hajong S, Kumaria S, Tandon P (2013). Comparative study of key phosphorus and nitrogen metabolizing enzymes in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants of *Dendrobium chrysanthum* Wall. ex Lindl. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, 2311-2322.
- Herrera P, Kottke I, Molina MC, Méndez M, Suárez JP (2018). Generalism in the interaction of Tulasnellaceae mycobionts with orchids characterizes a biodiversity hotspot in the tropical Andes of Southern Ecuador. *Mycoscience*, 59, 38-48.
- Hobbie EA, Jumpponen A, Trappe J (2005). Foliar and fungal ^{15}N : ^{14}N ratios reflect development of mycorrhizae and nitrogen supply during primary succession: testing analytical models. *Oecologia*, 146, 258-268.
- Hynson NA, Bruns TD (2010). Fungal hosts for mycoheterotrophic plants: a nonexclusive, but highly selective club. *New Phytologist*, 185, 598-601.
- Hynson NA, Madsen TP, Selosse MA, Adam IKU, Ogura-Tsujita Y, Roy M, Gebauer G (2013). The physiological ecology of mycoheterotrophy//Merckx VSFT. *Mycoheterotrophy*. Springer, New York. 297-342.
- Hynson NA, Schiebold JMI, Gebauer G (2016). Plant family identity distinguishes patterns of carbon and nitrogen stable isotope abundance and nitrogen concentration in mycoheterotrophic plants associated with ectomycorrhizal fungi. *Annals of Botany*, 118, 467-479.
- Jacquemyn H, Merckx VSFT (2019). Mycorrhizal symbioses and the evolution of trophic modes in plants. *Journal of Ecology*, 107, 1567-1581.
- Kuga Y, Sakamoto N, Yurimoto H (2014). Stable isotope cellular imaging reveals that both live and degenerating fungal pelotons transfer carbon and nitrogen to orchid protocorms. *New Phytologist*, 202, 594-605.
- Kusano S (1911). *Gastrodia elata* and its symbiotic association with *Armillaria mellea*. *Journal of the College of Agriculture Imperial University of Tokyo*, 4, 1-65.
- Leake JR (1994). The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist*, 127, 171-216.
- Leake JR, Cameron DD (2010). Physiological ecology of mycoheterotrophy. *New Phytologist*, 185, 601-605.

- Lee YI, Yang CK, Gebauer G (2015). The importance of associations with saprotrophic non-rhizoctonia fungi among fully mycoheterotrophic orchids is currently underestimated: novel evidence from sub-tropical Asia. *Annals of Botany*, 116, 423-435.
- Liebel HT, Gebauer G (2011). Stable isotope signatures confirm carbon and nitrogen gain through ectomycorrhizas in the ghost orchid *Epipogium aphyllum* Swartz. *Plant Biology*, 13, 270-275.
- Martos F, Dulormne M, Pailler T, Bonfante P, Faccio A, Fournel J, Dubois MP, Selosse MA (2009). Independent recruitment of saprotrophic fungi as mycorrhizal partners by tropical achlorophyllous orchids. *New Phytologist*, 184, 668-681.
- Martos F, Munoz F, Pailler T, Kottke I, Gonneau C, Selosse MA (2012). The role of epiphytism in architecture and evolutionary constraint within mycorrhizal networks of tropical orchids. *Molecular Ecology*, 21, 5098-5109.
- McKendrick SL, Leake JR, Taylor DL, Read DJ (2002). Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. *New Phytologist*, 154, 233-247.
- Merckx VSFT (2013). Mycoheterotrophy: an introduction// Merckx VSFT. *Mycoheterotrophy*. Springer, New York. 1-17.
- Motomura H, Selosse MA, Martos F, Kagawa A, Yukawa T (2010). Mycoheterotrophy evolved from mixotrophic ancestors: evidence in *Cymbidium* (Orchidaceae). *Annals of Botany*, 106, 573-581.
- Ogura-Tsujita Y, Gebauer G, Hashimoto T, Umata H, Yukawa T (2009). Evidence for novel and specialized mycorrhizal parasitism: the orchid *Gastrodia confusa* gains carbon from saprotrophic *Mycena*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 761-767.
- Ogura-Tsujita Y, Gebauer G, Xu H, Fukasawa Y, Umata H, Tetsuka K, Kubota M, Schweiger JMI, Yamashita S, Maekawa N, Maki M, Isshiki S, Yukawa T (2018). The giant mycoheterotrophic orchid *Erythrorchis altissima* is associated mainly with a divergent set of wood-decaying fungi. *Molecular Ecology*, 27, 1324-1337.
- Ogura-Tsujita Y, Yukawa T (2008). High mycorrhizal specificity in a widespread mycoheterotrophic plant, *Eulophia zollingeri* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 95, 93-97.
- Okayama M, Yamato M, Yagame T, Iwase K (2012). Mycorrhizal diversity and specificity in *Lecanorchis* (Orchidaceae). *Mycorrhiza*, 22, 545-553.
- Petrini O (1991). Fungal endophytes of tree leaves//Andrews JH, Hirano SS. *Microbial Ecology of Leaves*. Springer, New York. 179-197.
- Preiss K, Adam IKU, Gebauer G (2010). Irradiance governs exploitation of fungi: fine-tuning of carbon gain by two partially myco-heterotrophic orchids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 1333-1336.
- Pritsch K, Garbaye J (2011). Enzyme secretion by ECM fungi and exploitation of mineral nutrients from soil organic matter. *Annals of Forest Science*, 68, 25-32.
- Roy M, Gonneau C, Rocheteau A, Berveiller D, Thomas JC, Damesin C, Selosse MA (2013). Why do mixotrophic plants stay green? A comparison between green orchid individuals *in situ*. *Ecological Monographs*, 83, 95-117.
- Roy M, Watthana S, Stier A, Richard F, Vessabutr S, Selosse MA (2009a). Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropical dipterocarpacean forests associate with a broad diversity of ectomycorrhizal fungi. *BMC Biology*, 7, 51. DOI: 10.1186/1741-7007-7-51.
- Roy M, Yagame T, Yamato M, Iwase K, Heinz C, Faccio A, Bonfante P, Selosse MA (2009b). Ectomycorrhizal inocybe species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not its asexual propagules. *Annals of Botany*, 104, 595-610.
- Schiebold JMI, Bidartondo MI, Karasch P, Gravendeel B, Gebauer G (2017). You are what you get from your fungi: nitrogen stable isotope patterns in *Epipactis* species. *Annals of Botany*, 119, 1085-1095.
- Schiebold JMI, Bidartondo MI, Lenhard F, Makiola A, Gebauer G (2018). Exploiting mycorrhizas in broad daylight: partial mycoheterotrophy is a common nutritional strategy in meadow orchids. *Journal of Ecology*, 106, 168-178.
- Schweiger JMI, Bidartondo MI, Gebauer G (2018). Stable isotope signatures of underground seedlings reveal the organic matter gained by adult orchids from mycorrhizal fungi. *Functional Ecology*, 32, 870-881.
- Schweiger JMI, Kemnade C, Bidartondo MI, Gebauer G (2019). Light limitation and partial mycoheterotrophy in rhizoctonia-associated orchids. *Oecologia*, 189, 375-383.
- Sekizaki H, Kuninaga S, Yamamoto M, Asazu SN, Sawa S, Kojoma M, Yokosawa R, Yoshida N (2008). Identification of *Armillaria nabsnona* in *Gastrodia* Tubers. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, 31, 1410-1414.
- Selosse MA (2014). The latest news from biological interactions in orchids: in love, head to toe. *New Phytologist*, 202, 337-340.
- Selosse MA, Faccio A, Scappaticci G, Bonfante P (2004). Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. *Microbial Ecology*, 47, 416-426.
- Shan TT, Zhou LS, Li B, Chen XM, Guo SX, Wang AR, Tian LX, Liu JT (2021). The plant growth-promoting fungus MF23 (*Mycena* sp.) increases production of *Dendrobium officinale* (Orchidaceae) by affecting nitrogen uptake and NH_4^+ assimilation. *Frontiers in Plant Science*, 12, 693561.

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0364

DOI: 10.3389/fpls.2021.693561.

- Stöckel M, Těšitelová T, Jersáková J, Bidartondo MI, Gebauer G (2014). Carbon and nitrogen gain during the growth of orchid seedlings in nature. *New Phytologist*, 202, 606-615.
- Suetsugu K, Matsubayashi J (2021). Evidence for mycorrhizal cheating in *Apostasia nipponica*, an early-diverging member of the Orchidaceae. *New Phytologist*, 229, 2302-2310.
- Suetsugu K, Ohta T, Tayasu I (2018). Partial mycoheterotrophy in the leafless orchid *Cymbidium macrorhizon*. *American Journal of Botany*, 105, 1595-1600.
- Suetsugu K, Yamato M, Matsubayashi J, Tayasu I (2021). Partial and full mycoheterotrophy in green and albino phenotypes of the slipper orchid *Cypripedium debile*. *Mycorrhiza*, 31, 301-312.
- Taylor DL, Bruns TD (1997). Independent, specialized invasions of ectomycorrhizal mutualism by two nonphotosynthetic orchids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 4510-4515.
- Taylor DL, Bruns TD, Leake JR, Read DJ (2003). Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants//van der Heijden MGA, Sanders I. *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin. 375-413.
- Tedersoo L, Pellet P, Kõljalg U, Selosse MA (2007). Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae. *Oecologia*, 151, 206-217.
- Tranchida-Lombardo V, Roy M, Bugot E, Santoro G, Püttsepp U, Selosse MA, Cozzolino S (2010). Spatial repartition and genetic relationship of green and albino individuals in mixed populations of *Cephalanthera* orchids. *Plant Biology*, 12, 659-667.
- Trudell SA, Rygielwicz PT, Edmonds RL (2003). Nitrogen and carbon stable isotope abundances support the mycoheterotrophic nature and host-specificity of certain achlorophyllous plants. *New Phytologist*, 160, 391-401.
- van der Heijden MGA, Martin FM, Selosse MA, Sanders IR (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205, 1406-1423.
- Veldre V, Abarenkov K, Bahram M, Martos F, Selosse MA, Tamm H, Kõljalg U, Tedersoo L (2013). Evolution of nutritional modes of Ceratobasidiaceae (Cantharellales, Basidiomycota) as revealed from publicly available ITS sequences. *Fungal Ecology*, 6, 256-268.
- Wang DY, Jacquemyn H, Gomes SIF, Vos RA, Merckx VSFT (2021). Symbiont switching and trophic mode shifts in Orchidaceae. *New Phytologist*, 231, 791-800.
- Wang Q, Xu CY (2005). Effects of nitrogen and phosphorus on plant leaf photosynthesis and carbon partitioning. *Shandong Forestry Science and Technology*, (5), 59-62. [王琪, 徐程扬 (2005). 氮磷对植物光合作用及碳分配的影响. 山东林业科技, (5), 59-62.]
- Wang QX, Yan N, Ji DG, Li SY, Hu JM, Hu H (2014). Mycorrhizal fungi promote growth and nitrogen utilization by *Dendrobium nobile* (Orchidaceae). *Plant Diversity and Resources*, 36, 321-330. [王秋霞, 严宁, 纪大千, 李树云, 胡江苗, 胡虹 (2014). 菌根真菌促进金钗石斛的生长及氮利用. 植物分类与资源学报, 36, 321-330.]
- Weiß M, Sýkorová Z, Garnica S, Riess K, Martos F, Krause C, Oberwinkler F, Bauer R, Redecker D (2011). Sebaciales everywhere: previously overlooked ubiquitous fungal endophytes. *PLOS ONE*, 6, e16793. DOI: 10.1371/journal.pone.0016793.
- Weiß M, Waller F, Zuccaro A, Selosse MA (2016). Sebaciales—One thousand and one interactions with land plants. *New Phytologist*, 211, 20-40.
- Wu JR, Ma HC, Xu XL, Qiao N, Guo ST, Liu F, Zhang DH, Zhou LP (2013). Mycorrhizas alter nitrogen acquisition by the terrestrial orchid *Cymbidium goeringii*. *Annals of Botany*, 111, 1181-1187.
- Xu JT, Mu C (1990). The relation between growth of *Gastrodia elata* protocorms and fungi. *Acta Botanica Sinica*, 32, 26-31. [徐锦堂, 牟春 (1990). 天麻原球茎生长发育与紫萁小菇及蜜环菌的关系. 植物学报, 32, 26-31.]
- Yagame T, Yamato M, Suzuki A, Iwase K (2008). Ceratobasidiaceae mycorrhizal fungi isolated from nonphotosynthetic orchid *Chamaegastrodia sikokiana*. *Mycorrhiza*, 18, 97-101.
- Yamato M, Yagame T, Suzuki A, Iwase K (2005). Isolation and identification of mycorrhizal fungi associating with an achlorophyllous plant, *Epipogium roseum* (Orchidaceae). *Mycoscience*, 46, 73-77.
- Yang SL, Lan J, Xu JT (2000). Research advances in *Gastrodia elata*. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 31, 66-69. [杨世林, 兰进, 徐锦堂 (2000). 天麻的研究进展. 中草药, 31, 66-69.]
- Yuan L, Yang ZL, Li SY, Hu H (2010). Mycorrhizal specificity, preference and plasticity of six slipper orchids from South Western China. *Mycorrhiza*, 20, 559-568.
- Yukawa T, Ogura-Tsujita Y, Shefferson RP, Yokoyama J (2009). Mycorrhizal diversity in *Apostasia* (Orchidaceae) indicates the origin and evolution of orchid mycorrhiza. *American Journal of Botany*, 96, 1997-2009.
- Zimmer K, Hynson NA, Gebauer G, Allen EB, Allen MF, Read DJ (2007). Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyroloids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids. *New Phytologist*, 175, 166-175.
- Zimmer K, Meyer C, Gebauer G (2008). The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial mycoheterotroph. *New Phytologist*, 178, 395-400.

特邀编委: 罗毅波 责任编辑: 李 敏