

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201509010

引文格式: 孙悦, 李标, 郭顺星. 腐生型兰科植物研究进展 [J]. 广西植物, 2017, 37(2):191-203  
SUN Y, LI B, GUO SX. Research progress of saprophytic orchids [J]. *Guihaia*, 2017, 37(2):191-203

## 腐生型兰科植物研究进展

孙悦, 李标, 郭顺星\*

(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:** 腐生型兰科植物又称完全菌根异养型兰(Fully Mycoheterotrophic Orchids), 无绿叶, 不含叶绿素, 不能进行光合作用制造有机物, 完全依靠与其共生的真菌提供营养。近年来, 腐生兰独特的生活方式引起了生物学家对其生理生态及进化问题的广泛关注, 但目前仍缺乏系统深入的研究。为此, 作者通过整理《中国植物志》和近年来报道的相关文献, 发现分布在中国的腐生型兰科植物约有 23 属 81 种, 主要集中在天麻属(*Gastrodia*) (24 种)、鸟巢兰属(*Neottia*) (8 种)、无叶兰属(*Aphyllorchis*) (6 种)、山珊瑚属(*Galeola*) (5 种) 等。由于腐生兰特殊的营养需求, 相比于其他营养类型的兰科植物, 其菌根真菌有较大区别。腐生兰的菌根真菌主要有两大类, 即外生菌根真菌(Ectomycorrhizal fungi, ECM) 和非丝核菌类的腐生菌(Non-rhizoctonia SAP fungi)。该文还综述了腐生兰与其菌根真菌的专一性、营养来源以及系统进化等问题, 提出了目前研究存在的问题, 并对今后的研究工作进行了展望, 以期为腐生兰的资源保护及再生研究提供参考。

**关键词:** 腐生兰, 菌根异养, 菌根真菌, 专一性, 资源保护

中图分类号: Q945, Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)02-0191-13

## Research progress of saprophytic orchids

SUN Yue, LI Biao, GUO Shun-Xing\*

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

**Abstract:** Saprophytic orchids also called fully mycoheterotrophic orchids, without leaves and chlorophyll, losing the photosynthetic ability to create organic matter and depending entirely on mycorrhizal fungi for their supply of nutrition. In recent years, their unconventional mode of life have attracted attention of biologists in the field of physiological ecology and evolutionary. Based on collecting the *Flora of China* and the newest related literatures, there are 81 species in 23 genera of saprophytic orchids in China. Species fall mainly within genera such as *Gastrodia* (24 species), *Neottia* (8 species), *Aphyllorchis* (6 species) and *Galeola* (5 species). The mycorrhizal fungi of saprophytic orchids have more differences compared with other orchids because of their particular nutritional requirements. Numerous academic studies have shown that there are two major groups of mycorrhizal fungi of saprophytic orchids. One is ectomycorrhizal fungi, the other is non-rhizoctonia SAP fungi. In addition, the specificity between saprophytic orchids and their mycorrhizal fungi were discussed, advances on nutritional source and evolution of saprophytic orchids were summarized, the problems in current research were mentioned, as well as the future research were proposed. Overall, the review provides a reference for resources conservation and further study of saprophytic orchids.

**Key words:** saprophytic orchids, myco-heterotrophic, mycorrhizal fungi, specificity, resources conservation

收稿日期: 2016-03-17 修回日期: 2016-05-27

基金项目: 国家自然科学基金(31170314, 81473331) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31170314, 81473331)].

作者简介: 孙悦(1990-), 女, 云南蒙自人, 硕士研究生, 主要从事兰科药用植物菌根生物学研究, (E-mail)sysunmoon35@163.com。

\*通信作者: 郭顺星, 研究员, 博士生导师, 主要从事药用植物菌根生物学研究, (E-mail)sxguo1986@163.com。

兰科植物形态、习性变异多样,花部结构高度特化,是有花植物中最为庞大且进化水平极高的类群之一。根据对碳源利用的不同,兰科植物被划分为三种类型:光合营养型(Autotrophy, AT),该类型植物都含叶绿素,通过光合作用获得碳源;混合营养型(Mixotrophy, MX),所需碳源部分来自光合作用,部分来自共生的真菌;完全菌根异养型(Mycro-heterotrophy, MH),即完全依靠共生真菌提供营养(Dearnaley et al, 2012)。腐生型兰科植物即完全菌根异养型兰,是典型的腐生植物。腐生兰与光合自养型和混合营养型兰科植物相比,形态和生理变化很大:根退化或无根,但有肥厚的地下根状茎或块茎;茎直立,少数蔓生,细弱,偏向于透明;叶退化成鳞叶或消失,且气孔也退化或缺失,说明腐生兰与外界不进行CO<sub>2</sub>交换;常年生长于地下或被深厚的枯枝落叶覆盖,到开花期才出土、抽茎、开花,且花期短,而产于澳大利亚干旱地区的地下兰(*Rhizanthella gardneri*)甚至整个生活史都在地下完成(Merckx et al, 2013a; Hynson et al, 2013)。另外,腐生兰的质体基因组退化,参与光合作用的大部分基因缺失或变成假基因(Delannoy et al, 2011; Logacheva et al, 2011; Barrett & Davis, 2012; Schelkunov et al, 2015)。

腐生兰整个生活史都与菌根真菌密切相联,是研究兰科菌根的模式类群,在生态系统中不可忽视的地位。但腐生兰对环境要求极高,只生长在一些人迹罕至的原生林中,由于环境改变和人为活动等因素,腐生兰野生资源日趋枯竭。目前天麻菌根真菌已成功应用于天麻种子萌发和人工栽培,但其他腐生兰的人工培养尚未见有成功。菌根真菌是腐生兰赖以生存的营养之源,深入了解腐生兰与其菌根真菌的共生关系,则有可能利用菌根技术使资源再生,解决这一濒危类群的资源问题。但当前对腐生兰各方面的研究相对缺乏,本文针对腐生兰这个特殊类群,介绍国内外的一些基本研究情况,旨在为腐生兰的资源保护及人工繁育等提供科学依据。

## 1 腐生兰野生资源概况

兰科是被子植物的最大科之一,全世界约有880属22 000种,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(Dressler, 2005)。腐生兰在兰科植物中所占比例极小,全球分布的腐生兰约有40属200种,其中超过90%的腐

生兰生长在热带地区,特别是亚洲的热带深林中(Merckx et al, 2013a)。中国典型热带地区所占面积不大,但中国地域广阔,跨越热带、亚热带和温带三个气候带,生境类型多样,能满足各种类型兰花的需求,因此中国也拥有较丰富的腐生兰资源。中国腐生兰约有81种(表1),集中分布在鸟巢兰族和树兰族的23个属中,包括天麻属(*Gastrodia*)、鸟巢兰属(*Neottia*)、无叶兰属(*Aphyllorchis*)、山珊瑚属(*Galeola*)、叠鞘兰属(*Chamaegastrodia*)、肉果兰属(*Cyrtosia*)和盂兰属(*Lecanorchis*)等,其中以天麻属和鸟巢兰属的腐生种类最多,分别有24种和8种。中国腐生兰的分布以南部、西南部、东南部的热带、亚热带地区最为集中,种类丰富度也高,特别是云南、海南、台湾、四川、广西等省(区)分布种数较多,而从南到北腐生兰分布的种类逐渐减少(郭子良和王龙飞, 2013; 张殷波等, 2015)。

随着调查研究的深入,新属、新种、新记录属及新记录种被陆续发现。黄俞淞等(2011)首次发现了中越双唇兰(*Didymoplexis vietnamica*)在中国有分布。锚柱兰(*Didymoplexiella siamensis*)原记载中国仅分布在台湾和海南,但沈晓琳等(2015)在广西南部十万大山发现了这种腐生兰的分布。另外, Zhai et al(2013)报道了广东韶关丹霞山新发现的一种独特的腐生兰,在全世界属首次发现,仅丹霞山有分布,所以被命名为丹霞兰(*Danxiaorchis singchiana*),并设立新属丹霞兰属(*Danxiaorchis*)。丹霞兰的新发现,增加了兰科植物特别是腐生类群的多样性,丰富了兰科植物的物种基因库。这些新属、新种、新记录属和新记录种腐生兰的发现,为研究植物多样性以及生物区系地理等提供了重要资料。同时表明兰科植物资源的调查还不够全面和深入,一些新物种尚未被发现,已有记载的兰花及其分布范围可能更广,还需进一步调查和统计。

## 2 腐生兰的菌根真菌类群

腐生兰在整个生命周期都需要与真菌建立共生关系才能生存和发展,因此腐生兰菌根真菌的鉴定对腐生兰的保护和繁育至关重要。大部分光合自养型兰偏向于与丝核菌类(Rhizoctonia)真菌共生,这些真菌通常属于角担菌科(Ceratobasidiaceae)、胶膜菌科(Tulasnellaceae)和蜡壳耳目(Sebacinales)的真菌。但是,在温带和热带雨林地区,完全菌根异养型

表 1 中国腐生型兰科植物种类及基本情况  
Table 1 Species and basic information of saprophytic orchids from China

编号 Number	属名 Genus name	种名 Species name	分布 Distribution	花果期 Flowering and fruiting phenology	生境 Habitat	海拔 Elevation (m)
1	兰属 <i>Cymbidium</i>	大根兰 <i>C. macrorhizon</i>	四川、贵州、云南、重庆、广西、江西 Sichuan, Guizhou, Yunnan, Chongqing, Guangxi and Jiangxi	花期 6-8 月 Fl. Jun.-Aug.	河边林下, 林缘或开旷草坡上 Forests along riversides, forest argins, open grassy slopes	700~1 500
2		多根兰 <i>C. multiradicatum</i>	云南 Yunnan	花期 6-7 月 Fl. Jun.-Jul.	密林下腐殖质丰富处 Humus-rich places in dense forests	1 500
3	无叶兰属 <i>Aphyllorchis</i>	无叶兰 <i>A. montana</i>	台湾、海南、广西、贵州、云南、香港、 福建 Taiwan, Hainan, Guangxi, Guizhou, Yunnan, Hong Kong and Fujian	花期 7-9 月 Fl. Jul.-Sept.	疏林下 Open forests	700~1 500
4		高山无叶兰 <i>A. alpina</i>	西藏 Xizang	花期 7 月, 果期 9 月 Fl. Jul., fr. Sept.	河边林下 Forests, riverbanks	2 100~2 600
5		尾萼无叶兰 <i>A. caudata</i>	云南 Yunnan	花期 7-8 月 Fl. Jul.-Aug.	林下 Forests	1 200
6		单唇无叶兰 <i>A. simplex</i>	广东、江西、海南 Guangdong, Jiangxi and Hainan	花期 8 月 Fl. Aug.	丛林下石坡沙土中 Sandy soils in thickets, rocky slopes	未知 Unknown
7		大花无叶兰 <i>A. gollanii</i>	西藏 Xizang	花期 6-7 月 Fl. Jun.-Jul.	常绿阔叶林下 Evergreen broad-leaved forests	2 200~2 400
8		小花无叶兰 <i>A. pallida</i>	海南 Hainan	花期 6 月 Fl. Jun.	常绿林下 Evergreen forests	1 400
9	头蕊兰属 <i>Cephalanthera</i>	硕距头蕊兰 <i>C. calcarata</i>	云南 Yunnan	花期 5 月 Fl. May	落叶阔叶林下 Leaf litter in broad-leaved forests	2 600
10		纤细头蕊兰 <i>C. gracilis</i>	云南 Yunnan	花期 5 月 Fl. May	未知 Unknown	未知 Unknown
11	鸟巢兰属 <i>Neottia</i>	尖唇鸟巢兰 <i>N. acuminata</i>	吉林、内蒙古、河北、山西、陕西、甘 肃、青海、湖北、四川、云南、西藏、 台湾 Jilin, Inner Mogolia, Hebei, Shanxi, Shaanxi, Gansu, Qinghai, Hubei, Sichuan, Yunnan, Xizang and Taiwan	花期 6-8 月 Fl. Jun.-Aug.	林下或荫蔽草坡上 Forests, shaded grassy slopes	1 500~4 100
12		短唇鸟巢兰 <i>N. brevibras</i>	重庆 Chongqing	花期 6 月 Fl. Jun.	未知 Unknown	1 800
13		北方鸟巢兰 <i>N. camtschatea</i>	内蒙古、河北、陕西、甘肃、青海、 新疆 Inner Mogolia, Hebei, Shaanxi, Gan- su, Qinghai and Xinjiang	花期 7-8 月 Fl. Jul.-Aug.	林下或林缘湿润处 Forests, forest margins, humid places	2 000~2 400
14		高山鸟巢兰 <i>N. listeroides</i>	山西、甘肃、四川、云南、西藏 Shanxi, Gansu, Sichuan, Yunnan and Xizang	花期 7-9 月 Fl. Jul.-Sept.	林下或草坡上 Forests, grassy slopes	(1 500~) 2 500~3 900
15		大花鸟巢兰 <i>N. megalochila</i>	四川、云南 Sichuan, Yunnan	花期 7-8 月 Fl. Jul.-Aug.	松林下或荫蔽草坡上 <i>Pinus</i> forests, shaded grassy slopes	3 000~3 800
16		凹唇鸟巢兰 <i>N. papilligera</i>	黑龙江、吉林 Heilongjiang, Jilin	花期 7-8 月 Fl. Jul.-Aug.	林下 Forests	未知 Unknown
17		耳唇鸟巢兰 <i>N. tenii</i>	云南 Yunnan	未知 Unknown	未知 Unknown	未知 Unknown
18		太白山鸟巢兰 <i>N. taibaishanensis</i>	陕西 Shaanxi	未知 Unknown	太白冷杉和糙皮桦的混交林下 Mixed <i>Abies fargesii</i> and <i>Betula utilis</i> forests	2 900
19	无喙兰属 <i>Holopogon</i>	无喙兰 <i>H. gaudissartii</i>	河南、辽宁、山西 Henan, Liaoning and Shanxi	花期 8 月 Fl. Aug.	林下 Forests	1 300~1 900
20		叉唇无喙兰 <i>H. smithianus</i>	陕西、四川 Shaanxi, Sichuan	花期 7-9 月 Fl. Jul.-Sept.	灌丛中或林下 Thickets, forests	1 500~3 300

续表1

编号 Number	属名 Genus name	种名 Species name	分布 Distribution	花果期 Flowering and fruiting phenology	生境 Habitat	海拔 Elevation (m)
21	双蕊兰属 <i>Diplandrorchis</i>	双蕊兰 <i>D. sinica</i>	辽宁 Liaoning	花期 8 月 Fl. Aug.	椴树林下腐殖质丰富的土壤 中或荫蔽处 Humus-rich soils in <i>Tilia</i> forests, shaded places	700~800
22	叠鞘兰属 <i>Chamaegastrodia</i>	川滇叠鞘兰 <i>C. inverta</i>	四川、云南 Sichuan, Yunnan	花期 7~8 月 Fl. Jul.-Aug.	山谷林下阴湿处 Damp places in forests, along alleys	1 200~2 600
23		叠鞘兰 <i>C. hikokiana</i>	四川、西藏、浙江 Sichuan, Xizang and Zhejiang	花期 7~8 月 Fl. Jul.-Aug.	常绿阔叶林下湿润处 Damp places in evergreen broad- leaved forests	2 500~2 800
24		戟唇叠鞘兰 <i>C. vaginata</i>	湖北、四川 Hubei, Sichuan	花期 8 月 Fl. Aug.	山谷常绿阔叶林下湿润处 Along valleys and in damp places in evergreen broad-leaved forests	1 000~1 600
25		南岭叠鞘兰 <i>C. nanlingensis</i>	广东 Guangdong	花果期 8 - 10 月 Fl. and fr. Aug.-Oct.	常绿阔叶林下腐殖质丰富土 壤中 Humus-rich soil in evergreen broad-leaved forests	1 300~1 570
26	美冠兰属 <i>Eulophia</i>	无叶美冠兰 <i>E. zollingeri</i>	江西、福建、台湾、广东、广西、云南 Jiangxi, Fujian, Taiwan, Guangdong, Guangxi, Yunnan	花期 4~5 月 Fl. Apr.-May	疏林下、竹林或草坡上 Sparse forests, bamboo forests, grassy slopes	0~500
27	天麻属 <i>Gastrodia</i>	天麻 <i>G. elata</i>	吉林、辽宁、黑龙江、内蒙古、河北、 山西、陕西、甘肃、江苏、安徽、福建、 浙江、江西、台湾、河南、湖北、湖南、 四川、贵州、云南、西藏 Jilin, Liaoning, Heilongjiang, Inner Mogolia, Hebei, Shanxi, Shaanxi, Gansu, Jiangsu, Anhui, Fujian, Zhejiang, Jiangxi, Taiwan, Henan, Hu- bei, Hunan, Sichuan, Guizhou, Yunnan and Xizang	花果期 5~7 月 Fl. and fr. May-Jul.	疏林下, 林中空地, 林缘, 灌丛 边缘 Sparse forests, open places in forests, forest margins, thicket margins	400~3 200
28		原天麻 <i>G. angusta</i>	云南 Yunnan	花果期 3 - 4 月 Fl. and fr. Mar.-Apr.	未知 Unknown	1 600~1 800
29		无喙天麻 <i>G. appendiculata</i>	台湾 Taiwan	花期 9~10 月 Fl. Sept.-Oct.	林下, 竹子人工林中 Forests, bamboo plantations	800~1 200
30		八代天麻 <i>G. confusa</i>	台湾 Taiwan	花期 9~11 月 Fl. Sept.-Nov.	竹林下 Bamboo forests	1 200
31		春天麻 <i>G. fontinalis</i>	台湾 Taiwan	花果期 2 月 Fl. and fr. Feb.	竹林下 Bamboo forests	未知 Unknown
32		夏天麻 <i>G. flabilabella</i>	台湾 Taiwan	花期 7 月 Fl. Jul.	林下空旷湿润处 Open humid places in forests	1 100~1 300
33		细天麻 <i>G. gracilis</i>	台湾、云南 Taiwan, Yunnan	花期 5~6 月 Fl. May-Jun.	林下 Forests	600~1500
34		南天麻 <i>G. javanica</i>	福建、台湾 Fujian, Taiwan	花期 6~7 月 Fl. Jun.-Jul.	林下 Forests	未知 Unknown
35		勐海天麻 <i>G. menghaiensis</i>	云南 Yunnan	花果期 9 - 10 月 Fl. and fr. Sept.-Oct.	林下 Forests	1 200
36		冬天麻 <i>G. pubilabiata</i>	台湾 Taiwan	花期 12 月 Fl. Dec.	竹林下竹子人工林中 Bamboo forests, bamboo plantations	200~300
37		北插天天麻 <i>G. peichatieniana</i>	台湾、广东、香港 Taiwan, Guangdong and Hong Kong	花期 10 月 Fl. Oct.	林下 Forests	900~1 500
38		疣天麻 <i>G. tuberculata</i>	云南 Yunnan	花果期 3~4 月 Fl. and fr. Mar.-Apr.	竹林下或林缘 Bamboo forests, forest margins	1 900~2 300

续表1

编号 Number	属名 Genus name	种名 Species name	分布 Distribution	花果期 Flowering and fruiting phenology	生境 Habitat	海拔 Elevation (m)
39		武夷山天麻 <i>G. wuyishanensis</i>	福建 Fujian	花期 8-9 月 Fl. Aug.-Sept.	密林下 Dense forests	1 200~1 400
40		海南天麻 <i>G. longitubularis</i>	海南 Hainan	花期 4-6 月, 果期 5-7 月 Fl. Apr.-Jun., fr. May-Jul.	茂密的热带雨林中 Dense tropical forests	800~1 000
41		叉脊天麻 <i>G. shimizuana</i>	台湾 Taiwan	花期 3 月 Fl. Mar.	常绿林下 Evergreen forests	300~400
42		白赤箭 <i>G. albida</i>	台湾 Taiwan	花果期 6-7 月 Fl. and fr. Jun.-Jul.	阔叶林下 Broad-leaved forests	500~900
43		拟白赤箭 <i>G. albidoides</i>	云南、湖南 Yunnan, Hunan	花果期 5-6 月 Fl. and fr. May-Jun.	热带雨林下 Broad-leaved forests	500~800
44		短柱赤箭 <i>G. theana</i>	台湾 Taiwan	花期 5 月 Fl. May	阔叶林下腐殖质丰富处 Humus-rich places in broad-leaved forest	950~1 100
45		折柱赤箭 <i>G. flexistyla</i>	台湾 Taiwan	花果期 3-5 月 Fl. and fr. Mar.-May	次生林或竹林中 Secondary forests, bamboo forests	700~800
46		乌来赤箭 <i>G. uraiensis</i>	台湾 Taiwan	花期 2 月, 果期 4-5 月 Fl. Feb., fr. Apr.-May	落叶阔叶林, 竹林或次生林下 Broad-leaved forests, bamboo forests or secondary forests	100~600
47		绯赤箭 <i>G. callosa</i>	台湾 Taiwan	花果期 6-8 月 Fl. and fr. Jun.-Aug.	雨林下地表上 Floors of rain forests	150
48		苏氏赤箭 <i>G. sui</i>	台湾 Taiwan	花果期 5-7 月 Fl. and fr. May-Jul.	阔叶林下腐殖质丰富湿润处 Moist and humus-rich places in Broad-leaved forests	500~700
49		大明山天麻 <i>G. damingshanensis</i>	广西 Guangxi	花期 3-4 月 Fl. Mar.-Apr.	季风常绿阔叶林下 Evergreen broad-leaved monsoon forests	1 100~1 200
50		花坪天麻 <i>G. huapingensis</i>	广西 Guangxi	花期 7-8 月, 果期 9-10 月 Fl. Jul.-Aug., fr. Sept.-Oct.	亚热带常绿阔叶混交林下腐殖质丰富阴湿处 Shaded and damp humus places in mixed subtropical evergreen broad-leaved forest	1 600~1 700
51	锚柱兰属 <i>Didymoplexiella</i>	锚柱兰 <i>D. siamensis</i>	台湾、海南、广西、香港 Taiwan, Hainan, Guangxi and Hong Kong	花期 4-7 月 Fl. Apr.-Jul.	阔叶林下荫蔽处 Shaded places in broad-leaved forests	114
52	拟锚柱兰属 <i>Didymoplexiopsis</i>	拟锚柱兰 <i>D. khiriwoongensis</i>	海南 Hainan	花期 3 月 Fl. Mar.	常绿林下湿润处 Humid evergreen forests	700~800
53	双唇兰属 <i>Didymoplexis</i>	双唇兰 <i>D. pallens</i>	台湾、福建、广西、广东 Taiwan, Fujian, Guangxi and Guangdong	花果期 4-5 月 Fl. and fr. Apr.-May	山地阔叶林下, 沿海地区 灌丛中 Broad-leaved mountain forests, thickets in coastal areas	600~800
54		小双唇兰 <i>D. micradenia</i>	台湾 Taiwan	花果期 3-5 月 Fl. and fr. Mar.-May	热带雨林下, 竹子人工林或季节性干旱林中 Wet rain forests, bamboo plantations, seasonal drought forests	100~300
55		中越双唇兰 <i>D. vietnamica</i>	广西 Guangxi	花果期 3-4 月 Fl. and fr. Mar.-Apr.	北热带季雨林下, 石灰岩石山坡腐殖土中 North tropical monsoon forest, humus in rocky limestone slopes	250~350

续表1

编号 Number	属名 Genus name	种名 Species name	分布 Distribution	花果期 Flowering and fruiting phenology	生境 Habitat	海拔 Elevation (m)
56	山珊瑚属 <i>Galeola</i>	山珊瑚 <i>G. fuberi</i>	四川、贵州、云南、江西、湖南、湖北 Sichuan, Guizhou, Yunan, Jiangxi, Hunan and Hubei	花期 5-7 月 Fl. May-Jul.	疏林下或竹林下多腐殖质和 湿润处 Humus-rich and humid places in open forests or bamboo forests	1 800~2 300
57		毛萼山珊瑚 <i>G. lindleyana</i>	陕西、安徽、河南、湖南、湖北、广 东、广西、四川、贵州、云南、台湾、 西藏、甘肃、江西 Shaanxi, Anhui, Henan, Hunan, Hubei, Guangdong, Guangxi, Sichuan, Guizhou, Yunnan, Taiwan, Xizang, Gansu and Jiangxi	花期 5-8 月, 果期 9-10 月 Fl. May-Aug., fr. Sept.-Oct.	疏林下, 稀疏灌丛中, 沟谷边 腐殖质丰富、湿润、多石处 Sparse forests, sparse thickets, humus-rich and moist rocky places along valleys	700~3 000
58		直立山珊瑚 <i>G. fulconeri</i>	安徽、台湾、湖南、广东 Anhui, Taiwan, Hunan, Guangdong	花期 6-7 月 Fl. Jun.-Jul.	林中透光处、竹林下、向阳坡 Open places in forests, bamboo forests, sunny slopes	800~2 300
59		蔓生山珊瑚 <i>G. nudifolia</i>	海南 Hainan	花期 4-6 月 Fl. Apr.-Jun.	林中或山谷斜坡上荫蔽处 Forests or shaded slopes along valleys	400~500
60		反瓣山珊瑚 <i>G. cathcartii</i>	云南 Yunnan	花期 5-6 月 Fl. May-Jun.	山地河边常绿阔林下阴湿处 Shady and humid area of montane evergreen forest along river banks	1 100~1 200
61	肉果兰属 <i>Cyrtosia</i>	肉果兰 <i>C. javanica</i>	台湾 Taiwan	花期 5-6 月 Fl. May-Jun.	竹林下 Bamboo forests	未知 Unknown
62		矮小肉果兰 <i>C. nana</i>	广西、贵州 Guangxi, Guizhou	花期 4-6 月 Fl. Apr.-Jun.	林下或沟谷旁荫蔽处 Forests or shaded places along valleys	500~1 400
63		血红肉果兰 <i>C. septentrionalis</i>	安徽、浙江、河南、云南、湖南 Anhui, Zhejiang, Henan, Yunnan and Hunan	花期 5-7 月, 果期 9 月 Fl. May-Jul., fr. Sept.	林下 Forests	1 000~1 300
64		二色肉果兰 <i>C. integra</i>	云南 Yunan	花期 4-5 月 Fl. Apr.-May	河边常绿阔叶雨林下腐殖质 丰富、湿润处 Nutrient-rich wetlands near rivers in evergreen broad- leaved rainforest	1 400~1 450
65	倒吊兰属 <i>Erythrorchis</i>	倒吊兰 <i>E. altissima</i>	台湾、海南 Taiwan, Hainan	花期 4-5 月, 果期 8 月 Fl. Apr.-May, fr. Aug.	竹林或常绿阔叶林下 Bamboo forests, evergreen broad- leaved forests	Below 500
66	孟兰属 <i>Lecanorchis</i>	孟兰 <i>L. japonica</i>	福建、湖南、台湾、江西 Fujian, Hunan, Taiwan and Jiangxi	花期 5-7 月 Fl. May-Jul.	林下 Forests	800~1000
67		多花孟兰 <i>L. multiflora</i>	云南 Yunan	未知 Unknown	石灰山林下 Forests in limestone areas	600~700
68		全唇孟兰 <i>L. nigricans</i>	福建、台湾、江西、海南 Fujian, Taiwan, Jiangxi and Hainan	花期 8-10 月 Fl. Aug.-Oct.	林下阴湿处 Damp places in forests	600~1 000
69		灰绿孟孟兰 <i>L. thalassica</i>	台湾 Taiwan	花期 5 月 Fl. May	阔叶林下 Broad-leaved forests	1 400~2 000
70	宽距兰属 <i>Yoania</i>	宽距兰 <i>Y. japonica</i>	江西、福建、台湾 Jiangxi, Fujian and Taiwan	花期 6-7 月 Fl. Jun.-Jul.	针叶林下或草坡中湿润处 Coniferous forests, damp grassy slopes	1 800~2 000
71		淡黄宽距兰 <i>Y. amagiensis</i>	福建 Fujian	未知 Unknown	山坡草丛中或林下 Grassy slopes, forests	800~1 200
72	珊瑚兰属 <i>Corallorhiza</i>	珊瑚兰 <i>C. trifida</i>	吉林、贵州、内蒙古、河北、甘肃、青 海、新疆、四川 Jilin, Guizhou, Nei Mongol, Hebei, Gansu, Qinghai, Xinjiang and Sichuan	花果期 6-8 月 Fl. and fr. Jun.-Aug.	林下或灌丛中 Forests, thickets	2 000~2 700

续表1

编号 Number	属名 Genus name	种名 Species name	分布 Distribution	花果期 Flowering and fruiting phenology	生境 Habitat	海拔 Elevation (m)
73	虎舌兰属 <i>Epipogium</i>	虎舌兰 <i>E. roseum</i>	台湾、广东、海南、云南、西藏、江西 Taiwan, Guangdong, Hainan, Yunnan, Xizang and Jiangxi	花果期 4-9 月 Fl. and fr. Apr.-Sept.	阔叶林下或沟谷边阴湿处 Moist broad-leaved forests, shady places along valleys	500~1 600
74		裂唇虎舌兰 <i>E. aphyllum</i>	黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、山西、 甘肃、新疆、四川、云南、西藏、台湾 Heilongjiang, Jilin, Liaoning, Nei Mongol, Shanxi, Gansu, Xinjiang, Si- chuan, Yunnan, Xizang and Taiwan	花期 8-9 月 Fl. Aug. - Sept.	林下、岩隙或苔藓丛生之地 Forests, crevices, mossy places	1 200~3 600
75		日本虎舌兰 <i>E. japonicum</i>	四川、台湾 Sichuan, Taiwan	花期 9 月 Fl. Sept.	云杉林下或阔叶林下湿润处 <i>Picea</i> forests, moist broad- leaved forests	2 200~3 000
76	紫茎兰属 <i>Risleya</i>	紫茎兰 <i>R. atropurpurea</i>	四川、云南、西藏 Sichuan, Yunnan and Xizang	花期 7-8 月 Fl. Jul.-Aug.	云杉林下或灌丛中 <i>Picea</i> forests or thickets	2 900~3 700
77	肉药兰属 <i>Stereosandra</i>	肉药兰 <i>S. javanica</i>	台湾、云南 Taiwan, Yunnan,	花期 6-7 月 Fl. Jun.-Jul.	常绿林下 Evergreen forests	Below 1 200
778	齿唇兰属 <i>Odontochilus</i>	齿爪齿唇兰 <i>O. poilanei</i>	西藏、云南、海南 Xizang, Yunnan and Hainan	花期 8 月 Fl. Aug.	山谷常绿阔叶林下湿润处 Damp places in broad-leaved vergreen forests, valleys	1 000~1 800
79		广东齿唇兰 <i>O. guangdongensis</i>	广东、湖南 Guangdong, Hunan.	花期 8 月 Fl. Aug.	常绿阔叶林下腐殖质丰富的 土壤中 Humus-rich soils in evergreen broad-leaved forests	1 300~1 600
80		腐生齿唇兰 <i>O. saprophyticus</i>	海南、广西 Hainan, Guangxi	花期 5-6 月 Fl. May-Jun.	热带山地雨林下枯枝落叶 层中 Leaf litter in tropical montane forests	900~1 100
81	丹霞兰属 <i>Danxiaorchis</i>	丹霞兰 <i>D. singchiana</i>	广东 Guangdong	花期 4-5 月, 果期 5-6 月 Fl. Apr.-May, fr. May-Jun.	林下 Forests	125

参考文献: Chen et al, 2009; 邵伟丽, 2008; 黄俞淞等, 2011; Fan et al, 2011; 叶德平等, 2012; Zhai et al, 2013; Hsu et al, 2010; Hsu et al, 2011; Yeh et al, 2011; Tan et al, 2012; Hsieh et al, 2012; Hu et al, 2014; Huang et al, 2015; Hu et al, 2014; 吴磊等, 2011; 田怀珍等, 2013; 黄明忠等, 2014; 陈建设等, 2015。

兰则通过一些树木或灌木的外生菌根真菌 (Ectomycorrhizal fungi, ECM) 获取碳源, 这些 ECM 菌包括蜡壳耳目、红菇科 (Russulaceae)、革菌科 (Thelephoraceae)、灰珊瑚菌科 (Clavulinaceae) 的真菌 (Dearnaley et al, 2012; Hynson et al, 2013)。这里要说明的是蜡壳耳目包含了两个主要类群: A 类群和 B 类群 (Weiß et al, 2011)。A 类群是一些树木的外生菌根真菌, 同时也与一些腐生兰形成菌根结构, 如鸟巢兰属的 *Neottia nidus-avis* (McKendrick et al, 2002) 和 *Hexalectris spicata* (Taylor et al, 2003a); B 类群即包含在上述的丝核菌类的真菌中。而红菇科真菌是澳洲西部广泛分布的 ECM 真菌, 同时也是多种腐生兰的菌根真菌, 如珊瑚兰属的 *Corallorhiza maculata* 和 *C. mertensiana* (Taylor & Bruns, 1999), *Dipodium variegatum* (Bougoure & Dearnaley, 2005), *D. hamiltonianum* (Dearnaley & Le Brocque, 2006) 以及 *Limodorum abortivum* (Girlanda et al, 2006)。另外

两种珊瑚兰 *Corallorhiza trifida* (McKendrick et al, 2000a) 和 *C. striata* (Taylor et al, 2003b), 以及头蕊兰属的 *Cephalanthera austinae* (Taylor & Bruns, 1997) 则跟革菌科的真菌建立了共生关系。值得注意的是, 地下兰 (Bougoure et al, 2009, 2010) 和一种叠鞘兰 (*Chamaegastrodia sikokiana*) (Yagame et al, 2008a) 的菌根真菌却是一些角担菌科的真菌, 因此, 腐生兰也可能与某些丝核菌类真菌建立了共生关系。

此外, 在一些缺乏 ECM 菌的热带雨林中, 腐生兰常与一些非丝核菌类腐生菌 (Non-rhizoctonia SAP fungi) 共生, 这类真菌通常也是分解死去树木的木腐菌 (Wood-decaying fungi) 或分解各种垃圾的腐生菌 (Litter-decaying fungi) (Dearnaley et al, 2012; Hynson et al, 2013)。例如, 蜜环菌 (*Armillaria*) 和小菇属 (*Mycena*) 真菌是天麻 (*Gastrodia elata*) 生长发育最重要的菌根真菌 (徐锦堂和郭顺星, 1989;

Kikuchi et al, 2008)。除在天麻,在血红肉果兰(*Cyrtosia septentrionalis*)中也发现了蜜环菌属的真菌(Terashita & Chyuman, 1987; Cha & Igarashi, 1996),倒吊兰(*Erythrorchis* spp.)的菌根真菌则包含了刺革菌科(Hymenochaetaceae)和多孔菌科(Polyporaceae)的多种木腐菌(Dearnaley, 2007),从虎舌兰(*Epipogium roseum*)根样中分离到的真菌在系统发育上与鬼伞科小脆柄菇属(*Psathyrella*)和鬼伞属(*Coprinus*)的真菌相近(Yamato et al, 2005; Yagame et al, 2008b)。最近, Lee et al (2015)调查了中国台湾亚热带森林中7种腐生兰的菌根真菌,发现其中6种都与SAP菌有着密切联系,直立山珊瑚(*Galeola falconeri*)和肉果兰(*Cyrtosia javanica*)的菌根中存在多孔菌目亚灰树花菌科(Meripilaceae)的真菌,而无喙赤箭(*Gastrodia appendiculata*)、春赤箭(*G. fontinalis*)、夏赤箭(*G. flabilabella*)和*G. nantoensis*的菌根真菌属于小菇属(*Mycena* spp.)、*Gymnopus* spp.和*Hydropus*一类的腐生菌。因此,除ECM菌外,非丝核菌类的腐生菌也是腐生兰重要的共生伙伴。

### 3 腐生兰菌根真菌的专一性

从人们认识到兰科植物具有菌根真菌以来,兰科植物与菌根真菌之间的专一性一直是学者们研究的热点问题。菌根异养型兰与光合自养型兰相比拥有较窄范围的菌根真菌(Smith & Read, 2010; Merckx et al, 2013b)。腐生兰对其共生真菌具有很高的专一性,表现在大多数腐生兰只有一种或几种优势性的菌根真菌,且这些真菌基本都属于ECM菌或SAP菌,如蜜环菌属和小菇属一类的木腐菌是天麻属多种腐生兰的优势共生菌(Dearnaley & Bogueure, 2010; Lee et al, 2015),从鸟巢兰属*Neottia nidus-avis*中分离的真菌都属于蜡壳菌属(*Sebacina*)真菌(McKendrick et al, 2002),虎舌兰也与鬼伞科的真菌表现出较高专一性(Yagame et al, 2008b)。无叶美冠兰(*Eulophia zollingeri*)是一种广泛分布的腐生兰,Ogura-Tsujita & Yukawa (2008)分别从日本、缅甸和中国台湾的7个不同地方采集了12株无叶美冠兰,序列比对结果表明,所有分离到的菌根真菌的ITS序列都与鬼伞科(Coprinaceae)黄盖小脆柄菇(*Psathyrella candolleana*)的序列相近,说明无叶美冠兰与这一类群的真菌具有严格的专一性。在研究腐生植物进化的背景下,有人提出了导致这种高度

专一性的两种机制:(1)菌根异养型植物为满足其营养需求只会选择那些合适的目标真菌;(2)植物与真菌形成菌根结构实际是一种“寄生”真菌的行为,因此除了少数几种真菌,可能大多数真菌都拒绝了这种菌根异养型的植物(Bidartondo, 2005; Merckx et al, 2009)。这种说法在一定程度上解释了专一性的问题,但仍然缺乏足够的证据来说明。

相反,某些腐生兰可能拥有较丰富的菌根真菌。Roy et al (2009a)研究发现,分布在泰国热带地区的无叶兰(*Aphyllorchis montana*)和尾萼无叶兰(*A. Caudata*)拥有广泛的菌根真菌,尾萼无叶兰同时分离出了红菇科、革菌科、灰瑚菌科和蜡壳菌目的真菌,而无叶兰的内生真菌种类甚至达到了9个科属之多(红菇科、革菌科、灰瑚菌科、蜡壳菌目、丝核菌属*Rhizoctonia*、Coltriciellaceae、Heliotaceae、鹅膏菌科Amanitaceae、丝膜菌科)。DNA序列分析表明,裂唇虎舌兰(*Epipogium aphyllum*)的菌根真菌除了伞菌目丝盖伞属(*Inocybe*)真菌外,还包含一些黏滑菇属(*Hebeloma*)、绒盖牛肝菌属(*Xerocomus*)、乳菇属(*Lactarius*)和革菌属(*Thelephora*)真菌(Roy et al, 2009b)。因此,腐生兰与菌根真菌之间的专一性也表现出了复杂性,即使有较高专一性的腐生兰也具有科、属、种等不同水平上的差异。

以上关于腐生兰专一性的讨论都是针对对成年植株中分离鉴定的菌根真菌,而在实验条件下,腐生兰种子能在一个更广范围真菌存在的条件下萌发,其中一些真菌不仅能促进种子萌发,还能进一步促进生长发育形成幼苗,即使有些真菌不是从成年兰中分离的(Umata et al, 2013)。这说明种子在萌发时可能需要的专一性较低,这种较低的专一性可以在一定程度上降低腐生兰灭绝的风险。需要指出的是,从成年腐生兰根中分离到的真菌并不总是能促进同种兰科植物种子的萌发,最典型的是天麻在种子萌发和原球茎生长发育阶段需要紫箕小菇等真菌为其提供营养(徐锦堂和郭顺星, 1989),而与天麻块茎共生的菌根真菌蜜环菌(*Armillaria melle*)则会抑制天麻种子的萌发(冉砚珠和徐锦堂, 1988)。这说明在不同的生长时期,腐生兰菌根真菌的专一性可能会有所变化。

### 4 腐生兰的营养来源

菌根真菌是腐生兰赖以生存的营养之源,真菌

在根皮层细胞内的消解是为菌根异养型兰提供营养物质的重要途径,而真菌作为异养微生物,其碳源取自其它活的有机体或死的残留有机物,所以真菌同时又与附近的其它树木、树桩或土壤内残留的有机物相连,腐生兰通过这些真菌间接获取树木的光合产物或枯枝落叶分解后的有机物 (McKendrick et al, 2000b; Taylor et al, 2003b)。反过来讲,腐生兰偏向于结合一些树木的 ECM 菌或枯枝落叶的腐生菌,可能是因为这种特殊的营养供求关系。

在生态系统中,稳定性同位素是基本恒定的,生物体通常与其来源的食物拥有相似的同位素丰度,因此通过分析稳定同位素的自然丰度可以追踪动植物的营养来源 (Dawson et al, 2002)。目前,在探测兰科植物的营养来源时也主要采用这种方法 (Dearnaley et al, 2012; Hynson et al, 2013)。研究发现,与周围邻近的光合自养植物相比,ECM 菌拥有更高的 $^{13}\text{C}$ 和 $^{15}\text{N}$ 自然丰度,而那些与 ECM 菌共生的腐生兰也和这些 ECM 菌拥有相似的同位素丰度 (Bidartondo et al, 2004; Liebel et al, 2010),说明腐生兰所需的碳源和氮源都来源于这些 ECM 菌。因此,腐生兰可能与其周围的树木通过这些共同的真菌形成一个三重共生关系 (tripartite symbioses),从而可以获得源源不断的碳源,保证了腐生兰能在一个低光照的环境条件下存活。这种三重共生关系的存在对腐生兰的保育具有十分重要的意义,在对兰花进行保护的同时也需要保护与其共生的 ECM 菌和特定的树木种类。

另外,对于非丝核类的腐生菌, $^{13}\text{C}$ 的富集比 $^{15}\text{N}$ 更明显,而与这类真菌共生的腐生兰也表现出相似的同位素丰度 (Dearnaley & Bougoure, 2010; Lee et al, 2015),间接支持了营养元素从腐烂的木头或枯枝落叶流向真菌再从真菌流向腐生兰的这种食物链的假设。对于生长在缺乏 ECM 菌而又有丰富枯枝落叶的热带雨林中的腐生兰,这类腐生菌的存在就显得特别的重要。综上所述,稳定同位素分析技术在研究腐生兰与其菌根真菌的营养关系时取得了较多成果,但除了对碳和氮的研究外,两者间具体的营养供给机制还不清楚,因此,还需继续加强这方面的研究工作。

## 5 腐生兰的系统进化

腐生兰被认为是兰科植物中最进化、最高级的

类群,这一特殊类群的系统进化过程也一直是科学家们热切关注的焦点 (徐锦堂, 2006)。一种普遍的观点认为,腐生兰由光合自养型的兰花逐渐进化而来,而混合营养型兰则是进化的中间体 (Selosse & Roy, 2009; Motomura et al, 2010; Merckx et al, 2013b)。在兰科植物的进化过程中,营养类型的改变和共生真菌的变化似乎存在一种一一对应的关系。Yukawa et al (2002) 在分析兰属 (*Cymbidium*) 36 种兰花的系统发育关系时发现,无叶绿素的 *C. macrorhizon* 和 *C. aberrans* 是同一进化支上的两个姐妹种,同时又和含叶绿素的兔耳兰 (*C. lancifolium*) 聚到一个进化支上,成为另一种绿叶兰春兰 (*C. goeringii*) 的姐妹支,其余的兰花则聚在较远的进化支上。随后的稳定同位素分析证实,无叶绿素的 *C. macrorhizon* 和 *C. aberrans* 属于完全菌根异养型兰;而与它们关系相近的兔耳兰和春兰则属于混合营养型 (Motomura et al, 2010)。而两种完全菌根异养型兰又都专一地与蜡壳菌目的 ECM 菌共生;春兰和兔耳兰的菌根真菌则同时包含了丝核菌 (胶膜菌科和角担菌科) 和 ECM 菌 (蜡壳耳目、红菇科、革菌科和灰珊瑚菌科);光合自养型的冬凤兰 (*C. dayanum*) 的共生真菌主要是一些丝核菌 (胶膜菌科和角担菌科) (Yokoyama et al, 2002; Ogura-Tsujita et al, 2012)。可以看出,营养类型从自养到部分异养再到完全菌根异养的变化过程中,共生真菌的类群也从丝核菌逐渐变化成 ECM 菌。因此,完全菌根异养型兰是从混合营养型兰进化而来而不是直接从光合自养型兰进化到完全菌根异养型兰的这种假说具有一定的合理性。相同的进化模式也存在于兰科其他属的植物中,在头蕊兰属 (Julou et al, 2005; Abadie et al, 2006; Sakamoto et al, 2015)、珊瑚兰属 (Zimmer et al, 2008; Cameron et al, 2009) 和鸟巢兰属 (Těšitelová et al, 2015) 中也发现了相似的变化规律。但由于许多兰科植物的材料难以获得,这些结果中还缺乏大量可靠的系统发育数据,特别是许多关系较近的兰花的系统发育关系还没有得到证实。因此,这一假说的成立还需要对兰科植物系统发育关系进行更深入的研究。

## 6 总结与展望

腐生兰是兰科植物中生活方式最特殊且与真菌联系最密切的一个生态类群,在系统发育上占有重

要地位,对进一步研究植物地理、兰科植物起源及进化具有极其重要的意义(张丽杰等,2008)。但相比于种类较丰富的地生兰和附生兰,关于腐生兰的研究还特别少。国外学者对这一类群的关注度要高些,但主要集中在菌根真菌鉴定、稳定同位素分析及进化过程等生理生态方面。由于腐生兰资源的限制,很多实验材料无法获得,目前这些研究工作都没有实质性的进展,很多问题仍待解决。例如,许多腐生兰的菌根真菌还未进行鉴定,是否所有腐生兰都选择特定类群的真菌共生;如果是,导致这种专一性的原因是什么;腐生兰与菌根真菌共生过程中有哪些生理变化;菌根真菌在腐生兰的进化过程中起到了什么作用;腐生兰通过共同的真菌与周围绿色植物联系在一起,三者间具体的相互作用关系又是什么?

中国对腐生兰的研究最成功的案例就是天麻,目前对天麻的栽培技术、化学成分、药理药效及临床应用等各方面的研究都比较系统和深入,且早在20世纪60年代初中国科学家就突破了人工栽培的关卡(徐锦堂,2013)。然而除了天麻,其他腐生兰的研究鲜有报道。山珊瑚(*Galeola faberi*)和毛萼山珊瑚(*G. lindleyana*)是天麻的近源植物,与天麻有类似的药用功效(方志先和廖朝林,2006),早期时分别有学者对它们的化学成分进行过报道(阮德婧等,1988;李医明等,1993)。近年来,王淳秋等(2008)、张自斌等(2015)分别对高山鸟巢兰和无叶美冠兰的传粉机制进行了研究报道,拓展了对腐生兰生殖特性的认识。除此之外,腐生兰较多出现在兰科植物区系调查及新属种、新纪录属、新纪录种的报道中(林玲等,2013;谭运洪等,2014;喻勋林等,2014)。可见中国对腐生兰的关注程度比较低,各方面的研究工作都有待开展。

近年来,环境的改变和人为活动等因素导致腐生兰种群数量逐年减少,在同一分布地很难再次见到,已处于极度濒危的境地。要解决兰科植物的资源问题,最关键的是要进行人工培育使资源再生。但目前很多兰科植物都不能突破直接培养的关卡,而腐生兰的人工栽培更难成功。在实验条件下,某些腐生兰种子与菌根真菌共生培养可以培育出幼苗甚至开花(Yagame et al, 2007; McKendrick et al, 2002),这说明在进行腐生兰的繁育工作的同时要考虑菌根真菌的重要性和必要性。在今后的研究工作中,可从以下几个方面进行深入研究:对腐生兰的

资源进行深入调查,在此基础上分离鉴定菌根真菌,揭示腐生兰菌根真菌的多样性和专一性;结合新技术和新方法,深入研究菌根真菌与腐生兰的共生营养机制;筛选促进腐生兰种子萌发和植株生长发育的真菌,并利用菌根技术培养出腐生兰。以上问题的解决对兰科植物物种多样性的保护及资源再生具有重要意义。

## 参考文献:

- ABADIE J, PÜTTSEPP Ü, GEBAUER G, et al, 2006. *Cephalanthera longifolia* (Neottieae, Orchidaceae) is mixotrophic: a comparative study between green and nonphotosynthetic individuals [J]. *Can J Bot*, 84(9): 1462–1477.
- BARRETT CF, DAVIS JI, 2012. The plastid genome of the mycoheterotrophic *Corallorhiza striata* (Orchidaceae) is in the relatively early stages of degradation [J]. *Am J Bot*, 99(9): 1513–1523.
- BIDARTONDO MI, BURGHARDT B, GEBAUER G, et al, 2004. Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees [J]. *Proc Roy Soc Lond Ser B*, 271(1550): 1799–1806.
- BOUGOURE JJ, BRUNDRETT MC, GRIERSON PF, 2010. Carbon and nitrogen supply to the underground orchid, *Rhizanthella gardneri* [J]. *New Phytol*, 186(4): 947–956.
- BOUGOURE JJ, DEARNALEY JDW, 2005. The fungal endophytes of *Dipodium variegatum* (Orchidaceae) [J]. *Austr Mycol*, 24(1): 15–19.
- BOUGOURE JJ, LUDWIG M, BRUNDRETT M, et al, 2009. Identity and specificity of the fungi forming mycorrhizas with the rare mycoheterotrophic orchid *Rhizanthella gardneri* [J]. *Mycol Res*, 113(10): 1097–1106.
- CAMERON DD, PREISS K, GEBAUER G, et al, 2009. The chlorophyll-containing orchid *Corallorhiza trifida* derives little carbon through photosynthesis [J]. *New Phytol*, 183(2): 358–364.
- CHA JY, IGARASHI T, 1996. *Armillaria jezoensis*, a new symbiont of *Galeola septentrionalis* (Orchidaceae) in Hokkaido [J]. *Mycoscience*, 37(1): 21–24.
- CHEN JS, HOU ZQ, WEN GY, et al, 2015. *Gastrodia gracilis*, a newly recorded species of *Gastrodia* (Orchidaceae) in China [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 7: 1482–1484. [陈建设, 侯昭强, 文光玉, 等, 2015. 中国大陆天麻属一新分布种——细天麻 [J]. *西北植物学报*, 7: 1482–1484.]
- CHEN SC, LIU ZJ, ZHU GH, et al, 2009. *Flora of China: Orchidaceae*. [M]. Beijing: Science Press: 1–506.
- DAWSON TE, MAMBELLI S, PLAMBOECK AH, et al, 2002. Stable isotopes in plant ecology [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 33: 507–559.
- DEARNALEY JDW, BOUGOURE JJ, 2010. Isotopic and molecular evidence for saprotrophic Marasmiaceae mycobionts in rhizomes of *Gastrodia sesamoides* [J]. *Fungal Ecol*, 3(4): 288–294.
- DEARNALEY JDW, LE BROUQUE AF, 2006. Molecular identification of the primary root fungal endophytes of *Dipodium hamiltonianum* (Orchidaceae) [J]. *Aust J Bot*, 54(5): 487–491.
- DEARNALEY JDW, MARTOS F, SELOSSE MA, 2012. Orchid mycorrhizas: molecular ecology, physiology, evolution and

- conservation aspects [M]//FUNGAL ASSOCIATIONS. The mycota IX. 2nd ed. Berlin Heidelberg:Springer Verlag;207-230.
- DELANNOY E, FUJII S, DES FRANCS-SMALL CC, et al, 2011. Rampant gene loss in the underground orchid *Rhizanthella gardneri* highlights evolutionary constraints on plastid genomes [J]. *Mol Biol Evol*, 28(7):2077-2086.
- DRESSLER RL, 2005. How many orchid species? [J]. *Selbyana*, 26:155-158.
- FAN J, JIN XH, XIANG XG, 2011. *Aphyllorchis pallida*, a new record of orchidaceae from China [J]. *Plant Sci J*, 29(5):647-648. [樊杰, 金效华, 向小果, 2011. 中国兰科无叶兰属一新记录种——小花无叶兰 (英文) [J]. *植物科学学报*, 29(5):647-648.]
- FANG ZX, LIAO CL, 2006. Medicinal flora of Hubei Enshi (II) [M]. Wuhan:Hubei Science & Technology Press;713-714. [方志先, 廖朝林, 2006. 湖北恩施药用植物志 (下册) [M]. 武汉:湖北科学技术出版社:713-714.]
- GIRLANDA M, SELOSSE MA, CAFASSO D, et al, 2006. Inefficient photosynthesis in the Mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by specific association to ectomycorrhizal Russulaceae [J]. *Mol Ecol*, 15(2):491-504.
- GUO ZL, WANG LF, 2013. The horizontal distribution pattern of *Orchidaceae* in China along latitude and longitude [J]. *J Biol*, 30(5):49-53. [郭子良, 王龙飞, 2013. 中国兰科植物沿经纬度的水平分布格局 [J]. *生物学杂志*, 30(5):49-53.]
- HSIEH SI, LEE CT, LEOU CS, et al, 2012. *Gastrodia theana* Aver.(Orchidaceae) a newly recorded species from the Central Taiwan [J]. *Taiwania*, 57(4):399-402.
- HSU TC, KUO CM, 2010. Supplements to the orchid flora of Taiwan (IV): Four additions to the genus *Gastrodia* [J]. *Taiwania*, 55(3):243-248.
- HSU TC, KUO CM, 2011. *Gastrodia albida* (Orchidaceae), a new species from Taiwan [C]//Ann Bot Fenn. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 48(3):272-275.
- HU AQ, GALE SW, KUMAR P, et al, 2014. Taxonomic notes on *Didymoplexiella siamensis* and *Gastrodia peichatieniana*, two fully mycoheterotrophic orchids new to the flora of Hong Kong [C]//Ann Bot Fenn. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 51(3):177-184.
- HU AQ, HSU TC, LIU Y, 2014. *Gastrodia damingshanensis* (Orchidaceae: Epidendroideae): a new myco-heterotrophic orchid from China [J]. *Phytotaxa*, 175(5):256-262.
- HUAIZHEN T, FUWU X, 2008. *Chamaegastrodia nanlingensis* (Orchidaceae), a new species from Guangdong, China [J]. *Novon: A J Bot Nomencl*, 18(2):261-263.
- HUANG MZ, LIU YL, WANG QL, et al, 2014. Two genus and eight species of Orchidaceae, newly recorded in Hainan [J]. *Chin J Trop Crop*, 35(1):138-141. [黄明忠, 刘芝龙, 王清隆, 等, 2014. 海南兰科植物 2 新记录属 8 新记录种 [J]. *热带作物学报*, 35(1):138-141.]
- HUANG XY, HU AQ, HSU TC, et al, 2015. *Gastrodia huapingensis* (Orchidaceae: Epidendroideae: Gastrodieae): a remarkable new mycoheterotrophic orchid with dimorphic columns from China [J]. *Phytotaxa*, 222(4):290-294.
- HUANG YS, LU MX, YANG JC, et al, 2011. *Didymoplexis vietnami-*  
*ca*, a newly recorded species of *Didymoplexis* (Orchidaceae) [J]. *Guihaia*, 31(5):578-580. [黄俞淞, 陆茂新, 杨金财, 2011. 中国双唇兰属 (兰科) 一新记录种——中越双唇兰 [J]. *广西植物*, 31(5):578-580.]
- HYNISON NA, MADSEN TP, SELOSSE MA, et al, 2013. The physiological ecology of mycoheterotrophy [M]// *Mycoheterotrophy: the biology of plants living on fungi*. New York:Springer Science +Business Media;297-342.
- JULOU T, BURGHARDT B, GEBAUER G, et al, 2005. Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium* [J]. *New Phytol*, 166(2):639-653.
- LEE YI, Yang CK, Gebauer G, 2015. The importance of associations with saprotrophic non-Rhizoctonia fungi among fully mycoheterotrophic orchids is currently under-estimated: novel evidence from sub-tropical Asia [J]. *Ann Bot*, 116(3):423-435.
- LI YM, ZHOU ZL, HONG YF, 1993. Study on phenolic compounds from *Galeola faberi* [J] *Acta Pharm Sin*, 28(10):766-771. [李医明, 周卓轮, 洪永福, 1993. 珊瑚兰酚类化学成分的研究 [J]. *药学学报*, 28(10):766-771.]
- LIEBEL HT, BIDARTONDO MI, PREISS K, et al. 2010. C and N stable isotope signatures reveal constraints to nutritional modes in orchids from the Mediterranean and Macaronesia [J]. *Am J Bot*, 97(6):903-912.
- LIN L, WANG SL, TU YL, et al, 2013. Floristic characteristics and species diversity of the Orchidaceae on Shergyla Mountain, south-east Xizang, China. [J]. *Plant Divers Resour*, 35(3):335-342. [林玲, 汪书丽, 土艳丽, 等, 2013. 西藏东南部色季拉山兰科植物的区系特征和物种多样性 [J]. *植物分类与资源学报*, 35(3):335-342.]
- LOGACHEVA MD, SCHELKUNOV MI, PENIN AA, 2011. Sequencing and analysis of plastid genome in mycoheterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* [J]. *Gen Biol Evol*, 3:1296-1303.
- MCKENDRICK SL, LEAKE JR, READ DJ, et al, 2000b. Symbiotic germination and development of mycoheterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections [J]. *New Phytol*, 145(3):539-548.
- MCKENDRICK SL, LEAKE JR, TAYLOR DL, et al, 2000a. Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi [J]. *New Phytol*, 145(3):523-537.
- MCKENDRICK SL, LEAKE JR, TAYLOR DL, et al. 2002. Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. [J]. *New Phytol*, 154:233-247.
- MERCKX V, BIDARTONDO MI, HYNISON NA, 2009. Myco-heterotrophy: when fungi host plants [J]. *Ann Bot*, 104(7):1255-1261.
- MERCKX VSFT, FREUDENSTEIN JV, KISSLING J, et al, 2013a. Taxonomy and classification [M]// *Mycoheterotrophy: the biology of plants living on fungi*. New York:Springer Science +Business Media;19-101.
- MERCKX VSFT, MENNES CB, PEAY KG, et al, 2013b. Evolution and diversification [M]// *Mycoheterotrophy: the biology of plants living on fungi*. New York:Springer Science + Business

- Media:215-244.
- MOTOMURA H,SELOSSE MA,MARTOS F, et al,2010. Mycoheterotrophy evolved from mixotrophic ancestors:evidence in *Cymbidium* (Orchidaceae) [J]. *Ann Bot*,106:573-581.
- OGURA-TSUJITA Y, YOKOYAMA J, MIYOSHI K, et al. 2012. Shifts in mycorrhizal fungi during the evolution of autotrophy to mycoheterotrophy in *Cymbidium* (Orchidaceae) [J]. *Am J Bot*, 99(7):1158-1176.
- OGURA-TSUJITA Y, YUKAWA T, 2008. High mycorrhizal specificity in a widespread mycoheterotrophic plant, *Eulophia zollingeri* (Orchidaceae) [J]. *Am J Bot*,95(1):93-97.
- RAN YZ,XU JT,1988. Studies on the inhibition of seed germination of *Gastrodia elata* Bl. By *Armillaria mellea* Qul [J]. *Bull Chin Mat Med*,13(10):15-17,62. [冉砚珠,徐锦堂,1988. 蜜环菌抑制天麻种子发芽的研究 [J]. *中药通报*,13(10):15-17,62.]
- ROY M, WATTHANA S, STIER A, et al, 2009a. Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropical dipterocarpacean forests associate with a broad diversity of ectomycorrhizal fungi [J]. *BMC Biol*,7(1):51.
- ROY M, YAGAME T, YAMATO M, et al, 2009b. Ectomycorrhizal *Inocybe* species associate with the mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum* but not its asexual propagules [J]. *Ann Bot*, 104(3):595-610.
- RUAN DC, YANG CR, PU XY, 1988. Determination of phenolic compounds in *Gastrodia elata* and relatives by high performance liquid chromatography [J]. *Acta Bot Yunnan*, 10(2):231-237. [阮德婧,杨崇仁,浦湘渝,1988. 天麻及其近缘植物酚性成分的高效液相色谱定量分析 [J]. *云南植物研究*,10(2):231-237.]
- SAKAMOTO Y, YOKOYAMA J, MAKI M, 2015. Mycorrhizal diversity of the orchid *Cephalanthera longibracteata* in Japan [J]. *Mycoscience*,56(2):183-189.
- SCHELKUNOV MI, SHTRATNIKOVA VY, NURALIEV MS, et al, 2015. Exploring the limits for reduction of plastid genomes:a case study of the mycoheterotrophic orchids *Epipogium aphyllum* and *Epipogium roseum* [J].*Genome Biol Evol*,7(4):1179-1191.
- SELOSSE MA,ROY M,2009. Green plants that feed on fungi:facts and questions about mixotrophy [J]. *Trends Plant Sci*,14(2):64-70.
- SHAO WL,2008. Studies on germplasm resources and conservation strategy of wild orchids in Fujian Province [D]. Fujian: Fujian Agriculture and Forestry University:1-72. [邵伟丽,2008. 福建省野生兰科植物种质资源调查与保育策略研究 [D]. 福建:福建农林大学:1-71.]
- SHEN XL, BIN ZF, WU L, et al, 2015. *Didymoplexiella* Garay, a newly recorded genus of Orchidaceae from Guangxi, China [J]. *Guihaia*,35(2):285-287. [沈晓琳,宾祝芳,吴磊,等,2015. 广西兰科植物新记录属——锚柱兰属 [J]. *广西植物*,35(2):285-287.]
- SMITH SE, READ DJ, 2010. Mycorrhizal symbiosis [M]. 3rd Ed. Amsterdam:Academic Press,Elsevier:1-800.
- TAN YH, HSU TC, PAN B, et al, 2012. *Gastrodia albidoides* (Orchidaceae: Epidendroideae), a new species from Yunnan, China [J]. *Phytotaxa*,66:38-42.
- TAN YH, LI JW, LIU Q, et al, 2014. New records of Orchidaceae in Yunnan Province [J]. *J Plant Resour Environ*,23(1):119-120. [谭运洪,李剑武,刘强,等,2014. 云南省兰科植物新记录 [J]. *植物资源与环境学报*,23(1):119-120.]
- TAYLOR DL, BRUNS TD, 1999. Population, habitat and genetic correlates of mycorrhizal specialization in the cheating orchids *Corallorhiza maculata* and *C. mertensiana* [J]. *Mol Ecol*, 8(10):1719-1732.
- TAYLOR DL, BRUNS TD, SZARO TM, et al, 2003a. Divergence in mycorrhizal specialization within *Hexalectris spicata* (Orchidaceae), a nonphotosynthetic desert orchid [J]. *Am J Bot*,90(8):1168-1179.
- TAYLOR DL, BRUNS TD, LEAKE JR, et al, 2003b. Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants [M]//Mycorrhizal ecology. Berlin Heidelberg:Springer Verlag:375-413.
- TERASHITA T, CHYUMAN S, 1987. Fungi inhabiting wild orchids in Japan(IV). *Armillaria tabescens*, a new symbiont of *Galeola septentrionalis* [J]. *Trans Mycol Soc Jpn*,28(2):145-154.
- TĚŠITĚLOVÁ T, KOTILÍNEK M, JERSÁKOVÁ J, et al, 2015. Two widespread green *Neottia* species (Orchidaceae) show mycorrhizal preference for Sebaciales in various habitats and ontogenetic stages [J]. *Mol Ecol*,24(5):1122-1134.
- TIAN HZ, CHEN L, XING FW, 2013. Species diversity and conservation of orchids in Nanling National Nature Reserve, Guangdong [J]. *Biodivers Sci*,21(2):224-231. [田怀珍,陈林,邢福武,2013. 广东南岭国家级自然保护区兰科植物物种多样性及其保护 [J]. *生物多样性*,21(2):224-231.]
- UMATA H, OTA Y, YAMADA M, et al, 2013. Germination of the fully myco-heterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis* is characterized by low fungal specificity and does not require direct seed-mycobiont contact [J]. *Mycoscience*,54(5):343-352.
- WANG CQ, LUO YB, TAI YD, et al, 2008. Ants pollinate *Neottia listeroides* (Orchidaceae) in Sichuan, China [J]. *J Syst Evol*,46(6):836-846. [王淳秋,罗毅波,台永东,等,2008. 蚂蚁在高山鸟巢兰中的传粉作用 [J]. *植物分类学报*,46(6):836-846.]
- WEIß M, ŠÝKOROVÁ Z, GARNICA S, et al, 2011. Sebaciales everywhere: previously overlooked ubiquitous fungal endophytes [J]. *PLoS ONE*,6(2):e16793.
- WU L, HUANG YF, NONG DX, et al, 2011. New records of orchids from Guangxi, China [J]. *J Guangxi Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 29(3):57-59. [吴磊,黄云峰,农东新,等,2011. 广西兰科植物新资料 [J]. *广西师范大学学报(自然科学版)*,29(3):57-59.]
- XU JT, 2006. The culmination of the evolutionary: View of symbiotic germination between *Gastrodia elata* and fungus [J]. *For & Humank*,26(7):70-71. [徐锦堂,2006. 在进化的顶点——从天麻种子与真菌共生萌发看兰科植物 [J]. *森林与人类*,26(7):70-71.]
- XU JT, 2013. Review on the 50 years' history of cultivation research of *Gastrodia elata* in China [J]. *Edible Med Mushr*,21(1):58-63. [徐锦堂. 我国天麻栽培 50 年研究历史的回顾 [J]. *食药菌*,21(1):58-63.]
- XU JT, GUO SX, 1989. Fungus associated with nutrition of seed germination of *Gastrodia elata*—*Mycena osmundicola* Lange [J]. *Acta Mycol Sin*, 8(3):221-226 [徐锦堂,郭顺星,1989. 供给天麻种子萌发营养的真菌——紫萁小菇 [J]. *真菌学报*,8(3):221-226.]

- YAGAME T, FUKIHARU T, YAMATO M, et al, 2008b. Identification of a mycorrhizal fungus in *Epipogium roseum* (Orchidaceae) from morphological characteristics of basidiomata [J]. *Mycoscience*, 49(2): 147-151.
- YAGAME T, YAMATO M, SUZUKI A, et al, 2008a. Ceratobasidiaceae mycorrhizal fungi isolated from nonphotosynthetic orchid *Chamae-gastrodia sikokiana* [J]. *Mycorrhiza*, 18(2): 97-101.
- YAGAME T, YAMATO M, SUZUKI MM, et al, 2007. Developmental process of an achlorophyllous orchid, *Epipogium roseum* (D. Don) Lindl. from seed germination to flowering under symbiotic cultivation with a mycorrhizal fungus [J]. *J Plant Res*, 120(2): 229-236.
- YE DP, LI L, XING FW, 2012. Two newly recorded mycotrophic species of Orchidaceae from China [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 20(1): 63-65. [叶德平, 李琳, 邢福武, 2012. 中国腐生兰科植物二新记录种 [J]. *热带亚热带植物学报*, 20(1): 63-65.]
- YEH CL, LEOU CS, HSU TC, et al, 2011. *Gastrodia sui* sp. nov. (Orchidaceae) from Taiwan [J]. *Nord J Bot*, 29(4): 417-419.
- YOKOYAMA J, FUKUDA T, MIYOSHI K, et al, 2002. Remarkable habitat differentiation and character evolution in *Cymbidium* (Orchidaceae). 3. Molecular identification of endomycorrhizal fungi inhabiting in *Cymbidium* [J]. *J Plant Res*, 115: 42.
- YU XL, CAI L, FAN YQ, 2014. Four newly recorded species of Orchidaceae from Hunan; research on investigation and protection of Orchidaceae in Hunan [J]. *J Centr S Univ For & Technol*, 34(5): 1-3. [喻勋林, 蔡磊, 范永强, 2014. 湖南兰科植物 4 新记录种——兼论湖南兰科植物的调查与保护 [J]. *中南林业科技大学学报*, 34(5): 1-3.]
- YUKAWA T, MIYOSHI K, YOKOYAMA J, 2002. Molecular phylogeny and character evolution of *Cymbidium* (Orchidaceae) [J]. *Bull Nat Sci Mus, B (Tokyo)*, 28(4): 129-139.
- ZHAI JW, ZHANG GQ, CHEN LJ, et al, 2013. A new orchid genus, *Danxiaorchis*, and phylogenetic analysis of the tribe Calypsoeae [J]. *PLoS ONE*, 8(4): 1-10.
- ZHANG LJ, SHEN HL, CUI JG, et al, 2008. Rare and endangered species, *Diplandrorchis sinica* [J]. *J Liaoning For Sci Technol*, 6: 28, 51. [张丽杰, 沈海龙, 崔健国, 等, 2008. 珍稀濒危植物—双蕊兰 [J]. *辽宁林业科技*, (6): 28-28.]
- ZHANG YB, DU HD, JIN XH, et al, 2015. Species diversity and geographic distribution of wild Orchidaceae in China [J]. *Chin Sci Bull*, 60(2): 179-188. [张殷波, 杜昊东, 金效华, 等, 2015. 中国野生兰科植物物种多样性与地理分布 [J]. *科学通报*, (2): 179-188.]
- ZHANG ZB, YANG M, ZHAO XH, et al, 2015. Deceptive pollination of a saprophytic orchid, *Eulophia zollingeri* [J]. *Guihaia*, 34(4): 541-547. [张自斌, 杨媚, 赵秀海, 等, 2015. 腐生植物无叶美冠兰食源性欺骗传粉研究 [J]. *广西植物*, 34(4): 541-547.]
- ZIMMER K, MEYER C, GEBAUER G, 2008. The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial myco-heterotroph [J]. *New Phytol*, 178(2): 395-400.
- 等, 2011. 干旱胁迫对毛竹幼苗生理特性的影响 [J]. *生态学杂志*, 30(2): 262-266.]
- YU WQ, 2015. Study on eco-hydrological functions evaluation of water conservation forests at Jinyun Mountain [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [余蔚青, 2015. 缙云山典型水源林生态水文功能评价研究 [D]. 北京: 北京林业大学博士论文.]
- ZHAN XY, YU GR, SHENG WP, et al, 2012. Foliar water use efficiency and nitrogen use efficiency of dominant plant species in main forests along the North-South transect of East China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(3): 587-594. [展小云, 于贵瑞, 盛文萍, 等, 2012. 中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率 [J]. *应用生态学报*, 23(3): 587-594.]
- ZHANG L, LIU SR, SUN PS, et al, 2011. Predicting the potential distribution of *Phyllostachys edulis* with DOMAIN and NeuralEnsembles models [J]. *Sci Sil Sin*, 47(7): 20-26. [张雷, 刘世荣, 孙鹏森, 等, 2011. 基于 DOMAIN 和 NeuralEnsembles 模型预测中国毛竹潜在分布 [J]. *林业科学*, 47(7): 20-26.]
- ZHANG LY, WEN GS, ZHANG RM, et al, 2011. Climate change response using a simulation study of photosynthetic physiology on *Phyllostachys pubescens* [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 28(4): 555-561. [张利阳, 温国胜, 张汝民, 等, 2011. 毛竹光合生理对气候变化的短期响应模拟 [J]. *浙江农林大学学报*, 2011, 28(4): 555-561.]
- ZHANG SY, ZHOU ZF, ZHANG GC, et al, 2008. Gas exchange characteristics of natural secondary shrubs *Prunus davidiana* and *Prunus sibirica* under different water stresses [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 28(12): 2492-2499. [张淑勇, 周泽福, 张光灿, 等, 2008. 水分胁迫下天然次生灌木山桃和山杏光合气体交换特征 [J]. *西北植物学报*, 28(12): 2492-2499.]
- ZHANG ZF, YOU YM, HUANG YQ, et al, 2012. Effects of drought stress on the photosynthesis and growth of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings: a study with simulated hierarchical karst water supply [J]. *Chin J Ecol*, 31(9): 2197-2202. [张中峰, 尤业明, 黄玉清, 等, 2012. 模拟岩溶水分供应分层的干旱胁迫对青冈栎光合特性和生长的影响 [J]. *生态学杂志*, 31(9): 2197-2202.]

( 上接第 219 页 Continue from page 219 )