

山慈菇基原植物人工繁育研究进展

黄信洁¹, 冷春燕¹, 马娟³, 杨玉凡⁴, 邢咏梅¹, 陈娟^{1,2*}

1. 中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所, 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100193
2. 山东第二医科大学药学院, 山东 潍坊 261053
3. 会泽县林业和草原局, 云南 曲靖 654200
4. 昭通芸生农业科技开发有限公司&鲁甸县凡农种植专业合作社, 云南 昭通 657000

摘要: 山慈菇 *Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus* 作为一种传统中药材, 具有清热解毒、化痰散结之功效。目前, 已从山慈菇中分离出菲类、联苄类等 300 余种化合物。随着其抗肿瘤、抗炎等药理活性被逐步揭示, 山慈菇市场需求量激增, 而其正品基原植物的人工栽培技术尚未突破规模化生产瓶颈, 野生资源因受到人类干扰急剧减少, 导致资源供需矛盾日益突出。人工繁殖是解决山慈菇资源短缺的关键途径, 从无性繁殖和有性繁殖角度系统总结了山慈菇基原植物人工栽培已有研究成果, 分析了目前该领域研究存在的困难和挑战, 并对其未来研究进行展望。兰科种子接菌共生萌发具有萌花时间短、效率高、幼苗抗病性优等显著优势, 有望成为突破人工栽培瓶颈的关键有效繁育方式, 未来可重点从促萌发真菌的筛选、共生萌发机制的阐释及栽培技术优化等方面进行研究, 以缓解山慈菇资源紧缺问题, 为实现其资源保护和开发利用奠定基础。

关键词: 山慈菇; 杜鹃兰; 独蒜兰; 云南独蒜兰; 共生萌发; 人工栽培

中图分类号: R282 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2025)24-9197-14

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.24.029

Research progress on artificial propagation of source plants for *Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus*

HUANG Xinjie¹, LENG Chunyan¹, MA Juan³, YANG Yufan⁴, XING Yongmei¹, CHEN Juan^{1,2}

1. State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences and Peking Union Medical College, Beijing 100193, China
2. School of Pharmacy, Shandong Second Medical University, Weifang 261053, China
3. Forestry and Grassland Bureau of Huize County, Qujing 654200, China
4. Zhaotong Yunsheng Co., Ltd. & Ludian Fannong Planting Professional Cooperative, Zhaotong 657000, China

Abstract: As a traditional Chinese medicinal herb, Shancigu (*Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus*, CPPP) is valued for its clearing heat and removing toxin, resolving phlegm and dissipating mass effects. To date, more than 300 compounds, including phenanthrenes and bibenzyls, have been isolated from CPPP. With increasing research on its pharmacological activities—particularly antitumor and anti-inflammatory effects—the market demand for CPPP continues to rise. However, large-scale artificial cultivation of its authentic plant sources remains unresolved, and wild populations have sharply declined due to human disturbances, resulting in an increasingly prominent supply-demand imbalance. Artificial propagation is thus a key strategy to address the resource shortage. This review summarizes the current progress in artificial cultivation of CPPP focusing on both asexual propagation and sexual propagation, analyzes existing challenges and discusses future research priorities. Symbiotic seed germination of orchids, characterized by its short germination period, high efficiency, and enhanced seedling disease resistance, is regarded as a promising breakthrough for large-scale cultivation. Future studies should focus on the screening of germination-promoting fungi, the elucidation of symbiotic mechanisms, and the optimization of cultivation techniques, thereby supporting the conservation, sustainable utilization, and industrial development of CPPP.

收稿日期: 2025-07-29

基金项目: 中国医学科学院医学与健康科技创新工程(重大协同创新项目)(2021-I2M-1-032); 山东省泰山学者青年专家项目(Tsqn202211233)

作者简介: 黄信洁, 硕士研究生, 研究方向为药用植物菌根生物学。E-mail: 17830667856@163.com

*通信作者: 陈娟, 研究员, 从事真菌分类学、资源利用及药用植物菌根生物学研究。E-mail: kibchenjuan@126.com

Key words: *Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus*; *Cremastra appendiculate* (D. Don) Makino; *Pleione bulbocodioides* (Franch.) Rolfe; *Pleione yunnanensis* Rolfe; seed germination; artificial propagation

山慈菇为兰科杜鹃兰 *Cremastra appendiculate* (D. Don) Makino、独蒜兰 *Pleione bulbocodioides* (Franch.) Rolfe 或云南独蒜兰 *P. yunnanensis* Rolfe 的干燥假鳞茎。前者入药称为“毛慈菇”，后两者入药称为“冰球子”。该药材味甘、微辛，性凉，归肝、脾经，具有清热解毒、化痰散结的功效^[1]。目前，已从山慈菇中分离出菲类、联苳类、芳香类、含氮化合物等 300 多种化合物，而不同基原化学成分差异明显，共有成分比例仅为 4.9%^[2]。现代药理研究表明，山慈菇及其活性成分具有抗肿瘤、抗氧化、神经保护、抗菌、抗痛风、降糖调脂、抗动脉粥样硬化、提高造血功能及增强免疫等作用^[3]。随着山慈菇药用价值的进一步挖掘，其需求量逐年上升，市场价格也持续攀升，供需矛盾日益凸显。

山慈菇 3 种基原植物都主要分布在中国西南部（四川、云南、贵州、重庆等地）林下阴湿、腐殖质丰富环境，独蒜兰和云南独蒜兰还常见于苔藓覆盖的岩石生境^[4]。现有调查数据表明（中国数字标本馆，<http://www.cvh.org.cn/>），杜鹃兰分布范围最广，可延伸至秦岭以北地区，而云南独蒜兰分布最窄，主要集中在云南和四川两地。自然条件下，这些植物主要依靠假鳞茎无性繁殖进行种群更新，有性繁殖过程中面临开花率低、结实率低与种子萌发率低等多重限制^[5]，其种子具有兰科独特的特点，即微小、量大，自然状态下必须与适宜的真菌共生才能萌发。

山慈菇基原植物的人工繁殖主要包括无性繁殖（分株栽培和组织培养）和有性繁殖（种子无菌萌发和接菌共生萌发），目前尚未实现规模化栽培，而野生资源又因兰科种子自然繁殖率低、人类掠夺式采挖、自然生境破坏严重等急剧减少^[6]，3 种基原植物均已被列为国家二级重点保护野生植物^[7]。近年来，山慈菇基原植物已有研究主要集中在资源鉴定、人工繁育、化学成分及药理活性等方面。本文系统梳理山慈菇基原植物人工栽培的研究进展，重点分析接菌共生萌发的潜力与未来研究方向，为山慈菇资源的有效保护与可持续利用提供参考。

1 山慈菇正品基原植物的界定与生态基础研究

山慈菇作为中国传统常用中药之一，早在唐代《本草拾遗》中即有记载，其基原植物被认定为兰科

杜鹃兰。宋代时期，《日华子本草》《经史证类备急本草》所记载山慈菇的基原植物经考证为兰科独蒜兰。明清时期至 20 世纪 80 年代，记载的山慈菇基原植物逐渐多样化，涵盖了百合科丽江独蒜兰、老鸦瓣、伊犁郁金香，薯蕷科黄独，天南星科犁头尖，防己科青牛胆，石蒜科石蒜，兰科山兰和云南独蒜兰等植物，然而其中部分品种形态和功效均与传统所用山慈菇相差很大^[8]。直至《中国药典》1990 年版正式将山慈菇的基原植物确定为兰科杜鹃兰、独蒜兰或云南独蒜兰，并规定以其干燥假鳞茎入药为正品^[1]。自此，山慈菇基原植物基本被明确和规范，并被后续文献和历版《中国药典》广泛采纳。

杜鹃兰、独蒜兰和云南独蒜兰同属兰科树兰族，但在亚族归属上存在差异，其中杜鹃兰隶属布袋兰亚族杜鹃兰属，独蒜兰与云南独蒜兰则隶属贝母兰亚族独蒜兰属^[4]。三者形态学上具有较多相似性，如均具假鳞茎和 1~2 片叶，花具典型的扭转现象，但在假鳞茎形态、花序类型等方面呈现明显不同^[9]：杜鹃兰假鳞茎近球形，具 2~3 个节环，花序为总状花序，常具 5~22 朵小花；独蒜兰假鳞茎卵状圆锥形，仅具 1 个节环，花序多为单花，少见两花；云南独蒜兰假鳞茎近圆锥形，具 1~2 个节环，花序通常单花。三者的花色与唇瓣特征亦有差异，杜鹃兰花色多为淡紫或黄色，唇瓣无明显褶片；独蒜兰花色粉红至淡紫，唇瓣具深色斑点与褶片；云南独蒜兰花色淡紫或近白，唇瓣具紫红色斑，褶片全缘。

基于最大熵模型与地理探测器等生态建模方法的研究发现^[10]，当前气候条件下，3 种植物的最适生长区均集中于我国西南地区，尤以四川、云南、贵州和重庆为核心区域。其中，杜鹃兰分布最为广泛，除西南地区外，还广泛分布于浙江、福建、台湾等地，在秦岭以北地区亦有零星分布；独蒜兰的适生区次之，主要集中在长江以南地区；云南独蒜兰分布最窄，仅限于云南、四川的部分区域，生态位相对狭窄，可能受限于特定气候、生境条件或特异共生真菌的分布。3 种基原植物普遍偏好林下阴湿、腐殖质丰富的生境，常见于阔叶林或针阔混交林带。其中，独蒜兰和云南独蒜兰还常见于苔藓丰富的岩石生境^[4]。影响其生态适应性的主导气候因

子主要包括关键物候期（如开花期、结果期）的降水、温度和太阳辐射强度，且不同物种对这些因子的响应存在显著差异。海拔分布方面，独蒜兰和云南独蒜兰适生海拔更高（1 100~3 500 m），而杜鹃兰海拔分布相对较低（500~2 900 m）。从生态适应性角度看^[11-12]，杜鹃兰表现出对温度、湿度和光照的广泛适应性，是生态位最广、人工栽培适应性最强的基原种；独蒜兰具备一定的耐寒性和耐光性，但高温常导致其开花受阻，且强光会诱发光抑制现象，研究表明 30%~65%全光照有助于其有效成分积累^[13]；而云南独蒜兰对环境的适应能力相对较弱，需生长于温和、湿度稳定的小气候环境中。

近年来，随着山慈菇药用与观赏价值的提升，市场需求持续增长，价格居高不下。然而，其 3 种正品基原植物普遍存在自然繁殖能力低、生境依赖性强等特点，加之长期人为采挖和生态破坏，野生资源日趋枯竭。实地调查表明^[14]，资源多分布于偏远深山，寻觅困难，局部种群甚至濒临消失。尽管国家已将其列入重点保护植物，并鼓励人工种植，但目前种植规模普遍较小，栽培技术尚不成熟，存在种源混乱、种苗质量不一、管理粗放等问题。同时，极端气候和网络交易等因素也进一步加剧了资源压力。在野生资源急剧减少、产业技术基础薄弱的背景下，发展人工繁殖技术已成为缓解资源危机、推动山慈菇产业发展的关键路径。

2 山慈菇的人工繁殖

2.1 无性繁殖

2.1.1 分株繁殖 山慈菇的假鳞茎具备较强的再生能力，是其进行无性繁殖的主要器官。分株繁殖是山慈菇正品基原植物中最传统且应用最广泛的人工繁殖方式，尤其适用于基原植物的中小规模栽培实践。3 种植物都是多年生草本植物，地上部分每年更新，一般栽培 2~3 年即可采收^[11-12]，以独蒜兰为例，其分株栽培生活史可分为假鳞茎播种期、开花期、叶片及新假鳞茎生长期（叶期）、地上部分枯萎期（叶枯期）、休眠期的年周期循环。这种繁殖方式具有成活率高、遗传性状稳定、生长周期较短的优势，但也存在母球病害累积风险及繁殖系数低等问题，不适合大规模工业化生产^[15]。尤其是杜鹃兰繁殖效率尤为低下，通常每年 1 棵植株只有 1 个芽能够膨大形成 1 个假鳞茎。研究表明，杜鹃兰的这种顶端优势现象主要与植物激素调控相关：生长素通过调控异戊烯基转移酶基因的表达，抑制细胞

分裂素和独角金内酯的合成，从而间接抑制侧芽萌发^[16]。实验证实，去除顶端优势可以有效促进侧芽萌发，其机制可能与细胞壁扩张蛋白及水通道蛋白基因上调，导致自由水含量增加有关^[17]。

2.1.2 组织培养 山慈菇基原植物假鳞茎、芽等具有一定分化能力，可通过组织培养的方式快速繁育，获得的试管苗遗传稳定，对优良种质的扩繁具有明显优势。相关研究主要集中在类原球茎诱导增殖、丛芽诱导增殖及组培苗生根壮苗等方面。有研究者尝试利用叶片作为外植体进行组织培养，在独蒜兰和云南独蒜兰中均未能成功^[18]。目前，独蒜兰和杜鹃兰都可以利用假鳞茎及其侧芽，通过组织快繁技术获得小苗，但云南独蒜兰利用假鳞茎组织培养虽有少量生长表现，最终却变色死亡，可能由于消毒较强导致组织损伤（0.2% HgCl₂+1.5% NaClO 联合消毒，处理时间 10~20 min）^[18]。假鳞茎较种子易采集、易诱导且萌动速度更快，是杜鹃兰的优秀外植体材料^[19]，但外植体中可能存在共生菌，灭菌处理复杂，污染率和死亡率难以平衡。由表 1 可见，类原球茎诱导常采用 MS 基本培养基；萘乙酸和 6-BA 组合常用于丛芽的诱导增殖；而 1/2MS 培养基添加适宜浓度的吲哚丁酸对独蒜兰和杜鹃兰小苗生根都具有很好的效果，生根率均高于 90%，加入土豆汁和活性炭也有抗褐化和促进生长生根效果。

2.2 有性繁殖

2.2.1 山慈菇基原植物自然繁殖的生物学限制 自然状态下，山慈菇基原植物的结实率低（仅占开花植株的 5%），萌发也低（自然独立植株很少），限制了其种群发育和更新^[5]。从繁殖特性来看，3 种植物自然结实率普遍较低，但通过人工辅助授粉可有效改善这一状况。研究表明，杜鹃兰在适当疏花处理后（每株≤15 朵），于盛花期进行异株异花授粉，能显著提升结实率和种子质量^[29]。

然而，获得优质种子只是成功繁殖的第 1 步，对其种子萌发特性分析发现，萌发障碍主要归因于：（1）种子自身结构及营养储备缺陷^[30]。兰科种子体积微小且没有胚乳，内源营养物质不足，难以支持胚的发育和萌发。部分种类还存在后熟现象，胚未完全发育成熟，萌发能力受限。（2）种皮结构和化学成分形成障碍。兰科种子通常具有 2 层种皮，外种皮木质化形成机械阻隔，内种皮致密不透水，可能限制水分、氧气及营养吸收，这一原因被认为

表 1 山慈菇基原植物无性繁殖培养基配方及效果概况

Table 1 Overview of culture media and outcomes for asexual propagation of original *Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus*

研究材料	培养基类型	培养基配方	效果	文献
杜鹃兰假鳞茎	类原球茎诱导	MS	10 d 后开始萌动, 后形成原球茎, 表面长有白色根毛状物	19
杜鹃兰原球茎形成组织芽块	芽块生长	1/4MS+0.1 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+2.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+3%蔗糖+0.75%活性炭	45 d 内生增长率 51.03%, 增重率 52.49%	20
独蒜兰种子萌发后的幼嫩组织芽块	芽块生长	1/4MS+0.1 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+2.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+3%蔗糖+0.5%活性炭	培养 45 d, 增长率 51.03%, 增重率 52.49%	21
独蒜兰试管苗	类原球茎诱导	MS+0.3 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+0.3 mg·L ⁻¹ 激动素+100.0 mL·L ⁻¹ 土豆汁+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	诱导率达 (76.40±1.88) %	22
独蒜兰试管苗得到类原球茎	类原球茎增殖	1/2MS+2.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.5~1.0 mg·L ⁻¹ 激动素+100.0 mL·L ⁻¹ 土豆汁+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	最大增殖系数 (3.537 8±0.021 7)	22
独蒜兰假鳞茎	丛芽诱导	VW+0.2 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.1 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	25 d 开始萌发芽, 40 d 开始长侧芽	23
独蒜兰假鳞茎侧芽	丛芽增殖	MS+3.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	40 d 后, 1 个芽可增殖形成 2~3 个芽; 不断迭代, 增殖系数可达 4~6 倍	23
独蒜兰幼芽	丛芽增殖	VW+1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	芽的增殖系数为 7.6, 增殖的不定芽壮且生长快	24
独蒜兰丛生芽或假鳞茎	生根壮苗	1/2MS+1.0 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	30 d 形成完整根系, 生根率可达 90%	23
独蒜兰幼苗	幼苗生长	MSN+1.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+100.0 g·L ⁻¹ 土豆汁	避免了枝叶繁茂徒长问题, 利于球茎膨大	25
独蒜兰小球茎	生根壮苗	MS+0.1 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+0.1~0.3 mg·L ⁻¹ 激动素+50~100 mL·L ⁻¹ 土豆汁+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	长势最佳, 平均生根数 4.56 条	22
独蒜兰小苗	生根壮苗	MS+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+100.0 mL·L ⁻¹ 土豆汁+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	叶片绿, 苗长势好, 生根数 (3.43±0.53) 条	22
独蒜兰芽苗	生根	VW+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+0.2 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+0.3g·L ⁻¹ 活性炭	生根率达 92%, 平均根数 3.2 条	24
云南独蒜兰小苗	生根壮苗	1/2MS+2.0 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+0.3 mg·L ⁻¹ 6-BA	平均生根率 90.36%, 平均根长度 1.8 cm, 生根效果好	26
杜鹃兰小苗	生根	1/2MS+0.5 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	20 d 后, 原球茎基部分化出多条辐射状小根, 且长有白色绒毛, 生根率 100%	27
杜鹃兰根状茎	丛芽诱导及成苗生根	B5	顶端及侧端分化出芽, 30 d 后, 芽长成小苗, 基部长出辐射状小根, 且有白色根毛, 生根率达 100%	19
杜鹃兰无根苗	生根	1/2MS+0.3 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+0.5 g·L ⁻¹ 活性炭	30 d 后, 不定根诱导率高达 97.08%, 组培苗根壮且长, 根毛多	28
杜鹃兰无根苗	生根	1/2MS+0.3 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+0.5 g·L ⁻¹ 活性炭	30 d 后, 不定根诱导率高达 97.08%, 组培苗根壮且长, 根毛多	28

6-BA-6-苄氨基腺嘌呤。

6-BA-6-benzylaminopurine.

是杜鹃兰种子难以萌发的主要原因^[31], 显微观察发现, 独蒜兰种子表面具有网状纹饰, 内种皮紧贴胚难以分离^[22]。此外, 种子内部还可能还存在酚类化合物、脱落酸等萌发抑制物质, 抑制了胚的萌发活性^[32]。除以上主要因素外, 强光、土壤过酸等环境条件也可能影响兰科种子萌发^[33]。

为克服种子萌发障碍, 在种子采集和预处理阶段, 人们可以选择性的采集种皮尚未完全木质化的未成熟种子^[31], 或通过低温层积促进种子后熟、降解抑制物^[34], 或通过物理 (机械破皮、超声波)、化学 (碱液处理)、生物 (酶解) 方法进行前处理破除种皮障碍^[35]。在人工繁育阶段, 利用种子进行有性

繁殖主要有 2 大技术路线：(1) 通过优化培养基成分并添加外源激素，调控种子萌发环境，实现无菌条件下的离体萌发^[36]；(2) 基于兰科植物与真菌的天然共生关系，筛选适宜的促萌发真菌，模拟自然条件下的共生萌发过程^[35]。

2.2.2 无菌萌发培养

(1) 种子萌发：兰科种子数量庞大，通过无菌组织培养使种子萌发，具有繁殖效率高、不受季节限制等优势，是当前获得山慈菇基原植物种球的主要方式。研究者通过不断调整基础培养基选择、优化激素组合和添加天然有机物，大大提升了 3 种基原植物种子无菌萌发率、缩短萌发时间。独蒜兰和云南独蒜兰种子在 20~30 d 即可达到极高萌发率

(>95%)，而杜鹃兰种子萌发周期相对较长 (40~60 d)，萌发效果相对差 (80.23%)。但直接利用种子进行无菌萌发及后续培养获得山慈菇需要约 4 年时间，周期较长，成本较高，因此该方法目前大多只作为种球资源获得的补充手段。

因物种及种源的不同，且研究培养条件和采用的评价指标有差异，不同研究筛选出的最优培养基具有一定差异。3 种基原植物都主要以 1/2MS 和 B5 为基础培养基，且研究者发现添加适当蔗糖、活性炭和土豆汁对种子萌发具有一定促进作用，而香蕉汁可能具有抑制作用。大多数研究认为加入萘乙酸和 6-BA 激素组合能够显著促进种子萌发，但部分研究也发现 6-BA 可能抑制种子萌发^[37-38] (表 2)。

表 2 山慈菇基原植物种子无菌萌发培养基配方及效果概况

Table 2 Overview of culture media and outcomes for aseptic seed germination of original *Cremastrae Pseudobulbus Pleiones*

Pseudobulbus

研究材料	培养基配方	效果	文献
云南独蒜兰	MS+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	2~3 个月后, 小部分种子开始萌发或形成愈伤组织	18
	B5+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	30 d 萌发率达到 80% 以上, 45 d 后萌发率可达 98%	37
杜鹃兰	1/2MS+0.5 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	半年后极少数开始萌发	19
	1/2MS+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+2.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.05% 干酪素+2% 蔗糖+0.75% 活性炭+0.55% 琼脂	150 d 后开始萌发	20
	KC+0.5 mg·L ⁻¹ 激动素+1.3 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+1.0% 蔗糖+7.5% 土豆泥+0.5 g·L ⁻¹ 活性炭	萌发率达 32.87%, 萌发时间约 6 周	39
独蒜兰	B5+0.2 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	60 d 后, 原球茎诱导率 80.23%	40
	MS+1.5 mg·L ⁻¹ 吲哚乙酸+0.5 g·L ⁻¹ 活性炭+10.0 g·L ⁻¹ 蔗糖	萌发率 6.5%, 诱导出的原球茎数量多且较大	38
	1/2MS+1.5 mg·L ⁻¹ 吲哚乙酸+0.05% 干酪素+2% 蔗糖+0.75% 活性炭+0.55% 琼脂	诱导出原始球茎数量多, 而体积大, 平均直径 1~1.5 mm	41
	1/2MS+0.1 mg·L ⁻¹ 6-BA+1.0 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+2.0 g·L ⁻¹ 活性炭	种子萌发率最高, 小苗生长速率也最快	42
	B5+0.5 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	20 d 后开始萌发, 萌发率高且生长势最好	25
	1/2MS+0.1 mg·L ⁻¹ 激动素+100.0 mL·L ⁻¹ 土豆汁	种子萌发的小球茎长势一致, 颜色鲜绿, 且萌发率高达 95.9%	22
	VW+0.005 mg·L ⁻¹ 噻苯脲+0.3 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+20.0 g·L ⁻¹ 香蕉	萌发率为 39.3%	24

(2) 原球茎增殖分化：原球茎是兰科植物种子萌发早期形成的一种形态学结构，是兰科植物从胚胎状态过渡到完整植株的中间繁殖体，外观呈球形或卵圆形，表面可分化出芽点和假根，进一步培养成为小苗。由表 3 可见，在 3 种基原植物的原球茎增殖和分化组织培养过程中，B5、1/2MS 和 1/4MS 基础培养基使用最多，其中，B5 培养基对原球茎增殖效果尤为显著 (增殖系数可达 6~10 倍)，而低盐的 1/4MS 培养基更有利于分化阶段。大多研究都采

用分裂素与生长素的不同组合促进原球茎的增殖和分化，常用组合为 6-BA 和萘乙酸，而研究发现噻苯脲较 6-BA 具有更为显著的促杜鹃兰原球茎丛生芽诱导的效果 (诱导率可达 81.16%)^[47]。此外，加入土豆汁、蔗糖及抗褐化剂 (活性炭和聚乙烯吡咯烷酮等) 也有利于原球茎的生长。

2.2.3 共生培养 兰科植物能够与多种真菌形成菌根共生关系，这种互作关系在植物从种子萌发到成熟的全过程发挥着关键作用^[48]。独蒜兰、云南独

表 3 山慈菇基原植物原球茎增殖分化培养基配方及效果概况

Table 3 Overview of culture media and outcomes for protocorm proliferation and differentiation of original *Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus*

研究材料	培养基类型	培养基配方	效果	文献
云南独蒜兰愈伤组织 和原球茎	原球茎增殖	MS+5~10 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	生长速度慢, 转接多次后可增殖分化	18
云南独蒜兰原球茎	原球茎增殖	B5+1.5 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.5 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	30 d 后增殖诱导增殖率高, 为 58.1%, 死亡率低; 90 d 观察增殖后丛生苗长势好	37
杜鹃兰原球茎	原球茎增殖	MS+6.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.3 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	30 d 后每个外植体长出根状的原球茎, 继代增殖后增殖系数为 4~6 倍	27
杜鹃兰原球茎	原球茎增殖	B5+2%白糖+0.1%活性炭	增殖系数可达 6~10 倍	19
杜鹃兰原球茎	原球茎增殖	1/2MS+1.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+1.0 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+0.5 g·L ⁻¹ 活性炭	40 d 内增殖率可达 177.11%	43
杜鹃兰原球茎	原球茎增殖	1/2MS+30.0 g·L ⁻¹ 蔗糖+2.0 mg·L ⁻¹ 噻苯脲+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+25.0 mg·L ⁻¹ 谷胱甘肽	增殖率达 350.79%, 且褐化率低	44
杜鹃兰原球茎	原球茎增殖	1/2MS+30.0 g·L ⁻¹ 蔗糖+2.0 mg·L ⁻¹ 噻苯脲+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+25.0 mg·L ⁻¹ 谷胱甘肽	增殖率达 350.79%, 且褐化率低	44
杜鹃兰原球茎诱导 得到类原球茎	类原球茎增殖	B5+0.3 mg·L ⁻¹ 6-BA+1.0 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+0.5 mg·L ⁻¹ 吲哚丁酸+0.3 mg·L ⁻¹ 吲哚乙酸+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭+30.0 g·L ⁻¹ 土豆泥	45 d 后类原球茎增殖倍数高达 8.20 倍	45
独蒜兰原球茎纵切	原球茎增殖分化	1/2MS+5.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	50 d 后诱导率达 54.84%, 增殖倍数 2.71	42
独蒜兰原球茎	原球茎增殖	MS+2.0~3.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+1.0~1.5 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+100.0 mL·L ⁻¹ 土豆汁+1.0 g·L ⁻¹ 活性炭	最大增殖系数达 2.933±0.027	22
云南独蒜兰原球茎	叶芽诱导丛生芽增殖	1/2MS+1.5 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+0.5 mg·L ⁻¹ 6-BA	平均出芽数最多, 达 16 棵, 叶芽诱导、丛生芽增殖效果最好	26
杜鹃兰根状原球茎	原球茎分化	MS+2.0 mg·L ⁻¹ 6-BA+0.3 mg·L ⁻¹ 萘乙酸	芽和根同步生长, 30 d 长成 1 cm 小苗	27
杜鹃兰原球茎	丛生芽诱导增殖	1/4MS+1.5 mg·L ⁻¹ 噻苯脲+0.4 mg·L ⁻¹ 吲哚乙酸+30.0 g·L ⁻¹ 蔗糖	最大增殖系数达 3.16, 芽长势较好, 浅绿色	46
杜鹃兰原球茎	原球茎分化	1/2MS+0.4 mg·L ⁻¹ 吲哚乙酸+1.0 mg·L ⁻¹ 噻苯脲+30.0 g·L ⁻¹ 蔗糖+15.0 mg·L ⁻¹ Na ₂ S ₂ O ₃	平均芽数 3.95, 且褐化率低	44
杜鹃兰原球茎	丛生芽诱导	1/4MS+2.0 mg·L ⁻¹ 噻苯脲+0.2 mg·L ⁻¹ 萘乙酸+25.0 mg·L ⁻¹ Na ₂ S ₂ O ₃ +30.0 g·L ⁻¹ 蔗糖	诱导率可达 79.37%	44
杜鹃兰原球茎	丛生芽诱导	1/4MS+2.0 mg·L ⁻¹ 噻苯脲+0.1 mg·L ⁻¹ 吲哚乙酸+2.0 g·L ⁻¹ 聚乙烯吡咯烷酮	诱导率可达 81.16%	47

蒜兰和杜鹃兰通常只有 1~2 片叶子, 且多分布于荫蔽生境, 光合能力有限, 因此成熟植株可能仍需依赖共生真菌以获取碳源^[49]。值得注意的是, 这种共生关系可能会随植物发育阶段的需求变化及空间生态因子的改变等因素而发生动态调整^[50]。

(1) 与微生物共生研究: 近年来, 高通量分子测序技术与稳定同位素分析技术的应用为深入研究植物和微生物共生关系及其营养策略提供了强有力的技术支撑。研究表明, 杜鹃兰的共生真菌群落具有明显的发育阶段特异性和组织特异性。在原球茎阶

段, 该物种专一性地与小脆柄菇科 (Psathyrellaceae) 真菌形成共生关系^[50]; 而在成熟植株阶段, 共生真菌同时在根系和部分个体特有的珊瑚状根茎中定植, 其中珊瑚状根茎的真菌定植率显著高于根部^[51]。进一步分析发现, 珊瑚状根茎中的核心真菌操作分类单元 (operational taxonomic units, OTUs) 均归属于小脆柄菇科真菌, 而根部则主要定植典型的兰科植物共生丝核类真菌^[50,52-53]。稳定同位素证据显示, 杜鹃兰的异养程度与其主要共生真菌类群密切相关, 当形成珊瑚状根茎时, 通过与木腐生性的鬼伞

科真菌共生从枯木中获取营养^[52]；而在仅有根系的个体中，主要依赖丝核类真菌共生且表现出较低的真菌依赖性，部分个体在特定生境条件下甚至可以实现完全自养^[50,53]。这一现象表明成年杜鹃兰可能采取了一种灵活的共生策略，在维持与丝核类真菌共生的同时，还能够选择性地与腐生型鬼伞类真菌建立共生关系，从而拓展其营养获取途径。这可能是该物种分布广泛、能够适应干燥的山脊地带与湿润的溪边环境等多种环境条件的重要机制之一^[53]。研究表明，与独蒜兰共生的真菌的组成具有时间保守性，即从根系形成到衰老阶段，群落结构变化较小，始终保持相对稳定。这些共生真菌主要包括丝核类的角担菌目（*Cantharellales*）、蜡壳耳目（*Sebacinales*）及胶膜菌科（*Tulasnellaceae*）^[54]。对云南独蒜兰野生和栽培个体根进行高通量测序发现野生与栽培个体共生菌 OTUs 数量相近（9 个和 11 个），野生个体共生真菌主要集中在蜡壳耳目和木耳目（*Auriculariales*），栽培个体主要集中在胶膜菌目（*Tulasnellales*）和蜡壳耳目^[55]。

除菌根真菌外，非共生的植物内生真菌如子囊菌中的镰刀菌属 *Fusarium*、炭角菌属 *Xylaria*、链格孢属 *Alternaria*、毛壳菌属 *Chaetomium*、青霉菌属 *Penicillium*、刺盘孢属 *Colletotrichum* 等真菌类群常是兰科植物内生真菌的优势菌群^[56]。植物通常更易受到时间和环境因素影响而展现出对内生真菌不同的偏好性^[54]，研究发现，杜鹃兰内生真菌随海拔的增高而减少且不同地理位置根部内生优势真菌种类存在明显差异^[57]，而独蒜兰内生真菌随着根的生长发育丰富度和数量都不断增加^[54]。一些内生真菌可能

在植物生长发育、抗病抗逆及促进次生代谢产物中起到关键作用，如在内生真菌中深色有隔内生真菌（*dark septate endophytes, DSEs*）是一个重要的亚群，经常在高海拔、低温、干旱、养分匮乏等独特的环境中定植，并有助于宿主植物抵御恶劣条件，及促进植物生长^[58]，云南独蒜兰野生与栽培个体中均发现 *Phialocephala* 属就是典型的 DSEs 真菌^[55]。

（2）促萌发真菌的发现及共生条件优化：在兰科共生萌发过程中，适宜真菌可以有效地促进兰科种子萌发并长至幼苗，且共生培养植株具有萌花时间短、萌发率高、移栽幼苗活力强、抗病性优、提高药用植物有效成分含量等显著优势^[59]。这种基于自然共生关系的培养方法不仅能够有效解决种子萌发难题，同时能为兰科植物的大规模繁育提供可行的技术路径。

促萌发真菌的获得是进行种子共生萌发的关键，不相容的真菌可能会刺激萌发但不支持后续的幼苗发育^[60]。由于促萌发真菌主要定植在种子萌发过程中的原球茎中，从成熟植株根系中分离菌根真菌筛选促萌发真菌常常失败率高，目前最有效的获得方法是利用自然发生、原地诱导、树皮或土壤异地诱导得到的原球茎进行分离^[61]。由表 4 可见，已报道关于促山慈菇基原植物种子萌发真菌的研究多数集中在杜鹃兰物种中，独蒜兰仅见少量报道，云南独蒜兰促萌发真菌迄今尚未见报道。当前研究发现，杜鹃兰种子萌发阶段表现出对鬼伞类真菌的特异性依赖，分离获得的促萌发真菌的都属于鬼伞类，其中，辐毛鬼伞表现出最显著的促进种子萌发效果^[64,67]，具有极其重要的实用价值。早期研究发

表 4 已报道可促进山慈菇基原植物种子萌发的真菌

Table 4 Reported fungi for promoting seed germination of original plants of <i>Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus</i>			
促萌发真菌	萌发物种	促萌发效果	文献
木霉属	独蒜兰	萌发率达 84.6%	62
家园小鬼伞	杜鹃兰	3 周后萌发，萌发率为 (37.8±4.1) %，19 周后幼苗长新芽，新芽形成率 (59.0±10.7) %	51
小假鬼伞	杜鹃兰	3 周后萌发，萌发率 (33.3±5.9) %，19 周后幼苗长新芽，新芽形成率 (20.0±6.7) %	51
白假鬼伞	杜鹃兰	萌发率达到 (71.61±0.92) %，6 周后超 80% 的种子发芽，第 8 周超过 8% 的原球茎发育成幼苗	63
辐毛小鬼伞	杜鹃兰	2 个月长出原球茎，随后长叶生根	33
黄毛小鬼伞	杜鹃兰	能促萌发但萌发率较低，为 (6.2±1.8) %	64
假散生小鬼伞	杜鹃兰	具有一定促种子萌发能力，且对原球茎生长有明显促进作用	64
辛格脆柄菇	杜鹃兰	具有一定促萌发能力	64
晶盖脆柄菇	杜鹃兰	萌发率在 30 d 时分别为 (29.4±2.4) %	64
<i>Serendipita officinale</i>	独蒜兰	原球茎形成率为 (34.0±0.8) %	65
印度梨形孢	独蒜兰	原球茎形成率为 (34.48±5.30) %	65
蜡壳耳目菌株 LS01	独蒜兰	能够显著促进原球茎的形成 (85.18±7.36) % 和幼苗发育 (66.81±6.57) %	66

现从独蒜兰植株中分离的木霉属菌株能够促进萌发,但未在萌发原球茎中观察到菌丝团,且未进行后续培养,其是否为促种子萌发真菌仍待验证^[62]。近年,研究发现部分蜡壳耳目真菌能够有效促独蒜兰种子萌发。Yang 等^[65]发现 2 种无孢蜡壳菌,来自其他物种或环境的 *Serendipita officinale* 和 *Serendipita indica* 能够促进独蒜兰种子发育至幼苗期,且成苗比例显著高于 MS 培养基无菌培养,但也存在相当比例的萌发种子发育停滞并最终死亡的情况。从独蒜兰种子异地诱导获得的原球茎中分离得到蜡壳耳目菌株 LS01,发现该菌株能够显著促进原球茎的形成和幼苗发育,且效果显著优于 *Serendipita officinale* 和不接菌对照组^[66]。这些结果暗示独蒜兰可能与蜡壳耳目真菌特异性共生,后续还亟需分离得到更多独蒜兰促种子萌发真菌以验证其共生特异性。云南独蒜兰虽还未有促萌发真菌获得,但其根内高通量测序结果可以作为后续实验参考,其促萌发真菌的筛选可重点关注蜡壳耳目、胶膜目及木耳目。

目前已有研究进一步对杜鹃兰促萌发真菌辐毛鬼伞及白假鬼伞的营养需求特性及培养条件进行研究^[67-69]。其中辐毛鬼伞在 PDA 培养基中添加果糖 10.0 g/L、酵母粉 5.0 g/L、麦麸 15.0 g/L(35 °C、黑暗、pH 为 6.0)时菌丝生长最佳^[67],而白假鬼伞因菌株差异呈现不同营养需求,赵小红等^[68]研究表明其偏好可溶性淀粉和酵母膏(25 °C、pH 为 7.0),张玉璠^[69]发现麦芽糖和蛋白胨组合更适合白假鬼伞。利用真菌辐毛鬼伞及白假鬼伞进行共生栽培包括共生萌发、原球茎出苗及炼苗驯化 3 个阶段^[67,69]。共生萌发阶段,辐毛鬼伞在 OMA 培养基(25 °C、pH 为 7.0、黑暗)萌发率达 75.38%^[67],白假鬼伞在 OMA+纤维素 10 g/L(20 °C、pH 为 6.0、黑暗)体系更优^[69];原球茎出苗阶段常需要中等偏弱光照,辐毛鬼伞在 OMA+棉籽壳 5 g/L 体系出苗率可达 94.53%,并伴随原球茎增殖^[67],而白假鬼伞需要 1/4MS+头孢霉素 200 mg/L+活性炭 0.5 g/L+萘乙酸 0.2 mg/L+6-BA 1.5 mg/L 才能实现 72%出苗率^[69];驯化阶段研究发现腐殖质-椰糠-珍珠岩为 1:1:1 基质配合每 3 天补水至 40%含水量的管理最佳,且添加白假鬼伞对苗期生长无显著影响^[69]。为简化流程,肖鑫^[67]尝试建立一步成苗体系(木块 5 kg/m²+菌种 1 kg/m²+种子 50 mg/m²),但萌发率(33.69%)和成苗率(2.18%)仍较低,需进一步优化。

多数促萌发真菌的初步筛选都是在培养基环境下进行,为实现田间接种的规模化应用,还需要进一步验证促萌发真菌的生态适宜性,并开发易操作的直播栽培技术。在大号塑料板盒中模拟大田播种验证白假鬼伞的促萌发特性,发现其能够用于大田种植,实际萌发率可达 40.9%^[70]。在实际大田栽培中可在种子播种前提前将萌发菌白假鬼伞播种到铺好的木段上栽培,30 d 后播撒伴有杜鹃兰种子粉末的腐殖土,可培养杜鹃兰成苗。此外,有研究利用拟鬼伞属 *Coprinellus* 真菌栽培种通过分层播种(第一菌叶层-第一腐殖土层-萌发菌与木材制作的菌床-第二腐殖土层-第二菌叶层)的方式,将萌发菌、杜鹃兰种子及苦瓜粉和特丁基对苯二酚混合物播撒在菌床上实现共生地栽育苗,最高出苗率可达 45.6%^[71]。

(3) 共生萌发机制:兰科种子与促萌发真菌的共生萌发是受多种基因和蛋白质调控的复杂过程。其机制的揭示不仅有助于阐明这一特殊互作现象的生态学意义,更能为兰科植物规模化栽培和濒危资源保护提供理论支撑。近年来,研究者通过形态学观察、生化指标检测、同位素标记方法及多组学技术对其机制进行探索。兰科种胚吸水后会膨胀并出现表皮毛或假根,真菌菌丝多从胚柄或表皮毛侵入,诱导萌发并在皮层形成菌丝团。随后种胚继续膨大、种皮破裂、分生组织出现并分化成叶,菌丝团逐渐被消解并最终消失^[72]。该过程涉及信号识别与免疫防御、营养交换与能量代谢、激素调控等重要共生生理机制。植物在与不同类共生微生物(如丛枝菌根真菌、根瘤菌、促萌发真菌等)建立互作关系时,可能共享的一条细胞信号传导通路,即公共共生信号转导通路。已有研究表明,兰科植物与促萌发真菌共生过程中,钙/钙调素依赖性蛋白激酶、共生信号整合蛋白等丛枝菌根共生的关键因子在共生早期显著上调,提示其可能参与共生信号的感知与转导^[73]。

种子暴露在促萌发真菌菌丝附近时,植物可能释放信号分子(如丛枝菌根共生中报道的独脚金内酯^[74]、根瘤菌共生中报道的黄酮类物质^[75])吸引真菌靠近,同时,真菌也会释放如脂质、壳寡糖及脱乙酰基几丁质等^[76]信号物质激活共生基因避免被植物攻击,并释放纤维素、半纤维素、果胶降解相关^[77]的碳水化合物活性酶及其他胞外酶降解植物细胞壁,帮助菌丝穿透细胞壁。然而,兰科植物与

真菌特异性识别的分子基础、关键信号分子及信号转导途径，及植物如何在免疫防御与共生建立之间保持平衡等关键调控节点尚待深入研究。

真菌是兰科植物种子萌发和幼苗建成的重要营养来源，一方面，真菌可以通过定植改变植物代谢模式并提高营养利用率^[78]，如激活原球茎缺氧响应基因调节糖酵解和发酵代谢^[79]；另一方面，植物也可以通过消化菌丝团和通过活的菌丝获取真菌来源的海藻糖、葡萄糖及氨基酸等营养物质^[80]。共生萌发过程中，兰科植物主要水解真菌来源的海藻糖获得来自真菌的碳，并以葡萄糖和蔗糖的形式通过糖转运蛋白在细胞间转运，增强了定植细胞及相邻的未定植细胞中淀粉粒的积累^[81]。此外，也有研究发现寄主植物中合成的脂肪酸被转移到真菌中以维持菌根定植^[82]，Zhao 等^[83]发现共生过程中兰科植物原球茎可能也会为真菌提供脂质，可能形成双向营养交换模式。但是，共生体系中的具体流通营养物质及其动态变化规律尚不明确；相互之间营养流动模式存在争议，是营养双向流动、先获取后补偿或其他模式还不清楚。

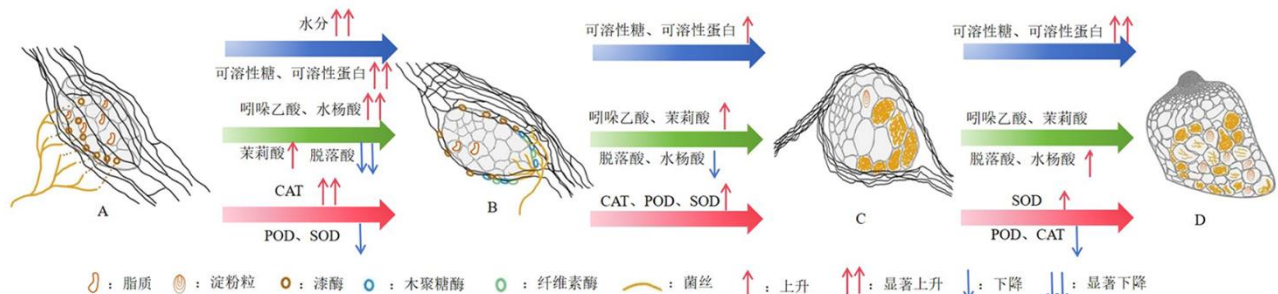
共生过程中，植物和真菌菌丝中关于赤霉素和生长素等激素相关基因表达变化显著。研究发现，外源的赤霉素会显著降低种子萌发率和真菌感染的细胞数量，而共生原球茎较非共生赤霉素/脱落酸的值及生长素含量更高^[84]，而脱落酸和茉莉酸含量下降，可能与更有利于真菌侵入、共生原球茎生长发育和组织分化更快有关。进一步研究发现兰科种子共生过程中会通过赤霉素 2-氧化酶基因介导赤霉素失活，避免赤霉素对共生信号的抑制，同时协调萌发与共生的同步进行^[85]。但真菌和种子协调激

素（如吲哚乙酸、赤霉素等）的合成与信号传导的具体模式和途径，不同发育阶段的激素调控差异与原因还未可知。

基于兰科种子与促萌发真菌共生萌发的大量研究，有研究通过形态组织学观察、生物化学分析、转录组数据分析等方法，对杜鹃兰与白假鬼伞共生萌发机制进行了初步探索^[86-87]，推测白假鬼伞可能主要通过物理和生理双重机制促进杜鹃兰种子萌发，一方面通过释放木聚糖酶、漆酶和纤维素酶等降解木质素种皮，增强透水性，解除物理休眠；另一方面发现脱落酸合成关键基因（如叶黄素环氧化酶、9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶 3、 β -胡萝卜素羟化酶）显著下调，揭示真菌可能抑制原球茎脱落酸合成，解除生理休眠。相关数据还表明过程中可能还涉及真菌促原球茎代谢增强、分解木质纤维素为原球茎提供碳源、真菌通过激素及抗氧化酶调控防御等方面（图 1），还需进一步的实验验证。

3 结语与展望

当前，山慈菇基原植物的人工繁殖技术体系主要分为无性繁殖（分株繁殖、组织培养）和有性繁殖（种子无菌萌发、共生培养）2 种（图 2）。以分株栽培和组织培养为主的无性繁殖技术具有遗传性状稳定、生长周期较短等优势，是保持优良品种特性的重要繁殖方式。然而，这类方法存在繁殖系数低、母株资源消耗大等固有缺陷，难以满足规模化栽培的需求。相比之下，有性繁殖依托兰科植物种子数量庞大的优势，通过无菌培养体系提供外源营养或共生真菌诱导，克服种子存在营养储备缺乏和种皮结构限制等萌发障碍，展现出更大的产业化潜力。目前，无菌种子萌发技术已相对成熟，但从



A-真菌侵入种胚前；B-真菌侵入种胚中；C-真菌侵入种胚后；D-菌丝团被降解；CAT-过氧化氢酶；POD-过氧化物酶；SOD-超氧化物歧化物。
A-before fungal invasion into embryo; B-during fungal invasion into embryo; C-after fungal colonization of embryo; D-degradation of fungal hyphal coils;
CAT-catalase; POD-peroxidase; SOD-superoxide dismutase.

图 1 基于形态学观察、生理指标变化及转录组数据分析杜鹃兰种子与白假鬼伞的共生萌发过程

Fig. 1 Symbiotic germination process of *Cremastra appendiculata* seeds and *Coprinopsis lagopus*, based on morphological observations, physiological indicator changes, and transcriptome data analysis



图 2 山慈菇基原植物的人工繁育方式

Fig. 2 Artificial propagation methods for original plants of *Cremastrae Pseudobulbus Pleiones Pseudobulbus*

种子萌发到形成可采收的假鳞茎需要长达 4 年的培养周期，且该工艺流程复杂、操作专业性强、污染风险高，加之组培苗移栽后环境适应性差、成活率不稳定等问题，制约了其产业化应用。近年来，基于自然共生关系的种子接菌共生萌发技术因其能够显著缩短萌发时间、提高成苗效率，且能增强幼苗的抗逆性和环境适应性，而受到广泛关注，有望成为突破人工栽培瓶颈的关键途径。

目前，杜鹃兰已筛选获得多种促萌发真菌并实现田间试验验证，且开始探索共生萌发机制，而独蒜兰和云南独蒜兰方面仍处于起步阶段，促萌发真菌筛选数量有限、共生特异性尚未明晰，云南独蒜兰甚至尚无有效共生真菌分离报道。将共生栽培技术应用于产业化中，有望实现从实验室研究向田间大规模生产的转化。目前，兰科药用植物天麻已成功依赖蜜环菌构建“木材+蜜环菌+天麻”三结合的商业化栽培体系，形成了较为完整的种源繁育、菌材扩繁与田间推广标准，成为兰科植物共生栽培产业化的典范。同时，部分石斛属药用植物也已开展了促萌发真菌辅助栽培实践，在提高播种成苗率和移栽成活率方面取得了积极成效^[59]。这些成功经验表明，通过筛选优势真菌、建立稳定的共生体系并形成标准化栽培技术，是兰科药材实现规模化生产的可行路径。然而，基于共生培养的山慈菇人工繁殖仍存在菌株资源探索不足、共生机制不明、技术标准缺失及田间应用转化率等瓶颈问题。未来，以山慈菇高质量产业化栽培及资源保护为靶向，可重点从以下几个方面进行研究。

3.1 促萌发真菌的筛选与共生栽培产业化

促萌发真菌的筛选是实现山慈菇基原植物共生

培养的前提和关键。目前针对山慈菇基原植物促萌发真菌资源的发掘仍十分有限，现阶段筛选的促萌发真菌多来源于成熟植株根部共生菌，但这种方法成功率较低，未来应在此基础上拓展菌源获取策略，如通过原地或异地接菌诱导萌发获得原球茎^[66]，再分离其共生菌株，从而提升促萌发真菌的筛选效率与实用性。

种子来源的遗传背景在促萌发过程中的作用不容忽视。兰科植物种子萌发过程中存在显著的“种源-菌株互作”现象，即不同种源的种子亲和的真菌株系差异显著^[88]。以杜鹃兰属为例，来自不同地区归属于同一菌种的白假鬼伞菌株，也表现出显著的促萌发能力差异^[70]。表明种子对促萌发真菌的亲合性存在地域性适应甚至共进化特征。因此，今后需系统引入不同地理来源、不同遗传背景的山慈菇种子材料，结合真菌株系的筛选试验，确定最优“种子-真菌”组合。同时，不应忽略其他兰科植物来源真菌类群的潜在应用价值，这些“跨物种来源”真菌可能具有意外的促萌发能力，亦可作为资源补充进行开发。

在筛选出具有潜力的促萌发真菌之后，还需开展实地条件下的验证与技术优化。共生真菌在自然或半自然条件下能否持续发挥促萌发效应，是从实验室走向应用的关键环节。未来可探索如“种子包衣接种”“基质层播接菌”等简便实用的接菌方式，提升操作性和田间可推广性。同时，还应探索将优势促萌发真菌制备成标准化的微生物菌剂或菌肥，使其可推广、可贮运、可商品化，从而支撑高效栽培体系的建立。在农业领域已有成熟案例可供参考。如根瘤菌接种剂广泛用于豆科作物以提高固氮

效率；解磷菌和解钾菌制剂则能增强土壤养分有效性。这类产品通常采用载体固定、液体或固体发酵、低温干燥和缓释包埋等工艺，以保持菌株活性和运输稳定性。由此可见，若能结合现代发酵工程、合适载体和缓释技术，将山慈菇促萌发真菌制备为标准化菌剂，不仅技术上可行，也将为药用植物产业化栽培提供有力支撑。

此外，应注重菌株的生态安全性。接种外源真菌可能对本地土壤微生物群落及生态系统造成干扰，甚至潜在风险^[89]。因此，在规模化应用前，应对接种菌株进行严格的生物安全评估、生态模拟预实验及本地化适应性验证，结合气候、土壤与作物特征构建菌株应用可行性预测模型。对于成功实现共生栽培的山慈菇植株，亦需从药用角度持续评价菌根真菌对其药材品质的影响。应通过系统对比加菌栽培、未加菌栽培与野生植株的化学成分、活性成分及代谢特征，厘清共生真菌对药用质量的调控机制，为后续药材标准制定和产业化开发提供科学依据。

3.2 真菌促萌发机制的揭示

目前，关于山慈菇基原植物与促萌发真菌的共生机制研究仍处于起步阶段，仅杜鹃兰与其促萌发真菌白假鬼伞的互作关系有初步报道，涉及激素信号、碳氮交换与菌丝侵染过程等方面。未来研究应以兰科植物已有的营养互惠、激素调控、信号识别等共生模式为基础，系统开展山慈菇基原植物与促萌发真菌之间在细胞结构、生理生化、分子信号通路等多层面的互作机制研究。具体可聚焦于真菌侵染路径与种子组织响应的组织学观察；共生早期碳氮磷转运过程的动态监测；共生相关转录因子、受体激酶等相关基因的表达变化及信号通路的识别；利用转录组、代谢组方法解析促萌发关键因子等。

通过揭示促萌发机制，不仅能为高效共生接种体系构建提供理论依据，也有助于深入理解兰科植物在“无胚乳种子”背景下如何通过真菌共生实现异养萌发。此外，研究将为丰富和完善兰科植物-菌根真菌共生理论体系提供重要案例，推动其在生态恢复、物种保护及药用植物育种等领域的应用拓展。

3.3 微生物群落协同作用与生态应用研究

促萌发真菌从实验室条件迁移至自然环境后，其活性和功能往往受到土壤类型、气候条件及原生微生物群落的强烈影响，可能导致促萌发真菌失活或定植失败。如某些土壤微生物群落可能通过竞争

或拮抗作用阻碍菌根菌丝的建立^[90]，进而抑制其促生效应。因此，在研究单一促萌发真菌作用的同时，更应系统地评估其在真实生态背景下的适应性及共生网络中的协同机制。

当前对山慈菇3种基原植物微生物群落的研究仍以菌根真菌为主，尚缺乏对根际细菌、内生真菌、营腐生真菌、病毒等其他关键微生物类群的系统认知。未来应从单一真菌走向“微生物组”整体认知，采用宏基因组、宏转录组、代谢组等手段联合解析山慈菇植物-真菌-细菌的多层次互作机制，并探索有益菌群的组合接种策略。

此外，现代农业实践如长期使用化肥农药、种质单一化，已导致栽培植物根际微生物群落的“功能简化”，降低了其抗逆性和适应能力。针对这一现象，近年来提出“微生物组再野化”理论，即通过引入野生祖先植物的共生微生物成员，恢复栽培种的微生态系统功能^[91]。已有研究表明，恢复原生土壤微生物群落可显著提升植物生物量和抗逆性^[92]，野生药用植物根际中富集的特异微生物也展现出较强的促生和防病潜力^[93]。因此，探索适合山慈菇种植生态环境的微生物重构策略，有望为实现高效共生栽培、提升药材质量和推动产业可持续发展提供理论与技术支撑。

3.4 山慈菇资源保护与濒危种群再引种

山慈菇3种基原植物的野生种群均处于濒危状态，当前的保护策略主要依赖于自然保护区建设和植物园迁地保存，尽管在一定程度上缓解了资源流失，但在种群更新与自然生态系统重建方面效果有限。基于共生繁育技术的“再引种”策略为其野外资源恢复提供了现实路径，即将人工繁育获得的个体重新引入其历史分布区或适生生境中，以重建自然种群，实现自我维持。兰科植物的野外种群恢复包括选择发育阶段特异性真菌、优化种子与真菌共培养体系、实施多点野外试验及长期监测等环节。这种方法已在多地成功实现了包括石斛属、虾脊兰属、羊耳蒜属等兰科濒危植物的野外种群重建^[94]，为山慈菇种群恢复提供了可行模板。

有效开展山慈菇基原植物再引种的关键在于：获得具有生态特异性、可促进共生萌发的菌株；在适宜生境中建立接种育苗与过渡驯化体系，确保成苗适应性；逐步构建“离体繁育-定点引种-自然更新”的连贯技术路径。同时，应加强对再引种区域微环境、微生物群落及植物-真菌互作的长期监测，

评估再引种个体的存活、生长、开花结实等动态，优化引种策略。未来还可探索将“再引种”与生态修复、农林系统融合，推动山慈菇资源保护与产业发展协同前行。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 中国药典 [S]. 一部. 2020: 34.
- [2] 张超, 高一军, 孙启慧, 等. 山慈菇化学成分信息库的构建 [J]. 中药材, 2024, 47(12): 3165-3176.
- [3] 陈诗, 赵玥, 王振, 等. 山慈菇药理作用及临床应用研究进展 [J]. 中华中医药学刊, 2023, 41(6): 247-250.
- [4] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第十四卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1980: 64.
- [5] 王了德, 杨孔. 舟曲县独蒜兰分布及居群特征 [J]. 林业科技通讯, 2023(2): 85-87.
- [6] 张伟, 蒋宏, 郝厚诚, 等. 独蒜兰属植物濒危状况评估及保护对策 [A] // 云南省科技学会, 云南省野生动植物保护协会. 生物多样性研究 [C]. 昆明: 云南科技出版社, 2021: 188-198.
- [7] 国家重点保护野生植物名录 [S]. 2021: 6.
- [8] 刘俊宇, 秦旭华, 高攀, 等. 山慈菇品种的本草考证 [J]. 中华中医药杂志, 2024, 39(9): 4855-4859.
- [9] 陈家仪, 杨洁瑜, 侯惠婵, 等. 山慈菇及其 6 种混伪品的生药学研究 [J]. 中药材, 2025, 48(1): 64-70.
- [10] 席少阳, 涂工涵, 龚华乾, 等. 基于最大熵模型和地理探测器的山慈菇基原植物潜在适生区空间分布特征及影响因素研究 [J]. 中国中医药信息杂志, 2025, 32(2): 7-13.
- [11] 吴沙沙, 戴中武, 凌瑞, 等. 杜鹃兰无公害种植体系研究 [J]. 世界中医药, 2020, 15(15): 2249-2254.
- [12] 吴沙沙, 沈立明, 曹孟霞, 等. 独蒜兰和云南独蒜兰无公害种植体系研究 [J]. 世界中医药, 2020, 15(13): 1920-1925.
- [13] 施雨岑. 光照和水分对独蒜兰 (*Pleione bulbocodioides*) 生理和化学成分累积的影响 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2022.
- [14] 韦顺能, 刘开桃, 尚斌, 等. 珍稀药材山慈菇基原植物资源与产业现状调查 [J]. 耕作与栽培, 2025, 45(4): 79-83.
- [15] 吴必锋, 谢镇国, 余永富, 等. 独蒜兰分株繁殖增殖系数影响因素试验 [J]. 林业调查规划, 2019, 44(5): 105-107.
- [16] Lv X, Zhang M S, Li X L, *et al.* Transcriptome profiles reveal the crucial roles of auxin and cytokinin in the “shoot branching” of *Cremastra appendiculata* [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(11): 3354.
- [17] 吕享, 李小兰, 阙云飞, 等. 杜鹃兰侧芽萌发及其相关基因表达分析 [J]. 植物生理学报, 2018, 54(9): 1467-1474.
- [18] 吴丽芳, 张素芳, 杨春梅, 等. 滇独蒜兰的组织培养研究 [J]. 云南农业大学学报, 2005, 20(5): 749-752.
- [19] 毛堂芬, 刘涛, 刘作易, 等. 杜鹃兰离体快繁技术研究 [J]. 中药材, 2007, 30(9): 1057-1059.
- [20] 廖婷婷. 山慈菇 (杜鹃兰) 快速繁殖技术体系的建立 [D]. 成都: 西南交通大学, 2012.
- [21] 廖婷婷, 邹嘉欣, 王万军. 山慈菇快速繁殖体系的建立 [J]. 北方园艺, 2012(9): 121-125.
- [22] 黄伟鹏. 独蒜兰新型快速繁殖体系的研究 [D]. 杭州: 浙江中医药大学, 2018.
- [23] 李洪林, 付志惠, 杨波. 独蒜兰的离体快速繁殖 [J]. 植物生理学通讯, 2005, 41(5): 632.
- [24] 李斌, 陈杰, 叶鹏. 独蒜兰离体快繁技术研究 [J]. 湖南林业科技, 2019, 46(4): 17-22.
- [25] 张丽娜, 桂阳, 王沁, 等. 独蒜兰组培快繁技术体系的优化 [J]. 中药材, 2017, 40(12): 2775-2778.
- [26] 李蕾. 云南独蒜兰组培快繁技术研究 [J]. 安徽农学通报, 2018, 24(1): 10-12.
- [27] 毛堂芬, 丁映. 杜鹃兰的组织培养与植株再生 [J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(6): 716.
- [28] 王跃华, 陈芳, 陈燕, 等. 杜鹃兰无根苗生根与组培苗移栽研究 [J]. 安徽农业科学, 2020, 48(22): 172-173.
- [29] 田海露, 吕享, 高燕燕, 等. 人工授粉对杜鹃兰结实率及果实生长的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2019, 41(4): 683-690.
- [30] 杨宁线, 彭思静, 刘思佳, 等. 珍稀药用植物杜鹃兰种子萌发的研究进展 [J]. 北方园艺, 2021(3): 144-148.
- [31] 彭思静, 高燕燕, 杨宁线, 等. 杜鹃兰种子非共生萌发中的形态结构变化 [J]. 种子, 2021, 40(12): 1-8.
- [32] Fang L, Xu X, Li J, *et al.* Transcriptome analysis provides insights into the non-methylated lignin synthesis in *Paphiopedilum armeniacum* seed [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 524.
- [33] 王静, 潘长能, 王淙薇, 等. 辐毛小鬼伞对杜鹃兰种子萌发的促进作用 [J]. 中药材, 2023, 46(11): 2658-2662.
- [34] 张艺祎, 李云霞, 骆亮, 等. 冷藏期间 3 种独蒜兰碳水化合物及激素含量变化 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(11): 115-118.
- [35] 吉军. 白假鬼伞降解杜鹃兰种皮木质纤维素的作用机理 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.
- [36] 王汪中. 杜鹃兰种子萌发障碍原因及其破除方法研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2017.
- [37] 黄永会, 朱国胜, 毛堂芬, 等. 云南独蒜兰原球茎诱导与增殖的研究 [J]. 贵州农业科学, 2009, 37(7): 16-18.
- [38] 宋晓婕. 山慈菇 (独蒜兰) 种子无菌萌发与植株再生 [D]. 成都: 西南交通大学, 2010.
- [39] 王汪中, 张明生, 吕享, 等. 杜鹃兰种子萌发适宜培养基的筛选 [J]. 北方园艺, 2017(11): 157-161.

- [40] 王跃华, 陈芳, 陈燕, 等. 杜鹃兰种子快速萌发产生原球茎研究 [J]. 种子, 2020, 39(9): 147-150.
- [41] 尤超, 宋晓婕, 石彩娟, 等. 不同培养基对山慈姑种子无菌萌发的影响 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39(26): 16006-16007.
- [42] 张燕, 黎斌, 祁桦, 等. 濒危兰科植物独蒜兰的快繁技术研究 [J]. 陕西农业科学, 2013, 59(3): 57-59.
- [43] 吴彦秋, 吕享, 李小兰, 等. 杜鹃兰原球茎增殖培养条件 [J]. 北方园艺, 2016(19): 124-128.
- [44] 叶睿华. 杜鹃兰组织培养中褐变成分及其影响因素研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2018.
- [45] 陈芳, 覃顺旺, 王跃华, 等. 杜鹃兰类原球茎快速增殖研究 [J]. 种子, 2021, 40(6): 141-145.
- [46] 吴彦秋. 兰科几种珍稀药用植物的丛生芽诱导研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2017.
- [47] 刘思佳, 高燕燕, 杨宁线, 等. 杜鹃兰丛生芽诱导发生的适宜条件 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(9): 3022-3028.
- [48] Martin F M, van der Heijden M G A. The mycorrhizal symbiosis: Research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application [J]. *New Phytol*, 2024, 242(4): 1486-1506.
- [49] Zhang W, Huang W, Zhang S B. The study of a determinate growth orchid highlights the role of new leaf production in photosynthetic light acclimation [J]. *Plant Ecol*, 2017, 218(8): 997-1008.
- [50] Zahn F E, Lee Y I, Gebauer G. Fungal association and root morphology shift stepwise during ontogenesis of orchid *Cremastra appendiculata* towards autotrophic nutrition [J]. *AoB Plants*, 2022, 14(3): plac021.
- [51] Yagame T, Funabiki E, Nagasawa E, et al. Identification and symbiotic ability of Psathyrellaceae fungi isolated from a photosynthetic orchid, *Cremastra appendiculata* (Orchidaceae) [J]. *Am J Bot*, 2013, 100(9): 1823-1830.
- [52] Suetsugu K, Haraguchi T F, Tayasu I. Novel mycorrhizal cheating in a green orchid: *Cremastra appendiculata* depends on carbon from deadwood through fungal associations [J]. *New Phytol*, 2022, 235(1): 333-343.
- [53] Yagame T, Lallemand F, Selosse M A, et al. Mycobiont diversity and first evidence of mixotrophy associated with Psathyrellaceae fungi in the chlorophyllous orchid *Cremastra variabilis* [J]. *J Plant Res*, 2021, 134(6): 1213-1224.
- [54] Qin J, Feng J Q, Zhang W, et al. Mycorrhizal fungal partners remain constant during a root lifecycle of *Pleione bulbocodioides* (Orchidaceae) [J]. *J Fungi*, 2021, 7(11): 994.
- [55] Qin J, Zhang W, Ge Z W, et al. Molecular identifications uncover diverse fungal symbionts of *Pleione* (Orchidaceae) [J]. *Fungal Ecol*, 2019, 37: 19-29.
- [56] 谭小明, 周雅琴, 陈娟, 等. 药用植物内生真菌多样性研究进展 [J]. 中国药理学杂志, 2015, 50(18): 1563-1580.
- [57] 任玮, 杨韧, 张永新, 等. 中国中部太白山不同海拔杜鹃兰根部内生真菌多样性 [J]. 菌物学报, 2021, 40(5): 992-1007.
- [58] Netherway T, Bengtsson J, Buegger F, et al. Pervasive associations between dark septate endophytic fungi with tree root and soil microbiomes across Europe [J]. *Nat Commun*, 2024, 15(1): 159.
- [59] Leng C Y, Hou M Y, Xing Y M, et al. Perspective and challenges of mycorrhizal symbiosis in orchid medicinal plants [J]. *Chin Herb Med*, 2024, 16(2): 172-179.
- [60] Ma G H, Chen X G, Selosse M A, et al. Compatible and incompatible mycorrhizal fungi with seeds of *Dendrobium* species: The colonization process and effects of coculture on germination and seedling development [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 823794.
- [61] Shao S C, Burgess K S, Cruse-Sanders J M, et al. Using *in situ* symbiotic seed germination to restore over-collected medicinal orchids in southwest China [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 888.
- [62] 杨友联, 刘作易, 朱国胜. 独蒜兰种子共生萌发研究 [J]. 微生物学通报, 2008, 35(6): 909-912.
- [63] Gao Y Y, Peng S J, Hang Y, et al. Mycorrhizal fungus *Coprinellus disseminatus* influences seed germination of the terrestrial orchid *Cremastra appendiculata* (D. Don) Makino [J]. *Sci Hortic*, 2022, 293: 110724.
- [64] Pan Z N, Wang J, He S S, et al. Enhancing seed germination of *Cremastra appendiculata*: Screening and identification of four new symbiotic fungi in the Psathyrellaceae family [J]. *J Microbiol*, 2024, 62(8): 671-682.
- [65] Yang J, Li N Q, Gao J Y. Roles of mycorrhizal fungi on seed germination of two Chinese medicinal orchids: Need or do not need a fungus? [J]. *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1415401.
- [66] 云南大学. 蜡壳耳目菌株 LS01 及其促进独蒜兰种子萌发形成幼苗的应用: 中国, CN120118759 A [P]. 2025-06-10.
- [67] 肖鑫. 杜鹃兰种子与真菌共生培养一步成苗技术研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2024.
- [68] 赵小红, 雷美艳, 韩量, 等. 杜鹃兰种子共生萌发真菌的生物学特性 [J]. 菌物学报, 2025, 44(1): 64-74.
- [69] 张玉璠. 杜鹃兰种子共生萌发影响因子与试管苗驯化条件研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.
- [70] 西峡县占领菌业有限公司. 一种促进毛慈菇萌发的共生真菌及其应用和栽培方法: 中国, CN118792171 A [P]. 2024-10-18.
- [71] 陕西理工大学, 陕西森盛菌业科技有限公司. 杜鹃兰

- 共生地栽育苗方法: 中国, CN116616113 A [P]. 2023-08-22.
- [72] Chen J, Wang H, Liu S S, *et al.* Ultrastructure of symbiotic germination of the orchid *Dendrobium officinale* with its mycobiont, *Sebacina* sp. [J]. *Aust J Bot*, 2014, 62(3): 229-234.
- [73] Miura C, Yamaguchi K, Miyahara R, *et al.* The mycoheterotrophic symbiosis between orchids and mycorrhizal fungi possesses major components shared with mutualistic plant-mycorrhizal symbioses [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2018, 31(10): 1032-1047.
- [74] Martin F M, Uroz S, Barker D G. Ancestral alliances: Plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria [J]. *Science*, 2017, 356(6340): eaad4501.
- [75] Hassan S, Mathesius U. The role of flavonoids in root-rhizosphere signalling: Opportunities and challenges for improving plant-microbe interactions [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(9): 3429-3444.
- [76] Ghirardo A, Fochi V, Lange B, *et al.* Metabolomic adjustments in the orchid mycorrhizal fungus *Tulasnella calospora* during symbiosis with *Serapias vomeracea* [J]. *New Phytol*, 2020, 228(6): 1939-1952.
- [77] Chen J, Tang Y J, Kohler A, *et al.* Comparative transcriptomics analysis of the symbiotic germination of *D. officinale* (Orchidaceae) with emphasis on plant cell wall modification and cell wall-degrading enzymes [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 880600.
- [78] Chen J, Liu S S, Kohler A, *et al.* iTRAQ and RNA-seq analyses provide new insights into regulation mechanism of symbiotic germination of *Dendrobium officinale* seeds (Orchidaceae) [J]. *J Proteome Res*, 2017, 16(6): 2174-2187.
- [79] Xu Z X, Zhu X M, Yin H C, *et al.* Symbiosis between *Dendrobium catenatum* protocorms and *Serendipita indica* involves the plant hypoxia response pathway [J]. *Plant Physiol*, 2023, 192(3): 2554-2568.
- [80] Zahn F E, Söll E, Chapin T K, *et al.* Novel insights into orchid mycorrhiza functioning from stable isotope signatures of fungal pelotons [J]. *New Phytol*, 2023, 239(4): 1449-1463.
- [81] Zhao D K, Mou Z M, Ruan Y L. Orchids acquire fungal carbon for seed germination: Pathways and players [J]. *Trends Plant Sci*, 2024, 29(7): 733-741.
- [82] Jiang Y N, Wang W X, Xie Q J, *et al.* Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi [J]. *Science*, 2017, 356(6343): 1172-1175.
- [83] Zhao Z Y, Wang Y Y, Yang L N, *et al.* Metabolic shifts and nutrient transfer patterns in orchid seeds during symbiotic germination [J]. *Plant Cell Environ*, 2025, 48(8): 6406-6420.
- [84] Chen J, Yan B, Tang Y J, *et al.* Symbiotic and asymbiotic germination of *Dendrobium officinale* (Orchidaceae) respond differently to exogenous gibberellins [J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(17): 6104.
- [85] Miura C, Furui Y, Yamamoto T, *et al.* Autoactivation of mycorrhizal symbiosis signaling through gibberellin deactivation in orchid seed germination [J]. *Plant Physiol*, 2023, 194(1): 546-563.
- [86] Gao Y Y, Ji J, Zhang Y J, *et al.* Biochemical and transcriptomic analyses of the symbiotic interaction between *Cremastra appendiculata* and the mycorrhizal fungus *Coprinellus disseminatus* [J]. *BMC Plant Biol*, 2022, 22(1): 15.
- [87] 吉军, 张玉琰, 肖鑫, 等. 白假鬼伞漆酶基因家族鉴定及表达模式 [J]. *植物生理学报*, 2023, 59(11): 2027-2038.
- [88] Zhao Z Y, Yang L N, Wang Y Y, *et al.* Unlocking germination: The role of mycorrhizal strain and seed provenance in driving seed germination of a widespread terrestrial orchid [J]. *Mycorrhiza*, 2025, 35(2): 18.
- [89] Hart M M, Antunes P M, Chaudhary V B, *et al.* Fungal inoculants in the field: Is the reward greater than the risk? [J]. *Funct Ecol*, 2018, 32(1): 126-135.
- [90] Rozmoš M, Bukovská P, Hršelová H, *et al.* Organic nitrogen utilisation by an arbuscular mycorrhizal fungus is mediated by specific soil bacteria and a protist [J]. *ISME J*, 2022, 16(3): 676-685.
- [91] Raaijmakers J M, Kiers E T. Rewilding plant microbiomes [J]. *Science*, 2022, 378(6620): 599-600.
- [92] Averill C, Anthony M A, Baldrian P, *et al.* Defending earth's terrestrial microbiome [J]. *Nat Microbiol*, 2022, 7(11): 1717-1725.
- [93] Cao X H, Yuan Q J, Hu C C, *et al.* Wild wisdom meets cultivation: Comparative rhizomicrobiome analysis unveils the key role of *Paraburkholderia* in growth promotion and disease suppression in *Coptis chinensis* [J]. *Microbiome*, 2025, 13(1): 150.
- [94] Zhao D K, Selosse M A, Wu L M, *et al.* Orchid reintroduction based on seed germination-promoting mycorrhizal fungi derived from protocorms or seedlings [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 701152.

[责任编辑 赵慧亮]