

真菌诱导植物次生代谢产物积累的信号机制及在药用植物中的应用

崔晋龙¹, 付少彬², 高 芬¹, 王梦亮^{1*}

1. 山西大学 应用化学研究所, 山西 太原 030006

2. 山东省莱芜市药品检验所, 山东 莱芜 271100

摘 要: 采用真菌诱导植物特定次生代谢产物的积累已成为近年研究的热点领域之一。以近年来国内外研究报道为基础, 介绍了诱导子的概念及研究概况, 重点介绍了真菌诱导子调节植物次生代谢产物积累的早期信号机制, 包括植物细胞对诱导子信号的识别、诱导子信号的转导和转移因子对信号的整合等方面; 对我国学者利用诱导子促进生物碱、萜类、皂苷、黄酮类等关键活性化合物在药用植物积累中的应用进行了综述。对进一步完善人们对中药材道地性影响因素的认识, 推动这一技术在我国药用植物品质改良中的应用等方面具有重要的参考价值。

关键词: 真菌诱导子; 分子机制; 次生代谢产物; 药用植物; 信号传递

中图分类号: R282.2 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2012)08-1647-05

Signal mechanism of secondary metabolites accumulation in plants induced by fungus and its application in medicinal plants

CUI Jin-long¹, FU Shao-bin², GAO Fen¹, WANG Meng-liang¹

1. Institute of Applied Chemistry, Shanxi University, Taiyuan 030006, China

2. Laiwu Institute for Drug Control, Laiwu 271100, China

Key words: fungal elicitor; molecular mechanism; secondary metabolites; medicinal plant; signal transmission

广义诱导子(elicitor)是指能够诱发植物次生代谢产物积累的生物与非生物影响因子^[1], 而第6次世界细胞培养大会^[2]将诱导子定义为仅来自生物的、能够引起植物过敏反应的化合物, 来自植物细胞的为内生诱导子(endogenous elicitor), 来自微生物的为真诱导子(genuine elicitor)。近年来, 来自真菌的诱导子研究较多, 主要包括几丁质、多糖、寡糖、多肽与蛋白、糖蛋白或糖脂、不饱和脂肪酸等^[3-5]。采用真菌诱导子诱导植物产生特定次生代谢产物的理论与实践取得了很大的进展, 本文以近年研究报道为依据, 综述真菌诱导子作用于植物的早期信号机制和在药用植物中的应用研究动态, 为本领域的理论认识和应用提供参考。

1 真菌诱导植物次生代谢产物积累的信号机制

尽管真菌诱导植物次生代谢产物积累的机制仍不完全清楚, 但随着研究的深入, 越来越多的证据表明真菌对植物次生代谢物的诱导属于防御反应的

范畴^[6]。诱导子被植物细胞膜或细胞质中的接受体识别后, 受体激酶被激活, 并直接或间接地激活它们相应的激活因子, 如离子通道、G-蛋白、脂酶和激酶等, 激活因子则通过第2信使或偶联反应, 进一步的扩大这种效应, 进而引起下游基因表达的改变, 产生特定次生代谢产物^[7]。

1.1 诱导子信号的识别

诱导子被受体蛋白识别, 具有结构专一性^[8], 是诱导反应发生的第一步。Fliegmann等^[9]采用分子手段对大豆疫霉菌 *Phytophthora sojae* 细胞壁 β -葡萄糖诱导子作用于大豆的受体进行了研究, 结果表明, 大豆能够与诱导子的 1, 6- β -heptaglucoside(HG) 和 1, 3- β -HG 专一性识别; 进一步研究表明, β -葡萄糖糖结合蛋白(β -glucanbinding protein, GBP)由2个不同的碳水化合物活性蛋白结构域组成, 一个包含了 β -葡萄糖糖结合位置, 另一个与真菌来源的葡萄糖苷水解酶相关。因此, GBP的功能区一方面将真

收稿日期: 2012-05-11

基金项目: 国家科技部基金资助项目(2010IM020700); 山西大学博士科研启动项目(2011BS01)

作者简介: 崔晋龙, 男, 博士, 山西大学讲师, 研究方向为药用植物菌根生物学。E-mail: CJL717@sxu.edu.cn

*通讯作者 王梦亮 Tel: (0351)7016101 E-mail: mlwang@sxu.edu.cn

菌细胞壁中的多糖进行降解,另一方面,具有接收 β -D-葡萄糖专一性的激活识别区域。近年来,这方面的研究已有很多报道^[6,10],为识别机制提供了全面的认识依据。

1.2 诱导子信号的转导

诱导子信号转导是个复杂的网络过程,这些信号最终被DNA转录因子整合,引起防御反应需要的次生代谢产物代谢途径开启。

1.2.1 离子流及 Ca^{2+} 信号 诱导子处理后,植物细胞在短时间内($<5\text{ min}$)出现电子流^[7],虽然目前还不完全清楚诱导子激发植物细胞产生离子流的机制,但是,离子流如 K^+/H^+ 、 $\text{Cl}^-/\text{Ca}^{2+}$ 等已被广泛发现,这是植物细胞应对诱导子的早期反应^[11-12],其中 Ca^{2+} 流是生理变化中关键的信号^[13]。膜片钳检测 Ca^{2+} 、将 Ca^{2+} 绑定于荧光染料、 Ca^{2+} 感应器蛋白指示等多种技术用于研究诱导反应的早期 Ca^{2+} 变化,诱导子作用于植物细胞后, Ca^{2+} 浓度会在较短的时间内迅速提高^[14-15]。Lecourieux等^[16]用寡半乳糖醛酸苷、 β -1,3-葡萄糖酶、壳聚糖、脂多糖及隐形蛋白分别处理烟草细胞,在随后的2~5 min,胞内 Ca^{2+} 浓度从50~100 nmol/L提高到1~5 $\mu\text{mol/L}$ 。快速反应之后,隐形蛋白处理的细胞中出现一个比较微弱、长时间持续的 Ca^{2+} 第2峰;而其他处理中,出现的是一个强烈且短暂的第2峰。第1个 Ca^{2+} 峰是由胞外 Ca^{2+} 流引起,第2个峰可能是被激活的磷脂酶C(PLC)和胞内贮藏物(液泡、高尔基体等)中肌糖-1,4,5-三磷酸释放的 Ca^{2+} 流。这些研究表明, Ca^{2+} 在诱导调节的早期事件中起关键作用,存在于几乎所有的诱导代谢途径中^[1]。

1.2.2 细胞质酸化及活性氧的迸发 离子流的发生伴随着细胞质的酸化,随后导致活性氧的迸发及次生代谢产物的合成。如人为使烟草细胞质酸化,导致苯丙氨酸解氨酶(PAL)和3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶A还原酶(HMGR)基因转录水平增加,它们是苯基丙氨酸类合成途径和类异戊二烯途径的基本酶^[17];植物防御早期的另一个重要变化是活性氧(ROS)的迸发现象。ROS主要为超氧阴离子自由基和过氧化氢(H_2O_2),它们是 O_2 分子逐步减少过程中的中间体。在某些植物的诱导代谢中,ROS的产生主要依赖于NADPH氧化酶和存在于线粒体、叶绿体和过氧化物酶体中的其他氧化酶。同时,研究表明胞内 Ca^{2+} 峰的出现是ROS产生的先决条件^[14,18]。ROS的出现使植物细胞壁增厚、过敏细胞死亡、防御基

因被激活而产生防御化合物。在不同植物的诱导反应中, H_2O_2 和超氧阴离子自由基作为主要的中间产物,出现的概率是不同的,如在诱导人参积累人参皂苷的代谢反应中, H_2O_2 是主要中间物^[19],而诱导烟草积累鞣二酚的代谢中,超氧阴离子自由基则是主要的迸发物^[20]。

尽管ROS调节次生代谢物产生的机制尚不清楚,但其大量出现与次生代谢物基因的表达直接相关,是许多诱导代谢反应的关键信号之一。

1.2.3 其他的重要信号物质 在多种植物中均发现磷脂酰肌醇类物质被降解的现象。磷脂酰肌醇循环代谢途径中的一个重要现象是4,5-二磷酸磷脂酰肌醇(PIP_2)被PLC水解为2个第2信使物质:三磷酸肌糖(IP_3)和甘油三酯(DAG)。而PLC是被 Ca^{2+} 激活的, IP_3 能将 Ca^{2+} 从胞内贮存体移入胞质中^[21]。因此, IP_3 - Ca^{2+} 信号途径被认为是诱导植物抗毒素产生的调节物质^[22]。

另一个重要的第2信使是环磷酸腺苷(cAMP)和环磷酸鸟苷(cGMP),二者与阴离子通道和 Ca^{2+} 的流动密切相关,是次生代谢物积累的重要信号途径^[23],并且在多种植物诱导研究中被证实,如在墨西哥落羽杉抗毒素的积累研究中,发现经诱导处理后,cAMP大量积累^[24]。

水杨酸(SA)是植物与病原菌相互作用的诱导物,其不是存在于所有植物防御代谢中,但是,SA确实能诱导一些相关基因的表达,促使一些次生代谢产物的积累,如SA诱导毛果芸香植物中毛果芸香碱的积累^[25]。

NO作为信号化合物,近年来才逐渐被认识。病原菌刺激植物产生NO,NO促进植物提高抵抗疾病的能力,其与ROS的迸发有关。研究发现,真菌诱导植物产生NO,是通过一氧化氮合成酶(NOS)、硝酸盐还原酶(NR)和无机氮共同促进次生代谢产物积累的^[26]。徐茂军等^[27]在桔青霉*Penicillium citrinum*诱导红豆杉中紫杉醇积累过程中发现NO合成可促进PAL活化和紫杉醇合成,用NO淬灭剂cPTIO和一氧化氮合酶抑制剂可阻止PAL活化和紫杉醇合成。结果表明,桔青霉可通过NOS产生NO,NO作为信号分子活化PAL和促进紫杉醇的生物合成。

茉莉酸(JA)及其类似物^[28]、乙烯、脱落酸等都是诱导信号的转导者,在次生代谢产物积累中起重要作用,在不同浓度下它们从抑制和促进两方面

影响次生代谢产物的积累^[29]。

1.3 转移因子对信号的整合

尽管诱导信号有多种,但在一个特定的诱导反应中仅包括某几种。特定诱导反应中的多种信号途径不是单个起作用,而是一个相互交错的工作网,通过相互协调,最后产生特定物质的代谢合成。如何将不同的信号途径整合到单个物质的合成尚不清

楚。但是,研究发现诱导子防御基因表达的激活依赖于转录因子(TF),后者可以整合多个信号途径,并激发防御基因表达^[30]。经过上述诱导信号的传递和整合,使得宿主关闭一些基因表达而开启另一些基因表达的信号传递和调控,产生预期的天然产物。图1是真菌诱导子引起宿主进行信号传递,最终促进植物次生代谢产物积累的整体过程^[7]。

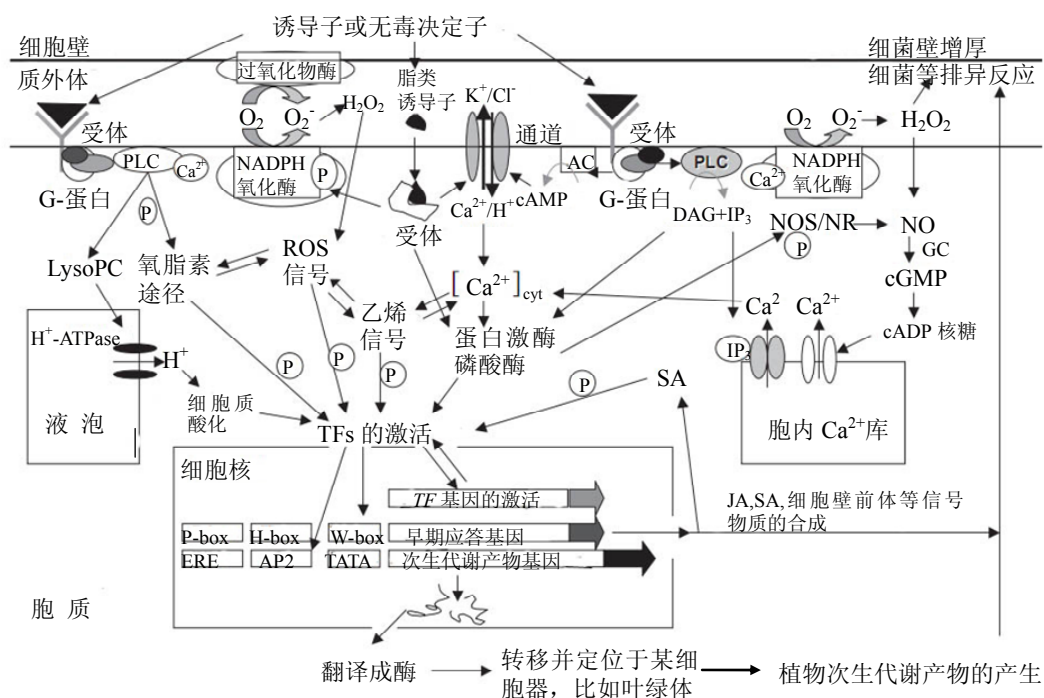


图1 真菌诱导子引起植物细胞信号传递的网络过程及植物次生代谢产物产生示意图

Fig. 1 Process of cell signal transmission network in plants induced by fungal elicitors and secondary metabolite production

2 真菌诱导子在药用植物次生代谢产物积累中的应用

中药在我国应用历史悠久,且大部分为植物药,而其中的有效成分大多数为次生代谢产物,因此对药用植物次生代谢产物进行调控是重要的研究方向,这对解决中药栽培有效成分的量偏低、加快生产有用次生代谢产物等方面具有积极的意义。

近年来,我国学者将真菌诱导植物次生代谢产物积累的分子信号调控机制应用于多种名贵中药次生代谢物积累的研究与实践,取得了重要进展,正成为中药研究的有效应用工具^[31]。到目前为止,利用真菌诱导子对多种药用植物有效成分的合成积累进行了实验,几乎涉及到了天然产物的所有种类,包括生物碱、萜类、皂苷、黄酮类、多糖、蛋白及肽等^[32-33]。

利用真菌对萜类化合物诱导的研究较早,也较深入。研究发现,内生真菌、紫杉醇(四环二萜类)与短叶红豆杉之间具有重要关系^[34]。张长平等^[35]采用真菌诱导子(尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum* 的细胞壁粗提物)诱导南方红豆杉悬浮细胞促进紫杉醇的积累,发现真菌诱导子在短期内激发细胞的防御性应答反应而产生氧迸发,细胞的氧化还原态势、相关酶活力都发生了重大变化,紫杉醇的合成能力显著加强,产量为对照组的5倍左右。王红等^[36]利用真菌诱导子(大丽轮枝菌 *Verticillium dahliae*)诱导青蒿中青蒿素(倍半萜内酯)积累,产量提高45%。

生物碱药理活性多样,是我国中药活性成分的重要成员。张向飞等^[37]利用内生真菌腐皮镰孢 *Fusarium solani* 和黑曲霉 *Aspergillum niger* 诱导长春花 *Catharanthus roseus* (L.) D. Don. 愈伤组织积

累吡啶生物碱,结果表明,两种真菌诱导子对阿玛碱和长春质碱的积累均有较明显的正向调节作用,腐皮镰孢诱导子处理 12 h,阿玛碱量即达到最大值;而用黑曲霉诱导子处理 16 h,阿玛碱量达到最大值,与对照相比,其阿玛碱量分别增加了 1.3 和 1.6 倍;腐皮镰孢处理长春花 16 h,长春质碱量可达 0.053 mg/g,与对照相比增加了 2.8 倍;黑曲霉诱导子处理 22 h,长春质碱量也比对照增加 1.5 倍。

黄酮类化合物广泛存在于药用植物中,生物活性多种多样。关璟等^[38]进行了内生真菌诱导金线莲黄酮积累的的研究,结果表明,接种 MF-23 号真菌的金线莲总黄酮量比对照高 66.0%,并略高于天然生长的金线莲,为利用组织培养方法生产栽培药用金线莲提供可能。

人参皂苷是我国名贵药材人参的主要成分,刘峻等^[39]研究真菌诱导子对人参毛状根中人参皂苷生物合成的影响,结果表明,黑曲霉诱导子增加到 20 mg/L 时,使人参总苷的量增加到 3.649%,诱导子不但能促进人参毛状根总苷的合成量,还能使某些单体皂苷的量降低。

真菌诱导合成其他化合物的研究还很多。陶金华等^[40]利用真菌诱导茅苍术中苍术素(聚乙炔类)的积累,细胞培养至 12 d 时,添加 40 mg/L 丝核菌诱导子(*Rhizoctonia* SP₁),苍术素的量在第 21 天达到最大值 28.06 g/L,比对照提高了 48.3%。吕建军等^[41]研究真菌诱导子对肉苁蓉悬浮细胞次生代谢产物的影响,结果表明,前体化合物 L-苯丙氨酸、L-酪氨酸与真菌诱导子番茄霉菌联合作用,肉苁蓉悬浮细胞的苯乙醇总苷和松果菊苷的量均达到最大值,分别为 50.55 mg/g 和 23.86 mg/g,是对照的 4.18 和 3.99 倍。将理论与实践结合,必将推动我国药用植物相关领域的快速发展,反之对理论也会有极大的支持和完善。

3 展望

生物因子尤其是真菌,作为影响植物次生代谢产物积累的重要因素,在提高植物特定次生代谢产物量、获取人们需要的药用植物及药物中间体等方面具有重要的应用前景,广泛应用于药用植物的栽培、细胞培养、不定根培养等方面。在某些情况下,真菌诱导子甚至能够成为植物特定代谢物积累的决定因素,笔者曾对真菌诱导子诱导白木香产生沉香和诱导小花龙血树产生血竭的机制及应用进行研究,发现真菌与中药沉香和血竭的形成关系密切,

对两种植物主要活性成分的积累起决定性作用^[42]。这一研究领域对于“中药材道地性”影响因素的认识、发展无公害珍稀药用经济植物,将是新兴的研究方向。同时,诱导子与植物相互作用的许多科学问题尚未解决,如诱导子与代谢产物之间结构和功能的对应关系、诱导靶点及关键酶启动的分子机制等,还需要进一步的科学研究。

参考文献

- [1] Vasconsuelo A, Boland R. Molecular aspects of the early stages of elicitation of secondary metabolites in plants [J]. *Plant Sci*, 2007, 172: 861-875.
- [2] Eilert U. Elicitation: methodology and aspects of application [A]. Constabel F, Vasil I K. *Cell Culture and Somatic Cell Genetics of Plants* [M]. New York: Academic Press, 1987.
- [3] Yube Y, Alisa H. Endogenous peptide elicitors in higher plants [J]. *Plant Biol*, 2011, 14: 351-357.
- [4] Norbert O, Imre B, Zoltán S, *et al.* Influence of different elicitors on the synthesis of anthraquinone derivatives in *Rubia tinctorum* L. cell suspension cultures [J]. *Dyes Pigments*, 2008, 77: 249-257.
- [5] Holková I, Bezáčková L, Bilka F, *et al.* Involvement of lipoxygenase in elicitor-stimulated sanguinarine accumulation in *Papaver somniferum* suspension cultures [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2010, 48: 887-892.
- [6] Caillot S, Rat S, Tavernier M L, *et al.* Native and sulfated oligoglucuronans as elicitors of defence-related responses inducing protection against *Botrytis cinerea* of *Vitis vinifera* [J]. *Carbohydr Polym*, 2012, 87: 1728-1736.
- [7] Zhao J, Davis L C, Verpoore R. Elicitor signal transduction leading to production of plant secondary metabolites [J]. *Biotechnol Adv*, 2005, 23: 283-333.
- [8] Luke G B, Marin H. Unifying concepts and mechanisms in the specificity of plant-enemy interactions [J]. *Trands Plant Sci*, 2012, 17(5): 282-292.
- [9] Fliegmann J, Mithofer A, Wanner G, *et al.* An ancient enzyme domain hidden in the putative beta-glucan elicitor receptor of soybean may play an active part in the perception of pathogen-associated molecular patterns during broad host resistance [J]. *J Biol Chem*, 2004, 279(2): 1132-1140.
- [10] Zhang Y H, Yang X F, Liu Q, *et al.* Purification of novel protein elicitor from *Botrytis cinerea* that induces disease resistance and drought tolerance in plants [J]. *Microbiol Res*, 2010, 165: 142-151.
- [11] Roelfsema M R G, Hedrich R, Geiger D. Anion channels: master switches of stress responses [J]. *Trands Plant Sci*, 2012, 17(4): 221-229.
- [12] Almagro L, Bru R, Pugin A, *et al.* Early signaling

- network in tobacco cells elicited with methyljasmonate and cyclodextrins [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2012, 51: 1-9.
- [13] Trewavas A J, Malho R. Ca^{2+} signaling in plant cells: a big network [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 1998, 1: 428-433.
- [14] White P J, Broadley M. Calcium in plants [J]. *Ann Bot*, 2003, 92: 487-511.
- [15] Manzoor H, Chiltz A, Madani S, *et al.* Calcium signatures and signaling in cytosol and organelles of tobacco cells induced by plant defense elicitors [J]. *Cell Calcium*, 2012, 51(6): 434-444.
- [16] Lecourieux D, Mazars C, Pauly N, *et al.* Analysis and effects of cytosolic free calcium increases in response to elicitors in *Nicotiana plumbaginifolia* cells [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(10): 2627-2641.
- [17] Lapous D, Mathieu Y, Guern J, *et al.* Increase of defense gene transcripts by cytoplasmic acidification in tobacco cell suspensions [J]. *Planta*, 1998, 205: 452-458.
- [18] Leyva R, Sánchez-Rodríguez E, Ríos J J, *et al.* Beneficial effects of exogenous iodine in lettuce plants subjected to salinity stress [J]. *Plant Sci*, 2011, 181(2): 195-202.
- [19] Hu X Y, Neill S, Cai W M, *et al.* Hydrogen peroxide and jasmonic acid mediate oligogalacturonic acid-induced saponin accumulation in suspension-cultured cells of *Panax ginseng* [J]. *Physiol Plant*, 2003, 118(3): 414-421.
- [20] Perrone S T, McDonald K L, Sutherland M W, *et al.* Superoxide release is necessary for phytoalexin accumulation in *Nicotiana tabacum* cells during the expression of cultivar-race and non-host resistance towards *Phytophthora* spp. [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 2003, 62(3): 127-135.
- [21] Allen G J, Muir S R, Sanders D. Release of Ca^{2+} from individual plant vacuoles by both InsP_3 and cyclic ADP-ribose [J]. *Science*, 2011, 268(5211): 735-737.
- [22] Altúzar-Molina A R, Muñoz-Sánchez J A, Vázquez-Flota F, *et al.* Phospholipidic signaling and vanillin production in response to salicylic acid and methyl jasmonate in *Capsicum chinense* J. cells [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2011, 49(2): 151-158.
- [23] Wu S J, Siu K C, Wu J Y. Involvement of anion channels in mediating elicitor-induced ATP efflux in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots [J]. *J Plant Physiol*, 2011, 168(2): 128-132.
- [24] Zhao J, Guo Y, Fujita K, *et al.* Involvement of cAMP signaling pathway in elicitor-induced phytoalexin accumulation in *Cupressus lusitanica* cell cultures [J]. *New Phytol*, 2004, 161: 723-733.
- [25] Avancini G, Abreu I N, Saldana M D, *et al.* Induction of pilocarpine formation in jaborandi leaves by salicylic acid and methyljasmonate [J]. *Phytochemistry*, 2003, 63: 171-175.
- [26] Zheng Y, Shen L, Yu M M, *et al.* Nitric oxide synthase as a postharvest response in pathogen resistance of tomato fruit [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2011, 60: 38-46.
- [27] 徐茂军, 董菊芳, 朱奎元. NO 参与真菌诱导子对红豆杉悬浮细胞中 PAL 活化和紫杉醇生物合成的促进作用 [J]. 科学通报, 2004, 49(7): 667-672.
- [28] Geyter N D, Gholami A, Goormachtig S, *et al.* Transcriptional machineries in jasmonate-elicited plant secondary metabolism [J]. *Trans Plant Sci*, 2012, 17(6): 349-359.
- [29] Shan X Y, Yan J B, Xie D X. Comparison of phytohormone signaling mechanisms [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15(1): 84-91.
- [30] Fujita M, Fujita Y, Noutoshi Y, *et al.* Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9(4): 436-442.
- [31] 王晓东, 李晓灿, 翟俏丽, 等. 真菌诱导子对白桦悬浮体系中 N 和 P 的吸收利用和三萜合成的影响 [J]. 中草药, 2011, 42(10): 2119-2124.
- [32] 江 曙, 段金彪, 陶金华, 等. 明党参内生真菌种群的生态分布及其诱导子活性研究 [J]. 中草药, 2010, 41(1): 121-125.
- [33] 齐香君, 郭乐康, 陈微娜. 诱导子对黄芩毛状根生长及黄芩苷合成的影响 [J]. 中草药, 2009, 40(5): 801-803.
- [34] Stierle A, Strobel G, Stierle D. Taxol and taxane production by *Taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific yew [J]. *Science*, 1993, 260(9): 214-216.
- [35] 张长平, 李 春, 元英进, 等. 真菌诱导子对悬浮培养南方红豆杉细胞态势及紫杉醇合成的影响 [J]. 生物工程学报, 2001, 17(4): 436-440.
- [36] 王 红, 叶和春, 李国凤, 等. 真菌诱导子对青蒿发根细胞生长和青蒿素积累的影响 [J]. 植物学报, 2000, 42(9): 905-909.
- [37] 张向飞, 张荣涛, 王宁宁, 等. 真菌诱导子对长春花愈伤组织中吲哚生物碱积累的影响 [J]. 中草药, 2004, 35(2): 201-204.
- [38] 关 璟, 王春兰, 郭顺星, 等. 真菌对福建金线莲总黄酮含量的影响 [J]. 中国药理学杂志, 2008, 43(13): 1031-1032.
- [39] 刘 峻, 丁家宜, 周倩耘, 等. 真菌诱导子对人参毛状根皂苷生物合成和生长的影响 [J]. 中国中药杂志, 2004, 29(4): 203-206.
- [40] 陶金华, 濮雪莲, 江 曙. 内生真菌诱导子对茅苍术细胞生长及苍术素积累的影响 [J]. 中国中药杂志, 2011, 36(1): 27-31.
- [41] 吕建军, 胡高升, 李经奎, 等. 前体饲喂和真菌诱导子对肉苁蓉悬浮培养细胞次生代谢产物的影响 [J]. 中药材, 2009, 32(2): 171-173.
- [42] 崔晋龙, 肖培根, 郭顺星, 等. 诱导白木香产生沉香的真菌的研究 [J]. 中国药理学杂志, 2012, 47(5): 90-93.