

学家在政府的支持下确实取得了不少的成果,但仍面临着不少严峻的问题。如:面对如此复杂和种类繁多的药用动物,该如何确定研究对象,采用哪种方法进行研究和保护,这需要广大科学工作者的共同努力。

References:

- [1] Rasin I, Ribnicky D M, Komarnytsky S, et al. Plants and human health in the twenty-first century [J]. *Trends Biotechnol*, 2002, 20(12): 522-531.
[2] *Ch P* (中国药典) [S]. Vol 1. 2000.

- [3] Xiao P G. *Modern Chinese Materia Medica* (新编中药志) [M]. Vol IV. Beijing: Chemical Industry Press, 2000.
[4] Yao X S. *Natural Products Chemistry* (天然药物化学) [M]. 3rd ed. Beijing: Peoples' Medical Publishing House, 2001.
[5] Shi D B. *Chinese Traditional Medicine* (中国传统医学) [M]. Beijing: Encyclopedia of China Publishing House, 1992.
[6] Jiangsu New Medical College. *Dictionary of Chinese Materia Medica* (中药大辞典) [M]. Vol 1. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1996.
[7] Murphy W J, Eizirik E, Johnson W E, et al. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals [J]. *Nature*, 2001, 409(6820): 614-618.

植物药材次生代谢产物的积累与环境的关 系

苏文华^{1,2}, 张光飞¹, 李秀华¹, 欧晓昆¹

(1. 云南大学生态学与地植物学研究所, 云南 昆明 650091; 2. 云南省生物资源保护与利用重点实验室, 云南 昆明 650091)

摘要:许多植物药的活性成分是其所含的次生代谢物质,人工种植时其产量取决于初生产物的积累,质量取决于次生产物的积累。药材质量及有效性的基础是植物的次生代谢。次生代谢物质的产生是发育程度、组织分化及外界刺激因素通过影响生物合成基因表达而控制。对次生代谢产物在植株体内形成和积累的诱导有不同的诱导机制假说。但都认为环境胁迫时,次生代谢产物数量增加。次生代谢产物积累与生长环境条件需求方面存在矛盾,是药用植物种植的难题。

关键词:药用植物;环境条件;质量;产量;次生代谢

中图分类号:R282.21

文献标识码:A

文章编号:0253-2670(2005)09-1415-04

Relationship between accumulation of secondary metabolism in medicinal plant and environmental condition

SU Wen-hua^{1,2}, ZHANG Guang-fei¹, LI Xiu-hua¹, OU Xiao-kun¹

(1. Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China; 2. Laboratory for Conservation and Utilization of Bio-resources, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Key words: medicinal plant; environmental condition; quality; yield; secondary metabolism

现代药学研究表明,许多植物药的药理作用与其所含的次生代谢物质有关^[1]。这类药用植物人工种植时其产量取决于初生代谢产物的积累,而其质量就取决于次生代谢产物的积累,保持其药材质量及有效性的基础是植物的次生代谢。

次生代谢与初生代谢一样是植物体内重要的生理代谢,次生物质在协调与环境的关 系上充当着重要角色。植物面临环境胁迫时,次生代谢产物能提高植物自身保护和生存竞争能力。国内外对于植物的次生代谢已开展了大量的研究。在次生代谢与环境关系、次生代谢产物积累的内在规律等方面积累了大量的基础知识,形成了一些基础理论。这些成果是认识药用植物次生代谢有效成分变化,以及药用植物种植时有效成分控制的理论基础。

1 次生代谢产物合成与积累的环境诱导作用

一些植物不论环境如何,都会合成、积累次生代谢物质。然而,对大多数植物而言,次生代谢产物的合成与积累往往受制于所处环境的变化。它们根据所处环境的变化来决定合成次生代谢产物的种类和数量,只有在特定的环境下才合成特定的次生代谢产物,或者显著地增加特定的次生代谢产物在体内的产量。碳同位素技术研究已证明,棉花中的驱虫挥发性次生代谢产物是在受到昆虫刺激后才合成的,并不事合成储存这些挥发性物质^[2]。植物体内次生代谢产物的合成与积累需要环境条件的诱导。

可诱导或影响次生代谢产物合成积累的环境因子很多,有生物因子、非生物因子。生物因子如病虫害的侵袭、个体密度等;非生物因子如水分、温度、养分、紫外线、土壤理化性质、空气污染等^[2-4]。环境因子对植物体内次生代谢的影响和作

收稿日期:2005-01-13

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30360009)

作者简介:苏文华(1962—),男,云南昆明人,副教授,主要从事生理生态及野生药用植物驯化栽培研究。

用非常复杂。一种次生代谢产物的合成、积累可受几种环境因子诱导,一种环境因子可诱导几种次生代谢产物合成积累,同一环境因子对不同植物的诱导作用可能不同。自然界中任何一种因子都可能影响植物体内的次生代谢,只是对于不同的物种、在不同的自然条件下,影响的程度不同而已^[3]。

次生代谢物合成、积累的环境诱导作用,在细胞和分子水平上也已得到一些证明。植物细胞内控制次生代谢物合成过程中相关酶合成的基因,只有在特定的环境刺激诱导下才表达。其过程为:环境刺激细胞外部的信号受体,激活次生代谢信使,发出信号分子,通过信号传递途径转入细胞,启动相关基因表达合成关键酶,酶催化次生代谢的生物化学合成过程,增加体内次生代谢产物的生成。已发现了多种信号分子,如多胺、钙、茉莉酸盐、水杨酸盐、一氧化氮和乙烯等。植物受到昆虫、病原菌攻击或生境胁迫时,体内信号分子明显增加^[4,5]。如植物受到病原菌胁迫时体内茉莉酸增加,茉莉酸的积累达正常水平的 50 倍以上时,控制次生代谢物合成关键酶合成的基因转录启动,合成次生代谢物^[6]。也就是说,次生代谢产物在植物体内的合成和积累是在植物具有相关基因的基础上,一定的环境条件诱导作用的结果。

由于环境条件在次生代谢产物合成积累中具有重要诱导作用,在植物药材种植中为了保证和提高中药材的质量,选择优质种源和适宜的种植环境条件及恰当管理措施都是同等重要的。而且,由于自然界中任何一种因子,包括栽培管理措施都可能影响次生代谢合成积累。人工种植药用植物要保障其药材的质量,规范化栽培是必须的。

2 次生代谢产物合成积累环境诱导的作用机制

目前,环境条件对植株体内次生代谢产物形成和积累诱导作用的生理机制存在不同的认识,提出了不同的诱导机制假说来解释不同环境条件下植物次生代谢的变化。主要的诱导机制假说有:碳素/营养平衡(carbon/nutrient balance, CNB)假说^[7]、生长/分化平衡(growth/differentiation balance, GDB)假说^[7,8]、最佳防御(optimum defense, OD)假说^[7,9]和资源获得(resource availability, RA)假说^[7,10]等。这些假说揭示或解释了不同环境条件下植株体内合成和积累规律,不仅是次生代谢的基础理论,也是植物药材种植中质量控制的重要理论基础。

2.1 碳素/营养平衡假说认为:植物体内以 C 为基础的次生代谢物质,如酚类、萜烯类和其他一些仅以 C、H、O 为主要结构的化合物,与植物体内的 C/N(碳素/营养)比呈正相关;而以 N 为基础的次生代谢物质,如生物碱等含 N 化合物,与植物体内 C/N 比呈负相关。该假说是建立在植物营养对植物生长的影响大于其对光合作用影响的理论基础上。认为在营养不足时,植物生长的速度大大减慢,与之相比光合作用变化不大,植物会积累较多 C 元素,体内 C/N 比增大;光合作用过多积累的碳被用于合成次生代谢物质,酚类、萜烯类等以 C 为基础的次生代谢物质就会增多,含 N 次生代谢产物减少。当生境养分充足时,植物营养生长旺盛,植物体内 C/N 比降低;光合作用固定的碳被用于生长,酚类、萜烯

类等不含 N 次生代谢物质数量降低,生物碱数量增加。

碳素/营养平衡假说已在有的植物中得到了验证^[11]。桉树叶片中以 C 为基础的次生代谢物质与 N 的量呈反比^[12]。在资源胁迫时,桉树叶片含的酚类物质较多^[13]。但有些植物的次生代谢产物的变化与该假说不一致。在实验室条件下,欧洲千里光 *Senecio vulgaris* L. 头状花中的吡咯烷类生物碱在包括 N 在内的养分胁迫下并没有明显变化^[14]。桉树叶片中桉树脑并不受生境中 N 的影响^[12]。有些研究发现,植物内的 N 与生境中的 N 的丰富程度不完全一致,有时生长在 N 缺乏生境中的植物的 N 与 N 丰富生境中的差异不大。因此,碳素/营养平衡受到了一些质疑^[11,15,16]。总的来看,碳素/营养平衡假说的预测与酚类物质和鞣质的变化较一致,而与萜类的变化不太一致。

按这一假说,植物体内的 N 与以 C 为基础的次生代谢物质的量成反比,土壤中的 N 对植物次生代谢有显著的影响。人工种植药用植物施用 N 肥使植株健壮,生物量增加时,酚类等次生代谢物质的量将会下降。在人工种植灯盏花中,随着 N 肥施用量的增加开花植株中黄酮的量有所下降(数据未发表)。

2.2 生长/分化平衡假说认为:植物的生长发育从细胞水平上可分为生长和分化两个过程。前者主要包括细胞的分裂和增大,后者主要包括细胞形态结构的特化和生物生化功能转变。细胞生长和分化都依赖于光合产物,但光合产物在它们之间的分配不是平均的。光合产物分配给细胞生长投入增加,就会减少分化的投入,细胞生长与分化为负相关。次生代谢物质是细胞特化和功能转化过程中生理活动的产物。在资源充足的情况下,植物以生长为主;而在资源匮乏的情况下,植物的生长和分化都减少;中等资源水平时,如轻微干旱、适当的养分胁迫或温凉的生境中植物以分化为为主,伴随着更多的次生代谢产物合成积累。该假说认为,任何对植物生长与光合作用有不同程度影响的环境因子,都会导致次生代谢物质的变化,对植物生长抑制作用更强的因素将增加次生代谢产物。

对比生长在土壤 N 丰富和 N 相对较低的 2 种生境的欧洲千里光发现^[17]:生长在 N 丰富土壤的欧洲千里光,植株高度更高,单株有更高的鲜重,叶片数量更多。但生长在低 N 土壤生境的植株头状花的数量是 N 丰富土壤的 2 倍,植株中吡咯烷类生物碱的量更高。高海拔温凉生境灯盏花中黄酮的量较高^[18]。这些结果与生长/分化平衡假说预测的完全一致。但也有一些实验得出与生长/分化平衡假说不一致的结果,尤其是萜类次生代谢物质的变化与该假说预测的不一致^[19]。

2.3 最佳防御假说认为:次生代谢产物在植物体内的功能是防御,防御是有成本的;防御与其他功能,如生长和繁殖之间存在对立平衡关系。植物次生代谢物质的产生是以减少植物生长为“机会成本”,植物只有在其产生的次生代谢物质所获得的防御收益大于生长所获得的收益时,才产生次生代谢物质。在环境胁迫条件下植物生长减慢,产生防御性次生代谢物质的成本较低,植物合成更多的次生代谢物质。此外,植

物受损害后的补偿能力较差,面临威胁时次生代谢物质的防御收益增加。因此,在环境胁迫条件下,植物会产生较多的次生代谢物质。由于植物的各器官受到攻击的可能性不一样,防御投入在器官间的分配是不均匀的。对植物生存贡献大的器官比贡献小的器官,含有更多的防御性次生代谢产物。

最佳防御假说可以解释次生代谢产物在一些植物体内不均匀积累的现象。新叶片被动物啃食损失,因此,一些具防御功能的次生代谢产物,如可卡因和蜕皮激素在新叶片中的量更高。作为物种延续的重要器官,植物繁殖器官中也常含有较高的具防御或保护功能的次生代谢产物^[19]。最佳防御假说在一些植物中得到了验证^[16,20]。

由于最佳防御假说是建立在只考虑次生代谢物质在植物体内的功能是防御的基础上,不考虑次生代谢物质的其他作用,如提高植物对一些胁迫物理环境因子的适应能力的的作用等方面。因此,最佳防御假说只适宜用来解释一些具防御功能的次生代谢物质在植物中的变化。

2.4 资源获得假说认为:所有植物的生长发育都依赖于光、水、营养等必需资源的获得。然而,自然界中的环境条件多种多样。在许多情况下,次生代谢产物在植物体内的作用是用于防御被捕食,而环境中资源的丰富程度是影响植物次生代谢物质类型及其数量的重要进化因素。由于自然选择的结果,在环境恶劣的自然条件下生长的植物,具有生长慢而次生代谢物质多的特点。这是因为植物在环境胁迫条件下生长的潜在速度较慢,受到损害时,其损失的相对成本较高,必然会产生较多的防御性物质用于防御。而在良好自然条件下,生长快的植物更具竞争能力,生长投入多而减少次生代谢物质。该假说认为,当植物的潜在生长速度降低时,植物产生用于防御的次生代谢物质的数量就会增加。在适宜的环境条件下生长的植物,其生长速度较快,其产生次生代谢物质的相对成本较高,因而其数量就少。

资源获得假说从进化的角度,解释了不同物种之间次生代谢物质类型及其数量差异的内在机制和原因。而在资源不同供给水平环境中,同种植物不同个体次生代谢物质数量的变化却常与资源获得假说预测的有所不同^[12,21]。

以上这4个假说各自都有试验与它们预测结果一致,但也有试验得出相反的结果^[22]。同一物种中的不同次生代谢物质随环境的变化,分别与不同假说预测的结果一致。次生代谢与环境的关系除了这4个假说外,还有其他的假说或解释。如有些研究认为,植物次生代谢物质对环境中的强光危害和低温危害的进化适应^[23]。目前,关于次生代谢与环境关系的这些假说或解释都具有一定的局限性,还没有一个假说被发现具有普遍意义。这可能一方面是由于人们尚未认识到次生代谢产物合成积累与环境的内在、本质的关系,另一方面也反映出次生代谢及诱导机制的多样性、复杂性。尽管这些假说都存在缺陷或不足,但对探讨药用植物次生代谢有效成分的变化规律仍具有重要的指导或参考意义。

3 植物生长与次生代谢产物积累的关系

影响次生代谢的环境因子,同时也影响初生代谢。研究

发现,两类代谢对环境因子的影响有很大不同,甚至是相反。如N、P等无机养分贫乏的乌干达热带森林中的16种植物叶片中酚酸和鞣质的量高于无机养分较高的喀麦隆热带森林中14种植物的。一种生长在土壤养分高的千里光植株,其高度和生物量均高于生长在养分贫瘠土壤的植株,但体内吡咯烷类生物碱的量低于后者,生长与吡咯烷类生物碱积累之间存在明显的负相关^[17]。

此外,尽管次生代谢产物在植株体内合成和积累的环境诱导生理机制有多种不同的解释,有些解释之间差异很大,甚至是相互矛盾的。但几乎所有的解释都认为,在环境胁迫的条件下,植株生长下降,次生代谢产物数量增加;而在良好环境条件下,植株生长快,次生代谢产物数量少;但当环境严重胁迫时,植株生长和次生代谢又都受阻碍。

信号分子的生理效应研究也发现,信号分子的生理效应是多方面的。如茉莉酸盐类物质一方面具有抑制根、幼苗和组织培养物的生长,对光合作用也具有抑制作用;另一方面却具有诱导生物碱合成的作用^[6]。信号分子的生理多效性也从一个侧面支持,胁迫逆境生长下降,次生代谢物质增加。

目前,各方面的研究都认同,有利于初生代谢的环境条件不利于次生代谢,不利于初生代谢的条件反而增加次生代谢,也就是相对于生长的胁迫环境可提高次生代谢。初生生长与次生代谢存在一定的平衡关系,生物量过高时单位质量植物体中的次生产物的量下降;单位质量植物体中的次生产物的量升高,生物量下降。

按照现有的次生代谢理论和已取得的研究结果来看,以次生产物为有效成分的药用植物种植时,难以做到既高产又优质。提高栽培药用植物中次生代谢物质的量,要以牺牲一定的生物量为代价。在药用植物的种植中,不能完全照搬传统农作物的管理技术措施,尤其是以植株生长健壮、快速生长作为优质药材栽培的田间管理标准。

次生代谢产物积累与生长在环境条件需求方面存在的矛盾,是以次生代谢产物为有效成分的药用植物种植的难题,有效地解决这一难题是药用植物人工种植成功的关键。在药用植物组织培养生产次生代谢产物中,通过适当因子的胁迫刺激诱导或利用激发子诱导^[24]作为增加次生产物的量的有效措施,但增加次生产物的量都会牺牲一定的生物产量。孙视等通过对银杏叶中黄酮类成分积累规律的研究,提出了选择具有一定环境压力的次适宜生态环境解决药用植物栽培中生长和次生产物积累的矛盾^[25]。

4 我国药材种植质量控制研究存在的主要问题

在传统中医药中,人们早已认识到环境对药材有效性的影响。药材的“道地性”就体现了这点,至今仍然对指导药用植物资源的开发和利用有着重要的借鉴意义和参考价值。药材的“道地性”的思想与现代次生代谢环境诱导理论基本上是吻合的。但几千年来药材的“道地性”局限于药材的功效与产地的关系,对药材所表现的与环境的关系的认识还是模糊的、表面的,未能揭示其本质和内在规律。

近年来,国内对于药材的“道地性”已开展了许多研究,

有多种“道地药材”，如细辛、金银花、吴茱萸、当归、丹参、川贝母、黄连等进行了相关研究。研究内容仅包括引种栽培、成分分析及遗传特征等，也有一些药用植物栽培质量控制和有效成分积累规律的研究。但基本没有以次生代谢的理论为基础进行研究，也很少涉及次生代谢产物合成积累的诱导机制。一些药用植物种植技术仍以植株生长健壮、快速生长作为优质药材栽培的田间管理标准，以“高产优质”为优质植物药材种植的目标，以追肥改土和改良栽培环境作为提高药材质量的主要管理技术措施。

国外关于植物次生代谢与环境关系已开展了大量的研究，但绝大多数研究都是基于探讨次生代谢产物抵御动物捕食和微生物侵袭，减弱不利生境条件危害提高生存竞争能力为目的。所研究植物的次生代谢完全是在自然条件下进化产生，其合成积累与胁迫生境形成了密切的关系。我国的有些传统中药材已有很悠久的人工栽培历史，有些种类在优良的栽培条件下经历了人工驯化和选育。它们的次生代谢合成积累规律与自然进化种类应该有所不同，现有的理论是否适用于它们需要开展工作加以验证。直接照搬目前国内外植物次生代谢的理论来解释传统中药材有效成分的积累规律，并作为植物药材种植中指导质量控制的基本理论，是不恰当的。应该以现有的植物次生代谢理论与“道地性”理论为基础，以一些有悠久人工栽培历史的种类为研究对象，探索符合栽培药用植物次生代谢物质积累规律的机制，完善“道地性”理论。

目前已取得的研究结果，距离阐明药材“道地性”的科学内涵还相差很远。如何以现有的植物次生代谢理论为基础阐明药材道地性的科学内涵，将是传统中医药继续发展和传承迫切需要研究解决的重要问题。

5 结语

尽管次生代谢理论尚不完善，次生代谢产物积累与环境间的耦合关系、与生长间的关系等次生代谢理论，仍是以次生代谢产物为有效成分的药用植物人工种植中质量控制和保持有效性的重要基础理论，是制定药用植物种植 GAP 和 SOP 规范的科学基础。

植物体内次生代谢产物积累与生长的环境条件需求方面的差异、积累与生长的矛盾等次生代谢理论在我国药用植物种植研究中尚未得到重视，这会影响到我国优质植物药材得到国际社会的认同。希望有更多的学者在研究药用植物有效成分积累规律时，以国内外次生代谢研究基本知识和理论为基础，探讨药用植物种植有效成分积累变化的内在规律，探索和建立符合栽培药用植物次生代谢物质积累规律的机制和理论，使植物药材种植中质量控制研究建立在科学的理论基础之上。

References:

[1] Guo Q S. *Medicinal Plant Cultivation* (药用植物种植) [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004.
 [2] Pare P W, Tumlinson J H. Induced synthesis of plant volatiles [J]. *Nature*, 1997, 385: 30-31.
 [3] Kong C H, Hu F. *Allelopathy and Application* (植化相克与

应用) [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2001.
 [4] Sudha G, Ravishankar G A. Involvement and interaction of various signaling compounds on the plant metabolic events during defense response, resistance to stress factors formation of secondary metabolites and their molecular aspects [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2002, 71: 181-212.
 [5] Endt D V, Kijne J W, Memelink J. Transcription factors controlling plant secondary metabolism: what regulates the regulators [J]. *Phytochemistry*, 2002, 61: 107-114.
 [6] Yu S W, Tang Z C. *Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学) [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 1998.
 [7] Kong C H, Xu T, Hu F, et al. Allelopathy under environmental stress and its induced mechanism [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2000, 20(5): 849-854.
 [8] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants: to grow or to defend [J]. *Quart Rev Biol*, 1992, 67: 283-335.
 [9] Rosenthal G A, Janzen D H. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems* [M]. New York: Academic Press, 1979.
 [10] Coley P D, Brant J P, Chapin F S. Resource availability and plant antiherbivore defense [J]. *Science*, 1985, 230: 895-899.
 [11] Hamilton J G, Zangerl A R, DeLucia E H, et al. The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall [J]. *Ecol Lett*, 2001, 4: 86-95.
 [12] Moore B D, Wallis I R, Wood J T H, et al. Foliar nutrition, site quality, and temperature influence foliar chemistry of Tallowood (*Eucalyptus microcrys*) [J]. *Ecol Monographs*, 2004, 74(4): 553-568.
 [13] McArthur C, Marsh N R, Close D C, et al. Nursery conditions affect seedling chemistry, morphology and herbivore preference for *Eucalyptus nitens* [J]. *Forest Ecol Manag*, 2003, 176: 585-594.
 [14] Brown M S, Molyneux R J. Effects of water and mineral nutrient deficiencies on pyrrolizidine alkaloid content of *Senecio vulgaris* flowers [J]. *J Sci Food Agric*, 1996, 70: 209-211.
 [15] Nitao J K, Zangerl A R, Berenbaum M R. CNB: *requiescat in pace?* [J]. *Oikos*, 2002, 98: 540-546.
 [16] Cipollini M L, Paulk E, Cipollini D F. Effect of nitrogen and water treatment on leaf chemistry in horsenettle (*Solanum carolinense*), and relationship to herbivory by flea beetles (*Epirix* spp.) and tobacco hornworm (*Manduca Sexta*) [J]. *J Chem Ecol*, 2002, 28: 2377-2398.
 [17] Frischknecht P M, Schuhmacher K, Uller-scharer H, et al. Phenotypic plasticity of *Senecio vulgaris* from contrasting habitat types: growth and pyrrolizidine alkaloid formation [J]. *J Chem Ecol*, 2001, 27(2): 343-358.
 [18] Su W H, Lu J, Zhang G F, et al. Ecological and biological analysis of total flavonoids in *Erigeron breviscapus* [J]. *Chin Tradit Herb Drugs* (中草药), 2001, 32(12): 1119-1121.
 [19] Kouki M, Manetas Y. Resource availability affects differentially the levels of gallotannins and condensed tannins in *Ceratonia siliqua* [J]. *Biochem System Ecol*, 2002, 30: 631-639.
 [20] Ohnmeiss T E, Baldwin I T. Optimal defense theory predicts the ontogeny of an induced nicotine defense [J]. *Ecology*, 2000, 81: 1765-1783.
 [21] Loreau M, Mazancout C. Should plants in resource-poor environments invest more in antiherbivore defence? [J]. *Oikos*, 1999, 87: 195-200.
 [22] Stamp N. Theory of plant defensive level: example of process and pitfalls in development of ecological theory [J]. *Oikos*, 2003, 102: 672-768.
 [23] Close D C, McArthur C. Rethinking the role of many plant phenolics protection from photodamage not herbivores? [J]. *Oikos*, 2002, 99: 166-172.
 [24] Chen H, Chen F. Effects of yeast elicitor on the growth and secondary metabolism of a high-tanshinone-producing line of the Ti transformed *Salvia miltiorrhiza* cells in suspension culture [J]. *Process Biochem*, 2000, 35: 837-840.
 [25] Sun S, Liu W G, Pan F S, et al. The effect of ecological conditions on flavonoid accumulation in *Ginkgo biloba* leaves [J]. *J Plant Res our Envir* (植物资源与环境), 1998, 7(3): 1-7.