

Research Development of Endophytic Fungus and Defence Response Mechanism of Plant*

Jialei Xiao¹, Yongcai Lai¹, Wei Li¹, Yingdong Bi¹, Wan Li¹, Miao Liu¹, Ming Liu¹, Jing Yin^{2#}

¹Institute of Crop Farming and Cultivation, Heilongjiang Academy of Agriculture Sciences, Harbin

²College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin

Email: j_l_x@163.com, #yinjingjialei@yahoo.com.cn

Received: Oct. 15th, 2012; revised: Oct. 22nd, 2012; accepted: Nov. 13th, 2012

Abstract: Plants endogenous fungi can be through diversified path to enhance plant nutrition physiological and defence functions. definition, classification of endogenous fungi and regulation relationship of endogenous fungi and plant defense control expounded in this paper, focus analysis for endogenous fungi important functional and characteristics of the induced defense enzymes, promote plant secondary metabolic product synthetic and enhance resist adversity, at the same time, those endogenous fungi induced plant intimate hormone synthesise, defense gene expression and mechanisms of signal transmission channels of defense were explore. This has clearly defined reciprocity relations of endogenous fungi and plant defense. And application prospects of endogenous fungi in agricultural production and scientific research mission in the future were advance, in order to further reveal pant defence mechanisms and improve the plants resistant to provide important reference information.

Keywords: Endophytic Fungi; Defence of Plant; Secondly Metabolic; Signal Transmission

内生真菌与植物的防御机制研究进展*

肖佳雷¹, 来永才¹, 李 炜¹, 毕影东¹, 李 婉¹, 刘 淼¹, 刘 明¹, 尹 静^{2#}

¹黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所, 哈尔滨

²东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨

Email: j_l_x@163.com, #yinjingjialei@yahoo.com.cn

收稿日期: 2012年10月15日; 修回日期: 2012年10月22日; 录用日期: 2012年11月13日

摘 要: 植物内生真菌可以通过多样化途径来增强植物体的营养生理和抗性机能, 本文从内生真菌的定义、分类及内生真菌与植物防御调控的关系进行阐述, 重点分析内生真菌诱导植物体内防御酶系, 促进植物次生代谢产物合成及增强植物抗逆性的重要功能与特性, 同时对内生真菌诱导植物体内激素合成、防御基因表达及防御信号传导途径的作用机理进行探讨, 进一步明确了内生真菌与植物防御互作关系, 并提出了未来内生真菌在农业生产中应用前景及科研任务, 以期为深入揭示植物抗逆机制及改良植物品种抗性提供重要的参考依据。

关键词: 内生真菌; 植物防御; 次生代谢; 信号传导

1. 引言

在自然生态系统中, 植物组织可作为许多微生物

定居的生态位。内生真菌普遍存在于植物组织内, 与宿主建立复杂的相互作用(互惠、拮抗和中性之间的相互转化), 并且存在不同的传播方式(垂直和水平传播)。内生真菌通过多样化途径来增强植物体的营养生

*基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31101171)。

#通讯作者。

理和抗性机能。以往研究多关注于菌根真菌对植物个体、种群和群落结构的影响，而忽视了内生真菌的生理生态功能^[1]。植物为了适应复杂的生态环境，进化成很多形式的植物-微生物共生体系统。同位素标记技术显示根系组织中存在相当复杂的植物-真菌、植物-细菌共生体，对提高植物抗性和促进养分吸收起重要作用^[2,3]。目前，参与植物防御的次生代谢物质为许多小分子有机化合物，如各种类型的植保素、木质素、抗生素、生物碱、萜类、甾体、NO 等化合物，而在内生真菌中也存在一些关键的酶基因来执行特定的功能，提高植物抗逆性能^[4]。内生真菌与植物防御反应研究是生物菌学研究的重点课题，利用内生真菌提高作物抗逆性也是农业生产应用新型手段，其研究具有重要的应用价值和理论意义。

2. 内生真菌的定义及分类

有关内生真菌的定义，国际上存在一定争议。植物内生真菌是指那些生活史中的某一阶段生活在植物组织内，但对植物组织没有引起明显病害症状的真菌，包括那些在其生活史中的某一阶段营表面生的腐生菌，对宿主暂时没有伤害的潜伏性病原菌和菌根菌。目前普遍认为，内生真菌即至少生活史的一部分能侵染定殖在健康植物组织中，宿主无明显病症的一类真菌，但通常不把菌根真菌包括在内^[5,6]。

根据进化亲缘关系、分类地位、宿主和生态学功能的不同，一般将内生真菌分为麦角菌类内生真菌 (elavieipitaeousendophytes, C-endophytes) 和非麦角菌类内生真菌 (none-aVicipitaeousendophytes, Ne-endophytes) 两大类^[7,8]。非麦角菌类内生真菌主要呈水平传播方式，而且生物多样性程度一般要明显高于麦角菌类内生真菌。少数非麦角菌类内生真菌也呈垂直传播，而且能显著增强宿主生理功能并促进植物生长。根据侵染模式、传播机制、生物多样性水平和生态学功能的差异，将非麦角菌内生真菌又划分为 3 个功能性类群(见表 1)。

3. 内生真菌与植物防御调控

研究表明许多内生菌由于与植物的长期共处形成互利的共生关系^[2]。一方面，植物为内生菌提供充足的营养和适合的生长环境促进其生长。另一方面，内生菌在植物应对外界环境的应激耐受性^[8,9,10](包括

Table 1. Naisei fungi functional groups and into standard
表1. 内生真菌功能群体类型和划分标准

划分标准 Criteria	麦角菌类 Clavicioitaceous fungi		非麦角菌类 Nonclavicioitaceous fungi	
	类群1	类群2	类群3	类群4
宿主范围	狭窄	广泛	广泛	广泛
组织侵染部位	茎、叶片	根、茎、叶	茎叶	根系
侵染模式	整体	整体	局部	整体
生物多样性	种类少	种类少	种类丰富	未知
传播方式	垂直兼水平	垂直兼水平	水平	水平
生态学功能	NHA	NHA、HA	NHA	NHA

注：NHA——非生态位适应，即从不同生境条件下内生真菌一般都具有促进植物生长等共性；HA——生态位适应，即内生真菌在特异性选择压力下(如 pH 值、温度和盐分)，能赋予宿主相应的抗性能力。

抗旱、抗病虫害及对病原体拮抗等)、宿主植物的生长、宿主植物中的有效活性成分的产生等方面产生重要影响。

3.1. 内生真菌增强植物抗逆性

宿主植物抗逆性主要包括抗旱、耐热、抗病虫害及对病原体拮抗等。研究发现，大部分的内生真菌增加了其宿主的应激耐受性。有部分植物在没有内生真菌存在的情况下，因不能耐受居住地的各种生物或非生物的应激而无法生存^[8]。相反有大量证据证明内生菌与植物的共生协助了早期植物在一些环境恶劣、贫瘠的土地上的生存^[11]。当植物感染内生菌后，其针对某种应激的耐受性将大大加强，并能明显增加自身存活率。例如，Rodriguez 报道一种非沿海地生长的植物在感染黄色镰刀菌(*Fusarium culmorum*)后，具有了很强的耐盐性，并能在沿海地存活^[6,8]。感染炭疽菌属内生真菌 *Colletotrichum protuberata* 后宿主植物具有了很强的耐热性^[3,12]。杜永吉等将来自于高羊茅的内生真菌 *Neotyphodium typhinum* 通过注射菌液法和菌丝塞入法回接至 2 种高羊茅宿主中，移栽后发现，含菌植株水分利用效率远高于不含菌植株，具有更强保水、抗旱能力。Herre 报道叶内生真菌(*Foliar endophytic fungi*)和枝菌根菌(*Arbuscular mycorrhizal fungi*)普遍具有减少病原菌棕榈疫霉(*Phytophthora palmivo*)对叶子损伤的作用。Hashiba 发现，真菌 *Heteroconiumchaetospira* 可使卷心菜苗根棒状硬化和黄萎病黄叶的发生概率减少 52%~97%。最近有研究者发现一种内生真菌(*Paraphaeosphaeria quadrisep tata*)能分泌一种能抑制植物热激蛋白 HSP90 活力的活性物质从而提高

植物的耐热程度, 这是否是内生真菌增强植物耐热的一种普遍机制值得探讨^[13]。

众多研究表明, 内生真菌能增加宿主对某种应激的耐受性, 但其机制尚不清楚。目前主要存在以下观点: 1) 内生真菌可通过增加宿主生物氧化及减少对水的消耗来增强宿主的抗旱能力; 2) 可通过产生抗生素或其它次生代谢物, 增加自身的竞争优势作用及诱导或增加宿主内的防御机制来杀死或抑制病原菌; 3) 通过增加宿主对矿物质、重金属以及有机质的吸收来提高宿主对恶劣环境的适应性; 4) 通过产生生物碱等对昆虫具毒性的次生代谢物来抑制昆虫生长发育甚至促其死亡, 进而控制昆虫的蚕食。

3.2. 内生真菌促进植物次生代谢产物合成

研究表明, 内生菌可增加宿主次生代谢物的生成量, 其中在众多药用植物的悬浮培养中加入内生真菌类诱导子可显著刺激次生代谢产物合成, 涉及的次生代谢产物包括紫杉醇、青蒿素、白桦三萜、喜树碱等物质的合成^[4]。Mucciarelli 等对薄荷无菌苗和感染内生真菌苗的挥发性物质进行比较, 发现无论在空气中, 还是在薄荷根、茎和叶片中, 它们的含量均有显著差异, 甚至在感染真菌的薄荷中发现有新的化合物存在。

内生真菌促进宿主植物次生代谢物的产生, 有学者推测主要有两种原因: 第一、由于基因的重组或长期信息交流致使内生菌产生了与宿主相同的信息传导通路, 从而使内生菌能合成与宿主相类似的次生产物^[14,15], 这一点已有很多数据支持, 很多抗癌, 抑菌作用药物已从相应药用植物中分离的内生菌中获得, 说明其有单独合成这种化合物的能力。第二、内生菌与宿主分工参与植物次生代谢物的合成, 而这些合成在植物体内是无法独立完成的; 或通过产生具有催化作用的蛋白, 进而改变宿主内某一反应的方向来影响植物的次生代谢产物积累^[16,17]。

3.3. 内生真菌诱导植物体内防御酶系

内生真菌的侵入诱导植物防御性酶类活性上升, 产生一系列具有抗病作用的次生代谢产物, 提前启动植物的防御系统, 增强植物的抗病性。研究发现内生真菌的侵染率与过氧化物酶、多酚氧化酶、苯丙氨酸氨解酶的活性及酚类化合物的总量成正比。过氧化物

酶可以催化细胞壁富含羟基脯氨酸的糖蛋白发生交联作用而使细胞壁得以加强, 直接阻挡病原菌的侵入。苯丙氨酸氨解酶是植保素、木质素和酚类化合物合成的关键酶和限制酶, 当植物被诱导后苯丙氨酸氨解酶的活性增强与木质素含量的增加趋势性相吻合。而木质素可以通过多种不同的途径抵抗病原菌的侵染, 如增强植物根部细胞的强度、限制植物体营养物质向病原菌的扩散、木质素的合成物对病原物有毒杀作用等。多酚氧化酶是抗植物细胞衰老的酶类之一, 它的活性和酚类物质的含量呈显著的正相关, 酚类物质可以作为病原菌的拮抗剂, 抑制孢子的萌发和菌丝的生长, 有时还可以抑制和钝化病原菌产生的毒素及酶的活性, 是抵抗病菌侵入的主要的次生代谢产物之一^[18,19]。

在非生物逆境中(如盐胁迫), 受内生真菌侵染的植物能更快识别周围的逆境, 而且很可能通过增强植物组织脯氨酸的生物合成或激活抗氧化酶系统来消除活性氧的积累。过氧化氢酶(CAT, catalase)、抗坏血酸过氧化物酶(APX, ascorbate peroxidase)、双脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR, dehydroascorbate reductase)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR, monodehydroascorbate reductase)和谷胱甘肽还原酶(GR, glutathione reductase)等重要的抗氧化酶在印度梨形抱感染的植株中能维持较高的水平, 而对照组则呈现逐渐下降的趋势^[20]。

3.4. 内生真菌对植物体内植物激素的诱导

植物激素可能是逆境基因表达的启动因子, 它能诱导许多新基因表达及蛋白质合成, 研究发现内生菌根真菌增加了茎叶内生长素、赤霉素、乙烯、细胞分裂素和脱落酸等内源激素的含量, 现在已经通过对烟草、玉米和拟南芥突变体的研究证明了脱落酸对诱导逆境蛋白的直接作用, 并发现许多逆境蛋白的合成是受脱落酸控制的; 内生菌根真菌的菌丝能产生细胞分裂素和赤霉素类物质; 苹果组培苗接种内生菌根真菌后, 各个生长期菌根化的苗子茎叶和根内的赤霉素含量均高于未接种植株, 玉米素核苷、生长素和脱落酸在各个时期也高于或者稍高于对照, 这说明内生菌根真菌通过影响植物内源激素含量和他们之间的平衡, 促进植物生长, 间接增强抗病性。内生真菌侵染虽不使宿主植物表现症状, 但它作为宿主植物的异生物,

使宿主植物长期受到胁迫,产生的生化信号引起宿主激素水平的改变,使宿主植物对胁迫更加敏感,因而在干旱胁迫条件下带菌的禾草叶片对水分亏缺的反应更迅速,气孔关闭更快^[9]。

3.5. 内生真菌对植物体内防御基因表达的诱导

在内生真菌中也存在一些关键的酶基因来执行特定的功能,这是共生体双方相互适应的结果。研究表明,内生真菌 Nox 基因可以通过调控胞间合成 ROS(活性氧)来控制菌丝在宿主中的生物量,从而建立互惠共生关系;Nox 的突变体菌株侵染牧草能导致植物严重感病坏死,而且菌丝在组织中生长杂乱无序^[10]。进一步的深入研究发现在 *Epichloe festacae* 中的 SakA 基因编码一种 MAP 激酶,能调控 Nox 复合体的活性,SakA 突变体导致 ROS 增加;在禾草内生真菌中克隆到一个编码非核糖体多肽合成酶(nonribosomal peptides synthetase, NPS)的基因,该基因参与合成铁载体(siderophores),同样 NPS 基因的突变体导致不能正常合成铁载体,也导致植物的病变坏死,表明内生真菌分泌铁载体能力的缺失改变了共生体铁离子的动态平衡(iron homeostasis),引起转录水平的重调,最终导致其互惠性向拮抗性转化^[11]。

植物体质体蛋白和某些核孔蛋白对于内生真菌和细菌进入植物根系的重要性,研究发现日本百脉根(*lotus japonicus*)中存在两种同源的质体蛋白基因(CASTOR 和 POLLUX)和编码一种核孔蛋白的基因 NUP85,主要调节质体与胞液之间的离子流量并激活 Ca^{2+} 信号,被认为是植物与微生物形成内共生体所必需的保守元件;在拟南芥的突变体 Pii-2 在根部细胞质膜中分离到两个富含亮氨酸重复体(LRR)的蛋白质:Atlg13230 和 At5g16590。其中 Atlg13230 含有一个内质网滞留信号,At5g16590 是一种非依赖磷酸化的信号转导中的受体蛋白,参与识别 *P. indica* 的侵染。这两种蛋白对于 *P. indica* 发挥生理功能至关重要^[21]。

3.6. 内生真菌对植物防御信号传导途径的诱导

在微生物诱导子处理下植物细胞可以活化许多与信号转导有关的生化事件,如离子跨膜运输、活性氧(ROS)合成、蛋白质磷酸化和脱磷酸化以及茉莉酸(jasmonic acid, JA)和水杨酸(salicylic acid, SA)的合成积累等。植物防御信号分子,如茉莉酸、水杨酸、乙

烯(ethylene)及一氧化氮(NO)在植物初级抗性反应中的重要作用已经得到广泛的研究。SA 被认为是植物对病原菌产生抗性反应的信号分子,JA 和乙烯则是植物对昆虫取食和机械损伤产生抗性反应的信号分子,一氧化氮(NO)是近年来发现对植物细胞次生代谢产物合成具有调控作用的一种新型信号分子。在植物中,用一氧化氮(NO)处理可以诱导 PR-1 和 PAL 基因的表达,NO 调节的各种防御基因的表达激活或增强植物的防御反应^[22]。

从激素作用的分子细胞学机理来看,SA 信息从产生部位到激发生理效应要经过一系列相互紧密联系的级联环节,SA 首先从产生部位传递到效应部位,直到细胞的作用位点上。SA 必须被靶细胞所感知和识别,这一过程通过 SA 的受体来实现^[23]。SA 被受体所识别后,“SA-受体”复合体将信息传递给胞内第二信使,第二信使进行胞内转导,从而引起最终的生理效应。SA 与抗逆相关蛋白结合、改变胞内钙离子浓度与肌醇磷酸的变化、使蛋白质进行可逆磷酸化,提高植株抗逆性。

茉莉酸(JA)作为与损伤相关的植物激素和信号分子,广泛地存在于植物体中,外源应用能够激发防御植物基因的表达,诱导植物的化学防御,产生与机械损伤和昆虫取食相似的效果^[24]。用茉莉酸类化合物可系统诱导蛋白酶抑制剂(PI)和多酚氧化酶(PPO),从而影响植食动物对营养物质的吸收,还能增加过氧化物酶、壳聚糖酶和脂氧合酶等防御蛋白的活性水平,导致生物碱和酚酸类次生物质的积累,增加并改变挥发性信号化合物的释放,甚至形成防御结构,如毛状体和树脂导管。茉莉酸可以从植物的气孔进入植物体内,在细胞质中被酯酶水解为茉莉酸,实现长距离的信号传导和植物间的交流,诱导邻近植物产生诱导防御反应^[25]。

一氧化氮(NO)是近年来发现的一种新型植物信号。真菌诱导子可以诱发粉葛细胞的 NO 迸发、SA 合成和葛根素含量增加,但细胞中 JA 水平未发生明显变化。NO 猝灭剂 cPITO 可以阻断真菌诱导子对粉葛细胞中 SA 和葛根素合成的促进作用,说明 NO 是介导真菌诱导子诱发粉葛细胞中葛根素和 SA 生物合成所必需的上游信号分子。此外,NO 和 H_2O_2 的生理效应相似并具有协同性。两者都参与调控气孔运动、促进细胞程序性死亡、诱导防御基因的表达等^[26]。

4. 前景与展望

植物内生菌是一种极其丰富的新微生物资源,且大部分内生真菌具有增加宿主对外界环境的应激耐受性、促进宿主植物的生长、促进宿主中一些有效活性成分的合成(或自身具有合成某化合物能力)等方面的作用,因此,必将在未来农业可持续发展中发挥不可忽略的作用,开发应用前景非常广阔。目前关于内生菌资源挖掘、遗传特性及内生菌与宿主之间关系仍处于初级阶段。故对内生真菌进行全面而深入的研究分析,揭示并挖掘内生真菌的生理、生态功能定将丰富现代植物生理学、真菌学、微生物学和育种学等学科的内容,具有重要理论意义。今后研究工作重点:一是内生菌增强宿主生存的适应性的相关机理;二是深入探讨植物体内真菌及外源接种内生真菌入侵寄主机理和诱导次生代谢产物合成的调控机制;三是从内生真菌次生代谢物中直接筛选杀菌剂、杀虫剂、杀线虫剂,用于植物病虫害防治;四是从各种不同植物中大量分离内生真菌,然后从其次生代谢物中发现新的活性先导化合物,创制具有新的分子骨架和作用机制的生物药。

参考文献 (References)

[1] V. Gianinazzi-Pearson, E. Dumas-Gaudot and A. Gollotte. Cellular and molecular defence-related root responses to invasion by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 1996, 133: 45-57.

[2] M. T. Nishimura, M. Stein, B. H. Hou, J. P. Vogel, H. Edwards and S. C. Somerville. Loss of a callose synthase results in salicylic acid-dependent disease resistance. *Science*, 2003, 301: 969-972.

[3] J. Y. Peng, X. J. Deng, J. H. Huang, S. H. Jia, X. X. Miao and Y. P. Huang. Role of salicylic acid in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plant defense against cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* Hubner. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 2004, 59: 856-862.

[4] 蓝海燕, 陈正华. 植物与病原真菌互作的形态变化及其生理、生化机制和基因调控[J]. *植物学通报*, 1999, 16(4): 345-351.

[5] M. R. Lambais, M. C. Mehdy. Suppression of endochitinase, β -1,3 endoglucanase, and chalcone isomerase expression in bean vesicular-arbuscular mycorrhizal roots under different soilpho-

sphat e conditions. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1993, 6: 75-83.

[6] P. Franken, F. Gnadinger. Analysis of parsley arbuscular endomycorrhiza: Infection development and mRNA levels of defence-related genes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1994, 7: 612-620.

[7] U. Paszkowski. A journey through signaling in arbuscular mycorrhizal symbioses 2006. *New Phytologist*, 2006, 172: 35-46.

[8] X. C. Zhu, Y. L. Hu, Z. J. Tan, et al. Progress in studies on plant symbiosis receptor-like kinase in nonlegumes. *Chin Journal of Biotechnology*, 2007, 23(3): 363-366.

[9] 赵平娟, 安锋, 丁明明等. 菌根提高植物抗病机理的研究[J]. *西北林学院学报*, 2004, 19(1): 93-97.

[10] 张岳平. 镰刀菌真菌毒素产生与调控机制研究进展[J]. *生命科学*, 2011, 23(3): 311-316.

[11] 李飞, 李春杰. 内生真菌对禾草类植物抗旱性的影响[J]. *草业科学*, 2006, 23(3): 57-61.

[12] Y. Zhao, R. Thilmony, C. L. Bender, A. Schaller, S. Y. He and G. A. Howe. Virulence systems of *Pseudomonas syringae* pv *tomato* promote bacterial speck disease in tomato by targeting the jasmonate signaling pathway. *Plant Journal*, 2003, 36: 485-494.

[13] A. E. Arnold, L. C. Mejia, D. Kyylo, et al. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2003, 100(26): 15649-15654.

[14] 袁志林, 章初龙, 林福呈. 植物与内生真菌互作的生理与分子机制研究进展[J]. *生态学报*, 2008, 28(9): 4430-4439.

[15] 叶素丹, 冯明光. 生防真菌耐旱特性的生理生化基础及其用[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(12): 2383-2387.

[16] 徐茂军, 董菊芳, 朱睦元. NO通过水杨酸(SA)或者茉莉酸(JA)信号途径介导真菌诱导子对粉葛悬浮细胞中葛根素生物合成的促进作用[J]. *生命科学*, 2006, 36(1): 66-75.

[17] 李海燕, 束怀瑞, 刘润进. VAM 真菌诱导植物产生防御反应的生物化学及分子生物学基础[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2002, 33(1): 107-111.

[18] 刘悦萍, 宫飞, 赵晓萌等. 水杨酸介导的信号转导途径与植物抗逆性[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(5): 227-229.

[19] 朱先灿, 宋凤斌. 丛枝菌根共生的信号转导及其相关基因[J]. *生命科学研究*, 2008, 12(2): 95-99.

[20] 彭金英, 黄勇平. 植物防御反应的两种信号转导途径及其相互作用[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2005, 31(4): 347-353.

[21] 向梅梅. 植物病原真菌分子生物学研究进展[J]. *仲恺农业技术学院学报*, 2001, 14(4): 52-58.

[22] 史建荣, 何晨阳, 王金生等. 植物病原真菌致病性的分子基础解析[J]. *江苏农业学报*, 1998, 14(4): 240-245.

[23] 刘蕴哲, 何劲, 张杰. 植物内生真菌及其活性代谢产物研究进展[J]. *菌物研究*, 2005, 3(4): 30-36.

[24] 马养民, 赵洁, 周雪宁等. 植物内生真菌抗植物病原真菌活性物质的研究[J]. *化学进展*, 2010, 22(2): 440-448.

[25] 范志金, 刘秀峰, 刘凤丽等. 植物抗病激活剂诱导植物抗病性的研究进展[J]. *植物保护学报*, 2005, 32(1): 87-91.

[26] 徐茂军, 董菊芳, 朱睦元. NO通过水杨酸(SA)或者茉莉酸(JA)信号途径介导真菌诱导子对粉葛悬浮细胞中葛根素生物合成的促进作用[J]. *生命科学*, 2006, 36(1): 66-75.