

唐荣, 李帅锋, 苏建荣. 云南红豆杉的保护和开发利用[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 (3): 705-715

Tang R, Li SF, Su JR. Advances in conservation, development, and utilization of *Taxus yunnanensis* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27 (3): 705-715

云南红豆杉的保护和开发利用

唐荣 李帅锋 苏建荣✉

中国林业科学研究院资源昆虫研究所 昆明 650224

摘要 云南红豆杉 (*Taxus yunnanensis* W. C. Cheng & L. K. Fu) 是红豆杉属植物中紫杉醇含量最高的树种, 同时也是我国红豆杉属中分布最广和资源蕴藏量最丰富的物种。然而, 近年来由于人为大量砍伐, 云南红豆杉野生资源遭到严重破坏, 加上生长缓慢且天然更新困难, 目前处于濒危状态。对云南红豆杉天然资源的保护和药用人工林的培育对于云南红豆杉资源的可持续利用具有重要的意义。对云南红豆杉资源分布现状及种群和繁殖生态学等方面的研究进行综述, 发现云南红豆杉的濒危是由其自身繁殖机制引起的天然更新困难、对环境的适应能力较低以及人为因素共同导致的。同时从紫杉醇含量的影响因素及获取方式、人工药用林培育方面总结了云南红豆杉的开发利用现状, 发现云南红豆杉中紫杉醇的含量受其自身特性及外在因素的综合影响; 包含紫杉醇在内的紫杉烷类物质目前主要通过直接提取和半合成两种方式获取; 此外在全合成、组织或细胞培养及真菌诱导等方式上也有了新的研究进展。最后, 建议从就地保护、迁地保护及引种回归3个方面对云南红豆杉天然资源进行综合保护, 同时大力推进紫杉烷工业化合成方式的研究和云南红豆杉人工药用原料林的培育, 提高云南红豆杉的资源利用效率, 在保护云南红豆杉天然林的同时实现资源的合理利用。

(表1 参129)

关键词 云南红豆杉; 紫杉醇; 10-DAB; 濒危植物保护; 人工药用原料林; 开发利用

Advances in conservation, development, and utilization of *Taxus yunnanensis*

TANG Rong, LI Shuaifeng & SU Jianrong✉

Research Institute of Resources Insect, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China

Abstract *Taxus yunnanensis* W. C. Cheng & L. K. Fu is a species with the widest distribution and richest resources, as well as the highest taxol content of *Taxus* species in China. However, the wild resources of *T. yunnanensis* have been seriously damaged due to a large amount of human logging coupled with the slow growth rate and natural regeneration difficulties of this species in recent years. Therefore, the development and utilization of plantations of *T. yunnanensis* are of great significance for the realization of its sustainable utilization. In this paper, the research on *T. yunnanensis* was reviewed, regarding its distribution, population, and reproductive ecology. The findings indicate that *T. yunnanensis* is endangered as a result of its own reproductive mechanisms, natural regeneration difficulties, low adaptability to the environment, and human destruction. In addition, we summarized the development and utilization status of *T. yunnanensis* from the aspects of influencing factors and synthesis methods of taxanes and cultivation of artificial medicinal forests. Previous studies have shown that the taxol content in *T. yunnanensis* is affected by its own characteristics and external factors. Additionally, taxanes, including taxol, are mainly obtained by direct extraction from twigs and semi-synthesis from a precursor substance, 10-DAB. Meanwhile, progress has been made in developing new methods for total synthesis, including tissue or cell culture and fungal induction. To conserve *T. yunnanensis*, we suggest that in situ and ex situ protections as well as the reintroduction of wild populations are needed, and research on the industrialized synthesis of taxanes and the cultivation of artificial medicinal material forests of *T. yunnanensis* are urgently needed to improve its resource utilization efficiency. Consequently, we can realize the rational utilization of resources, while protecting natural forests of *T. yunnanensis*.

Keywords *Taxus yunnanensis*; taxol; 10-DAB; conservation of endangered plant; artificial medicinal material forest; development and utilization

收稿日期 Received: 2021-02-03 接受日期 Accepted: 2021-04-23

国家重点研发计划项目(2017YFC0505005)和国家中医药管理局全国中药资源普查项目(GZY-KJS-2018-004)资助 Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0505005) and the Specific Fund for the Fourth National Survey on Chinese Materia Medica Resources (GZY-KJS-2018-004)

✉通讯作者 Corresponding author (E-mail: jianrongsu@vip.sina.com)

云南红豆杉(*Taxus yunnanensis* W. C. Cheng & L. K. Fu)是红豆杉科(Taxaceae)红豆杉属植物,其分类地位一直存在较多争议,本文仍沿用《中国植物志》中的分类以及种名^[1]。红豆杉属植物起源较早,是第四纪冰川大规模影响后遗留下来的珍稀濒危植物,与银杏、水杉等共同称为“活化石”植物^[2-3],因富含天然抗癌药物——紫杉醇而受到广泛关注。云南红豆杉是我国红豆杉属植物中紫杉醇含量最高的树种^[4],且分布范围最广,资源最为丰富^[5-8]。我国的云南红豆杉主要分布在云南西部、西北部和中部,四川西部及西藏东南部地区^[9-10],是西南地区红豆杉药用人工林的主要原料树种^[11-12]。同时云南红豆杉树形优雅,果实具有颜色鲜艳的假种皮,因具有较高的观赏价值而成为园林常用绿化树种^[13]。此外,云南红豆杉木材纹理均匀且直,重量和硬度适中,也是珍贵的用材树种之一^[14]。但是,由于云南红豆杉天然更新缓慢和地理分布范围狭窄,加之人为破坏严重,云南红豆杉自然种群的延续受到了严重威胁^[15]。20世纪60年代国际松杉类专家组(Conifer Specialist Group, CSG)就将云南红豆杉确定为3级渐危种,随后又被列入了《国际濒危动植物贸易保护公约》(Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora, CITES)名录中^[16],我国于1999年将其列为国家一级重点保护野生植物^[17-18]。随着红豆杉资源的不断开发利用,原料供需矛盾日益突出,如何在保护云南红豆杉天然资源的前提下,解决红豆杉原料供应不足的困境,实现紫杉醇产业的可持续发展,一直是关乎民生和经济发展的重大问题^[19]。本文通过回顾近年来云南红豆杉的资源分布现状、种群和繁殖生态学、濒危机制及保护措施、紫杉醇含量及合成方式、人工药用原料林培育等方面的研究进展,以期今后云南红豆杉的保护和开发利用提供一些可行性建议。

1 云南红豆杉的基本概况

1.1 云南红豆杉的资源分布及生境概况

云南红豆杉在我国的水分布范围是23°28'-30°19'N、89°10'-102°16'E,跨越了亚热带、暖温带和寒温带^[9, 16-18],以滇西北地区为分布中心,在滇西北、川西和藏东南地区呈连续分布;在滇西、滇中地区呈间断分布^[9]。按行政区划,云南红豆杉分布于我国13个地区(州、市)48个县^[9, 20],包括云南的丽江、大理、怒江、玉溪、临沧、普洱、保山、迪庆、楚雄,四川的凉山和甘孜州以及西藏的林芝和日喀则地区。同时云南红豆杉在国外还分布于与我国云南、西藏接壤处的缅甸北部、不丹、印度、尼泊尔一带^[20]。

云南红豆杉的生境具有湿润、荫蔽、土壤肥沃等特点,主要生长在山地沟谷两侧,缓坡地带和山地高山带以下的阴坡、半阳坡,包括针阔混交林和部分亚高山针叶林下的湿润地带^[9, 21]。云南红豆杉分布的海拔范围在各个地区有较大差异,其中在云南和四川主要分布于海拔2 500-3 200 m的山地,在西藏地区主要分布于海拔2 000-2 600 m的范围,其分布下限位于腾冲市高黎贡山的西坡,海拔1 285 m,分布上限位于丽江市高山乡大平坝,海拔3 500 m^[3, 9, 18, 20]。总之,云南红豆杉的水平分布范围比较局限,主要在我国西南地区,而垂直分布范围较宽,适应于低纬度地区除了高山带以外的山地生态环境。

1.2 云南红豆杉的繁殖生态学研究进展

繁殖是植物生活史中最重要的一环,决定了物种能否在变化的环境中长期生存和繁衍。对濒危植物的繁殖生态

学研究可以更好地探究物种的濒危机制,进一步为濒危植物提出针对性的保育策略。王兵益对云南红豆杉的繁殖生态学做了较为深入的研究,详细描述了云南红豆杉大孢子叶球、小孢子叶球、胚珠等的生长发育周期^[17],指出:(1)云南红豆杉整个繁殖的周期长且环节多,从小孢子叶球和胚珠发生到下一代性成熟需要经历14个环节,从小孢子叶球到种子成熟需要16个月,而种子从成熟到正常萌发也需要2-3年;(2)云南红豆杉的繁殖过程中存在大量冗余,其中包括雌雄配子体、颈卵器、胚胎等,具体表现为早期两个或多个同时发育,但通常最终只有1个雌配子体能继续发育,1个颈卵器受精和1个胚胎发育成熟;(3)云南红豆杉小孢子发育的时间比其他红豆杉属植物短;(4)云南红豆杉雌性生殖系统的发育明显滞后于雄性生殖系统,且持续时间相对较长;(5)授粉和种子萌发是导致云南红豆杉繁殖更新困难的两个主要原因,研究表明人工林中的云南红豆杉授粉率低于44.7%,且离体培养条件下,成熟种子胚的萌发率仅70%。综合以上研究结果,认为云南红豆杉较长的生殖周期、复杂的生殖过程以及低的授粉率和种子萌发率是云南红豆杉濒危的重要内在因素。

1.3 云南红豆杉的种群生态学研究进展

种群生态学研究可以为濒危植物保护提供重要的理论基础^[16],通过对物种种群的分布现状、数量动态变化、空间分布格局及生长规律的研究和分析,不仅可以阐明濒危物种种群数量下降的原因,而且可以对种群未来的分布趋势进行预测,同时对种群遗传结构进行研究,可以了解物种进化的适应潜力,揭示物种可能的濒危机制^[16],进一步对濒危物种提出科学有效的保护措施。关于云南红豆杉的种群生态学已有较详细的研究,主要包括云南红豆杉的种群分布范围和空间分布格局^[10, 22]、种间和种内竞争^[23]、种群更新^[15]、遗传多样性^[24-27]等方面。种群动态是种群生态学的核心问题,对物种种群动态的研究,可以掌握种群数量的变化情况,分析物种的濒危机制并且可以预测种群未来的变化趋势。苏建荣等对木里县、宁蒗县、察隅县和波密县的云南红豆杉天然种群的调查结果表明,云南红豆杉的种群规模较小且种群密度较低^[28],同时基于上述研究绘制出了云南红豆杉种群的存活曲线,并编制了种群特定时间生命表^[6, 29]。此外,通过分析云南红豆杉的种群年龄结构,发现其种群处于中、幼龄林阶段,年龄结构呈金字塔形,总体上属于稳定增长型种群^[6]。

种群的空间分布格局是指种群中的个体在其生活空间中的分布位置或布局^[30],是研究种群生物学特性、种内和种间关系及种群与环境的重要方法^[31]。研究濒危物种的空间分布格局,可以阐明种群及群落的动态特征,揭示种群的濒危机制,对濒危物种的保护具有重要意义^[32]。刘万德等人调查发现滇西北的云南红豆杉呈聚集分布的空间格局,并且种群随着龄级的增大聚集程度有减弱的趋势^[30]。李帅锋等人通过调查云南红豆杉的种间竞争关系,发现云南红豆杉的种间竞争强度显著高于其种内竞争强度,同时发现云南红豆杉与群落中其他物种的生态位重叠值相对较低,说明与其他物种间存在较小资源利用性竞争,在群落中保持一定的稳定性^[23, 33]。

更新是群落演替或物种自我维持的重要机制,包括实生苗更新和萌生更新^[15]。野外调查发现云南红豆杉的实生苗更新存在困难。刘万德等人在对滇西北的云南红豆杉种群进行调查后发现其种群缺乏幼龄期个体,拥有相对丰富的中龄期个体及较少的老龄期个体,表明该种群属于衰退型^[30]。同时在调查中还发现林下实生幼苗极其稀少^[15, 30]。云南红豆杉另

一种天然更新的方式是萌生更新,野外调查发现云南红豆杉种群具有较强的萌生能力。苏磊等人对马关县人工林的调查结果表明,云南红豆杉的萌枝率高达88.1%^[34]。王卫斌等人调查发现云龙漕涧的云南红豆杉伐桩的萌生植株数在1-40株之间,昆明树木园当年萌生出新条的伐桩占90%,萌生枝条数在3-20株之间^[20];刘万德等人调查滇西北云南红豆杉天然种群时发现其萌生个体的多度是实生个体多度的1.314倍,宁蒗县平均萌枝数量达到了3.1^[15]。由此可见,云南红豆杉具有较强的萌生能力,对于云南红豆杉天然种群的繁殖更新及保护和修复具有非常重要的意义。

由于云南红豆杉寿命较长,且存在世代重叠现象,因此在经历了长时间的自然选择后,仍然保留了丰富的遗传多样性^[6]。对云南红豆杉遗传多样性的研究结果表明,其天然种群和人工种群的遗传变异都相对较高^[6, 35-36]。如陈少瑜的研究表明怒江、澜沧江和金沙江的云南红豆杉种群具有较高的遗传多样性,其种群的平均基因多样性为0.325 3^[20, 25],其他类似的研究还见于晓芹^[24, 37]和吴丽圆^[26]等人。但也有研究发现云南红豆杉的遗传多样性低于其他红豆杉属植物,认为可能是由于近亲交配或(和)遗传漂变导致的^[16]。目前关于云南红豆杉种群遗传多样性的研究仍然不够全面,在种群谱系地理和系统发育等方面的研究仍存在空白,摸清云南红豆杉各种群间的亲缘关系以及现有种群分布格局的演化历史,也是云南红豆杉的保护和种群恢复与重建的基础。

1.4 云南红豆杉的濒危原因

1.4.1 生物学因素 首先,云南红豆杉生长缓慢,有性繁殖过程复杂且周期较长。云南红豆杉的繁殖周期长达16个月,需经历14个主要环节,且繁殖过程中存在大量冗余^[17]。其次,云南红豆杉的结实率较低,天然更新存在困难。结实率低的原因一部分是由于云南红豆杉的雌雄植株比例悬殊^[25],同时云南红豆杉在林间分布零散^[38],且处于林分下层,通风不畅以及云南红豆杉自身的传粉机制导致其授粉成功率低^[39],还有研究表明云南红豆杉的单株结实量与光照有关,光照充足的植株结实较多,而位于林下光照不足的植株结实较少^[15, 20]。另一方面,云南红豆杉种子的休眠期较长,在正常条件下需要2年才能萌发,经过漫长的休眠期之后,只有少部分种子能够存活,这也是云南红豆杉实生苗数量稀少的重要原因^[15, 20, 30, 40]。此外,云南红豆杉成熟的假树皮会吸引动物取食种子^[8, 41],进一步减少了种子的存活率。而当种子萌发形成幼苗之后,幼苗对环境的适应能力较差,生长极为缓慢,对水分和遮阴条件也较为严格^[8],若气候条件不适宜会导致幼苗数量进一步减少^[41],从而综合导致云南红豆杉的天然更新困难。

此外,云南红豆杉的地理分布相对狭窄,由于地形、地貌特性和土壤空间分布差异以及森林演替等影响,云南红豆杉在地理分布上受到很大的局限,从而制约了种群向外扩展^[8, 41-42]。同时,云南红豆杉对环境的适应能力较差,不同发育阶段对温度、光照、湿度的要求较高,并对海拔、坡向、坡位等因素的变化较为敏感^[42],因此生境的特殊性也进一步限制了云南红豆杉的分布和扩散。

1.4.2 人为因素 20世纪90年代,天然抗癌药物紫杉醇获批上市,需求量大大增加,由于缺乏国家强制性保护,在巨额商业利益的驱使下,人类无节制地采伐云南红豆杉树皮和枝条,对云南红豆杉天然林造成了极为严重的破坏^[19]。据调查,志奔山林区内的10万株云南红豆杉在1994年间几乎被砍伐殆尽^[8, 41-42]。调查人员进行普查的过程中也经常见到被剥去树

皮的红豆杉枯木^[42]。此外,人为活动破坏还包括砍伐云南红豆杉大树利用其木材,砍伐上层林木破坏云南红豆杉的生境,放牧导致牲畜践踏及采食幼苗等^[8]。截至2002年,云南省的红豆杉资源几乎消耗了80%,四川省的云南红豆杉也遭到了毁灭性的破坏,藏东南的云南红豆杉资源由于交通不便,人为破坏相对较少^[44]。总的来说,人为活动的破坏和早期进行的大规模砍伐对云南红豆杉的打击是毁灭性的,是造成云南红豆杉濒危的主要因素。

1.5 综合保护建议

云南红豆杉具有非常重要的保护价值,一方面,云南红豆杉起源古老,是植物中的“活化石”,因此云南红豆杉对研究物种形成和进化、系统发育和谱系地理等方面都具有重要意义;另一方面,云南红豆杉由于其重要的药用价值而在早期遭到人类的大规模破坏,种群及个体数量骤减,生境也受到严重影响,因此对云南红豆杉的保护也是对当地生物多样性的保护;此外,对云南红豆杉的保护是为了对其资源的可持续利用,从而有利于人类的长远发展。关于对云南红豆杉的保护,建议从以下几个方面进行:

(1) 首先对云南红豆杉的天然林资源进行就地保护。在原始植被较好的区域建立自然保护区,同时在自然保护区以外保存较好的云南红豆杉种群可以建立保护小区,有关政府部门和社会组织应在这些重点保护的区域开展科普教育和社区共管等手段,加强当地群众对云南红豆杉天然资源的保护。此外,对云南红豆杉的保护要结合已有的研究进行科学保护,要遵循云南红豆杉天然种群分布格局规律和种内联结关系,将保护重点放在野生种群的母株上,人为地对母株周围的生境进行抚育管理,如清除林下的灌木、开辟林窗、及时疏伐等,同时对其伴生树种和原始生境也应进行有效保护。

(2) 将云南红豆杉各地的野生种源集中起来进行迁地保护。迁地保护首先需要云南红豆杉所有的天然种群结构有比较清楚的研究,在此基础上,选择适宜种植的区域,将同一来源的种群迁地种植在一起,避免种源混杂,造成基因污染;同时应该对所有种群进行遗传多样性研究,将遗传多样性高的种群进行优先保护,尽可能保护物种更多的遗传变异,保证物种对变化环境的适应潜力及开拓新生境的能力,从而有利于种群后续的生存和繁衍。

(3) 在云南红豆杉天然更新困难的地区适当地进行种群引种回归。由于云南红豆杉天然更新存在困难,为使野生种群维持正常的更新和扩散,可以采集该地区的种子进行人工播种,将萌发的幼苗再引种至原种群,使种群得到增强,并增加其对环境的适应能力从而保证种群可以长期的生存和繁衍。

(4) 进一步加强对云南红豆杉的开发利用,同时大力发展人工药用原料林。目前快速获取大量紫杉醇的主要方式之一仍是从红豆杉属枝条中直接提取,而云南红豆杉生长缓慢,产量有限,因此为满足日益增长的紫杉醇需求量,最重要的就是大力发展人工药用原料林基地,将研究重点放在云南红豆杉的良种选育、种植区选择、人工繁殖方式及原料采收等方面,尽量提高云南红豆杉枝条的生物量及紫杉醇的产量。此外,要大力推进紫杉醇新的合成方式的研究,目前在人工合成、组织和细胞培养以及真菌诱导获取紫杉醇的方式上已取得大量成果^[45-46],但仍需要进一步加强有关研究,简化人工合成紫杉醇的路线,提高紫杉醇的合成效率,探究可以推广适用的组织及细胞培养的条件,从根本上缓解或消除云南红豆杉资源不足与日益增长的需求量的矛盾,实现云南红豆杉天然种

群的延续和可持续发展。

2 云南红豆杉的开发利用及其研究进展

云南红豆杉最重要的经济价值在于其枝叶和树皮中高含量的紫杉烷类化合物,可用于治疗十余种癌症,同时还具有抗炎、镇痛、降血糖、抗菌活性等多种药理作用^[47-48]。目前市场需求量极大,而红豆杉原料有限,因此如何在保护红豆杉天然资源的前提下,快速获得大量的紫杉醇是当前科研人员研究的重点。经过几十年的努力,目前在云南红豆杉的快速繁殖^[49]、人工药用林营建^[44, 50]、人工半合成及全合成紫杉醇^[51-52]方面都有了重要进展,极大地缓解了市场上紫杉醇供应不足的问题。

2.1 紫杉醇概况及其影响因素

紫杉醇是从红豆杉属植物中提取得到的一种二萜化合物,具有多种抗肿瘤活性,是目前最有效的天然抗癌药物^[53-55],于1971年由M. C. Wani和M. E. Wall首次从短叶红豆杉(*Taxus brevifolia* Nutt.)的树皮中分离得到^[56]。经过多年的研究和试验,美国FDA于1992年正式批准紫杉醇作为新的抗癌药物上市^[57],之后紫杉醇的需求量大大增加。目前,紫杉醇已被40多个国家用于卵巢癌、转移性乳腺癌、非小细胞肺癌及卡波氏肉瘤等多种癌症的治疗^[12],被认为是癌症治疗的重大进展之一。除紫杉醇外,红豆杉属植物中还含有多种紫杉烷类化合物,同样具有非常高的利用价值。其中,巴卡亭III和10-去乙酰巴卡亭III(10-DAB)是半合成紫杉醇或多烯紫杉醇的前体物质^[46, 58-59],三尖杉宁碱具有与紫杉醇相似的化学结构,本身也具有抗癌作用,还有如7-差向紫杉醇和10-去乙酰-紫杉醇等紫杉醇类似物,或许也是半合成紫杉醇的前体物质的母核化合物^[60]。

云南红豆杉是红豆杉属中紫杉醇含量最高的树种,其含量与自身因素和多种环境条件密切相关^[61]。已开展的相关研究中,自身因素包括云南红豆杉的年龄、器官、遗传多样性等都对紫杉醇含量具有显著影响,见表1。首先,云南红豆杉不同部位间的紫杉醇含量存在显著性差异,Strobell等人的研究发现主干树皮的紫杉醇合成能力强于树梢、根、根状茎和侧枝树皮,而在树皮中合成能力最强的部位是形成层^[62],同时多个研究结果均表明云南红豆杉树皮的紫杉醇含量最高,而小枝的含量最低^[12, 57, 63-64]。其次,云南红豆杉的紫杉醇含量还与树龄和遗传多样性相关,研究表明在一定范围内,紫杉醇含量与云南红豆杉的树龄成正比^[12],并且与遗传多样性存在一定程度的关联^[24, 37]。此外,王达明等人的研究还发现云南红豆杉人工林的紫杉醇含量大于天然林,由此可见云南红豆杉的药用人工

林同样具有较高的紫杉醇含量^[65]。

环境条件也是影响云南红豆杉中紫杉醇含量的重要因素^[60, 66-67],关于环境对红豆杉紫杉醇含量的影响已有大量的研究,其中包括产地、海拔、季节、光照等^[68]。苏建荣等采用主成分分析研究了环境因素对云南红豆杉紫杉醇含量的影响,证明了温度、营养元素和光照对云南红豆杉中紫杉醇的含量具有较大影响^[12]。其次,不同地区的云南红豆杉紫杉醇含量差异也非常明显,目前国内已经对云南红豆杉的主要分布区进行了采样和紫杉醇含量测定,大部分地区的紫杉醇含量在0.001%-0.01%之间^[12, 57, 63],由于不同地区的采样时间有较大差异,因此这里不进行比较。此外,海拔和季节对云南红豆杉的紫杉醇含量也有显著影响,研究发现相对于高海拔,处于低海拔的云南红豆杉的紫杉醇含量较高^[69],并且在一年各季节中,夏季的紫杉醇含量最高,秋季次之,而冬季最低,最高的月份是6-7月^[70]。光质和营养元素也会明显影响云南红豆杉中紫杉醇的含量,比如黄光和蓝光能显著提高根中紫杉醇含量^[71],氮、磷、钾元素对紫杉醇含量也有一定的促进作用^[66]。

2.2 紫杉醇的获取方式及相关研究进展

癌症是当今世界危害人类健康并导致人类死亡的三大疾病之一,而紫杉醇是目前全世界公认的强活性广谱抗癌药物,具有多种抗癌活性^[48],市场需求量极大。紫杉醇是直接来源于红豆杉属植物的枝叶或树皮中,含量极低,且红豆杉属植物的生长非常缓慢,因此为满足紫杉醇的市场需求则需要人工种植大量的红豆杉林,耗费大量的人力、物力和土地,这在长期的可持续发展中是非常不乐观的。由于紫杉醇需求量不断增长,寻求紫杉醇生产的新途径越来越迫切。近年来,随着科学技术的发展和社会的进步,在紫杉醇的合成和生产方式上已取得了一定的成果,目前半合成紫杉醇是市场上最主要的生产途径^[46, 75],极大地提高了红豆杉原料的利用效率。此外,在全合成、细胞或组织培养及真菌诱导等新的紫杉醇生产方式上也不断地有新的进展^[76-79],在不久的将来有望实现工业化生产。

2.2.1 直接提取 目前世界上所有野生红豆杉属植物均被所在国家列为保护植物,因此利用野生红豆杉资源生产紫杉醇已无可能,资源成为限制紫杉醇生产加工企业发展的主要难题。在现有资源远不能满足国内外医药市场需求的情况下,规模化、集约化营造红豆杉人工林,直接从红豆杉属植物枝叶、树皮中提取紫杉醇,是21世纪以前解决紫杉醇原料不足的主要方式^[80]。云南红豆杉是红豆杉属植物中紫杉醇含量最高的树种^[4],同时也是我国红豆杉属树种中分布最广和资源蕴藏量最丰富的物种^[5],广泛应用于云南、四川、重庆等地区的红豆杉药用人工林建设^[12]。我国于20世纪80年代初期开始

表1 影响云南红豆杉中紫杉醇含量的因素

Table 1 The factors affecting taxol content in *Taxus yunnanensis*

影响因素 Factor	结果 Result	参考文献 Ref.
自身因素 Intrinsic factor		
树龄 Tree age	一定范围内与树龄成正比 Proportional to the age of trees within a certain range	[12, 72]
器官 Organ	树皮>针叶>小枝 Bark > leaf > twig	[4, 12, 24, 57, 72]
类型 Type	人工林>天然林 Plantation forest > natural forest	[65]
遗传多样性 Genetic diversity	一定程度的正相关性 Positive correlation in a certain degree	[24, 37]
环境因素 Environment factor		
海拔 Altitude	一定范围内与海拔成反比 Inversely proportional to the altitude within a certain range	[69]
光照 Light	光照强度低的紫杉醇含量较高;黄光和蓝光使紫杉醇含量增加 Higher content in low light intensity; increased by yellow and blue light	[71, 73]
季节 Season	夏>秋>春>冬 Summer > autumn > spring > winter	[66, 70, 74]
营养元素 Nutrient element	N、P、K可以在一定程度上增加紫杉醇含量 Increased by N, P and K to a certain extent	[66]

重视云南红豆杉人工药用林的营建工作,针对其天然资源调查、人工药用原料林培育技术、优良单株选择及采穗圃的建设等方面都投入了大量的研究和试验^[20, 67]。截至目前,云南省已营建了超过4 000 hm²的云南红豆杉人工种植基地,形成了马关、屏边、普文、洱源等多个规模化、产业化原料林培育基地^[19, 21, 44, 50, 81]。此外,研究人员为建立高效的云南红豆杉药用人工林,对云南红豆杉的良种选育、种植区选择、人工繁殖和原料采收等相关技术研究领域开展了大量研究,为紫杉醇人工药用原料林营建提供了技术支持^[19]。

2.2.2 半合成 半合成紫杉醇是指从红豆杉植物的枝叶中提取分离紫杉醇前体物质,并从合成的侧链进行修饰以生产紫杉醇^[82-83],首次报道于1988年^[84]。用于半合成紫杉醇的前体物质是一类紫杉烷二萜化合物,目前应用最多的是巴卡亭III和10-去乙酰巴卡亭III^[58-59, 85],这些物质在红豆杉属植物枝叶中的含量可高达0.1%,是紫杉醇含量的10倍以上^[14]。此外,以10-去乙酰巴卡亭III为前提物质,还可以半合成紫杉醇衍生物——多烯紫杉醇(Docetaxel)^[86],它的作用机理与紫杉醇类似,同时其抗肿瘤活性优于紫杉醇^[87],目前市场上大部分的紫杉醇类抗癌药物都是以它为原料^[75]。通过半合成紫杉醇及其衍生物,可以显著提高红豆杉植物枝叶的利用效率,大大增加紫杉醇的产量,缓解紫杉醇原料供应不足的压力。半合成紫杉醇及其衍生物被认为是扩大紫杉醇产量最有效的途径之一,目前已经实现了工业化生产^[88]。

2.2.3 全合成 全合成是指在不利用红豆杉为原料的情况下直接用化学合成的方法制备紫杉醇^[89-90]。在天然红豆杉属资源有限的情况下,通过全合成紫杉醇一直是科研人员重点关注的研究方向。目前全世界有30多个顶尖实验室致力于紫杉醇的全合成研究,经过几十年的努力,已经有7条紫杉醇全合成的路线取得成功,但都是美国和日本两个国家的研究和报道^[91-92]。尽管已成功的全合成路线已有7条,但这些路线的化学方法路径较长,合成步骤过多,使用的化学试剂价格昂贵,且很难控制反应条件,效率也非常低^[89],目前还未实现工业化生产^[93]。

2.2.4 真菌培养 通过真菌生产紫杉醇也是对红豆杉植物资源开发利用的一个较好的途径^[93-94]。目前已从红豆杉树皮中分离出200多种微生物,其中一些内生真菌已被证实能产生紫杉醇^[93]。利用真菌生产紫杉醇具有多种优点,包括其繁殖周期短、规模较大且产量较高等^[93]。因此,从真菌中研究开发高效低毒且资源充足的紫杉醇具有十分广阔的前景。1993年,Stierle等人首次从太平洋红豆杉的树皮中分离得到1种可以产生紫杉醇的内生真菌^[95],引起了全世界的广泛关注。我国邱德有等人也于1996年首次从云南红豆杉树皮中分离出了可产生紫杉醇的内生真菌^[96]。此后,陈毅坚和郑法新等人又相继报道了从云南红豆杉树皮和枝条中分离得到了多种能够产生紫杉醇或紫杉烷类物质的内生真菌^[97-98]。据统计,国内外已报道能够产生紫杉醇的真菌种类已超过30种,这些真菌大部分是红豆杉的内共生真菌。目前微生物发酵法生产紫杉醇尚有许多关键技术需要解决,因此还未达到商业化生产,但是通过选取优良的红豆杉内生真菌,借助诱变育种、细胞工程或基因工程等手段,从而筛选出高产菌株用于工业化生产指日可待^[14]。

2.2.5 组织或细胞培养 细胞组织培养法是将红豆杉属植物的幼茎、形成层或树皮等器官进行诱导形成愈伤组织,进行继代培养,再建立细胞的悬浮培养,进而扩大培养,产生紫杉醇^[93]。这种方法可以确保产物无限、连续、均匀地生产,不

受病虫害、季节的影响^[75],相较于从植物体内直接提取,可以简化分离和纯化的步骤,同时还可以生产出紫杉醇半合成的前体物质和其他有抗癌活性的化合物^[93]。研究表明云南红豆杉愈伤组织产生的紫杉醇含量相较于其他红豆杉来说普遍较高,是组织培养生产紫杉醇途径的优秀外植体来源^[99]。目前,国内外在分化细胞株系和培养条件方面都有较多研究,主要包括外植体、光照、前体物质、培养基组成等因素对细胞培养及紫杉醇生产的影响^[100-104]。尽管该研究目前处于探索阶段,但相信经过不断地努力,有望突破红豆杉细胞培养生产紫杉醇的瓶颈,实现工业化生产。

2.3 云南红豆杉人工药用林营建

2.3.1 适宜种植区选择 人工栽培云南红豆杉应该选择与其天然生境相似的地区,从而有利于云南红豆杉枝条的生长和紫杉醇的生产。云南红豆杉喜多雾、潮湿、温凉的环境,生长于中山针阔叶混交林、亚高山暗叶针叶林、常绿阔叶林内湿度较高的地方^[9],常见于高山、亚高山沟谷、缓坡、溪流两岸,以及阴坡、半阴坡地^[6]。目前云南红豆杉已在昆明、西双版纳、文山、大理、丽江等多地都进行了引种栽培试验并表现良好^[70, 81, 105],但要在在全省以及省外推广,仍需要更多的试验数据。王达明等人根据云南红豆杉的天然分布、人工种植及生物学特性的研究资料和云南省农业气候资料,在将高黎贡山西坡腾冲县云华村确定为云南红豆杉最适种植中心的基础上,运用模糊数学贴近度计算及择近原则的方法,将云南省分为4个云南红豆杉的种植区域,包括最适宜、适宜、次适宜和不适宜区^[106]。同时建议在选择云南红豆杉人工种植地时,应尽可能具备以下条件^[50]:(1)土壤呈酸性或微酸性,土质肥沃,排水良好;(2)年平均气温10-18℃;(3)年干燥度<1,年平均相对湿度>80%,年降水量>1 500 mm。此外,庄鸿飞等人基于MaxEnt模型预测了云南红豆杉的潜在分布区,结果表明云南省的滇西北、滇西和滇北地区都是云南红豆杉的适宜分布区^[107],这对于云南红豆杉人工原料林地的选择也有一定的参考价值。

2.3.2 优树选育 云南红豆杉是我国红豆杉属植物中紫杉醇含量最高的物种,但是物种内个体间和种群间的紫杉醇含量差异非常显著^[12, 69, 108],筛选紫杉醇含量高的云南红豆杉树种进行人工繁殖和规模化栽培来营建药用原料林是目前获取紫杉醇及其衍生物的主要方式之一。云南省林业科学院对云南红豆杉优树选择做了大量工作,具体方法是首先从云南红豆杉天然林中选择生长茂盛、枝条健壮的植株进行抗癌药物有效成分的含量测定,选出第一批含量较高的植株,然后再回到该批植株所在的林区中进行复选,如此重复几次,最终选出药用成分高含量的云南红豆杉植株进行扦插育苗,每年测定扦插苗的生物量,最后综合抗癌药物有效成分含量和生物量两大因素,选出云南红豆杉优良树种,再进行人工药用原料林营建^[109]。目前云南省林业科学院已经在云南红豆杉天然分布区和人工原料林中选出优树158株,建立优树汇集区0.73 hm²^[19, 44, 50]。

2.3.3 人工繁殖 人工繁殖大量云南红豆杉幼苗是药用原料林营建的基础。目前云南红豆杉的人工繁殖方式主要有3种,包括扦插繁殖、实生苗培育和组织培养^[110-111]。实生苗培育是一条最直接的途径,云南红豆杉的种苗具有多种优点,包括生长迅速、抗逆性强、根系发达等^[40, 50]。同时有研究表明云南红豆杉实生苗的生长量、生物量和光合生理指标基本都优于扦插苗^[112]。但云南红豆杉的种子具有较长的休眠期,研

究表明云南红豆杉种子的休眠属于生理休眠,且存在生理后熟现象^[113-114]。人工打破休眠是种子育苗方式需要首先解决的问题,目前破除云南红豆杉休眠的方式主要是沙藏和变温层积,李杰指出将破损种皮的云南红豆杉种子混上少量湿沙,置于-3℃以下的环境中冷冻25-40 d,即可解除其胚轴休眠^[115];景跃波等人对云南红豆杉种子开展了变温层积的萌发试验,结果表明变温层积显著提高了沙藏云南红豆杉种子的发芽率^[116]。另外,离体胚的培养也是加速云南红豆杉种子萌发的一种方式,在已开展的云南红豆杉离体胚培养试验中,离体胚的萌发率在70%-80%之间,萌发时间约2周,1个月左右可以形成幼苗^[117-118]。此外,卞方圆等人发现云南红豆杉离体胚的萌发率与种子大小呈显著的正相关,且胚乳会抑制离体胚的萌发^[114]。

云南红豆杉萌枝能力强,枝条量大,可进行无性扦插繁殖,用于规模化扩繁^[111, 119]。同时,采用紫杉醇含量较高的优树进行扦插繁殖,扦插苗还可以遗传母株优势,可以大幅提升紫杉醇产量。目前云南红豆杉的扦插繁殖技术已经基本成熟,广泛应用于人工药用林营造。关于影响云南红豆杉扦插效果的因素已有较多研究,主要包括插穗选择、消毒和生根处理、扦插时间、插后管理等方面^[120-122]。王卫斌等人对其具体的影响因素及相关的技术要点进行了很好的归纳和总结^[19, 50],对于云南红豆杉的扦插繁殖具有重要的指导意义。云南红豆杉属于易扦插生根的树种,且云南红豆杉的扦插育苗技术已基本成熟,并在全国适生区进行推广应用,具有较高的生根率和成活率,为云南红豆杉规模化培育打下了坚实的基础。

组织培养可以用非常少的原材料快速获得大量植株,将云南红豆杉的优良单株通过组织培养形成优良无性系具有十分重要的意义。但当前对云南红豆杉组织培养关注较多的是紫杉醇生产,而对其器官组织培养和植株再生方面的研究较少^[99, 103]。云南红豆杉具有较强的萌生能力,研究表明几乎所有的云南红豆杉器官可以通过激素诱导形成愈伤组织,但嫩叶和幼茎最好,生长激素萘乙酸(NAA)、2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-D)、苄氨基腺嘌呤(BA)和激动素(KT)对愈伤组织的诱导作用明显,培养基通常采用MS、B₅、SH培养基,适宜的pH为5.6-5.8,温度20-25℃,同时黑暗条件下的培养效果更好^[44, 123-126]。目前云南红豆杉的组织培养仍停留在芽诱导阶段,尚未完全取得成功。

2.3.4 枝叶采收 人工种植云南红豆杉主要是为了采收其枝条用来提取紫杉醇及半合成的前体物质,巴卡亭III和10-乙酰巴卡亭III,这些化合物的产量是与枝叶生物量呈正相关的,因此在进行枝叶采收时应尽量不妨碍或者促进来年枝条的生长,使云南红豆杉人工药用林每年可以稳定持续地产生大量枝条,从而保证紫杉醇类物质的产量。云南红豆杉原料林的采收方式主要有枝叶剪收、截干采收和全株利用3种^[44]。其中,枝叶剪收是主要的采收方式,是指采收枝叶时保留主干或主梢,采集量不超过枝条总量的30%^[50]。刘万德等人通过研究云南红豆杉药用原料林的春芽数量及其动态变化,认为可以利用云南红豆杉春芽分布格局的位置效应,在采收枝条时尽可能保留树冠上层枝条以保留更多的芽,同时建议保留较长、粗壮、叶片数量较多的枝条,此外可以通过人为去除顶芽和控制光照强度来增加新生枝的数量^[127]。其次,卞方圆等人对云南省马关县的云南红豆杉人工林进行了3个采收强度的试验,证明采收主干及上部3/4树冠长度的枝叶和保留主干采收上部

3/4树冠长度的枝叶都可以提高来年枝叶的净增加量,但采收主干可以去除顶端优势,使来年萌生枝更多,是云南红豆杉枝叶采收的最优方式^[128-129]。此外,研究表明云南红豆杉6-10月份的紫杉醇含量明显高于1-5月份,而5-9月为云南红豆杉生长旺盛期,为了尽可能获得更高的紫杉醇产量,王卫斌等人建议9-10月份为云南红豆杉的适宜采收期^[44]。

3 结论与展望

3.1 结论

云南红豆杉因其植株体内高含量的紫杉醇类物质而具有十分重要的经济价值,但由于地理分布范围狭窄和天然更新缓慢,加上早期人为的大规模破坏,其种群数量不断下降,被列入国家一级保护植物,成为需要重点关注和保护的濒危物种。本文对云南红豆杉的资源分布现状、种群和繁殖生态学研究、濒危机制及其保护措施、紫杉醇开发利用及人工药用原料林营造等方面进行了综述,分析了导致云南红豆杉濒危的生物学和人为因素,提出对云南红豆杉的保护应从就地保护、迁地保护和引种回归3个方面同时进行,并结合已有的研究结果制定科学可行的保护措施。由于云南红豆杉具有较高的经济价值,因此在保护其天然资源的同时,对其进行合理的开发利用同样重要。目前云南红豆杉最重要的利用价值在于其体内高含量的紫杉醇类抗癌化学成分,关于紫杉醇的合成方式和影响云南红豆杉中紫杉醇含量的因素已有非常详尽的研究。此外,关于云南红豆杉开发利用研究较多的是人工药用原料林的营造,包括优树选育、人工繁殖和原料采收等方面,这些工作极大地缓解了云南红豆杉原料供应不足的矛盾。

3.2 展望

尽管国内关于云南红豆杉的研究文献已经非常丰富,涉及多个方面,对云南红豆杉的保护和资源的开发利用都起到了很大的推动作用,但仍存在些许不足之处。首先关于云南红豆杉种群大规模的详细调查是十几年前进行的,现在可能已经发生了较大变化,摸清濒危物种实际的分布现状并通过调查了解影响其种群的干扰因素,是对物种进行保护的首要前提。其次,尽管云南红豆杉很早就被列为国家一级保护植物和濒危物种,但是仅有关于云南红豆杉生物学和生态学特性的研究和濒危机制的探讨,尚未看到关于云南红豆杉保育现状的调查或研究以及具体实施的保护行动。此外,关于云南红豆杉的研究文献大量集中在1995-2010年间,近几年的研究逐渐减少,且方法较为落后,创新点较少。因此,就今后云南红豆杉的研究和保护,提出以下几点建议:(1)尽快对我国云南红豆杉野生资源展开详细调查,了解现存种群及个体数量、天然更新、生境特征以及受干扰因素等情况,重点关注在自然保护区外的野生种群,为下一步开展种群生态学研究 and 实施具体保护行动奠定基础;(2)进一步加强云南红豆杉繁殖方式的研究,以期在缩短云南红豆杉种子休眠时间、离体培养方式等方面取得新进展,从而提高云南红豆杉的繁殖效率;(3)尽快建立统一、高效、规模化的云南红豆杉人工药用原料林基地,在保证紫杉醇市场需求量的情况下,尽量减少对资源、人力、物力及土地的浪费,提高云南红豆杉资源的利用效率;(4)以云南红豆杉为原材料,开发培育具有紫杉醇类物质含量高且生长快速等优点的新品种,可以有效缓解云南红豆杉资源开发与利用的压力。

参考文献 [References]

- 傅立国, 郑万钧. 中国植物志: 裸子植物门[M]. 北京: 科学出版社, 1978 [Fu LG, Zheng WJ. Flora of China: Gymnosperms [M]. Beijing: Science Press, 1978]
- 吴杰, 汤欢, 黄林芳, 李西文, 谢彩香, 郝大程, 陈士林. 红豆杉属植物全球生态适宜性分析研究[J]. 药学报, 2017, **52** (7): 1186-1195 [Wu J, Tang H, Huang LF, Li XW, Xie CX, Hao DC, Chen SL. Research and analysis of globally ecological suitability for *Taxus* plants [J]. *Acta Pharm Sin*, 2017, **52** (7): 1186-1195]
- 杨玉林, 宋学东, 董京祥, 刘桂丰, 李慧玉. 红豆杉属植物资源及其世界分布概况[J]. 森林工程, 2009, **25** (3): 5-10 [Yang YL, Song XD, Dong JX, Liu GF, Li HY. Resources and distribution of *Taxus* in the world [J]. *For Eng*, 2009, **25** (3): 5-10]
- 张洁, 徐小平, 刘静, 田晨煦, 周莎. 我国不同种类红豆杉不同部位紫杉醇的含量分布研究[J]. 药物分析杂志, 2008, **28** (1): 16-19 [Zhang J, Xu XP, Liu J, Tian CX, Zhou S. Study on the taxol distribution in different parts of difference sources *Taxus* growing in China [J]. *Chin J Pharm Anal*, 2008, **28** (1): 16-19]
- 王磊, 张劲峰, 杨德军, 李勇鹏, 耿云芬, 王达明, 马赛宇, 曹建新. 云南红豆杉紫杉烷优良无性系的筛选[J]. 林业资源管理, 2013, **12** (6): 154-161 [Wang L, Zhang JF, Yang DJ, Li YP, Geng YF, Wang DM, Ma SY, Cao JX. The clone selection of high taxane content of *Taxus wallichiana* var. *wallichiana* [J]. *For Resour Manag*, 2013, **12** (6): 154-161]
- 王磊, 耿云芬, 李勇鹏, 温霜, 方俊. 云南红豆杉及其种群特性研究综述[J]. 西部林业科学, 2016, **45** (4): 166-173 [Wang L, Geng YF, Li YP, Wen S, Fang J. Researches on *Taxus yunnanensis* and its population characteristics: a review [J]. *J West China For Sci*, 2016, **45** (4): 166-173]
- 杨立新, 李莲芳. 云南省红豆杉资源的分布, 利用现状与保护和可持续利用[J]. 植物资源与环境, 1999, **8** (3): 39-43 [Yang LX, Li LF. The distribution and the present situation of utilization of *Taxus* L. resources in Yunnan Province and its protection and sustainable utilization [J]. *J Plant Resour Environ*, 1999, **8** (3): 39-43]
- 李莲芳, 周云, 王达明. 云南红豆杉的濒危成因剖析[J]. 西部林业科学, 2005, **34** (3): 30-34 [Li LF, Zhou Y, Wang DM. Analysis of the endangered causes of *Taxus yunnanensis* [J]. *J West China For Sci*, 2005, **34** (3): 30-34]
- 苏建荣, 张志钧, 邓疆, 李国松. 云南红豆杉的地理分布与气候关系[J]. 林业科学研究, 2005, **18** (5): 510-515 [Su JR, Zhang ZJ, Deng J, Li GS. Relationships between geographical distribution of *Taxus wallichiana* and climate in China [J]. *For Res*, 2005, **18** (5): 510-515]
- 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧. 云南兰坪云南红豆杉种群年龄结构与空间分布格局分析[J]. 西北植物学报, 2013, **33** (4): 792-799 [Li SF, Liu WD, Su JR, Lang XD, Zhang ZJ. Age structure and spatial distribution patterns of *Taxus yunnanensis* population in Lanping County, Yunnan Province [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2013, **33** (4): 792-799]
- 李勇鹏, 张劲峰, 冯倩, 王磊, 温霜, 方俊. 云南红豆杉不同粗度枝干树皮率和含水量研究[J]. 林业资源管理, 2016, **10** (5): 98-102 [Li YP, Zhang JF, Feng Q, Wang L, Wen S, Fang J. Bark and water content in different diameter stems and branches of *Taxus yunnanensis* [J]. *For Resour Manag*, 2016, **10** (5): 98-102]
- 苏建荣, 张志钧, 邓疆. 不同树龄、不同地理种源云南红豆杉紫杉醇含量变化的研究[J]. 林业科学研究, 2005, **18** (4): 369-374 [Su JR, Zhang ZJ, Deng J. Study on the taxol content in *Taxus yunnanensis* of different age and different provenance [J]. *For Res*, 2005, **18** (4): 369-374]
- 吉前华. 红豆杉的研究与开发[J]. 热带农业科技, 2004, **27** (2): 29-35 [Ji QH. Research and development of *Taxus chinensis* [J]. *Trop Agric Sci Technol*, 2004, **27** (2): 29-35]
- 王卫斌, 王达明. 云南红豆杉[M]. 昆明: 云南大学出版社, 2006 [Wang WB, Wang DM. *Taxus yunnanensis* [M]. Kunming: Yunnan University Press, 2006]
- 刘万德, 李帅锋, 张志钧, 苏建荣. 滇西北云南红豆杉群落结构与更新特征[J]. 生态学杂志, 2012, **31** (12): 3024-3031 [Liu WD, Li SF, Zhang ZJ, Su JR. Community structure and regeneration characteristics of *Taxus yunnanensis* in Northwest Yunnan Province of Southwest China [J]. *Chin J Ecol*, 2012, **31** (12): 3024-3031]
- 苏建荣. 云南红豆杉种群生物学研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2006 [Su JR. Study on the population biology of *Taxus yunnanensis* [D]. Beijing: Chinese Academy Forestry, 2006]
- 王兵益. 云南红豆杉生殖生态学研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2008 [Wang BY. Reproductive ecology of *Taxus yunnanensis* [D]. Beijing: Chinese Academy Forestry, 2008]
- 王磊. 不同海拔及气候类型下云南红豆杉(*Taxus wallichiana*)幼苗可塑性的研究[D]. 昆明: 云南大学, 2010 [Wang L. The plasticity research to seedlings of *Taxus wallichiana* in different altitudes and climatic types [D]. Kunming: Yunnan University, 2010]
- 王卫斌, 姜远标, 王达明, 周云, 景跃波. 云南红豆杉药用原料林营建技术[J]. 林业科技开发, 2007, **21** (2): 62-65 [Wang WB, Jiang YB, Wang DM, Zhou Y, Jing YB. Construction technology of medicinal raw material forest of *Taxus yunnanensis* [J]. *J For Eng*, 2007, **21** (2): 62-65]
- 王卫斌, 姜远标, 王达明, 周云, 景跃波. 云南红豆杉的生物学与生态学特性[J], 2006, **35** (4): 33-39 [Wang WB, Jiang YB, Wang DM, Zhou Y, Jing YB. Biological and ecological characteristics of *Taxus yunnanensis* [J]. *J West China For Sci*, 2006, **35** (4): 33-39]
- 赵永生, 赵俊雄, 张静华. 云南红豆杉资源保护与开发利用前景[J]. 中国民族民间医药, 2011, **13**: 28-29 [Zhao YS, Zhao JX, Zhang JH. Protection, development and utilization of *Taxus yunnanensis* resources [J]. *Chin J Ethnomed Ethnopharm*, 2011, **13**: 28-29]
- 芮荣菊, 左安垠, 黄臣富, 阮向芳, 肖培, 肖金海. 永胜县云南红豆杉分布区植物群落物种多样性及群落特征[J]. 林业调查规划, 2013, **38** (6): 40-48 [Rui RJ, Zuo AG, Huang CF, Ruan XF, Xiao P, Xiao JH. Diversity and characteristics of plants community in *Taxus yunnanensis* distribution area of Yongsheng County [J]. *For Inventory Plann*, 2013, **38** (6): 40-48]
- 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧. 滇西北金沙江流域云南红豆杉群落种内与种间竞争[J]. 生态学杂志, 2013, **32** (1): 33-38 [Li SF, Liu WD, Su JR, Lang XD, Zhang ZJ. Intra- and interspecific competitions of *Taxus yunnanensis* population in Jinsha River Basin of northwest Yunnan Province, southwest China [J]. *Chin J Ecol*, 2013, **32** (1): 33-38]
- 于晓芹, 刘锡葵, 顾志建. 不同地理种源云南红豆杉的遗传多样性与

- 紫杉醇含量相关性分析[J]. 云南植物研究, 2009, **31** (6): 493-498 [Yu XQ, Liu XK, Gu ZJ. Analysis of relationship between genetic diversity and taxol content of *Taxus wallichiana* var. *wallichiana* in different provenance [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2009, **31** (6): 493-498]
- 25 陈少瑜, 吴丽圆, 李江文, 项伟, 周云. 云南红豆杉天然种群遗传多样性研究[J]. 林业科学, 2001, **37** (5): 41-48 [Chen SY, Wu LY, Li JW, Xiang W, Zhou Y. Study on genetic diversity of natural populations of *Taxus yunnanensis* [J]. *Sci Silv Sin*, 2001, **37** (5): 41-48]
- 26 吴丽圆, 陈少瑜. 云南红豆杉天然群体的遗传多样性和群体分化[J]. 中南林业科技大学学报, 2001, **21** (3): 37-40 [Wu LY, Chen SY. Genetic diversity and population differentiation of *Taxus yunnanensis* in the Jingsha River valley [J]. *J Cent S For Univ*, 2001, **21** (3): 37-40]
- 27 Miao YC, Lang XD, Zhang ZW, Su JR. Phylogeography and genetic effects of habitat fragmentation on endangered *Taxus yunnanensis* in Southwest China as revealed by microsatellite data [J]. *Plant Biol*, 2014, **16** (2): 365-374
- 28 苏建荣, 刘万德, 缪迎春, 李帅锋, 郎学东. 云南红豆杉种群生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2016 [Su JR, Liu WD, Miao YC, Li SF, Lang XD. Population Biology of *Taxus yunnanensis* [J]. Beijing: Science Press, 2016]
- 29 苏建荣, 张志钧, 邓疆, 陈智勇. 云南红豆杉种群结构与生命表分析[J]. 林业科学研究, 2005, **18** (6): 651-656 [Su JR, Zhang ZJ, Deng J, Chen ZY. Population structure and life table of endangered populations of *Taxus yunnanensis* [J]. *For Res*, 2005, **18** (6): 651-656]
- 30 刘万德, 苏建荣, 王梦君, 王家炳, 李少文, 杨立静, 罗发兰, 杨柏. 滇西北云南红豆杉种群空间分布格局[J]. 西北林学院学报, 2012, **27** (6): 131-138 [Liu WD, Su JR, Wang MJ, Wang JB, Li SW, Yang LJ, Luo FL, Yang B. Spatial distribution pattern of *Taxus yunnanensis* population in northwest Yunnan Province [J]. *J NW For Univ*, 2012, **27** (6): 131-138]
- 31 Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He FL. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands [J]. *J Ecol*, 2008, **96** (4): 807-820
- 32 郝朝运, 张小平, 李文良, 张昱. 不同类型群落中濒危植物永瓣藤 (*Monimopetalum chinense*) 种群的空间分布格局[J]. 生态学报, 2008, **28** (6): 2900-2908 [Hao CY, Zhang XP, Li WL, Zhang Y. Spatial distribution of *Monimopetalum chinense* populations in different forest types [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28** (6): 2900-2908]
- 33 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧. 滇西北云南红豆杉群落物种生态位与种间联结[J]. 植物科学学报, 2012, **30** (6): 568-576 [Li SF, Liu WD, Su JR, Lang XD, Zhang ZJ. Niche and interspecific association of species of *Taxus yunnanensis* communities in northwest Yunnan Province [J]. *Plant Sci J*, 2012, **30** (6): 568-576]
- 34 苏磊, 苏建荣, 刘万德, 李帅锋. 云南红豆杉人工林萌枝特性[J]. 生态学报, 2013, **33** (22): 7300-7308 [Su L, Su JR, Liu WD, Li SF. Sprouts characteristic structure of *Taxus yunnanensis* plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (22): 7300-7308]
- 35 陈少瑜. 云南红豆杉居群的等位酶分析方法[J]. 西北林学院学报, 2000, **15** (4): 10-15 [Chen SY. Allozyme analysis of *Taxus yunnanensis* [J]. *J NW For Univ*, 2000, **15** (4): 10-15]
- 36 陈少瑜, 李江文, 吴丽圆. 昆明树木园云南红豆杉人工林等位酶遗传变异的研究[J]. 云南林业科技, 2000, **3** (1): 27-29 [Chen SY, Li JW, Wu LY. Genetic variation of allozyme in *Taxus yunnanensis* plantation in Kunming Arboretum [J]. *Yunnan For Sci Technol*, 2000, **3** (1): 27-29]
- 37 于晓芹. 云南红豆杉遗传多样性与紫杉醇含量关系的研究[D]. 北京: 中国科学院, 2009 [Yu XQ. Study on the relationship between genetic diversity and taxol content of *Taxus wallichian* [D]. Beijing: Chinese Academy Science, 2009]
- 38 景跃波. 云南红豆杉研究综述[J]. 林业调查规划, 2007, **32** (2): 49-53 [Jing YB. A summary of *Taxus yunnanensis* study [J]. *For Invent Plan*, 2007, **32** (2): 49-53]
- 39 王兵益, 苏建荣, 张志钧. 云南红豆杉传粉生物学研究[J]. 植物科学学报, 2009, **27** (4): 441-445 [Wang BY, Su JR, Zhang ZJ. Pollination biology in *Taxus yunnanensis* [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2009, **27** (4): 441-445]
- 40 杨玲, 陈虎庚, 牛祖林, 石文雅. 浸种催芽对打破云南红豆杉种子休眠的初步研究[J]. 湖北农业科学, 2011, **50** (10): 2057-2063 [Yang L, Chen HG, Niu ZL, Shi WY. Preliminary study on the seed dormancy breaking effect of germination soaking methods on *Taxus yunnanensis* [J]. *Hubei Agric Sci*, 2011, **50** (10): 2057-2063]
- 41 王亚飞, 王强, 阮晓, 张莺莺. 红豆杉属植物资源的研究现状与开发利用对策[J]. 林业科学, 2012, **48** (5): 116-125 [Wang YF, Wang Q, Ruan X, Zhang YY. Research status and utilization strategies of rare medicinal plants in *Taxus* [J]. *Sci Silv Sin*, 2012, **48** (5): 116-125]
- 42 郑天水. 云南省红豆杉资源保护及可持续利用对策[J]. 林业调查规划, 1999, **24** (4): 25-29 [Zheng TS. Protection and sustainable utilization of *Taxus* resources in Yunnan Province [J]. *For Inventory Plann*, 1999, **24** (4): 25-29]
- 43 马明东, 刘跃建. 红豆杉资源及开发利用综述[J]. 四川林业科技, 2004, **25** (1): 21-25 [Ma MD, Liu YJ. A summary of development and utilization of *Taxus* resources [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2004, **25** (1): 21-25]
- 44 王卫斌, 姜远标, 王达明, 周云, 景跃波. 我国云南红豆杉药用原料林培育技术开发进展[J]. 福建林业科技, 2007, **34** (2): 169-173 [Wang WB, Jiang YB, Wang DM, Zhou Y, Jing YB. The research progress on the silviculture techniques for medicinal raw material plantation of *Taxus wallichiana* in China [J]. *J Fujian For Sci Tech*, 2007, **34** (2): 169-173]
- 45 匡雪君, 王彩霞, 邹丽秋, 李滢, 孙超. 紫杉醇生物合成途径及合成生物学研究进展[J]. 中国中药杂志, 2016, **41** (22): 4144-4149 [Kuang XJ, Wang CX, Zou LQ, Li Ying, Sun C. Recent advances in biosynthetic pathway and synthetic biology of taxol [J]. *China J Chin Mater Med*, 2016, **41** (22): 4144-4149]
- 46 Mcelroy C, Jennewein S. Taxol biosynthesis and production: from forests to fermenters [J]. *Biotechnol Nat Prod*, 2018, **11** (8): 145-185
- 47 孟爱平, 李娟, 濮社班. 红豆杉属植物化学成分及药理作用研究新进展[J]. 中国野生植物资源, 2017, **36** (2): 47-51 [Meng AP, Li J, Pu SB. New progress on chemical constituents and bioactivities of the genus *Taxus* [J]. *Chin Wild Plant Resour*, 2017, **36** (2): 47-51]
- 48 Hafezi K, Hemmati AA, Abbaszadeh H, Valizadeh A, Makvandi M. Anticancer activity and molecular mechanisms of α -conidendrin, a polyphenolic compound present in *Taxus yunnanensis*, on human breast cancer cell lines [J]. *Phytother Res*, 2020, **34** (6): 1397-1408
- 49 张雁东, 马建鹏, 杨美荣. 云南红豆杉无性快繁试验[J]. 林业调查规划, 2012, **37** (1): 124-127 [Zhang YD, Ma JP, Yang MR. Asexual

- propagation trials of *Taxus yunnanensis* [J]. *For Invent Plan*, 2012, **37** (1): 124-127]
- 50 王卫斌, 姜远标, 王达明, 周云, 景跃波. 云南红豆杉及其药用原料林培育技术[J]. 林业科技, 2008, **33** (1): 19-23 [Wang WB, Jiang YB, Wang DM, Zhou Y, Jing YB. Cultivation techniques of *Taxus yunnanensis* and its medicinal material forest [J]. *For Sci Technol*, 2008, **33** (1): 19-23]
- 51 王夏实. 抗癌药物紫杉醇的合成方法进展[J]. 当代化工研究, 2019 (3): 187-189 [Wang XS. Research progress on synthesis methods of antitumor drug paclitaxel [J]. *Mod Chem Res*, 2019 (3): 187-189]
- 52 赵锐, 赵玮玮. 抗癌植物药紫杉醇研究进展与动态[J]. 中草药, 2009, **40** (7): 1172-1174 [Zhao R, Zhao WW. Research progress and development of anticancer plant drug taxol [J]. *Chin Trad Herb Drugs*, 2009, **40** (7): 1172-1174]
- 53 Cragg GM, Schepartz SA, Suffness M, Grever MR. The taxol supply crisis. New NCI policies for handling the large-scale production of novel natural product anticancer and anti-HIV agents [J]. *J Nat Prod*, 1993, **56** (10): 1657-1668
- 54 Isah T. Natural sources of taxol [J]. *Br J Pharm Res*, 2015, **6** (4): 214-227
- 55 Yu CN, Luo XJ, Zhan XR, Hao J, Zhang L, Song YBL, Shen CJ, Dong M. Comparative metabolomics reveals the metabolic variations between two endangered *Taxus* species (*T. fuana* and *T. yunnanensis*) in the Himalayas [J]. *BMC Plant Biol*, 2018, **18** (1): 1-12
- 56 Wani MC, Taylor HL, Wall ME, Coggon P, McPhail AT. The isolation and structure of taxol, a novel antileukemic and antitumor agent from *Taxus brevifolia* [J]. *J Am Chem Soc*, 1971, **93** (9): 2325-2327
- 57 苏建荣, 张志钧, 陈智勇. 藏东南云南红豆杉的药用成分含量研究[J]. 林业科学研究, 2006, **19** (1): 15-20 [Su JR, Zhang ZJ, Chen ZY. Contents of anti-cancer active component in plant of *Taxus yunnanensis* from southeast Tibet [J]. *For Res*, 2006, **19** (1): 15-20]
- 58 Yanagi M, Ninomiya R, Ueda Y, Furuta T, Yamada T, Sunazuka T, Kawabata T. Organocatalytic site-selective acylation of 10-Deacetylbaccatin III [J]. *Chem Pharm Bull*, 2016, **64** (7): 907-912
- 59 孙志鹏, 蒲擎宇, 尚鹏程, 曾小珂, 詹秀文, 王刚. 云南红豆杉活性成分 10-DAB 累积分布规律[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25** (5): 1161-1167 [Sun ZP, Pu QY, Shang PC, Zeng XK, Zhan XW, Wang G. Cumulative distribution regularities of the active component 10-DAB of *Taxus yunnanensis* [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (5): 1161-1167]
- 60 李江, 孙攀, 张劲峰, 王磊, 冯倩. 温度对云南红豆杉紫杉醇及紫杉烷提取的影响[J]. 西部林业科学, 2015, **44** (6): 122-128 [Li J, Sun P, Zhang JF, Wang L, Feng Q. Effect of different drying temperature on the taxol and taxane extracted from *Taxus yunnanensis* [J]. *J West China For Sci*, 2015, **44** (6): 122-128]
- 61 周海坤, 周云. 云南红豆杉枝叶紫杉醇含量影响因素概述[J]. 安徽农业科学, 2015, **43** (1): 106-109 [Zhou HK, Zhou Y. Study on factors affecting taxol content in leaves and twigs of *Taxus yunnanensis* [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2015, **43** (1): 106-109]
- 62 Strobel GA, Stierle A, van Kuijk FJGM. Factors influencing the in vitro production of radiolabeled taxol by Pacific yew, *Taxus brevifolia* [J]. *Plant Sci*, 1992, **84** (1): 65-74
- 63 王达明, 周云, 李莲芳. 云南红豆杉抗癌药用成分的含量[J]. 西部林业科学, 2004, **33** (3): 12-17 [Wang DM, Zhou Y, Li LF. The anti-cancer components content of *Taxus yunnanensis* [J]. *J W China For Sci*, 2004, **33** (3): 12-17]
- 64 王达明, 周云, 张裕农, 王卫斌. 云南红豆杉枝叶紫杉烷含量在林分间与单株间差异的分析[J]. 西部林业科学, 2010, **39** (3): 1-4 [Wang DM, Zhou Y, Zhang YN, Wang WB. Variation of taxane contents among stands and individuals of *Taxus wallichiana* [J]. *J West China For Sci*, 2010, **39** (3): 1-4]
- 65 王达明, 周云, 张裕农, 王卫斌. 不同生长类型云南红豆杉林木枝叶的紫杉烷含量测定[J]. 西部林业科学, 2007, **36** (3): 7-10 [Wang DM, Zhou Y, Zhang YN, Wang WB. Taxanes content determination in branches and leaves of *Taxus yunnanensis* of different growth types [J]. *J W China For Sci*, 2007, **36** (3): 7-10]
- 66 臧传富. 环境因子对云南红豆杉幼苗生长和紫杉醇含量的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2010 [Zang CF. The influence of the growth and the content of taxol of the *Taxus yunnanensis* with environmental factors [D]. Beijing: Chinese Academy Forestry, 2010]
- 67 关品高, 刘江华. 云南红豆杉生长特性及其人工种植产业发展研究[J]. 林业调查规划, 2010, **35** (3): 58-61 [Guan PG, Liu JH. Study on growth characters of *Taxus yunnanensis* and development of its plantation industry [J]. *For Invent Plann*, 2010, **35** (3): 58-61]
- 68 王昌伟, 彭少麟, 李鸣光, 李文建, 林发亮. 红豆杉中紫杉醇及其衍生物含量影响因子研究进展[J]. 生态学报, 2006, **26** (5): 1583-1590 [Wang CW, Peng SL, Li MG, Li WJ, Lin FL. Review of factors affecting the taxoids content of *Taxus* spp. [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, **26** (5): 1583-1590]
- 69 王达明, 周云, 张裕农, 王卫斌. 不同海拔高度及植被类型的云南红豆杉林木枝叶紫杉烷含量分异性研究[J]. 西部林业科学, 2008, **37** (4): 1-7 [Wang DM, Zhou Y, Zhang YN, Wang WB. Study on variation of taxone contents in branches and leaves of *Taxus wallichiana* in different altitude and vegetation types [J]. *J W China For Sci*, 2008, **37** (4): 1-7]
- 70 马艳. 丽江地区云南红豆杉幼苗生长特征及紫杉醇含量变化研究[J]. 园艺与种苗, 2019, **39** (11): 36-38 [Ma Y. Research on growth character and taxol content of *Taxus yunnanensis* seedlings in Lijiang area [J]. *Hort Seed*, 2019, **39** (11): 36-38]
- 71 苏建荣, 臧传富, 刘万德, 李帅锋, 张志钧. 光质对云南红豆杉生长及紫杉烷含量影响的研究[J]. 林业科学研究, 2012, **25** (4): 419-424 [Su JR, Cang CF, Liu WD, Li SF, Zhang ZJ. Effect of light quality on growth and taxanes contents of *Taxus yunnanensis* [J]. *For Res*, 2012, **25** (4): 419-424]
- 72 唐哲, 刘莉, 张玮. 不同部位及生长年限云南红豆杉中紫杉醇含量的测定[J]. 中国中医药信息杂志, 2008, **15** (5): 44-45 [Tang Z, Liu L, Zhang W. Content determination of taxol in *Taxus yunnanensis* of different parts and growth time limits [J]. *Chin J Inf Trad Chin Med*, 2008, **15** (5): 44-45]
- 73 张鸿, 杨明惠. 影响红豆杉树皮中紫杉醇含量的若干因素[J]. 中草药, 2002, **33** (1): 41-43 [Zhang H, Yang MH. The factors affecting taxol content in the bark of *Taxus yunnanensis* [J]. *Chin Trad Herb Drugs*, 2002, **33** (1): 41-43]
- 74 李芸, 杨德军, 徐玉梅, 邱琼. 不同培育措施对云南红豆杉人工幼林生长量的影响[J]. 林业调查规划, 2010, **35** (5): 135-139 [Li Y, Yang DJ, Xu YM, Qiu Q. Impacts of different cultivation measures on mass growth of *Taxus yunnanensis* young plantation [J]. *For Invent Plan*, 2010, **35** (5): 135-139]

- 75 Liu WC, Gong T, Zhu P. Advances in exploring alternative taxol sources [J]. *RSC Adv*, 2016, **6** (54): 48800-48809
- 76 Schneider F, Samarin K, Zanella S, Gaich T. Total synthesis of the complex taxane diterpene canataxpropellane [J]. *Science*, 2020, **367** (6478): 676-681
- 77 赵凯, 宇璐, 金昱言, 马学玲, 刘丹, 王晓华, 王歆. 内生真菌紫杉醇生物合成的研究现状与展望[J]. *生物工程学报*, 2016, **32** (8): 1038-1051 [Zhao K, Yu L, Jin YY, Ma XL, Liu D, Wang XH, Wang X. Advances and prospects of taxol biosynthesis by endophytic fungi [J]. *Chin J Biotechnol*, 2016, **32** (8): 1038-1051]
- 78 Badi HN, Abdoosi V, Farzin N. New approach to improve taxol biosynthetic [J]. *Trakia J Sci*, 2015, **13** (2): 115-124
- 79 Cain JW, Miller KI, Kalaitzis JA, Chau R, Neilan BA. Genome mining of a fungal endophyte of *Taxus yunnanensis* (Chinese yew) leads to the discovery of a novel azaphilone polyketide, lijiquinone [J]. *Microb Biotechnol*, 2020, **13** (5): 1415-1427
- 80 李庆华. 云南红豆杉扦插繁殖技术研究[J]. *林业调查规划*, 2012, **37** (6): 127-130 [Li QH. Cutting propagation technology of *Taxus yunnanensis* [J]. *For Invent Plan*, 2012, **37** (6): 127-130]
- 81 刘香丽. 大理州云南红豆杉资源现状及开发思路[J]. *林业调查规划*, 2004, **29** (1): 18-20 [Liu XL. Status in quo of *Taxus* resources of Dali Prefecture and ideas for development [J]. *For Invent Plan*, 2004, **29** (1): 18-20]
- 82 Borah JC, Boruwa J, Barua NC. Synthesis of the C-13 side-chain of taxol [J]. *Curr Org Synth*, 2008, **4** (2): 175-199
- 83 Wilding B, Vesela AB, Perry JJ, Black GW, Zhang M, Martinková L, Klempier N. An investigation of nitrile transforming enzymes in the chemo-enzymatic synthesis of the taxol sidechain [J]. *Org Biomol Chem*, 2015, **13** (28): 7803-7812
- 84 Denis JN, Greene AE, Guenard D, Gueritte-Voegelein F, Mangatal L, Potier P. Highly efficient, practical approach to natural taxol [J]. *J Am Chem Soc*, 1988, **110** (17): 5917-5919
- 85 Yi L, Zhang GJ, Pfeifer BA. Current and emerging options for taxol production [J]. *Adv Biochem Eng/Biotechnol*, 2014, **148**: 405-425
- 86 Didier E, Fouque E, Commercon A. Expedient semisynthesis of docetaxel using 2-trichloromethyl-1,3-oxazolidine as side-chain protection [J]. *Tetrahedron Lett*, 1994, **35** (19): 3063-3064
- 87 陈振峰, 张成文, 寇玉锋, 崔树玉. 我国红豆杉资源及可持续利用对策[J]. *世界科学技术: 中药现代化*, 2002, **4** (1): 40-46 [Chen ZF, Zhang CW, Kou YF, Cui SY. Overview of *Taxus* resources in China and strategy for their sustainable utilization [J]. *World Sci Technol/Mod Tradit Chin Med*, 2002, **4** (1): 40-46]
- 88 王玉震, 仝川, 柯春婷. 红豆杉植株紫杉醇含量研究进展(综述) [J]. *亚热带植物科学*, 2008, **37** (4): 59-63 [Wang YZ, Tong C, Ke CT. Review on taxol content from natural *Taxus* spp. [J]. *Subtrop Plant Sci*, 2008, **37** (4): 59-63]
- 89 史清文. 天然药物化学史话: 紫杉醇[J]. *中草药*, 2011, **42** (10): 1878-1884 [Shi QW. Historical story on natural medicinal chemistry of taxol [J]. *Chin Tradit Herb Drugs*, 2011, **42** (10): 1878-1884]
- 90 Utsugi M, Iwamoto M, Hirai S, Kawada H, Nakada M. Formal total synthesis of (-)-taxol [J]. *J Synth Org Chem Jpn*, 2017, **75** (11): 1102-1114
- 91 Holton RA, Kim HB, Somoza C, Liang F, Biediger RJ, Boatman PD, Kim S. First total synthesis of taxol. 2. Completion of the C and D rings [J]. *J Am Chem Soc*, 1994, **116** (4): 1599-1600
- 92 Nicolaou KC, Yang Z, Liu JJ, Ueno H, Nantermet PG, Guy RK, Sorensen EJ. Total synthesis of taxol [J]. *Nature*, 1994, **367** (6464): 630-634
- 93 张炯炯. 红豆杉植物资源的开发利用[J]. *生物学杂志*, 2000, **17** (4): 30-31 [Zhang JJ. Development and utilization of *Taxus* resources [J]. *J Biol*, 2000, **17** (4): 30-31]
- 94 Shankar Naik B. Developments in taxol production through endophytic fungal biotechnology: a review [J]. *Orient Pharm Exp Med*, 2019, **19** (1): 1-13
- 95 Stierle A, Strobel G, Stierle D. Taxol and taxane production by *taxomyces andreanae*, an endophytic fungus of Pacific yew. *Science*, **260** (5105): 214-216
- 96 邱德有, 朱至清. 一种云南红豆杉内生真菌的分离[J]. *真菌学报*, 1994, **13** (4): 314-316 [Qiu DY, Zhu ZQ. Isolation of an endophytic fungus from *Taxus yunnanensis* [J]. *Acta Mycol Sin*, 1994, **13** (4): 314-316]
- 97 陈毅坚, 张灼, 王艳, 苏源, 张睿. 云南红豆杉(*Taxus yunnanensis*)内生真菌中产紫杉醇真菌的筛选[J]. *生物技术*, 2003, **13** (2): 10-11 [Chen YJ, Zhang Z, Wang Y, Su Y, Zhang R. Screening endophytic fungus to produce taxol from *Taxus yunnanensis* [J]. *Biotechnol*, 2003, **13** (2): 10-11]
- 98 郑法新, 程璐, 李侠, 邵士成, 刘群. 丽江塔城地区云南红豆杉内生真菌的多样性研究[J]. *安徽农业科学*, 2009, **37** (19): 8885-8887 [Zheng FX, Cheng L, Li X, Shao SC, Liu Q. Diversity of endophytic fungi from *Taxus yunnanensis* Cheng et L.K.Fu of Tacheng Township in Lijiang City [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2009, **37** (19): 8885-8887]
- 99 陈永勤, 朱蔚华, 吴蕴祺, 胡秋. 不同种类红豆杉愈伤组织的诱导及紫杉醇含量的差异[J]. *中草药*, 2000, **31** (3): 216-218 [Chen YQ, Zhu WH, Wu YQ, Hu Q. Differences in callus induction and taxol contents of several yew (*Taxus* L.) species [J]. *Chin Tradit Herb Drugs*, 2000, **31** (3): 216-218]
- 100 罗建平, 牛炳韬, 贾敬芬, 郑光植. 云南红豆杉培养细胞系的建立[J]. *生物工程学报*, 1997, **13** (3): 326-330 [Luo JP, Niu BT, Jia JF, Zheng GZ. Establishment of cell line of *Taxus yunnanensis* [J]. *Chin J Biotechnol*, 1997, **13** (3): 326-330]
- 101 胡益明, 甘烦远, 鲁春华, 丁鸿珊, 沈月毛. 利用云南红豆杉悬浮细胞生产紫杉醇和紫杉烷类化合物[J]. *植物学报*, 2003, **45** (3): 375-378 [Hu YM, Gan FY, Lu CH, Ding HS, Shen YM. Productions of taxol and related taxanes by cell suspension cultures of *Taxus yunnanensis* [J]. *Acta Bot Sin*, 2003, **45** (3): 375-378]
- 102 陈永勤, 朱蔚华, 吴蕴祺, 胡秋. 前体物质和化学诱导子对云南红豆杉细胞生长和产生紫杉醇的影响[J]. *湖北大学学报(自然科学版)*, 2000, **22** (1): 91-94 [Chen YQ, Zhu WH, Wu YQ, Hu Q. Effects of precursors and chemical elicitors on cell growth and taxol production of *Taxus yunnanensis* [J]. *J Hubei Univ (Nat Sci Ed)*, 2000, **22** (1): 91-94]
- 103 陈永勤, 朱蔚华, 吴蕴祺, 胡秋. 组培条件对云南红豆杉愈伤组织生长和形成紫杉醇的影响[J]. *中国中药杂志*, 2000, **25** (5): 269-272 [Chen YQ, Zhu WH, Wu YQ, Hu Q. Effects of culture conditions on callus growth and taxol formation of *Taxus yunnanensis* Cheng et L.K.Fu [J]. *China J Chin Mater Med*, 2000, **25** (5): 269-272]
- 104 陈永勤, 朱蔚华, 吴蕴祺, 胡秋. 云南红豆杉细胞培养和紫杉醇生产[J]. *湖北大学学报(自然科学版)*, 2001, **23** (4): 366-369 [Chen

- YQ, Zhu WH, Wu YQ, Hu Q. Cell culture and taxol production of *Taxus yunnanensis* [J]. *J Hubei Univ (Nat Sci Ed)*, 2001, **23** (4): 366-369]
- 105 周云, 王达明, 李莲芳, 杨德军, 张快富. 西双版纳普文试验林场云南红豆杉种植试验[J]. 西部林业科学, 2005, **34** (2): 48-52 [Zhou Y, Wang DM, Li LF, Yang DJ, Zhang KF. Culture experiment of *Taxus yunnanensis* in Puwen Experimental Forestry Center in Xishuangbanna [J]. *J W China For Sci*, 2005, **34** (2): 48-52]
- 106 王达明, 李莲芳, 周云. 滇之云南红豆杉种植区划[J]. 西部林业科学, 2004, **33** (4): 1-6 [Wang DM, Li LF, Zhou Y. Regionalizing cultivation of *Taxus yunnanensis* in Yunnan Province [J]. *J W China For Sci*, 2004, **33** (4): 1-6]
- 107 庄鸿飞, 秦浩, 王伟, 张殷波. 基于MaxEnt模型的云南红豆杉潜在适宜分布预测[J]. 山西大学学报(自然科学版), 2018, **41** (1): 233-240 [Zhuang HF, Qin H, Wang W, Zhang YB. Prediction of the potential suitable distribution of *Taxus yunnanensis* based on maxent model [J]. *J Shanxi Univ (Nat Sci Ed)*, 2018, **41** (1): 233-240]
- 108 杨彪. 云南省红豆杉资源与可持续利用对策[J]. 四川林勘设计, 2001 (2): 17-19 [Yang B. *Taxus* resources in Yunnan Province and its sustainable utilization strategies [J]. *Sichuan Explor Des*, 2001 (2): 17-19]
- 109 王达明, 周云, 张裕农, 王卫斌. 云南红豆杉优树选择研究[J]. 西部林业科学, 2007, **36** (4): 1-10 [Wang DM, Zhou Y, Zhang YN, Wang WB. A study on superior tree selection of *Taxus wallichiana* [J]. *J West China For Sci*, 2007, **36** (4): 1-10]
- 110 张茂钦, 杨绍成. 云南红豆杉人工栽培及其生态生物学特性研究[J]. 林业科技通讯, 1996, **3** (8): 8-12 [Zhang MQ, Yang SC. Study on artificial cultivation and ecobiological characteristics of *Taxus yunnanensis* [J]. *For Sci Technol*, 1996, **3** (8): 8-12]
- 111 徐丕聪, 王继兴, 李建华. IBA, NAA和IAA对云南红豆杉扦插生根的影响[J]. 林业调查规划, 2020, **45** (2): 38-44 [Xu PC, Wang JX, Li JH. Effects of IBA and NAA and IAA on rooting of *Taxus yunnanensis* cuttings [J]. *For Invent Plan*, 2020, **45** (2): 38-44]
- 112 蒋玲, 徐玉梅, 胥佳, 孔琼荣. 云南红豆杉实生苗和扦插苗幼树生长量的对比[J]. 四川林业科技, 2014, **35** (6): 95-96 [Jiang L, Xu YM, Xu J, Kong QR. Comparison of sapling growth of seedlings and cuttage seedlings of *Taxus yunnanensis* [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2014, **35** (6): 95-96]
- 113 Bian FY, Su JR, Liu WD, Li SF. Dormancy release and germination of *Taxus yunnanensis* seeds during wet sand storage. *Sci Rep*, 2018, **8** (1): 1-9
- 114 卞方圆, 苏建荣, 刘万德, 李帅锋, 郎学东. 云南红豆杉新采收种子的形态与离体胚的萌发特性[J]. 生态学报, 2015, **35** (24): 8211-8220 [Bian FY, Su JR, Liu WD, Li SF, Lang XD. Morphology of fresh seeds and germination of in vitro embryos for *Taxus yunnanensis* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (24): 8211-8220]
- 115 李杰. 云南红豆杉种子育苗技术[J]. 绿色科技, 2015 (7): 100-101 [Li J. Seed breeding techniques of *Taxus yunnanensis* [J]. *J Green Sci Technol*, 2015 (7): 100-101]
- 116 景跃波, 王卫斌, 马赛宇, 王磊, 李勇鹏, 耿云芬. 云南红豆杉种子变温层积的萌发效应研究[J]. 西部林业科学, 2007, **36** (1): 52-56 [Jing YB, Wang WB, Ma SY, Wang L, Li YP, Geng YF. A study on germination effect of *Taxus yunnanensis* seed under warm-cold stratification treatment [J]. *J W China For Sci*, 2007, **36** (1): 52-56]
- 117 赵沛基, 沈月毛, 彭丽萍, 甘烦远. 云南红豆杉离体胚的培养[J]. 植物生理学通讯, 2003, **39** (4): 327-329 [Zhao PJ, Shen YM, Peng LP, Gan FY. In vitro embryo culture of *Taxus yunnanensis* [J]. *Plant Physiol Commun*, 2003, **39** (4): 327-329]
- 118 王兵益, 苏建荣, 张志钧. 云南红豆杉种子贮藏过程中胚的变化[J]. 林业科学研究, 2009, **22** (1): 26-28 [Wang BY, Su JR, Zhang ZJ. The change of embryo during the seeds of *Taxus yunnanensis* conserved in sand [J]. *For Res*, 2009, **22** (1): 26-28]
- 119 徐丕聪, 陈鹏, 李建华. 生长激素对云南红豆杉扦插生根性状的影响[J]. 安徽林业科技, 2020, **46** (1): 18-22 [Xu PC, Chen P, Li JH. Effects of growth hormones on the rooting characters of *Taxus yunnanensis* cuttings [J]. *Anhui For Sci Technol*, 2020, **46** (1): 18-22]
- 120 王达明, 杨德军, 邱琼, 许林红, 蒋云东. 云南红豆杉短穗条扦插育苗试验[J]. 云南林业科技, 2002 (2): 15-19 [Wang DM, Yang DJ, Qiu Q, Xu LH, Jiang YD. Test of seedling-raising by short cuttings of *Taxus yunnanensis* [J]. *Yunnan For Sci Technol*, 2002 (2): 15-19]
- 121 杨万超. 云南红豆杉的非保护地扦插育苗[J]. 中国林业, 2007, **12** (6): 43-43 [Yang WC. Cutting propagation of *Taxus yunnanensis* in unprotected field [J]. *Chin For*, 2007, **12** (6): 43-43]
- 122 字善明. 云南红豆杉扦插繁殖成活率与枝条处理关系的研究[J]. 林业调查规划, 2006, **31** (1): 117-119 [Zi SM. Study on relation between cuttings treatment and survival rate of *Taxus yunnanensis* by cuttage breeding [J]. *For Inventory Plann*, 2006, **31** (1): 117-119]
- 123 杨永华, 萧凤迥, 刘良舟. 云南红豆杉愈伤组织诱导和组织培养[J]. 生物技术, 1995, **5** (1): 24-26 [Yang YH, Xiao FJ, Liu GZ. Callus induction and tissue culture of *Taxus yunnanensis* [J]. *Biotechnology*, 1995, **5** (1): 24-26]
- 124 甘烦远, 彭丽萍, 郑光植. 云南红豆杉愈伤组织培养及其生产紫杉醇的研究[J]. 生物工程学报, 1996, **12**: 308-311 [Gan FY, Peng LP, Zheng GZ. Studies on callus culture and its taxol production of *Taxus yunnanensis* [J]. *Chin J Biotechnol*, 1996, **12**: 308-311]
- 125 杨玲, 牛祖林, 陈虎庚. 云南红豆杉组织培养条件研究[J]. 现代农业科技, 2012 (11): 143-150 [Yang L, Niu ZL, Chen HG. Study on tissue culture of *Taxus yunnanensis* [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2012 (11): 143-150]
- 126 王水, 魏峰. 云南红豆杉的组织培养及植株再生[J]. 云南植物研究, 1997, **19** (4): 407-410 [Wang S, Wei F. Tissue culture and plant regeneration of *Taxus yunnanensis* [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1997, **19** (4): 407-410]
- 127 刘万德, 李帅锋, 郎学东, 缪迎春, 苏磊, 苏建荣. 云南红豆杉人工药用原料林春芽数量及其动态[J]. 林业科学, 2013, **49** (8): 161-167 [Liu WD, Li SF, Lang XD, Miao YC, Su L, Su JR. Spring bud number and dynamic of the planted pharmaceutical raw material forest of *Taxus yunnanensis* [J]. *Sci Silv Sin*, 2013, **49** (8): 161-167]
- 128 卞方圆, 苏磊, 苏建荣, 刘万德, 李帅锋. 采收方式对云南红豆杉药用原料林枝构件种群特性的影响[J]. 生态学杂志, 2015, **34** (4): 925-932 [Bian FY, Su L, Su JR, Liu WD, Li SF. Effect of harvesting methods on branch modular population characteristics of the planted pharmaceutical raw material forest of *Taxus yunnanensis* [J]. *Chin J Ecol*, 2015, **34** (4): 925-932]
- 129 卞方圆, 苏磊, 苏建荣, 刘万德. 枝叶采收对人工云南红豆杉叶构件种群特性的影响[J]. 林业科学研究, 2014, **27** (5): 631-638 [Bian FY, Su L, Su JR, Liu WD. Leaf modular population characteristics of *Taxus yunnanensis* plantation under different branches and leaves harvesting models [J]. *For Res*, 2014, **27** (5): 631-638]