

13 种野生灵芝菌丝体中胞内三萜与多糖含量的比较

滕李铭¹ 田雪梅² 吴芳^{1*} 戴玉成^{1*}

①北京林业大学生态与自然保护学院微生物研究所 北京 100083

②青岛农业大学山东省应用真菌重点实验室 山东 青岛 266109

摘要: 为探究不同野生灵芝的主要活性成分以及对野生灵芝的开发利用价值,对 13 种野生灵芝菌株在同一条件下进行液体发酵,采用化学分析的方法,比较菌丝体胞内三萜和多糖的含量差异。结果显示,13 种灵芝菌株的三萜和多糖含量有很大差异,其中无柄紫灵芝 *Ganoderma mastoporum*、亮盖灵芝 *G. lucidum* 和树舌灵芝 *G. applanatum* 的三萜含量较高;树舌灵芝 *G. applanatum*、紫芝 *G. sinense* 和褐灵芝 *G. brownii* 的多糖含量较高。目前国内广泛栽培灵芝 *G. lingzhi* 的野生菌株发酵产物中的三萜和多糖含量并不是最高的,研究结果表明不同种类的野生灵芝还有进一步挖掘的潜在价值。

关键词: 野生灵芝, 发酵培养, 三萜, 多糖

[引用本文] 滕李铭, 田雪梅, 吴芳, 戴玉成, 2021. 13 种野生灵芝菌丝体中胞内三萜与多糖含量的比较. 菌物学报, 40(7): 1811-1819
Teng LM, Tian XM, Wu F, Dai YC, 2021. A comparison of triterpenoids and polysaccharides in 13 species of wild *Ganoderma*. Mycosystema, 40(7): 1811-1819

A comparison of triterpenoids and polysaccharides in 13 species of wild *Ganoderma*

TENG Li-Ming¹ TIAN Xue-Mei² WU Fang^{1*} DAI Yu-Cheng^{1*}

①Institute of Microbiology, School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

②Shandong Provincial Key Laboratory of Applied Mycology, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

Abstract: Thirteen species of wild *Ganoderma* were isolated, and liquid fermentation was conducted under the same conditions to compare their content of intracellular triterpenoids and polysaccharides. The results showed that the content of triterpenoids and polysaccharides was

基金项目: 国家自然科学基金 (U1802231)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (U1802231).

*Corresponding authors. E-mail: fangwubjfu2014@yahoo.com, yuchengd@yahoo.com

ORCID: TENG Li-Ming (0000-0003-4065-006X), WU Fang (0000-0002-1455-6486), DAI Yu-Cheng (0000-0002-6523-0320)

Received: 2021-01-05, accepted: 2021-02-10

significantly different among 13 *Ganoderma* species. The content of triterpenoids was higher in *Ganoderma mastoptorum*, *G. lucidum* and *G. applanatum* than that in other tested species, and the content of polysaccharides was higher in *G. applanatum*, *G. sinense* and *G. brownii* than that in other tested species. The wild strain of nowadays widely cultivated *G. lingzhi* produced less triterpenoids and polysaccharides as compared with other wild *Ganoderma* species tested. Our results show that there are still more *Ganoderma* species having potential value for further exploration.

Key words: wild *Ganoderma*, fermentation culture, triterpenoid, polysaccharide

灵芝 *Ganoderma lingzhi* Sheng H. Wu, Y. Cao & Y.C. Dai 是我国最著名的药用真菌之一, 隶属于真菌界 Fungi, 担子菌门 Basidiomycota, 伞菌纲 Agaricomycetes, 多孔菌目 Polyporales, 灵芝科 Ganodermataceae, 灵芝属 *Ganoderma*, 在我国有着悠久的药用历史 (Cao *et al.* 2012; 戴玉成等 2013)。现代科学研究证实, 灵芝具有广泛的药理活性, 包括提高免疫力、抗肿瘤、抗糖尿病、抗 HIV-1 型病毒、降血糖、保肝护肝等 (林志彬 2007; 冯艳等 2014; 陈文华等 2018; Wu *et al.* 2019), 其中灵芝三萜类化合物和多糖类化合物是灵芝中主要的活性产物 (Xu *et al.* 2010; Liu *et al.* 2012; 刘维等 2019)。

目前, 采用人工栽培灵芝的方式生产灵芝三萜或者多糖的周期较长, 且灵芝在培育过程中需要较高的管理技术, 而从深层发酵生成的灵芝菌丝体中获取三萜或多糖, 可大大缩短生产周期, 发酵的培养条件也易于控制, 是生产灵芝三萜或多糖最为有效的手段 (侯晓梅等 2014; Zhang *et al.* 2014)。近年来, 国内外学者围绕液体发酵提高灵芝三萜或多糖的产量做了大量的研究工作, 主要包括培养基及其改良、培养条件的优化、外源添加物以及发酵动力学研究等方面 (Shi *et al.* 2010; 翟屈直等 2014; Wang *et al.* 2016; 翟双星等 2018; 李娜等 2020), 但这些研究主要是基于栽培的个别种类, 对野生灵芝三萜

或多糖的研究未见报道。

中国灵芝的种类资源十分丰富, 目前可确认的物种共有 23 种 (邢佳慧 2019)。但由于收集和分离野生种质资源的工作较为困难, 因此开展从野生灵芝种质资源中筛选出适合发酵工程生产灵芝三萜或多糖的菌株, 对今后全面开发和利用我国灵芝种质资源具有重要意义和潜在开发价值 (Liu *et al.* 2012; 翟双星等 2018)。本研究在野外标本采集和菌株分离的基础上, 经过形态学和分子生物学研究, 鉴定出 13 种野生灵芝, 并以此为实验材料进行液态深层发酵, 研究比较了不同野生灵芝菌株中灵芝三萜和多糖含量, 以期对野生灵芝的资源开发和利用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株: 实验所用 13 种灵芝菌株保藏于北京林业大学微生物研究所 (BJFU), 其编号、名称和采集地点见表 1。

1.1.2 主要试剂: 多糖含量测定试剂: 0.1mg/mL 葡萄糖标准溶液; 0.2% 蒽酮-硫酸。三萜含量测定试剂: 0.2mg/mL 齐墩果酸标准溶液; 50mg/mL 香草醛-冰醋酸。蒽酮、香草醛、冰醋酸、高氯酸、浓硫酸和无水乙醇均为分析纯; 葡萄糖对照品, 齐墩果酸对照品均购自成都曼斯特生物科技有限公司。

表 1 灵芝菌株编号和来源

Table 1 The data of 13 species of wild *Ganoderma*

菌株编号 Strain number	种名 Species	采集地 Collection locality	菌株编号 Strain number	种名 Species	采集地 Collection locality
G1	有柄灵芝 <i>G. gibbosum</i>	云南省保山市 Baoshan City, Yunnan Province	G8	褐灵芝 <i>G. brownii</i>	澳大利亚昆士兰州凯恩斯市 Cairns, Queensland, Australia
G2	韦伯灵芝 <i>G. weberianum</i>	广东省湛江市 Zhanjiang City, Guangdong Province	G9	灵芝 <i>G. lingzhi</i>	山东省泰安市 Tai'an City, Shandong Province
G3	南方灵芝 <i>G. australe</i>	云南省保山市 Baoshan City, Yunnan Province	G10	山西灵芝 <i>G. shanxiense</i>	山西省运城市 Yuncheng City, Shanxi Province
G4	紫芝 <i>G. sinense</i>	广西壮族自治区南宁市 Nanning City, Guangxi Zhuang Autonomous Region	G11	无柄紫灵芝 <i>G. mastoporum</i>	云南省西双版纳自治州 Xishuangbanna Autonomous Prefecture, Yunnan Province
G5	山东灵芝 <i>G. shandongense</i>	山东省济南市 Jinan City, Shandong Province	G12	窄孢灵芝 <i>G. angustisporum</i>	云南省红河哈尼族彝族自治州 Honghe Hani and Yi Autonomous Prefecture, Yunnan Province
G6	树舌灵芝 <i>G. applanatum</i>	黑龙江省漠河市 Mohe City, Heilongjiang Province	G13	松杉灵芝 <i>G. tsugae</i>	吉林省延边市 Yanbian City, Jilin Province
G7	亮盖灵芝 <i>G. lucidum</i>	山东省青岛市 Qingdao City, Shandong Province			

1.1.3 仪器: 低速大容量多管离心机(LXJ-IIB), 上海安亭科学仪器厂; 电热恒温鼓风干燥箱 (DKG- 9076A), 上海精宏设备有限公司; 电热恒温水浴锅 (SYG-6), 常州郎越仪器制造有限公司; 恒温培养摇床 (QYC-2112), 上海福玛设备有限公司; 霉菌培养箱 (MJ-25085- II), 上海新苗医疗器械有限公司; 双频数控超声清洗器 (KQ-100VDV), 昆山市超声仪器有限公司; 台式离心机 (TGL-16B), 上海安亭科学仪器厂; 紫外可见分光光度计 (TU-1810DPC), 北京普析通用仪器有限责任公司。

1.1.4 培养基: 种子液体培养基: 马铃薯 200g, 葡萄糖 20g, 蒸馏水 1L, pH 自然; 种子固体

培养基: 在种子液体培养基基础上添加琼脂 20g; 液体发酵培养基: 可溶性淀粉 3%, 酵母提取物 1%, 葡萄糖 1.2%, KH_2PO_4 0.3%, MgSO_4 0.15%, pH 自然。

1.2 培养方法

将试管斜面上的菌丝接种到 PDA 培养基平皿中央处, 25℃ 培养 7d, 待菌丝长满平板。无菌操作, 接入 8 块面积约 0.25cm² 活化的平板菌株于 500mL 三角瓶 (装液量 200mL) 中, 26℃、150r/min, 避光振荡培养 7d, 即得种子液。将上述得到的种子液按照 10% 接种量接入 500mL 三角瓶 (装液量 200mL) 中, 26℃、150r/min, 避光振荡培养 7d, 终止发

酵, 3 次重复实验。

1.3 菌丝体生物量的测定

不同灵芝的发酵全液经 200 目纱网过滤, 收集菌丝体并用蒸馏水清洗 3 次, 50℃ 烘干至恒重。通过重量分析法测定灵芝菌丝体的重量。

1.4 菌丝体三萜含量的测定

定量称取不同菌株菌丝粉末 0.4g, 加入 4mL 70%乙醇溶液, 在超声波仪中 50℃ 超声 1h 后, 于 12 000r/min 离心 10min, 收集上清液, 沉淀继续用 3mL 70%乙醇根据以上条件重复提取 2 次, 合并 3 次提取上清液, 用 70%乙醇定容至 10mL, 即得醇提样液。采用香草醛-冰醋酸法测定灵芝三萜含量(张国立等 2017)。

1.5 菌丝体多糖含量的测定

准确称取 0.1g 菌丝粉末, 置于 10mL 离心管中, 加入 2mL 蒸馏水, 95℃ 提取 1h 后, 12 000r/min 离心 10min, 收集上清, 残渣按照如上方法重复提取 2 次, 合并 3 次提取的上清液, 用蒸馏水定容至 10mL 即为水提液。取 2mL 水提液加入 4 倍 95%乙醇, 4℃ 静置 24h, 12 000r/min 离心 10min, 弃上清, 沉淀用蒸馏水溶解定容至 4mL, 即得多糖样液。采用蒽酮-硫酸法测定灵芝多糖含量(田雪梅 2014)。

1.6 数据统计分析

采用 Excel 2019 软件和 SPSS 22 软件进行数据分析和标准差分析。所有试验重复 3 次, 结果为平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 多糖和三萜含量比较

不同野生灵芝菌株液体发酵培养后, 测定 200mL 发酵液中菌球的生物量, 灵芝三萜和多糖含量见表 2。

在同等培养条件下, 不同菌株生物量差别较大, 其中以 G6(树舌灵芝)的生物量最大(表 2), 达到 (2.52 ± 0.11) g, 其他依次为 G4(紫芝)、G7(亮盖灵芝)、G11(无柄紫灵芝)、G9(灵芝)、G8(褐灵芝)、G10(山西灵芝)、G5(山东灵芝)、G1(有柄灵芝)、G2(韦伯灵芝)、G3(南方灵芝)、G12(窄孢灵芝)、G13(松杉灵芝)。

在三萜含量比较中, G11(无柄紫灵芝)最高, 每克菌丝达到 (23.79 ± 0.21) mg 三萜, 其次是 G7(亮盖灵芝)和 G3(南方灵芝), 分别为 (20.93 ± 0.21) mg/g 和 (16.48 ± 0.54) mg/g, G4(紫芝)虽然生物量较高, 但三萜成分的含量最低, 仅有 (6.33 ± 0.87) mg/g。

在多糖含量比较中, G8(褐灵芝)最高, 每克菌丝达到 (42.05 ± 1.02) mg 多糖, G4(紫芝)为 (40.12 ± 1.83) mg/g, 位居第二, G6(树舌灵芝)为 (28.35 ± 0.51) mg/g, 位居第三, G9(灵芝)的生物量和三萜含量均较高, 但多糖含量仅有 (13.78 ± 1.22) mg/g, 在多糖的含量中排名最低。

2.2 不同菌株间三萜和多糖产量的方差分析

不同菌株的三萜产量和多糖产量的方差分析见表 3、表 4 和图 1。差异显著性分析发现不同灵芝菌株的灵芝三萜和多糖含量存在较大差异。

在灵芝三萜产量方面, 产量从高到低依次为 G11(无柄紫灵芝)、G7(亮盖灵芝)、G6(树舌灵芝)、G9(灵芝)、G3(南方灵芝)、G10(山西灵芝)、G8(褐灵芝)、G4(紫芝)、G1(有柄灵芝)、G5(山东灵芝)、G12(窄孢灵芝)、G2(韦伯灵芝)、G13(松杉灵芝)。在所有野生灵芝菌株中, G11(无柄紫灵芝)的三萜产量最高, 200mL 的发酵液中达到 (47.10 ± 0.60) mg, 与产量第二的 G7(亮盖灵芝)相比, 具有显著差异($P < 0.05$), G6(树舌灵

表 2 不同灵芝 200mL 发酵菌丝生物量、三萜和多糖含量比较

Table 2 A comparison of mycelium biomass, triterpenoids and polysaccharides of 13 species of *Ganoderma* cultured in 200mL fermentation liquid

菌株编号	生物量	三萜含量	多糖含量	三萜产量	多糖产量
Strain number	Biomass (g)	Triterpenoid content (mg/g)	Polysaccharide content (mg/g)	Triterpenoid yield (mg)	Polysaccharide yield (mg)
G1 (有柄灵芝) <i>G. gibbosum</i>	1.48±0.02	9.36±0.21	30.03±0.99	13.85±0.45	44.44±1.46
G2 (韦伯灵芝) <i>G. weberianum</i>	1.28±0.10	6.00±1.00	20.20±0.62	7.68±1.28	25.86±0.80
G3 (南方灵芝) <i>G. australe</i>	1.23±0.03	16.48±0.54	20.03±0.31	20.27±0.67	24.64±0.38
G4 (紫芝) <i>G. sinense</i>	2.44±0.08	6.33±0.87	40.12±1.83	15.45±0.99	97.90±2.38
G5 (山东灵芝) <i>G. shandongense</i>	1.67±0.03	7.33±0.64	22.05±0.21	12.25±1.08	36.82±1.85
G6 (树舌灵芝) <i>G. applanatum</i>	2.52±0.11	12.50±0.50	28.35±0.51	31.50±1.78	99.89±3.80
G7 (亮盖灵芝) <i>G. lucidum</i>	1.98±0.05	20.93±0.21	13.63±0.45	41.44±0.60	26.98±2.92
G8 (褐灵芝) <i>G. brownii</i>	1.82±0.14	8.79±0.64	42.05±1.02	15.99±1.65	76.53±3.99
G9 (灵芝) <i>G. lingzhi</i>	1.92±0.05	15.67±0.93	13.78±1.22	30.08±1.78	26.46±2.34
G10 (山西灵芝) <i>G. shanxiense</i>	1.80±0.07	10.79±0.36	30.91±0.53	19.41±0.91	55.64±2.76
G11 (无柄紫灵芝) <i>G. mastoporum</i>	1.98±0.12	23.79±0.21	29.74±0.74	47.10±0.60	58.89±3.45
G12 (窄孢灵芝) <i>G. angustisporum</i>	0.90±0.03	11.86±1.00	18.24±0.51	10.67±0.9	16.42±1.36
G13 (松杉灵芝) <i>G. tsuga</i>	0.60±0.02	10.86±1.17	21.55±1.04	6.51±0.70	12.93±0.92

芝)和 G9 (灵芝)产量分别为(31.50±1.78)mg和(30.08±1.78)mg,排名第三和第四,差异不明显,不具有统计学意义。三萜产量最低的是 G13 (松杉灵芝)菌株。以高产灵芝三萜为目标产物时,应该首选 G11(无柄紫灵芝)。

在灵芝多糖产量方面,产量从高到低依次为 G6 (树舌灵芝)、G4 (紫芝)、G8 (褐灵

芝)、G11 (无柄紫灵芝)、G10 (山西灵芝)、G1 (有柄灵芝)、G5 (山东灵芝)、G7 (亮盖灵芝)、G2 (韦伯灵芝)、G9 (灵芝)、G3 (南方灵芝)、G12 (窄孢灵芝)、G13 (松杉灵芝)。在所有野生灵芝菌株中, G6 (树舌灵芝)的多糖产量最高, 200mL 的发酵液中,多糖产量达到(99.89±3.80)mg, G4 (紫芝)的产量为

表 3 灵芝三萜产量方差分析

Table 3 The variance analysis of triterpenoid of 13 species of *Ganoderma*

差异源	均差平方和	自由度	均方	F 统计量	P 值
Source	SS	df	MS	F	P-value
组间	5 943.036	12	495.253	514.961	0.000
Intergroups					
组内	25.005	26	0.962		
Intragroups					
总计	5 968.041	38			
Total					

表 4 灵芝多糖产量方差分析

Table 4 The variance analysis of polysaccharide of 13 species of *Ganoderma*

差异源	均差平方和	自由度	均方	F 统计量	P 值
Source	SS	df	MS	F	P-value
组间	3 051.579	12	2 579.298	442.837	0.000
Intergroups					
组内	151.437	26	5.824		
Intragroups					
总计	31 103.015	38			
Total					

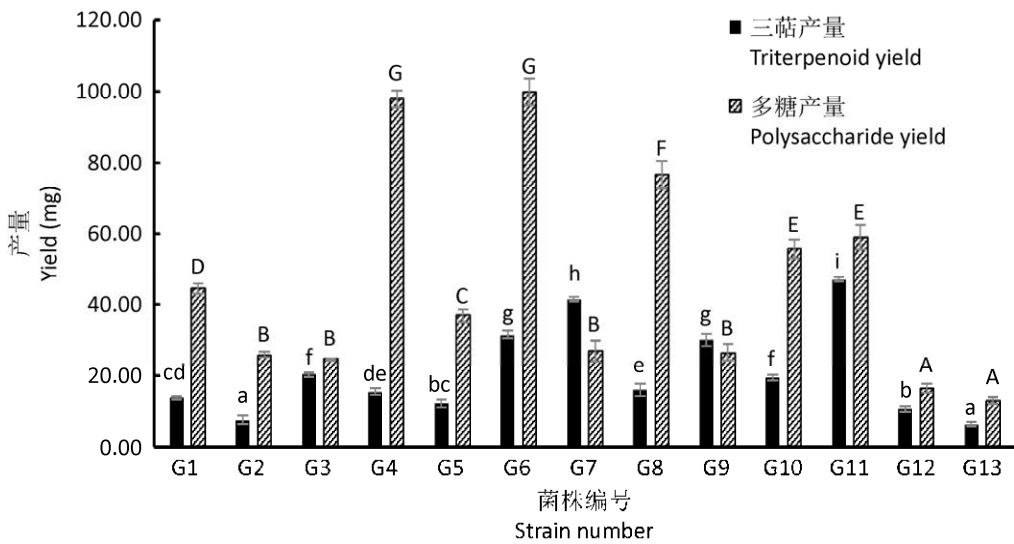


图 1 不同灵芝 200mL 发酵菌丝中三萜和多糖产量比较 字母 a-i 表示灵芝三萜 Duncan's 多重检验不同处理间的差异显著性 ($P<0.05$); 字母 A-G 表示灵芝多糖 Duncan's 多重检验不同处理间的差异显著性 ($P<0.05$)

Fig. 1 A comparison of triterpenoids and polysaccharide of 13 species of *Ganoderma* cultured in 200mL fermentation liquid. a-i indicate the significance differences between different treatments in triterpenoid Duncan's multiple test ($P<0.05$); A-G indicate the significant differences between different treatments of polysaccharide Duncan's multiple test ($P<0.05$).

(97.90±2.38)mg, 比 G6 (树舌灵芝) 产量稍低, 二者差异不明显, 不具有统计学意义。G8 (褐灵芝) 产量为(76.53±3.99)mg, 多糖产量排名第三, 与 G6 (树舌灵芝) 和 G4 (紫芝) 相比具有显著差异 ($P<0.05$)。多糖产量排名最低的也为 G13 (松杉灵芝) 菌株, 仅有(12.93±0.92)mg。以高产灵芝多糖为目标产物时, 应该首选 G6 (树舌灵芝)。

野生灵芝的三萜与多糖产量不存在必然联系 (图 1)。

3 讨论

灵芝在我国已经拥有几千年的药用历史, 是我国中医药宝库中的珍品。《中华人民共和国药典》2015 年版收录了灵芝 *Ganoderma lingzhi* 和紫芝 *G. sinense* 的干燥子实体, 作为法定中药材 (邢康康等 2017), 结合灵芝三萜和多糖检测结果可知, 野生灵芝的三萜含量在 13 株野生灵芝菌中排名第 4, 多糖产量排名第十, 野生紫芝的三萜含量在 13 株野生灵芝菌中排名第 8, 多糖产量排名第 2, 其他高产三萜或多糖的野生灵芝, 应该进一步验证其药理活性, 为市场上灵芝产品的开发提供参考。

中国野生灵芝种质资源十分丰富, 但由于野生灵芝数量有限及其不合理的利用, 现有的研究主要集中在少数栽培种类 (刘维等 2019)。郭金英等 (2017) 对 10 株栽培灵芝和 4 株野生灵芝子实体主要活性成分和营养物质进行比较分析, 其中“野生云芝”的三萜含量最高, 每克子实体达到(14.7±0.20)mg 三萜, G11 (无柄紫灵芝) 菌丝的三萜含量为(23.79±0.21)mg/g, 是“野生云芝”的 1.62 倍; “野生白灵芝”的多糖含量最高, 每克子实体达到(30.5±1.20)mg 多糖, G8 (褐灵芝) 菌丝多糖含量为(42.05±1.02)mg, 是“野生白

云芝”子实体的 1.38 倍。戚怡等 (2019) 比较了莞香木栽培的灵芝 (莞香灵芝) 与市售不同来源地 (分别产自安徽、山东、河南、长白山、广西、广东、江西等地) 的灵芝中总三萜含量, 该研究测得莞香灵芝的总三萜含量为 9.37mg/g, 明显高于市售灵芝, 本研究中 G11 (无柄紫灵芝) 的菌丝总三萜含量(23.79±0.21)mg/g, 为莞香灵芝子实体含量的 2.64 倍。近年来, 成功实现商业化栽培的灵芝仅局限在几个种, 部分菌种出现菌种退化现象, 选择菌丝旺盛、三萜和多糖产量较高的野生菌株进行进一步驯化栽培, 开发活性物质高于栽培灵芝品种的野生灵芝, 充分挖掘利用野生灵芝的潜在价值。

目前, 灵芝三萜定量分析的方法主要有比色法和高效液相色谱法, 本研究采用比色法进行灵芝总三萜的测定, 比色法用齐墩果酸和熊果酸作对照品, 测得总三萜的含量往往与实际含量有所差别 (贾红岩等 2017)。另一方面, 灵芝三萜的种类繁多, 并不是所有的三萜酸都具有生物活性, 接下来还应该利用高效液相色谱法检测不同灵芝中三萜酸种类与含量, 以及在药理实验的基础上进行科学的验证, 以期对野生灵芝进行更科学地分析与评价, 更好地发挥野生灵芝的功效。

[REFERENCES]

- Cao Y, Wu SH, Dai YC, 2012. Species clarification of the prize medicinal *Ganoderma* mushroom “Lingzhi”. *Fungal Diversity*, 56(1): 49-62
- Chen WH, Cheng XH, Tan HY, Su Y, Guo N, Sun XL, Zheng XW, Liu Z, Bing S, Xu LC, 2018. Research progress on pharmacological action and mechanism of *Ganoderma lucidum* polysaccharide. *China Pharmacy*, 29(24): 3446-3450 (in Chinese)
- Dai YC, Cao Y, Zhou LW, Wu SH, 2013. Notes on the nomenclature of the most widely cultivated

- Ganoderma* species in China. *Mycosystema*, 32(6): 947-952 (in Chinese)
- Feng Y, Qiao J, Chen H, Zheng HH, 2014. Effect of *Ganoderma lucidum* polysaccharide on aorta pectoralis oxidative stress. *Pharmaceutical and Clinical Research*, 22(5): 409-411 (in Chinese)
- Guo JY, Zhu YY, Liu GQ, Zheng SY, 2017. Comparative analysis on active ingredients and nutrients of different varieties of *Ganoderma lucidum*. *Northern Horticulture*, 2017(17): 177-180 (in Chinese)
- Hou XM, Zhang M, Yang HL, 2014. Research progress on the production of *Ganoderma* polysaccharides by submerged culture of *Ganoderma lucidum*. *Food Research and Development*, 35(15): 126-130 (in Chinese)
- Jia HY, Wang YT, Zhang ZH, Feng N, Liu YF, Zhou S, Zhang Z, Zhang JS, Tang QJ, 2017. Determination of triterpenoids in *Ganoderma lingzhi* from different areas and varieties by HPLC. *Microbiology China*, 44(1): 238-244 (in Chinese)
- Li N, Feng J, Feng N, Liu YF, Zhang JS, 2020. Research progress in submerged fermentation for triterpenes of *Ganoderma*. *Microbiology China*, 47(10): 3451-3469 (in Chinese)
- Lin ZB, 2007. Modern studies of *Ganoderma lucidum*. 3rd ed. Peking University Medical Publishing House, Beijing. 1-359 (in Chinese)
- Liu W, Hu XZ, Zhu L, Gan JH, Lu Y, Tao NP, Wang XC, Xu CH, 2019. Recent progress in research and application of *Ganoderma lucidum* triterpenoids. *Food Science*, 40(5): 309-315 (in Chinese)
- Liu YJ, Shen J, Xia YM, Zhang J, Park H, 2012. The polysaccharides from *Ganoderma lucidum*: are they always inhibitors on human hepatocarcinoma cells? *Carbohydrate Polymers*, 90(3): 1210-1215
- Qi Y, Lü SM, Ding HY, Li LK, Wu T, Yu FY, 2019. Comparative analysis of contents of total triterpenoids in Guanxiang *Ganoderma* and Commercial *Ganoderma*. *Journal of Guangzhou University of Traditional Chinese Medicine*, 36(5): 729-733 (in Chinese)
- Qu Z, Xie QY, Ma HX, 2014. Recent advances in liquid submerged fermentation technology of *Ganoderma lucidum*. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 34(2): 93-98 (in Chinese)
- Shi L, Ren A, Mu DS, Zhao MW, 2010. Current progress in the study on biosynthesis and regulation of ganoderic acids. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 88(6): 1243-1251
- Wang XL, Ding ZY, Liu GQ, Yang H, Zhou GY, 2016. Improved production and antitumor properties of triterpene acids from submerged culture of *Ganoderma lingzhi*. *Molecules*, 21(10): 1395
- Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC, 2019. Resource diversity of Chinese macrofungi: edible, medicinal and poisonous species. *Fungal Diversity*, 98(1): 1-76
- Tian XM, 2014. Taxonomy and phylogeny of *Inonotus linteus* complex and liquid fermentation of *I. sanghuang*. PhD Dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 59 (in Chinese)
- Xing JH, 2019. Species diversity, taxonomy and phylogeny of *Ganoderma*. PhD Dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 147 (in Chinese)
- Xing KK, Liu Y, He ZY, Chen SJ, 2017. Progress in ganoderic acid research. *Acta Edulis Fungi*, 24(3): 96-103 (in Chinese)
- Xu JW, Zhao W, Zhong JJ, 2010. Biotechnological production and application of ganoderic acids. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 87(2): 457-466
- Zhai SX, Feng J, Feng N, Tang QJ, Zhou S, Yang Y, Liu YF, Zhang JS, 2018. Research progress on *Ganoderma* triterpenes obtained by liquid submerged fermentation. *Journal of Agriculture*, 8(1): 118-124 (in Chinese)
- Zhang GL, Si J, Tian XM, Wang JP, 2017. The effects of fungal elicitor on the accumulation of *Sanghuangporus sanghuang* intracellular metabolites. *Mycosystema*, 36(4): 482-491 (in Chinese)
- Zhang JM, Zhong JJ, Geng AL, 2014. Improvement of ganoderic acid production by fermentation of

Ganoderma lucidum with cellulase as an elicitor.
Process Biochemistry, 49(10): 1580-1586

[附中文参考文献]

- 陈文华, 程显好, 谭会颖, 苏阳, 郭宁, 孙晓蕾, 郑晓文, 刘政, 邴帅, 徐凌川, 2018. 灵芝多糖的药理作用及其机制研究进展. 中国药房, 29(24): 3446-3450
- 戴玉成, 曹云, 周丽伟, 吴声华, 2013. 中国灵芝学名之管见. 菌物学报, 32(6): 947-952
- 冯艳, 乔进, 陈惠, 郑惠华, 2014. 灵芝多糖对糖尿病大鼠胸主动脉氧化应激的影响. 药学与临床研究, 22(5): 409-411
- 郭金英, 朱优优, 刘贵巧, 郑素月, 2017. 不同品种灵芝主要活性成分与营养物质比较分析. 北方园艺, 2017(17): 177-180
- 侯晓梅, 张敏, 杨海龙, 2014. 灵芝多糖深层发酵生产研究进展. 食品研究与开发, 35(15): 126-130
- 贾红岩, 王亚涛, 张芝华, 冯娜, 刘艳芳, 周帅, 张忠, 张劲松, 唐庆九, 2017. 高效液相色谱法测定不同产地及品种灵芝三萜类成分的含量. 微生物学通报, 44(1): 238-244
- 李娜, 冯杰, 冯娜, 刘艳芳, 张劲松, 2020. 灵芝液态深层发酵三萜类化合物研究进展. 微生物学通报, 47(10): 3451-3469

- 林志彬, 2007. 灵芝的现代研究 (第三版). 北京: 北京大学医学出版社. 1-359
- 刘维, 虎城真, 朱莉, 甘建红, 卢瑛, 陶宁萍, 王锡昌, 许长华, 2019. 灵芝三萜的研究与应用进展. 食品科学, 40(5): 309-315
- 戚怡, 吕思敏, 丁鸿燕, 李林科, 吴铁, 于丰彦, 2019. 莞香灵芝与市售灵芝中总三萜含量的对比分析. 广州中医药大学学报, 36(5): 729-733
- 屈直, 谢晴宜, 马海霞, 2014. 灵芝液体深层发酵技术研究进展. 热带农业科学, 34(2): 93-98
- 田雪梅, 2014. 桑黄类群真菌系统学及桑黄纤孔菌液体发酵研究. 北京林业大学博士论文, 北京. 59
- 邢佳慧, 2019. 灵芝属的物种多样性、分类与系统发育研究. 北京林业大学博士论文, 北京. 147
- 邢康康, 刘艳, 贺宗毅, 陈仕江, 2017. 灵芝酸研究进展. 食用菌学报, 24(3): 96-103
- 翟双星, 冯杰, 冯娜, 唐庆九, 周帅, 杨焱, 刘艳芳, 张劲松, 2018. 灵芝三萜液态深层发酵的研究进展. 农学学报, 8(1): 118-124
- 张国利, 司静, 田雪梅, 王进平, 2017. 真菌孢子对桑黄胞内代谢产物积累的影响. 菌物学报, 36(4): 482-491

(本文责编: 王敏)