

## 核桃种子发育主要营养物质积累之间的关系及脂肪酸动态变化

陈虹, 潘存德, 王蓓, 胡渊, 肖真真, 何苗

(新疆农业大学 林学与园艺学院/新疆教育厅干旱区林业生态与产业技术重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830052)

**摘要:** 为了探讨核桃种子发育过程中油脂、蛋白质和碳水化合物积累之间的关系及油脂积累过程中脂肪酸含量的动态变化,以新疆早实核桃为试材,研究了核桃种子发育过程中油脂积累及其与糖类、蛋白质之间关系。结果表明:油体在核桃花后 60 d 胚的薄壁细胞中出现,而出现在子叶薄壁细胞中的时间为花后 80 d;胚和子叶薄壁细胞中的油体均于花后 100 d 开始大量增多,并向细胞中心不断积累;花后 50~60 d 子叶细胞中大量出现淀粉粒,70~110 d 淀粉粒减少,并维持在较低水平。蛋白体在花后 70 d 出现,并在花后 70~110 d 数量不断增加至最大;花后 120 d 后,各种细胞器解体并消失,胚和子叶细胞被油体和蛋白体填满。核桃种子发育过程中,油脂含量不断增加,花后 70~110 d 呈明显上升趋势,且与可溶性糖、淀粉含量呈极显著负相关( $P < 0.01$ )。总蛋白质含量在核桃种子油脂快速积累期不断增加,花后 90 d 达到最大值,虽与油脂含量呈正相关,但相关性未达到显著水平( $P > 0.05$ )。在核桃种子发育过程中先后有 6 种脂肪酸出现,不饱和脂肪酸的相对含量随种子发育时间的推移逐渐增大,饱和脂肪酸的相对含量则随种子发育时间的推移呈下降趋势;种子成熟时,不饱和脂肪酸中的亚油酸含量最高,油酸、 $\alpha$ -亚麻酸含量次之,二十碳烯酸含量最低;油酸、亚油酸的相对含量呈同步变化趋势,而与  $\alpha$ -亚麻酸的相对含量变化趋势相反。以上结果表明核桃种子发育过程中油脂合成原料物质主要来源于叶片、青皮(外果皮)中光合作用产生的可溶性糖,与蛋白质的积累代谢途径相独立;参与脂肪酸合成的 SAD( $\Delta^9$  stearoyl acyl-carrier protein desaturase)、FAD2( $\Delta^{12}$  fatty acid desaturase 2)和 FAD3( $\Delta^{12}$  fatty acid desaturase 3)酶催化活性均较高,但 SAD、FAD2 酶催化活性较 FAD3 酶强。

**关键词:** 核桃;种子;油脂积累;脂肪酸;淀粉;可溶性糖;蛋白质

中图分类号: S664.1

文献标志码: A

## The relationship among nutrients' accumulation and dynamic changes of fatty acids in seed development of walnut

CHEN Hong, PAN Cun-de, WANG Bei, HU Yuan, XIAO Zhen-zhen, He Miao

(College of Forestry and Horticulture, Xinjiang Agricultural University/Key Laboratory of Forestry Ecology and Industry Technology in Arid Region, Education Department of Xinjiang, Urumqi 830052, China)

**Abstract:** In order to determine the lipid accumulation and its relationship with carbohydrates and protein, and to investigate changes of fatty acids during the seed development period, the

收稿日期: 2015-08-21

基金项目: 国家自然科学基金(31460210).

作者简介: 陈虹(1981-),在读博士生,主要从事核桃栽培与生理方面的研究. E-mail: ch333999@126.com

通讯作者: 潘存德(1964-),博士,教授,主要从事果树栽培与生理方面的研究. E-mail: pancunde@163.com

precocious walnut seeds were used as materials in this paper. The results showed that the oil bodies were first observed at the 60<sup>th</sup> day after flowering (DAF) in the embryo. The period of oil bodies observed in cotyledon was later than that in embryo. The number of oil bodies increased rapidly after 100 DAF both in the parenchyma cells of embryo and cotyledon. The number of starch grains was accumulated after 50—60 DAF and decreased after 70—110 DAF, following which the number stabled at a low level. The protein bodies were first observed at the 70<sup>th</sup> DAF, and then increased gradually during the period of 70—110 DAF. 120 days after flowering, the organelles began to disintegrate and disappear. In the period of seed maturity, the cells of cotyledon and embryo consisted of oil bodies and protein bodies. In the development of walnut seeds, the lipid content of the seeds increased constantly during the period of 70—110 DAF. The soluble sugar and starch content were decreased. The protein content increased rapidly during the period of fast accumulation of lipid in the seeds, and achieved to the maximum at the 90<sup>th</sup> DAF. The lipid content significantly and negatively correlated with the soluble sugar and starch content ( $P < 0.01$ ), but positively correlated with the protein content ( $P > 0.05$ ). Six fatty acids were detected in the development of walnut seeds. Among them, the content of unsaturated fatty acids was increased and the content of saturated fatty acids was decreased with the development of the walnuts. During the period of seed maturity, the linoleic acid content was 63.1%, which was the highest among all the fatty acids. The oleic, linoleic and  $\alpha$ -Linolenic exhibited different accumulation patterns. According to the results, the accumulation patterns of lipid, carbohydrates and protein were different, which indicated that the lipid synthesis was achieved largely by soluble sugar directly from the photosynthesis of leaves and peels rather than transiently accumulated starch. The lipid and protein accumulations were independent processes in the developing seed. During the seed development period of the walnut, the oleic acid and linoleic acid accumulated simultaneously and showed significant positive correlation. It suggested that the genes for  $\Delta 9$ stearoyl acyl-carrier protein desaturase (SAD) and  $\Delta 12$  fatty acid desaturase 2 (FAD2) were the major determinants for improving the composition of fatty acids in walnuts.

**Keywords:** walnut; fruit(seed) development; lipid accumulation; fatty acid; starch; soluble sugar; protein

核桃 (*Juglans regia*) 作为世界重要的木本油料植物和用材树种, 具有很高的经济价值, 并且在新疆有悠久的栽培历史<sup>[1]</sup>。南疆盆地的阿克苏、和田、喀什等地是新疆近年来发展形成的优质核桃主产区, 其核桃栽种面积已达  $3.22 \times 10^5 \text{ hm}^2$ , 年产量  $3.96 \times 10^8 \text{ kg}$ , 但低产低质一直是制约核桃产业健康发展的瓶颈。树体营养代谢及营养物质转化是果树产量和品质形成的理论和实践基础<sup>[2]</sup>, 研究核桃种子(坚果)发育过程中油脂、脂肪酸积累过程及油脂与糖类、蛋白质之间关系, 阐明主要营养物质转化关系及脂肪酸动态变化, 不仅对加深核桃种子油脂合成代谢的认识具有重要意义, 而且可为核桃的增

产和坚果品质的改良提供理论依据。由于单位质量内油脂提供的能量为碳水化合物或蛋白质的 2 倍多, 因此油脂是植物种子贮藏能量的最有效形式<sup>[3-5]</sup>。油脂的积累离不开碳水化合物的转化<sup>[6,7]</sup>, 但其与蛋白质合成之间的关系一直存在争议<sup>[7-9]</sup>。作为油脂主要存在形式的三酰甘油 (TAG) 又是由脂肪酸和甘油酯化而成, 即脂肪酸的组成会影响种子油的化学与物理性质及其潜在的食品与工业价值<sup>[10]</sup>。目前, 有关核桃的研究主要集中在矿物营养、无融合生殖特性、种质资源等方面, 鲜见种子(坚果)发育进程中油脂、脂肪酸积累及它们与糖类、蛋白质之间的关系研究。因此本研究以新疆阿克苏地

区已形成产业规模的早实核桃为试验材料,通过对种子发育过程中种胚和子叶油体、蛋白体、淀粉粒的观察及脂肪、蛋白质、糖类物质、脂肪酸含量的测定,旨在探讨核桃种子油脂、脂肪酸积累及它们与糖类、蛋白质之间的关系,以期加深对核桃种子油脂合成代谢的认识,并为采取适宜的栽培技术促进核桃的增产和坚果品质的改良提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与样品采集

以新疆阿克苏地区乌什县阿克托海乡喀塔尔玉吉买村核桃生产园(地理坐标: E 79°15'41.28''~E 79°15'52.02'', N 41°12'54.36''~N 41°13'03'';海拔 1 394 m)的‘新新 2 号’(*J. regia* ‘Xinxin2’)核桃品种为试材,自 2014 年花后 10 d(4 月 27 日)至果实成熟期每隔 10 d 进行 1 次样品采集,观察种子发育过程中胚和子叶油体、淀粉粒、蛋白体的形成,并分析测定种仁中油脂、蛋白质、糖类、脂肪酸的含量。

### 1.2 油体、淀粉粒、蛋白体的观察

将核桃种子的胚和子叶切成约 5 × 2 × 2 mm 的小块,经 2.5% 的戊二醛和 1% 锇酸双重固定后,Spurr 树脂包埋。对包埋块进行修整后,用钻石刀切取厚度约 60 nm 的超薄切片(LKB-8800 型超薄切片器),经醋酸双氧铀和柠檬酸铅双重染色后,在透射电子显微镜(日立 H-600 型)下拍照、观察。同时,切取厚度约 1 μm 的半薄切片,分别进行苏丹黑(油体)、考马斯亮蓝(蛋白质)、PAS 反应(多糖)染色,在显微镜(Olympus BX51)下拍照、观察。

### 1.3 脂肪酸提取与分析

样品进行预处理后,送至北京市营养源研究所分析检测中心进行脂肪酸测定。

### 1.4 可溶性糖、蛋白质和脂肪含量分析

采用蒽酮比色法测定可溶性糖、淀粉含量;采用凯式定氮法测定总蛋白质含量;采用索式脂肪提取法测定脂肪含量<sup>[11]</sup>。

### 1.5 数据分析

油脂、淀粉、可溶性糖、总蛋白含量之间的相关系数和不同脂肪酸含量之间的相关系数均应用 Pearson 相关计算,相关性检验采用双侧检验方法。

## 2 结果与分析

### 2.1 种子油脂积累过程

花后 60 d,种子胚薄壁细胞中的部分内质网开始断裂,零星出现油体(图 1A),而子叶薄壁细胞中的油体首次出现在花后 80 d(图 1B)。随后胚和子叶中的油体数量不断增加,但增加幅度较小,且大多分散在细胞壁附近。种子胚和子叶薄壁细胞中的油体数量均于花后 100 d 开始大量增多,并向细胞中心积累(图 1C,D)。花后 120 d 后,各种细胞器解体并消失,胚和子叶的细胞被油体和蛋白体填满(图 1E,F)。结合种仁油脂含量的分析测定,表明油脂在种子发育过程中是一个不断积累的过程,并表现出“慢-快-慢”的积累模式(图 2),即种仁油脂含量在花后 70 d 之前积累缓慢,花后 70~110 d 呈明显上升趋势,含量从 10.89% 增至 61.78%,花后 110 d 后油脂含量仅有小幅上升。

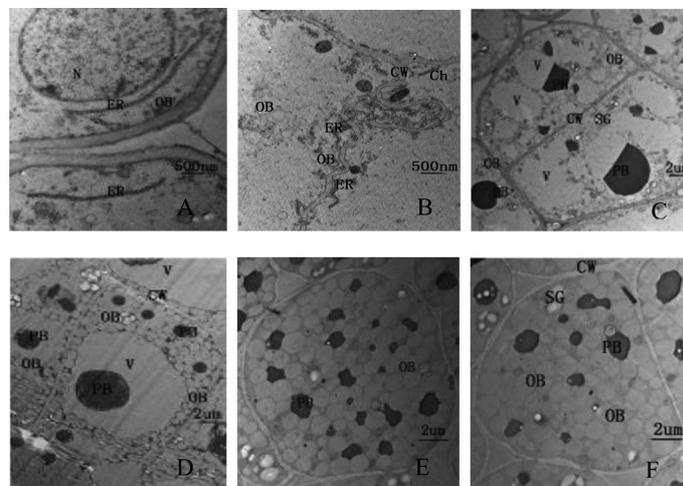


图 1 核桃种子胚、子叶中细胞器、油体观察  
A. 花后 60 d 胚的细胞,出现油体;B. 花后 80 d 的子叶细胞,出现油体;C, D. 花后 100 d 胚和子叶细胞中的油体开始大量增多,并向细胞中心积累;E, F. 花后 120 d,胚和子叶细胞被油体和蛋白体填满。

图 1 核桃种子胚、子叶中细胞器、油体观察

Fig. 1 The ultrastructure of embryos cell and cotyledon cell observed in the development process of walnut

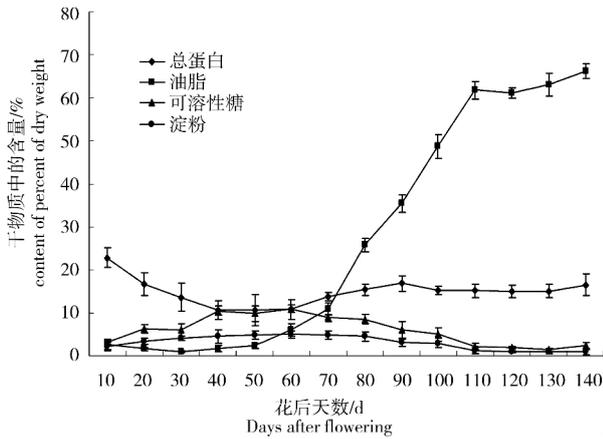


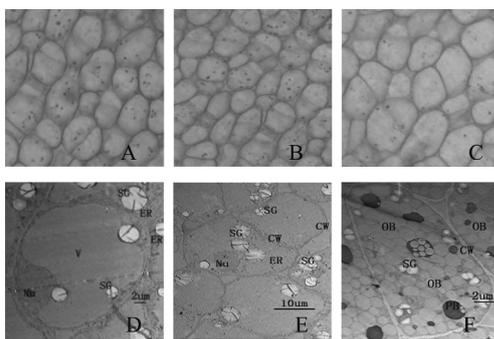
图 2 核桃种子发育过程中种仁油脂、总蛋白、可溶性糖和淀粉的相对含量

Fig. 2 Changes of lipid, total protein, soluble sugar and starch content in development process of walnut

注:误差线为均值±标准差,n=3。下同。

### 2.2 种子油脂积累与糖类物质的关系

花后 50~60 d 子叶细胞中可观察到大量的淀粉粒(图 3 A,B,D,E)。花后 70~110 d 的油脂快速积累期,子叶细胞中的淀粉粒减少,并维持在一个较低的水平(图 3 C,F)。结合种仁中可溶性糖及淀粉含量的分析测定,发现油脂快速积累期种仁的可溶性糖、淀粉含量呈下降趋势(图 2),且均与油脂积累呈极显著( $P < 0.01$ )负相关关系(表 1),可溶性糖、淀粉含量与油脂积累的相关系数分别为 -0.78 和 -0.76。



A,B,D,E. 花后 50~60 d 种子子叶中的淀粉粒;C,F. 花后 70~110 d 种子子叶中的淀粉粒减少(A-C 为光学显微镜下的淀粉粒;D-F 为透射电镜下的淀粉粒)

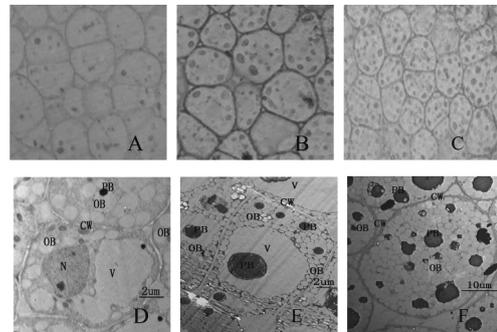
图 3 核桃种子子叶不同发育阶段的淀粉粒

Fig. 3 The starch grains observed in cotyledon cell in the development process of walnut

### 2.3 种子油脂积累与蛋白质的关系

核桃种子发育前期(花后 70 d),子叶细胞中可以观察到少量蛋白体,且多数为球状或椭球状(图 4A,D)。花后 70~110d 的油脂快速积累期,子叶细胞中的蛋白体数量不断增加至最大(图 4B,E),随后

蛋白体的数量变化很小(图 4C,F)。可见,核桃种子子叶细胞中蛋白体和油体在形成时间、积累模式上具有一定的相似性。进一步结合种仁总蛋白含量的测定,发现在油脂快速积累期,总蛋白含量随时间推移变化幅度不大,花后 90 d 的含量为 16.54%(图 2)。相关性分析进一步表明,核桃种子发育过程中种仁油脂含量与总蛋白含量呈正相关,但相关性不显著( $P > 0.05$ )(表 1)。



A,D. 核桃花后 70 d 子叶中的蛋白体;B,E. 核桃花后 90 d 蛋白体不断增多;C,F. 核桃花后 120d 蛋白体数量恒定(A-C 为光学显微镜下的蛋白体;D-F 为透射电镜下的蛋白体)

图 4 核桃种子子叶不同发育阶段的蛋白体

Fig. 4 The protein observed in cotyledon cell in development process of walnut

表 1 核桃种子发育过程中油脂、淀粉、可溶性糖、总蛋白含量的相关性

Table 1 The correlation of lipid, starch, soluble sugar, and total protein in the development process of walnut

n=3			
项目 Item	油脂 Lipid	可溶性糖 Soluble sugar	淀粉 Starch
可溶性糖	-0.78**		
淀粉	-0.76**	0.96**	
总蛋白	0.35	-0.60**	-0.64*

注:\*\*表示  $P < 0.01$ ; \*表示  $P < 0.05$ ; +表示正相关;-表示负相关。下同。

### 2.4 种子油脂积累过程中各种脂肪酸相对含量的变化

核桃种子发育过程中共检测出 6 种脂肪酸,分别为棕榈酸(C16:0)、硬脂酸(C18:0)、油酸(C18:1)、亚油酸(C18:2)、 $\alpha$ -亚麻酸(C18:3)和二十碳烯酸(C20:1)。其中,棕榈酸、硬脂酸的相对含量随种子发育呈下降趋势,亚油酸含量持续增高,至花后 90 d 达到最大值,随后趋于平稳;油酸、 $\alpha$ -亚麻酸、二十碳烯酸的相对含量均呈现先增加后减少的趋势,二十碳烯酸在花后 70 d 时才检测到(图 5)。从脂肪酸的类别上看,饱和脂肪酸的相对含量随种子发育时间的推移逐渐增大,花后 100 d 趋于平稳,相对含量

在 90% 以上;而饱和脂肪的相对含量随种子发育时间的推移逐渐减小。种子成熟期,不饱和脂肪酸含量为饱和脂肪酸含量的 11.7 倍(图 6)。不饱和脂肪酸中,亚油酸的相对含量可达 63.1%;油酸、 $\alpha$ -亚麻酸的相对含量次之,二十碳烯酸的相对含量最低。相关性分析表明,核桃种子发育过程中检测出的脂肪酸可分为 2 组,第 1 组包括棕榈酸、硬脂酸和  $\alpha$ -亚麻酸,在油脂积累过程中相互之间均呈显著( $P < 0.05$ )正相关关系;第 2 组为油酸、亚油酸、二十碳烯酸,它们在油脂积累过程中相互之间也呈正相关,但相关性均未达到显著水平( $P > 0.05$ )(表 2)。根据上述脂肪酸组成变化及脂肪酸相对含量积累分析,初步得到核桃种子油脂的生物合成途径,即棕榈酸(C16:0)在脂肪酸合酶的作用下增加 2 个碳形成硬脂酸(C18:0)、硬脂酸会在 $\Delta^9$ 硬脂酰-ACP 脱饱和酶(SAD)下形成油酸(C18:1)、油酸一方面在脂肪酸脱饱和酶 2(FAD2)的作用下形成亚油酸(C18:2),另一方面能被脂肪酸延长酶(FAE)转化成二十碳烯酸(C20:1),而亚油酸在脂肪酸脱饱和酶 3(FAD3)的作用下可形成  $\alpha$ -亚麻酸(C18:3),如图 7。

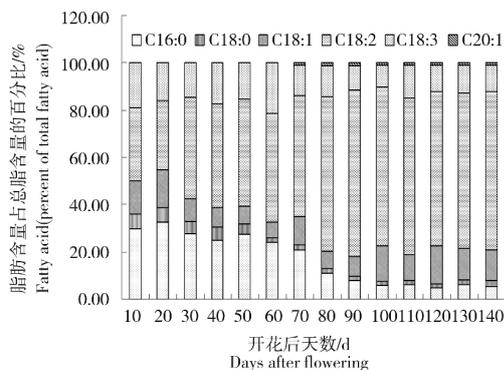


图 5 不同发育阶段核桃果实(种子)中 6 种脂肪酸的相对含量  
Fig. 5 The content of 6 fatty acids in different development process of walnut ( percent of total fatty acid)

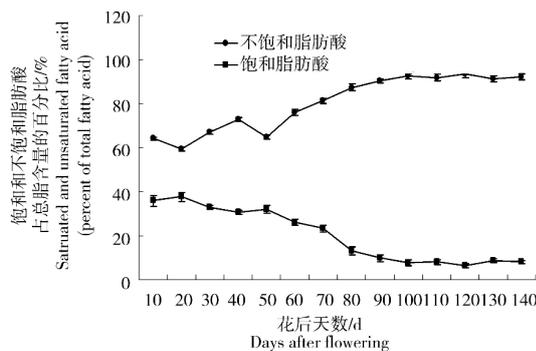
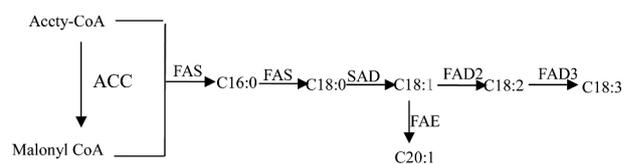


图 6 核桃种子发育过程中饱和和不饱和脂肪酸的相对含量  
Fig. 6 The content of saturated and unsaturated fatty acid in the development process of walnut (percent of total fatty acid)

表 2 核桃种子发育过程中不同脂肪酸含量的相关性  
Table 2 The correlation of 6 fatty acids in the development process of walnut

	C16:0	C18:0	C18:1n9c	C18:2n6c	C18:3n3
C18:0	0.84**				
C18:1n9c	-0.17	-0.09			
C18:2n6c	-0.97**	-0.86**	-0.01		
C18:3n3	0.67**	0.53*	-0.44	-0.66**	
C20:1	-0.88**	-0.82**	0.17	0.89**	-0.71**



ACC:乙酰-CoA 羧化酶; FAS:脂肪酸合酶; SAD: $\Delta^9$ 硬脂酰-ACP 脱饱和酶; FAD2:脂肪酸脱饱和酶 2; FAD3:脂肪酸脱饱和酶 3; FAE:脂肪酸延长酶。

图 7 核桃种子发育过程中主要脂肪酸的生物合成途径模型  
Fig. 7 Model for the pathway of main fatty acids biosynthesis in the development process of walnut

### 3 讨论与结论

植物油脂的积累时期因物种的不同而存在差异<sup>[12]</sup>。本研究中,核桃种胚至花后 60 d 才出现油体,子叶中油脂的积累在花后 80 d,表明核桃油体的积累在种子发育较晚时期才开始进行,与文冠果(*Xanthoceras sorbifolia*)的研究报道类似<sup>[8]</sup>。光合作用所形成的糖类物质以蔗糖形式进入种子后经蔗糖合酶、蔗糖转化酶等的作用水解成为己糖<sup>[13]</sup>,最终合成淀粉、海藻糖等物质,随后合成的这些糖类物质会参与植物种子发育过程中的油脂、蛋白质积累<sup>[14]</sup>。研究表明,淀粉、可溶性糖在油脂快速积累之前大量积累,并在油脂积累过程中不断减少,表明二者均为油脂合成提供原料物质,但有观点认为瞬时累积的淀粉主要参与细胞分裂、新陈代谢<sup>[14]</sup>,并不能满足油脂合成的需求<sup>[8,15]</sup>。由于可溶性糖的含量高于淀粉的含量,故推测认为核桃种子发育过程中油脂合成主要来源于叶片及青皮(外果皮)<sup>[16,17]</sup>光合作用产生的可溶性糖。

核桃种子子叶细胞中蛋白体的出现滞后于油体 10 d 左右,蛋白体数量、可溶性蛋白含量在果实速生长期略有减少,在油脂快速积累时期增加,并在种子发育后期保持稳定,相关性分析进一步表明油脂

含量与蛋白质含量之间为正相关,即核桃种子发育过程中油脂积累和蛋白质积累是两个相对独立的过程,文冠果<sup>[8]</sup>和拟南芥<sup>[18]</sup>中也有类似结果,说明二者会竞争碳源;但油茶<sup>[2]</sup>、油菜<sup>[19]</sup>、白羽扇豆<sup>[7]</sup>的研究中油脂和蛋白质的积累则为负相关。可见,种子中油脂和蛋白质生物合成之间的关系因植物物种不同而存在差异。

随着核桃种子的发育,饱和脂肪酸比例逐渐减小,不饱和脂肪酸比例逐渐增大,并于花后 100 d 趋于平稳。棕榈酸为饱和脂肪酸,相关分析得到其与硬脂酸、 $\alpha$ -亚麻酸呈显著正相关。不饱和脂肪酸中,亚油酸的含量最高,其与油酸、 $\alpha$ -亚麻酸的积累呈负相关,这与花生<sup>[20]</sup>、南瓜<sup>[21]</sup>的相关研究结果具有一致性,而与大豆<sup>[22]</sup>、芝麻<sup>[23]</sup>研究结果相反,表明不同作物的油酸、亚油酸和  $\alpha$ -亚麻酸的调控机理不同。另外,不同脂肪酸的积累过程会受各种脂肪酸合成酶的影响,如硬脂酸会在 $\Delta^9$ 硬脂酰-ACP 脱饱和酶(SAD)下形成油酸,油酸一方面可在脂肪酸脱饱和酶 2(FAD2)、脂肪酸脱饱和酶 3(FAD3)的作用下分别形成亚油酸和  $\alpha$ -亚麻酸,另一方面能被脂肪酸延长酶(FAE)转化成二十碳烯酸<sup>[24,25]</sup>。本研究中,核桃种子不饱和脂肪酸含量持续增加,表明 SAD、FAD2 和 FAD3 的催化活性都比较高,同时油酸、亚油酸的相对含量呈同步变化趋势。而与  $\alpha$ -亚麻酸的相对含量变化趋势相反,表明 SAD 催化硬脂酸产生油酸的能力与 FAD2 催化油酸产生亚油酸的能力相当,而 FAD3 的酶活性较 SAD 和 FAD2 弱。核桃种子油脂快速积累时期,亚油酸比例有所减少,与油酸经 FAE 催化形成长链脂肪酸(二十碳烯酸)有关。

本研究结果表明,核桃种子发育过程中油脂合成原料物质主要来源于叶片、青皮(外果皮)中光合作用产生的可溶性糖,与蛋白质的积累代谢途径相独立。核桃种子发育过程中先后有 6 种脂肪酸出现,其中不饱和脂肪酸含量持续增加,证明参与脂肪酸合成的 SAD、FAD2 和 FAD3 酶催化活性均较高,但 SAD、FAD2 酶催化活性较 FAD3 酶强。

#### 参考文献:

- [1] 郝荣庭,张毅萍. 中国核桃[M]. 北京:中国林业出版社,1992: 4-6.
- [2] 姜志娜,谭晓风,袁军,等. 油茶果实和叶片中主要营养物质含量的变化规律[J]. 中南林业科技大学学

报,2012,32(5): 42-45.

- [3] 仇键,谭晓风. 植物种子油体及相关蛋白研究综述[J]. 中南林学院学报,2005,25(4):96-100.
- [4] Graham I A. Seed storage oil mobilization[J]. Annual Review Plant Biology,2008,59(1):115-142.
- [5] Baud S, Lepiniec L. Physiological and developmental regulation of seed oil production[J]. Progress in Lipid Research,2010, 49(3):235-249.
- [6] Tzen J T C. Integral proteins in plant oil bodies[J]. International Scholarly Research Network Botany, 2012, doi: 10.5402/2012/173954.
- [7] Borek S, Pukacka S, Michalski K, et al. Lipid and protein accumulation in developing seeds of three lupine species: *Lupinus luteus* L., *Lupinus albus* L., and *Lupinus mutabilis* Sweet [J]. Journal of Experimental Botany,2009,60(12):3453-3466.
- [8] 赵娜,张媛,王静,等. 文冠果种子发育及油脂累积与糖类、蛋白质累积之间的关系研究[J]. 植物研究, 2015,35(1): 133-140.
- [9] Zienkiewicz A, Zienkiewicz K, David R J, et al. Olive seed protein bodies store degrading enzymes involved in mobilization of oil bodies[J]. Journal of Experimental Botany,2014,65(1):103-115.
- [10] Durrett T P, Benning C, Ohlrogge J. Plant triacylglycerols as feedstocks for the production of biofuels [J]. The Plant Journal, 2008, 54(4): 593-607.
- [11] 孔祥生,易现峰. 植物生理学实验技术[M]. 北京:中国农业出版社,2008:134-168.
- [12] Ekman A, Hayden D M, Dehesh K, et al. Carbon partitioning between oil and carbohydrates in developing oat (*Avena sativa* L.) seeds[J]. Journal of Experimental Botany,2008, 59(15):4247-4257.
- [13] King S P, Lunn J E, Furbank R T. Carbohydrate content and enzyme metabolism in developing canola siliques[J]. Plant Physiology,1997,144(3):153-160.
- [14] Baud S, Boutin J P, Miquel M, et al. An integrated overview of seed development in *Arabidopsis thaliana* ecotype WS[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2002,40(2): 151-160.
- [15] Andriotis V M E, Pike M J, Kular B, et al. Starch turnover in developing oilseed embryos[J]. New Phytologist,2010,187(3): 791-804.
- [16] David E R. Walnut production manual[M]. University of California, 1997: 273-277.

(下转第 74 页)

- [5] 黄秋娟,朱凯,李玉灵,等. 铁尾矿基质下刺槐,紫穗槐光合及生长特征的研究[J]. 河北农业大学学报, 2014,37(5):44-49.
- [6] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京:中国农业出版社,2000.
- [7] 武天云,Jeff J. Schoenau,李凤民,等. 土壤有机质概念和分组技术研究进展[J]. 应用生态学报, 2004, 15(4):717-722.
- [8] 张勇,庞学勇,包维楷,等. 土壤有机质及其研究方法综述[J]. 世界科技研究与发展, 2005,27(5):72-78.
- [9] 许中旗,袁玉欣,李玉灵,等. 造林对铁尾矿地养分含量及物种多样性的影响[J]. 林业科学, 2008,44(12): 151-156.
- [10] 靳虎甲,王继和,李毅,等. 腾格里沙漠南缘沙漠化逆转过程中的土壤化学性质变化特征[J]. 水土保持学报, 2008,22(5):119-124.
- [11] 李学斌,陈林,樊瑞霞,等. 围封条件下荒漠草原 4 种典型植物群落枯落物输入对土壤理化性质的影响[J]. 浙江大学学报:农业与生命科学版, 2015,41(1): 101-110.
- [12] 张社奇,王国栋,张蕾. 黄土高原刺槐林对土壤养分时空分布的影响[J]. 水土保持学报, 2008, 22(5):91-95.
- [13] Dana E D, Mota J F. Vegetation and soil recovery on gypsum outcrops in semi-arid Spain [J]. J Arid Environ, 2006, 65(3):444-459.
- [14] 杨振意,许建新,薛立,等. 黄石铁尾矿废弃地刺槐人工林土壤肥力研究[J]. 华南农业大学学报, 2013, 34(2):219-223.
- [15] 许明祥,刘国彬. 黄土丘陵区刺槐人工林土壤养分特征及演替[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(1):40-46.
- [16] 张玉宏,张景群,王超. 黄土高原毛白杨、刺槐人工林对土壤养分的影响[J]. 西北林学院学报, 2011, 26(5):12-18.
- [17] 杜建云,石娟华,王岩,等. 铁尾矿区沙棘-桑树人工混交林的养分分配状况[J]. 蚕业科学, 2012, 38(3): 389-396.
- [18] 茹桃勤,李吉跃,张克勇,等. 国外刺槐 (*Robinia pseudoacacia*) 研究[J]. 西北林学院学报, 2005, 20(3):102-107.
- [19] 李鹏,赵忠,李占斌,等. 渭北黄土区刺槐根系空间分布特征研究[J]. 生态环境, 2005, 14(3):405-409.

(编辑:梁虹)

(上接第 62 页)

- [17] 张志华,高仪,王文江,等. 核桃果实成熟期间主要营养成分的变化[J]. 园艺学报, 2001,28(6):509-511.
- [18] Focks N, Benning C. Wrinkled1: a novel, low-seed-oil mutant of Arabidopsis with a deficiency in the seed-specific regulation of carbohydrate metabolism [J]. Plant Physiology, 1998, 118(1):91-101.
- [19] Kennedy Y, Yokoi S J, Sato T, et al. Genetic variation of storage compounds and seed weight in rape-seed (*Brassica napus L.*) germplasms[J]. Breeding Science, 2011, 61(3):311-315.
- [20] 李兰,彭振英,陈高,等. 花生种子发育过程中脂肪酸积累规律的研究[J]. 华北农学报, 2012, 27(1):173-177.
- [21] 屈淑平,常影,秦俊芬,等. 籽用南瓜种子发育过程中脂肪酸积累模式[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(6):628-631.
- [22] 李晓丹,吴刚,武玉花,等. 大豆种子发育过程中脂肪酸积累模式研究[J]. 大豆科学, 2007, 26(4):506-510.
- [23] 李晓丹,肖玲,吴刚,等. 芝麻种子发育过程中脂肪酸积累模式的研究[J]. 中国油料作物学报, 2008, 30(1): 84-89.
- [24] Ohlrogge J B, Jaworski J G. Regulation of fatty acid synthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1997, 48(1):109-136.
- [25] Fofana B, Cloutier S, Duguid S, et al. Gene expression of stearoyl-ACP desaturase and  $\Delta^{12}$  fatty acid desaturase 2 is modulated during seed development of flax (*Linum usitatissimum*) [J]. Lipids, 2006, 41(7): 705-712.

(编辑:王雅娇)