

核桃坚果硬壳发育研究进展

靳丽鑫¹, 陈梦华¹, 王玉莲², 张雪梅^{1,3}, 李保国^{1,3}

(1. 河北农业大学 林学院,河北 保定 071000;2. 文安县林业局,河北 廊坊 065800;3. 河北省核桃工程技术研究中心,河北 邢台 054000)

摘要:概述了核桃坚果果皮结构及硬壳发育过程,归纳了核桃坚果硬壳发育的主要内部影响因素和外界影响因素,提出了目前在核桃坚果硬壳发育研究方面所存在的问题,并对今后的研究做出了展望。

关键词:核桃硬壳;发育;影响因素

中图分类号:S 664.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001—0009(2015)05—0183—05

核桃(*Juglans*)坚果由硬壳和种仁组成,种仁营养丰富,深受人们喜爱,而其木质化硬壳很少受到重视。硬壳作为核桃坚果的重要组成部分,在坚果生长、发育、成熟、漂洗、运输及贮藏中,起着重要作用。麻核桃(*Juglans hopeiensis* Hu)属胡桃科胡桃属野生核桃,是核桃与核桃楸的天然杂种,形状尖圆形或尖卵圆形,种壳颜色和壳纹较深,果实较普通核桃大,种皮厚而坚硬^[1]。作为观赏把玩的艺术品,麻核桃对于木质化硬壳的外观品质则有着更高的要求。因此深入研究核桃坚果硬壳形成机制及其影响因子具有重要意义。近年来,随着科技的发展,研究方法和测试手段不断改进,关于坚果硬壳发育过程及其影响因子的研究日渐增多。目前,国内外学者的研究主要集中于木质素、纤维素和棕色素的形成以及主要矿质元素、光照、水分、温度和土壤等对坚果硬壳发育的影响方面。

第一作者简介:靳丽鑫(1990-),男,河北邱县人,硕士研究生,研究方向为经济林栽培生理。E-mail:854907336@qq.com

责任作者:张雪梅(1980-),女,河北丰润人,博士,副研究员,硕士生导师,现主要从事经济林栽培技术等研究工作。E-mail:zhangxuemei888@163.com

基金项目:国家林业公益专项资助项目(201004093);河北省科技支撑资助项目(14236811D)。

收稿日期:2014—11—13

Abstract: Taking grape skin residue as test material, the fermentation factors of grape skin residue production of organic fertilizer were studied by using single factor experiment method. The results showed that the comprehensive analysis of grape skin residue organic humic acid, the contents of total nitrogen, total phosphorus, and the suitable fermentation conditions for water material ratio was 2.5 : 1, medium pH 4.5, and urea content was 2.0%.

Keywords: grape skin residue; organic fertilizer; solid state fermentation

1 核桃果皮发育过程

1.1 核桃果皮的结构

核桃果皮分为外果皮、中果皮、内果皮 3 层^[2],外果皮由表皮层和薄壁组织层组成。表皮细胞覆有角质层和气孔,薄壁组织靠近表皮,由体积小、排列紧密的细胞构成;中果皮主要由最外 2 层石细胞和有维管束的薄壁组织构成。维管束网络结构复杂,分布随机,类型多样。内果皮前期由多层薄壁组织细胞构成,细胞体积小排列紧密,无维管束,后期薄壁组织木质化形成石细胞层,即核桃的坚果硬壳部分。

1.2 核桃果皮的发育过程

核桃果皮的发育过程可分为前、中、后 3 个时期^[2]:前期,3 层果皮结构的界线模糊,维管束开始发育;中期,3 层果皮的界线较明显,中果皮外侧 2 层石细胞开始出现,维管束数目增加。在幼果期这些维管束起着为内果皮供应营养和水分的功能,在硬核期之后则成为中果皮的水分、养分运输通道;后期内果皮细胞壁增厚,木质化成为坚硬的石细胞层,在硬核期以后 3 层果皮的结构基本成型。

2 影响核桃坚果硬壳发育的内部因素

核桃果实发育后期其坚果内果皮逐渐木质化,形成坚硬的石细胞层,即核桃坚果硬壳。李海潮等^[3]、郑志峰等^[4]对核桃壳的成分分析表明,木质素和纤维素是核桃硬壳的主要成分,其内果皮的形成是木质素和纤维素

合成过程。

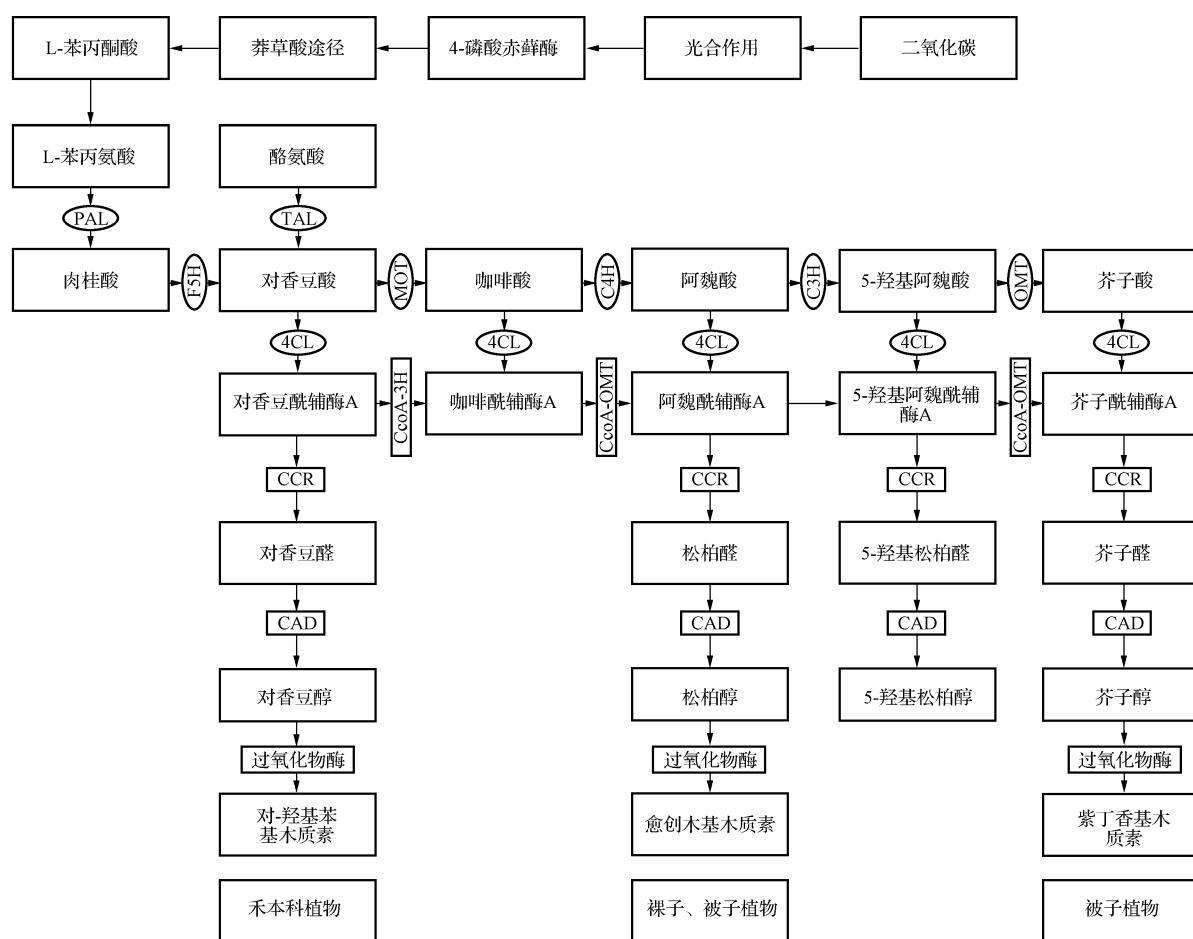
2.1 木质素对核桃坚果硬壳发育的影响

研究表明核桃壳中最主要的成分为木质素^[3-4]，在木质化细胞中，木质素首先在细胞角隅形成，之后在细胞之间合成并逐渐转向初生细胞壁和次生细胞壁进行生物合成活动^[5]。随着植物组织的成熟木质化作用进一步发展，木质素在细胞壁内外沉积并将细胞连接。在细胞内木质素与纤维素、半纤维素等结成网状结构并与其它物质共同形成细胞壁外壳。这些生理活动使细胞壁厚度增加，结构稳固，从而促进了细胞壁的发育和机械组织的形成，增强了植物细胞与组织的机械强度；另外木质素可有效连结纤维素、半纤维素，使植物组织硬度增加，机械支持作用加强^[6-9]。

由于木质素的沉积植物细胞壁得以形成坚硬的结构^[10]，木质素的生物合成途径十分复杂，大致可分为 3

个步骤：1) 莽草酸途径：从植物光合作用产生的同化产物到芳香族氨基酸合成的一系列过程；2) 苯丙烷途径及木质素合成特异途径：苯丙氨酸经脱氨基、羟基化、甲基化、氧化还原反应生成 3 种主要单体，即对香豆醇、松柏醇和芥子醇；3) 木质素单体聚合为木质素。木质素单体在细胞质中合成功后转移到细胞壁聚合成木质素^[11]。木质素因单体差异可分为对羟基苯基木质素(H-木质素)、愈创木基木质素(G-木质素)和紫丁香基木质素(S-木质素)^[12]，而这些木质素又互相连结形成木质素聚合体^[8]，核桃壳木质素为 GS 型并以 G 单元为主^[4]。

根据目前关于木质素合成途径的大量研究可总结出木质素可能的代谢途径(图 1)^[13-17]，但木质素合成过程中还存在许多未知的途径和可能的代谢物质。因此，木质素的合成途径有可能不同于描述的过程，或是存在可切换的途径^[18]。



注：酶系 PAL 为苯丙氨酸解氨酶；TAL 为酪氨酸氨裂解酶；C4H 为肉桂酸 4-羟基化酶；C3H 为对香豆 3-羟基化酶；OMT 为咖啡酸 5-羟基阿魏酸 O-甲基转移酶(COMT/OMT)；F5H 为阿魏酸 5-羟基化酶；4CL 为羟基肉桂酸为辅酶 A 连接酶；CCR 为羟基肉桂酸辅酶 A 还原酶；CAD 为羟基肉桂醇脱氢酶；CcoA-3H 为 4-羟基肉桂酰辅酶 A 3-羟基化酶；CcoA-OMT、5-腺苷-甲硫氨酸为咖啡酰辅酶 A/5-羟基阿魏酰辅酶 A-O-甲基转移酶(根据中野准三、Campbell、Whetten 等的工作综合绘制而成)。

图 1 木质素合成的可能途径

木质素的合成过程影响因素繁多，涉及到许多酶和中间产物。但其主要途径是通过苯丙烷类代谢，由苯丙

氨酸解氨酶催化苯丙氨酸脱氨形成肉桂酸开始，后经一系列羟基化、甲基化及还原反应生成木质素的 3 种主要

单体,再在 POD 等催化下脱氢聚合形成木质素^[19~20]。其中 PAL、TAL、POD 是 3 种限速调控酶,L-苯丙氨酸和酪氨酸是起始物,这些物质在木质素和纤维素合成过程中起着关键作用^[21~22]。

2.2 纤维素对核桃坚果硬壳发育的影响

木质素、纤维素在核桃坚果硬壳发育过程中积累趋势基本一致,均呈上升趋势^[23~25]。李夕勃^[9]研究表明核桃硬壳发育过程中木质素含量与纤维素含量极显著正相关。而与核桃壳相比,澳洲坚果硬壳木质素含量相似,但是纤维素含量高于核桃壳^[26]。

2.3 棕色素对核桃坚果硬壳发育的影响

坚果硬壳色素属于植物色素类,通常呈棕褐色^[27],大多坚果果壳色素对光热处理表现稳定,对酸碱性、氧化剂、金属离子等因果壳的不同而存在差别。

吴春华等^[28]以板栗壳为原料进行研究,结果表明天然棕色素属于黄酮类化合物。黄酮类化合物是植物在长期自然选择中产生的一类次生代谢产物,广泛存在于高等植物的根、茎、叶、花、果实等中^[29~30]。黄酮类化合物泛指 2 个具有酚羟基的苯环(A 环与 B 环)通过中间 3 个碳原子相联结而成的一系列化合物^[31]。

在植物体内,黄酮类化合物是由 3 个丙二酰辅酶 A 和 1 个香豆酰辅酶 A 在查耳酮合成酶的催化下生成查耳酮,再经查耳酮异构酶等相关酶转化成黄酮类化合物^[32]。其中 3 个丙二酰辅酶 A 形成 A 环,B 环来自于香豆酸辅酶 A^[33]。黄酮类化合物合成有许多酶参与,其中苯丙氨酸解氨酶、肉桂酸羟化酶、4-香豆酸辅酶 A 连接酶、查耳酮合成酶和查尔酮异构酶是五大关键性酶。苯丙氨酸解氨酶(PAL)为第一步反应酶,查耳酮合成酶(CHS)是苯丙烷类合成途径转向黄酮类代谢途径的第一个限速酶^[34~35]。

环境因子对黄酮类化合物生物合成也有着重要的影响^[36]。其中,矿质元素作为植物生命活动必需元素,是影响植物生长发育和各项生理代谢的重要环境因子。研究表明氮对黄酮类成分的合成有抑制作用^[37~39];钾可促进黄酮类成分的合成,其中硫酸钾对黄酮类成分的合成与积累有显著促进作用^[40]。磷在一定含量范围内可促进黄酮类成分的合成^[41]。

核桃壳棕色素为水溶性色素,只溶于极性溶剂;在 80℃以下较稳定,80℃以上尤其是超过 100℃后易降解;光照对棕色素的稳定性有一定影响;酸性条件下色素比较稳定,中性、碱性条件下色素稳定性下降,发生一定降解; Cu^{2+} 、 Al^{3+} 、 Fe^{3+} 、 Pb^{2+} 对核桃壳棕色素有一定降解作用,其它金属离子作用不显著;氧化剂和还原剂可在一定程度上破坏色素的存在^[42~48]。

3 影响核桃坚果硬壳发育的外界因素

3.1 土壤对核桃坚果硬壳发育的影响

土壤是植物的根基所在,有着重要的支撑、缓冲与

供养供水作用。核桃在土质疏松、排水良好的中性或微酸性沙壤土生长良好^[49]。核桃为喜钙植物,在石灰性土壤上生长结果良好。矿质元素对于土壤结构改善、酸碱度调节有着重要影响,进而影响着坚果品质。土壤、叶片及果实中矿质元素既影响着植物激素的合成和运输,又影响树体内各种酶的活性,对植物生长乃至坚果硬壳发育有着重要的作用。

张琦^[50]研究表明核桃硬核期与成熟期需要吸收大量的硝态氮。硬核期土壤全氮量反映土壤对果实发育需养的供给能力,此期土壤全氮量高有利于提高果实品质。核桃在硬核期需磷量很大,此时土壤供磷不足极易引起果壳发育不良^[51]。

土壤中 K、Mg 是影响早实核桃品质的重要因素,但二者之间又有拮抗作用^[52~53]。K 过多则表现缺 Mg,缺 Mg 又会引起缺 Zn、Mn,影响核桃植株顶芽萌发、果实变小。Mn 是核桃树体内许多氧化还原酶的主要成分,有利于蛋白质的合成;它能促进开花,提早结果,加速发育过程^[54]。质地较轻的石灰性土壤易发生缺 Mn^[55],缺 Cu 时核桃果实轻微变白,核仁严重皱缩。钙可调节土壤酸碱度,改善土壤结构,降低 H^+ 、 Al^{3+} 对果树的毒害^[56]。

3.2 水分对核桃坚果硬壳发育的影响

在核桃果实生长的速生期和果壳硬化期,果实对空气湿度适应性较强,能耐干燥的空气,但对土壤水分变化比较敏感^[57],核桃的产量与品质直接取决于其立地水分供应状况^[58~59]。土壤含水量为田间最大持水量的 60%~80% 时,比较适于核桃的生长发育^[60]。同时水分对果实生长速率和成熟果实大小有显著影响,水使糖等有机成分以可溶性状态累积,为细胞内生物化学反应提供小环境^[61],还是蛋白质、胶体和多糖类物质结合的必需成分,并与果实的形态有着密切的关系。

水分生理代谢是果树光合作用、呼吸作用、物质代谢等过程进行的基础。王姝清等^[62]研究发现果实含水量变化与生长动态基本一致。土壤水分对果实光合色素含量和光合产物的形成有显著影响。在核桃壳硬化期土壤水分过多,极易造成果壳花白和果尖发白,尤以“鸡心”、“公子帽”、“狮子头”3 个麻核桃品种最为敏感,同时易发生树叶、果实脱落,甚至植株死亡。因此维持树体水分代谢平衡对核桃坚果发育至关重要。

研究表明,限量灌水一定程度上抑制了植物的营养生长,可为其坐果提供充足的营养^[63]。在适宜范围内,光合作用随灌水量增大而增强^[64]。果实纵横径及新梢生长量随灌水量的增大而增大,核桃树生理、生殖生长趋旺,但核桃产量在超过一定值后不再提高甚至减产^[65]。

3.3 光照对核桃坚果硬壳发育的影响

光照对核桃生长发育、花芽分化及开花结实均具有重要的意义。果树整个生命过程都依赖于叶片光合作用所积累的物质能量,果树生长发育以及果实品质与果树的光合作用能力有密切关系。核桃结果期要求全年日照不少于2000 h,若低于1000 h,则坚果硬壳和核仁发育不良。在雌花开花期,若遇阴雨低温天气,极易造成大量落花落果^[66]。

国内外果树工作者在果树光合作用方面进行过大量的研究,研究内容涉及到果树光合作用日变化规律^[67]、季节变化规律^[68]、内外因素对果树光合作用的影响^[69]等方面。研究表明核桃坚果硬壳发育充实度比例与光照情况呈极显著正相关^[70]。分析认为PAL作为木质素代谢途径关键酶和光调控酶^[71],受光照条件影响较大。光线充足时PAL活性相对较强,木质素沉积相对较多,从而增加了核桃硬壳的机械强度,提高了硬壳的发育品质。调查结果表明,树冠内膛光照远低于外围光照,内膛果实发育不良概率显著高于外围^[72~73]。因此,硬核期光照情况是影响果壳发育的主要因素之一。

4 存在问题与展望

通过前人的研究表明,影响核桃坚果硬壳发育不良的因素很多,但是对于核桃,尤其是麻核桃木质素、纤维素和棕色素合成的确切途径,矿质元素对硬壳发育的作用机制,光照、水分的调控机制等仍需进行深入研究,如何通过人为干预调控影响核桃坚果硬壳发育进程的关键环节,提高核桃坚果硬壳的发育程度是亟待解决的关键问题。麻核桃是我国特有的核桃类型,主要以坚果硬壳的发育程度评价其价值,但有关其坚果硬壳发育的相关研究尚鲜见报道,为此,应当针对该关键问题开展深入研究,以期为提高麻核桃的品质提供理论依据。

参考文献

- [1] 裴东,李荣海,刘兆发,等.麻核桃资源保护与开发利用研究[J].林业资源管理,2006(4):66~69.
- [2] 肖玲,胥耀平,赵先贵,等.核桃果皮的发育解剖学研究[J].西北植物报,1998,18(4):577~580.
- [3] 李海潮,刘守新.高得率果壳活性炭的研制[J].林业科技,2001,26(5):42~44.
- [4] 郑志峰,邹局春,花勃,等.核桃壳化学组分的研究[J].西南林学院学报,2006,26(2):33~36.
- [5] Hatfield R, Vermerris W. Lignin Formation in Plants: The dilemma of linkage specificity[J]. Plant Physiol, 2001, 126(4):1351~1357.
- [6] Boerjan W, Ralph J, Baucher M. Lignin biosynthesis[J]. Annu Rev Plant Biol, 2003, 54:519~546.
- [7] Hofrichter M, Steinbuchel A. Biopolymer. Volume Lignin humus and coal [M]. Guo Sheng-rong Primary translation; Chemical Industry Press, 2004;22~34.
- [8] Baucher M, Halpin C, Petit-Conil M, et al. Lignin: Genetic Engineering and Impact on Pulping[J]. Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology, 2003, 38(4):305~350.
- [9] 李夕勃.核桃坚果硬壳发育与木质素代谢关系的研究[D].保定:河北农业大学,2012.
- [10] 蔺占兵,马庆虎,徐洋.木质素的生物合成及其分子调控[J].自然科学进展,2003,13(5):1~2.
- [11] 刘媛,黄真池,曾富华.木质素单体生物合成途径研究进展[J].湛江师范学院学报,2007,28(6):87~90.
- [12] 曹双瑜,胡文冉,范玲.木质素结构及分析方法的研究进展[J].高分子通报,2012(3):8~13.
- [13] 吴锦程,唐朝晖,陈群,等.不同贮藏温度对枇杷果肉木质化及相关酶活性的影响[J].武汉植物学研究,2006,24(3):235~239.
- [14] Guillaumie S, San-Clemente H, Deswarte C, et al. MAIZEWALL. Database and developmental gene expression profiling of cell wall biosynthesis and assembly in maize[J]. Plant Physiology, 2007, 143(1):339~363.
- [15] Reddy M S, Chen F, Shadle G, et al. Targeted down-regulation of cytochrome P450 enzymes for forage quality improvement in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102(46):16573~16578.
- [16] Barakat A, Bagniewska A, Choi A, et al. The cinnamyl alcohol dehydrogenase gene family in *Populus*: phylogeny, organization and expression[J]. BMC Plant Biology, 2009, 9(26):1~15.
- [17] Stewart J, Akiyama T, Chapple C, et al. The effects on lignin structure of over expression of ferulate 5-hydroxylase in hybrid poplar[J]. Plant Physiology, 2009, 150:621~635.
- [18] 李志兰,杜孟浩.木质素的生物合成及降解研究现状[J].浙江农业科学,2010(4):914~918.
- [19] Aloni R, Tollier, Monties. The role of auxin and gibberellin in controlling lignin formation of phloem and xylem in coeleus blume stem[J]. Plant Physiology, 1990, 94:1743~1747.
- [20] 付伟,廖祥儒,王俊峰.植物体内的木质素[J].生物学通报,2004,39(2):12~14.
- [21] 陈勰,阙建全.麻竹笋生长期木质素合成生理研究[J].西南师范大学学报,2009,34(4):128~132.
- [22] 张华云,王善广.套袋对莱阳红梨果皮结构PPO、POD活性的影响[J].园艺学报,1996,23(1):23~26.
- [23] 肖丽霞.绿竹笋采前品质相关影响因素和采后生理特性研究[D].北京:中国农业大学,2005.
- [24] 罗自生,席筠芳,傅国柱,等.竹笋采后热处理对细胞壁组分和水解酶活性的影响[J].园艺学报,2002,29(1):43~46.
- [25] 苏新国,郑永华,冯磊,等.外源Me-JA对菜用大豆荚采后衰老和腐烂的影响[J].植物生理与分子生物学学报,2003,29(1):52~58.
- [26] 石柳,王金华,熊智,等.澳洲坚果壳中纤维素和木质素成分分析[J].湖北农业科学,2009(11):2846~2848.
- [27] 李德海,刘银萍,王蕾,等.坚果果壳色素的研究进展[J].中国林副特产,2012,3(6):83~86.
- [28] 吴春华,张加研,秦永剑,等.微波辐照提取板栗壳色素的研究[J].林产化学与工业,2007,27(21):121~124.
- [29] Morimoto M, Tanimoto K, Nakano S, et al. J Agric[J]. Food Chem, 2003, 51(2):389~393.
- [30] Bandele O J, Osheroff N. Bioflavonoids as poisons of human topoisomerase II alpha and II beta[J]. Biochemistry, 2007, 46(20):6097~6108.
- [31] 刘大会,郭兰萍,黄璐琦,等.矿质营养对药用植物黄酮类成分合成的影响[J].中国中药杂志,2010,35(18):2367~2371.
- [32] 方从兵,宛晓春,江昌俊.黄酮类化合物生物合成的研究进展[J].安徽农业大学学报,2005,32(4):498~504.

- [33] 吴立军. 天然药物化学[M]. 4 版. 北京: 人民卫生出版社, 2003: 173.
- [34] Shirley B W. Flavonoid biosynthesis: new functions for an old pathway [J]. Trends Plant Science, 1996, 1(11): 377.
- [35] 欧阳光察, 薛应龙. 植物苯丙烷类代谢的生理意义及其调控[J]. 植物生理学通讯, 1988, 24(3): 9.
- [36] Vvedenskaya I O, Vorsa N. Flavonoid composition over fruit development and maturation in American cranberry, *Vaccinium macrocarpon* Ait [J]. Plant Science, 2004, 167: 1043-1054.
- [37] 彭锐, 叶玉兰, 秦松云, 等. 施肥对款冬生物量分配和产量品质的影响[J]. 世界科学技术—中医药现代化, 2006, 8(6): 58.
- [38] 减小云, 刘丽萍, 蔡庆生. 不同供氮水平对荞麦茎叶中黄酮含量的影响[J]. 南京农业大学学报, 2006, 29(3): 28.
- [39] 刘大会, 杨特武, 朱端卫, 等. 不同钾肥用量对福田河白菊产量和质量的影响[J]. 中草药, 2007, 38(1): 120.
- [40] 刘大会, 刘伟, 朱端卫, 等. 钾肥品种对菊花产量、活性成分及抗氧化活性的影响[J]. 中草药, 2007, 38(增刊): 218.
- [41] 吴家胜, 应叶青, 曹福亮, 等. 施磷对银杏叶产量及黄酮含量的影响[J]. 东北林业大学学报, 2003, 31(1): 17.
- [42] 李永祥, 詹少华, 蔡永萍, 等. 板栗壳色素的提取、纯化及稳定性[J]. 农业工程学报, 2008, 24(9): 298-302.
- [43] 张志健, 李新生. 橙子壳色素稳定性研究[J]. 中国食品添加剂, 2010(3): 135-138.
- [44] 李维莉, 马银海, 刘增康, 等. 核桃壳棕色素的提取及性质研究[J]. 食品科学, 2008(12): 339-341.
- [45] 孙海涛, 邵信儒, 林琳. 山核桃壳棕色素的提取工艺及其稳定性研究[J]. 中国调味品, 2012(1): 84-87.
- [46] 周萍, 许兴景, 王敏, 等. 核桃壳棕色素的提取和稳定性研究[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(7): 3912-3913, 3983.
- [47] 邵婧, 韩泳平. 核桃壳天然棕色素的稳定性研究[J]. 西南民族大学学报, 2010(4): 610-614.
- [48] 韩海霞, 包晓玲, 傅力, 等. 核桃外果皮棕色素的提取纯化及其稳定性研究[J]. 中国农学通报, 2009, 25(22): 83-87.
- [49] 张琦, 程滨, 赵瑞芬, 等. 不同品种核桃外观品质和矿质养分含量的比较研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(4): 301-305.
- [50] 张琦. 核桃营养成分及养分需求规律研究[D]. 太原: 山西大学, 2011.
- [51] 辛洪河. 早实核桃品质与矿质营养元素的关系研究[D]. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2011.
- [52] 吴家胜, 应叶青, 曹福亮, 等. 银杏施肥研究进展[J]. 江西农业大学学报, 2003, 25(3): 402-406.
- [53] 薛志勇. 苹果树栽培中的钾素营养[J]. 河北果树, 2003(1): 37.
- [54] 温承日. 苹果树锰素营养及缺锰和锰过剩的生理病害[J]. 烟台果树, 1998(3): 21.
- [55] 于冬梅, 盖素芬. 核桃叶中主要营养元素含量的年动态变化规律[J]. 农产品加工(创新版), 2009(8): 53-56.
- [56] 侯红波, 颜正良, 潘晓杰, 等. 立地条件对湖南山核桃产量与胸径的影响[J]. 经济林研究, 2004(2): 49-50.
- [57] 张怀龙, 赵俊芳, 张兆欣, 等. 核桃果实发育动态规律研究[J]. 北方园艺, 2012(5): 38-39.
- [58] 何永涛, 李文华, 李贵才, 等. 黄土高原地区森林植被生态需水研究[J]. 环境生物学, 2004, 25(3): 35-39.
- [59] 胡良军, 邵明安. 黄土高原植被恢复的水分生态环境研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(8): 1045-1048.
- [60] 樊金拴, 陈原国, 赵鹏祥. 不同土壤水分条件下核桃的生理生态特性研究[J]. 应用生态学报, 2006, 17(2): 171-176.
- [61] 程福厚, 范春华, 张纪英, 等. 施肥和灌水对核桃产量和生长的影响[J]. 中国农学通报, 2012, 28(1): 269-272.
- [62] 王姝清, 刘建朝, 文建雷, 等. 核桃果实发育初期的水分状况[J]. 果树科学, 1994, 11(2): 78-90.
- [63] 陶洪斌, 林杉. 打孔称重法与复印称重法和长宽校正法测定水稻叶面积的方法比较[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(3): 496-498.
- [64] 张雪梅, 马华冰, 李保国, 等. 不同灌水量对“绿岭”核桃生长结果的影响[J]. 经济林研究, 2013, 31(1): 143-146.
- [65] 郑冰. 不同灌水处理对滴灌核桃树生长及产量的效应研究[J]. 新疆水利, 2012(4): 1-4.
- [66] 牛国英, 李永胜, 于恩厂. 薄壳核桃优良品种及高产栽培技术[J]. 中国园艺文摘, 2012(12): 156-158.
- [67] 张国良, 安连荣, 代焕琴, 等. 柿幼树光合特性的研究[J]. 河北农业大学学报, 2000, 23(3): 51-53, 68.
- [68] Oquist G, Chow W S. On the relationship between the quantum yield of photosystem II electron transport, as determined by chlorophyll fluorescence and the quantum yield of CO₂ dependent O₂ evolution[J]. Photosynthesis Research, 1992, 2(1): 238-245.
- [69] Schreiber U, Bilger W, Neubauer G. Ecophysiology of Photosynthesis [M]. Berlin: Springer, 1994: 232-234.
- [70] 张志华, 高仪, 王文江, 等. 核桃光合特性的研究[J]. 园艺学报, 1993, 20(4): 319-323.
- [71] Kubackova M, Bilišová L, Auxtová O, et al. Effect of light conditions on the content of phenolics and PAL activity in poplar callus[J]. Biologia-Bratislava, 1994, 49(6): 923-926.
- [72] 赵登超, 侯立群, 韩传明, 等. 我国核桃光合作用研究进展[J]. 山东林业科技, 2011(4): 107-111.
- [73] 黄亚欣, 樊卫国. 不同核桃品种的光合特性[J]. 贵州农业科学, 2012, 40(2): 128-132.

Research Progress on Walnut Shell Development

JIN Li-xin¹, CHEN Meng-hua¹, WANG Yu-lian², ZHANG Xue-mei^{1,3}, LI Bao-guo^{1,3}

(1. College of Forestry, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000; 2. Forestry Bureau of Wen'an County, Langfang, Hebei 065800; 3. Research Center for Walnut Engineering and Technology of Hebei, Xingtai, Hebei 054000)

Abstract: In this paper, walnut shell structure and development progress were summarized and main internal influence factors and external influence factors of walnut shell development were summed up. Finally, problems in current research were put forward and some conceived plans were advanced.

Keywords: walnut shell; development; influence factor