

早实核桃花器官发育的解剖学研究

李永涛^{1,2}, 赵勇刚^{1,2}, 杨克强^{1,2,3,*}, 房瑶瑶^{1,2}, 侯立群⁴

(¹ 山东农业大学林学院, 山东泰安 271018; ² 山东农业大学农业生态与环境重点实验室, 山东泰安 271018; ³ 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; ⁴ 山东省林业科学研究院, 济南 250014)

摘要: 通过形态解剖方法, 观察早实核桃品种‘香玲’第 1 次开花的雌花芽和雄花芽发育特点, 结果发现: 在山东泰安地区, 早实核桃‘香玲’雌花芽的分化从 5 月上旬—中旬进入形态分化临界期后, 历经雌花花序分化期、花柄原基和雌花原基分化期、花被原基分化期、苞片原基分化期、花萼原基分化期、花瓣原基分化期、雌蕊原基分化期和胚珠分化期; 个别雌花原基还能分化出花瓣原基和雄蕊原基, 雌花花瓣原基和雄蕊原基在随后的发育过程中退化。在晚实核桃品种‘青林’雌花发育过程中没有发现花瓣原基和雄蕊原基的分化。‘香玲’核桃雄花芽的分化从 4 月上—中旬次第进入雄花序分化期、雄花原基分化期、花萼原基分化期、雄蕊原基分化期、花药分化期、花粉囊和花粉粒形成期。

关键词: 核桃; 雌花; 雄花; 花芽分化; 花器官; 退化

中图分类号: S 664.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 03-0434-07

Studies on Floral Organ Development Process of Precocious Walnut (*Juglans regia*) by Anatomia

LI Yong-tao^{1,2}, ZHAO Yong-gang^{1,2}, YANG Ke-qiang^{1,2,3,*}, FANG Yao-yao^{1,2}, and HOU Li-qun⁴

(¹Forestry College of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; ²Key Laboratory of Agricultural Ecology and Environment of Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; ³State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China; ⁴Shandong Academy of Forestry, Ji'nan 250014, China)

Abstract: Anatomic characteristics of the floral differentiation were compared between two walnut (*Juglans regia* L.) cultivars, precocious ‘Xiangling’ and late maturing ‘Qinglin’, during their first florescence. The results showed that female floral bud of ‘Xiangling’ started critical stage of differentiation in early/middle of May in Tai’an, Shandong Province. Sequent phases consisted of stage of female floral inflorescence differentiation, stage of stalk and female floral primordium differentiation, stage of differentiation of bract primordium, the female flower calyx, petal, pistil and ovule primordium. For ‘Xiangling’, female floral primordium was occasionally observed advancing toward petal primordium and pistil primordium, which would abort later although. However, this extraordinary progress did not occur in ‘Qinglin’. The results also revealed that male floral bud of ‘Xiangling’ began the differentiation in early/middle of April and then progressed towards the inflorescence differentiation of male flowers, differentiation of calyx primordium, stamen and anthers primordium, formation of pollen sacs and pollen

收稿日期: 2010-06-23; 修回日期: 2011-02-21

基金项目: 山东省农业良种工程项目 (2009LZ09); 山东省自然科学基金项目 (2007ZRB01554); 作物生物学国家重点实验室开放项目 (2009KF02)

通信作者 Author for correspondence (E-mail: walnut-2009@163.com; Tel: 0538-8242216; Fax: 0538-8249164)

in time of occurrence.

Key words: walnut; *Juglans regia*; female floral; male floral; bud differentiation; floral organ; abortion

普通核桃 (*Juglans regia* L.) 花器官发育是典型的夏秋分化类型, 雌雄同株异花 (monoecious), 雄花着生于葇荑花序, 花萼 3 ~ 6 浅裂, 连生于苞片, 雄蕊轮状着生于片状花托; 雌花下位子房, 花萼 4 裂连生于子房顶部或缺如, 雌蕊羽毛状二裂 (郗荣庭和张毅萍, 1992)。

前人利用晚实核桃为材料研究认为, 雌花花序原基的出现始于 5 月中下旬, 在当季分化出苞片原基后就停止分化, 冬季休眠结束后于翌年 3 月下旬伴随芽的萌动再行分化, 雌蕊原基出现, 4 月初子房原基形成, 花朵开放。雄花花序原基在 4 月份伴随着枝条的生长在侧芽部位出现, 4 月上旬苞片分化, 4 月下旬至 5 月初雄花原基出现, 5 月初至 5 月中旬花被和雄蕊出现, 6 月下旬花被和雄蕊分化完成, 至此不再进行分化, 直到越冬后于翌年 3 月中旬以后再进行分化, 花粉母细胞减数分裂, 于 4 月份开花散粉 (李中涛和李永泽, 1965; 韩其谦和杨文衡, 1985; 荣瑞芬和郗荣庭, 1991)。

在核桃中存在着一类种子播种当年或第 2 年就能开花结实的类型, 这种能在播种后 3 年以内开花结实的类型称为早实核桃。早实核桃一经发现, 就引起了育种者和栽培者的极大关注, 我国从 20 世纪 50 年代就开展了大规模的新疆早实核桃引种和杂交育种工作, 1991 年发布推广的第一批核桃优良品种均为早实核桃 (杨文衡和张建光, 1983)。^①‘香玲’等早实核桃品种已成为目前我国核桃栽培的主流品种。在早实类群核桃中有二次生长和二次开花习性, 而且二次开花中, 花器官还会发生变异 (Germain et al., 1997; Breton et al., 2004; 王国安 等, 2004; 李敏 等, 2009)。

本研究中以核桃早实品种‘香玲’和晚实品种‘青林’为试材, 利用解剖学方法对比研究了早实核桃第一次开花雌花芽和雄花芽的发育特点, 以期对早实核桃花器官发育研究和栽培提供借鉴。

1 材料与方法

试验材料为山东省泰安市北集坡镇兴隆庄宁传斌核桃园 10 年生‘香玲’ (早实品种) 和‘青林’ (晚实品种) 盛果期树, 株行距 5 m × 6 m。园地海拔 152 m, 属温带季风性气候。年平均气温 12.8 °C, 无霜期为 187 d。年平均降水量为 600 ~ 800 mm。土壤为壤土, 肥力中等偏上, 水肥管理好。

雌花芽取样: 2006—2008 年在 3 月下旬芽开始萌动后, 取一年生枝的萌动侧芽, 每 3 d 取样 1 次; 4 月上旬新梢伸长开始后, 选择树冠中部外围生长健壮的当年生枝条, 从取样当日形成的顶梢下第 2 芽位开始取样。9 月至树体落叶休眠前每 10 d 取样 1 次, 取样方法同上。第 2 年萌芽后, 取新梢顶芽, 继续观察雌花发育进程, 直至雌花完全开放。

雄花芽取样: 从 2006 年 3 月下旬核桃芽开始萌动时, 在树冠选外围生长健壮枝条的侧芽, 每 3 d 取样 1 次。4 月中旬新梢开始伸长后, 雄芽形态开始显露, 确定定点新梢, 每 3 d 取 1 次雄芽观察, 直至树体落叶休眠。第 2 年雄花芽萌芽伸长后, 继续取样观察, 直至雄花完全开放。

花芽样品同时取两份, 一份做徒手切片观察, 另一份制作石蜡切片 (李正理, 1996)。在 Nikon 90i 生物显微镜下观察, 拍照。

2 结果与分析

2.1 早实核桃花器官发育的进程

2006—2008 年连续 3 年对早实核桃‘香玲’在山东省泰安地区花器官分化进程进行解剖观察。

早实核桃‘香玲’雌花芽发育过程分为：雌花形态分化临界期（5月上旬—中旬）、雌花花序分化期（5月下旬—6月上旬）、雌花和花柄原基分化期（6月上旬—8月下旬）、花被原基分化期（6月上旬—9月下旬）。至此，雌花芽不再分化，进入休眠。翌年春季进入花瓣原基和雌蕊原基分化期（3月下旬—4月初）、胚珠分化期（4月上旬—4月中旬）、雌花成熟期（4月中旬—4月下旬），雌花开放期（4月中旬—5月上旬）（图版，A~H）。

早实核桃‘香玲’雄花芽的分化进程为：雄花形态分化临界期（4月上旬—4月中旬）、雄花花序原基分化期（4月上旬—4月中旬）、雄花原基分化期（4月中旬）、苞片原基分化期（4月下旬—5月上旬）、花药分化期（5月下旬—6月上旬）。随后停止分化，进入休眠。翌年3月下旬—4月上旬随着树体萌芽，花粉囊分化，花粉粒形成，4月中旬—下旬雄花开放（图版，I~P）。

2.2 早实核桃花器官发育的形态特点

2.2.1 雌花芽

在泰安地区，3月下旬核桃早实品种‘香玲’混合芽萌动并开始萌芽；4月份树体展叶，新梢开始伸长，新梢各节位腋芽随之形成并不断增大。此时生长点顶端尖而小，并分化出叶原基（图版，A）。至5月上旬—中旬，侧芽内节数增多，可分化出7~10个叶原基。随后，侧芽顶端生长点开始逐渐变平、凹陷，花芽进入形态分化临界期，这一时期持续一周左右（图版，B）。

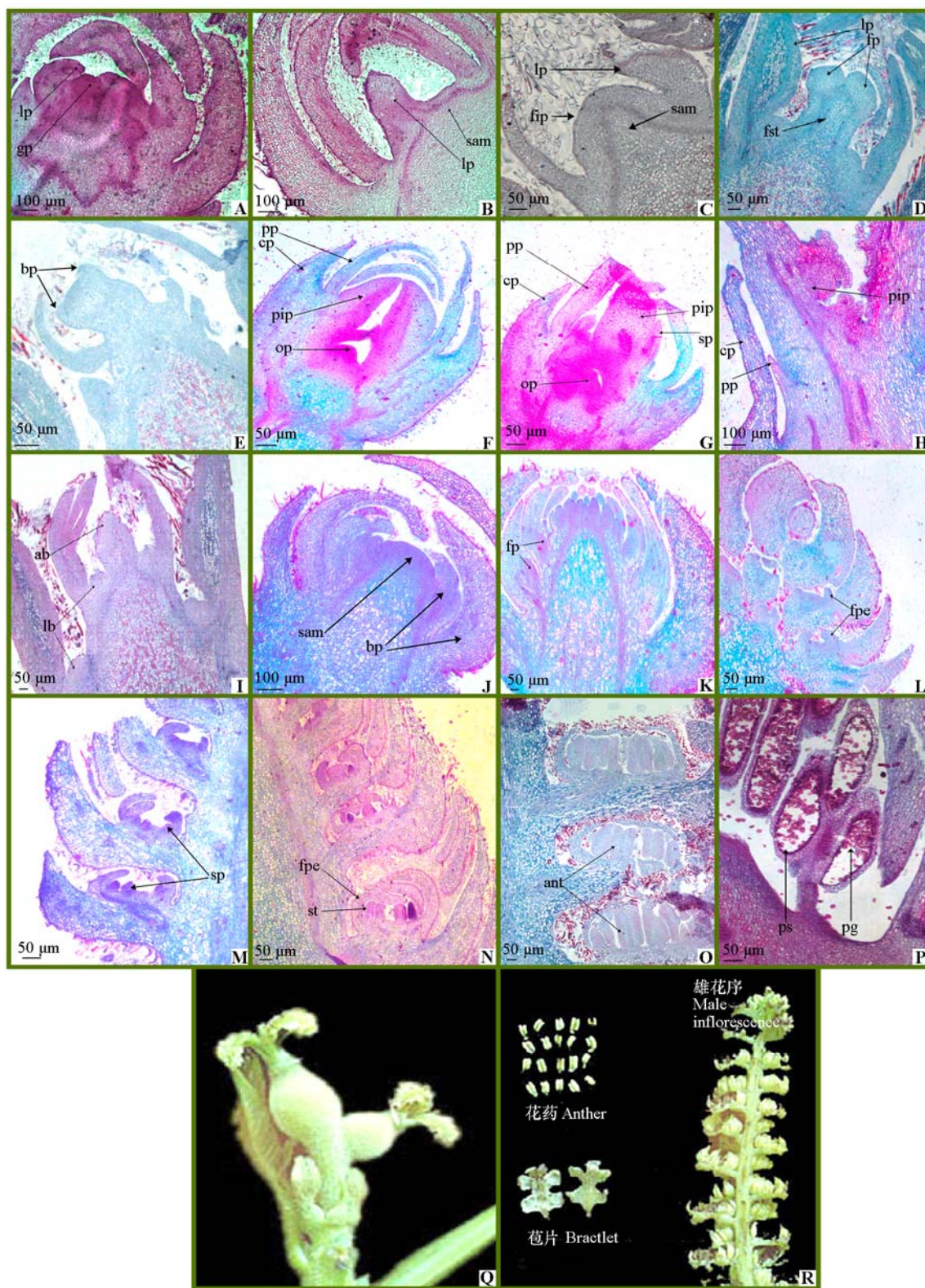
雌花芽形态分化临界期结束之后，生长点向上伸长生长，顶端变圆形成圆球状突起，此阶段是雌花花序分化期（图版，C）。随后圆球状突起下部伸长发育为花柄原基，顶端分化为雌花原基。有些花柄原基顶端能同时形成两个以上的雌花原基，将来发育成两朵以上雌花（图版，D）。花柄原基和雌花原基分化期在不同侧芽上出现的时间可以持续到8月下旬。

6月上旬，在雌花原基的外侧出现花被原基，花被原基在不同侧芽上的出现可持续到9月下旬。至此，雌花芽不再分化进入休眠（图版，E）。

翌年3月中旬—下旬，芽体开始萌发，大部分雌花原基在花被原基的上端分化出萼片原基，紧接着出现花瓣原基和雌蕊原基，由外向内依次是苞片原基、花萼原基、花瓣原基和雌蕊原基（图版，F、G）。同时，观察到个别雌花原基还能分化出雄蕊原基（图版，G）。但雌花的花瓣原基和雄蕊原基在随后的发育过程中退化（图版，H），雌花开放后仅出现萼片和雌蕊（图版，Q）。

图版说明：A~H. ‘香玲’核桃雌花芽分化进程解剖学观察。A：萌动的芽；B：雌花形态分化临界期；C：雌花花序分化期；D：花柄和雌花原基分化期；E：花被分化期；F：具萼片、花瓣、雌蕊和胚珠的雌花；G：具花萼、花瓣、雄蕊、雌蕊和子房原基的花芽；H：雌花花瓣的退化。I~P. ‘香玲’核桃雄花芽分化进程解剖学观察。I：形态分化临界期的雄花芽；J：雄花花序分化期；K：雄花原基分化期；L：雄花萼片分化期；M：雄蕊原基分化期；N：雄蕊分化期；O：花药分化期；P：花粉囊和花粉粒分化期。Q：开放的雌花；R：雄花模式图。lp：叶原基；gp：生长点；sam：顶端分生组织；fip：雌花花序原基；fst：花柄；fp：花原基；bp：花被原基；cp：花萼原基；pp：花瓣原基；pip：雌蕊原基；op：胚珠原基；ab：顶芽；lb：侧芽；fpe：雄花萼片；sp：雄蕊原基；st：雄蕊；ant：花药；ps：花粉囊；pg：花粉粒。

Explanation of plates: A - H. Schematic showing female bud development process of ‘Xiangling’ cultivar by anatomy. A: The bud sprouted; B: Critical stage of flower-bud differentiation; C: Female inflorescence differentiation stage; D: Stage of stalk and female flower primordium; E: Differentiation of bract primordium; F: The female flower has calyx, petal, pistil and ovule primordium; G: The female flower has calyx, petal, stamen, pistil and ovule primordium; H: The vestigial petal of female flower. I - P. Schematic showing male bud development process of ‘Xiangling’ cultivar by anatomy. I: Critical stage of male flower differentiation; J: Male floral inflorescence differentiation; K: Male flower primordium differentiation; L: Appearance of male flower perianth; M: Development of stamen primordium; N: Development of stamen; O: Anther differentiation stage; P: Differentiation of pollen sac and pollen grain; Q: The flowering female; R: Mode pattern of male flower. lp: Primordium of leaf; gp: Growing point; sam: Shoot apical meristem; fip: Primordium of female inflorescence; fst: Flower stalk; fp: Flower primordium; bp: Bract primordium; cp: Calyx primordium; pp: Petal primordium; pip: pistil primordium; op: Ovule primordium; ab: Apical bud; lb: Lateral bud; fpe: Flower perianth; sp: Stamen primordium; st: Stamen; ant: Anther; ps: Pollen sac; pg: Pollen grain.



4 月上旬—中旬雌花在新梢顶端露出时, 子房内的胚珠突起出现, 雌蕊进一步发育长大。下部花被和子房壁共同形成坚果青皮 (图版, F、G)。4 月中旬雌花发育完全并开放, 子房一室下位, 胚珠直立着生于胎座 (图版, F、G)。雌蕊羽毛状二裂, 表面有许多乳突状组织 (图版, H)。

2.2.2 雄花芽

‘香玲’核桃萌芽后, 伴随着新梢的生长, 部分侧芽进入雄花分化过程, 但早期很难分辨叶芽和雄花芽 (图版, I)。

4 月上旬—中旬随新梢伸长, 侧芽在叶腋间显露, 叶芽和雄花芽能明显分辨, 雄花芽呈紫红色, 此时已进入雄花序分化期, 分化出多个鳞片状类似“花托”的苞片组织, 整个芽体呈塔形 (图版, J)。

随后, 在苞片基部的雄花原基突起, 随着雄花序的伸长和苞片数目的增加, 雄花原基次第出现 (图版, J、K)。

5 月上旬, 雄花原基变平并凹陷, 边缘出现花萼原基 (图版, L), 在成熟花中, 花萼着生于苞片周围 (图版, P)。大约 5 d 左右, 在花萼原基内侧凹陷部位出现雄蕊原基 (图版, M)。

5 月上旬—6 月下旬雄蕊原基分化为花药, 花药并排柱状突起排列在苞片上, 花丝极短 (图, N、O)。花药形成后, 芽体发育处静止状态, 直至进入休眠 (图版, O)。

翌年萌芽后, 雄蕊开始膨大、伸长, 花粉囊和花粉粒形成, 于 4 月中旬开放散粉 (图版, O、P)。图版, R 示香玲核桃雄花开放后的模式图。

3 讨论

李中涛和李永泽 (1965) 将核桃雌花的分化过程划分为 4 个时期: 雌花分化始期、雌花原基出现期、总苞及花被原基出现期、雌蕊原基出现期。韩其谦和杨文衡 (1985) 将雌花分化时期划分为: 即将分化期、苞片期、花瓣期、雌蕊期、幼胚出现期、雌花发育完成期 6 个时期。本研究的结果表明, 在山东泰安地区核桃雌花的分化从 5 月上旬—中旬进入形态分化临界期后, 历经雌花花序分化期 (图版, C)、花柄原基和雌花原基分化期 (图版, D)、花被原基分化期 (图版, E)、苞片原基分化期、花萼原基分化期、花瓣原基分化期、雌蕊原基分化期和胚珠分化期 (图版, F、G)。在早实核桃‘香玲’品种上观察到个别雌花原基还能分化出花瓣原基和雄蕊原基 (图版, G), 也观察到了雌花花瓣原基在随后的发育过程中的退化现象 (图版, H)。但在晚实核桃‘青林’雌花发育过程中没有发现花瓣原基和雄蕊原基的分化。在山东泰安地区‘香玲’核桃雄花芽的分化从 4 月上旬—中旬次第进入雄花序分化期 (图版, J)、雄花原基分化期 (图版, J、K)、花萼原基分化期 (图版, L)、雄蕊原基分化期 (图版, M)、花药分化期 (图版, O)、花粉囊和花粉粒形成期 (图版, P)。雄花开始分化的时期比雌花为早, 持续时间长。这些结论与李中涛和李永泽 (1965)、荣瑞芬和郗荣庭 (1991)、张志华等 (1995) 的研究结果相一致。

被子植物花的发生和发育以及在不同类群间的比较研究, 是被子植物的起源和进化等系统发育学问题的重要方面 (孙坤 等, 1998)。对于被子植物的祖先类群的探讨, 随着 20 世纪 70 年代开始的化石资料的迅速积累和大范围的分支系统学分析结果的不断报道, 真花说 (euanthium theory) 被广泛认可而获得较统一的认识。真花说认为, 被子植物的花是从类似于裸子植物本内苏铁目 (Bennettitales, 已绝灭的化石类群) 的一个不分枝的、两性的、其上螺旋状排列着胚珠和花粉器官的孢子叶球演化而来的, 因此现生被子植物中具有较大型的、两性的、多离生心皮和雄蕊的、虫媒花的木兰科 (Magnoliaceae) 及其近缘的科是原始类群, 单性花是各由其相对性别的花器官退化而产生 (陈之端和路安民, 1997; 冷琴和杨洪, 2001)。玉米 (*Zea mays*) 雌花发育过程中雄花退化,

雄花发育过程中雌花退化, 最终成为典型的雌雄同株异花植物 (Theissen & Melzer, 2007)。Germain 等 (1997) 报道了在引入法国西部的中亚和乌克兰核桃的早实类群核桃中, 具有两性花 (hermaphroditism) 现象。李敏等 (2009) 发现早实核桃花器官存在多种变异类型, 花器官变异是伴随着早实核桃二次生长、二次开花过程发生的。本研究发现, 早实核桃 ‘香玲’ 在其夏秋分化春季第 1 次所开雌花的发育过程中, 有花瓣原基和雄蕊原基的出现, 但花瓣和雄蕊在后来的发育进程中退化, 而在晚实核桃 ‘青林’ 雌花分化过程中没有观察到这些现象。路安民 (1982) 认为, 中国东部到西南部山地是胡桃属植物分布的中心区域。新疆野核桃曾被认为是一个独立种 (*J. fallax* Dode), 但后来的研究认为, 它和普通核桃 (*J. regia* L.) 应该是同一个种 (张新时, 1973; 成锁占和杨文衡, 1987; Fjellstrom et al., 1994)。早实类群核桃起源于中亚和我国新疆地区 (杨文衡和张建光, 1983; Germain et al., 1997; Atefi, 2001; 杨克强 等, 2007)。可以认为, 早实类群核桃第 1 次开花的雌花芽在分化过程中花瓣原基和雄蕊原基的出现及其退化现象, 在二次生长、二次开花时两性花和其他花器官变异类型的出现, 是在中亚和我国新疆地区特殊的地理生态条件下, 核桃花器官发育的一种返祖现象 (atavism), 晚实类群核桃应该是普通核桃中较为进化的类型。

References

- Atefi J K. 2001. Comparison of some promising Iranian walnut clones and foreign varieties. *Acta Horticulturae*, (544): 51 - 59.
- Breton C, Cornu D, Dominique D, Sauvanet A, Capelli I, Jay-Allemand. 2004. Somatic embryogenesis, micropropagation and plant regeneration of “Early Mature” walnut trees (*Juglans regia*) that flower in vitro. *Tree Physiology*, 24: 425 - 435.
- Chen Zhi-rui, Lu An-min. 1997. Origin and early evolution of Angiosperms: Retrospect and prospect. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 35 (4): 375 - 384. (in Chinese)
- 陈之端, 路安民. 1997. 被子植物起源和早期演化研究的回顾与展望. *植物分类学报*, 35 (4): 375 - 384.
- Cheng Suo-zhan, Yang Wen-heng. 1987. Taxonomic study of ten species of the genus *Juglans* based on isozymic zymogram. *Acta Horticulturae Sinica*, 14 (2): 90 - 96. (in Chinese).
- 成锁占, 杨文衡. 1987. 根据同工酶谱对核桃属十个种分类学的研究. *园艺学报*, 14 (2): 90 - 96.
- Fjellstrom R G, Parfitt D E, McGranahan G H. 1994. Genetic relationships and characterization of Persian walnut (*Juglans regia* L.) cultivars using restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 119 (4): 833 - 839.
- Germain E, Delort F, Kanivets V. 1997. Precocious maturing walnut populations originating from central Asia: Their behaviour in France. *Acta Horticulturae*, 442: 83 - 89.
- Han Qi-qian, Yang Wen-heng. 1985. The morphological observation of pistillate flower differentiation and its development of walnut. *Acta Hebei Agricultural University*, 8 (2): 24 - 29. (in Chinese)
- 韩其谦, 杨文衡. 1985. 核桃雌花分化及其发育动态的观察. *河北农业大学学报*, 8 (2): 24 - 29.
- Leng Qin, Yang Hong. 2001. Angiosperms Phylogeny: New opinion on old problems. *Chinese Science Bulletin*, 46 (5): 364 - 370. (in Chinese)
- 冷 琴, 杨 洪. 2001. 被子植物起源: 对老问题的新看法. *科学通报*, 46 (5): 364 - 370.
- Li-Min, Liu-Yuan, Zhao Yong-gang, Sun Ming-gao, Zhang Xian-sheng, Yang Ke-qiang, Wang Jun-yi, Guo Qi-rong. 2009. Studies on floral variation in walnut (*Juglans regia* L.). *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (1): 21 - 26. (in Chinese)
- 李 敏, 刘 媛, 赵勇刚, 孙明高, 张宪省, 杨克强, 王钧毅, 郭起荣. 2009. 核桃 (*Juglans regia* L.) 花器官变异研究. *园艺学报*, 36 (1): 21 - 26.
- Li Zheng-li. 1996. Methodologies of plant tissues slice. Beijing: Peking University Press: 130 - 145. (in Chinese).
- 李正理. 1996. 植物组织制片学. 北京: 北京大学出版社: 130 - 145.
- Li Zhong-tao, Li Yong-ze. 1965. A study on the developmental characteristics of walnut buds. *Acta Horticulturae Sinica*, 4 (2): 61 - 69. (in Chinese)
- 李中涛, 李永泽. 1965. 核桃芽发育特性的研究. *园艺学报*, 4 (2): 61 - 69.

- Lu An-min. 1982. On the geographical distribution of the Juglandaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 20 (3): 257 - 274. (in Chinese)
- 路安民. 1982. 论胡桃科植物的地理分布. *植物分类学报*, 20 (3): 257 - 274.
- Rong Rui-fen, Xi Rong-ting. 1991. The morphological observation on staminate flower bud differentiation and subsequent development of walnut. *Acta Hebei Agricultural University*, 14 (1): 44 - 46. (in Chinese)
- 荣瑞芬, 郗荣庭. 1991. 核桃雄花芽形态分化及发育的观察. *河北农业大学学报*, 14 (1): 44 - 46.
- Sun Kun, Chen Jia-kuan, Chen Zhi-duan. 1998. Progress in study on floral development of angiosperms and some consideration on future studies. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 36 (6): 558 - 568. (in Chinese)
- 孙 坤, 陈家宽, 陈之端. 1998. 被子植物系统中花发育研究的进展及对今后研究的思考. *植物分类学报*, 36 (6): 558 - 568.
- Theissen G, Melzer R. 2007. Molecular mechanisms underlying origin and diversification of the angiosperm flower. *Annals of Botany*, 100: 603 - 619.
- Wang Guo-an, Ai Li, Hu Hai-fang. 2004. The second fruit of walnut is new material for breeding. *Northern Fruit*, (1): 13 - 14. (in Chinese)
- 王国安, 艾 力, 虎海防. 2004. 核桃二次果是遗传育种的新型试材. *北方果树*, (1): 13 - 14.
- Xi Rong-ting, Zhang Yi-ping. 1992. Chinese walnut. Beijing: China Forestry Publishing House: 132 - 137. (in Chinese)
- 郗荣庭, 张毅萍. 1992. 中国核桃. 北京: 中国林业出版社: 132 - 137.
- Yang Ke-qiang, Ma-Ming, Sun Cai-ling, Sun Ming-gao, Guo Qi-rong. 2007. RAPD marker linked to precocious gene of walnut (*Juglans regia* L.) and its sequence analysis. *Scientia Agricultura Sinica*, 40 (9): 2021 - 2027. (in Chinese)
- 杨克强, 马 明, 孙彩玲, 孙明高, 郭起荣. 2007. 核桃 (*Juglans regia* L.) 早实基因的 RAPD 标记及其序列分析研究. *中国农业科学*, 40 (9): 2021 - 2027.
- Yang Wen-heng, Zhang Jian-guang. 1983. Advances in walnut research during the latest twenty-odd years (1960 - 1982). *Acta Hebei Agricultural University*, 6 (4): 98 - 103. (in Chinese)
- 杨文衡, 张建光. 1983. 廿年来我国胡桃科研的进展. *河北农业大学学报*, 6 (4): 1 - 13.
- Zhang Xin-shi. 1973. On the eco-geographical characters and the problems of classification of the wild fruit-tree forest in the Ili valley of Sinkiang. *Journal of Integrative Plant Biology*, 15 (2): 239 - 252. (in Chinese)
- 张新时. 1973. 新疆野果林的生态地理特征和群落学问题. *植物学报*, 15 (2): 239 - 252.
- Zhang Zhi-hua, Wang Wen-jiang, Gao Yi, Du Guo-qiang. 1995. The process of flower differentiation on dichogamy of walnut. *Acta Horticulturae Sinica*, 22 (4): 391 - 393. (in Chinese)
- 张志华, 王文江, 高 仪, 杜国强. 1995. 核桃雌雄异熟性的花芽分化进程. *园艺学报*, 22 (4): 391 - 393.