

ABA 及其合成抑制剂钨酸钠处理对平榛胚珠发育的影响

刘剑锋^{1,*}, 张春吉², 程云清², 刘春明², 王占武², 王瑶²

(¹ 吉林师范大学生态环境研究所, 吉林四平 136000; ² 吉林师范大学生命科学学院, 吉林四平 136000)

摘要: 研究了平榛 (*Corylus heterophylla* Fisch) 正常胚珠与败育胚珠在果实发育期间 4 种植物内源激素的变化动态, 并使用 ABA 与其合成抑制剂钨酸钠对果序进行喷施处理, 研究其对胚珠发育的影响。结果表明: (1) 在正常充实胚珠中, IAA、GA₃ 与 ZR 含量均大致呈单峰曲线, 峰值分别出现在花后 80、90 和 100 d, 同期相比, 败育胚珠中 IAA、GA₃ 多数低于前者, 而 ZR 含量多数高于前者; 花后 80~110 d 是胚珠快速生长期, 在此期间, 正常发育胚珠中 ABA 的含量显著高于败育胚珠; (2) 与对照相比, 50.0 和 20.0 mg·L⁻¹ 的 ABA 处理不同程度的提高了果实种仁质量、果壳质量及果实总质量等, 而 ABA 合成抑制剂钨酸钠处理效果与 ABA 相反, 表明 ABA 参与调控了榛子胚珠充实发育的进程。

关键词: 榛子; 胚珠; 脱酸酸; 钨酸钠

中图分类号: S 664.4

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 02-0213-08

Effects of ABA and Its Synthesis Inhibitor Sodium Tungstate Treatments on Ovule Development of *Corylus heterophylla*

LIU Jian-feng^{1,*}, ZHANG Chun-ji², CHENG Yun-qing², LIU Chun-ming², WANG Zhan-wu², and WANG Yao²

(¹Institute of Ecology and Environment, Jilin Normal University, Siping, Jilin 136000, China; ²College of Life Sciences, Jilin Normal University, Siping, Jilin 136000, China)

Abstract: Changing dynamics of four endogenous hormones in normal and aborted ovules of hazelnut (*Corylus heterophylla* Fisch) was analyzed during fruit development stage, and following ABA and its synthesis inhibitor sodium tungstate solution spraying treatments were carried out to study the effects of ABA on ovules filling process. The results showed that: (1) Content changing curves of IAA, GA₃ and ZR in normal filled ovules were approximately single peak shaped, and their peak value appeared on 80th, 90th and 100th day after blooming, respectively. Compared during the same developing period, content of IAA and GA₃ in aborted ovules were lower than that in filled ovules in most cases, while higher ZR content was found to exist in aborted ovules. Eighty to 110 days after blooming was a key period for rapid growth of hazelnut ovule. During the stage, ABA content in developing ovules was significantly

收稿日期: 2012-09-16; **修回日期:** 2012-12-19

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31070610); 吉林省教育厅“十二五”科学技术研究项目 (吉教科合字 2011 第 166 号; 吉教科合字 2013 第 202 号)

* E-mail: jianfengliu1976@163.com

higher than that in abortive one. (2) 20.0 and 50.0 mg · L⁻¹ ABA treatments promoted fresh weight of kernel, shell and nut to different degrees, while sodium tungstate had an opposite effects on the above indexes compared with ABA treatments. The results above indicated that ABA was involved in the regulation process of ovule filling in hazelnut.

Key words: hazelnut; ovule; abscisic acid; sodium tungstate

平榛 (*Corylus heterophylla* Fisch) 在中国东北地区分布广, 资源丰富, 但在生产中空壳率高, 出仁率低的现象发生普遍, 严重阻碍了东北榛子产业的可持续发展(刘剑锋 等, 2009, 2012a, 2012b; Liu et al., 2012)。研究榛子空壳发生的生理机制对于提高其产量, 促进其产业健康发展具有重要的理论与实践应用价值。

本研究中分析了正常榛子与空壳榛子发育过程中 4 种内源激素的动态变化, 初步确定了 ABA 与胚珠充实发育过程密切相关, 用 ABA 及其合成抑制剂钨酸钠进行果序喷施处理, 从正反两个方面验证 ABA 在榛子胚珠充实发育过程中的重要调节作用, 以期对榛子的高产栽培提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2011 年 4 月至 2012 年 9 月进行。以吉林省四平市山门镇人工栽培平榛 (*Corylus heterophylla* Fisch) 为试材。树龄 10 年, 株高 1.8 ~ 2.5 m, 株行距约为 2 m × 3 m。在吉林四平地区, 本研究中所用到的平榛种质约在 4 月 20 日左右雌雄花序同时开放, 8 月 20 日左右开始进入成熟采收期。

1.2 正常胚珠与败育胚珠发育过程的观测

平榛雌花结构很特殊。雌花序刚开放时仅能观察到柱头与花柱等组织, 未能见到子房结构的存在。雌花开放并自然授粉 20 d 以后可观测到早期子房, 胚珠约在花后 60 d 左右完成受精并开始发育, 花后 120 d 左右时成熟采收 (Liu et al., 2012)。

自花后 50 d 开始, 每 5 ~ 10 d 采样 1 次, 样品采回实验室后, 分成两份, 一份用于胚珠生长数据的测定, 一份用于植物内源激素的测定。用解剖显微镜 (SMZ-168 型) 或数码相机观察记录正常发育胚珠与败育胚珠的变化。幼果期 (花后 60 d 以前) 用解剖显微镜测量其胚珠直径, 此后, 用游标卡尺测量胚珠直径。

以上试验重复 3 次以上, 每次重复检测个体数量不少于 30 个。

1.3 胚珠中内源激素含量的测定

对果实样品进行解剖分离, 取分离出的胚珠立即置液氮罐进行速冻, 然后转置 - 86 °C 超低温冰箱冻存。

植物内源激素的测定采用酶联免疫吸附测定法 (ELISA), 采用中国农业大学作物化控研究室提供的植物激素试剂盒检测正常发育胚珠与败育胚珠中 IAA、GA₃、ZR 与 ABA 的含量, 其提取方法主要参照试剂盒附带操作说明书进行。经过加抗体、洗板和染色等步骤后, 在酶标仪 (Bio-rad680 型) 上测定标准物和样品吸光值, 计算 IAA、GA₃、ZR 和 ABA 的含量。

1.4 ABA 与 ABA 合成抑制剂钨酸钠处理

选长势相近的榛树 21 株, 在树冠中部外围随机进行 ABA (SIGMA 公司)、钨酸钠 (国药集团化学试剂有限公司) 与清水喷施处理并挂牌标记。ABA 设 3 个浓度水平: 10、20、50 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$; 钨酸钠设 3 个浓度水平: 100、200 和 500 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。每个浓度水平重复 3 次, 每次重复标记果序 40 个左右, 每个果序含 3 ~ 4 枚果实。喷施前于喷壶中加表面活性剂吐温 - 20 数滴, 喷施部位为果序, 以滴水为度。共喷施 3 次, 时间约为花后 60、67 和 74 d, 即 2012 年 6 月 20 日、6 月 27 日和 7 月 4 日。

8 月 20 日采收标记的全部平榛果实, 逐一打开果壳统计好果、虫果、空果、小果百分比, 测量果壳、种仁、薄壁组织鲜质量及单果鲜质量等指标。将种仁长度相当于充实种仁 50% ~ 70% 的果实定义为小果; 将无病虫害, 含饱满可食用种仁的果实定义为好果; 将无可食用种仁, 种仁长度小于充实种仁直径 15% 的果实定义为空果。以上试验重复 3 次以上, 每次重复检测个体数量不少于 100 个。

1.5 统计分析

试验数据用 SAS 8.01 的 ANOVA 或 GLM 过程进行方差分析, 用邓肯氏新复极差法进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 果实发育过程中正常胚珠与败育胚珠的形态特征

平榛是雌雄异花同株植物, 其雌花序开放时只含有柱头, 授粉后花柱逐渐膨大形成早期子房, 待完成受精作用以后胚珠才开始快速发育充实。

在花后 45 d 左右时, 可观察到每个子房内含胚珠两枚, 胚珠大约位于接近子房中心的位置, 此时这两枚胚珠的长度大约相等 (图 1, A)。

之后胚珠下方的薄壁组织开始快速发育, 在花后 50 d 左右, 胚珠的位置从子房中心附近移动至接近果顶的下方 (图 1, B)。

作者前期关于平榛受精过程的研究结果显示, 在吉林四平地区, 平榛在花后 60 d 左右完成受精作用, 而且子房中两枚胚珠大小形态出现差异标志着受精作用的完成 (Liu et al., 2012)。花后 60 d 时两枚胚珠的大小形态上出现差异 (图 1, C)。

在花后 70 d 时进行果实解剖, 正常发育的胚珠与败育的胚珠已经可以很容易进行目测区分, 发育中的胚珠直径明显大于未发育的胚珠 (图 1, D、E)。值得注意的是, 充实果实中的两枚胚珠常只有一枚发生充实, 最终形成单仁果实, 两枚胚珠同时充实的情况偶尔可见。

在花后 90 d, 充实的果实内部主要被白色的薄壁细胞所填充, 未发育的胚珠大约位于胚珠与珠柄的连接处 (图 1, F)。空壳果实中的两枚胚珠仍然位于果顶的下方 (图 1, G), 与花后 60 d 时的胚珠长度相比没有大的改变。

果实成熟采收时, 绝大多数情况下子房只有一枚胚珠充实形成可食用的种仁 (图 1, H), 而空壳果实内部只残存部分干枯的薄壁组织和失水皱缩的胚珠, 但空壳果实的外观大小与正常果实几乎相同 (图 1, I)。

榛子果实中出现胚珠败育的现象十分常见。榛子子房中含两枚胚珠, 如果其中的一枚发育并充实, 可以形成单仁果实, 这是一种最为常见的情况; 如果两枚胚珠均发育充实, 将可以形成双仁果实, 这种情况也会偶然发生; 如果两枚胚珠均发生败育, 就将形成空壳果实。

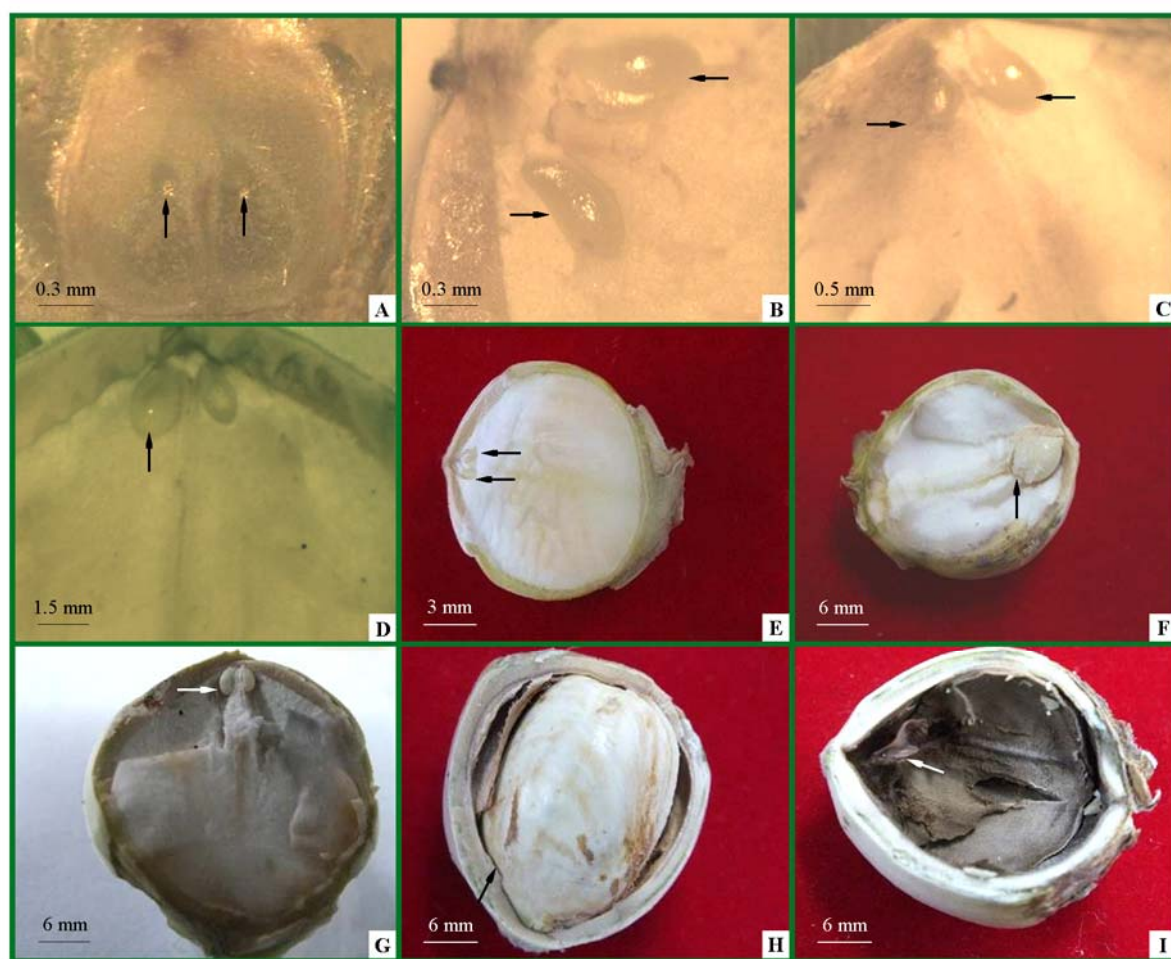


图 1 平榛正常与空壳果实的发育过程

- A: 花后 45 d 时观察到的早期胚珠 (箭头所示); B: 花后 50 d 时的胚珠 (箭头所示), 此时两枚胚珠大小相近;
 C: 花后 60 d 时的胚珠 (箭头所示), 此时两枚胚珠大小存在明显差异; D: 花后 70 d 时的胚珠, 箭头示发育中的胚珠;
 E: 花后 70 d 时空壳果实中的败育胚珠 (箭头所示); F: 花后 90 d 时的正常发育中的胚珠, 如箭头所示, 败育胚珠很小较难观察到;
 G: 花后 90 d 时空壳果实中的败育胚珠 (箭头所示); H: 花后 110 d 时正常充实果实, 箭头示充实种仁;
 I: 花后 110 d 时的空壳果实, 子房内仅残余大量褐色薄壁组织与干枯的胚珠 (箭头所示)。

Fig. 1 Developmental process of normal and blank fruit of *Corylus heterophylla* Fisch

- A: Early ovules observed on 45th day after blooming (showed by arrows); B: Two ovules in an ovary on 50th day after blooming, and they are similar in size; C: There are obvious differences in ovule size on 60th day after bloom, and arrow indicates the larger developing ovules;
 D: Developing ovule in an ovary on 70th day after blooming (showed by arrow); E: Arrow show two aborted ovules in a blank nut on 70th day after blooming; F: Normal filling nut on 90th day after bloom, arrow indicates normal developing ovule, and abortive ovule is difficult to be observed because of its small size; G: Blank nut on 90th day after blooming, and aborted ovules are showed by two arrows; H: Normal filling nut on 110th day after blooming, and arrow shows the filling kernel; I: Blank nut on 110th day after blooming, only blow parenchyma and aborted dry ovules are left in the cavity of ovary, and aborted ovule is showed by arrow.

2.2 果实中发育胚珠与败育胚珠生长曲线

正常果实与空壳果实在子房外观大小上,在花后 70 d 以前十分接近,此后出现一定差异,但差异并不大,如果不进行果实解剖,单凭目测不容易将两者区分开来。如图 2 所示,榛子子房的快速增长期大约是花后 60 ~ 90 d,在花后 90 d 时子房已经达到其最大尺寸的 85%,而此时胚珠仅为其最大的 35% 左右,这意味着榛子胚珠的发育明显滞后于其子房的发育。

充实胚珠快速生长期大约集中在花后 80 ~ 110 d, 败育胚珠生长量十分有限, 整个生育期内均不超过 4 mm, 两者差异悬殊。

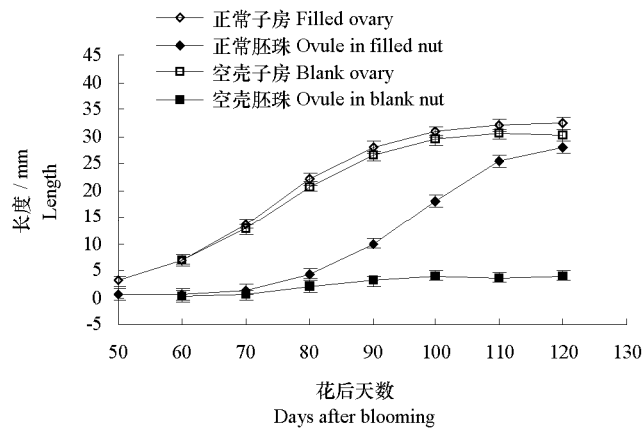


图 2 平榛子房与胚珠生长曲线

Fig. 2 Growth curve of ovary and ovule of *Corylus heterophylla* Fisch during fruit development stage

2.3 正常发育与败育胚珠中植物内源激素含量的变化

由图 3, A 可见, 胚珠中的 IAA 呈先升后降的变化趋势。对于正常充实的胚珠而言, 在花后 80 d 以前, 胚珠中的 IAA 含量持续上升, 此后, 呈持续下降趋势。空壳果实中胚珠的 IAA 含量在花后

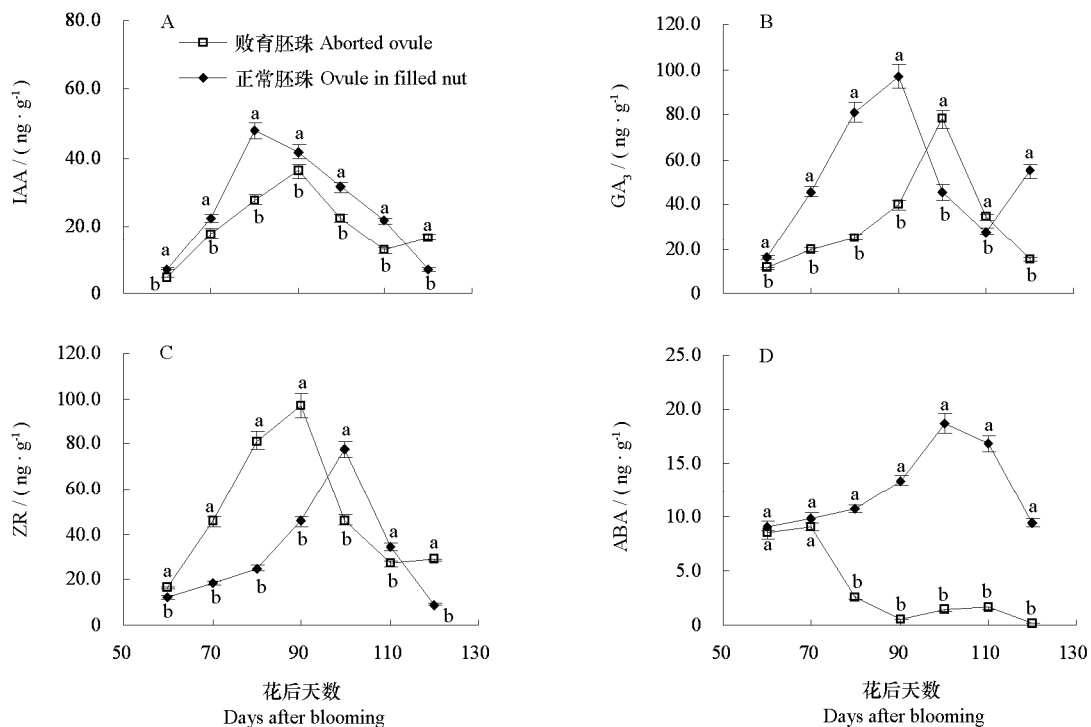


图 3 果实发育过程中正常胚珠与败育胚珠中 4 种植物内源激素含量的变化

相同天数后的不同小写字母表示差异达显著水平 ($P \leq 0.05$)。

Fig. 3 Endogenous hormone content changes in normal filling and abortive ovule during fruit development stage

Different small letters indicate the significant difference at $P \leq 0.05$ level.

90 d 以前呈上升趋势, 此后下降。相同时期两者的含量相比, 正常充实胚珠中的 IAA 多数显著高于败育胚珠。

胚珠中的 GA₃ 大致呈先升后降的变化趋势 (图 3, B)。对于正常充实的胚珠而言, 在花后 90 d 以前, 胚珠中的 GA₃ 含量持续上升, 此后下降。空壳果实中胚珠的 GA₃ 含量在花后 100 d 以前呈上升趋势, 此后下降。

与 IAA 与 GA₃ 变化趋势较为接近, 胚珠中的 ZR 也呈先升后降的变化趋势 (图 3, C)。败育胚珠中检测到较高浓度的 ZR, 与正常充实胚珠相比较, 其浓度在花后 60 ~ 90 d 显著高于后者。

比较正常与败育胚珠的 ABA 含量, 在胚珠快速生长期的花后 80 ~ 110 d, 正常充实胚珠中的 ABA 含量显著高于败育胚珠 (图 3, D)。对于败育胚珠而言, 其胚珠的 ABA 含量在花后 70 d 开始快速下降。

2.4 ABA 与钨酸钠处理对平榛果实特征的影响

用 ABA 与钨酸钠喷施处理了平榛果序, 果实成熟采收时统计了果实特征 (表 1)。

与对照相比较, 喷施 50.0、20.0 mg · L⁻¹ ABA 的 2 个处理其果壳鲜质量、种仁鲜质量和单果鲜质量显著高于对照。薄壁组织只占果实的总质量很少的比例, 因此, 单果鲜质量的增加主要来源于果壳与种仁。从空壳率、小果率和好果率等指标来看, 与对照相比, 3 个浓度的 ABA 处理多数没有显著性差异。

Na₂WO₄ 处理的总体效果与 ABA 相反, 其果壳鲜质量、种仁鲜质量及单果鲜质量多数显著低于对照。值得注意的是, Na₂WO₄ 处理后产生了大量种仁不够充实, 但又含有食用种仁的“小果”, 表现为胚珠长度仅相当于正常充实种仁的 70% 左右, 具食用价值。从统计结果来看, 采用 3 种浓度 Na₂WO₄ 处理后的果实空壳率与对照差异不大, 但小果率显著高于对照与 ABA 处理, 而好果率多数显著低于对照与 ABA 处理。

综上, Na₂WO₄ 处理阻碍了榛子种仁的充实进程, ABA 可有效促进榛子种仁的充实。

表 1 ABA 与钨酸钠处理对榛子果实特征的影响
Table 1 Effects of ABA and Na₂WO₄ on fruit characteristics of hazelnut

处理 Treatment	浓度/ (mg · L ⁻¹) Concentration	果壳鲜质量/g Average fresh weight of shell	种仁鲜质量/g Average fresh weight of kernel	薄壁组织 鲜质量/g Average fresh weight of parenchyma	单果鲜质 量/g Average fresh weight of nut	空壳率/% Blank fruit ratio	小果率/% Ratio of fruit with small kernel	虫果率/% Ratio of insect nut	好果率/% Normal filled fruit ratio
对照 Control	0	2.01 cd	1.39 c	0.09 f	3.49 cd	24.2 bc	5.4 d	7.9 ab	62.5 a
ABA	10.0	2.11 bc	1.43 bc	0.11 d	3.65 bc	23.9 bc	4.7 de	8.4 a	63.0 a
	20.0	2.25 ab	1.50 ab	0.14 b	3.89 ab	23.7 bc	3.3 de	7.7 bc	65.3 a
	50.0	2.31 a	1.54 a	0.15 a	4.00 a	24.7 ab	2.9 e	5.3 e	67.1 a
Na ₂ WO ₄	100.0	1.94 d	1.21 d	0.10 e	3.25 de	26.4 a	18.7 c	3.9 f	51.0 b
	200.0	1.88 d	1.15 de	0.12 c	3.15 e	25.3 ab	36.4 b	7.2 cd	31.1 c
	500.0	1.62 e	1.09 e	0.14 b	2.85 f	22.4 c	42.7 a	6.7 d	28.2 c

注: 同列内相同字母表示邓肯氏新复极差法检验在 0.05 水平上差异不显著。
Note: Different letters within a column indicate significant difference at $P \leq 0.05$ by Duncan's multiple range tests.

3 讨论

植物不同发育时期激素的变化对胚胎发育影响很大。祁业凤和刘孟军 (2004) 研究了可育与败育枣品种胚珠及果肉激素含量的变化, 结果表明, 无仁果的果肉中 GA₃、IAA 含量高于含仁果, 认为无仁果的果肉中高含量的 GA₃、IAA 造成果肉营养竞争能力强, 而相应的种子中营养竞争力差,

导致败育。有研究认为一定水平的 ABA 对于挪威云杉 (*Picea abies*) 胚发育具促进效应 (Moritz & Egertsdotter, 2012), 但也有研究认为‘金煌’杧果胚中高含量的 GA_3 、ZT 和低含量的 ABA 有利于胚正常发育 (贺军虎 等, 2012)。如此看来, IAA、 GA_3 、ZT 与 ABA 等植物激素均可能与植物的胚败育相关。本研究的结果表明, 在检测的 4 种植物内源激素中, 只有 ABA 在花后 80 ~ 110 d 时, 即胚珠快速发育这一阶段其 ABA 含量显著高于败育胚珠 ($P \leq 0.05$), 而且随胚珠的快速生长呈上升趋势, 花后 110 d 以后下降 (图 2, 图 3), 这表明胚珠中较高浓度的 ABA 可能有利于其充实。结合图 2 的子房生长曲线来看, 子房的快速生长期集中于花后 60 ~ 90 d, 而此时正常充实胚珠中 IAA 与 GA_3 含量呈明显的上升趋势, 空壳果实与充实果实有相近的外观尺寸, 这也可能表明子房的快速增长与胚珠中 IAA 和 GA_3 的迅速合成相关。有学者对榛空壳果实与充实果实中的细胞分裂素进行了研究, 结果表明正常果实与空壳果实胚珠中二氢玉米素含量无明显差异 (Silva et al., 2001)。在本研究中, 相同时期两者相比较, 正常与败育胚珠中的 ZR 含量交替领先, 结合空壳果实大小与充实果实子房大小相接近这一现象来看 (图 2), 推测败育胚珠中 ZR 的存在可能对子房的发育也起到一定的调节作用。

通过外源施用 ABA 提高果实胚珠中的 ABA 含量, 可验证 ABA 在胚珠充实过程所起的抑制或促进作用。有研究认为外源 ABA 处理对于促进糖向果实的运输, 可提高脐橙、桃果实中糖的含量 (王贵元 等, 2007; 许建兰 等, 2012)。葡萄种子中内源 ABA 的提高被认为与果实中糖含量的增加与果实的完熟相关 (李春丽 等, 2010)。

ABA 合成抑制剂钨酸钠的作用机理是抑制 ABA 合成过程中的 ABA 醛氧化酶原 (ABA-aldehyde oxidase), 使 ABA 醛不能转化为 ABA。

在本研究中, 分别使用 ABA 与钨酸钠处理平榛幼果, 根据作者前期胚胎形态解剖的结果 (Liu et al., 2012), 处理时间安排在胚珠完成受精作用后的两周内进行, 结果表明外源 ABA 处理显著提高果实的种仁、果壳及单果鲜质量等指标, ABA 合成抑制剂钨酸钠处理效果与 ABA 相反, 这从正反两个方面验证了 ABA 在榛子种仁充实的积极作用, 这应当与外源 ABA 的施用促进叶片中光合产物向种仁的运输有关。

值得注意的是, 榛子作为一种干果, 脂肪、蛋白、膳食纤维占种仁质量的 90% 以上, 而淀粉与糖的比例少于 5% (Savage & McNeil, 1998), 这意味着 ABA 促进叶片中光合产物向种仁的运输似乎并不能通过糖类含量的分析得到证实。

令人困惑的是, 虽然外源 ABA 的施用可显著促进种仁的充实, 但 ABA 及其合成抑制剂钨酸钠处理多数对果实空壳率无显著影响。虽然充实单仁果实与空壳果实中的败育胚珠均被证实存在完整的胚结构, 已经完成了受精作用 (Liu et al., 2012), 但同一子房内已经完成受精后的两枚胚珠发育情况在花后 60 d 已经存在明显的差异 (图 1, C), 这可能意味着受精作用完成后的数天内已经决定了胚珠败育或者继续发育。本研究中 ABA 及其合成抑制剂处理是在花后 60 ~ 74 d 时进行, 因此只能加速或延缓胚珠充实的进程, 但无法逆转受精胚珠发育或败育的命运。

References

- He Jun-hu, Ma Feng-wang, Shu Huai-rui, Chen Ye-yuan, Zhao Xiao-qing, Wei Jun-ya, Chen Hua-rui. 2012. The change of endogenous hormones in ‘Jinhuang’ mango fruit with normal and aborted embryo. *Acta Horticulturae Sinica*, 39 (6): 1167 - 1174. (in Chinese)
- 贺军虎, 马锋旺, 束怀瑞, 陈业渊, 赵小青, 魏军亚, 陈华蕊. 2012. ‘金煌’杧果胚正常与胚败育果实内源激素的变化. *园艺学报*, 39 (6): 1167 - 1174.
- Li Chun-li, Dong Qing-hua, Feng Yong-qing, Shen Yuan-yue. 2010. Changes of sugar, pH and ABA around the onset of grape berry ripening. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 25 (2): 14 - 17. (in Chinese)

- 李春丽, 董清华, 冯永庆, 沈元月. 2010. 葡萄果实成熟期前后糖和 pH 及 ABA 变化. 北京农学院学报, 25 (2): 14 - 17.
- Liu J F, Cheng Y Q, Yan K, Liu Q, Wang Z W. 2012. The relationship between reproductive growth and blank fruit formation in *Corylus heterophylla* Fisch. *Scientia Horticulturae*, 136: 128 - 134.
- Liu Jian-feng, Cheng Yun-qing, Chen Zhi-wen, Duan Ai-ping. 2009. Studies on tissue culture and rapid propagation of hybrid hazelnut. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (3): 409 - 414. (in Chinese)
- 刘剑锋, 程云清, 陈智文, 端爱萍. 2009. 平欧杂交榛组织培养与快速繁殖技术研究. 园艺学报, 36 (3): 409 - 414.
- Liu Jian-feng, Cheng Yun-qing, Liu Qiang, Wang Zhan-wu, Yan Kun. 2012a. Leaf photosynthetic characteristics of *Corylus heterophylla* and hybrid hazel (*Corylus heterophylla* × *Corylus avellana*). *Journal of Zhejiang University: Agriculture & Life Science*, 38 (4): 413 - 420. (in Chinese)
- 刘剑锋, 程云清, 刘 强, 王占武, 颜 堃. 2012a. 平榛与平欧杂交榛叶片光合特征. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 38 (4): 413 - 420.
- Liu Jian-feng, Yan Kun, Cheng Yun-qing, Wang Zhan-wu, Zou Zhen-feng. 2012b. Pollen viability, stigma receptivity and fruiting characteristics of hazelnut. *Journal of Beijing Forestry University*, 34 (3): 58 - 63. (in Chinese)
- 刘剑锋, 颜 堃, 程云清, 王占武, 邹振峰. 2012b. 榛子花粉生活力和柱头可授性与结实特征研究. 北京林业大学学报, 34 (3): 58 - 63.
- Moritz T, Egertsdotter U. 2012. Metabolite profiling reveals clear metabolic changes during somatic embryo development of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, 32 (2): 232 - 244.
- Qi Ye-feng, Liu Meng-jun. 2004. Change of endogenous hormone in cultivars of chinese jujube with different type of embryo abortion. *Acta Horticulturae Sinica*, 31 (6): 800 - 802. (in Chinese)
- 祁业凤, 刘孟军. 2004. 两个胚败育率不同的枣品种果实生育期内源激素的变化. 园艺学报, 34 (6): 800 - 802.
- Savage G P, McNeil D L. 1998. Chemical composition of hazelnuts (*Corylus avellana* L.) grown in New Zealand. *International Journal of Food Sciences and Nutrition*, 49 (3): 199 - 203.
- Silva A P, Santos A, Rosa E, Rodríguez A. 2001. Concentration of individual cytokinins in nuts of *Corylus avellana* L. and their relationship with blanks. *Acta Hort*, 556: 385 - 392.
- Wang Gui-yuan, Xia Ren-xue, Zeng Xiang-guo, Wu Qiang-sheng. 2007. Effects of exogenous ABA and GA₃ on sugar concentration in flesh of Cara Cara Navel Orange. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18 (11): 2451 - 2455. (in Chinese)
- 王贵元, 夏仁学, 曾祥国, 吴强盛. 2007. 外源脱落酸和赤霉素对红肉脐橙果肉糖含量的影响. 应用生态学报, 18 (11): 2451 - 2455.
- Xu Jian-lan, Ma Rui-juan, Zhang Bin-bin, Ni Lin-jian. 2012. Effects of different concentration of aba on fruit quality of peach cultivar 'Meixiang'. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 25 (3): 1027 - 1030. (in Chinese)
- 许建兰, 马瑞娟, 张斌斌, 倪林箭. 2012. 叶面喷施不同浓度 ABA 对美香桃果实品质的影响. 西南农业学报, 25 (3): 1027 - 1030.