果 树 学 报 2020，37（5）：696-704
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20190559

方位及冠层对核桃内果皮木质素形成及相关酶活性的影响

王 芬[1]，张 萍[1]，黄闽敏[2]，张 强[2*]

（[1]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，乌鲁木齐 830052；
[2]新疆林业科学院经济林研究所，乌鲁木齐 830000）

摘 要：【目的】明确核桃果实发育过程中不同光照强度对内果皮中木质素、相关酶活性影响的动态变化规律。**【方法】**以核桃品种‘新新2号’为试验材料，研究了树冠不同方位、不同冠层对内果皮中木质素含量、相关酶活性的变化规律，并进行了相关性分析。**【结果】**在不同方位、不同冠层上，木质素含量随着核桃果实的生长发育呈持续增加趋势；PAL、POD酶活性强弱的排序依次为：南面上层＞南面中层＞南面下层＞北面上层＞北面中层＞北面下层＞中部上层＞中部中层＞中部下层；PPO酶活性强弱的排序依次为：北面下层＞北面中层＞北面上层＞中部下层＞中部中层＞中部上层＞南面下层＞南面中层＞南面上层。相关性分析表明，木质素含量与POD酶活性呈极显著正相关（$p < 0.01$，$r = 0.808^{**}$），与PPO酶活性呈负相关。**【结论】**树冠南面和上层接受的光照强度最大，木质素含量最高，PAL、POD酶活性最强；PPO酶活性最低；木质素含量与POD酶活性呈极显著正相关（$p < 0.01$，$r = 0.808^{**}$），表明光照强度诱导了核桃果实内果皮中木质素的积累及相关酶活性的增强。

关键词：核桃；内果皮；木质素；酶活性；方位；冠层

中图分类号：S664.1 **文献标志码：**A **文章编号：**1009-9980(2020)05-0696-09

Effects of canopy exposure and layers on lignin formation and related enzyme activities in endocarp of walnut

WANG Fen[1], ZHANG Ping[1], HUANG Minmin[2], ZHANG Qiang[2*]

（[1]*College of Forestry and Horticulture, Xinjiang Agricultural University/Key Laboratory of Forestry Ecology and Industry Technology in Arid Areas of Xinjiang Education Department, Urumqi 830052, Xinjiang, China;* [2]*Institute of Economic Forestry, Xinjiang Academy of Forestry, Urumqi 830000, Xinjiang, China*）

Abstract:【Objective】Walnut (*Juglans regia* L.) is one of the most important traditional economic forest trees in China. It is cultivated in 1 046 counties and cities across the country, and its cultivated area has increased by 10% per year in recent years. Walnut nuts are composed of hard shells and seed kernels. The seed kernels are rich in nutrients, and have the functions of brain-enhancing, nourishing blood, warming the lungs and invigorating the intestines, moistening and drying phlegm, etc., which are deeply loved by people. In the past times, the lignified hard shells were mostly abandoned and attention was rarely received. As an important part of walnut nuts, hard shell plays an important role in nut growth, development, maturation, rinsing, transportation and storage, and activated carbon produced from hard shells can effectively absorb mercury, acid dye, phenol, etc. in industrial wastewater. Therefore, it is of great significance to study the formation mechanism and influencing factors of walnut nut hard shell. In recent years, with the continuous expansion of walnut growing area, the early-bearing walnuts with short growth cycle, high yield and good all-in-one have been vigorously promoted. However,

---

收稿日期：2019-12-09 接受日期：2020-02-25

基金项目：2018年度新疆林果业基础研究专项（XJLG201802）

作者简介：王芬，女，在读硕士研究生，研究方向为林木遗传与良种选育。Tel：18160539353，E-mail：123135363@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel：0991-4656522，E-mail：zq110@sohu.com

in the actual production, the early-bearing walnut orchard has a common problem that affects the appearance quality of walnut nuts, such as “white face” and “Lu Ren” (Exposed kernel). In order to improve this phenomenon, accelerate the development of the walnut industry and improve the economic value of the walnut market, the growth and development of endocarp and the main factors affecting its growth and development were studied to explore the dynamic changes of the effects of light intensities on the activity of lignin and related enzymes in endocarp during the development of walnut fruit.【Methods】‘Xinxin No. 2’ cultivar with a planting space of 3 m × 6 m was used as a material in the walnut seedling demonstration garden of Xinjiang Academy of Forestry in Wensu county, Akesu region. Six sample trees with relatively consistent vigor were chosen and nuts were collected from the same part of each tree and mixed, and the mixed nut sample was divided into three parts as three replicates. During sampling, the sample tree was divided into different parts. Fruit samples were collected from the lower layer (less than 2.5 m from the base of the trunk), the middle layer (2.51 to 5 m from the base of the trunk), and the upper layer (more than 5m from the base of the trunk). On the horizontal distribution, fruit samples were picked in the middle of the tree (within 1.5 m from the central trunk), south and north (more than 1.5 m from the central trunk); from June 5, 2019 to July 26, 2019, at 7 d intervals. Sampling was performed once for a total of 7 times. After each picking, the fruits were classified and bagged according to different parts, and brought back to the laboratory for storage at −40 ℃ in a low-temperature refrigerator for the determination of various indicators. To observe the continuous deposition process of endodermal lignin, the content of lignin and the activities of related enzymes (PAL, POD, PPO) were determined. According to the changes of lignin deposition, the trend of lignin content and the change of related enzyme activities were analyzed in relation to the different positions of the canopy. Effects of light intensities on endodermal lignin deposition, lignin content, and changes in related enzyme activities were studied, and correlation analysis was performed.【Results】Lignin deposition began to accumulate from both ends of the endocarp to the middle, and the color changed from cherry red to purplish red, and the thickness and hardness of the endocarp increased with the increase of walnut fruit. The lignin content continued to increase with the development of walnut fruits. On different exposures and in different canopy layers, the order of the lignin content was as follows: south & upper layer＞south & middle layer＞ south & lower layer＞ north & upper layer＞ north & middle layer＞ north & lower layer＞ middle & upper layer＞ middle & middle layer＞ middle & lower layer. On different exposures and in different canopy layers, the order of PAL and POD enzyme activity was as follows: south & upper layer＞ south & middle layer＞ south & lower layer＞ north & upper layer＞ north & middle layer＞ north & lower layer＞ middle & upper layer＞ middle & middle layer＞ lower & middle layer; The order of PPO enzyme activity was: north & lower layer＞ north & middle layer＞ north & upper layer＞ middle & lower layer＞ middle & middle layer＞ middle & upper layer＞ south & lower layer＞ south & middle layer＞ south & upper layer. Correlation analysis showed that lignin was significantly positively correlated with POD enzyme activity ($p < 0.01$, $r = 0.808^{**}$), and negatively correlated with PPO enzyme activity.【Conclusion】The south-exposed and upper canopy layer received the highest light intensity, and the nuts had the highest lignin content, the strongest PAL and POD enzyme activities and the lowest PPO enzyme activity. The lignin content was extremely significantly positively related to the POD enzyme activity ($p < 0.01$, $r = 0.808^{**}$), indicating that light intensity induced the lignin accumulation and enhanced the related enzyme activities in the endocarp of walnut fruits.

Key words: Walnut；Endocarp; Lignin; Enzymatic activity; Exposure; Canopy

光合作用对果树的生长发育过程具有重要的影响作用[1-2]，果树通过光合作用利用太阳能合成自身所需的碳水化合物[3]，而且光合同化产物也是果树产量与品质形成的物质基础[4-5]，作物干物质积累的90%~95%来源于光合作用[6]。光照强度是影响光合作用的主要环境因子[7-8]，光照强度的变化会引起植物光合生理发生改变[9-12]。近年来，随着新疆特色林果产业的迅速发展，核桃已成为新疆阿克苏地区覆盖面最大、产业带动性最强、群众受益面最广的绿色支柱产业。由于核桃种植面积不断扩大，生长周期短、产量高、可取全仁的早实核桃得到了大力推广，其中核桃‘新新2号’为新疆各核桃产区主栽品种之一，其产量虽常年较高，但其坚果外观品质受“白脸”、“露仁”等现象的影响，导致其在脱青皮、清洗、干燥等初加工过程中，核桃仁被污染率高，核桃商品化率降低，经济产值下降。

核桃坚果由内果皮(硬壳)及种仁组成，其内果皮中木质素的含量及组成是影响核桃坚果外观品质的主要因素。李夕勃[13]的研究表明，同一品种不同部位的核桃内果皮中木质素含量和相关酶活性存在差异。宁万军等[14]对两个品种的核桃进行6种元素肥的处理后，结果发现降低了其露仁率。靳丽鑫等[15]研究发现麻核桃中发育正常的内果皮其木质素远高于发育不良的内果皮，而纤维素低于发育不良的内果皮。鱼尚奇等[16]对纸皮核桃硬化期的内果皮进行转录组测序，发现筛选出的候选基因参与了核桃内果皮硬化的生理生化过程。目前相关学者主要在核桃内果皮发育与木质素代谢的关系[13,17-18]、核桃坚果内果皮发育的影响因子[14,19]、不同发育程度与核桃内果皮主要成分的关系[15]、木质素代谢过程中相关基因克隆与表达分析[16,20-22]等方面进行了研究。但未见树体不同部位的光环境在核桃果实发育过程中对木质素与相关酶活性变化的影响方面的报道，本研究从树冠不同方位、不同冠层下核桃果实内果皮木质素积累及相关酶活性的变化规律进行探索分析，寻找影响核桃果实内果皮发育的因素，以期为后期核桃栽培管理中树形修剪和株行距的确定提供参考。

1　材料和方法

1.1　试验地概况

试验于阿克苏地区温宿县木本粮油林场新疆林科院良种核桃示范园内进行，温宿县位于天山中段南坡—塔里木盆地北部边缘，地理坐标位于东经79°28′~81°30′、北纬40°52′~42°15′。当地的气候特点：降水量稀少，蒸发量大，昼夜温差悬殊，属典型的大陆性气候。年平均气温10.10 ℃，极端最低气温−27.4 ℃，太阳辐射年均总量140 kcal·cm^{-2}，年平均日照时数为2 747.7 h，年均降水量65.4 mm，年均蒸发量956.3 mm，年均无霜期185 d。

1.2　试验材料

试验材料为新疆主栽核桃品种‘新新2号’，栽植株行距为3 m × 6 m，东西行向，树龄为15 a(年)，树高7~8 m，冠幅5~6 m，无病虫害，树势较开张。选取树势健壮，生长势相对一致的‘新新2号’核桃样株6棵，在每棵样树的同一部位采果3个后混合，取混合样分成3份作为3次重复。

取样时将核桃样树进行不同部位的划分，垂直分布上分别采摘样树下层(距树干基部2.5 m以下)、中层(距树干基部2.51~5 m)、上层(距树干基部5 m以上)的果实样品；水平分布上分别采摘样树中部(距中心树干1.5 m以内)、南面、北面(距中心树干1.5 m以上)的果实样品；于2019年6月5日至2019年7月26日，间隔7 d采样一次，共7次，每次采摘后根据不同部位将果实进行分类装袋标记，带回实验室−40 ℃低温冰箱保存，用于各项指标的测定。

1.3　试验方法

木质素沉积观察采用间苯三酚法[16]。

木质素的测定采用硫酸法[23](Klason法)。

苯丙氨酸解氨酶(PAL)的测定：参照陶书田等[24]的方法。以每g鲜样光密度每h变化0.01为1个酶活性单位。

过氧化物酶(POD)的测定：参照陶书田等[24]的方法。以每g鲜样光密度每min变化0.01为1个酶活性单位。

多酚氧化酶(PPO)活力的测定：参照吴有根等[25]的方法。以每g鲜样光密度每min变化0.01为1个酶活性单位。

1.4　数据分析

采用Excel、SPSS19.0、Origin软件进行数据处理、制图。

2　结果与分析

2.1　核桃内果皮硬核发育期木质素沉积的变化

如图1所示，6月5日在内果皮顶端、内膈膜处已

有一部分被染成樱桃红色，表明内果皮木质化始于果顶端及内膈膜。此后木质素不断沉积，至6月23日内果皮中出现大部分着色，且颜色已转变为紫红色但相对较薄，表明此时核桃内果皮初步成型，坚果大小定型。至7月9日，随着种仁逐渐形成内果皮着色层亦逐渐增厚，颜色也逐渐加深。表明硬壳厚度增加，木质素加速积累。至7月26日内果皮厚度不再增加，表明内果皮分化已经结束并已沉积大量木质素。

从左至右分别为核桃的纵切、横切、缝合线纵切，粉红色为木质素沉淀部位。

Walnuts from left to right in the picture are longitudinal section，cross section and longitudinal section of suture line. Pink section is the part of lignin deposition.

图1　硬核发育期木质素沉积的变化

Fig. 1　Changes in lignification of walnut endocarp during hardcore development

2.2　核桃内果皮中木质素含量的变化

对树冠不同方位、不同冠层果实的内果皮进行木质素含量测定，如图2所示，在果实发育过程中树冠不同方位、不同冠层内果皮木质素含量呈现持续上升的趋势，说明随着核桃果实的发育，内果皮层不断分化，木质素沉积不断增加。冠层水平分布上，南

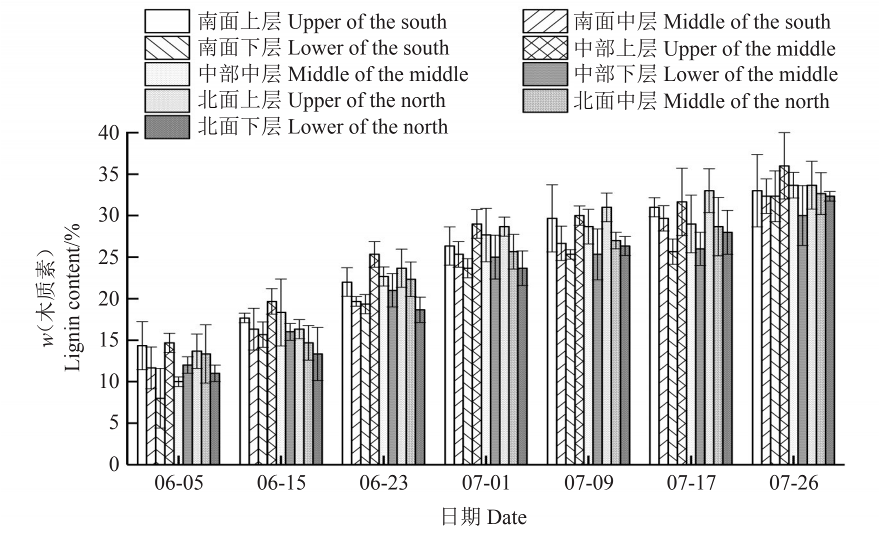

图2　不同部位核桃内果皮木质素含量的变化

Fig. 2　Changes of lignin in walnut endocarp in different positions

面、中部和北面三个方位的木质素含量差异不大，木质素含量高低依次表现为：南面＞北面＞中部，其中南面木质素含量稍高于北面，北面稍高于中部。在冠层垂直分布上，上层木质素含量高于中层和下层，木质素含量高低依次表现为：上层＞中层＞下层。在不同方位、不同冠层上，木质素含量高低的排序依次为：南面上层＞南面中层＞南面下层＞北面上层＞北面中层＞北面下层＞中部上层＞中部中层＞中部下层。

2.3 核桃内果皮中PAL酶活性的变化

对树冠不同方位、不同冠层果实的内果皮进行PAL酶活性测定，如图3所示，PAL酶活性基本呈现先上升后缓慢下降的趋势。由6月5日的均值49.03 U·g^{-1} 上升到6月15日的均值118.96 U·g^{-1}，之后PAL酶活性逐渐下降至均值52.87 U·g^{-1} 。不同方位、不同冠层对核桃内果皮PAL酶活性的影响不同，在冠层水平分布上，每个采样日期的南面酶活性均大于北面和中部，PAL酶活性表现为：南面＞北面＞中部。在冠层垂直分布上，每个采样日期的上层酶活性均大于中层和下层，PAL酶活性表现为：上层＞中层＞下层；在不同方位、不同冠层上，PAL酶活性强弱的排序依次为：南面上层＞南面中层＞南面下层＞北面上层＞北面中层＞北面下层＞中部上层＞中部中层＞中部下层。

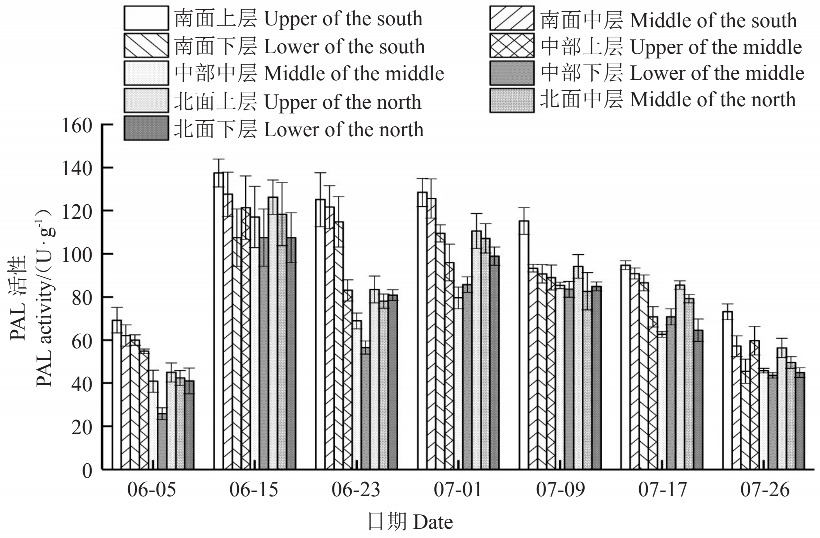

图3 不同部位核桃内果皮PAL酶活性的变化

Fig. 3 Changes of PAL activity in endocarp of walnut in different positions

2.4 核桃内果皮中POD酶活性的变化

对树冠不同方位、不同冠层果实的内果皮进行POD酶活性测定，如图4所示，POD酶活性总体呈现先下降后上升再逐渐下降的趋势。两个高峰点出现在6月5日和6月23日，均值分别为：39.99 U·g^{-1}、33.53 U·g^{-1}。不同方位、不同冠层对核桃内果皮POD酶活性的影响不同，在冠层水平分布上，每个采样日期的南面酶活性均大于北面和中部，POD酶活性表现为：南面＞北面＞中部；在冠层垂直分布上，每个采样日期的上层酶活性均大于中层和下层，POD酶活性表现为：上层＞中层＞下层。在不同方位、不同冠层上，POD酶活性强弱的排序依次为：南面上层＞南面中层＞南面下层＞北面上层＞北面中层＞北面下层＞中部上层＞中部中层＞中部下层。

2.5 核桃内果皮中PPO酶活性的变化

对树冠不同方位、不同冠层果实的内果皮进行PPO酶活性测定，如图5所示，PPO酶活性呈现先下降后上升再逐渐下降后上升的整体趋势。不同方位、不同冠层对核桃内果皮PPO酶活性的影响不同，在冠层水平分布上，每个采样日期的北面酶活性均大于中部和南面，PPO酶活性表现为：北面＞中部＞南面；在冠层垂直分布上，每个采样日期的下层酶活性均大于中层和上层，PPO酶活性表现为：下层＞中层＞上层；在不同方位、不同冠层上，PPO酶活性强弱的排序依次为：北面下层＞北面中层＞北面上层＞中部下层＞中部中层＞中部上层＞南面下层＞南面中层＞南面上层。

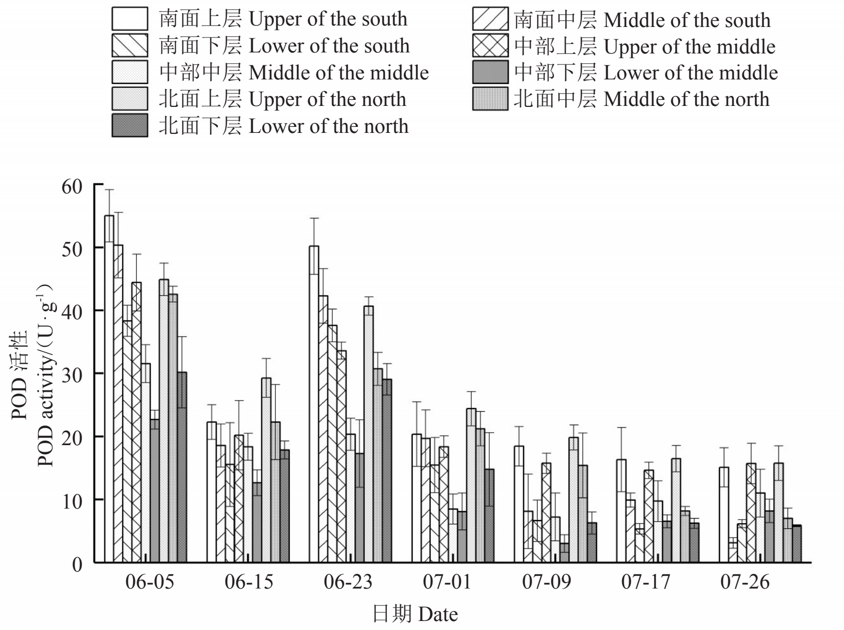

图4　不同部位核桃内果皮POD酶活性的变化

Fig. 4　Changes of POD activity in endocarp of walnut in different positions

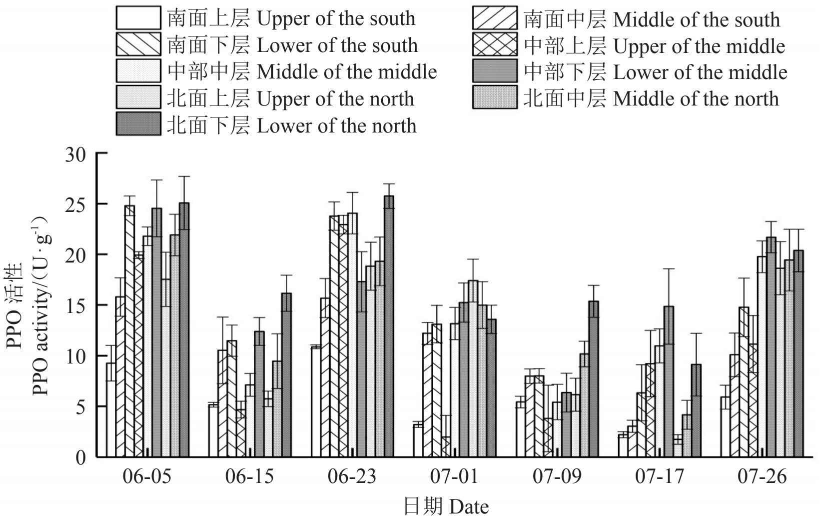

图5　不同部位核桃内果皮PPO酶活性的变化

Fig. 5　Changes of PPO activity in endocarp of walnut in different positions

2.6　核桃果实内果皮中木质素含量与相关酶活性变化的相关性分析

对核桃果实发育期的内果皮中PAL、POD、PPO酶活性与木质素进行相关性分析，如表1所示，木质素与POD酶活性呈极显著正相关（$p < 0.01$，$r = 0.808^{**}$），POD酶活性与PAL酶活性呈显著正相关，与PPO酶活性极显著负相关（$p < 0.01$，$r = -0.936^{**}$），PAL酶活性与PPO酶活性呈极显著负相关（$p < 0.01$，$r = -0.842^{**}$）。

3　讨　论

核桃硬壳发育即为内果皮薄壁细胞向石细胞分化过程，是细胞次生壁形成及增厚并不断木质化的过程[26]。本研究中通过染色实验发现，木质素呈现出从内果皮两顶端开始向中间不断积累，颜色从樱桃红到紫红色的变化过程，且内果皮厚度和硬度不断增加。相关研究发现[26-27]，核桃果皮发育初期，内果皮细胞小而透明，内、中、外三层果皮的界线未

表1 核桃果实内果皮中木质素含量与相关酶活性变化的相关性分析

Table 1 Correlation analysis of lignin content and related enzyme activities in walnut fruit endocarp

	PAL	POD	PPO	木质素 Lignin
PAL	1			
POD	0.711*	1		
PPO	-0.842**	-0.936**	1	
木质素 Lignin	0.251	0.808**	-0.627	1

注：* 和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平（双侧）上显著相关。

Note: * and**denote significance at 0.05 and 0.01 probability level(bilateral).

能区分，后期内果皮细胞壁增厚，逐渐转化为坚硬的木质化石细胞层。本研究中发现内果皮细胞层数随着果实体积的增大而不断增加，内果皮颜色由质嫩的白色变成乳白色，硬度也随之增强，且内果皮外侧刻纹不断凸显；后期随着木质素逐渐沉积，着色层不断增厚。通过木质素沉积观察和木质素含量的测定，发现木质素沉积由少到多、由薄到厚，颜色由浅到深，同时内果皮机械强度增加，这与木质素含量随着核桃果实的发育呈持续上升的趋势同步。此结果与文菁等[13,17]的研究结果一致。

研究表明，核桃内果皮的主要成分为木质素和纤维素[28]。木质素是包围在木纤维等管束细胞和厚壁细胞壁外的一类物质，其生物合成是通过苯丙烷类代谢途径进行[29-31]，苯丙烷类代谢过程中有许多的酶参与，其中PAL、POD、PPO在木质素形成过程中起着重要作用[32-35]。PAL是苯丙烷代谢途径中的关键酶和光诱导酶[36]；POD是催化木质素单体合成木质素的重要酶类，影响组织的木质化[37]；PPO能够在酚类物质氧化过程中发挥作用，有助于木质素前体物质的形成[38]。本研究中PAL、POD酶活性在后期逐渐降低，PPO酶活性反而出现升高的趋势，据此可认为酚类物质在木质素后期的沉积中起着主要作用。这与李夕勃[13]、文菁等[17]、朱秋萍等[34]的研究结果一致。由于核桃果实随着树冠层次由低到高的增加，其受到的光照强度逐渐增强，且由北向南受到的光照强度也依次增强[39]。因此在冠层垂直分布上，PAL、POD酶活性表现为上层＞中层＞下层，相反PPO酶活性表现为下层＞中层＞上层；这是由于在试验园内随着树冠层次的升高，光照强度的增加，PAL、POD酶活性增强；而PPO酶活性随着光照强度的增加而受到抑制；表明了光照强度对核桃果实内果皮中木质素的积累及相关酶活性的增强起着诱导作用。这与刘小阳等[40]、卢绍浩等[41]、李丽琼等[42]的研究结果相符。在冠层水平分布上，PAL、POD酶活性表现为南面＞北面＞中部，而PPO酶活性表现为北面＞中部＞南面；这是由于在试验园内树冠不同方位所接受的光照强度存在差异，即树冠南面接受的光照强度最强，其次是中部、北面；北面光照相对中部更弱，但PAL、POD酶活性表现比中部更强，这可能是由于树冠北面通风、空气湿度等微气候条件比树冠中部好，从而形成北面酶活性高于中部，具体原因有待下一步深入研究。

相关性分析表明，木质素含量与POD酶活性变化呈极显著正相关，与PPO酶活性变化呈负相关。这与前人[17,34]的研究结果不同之处在于，前人是在不同品种间的硬壳主要成分与相关酶活性变化相关性分析，本研究是在同一树体的不同方位、不同冠层中木质素含量与相关酶活性变化的相关性分析。因此，相关性分析结果存在差异。

参考文献 References：

[1] 李丹阳，陈健美 . 柑橘光合作用研究进展[J]. 江西科学，2019，37（4）：519-525.
LI Danyang，CHEN Jianmei. Advances in citrus photosynthesis [J]. Jiangxi Science，2019，37（4）：519-525.

[2] 李卫东 . 桃库源关系中源叶光合作用及其碳水化合物代谢的研究[D]. 北京：中国农业大学，2005.
LI Weidong. Photosynthesis and carbohydrate metabolism in source leaves in response to sink-source manipulations in peach [*Prunus persica*（L.）Batsch.] [D]. Beijing：China Agricultural University，2005.

[3] QIN X C，MICHIHIRO S，KUANG T Y，SHEN J R. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex[J]. Science，2015，348（6238）：989-995.

[4] 张俊佩，王红霞，高仪，张志华 . 核桃（*Juglans regia* L.）光合影响因子的研究[J]. 河北农业大学学报，2008，31（3）：33-36.
ZHANG Junpei，WANG Hongxia，GAO Yi，ZHANG Zhihua. Study on the affecting factor of Pn of *Juglans regia* L. [J]. Journal of Agricultural University of Hebei，2008，31（3）：33-36.

[5] 张上隆，陈昆松 . 果实品质形成与调控的分子生理[M]. 北京：中国农业出版社，2007.
ZHANG Shanglong，CHEN Kunsong. Molecular physiology of fruit quality development and regulation [M]. Beijing：China Agricultural Press，2007.

[6] 卢易次，薛德荣 . 作物的光合作用与物质生产[M]. 北京：科学出版社，1979：45-48.
LU Yici，XUE Derong. Photosynthesis and material production of crops [M]. Beijing：Science Press，1979：45-48.

[7] 张小全，徐德应 . 18 年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究[J]. 生态学报，2001，21(3)：409-404.
ZHANG Xiaoquan，XU Deying. Light responses of 18-year-old China fir shoots in relation to shoot ages and positions within crown[J]. Acta Ecologica Sinica，2001，21(3)：409-404.

[8] 陈根云，俞冠路，陈悦，许大全 . 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨[J]. 植物生理与分子生物学学报，2006，32(6)：691-696.
CHEN Genyun，YU Guanlu，CHEN Yue，XU Daquan. Discussion on observation methods of photosynthesis response to light and carbon dioxide [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants，2006，32(6)：691-696.

[9] 周玉梅，韩士杰，张军辉，邹春静，王琛瑞，陈永亮 . 不同 CO_2 浓度下长白山 3 种树木幼苗的光合特性[J]. 应用生态学报，2002，13(1)：41-44.
ZHOU Yumei，HAN Shijie，ZHANG Junhui，ZOU Chunjing，WANG Chenrui，CHEN Yongliang. Photosynthetic characteristics of three tree species seedlings in Changbai Mountain under different CO_2 concentrations[J]. Chinese Journal of Applied Ecology，2002，13(1)：41-44.

[10] DAMESIN C. Respiration and photosynthesis characteristics of current- year stems of *Fagus sylvatica* from the seasonal pattern to an annual balance[J]. New Phytologist，2003，158：465-475.

[11] ROBERT E S，MARK A M，JOHN S B. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis[J]. Plant Physiology，1984，75(1)：95-101.

[12] 邱权，潘昕，李吉跃，何茜，苏艳，董蕾 . 速生树种尾巨桉和竹柳幼苗的光合特性和根系特征比较[J]. 中南林业科技大学学报，2014，34(1)：53-59.
QIU Quan，PAN Xin，LI Jiyue，HE Qian，SU Yan，DONG Lei. Comparison on photosynthetic and roots characteristics of *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* and bamboo-willow seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology，2014，34(1)：53-59.

[13] 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.
LI Xibo. Studies on relationship between lignin metabolism and shell development of *Juglans regia* L.[D]. Baoding：Hebei Agricultural University，2012.

[14] 宁万军，张强，黄闽敏，王国安，刘旭丽 . 不同元素肥处理对核桃露仁的影响[J]. 果树学报，2018，35(11)：1399-1405.
NING Wanjun，ZHANG Qiang，HUANG Minmin，WANG Guoan，LIU Xuli. Effect of different element fertilizer on the exposed kernel of walnut in Xinjiang[J]. Journal of Fruit Science，2018，35(11)：1399-1405.

[15] 靳丽鑫，陈梦华，张雪梅，李保国，马燕 . 不同发育程度麻核桃坚果硬壳的主要组成成分[J]. 林业科技开发，2015，29(4)：45-47.
JIN Lixin，CHEN Menghua，ZHANG Xuemei，LI Baoguo，MA Yan. The main components of *Juglans hopeiensis* shell in different development degrees[J]. Journal of Forestry Engineering，2015，29(4)：45-47.

[16] 鱼尚奇，贾昌路，宋岩，刘春花，郭永翠，张文涛，陈立平，张锐 . 纸皮核桃内果皮硬化期差异表达基因筛选及功能预测[J]. 果树学报，2019，36(4)：410-420.
YU Shangqi，JIA Changlu，SONG Yan，LIU Chunhua，GUO Yongcui，ZHANG Wentao，CHEN Liping，ZHANG Rui. Screening and functional prediction of differential expression genes at lignification stage of endocarp in Zhipi walnut[J]. Journal of Fruit Science，2019，36(4)：410-420.

[17] 文菁，赵书岗，王红霞，张志华，李夕勃 . 核桃硬壳发育期内果皮木质素与相关酶活性的变化[J]. 园艺学报，2015，42(11)：2144-2152.
WEN Jing，ZHAO Shugang，WANG Hongxia，ZHANG Zhihua，LI Xibo. Changes of lignin content and its related enzyme activities in endocarp during walnut shell development period [J]. Acta Horticulturae Sinica，2015，42(11)：2144-2152.

[18] 唐燕 . 露仁核桃‘温 138 桃’与新疆主栽核桃内果皮木质化相关物质含量及酶活性比较[C]// 中国园艺学会 . 中国园艺学会 2012 年学术年会论文摘要集 . 北京：中国园艺学会，2012：42.
TANG Yan. Comparison of the contents and enzyme activities of lignification in endocarp of walnut walnut ‘Wen 138’ and main walnut planted in Xinjiang [C]// Chinese Society for Horticultural Science. Abstracts of Papers of 2012 Annual Conference of Chinese Horticultural Society . Beijing：Chinese Society for Horticultural Science，2012：42.

[19] 靳丽鑫 . 麻核桃坚果硬壳发育的影响因素[D]. 保定：河北农业大学，2015.
JIN Lixin. Influence factors of shell development in walnut of *Juglans hopeiensis* Hu [D]. Baoding：Hebei Agricultural University，2015.

[20] 贾昌路 . 基于 RNA-Seq 的核桃内果皮发育转录组信息分析[D]. 阿拉尔：塔里木大学，2016.
JIA Changlu. Developmental transcriptome analysis in walnut endocarp based on RNA-Seq[D]. Alar：Tarim University，2016.

[21] 贾昌路，徐崇志，张锐 .‘温 138’核桃硬壳初期转录组序列的初步研究[J]. 塔里木大学学报，2016，28(3)：11-19.
JIA Changlu，XU Chongzhi，ZHANG Rui. The Study of transcriptome sequences in harden endocarp of ‘wen138’ walnut [J]. Journal of Tarim University，2016，28(3)：11-19.

[22] 郭永翠，朱玲，张锐 . 新疆珍稀露仁核桃内果皮代谢 COMT 基因克隆及表达分析[C]// 中国园艺学会 . 中国园艺学会 2017 年论文摘要集 . 北京：中国园艺学会，2017：55.
GUO Yongcui，ZHU Ling，ZHANG Rui. Cloning and expression analysis of COMT gene of Xinjiang rare walnut kernel peel metabolism [C]// Chinese Society for Horticultural Science. Abstracts of 2017 papers of Chinese Horticultural Society. Beijing：Chinese Society for Horticultural Science，2017：55.

[23] 熊素敏，左秀凤，朱永义 . 稻壳中纤维素、半纤维素和木质素的测定[J]. 粮食与饲料工业，2005(8)：40-41.
XIONG Sumin，ZUO Xiufeng，ZHU Yongyi. Determination of cellulose，hemi-cellulose and ligin in rice hull[J]. Cereal & Feed Industry，2005(8)：40-41.

[24] 陶书田，张绍铃，乔勇进，盛宝龙 . 梨果实发育过程中石细胞团及几种相关酶活性变化的研究[J]. 果树学报，2004，21(6)：516-520.
TAO Shutian，ZHANG Shaoling，QIAO Yongjin，SHENG Baolong. Study on sclereids and activities of several related en-

zymes during the development of pear fruit[J]. Journal of Fruit Science，2004，21（6）：516-520.

[25] 吴友根，陈金印．翠冠梨酶促褐变及其生化机制研究[J]. 中国农学通报，2003，18（4）：135-137.

WU Yougen，CHEN Jinyin. Studies on the biochemical mechanism and enzymatic browning in Cuiguan pear[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin，2003，18（4）：135-137.

[26] 肖玲，胥耀平，赵先贵，骆吉花．核桃果皮的发育解剖学研究[J]. 西北植物学报，1998，18（4）：577-580.

XIAO Ling，XU Yaoping，ZHAO Xiangui，LUO Jihua. The developmental an atomy on the pericarp of *Juglans regia*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，1998，18（4）：577-580.

[27] 吴国良，刘燕，沈元月，张大鹏．核桃果皮的组织解剖学研究[J]. 中国生态农业学报，2005，13（3）：104-107.

WU Guoliang，LIU Yan，SHEN Yuanyue，ZHANG Dapeng. Study on the tissue anatomy on the pericarp of *Juglans Regia* L. [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture，2005，13（3）：104-107.

[28] 郑志锋，邹局春，花勃，张宏健，汪蓉．核桃壳化学组分的研究[J]. 西南林学院学报，2006，26（2）：33-36.

ZHENG Zhifeng，ZOU Juchun，HUA Bo，ZHANG Hongjian，WANG Rong. Studies on the chemical components of walnut shell [J]. Journal of Southwest Forestry University，2006，26（2）：33-36.

[29] 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）：455-461.

LIN Zhanbing，MA Qinghu，XU Yang. Biosynthesis and molecular regulation of lignin [J] . Progress in Natural Science，2003，13（5）：455-461.

[30] 赵华燕，魏建华，宋艳茹．木质素生物合成及其基因工程研究进展[J]. 植物生理与分子生物学报，2004，30（4）：361-370.

ZHAO Huayan，WEI Jianhua，SONG Yanru. Research progress on lignin biosynthesis and genetic engineering [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology，2004，30（4）：361-370.

[31] 魏建华，宋艳茹．木质素生物合成途径及调控的研究进展[J]. 植物学报，2001，43（8）：771-779.

WEI Jianhua，SONG Yanru. Recent advances in study of lignin biosynthesis and manipulation[J]. Chinese Bulletin of Botany，2001，43（8）：771-779.

[32] ALONI R，TOLLIER，MONTIES. The role of auxin and gibbberellin in controlling lignin formation of phloem and xylem in coleus blumeistem [J]. Plant Physiology，1990，94：1743-1747.

[33] 曹爱娟，王有年，葛水莲，杨爱珍，辛阅军，花宝光．桃内果皮木质素沉积过程中酶活性的变化[J]. 北京农学院学报，2009，24（1）：5-8.

CAO Aijuan，WANG Younian，GE Shuilian，YANG Aizhen，XIN Yuejun，HUA Baoguang. Changes of enzyme activity during the depositive process of lignin in peach endocarp[J]. Journal of Beijing University of Agriculture，2009，24（1）：5-8.

[34] 朱秋萍，郭春苗，木巴热克•阿尤普，龚鹏，苏热娅，杨波，廖康．扁桃内果皮木质化过程中相关酶活性的变化[J]. 果树学报，2018，35（9）：1079-1086.

ZHU Qiuping，GUO Chunmiao，Mubareike · Ayup，GONG Peng，SU Reya，YANG Bo，LIAO Kang. Changes in relative enzyme activities during the lignification in the almond endocarp [J]. Journal of Fruit Science，2018，35（9）：1079-1086.

[35] 张华云，王善广．套袋对莱阳仕梨果皮结构 PPO、POD 活性的影响[J]. 园艺学报，1996，23（1）：23-26.

ZHANG Huayun，WANG Shanguang. Effects of bagging on the activity of PPO and POD in the peel structure of Laiyangshi pear [J]. Acta Horticulturae Sinica，1996，23（1）：23-26.

[36] 董艳珍．植物苯丙氨酸解氨酶基因的研究进展[J]. 生物技术通报，2006（S1）：31-33.

DONG Yanzhen. Research advances on plant phenylalanine ammonia-lyase gene[J]. Biotechnology Bulletin，2006（S1）：31-33.

[37] 索江涛．猕猴桃采后冷害木质化特点及其果实抗冷机制研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2018.

SUO Jiangtao. Studies on lignification characteristics of chilling injury and fruit cold resistance mechanisms in postharvest kiwifruit [D]. Yangling：Northwest Agriculture and Forestry University，2018.

[38] MILOSEVIC N，SLUSARENKO A J. Active oxygen metabolism and lignification in the hyper-sensitive response in bean[J]. Physiology and Molecular Plant Pathology，1996（49）：143-158.

[39] 张建光，李英丽，刘玉芳，邸葆，孙建设．高温、强光对苹果树冠不同方位果皮的氧化胁迫研究[J]. 中国农业科学，2004，37（12）：1976-1980.

ZHANG Jianguang，LI Yingli，LIU Yufang，DI Bao，SUN Jianshe. Effects of high temperature and strong light on oxidative stress of apple fruit peel on different exposures of tree crown[J] . China Agricultural Science，2004，37（12）：1976-1980.

[40] 刘小阳，李玲，高贵珍，蔡永萍，宗梅．光照对砀山酥梨果实发育过程中 POD、PAL、PPO 酶活性的影响研究[J]. 激光生物学报，2008，17（3）：295-298.

LIU Xiaoyang，LI Ling，GAO Guizhen，CAI Yongping，ZONG Mei. Influence of light intensity on POD，PAL and PPO activity of *Pyrus bretschneideri* cv. Dangshan Su fruit in its growth phase[J]. Acta Laser Biology Sinica，2008，17（3）：295-298.

[41] 卢绍浩，张嘉雯，赵喆，钟秋，宋朝鹏，张瑞娜，赵铭钦．不同部位雪茄烟叶晾制过程中多酚、色素及相关酶活性的变化[J]. 中国烟草科学，2019，40（3）：84-90.

LU Shaohao，ZHANG Jiawen，ZHAO Yi，ZHONG Qiu，SONG Chaopeng，ZHANG Ruina，ZHAO Mingqin. Changes of polyphenols，pigments and related enzyme activities in cigars leaves of different positions during air-curing[J] .China Tobacco Science，2019，40（3）：84-90.

[42] 李丽琼，廖明安，阳世莹．不同海拔和树冠层次对金冠苹果着色及相关酶活性的影响[J]. 核农学报，2014，28（3）：512-517.

LI Liqiong，LIAO Mingan，YANG Shiying. Effects of the different altitudes and canopies on coloration and enzyme activity of Golden Delicious apple（*Malus domestica* Borkh. cv.）[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences，2014，28（3）：512-517.