

## 胡桃科植物花发育研究进展

李文文<sup>1,2</sup>, 陈金艳<sup>1,2</sup>, 蔡虎<sup>1,2</sup>, 潘学军<sup>1,2</sup>, 张文娥<sup>2\*</sup>, 彭剑<sup>3\*</sup>

(<sup>1</sup>贵州省果树工程技术研究中心, 贵阳 550025; <sup>2</sup>贵州大学农学院, 贵阳 550025; <sup>3</sup>赫章县林业局, 贵州赫章 553200)

**摘要:** 胡桃科植物作为重要的木本油料作物和坚果, 具有雌雄同株异花特性。其中核桃属和山核桃属果实具有较高的经济价值, 但在实际生产中树体雌、雄花比例失衡, 雄花过多, 雌花太少, 严重制约了经济产量, 影响其收益。本文总结了胡桃科植物雌、雄花发育的形态特征, 对内源激素、营养物质、矿质元素和位置效应对花芽分化的影响及成花诱导、花发育模型相关基因功能研究进行综述, 以期对胡桃科植物雌、雄花分化机制和果实优质高产栽培研究提供参考。

**关键词:** 核桃; 山核桃; 花芽分化; 成花基因; 花器官发育

中图分类号: S664.1 文献标志码: A 文章编号: 1009-9980(2024)10-0001-08

## Research progress on flower development of Juglandaceae plants

Li Wenwen<sup>1,2</sup>, Chen Jinyan<sup>1,2</sup>, Cai Hu<sup>1,2</sup>, Pan Xuejun<sup>1,2</sup>, Zhang Wen'e<sup>2\*</sup>, and Peng Jian<sup>3\*</sup>

(<sup>1</sup>Guizhou Provincial Fruit Tree Engineering Technology Research Center, Guiyang, 550025; <sup>2</sup>Guizhou University College of Agriculture, Guiyang, 550025; <sup>3</sup>Forestry Bureau of Hezhang County, Hezhang 553200, Guizhou, China)

**Abstract:** Juglandaceae plants are monoecious and dioecious, and they are a major woody oil crop and nut. *Juglans* and *Carya* fruits are highly valuable economically, but in practice, the ratio of male to female flowers on the tree is out of balance, with an excessive number of male flowers and a deficiency of female flowers. This significantly reduces the tree's economic yield and has an impact on its revenue. The physical characteristics of male and female flower growth, location, and endogenous hormones on flower bud differentiation, as well as the function of genes linked to floral induction and a flower development model, were all assessed in this study. Most Juglandaceae plants have unisexual blooms, which typically open once a year. Nonetheless, a few early-bearing *Juglans regia* has the ability to produce a large variety of secondary flowers and fruit in a unique environment that allows for late-autumn blossoming. Even if both male and female flowers are found on the same tree, a phenomenon known as dichogamy occurs when the

收稿日期: 2024-05-24 接受日期: 2024-07-23

基金项目: 国家自然科学基金(32060673), 贵州省林业科研项目(黔林科合[2021]07号)

作者简介: 李文文, 女, 硕士, 主要从事果树生理及分子育种的研究。E-mail: [liwenwen813@foxmail.com](mailto:liwenwen813@foxmail.com)

\*通信作者 Author for correspondence. 张文娥, 女, 教授, 博士, 主要从事园艺植物抗逆栽培及功能成分挖掘利用方面的研究。E-mail: [zhwene@aliyun.com.cn](mailto:zhwene@aliyun.com.cn); 彭剑, 男, 硕士, 主要从事果树栽培技术研究。E-mail: [1075621691@qq.com](mailto:1075621691@qq.com)

female flowers' blooming period and the male flowers' pollen-shedding period do not coincide, causing the sequence of flower opening to vary. The female flower bud differentiation process can be separated into four stages: the emergence stage of the female flower primordium, the formation stage of the involucre and perianth, and the formation stage of the pistil primordium. The flower bud differentiation process can take up to a year. The undifferentiated stage of the male flower, the differentiation stage of the male inflorescence, the differentiation stage of the male flower primordium, the differentiation stage of the stamen primordium, and the formation stage of the anther and pollen grain are the main divisions of the male flower differentiation period. Furthermore, it is possible to determine the stage of flower bud development by looking at the outward morphological traits of the buds, which is useful for managing blooming and floral induction. Numerous plant hormones, including CTK, GA, ABA, IAA, and PAs, have a significant impact on the differentiation of flower buds. While GA promotes the development of male flowers, spraying the right PAs can increase the amount of female flower buds. The balance between endogenous hormones may be more significant for the flower bud differentiation of Juglandaceae plants, even if a single exogenous plant growth regulator may control the quantity of male and female flower buds to some extent. It is well known that the material foundation for flower bud differentiation is carbon nutrition and mineral nutrition. The soluble sugar concentration rises first in female flower buds during the physiological differentiation stage. Potassium fertilizer applied during production aids in the differentiation of flower buds, and girdling, branch ringing and root cutting can all be used to control C/N and encourage flowering. Plants have developed sexual and reproductive allocation mechanisms over their lengthy evolutionary history. There is conjecture that male flower buds situated at the base of walnut plants, which differentiate early, have a preference for obtaining greater nutritional resources. Consequently, there are significantly more male flower buds than female flower buds. *LFY*, *FT*, *CO*, and *API* in the flowering pathway may have a favorable effect on the female flower flowering of Juglandaceae plants, and the MADS-box family also has a significant impact on flower development, according to research on the flower development of the model plant *Arabidopsis thaliana*. Up to 77 members make up the MADS-box family of *Juglans regia*, and some MADS-box genes are strongly expressed in floral organs. Following their heterologous transformation into *Arabidopsis thaliana*, *JrAG*, *CiMADS9*, and *CcAGL24* underwent a considerable alteration in their floral phenotype. Genes that are homologous to MADS-box have a variety of regulatory roles. For instance, there are functional distinctions between the homologous genes *CcAGL24a* and *CcAGL24b* in *Carya cathayensis* when it comes to controlling carpel formation. *Arabidopsis thaliana* plants that overexpress *CcAGL24b* have longer carpels, larger

sepals, and depression, whereas plants that overexpress *CcAGL24a* have shorter, thicker carpels. The lncRNAs are a type of epigenetics that regulate plant growth and development but do not encode proteins. Analysis was done using the *Juglans regia* female flower bud and leaf bud development miRNA-seq database. It was shown that female flower buds had larger levels of differentially expressed miRNAs than did leaf buds. It was discovered that the target gene of miR156/157 was the flower-promoting gene *SPL*. The current lack of a complete understanding of the genetic system of Juglandaceae plants restricts the study of linked genes' functional properties. We will keep working to find a solution for the genetic transformation system in the future. When combined with additional biological techniques, it should be possible to precisely grow more female flowers, uncover the essential genes for determining the sex of flowers, and enhance the regulatory network map of the blooming pathway.

**Keywords :** *Juglans*; *Carya*; flower bud differentiation; flowering gene; floral organ development

胡桃科 (Juglandaceae) 植物共有 8 属, 约 60 余种, 中国产 7 属 25 种<sup>[1]</sup>, 其中, 山核桃属 (*Carya* Nutt.) 和核桃属 (*Juglans* L.) 植物分布范围广、经济价值高, 研究利用深入。胡桃科植物雌雄同株, 雄花量大, 远远超出授粉需求, 雄花发育消耗大量树体营养, 成为限制核桃和山核桃 (胡桃科植物) 产量的主要因素<sup>[2-3]</sup>。自 20 世纪 60 年代, 胡桃科植物花发育研究引起广泛关注, 前后历经两个发展阶段, 实现了从生理形态研究到成花基因的功能研究及调控的跨越, 取得了系列成果。同时, 生产中为获得优产高质的果实, 在胡桃科植物的成花、雌雄比调控等方面也开展了研究, 发现通过人工疏雄、环剥、拉枝等措施可有效增加果实产量, 提高经济效益。

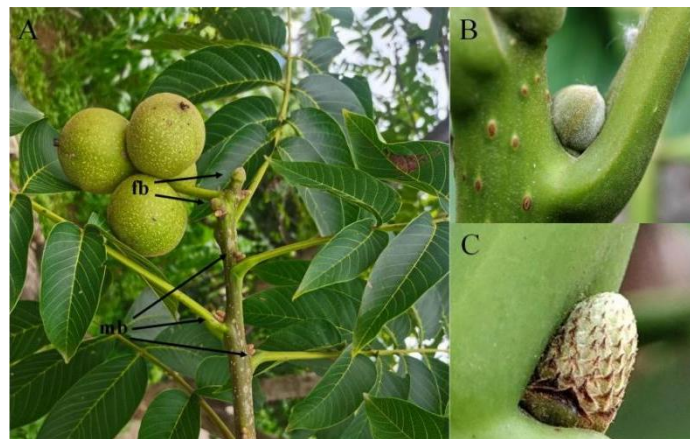
本文在借鉴模式植物拟南芥等植物的花发育研究基础上, 从胡桃科植物花发育特征、花芽分化及其影响因素、花器官发育的基因调控模型三个方面总结概述了现有研究成果, 以期为进一步探究胡桃科植物花发育的分子调控机制和分子育种提供借鉴, 也为其他雌雄同株植物花发育研究提供参考。

## 1 胡桃科植物花发育特征

### 1.1 胡桃科植物雌雄花的形态特征及着生位置

胡桃科植物的花多为单性花, 雌雄同株 (图 1)。雌花单生或呈穗状着生于结果枝的顶端 1~3 芽 (图 1-A, B), 雌花芽为叶芽和花芽的混合芽<sup>[4-5]</sup>。雄花芽为纯花芽 (图 1-A, C), 除结果枝顶端其余叶腋处多有雄花芽分布, 于早春开始萌动, 伸长成为柔荑花序, 每花序着生 100~150 朵小花, 呈螺旋状排列, 花序长多为 8~12 cm, 偶有 20~25 cm。胡桃科植物一般每年开花一次, 但部分早实型核桃如香玲、温 185 在晚秋出现适宜开花的特殊气候时

具有二次开花结实的特性，其二次花类型丰富，有单性花、雌雄同序（基部着生雌花，上部为雄花）、雌雄同花（多出现在雌雄同序的中部，呈过渡状态）和两性花（中间柱头细弱，外围着生几对花药）等类型<sup>[6]</sup>。



fb. 雌花芽; mb. 雄花芽。

fb. female flower bud; mb. male flower bud.

图 1 泡核桃雌雄花芽着生位置 (A) 及雌花芽 (B) 和雄花芽 (C) 形态特征

**Fig. 1 Morphological characteristics of male and female flower buds (A), female flower buds (B) and male flower buds (C) of *J. sigillata* Location**

## 1.2 雌雄异熟特性

胡桃科植物虽为雌雄同株，但同株树上雌花的开花与雄花的散粉时间常常不能相遇，这种特性被称为雌雄异熟<sup>[7]</sup>。胡桃科植物主要有雌先型、雄先型和雌雄同熟型 3 种类型，其中雌先型和雄先型较为常见，核桃温 185 雌花先于雄花开放，为雌先型品种；新新 2 号雄花先于雌花开放，为雄先型品种<sup>[8]</sup>；而雌雄同熟型较少，一般表现为雌花和雄花各自同步成熟而又互不干扰<sup>[9]</sup>，但存在部分同熟性<sup>[10]</sup>。此外胡桃科雌雄花芽从开始分化到开花所需时间不同，雄花发育期远长于雌花<sup>[11]</sup>。研究发现雌先型品种的雌花分化先于雄先型品种的，各个分化阶段均具有领先优势，从而为雌花的提早开放奠定了基础<sup>[12]</sup>。植物雌雄异熟可有效避免植物自身的花粉和柱头间的性别干扰，即避免自花授粉现象，防止自交衰退，从而保证物种的长期延续及增强物种的适应性<sup>[13-15]</sup>，但核桃中雌雄异熟产生机制仍非常欠缺，其异熟性研究多用于指导授粉树的配植。

目前对胡桃科植物雌雄异熟特性的稳定性存在争议。杨文衡等<sup>[16]</sup>认为雌雄异熟现象受物种、品种、树龄、地区及年份等因素的影响，异熟程度与气候变化存在密切联系，如凉爽气候利于雌蕊先熟，反之则利于雄蕊先熟。张毅萍等<sup>[17]</sup>则认为早春气候变化仅影响个别植株雌雄花期的迟早，同一物种的开花顺序是相对稳定的。张志华等<sup>[11]</sup>对不同生态条件下同品种核桃的花期调查发现，生态条件可导致各地花期相差两周，但雌雄异熟特性相对稳定，美国山核桃上的研究也得到了相同结果<sup>[18]</sup>。不同年份间气候条件的变化可改变开花时

间，但雌先型与雄先型的次序均无变化<sup>[11, 18]</sup>。地区及年份间气候差异所导致的花期不稳定会影响品种的授粉受精效率，但该方面的相关研究仍需深入开展。

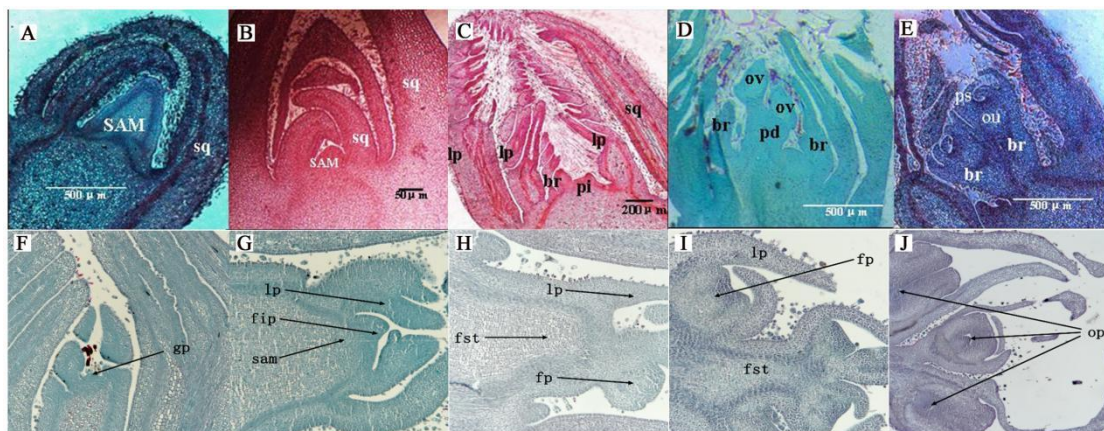
由此可见，气候条件的变化对胡桃科植物的花期影响较大，而雌雄异熟顺序基本不会改变。花芽分化阶段雌雄花芽分化的异步性是异熟性形成的基础<sup>[9, 19]</sup>。

## 2 胡桃科植物花芽分化及其影响因素

植物花芽分化即茎尖分生组织（shoot apical meristem, SAM）由叶芽分生组织细胞向花（序）分生组织（inflorescence meristem, IM）的转变，在花序分生组织的周边产生花分生组织（floral meristem, FM），后分化成各轮花器官<sup>[20-21]</sup>。植物雌雄花芽分化经历生理分化期、形态分化期和性细胞形成期三个阶段，生理分化期又称成花诱导期，是茎尖分生组织的生理状态向花分生组织的生理状态逐步转化的过程；形态上可以看出花或花序原基时即为花芽形态分化的开始，花芽中性细胞形成不再继续分化新的花器官，标志着花芽分化结束<sup>[22]</sup>。

### 2.1 胡桃科植物花芽分化时期

胡桃科植物花芽分化时间长达一年之久，雌花花芽分化总体可划分为雌花分化初期、雌花原基出现期、总苞及花被形成期和雌蕊原基形成期（图 2）<sup>[23-24]</sup>，其中可见花序原基生长锥标志花芽分化的开始，随后生长锥顶端突起发育为小花原基，苞片、花被及雌蕊原基的形成代表雌花芽分化完成<sup>[25-26]</sup>。较为特殊的早实核桃两性花分化在雌蕊原基形成期有所不同，前期花芽会分化出雄蕊原基，在后期雄蕊败育消失<sup>[6]</sup>。因品种、地理位置和气候条件等差异，雌花分化的时间点也有所不同，胡桃科植物在中短枝停长后 3~7 周陆续进行雌花芽分化，该时期为生理分化期，是调控雌花分化的关键时期，随后在 4~10 周进行各花器官的形态分化<sup>[27-28]</sup>。



A 和 F. 花芽未分化期；B 和 G. 雌花分化初期即生理分化期；C 和 H. 雌蕊原基及苞片出现；D 和 I. 子房分化；E 和 J. 雌蕊原基形成期；SAM. 生长锥；sq. 鳞片；gp. 生长点；lp. 叶原基；fip. 雌花花序原基；pi. 雌花原基；br. 苞片；fst. 花柄；fp. 花原基；pd. 花梗；ov. 子房；ou. 胚珠；op. 胚珠原基；ps. 雌蕊原基

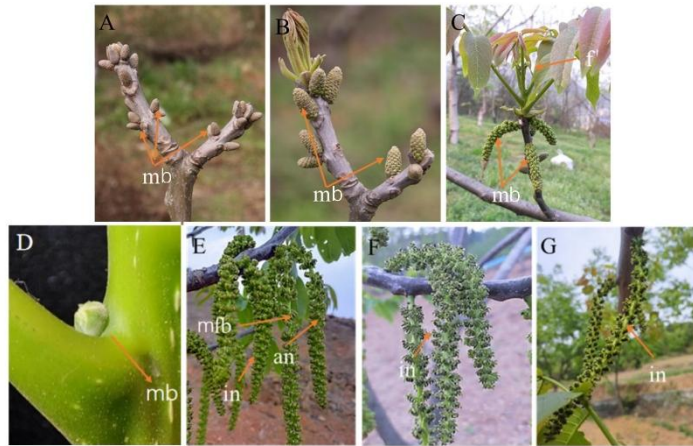


A and F. flower bud undifferentiated stage; B and G. the initial stage of female flower differentiation is the physiological differentiation stage; C and H. pistil primordium and bracts appear; D and I. ovary differentiation; E and J. pistil primordium formation stage; SAM. growth cone; sq. scales; gp. growth point; lp. leaf primordium; fip. inflorescence primordium of female flower; pi. Female flower primordium; br. bracts; fst. petiole; fp. flower primordium; pd. Pedicel; ov. ovary; ou. ovule; op. ovule primordium; ps. pistil primordium

图 2 泡核桃 (A-E) 和薄壳山核桃 (F-J) 雌花芽发育过程的组织结构<sup>[24-25]</sup>

**Fig. 2 The organizational structure of female flower bud development process of *J. sigillata* (A-E) and *Carya illinoensis* (F-J)<sup>[25-26]</sup>**

雄花芽与侧芽为同源器官, 经过冬季休眠, 植株开始萌芽, 新梢上部分侧芽原基进入雄花芽分化状态, 待植株新梢停长时, 其芽顶部形态呈现不明显的鳞片状 (图 3-D), 与此同时, 上一年的休眠芽开始萌芽、膨大后散粉 (图 3)。



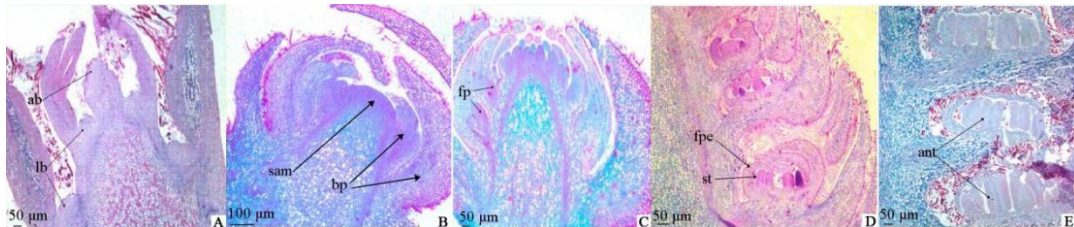
A. 休眠期; B. 萌芽期; C. 膨大期; D. 新梢上当年分化的雄花芽; E. 散粉初期; F. 散粉期; G. 散粉结束。mb. 雄花芽; f. 雌花; mfb. 花蕾; an. 花药; in. 花序。

A. dormant period; B. germination period; C. expansion period; D. male flower buds differentiated in the new shoots; E. early stage of powder scattering; F. Powder scattering period; G and H. powder ends. mb. male flower bud; f. female flower; mfb. flower bud; an. anther; in. Inflorescence.

图 3 泡核桃雄花发育历程<sup>[10]</sup>

**Fig. 3 Development process of *J. sigillata* male flower<sup>[10]</sup>**

整个花发育过程约十三个月<sup>[22-27]</sup>, 分化时期可大致分为雄花未分化期、雄花序分化期、雄花原基分化期、雄蕊原基分化期、花药和花粉粒形成期<sup>[29-30]</sup> (图 4)。



A. 花芽未分化期; B. 雄花序分化期; C. 雄花原基分化期; D. 雄蕊原基分化期; E. 花药和花粉粒形成期; ab.顶芽; lb.侧芽; sam.生长点; bp.花被原基; fp.花原基; fpe.雄花萼片; st.雄蕊; ant.花药。

A. flower bud undifferentiated stage ; B. male inflorescence differentiation stage ; C. male flower primordium differentiation stage ; D. stamen primordium differentiation stage ; E. anther and pollen grain formation stage ; ab.

apical bud ; lb. lateral bud; sam. growth point ; bp. perianth primordium ; fp. flower primordium ; fpe. male sepals ; st. stamens ; ant. Anthers.

图 4 早实核桃雄花芽发育过程的组织结构 [28]

**Fig. 4 The organizational structure of the development process of male flower buds in precocious *J. regia*[28]**

## 2.2 花芽分化外部形态与内部结构的关系

花芽分化的内外结构特征关联性分析有助于从芽的外部形态特征判断花芽发育阶段，便于花期管理和成花诱导<sup>[26, 31-32]</sup>。胡桃科植物成花诱导期时，雌花芽外部表现为芽较小，呈扁三角形，颜色为鲜绿色，鳞片数 3~5 片，内部结构为顶端分生组织逐渐变平，幼叶原基出现；随后芽体变得圆润饱满，鳞片数增为 6~8 片，内部伸长的顶端分生组织变得扁平，且两侧突起形成苞片原基；花被分化时，雌花芽变成灰绿色，鳞片多至 10~12 片且逐渐张开；最后在雌蕊分化期，雌花芽再次增大，鳞片脱落，幼叶展开<sup>[26, 31-32]</sup>。

雄花序分化期芽为浅绿色，苞片分化期，芽体呈塔形，花序顶部呈馒头状，翌年植株新梢生长，雄花序持续分化，在两侧形成雄蕊原基，雄花的柔荑花序随后产生花药，花药由绿变黄，花粉散出，散粉完成后，花药变黑，雄花花柄处产生离层并脱离（图 3）<sup>[30]</sup>。

## 2.3 胡桃科植物花芽分化的影响因素

### 2.3.1 内源激素与花芽分化

植物激素作为植物生长发育的诱导信号，在胡桃科植物花芽分化中起重要的调控作用。前人研究发现胡桃科休眠期雌花芽中存在较高的赤霉素（GA）和脱落酸（ABA）<sup>[33-35]</sup>，雌花诱导期 GA 和 ABA 含量逐渐降低<sup>[34-35]</sup>，IAA 处于较低的水平，细胞分裂素（CTK）、精胺（Spm）和亚精胺（Spd）含量较高，推测其有利于雌花原基的形成<sup>[34,36]</sup>，后期较高的腐胺（Put）含量则有利于苞片和花被分化<sup>[36]</sup>。与之相反，雄花芽分化初期顶端分生组织积累高含量的 IAA 和 GA 来诱导雄花（序）分化<sup>[31,35]</sup>，雄花芽分化阶段 ABA 含量呈现先下降后上升趋势，生理分化期最低，推测低浓度的 ABA 促进雄花芽分化<sup>[37]</sup>，但随着雄花器官的形成，ABA 含量则保持在较高的水平。生产中可通过喷施植物生长调节剂来调控胡桃科植物雌雄花芽的比例，如施用 10 mg·L<sup>-1</sup> 油菜素内酯和 40 mg·L<sup>-1</sup> 氨基嘌呤可提高核桃的雌花数和果实数<sup>[38]</sup>；在生理分化期喷施 10<sup>-3</sup> mol·L<sup>-1</sup> 的 Put 和 10<sup>-4</sup> mol·L<sup>-1</sup> Spd 可增加雌花芽数量<sup>[39-40]</sup>，减少雄花芽数量，提高雌雄比 5.6~6.7 倍，达到抑雄促雌的效果<sup>[41-42]</sup>。而喷施 40 mg·L<sup>-1</sup> 棉氨基嘌呤或适宜浓度的 GA 则利于雄花形成<sup>[38,43]</sup>。

尽管单一外源植物生长调节剂可一定程度上调控雌雄花芽数量，但内源激素之间的平衡对胡桃科植物花芽分化的影响可能更加重要，研究发现高比值的 IAA/ABA、IAA/GA<sub>3</sub>、ABA/GA<sub>3</sub> 更有利于串核桃的雌花芽分化<sup>[36]</sup>。常规内源激素含量的检测是成千上万个细胞的平均水平，测定组织范围较宽泛，难以精准检测激素发挥作用的位置，因此原位组织学分

析更有利于了解内源激素对花芽分化的诱导作用。

### 2.3.2 营养物质与花芽分化

早在 1918 年 Kraus 等<sup>[44]</sup>就提出了成花的 C/N 学说, 认为只有当植物体内碳水化合物的积累比含氮化合物在数量上占优势时植物才能开花。时至今日, 碳素营养和矿质营养作为花芽分化必须的物质基础已得到普遍认可。研究表明已成花的湖南山核桃叶片中可溶性总糖、淀粉、碳水化合物含量及碳氮比都比未成花的要高得多<sup>[45]</sup>; 串核桃雌花分化进程中伴随着高含量的可溶性糖积累<sup>[46]</sup>; 泡核桃花芽分化前碳水化合物以淀粉的形式积累, 在雌花芽生理分化期, 可溶性糖含量明先提高<sup>[26]</sup>; 在薄壳山核桃上也观察到了相同的现象<sup>[47]</sup>, 上述研究均表明了碳水化合物在胡桃科植物花芽分化中起重要作用。除碳水化合物外, 矿质营养在核桃科植物花芽分化过程中也发挥重要作用。在山核桃和泡核桃雌花生理分化期前, 植物叶片中易移动的矿质元素 N、P、K 表现出快速下降的趋势, 不易移动元素 Ca 和 Mg 含量快速上升<sup>[48-49]</sup>, 从生理分化期到形态分化期, K 含量达到峰值; Ca 和 Mg 在此期间消耗量大于积累量, 致使其量降低, 可能参与了花器官的建成<sup>[49]</sup>; 在泡核桃雌花芽生理分化期杂环、芳香和疏水氨基酸含量增加<sup>[26]</sup>。因此, 生产中增施钾肥有助于花芽分化, 也可通过环剥、环割、圈枝、控水和断根等方法调控 C/N, 促进成花<sup>[50]</sup>。但截至目前, 营养物质调控胡桃科植物花芽分化的作用机制仍缺乏深入系统的研究, 其信号途径、调控通路及关键调控基因需进一步挖掘和研究。

### 2.3.3 位置效应与花芽分化

自然生长环境条件下, 树体自身产生的资源是有限的, 因此, 植物长期进化出了繁殖分配和性分配策略。繁殖分配是指在不同器官间的资源分配存在差异, 在适宜条件下, 资源优先供给花、果和种子等器官, 保障生殖器官发育, 确保植物顺利繁殖, 完成生命历程。而性分配则是指资源供应在雌雄同株植物的雌雄花分化中的分配差异, 雌雄花芽的分化时间差异及在树体上的位置差异明显影响资源分配, 成为性分配差异的主要原因之一<sup>[51]</sup>。而雌雄花芽间分配存在权衡<sup>[52]</sup>, 如增加雌性功能的投入必定伴随着雄性功能的投入减少<sup>[53-54]</sup>, 反之亦然。胡桃科植物雌雄花着生位置不同, 雄花分化早, 位于枝条中下部, 雌花芽仅着生于结果枝顶端 1~3 芽, 分化晚于雄花芽, 因此在自然分配条件下, 分化早且位于基部的雄花芽优先获取更多的营养资源; 这种性分配的位置效应受物种遗传所决定, 也受环境条件和栽培手段的调控, 生产栽培中通过施肥、疏雄、拉枝等方式以保证充足的营养资源或调控资源分配, 从而改变雌雄比例<sup>[55-56]</sup>。

### 2.3.4 胡桃科植物的成花诱导基因及其功能

植物的成花诱导是一个复杂的生理过程, 是多基因协同表达调控的结果, 目前在拟南



芥等模式植物上已绘制出初步的调控网络<sup>[57]</sup>。植物将不同内源激素和外源环境变化转化为成花诱导信号，最终通过春化途径、温度途径、光周期途径、赤霉素途径、自主途径和年龄途径将开花信号汇集到少数成花基因 *SOCI* (*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1*) 和 *FT* (*FLOWERING LOCUS*)<sup>[58]</sup>，它们激活 *CAL* (*CAULIFLOWER*)、*LFY* (*LEAFY*)、*API* (*APETALA1*)、*SEPALLATA3* (*SEP3*) 和 *FRUITFULL* (*FUL*) 等花分生组织特征基因的表达<sup>[59-60]</sup>，使拟南芥茎尖分生组织转变为花分生组织。

迄今为止，已有的研究结果尚无法证明胡桃科植物的成花诱导途径与拟南芥等模式植物相似，但目前利用组学手段挖掘到的胡桃科植物的成花基因及其表达模式与拟南芥相符。研究表明胡桃科植物的花芽中 *LFY* 和 *API* 的表达最高，调控其从营养生长向生殖生长转变；伴随雌花芽分化，*JrCO* (*CONSTANS*) 蛋白通过与 *JrNF-YB* (*NUCLEAR FACTOR Y*) 蛋白和 *JrNF-YC* 蛋白结合形成三聚复合蛋白来结合 *JrFT* 启动子<sup>[61-62]</sup>，进而调控 *JrFT* 基因的转录表达，使 *FT* 基因的表达量逐渐上升，对成花起正调控作用<sup>[63-64]</sup>；胡桃科植物芽休眠结束时，抑花基因 *TFL1* (*TERMINAL FLOWER1*) 表达下调，成花基因 *FT* 表达上调，进而激活 *SOCI*，促进下游基因 *CAL*、*LFY* 和 *API* 表达，从而诱导胡桃科植物开花<sup>[22, 65]</sup>。在拟南芥中过表达核桃 *LFY*、*FT* 基因后，植株提早开花，推测其正向调控核桃成花<sup>[66-67]</sup>；山核桃的 *SVP* (*SHORT VEGETATIVE PHASE*) 基因和核桃的 *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*) 基因异源转化拟南芥后，过表达植株花期延迟，推测其抑制胡桃科植物的成花<sup>[68-69]</sup>，且 *SVP* 的过表达植株还有花瓣缺失、雄蕊减少等表型，说明 *CcSVP* 对于植株的花型和花期均有着重要的影响；蛋白质互作试验发现 *CcSVP* 与 *CcAPI*、*CcSOCI* 间存在互作<sup>[68-69]</sup>。

但由于胡桃科植物多为木本植物，基因功能研究受童期长、再生困难、遗传转化体系不成熟等众多因素限制，其成花诱导分子调控网络仍不清楚，而童期决定机制和雌雄花芽分化差异机制的研究和阐述有助于揭开胡桃科植物的成花奥秘，为早实品种和高产品种选育奠定理论基础。

### 3 胡桃科植物的花器官分化及其特征基因

#### 3.1 花发育模型

随着花分生组织的不断发育，在花器官特征基因 (ABCDE 类基因) 经历时空差异表达，形成不同的花器官。“ABCDE”花发育模型中，A+E 基因共同调控萼片分化；A+B+E 基因调控花瓣形成；B+C+E 基因调控雄蕊发育；C+E 基因可以调控心皮的发育；胚珠的发育由 B, C, D, E 四类基因共同调控<sup>[70]</sup>，E 类基因参与每轮花发育过程中花器官的形成，并与 A、B、C 类基因组成“四聚体模型”的复合体<sup>[71]</sup>。花器官特征基因除 A 类基因的 *AP2* 是 ERF 家族外，其余基因及成花途径中的 *FLC*、*SVP*、*SOCI* 等基因均为 MADS-box 转录因子，利用转录组测序分析山核桃不同发育阶段雌雄花差异基因的表达，发现多个与花性别分化相关的 MADS-box 在雌、雄花中高表达，表明该基因家族在花器官的发育与分化中

发挥了重要作用。

### 3.2 MADS-box 基因家族调控胡桃科花器官发育

MADS-box 家族成员不仅是开花调控的关键转录因子，也是花器官发育中重要决定基因。根据系统进化关系、基因结构和蛋白结构的不同，MADS-box 基因在现存的动物、植物和真菌中被分为 I 型 (Type I) 和 II 型 (Type II) 两大类型。在植物中 MIKCC 型基因和 MIKC\* 型基因一起构成 II 型 MADS-box 基因<sup>[72]</sup>。对被子植物中的 MIKCC 型 MADS-box 基因进行的系统发育分析，将 MADS-box 基因主要分为 12 个主要的亚家族：AGL6、SEP、AP1、SOC1、AGL12、AP3/PI、SVP、AGL15、AGL17、BS、FLC 和 AG 亚家族<sup>[72]</sup>。因为花器官模型 ABCDE 模型的提出，所以这些亚家族中主要以 A 类 AP1、B 类 AP3/PI、C 类 AG、E 类 SEP 四个亚家族在拟南芥花器官研究中最为深入<sup>[72]</sup>。目前已对山核桃、核桃、核桃楸基因组中的 MADS-box 家族成员进行了鉴定分析 (表 1)，其中核桃基因组中的 MADS-box 家族成员数最多为 77 个<sup>[35, 72]</sup>。

表 1 胡桃科 MADS-box 基因家族的基因个数

Table 1 Number of genes in MADS-box gene family of Juglandaceae

胡桃科	总数	I 型	II 型	AP1	AP3	AG	SEP	参考文献
Juglandaceae	Total numbers	Type I	Type II					References
山核桃	66	16	50	7	3	3	4	[72]
<i>Carya cathayensis</i> S.								
薄壳山核桃	33	3	30	6	2	2	4	[65]
<i>Caraya illinoensis</i> K.								
核桃楸	67	19	48	2	3	3	2	[72]
<i>J. Mandshurica</i> M.								
核桃	77	25	52	6	5	3	5	[72]
<i>J. regia</i> L.								

AP1 属于 A 类花器官特征基因，决定花分生组织的形成及萼片、花瓣花器官原基的发生，与 B 类基因相互作用调控第二轮花器官发育<sup>[73]</sup>。B 类基因包含 AP3 和 PI 两个亚家族，主要负责花瓣和雄蕊的发育。AP3 亚家族中有 AP3 和 TM6 两个分支。存在两个基因分支的物种中，AP-3like 和 TM6-like 基因功能出现分化，TM6-like 基因只参与调控雄蕊的发育<sup>[74]</sup>。山核桃 *CcAP3-1*、*CcAP3-2* 在雌雄花中都有表达，但两者的转录本异构体并不相同，推测其分别响应不同途径的信号而调控雌雄花不同的成花途<sup>[72]</sup>。AG 是目前报道最为广泛的 C 类基因，调控雄蕊和心皮原基的发育。山核桃中 *CcAG-1* 基因在雄花中不表达，推测该基因可能仅与山核桃雌花形成相关<sup>[72]</sup>。在拟南芥中过表达核桃 *JrAG1* 植株雄蕊异常，而过表达 *JrAG2* 基因的植株出现莲座叶较小、早花性状<sup>[66]</sup>，尽管都为 AG 基因，其同源基因调控的功能也有所不同。D 类基因包含 STK 和 SHP1/SHP2 两个分支，主要在胚珠、果实

开裂区域表达，调控胚珠发育、果实发育和开裂<sup>[75]</sup>。E类基因主要参与调节花器官，胚珠（珠被）和种子发育，玉米和水稻中研究发现 *AGL6* 与 *SEP* 亚家族关系密切，可能在雌雄配子体发育中发挥作用<sup>[76]</sup>。在雌花盛开期，薄壳山核桃同源基因 *CiAGL6* 表达量最高，对雌花形成可能有重要调控作用<sup>[77]</sup>。其他 MADS-box 家族成员在胡桃科植物花器官发育中也发挥重要作用，如：拟南芥 *AGL15* 能增强体细胞胚发育<sup>[78]</sup>，薄壳山核桃同源基因 *CiMADS9* 在生殖器官中的表达量远高于营养器官，雄花中表达量高于雌花；拟南芥中异源过表达 *CiMADS9*，转基因植株表现为叶片增加，且开花延迟，推测 *CiMADS9* 参与了薄壳山核桃的开花期及雌雄器官的发育调控<sup>[79]</sup>。MADS-box 同源基因的调控功能存在多样性：山核桃中同源基因 *CcAGL24a* 和 *CcAGL24b* 在心皮发育调控中存在功能差异，过表达 *CcAGL24a* 拟南芥植株心皮变短变粗，而过表达 *CcAGL24b* 植株心皮变长、萼片变大且呈凹陷状态<sup>[73]</sup>。检测山核桃雌花发育过程中 *CcAGL24*、*CcSOC1* 和 *CcAPI* 的表达情况，发现 *CcAGL24* 的表达高峰最先出现，*CcSOC1* 次之，*CcAPI* 最晚，推测三者在山核桃雌花开花网络中的可能顺序位点从上到下依次为 *CcAGL24*、*CcSOC1* 和 *CcAPI*<sup>[80]</sup>，且 *CcAGL24* 与 *CcAPI* 存在互作关系<sup>[81]</sup>。

表 2 胡桃科 MADS-box 基因及其表达调控

Table 2 MADS-box genes and their expressions in Juglandaceae

物种 Species	基因 Genes	类型 Types	表达情况及调控功能 Expression and regulatory function	参考文献 References	
山核桃 <i>Carya cathayensis</i> S.	<i>CcSEP-1</i>	E类 Class E	雌花分化后期高表达 High expression at late stage of female flower differentiation	[72]	
	<i>CcSEP-2/4</i>	E类 Class E	在雌雄花中均有表达，但雄花中表达高于雌花 It was expressed in both male and female flowers, but the expression in male flowers was higher than that in female flowers.		
	<i>CcSVP</i>		开花抑制子，雌花分化前期低表达 Flowering inhibitor, low expression in early stage of female flower differentiation		
	<i>CcAPI</i>	A类 Class A	在雌花分化后期和雄花分化初期高表达 It is highly expressed in the late stage of female flower differentiation and the early stage of male flower differentiation.		
	<i>CcSOC1</i>		开花促进因子，且雌花中表达高于雄花 Flowering promoting factors, and the expression in female flowers is higher than that in male flowers.		
	<i>CcAGL24a</i>		促进植株提早开花，影响心皮发育，与 <i>CcAPI</i> 互作 Promote early flowering of plants, affect carpel development, and interact with <i>CcAPI</i>		[69, 81]
	<i>CcAGL24b</i>		促进植株提早开花，影响心皮发育 Promote early flowering of plants, affecting carpel development		[69, 81]
薄壳山核桃 <i>Caraya illinoensis</i> K.	<i>CiMADS20/21/37</i> (AG)	C类 Class C	雌花盛花期高表达 High expression of female flowers in full-bloom stage	[65]	
	<i>CiMADS40</i> (AP3)	B类 Class B	随雌花芽不断分化，基因表达逐渐降低 With the continuous differentiation of female flower buds, gene expression gradually decreased.		
核桃楸 <i>J. Mandshurica</i> M.	<i>CiMADS9/10/19</i> (SEP)		雌花盛花期高表达 High expression of female flowers in full-bloom stage	[35]	
	<i>JmMADS28</i> (SVP)		在雌雄花芽的休眠期高表达 Highly expressed in the dormancy period of male and female flower		

核桃 <i>J. regia</i> L.	<i>JmMADS41</i> (P1)	B 类 Class B	buds 雄花开花期高表达 High expression of male flowers at flowering stage	
	<i>JmMADS27</i> (AP3)	B 类 Class B	雌花开花期高表达 High expression at flowering stage of female flowers 在雄先型品种中高表达, 可能对雄花有促进作用	
	<i>JrFUL</i>		High expression in male-precursor varieties may promote male flowers. 分化初期顶芽中高表达, 雌雄花中低表达, 可能参与核桃花芽形成	[82]
	<i>JrSOC1</i>		At the early stage of differentiation, it was highly expressed in terminal buds and lowly expressed in male and female flowers, which may be involved in the formation of <i>J. regia</i> flower buds. 早实核桃中的表达高于晚实核桃, 可能促进早花	[83]
	<i>JrAP1</i>	A 类 Class A	The expression in early-fruiting <i>J. regia</i> was higher than that in late-fruiting <i>J. regia</i> , which may promote early flowering.	[62]

因此, 胡桃科植物 MADS-box 家族基因对开花存在调控作用, 其部分基因的表达模式符合经典花发育模型, 在模式植物上的过表达会引起花器官的变化。但与拟南芥等模式植物相比, 胡桃科植物基因组信息复杂, MADS-box 基因进化明显, B 类和 C 类基因之外的基因在雌雄花器官发育中也表现出特异性; 由于同源基因转录中的可变剪切及结构基因的调控元件的差异, 其表达模式和调控功能有所不同; 且基因功能同源验证仍需突破遗传转化和长童期的瓶颈限制, 这将为深入发掘胡桃科植物的 MADS-box 基因功能, 进一步完善胡桃科植物花发育理论奠定坚实的基础

### 3.3 非编码 RNA 与花器官分化

非编码 RNA (ncRNAs) 作为表观遗传的一种<sup>[84]</sup>, 虽不编码蛋白质, 却在植物生长发育过程中发挥重要的调控作用<sup>[85]</sup>。主要包括小 RNA (microRNA, miRNA)、小干扰 RNA (small interfering RNA, siRNA)、长链非编码 RNA (long noncoding, lncRNA) 和环状 RNA (circular RNA, circRNA) 等<sup>[86]</sup>。已报道 miRNA 能够诱导植物成花、调控花发育和雄性不育。lncRNA 能与 miRNA 互作进而控制花发育、生殖结构发育、基因沉默和转录调控等过程<sup>[87]</sup>。山核桃花中检测到保守 miRNA 家族的许多成员, 其靶基因的表达模式与相关 miRNA 的表达模式相反, 表明 miRNA 可能在山核桃的成花中具有重要功能<sup>[88]</sup>, 研究发现雌花中多个 circRNA 可以与 miR167 协作共同调控 *FT* 的表达<sup>[89]</sup>。拟南芥中发现过表达 miR156, 会增强其与促花因子 *SPL* 作用, 降低 *SPL* 表达活性, 延迟开花时间。利用核桃雌花芽和叶芽发育的 miRNA-seq 数据库进行分析, 鉴定出雌花芽中比叶芽高表达的差异 miRNA (如 miR156、miR157), 推测其与雌花发育相关<sup>[90]</sup>。早实核桃香玲和西岭花发育研究均证实 *SPL* 为 miR156/157 的靶基因, 调控其二次梢的花芽分化<sup>[90-91]</sup>。山核桃雌花发育中发现 lncRNA 的差异表达及其靶向基因可通过影响 JA 和 ABA 激素信号传导途径影响山核桃雌花的发育调控<sup>[35]</sup>, 表明 lncRNAs 可通过多条信号途径参与调控花器官分化。

非编码特性使 ncRNAs 比蛋白编码基因更快的做出反应, 这使其在雌雄花分化中发挥重要功能。此外, 时空特异性表达使其能够精细调控植物生长, 发挥独特功能。限于研究

手段的缺乏，现有研究多在基因组水平对 ncRNAs 的表达进行研究，基因沉默（VIGS）、基因敲除（CRISPR/CAS9 系统）等技术已初步融入到 ncRNAs 的精确功能研究中<sup>[92]</sup>，未来，利用更多新技术及研究手段，如 RNA 结构计算分级、单细胞测序、单分子测序等融合到园艺植物 ncRNAs 的识别、鉴定及功能分析中，继续完善成花途径的调控网络图，挖掘花性别决定关键基因，将 ncRNAs 发展成精准育种的有力工具。

#### 4 讨论与展望

花是高等植物生长发育过程中非常重要的生殖器官，绝大部分被子植物都形成完全花，但也有少部分植物出现雌雄异花，形成单性花。其中雌雄异花植物黄瓜拥有丰富的雌、雄及两性花类型，通过不同组合形成 8 种性别类型，目前其性别决定的三位点基因模型及乙烯代谢调控雌花分化研究较为深入，丰富的植株类型及生长周期短使其成为研究性别分化的模式植物之一<sup>[93]</sup>。参考葫芦科植物的性别研究史，胡桃科植物花发育历程长，从雌、雄花分化到开花散粉长达一年之多，其遗传背景复杂，受内外多种因素综合调控，目前该科植物花发育的调控研究主要侧重于花芽分化的形态学解析，基于生物组学数据筛选雌雄花分化差异表达基因及在拟南芥等模式植物上进行异源验证，该通路基因调控网络研究较为薄弱，从分子调控机制研究到调控花芽分化质量和提高雌雄花比例的技术应用还有很长的路可走，未来可从以下几个方面开展工作：

（1）挖掘创建胡桃科植物雌雄花特异性状资源，建立健全快速表型鉴定体系。寻找早花品种、多雌花品种和性别分化特异资源（如两性花资源），利用基因编辑技术获得特异基因的突变体植株、对特异基因进行数字化标记可克服基因功能验证的表型障碍，快速识别基因作用位点，对进一步挖掘雌花特异表达基因奠定基础，未来利用数量性状遗传定位解析位置效应与雌雄花性别决定，对调控胡桃科植物的雌雄花比率有重大意义。

（2）利用生物技术手段，联合解析胡桃科作物花发育机制。随着胡桃科植物基因组数据库的建立，单细胞测序和空间转录组学从转录水平上有利于笔者对花发育关键基因的聚焦，非编码 RNA 测序从表观遗传和转录调控角度助力基因功能的解析，利用代谢组学探索各激素信号及糖代谢转运对花发育决定系统的多样化研究奠定基础。针对 MADS-box 同源基因具有不同的调控功能，可利用基因编辑技术靶向特定调控区域来达到调节特定功能的目的，从而降低对非目标性状的不良影响。

（3）多途径进行目的基因的功能验证，完善胡桃科植物遗传转化体系。黄瓜作为研究性别分化的模式植物，通过鉴定其异源转化植株可克服胡桃科植株童期长的障碍。此外，目前胡桃科植物已成功建立单芽茎段及离体种胚快繁体系<sup>[94-95]</sup>，病毒介导的基因沉默及愈伤的瞬时转化技术实现基因在细胞中的瞬时表达<sup>[96-97]</sup>，未来稳定遗传转化体系的建立需突破植株难生根、不成苗等问题，解决植物同源遗传转化问题对基因功能验证有积极影响，一旦性别决定基因和相关调控网络被发现，设计和开发雌雄异株植物将变得可行和具有实



用价值。这样，异花授粉可以用来避免近交衰退，授粉树的配置可以保证雌株植物足够的生育力和产量。

### 参考文献 References:

- [1] 马红叶, 张文娥, 潘学军, 韦茜, 黄伟. 胡桃科植物的化感作用及其应用前景综述[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(20): 57-63.  
MA Hongye, ZHANG Wen'e, PAN Xuejun, WEI Qian, HUANG Wei. Allelopathy of Juglandaceae plants and its application prospect[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(20): 57-63.
- [2] 左继林, 贺义昌, 黄建建, 翟敏, 翟茂根. 赣西引种不同品种薄壳山核桃花期特性观测与比较[J]. 北方园艺, 2022(4): 45-50.  
ZUO Jilin, HE Yichang, HUANG Jianjian, ZHAI Min, ZHAI Maogen. Observation and comparison of flowering phenology of different *Carya illinoensis* varieties in western Jiangxi[J]. Northern Horticulture, 2022(4): 45-50.
- [3] 欧阳章维, 张文娥, 赵婷, 张鸿志, 张文龙, 彭剑, 潘学军. 化学疏雄对泡核桃树体营养、成花及坚果产量和品质的影响[J]. 中国南方果树, 2022, 51(6): 228-234.  
OUYANG Zhangwei, ZHANG Wen'e, ZHAO Ting, ZHANG Hongzhi, ZHANG Wenlong, PENG Jian, PAN Xuejun. Effects of chemical male sterility on tree nutrition, flowering and nut yield and quality of *Juglans sigillata*[J]. South China Fruits, 2022, 51(6): 228-234.
- [4] 姚小华, 常君, 王开良. 中国薄壳山核桃[M]. 北京: 科学出版社, 2014.  
YAO Xiaohua, CHANG Jun, WANG Kailiang. The research proceeding of pecan in China[M]. Beijing: Science Press, 2014.
- [5] 张志华, 裴东. 核桃学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2018.  
ZHANG Zhihua, PEI Dong. Walnut science[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018.
- [6] 李敏, 刘媛, 赵勇刚, 孙明高, 张宪省, 杨克强, 王钧毅, 郭起荣. 核桃花器官变异的研究[J]. 园艺学报, 2009, 36(1): 21-26.  
LI Min, LIU Yuan, ZHAO Yonggang, SUN Minggao, ZHANG Xiansheng, YANG Keqiang, WANG Junyi, GUO Qirong. Studies on floral variation in walnut (*Juglans regia* L.)[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2009, 36(1): 21-26.
- [7] 王企, 曹尚银, 陈利娜, 刘贝贝, 李好先. 核桃雌雄异熟性研究进展[J]. 中国果树, 2018(3): 65-71.  
WANG Qi, CAO Shangyin, CHEN Lina, LIU Beibei, LI Haoxian. Research progress on dichogamy of *Juglans regia*[J]. China Fruits, 2018(3): 65-71.
- [8] 于栋, 赵钰, 韩立群, 郭彩华, 亢超, 马凯, 牛建新. 雌、雄先型核桃品种花芽分化过程比较研究[J]. 果树学报, 2022, 39(6): 1054-1062.  
YU Dong, ZHAO Yu, HAN Liqun, GUO Caihua, KANG Chao, MA Kai, NIU Jianxin. Comparative study on flower bud differentiation of female and male early blooming type walnut varieties[J]. Journal of Fruit Science, 2022, 39(6): 1054-1062.
- [9] 赵书岗, 王红霞, 张志华. 核桃雌雄异熟性研究进展[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(17): 3466-3470.  
ZHAO Shugang, WANG Hongxia, ZHANG Zhihua. Research advances on dichogamy of walnut[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2011, 50(17): 3466-3470.
- [10] 蔡虎. 泡核桃‘黔核7号’授粉受精生物学特性研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.  
CAI Hu. Study on the biological characteristics of pollination and fertilization of *Juglans sigillata* Dode ‘Qianhe

- 7' [D]. Guiyang: Guizhou University, 2023.
- [11] 张志华, 高仪, 王文江, 谷瑞升, 罗秀钧, 王汉涛. 核桃雌雄异熟性研究[J]. 园艺学报, 1993, 20(2): 133-138.
- ZHANG Zhihua, GAO Yi, WANG Wenjiang, GU Ruisheng, LUO Xiujun, WANG Hantao. Studies on the dichogamy of walnut[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1993, 20(2): 133-138.
- [12] 施亚晨. 美国山核桃雌雄异熟性初步研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2015.
- SHI Yachen. Preliminary study on dioecious sex of *Carya cathayensis*[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2015.
- [13] BERTIN R, NEWMAN C M. Dichogamy in angiosperms[J]. The Botanical Review, 1993, 59: 112-152.
- [14] SARGENT R D, MANDEGAR M A, OTTO S P. A model of the evolution of dichogamy incorporating sex-ratio selection, anther-stigma interference, and inbreeding depression[J]. Evolution, 2006, 60(5): 934-944.
- [15] AONUMA W, KAWAMOTO H, KAZAMA Y, ISHII K, ABE T, KAWANO S. Male/female trade-off in hermaphroditic Y-chromosome deletion mutants of the dioecious plant *Silene latifolia*[J]. Cytologia, 2021, 86(4): 329-338.
- [16] 杨文衡, 梁君武, 白碧君, 庚福云, 赵永才, 张全玲. 核桃授粉结实特性的研究[J]. 河北农业大学学报, 1963, 2(2): 117-122.
- YANG Wenheng, LIANG Junwu, BAI Bijun, GENG Fuyun, ZHAO Yongcai, ZHANG Quanling. Study on pollination and fruiting characteristics of *Juglans regia*[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 1963, 2(2): 117-122.
- [17] 张毅萍, 吴帼英. 核桃雌雄异熟性的初步研究 [J]. 林业科学, 1965, 1(1): 57-61.
- ZHANG Yiping, WU Guoying. Preliminary study on dichogamy of *Juglans regia*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1965, 1(1): 57-61.
- [18] THOMPSON T E, OLSON W H. Climatic effects on heterodichogamy in pecan[J]. Pecan South, 2006, 39(10): 32-37.
- [19] POLITO V S, LI N Y. Pistil late flower differentiation in English walnut (*Juglans regia* L.): A developmental basis for heterodichogamy[J]. Scientia Horticulturae, 1985, 26(4): 333-338.
- [20] 曹尚银, 张秋明, 吴顺. 果树花芽分化机理研究进展[J]. 果树学报, 2003, 20(5): 345-350.
- CAO Shangyin, ZHANG Qiuming, WU Shun. Advances in reaserch on the mechanism of flower-bud differentiation of Fruit trees[J]. Journal of Fruit Science, 2003, 20(5): 345-350.
- [21] QUAN S W, NIU J X, ZHOU L, XU H, MA L, QIN Y. Stages identifying and transcriptome profiling of the floral transition in *Juglans regia*[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 7092.
- [22] HASSANKHAH A, RAHEMI M, RAMSHINI H, SARIKHANI S, VAHDATI K. Flowering in Persian walnut: patterns of gene expression during flower development[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 136.
- [23] 李中涛, 李永泽. 核桃芽发育特性的研究 [J]. 园艺学报, 1965(2): 61-69.
- LI Zhongtao, LI Yongz. A study on the developmental characteristics of walnut buds[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1965(2): 61-69.
- [24] 韩其谦, 杨文衡. 核桃雌花分化及其发育动态的观察[J]. 河北农业大学学报, 1985, 8(2): 24-29.
- HAN Qiqian, YANG Wenheng. The morphological observation of pistillate flower differentiation and its development of walnut[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 1985, 8(2): 24-29.
- [25] 刘雨, 常君, 任华东, 杨水平, 姚小华, 王开良, 陈宇, 傅国林, 周建光. 薄壳山核桃雌花发育的解

- 剖学研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2018, 40(6): 32-37.
- LIU Yu, CHANG Jun, REN Huadong, YANG Shuiping, YAO Xiaohua, WANG Kailiang, CHEN Yu, FU Guolin, ZHOU Jianguang. A study on anatomy of development of female flower in *Carya illinoensis*[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2018, 40(6): 32-37.
- [26] ZHANG W E, LI J J, ZHANG W L, NJIE A, PAN X J. The changes in C/N, carbohydrate, and amino acid content in leaves during female flower bud differentiation of *Juglans sigillata*[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2022, 44(2): 19.
- [27] 夏雪清, 郝荣庭. 核桃雌花芽的生理分化和形态分化时期[J]. 河北农业大学学报, 1989, 12(1): 18-21.
- XIA Xueqing, XI Rongting. The periods of physiological and morphological differentiation of pistillate flower buds in walnut (*Juglans regia* L.)[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 1989, 12(1): 18-21.
- [28] 李永涛, 赵勇刚, 杨克强, 房瑶瑶, 侯立群. 早实核桃花器官发育的解剖学研究[J]. 园艺学报, 2011, 38(3): 434-440.
- LI Yongtao, ZHAO Yonggang, YANG Keqiang, FANG Yaoyao, HOU Liqun. Studies on floral organ development process of precocious walnut (*Juglans regia*) by anatomia[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2011, 38(3): 434-440.
- [29] 荣瑞芬, 郝荣庭. 核桃雄花芽形态分化及发育的观察[J]. 河北农业大学学报, 1991, 14(1): 44-46.
- RONG Ruifen, XI Rongting. The morphological observation on staminate flower bud differentiation and subsequent development of walnut[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 1991, 14(1): 44-46.
- [30] 常君, 任华东, 刘雨, 傅国林, 董海日, 姚小华, 王开良. 薄壳山核桃雄花芽分化的解剖学研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2019, 41(2): 33-38.
- CHANG Jun, REN Huadong, LIU Yu, FU Guolin, DONG Hairi, YAO Xiaohua, WANG Kailiang. Morphological observation of staminate flower bud differentiation of pecan (*Carya illinoensis*) [J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2019, 41(2): 33-38.
- [31] 高英, 董宁光, 张志宏, 张俊佩, 裴东. 早实核桃雌花芽分化外部形态与内部结构关系的研究[J]. 林业科学研究, 2010, 23(2): 241-245.
- GAO Ying, DONG Ningguang, ZHANG Zhihong, ZHANG Junpei, PEI Dong. Relationship between external morphology and anatomical structure of precocious walnut during pistillate flower-bud differentiation[J]. Forest Research, 2010, 23(2): 241-245.
- [32] 韩明慧, 彭方仁, 邓秋菊, 谭鹏鹏. 薄壳山核桃雌雄花芽分化外部形态与内部结构的关系[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(6): 1-7.
- HAN Minghui, PENG Fangren, DENG Qiuju, TAN Pengpeng. Observation of morphological and anatomical characters on staminate and pistillate flower differentiation in *Carya illinoensis* (Wangenh.) C. Koch[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2017, 41(6): 1-7.
- [33] SLADKÝ Z. The role of endogenous growth regulators in the differentiation processes of walnut (*Juglans regia* L.) [J]. Biologia Plantarum, 1972, 14(4): 273-278.
- [34] 童本群, 郝忠颖. 核桃雌花分化的内源激素模式[J]. 林业科学, 1991, 27(4): 401-409.
- TONG Benqun, HAO Zhongying. The pattern of endogenous hormones of pistillate flower differentiation in walnut (*Juglans regia* L.) [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1991, 27(4): 401-409.
- [35] LI X, HAN R, CAI K W, GUO R X, PEI X N, ZHAO X Y. Characterization of phytohormones and transcriptomic profiling of the female and male inflorescence development in manchurian walnut (*Juglans mandshurica* Maxim.) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(10): 5433.

- [36] 田小琴, 娄丽, 冷天凤. 串核桃雌花芽分化内源激素和多胺含量变化的研究[J]. 贵州林业科技, 2021, 49(1): 7-11.  
TIAN Xiaoqin, LOU Li, LENG Tianfeng. Study on the changes of endogenous hormones and polyamine contents in female flower bud differentiation of String Walnut[J]. Guizhou Forestry Science and Technology, 2021, 49(1): 7-11.
- [37] 董硕. 核桃雌雄性别分化生理特性研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2008.  
DONG Shuo. Study on physical characteristics of walnut male and female sex differentiation[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2008.
- [38] 王鑫. 植物生长调节物质对核桃花芽分化和产量的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.  
WANG Xin. Effects of plant growth regulators on flower bud differentiation and Yield of *Juglans regia* L.[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2021.
- [39] 李晓东. 多胺在核桃雌雄花芽孕育和分化中的作用研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2002.  
LI Xiaodong. Studies on function of polyamines during the initiation and differentiation of male and female buds in walnut[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2002.
- [40] 陈海江, 徐继忠, 李晓东, 王艳辉. 外源多胺对核桃雌花芽生理分化期内源激素的影响[C]//第三届全国干果生产与科研进展学术研讨会论文集, 2003: 205-209.  
CHEN Haijiang, XU Jizhong, LI Xiaodong, WANG Yanhui. Effects of exogenous polyamines on endogenous hormones during physiological differentiation of walnut female flower buds[C]//Proceedings of the 3rd National Symposium on Dried Fruit Production and Research Progress, 2003: 205-209.
- [41] 徐继忠, 李晓东, 张志华, 陈海江, 王艳辉. 核桃雌雄异熟型品种花芽分化期叶片和芽内源多胺含量的变化 [J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 363-365.  
XU Jizhong, LI Xiaodong, ZHANG Zhihua, CHEN Haijiang, WANG Yanhui. Changes of endogenous polyamines in leave and buds of dichogamous English walnut (*Juglans regia* L.) during flower bud differentiation[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33(2): 363-365.
- [42] 王树尧, 王朝晖, 邓军, 冯来荣, 刘贵福, 李云霖, 侯亚昆, 王华礼. 外源多胺对核桃雌雄数量的影响 [J]. 绿色科技, 2019, 21(11): 143-144.  
WANG Shuyao, WANG Zhaohui, DENG Jun, FENG Lairong, LIU Guifu, LI Yunlin, HOU Yakun, WANG Huali. Effects of exogenous polyamines on the number of male and female walnuts[J]. Journal of Green Science and Technology, 2019, 21(11): 143-144.
- [43] HASSANKHAH A, RAHEMI M, MOZAFARI M R, VAHDATI K. Flower development in walnut: Altering the flowering pattern by gibberellic acid application[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2018, 46(2): 700-706.
- [44] KRAUS E J, KRAYBILL H R. Vegetation and reproduction with special reference to the tomato[M]. Corvallis, Or, 1918.
- [45] 樊卫国, 龙令炉, 龙登楷. 中国的湖南山核桃 [M]. 北京: 科学出版社, 2018.  
FAN Weigu, LONG Linglu, LONG Dengkai. *Carya hunanensis* in China[M]. Beijing: Science Press, 2018.
- [46] 李小永, 田小琴. 贵州省串核桃雌花芽分化期生理特性变化[J]. 安徽农学通报, 2023, 29(8): 90-93.  
LI Xiaoyong, TIAN Xiaoqin. Changes of physiological characteristics during female flower bud differentiation of walnut in Guizhou Province[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2023, 29(8): 90-93.
- [47] 谢静. 薄壳山核桃开花生物学特性研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2013.  
XIE Jing. Study on flowering biological characteristics of *Carya illinoensis*[D]. Nanjing: Nanjing Forestry

University, 2013.

- [48] 夏国华, 黄坚钦, 解红恩, 王正加, 汪樟春, 刘力. 山核桃不同器官矿质元素含量的动态变化[J]. 果树学报, 2014, 31(5): 854-862.  
XIA Guohua, HUANG Jianqin, XIE Hongen, WANG Zhengjia, WANG Zhangchun, LIU Li. Dynamic changes of mineral elements in different organs of hickory (*Carya cathayensis*)[J]. Journal of Fruit Science, 2014, 31(5): 854-862.
- [49] 李晶晶, 潘学军, 张文娥. 铁核桃叶片矿质元素和内源激素含量与雌花芽分化的关系[J]. 西北植物学报, 2016, 36(5): 971-978.  
LI Jingjing, PAN Xuejun, ZHANG Wene. Relationship between mineral nutrients, hormone content and flower bud differentiation of *Juglans sigillata*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2016, 36(5): 971-978.
- [50] 魏海林, 欧阳群文, 蒋瑶. 薄壳山核桃成花坐果的主要机理、影响因素及其促进措施[J]. 湖南农业科学, 2021(8): 106-111.  
WEI Hailin, OUYANG Qunwen, JIANG Yao. Review on the main mechanism and factors affecting the flowering and Fruit-setting of *Carya illinoensis* and its technical measures of high yield cultivation[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2021(8): 106-111.
- [51] 谢田朋. 青藏高原高寒草甸典型克隆植物黄帚囊吾的繁殖对策研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2014.  
XIE Tianpeng. Reproductive strategies of typical clonal plant *Ligularia virgaurea* at alpine meadow in Qinghai-Tibetan Plateau[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2014.
- [52] HUTCHINGS M J. Resource allocation patterns in clonal herbs and their consequences for growth[M]//Plant Resource Allocation. Amsterdam: Elsevier, 1997: 161-189.
- [53] BRUNET J. Sex allocation in hermaphroditic plants[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1992, 7(3): 79-84.
- [54] 赵志刚, 杜国祯, 刘左军. 雌雄同花植物的性分配[J]. 生态学报, 2005, 25(10): 2725-2733.  
ZHAO Zhigang, DU Guozhen, LIU Zuojun. Sex allocation in hermaphroditic plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(10): 2725-2733.
- [55] 王金金. 疏雄对泡核桃树体养分、产量与坚果品质的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2021.  
WANG Jinjin. Effect of thinning male flowers on nutrient, yield and nut quality of *Juglans sigillata* Dode.[D]. Guiyang: Guizhou University, 2021.
- [56] 蔡虎, 张文娥, 吴浪, 樊卫国, 王金金, 彭剑, 江辉, 曹景富, 潘学军. 拉枝对黔核7号泡核桃叶片营养、成花及坚果品质的影响[J]. 果树学报, 2022, 39(1): 60-67.  
CAI Hu, ZHANG Wen'e, WU Lang, FAN Weiguo, WANG Jinjin, PENG Jian, JIANG Hui, CAO Jingfu, PAN Xuejun. Effects of branch bending angle on leaf nutrition, flower formation and nut quality of Qianhe 7 walnut[J]. Journal of Fruit Science, 2022, 39(1): 60-67.
- [57] BLÜMEL M, DALLY N, JUNG C. Flowering time regulation in crops—what did we learn from *Arabidopsis*? [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2015, 32: 121-129.
- [58] FORNARA F, DE MONTAIGU A, COUPLAND G. SnapShot: Control of flowering in *Arabidopsis*[J]. Cell, 2010, 141(3): 550-550. e2.
- [59] LEE J H, RYU H S, CHUNG K S, POSÉ D, KIM S, SCHMID M, AHN J H. Regulation of temperature-responsive flowering by MADS-box transcription factor repressors[J]. Science, 2013, 342(6158): 628-632.
- [60] MATÍAS-HERNÁNDEZ L, AGUILAR-JARAMILLO A E, CIGLIANO R A, SANSEVERINO W,



- PELAZ S. Flowering and trichome development share hormonal and transcription factor regulation[J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(5): 1209-1219.
- [61] 何富强. 核桃 *LFY* 同源基因的克隆和表达 [D]. 保定: 河北农业大学, 2011.  
HE Fuqiang. Molecular cloning and expression pattern of a *LFY* homologous gene from *Juglans regia* L.[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2011.
- [62] 叶春秀, 牛建新. 新疆核桃 *API* 同源基因部分片段的克隆与表达分析[J]. 石河子大学学报 (自然科学版), 2011, 29(6): 679-682.  
YE Chunxiu, NIU Jianxin. Cloning and expression analysis of the *API* Homolog gene in *Juglans regia* L.[J]. Journal of Shihezi University (Natural Science), 2011, 29(6): 679-682.
- [63] 全绍文. 核桃 *GRAS* 基因家族分析及 *JrCOs* 和 *JrNF-Ys* 蛋白协同调控 *JrFT* 基因转录机制的研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2020.  
QUAN Shaowen. Characterization of *GRAS* gene family and study on the mechanism of *JrCOs* proteins and *JrNF-Y* proteins coordinately regulate *JrFT* gene transcription in walnut (*Juglans regia* L.)[D]. Shihezi: Shihezi University, 2020.
- [64] 袁星. 核桃 *COL* 和 *PEBP* 基因家族分析及 *JrCO* 和 *JrNF-Y* 协同调控 *JrFT* 转录分子机制研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2023.  
YUAN Xing. Analysis of walnut *COL* and *PEBP* gene families and the molecular mechanism of *JrCO* and *JNF-Y* synergistically regulating transcription[D]. Shihezi: Shihezi University, 2023.
- [65] WANG M, XI D, CHEN Y, ZHU C C, ZHAO Y Q, GENG G M. Morphological characterization and transcriptome analysis of pistillate flowering in pecan (*Carya illinoensis*)[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 257: 108674.
- [66] 王萌. 基于转录组测序的核桃花芽性别分化相关基因筛选及初步功能鉴定[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.  
WANG Meng. Screening and preliminary identification of genes related to walnut flower bud sexual differentiation based on transcriptomic analysis[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020.
- [67] 金强. 新疆核桃短童期种质发掘及相关基因筛选 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.  
JIN Qiang. Identification of short-juvenility germplasm and screening of associated genes of walnuts in Xinjiang[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022.
- [68] 吴迪. 山核桃 *SVP* 基因功能研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.  
WU Di. Study on the function of *Carya cathayensis SVP* gene[D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2019.
- [69] 李财运. 山核桃 *StMADS11* 亚家族基因鉴定与功能分析 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2022.  
LI Caiyun. Identification and functional analysis of *StMADS11* subfamily genes in hickory (*Carya cathayensis* Sarg.)[D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2022.
- [70] COEN E S, MEYEROWITZ E M. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development[J]. Nature, 1991, 353(6339): 31-37.
- [71] 杜朝金, 张汉尧, 罗心平, 宋云连, 毕珏, 王跃全, 张惠云. 基因调控植物花器官发育的研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(2): 151-161.  
DU Chaojin, ZHANG Hanyao, LUO Xinping, SONG Yunlian, BI Jue, WANG Yuequan, ZHANG Huiyun. Progress in gene regulation of plant floral organ development[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, 25(2): 151-161.
- [72] 栾雨濛. 植物 *MADS-box* 基因家族与山核桃雌雄转录组分析 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.

- LUAN Yumeng. Analysis of MADS-box gene family in different plants and the flower transcriptome of *Carya cathayensis* Sarg.[D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2019.
- [73] CHEN L Y, NAN H Y, KONG L P, YUE L, YANG H, ZHAO Q S, FANG C, LI H Y, CHENG Q, LU S J, KONG F J, LIU B H, DONG L D. Soybean AP1 homologs control flowering time and plant height[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(12): 1868-1879.
- [74] CAUSIER B, CASTILLO R, XUE Y B, SCHWARZ-SOMMER Z, DAVIES B. Tracing the evolution of the floral homeotic B- and C-function genes through genome synteny[J]. Molecular Biology and Evolution, 2010, 27(11): 2651-2664.
- [75] 王莹, 穆艳霞, 王锦. MADS-box 基因家族调控植物花器官发育研究进展[J]. 浙江农业学报, 2021, 33(6) : 1149-1158.
- WANG Ying, MU Yanxia, WANG Jin. Research progress of floral development regulation by *MADS*-box gene family[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2021, 33(6): 1149-1158.
- [76] KOO S C, BRACKO O, PARK M S, SCHWAB R, CHUN H J, PARK K M, SEO J S, GRBIC V, BALASUBRAMANIAN S, SCHMID M, GODARD F, YUN D J, LEE S Y, CHO M J, WEIGEL D, KIM M C. Control of lateral organ development and flowering time by the *Arabidopsis thaliana* MADS-box Gene *AGAMOUS*-LIKE6[J]. Plant Journal, 2010, 62(5): 807-816.
- [77] 王敏, 席东, 莫正海, 陈于, 赵玉强, 朱灿灿. 薄壳山核桃 *CiAGL6* 基因的克隆、亚细胞定位及表达 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2020, 44(4) : 63-69.
- WANG Min, XI Dong, MO Zhenghai, CHEN Yu, ZHAO Yuqiang, ZHU Cancan. Cloning, subcellular localization and expression analysis of *CiAGL6* gene in pecan[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2020, 44(4): 63-69.
- [78] ZHENG Y M, REN N, WANG H, STROMBERG A J, PERRY S E. Global identification of targets of the *Arabidopsis* MADS domain protein *AGAMOUS*-Like15[J]. The Plant Cell, 2009, 21(9): 2563-2577.
- [79] 张计育, 莫正海, 李永荣, 王刚, 宣继萍, 贾晓东, 郭忠仁. 薄壳山核桃 *MADS*-box 基因 *CiMADS9* 的克隆与功能分析 [J]. 园艺学报, 2015, 42(6) : 1049-1056.
- ZHANG Jiyu, MO Zhenghai, LI Yongrong, WANG Gang, XUAN Jiping, JIA Xiaodong, GUO Zhongren. Cloning and functional analysis of *MADS*-box *CiMADS9* gene from *Carya illinoensis*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42(6): 1049-1056.
- [80] SHEN C, XU Y W, HUANG J Q, WANG Z J, QIU J N, HUANG Y J. Molecular characterization and expression analysis of the critical floral genes in hickory (*Carya cathayensis* Sarg.)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 83: 142-150.
- [81] 张博. 山核桃 *AGL24* 基因克隆与功能分析 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2021.
- ZHANG Bo. Cloning and Function Analysis of *AGL24* gene in *Carya cathayensis*[D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2021.
- [82] 王企, 陈利娜, 夏小丛, 敬丹, 李好先, 骆翔, 曹尚银. 核桃 *FRUITFULL* (*JrFUL*) 基因的克隆及表达分析 [J]. 果树学报, 2019, 36(8) : 992-1004.
- WANG Qi, CHEN Lina, XIA Xiaocong, JING Dan, LI Haoxian, LUO Xiang, CAO Shangyin. Cloning and expression analysis of walnut *FRUITFULL* (*JrFUL*) gene[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(8): 992-1004.
- [83] 刘朝斌, 李荣, 陈诗婷, 张茜, 张振源. 核桃开花相关基因 *JrSOC1* 的筛选及其在开花中的作用分析[J]. 西北林学院学报, 2023, 38(4) : 97-103.
- LIU Chaobin, LI Rong, CHEN Shiting, ZHANG Qian, ZHANG Zhenyuan. Identification of flowering related

- JrSOC1* gene in walnut and its role in flowering[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2023, 38(4): 97-103.
- [84] PIFERRER F. Epigenetics of sex determination and gonadogenesis[J]. Developmental Dynamics, 2013, 242(4): 360-370.
- [85] 戴倩, 宋江华. 植物 miRNA 参与非生物胁迫响应的研究进展[J/OL]. 分子植物育种: 2022: 1-7(2022-10-17). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221014.1940.022.htm>.
- DAI Qian, SONG Jianghua. Research progress of plant miRNA involved in abiotic stress response[J/OL]. Molecular plant breeding: 2022: 1-7(2022-10-17). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221014.1940.022.htm>.
- [86] YADAV A, MATHAN J, DUBEY A K, SINGH A. The emerging role of non-coding RNAs (ncRNAs) in plant growth, development, and stress response signaling[J]. Non-coding RNA, 2024, 10(1): 13.
- [87] HONG Y G, JACKSON S. Floral induction and flower formation: The role and potential applications of miRNAs[J]. Plant Biotechnology Journal, 2015, 13(3): 282-292.
- [88] SUN Z C, ZHANG L S, WANG Z J. Genome-wide analysis of miRNAs in *Carya cathayensis*[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 228.
- [89] 骆甲. 山核桃成花相关 circRNA 的挖掘与功能探究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
- LUO Jia. The research of circRNA founction in hickory flowering development[D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2019.
- [90] ZHOU L, QUAN S W, XU H, MA L, NIU J X. Identification and expression of miRNAs related to female flower induction in walnut (*Juglans regia* L.)[J]. Molecules, 2018, 23(5): 1202.
- [91] 王凤姐, 姜涛, 李明媛, 石天磊, 安孝莹, 申艳红. 早实核桃 ‘西岭’ 成花调控相关基因和 miRNA 的发掘[J/OL]. 分子植物育种: 2024: 1-24(2024-04-16). <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240415.0839.002>.
- WANG Fengniu, JIANG Tao, LI Mingyuan, SHI Tianlei, AN Xiaoying, SHEN Yanhong. Isolation of flowering-related genes and miRNAs in early bearing walnut cultivar ‘Xiling’ [J/OL]. Molecular plant breeding: 2024: 1-24(2024-04-16). <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20240415.0839.002>.
- [92] BRAVO-VÁZQUEZ L A, MÉNDEZ-GARCÍA A, CHAMU-GARCÍA V, RODRÍGUEZ A L, BANDYOPADHYAY A, PAUL S. The applications of CRISPR/Cas-mediated microRNA and lncRNA editing in plant biology: Shaping the future of plant non-coding RNA research[J]. Planta, 2023, 259(2): 32.
- [93] ZHENG J K, XIA R. Flower development and sex determination in horticultural crops[J]. Fruit Research, 2022, 2(1): 1-9.
- [94] 王沙沙, 潘学军, 张文娥. 铁核桃离体培养与快速繁殖[J]. 植物生理学报, 2014, 50(4): 527-534.
- WANG Shasha, PAN Xuejun, ZHANG Wene. *In vitro* culture and rapid propagation of *Juglans sigillata*[J]. Plant Physiology Journal, 2014, 50(4): 527-534.
- [95] 张文龙, 王沙沙, 张文娥, 潘学军. 泡核桃离体种胚快繁体系建立[J]. 植物生理学报, 2023, 59(11): 2052-2062.
- ZHANG Wenlong, WANG Shasha, ZHANG Wen'e, PAN Xuejun. Establishment of *in vitro* seed embryo rapid propagation system of *Juglans sigillata*[J]. Plant Physiology Journal, 2023, 59(11): 2052-2062.
- [96] WEI R, ZHANG W E, LI C X, HAO Z K, HUANG D, ZHANG W L, PAN X J. Establishment of *Agrobacterium*-mediated transformation system to *Juglans sigillata* Dode ‘Qianhe-7’[J]. Transgenic Research, 2023, 32(3): 193-207.
- [97] HONG Y Y, WEI R, LI C X, CAI H, CHEN E J, PAN X J, ZHANG W E. Establishment of virus-

induced gene-silencing system in *Juglans sigillata* Dode and functional analysis of *JsFLS2* and *JsFLS4*[J]. *Gene*, 2024, 913: 148385.