

我国胡桃楸的遗传育种研究进展

李佳娜, 高瑞馨* (东北林业大学, 黑龙江哈尔滨 150040)

摘要 胡桃楸是东北三大珍贵硬阔用材树种之一, 具有极高的经济和药用价值。但由于过度开采, 胡桃楸天然林资源日益枯竭, 对胡桃楸人工繁育及栽培技术研究就显得尤为重要。依据已有文献, 就胡桃楸的遗传特征、良种选育和繁育技术研究对现有文献报道进行归纳总结, 分析目前研究存在的不足, 对未来胡桃楸研究重点和发展趋势进行展望, 为胡桃楸的繁育和保护以及进一步更科学合理的研究和开发提供参考。

关键词 胡桃楸; 遗传特征; 良种选育; 繁育技术

中图分类号 S 792.132 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2020)17-0004-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.17.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress on the Genetic Breeding of *Juglans mandshurica* in China

LI Jia-na, GAO Rui-xin (Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040)

Abstract *Juglans mandshurica* is one of the three valuable hardwood species in northeast China with high economic and medicinal value. In recent years, due to over-exploitation, the natural forest resources of *Juglans mandshurica* are nearly exhausted, so it is particularly important to study the artificial breeding and cultivation techniques of *Juglans mandshurica*. This paper summarized the existing literature reports on the study of the genetic characteristics, varieties breeding and breeding techniques of *Juglans mandshurica*, analyzed the current research deficiencies, and looked forward to the future research emphasis and development trend of *Juglans mandshurica*. It will provide a theoretical basis for further breeding, protection, scientific research and development of *Juglans mandshurica*.

Key words *Juglans mandshurica*; Genetic characteristics; Varieties breeding; Breeding technique

胡桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)又名核桃楸、山核桃,为胡桃科(Juglandaceae)落叶乔木^[1]。胡桃楸是国家Ⅱ级珍稀树种,与水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)并称为我国东北地区的“三大硬阔”,具有很高的应用价值。胡桃楸主要分布于我国北部地区,大多生长于海拔400~1 000 m的山地,与其他树种构成混交林,喜光及湿润的环境,在野生林中自然更新良好。成年胡桃楸可高达20 m以上,树干通直圆满,枝条繁密舒展,是珍贵的造林树种。胡桃楸应用广泛,其木材质地坚韧致密,纹理美观,用材价值高;其果实果仁营养丰富,含油量高,可制作油料和保健食品,食用价值高^[2]。此外胡桃楸树皮、叶、根部、青果皮等部位均可入药,含有黄酮类、酚类、鞣质、醌类等成分^[3],有抗氧化^[4]、抗肿瘤^[5]、抗菌消炎^[6]等作用,药用价值高。然而因胡桃楸用途广,需求大,如今其自然资源已遭到严重破坏,人工采伐过度,导致野生胡桃楸生存现状堪忧,面临濒危。由于胡桃楸极高的经济和生态价值,近年来林业生产上进行了大面积人工栽培,因此对胡桃楸的人工繁育及栽培技术的研究就显得尤为重要。笔者就胡桃楸的遗传特征、繁育技术和良种选育研究对现有文献报道进行归纳总结,分析现有研究存在的不足,对未来胡桃楸研究重点和发展趋势进行展望,以期对胡桃楸的良种繁育、科学栽培提供参考。

1 胡桃楸的遗传特征

1.1 基本形态特征

基金项目 中央高校基本科研业务费专项“胡桃楸人工栽培关键技术集成与示范”(2572017PZ03)。

作者简介 李佳娜(1995—),女,吉林吉林人,硕士研究生,研究方向:森林植物结构生物学与植物生理学。*通信作者,副教授,博士,硕士生导师,从事森林植物的结构生物学、抗逆生理和分子机制研究。

收稿日期 2020-03-09

月。胡桃楸树干通直,树冠扁圆形,枝条舒展;树皮呈灰褐色,具有少数皮孔;根系发达,多细根,质坚韧;枝条坚韧,叶痕三角形,形似“猴脸”,幼枝被有短绒毛,奇数羽状复叶;叶呈类椭圆形,下表皮被绒毛,质较脆;雌性穗状花序具4~10枚雌花,雌花长5~6 mm,被有茸毛,雄蕊12~14枚,长1 cm左右,黄色,柱头红色;果序长10~15 cm,果实卵圆形,果皮皱缩,被有茸毛,成熟后果皮由青绿转为黄褐色,外果皮与中果肉质轻脆,内果皮木化,质坚硬,内种子皱褶如脑状,种皮黄棕色,种仁黄白色^[7]。

1.2 生殖规律 胡桃楸的生殖类型为雌雄同株异花异熟。王秀华^[8]对胡桃楸开花特性进行观察,发现胡桃楸多为雌雄同株异熟,具有雄先型(雄花先开)和雌先型(雌花先开)2种类型且在种群中呈现随机分布。经观察发现每株雌雄异熟的次序均比较稳定,即雄先型群体的雄花期与雌先型的雌花期吻合,雄先型的雌花期也能够与雌先型的雄花期吻合。植物雌雄异熟的生殖遗传机制可以有效避免自交,提高物种抗性和多样性^[9]。张丽杰等^[10]以辽宁省试验林场结实盛期30~50年生胡桃楸为研究对象,研究了胡桃楸雄先型和雌先型2种类型的生长发育特征和物候期,并且收集花粉对其进行了扫描电镜观察,对不同贮藏温度下胡桃楸花粉活力和萌发率进行了测定,为人工调控雌雄交配、进行杂交育种培育良种提供了理论依据。

1.3 种质资源现状 胡桃楸主要分布于中国,以我国东北地区为主,在我国华北地区及朝鲜北部、日本、俄罗斯远东地区均有分布。目前我国种质资源数据库平台中共收录胡桃楸性系90余种,许多研究机构收集、保存并建立了自己的资源圃和试验林场。胡桃楸品系分类可按照其果核形状,胡桃楸由于天然杂交并受到各种外界环境因素的影响,果实种类变异多样,通过吴榜华等^[11]对长白山地区以及宋佳兴等^[12]

对辽东地区的胡桃楸种源进行调查、收集,根据果核形状和表面的沟槽数量形状等表型特征对胡桃楸果实进行分类,可分为梭形核、锥形核、球型核、鹰嘴核、侧肩形、一头尖球形、两头尖球形、一头尖卵形、两头尖卵核、一头尖长形、麻脸核形以及其他特异形态等 10 余种类型。在生长环境相对一致的区域内,胡桃楸果类型多样,表明胡桃楸种群具有丰富的遗传多样性,为种质资源多样性评价提供了基础。

1.4 遗传多样性 对物种遗传多样性开展研究,旨在揭示物种适应环境的进化变异能力,从而揭示其濒危机制并制定更有效的保护措施。随着分子标记技术和 PCR 技术的发展,植物遗传和保护从宏观上对个体、群落的研究发展到了微观研究。对于胡桃楸遗传多样性的研究对资源保护、合理利用开发及良种繁育提供了强大的理论依据。

王东娜^[13]利用 14 条多态性较好、扩增稳定的引物对 6 个种群共 180 个样本的胡桃楸进行 ISSR-PCR 遗传多样性和遗传结构研究,共检测到 140 个位点,其中多态位点 120 个,多态位点率为 85.71%,表明胡桃楸具有较高的遗传多样性。王宇^[14]利用 12 对多态性较好、扩增稳定的引物对东北地区 17 个地区 160 个野生种样本和 10 个日本引进种样本的胡桃楸进行 SRAP-PCR 遗传多样性研究,共检测到 342 个位点,其中多态位点 312 个,多态位点率为 91.23%,进一步分析表明胡桃楸的变异主要存在于种群内,且遗传距离与居群的地理距离之间存在显著的相关性。刘巨钊^[15]利用 20 对多态性较好的引物对东北地区 30 个种群的胡桃楸样本进行 SSR-PCR 研究,对胡桃楸 8 个遗传多样性指数和关键多样性特征进行分析,并且模拟建立了胡桃楸自然保护区。

通过分子标记技术对胡桃楸遗传多样性开展研究,表明胡桃楸具有较高的遗传多样性,现如今造成胡桃楸物种濒危的主要原因不是其自身的遗传变异,而可能来自于人为干扰造成其生境的破坏与退化,因此人们对濒危物种和自然环境的保护不容忽视。

2 胡桃楸的良种选育

2.1 良种选择 目前我国对胡桃楸的良种选择一般通过植株生长量、果实质量等评价方面进行选择。选择优良单株进行子代培育,可提高胡桃楸应用价值,且可继续进行子代的优良家系选择。褚宪丽等^[16]通过对树高、胸径等生长性状和适应性的分析,对五常宝龙店、牡丹峰保护区、林口青山林场 3 个种源 45 个家系的胡桃楸试验林采集种子进行种植培育,选择出牡丹峰种源为优良种源,其次为林口青山林场,并选择出 9 个优良家系。张含国等^[17]对林口青山林场 3 个种源各 40 株胡桃楸种子进行采集种植培育,分析其种源变异规律和家系变异规律,并选择出 13 个优良家系。曾栋等^[18]对胡桃楸果实性状间相关性进行了研究,表明胡桃楸果实性状在不同单株间存在显著差异,单果质量与果径、果长、种长和种宽等呈显著正相关,可根据单果质量对胡桃楸进行初步选择,并选择出 3 个优单株。张海啸等^[19]于胡桃楸分布区内 12 个地点的天然林,各挑选结实量较高的 20 个左右单株采集种子进行种植培育,通过对出仁率、仁质量和壳厚等果实

质量进行评估,选择出 50 多个优良单株。

2.2 杂交育种 杂交育种可将双亲不同优良性状结合于一体,操作简易,但目前我国对胡桃楸杂交育种的研究报道较少。张桂芹等^[20]以 2 种辽宁薄皮核桃为父本、带岭胡桃楸为母本开展种间杂交育种,获得 F₁ 代杂交种子,F₁ 代培育出苗率较低,但部分 F₁ 代杂交苗比其亲本性状优异。刘宏伟等^[21]以辽 1、辽瑞丰、鸡心、薄果 4 个品系花粉为父本,带岭核桃楸为母本,进行远缘杂交试验,统计杂交坐果率与 F₁ 代的核果重和出仁率,结果表明 4 种父本杂交均可孕,其中以鸡心为父本坐果率最高,为 25%;F₁ 代果实性状存在明显差异,F₁ 代综合了父本和母本的特性,更偏向于母本。

3 胡桃楸的人工繁育技术

由于胡桃楸根系发达,生长速度快,自然更新能力好,掌握科学高效的繁育技术,将在开发造林及胡桃楸产物的研究应用等方面有着广阔前景。

3.1 有性繁殖 现在胡桃楸育苗造林方法中应用最广泛的是种子直接播种造林。胡桃楸果期在 8—9 月,用拾楸法和打果法采集果实^[22],果实收取后要沤去果皮,选取颗粒大且饱满的种子用于播种。于春季或秋季进行播种,春季播种前种子需要进行催芽处理,而秋季不需要。催芽的方法有很多,多使用混砂层积法,即在秋季选择良好的地点,挖约 1 m 深沟,在沟底铺一层厚约 15 cm 的湿沙,放置一层消毒后的种子,重复覆盖湿沙和种子,直至湿砂填满沟壑,待春播种前筛选裂口发芽的种子即可播种^[23]。播种后要加强对管理,做到适时浇水、施肥、松土、除草及病虫害防治等措施。且因胡桃楸根系有主根长而壮、侧根少而细弱的特点,可在幼苗根际 15~20 cm 深处切断其主根而促发更多的侧根和须根的生长,冬季幼苗越冬,应当覆土防寒。当年生幼苗地径达到 0.8 cm 时便可出圃栽植,当 2 年生苗高度达到 80 cm 时可进行造林。

种子繁殖的优点:种子直播造林操作直接简便,自然生长快,繁殖数量大,且胡桃楸苗的根系发达,幼苗主根深长,侧根少,直播造林较栽植苗木法相比不会伤根,能完好地保持苗木根系的自然形态,对今后成活率、生长发育、成林速度有着决定性的作用^[24]。

3.2 无性繁殖 由于野生胡桃楸良种繁育发展缓慢,且胡桃楸种子繁殖易发生变异,其优良性状无法保持。我国不少学者对胡桃楸的无性繁殖育苗研究日益重视,目前已有不少对嫩枝扦插繁育、嫁接繁育、植物组织培养等方面的报道。

3.2.1 嫩枝扦插繁育。胡桃楸扦插生根效果受采穗母树树龄、基质选择、采穗时间、光照条件、温度、湿度、外源植物生长调节剂处理等方面影响。宋刚等^[25]对不同树龄采穗母树进行试验,结果表明采穗母树树龄越高,插穗平均生根率 and 不定根数量越低,且差异显著,以 1 年生胡桃楸实生苗为母穗扦插生根率可达 82%。对于基质选择,以蛭石、木耳锯末稻壳、木耳阔叶稻壳、草炭阔叶稻壳作为基质进行试验,采用蛭石作为基质效果最好,其扦插生根率、不定根数量和长度均显著高于其他基质。葛文志等^[26]对不同采穗时间进行试

验,结果表明胡桃楸嫩枝采穗最佳时间为7月中旬,并应尽量避开降雨期。外源植物生长调节剂对胡桃楸嫩枝扦插穗的生根起着决定性的作用,对于NAA、IBA、IAA、IBT等激素对嫩枝进行处理试验,表明选择500 μg/mL NAA+500 μg/mL IBA处理后不定根数量显著多于其他激素处理。葛文志等^[27]对光照条件进行遮阴试验,表明30%光照时胡桃楸嫩枝扦插平均生根率高于50%光照和75%光照。于言洁^[28]研究表明扦插时苗床温度以25℃为佳,土壤相对湿度应控制在85%,空气湿度90%左右。

扦插的优点:扦插属无性繁殖,具有育苗时间短、效率高、可较好保持品种的优良性、可大量繁殖的优点。

3.2.2 嫁接繁育。聂维良^[29]于林口林业局对室外立木嫁接和温室裸根苗嫁接2种嫁接形式进行了初步研究,运用了劈接、插皮接、舌接、插皮舌接的嫁接方法,其中以插皮接的方法效果最好;且室内嫁接相较室外嫁接成活率高,室内温度以25~30℃为宜。肖玉璞等^[30]于带岭林业局温室内进行了嫁接试验,运用了双舌接、劈接、插皮接几种嫁接方法,其中双舌接嫁接法效果最好,嫁接成活率可达83%;且嫁接成活率受穗砧吻合度影响,小髓心型比大髓心型高20.1%。林士杰等^[31]于露水河林业局室外进行不同芽接时间和方法对嫁接成活率和接穗生长量影响的研究,结果表明5—8月芽接最佳嫁接时间为6月初,其次为7月中旬;在运用嵌芽接、方块芽接和“T”字形芽接3种不同嫁接方法中,嵌芽接的接穗平均成活率最高。

嫁接的优点:嫁接是建立无性系果林的重要技术,可良好保持、发展母本的优良性质,具有结实早、产量高、品质优的特点。

3.2.3 植物组织培养。组织培养作为重要的生物技术,具有广泛研究前景。目前胡桃楸的植物组织培养研究有一定的进展,从外植体、培养基、植物调节物质及环境等方面展开了研究,已初步建立愈伤组织诱导和悬浮体系,并且对组培物褐化情况进行了研究和改善。王彦清等^[32]首次对胡桃楸体细胞胚胎发生进行研究,通过对取材不同时期、培养基和激素的选择进行研究,结果表明选取中期胚(幼胚已充分发育,但种皮还未变硬)做试材为宜,并接种于无机盐含量适中的H培养基+KT 2.0 mg/L+2,4-D 0.3 mg/L+3%蔗糖组合,体胚发生诱导率为30%。姜思佳^[33]对细胞悬浮体系进行了建立,表明在不同外植体的选择中选用合子胚且取材时期为5—6月幼胚时最易诱导出胚性愈伤组织,且质地松散生长量大,诱导率可达91%;最适诱导培养基为MS+2,4-D 1.0 mg/L+6-BA 0.5 mg/L,附加30 g/L蔗糖+6 g/L琼脂;愈伤组织悬浮培养最适繁殖培养基为1/2MS+2,4-D 0.05 mg/L的液体培养基;体胚诱导、发育和分化的最适培养基为MS+水解酪蛋白0.7 g/L+蔗糖30 g/L+琼脂6 g/L;最佳体胚发育培养基为1/4MS液体培养基,最佳增殖和发育接种密度为7 g/L。赵舒野^[34]以胡桃楸未成熟的合子胚为外植体诱导产生愈伤组织,并对其进行了生理生化指标测定。邓正正^[35]以授粉后不同时期的胡桃楸幼胚以及后期培养出的子叶、胚根和胚

轴为外植体进行体细胞胚诱导研究,结果表明授粉后13周左右的胚轴切块在DKW+6-BA 1 mg/L+KT 2 mg/L+IBA 0.05 mg/L+蔗糖30 g/L培养基上暗培养,每10 d继代1次,60 d左右从胚轴切块表面直接产生体细胞胚,诱导率为20%左右。张建瑛等^[36]以胡桃楸成熟胚为外植体,研究外植体消毒及低温预处理的影响,结果表明以紫外线照射5 min+0.1% HgCl₂处理8 min效果最佳;低温处理14 d的愈伤组织效果最佳。

胡桃楸因醌类物质含量高,在组织培养的过程中容易导致褐化。张建瑛等^[37]以胡桃楸腋芽为外植体建立再生体系,并对组培物褐化影响因子进行研究,结果表明,1~2年生胡桃楸腋芽作为外植体较10年和30年生腋芽诱导率高,可达75.8%,且褐化率低;最适培养基为DKW+BA 2.0 mg/L+IBA 0.1 mg/L,可促进生长和降低褐化率;Na₂S₂O₃和AC能够有效缓解褐化;接种后进行5 d的低温暗处理可推迟褐化,降低褐化率。王杨洋等^[38]以胡桃楸当年生半木质化枝条为外植体建立再生体系并对褐化和不定芽增殖进行了研究,结果表明,采用0.1% HgCl₂处理10 min时污染率和褐化率较低且生长最佳;不定芽增殖最佳培养基为WPM+6-BA 2.0 mg/L+IBA 0.1 mg/L+V_c 300 mg/L,能有效防止不定芽褐化产生。

植物组织培养优点:利用组织培养方法繁殖苗木可以对母本的优良性状进行保持、发扬,且离体条件培养个体小、群体大,环境可控,可以消除季节因素限制,从而降低繁殖难度。

4 问题与展望

现阶段人们对胡桃楸日益重视,但如今开展的研究还远远不够。对于胡桃楸的抗逆性和抗病性等遗传性状方面研究较空缺,从抗旱、抗寒、抗盐碱、抗病能力等角度开展研究,将更有利于揭示胡桃楸的抗逆特性,并可进一步通过改善环境因子和使用植物调节剂等优化生长条件,帮助胡桃楸更好地抵御自然灾害,适应环境。

良种繁育仍应加强开展研究,目前我国对于胡桃楸良种选择仍停留在种子繁殖测定筛选和初步的杂交育种试验阶段,种内和种间杂交育种仍需深入,且尚未有诱变育种、单倍体育种等研究。加快优良品系选育,繁育筛选出适宜广泛栽培的抗性高、结实率高、壳薄仁大、次生产物高的胡桃楸优良新品种,还需继续开展大量工作。

组织培养的研究仍应大力深入开展。目前胡桃楸的植物组织培养已经初步建立起体系,但仍停留诱导愈伤组织再分化层面。仍需进一步得到稳定的组培苗进行移栽,可加速推进胡桃楸广泛地种植,发挥胡桃楸的价值。

随着现代生物技术的蓬勃发展,分子技术已经广泛应用。但在胡桃楸的研究中对利用分子技术进行基因研究仍未广泛普及。从基因层面展开研究可更好地了解胡桃楸各项代谢机制与通路,可进一步利用转基因技术对胡桃楸性状进行改良与调控,提高优良性状。随着科学技术的不断发展,胡桃楸的研究和利用也将具有更广阔的应用前景。

参考文献

- [1] 中国科学院《中国植物志》编辑委员会. 中国植物志: 第 21 卷[M]. 北京: 科学出版社, 1979.
- [2] 黄桂龙, 毛立仁, 刘玉凤, 等. 胡桃楸的经济价值及栽培技术[J]. 辽宁林业科技, 2010(3): 52-53, 56.
- [3] 沈广志, 邹桂华, 梁婷, 等. 胡桃楸的化学成分研究进展[J]. 中国实验方剂学杂志, 2015, 21(17): 219-224.
- [4] 赵丽娜, 刘汇, 孙道磊, 等. 胡桃楸不同药用部位的抗氧化活性比较[J]. 长春中医药大学学报, 2018, 34(1): 26-28.
- [5] 汪向升, 张咏莉. 胡桃楸的化学成分分析及其抗肿瘤活性概述[J]. 热带医学杂志, 2013, 13(1): 122-125.
- [6] 于雪, 胡文忠, 金黎明, 等. 胡桃楸不同部位的活性物质及药用价值研究进展[J]. 食品工业科技, 2016, 37(21): 368-371, 376.
- [7] 王添敏, 徐士钊, 俞文婕, 等. 胡桃楸的形态学研究[J]. 中华中医药学刊, 2018, 36(3): 675-677.
- [8] 王秀华. 胡桃楸雌雄异熟性的初步研究[J]. 植物研究, 2001, 21(3): 388-391.
- [9] 刘晶晶, 毛霞, 李晓春, 等. 雌雄异型异熟植物的开花机制研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, 40(1): 147-154.
- [10] 张丽杰, 果冲, 秦柏婷, 等. 胡桃楸开花物候特性及花粉生活力[J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(5): 4-8.
- [11] 吴榜华, 张伟森, 张德志, 等. 中国长白山区胡桃楸种质资源的调查研究[J]. 吉林林学院学报, 1991, 7(1): 1-8.
- [12] 宋佳兴, 李吉, 果冲, 等. 辽东山区胡桃楸种质资源果实变异类型的筛选[J]. 分子植物育种, 2017, 15(9): 3798-3802.
- [13] 王东娜. 胡桃楸天然种群遗传多样性和遗传结构的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
- [14] 王宇. 东北地区胡桃楸遗传多样性 SRAP 研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- [15] 刘巨钊. 基于物种分布模型的胡桃楸遗传多样性分析以及胡桃楸黄酮类天然产物的虚拟筛选[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [16] 褚宪丽, 朱航勇, 张含国, 等. 胡桃楸种源家系变异与选择[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(11): 5-6, 14.
- [17] 张含国, 邓继峰, 张磊, 等. 胡桃楸种源家系变异规律及家系选择研究[J]. 西北林学院学报, 2011, 26(2): 91-95.
- [18] 曾栋, 张海啸, 张含国, 等. 胡桃楸果实及种子变异规律分析[J]. 林业科技通讯, 2016(3): 3-7.
- [19] 张海啸, 李爱清, 张含国, 等. 胡桃楸种实性状变异规律及优良单株选择[J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(3): 1-7.
- [20] 张桂芹, 胡振生, 姚盛智. 东北高寒林区胡桃楸种间杂交试验初报[J]. 林业实用技术, 2013(10): 34-35.
- [21] 刘宏伟, 王国义, 孙美欧. 胡桃楸杂交育种试验初报[J]. 中国林副特产, 2014(4): 25-26.
- [22] 邹建军, 赵云, 杨晶, 等. 胡桃楸播种育苗技术[J]. 林业实用技术, 2014(9): 88-89.
- [23] 陈永鹏, 慕国忠. 胡桃楸直播造林的初步实验[J]. 黑龙江科技信息, 2015(10): 280.
- [24] 陈文山. 谈胡桃楸育苗造林技术[J]. 农村实用科技信息, 2014(10): 41.
- [25] 宋刚, 祁永会. 胡桃楸嫩枝扦插繁殖技术[J]. 农民致富之友, 2019(13): 209.
- [26] 葛文志, 刘志玲, 张海峰, 等. 胡桃楸嫩枝扦插繁殖影响因子研究[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(31): 191-192.
- [27] 葛文志, 祁永会, 刘建明, 等. 胡桃楸嫩枝扦插繁殖技术[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(23): 143-146.
- [28] 于言洁. 胡桃楸嫩枝扦插繁育技术[J]. 吉林林业科技, 2012, 41(4): 44-45.
- [29] 聂维良. 胡桃楸嫁接育苗技术的研究[J]. 林业科技通讯, 2000(8): 40-41.
- [30] 肖玉璞, 刘宏伟, 张淑华. 胡桃楸嫁接试验初报[J]. 中国林副特产, 2015(6): 47-48.
- [31] 林士杰, 张大伟, 杨辉, 等. 长白山区胡桃楸芽接技术研究[J]. 吉林林业科技, 2016, 45(1): 13-15, 27.
- [32] 王彦清, 吴克贤, 张泉. 胡桃楸体细胞胚胎发生的研究[J]. 林业科技, 2000(2): 8-9.
- [33] 姜思佳. 胡桃楸体胚发生及胚性细胞悬浮体系的建立[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
- [34] 赵舒野. 胡桃楸体胚发生过程中生理生化特性的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [35] 邓正正. 胡桃楸体细胞胚诱导的初步研究[J]. 辽宁林业科技, 2015(3): 22-23, 58.
- [36] 张建瑛, 殷东生, 葛文志, 等. 外植体预处理对胡桃楸成熟胚不定芽的诱导[J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(2): 21-24.
- [37] 张建瑛, 祁永会, 吕跃东, 等. 胡桃楸腋芽再生体系研究[J]. 植物研究, 2015, 35(1): 22-26.
- [38] 王杨洋, 于海洋. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [39] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [40] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [41] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [42] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [43] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [44] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [45] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [46] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [47] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [48] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [49] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [50] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [51] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [52] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [53] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [54] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [55] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [56] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [57] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [58] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [59] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [60] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [61] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [62] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [63] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [64] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [65] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [66] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [67] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [68] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [69] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [70] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [71] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [72] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [73] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [74] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [75] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [76] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [77] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [78] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [79] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [80] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [81] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [82] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [83] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [84] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [85] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [86] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [87] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [88] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [89] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [90] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [91] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [92] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [93] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [94] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [95] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [96] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [97] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [98] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [99] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.
- [100] 王杨洋, 于海洋, 等. 胡桃楸组织培养技术研究[J]. 防护林科技, 2017(12): 13-14.

(上接第3页)

- [25] ZHANG Q W, LIU D H, CHENG S H, et al. Combined effects of runoff and soil erodibility on available nitrogen losses from sloping farmland affected by agricultural practices[J]. Agric Water Manage, 2016, 176: 1-8.
- [26] PATIL M D, DAS B S, BHADORIA P B S. A simple bund plugging technique for improving water productivity in wetland rice[J]. Soil Tillage Res, 2011, 112(1): 66-75.
- [27] TAN X Z, SHAO D G, GU W Q, et al. Field analysis of water and nitrogen fate in lowland paddy fields under different water managements using HYDRUS-1D[J]. Agricultural water management, 2015, 150: 67-80.
- [28] 左海军, 张奇, 徐力刚. 农田氮素淋溶损失影响因素及防治对策研究[J]. 环境污染与防治, 2008, 30(12): 83-89.
- [29] TAFTEH A, SEPASKHAH A R. Application of HYDRUS-1D model for simulating water and nitrate leaching from continuous and alternate furrow irrigated rapeseed and maize fields[J]. Agric Water Manage, 2012, 113: 19-29.
- [30] DASH C J, SARANGI A, SINGH D K, et al. Prediction of root zone water and nitrogen balance in an irrigated rice field using a simulation model[J]. Paddy Water Environ, 2015, 13: 281-290.
- [31] BRAR H S, BHULLAR M S. Nutrient uptake by direct seeded rice and associated weeds as influenced by sowing date, variety and weed control[J]. Indian J Agric Res, 2013, 47(4): 353-358.
- [32] 陆敏. 水旱轮作农田系统氮素循环与水环境效应[D]. 上海: 华东师范大学, 2007.
- [33] 黄沈发, 沈根祥, 唐浩, 等. 上海郊区稻田氮素流失研究[J]. 环境污染与防治, 2005(9): 651-654.
- [34] 张岳芳, 郭智, 刘红江, 等. 水稻直播增加稻季氮素径流损失[C]//张岳芳. 中国农业学会耕作制度分会 2018 年度学术年会论文摘要集. 哈尔滨: 中国农业学会耕作制度分会, 2018.
- [35] ZHANG Y F, LIU H J, GUO Z, et al. Direct-seeded rice increases nitrogen runoff losses in southeastern China[J]. Agriculture, ecosystems & environment, 2018, 251: 149-157.
- [36] FAN X H, SONG Y S, LIN D X, et al. Ammonia volatilization losses and ¹⁵N balance from urea applied to rice on a paddy soil[J]. J Environ Sci, 2006, 18(2): 299-303.
- [37] 朱坚, 石丽红, 田发祥, 等. 湖南典型双季稻田氨挥发对施氮量的响应研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(5): 1129-1138.
- [38] 朱坚, 石丽红, 田发祥, 等. 典型双季稻田基施碳酸氢铵和尿素的氨挥发损失研究[J]. 中国土壤与肥料, 2015(2): 83-88.
- [39] 田昌, 周旋, 谢桂先, 等. 控释尿素减施对双季稻田氨挥发损失和氮肥利用率的影响[J]. 中国水稻科学, 2018, 32(4): 387-397.
- [40] 时亚文. 双季稻不同栽培模式氨挥发与温室气体排放研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2012.
- [41] 吴萍萍, 刘金剑, 杨秀霞, 等. 不同施肥制度对红壤地区双季稻田氨挥发影响[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(1): 85-93.
- [42] 李菊梅, 李冬初, 徐明岗, 等. 红壤双季稻田不同施肥下的氨挥发损失及其影响因素[J]. 生态环境, 2008, 17(4): 1610-1613.
- [43] SMITH P, MARTINO D, CAI Z C, et al. Greenhouse gas mitigation in agriculture[J]. Philosophical transactions of the royal society B, 2008, 363(1492): 789-813.
- [44] SUN L Y, MA Y C, LI B, et al. Nitrogen fertilizer in combination with an ameliorant mitigated yield-scaled greenhouse gas emissions from a coastal saline rice field in southeastern China[J]. Environmental science and pollution research, 2018, 25(16): 15896-15908.
- [45] ZHOU W, LIN J H, TANG Q, et al. Indirect N₂O emissions from groundwater under high nitrogen-load farmland in eastern China[J]. Environmental pollution, 2019, 248: 238-246.
- [46] 马永跃. 品系、施肥和栽培方式对福州平原稻田甲烷和氧化亚氮通量的影响[D]. 福州: 福建师范大学, 2013.
- [47] 彭少兵. 对转型时期水稻生产的战略思考[J]. 中国科学(生命科学), 2014, 44(8): 845-850.
- [48] 彭少兵. 转型时期杂交水稻的困境与出路[J]. 作物学报, 2016, 42(3): 313-319.