北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

红松种实性状及营养成分动态变化分析

徐玉金 李翔 李岩 蒋路平 张非凡 王淇 王立兴 赵曦阳

Dynamic changes in seed, cone traits and nutritional components of *Pinus koraiensis*

Xu Yujin, Li Xiang, Li Yan, Jiang Luping, Zhang Feifan, Wang Qi, Wang Lixing, Zhao Xiyang

引用本文:
徐玉金, 李翔, 李岩, 蒋路平, 张非凡, 王淇, 王立兴, 赵曦阳. 红松种实性状及营养成分动态变化分析[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(7):67–76. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220148
Xu Yujin, Li Xiang, Li Yan, Jiang Luping, Zhang Feifan, Wang Qi, Wang Lixing, Zhao Xiyang. Dynamic changes in seed, cone traits and nutritional components of *Pinus koraiensis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(7):67–76. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220148

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220148

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于高光谱数据的互花米草营养成分反演

Inversion of nutrient components of *Spartina alterniflora* based on hyperspectral data

北京林业大学学报, 2020, 42(9): 92–99. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200008

日本落叶松无性系种子园球果产量对长期氮磷钾配方施肥的响应

Response of cone yield in clonal seed orchard of *Larix kaempferi* to long–term nitrogen, phosphorus and potassium formula fertilization

北京林业大学学报, 2022, 44(1): 9–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200163

吉林省天然红松居群表型变异分析及多样性研究

Phenotypic variation and diversity of natural *Pinus koraiensis* populations in Jilin Province of northern China

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 25–34. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200250

槲树雌花和种子生长发育动态研究

Dynamics of female flower and seed growth and development in *Quercus dentata*

北京林业大学学报, 2024, 46(3): 17–26. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220505

基于生长与木材性状的红松优良种源评价选择

Evaluation and selection of excellent provenances of *Pinus koraiensis* based on growth and wood properties

北京林业大学学报, 2022, 44(3): 12–23. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210247

模拟不同烹饪温度对红松籽油品质的影响及主成分分析

Effects of simulated different cooking temperatures on the quality of Korean pine seed oil and principal component analysis

北京林业大学学报, 2019, 41(11): 116–124. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190115

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220148

红松种实性状及营养成分动态变化分析

徐玉金[1,2]　李　翔[1,2]　李　岩[1,2]　蒋路平[1,2]　张非凡[1,2]
王　淇[3]　王立兴[3]　赵曦阳[1,2]
（1. 东北林业大学林木遗传育种国家重点实验室，黑龙江 哈尔滨 150040；2. 吉林农业大学林学与草学学院，吉林 长春 130118；
3. 吉林省临江林业局，吉林 临江 134600）

摘要:【目的】研究红松种实不同发育时期的表型性状和营养成分的变化及相关性，以期为红松球果产量和品质的改良提供理论依据和数据支撑。**【方法】**以红松球果为材料，通过采集球果不同发育时期的样品，对发育过程中的形态变化进行观察，同时进行表型性状以及营养物质含量的测定；通过分析各指标的变化规律和指标之间的相关性，发掘球果发育以及营养物质积累的关键时期。**【结果】**(1)红松球果的生长周期为 15 个月，球果发育的速生期为翌年 5 月中旬至 7 月初，种子发育的速生期为翌年 6 月 20 日至 7 月初，种仁在翌年 7 月 20 日后出现一次快速增长期。(2)球果发育当年形状为长卵形，翌年为卵圆形；种仁颜色在发育初期为无色透明状，成熟时为浅黄色倒卵三角形。(3)红松种仁成熟时，含水率约为 20.46%，含油率约为 70.96%，蛋白质含量约为 104.71 mg/g，总多糖含量约为 3.48 mg/g。(4)相关性分析表明：球果长、球果宽、球果质量、种子长、种子宽和种子百粒质量等 6 个指标间均达极显著正相关($P < 0.01$)，种仁的含油率与含水率达极显著负相关($P < 0.01$)，与总多糖含量达极显著正相关($P < 0.01$)。**【结论】**红松果实的生长发育以及营养成分的动态变化，为红松果用优良无性系的选择提供了科学依据，对于改良红松坚果的品质，保障其高产、稳产具有重要意义。

关键词：红松；球果；种子；生长动态；营养成分
中图分类号：S791.247　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：1000−1522(2024)07−0067−10
引文格式：徐玉金，李翔，李岩，等. 红松种实性状及营养成分动态变化分析［J］. 北京林业大学学报，2024，46(7)：67−76.
Xu Yujin, Li Xiang, Li Yan, et al. Dynamic changes in seed, cone traits and nutritional components of *Pinus koraiensis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(7): 67−76.

Dynamic changes in seed, cone traits and nutritional components of *Pinus koraiensis*

Xu Yujin[1,2]　Li Xiang[1,2]　Li Yan[1,2]　Jiang Luping[1,2]　Zhang Feifan[1,2]　Wang Qi[3]
Wang Lixing[3]　Zhao Xiyang[1,2]
(1. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China;
2. College of Forestry and Grassland, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, Jilin, China;
3. Linjiang Forestry Bureau of Jilin Province, Linjiang 134600, Jilin, China)

Abstract:［**Objective**］In order to provide theoretical basis and data support for improving the yield and quality of *Pinus koraiensis* cones, this paper studies the variation and correlation of seed, cone traits and nutritional components of *P. koraiensis* at different developmental stages.［**Method**］In this study, *P. koraiensis* cones were used as materials, and the samples from different developmental stages were used to observe the morphological changes, meanwhile, determine phenotypic traits and the nutrients during the developmental cones. By analyzing the variation and correlation among the indicators, this study aimed to find the key development period of nutrient accumulation.［**Result**］(1) The whole developmental cycle of *P. koraiensis* cones was 15 months, the rapid growth period of cone development was from mid-May to

收稿日期: 2022−04−15　**修回日期:** 2023−02−14
基金项目: 林木遗传育种国家重点实验室（东北林业大学）创新项目（2021A01），中央高校基本科研业务费专项（2572020DR01）。
第一作者: 徐玉金。主要研究方向：红松遗传改良研究。Email: xuyjphd@163.com　地址：150040 黑龙江省哈尔滨市香坊区和兴路 51 号。
责任作者: 赵曦阳，博士，教授。主要研究方向：东北地区红松、杨树遗传改良。Email: zhaoxyphd@163.com　地址：130118 吉林省长春市净月旅游经济开发区新城大街 2888 号。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

early July of the second year, and the rapid growth period of seed development was from June 20 to early July of the second year. Seed kernel showed a rapid growth period after July 20 of the second year. (2) The shape of cones was long oval in the first year and oval in the second year. The seed kernels were colorless and transparent at the early stage, and pale yellow and triangular with cones mature. (3) When the *P. koraiensis* kernel was mature, the moisture content, oil content, protein content and total polysaccharide content were 20.46%, 70.96%, 104.71 mg/g and 3.48 mg/g, respectively. (4) Correlation analysis showed that cone length, cone width, cone mass, seed length, seed width and 100-seed mass were significantly positively correlated ($P < 0.01$), oil content and moisture content of kernel were negatively correlated ($P < 0.01$), and it was positively correlated with total polysaccharide content ($P < 0.01$). [**Conclusion**] The growth and development of *Pinus koraiensis* fruit, as well as the dynamic changes in nutritional components provide a scientific basis for the selection of excellent clones for *P. koraiensis* cones, which is of great significance for improving the quality of *P. koraiensis* nuts and ensuring their high and stable yield.

Key words: *Pinus koraiensis*; cone; seed; growth dynamic; nutritional components

红松(*Pinus koraiensis*)系五针松，又名果松、海松，属松科(Pinaceae)松属(*Pinus*)常绿乔木，是优质的用材树种[1]，也是寒温带针阔混交林的重要组成树种[2]，具有很高的生态价值和经济价值[3]，是国家重点二级保护植物[4]。红松主要分布于中国东北长白山区到小兴安岭地区，其中小兴安岭区域是中国红松最主要的分布中心[5]。红松树干笔直，材性轻软耐水，强度适中，具有较强的耐腐蚀性，广泛应用于家具、建筑、桥梁和板材的制造；同时，红松的枝条、树根和树皮也可以用来生产纸浆和松香等[6]；除材用外，红松还具有较高的果用价值，其种仁富含油脂、氨基酸、多糖、维生素、矿物质以及微量元素等多种人体必需的营养物质，在补充营养的同时，还具有软化血管、预防高血压和防止衰老等功效，在一定程度上能够提高人体的免疫能力和记忆力[7]，食用及药用价值极高。除常见的松仁所具有的营养及药用价值外，红松松子壳和松塔中所富含的药理活性成分也逐渐引起人们的关注[2]。松子壳中酚类等活性物质作为新陈代谢产物，具有抗氧化、抗感染、降低胆固醇等作用[8]，Nakano 等[9]在红松松子壳碱水提取物感染 HIV 病毒的 MT-4 细胞体外试验中，发现其中的酚类物质可以抑制 HIV 病毒，且药理毒性很小；苏晓雨[10]研究得到，红松松塔中的提取物对 5 种肿瘤细胞有显著的抑制活性，其中丙酮洗脱物能够抑制人体内的胃癌细胞活性。因此，红松浑身都是宝，其价值的开发与利用为我国东北地区经济、生态发展提供了重要作用。

红松木材材质优良，木材的品质和产量是过去几十年红松良种选育与高效培育的重要目标，因而早期对红松的科学研究主要集中于种源(家系和无性系)评价选择[11−13]、种子园营建[14]、无性扩繁[15−16]等方面。但自从 21 世纪开始，随着天然林停止商业性采伐法律的颁布，以及人们对于红松果仁及产品需求的不断增大，红松育种目标由用材林逐渐向果用经济林转变，果用红松良种选育与高效培育技术体系的构建成为红松研究的重要方向。基于此，本研究以 5 个红松亲本无性系的球果为研究材料，对其果实发育过程中球果及种子表型性状、营养含量进行测定分析，记录红松果实不同发育期的形态变化，为红松集约经营提供理论依据，进一步为红松施肥等高产、稳产措施的实施提供科技支撑。

1 研究区概况与研究方法

1.1 试验地概况

试验地位于吉林省临江市闹枝镇国家红松种子园(126°54′45″E、41°48′54″N)，位于长白山西麓。该基地海拔 450 m，无霜期 135 d，年平均气温 4 ~ 6 ℃，年平均降水量 750 ~ 850 mm，属北温带大陆性季风气候，全年多为西南风。土壤类型主要为暗棕色森林土，土壤厚度中等以上。

1.2 试验材料

闹枝红松种子园建于 1978 年，其中包括 110 个亲本无性系。采用随机完全区组设计，单株小区，10 次重复，株行距为 7 m × 7 m。亲本无性系于 1993 年开始全面结实，经过连续几年调查，发现 5 个亲本无性系(无性系 3 号、32 号等)，其树龄均达 30 余年，单株结实量较大，对这 5 个无性系单株进行标记，并作为试验材料。

1.3 试验方法

2020 年7 月1 日—9 月10 日、2021 年4 月10 日—9 月 10 日，每隔 10 d 从 5 株母株上随机采集 15 个球果(每个单株 3 个球果)，装袋标记。采后立即装入冰盒寄回实验室进行测定。

1.3.1 表型性状

将每次采取的 15 个球果对其球果长、球果宽、球果质量等指标进行测定，同时用相机拍照记录其

球果发育状态。待第 2 年 5 月初可以观察到种子后，将球果剥去鳞片，取出种子并随机选择 30 粒种子，进行种子长、种子宽、种子厚，种子百粒质量、种仁长、种仁宽、种仁百粒质量等指标测定；同时用相机拍照记录其种子和种仁的发育状态。其中球果长、球果宽、种子长、种子宽、种仁长、种仁宽等利用游标卡尺（精确到 0.01 mm）测定；球果质量、种子百粒质量、种仁百粒质量利用电子天平（精确到 0.000 1 g）测定；百粒质量的测定方法为：随机选取 100 粒种子，采用四分法，利用万分之一天平进行称量。每次采集的球果，试验后放入冰箱内，−20 ℃ 保存备用。

1.3.2　营养物的测定

随机选取脱壳后的红松种仁 100 g，用研钵研磨成细小颗粒，放入底部铺有锡纸的培养皿中烘干保存，用于营养物的测定。

含油率参照国标 GB 5009.6—2016 中的方法进行测定[17]，含水率参照国标 GB 5009.3—2016 中的方法进行测定[18]，蛋白质参照国标 GB/T 5009.5—2016 中的方法进行测定[19]，多糖参照苯酚–硫酸法进行测定[20]。每个试验均设置 3 次重复。

1.4　数据分析

所有数据利用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 25.0 软件整理和分析。

表型相关系数（$r_{A(xy)}$）的计算利用公式[21]

$$r_{A(xy)}=\frac{\sigma_{A(xy)}}{\sqrt{\sigma^2_{A(x)}\sigma^2_{A(y)}}}$$

式中：$\sigma_{A(xy)}$表示 x 和 y 两个性状的表型协方差，$\sigma^2_{A(x)}$和$\sigma^2_{A(y)}$分别表示 x 和 y 两个性状的表型方差。

2　结果与分析

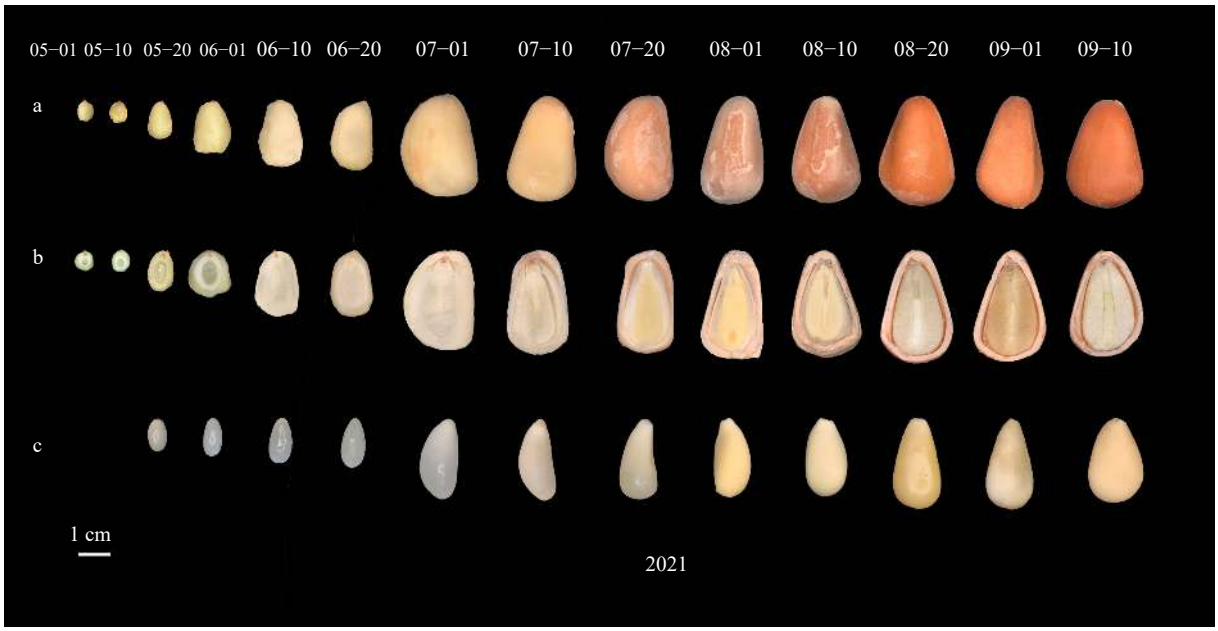
2.1　不同发育时期红松球果生长表型动态观察

不同发育时期红松球果种子及种仁的形态特征具有显著变化（图 1、图 2）。红松果实从第一年的 6 月雌球花授粉后，次年春季开始受精，到秋季成熟，9 月中旬进行球果采摘，整个生长周期历时 15 个月。



图 1　不同发育时期红松球果生长动态变化

Fig. 1　Dynamic changes of cone growth in different developmental stages of *Pinus koraiensis*



a 为红松种子外观图，b 为种子纵切面，c 为种仁外观图。a is the appearance of *P. koraiensis* seeds, b is the longitudinal section of seeds, and c is the appearance of kernel.

图 2　不同发育时期红松种子和种仁生长动态变化

Fig. 2　Dynamic changes of seed and kernel growth at different developmental stages of *P. koraiensis*

图 1 显示：在红松球果的整个发育过程中，第一年球果成长较为缓慢，雌球花授粉后，6 月底鳞片从胚轴长出，此时鳞片木质较薄，含水量较多，外观颜色为浅绿色；待球果缓慢生长至 9 月后，鳞片木质变厚，外观颜色变为浅褐色，鳞片紧密聚合在胚轴上，形状为长卵形，此时球果外观不再变化，停止生长，准备过冬；整体来看，第 1 年球果的体积并没有明显的变化。第 2 年春季，鳞片逐渐褪去木质化，颜色开始由褐色变为绿色；5 月中旬后，球果开始快速发育，鳞片含水量上升，厚度增加，并逐渐展开，呈穗状松散排列，球果整体为长卵圆形；5 月中旬至 7 月初，此时期球果体积增长最快；7 月末后球果的长势有所减缓，鳞片含水量下降，鳞片变薄，颜色也由鲜绿色逐渐变成灰绿色，直到成熟脱落后变成深褐色，成熟后的球果鳞片渐渐皱缩，由半木质化到完全木质化，硬度增加，成熟后的球果整体为卵圆型。

在红松种子的整个发育过程中，第 2 年雌花受精后，种子开始发育，种子和鳞片紧密相连，着生于种鳞腹(上)面下部的凹槽中。图 2a 显示，种子的发育分为 3 个时期，生长期、发育期、成熟期。种子的生长期为授粉后到 7 月初，该时期种子外壳含水量较多，透气性好，质地柔软，颜色为浅黄色，形状为圆卵形。经定期观测(图 2b)发现：5 月中旬之前种子内含水量较多，柔软脆弱，种仁与外壳还未分离；5 月中旬后种仁可以单独剥离出来，但种子外壳与种皮尚未分离，此时种仁内含水量较多，呈透明状，而后逐渐呈米白色；6 月 20 日至 7 月初是红松种子体积生长最快的时期，随着种子体积的迅速增长，胚乳不断扩大，种仁体积随之增长，但种仁内含水量仍较多，仍呈透明状，为长卵形。种子的发育期为 7 月中旬至 8 月中旬，该时期的种子外壳含水量下降，外壳颜色由浅黄色发育为棕褐色，随着颜色加深，外壳木质化程度加强，种子硬壳逐渐形成，种子上部渐窄而下部渐宽，从圆卵形逐渐发育为倒卵状三角形，该时期种子的体积变化很小。通过定期观察发现，种皮在发育期中开始和外壳分离，其弹性及硬度逐渐增加，种皮由最初的肉质状态，逐渐变薄，此时种仁内胚乳营养物质开始积累，颜色由米白色发育为浅黄色，不再透明，种仁逐渐硬化且变得饱满，此时胚也进入发育的关键期。种子发育的成熟期为 8 月中旬至 9 月初，该时期的种子外壳透水透气性差，外壳颜色为棕褐色，外壳由发育期的半木质化完全转变为木质化，硬壳形成，种子外观呈现上窄下宽的倒卵状三角形，部分种子顶端及上部两侧微具棱脊，此时种子大小基本定型。通过种子的纵切图(图 2b)可知：8 月 20 日时种皮已完全木质化，发育成薄膜，与种壳完全脱离，此后不再有明显的变化；该时期(图 2c)种仁的口感脆嫩，外观表现为浅黄色，呈倒卵三角形，种仁大小已基本定型，已可食用，待 9 月初后种仁在浅黄色的基础上变为乳黄色，质地变得坚硬，外形更加饱满。此阶段，红松种子及种仁形态上已完全成熟。

2.2 不同发育时期红松种实性状和营养成分的均值变化

不同发育时期红松种实性状和营养成分各项指标的均值分析见表 1、表 2：在第 2 年 8 月 10 日，球果长(157.93 mm)、球果宽(92.20 mm)，球果质量(385.33 g)均达到最大值；在第 2 年 9 月 1 日，种子长(17.55 mm)、种子百粒质量(86.70 g)、种仁长(14.11 mm)、种仁宽(8.13 mm)、种仁百粒质量(30.42 g)均达到最大值；相较于发育初期的球果，成熟后的球果质量增加 122.65 倍、种子百粒质量增加 26.09 倍、种仁百粒质量增加 7.59 倍。在第 2 年 9 月 10 日，种仁的含水率(20.46%)达到最小值，含油率(70.96%)达到最大值；在 7 月 10 日，种仁的蛋白质含量(109.52 mg/g)、总多糖含量(4.05 mg/g)均达到最大值。与发育初期的种仁相比，成熟后的种仁含水率减少 3.14 倍、含油率增加 7.58 倍、蛋白质含量减少 0.1 倍、多糖含量减少 0.16 倍。

不同发育阶段红松种仁含油率、蛋白质含量、总多糖含量、含水率变化分析见图 3，研究结果表明，红松种子发育过程中营养物质含量随着种仁发育的变化而发生动态变化。在红松种仁发育时期，含水率呈现显著下降趋势，含油率呈现显著上升趋势，多糖含量呈现先直线下降后上升的变化趋势，并在 8 月 1 日时达到谷值。不同发育时期红松种实性状各指标变化分析见图 4：球果长、球果宽、球果质量从第 2 年 5 月 10 日后呈快速上升趋势，6 月 20 日后上升趋势有所减缓，8 月 10 日达到峰值后呈现下降趋势。种子长、种子宽、种子百粒质量以及种仁长在 6 月 20 日至 7 月初进入快速增长期；8 月 20 日—9 月 1 日种子成熟期阶段，种仁宽和种仁质量增长最快。

2.3 红松种实性状及营养成分各指标间的相关分析

为明确各性状之间的相关程度，对所有性状展开相关性分析，结果见表 3。球果长、球果宽、球果质量、种子长、种子宽和种子百粒质量 6 个指标间均达极显著正相关($P < 0.01$)；球果长宽比、球果质量、种子长、种子宽、种子厚、种仁长、以及种仁百粒质量 7 个指标间均达极显著正相关($P < 0.01$)，种仁宽、种仁百粒质量与球果长宽比、球果质量、种子厚达显著正相关($P < 0.05$)。含水率与种仁宽、种仁百

表 1　2020—2021 年红松不同发育时期种实性状各指标均值

Tab. 1　Average values of seed traits of *P. koraiensis* at different developmental stages from 2020 to 2021

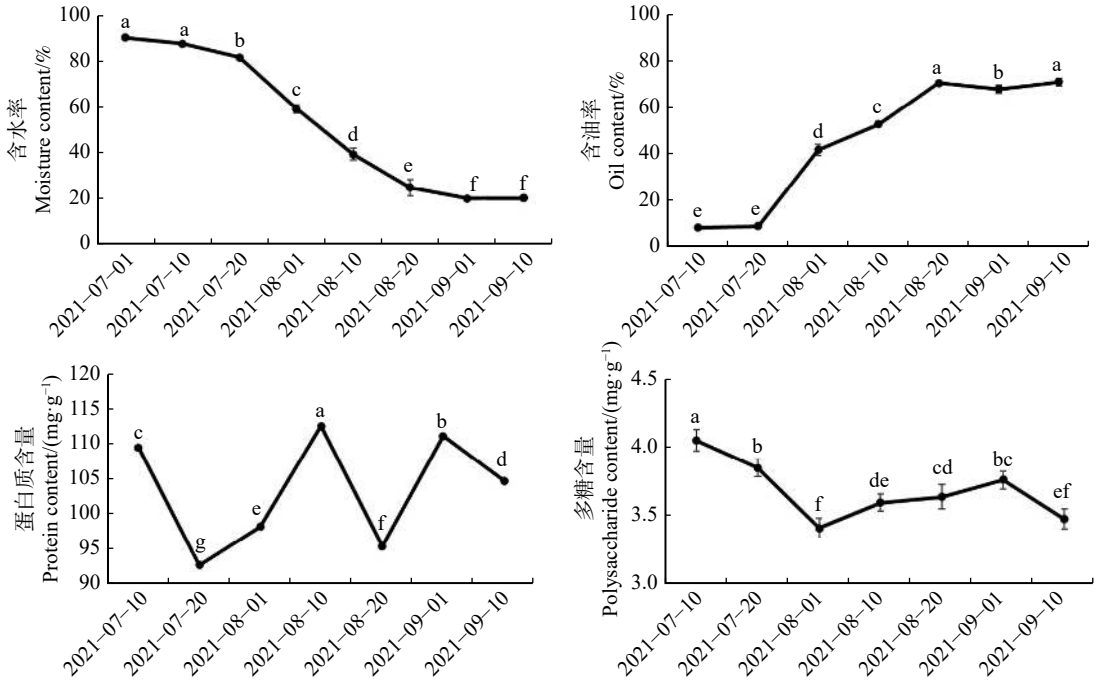
日期 Date	球果长 Cone length (CL)/mm	球果宽 Cone width (CW)/mm	球果长宽比 CL/CW	球果质量 Cone mass/g	种子长 Seed length (SL)/mm	种子宽 Seed width (SW)/mm	种子长宽比 SL/SW	种子百粒质量 100-seed mass/g	种子厚 Seed thickness/mm
2020−07−01	26.87 ± 3.14	13.11 ± 1.02	2.05 ± 0.12	2.72 ± 0.45					
2020−07−10	29.39 ± 1.64	17.98 ± 0.83	1.63 ± 0.05	4.78 ± 0.63					
2020−07−20	29.83 ± 1.17	19.71 ± 0.56	1.51 ± 0.03	5.64 ± 0.56					
2020−08−01	29.94 ± 1.38	19.13 ± 0.50	1.57 ± 0.07	6.20 ± 1.30					
2020−08−10	30.67 ± 1.43	19.70 ± 0.76	1.56 ± 0.06	7.04 ± 0.86					
2020−08−20	32.01 ± 0.99	22.36 ± 0.46	1.43 ± 0.03	8.20 ± 0.68					
2020−09−01	32.65 ± 1.06	23.80 ± 1.53	1.38 ± 0.09	8.57 ± 0.84					
2020−09−10	32.61 ± 1.73	22.09 ± 1.61	1.48 ± 0.10	8.44 ± 0.49					
2021−04−10	38.23 ± 2.22	27.68 ± 1.37	1.38 ± 0.06	11.84 ± 1.59					
2021−04−20	43.28 ± 3.56	30.65 ± 1.57	1.41 ± 0.06	15.79 ± 2.11					
2021−05−01	51.27 ± 4.28	36.57 ± 2.81	1.40 ± 0.06	25.56 ± 4.95	3.37 ± 0.22	2.54 ± 0.20	1.34 ± 0.15		
2021−05−10	50.15 ± 3.86	37.54 ± 2.64	1.34 ± 0.11	28.37 ± 4.11	3.48 ± 0.21	2.54 ± 0.23	1.38 ± 0.15		
2021−05−20	67.91 ± 4.00	49.23 ± 5.74	1.51 ± 0.55	56.92 ± 7.12	5.90 ± 0.33	4.32 ± 0.28	1.37 ± 0.10	3.18 ± 0.04	
2021−06−01	84.73 ± 7.85	60.82 ± 4.67	1.39 ± 0.10	96.45 ± 16.28	7.37 ± 0.40	5.42 ± 0.43	1.37 ± 0.13	6.62 ± 0.10	
2021−06−10	105.44 ± 10.00	75.18 ± 8.73	1.41 ± 0.09	175.64 ± 36.86	10.30 ± 0.81	7.06 ± 0.56	1.47 ± 0.15	18.41 ± 1.82	5.20 ± 0.43
2021−06−20	126.09 ± 12.87	82.56 ± 6.71	1.44 ± 0.38	238.00 ± 43.79	10.23 ± 0.62	7.05 ± 0.48	1.46 ± 0.12	19.62 ± 0.44	5.30 ± 0.42
2021−07−01	143.81 ± 10.59	84.53 ± 5.21	1.71 ± 0.13	316.00 ± 36.41	15.98 ± 0.68	10.67 ± 0.95	1.51 ± 0.16	53.51 ± 0.88	7.33 ± 0.83
2021−07−10	148.07 ± 15.75	88.93 ± 8.43	1.66 ± 0.05	334.67 ± 65.78	15.70 ± 0.88	11.20 ± 0.78	1.41 ± 0.14	76.65 ± 0.40	8.05 ± 0.53
2021−07−20	149.67 ± 16.15	90.07 ± 6.69	1.66 ± 0.13	348.00 ± 50.60	16.27 ± 0.73	11.33 ± 1.08	1.45 ± 0.16	65.52 ± 1.50	8.45 ± 0.77
2021−08−01	156.87 ± 8.18	91.53 ± 8.10	1.72 ± 0.12	350.67 ± 27.89	15.90 ± 0.68	10.66 ± 0.74	1.50 ± 0.13	66.28 ± 2.51	7.52 ± 0.73
2021−08−10	157.93 ± 10.97	92.20 ± 6.68	1.72 ± 0.13	385.33 ± 41.38	16.38 ± 0.98	11.09 ± 0.79	1.48 ± 0.13	70.20 ± 3.37	7.31 ± 0.65
2021−08−20	147.47 ± 8.77	86.67 ± 6.42	1.71 ± 0.14	344.67 ± 28.00	16.21 ± 0.60	10.74 ± 0.81	1.52 ± 0.15	73.31 ± 5.78	7.70 ± 0.79
2021−09−01	141.33 ± 9.43	83.47 ± 3.62	1.69 ± 0.10	343.33 ± 32.88	17.55 ± 1.08	11.78 ± 0.96	1.50 ± 0.16	86.70 ± 8.43	7.96 ± 0.76
2021−09−10	141.40 ± 11.92	80.40 ± 5.07	1.76 ± 0.19	336.67 ± 49.67	16.93 ± 0.69	12.11 ± 1.28	1.41 ± 0.16	86.10 ± 8.38	8.14 ± 0.75

表 2　2020—2021 年红松不同发育时期种仁性状和营养成分各指标均值

Tab. 2　Average values of seed kernel traits and nutritional components of *P. koraiensis* at different developmental stages from 2020 to 2021

日期 Date	种仁长 Kernel length (KL)/mm	种仁宽 Kernel width (KW)/mm	种仁长宽比 KL/KW	种仁百粒质量 100-kernel mass/g	含水率 Moisture content/%	含油率 Oil content/%	蛋白质含量 Protein content/ ($mg \cdot g^{-1}$)	总多糖含量 Polysaccharide content/($mg \cdot g^{-1}$)
2021−06−10	6.46 ± 0.79	3.71 ± 0.41	1.75 ± 0.17	0.94 ± 0.07				
2021−06−20	6.72 ± 0.79	3.80 ± 0.35	1.78 ± 0.23	1.25 ± 0.10				
2021−07−01	10.09 ± 0.65	5.17 ± 0.77	1.98 ± 0.28	3.02 ± 0.10	90.26 ± 0.38			
2021−07−10	10.65 ± 0.77	5.40 ± 0.54	2.00 ± 0.29	3.38 ± 0.10	87.53 ± 0.60	8.27 ± 0.78	109.52 ± 0.03	4.05 ± 0.08
2021−07−20	10.94 ± 1.10	5.37 ± 0.57	2.07 ± 0.35	3.65 ± 0.03	81.72 ± 0.75	8.84 ± 0.65	92.69 ± 0.06	3.85 ± 0.07
2021−08−01	10.06 ± 1.02	5.23 ± 0.70	1.94 ± 0.22	4.05 ± 1.34	59.45 ± 1.84	41.72 ± 2.17	98.15 ± 0.02	3.41 ± 0.07
2021−08−10	10.83 ± 0.90	5.97 ± 0.30	1.82 ± 0.15	5.27 ± 0.12	39.67 ± 2.58	52.81 ± 1.07	112.58 ± 0.07	3.60 ± 0.06
2021−08−20	12.38 ± 0.85	6.41 ± 0.44	1.94 ± 0.19	6.65 ± 0.07	25.27 ± 3.60	70.63 ± 0.75	95.38 ± 0.06	3.64 ± 0.09
2021−09−01	14.11 ± 0.67	8.13 ± 0.69	1.75 ± 0.17	9.13 ± 0.11	20.49 ± 0.83	67.91 ± 1.66	111.15 ± 0.08	3.76 ± 0.07
2021−09−10	13.34 ± 0.60	7.69 ± 0.50	1.74 ± 0.15	8.11 ± 0.13	20.46 ± 0.37	70.96 ± 1.65	104.71 ± 0.03	3.48 ± 0.07

粒质量、含油率达极显著负相关($P < 0.01$)，与种仁长宽比、总多糖含量达极显著正相关($P < 0.01$)；总多糖含量与种仁长、种仁宽、种仁百粒质量达极显著负相关($P < 0.01$)，与含水率、种仁宽达极显著正相



不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。下同。Different letters indicate significant difference at 0.05 level. Same as below.

图 3 不同发育时期红松种仁的营养成分含量变化

Fig. 3 Change of nutrient content changes in *P. koraiensis* kernels at different development stages

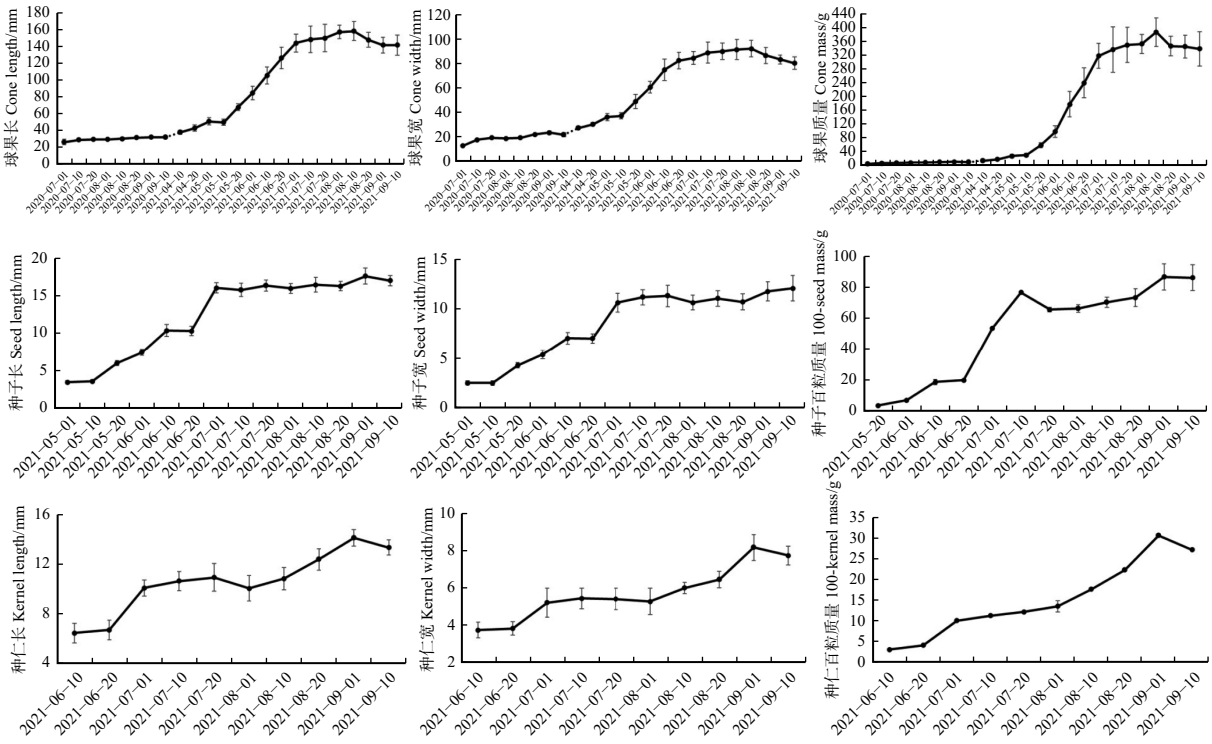


图 4 不同发育时期红松种实性状的变化

Fig. 4 Changes in seed and cone traits of *P. koraiensis* at different developmental stages

关($P < 0.01$)。

3 讨 论

果实在发育进程中，由于细胞的不断分裂、增大和分化，常伴随着外形增大、质量上升等形态变化。不同生长阶段果实的生长发育动态变化在木本油料植物中已有诸多报道，如油茶(*Camellia oleifera*)[22−23]、黄连木(*Pistacia chinensis*)[24]、山核桃(*Carya cathayensis*)[25]、核桃(*Juglans regia*)[26]等。在本研究中，从第 1 年的 6 月雌球花授粉后，到第 2 年 9 月中旬进行球果采摘，红松果实发育历时 15 个月，这与田守勇[27]对于红松球果结实规律调查研究结果一

表 3　红松不同发育时期种实性状和营养性状各指标间相关性系数

Tab. 3　Correlation coefficients between seed traits and nutritional traits of *P. koraiensis* at different developmental stages

性状 Trait	CL	CW	CL/CW	球果质量 Cone mass	SL	SW	SL/SW	种子百粒质量 100-seed mass	种子厚 Seed thickness	KL	KW	KL/KW	种仁百粒质量 100-kernel mass	含水率 Moisture content	蛋白质含量 Protein content	总多糖含量 Polysaccharide content
CW	0.991**															
CL/CW	0.405*	0.302														
球果质量 Cone mass	0.989**	0.962**	0.484*													
SL	0.971**	0.935**	0.920**	0.984**												
SW	0.966**	0.930**	0.920**	0.979**	0.997**											
SL/SW	0.804**	0.807**	0.646*	0.796**	0.785**	0.740**										
种子百粒质量 100-seed mass	0.872**	0.772**	0.913**	0.923**	0.966**	0.975**	0.517									
种子厚 Seed thickness	0.793**	0.573	0.895**	0.871**	0.946**	0.969**	−0.074	0.930**								
KL	0.618	0.295	0.856**	0.783**	0.920**	0.917**	0.089	0.953**	0.866**							
KW	0.474	0.126	0.761*	0.668*	0.826**	0.826**	0.061	0.889**	0.734*	0.968**						
KL/KW	0.533	0.642*	0.332	0.402	0.335	0.327	0.067	0.199	0.494	0.062	−0.186					
种仁百粒质量 100-kernel mass	0.463	0.129	0.733*	0.653*	0.787**	0.773**	0.144	0.857**	0.678*	0.949**	0.988**	−0.232				
含水率 Moisture content	0.194	0.404	−0.624	−0.363	−0.743*	−0.470	−0.192	−0.720*	0.009	−0.817*	−0.851**	0.837**	−0.931**			
蛋白质含量 Protein content	−0.091	−0.145	0.119	0.271	0.350	−0.383	−0.192	0.559	−0.318	0.239	0.390	−0.636	0.313	0.233		
总多糖含量 Polysaccharide content	0.707	0.887**	−0.670	0.204	−0.855*	−0.689	−0.088	−.814*	−0.086	−0.926**	−0.959**	0.847*	0.313**	0.900**	−0.233	
含油率 Oil content	−0.327	−0.582	0.763*	0.099	0.641	0.235	0.488	0.545	−0.403	0.707	0.765*	−0.810*	0.868*	−0.989**	0.192	−0.853*

注：*表示相关达显著水平（$P < 0.05$），**表示相关达极显著水平（$P < 0.01$）。Notes: * represents correlation is significant at the 0.05 level, ** represents correlation is significant at the 0.01 level.

致。速生期是水肥管理的关键期，球果长、球果宽的速生期为 5 月中旬至 7 月初，约 50 d，球果宽的生长期比球果长的生长期略长，球果质量随球果长、球果宽的生长而增加。速生期阶段球果生长量分别占年生长量的 94.9% 和 97.5%，这与马尾松[28]和云杉球果[29]的研究结果一致。定期观测发现：在种子的整个发育过程中，红松种子外壳的颜色由乳白色发育为浅黄色，最终变为棕褐色，种子发育初期外壳颜色浅且质地柔软，极易氧化变色，不稳定、不易保存。原因在于其外壳木质化程度较低，单宁含量少，透气透水性好，种子的营养物质易与空气接触导致氧化变色，这也是发育初期容易发生虫害与机械损伤的原因[30]。种仁从最初的透明水滴状，随着营养物质的不断积累、含水量的不断下降，逐渐硬化且变得饱满，成熟时种仁颜色为乳黄色。种仁的发育经历了 2 个速生期，其中 6 月 20 日至 7 月初种仁长、种仁宽、种仁百粒质量、种子长、种子宽与种子百粒质量均大幅度上升，这与梁艳等[31]对于红松种子的动态研究结果一致；在 8 月 20 日至 9 月初期间，种仁长、种仁宽、种仁百粒质量迅速增长，原因在于红松种胚在发育晚期营养物质迅速积累，体积增大。9 月初种子完全成熟时，种仁质量达到最大值。因此，9 月初红松松子充分成熟时是最佳采收时期。对于果实的采摘，其采收时间将直接影响种子质量。研究结果表明：若过早的采集红松球果，将导致种仁内营养物质积累还未完成，种子饱满度差、品质不良，甚至会对下一次结实产生影响[32]。上述红松种子的发育变化规律与马尾松（*Pinus massoniana*）[28]、棕榈（*Trachycarpus fortunei*）[33]、核桃（*Juglans regia*）[25]等植物的种子发育情况相似。

近几年，学者们越来越多的把红松种仁的油脂含量、蛋白质含量和多糖含量等作为对红松坚果型无性系的选择评价指标[13]。红松果实生长发育过程中营养物质的变化对品质的形成至关重要，红松可食用的部分为成熟的种子，而种仁中油脂合成与积累是坚果品质的关键，在本研究中，红松种仁生长前期油脂合成较少，含油率在 7 月 20 日后开始积累，随着时间的延长，种仁的含油率逐渐呈直线上升趋势

增加，在种仁成熟期含油率高达 70.96%。在张振[34]的研究结果中，红松种仁含油率仅占 56.55%，相较之下本研究测得的含油率较高，原因可能在于所选材料的试验地不同，加之试验所需材料较多，为了保证试验的顺利展开，在选择母株时选择了结实量大且健康的优势母株；在范晓恺[35]的研究中，红松种仁含油率最高达 71%，这与我们的试验结果一致。

含水率可作为衡量种子成熟的指标之一[29]。研究表明：红松种仁形成初期的含水率最高，高达 90%，随着种仁的发育，含水率逐渐下降。从第 2 年 7 月 20 日—8 月 20 日，含水率直线下降，由 81.72% 迅速降至 25.27%，平均每天下降 1.88%，在这之后含水率趋于稳定，红松种子成熟时，含水率最终维持在 20.5% 左右。胡勐鸿等[29]对云杉球果的研究表明：当球果含水率维持在 21% 时，种子已成熟且最易储存，这与我们的研究结果一致。种胚的生长发育是一个需要能量的过程，可溶性糖是生物体生命活动能量的源泉，可为种胚生长发育提供营养物质和能量[36]，本试验结果表明：多糖在红松种仁发育早期大量积累，而后呈现逐渐下降趋势，分析其原因可能为早期多糖为红松种胚的形态建成与器官分化过程提供能量。研究发现，在种仁发育晚期多糖的含量较少，含油率维持在较高的水平，这可为种子后期进一步成熟与脱水的过程奠定基础。蛋白质是种子发育过程所需氮素营养的重要来源[31]，在该研究中，蛋白质含量呈先下降后上升的发育趋势。有研究表明，在果实生长发育过程中，氮元素由果皮转运至种仁中，促进糖分向脂肪和蛋白质转化，进而促进种仁中脂肪和蛋白质的合成[37]。这也解释了本研究中蛋白质含量在发育初期下降，发育后期上升的问题。果实的生长发育变化受到自身遗传因素的影响，同时还受到很多外在因素的影响，比如环境因子、水肥管理等。因此，在油脂转化期前，可以适当追施氮肥，将有利于油脂的合成，提高松仁油脂含量与蛋白质含量。

依据该研究中对于红松球果表型性状的数据分析，以及监测到的球果发育的形态变化，可以初步科学的预测和评估红松果实的生长发育状况，为提高果用红松的栽培管理水平提供科技支撑。本研究同时对不同发育时期下的种实含水率、含油率、多糖与蛋白质含量 4 种营养成分的变化规律进行了初步的探讨，研究结果表明：在红松种子发育早期，多糖和蛋白质大量积累，而油脂的大量积累则发生在种子发育后期，红松种仁发育过程中营养成分的变化与其种子发育状态有直接联系，可为研究调控红松果实生长发育的内在机理奠定理论基础。研究结果在一定程度上揭示了营养物质在红松种子发育过程中的表达模式，可为红松及其他针叶树球果发育的研究提供参考，同时为种子园经营管理提供参考[31]。

参 考 文 献

[1] 张秦徽, 李蕊, 王璧莹, 等. 红松开花结实研究进展 [J]. 分子植物育种, 2019, 17(4): 1364−1372.
Zhang Q H, Li R, Wang B Y, et al. Research progress on flowering and fruiting of *Pinus koraiensis*[J]. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(4): 1364−1372.

[2] 张振, 张含国, 周宇, 等. 红松多无性系群体的种实性状变异研究 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 67−78.
Zhang Z, Zhang H G, Zhou Y, et al. Variation of seed characters in Korean pine (*Pinus koraiensis*) multi-clonal populations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(2): 67−78.

[3] 王璧莹, 赵曦阳, 王洪武, 等. 依据生长性状对红松半同胞家系的评价选择 [J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(4): 8−11, 20.
Wang B Y, Zhao X Y, Wang H W, et al. Variance analysis of growth characteristics of 30 *Pinus koraiensis* half-sib families[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2019, 47(4): 8−11, 20.

[4] Zhu J, Mao Z, Hu L, et al. Plant diversity of secondary forests in response to anthropogenic disturbance levels in montane regions of northeastern China[J]. Journal of Forest Research, 2007, 12(6): 403−416.

[5] 马建路, 庄丽文, 陈动, 等. 红松的地理分布 [J]. 东北林业大学学报, 1992, 20(5): 40−48.
Ma J L, Zhuang L W, Chen D, et al. Geographical distribution of *Pinus koraiensis*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 1992, 20(5): 40−48.

[6] Pasman W, Heimerikx J, Rubingh C, et al. The effect of Korean pine nut oil on in vitro CCK release, on appetite sensations and on gut hormones in post-menopausal overweight women[J]. Lipids in Health and Disease, 2008, 7(1): 1−10.

[7] 王振宇, 杨立宾, 魏殿文. 红松松仁中天然产物的研究进展 [J]. 国土与自然资源研究, 2008, 2(2): 90−91.
Wang Z Y, Yang L B, Wen D W. Research advance of natural product in Korean pine nut[J]. Territory & Natural Resources Study, 2008, 2(2): 90−91.

[8] 文攀, 王振宇, 李宏菊. 红松松籽壳色素理化性质研究 [J]. 中国林副特产, 2009, 4(2): 1−5.
Wen P, Wang Z Y, Li H J. Physical and chemical property of *Pinus koraiensis* seed shell[J]. Forest By-Product and Speciality in China, 2009, 4(2): 1−5.

[9] Nakano M, Itoh Y, Mizuno T, et al. Anti-HIV activity of alkaline extract from pine seed shells (*Pinus koraiensis*)[J]. Asia Pacific Journal of Clinical Nutrition, 1998, 7(1): 84−87.

[10] 苏晓雨. 红松松塔萜类成分及生物活性研究 [D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2006.
Su X Y. Study on terpene components and bioactivity from pinecone of *Pinus koraiensis*[D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2006.

[11] 李岩, 朱嘉瑶, 王喜和, 等. 红松优树无性系及其子代的生长评

价与选择研究 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(10): 38−46.
Li Y, Zhu J Y, Wang X H, et al. Growth evaluation and selection study of elite clones and its offspring families in *Pinus koraiensis*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(10): 38−46.

[12] 魏嘉彤, 陈思琪, 芦贤博, 等. 基于生长与木材性状的红松优良种源评价选择 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(3): 12−23.
Wei J T, Chen S Q, Lu X B, et al. Evaluation and selection of excellent provenances of *Pinus koraiensis* based on growth and wood properties[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(3): 12−23.

[13] 梁德洋. 红松种子园亲本无性系及其子代变异选择研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.
Liang D Y. Study on genetic variation of parents and progenies in *Pinus koraiensis* seed orchard[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021.

[14] 王庆娜. 红松种子园优良亲本及子代评价选择 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
Wang Q N. Evaluated and selected analyses on excellent parents and offsprings in *Pinus koraiensis* seed orchard[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2017.

[15] 王行轩. 红松结实高产无性系扩繁与丰产栽培技术 [Z]. 沈阳: 辽宁省森林经营研究所, 2008−03−14.
Wang H X. High-yielding clone propagation and high-yielding cultivation techniques of *Pinus koraiensis*[Z]. Shenyang: Liaoning Forest Management Institute, 2008−03−14.

[16] 刘晓春. 红松果林丰产无性系筛选与嫁接技术研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2004.
Liu X C. A study on technique of clonal selection and grafting of *Pinus koraiensis* with high seed production[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2004.

[17] 中国国家标准化管理委员会. 中华人民共和国国家标准 食品安全国家标准 食品中脂肪的测: GB 5009.6—2016[S]. 北京: 中国标准出版社, 2016.
Standardization Administration of China. National standard of the People's Republic of China Food Safety National Standard Determination of fat in food: GB 5009.6−2016[S]. Beijing: Standards Press of China, 2016.

[18] 中国国家标准化管理委员会. 中华人民共和国国家标准 食品安全国家标准 食品中水分的测定: GB 5009.3—2016[S]. 北京: 中国标准出版社, 2016.
Standardization Administration of China. National standard of the People's Republic of China Food Safety National Standard Determination of moisture in food: GB 5009.3−2016[S]. Beijing: Standards Press of China, 2016.

[19] 中国国家标准化管理委员会. 中华人民共和国国家标准 食品安全国家标准 食品中蛋白质的测定: GB/T 5009.5—2016[S]. 北京: 中国标准出版社, 2016.
Standardization Administration of China. National Standard of the People's Republic of China Food Safety National Standard Determination of protein in food: GB/T 5009.5−2016[S]. Beijing: Standards Press of China, 2016.

[20] 张振. 红松无性系种子形态及营养成分变异研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
Zhang Z. Seed morphology and nutrient composition variation in Korean pine clonal[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2015.

[21] 解孝满, 李景涛, 赵合娥, 等. 柳树无性系苗期遗传测定与选择 [J]. 江苏林业科技, 2008, 35(3): 6−9, 14.
Xie X M, Li J T, Zhao H E, et al. Genetic determination and selection of willow clones at seedling stage[J]. Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology, 2008, 35(3): 6−9, 14.

[22] 肖萍. 油茶果实生长发育的性状研究 [D]. 南昌: 南昌大学, 2014.
Xiao P. Study of fruit growing characters in *Camellia oleifera* Abel. [D]. Nanchang: Nanchang University, 2014.

[23] 陈永忠, 肖志红, 彭邵锋, 等. 油茶果实生长特性和油脂含量变化的研究 [J]. 林业科学研究, 2006, 19(1): 9−14.
Chen Y Z, Xiao Z H, Peng S F, et al. Study of fruit growing specialties and its oil content in oil-tea *Camellia*[J]. Journal of Forestry Research, 2006, 19(1): 9−14.

[24] 齐昆, 齐国辉, 李保国, 等. 黄连木果实生长动态及内含物含量变化规律研究 [J]. 河北农业大学学报, 2011, 34(3): 45−49.
Qi K, Qi G H, Li B G, et al. Study on the fruit growth dynamics and substances in fruit of *Pistacia chinesis* Bunge[J]. Journal of Hebei Agricultural University, 2011, 34(3): 45−49.

[25] 陈文静, 刘翔如, 邓秋菊, 等. 薄壳山核桃果实发育及脂肪酸累积变化规律 [J]. 经济林研究, 2016, 34(2): 50−55.
Chen W J, Liu X R, Deng Q J, et al. Nut development and fatty acid accumulation in *Carya illinoensis*[J]. Nonwood Forest Research, 2016, 34(2): 50−55.

[26] 王蓓. 两个早实核桃品种果实生长发育与油体积累 [D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2015.
Wang P. Fruit development and oil accumulation of two early walnut varieties[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2015.

[27] 田守勇. 红松球果结实期规律调查研究 [J]. 中国林副特产, 2019(4): 77−79.
Tian S Y. Survey on the regularity of the fruiting period of *Pinus koraiensis*[J]. Forest By-Product and Speciality in China, 2019(4): 77−79.

[28] 陈虎, 颜培栋, 杨章旗, 等. 马尾松球果和种子发育过程及其营养元素的变化 [J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(5): 20−25.
Chen H, Yan P D, Yang Z Q, et al. Development and nutrient element change in cones and seeds of *Pinus massoniana* L.[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2017, 45(5): 20−25.

[29] 胡勐鸿, 王军辉, 李青粉. 粗枝云杉球果年生长发育趋势 [J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(9): 122−125.
Hu M H, Wang J H, Li Q F. Variation regularities of annual growth of cones of *Picea asperata*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2014, 42(9): 122−125.

[30] 王立成. 红松球果结实量规律调查研究 [J]. 中国林副特产, 2019(3): 72−73.
Wang L C. Investigation on fruiting rule of *Pinus koraiensis*

cone[J]. Forest By-Product and Speciality in China, 2019(3): 72−73.

［31］ 梁艳, 高美玲, 刘敏, 等. 红松种胚发育过程中营养物质的动态变化 [J]. 种子, 2018, 37(10): 16−20.
Liang Y, Gao M L, Liu M, et al. Dynamic changes of nutrient contents during the embryo development of Korean pine seed[J]. Seed, 2018, 37(10): 16−20.

［32］ 张海廷, 黄泽昌, 黄质彬. 红松采种期、脱粒时间对种子成熟度的影响 [J]. 林业科技, 1990, 5(71): 19−21.
Zhang H T, Huang Z C, Huang Z B. Effect of seed harvest time and threshing time on seed maturity of *Pinus koraiensis*[J]. Forestry Science & Technology, 1990, 5(71): 19−21.

［33］ 张兰, 韦小丽, 黎泽超, 等. 不同地理种源棕榈种子形态、萌发特性及内含物质比较 [J]. 种子, 2016, 35(10): 36−40, 43.
Zhang L, Wei X L, Li Z C, et al. Comparison of seed morphology, germination characteristics and contents of palm from different geographical provenances[J]. Seed, 2016, 35(10): 36−40, 43.

［34］ 张振, 张磊, 张含国, 等. 铁力红松种子园无性系种子形态及营养成分变异研究 [J]. 植物研究, 2014, 34(3): 356−363.
Zhang Z, Zhang L, Zhang H G, et al. Variations in nutrition compositions and morphology characteristics of pine-nuts in Korean pine (*Pinus koraiensis*) seed orchard of Tieli[J]. Bulletin of Botanical Research, 2014, 34(3): 356−363.

［35］ 范晓恺, 阮成江, 张莞晨, 等. 不同发育期红松种子含油率及种子油脂肪酸组成动态变化 [J]. 中国油脂, 2019, 44(4): 112−114.
Fan X K, Ruan C J, Zhang W C, et al. Dynamic changes of oil content in *Pinus koraiensis* seed during development and fatty acid composition of its oil[J]. China Oils and Fats, 2019, 44(4): 112−114.

［36］ Weichert N, Saalbach I, Weichert H. Increasing sucrose uptake capacity of wheat grains stimulates storage protein synthesis[J]. Plant Physiology, 2010, 152(2): 698−710.

［37］ 曹永庆, 姚小华, 任华东, 等. 油茶果实成熟过程中内源激素和矿质元素含量的变化特征 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(11): 76−81.
Cao Y Q, Yao X H, Ren H D, et al. Change in contents of endogenous hormones and main mineral elements in *Camellia oleifera* fruit during maturation[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(11): 76−81.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 马履一）