

油料资源

印加果种子生长发育过程中脂肪酸组成的变化分析

刘 果,陈鸿鹏,彭 彦,谢耀坚,陈少雄

(国家林业局 桉树研究开发中心,广东 湛江 524022)

摘要:为研究印加果种子生长发育过程中脂肪酸组成及含量的变化规律,分析测定了印加果种子在12个生长时期的脂肪酸组成,并利用荧光显微技术对印加果种子发育过程中种仁细胞内油体进行了细胞形态学观察。结果表明:印加果种子在发育过程中,不饱和脂肪酸含量呈渐增趋势,至成熟时含量达92.15%,其中亚油酸和亚麻酸二者含量达85.32%;饱和脂肪酸含量整体呈下降趋势,种子成熟时棕榈酸和硬脂酸总含量仅7.06%;结合细胞学观察,从样品9~样品11时期为印加果种子油转化高峰期,最佳采摘期为开花后120 d之后。

关键词:印加果;种子发育;脂肪酸;变化

中图分类号:TS222+.1;TS201.2 文献标识码:A 文章编号:1003-7969(2018)08-0057-06

Variations in fatty acid composition of Sacha inchi seeds during growth and development

LIU Guo, CHEN Hongpeng, PENG Yan, XIE Yaojian, CHEN Shaoxiong

(China Eucalypt Research Centre, CAF, Zhanjiang 524022, Guangdong, China)

Abstract: In order to research the change rule of fatty acid composition and content in the growth and development of Sacha inchi seeds, the fatty acid composition and content of Sacha inchi seeds during 12 growth stages were determined, and the cell morphologies of Sacha inchi seed oil bodies in the kernel were observed by Zeiss Axio Imager. A1 microscope. The results showed that during growth and development of Sacha inchi seeds, the unsaturated fatty acid content increased gradually and reached 92.15% when Sacha inchi seed was mature, in which the total content of linoleic acid and linolenic acid was 85.32%. However, the saturated fatty acid content decreased, the total content of palmitic acid and stearic acid was only 7.06% when Sacha inchi seed was mature. The cytological observation indicated that the peak oil conservation in Sacha inchi seeds was between sample 9 to sample 11, and the best picking period was after blooming for 120 d.

Key words: Sacha inchi; seed development; fatty acid; variation

印加果(*Plukenetia huayllabambana*, Sacha inchi)为大戟科多年生木质藤本植物,又名星油藤、南美油藤、美藤果^[1-4]。印加果原生长在南美洲安第斯山脉地区的热带雨林,在南美洲已被当地土著人

收稿日期:2017-10-27;修回日期:2018-03-22

基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2016QA018)

作者简介:刘 果(1987),女,助理研究员,博士,主要从事林木遗传育种研究(E-mail)liuguopz@163.com。

通信作者:陈鸿鹏,副研究员(E-mail)chenhongpeng007@126.com。

应用了3 000多年。2006年,印加果由中国科学院西双版纳热带植物园从秘鲁首次引种南美油藤(*P. volubilis* Linneo)成功^[3];2014年,南方国家级林木种苗示范基地从秘鲁成功引入一批印加果(*P. huayllabambana*),本试验所用印加果种子来源于南方国家级林木种苗示范基地印加果引种园。

印加果种子育苗1个月后的小苗在定植后6~7个月即开始开花结实,第一年可获得700~2 000 kg/hm²的产量,2~3年进入盛产期,盛产期可达10年以上。由于印加果种子产量较高、含油率较高,使得印加果比其他油料作物具有更大的优势^[5-6]。同

时,印加果种子油组分优良、营养品质高,被认为是世界上最好的植物油之一。目前对印加果油脂肪酸组成分析已有报道,印加果油主要由棕榈酸、硬脂酸、亚油酸和亚麻酸4种脂肪酸组成^[6~8],不饱和脂肪酸含量为81.18%^[7]~92.46%^[8],且亚油酸和亚麻酸的总含量占80%以上^[6~8]。但对于印加果种子整个生长发育过程中,各脂肪酸种类和含量变化的研究未见报道。本试验利用气相色谱法对不同生长发育时期的印加果种子进行脂肪酸组成的分析,并利用石蜡切片法,观察了不同生长时期的油体生长变化情况,以期为更好地开发利用印加果提供理论基础和依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

印加果:种子来源于秘鲁塔拉波托市,种植于广东省湛江市遂溪县南方国家级林木种苗示范基地(东经111°38',北纬21°30',年平均气温23.1℃,降雨量1 567 mm,平均海拔约90 m),花期一般在每年3—6月,坐果4—8月,10月底至12月初果实成熟,当年种植即可收获果实和种籽。根据对花芽形成初期进行标记,对印加果开花后30 d(记为样品1)至开花后120 d(记为样品12)的印加果进行样品采集,采样12次。将采集后的印加果装于密封袋中并立即带回实验室进行处理。手工对印加果进行剥壳并取出种仁,将印加果种仁粉碎,装入储藏瓶中备用。

Agilent 7890A 气相色谱仪,美国 Agilent 公司; Thermo Scientific HM340E 半自动轮转石蜡切片机,美国赛默飞; Zeiss Axio Imager. A1 正置荧光显微镜,德国卡尔蔡司。

1.2 试验方法

1.2.1 脂肪酸组成分析

1.2.1.1 甲酯化

首先,取样品加入到15 mL离心管中,加入2 mL 2%氢氧化钠甲醇溶液,水浴回流至油滴消失。加入3 mL 14%三氟化硼甲醇溶液,继续煮沸30 min。然后,移去冷凝管,冷却至室温,加入适量异辛烷溶液,加入20 mL饱和氯化钠溶液。吸取上层溶液1~2 mL,加入无水硫酸钠脱水,过滤膜,进样。

1.2.1.2 气相色谱条件

CNW CD-2560 气相毛细管色谱柱(100 m × 0.25 mm × 0.20 μm);氢火焰离子化检测器(FID);程序升温:初始温度130℃,保持5 min,升温速率4℃/min,终温240℃,保持30 min;进样口温度250℃,检测器温度260℃;进样量1 mL,分流比10:1;载气流速0.5 mL/min。

1.2.2 印加果发育过程中新鲜种仁子叶细胞油体观察

选取不同采样时期(样品1~样品12)的印加果种仁,立即放入磷酸盐缓冲液0.2 mol/L(pH 7.2),2 h后用2.5%戊二醛固定,然后存于4℃冰箱中,放置2 d,使用时用磷酸盐缓冲液洗3遍。将固定处理的不同时期种仁切成1 mm × 1 mm小块,用磷酸盐缓冲液0.2 mol/L(pH 7.2)配制的2.5%戊二醛和1%四氧化锇双固定。将固定好的材料取出,用50%乙醇反复冲洗几遍,先后转入50%乙醇→70%乙醇→80%乙醇→90%乙醇→95%乙醇→无水乙醇中梯度脱水,各3 h;脱水后的印加果材料在2/3无水乙醇+1/3二甲苯→1/3无水乙醇+2/3二甲苯→1/4无水乙醇+3/4二甲苯→二甲苯进行透明处理和石蜡包埋,将蜡块切成10~14 μm的薄片;用小镊子将蜡片(光滑面朝下)轻放在载玻片上,将烤干的切片依次进行脱蜡、复水、固绿和苏丹Ⅲ染色,最后用加拿大树胶制成永久封片。制作好的石蜡切片分别放置于40倍荧光显微镜和100倍油镜下进行观察并拍照^[9]。

1.2.3 数据处理

根据峰面积归一化法计算各脂肪酸的相对含量。应用SPSS19.0对所得数据进行方差分析和相关性分析。

2 结果与讨论

2.1 印加果种子发育过程中脂肪酸的动态变化

12个不同生长时期的印加果种子中脂肪酸组成和含量的测定结果见表1。

由表1可知,印加果种子在不同生长时期共有11种主要脂肪酸,其中棕榈酸、硬脂酸、油酸和亚油酸在12个生长时期均有较高含量。印加果种子在花后30 d(样品1)共检测到5种脂肪酸,其中以棕榈酸含量最高(39.45%),其次是亚油酸(36.44%)、花生一烯酸(9.28%)、油酸(7.99%)、硬脂酸(4.94%)。样品1~样品12时期棕榈酸、硬脂酸和油酸的含量都呈降低的趋势。其中亚油酸在样品1~样品9时期的含量呈稳定的渐增趋势(36.44%~53.70%),样品10和样品11时期,亚油酸含量分别降至40.37%、31.58%,样品12时期又增加至49.72%。硬脂酸在样品1~样品10时期的含量在4.06%~4.94%范围内波动,当种子发育至样品11时期,硬脂酸含量降至2.56%,样品12时期降低至1.44%。同样,棕榈酸在种子发育的样品2~样品11时期的含量在24.14%~31.14%范围内波动,当种子发育成熟至样品12,棕榈酸含量急降至5.62%。

表1 印加果种子在不同发育时期的脂肪酸组成及相对含量

脂肪酸	样品1	样品2	样品3	样品4	样品5	样品6	样品7	样品8	样品9	样品10	样品11	样品12	%
棕榈酸	39.45	31.14	28.55	29.40	24.15	25.48	24.14	28.89	27.13	28.20	30.84	5.62	
硬脂酸	4.94	4.06	4.21	4.84	4.13	4.41	4.39	4.51	4.44	4.51	2.56	1.44	
油酸	7.99	10.26	7.99	5.27	8.72	3.25	2.45	2.85	2.30	4.80	8.37	6.73	
亚油酸	36.44	40.12	45.11	44.12	47.73	52.64	54.58	53.10	53.70	40.37	31.58	49.72	
花生酸	-	0.62	0.65	0.68	0.60	0.62	0.53	-	-	-	-	0.08	
花生一烯酸	9.28	8.53	9.02	9.71	10.77	9.63	10.80	-	-	20.27	26.65	0.04	
α -亚麻酸	-	-	-	-	-	-	-	8.66	10.67	-	-	35.60	
山嵛酸	-	1.34	1.48	1.55	1.31	1.40	1.17	1.23	1.05	0.83	-	0.05	
花生四烯酸	-	-	0.22	0.42	0.23	0.26	-	-	-	-	-	0.03	
木焦油酸	-	0.85	0.75	0.49	0.24	0.37	-	-	-	-	-	-	
二十碳五烯酸	-	0.75	0.85	0.76	0.63	0.77	0.69	0.76	0.71	-	-	0.03	

注:样品1~样品12对应开花后30~120 d不同采摘时期;“-”为未检出。

亚油酸是功能性多不饱和脂肪酸,具有降低血清胆固醇水平和抑制动脉血栓形成的作用,摄入大量亚油酸对高甘油三酯和心血管疾病患者有明显疗效。此外,亚油酸还是 ω -6长链多不饱和脂肪酸,尤其是 γ -亚麻酸和花生四烯酸的前体^[10]。与油茶、花生和芝麻种子发育过程中脂肪酸的动态变化相比,印加果种子成熟期的亚油酸含量($Max = 49.72\%$)均明显高于油茶籽($Max = 5.27\%$)、花生($Max = 31.76\%$)和芝麻种子($Max = 31.79\%$)的整个发育过程中的亚油酸含量。

α -亚麻酸是人体必需但本身无法合成的一种重要脂肪酸,对人体健康起决定性作用^[10]。在体内转化为DHA(二十二碳六烯酸),在调节血脂方面可以起到全面降脂、抗炎、抗氧化、抗癌等作用。市场上大部分食用油中亚麻酸含量普遍低于10%,印加果油可很好地弥补人们日常生活中亚麻酸的摄入不足^[7,11~13]。与油菜籽、大豆、芝麻、葵花籽、橄榄、油茶籽和亚麻籽相比,印加果种子中 α -亚麻酸的含量(35.60%)仅次于亚麻籽油中 α -亚麻酸的含量(57.87%)^[12]。

印加果种子中各个发育时期的油酸含量($Max = 10.26\%$)低于油茶籽($Min = 76.31\%$)、花生($Min = 35.57\%$)和芝麻种子($Min = 39.77\%$)各个发育时期的油酸含量;棕榈酸含量在印加果种子发育的样品1~样品11时期均明显高于其他3种种子中的棕榈酸含量,当印加果种子发育成熟至样品12时期,棕榈酸含量(5.62%)显著低于油茶籽($Min = 8.40\%$)、花生($Min = 12.57\%$)和芝麻种子($Min = 10.93\%$)任一发育时期的棕榈酸含量;硬脂酸含量($Max = 4.94\%$)低于花生($Min = 5.34\%$)和芝麻种子($Min = 7.61\%$)的各个发育时期的硬脂酸含量,略高于油茶籽($Max = 2.00\%$)中各发育时期的硬脂酸含量^[14~16]。

由表1可知,在印加果种子发育至样品2~样品10,花生酸、山嵛酸和二十碳五烯酸(EPA)、花生

四烯酸、 α -亚麻酸逐渐开始出现,但含量均较低。样品3时期,脂肪酸种类达到10种,样品7时期,脂肪酸种类降至8种,花生四烯酸和木焦油酸消失。样品8~样品9时期, α -亚麻酸出现,与此同时,花生一烯酸消失,样品10~样品11时期, α -亚麻酸消失,花生一烯酸出现,且含量随着种子的生长不断增加,在种子成熟至样品12时期,花生一烯酸的含量由26.65%急降至0.04%,而 α -亚麻酸含量由无突增至35.60%。由花生一烯酸和 α -亚麻酸的含量在各个生长时期的此消彼长的变化说明, α -亚麻酸很可能是由花生一烯酸转化而来,而且二者之间可以相互转化。

印加果种子发育成熟至样品12时期,主要含有10种脂肪酸,其中4种饱和脂肪酸:棕榈酸(5.62%)、硬脂酸(1.44%)、花生酸(0.08%)和山嵛酸(0.05%),6种不饱和脂肪酸:油酸(6.73%)、亚油酸(49.72%)、花生一烯酸(0.04%)、 α -亚麻酸(35.60%)、花生四烯酸(0.03%)和二十碳五烯酸(0.03%),不饱和脂肪酸含量达到92.15%,其中亚油酸和 α -亚麻酸二者的含量达85.32%,与杨金^[6]、王勇^[7]、刘付英^[8]的研究结果基本一致。

图1、图2分别为印加果种子不同发育时期饱和脂肪酸、不饱和脂肪酸含量的变化趋势。

由图1可知,饱和脂肪酸含量在样品1时期含量最高,随种子的发育呈降低趋势,样品1~样品3时期持续降低,样品4时期饱和脂肪酸升高,样品5~样品11时期,其含量在30.23%~34.63%范围内波动,样品12时期饱和脂肪酸含量急降至7.19%。

由图2可知,随着印加果种子的发育,不饱和脂肪酸呈稳定升高的趋势,花后30 d的种子(样品1),不饱和脂肪酸含量为53.71%,样品2~样品9时期,其含量在59.66%~68.52%范围内稳定升高,样品10~样品11时期,不饱和脂肪酸含量有所下

降,当种子成熟至样品 12 时期,不饱和脂肪酸含量骤增至 92.15%。

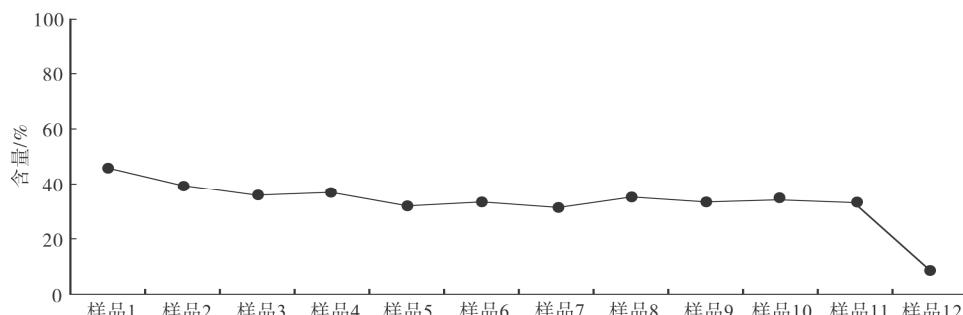


图 1 印加果种子不同发育时期饱和脂肪酸含量的变化趋势

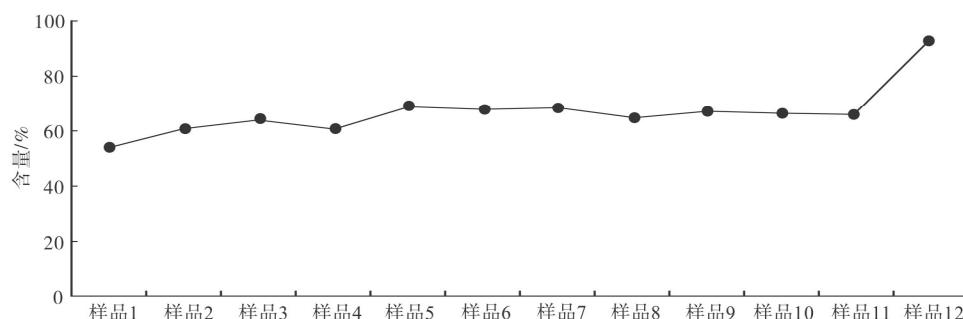


图 2 印加果种子不同发育时期不饱和脂肪酸含量的变化趋势

通过对印加果种子发育过程中各脂肪酸含量及饱和脂肪酸、不饱和脂肪酸含量进行分析发现,饱和脂肪酸含量自印加果采收的样品 2 时开始稳定下降,而不饱和脂肪酸含量则呈稳定上升的趋势。样品 5 ~ 样品 11 时期,饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸含量均趋于基本稳定的状态,至样品 12 时期,饱和脂

肪酸含量急降,而不饱和脂肪酸含量骤增,通过对印加果种子发育过程中各类脂肪酸与饱和脂肪酸、不饱和脂肪酸含量间的相关性分析(见表 2)发现,二者的相关系数为 -1.00,存在极显著负相关,由此说明在印加果种子发育过程中饱和脂肪酸与不饱和脂肪酸之间可能存在相互转化的关系。

表 2 印加果种子发育过程中各类脂肪酸与饱和脂肪酸、不饱和脂肪酸含量间的相关系数

脂肪酸	棕榈酸	硬脂酸	油酸	亚油酸	花生酸	花生一烯酸	α -亚麻酸	山嵛酸	花生四烯酸	木焦油酸	二十碳五烯酸	饱和脂肪酸	不饱和脂肪酸
棕榈酸	1.00												
硬脂酸	0.72 **	1.00											
油酸	0.15	-0.30	1.00										
亚油酸	-0.49	0.13	-0.72 **	1.00									
花生酸	-0.01	0.26	0.19	0.20	1.00								
花生一烯酸	0.36	-0.04	0.33	-0.71 **	-0.01	1.00							
α -亚麻酸	-0.82 **	-0.72 **	-0.11	0.34	-0.39	-0.58 *	1.00						
山嵛酸	0.11	0.58 *	-0.26	0.50 *	0.74 **	-0.23	-0.42	1.00					
花生四烯酸	-0.01	0.26	0.03	0.13	0.72 **	0.00	-0.26	0.57 *	1.00				
木焦油酸	0.18	0.20	0.47	-0.12	0.79 **	-0.03	-0.34	0.61 *	0.52 *	1.00			
二十碳五烯酸	0.09	0.48	-0.27	0.60 *	0.69 *	-0.43	-0.29	0.91 **	0.48	0.59 *	1.00		
饱和脂肪酸	0.98 **	0.82 **	0.12	-0.39	0.17	0.29	-0.86 **	0.30	0.14	0.31	0.25	1.00	
不饱和脂肪酸	-0.98 **	-0.82 **	-0.12	0.39	-0.17	-0.29	0.86 **	-0.30	-0.14	-0.31	-0.25	-1.00 **	1.00

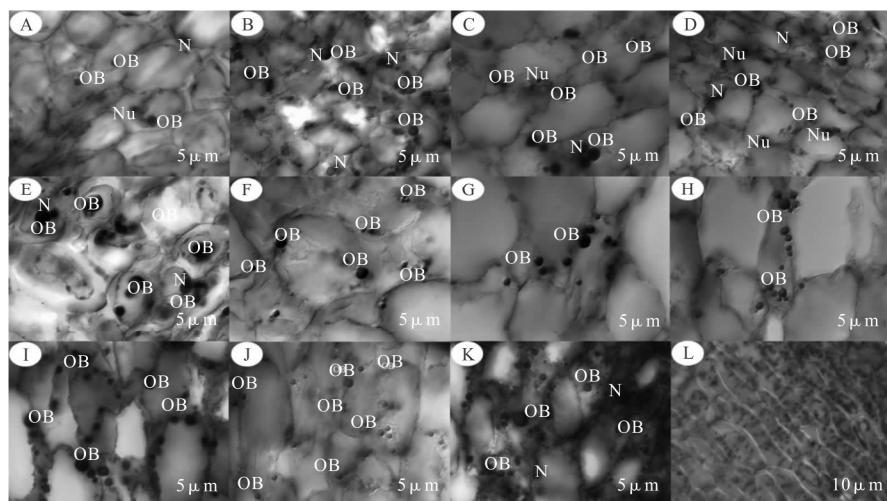
注: * 表示显著相关, ** 表示极显著相关。

由表2可知,棕榈酸与硬脂酸、饱和脂肪酸含量间存在极显著正相关,与 α -亚麻酸、不饱和脂肪酸含量间存在极显著负相关。不饱和脂肪酸中,油酸与亚油酸间存在极显著负相关;亚油酸与花生一烯酸间存在极显著负相关;花生一烯酸与 α -亚麻酸存在显著负相关。从各类脂肪酸间的相关性分析可得,各不饱和脂肪酸种类间可能存在相关转化的关系。饱和脂肪酸中,花生酸与山嵛酸、木焦油酸间存在极显著正相关;山嵛酸与硬脂酸、木焦油酸存在显著正相关。 α -亚麻酸与棕榈酸、硬脂酸间为极显著负相关,花生酸与花生四烯酸存在极显著正相关,与二十碳五烯酸存在显著正相关,山嵛酸与花生四

烯酸存在显著正相关,与二十碳五烯酸为极显著正相关;木焦油酸与二十碳五烯酸间为显著正相关,说明饱和脂肪酸组分与不饱和脂肪酸组分间可能存在相互促进形成的关系,但其内在具体的联系有待进一步的研究。

2.2 印加果种子发育过程中油体的观察

油体是植物体中最小的细胞器,是由半单位膜包裹液体的三酰甘油酯形成的球体^[17-18]。不同的植物种子中的油体在积累时期上存在一定差异^[19]。本研究采用石蜡切片方法结合电子显微技术,对印加果种子发育过程子叶细胞中的油体进行观察,结果见图3。



注:N为细胞核;Nu为核仁;OB为油体;A~L分别为印加果种子处于样品1~样品12时期的显微结构。

图3 印加果种子子叶发育过程中的油体观察

图3A为开花后30 d(样品1)的种子切片图,种子正处于胚发育的鱼雷形胚状体阶段。置于100倍油镜下发现,鱼雷形胚状体时期已有油体的形成,该时期种子细胞内油体数量较少,体积较小,且集中于细胞壁周围,细胞中间几乎没有油体的存在;样品2~样品12时期,随着种子的逐渐成熟,油体数量逐渐增多,从细胞壁边缘逐渐向细胞中央堆积(图3B~图3L)。由此可得,印加果油体的形成方式及分布特点与拟南芥属种子、油茶种子、核桃种子、文冠果种子中油体的形成方式类似,三酰甘油的合成开始于心形胚晚期,在鱼雷期(图3B)子叶细胞内开始形成油体,随着种子的不断发育,油体从细胞边界逐渐集中于细胞中央^[14,18,20-21]。

根据显微观察可知,印加果种子花后30 d(样品1)的胚中已形成单独的细胞,且细胞中有脂肪酸的积累和油体的形成,各个细胞排列规则,细胞壁界限清晰,且细胞间隙加大。随着种子的生长发育,单

个细胞内油体数量逐渐增多,从样品9时期~样品11时期,胚乳细胞内油体数量显著增多,发育成熟至样品12时期,细胞内油体排列较紧密,油体间几乎没有空隙,形状主要以椭球体和球体为主。Siloto等^[20]研究认为油体的大小和形状变化会影响种子内脂肪酸的累积,小油体流动性更大,能够为脂酶提供更大的作用面积。

结合种子不同生长时期脂肪酸组成的变化情况分析发现,样品5~样品11时期的印加果种子内,饱和脂肪酸含量和不饱和脂肪酸含量比较稳定,尤其是样品9~样品11时期,油体数量增加显著,饱和脂肪酸含量与不饱和脂肪酸含量稳定,由此可得,该时期处于油脂转化高峰期。

3 结 论

(1)印加果种子中不饱和脂肪酸含量在整个发育过程中呈渐增趋势,至种子成熟时含量高达92.15%,其中亚麻酸和亚油酸二者的含量达

85.32%。含量最高的为亚油酸(49.72%)，其次是亚麻酸(35.60%)。饱和脂肪酸总含量在印加果种子发育过程中整体呈降低趋势，棕榈酸和硬脂酸总含量由形成初期的44.39%至成熟时仅7.06%。

(2)印加果在种子接近成熟时，花生一烯酸大量转化为 α -亚麻酸。这为各类脂肪酸之间的相互转化关系提供了有力证据。

(3)通过对印加果种仁细胞的显微结构观察可知，印加果种子发育过程中油体数量逐渐增多，形状以球体和椭球体为主。样品5~样品11时期内，印加果种子的饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸含量相对稳定，样品12时期，不饱和脂肪酸含量迅速增加，种子胚乳细胞内油体排列紧密，油体间几乎没有间隙。因此，印加果种子最适合采摘时期为样品12(即花后120 d)之后，这为指导印加果栽培管理提供了理论依据。

参考文献：

- [1] MENDOZA N P. Obtención de los ácidos grasos del aceite de la *Plukenetia olubilis* L. "Sacha Inchi" para la utilización en la industria y estudio fitoquímico cualitativo de la almendra[D]. Lima: Universidad Nacional Agraria La Molina, 2008.
- [2] CAI Z Q. Shade delayed flowering and decreased photosynthesis, growth and yield of Sacha Inchi(*Hukenetia volubilis*) plants[J]. Ind Crops Prod, 2011, 34(1): 1235–1237.
- [3] 蔡志全,杨清,唐寿贤,等.木本油料作物星油藤种子营养价值的评价[J].营养学报,2011,33(2):193–195.
- [4] 张思佳,黄璐,熊周权,等.美藤果油研究进展[J].粮食与油脂,2013,26(6):4–6.
- [5] 蔡志全.特种木本油料作物星油藤的研究进展[J].中国油脂,2011,36(10):1–6.
- [6] 杨金,李庆华,李娟,等.南美油藤油的脂肪酸组成分析[J].中国油脂,2013,38(5):88–90.
- [7] 王勇,程守前,肖培富,等.气相色谱-质谱联用分析美藤果油脂肪酸组成[J].广州化工,2015,43(7):109–110.
- [8] 刘付英.美藤果及美藤果油的理化性质和油脂的脂肪酸组分分析[J].中国油脂,2014,39(7):95–97.
- [9] 殷冬梅,宋佳静,张幸果,等.花生种子在不同发育时期的显微结构分析[J].核农学报,2013,27(3):344–349.
- [10] 张春娥,张惠,刘楚怡,等.亚油酸的研究进展[J].粮油加工,2010,18(5):18–21.
- [11] 林非凡,谭竹筠.亚麻籽油中 α -亚麻酸降血脂功能研究[J].中国油脂,2012,37(9):44–47.
- [12] 吴俏槿,杜冰,蔡尤林,等. α -亚麻酸的生理功能及开发研究进展[J].食品工业科技,2016,37(10):386–390.
- [13] 周同永,任飞,邓黎,等. γ -亚麻酸及其生理生化功能研究进展[J].贵州农业科学,2011,39(3):53–58.
- [14] 刘星星,肖萍,罗火林,等.油茶种子发育过程中脂肪酸的变化研究[J].现代食品科技,2015,31(6):322–328.
- [15] 李兰,彭振英,陈高,等.花生种子发育过程中脂肪酸积累规律的研究[J].华北农学报,2012,27(1):173–177.
- [16] 胡华丽,梅鸿献,刘日斌,等.芝麻种子发育过程中木酚素、脂肪及蛋白质积累量变化研究[J].华北农学报,2014,29(1):190–194.
- [17] TZEN J T C, HUANG A H C. Surface structure and properties of plant seed oil bodies[J]. J Cell Biol, 1992, 117(2): 327–335.
- [18] 陈虹,潘存德,王蓓,等.核桃种子油体发育及不同品种种子子叶油体特征差异分析[J].中国农业科学,2015,48(19):3899–3909.
- [19] ELMAN A, HAYDEN D M, DEHESH K, et al. Carbon partitioning between oil and carbohydrates in developing oat(*Avena sativa* L.) seeds[J]. J Exp Bot, 2008, 59(15):4247–4257.
- [20] SILOTO R M P, FINDLAY K, LOPEZ – VILLALOBOS A, et al. The accumulation of oleosins determines the size of seed oil bodies in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2006, 18: 1961–1974.
- [21] 赵娜,张媛,王静,等.文冠果种子发育及油脂累积与糖类、蛋白质累积之间的关系研究[J].植物研究,2015,35(1):133–140.