网络出版时间:2025-07-18 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.01.007

航天诱变对山杏实生苗生长生理及解剖结构的影响

康莹[1],张云程[2],李彪[1],王以进[1],于庆福[2],陈建华[1],董胜君[1]
(1 沈阳农业大学 林学院,辽宁 沈阳 110161;2 喀左县林木种苗中心,辽宁 朝阳 122000)

[摘 要] 【目的】探究航天诱变对山杏实生苗生长发育的影响,为山杏育种提供基础材料。【方法】以“神舟十二号”飞船搭载的 5 个不同种源丰产型山杏优良无性系(1,28,207,453 和 507)种子培育的实生苗为材料,于 2022 年 5 月初(出苗后 15 d)—9 月底(出苗后 150 d)进行试验,出苗后 15 d 统计出苗率,之后每隔 15 d 逐株观察测量其生长性状(苗高、地径、叶片长度、叶片宽度),并于 7 月中旬采集成熟叶片测定生理指标(叶绿素 a、b 及总叶绿素、类胡萝卜素含量)与光合指标(净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)),观察叶片解剖结构的变化,分析航天诱变对山杏实生苗生长、光合生理和叶片解剖结构的影响。【结果】经航天诱变后,507 号山杏实生苗的苗高、叶长、叶宽在 30 d 前显著高于对照,45 d 后优势减弱,而 207 号山杏实生苗的苗高、地径、叶长、叶宽在 150 d 时显著高于对照 4.62%~44.33%。航天诱变提高了山杏的光合能力,经航天诱变的各山杏优良无性系的叶片光合色素含量、净光合速率、蒸腾速率均有不同程度的提高,且叶绿素 b 含量与净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度呈显著或极显著正相关。与对照相比,航天诱变后 507 号叶片细胞皱缩、结构模糊、分布混乱,各组织厚度变薄;而 207 号叶片细胞饱满且排列整齐,胞间隙较小。航天诱变后 1 号和 28 号山杏的叶片厚度、栅栏组织厚度、细胞结构紧密度、栅栏组织厚度/海绵组织厚度值均极显著高于对照,增幅达 9.47%~41.29%,而海绵组织厚度、细胞结构疏松度却低于对照,降幅为 5.96%~50.04%。【结论】航天诱变后山杏生长、生理及叶片解剖结构发生变化,各系号间、不同指标间变化存在差异,表明航天诱变是山杏及经济林种质改良与创新的重要途径。

[关键词] 山杏;航天诱变;生长动态;生理指标;解剖结构
[中图分类号] S662.2 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)01-0066-12

Effects of spaceflight mutagenesis on growth, physiology and anatomical structure of *Armeniaca sibirica*

KANG Ying[1], ZHANG Yuncheng[2], LI Biao[1], WANG Yijin[1], YU Qingfu[2], CHEN Jianhua[1], DONG Shengjun[1]
(1 *College of Forestry, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning* 110161, *China*;
2 *Liaoning Kazuo County Forestry Seedling Management Station, Chaoyang, Liaoning* 122000, *China*)

Abstract:【Objective】 This research aimed to investigate the effect of spaceflight mutagenesis on the growth and development of *Armeniaca sibirica* seedlings, to provide theoretical basic for *A. sibirica* breeding.【Method】 This study used the seedlings of five excellent asexual lines (1, 28, 207, 453, and 507) from five different seed sources of productive *A. sibirica* carried by Shenzhou Ⅻ spacecraft as materials, and conducted the experiment from the beginning of May (15 days after seedling emergence) to the end of September (150 days after seedling emergence) in 2022. The seedling emergence rate was determined 15 days after seedling emergence, after which the growth traits (plant height, ground diameter, leaf length, leaf width)

[收稿日期] 2024-08-23 [修回日期] 2024-11-14
[基金项目] 国家林业和草原局辽宁山杏种质资源保存与育种国家长期科研基地运行补助项目(2020132519)
[作者简介] 康莹(1998—),女(满族),河北秦皇岛人,在读硕士,主要从事森林培育研究。E-mail:kangying1128@163.com
[通信作者] 董胜君(1974—),男,辽宁瓦房店人,教授,博士,主要从事经济林种质创新培育及高效栽培研究。E-mail:dsj928@163.com

were measured for each seedling with an interval of 15 days. The mature leaves were collected in mid-July to determine physiological indexes (chlorophyll a, b, total chlorophyll and carotenoids content) and photosynthetic indexes (net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 (C_i)), and to observe the leaf anatomical structure change, in order to analyze the effects of spaceflight mutagenesis on the growth, photosynthetic physiology and leaf anatomical structure of *A. sibirica* seedlings.【Result】 The plant height, diameter, leaf length and width of No. 207 seedlings were significantly higher than those of the control by 4.62%－44.33% at 150 d. Spaceflight mutagenesis improved the photosynthetic capacity of *A. sibirica*, and the photosynthetic pigment content, net photosynthetic rate, and transpiration rate of the leaves of *A. sibirica* seedlings of various lines were improved by different degrees after spaceflight mutagenesis. Compared with the control, the leaf cells of No. 507 seedling were wrinkled, showing fuzzy structure, chaotic distribution, and the thickness of each tissue was decreased after spaceflight mutagenesis. But the leaf cells of No. 207 seedling were plump and neatly arranged, with relatively small cell gap. The leaf thickness, the fence tissue thickness, the cellular structure tightness and the fence tissue thickness/the spongy tissue thickness of No. 1 and No. 28 seedlings were all significantly higher than those of the control by 9.47%－41.29%.【Conclusion】 Changes in growth, physiology and leaf anatomical structure of *A. sibirica* after spaceflight mutagenesis, which varied among lines and in different indexes, indicate that spaceflight mutagenesis is an important way to improve and innovate germplasm of *A. sibirica* and economic forests.

Key words: *Armeniaca sibirica*; spaceflight mutagenesis; growth dynamics; physiological indicators; anatomical structure

山杏（*Armeniaca sibirica*）为蔷薇科（Rosaceae）杏属（*Armeniaca*）植物，抗寒耐旱、耐瘠薄，适应性强，主要分布于我国东北、华北、西北等地，是北方干旱地区的常见树种[1]，也是增加当地农民收入的主要经济林木之一。山杏具有重要的生态、经济及社会价值，应用前景广阔，在多个行业有着广泛的用途及发展潜力[2]。我国山杏总面积约 200 万 hm^2，年产核量约 100 万 t，杏仁出口量约 4 万 t[3]。随着国内外市场对山杏需求量的日益增加，山杏产量与品质要求也随之提高。但由于山杏长期处于自然繁殖状态导致群体性状衰退，加之田间管理粗放，其产量和品质有所降低，抗性减弱。另外山杏当前育种主要以选择育种、杂交育种等常规方式为主，变异频率低且育种周期较长，一定程度上限制了山杏产业的发展[4]，因此急需一种快速高效的育种方式来加快品种选育进程。

航天诱变育种也称空间诱变育种、太空诱变育种，是通过宇宙飞船或返回式卫星运送植物种子、枝条或球茎等材料进入太空，利用空间特殊环境因素进行诱变，导致种子、枝条、球茎等材料产生变异，返回地面后选育植物新品种的一种新型育种技术[5]。相比于常规的育种方式，航天诱变技术可以快速获得大量且高质量的材料，为培育优异的新种质奠定了良好基础。自 1987 年首次搭载植物进入太空以来，我国已有 1 000 多份植物种子和生物材料进行了航天诱变试验[6]，在作物、蔬菜、药用植物等方面的应用已处于国际领先水平，但在木本植物育种工作中的应用相对落后[7]。迄今为止，我国利用返回式卫星、宇宙飞船已成功搭载大青杨（*Populus ussuriensis*）[8]、桑树（*Morus alba*）[9]、白桦（*Betula pendula*）[10]、华山松（*Pinus armandi*）和白皮松（*Pinus bungeana*）[11]、桉树（*Eucalyptus robusta*）[12]、刺槐（*Robinia pseudoacacia*）[13-14]、五角枫（*Acer mono*）[15] 和文冠果（*Xanthoceras sorbifolia*）[13] 等 20 余种林木种子材料进入太空。航天诱变对植物生长、生理、细胞结构及分子方面产生了明显影响，经研究发现，航天诱变可以促进五角枫苗高、地径生长，提高叶绿素含量，并导致五角枫基因组发生遗传变异[15-16]；但航天诱变却导致刺槐[13]、白桦[17]、凤凰木（*Delonix regia*）和腊肠树（*Cassia fistula*）[18] 的苗高和地径降低。肉桂（*Cinnamomum cassia*）经航天诱变后叶形由长椭圆形变为椭圆形，叶尖变为钝尖，叶长、叶宽、叶面积较对照显著增大[6]。航天诱变后的 4 个苜蓿品种叶片厚度和栅栏组织厚度增加，叶脉突起度降低，其中苜蓿品种德宝、三得利细胞结构紧密度、疏松度与对照相比存在显著差异[19]。

空间环境中宇宙辐射、特殊磁场、微重力等因素均可引起植物生长及生理特性的变化。本研究以“神舟十二号”飞船搭载的山杏优良无性系种子培育的实生苗为试验材料,通过田间试验观测实生苗的生长动态,测定其生理指标并观测其叶片解剖结构,以期揭示航天诱变对山杏实生苗生长性状、生理指标及叶片解剖结构的影响,进而为山杏育种提供基础材料和新途径。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料来源于沈阳农业大学喀左县山杏国家林木种质资源保存库,选取 1,28,207,453 和 507 号等 5 个不同种源的丰产型山杏无性系,每个优良无性系各 14 粒种子,均分成 2 份,1 份进行航天诱变(SP),另 1 份留于地面作为对照(CK)。神舟十二号飞船于 2021-06-17 上午 09:22 升空,在轨飞行 90 d,于 2021-09-17 下午 13:30 返回地面。2021 年 11 月初将航天诱变(SP)和对照(CK)种子浸泡在冷水里,第 3 天换一次水,浸泡 7 d 后在营养钵中播种,每钵播 1 粒种子,各优良无性系航天诱变和对照种子分别播种 7 盆,播种后覆土 2～3 cm,浇透水,将营养钵埋入土中,试验采用完全随机设计,共 7 个区组,每区组包含 5 个优良无性系航天诱变与对照山杏植株各 1 株,株行距为 50 cm×50 cm。2022 年 4 月中旬浇化冻水后开始出苗,进行常规田间管理,15 d 后统计出苗率,各系号出苗率均达 100%。

表 1 5 个山杏优良无性系种源地信息

Table 1 Information of 5 types of excellent clone provenance of *Armeniaca sibirica*

系号 Line	种源 Provenance	无性系 Clone	种源 Provenance
1	辽宁喀左县 Kazuo,Liaoning,China	453	内蒙古扎兰屯 Zalantun,Inner Mongolia,China
28	内蒙古敖汉旗 Aohan Banner,Inner Mongolia,China	507	俄罗斯外贝加尔区 Zabaykalsky Krai,Russia
207	甘肃会宁县 Huining,Gansu,China		

1.2 试验方法

1.2.1 表型性状调查 2022 年 5 月初(出苗后 15 d)－9 月底(出苗后 150 d),每隔 15 d 逐株测量 5 个系号航天诱变和对照实生苗的苗高、地径,并从每株实生苗的东、南、西、北 4 个方向选取 1 年生枝条中间部分叶片,进行叶片长度、叶片宽度的测量,每株重复测定 12 次。

1.2.2 光合色素含量测定 2023 年 7 月中旬进行叶片采集,选取航天诱变和对照生长状态良好、长势均匀一致的 3 株苗木,从每株苗木的东、南、西、北 4 个方向枝条的中部采集成熟叶片,每个方向各采集 1 片叶,去除叶柄和主脉剪碎混匀后称取 0.1 g 于研钵中,用体积分数 80%丙酮和少许 $CaCO_3$ 研磨至匀浆,以体积分数 80%丙酮定容至 10 mL 离心后取上清液[20],用紫外可见分光光度计分别测定 663,645 和 440 nm 处的吸光度值(OD_{663}、OD_{645} 和 OD_{440}),以体积分数 80%丙酮为空白对照,重复试验 3 次。按照下式计算色素质量浓度及含量:

$$C_{叶绿素a}=9.78OD_{663}-0.99OD_{645},$$

$$C_{叶绿素b}=21.43OD_{645}-4.65OD_{633},$$

$$C_{总叶绿素}=5.13OD_{663}+20.44OD_{645},$$

$$C_{类胡萝卜素}=4.70\ OD_{440}-0.27C_{总叶绿素},$$

$$A=C\times V/(W\times 1000)。$$

式中:$C_{叶绿素a}$、$C_{叶绿素b}$、$C_{总叶绿素}$ 和 $C_{类胡萝卜素}$ 分别为叶绿素 a、b 及总叶绿素、类胡萝卜素的质量浓度(mg/L);A 为某色素含量(mg/g);C 为某色素的质量浓度(mg/L);V 为提取液体积(mL);W 为叶片鲜质量(g)。

1.2.3 光合指标测定 于 2023 年 7 月中旬天气晴朗时,应用 Li-6400XT 便携式光合测定仪测定各系号航天诱变和对照叶片的光合指标,即净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。每个系号样木选择与色素含量测定样木相同,每株取 3 个当年生枝条成熟向阳叶片,每个叶片测定 3 次。测定时间为 6:00－18:00,每隔 2 h 测定 1 次。

1.2.4 叶片解剖结构观察 采样时间、样木选择与色素含量测定时相同。采集生长状况良好、无病虫害的成熟叶片,沿中脉切取 4 mm×4 mm 的小块,固定于 FAA(V(体积分数 50%酒精):V(冰醋酸):V(甲醛)=90:5:5)中。固定 24 h 后,每个系号处理组和对照组各取 3 片叶片,经酒精逐级脱水、二甲苯透明、浸蜡、石蜡包埋和切片。切片(切片厚度为 8 μm)浸蜡复水后,经番红-固绿染色制片,用中性树胶封片[20]。在光学解剖镜(ZEISS 型,德国)下观察、拍照,测量上、下表皮及叶片厚度、海绵组织厚度、栅栏组织厚度,并计算栅栏组织厚度与海绵组织厚度、栅栏组织厚度与叶片厚度、海绵组织厚度与叶片厚度的比值,用栅栏组织厚度与叶片厚度的比值

代表细胞结构紧密度，用海绵组织厚度与叶片厚度的比值代表细胞结构疏松度。每片叶片各选取 3 个横截面切片，每个制片选 3 个视野进行测量。

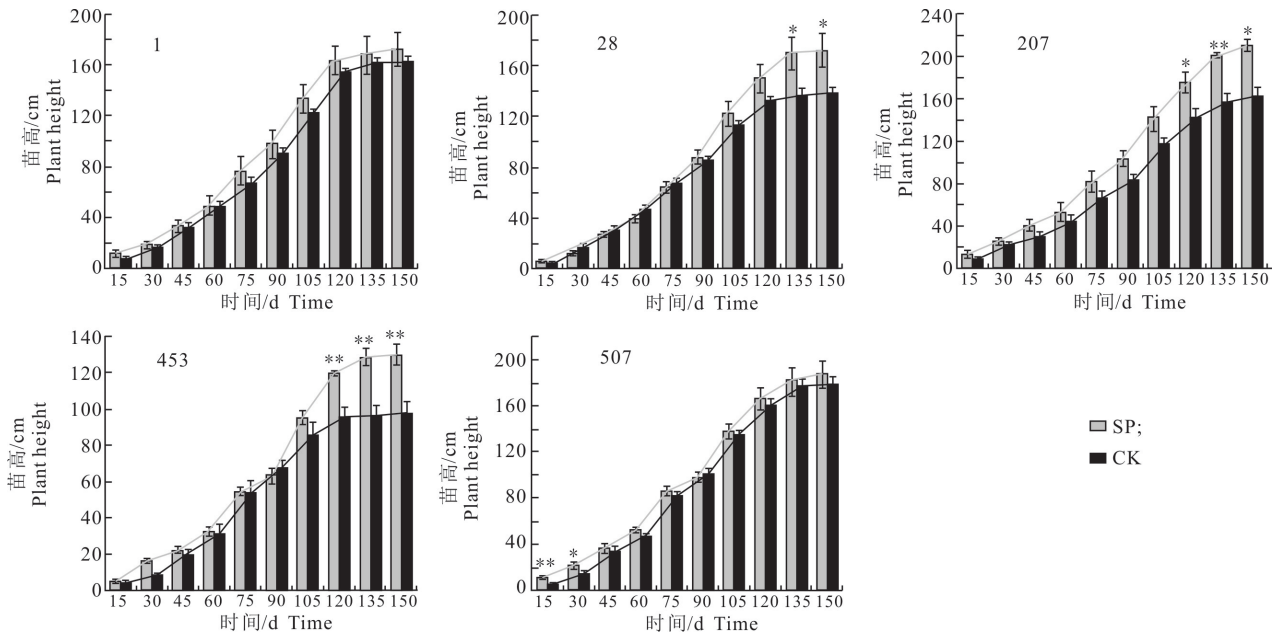
1.3　数据分析

利用 Excel 2021 软件对试验数据进行计算、整理和汇总，再通过 Origin 2021 对其进行柱状图的制作，利用 SPSS 26.0 软件进行 t 检验。

2　结果与分析

2.1　航天诱变对山杏苗高和地径生长动态的影响

图 1 显示，5 个优良无性系山杏当年生实生苗苗高的年生长曲线均呈“S”型。航天诱变对各系号山杏苗高有一定影响，但影响程度在不同系号和不同时期表现不同。经航天诱变后，28，207 和 453 号山杏的苗高在出苗 135 d 后均显著或极显著高于对照，至出苗 150 d 时分别较对照提高了 24.14%，29.68%和 32.17%。507 号山杏的苗高在出苗 15 和 30 d 时显著或极显著高于对照，随着生长时间的延长其苗高优势逐渐减弱，至 90 d 时表现为低于对照，之后又开始高于对照，但差异不显著。1 号山杏经航天诱变后整个生长季内苗高均高于对照，但差异均未达到显著水平。



SP. 航天诱变；CK. 对照。图柱上标 * 或 * * 表示航天诱变实生苗与对照之间存在显著（$P<0.05$）或极显著差异（$P<0.01$）。下同。

SP. Spaceflight mutagenesis; CK. Control. Columns labeled with * or * * indicate that there is a significant difference ($P<0.05$) or highly significant difference ($P<0.01$) between the plant height of spaceflight treatment seedlings and control seedlings. The same below.

图 1　航天诱变对山杏实生苗苗高生长动态的影响

Fig. 1　Effects of spaceflight mutagenesis on the growth dynamics of plant height in *Armeniaca sibirica* seedlings

航天诱变后 5 个优良无性系山杏地径生长动态的变化如图 2 所示。图 2 表明，各系号地径年生长均呈“S”型曲线，航天诱变后 1，207 和 507 号山杏的地径在整个生长季内均高于对照，其中，207 号地径在出苗 45，60，90，135 和 150 d 时显著高于对照，507 号除 60 d 时与对照差异不显著外，其余时间均显著或极显著高于对照。到 150 d 时，经航天诱变的 207 和 507 号山杏的地径分别较对照提高了 44.33%和 38.19%。航天诱变后的 1 号山杏地径在整个试验期间均高于对照，但与对照相比差异均未达到显著水平；航天诱变后的 28 和 453 号山杏地径在 90 d 前与对照相比无明显规律性，但 105 d 后随着生长期的延长，其地径均高于对照，但差异并不显著。

2.2　航天诱变对山杏叶片生长动态的影响

航天诱变对 5 个山杏实生苗叶片长度的影响如图 3 所示。图 3 表明，航天诱变对 5 个不同系号山杏叶片长度的影响表现并不完全一致。在整个试验期间，经过航天诱变的 1 和 453 号山杏的叶片长度一直高于对照，其中 1 号在整个生长季内及 453 号在出苗 30 d 和 75～150 d 时与对照的差异均达到了极显著水平。航天诱变后 28，207 和 507 号山杏的叶片长度在不同时期表现不同，其中 28 号山杏实生苗的叶片长度在出苗 15 d 及 105 ～150 d 时显著或极显著高于对照，而在 30，45，60 和 75 d 时显著或极显著低于对照；207 号山杏实生苗的叶片长度在出苗 15，60，75 和 150 d 时显著或极显著高于对照，

而在30 d时极显著低于对照,其余时段差异不显著;507号山杏实生苗的叶片长度在出苗15,30,135和150 d时显著或极显著高于对照,而在45～120 d时与对照差异不显著。总体而言,航天诱变后各系号山杏叶片长度在出苗150 d时均极显著高于对照,提高幅度为4.62%～18.47%。

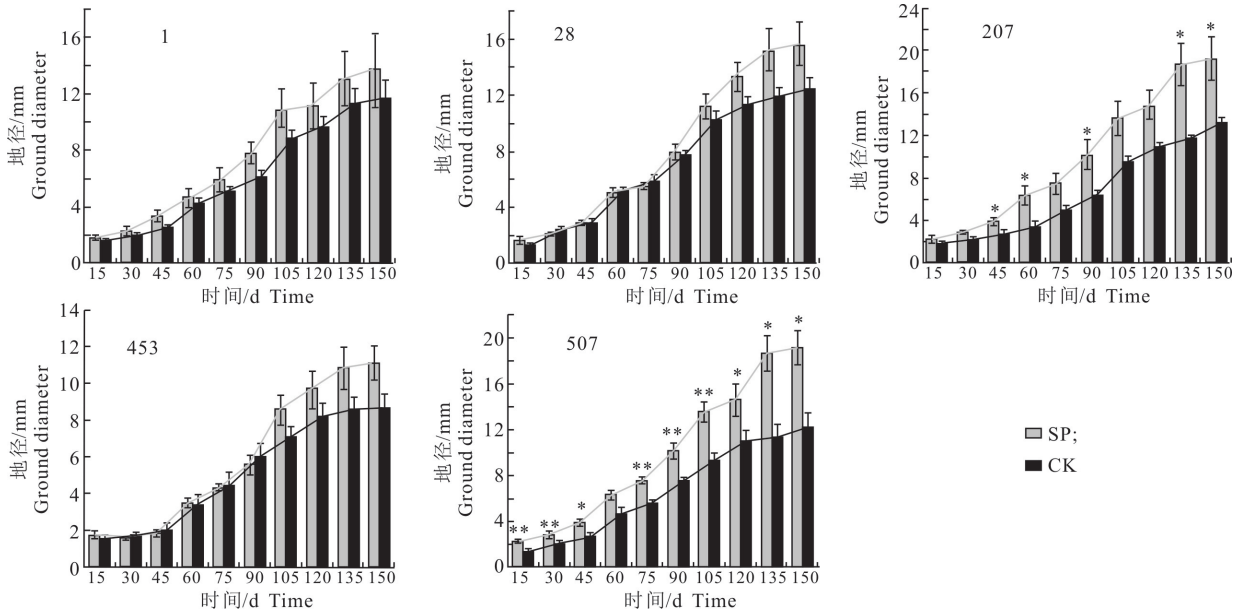


图2 航天诱变对山杏实生苗地径生长动态的影响

Fig. 2 Effects of spaceflight mutagenesis on the growth dynamics of ground diameter of *Armeniaca sibirica* seedlings

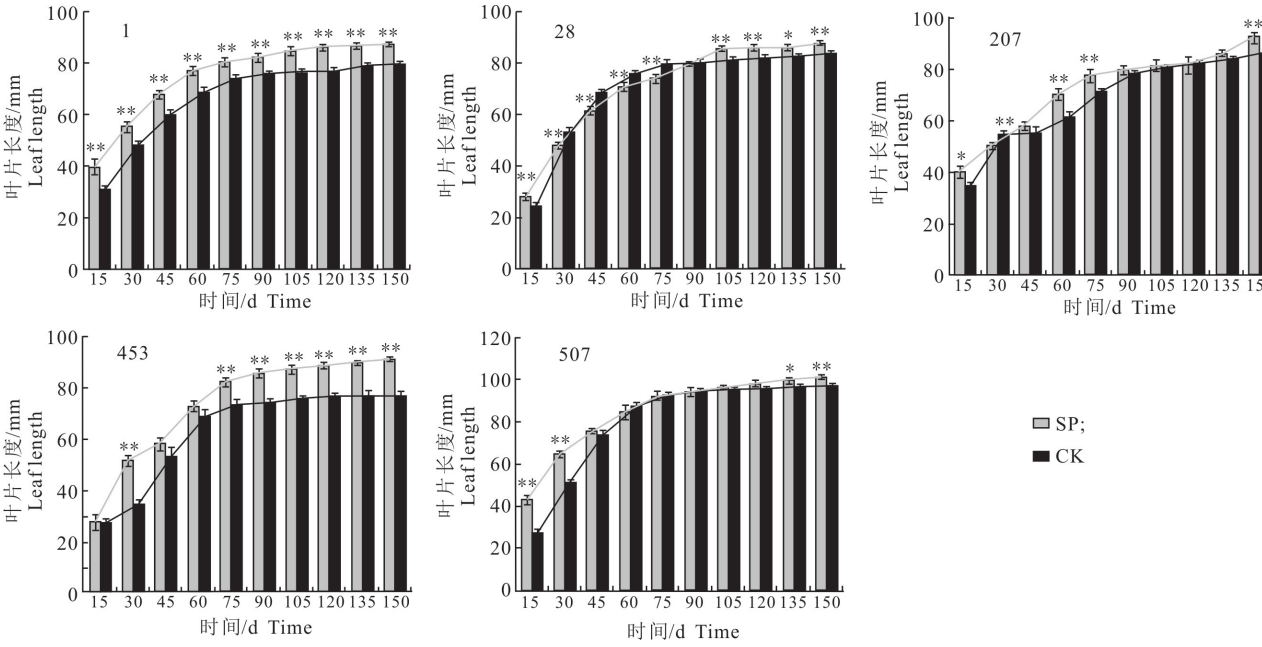


图3 航天诱变对山杏实生苗叶片长度生长动态的影响

Fig. 3 Effects of spaceflight mutagenesis on growth dynamics of leaf length of *Armeniaca sibirica* seedlings

图4所示为航天诱变对5个山杏实生苗叶片宽度的影响。由图4可知,航天诱变后1和207号山杏实生苗的叶片宽度在整个试验期间均高于对照,其中1号山杏的叶片宽度在整个生长季内与对照相比均存在极显著差异,而207号山杏在出苗75 d和120～150 d与对照的差异也达到了极显著水平。经航天诱变后,28,453和507号山杏实生苗的叶片宽度在不同生长时期变化不同,其中28号的叶片宽度在出苗15 d和105～150 d时极显著高于对照,而在45～75 d时极显著低于对照;453号的叶片宽度在出苗30 d和120～150 d时极显著高于对照,而在75和90 d时极显著低于对照;507号的叶片宽度在

出苗 15，30 d 时极显著高于对照，而在 75 d 时极显著低于对照。除 507 号外，航天诱变后各系号在出苗 150 d 时的叶片宽度均极显著高于对照，相较对照提高了 8.42%～15.64%。

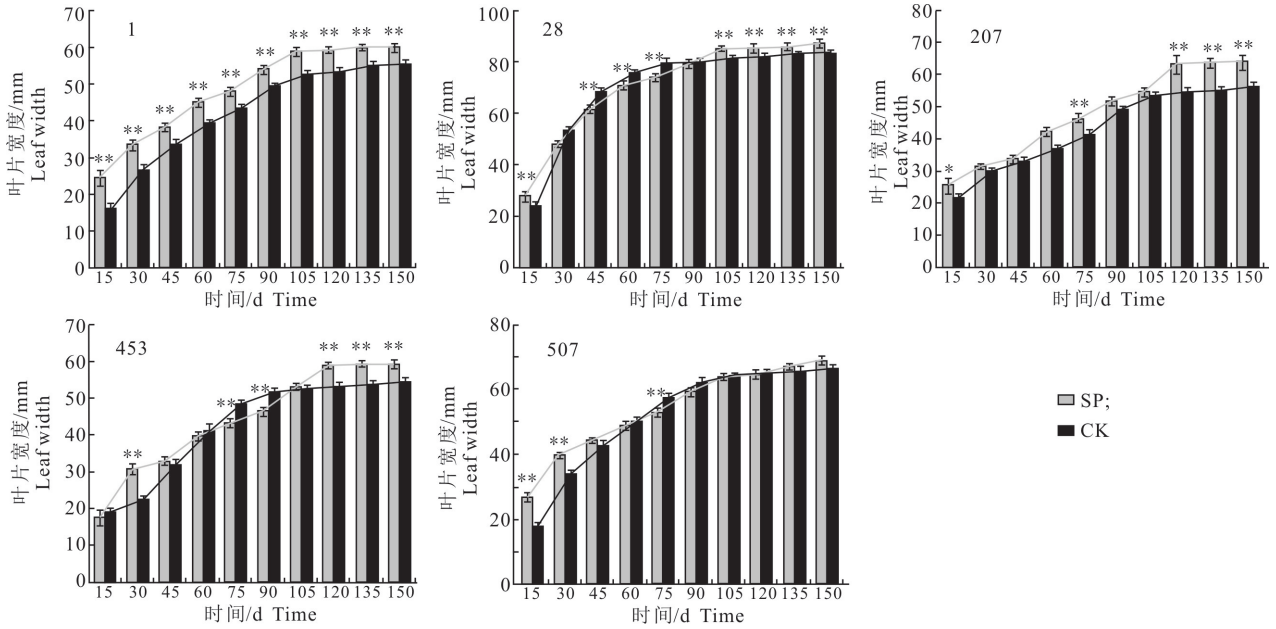


图 4　航天诱变对山杏实生苗叶片宽度生长动态的影响

Fig. 4　Effect of spaceflight mutagenesis on growth dynamics of leaf width of *Armeniaca sibirica* seedlings

2.3　航天诱变对山杏光合生理的影响

航天诱变对 5 个山杏实生苗叶片光合色素含量的影响如表 2 所示。航天诱变后各山杏实生苗叶片的叶绿素 a、b 和总叶绿素、类胡萝卜素等光合色素含量均较对照有所提高，但提高程度并不完全相同。

表 2　航天诱变对山杏实生苗叶片光合色素含量的影响

Table 2　Effect of spaceflight mutagenesis on photosynthetic pigment content of leaves of *Armeniaca sibirica* seedlings　　mg/g

系号 Line	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content		叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content		总叶绿素含量 Total Chlorophyll content		类胡萝卜素含量 Carotenoid content	
	航天诱变 Spaceflight mutagenesis	对照 Control	航天诱变 Spaceflight mutagenesis	对照 Control	航天诱变 Spaceflight mutagenesis	对照 Control	航天诱变 Spaceflight mutagenesis	对照 Control
1	1.57±0.02**	1.32±0.02	0.63±0.01**	0.53±0.02	2.20±0.02**	1.85±0.01	0.38±0.04	0.27±0.02
28	1.66±0.02**	1.25±0.01	0.60±0.01	0.54±0.01	2.26±0.01**	1.79±0.02	0.48±0.04*	0.34±0.02
207	1.35±0.05	1.21±0.01	0.56±0.01**	0.47±0.07	1.91±0.07**	1.69±0.02	0.45±0.02**	0.28±0.02
453	1.43±0.04	1.42±0.03	0.62±0.02	0.60±0.04	2.05±0.04	2.03±0.01	0.52±0.03*	0.37±0.02
507	1.39±0.01**	1.31±0.01	0.65±0.02*	0.58±0.01	2.04±0.01**	1.89±0.02	0.40±0.02**	0.26±0.02

注：“*”和“**”分别表示航天诱变实生苗与其对照存在显著（$P<0.05$）或极显著（$P<0.01$）差异。

Note：“*” and “**” indicate significant ($P<0.05$) or highly significant ($P<0.01$) differences between the spaceflight mutagenized seedlings and their control, respectively.

表 2 显示，经航天诱变后，1 和 28 号山杏实生苗叶片的叶绿素 a 含量均极显著高于对照，分别较对照提高了 16.72%和 30.45%；而 207，453 和 507 号山杏实生苗叶片的叶绿素 a 含量与对照相比均无显著差异。1 和 207 号山杏实生苗叶片的叶绿素 b 含量极显著高于对照，分别较对照提高 20.19%～18.60%；28，453 和 507 号与对照无明显差异。1，28，207 和 507 号山杏叶片的总叶绿素含量极显著高于对照，分别较对照提高了 18.47%，28.63%，17.44%和 8.66%；而 453 号总叶绿素含量无明显变化。与对照相比，28，207，453 和 507 号山杏叶片的类胡萝卜素含量显著或极显著提高，分别较对照提高了 41.18%，61.26%，41.23%和 54.55%；而 1 号山杏的类胡萝卜素含量与对照的差异未达到显著水平。

航天诱变对 5 个山杏实生苗叶片光合指标的影响如图 5 所示。图 5 表明，各山杏叶片的净光合速率和气孔导度的日变化趋势基本一致，均表现为双

峰曲线,存在明显的"光合午休"现象,峰值分别出现在 8:00 和 16:00。航天诱变后,1,28,207,453 和 507 号山杏叶片净光合速率的日变化达到第 1 个峰值时,分别较对照提高了 21.85%,17.98%,20.86%,59.66%和 52.46%;达到第 2 个峰值时分别较对照提高了 52.59%,26.37%,43.32%,42.90%和 62.79%。航天诱变后 5 个山杏叶片气孔导度日变化达到第 1 个峰值时较对照提高 25.88%～42.35%,达到第 2 个峰值时较对照提高了 25.89%～62.96%。航天诱变后 1,28 和 453 号胞间 CO_2 浓度的日变化曲线与对照基本一致,分别在 14:00 或 16:00 达到最低点,其胞间 CO_2 浓度分别较对照提高了 20.09%,15.80%和 12.01%;航天诱变的 207 号胞间 CO_2 浓度的最低点(16:00)较对照(14:00)延迟了 2 h;507 号叶片的胞间 CO_2 浓度在 14:00 出现缓慢上升后再呈下降趋势,于 16:00 达到日变化的最低点,而对照从 6:00 至 16:00 始终保持下降趋势,也于 16:00 达到最低点。5 个航天诱变和对照山杏叶片蒸腾速率的日变化均为双峰曲线,峰值分别在 10:00 和 14:00 或 16:00。其中航天诱变后的 1,453 和 507 号山杏的蒸腾速率日变化趋势与对照基本一致,且在各时间点均高于对照,达到峰值时较对照提高了 19.45%～60.98%;航天诱变后的 28 号山杏叶片蒸腾速率的日变化峰值分别出现在 10:00 和 16:00,而对照蒸腾速率日变化峰值则出现在 10:00 和 14:00;经航天诱变的 207 号山杏叶片的蒸腾速率在 12:00－14:00 呈下降趋势,而对照则表现为上升趋势。

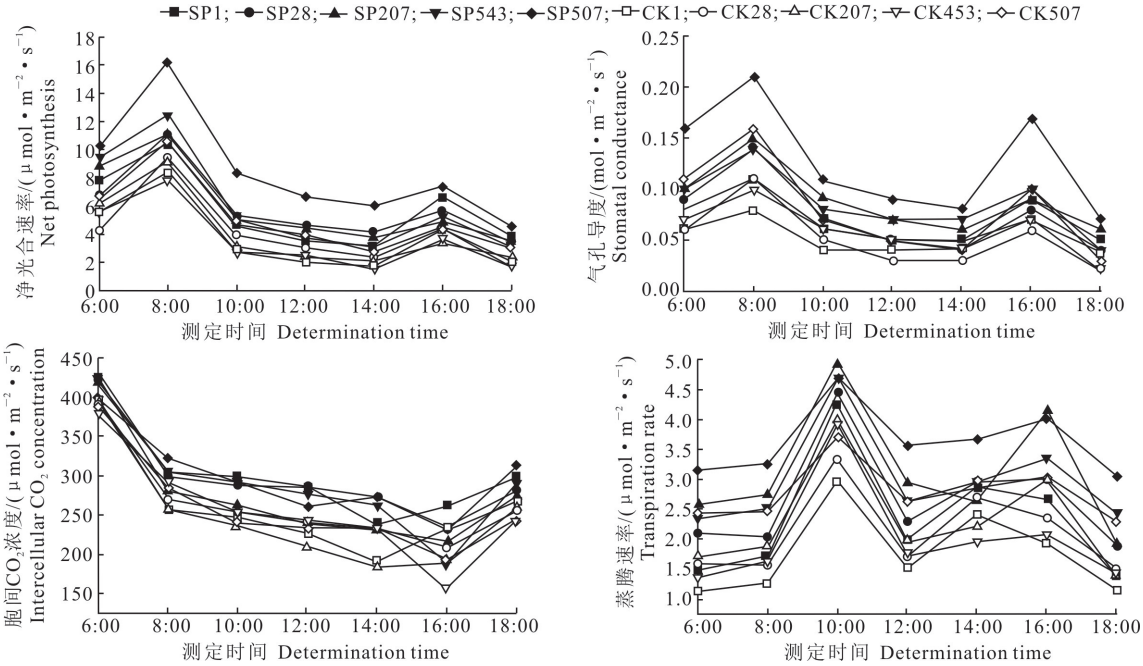


图 5 航天诱变对山杏实生苗叶片光合指标的影响

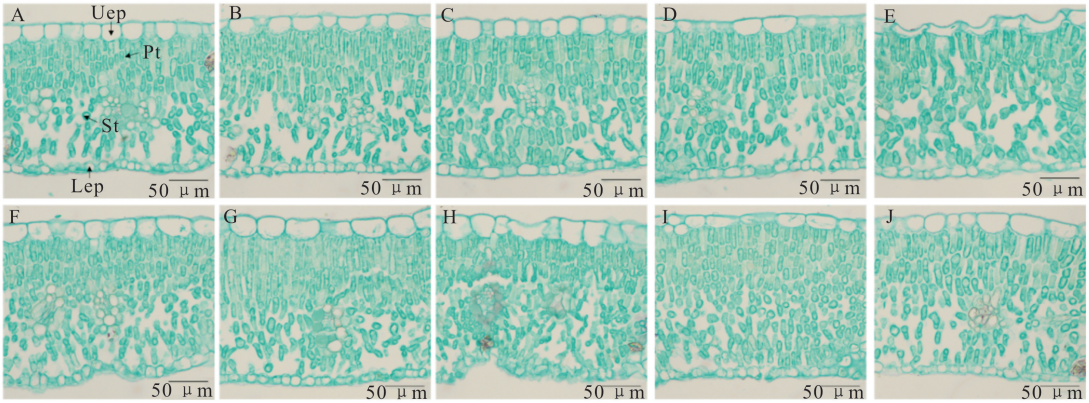
Fig. 5 Effects of spaceflight mutagenesis on leaf photosynthetic indexes of *Armeniaca sibirica* seedlings

2.4 航天诱变对山杏叶片解剖结构的影响

航天诱变对 5 个山杏实生苗叶片解剖结构形态的影响如图 6 所示。由图 6 可见,航天诱变对山杏各系号叶片解剖结构组成无明显影响,但经过航天诱变后各山杏实生苗叶片横截面细胞形态、排列方式较对照均发生了明显变化,其中 507 号山杏叶片各部分细胞均发生皱缩,结构模糊,栅栏组织细胞和海绵组织细胞分布混乱,且分界不明显;207 号山杏叶片上表皮细胞和下表皮细胞均呈近椭圆形或近圆形,且细胞饱满,栅栏组织和海绵组织细胞排列整齐,胞间隙较小,而未经航天诱变的实生苗叶片各部分细胞皱缩,形态模糊,排列混乱且分散。与对照相比,航天诱变后 1,28 和 453 号山杏叶片栅栏组织细胞排列疏松,胞间隙发达,海绵组织排列不规则且分布混乱。

航天诱变对山杏实生苗叶片解剖结构参数的影响如图 7 所示。由图 7 可见,航天诱变改变了山杏叶片解剖结构的大小,同一系号的不同指标间、同一指标在不同系号间的变化均略有差异。航天诱变后,1,28 和 207 号山杏叶片厚度、栅栏组织厚度均极显著高于对照,提高幅度为 9.47%～41.29%。除 207 号外,航天诱变后各系号山杏实生苗叶片海绵组织厚度均有一定程度变薄。经航天诱变后,1 号山杏叶片的上表皮厚度较对照极显著提高

43.39%，而 28，207 和 507 号山杏叶片的上表皮厚度均显著或极显著低于对照；1，28 和 453 号山杏叶叶片下表皮厚度极显著高于对照 16.00%～47.33%，而 207 和 507 号则极显著低于对照，分别较对照降低了 12.35%和 15.95%。航天诱变后，各系号山杏叶片的细胞结构紧密度、细胞结构疏松度和栅栏组织/海绵组织（栅海比）变化各不相同，其中 1 和 28 号叶片细胞结构紧密度、栅海比极显著较对照提高 16.55%～81.37%，而叶片细胞结构疏松度较对照极显著降低，分别降低了 14.68%和 4.22%；207 号叶片细胞结构紧密度显著高于对照 8.53%；航天诱变对 453 和 507 号叶片细胞结构紧密度、细胞结构疏松度和栅海比未表现出明显影响。



A～E. 航天诱变后的 1，28，207，453，507 号山杏；F～J. 对照 1，28，207，453，507 号山杏。

Uep. 上表皮厚度；Pt. 栅栏组织厚度；St. 海绵组织厚度；Lep. 下表皮厚度。

A－E. Spaceflight-mutagenized 1，28，207，453，507 *Armeniaca sibirica*；F－J. Control 1，28，207，453，507 *Armeniaca sibirica*.

Uep. Upper epidermis thickness；Pt. Palisade tissue thickness；St. Spongy tissue thickness；Lep. Lower epidermis thickness.

图 6　航天诱变对山杏实生苗叶片解剖结构形态的影响

Fig. 6　Effects of spaceflight mutagenesis on the microstructural morphology of leaf in *Armeniaca sibirica* seedlings

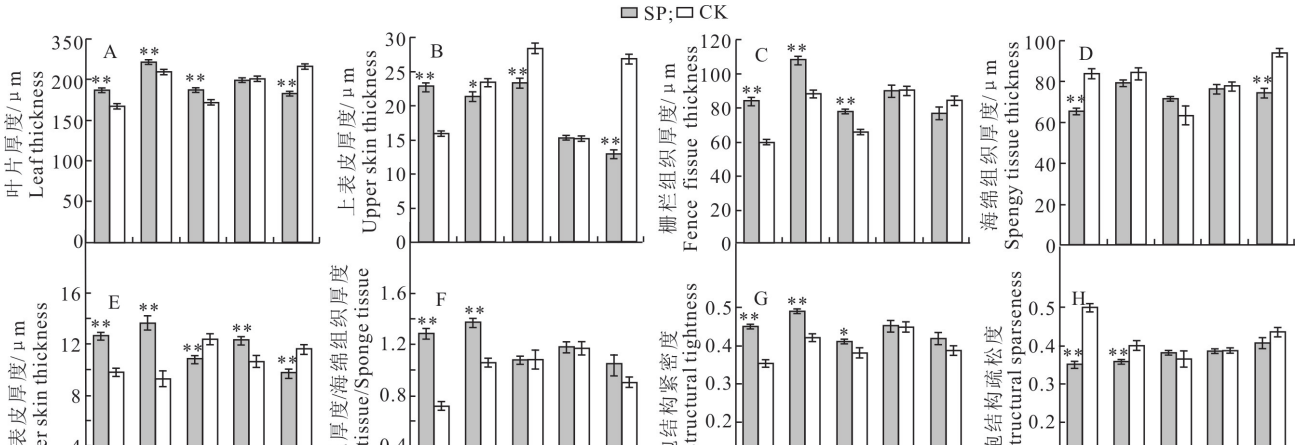


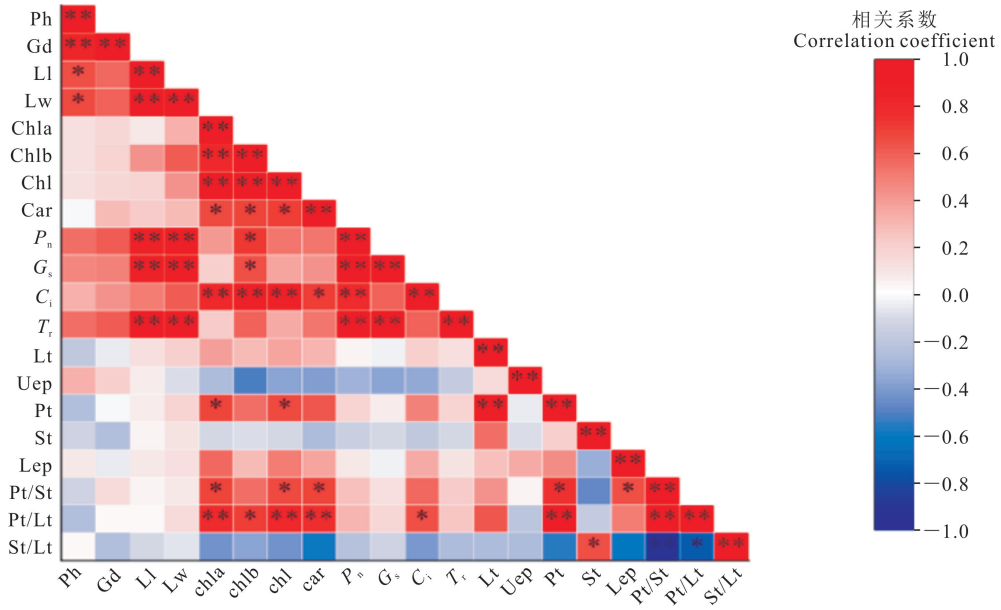
图 7　航天诱变对山杏实生苗叶片解剖结构参数的影响

Fig. 7　Effects of spaceflight mutagenesis on microstructural parameters of leaf in *Armeniaca sibirica* seedlings

2.5　航天诱变后各指标之间的相关性分析

对航天诱变后 5 个山杏实生苗的生长性状、生理指标及叶片解剖结构参数进行 Pearson 法相关性分析，结果见图 8。由图 8 可知，山杏实生苗的苗高与地径、叶片长度与叶片宽度呈极显著正相关，苗高与叶片长度、叶片宽度呈显著正相关。叶片长度、叶片宽度与净光合速率、气孔导度、蒸腾速率呈显著或极显著正相关。类胡萝卜素含量、总叶绿素含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量两两间呈显著或极显著正相关。胞间 CO_2 浓度与叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素含量呈显著或极显著正相关。叶绿素 b 含量与净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓

度呈显著或极显著正相关。净光合速率、气孔导度、蒸腾速率两两之间呈极显著正相关,胞间 CO_2 浓度与净光合速率、气孔导度呈极显著正相关。栅栏组织厚度与叶绿素 a 含量、总叶绿素含量、叶片厚度、栅栏组织厚度/海绵组织厚度、细胞结构紧密度呈显著或极显著正相关,相关系数达到 0.670 以上。栅栏组织厚度/海绵组织厚度与叶绿素 a 含量、总叶绿素含量、类胡萝卜素含量、下表皮厚度细胞结构紧密度呈显著正相关,而与细胞结构疏松度呈极显著负相关。细胞结构紧密度与叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量、类胡萝卜素含量、胞间 CO_2 浓度呈显著或极显著正相关,而与细胞结构疏松度呈显著负相关,相关系数均达到 0.736。细胞结构疏松度与海绵组织厚度呈显著正相关,与栅栏组织厚度/海绵组织厚度呈极显著负相关。



Ph. 苗高;Gd. 地径;Ll. 叶片长度;Lw. 叶片宽度;Chla. 叶绿素 a;Chlb. 叶绿素 b;Chl. 总叶绿素;Car. 类胡萝卜素;P_n. 净光合速率;G_s. 气孔导度;C_i. 胞间 CO_2 浓度;T_r. 蒸腾速率;Lt. 叶片厚度;Uep. 上表皮厚度;Pt. 栅栏组织厚度;St. 海绵组织厚度;Lep. 下表皮厚度;Pt/St. 栅栏组织厚度/海绵组织厚度;Pt/Lt. 细胞结构紧密度;St/Lt. 细胞结构疏松度。

Ph. Plant height;Gd. Ground diameter;Ll. leaf length;Lw. Leaf width;Chla. Chlorophyll a;Chlb. Chlorophyll b;Chl. Total chlorophyll;Car. Carotenoid;P_n. Net photosynthetic rate;G_s. Stomatal conductance;C_i. Intercellular CO_2 concentration;T_r. Transpiration rate;Lt. Leaf thickness;Uep. Upper epidermis thickness;Pt. Palisade tissue thickness;St. Spongy tissue thickness;Lep. Lower epidermis thickness;Pt/St. Palisade tissue thickness/Spongy tissue thickness;Pt/Lt. Cellular structural tightness;St/Lt. Cellular structure sparseness.

图 8 航天诱变后山杏生长性状、光合生理指标及叶片解剖结构参数的相关性分析

Fig. 8 Correlation analysis of growth traits, photosynthetic physiological indexes and leaf microstructural parameters in *Armeniaca sibirica* after spaceflight mutagenesis

3 讨 论

3.1 航天诱变对植物生长的影响

宇宙飞船、卫星飞行的近地空间条件与地球生物已适应的环境截然不同,因而会对搭载生物材料的组织、细胞结构、生理代谢途径及遗传物质基础产生影响,从而导致各种类型的变异[6,21]。航天诱变提高了五角枫[15]、文冠果[13]的苗高、地径,却使刺槐[13]和白桦[17]的苗高和地径有所降低。本研究发现,1,28,207,453 和 507 号优良无性系山杏经航天诱变后,28,207 和 453 号山杏的苗高在出苗 135 d 后显著或极显著高于对照,1,207 和 507 号山杏实生苗的地径在整个生长季内均高于对照。这些研究结果表明,航天诱变可以引起植物产生高频的变异,但不同植物对航天诱变的响应程度有所不同[18]。本研究中,航天诱变后 507 号山杏实生苗的苗高在出苗 15 和 30 d 时显著或极显著高于对照,随着生长的延续其苗高优势逐渐减弱,说明航天诱变处理对植株各性状的促进作用,可能会随着地面生长环境的影响,使空间诱变的优势逐渐削弱或消失[8,13,15]。

叶片形态常被用来反映植物对不同环境的适应性[22]。航天诱变后植物因受到空间特殊环境的影响,其叶片形态与对照植物相比有明显差异。经航

天诱变的菊苣(*Cichorium intybus* cv. Puna)[23]、草地早熟禾(*Poa pratensis cv* Nassu)[24]叶片大小明显高于对照。本研究中，航天诱变后山杏各系号的叶长、叶宽增加，光合作用面积增大，进而提高了植株获取和利用光能的能力[25]。由于空间环境极其复杂，导致航天诱变的变异频率、变异方向及变异类型具有很多不确定性。本研究通过对航天诱变后山杏实生苗表型性状生长动态进行观测发现，在不同时间点各系号、各指标与对照的差异表现不同，部分指标的航天诱变优势随着生长过程逐渐降低，推测可能是植物适应地面环境的表现。经过航天诱变后 1 和 207 号实生苗表型性状在整个生长季均优于对照，但这种优势是否具有稳定性，还需对其后代进行连年观测和分子水平探究，从多个方面对各突变指标进行评价，以更准确地筛选对育种有益的突变株。

3.2　航天诱变对植物光合作用的影响

航天诱变后文冠果、刺槐和五角枫光合色素含量降低，推测其原因可能是空间环境对植物的叶绿体结构产生了影响，使植物光合器官受到损伤，叶绿体结构发生改变，进而影响了叶绿素的生成[13]。叶绿体是植物光反应和暗反应的场所，内含大量光合色素，包括叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素，其结构的完整性对色素含量变化非常重要[26]。空间环境的物理因素较多，具有复杂性、特殊性，加之不同物种对航天诱变表现的敏感程度不同，导致了航天诱变方向的随机性和多样性。本研究表明，航天诱变促进了山杏实生苗叶片色素的合成，叶绿素和类胡萝卜素含量均有不同程度的提高，促进了植物对光能的吸收、运输和转化，进而增强光合作用，为获得长势强壮和高产的植株奠定了基础[6]。

本研究中，山杏各系号净光合速率日变化均表现为双峰曲线，表明其利用“光合午休”现象来适应干旱半干旱地区的高温和干旱环境[27]。光合作用是植物生长的物质和能量来源，是产量形成的基础[28-29]。净光合速率(P_n)的大小直接反映了叶片的光合能力，航天诱变后山杏各系号净光合速率均显著高于对照，说明航天诱变提高了植物的光合能力，增强了光合产物的积累，有利于产量的提高[6]。气孔是植物光合和蒸腾的重要器官，控制着水分和 CO_2 的出入，其开放程度用气孔导度(G_s)表示[30]。经过航天诱变后，山杏实生苗气孔导度、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)均增大，而 C_i 又与 P_n 密切相关[31]。相关性分析也表明，净光合速率、气孔导度、蒸腾速率两两之间呈现极显著正相关，胞间 CO_2 浓度与净光合速率、气孔导度呈极显著正相关。由此推测，航天诱变后山杏实生苗各系号光合指标的提高，可能是航天诱变引起了山杏叶片气孔分布及外形特征的变化，导致气孔开放程度加大。但由于航天诱变具有很多不确定性，此推测是否准确，还需要进行多方面的验证。

3.3　航天诱变对植物叶片解剖结构的影响

叶片是植物感知外界环境的主要器官之一，其结构能够反映植物对环境胁迫的适应能力[32]。航天诱变后紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的叶片厚度、海绵组织厚度和紧密程度增加，且对海绵组织的影响大于栅栏组织[33-34]，而在本研究中，航天诱变后山杏各系号的叶片结构发生了不同程度的变化，体现了航天诱变方向及变异程度的不确定性。植物的叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度及叶片组织结构紧密度、疏松度与植物抗逆性有关[35]。经航天诱变后，1，28 和 207 号山杏实生苗叶片厚度极显著增大，提高了植物的贮水能力，增强了山杏实生苗的抗旱性[36]。细胞结构紧密度(即栅栏组织厚度占叶片厚度的比例)常被用作植物抗寒能力的评价指标[37]。LAYUS 等[38]认为，细胞结构紧密度越大，该品种的抗寒能力越强。房用等[39]对茶树叶片细胞结构的分析认为，茶树细胞栅栏组织厚度、栅栏组织层次、栅栏组织结构排列紧密程度以及栅栏组织厚度/海绵组织厚度值与茶树的抗寒性存在正相关关系。本研究中，航天诱变后山杏各系号实生苗叶片组织结构紧密度均有所提高，有利于增强其抵御逆境的能力[34]。

4　结　论

航天诱变后，5 种不同种源的丰产型山杏无性系生长、生理及叶片解剖结构均发生一定程度的变化，但诱变效果、诱导方向及变异程度存在一定差异。经航天诱变后，207 号山杏实生苗的苗高、地径、叶片长度、叶片宽度在出苗 150 d 时显著高于对照，而 507 号山杏实生苗的苗高、叶片长度、叶片宽度在出苗后的 30 d 前显著高于对照，45 d 后优势减弱。与对照相比，航天诱变后 507 号山杏实生苗叶片细胞皱缩、结构模糊、分布混乱，各组织厚度变薄。而 207 号山杏叶片细胞饱满且排列整齐，胞间隙较小。航天诱变后，1 和 28 号山杏实生苗叶片厚度、栅栏组织厚度、细胞结构紧密度、栅栏组织厚度/海绵组织厚度均极显著高于对照，而海绵组织厚度、细胞结构疏松度却低于对照。总体而言，航天诱变提高了

山杏的光合能力,其中507号山杏的净光合速率明显高于其他系号,可作为潜在的高产型株系加以选育。

[参考文献]

[1] 王利兵.木本能源植物山杏的调查与研究[D].北京:中国林业科学研究院,2010.
Wang L B. Investigation and research on woody energy plant wild apricot [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2010.

[2] 董胜君,陈建华,刘立新,等.不同种源西伯利亚杏表型性状多样性研究[J].沈阳农业大学学报,2018,49(6):686-696.
DONG S J, CHEN J H, LIU L X, et al. Research on phenotypic trait diversity of *Armeniaca sibirica* from different provenances [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2018, 49(6): 686-696.

[3] LI M, ZHAO Z, MIAO X J, et al. Genetic diversity and population structure of Siberian apricot (*Prunus sibirica* L.) in China [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 15(1): 377-400.

[4] 张胜利,张亚力,白玉娥,等.西伯利亚杏遗传育种研究进展[J].西南林业大学学报(自然科学),2022,42(4):184-188.
ZHANG S L, ZHANG Y L, BAI Y E, et al. Research progress in breeding of *Armeniaca sibirica* [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2022, 42(4): 184-188.

[5] MAO R J, LI W R, HE Z G, et al. Physiological, transcriptional, and metabolic alterations in spaceflight-subjected *Senna obtusifolia* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 139: 33-43.

[6] 刘建福,陈育才,王文建,等.航天搭载对武夷名丛相关生理及生长特性的影响[J].植物学报,2020,55(5):564-572.
LIU J F, CHEN Y C, WANG W J, et al. Effects of space treatment on biological and growth characteristics of *Camellia sinensis* [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2020, 55(5): 564-572.

[7] 崔彬彬,孙宇涵,李云.木本植物航天诱变育种研究进展[J].核农学报,2013,27(12):1853-1857.
CUI B B, SUN Y H, LI Y. Research progress on the spaceflight mutation breeding of woodyplant [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2013, 27(12): 1853-1857.

[8] 宋兴舜,吴迪,刘雪梅,等.大青杨航天诱变植株早期抗氧化酶生化指标测定[J].林业科学,2009,45(7):145-149.
SONG X S, WU D, LIU X M, et al. Changes in antioxidative enzymes parameters of *Populus ussuriensis* seedlings after spaceflight of the seeds [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(7): 145-149.

[9] 罗国庆,唐翠明,吴福泉,等.桑树种子航天诱变试验[J].蚕业科学,2006,32(3):403-406.
LUO G Q, TANG C M, WU F Q, et al. Study on the spaceflight induced mutation of mulberry seeds [J]. Science of Sericulture, 2006, 32(3): 403-406.

[10] 黄海娇,李开隆,刘桂丰,等.航天搭载白桦种子早期生长性状的初步研究[J].核农学报,2010,24(6):1148-1151.
HUANG H J, LI K L, LIU G F, et al. Preliminary study on early growth traits of *Betula platyphylla* seeds carried by space satellite [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2010, 24(6): 1148-1151.

[11] 马建伟,刘林英,王桑,等.卫星搭载华山松、白皮松种子苗木培育试验研究初报[J].甘肃林业科技,2007,32(1):10-13.
MA J W, LIU L Y, WANG S, et al. Preliminary report on breeding of *Pinus armandii* and *Pinus bungeana* with seed treated in satellite in space [J]. Journal of Gansu Forestry Science and Technology, 2007, 32(1): 10-13.

[12] 黄宏健,徐建民,李宝琦,等.太空诱变对桉树家系苗期及田间生长的影响[J].林业科技,2010,35(2):1-4.
HUANG H J, XU J M, LI B Q, et al. Study on impact of space mutagenesis over eucalypt seedling and field growth properties [J]. Forestry Science & Technology, 2010, 35(2): 1-4.

[13] 路超,袁存权,李云,等.3种木本植物种子航天诱变研究初报[J].核农学报,2010,24(6):1152-1157.
LU C, YUAN C Q, LI Y, et al. Preliminary study on space mutagenesis of three species of woody plants [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2010, 24(6): 1152-1157.

[14] 袁存权,李云,路超,等.刺槐种子航天诱变生物学效应研究[J].核农学报,2010,24(6):1141-1147.
YUAN C Q, LI Y, LU C, et al. Biological effects of space-induced mutation on *Robinia pseudoacacia* [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2010, 24(6): 1141-1147.

[15] 李允菲,杨帆,任云辉,等.空间飞行对五角枫植株生理指标及抗氧化酶的影响[J].核农学报,2012,26(4):660-665.
LI Y F, YANG F, REN Y H, et al. Effect of space flight on physiological indexes and antioxidant enzymes of *Acer mono* [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2012, 26(4): 660-665.

[16] 张玉瑶.航天诱变五角枫(*Acer mono* Maxim)实生苗遗传变异的检测[D].河北保定:河北农业大学,2011.
ZHANG Y Y. Detection of genetic variation of *Acer mono* Maxim seedlings induced by space flight [D]. Baoding, Hebei: Hebei Agricultural University, 2011.

[17] 姜静,姜莹,杨传平,等.白桦航天诱变育种研究初报[J].核农学报,2006,20(1):27-31.
JIANG J, JIANG Y, YANG C P, et al. A preliminary study on space mutation breeding in *Betula platyphylla* [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2006, 20(1): 27-31.

[18] 胡冰,陈朝黎,陈天笑,等.航天诱变对四种木本花卉容器苗生长与生理特性的影响[J].核农学报,2023,37(11):2107-2116.
HU B, CHEN Z L, CHEN T X, et al. Effects of space mutation on growth and physiological characteristics of four woody flower container seedlings [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2023, 37(11): 2107-2116.

[19] 张文娟,邓波,张蕴薇,等.空间飞行对不同紫花苜蓿品种叶片显微结构的影响[J].草地学报,2010,18(2):233-236.
ZHANG W J, DENG B, ZHANG Y W, et al. Effect on the leaf microstructure of different alfalfa varieties from spaceflight

[J]. Acta Agrestia Sinica，2010，18(2)：233-236.

[20] 康莹，潘晶晶，陈建华，等. 金叶复叶槭叶片色素与解剖结构[J]. 植物研究，2023，43(4)：591-600.
KANG Y，PAN J J，CHEN J H，et al. Contents of pigments and anatomical structure of leaves in *Acer negundo* 'Aurea' [J]. Bulletin of Botanical Research，2023，43(4)：591-600.

[21] PORTERFIELD D M，MATTHEWS S W，DAUGHERTY C J，et al. Spaceflight exposure effects on transcription，activity，and localization of alcohol dehydrogenase in the roots of *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Physiology，1997，113(3)：685-693.

[22] 孙梅，田昆，张赟，等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. 植物科学学报，2017，35(6)：940-949.
SUN M，TIAN K，ZHANG Y，et al. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation [J]. Plant Science Journal，2017，35(6)：940-949.

[23] 张玉，白史且，王曾珍，等. 航天搭载菊苣种子的生物学特性研究[J]. 草业学报，2012，21(2)：300-304.
ZHANG Y，BAI S Q，WANG Z Z，et al. A preliminary study on early biological effects on *Cichorium intybus* cv. *Puna* after space mutagenesis in a space satellite [J]. Acta Prataculturae Sinica，2012，21(2)：300-304.

[24] 韩蕾，孙振元，钱永强，等. "神舟"三号飞船搭载对草地早熟禾生物学特性的影响[J]. 草业科学，2004，21(5)：17-19.
HAN L，SUN Z Y，QIAN Y Q，et al. Changes in biological characteristics of *Poa pratensis* carried by Shenzhou-3 spaceship [J]. Pratacultural Science，2004，21(5)：17-19.

[25] 张惠君，敖雪，王海英，等. 空间诱变对大豆叶片形态和生理的影响[J]. 沈阳农业大学学报，2011，42(5)：527-532.
ZHANG H J，AO X，WANG H Y，et al. Effect of space mutation on leaf morphology and physiology of soybean cultivar [J]. Journal of Shenyang Agricultural University，2011，42(5)：527-532.

[26] SZYMAŃSKA R，ŚLESAK I，ORZECHOWSKA A，et al. Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants [J]. Environmental and Experimental Botany，2017，139：165-177.

[27] 魏晓芸，单立山，解婷婷，等. 6 个种源红砂幼苗光合作用特性研究[J]. 草地学报，2020，28(6)：1657-1663.
WEI X Y，SHAN L S，XIE T T，et al. Study on photosynthesis characteristics of six provenances *Reaumuria soongorica* seedlings [J]. Acta Agrestia Sinica，2020，28(6)：1657-1663.

[28] NEFF M M，FANKHAUSER C，CHORY J. Light：an indicator of time and place [J]. Genes & Development，2000，14(3)：257-271.

[29] 刘正杰，史常丽，郭娟. 果树产量品质的影响因素分析[J]. 中国农业信息，2013，25(3)：70.
LIU Z J，SHI C L，GUO J. Analysis on influencing factors of fruit tree yield and quality [J]. China Agricultural Information，2013，25(3)：70.

[30] 刘自学，郑群英，汪玺. 6 种草坪草叶片的气孔特征与气孔传导力[J]. 草业科学，2005，22(8)：71-75.
LIU Z X，ZHENG Q Y，WANG X. The form and conductance of leaves stoma for six turfgrasses [J]. Pratacultural Science，2005，22(8)：71-75.

[31] LIU H E，HU C X，SUN X C，et al. Interactive effects of molybdenum and phosphorus fertilizers on photosynthetic characteristics of seedlings and grain yield of *Brassica napus* [J]. Plant and Soil，2010，326(1)：345-353.

[32] HU Y，YANG L，GAO C，et al. A comparative study on the leaf anatomical structure of *Camellia oleifera* in a low-hot valley area in Guizhou Province，China [J]. PLoS One，2022，17(1)：e0262509.

[33] 张蕴薇，任卫波，刘敏，等. 红豆草空间诱变突变体叶片同工酶及细胞超微结构分析[J]. 草地学报，2004，12(3)：223-226.
ZHANG Y W，REN W B，LIU M，et al. Study on peroxidase and esterase isoenzymes and the ultrastructure of the space induced mutant leaves of sainfoin (*Onobrychis viciaefolia* scop.) [J]. Acta Agrestia Sinica，2004，12(3)：223-226.

[34] 冯鹏. 紫花苜蓿种子含水量对卫星搭载诱变效应的影响[D]. 兰州：甘肃农业大学，2008.
FENG P. Effect of water content of alfalfa seeds on mutagenic effect of satellite carrying [D]. Lanzhou：Gansu Agricultural University，2008.

[35] 冯鹏，孙力，申晓慧，等. 不同诱变处理对苜蓿叶片细胞显微和超微结构的影响[J]. 草业学报，2018，27(6)：72-80.
FENG P，SUN L，SHEN X H，et al. Effect of different mutagenesis methods on microstructure and ultrastructure of alfalfa [J]. Acta Prataculturae Sinica，2018，27(6)：72-80.

[36] 董方，涂娟，杨菲颖，等. 基于叶片解剖结构性状的 17 份江西茶树种质资源综合评价[J]. 江西农业大学学报，2024，46(2)：328-339.
DONG F，TU J，YANG F Y，et al. Comprehensive evaluation of 17 tea germplasm resources in Jiangxi based on leaf anatomical structure characteristics [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis，2024，46(2)：328-339.

[37] SUAREZ N. Comparative leaf anatomy and pressure-volume analysis in plants of *Ipomoea pes*-caprae experimenting saline and/or drought stress [J]. International Journal of Botany，2010，7(1)：53-62.

[38] LAYUS P，KAH P，ZISMAN A，et al. Recrystallization-based formation of uniform fine-grained austenite structure before polymorphic transition in high-strength steels for Arctic applications [J]. International Journal of Mechanical and Materials Engineering，2016，11(1)：2.

[39] 房用，孟振农，李秀芬，等. 山东茶树叶片解剖结构分析[J]. 茶叶科学，2004，24(3)：190-196.
FANG Y，MENG Z N，LI X F，et al. Analysis of anatomical structure on tea leaves in Shandong Province [J]. Journal of Tea Science，2004，24(3)：190-196.

（责任编辑：温晓平）