

HONGSONG YOUMIAO
KANGHAN KANGHAN
SHENGLIXUE YANJIU



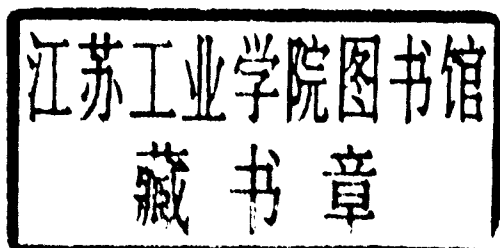
红松幼苗抗寒抗旱 生理学研究

李晶 著

东北林业大学出版社

红松幼苗抗寒抗旱生理学研究

李 晶 著



东北林业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

红松幼苗抗寒抗旱生理学研究/李晶著. —哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2004. 6

ISBN 7-81076-584-1

I. 红... II. 李... III. ①红松—幼苗—抗冻性—机理—研究
②红松—幼苗—抗旱性—机理—研究 IV. S 791.247.05

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 051362 号

责任编辑: 郭 郢

倪乃华

封面设计: 彭 宇



NEFUP

红松幼苗抗寒抗旱生理学研究

Hongsong Youmiao Kanghan Kanghan Shenglixue Yanjiu

李 晶 著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

黑龙江省教育厅印刷厂印装

开本 850 × 1168 1/32 印张 4 字数 100 千字

2004 年 6 月第 1 版 2004 年 6 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 7-81076-584-1

S·394 定价: 12.00 元

前 言

植物逆境生理学是植物生理学的重要分支之一,也是当前国际生命科学领域研究的前沿与热点。国际上许多科学家曾向我国国家自然科学基金委员会建议把逆境生理学列为我国植物科学中最重要的研究领域之一。针对干旱、低温和高盐等特殊严酷生境下适应生存的物种进行种质资源多样性及其对胁迫环境的适应与抗逆性生理学研究具有极其重要的理论和实际意义。任何抗逆性种质资源的发现及其通过生物工程手段在农、林、牧业实践中的应用,都将带来新的“绿色革命”和突破性进展。

红松(*Pinus koraiensis* Seib. et Zucc.)又名朝鲜松,为裸子植物门松科松属植物,是我国非常重要的优质用材树种。其树形耸直高大,树干圆满,木材性质良好、价值高,在国际木材市场上有“王座”之美称。红松的种子、树脂、树皮等也有较高的经济价值。此外,阔叶红松林也因其丰富的动植物资源而具有极大的经济价值,且对我国东北地区有显著的生态效益。所以红松的研究一直极受重视。

本研究始于1996年,书中主要内容出自作者的博士学位论文,为国家教育部跨世纪优秀人才计划基金和黑龙加省杰出青年科学基金资助项目课题《植物种群生活史生态学》的一部分。本研究以红松幼苗低温及干旱胁迫下的生理特性为中心展开,研究内

容的选择主要出于以下几个方面的考虑:①从红松种群生活史来看,成树阶段对外界环境具有很强的适应性,而幼苗阶段则较为敏感,是影响种群数量和分布动态的重要环节。②冬季的低温或春、秋两季的突然寒流无论在天然红松种群中还是在人工造林的种群中,均对幼苗成活率造成严重威胁。近年来,由于温室效应引起全球增温和干旱趋势的发展,干旱胁迫也成为红松幼苗阶段不可忽视的问题。③红松天然种群具有极强的潜在稳定性,其成树抗寒性极强,可耐受 -50°C 的极端温度,因而红松抗寒生理的研究可为抗寒种质资源的开发提供新的线索。④目前红松逆境生理学的研究资料还十分匮乏。经过多年的辛苦努力,作者对红松幼苗在低温和干旱胁迫下的脂质过氧化作用、水分代谢、渗透调节物质、自由基和保护酶系统及超微结构等方面开展了全面而系统的研究,积累了大量的第一手数据资料,并进行了精心的处理分析与总结,探索性地揭示了红松抗逆生理学的基本特性,为抗逆种质资源的开发及红松苗木管理工作提供了有益的参考。

限于作者的水平,书中难免有错误和不妥之处,恳请读者批评指正。

作 者

2004年2月

目 录

1 研究背景	1
1.1 红松的地理分布及国内外研究现状	1
1.2 植物逆境生理学研究进展	7
1.3 红松抗寒与抗旱生理学的研究意义	21
2 研究方法	23
2.1 实验设计	23
2.2 研究方法	26
3 逆境下红松幼苗的膜透性与脂质过氧化作用	32
3.1 低温胁迫对原生质膜透性的影响	33
3.2 低温胁迫对脂质过氧化作用的影响	36
3.3 土壤干旱胁迫对原生质膜透性和脂质过氧化作用 的影响	39
3.4 PEG 干旱胁迫对原生质膜透性和脂质过氧化作用 的影响	42
4 逆境下红松幼苗的水分代谢	45
4.1 低温胁迫对红松幼苗水分代谢的影响	45
4.2 干旱胁迫对红松幼苗水分代谢的影响	51
4.3 红松幼苗水分状况与抗逆性的关系	58
5 逆境下红松幼苗可溶性蛋白质和糖的代谢	60
5.1 低温胁迫对红松幼苗可溶性蛋白质和糖的影响	60
5.2 干旱胁迫对红松幼苗可溶性蛋白质和糖的影响	66

6	逆境下红松幼苗自由基的产生及保护酶系统的变化	70
6.1	低温胁迫下自由基的产生及保护酶系统的变化	72
6.2	干旱胁迫下自由基的产生及保护酶系统的变化	80
6.3	保护酶的同工酶与抗逆性的关系	88
7	逆境对红松幼苗超微结构的影响	95
7.1	低温胁迫对红松幼苗超微结构的影响	95
7.2	干旱胁迫对红松幼苗超微结构的影响	102
8	结论	108
8.1	红松幼苗抗寒生理生态学特性	108
8.2	红松幼苗抗旱生理生态学特性	110
	参考文献	111

1 研究背景

1.1 红松的地理分布及国内外研究现状

1.1.1 红松的地理分布

红松(*Pinus koraiensis* Seib. et Zucc.)又名朝鲜松、果松,为裸子植物门松科松属植物。红松以其优良材质和多种用途而著称于世,树高 30~40m,其材质轻软,纹理通直,光泽美丽,耐朽力强,可供建筑、造船、车辆、枕木及制造器具等使用。树干富含松脂,种子含油率达 70%以上,具有很好的食用价值。

红松通常与多种阔叶树混交,是寒温带针阔混交林的主要树种。其分布范围介于欧亚针叶林区域与暖温带落叶阔叶林区域之间。经过近百年的调查与考证,已确认红松分布区范围与著名植物学家 В. Л. Коморов 划分的长白植物区系的界限是相似的。马建路等(1992)对红松的地理分布做了详细描述。红松的分布区包括中国东北部、朝鲜半岛和俄罗斯远东东南部的连续分布以及日本本洲和四国的间断分布。整个分布区的南界在日本四国的爱媛县东赤石山(33°50'N),北界在俄罗斯远东沿黑龙江下游的郭林河口(约 52°N),东界在俄罗斯远东瓦尼诺附近的图姆尼(ТУМНИН)河口(约 140°20'E),西南界在中国辽宁省的抚顺、本溪一带(120°E),西北界在中国黑龙江省黑河市西南的胜山林场(49°28'N,

126°40'E)。红松林的水平分布以中国东部为中心,北到俄罗斯的共青城附近(约 51°N),向南一直延伸到朝鲜半岛的平壤一带山地(约 39°N)。红松林的水平分布区南北跨纬度 12°,东西跨经度 11°,森林面积约 50 万 km²,其中以中国最多,约占总面积的 60%。红松水平分布区内因气候条件由南向北从近海向内陆的梯度变化,呈现出较为明显的水平差异性,从南到北分别为:①混有冷杉及千金榆的南方红松林;②混有枫桦和紫椴等多种阔叶树的中部红松林,即通称的“典型红松林”;③混有较多红皮云杉及臭冷杉的北方红松林。

红松林的垂直分布:红松林地处纬度越低,山体越大,其垂直分布带谱越完整;而纬度越高,山体越小,其垂直分布带谱越简单。位于中朝边境上的长白山主峰,地处分布区的南端,山体最为高大,故其垂直分布带谱最为完整和具有代表性。分布区北部的各山峰,海拔高度均低于长白山主峰,且纬度偏高,所以垂直带谱简单。

1.1.2 红松地理分布与气候条件的关系及气候变化对我国红松林地理分布的影响

红松是海洋季风气候区的树种。在气候因子中,限制红松分布南北界限的主要因子是温度,而东西界限的主要限制因子是水分。在分布区的中心地带,由于红松能够较好地适应该区域的气候条件,因而能形成森林群落——红松林。接近分布区的边缘时,由于气候条件逐渐不利于生存,红松难以单独形成群落,而只能零星分布。根据马建路(1993)的统计分析,红松林的最适生态条件范围,年平均气温 -1.0 ~ 10.0℃;1 月平均气温 -24.0 ~ 4.0℃;7 月平均气温 20.0 ~ 23.0℃, ≥ 5℃ 的积温为 2 300 ~ 3 800℃;月平均极端最高气温 36.0 ~ 38.0℃;月平均极端最低气温 -44 ~ -30℃;年平均降雨量 ≥ 550 mm; ≥ 5℃ 天数 150.0 ~ 230.0 d;年平均无霜期

120.0 ~ 170.0 d。

近年来由于工业化和人类活动引起大气二氧化碳和其他温室气体浓度上升,以及随之而来的全球气候变暖,必定会对生态系统产生一定影响,这已成为当今世界普遍关注的问题。郭泉水等(1998)运用生态信息系统(GREEN)和地理信息系统(IDRISI)以及7个全球大气环流模型预测合成了2030年气候变化情景(GCMs),就气候变化对我国红松地理分布的可能影响进行了预测。文中预测到2030年因气候变化的影响,红松林的地理分布将产生一定的变化,但变化幅度不大。比较明显的变化发生在红松林分布区的西南部,一些适宜红松林分布的区域将因气候变化的影响而缩小。另一个比较明显的变化发生在红松林分布区的西北部,主要表现是一些适宜红松林分布的区域因气候变化的影响将有所增加,特别是位于红松林分布区西北边界处的黑龙江省境内,适宜红松林分布的面积增加较多。总体上看,到2030年红松地理分布现实分布界将向北移0.1~0.6个纬度,红松分布北界将向北扩展0.3~0.5个纬度,黑龙江省红松林分布西界将向西扩展0.1~0.5个经度。纯增加面积约占当前气候条件下红松林适宜分布面积的3.4%。

大量事实证明,红松至少从第三纪起已存在于东亚地区,在至今的漫长岁月中,红松林分布区域内的气候虽也有过一些波动,但红松林从未退出过东北东部山地,仅在局部地区有过一些变化。虽然预测在未来近30年的短暂期间,气候将产生一些变化,但仍不足以造成红松林大面积的增加或减少。这说明红松天然种群具有极其强大的潜在稳定性,并有随着气候变化分布范围增加的可能,因而红松林面临最大威胁是来自人类的破坏。另外在预测中指出:红松分布区的南北界为红松自然分布的生态脆弱区,即对气候变化影响最敏感的地区。在众多气候因素中,导致红松分布南北移动的主要因素应该是温度,而导致其经度上变动的主要气候

因素则是水分。

1.1.3 红松国内外研究现状

1.1.3.1 红松研究的历史回顾

红松是世界上的著名珍贵树种之一,因其显著的经济价值早已为世人所瞩目,对红松的研究历史便与其开发和破坏同步发展起来,其研究历史可分为以下几个阶段:①红松的资源勘察和标本收集:由于帝俄涉足中国东北及日本帝国主义在东北设立租让地,大片红松林被采伐,导致对红松林的严重破坏,因而对森林及植物资源的探索、开发和研究应运而生。1930年以前,对远东针阔混交林的调查研究始于植物学家 K. I. Maximowicz,其性质属于区系和分类学研究。其后《满洲植物志》一书对我国东北植物做了较为全面的调查。在此前后红松林学及生物特性方面的文章为数不少,特别是1951年 Гордеев 曾出版《满洲的森林》一书,对红松林自然条件、树种、林分结构及森林分类生长动态等森林管理的总体及部分方案和经营财物计划作了详细描述。总之该阶段的研究工作主要是植物资源勘察和标本收集,兼有自然地理、人文地理的调查。②红松林群落学、区系学的研究:从20世纪30年代至70年代中期,对红松的研究主要集中于群落学、区系学及植被历史和植物地理学的研究上。在此期间发表的论文、著作很多,主要有对论述红松林最深刻、起奠基作用的首推 Ивашкевич 的《满洲森林》及《远东森林及其工业前景》,其后 В. Л. Копееников 的《沿海洲的红松林》、《远东红松林》、《远东植被概论》也为“发生学的林型学”学派奠定了基础。与 Колесников 同时研究远东红松林的,30年代还有 В. Н. Васильев,其研究工作可作为阔叶红松林的原始状态的记实。至50年代 Н. В. Цылис 和 Л. В. Вилер 详细的记录分析和描述是研究阔叶红松林群落学的历史记录,为研究远东阔叶红松林生态系统提供了珍贵的资料。在远东研究红松林的学者行列中还

有 K. Л. Соловьев, В. В. Сочава 等人。此外,我国刘慎谔的《东北木本植物志》对东北的植物区系起源也作了详尽分析。1931 ~ 1945 年间日本植物学家对东北植被和区系做了不少工作。如大贺一郎的《满洲の植生と植物の分布》、北川正夫的《Lineamenta flora Manshuricae》等,为研究阔叶红松林提供了历史资料。1950 ~ 1974 年间是研究红松及红松林的新时期,基本特征是研究红松的个体生态及红松林的群体生态。红松个体生态的讨论始于日本学者三岛超对东北红松林经营、天然更新及结实的研究。以此为前因,20 世纪 50 ~ 60 年代人们展开了对红松阴阳性及采伐更新方式的大讨论。此间学术讨论及参加人数众多,虽存在多种不同学术论点,但确实推动了红松林研究的积极发展,为红松迹地形成的天然次生林经营提供了理论指导和红松林恢复途径。与以上研究同时并进的是有关红松林群落生态和林型学的研究。以林业部综合考察队为核心的多项目森林资源调查工作,收集了我国天然林的第一手资料。以中国科学院黑龙江流域综合考察队为核心的黑龙江流域地区开发调查,摸清了阔叶红松林自然分布的规律性、林型学在红松林分布中的应用,对红松林的更新恢复提出了有益的建议。再有林业部组织的红松林更新研究大会战,对红松采伐更新方式作了进一步探索,成为研究红松林的历史记录。③红松物种生物学、种群生态学及生态系统生态学的发展:20 世纪 70 年代中期以后,对于红松的研究已经进入到物种生物学、生态学、种群生态学及阔叶红松林系统的生态系统生态学及系统生态学阶段。首先把红松的微观研究与宏观研究相结合,使其研究更为深入。主要论文有《带岭区红松胚胎发育》、《红松种子生理后熟实验研究》、《红松种子过氧化物酶的研究初报》、《红松卵细胞发生与受精作用的细胞学研究》等。有关阔叶红松林种群生态学的研究起步较晚,在 20 世纪 80 年代以后步伐加快。祝宁的《原始红松林下木本植物种间结合性初探》、李俊清的《红松种群年龄结构与动态》和《天

然林内红松种群数量变化的波动性》及某些红松林内动物种群动态的研究,都为红松种群生态学的进一步发展奠定了基础。20世纪80年代起红松生态系统生态学也逐步发展起来,主要内容涉及红松林内物质循环、水循环和能量等几个方面内容。除此之外,同以上研究并进的是阔叶红松林的数量分类和系统生态学的研究工作。随之而来的模型化研究也有了良好的起步。④20世纪90年代以来的红松研究更多地集中于红松人工林的经营与管理,主要研究内容涉及红松种子萌发特性、幼苗培育技术及各发育阶段的生长规律等。近年来,红松林综合利用问题备受关注,人工林改造成果材兼用林的面积不断增加,并对相应理论基础和技术问题进行了系列探讨。与此同时,红松病虫害防治问题已在近年研究中占有一定的比例。除了红松造林技术的应用研究外,红松林生物多样性及红松种群内遗传多样性的研究也开始起步,对红松天然种群遗传多样性的分析及对物种遗传结构的研究有助于阐明物种的适应机制和预测种群的进化潜力。

1.1.3.2 存在的问题及研究趋势

纵观红松研究的历史概况,发表论文和专著数量多,资金投入大,研究时间长,这在中国林业研究史上也是首屈一指。取得的成绩也是较为显著的。但不难看出还存在着许多问题:①众多的研究论文内容分散,重复过多,连续性较差。②缺乏对现代生态学理论和方法如计算机模型和技术的应用。③生理学方面的研究极度匮乏,尤其缺乏对不同环境条件下红松的某些重要生理过程、解剖结构和发育形态方面系统的研究,而生理学研究是红松造林生产实践和经营管理中不可或缺的理论基础与指导。

近年来,面对红松林被过度采伐的背景和资源锐减的现实,在以上各种红松林学术研究和生产实践基础上,实验方法上更强调长期、定位的观测,分析方法趋向于定量化和系统化,并分别建立了中国科学院长白山生态定位研究站和东北林业大学凉水生态实

验站和帽儿山森林生态实验站。研究目标将向个体、种群、群落、生态系统水平上综合的定量定位研究方向发展。

1.2 植物逆境生理学研究进展

植物生理生态学(Plant Physiological Ecology)是植物生态学的重要分支之一。早在 1832 年, AP. De Candolle 在《Physiologie Vegetale》中把当时所知道的植物与环境条件互相影响的事实收集在一起,用生理学观点加以整理和综合。事实上生理生态的工作从此已经开始起步。1957 年 Billings 最早把植物生理生态学看做是一门独立的学科,认为植物生理生态学是研究植物生命系统的生理活动与环境之间关系的一门科学。但“生理生态学”一词在最初使用时期,曾出现过不少与之相似的概念,如“个体生态学”、“实验生态学”、“生态生理学”,20 世纪 70 年代末 80 年代初有人又提出了“环境植物学”的概念。这些概念虽与生理生态学密切相联,但在研究范围和侧重点上有着本质的区别。生理生态学(Mooney 1989)是研究植物取得资源及将资源用于生长、竞争、生殖、保卫的结构和生理、机理的学科。人们之所以不再使用“个体生态学”一词,是因为现代生理生态学的研究对象已经扩展到分子、细胞、个体、种群、生态系统等各个层次,它是将分子生物学、细胞学、种群生态学、群落生态学及生态系统生态学联接起来的纽带。只有植物生理生态学能够把不同的物种放在具有一定变化范围的条件下去或把同一物种放在不同环境因子中去比较它们的反应,得到一系列定量的和植物生长、发育过程密切相关的生理参数,因此,生理生态学将在较长时间里成为现代生态学中最活跃的领域之一。

按照植物的生命过程和环境因素影响下的植物代谢机理及有机体的适应能力,植物生理生态学的主要内容可分为:碳素代谢和干物质的生产、水分代谢、营养生理、抗逆生理(胁迫生理)、他感作

用机理、光周期、耐阴性等几个大方面。

生态学的发展历史表明:宏观与微观的相互结合和渗透、从定性走向定量模拟、从描述走向实验、从静态走向动态是生态学研究的大势所趋。随着生理生化研究的深化与发展,便携式和实验室用精密仪器的开发以及图像分析、电子计算机和遥感等新技术的应用,生理生态学必将向更深和更广的层次发展。生态学与生理学的界限将不再停留于形式的层次分隔。两者将更强地渗透与结合,生理生态学作为其间的结合点必将在这种两极分化而又互相联系中得到发展。

生理生态学除了以上发展的大趋势外,抗性生理生态(胁迫生理生态)、植物他感作用机理以及调控不同植物生理过程的生物大分子—酶动态的变化,目前已日益成为植物生理生态学研究的热点。尤其是针对干旱、高寒、盐碱、风沙等特殊严酷生境下适应生存的物种,进行种质资源多样性及其对胁迫环境的适应与抗性生理生态的研究,具有极其重要的理论和实践意义。任何抗性种质资源的发现及其通过生物工程手段在农林牧实践中的应用,都将带来新的“绿色革命”和突破性进展。抗性生理(胁迫生理)生态学不仅是植物生理生态学研究的基本内容之一,更是具有极高理论价值和实践意义的研究热点。通过对植物在逆境胁迫下生物化学及生理机理的研究,揭示其潜在的适应意义,从而为濒危种群、稳定种群及暴发种群其种群数量分布的变动原因提供植物生理生态学方面的证据。

低温胁迫和干旱胁迫扰乱植物的正常生理功能,是影响农林生产的最常见的两种自然灾害。在红松天然分布的主要地区我国东北,每年夏季的高温危害不是很普遍,而低温的危害几乎年年出现,波及的面积也广。而在红松幼苗培育期间,干旱则是影响成活率不可忽视的因素之一。从整个世界范围上看,受低温和干旱危害的地区也比较多,所以许多生理学家和农林学家都认为逆境胁

迫中的低温和干旱危害已成为植物品种能否生存和生长发育的首要限制。因此一个世纪以来植物低温胁迫和干旱胁迫生理一直受到各国学者的重视。关于植物抗寒性与抗旱性的研究已有广泛论述,论文、专著等不胜枚举。其研究内容涉及细胞的水分代谢、碳的代谢、核酸及蛋白质的含量、原生质膜特性、脂质不饱和作用、激素、酶多态性、自由基伤害等各个方面。近年来人们又在寻找并开发与抗逆能力相关的遗传物质,并在细胞水平及分子水平进行研究。下面仅针对与本书研究内容密切相关的几个方面,对以往的研究成果作简要的综述。

1.2.1 植物抗逆性与水分代谢的关系

水是植物体的重要组成部分,也是生命活动的重要物质基础与条件。植物细胞内含水量一般达 80% 以上。当植物体内水分含量不同时,植物对逆境胁迫的抵抗能力也不同,或者说植物在对逆境胁迫做出适应性反应时,水分的生理代谢起着重要作用。

在低温条件下,如细胞内的水结冰,就会引起细胞的破坏,造成冻害。为了避免冻害,植物在长期演化过程中,在水分生理上形成了多种形式的适应性变化。一是使机体细胞内的含水量最大限度地降低;二是提高细胞溶质的浓度,降低冰点;三是细胞内的水迅速流到细胞外结冰;四是“深度超冷却”,即当温度降低到大大超过细胞液的结冰点以下时细胞液仍不发生结冰。越冬植物在秋季和初冬的抗寒锻炼过程中,最明显的适应变化之一就是植株地上部分的组织细胞内含水量降低。实验证明,适宜的土壤水分含量是抗寒锻炼中最大限度诱发抗寒力的必要条件,因而水分代谢与植物低温胁迫生理密切相关。

另外,植物在受到外界逆境胁迫时,组织细胞内的水分状态也发生相应的适应性变化。水分在细胞中的存在有自由水和束缚水两种状态。束缚水是吸附或结合于颗粒、大分子或离子表面上的

水鞘。束缚水具有很低的蒸汽压,在 -20°C 下仍不结冰,并具有不呈现溶剂功能等特性。而自由水则是被胶体固持力弱或不被固持而自由存在的水分。植物组织中束缚水和自由水的比例决定着原生质的粘度及其他特性,与抗寒性和抗旱性特征密切相关,因而抗性生理研究中,自由水和束缚水都是重要生理指标。

1.2.2 植物抗逆性与细胞膜系的关系

生物膜是植物细胞及细胞器与环境之间的一个界面结构,这个界面膜的稳定性保证了物质运输、能量交换和传递等一系列生物功能的正常进行,各种逆境胁迫对细胞的影响也首先通过质膜,因而质膜与植物抗逆性的关系很早就引起了人们的重视。早在20世纪70年代Lyons和Raison就提出了植物低温伤害的膜质相变学说。20年来,随着生物膜理论和技术的发展,越来越多的研究证实了生物膜在植物逆境胁迫中的重要性。这些研究表明,膜伤害与植物低温胁迫、水分胁迫、盐胁迫及环境污染胁迫等密切相关。关于逆境胁迫如何影响生物膜的结构、性质和功能的研究,在低温胁迫方面尤为深入,由此为突破口,揭示了一些膜对逆境胁迫的适应及伤害的机制,研究内容的焦点主要集中于以下几个方面:

①膜脂脂肪酸不饱和度与抗寒性的关系:大量研究报道指出,膜脂中的类脂和脂肪酸成分明显影响着膜脂的相变温度。一般认为膜脂上的不饱和脂肪酸成分越多,植物的相变温度越低,抗寒性也越强。大量实验已为这一结论给出证据(王洪春 1985, Ishirawa & Yoshida 1985, Yoshida 1984, Latsague 1992)。而另一些研究结果却与之相反,一些学者认为,膜中不饱和脂肪酸含量的多少与抗寒能力的高低并无相关关系(Clarkson 等 1980, Thompson 1984)。例如,白杨和黑刺槐的皮层细胞经秋季低温锻炼后获得了很高的抗冻性,但脂肪酸的不饱和度却没有增加。另外,利用先进的测试设备(MNR、ESR 和 X 射线衍射)对膜结构的研究显示,低温造成的冷害