

香樟对温度胁迫的响应机制及调控策略研究进展

康超¹ 杨秋雨¹ 段 朦¹ 李亚飞¹ 王万喜^{2*} 吴强盛^{2*}

(1. 联投(湖北荆州高新区)产业投资有限公司, 荆州 434025; 2. 长江大学园艺园林学院, 荆州 434025)

摘要 温度胁迫是限制香樟(*Cinnamomum camphora*)分布与生长的重要因素, 其高温与低温响应机制存在本质差异。本文系统比较了香樟应对高温与低温胁迫的核心策略: 高温胁迫下, 光合系统以光呼吸增强进行代谢性耗散, 氧化还原调控以单萜信号为核心, 驱动 WRKY 与 HSF 转录因子级联网络, 渗透调节以脯氨酸响应最为迅速; 低温胁迫下, 光合系统依赖非光化学淬灭和环式电子流进行物理性保护, 分子调控以钙-乙烯-ERF/CBF 级联通路为中枢, 渗透调节以可溶性糖积累为主导。基于上述机制, 本文从物理、化学和生物技术 3 个维度评估了现有调控策略的有效性, 指出当前研究在单萜信号通路解析、多重逆境耦合机制、精准调控技术研发等方面仍存在瓶颈。未来应聚焦多组学整合解析分子网络、构建复合胁迫预测模型、突破遗传转化瓶颈及评估调控策略的生态经济可行性, 以推动香樟抗逆栽培从被动防护向主动的机制驱动型精准调控转变。

关键词 香樟; 温度胁迫; 光合作用; 抗氧化系统; CBF/DREB1; 单萜

中图分类号: Q945 文献标志码: A doi: 10. 7525/j. issn. 1673-5102. 2026. 04. 002

Advances in Response Mechanisms and Regulatory Strategies of *Cinnamomum camphora* to Temperature StressKANG Chao¹ YANG Qiuyu¹ DUAN Meng¹ LI Yafei¹ WANG Wanxi^{2*} WU Qiangsheng^{2*}

(1. Liantou (Hubei Jingzhou High-Tech Zone) Industrial Investment Co., Ltd., Jingzhou 434025; 2. College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434025)

Abstract Temperature stress is a key factor limiting the distribution and growth of *Cinnamomum camphora*, with fundamentally distinct response mechanisms to high and low temperatures. This review systematically compared the core strategies employed by *C. camphora* under the two stresses. Under high-temperature stress, the photosynthetic system undergoes metabolic dissipation via enhanced photorespiration; redox regulation is driven by a monoterpene-mediated WRKY-HSF signaling network; and proline exhibits the most rapid response in osmotic adjustment. In contrast, under low-temperature stress, the photosynthetic system depends on non-photochemical quenching and cyclic electron flow for physical protection; molecular regulation is centered on the Ca²⁺-ethylene-ERF/CBF cascade; and soluble sugar accumulation dominates osmotic adjustment. Based on these mechanisms, this review evaluated the effectiveness of current regulatory strategies from three dimensions (physical, chemical, and biotechnological approaches) and identified existing bottlenecks in elucidating monoterpene signaling pathways, deciphering combined stress mechanisms, and development of precise regulation technologies. Future research should focus on integration of multi-omics data to resolve molecular networks, construction of predictive models for combined stresses, breakthroughs in genetic transformation systems, and assessment of the ecological and economic feasibility of regulatory strategies. These advances will facilitate the shift of stress-resilient cultivation of *C. camphora* from passive protection to active, mechanism-driven precise regulation.

Key words *Cinnamomum camphora*; temperature stress; photosynthesis; antioxidant system; CBF/DREB1; monoterpenes

基金项目: 联投(湖北荆州高新区)产业投资有限公司科技创新专项资助项目(JC-CT-KJCX-2025-001)。

第一作者简介: 康超(1987—), 男, 硕士, 主要从事环境工程与绿化研究。

* 通信作者: E-mail: 342701127@qq.com; wuqiangsh@163.com。

收稿日期: 2026年3月5日。

在全球气候变化背景下,极端温度事件(如高温热浪与异常寒潮)的频率与强度持续增加,对陆地生态系统的稳定性和农林经济的可持续发展构成严峻挑战^[1]。植物的生存、生长与分布直接受到环境温度的影响。温度胁迫,包括高温(通常指高于植物最适生长温度)与低温(包括冷害与冻害),会引发植物细胞从膜系统稳定性、光合作用效率、活性氧(reactive oxygen species, ROS)代谢到基因表达网络的多层次紊乱,最终导致生长抑制、产量下降甚至死亡^[2-3]。因此,深入解析植物感知、转导温度信号并启动适应性响应的分子生理机制,对于培育抗逆品种、优化栽培管理以应对气候变化具有重要的理论与应用价值。

香樟(*Cinnamomum camphora*),作为樟科(Lauraceae)常绿阔叶乔木,是我国亚热带地区重要的乡土树种和城市绿化骨干树种,兼具极高的生态、经济与景观价值^[4]。香樟自然分布区跨越热带、亚热带至暖温带边缘,展现出对温度波动广泛的适应性。然而,在实际引种栽培与城市绿化应用中,香樟仍面临显著的温度胁迫限制:北移引种时,冬季低温尤其是骤然降温和持续冰冻常导致叶片萎蔫、枝干冻裂乃至整体死亡^[5-6];而在夏季,城市热岛效应叠加全球变暖趋势,使得香樟频繁遭遇极端高温胁迫,引发光合抑制、叶片灼伤和生长衰退^[7]。因此,系统阐明香樟应对高、低温胁迫的内在机制,并据此开发有效的调控策略,是保障其健康生长、拓展适生范围、提升生态服务功能的迫切需求。

近年来,随着植物分子生物学、基因组学及多组学技术的飞速发展,对香樟温度胁迫响应的研究已从早期的表型观察和单一指标测定,发展到整合光合生理^[8-9]、叶绿素荧光诱导动力学^[10-11]、抗氧化系统^[12-13]、解剖结构^[14-15]、分子生物学^[16-17]及植物-微生物互作^[18-20]等多维度的系统研究。值得注意的是,香樟在应对高温与低温这2种性质迥异的胁迫时,演化出了既具显著差异又存在逻辑联系的适应性策略。例如,在高温胁迫响应方面,香樟富含的单萜类挥发性有机物构成了独特的分子适应策略^[21]。香樟的低温胁迫响应网络则展现出另一套以快速、级联信号放大为特征的经典模式^[22]。此外,茉莉酸通路等也被发现参与调控鞘脂代谢以维持膜流动性,揭示了脂质稳态在耐冷性中的重要作用^[23]。

然而,现有研究多集中于单一胁迫因子(高温或低温)的响应,对高、低温胁迫响应的共性与特性缺乏系统比较与整合分析。同时,基于生理机制的有效调控技术体系尚不完善,理论与实践应用之间存在脱节。因此,本文旨在系统梳理香樟响应高温与低温胁迫的关键生理与分子机制,评估现有物理、化学及生物调控措施的有效性与应用前景,并展望未来研究方向,以期对香樟的抗逆栽培、引种驯化及城市生态建设提供全面的理论参考与实践指导。

1 香樟对温度胁迫的系统响应机制

1.1 光合系统响应

1.1.1 光合功能与效率对高、低温胁迫的宏观响应差异

香樟光合作用对高、低温胁迫的宏观响应,可通过一系列光合-光响应曲线参数定量表征,呈现出截然不同的变化模式。高温胁迫下,香樟的光合功能表现出急性、阈值性抑制。最大净光合速率($P_{n,max}$)在温度超过阈值(38~42 °C)时出现显著下降,45 °C处理下可降低50%以上^[9-11]。光饱和点(light saturation point, LSP)同步降低,表明植物在较低光强下即达到光合饱和,利用强光的能力减弱^[9]。表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)亦显著下降,反映光能转化为化学能的初始效率受损^[9]。光补偿点(light compensation point, LCP)的变化则相对复杂,短期轻度高温可能因呼吸增强而略有升高,但严重高温导致光合机构崩溃时,LCP可能因光合近乎停止而失去意义^[24]。

低温胁迫下,响应则表现为渐进、累积性抑制。 $P_{n,max}$ 随处理温度的降低(如从15 °C降至5 °C)或处理时间的延长而逐渐下降,LSP通常降低,但AQY在轻度低温下可能变化不大,仅在严重或长期低温下才显著下降^[13],表明光能捕获与转化的初始环节相对稳定。一个显著特征是LCP的明显升高,这是由于低温在抑制光合的同时,暗呼吸的下降幅度通常小于光合速率的下降幅度(呼吸的Q10一般低于光合速率),导致维持光合净产出为零所需的光强增加,即LCP上升^[25]。这增加了香樟在弱光环境(如冬季荫蔽处)下的生存压力。

1.1.2 光反应系统的特异性损伤机制

光反应是温度胁迫的原初作用位点,但高温与低温的攻击靶点与损伤性质不同。高温胁迫的

核心损伤靶点是光系统 II (photosystem II, PS II), 特别是其供体侧的放氧复合体 (oxygen-evolving complex, OEC)。OEC 中的锰簇对热极不稳定, 高温导致其结构破坏和功能失活, 阻碍水的裂解。这在快速叶绿素荧光诱导动力学曲线上表现为 K 点的出现与加深, 是 OEC 损伤的特异性标志^[10,26]。同时, 高温加速 PS II 反应中心 D1 蛋白的光氧化损伤, 并可能抑制其修复系统的活性, 导致 D1 蛋白周转失衡, 净降解加速, 进一步加剧 PS II 反应中心的失活^[24]。对香樟研究^[9-10]证实, 高温处理下其叶片最大光化学效率 (F_v/F_m)、光合性能指数 (performance index based on absorption of light energy, PI_{ABS}) 显著降低, 且伴随 O-J-I-P 荧光诱导曲线 K 相的明显隆起。低温胁迫的核心限制在于类囊体膜的物理状态变化及其引发的连锁效应。低温降低膜脂流动性, 使类囊体膜从液晶态向凝胶态转变。这在物理层面阻碍了电子传递链组分的相互作用, 导致线性电子传递效率下降^[24]。此外, 低温下碳同化受限导致还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH) 消耗减少, 使得 PS II 末端电子受体铁氧还蛋白的再氧化受阻, 造成光系统 I (photosystem I, PS I) 侧电子“堆积”, 引发 PS II 的光抑制。研究^[10]表明, 低温胁迫下香樟虽也出现 F_v/F_m 下降, 但幅度常小于同等伤害程度的高温引起的降幅, 而反映 PS II 活性的参数可能表现出更复杂的变化。二者最终均可导致吸收光能远超利用能力, 造成激发能过剩。但高温胁迫下的激发能过剩主要源于 PS II 产能端因热失活而直接崩溃; 而低温胁迫下则更多源于碳同化耗能端因代谢减缓而阻塞, 以及电子传递链本身的物理性不畅^[27]。

1.1.3 碳同化过程的差异化限制因素

卡尔文循环是光合作用的温度敏感枢纽, 高、低温通过不同机制限制其运行。高温胁迫对碳同化的限制具有关键酶特异性。其首要攻击点是核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco) 活化酶 (Rubisco activase, RCA)。RCA 作为一种热敏的腺嘌呤核苷三磷酸 (adenosine triphosphate, ATP) 酶, 负责移除 Rubisco 活性位点上的抑制性糖分子以维持其活性。高温下 RCA 迅速失活, 导致 Rubisco 即使未变性也因无法被激活而“锁死”, 羧化能力骤降^[28]。同时, 高温下气孔导度降低导致

胞间 CO_2 浓度下降, 而 O_2 溶解度变化相对较小, 使得叶绿体中 $C(O_2):C(CO_2)$ 升高, 这增强了 Rubisco 的加氧活性, 为光呼吸提供了更多底物磷酸乙醇酸。因此, 高温下碳流更多被分流至光呼吸途径, 进一步减少净碳固定^[24]。

低温胁迫对碳同化的限制则是普遍性的动力学抑制。所有酶促反应均受温度影响, 遵循 Q10 效应。Rubisco 的最大羧化速率 ($V_{c,max}$) 和最大电子传递速率均随温度降低而指数下降, 且 $V_{c,max}$ 的下降通常更为显著^[11]。此外, 蔗糖磷酸合成酶等糖代谢关键酶的活性也受抑制, 影响光合产物的输出与转化。在低温胁迫过程中, 初期气孔关闭导致的 CO_2 供应减少 (气孔限制) 可能是净光合速率下降的主要原因; 随着胁迫时间延长, 叶片代谢活性 (包括酶活性和叶肉导度) 的下降成为主导因素, 即转为非气孔限制^[13]。香樟在越冬过程中的研究^[29]表明, 其光合下降伴随着气孔导度与胞间 CO_2 浓度的复杂变化, 支持这种阶段性转变。

1.1.4 光能分配与过刺激能能耗散的策略分化

面对激发能过剩的共同挑战, 香樟启用了不同的光保护与能量耗散策略。高温胁迫下, 光呼吸的增强扮演了核心的“代谢安全阀”角色。光呼吸是一个消耗 ATP 和 NADPH 的循环过程。高温诱导的气孔限制和 Rubisco 加氧活性增强, 共同促进了光呼吸底物的生成。香樟通过增强光呼吸首先消耗过剩的 NADPH 和 ATP, 缓解电子传递链压力; 其次在碳同化受抑制时, 部分回收碳骨架, 减少碳损失; 最后其过程中产生的中间产物可能参与氧化还原信号调控^[24]。此外, 依赖质子梯度 (Δp_H) 的非光化学淬灭 (non-photochemical quenching, NPQ) 也会被激活, 但其在严重高温下的作用可能受限于类囊体膜结构的稳定性。

低温胁迫下, 以叶黄素循环为核心的非光化学淬灭是首要的“物理热耗散”途径。低温易于维持较高的类囊体腔内质子梯度, 这激活了紫黄质脱环氧化酶, 促使紫黄质向玉米黄质转化。玉米黄质能直接促进激发能以热的形式从光系统 II 的捕光复合体中耗散^[30]。这一过程快速、高效, 且不消耗额外的代谢能量, 非常适合应对因代谢减缓导致的持续性能量过剩。研究^[31]表明, 越冬香樟叶片通常具有更高的玉米黄质库容和非光化学淬灭能力。同时, 围绕 PS I 的环式电子流也可能增强, 通过消耗 PS I 侧的过剩电子、增加类囊体腔内

质子梯度来协同驱动非光化学淬灭,并产生额外的ATP以支持抗寒生理需求^[24]。

综上所述,香樟光合系统对高温与低温胁迫的响应,构成两套清晰分化的应对方案。高温主要失活PS II-OEC和RCA等关键节点蛋白,通过增强光呼吸进行代谢性耗散与碳回收。低温通过降低膜流动性和整体酶动力学来限制进程,促使植物依赖非光化学淬灭和环式电子流进行物理性热耗散与能量再分配。

1.2 氧化还原调控

1.2.1 氧化还原信号的解码与转导

高温胁迫下,ROS信号占据主导地位。高温对光合电子传递链与呼吸链造成直接破坏,引发叶绿体与线粒体中ROS的爆发性产生,这种ROS积累构成高温早期信号的核心组分^[24]。丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联作为信号枢纽被ROS激活,其中丝裂原活化蛋白激酶6(mitogen-activated protein kinase 6,MPK6)及其互作蛋白在热胁迫响应中发挥关键作用^[32]。研究^[33]表明,抑制相应MAPK通路会导致植物对氧化胁迫呈现超敏表型。在香樟中,高温胁迫诱导植物激素信号与MAPK信号通路发生显著变化,ROS响应性MAPK网络被激活,并在协调抗氧化防御、气孔运动及程序性细胞死亡等过程中发挥整合性功能^[34]。此外,高温可能通过改变膜流动性直接或间接激活质膜钙通道,引发Ca²⁺内流。Ca²⁺作为第二信使,一方面可激活质膜NADPH氧化酶(respiratory burst oxidase homologs,RBOHs)促进ROS产生,另一方面通过钙依赖蛋白激酶(calcium-dependent protein kinases,CDPKs)向下游传递信号^[35]。香樟特有的内源单萜类信号分子(如樟脑)在此网络中扮演重要的调节角色。这类分子并非直接清除ROS,而是作为信号分子通过调控下游基因表达增强抗氧化防御与光合保护,其作用呈现延迟性特征(胁迫后4 h效果显著),表明其作用路径依赖于基因表达调控^[36]。

低温胁迫下,信号转导呈现钙-乙烯-ROS信号轴的特征。香樟在胁迫早期(2 h)高度依赖钙信号与乙烯信号通路的快速激活^[22]。转录组分析显示,钙离子通道基因(如*CNGC*、*GLR*)、钙感应蛋白基因,如钙调素(calmodulin,CaM)、类钙调素蛋白(calmodulin-like proteins,CML)及钙结合蛋白激酶基因,如*CPK*表达均迅速上调^[37]。同时,乙烯生物

合成关键酶1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase,ACS)基因及多个乙烯响应因子(*ERF1/3/4/5/7*)在早期被诱导表达^[37]。这些早期事件可能通过激活RBOHs或干扰电子传递链启动ROS信号^[38]。在CDPK与MAPK的协同方面,内流的Ca²⁺激活CDPKs,后者可能通过磷酸化激活下游MAPK级联(如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的MKK2-MPK4/6通路),或将信号传递至转录因子^[39](如CAMTA)。ERF转录因子作为冷响应中差异表达最为显著的转录因子家族,可能位于经典CBF基因上游,通过快速响应冷刺激启动更广泛的冷适应程序,其中包括抗氧化基因的表达^[37]。低温条件下,ROS信号与钙信号、乙烯信号及脱落酸(abscisic acid,ABA)信号等存在广泛的交叉对话,共同构成复杂的信号网络,协同调控下游抗氧化及防御相关基因的表达,以应对低温引发的ROS积累^[37]。

1.2.2 翻译后修饰与酶活性调控

高温胁迫下,蛋白质稳定性与折叠过程面临严峻挑战。高温直接诱导蛋白质变性与错误折叠,使疏水核心及半胱氨酸残基暴露,显著增加不可逆氧化聚集的风险^[32]。热激蛋白(heat shock proteins,HSPs),尤其是定位于叶绿体的HSP21,通过与PS II核心亚基D1和D2蛋白直接结合,在高温条件下维持PS II功能稳定性,其表达受热激转录因子(HSF)的调控^[24]。在硫氧还蛋白(thioredoxin,TRX)与谷氧还蛋白(glutaredoxin,GRX)系统与碳代谢的关联方面,高温干扰光合电子传递链,削弱源于光合系统的还原力向叶绿体TRX系统的供给。TRX系统负责还原并激活卡尔文循环关键酶,如Rubisco活化酶,其活性受限将进一步抑制碳同化效率^[40]。研究^[36]表明,单萜熏蒸处理可逆转高温导致的光合相关基因下调,可能间接恢复TRX系统的还原状态及下游酶活性。此外,高温环境下,信号转导蛋白如MAPK磷酸酶及转录因子等,其功能可通过关键半胱氨酸残基的氧化还原状态即“巯基开关”实现快速调节,以适应热应激状态。

低温胁迫下,膜脂相变影响膜结合蛋白(如激酶、离子通道)的构象与活性,氧化还原修饰参与调节此类蛋白以适应低温环境^[13]。低温诱导的ROS信号可通过氧化还原修饰对抗氧化酶活性进行快速调节,例如过氧化氢酶(catalase,CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase,APX)通

过活性位点半胱氨酸的可逆氧化实现活性微调^[13]。高温与低温胁迫诱导的氧化还原修饰谱存在显著差异:低温胁迫更倾向于引发可逆性修饰,如二硫键形成与谷胱甘肽化,以实现代谢通路与信号转导的灵活调节,而非高温胁迫下常见的蛋白质不可逆变性^[41]。香樟不同生态型(如南京与深圳种源)在低温胁迫下抗氧化酶活性变化趋势的差异,可能反映了基础氧化还原状态或关键调节蛋白修饰谱的不同,进而影响对 ROS 信号的响应能力^[42]。

1.2.3 氧化损伤与修复的平衡

当 ROS 信号的强度超出细胞清除与修复能力时,氧化损伤随之发生。香樟对高温与低温胁迫的耐受临界点,本质上由损伤与修复之间的动态平衡决定。

损伤阈值。高温条件下,香樟叶片光合作用对短期胁迫的耐受阈值约为 43 °C^[11]。当温度超过这一临界值,净光合速率显著下降,限制因素由气孔因素转向非气孔因素^[11]。从氧化损伤角度分析,该拐点对应于 ROS 产生速率超越抗氧化系统清除能力、PS II 等关键组分发生不可逆氧化损伤的临界状态^[24]。低温条件下,香樟幼苗的相对电导率达 50% 时的半致死温度 (LT₅₀) 为 -5 °C 至 -10 °C,该温度是膜系统发生严重相变与脂质过氧化、膜完整性丧失的临界点^[43]。不同种源间 LT₅₀ 的差异反映了膜脂不饱和度及基础抗氧化水平的种内变异^[13]。

PS II 修复调控。PS II 及其 D1 蛋白是高温氧化损伤的主要靶点,PS II 修复循环(损伤 D1 蛋白的降解与新生 D1 蛋白的合成组装)构成耐热性的核心机制^[44]。香樟可能通过上调 HSPs(如 HSP21)稳定 PS II 复合体,从而辅助修复过程^[24]。外源单萜(如樟脑)通过信号途径上调光合作用相关基因表达,间接支持修复所需的蛋白质合成与能量供给^[36]。遗传工程研究^[24]通过建立细胞核来源的 D1 蛋白合成双途径,显著增强了植物的耐热性,提示 D1 蛋白的合成能力是修复过程的关键瓶颈^[24]。低温条件下,低温与光照的协同作用会诱导光抑制并损伤 PS II,修复循环的速率在低温下显著减缓。香樟可能通过增强非光化学淬灭以耗散过剩光能,并借助钙-乙烯-ERF 信号轴提前启动保护性基因表达,从而预防或减轻损伤^[37]。

修复优先级与资源分配。细胞对修复过程存

在优先级排序。通常,遗传信息完整性与基础能量代谢的维持居于最高优先级。而对于香樟这类依赖光合作用的植物而言,叶绿体尤其是 PS II 的修复同样至关重要,因其是产能的核心场所。不同胁迫类型下,修复优先级可能呈现分化:高温条件下,细胞可能优先修复变性蛋白并稳定膜系统,以维持基本细胞结构^[32];低温条件下,则可能优先防止膜脂相变与冰晶形成,以保护膜完整性^[13]。香樟不同生态型的碳分配策略(如南京种源在常温下优先合成油滴,深圳种源以淀粉为主),可能决定了其在胁迫条件下动用储备资源进行修复的效率与方向差异,进而影响整体耐受性^[13]。

香樟能否跨越耐受临界点,最终取决于信号网络的启动速度与效率、抗氧化与修复系统的容量,以及能量与资源储备三者的协同。通过钙信号、乙烯信号、单萜信号与 ROS-MAPK 网络的整合,香樟协调了从信号感知到代谢适应的全局响应,以重建氧化还原稳态,最终决定其在高温与低温环境中的生存与适应能力。

1.3 渗透调节与结构适应

渗透调节与结构适应的协同是植物适应逆境的关键策略。一方面,通过渗透调节物质的种类偏好、积累动态与组织分布特征实现生理层面的响应;另一方面,通过解剖结构的多层次适应性改造完成结构层面的支撑,二者协同构成完整的适应体系。

1.3.1 渗透调节的物质基础与时空策略

香樟在温度胁迫下积累的渗透调节物质主要包括可溶性糖(soluble sugar, SS)、脯氨酸(proline, Pro)和可溶性蛋白(soluble protein, SP),但其积累偏好因胁迫类型而异^[13]。低温胁迫下,SS 是核心渗透调节物质。作为相容性溶质,蔗糖合成酶(sucrose synthase)不仅能降低细胞水势,其羟基可与膜脂和蛋白质形成氢键,防止低温引起的脱水与冰晶损伤^[45]。研究^[13]表明,香樟幼苗在 -15 °C 时叶片 SS 含量可达常温的 2 倍以上。Pro 在低温中后期(通常低于 0 °C)开始显著积累,其积累量与胁迫程度正相关,具有渗透调节、活性氧清除及蛋白质稳定等多重功能^[46]。可溶性蛋白含量也呈上升趋势,其中可能包含抗冻蛋白(antifreeze proteins, AFPs)等特异性保护蛋白^[13]。高温胁迫下,Pro 的响应更为迅速和显著。高温导致蛋白质变性,Pro 作为分子伴侣可稳定蛋白质结构,其积累是早期

热胁迫的标志^[24]。SS的积累相对平缓,主要功能是维持渗透平衡并为代谢提供碳架^[42]。可溶性蛋白变化复杂,初期可能因热激蛋白合成而增加,但持续高温会导致蛋白质降解加剧,含量下降^[32]。

渗透物质的积累具有明显的时空动态性。时间上,低温胁迫下SS和SP的积累呈渐进式,随温度降低或时间延长而增加;Pro则在胁迫中后期(如温度低于-5℃)出现爆发式增长^[13]。高温胁迫下Pro的积累更快速,常在数小时内响应^[12]。空间上,这些物质并非均匀分布。幼嫩组织和分生组织(如顶芽、形成层)通常积累更高浓度的渗透物质,以保护关键生命活动中心^[13]。在叶片中,栅栏组织的SS和Pro含量常高于海绵组织,与其更高的代谢活性和对胁迫更敏感的特性有关^[14]。根系作为感知土壤温度变化的首要器官,其渗透调节物质的动态变化往往早于地上部,起到早期预警和信号传递作用^[14]。

1.3.2 解剖结构多层次的适应性改造

为应对温度胁迫,香樟叶片与茎干在解剖结构上呈现多层次的适应性改造。在叶片层面,保护组织通过增厚角质层与表皮细胞层,构建物理屏障以降低非气孔性蒸腾、削弱辐射伤害并抵御病原菌侵染^[47];城市干热环境下,上表皮厚度显著增加佐证了这一适应性特征^[8]。气孔则表现出“少而大”的密度与形态调整策略,在减少污染物进入的同时维持气体交换效率^[48],其开闭受脱落酸精密调控,以在高温下减少失水、低温下防止胞内结冰。叶肉组织中,栅栏组织增厚及栅栏组织与海绵组织厚度比增大,形成更为紧密的结构,有助于提升光能利用与二氧化碳传导效率,增强抗寒性^[49]。在茎干层面,低温诱导木质部增厚,以优化水分运输或增强机械支撑;韧皮部厚度呈非线性变化,可能通过调节储存物质转化参与渗透调节。此外,髓部薄壁细胞在低温下扩张,作为水分与养分储备库缓冲渗透胁迫,部分种源(如武汉种源)香樟幼苗表现出更主动的髓部扩张策略^[13]。

细胞器的损伤呈现显著的时序性与差异性。膜系统与叶绿体是最早被攻击的靶标,二者损伤机制各有侧重。膜系统对温度变化极为敏感:低温胁迫直接诱发膜脂从液晶态向凝胶态转变,膜流动性骤降,裂隙形成,透性增大,电解质大量外渗^[50];高温则过度增强膜流动性,加剧膜脂过氧化,导致膜蛋白变性、膜结构整体解体^[51]。叶绿体

作为光合作用核心细胞器,低温下叶绿体肿胀变形,基粒类囊体排列紊乱、断裂甚至解体,淀粉粒因转化为SS而减少,嗜银颗粒常积聚^[14];高温下叶绿体虽同样肿胀,但类囊体膜更易发生融合或空泡化,光合色素加速降解,淀粉粒因水解加剧而减少^[52]。

随着胁迫持续,线粒体与细胞核相继显现损伤。线粒体在冷、热胁迫下均呈现肿胀、嵴结构模糊或减少,但二者应对策略不同:低温下线粒体数量增加并紧贴叶绿体分布,以利于ATP近距离供应^[14];高温下膜电位易崩溃,呼吸链受损,ROS爆发^[51]。细胞核作为遗传信息中枢,其核膜在胁迫下常出现褶皱、内陷甚至局部破裂,核仁形态改变,染色质凝集,转录活动受抑^[14]。

1.3.3 渗透调节与结构适应的协同

二者协同机制体现在3个方面。首先,渗透调节对细胞结构起保护作用。渗透调节物质通过积累SS、Pro等降低细胞水势,防止高温失水与低温冰晶损伤,维持细胞体积和膜-壁接触;同时作为分子伴侣稳定蛋白质与膜结构,并通过清除ROS减轻膜脂过氧化,保障膜完整性。其次,结构完整性为渗透调节提供物理支撑。增大的液泡和髓部薄壁细胞为渗透物质提供储存空间;增厚角质层、紧密栅栏组织与气孔关闭构成物理屏障,减少蒸腾,维持高溶质浓度的微环境;完整的维管系统保障水分、养分及信号分子长距离运输,协调整体响应。最后,胁迫解除后二者协同恢复。短期恢复阶段,Pro等渗透物质快速代谢以支持修复,膜透性逐渐恢复,光合色素与叶绿体结构开始修复;长期恢复阶段,SS与SP含量回归常态,新生组织结构适应性增强。

1.4 分子调控网络

香樟在应对高温与低温胁迫时,其分子调控网络的核心并非简单的基因表达差异,而是一套由转录因子层级调控、反馈调节环路及多层级整合构成的复杂动态系统。

1.4.1 高温以单萜为信使的WRKY-HSF转录调控网络

香樟在应对高温胁迫时,演化出一套以单萜类化合物为核心信号分子、WRKY和HSF转录因子为关键调控节点的独特分子网络(图1A)。

信号网络的启动与单萜的核心信号功能。高温胁迫的初始信号可能通过多种途径被感知,包

括膜流动性改变^[53]、蛋白质变性及光合电子传递受阻等^[54]。与许多植物依赖经典的钙信号或热激蛋白快速响应不同,香樟的显著特征在于其内源合成的单萜类挥发性有机化合物(VOCs),如樟脑、桉叶素、芳樟醇等被赋予了核心信号信使的角色^[55]。研究^[36]表明,这些单萜在高温下并非作为直接的物理保护剂或抗氧化剂,而是主要作为内源性信号分子发挥作用。当使用腓胺霉素(Fos)抑制单萜合成后,在高温(40 °C)胁迫的前2 h,处理组与对照组的生理损伤(如H₂O₂积累、光合抑制)无显著差异;但在胁迫4 h后,抑制单萜合成的植株表现出显著加重的氧化损伤和光合下降^[34]。这明确揭示了单萜的保护作用是通过诱导下游防御基因表达来实现的,该过程需要经历基因转录与翻译的时间周期,符合信号分子的作用特征。

转录级联:从WRKY-HSF激活到防御基因表达。WRKY转录因子的上游调控,香樟全基因组中鉴定出多个WRKY成员,其中CcWRKY70的表达在叶片扩展期(环境温度从19 °C升至23 °C)持续上调^[56]。系统发育分析显示,CcWRKY70与拟南芥中参与热形态发生的AtWRKY14、AtWRKY35等蛋白亲缘关系密切,提示其可能在香樟感知并协调生长发育以适应温度升高过程中起关键作用^[56]。尤为重要的是,有研究^[57]指出WRKY转录因子可能通过结合萜烯合酶(TPS)基因启动子区的W-box元件,直接调控单萜的生物合成。这形成了一个潜在的正反馈环路,高温初步诱导WRKY表达,促进TPS基因表达及单萜合成,单萜进一步强化或调制WRKY介导的防御信号^[58]。在HSF的经典热响应与协同机制中,HSF通过识别热激元件(HSE)驱动热激蛋白基因的快速转录^[32]。HSPs作为分子伴侣,在防止蛋白质变性、协助错误折叠蛋白复性中起核心作用,是保守的热保护机制。在香樟中,单萜信号可能通过调控包括HSP在内的更广泛的胁迫响应基因网络,与HSF通路协同增强细胞的蛋白质稳态维持能力^[34]。被WRKY和HSF等转录因子调控的下游基因,构成了一个多层面的防御体系。抗氧化系统调控非酶抗氧化剂合成相关基因的表达,同时将抗氧化酶基因的表达调控至接近稳态水平,从而精细调控ROS信号转导与清除^[36]。光合保护逆转高温导致的光合基因下调,包括光系统PS I/PS II 天线蛋白、电子传递链组分、ATP合酶及碳固定关

键酶基因^[59],从而保护光合机构功能。通过调节与磷脂生物合成、脂肪酸代谢和鞘脂代谢相关的基因表达,维持膜系统完整性^[60]。此外,樟脑熏蒸能促进糖酵解和三羧酸循环中的基因表达^[61],同时抑制磷酸戊糖途径部分基因表达,从而调整碳流,稳定细胞的能量和物质供应。

不同单萜的信号效能存在差异,如樟脑在降低ROS和维持光合作用方面表现最强,而桉叶素最弱^[59],这暗示不同单萜可能激活略有差异的信号强度或路径。此外,该网络与其他保守通路存在整合。如高温也可能引发胞内钙信号和MAPK级联的激活,这些信号可能与单萜-WRKY/HSF网络交叉对话,共同优化防御响应。

1.4.2 低温以钙-乙烯-ERF/CBF为核心网络

香樟在应对低温胁迫时,构建了1个以钙离子(Ca²⁺)信号为初始触发器、乙烯信号为快速放大器、乙烯响应因子和C-重复结合因子(CBF/DREB1)为转录调控核心的精密分子网络(图1B)。

1.4.2.1 钙离子作为早期信号感知与转导的核心

低温胁迫对植物的首要冲击是改变细胞膜的物理状态,引发膜流动性降低和可能的相变^[62]。这一物理变化被位于质膜上的低温感受器所感知,并迅速转化为生化信号。其最核心、最快速的响应是触发胞质钙离子浓度的瞬时升高。

钙信号爆发主要通过2个途径:一是激活质膜上的钙离子通道,促使胞外钙内流;二是可能动员胞内钙库(如液泡)的释放^[63]。转录组分析证实,在香樟遭受冷胁迫(如4 °C)的早期(2 h内),多个编码钙离子通道、钙结合蛋白(如钙调素、类钙调素蛋白)及钙依赖蛋白激酶(CDPK/CPK)的基因表达显著上调^[64]。这表明,钙信号不仅是瞬时的第二信使,其相关基因的转录强化也为持续的信号传递和放大奠定了基础。

1.4.2.2 乙烯通路的快速介入

涌入的钙离子迅速激活下游信号元件,其中一条关键路径是激活乙烯的生物合成与信号转导^[65]。钙离子可能通过钙调素等传感器,直接或间接地磷酸化并稳定1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)合成酶(ACS),这是乙烯生物合成的限速酶。香樟的转录组数据显示,在冷胁迫早期,ACS基因的表达被强烈且快速地诱导^[64]。ACS活性的增强导致其底物ACC积累,进而被1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶转化为乙烯^[66]。

乙烯气体作为挥发性激素信号,通过细胞膜扩散,被内质网上的乙烯受体(ETR)感知^[67]。在低温下,乙烯结合抑制了受体的活性,解除了对下游组成型三重反应激酶(CTR1)的抑制^[68]。CTR1失活导致乙烯不敏感蛋白的C端被切割并转运至细胞核,进而稳定乙烯不敏感及其同源蛋白EIL1等核心转录因子^[69]。这一经典的乙烯信号通路在香樟冷胁迫中被快速激活,将最初的物理信号和钙化学信号,高效地放大并转化为核内的转录调控事件。

1.4.2.3 ERF与CBF/DREB1的双层调控网络

乙烯响应因子家族的快速先锋响应。被乙烯信号激活的EIN3/EIL1等因子,直接结合并激活ERF基因的转录^[70]。香樟基因组中含有上百个ERF成员,在冷胁迫下,它们展现出多样且快速的表达模式。研究^[38]表明,在冷胁迫早期,ERF1/3/4/5/7等多个亚组成员被显著诱导,其响应时间点早于经典的CBF/DREB1基因。这些早期诱导的ERF蛋白,可能作为“快速反应部队”,直接调控与抗氧化、渗透调节、初级代谢相关的早期胁迫响应基因,为细胞争取宝贵的适应时间。有研究^[71]推测,部分ERF也可能位于CBF基因的上游,参与其转录激活^[71]。

CBF/DREB1具备核心枢纽作用。在ERF等早期因子启动防御的同时或稍后,CBF/DREB1转录因子被激活^[72]。香樟中已克隆鉴定出CcCBFa/b/c/d等多个成员^[73]。它们受低温强烈诱导,并能被ABA、干旱、高盐等胁迫交叉诱导,显示出其在

非生物胁迫响应中的核心地位。CBF蛋白通过其保守的AP2结构域,特异性识别并结合下游靶基因启动子中的CRT/DRE顺式作用元件^[74]。

下游防御网络也被全面激活,表现为被CBF/DREB1调控的庞大靶基因群共同构成了系统的低温防御体系。具体表现为上调LEA蛋白、脱水蛋白、抗冻蛋白等基因表达^[75],保护细胞结构;促进脯氨酸合成酶和SS代谢相关酶基因表达,积累Pro、蔗糖、海藻糖等渗透保护物质,降低冰点,防止细胞脱水;激活超氧化物歧化酶、CAT、APX等抗氧化酶基因的表达,清除低温引发的ROS,减轻氧化损伤;诱导脂肪酸去饱和酶基因表达,增加膜脂不饱和度,维持膜在低温下的流动性;调控与光系统保护、叶绿体稳定相关的基因,并调整碳代谢流向,为抗寒消耗提供能量。

香樟的低温信号网络并非线性孤立,而是存在精细的反馈调节和交叉对话。CBF基因自身的表达受到精细的昼夜节律和负反馈调控,防止过度激活消耗资源。同时,ABA信号通路在冷适应中后期深度介入,与乙烯信号协同或交叉调控部分共同靶基因^[76]。此外,MAPK级联可能被ROS或钙信号激活,通过磷酸化修饰CBF、ERF或其他转录因子,进一步微调其活性或稳定性^[77]。

综合光合系统响应、氧化还原调控、渗透调节与结构适应、分子调控网络研究表明,香樟通过多层次、多维度的生理分子调控网络应对高温与低温胁迫,形成独特的抗逆机制(图1)。

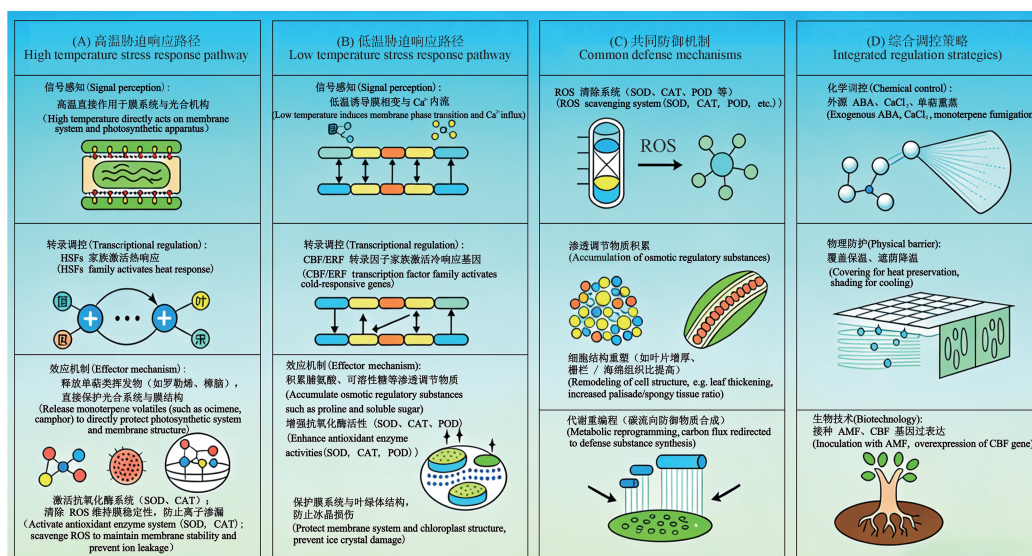


图1 香樟温度胁迫机制及调控策略

Fig.1 Mechanism and regulation strategy of temperature stress in *Cinnamomum camphora*

2 基于生理机制响应的综合调控策略评估

基于上述胁迫机制,目前已发展出物理、化学和生物三类主要调控策略,其核心在于缓解胁迫的直接伤害,或增强植株自身的抗逆潜能(图1D)。

2.1 物理防护与栽培管理措施

关于香樟新移栽树木及幼树在极端温度胁迫下的防护,现有研究与实践强调“外御其害、内强其本”的综合策略。低温胁迫下,可采取主干涂白、树干缠草绳外加覆膜保温、根茎培土或覆盖地膜增温、设立风障及树冠遮盖等物理措施减缓寒风与积雪危害^[78-79],并及时清除积雪以防枝条断裂;同时辅以合理修剪冻伤枝、喷施ABA或矮壮素等抗寒诱导剂以提升抗寒能力。高温胁迫下则聚焦遮荫保湿与水分调控,通过搭建60%~70%遮光率的遮阳网^[79]、树干缠保湿材料并覆膜、地面覆盖秸秆或地膜以降低地表温度和蒸腾;配合“浇则浇透、避午灌溉”的精细水分管理,移栽时应用生根剂促发新根,保障水分吸收功能。

2.2 化学调控与生物刺激剂应用

外源化学物质与生物刺激剂已成为提升香樟应对高、低温胁迫的关键辅助策略。研究^[13]表明,低浓度CaCl₂(≤50 mmol·L⁻¹)处理可通过稳定细胞膜、激活超氧化物歧化酶和CAT活性,并促进SS与Pro积累,显著降低相对电导率和丙二醛含量,从而缓解低温诱导的膜脂过氧化,但高浓度CaCl₂(≥100 mmol·L⁻¹)易致离子毒害,需依种源与发育阶段精准调控。外源ABA处理能显著调控多个*CcMYB*基因的表达^[80]。高温胁迫下,芳樟醇、樟脑等挥发性单萜熏蒸可通过调节初级代谢、维持光合功能及稳定膜系统提升耐热性^[34],其机制涉及相关基因表达调控。生物刺激剂方面,接种丛枝菌根真菌(如*Glomus mosseae*)可显著改善水分、养分吸收,降低相对电导率与丙二醛含量,增强幼苗抗寒性^[19]。基因工程过表达内源*CcCBFb/c*转录因子亦能系统激活下游抗寒网络,提升抗氧化能力与渗透调节水平。

2.3 抗逆基因挖掘与分子育种

香樟抗逆基因挖掘与分子育种研究已取得显著进展,特别是在CBF/DREB1、NAC和bZIP等关键转录因子家族的系统鉴定^[73]、功能验证及表达调控机制解析方面。多个*CcCBF*、*CcNAC*和*CcbZIP*基因被证实可响应多种非生物胁迫,并在

异源体系中有效提升抗逆性^[81],同时稳定内参基因*CcEF1α*的筛选为精准表达分析奠定了基础^[17]。更重要的是,研究确立了相对电导率、SP含量、SS含量及超氧化物歧化酶活性,是评价香樟耐寒性的关键生理指标^[82],可作为挖掘关键候选抗寒基因的有效切入点,但在验证与应用方面仍面临瓶颈。

总之,为系统比较不同调控途径的实际效果与应用可行性,基于现有文献与试验证据,对常见技术措施的作用对象、生理机制及证据支持度进行归纳评估(表1),为生产实践中选择适宜的抗逆措施提供依据。

3 结论与展望

香樟对温度胁迫的生理响应是一个从信号感知、基因表达调控、代谢重编程到结构重塑的复杂网络。高温胁迫的核心在于光能过剩-碳同化受阻导致的光抑制与氧化损伤,而香樟特有的单萜代谢在其中发挥了积极的信号与保护功能。低温胁迫的核心在于膜相变-代谢停滞引发的冻害与冷害,并以CBF/DREB1为核心的分子调控网络驱动系统性抗寒。现有的物理防护、化学调控和生物技术措施,大多基于缓解这些核心矛盾,在实践中取得了一定效果。然而,当前研究与实践中仍面临诸多挑战,未来研究应聚焦于以下前沿科学问题与技术瓶颈。

首先,需深化多组学整合与分子调控网络的解析。现有研究多局限于单一组学层面,难以全面揭示樟树应对温度胁迫的复杂调控机制。未来应充分利用蛋白质组、代谢组及空间转录组等高通量技术,构建多组学联合分析体系,系统识别关键信号通路、转录因子及其互作网络,并结合非编码RNA的调控功能,深入解析胁迫响应的分子调控逻辑。同时,应加强功能基因组学验证,通过基因编辑等手段,对关键耐性基因进行功能鉴定,为樟树抗逆育种提供明确的分子靶点。

其次,应加强多重逆境交叉响应与胁迫记忆机制的研究。未来需构建复合胁迫模拟体系,系统探究不同胁迫组合下樟树的协同或拮抗效应,揭示胁迫信号交叉对话的分子机制。同时,长期适应与胁迫记忆的研究亟待开展,还需推动跨尺度整合与预测模型构建。未来应建立多尺度联动研究框架,将关键分子响应、生理代谢变化、个体

表1 香樟遭受低温和高温胁迫后人为调控策略

Table 1 Anthropogenic regulatory strategies for *Cinnamomum camphora* trees under low- and high-temperature stresses

技术措施类别 Categories of technical measures	处理方法 Treatment method	靶定植物/胁迫类型 Target plants/Stress type	生理机制与效果支持度评估 Assessment of physiological mechanisms and effect support degree
外源化学物质施用 Exogenous chemical application	ABA 喷施	香樟幼苗/低温胁迫	中 有研究指出 ABA 能提高植物抗寒力,但尚缺乏在香樟中的实证
	CaCl ₂ 处理	香樟幼苗/低温胁迫	中 原理阐述清晰,有在其他植物(水稻)上的机制研究作为参考,但尚缺乏香樟抗寒的具体数据
	外源蔗糖处理	香樟幼苗/低温胁迫	中高 有明确的生理机制阐述
	植物生长调节剂喷施	植物(通用)/低温胁迫	低 缺乏针对香樟的具体试验
	单萜熏蒸(如樟脑、芳樟醇)	香樟/高温胁迫	高 有系统的试验数据支持,明确了其对光合、代谢、细胞结构的保护作用及基于基因表达的分子机制,并提出了信号分子功能的新证据
栽培与物理防护 Cultivation and physical protection	及时清雪	香樟/低温胁迫(雪压)	高 防止物理机械损伤(雪压断枝)和减轻积雪覆盖导致的低温冻害
	树干包裹与覆盖保墒胸径 5 cm 以上苗木(移栽后)	香樟/干旱、高温、低温	高 降低气孔导度以减少水分流失
	合理修剪	香樟/低温胁迫(倒春寒)	高 直接移除受冻害组织,减少养分消耗和病原侵染风险,并调控发育节律以避免晚霜危害
	外物保温(树干包裹、遮盖树冠等)	香樟/低温胁迫	中高 通过物理隔绝减少树体热量散失和冷风直接侵袭
生物措施 Biological measures	接种丛枝菌根真菌(AMF)	香樟幼苗/低温胁迫	高 有盆栽试验证据,AMF 通过促进生长、调整生物量分配及激活抗氧化系统和渗透调节系统来增强抗寒性

注:支持度“高”表示该措施有明确、系统的试验数据支持,且机制阐述清晰;“中”表示有一定理论基础或间接证据,但针对香樟的直接研究尚不充分;“低”则表示多为一般性经验总结,缺乏具体数据支撑。

Note: A support level of “high” indicated that the measure had clear, systematic experimental data support, along with well-elucidated mechanisms; “medium” indicated that there was some theoretical basis or indirect evidence, but direct research on *Cinnamomum camphora* remained insufficient; “low” indicated that the measure was mostly based on general empirical summaries and lacked specific data support.

生长表现与种群动态、地理分布格局有机结合,形成完整的“分子-个体-林分”响应链条。在此基础上,利用机器学习与过程模拟等技术,构建基于环境因子与生理指标的樟树生长响应与胁迫损伤预测模型,实现对不同温度情景下樟树适应性变化的定量评估,为林分管理、区划布局和气候变化适

应策略制定提供科学工具。

第三,单萜信号通路的深度解析。明确单萜类物质(如罗勒烯、樟脑)在高温胁迫下的特异性受体、下游信号转导组分及其与JA/SA等激素通路的交叉互作机制,是揭示香樟独特耐热性的关键。

第四,突破香樟遗传转化瓶颈。利用CRISPR/

Cas9 等基因编辑技术对关键抗逆基因(如 *CcCBFs*、单萜合成酶基因)进行功能验证与精准修饰,结合分子标记辅助育种,创制抗逆新种质。

最后,应重视人工调控策略的生态安全与经济可行性评估。结合生命周期评价、成本效益分析等方法,综合评估不同调控策略的生态与经济效应,提出兼顾生态安全与经济可行的人工干预方案,促进抗逆栽培技术的实际应用与推广。

参 考 文 献

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate change 2022: impacts, adaptation and vulnerability: working group II contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2023.
- [2] Ding Y L, Shi Y T, Yang S H. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants [J]. The New Phytologist, 2019, 222 (4): 1690-1704.
- [3] Bitra C E, Gerats T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 273.
- [4] 陈有民. 园林树木学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1990. Chen Youmin. Garden dendrology[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1990.
- [5] 韩浩章, 张丽华, 王晓立, 等. 自然越冬过程中3种表型香樟抗寒性比较[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2017, 37(2): 12-18. Han Haozhang, Zhang Lihua, Wang Xiaoli, et al. Study on the comparison of 3 *Cinnamomum camphora* phenotypes hardiness during natural overwintering [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2017, 37(2): 12-18.
- [6] 胡园春, 张红艳. 枣庄地区香樟冻害类型及主要气象因子影响分析[J]. 农业工程, 2018, 8(10): 126-129. Hu Yuanchun, Zhang Hongyan. Freeze injury types of camphor tree and influence analysis of primary meteorological factors in Zaozhuang area [J]. Agricultural Engineering, 2018, 8(10): 126-129.
- [7] 王雅青. 城市环境中香樟光合特性对极端高温干旱的响应[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2023. Wang Yaqing. Response of photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* to extreme heat and drought in urban environments[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2023.
- [8] 张诚. 香樟叶片功能性状对城市干热环境的响应与适应机制[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2023. Zhang Cheng. Response and adaptation mechanism of leaf functional traits in *Cinnamomum camphora* to urban hot and arid environment[D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2023.
- [9] 王彬, 田正凤, 应彬彬, 等. 高温胁迫对樟树光合性能的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2019, 36(1): 47-53. Wang Bin, Tian Zhengfeng, Ying Binbin, et al. Photosynthetic abilities in *Cinnamomum camphora* with high temperature stress[J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2019, 36(1): 47-53.
- [10] 周帅. 非生物胁迫对香樟挥发物及荧光特性的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2012. Zhou Shuai. The effect of abiotic stresses on volatile organic compounds and chlorophyll fluorescence in *Cinnamomum camphora* [D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2012.
- [11] 商天其. 短时高温、CO₂浓度倍增以及叶片生长阶段对香樟(*Cinnamomum camphora*)单萜释放和光合生理的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2018. Shang Tianqi. Effects of short-term high temperature, doubled CO₂ concentration and foliar ontogeny stages on release of monoterpenes and photosynthetic physiology on *Cinnamomum camphora* [D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2018.
- [12] 胡义, 胡庭兴, 陈洪, 等. 干旱胁迫及复水对香樟幼树生理特性及生长的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(2): 294-301. Hu Yi, Hu Tingxing, Chen Hong, et al. Physiological properties and growth of *Cinnamomum camphora* saplings under drought stress and rewatering [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(2): 294-301.
- [13] 刘玉凤. 香樟幼苗对CaCl₂及自然低温的响应[D]. 新乡: 河南科技学院, 2025. Liu Yufeng. Response of *Cinnamomum camphora* seedlings to CaCl₂ and natural low temperatures [D]. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology, 2025.
- [14] 姬钰. 香樟解剖结构对Na₂SO₄胁迫及自然降温的响应[D]. 新乡: 河南科技学院, 2023. Ji Yu. Response of anatomical structure of *Cinnamomum camphora* to Na₂SO₄ stress and natural cooling [D]. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology, 2023.
- [15] 尤扬, 陈仕均, 张晓云, 等. 低温对香樟叶肉含晶细胞和溶酶体的影响[J]. 植物生理学报, 2018, 54(7): 1239-1244. You Yang, Chen Shijun, Zhang Xiaoyun, et al. Effects of low temperature on the mesophyll crystal idioblasts and lysosomes of *Cinnamomum camphora* [J]. Plant Physiology, 2018, 54(7): 1239-1244.

- gy Communications, 2018, 54(7): 1239-1244.
- [16] 朱渊铭, 张培兰, 林宇清, 等. 香樟 bZIP 基因家族鉴定及表达分析[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2024, 45(3): 44-54, 81.
- Zhu Yuanming, Zhang Peilan, Lin Yuqing, *et al.* Identification and functional analysis of the bZIP gene family of *Cinnamomum camphora*[J]. Journal of Yangzhou University(Agricultural and Life Science Edition), 2024, 45(3): 44-54, 81.
- [17] 张佳佳, 张力维, 李勇鹏, 等. 不同非生物胁迫下香樟实时定量 PCR 内参基因的选择[J]. 生物技术通报, 2016, 32(10): 205-211.
- Zhang Jiajia, Zhang Liwei, Li Yongpeng, *et al.* Evaluation of candidate reference genes for normalization of quantitative RT-PCR in *Cinnamomum camphora* under various abiotic stresses[J]. Biotechnology Bulletin, 2016, 32(10): 205-211.
- [18] 吴春玉, 蒋长洪, 谢佩耘, 等. 干旱胁迫对接种 AMF 的香樟幼苗生物量分配及生长的影响[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2015, 32(6): 109-115.
- Wu Chunyu, Jiang Changhong, Xie Peiyun, *et al.* Effects of campora seedlings on biomass allocation and growth under drought stress and inoculated AMF[J]. Journal of Chongqing Normal University (Natural Science), 2015, 32(6): 109-115.
- [19] 侯颖, 张立伟, 王立涛, 等. 丛枝菌根真菌对香樟幼苗生长和抗寒生理指标的影响[J]. 东北林业大学学报, 2023, 51(9): 95-100.
- Hou Ying, Zhang Liwei, Wang Litao, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on seedlings growth and physiological indexes of cold resistance in *Cinnamomum Camphora*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2023, 51(9): 95-100.
- [20] 苏丹, 张春明, 许榕凡, 等. 江西乐安古樟林香樟根系及根际土壤 AM 真菌[J]. 菌物学报, 2025, 44(6): 42-54.
- Su Dan, Zhang Chunming, Xu Rongfan, *et al.* AM fungi in the roots and rhizosphere soil of *Cinnamomum camphora* in ancient camphor forest of Le'an, Jiangxi Province[J]. Mycosystema, 2025, 44(6): 42-54.
- [21] Tian Z F, Luo Q Y, Li Y, *et al.* Terpinene and β -pinene acting as signaling molecules to improve *Cinnamomum camphora* thermotolerance[J]. Industrial Crops and Products, 2020, 154: 112641.
- [22] 李悦鹏, 张晓兰, 于雷, 等. MAPK 级联途径激酶结构特点及其信号转导途径在园艺作物逆境中的作用[J]. 植物生理学报, 2018, 54(8): 1305-1315.
- Li Yuepeng, Zhang Xiaolan, Yu Lei, *et al.* Structural characteristics of MAPK cascade kinase and the function of signal transduction pathway in adversity stress of horticultural crop[J]. Plant Physiology Communications, 2018, 54(8): 1305-1315.
- [23] Huang L Q, Yang C, Iqbal A, *et al.* Jasmonate pathway regulates sphingolipid desaturation during cold stress[J]. New Phytologist, 2025, 247(1): 191-208.
- [24] 孙永江, 王琪, 邵琪雯, 等. 高温胁迫对植物光合作用的影响研究进展[J]. 植物学报, 2023, 58(3): 486-498.
- Sun Yongjiang, Wang Qi, Shao Qiwen, *et al.* Research advances on the effect of high temperature stress on plant photosynthesis [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2023, 58(3): 486-498.
- [25] 刘亚珂, 姜霞, 苏春花. 石漠化区香樟不同叶龄光合特性及其主要环境因子的关系分析[J]. 福建农业科技, 2023, 54(7): 48-58.
- Liu Yake, Jiang Xia, Su Chunhua. Analysis on the relationship between the photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* at different leaf ages and its main environmental factors in rocky desertification areas[J]. Fujian Agricultural Science and Technology, 2023, 54(7): 48-58.
- [26] Strasserf R J, Srivastava A, Govindjee. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and Cyanobacteria[J]. Photochemistry and Photobiology, 1995, 61(1): 32-42.
- [27] Takahashi S, Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition?[J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(4): 178-182.
- [28] Crafts-Brandner S J, Salvucci M E. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(24): 13430-13435.
- [29] 李自阳. 优选樟树光合特性的初步研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2011.
- Li Ziyang. The preliminary research on the photosynthetic characteristics in optimizing *Cinnamomum camphora*[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2011.
- [30] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy [J]. Plant Physiology, 2001, 125(4): 1558-1566.
- [31] 宋娇阳. 冬夏季节香樟叶片 BVOCs 释放及其光合能量转换利用效率关系研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2024.
- Song Jiaoyang. Studies on BVOCs emission variation associated with photosynthetic energy utilization effency in *Cinnamomum camphora* during winter and summer[D].

- Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2024.
- [32] 王涛, 冯敬磊, 张翠. 高温胁迫影响玉米生长发育的分子机制研究进展[J]. 植物学报, 2024, 59(6): 963-977.
Wang Tao, Feng Jinglei, Zhang Cui. Research progress on molecular mechanisms of heat stress affecting the growth and development of maize[J]. Bulletin of Botany, 2024, 59(6): 963-977.
- [33] Liu Y K, He C Z. A review of redox signaling and the control of MAP kinase pathway in plants[J]. Redox Biology, 2017, 11: 192-204.
- [34] Mo S R, Qian Y, Zhang W J, *et al.* Mitogen-activated protein kinase action in plant response to high-temperature stress: a mini review[J]. Protoplasma, 2021, 258(3): 477-482.
- [35] Kang X M, Zhao L Q, Liu X T. Calcium signaling and the response to heat shock in crop plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(1): 324.
- [36] Wang Y Y, Qian Q X, Xu H Z, *et al.* Dynamic physiological responses of *Cinnamomum camphora* with monoterpene protection under high temperature shock[J]. Forests, 2023, 14(10): 2005.
- [37] Bi B, Shao L M, Xu T, *et al.* Transcriptomic analysis reveals calcium and ethylene signaling pathway genes in response to cold stress in *Cinnamomum camphora* [J]. Horticulturae, 2024, 10(9): 995.
- [38] Sardoei A S, Fazeli-Nasab B. Physiological and molecular mechanisms of freezing in plants[J]. Phyton, 2025, 94(6): 1601-1630.
- [39] Feng Y, Li Z Q, Kong X J, *et al.* Plant coping with cold stress: molecular and physiological adaptive mechanisms with future perspectives[J]. Cells, 2025, 14(2): 110.
- [40] Chen J H, Tang M, Jin X Q, *et al.* Regulation of Calvin-Benson cycle enzymes under high temperature stress[J]. aBIOTECH, 2022, 3(1): 65-77.
- [41] Li H X, Wang X Y, Liu Y, *et al.* Cysteine thiol-based oxidative post-translational modifications fine-tune protein functions in plants[J]. Agronomy, 2024, 14(12): 2757.
- [42] 赵清贺. 香樟抗寒抗盐生理特性的研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2009.
Zhao Qinghe. Studies on characteristics of physiological of *Cinnamomum camphora* under chilling stress and salt stress [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2009.
- [43] 丁锦平, 宋涛, 朱新玉, 等. 栽培时间对香樟半致死温度及抗寒性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2023, 51(11): 40-44.
Ding Jinping, Song Tao, Zhu Xinyu, *et al.* Effects of cultivation time on semi-lethal temperature and cold resistance evaluation of *Cinnamomum camphora* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2023, 51(11): 40-44.
- [44] Takahashi S, Badger M R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage[J]. Trends in Plant Science, 2011, 16(1): 53-60.
- [45] 李金涛, 景莉清, 逯丹阳, 等. 植物抵御冷胁迫的分子机制研究进展[J]. 信阳师范大学学报(自然科学版), 2025, 38(3): 354-361.
Li Jintao, Jing Liqing, Lu Danyang, *et al.* Molecular mechanisms of plant resistance to cold stress[J]. Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition), 2025, 38(3): 354-361.
- [46] 周婵. 香樟胚性愈伤组织诱导、增殖及抗寒性鉴定体系的建立[D]. 南阳: 南阳师范学院, 2019.
Zhou Chan. Study on embryogenic callus induction, proliferation for camphor tree and establishment of its cold-resistance verification system [D]. Nanyang: Nanyang Normal University, 2019.
- [47] Serrano M, Coluccia F, Torres M, *et al.* The cuticle and plant defense to pathogens[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 274.
- [48] Lunn D, Kannan B, Germon A, *et al.* Greater aperture counteracts effects of reduced stomatal density on water use efficiency: a case study on sugarcane and meta-analysis[J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(21): 6837-6849.
- [49] He N P, Liu C C, Tian M, *et al.* Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions [J]. Functional Ecology, 2018, 32(1): 10-19.
- [50] Fontanier C, Moss J Q, Gopinath L, *et al.* Lipid composition of three bermudagrasses in response to chilling stress[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2020, 145(2): 95-103.
- [51] Wang J L, Wang Y L, Jin H T, *et al.* Research progress on responses and regulatory mechanisms of plants under high temperature[J]. Current Issues in Molecular Biology, 2025, 47(8): 601.
- [52] Kratsch H A, Wise R R. The ultrastructure of chilling stress [J]. Plant, Cell & Environment, 2000, 23(4): 337-350.
- [53] Samtani H, Sharma A, Khurana J P, *et al.* Thermosensing in plants: deciphering the mechanisms involved in heat sensing and their role in thermoresponse and thermotolerance [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 203: 105041.
- [54] Hu S S, Ding Y F, Zhu C. Sensitivity and responses of chloroplasts to heat stress in plants[J]. Frontiers in Plant

- Science, 2020, 11: 375.
- [55] Jiang R H, Chen X L, Liao X Z, *et al.* A chromosome-level genome of the camphor tree and the underlying genetic and climatic factors for its top-geopharmlism[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 827890.
- [56] 倪辉, 孙维红, 丁乐, 等. 香樟全基因组 *WRKY* 基因家族的鉴定与分析[J]. *植物科学学报*, 2022, 40(4): 513-523.
- Ni Hui, Sun Weihong, Ding Le, *et al.* Identification and analysis of the *WRKY* gene family in whole genome of *Cinnamomum camphora* (L.) Presl [J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(4): 513-523.
- [57] Gao J, Chen Y C, Gao M, *et al.* LcWRKY17, a *WRKY* transcription factor from *Litsea cubeba*, effectively promotes monoterpene synthesis[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(8): 7210.
- [58] Xie Q J, Dong W F, Wang M Y, *et al.* BpWRKY6 regulates insect resistance by affecting jasmonic acid and terpenoid synthesis in *Betula platyphylla*[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(9): 3682-3696.
- [59] Xu C Y, Wang B, Luo Q Y, *et al.* The uppermost monoterpenes improving *Cinnamomum camphora* thermotolerance by serving signaling functions[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1072931.
- [60] Cai Y Y, Xu C Y, Zheng T F, *et al.* Thermal protection function of camphor on *Cinnamomum camphora* cell membrane by acting as a signaling molecule [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 198: 107672.
- [61] Cai Y Y, Xu H Z, Xu C Y, *et al.* Adjusting function of camphor on primary metabolism in *Cinnamomum camphora* stressed by high temperature [J]. *Plant Science*, 2024, 339: 111956.
- [62] Steponkus P L, Lynch D V, Uemura M, *et al.* The influence of cold acclimation on the lipid composition and cryobehaviour of the plasma membrane of isolated rye protoplasts [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B, Biological Sciences*, 1990, 326(1237): 571-583.
- [63] Brownlee C, Wheeler G L. Cellular calcium homeostasis and regulation of its dynamic perturbation[J]. *Quantitative Plant Biology*, 2025, 6: e5.
- [64] 李敏, 伍国强, 魏明, 等. 植物 CDPK 在响应逆境胁迫中的作用及机制[J]. *生物工程学报*, 2024, 40(10): 3337-3359.
- Li Min, Wu Guoqiang, Wei Ming, *et al.* Functions and mechanisms of CDPKs in plant responses to abiotic stress[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2024, 40(10): 3337-3359.
- [65] Ludwig A A, Saitoh H, Felix G, *et al.* Ethylene-mediated cross-talk between calcium-dependent protein kinase and MAPK signaling controls stress responses in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(30): 10736-10741.
- [66] Khan S, Alvi A F, Saify S, *et al.* The ethylene biosynthetic enzymes, 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) synthase (ACS) and ACC oxidase (ACO): the less explored players in abiotic stress tolerance [J]. *Biomolecules*, 2024, 14(1): 90.
- [67] Chen Y F, Randlett M D, Findell J L, *et al.* Localization of the ethylene receptor ETR1 to the endoplasmic reticulum of *Arabidopsis* [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(22): 19861-19866.
- [68] Shi Y T, Tian S W, Hou L Y, *et al.* Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of *CBF* and type-a *ARR* genes in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(6): 2578-2595.
- [69] Wen X, Zhang C L, Ji Y S, *et al.* Activation of ethylene signaling is mediated by nuclear translocation of the cleaved EIN2 carboxyl terminus [J]. *Cell Research*, 2012, 22(11): 1613-1616.
- [70] Solano R, Stepanova A, Chao Q M, *et al.* Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE3 and ETHYLENE-RESPONSE-FACTOR1 [J]. *Genes & Development*, 1998, 12(23): 3703-3714.
- [71] Xu L, Yang L J, Li A P, *et al.* An AP2/ERF transcription factor confers chilling tolerance in rice [J]. *Science Advances*, 2024, 10(35): eado4788.
- [72] Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, *et al.* Different cold-signaling pathways function in the responses to rapid and gradual decreases in temperature [J]. *The Plant Cell*, 2017, 29(4): 760-774.
- [73] 李勇鹏. 香樟 CBF 类似基因的克隆及其在植物转基因抗寒育种中的潜在应用[D]. 南阳: 南阳师范学院, 2015.
- Li Yongpeng. Cloning of *CBF*-like gene in *Cinnamomum Camphora* L. and its application on improving cold tolerance of plants via genetic transformation [D]. Nanyang: Nanyang Normal University, 2015.
- [74] Song Y, Zhang X Y, Li M Z, *et al.* The direct targets of CBFs: in cold stress response and beyond [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(11): 1874-1887.
- [75] Fowler S, Thomashow M F. *Arabidopsis* transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF

- cold response pathway[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(8): 1675-1690.
- [76] Kumar D, Hazra S, Datta R, *et al.* Transcriptome analysis of *Arabidopsis* mutants suggests a crosstalk between ABA, ethylene and GSH against combined cold and osmotic stress[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6:36867.
- [77] Kim S H, Kim H S, Bahk S, *et al.* Phosphorylation of the transcriptional repressor MYB15 by mitogen-activated protein kinase 6 is required for freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Nucleic Acids Research*, 2017, 45 (11): 6613-6627.
- [78] 王卫红. 香樟幼树越冬死亡的原因及对策[J]. 现代农村科技, 2024(8):84.
Wang Weihong. Causes and countermeasures of wintering death of *Cinnamomum camphora* young trees [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2024(8):84.
- [79] 黄志强. 香樟栽培技术[J]. 特种经济动植物, 2023, 26(5):148-150.
Huang Zhiqiang. Cultivation techniques of *Cinnamomum camphora* [J]. *Special Economic Animals and Plants*, 2023, 26(5):148-150.
- [80] 关信, 郑洋群, 张亚东, 等. 干旱胁迫下外源 ABA 对香樟 R2R3-MYB 亚家族转录因子表达的影响[J]. 西北林学院学报, 2025, 40(2):51.
Guan Xin, Zheng Yangqun, Zhang Yadong, *et al.* Effects of exogenous ABA on the expression of R2R3-MYB subfamily transcription factors in *Cinnamomum camphora* under drought stress[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2025, 40(2):51.
- [81] 曾伟伟, 李一凡, 朱渊铭, 等. 香樟 NAC 基因家族的全基因组鉴定及盐胁迫下的表达分析[J]. 西南农业学报, 2024, 37(7):1393-1408.
Zeng Weiwei, Li Yifan, Zhu Yuanming, *et al.* Genome-wide identification and expression analysis of NAC gene family under salt stress in *Cinnamomum camphora* [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 37(7):1393-1408.
- [82] 梅海军. 自然降温过程中优选樟树的耐寒性研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2011.
Mei Haijun. Study on cold tolerance mechanism of *Cinnamomum camphora* as temperature fell [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2011.