



引用格式: 郭卫珍, 宋垚, 章丹峰, 等. 9 个山茶品种对高温胁迫的光合生理响应及其耐热性综合评价[J]. 西北植物学报, 2024, 44(4): 0539-0550. [GUO W Z, SONG Y, ZHANG D F, et al. Photosynthetic and physiological responses of 9 camellia cultivars to high temperature stress and comprehensive evaluation of heat tolerance[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(4): 0539-0550.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20230588

9 个山茶品种对高温胁迫的光合生理 响应及其耐热性综合评价

郭卫珍¹, 宋 垚¹, 章丹峰², 张春英^{1*}

(1 上海植物园 上海城市植物资源开发应用工程技术研究中心, 上海 200231; 2 杭州植物园[杭州西湖园林科学研究院], 杭州 310000)

摘 要 【目的】山茶的花型和花色丰富、花期长, 其耐热性日益受到关注, 筛选合适的评价方法和指标可为山茶属植物耐热性鉴定、种质发掘和新品种选育提供理论依据。【方法】以耐热性较强的单体红山茶和‘串花瀑布’为对照, 7 个自育束花茶花新品种为试验对象, 采用瓶插方法, 在短期(5 h)和长期(7 d)高温(42 °C/35 °C)处理后, 考察各品种形态及光合生理指标的变化, 并综合评价其耐热性。【结果】(1)‘垂枝粉玉’和‘串花瀑布’在高温胁迫下叶绿素含量、类胡萝卜素含量、叶绿素 a/b、净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)均上升, PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 潜在活性(F_v/F_o)和电子传递速率(ETR)维持在较高水平, 且长期高温胁迫后均未出现热害。‘金叶粉玉’、‘上植华章’和‘玫瑰春’在高温胁迫下 P_n 和 G_s 均显著降低, 而 C_i 升高, ‘金叶粉玉’和‘上植华章’的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 ETR 均大幅降低, 且长期高温胁迫后出现较严重热害或死亡。(2)通过主成分分析将 15 个单项指标换算成 4 个独立的综合指标, 累计贡献率可达 90%; 短期高温时以叶绿素含量、类胡萝卜素含量、叶黄素含量的综合权重值较高, 长期高温时以叶绿素 a/b、 F_v/F_m 、光化学淬灭系数(q_p)、非光化学淬灭系数(q_n)的综合权重值较高。【结论】新品种‘垂枝粉玉’耐热较强, ‘上植月光曲’、‘上植欢乐颂’和‘玫玉’中等耐热, ‘玫瑰春’、‘上植华章’和‘金叶粉玉’耐热性较弱; 叶绿素、类胡萝卜素、叶黄素含量可作为山茶短期耐热性考察指标, 而叶绿素 a/b、 F_v/F_m 、 q_p 、 q_n 可作为山茶长期耐热性的考察指标。

关键词 束花茶花; 高温胁迫; 光合色素; 气体交换参数; 叶绿素荧光参数; 综合评价

中图分类号 Q945.78; S685.14 **文献标志码** A

Photosynthetic and physiological responses of 9 camellia cultivars to high temperature stress and comprehensive evaluation of heat tolerance

GUO Weizhen¹, SONG Yao¹, ZHANG Danfeng², ZHANG Chunying^{1*}

(1 Shanghai Research Center of Urban Plant Resources Development and Application & Engineering and Technology, Shanghai Botanical Garden, Shanghai 200231, China; 2 Hangzhou Botanical Garden [Hangzhou West Lake Landscape Science Research Institute], Hangzhou 310000, China)

Abstract [Objective] The heat tolerance of *Camellia* attracts more attention due to its rich flower types and colors and long flowering period. Suitable evaluation methods and indexes can provide bases for the

收稿日期: 2023-09-20; 修改稿收到日期: 2024-01-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31960327); 上海市绿化和市容管理局科技攻关项目(G210304)

作者简介: 郭卫珍(1988—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事山茶新品种培育和适应性评价研究。E-mail: guowz@shbg.org

* 通信作者: 张春英, 教授, 主要从事木本植物栽培及品种培育研究。E-mail: 3392346181@qq.com

heat-tolerance identification, the discovery of heat-tolerance germplasm, and the breeding of new cultivars of *Camellia*. [Methods] *C. uraku* and ‘Wirlinga Cascade’ were used as reference materials, and 7 new cultivars of cluster-flowering camellia were selected as test materials. They were cut in vase. After short-term (5 h) or long-term (7 d) high-temperature (42 °C/35 °C) treatment, changes of morphological and photosynthetic indexes were investigated and heat tolerance was evaluated comprehensively. [Results] (1) The contents of chlorophyll, carotenoid, and chlorophyll a/b, net photosynthetic rate (P_n), and stomatal conductance (G_s) of ‘Chuizhi Fenyu’ and ‘Wirlinga Cascade’ were increased. Their maximum photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), potential activity of PS II (F_v/F_o), and electron transport rate (ETR) were remained at a high level. Additionally, they did not show signs of heat damage after 7 days of high temperatures. P_n and G_s of ‘Jinye Fenyu’, ‘Shangzhi Huazhang’, and ‘Meigui Chun’ were decreased significantly under high temperature stress, while intercellular CO₂ concentration (C_i) was increased. Among them, the F_v/F_m , F_v/F_o , and ETR of ‘Jinye Fenyu’ and ‘Shangzhi Huazhang’ were significantly reduced. After 7 days of long-term high temperature stress, these 3 cultivars showed severe heat damage or became dead. (2) 15 individual indicators were converted into 4 independent comprehensive indicators with cumulative contribution rate of 90% through principal component analysis. The comprehensive weight values of chlorophyll content, carotenoid content, and xanthophyll content were higher at 5 h under high temperature stress, and the comprehensive weight values of chlorophyll a/b, F_v/F_m , photochemical quenching coefficient (q_p), and non-photochemical quenching coefficient (q_N) were higher at 7 d under high temperature stress. [Conclusion] According to the comprehensive evaluation value D , ‘Chuizhi Fenyu’ is a heat-tolerance cultivar, ‘Shangzhi Yueguangqu’, ‘Shangzhi Huanlesong’, and ‘Sweet Gem’ are moderate tolerance, and ‘Meigui Chun’, ‘Shangzhi Huazhang’, and ‘Jinye Fenyu’ are the weakest among the new cultivars of cluster-flowering camellia. Chlorophyll, carotenoid, and xanthophyll contents can be used as the key indicators to analyze the short-term high temperature stress, while chlorophyll a/b, F_v/F_m , q_p , and q_N can be used as the key indicators to analyze the long-term high temperature stress of *Camellia*.

Key words cluster-flowering camellia; high temperature stress; photosynthetic pigments; gas exchange parameters; chlorophyll fluorescence parameters; comprehensive evaluation

山茶属(*Camellia*)为山茶科多年生灌木或乔木,喜温暖湿润,是中国亚热带常绿阔叶林的典型组成部分,也是重要的木本油料、茶饮、园林美化树种。其中观赏山茶的花型和花色丰富、花期长且盛放在少花的冬季和初春时节,深受大众的喜爱。山茶性喜半荫,忌晒,最适生长温度在 18~25 °C 之间,在 30 °C 以上时即停止生长,超过 35 °C 会出现叶片灼伤、花芽无法分化、落花落蕾等热害症状^[1]。近年来,全球变暖日益加剧,部分地区已出现极端高温天气^[2],上海夏季极端高温和高温持续时间不断创新高,对选育耐热山茶品种的需求更加迫切。观赏山茶主要分为红山茶(*C. japonica*)品种群、云南山茶(*C. reticulata*)品种群、茶梅(*C. sasanqua*)品种群和其他茶花品种群^[3],剔除异名后的品种数量有 2 万多个,不同品种类群及品种间的耐热性均有差异。李纪元等^[4]选择园林中 3 个主要茶花品种群(红山茶、云南山茶和茶梅品种群)的 15 个品种,利用生理生化测定及主成分分析、聚类分析对不同茶花品种的耐热性进行评价,发现持续 7 d 高温胁迫可有效区分不同茶花品种的耐热性。李辛雷等^[5]总结了涵

盖 17 个组的 130 个山茶物种的耐热性,认为耐热性强的物种多为小灌木,具有枝叶被绒毛、小叶薄革质、小花等特性。结合温度、湿度和光照强度 3 个主要生态因子,郑浴等^[6]从夏季叶部的形态变化记录了 30 个川山茶品种热害生态反应特征。综合半致死温度、叶绿素总量、MDA 含量、SOD 活性 4 个指标,彭绍锋等^[7]研究了 21 个山茶品种的耐热性发现,越南油茶(*C. vietnamensis*)和博白大果茶(*C. gigantocarpa*)具有较强的耐高温能力。王江英等^[8]通过实时荧光定量分析发现 *CaAPX1* 基因的表达水平与受试物种的耐热性有关,其中叶片的表达量最高。陈子奎^[9]通过石蜡切片观察 6 种山茶属植物叶片的解剖结构,采用隶属函数综合评价得出大果南山茶(*C. semiserrata* var. *magnocarpa*)为耐热型。

目前山茶耐热性研究的评价指标不尽相同,主要集中在叶片的形态和解剖结构、生理指标、基因表达分析等单方面,而其他如光合作用等方面的研究较少,且结合多个指标进行山茶耐热性综合评价的研究也鲜有报道。

束花茶花是上海植物园历经 20 多年自主培育出的新特茶花品种群^[10],具有花朵小巧精致、开花繁密且花期长等观赏特性。与传统茶花相比,束花茶花具有较强的抗逆性,能耐受全光照、高温天气,并能够在低盐和弱碱性土壤环境中正常生长^[11-12],适宜园林绿地低成本、低能耗管理。张亚利等^[13]通过对比生理指标和半致死温度发现 5 个束花茶花品种的耐热性存在显著差异,并采用叶面温度、气孔特性以及光合日进程等无损监测方法来比较高温对 2 个束花茶花品种的影响^[14];此外,上海植物园科研人员前期通过 GC-MS 非靶向代谢组检测了 0,5,48 h 热处理(42 ℃)后山茶耐热组与对照组的内源代谢物,发现高温短期胁迫 5 h 时组间的差异代谢物最多,而关于高温胁迫 5 h 对其他方面的影响研究较少,且尚未建立一套关于束花茶花高效精准的耐热性综合评价体系。本研究以 7 个自育的束花茶花新品种为试材,将城市绿地和苗圃中耐热性表现较好的单体红山茶和‘串花瀑布’作为共同参照材料,经过高温短期(5 h)和长期(7 d)处理后,通过观测形态、生理和光合特性等指标,结合相关性分析、主成分分析对其进行耐热性综合评价与耐热指标的筛选,旨在为选育山茶耐热新品种和扩大应用范围提供依据,并为后续山茶属种质资源评价及开发利用奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验选用上海植物园自主培育的束花茶花‘玫玉’、‘玫瑰春’、‘垂枝粉玉’、‘金叶粉玉’、‘上植华章’、‘上植欢乐颂’和‘上植月光曲’等 7 个新品种作为材料,将在城市绿地和苗圃中耐热性较好的单体红山茶和国外束花茶花品种‘串花瀑布’作为共同对照材料(表 1)。

1.2 试验设计

试验于上海植物园工程中心进行,选取表 1 中 9 个品种长度接近、健壮无病虫害的枝条进行瓶插(每个品种剪取 9 根枝条),然后放入人工气候箱中进行 42 ℃ 高温胁迫(6:00—18:00,42 ℃;18:00—6:00,35 ℃)7 d,胁迫期间光照强度为 1 000 lx(光照时间 6:00—18:00),相对湿度为 70%,保持瓶中水面一致。并于正常气温环境(35 ℃)、高温(42 ℃)短期胁迫(5 h)和高温(42 ℃)长期胁迫(7 d)3 个时间段进行枝条形态指标、生理指标、光合特性等观测。

表 1 供试山茶属种质资源编号

Table 1 Codes of tested germplasm resources of *Camellia*

编号 Code	品种名称 Cultivar name	新品种权号 New cultivar right number
MY	玫玉 Sweet Gem	20110036
MGC	玫瑰春 Meigui Chun	20120002
CZFY	垂枝粉玉 Chuizhi Fenyu	20130015
JYFY	金叶粉玉 Jinye Fenyu	20210023
HZ	上植华章 Shangzhi Huazhang	20170059
HLS	上植欢乐颂 Shangzhi Huanlesong	20170060
YGQ	上植月光曲 Shangzhi Yueguangqu	20170061
MRC	单体红山茶(美人茶) <i>Camellia uraku</i>	对照 Control
CHPB	串花瀑布 Wirlinga Cascade	对照 Control

1.3 测定指标及方法

1.3.1 形态指标

茶花叶片热害程度分为 8 级^[15]:0 级,无晒伤;1 级,晒伤叶面积 1/3 及以下;2 级,晒伤叶面积 1/3~2/3;3 级,晒伤叶面积 2/3 以上;4 级,晒伤叶面积 1/3~2/3,有嫩芽或嫩枝枯死;5 级,晒伤叶面积 2/3 以上,有嫩芽或嫩枝枯死;6 级,叶全晒伤,有嫩芽或嫩枝枯死;7 级,枝条死亡。观察枝条在 5 h 和 7 d 高温条件下的热害状况及其等级,并据此统计叶片热害比率(出现热害的叶片数/总叶片数×100%)。高温胁迫结束后,将山茶全部置于室温环境 7 d,并观测其成活率(成活的枝条/总枝条数×100%)。

1.3.2 叶片含水量和光合色素含量

叶片的相对含水量(RWC)采用烘干称重法^[16]测定,叶绿素含量(Chl)、类胡萝卜素含量(Car)和叶黄素含量(Xan)采用乙醇-丙酮浸提法测定^[17]。以上测定均重复 3 次。

1.3.3 光合特性

选取枝条的第 3 片完整成熟叶片,做好标记,每个处理 3 次重复,于上午 8:00—10:00 用便携式光合测定仪(Li-6400,美国 Li-COR 公司)测定叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等气体交换参数。测定时采用开放式气路,控制仪器光强为 1 000 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 。

选用标记好的叶片,于晴天上午使用 Li-6400 光合测定仪装配的荧光叶室来测定叶片的叶绿素荧光参数,每个处理 3 次重复。试验前先将叶片进行 30 min 的暗处理,随后再采用 1 000 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 作用光活化 20 min 以上,分别测得 PSⅡ 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ 潜在活性(F_v/F_o)、光化学淬

灭系数(q_p)、非光化学淬灭系数(q_N)、实际光化学量子效率(Φ_{PSII})和光化学电子传递速率(ETR)。

1.4 数据统计与处理

采用 Excel 2010 进行数据统计处理以及图表制作,采用 SPSS 18.0 进行显著性方差分析($P < 0.05$)、相关性分析及主成分分析等。

单个指标的耐热系数定义为高温处理测定值与正常环境测定值之比。主成分分析参照严垚等^[18]的方法,首先对各指标的原始数据进行标准化;计算各指标间的相关系数以及主成分贡献率和累计贡献率,以提取的特征值大于 1 的准则确定主成分个数;通过建立主成分方程表达式计算各指标的综合权重值(W)和各品种的综合评价价值(D),以此划分品种耐热性等级^[19]。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对山茶品种形态及相关指标的影响

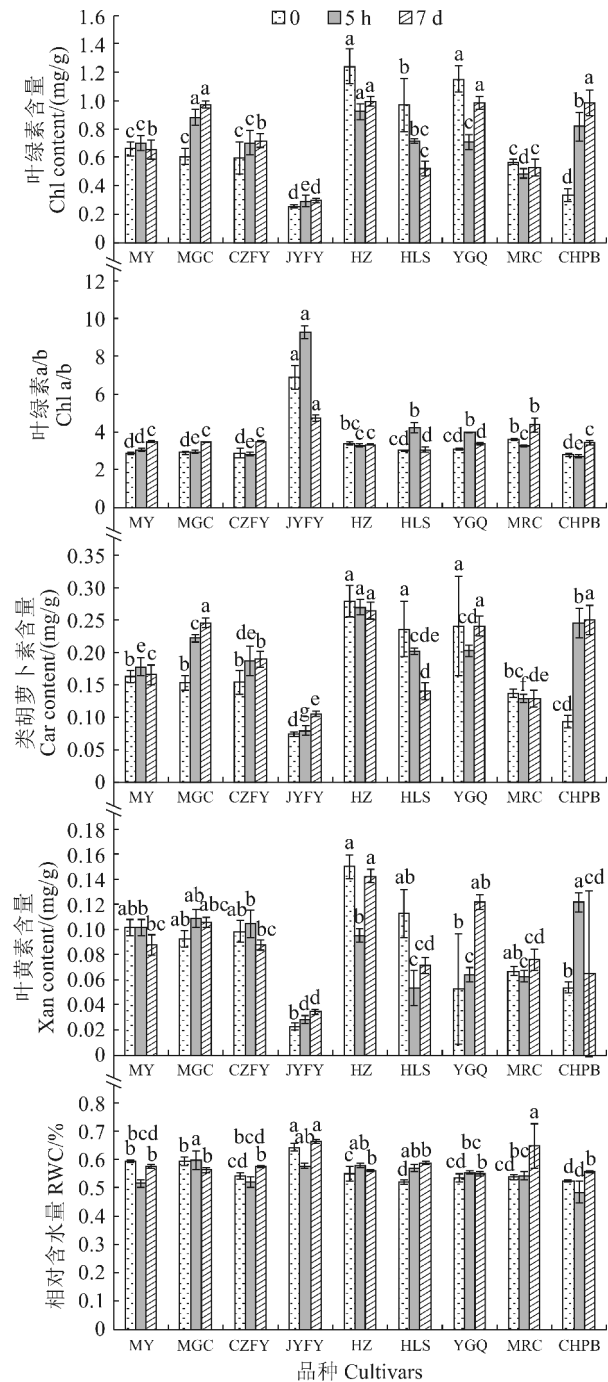
试验观测发现,高温胁迫后,不同山茶品种形态指标差异明显(表 2)。其中,‘垂枝粉玉’和‘串花瀑布’在高温胁迫 5 h 和 7 d 时均无热害;‘上植月光曲’和‘上植欢乐颂’在高温胁迫 7 d 后 10% 的叶片出现轻微褐色斑块,而‘玫玉’在高温胁迫 5 h 时 30% 的叶片边缘轻微焦枯,胁迫 7 d 后 60% 的叶片

出现褐色斑块,部分叶片脱落,以上 3 个品种在室温放置 7 d 后枝条 100% 存活;‘玫瑰春’在高温胁迫 5 h 时 60% 的叶片出现褐色斑块,胁迫 7 d 后增加到了 100% 叶片,且脱落严重,室温放置 7 d 后 60% 的枝条存活;‘上植华章’在高温胁迫 5 h 时无热害,胁迫 7 d 后 50% 的叶片出现褐色斑块,室温放置 7 d 后 30% 的枝条存活;‘金叶粉玉’、单体红山茶在高温胁迫 7 d 后 100% 的叶片出现褐色斑块,部分叶片脱落,室温放置 7 d 后枝条全部死亡。可见,在瓶插条件下‘垂枝粉玉’和‘串花瀑布’耐热性最强,‘上植月光曲’、‘上植欢乐颂’、‘玫玉’次之,而‘金叶粉玉’和单体红山茶最差。

2.2 高温胁迫对山茶品种叶片光合色素和相对含水量的影响

叶绿素是进行光合作用的主要色素,类胡萝卜素是叶绿体光合天线的辅助色素,能帮助叶绿素接收光能,叶黄素作为类胡萝卜素中的一种,能够通过叶黄素循环耗散过剩光能,进而保护光合机构^[20]。不同山茶品种叶片光合色素含量及其在高温胁迫下的变化均有所不同(图 1)。其中,‘金叶粉玉’的叶绿素、类胡萝卜素和叶黄素含量在各处理时间均显著低于 2 个对照品种,‘上植华章’则均显著高于 2 个对照品种。

表 2 高温胁迫下 9 个山茶品种形态指标								
Table 2 Morphological indexes of 9 <i>Camellia</i> cultivars under high temperature stress								
品种 Cultivar	叶片热害症状 Heat damage of leaves		热害比率 Heat damage ratio/%		热害程度 Degree of heat damage		室温 7 d 后的成活率 Survival rate after 7 days/%	
	5 h	7 d	5 h	7 d	5 h	7 d		
MY	叶片边缘轻微焦枯 Leaf edge slightly scorched	叶片出现褐色斑块,部分脱落 Leaves appeared brown patches, partially detached	30	60	1	3	100	
MGC	叶片出现褐色斑块 Leaves appeared brown patches	叶片出现大面积褐色斑块,且脱落严重 Large area of brown patches appeared on the leaves, and the shedding was serious	60	100	2	5	60	
CZFY	无 None	无 None	0	0	0	0	100	
JYFY	无 None	叶片出现较大面积褐色斑块,部分脱落 A large area of brown patches appeared on the leaves, and part of the leaves fell off	0	100	0	4	0	
HZ	无 None	叶片出现褐色斑块 Leaves appeared brown patches	0	50	0	3	30	
HLS	无 None	偶见叶尖焦枯 Occasionally the tip of the leaves was scorched	0	10	0	1	100	
YGQ	无 None	偶见叶片出现褐色斑点 Occasionally the leaves appeared brown spots	0	10	0	1	100	
MRC	叶片边缘偶有焦枯 Leaf edge occasionally scorched	叶片出现大面积褐色斑块,且脱落严重 Large area of brown patches appeared on the leaves, and the shedding was serious	30	100	1	5	0	
CHPB	无 None	无 None	0	0	0	0	100	



MY, 玫玉;MGC, 玫瑰春;CZFY, 垂枝粉玉;JYFY, 金叶粉玉;
HZ, 上植华章;HLS, 上植欢乐颂;YGQ, 上植月光曲;
MRC, 单体红山茶(美人茶);CHPB, 串花瀑布。同期不同小写字母表示品种间在 0.05 水平存在显著性差异。下同。
图 1 高温胁迫下 9 个山茶品种叶片光合色素含量和相对含水量
MY, Sweet Gem. MGC, Meigui Chun. CZFY, Chuizhi Fenyu. JYFY, Jinye Fenyu. HZ, Shangzhi Huazhang. HLS, Shangzhi Huanlesong. YGQ, Shangzhi Yueguangqu. MRC, *Camellia uraku*. CHPB, Wirlinga Cascade.
Different normal letters within same stage indicate significant difference among cultivars at 0.05 level. The same as below.
Fig. 1 Photosynthetic pigment contents and relative water contents in leaves of 9 *Camellia* cultivars under high temperature stress

在高温胁迫下,‘玫瑰春’、‘垂枝粉玉’和‘串花瀑布’的叶绿素和类胡萝卜素含量均大幅上升,‘上植月光曲’的叶黄素含量持续上升,而‘玫瑰春’、‘垂枝粉玉’和‘串花瀑布’的叶黄素含量在高温胁迫 5 h 后上升,7 d 后又有所下降;‘玫玉’、‘玫瑰春’、‘垂枝粉玉’、单体红山茶和‘串花瀑布’的叶绿素 a/b 在高温胁迫 7 d 后有所上升,‘金叶粉玉’、‘上植欢乐颂’和‘上植月光曲’则有所下降,其中‘金叶粉玉’的叶绿素 a/b 在正常气温环境(0 h)和高温胁迫下(5 h, 7 d)均显著高于 2 个对照品种。另外,山茶叶片相对含水量在各处理下的变化也因品种而异。其中,‘玫玉’、‘垂枝粉玉’、‘金叶粉玉’和‘串花瀑布’叶片的相对含水量在高温胁迫 5 h 时下降,在高温胁迫 7 d 后上升,单体红山茶和‘金叶粉玉’叶片相对含水量在高温胁迫 7 d 后均显著高于‘串花瀑布’。以上结果说明在高温胁迫下,耐热品种的叶绿素、类胡萝卜素和叶黄素含量会升高,而热敏感品种的叶绿素 a/b 和相对含水量则维持在较高水平。

2.3 高温胁迫对山茶品种光合气体交换参数的影响

光合作用是植物生长发育的基础,是分析环境因素影响山茶生长和代谢的重要手段^[21]。表 3 显示,9 个山茶品种 P_n 和 G_s 在高温短期胁迫 5 h 时均比正常气温环境不同程度降低,其中‘垂枝粉玉’、‘金叶粉玉’和‘上植华章’显著低于 2 个对照品种,‘玫瑰春’和‘上植欢乐颂’显著高于对照品种;与此同时,‘上植华章’和‘金叶粉玉’的 C_i 显著高于对照品种,‘玫瑰春’的 T_r 显著高于对照品种。在高温胁迫 7 d 后,‘垂枝粉玉’、‘上植欢乐颂’和‘上植月光曲’的 P_n 与高温胁迫 5 h 相比呈明显上升趋势,‘玫玉’和‘玫瑰春’的 P_n 和 G_s 则急剧下降,其中‘玫玉’、‘玫瑰春’、‘金叶粉玉’和‘上植华章’显著低于对照品种,‘垂枝粉玉’和‘上植欢乐颂’显著高于对照品种;此外,‘上植华章’的 C_i 显著高于对照品种,‘玫玉’和‘玫瑰春’的 T_r 持续下降并显著低于对照品种。由此表明 9 个山茶品种在高温短期胁迫下 P_n 和 G_s 均降低,在高温胁迫 7 d 时,耐热品种的 P_n 逐渐上升或保持较高水平,耐热性弱的品种 C_i 显著升高。

2.4 高温胁迫对山茶品种叶片叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光仪能够快速检测出叶片光系统对光能的吸收、传递、耗散和分配等指标,因此叶绿素荧光技术被广泛应用于植物的耐热机理研究及耐热能力评价中^[22]。

高温胁迫下 9 个山茶品种的叶绿素荧光参数均发生了明显变化(图 2)。其中,‘金叶粉玉’和‘上植华章’的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 和 ETR 随着高温胁迫时间延长不断下降,并显著低于对照品种。在高温胁迫 7 d 后,叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_o 均以对照品种‘串花瀑布’的最高并显著高于其余品种,对照品种单体红山茶次之并显著高于除‘上植月光曲’外的其余束花山茶品种;此时‘垂枝粉玉’的 Φ_{PSII} 和 ETR 均显著高于对照品种,‘金叶粉玉’和‘上植华章’的 Φ_{PSII} 和 ETR 均显著低于对照品种。同时,‘垂枝粉玉’的 q_P 、 q_N 在正常环境和高温短期胁迫 5 h 时均显著高于对照品种,‘金叶粉玉’的 q_P 、 q_N 在高温胁迫 7 d 时迅速升高,并显著高于对照品种;‘上植华章’的 q_P 在高温胁迫下显著低于对照品种,‘玫瑰春’ q_N 在高温胁迫 5 h 时显著低于对照品种。以上结果说明高温胁迫下耐热山茶品种的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII}

和 ETR 显著升高,热敏感品种的表现则正好相反。

2.5 高温胁迫下各指标的主成分分析以及不同山茶品种耐热性的综合评价

高温胁迫条件下 9 个山茶品种叶片各项指标的变化幅度均存在较大差异,将它们在高温胁迫 5 h 和 7 d 时的指标分别进行相关性分析,结果(表 4)表明 15 个指标之间均存在一定的相关性,且有些指标之间的相关性达到显著或极显著的水平,其中高温胁迫 7 d 相比高温胁迫 5 h 时最显著的变化是叶绿素 a/b 与叶绿素荧光各参数相关性均达到显著或极显著水平。由上述分析可知高温胁迫条件下各项指标的变化幅度较大,指标之间还存在信息交叉和重叠,因此不能仅采用某单一指标来评价山茶的耐热性。这也说明植物的耐热反应是一个复杂的过程,要全面而系统地评估山茶的耐热性,需要进一步应用主成分分析对其进行综合评价。

表 3 高温胁迫下 9 个山茶品种光合参数
Table 3 Photosynthetic parameters of 9 *Camellia* cultivars under high temperature stress

品种 Cultivar	净光合速率 $P_n/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$			气孔导度 $G_s/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$		
	0 h	5 h	7 d	0 h	5 h	7 d
MY	3.01±0.02e	1.09±0.01d	0.47±0.01g	0.032±0.001f	0.011±0.001e	0.002±0.001f
MGC	5.21±0.02b	3.81±0.02a	0.14±0.01i	0.057±0.001c	0.046±0.001a	0.002±0.001f
CZFY	4.26±0.02c	0.33±0.01f	2.31±0.01b	0.060±0.001b	0.004±0.001g	0.014±0.002e
JYFY	6.46±0.02a	0.24±0.01g	0.83±0.01f	0.064±0.001a	0.006±0.001f	0.013±0.001e
HZ	2.35±0.01g	0.25±0.01g	0.41±0.01h	0.014±0.001g	0.007±0.002f	0.035±0.001c
HLS	2.83±0.01f	1.73±0.01b	2.83±0.01a	0.034±0.001e	0.011±0.001e	0.043±0.001a
YGQ	1.63±0.02h	1.03±0.01e	1.74±0.01c	0.015±0.001g	0.015±0.001c	0.028±0.001d
MRC	1.39±0.01i	1.01±0.01e	1.16±0.01e	0.014±0.001h	0.013±0.001d	0.038±0.001b
CHPB	3.62±0.02d	1.60±0.01c	1.63±0.02d	0.043±0.001d	0.024±0.001b	0.015±0.001e

品种 Cultivar	胞间 CO ₂ 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}/\text{mol})$			蒸腾速率 $T_r/[\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$		
	0 h	5 h	7 d	0 h	5 h	7 d
MY	241.82±1.90e	243.31±3.57f	43.63±2.04f	1.12±0.02e	0.26±0.01d	0.05±0.01f
MGC	243.84±1.32e	274.45±1.60e	285.90±12.83c	1.94±0.01c	1.05±0.01a	0.04±0.01f
CZFY	278.37±0.63b	285.21±4.10d	125.16±30.42e	1.99±0.01b	0.11±0.01f	0.26±0.03d
JYFY	228.09±2.55g	349.47±4.23b	298.83±6.25c	2.17±0.03a	0.16±0.01e	0.23±0.01e
HZ	170.29±4.54f	364.04±13.72a	378.88±0.62a	0.36±0.01g	0.19±0.05e	0.82±0.02a
HLS	288.66±0.41a	171.87±5.23g	290.87±3.50c	0.80±0.01f	0.26±0.01d	0.83±0.02a
YGQ	254.96±4.60d	308.55±2.41c	300.19±2.32c	0.36±0.01g	0.37±0.01c	0.48±0.01b
MRC	266.80±5.71c	290.37±2.89d	355.73±0.50b	0.33±0.01h	0.25±0.01d	0.47±0.01b
CHPB	259.32±1.07d	305.87±1.03c	222.67±4.88d	1.29±0.01d	0.54±0.01b	0.34±0.01c

注:同列不同小写字母表示品种间在 0.05 水平存在显著性差异。
Note: Different normal letters within same column indicate significant difference among cultivars at 0.05 level.

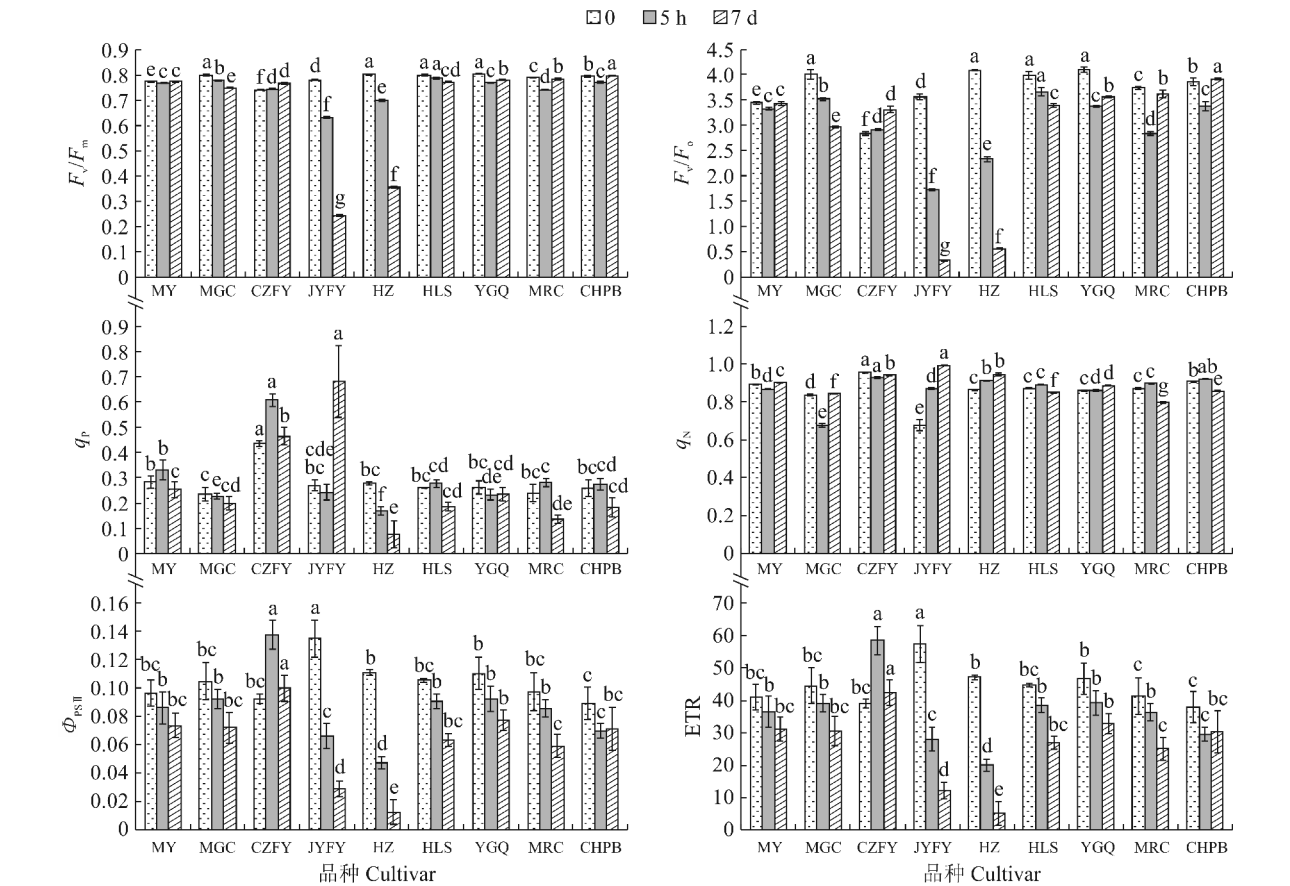


图2 高温胁迫下9个山茶品种叶片叶绿素荧光参数
Fig.2 Chlorophyll fluorescence parameters of 9 *Camellia* cultivars under high temperature stress

表4 9个山茶品种高温胁迫5 h(对角线下方)和7 d(对角线上方)时各指标的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between different indexes of 9 *Camellia* cultivars under high temperature stress for 5 h (below diagonal) and 7 d (above diagonal)

指标 Index	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8	X_9	X_{10}	X_{11}	X_{12}	X_{13}	X_{14}	X_{15}
X_1	—	0.33	0.99**	0.06	-0.15	0.19	0.23	0.31	0.01	-0.14	0.31	-0.30	-0.46	-0.21	-0.41
X_2	-0.35	—	0.21	-0.19	0.05	0.87**	0.84**	0.76*	-0.70*	-0.91**	0.76*	0.16	-0.02	-0.46	-0.12
X_3	0.98**	-0.37	—	0.14	-0.21	0.07	0.11	0.22	0.13	0.00	0.22	-0.36	-0.48	-0.15	-0.48
X_4	0.88**	-0.23	0.89**	—	-0.17	-0.11	-0.13	-0.07	0.29	0.28	-0.07	0.27	0.16	0.18	0.10
X_5	-0.49	0.18	-0.40	-0.54	—	0.21	0.25	0.05	-0.17	-0.29	0.05	0.67*	0.58	0.11	0.37
X_6	0.17	-0.24	0.20	0.08	0.10	—	0.97**	0.89**	-0.51	-0.86**	0.89**	0.48	-0.09	-0.66	-0.24
X_7	0.20	-0.19	0.20	0.09	-0.01	0.99**	—	0.94**	-0.39	-0.79*	0.94*	0.46	-0.16	-0.75*	-0.33
X_8	0.08	-0.25	0.04	0.02	-0.07	0.78*	0.83**	—	-0.20	-0.63	1.00**	0.30	-0.40	-0.81**	-0.52
X_9	0.22	-0.21	0.14	0.14	-0.34	0.65	0.73*	0.87**	—	0.86**	-0.20	-0.27	-0.50	-0.16	-0.54
X_{10}	-0.15	0.45	-0.17	-0.01	-0.25	-0.80*	-0.73*	-0.51	-0.26	—	-0.63	-0.43	-0.25	-0.27	-0.17
X_{11}	0.07	-0.25	0.04	0.02	-0.06	0.78*	0.83**	1.00**	0.87**	-0.51	—	0.30	-0.40	-0.81**	-0.52
X_{12}	-0.03	-0.01	0.01	0.01	0.43	0.47	0.37	0.10	0.09	-0.57	0.10	—	0.52	-0.06	0.40
X_{13}	-0.09	-0.26	-0.01	0.11	0.41	0.15	-0.01	-0.15	-0.26	-0.43	-0.16	0.80*	—	0.66	0.94**
X_{14}	-0.07	-0.26	-0.03	0.01	-0.04	-0.73*	-0.77	-0.63	-0.74*	0.37	-0.63	-0.54	0.01	—	0.76*
X_{15}	-0.27	-0.09	-0.15	0.01	0.52	0.08	-0.07	-0.20	-0.37	-0.29	-0.20	0.68*	0.95**	0.09	—

注: X_1 . 叶绿素含量; X_2 . 叶绿素 a/b; X_3 . 类胡萝卜素含量; X_4 . 叶黄素含量; X_5 . 相对含水量; X_6 . F_v/F_m ; X_7 . F_v/F_o ; X_8 . Φ_{PSII} ; X_9 . q_p ; X_{10} . q_N ; X_{11} . ETR; X_{12} . P_n ; X_{13} . G_s ; X_{14} . C_i ; X_{15} . T_r . 下同。* 与 ** 分别表示相关性达到显著 ($P < 0.05$) 与极显著 ($P < 0.01$) 水平。

Note: X_1 , chlorophyll content, X_2 , chlorophyll a/b, X_3 , carotenoids content, X_4 , xanthophyll content, X_5 , relative water content, X_6 , maximum photochemical efficiency, X_7 , potential photochemical efficiency, X_8 , actual photochemical quantum efficiency, X_9 , photochemical quenching coefficient, X_{10} , non-photochemical quenching coefficient, X_{11} , electron transport rate, X_{12} , net photosynthetic rate, X_{13} , stomata conductance, X_{14} , intercellular CO_2 concentration, X_{15} , transpiration rate. The same as below. * and ** indicated significant correlation at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

对 9 个山茶品种测定的单项指标进行主成分分析,根据特征值大于 1 的准则提取了 4 个主因子,高温胁迫 5 h 和 7 d 时的 4 个主因子累计贡献率均达到了 90%左右,这说明 4 个综合指标已涵盖了山茶耐热性的绝大部分信息,可替换 15 个指标对 9 种山茶的耐热性开展综合评价。将前 4 个主因子依次定义为第 1,2,3,4 主成分。主成分系数绝对值大小代表单项指标对综合指标的贡献大小。

由表 5 可以看出,当山茶在高温胁迫 7 d 时,第 1 主成分主要包括 X_2 (叶绿素 a/b)、 $X_6(F_v/F_m)$ 、 $X_7(F_v/F_o)$ 、 $X_8(\Phi_{PSII})$ 、 $X_{10}(q_N)$ 、 $X_{11}(ETR)$,第 2 主成分主要包括 $X_{12}(P_n)$ 、 $X_{13}(G_s)$ 、 $X_{15}(T_r)$,第 3 主成分主要包括 X_1 (叶绿素含量)、 X_3 (类胡萝卜素含量),第 4 主成分主要包括 X_4 (叶黄素含量)。与长期胁迫 7 d 相比,高温短期胁迫 5 h 时 $X_9(q_P)$ 属于第 1 主成分,叶绿素 a/b 则属于第 4 主成分。根据 4 个主成分贡献率的不同,得出 15 个指标的综合权重,高温胁迫 5 h 时以 X_1 (叶绿素含量)、 X_3 (类

胡萝卜素含量)、 X_4 (叶黄素含量)这 3 个指标的综合权重值较高,高温胁迫 7 d 时以 X_2 (叶绿素 a/b)、 $X_6(F_v/F_m)$ 、 $X_9(q_P)$ 、 $X_{10}(q_N)$ 这 4 个指标的综合权重值较高。

不同山茶品种的耐热性由 4 个主成分指标共同决定,而这 4 个主成分指标的贡献率不同,所起的作用也不相同,因此进一步开展综合评价,并得出 9 个山茶品种分别在高温胁迫 5 h 综合得分模型($D=0.053X_1-0.026X_2+0.067X_3+0.067X_4+0.088X_5+0.198X_6+0.173X_7+0.098X_8+0.077X_9-0.194X_{10}+0.098X_{11}+0.249X_{12}+0.189X_{13}-0.174X_{14}+0.162X_{15}$)和高温胁迫 7 d 综合得分模型($D=0.082X_1+0.216X_2+0.052X_3+0.019X_4+0.118X_5+0.207X_6+0.195X_7+0.150X_8-0.202X_9-0.240X_{10}+0.150X_{11}+0.158X_{12}+0.106X_{13}-0.031X_{14}+0.072X_{15}$)。D 值反映了不同山茶品种的综合耐热能力大小,其值越大表明其耐热能力越强。

表 5 高温胁迫下各主成分的系数(C)、贡献率以及综合权重(W)

Table 5 Coefficient (C), contribution rate, and comprehensive weight (W) of principal components under high temperature stress

指标 Index	5 h					7 d				
	C1	C2	C3	C4	W	C1	C2	C3	C4	W
X_1	0.13	-0.35	0.37	0.12	0.122	0.147	-0.263	0.473	0.310	0.082
X_2	-0.13	0.07	-0.26	0.70	0.054	0.346	0.105	0.248	-0.094	0.216
X_3	0.12	-0.31	0.41	0.11	0.144	0.102	-0.299	0.454	0.348	0.052
X_4	0.09	-0.29	0.42	0.21	0.310	-0.071	-0.023	-0.091	0.683	0.019
X_5	-0.04	0.42	-0.04	-0.02	0.029	0.041	0.307	-0.129	0.228	0.118
X_6	0.39	0.11	0.01	0.00	0.077	0.376	0.113	-0.049	0.026	0.207
X_7	0.40	0.04	-0.05	0.03	0.089	0.385	0.072	-0.100	0.049	0.195
X_8	0.37	-0.02	-0.18	-0.15	0.060	0.378	-0.052	-0.137	0.051	0.150
X_9	0.35	-0.14	-0.18	0.04	0.104	-0.155	-0.337	-0.395	0.217	-0.202
X_{10}	-0.30	-0.21	-0.17	0.25	0.079	-0.309	-0.260	-0.220	0.103	-0.240
X_{11}	0.37	-0.02	-0.18	-0.15	0.060	0.378	-0.051	-0.138	0.052	0.150
X_{12}	0.16	0.37	0.24	0.31	0.102	0.115	0.340	-0.298	0.392	0.158
X_{13}	0.02	0.37	0.38	-0.02	-0.050	-0.120	0.448	0.100	0.151	0.106
X_{14}	-0.32	-0.08	0.14	-0.49	0.052	-0.301	0.198	0.319	0.104	-0.031
X_{15}	-0.03	0.41	0.31	0.00	-0.034	-0.170	0.420	0.174	0.044	0.072
特征值 Eigenvector	5.664	3.628	2.889	1.246	—	6.440	4.097	1.744	1.403	—
贡献率 Contribution rate/%	37.76	24.19	19.26	8.31	—	42.933	27.316	11.627	9.352	—
累计贡献率 Accumulative contribution rate/%	37.76	61.95	81.21	89.51	—	42.933	70.249	81.876	91.229	—

由表 6 中的综合评价值(D)得出,在高温胁迫 5 h 时,9 个山茶品种耐热性大小依次为‘玫瑰春’>‘上植月光曲’>单体红山茶>‘串花瀑布’>‘上植欢乐颂’>‘垂枝粉玉’>‘玫玉’>‘上植华章’>‘金叶粉玉’;在高温胁迫 7 d 时,9 个山茶品种耐热性大小依次为单体红山茶>‘串花瀑布’>‘垂枝粉玉’>‘上植月光曲’>‘上植欢乐颂’>‘玫玉’>‘玫瑰春’

>‘上植华章’>‘金叶粉玉’。‘玫瑰春’ D 值在高温短期胁迫下最大,在高温长期胁迫下仅为倒数第三名;‘垂枝粉玉’、单体红山茶和‘串花瀑布’的 D 值在高温短期和长期胁迫下均较大,而‘上植华章’和‘金叶粉玉’的 D 值均最小。这与高温胁迫下瓶插山茶品种耐热性的形态鉴定结果(表 1)不完全一致。

表 6 高温胁迫下 9 个山茶品种的综合指标值[CI(x)]和综合评价值(D)
Table 6 Comprehensive index value [CI(x)] and comprehensive evaluation value (D) of
9 *Camellia* cultivars under high temperature stress

品种 Cultivar	5 h					7 d				
	CI(1)	CI(2)	CI(3)	CI(4)	D	CI(1)	CI(2)	CI(3)	CI(4)	D
MY	1.27	-0.86	-0.79	-0.14	0.121	1.53	-1.39	-0.46	-1.62	0.191
MGC	1.27	1.07	1.49	-0.24	1.122	0.74	-1.65	1.00	-0.69	-0.090
CZFY	3.25	-1.65	-2.14	-1.26	0.348	2.75	-0.62	-1.01	-0.43	0.935
JYFY	-3.85	-2.47	-1.13	1.03	-2.436	-4.45	-2.98	-1.23	0.74	-3.060
HZ	-3.83	0.59	0.24	-1.86	-1.578	-3.89	1.80	1.80	-1.05	-1.172
HLS	0.61	1.64	-1.96	1.60	0.428	0.20	1.85	-1.23	-0.75	0.412
YGQ	-0.31	2.49	0.56	0.67	0.726	0.14	1.37	-0.88	1.94	0.565
MRC	0.37	1.69	0.59	-0.50	0.693	0.54	2.93	0.01	0.50	1.182
CHPB	1.21	-2.50	3.14	0.70	0.576	2.32	-1.48	2.13	1.34	1.057

3 讨 论

温度是影响植物生长发育的关键因素,高温胁迫会使叶片出现不同程度的灼伤、脱落,严重者甚至导致植株死亡^[23]。植物的耐热性与植物种类、形态特征、热胁迫的程度和时间等多个因素相关,其中叶片的光合作用对温度变化最为敏感^[24],高温过高会造成叶片的气孔关闭,气孔导度下降,从而降低光合速率。本试验中‘金叶粉玉’、‘上植华章’和‘玫瑰春’的 P_n 和 G_s 在高温胁迫下均显著降低,而它们的 C_i 增高,众所周知高温造成的气孔关闭会限制外界 CO_2 的进入,但胞间 CO_2 浓度仍然增高则是由于细胞中光合机构的损伤使 CO_2 消耗量较少而造成的^[25],这表明这 3 个品种光合速率的降低是气孔限制因子和非气孔限制因子共同导致^[26-27],与高温胁迫下黄瓜幼苗的相关研究结果^[28]类似;其中‘金叶粉玉’和‘上植华章’的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 ETR 在高温胁迫下也均大幅降低,又说明高温胁迫下这 2 个品种的电子传递受到严重破坏,这与李治鑫等^[29]对茶树的研究结果一致;‘金叶粉玉’的叶片为金黄色,它的叶绿素含量显著低于其他 8 个品种,这也导致其叶片对有效光能吸收的较少,最终影响了它的

光合功能^[30],并主要通过 PSⅡ 吸收的光能用于电子传递和热耗散的部分的增加来抵御高温胁迫带来的热害^[31-32];在高温长期胁迫后,这 3 个品种均出现较严重的热害或死亡。薛思嘉等^[33]和罗靖等^[34]研究认为高温胁迫会降低植物叶片光合色素含量,与这个结论相反,本试验中山茶品种‘垂枝粉玉’和‘串花瀑布’在高温胁迫 7 d 时,其叶片叶绿素和类胡萝卜素含量、叶绿素 a/b、 P_n 和 G_s 均上升, F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 ETR 均维持在较高水平,可能是因为这 2 个品种通过光合色素含量的增加、维持较高的电子传递速率来提高其耐热性^[35],且在高温胁迫下均未出现热害。束花山茶品种‘玫玉’、‘上植月光曲’和‘上植欢乐颂’在高温胁迫 7 d 后出现轻度热害,室温放置 7 d 后枝条全部成活。另外,对照品种单体红山茶在城市绿地和苗圃中均表现出较好耐热性,其瓶插苗净光合速率在高温胁迫下也较稳定,气孔导度在高温胁迫 7 d 时显著提高,表现出较高的耐热性;但其形态表现与光合特性明显不同,在高温胁迫 7 d 后 100% 的叶片出现大面积褐色斑块,且脱落严重,室温放置 7 d 后枝条全部死亡,可能是因为它的叶片较大,在离体瓶插试验中容易失水而导致死亡,其耐热性有待进一步验证。

植物的耐热响应是一个极为复杂的过程^[36],如果仅用其中个别类型的指标来评价会具有片面性。主成分分析法能够在保留尽可能多的原有信息基础上,将存在信息重叠且数量众多的个体指标换算成独立且个数少的综合指标,极大增加了分析的客观可靠性并简化分析过程^[37],该方法已被广泛应用于杜鹃^[38]、芝麻^[39-40]、黄瓜^[41]等植物的耐热性评价中。本研究利用主成分分析法将 15 个测定指标转化为 4 个独立的主成分因子,第 1 主成分主要反映了高温胁迫条件下山茶叶片叶绿素荧光参数的变化;第 2 主成分主要代表山茶在高温胁迫下光合作用的变化;第 3 和第 4 主成分定义为光合色素因子。通过加权求和得到的综合评价 D 值综合考虑了各指标之间的相互关系及贡献率,能够科学准确地反映不同山茶品种的综合耐热能力大小。本研究根据耐热综合评价对 9 个山茶品种的耐热性进行分级和排序,除单体红山茶之外,高温胁迫 7 d 时的评价结果与苗圃和本试验中品种耐热性的表现基本一致,即‘串花瀑布’和‘垂枝粉玉’的耐热性最强,可作为城市绿地中大力推广的新优品种和培育耐热品种的杂交亲本;‘玫瑰春’、‘上植华章’和‘金叶粉玉’的耐热性最差,其他 3 个品种的耐热性介于它们之间,由此说明本研究的评价方法适用于山茶属品种的耐热综合评价。

山茶叶片的光合作用对高温极其敏感,目前已有文献都是基于长期(7 d 及以上)高温胁迫得出的结论,本研究对比了短期(5 h)和长期(7 d)高温胁迫对山茶光合作用影响的差异,对于动态揭示山茶叶片对高温胁迫的响应有较大的指导意义。本研究结果得出,高温短期胁迫 5 h 时,叶绿素含量、类胡萝卜素含量、叶黄素含量这 3 个指标的综合权重值

较高,可作为分析山茶短期高温胁迫的关键指标;高温长期胁迫 7 d 时,叶绿素 a/b 、 F_v/F_m 、 q_P 、 q_N 这 4 个指标的综合权重值较高,可作为分析山茶耐受长期高温胁迫能力强弱的关键指标。此外,高温胁迫 7 d 相比高温胁迫 5 h 时最显著的变化是叶绿素 a/b 与叶绿素荧光各参数相关性均达到显著或极显著水平。由此可见,高温胁迫首先会使植物叶片内的叶绿体失去活性^[42]、并造成气孔关闭和光合机构损伤,进而降低光合电子传递速率,阻碍光合作用的正常进行。短期的高温胁迫会引起可逆的光系统活性抑制,而光合机构在长期高温胁迫下会产生永久损伤,进而导致山茶热害程度加深^[43-44]。

4 结 论

研究对 9 个山茶品种进行了耐热性综合评价鉴定,利用主成分分析方法将 9 个品种耐热性划分出 3 个等级,在高温胁迫下,‘垂枝粉玉’和‘串花瀑布’的光合色素含量和净光合速率呈上升趋势,光化学效率、电子传递速率均维持在较高水平,为最耐热品种;‘上植月光曲’、‘上植欢乐颂’和‘玫玉’在高温胁迫后出现轻度热害,为中等耐热品种;‘玫瑰春’、‘上植华章’和‘金叶粉玉’在高温胁迫下的净光合速率、气孔导度、光化学效率、电子传递速率均显著降低,并出现了较严重的热害或死亡,这 3 个品种的耐热性最弱;而单体红山茶的耐热性有待进一步验证。其中,叶绿素含量、类胡萝卜素含量、叶黄素含量这 3 个指标可作为分析山茶短期高温胁迫的关键指标;叶绿素 a/b 、 F_v/F_m 、 q_P 、 q_N 这 4 个指标可作为分析山茶长期高温胁迫的关键指标。在今后山茶属的耐热研究中,综合观测高温短期和长期胁迫对植株的影响,将更有利于动态揭示山茶抵御高温胁迫的机理。

参考文献:

[1] 李仁娜, 闫会玲, 王亚玲. 山茶花受环境胁迫影响的研究进展[J]. 分子植物育种, 2023, 21(11): 3798-3805.
LI R N, YAN H L, WANG Y L. Research progress of *Camellia japonica* flower affected by environmental stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(11): 3798-3805.

[2] DERYNG D, CONWAY D, RAMANKUTTY N, *et al.* Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures[J]. *Environmental Research Letters*, 2014, 9(3): 34011.

[3] 管开云, 李纪元, 王仲朗. 中国茶花图鉴[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2014.

[4] 李纪元, 李辛雷, 范妙华, 等. 高温胁迫下 15 个茶花品种的耐热性[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23(6): 636-640.
LI J Y, LI X L, FAN M H, *et al.* Heat tolerance of 15 *Camellia* cultivars under heat stress[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2006, 23(6): 636-640.

[5] 李辛雷, 李纪元, 范妙华, 等. 山茶属主要物种耐热性研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(9): 1803-1810.
LI X L, LI J Y, FAN M H, *et al.* Heat tolerances of major *Camellia* species[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(9): 1803-1810.

[6] 郑浴, 王琨, 张艳丽, 等. 重庆南山夏季主要生态因子动态及川山茶叶片耐热反应研究[J]. 西南大学学报(自然科学版),

- 2011, 33(10): 68-74.
- ZHENG Y, WANG K, ZHANG Y L, *et al.* The dynamics of the main ecological factors in summer and heat tolerance of *Camellia japonica* L. cultivars at Nanshan of Chongqing[J]. *Journal of Southwest University* (Natural Science Edition), 2011, 33(10): 68-74.
- [7] 彭邵锋, 陆佳, 陈永忠, 等. 高温胁迫下 21 个山茶种质的生理生化响应[J]. *经济林研究*, 2016, 34(3): 121-125.
- PENG S F, LU J, CHEN Y Z, *et al.* Physiological and biochemical responses of 21 *Camellia* germplasms to high temperature stress[J]. *Nonwood Forest Research*, 2016, 34(3): 121-125.
- [8] 王江英, 邵小斌, 殷恒福, 等. 过量表达杜鹃红山茶 *CaAPX1* 的烟草耐热性提高[J]. *园艺学报*, 2016, 43(11): 2203-2213.
- WANG J Y, SHAO X B, YIN H F, *et al.* Overexpression of *CaAPX1* from *Camellia azalea* enhances hot stress tolerance in transgenic tobacco[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(11): 2203-2213.
- [9] 陈子鑫, 苏丹萍, 贺涛, 等. 山茶属 6 种植物叶片解剖结构的耐热性分析[J]. *亚热带植物科学*, 2022, 51(4): 256-263.
- CHEN Z L, SU D P, HE T, *et al.* Heat resistance analysis of six species of *Camellia* based on leaf anatomy[J]. *Subtropical Plant Science*, 2022, 51(4): 256-263.
- [10] 郭卫珍, 张亚利, 王荷, 等. 5 个山茶品种的叶色变化及相关生理研究[J]. *浙江农林大学学报*, 2015, 32(5): 729-735.
- GUO W Z, ZHANG Y L, WANG H, *et al.* Leaf color transformation and related physiological changes for five *Camellia* cultivars[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2015, 32(5): 729-735.
- [11] 郭卫珍, 张亚利, 莫健彬, 等. 茶花新品种‘玫玉’耐盐性初探[J]. *西北林学院学报*, 2014, 29(4): 74-79.
- GUO W Z, ZHANG Y L, MO J B, *et al.* Primary research on salt tolerance of *Camellia japonica* cultivar ‘Sweet Gem’[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2014, 29(4): 74-79.
- [12] 郭卫珍, 张亚利, 奉树成. NaCl 胁迫对 2 个山茶品种盐害及叶绿素荧光特性的影响[J]. *江苏农业学报*, 2021, 37(3): 562-569.
- GUO W Z, ZHANG Y L, FENG S C. Effects of NaCl stress on salt injury and chlorophyll fluorescence characteristics of two *Camellia* cultivars[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 37(3): 562-569.
- [13] 张亚利, 李健, 奉树成. 5 个茶花新品种的耐热性分析[J]. *江西农业学报*, 2014, 26(1): 32-34.
- ZHANG Y L, LI J, FENG S C. Analysis of heat tolerance of five new *Camellia* cultivars[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2014, 26(1): 32-34.
- [14] ZHANG Y L, GUO W Z, LI X P, *et al.* Analysis of the impact of heat on new camellias using nondestructive methods[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, 40(5): 84.
- [15] 过聪, 张庆华, 向发云, 等. 耐高温长日晒茶花品种的调查筛选[J]. *湖北农业科学*, 2018, 57(增刊 2): 124-128.
- GUO C, ZHANG Q H, XIANG F Y, *et al.* Investigation and screening of camellia varieties with high temperature resistance and long sun exposure[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2018, 57(Suppl. 2): 124-128.
- [16] 庞进平, 王永生. 油菜幼苗光合及叶绿素荧光参数对干旱胁迫的响应及其抗旱性分析[J]. *西北植物学报*, 2023, 43(2): 276-284.
- PANG J P, WANG Y S. Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of rape seedlings to drought stress and its drought resistance evaluation[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(2): 276-284.
- [17] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 2 版. 广州: 华南理工大学出版社, 2006.
- [18] 严圭, 李辉婕, 华之梦, 等. 基于主成分分析的芝麻品质综合评价[J]. *江西农业大学学报*, 2020, 42(6): 1139-1150.
- YAN G, LI H J, HUA Z M, *et al.* Comprehensive evaluation of quality of sesame based on principal component analysis[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2020, 42(6): 1139-1150.
- [19] 王萌, 赵曾菁, 赵虎, 等. 基于隶属函数和聚类分析法的广西韭菜地方种质资源耐热性评价[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(3): 541-549.
- WANG M, ZHAO Z J, ZHAO H, *et al.* Evaluation of heat tolerance of leek local germplasm resources in Guangxi based on membership function and cluster analysis[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 36(3): 541-549.
- [20] 张小燕, WEE A K S, KAJITA T, 等. 2 种红树植物不同种源幼苗对模拟高温热浪的光合生理响应差异[J]. *植物科学学报*, 2021, 39(4): 424-432.
- ZHANG X Y, WEE A K S, KAJITA T, *et al.* Differences in photosynthetic responses to simulated heat wave in seedlings of two mangrove species from different provenances[J]. *Plant Science Journal*, 2021, 39(4): 424-432.
- [21] 周进华, 李有涵, 张兴, 等. 高温胁迫对不同耐热型马铃薯块茎形成期生长和光合特性的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2023, 31(5): 750-764.
- ZHOU J H, LI Y H, ZHANG X, *et al.* Growth and photosynthetic characteristics of different heat-sensitive potato genotypes during the tuberization stage under high-temperature stress[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2023, 31(5): 750-764.
- [22] BUSSOTTI F, GEROSA G, DIGRADO A, *et al.* Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies[J]. *Ecological Indicators*, 2020, 108: 105686.
- [23] 杨小飞, 郭房庆. 高温逆境下植物叶片衰老机理研究进展[J]. *植物生理学报*, 2014, 50(9): 1285-1292.
- YANG X F, GUO F Q. Research advances in mechanisms of plant leaf senescence under heat stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(9): 1285-1292.
- [24] SUN X Y, DU Z M, REN J, *et al.* Association of SSR markers with functional traits from heat stress in diverse tall fescue accessions[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 1-13.
- [25] GREER D H, WESTON C. Heat stress affects flowering, berry growth, sugar accumulation and photosynthesis of *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines grown in a controlled environment[J]. *Functional Plant Biology*, 2010, 37(3): 206.

[26] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.

[27] 李焕勇,廖方舟,刘景超,等. 盐胁迫对甜樱桃砧木生理特性及光合荧光参数的影响[J]. *西北植物学报*, 2023,43(1): 127-135.

LI H Y, LIAO F Z, LIU J C, *et al.* Effect of salt stress on physiological characteristics and photosynthetic fluorescence parameters of sweet cherry rootstock[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023,43(1): 127-135.

[28] 孙胜楠,王强,孙晨晨,等. 黄瓜幼苗光合作用对高温胁迫的响应与适应[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(5): 1603-1610.

SUN S N, WANG Q, SUN C C, *et al.* Response and adaptation of photosynthesis of cucumber seedlings to high temperature stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(5): 1603-1610.

[29] 李治鑫,李鑫,范利超,等. 高温胁迫对茶树叶片光合系统的影响[J]. *茶叶科学*, 2015, 35(5): 415-422.

LI Z X, LI X, FAN L C, *et al.* Effect of heat stress on the photosynthesis system of tea leaves[J]. *Journal of Tea Science*, 2015, 35(5): 415-422.

[30] HANKE G, MUÑO P. Plant type ferredoxins and ferredoxin-dependent metabolism[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(6): 1071-1084.

[31] 王振兴,于云飞,陈丽,等. 彩叶植物叶片色素组成、结构以及光合特性的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(1): 1-7.

WANG Z X, YU Y F, CHEN L, *et al.* Advances in leaf pigment composition, structure and photosynthetic characteristics of colored-leaf plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(1): 1-7.

[32] 戴云花,刘周斌,杨莎,等. 不同光质对辣椒叶色黄化突变体光合生理特性的影响研究[J]. *西北植物学报*, 2023, 43(4): 601-610.

DAI Y H, LIU Z B, YANG S, *et al.* Photosynthetic characteristics and physicochemical properties of pepper leaf yellowing mutants under different light quality[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(4): 601-610.

[33] 薛思嘉,杨再强,朱丽云,等. 黄瓜花期高温胁迫对叶片衰老特性和内源激素的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(2): 409-416.

XUE S J, YANG Z Q, ZHU L Y, *et al.* Effects of high temperature stress on senescence and endogenous hormone of cucumber during flowering period[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(2): 409-416.

[34] 罗靖,杨再强,杨立,等. 基于高光谱参数建立苗期高温条件下草莓叶片叶绿素含量估算模型[J]. *中国农业气象*, 2022, 43(10): 832-845.

LUO J, YANG Z Q, YANG L, *et al.* Establishment of an estimation model for chlorophyll content of strawberry leaves under high temperature conditions at seedling stage based on hyperspectral parameters[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2022, 43(10): 832-845.

[35] 马晓娣,彭惠茹,汪矛,等. 作物耐热性的评价[J]. *植物学通报*, 2004, 39(4): 411-418.

MA X D, PENG H R, WANG M, *et al.* Evaluation of heat tolerance in crop[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2004, 39(4): 411-418.

[36] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, *et al.* Heat tolerance in plants: An overview[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61(3): 199-223.

[37] 王溢,黄润生,黄国林,等. 木本花卉热胁迫及耐热性研究进展[J/OL]. *分子植物育种*, [2022-03-21]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220321.1012.002.html>.

WANG Y, HUANG R S, HUANG G L, *et al.* Research progress on heat stress and heat tolerance in woody flowers[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, [2022-3-21]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220321.1012.002.html>1-11.

[38] 王凯红,刘向平,张乐华,等. 5 种杜鹃幼苗对高温胁迫的生理生化响应及耐热性综合评价[J]. *植物资源与环境学报*, 2011, 20(3): 29-35.

WANG K H, LIU X P, ZHANG L H, *et al.* Physiological-biochemical response of five species in *Rhododendron* L. to high temperature stress and comprehensive evaluation of their heat tolerance[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2011, 20(3): 29-35.

[39] 付丽军,李聪晓,苏胜宇,等. 黄瓜苗期耐热种质筛选与耐热性评价体系构建[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(7): 1593-1604.

FU L J, LI C X, SU S Y, *et al.* Screening of cucumber germplasms in seedling stage and the construction of evaluation system for heat tolerance[J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(7): 1593-1604.

[40] 苏小雨,高桐梅,张鹏钰,等. 基于主成分分析及隶属函数法对芝麻苗期耐热性综合评价[J]. *作物杂志*, 2023(4): 52-59.

SU X Y, GAO T M, ZHANG P Y, *et al.* Comprehensive evaluation of heat resistance of sesame seedlings based on principal component analysis and membership function method[J]. *Crops*, 2023(4): 52-59.

[41] 魏爽,张松,薄凯亮,等. 黄瓜核心种质幼苗耐热性评价及 GWAS 分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(5): 1223-1231.

WEI S, ZHANG S, BO K L, *et al.* Evaluation and genome-wide association study (GWAS) of seedling thermotolerance in cucumber core germplasm[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(5): 1223-1231.

[42] JESPERSEN D, ZHANG J, HUANG B R. Chlorophyll loss associated with heat-induced senescence in bentgrass[J]. *Plant Science*, 2016, 249: 1-12.

[43] SONG Y P, CHEN Q Q, CI D, *et al.* Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 1-20.

[44] 宋佳宝,刘煜光,周晓慧,等. 瞬时热胁迫对秋季 3 种植物叶片光系统 II 活性和色素含量的影响[J]. *西部林业科学*, 2021, 50(6): 140-148.

SONG J B, LIU Y G, ZHOU X H, *et al.* Effects of transient thermal stress on chlorophyll fluorescence parameters and pigments content in leaves of three plants in autumn[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2021, 50(6): 140-148.