

# 高温胁迫影响玉米生长发育的生理机制研究进展

任寒, 刘鹏, 董树亭, 张吉旺, 赵斌

(山东农业大学农学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

**摘要:** 温度是影响玉米生长和发育最重要的生态因素之一。近年来, 玉米生育期间高温天气发生频率增加、持续时间增长, 对作物生长发育及产量的影响日趋严重, 已经引起科研工作者的关注。研究高温胁迫对玉米生长发育及产量形成影响的生理生化机理并制定防御措施, 对玉米高产稳产具有重要意义。本文综述高温胁迫对玉米根系、叶片、雌雄穗发育、子粒灌浆、抗氧化系统、内源激素含量及平衡等6个方面的影响, 为深入了解高温胁迫限制玉米生长发育的机理、制定应对高温胁迫的预防措施提供参考。

**关键词:** 玉米; 高温; 抗氧化系统; 内源激素

**中图分类号:** S513.01

**文献标识码:** A

## Research Advancements of Effect of High Temperature Stress on Growth and Development of Maize

REN Han, LIU Peng, DONG Shu-ting, ZHANG Ji-wang, ZHAO Bin

(Agronomy College, Shandong Agricultural University /

State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, China)

**Abstract:** Temperature is one of the most important ecological factors which affect the growth and development of maize. In recent years, the frequency of high-temperature weather during crop growth has increased, and its duration has prolonged. The effects of high-temperature stress on crop growth and yield formation have become increasingly serious and have attracted the attention of researchers. It is important to study the mechanism of high-temperature stress on maize damage and to develop defense measures for the stability of corn production. This differentiation of expounds the effects of high-temperature stress on maize roots, leaves, male and female ear development, grain filling, antioxidant system and endogenous hormone content and balance, for the understanding of the mechanism of high temperature stress limiting maize growth and development, and provide a reference for the prevention measures against high temperature stress.

**Key words:** Maize; High temperature stress; Antioxidant system; Endogenous hormones

玉米作为我国重要的粮食、饲料和经济作物, 在国民经济中占据重要地位。2017年全国播种面积达到3.54亿 $\text{hm}^2$ , 总产达到2.16亿 $\text{t}^{[1]}$ 。从1990年到2012年全国粮食产量增加1.43亿 $\text{t}$ , 其中玉米增加1.11亿 $\text{t}$ , 对全国粮食增产的贡献率高达77.6%。预

计到2020年, 玉米对全国粮食增产的贡献率将达到95%<sup>[1,2]</sup>。在耕地资源日趋紧张背景下, 稳步提高玉米单产更为重要。

自工业革命以来,  $\text{CO}_2$ 、 $\text{CH}_4$ 等温室气体大量排放致使全球气温持续升高, 从1880年到2012年地表平均气温升高 $0.85^\circ\text{C}$ 。温度变化时空差异显著, 陆地增温明显快于海洋, 陆地表面平均以每10年 $0.18^\circ\text{C}$ 的速率不断上升, 浅层海水则以每10年 $0.11^\circ\text{C}$ 的速率升高; 高纬度地区增温比中低纬度地区显著; 冬半年增温比夏半年明显<sup>[3]</sup>。过去25年中, 有记录的17个最热年份中16个发生在2001年之后<sup>[4]</sup>。2015/2016年强劲的厄尔尼诺现象, 使2016年气温创造新的高温纪录, 全球共出现93个热带性风

录用日期: 2018-11-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(31771713, 31371576)、山东省现代农业产业技术体系项目(SDAIT-02-08)

作者简介: 任寒(1993-), 山东滨州人, 硕士, 主要从事作物栽培学与耕作学等研究。Tel: 15684765590

E-mail: renhan1993@126.com

刘鹏为本文通讯作者。E-mail: liupengsdau@126.com

暴,数量比常年高13%;全球平均地表温度比工业化前时代高1.2℃,比1980~2010年平均水平高0.62℃,比2015年平均温度高0.18℃。1913年以来,我国地表平均气温上升0.91℃。最近60年气温上升尤为明显,平均每10年约升高0.23℃,几乎是全球的两倍,我国极端高温天气的发生频率持续增加<sup>[5]</sup>。高温发生的时间一般在7~8月,正处于黄淮海夏玉米生长发育与产量形成的关键时期,高温热害成为限制其产量的主要气象灾害之一。

高温胁迫是指温度升高到一定程度并持续一定时间,对作物生长和发育造成不可逆转的损伤。作物在生长发育过程中遭遇高温胁迫后,其各器官的细胞结构、生理活动以及基因表达等均会产生一系列的响应,最终造成各器官功能部分或完全丧失,影响作物产量<sup>[6]</sup>。玉米作为喜温作物,一般会主动适应夏季的高温,但温度超过35℃后会对植株的生长发育造成不良影响。高温胁迫将引起夏玉米生育期缩短,果穗秃尖、秃底、畸形,或者其苞叶短小、缺行甚至出现“铃穗”,受灾严重的结实呈“满天星”状,甚至空秆无粒,穗粒数显著减少,粒重降低,最终导致子粒产量降低,且产量损失随着高温胁迫时间的延长而加大。2016年黄淮海地区发生大面积高温,与正常年份相比,夏玉米生育期缩短4.8%~8.5%,产量降低12.4%。研究指出,到2050年气候变化引起的主要粮食产量的降低将超过现在粮食产量50%。预计到2100年大气温度将上升1.4℃~5.8℃,同时,极端性气候灾害夏季高温等会更加频繁地出现,且持续时间更长<sup>[7,8]</sup>,这将对我国粮食生产造成较大影响。模型预测估计,大多数地区的玉米温度升高后模拟产量都将大幅度下降,其中黄淮海夏玉米区减产幅度最大<sup>[9]</sup>。黄淮海地区作为我国玉米主产区,其种植面积和产量占我国的1/3左右,对全国玉米乃至整个粮食产量有着极其重要的影响。

2013~2018年,黄淮海夏玉米产区连续6年遭遇高温胁迫天气,致使玉米结实不良,甚至绝收。从高温胁迫时间上看,2016年之前,夏玉米遭遇高温胁迫时间一般在10d左右,但2017年与2018年分别达到了23d和30d,极端高温天气持续时间不断延长。从受灾分布上看,2013~2015年黄淮海地区受灾偶有发生,2016~2018年受灾面积不断扩大,2016年山东、河南受灾较重,2017年山东受灾最重,2018年河北省也遭遇了高温灾害。从高温程度上看,2018年全国7月气温比常年升高1℃~4℃,辽宁、吉林、重庆、山东、河南等地升高2℃以上。东北等多地气温突破当地历史气温最高值,其他省市温度也

不断攀升,高温胁迫愈演愈烈。

前人研究表明,38℃是玉米多数生理指标发生显著变化的拐点,可视为玉米耐受高温的重要转折温度。近年来众多科研工作者深入研究了高温胁迫对玉米的影响机制,并通过比对其他大田作物在高温胁迫下的响应机理试图揭示夏玉米在高温胁迫下的自我调节机理,为提高玉米抗热性和产量提供了理论依据。本文在综述前人研究工作的基础上,分析高温胁迫对玉米根系、叶片、雌雄穗发育、子粒灌浆、抗氧化系统和内源激素含量及平衡等6个方面的影响,为丰富高温胁迫机理、制定玉米应对高温胁迫的技术措施提供理论依据。

## 1 根系功能

根系是植物吸收水分和养分的器官,根系构型及活力直接影响地上部分的生长发育和产量形成<sup>[11]</sup>。高温胁迫下根系变短变细,生物量大幅减少<sup>[12]</sup>。在盆栽和大田条件下,地温为26℃时,其根系总量比17℃时减少1/3,根系遭遇高温胁迫会阻碍茎和子粒的生长,这可能是高温加快植株细胞衰老、增强细胞呼吸、增多碳水化合物向穗部分配的缘故。当温度超过35℃时,根系生长速率会降低,表现为侧根直径随温度升高而减小。玉米大喇叭口期到成熟期遭遇高温胁迫后,根系膜系统受到伤害、质膜透性增加导致根系活力显著降低、早衰和死亡加速等。

从胁迫效应发生时间上看,高温对根系的影响滞后于对地上部子粒发育的影响。当根区温度大于25℃时,根系对高温的反应较茎秆更为敏感,根茎比降低。高温同时影响玉米根系水分传导,当环境温度超过30℃时,玉米根系的水分传导能力开始下降,根系对水分和养分的吸收利用能力随之下降,从而影响玉米植株生长发育与产量形成。当温度超过35℃时,根系吸收氮素累积量将降低5%<sup>[13]</sup>。有研究指出,AM真菌能够提高玉米植株的耐高温能力,同时还能提高玉米植株的光合能力,促进玉米根系及植株的生长,提高植株耐受高温的能力<sup>[14~16]</sup>。

## 2 叶片功能

叶片光合作用是作物产量形成的基础,干物质的90%来源于光合产物<sup>[17]</sup>。然而,光合作用对高温极其敏感<sup>[18]</sup>。高温胁迫后,玉米叶片叶绿素含量明显下降,类囊体膜结构受损、电子传递活性和传递效率显著下降,导致光合作用受阻、光合速率降低、光合产物减少<sup>[19]</sup>。环境温度超过30℃时,Rubisco酶活性逐渐丧失是玉米叶片光合速率下降的重要原

因<sup>[20]</sup>。高温胁迫导致玉米叶片光合强度降低,PS II的效率( $F_v/F_m$ )和量子产量( $\Phi_{PSII}$ )下降,类胡萝卜素及叶绿素含量降低,但磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPCase)和核酮糖二磷酸羧化酶(RuBPCase)的活性却保持较高水平<sup>[21]</sup>。高温胁迫下光合作用关键酶RuBPCase、PEPCase的活性显著降低,光合速率和气孔导度显著下降,细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度显著增加。高温胁迫虽然导致玉米叶片气孔导度减小,但胞间CO<sub>2</sub>浓度升高,这说明高温胁迫降低光合速率一定是非气孔因素导致的,即叶肉细胞光合活性下降引起的<sup>[22]</sup>。高温处理后 $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_m$ 均显著下降,说明高温胁迫下光能捕获与转化能力变弱。玉米受38℃高温胁迫3 h后,光合速率下降达70%;高温胁迫停止1 h后,光合效率仍较对照降低40%,即使在20℃的环境中稳定6 h,光合效率仅能恢复至对照的65%,这说明极端的高温胁迫时间越长,植株受害就越严重,恢复所用的时间就越长,恢复的程度也越低<sup>[23]</sup>。

高温降低光合速率主要原因可分为两点:叶绿体类囊体膜结构和组织在高温胁迫下生理生化特性的变化,玉米受到高温伤害的主要功能位点,被广泛认为是类囊体结构中的PS II,PS II受到伤害将促使叶绿素荧光发生变化<sup>[24]</sup>;高温影响叶绿体内色素含量。玉米在40℃的高温条件下与25℃的环境相比,叶片叶绿素a、叶绿素b及类胡萝卜素含量均降低,从而降低了净光合速率。其中,叶绿素相对含量比对照减少了4.34%~20.02%,同时净光合速率比对照下降了5.21%~41.47%<sup>[25]</sup>。

### 3 雌雄穗发育

作物生殖生长期受到高温胁迫造成的产量损失要远高于营养生长期,其中又以开花期受到高温的影响最大,花后子粒灌浆期次之<sup>[26]</sup>。营养生长期高温胁迫加速玉米营养生长,使玉米营养生长期缩短,影响玉米后期生长发育;生殖生长期高温胁迫导致花器官发育变快而不充实,生殖器官发育不良,无效花粉增加,可能影响后期的正常受粉<sup>[27]</sup>。

在玉米生殖生长阶段,高温胁迫对雌、雄穗发育都有影响,但是高温胁迫对雄穗的影响要大于雌穗。对雄穗和雌穗分别进行相同时间的高温胁迫处理,雌穗能够产生热激蛋白,而雄穗花粉中不能产生热激蛋白,这可能是其对高温敏感的重要原因之一<sup>[28-30]</sup>。高温胁迫后,玉米雄穗分枝分化发育受阻,分枝数减少、分枝长度缩短,总小花数及花粉量骤减。一定时间高温胁迫会导致花药壁表皮细胞发育

畸形、药隔维管组织受损、花粉内淀粉粒体积变小、花粉萌发孔凹陷、花粉表面皱缩,最终导致玉米花粉生活力及萌发力减弱。玉米雄穗花粉的含水量为60%左右,但保水性较差,在遭遇高温胁迫后容易失活,一般认为散粉后1~2 h,花粉粒会迅速失水,花粉活力也随之丧失而不能完成受粉。维持花粉活力的适宜温度为25℃,当温度超过32℃~35℃时,花粉失水干枯,花粉活力丧失;当温度持续高于35℃一定时间,将阻碍花粉的形成,使开花散粉受到限制、小花退化、花粉量减少、花粉活力降低。也有研究表明,当玉米雄穗花粉失水达到50%时,花粉活力减弱,但花粉并没有丧失其功能;然而当失水超过50%时,只有抗性强的玉米品种才能完成授粉过程<sup>[31]</sup>。高温胁迫缩短玉米散粉期,雄穗在38℃高温胁迫3 d后会完全停止散粉;而正常温度下,散粉后3 d才进入盛花期,第5天达到散粉高峰。高温胁迫使玉米散粉期比对照缩短1.5 d,雌雄间隔期增加0.8 d,造成花期不遇,显著降低受粉率<sup>[32]</sup>。

高温会影响玉米雌穗的生长发育,使雌穗吐丝困难,甚至使果穗各部位吐丝紊乱,延缓雌穗花丝吐出,减少花丝上绒毛数量,使散粉盛期花丝数显著降低,雌雄间差扩大,造成受粉不充分<sup>[33]</sup>。花丝活力在遭遇高温胁迫后会降低,20℃~26℃条件下花丝的寿命达168 h,而34℃~37℃下花丝的寿命只有72 h。因为花丝的含水量较高,遭遇高温容易失水,表面黏液减少,使柱头上的花粉萌发困难,即使萌发成功,也会由于水分供应不足而无法完成受精,降低受精率<sup>[34]</sup>。即使受精成功,由于高温胁迫导致玉米的物质生产能力下降,并降低光合产物分配到雌穗的比例,致使玉米穗粗变小、穗长变短、秃顶长度增加,穗粒数、千粒重降低,也会导致子粒产量显著下降<sup>[35]</sup>。

花期高温对产量的影响主要是通过影响玉米的花粉活力、花丝生长、雌雄间隔、授粉受精过程或子粒库容的建成,从而导致子粒败育率增加,穗粒数减少,且粒重降低<sup>[36,37]</sup>。

### 4 子粒灌浆

受精成功的子粒发育过程可分为子粒建成期、干物质线性积累期和干物质稳定增长期。其中,高温胁迫对子粒建成期的影响极为显著,因为此时决定库容大小。当子粒建成期遭遇高温胁迫后,即使稳定增长期处于适宜温度也不能减弱其胁迫效应<sup>[38]</sup>。一般认为,子粒灌浆期间最适温度为25℃,每升高1℃,子粒产量降低3%~4%<sup>[39]</sup>。在玉米开花

前、后分别进行高温 35℃ 处理 8 d, 花前高温处理使子粒产量比对照降低 11.0% ~ 13.0%, 花后高温处理较对照降低 21.9% ~ 23.0%, 说明花后高温胁迫造成的产量损失显著大于花前。

花后初期进行高温处理, 高温处理前期子粒灌浆速率有一定增加, 而中后期的灌浆速率却明显下降, 从而导致最终的粒重降低<sup>[40]</sup>。出现这种现象的原因可能是高温在短时间内提高了胚乳细胞分裂速率<sup>[41]</sup>, 促进了子粒前期的生长, 使得前期灌浆速率和粒重有所增加; 但子粒发育中后期以淀粉积累为主<sup>[42]</sup>, 而高温影响子粒淀粉合成相关酶的活性及激素含量, 使淀粉合成过程受阻, 导致粒重降低。将授粉后 4 d 的子粒放在 35℃ 条件下处理, 与 30℃ 处理相比, 子粒的胚乳细胞分化速度加快、子粒生长期缩短, 导致总胚乳细胞数减少。花后 15 d 至成熟期高温处理对子粒中大部分酶活性影响较小, 但显著降低了葡萄糖激酶、ADPG 焦磷酸化酶、蔗糖合酶及淀粉合酶的活性<sup>[43]</sup>。其中, 可溶性淀粉合酶和淀粉分支酶对高温呈现出高度敏感性。花后前期高温胁迫显著降低了子粒灌浆前期的蔗糖转化酶和蔗糖合酶活性, 显著影响子粒淀粉合成底物的供应, 造成子粒发育中后期灌浆速率降低。这些充分说明高温胁迫降低子粒重的原因是高温胁迫影响了淀粉合成过程相关酶的活性<sup>[44]</sup>。也有研究者认为, 在灌浆初期(授粉后 4 ~ 10 d)高温胁迫主要是影响胚乳细胞数量使粒重降低, 此时胚乳细胞正处于有丝分裂时期, 高温胁迫导致细胞显微结构破坏, DNA 自我复制受阻<sup>[45]</sup>; 在灌浆中后期高温胁迫显著降低植株的光合作用, 降低苞叶及叶鞘中干物质积累量, 从而降低同化产物向子粒的转移量, 导致灌浆速率降低。玉米子粒灌浆时间与生育期间的夜间温度有关, 较高的夜间温度会缩短子粒灌浆时间<sup>[46]</sup>。

相同高温胁迫处理下, 玉米弱勢粒受影响程度大于强势粒。高温处理强、弱勢粒成熟期粒重较对照分别降低 5.8%、17.4%; 强势粒的淀粉含量降幅小于弱勢粒。与对照相比, 高温处理后强势子粒中的 3-吲哚乙酸(IAA)和玉米素核苷(ZR)含量显著下降, 赤霉素(GA<sub>3</sub>)含量则无显著差异; 而弱勢粒 IAA、ZR 含量变化与强势粒相同, 但 GA<sub>3</sub> 含量增加, 这可能是导致弱勢粒重受损程度增大的缘故。

## 5 抗氧化系统变化

在正常环境下, 植物体内的活性氧(ROS)主要来源于线粒体、叶绿体、过氧化物酶体等结构, 而且 ROS 的产生与清除时刻处于动态平衡中。高温胁迫

后, ROS 数量显著增加并附带一些有害分子, 如超氧化物阴离子自由基、过氧化氢、羟基自由基和烷氧基等, 这些分子导致脂质过氧化、蛋白失活、甚至细胞程序性死亡<sup>[47]</sup>。为缓解活性氧造成的损伤, 维持细胞内氧化还原的平衡, 作物经过长时间的进化已经形成了完善的酶类抗氧化防御体系。

高温处理前期, 玉米成熟叶片中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性显著高于对照, 处理后期增幅放缓, 甚至低于对照<sup>[48]</sup>。高温胁迫第 3 天, 在玉米雄穗花药中抵御高温胁迫的主要抗氧化酶类是 SOD 与 CAT, 清除过量自由基, 维护细胞内自由基的动态平衡, 使细胞免受伤害; 在高温胁迫第 8 d, 主要清除自由基的抗氧化酶为 POD; 在高温胁迫第 13 天, 则是 SOD 和 POD 起主要作用<sup>[49]</sup>。不同耐热型品种的反应存在显著差异, 经高温处理后热敏型雌穗的 SOD、POD、CAT 酶活性降低, 丙二醛(MDA)含量升高; 而耐热型雌穗的 SOD、POD、CAT 酶活性升高, MDA 含量降低。

高温胁迫下其他作物也存在活性氧增加的现象。有研究指出, SOD 活性在高温胁迫下很快被诱导增强, 以清除体内过多的活性氧, 与此同时 SOD 歧化产生的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 在植株体内会形成氧化力很强的羟基自由基, 而 CAT、POD 则能清除 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 所以 CAT、POD 伴随着 SOD 活性的增强而增强; 在持续高温胁迫下, 植株渗透调节能力减弱, 细胞膜损失严重, SOD 活性显著下降, 由于 SOD 活性的下降, 开始诱导 CAT、POD 活性逐渐下降。综上可知, 保持较高的抗氧化酶活性、较低的 MDA 含量, 维持膜系统的完整性防止电解质外渗是玉米应对高温胁迫, 降低高温危害的关键<sup>[50, 51]</sup>。

## 6 内源激素含量变化

高温胁迫条件下, 植株体内脱落酸(ABA)、乙烯、赤霉素(GAS)、吲哚乙酸(IAA)、脯氨酸和细胞分裂素(CTK)等内源激素发生变化, 这些激素含量及其稳定性的变化对作物适应与增强耐热能力有重要意义。其中 ABA 能够诱导产生热激蛋白, 形成耐热机制<sup>[52, 53]</sup>。

花后给予连续 10 d 的高温处理, 显著降低玉米子粒中的 ZR 及 IAA 的含量, 而且其中弱勢粒中的下降程度比强势粒中要大。高温胁迫下子粒中内源 ZR 含量的降低, 导致胚乳细胞分裂能力下降, 数目减少, 子粒库容量缩小, 降低子粒积累同化物的能力, 不利于子粒淀粉积累, 影响灌浆速率。同时, 高温胁迫降低作物子粒中玉米素(Z)含量, 且穗粒数、

粒重也降低,高温胁迫下施用适宜浓度的外源Z可减轻高温对子粒产量的伤害,增强子粒耐热性。

在玉米开花后第4或第8天给予高温胁迫处理,玉米子粒中ABA含量升高,高温胁迫下ABA含量的升高有利于光合同化物向子粒运转,促进子粒灌浆;持续高温导致叶片衰老加快,减少同化物供应,严重抑制子粒增重过程<sup>[54]</sup>。花后15 d时给予高温胁迫,IAA含量降低,GA<sub>3</sub>含量仅较弱勢粒有所增加。与ABA类似,较高的GA<sub>3</sub>含量有利于子粒灌浆,但持续高温会抑制后期的淀粉积累,可能是因为前期GA<sub>3</sub>含量的增加对胚的快速扩增有重要作用<sup>[55,56]</sup>,而后期GA<sub>3</sub>促使水解酶活性增强,促进淀粉水解,不利于淀粉积累。这与玉米胚乳细胞的增殖及子粒活跃灌浆期与子粒中GA<sub>3</sub>含量呈负相关是一致的。IAA含量与子粒淀粉含量有很好的—致性,呈显著正相关。

## 7 玉米抵御高温胁迫的方法与思路

### 7.1 选用抗(耐)高温品种

不同品种抗高温能力和抗(耐)高温性存在显著差异,选用高产、稳产、抗高温能力强的优良品种是应对高温胁迫行之有效的措施之一。雄穗分枝短、数量少且颖壳不饱满的玉米品种,通常花粉量较少、散粉周期短、抗高温胁迫能力较弱,应选用雄穗分枝数较多、颖壳饱满、花粉量多的品种。首先进行抗(耐)高温种质的筛选与创制,用抗高温材料组配杂交种,品种审定过程中对玉米抗(耐)热性能进行评价,筛选出抗(耐)高温品种进行推广种植。

根据生态互补和生物多样性原理,将不同基因型玉米品种进行间作或混作,可有效提高玉米群体的抗性。由于玉米品种间散粉周期和花粉数量不一样,特别是在出现高温胁迫时,实行间(混)作可以延长群体的授粉期,减少高温危害,实现玉米稳产。采用间(混)作种植时,应注意所选品种生育期及株高相近,且抗性上有互补效应。

### 7.2 强化栽培增强耐高温能力

在选用推广良种的同时,还要注重良种与良法的配套,制定综合配套高产栽培措施,提高玉米抗逆能力,有效防御高温胁迫的发生,实现高产稳产。合理密植,保障个体发育健壮,构建个体和群体的协调关系,可提高夏玉米抵御高温热害的能力,减轻高温危害。高密度条件下可采用宽窄行种植,改善田间通风透光条件,降低群体内部温度,减弱高温的胁迫效应。

持续高温胁迫会影响土壤墒情,高温带来的干旱是影响玉米生长发育的主要因素之一,及时灌溉

可以补充墒情和降温,进而有效缓解高温热害。玉米灌浆结实期遭遇高温胁迫,应选择合适的灌溉方式,如灌深层水,以降低玉米冠层温度;或采用微喷带的灌溉方式,少量多次,也可有效降低玉米群体温度,减轻高温对玉米的胁迫。

合理耕作有助于改善土壤水肥条件,促进夏玉米生长发育。深松能促进夏玉米根系生长,增加根重和根长,提高夏玉米对水肥的吸收能力,改善玉米的生长状态,进而提高玉米的抗(耐)高温能力,有利于夏玉米花后的灌浆过程。科学的施肥方式,有利于提高玉米的抗(耐)热性。改变氮肥施用时期,适当增施穗肥,并提高钾肥用量,可以减轻高温带来的危害。高温胁迫环境下,外源化学调控对玉米耐热能力有重要作用。外施激动素能提高叶绿素含量、改善光合性能,减少玉米子粒败育;外施水杨酸有利于维持玉米体内抗氧化系统的稳定,增强其抗(耐)热性。因此,通过化学调控提高玉米的耐热性也是应对夏玉米灌浆期高温胁迫的技术途径之一。

温度是影响玉米生理生化过程的重要生态因子。全球气候变暖致使高温热害问题形势严峻,严重影响玉米的产量和品质。因此,探究玉米在高温胁迫下的响应机制,阐明玉米在高温胁迫防御反应中的机理,对提高玉米耐热性、保证粮食安全具有极其重要的意义。今后要进一步研究高温胁迫对夏玉米生理性状的影响并结合分子水平的研究,系统探究夏玉米响应高温胁迫的生理与生化机制,为玉米高产稳产、优质抗逆的栽培提供科学的理论依据。

### 参考文献:

- [1] 孙建奇,王会军,袁 薇.我国极端高温事件的年代际变化及其与大气环流的联系[J].气候与环境研究,2011,16(2):199-208.  
Sun J Q, Wang H J, Yuan W. Decadal variability of the extreme hot event in China and its association with atmospheric circulations[J]. Climatic & Environmental Research, 2011, 16(2): 199-208. (in Chinese)
- [2] 杨 欢,沈 鑫,丁梦秋,等.结实期高温胁迫对糯玉米子粒发育和内源激素含量的影响[J].玉米科学,2017,25(2):55-60.  
Yang H, Shen X, Ding M Q, et al. Effects of high temperature after pollination on grain development and endogenous hormone contents of waxy maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(2): 55-60. (in Chinese)
- [3] 余 涛,万卫星,刘立波,等.利用IGS数据分析全球TEC的周年和半年变化特性[J].地球物理学报,2006,49(4):943-949.  
Yu T, Wan W X, Liu L B, et al. Using IGS data to analysis the global TEC annual and semiannual variation[J]. Chinese Journal of Geophysics, 2006, 49(4): 943-949. (in Chinese)
- [4] 刘 哲,乔红兴,赵祖亮,等.黄淮海夏播玉米花期高温热害空间分布规律研究[J].农业机械学报,2015,46(7):272-279.  
Liu Z, Qiao H X, Zhao Z L, et al. Spatial distribution of high temper-

- ature stress at corn flowering stage in Huang-Huai-Hai plain of China[J]. *Journal of Agricultural Mechanization*, 2015, 46(7): 272-279. (in Chinese)
- [5] Zhou Y, Ren G. Change in extreme temperature event frequency over mainland China, 1961-2008[J]. *Climate Research*, 2011, 50(1-2): 125-139.
- [6] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(x): 373.
- [7] IPCC. *Climate change 2001—the scientific basis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2001. pp 101-125.
- [8] Trenberth K E. Atmospheric moisture residence times and cycling: implications for rainfall rates and climate change[J]. *Climatic Change*, 1998, 39(4): 667-694.
- [9] Jin Z, Ge D, Zheng X, et al. Assessing the potential impacts of global climate change on maize production in China[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1996, 22: 513-524.
- [10] 安盼盼, 明博, 董朋飞, 等. 黄淮南部玉米产量对气候生态条件的响应[J]. *作物学报*, 2018: 1-14.  
An P P, Ming B, Dong P F, et al. Response of maize (*Zea mays* L.) yield to climatic ecological condition on the South Yellow-Huaihe-Haihe Rivers Plain[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018: 1-14. (in Chinese)
- [11] 赵龙飞, 李潮海, 刘天学, 等. 玉米花期高温响应的基因型差异及其生理机制[J]. *作物学报*, 2012, 38(5): 857-864.  
Zhao L F, Li C H, Liu T X, et al. Genotypic responses and physiological mechanisms of maize (*Zea mays* L.) to high temperature stress during flowering[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(5): 857-864. (in Chinese)
- [12] Wardlaw I F, Moncur L, Patrick J W, et al. The response of wheat to high temperature following anthesis. II. Sucrose accumulation and metabolism by isolated kernels[J]. *Functional Plant Biology*, 1995, 22(3): 399-407.
- [13] 张保仁. 高温对玉米产量和品质的影响及调控研究[D]. 山东农业大学, 2003.
- [14] Miransari M. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress[J]. *Plant Biology*, 2010, 12(4): 563-569.
- [15] Parniske M. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763-775.
- [16] Smith S E, David Read F. *Mycorrhizal Symbiosis (Third Edition)* [M]. 2008.
- [17] 黄振喜, 王永军, 王空军, 等. 产量 15 000 kg·ha<sup>-1</sup> 以上夏玉米灌浆期间的的光合特性[J]. *中国农业科学*, 2007, 40(9): 1898-1906.  
Huang Z X, Wang Y J, Wang K J, et al. Photosynthetic characteristics during grain filling stage of summer maize hybrids with high yield potential of 15 000 kg·ha<sup>-1</sup>[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(9): 1898-1906. (in Chinese)
- [18] 李伏生, 康绍忠, 张富仓. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对作物生理生态的影响[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(9): 1169-1173.  
Li F S, Kang S Z, Zhang F C. Effect of atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature increment on crop physiology and ecology[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(9): 1169-1173. (in Chinese)
- [19] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 大田增温对夏玉米光合特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 81-86.  
Zhang J W, Dong S T, Wang K J, et al. Effects of increasing field temperature on photosynthetic characteristics of summer maize[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(1): 81-86. (in Chinese)
- [20] 张英华, 杨佑明, 曹莲, 等. 灌浆期高温对小麦旗叶与非叶器官光合和抗氧化酶活性的影响[J]. *作物学报*, 2015, 41(1): 136-144.  
Zhang Y H, Yang Y M, Cao L, et al. Effect of high temperature on photosynthetic capability and antioxidant enzyme activity of flag leaf and non-leaf organs in wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(1): 136-144. (in Chinese)
- [21] Karim M A, Fracheboud Y, Stamp P. Photosynthetic activity of developing leaves of *Zea mays*, is less affected by heat stress than that of developed leaves[J]. *Physiologia Plantarum*, 1999, 105(4): 685-693.
- [22] 赵龙飞, 李潮海, 刘天学, 等. 花期前后高温对不同基因型玉米光合特性及产量和品质的影响[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(23): 4947-4958.  
Zhao L F, Li C H, Liu T X, et al. Effect of high temperature during flowering on photosynthetic characteristics and grain yield and quality of different genotypes of maize (*Zea mays* L.)[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(23): 4947-4958. (in Chinese)
- [23] 陈朝辉, 王娇娟, 等. 高温对玉米生产的危害及防护措施[J]. *作物杂志*, 2008(4): 90-92.  
Chen Z H, Wang J J, et al. Hazards and defensive measures of high temperature on corn production[J]. *Crop Magazine*, 2008(4): 90-92. (in Chinese)
- [24] Sharkey T D, Zhang R. High Temperature Effects on Electron and Proton Circuits of Photosynthesis[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 52(8): 712-722.
- [25] Zhu X C, Song F B, Liu S Q, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on photosynthesis and water status of maize under high temperature stress[J]. *Plant & Soil*, 2011, 346(1-2): 189-199.
- [26] Tsutomu Matsui, Kenji Omasa, Takeshi Horie. The difference in sterility due to high temperatures during the flowering period among japonica-rice varieties[J]. *Plant Production Science*, 2001, 4(2): 90-93.
- [27] John R. Porter. Rising temperatures are likely to reduce crop yields [J]. *Nature*, 2005, 436(7048): 174.
- [28] Dupuis I, Dumas C. Influence of temperature stress on in vitro fertilization and heat shock protein synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive tissues[J]. *Plant Physiology*, 1990, 94(2): 665.
- [29] 于康珂. 玉米穗发育对高温胁迫的响应[D]. 河南农业大学, 2016.
- [30] Abiko M, Akibayashi K, Sakata T, et al. High-temperature induction of male sterility during barley (*Hordeum vulgare* L.) anther development is mediated by transcriptional inhibition[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2005, 18(2): 91-100.
- [31] Dell B, 1981 Dell B. Male sterility and anther wall structure in copper-deficient plants[J]. *Annals of Botany*, 1981, 48(5): 599-608.
- [32] 赵霞, 穆心愿, 马智艳, 等. 不同玉米杂交种对花期高温、干旱

- 复合胁迫的响应[J]. 河南农业科学, 2017, 46(8): 32-37.
- Zhao X, MU X Y, MA Z Y, et al. Response of different maize hybrids to high temperature and drought stresses at flowering stage[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2017, 46(8): 32-37. (in Chinese)
- [33] 徐美玲. 温度对玉米花丝生活力的影响[J]. 浙江农业科学, 2002, 1(3): 120-122.
- Xu M L. Effect of temperature on the viability of maize filigree[J]. Zhejiang Agricultural Sciences, 2002, 1(3): 120-122. (in Chinese)
- [34] 宋春英, 彭俊萍. 玉米自交系花丝生命力的测定[J]. 种子科技, 2001, 19(6): 350-350.
- Song C Y, Peng J P. Determination of Vitality of Maize Inbred Lines [J]. Seed Science and Technology, 2001, 19(6): 350-350. (in Chinese)
- [35] 尹小刚, 王 猛, 孔管铨, 等. 东北地区高温对玉米生产的影响及对策[J]. 应用生态学报, 2015, 26(1): 186-198.
- Yin X G, Wang M, Kong Q X, et al. Impacts of high temperature on maize production and adaptation measures in Northeast China[J]. The Journal of Applied Ecology, 2015, 26(1): 186-198. (in Chinese)
- [36] Herrero, M. P, Johnson, R. R. High temperature stress and pollen viability of maize[J]. Crop Science, 1980, 20(6): 796-800.
- [37] 张保仁, 董树亭, 等. 高温对玉米子粒淀粉合成及产量的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(1): 38-42.
- Zhang B R, Dong S T, et al. Effect of High Air Temperature during Different Growth Stage on Starch Synthesis in Grain and Yield in Maize (*Zea mays* L.) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(1): 38-42. (in Chinese)
- [38] Jones R J, Roessler J, Ouattar S. Thermal environment during endosperm cell division in maize: effects on number of endosperm cells and starch granules[J]. Crop Science, 1984, 25(5): 830-834.
- [39] 赵丽晓, 雷 鸣, 王 璞, 等. 花期高温对玉米子粒发育和产量的影响[J]. 作物杂志, 2014(4): 6-9.
- Zhao L X, Lei M, Wang P, et al. Effects of high temperature during flowering on grain development and yield of maize[J]. Crop magazine, 2014(4): 6-9. (in Chinese)
- [40] 赵丽晓, 张 萍, 王若男, 等. 花后前期高温对玉米强弱势子粒生长发育的影响[J]. 作物学报, 2014, 40(10): 1839-1845.
- Zhao L X, Zhang P, Wang R N, et al. Effect of High Temperature after Flowering on Growth and Development of Superior and Inferior Maize Kernels[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(10): 1839-1845. (in Chinese)
- [41] 封超年, 郭文善. 小麦花后高温对子粒胚乳细胞发育及粒重的影响[J]. 作物学报, 2000, 26(4): 399-405.
- Feng C N, Guo W S. Effect of high temperature after anthesis on endosperm cell development and grain weight in wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(4): 399-405. (in Chinese)
- [42] 张海艳. 玉米子粒胚乳细胞增殖及其与淀粉充实的关系[J]. 植物生理学报, 2009, 45(2): 149-152.
- Zhang H Y. Endosperm Cell Proliferation and Its Relation to Starch Accumulation in Maize[J]. Plant Physiology Communications, 2009, 45(2): 149-152. (in Chinese)
- [43] Wilhelm, E. P, Mullen, R. E, Keeling, P. L, et al. Heat stress during grain filling in maize: effects on kernel growth and metabolism [J]. Crop Science, 1999, 6(6): 1733-1740.
- [44] Commuri P D, Jones R J. Ultrastructural characterization of maize (*Zea mays* L.) kernels exposed to high temperature during endosperm cell division[J]. Plant Cell & Environment, 1999, 22(4): 375-385.
- [45] Engelenegles G, Jones R J, Phillips R L. DNA Endoreduplication in maize endosperm cells is deduced by high Temperature during the mitotic phase[J]. Crop Science, 2001, 41(4): 1114-1121.
- [46] Hatfield J L, Boote K J, Kimball B A, et al. Climate impacts on agriculture: implications for crop production[J]. Agronomy Journal, 2011, 103(2): 351-370.
- [47] 马旭俊, 朱大海. 植物超氧化物歧化酶(SOD)的研究进展[J]. 遗传, 2003, 25(2): 225-231.
- Ma X J, Zhu D H. Functional roles of the plant superoxide dismutase[J]. Hereditas, 2003, 25(2): 225-231. (in Chinese)
- [48] 孙宁宁, 于康珂, 詹 静, 等. 不同成熟度玉米叶片抗氧化生理对高温胁迫的响应[J]. 玉米科学, 2017(5): 77-84.
- Sun N N, Yu K K, Zhan J, et al. Responses of antioxidant physiology of maize leaves with different maturity to high temperature stress [J]. Journal of Maize Sciences, 2017(5): 77-84. (in Chinese)
- [49] 于康珂, 孙宁宁, 詹 静, 等. 高温胁迫对不同热敏型玉米品种雌雄穗生理特性的影响[J]. 玉米科学, 2017(4): 84-91.
- Yu K K, Sun N N, Zhan J, et al. Effect of high temperature stress on physiological characteristics of tassel and ear in different maize varieties[J]. Journal of Maize Sciences, 2017(4): 84-91. (in Chinese)
- [50] 郭培国, 李荣华. 夜间高温胁迫对水稻叶片光合机构的影响[J]. 植物学报, 2000, 42(7): 673-678.
- Guo P G, Li R H. Effects of high nocturnal temperature on photosynthetic organization in rice leaves[J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(7): 673-678. (in Chinese)
- [51] 康绍忠, 张建华. 土壤水分与温度共同作用对植物根系水分传导的效应[J]. 植物生态学报, 1999, 23(3): 211-219.
- Kang S Z, Zhang J H. Combined effects of soil water content and temperature on plant root hydraulic conductivity[J]. Acta Phytocologica Sinica, 1999, 23(3): 211-219. (in Chinese)
- [52] Pareek A, Singla S L, Grover A. Protein alterations associated with salinity, desiccation, high and low temperature stresses and abscisic acid application in Lalnakanda, a drought-tolerant rice cultivar [J]. Current Science, 1998, 75(11): 1170-1174.
- [53] Maestri E, Klueva N, Perrotta C, et al. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals[J]. Plant Molecular Biology, 2002, 48(5-6): 667.
- [54] Cheikh N, Jones R J. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress (Role of Cytokinin/Abscisic Acid Balance) [J]. Plant Physiology, 1994, 106(1): 45.
- [55] Phang T H, Shao G, Liao H, et al. High external phosphate (Pi) increases sodium ion uptake and reduces salt tolerance of 'Pi-tolerant' soybean [J]. Physiologia Plantarum, 2009, 135(4): 412-425.
- [56] Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. Ecotoxicology & Environmental Safety, 2005, 60(3): 324-349.

(责任编辑: 栾天宇)