

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.00857

玉米花期高温响应的基因型差异及其生理机制

赵龙飞 李潮海* 刘天学 王秀萍 僧珊珊 潘 旭

河南农业大学农学院 / 农业部玉米区域技术创新中心, 河南郑州 450002

摘 要: 以耐热基因型浚单 20 和热敏感基因型驻玉 309 为材料, 分别于花前(吐丝前 0~8 d)和花后(吐丝后 0~8 d)高温处理, 研究了对产量的影响及其生理机制。结果表明, 花后高温胁迫使 2 个基因型玉米花粉活力和籽粒 ATP 酶活性均下降, 其中驻玉 309 下降达显著水平; 高温胁迫导致 2 个基因型玉米产量显著下降, 浚单 20 产量下降幅度小于驻玉 309, 且花后高温处理影响大于花前处理。花前和花后高温胁迫均使浚单 20 叶片的 SOD、POD 和 CAT 活性显著升高, 而花前高温使驻玉 309 叶片 SOD、POD 活性升高, CAT 活性下降, 花后高温使驻玉 309 叶片 SOD、POD 和 CAT 的活性均下降。高温处理使 2 个基因型丙二醛(MDA)含量升高, 浚单 20 升高的幅度显著小于驻玉 309。高温胁迫降低了 2 个基因型的叶片光合速率, 浚单 20 减小的幅度显著小于驻玉 309。高温胁迫使浚单 20 的根系活力显著升高, 驻玉 309 的根系活力显著降低。结果提示, 在高温胁迫下保持较强的根系活力、叶片较高的光合速率和抗氧化能力及籽粒 ATP 酶活性是耐热玉米基因型具有较高产量的重要生理原因, 也是耐高温胁迫的重要生理特征。

关键词: 玉米; 基因型; 高温; 产量; 生理机制

Genotypic Responses and Physiological Mechanisms of Maize (*Zea mays* L.) to High Temperature Stress during Flowering

ZHAO Long-Fei, LI Chao-Hai*, LIU Tian-Xue, WANG Xiu-Ping, SENG Shan-Shan, and PAN Xu

Agronomy College, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

Abstract: High temperature is one of the key limiting factors leading to serious yield reduction in maize production. The effect of high temperature treatments during flowering (0–8 d before silking and 0–8 d after silking) on yield and physiological response was investigated using heat-tolerant maize genotype Xundan 20 and heat-sensitive maize genotype Zhuyu 309. The results showed that high temperature treatment significantly reduced pollen fertility rate in heat-sensitive genotype, but the effect was similar to that of control in heat-tolerant genotype. The heat-sensitive genotype had a significant reduction in grain yield with a longer reduction rate under the treatment after flowering than before flowering, which was less affected for heat-tolerant genotype. The heat-stress treatment significantly increased the activities of enzymes for the leaves for the heat-tolerant genotype, while decreased the activities of enzymes involved in antioxidant system in heat-sensitive genotype. High temperature reduced photosynthetic rate in ear leaves and ATPase activity in kernels for both the heat-sensitive and heat-tolerant genotypes, but the decrease was not significant for the heat-tolerant genotype. High temperature increased malondialdehyde content in ear leaves and reduced root activity for heat-sensitive genotype. However, root activity of heat-tolerant genotypes increased significantly under high temperature. These results suggested that higher root activity, higher ATPase activity in kernels, and higher photosynthetic rate and activities of antioxidant enzymes in leaves would be important physiological traits leading to a higher grain yield for a heat-tolerant maize genotype.

Keywords: Maize; Genotype; High temperature; Yield; Physiological mechanism

温度是作物生长发育和产量形成的必要条件之一, 只有在适宜的温度条件下, 作物才能够良好地生长发育而实现高产。进入 21 世纪以来, 随着“温室

效应”的不断加剧^[1], 短期异常高温频繁发生, 成为制约农业生产的重要非生物胁迫之一^[2]。在大气 CO₂ 浓度升高, 气候变暖的条件下, 我国玉米带大多数

本研究由国家现代农业产业技术体系建设专项(NYCYTX-02), 河南省重大公益性项目(091100910100)和国家公益性行业(气象)科研专项(GYHY201006041)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 李潮海, E-mail: lichao hai2005@yahoo.com.cn, Tel: 0371-63555629

第一作者联系方式: E-mail: zhaolongfei4992266@163.com

Received(收稿日期): 2011-11-04; Accepted(接受日期): 2012-01-19; Published online(网络出版日期): 2012-03-05.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120305.1037.006.html>

地点的模拟产量将大幅度下降,其中西南玉米区和黄淮海夏玉米区减产幅度最大^[3]。抽雄吐丝期被认为是玉米对高温胁迫最敏感时期之一^[4],此时遭受高温胁迫可造成花粉丧失萌发能力,易形成秕粒,导致结实率和粒重降低而使产量严重下降^[5];同时,玉米的生理过程也会出现相应的变化,如抗氧化酶活性升高,净光合速率下降和MDA含量增加^[6-7]等。本课题组前期研究结果表明,玉米苗期对高温胁迫的响应存在显著基因型差异^[8]。但目前为止,缺乏花期高温胁迫对不同基因型玉米响应的生理机制研究。因此,本文比较研究了不同热敏感基因型玉米对花期前后高温胁迫的响应差异及其生理机制,以期为耐高温玉米新品种选育和利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

2010年和2011年在郑州河南农业大学科教园区盆栽本课题组筛选出的玉米品种浚单20(XD20,耐热基因型),驻玉309(ZY309,热敏感基因型)^[8]。盆直径35 cm,高30 cm,盆土含有机质0.83%、水解氮61.5 mg kg⁻¹、速效磷22.6 mg kg⁻¹、速效钾133.3 mg kg⁻¹。每品种种植150盆,每盆留苗1株,摆盆密度4株 m⁻²。播种前,每盆施复合肥(N 25%、P₂O₅ 18%、K₂O 12%) 12 g;大喇叭口期,每盆追施尿素3 g。

参照张吉旺等^[7]的方法,用长、宽、高分别为3、4和3 m的角铁制成生长箱的框架,固定于田间,周围用透光率95%的树脂薄膜围住,顶部密封80%,均匀留出20%的空隙,以利于气体交换。用鼓风机通过PVC管道向生长箱内供应热空气,PVC管道上钻有20个直径2 cm的小孔,使生长箱内的温度上升均匀,通过改变电热板的功率来调节生长箱内温度。各温度处理的土壤水分保持在田间最大持水量的75%左右。生长箱加热处理的时间为7:00~18:00。每天11:00分别用Lx-101照度计、便携式红外线CO₂分析仪测定玉米群体内第一果穗穗位处的光照强度、CO₂浓度,连续测定16 d,增温对玉米群体小气候的影响见表1。用温湿度自动记录仪记录温度和湿度。处理期间日平均气温、最高气温、最低气温和湿度见图1。设计吐丝前8 d至吐丝(T1)和吐丝至吐丝后8 d(T2)2个高温处理时期,以生长箱不加热为对照(CK)。处理结束后拆除增温装置使植株自然生长。

由图1可知,2010年高温处理的日平均温度、

日平均最高温度和日平均最低温度分别比对照高2.9~4.9℃、3.4~6.9℃和0.1~0.9℃,日均温达到35℃以上的天数有8 d。2011年高温处理的日平均温度、日平均最高温度和日平均最低温度分别比对照高3.0~4.1℃、3.2~6.3℃和0.1~1.4℃,日均温达到35℃以上的天数有11 d。加热生长箱内的CO₂浓度、光照强度、相对湿度与不加热生长箱基本一致(表1)。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 花粉活力测定 在T2处理中,采用套袋的方法,于每天上午9:00定时采集花粉,混合均匀后采用氯化三苯基四氮唑(TTC)法测定花粉活力^[9],连续测定3 d。

1.2.2 叶片光合速率 高温处理期间每隔4 d选取生长一致的穗位叶,用LI-6400光合测定仪测定叶片光合速率,各处理重复测定6叶。

1.2.3 叶片抗氧化酶活性和丙二醛(MDA)含量 从高温处理开始每隔4 d取3株穗位叶测定抗氧化酶活性和丙二醛含量。采用氮蓝四唑(NBT)法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性^[10],采用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性^[11],采用过氧化氢法测定过氧化氢酶(CAT)活性^[11],采用硫代巴比妥酸法测定MDA含量^[12]。

1.2.4 籽粒ATP酶活性 T2处理结束时,取3株玉米的籽粒采用孔庆泉等^[13]的方法测定籽粒ATP酶活性,各处理重复测定3次。

1.2.5 根系活力 从高温处理开始每隔4 d取3株根,用改良TTC法测定根系活力^[14]。

1.2.6 雌雄间隔期(ASI) 调查各处理的抽雄日期(60%以上的植株雄穗抽出2 cm左右的日期)、吐丝日期(60%以上的植株花丝露出苞叶2 cm左右),并计算雌雄间隔天数。

1.2.7 考种与计产 成熟期每处理取5盆,单株收获考种计产。

1.3 数据分析

2年的试验结果趋势基本一致,故合并分析生理指标数据。用SPSS13.0软件统计分析数据,用Duncan's检验处理间差异性($P=0.05$),用Sigmaplot软件绘制图表。

2 结果与分析

2.1 花期高温对不同基因型玉米花粉活力的影响

吐丝后高温处理(T2)对玉米花粉活力的影响因基因型不同而存在较大差异(图2)。耐热基因型浚单20受高温影响较小,花粉活力比对照降低10.3%;

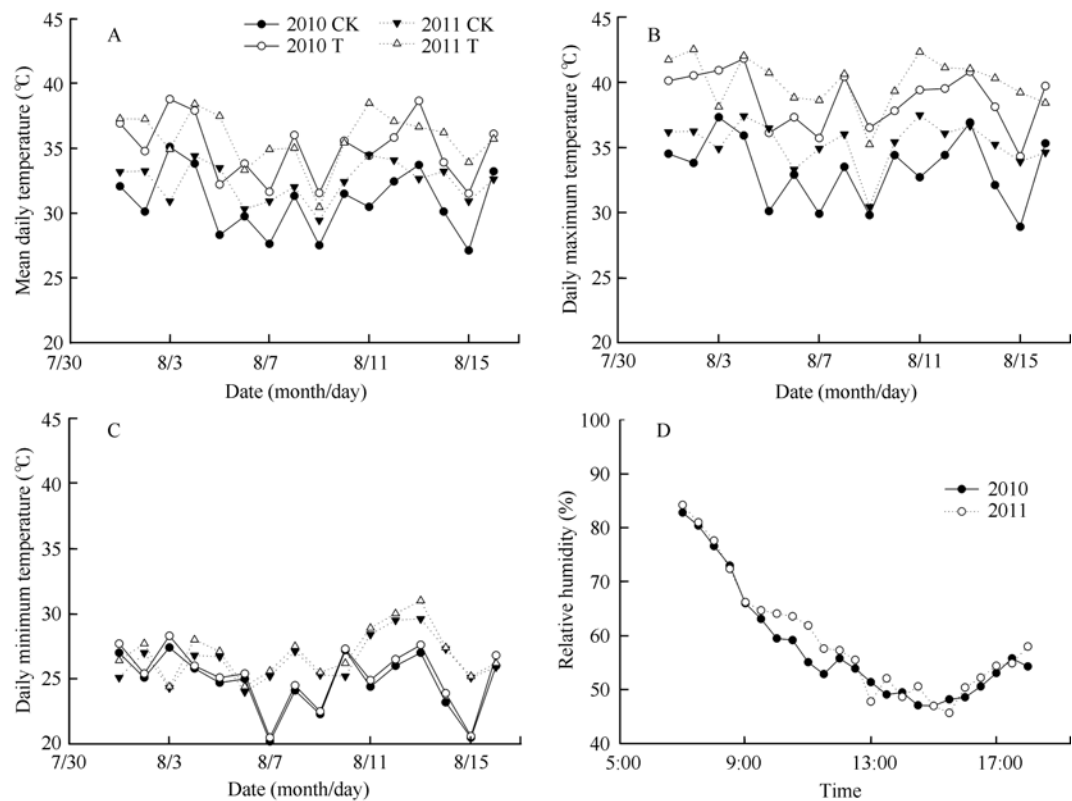


图 1 玉米花期高温处理期间的日平均气温(A)、日最高气温(B)、日最低气温(C)和湿度的日变化(D)
Fig. 1 Mean daily air temperature (A), daily maximum temperature (B), daily minimum temperature (C), and daily change of relative humidity (D) under heat stress during flowering

表 1 花期高温处理对小气候的影响
Table 1 Effect of heat stress on microclimate

年份 Year	处理 Treatment	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	光照强度 Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$)	相对湿度 Relative humidity (%)
2010	对照 CK	337.8 a	1079.2 a	66.2 a
	高温处理 Heat stress during flowering	338.7 a	1025.4 a	66.9 a
2011	对照 CK	357.3 a	1065.4 a	68.5 a
	高温处理 Heat stress during flowering	356.6 a	1022.9 a	68.1 a

同一栏内标以不同的字母的值在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。
Values followed by a different letter within the same column are significantly different at $P = 0.05$.

而热敏感基因型驻玉 309 受高温影响较大, 花粉活力比对照降低 28%。

2.2 花期高温对不同基因型玉米产量的影响

花期前后是玉米雌雄穗生长发育和籽粒形成的关键时期, 高温胁迫导致败育花增加, 结实率降低, 穗粒数显著降低。两年的试验结果(表 2)表明, 高温处理对浚单 20 和驻玉 309 的籽粒产量、穗粒数均有显著影响。花前高温处理使浚单 20 和驻玉 309 的籽粒产量分别比对照降低 11.0%~13.0%和 20.7%~22.0%, 穗粒数分别比对照降低 10.2%~12.3%和 16.2%~21.0%。花后高温处理使浚单 20 和驻玉 309 的籽粒产量分别比对照降低 21.9%~23.0%和 35.8%~36.0%,

穗粒数分别比对照降低 20.4%~22.0%和 33.3%~34.0%。高温胁迫下玉米行粒数减少, 导致穗粒数降低, 进而产量降低。花后高温处理的影响大于花前高温处理。高温处理对驻玉 309 籽粒产量的影响大于浚单 20。

2.3 花期高温对不同基因型玉米叶片生理特性的影响

2.3.1 对穗位叶光合速率的影响 高温胁迫下 2 个供试基因型穗位叶净光合速率均随处理时间的延长逐渐下降, 但下降幅度因基因型的耐热性和处理时间不同而异(图 3)。高温胁迫 4 d, 耐热基因型浚单 20 花前和花后高温处理的穗位叶光合速率分别比

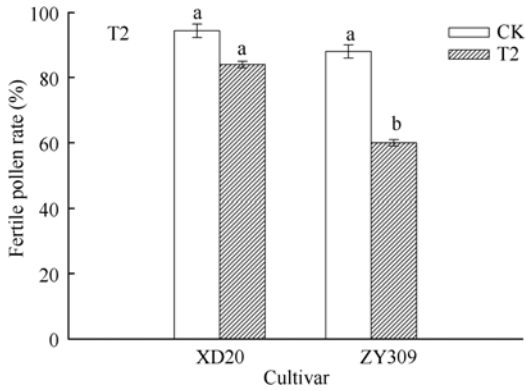


图 2 花期高温处理对不同基因型玉米花粉活力的影响
Fig. 2 Pollen fertility of different genotypes of maize under high temperature during flowering
XD20: 浚单 20; ZY309: 驻玉 309; T2: 吐丝后 0~8 d 高温胁迫。
同一品种内标以不同字母的柱高在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。
XD20: Xundan 20; ZY309: Zhuyu 309; T2: heat stress during 0–8 d after silking. Bars superscripted by a different letter for the same cultivar are significantly different at $P = 0.05$.

照下降 5.8%和 9.6%, 而热敏感基因型驻玉 309 分别比对照下降 11.3%和 18.9%; 高温胁迫 8 d, 耐热基因型浚单 20 花前和花后处理的穗位叶光合速率分别比对照下降 6.5%和 10.3%, 而热敏感基因型驻玉 309 分别比对照下降 15.2%和 20.3%。可见耐热基因型在高温处理下穗位叶光合速率的下降幅度明显小于热敏感基因型。

2.3.2 对叶片抗氧化酶活性和 MDA 含量的影响

由图 4 可见, 高温处理显著增加了耐热基因型浚单 20 的抗氧化酶活性, 花前高温处理的 SOD、POD 和 CAT 活性在胁迫 4 d 时分别比对照高 68.0%、54.1%和 16.2%, 花后高温处理的 SOD、POD 和 CAT 活性在胁迫结束时分别比对照高 51.7%、96.4%和 13.0%; 花前高温处理显著降低了热敏感基因型驻玉 309 的 CAT 活性, 胁迫 4 d 和胁迫结束时分别比

表 2 花期高温处理对不同基因型玉米产量及其构成因素的影响
Table 2 Effect of high temperature during flowering on grain yield and its components

年份 Year	品种 Cultivar	处理 Treatment	产量 Yield (kg hm ⁻²)	秃顶长 Barren length (cm)	穗粒数 Kernels per ear
2010	浚单 20 XD20	对照 CK	12960 a	0.2 a	619.8 a
		T1	11520 b	0.7 b	555.8 b
		T2	10121 c	1.3 c	493.5 c
	驻玉 309 ZY309	对照 CK	12780 a	0.2 a	557.7 a
		T1	10140 b	0.9 b	467.2 b
		T2	8205 c	1.8 c	371.9 c
2011	浚单 20 XD20	对照 CK	12096 a	0.2 a	629.2 a
		T1	10525 b	0.8 b	551.8 b
		T2	9314 c	1.5 c	490.9 c
	驻玉 309 ZY309	对照 CK	11949 a	0.3 a	580.8 a
		T1	9320 b	0.9 b	458.6 b
		T2	7647 c	2.1 c	383.2 c

同一栏同一品种内标以不同字母的值在 $P = 0.05$ 水平上差异显著; T1:吐丝前 0~8 d 高温胁迫; T2: 吐丝后 0~8 d 高温胁迫。
Values followed by different letters within the same column for a cultivar are significantly different at $P = 0.05$; T1: heat stress during 0–8 d before silking; T2: heat stress during 0–8 d after silking.

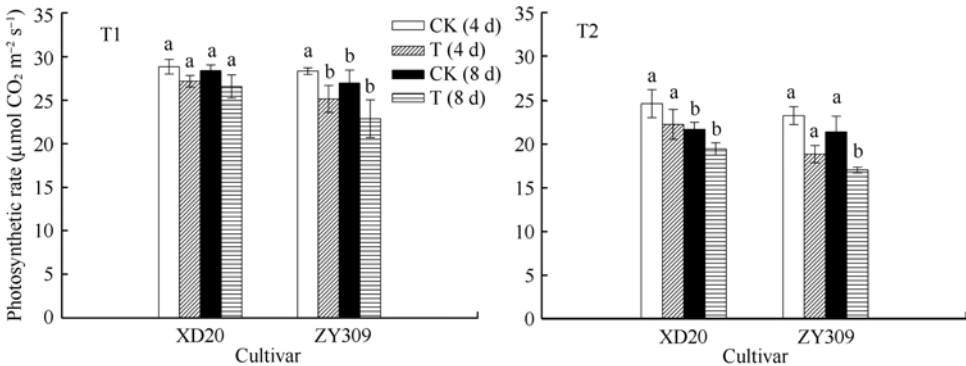


图 3 花期高温处理对不同基因型玉米穗位叶光合速率的影响
Fig. 3 Photosynthetic rate of the ear-leaf of different genotypes of maize under high temperature during flowering
XD20: 浚单 20; ZY309: 驻玉 309; T1: 吐丝前 0~8 d 高温胁迫; T2: 吐丝后 0~8 d 高温胁迫; 同一品种内标以不同的字母的柱高在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。
XD20: Xundan 20; ZY309: Zhuyu 309; T1: heat stress 0–8 d before silking; T2: heat stress during 0–8 d after silking. Bars superscripted by a different letter for the same cultivar are significantly different at $P = 0.05$.

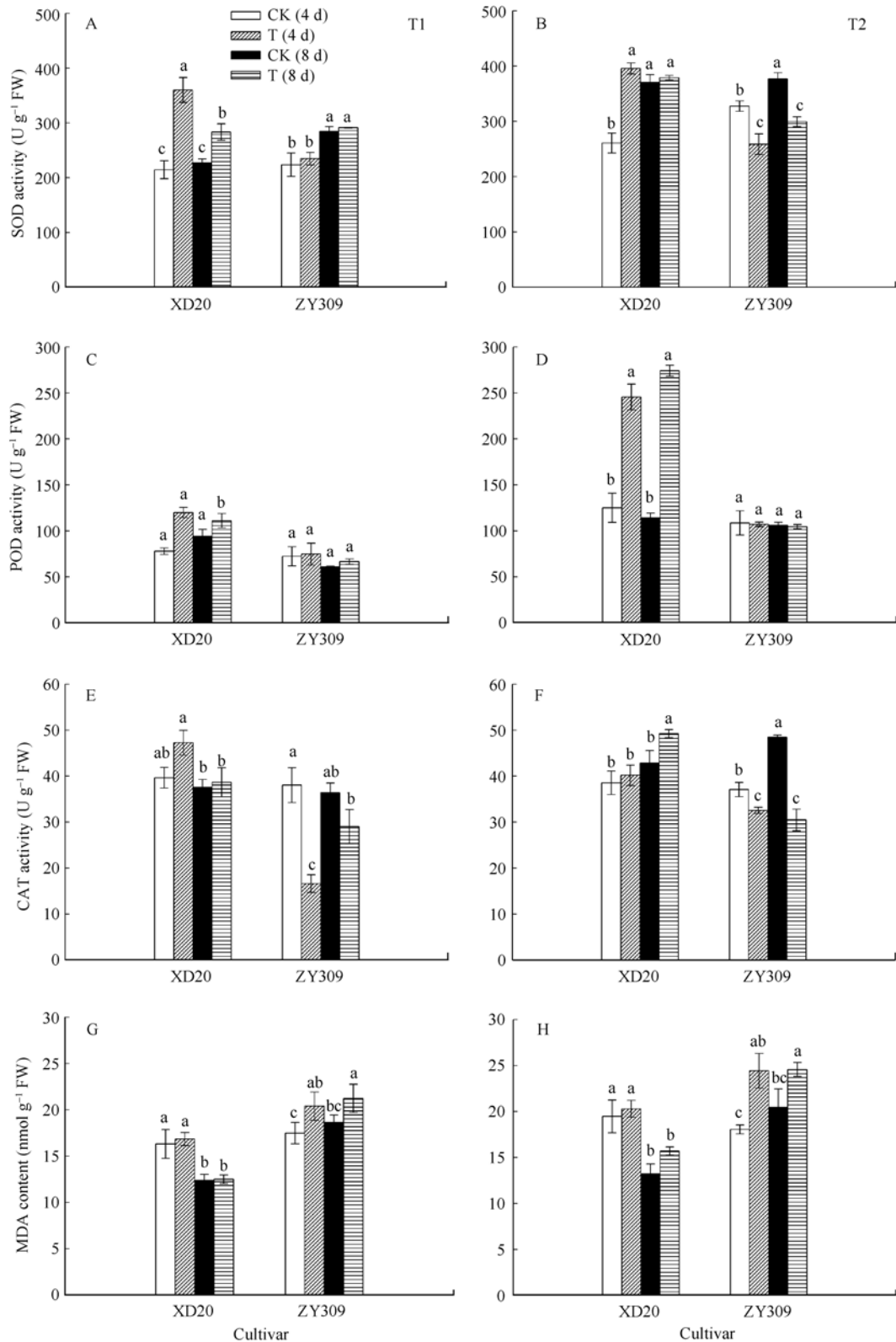


图 4 花期高温处理对不同基因型玉米叶片 SOD(A, B)、POD(C, D)、CAT(E, F)活性和 MDA 含量(G, H)的影响

Fig. 4 Activities of SOD (A, B), POD (C, D), CAT (E, F), and MDA content (G, H) in leaves of different genotypes of maize under high temperature during flowering
XD20: 浚单 20; ZY309: 驻玉 309; T1: 吐丝前 0~8 d 高温胁迫; T2: 吐丝后 0~8 d 高温胁迫; 同一品种内标以不同字母的柱高在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。

XD20: Xundan 20; ZY309: Zhuyu 309; T1: heat stress during 0~8 d before silking; T2: heat stress during 0~8 d after silking. Bars super-scripted by a different letter for the same cultivar are significantly different at $P = 0.05$.

对照降低 56.3% 和 20.2%; 花后高温处理显著降低了热敏感基因型驻玉 309 的 SOD 和 CAT 活性, 胁迫 4 d 时分别比对照降低 21% 和 12.3%, 在胁迫结束时分别比对照降低 20.6% 和 37.0%。

高温处理显著增加了热敏感基因型驻玉 309 叶片的 MDA 含量, 花前 4 d、8 d 和花后 4 d、8 d 分别较对照高出 16.6%、13.9%、35.4% 和 20.3%, 差异均达显著水平。耐热基因型浚单 20 在高温处理下叶片 MDA 含量高于对照, 但差异不显著(图 4-G, H)。再次表明耐热基因型在高温胁迫下具有较高的抗氧化能力。

2.4 花期高温对不同基因型玉米籽粒 ATPase 活性的影响

由图 5 可见, 花后高温处理显著降低了热敏感基因型驻玉 309 的 ATP 酶活性, 较对照降低 25.5%, 耐热基因型浚单 20 的 ATP 酶活性也降低, 但与对照无显著差异。表明高温下耐热基因型具有较高的籽粒 ATP 酶活性。

2.5 花期高温对不同基因型玉米根系活力的影响

花期高温处理降低了热敏感基因型驻玉 309 的根系活力, 但显著提高了耐热基因型浚单 20 的根系活力(图 6)。花前高温处理 4 d 时, 热敏感基因型驻玉 309 的根系活力较对照下降 60.8%, 耐热基因型浚单 20 较对照上升 146%; 花前高温处理 8 d 时, 热敏感基因型驻玉 309 的根系活力较对照下降 69.7%, 耐热基因型浚单 20 较对照上升 90.1%; 花后高温处理 4 d 时, 耐热基因型浚单 20 的根系活力较对照增加 59.9%, 热敏感基因型驻玉 309 较对照降低 41.8%, 花后高温处理 8 d 时, 热敏感基因型驻玉 309 的根系

活力较对照下降 34.8%, 耐热基因型浚单 20 较对照上升 22%; 表明高温胁迫下耐热基因型比热敏感基因型具有较高的根系活力。

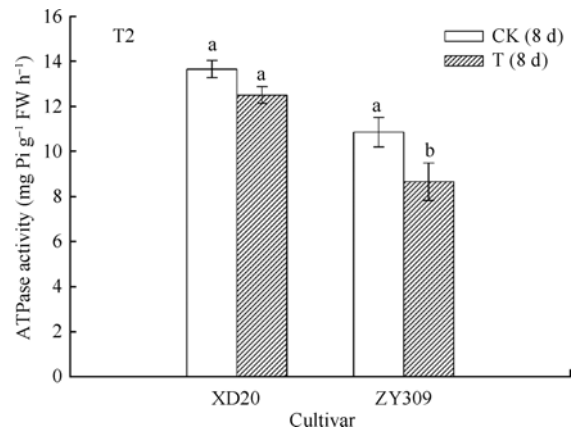


图 5 花期高温处理对不同基因型玉米籽粒 ATPase 活性的影响
Fig. 5 ATPase activity in grains of different genotypes of maize under high temperature during flowering
XD20: 浚单 20; ZY309: 驻玉 309; T2: 吐丝后 0~8 d 高温胁迫; 同一品种内标以不同字母的柱高在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。
XD20: Xundan 20; ZY309: Zhuyu 309; T2: heat stress during 0~8 d after silking. Bars superscripted by a different letter for the same cultivar are significantly different at $P = 0.05$.

2.6 花期高温对不同基因型玉米雌雄间隔期的影响

花期高温处理延长了 2 个供试基因型的抽雄吐丝间隔期, 在基因型间存在明显差异(表 3)。热敏感基因型驻玉 309 雌雄间隔期较对照延长 2.7 d; 耐热基因型浚单 20 雌雄间隔期较对照延长 1 d, 均与对照差异显著。表明高温胁迫对耐热基因型 ASI 的影响小于热敏感基因型。

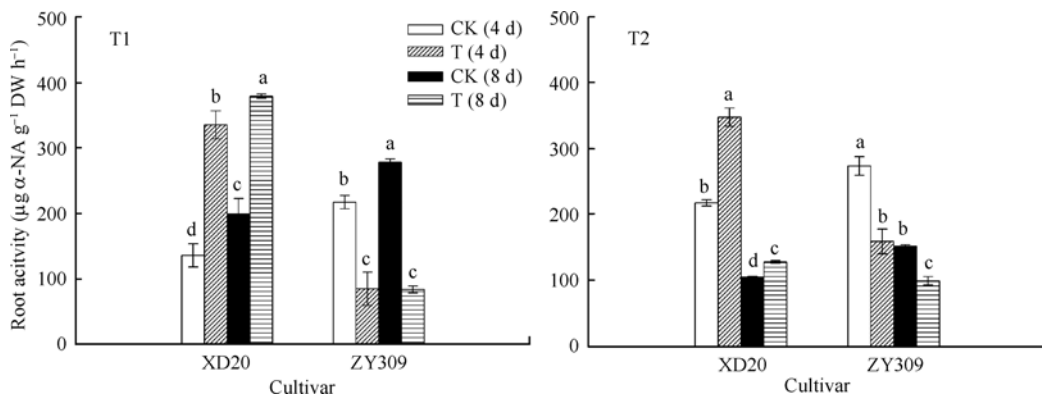


图 6 花期高温对不同基因型玉米根系活力的影响

Fig. 6 Root activity of different genotypes of maize under high temperature during flowering
XD20: 浚单 20; ZY309: 驻玉 309; T1: 吐丝前 0~8 d 高温胁迫; T2: 吐丝后 0~8 d 高温胁迫。

同一品种内标以不同字母的柱高表示在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。

XD20: Xundan 20; ZY309: Zhuyu 309; T1: heat stress 0~8 d before silking; T2: heat stress during 0~8 d after silking.
Bars superscripted by a different letter for the same cultivar are significantly different at $P = 0.05$.

表 3 花前高温对不同基因型玉米雌雄间隔期的影响
Table 3 ASI of different genotypes of maize under 8 d pre-anthesis high temperature treatment (d)

品种 Cultivar	处理 Treatment	
	对照 CK	T1
浚单 20 Xundan 20	1.1 c	2.1 b
驻玉 309 Zhuyu 309	2.4 b	5.1 a

T1: 吐丝前 0~8 d 高温胁迫; 同一品种内标以不同的字母的值在 $P = 0.05$ 水平上差异显著。
T1: heat stress during 0–8 d before silking. Values followed by a different letter for the same cultivar are significantly different at $P = 0.05$.

3 讨论

通过对花期前后高温处理下不同耐热性玉米基因型产量及其构成因素的分析发现, 高温胁迫导致玉米穗粒数减少, 降低籽粒产量。光合产物是籽粒灌浆的主要碳源之一^[15], 没有长时间高强度的光合产物提供, 高产就不能实现^[13]。大喇叭口期到成熟期高温处理导致的玉米叶片光合速率显著降低是玉米产量降低的主要原因^[7]。籽粒中ATP酶活性与物质运转及籽粒充实的关系密切^[16], 籽粒ATP酶活性随玉米产量潜力的提高而增加^[13]。本研究表明, 高温处理降低光合产物的形成和籽粒中ATP酶的活性, 也降低光合产物向籽粒的运转。吐丝后高温处理降低热敏感基因型籽粒ATP酶活性, 而对耐热基因型籽粒ATP酶活性影响较小, 耐热玉米基因型在高温下仍保持着较高的物质生产能力, 从而保证了籽粒的灌浆。高温处理后热敏感基因型减产的幅度显著大于耐热基因型。热敏感基因型减产的主要原因是花粉败育和雌雄间隔期延长而导致的结实率下降。在高温下耐热性强的玉米基因型花粉败育率低, 表明其对高温反应不敏感, 反之耐热性则弱。

超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)是酶促活性氧清除系统的主要组成成分, 对防止膜脂过氧化, 减轻逆境造成的膜损伤和延缓植物衰老有重要作用^[17]。张仁和等^[18]研究发现, 干旱胁迫导致玉米叶片的SOD、POD、CAT活性先升高后降低。也有研究表明, 高温胁迫导致水稻叶片的膜透性增强, 游离脯氨酸累积, SOD、POD和CAT活性升高^[19]。后期高温导致小麦叶片和根系中SOD和POD活性先升高后下降, 且叶片酶活性下降较早, 下降的幅度也较大^[20]。在高温胁迫下, 玉米叶片SOD、POD、CAT活性升高, 膜脂过氧化产物MDA的含量增加^[6]。本研究观察到, 高温提高了耐热基因型的SOD、POD和CAT活性, 且MDA含量增加, 这

与前人的研究结果一致。花前高温处理使热敏感玉米基因型CAT活性显著下降, 花后高温处理显著降低其SOD和CAT活性。表明花期前后高温胁迫对不同耐热性玉米基因型叶片的抗氧化系统保护酶活性的影响不同, 高温胁迫下叶片抗氧化系统保护酶活性强可能是耐热基因型的一个重要生理特征。

根系是植物的吸收器官, 根系活力直接影响地上部分的生长发育和产量形成^[21]。大喇叭口期到成熟期高温处理导致玉米根系衰老和死亡加速^[22]。本研究观察到, 花期前后高温胁迫显著降低热敏感基因型的根系活力, 而耐热基因型的根系活力则显著增加, 由此可见, 高温胁迫下保持较高的根系活力可能是玉米耐热性的又一重要生理特征。

4 结论

花期前后高温胁迫导致玉米产量显著降低, 与花粉育性下降和抽雄吐丝间隔增大导致的结实率降低密切相关。高温对玉米结实的影响因基因型和高温处理时间的不同而异, 耐热性基因型结实性的下降显著小于热敏感基因型, 吐丝后 0~8 d 高温处理显著大于吐丝前 0~8 d 高温处理。高温胁迫下耐热玉米基因型比热敏感玉米基因型具有较高的根系活力、较强的抗氧化酶活性和较低的 MDA 含量。耐热基因型在高温处理下穗位叶光合速率的下降幅度明显小于热敏感基因型, 且耐热基因型具有较高的籽粒 ATP 酶活性。因此, 在高温胁迫下保持较强的根系活力、较高的抗氧化酶活性、较强的光合作用和较高的籽粒 ATP 酶活性是耐热玉米基因型的重要生理特征。

References

[1] IPPC. Climate Change: the Supplementary Report to the IPPC Scientific Assessment. London: Cambridge University Press, 1992
[2] Trenberth K E. Atmospheric moisture residence times and cycling: implications for rainfall rates with climate change. *Clim Change*, 1998, 39: 667–694
[3] Jin Z-Q(金之庆), Ge D-K(葛道阔), Zheng X-L(郑喜莲), Chen H(陈华). Assessing the potential of global climate change on maize production in China. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1996, 22(5): 513–524 (in Chinese with English abstract)
[4] Mitchell J C, Petolino J F. Heat stress effect on isolated reproductive organs of maize. *Plant Physiol*, 1988, 133: 625–628
[5] Yang J C, Zhang J H. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytol*, 2006, 169: 223–236
[6] Zhang B-R(张保仁). Studies on Effect of High Temperature on

- Yield and Quality and Regulation in Maize (*Zea mays* L.). PhD Dissertation of Shandong Agricultural University, 2003 (in Chinese with English abstract)
- [7] Zhang J-W(张吉旺), Dong S-T(董树亭), Wang K-J(王空军), Liu P(刘鹏), Hu C-H(胡昌浩). Effects of increasing field temperature on photosynthetic characteristics of summer maize. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2008, 19(1): 81–86 (in Chinese with English abstract)
- [8] Hu X-L(胡秀丽), Li Y-H(李艳辉), Yang H-R(杨海荣), Liu Q-J(刘全军). Heat shock protein 70 may improve the ability of antioxidant defense induced by the combination of drought and heat in maize leaves. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2010, 36(4): 636–644 (in Chinese with English abstract)
- [9] Wang Y-Z(王艳哲), Cui Y-H(崔彦宏), Zhang L-H(张丽华), Li J-C(李金才). Comparative study on methods for testing pollen viability of maize. *J Maize Sci* (玉米科学), 2010, 18(3): 173–176 (in Chinese with English abstract)
- [10] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 1980, 31: 491–543
- [11] Zhang X-Z(张宪政). Crop Physiology Research Method (作物生理研究法). Beijing: Agriculture Press, 1992. pp 140–142, 197–198 (in Chinese)
- [12] Zhao S-J(赵世杰), Xu C-C(许长成), Zou Q(邹琦), Meng Q-W(孟庆伟). Improvements of method for measurement of malondialdehyde in plant tissues. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1994, 30(3): 207–210 (in Chinese)
- [13] Sun Q-Q(孙庆泉), Wu Y-Q(吴元奇), Hu C-H(胡昌浩), Dong S-T(董树亭), Rong T-Z(荣廷昭), Zhang Y(张颖). Physiological activities and multiplication of endosperm cell at filling stage of kernels with different yield potential in maize. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(5): 612–618 (in Chinese with English abstract)
- [14] Zou Q(邹琦). Guide to Physiological and Biochemical Experiments (植物生理生化实验指导). Beijing: China Agriculture Press, 1995. pp 30–31 (in Chinese)
- [15] Plaut Z, Butow B J, Blumenthal C S, Wrigley C W. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Res*, 2004, 86: 185–198
- [16] Yang J-C(杨建昌), Wang Z-Q(王志琴), Lang Y-Z(郎有忠), Zhu Q-S(朱庆森). ATPase activity in the developing grain and its regulation in intersubspecific hybrid rice. *J Yangzhou Univ* (Nat Sci)(扬州大学学报·自然科学版), 1998, 1(1): 13–17 (in Chinese with English abstract)
- [17] Blum A, Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci*, 1981, 21: 43–47
- [18] Zhang R-H(张仁和), Zheng Y-J(郑友军), Ma G-S(马国胜), Zhang X-H(张兴华), Lu H-D(路海东), Shi J-T(史俊通), Xue J-Q(薛吉全). Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2011, 31(5): 1303–1311 (in Chinese with English abstract)
- [19] Vettakkorumakankav N N, Falk D, Saxena P, Fletcher R A. A crucial role for gibberellins in stress protection of plants. *Plant Cell Physiol*, 1999, 40: 542–548
- [20] Guo T-C(郭天财), Wang C-Y(王晨阳), Zhu Y-J(朱云集), Wang H-C(王化岑), Li J-X(李九星), Zhou J-Z(周继泽). Effects of high temperature on the senescence of root and top-partial of wheat plant in the later stage. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1998, 24(6): 957–962 (in Chinese with English abstract)
- [21] Huang S-M(黄升谋), Zou Y-B(邹应斌). Effects of sink source ratio on roots and leaves senescence in hybrid rice. *J Hunan Agric Univ* (Nat Sci) (湖南农业大学学报·自然科学版), 2002, 28(3): 192–194 (in Chinese with English abstract)
- [22] Zhang J-W(张吉旺). Effects of Light and Temperature Stress on Physiological Characteristics of Yield and Quality in Maize. PhD Dissertation of Shandong Agricultural University, 2005 (in Chinese with English abstract)