中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture

不同耐/感玉米品种的叶片光合荧光特性、授粉结实和产量构成因素对花期高温的反应

穆心愿，马智艳，张兰薰，付　景，刘天学，丁　勇，夏来坤，张凤启，张　君，齐建双，赵　霞，唐保军

Responses of photosynthetic fluorescence characteristics, pollination, and yield components of maize cultivars to high temperature during flowering

MU Xinyuan, MA Zhiyan, ZHANG Lanxun, FU Jing, LIU Tianxue, DING Yong, XIA Laikun, ZHANG Fengqi, ZHANG Jun, QI Jianshuang, ZHAO Xia, and TANG Baojun

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12357/cjea.20210313

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

耐弱光基因型马铃薯在遮阴条件下的光合和荧光特性分析

Analysis of photosynthetic and fluorescence characteristics of low-light tolerant genotype potato under shade condition

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(8): 1181-1189

新型缓释尿素肥效与功能材料添加量的关系

Effects of adding proportions of functional absorption materials on performance of new slow-release urea

中国生态农业学报(中英文). 2017, 25(5): 740-748

灌浆初期高温胁迫对不同耐热性小麦品种形态和产量的影响

Effect of high temperature stress at early grain-filling stage on plant morphology and grain yield of different heat-resistant varieties of wheat

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(3): 451-461

不同水分供应对甘薯叶片光合与荧光特性的影响及其光响应模型比较

Effects of water supply on photosynthesis and fluorescence characteristics of sweet potato[*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] leaves and comparison of light response models

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(6): 908-918

行距及密度影响玉米密植潜力的干物质累积和产量构成机制

Characteristics of dry matter accumulation and yield formation of dense planting maize in different row spacings

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(5): 652-661

四川地区玉米/大豆带状套作对大豆形态、叶绿素荧光特征及系统产量的影响

Effect of maize/soybean relay strip intercropping system on soybean morphology, chlorophyll fluorescence, and yield in Sichuan area

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(6): 870-879

关注微信公众号，获得更多资讯信息

中国生态农业学报(中英文) 2022 年 1 月 第 30 卷 第 1 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jan. 2022, 30(1): 57−71

DOI: 10.12357/cjea.20210313

穆心愿, 马智艳, 张兰薰, 付景, 刘天学, 丁勇, 夏来坤, 张凤启, 张君, 齐建双, 赵霞, 唐保军. 不同耐/感玉米品种的叶片光合荧光特性、授粉结实和产量构成因素对花期高温的反应[J]. 中国生态农业学报 (中英文), 2022, 30(1): 57−71

MU X Y, MA Z Y, ZHANG L X, FU J, LIU T X, DING Y, XIA L K, ZHANG F Q, ZHANG J, QI J S, ZHAO X, TANG B J. Responses of photosynthetic fluorescence characteristics, pollination, and yield components of maize cultivars to high temperature during flowering[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(1): 57−71

不同耐/感玉米品种的叶片光合荧光特性、授粉结实和产量构成因素对花期高温的反应*

穆心愿[1], 马智艳[1], 张兰薰[1], 付 景[1], 刘天学[2], 丁 勇[1], 夏来坤[1], 张凤启[1], 张 君[1], 齐建双[1], 赵 霞[1**], 唐保军[1**]

(1. 河南省农业科学院粮食作物研究所/河南省玉米绿色精准生产国际联合实验室 郑州 450002; 2. 河南农业大学农学院 郑州 450002)

摘 要: 探讨不同基因型玉米叶片光合荧光特性、授粉结实能力及产量构成对花期高温胁迫及恢复的响应, 以期为未来气候变暖条件下夏玉米稳产高产提供理论依据。采用人工模拟增温试验, 选取 2 个耐热型玉米品种 (‘浚单 20’和‘郑单 958’) 和 2 个热敏感型玉米品种 (‘先玉 335’和‘农华 101’) 为试验材料, 设置花期高温胁迫和大田常温对照 2 个处理, 研究花期高温胁迫及恢复对不同耐热性玉米叶片光合荧光特性、授粉结实能力、干物质积累与分配和产量构成的影响。结果表明, 花期高温胁迫显著降低了玉米穗粒数, 增加了空秆率, 进而导致籽粒产量显著下降, 且耐热型品种产量下降幅度小于热敏感型品种。与对照相比, 花期高温胁迫下耐热型和热敏感型品种穗粒数分别降低 22.25% 和 67.18%, 百粒重分别降低 2.03% 和 5.00%, 空秆率分别增加 206.37% 和 283.00%, 籽粒产量分别降低 31.84% 和 67.33%, 其中穗粒数、空秆率和籽粒产量差异均达显著水平 ($P<0.05$)。花期高温胁迫使得 4 个玉米品种有效绿叶面积和叶绿素含量降低, 光系统 II 受损, 光合性能显著下降; 高温胁迫结束后, 光系统 II 部分参数有所恢复, 叶绿素含量和净光合速率恢复至对照水平。花期高温胁迫对雌穗总小花数、雄穗总小花数和雄穗分枝数影响较小, 但使得散粉持续期缩短, 开花吐丝间隔期拉长, 造成雌雄不遇, 结实率显著降低。花期高温导致的授粉持续期缩短是结实率降低的主要原因。花期高温胁迫显著降低了 4 个玉米品种干物质积累量和干物质向穗 (粒) 的分配比例; 高温胁迫后, 耐热型和热敏感型品种成熟期的单株干物质量分别降低 16.40% 和 25.73%, 籽粒干物质分配比率分别降低 7.08% 和 46.80%, 差异均达显著水平 ($P<0.05$)。花期高温胁迫导致玉米光合性能下降, 雌雄穗协调发育受到抑制, 干物质积累量显著减少, 使得结实率下降, 穗粒数减少, 籽粒产量显著降低。花期高温胁迫对热敏感型品种的产量形成、光合荧光特性、雌雄穗发育和干物质积累与分配的影响均高于耐热型品种。

关键词: 玉米; 花期高温; 光合荧光特性; 授粉结实; 籽粒产量

中图分类号: S513 **开放科学码(资源服务)标识码(OSID):**

* 河南省科技攻关项目 (192102110022)、国家重点研发计划项目 (2017YFD0301101) 和河南省玉米产业技术体系建设专项 (S2015-02-04) 资助

** 通信作者: 赵霞, 主要研究方向为玉米生理生态与精准生产, E-mail: zhaoxia1007@126.com; 唐保军, 主要研究方向为玉米品种评价与遗传育种, E-mail: henan.maize@163.com

穆心愿, 主要研究方向为玉米抗逆评价。E-mail: muxinyuan@163.com

收稿日期: 2021-05-21 接受日期: 2021-07-16

* This study was supported by the Henan Science and Technology Project (192102110022), the National Key R&D Program of China (2017YFD0301101) and the Henan Agriculture (Maize) Research System (S2015-02-04).

** Corresponding authors: ZHAO Xia, E-mail: zhaoxia1007@126.com; TANG Baojun, E-mail: henan.maize@163.com

Received May 21, 2021; accepted Jul. 16, 2021

Responses of photosynthetic fluorescence characteristics, pollination, and yield components of maize cultivars to high temperature during flowering*

MU Xinyuan[1], MA Zhiyan[1], ZHANG Lanxun[1], FU Jing[1], LIU Tianxue[2], DING Yong[1], XIA Laikun[1], ZHANG Fengqi[1], ZHANG Jun[1], QI Jianshuang[1], ZHAO Xia[1**], TANG Baojun[1**]

(1. Cereal Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences / Henan International Joint Laboratory on Maize Precision Production, Zhengzhou 450002, China; 2. Agronomy College, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: High temperatures during the flowering stage are likely to have a significant negative impact on maize growth and development, which is one of the most important factors affecting maize high and stable yield. This study aimed to evaluate the response of photosynthetic fluorescence characteristics, pollination, and yield components of different maize cultivars to high temperatures during the flowering stage to provide a theoretical basis for the stable and high yield of summer maize production under climate warming in the future. This study used heat-resistant maize cultivars, 'XD20' and 'ZD958', and heat-sensitive maize cultivars, 'XY335' and 'NH101', as research materials in a greenhouse. Then the influence of high temperature during the flowering stage (from 7 d before silking to 7 d after silking) on grain yield, leaf photosynthetic fluorescence characteristics, pollination, dry matter mass were investigated. High temperature during flowering significantly reduced the kernel number per ear and significantly increased the blank stem rate of different summer maize cultivars, leading to a significant decrease in grain yield. The grain yield decline of heat-resistant cultivars was less than that of heat-sensitive cultivars. Compared with the control, the kernel number per ear of the heat-resistant and heat-sensitive cultivars under high temperature significantly decreased by 22.25% and 67.18%, respectively, the 100-grain weight decreased by 2.03% and 5.00%, the blank stem rate significantly increased by 206.37% and 283.00%, and the grain yield significantly decreased by 31.84% and 67.33%, respectively. High temperature during flowering reduced effective green leaf area and chlorophyll content, impaired photosystem II, and significantly decreased the photosynthetic performance of the four maize cultivars. Under high-temperature stress, the leaf area of the heat-resistant and heat-sensitive cultivars decreased by 0.79% and 7.46%, the chlorophyll content decreased by 4.53% and 5.16%, the net photosynthetic rate (P_n) decreased by 19.9% and 31.6%, and the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of PS Ⅱ decreased by 0.79% and 1.47%, respectively. After the high-temperature stress, some parameters of photosystem Ⅱ recovered, and chlorophyll content and P_n returned to the control level. High temperatures during flowering had little effect on the tassel branch number, tassel floret number, and ear filament number; but shortened the pollen shedding duration, lengthened the anthesis-silking interval, and significantly reduced the setting rate. Under high-temperature stress at the flowering stage, the tassel branch number of heat-resistant and heat-sensitive cultivars decreased by 4.76% and 13.66%, the tassel floret number decreased by 8.53% and 8.32%, the tear filament number decreased by 6.10% and 7.17%, the pollen shedding duration decreased by 10.81% and 26.94%, the anthesis-silking interval increased by 58.93% and 85.00%, the pollination duration decreased by 17.91% and 58.95%, and the kernel setting rate decreased by 14.77% and 63.10%, respectively. Shortening pollination duration was the main reason for the lower kernel setting rate. High temperature during flowering significantly reduced dry matter mass and the distribution ratio of dry matter to the ear or grain of four maize cultivars. After high-temperature stress, the dry matter mass per plant of heat-resistant and heat-sensitive cultivars decreased by 13.7% and 17.6%, and the distribution ratio of dry matter in the ear decreased by 49.16% and 56.51%, respectively; at maturity, the dry matter mass per plant decreased by 16.40% and 25.73%, and the distribution ratio of dry matter in the grain decreased by 7.08% and 46.80%, respectively. High temperature during flowering decreased the photosynthetic performance, inhibited the coordinated development of male and female panicles, and significantly reduced kernel setting rate, kernel number per ear, and grain yield. Compared with heat-sensitive cultivars, heat-resistant cultivars had higher photosynthetic capacity and pollination fruiting ability under high-temperature stress; their yield was less affected by high temperature.

Keywords: Maize; High temperature during flowering stage; Photosynthetic fluorescence characteristics; Pollination and fruitage; Grain yield

玉米 (*Zea mays*) 起源于以墨西哥为中心的中南美洲热带和亚热带地区, 全生育期都需要较高的温度, 但温度过高 (≥35 ℃) 则不利于其生长, 甚至造成伤害[1]。黄淮海平原是我国重要的夏玉米主产区之一, 该区夏玉米的花期刚好与 7 月中下旬至 8 月上旬的高温天气阶段重合, 易产生比较严重的热害, 造成穗、粒发育异常而减产[2-3]。近年来, 黄淮海地区夏玉米花期高温热害呈频发重发态势, 已成为限制该地区玉米丰产稳产的重要因素[4-5]。玉米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, 花后籽粒灌浆期次之[6-7]。因此, 进一步明确花期高温胁迫对玉米叶片光合荧光特性、雌雄穗发育及产量构成的影响, 对夏玉米耐高温定向育种及抗逆高产稳产栽培管理具有重要指导意义。玉米虽是喜温作物, 但生育期内如果遇到连续 3 d 及以上日最高气温≥35 ℃

的持续高温天气, 则会给植株生长和发育造成不可逆转的损伤, 形成高温热害[4]。当作物生长发育过程中遭遇高温胁迫后, 其各器官的形态、生理生化以及分子过程等均会产生一系列的响应, 最终导致各器官功能部分或完全丧失, 影响作物产量[8]。前人研究表明, 高温胁迫会导致玉米叶片光合系统受损、光合物质生产能力下降[9-11], 雄穗变短、分枝数量和小花数减少[12], 花粉数量减少、形态改变以及活力降低, 散粉持续时间缩短[13-15], 果穗畸形、开花吐丝期间隔拉长、受精率和结实率下降[13-14, 16], 穗粒数和粒重降低, 进而导致产量降低[13, 15-16]。玉米不同生育阶段对高温胁迫的响应不同, 吐丝开花期高温胁迫主要通过影响穗粒数影响产量[13-15], 而籽粒建成期高温胁迫则使穗粒数和粒重均显著降低[17-19]。前人通过在幼苗期[20]、花粒期[12, 21-24] 和籽粒建成期[17] 对不同基因型玉米进行高温胁迫处理, 发现不同基因型玉米的耐高温能力存在显著差异。花期是玉米雌雄穗分化发育、授粉结实以及产量形成的关键时期, 亦是对高温胁迫最为敏感的时期。目前相关研究大多集中在花期高温胁迫对玉米叶片光合特性、物质生产、雌雄穗发育、受精结实及籽粒建成与发育等方面的影响, 而不同基因型玉米的叶片光合荧光特性、授粉结实能力及物质生产与分配特性对花期高温胁迫及恢复的响应机制尚不清楚, 值得进一步研究。在前期研究基础上, 选用耐热性差异较大的两类玉米品种为试验材料, 采用人工模拟增温的方法, 以玉米叶片光合荧光特性和雌雄穗性状对花期前后高温胁迫及恢复响应的基因型差异为切入点, 研究花期高温胁迫对玉米叶片光合荧光特性、雌雄穗发育特性、物质生产与分配及产量形成的影响, 旨在探明花期高温胁迫对不同耐热性玉米品种叶片光合荧光特性、授粉结实及物质生产与分配的影响及其机制, 为耐高温玉米品种选育及耐高温高产稳产栽培技术提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验地概况及材料

试验于 2019 年 6—10 月在河南省农业科学院现代农业科技试验示范基地作物抗逆中心 (河南原阳, 35°01′N、113°42′E, 海拔 63.4 m) 进行。采用池栽, 各试验池规格为 3.25 m (长)×2.40 m (宽)×2.00 m (深), 池面与地面平, 以保证池面以上的小气候与大田相同。供试土壤类型为潮土, 0~20 cm 土层土壤有机质含量 7.69 g·kg^{-1}、全氮含量 0.86 g·kg^{-1}、碱解氮含量 65.50 mg·kg^{-1}、速效磷含量 76.58 mg·kg^{-1}、速效钾含量 181.10 mg·kg^{-1}。

供试材料为本课题组前期筛选出的耐热性差异较大的两类玉米品种, 分别是耐热型品种‘浚单 20’(XD20) 和‘郑单 958’(ZD958), 热敏感型品种‘先玉 335’(XY335) 和‘农华 101’(NH101)[22]。4 个供试玉米品种生育期基本一致, 花期相近, ‘先玉 335’和‘农华 101’的株高较高, 试验期间株高范围在 280~305 cm, ‘浚单 20’和‘郑单 958’的株高较低, 试验期间株高范围在 250~280 cm。试验在池栽池内进行, 每个试验池是 1 个小区, 种植密度为 67 500 株·hm^{-2}, 每个小区种植 4 行, 行距 60 cm。

1.2　试验设计

试验设置 2 个因素, 裂区设计, 温度处理为主因素, 品种为副因素。温度处理设置常温 (对照, CK) 和高温 (HT)2 个处理。常温对照处理与大田环境保持一致; 花期高温处理于玉米 12 叶展时 (吐丝前约 7 d) 开始至吐丝后 7 d 结束, 共处理 15 d。于 6 月 10 日播种, 7 月 28 日进行高温处理, 8 月 11 日高温处理结束, 9 月 28 日收获。高温处理方法: 用钢管制成长×宽×高为 3.4 m×2.5 m×4.0 m 的高温处理生长棚框架, 固定于小区池子上, 于高温处理开始时通过在生长棚框架四周覆盖塑料薄膜 (透光率 95% 以上) 进行升温, 大棚两侧上部各均匀留出 20 cm 高空隙, 用于气体交换, 吐丝后 7 d 拆除薄膜, 结束高温处理, 后期管理及田间小气候与对照一致。对照和高温处理均放置有温度自动记录仪, 记录每天的温度, 记录间隔 10 min。每个处理重复 3 次, 共计 24 个小区。每小区按 N 240 kg·hm^{-2}、P_2O_5 90 kg·hm^{-2} 和 K_2O 90 kg·hm^{-2} 比例施肥, 全部肥料播种时一次性作基肥施入。

由图 1 可知, 每天的气温大致从 6:00 左右开始上升, 至 14:00 左右达最高点, 然后开始下降。图 1A 表明, HT 处理夜间气温与 CK 无明显差异, 但日间气温高于 CK, 在最高温度处差异达到最大, HT 处理日平均最高温度比 CK 高出 2.2 ℃; HT 处理大致在 9:30 温度升至 35 ℃, 至 17:00 温度降到 35 ℃ 以下, 一天中≥35 ℃ 时间大概为 8 h 左右, 而 CK 处理大致在 10:30 温度升到 35 ℃, 至 16:00 温度降至 35 ℃ 以下, 一天中≥35 ℃ 时间大概为 5 h 左右。由图 1B 可知, 在高温处理期间, HT 处理日平均气温和日最高气温均高于 CK 处理, 而日最低气温与 CK 处理差异较小。HT 处理日平均气温、日最高气温和日最低气温分别为 31.5~35.5 ℃、38.1~43.9 ℃ 和 24.8~27.4 ℃, CK 处理日平均气温、日最高气温和日最低

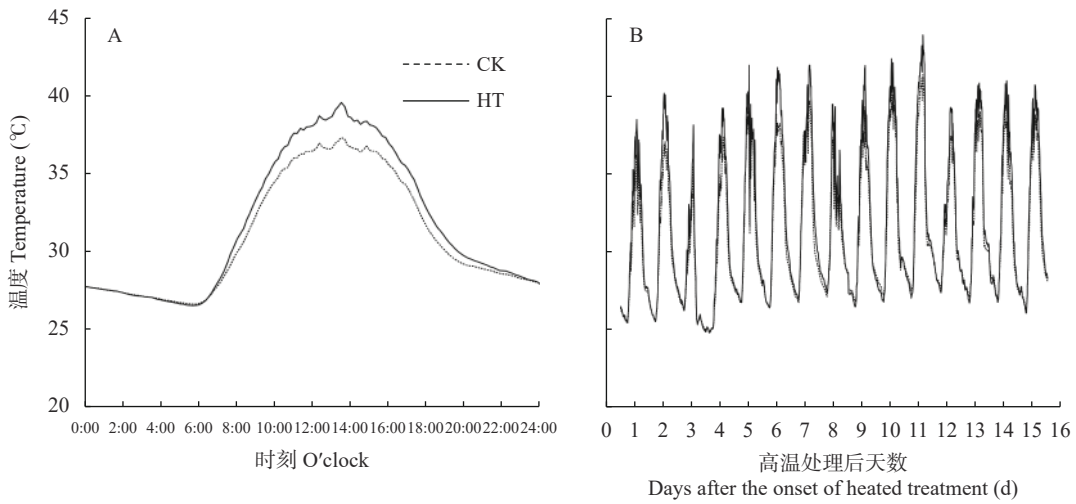

图 1 玉米花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 的 1 d 内平均温度变化 (A) 和 15 d 试验期的温度变化 (B)

Fig. 1 Temperature changes in one day (A) and during the 15 days experiment period (B) at maize flowering stage under normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments

气温分别为 30.2~34.4 ℃、35.4~41.3 ℃ 和 24.8~27.6 ℃, HT 处理比 CK 处理分别高 0.6~1.5 ℃、1.6~3.1 ℃ 和 −0.5~0.3 ℃。另外, HT 处理棚内的光照强度、CO_2 浓度和相对湿度与 CK 基本一致[22]。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶面积的测定

于吐丝后 7 d (高温处理结束当天)、20 d、30 d 和 50 d 每小区选择 3 株, 量取单株所有绿叶长度和宽度, 计算全株绿叶面积。单叶叶面积 (cm^2)=绿叶长度 (cm)×绿叶宽度 (cm)×0.75, 单株所有单叶叶面积累加计为全株叶面积。

1.3.2 叶片光合参数和叶绿素荧光参数的测定

于吐丝后 7 d (高温处理结束当天) 和吐丝后 20 d 左右, 选择晴朗无云、温度适宜的天气, 每小区选择长势均匀一致的 3 株植株, 利用 SPAD-502 便携式叶绿素仪测定穗位叶叶绿素相对含量 (chlorophyll relative content, SPAD); 利用 LI-6400XT 型 (LI-COR Inc., 美国) 便携式光合作用测定系统测定穗位叶净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s) 和胞间二氧化碳浓度 (C_i); 利用 Handy PEA (Hansatech, UK) 植物效率分析仪, 先暗适应 20 min 后, 用 3500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 的饱和光强测定穗位叶荧光参数: 光系统Ⅱ (PSⅡ) 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PSⅡ 潜在活性 (F_v/F_o)、光合性能指数 (PI_{abs})、用于电子传递的量子产额 (φ_{Eo}) 和用于还原 PSⅠ 受体侧末端电子受体的量子产额 (φ_{Ro})。

1.3.3 玉米雌雄穗发育特征观察

抽雄后第 4 d, 每重复选取 3 棵长势一致的植株, 数取雄穗总小花数, 统计雄穗分枝数。于吐丝后 7 d 摘取果穗, 轻轻剥开苞叶, 数取花丝数计为雌穗总小花数, 并结合成熟期调查的穗粒数计算结实率。结实率=穗粒数/雌穗总小花数×100%。

1.3.4 散粉和吐丝日期的记录

各品种每处理选取具有代表性的植株 10 棵, 记录下抽雄时间、吐丝时间、散粉开始时间和散粉结束时间, 然后计算雄穗散粉开始时间到吐丝时间的间隔天数, 即开花吐丝间隔期 (anthesis-silking interval, ASI); 雄穗散粉开始到散粉结束时间的持续天数, 即散粉持续期 (pollen shedding duration, PSD); 雌穗吐丝期间有雄穗散粉的天数, 即授粉持续期 (pollination duration, PD)。

1.3.5 干物质积累、测产

分别于吐丝后 7 d (高温处理结束当天) 和成熟期, 每小区选择长势一致的植株 3 棵, 割取地上部分, 并将植株分为茎鞘、叶片、穗轴+苞叶和籽粒 (成熟期) 等部位, 放入烘箱中 105 ℃ 杀青 30 min, 然后调至 75 ℃ 烘干至恒重后称重, 以单株计算各处理各部位干物质量和分配比例。

于玉米成熟期, 每小区收获中间 2 行, 调查空秆率, 测量穗长、穗粗、穗粒数、百粒重和小区产量。

1.3.6 耐热系数

为消除品种间各性状固有差异的影响, 分别计算每一品种各性状的耐热系数。某一性状耐热系数=高温胁迫处理性状值/对照性状值。

1.4 数据处理与统计分析

采用 Microsoft Excel 2019 整理数据和制作表格, 用 SPSS 23.0 软件进行数据统计分析, 用 Duncan's 进行处理间差异性检验 (P=0.05), 用 Sigmaplot 14.0 软

件作图。

2 结果与分析

2.1 花期高温对夏玉米叶面积的影响

由表 1 可知, 经花期高温胁迫后, 在吐丝后 7 d 和 20 d, NH101 的单株叶面积显著低于 CK 处理 (P<0.05), 而 XD20、ZD958 和 XY335 的单株叶面积虽均有不同程度下降, 但与 CK 处理差异不显著, 耐热型品种的单株叶面积降低幅度小于热敏感型品种。花期高温胁迫改变了 4 个供试玉米品种生育后期叶片衰老进程。吐丝后 30 d, HT 处理下, XD20 和 ZD958 的单株叶面积比 CK 处理分别高 6.59% 和 9.18%, 而 XY335 和 NH101 则分别低 6.06% 和 7.70%, 其中 ZD958 差异达显著水平 (P<0.05)。吐丝后 50 d, 4 个玉米品种在 HT 处理下的单株叶面积均高于 CK 处理, 分别高 11.01% (XD20)、6.74% (ZD958)、17.77% (XY335) 和 20.23% (NH101), 其中 ZD958 和 NH101 差异达显著水平 (P<0.05)。

表 1　花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米品种不同生育时期单株叶面积的影响

Table 1　Effects of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments during flowering stage on leaf area per plant of different summer maize cultivars

品种 Cultivar	处理 Treatment	单株叶面积 Leaf area per plant (cm^2)			
		7DAS	20DAS	30DAS	50DAS
XD20	CK	6730.2±308.8a	6667.8±326.3a	5105.9±397.6a	3385.7±120.9a
	HT	6714.1±366.1a	6576.2±291.2a	5442.2±147.2a	3758.5±166.6a
ZD958	CK	6326.6±311.6a	6285.4±278.7a	5520.5±83.6b	4547.1±187.5b
	HT	6241.6±177.1a	6166.6±107.9a	6027.4±116.7a	4853.7±79.9a
XY335	CK	6087.3±170.5a	5956.7±151.2a	5892.5±187.3a	3595.6±228.8a
	HT	5934.2±392.4a	5798.0±436.5a	5535.4±346.2a	4234.7±258.8a
NH101	CK	6091.6±163.7a	5933.8±84.0a	5857.1±400.2a	2972.1±237.7b
	HT	5335.9±273.6b	5184.0±278.6b	5406.0±315.7a	3573.5±368.6a

高温处理时间为吐丝前7 d至吐丝后7 d; XD20和ZD958为耐热型品种, XY335和NH101为热敏感型品种。7DAS: 吐丝后7 d; 20DAS: 吐丝后20 d; 30DAS: 吐丝后30 d; 50DAS: 吐丝后50 d。同一玉米品种同列不同小写字母表示两个处理在P<0.05水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. 7DAS: 7 days after silking, the ending time of high temperature stress; 20DAS: 20 days after silking; 30DAS: 30 days after silking; 50DAS: 50 days after silking. Values within a column followed by different lowercase letters of the same cultivar are significantly different at P<0.05 level.

2.2 花期高温对夏玉米叶片光合参数和叶绿素荧光参数的影响

2.2.1 穗位叶叶绿素相对含量 (SPAD)

由图 2 可知, 花期高温胁迫降低了 4 个供试品种玉米叶片的叶绿素相对含量 (SPAD)。吐丝后 7 d, XD20、XY335 和 NH101 在 HT 处理下的叶片 SPAD 值均显著低于 CK 处理 (P<0.05)。高温处理结束后经过一段时间的恢复 (吐丝后 20 d), 4 个玉米品种的叶片 SPAD 值虽略低于 CK 处理, 但均与 CK 处理无显著差异。

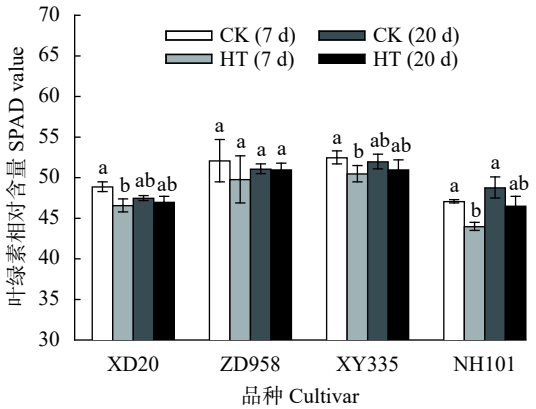

图 2　花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米穗位叶叶绿素相对含量 (SPAD) 的影响

Fig. 2　Effects of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage on SPAD values in the ear-leaf of different summer maize cultivars

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种, XY335 和 NH101 为热敏感型品种。7 d: 吐丝后 7 d; 20 d: 吐丝后 20 d。不同小写字母表示同一品种不同处理不同时间在 P<0.05 水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. 7 d: 7 days after silking; 20 d: 20 days after silking. Different lowercase letters above the bars represent significant differences among different treatments in different time after silking of the same cultivar at P<0.05 level.

2.2.2 穗位叶光合参数

表 2 可知, 花期高温胁迫下玉米叶片净光合速率 (P_n) 和气孔导度 (G_s) 显著降低, 胞间 CO_2(C_i) 浓度显著增加。吐丝后 7 d, 与 CK 处理相比, HT 处理下 XD20、ZD958、XY335 和 NH101 的 P_n 分别降低 22.76%、16.94%、24.77% 和 38.49%, G_s 分别降低 21.21%、23.53%、30.48% 和 36.00%, C_i 分别提高 110.46%、111.82%、177.72% 和 168.56%, 差异均达显著水平 (P<0.05)。耐热型品种的 P_n 和 G_s 下降幅度以及 C_i 增加幅度均小于热敏感型品种。高温处理结束后经过一段时间的恢复, 至吐丝后 20 d, 4 个玉米

品种在 HT 处理下的 P_n、G_s 和 C_i 已基本恢复至 CK 处理水平, 与 CK 处理相比无显著差异。

2.2.3 穗位叶叶绿素荧光参数

由表 3 可以看出, 吐丝后 7 d, 花期高温胁迫处理的 4 个玉米品种 PSⅡ最大光化学效率 (F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性 (F_v/F_o)、光合性能指数 (PI_{abs})、用于电子传递的量子产额 (φ_{Eo}) 和用于还原 PSⅠ受体侧末端电子受体的量子产额 (φ_{Ro}) 均有不同程度的降低, 且多

表 2 花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米品种穗位叶光合参数的影响

Table 2 Effects of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage on photosynthetic parameters in the ear-leaf of different summer maize cultivars

测定时期 Sampling time	品种 Cultivar	处理 Treatment	净光合速率 Net photosynthetic rate [μmol(CO_2)·m^{-2}·s^{-1}]	气孔导度 Stomatal conductance [mmol(CO_2)·m^{-2}·s^{-1}]	胞间CO_2浓度 Intercelluar CO_2 concentration (μmol·$mmol^{-1}$)
吐丝后7 d 7 days after silking	XD20	CK	26.8±1.3a	0.198±0.006a	59.3±9.9b
		HT	20.7±1.7b	0.156±0.013b	124.8±2.3a
	ZD958	CK	24.2±0.8a	0.204±0.009a	53.3±7.8b
		HT	20.1±0.9b	0.156±0.012b	112.9±20.2a
	XY335	CK	33.1±1.2a	0.210±0.012a	71.8±8.5b
		HT	24.9±2.0b	0.146±0.008b	199.4±4.7a
	NH101	CK	27.8±2.3a	0.175±0.012a	49.3±8.0b
		HT	17.1±3.2b	0.112±0.013b	132.4±10.1a
吐丝后20 d 20 days after silking	XD20	CK	16.9±0.3a	0.164±0.029a	41.7±3.1a
		HT	16.5±1.5a	0.151±0.035a	37.3±6.9a
	ZD958	CK	17.3±0.8a	0.189±0.017a	44.6±2.4a
		HT	16.5±0.3a	0.173±0.015a	40.6±4.1a
	XY335	CK	17.4±1.1a	0.223±0.016a	87.3±3.1a
		HT	16.0±1.4a	0.215±0.005a	83.9±2.7a
	NH101	CK	16.1±0.6a	0.188±0.007a	50.2±10.0a
		HT	14.9±0.7a	0.178±0.015a	47.6±0.8a

高温处理时间为吐丝前7 d至吐丝后7 d; XD20和ZD958为耐热型品种, XY335和NH101为热敏感型品种。同列同一玉米品种同一测定时间不同小写字母表示两个处理在P<0.05水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. Values within a column followed by different lowercase letters of the same cultivar in the same sampling time are significantly different at P<0.05 level.

表 3 花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米品种叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effects of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage on fluorescence parameters in the ear-leaf of different summer maize cultivars

测定时期 Sampling time	品种 Cultivar	处理 Treatment	F_v/F_m	F_v/F_o	PI_{abs}	φ_{Eo}	φ_{Ro}
吐丝后7 d 7 days after silking	XD20	CK	0.808±0.002a	4.20±0.05a	7.05±0.20a	0.557±0.002a	0.218±0.010a
		HT	0.801±0.001b	4.12±0.03b	6.96±0.53a	0.554±0.007a	0.217±0.006a
	ZD958	CK	0.804±0.004a	4.08±0.12a	8.33±0.72a	0.573±0.014a	0.274±0.015a
		HT	0.798±0.004a	3.99±0.08a	8.10±0.25a	0.566±0.002a	0.267±0.013a
	XY335	CK	0.803±0.001a	4.08±0.02a	7.40±0.61a	0.558±0.008a	0.206±0.010a
		HT	0.791±0.016a	3.83±0.34a	7.00±1.40a	0.550±0.021a	0.198±0.015a
	NH101	CK	0.811±0.001a	4.29±0.02a	8.87±0.59a	0.568±0.006a	0.232±0.010a
		HT	0.800±0.001b	4.11±0.01b	8.57±0.15a	0.556±0.001a	0.213±0.008a
吐丝后20 d 20 days after silking	XD20	CK	0.737±0.008b	2.81±0.12a	2.04±0.34a	0.409±0.023a	0.208±0.009a
		HT	0.777±0.007a	3.53±0.34a	3.84±0.32a	0.463±0.026a	0.192±0.004a
	ZD958	CK	0.723±0.036a	2.74±0.49a	2.62±0.90a	0.428±0.032a	0.232±0.031a
		HT	0.776±0.014a	3.50±0.29a	3.30±0.59a	0.449±0.022a	0.211±0.004a
	XY335	CK	0.784±0.007a	3.65±0.15a	5.15±0.60a	0.515±0.007a	0.221±0.011a
		HT	0.801±0.004a	4.01±0.10a	5.37±0.69a	0.510±0.011a	0.196±0.005a
	NH101	CK	0.791±0.004b	3.78±0.08b	6.11±1.09a	0.536±0.019a	0.208±0.035a
		HT	0.806±0.005a	4.14±0.12a	6.22±0.23a	0.508±0.004b	0.180±0.014a

高温处理时间为吐丝前7 d至吐丝后7 d; XD20和ZD958为耐热型品种, XY335和NH101为热敏感型品种。F_v/F_m: PSⅡ最大光化学效率; F_v/F_o: PSⅡ潜在活性; PI_{abs}: 光合性能指数; φ_{Eo}: 用于电子传递的量子产额; φ_{Ro}: 用于还原PSⅠ受体侧末端电子受体的量子产额。同列同一玉米品种同一测定时间不同小写字母表示两个处理在P<0.05水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. F_v/F_m: maximum photochemical efficiency; F_v/F_o: PSⅡ potential activity; PI_{abs}: photosynthetic performance index; φ_{Eo}: quantum yield for electron transport; φ_{Ro}: quantum yield for reducing electron acceptor at the PSⅠ receptor side. Values within a column followed by different lowercase letters of the same cultivar in the same sampling are significantly different at P<0.05 level.

数指标降低幅度并未达显著水平, 但降低的幅度因品种而异。HT 处理下 XD20、ZD958、XY335 和 NH101 的 F_v/F_m 分别比 CK 处理降低 0.87%、0.75%、1.49% 和 1.36%, F_v/F_o 分别降低 1.90%、2.21%、6.13% 和 4.20%, PI_{abs} 分别降低 1.28%、2.76%、5.41% 和 3.38%, φ_{Eo} 分别降低 0.54%、1.22%、1.43% 和 2.11%, φ_{Ro} 分别降低 0.46%、2.55%、3.88% 和 8.19%。热敏感型品种玉米穗位叶的叶绿素荧光参数对高温胁迫比耐热型品种更为敏感。

高温处理结束后经过一段时间的恢复, 至吐丝后 20 d, 4 个玉米品种 HT 处理的 F_v/F_m、F_v/F_o 和 PI_{abs} 均高于 CK 处理, 其中 XD20 分别高 5.43%、25.62% 和 88.24%, ZD958 分别高 7.33%、27.74% 和 25.95%, XY335 分别高 2.17%、9.86% 和 4.27%, NH101 分别高 1.90%、9.52% 和 1.80%; XD20 和 ZD958 在 HT 处理的 φ_{Eo} 分别较 CK 处理高 13.20% 和 4.91%, 而 XY335 和 NH101 分别较 CK 处理低 0.97% 和 5.22%; 但 4 个品种 HT 处理的 φ_{Ro} 与 CK 处理相比, 分别低 7.69% (XD20)、9.05% (ZD958)、11.31% (XY335) 和 13.46% (NH101)。结果说明, 花期高温胁迫造成玉米穗位叶光合系统Ⅱ(PSⅡ) 受损, F_v/F_m、F_v/F_o、PI_{abs}、φ_{Eo} 和 φ_{Ro} 等荧光参数降低; 而高温胁迫结束后经过一段时间的恢复, 部分荧光参数有不同程度的恢复, 甚至超过 CK 处理水平, 如 F_v/F_m、F_v/F_o 和 PI_{abs}; 但也有部分荧光参数 HT 处理一直低于 CK 处理, 如 φ_{Ro}; 且叶片荧光参数对花期高温胁迫及恢复的响应存在明显的基因型差异, 耐热型品种玉米穗位叶的叶绿素荧光参数对花期高温胁迫的耐受性及恢复能力较热敏感型品种强。

2.3　花期高温对夏玉米授粉结实能力的影响

2.3.1　雄穗分枝数和雄穗总小花数

图 3 显示, 不同玉米品种的雄穗分枝数和雄穗总小花数存在显著差异, 总体表现为 XD20 和 ZD958 高于 XY335 和 NH101。与 CK 相比, HT 处理下 XD20、ZD958、XY335 和 NH101 的雄穗分枝数均有不同程度降低, 但下降幅度均未达到显著水平。花期高温胁迫显著降低了 XD20 和 XY335 的雄穗总小花, 而对 ZD958 和 NH101 的雄穗总小花数无显著影响。

2.3.2　散粉持续期、开花吐丝间隔期和授粉持续期

图 4 表明, 同一处理下, 不同玉米品种的散粉持续期 (PSD)、开花吐丝间隔期 (ASI) 和授粉持续期 (PD) 有显著差异, PSD 和 PD 总体表现为 XD20 和 ZD958 高于 XY335 和 NH101, ASI 总体表现为 XD20 和 ZD958 低于 XY335 和 NH101。花期高温胁

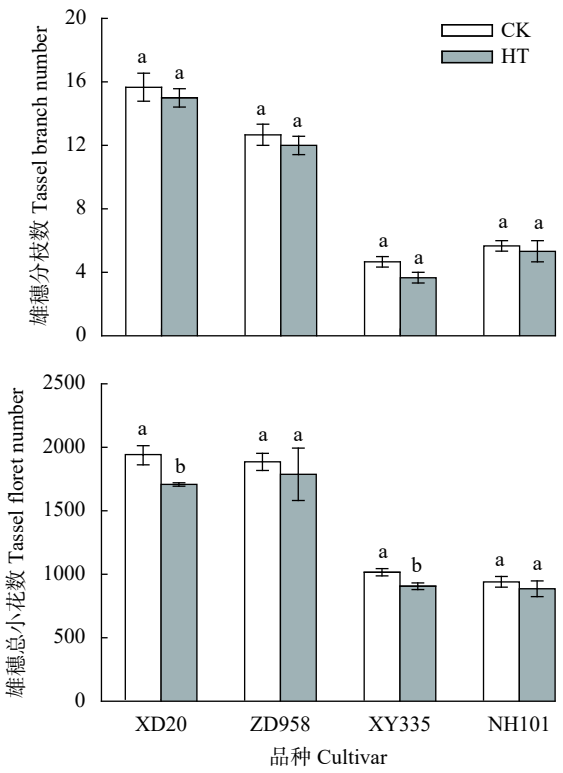

图 3　花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米品种雄穗分枝数和雄穗总小花数的影响

Fig. 3　Effects of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage on tassel branch number and tassel floret number of different summer maize cultivars

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种, XY335 和 NH101 为热敏感型品种。不同小写字母表示同一品种不同处理不同时间在 $P<0.05$ 水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. Different lowercase letters above the bars represent significant differences among different treatments in different time after silking of the same cultivar at $P<0.05$ probability level.

迫使得 4 个玉米品种的 PSD 缩短, ASI 延长, 进而 PD 减少, 但不同品种的增减幅度有较大差异。与 CK 处理相比, HT 处理下 XD20、ZD958、XY335 和 NH101 的 PSD 分别降低 10.00%、11.63%、23.33% 和 30.56%, 其中 NH101 差异达显著水平 ($P<0.05$); ASI 分别增加 42.86%、75.00%、82.50% 和 87.50%, 其中 ZD958、XY335 和 NH101 差异均达显著水平 ($P<0.05$); 而 PD 分别降低 15.31%、20.51%、61.82% 和 56.08%, 其中 XY335 和 NH101 差异达显著水平 ($P<0.05$)。耐热型品种的 PSD 和 PD 降低幅度以及 ASI 增加幅度小于热敏感型品种。

2.3.3　雌穗总小花数和结实率

图 5 可知, 花期高温胁迫下, 4 个玉米品种的雌穗总小花数和结实率均有不同程度的降低, 且结实

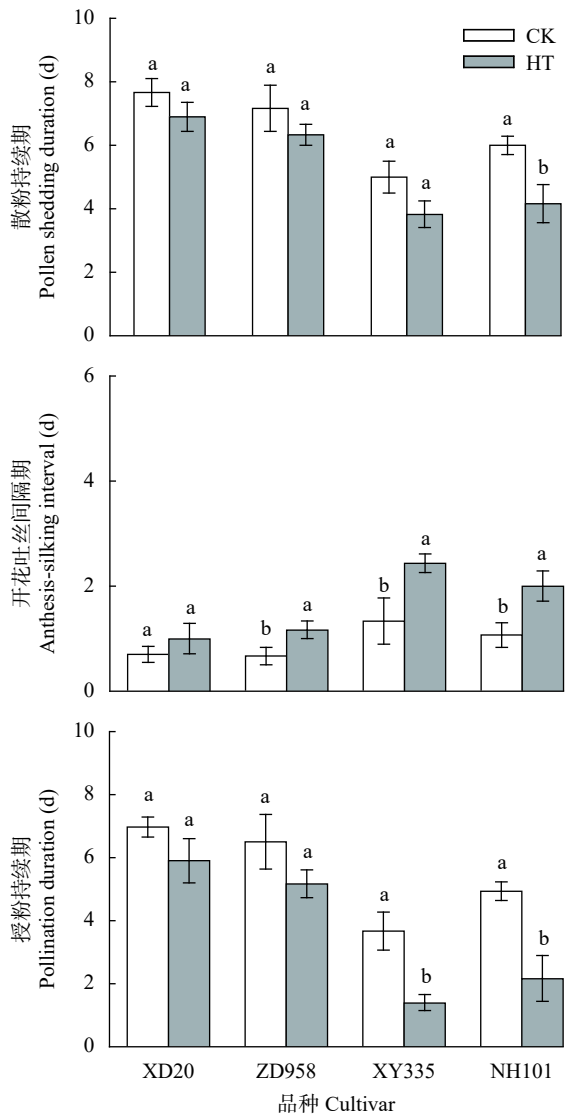

图 4 花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米品种散粉持续期、开花吐丝间隔期和授粉持续期的影响

Fig. 4 Effects of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage on pollen shedding duration, anthesis-silking interval and pollination duration of different summer maize cultivars

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种, XY335 和 NH101 为热敏感型品种。不同小写字母表示同一品种不同处理在 $P<0.05$ 水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. Different lowercase letters above the bars represent significant differences btween two treatments of the same cultivar at $P<0.05$ level.

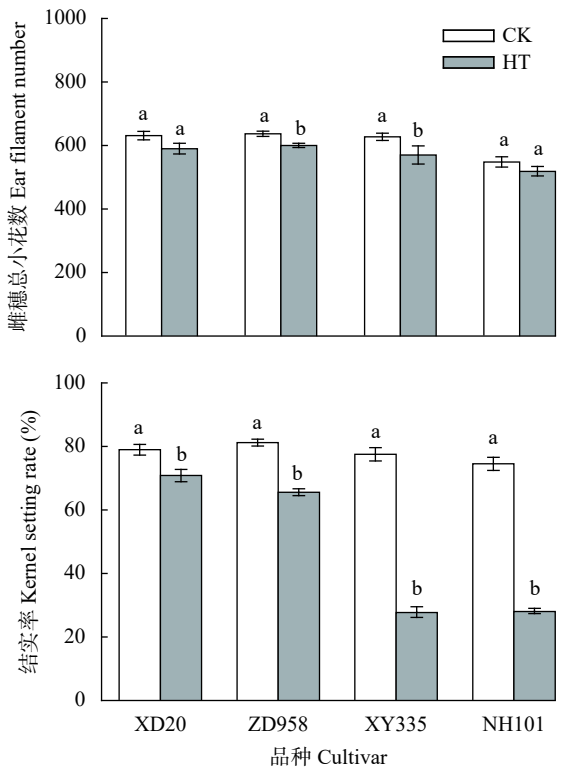

图 5 花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米品种雌穗总小花数和结实率的影响

Fig. 5 Effects of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage on ear filament number and kernel setting rate of different summer maize cultivars

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种, XY335 和 NH101 为热敏感型品种。不同小写字母表示同一品种不同处理在 $P<0.05$ 水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. Different lowercase letters above the bars represent significant differences between two treatments of the same cultivar at $P<0.05$ level.

率总体降低幅度大于雌穗总小花数, 热敏感型品种 XY335 和 NH101 结实率的降低幅度显著高于耐热型品种 XD20 和 ZD958。与 CK 处理相比, XD20、ZD958、XY335 和 NH101 在 HT 处理下的雌穗总小花数分别降低 6.48%、5.73%、9.06% 和 5.29%, 其中 ZD958 和 XY335 差异达显著水平 ($P<0.05$); 结实率分别显著降低 10.29%、19.26%、64.06% 和 62.15% ($P<0.05$)。

2.4 花期高温对夏玉米干物质积累与分配的影响

2.4.1 吐丝后 7 d (高温处理结束当天) 干物质积累与分配

图 6 显示, 花期高温胁迫导致玉米地上部各器官干物质量均不同程度显著下降 ($P<0.05$, $P<0.01$), 且雌穗干物质量下降幅度最大, 以致整株总干物质量显著降低。HT 处理下, XD20、ZD958、XY335 和 NH101 茎鞘干物质量分别较 CK 处理降低 9.63%、3.75%、11.89% 和 10.45%, 叶片干物质量分别降低 4.29%、1.62%、2.16% 和 12.54%, 雌穗干物质量分别降低 56.36%、55.99%、69.89% 和 58.67%, 整株总干物质量分别显著降低 16.83%、10.57%、15.91% 和 19.24%。花期高温胁迫对热敏感型品种雌穗干物

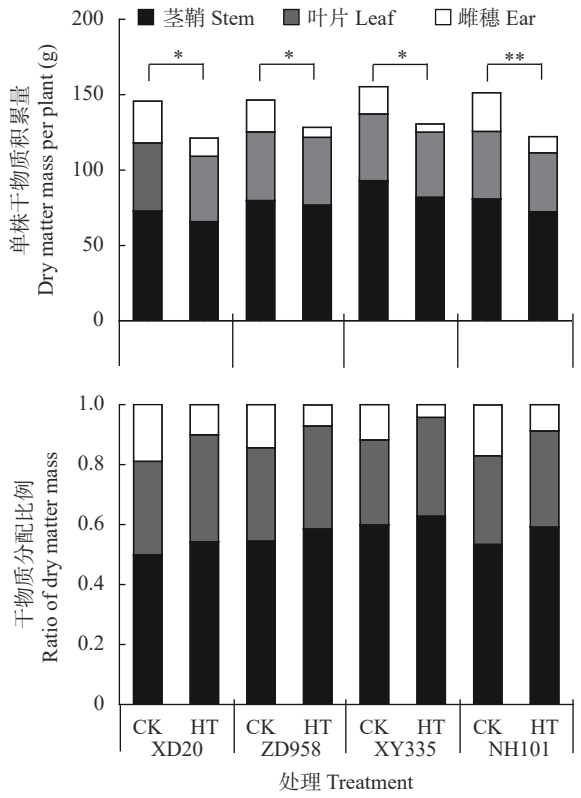

图 6　花期高温处理结束当天高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 不同夏玉米品种地上部干物质量及分配比例

Fig. 6　Dry matter mass and distribution in different organs of different summer maize cultivars under the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage at the end of high temperature treatment

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种, XY335 和 NH101 为热敏感型品种。*和**分别表示同一品种不同处理间 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. * and ** represent significant difference between two treatments for the same cultivar at $P<0.05$ and $P<0.01$ levels, respectively.

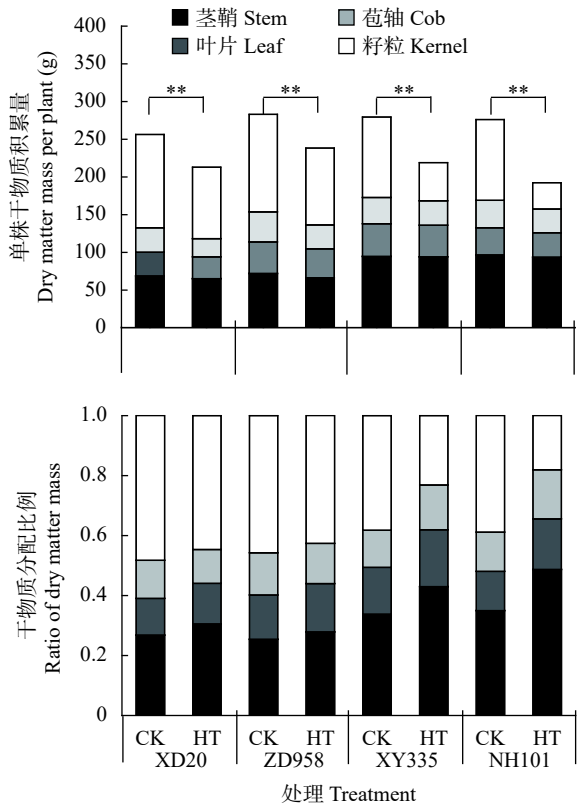

图 7　花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 下不同夏玉米品种成熟期地上部干物质量及分配比例

Fig. 7　Dry matter mass and distribution in different organs of different summer maize cultivars at the maturity stage under the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stages

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种, XY335 和 NH101 为热敏感型品种。*和**分别表示同一品种不同处理间 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. * and ** represent significant differences between two treatments for the same cultivar at $P<0.05$ and $P<0.01$ levels, respectively.

质量和整株总干物质量的影响程度要高于耐热型品种。花期高温胁迫下, 4 个玉米品种营养器官如茎、叶的干物质分配比例增大, 而雌穗占比却大幅减小。HT 处理下, XD20、ZD958、XY335 和 NH101 的营养器官 (茎鞘+叶片) 干物质分配比率分别增大了 11.12%、8.49%、8.50%和 9.96%, 雌穗干物质占比分别减少了 47.53%、50.79%、64.19% 和 48.83%。

2.4.2　吐丝后 50 d (成熟期) 干物质积累与分配

花期高温胁迫下, 4 个玉米品种成熟期地上部各器官干物质量均不同程度下降, 整株总干物质量极显著下降 ($P<0.01$, 图 7)。HT 处理下, XD20、ZD958、XY335 和 NH101 茎鞘干物质量分别降低 5.05%、7.88%、0.38% 和 3.08%, 叶片干物质量分别降低 8.17%、8.82%、4.21% 和 2.96%, 苞轴干物质量分别降低 26.13%、20.17%、5.96% 和 13.08%, 籽粒干物质量分别降低 23.38%、21.25%、52.76% 和 67.63%, 整株总干物质量分别降低 16.96%、15.85%、21.69% 和 29.76%。花期高温胁迫下, 耐热型品种 XD20 和 ZD958 茎鞘和叶片的干物质分配比例增大, 而苞轴和籽粒占比却减小; 热敏感型品种 XY335 和 NH101 茎鞘、叶片和苞轴的干物质分配比例均增大, 而籽粒占比却大幅减小。HT 处理下, XD20 和 ZD958 的茎叶 (茎鞘+叶片) 干物质分配比率分别增大 13.16% 和 9.07%, 苞轴干物质分配比率分别减少 11.04% 和 5.13%, 籽粒干物质分配比率分别降低 7.73% 和 6.42%; XY335 和 NH101 的茎叶 (茎鞘+叶片) 干物质分配比率分别增大 25.67% 和 38.03%, 苞轴干物质分配比率分别增加 20.09% 和 23.76%, 籽粒干物质分配

比率分别降低 39.68% 和 53.92%。花期高温胁迫下，耐热型品种玉米籽粒干物质量及其分配比例的降低幅度低于热敏感型品种。

2.5 花期高温对夏玉米产量性状的影响

图 8A 显示，花期高温胁迫下，热敏感型品种 XY335 和 NH101 的穗部缺粒表型较耐热型品种 XD20 和 ZD958 明显，雌穗授粉受精不良，籽粒零星分布，穗行不明显，穗粒数显著下降。花期高温胁迫降低了 4 个玉米品种穗长 (图 8B)、穗粗 (图 8C)、穗粒数 (图 8D)、百粒重 (图 8E) 和籽粒产量 (图 8G)，增加了空秆率 (图 8F)，但不同耐热型品种各产量性状指标的增减幅度有较大差异。总体来说，花期高温显著降低了耐热型品种 XD20 和 ZD958 的穗长 ($P<0.05$)，而对热敏感型品种 XY335 和 NH101 的穗长无显著影响；显著降低 XY335 和 NH101 的穗粗 ($P<0.05$)，而对 XD20 和 ZD958 的穗粗无显著影响；对 4 个玉米品种的百粒重无显著影响，但 4 个品种空秆率显著提高 ($P<0.05$)，且显著降低了 4 个玉米品种的穗粒数和籽粒产量 ($P<0.05$)，其中耐热型品种空秆率的增加幅度以及穗粒数和籽粒产量的降低幅度均小于热敏感型品种。与 CK 处理相比，HT 处理下，XD20、ZD958、XY335 和 NH101 穗长分别降低 13.50%、14.09%、0.51% 和 4.69%，穗粗分别降低 5.27%、7.01%、14.04% 和 19.95%，穗粒数分别降低 18.93%、25.56%、68.38% 和 65.98%，百粒重分别降低 1.58%、2.49%、5.24% 和 4.76%，籽粒产量分别降低 27.98%、35.70%、63.69%和 70.98%，空秆率分别增加 164.55%、248.19%、245.10% 和 320.90%。

2.6 夏玉米各性状指标耐热系数分析

由图 9 可知，夏玉米各性状指标间的耐热系数有较大差异，且有些指标不同品种间也存在明显差异。图 9A 显示吐丝后 7 d 玉米叶片光合荧光性状指标的

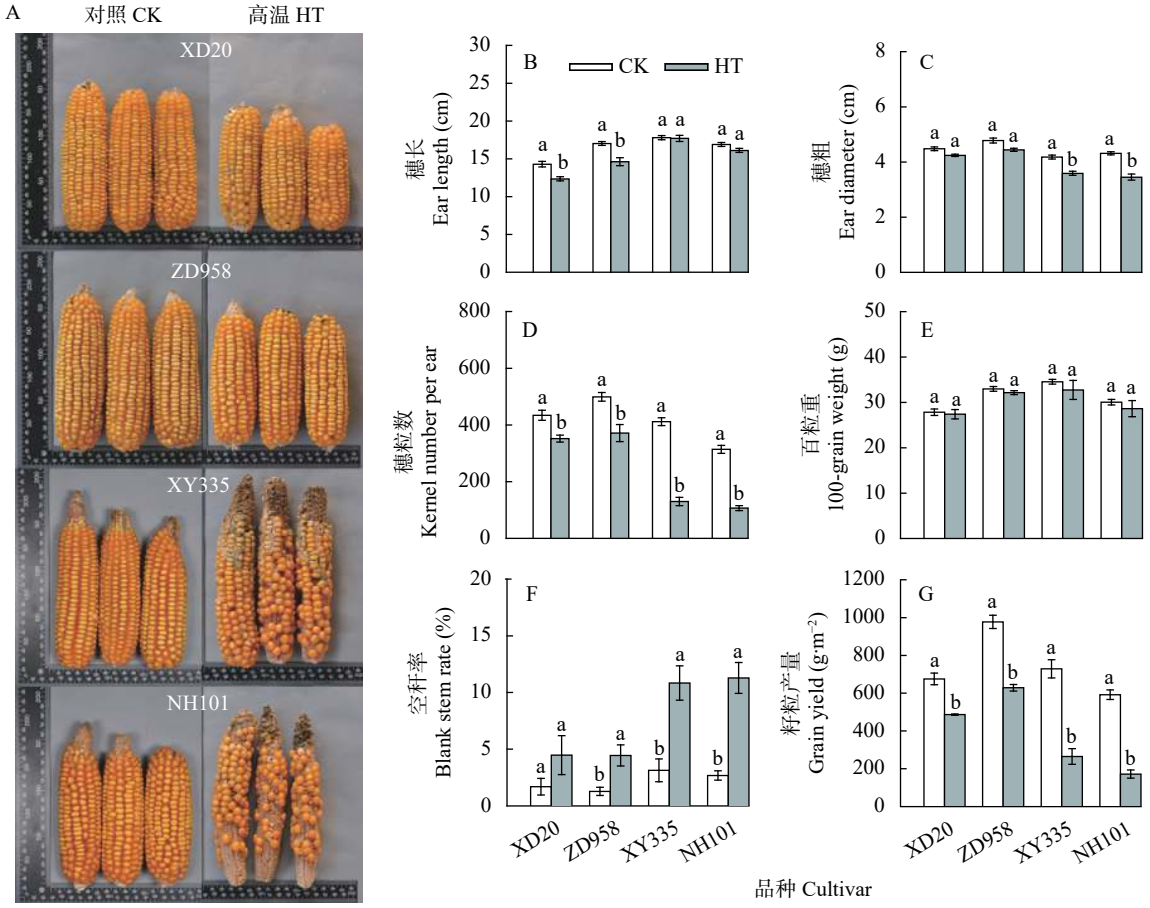

图 8 花期高温处理 (HT) 和常温处理 (CK) 对不同夏玉米品种产量及其构成要素的影响

Fig. 8 Effect of the normal temperature (CK) and high temperature (HT) treatments at flowering stage on grain yield and its components of different summer maize cultivars

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种，XY335 和 NH101 为热敏感型品种。不同小写字母表示同一品种不同处理在 $P<0.05$ 水平差异显著。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. Different lowercase letters above the bars represent significant differences between two treatments of the same cultivar at $P<0.05$ level.

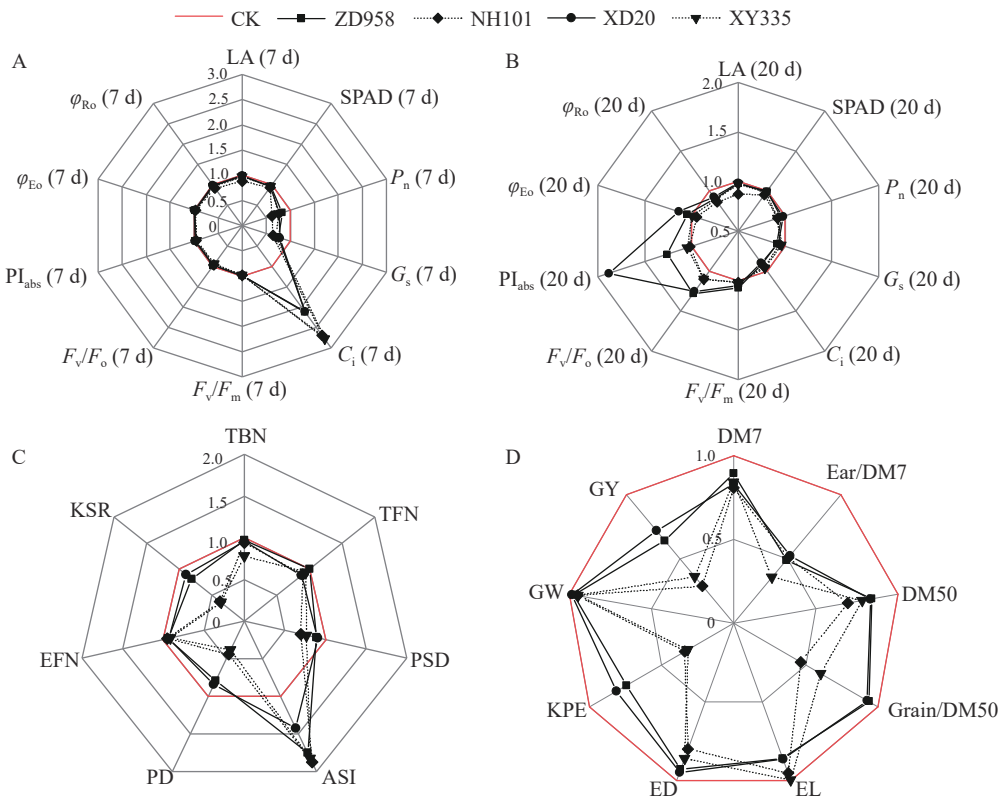

图 9　不同夏玉米品种各指标耐热系数分析

Fig. 9　Analysis of heat resistance coefficients of each index of four summer maize cultivars

高温处理时间为吐丝前 7 d 至吐丝后 7 d; XD20 和 ZD958 为耐热型品种, XY335 和 NH101 为热敏感型品种。A: 吐丝后 7 d 叶片光合荧光性状指标的耐热系数分析; B: 吐丝后 20 d 叶片光合荧光性状指标的耐热系数分析; C: 雌雄穗性状指标的耐热系数分析; D: 干物质积累分配及产量性状指标的耐热系数分析。LA: 叶面积; SPAD: 叶绿素相对含量; P_n: 净光合速率; G_s: 气孔导度; C_i: 胞间 CO_2 浓度; F_v/F_m: PSⅡ最大光化学效率; F_v/F_o: PSⅡ潜在活性; PI_{abs}: 光合性能指数; φ_{Eo}: 用于电子传递的量子产额; φ_{Ro}: 用于还原 PSⅠ受体侧末端电子受体的量子产额; TBN: 雄穗分枝数; TFN: 雄穗总小花数; PSD: 散粉持续期; ASI: 开花吐丝间隔期; PD: 授粉持续期; EFN: 雌穗总小花数; KSR: 雌穗结实率; DM7: 吐丝后 7 d 总干物质量; Ear/DM7: 吐丝后 7 d 穗干物质分配比例; DM50: 成熟期总干物质量; Grain/DM50: 成熟期籽粒干物质分配比例; EL: 穗长; ED: 穗粗; KPE: 穗粒数; GW: 百粒重; GY: 籽粒产量。The high temperature treatment duration is from 7 days before silking to 7 days after silking. XD20 and ZD 958 are heat-resistant cultivars; XY335 and NH101 are heat-sensitive cultivars. A: analysis of heat resistance coefficients of chlorophyll photosynthetic fluorescence parameters at 7 days after silking; B: analysis of heat resistance coefficients of chlorophyll photosynthetic fluorescence parameters at 20 days after silking; C: analysis of heat resistance coefficients of male and female spike characters; D: analysis of heat resistance coefficients of dry matter and yield characters. LA: leaf area; SPAD: chlorophyll relative content; P_n: net photosynthetic rate; G_s: stomatal conductance; C_i: intercelluar CO_2 concentration; F_v/F_m: maximum photochemical efficiency; F_v/F_o: PSⅡ potential activity; PI_{abs}: photosynthetic performance index; φ_{Eo}: quantum yield for electron transport; φ_{Ro}: quantum yield for reducing electron acceptor at the PSⅠ receptor side; TBN: tassel branch number; TFN: tassel floret number; PSD: pollen shedding duration; ASI: anthesis-silking interval; PD: pollination duration; EFN: ear filament number; KSR: kernel setting rate; DM7: dry matter mass at 7 d after silking; Ear/DM7: the distribution ratio of dry matter in the ear at 7 d after silking; DM50: dry matter mass at maturity stage; Grain/DM50: the distribution ratio of dry matter in the grain at the maturity stage; EL: ear length; ED: ear diameter; KPE: kernel number per ear; GW: 100-grain weight; GY: grain yield.

耐热系数分析, 结果表明耐热系数平均值范围为 0.72~2.42, 其中耐热系数平均值<0.90 或>1.10 的指标有 G_s、P_n 和 C_i, 耐热系数平均值分别为 0.72、0.74 和 2.41; 各指标品种间变异系数范围为 0.41%~14.85%, 其中变异系数>10% 的指标是 C_i 和 P_n, 分别为 14.85% 和 12.30%。图 9B 显示吐丝后 20 d 玉米叶片光合荧光性状指标的耐热系数分析, 结果表明耐热系数平均值范围为 0.90~1.30, 其中耐热系数平均值<0.90 或>1.10 的指标有 F_v/F_o 和 PI_{abs}, 耐热系数平均值分别为 1.18 和 1.30; 各指标品种间变异系数范围为 2.02%~30.94%, 其中变异系数>10% 的指标是 PI_{abs}, 为 30.94%。图 9C 显示玉米雌雄穗性状指标的耐热系数分析, 结果表明耐热系数平均值范围为 0.61~1.72, 其中耐热系数平均值<0.90 或>1.10 的指标有雌穗结实率 (KSR)、授粉持续期 (PD)、散粉持续期 (PSD) 和开花吐丝间隔期 (ASI), 耐热系数平均值分别为 0.61、0.62、0.81 和 1.72; 各指标品种间变异系数范围为 1.80%~46.10%, 其中变异系数>10% 的指标是雌穗结实率 (KSR)、授粉持续期 (PD)、散粉持续期 (PSD) 和开花吐丝间隔期 (ASI), 分别为 46.11%、

38.82%、12.07% 和 11.67%。图 9D 显示玉米干物质积累分配及产量性状指标的耐热系数分析, 结果表明耐热系数平均值范围为 0.47~0.96, 其中耐热系数平均值<0.90 或>1.10 的指标有吐丝后 7 d 穗干物质分配比例 (Ear/DM7)、籽粒产量 (GY)、穗粒数 (KPE)、成熟期籽粒干物质分配比例 (Grain/DM50)、成熟期总干物质量 (DM50)、吐丝后 7 d 总干物质量 (DM7) 和穗粗 (ED), 耐热系数平均值分别为 0.47、0.50、0.55、0.73、0.79、0.84 和 0.88; 各指标品种间变异系数范围为 1.83%~47.21%, 其中变异系数>10% 的指标是穗粒数 (KPE)、籽粒产量 (GY)、成熟期籽粒干物质分配比例 (Grain/DM50) 和吐丝后 7 d 穗干物质分配比例 (Ear/DM7), 分别为 47.21%、41.55%、32.14% 和 16.30%。

综上可知, 耐热系数品种间变异系数较大的指标分别是穗粒数 (KPE)、雌穗结实率 (KSR)、籽粒产量 (GY)、授粉持续期 (PD)、成熟期籽粒干物质分配比例 (Grain/DM50) 和 PI_{abs}(20 d), 变异系数均达 30% 以上, 耐热型品种 (XD20 和 ZD958) 各指标耐热系数与 CK 的差异小于热敏感型品种 (XY335 和 NH101)。

3 讨论

3.1 花期高温胁迫对玉米叶片光合荧光特性的影响

高温胁迫会对玉米的很多生理生化过程产生负面影响, 引起玉米植株生长发育和器官建成的变化。前人研究表明, 小喇叭口期至抽雄吐丝期是玉米形态建成的关键时期, 高温胁迫使玉米叶片变薄、比叶重下降, 叶面积指数和干物质量降低, 且高温胁迫对热敏感型品种的影响程度重于耐热型品种[25]。本研究结果显示, 花期高温胁迫下, 4 个夏玉米品种的有效绿叶面积降低, 热敏感型品种的叶面积降低幅度高于耐热型品种。此外, 高温胁迫延缓了玉米叶片生育后期的衰老进程, 这可能是由于高温胁迫下穗粒数和粒重降低 (图 8) 导致库容缩小, 阻碍了叶“源”物质向穗部转移, 延缓了玉米叶片衰老。

光合作用是作物产量形成的基础, 当作物植株处于逆境中时, 叶片光合系统会做出相应的改变以适应在逆境中生长。前人研究表明, 短期或轻度高温胁迫通过气孔因素限制 CO_2 供应量来影响植物光合作用, 而长期或严重的高温胁迫则通过抑制叶肉细胞的光合活性等非气孔因素来影响光合作用[26-27]。本研究结果表明, 花期高温胁迫下, 4 个玉米品种的叶绿素含量降低, P_n 与 G_s 显著低于对照, C_i 显著高于对照。这表明在本试验条件下, 高温胁迫导致玉米 P_n 下降可能主要来源于光化学反应的变化, 不是气孔因素导致的, 而是非气孔因素导致的。此外, 耐热性不同的品种间存在明显的差异, 耐热型玉米品种的 P_n 下降幅度小于热敏感型, 这与赵龙飞等[23] 和 Li 等[9] 的研究结果类似。本试验条件下, 高温胁迫结束后经过一段时间恢复, 4 个玉米品种叶片叶绿素含量、P_n、G_s 和 C_i 等指标均恢复至对照水平, 叶片光合作用恢复正常。盛得昌等[28] 研究也证明了花期持续 16 d 的高温和极高温胁迫显著降低了玉米穗位叶 P_n, 但对叶绿素含量无显著影响, 至灌浆中期高温处理的 P_n 恢复至对照水平, 说明花期高温对玉米叶片光合能力造成的负面影响是可恢复的, 可保障后期正常的灌浆。

植物光合机构的 PSⅡ 对温度变化最敏感, 高温胁迫下叶片 P_n 的下降与 PSⅡ 的改变有很大关系[26]。高温胁迫下, 植物 PSⅡ 反应中心会暂时失去活性, 热耗散和叶绿素荧光形式的耗散增加, 以提高热耗散来降低吸收光能的转换效率, 阻止过多光能向 PSⅡ 的传递, 缓解对反应中心的伤害, 这是存在于诸多高等植物中的重要保护机制; 在一定温度范围内, 这种改变是可逆的, 但当温度过高时, 就会对 PSⅡ 造成不可逆伤害[29-30]。本研究结果表明, 花期高温胁迫造成 4 个玉米品种的 PSⅡ 受损, F_v/F_m、F_v/F_o、PI_{abs}、φ_{Eo} 和 φ_{Ro} 等荧光参数降低, 且耐热型品种的下降幅度小于热敏感型, 这与前人研究结果类似[9, 23]。不过, 当 4 个玉米品种恢复 13 d 后, 部分荧光参数有不同程度的恢复, 甚至超过对照水平, 如 F_v/F_m、F_v/F_o 和 PI_{abs}, 但也有部分荧光参数一直低于对照水平, 如 φ_{Ro}。此外, 耐热型玉米品种的 φ_{Eo} 高于对照水平, 而热敏感型品种依然低于对照水平。这说明各荧光指标的恢复程度存在显著的基因型差异, 耐热型玉米品种的恢复程度高于热敏感型品种。孙宪芝等[26] 研究发现高温胁迫下菊花 (*Chrysanthemum* × *morifolium*) 通过降低光能的捕获与通过 PSⅡ 的电子传递效率来保护反应中心免受伤害, 但极端高温处理可能造成供体端放氧复合体的失活, 天线转化效率和热耗散系数很难恢复至对照水平。不同耐热性玉米品种叶片叶绿素荧光特性对高温胁迫及恢复的响应以及这种响应与品种耐热性之间的关系还有待于进一步深入研究。

3.2 花期高温胁迫对雌雄穗发育和授粉结实能力的影响

玉米是雌雄同株异花授粉作物, 雌雄穗协调发育是保证雌穗正常受精结实及产量形成的关键因素。

花期高温胁迫会导致玉米雌雄穗分化发育受阻, 雄穗分枝数减少、雄穗总小花数及花粉量骤减、花药花粉发育异常、花粉活力下降; 雌穗吐丝困难、雌穗总小花数降低、花丝上绒毛数量减少、花丝活力下降; 雌雄协调发育异常, 开花吐丝间隔期延长[13-15, 31-32]。本试验条件下, 高温胁迫处理的 4 个品种玉米雄穗分枝数、雌穗总小花数、雄穗总小花数、散粉持续期、授粉持续期和结实率均有不同程度的降低, 开花吐丝间隔期显著增加, 其中结实率变化幅度最大, 其次是开花吐丝间隔期和授粉持续期。花期高温胁迫对玉米的雄穗分枝数、雌穗总小花数和雄穗总小花数影响较小, 这与侯昕芳等[15]研究结果类似, 可能与高温处理时期并没有完全包括雌雄穗分化发育的整个时期有关。本试验条件下, 高温胁迫使得开花吐丝间隔期增加以及授粉持续期缩短, 造成雌雄不遇, 授粉持续期显著降低, 导致结实率显著下降。不同耐热型玉米品种间存在明显差异, 耐热型品种玉米结实率的下降幅度要显著小于热敏感型品种。这可能是因为本试验中选用的 2 类玉米品种的雄穗大小差异较大, XD20 和 ZD958 的雄穗分枝多、花粉量大, 能够弥补花期高温逆境产生的不利影响。前人研究中筛选或采用的耐热型品种往往表现出雄穗分枝较多的特点, 而热敏感型品种雄穗往往较小[11, 22-24, 33]。但关于玉米雄穗性状(特别是分枝数、花粉量等) 与品种耐热性之间的关系仍不明晰, 还有待进一步探讨。

3.3　花期高温胁迫对干物质积累分配与籽粒产量性状的影响

干物质是作物光合作用产物的最高形式, 而光合产物的积累与分配是玉米籽粒产量形成的物质基础, 增加干物质积累量、并使之尽可能多地分配到籽粒当中是获得高产的基本途径。前人研究表明, 花期高温胁迫造成玉米叶片功能受阻, 物质生产能力下降, 并使干物质分配到雌穗的比例降低, 导致玉米穗长变短, 穗粗减小, 秃尖长度增加, 穗粒数、百粒重降低, 最终导致籽粒产量显著下降[14, 23]。也有研究认为, 花期不同程度高温对玉米产量及源库流关系的影响不同, 轻度高温会降低穗干物质占比, 但结束后通过加速物质的转运从而维持产量平衡, 重度高温则通过减小籽粒库容影响玉米的物质转运[28]。本试验中, 花期高温胁迫导致 4 个玉米品种总干物质积累量显著下降, 且对穗 (特别是籽粒) 的影响远大于茎鞘和叶片, 表现为干物质向茎鞘和叶片中的分配比例增加, 向穗 (特别是籽粒) 中的转运积累减少, 这可能是由于高温胁迫下结实率的显著减少导致穗部库容缩小, 影响了光合产物的转运。此外, 与热敏感型品种相比, 耐热型品种有较强的物质积累与向籽粒分配的优势, 这是由于耐热型品种籽粒库容受高温胁迫的影响较小, 营养器官茎鞘和叶片中贮藏物质向籽粒转运的能力较高[18, 23]。单位面积有效穗数、穗粒数和粒重是玉米籽粒产量形成的三要素, 三者之间的相互协调是获得高产的基础。本研究结果表明, 花期高温胁迫下 4 个玉米品种的穗长、穗粗、穗粒数、百粒重和籽粒产量降低, 空秆率增加, 籽粒产量降低主要是由穗粒数减少所致, 这与前人研究结果保持一致[13, 15, 23]。此外, 花期高温胁迫对耐热型品种穗长的影响重于热敏感型, 而对穗粗、穗粒数、百粒重、空秆率和籽粒产量的影响轻于热敏感型。

通过分析各指标耐热系数, 发现不同指标的耐热系数差异较大, 且有些指标不同品种间差异也较大。耐热系数品种间变异系数较大的指标分别是穗粒数、雌穗结实率、籽粒产量、授粉持续期、成熟期籽粒干物质分配比例、PI_{abs} (花后 20 d), 变异系数均达到 30% 以上, 各指标耐热系数均表现为耐热型品种 (XD20 和 ZD958) 显著高于热敏感型品种 (XY335 和 NH101)。因此, 花期高温胁迫对玉米授粉结实相关性状的影响是导致产量降低的主要因素, 且耐热性不同的品种间差异明显, 可以用这些指标作为花期前后筛选玉米耐热品种的指标。

4　结论

花期高温胁迫对玉米的光合系统和雌雄穗协调发育有显著影响, 使得结实率显著下降, 导致玉米籽粒产量显著降低, 且高温胁迫对热敏感型品种叶片光合荧光特性、雌雄穗发育及产量的影响均显著高于耐热型品种。高温胁迫使得夏玉米叶片光合性能降低、穗粒数显著下降和空秆率增加, 进而导致籽粒产量降低。高温胁迫下雌雄穗协调发育出现异常, 散粉持续期缩短和开花吐丝间隔期拉长引起的授粉持续期变短是导致结实率下降和穗粒数降低的主要因素。高温胁迫下, 与热敏感型品种相比, 耐热型品种具有较强的 PSⅡ光能利用和授粉结实能力, 不仅保持了较高的物质生产能力, 且保持了向籽粒较大的分配比例, 这些都是耐热型玉米品种高产的重要生理特征。

参考文献　References

[1] HAWKINS E, FRICKER T E, CHALLINOR A J, et al.

Increasing influence of heat stress on French maize yields from the 1960s to the 2030s[J]. Global Change Biology, 2013, 19(3): 937−947

[2] WANG L J, LIAO S H, HUANG S B, et al. Increasing concurrent drought and heat during the summer maize season in Huang-Huai-Hai Plain, China[J]. International Journal of Climatology, 2018, 38(7): 3177−3190

[3] 陈翔, 鲍杨俊, 李庆, 等. 黄淮海夏玉米花期高温发生特点、危害机理与防控措施综述[J]. 安徽农业大学学报, 2020, 47(2): 304−308
CHEN X, BAO Y J, LI Q, et al. Review on characteristics of high temperature and its damage, and prevention measures of summer maize in Huang-Huai-Hai area[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2020, 47(2): 304−308

[4] 和骅芸, 胡琦, 潘学标, 等. 气候变化背景下华北平原夏玉米花期高温热害特征及适宜播期分析[J]. 中国农业气象, 2020, 41(1): 1−15
HE H Y, HU Q, PAN X B, et al. Characteristics of heat damage during flowering period of summer maize and suitable sowing date in North China Plain under climate change[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2020, 41(1): 1−15

[5] 刘哲, 汪雪滢, 刘帝佑, 等. 基于MODIS数据的黄淮海夏玉米高温风险空间分布[J]. 农业工程学报, 2018, 34(9): 175−181
LIU Z, WANG X Y, LIU D Y, et al. Spatial distribution of high temperature risk on summer maize in Huang-Huai-Hai Plain based on MODIS data[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2018, 34(9): 175−181

[6] 张保仁, 董树亭, 胡昌浩, 等. 高温对玉米籽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, HU C H, 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

[7] 李文阳, 王长进, 方伟, 等. 不同生育期高温对玉米子粒品质及淀粉糊化特性的影响[J]. 玉米科学, 2017, 25(1): 82−86
LI W Y, WANG C J, FANG W, et al. Effects of high temperature at different stages on kernel quality and starch pasting properties of maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(1): 82−86

[8] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 373−399

[9] LI Y T, XU W W, REN B Z, et al. High temperature reduces photosynthesis in maize leaves by damaging chloroplast ultrastructure and photosystem Ⅱ[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2020, 206(5): 548−564

[10] KALAJI H M, JAJOO A, OUKARROUM A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(4): 1−11

[11] 于康珂, 孙宁宁, 齐红志, 等. 不同成熟度玉米叶片光合生理对高温胁迫的响应特征及其基因型差异[J]. 河南农业科学, 2017, 46(5): 34−38
YU K K, SUN N N, QI H Z, et al. Photosynthetic physiological response character of different maturity maize leaves to heat stress and their genotype difference[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2017, 46(5): 34−38

[12] 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, 25(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, 25(4): 84−91

[13] WANG Y Y, TAO H B, TIAN B J, et al. Flowering dynamics, pollen, and pistil contribution to grain yield in response to high temperature during maize flowering[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 158: 80−88

[14] 高英波, 张慧, 单晶, 等. 吐丝前高温胁迫对不同耐热型夏玉米产量及穗发育特征的影响[J]. 中国农业科学, 2020, 53(19): 3954−3963
GAO Y B, ZHANG H, SHAN J, et al. Effects of pre-silking high temperature stress on yield and ear development characteristics of different heat-resistant summer maize cultivars[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2020, 53(19): 3954−3963

[15] 侯昕芳, 王媛媛, 黄收兵, 等. 花期前后高温对玉米花粉发育及结实率的影响[J]. 中国农业大学学报, 2020, 25(3): 10−16
HOU X F, WANG Y Y, HUANG S B, et al. Effects of high temperature during flowering on pollen development and seed setting rate of maize (*Zea mays* L.)[J]. Journal of China Agricultural University, 2020, 25(3): 10−16

[16] LIU X W, WANG X L, WANG X Y, et al. Dissecting the critical stage in the response of maize kernel set to individual and combined drought and heat stress around flowering[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 179: 104213

[17] 杨欢, 沈鑫, 陆大雷, 等. 籽粒建成期高温胁迫持续时间对糯玉米籽粒产量和淀粉品质的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(11): 2071−2082
YANG H, SHEN X, LU D L, et al. Effects of heat stress durations at grain formation stage on grain yield and starch quality of waxy maize[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(11): 2071−2082

[18] 张萍, 陈冠英, 耿鹏, 等. 籽粒灌浆期高温对不同耐热型玉米品种强弱势粒发育的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(11): 2061−2070
ZHANG P, CHEN G Y, GENG P, et al. Effects of high temperature during grain filling period on superior and inferior kernels' development of different heat sensitive maize varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(11): 2061−2070

[19] 赵丽晓, 张萍, 王若男, 等. 花后前期高温对玉米强弱势籽粒生长发育的影响[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

[20] 胡秀丽, 李艳辉, 杨海荣, 等. HSP70可提高干旱高温复合胁迫诱导的玉米叶片抗氧化防护能力[J]. 作物学报, 2010,

36(4): 636−644
HU X L, LI Y H, YANG H R, et al. Heat shock protein 70 may improve the ability of antioxidant defense induced by the combination of drought and heat in maize leaves[J]. Acta Agronomica Sinica, 2010, 36(4): 636−644

[21] 吴伟华, 柳家友, 袁刘正, 等. 花期高温对不同玉米品种主要农艺形状和产量的影响[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(6): 33−36
WU W H, LIU J Y, YUAN L Z, et al. Effects of high temperature at florescence stage on the yield and major agronomic characters of different maize varieties[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2020, 48(6): 33−36

[22] 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

[23] 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

[24] 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

[25] 付景, 孙宁宁, 刘天学, 等. 高温胁迫对玉米形态、叶片结构及其产量的影响[J]. 玉米科学, 2019, 27(1): 46−53
FU J, SUN N N, LIU T X, et al. Effect of high temperature stress on morphology, leaf structure and grain yield of maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(1): 46−53

[26] 孙宪芝, 郑成淑, 王秀峰. 高温胁迫对切花菊‘神马’光合作用与叶绿素荧光的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(10): 2149−2154
SUN X Z, ZHENG C S, WANG X F. Effects of high temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of cut flower *Chrysanthemum* (*Dendranthema* grandiflora ‘Jinba’)[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(10): 2149−2154

[27] 罗海波, 马苓, 段伟, 等. 高温胁迫对‘赤霞珠’葡萄光合作用的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(13): 2744−2750
LUO H B, MA L, DUAN W, et al. Influence of heat stress on photosynthesis in *Vitis vinifera* L. cv. cabernet sauvignon[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(13): 2744−2750

[28] 盛得昌, 王媛媛, 黄收兵, 等. 高温对玉米植株形态与功能、产量构成及子粒养分的影响[J]. 玉米科学, 2020, 28(5): 86−92
SHENG D C, WANG Y Y, HUANG S B, et al. Effects of high temperature on morphology and function, yield components and grain nutrients of maize plants[J]. Journal of Maize Sciences, 2020, 28(5): 86−92

[29] 刘东焕, 赵世伟, 高荣孚, 等. 植物光合作用对高温的响应[J]. 植物研究, 2002, 22(2): 205−212
LIU D H, ZHAO S W, GAO R F, et al. Response of plants photosynthesis to higher temperature[J]. Bulletin of Botanical Research, 2002, 22(2): 205−212

[30] 唐婷, 郑国伟, 李唯奇. 植物光合系统对高温胁迫的响应机制[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2012, 28(2): 127−132
TANG T, ZHENG G W, LI W Q. Defense mechanisms of plants photosystem to heat stress[J]. Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2012, 28(2): 127−132

[31] CAO Z Z, ZHAO Q, HUANG F D, et al. Effects of high temperature at anthesis on spikelet fertility and grain weight in relation to floral positions within a panicle of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Crop and Pasture Science, 2015, 66(9): 922

[32] EDREIRA J I R, MAYER L I, OTEGUI M E. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Kernel growth, water relations and assimilate availability for grain filling[J]. Field Crops Research, 2014, 166: 162−172

[33] 于康珂, 刘源, 李亚明, 等. 玉米花期耐高温品种的筛选与综合评价[J]. 玉米科学, 2016, 24(2): 62−71
YU K K, LIU Y, LI Y M, et al. Screening and comprehensive evaluation of heat-tolerance of maize hybrids in flowering stage[J]. Journal of Maize Sciences, 2016, 24(2): 62−71