

花后高温对玉米叶片光合特性、差异表达基因及关键通路的影响

陈志英^{1,2}, 胡 健¹, 韩梦琳², 李文阳¹

(1. 安徽科技学院农学院, 安徽 凤阳 233100; 2. 石台县农业农村局, 安徽 石台 245100)

摘 要: 以郑单 958、安科 985 和隆平 206 为材料, 分别于花后进行持续 35 d 高温处理, 测定穗位叶光合特性及叶绿素荧光参数、子粒产量及转录组测序, 探讨花后高温胁迫对玉米光合特性、差异表达基因变化及产量要素的影响。结果表明, 花后高温胁迫会降低玉米产量、穗位叶净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、最大光化学效率(F_v/F_m)、光量子产量($\Phi PS II$)、光化学猝灭系数(qP), 升高非光化学猝灭系数(qN)和秃尖长度。与常温对照相比, 玉米花后叶片受热胁迫后, 3 个品种两个处理累计获得 4 281 个差异表达基因。花后高温胁迫对玉米的光合作用、细胞代谢、质体膜有显著影响, 不利于碳水化合物的贮存、转运和形成, 最终导致玉米产量显著降低。

关键词: 玉米; 花后高温; 光合特性; 转录组分析; 产量

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Effects of Post-anthesis High Temperature on Photosynthetic Characteristics, Differentially Expressed Genes and Key Pathways in Maize Leaves

CHEN Zhi-ying^{1,2}, HU Jian¹, HAN Meng-lin², LI Wen-yang¹

(1. College of Agronomy, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100;

2. Bureau of Agriculture and Rural Affairs of Shitai County, Shitai 245100, China)

Abstract: This study investigates the effects of post-anther high temperature stress on the photosynthetic characteristics, differential expression gene changes, and yield factors of maize. Using Zhengdan58, Anke985 and Longping206 as materials, photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters, grain yield and transcriptome sequencing of ear position leaves were determined after 35 days of high temperature treatment. The results showed that high temperature stress decreased maize yield, net photosynthetic rate(P_n), transpiration rate(E), maximum photochemical efficiency(F_v/F_m), photoquantum yield($\Phi PS II$), photochemical quenching coefficient(qP), increased non-photochemical quenching coefficient(qN) and alopecia length. Compared with normal temperature control, 4 281 differentially expressed genes were obtained from two treatments three varieties after thermal stress. Post-anthesis high temperature stress had significant effects on the photosynthesis, cell metabolism and plastid membrane of maize, which was not conducive to the storage, transport and formation of carbohydrates.

Key words: Maize; High temperature after anthesis; Photosynthetic characteristic; Transcriptome analysis; Yield

录用日期: 2024-05-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(31501271)、安徽高校自然科学研究重大项目(KJ2020ZD010)、安徽省成果转化项目(2022ZH015)

作者简介: 陈志英(1996-), 女, 硕士, 助理农艺师, 主要从事作物高产栽培生理生态研究。E-mail: 971137535@qq.com
李文阳为本文通信作者。E-mail: liwy@ahstu.edu.cn

玉米(*Zea mays* L.)是禾本科1年生草本植物, 是世界主要粮食作物之一, 分布广泛, 栽培历史悠久。在玉米生育期, 伴随着干旱、渍涝、高温等气候灾害的发生, 影响玉米的生产^[1]。近些年, 由于大气中CO₂等气体含量增多, 导致出现“温室效应”, 引起全球迅速变暖^[2], 短期异常高温时常发生, 已成为限制农业生产的重要非生物胁迫之一^[3]。花期是玉米对高温胁迫最敏感时期之一^[4], 此时遇上高温胁迫会

影响玉米的光合特性、器官形态建成、物质转运、基因的表达及子粒灌浆。因此,研究花期高温胁迫对玉米光合特性、产量和转录组学分析很有必要。玉米是C₄作物,在生长发育过程中需要相对较高的温度,但温度过高会阻碍玉米的光合产物积累和产量形成^[5]。光合作用为作物产量形成奠定基础,且超过90%的作物干物质都源于光合产物^[6]。高温对光合作用有显著影响。Karim等^[7]对玉米苗期的研究表明,高温胁迫降低玉米叶片光合强度、PS II、 F_v/F_m 、 ϕ PS II和叶绿素含量。幼苗期遇高温胁迫后,不同品种对高温敏感度存在显著差异^[8]。授粉期高温胁迫导致植株整体光合性能、结实率显著下降,穗粒数显著减少,子粒产量大幅下降^[9]。高温胁迫会破坏玉米叶片光合系统、降低光合物质生产能力^[10-11],穗粒数和粒重降低,从而导致玉米产量降低^[12-13]。目前,研究大多集中在高温胁迫对玉米营养生长或光合特性的影响方面,对花后高温胁迫下玉米的光合特性、转录组学分析及材料构成因素的差异尚不清楚。本研究选用3个玉米品种为试材,采用人工气候室增温的方法,以玉米穗位叶光合特性和转录组学分析对花后高温胁迫为切入点,研究花后高温胁迫对玉米穗位叶光合特性、差异表达基因及产量形成的影响,探明花后高温胁迫对玉米穗位叶光合特性、差异表达基因及干物质生产与分配的影响及其机制,为玉米品种利用、高产稳产栽培技术及分析响应高温胁迫的重要基因及其调控途径提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

选用玉米杂交种郑单958、安科985、隆平206为试验材料。2019年6月20日于安徽科技学院西区种植园播种,2019年10月1日进行收获。试验采用盆栽,盆直径30 cm,高23 cm。每个品种种植20盆,每盆装土+基质共计20 kg,每盆留苗1株。试验设对照(CK,室外自然日平均最高温度为35℃±2℃)、花后高温(HT,温室日平均最高温度为41℃±2℃)两个处理。高温处理参考张吉旺等方法,在人工气候室中进行,每天6:00~18:00高温处理,结束后置于室外生长,处理持续时间35 d。

采用便携式光合仪、便携式荧光仪测定穗位叶光合指标和荧光指标。全部叶片长出后,取穗位叶。每个品种每个处理取3个生物学重复,每个重复为3个不同单株的混样,取相同位置代表性叶片置于冻存管中,并将样品放入液氮中速冻,-80℃超

低温冰箱中保存备用。试验样品委托上海生工生物工程公司进行检测。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶片光合、荧光参数的测定

于灌浆期9月13日11点测定,选取生长一致的穗位叶,两个处理重复测定4叶。采用LI-6400XT型光合作用系统测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、水汽压差(VPD)。采用MINI-PAM-II超便携式调制叶绿素荧光仪(德国WALZ公司生产)测定光适应下的最大荧光(F_m')、暗适应下的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和最小荧光(F_0')、光系统II实际光量子产量(Φ PS II)、最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)等指标。荧光参数与光合参数测定同步进行。

1.2.2 转录组测序

对测序的原始数据进行质量评估,进行质量剪切,将得到的样本有效数据比对到参考基因组上,统计Mapping信息。获取clean data后进行Q20、Q30和GC含量的计算。使用HISAT2 v2.0.5构建参考基因组的索引,将cleanreads与参考基因组比对。用featureCounts计算映射到每个基因的reads数目。根据基因长度计算每个基因的FPKM,用于衡量各个基因的表达水平。差异表达分析表明,使用DESeq2进行两个比较组合之间的差异表达分析, P 值<0.05且差异倍数|FoldChangel|>1的基因被认为是差异表达的。使用clusterProfiler进行GO功能富集和KEGG通路富集分析。

1.2.3 产量及产量性状

每个处理随机选取植株5株,室内考种,考察穗粒数、行粒数、单粒重,测量秃尖长和穗长,并计算产量。

1.3 数据处理与分析

采用SPSS 18.0软件进行数据统计分析,采用LSD进行处理间差异性检验(P <0.05),采用Origin7.0软件绘制图表。

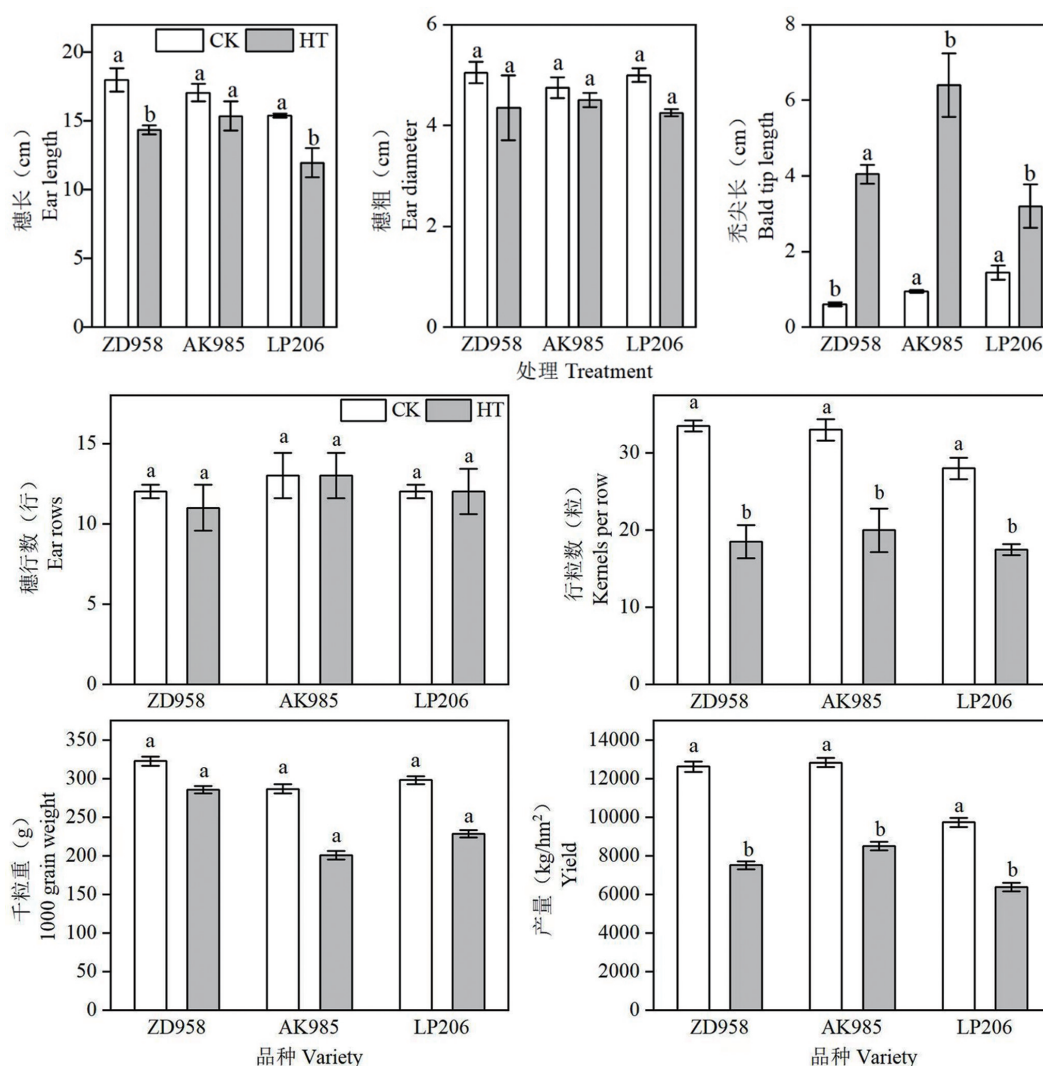
2 结果与分析

2.1 产量与产量构成因素

花后高温胁迫降低了3个玉米品种穗长、穗粗、穗粒数、千粒重和产量,增加了秃尖长,穗行数无变化,各产量性状指标的增减幅度因品种而异(图1)。总体来说,花后高温显著降低ZD958和LP206的穗长,对AK985的穗长无显著影响;显著降低LP206的穗粗,对AK985和ZD958的穗粗无显著影响;对3个玉米品种的千粒重无显著影响;显著提高3个玉米

品种的秃尖长,且显著降低了3个玉米品种的穗粒数和子粒产量,其中,LP206秃尖长的增加幅度以及穗粒数和子粒产量的降低幅度均小于AK985和ZD958。与CK处理相比,HT处理下,ZD958、AK985和LP206穗长分别降低20.28%、9.97%和22.4%;穗粗分别降低13.86%、5.26%和15%;穗行数ZD958降低8.33%,AK985和LP206无变化;穗粒数分别降低

44.78%、39.39%和37.5%;千粒重分别降低11.53%、30.05%和23.32%;子粒产量分别降低40.52%、33.73%和34.47%;秃尖长分别增加575%、573.68%和120.69%。花后高温胁迫下,AK985和ZD958的穗部缺粒表型较LP206明显,雌穗授粉受精不良,子粒零星分布,穗行数不明显,穗粒数显著下降。



注:不同小写字母表示差异达显著水平($P<0.05$)。短线表示均方误差。下图同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$). Short lines represent mean square error. The same below.

图1 花后高温处理(HT)和常温处理(CK)对不同玉米品种产量及其构成因素的影响

Fig.1 Effects of post-anthesis high temperature treatment(HT) and normal temperature treatment(CK) on yield and components of different maize cultivars

2.2 光合参数

2.2.1 净光合速率

高温胁迫下3个玉米品种穗位叶净光合速率均呈下降趋势,下降幅度因品种而异(图2)。郑单958、安科985和隆平206花后高温处理的穗位叶净光合速率(P_n)分别比对照(CK)下降27.91%、17.62%和

32.64%。3个品种比较,隆平206穗位叶净光合速率下降幅度最大,其次是郑单958,安科985下降幅度最小。说明高温胁迫降低玉米穗位叶净光合速率,不同品种对净光合速率下降的敏感度不同。

2.2.2 蒸腾速率

温度过高,蒸腾作用强,植物气孔发生关闭,保

持植物体水分,出现“光合午休现象”^[14]。高温胁迫下郑单958、安科985和隆平206穗位叶蒸腾速率(E)均呈下降趋势,下降幅度因品种而异(图2)。郑单958、安科985和隆平206花后高温处理的穗位叶蒸腾速率分别比对照下降17.81%、10.4%和26.43%。3个

品种比较,安科985穗位叶蒸腾速率下降幅度最大,其次是郑单958,隆平206下降幅度最小。高温胁迫降低蒸腾速率,不同品种对蒸腾速率降低的敏感度不同。

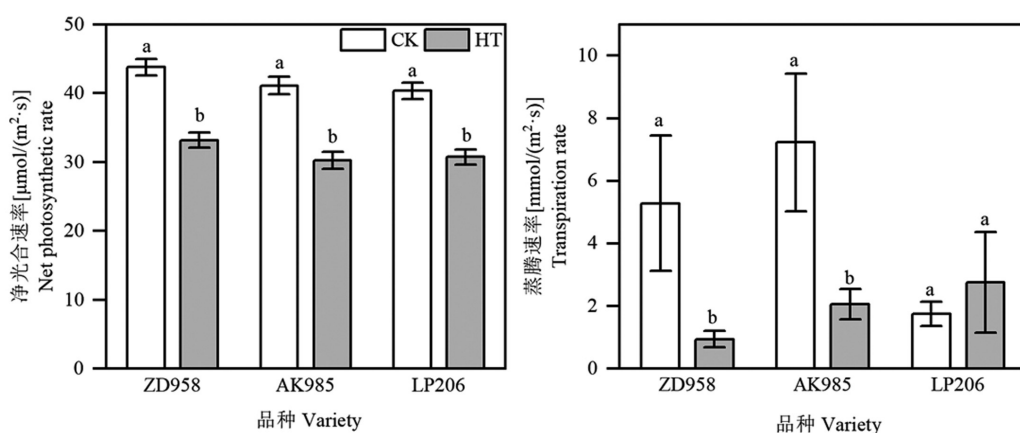


图2 花后高温对玉米叶片光合参数的影响

Fig.2 Effect of post-anthesis high temperature on photosynthetic parameters of maize leaves

2.3 荧光参数

2.3.1 实际光化学效率和最大光化学量子产量

实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$)是指有热耗散存在时

叶片光系统Ⅱ反应中心完全关闭时的实际光化学效率^[15], F/F_m 是光系统Ⅱ的最大光化学量子产量^[16]。由图3可以看出,高温胁迫降低了3个玉米品种穗位

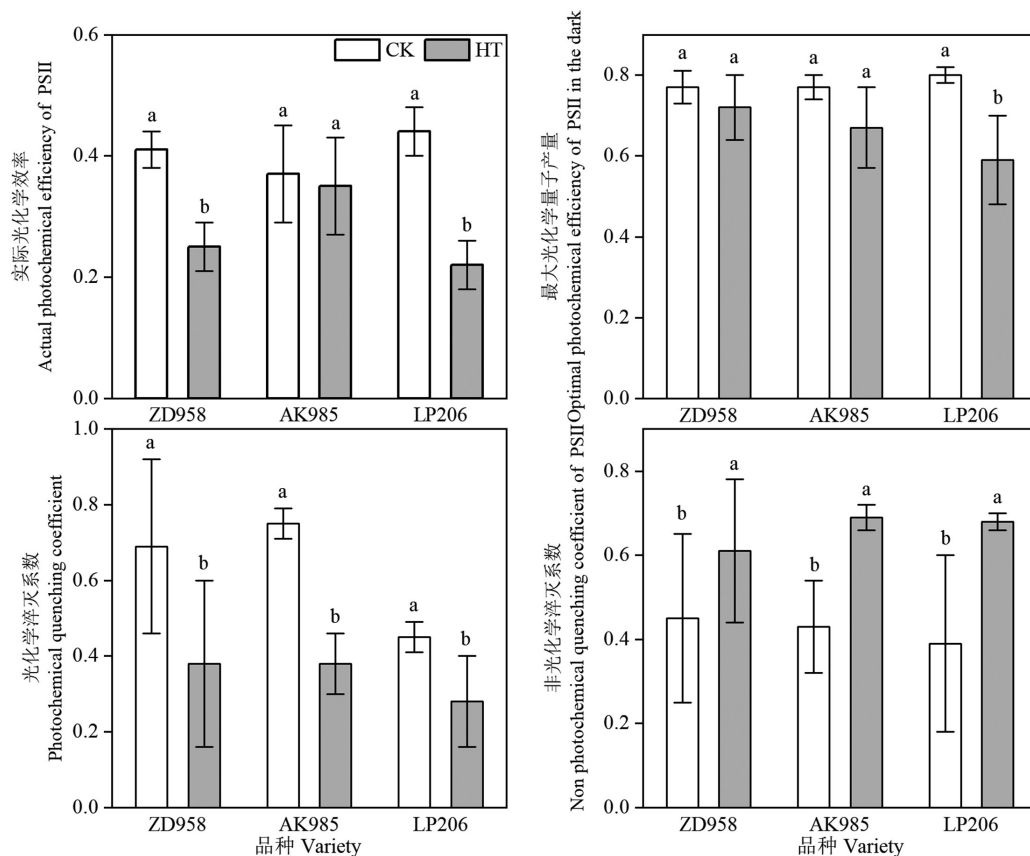


图3 花后高温对玉米叶片荧光参数的影响

Fig.3 Effect of post-anthesis high temperature on fluorescence parameters of maize leaves

叶的PSⅡ光量子产量(Φ PSⅡ)和最大光化学效率(F_v/F_m),降低的幅度因品种而异。郑单958、安科985和隆平206花后高温处理的 Φ PSⅡ分别比对照下降了19.01%、5.42%和20.1%;3个品种花后高温处理的 F_v/F_m 分别比对照下降了6.49%、12.99%和26.25%。隆平206玉米穗位叶的最大光化学效率和光量子产量对高温胁迫比郑单958和安科985更为敏感。

2.3.2 荧光猝灭动力学参数

qP是光化学淬灭系数,qN是非光化学淬灭系数^[17]。由图3可知,高温胁迫降低了3个品种穗位叶的光化学猝灭系数(qP)。郑单958,花后高温处理的qP分别比对照下降了24.93%,安科985和隆平206分别比对照下降了29.33%和17.78%。高温胁迫提高了3个品种穗位叶的非光化学淬灭系数(qN),提高幅

度因品种而异,郑单958、安科985和隆平206花后高温处理的qN分别比对照提高了16.23%、17.68%和22.65%。

2.4 产量与光合荧光参数相关分析

表1相关分析表明,光化学淬灭系数与产量和穗粒数呈极显著正相关;蒸腾速率、实际光化学效率、最大光化学量子产量与产量和穗粒数呈显著正相关;最大光化学量子产量与千粒重呈显著正相关;净光合速率与产量、穗粒数和千粒重呈正相关,但不显著;蒸腾速率、实际光化学效率、光化学淬灭系数与千粒重呈正相关,但不显著;非光化学淬灭系数与穗粒数呈极显著负相关,与产量和千粒重呈显著负相关。

表1 产量与光合荧光参数相关分析

Table 1 Correlation analysis of yield, yield components and photosynthetic pharacteristics under high temperature stress

光合荧光参数 Photosynthetic related index	产量构成要素 Yield component index		
	产 量	穗粒数	千粒重
	Yield	Grains per row	1 000-grain weight
净光合速率	0.69	0.64	0.1
蒸腾速率	0.82*	0.78*	0.36
实际光化学效率	0.76*	0.80*	0.49
最大光化学量子产量	0.76*	0.80*	0.81*
光化学淬灭系数	0.98**	0.94**	0.65
非光化学淬灭系数	-0.79*	-0.89**	-0.84*

注:“*”表示在0.05水平上显著相关;“**”表示在0.01水平上极显著相关。

Note: * indicates a significant correlation at the 0.05 level; ** indicates a extremely significant correlation at the 0.01 level.

2.5 差异表达基因

2.5.1 转录组测序数据质量分析

由表2可知,碱基百分比(Q20)大于98%,碱基百分比(Q30)大于94%。3个品种花后高温处理和对照分别获得41 981 699、42 434 030、40 841 350个reads

和40 216 052、43 077 972、42 588 513个reads,充分说明测序得到的数据质量可靠,满足后续分析。

2.5.2 差异表达基因的筛选

为了检测花后高温对穗位叶光合特性差异基因的表达量,将差异倍数(fold change)>1,且P value<

表2 样本QC数据统计

Table 2 Sample QC data statistics

品 种	处 理	样本数目(个)	数据量(Mb)	平均序列长度(bp)	碱基百分比Q20	碱基百分比Q30
Variety	Treatment	Total reads count	Total bases count	Average read length	(%) Q20 bases ratio	(%) Q30 bases ratio
ZD958	CK	41 981 699	5 856 700 000	139.43	98.57	94.96
	HT	40 216 052	5 676 700 000	141.17	98.57	94.97
AK985	CK	42 434 030	5 927 698 381	139.70	98.53	94.84
	HT	43 077 972	6 065 916 638	140.79	98.51	94.84
LP206	CK	40 841 350	5 676 366 092	139.05	98.62	95.12
	HT	42 588 513	5 916 405 065	138.97	98.55	94.89

0.05作为筛选差异表达基因标准(图4)。郑单958、安科985和隆平206分别获得1345个、1361个和1575个差异基因,其中,郑单958上调基因390个,下调基因955个;安科985上调基因424个,下调基因937个;隆平206上调基因380个,下调基因1195个。

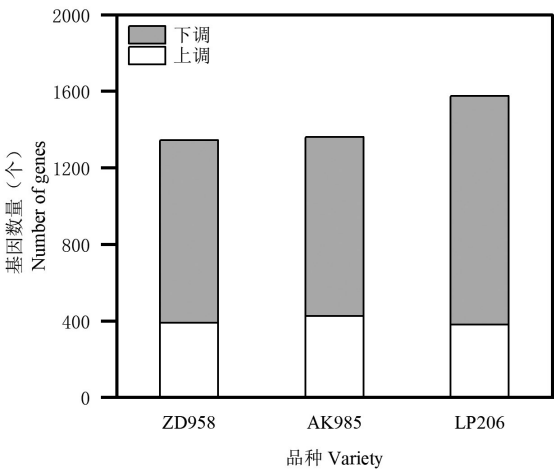


图4 差异表达基因可视性柱状图

Fig.4 Visual histogram of differentially expressed genes

2.6 差异表达基因GO分类

GO(Gene Ontology, 基因本体)是一个国际化的基因功能分类体系,用来全面描述生物体中基因和基因产物的属性。根据基因本质功能将差异表达基因分为生物过程(Biological Process)、细胞组成(Cellular Component)和分子功能(Molecular Function)3大类别。花后高温处理后,两个处理间共检测到大量差异表达基因。对差异表达基因进行功能富集

分析发现,郑单958、安科985、隆平206分别有545、536、566个基因功能得到显著性富集。将两个处理共同检测到的显著性富集的GO terms进行汇总表明,热胁迫后在生物过程中差异表达的基因主要涉及光合作用、光收集、光反应、蛋白质-发色团连接和响应温度刺激等功能;在细胞组成中差异表达的基因主要涉及叶绿体类囊体、质体类囊体、叶绿体类囊体膜、质体类囊体膜、类囊体膜、光合膜和质体基

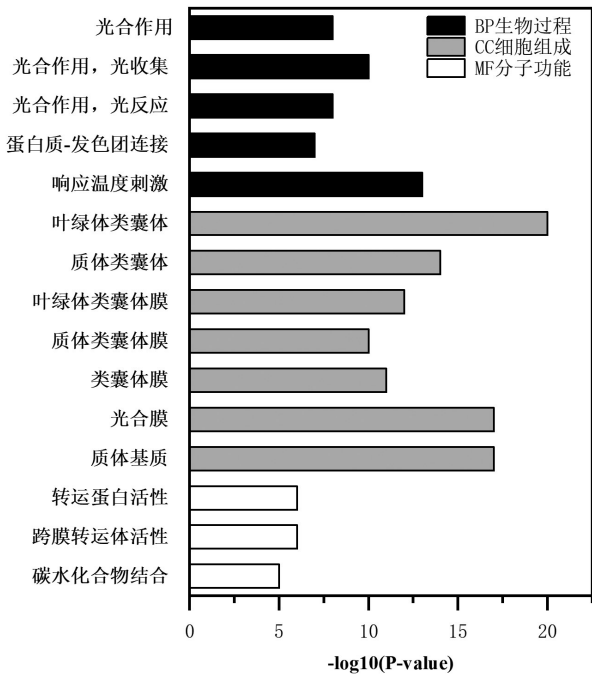


图5 差异表达基因GO功能分类

Fig.5 GO classification map of differentially expressed genes

质等功能;在分子功能中差异表达的基因主要涉及转运蛋白活性、跨膜转运体活性和碳水化合物结合等功能(图5)。

2.7 差异表达基因KEGG注释分析

KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)是一个有关生物系统较完善的数据库,整合了基因组、化学物质和系统功能信息。本研究KEGG 通路富集以 P value<0.05 作为显著性富集的阈值。差异表达基因KEGG通路富集分析后发现,郑单958共检测到200个通路,其中, P value<0.05 多

重假设检验显著的通路有30个,涉及654个基因;安科985共检测到235个通路,其中, P value<0.05 多重假设检验显著的通路18个,涉及636个基因;隆平206共检测到200个通路,其中, P value<0.05 多重假设检验显著的通路有30个,涉及786个基因。表3列出两个处理中两个或两个以上的比较组合共同检测的显著性富集通路,主要包括光合作用-天线蛋白、光合作用、氨基糖和核苷酸糖代谢、赖氨酸降解、碳水化合物消化和吸收、苯丙烷类生物合成等通路。

表3 差异表达基因KEGG通路富集
Table 3 KEGG enrichment of the differential expressed genes

比较组合 Comparison combination	通路富集名称 Name of channel enrichment	基因比 Gene ratio	上调基因数(个) Up-regulated genes	下调基因数(个) Down-regulated genes
HT958vsCK958	Photosynthesis – antenna proteins 光合作用-天线蛋白	20/926	0	20
HT985vsCK985	Photosynthesis – antenna proteins 光合作用-天线蛋白	21/951	0	21
HT206vsCK206	Photosynthesis – antenna proteins 光合作用-天线蛋白	22/1 004	0	22
HT958vsCK958	Photosynthesis 光合作用	13/926	1	12
HT985vsCK985	Photosynthesis 光合作用	13/951	2	11
HT206vsCK206	Photosynthesis 光合作用	24/1 004	3	21
HT958vsCK958	Amino sugar and nucleotide sugar metabolism 氨基糖和核苷酸糖代谢	34/926	20	14
HT985vsCK985	Amino sugar and nucleotide sugar metabolism 氨基糖和核苷酸糖代谢	32/951	19	13
HT206vsCK206	Amino sugar and nucleotide sugar metabolism 氨基糖和核苷酸糖代谢	42/1 004	26	16
HT958vsCK958	Lysine degradation 赖氨酸降解	12/926	5	7
HT206vsCK206	Lysine degradation 赖氨酸降解	16/1 004	6	10
HT958vsCK958	Carbohydrate digestion and absorption 碳水化合物消化和吸收	7/926	1	6
HT985vsCK985	Carbohydrate digestion and absorption 碳水化合物消化和吸收	9/951	2	7
HT206vsCK206	Carbohydrate digestion and absorption 碳水化合物消化和吸收	9/1 004	2	7
HT958vsCK958	Phenylpropanoid biosynthesis 苯丙烷类生物合成	38/926	20	18
HT985vsCK985	Phenylpropanoid biosynthesis 苯丙烷类生物合成	38/951	23	15
HT206vsCK206	Phenylpropanoid biosynthesis 苯丙烷类生物合成	43/1 004	19	24

3 结论与讨论

花后高温对玉米的光合特性、差异基因表达量和产量及产量构成因素有显著影响,结实率显著下降,导致玉米子粒产量显著降低,且差异基因表达量显著低于CK。花后高温降低了穗位叶净光合速率和蒸腾速率,PS II、 F_v/F_m 和qP显著下降,穗粒数、穗长和千粒重显著下降,秃尖长度增加,从而导致子粒产量降低。高温胁迫下,各光合指标、荧光参数指标及产量性状指标的增减幅度因品种而异。

3.1 花后高温对玉米穗位叶光合荧光特性的影响

高温逆境会对玉米的许多理化过程产生不良反应,影响玉米植株生长发育和器官形态建成。光合

作用为作物产量形成奠定基础,当作物植株处于不良环境条件下时,叶片光合系统会做出应答来适应逆境中的生长。孙宪芝和罗海波等^[18-19]研究表明,短期或轻度高温由限定CO₂供应等气孔因素来影响植物光合作用,而长期或严重的高温由非气孔因素降低叶肉细胞的光合活性来影响光合作用。本研究表明,花后高温处理下,3个玉米品种的净光合速率和蒸腾速率降低, P_n 与E显著低于CK。在本试验中,花后高温导致穗位叶 P_n 下降大概是光化学反应发生改变,与气孔因素无关,而是非气孔因素引起的。不同品种间存在明显差异,LP206穗位叶净光合速率下降幅度小于ZD958和AK985。

PS II对温度变化表现最明显,高温胁迫下PS II

的改变对叶片 P_n 的下降存在影响。高温胁迫下,会使植物 PS II 反应中心暂时失去活性,增加热耗散和叶绿素荧光形式的耗散,通过增加热耗散来降低吸收光能的转换效率,阻止过多光能向 PS II 的传递,减轻对反应中心的破坏,这是由于诸多高等植物中存在着重要保护机制。在一定温度区间内,对 PS II 的改变是可逆的,但温度过高时,对 PS II 的伤害是不可逆的^[20]。本研究表明,花后高温逆境造成3个玉米品种的 PS II 受伤害, F_v/F_m 和 qP 荧光参数降低,提高 qN,且 ZD958 和 AK985 下降幅度小于 LP206。

3.2 基于转录组分析花后高温对玉米叶片的影响

本研究通过转录组对玉米叶片进行测序,获得大量差异基因。本试验所有样本碱基百分比 Q20 均在 98.51% 以上,碱基百分比 Q30 均在 94.84% 以上,说明样本比对率较高,数据质量高。GO 功能注释结果表明,热胁迫后在生物过程中差异表达的基因主要涉及光合作用、光收集、光反应、蛋白质-发色团连接和温度刺激等功能;在细胞组成中差异表达的基因主要涉及叶绿体内囊体、质体类囊体、叶绿体内囊体膜、质体内囊体膜、类囊体膜、光合膜和质体基质等功能;在分子功能中差异表达的基因主要涉及转运蛋白活性、跨膜转运体活性和碳水化合物结合等功能。对差异基因进行 Pathway 分析,进一步对差异表达基因参与的主要代谢途径进行研究,有利于明确差异表达基因在生物代谢周期中发挥的功能以及与其他基因的相互作用。在高温胁迫下,植物细胞首先感知高温刺激并将信号放大传递至胞内,进而启动抗热基因的表达,脂类物质在体内合成、分解、消化、吸收、转运发生变化,使各组织中脂质过多或过少,植物体内能量的释放、转移、贮存和利用受到影响,从而影响植株生长发育和器官形态建成。与对照相比,花后高温胁迫在显著通路中差异基因表达量均明显低于 CK,说明花后高温不利于光合作用、碳水化合物代谢、脂类代谢及植物信号转导,从而阻碍了叶“源”物质向穗部转运,造成秃尖现象,最终导致产量降低。

3.3 花后高温对玉米产量及产量构成因素的影响

作物光合作用产物的最高形式是干物质,光合产物的积累与分配为玉米子粒产量形成奠定了物质基础,通过增加干物质积累量、提高子粒干物质分配率,是达到高产的根本途径。有研究表明,花前花后高温影响玉米叶片功能,降低干物质生产力和干物质分配到雌穗的比例,造成玉米穗长变短,穗粗减小,秃尖长增加,穗粒数、千粒重下降,最终导致子粒产量显著降低^[21-23]。也有研究认为,玉米产量及源

库流关系因花期不同程度高温而异,轻度高温会减小穗部干物质比率,后期可通过加快物质的转运来达到产量平衡,重度高温则通过减小子粒库容影响玉米的干物质转运^[24]。高温逆境下穗粒数和粒重降低子粒库容减小,阻碍了叶“源”物质向穗部转运,降低玉米产量。玉米子粒产量形成由单位面积有效穗数、穗粒数和粒重三要素构成,三者相互协调为获得高产奠定基础。本研究表明,花后高温胁迫降低了3个玉米品种穗长、穗粗、穗粒数、千粒重和产量,增加了秃尖长,子粒产量降低主要是由穗粒数减少所致。此外,花后高温胁迫下,AK985 和 ZD958 的穗部缺粒表型较 LP206 明显。

通过分析高温胁迫下产量、产量构成要素与光合特性的关系,发现产量、产量构成要素与光合、荧光差异较大。光化学淬灭系数与产量和穗粒数呈极显著正相关,蒸腾速率、实际光化学效率、最大光化学量子产量与产量和穗粒数呈显著正相关,最大光化学量子产量与千粒重呈显著正相关。说明高温逆境会对玉米的许多理化过程产生不良反应,最终影响玉米产量形成。

参考文献:

- [1] THOMSON A M, BROWN R A, ROSENBERG N J, et al. Climate change impacts for the conterminous USA: An integrated assessment. Part 3. Dryland production of grain and forage crops[J]. *Climate Change*, 2005, 69: 43-65.
- [2] 尹小刚,王 猛,孔箫铎,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. Effects of high temperature on maize production in Northeast China and countermeasures[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(1): 186-198. (in Chinese)
- [3] 王丽君.黄淮海平原夏玉米季干旱、高温的发生特征及对产量的影响[D].北京:中国农业大学,2018.
- [4] 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, 25(5): 77-84.
SUN N N, YU K K, ZHAN J, et al. Response of antioxidant physiology to high temperature stress in maize leaves with different maturity degree[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2017, 25(5): 77-84. (in Chinese)
- [5] 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. Response characteristics and genotype differences of photosynthetic physiology to high temperature stress in maize leaves with different maturity degree[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2017, 46(5): 34-38. (in Chinese)
- [6] 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 on photosynthetic characteristics, yield and quality of maize with differ-

- ent genotypes[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(23): 4947–4958. (in Chinese)
- [7] 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]. *Physiology Plant*, 1999, 105: 685–693.
- [8] 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. HSP70 can improve the anti-oxidation protection of maize leaves induced by combined drought and high temperature stress[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(4): 636–644. (in Chinese)
- [9] 穆心愿, 马智艳, 卢良涛, 等. 授粉期高温胁迫对夏玉米植株形态、叶片光合及产量的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2024, 32(1): 106–118. MU X Y, MA Z Y, LU L T, et al. Effect of high temperature stress on plant morphology, leaf photosynthesis and yield of summer maize during pollination[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2024, 32(1): 106–118. (in Chinese)
- [10] 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.
- [11] 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.
- [12] 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. Effect of high temperature stress on yield and ear development characteristics of summer maize with different heat tolerant types[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(19): 3954–3963. (in Chinese)
- [13] 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. Effect of high temperature on pollen development and seed setting rate of maize before and after flowering[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2020, 25(3): 10–16. (in Chinese)
- [14] 阚正荣, 马守田, 祁剑英, 等. 施用生物炭对冬小麦光合潜力和子粒产量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2019, 39(6): 719–727. KAN Z R, MA S T, QI J Y, et al. Effect of biochar on photosynthetic potential and grain yield of winter wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, 39(6): 719–727. (in Chinese)
- [15] 李妹芳, 冯海霞, 孟庆杰, 等. 短时间低温弱光胁迫对甜椒的光系统II功能调节[J]. *聊城大学学报*, 2008, 21(3): 73–75. LI M F, FENG H X, MENG Q J, et al. Light system II function regulation of sweetpepper under short time low temperature and weak light stress[J]. *Journal of Liaocheng University*, 2008, 21(3): 73–75. (in Chinese)
- [16] 李付杰, 武兰芳, 马军花, 等. 长期养分亏缺对夏玉米叶片光合特性的影响[J]. *华北农学报*, 2013, 28(5): 213–218. LI F J, WU L F, MA J H, et al. Effect of long-term nutrient deficiency on photosynthetic characteristics of summer maize leaves[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2013, 28(5): 213–218. (in Chinese)
- [17] 杨颖丽, 司廉邦, 李嘉敏, 等. 铁胁迫对小麦幼苗叶绿素荧光与光合特性的影响[J]. *兰州大学学报*, 2019, 55(6): 814–820. YANG Y L, SI L B, LI J M, et al. Effect of iron stress on chlorophyll fluorescence and photosynthetic characteristics of wheat seedlings[J]. *Journal of Lanzhou University*, 2019, 55(6): 814–820. (in Chinese)
- [18] 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. Effect of high temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of cut chrysanthemum ‘Shenma’[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(10): 2149–2154. (in Chinese)
- [19] 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. Effect of high temperature stress on photosynthesis of ‘Cabernet Sauvignon’ grape[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(13): 2744–2750. (in Chinese)
- [20] 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. Response mechanism of plant photosynthetic system to high temperature stress[J]. *Chinese Journal of Biochemistry Molecular Biology*, 2012, 28(2): 127–132. (in Chinese)
- [21] 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 on photosynthetic characteristics, yield and quality of maize with different genotypes[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(23): 4947–4958. (in Chinese)
- [22] 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. Effect of high temperature in flowering period on main agronomic shape and yield of different maize varieties[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2020, 48(6): 33–36. (in Chinese)
- [23] 穆心愿, 吕姗姗, 卢良涛, 等. 授粉期高温胁迫下雄穗大小对玉米干物质积累及产量的影响[J]. *中国农业科学*, 2023, 56(15): 2880–2894. MU X Y, LÜ S S, LU L T, et al. Effect of ear size on dry matter accumulation and yield of maize under high temperature stress during pollination[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(15): 2880–2894. (in Chinese)
- [24] 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. Effect of high temperature on plant morphology and function, yield composition and nutrient of maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2020, 28(5): 86–92. (in Chinese)

(责任编辑:姜媛媛)