

齐红志, 马俊峰, 段俊枝, 等. 高温干旱复合胁迫对玉米器官发育、生理功能和产量形成的影响研究进展[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(6): 1240-1248.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.06.021

## 高温干旱复合胁迫对玉米器官发育、生理功能和产量形成的影响研究进展

齐红志<sup>1</sup>, 马俊峰<sup>2</sup>, 段俊枝<sup>1</sup>, 袁刘正<sup>3</sup>, 燕照玲<sup>1</sup>, 张会芳<sup>1</sup>, 陈海燕<sup>1</sup>, 燕树锋<sup>4</sup>, 赵霞<sup>4</sup>, 杨翠苹<sup>1</sup>, 王楠<sup>1</sup>, 王群<sup>5</sup>

(1.河南省农业科学院农业信息技术研究所, 河南 郑州 450002; 2.新乡市农业科学院, 河南 新乡 453000; 3.漯河市农业科学院, 河南 漯河 462000; 4.河南省农业科学院中药材研究所, 河南 郑州 450002; 5.河南农业大学农学院, 河南 郑州 450046)

**摘要:** 在全球气候变暖背景下, 高温干旱复合极端天气灾害频发, 逐渐成为玉米生产中主要的非生物胁迫因素, 严重影响了玉米的生长发育和产量。本文综述了高温干旱复合胁迫下玉米营养器官(根、茎、叶)和生殖器官(雌穗、雄穗)的形态、结构、发育及玉米产量形成的变化特征, 并从光合荧光、抗氧化系统、内源激素等生理功能以及分子调控方面系统阐述了玉米对高温干旱复合胁迫响应的研究进展。建议今后研究应整合多种组学技术, 从基因、功能蛋白、代谢物到性状系统揭示玉米应答高温干旱复合胁迫的机制, 以提高玉米对高温干旱复合胁迫的耐受能力, 实现农业减灾增效。

**关键词:** 玉米; 高温干旱; 器官发育; 光合特性; 激素含量; 产量

**中图分类号:** S513 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)06-1240-09

## Research progress on effects of combined heat and drought stress on organ development, physiological function and yield formation of maize

QI Hongzhi<sup>1</sup>, MA Junfeng<sup>2</sup>, DUAN Junzhi<sup>1</sup>, YUAN Liuzheng<sup>3</sup>, YAN Zhaoling<sup>1</sup>, ZHANG Hui Fang<sup>1</sup>, CHEN Haiyan<sup>1</sup>, YAN Shufeng<sup>4</sup>, ZHAO Xia<sup>4</sup>, YANG Cuiping<sup>1</sup>, WANG Nan<sup>1</sup>, WANG Qun<sup>5</sup>

(1. Agricultural Information and Technology Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; 2. Xinxiang Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453000, China; 3. Luohe Academy of Agricultural Sciences, Luohe 462000, China; 4. Institute of Chinese Herbal Medicines, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; 5. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China)

收稿日期: 2024-10-16

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2023YFD2303302); 河南省重点研发专项(25111112700); 农业农村部政府购买服务项目(19240710); 河南省科技攻关计划项目(232102110187); 河南省软科学研究计划项目(252400411117)

**作者简介:** 齐红志(1985-), 女, 河南西平人, 硕士, 助理研究员, 主要从事作物生理生态研究。(E-mail) 1240564836@qq.com

**通讯作者:** 王群, (E-mail) wangqun177@163.com; 燕照玲, (E-mail) yanzl83@126.com

**Abstract:** In the context of global warming, extreme weather disasters combined with high temperature and drought occur frequently, which gradually become the main abiotic stress factors in corn production, and have seriously affected the growth, development and yield of corn. The morphological, structural and developmental characteristics of maize vegetative organs (root, stem, leaf) and reproductive organs (female spikes and male spikes) and the changes of maize yield under the combined stress of

high temperature and drought were reviewed. The research progress on maize responses to combined heat and drought stress had been systematically elucidated from the aspect of physiological functions including photosynthetic fluorescence, antioxidant systems, and endogenous hormones, as well as from the perspective of molecular regulation. It is proposed that future research should integrate multiple omics technologies to systematically reveal the mechanism of maize response to combined stress of high temperature and drought from the aspects of genes, functional proteins, metabolites to traits, so as to improve the tolerance of maize to combined stress of high temperature and drought, and achieve agricultural disaster reduction and efficiency enhancement.

**Key words:** corn; high temperature and drought; organ development; photosynthetic characteristics; hormone content; yield

近年来,随着全球气候持续变暖,极端干热天气的发生频率、强度和持续时间在不断增加<sup>[1-3]</sup>,高温干旱复合胁迫将成为农业生态系统普遍发生的非生物胁迫因素<sup>[4-5]</sup>。据报道,中国2022年高温和干旱风险指数均为1961年以来最高值<sup>[6]</sup>。未来高温和干旱都将极大地威胁中国的农业生产和粮食安全。玉米是中国重要的粮食作物和饲料作物,2023年全国玉米总产量为 $2.888 \times 10^8$  t,占中国粮食总产量的41.5%<sup>[7]</sup>,是中国粮食持续增产的主要贡献者,在保障国家粮食安全中起着极为重要的作用。玉米在关键生长期受到高温和干旱胁迫极易造成严重减产<sup>[8]</sup>。目前,关于高温、干旱单一胁迫对玉米生长发育和产量形成的影响研究已有诸多报道<sup>[9-12]</sup>,但在当前中国玉米大田生产中,高温、干旱往往相伴或相继发生,高温干旱复合胁迫发生频率大幅增加,成为限制玉米稳产、高产的主要非生物胁迫因素<sup>[13-16]</sup>。复合胁迫加剧了单一胁迫对作物生长、生理特性和产量的影响,但其对作物的影响并非单一胁迫的简单相加效应,且很少能从单一胁迫中预测复合胁迫的影响力度<sup>[17]</sup>。因此,明确高温干旱复合胁迫对玉米生长发育、生理特性及产量的影响以及玉米对胁迫的响应机制,对指导增强玉米耐高温干旱能力的栽培调控及育种实践,实现玉米持续高产稳产具有重要意义。学者们近几年针对玉米高温干旱复合胁迫进行了相关研究,但关于玉米高温干旱复合胁迫的研究进展尚未有系统报道,鉴于此,综合关于玉米高温干旱复合胁迫的已有研究成果,从器官发育特征、生理特性、产量形成及相关分子响应机制等方面进行综述,以期防御玉米高温干旱复合胁迫和实现农业减灾增效提供科学支持及参考。

## 1 高温干旱复合胁迫对玉米器官生长发育的影响

### 1.1 高温干旱复合胁迫对玉米营养器官生长发育的影响

#### 1.1.1 对玉米根系形态、空间分布和结构的影响

根系形态、结构及空间分布影响玉米对土壤养分和水分的吸收。玉米根系在形态、结构和分布上受逆境胁迫的影响,且与品种的敏感性和耐受性密切相关<sup>[18-19]</sup>,其改变对玉米的生存以及生产力具有至关重要的影响。

高温干旱复合胁迫抑制玉米根系的生长发育,表现为根长、根体积、根尖数、根表面积、根系吸收面积和活跃吸收面积均降低,根干重下降,且高温干旱复合胁迫对玉米根系的抑制作用大于干旱、高温单一胁迫<sup>[18,20-22]</sup>。不同时期高温干旱复合胁迫对玉米根系的影响不同,苗期受到胁迫主要会抑制根系建成,大喇叭口期和抽雄期受到胁迫主要会抑制根系吸收能力,加速根系衰老,导致根干重降低<sup>[21]</sup>。此外,高温干旱复合胁迫改变玉米根系的空间分布,短时间轻度胁迫可增加12~24 cm土层的根长密度和18~30 cm土层的根干重密度,使深层土壤中根系更密集,有利于根吸收水分和养分;但长时间重度胁迫显著降低各土层根长密度和根干重密度<sup>[18]</sup>。Pei等<sup>[22]</sup>的研究结果显示,高温干旱复合胁迫造成玉米节根长明显低于高温、干旱单一胁迫,节根总分支数与干旱胁迫差异不显著,但较高温胁迫显著减少。

高温干旱复合胁迫影响玉米根系的结构,表现为复合胁迫下玉米根系凯氏带增宽,皮层组织及细胞横截面积增大,复合胁迫下根系凯氏带宽度与干旱胁迫下无显著差异,但显著高于高温胁迫和正常条件下<sup>[22]</sup>,这可能是玉米根系应对干旱胁迫,防止内部水分散失的一种适应性变化<sup>[23]</sup>。根冠作为根

尖的重要结构,具有高度的可塑性,可表征植物对来自土壤中非生物胁迫的耐受性和适应性<sup>[24]</sup>。高温干旱复合胁迫下,含有淀粉的根冠细胞数量、根冠细胞中淀粉粒数量以及具有淀粉质根冠的根比例显著增加;糖类物质积累并在根冠和分生组织间的边界处形成高度积累的糖带,以阻止胁迫下根系分生区水分散失;根系维管束组织的细胞壁沉积了更多的纤维素和木质素<sup>[22]</sup>,这可能是胁迫诱导玉米根系产生的自我保护或自我适应机制<sup>[25]</sup>。

**1.1.2 对茎秆形态、结构和穿刺强度的影响** 茎秆是玉米营养运输的主要器官,且玉米茎秆的结构及细胞壁的化学组成与植株抗倒性密切相关<sup>[26]</sup>。高温干旱复合胁迫下玉米茎粗减小、株高降低,且复合胁迫下玉米茎粗、株高的降幅大于单一胁迫<sup>[27-30]</sup>。不同生育期高温干旱复合胁迫对玉米茎秆形态的影响程度不同,以拔节期和抽雄前胁迫影响较大,拔节期胁迫甚至会对玉米生长造成难以恢复的影响<sup>[31]</sup>。

高温干旱复合胁迫还影响茎秆的显微结构和穿刺强度,胁迫后,玉米地上部第 3 茎节的大维管束和小维管束面积均显著降低,维管束数目减少,皮层厚度降低,硬皮组织变薄,穿刺强度下降,且复合胁迫的影响程度大于单一胁迫<sup>[32]</sup>,不同生育期高温干旱复合胁迫造成玉米茎秆显微结构异常的程度存在差异,三叶期和大喇叭口期胁迫造成玉米茎秆显微结构异常的程度和穿刺强度下降的幅度大于抽雄期胁迫<sup>[30]</sup>。

**1.1.3 对叶片形态及结构的影响** 高温干旱复合胁迫抑制玉米叶片生长,造成玉米叶面积降低<sup>[33-34]</sup>、叶片变薄<sup>[22,35]</sup>,且复合胁迫的抑制程度大于单一胁迫;不同生育期之间比较,以大喇叭口期胁迫玉米叶面积指数降幅最大,其次是抽雄期,三叶期胁迫玉米叶面积指数的降幅相对较小<sup>[34]</sup>。高温干旱复合胁迫下,玉米叶片气孔密度和气孔指数降低,侧脉和侧脉木质部导管细胞平均直径变小;叶片维管束周围的叶绿体数量增加并聚集成高密度环,高温胁迫下叶绿体的变化与之相似,而干旱胁迫下叶片维管束周围的叶绿体数量明显减少且呈稀疏分布<sup>[22]</sup>。高温干旱复合胁迫还造成玉米叶肉细胞中叶绿体数目和片层数显著减少,基粒数减少,叶绿体位置与细胞壁存在间隔<sup>[21]</sup>;叶绿体膨大变圆,类囊体解体且膜结构消失,基粒片层排列混乱,嗜银颗粒和淀粉粒明显增多,基质外流;线粒体内外膜和嵴结

构解体,且线粒体膜结构消失,基质大量流出<sup>[36]</sup>。可见,高温干旱复合胁迫显著影响玉米叶片的显微结构和超微结构,进而影响其正常的光合功能。

## 1.2 高温干旱复合胁迫对玉米生殖器官生长和发育的影响

生殖器官(雌穗和雄穗)的正常发育是玉米穗粒形成的基础。高温干旱复合胁迫阻碍了玉米雌穗和雄穗的正常分化,造成雌穗和雄穗形态和结构异常、雌穗和雄穗开花间隔期增大,导致花期不遇,进而造成玉米雌穗穗粒数明显减少,产量降低<sup>[35]</sup>。

**1.2.1 对雄穗形态、结构和发育的影响** 高温干旱复合胁迫显著抑制玉米雄穗的生长发育,生育前期遭遇胁迫主要抑制玉米雄穗分化过程中生长锥的伸长,阻碍其穗分化进程;花期遭遇胁迫主要抑制其小花发育及散粉、授粉。尤其是玉米花期遭遇高温干旱复合胁迫,雄穗长度和平均生长速率极显著降低,分枝数和分枝小花密度降低,基部和顶部的小穗和花药变小,小穗鲜重、干重下降,且复合胁迫对雄穗生长发育的抑制程度最大,干旱胁迫次之,高温胁迫影响相对较小;不同玉米品种雄穗对高温干旱复合胁迫的敏感性存在差异,其中雄穗轴短、分枝多、散粉量大的品种对高温干旱复合胁迫的抵御能力更强<sup>[36-41]</sup>。高温干旱复合胁迫还影响玉米雄穗的正常抽出,高温胁迫不影响玉米抽雄,但加剧了干旱胁迫对玉米抽雄的影响<sup>[22]</sup>。

高温干旱复合胁迫造成玉米雄穗花药皱缩变小,药室严重变形甚至开裂,花药壁表皮细胞膨大或缩小,绒毡层细胞裂解,药隔维管束变少变细<sup>[36-38]</sup>;花粉粒显著变小且表面干缩褶皱,网纹状凸起形成高脊,细胞壁不均匀增厚,萌发孔严重内陷,花粉粒中淀粉粒数量大幅减少且分布趋于边缘化<sup>[39-41]</sup>。高温干旱复合胁迫下,热敏感型玉米品种花药和花粉结构畸变程度大于耐热品种<sup>[38]</sup>。不同生育期中以抽雄期遭遇高温干旱复合胁迫造成的花粉和花粉粒结构畸变程度最为显著,且复合胁迫的影响程度大于高温、干旱单一胁迫<sup>[30]</sup>。

花期高温干旱复合胁迫造成玉米雌穗和雄穗开花间隔期延长,雄穗散粉期推迟,散粉量显著减少,花粉活力下降,复合胁迫的影响程度大于干旱、高温单一胁迫<sup>[39-41]</sup>;新鲜花粉中高活力花粉占比显著降低,耐热玉米品种高活力花粉占比和散粉量明显高于热敏感型玉米品种<sup>[36-37]</sup>。

1.2.2 对雌穗形态、结构和发育的影响 花期高温干旱复合胁迫会对玉米雌穗穗柄结构产生较大影响,表现为穗柄横切面积、维管束总面积、维管束单个面积减小,单位面积维管束数量增加,复合胁迫的影响程度大于单一胁迫;复合胁迫下穗柄单个维管束尤其是中心维管束面积明显减小,与干旱胁迫差异不显著,但显著小于高温胁迫,靠近皮层的维管束数量显著增加,中部维管束数量减少;热敏感品种穗柄中部以及近皮层维管束和中心维管束的数量明显多于耐热品种<sup>[36]</sup>。高温干旱复合胁迫还显著改变了玉米雌穗的花丝形态,造成花丝脱水皱缩、茸毛数量减少、茸毛长度变短并倒伏于花丝表面,花丝表面凹陷呈垄状结构,花丝活力降低,显著影响玉米受精结实,且高温干旱复合胁迫对花丝形态和活力的影响大于单一的干旱胁迫或高温胁迫。不同玉米品种受复合胁迫的影响程度存在差异<sup>[38]</sup>。高温干旱复合胁迫对玉米雌穗发育的影响因胁迫发生时期不同有所差异,三叶期、大喇叭口期胁迫主要抑制玉米雌穗生长锥伸长,阻碍其穗分化进程;抽雄期胁迫则主要阻碍雌穗受精结实及发育进程,造成雌穗发育不良。以抽雄期胁迫对雌穗受精结实的抑制作用最大,造成结实率大幅下降,产量降低<sup>[30]</sup>。

## 2 高温干旱复合胁迫对玉米生理特性的影响

### 2.1 高温干旱复合胁迫对玉米光合特性的影响

2.1.1 对光合荧光参数的影响 不同生育期高温干旱复合胁迫均降低玉米叶片叶绿素含量,且复合胁迫影响大于单一胁迫,不同品种的玉米叶绿素含量对胁迫的响应存在差异<sup>[42-43]</sup>。高温和干旱胁迫对作物净光合速率( $P_n$ )的影响远高于其他环境因子,干旱胁迫下气孔导度( $G_s$ )降低以减少水分蒸腾损失,而高温胁迫下植物则保持气孔打开并蒸发更多的水分以降低冠层温度<sup>[44]</sup>。高温干旱复合胁迫降低玉米的 $P_n$ 、蒸腾速率( $T_r$ )、 $G_s$ 和电子传递速率( $ETR$ ),使胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )增加,且复合胁迫下 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ 、 $ETR$ 的降幅和 $C_i$ 的增幅大于干旱胁迫,高温胁迫对这些指标的影响相对较小。不同玉米品种对复合胁迫的响应存在差异<sup>[45-48]</sup>。不同生育期中以抽雄期高温干旱复合胁迫处理 $P_n$ 的降幅(39.0%)最大,其次是大喇叭口期,三叶期胁迫对 $P_n$ 影响最小<sup>[21,33]</sup>。玉米花期遭遇高温干旱复合胁迫

下, $P_n$ 降低受气孔因素和非气孔因素的双重影响,而高温胁迫下 $P_n$ 降低主要由非气孔因素导致<sup>[36]</sup>。

叶绿素荧光可以反映光合电子传递情况和光合器官能量耗散情况,被称为光合作用的探针,通过分析叶绿素荧光参数可以明确植物在非生物胁迫下的抗逆性和光抑制程度。不同生育期高温干旱复合胁迫后,玉米叶片初始荧光( $F_0$ )明显升高,最大荧光( $F_m$ )、PS II潜在光化学效率( $F_v/F_0$ )、最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、有效光化学量子产量( $F'_v/F'_m$ )、实际光化学效率( $\Phi PS$ )、表观量子效率( $AQE$ )、羧化效率( $CE$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )、非光化学猝灭系数( $NPQ$ )和光合性能指数( $PIABS$ )明显降低,PS II活性中心受损,电子传递受阻,光能利用率降低,光合作用受到抑制,复合胁迫对玉米叶片叶绿素荧光参数的影响大于高温、干旱单一胁迫<sup>[21,36,45-46]</sup>。采用 $Ca^{2+}$ 诱导剂 $CaCl_2$ 预处理可在一定程度上缓解高温干旱复合胁迫下玉米叶片PS II功能的受损情况,对PS II功能的恢复较为显著<sup>[49]</sup>。此外,高温干旱复合胁迫显著抑制玉米冠层日光诱导叶绿素荧光( $SIF$ ),且复合胁迫的影响程度大于单一胁迫,而冠层 $SIF$ 与 $P_n$ 、 $G_s$ 和 $T_r$ 均呈显著正相关,生产上可通过监测玉米冠层 $SIF$ 实现对玉米高温干旱复合胁迫信息的及时准确监测<sup>[29,47]</sup>。

2.1.2 对光合酶活性的影响 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶( $PEPCase$ )和核酮糖二磷酸羧化酶( $RuBPCase$ )是玉米光合碳同化途径的关键酶,其活性降低被认为是光合速率下降的重要非气孔因素之一。高温干旱复合胁迫均会导致玉米 $PEPCase$ 和 $RuBPCase$ 活性降低,高温干旱复合胁迫下二者的降幅均大于单一胁迫,且 $PEPCase$ 活性降幅大于 $RuBPCase$ ,大喇叭期遭遇胁迫对玉米 $PEPCase$ 活性的影响大于抽雄期和三叶期胁迫<sup>[21,34]</sup>。不同玉米品种 $PEPCase$ 和 $RuBPCase$ 活性对高温干旱复合胁迫的响应存在差异<sup>[43]</sup>。花后高温干旱复合胁迫显著降低玉米顶叶、倒四叶和穗位叶的 $PEPCase$ 、 $RuBPCase$ 活性,且随胁迫时间延长,顶叶 $PEPCase$ 活性降幅大于倒四叶和穗位叶,而 $RuBPCase$ 活性在胁迫初期的差异大于后期,且不同叶位 $RuBPCase$ 活性的降幅表现为穗位叶>倒四叶>顶叶<sup>[46]</sup>。

### 2.2 高温干旱复合胁迫对玉米抗氧化特性的影响

短暂的、轻度的高温干旱复合胁迫通过刺激根系产生超氧阴离子( $O_2^{\cdot-}$ )和丙二醛(MDA)增强玉米

根系超氧化物歧化酶(*SOD*)、过氧化物酶(*POD*)和过氧化氢酶(*CAT*)的活性,促进根系活力提高和渗透调节物质含量增加,表现为可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量增加;长时间重度复合胁迫则造成玉米根系  $O_2^-$  和 MDA 含量急剧且大幅度增加,超过 *SOD*、*CAT* 缓解氧化损伤的能力,使其对活性氧(ROS)的清除能力下降,最终造成根系活力显著下降,衰老加剧;根系抗氧化酶活性与渗透调节物质含量之间存在较强的相关性<sup>[18]</sup>。

在短期的高温干旱复合胁迫后,玉米叶片 ROS 积累量增加和膜损伤水平提高,抗坏血酸过氧化物酶(*APX*)、谷胱甘肽还原酶(*GR*)、*SOD* 活性显著增加,还原型谷胱甘肽含量和总抗氧化能力显著增加,可溶性糖、游离脯氨酸和热激蛋白(Heat shock protein, HSP)含量增加,且复合胁迫影响大于单一胁迫;具有较强的抗氧化防御系统、较高的渗透调节物质积累量的品种对高温干旱复合胁迫的耐受性更强<sup>[27,50-51]</sup>。适宜浓度的  $Ca^{2+}$  能够提高叶绿体抗氧化酶活性,进而提高玉米的耐热性<sup>[49,52]</sup>。而长时间或强烈的高温干旱复合胁迫造成的氧化损伤超过抗氧化酶的缓解能力,表现为 *SOD*、*CAT*、*POD* 活性先上升后下降,*APX* 活性和可溶性蛋白含量降低,ROS、MDA 含量显著上升,产生的膜脂过氧化物更多,叶片损伤更严重,衰老加速,最终导致叶片光合速率降低,光合同化物积累量下降;不同叶位比较结果显示,顶叶受复合胁迫影响程度大于倒四叶及穗位叶<sup>[46]</sup>,未成熟幼叶中  $H_2O_2$  和  $O_2^-$  的积累量明显高于成熟老叶。高温干旱复合胁迫下枯叶率高于单一胁迫<sup>[22]</sup>。

研究表明,高温胁迫下玉米雄穗的抗氧化系统酶活性变幅和 MDA 含量显著高于雌穗,表现为雄穗对高温逆境的响应较雌穗更为敏感<sup>[53]</sup>。随着高温干旱复合胁迫时间延长,玉米雄穗 *SOD*、*POD* 活性和 MDA、 $O_2^-$ 、可溶性糖、可溶性蛋白含量呈先增加后降低的单峰曲线变化<sup>[36]</sup>。胁迫前期,雄穗 *SOD*、*POD* 活性和  $O_2^-$ 、MDA 含量急速增加,且过氧化产物含量峰值时间较抗氧化酶活性峰值时间提早 2.0~4.0 d;胁迫后期雄穗抗氧化酶活性迅速下降,之后过氧化物含量缓慢下降;高温干旱复合胁迫下雄穗  $O_2^-$  和 MDA 含量变幅大于高温胁迫,且峰值出现时间早于单一胁迫,其中  $O_2^-$  含量峰值较干旱胁迫平均提早约 1.5 d,故高温干旱复合胁迫下雄穗更

早进入衰老状态<sup>[37-38]</sup>。

### 2.3 高温干旱复合胁迫对玉米内源激素代谢的影响

内源激素调控植株的生长、分化、发育及衰老过程。其中,脱落酸(ABA)可调控气孔导度和传递根源信号,玉米素核苷(ZR)等细胞分裂素是信号响应物质,生长素吲哚-3-乙酸(IAA)控制顶端生长和叶片形成并协调气孔关闭,赤霉素(GA)促进茎的伸长,乙烯(ETH)具有促进细胞分裂、果实成熟和器官衰老的作用,各种激素相互作用,共同调控植株生长。玉米灌浆期遭遇高温干旱复合胁迫后,不同部位叶片及籽粒中 IAA、ETH 含量显著降低,ABA、GA 含量显著升高,且高温干旱复合胁迫的影响程度显著大于单一胁迫,尤以灌浆后期在籽粒中的表现更为明显<sup>[45-46,54]</sup>;籽粒淀粉合成相关酶活性以及 ZR、IAA 含量(授粉后 10 d)降低,灌浆速率下降,最终导致淀粉含量降低,籽粒重下降,且授粉后 10 d、20 d 基部籽粒和顶部籽粒的平均灌浆速率与 ZR、IAA 含量均呈显著正相关<sup>[55]</sup>。较高的 IAA 含量和较低的 ABA 含量更有利于维持高温干旱复合胁迫下玉米内源激素的平衡,延缓衰老,增加花后干物质积累量并增加产量<sup>[54]</sup>。玉米花期遭遇高温干旱复合胁迫后,雌穗中 ABA 含量增加,IAA 含量降低,二者的变幅大于单一胁迫;赤霉素  $A_3$ ( $GA_3$ )含量在高温干旱复合胁迫和干旱胁迫下增加,但在高温胁迫下降低<sup>[36]</sup>。综合来看,花期和灌浆期高温干旱复合胁迫显著影响玉米植株的内源激素含量,表现为叶片、雌穗及籽粒 IAA、ZR、ETH 含量降低,GA、ABA 含量升高,造成花后干物质积累量和灌浆速率降低,籽粒重下降,产量降低。

## 3 高温干旱复合胁迫对玉米产量形成的影响

在玉米生长过程中,温度、降水、品种、栽培技术等多种因素均是影响产量的重要因素,但随着全球气候的变化,高温干旱复合胁迫对玉米产量的影响越来越显著<sup>[16]</sup>,造成的玉米产量损失幅度明显高于单一胁迫<sup>[14,56-57]</sup>。不同生育期高温干旱复合胁迫对玉米产量的影响以抽雄期胁迫最为显著,穗粒数显著减少,籽粒重显著降低,产量显著下降;而在大喇叭口期、拔节期、三叶期胁迫造成的玉米产量下降主要是穗粒数减少所致<sup>[21,30,33-34]</sup>。拔节期高温干旱复

合胁迫造成玉米果穗变细、变短,秃尖增长,穗粒重下降,产量降低,影响程度大于单一胁迫<sup>[28,31]</sup>;花期前后高温干旱复合胁迫下玉米穗粒数减少主要是雌穗顶部花丝发育延迟未吐出苞叶导致未受精花丝率升高引起的<sup>[41]</sup>,进而造成籽粒败育率增加,秃尖长增加,穗行数不受影响但行粒数大幅度下降,最终造成产量下降<sup>[36-38,54]</sup>。Liu等<sup>[55,57]</sup>的研究结果显示,玉米花期前后高温干旱复合胁迫导致穗粒数下降,复合胁迫对籽粒发育过程中结实阶段的影响比小花发育和授粉阶段的影响更为显著,籽粒败育是胁迫导致穗粒数下降的主要原因,其主要作用机制是阻止了糖向淀粉的转化;同时,高温干旱复合胁迫导致籽粒重显著降低,造成库(籽粒)的限制,籽粒灌浆早期(授粉后10 d和20 d)高温干旱复合胁迫下蔗糖转化酶、蔗糖合酶、腺苷二磷酸葡萄糖(ADP-Glc)焦磷酸化酶和淀粉合酶活性均降低,淀粉生物合成量减少,籽粒重降低。

#### 4 玉米响应高温干旱复合胁迫的分子机制

目前,关于玉米对高温、干旱单一胁迫的响应机制研究较多,而关于高温干旱复合胁迫下玉米分子响应机制的研究较少,主要涉及HSP、抗氧化系统以及内源激素调控等方面。

HSP等分子伴侣是植物响应逆境胁迫的关键调控因子,通过维持蛋白质稳态增强抗逆性<sup>[58-59]</sup>。根据其结构、功能和分子量,HSP可分为小分子热激蛋白(sHSP)、HSP40(J类蛋白)、HSP60、HSP70、HSP90和HSP100等6个家族<sup>[60]</sup>。Zhao等<sup>[61]</sup>鉴定了玉米八叶期高温、干旱及其复合胁迫下的差异调节蛋白,结果显示,HSP,尤其是sHSP在高温和复合胁迫下均有大量表达,并在众多信号通路中发挥作用,表明HSP在玉米适应高温及高温干旱复合胁迫过程中具有重要作用。高温干旱复合胁迫显著诱导HSP70基因<sup>[50,62-63]</sup>和sHSP16.9、sHSP17.2、sHSP17.4、sHSP17.5、sHSP22、sHSP26基因<sup>[64-65]</sup>表达,且这些HSP基因的表达提高了胁迫诱导的抗氧化酶活性,表现为玉米对高温干旱复合胁迫的耐受能力提高。适宜浓度的Ca<sup>2+</sup>能够增强高温干旱复合胁迫下玉米sHSP26、sHSP22以及sHSP17.4的表达并提高叶绿体抗氧化酶活性,进而提高植株耐热性<sup>[49,52,66]</sup>。另外,葛淑娟<sup>[67]</sup>、孙爱清等<sup>[68]</sup>的研究结果显示,ZmHSP17.7基

因受高温胁迫诱导表达,受高温干旱复合胁迫强烈诱导表达,超表达该基因可以提高植株生长过程中对高温干旱复合胁迫的耐受能力;Cao等<sup>[69]</sup>的研究结果表明,超表达HSP40基因ZmDnaJ96可以提高拟南芥叶绿体抗氧化酶活性,降低高温、干旱对叶绿体造成的损伤,且促进植株根系发育,增强植株对高温干旱复合胁迫的耐受能力,而沉默ZmDnaJ96基因降低了植株的抗氧化酶活性,增强了玉米对干旱和高温的敏感性。

植物遭遇高温、干旱等逆境胁迫时体内会发生一系列的防御反应,抗坏血酸、谷胱甘肽等抗氧化物质和SOD、CAT、APX、GR等抗氧化酶能有效保护植物,减轻逆境胁迫造成的伤害。王瑛等<sup>[70]</sup>、杨海荣<sup>[71]</sup>的研究结果显示,干旱、高温及其复合胁迫均显著诱导APX、CAT1、GRI、SOD4基因的表达,且在复合胁迫下APX、GRI、SOD4基因表达量增加幅度最大。高温干旱复合胁迫下,耐受性不同的玉米品种CAT、APX、GR基因表达水平存在显著差异,耐受性强的品种在胁迫下抗氧化酶基因表达量增加幅度大于敏感品种<sup>[51]</sup>。

内源激素是介导植物胁迫响应的关键因子,在植物的防御反应中发挥着重要作用,植物对特定胁迫的防御反应首先受相关激素的控制。Yang等<sup>[20]</sup>研究了玉米根系对高温干旱复合胁迫的响应,检测到玉米主根中有72种响应高温、干旱及其复合胁迫的差异表达代谢物,涉及植物激素信号转导、次生代谢物生物合成、苯丙氨酸代谢等85条代谢途径,其中,水杨酸及其前体物质莽草酸和苯丙氨酸含量在胁迫后快速降低;在复合胁迫下鉴定出的5 036个差异表达基因与谷胱甘肽代谢、植物激素信号转导和类胡萝卜素生物合成等途径有关,参与水杨酸代谢和信号转导的部分关键基因在胁迫条件下差异表达,水杨酸含量减少可能通过影响下游TGA转录因子表达和TGA与病程相关基因非表达子1(NPR1)的结合来影响病程相关蛋白(PR1)的表达,导致玉米对高温干旱胁迫的耐受性降低。汤钰鏊等<sup>[41]</sup>对高温干旱复合胁迫下玉米花丝进行靶向代谢组学分析发现,复合胁迫下花丝细胞分裂素含量显著降低,ABA和乙烯前体氨基环丙烷羧酸含量升高;在细胞分裂素生物合成途径中,异戊烯基转移酶基因表达水平及活性显著降低,进而抑制细胞分裂素合成,导致花丝尤其是雌穗顶部花丝在复合胁迫下伸长受

阻,未受精花丝率升高,穗粒数减少,造成产量降低。

除 HSP、抗氧化系统及内源激素外,碳水化合物及其衍生物在玉米对高温干旱复合胁迫的应激反应中也具有重要作用。Li 等<sup>[39]</sup>、汤钰倭等<sup>[41]</sup>在玉米开花前 15 d 进行干旱、高温及其复合胁迫处理,利用转录组学和代谢组学联合分析了玉米花粉对高温干旱复合胁迫的应答反应,发现尿苷二磷酸(UDP)-葡萄糖、蔗糖和淀粉等碳水化合物及其衍生物主要参与调控高温干旱复合胁迫下的花粉活力,复合胁迫下 UDP-葡萄糖和淀粉含量较单一胁迫和对照显著下调,而蔗糖含量则上调,这是因为蔗糖合酶基因 *LOC542365* 和 *LOC542247* 表达水平在复合胁迫下显著下降,蔗糖合酶活性降低,从而抑制了蔗糖转化为 UDP-葡萄糖,导致花粉活力降低。

## 5 问题与展望

在当前和未来的气候条件下,高温干旱复合胁迫对全球粮食系统的不利影响加剧,对农业生产力构成巨大的挑战。玉米作为全球的重要粮食作物,更易受到高温干旱复合胁迫的影响。尽管高温干旱复合胁迫对玉米的影响研究已有不少,但这些研究多集中在玉米生长发育、生理生化、产量等方面,在玉米耐受高温干旱复合胁迫分子机制、品种选育及遗传改良等方面的研究较少。玉米对高温干旱复合胁迫的响应是一个复杂的过程,涉及各种信号分子、转录因子、激素和次生代谢物对耐受或易感性的贡献,未来从生理生化、遗传、分子育种和转基因、基因编辑技术等方面继续对这些因素进行详细研究,对于开发对复合胁迫耐受性强的玉米品种具有重要意义。在研究方法上,多种组学技术在揭示植物生长、发育和耐逆性调控规律方面发挥着不可或缺的作用,目前关于玉米响应高温干旱胁迫的分子机制的研究多采用单组学技术<sup>[61,67,72-74]</sup>或 2 种组学技术<sup>[20,39,41]</sup>进行分析,应用多组学联合分析技术揭示玉米应答高温干旱复合胁迫机制的研究较少。今后,整合多种组学技术,将玉米抗逆基因、功能蛋白、代谢物与表型密切结合,从基因到性状揭示玉米应答高温干旱复合胁迫的总体机制,进而培育耐受高温干旱复合胁迫的玉米品种,将是未来提高玉米防御高温干旱复合胁迫能力、实现农业减灾增效的主要途径。此外,在栽培上,可以通过适当灌溉<sup>[75-76]</sup>、改善养分管理<sup>[5]</sup>、逆境锻炼<sup>[20,55]</sup>、外源施用次生代

谢物<sup>[77]</sup>和植物根际促生菌<sup>[78-79]</sup>等途径增强玉米对高温和干旱的耐受性。

## 参考文献:

- [1] IPCC. Climate change 2023:land-climate interactions[R]. Cambridge,United Kingdom and New York,USA:Cambridge University Press,2023:133.
- [2] YANG M X, MOU Y L, MENG Y R, et al. Modeling the effects of precipitation and temperature patterns on agricultural drought in China from 1949 to 2015[J]. Science of the Total Environment, 2020,711:135139.
- [3] ZANDALINAS S I, FRITSCHI F B, MITTLER R. Signal transduction networks during stress combination[J]. Journal of Experimental Botany,2020,71(5):1734-1741.
- [4] EL HABTI A, FLEURY D, JEWELL N, et al. Tolerance of combined drought and heat stress is associated with transpiration maintenance and water soluble carbohydrates in wheat grains[J]. Frontiers in Plant Science,2020,11:568693.
- [5] OSTMEYER T, PARKER N, JAENISCH B, et al. Impacts of heat,drought, and their interaction with nutrients on physiology, grain yield, and quality in field crops[J]. Plant Physiology Reports,2020,25(4):549-568.
- [6] 中国气象局气候变化中心. 中国气候变化蓝皮书(2023)[M]. 北京:科学出版社,2023.
- [7] 国家统计局. 国家统计局关于 2023 年粮食产量数据的公告[EB/OL]. (2023-12-11)[2024-07-22]. [https://www. stats. gov. cn/sj/zxfb/202312/t20231211\\_1945417. html](https://www.stats.gov.cn/sj/zxfb/202312/t20231211_1945417.html).
- [8] LI E, ZHAO J, PULLENS J W M, et al. The compound effects of drought and high temperature stresses will be the main constraints on maize yield in Northeast China[J]. Science of the Total Environment,2022,812:152461.
- [9] 侯宪斌,易强,滕峥,等. 不同玉米种质花期对干旱和高温胁迫的响应[J]. 南方农业学报,2023,54(6):1598-1611.
- [10] CHOUDHARY M, KUMAR P, KUMAR P, et al. Molecular breeding for drought and heat stress in maize; revisiting the progress and achievements[M]. QTL Mapping in Crop Improvement. Amsterdam:Elsevier,2023:57-74.
- [11] SINGH A, PANDEY H, PANDEY S, et al. Drought stress in maize:stress perception to molecular response and strategies for its improvement[J]. Functional & Integrative Genomics, 2023, 23(4):296.
- [12] 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(中英文),2024,32(1):106-118.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] YU W Y, JI R P, WU J W, et al. Combined effects of heat and

- drought stress on the growth process and yield of maize (*Zea mays* L.) in Liaoning province, China[J]. *Atmosphere*, 2023, 14(9): 1397.
- [16] GUO Y, ZHANG J Q, LI K W, et al. Quantifying hazard of drought and heat compound extreme events during maize (*Zea mays* L.) growing season using Magnitude Index and Copula[J]. *Weather and Climate Extremes*, 2023, 40: 100566.
- [17] VILE D, PERVENT M, BELLUAU M, et al. *Arabidopsis* growth under prolonged high temperature and water deficit: independent or interactive effects? [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(4): 702-718.
- [18] RU C, HU X T, CHEN D Y, et al. Heat and drought priming induce tolerance to subsequent heat and drought stress by regulating leaf photosynthesis, root morphology, and antioxidant defense in maize seedlings [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 202: 105010.
- [19] BADR A, EL-SHAZLY H H, TARAWNEH R A, et al. Screening for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) germplasm using germination and seedling traits under simulated drought conditions [J]. *Plants*, 2020, 9(5): 565.
- [20] YANG X Y, ZHU X J, WEI J, et al. Primary root response to combined drought and heat stress is regulated via salicylic acid metabolism in maize[J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 417.
- [21] 赵新宇. 高温干旱对夏玉米产量和生长发育的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [22] PEI Y Y, LEI L, FAN X W, et al. Effects of high air temperature, drought, and both combinations on maize; a case study [J]. *Plant Science*, 2023, 327: 111543.
- [23] KARLOVA R, BOER D M, HAYES S, et al. Root plasticity under abiotic stress [J]. *Plant Physiology*, 2021, 187(3): 1057-1070.
- [24] THALMANN M, SANTELIA D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress [J]. *New Phytologist*, 2017, 214(3): 943-951.
- [25] KARAHARA I, HORIE T. Functions and structure of roots and their contributions to salinity tolerance in plants [J]. *Breeding Science*, 2021, 71(1): 89-108.
- [26] 王庭杰, 张亮, 韩琼, 等. 玉米茎秆细胞壁和组织构建对抗压强度的影响 [J]. *植物科学学报*, 2015, 33(1): 109-115.
- [27] HUSSAIN H A, MEN S N, HUSSAIN S, et al. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 3890.
- [28] 彭金龙. 基于 SIF 的高温干旱复合胁迫下夏玉米生理生态响应特征监测研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2021.
- [29] 倪锋, 谢鹏飞, 褚荣浩, 等. 利用日光诱导叶绿素荧光估算高温干旱复合胁迫下夏玉米生理生态参数 [J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(3): 587-596.
- [30] 李小凡. 高温、干旱及其复合胁迫对夏玉米产量形成的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- [31] 吕梦薇, 胡笑涛, 范晓瞳, 等. 拔节期高温干旱复合胁迫对夏玉米生长发育的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2022, 40(6): 82-89.
- [32] 邵靖宜, 李小凡, 于维祯, 等. 高温干旱复合胁迫对夏玉米产量和茎秆显微结构的影响 [J]. *中国农业科学*, 2021, 54(17): 3623-3631.
- [33] 李小凡, 邵靖宜, 于维祯, 等. 高温干旱复合胁迫对夏玉米产量及光合特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 2022, 55(18): 3516-3529.
- [34] HU J, ZHAO X Y, GU L M, et al. The effects of high temperature, drought, and their combined stresses on the photosynthesis and senescence of summer maize [J]. *Agricultural Water Management*, 2023, 289: 108525.
- [35] 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.
- [36] 闫振华. 花期高温干旱复合胁迫对玉米穗发育及物质生产力的影响 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2021.
- [37] 闫振华, 刘东尧, 贾绪存, 等. 花期高温干旱对玉米雄穗发育、生理特性和产量影响 [J]. *中国农业科学*, 2021, 54(17): 3592-3608.
- [38] 闫振华, 杨琴, 陈艺博, 等. 夏玉米穗形态、结构和生理对高温干旱的响应特征 [C]//中国作物学会. 第二十届中国作物学会学术年会论文摘要集. 北京: 中国作物学会, 2023: 59.
- [39] LI H W, TIWARI M, TANG Y L, et al. Metabolomic and transcriptomic analyses reveal that sucrose synthase regulates maize pollen viability under heat and drought stress [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, 246: 114191.
- [40] 李红伟. 基于转录组学和代谢组学研究高温干旱胁迫对夏玉米花粉活力的影响 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2020.
- [41] 汤钰铨, 王昊天, 王丽娟, 等. 高温干旱复合胁迫对夏玉米花粉、花丝发育和产量的影响 [C]//中国作物学会. 第二十届中国作物学会学术年会论文摘要集. 北京: 中国作物学会, 2023: 384.
- [42] BHEEMANAHALLI R, VENNAM R R, RAMAMOORTHY P, et al. Effects of post-flowering heat and drought stresses on physiology, yield, and quality in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Plant Stress*, 2022, 6: 100106.
- [43] 王雅坤, 李鸿萍, 徐真真, 等. 高温干旱复合胁迫对玉米光合生理的影响 [J]. *河南农业科学*, 2023, 52(5): 17-23.
- [44] MITTLER R. Abiotic stress, the field environment and stress combination [J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(1): 15-19.
- [45] 杨欢. 灌浆期高温干旱胁迫影响糯玉米籽粒产量形成的生理机制 [D]. 扬州: 扬州大学, 2017.
- [46] 丁梦秋. 花后高温干旱胁迫影响糯玉米叶片衰老的生理机制研究 [D]. 扬州: 扬州大学, 2019.
- [47] 谢鹏飞, 倪锋, 褚荣浩, 等. 高温干旱复合胁迫下夏玉米冠层日光诱导叶绿素荧光与光合参数的关联机制 [J]. *江苏农业科学*, 2022, 50(16): 65-72, 78.
- [48] 齐月, 张强, 胡淑娟, 等. 干旱胁迫下春玉米叶片光合参数对叶温的响应 [J]. *干旱气象*, 2023, 41(2): 215-222.
- [49] 潘攀. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 Ca<sup>2+</sup>/CaM 参与了 sHSP26 保护的玉米叶绿体耐高温干旱复合胁迫 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2014.
- [50] 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.
- [51] 王 瑛. ABA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 在干旱高温复合胁迫诱导的耐性不同的玉米品种 *sHSP* 和抗氧化防护酶基因表达中的作用[D]. 郑州:河南农业大学,2012.
- [52] 赵玉龙,李娜娜,赵飞云,等. Ca<sup>2+</sup>/CaM 参与了 *sHSP26* 增强玉米叶绿体耐干旱高温复合胁迫[J]. 河南农业大学学报,2016,50(4):447-452.
- [53] 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.
- [54] 文章荣. 花后高温干旱胁迫对糯玉米籽粒发育的影响[D]. 扬州:扬州大学,2020.
- [55] LIU X W, YU Y H, HUANG S B, et al. The impact of drought and heat stress at flowering on maize kernel filling: insights from the field and laboratory[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022,312:108733.
- [56] TESFAYE K, KRUSEMAN G, CAIRNS J E, et al. Potential benefits of drought and heat tolerance for adapting maize to climate change in tropical environments[J]. *Climate Risk Management*, 2018,19:106-119.
- [57] 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.
- [58] BASHA E M, LEE G J, DEMELER B, et al. Chaperone activity of cytosolic small heat shock proteins from wheat[J]. *European Journal of Biochemistry*,2004,271(8):1426-1436.
- [59] HU X L, LI Y H, LI C H, et al. Characterization of small heat shock proteins associated with maize tolerance to combined drought and heat stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*,2010,29(4):455-464.
- [60] RATHEESH K R, NAGARAJAN N S, ARUNRAJ S P, et al. HSPiR: a manually annotated heat shock protein information resource[J]. *Bioinformatics*,2012, 28(21):2853-2855.
- [61] ZHAO F Y, ZHANG D Y, ZHAO Y L, et al. The difference of physiological and proteomic changes in maize leaves adaptation to drought, heat, and combined both stresses[J]. *Frontiers in Plant Science*,2016,7:1471.
- [62] CHO E K, CHOI Y J. A nuclear-localized HSP70 confers thermo-protective activity and drought-stress tolerance on plants[J]. *Biotechnology Letters*,2009,31(4):597-606.
- [63] 刘瑞侠. HSP70 上调了 ABA 诱导的干旱高温协同胁迫条件下玉米抗氧化防护酶活性[D]. 郑州:河南农业大学,2009.
- [64] 杨海荣,王 瑛,张 莉,等. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 ABA 对干旱高温复合胁迫诱导的玉米叶片 *sHSPs* 表达的影响[J]. 西北植物学报,2012,32(7):1328-1333.
- [65] 潘 攀,杨彦芳,王 瑛,等. 干旱高温复合胁迫下 *sHSPs* 基因在不同耐旱性玉米中的表达差异及其对 ABA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的响应[J]. 西北植物学报,2013,33(8):1612-1620.
- [66] 李娜娜. Ca<sup>2+</sup>/CaM 及 CDPK 在干旱高温复合胁迫诱导玉米 *sHSPs* 表达增加中的作用[D]. 郑州:河南农业大学,2016.
- [67] 葛淑娟. 玉米响应高温和干旱复合胁迫的数字基因表达谱分析及 *ZmHSP17.7* 基因的功能分析[D]. 泰安:山东农业大学,2014.
- [68] 孙爱清,葛淑娟,董 伟,等. 玉米小分子热激蛋白 *ZmHSP17.7* 基因的克隆与功能分析[J]. 作物学报,2015,41(3):414-421.
- [69] CAO L R, WANG G R, FAHIM A M, et al. Comprehensive analysis of the *DnaJ/HSP40* gene family in maize (*Zea mays* L.) reveals that *ZmDnaJ96* enhances abiotic stress tolerance[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*,2024,43(5):1548-1569.
- [70] 王 瑛,杨海荣,张 莉,等. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 ABA 对干旱高温复合胁迫诱导的玉米叶片抗氧化防护基因表达的影响[J]. 河南农业大学学报,2011,45(6):634-639.
- [71] 杨海荣. ABA 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 对干旱高温复合胁迫诱导的玉米 *sHSPs* 和抗氧化防护酶的作用[D]. 郑州:河南农业大学,2011.
- [72] HU X L, WU L J, ZHAO F Y, et al. Phosphoproteomic analysis of the response of maize leaves to drought, heat and their combination stress[J]. *Frontiers in Plant Science*,2015,6:298.
- [73] TIZIANI R, MIRAS-MORENO B, MALACRINÒ A, et al. Drought, heat, and their combination impact the root exudation patterns and rhizosphere microbiome in maize roots[J]. *Environmental and Experimental Botany*,2022,203:105071.
- [74] YUAN A, KUMAR S D, WANG H T, et al. Dynamic interplay among soil nutrients, rhizosphere metabolites, and microbes shape drought and heat stress responses in summer maize[J]. *Soil Biology and Biochemistry*,2024,191:109357.
- [75] ZHANG T Y, LIN X M, SASSENATH G F. Current irrigation practices in the central United States reduce drought and extreme heat impacts for maize and soybean, but not for wheat[J]. *Science of the Total Environment*,2015,508:331-342.
- [76] WANG X L, WANG J H, ZHU Y P, et al. Improving resilience to high temperature in drought: water replenishment enhances sucrose and amino acid metabolisms in maize grain[J]. *The Plant Journal*, 2024, 119(2):658-675.
- [77] CHÁVEZ-ARIAS C C, RAMÍREZ-GODOY A, RESTREPO-DÍAZ H. Influence of drought, high temperatures, and/or defense against arthropod herbivory on the production of secondary metabolites in maize plants. A review [J]. *Current Plant Biology*, 2022, 32: 100268.
- [78] IVIWE N, LUCY M, ASHIRA R, et al. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on the molecular responses of maize under drought and heat stresses; a review[J]. *Pedosphere*,2022,32(1):90-106.
- [79] ROMERO-MUNAR A, AROCA R, ZAMARREÑO A M, et al. Dual inoculation with *Rhizophagus irregularis* and *Bacillus megaterium* improves maize tolerance to combined drought and high temperature stress by enhancing root hydraulics, photosynthesis and hormonal responses [J]. *International Journal of Molecular Sciences*,2023,24(6):5193.

(责任编辑:陈海霞)