文章编号:1000-7601(2022)06-0082-08 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2022.06.09

拔节期高温干旱复合胁迫对夏玉米生长发育的影响

吕梦薇,胡笑涛,范晓懂,汝 晨

(西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:西北地区夏玉米拔节期为高温和干旱易发期,对玉米造成高温和干旱双重胁迫,因此研究夏玉米生长对拔节期高温和干旱双重胁迫的响应对玉米高产稳产具有重要意义。采用盆栽试验结合人工模拟高温胁迫的方法,设置 2 个温度梯度(常温,T_0;高温,T_1),各温度设置 3 个水分梯度(适宜水分,W_0;轻度干旱,W_1;重度干旱,W_2),共计 6 个处理。对玉米光合参数、叶绿素含量、株高以及干物质量进行测定与分析。结果表明:拔节期胁迫结束后,与 T_0W_0 处理相比,T_1W_0、T_1W_1、T_1W_2 处理净光合速率分别降低 39.78%、40.13%、57.13%,SPAD 值分别降低 34.99%、37.47%、43.19%;灌浆期中,与 T_0W_0 处理相比,上述三种处理株高分别降低 20.40%、21.51%、35.22%,高温干旱复合胁迫对玉米生育后期造成了严重甚至不可恢复的影响;成熟期结束后,与 T_0W_0 处理相比,T_1W_2 处理地上部分干物质量降低 59.60%,百粒重降低 10.09%。拔节期高温干旱复合胁迫导致光合速率下降、株高降低、干物质积累量减少、产量下降,然而高温适宜水分处理 T_1W_0 与高温干旱复合胁迫处理 T_1W_2 相比,净光合速率和 SPAD 值显著上升,保持适宜水分(70%~80%FC)可有效防止高温与干旱叠加,有助于缓解高温胁迫对玉米的伤害。

关键词:夏玉米;高温干旱胁迫;光合特性;产量

中图分类号:S513 **文献标志码**:A

Effects of combined stress of high temperature and drought at jointing stage on summer maize growth and development

LV Mengwei, HU Xiaotao, FAN Xiaodong, RU Chen

(*Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*)

Abstract: The jointing stage of summer maize in Northwest China coincides with the prone period of high temperature and drought, and maize is vulnerable to the dual stresses of high temperature and drought. Therefore, it is of great significance to study the response of summer maize growth to double stresses of drought and high temperature at jointing stage for high and stable yield of maize. In this study, a pot experiment combined with artificial simulation of high temperature stress was conducted. Two temperature gradients were set: normal temperature group (T_0) and high temperature group (T_1), and three water gradients were set at each temperature: suitable water (W_0), mild drought (W_1) and severe drought (W_2). A total of 6 treatments were used to determine the changes of photosynthetic parameters, chlorophyll content, plant height and dry matter quality of maize. The results showed that after jointing stage stress, the net photosynthetic rates of T_1W_0, T_1W_1 and T_1W_2 treatments decreased by 39.78%, 40.13%, 57.13%, and SPAD values decreased by 34.99%, 37.47%, and 43.19%, compared with the control treatment T_0W_0. At filling stage, compared with T_0W_0 treatment, the plant height of T_1W_0, T_1W_1 and T_1W_2 treatments decreased by 20.40%, 21.51% and 35.22%. The combined stress of high temperature and drought caused serious and even irreversible effects at later growth stage of maize. At the end of maturity, compared with T_0W_0 treatment, aboveground biomass of T_1W_2 treatment decreased by 59.60%, and 100-grain weight decreased

收稿日期:2022-03-30 **修回日期**:2022-05-23

基金项目:"十三五"国家重点研发计划课题(2017YFD0201508);陕西省重点自然科学基金项目(2022JZ-24)

作者简介:吕梦薇(1997-),女,河北衡水人,硕士研究生,研究方向为节水灌溉理论与技术。E-mail:3225298165@qq.com

通信作者:胡笑涛(1972-),男,河南南阳人,教授,主要从事节水灌溉理论与技术研究。E-mail:huxiaotao11@nwsuaf.edu.cn

by 10.09%. The combined stress of high temperature and drought at jointing stage led to the decrease of photosynthetic rate, plant height, dry matter accumulation and yield. However, compared with T_1W_2 under combined stress of high temperature and drought, the net photosynthetic rate and SPAD value of T_1W_0 under suitable water treatment increased significantly. Keeping suitable water (70%~80% FC) to prevent the superposition of high temperature and drought helps to alleviate the damage of high temperature stress on maize.

Keywords: summer maize; high temperature and drought stress; photosynthetic characteristic; yield

玉米是我国第一大粮食作物,具有广泛的用途,不仅是重要的饲料来源,同时也是食品和轻工业等行业必不可少的原料之一[1]。近年来,人类活动范围的扩大以及工农业生产的发展导致温室效应加剧,使得全球地表温度持续上升[2-3],增加了不规则、不稳定降水的发生频率,同时加快了易干旱土地的形成[4-6]。据气候预测模型描述,气候变化导致的温度升高及植物对土壤水分需求而产生的干旱压力,显著降低了植物的生产力[7]。因此,深入认识高温和干旱对玉米造成的伤害具有重要实际意义。

夏玉米生育期内易遭受高温热害和伏旱等不利天气的影响,适宜的温度会促进玉米的生长发育,但是温度过高却会对玉米造成不可逆的伤害[8-9]。以中度热害为标准, 玉米各生育期遭受高温胁迫的温度阈值分别为苗期 36℃、生殖期 32℃、成熟期 28℃。高温胁迫致使玉米叶片发黄,植株瘦弱,保护酶系统失去动态平衡,加速细胞衰老,使得同化物的积累受到抑制,干物质量减少,穗粒重降低,最终导致产量降低[10-15]。除了温度外,水分也是玉米必不可少的环境影响因子,对玉米生长具有重要作用。任丽雯等[16]研究发现拔节期水分胁迫对玉米高度生长具有显著的抑制作用,抽雄期玉米植株高度已基本稳定,水分胁迫对其抽雄期玉米高度的影响不显著。于文颖等[17]研究发现水分胁迫可导致蒸腾速率和气孔导度显著下降,光合速率日变化峰值提前。张旭东等[18]研究发现水分胁迫可降低玉米地上部生物量,且降低幅度随着胁迫天数增加而增加。

尽管国内外学者已经就高温胁迫或干旱胁迫单因素对玉米生长发育的影响开展广泛研究,但较多集中在花期对玉米产量和品质的影响,针对拔节期高温干旱双重胁迫对夏玉米影响的研究较少[19-21]。因此,本研究在人工模拟高温和干旱胁迫环境下开展玉米盆栽试验,拟探究高温与干旱对夏玉米光合特性、SPAD 值、干物质质量、株高等生理生长指标的影响,以期为夏玉米抗逆栽培管理提供借鉴。

1　材料与方法

1.1　试验区概况

试验于 2020 年 6—10 月在西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点试验室节水灌溉试验站进行。该站位于陕西省杨凌农业高新技术产业示范区,属于半湿润易旱区,年均气温 12.5℃,多年平均蒸发量约 1 500 mm,年均降雨量 635 mm(主要集中于 7—9 月),地下水埋深约 60 m,年累积日照时数 1 900 h,年累积气温(≥10℃)3 800℃。

1.2　供试材料

供试玉米品种为‘郑单 958’,具有高产稳产且适应性广等特点。试验所用肥料为尿素(N≥46%)及史丹利复合肥(N : P : K = 18% : 18% : 18%)。试验盆尺寸为上口内径 30.0 cm,底部内径 22.5 cm,桶高 27.5 cm,盆中土壤取自试验地附近农田 0~25 cm 土层深度的壤土,土壤容重为 1.35 $g \cdot cm^{-3}$,田间持水量为 27.02%,将土壤过筛风干后分层装入盆中并拌入 5 g 复合肥共 18 kg,在玉米六叶期施入2.5 g 尿素。

1.3　试验设计

玉米盆栽试验于 2020 年 6 月 15 日播种,6 月 21 日出苗,7 月 22 开始拔节(进行定苗处理,每盆留 1 株),8 月 16 日进入抽雄期,9 月 3 日开始灌浆,于 10 月 7 日收获,全生育期共 108 d。苗期时将玉米放置于灌溉站遮雨棚下,进入拔节期后,选择长势良好、大小相近且无病虫害的盆栽玉米移入顶置光照型人工气候室(南京恒裕仪器设备制造有限公司生产),进行高温与干旱双重胁迫处理。试验采用双因素完全随机区组设计,设置 2 个温度梯度,包括常温组 T_0(29℃/20℃)和高温组 T_1(36℃/27℃),光照时间为 14 h(06 : 00—20 : 00),黑暗 10 h;采用称重法进行控水处理,控水水量以占田间持水量(FC)的百分比来表示,达到所在处理的设计水分下限时开始灌水,直到达到设计水分上限。每个温度各设置 3 个水分梯度,包括适宜水分(W_0,70%~80%FC)、轻度干旱(W_1,55%~65% FC)和重度干旱(W_2,40%~50% FC)。每个处理 15 次重复,共计

90 盆。高温和干旱处理同时胁迫 14 d(7 月 25 日—8 月 7 日),采用高压钠灯模拟自然光照,光照强度为 1 200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,空气相对湿度为 70%。胁迫结束后,将玉米移至遮雨棚中,各处理恢复至适宜水分处理,其他管理措施相同。

1.4 测定指标与方法

1.4.1 光合参数 从每个处理中随机选取长势一致的 3 株玉米,采用便携式光合作用测定仪(Li-6400,美国 LI-COR 公司)测定倒三叶、倒四叶的光合参数,测定时间为上午 9:00—12:00,测定参数包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r),计算叶片瞬时水分利用效率(WUE_i)。各叶片连续读取 3 个稳定的数据,并取均值进行数据分析。

1.4.2 叶片 SPAD 值 采用叶绿素仪(SPAD-502,美国 CID 公司)测定标记玉米叶片的 SPAD 值,每个处理测定 3 株,测定部位与光合作用相同,且同步测量。测量时避开叶脉,在每片叶子的不同部位均匀测定 10 个 SPAD 值,将其均值作为该层叶片最终 SPAD 值。

1.4.3 株高和地上部分干物质 在各生育期末,从每个处理中选取有代表性 2 株玉米,利用卷尺测量株高,而后进行破坏性取样,按不同器官(茎、叶、穗)分样,将样品在 105℃ 下杀青 30 min,80℃ 下烘干至恒重,测定地上部分以及各器官干物质量。

1.4.4 产量及其构成要素 将玉米穗部脱去苞叶后,测定其穗长和穗粗,而后置于阴凉通风处风干,风干过后测定秤玉米百粒重和籽粒干重,得出玉米籽粒产量。

1.5 数据处理

所有数据均为平均值±标准误差($n=2$),利用 Origin 2018 软件进行统计分析和作图。统计方法采用一般线性模型,对温度和干旱处理效应进行双因素方差分析,若交互效应显著,则进一步分析处理组合效应,同时采用 Duncan 法比较处理间或处理组合间的差异。

2 结果与分析

2.1 高温与干旱复合胁迫对玉米光合特性的影响

由表 1 可知,拔节期高温与干旱双重胁迫后,常温条件下,重度干旱胁迫处理(T_0W_2)、轻度干旱胁迫处理(T_0W_1)与适宜水分处理(T_0W_0)相比,P_n降低 36.05%、9.19%,说明在常温条件下,P_n随着干旱程度加深而降低。高温处理下,高温×重度干旱胁迫(T_1W_2)、高温×轻度干旱胁迫(T_1W_1)与高温×适宜水分处理(T_1W_0)相比,P_n分别下降 28.82%、8.04%,说明增加灌水量能够减弱高温胁迫对玉米生长的不利影响。W_2条件下,T_1较 T_0可导致 P_n降低 32.96%。结果表明重度干旱胁迫处理下,高温胁迫处理与常温处理相比,P_n均显著降低。这是由于高温胁迫加剧了玉米叶片因水分亏缺引起的叶绿体色素的降解,进一步加深了干旱胁迫对玉米植株生长造成的不利影响。

在不同温度与水分处理条件下,玉米叶片 G_s呈现出较大差异。T_0W_0处理气孔导度最大,T_1W_0处理较 T_0W_0处理 G_s 下降了 31.53%,T_1W_2处理较 T_0W_0处理降低 67.09%。T_1W_2、T_0W_2、T_1W_0处理 C_i分别较 T_0W_0处理降低65.54%、55.22%、22.88%,说明高温与干旱双重胁迫对玉米光合作用的影响大于单一胁迫对玉米的影响,进一步加重了对玉米叶片的损伤。T_0条件 下,随着干旱胁迫程度的增强,玉米叶片 T_r 呈下降趋势,W_2较 W_0导致 T_r下降 25.79%。

表 1 不同处理玉米叶片光合参数

Table 1 Photosynthetic parameters of maize leaves of different treatments

处理 Treatment	P_n/ /(μmo·m⁻²·s⁻¹)	G_s/ /(mmol·m⁻²·s⁻¹)	C_i/ /(μmol·mol⁻¹)	T_r/ /(mmol·m⁻²·s⁻¹)	WUE_i/ /(mmol·mol⁻¹)
T_1W_0	13.43±0.53c	102.76±5.31c	138.31±0.40b	7.21±0.60c	1.86±0.05e
T_1W_1	12.35±1.08d	88.86±1.23d	110.26±1.49d	6.50±0.50c	1.90±0.07de
T_1W_2	9.56±2.75e	49.40±1.72f	61.80±3.01c	5.00±0.20d	1.99±0.05d
T_0W_0	22.30±0.43a	150.09±4.01a	179.34±5.98a	8.88±0.41a	2.46±0.01b
T_0W_1	20.25±0.85b	130.14±3.05b	150.00±2.66b	8.02 ±0.78b	2.57±0.04a
T_0W_2	14.26±0.25c	75.56±2.00e	80.31±2.20e	6.59±0.66c	2.17±0.01c
T	2227.99**	36.34**	558.42**	276.95**	434.00**
W	537.44**	16.72**	1363.16**	189.70**	14.21*
T×W	91.96**	0.24	28.45*	0.205	43.44**

注:同列不同字母表示处理间具有显著性差异(P<0.05),*和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著,下同。

Note: Different letters in the same column indicated significant differences between treatments (P<0.05), * and ** indicate significant difference at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively, the same as below.

同一温度下,T_0W_1处理 WUE_i高于 T_0W_0处理,这是由于干旱程度的加重导致气孔导度降低,影响蒸腾作用,从而提高了水分利用效率。

由双因素方差分析可知,温度和水分对玉米叶片光合作用均具有极显著影响($P<0.01$),温度和水分二者交互作用对 P_n的影响达到极显著水平($P<0.01$),对 C_i的影响达到显著水平($P<0.05$),而对 T_r、G_s无显著影响($P>0.05$)。

2.2　高温与干旱复合胁迫对玉米叶片 SPAD 值的影响

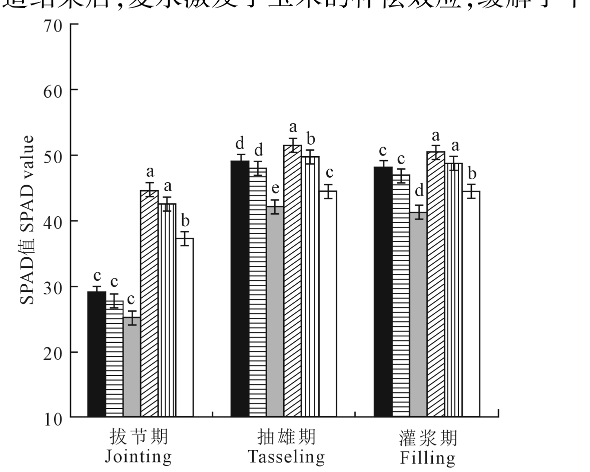
叶绿素对光能的吸收传递和转化具有重要影响,叶绿素含量直接影响叶片光合作用的强弱,同时叶绿素的分解也会诱发叶片衰老[22-23]。由图 1 可知,玉米叶片 SPAD 值随生育期的推进呈先增加后降低趋势。在相同温度条件下,各时期玉米叶片SPAD 值均随干旱程度的加剧而降低;同一水分条件下,高温处理的玉米叶片 SPAD 值显著低于常温处理,说明高温和干旱条件均会导致玉米叶片叶绿素含量降低。拔节期高温干旱胁迫处理后,各处理叶片 SPAD 值由高到低依次为 T_0W_0、T_0W_1、T_0W_2、T_1W_0、T_1W_1、T_1W_2。各处理 SPAD 值与 T_0W_0相比,分别降低了 4.35%、16.03%、34.99%、37.47%、43.19%。胁迫结束后,恢复到常温和适宜水分条件,至抽雄期,各处理 SPAD 值与 T_0W_0相比,分别降低了 3.55%、13.78%、4.96%、6.96%、18.26%。抽雄期,T_1W_0、T_1W_1、T_1W_2处理 SPAD 值均大幅上升,与 T_0W_0的差异较拔节期均有所降低,这是由于在高温胁迫结束后,复水激发了玉米的补偿效应,缓解了干旱对玉米的影响。玉米灌浆期时,各处理 SPAD 值均有所下降,但与抽雄期 SPAD 值的差异未达到显著水平。结果表明高温干旱复合胁迫与单一的胁迫相比,对玉米叶片 SPAD 值的影响更大。

2.3　高温与干旱复合胁迫对玉米株高的影响

由图 2 可知,拔节期高温干旱胁迫条件下,各处理玉米株高表现为 $T_0W_0>T_0W_1>T_0W_2>T_1W_0>T_1W_1>T_1W_2$。其中,$T_1W_0$和 T_0W_2处理均显著低于 T_0W_0处理($P<0.05$),分别降低 12.84%和 12.01%,这是由于高温胁迫会抑制玉米的生长,干旱胁迫会导致植株发育矮小。T_1W_2处理玉米株高显著低于 T_1W_0和 T_0W_2处理,且较 T_0W_0处理降低 17.06%,这说明高温复合胁迫对株高的影响大于单一胁迫。抽雄期结束后,T_1W_0和 T_1W_2处理玉米株高分别比 T_0W_0处理降低 19.50%和 31.91%($P<0.05$),且与 T_0W_0的差异较拔节期大幅增加,说明高温抑制玉米的生长并存在后效性影响;灌浆期结束后,T_1W_0、T_1W_1和 T_1W_2分别较 T_0W_0降低 20.40%、21.51%、35.22%($P<0.05$)。综上所述,拔节期高温与重度干旱复合胁迫的玉米株高较单一胁迫大幅降低,且这种差异随生育期推进逐渐增大,这说明拔节期高温和干旱复合胁迫对玉米生长造成了严重甚至不可恢复的影响。

2.4　高温与干旱复合胁迫对玉米地上部干物质积累的影响

图 3 为玉米上部分干物质累积量。由图 3A 可知,拔节期高温干旱胁迫结束后,T_0W_0处理玉米地上部分干物质量最大,T_1W_2处理最小,且较 T_0W_0处理降低 58.54%。胁迫结束后至抽雄期,T_1W_0处理



注:不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P<0.05$), the same as below.

图 1　不同处理玉米 SPAD 值随生育期的变化

Fig.1　Change of SPAD value with the growth period of maize in different treatments

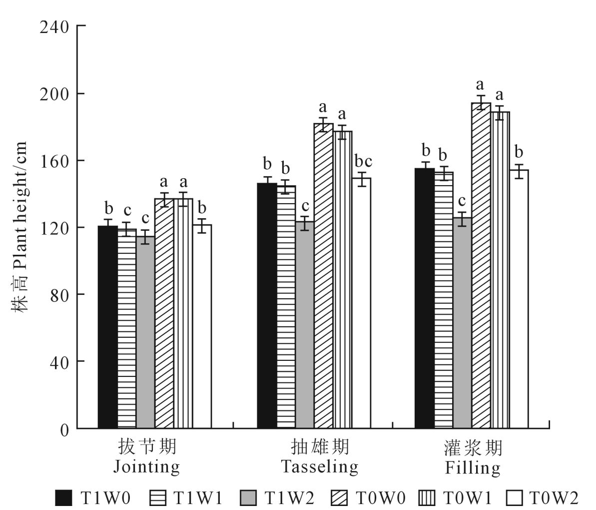


图 2　不同处理玉米株高随生育期的变化

Fig.2　Change of plant height of maize with the growth period in different treatments

玉米地上部分的质量较 T_0W_0 处理降低 50.34%；成熟期 T_1W_0、T_1W_1、T_1W_2、T_0W_1 和 T_0W_2 处理地上部干物质量分别较 T_0W_0 处理降低 40.72%、43.59%、59.60%、9.23% 和 31.92%。表明相同水分条件下，高温处理的干物质量显著低于常温处理，可知高温不利于玉米干物质的累积；相同温度条件下，随干旱程度加剧，地上部干物质量降低，高温与重度干旱双重胁迫处理玉米地上部干物质质量最低，说明高温干旱双重胁迫会加重单一胁迫对玉米地上部干物质积累与转移。

由图 3B～D 可知，拔节期 T_1W_0 处理茎秆干物质量较 T_0W_0 处理降低 60.28%，说明拔节期高温抑制了玉米茎秆的生长，进而降低了玉米地上部干物质量。灌浆期 T_1W_0、T_1W_1、T_1W_2、T_0W_1 和 T_0W_2 处理的玉米茎秆干物质量分别较 T_0W_0 降低 56.19%、60.30%、69.69%、7.58% 和 28.22%；T_1W_0、T_1W_1 和 T_1W_2 处理单穗重分别较 T_0W_0 处理降低 48.09%、50.44% 和 61.62%。成熟期 T_1W_0、T_1W_1、T_1W_2、T_0W_1 和 T_0W_2 处理茎秆物质量仍低于 T_0W_0 处理；T_1W_0、T_1W_1 和 T_1W_2 处理单穗重分别较 T_0W_0 处理降低 42.25%、43.54% 和 62.91%。由此可见，高温会显著降低玉米茎秆、叶片和单穗重，而高温复合干旱胁迫会加重单一胁迫对玉米干物质累积的影响，造成严重减产。

2.5　高温与干旱复合胁迫对玉米产量的影响

由表 2 可知，T_0W_1 处理玉米的收获指数显著高于 T_0W_0 处理（$P<0.05$），说明轻度干旱有助于降低营养器官干物质累积量，提高光合产物转运到籽粒的比例。而 T_1W_0、T_1W_1 和 T_1W_2 处理玉米的收获指数差异不显著。拔节期对玉米进行高温、干旱单一胁迫以及高温干旱复合胁迫会造成玉米不同程度减产，T_0W_2、T_1W_0 和 T_1W_2 处理穗长分别较 T_0W_0 处理减小 32.79%、38.52% 和 54.10%，T_0W_2、T_1W_0 和 T_1W_2 处理穗粒重分别较 T_0W_0 处理减小 37.86%、49.81% 和 63.53%，T_1W_2 处理百粒重较 T_0W_0 处理降低 10.09%。表明高温干旱复合胁迫对玉米产量的影响大于高温、干旱单一胁迫。分析认为，高温及高温干旱复合胁迫造成玉米减产的主要原因是拔节期高温会影响玉米植株有机物的合成和转运，以及雌雄穗分化；此外，高温以及高温干旱复合胁迫还会降低玉米穗粗等有关产量要素，进而影响玉米产量。

由双因素方差分析可知，温度和水分对玉米的产量具有极显著影响（$P<0.01$），二者交互作用对穗粒重的影响达到极显著水平（$P<0.01$），对穗长和穗粗的影响达到显著水平（$P<0.05$），而对百粒重无显著影响（$P>0.05$）。

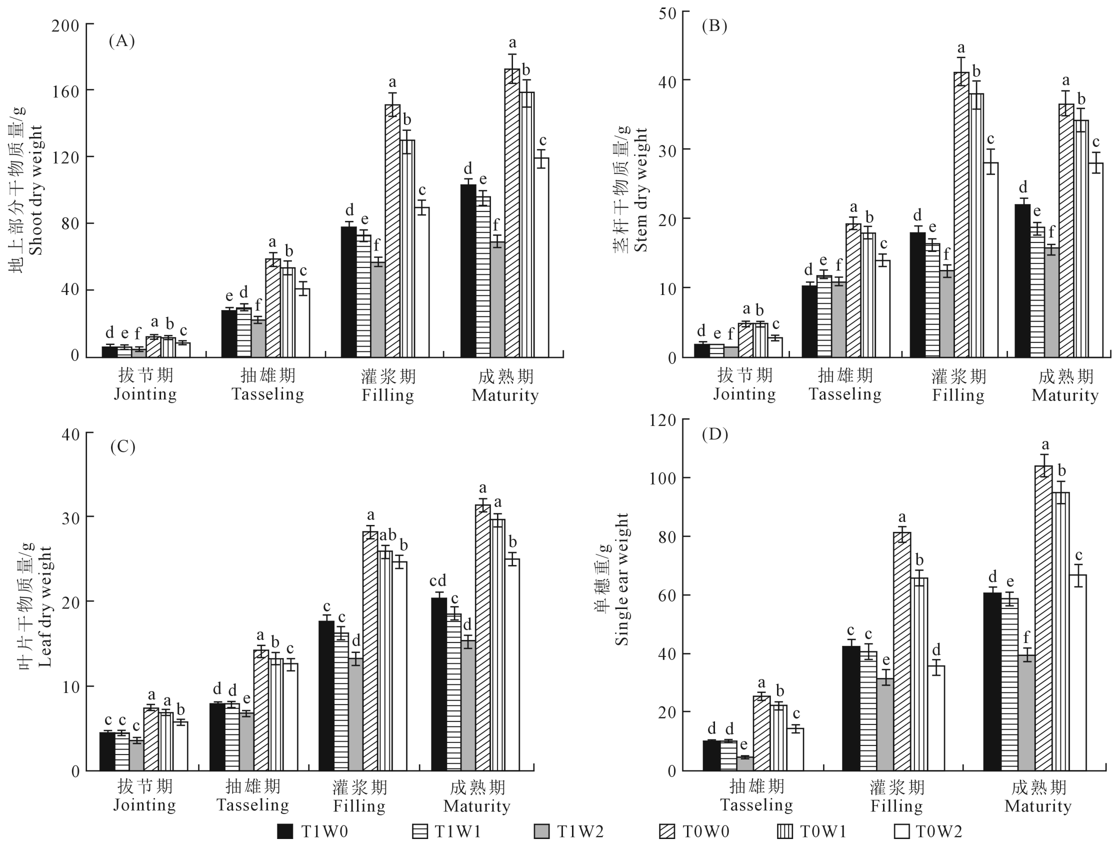


图 3　不同处理玉米地上部干物质积累

Fig.3　Change of shoot drying weight accumulation of maize in different treatments

表 2　高温与干旱双重胁迫对玉米产量的影响

Table 2　Effects of high temperature and drought stress on maize yield

处理 Treatment	穗粒重/g Ear weight	百粒重/g 100-grain weight	穗长/cm Ear length	穗粗/cm Ear diameter	收获指数 Harvest index
T_1W_0	27.03±0.54d	22.70±0.07c	7.50±0.12d	3.25±1.15c	0.26±0.01d
T_1W_1	26.12±0.18c	22.58±0.04c	6.85±0.33e	2.93±1.00d	0.27±0.01d
T_1W_2	18.56±0.41e	21.91±0.11d	5.60±0.24f	2.50±1.00e	0.27±0.02d
T_0W_0	53.85±0.30a	24.37±0.28a	12.20±0.08a	4.2±1.15a	0.31±0.02b
T_0W_1	52.65±0.33a	23.67±0.12b	10.70±0.12b	3.60±1.00b	0.33±0.01a
T_0W_2	33.46±0.23b	22.59±0.18c	8.20±0.10c	2.95±1.41d	0.28±0.01c
T	1389.70**	164.62**	1186.85**	379.20**	288.00**
W	231.69**	71.77**	254.89**	266.05**	45.50**
T×W	41.44**	10.25	32.08*	16.67*	31.50*

3　讨　论

光合作用是植物生长过程中的重要生理反应，易受到温度和水分的影响[24]。高温会破坏叶绿体膜系统，损伤内囊体结构，降低光合相关酶的活性，导致玉米光合速率下降[25-26]。当遭受干旱胁迫时，玉米体内的活性氧含量增加，叶绿素的合成受到影响，光合作用受阻，叶片衰老提前发生[27]。本研究发现，高温与干旱单一胁迫以及高温干旱复合胁迫均会导致玉米叶片叶绿素含量降低。在相同温度条件下，玉米叶片光合作用均随干旱程度的加剧而降低；同一水分条件下，高温处理玉米叶片光合作用显著低于常温处理。这与张吉旺等[28]对黄淮海地区夏玉米增温处理的研究结果基本一致。此外，与单一胁迫相比，高温干旱复合胁迫对玉米叶绿素和光合作用的影响更大。

高温、干旱单一胁迫以及高温干旱复合胁迫会对干物质的积累与分配产生不同程度的影响，而干物质的积累与分配是产量形成的重要因素[29]。本研究表明，高温干旱复合胁迫抑制了玉米生长，地上部分干物质量较对照处理有所降低，这与洪德峰等[30]研究结果一致。这是因为高温胁迫阻碍光合电子传递过程[31]，光合同化物减少，进而降低了光合作用。干旱胁迫会降低叶绿素含量，影响光合作用，不利于干物质积累，从而影响玉米产量[32]。

玉米产量与品种、土壤养分、田间管理水平有关，此外还受到气温、湿度、降水量、光照等气象因子影响[33]。温度和干旱发生的时期、强度以及胁迫时长对玉米的生长和产量影响程度不同[34]。七月下旬至八月上旬正值夏玉米营养生长和生殖生长的重要时期，这一时期易出现高温天气，并同时伴随干旱发生。研究表明，玉米遭受 35℃以上的高温胁迫会导致叶绿素含量下降，光合同化物积累受阻，花粉发育不良，最终影响产量[35]。本研究表明，高温处理降低了玉米的穗粗、穗粒重和百粒重，这是由于拔节期高温胁迫不利于干物质累积，影响了雌雄穗分化，花粉活力降低，进而影响果穗大小和籽粒数[36]。由于高温干旱双重胁迫对玉米的伤害远大于单一胁迫，遭受双重胁迫处理的玉米遭受了不可逆的伤害，玉米单穗重较对照处理降低，导致产量下降。

补偿效应是作物受到逆境胁迫时适应环境变化的自我调节机制[37]。复水补偿能力的强弱与胁迫发生的时期、持续时间、强度、保护酶系统以及渗透调节能力有关[38]。本研究表明，复水后高温条件下不同水分处理复水后 SPAD 值均大幅上升，抽雄期与 T_0W_0的差异与拔节期相比降低，主要是因为复水激发了玉米的补偿效应，缓解了干旱对玉米的影响。

近年来随着全球气候变暖，遭遇高温或干旱甚至二者相继发生的极端天气事件的可能性逐年增加，其发生的时期、强度以及持续时间因地而异。因此，要全面揭示高温与干旱复合胁迫对玉米的响应机制，需要开展大量的试验研究；本试验结果仅是盆栽试验的研究结果，仍需进行大田试验验证。

4　结　论

1）拔节期高温单因素胁迫、高温干旱复合胁迫后，与 T_0W_0处理相比，T_1W_0、T_1W_2处理玉米净光合速率显著降低 39.78%、57.13%，SPAD 值分别降低 34.99%、43.19%。高温胁迫期间应充分灌水，防止高温与干旱叠加，降低对玉米的不良影响。

2）与 T_0W_0 相比，拔节期 T_1W_2 株高降低 17.06%，抽雄期降低 31.91%、灌浆期降低 35.22%。拔节期胁迫结束后，株高差异仍逐渐增大，高温干旱复合胁迫对玉米株高存在后效性影响。

3）T_0W_2、T_1W_0 和 T_1W_2 处理的穗粒重分别较 T_0W_0减小 37.86%、49.81%和 63.53%。高温干旱复合胁迫对玉米产量的影响大于高温、干旱单一胁迫。高温干旱复合胁迫显著降低百粒重、穗长、穗粗等产量要素，玉米产量大幅降低。

参 考 文 献：

[1]　周宝元，王志敏，岳阳，等. 冬小麦-夏玉米与双季玉米种植模式产量及光温资源利用特征比较[J]. 作物学报，2015，41(9)：1393-1405.

ZHOU B Y，WANG Z M，YUE Y，et al. Comparison of yield and light-temperature resource use efficiency between wheat-maize and maize-maize cropping systems[J]. Acta Agronomica Sinica, 2015, 41(9): 1393-1405.

[2] 李鸣钰. 未来气候变化对中国玉米产量影响及应对措施研究——以黄淮海地区为例[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
LI M Y.The Effects and countermeasures of future climate change on maize yield in China—taking Huang-huai-hai Plain as an example[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.

[3] 沈永平, 王国亚. IPCC 第一工作组第五次评估报告对全球气候变化认知的最新科学要点[J]. 冰川冻土, 2013, 35(5): 1068-1076.
SHEN Y P, WANG G Y. Key findings and assessment results of IPCC WGI fifth assessment report [J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2013, 35(5): 1068-1076.

[4] RUMMUKAINEN M. Changes in climate and weather extremes in the 21st century[J]. WIREs Climate Change, 2012, 3(2): 115-129.

[5] 李沛. 气候变化和人类活动对黑龙江省玉米产量的影响分析[D]. 西安: 西安理工大学, 2019.
LI P. The effects of climate change and human activities on maize yield in Heilongjiang Province [D]. Xi´an: Xi´an University of Technology, 2019.

[6] PEÑUELAS J, RUTISHAUSER T, FILELLA I. Phenology feedbacks on climate change[J]. Science, 2009, 324(5929): 887-888.

[7] SUZUKI N. Hormone signaling pathways under stress combinations[J]. Plant Signaling & Behavior, 2016, 11(11): e1247139.

[8] 杨国虎. 玉米花粉花丝耐热性研究进展[J]. 种子, 2005, 24(2): 47-51.
YANG G H. Study on the progress of heat tolerance in maize pollen and silk[J]. Seed, 2005, 24(2): 47-51.

[9] 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.
WANG L J. Spatiol-temporalcharacteristics of drought, heat and its effect on yield for summer maize in Huang-Huai-Hai Plain, China [D]. Beijing: China Agricultural University, 2018.

[10] KARIM M A, FRACHEBOUD Y, STAMP P. Effect of high temperature on seedling growth and photosynthesis of tropical maize genotypes [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2000, 184(4): 217-223.

[11] 赵龙飞, 李潮海, 刘天学, 等. 玉米花期高温响应的基因型差异及其生理机制[J]. 作物学报, 2012, 38(5): 857-864.
ZHAO L F, LI C H, LIU T X, et al. Genotypic responses and physiological mechanisms of maize (*Zea mays* L.) to high temperature stress during flowering[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(5): 857-864.

[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. 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.

[13] 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.

[14] 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.

[15] 单晶, 张慧, 王竹, 等. 花期高温胁迫对不同耐热型夏玉米生理特性及产量的影响[J]. 山东农业科学, 2020, 52(10): 25-31.
SHAN J, ZHANG H, WANG Z, et al. Effects of high temperature stress during flowering on physiological characteristics and yield of heat resistant summer maize[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2020, 52(10): 25-31.

[16] 任丽雯, 刘明春, 王兴涛, 等. 拔节和抽雄期水分胁迫对春玉米生长和产量的影响[J]. 中国农学通报, 2019, 35(1): 17-22.
REN L W, LIU M C, WANG X T, et al. Water stress at jointing and tasseling stage: effect on growth and yield of spring maize [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(1): 17-22.

[17] 于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 等. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应[J]. 生态学报, 2015, 35(9): 2902-2909.
YU W Y, JI R P, FENG R, et al. Response of water stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of maize leaves in different growth stage [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(9): 2902-2909.

[18] 张旭东, 王智威, 韩清芳, 等. 玉米早期根系构型及其生理特性对土壤水分的响应[J]. 生态学报, 2016, 36(10): 2969-2977.
ZHANG X D, WANG Z W, HAN Q F, et al. Effects of water stress on the root structure and physiological characteristics of early-stage maize[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(10): 2969-2977.

[19] 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.

[20] 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.

[21] 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.

[22] 李荣发, 刘鹏, 杨清龙, 等. 玉米密植群体下部叶片衰老对植株碳氮分配与产量形成的影响[J]. 作物学报, 2018, 44(7): 1032-1042.
LI R F, LIU P, YANG Q L, et al. Effects of lower leaf senescence on carbon and nitrogen distribution and yield formation in maize (*Zea mays* L.) with high planting density[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(7): 1032-1042.

[23] 甄博, 郭相平, 陆红飞, 等. 旱涝交替胁迫对拔节期水稻生长和土壤氧化还原电位的影响[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37(10): 42-47.

ZHEN B, GUO X P, LU H F, et al. Effects of alternate drought and flood stress on rice growth and soil redox potential at jointing stage [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2018, 37(10): 42-47.

[24] 方芳, 何序晨, 张志豪, 等. 玉米自交系苗期对高温胁迫的响应机制及其抗逆性[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(7): 1045-1056.
FANG F, HE X C, ZHANG Z H, et al. Response mechanism and stress resistance of maize inbred lines to high temperature stress at seedling stage [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2019, 31(7): 1045-1056.

[25] 郭文建, 刘海. 高温胁迫对玉米光合作用的影响[J]. 天津农业科学, 2014, 20(4): 86-88.
GUO W J, LIU H. Effect of high temperature stress on photosynthesis of maize[J]. Tianjin Agricultural Sciences, 2014, 20(4): 86-88.

[26] DEKOV I, TSONEV T, YORDANOV I. Effects of water stress andhigh-temperature stress on the structure and activity of photosynthetic apparatus of Zea mays and helianthus annuus [J]. Photosynthetica, 2000, 38(3): 361-366.

[27] 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.
SHAO J Y, LI X F, YU W Z, et al. Combined effects of high temperature and drought on yield and stem microstructure of summer maize[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(17): 3623-3631.

[28] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 大田增温对夏玉米光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(1): 81-86.
ZHANG J W, DONG S T, WANG K J, et al. Effects of increasing field temperature on photosynthetic characteristics of summer maize [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(1): 81-86.

[29] 甄博, 郭瑞琪, 周新国, 等. 孕穗期高温与涝对水稻光合特性和产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, 40(4): 45-51.
ZHEN B, GUO R Q, ZHOU X G, et al. The effects of thermal and waterlogging stresses at booting stage on photosynthesis and yield of rice[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2021, 40(4): 45-51.

[30] 洪德峰, 张学舜, 张露雁, 等. 高温干旱后复水不同基因型夏玉米特征特性及产量表现[J]. 山东农业科学, 2018, 50(10): 61-64, 94.
HONG D F, ZHANG X S, ZHANG L Y, et al. Characteristics and yield of different summer maize genotypes under re-watering after high temperature and drought[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2018, 50(10): 61-64, 94.

[31] SHARKEY T D. High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 52(8): 712-722.

[32] 王帆, 何奇瑾, 周广胜. 夏玉米三叶期持续干旱下不同叶位叶片含水量变化及其与光合作用的关系[J]. 生态学报, 2019, 39(1): 254-264.
WANG F, HE Q J, ZHOU G S. Leaf water content at different positions and its relationship with photosynthesis when consecutive drought treatments are applied to summer maize from the 3-leaf stage [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): 254-264.

[33] 张宏, 周建斌, 王春阳, 等. 栽培模式及施氮对冬小麦-夏玉米体系产量与水分利用效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(5): 1078-1085.
ZHANG H, ZHOU J B, WANG C Y, et al. Effects of cultivation pattern and nitrogen rate on crop yield and water use efficiency in winter wheat-summer maize system[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2010, 16(5): 1078-1085.

[34] 宋贺, 蒋延玲, 许振柱, 等. 玉米光合生理参数对全生育期干旱与拔节后干旱过程的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(7): 2405-2415.
SONG H, JIANG Y L, XU Z Z, et al. Response of photosynthetic physiological parameters of maize to drought during the whole growth period and after the jointing stage[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): 2405-2415.

[35] 陈朝辉, 王安乐, 王娇娟, 等. 高温对玉米生产的危害及防御措施[J]. 作物杂志, 2008,(4): 90-92.
CHEN C H, WANG A L, WANG J J, et al. Influence of high temperature on growth and development of maize[J]. Crops, 2008,(4): 90-92.

[36] 牛丽, 刘源, 于康珂, 等. 玉米杂交种苗期耐热性评价[J]. 玉米科学, 2015, 23(1): 107-114.
NIU L, LIU Y, YU K K, et al. Evaluation of heat-tolerance of maize hybrids at seedling stage [J]. Journal of Maize Sciences, 2015, 23 (1): 107-114.

[37] 赵明, 李建国, 张宾, 等. 论作物高产挖潜的补偿机制[J]. 作物学报, 2006,32(10): 1566-1573.
ZHAO M, LI J G, ZHANG B, et al. The compensatory mechanism in exploring crop production potential [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006,32(10): 1566-1572.

[38] 肖凡, 蒋景龙, 段敏. 干旱和复水条件下黄瓜幼苗生长和生理生化的响应[J]. 南方农业学报, 2019, 50(10): 2241-2248.
XIAO F, JIANG J L, DUAN M. Growth and physiological-biochemical responses of *Cucumis sativus* L. seedlings under drought and re-watering conditions [J]. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50 (10): 2241-2248.