

曹世攀,胡蓉蓉,柯珂,等.玉米的热害及热响应研究进展[J].江苏农业科学,2023,51(3):22-27.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.03.004

玉米的热害及热响应研究进展

曹世攀,胡蓉蓉,柯珂,沈艺,陈铭,张丙林,刘卫娟,邹华文

(长江大学农学院,湖北荆州 434025)

摘要:全球气候变暖环境下,高温热害频发,导致作物产量和品质下降。玉米是我国三大粮食作物之一,但是目前对玉米的热胁迫致灾机制研究较少,减灾预防措施方面的研究也缺乏系统性。本文首先介绍了玉米热胁迫的界定依据,即环境温度比通常情况下高 10~15℃时,对玉米来说就可造成热害或热胁迫。其次分析了热胁迫对玉米生长发育及生理生化进程的影响。热胁迫会导致玉米幼苗失水增加,根生长受损,分蘖期遭受热胁迫会导致叶片萎蔫、卷曲和变黄,生殖期遭受热胁迫会破坏授粉过程,造成籽粒败育;同时热胁迫也会导致玉米关键生育期内光合、呼吸反应紊乱,活性氧积累,激素稳态失衡等现象的发生。然后阐述了玉米对热胁迫信号的响应机制,即首先通过细胞表面受体感受胞间信号,再经双信使系统将胁迫信号级联传递,最终引起未折叠蛋白及热休克等反应相关基因的表达。接着总结了生产中降低玉米热害损失的手段,包括选用耐热品种、改善田间管理和喷施外源生长调节剂等。最后对今后玉米耐热性研究进行了展望,建议从培育优良的耐热性玉米品种、深入玉米热害生理生化机制的研究与研发玉米热害预警系统 3 个方面入手,为玉米高温热害防御和农业减灾增效提供科学支持。

关键词:玉米;热胁迫;生理生化;响应机制;高温热害;热响应

中图分类号:S513.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)03-0022-06

玉米(*Zea mays* L.)是我国重要的粮食、饲料、经济作物,在国民经济中占据重要的地位^[1]。国家统计局数据显示:2021 年全国玉米播种面积为 4 332.41 万 hm²,产量为 27 255.2 万 t。全年谷物产量较上年增长 2.6%,其中,玉米增幅贡献率占比高达 64.79%,是我国种植面积最广的粮食作物。

玉米属于喜温作物,但是温度过高又会导致其正常生长发育受阻、产量降低、品质下降。有研究表明,当温度超过 32℃,喜温作物生长会明显受到抑制;当温度超过 44℃,喜温作物停止生长^[2]。当下,大气中温室气体浓度不断增加,全球气温正在上升。据联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第六次评估报告称,21 世纪前 20 年全球平

均温度比 1850—1900 年的平均值高 0.99℃,2011—2020 年的全球平均温度较 1850—1900 年的平均值高 1.09℃。其中,陆地的增温幅度(1.59℃)远高于海洋(0.88℃),人类活动是全球变暖的主因。在植物生长季节,极端高温灾害下平均气温每增加 1℃,其产量估计将损失 6%~7%^[3]。因此,探索热胁迫下玉米的生长发育情况及玉米的热响应机制对于玉米的持续高产、稳产具有重要的现实意义。

1 玉米热胁迫的界定与等级划分

热胁迫通常被定义为在一定时间内高于某一阈值的主要温度条件,足以对植物生长和发育造成不可逆的损害^[4]。一般来说,环境温度比通常情况下高 10~15℃,就可称之为热害或热胁迫。GB/T 21985—2008《主要农作物高温危害温度指标》指出,玉米开花期时的当天最高温度≥30℃,空气相对湿度≤60%时,开花较少;当天最高温度≥35℃时,花粉活力下降,授粉不良。在籽粒灌浆结实期,当日平均气温≥25℃时,灌浆期缩短,成熟期提前,影响玉米产量和品质。

近年来,许多学者基于不同方法对玉米热胁迫的等级划分展开了研究。其中,李德等通过采用主

收稿日期:2022-04-11

基金项目:国家自然科学基金(编号:32171952、31971839、31471510);湖北省高等学校优秀中青年科技创新团队计划项目(编号:T2021034)。

作者简介:曹世攀(1995—),男,河南濮阳人,硕士研究生,主要从事玉米逆境生理方面的研究。E-mail:caoshipan1618@163.com。

通信作者:刘卫娟,博士,讲师,主要从事植物生理学及信号转导方面的研究,E-mail:wjliu@yangtzeu.edu.cn;邹华文,博士,教授,主要从事玉米生理与分子生物学方面的研究,E-mail:zouhuawen@yangtzeu.edu.cn。

成分分析法 (PCA) 构建了致灾的综合气候指数, 结合玉米遭受热胁迫年份的秃尖率、受害情况和减产率等, 利用聚类分析法将玉米热胁迫划分为轻、中、重、特重 4 个等级^[5]。王安乐等利用来自国内外的 816 份玉米自交系及其资源材料进行耐热特性的鉴定和筛选, 统计雄花小穗的减少量、花粉败育率及花丝伸长程度等, 将玉米自交系材料分为不耐、中耐、高耐、特耐 4 个耐胁迫等级^[6]。文章等利用 2 年开花授粉期间的 138 份玉米自交系材料进行耐热性试验, 通过对日平均温度在 30 °C 以上自然开放授粉材料的结实率进行聚类分析, 得出自然环境下授粉结实率的初步判定标准: 不耐热材料结实率 < 12.5%、较弱耐热材料结实率为 12.5% ~ 46.5%、中等耐热材料结实率为 46.5% ~ 69.5%、高耐热材料结实率 ≥ 69.5%^[7]。管玥等以不低于 35 °C 并持续 3 d 以上热胁迫为指标, 综合胁迫持续影响时间和胁迫频次, 将夏玉米花期热胁迫等级划分为轻度热胁迫、中度热胁迫及重度热胁迫^[8]。

2 热胁迫对玉米生长发育的影响

玉米从出苗至 7 叶期为幼苗生长阶段。热胁迫会导致玉米幼苗失水增加、叶子枯黄、根生长受损, 甚至死亡^[9-11]。玉米分蘖期遭受热胁迫会出现叶片萎蔫、叶片卷曲和变黄、分蘖数和生物量减少等形态症状^[12-13]。

玉米在抽雄、开花、授粉和籽粒灌浆期间对温度也非常敏感, 高温通过破坏授粉过程或导致糖代谢不足使籽粒败育^[14-15], 这也跟 Wang 等的研究结果^[16-17] 相同。如果胁迫发生在玉米生殖发育的关键阶段, 如雌雄配子体形成、受精、早期种子发育时, 通常会对产量产生较大的影响^[12-13]。

籽粒灌浆是玉米生长和发育的重要组成部分, 涉及种子中碳水化合物、蛋白质和脂类的合成和运输^[18]。灌浆速度的快慢和灌浆时期的长短直接决定玉米最终的粒质量。Kadam 等研究了热胁迫对玉米灌浆速率的影响, 结果表明, 虽然热胁迫刚发生时能提高籽粒干物质的积累速率, 但同时却大大缩短了灌浆周期; 加之籽粒的同化效率有限, 无法及时同化增加的干物质量, 导致粒质量减小以及最终的玉米总产量下降^[19]。研究证明, 籽粒灌浆期间的最适温度为 25 °C, 温度每升高 1 °C, 籽粒产量降低 3% ~ 4%^[20]。

3 热胁迫对玉米生理生化过程的影响

3.1 热胁迫导致光合作用、呼吸作用过程紊乱

植物叶片的光合作用对温度变化非常敏感, 基质中的碳代谢和类囊体中的光化学反应是主要的敏感点^[21]。温度升高对光系统 II (PS II) 的活性影响很大, 高温对放氧复合物的不利影响导致不平衡的电子流流向 PS II 的受体部位。在玉米、小麦和棉花的研究中发现, 当其受到热胁迫时, 植株 PS II 的不同成分被破坏^[22]。此外, 热胁迫还影响玉米叶绿体结构和光合系统组分的热稳定性, 降低核酮糖 - 1,5 - 二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 活性, 减少光合色素的量和减弱碳的固定能力^[23-25]。这些因素的综合作用是玉米遭受热胁迫时光合效率降低的重要原因。

呼吸作用供给能量以带动各种生理过程, 其中间产物又能转变为其他重要的有机物, 是植物代谢中心^[26]。热胁迫条件下, 玉米的呼吸作用显著增强, 呼吸消耗明显增多, 热胁迫还可使一些可逆的代谢过程转变为不可逆^[27]。总之, 热胁迫下玉米植株呼吸作用增强, 同化物合成量减少, 导致地上干物质的累积量降低, 进而严重影响玉米产量^[28]。

3.2 热胁迫导致活性氧过度积累

作物在热胁迫下, 细胞内活性氧 (ROS) 水平显著增加。细胞内 ROS 的过度积累, 导致 ROS 稳态失衡和氧化损伤, 如细胞死亡、生长迟缓、小穗不育, 甚至造成幼苗死亡^[29-31]。玉米减数分裂阶段受到热胁迫 (38 °C 日/30 °C 夜) 时, 花药中的 ROS 含量是常温下 (28 °C 日/22 °C 夜) 的 3 倍以上^[32]。在水稻中, 许多 ROS 相关合成基因被证明参与响应热胁迫^[33]。过量的 ROS 会通过加重作物的膜脂过氧化与蛋白质氧化, 进一步破坏生物膜的结构和功能, 导致细胞内的丙二醛 (MDA) 含量增加, 从而损害蛋白质和核酸的正常功能^[34-35]。事实上, 细胞膜的稳定性是玉米耐热和耐旱的关键决定因素^[36]。Gong 等在玉米中观察到, 升高的温度可以降低抗氧化酶的活性^[37]。同时, Sairam 等也研究发现, 耐热能力与过氧化氢酶 (CAT) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 的活性有关^[38-39]。除了这 2 种关键的保护酶外, 抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、谷胱甘肽还原酶 (GR)、单脱氢抗坏血酸还原酶 (MDHAR)、脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX) 和谷胱甘肽 - S - 转移酶 (GST) 等酶协同作用以维持活性

氧的稳态来保护玉米植株免受氧化损伤^[40]。

3.3 热胁迫导致激素失衡

内源植物激素与作物生长、发育和产量形成密切相关,而热胁迫对植物的激素稳态具有重要影响^[41]。非生物胁迫通常会引引起脱落酸(ABA)含量的增加,这是作物获得耐热性的最快途径之一^[42]。Wu 等指出,热胁迫会降低水稻、玉米等作物发育籽粒中细胞分裂素(CTK)、赤霉素(GA)和吲哚-3-乙酸(IAA)的活性水平,损害细胞增殖,降低花粉育性,最终影响正常的籽粒建成^[43-44]。Wang 等的研究表明,耐热性玉米品种较热敏性玉米品种中幼穗的水杨酸(SA)和茉莉酸(JA)含量在热胁迫下增加显著^[45]。此外,热敏玉米品种穗部激素含量与总小花数和小花受精率呈正相关,与籽粒败育率呈负相关。因此,热胁迫下 SA 和 JA 含量的下降可能是热敏感玉米品种耐热性差、幼穗发育不良的重要原因。由此可见,热胁迫引起幼穗激素水平稳态的失衡,导致其发育受阻,是热胁迫下玉米穗粒数减少的主要原因。

4 玉米对热胁迫信号的响应机制

4.1 玉米对热胁迫信号的感知及传递

热胁迫可以改变玉米细胞膜的物理状态,影响膜蛋白渗透性及结构。Saini 等综合了前人的研究成果发现,玉米受到热胁迫时,ABA 作为广泛的细胞间信号,通过细胞表面的 G 蛋白连接受体,激活磷脂酰肌醇磷酸激酶(PIPK)、磷脂酶 D(PLD)和磷脂酶 C(PLC)等靶酶,参与感知胁迫引起的膜变化,并触发脂质信号分子磷脂酰肌醇-4,5-二磷酸(PIP2)和三磷酸肌醇(IP3)。通过第二信使 Ca^{2+} 通道进一步传递与放大,启动 Ca^{2+} 内向流入细胞质,进而激活钙依赖蛋白激酶(CDPKs)和钙调素 3(CaM3)。这些激活的传感蛋白开启多种丝裂原激活蛋白激酶(MAPKs)、单磷酸腺苷(AMP)激活蛋白激酶(AMPKs)和钙调素结合蛋白激酶(CBKs)通路,最后触发热休克反应(HSR)相关的基因表达^[46]。

除了 HSR 响应机制外,玉米内质网(ER)中的未折叠蛋白反应(UPR)也参与响应热胁迫^[47]。ER 热传感器包括碱性亮氨酸拉链(bZIP)和 RNA 剪接因子。热胁迫发生时,bZIP28 可以通过与 BiP 靶蛋白启动子特异性结合并增加其表达,以增强内质网腔中的蛋白质折叠来减轻热胁迫损伤^[48]。同时,肌

醇需求酶(IRE1,玉米内质网上典型的 RNA 剪接因子)通过与未折叠蛋白的相互作用而被激活,然后识别并剪接 bZIP60,之后剪接产物进入细胞核触发 UPR 基因的表达以减轻玉米植株的热胁迫程度^[47]。

4.2 玉米对热胁迫信号的响应

热休克因子(HSFs)和热休克蛋白(HSPs)是植物热应激耐受性的主要参与者^[49]。HSFs 作为热激信号通路的末端成分,在接受热激信号后可以直接调控下游热应激反应基因的表达,而 HSPs 是受 HSFs 调控的最重要的表达蛋白,在玉米热胁迫反应中起着重要的作用^[50]。Anckar 等的研究表明,HSFs 是玉米作物中高度保守的 HSR 中枢调节因子,它可以结合热休克元件(HSE),并诱导热响应基因的表达^[51]。玉米中的热胁迫主要调节因子 A1 类热休克因子(HSFA1)位于细胞质中。在常温条件下,HSFA1 通过与 HSP70 和 HSP90 的相互作用处于被抑制状态^[52]。在热胁迫下,HSFA1 被激活,与另一种在高温下快速积累并作为共激活剂的 B1 类热休克因子(HSFB1)共同诱导热响应基因的表达,进一步激活不同的 HSF^[53]。在最新发布玉米基因组中,通过 HMM 和 Blastp 搜索共发现 58 种 ZmHsf 蛋白。大部分 ZmHsf 位于细胞核,ZmHsf23、ZmHsf10 和 ZmHsf11 则分别位于细胞质、叶绿体和内质网中^[54]。

玉米中的 HSPs 主要定位于线粒体、叶绿体和内质网。Subash 等通过研究玉米中 HSPs 作为分子伴侣的活性、分子量、氨基酸序列同源性和功能,鉴定了 5 种主要类型:HSP100、HSP90、HSP70、HSP60 和小热休克蛋白(sHSP)^[55]。HSPs 现在被认为是抵抗环境压力甚至基因变异的强大缓冲剂^[58]。已有研究证明,HSP 在玉米中的主要功能是限制错误折叠和分解聚集物,胞质 HSP70 较其他 HSP 类在对抗热胁迫的反应中起更为重要的作用^[57]。像 HSP70 一样,sHSPs 也通过保护玉米细胞免受热胁迫的损害而充当分子伴侣,主要负责维持膜的完整性^[58]。

5 生产中降低玉米热害损失的手段

5.1 选用耐性种质资源增强玉米耐胁迫能力

在应对热胁迫的各种方法中,培育耐热品种是最经济和最可持续的方法^[59-61]。陈朝辉等的研究表明,选用和种植热胁迫下授粉良好、叶片短厚且直立上冲、光合积累效率高的耐热品种有助于

玉米产量的增加^[27]。玉米种质对温度胁迫的耐受程度存在巨大差异,用抗高温材料组配杂交种,品种审定过程中对玉米耐热性能进行评价,基于胁迫条件下筛选出耐热品种进行区域推广种植^[62]。赵曼丝等的研究表明,目前国内公认的大品种如郑单 958、隆平 206 等,其耐热性表现突出、结实性较好、经济效益占优,适宜夏季易出现热害地区推广种植^[28]。

5.2 优化栽培方式增强玉米耐胁迫能力

在选用推广良种的同时,还要制定综合配套的高产栽培制度,以提高玉米抗逆能力,有效防御高温胁迫的发生,达到高产、稳产的目的。

合理密植,保障个体发育健壮,构建个体和群体的协调关系,可提高夏玉米抵御高温热害的能力,减轻热胁迫危害。一般对于同一个品种来说,适当地降低密度有利于降低田间个体之间对肥水条件的竞争,利于提高植株对高温热害的抵抗能力。张新龙的研究结果表明对于半紧凑型夏玉米品种,适合的播种密度为 5.25 万~6.00 万株/hm²;对于紧凑型夏玉米品种,适合控制在 6.00 万~6.75 万株/hm²,这样的密植模式的经济效益最佳^[63]。

同时,合理耕作有助于改善土壤水肥条件,促进夏玉米生长发育。深松能促进夏玉米根系生长,增加根质量和根长,提高夏玉米对水肥的吸收能力,改善玉米的生长状态,进而提高玉米的耐热能力。

5.3 外源施用植物生长调节剂增强玉米耐热能力

外源施用植物生长调节剂,如硫脲、脯氨酸、水杨酸等,可以增强对极端热害的耐受性^[64-65]。当植物在生殖和籽粒灌浆阶段遭受热胁迫时,过氧化氢、抗坏血酸和水杨酸等外源植物生长调节剂通过改善细胞膜的完整性、增强其叶片抗氧化活性、提高叶绿素含量和叶片含水量来改善玉米的形态、籽粒产量和籽粒品质^[66]。植物生长调节剂的影响取决于作物种类、品种、施用剂量,甚至取决于施用时间(作物生长阶段)。

6 展望

虽然目前对热胁迫下作物的生理响应及耐热机制研究取得了较大进展,但作物耐热分子机制研究以及制定规避高温风险策略仍有诸多考验,需要进一步研究。

从玉米优质、高产和可持续发展的方向出发,

今后玉米耐热性研究应着重关注以下几个方面:(1)玉米起源于热带,本身就具有较强的耐热潜质^[67]。育种工作者应加强耐热性种质资源的筛选,运用现代分子标记辅助育种(MAS)、数量性状基因座(QTL)和全基因组关联研究(GWAS)等技术,创新培育优良的耐热性玉米品种。(2)深入玉米热害生理生化和遗传机制的研究,完善玉米耐热性评价体系及耐热性基因的发掘与功能研究。(3)加快研发玉米热害预警系统,建立玉米高温热害联防联控综合技术平台。预警系统应结合当地气象预警机制对玉米生长期可能内可能发生热害的时间及频次做出预测,农户根据预测结果应及时调整播种期或采取合理的栽培技术及大田灌溉管理,减轻热害损伤,提高经济效益。

参考文献:

- [1]任寒,刘鹏,董树亭,等. 高温胁迫影响玉米生长发育的生理机制研究进展[J]. 玉米科学,2019,27(5):109-115.
- [2]周曙东,周文魁,朱红根,等. 气候变化对农业的影响及应对措施[J]. 南京农业大学学报(社会科学版),2010,10(1):34-39.
- [3]Lesk C, Rowhani P, Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production[J]. Nature,2016,529(7584):84-87.
- [4]Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: an overview[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61(3):199-223.
- [5]李德,孙义,孙有丰. 淮北平原夏玉米花期高温热害综合气候指标研究[J]. 中国生态农业学报,2015,23(8):1035-1044.
- [6]王安乐,陈朝辉,赵德法. 玉米自交系材料耐高温特性鉴定筛选初报[J]. 玉米科学,2004,12(4):29-30.
- [7]文章,王芳,谢刘勇,等. 玉米自交系花期耐热能力的评价[J]. 玉米科学,2019,27(6):31-38.
- [8]管玥,刘佳鸿,何奇瑾,等. 基于信息扩散理论分析华北平原夏玉米花期高温热害的风险概率[J]. 中国农业气象,2021,42(7):606-615.
- [9]Liu J P, Sun X J, Xu F Y, et al. Suppression of *OsMDHAR4* enhances heat tolerance by mediating H₂O₂-induced stomatal closure in rice plants[J]. Rice,2018,11(1):38.
- [10]Liu J P, Zhang C C, Wei C C, et al. The RING finger ubiquitin E3 ligase *OsHTAS* enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice[J]. Plant Physiology, 2015, 170(1):429-443.
- [11]Kilasi N L, Singh J, Vallejos C E, et al. Heat stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.): identification of quantitative trait loci and candidate genes for seedling growth under heat stress[J]. Frontiers in Plant Science,2018,9:1578.
- [12]Sita K, Sehgal A, Hanumantha Rao B, et al. Food legumes and rising temperatures: effects, adaptive functional mechanisms specific to

- reproductive growth stage and strategies to improve heat tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1658.
- [13] Xu J M, Henry A, Sreenivasulu N. Rice yield formation under high day and night temperatures: a prerequisite to ensure future food security [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43 (7): 1595 – 1608.
- [14] Deryng D, Conway D, Ramankutty N, et al. Global crop yield response to extreme heat stress under multiple climate change futures [J]. *Environmental Research Letters*, 2014, 9(3): 034011.
- [15] Rattalino Edreira J I, Otegui M E. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use [J]. *Field Crops Research*, 2012, 130: 87 – 98.
- [16] 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.
- [17] Wang Y Y, Sheng D C, Zhang P, et al. High temperature sensitivity of kernel formation in different short periods around silking in maize [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 183: 104343.
- [18] Sreenivasulu N, Butardo V M Jr, Misra G, et al. Designing climate – resilient rice with ideal grain quality suited for high – temperature stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66 (7): 1737 – 1748.
- [19] Kadam N N, Xiao G, Melgar R J, et al. Agronomic and physiological responses to high temperature, drought, and elevated CO₂ interactions in cereals [M] // *Advances in agronomy*. Amsterdam: Elsevier, 2014: 111 – 156.
- [20] Shaw R H. Estimates of yield reduction in corn caused by water and temperature stress [M]. Boulder: Boulder Westview Press, 1983.
- [21] Wang X L, Xu C X, Cai X F, et al. Heat – responsive photosynthetic and signaling pathways in plants: insight from proteomics [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(10): 2191.
- [22] Tóth S Z, Schansker G, Kissimon J, et al. Biophysical studies of photosystem II – related recovery processes after a heat pulse in barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(2): 181 – 194.
- [23] Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam M M, et al. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14 (5): 9643 – 9684.
- [24] Song Y P, Chen Q Q, Ci D, et al. Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 111.
- [25] Perdomo J A, Capó – Bauçà S, Carmo – Silva E, et al. Rubisco and rubisco activase play an important role in the biochemical limitations of photosynthesis in rice, wheat, and maize under high temperature and water deficit [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 490.
- [26] 潘瑞炽. 植物生理学 [M]. 7版. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- [27] 陈朝辉, 王安乐, 王娟娟, 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.
- [28] 赵曼丝, 李森郁, 鲁溢超, 等. 高温胁迫对安徽省夏玉米生产的影响及对策 [J]. *安徽农学通报*, 2021, 27(18): 36 – 38.
- [29] Zhao Q, Zhou L J, Liu J C, et al. Relationship of ROS accumulation and superoxide dismutase isozymes in developing anther with floret fertility of rice under heat stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 122: 90 – 101.
- [30] Zhao Q, Zhou L J, Liu J C, et al. Involvement of CAT in the detoxification of HT – induced ROS burst in rice anther and its relation to pollen fertility [J]. *Plant Cell Reports*, 2018, 37 (5): 741 – 757.
- [31] Qiao B, Zhang Q, Liu D L, et al. A calcium – binding protein, rice annexin *OsANN1*, enhances heat stress tolerance by modulating the production of H₂O₂ [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66 (19): 5853 – 5866.
- [32] Fang Y J, Liao K F, Du H, et al. A stress – responsive NAC transcription factor SNAC3 confers heat and drought tolerance through modulation of reactive oxygen species in rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(21): 6803 – 6817.
- [33] Selinski J, Scheibe R. Pollen tube growth: where does the energy come from? [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2014, 9 (12): e977200.
- [34] Chakraborty A, Bhattacharjee S. Differential competence of redox – regulatory mechanism under extremes of temperature determines growth performances and cross tolerance in two indica rice cultivars [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 176: 65 – 77.
- [35] Bahuguna R N, Jha J, Pal M, et al. Physiological and biochemical characterization of NERICA – L – 44: a novel source of heat tolerance at the vegetative and reproductive stages in rice [J]. *Physiologia Plantarum*, 2015, 154(4): 543 – 559.
- [36] Blum A, Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat [J]. *Crop Science*, 1981, 21 (1): 43 – 47.
- [37] Gong M, Chen S N, Song Y Q, et al. Effect of calcium and calmodulin on intrinsic heat tolerance in relation to antioxidant systems in maize seedlings [J]. *Functional Plant Biology*, 1997, 24 (3): 371.
- [38] Sairam R K, Srivastava G C, Saxena D C. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes [J]. *Biologia Plantarum*, 2000, 43 (2): 245 – 251.
- [39] Almeselmani M, Deshmukh P S, Sairam R K, et al. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress [J]. *Plant Science*, 2006, 171(3): 382 – 388.
- [40] Wang Q L, Chen J H, He N Y, et al. Metabolic reprogramming in chloroplasts under heat stress in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(3): 849.
- [41] Scalabrin E, Radaelli M, Capodaglio G. Simultaneous determination of shikimic acid, salicylic acid and jasmonic acid in wild and transgenic *Nicotiana glauca* plants exposed to abiotic stresses [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 103: 53 – 60.
- [42] Yamaguchi – Shinozaki K, Shinozaki K. Transcriptional regulatory

- networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses[J]. *Annual Review of Plant Biology*,2006,57:781 – 803.
- [43] Wu C, Cui K H, Wang W C, et al. Heat – induced phytohormone changes are associated with disrupted early reproductive development and reduced yield in rice [J]. *Scientific Reports*, 2016,6:34978.
- [44] Tang R S, Zheng J C, Jin Z Q, et al. Possible correlation between high temperature – induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Growth Regulation*,2008,54(1):37 – 43.
- [45] Wang H Q, Liu P, Zhang J W, et al. Endogenous hormones inhibit differentiation of young ears in maize (*Zea mays* L.) under heat stress[J]. *Frontiers in Plant Science*,2020,11:533046.
- [46] Saini N, Nikalje G C, Zargar S M, et al. Molecular insights into sensing, regulation and improving of heat tolerance in plants [J]. *Plant Cell Reports*,2022,41(3):799 – 813.
- [47] Li Z X, Tang J, Srivastava R, et al. The transcription factor bZIP60 links the unfolded protein response to the heat stress response in maize[J]. *The Plant Cell*,2020,32(11):3559 – 3575.
- [48] Srivastava R, Deng Y, Howell S H. Stress sensing in plants by an ER stress sensor/transducer, bZIP28 [J]. *Frontiers in Plant Science*,2014,5:59.
- [48] Nadeem M, Li J J, Wang M H, et al. Unraveling field crops sensitivity to heat stress: mechanisms, approaches, and future prospects[J]. *Agronomy*,2018,8(7):128.
- [50] Jiang L Y, Hu W J, Qian Y X, et al. Genome – wide identification, classification and expression analysis of the *Hsf* and *Hsp70* gene families in maize[J]. *Gene*,2021,770:145348.
- [51] Anckar J, Sistonen L. Regulation of HSF1 function in the heat stress response; implications in aging and disease [J]. *Annual Review of Biochemistry*,2011,80:1089 – 1115.
- [52] Hahn A, Bublak D, Schleiff E, et al. Crosstalk between Hsp90 and Hsp70 chaperones and heat stress transcription factors in tomato [J]. *The Plant Cell*,2011,23(2):741 – 755.
- [53] Liu H C, Liao H T, Charny Y Y. The role of class A1 heat shock factors (HSFA1s) in response to heat and other stresses in *Arabidopsis* [J]. *Plant, Cell & Environment*,2011,34(5):738 – 751.
- [54] Zhang H N, Li G L, Fu C, et al. Genome – wide identification, transcriptome analysis and alternative splicing events of Hsf family genes in maize [J]. *Scientific Reports*,2020,10:8073.
- [55] Gupta S C, Sharma A, Mishra M, et al. Heat shock proteins in toxicology; how close and how far? [J]. *Life Sciences*,2010,86(11/12):377 – 384.
- [56] Carey C C, Gorman K F, Rutherford S. Modularity and intrinsic evolvability of Hsp90 – buffered change [J]. *PLoS One*,2006,1(1):e76.
- [57] Jacob P, Hirt H, Bendahmane A. The heat – shock protein/ chaperone network and multiple stress resistance [J]. *Plant Biotechnology Journal*,2017,15(4):405 – 414.
- [58] Jungkuntz I, Link K, Vogel F, et al. *AtHsp70 – 15* – deficient *Arabidopsis* plants are characterized by reduced growth, a constitutive cytosolic protein response and enhanced resistance to TuMV [J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*,2011,66(6):983 – 995.
- [59] Naveed M, Ahsan M, Akram H M, et al. Genetic effects conferring heat tolerance in a cross of tolerant × susceptible maize (*Zea mays* L.) genotypes [J]. *Frontiers in Plant Science*,2016,7:729.
- [60] Zafar S A, Hameed A, Ashraf M, et al. Agronomic, physiological and molecular characterisation of rice mutants revealed the key role of reactive oxygen species and catalase in high – temperature stress tolerance [J]. *Functional Plant Biology*,2020,47(5):440 – 453.
- [61] 宋旭东, 章慧敏, 张振良, 等. 外源水杨酸和氯化钙对糯玉米花期高温胁迫下光合特性及产量的调控效应 [J]. *江苏农业科学*,2022,50(7):87 – 94.
- [62] 任寒, 刘鹏, 董树亭, 等. 高温胁迫影响玉米生长发育的生理机制研究进展 [J]. *玉米科学*,2019,27(5):109 – 115.
- [63] 张新龙. 夏玉米花期高温热害及其缓解措施探讨 [J]. *安徽农学通报*,2021,27(24):44 – 45.
- [64] Waqas M A, Khan I, Akhter M J, et al. Exogenous application of plant growth regulators (PGRs) induces chilling tolerance in short – duration hybrid maize [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*,2017,24(12):11459 – 11471.
- [65] Waqas M A, Kaya C, Riaz A, et al. Potential mechanisms of abiotic stress tolerance in crop plants induced by thiourea [J]. *Frontiers in Plant Science*,2019,10:1336.
- [66] Ahmad I, Basra S M A, Akram M, et al. Improvement of antioxidant activities and yield of spring maize through seed priming and foliar application of plant growth regulators under heat stress conditions [J]. *Semina; Ciências Agrárias*,2017,38(1):47.
- [67] 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.