

低温对孕穗期玉米叶片光合及碳代谢酶活性的影响

谷岩¹, 曹梦可¹, 张玉秋², 孙扬¹, 胡文河¹, 吴春胜^{1*}

¹吉林农业大学作物研究中心, 长春130118; ²吉林省辽源市农业科学院, 吉林辽源136200

摘要: 以玉米品种‘东单213’和‘恒宇709’为试验材料, 研究低温对孕穗期玉米叶片气体交换、叶绿素荧光及碳代谢酶活性的影响。结果表明: 低温条件下, 叶片气体交换参数[光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)]、叶绿素荧光参数[最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})和光化学猝灭系数(q_p)]、碳代谢相关酶[(磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)羧化酶、磷酸蔗糖合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)]活性均有不同程度的降低, 温度越低, 降幅越大; 在相同温度和胁迫时间, 各项指标以‘东单213’降幅最大。15 °C下, ‘恒宇709’的叶片蔗糖含量仅在第7天显著低于对照, ‘东单213’则第5天和7天均显著低于对照。总的来说: 低温胁迫下玉米光合速率的下降可能与光系统II反应中心伤害以及暗反应相关酶活性的降低有关。

关键词: 玉米; 低温胁迫; 光合特性; 碳代谢

Effects of Low Temperature on Photosynthetic Fluorescence and Enzyme Activity of Carbon Metabolism of Maize at Booting Stage

GU Yan¹, CAO Meng-Ke¹, ZHANG Yu-Qiu², SUN Yang¹, HU Wen-He¹, WU Chun-Sheng^{1*}

¹Crop Research Center, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China; ²Liaoyuan Academy of Agricultural Science, Liaoyuan, Jilin 136200, China

Abstract: The experiment was carried out in the artificial climate chamber to study the effects of low temperature on photosynthetic fluorescence and enzyme activity of carbon metabolism of maize varieties including ‘Dongdan213’ and ‘Hengyu709’ at booting stage. The results showed that with the decrease of temperature, net rate of photosynthesis (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and photochemical quenching (q_p), the activities of phosphoenolpyruvate carboxylase (PEP), sucrose phosphate synthase and sucrose synthase were decreased. The lower temperature, the higher reduction. At the same temperature and stress time, the reduction percent of above index was the biggest in ‘Dongdan213’. When the temperature was 15 °C, the sugar content of ‘Hengyu709’ was only lower than the control at the 7th day of low temperature, and those of ‘Dongdan213’ was lower than the control at the 5th and 7th day of low temperature. The decreasing of photosynthetic rate may be related to the damage of PSII reaction and the decrease of the activity of the related enzyme under low temperature stress.

Key words: maize; low temperature stress; photosynthetic characteristics; carbon metabolism

玉米是喜温作物, 低温冷害是影响其生长发育、产量和品质的主要限制因素之一(Saltveit和Morris 1990)。在东北地区, 严重年份的低温冷害可使玉米减产20%以上(赵俊芳等2009)。不同生育时期低温冷害对玉米籽粒灌浆及产量的影响亦不同(张建平2012)。玉米播种到出苗、吐丝到成熟温度每降低1 °C, 产量分别减少159和1 149 kg·hm⁻² (姚志刚2013)。

光合作用是植物最基本的生命活动, 也是合成有机质的重要来源(van Heerden和Krüger 2004), 对低温尤为敏感(Ensminger等2006; Der等2011; 马

延华等2013)。有研究表明: 随着低温胁迫时间的延长, 玉米叶片光合作用的有效叶面积减小, 光合作用受到抑制(Nguyen等2009; 徐田军等2014), 光合系统PSII的潜在活性和最大光能转换效率均有不同程度的降低(杨猛等2012)。耐低温的玉米品

收稿 2015-02-02 修定 2015-05-12

资助 国家科技支撑计划(2011BAD16B10和2012BAD04B02)、吉林省科技支撑计划项目(20130305032NY和20116030)和吉林省现代农业产业技术体系建设项目。

* 通讯作者((E-mail: wcs8131587@126.com; Tel: 0431-84533479)。

种其叶片光合速率及相关指标的降幅要小于低温敏感型(王迎春等2006)。Fracheboud等(1999)分别以光合系统参数和叶绿素荧光参数作为鉴定指标,检测到玉米幼苗耐寒性主效QTL能解释低温胁迫下表型变异的28%和慢性光抑制变异的37.4%。

玉米是吉林省重要作物,近年来低温冷害现象时有发生,使得玉米产量受到一定的影响。有研究表明:孕穗期是玉米低温冷害的关键时期,该时期经历10℃低温,雌穗的发育将受到严重影响(张毅等1995),进而降低产量(张德荣1993)。因此,本研究选择在玉米孕穗初期进行低温胁迫处理,对叶片光合特性和相关酶活性的动态变化进行系统研究,为进一步揭示玉米抗寒机理培育耐寒品种提供重要的理论依据。

材料与方法

1 试验材料

供试玉米(*Zea mays* L.)品种为‘恒宇709’(吉林省恒宇种业有限公司提供)和‘东单213’(辽宁东亚种业提供)。试验于吉林农业大学作物研究中心进行,供试土壤基本理化指标为:有机质1.82%,全氮1.146 g·kg⁻¹,全磷356.47 mg·kg⁻¹,碱解氮68.35 mg·kg⁻¹,速效磷9.72 mg·kg⁻¹,速效钾99.26 mg·kg⁻¹,pH 6.8。

2 试验方法

2012年5月在人工气候室内进行盆栽试验,盆直径30 cm、高32 cm,每盆装土20 kg,参照杨玉画等(2004)的方法计算得出每盆施肥量:尿素2.8 g、磷酸二铵1.2 g、氯化钾1 g。每盆播3粒玉米种子,苗期定苗1株。人工气候室内光周期(昼/夜)12 h/12 h,光强600 μmol·m⁻²·s⁻¹,相对湿度60%~70%,温度25℃。待玉米孕穗初期取出,分别放入10和15℃的人工气候室(光周期和光强不变)内进行低温处理,在低温胁迫第1、3、5、7天,选择最上部叶片进行叶片光合、叶绿素荧光参数和相关酶活性的测定。以25℃不进行低温处理的植株作为对照,每处理重复12次。

3 测定项目和方法

3.1 气体交换和叶绿素荧光参数的测定

叶片气体交换参数参照刘明(2009)的方法,采用Li-6400便携式光合测定系统,利用固定红蓝光源,光强600 μmol·m⁻²·s⁻¹,为避免测定时环境CO₂浓

度的变化对测定结果的干扰,将仪器进气口与装有恒定CO₂浓度的钢瓶连接,钢瓶CO₂浓度(500±5) μmol·mol⁻¹,叶室温度(25±2)℃,经过10~15 min的光诱导开始测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)。

叶绿素荧光参数参照杨猛等(2012)的方法,采用FMS-2便携脉冲调制式荧光仪进行测定。叶片经过暗适应25 min后,照射检测光测得最小荧光(F_o),再照射饱和脉冲光测定最大荧光(F_m),随后打开内源光化学光(光强600 μmol·m⁻²·s⁻¹),12 min后获得光下的稳态荧光(F_s),再次照射饱和脉冲光以获得光下最大荧光(F'_m),最后关闭光化光,打开远红光,测定光适应下的最小荧光(F'_o)。计算以下参数:PSII最大光化学效率(F_v/F_m)=(F_m-F_o)/ F_m ; PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})=(F'_m-F_s)/ F'_m ; PSII光化学猝灭(q_p)=(F'_m-F_s)/($F'_m-F'_o$)。

3.2 叶片主要酶活性的测定

取用于测定气体交换和叶绿素荧光参数的叶片放入液氮中,-86℃冰箱中保存进行酶活性的测定。磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)羧化酶活性参照其格等(2010)的方法。反应液中体积为3 mL,内含1 mL的100 mmol·L⁻¹的Tris-HCl (pH 7.0)缓冲液、0.1 mL 10 mmol·L⁻¹的MgCl₂、0.1 mL 10 mmol·L⁻¹的NaHCO₃、0.3 mL 1 g·L⁻¹的NADH、过量的苹果酸脱氢酶和酶提取液1 mL,于28℃水浴10 min,加入200 μL 40 mmol·L⁻¹ PEP启动反应,在340 nm波长下测定吸光值的变化。

核酮糖二磷酸(RuBP)羧化酶活性参照李合生(2005)方法;反应混合液包括:1 mmol·L⁻¹的Tris-HCl (pH 8.0)缓冲液,1 mmol·L⁻¹的EDTA,0.1 mmol·L⁻¹的MgCl₂,50 mmol·L⁻¹的DTT,50 mmol·L⁻¹的ATP,2 mmol·L⁻¹的NADH各0.3 mL,200 μmol·L⁻¹的NaHCO₃ 0.1 mL,蒸馏水1 mL,三磷酸甘油酸激酶/三磷酸甘油醛脱氢酶0.1 mL。30℃恒温水浴10 min,加入9 mmol·L⁻¹的RuBP 0.1 mL,最后加入RuBP羧化酶提取液开始反应,于340 nm波长下测定吸光值的变化。

磷酸蔗糖合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)酶液提取参考Doehlert等(1988)的方法。称取1 g叶片,置于预冷的研钵中,分批加入5 mL 100 mmol·L⁻¹的Tris-HCl (pH 7.0)缓冲液,冰浴研磨提取,10 000

$\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 冷冻离心20 min, 上清液3 mL装入透析袋中, 透析袋置于 $25\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的Tris-HCl (pH 7.0)缓冲液中 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 过夜, 期间更换透析液3次, 透析后将酶液定容5 mL, 备用; SPS和SS活性测定参照於新建(1985)的方法。取3支10 mL具塞试管, 加入0.4 mL酶反应液(pH 7.0、 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的Tris-HCl缓冲液), 0.1 mL尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和0.05 mL透析后的酶液, 补水至1 mL, 于 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 水浴中反应10 min后, 沸水浴3 min终止反应, 对照用蒸馏水代替UDPG。其中, 测定SS活性的酶反应液含 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 果糖, 测定SPS活性的酶反应液含 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 果糖-6-磷酸, 在 480 nm 处测定吸光度。

3.3 叶片蔗糖含量的测定

蔗糖含量采用蒽酮比色法测定(李合生2005)。称取叶片1 g剪碎后放入试管中, 加入15 mL蒸馏水, 在沸水浴中煮沸20 min, 取出冷却, 过滤入100 mL容量瓶中, 用蒸馏水冲洗残渣数次后定容。取样品提取液1.0 mL加蒽酮试剂5 mL, 在 620 nm 波长下测定吸光度。

4 数据处理

应用SPSS软件进行数据统计和分析; 利用Excel软件进行作图。

实验结果

1 低温对孕穗期玉米叶片气体交换参数的影响

从图1可以看出: 低温使2个玉米品种的叶片光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)均有不同程度的降低, 温度越低, 降幅越大。同一温度下, 随着低温胁迫时间的延长, 叶片 P_n 逐渐降低(图1-A), 低温处理第3天与同期对照差异显著。同一温度下, ‘恒宇709’叶片 P_n 的降幅要显著低于‘东单213’。随着低温胁迫时间的延长, 叶片 T_r 缓慢降低(图1-B)。在 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$, 2个玉米品种的叶片 T_r 无显著差异, 第5天开始显著低于各自对照。而 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温第3天, T_r 显著低于同期对照。在 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温第3~7天, T_r 比同期对照平均低46.8% (‘东单213’)和44.8% (‘恒宇709’)。和 P_n 和 T_r 相比, G_s 对低温更加敏感(图1-C)。在 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温胁迫第1~7天, 叶片 G_s 均显著低于对照, 胁迫时间越长, 降幅越大, 但品种间无显著差异。在 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 第3~7天, ‘恒宇709’叶片 G_s 比‘东单213’平均高68.8%。

胞间二氧化碳浓度(C_i)的变化与 P_n 、 T_r 和 G_s 均不同。在 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 胁迫第3天, 两个玉米品种的叶片 C_i 均显著低于对照; $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下, 随着胁迫时间的延长,

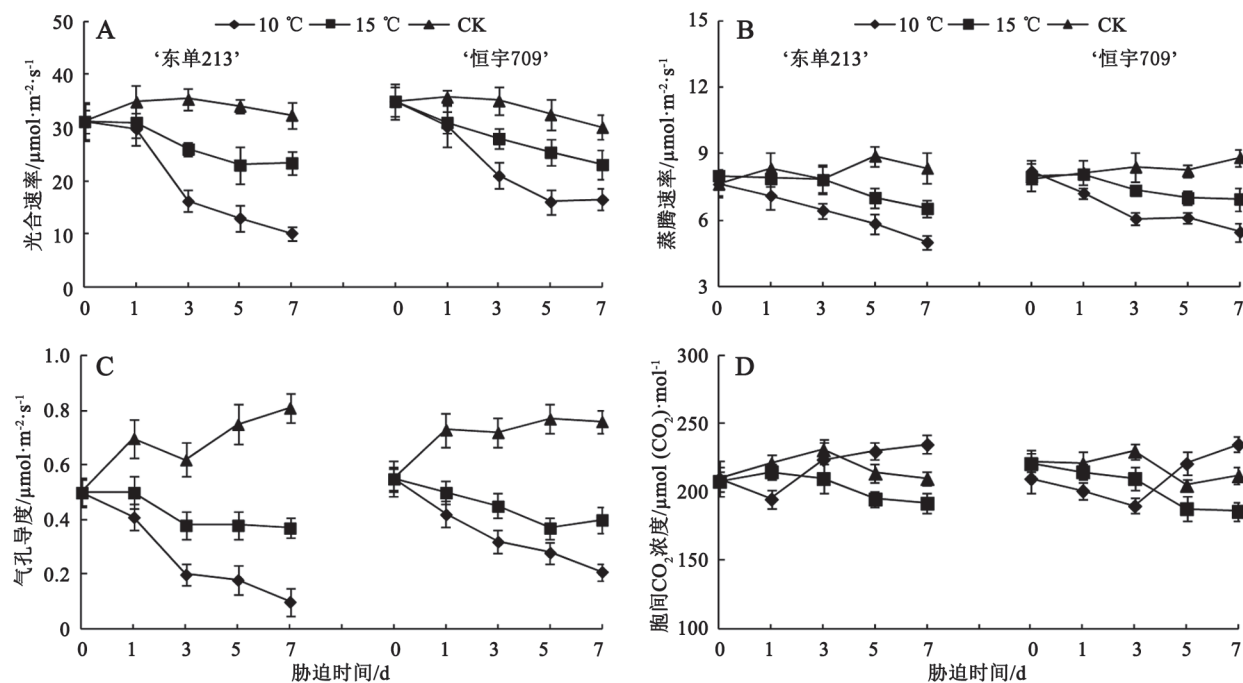


图1 低温对孕穗期玉米叶片气体交换参数的影响

Fig. 1 Effects of low-temperature on the parameters of gas exchange of leaf in maize of booting stage

C_i 呈现先降低后升高的变化,‘东单213’在胁迫第1天最低,‘恒宇709’在胁迫第3天最低。

2 低温对孕穗期玉米叶片叶绿素荧光参数的影响

随着低温胁迫时间的延长,玉米叶片最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})和光化学猝灭系数(q_p)均逐渐降低(图2)。在15 °C处理第5~7

天,叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p 均显著低于各自对照,品种间 F_v/F_m 和 q_p 无显著差异,平均比同期对照降低26.0% (F_v/F_m)和24.5% (q_p);而品种间 Φ_{PSII} 则不同,15 °C胁迫第7天, Φ_{PSII} 分别比同期对照低28.9% (‘恒宇709’)和51.4% (‘东单213’)。10 °C下,‘东单213’的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p 相对于对照的降幅均高于‘恒宇709’。

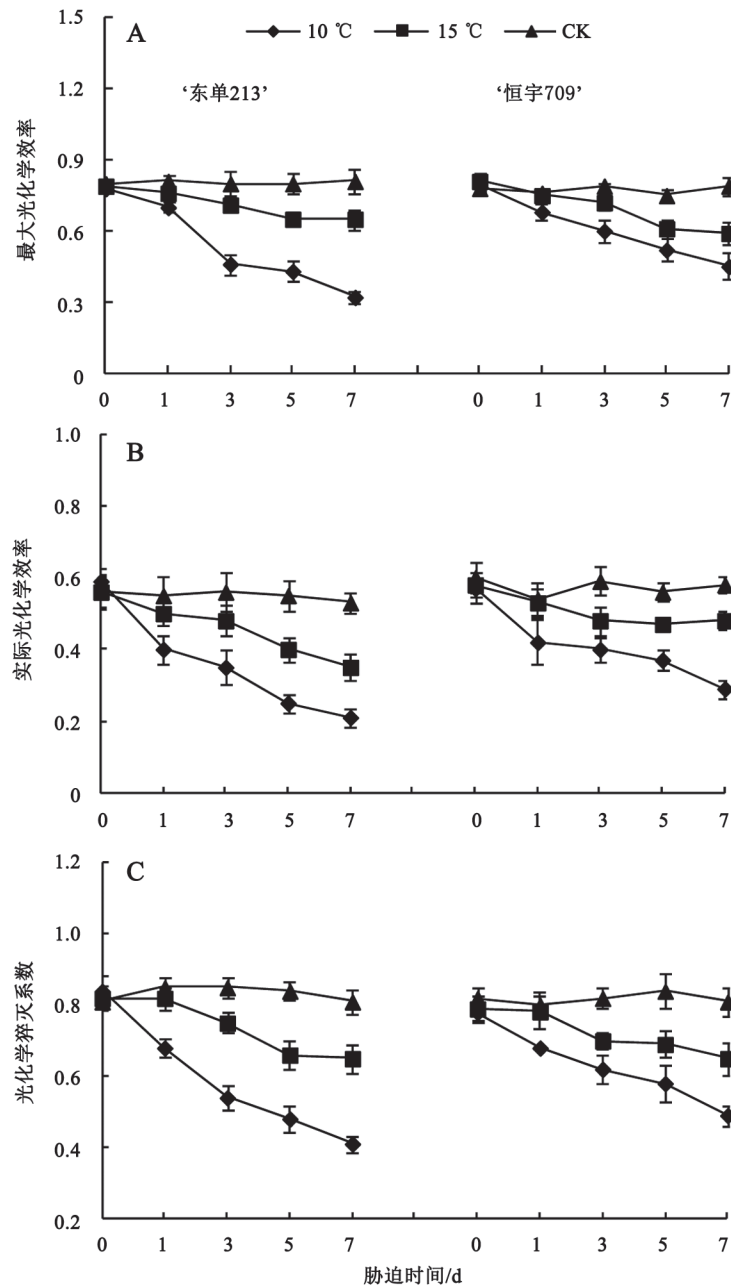


图2 低温对孕穗期玉米叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig.2 Effects of low-temperature on the chlorophyll fluorescence parameters of leaf in maize of booting stage

3 低温对孕穗期玉米叶片碳代谢关键酶活性的影响

3.1 核酮糖二磷酸(RuBP)和磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)羧化酶活性

从图3可以看出: 15 °C下, 随着低温胁迫时间的延长, 2个品种RuBP羧化酶活性尽管呈现不规律的变化, 但2个品种的平均RuBP羧化酶活性(第1~7天)与各自对照均无显著差异。10 °C第3~7天, RuBP羧化酶活性显著低于对照, 在10 °C第7天, 2个品种叶片RuBP羧化酶活性平均比各自对照低50.3%。相比RuBP羧化酶, PEP羧化酶对低温更加敏感。15 °C下第5~7天, PEP羧化酶显著低于同期对照; 在10 °C下第3~7天, ‘恒宇709’叶片PEP羧化酶活性显著高于‘东单213’; 在低温胁迫第7天, ‘恒宇709’比对照分别低52.2% (15 °C)和128.6% (10 °C), ‘东单213’比对照分别低43.5 (15 °C)和259.1% (10 °C)。

3.2 磷酸蔗糖合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)活性

从图4可以看出: 温度降低, 叶片SPS活性均有

不同程度的下降。在15 °C, 随着低温胁迫时间的延长, 叶片SPS活性缓慢降低, 第3~7天‘东单213’比同期对照平均低25.1%, ‘恒宇709’平均低24.9%。10 °C第3~7天‘东单213’比同期对照平均低121.1%, ‘恒宇709’平均低56.7%。低温胁迫第3天, 叶片SS活性开始迅速降低。与对照相比, ‘东单213’低温下叶片SS活性降幅要显著高于‘恒宇709’。

4 低温对孕穗期玉米叶片蔗糖含量的影响

从图5可以看出: 2个玉米品种叶片蔗糖含量对低温的响应不同。在15 °C时, ‘恒宇709’叶片蔗糖含量仅在第7天显著低于同期对照, 而‘东单213’在第3天开始即显著低于对照。10 °C第3~7天, ‘东单213’叶片蔗糖含量比同期对照平均低76.2%, ‘恒宇709’平均低41.7%。

讨 论

玉米的干物质90%来自于叶片的光合作用, 温度是影响玉米叶片光合作用的主要因素(陶宏征

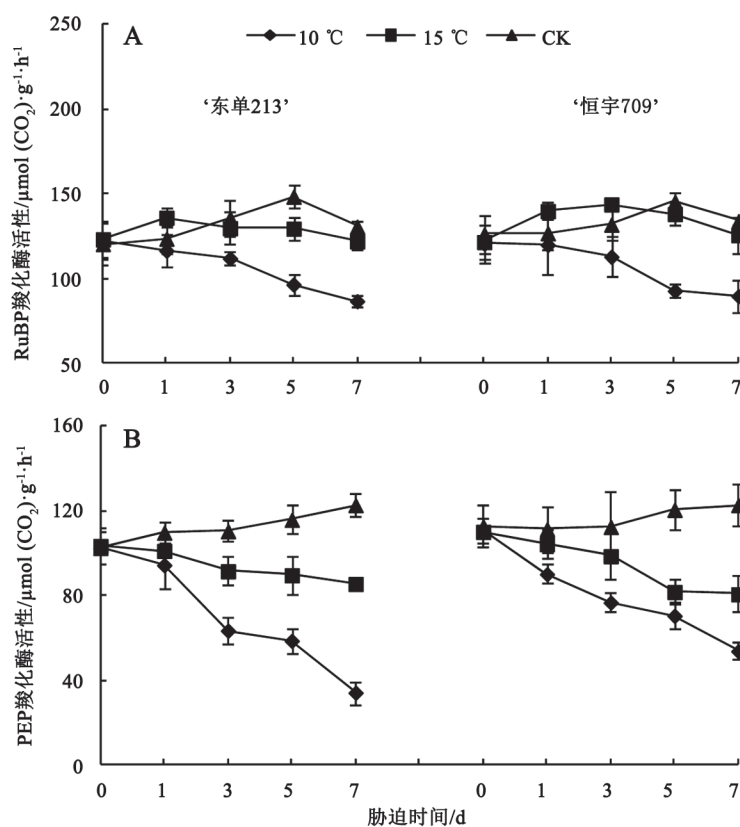


图3 低温对孕穗期玉米叶片PEP和RuBP羧化酶活性的影响

Fig.3 Effects of low-temperature on the activities of PEPcase and RuBPcase of leaf in maize of booting stage

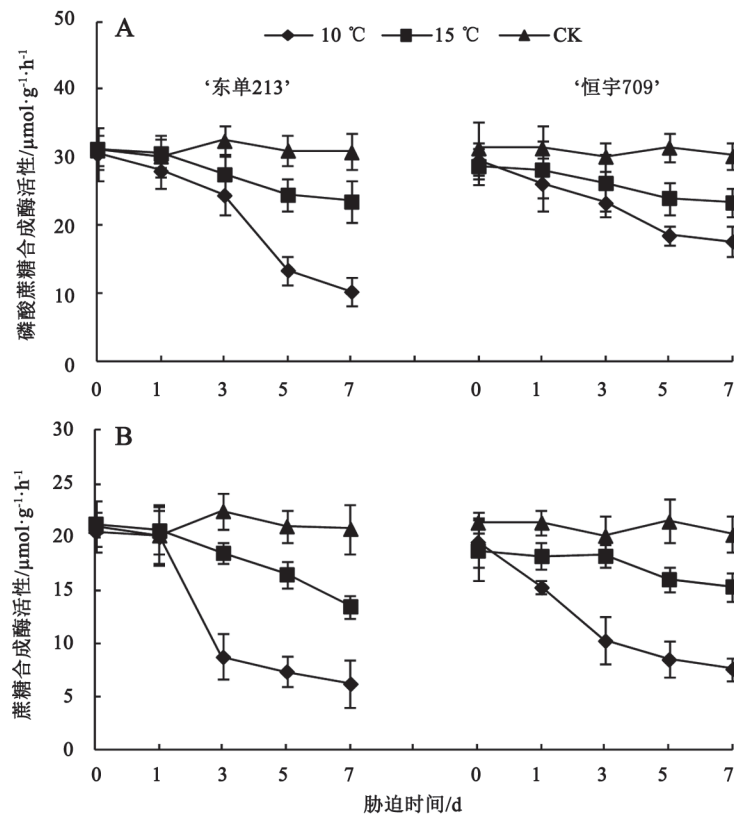


图4 低温对孕穗期玉米叶片SPS和SS活性的影响

Fig.4 Effects of low-temperature on the activities of SPS and SS of leaf in maize of booting stage

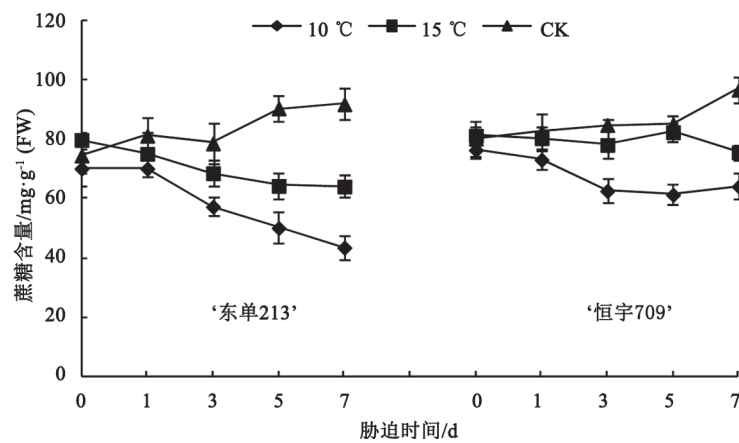


图5 低温对孕穗期玉米叶片蔗糖含量的影响

Fig.5 Effects of low-temperature on the sugar content of leaf in maize of booting stage

等2012)。孕穗期玉米处于营养生长和生殖生长并进时期,对温度变化较敏感。本研究中,孕穗期10 °C低温处理第5天,2个品种平均叶片 P_n 比同期对照(25 °C)低1倍以上(图1-A)。胁迫条件下对光合作用的影响主要有两个方面:一是由于气孔导度的

限制引起光合速率的降低;二是叶肉细胞的限制引起光合作用能力的降低(Farquhar和Sharkey 1982)。本研究中,低温导致叶片光合速率降低的同时伴随 G_s 显著下降,可以看出玉米叶片气孔的开放程度受到了低温的影响。在15 °C低温胁迫下,

C_i 低于对照, 说明 P_n 的降低由于 C_i 的不足; 而在 10 °C 胁迫初期, C_i 降低, 随着胁迫时间的延长, C_i 升高, 但此时的光合作用关键酶 RuBP 羧化酶活性降低, 使细胞间隙中产生过多的 CO_2 , 说明随着温度的降低和低温胁迫时间的延长, 导致光合速率下降的原因由气孔限制转变成非气孔限制。除气孔因素外, 我们还观察到光系统 II 最大光化学效率也发生了明显降低(图 2-A), 说明 10 °C 处理初期对孕穗期玉米叶片 PSII 反应中心伤害很轻, 但随着处理时间的延长 PSII 反应中心发生伤害逐渐增强。PSII 反应中心的严重伤害会降低光合电子传递活性, 这可能是低温条件下玉米光合速率大幅度下降的另一个重要原因。

此外, 低温也可能通过降低与暗反应相关的酶活性抑制光合速率, 对于 C_4 植物玉米而言, 其碳同化过程中 CO_2 首先在叶肉细胞 PEP 羧化酶催化下生成苹果酸, 随后运输到维管束鞘细胞脱羧释放 CO_2 , 并在 RuBP 羧化酶下与 RuBP 进行反应, 从而固定 CO_2 。我们证明低温使得 RuBP 和 PEP 羧化酶活性均降低, 不过, 与 RuBP 羧化酶相比 PEP 羧化酶活性下降更加显著。因此, 我们认为 PEP 羧化酶对低温更加敏感, 可能是导致暗反应活性下降的重要因素。众所周知, 玉米通过光合作用在碳代谢酶(主要为 SS 和 SPS)的作用下合成各种代谢产物, 蔗糖作为光合作用形成的第一个碳水化合物, 在玉米生长和发育过程中有举足轻重的作用(Emes 等 2003)。15 °C 下, 两玉米品种叶片 SPS 和 SS 活性均有不同程度的降低, 所以蔗糖含量也随之下降, 这与其光合速率的降低是一致的。因此, 低温条件下玉米光合速率下降很可能与光系统 II 反应中心和暗反应相关酶活性的降低均有关。

叶绿素荧光参数在研究光系统对光能的吸收、传递等方面具有独特的作用(卫丽等 2011; 耿东梅等 2014)。 Φ_{PSII} 作为 PSII 的有效量子产量, 是植物叶片光能利用效率的重要指标(武文明等 2012); 而 q_p 反映了 PSII 反应中心的开放程度(或激发能压力)(肖春燕等 2014)。该参数越高, 表明 PSII 反应中心开放程度高, 激发能压力小; 反之, 则反应中心开放程度低, 激发能压力大。在经过 15 和 10 °C 低温处理后, 叶片 Φ_{PSII} 和 q_p 均有不同程度的降低, 说明低温条件下光合速率的下降使得玉米叶片激

发能压力增加, 用于光化学反应和光合作用的激发能大幅减少。因此, 低温胁迫改变的孕穗期玉米叶片的激发能分配途径, 大量被捕获的光能不得不通过叶黄素循环、PSII 反应中心失活或者活性氧生成和清除途径被耗散掉, 而过剩激发能的存在还可能进一步导致 PSII 反应中心的伤害以及光合速率的降低。

供试 2 个玉米品种比较, 当温度降低到 10 °C, ‘恒宇 709’叶片的气体交换参数(P_n 、 T_r 和 G_s)、叶绿素荧光参数(F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p)、光合作用相关酶(PEP、RuBP、SPS 和 SS)活性和蔗糖含量的降幅均小于‘东单 213’。有研究表明: 低温下玉米光合速率变化的差异与其耐寒性相一致, 光合速率降低幅度较小的玉米品种有较强的抗低温能力(Fracheboud 等 1999; 王迎春等)。因此, 在实际生产中, 可根据以上生理指标选择或筛选抗低温冷害玉米品种, 进而为抗低温冷害玉米品种选育及栽培生理提供理论依据。

参考文献

- 耿东梅, 单立山, 李毅, Жигунов Анатолий Васильевич (2014). 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响. 植物学报, 49 (3): 282~291
- 李合生(2005). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 134~140
- 刘明(2009). 水分胁迫对玉米光合特性和形态指标的影响[硕士论文]. 沈阳: 沈阳农业大学
- 马延华, 王庆祥, 陈绍江(2013). 玉米耐寒性生理生化机理与分子遗传研究进展. 玉米科学, 21 (3): 76~81, 86
- 其其格, 李可, 李刚, 李春艳, 曹国军(2010). 氮素营养水平对春玉米叶片碳代谢的影响. 安徽农业科学, 38 (19): 9973~9974, 9978
- 陶宏征, 赵昶灵, 李唯奇(2012). 植物对低温的光合响应. 中国生物化学与分子生物学报, 28 (6): 501~508
- 王迎春, 褚金翔, 孙忠富, 王道龙(2006). 玉米对低温胁迫的生理响应及不同品种间耐低温能力比较. 中国农学通报, 22 (9): 210~212
- 卫丽, 熊友才, Ma BL, 马超, 张慧琴, 邵阳, 李朴芳, 程正国, 王同朝(2011). 不同群体结构夏玉米灌浆期光合特征和产量变化. 生态学报, 31 (9): 2524~2531
- 武文明, 陈洪俭, 李金才, 魏凤珍, 王世济, 周向红(2012). 氮肥运筹对孕穗期受渍冬小麦旗叶叶绿素荧光与籽粒灌浆特性的影响. 作物学报, 38 (6): 1088~1096
- 肖春燕, 邢潇晨, 刘会芳, 徐巍, 崔金霞(2014). 低温下 NO 对黄瓜光合荧光及抗氧化特性影响. 核农学报, 28 (6): 1083~1091
- 徐田军, 董志强, 兰宏亮, 裴志超, 高娇, 解振兴(2014). 低温胁迫下聚糖合剂对玉米幼苗光合作用和抗氧化酶活性的影响. 作物学报, 38 (2): 352~359
- 杨猛, 魏玲, 庄文锋, 袁海洋, 赵东旭, 孙继, 魏湜(2012). 低温胁迫对玉米幼苗电导率和叶绿素荧光参数的影响. 玉米科学, 20 (1): 90~94

- 杨玉画, 褚清河, 杜慧玲(2004). 施肥比例及施肥量对玉米吸肥的影响及增产机理. 山西农业科学, 32 (4): 33~36
- 姚志刚(2013). 低温对灌浆期玉米生长发育的影响及抗低温栽培措施研究. 河北北方学院学报, 29 (4): 41~44, 58
- 於新建(1985). 蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶活性的测定. 见: 薛应龙主编. 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社, 148~149
- 张德荣(1993). 玉米低温冷害试验报告. 中国农业气象, 14 (5): 32~34
- 张建平, 赵艳霞, 王春乙, 杨晓光, 王靖(2012). 不同时段低温冷害对玉米灌浆和产量的影响模拟. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 40 (9): 115~127
- 张毅, 戴俊英, 苏正淑, 徐世昌, 陈军(1995). 孕穗期低温对玉米雌穗的伤害作用. 作物学报, 21 (2): 235~239
- 赵俊芳, 杨晓光, 刘志娟(2009). 气候变暖对东北三省春玉米严重低温冷害及种植布局的影响. 生态学报, 29 (12): 6544~6551
- Der Agopian RG, Peroni-Okita FHG, Soares CA, Mainardi JA, Oliveira do N, Joao R, Cordenunsi BR, Lajolo FM, Purgatto E (2011). Low temperature induced changes in activity and protein levels of the enzymes associated to conversion of starch to sucrose in banana fruit. *Postharv Biol Technol*, 62 (2): 133~140
- Doehlert DC, Kuo TM, Felker FC (1988). Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two inbreds of maize. *Plant Physiol*, 86: 1013~1019
- Emes MJ, Bowsher CG, Hedley C, Burrell MM, Scrase-Field ESF, Tetlow IJ (2003). Starch synthesis and carbon partitioning in developing endosperm. *J Exp Bot*, 54: 569~575
- Ensminger I, Busch F, Huner NPA (2006). Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. *Physiol Plant*, 126 (1): 28~44
- Fracheboud Y, Haldimann P, Leipner J, Stamp P (1999). Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.). *J Exp Bot*, 50 (338): 1533~1540
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 33: 317
- Nguyen HT, Leipner J, Stamp P, Guerra-Peraza O (2009). Low temperature stress in maize (*Zea mays* L.) induces genes involved in photosynthesis and signal transduction as studied by suppression subtractive hybridization. *Plant Physiol Biochem*, 47 (2): 116~122
- Saltveit ME, Morris LL (1990). Overview on chilling injury of horticultural crops. In: Wang CY (ed). *Chilling Injury of Horticultural Crops*. Boca Raton, FL: CRC Press, 3~15
- van Heerden PDR, Krüger GHJ (2004). Dark chilling inhibition of photosynthesis and symbiotic nitrogen fixation in soybean during pod filling. *J Plant Physiol*, 161 (5): 599~609