

不同耐密性玉米品种地上部和根系性状的协同响应

摘要：【目的】阐明增密种植条件下不同玉米品种地上部性状和根系构型的协同响应，为耐密玉米品种的遗传改良提供理论支撑。**【方法】**以我国 18 个主栽玉米品种为研究对象，设置两个种植密度（6 万株/公顷、7.5 万株/公顷），在吐丝期和成熟期测定 14 个地上部农艺性状和 8 个根系构型性状，利用方差分析与回归分析等方法解析耐密高产品种的地上地下协同响应关系。**【结果】**随着种植密度增加，玉米单株地上部和根系生物量及籽粒产量等指标下降，群体地上部生物量和籽粒产量显著提高。根据两个密度条件下的群体产量，受试品种可被划分为双高、高密高产、双低与低密高产四种类型，主要集中在双高型和双低型。在低密度下，双高品种比双低品种具有更多的花前干物质积累、更高收获指数。随着种植密度的增加，双高品种在减少根系干重、节根数和根系宽度的同时，保持了较高的根系表面积与总根长。综合两个种植密度地上部与根系性状对产量的贡献，我们发现吐丝期茎秆干物质、成熟期籽粒干物质、收获指数对于产量具有较高的正向贡献效应，根系的节根数量对于产量具有负向贡献。**【结论】**耐密高产玉米品种较好地协调了地上地下关系，使根中有限碳资源合理分配，通过减少节根数和增加根系长度和根系吸收表面积，高效吸收养分，供应地上部生长。在低地上部，通过增加花前干物质积累及其花后干物质向籽粒的分配，植株协同了源库关系，进而提高产量。这些发现为耐密高效品种的选育提供了理论支撑。

关键词：玉米；种植密度；地上部；根系；地上地下协同；响应

Cooperative response of shoot and root traits in maize varieties with different density tolerance

Abstract: 【Objective】 The study aimed to elucidate the response of shoot and root traits by increasing the planting density, which provided a theoretical reference for the genetic improvement of maize with high-density tolerance.

【Method】 We selected 18 maize hybrids commonly used in maize production in China and set two planting densities (60,000 plants/ha and 75,000 plants/ha). A total of 14 shoot traits and 8 root architecture traits were measured at silking and maturity stages. Analysis of variance analysis and regression analysis were used to analyze the relationship between shoot and root cooperative response of density-tolerant and high-yielding varieties **【Result】**

With the increase of planting density, shoot and root biomass and yield per plant decreased, but shoot biomass and grain yield of the population were significantly increased. According to the population yield under two planting densities, varieties can be divided into four types, namely DH, HH, DL, and LL subgroup, mainly concentrated in

收稿日期： 2022-04-10

接受日期：

基金项目：

联系方式：

*通信作者：

DL and DL subgroup. Under high planting density, compared with DL cultivars, density-tolerance and high-yield maize had more dry matter accumulation before flowering and higher harvest index. DH cultivars kept higher root area and total root length while decreasing root dry weight, number of nodes and root width. Combining the two planting densities to analyze the contribution of shoot and root traits to yield, we found that stem dry matter at the silking stage, grain dry matter and harvest index at the mature stage had a higher positive contribution effect on yield, and the number of root nodes had a negative contribution to yield. **【Conclusion】** DH varieties coordinated the relationship between shoot and root well and the limited carbon resources in the roots were allocated reasonably. By reducing the number of node root and increasing the root length and root absorption surface area, the root system can efficiently absorb nutrients and supply the shoot growth of maize. For the shoot traits of maize, the source-sink relationship was coordinated by increasing dry matter accumulation before flowering and dry matter distribution to grains after flowering, thereby increasing yield. These findings provide theoretical support for the breeding of density-tolerant and high-efficiency varieties.

Key words: maize; planting density; shoot; root system architecture; shoot and root coordination; response

在全球粮食需求增加的背景下,提高单位面积作物产量是解决粮食安全的重要途径^[1, 2]。玉米是重要的粮食和饲料作物,在有限耕地条件下,培育耐密品种和合理密植是进一步推动产量提升的关键因素^[3, 4]。玉米地上部和根系性状的变化直接影响着最终产量。不同种植密度下,玉米地上部和根系性状表现出高度的可塑性^[5]。解析不同品种间地上部和根系性状变异规律及其与产量的关系,探究密植条件的地上/地下性状协同机制,对于促进耐密玉米品种的遗传改良具有重要意义。

随着种植密度的提高,植株个体地上/地下资源的竞争加剧^[6],植株冠层之间的相互遮荫^[7],玉米根系构型发生变化,进而减少了吐丝期后植株对土壤氮素的吸收^[8],最终降低了产量。合理的地上部和根系性状有利于协同提高植物光合效率和养分吸收效率,是玉米稳产高产的基础^[9, 10]。在地上部方面,理想耐密玉米株型在保持较高的茎秆强度、穗位高度和叶片持绿性的同时,还应具有较为直立的叶片和紧凑的地上部株型、较少的雄穗分支和合理的养分转运效率^[11-15]。在根系构型方面,相关学者已经提出了适应高密种植的理想根构型轮廓^[11]。高密条件下,根系保持“株向紧缩,行向延伸”的特点,同时保持良好的根系大小、根系整齐度和根系深度^[11, 16, 17]。然而,对于不同种植密度下玉米地上部和地下根系性状的研究是相互独立的^[18],目前尚未有地上部与地下部根系性状协同响应密度的研究报道。

长期以来,育种家针对不同种植模式培育了大量的玉米品种,而不同玉米品种的地上部和地下部性状存在差异。研究表明,不同玉米品种的产量和产量构成因素对种植密度的增加的响应不同^[19]。现代玉米品种具有更加直立的叶片,通过降低穗高或穗高比提高了玉米的抗倒伏能力,并在高密条件下具有更加紧凑的冠层结构、更矮的株型和更加直立的叶片^[20],因而更耐密^[20, 21]。吐丝后不同玉米品种的干物质和养分转移也有很大差异^[22]。在根系构型方面,不同种植密度下根系开放角度存在品种间差异^[23]。现代玉米品种具有更小的根重、根长和根系面积^[24]。综上,长期以来的玉米育种提高了玉米的耐密性,但仍进一步探索玉米地上部和根系性状协同耐密的遗传改良。

上述研究基本只是单独考查了地上或根系性状,而针对不同基因型玉米地上地下协同响应密植的研究尚未有报道。深入理解这一点,对于耐密高产品种的选育具有重要价值。本研究利用 18 个东华北地区主栽春玉米品种,在探究不同种植密度下地上部性状和根系性状协同响应规律的同时,以籽粒产量为目标,提出适合高种植密度的地上地下协同表型,以期耐密玉米品种的选育提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验设计

田间试验于 2015 年在吉林省梨树县 (43°2'N, 123°3'E) 开展, 供试土壤为黑土, 土壤基本化学性质: 总氮: 1.09 g/kg, 有效磷: 43.3 mg/kg, 速效钾: 139.8 mg/kg, pH = 5.2。试验选用 18 个生产中的玉米品种: 吉程 1 号 (A1)、迪卡 526 (A2)、吉单 631 (A3)、农华 101 (A4)、先玉 335 (A5)、东方红 1 号 (A6)、云玉 66 (A7)、圣瑞 999 (A8)、豫单 606 (A9)、郑单 958 (A10)、良玉 918 (A11)、良玉 11 (A12)、良玉 99 (A13)、富民 58 (A14)、延科 288 (A15)、金庆 202 (A16)、嘉良 28 (A17)、宝丰 6 号 (A18)。试验设置 2 个种植密度, 分别为低密 (6 万株/公顷) 和高密 (7.5 万株/公顷), 行长 4 m, 行距 0.6 m, 株距分别是 28 与 22 cm, 每个品种种植 10 行。试验为完全随机区组设计, 每个处理 3 个重复, 田间施肥用量为: N 240 kg/hm²、P₂O₅ 100 kg/hm²、K₂O 100 kg/hm², 所有小区进行病虫害及杂草标准化防治。播种时间为 2015 年 5 月 5 日, 收获时间为 2015 年 10 月 3 日。

1.2 样品采集与指标测定

在吐丝期, 每行选取田间长势均匀一致的植株, 每个重复选取 5 株, 收集地上部和根系样品。以植株为中心, 用平直铁铲进行根系取样, 按单株所占的面积, 挖取深度为 40 cm。挖出根系后, 抖掉大部分土壤, 将根系放入混有洗涤剂的水池中进行清洗, 然后用高压水枪清洗掉附着在根系上的土壤颗粒。利用数码相机进行根系图像的采集, 并利用 REST^[25] 软件进行根系构型性状的定量化分析, 得到 6 个根系性状数据: 分别是根系开放角度 (ROA)、根系投影面积 (AREA)、根系骨架区面积 (ACH)、投影结构根长 (TPSL)、最大宽度 (RMAW) 和最大宽度所处的深度 (DMAW)。在根系图像采集后调查节根数 (NRN), 在根系烘干后测定根系干重 (RDW)。植株地上部分为茎秆和叶片, 于 105℃ 下杀青 30 分钟后, 在 80℃ 下烘干至恒重。烘干后测定单株茎干重 (SDW_S) 和单株叶干重 (LDW_S), 并计算单株地上部生物量 (ADW_S = SDW_S + LDW_S)。

在成熟期, 每个重复选取均匀长势的 5 株, 将地上部分茎秆、叶片和籽粒进行分离。在 105℃ 下杀青 30 分钟后, 在 80℃ 下烘干至恒重。烘干后分别测定单株茎干重 (SDW_M)、单株叶干重 (LDW_M) 和单株籽粒重 (KDW_M), 并计算单株地上部生物量 (ADW_M = SDW_M + LDW_M + KDW_M), 并换算成每公顷地上部生物量 (Biomass_M)。每个小区选取中间 2 行进行玉米果穗收获, 收获后进行脱粒, 进行籽粒产量 (GY) 测定, 基于小区面积, 进一步转化成 kg/hm², 并计算收获指数 (HI = GY/Biomass_M)。挑选 6 穗果穗均匀玉米测定 4 个穗部性状: 穗长 (EL)、穗粗 (ED)、穗粒数 (KN) 和百粒重 (HKW)。

根据吐丝期和成熟期的生物量数据, 计算开花前后干物质积累和转移量:

茎秆花后干物质增加量 (SDWMS, g/plant) = SDW_M - SDW_S;

叶片花后干物质增加量 (LDWMS, g/plant) = LDW_M - LDW_S;

花后干物质积累量 (SLKDWS, g/plant) = ADW_M - ADW_S;

成熟期地上部生物量 (SLKDW) = SDW_M + LDW_M + KDW_M;

花前干物质积累量占成熟期地上部生物量比值 (SLDW/SLKDW) = 花前干物质积累量 / 成熟期地上部生物量;

花后干物质积累量占成熟期地上部生物量比值 (SLKDWS/SLKDW) = 花后干物质积累量 / 成熟期地上部生物量。

1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 进行试验数据的整理。T 检验、单因素方差分析和多重比较 (Duncan's) 通过 SPSS 25.0 软件在 0.05 置信度下进行。方差成分分析通过 SPSS 25.0 软件

的一般线性模型进行。地上部与根系性状与产量的相关分析通过 R 语言“cor.test”函数完成；地上部与根系性状对产量的贡献利用“lm”函数进行分析。性状对高种植密度响应值的计算方法： $(HD-LD)/LD \times 100$ ，其中 HD 表示高种植密度下的性状，LD 表示低种植密度对应的性状。基于不同种植密度下的产量将玉米品种划分为四类：双高型（DH）、高密高产型（HH）、双低型（DL）、低密高产型（LH）。其中双高型玉米品种在低种植密度和高种植密度下的产量均高于均值，被认为是耐密高产玉米品种；高密高产型玉米品种仅在高种植密度下的产量高于均值；双低型玉米品种在低种植密度和高种植密度下的产量低于均值；低密高产型玉米品种仅在低种植密度下的产量高于均值。

2 结果与分析

2.1 地上部和地下根系性状的方差分析

方差分析表明，地上部产量构成因子EL、ED、KN、HKW与GY及茎叶性状SDW_M、KDW_M、ADW_M与Biomass_M共9个性状受到种植密度的显著影响（ $P < 0.05$ ，表1）。产量构成因子EL、ED、KN、HKW与GY及茎叶性状SDW_S、ADW_S、SDW_M、LDW_M和HI共10个性状受到基因型的显著作用（ $P < 0.05$ ，表1）。地上部生长茎叶性状与产量相关性状不存在密度和基因型之间的交互作用。吐丝期单株生物量（SDW_S、LDW_S、ADW_S）与成熟期LDW_M及HI不受种植密度影响。吐丝期单株叶干重（LDW_S）与成熟期单株地上部生物量、籽粒干重和成熟期地上部生物量（ADW_M、KDW_M和Biomass_M）不受基因型影响。本研究条件下，地上部性状不受种植密度与基因型的交互作用影响，而受到较强的基因型与种植密度的影响。

在根系性状中，性状ROA单独受到基因型的影响，而DMAW单独受到密度的影响（ $P < 0.05$ ），其余6个根系性状（NRN、RDW、AREA、ACH、RMAW、TPSL）均同时受到种植密度和基因型的显著影响（ $P < 0.05$ ，表1）。在密度和基因型的交互作用方面，根系性状ACH表现出显著的密度和基因型交互作用（ $P < 0.05$ ），其他根系性状均表现为无显著差异（ $P > 0.05$ ）。这些结果表明，本研究选取的根系性状受到种植密度和基因型的广泛影响，而几乎不受种植密度和基因型的交互作用影响。地上部性状受到密度和基因型的单独调控，且基因型对于地上部和根系性状具有显著作用。因此，通过不同品种玉米解析地上部和根系性状协同的种植密度响应差异是切实可行的。

149
150

表1 地上部和根系性状的方差成分分析

Table 1 Analysis of variance components of shoot and root traits

性状		种植密度	基因型	种植密度×基因型
Traits		Planting density	Genotype	Planting density × Genotype
产量相关性状 Yield-related traits	穗长 EL	20.61**	3.07**	0.73
	穗粗 ED	5.90*	9.31**	1.35
	穗粒数 KN	26.57**	5.59**	0.85
	百粒重 HKW	2.41*	9.49**	0.99
	产量 GY	7.69**	3.89**	1.14
地上部性状 Shoot traits	吐丝期单株茎干重 SDW_S	0.06	4.18**	1.38
	吐丝期单株叶干重 LDW_S	2.43	1.13	0.77
	吐丝期单株地上部生物量 ADW_S	0.54	3.37**	1.32
	成熟期单株茎干重 SDW_M	17.59**	2.29*	1.03
	成熟期单株叶干重 LDW_M	0.75	2.12*	0.89
	成熟期单株籽粒干重 KDW_M	11.95**	1.41	0.97
	成熟期单株地上部生物量 ADW_M	15.97**	1.42	1.02
	成熟期地上部生物量 Biomass_M	24.19**	1.66	1.23
	收获指数 HI	0.02	3.17**	0.66
根系性状 Root traits	单株节根数 NRN	4.48*	6.36**	0.92
	单株根系干重 RDW	30.13**	1.75**	0.92
	根系开放角度 ROA	0.04	7.44**	1.43
	根系投影面积 AREA	24.77**	3.66**	1.49
	根系骨架区面积 ACH	33.17**	4.69**	1.82*
	根系最大宽度 RMAW	11.17**	8.14**	1.39
	最大宽度所处深度 DMAW	7.45**	1.72	0.89
	投影结构根长 TPSL	30.05**	6.48**	1.38

151
152
153
154

注（Note）：方差成分分析通过一般线性模型进行。*和**分别表示 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 。性状缩写详见材料与方法。Component analysis of variance was calculated by general linear model. *and ** mean significant at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively. See materials and methods part for abbreviations of all traits.

155 2.2 不同种植密度地上部和根系性状的差异

156 随着种植密度的增加，地上部性状中，多数性状表现出一定程度的下降（表2）。其中
157 产量构成因子EL与KN及农艺性状SDW_M、KDW_M和ADW_M表现为显著下降（ $P < 0.05$ ）。
158 群体水平上，性状Biomass_M和GY表现为显著增加（ $P < 0.05$ ）。与低密相比，高密下吐丝
159 期地上部性状（LDW_S和ADW_S）表现出一定程度的下降，但未达到显著差异。高密条件
160 下，成熟期的地上部性状多表现出显著性下降（ $P < 0.05$ ）。以上结果表明，提高种植密度
161 降低了玉米单株的生产能力，但却增加了群体的生物量和籽粒产量，并且种植密度的改变对
162 于玉米地上部性状的影响主要体现在成熟期，而对吐丝期性状的影响较小。随着种植密度的
163 增加，在根系性状方面，根系性状NRN、ROA和RMAW无显著变化，其它5个根系性状表现
164 出显著降低（ $P < 0.05$ ，表2）。
165

166
167

表2 不同种植密度下地上部和根系性状的差异分析

Table 2 Variation analysis of shoot and root traits in different planting densities

性状 Traits	单位 Units	低密度 Low density	高密度 High density	响应度 Response	P 值 P value
穗长 EL	cm	18.2	17.4	-4.4	0.007
穗粗 ED	mm	53.6	53.1	-0.9	0.487
穗粒数 KN	-	608	554	-8.9	0.001
百粒重 HKW	g	38	37.5	-1.3	0.412
产量 GY	kg/hm ²	13156	14067	6.9	0.009
吐丝期单株茎干重 SDW_S	g/plant	102	102	0.0	0.900
吐丝期单株叶干重 LDW_S	g/plant	52.3	50.7	-3.1	0.124
吐丝期单株地上部生物量 ADW_S	g/plant	155	152	-1.9	0.661
成熟期单株茎干重 SDW_M	g/plant	129	112	-13.2	0.001
成熟期单株叶干重 LDW_M	g/plant	49.8	48.3	-3.0	0.43
成熟期单株籽粒干重 KDW_M	g/plant	176	162	-8.0	0.005
成熟期单株地上部生物量 ADW_M	g/plant	354	322	-9.0	0.001
成熟期地上部生物量 Biomass_M	kg/hm ²	21264	24178	13.7	0.001
收获指数 HI	-	0.496	0.502	1.2	0.479
单株节根数 NRN	count	55.1	53.3	-3.3	0.275
单株根系干重 RDW	g/plant	16.6	12.6	-24.1	0.001
根系开放角度 ROA	degrees	109	110	0.9	0.93
根系投影面积 AREA	cm ²	204	181	-11.3	0.004
根系骨架区面积 ACH	cm ²	427	377	-11.7	0.003
根系最大宽度 RMAW	cm	18.5	17.6	-4.9	0.135
最大宽度所处深度 DMAW	cm	10.5	9.4	-10.5	0.023
投影结构根长 TPSL	cm	2596	2309	-11.1	0.009

168
169
170

注 (Note) : P 值通过T检验得到。性状缩写详见材料与方法。P values were calculated by t-test. See materials and methods part for abbreviations of all traits.

171 2.3 不同类型玉米品种的地上部和根系性状差异

172 以不同种植密度下的产量均值为划分依据, 本研究将18个玉米品种划分为四类(图1)。
173 四类品种为: 双高型(高低密下均高产; A5、A7、A11、A12、A15、A16); 高密高产型(A1、
174 A13、A14); 双低型(高低密下均低产; A2、A3、A8、A9、A10、A17、A18); 低密高产
175 型(A4、A6)。

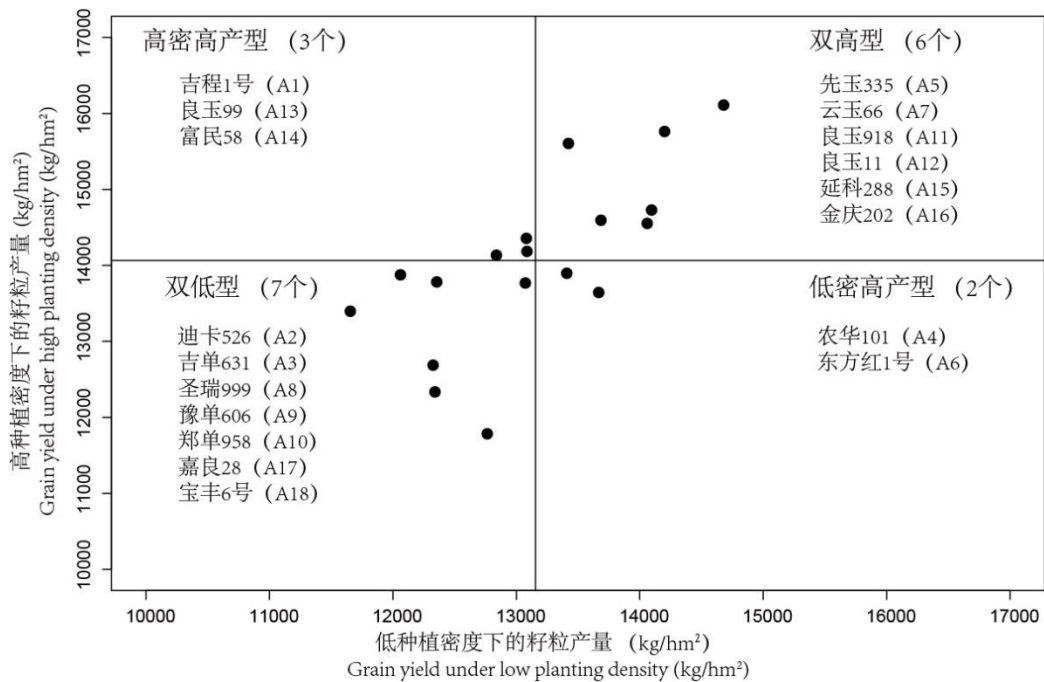


图1 不同品种玉米的产量均值和分组

Fig. 1 Yield mean and grouping of different maize varieties

[注 (Note)：竖线和横线分别表示低种植密度和高种植密度下的产量均值。The vertical line and horizontal line indicate the mean yield under low planting density and high planting density respectively]

四种玉米品种类型的多重比较分析发现，与双低型玉米相比，双高型玉米在高低密条件下的单株茎干重 (SDW_S) 与单株地上部生物量 (ADW_S) 均表现出显著差异 ($P < 0.05$, 表3)。此外，双高型玉米的产量显著高于双低型玉米，这**说明在密度增加过程中，维持较高的地上部生物量，对保证玉米的耐密高产具有重要作用**。进一步对双高型与双低型比较发现，除成熟期叶片生物量 (LDW_M) 外，双高型品种的吐丝期和成熟期生物量性状都表现出增加趋势，双低型玉米在高种植密度下具有更低的收获指数 (HI) ($P < 0.05$)。以上结果说明不同类型玉米品种在花前花后干物质积累和分配方面存在差异，**这可能是导致品种间耐密性差异的原因**。

在根系性状方面，双高型与双低型品种相比，节根数 (NRN) 在低密和高密下均降低 ($P < 0.05$, 表3)，这表明玉米根系的节根数性状可能是冗余性状。此外，在高密下，与双低型品种相比，双高型表现出降低的根系干重 (RDW)，增加的ROA、AREA、ACH、RMAW、DMAW和TPSL，**但未达到显著水平**。以上结果表明，**在适当减少植株的根系干重和节根数的同时，保持良好的根系构型及扩大根系面积对于玉米的耐密高产具有重要作用，这可能是导致双高型品种更耐密的主要原因**。

198
199

表3 不同玉米品种亚类的性状差异比较
Table 3 Traits comparison of different variety subgroups

性状 Traits	低密度				高密度			
	Low density				High density			
	双高	高密高产	低密高产	双低	双高	高密高产	低密高产	双低
	DH	HH	LL	DL	DH	HH	LL	DL
穗长 EL	18.7 a	17.6 b	18.7 a	18 ab	18.0 a	17.4 ab	17.6 ab	16.9 b
穗粗 ED	53.5 a	53.8 a	54.4 a	53.3 a	53.1 a	53.5 a	53.9 a	52.8 a
穗粒数 KN	621 a	602 a	593 a	604 a	566 a	572 a	541 a	540 a
百粒重 HKW	38.4 a	37.8 a	38.0 a	37.7 a	38.2 a	36.6 a	38.1 a	37.1 a
产量 GY	14024 a	13002 bc	13538 ab	12368 c	15226 a	14225 b	13770 bc	13090 c
吐丝期单株茎干重 SDW_S	110 a	98 b	112 a	95 b	113 a	88 c	105 ab	97 bc
吐丝期单株叶干重 LDW_S	53.9 a	52.7 a	54.0 a	50.2 a	51.6 a	48.3 a	50.2 a	51.0 a
吐丝期单株地上部生物量 ADW_S	164 a	151 ab	166 a	145 b	165 a	136 c	155 ab	148 bc
成熟期单株茎干重 SDW_M	133.1 a	122.0 a	125.2 a	129.5 a	116.4 a	102.5 a	112.9 a	113.5 a
成熟期单株叶干重 LDW_M	47.5 ab	54.0 a	46.6 b	50.7 ab	46.0 b	47.3 ab	43.4 b	52.5 a
成熟期单株籽粒干重 KDW_M	180 a	180 a	167 a	173 a	173 a	160 ab	163 ab	153 b
成熟期单株地上部生物量 ADW_M	360 a	356 a	339 a	353 a	336 a	310 a	320 a	319 a
成熟期地上部生物量 Biomass_M	21616 a	21327 a	20346 a	21199 a	25169 a	23213 a	23960 a	23900 a
收获指数 HI	0.50 a	0.51 a	0.49 a	0.49 a	0.52 a	0.52 a	0.51 a	0.48 b
单株节根数 NRN	51.2 b	60 a	55.5 ab	56.3 a	49.8 b	55.8 a	50.9 ab	55.8 a
单株根系干重 RDW	16.2 a	19.7 a	16 a	15.9 a	11.4 a	14.1 a	12.5 a	13.1 a
根系开放角度 ROA	110.5 a	116 a	110.2 a	105.6 a	109.4 a	112.4 a	108.6 a	109.3 a
根系投影面积 AREA	201.1 a	209.2 a	223.7 a	197.9 a	180.3 a	189.4 a	194.9 a	174.1 a
根系骨架区面积 ACH	426.8 a	436.3 a	449.5 a	418.0 a	377.3 ab	390.9 ab	417.3 a	358.7 b
根系最大宽度 RMAW	18.3 a	19.2 a	19.2 a	18.1 a	17.6 ab	18.1 ab	18.8 a	16.9 b
最大宽度所处深度 DMAW	10.7 ab	8.9 b	10.4 ab	11.1 a	9.3 a	8.9 a	11.0 a	9.2 a
投影结构根长 TPSL	2634 a	2655 a	2823 a	2472 a	2340 a	2428 a	2462 a	2187 a

200
201
202

注（Note）：多重比较在0.05置信度下通过邓肯方法进行。性状缩写详见材料与方法。Multiple comparisons were performed by Duncan's with 0.05 confidence coefficient. See materials and methods part for abbreviations of all traits.

203 2.4 不同类型玉米品种花前花后干物质积累与转移差异

204 进一步探究不同品种耐密性的潜在机制，本研究分析了不同玉米品种在花前花后干物质
205 的积累和分配差异（表4）。与双低型品种相比，在高密与低密下，双高品种均具有更高的
206 花前干物质积累量（SLDW）（ $P < 0.05$ ），其它性状指标差异不显著。

207
208
209

表4 不同玉米品种类型的干物质分类差异

Table 4 Dry matter distribution comparison of different variety subgroups

性状 Trait	低密度 Low density				高密度 High density			
	双高	高密高	低密高	双低	双高	高密高	低密高	双低
	DH	产 HH	产 LL	DL	DH	产 HH	产 LL	DL
茎秆花后干物质转移量 SDWMS	23.6 ab	23.8 ab	13.1 b	34.5 a	3.3 a	16.7 a	8.1 a	16.8 a
花前干物质积累量 SLDW	163.5 a	150.9 b	166.1 a	145.2 b	164.7 a	136.3 c	155.1 ab	148.2 bc
花后干物质积累量 SLKDWS	196.8 a	204.6 a	173.0 a	208.1 a	170.9 a	176.1 a	164.4 a	171.1 a
花前干物质积累量占成熟期地上部 生物量比值 SLDW/SLKDW	0.46 ab	0.43 b	0.50 a	0.42 b	0.50 a	0.44 a	0.49 a	0.47 a
花后干物质积累量占成熟期地上部 生物量比值 SLKDWS/SLKDW	0.54 ab	0.57 a	0.51 b	0.59 a	0.50 a	0.57 a	0.51 a	0.53 a

210
211
212

注(Note): 多重比较在0.05置信度下通过邓肯方法进行。性状缩写详见材料与方法。Multiple comparisons were performed by Duncan's with 0.05 confidence coefficient. See materials and methods part for abbreviations of all traits.

213 2.5 高密条件下稳产高产玉米地上部与地下根系的协同响应

214 本研究利用相关分析探究了不同密度条件下产量构成因子、地上部性状及根系性状与产
215 量的相关关系(表5)。结果表明,产量构成因子EL与产量GY在高低密条件下存在显著的相
216 关性($P < 0.05$)。ED、KN和HKW在高低密条件下与产量无显著相关性($P > 0.05$)。

217 研究发现,产量构成因子EL的密度响应与产量响应存在较强的相关性(表5; $P < 0.05$)。
218 在地上部性状方面,低密条件下,SDW_S、LDW_S与产量存在显著正相关($P < 0.05$);高
219 密条件下,KDW_M、HI与产量存在显著正相关,而LDW_M与产量存在较强的负相关($P <$
220 0.05)。在密度响应方面,LDW_M对产量的响应存在显著负相关($P < 0.05$),其它性状未
221 表现出显著相关(表5; $P > 0.05$)。以上结果表明,在保持花前地上部干重(SDW_S、LDW_S)
222 的同时,减少花后营养器官的干重(SDW_M、LDW_M),并提高籽粒干重(KDW_M)能
223 够促进高密下的产量提升。根系性状方面,在低种植密度下,NRN与产量存在显著负相关。
224 其它性状无显著性相关($P > 0.05$)。总体上,根系性状在密度响应方面对产量的贡献是负
225 趋势($P > 0.05$)。

226 在高低密条件下,本研究利用地上部性状与根系性状对产量的贡献进行比较分析。结果
227 发现低密下,与产量相关性较高的地上部性状SDW_S、SDW_M与LDW_M对产量的决定系
228 数为0.51,而根系性状NRN,RMAW与TPSL对产量的决定系数为0.30。高密下,与产量相关
229 性较高的地上部性状SDW_S,SDW_M与LDW_M对产量的决定系数为0.47,而根系性状NRN,
230 RMAW与TPSL对产量的决定系数为0.22。地上部与根系性状协同对产量的贡献分析中,发现
231 低密下的决定系数为0.53,而高密下的决定系数0.61。这些结果说明,高密下地上部SDW_S,
232 SDW_M与LDW_M性状,与根系性状NRN、RMAW与TPSL之间具有更好的协同性,进而增
233 加了对产量的贡献(图2a)。

234 双高与双低型品种的比较分析发现,双高品种与产量相关性较高的地上部性状SDW_S、
235 SDW_M与LDW_M对产量的决定系数为0.43,双低品种的为0.20。根系性状方面,双高品种
236 的NRN,RMAW与TPSL对产量的决定系数为0.18,双低品种的为0.10。地上地下性状协同对
237 产量的贡献分析发现,双高品种对产量的决定系数为0.77,而双低品种的为0.26(图2b)。
238 以上结果说明,在高密条件下,双高品种通过高效协同地上部SDW_S、SDW_M与LDW_M
239 与地下部根系性状NRN、RMAW与TPSL增加了产量。

240

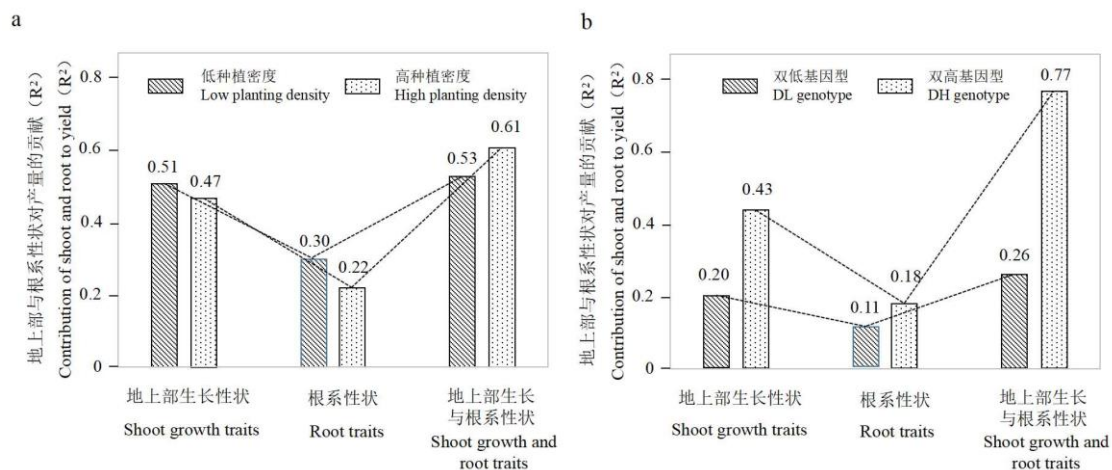
241
242
243

表5 不同种植密度下的各个性状与产量的相关系数

Table 5 Correlation coefficient of traits under different planting density

性状 Traits	低密度 Low density	高密度 High density	密度响应 Response
穗长 EL	0.55*	0.49*	0.46*
穗粗 ED	-0.06	0.03	0.3
穗粒数 KN	0.19	0.27	0.06
百粒重 HKW	0.14	0.18	0.27
吐丝期单株茎干重 SDW_S	0.54*	0.39	-0.07
吐丝期单株叶干重 LDW_S	0.51*	-0.02	-0.05
成熟期单株茎干重 SDW_M	0.13	-0.03	0.19
成熟期单株叶干重 LDW_M	-0.38	-0.50*	-0.45*
成熟期单株籽粒干重 KDW_M	0.17	0.56*	-0.05
收获指数 HI	0.15	0.71*	-0.08
单株节根数 NRN	-0.44*	-0.32	-0.01
单株根系干重 RDW	0.17	-0.17	-0.14
根系开放角度 ROA	0.37	-0.01	-0.1
根系投影面积 AREA	0.24	0.1	-0.13
根系骨架区面积 ACH	0.29	0.03	-0.3
根系最大宽度 RMAW	0.25	0.15	-0.19
最大宽度所处的深度 DMAW	-0.21	0.12	0.02
投影结构根长 TPSL	0.31	0.27	-0.27

244



245

246 图2 地上部性状与根系对籽粒产量的贡献

Fig. 2 Contribution of shoot and root trait to grain yield

247 [注 (Note): (a) 低密与高密条件下地上部与根系对籽粒产量的贡献。(b) 双高与双低基因型地上部与根系对籽粒产量的贡
248 献。(a) Contribution of shoot and roots to grain yield under low and high density conditions. (b) Contribution of shoot and root to yield
249 of density-tolerance and high-yield genotypes.]
250

251

252 3 讨论

253 现代玉米品种的选育过程伴随着对地上部株型和根系性状的遗传改良^[26]。玉米植株构
254 型的遗传改良提高了对高密的耐受性，**改良的耐密品种**具有更加紧凑的植株构型，以减少高
255 密下的相互竞争^[20]。良好冠层结构的玉米品种，在高密下具有更高的光能利用率、养分利用
256 效率和籽粒产量^[27, 28]。在1987年至2016年间，玉米的最适种植密度以每年700株/公顷的速度
257 不断增加^[29]。大量证据表明，玉米单株产量潜力并没有改变，在低密度环境下生长的现代玉
258 米品种未表现出产量优势^[30, 31]。在高密条件下，现代杂交种的单位面积产量显著增加^[32]，这
259 表明新选育的杂交种具有更高的耐密性和抗逆性。本研究选取了我国农业生产中广泛种植的
260 18个玉米杂交种，**用以探究高密条件下的理想植株构型的地上地下协同响应机制**，为耐密品
261 种的遗传改良提供理论基础。

262 吐丝期前后干物质的积累对于玉米产量的提高至关重要^[33, 34]。叶和茎中的干物质向籽
263 粒中的转移是维持籽粒干物质累积的重要保障^[35]。在吐丝期后增加茎和叶向籽粒的干物质
264 分配有助于玉米获得较高的产量^[36]。本研究中发现不同玉米品种在吐丝期干物质积累和成
265 熟期的干物质分配存在基因型差异。耐密高产玉米品种通过促进吐丝前干物质的积累和成熟
266 期干物质向籽粒的分配，从而在高密下提高产量（表4）。**因此，在高密条件下，促进玉米**
267 **花前干物质积累（特别是茎秆干物质积累）和花后干物质向籽粒转移，对于提高玉米产量具**
268 **有重要意义。**

269 **前人**研究表明，现代玉米杂交种具有更大更深的根系构型^[37]。根系构型的变化对于玉米
270 历史产量的增加具有直接作用，而冠层结构的变化几乎没有直接影响^[38]。随着种植密度的增
271 加，单株光合产物向地上部分分配偏多，减少向根系的同化物输送，**促进干重比值下降**^[39]，因
272 此在高密下维持玉米合理的地上地下匹配关系具有重要意义。本研究发现，在减少节根数、
273 根系干重的同时保持适当的根系开放角度与根系面积，较高的根系深度和根长对于高密下的
274 玉米产量具有促进作用（表5）。**本研究中，除了地上部干物质及根系性状外，不同密度下**
275 **地上部产量构成因子穗长也存在显著性差异，密度增加下，穗长显著降低（表2）。穗长与**
276 **叶长、株高与穗高等具有相似的发育机制，间接反映了株型性状的变化**^[40]。由此推断，高密
277 **度下，光合产物向地上部分分配偏多，株型仍然变小，生物量降低，但在群体水平上产量增加。**

278 植物地上/地下功能的协同对提高作物产量有重要意义^[41, 42]。本研究剖析了地上部性状
279 与根系性状对产量的总体贡献，发现地上部与根系性状对密度的响应是协同的（图2a）。双
280 高基因型通过**地上部性状SDW_S、SDW_M、LDW_M与地下部根系性状NRN、RMAW、TPSL**
281 **的地上地下协同增加了产量（图2b）。在双高品种中，减少玉米节根数应该有利于玉米将更**
282 **多的碳水化合物用于侧根生长和根的伸长，从而增加总根和扎根深度**^[43]，少而长的节根可以
283 促进玉米更好地吸收深层土壤中的养分水分资源，满足地上部生长需要^[44]。这样，玉米地上
284 部光合功能改善，增加花前干物质积累量及其向籽粒的转运量，从而增加收获指数，最终增
285 加玉米产量。

286 4 结论

287 提高玉米种植密度降低了单株玉米的生产能力，但显著增加单位面积的生物量和籽粒产
288 量。耐密高产玉米品种（双高品种）较好地协调了地上地下关系，在根部同化物供应减少的
289 不利情况下，高效利用有限的碳资源。**同时，减少节根数目、维持根系总长度（根表面积）**
290 **和扎根深度，有利于高效吸收养分水分资源，满足地上部光合作用所需，从而增加花前干物**
291 **质积累及其向籽粒的转运量，增加收获指数，进而提高产量。本研究为高密高产型玉米品种**
292 **的地上地下性状的遗传改良提供了理论支撑。**

293

参考文献

- [1] Kopittke P M, Menzies N W, Wang P, *et al.* Soil and the intensification of agriculture for global food security[J]. *Environment International*. 2019, 132: 105078.
- [2] Foley J A, Ramankutty N, Brauman K A, *et al.* Solutions for a cultivated planet[J]. *Nature*. 2011, 478(7369): 337-342.
- [3] Winans E T, Beyrer T A, Below F E. Managing density stress to close the maize yield gap[J]. *Frontiers in Plant Science*. 2021, 12: 767465.
- [4] Gong F P, Wu X L, Zhang H Y, *et al.* Making better maize plants for sustainable grain production in a changing climate[J]. *Frontiers in Plant Science*. 2015, 6: 835.
- [5] Kusmec A, de Leon N, Schnable P S. Harnessing phenotypic plasticity to improve maize yields[J]. *Frontiers in Plant Science*. 2018, 9: 1377.
- [6] Testa G, Reyneri A, Blandino M. Maize grain yield enhancement through high plant density cultivation with different inter-row and intra-row spacings[J]. *European Journal of Agronomy*. 2016, 72: 28-37.
- [7] Yang Y S, Xu W J, Hou P, *et al.* Improving maize grain yield by matching maize growth and solar radiation[J]. *Scientific Reports*. 2019, 9(1): 1-11.
- [8] Yan P, Pan J, Zhang W, *et al.* A high plant density reduces the ability of maize to use soil nitrogen[J]. *PLoS One*. 2017, 12(2): e172717.
- [9] Li X, Zeng R, Liao H. Improving crop nutrient efficiency through root architecture modifications[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2016, 58(3): 193-202.
- [10] Stewart D W, Costa C, Dwyer L M, *et al.* Canopy structure, light interception, and photosynthesis in maize[J]. *Agronomy journal*. 2003, 95(6): 1465-1474.
- [11] 邵慧. 玉米根系对种植密度的反应及基因型差异[D]. 北京: 中国农业大学, 2020.
- Shao H. Genotypic difference in root system architecture in response to increasing planting density in field-grown maize. Beijing: China Agricultural University, 2020.
- [12] 陈远学, 彭丹丹, 胡斐, 等. 2种株型春玉米在不同种植密度下的干物质积累与养分吸收利用特征[J]. *西南农业学报*. 2020, 33(11): 2469-2476.
- Chen Y X, Peng D D, Hu F, *et al.* Difference in responses of dry matter accumulation and nutrient absorption and utilization between two types of spring maize under different planting densities[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*. 2022, 33(11): 2469-2476.
- [13] Mantilla-Perez M B, Salas Fernandez M G. Differential manipulation of leaf angle throughout the canopy: current status and prospects[J]. *Journal of Experimental Botany*. 2017, 68(21-22): 5699-5717.
- [14] Gou L, Xue J, Qi B Q, *et al.* Morphological variation of maize cultivars in response to elevated plant densities[J]. *Agronomy Journal*. 2017, 109(4): 1443-1453.
- [15] 韩金玲, 李彦生, 杨晴, 等. 不同种植密度下春玉米干物质积累、分配和转移规律研究[J]. *玉米科学*. 2008(05): 115-119.
- Han J L, Li Y S, Yang Q, *et al.* The effect of plant density on regularity of accumulation, distribution and transfer of dry matter on spring maize[J]. *Journal of Maize Sciences*. 2008(05): 115-119.
- [16] Shao H, Shi D F, Shi W J, *et al.* Genotypic difference in the plasticity of root system architecture of field-grown maize in response to plant density[J]. *Plant and Soil*. 2019, 439(1-2): 201-217.
- [17] Shao H, Xia T T, Wu D L, *et al.* Root growth and root system architecture of field-grown maize in response to high planting density[J]. *Plant and Soil*. 2018, 430(1-2): 395-411.
- [18] Lee E A, Tollenaar M. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield[J]. *Crop Science*. 2007, 47: 202-215.
- [19] Lashkari M, Madani H, Ardakani M R, *et al.* Effect of plant density on yield and yield components of different corn (*Zea mays* L.) hybrids[J]. *American-Eurasian Journal of Agriculture and Environmental Sciences*. 2011, 10(3): 450-457.

- 337 [20] Ma D L, Xie R Z, Niu X K, *et al.* Changes in the morphological traits of maize genotypes in China between the 1950s and
338 2000s[J]. *European Journal of Agronomy*. 2014, 58: 1-10.
- 339 [21] Ci X, Li M, Xu J, *et al.* Trends of grain yield and plant traits in Chinese maize cultivars from the 1950s to the 2000s[J]. *Euphytica*.
340 2012, 185(3): 395-406.
- 341 [22] 徐祥玉, 张敏敏, 翟丙年, 等. 不同夏玉米品种生育后期干物质及氮素积累分配的研究[J]. *西北植物学报*. 2006, 4(26): 772-
342 777.
- 343 Xu X Y, Zhang M M, Zhai B N, *et al.* Dry matter and nitrogen accumulation and partition of different summer corn varieties at the
344 later growth stage[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*. 2006, 4(26): 772-777.
- 345 [23] Liu S Q, Song F B, Liu F, *et al.* Effect of planting density on root lodging resistance and its relationship to nodal root growth
346 characteristics in maize (*Zea mays* L.)[J]. *Journal of Agricultural Science*. 2012, 4(12): 182.
- 347 [24] Zhang F L, Niu X K, Zhang Y M, *et al.* Studies on the root characteristics of maize varieties of different eras[J]. *Journal of*
348 *Integrative Agriculture*. 2013, 12(3): 426-435.
- 349 [25] Colombi T, Kirchgessner N, Le Mari é C A, *et al.* Next generation shovelomics: set up a tent and REST[J]. *Plant and Soil*. 2015,
350 388(1-2): 1-20.
- 351 [26] Chen X C, Zhang J, Chen Y L, *et al.* Changes in root size and distribution in relation to nitrogen accumulation during maize
352 breeding in China[J]. *Plant and Soil*. 2014, 374(1-2): 121-130.
- 353 [27] Liu G Z, Yang Y S, Liu W M, *et al.* Optimized canopy structure improves maize grain yield and resource use efficiency[J]. *Food*
354 *and Energy Security*. 2022, 11: e375.
- 355 [28] 柏延文, 张宏军, 朱亚利, 等. 不同株型玉米冠层光氮分布、衰老特征及光能利用对增密的响应[J]. *中国农业科学*. 2020,
356 53(15): 3059-3070.
- 357 Bo Y W, Zhang H J, Zhu Y L, *et al.* Responses of canopy radiation and nitrogen distribution, leaf senescence and radiation use
358 efficiency on increased planting density of different variety types of maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*. 2020, 53(15): 3059-
359 3070.
- 360 [29] Assefa Y, Carter P, Hinds M, *et al.* Analysis of long term study indicates both agronomic optimal plant density and increase maize
361 yield per plant contributed to yield gain[J]. *Scientific Reports*. 2018, 8(1): 1-11.
- 362 [30] Tollenaar M, Lee E A. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize[J]. *Field Crops Research*. 2002, 75(2): 161-169.
- 363 [31] Duvick D N, Cassman K G. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North-Central United
364 States[J]. *Crop Science*. 1999, 39(6): 1622-1630.
- 365 [32] Sangoi L, Gracietti M A, Rampazzo C, *et al.* Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant
366 density[J]. *Field Crops Research*. 2002, 79(1): 39-51.
- 367 [33] Wang F, Xie R Z, Ming B, *et al.* Dry matter accumulation after silking and kernel weight are the key factors for increasing maize
368 yield and water use efficiency[J]. *Agricultural Water Management*. 2021, 254: 106938.
- 369 [34] Frey N M. Dry matter accumulation in kernels of Maize[J]. *Crop Science*. 1981, 21(1): i1981-i11183.
- 370 [35] Allison J C S, Watson D J. The production and distribution of dry matter in maize after flowering[J]. *Annals of Botany*. 1966,
371 30(3): 365-381.
- 372 [36] Wei S S, Wang X Y, Li G H, *et al.* Maize canopy apparent photosynthesis and ¹³C-photosynthate reallocation in response to
373 different density and N rate combinations[J]. *Frontiers in plant science*. 2019, 10: 1113.
- 374 [37] Ning P, Li S, Li X X, *et al.* New maize hybrids had larger and deeper post-silking root than old ones[J]. *Field Crops Research*.
375 2014, 166: 66-71.
- 376 [38] Hammer G L, Dong Z S, Mclean G, *et al.* Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield
377 trends in the U.S. Corn Belt?[J]. *Crop Science*. 2009, 49(1): 299-312.
- 378 [39] Guo X X, Yang Y S, Liu H F, *et al.* Effects of solar radiation on dry matter distribution and root morphology of high yielding
379 maize cultivars[J]. *Agriculture*. 2022, 12(2): 299.
- 380 [40] Pan Q C, Xu Y C, Li K, *et al.* The Genetic basis of plant architecture in 10 maize recombinant inbred line populations[J]. *Plant*

Physiology. 2017, 175 (2): 858-873.

- [41] Aiken R M, Smucker A J M. Root system regulation of whole plant growth[J]. Annual review of phytopathology. 1996, 34(1): 325-346.
- [42] Mu X H, Chen F J, Wu Q P, *et al.* Genetic improvement of root growth increases maize yield via enhanced post-silking nitrogen uptake[J]. European Journal of Agronomy. 2015, 63: 55-61.
- [43] Guo H C, York L M. Maize with fewer nodal roots allocates mass to more lateral and deep roots that improve nitrogen uptake and shoot growth[J]. Journal of Experimental Botany. 2019, 70(19): 5299-5309.
- [44] Schneider H M, Yang J T, Brown K M, *et al.* Nodal root diameter and node number in maize (*Zea mays* L.) interact to influence plant growth under nitrogen stress[J]. Plant Direct. 2021, 5(3): e00310.