

种植密度对夏玉米根系特性及氮肥吸收的影响

石德杨^{1,2}, 李艳红¹, 夏德军^{2,3}, 张吉旺¹, 刘鹏^{1,3}, 赵斌¹, 董树亭¹

¹ 山东农业大学农学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; ² 烟台市农业科学院玉米与油料研究所, 山东烟台 265500;

³ 山东省现代农业产业技术体系玉米创新团队, 山东烟台 265500)

摘要:【目的】玉米是中国第一大粮食作物, 在国家粮食安全中具有举足轻重的作用。选用耐密型品种, 增加种植密度是现在玉米获得高产的主要措施之一。然而, 高密度种植加剧了玉米生长空间的压力, 导致单株生长受到抑制, 单株产量降低。根系作为吸收土壤水分与养分的主要器官, 其生长受密植条件抑制。研究夏玉米品种根系特性对密度响应的基因型差异, 探明密植条件下耐密型夏玉米根系特性与氮素吸收、利用的关系, 为耐密型夏玉米品种的根系改良及密植条件下养分与水分管理提供依据。【方法】试验于 2014—2015 年在山东农业大学黄淮海区域玉米技术创新中心进行, 以耐密型品种郑单 958 (ZD958) 和不耐密型品种鲁单 981 (LD981) 为试验材料, 采用土柱栽培与 ¹⁵N 标记技术相结合的技术手段, 研究不同种植密度下 (D1, 52 500 plants/hm² 与 D2, 82 500 plants/hm²), 不同耐密型品种根系性状及氮素吸收利用情况对种植密度的响应。【结果】增加种植密度可显著提高夏玉米籽粒产量, 但两品种单株籽粒产量均显著降低。两品种根系生物量、根长、根系表面积、根系活性吸收面积均随种植密度的增加而降低; D1 条件下, LD981 根系各项指标生育前期高于 ZD958, 乳熟期后均低于或显著低于 ZD958。D2 条件下, 两品种根系各项指标生育前期差异不显著, 而生育后期 LD981 显著低于 ZD958; 地上部单株绿叶面积与穗位叶净光合速率受基因型及密度影响, 变化趋势与根系一致。两品种根冠质量比受密度增加影响差异不显著, 但根冠活性面积比显著降低; 增加种植密度两品种单株氮素积累量及氮利用效率显著降低, 肥料氮回收率、氮肥偏生产力均显著提高, 但肥料氮所占植株氮素积累量的比例不受密度变化影响; D2 下 ZD958 植株肥料氮含量、肥料氮所占比例、肥料氮回收率及氮肥偏生产力显著高于 LD981。【结论】耐密型品种 ZD958 根系受密度影响较小, 高密度下, 能够维持相对较高的根量、根长、根系吸收面积及根系活力, 且高值持续期长, 生育后期衰老缓慢, 保证了植株对氮素吸收, 有利于地上部进行光合生产、获得较高籽粒产量; 高密度下 ZD958 籽粒库容较高、库调节能力较强, 是其氮利用效率及氮肥偏生产力显著高于 LD981 的主要原因。

关键词: 夏玉米; 耐密型品种; 密度; 土柱; 根系特性; ¹⁵N 示踪

Effects of Planting Density on Root Characteristics and Nitrogen Uptake in Summer Maize

SHI DeYang^{1,2}, LI YanHong¹, XIA DeJun^{2,3}, ZHANG JiWang¹, LIU Peng^{1,3}, ZHAO Bin¹, DONG ShuTing¹

¹ College of Agronomy, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, Shandong;

² Institute of Maize and Oil Crops, Yantai Academy of Agricultural Sciences, Yantai 265500, Shandong; ³ Maize

Innovation Team of Shandong Modern Agricultural Industry Technology System, Yantai 265500, Shandong)

Abstract: 【Objective】Maize is the first food crop in China, which plays an important role in national food security. Using

收稿日期: 2016-08-01; 接受日期: 2017-01-10

基金项目: 国家自然科学基金 (31171497)、"973" 计划 (2011CB100105)、国家重大基础研究 (201203096)、国家粮食丰产科技工程项目 (2011BAD16B09)、山东省现代农业产业技术体系建设项目 (SDAIT-02-15)

联系方式: 石德杨, E-mail: shideyang888@163.com. 通信作者董树亭, E-mail: stdong@sdau.edu.cn

density-tolerance hybrids and increasing plant density is one of the primary measures to achieve high yields of maize in modern times. However, the high planting density increased the pressure of maize growth space, resulting in the growth of single plant inhibited and the yield per plant decreased, at the same time, as the major organ to absorb moisture and nutrients from soil, the roots' growth can be inhibited by high plant density. To ascertain the relationship between the root characteristics of density-tolerance hybrids and grain yield, and nitrogen utilization under high plant density is the base of studying the genotype differences of root characteristics of different summer maize hybrids to plant density, and which is significant for root improvement of density-intolerance hybrids and management of nutrients and moisture under high planting density. **【Method】** This experiment was conducted during 2014-2015 at the Huanghuaihai Regional Corn Research Center of Shandong Agricultural University. With Zhengdan 958 (ZD958, density-tolerance hybrid) and Ludan 981 (LD981, density-intolerance hybrid) as the experimental materials, using the soil column culture in combination with the ^{15}N -labeling technique, the responses of root characteristics, as well as nitrogen uptake and utilization, of different density-tolerance varieties to increased density were investigated at two planting densities (D1, 52 500 plants/hm² and D2, 82 500 plants/hm²). **【Result】** Grain yield of maize significantly increased with the increase of plant density, while the grain yield per plant of both hybrids significantly reduced. Over the growing process of both hybrids, the root biomass, length, surface area and active absorbing area of both hybrids were decreased with the increase of plant density. In D1 treatment, all root indicators of LD981 were higher than those of ZD958 at early growth stage but then turned to be lower or significantly lower than ZD958 after milk stage. In D2 treatment, no significant differences in various root indicators were observed between the two hybrids at early growth stage; however, the root indicators of LD981 were significantly lower than those of ZD958 at late growth stage. The leaf area per plant and net photosynthetic rate of ear leaf changed in a trend consistent with that of roots. The difference in root-shoot ratio in biomass under the impact of density increase was not significant between the two hybrids; but their root-shoot ratio in active area was significantly reduced. The N accumulation amount (NAA) per plant and N use efficiency (NUE) of both hybrids were significantly reduced, but the N fertilizer recovery rate (NRR) and the nitrogen partial factor productivity (NFPF) significantly improved with plant density increased. In addition, the proportion of N from fertilizer in NAA was not affected by the changes of density. In D2 treatment, the N content per plant, ratio of fertilizer N, NRR and NFPF of ZD958 were significantly higher than LD981. **【Conclusion】** The roots of ZD958 proved to be less affected by plant density. At high density, it could maintain relatively high root weight, length, absorbing area and activity, and longer high value duration, which were beneficial to N uptake, the photosynthetic production and obtaining higher grain yield. This suggests that the well-developed roots can guarantee the plant nitrogen uptake at high density, contributing to the photosynthetic production of the aboveground part and thus achieving higher grain yield. The bigger seed set and stronger seed set adjustment ability of ZD958 promoting nitrogen were the primary reason of its higher NUE and NFPF than LD981 at high plant density.

Key words: summer maize; density-tolerance hybrid; plant density; soil column; root characteristics; ^{15}N -label

0 引言

【研究意义】玉米是中国第一大粮食作物,在国家粮食安全中具有举足轻重的作用^[1]。中国近年来的高产栽培表明,选育耐密型品种,采用高密度栽培是进一步提高玉米产量的主要途径^[2-3]。尽管增加种植密度可以显著提高光、温、水、肥等的综合利用率,依靠群体增产潜力获得高产^[4-5],然而,高密度种植加剧了玉米生长空间的压力,导致单株生长受到抑制,表现出根系变小、绿叶面积减小,单株产量降低,茎秆基部直径下降,倒伏率显著上升^[6-7]。根系是吸收养分与水分的主要器官,其形态与生理特性对养分吸收有显著影响。研究夏玉米品种根系特性对密度响应的基因型差异,探明密植条件下耐密型夏玉米根系特性与氮素吸收、利用的关系,对于耐密型夏玉米品种的根

系改良及密植条件下养分与水管理具有重要意义。

【前人研究进展】前人研究指出,植株吸收氮素由根系大小决定,根系越长、根表面积越大,植株吸收的氮素就越多^[8-10]。种植密度的改变使玉米各生育阶段所处的环境条件发生变化,不仅影响玉米根系生长发育、数量和质量,而且还影响玉米对氮素的吸收、同化和分配^[11-12]。戴俊英等^[13]研究表明,单株根重、根长、根数均随种植密度的增加而明显降低;根系达到干重最大值后的下降速度加快,并且密度影响了根系干重在土壤中的垂直分布^[14];宋日等^[15]研究表明,增加种植密度可抑制玉米根系下扎,导致过多根系在表层土壤聚集,使玉米根系生长受抑制,氮素吸收效率下降。也有研究认为,玉米根系形状与氮素吸收的相关性并不显著^[16-17],植物对氮的需求主要受地上部生长调节,植株地上部生物量大、长势好、新组织不断

产生,对氮素的需求就大^[18-19]。【本研究切入点】尽管关于密度对夏玉米产量及氮素利用的影响已有很多研究,有关玉米基因型^[12, 20-22]、施氮量^[21-22]、逆境胁迫^[23]等对根系特性影响的研究也很多,但关于增密对夏玉米根系特性、氮素吸收与利用效率的影响研究较少。【拟解决的关键问题】本研究选择两种不同耐密型夏玉米品种,通过设置不同种植密度比较分析两品种根系特性对生长空间改变的响应,同时采用¹⁵N示踪的方法研究增密后夏玉米氮素吸收利用情况,以期为耐密品种选育及高产、高效玉米栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用不同耐密型夏玉米品种郑单 958 (ZD958, 紧凑耐密植品种)与鲁单 981 (LD981, 半紧凑稀植大穗型品种)为供试材料,于 2014—2015 年在山东农业大学黄淮海玉米科技创新中心 (N36°18', E117°12') 和作物生物学国家重点实验室进行。供试土壤为砂壤土,0—20 cm 土层全氮含量 0.89 g·kg⁻¹,速效氮、速效磷、速效钾含量分别为 84.5、50.65 和 86.15 mg·kg⁻¹。

1.2 试验设计

采用土柱栽培试验,以 PVC 板卷成直径分别为 49.2 cm 及 39.3 cm (按 5.25 及 8.25 plant/m² 密度条件下单株所占面积设计土柱直径,分别用 D1 及 D2 表示),高 120 cm 的圆柱筒,筒柱排放于事先挖好的长 15 m、宽 2 m、深 120 cm 的长方形土坑中,按照田间土壤状况装入土柱,土柱周围用土填实,播种前进行灌水沉实,使土柱与大田状况尽可能一致,每个处理重复 30 次。各处理氮、磷、钾肥施用量为纯 N 180 kg·hm⁻², P₂O₅ 120 kg·hm⁻², K₂O 240 kg·hm⁻²,即 D1 处理每个土柱施 N 3.43 g, P₂O₅ 2.29 g, K₂O 4.57 g, D2 处理每个土柱施 N 2.18 g, P₂O₅ 1.45 g, K₂O 2.91 g。磷、钾肥于播种期一次性施入,氮肥于拔节期及大喇叭口期各施 50%,每处理选取 5 株长势一致的植株,进行¹⁵N 标记(选用¹⁵N 尿素,丰度 10.21%,¹⁵N 尿素与普通尿素施用方法一致)。两年试验均于 6 月 17 日播种,每个土柱播种 3 粒,4 叶期定苗为 1 株,10 月 8 日收获。

分别于拔节期 (V6)、大喇叭口期 (V12)、抽雄期 (VT)、乳熟期 (R3) 及完熟期 (R6) 系统取样,取样时每处理选取 3 株。将地上部取下后,105

℃杀青 30 min 后 80℃烘干至恒重,测定地上部生物量积累。根系取样时先将土柱挖出,将土柱中土壤装入网袋冲洗根系,剔除杂质后分析根系形态。收获期将¹⁵N 标记植株按叶片、茎秆、叶鞘、苞叶、雄穗、籽粒及穗轴分开后烘干、称重、粉碎后备用,将剩余果穗进行考种、测产。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 根系形态及生理指标 采用亚甲基蓝吸附法测定根系总吸收面积及活跃吸收面积^[24];采用 HPScanjet 8200 扫描仪扫描根系图片后利用根系扫描仪配套软件 (Delta-T Area Meter Type AMB2, Delta-T Devices Cambridge, UK) 分析,测定根系长度 (cm),计算根长密度。根长密度 (cm·cm⁻³) = 根系长度 (cm) / 土壤体积 (cm³),即单位土体内根系的长度。扫描完的根系烘干后测定根系生物量。

1.3.2 单株叶面积 (LA) 于拔节期 (V6)、大喇叭口期 (V12)、抽雄期 (VT)、乳熟期 (R3)、蜡熟期 (R5) 及完熟期 (R6) 测量单株绿叶面积。

1.3.3 净光合速率 (P_n) 采用 CIRAS-2 光合作用测定系统于抽雄期 (VT)、灌浆期 (R2)、乳熟期 (R3)、蜡熟期 (R5) 及完熟期 (R6) 测定穗位叶净光合速率 (P_n)。采用配置的 LED 红白光光源,设对照光强 1 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

1.3.4 植株含氮量测定 采用 vario PYRO cube 元素分析仪进行测定。

1.3.5 植株¹⁵N 丰度值测定 采用 Isoprime-100 型稳定性同位素测定仪测定。

1.4 氮肥利用效率计算

氮素积累量 (N accumulation amount, NAA, g/plant) = \sum 各器官含氮量 (%) \times 干物质积累量 (g);
 ^{15}N 原子百分超 = ^{15}N 丰度 - 0.3665;

植株所积累的氮素中来源于标记氮的比例 (N proportion derived from fertilizer, NPDF, %) = 植物样品中¹⁵N 原子百分超 / 肥料中原子百分超 \times 100;

植株积累的氮素来自肥料氮的量 (N amount derived from fertilizer, NADF, g/plant) = 植株积累的总氮量 (g/plant) \times 植株积累的氮素来自肥料的比例;

植株积累的氮素来自土壤氮的量 (N amount derived from soil, NADS, g/plant) = 植株积累的总氮量 (g/plant) - 植株积累氮素来自肥料氮的量 (g/plant);

肥料氮回收率 (N recovery rate, NRR, %) = 植株积累的氮素来自肥料氮的量 / 施氮量 \times 100;

氮肥偏生产力 (N partial factor productivity, NFPF, $\text{kg}\cdot\text{kg}^{-1}$) = 籽粒产量/施氮量;

氮利用效率 (N use efficiency, NUE, $\text{kg}\cdot\text{kg}^{-1}$) = 籽粒产量/植株氮素积累量。

1.5 数据分析

采用 SPSS 19.0 软件 LSD 法进行统计分析, SigmaPlot 10.0 作图。因 2014 年与 2015 年各项指标变化趋势基本一致, 本文重点以 2014 年数据进行详细说明。

2 结果

2.1 产量及其构成因素

增加种植密度可显著提高夏玉米籽粒产量 (表 1, $P<0.05$), 2014 年试验中 LD981 及 ZD958 分别增产 16.1% 与 29.5%; 低密度条件下, 尽管两品种穗粒数与千粒重差异显著 ($P<0.05$), 但因两者籽粒库容相近, 单株籽粒产量差异不显著; 高密度条件下两品种单株籽粒产量显著降低 ($P<0.05$), 且 LD981 降低幅度较大, 2014 和 2015 年分别减产 26.1% 和 27.0%, ZD958 两年分别减产 17.6% 和 16.5%, 高密度条件下, ZD958 单株籽粒产量较高的主要原因是其籽粒库容显著高于

LD981。增密后两品种穗粒数及千粒重均显著降低, 2014 年试验中 ZD958 穗粒数与千粒重分别降低 9.1% 及 2.0%, LD981 分别降低 15.4% 及 9.4%。

2.2 根系重量与根冠比变化动态

两品种根系生物量在不同密度处理下表现出显著差异 (图 1)。两种植密度下, 两品种根系生物量均呈单峰曲线变化, D1 条件下, 两者均在乳熟期达到峰值, 而 D2 条件下则在抽雄期达到峰值, 说明增加种植密度能够加速夏玉米根系衰老进程。2014 年试验中, 低密度下, 乳熟期前 LD981 根系干重均高于 ZD958, 尤其在抽雄期及乳熟期达到显著水平 ($P<0.05$), 分别高 10.3% (VT) 及 12.4% (R3), 乳熟期后由于 LD981 衰老速度较快, 完熟期其根系生物量较 ZD958 低 7.6%; 高密度下, 抽雄期两者根系生物量差异不显著, 乳熟期及完熟期, LD981 根系生物量较 ZD958 低 8.9% (R3) 及 27.7% (R6), 且均达到显著水平 ($P<0.05$)。由图 1 可知, 两品种根冠质量比均随生育进程下降; 不同密度下两品种根冠质量比差异不显著; 增加种植密度降低两品种各生育时期根冠质量比, 但均未达到显著水平。

表 1 不同耐性型夏玉米产量及构成因素

Table 1 Grain yield and its components of different density-tolerance varieties of maize

年份	处理	产量	单株籽粒产量	单株生物量	穗粒数	千粒重	籽粒库容 (穗粒数×粒重)
Year	Treatment	Grain yield ($\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$)	Grain yield per plant (g/plant)	Biomass (g/plant)	Kernels per plant (No./ear)	1000-kernel weight (g)	Seed set (kernels per plant×kernel weight)
2014	LD981D1	10361.9c	197.37a	373.04a	638.05a	312.45c	199.35a
	LD981D2	12031.8b	145.84c	331.45c	539.70d	282.99d	152.75c
	ZD958D1	10259.5c	195.42a	352.67b	592.67b	327.84a	194.29a
	ZD958D2	13286.6a	161.05b	306.29d	539.00c	321.37b	173.20b
2015	LD981D1	10149.8c	193.33a	366.88a	636.65a	311.85c	198.52a
	LD981D2	11645.7b	141.16c	328.28c	545.65d	283.71d	154.80c
	ZD958D1	10074.7c	191.90a	346.35b	598.00b	328.93a	196.71a
	ZD958D2	13223.1a	160.28b	300.40d	535.50c	321.80b	172.32b

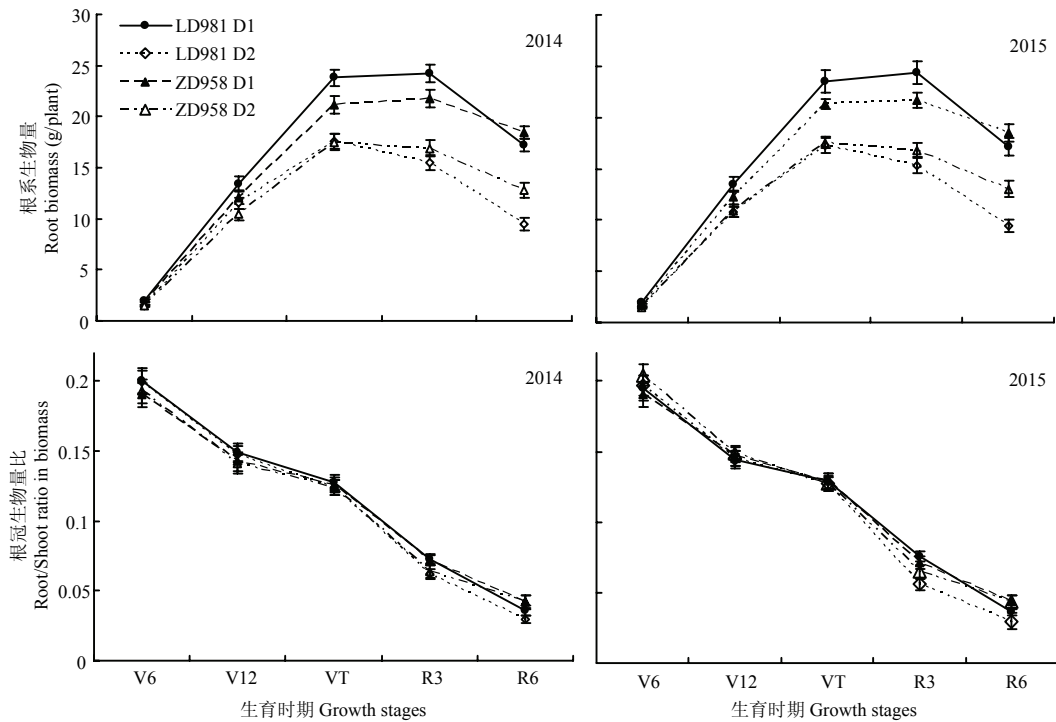
同一年份不同处理间比较, 不同小写字母表示差异达显著水平 ($P<0.05$)。下同

In comparison between different treatments in the same year, different small letters mean significant differences ($P<0.05$). The same as below

2.3 根长及根长密度

各处理单株根系长度随生育进程呈先增后降趋势, 均在乳熟期达到峰值 (图 2)。2014 年试验中, D1 处理下乳熟期 LD981 及 ZD958 单株根长分别为 333.1 m 及 309.3 m, 乳熟期后两品种单株根长迅速下

降, 且 LD981 下降速度较快。增密显著降低两品种除拔节期外各生育时期单株根长, 且 LD981 降低幅度大于 ZD958, 分别降低 23.7% (V12)、24.0% (VT)、24.6% (R3) 及 24.9% (R6), ZD958 分别降低 17.3% (V12)、16.5% (VT)、12.8% (R3) 及 19.4% (R6)。



V6: 拔节期; V12: 大口期; VT: 抽雄期; R3: 乳熟期; R6: 完熟期。下同
V6: 6th leaf stage; V12: 12th leaf stage; VT: Tasseling stage; R3: Milk stage; R6: Maturity. The same as below

图 1 夏玉米根系生物量及根冠生物量变化动态

Fig. 1 Dynamics of root biomass and root/shoot in biomass of summer maize

根长密度是用来表示单位土壤体积根量多少的指标,相同密度条件下根长密度变化趋势与根长一致(图 2)。增加种植密度,尽管单株根长降低,但由于单株所占土地面积减少,根长密度显著提高,2014 年试验中,LD981 根长密度在拔节期、大口期、抽雄期、乳熟期及晚熟期分别增加 54.3%、18.6%、18.2%、17.1% 及 16.8%; ZD958 分别增加 49.5%、28.5%、29.8%、35.6% 及 25.3%。

2.4 根系表面积及活跃吸收面积

两品种根系表面积均随着生育进程呈先增后降变化趋势,于抽雄期取得最大值(图 3),两年试验结果一致。低密度条件下,抽雄期前 LD981 表面积大于 ZD958,且在抽雄期达到显著水平($P < 0.05$);抽雄期后 LD981 根系表面积下降速度大于 ZD958,乳熟期两品种差异不显著,完熟期 LD981 显著低于 ZD958 ($P < 0.05$)。增密显著降低两品种除拔节期外各生育时期根系表面积,且对 LD981 影响较大,2014 年大口期、抽雄期、乳熟期及完熟期 LD981 分别降低 13.3%、14.7%、17.4% 及 29.0%,ZD958 分别降低 9.8%、

9.7%、13.6% 及 18.6%。D2 处理下,抽雄前两品种根系表面积差异不显著,但在乳熟期及完熟期 LD981 显著低于 ZD958。

活跃吸收面积表示根系把吸附在根系表面的物质转移到细胞内的情况,可反映养分的吸收与转运能力。两品种根系活跃吸收表面随生育时期及密度的增加变化趋势与表面积一致,但两品种在两密度下差异情况与表面积略有不同(图 3)。D1 下,LD981 活跃吸收面积在抽雄期前大于 ZD958,均未达到显著水平;抽雄期后 LD981 活跃吸收面积下降幅度较大,导致在乳熟期及完熟期显著低于 ZD958。D2 下,除拔节期外 ZD958 活跃吸收面积均显著大于 LD981。

2.5 单株叶面积及根冠面积比

两品种单株叶面积随生育进程呈单峰曲线变化,均在抽雄期达到最大值(图 4)。增密显著降低两品种绿叶面积,2014 年 LD958 与 ZD958 抽雄期分别降低 7.9% 及 4.0%。与抽雄期单株绿叶面积相比,LD981 成熟期 D1 及 D2 条件下,降幅分别为

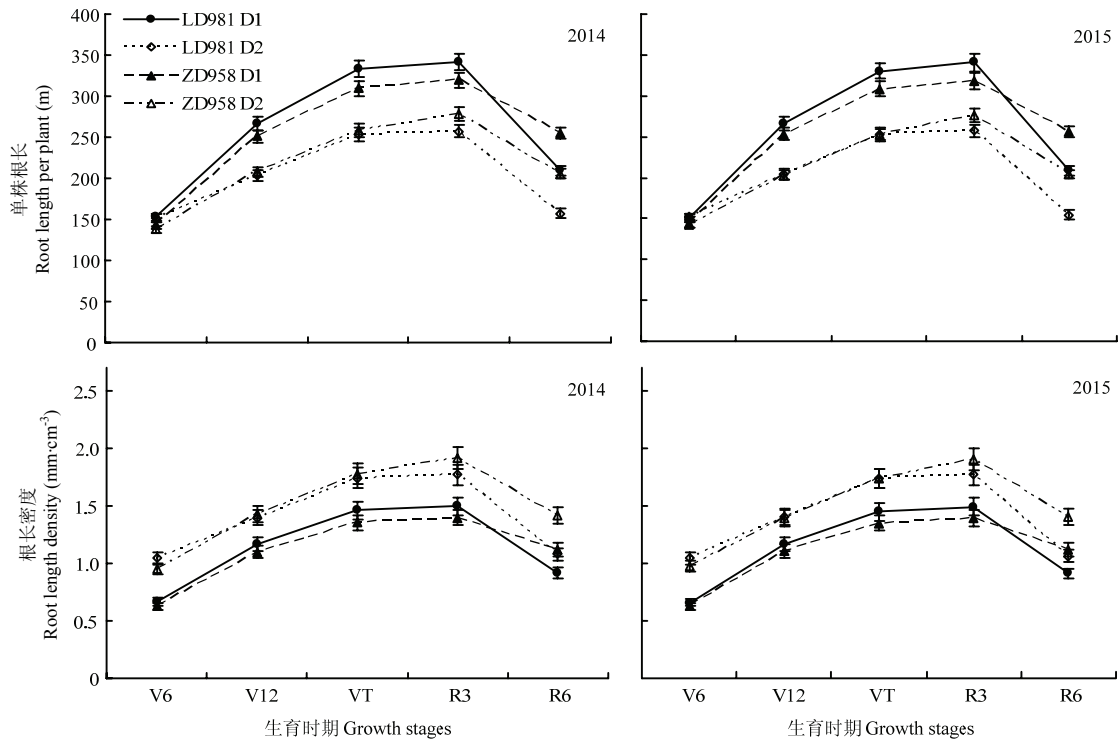


图 2 夏玉米单株根长及根长密度的动态变化

Fig. 2 Dynamics of root length per plant and root length density of summer maize

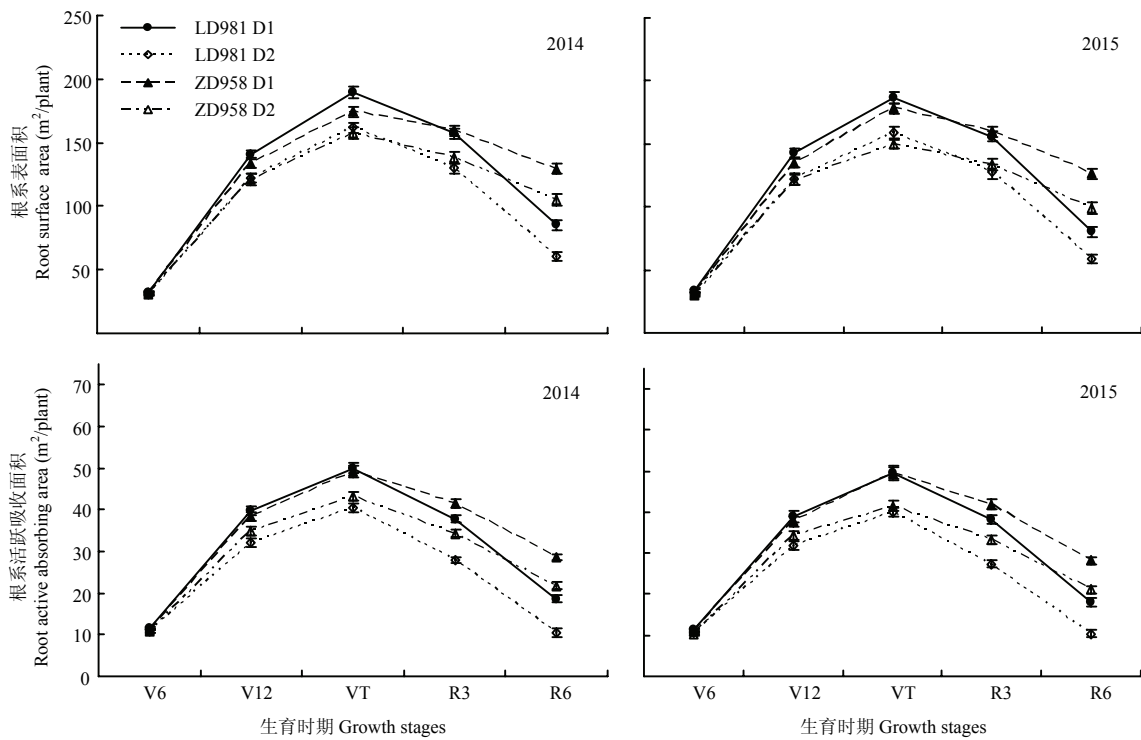


图 3 夏玉米根系表面积及活跃吸收面积动态变化

Fig. 3 Dynamics of root surface and active absorbing area of summer maize

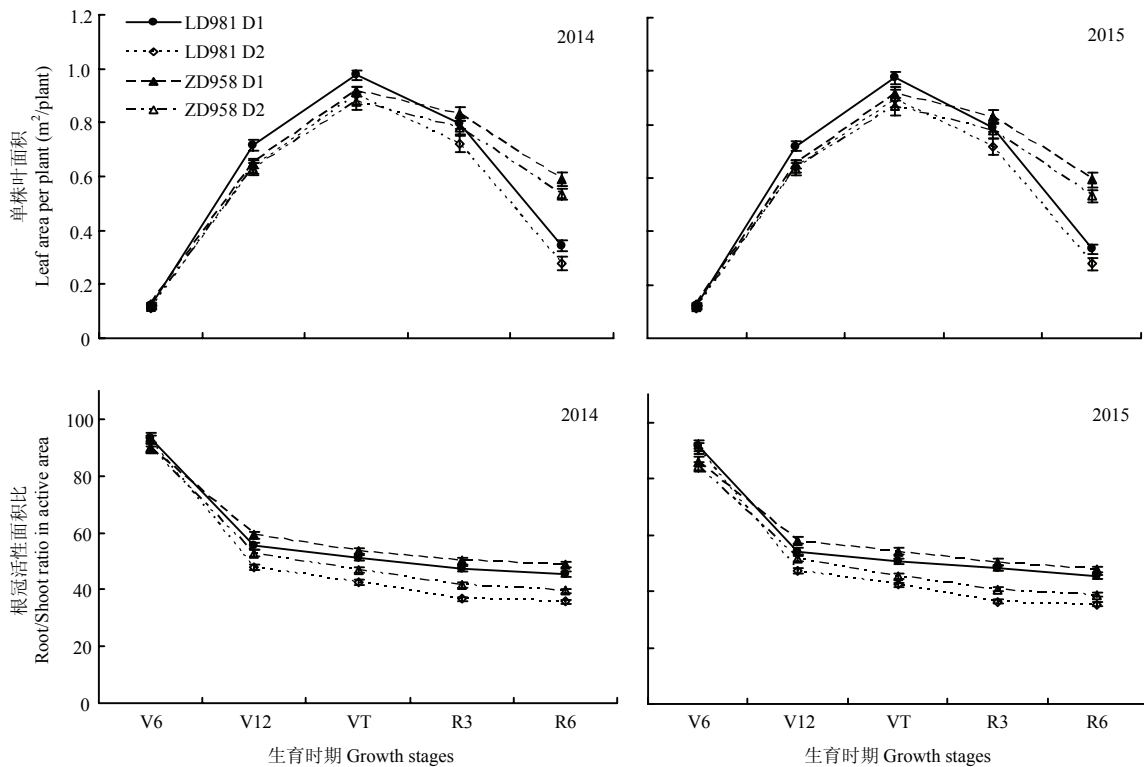


图 4 夏玉米单株叶面积及根冠活性面积比的动态变化

Fig. 4 Dynamics of leaf area per plant and root/shoot ratio in active area of summer maize

64.9%及 69.2%，ZD958 分别为 35.7%及 39.4%，说明增加种植密度加速了叶片衰老进程，且对 LD981 影响较大。

根冠活性面积比为单株根系活跃面积与冠层绿叶面积之比，反应根层与冠层活性的相关性。除拔节期外，两种植密度下，ZD958 根冠活性面积比均显著高于 LD981（图 4）。增密显著降低两品种的根冠活性面积比，2014 年试验中，LD981 抽雄期与完熟期分别降低 16.8%及 21.7%，ZD958 分别降低 13.0%及 19.0%，说明随生育进程的推进，根层较冠层衰老速度快，且根层活性受增密影响大于地上部。

2.6 净光合速率

随生育进程推进夏玉米开花后穗位叶净光合速率呈先增后降趋势，在灌浆期（R2）取得最大值，各处理表现趋势一致（图 5）。D1 条件下，灌浆期前 LD981 穗位叶净光合速率略高于 ZD958；灌浆期后低于 ZD958，且在乳熟期与蜡熟期显著低于 ZD958（ $P < 0.05$ ），两年分别较 ZD958 低 7.3%（R3）、31.2%（R5）及 8.0%（R3）、29.4%（R5）；完熟期 LD981 穗位

叶完全干枯，不再进行光合作用，而 ZD958 还保持相对较高的光合速率。增密显著降低两品种净光合速率，灌浆期 LD981 净光合速率降低 9.97%，ZD958 降低 6.48%。D2 下，ZD958 各生育时期净光合速率均高于 LD981，且在乳熟期后达到显著水平（ $P < 0.05$ ），说明 ZD958 花后光合高值持续期较长，衰老缓慢，且受增密影响小。

2.7 氮素吸收与利用效率

由表 2 可以看出，两密度下，LD981 单株氮素积累量均显著高于 ZD958（ $P < 0.05$ ），D1 下高 5.4%，D2 下高 3.6%；增密显著降低夏玉米单株氮素积累量，LD981 降低 13.4%，ZD958 降低 12.0%。植株氮素积累主要由土壤氮及肥料氮组成，LD958 吸收氮素 25.8%来自肥料氮，74.2%来自土壤；ZD958 29.6%来自肥料氮，70.4%来自土壤。两品种植株土壤氮及肥料氮积累量均随密度增密而降低，但肥料氮所占比例不受种植密度增大的影响，LD981 土壤氮及肥料氮分别降低 14.3%及 13.1%，ZD958 分别降低 13.1%及 11.5%。

D1 条件下，ZD958 氮肥回收效率及氮利用效率

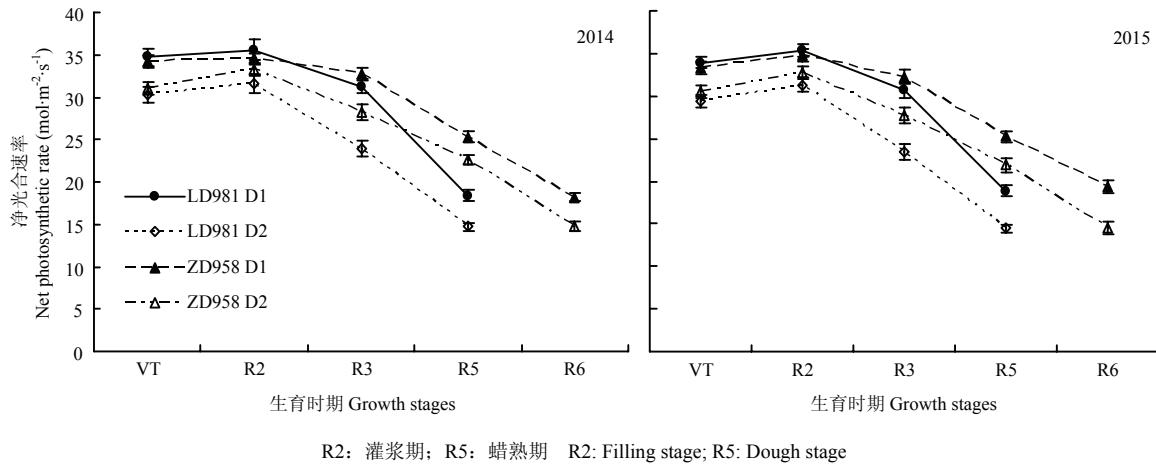


图 5 增密对夏玉米穗位叶净光合速率的影响

Fig. 5 Effects of plant density on the net photosynthetic rate of the ear leaf of summer maize

显著高于 LD981 ($P < 0.05$)，分别高 9.4% 及 4.3%，氮肥偏生产力两者差异不显著；D2 下，ZD958 氮肥回收效率、氮利用效率及氮肥偏生产力分别较 LD981 高 9.8%、14.4% 及 10.4%，且均达到显著水平 ($P < 0.05$)；增加种植密度，两品种肥料氮回收率与氮肥

偏生产力显著提高，氮利用效率显著降低，LD981 肥料氮回收率与氮肥偏生产力分别增加 35.7% 及 16.3%，氮利用效率降低 14.7%，ZD958 肥料氮回收率与氮肥偏生产力分别增加 36.3% 及 29.7%，氮利用效率降低 6.4% (表 2)。

表 2 增密对夏玉米氮素吸收与利用效率的影响

Table 2 Effects of plant density increase on N accumulation and use efficiency of summer maize

年份 Year	处理 Treatment	氮素积累量 NAA (g/plant)	肥料氮 DADF (g/plant)	土壤氮 NADS (g/plant)	肥料氮比例 DPDF (%)	肥料氮回收率 NRR (%)	氮肥偏生产力 NPFP (kg·kg ⁻¹)	氮利用效率 NUE (%)
2014	LD981D1	4.32a	1.12b	3.20a	25.87b	32.59d	57.54c	45.69b
	LD981D2	3.74c	0.96d	2.78c	25.78b	44.23b	66.90b	38.99c
	ZD958D1	4.10b	1.22a	2.88b	29.82a	35.64c	56.97c	47.66a
	ZD958D2	3.61d	1.06c	2.55d	29.33a	48.57a	73.88a	44.61b
2015	LD981D1	4.28a	1.11b	3.17a	25.93b	32.36d	56.36c	45.17b
	LD981D2	3.72c	0.94d	2.78c	25.27b	43.12b	64.75b	37.95c
	ZD958D1	4.06b	1.20a	2.86b	29.56a	34.99c	55.95c	47.27a
	ZD958D2	3.56d	1.05c	2.51d	29.49a	48.17a	73.52a	45.02b

NAA: 氮素积累量; NADF: 肥料氮; DADS: 土壤氮; NRR: 肥料氮回收率; DPDF: 肥料氮比例; NPFP: 氮肥偏生产力; NUE: 氮利用效率
 NAA: Nitrogen accumulation amount; NADF: N amount derived from fertilizer; DADS: N amount derived from soil; NRR: N recovery rate; DPDF: N proportion derived from fertilizer; NPFP: N partial factor productivity; NUE: N use efficiency

3 讨论

提高种植密度是现代农业生产中提高玉米单产的重要措施之一^[2]。然而增加密度在提高群体产量的同时往往导致株间对光、肥、水的竞争，使植株冠层及

根系生长发育均受到限制，单株产量降低。本试验采用立柱栽培^[25-26]形式，充分模拟大田试验单株所占面积，较好地分析根系对养分的吸收情况，结果表明，增加种植密度可显著提高夏玉米群体产量，但两品种单株产量在高密度条件下均显著降低。前人研究^[11]指

出,不同密度条件下地上部与根系的消长变化趋势相同,各生育时期根冠比没有显著差异;也有研究指出增加种植密度玉米根冠比降低^[27]。本研究发现,增加种植密度两品种单株根系与地上部均减小,根冠质量比略有下降,但均未达到显著水平。EQUIZA 等^[28]认为用根/冠面积关系能更好地表征植物与其环境之间的功能关系,并提出根表面积×根系吸收速率与叶面积×光合速率成正比。对两品种单株根系活跃吸收面积与绿叶面积进行分析发现,增密对根系活跃吸收面积影响显著高于对绿叶面积的影响,造成根冠面积比显著降低,这与王新兵^[29]等在大田条件下研究结果一致;同时耐密型品种 ZD958 根冠面积比在不同种植密度条件下均显著高于 LD981。这可能是为了满足高密度条件下植株对水、肥的需求,进而在高密度下仍保持较高产量水平。

根系是固定植株并从土壤中吸收和运输水分养分的重要器官^[30],其形态^[31]和生理特性^[32]与植株氮素吸收密切相关。前人研究表明,地上部生物量积累^[33]、绿叶面积^[34]、氮素积累量^[11, 35]与根量成极显著正相关; JACKSON 等^[36]研究指出,氮素的利用效率取决于根系吸收氮的范围和活性,增加根系与土壤的接触面积、增强花后根的寿命和穿透能力可以增强植物对氮素的吸收能力,提高氮素吸收效率^[37-38]。根系活跃吸收面积能在一定程度上客观反映根系活力状况^[39]。本研究表明,两品种单株籽粒产量与植株地上部氮素积累量均随种植密度的增加而减小,这与其根重、根长及根系吸收面积的减小有关。对比两品种根系特性不难发现,高密度条件下, ZD958 具有根系活性高、根系活力高值持续期长,后期根系衰老速度慢等特点,从而吸收更多的水分与养分,满足籽粒生长期对氮素的需求,获得较高的籽粒产量。

玉米吸收的氮素来源于肥料和环境。王小彬等^[40]认为成熟期玉米植株吸收的氮素 60%来自土壤, 40%来自肥料;而潘晓丽等^[41]指出,夏玉米吸收肥料氮与土壤氮的比例接近 1:1,随着土壤肥力水平提高玉米吸收肥料氮比例下降。本试验采用 ¹⁵N 示踪技术,结果表明植株地上部吸收氮素 69.18%—75.43%来自土壤, 24.57%—30.82%来自肥料,与前人研究结果略有出入,这可能与土壤肥力及施氮量有关;与低密度相比,增加种植密度并没有显著提高两品种吸收肥料氮所占比例,但显著提高两品种肥料氮回收率,这主要是由于根系吸收土壤氮量受密度影响大于肥料氮,这可能与根系的分布对增密响应、调节有关。

宋海星等^[39]研究表明,当玉米根系生长空间受到限制时,根系会主动调节其生理特性,改变其形态结构与空间分布,而根系空间分布与土壤中氮素的耦合情况又和根系氮素吸收能力密切相关^[42]。

植株的生长发育是冠层与根系协调发展的结果,由于两者功能和所处环境不同,在水分和无机及有机营养的供求关系上既相互依赖又互相影响。前人对冠层或根层决定植株氮素吸收的研究指出,在氮素缺乏时根系大小并不是影响氮素吸收的限制因素^[11],在供氮充足的条件下,植株吸氮量受地上部生长需求作调节^[16, 43]。本研究表明,两种植密度下, ZD958 植株氮素积累总量、单株生物量均低于 LD981,但在高密度下差异较小,说明耐密型品种高密度下发达的根系有利于减轻种植密度对单株生长发育的影响,保证了作物对氮素的有效吸收,维持较高的单株产量水平,但却不是决定地上部氮素吸收量的关键因素。同时,植株氮素吸收量并不是决定籽粒产量的主要限制因素,本试验中,高密度下, ZD958 虽然氮素积累量较低,但其氮利用效率及氮肥偏生产力显著高于 LD981,这与其籽粒库容较高,库调节能力较强有关。

4 结论

高密度下,耐密型品种 ZD958 在整个生育期的根系生物量、根长、根系总面积、根冠活性面积比等显著高于不耐密品种 LD981,且后期根系活力强,有效延长了根系功能期,有利于氮素吸收及获得较高的单株籽粒产量; ZD958 植株氮素积累量低于 LD981,但高密度下因其较高的籽粒库容及较强的库调节能力,其氮利用效率及氮肥偏生产力显著高于 LD981。因此,高密度条件下,耐密型品种可以依靠其对高密植条件的适应能力维持相对较高的单株产量,增加群体籽粒产量。

References

- [1] 赵久然,王荣焕. 美国玉米持续增产的因素及其对我国的启示. 玉米科学, 2009, 17(5): 156-159.
ZHAO J R, WANG R H. Factors promoting the steady increase of American maize production and their enlightenments for China. *Journal of Maize Sciences*, 2009, 17(5): 156-159. (in Chinese)
- [2] 陈传永,侯玉虹,孙锐,朱平,董志强,赵明. 密植对不同玉米品种产量性能的影响及其耐密性分析. 作物学报, 2010, 36(7): 1153-1160.

- CHEN C Y, HOU Y H, SUN R, ZHU P, DONG Z Q, ZHAO M. Effects of planting density on yield performance and density-tolerance analysis for maize hybrids. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(7): 1153-1160. (in Chinese)
- [3] TOKATLIDIS I S, KOUTROUBAS S D. A review of maize hybrids' dependence on high plant populations and its implications for crop yield stability. *Field Crops Research*, 2004, 88(2/3): 103-114.
- [4] 段民孝. 从农大 108 和郑单 958 中得到的玉米育种的启示. *玉米科学*, 2005, 13(4): 49-52.
- DUAN M X. Some advice on corn breeding obtained from the elite of varieties of Nongda 108 and Zhengdan 958. *Journal of Maize Sciences*, 2005, 13(4): 49-52. (in Chinese)
- [5] 陈传永, 侯海鹏, 李强, 朱平, 张振勇, 董志强, 赵明. 种植密度对不同玉米品种叶片光合特性与碳、氮变化的影响. *作物学报*, 2010, 36(5): 871-878.
- CHEN C Y, HOU H P, LI Q, ZHU P, ZHANG Z Y, DONG Z Q, ZHAO M. Effects of planting density on photosynthetic characteristics and changes of carbon and nitrogen in leaf of different corn hybrids. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(5): 871-878. (in Chinese)
- [6] 谢振江, 李明顺, 李新海, 张世煌. 密度压力下玉米杂交种农艺性状与产量相关性研究. *玉米科学*, 2007, 15(4): 100-104.
- XIE Z J, LI M S, LI X H, ZHANG S H. Study on relativity between yields and agronomic traits of major maize hybrids under different density. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(4): 100-104. (in Chinese)
- [7] 吴志勇, 丁世斌, 黄亚利, 李春, 叶新. 不同密度和化控量对制种玉米产量及农艺性状影响的研究. *新疆农业科学*, 2006(S1): 85-87.
- WU Z Y, DING S B, HUANG Y L, LI C, YE X. The effect of different plant density and the amount of chemically-manipulated on the yield and agronomic traits of corn for seed. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2006(S1): 85-87. (in Chinese)
- [8] 王法宏, 王旭清, 刘素英, 王晓理. 根系分布与作物产量的关系研究进展. *山东农业科学*, 1997(4): 48-51.
- WANG F H, WANG X Q, LIU S Y, WANG X L. The latest progress on the relation between root distribution and crop yield. *Shandong Agricultural Sciences*, 1997(4): 48-51. (in Chinese)
- [9] 春亮, 陈范骏, 张福锁, 米国华. 不同氮效率玉米杂交种的根系生长、氮素吸收与产量形成. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(5): 615-619.
- CHUN L, CHEN F J, ZHANG F S, MI G H. Root growth, nitrogen uptake and yield formation of hybrid maize with different N efficiency. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2005, 11(5): 615-619. (in Chinese)
- [10] SATTELMACHER B, KLOTZ F, MARSCHNER H. Influence of the nitrogen level on root growth and morphology of two potato varieties differing in nitrogen acquisition. *Plant and Soil*, 1990, 123(2): 131-137.
- [11] 严云, 廖成松, 张福锁, 李春俭. 密植条件下玉米冠根生长抑制的因果关系. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(2): 257-265.
- YAN Y, LIAO C S, ZHANG F S, LI C J. The causal relationship of the decreased shoot and root growth of maize plants under higher plant density. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2010, 16(2): 257-265. (in Chinese)
- [12] 陈延玲, 吴秋平, 陈晓超, 陈范骏, 张永杰, 李前, 袁力行, 米国华. 不同耐密性玉米品种的根系生长及其对种植密度的响应. *植物营养与肥料学报*. 2012, 18(1): 52-59.
- CHEN Y L, WU Q P, CHEN X C, CHEN F J, ZHANG Y J, LI Q, YUAN L X, MI G H. Root growth and its response to increasing planting density in different maize hybrids. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2012, 18(1): 52-59. (in Chinese)
- [13] 戴俊英, 鄂玉江, 顾慰连. 玉米根系的生长规律及其与产量关系的研究 II. 玉米根系与叶的相互作用及其与产量的关系. *作物学报*, 1988, 14(4): 310-314.
- DAI J Y, E Y J, GU W L. The research about the root growth rule of maize and its relationship with the yield. II. The interactions between maize root system and leaf and their relationships with the production. *Acta Agronomica Sinica*, 1988, 14(4): 310-314. (in Chinese)
- [14] 管建慧, 郭新宇, 刘洋, 刘克礼, 王纪华, 郭小东. 不同密度处理下玉米根系干重空间分布动态的研究. *玉米科学*, 2007, 15(4): 105-108.
- GUAN J H, GUO X Y, LIU Y, LIU K L, WANG J H, GUO X D. Study on dynamic variation of root dry weight space distribution on different densities of maize. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(4): 105-108. (in Chinese)
- [15] 宋日, 刘利, 吴春胜, 马丽艳. 根系生长空间对玉米生长和养分吸收的影响. *西北农林科技大学学报*, 2009, 37(6): 58-64.
- SONG R, LIU L, WU C S, MA L Y. The effect of root growth space on maize growth and nutrient absorption. *Journal of Northwest A&F University*, 2009, 37(6): 58-64. (in Chinese)
- [16] JIANG W S, WANG K J, WU Q P, DONG S T, LIU P, ZHANG J W. Effects of narrow plant spacing on root distribution and physiological nitrogen use efficiency in summer maize. *The Crop Journal*, 2013, 1(1): 77-83.
- [17] FEIL B, THIRAPORN R, GEISLER G. Root traits of maize seedlings-indicators of nitrogen efficiency? *Plant and Soil*, 1990, 123(2): 155-159.
- [18] SCHENK M K. Regulation of nitrogen uptake on the whole plant

- level. *Plant and Soil*, 1996, 181(1): 131-137.
- [19] GABRIELLE B, DENOROY P, GOSSE G, ANDERSEN M N. Development and evaluation of a CERES-type model for winter oilseed rape. *Field Crops Research*, 1998, 57(1): 95-111.
- [20] 齐文增, 刘惠惠, 李耕, 邵立杰, 王飞飞, 刘鹏, 董树亭, 张吉旺, 赵斌. 超高产夏玉米根系时空分布特性. *植物营养与肥料学报*, 2012, 18(1): 69-76.
- QI W Z, LIU H H, LI G, SHAO L J, WANG F F, LIU P, DONG S T, ZHANG J W, ZHAO B. Temporal and spatial distribution characteristics of super-high-yield summer maize root. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2012, 18(1): 69-76. (in Chinese)
- [21] 王敬峰, 刘鹏, 赵秉强, 董树亭, 张吉旺, 赵明, 杨吉顺, 李耕. 不同基因型玉米根系特性与氮素吸收利用的差异. *中国农业科学*, 2011, 44(4): 699-707.
- WANG J F, LIU P, ZHAO B Q, DONG S T, ZHANG J W, ZHAO M, YANG J S, LI G. Comparison of root characteristics and nitrogen uptake and use efficiency in different corn genotypes. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(4): 699-707. (in Chinese)
- [22] 马存金, 刘鹏, 赵秉强, 张善平, 冯海娟, 赵杰, 杨今胜, 董树亭, 张吉旺, 赵斌. 施氮量对不同氮效率玉米品种根系时空分布及氮素吸收的调控. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(4): 845-859.
- MA C J, LIU P, ZHAO B Q, ZHANG S P, FENG H J, ZHAO J, YANG J S, DONG S T, ZHANG J W, ZHAO B. Regulation of nitrogen application rate on temporal and spatial distribution of roots and nitrogen uptake in different N use efficiency maize cultivars. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2014, 20(4): 845-859. (in Chinese)
- [23] 齐伟, 张吉旺, 王空军, 刘鹏, 董树亭. 干旱胁迫对不同耐旱性玉米杂交种产量和根系生理特性的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(1): 48-52.
- QI W, ZHANG J W, WANG K J, LIU P, DONG S T. Effects of drought stress on the grain yield and root physiological traits of maize varieties with different drought tolerance. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(1): 48-52. (in Chinese)
- [24] 邹琦. *植物生理生化实验指导*. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- ZOU Q. *Guide to Physiological and Biochemical Experiments*. Beijing: China Agricultural Press, 1995. (in Chinese)
- [25] 王空军, 郑洪建, 刘开昌, 张吉旺, 董树亭, 胡昌浩. 我国玉米品种更替过程中根系时空分布特性的演变. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 472-475.
- WANG K J, ZHENG H J, LIU K C, ZHANG J W, DONG S T, HU C H. Evolution of maize root distribution in space-time during maize varieties replacing in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(4): 472-475. (in Chinese)
- [26] 吴永成, 王志敏, 周顺利. ¹⁵N 标记和土柱模拟的夏玉米氮肥利用特性研究. *中国农业科学*, 2011, 44(12): 2446-2453.
- WU Y C, WANG Z M, ZHOU S L. Studies on the characteristics of nitrogen fertilizer utilization in summer maize based on techniques of soil column and ¹⁵N-label. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(12): 2446-2453. (in Chinese)
- [27] 刘镜波, 王小林, 张岁岐, 张仁和, 薛吉全. 有机肥与种植密度对旱作玉米根系生长及功能的影响. *水土保持通报*, 2011, 31(6): 32-36, 41.
- LIU J B, WANG X L, ZHANG S Q, ZHANG R H, XUE J Q. Effect of organic fertilizer and planting density on root growth and functions of maize in dry land. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2011, 31(6): 32-36, 41. (in Chinese)
- [28] EQUIZA M A, MIRAVE J P, TOGNETTI J A. Morphological, anatomical and physiological responses related to differential shoot vs. root growth inhibition at low temperature in spring and winter wheat. *Annals of Botany*, 2001, 87(1): 67-76.
- [29] 王新兵, 侯海鹏, 周宝元, 孙雪芳, 马玮, 赵明. 条带深松对不同密度玉米群体根系空间分布的调节效应. *作物学报*, 2014, 40(12): 2136-2148.
- WANG X B, HOU H P, ZHOU B Y, SUN X F, MA W, ZHAO M. Effect of strip subsoiling on population root spatial distribution of maize under different planting densities. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(12): 2136-2148. (in Chinese)
- [30] FITTER A. Characteristics and functions of root systems//Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U. *Plant Roots: The Hidden Half*. 3rd ed. New York: Marcel Dekker Inc, 2002: 15-32.
- [31] 王艳, 米国华, 陈范骏, 张福锁. 玉米氮素吸收的基因型差异及其根系形态的相关性. *生态学报*, 2003, 23(2): 297-302.
- WANG Y, MI G H, CHEN F J, ZHANG F S. Genotypic differences in nitrogen uptake by maize inbred lines and its relation to root morphology. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 297-302. (in Chinese)
- [32] 杨明, 陈历儒. 氮素对油菜根系生长和产量形成的影响. *西北农业学报*, 2010, 19(4): 66-69.
- YANG M, CHEN L R. Effect of nitrogen on root growth and yield formation of rape. *Acta Agriculture Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, 19(4): 66-69. (in Chinese)
- [33] 刘胜群, 宋凤斌, 王燕. 玉米根系性状与地上部性状的相关性研究. *吉林农业大学学报*, 2007, 29(1): 1-6.
- LIU S Q, SONG F B, WANG Y. Correlations between characters of roots and those of aerial parts of maize varieties. *Journal of Jilin*

- Agricultural University*, 2007, 29(1): 1-6. (in Chinese)
- [34] WANG Y, MI G H, CHEN F J, ZHANG J H, ZHANG F S. Response of root morphology to nitrate supply and its contribution to nitrogen uptake in maize. *Journal of Plant Nutrition*, 2004, 27(12): 2189-2202.
- [35] 任万军, 杨文钰, 伍菊仙, 樊高琼, 杨振华. 水稻栽后植株氮素积累特征及其与根系生长的关系. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(5): 765-771.
- REN W J, YANG W Y, WU J X, FAN G Q, YANG Z H. Characteristics of nitrogen accumulation and its relationship with root growth of rice after transplanting. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2007, 13(5): 765-771. (in Chinese)
- [36] JACKSON W A, PAN W L, MOLL R H. Uptake, translocation, and reduction of nitrate. *Biochemical Basis of Plant Breeding*, 1986, 2: 73-108.
- [37] GREGORY P J, BROWN S C. Root growth, water use and yield of crops in dry environments: Wheat characters are desirable. *Aspects of Applied Biology*, 1989, 22: 234-243.
- [38] BENGOUGH A G, BRANSBY M F, HANS J, MCKENNA S J, ROBERTS T J, VALENTINE T A. Root responses to soil physical conditions: Growth dynamics from field to cell. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(2): 437-447.
- [39] 宋海星, 李生秀. 玉米生长空间对根系吸收特性的影响. *中国农业科学*, 2003, 36(8): 899-904.
- SONG H X, LI S X. Effects of root growing space of maize on its absorbing characteristics. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(8): 899-904. (in Chinese)
- [40] 王小彬, 蔡典雅, 张镜清, 高绪科. 旱地玉米 N 吸收及其 N 肥利用率研究. *中国农业科学*, 2001, 34(2): 179-186.
- WANG X B, CAI D Y, ZHANG J Q, GAO X K. Nitrogen uptake by corn and N recovery in grain in dry farmland. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34(2): 179-186. (in Chinese)
- [41] 潘晓丽, 林治安, 袁亮, 温延臣, 赵秉强. 不同土壤肥力水平玉米氮素吸收和利用的研究. *中国土壤与肥料*, 2013(1): 8-13.
- PAN X L, LIN Z A, YUAN L, WEN Y C, ZHAO B Q. Nitrogen uptake and use of summer maize under different soil fertility levels. *Soils and Fertilizer Sciences in China*, 2013(1): 8-13. (in Chinese)
- [42] 范霞, 张吉旺, 任佰朝, 李霞, 赵斌, 刘鹏, 董树亭. 不同株高夏玉米品种的氮素吸收与利用特性. *作物学报*, 2014, 40(10): 1830-1838.
- FAN X, ZHANG J W, REN B Z, LI X, ZHAO B, LIU P, DONG S T. Nitrogen uptake and utilization of summer maize hybrids with different plant heights. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(10): 1830-1838. (in Chinese)
- [43] WANG H, INUKAI Y, YAMAUCHI A. Root development and nutrient uptake. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2006, 25(3): 279-301.

(责任编辑 杨鑫浩)