

密植对玉米叶片下垂特征的影响

宁芳芳 高雅 黄收兵 王媛媛 杨国娥 王璞 廖树华*

(中国农业大学 农学院,北京 100193)

摘要 为构建玉米密植高产群体结构建立评价指标、提供理论依据,以‘先玉 335’与‘浚单 20’为供试品种,分别设置 67 500 和 97 500 株/hm² 2 个密度处理,分析 3 种不同冠层叶片的下垂系数:冠层(a_1),冠层中部(叶长 > 60 cm, a_2),冠层底部与上部(叶长 ≤ 60 cm, a_3)。结果表明:叶片下垂距离与叶长存在显著的线性关系。下垂系数 a_1 、 a_2 与穗三叶茎叶夹角, a_1 、 a_2 和 a_3 与穗位以上叶片之间存在显著负相关关系,下垂系数与千粒重和秃尖长呈显著负相关。‘先玉 335’在 2 个密度间的 a_2 相差 0.13、其他下垂系数相差均 < 0.04;2 个品种的 a_3 值均 < a_1 与 a_2 ,说明叶长 < 60 cm 的叶片较易下垂,叶片相对平展;且 3 种叶片下垂线性回归关系中, R^2 值(决定系数)均随密度增加相应降低,同一密度下‘先玉 335’叶片 R^2 值较‘浚单 20’小,说明‘浚单 20’叶片形态特征保持能力较‘先玉 335’强、下垂关系较稳定,可在密植条件下进一步提高产量。因此,玉米叶片下垂系数能够反映冠层叶片形态结构特征,耐密品种能够通过调节冠层叶片下垂特征以缓解增密对群体带来的不利影响。

关键词 玉米; 品种; 密度; 叶片形态; 下垂系数; 产量

中图分类号 S513

文章编号 1007-4333(2019)06-0017-09

文献标志码 A

Effects of increased plant density on maize leaf drooping characteristic

NING Fangfang, GAO Ya, HUANG Shoubing, WANG Yuanyuan,

YANG Guoe, WANG Pu, LIAO Shuhua*

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract In order to establish evaluation indexes of leaf canopy of high yielding maize population and theoretical basis,a field experiment was conducted including two maize hybrids ‘Xianyu 335’ and ‘Xundan 20’ with two planting densities of 67 500 and 97 500 plants/hm², respectively. Regression analysis method was used to calculate the leaf droop coefficient of three different canopy layer including the whole canopy (a_1), middle canopy (Leave length > 60 cm, a_2),and the bottom and the upper of canopy (Leave length ≤ 60 cm, a_3). The results showed that there was a significant linear relationship between the leaf drooping distance and leaf length. The a_1 , a_2 of leave regression relationships were negatively and significantly correlated with leaf angles at the middle canopy leaves,and a_1 , a_2 and a_3 were negatively and significantly correlated with that of upper canopy leaves. The drooping coefficient is negatively and significantly associated with the thousand kernel weight and bareness. The a_2 of ‘Xianyu 335’ increased by 0.13 with the increasing of planting density,while other drooping coefficient differences were less than 0.04. The a_3 values of two varieties were smaller than a_1 and a_2 , indicating leaves with a length less than 60 cm drooped more easily and the leaves that flat. Among the drooping leave linear regression relationships, the coefficient R^2 (decision coefficient) decreased with the increasing of planting density. At the same planting density, ‘Xianyu 335’ had a smaller R^2 than ‘Xundan 20’ indicating that ‘Xundan 20’ had a high capacity for maintaining leaf morphology, thus increased grain yield. In conclusion,the leaf drooping characteristic could reflect the changes of leaf morphology in space and time as well as the effects of high planting density. Adjusting leaf drooping characteristic is very important for high yielding variety to adapt high planting density.

Keywords maize; variety; density; leaf morphology; leaf drooping coefficient; yield

收稿日期: 2018-06-21

基金项目: “十三五”国家重点研发项目(2017YFD0300603);国家公益性行业(农业)科研专项(201203031)

第一作者: 宁芳芳,硕士研究生,E-mail: 1759724806@qq.com

通讯作者: 廖树华,副教授,主要从事作物栽培信息技术与作物模型研究,E-mail: sergzl@cau.edu.cn

由于我国人口将在 2033 年达到 15 亿峰值,为满足对粮食的巨大需求、保证粮食安全,在未来 20 年里,粮食产量至少要增加 35%^[1]。而在有限的耕地面积上增加单位面积产量,主要依赖于优化群体结构^[2-3]。优化的群体结构有助于光和温等资源的高效利用,发挥品种产量潜力^[4]。密植作为增加玉米产量的重要措施之一,易导致冠层结构郁闭,叶片之间重叠严重,光分布不合理,影响植株生长。然而 2017 年的超高产研究结果显示,群体叶面积指数到 7.53 可收获较高的产量^[5]。刘铁宁等^[6]研究发现,密植条件下去除玉米上部 2 片叶可以有效改善冠层内部的光照条件,显著提高产量。因此,确定一个合理的叶面积指数范围对于实现粮食增产非常重要^[7]。植株茎叶夹角和叶向值也是衡量叶片形态结构的重要指标,改变株型可以优化群体光分布特性。在植株物质积累过程中,中部冠层作为生产干物质的主要功能叶,如上部冠层叶片直立,可截获更多的太阳光辐射,此时增加群体密度可显著提高作物光照利用率,缓解群体内部结构郁闭^[8-10]。有研究发现,较高密度下,玉米群体吐丝期冠层底部透光率可低于 10%,穗位层透光率为 12.56%~17.87%^[11-12];在玉米高产试验研究中发现群体底部透光率为 1.1%,而穗位层透光率为 3.7%^[5]。而徐克章等^[13]研究表明穗位层透光率在 20%~30%较为适宜,说明随着品种不断改良,玉米冠层对光照的耐受性增强。而紧凑型品种与平展型品种相比,紧凑型玉米品种叶片之间相互作用较小、光分布更合理、耐密性更强,可显著提高产量^[14]。

因此,在玉米密植增产的研究中必须将品种、密度以及其对冠层形态结构的影响作为主要研究对象,结合植株个体和群体特征,深入研究增加密度对玉米叶片空间形态结构的影响,进一步优化冠层结构将有利于提高籽粒产量。目前,国内外对玉米冠层叶片下垂特征的研究较少。本研究以‘先玉 335’与‘浚单 20’为试验材料,设置 2 个密度,67 500 和 97 500 株/hm²,通过测定叶片下垂特征,分析不同位层叶片下垂系数关系,对玉米冠层叶片形态结构作进一步研究,旨在为夏玉米密植高产群体构建提供重要参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

于 2016 年在中国农业大学吴桥试验站

(37°41′02″N,116°37′23″E)进行。试验站位于河北省沧州市,地处黑龙港流域中部,轻壤土质地。该地区以一年两熟(冬小麦-夏玉米)种植制度为主。在 2016 年玉米整个生育期中,总降雨量为 556 mm;有效积温总和为 1 753 °C,其中播种到拔节期为 475 °C,拔节期到大口期为 291 °C,大口期到吐丝期为 127 °C,吐丝期到灌浆中期为 408 °C,灌浆中期到成熟采收为 450 °C;日照时数为 711 h。

1.2 试验设计

试验采用双因素裂区试验,品种为主因素,密度为副因素,每个处理设置 3 次重复。小区面积为 60 m²,行距为 0.6 m。玉米品种选用‘先玉 335’和‘浚单 20’,均设置常规密度 67 500 株/hm² 和高密度 97 500 株/hm²。

表 1 2016 年田间试验处理编号

Table 1 Numbers of treatment tests in 2016

编号 Number	品种 Variety	密度/(株/hm ²) Density
XY4	‘先玉 335’	67 500
XY6	‘先玉 335’	97 500
XD4	‘浚单 20’	67 500
XD6	‘浚单 20’	97 500

施肥措施采用常规高产管理方案:施入氮肥以尿素中纯 N 计 180 kg/hm²(基肥与追肥质量比为 1:2);磷钾肥以基肥形式 1 次施入,其中,磷肥以重过磷酸钙中 P₂O₅ 计 105 kg/hm²、钾肥以 K₂SO₄ 中 K₂O 计 120 kg/hm²。于 6 月 13 日采用人工双粒点播,3 叶期定苗。

1.3 田间调查与数据分析

测定指标与方法:根据玉米生长状况确定发育进程的各个时期,测定关键生育期叶面积,3 叶期、拔节期、9 叶期、大口期、吐丝期、灌浆中期与成熟期;植株形态特征采用定株测量,每个小区选取有代表性 4 株挂牌标记,从 3 叶期开始,隔天测量叶片的长、宽和叶基部到叶片最高点之间的距离(即为下垂距离),计算叶片长宽比绘制变化曲线;测量吐丝期 6~16 片叶茎叶夹角(即为植株茎秆与叶片主脉之间的夹角),计算叶向值;吐丝期后每隔 5 d 调查记录叶片的枯萎情况,以黄叶面积占总叶面积的比例表示,计算叶片衰老指数;成熟期随机选取每个小区除保护行外 4 行,每行 5 m,进行测产及考种,考察

单位面积穗数、穗粒数、千粒重和秃尖长等穗部指标。产量为：实收产量 = 鲜穗重 × 出籽率 × [1 - 含水率] / (1 - 14%)，kg/hm²[15]。

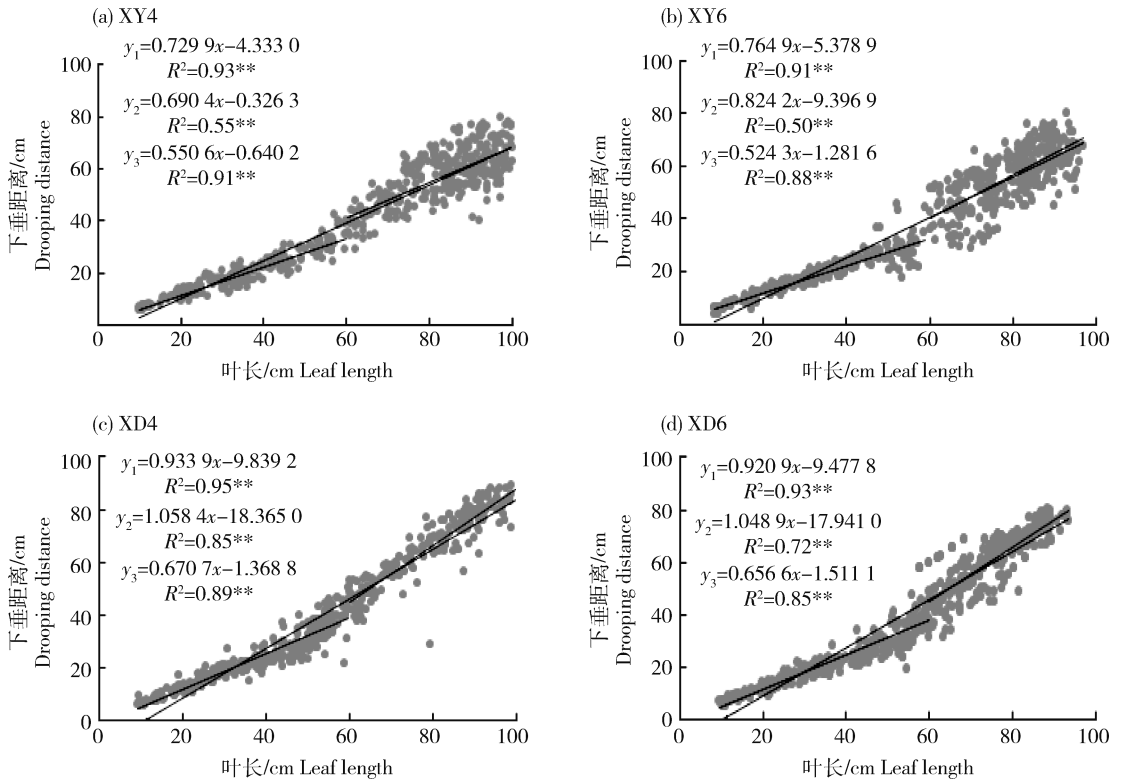
数据分析：采用 Microsoft Excel 2010 进行数据处理与图表绘制，SPSS 17.0 和 SigmaPlot 12.5 软件作统计分析和数据检验。

2 结果与分析

2.1 叶片下垂系数指标建立及增密对其影响

用线性回归方程 $y = ax + b$ 来计算玉米冠层叶

片的下垂系数， x 为叶长、 y 为叶片下垂距离， a 即为叶片下垂系数。如图 1(a)、(b)、(c) 和 (d) 所示，对各处理测得叶长与叶片下垂距离 3 次重复数据综合进行回归分析，结果发现冠层整株回归方程 $y_1 = a_1x + b_1$ ， R^2 系数达 0.9 以上，符合线性关系。线性回归方程中参数 a 越大，表示当叶长增加相同长度时，下垂距离增加的值越大，叶片越直挺。以行距 60 cm 作为叶长临界点，将整株叶片分为叶长 > 60 cm 和 ≤ 60 cm 的 2 类，分别进行回归分析，作线性回归方程 $y_2 = a_2x + b_2$ 和 $y_3 = a_3x + b_3$ 。



XY4, XY6, XD4, XD6 分别表示 ‘先玉 335’ 密度为 67 500 株/hm²、‘先玉 335’ 密度为 97 500 株/hm²、‘浚单 20’ 密度为 67 500 株/hm²、‘浚单 20’ 密度为 97 500 株/hm²，下同。

y_1 为整株叶长与叶片下垂距离的关系；将 60 cm 行间距作为分界点， y_2 为叶长 > 60 cm 时，叶长与叶片下垂距离的关系； y_3 为叶长 ≤ 60 cm 时，叶长与叶片下垂距离的关系。图中各回归方程的显著水平均 < 0.01。

XY4, XY6, XD4 and XD6 represent ‘Xianyu 335’ with the planting density of 67 500 plant/hm², ‘Xianyu 335’ with 97 500 plant/hm², ‘Xundan 20’ with 67 500 plant/hm², ‘Xundan 20’ with 97 500 plant/hm², respectively. The same below.

y_1 represents the relationship of leaf length and leaf sagging distance for all the leaves; y_2 represents the relationship leaf length and leaf sagging distance for leaves with a leaf length longer than 60 cm, and y_3 for leaves less than 60 cm. **, significant at $P < 0.01$.

图 1 品种和密度对叶长与叶片下垂距离关系的影响

Fig. 1 Relationship between leaf length and leaf drooping distance as effect of variety and planting density

比较 2 个品种：‘浚单 20’ 下垂系数 (a_1 、 a_2 和 a_3) 较 ‘先玉 335’ 大，增加密度对于 ‘先玉 335’ 的下垂系数影响较大， a_1 从 0.73 增至 0.76， a_2 从 0.69 增至 0.82， a_3 从 0.55 减至 0.52，‘浚单 20’ 下垂系

数则变化幅度小 (a_1 由 0.93 减至 0.92， a_2 由 1.06 减至 1.05， a_3 为由 0.67 减至 0.66)，因而 ‘浚单 20’ 冠层形态结构较 ‘先玉 335’ 稳定，叶片更加直挺；增加密度，‘先玉 335’ 叶长 > 60 cm 的叶片之间相互交

叠效应增加,而叶长 ≤ 60 cm的叶片下垂系数 a_3 减小,叶片较为平展。从 R^2 值可以看出,叶长 >60 cm的 R^2 值比叶长 ≤ 60 cm的 R^2 值小, R^2 值减小,叶片下垂关系的随机性增加和叶片之间交叠程度增加。

叶片可通过调节不同冠层叶片下垂特征,以接受更多的光温等资源,适应群体密度增加带来的影响。由回归方程 y_1 求得,‘先玉335’与‘浚单20’在密度为67 500和97 500株/hm²的4个处理组合XY4,XY6, XD4和XD6的叶片下垂临界特征值($c_1 = -b_1/a_1$)分别为5.94、7.03、10.54和10.29 cm。可以看出,由于增加密度后叶片之间的相互作用,‘先玉335’下垂临界特征值增加,叶片之间交叠效应明显影响玉米群体结构;而‘浚单20’株型较为紧凑直挺,叶片伸展,且受密度影响小,冠层形态结构较稳定。

2.2 密植对不同品种冠层叶片形态结构的影响

2.2.1 叶长、叶宽

由图2(a)可知,品种与密度对于第6片以下叶片叶长几乎没有影响。品种‘先玉335’第6~10叶片叶长变化曲线几乎重合,‘浚单20’叶长变化较为

明显;品种对第6~12片叶叶长影响最大,表现为‘先玉335’第6~12片叶叶长于‘浚单20’。2品种在第11片叶以上叶片长度随密度增加呈下降趋势。‘先玉335’与‘浚单20’最大叶长分别减小8.8%、7.1%,且‘浚单20’最大叶长为第13片叶,较‘先玉335’最大叶长高一个叶位。密度相同时,穗位以下叶片叶长表现为‘先玉335’长于‘浚单20’,穗位以上叶片‘浚单20’较长。结合图1中叶片下垂关系的变化曲线得出,叶长 >60 cm的叶片主要为冠层中部第7~16片,其叶片相互交叠程度大、下垂受随机因素影响较大、叶片之间形态的相互作用增加。

‘先玉335’叶宽的整体趋势随密度增加而减小,且变化幅度较大;‘浚单20’第10片叶以上出现差异,随密度增加而减小(图2(b))。品种间叶宽表现为‘浚单20’叶宽大于‘先玉335’。2个品种最大叶宽出现在穗位叶,而最大叶宽的出现相比于最大叶长上移3个叶位。‘先玉335’最大叶宽减小7.6%,‘浚单20’减小8.2%。一般来说,穗位叶较小,尤其叶长较短,群体之间叶片重叠效应小,对密度的耐受性更高。

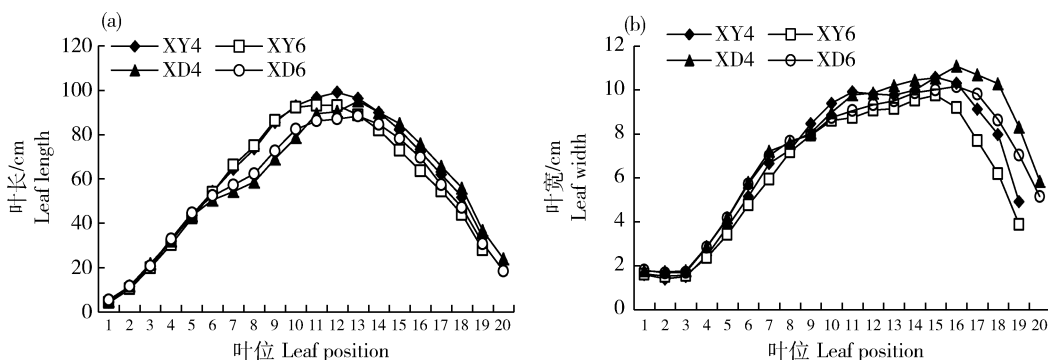


图2 品种和密度对不同叶位叶长(a)、叶宽(b)的影响

Fig. 2 Leaf length (a) and leaf width (b) at different leaf position as effect of variety and planting density

2.2.2 叶片长宽比

由图3可以看出,单株叶片长宽比表现为:冠层底部三片叶叶片长宽比随叶位上移呈线性上升,而在第4~12片叶均为高密度处理大于低密度处理,且品种之间为‘先玉335’长宽比大于‘浚单20’;2个品种第12片以上叶片长宽比受密度影响较小,第16片叶以上叶片表现为‘先玉335’维持稳定值,而‘浚单20’呈明显下降趋势,且‘先玉335’大于‘浚单20’。综合叶长、叶宽与叶片长宽比来看,增加密度对第3片以上叶片主要通过调节叶宽以适应群体密度的改变。

2.2.3 叶面积指数

由图4可知,不同品种LAI在成熟期以外各个生育时期均随着密度的增加而增加,品种对LAI影响小。成熟期表现为随密度增加,LAI下降;而密度增加,大口期与灌浆中期LAI显著增加,品种对其影响不显著;‘浚单20’吐丝期的LAI受密度影响显著增加,而‘先玉335’受密度影响较小。

2.2.4 叶向值

测量植株中部6~16片指标得出叶向值如图5所示,发现对于‘先玉335’增加密度,其叶向值显著减小,植株叶片变得更加平展,叶片之间交叠增加。

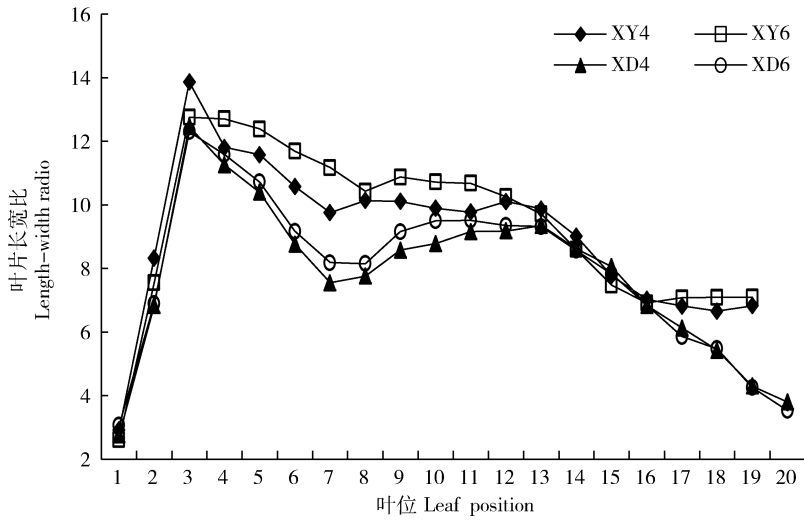
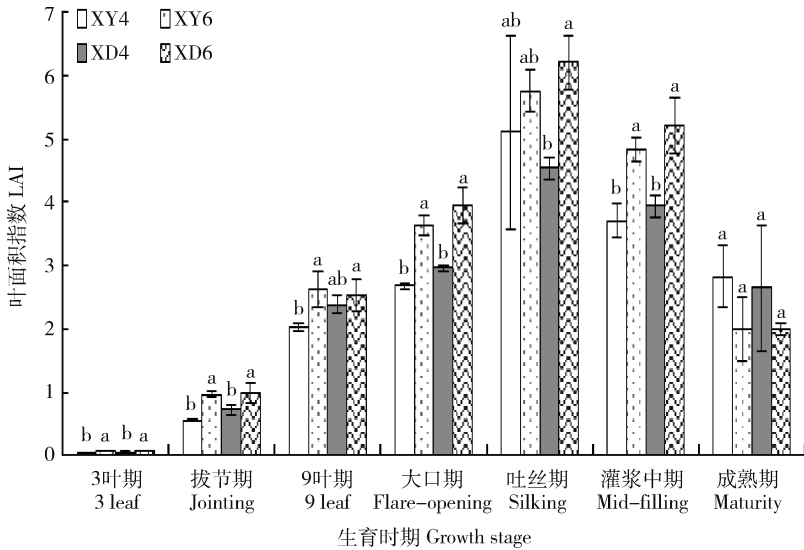


图 3 品种和密度对不同叶位叶片长宽比的影响

Fig. 3 Leaf length width ratio at different leaf position as effect of variety and planting density



不同字母表明在 $P < 0.05$ 水平下, 差异显著。下同。

Different letters are significantly different at $P < 0.05$. The same below.

图 4 品种和密度对不同生育时期叶面积指数 (LAI) 的影响

Fig. 4 The LAI of different growth period as effect of variety and planting density

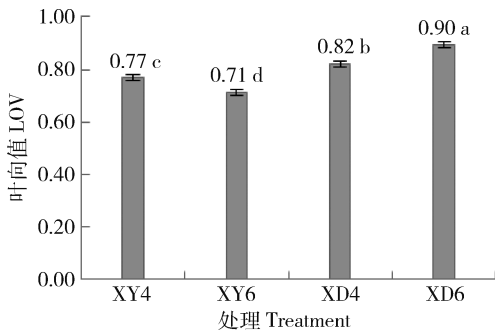


图 5 品种、密度对不同处理叶向值 (LOV) 的影响

Fig. 5 LOV of different treatment as effect of variety and planting density

而‘浚单 20’显著增加, 其株型更为紧凑。

2.3 密植对不同品种产量及产量构成因素的影响

从表 2 中可以看出, 单位面积穗数随密度增加呈显著增加, 平均增加 34.6%。增加密度后, 穗粒数显著下降, 其中‘先玉 335’下降 23.5%, 而‘浚单 20’下降 14.6%, 品种间则表现为‘浚单 20’显著多于‘先玉 335’。千粒重随密度增加无显著变化, 但品种间表现为‘先玉 335’显著高于‘浚单 20’。密度的增加对 2 个品种产量影响表现为‘先玉 335’无显著变化; ‘浚单 20’显著提高, 且密度为 97 500 株/hm² 产量较 67 500 株/hm² 增加 5.92%。

表2 增密对不同品种产量及产量构成因素的影响
Table 2 Yield and yield components as effect of variety and plant density

处理 Treatment	穗数/(10 ⁴ hm ²) Ear number	穗粒数 Kernels per ear	千粒重/g 1 000-kernels weight	产量/(kg/hm ²) Yield
XY4	6.83 (0.29) b	495.80 (24.08) b	404.16 (6.67) a	12 891.60 (518.49) b
XY6	9.17 (0.09) a	379.49 (8.05) d	404.77 (1.88) a	12 462.45 (161.17) b
XD4	6.97 (0.13) b	532.30 (2.63) a	361.87 (5.60) b	13 012.80 (341.17) b
XD6	9.41 (0.14) a	454.43 (8.80) c	353.94 (13.83) b	13 782.75 (466.60) a

注:括号里的数字为标准差。

Note: The numbers in parentheses are standard deviations.

2.4 下垂系数与产量性状、叶片形态结构指标相关分析

2.4.1 下垂特征与产量性状的相关关系

从表3可知,穗行数、穗粒数和穗数,与下垂特征值无显著相关性;千粒重与下垂特征值(a_1 、 a_3 和

b_1)呈显著负相关关系;而秃尖长与下垂特征值(a_1 和 b_1)呈极显著负相关关系,与 >60 cm的下垂系数(a_2)、 ≤ 60 cm的下垂系数(a_3)呈显著负相关关系。因此,下垂特征可以衡量叶片形态结构,且主要是通过影响千粒重与秃尖长,对产量产生显著影响。

表3 下垂特征与产量性状相关关系

Table 3 The correlation between droop characteristic and yield traits

性状 Trait	下垂特征 Droop characteristic					
	a_1	b_1	a_2	b_2	a_3	b_3
穗行数 Ear rows	0.068	0.052	-0.104	-0.242	0.343	-0.519
穗粒数 Kernels per ear	0.411	0.400	0.257	0.137	0.627	-0.213
千粒重 Thousand kernel weight	-0.975*	-0.972*	-0.940	-0.888	-0.971*	-0.724
穗数 Ear number	0.136	0.146	0.270	0.356	-0.077	0.634
秃尖长 Bareness length	-0.997**	-0.995**	-0.972*	-0.929	-0.974*	-0.764

注: $a_1, b_1, a_2, b_2, a_3, b_3$ 分别对应图1中方程 $y_1 = a_1x + b_1, y_2 = a_2x + b_2, y_3 = a_3x + b_3$ 的系数。*表示在0.05水平(双侧)上显著相关。**表示在0.01水平(双侧)上显著相关。下同。

Note: $a_1, b_1, a_2, b_2, a_3, b_3$ corresponding to the coefficients of equation $y_1 = a_1x + b_1, y_2 = a_2x + b_2, y_3 = a_3x + b_3$ in Fig. 1, respectively. *, significant at 0.05 level. **, significant at 0.01 level. The same below.

2.4.2 下垂特征与形态指标的相关关系

表4中分析了玉米植株下垂特征值与产量形成关键生育时期的叶面积、吐丝期不同冠层叶片茎叶夹角、叶向值之间的关系,可以看出,叶面积与下垂特征值之间无显著相关性。而茎叶夹角与下垂特征值关系表现为:穗位以下茎叶夹角与叶

长 >60 cm的叶片下垂特征值(a_2, b_2)呈显著负相关关系,同时与叶长小于60 cm叶片下垂特征值(b_3)呈显著负相关关系;穗三叶主要影响整株叶片下垂特征值(a_1, b_1)与叶长 >60 cm叶片下垂特征值(b_2),表现为显著负相关关系,与叶长 >60 cm叶片的下垂特征值(a_2)呈极显著负相关关

系；而穗位以上叶片茎叶夹角与下垂特征值 (a_1 、 a_2 、 a_3 和 b_1) 呈显著负相关关系。植株中部 6~16 片叶得出的叶向值与其下垂出特征值无显著相关关系。

表 4 下垂特征与形态指标的相关性

Table 4 The correlation between droop characteristic and morphological index

形态指标 Morphological index	类别 category	下垂特征 Droop characteristic					
		a_1	b_1	a_2	b_2	a_3	b_3
叶面积 Leaf area	吐丝期 Silking stage	-0.250	-0.264	-0.412	-0.528	0.025	-0.786
	灌浆中期 Mid-filling stage	0.383	0.373	0.24	0.133	0.579	-0.212
	成熟期 maturation stage	-0.521	-0.533	-0.659	-0.750	-0.269	-0.932
茎叶夹角 Leaf angle	穗位以下 Bottom leaves	-0.920	-0.926	-0.974*	-0.996**	-0.773	-0.966*
	穗三叶 Middle leaves	-0.981*	-0.984*	-0.999**	-0.990*	-0.890	-0.897
	穗位以上 Upper leaves	-0.989*	-0.987*	-0.960*	-0.914	-0.973*	-0.752
叶向值 Leaf orientation value		0.806	0.798	0.737	0.655	0.873	0.492

3 讨论与结论

玉米品种、密度均能显著影响玉米形态结构、生理功能和产量。其中,品种的影响取决于遗传特性,是决定玉米形态结构、生理功能与产量的主要因素;密度主要通过调节群体结构,改变冠层内部环境,进而对产量以及产量构成因素产生影响。因而构建合理的株型是增加密度,进而获得高产的重要保证^[16]。增加种植密度,可以提高群体对光温等资源的利用率,依靠群体发挥增产潜力是获得高产的重要研究方向^[17]。平展型玉米品种的培育中,对叶向值的大小没有过分要求,而紧凑型玉米杂交种应选择叶向值较大的品种^[18]。选用紧凑型玉米品种,通过改善株型调整密度,可以有效缓解增加种植密度带来的群体冠层结构郁闭,调节群体内部环境条件,因而紧凑型玉米品种是实现玉米密植高产的基础^[19],而玉米密植群体中叶片之间的交叠效应会影响叶片的下垂规律与株型的构建。

本研究中,‘先玉 335’与‘浚单 20’均为紧凑型品种,具有高产和稳产等特点^[20-21]。密植条件下,两品种均可通过减小叶宽,减小叶面积适应密植环境。增加密度对‘先玉 335’的中部叶片下垂系数影响较大, a_2 从 0.69 增加到 0.82。因此,增密导致‘先玉 335’中部叶片交互影响较大,叶长 > 60 cm 的叶片相互重叠程度增加,影响产量的进一步提高。‘浚单 20’的 a 值较稳定,且下垂系数 (a_1 、 a_2 和 a_3) 较‘先玉 335’大,因而‘浚单 20’叶片较‘先玉 335’更加紧凑,叶片的重叠程度较小,可进一步适应密植环境。且研究发现叶片持绿期较长的品种下部冠层有较强的呼吸作用,消耗储存的营养物质,碳积累减少,减少物质向籽粒的转运^[22-23]。通过以上分析可知,品种‘先玉 335’虽然可以调整模型以适应密植(防衰),但叶片形态结构维持能力较弱,在密植条件下无法增产,而‘浚单 20’表现出相反的趋势,产量随密度显著增加,表明出较好的群体结构维持能力,更适应密植。

综合分析下垂特征与产量性状、形态指标的相关关系,千粒重与下垂特征值(a_1 、 a_3 和 b_1)呈显著负相关关系;而秃尖长与下垂特征值(a_1 和 b_1)呈极显著负相关关系,与 >60 cm 叶片的下垂系数(a_2)、 ≤ 60 cm 叶片下垂系数(a_3)呈显著负相关关系。因此,下垂特征主要通过影响秃尖长与千粒重,对产量产生显著影响。这可能是由于叶片之间交叠效应增加,相互遮荫以及群体竞争加剧严重影响光照分布与受精过程等,进而影响到籽粒形成与填充过程^[24]。高学曾等^[25]认为,吐丝后的 14 d 是决定穗粒数的关键时期,在吐丝后的 24 d 加强管理,改善营养条件对增加千粒重较为重要,可实现高产。吐丝后的 24 d 是冠层形态结构相对稳定时期,叶片下垂特征可作为本阶段形态结构合理性评价指标。

玉米群体内部光照分布是影响群体产量性状的重要因素,而群体内部光照分布主要受群体内部植株形态影响。在郭新宇等^[26]和邓旭阳等^[27]对叶片形态的研究中,描述了玉米叶片各个时期的三维形态特征,绘制出具有真实感的作物三维形态,并展示其形态建成的动态过程。本研究得出的冠层叶片下垂特征系数更深入地解释了冠层形态结构形成的机制和密植影响,并可依此描述冠层形态结构的动态变化过程。

综合分析得出,叶片下垂特征值与已有的茎叶夹角是作为衡量植株形态的主要指标,下垂特征是“因”,茎叶夹角是“果”;同样,叶向值作为衡量玉米形态的主要指标,采用茎叶夹角、叶基至叶最高点的距离和叶长 3 个指标,综合计算得出;而叶片下垂系数指标是采用叶基至叶最高点的距离和叶长 2 个指标,利用回归关系建立的,可以根据叶长计算叶片下垂,不仅能够模拟植株株型同时更好的展现冠层叶片形态的形成过程。叶向值与下垂特征值无显著相关关系,在衡量植株形态的过程起到相互补充的作用。与茎叶夹角、叶向值相比,冠层叶片下垂特征系数更好的描述植株的交叠效应,解释冠层形态结构形成的机制和密植影响,并可依此描述冠层形态结构的动态变化过程,从而补充品种、密度对叶片形态建成过程影响的指标内容,为耐密品种的选育提供理论依据。

参考文献 References

[1] Zhang J H. China's success in increasing per capita food

- production[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(11):3707-3711
- [2] Duvick D N. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L)[J]. *Maydica*, 2005, 50(3):193-202
- [3] Duvick D N. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L)[J]. *Advances in Agronomy*, 2005, 86(5):83-145
- [4] Long S P, Zhu X G, Naidu S L, Ort D R. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(3):315-330
- [5] Liu G Z, Hou P, Xie R Z, Ming B, Wang K R, Xu W J, Liu W M, Yang Y S, Li S K. Canopy characteristics of high-yield maize with yield potential of 22.5 Mg ha⁻¹[J]. *Field Crops Research*, 2017, 213(5):221-230
- [6] Liu T N, Gu L M, Dong S T, Zhang J W, Liu P, Zhao B. Optimum leaf removal increases canopy apparent photosynthesis, ¹³C-photosynthate distribution and grain yield of maize crops grown at high density [J]. *Field Crops Research*, 2015, 170(5):32-39
- [7] Subedi K D, Ma B L. Ear position, leaf area, and contribution of individual leaves to grain yield in conventional and leafy maize hybrids[J]. *Crop Science*, 2005, 45(6):2246-2257
- [8] Mao L L, Zhang L Z, Zhao X H, Liu S D, Van der Werf W, Zhang S P, Spiertz H, Li Z H. Crop growth, light utilization and yield of relay intercropped cotton as affected by plant density and a plant growth regulator[J]. *Field Crops Research*, 2014, 155:67-76
- [9] Austin R B. Genetic-variation in photosynthesis[J]. *Journal of Agricultural Science*, 1989, 112(3):287-294
- [10] 李少昆, 赵明, 王树安. 玉米株型研究综述[J]. *玉米科学*, 1995, 3(4):4-7, 15
- Li S K, Zhao M, Wang S A. Study on maize plant type[J]. *Maize Science*, 1995(4):4-7+15
- [11] 王锡平, 李保国, 郭焱, 翟志席. 玉米冠层内光合有效辐射三维空间分布的测定和分析[J]. *作物学报*, 2004, 30(6):27-30
- Wang X P, Li B G, Guo Y, Zhai Z X. Measurement and Analysis of the 3D spatial distribution of photosynthetically active radiation in maize canopy[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(6):568-576 (in Chinese)
- [12] 吕丽华, 赵明, 赵久然, 王璞. 不同施氮量下夏玉米冠层结构及光合特性的变化[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(9):2624-2632
- Lv L H, Zhao M, Zhao J R, Wang P. Canopy structure and photosynthesis of summer maize under different nitrogen fertilizer application rates [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(9):2624-2632 (in Chinese)
- [13] 徐克章, 王志海, 王珍. 玉米群体冠层内光和 CO₂ 分布特性的初步研究[J]. *吉林农业大学学报*, 2001, 23(3):9-12
- Xu K Z, Wu Z H, Wang Z. The primary study on the distribution character of irradiance and CO₂ of maize canopies [J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2001, 23(3):9-12 (in Chinese)

- [14] 孙宁. 超高产玉米群体结构及光合性能研究[D]. 长春:吉林大学,2011
Sun N. Study on population structure and photosynthetic characteristics on super-high-yield maize[D]. Changchun:Jilin University,2011 (in Chinese)
- [15] 高雅. 不同品种夏玉米冠层结构对密度增加的响应特征[D]. 北京:中国农业大学,2017
Gao Y. Response characteristics of canopy structure of different varieties of summer maize to increasing density[D]. Beijing:China Agricultural University,2017 (in Chinese)
- [16] 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[J]. 植物生态学报,2001(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 [J]. *Acta Phytocologica Sinica*,2001(4):472-475 (in Chinese)
- [17] 段民孝. 从农大108和郑单958中得到的玉米育种启示[J]. 玉米科学,2005(4):49-52
Duan M X. Some advice on corn breeding obtained from the elite varieties of Nongda 108 and Zhengdan 958[J]. *Journal of Maize Sciences*,2005(4):49-52 (in Chinese)
- [18] 柳家友,董家璞,张运栋,闫书安. 玉米叶向值、叶片面积与产量关系的研究初报[J]. 河南农业科学,1994(5):4-6
Liu J Y, Dong J P, Zhang Y D, Yan S A. The reported relationship between leaf direction, leaf area and yield of maize [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*,1994(5):4-6 (in Chinese)
- [19] 杨虎. 20世纪中国玉米种业发展研究[D]. 南京:南京农业大学,2011
Yang H. On the development of maize seed industry in 20th century[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011 (in Chinese)
- [20] 王燕方,黎辰晓,杨静,崔玉梅. ‘先玉335’品种特性及栽培要点[J]. 种业导刊,2008(12):18
Wang Y F, Li C X, Yang J, Cui Y M. Xianyu 335 variety characteristics and cultivation points[J]. *Seed Industry Guide*, 2008(12):18 (in Chinese)
- [21] 陈文云,单兴翠,刘惠萍,李文东. 玉米品种‘浚单20’的特征特性与高产栽培技术[J]. 安徽农学通报,2008,14(5):86-64
Chen W Y, Shan X C, Liu H P, Li W D. The characteristics and high yield cultivation techniques of maize variety ‘Xundan 20’ [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2008, 14(5): 86-64 (in Chinese)
- [22] Boonman A, Anten N P, Dueck T A, Jordi W J, Van d W A, Voisenek L A, Pons T J. Functional significance of shade-induced leaf senescence in dense canopies: An experimental test using transgenic tobacco[J]. *American Naturalist*, 2006, 168: 597-607
- [23] Antonietta M, Fanello D D, Acciaresi H A, Guiamet J J. Senescence and yield responses to plant density in stay green and earlier-senescing maize hybrids from Argentina[J]. *Field Crops Research*, 2014, 155: 111-119
- [24] 黄永山,董秀格. 夏玉米秃尖缺粒产生原因及其防治措施[J]. 河北农业,2015(10):20-21
Huang Y S, Dong X G. The causes and control measures of grain shortage in summer maize[J]. *Hebei Agriculture*, 2015 (10): 20-21 (in Chinese)
- [25] 高学曾,王忠孝,许金芳,罗瑶年,刘玉敬. 玉米穗粒数和千粒重与产量的关系[J]. 山东农业科学,1989,21(2):4-7
Gao X Z, Wang Z X, Xu J F, Luo Y N, Liu Y J. The relationship between grain number and 1 000-grain weight with yield of maize[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 1989, 21(2): 4-7 (in Chinese)
- [26] 郭新宇,邓旭阳,郑文刚,赵春江,王纪华. 玉米叶片形态建成的三维可视化研究[J]. 玉米科学,2004,12(S2):27-30
Guo X Y, Deng X Y, Zheng W G, Zhao C J, Wang J H. Study on the 3-dimensional visualization of leaf morphological formation in corn [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2004, 12 (S2): 27-30 (in Chinese)
- [27] 邓旭阳,郭新宇,周淑秋,郑文刚. 玉米叶片形态的几何造型研究[J]. 中国图象图形学报,2005(5):637-641
Deng X Y, Guo X Y, Zhou S Q, Zheng W G. Study on the geometry modeling of corn leaf morphological formation [J]. *Journal of Image and Graphics*, 2005 (5): 637-641 (in Chinese)

责任编辑:吕晓梅