

# 不同耐密性玉米品种地上部与根系性状的协同效应

吴斌, 任伟, 班祥奔, 王贺, 米国华, 陈范骏, 潘清春\*

( 中国农业大学资源与环境学院 / 植物与土壤相互作用教育部重点实验室, 北京 100193 )

**摘要:** 【目的】阐明不同玉米品种在增密种植条件下地上部性状和根系构型的协同响应, 为耐密性玉米的遗传改良提供理论支撑。【方法】以我国 18 个主栽玉米品种为试材, 设置 2 个种植密度 (6 万株/hm<sup>2</sup> 和 7.5 万株/hm<sup>2</sup>), 分别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统计方法解析耐密高产品种的地上地下协同关系。【结果】随着种植密度的增加, 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。根据两个种植密度下的群体产量, 受试品种中 6 个被划分为高低密度下均高产的双高型 (DH); 3 个品种为仅高密度下高产的高密高产型 (HH); 7 个品种为高低密度下均低产的双低型 (DL); 2 个品种为仅低密度下高产的低密高产型 (HL), 供试品种主要为双高型 (DH) 和双低型 (DL)。在高密度下, DH 品种比 DL 品种具有更多的吐丝前干物质积累量和更高的收获指数, DH 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。综合两个种植密度下地上部与根系性状对产量的贡献, 发现吐丝期茎秆干物质、成熟期籽粒干物质、收获指数对产量具有正向贡献效应, 根系的节根数对于产量具有负向贡献。【结论】耐密高产的双高型玉米品种可有效协调地上部和地下部的关系, 使根中的有限碳资源合理分配, 通过减少节根数、增加根系长度和根系吸收表面积, 合理分配有限的碳资源, 提高养分吸收能力以满足地上部需求; 同时, 通过增加地上部吐丝前干物质积累及其吐丝后干物质向籽粒的分配, 协同植株源库关系, 进而提高产量。

**关键词:** 耐密性玉米品种; 种植密度; 地上部性状; 根系性状; 产量; 产量构成因素

## Coordination of shoot and root traits of maize cultivar types with different density tolerance

WU Bin, REN Wei, BAN Xiang-ben, WANG He, MI Guo-hua, CHEN Fan-jun, PAN Qing-chun\*

( College of Resource and Environmental Sciences, China Agricultural University / Key laboratory of Plant-Soil Interactions, Ministry of Education, Beijing 100193, China )

**Abstract:** 【Objectives】 We investigated the changes in shoot and root traits of maize under different plant densities for better understanding of the mechanism underlying maize adaptation to high-density tolerance. 【Methods】 A field experiment was carried out with 18 maize hybrid cultivars commonly used in China, under high (75000 plants/hm<sup>2</sup>) and low (60000 plants/hm<sup>2</sup>) plant densities. A total of 14 shoot traits and 8 root architecture traits were measured at silking and maturity stages. The shoot and root cooperative responses to varying densities were assessed by regression and correlation of the traits. 【Results】 Compared to low plant density, high plant density decreased shoot and root biomass and yield per plant, but significantly increased population shoot biomass and grain yield. Based on the population yield under the two plant densities, 6 cultivars were rated as high yield type under the two densities (DH), 3 as high yield type under high density only (HH), 7 cultivars as low yield type under the two densities (DL), and 2 cultivars as high yield under low density (HL). Under high plant density, DH type cultivars had higher dry matter accumulation than the DL type cultivars at silking and maturity stages. DH cultivars had higher root area and total root length with decreasing root dry

收稿日期: 2022-04-29 接受日期: 2022-07-17

基金项目: 国家重点研发计划 (2021YFD1900600); 中国博士后科学基金 (2021M693431)。

联系方式: 吴斌 E-mail: wubin\_rush@163.com ; \* 通信作者 潘清春 E-mail: panqingchun@cau.edu.cn

weight, number of nodes and root width. Under the two plant densities, stem dry matter at the silking stage, grain dry matter and harvest index at the maturity stage positively contributed to yield, while the number of root nodes negatively contributed to yield. 【 **Conclusions** 】 DH cultivars coordinate the relationship between shoot and root well and allocated the limited carbon resources more reasonably irrespective of the plant density treatments. By reducing the number of node root, and increasing the root length and root absorption surface area, DH cultivars efficiently improved nutrient absorption of root system and the shoot growth of maize. Moreover, DH cultivars coordinated the source-sink relationship by increasing dry matter accumulation before silking and dry matter distribution to grains after silking, thereby increasing yield.

**Key words:** density-tolerant maize; plant density; shoot traits; root traits; yield; yield component

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之一<sup>[1-2]</sup>。玉米是重要的粮食和饲料作物, 在有限耕地面积下, 培育耐密品种并合理密植是进一步推动产量提升的关键因素<sup>[3-4]</sup>。玉米地上部和根系性状的变化直接影响最终产量。在不同种植密度下, 玉米地上部和根系性状表现出高度的可塑性<sup>[5]</sup>。因此, 解析不同玉米品种地上部和根系性状的变异与产量的关系, 探究密植条件下的玉米地上/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, 植株个体间对地上/地下资源的竞争加剧<sup>[6]</sup>。冠层之间相互遮荫影响单株光合效率<sup>[7]</sup>, 与此同时, 玉米根系构型发生变化, 减少了吐丝期之后植株对土壤氮素的吸收<sup>[8]</sup>, 进而降低了单株产量。合理的地上部性状和根系构型有利于提高植物的光合效率和养分吸收效率, 是玉米稳产高产的基础<sup>[9-10]</sup>。在地上部方面, 理想的耐密玉米株型在保持较高的茎秆强度、适宜的穗位高和叶片持绿性的同时, 还应具有紧凑的地上部株型、较少的雄穗分支和合理的养分转运效率<sup>[11-15]</sup>。在根系构型方面, 相关学者已经提出了适应高种植密度的理想根构型<sup>[11]</sup>。在高密条件下, 耐密玉米品种的根系具有“株向紧缩, 行向延伸”的特征, 同时保持良好的根系大小、根系整齐度和根系深度<sup>[11, 16-17]</sup>。目前, 对于不同种植密度下玉米地上部和根系性状的研究均是相互独立进行<sup>[18]</sup>, 尚未有地上部与根系性状如何协同响应高种植密度的报道。

长期以来, 育种家针对不同的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根系性状存在较大的基因型差异。研究表明, 随着种植密度的增加, 不同玉米品种的产量和产量构成因素有着不同的响应特征<sup>[19]</sup>。现代玉米品种具有更加直立的叶片, 通过降低穗位高提高了玉米的抗倒伏能力, 使得其在高种植密度下具有紧凑上冲的冠层

结构、重心更低的株型<sup>[20]</sup>, 因而具有更强的耐密能力<sup>[20-21]</sup>。此外, 在吐丝后, 不同玉米品种在干物质和养分转移方面也存在较大的基因型差异<sup>[22]</sup>, 不同种植密度下的根系开放角度也存在着较大的基因型差异<sup>[23]</sup>, 如现代玉米品种具有更小的根重、根长和根系面积<sup>[24]</sup>。综上所述, 长期以来的玉米育种提高了玉米的耐密性, 但仍缺乏针对玉米地上部和根系性状协同提高群体耐密性的机制研究。

以往研究大多仅单独考查地上或根系性状, 而针对不同基因型玉米地上和根系协同响应高种植密度的研究对于耐密高产品种的选育具有重要价值。因此, 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, 提出了适合高种植密度的地上地下协同的表型, 以期耐密玉米品种的选育提供理论指导。

## 1 材料与amp;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: 全氮 1.09 g/kg, 有效磷 43.3 mg/kg, 速效钾 139.8 mg/kg, pH 5.2。以农业生产中的 18 个主推玉米品种为研究材料, 包括吉程 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 2 个种植密度, 分别为低密度 (6 万株/hm<sup>2</sup>) 和高密度 (7.5 万株/hm<sup>2</sup>)。每个品种行长 4 m, 行距 0.6 m, 株距分别是 28 cm 和 22 cm, 每个品种种植 10 行。试验为完全随机区

组设计, 每个处理设置 3 个重复, 田间施肥用量为: N 240 kg/hm<sup>2</sup>、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 100 kg/hm<sup>2</sup>、K<sub>2</sub>O 100 kg/hm<sup>2</sup>, 所有小区进行病虫害及杂草标准化防治。玉米播种时间为 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<sup>[25]</sup>软件进行根系构型性状的定量化分析, 得到 6 个根系构型指标: 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), 并将根系烘干后测定单株根系干重 (RDW)。将植株地上部分为茎秆和叶片, 于 105℃ 下杀青 30 min 后, 在 80℃ 下烘干至恒重, 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 5 株长势均匀的植株, 将地上部分为茎秆、叶片和籽粒 3 个部分。在 105℃ 下杀青 30 min 后, 在 80℃ 下烘干至恒重, 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), 换算成单位面积地上部生物量 (Biomass\_M)。每个小区选取中间 2 行进行玉米果穗收获、脱粒和籽粒产量 (GY) 的测定, 并计算收获指数 (HI = GY/Biomass\_M)。挑选 6 穗均匀的果穗进行 4 个穗部性状的调查: 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, 计算吐丝前后干物质积累和转移量:

茎秆吐丝后干物质增加量 (SDMAS, g/plant) = SDW\_M - SDW\_S;

吐丝前干物质积累量 (DMBS, g/plant) = SDW\_S + LDW\_S;

吐丝后干物质积累量 (DMAS, g/plant) = ADW\_M - ADW\_S;

成熟期地上部生物量 (SLKDW) = SDW\_M + LDW\_M + KDW\_M;

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

吐丝后干物质积累量占成熟期地上部生物量比值 (DMAS/SLKDW) = 吐丝后干物质积累量/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。地上部与根系性状间的相关分析利用 R 语言中的 “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 × 100, 其中 HD 表示高种植密度下的性状值, LD 表示低种植密度对应的性状值。基于不同种植密度下的产量将玉米品种划分为 4 类: 双高型 (DH, double high type)、高密高产型 (HH, highly yield under high density)、双低型 (DL, double low type)、低密高产型 (HL, highly yield under low density)。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低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均低于均值; 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

方差分析结果 (表 1) 表明, 地上部产量相关性状 (EL、ED、KN、HGW、GY)、茎叶相关性状 (SDW\_M、KDW\_M、ADW\_M) 与 Biomass\_M 共 9 个性状均受到种植密度的显著影响 ( $P < 0.05$ )。产量相关性状 (EL、ED、KN、HGW、GY)、茎叶相关性状 (SDW\_S、ADW\_S、SDW\_M、LDW\_M) 和 HI 共 10 个性状均受到基因型的显著影响 ( $P < 0.05$ )。地上部茎叶相关性状与产量相关性状不存在种植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)、成熟期单株叶干重 (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 (ADW\_M)、成熟期单株籽粒干重 (KDW\_M) 和成熟期地上部生物量 (Biomass\_M) 均不受基因型的影响。可见在本

表 1 地上部和根系性状的方差分析

Table 1 Analysis of variance components of shoot and root traits

性状 Trait		种植密度 Plant density	基因型 Genotype	种植密度×基因型 Plan 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 HGW	2.41*	9.49**	0.99
	籽粒产量 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

注：方差分析通过一般线性模型进行，\*和\*\*分别表示 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 。

Note: EL—Ear length; ED—Ear diameter; KN—Kernel number per ear; HGW—100-grain weight; GY—Grain yield; SDW\_S—Stem dry weight per plant at silking stage; LDW\_S—Leaf dry weight per plant at silking stage; ADW\_S—Aboveground dry weight per plant at silking stage; SDW\_M—Stem dry weight per plant at maturing stage; LDW\_M—Leaf dry weight per plant at maturing stage; KDW\_M—Kernel dry weight per plant at maturing stage; ADW\_M—Aboveground dry weight per plant at maturing stage; Biomass\_M—Biomass at maturity stage; HI—Harvest index; NRN—Nodal root number per plant; RDW—Root dry weight per plant; ROA—Root opening angle; AREA—Root system projection area; ACH—Root area of the convex hull; RMAW—Maximum width of the root system; DMAW—Depth at which the "maximal width" is located; TPSL—Total projected structure root length. Component analysis of variance was calculated by general linear model, \*and \*\* mean significant at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

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的显著影响，而受到较强的基因型与种植密度单一因素的显著影响。

在根系性状中，根系开放角度 (ROA) 单独受到基因型的影响，而根系最大宽度所处深度 (DMAW) 单独受到种植密度的影响 ( $P<0.05$ )，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 ( $P<0.05$ )。在种植密度和基因型的交互作用方面，根系骨架区面

积 (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密度和基因型无显著交互作用 ( $P>0.05$ )。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交互作用的影响。地上部性状受到种植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影响。因此，通过不同玉米品种解析地上部和根系性状如何协同响应种植密度是切实可行的。

## 2.2 不同种植密度下地上部和根系性状的差异

随着种植密度的增加, 地上部性状中, 多数性状表现出不同程度的降低 (表 2)。其中产量构成因子 EL、KN 及农艺性状 SDW\_M、KDW\_M、ADW\_M 显著下降 ( $P<0.05$ )。群体水平上, Biomass\_M 和 GY 随种植密度的升高而显著增加 ( $P<0.05$ )。与低密条件相比, 高密下吐丝期地上部性状 LDW\_S 和 ADW\_S 表现出一定程度的下降, 但未达到显著差异。高密条件下, 成熟期的地上部性状多表现出显

著性下降趋势 ( $P<0.05$ )。以上结果表明, 提高种植密度降低了玉米的单株生产能力, 但增加了群体的生物量和籽粒产量, 并且提高种植密度对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。在根系性状方面, 随着种植密度的增加, NRN、ROA、RMAW 性状无显著变化, 其它 5 个根系性状表现出显著降低趋势 ( $P<0.05$ , 表 2)。

## 2.3 不同类型玉米品种的地上部和根系性状差异

以不同种植密度下的产量均值为划分依据, 可

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 under different plant densities

性状 Trait	单位 Unit	低种植密度 Low plant density	高种植密度 High plant 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 HGW	g	38	37.5	-1.3	0.412
籽粒产量 GY	kg/hm <sup>2</sup>	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 <sup>2</sup>	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 <sup>2</sup>	204	181	-11.3	0.004
根系骨架区面积 ACH	cm <sup>2</sup>	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

注: P值通过 *t* 检验得到。

Note: EL—Ear length; ED—Ear diameter; KN—Kernel number per ear; HGW—100-grain weight; GY—Grain yield; SDW\_S—Stem dry weight per plant at silking stage; LDW\_S—Leaf dry weight per plant at silking stage; ADW\_S—Aboveground dry weight per plant at silking stage; SDW\_M—Stem dry weight per plant at maturing stage; LDW\_M—Leaf dry weight per plant at maturing stage; KDW\_M—Kernel dry weight per plant at maturing stage; ADW\_M—Aboveground dry weight per plant at maturing stage; Biomass\_M—Biomass at maturity stage; HI—Harvest index; NRN—Nodal root number per plant; RDW—Root dry weight per plant; ROA—Root opening angle; AREA—Root system projection area; ACH—Root area of the convex hull; RMAW—Maximum width of the root system; DMAW—Depth at which the “maximal width” is located; TPSL—Total projected structure root length. *P* values were calculated by *t*-test.

以将本研究中的 18 个玉米品种划分为 4 类 (图 1), 分别为: 双高型 (高低密度下均高产; A5、A7、A11、A12、A15、A16); 高密高产型 (仅高密度下高产, A1、A13、A14); 双低型 (高低密度下均低产; A2、A3、A8、A9、A10、A17、A18); 低密高产型 (仅低密度下高产, A4、A6)。

4 种玉米品种类型的多重比较分析结果 (表 3) 表明, 与双低型玉米相比, 双高型玉米在两个种植密度下的单株茎干重 (SDW\_S) 与单株地上部生物量 (ADW\_S) 均具有显著差异 ( $P<0.05$ )。此外, 双高型品种的产量显著高于双低型, 这说明随着种植密度的增加, 双高型品种维持了较高的地上部生物量, 进而保证了其耐密高产的特性。随着种植密度的增加, 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均表现出增加趋势, 而双低型玉米在高种植密度下具有更低的收获指数 (HI,  $P<0.05$ )。以上结果表明: 不同类型玉米品种在吐丝前后干物质积累和分配方面存在较大的遗传差异, 这可能是导致品种间耐密性差异显著的主要原因。

在根系性状方面, 在两个种植密度下, 双高型与双低型品种的节根数 (NRN) 相比均显著降低 ( $P<0.05$ , 表 3), 这表明玉米节根数性状可能存在一定的冗余。此外, 与双低型品种相比, 双高型玉米品种在高密下表现出较低的根系干重 (RDW)、较高的

ROA、AREA、ACH、RMAW、DMAW 和 TPSL, 但未达到显著差异水平。以上结果表明, 在适当减少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扩展面积对于玉米的耐密高产具有重要作用, 这可能是促进双高型品种更耐密的主要原因。

#### 2.4 不同类型玉米品种吐丝前后干物质积累与转移差异

为了进一步探究不同耐密性玉米品种耐密性差异的潜在机制, 本研究分析了不同玉米品种在吐丝前后干物质的积累和分配差异 (表 4)。与双低型品种相比, 双高型玉米品种在两个种植密度下具有更高的吐丝前干物质积累量 ( $P<0.05$ ), 而其它性状之间差异不显著。

#### 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

相关分析 (表 5) 表明, 穗长 (EL) 与籽粒产量 (GY) 间在两个种植密度下均存在显著的相关性, 穗长对种植密度的响应与籽粒产量间也存在显著的相关性 ( $P<0.05$ ), 穗粗 (ED)、穗粒数 (KN) 和百粒重 (HGW) 在高低密条件下与籽粒产量间均无显著相关性 ( $P>0.05$ )。低密条件下, SDW\_S、LDW\_S 与籽粒产量间存在显著正相关 ( $P<0.05$ ), 高密条件下, KDW\_M、HI 与籽粒产量间存在显著正相关 ( $P<0.05$ ), 而 LDW\_M 与籽粒产量间存在较强的负相关 ( $P<0.05$ )。

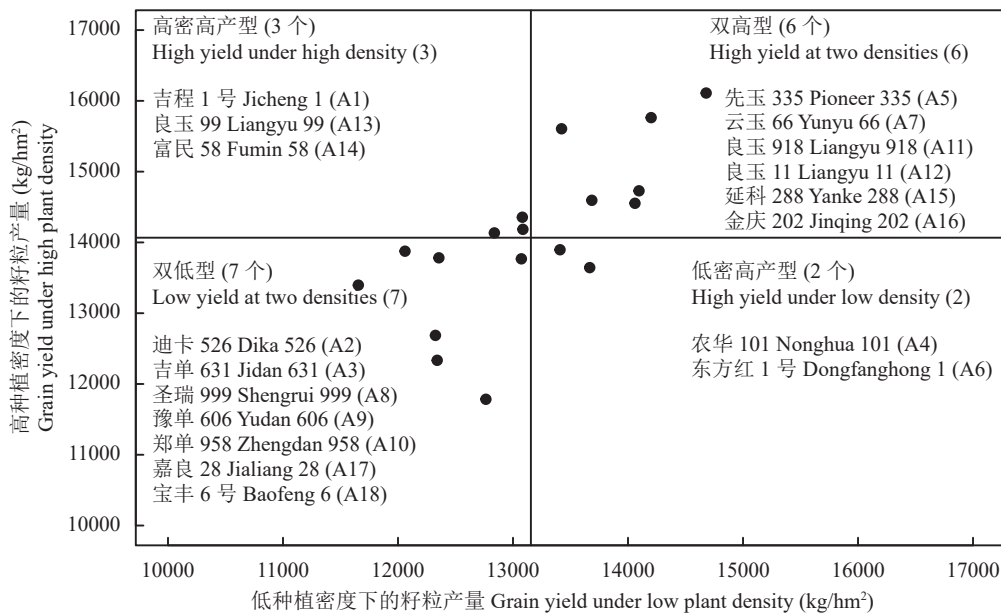


图 1 不同品种玉米的籽粒产量均值和分组

Fig. 1 Mean and grouping of grain yield of different maize cultivars

注: 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。

Note: The vertical line and horizontal line indicate the mean yield under low plant density and high plant density, respectively.

表 3 不同密度下玉米品种类型的性状差异

Table 3 Trait difference of different maize cultivars under low and high plant densities

性状 Trait	低种植密度 Low plant density				高种植密度 High plant density			
	双高 DH	高密高产 HH	低密高产 HL	双低 DL	双高 DH	高密高产 HH	低密高产 HL	双低 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 HGW	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

注: 在0.05置信度下通过邓肯方法进行多重比较。2个种植密度下同行数据后的不同小写字母表示不同品种类型间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Note: DH—Double high type; HH—Highly yield under high density; HL—Highly yield under low density; DL—Double low type. EL—Ear length; ED—Ear diameter; KN—Kernel number per ear; HGW—100-grain weight; GY—Grain yield; SDW\_S—Stem dry weight per plant at silking stage; LDW\_S—Leaf dry weight per plant at silking stage; ADW\_S—Aboveground dry weight per plant at silking stage; SDW\_M—Stem dry weight per plant at maturing stage; LDW\_M—Leaf dry weight per plant at maturing stage; KDW\_M—Kernel dry weight per plant at maturing stage; ADW\_M—Aboveground dry weight per plant at maturing stage; Biomass\_M—Biomass at maturing stage; HI—Harvest index; NRN—Nodal root number per plant; RDW—Root dry weight per plant; ROA—Root opening angle; AREA—Root system projection area; ACH—Root area of the convex hull; RMAW—Maximum width of the root system; DMAW—Depth at which the "maximal width" is located; TPSL—Total projected structure root length. Multiple comparisons were performed by Duncan's with 0.05 confidence coefficient. Different lowercase letters after data in a row under two planting densities indicate significant difference among the different variety types ( $P < 0.05$ ).

成熟期单株叶干重 (LDW\_M) 对种植密度的响应与籽粒产量间存在显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 其它性状未表现出显著相关。以上结果表明, 在保持吐丝前地上部干重 (SDW\_S、LDW\_S) 的同时, 减少吐丝后营养器官的干重 (SDW\_M、LDW\_M), 即增加地上部茎叶干物质向籽粒的转移可以促进高密下籽粒产量的提

升。根系性状方面, 在低种植密度下, NRN 与籽粒产量间存在显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 其它性状与籽粒产量间无显著性相关 ( $P > 0.05$ )。

通过比较地上部性状与根系性状对籽粒产量的贡献 (图 2), 我们发现在低种植密度下, 与籽粒产量相关性较高的地上部性状 (SDW\_S、SDW\_M、

表 4 不同类型玉米品种的干物质分配差异  
Table 4 Comparison of dry matter distribution among different cultivars

性状 Trait	低种植密度 Low plant density				高种植密度 High plant density			
	双高 DH	高密高产 HH	低密高产 HL	双低 DL	双高 DH	高密高产 HH	低密高产 HL	双低 DL
茎秆吐丝后干物质积累量 SDMAS	23.6 ab	23.8 ab	13.1 b	34.5 a	3.3 a	16.7 a	8.1 a	16.8 a
吐丝前干物质积累量 DMBS	163.5 a	150.9 b	166.1 a	145.2 b	164.7 a	136.3 c	155.1 ab	148.2 bc
吐丝后干物质积累量 DMAS	196.8 a	204.6 a	173.0 a	208.1 a	170.9 a	176.1 a	164.4 a	171.1 a
吐丝前干物质积累量占成熟期地上部生物量比值 DMBS/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
吐丝后干物质积累量占成熟期地上部生物量比值 DMAS/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

注：在0.05置信度下通过邓肯方法进行多重比较。2个种植密度下同行数据后的不同小写字母表示不同品种类型间在5%水平差异显著 ( $P<0.05$ )。

Note: DH—Double high type; HH—Highly yield under high density; HL—Highly yield under low density; DL—Double low type. SDMAS—Stem dry matter accumulation after silking; DMBS—Dry matter accumulation before silking; DMAS—Dry matter accumulation after silking; SLKDW—Stem, leaf and kernel dry matter at maturing stage. Multiple comparisons were performed by Duncan's with 0.05 confidence coefficient. Values followed by different lowercase letters in a row indicate significant difference among the different variety types under two planting densities ( $P<0.05$ ).

LDW\_M)对籽粒产量的决定系数为0.51，而根系性状(NRN、RMAW、TPSL)对籽粒产量的决定系数为0.30。在高种植密度下，与产量相关性较高的地上部性状(SDW\_S、SDW\_M、LDW\_M)对籽粒产量的决定系数为0.47，而根系性状(NRN、RMAW、TPSL)对籽粒产量的决定系数为0.22。通过分析地上部与根系性状对产量的协同贡献，我们发现低密下的决定系数为0.53，而高密下的决定系数为0.61。这些结果说明，高密下地上部性状(SDW\_S、SDW\_M、LDW\_M)与根系性状(NRN、RMAW、TPSL)之间具有更好的协同性，进而增加了对产量的贡献(图2a)。

比较双高型与双低型玉米品种发现，双高型玉米品种与籽粒产量相关性较高的地上部性状(SDW\_S、SDW\_M、LDW\_M)对籽粒产量的决定系数为0.43，双低型品种为0.20。双高型品种的根系性状(NRN、RMAW、TPSL)对籽粒产量的决定系数为0.18，双低型品种为0.10。双高型玉米品种地上与地下性状协同对籽粒产量的决定系数为0.77，而双低型品种为0.26(图2b)。以上结果说明，双高型玉米品种通过高效协同地上部(SDW\_S、SDW\_M、LDW\_M)与地下部根系性状(NRN、RMAW、TPSL)增加了高种植密度条件下的籽粒产量。

### 3 讨论

现代玉米品种的选育过程伴随着对地上部株型

和根系性状的改良筛选<sup>[26]</sup>。玉米植株构型的遗传改良提高了其对高种植密度的耐受性，使得耐密品种具有更加紧凑的株型，以减少高种植密度下单株之间对生长资源的相互竞争<sup>[20]</sup>。良好冠层结构有助于在高种植密度下维持较高的光能利用率、养分利用效率和籽粒产量<sup>[27-28]</sup>。在1987至2016年间，玉米的最适种植密度以每年700株/hm<sup>2</sup>的速度不断增加<sup>[29]</sup>，在此过程中，玉米的单株产量潜力并没有显著改变。在低种植密度下现代玉米品种未表现出产量优势<sup>[30-31]</sup>，而在高种植密度条件下，现代品种的单位面积产量显著增加<sup>[32]</sup>，这表明新选育的杂交种具有更强的耐密性和抗逆性。本研究选取了我国农业生产中广泛种植的18个玉米杂交种为研究材料，以探究保障高种植密度条件下玉米高产的理想地上地下协同机制，为耐密新品种的遗传改良提供理论基础。

吐丝前个体干物质的积累对玉米群体籽粒产量的形成至关重要<sup>[33-34]</sup>，吐丝后增加茎叶器官中的干物质向籽粒的转移有助于玉米获得较高的产量<sup>[35-36]</sup>。本研究中发现，不同玉米品种在吐丝期干物质积累和成熟期干物质积累与分配方面存在基因型差异。耐密高产玉米品种通过促进吐丝前干物质的积累与吐丝后干物质向籽粒的转移，从而提高了高种植密度下的籽粒产量(表4)。因此，在高密条件下，促进玉米吐丝前干物质积累(特别是茎秆干物质积累)和吐丝后干物质向籽粒转移，对于提高玉米产量具有重要意义。

表 5 不同种植密度下性状与籽粒产量间的相关系数及其对密度的响应

Table 5 Correlation coefficients between trait and grain yield under different plant densities

性状 Trait	低种植密度	高种植密度	对种植密度的响应
	Low plant density	High plant density	Response to plant density
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 HGW	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

注: 地上部与根系性状间的相关分析利用R语言中的“cor.test”函数完成, 性状对高种植密度响应值=(HD-LD)/LD×100, 其中HD和LD分别为高、低种植密度下的性状值; \*— $P<0.05$ 。

Note: EL—Ear length; ED—Ear diameter; KN—Kernel number per ear; HGW—100-grain weight; GY—Grain yield; SDW\_S—Stem dry weight per plant at silking stage; LDW\_S—Leaf dry weight per plant at silking stage; ADW\_S—Aboveground dry weight per plant at silking stage; SDW\_M—Stem dry weight per plant at maturing stage; LDW\_M—Leaf dry weight per plant at maturing stage; KDW\_M—Kernel dry weight per plant at maturing stage; ADW\_M—Aboveground dry weight per plant at maturing stage; Biomass\_M—Biomass at maturing stage; HI—Harvest index; NRN—Nodal root number per plant; RDW—Root dry weight per plant; ROA—Root opening angle; AREA—Root system projection area; ACH—Root area of the convex hull; RMAW—Maximum width of the root system; DMAW—Depth at which the "maximal width" is located; TPSL—Total projected structure root length. Multiple comparisons were performed by Duncan's with 0.05 confidence coefficient. The correlation analysis between shoot and root traits was calculated using the "cor.test" function in R 4.03. Response to plant density=(HD-LD)/LD×100, HD and LD were the trait values at high and low plant densities. \*— $P<0.05$ .

前人研究表明, 现代玉米杂交种具有更大更深的根系构型<sup>[37]</sup>。根系构型的变化对于玉米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<sup>[38]</sup>。随着种植密度的增加, 单株光合产物向地上部分分配增多, 向根系的同化物输送减少, 导致根冠比下降<sup>[39]</sup>。因此, 在高密下维持合理的地上地下匹配关系对于玉米群体高产的实现具有重要意义。本研究发现, 在减少单株节根数和根系干重的同时保持适当的根系开放角度、根系面积、较高的根系深度和根长对于高密下玉米产量的提升具有促进作用(表 5)。本研究中, 随着种植密度的增加, 穗长显著

降低(表 2)。穗长与叶长、株高、穗位高等性状具有相似的发育机制, 间接反映了株型性状的变化<sup>[40]</sup>。由此推断, 高种植密度下, 光合产物向地上部分分配偏多, 株型仍然变小, 单株生物量降低, 但在群体水平上产量增加。

植物地上/地下功能的协同对提高作物产量有重要意义<sup>[41-42]</sup>。本研究剖析了玉米地上部性状与根系性状对产量的总体贡献, 发现地上部与根系性状对种植密度的响应是协同的(图 2a)。双高型玉米品种通过地上部性状(SDW\_S、SDW\_M、LDW\_M)与根系性状(NRN、RMAW、TPSL)的协同增加了籽粒产量

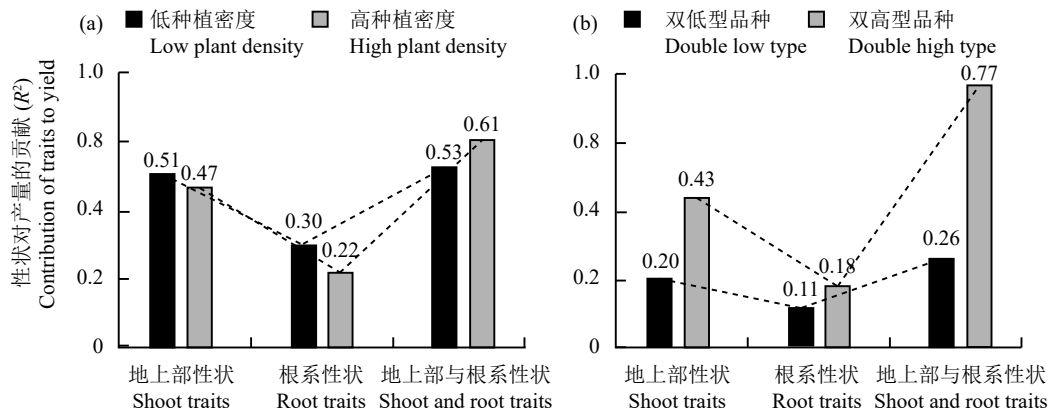


图 2 不同种植密度和品种类型下地上部与根系性状对籽粒产量的贡献

Fig. 2 Contribution of shoot and root traits to grain yield of different cultivars under high and low plant densities

注：地上部与根系性状对产量的贡献利用“lm”函数进行分析。

Note: The contribution of shoot and root traits to yield was analyzed using "lm" function in R 4.03.

(图 2b)。少而长的节根可以促进玉米更好地吸收深层土壤中的养分水分，在双高型玉米品种中，减少玉米节根数可能更有利于玉米将更多的碳水化合物用于侧根生长和节根的伸长，从而增加总根长和根系下扎深度<sup>[43]</sup>，进而更好地满足地上部生长对水分和养分的需求<sup>[44]</sup>。以此改善玉米地上部光合功能，同时增加吐丝前干物质的积累量及吐丝后干物质向籽粒的转运量，最终增加高种植密度条件下的玉米产量。

## 4 结论

提高玉米种植密度虽然降低了玉米单株的生产能力，但显著增加了单位面积的生物量和籽粒产量。耐密高产玉米品种(双高型品种)较好地协调了地上地下关系，在根部同化物供应减少的不利情况下，可高效利用有限的碳资源。同时，减少节根数、维持根系总长度(根表面积)和扎根深度，有利于根系高效吸收养分水分，以满足地上部的正常生长，从而增加吐丝前干物质积累及其向籽粒的转运量，进而提高高种植密度条件下的籽粒产量。

## 参考文献:

[1] Kopitke 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: 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: 中国农业大学博士学位论文, 2020.

Shao H. Genotypic difference in root system architecture in response to increasing planting density in field-grown maize[D]. Beijing: PhD Dissertation of 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*, 2022, 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, (5): 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, (5): 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.
- [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 2000s[J]. *European Journal of Agronomy*, 2014, 58: 1–10.
- [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*, 2012, 185(3): 395–406.
- [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): 772–777.  
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 later growth stage[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 4(26): 772–777.
- [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 characteristics in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2012, 4(12): 182.
- [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 Integrative Agriculture*, 2013, 12(3): 426–435.
- [25] Colombi T, Kirchgessner N, Le Marié C A, *et al.* Next generation shovelomics: Set up a tent and REST[J]. *Plant and Soil*, 2015, 388(1–2): 1–20.
- [26] Chen X C, Zhang J, Chen Y L, *et al.* Changes in root size and distribution in relation to nitrogen accumulation during maize breeding in China[J]. *Plant and Soil*, 2014, 374(1–2): 121–130.
- [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 and Energy Security*, 2022, 11: e375.
- [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, 53(15): 3059–3070.  
Bo Y W, Zhang H J, Zhu Y L, *et al.* Responses of canopy radiation and nitrogen distribution, leaf senescence and radiation use efficiency on increased planting density of different variety types of maize[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(15): 3059–3070.
- [29] Assefa Y, Carter P, Hinds M, *et al.* Analysis of long term study indicates both agronomic optimal plant density and increase maize yield per plant contributed to yield gain[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1–11.
- [30] Tollenaar M, Lee E A. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize[J]. *Field Crops Research*, 2002, 75(2): 161–169.
- [31] Duveck D N, Cassman K G. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North-Central United States[J]. *Crop Science*, 1999, 39(6): 1622–1630.
- [32] Sangoi L, Gracietti M A, Rampazzo C, *et al.* Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density[J]. *Field Crops Research*, 2002, 79(1): 39–51.
- [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 yield and water use efficiency[J]. *Agricultural Water Management*, 2021, 254: 106938.
- [34] Frey N M. Dry matter accumulation in kernels of maize[J]. *Crop Science*, 1981, 21(1): 118–122.
- [35] Allison J C S, Watson D J. The production and distribution of dry matter in maize after flowering[J]. *Annals of Botany*, 1966, 30(3): 365–381.
- [36] Wei S S, Wang X Y, Li G H, *et al.* Maize canopy apparent photosynthesis and <sup>13</sup>C-photosynthate reallocation in response to different density and N rate combinations[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1113.
- [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*, 2014, 166: 66–71.
- [38] Hammer G L, Dong Z S, Mclean G, *et al.* Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U. S. Corn Belt?[J]. *Crop Science*, 2009, 49(1): 299–312.
- [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 maize cultivars[J]. *Agriculture*, 2022, 12(2): 299.
- [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.