

开放科学（资源服务）标识码（OSID）：



错株增密种植对夏玉米光合特性及产量的影响

张春雨, 白晶, 丁相鹏, 张吉旺, 刘鹏, 任佰朝, 赵斌

(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)

摘要: 【目的】增密是玉米增产的重要途径之一, 但随种植密度的增大, 往往会造成群体郁闭, 光能利用率下降。因此, 本研究探索通过改变种植模式削弱增密后对植株产生的负面效应。【方法】试验于 2018 和 2019 年, 以登海 605 和郑单 958 为试验材料, 设置 $67\text{ 500 株}/\text{hm}^2$ 、 $82\text{ 500 株}/\text{hm}^2$ 2 种密度, 以常规对株种植为对照, 研究错株种植和密度对夏玉米产量与光合特性的影响, 以期探明错株种植与密度的互作机理, 提出高产夏玉米适宜的种植模式。【结果】增密降低了群体整齐度, 穗位叶净光合速率 (P_n)、光合关键酶活性及叶绿素含量有所下降; 光合关键酶活性在高密度下随生育期推进降幅更大, 表明增密会使叶片衰老速率增大, 不利于植株的光合作用。错株种植模式下群体整齐度提高, 茎叶夹角增大, 叶片更为平展, 光能截获率增大, P_n 、光合关键酶活性及叶绿素含量提高, 群体干物质积累量及干物质向籽粒中的分配比例增大, 进而显著提高了产量, 错株种植较对株种植 2 个品种平均增产 3.8%—6.1%。错株种植在保证群体数量的前提下削弱了群体内个体植株间对光温资源的竞争, 保证玉米个体发育潜力的充分发挥, 使玉米群体与个体协调发展。【结论】错株种植能显著改善群体冠层结构, 优化群体的光照条件, 增强其光合性能及物质生产能力, 提高玉米产量。在本试验条件下, 综合分析认为, $82\text{ 500 株}/\text{hm}^2$ 密度条件下错株种植的模式表现最好, 可为创建玉米高产栽培模式提供借鉴。

关键词: 夏玉米; 错株种植; 密度; 光合特性; 产量

Effects of Staggered Planting with Increased Density on the Photosynthetic Characteristics and Yield of Summer Maize

ZHANG ChunYu, BAI Jing, DING XiangPeng, ZHANG JiWang, LIU Peng, REN BaiZhao, ZHAO Bin

(College of Agriculture, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, Shandong)

Abstract: 【Objective】Increasing density is one of the important ways to increase the yield of maize, but with the increase of planting density, it will usually cause the colony closure and the decrease of the utilization rate of light energy. Therefore, it is very important to explore and change the planting mode to weaken the negative effects of excessive density on plants and to improve the group canopy structure. 【Method】The experiment was conducted in 2018 and 2019. Using Denghai 605 and Zhengdan 958 as test materials, two planting modes of parallel planting and staggered planting were set up under the two density conditions of $67\text{ 500 plants}/\text{hm}^2$ and $82\text{ 500 plants}/\text{hm}^2$. The effects of density on summer maize yield and photosynthetic characteristics were expected to explore and to understand the interaction mechanism of staggered planting and density, and to propose a suitable planting model for high-yield summer maize, which provided a certain theoretical basis for the scientific planting model of summer maize. 【Result】Increased density reduced the uniformity of the population. The ear leaf net photosynthetic rate (P_n), photosynthetic key enzyme activities, and chlorophyll content were lower than those of low density, and the photosynthetic key enzyme activities decreased more with the growth period under high density. This meant that increasing the density would increase the leaf senescence rate, which was

收稿日期: 2020-05-11; 接受日期: 2020-07-29

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2018YFD0300603, 2017YFD0301001)

联系方式: 张春雨, E-mail: 2378362140@qq.com. 通信作者赵斌, E-mail: zhaobin@sda.edu.cn

not conducive to plant photosynthesis. Under the staggered planting model, the group uniformity was improved, the angle between stems and leaves was increased, the leaves were more flat, the light energy interception rate was increased, the activity of Pn , photosynthetic key enzymes and chlorophyll content increased, the accumulation of dry matter in the population and the distribution of dry matter to the grain increased, thereby significantly increasing the yield. Staggered planting increased the average yield by 3.8%-6.1% compared to planting of the parallel plant. Staggered planting under the premise of ensuring the number of groups weakened the competition between individual plants within the group for light and temperature resources, ensured the full development of the individual development potential of maize, and enabled the coordinated development of maize groups and individuals. 【Conclusion】 Staggered planting could significantly improve the group canopy structure, optimize the group's lighting conditions, enhance its photosynthetic performance and material production capacity, and increase maize yield. Under the conditions of this experiment, comprehensive analysis believed that the stagger planting model under 82 500 plants/ hm^2 density conditions performs was the best, which could provide a reference for the establishment of a high-yield model of summer maize.

Key words: summer maize; stagger planting; density; photosynthetic characteristics; grain yield

0 引言

【研究意义】合理密植是实现玉米高产的关键措施之一^[1]，今后超高产栽培的发展趋势是在稳定单穗粒重或小幅降低的前提下，提高种植密度，合理增加群体数量^[2-3]。但随着种植密度的增加，群体内植株相互遮荫，冠层中下部透光率大幅下降，引起叶片早衰并导致群体的光合性能减弱^[4-7]。在玉米生产中，种植模式是在高密度协同条件下影响个体通风透光、营养状况和最终产量的因素之一，可以协调玉米群体与个体的关系^[8]。利用栽培技术建立科学合理的群体结构，尽可能地提高玉米群体的光能利用率，是提高群体质量和生物产量的重要技术手段^[9-10]。因此，探索如何改变种植模式来削弱密度过大对植株产生的负面影响意义重大。【前人研究进展】密度是影响玉米产量的关键因素，玉米群体产量取决于密度压力，合理密植是获得高产的重要栽培措施^[2,11-12]。但密度过高会导致养分供应差，光照条件恶劣，玉米穗位叶净光合速率显著降低，单株干物质积累量下降，单位面积穗数的增加无法弥补因密度过大造成的空秆增加和穗粒数及千粒重锐减带来的损失^[14-15]。当密度较高时，合理的种植模式能使植株在田间分布合理，从而改善植株的群体结构，并在一定程度上改善田间的通风、透光条件。有研究表明，改变种植模式使植株在田间的分布及群体内光分布更加均匀的做法可以提高产量^[16-17]。不同的种植模式，不同的密度、植株空间排布方式，形成了不同的冠层结构，因此光截获也存在差异。错株种植可有效提高植株分布均匀度，使叶片空间分布更加合理，吐丝期更加均匀的植株空间分布提高了光截获^[13,18]。合理的种植模式可以有效地改善高密度下作物群体间

的光分布，行间错株形成的菱形分布既提高了冠层内的透光率又保证了最大光截获，因而中后期光能利用率较高，穗位叶同化物持续积累，保证了高产潜力的发挥^[19-21]。【本研究切入点】前人对“蜂巢式种植”“双行交错种植”“三角留苗式种植”等相邻行间植株交错的错株种植模式开展了相关研究，并且多为增产效应^[13,19-20]。但黄淮海夏玉米区，在玉米季光温资源有限的条件下，可否通过改变种植模式和提高密度改变群体结构，进而实现光能利用率和产量协同提高，尚未可知。【拟解决的关键问题】本试验设置不同种植模式和密度，研究错株种植与密度对夏玉米产量与光合特性的影响，明确错株种植与密度互作对夏玉米产量形成的调控机理，探索高产夏玉米适宜的种植模式，为高产夏玉米的科学种植提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点

田间试验于2018年在泰安市马庄试验基地进行，2019年在山东农业大学黄淮海区域玉米技术创新中心进行，两地土壤肥力高，水利设施条件良好。2个试验点均为温带大陆性季风气候，土壤为棕壤土，土壤基础地力如表1所示。

1.2 试验设计

2年试验均采用三因素裂区设计，大田种植。主区为种植模式：错株种植和对株种植；副区为种植密度：67 500株/ hm^2 (LD) 和 82 500株/ hm^2 (HD)；副副区为品种：登海605(DH605)和郑单958(ZD958)。8个处理，重复3次，共24个小区，行距0.6 m，等行距种植，行长10 m，小区面积为30 m^2 。田间管理同一般高产田，种植模式如图1所示。

表1 土壤养分含量

Table 1 Nutrition content in soil

年份	试验地点	有机质 (g·kg ⁻¹)	全氮 (g·kg ⁻¹)	速效氮 (mg·kg ⁻¹)	速效磷 (mg·kg ⁻¹)	速效钾 (mg·kg ⁻¹)
2018	泰安市马庄镇试验基地 Test base in Mazhuang town, Tai'an city	11.20	0.71	56.43	28.32	109.01
2019	黄淮海区域玉米技术创新中心 Huang-huai-hai regional maize technology innovation center	10.38	0.78	57.11	36.51	126.87

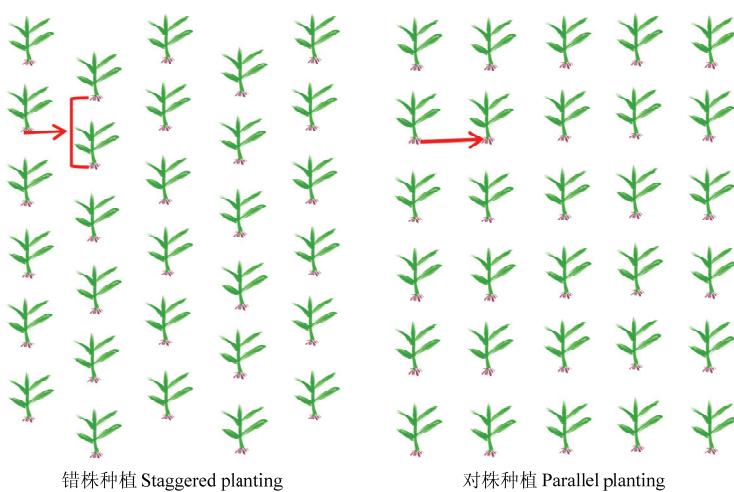


图1 错株种植与对株种植田间模拟图

Fig. 1 Staggered planting and parallel planting

1.3 测定项目及方法

1.3.1 群体整齐度 计算穗粒数整齐度及各个取样时期干物质重量、叶面积的整齐度，取平均值。

$$s = \sqrt{\frac{\sum x^2 - \frac{1}{n}(\sum x)^2}{n-1}}; \quad rd = \frac{(\bar{x}-s)}{\bar{x}} \times 100$$

式中， s : 标准差， n : 样本个数， rd : 整齐度， \bar{x} : 样本平均值。

1.3.2 茎叶夹角 在开花期各小区选取具有代表性的植株6株，使用量角器测量棒三叶（穗位叶、穗位上叶、穗位下叶）的茎叶夹角。

1.3.3 叶面积指数（LAI） 在大喇叭口期（V12）、开花期（VT）、花后20 d（VT+20）、花后40 d（VT+40）和成熟期（VT+60），选取具有代表性的植株5株，量取每片叶长度和中部宽度，计算叶面积和叶面积指数。

单叶叶面积=叶长×叶宽×0.75；

LAI=单株叶面积（m²）×每公顷株数/10000。

1.3.4 植株地上部干重 在V12期分为茎和叶，VT、

VT+20、VT+40和VT+60分为茎秆（含穗轴）、叶片、雄穗、籽粒、苞叶5部分，各时期取样5株，将各部分样品在烘箱内105℃杀青15 min，80℃烘干至恒重后称重。

1.3.5 光能截获率 选择晴天无云天气，在11:30—14:30，采用SunScan冠层分析仪进行测定，移动手柄，采集探棒上64个传感器的瞬时读数。每个小区选取中间2个行间，按对角线方式，测定6个不同点，取平均值。分3层测量，即底部（离地面10—15 cm），中部（穗位叶及其上下叶）和顶部。光合有效辐射计算公式如下：

$$\text{光能截获率} (\%) = (I_t - I_b) / I_t$$

式中， I_t : 冠层顶部光合有效辐射， I_b : 测定层光合有效辐射。

1.3.6 净光合速率 用CIRAS-3便携式光合测定系统分别于VT、VT+20以及VT+40的晴天11:00—13:30于自然光源下进行测量。每次各处理选取6个叶片，测量选择穗位叶叶片的中上部，避开中脉，在相同部位测定，取平均值。

1.3.7 光合关键酶活性 二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)酶活性的测定: 称取约0.1 g穗位叶组织样本, 加入1 mL提取液, 冰浴匀浆, $10\ 000\times g$, 4℃下离心10 min, 取上清液加到试剂盒中, 置于酶标仪中测定波长为340 nm时的吸光值, 1 min后读取吸光值A1, 15 min后读取A2, $\Delta A=A1-A2$; 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)酶活性的测定: 称取约0.1 g穗位叶组织样本, 加入1 mL提取液, 置于冰上, $12\ 000\ r/min$, 4℃下离心10 min, 将样本解冻至室温取上清液加到试剂盒中, 置于酶标仪中测定波长为340 nm时的吸光值, 10 s时读取吸光值A1, 10 min后读取A2。

$$\text{酶活力}=[\Delta A \times V2 \div (\epsilon \times d) \times 10^9] \div (V1 \times Cpr) \div T$$

$$\Delta A=A1-A2$$

式中, ϵ : NADH摩尔消光系数; d : 96孔板直径, 0.5 cm; $V1$: 加入样本体积; $V2$: 反应体系总体积; T : 反应时间; Cpr : 样本蛋白质浓度。

1.3.8 叶绿素含量 参照张宪政^[22]的丙酮乙醇混合液法测定。取穗位叶新鲜玉米叶片, 剪取相同大小的小圆片8片, 放入丙酮乙醇混合液中, 在室温下(10—30℃)暗处提取, 至材料完全变白后, 取清液, 以丙酮乙醇混合液做对照, 用分光光度计测定光密度。

1.3.9 叶片荧光特性 于VT及VT+20期, 在自然光强下, 上午10:00—11:30期间选取照光一致的植株穗位叶进行测定。采用M-PEA植物效率仪测定光适应下的最大荧光(F_m')、稳态荧光(F_s)等荧光参数; 暗适应30 min后测定初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和光系统II的最大光化学效率(F_v/F_m)。

1.3.10 成熟期测产和考种 收获前每小区调查所有穗数、空秆率和双穗率, 各小区取中间5 m 3行具有代表性的植株考种, 实收计产。测量果穗数、穗长、穗粗、秃尖长、穗行数、行粒数、平均每果穗子粒数、平均单个果穗重、百粒重等。

1.4 数据处理与分析

使用Microsoft Excel 2016进行数据处理; 使用SPSS 26.0数据处理系统进行统计分析和差异显著性检验, 以LSD法检验差异显著性($\alpha=0.05$); 用Sigmaplot 14.0作图。

2 结果

2.1 错株种植和密度对夏玉米产量及其构成因素的影响

由表2可以看出, 2个品种产量均表现为S-HD>

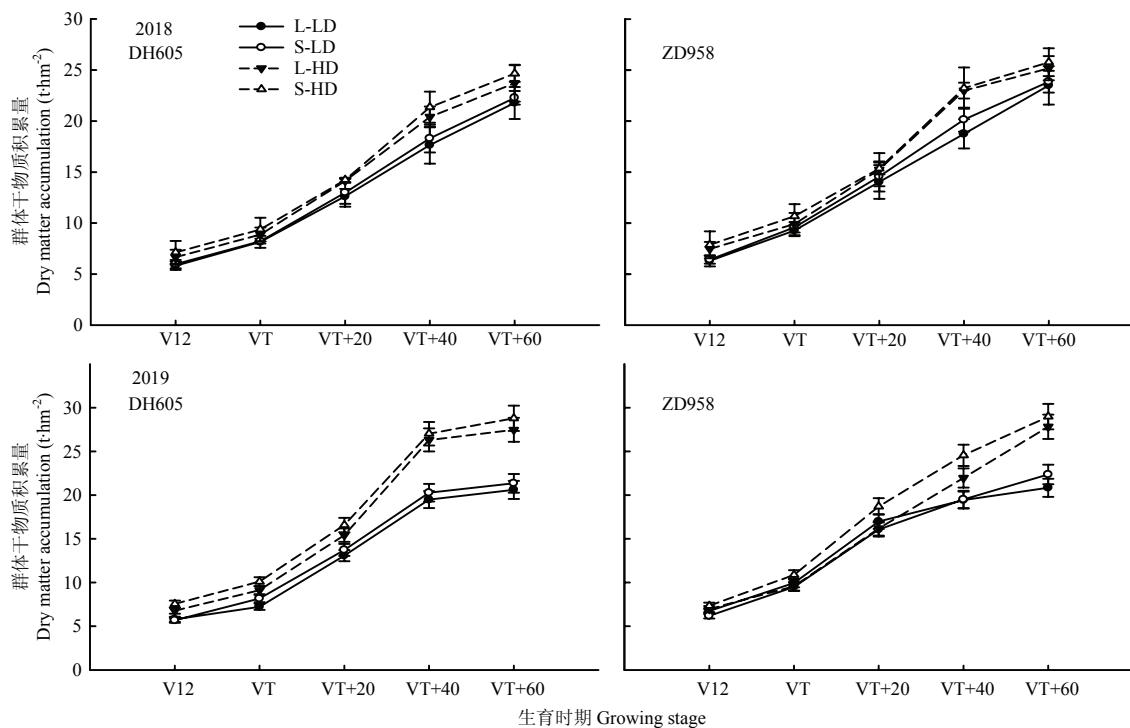
P-HD>S-LD>P-LD, 高密度的产量高于低密度, 2年规律一致。在种植模式方面, DH605在HD下2个种植模式处理差异达显著水平, LD下差异不显著; ZD958产量规律也表现为S>P, 且差异均达显著水平, 2年规律一致。错株种植较对株种植的2年平均产量增幅在LD、HD下分别为3.8%、6.1%, 可见错株种植在高密度下增产效应更显著。在千粒重方面, 在相同密度下, (除2019年ZD958-LD外)均表现为S>P, 在HD下差异达显著水平, LD下差异不显著; 在同一种植模式下, 除2018年错株处理外, 均表现为LD>HD。可以看出千粒重随种植密度的增加而降低, 但错株种植显著缓解了高密度带来的负效应, 密度与种植模式间存在显著互作效应。在穗粒数方面, 在相同种植模式下, 穗粒数均表现为LD>HD; 在同一密度下, (除2018年ZD958)均表现为S>P, 提高了2.7%。

2.2 干物质积累与分配

群体干物质积累量随生育进程的推进呈不断升高的趋势(图2)。群体干物质积累量总体表现为S-HD>P-HD>S-LD>P-LD, 2个品种表现一致, DH605、ZD958错株处理较对株分别高3.4%、3.2%。从密度方面来看, 各处理的群体干物质积累量均表现为HD>LD。从完熟期各器官的干物质分配情况来看(图3), 2个品种籽粒的干物质量占全株总物质量的平均比例(2年)表现为S-LD>P-LD>S-HD>P-HD, DH605分别为51.8%、51.3%、48.0%和48.7%; 郑单958分别为49.9%、49.2%、46.4%和45.4%。可以看出, 在同一密度下时, 籽粒所占比例S>P; 在同一种植模式下时, 表现为LD>HD。

2.3 群体整齐度

群体植株性状的整齐度是反映群体生产力的重要指标之一。从表3来看, 穗粒数、干物重、叶面积整齐度均表现为S>P, 2个品种表现一致。DH605错株种植2年平均穗粒数、干物质积累量、叶面积整齐度较对株种植高2.9%、1.8%、2.0%, ZD958为4.8%、0.7%、2.6%, 错株种植对3种整齐度的影响程度整体表现为穗粒数整齐度>叶面积整齐度>干物重整齐度。从密度方面来看, 2018年3种整齐度均表现为LD>HD, 但在2019年错株处理下干物重、叶面积整齐度表现为HD>LD, 可见错株种植有效提升了高密度下植株的群体整齐度。



V12: 大喇叭口期; VT: 开花期; VT+20: 花后 20 天; VT+40: 花后 40 天; VT+60: 成熟期。下同

V12: Male tetrad stage; VT: Flowering stage; VT+20: 20 days after flowering stage; VT+40: 40 days after flowering stage; VT+60: Maturity stage. The same as below

图 2 错株种植与密度对夏玉米群体干物质积累量的影响

Fig. 2 Effect of staggered planting and plant density on dry matter accumulation of summer maize

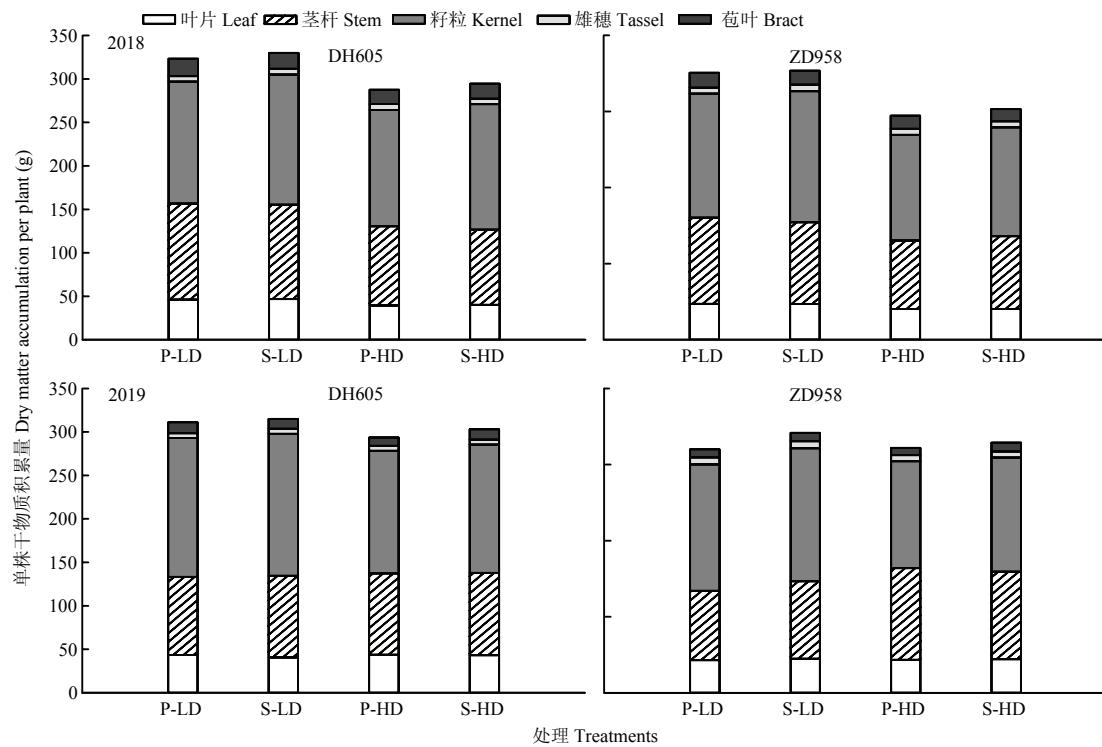


图 3 错株种植与密度下各器官干物质的分配情况

Fig. 3 Distribution of dry matter in different organs under the staggered planting and density

表 2 错株种植和密度对夏玉米产量及其构成因素的影响

Table 2 Effect of staggered planting and plant density on grain yield and yield components of summer maize

年份 Year	品种 Maize variety	密度 Density	种植模式 Planting pattern	收获穗数 (ears/ hm^2)	穗粒数 Number of kernels per ear	千粒重 Thousand kernel weight (g)	籽粒产量 Yield (kg· hm^{-2})
2018	DH605	LD	P	65558.8b	447.2a	330.8a	9245.2c
			S	66670.0b	467.9a	334.9a	10094.8c
		HD	P	82226.3a	403.3b	312.8b	11036.5b
			S	81115.2a	408.3b	335.8a	11916.1a
	ZD958	LD	P	66670.0b	494.7a	316.1ab	11005.6c
			S	67781.2b	484.2a	320.6a	11626.4b
		HD	P	78892.8a	461.4ab	312.0b	11459.8b
			S	82226.3a	450.9b	322.4a	11801.0a
2019	DH605	LD	P	66670.0b	515.7b	330.8ab	11213.5c
			S	65558.8b	535.9a	336.0a	11229.6c
		HD	P	81115.2a	486.0c	321.6b	11630.0b
			S	83337.5a	519.1b	331.8a	12190.9a
	ZD958	LD	P	65558.8b	533.8b	322.3a	11150.9c
			S	66670.0b	556.2a	316.3a	11786.2b
		HD	P	82226.3a	511.6c	293.7b	11390.1b
			S	80004.0a	543.5a	310.9a	12384.4a

ANOVA

年份 Year	ns	**	ns	**
品种 Maize variety	ns	**	**	*
密度 Density	**	*	*	**
种植模式 Planting pattern	ns	*	ns	**
密度×种植模式 Density×Planting pattern	ns	ns	**	*

同一列不同字母表示相同年份同一品种不同处理间差异达 5% 显著水平, 表中*表示在 0.05 水平显著, **表示在 0.01 水平显著, ns 表示在 0.05 水平不显著。P: 对株种植; S: 错株种植。下同。

Different letters in the same column indicate that the difference between the different treatments in the same year and the same maize variety reaches a significant level of 5%. *, significant at 0.05 probability level. **, significant at 0.01 probability level. ns, no significance. P: Parallel Planting; S: Staggered planting. The same as below.

2.4 叶面积指数 (LAI)

由图 4 可见, 各处理的叶面积指数均随生育进程的推进, 呈现出单峰曲线的变化趋势, 在开花期达到最大值, 此后 LAI 逐渐下降。从不同种植模式来看, 2018 年 2 个品种错株处理的叶面积指数在各生育时期均显著高于对株种植, DH605 的 LAI 错株较对株高 3.4%, ZD958 高达 7.5%。2019 年情况略有不同, LD 下 DH605 叶面积指数在生育期中期显著高于对株种植, HD 下在生育期中后期略高于对株种植, 差异不显著; LD 下 ZD958 的 LAI 在开花期及花后 20 d 时显著高于对株种植, 分别高 7.3%、11.6%, 其他时期与对株种植无明显差异,

HD 下错株种植的 LAI 在各生育时期均显著高于对株种植。在同一种植模式下, 2 个品种 LAI 均表现为 HD>LD。

2.5 茎叶夹角

两品种的茎叶夹角均表现为穗位叶>穗位下叶>穗位上叶(图 5), DH605 穗位下叶、穗位叶、穗位上叶的茎叶夹角平均值分别为 22.8°、30.7°、19.7°, ZD958 分别为 26.1°、34.6°、23.0°。2 种植模式间比较, S 的茎叶夹角高于 P, 但差异不显著。表明 S 有利于释放行上的空间, 植株间竞争减弱, 叶片较 P 平展, 可截获更多光能。2 个密度间比较, LD 的茎叶夹角更大。

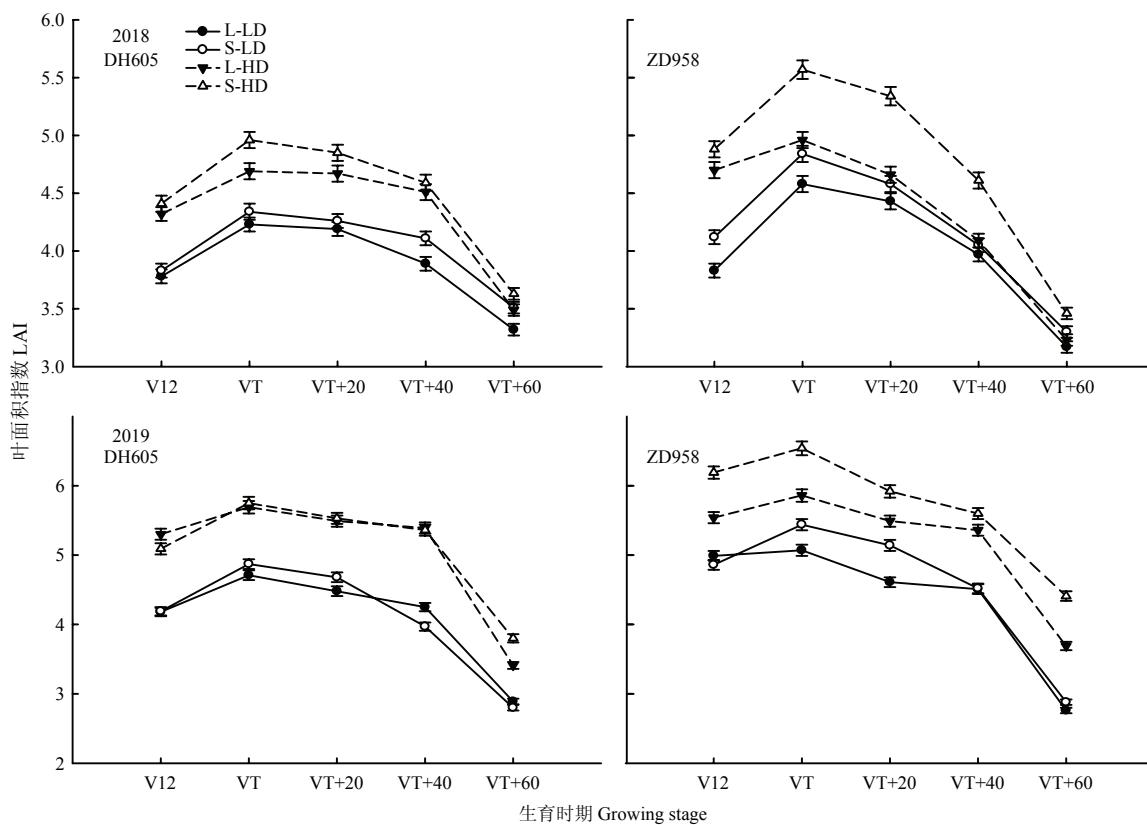
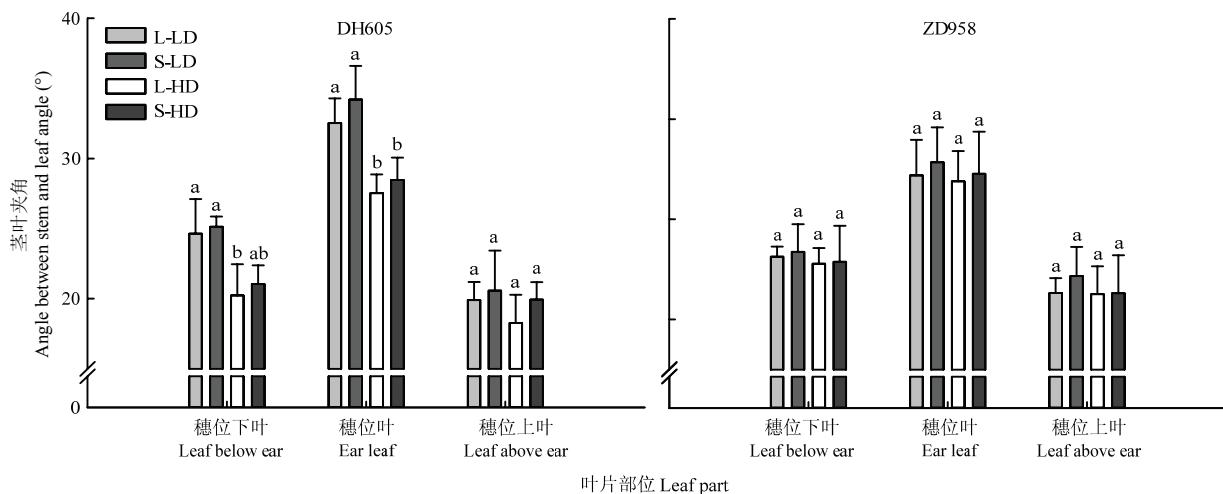


图 4 错株种植与密度对夏玉米叶面积指数的影响

Fig. 4 Effect of staggered planting and plant density on LAI of summer maize



不同小写字母在 0.05 水平差异显著。下同 Different small letters indicate significant differences at 0.05 level. The same as below

图 5 错株种植与密度对夏玉米茎叶夹角的影响

Fig. 5 Effects of staggered planting and plant density on angle between stem and leaf of summer maize

2.6 光能截获率

由图 6 可以看出, 全株光能截获率均表现为花后随生育时期的推进逐渐降低。不同层次光能截获率均

呈现上强下弱趋势, 不同处理表现一致, 在开花期上层光能截获率可达 87% (DH605) 和 81.1% (ZD958)。在同一密度下, 上层光能截获率均表现为 S 高于 P,

表3 错株种植与密度对夏玉米群体整齐度的影响

Table 3 Effect of staggered planting and plant density on group uniformity of summer maize

年份	品种	密度	种植模式	穗粒数整齐度	干物重整齐度	叶面积整齐度
Year	Maize variety	Density	Planting pattern	Uniformity of harvested ear number	Uniformity of dry matter eight	Uniformity of leaf area
2018	DH605	LD	P	95.27ab	90.43b	95.09ab
			S	99.55a	93.15a	96.32a
		HD	P	94.61b	89.73b	91.80b
			S	95.06ab	91.11ab	94.09ab
	ZD958	LD	P	94.21ab	91.43ab	93.47ab
			S	98.13a	93.67a	95.09s
		HD	P	89.59b	88.48b	88.34b
			S	96.82a	89.87b	92.87ab
2019	DH605	LD	P	97.94ab	90.07ab	92.14a
			S	99.76a	90.44ab	92.55a
		HD	P	94.08b	89.23b	90.00a
			S	98.64a	91.19a	93.26a
	ZD958	LD	P	96.49a	90.06a	90.88ab
			S	99.92a	90.77a	94.62a
		HD	P	90.46b	90.00a	88.48b
			S	93.54b	90.81a	93.65a

ANOVA						
年份 Year				ns	ns	ns
品种 Maize variety				*	*	ns
密度 Density				**	ns	*
种植模式 Planting pattern				*	*	**
密度×种植模式 Density×Planting pattern				*	ns	*

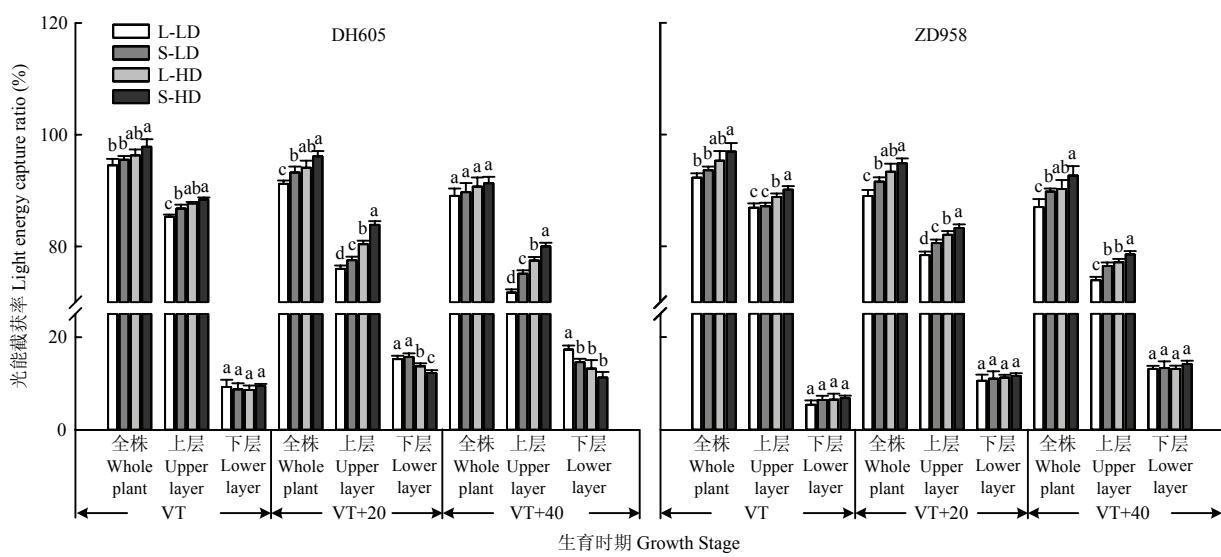


图6 错株种植与密度对夏玉米光能截获率的影响

Fig. 6 Effects of staggered planting and plant density on light energy capture ratio of summer maize

全株光能截获率与上层表现一致;在同一种植模式下,全株与上层光能截获率表现为 HD>LD。各处理对下层光能截获率的影响无明显规律。分析比较花后 40 d 较开花期的降幅可发现,2 个品种的上层光能截获率的降幅均表现为 S 的植株光能截获率降幅更低,可见 S 更有利于光能截获率的保持。

2.7 净光合速率(P_n)

如图 7 所示,净光合速率在花后随生育进程推进而降低。相同密度下,S 净光合速率均一定程度上高

于 P, S 较 P 平均高 8.5%。分析比较花后 40 d 和开花期的降幅可见,DH605 表现为 P-HD>S-HD>S-LD>P-LD, ZD958 表现为 P-LD>S-HD>P-HD>S-LD。在相同密度下,除 DH605-LD 处理外,花后 40 d 净光合速率降幅均表现为 P>S,说明 S 的植株净光合速率降低更为缓慢,S 更有利于植株净光合速率的保持。同一种植模式下,净光合速率表现为 LD>HD。DH605 错株较对株提高 6.7% (LD)、10% (HD), ZD958 分别提高 8.1% 和 10.5%。

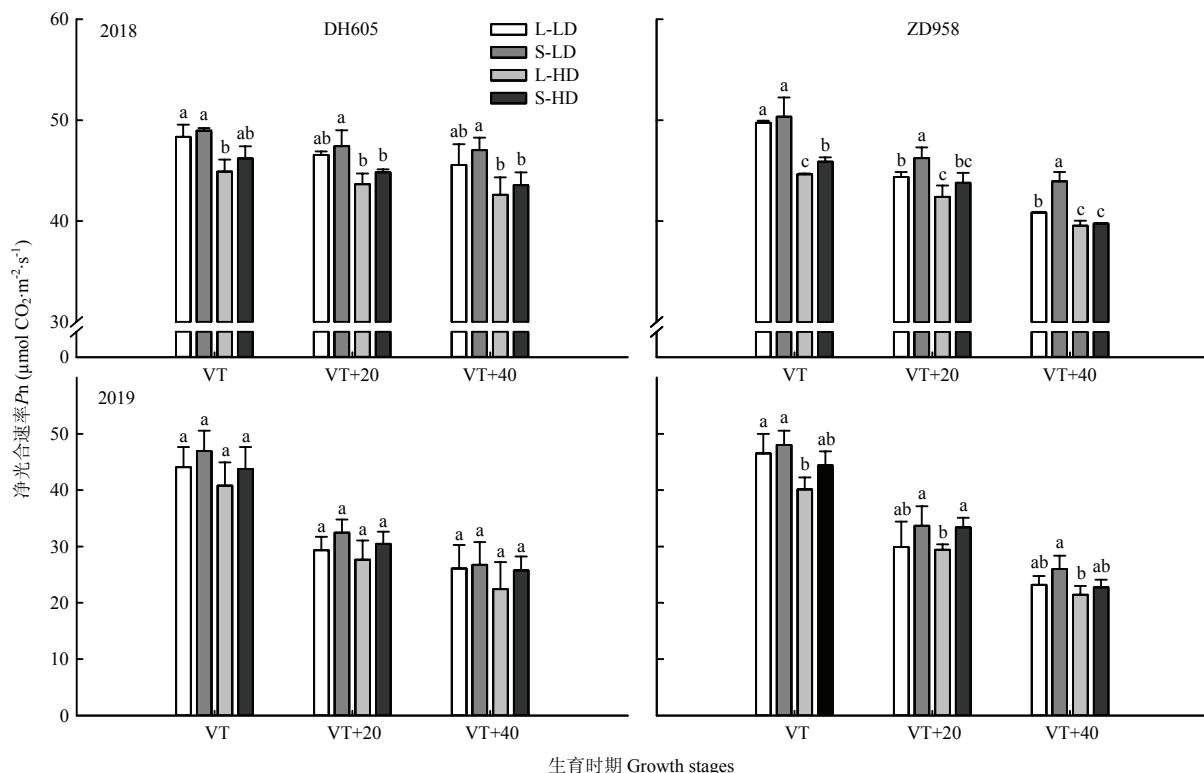


图 7 错株种植与密度对夏玉米 P_n 的影响

Fig. 7 Effect of staggered planting and plant density on leaf net photosynthetic rate of summer maize

2.8 光合关键酶活性

Rubisco、PEPC 酶活性在花后 20 d 时较开花期整体降低(图 8)。在同一密度下,2 种光合关键酶活性均表现为 S 高于 P,2 个品种表现一致。在相同种植模式下,酶活性表现为 LD>HD。从花后 20 d 酶活性的降幅可以发现,PEPC 酶活性降幅均表现为 S<P, LD<HD,2 个品种表现一致;Rubisco 酶活性降幅 2 个品种间规律不太一致,但能看出在高密度条件下低速率较大,S 能在一定程度上缓解 Rubisco 活性的降低。

2.9 叶绿素含量

叶绿素含量在花后随生育进程的推进呈逐渐下降的趋势(图 9)。在种植模式方面分析可发现,S 的植株叶绿素含量在各时期均较 P 有不同程度的提高,2 个品种表现一致,S 较 P 平均提高 4.5% (DH605) 和 6.9% (ZD958)。且 S 下叶绿素含量在生育后期的降幅均较 P 小,减小 2.0%—7.0%。从密度方面来看,在同一种植模式下,2 个品种叶绿素平均含量在开花期及花后 20 d 时均表现为 LD>HD; 在花后 40 d 时,2 个密度间无显著差异。

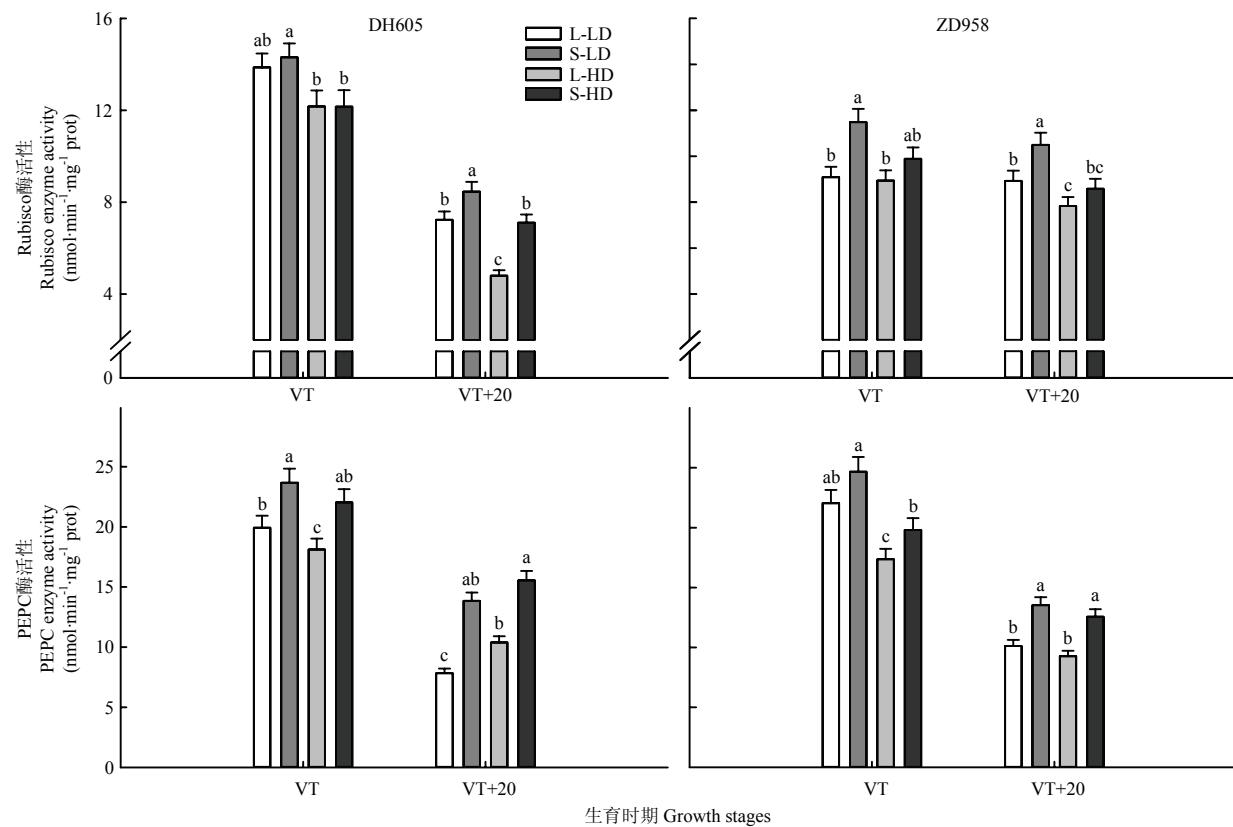


图 8 错株种植与密度对夏玉米光合关键酶活性的影响

Fig. 8 Effect of staggered planting and plant density on photosynthetic key enzyme activity of summer maize

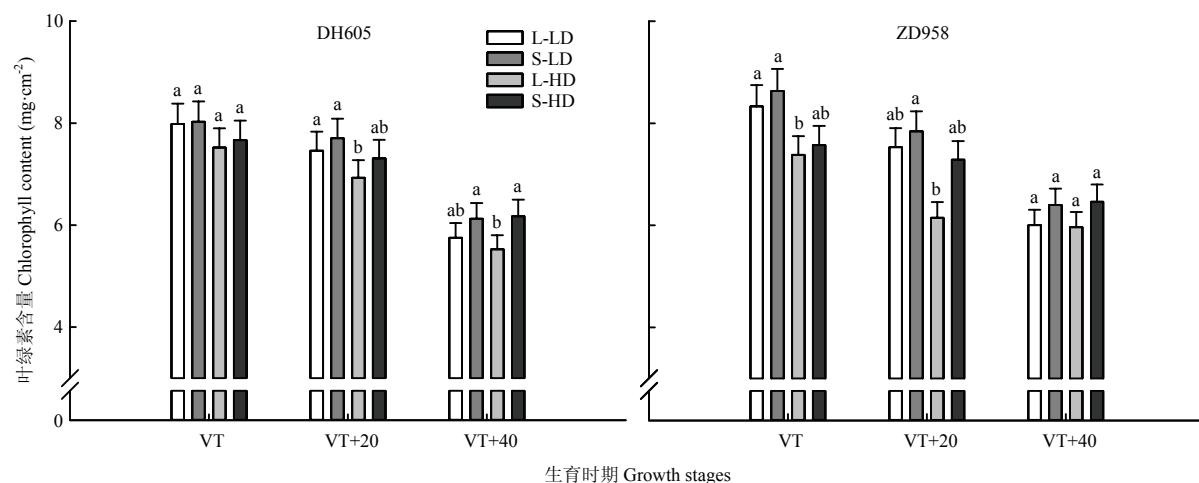


图 9 错株种植与密度对夏玉米叶绿素含量的影响

Fig. 9 Effects of staggered planting and plant density on chlorophyll content of summer maize

2.10 PS II 最大光化学效率

如图 10 所示, Fv/Fm (PS II 最大光化学效率) 在花后 20 d 时较开花期整体降低。2 个品种 Fv/Fm 均表

现为在同一密度下, S>P。DH605 错株种植下的 Fv/Fm 较对株种植平均提高了 0.9% (LD) 和 2.3% (HD), 总增幅为 1.6%; ZD958 的 Fv/Fm 错株种植处理较对

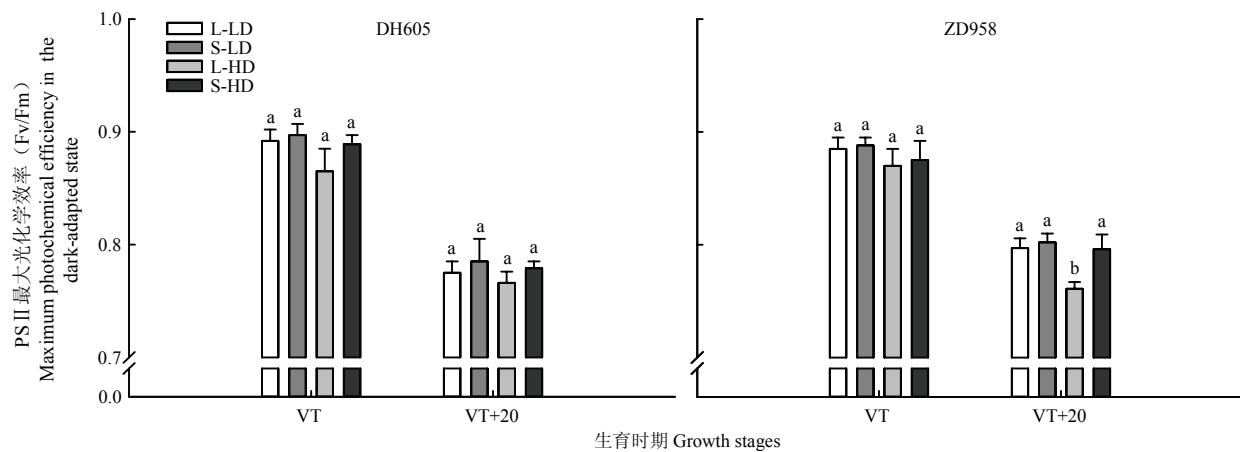


图 10 错株种植与密度对夏玉米 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 的影响

Fig. 10 Effects of staggered planting and plant density on the maximum photochemical efficiency in the dark-adapted state (F_v/F_m) of summer maize

株提高了 0.4% (LD) 和 2.5% (HD)，平均提高了 1.4%。可以看出 S 对 F_v/F_m 的影响在高密度下更为突出。在相同种植模式下，表现为 LD>HD。通过分析 2 个时期 F_v/F_m 的降幅可以发现，DH605 表现为 P-LD > S-LD≈S-HD>P-HD，ZD958 所呈规律为 P-HD>S-LD>P-LD>S-HD，表明 S 在很大程度上缓解了 F_v/F_m 的降低。

3 讨论

3.1 错株种植与密度对夏玉米产量及其构成因素的影响

密度是影响玉米产量的关键因素，玉米群体产量取决于群体个数，产量随密度的增加呈抛物线型的关系，即在一定密度范围内产量与密度呈正相关关系，当达到一定的密度后随着密度的增大，产量开始下降，这可能是高密度条件下，籽粒所占总干物质产量下降^[23-25]。本试验结果表明，在同一种植模式下，完熟期雌穗的干物质质量占全株比例在高密度下较低。合理密植是获得高产的重要栽培措施，但在高密度条件下植株个体间竞争激烈，许多研究表明，通过改变种植模式来削弱密度过大对植株产生的负面影响是切实可行的，适宜的群体分布可使群体表现出较高的生产力，从而获得较好的产量^[4,13,26]。前人研究发现，玉米产量同群体整齐度之间有显著的相关关系^[25]。杨利华等^[3]研究发现，玉米植株在田间的排布方式对整齐度作用显著。本研究表明，同一密度下时，错株种植的群体整齐度均高于对株种植，且错株种植可协同高密度显

著提高玉米群体的整齐度。吴雪梅^[26]认为相邻行植株间的位置对产量影响明显，错株种植增产 4.88% 左右。张永科等^[13]研究表明，高密度下缩行扩株辅以错株种植较普通种植模式实际增产率可达 8.4%—33.3%，增产效果显著。范厚明等^[4]研究不同种植模式对玉米生长发育和产量的影响发现，密度为 59 550 株/ hm^2 ，宽窄行双行单株错位定向移植比等行距单株移植增产显著。本试验条件下，群体数量的增多能带来显著的增产效应，高密度较低密度增产 4.9%—10.1%。错株种植较传统种植模式具有明显优势，而且在高低密度下均有增产效果，产量增幅为 3.8% (低密度)、6.1% (高密度)，在高密度下的增产效果更优，错株种植模式产量的提升主要归因于千粒重和穗粒数的增加。

3.2 错株种植与密度对夏玉米光分布及光能截获的影响

种植模式对冠层进行调控，是通过调整植株在田间的空间分布来实现的，这种调控方法是实现协同高密度增产的重要措施之一。在高密度条件下，通过调整种植模式来让植株个体在田间分布更为合理，可以显著优化作物的群体冠层结构，减弱植株个体间对资源的竞争，从而达到增产的目的。吴霞等^[18]研究表明，植株不同的行间排布方式能显著调节玉米的冠层植株形态结构，大小行错株种植减小了穗下叶茎叶夹角 1.9°—2.5°，优化了平展型植株的株型。本试验的结果显示，在同密度下等行距错株种植的茎叶夹角均较对株种植大，但差异不显著。随着密度的增加，植株间竞争更加激烈，叶片会上举来争夺光温资源，错株种

植削弱了植株间的竞争, 叶片较对株更平展, 错株种植更为平展的株型使玉米光合面积增大, 潜在光能截获率增大, 地面光透射损失减少。

光能截获率对作物群体的干物质生产有直接影响, 提升作物冠层的有效光截获率对增产有重要意义。冠层结构由群体数量、个体分布的几何形态和空间散布等方面性状组成, 玉米的品种、栽培方式、密度等均对玉米群体冠层结构有调控作用, 其中密度对冠层结构的影响较其他因素更显著^[14,27-28]。冠层的光能截获率和密度呈正相关关系, 表现出与 LAI 相一致的规律^[29]。本试验结果表明, 增加种植密度可使冠层较早封闭, 冠层的光截获率较低密度条件下显著提高。光能的充分截获提高了光能利用率, 尤其在产量形成的关键生育后期, 充足的光照条件有助于避免后期叶片早衰, 保证籽粒的充分灌浆和成熟。下层光能截获率处理间差异不显著, 上层光能截获各处理均表现为错株种植大于对株种植(同密度条件下), 全株光能截获率与上层表现一致。比较生育后期光能截获率的降幅可发现, 错株种植降幅更低, 表明错株种植模式的光能截获率的维持能力更强, 为后期光合作用的进行创造有利条件。

3.3 错株种植与密度对夏玉米光合特性的影响

胡昌浩等^[9]研究发现, 随种植密度的增加, 玉米的群体光合速率提高, 但在不同的生育时期, 密度对群体光合作用的影响程度不同, 随着生育进程的推进, 密度对群体光合作用的影响逐渐减弱。不同种植模式的植株具有不同的空间排布, 对玉米的光合特性有着显著影响^[30-32]。卫丽等^[20]研究表明, 行间植株错位的三角留苗种植方式下的光合性能高于传统留苗方式。本试验结果表明, 在同一种植模式下, 2 个品种 *Pn*、PEPC 酶活性、Rubisco 酶活性、Fv/Fm 和叶绿素含量均表现为低密度>高密度。其中 Rubisco 和 PEPC 酶活性在高密度下随生育期推进下降幅度更大, 可以看出增密会使叶片衰老速率增大, 不利于植株的光合作用。在相同密度条件下, *Pn*、PEPC 酶活性、Rubisco 酶活性、Fv/Fm 及叶绿素含量均表现为错株>对株。比较生育后期较开花期的降幅可发现, 2 个品种 *Pn*、光合关键酶活性和叶绿素含量在高密度下的降幅均表现为错株<对株, 在低密度下无明显规律。叶绿素是捕获光能、同化 CO₂的主要色素, 叶绿素含量的高低反映了叶片光合作用的强弱, 在一定范围内, 叶绿素含量越高, 光合作用越强^[33]。姚万山等^[34]研究高产群体时认为, 延长吐丝后 30 d 绿叶的持续期是高产的保

证。由此可见, 错株种植可增强植株的光合性能, 净光合速率有所提高, 延缓了植株的衰老, 有利于光合性能的保持, 而且在 82 500 株/hm² 密度下促进作用更显著。

4 结论

错株种植对夏玉米干物质积累及其光合特性有显著影响, 错株种植相比对株种植能显著改善群体冠层结构, 优化群体的光照条件, 提高了群体的光能截获率, 增强其光合性能及物质生产能力并且延长了其功能期。群体数量是玉米高产的前提, 错株种植既保证了群体的数量, 同时削弱了群体内个体植株间对光温资源的竞争。在相同群体数量条件下, 错株种植的冠层结构较对株种植更为合理, 对夏玉米干物质积累及光合特性起到良好的促进作用。在本试验条件下, 综合分析认为 82 500 株/hm² 密度条件下, 采用错株种植可充分利用黄淮海区域光温资源, 进一步提高夏玉米产量, 是一种增密栽培下较为合理的种植模式。

References

- 陈国平, 高聚林, 赵明, 董树亭, 李少昆, 杨祁峰, 刘永红, 王立春, 薛吉全, 柳京国, 李潮海, 王永宏, 王友德, 宋慧欣, 赵久然. 近年我国玉米超高产田的分布、产量构成及关键技术. 作物学报, 2012, 38(1): 80-85.
- CHEN G P, GAO J L, ZHAO M, DONG S T, LI S K, YANG Q F, LIU Y H, WANG L C, XUE J Q, LIU J G, LI C H, WANG Y H, WANG Y D, SONG H X, ZHAO J R. Distribution, yield structure, and key cultural techniques of maize super-high yield plots in recent years. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(1): 80-85. (in Chinese)
- 李猛, 陈现平, 张建, 朱德慧, 程备久. 不同密度与行距配置对紧凑型玉米产量效应的研究. 中国农学通报, 2009, 25(8): 132-136.
- LI M, CHEN X P, ZHANG J, ZHU D H, CHENG B J. Study on the yield of erectophile type maize under the different density and the row spacing. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(8): 132-136. (in Chinese)
- 杨利华, 张丽华, 张全国, 姚艳荣, 贾秀领, 马瑞崑. 种植样式对高密度夏玉米产量和株高整齐度的影响. 玉米科学, 2006, 14(6): 122-124.
- YANG L H, ZHANG L H, ZHANG Q G, YAO Y R, JIA X L, MA R K. Effect of row spacing pattern on yield and plant height uniformity in highly-densed summer maize. *Journal of Maize Sciences*, 2006, 14(6): 122-124. (in Chinese)
- 范厚明, 余莉, 余慧明. 不同种植方式对玉米生长发育及产量的影响.

- 响. 贵州农业科学, 2003, 31(4): 25-26.
- FAN H M, YU L, YU H M. Effect of different planting methods on growth and yield of maize. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2003, 31(4): 25-26. (in Chinese)
- [5] 董树亭, 胡昌浩, 岳寿松, 王群瑛, 高荣岐, 潘子龙. 夏玉米群体光合速率特性及其与冠层结构、生态条件的关系. 植物生态学与地植物学报, 1992, 16(4): 372-378.
- DONG S T, HU C H, YUE S S, WANG Q Y, GAO R Q, PAN Z L. The characteristics of canopy photosynthesis of summer corn (*Zea Mays*) and its relation with canopy structure and ecological conditions. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1992, 16(4): 372-378. (in Chinese)
- [6] 陆雪珍, 沈雪芳, 沈才标, 徐晓梅, 张文献. 不同种植密度下糯玉米产量及相关性状研究. 上海农业学报, 2008, 24(2): 61-64.
- LU X Z, SHEN X F, SHEN C B, XU X M, ZHANG W X. Study on yields and correlated characters of waxy corn under different planting densities. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2008, 24(2): 61-64. (in Chinese)
- [7] 王美云, 李少昆, 赵明. 关于玉米光合作用与叶片水分利用效率关系的研究. 作物学报, 1997, 23(3): 345-352.
- WANG M Y, LI S K, ZHAO M. Relationship between water use efficiency and leaf photosynthesis of maize. *Acta Agronomica Sinica*, 1997, 23(3): 345-352. (in Chinese)
- [8] 王敬亚, 齐华, 梁熠, 王晓波, 吴亚男, 白向历, 刘明, 孟显华, 许晶. 种植方式对春玉米光合特性、干物质积累及产量的影响. 玉米科学, 2009, 17(5): 113-115, 120.
- WANG J Y, QI H, LIANG Y, WANG X B, WU Y N, BAI X L, LIU M, MENG X H, XU J. Effects of different planting patterns on the photosynthesis capacity, dry matter accumulation and yield of spring maize. *Journal of Maize Sciences*, 2009, 17(5): 113-115, 120. (in Chinese)
- [9] 胡昌浩, 董树亭, 岳松涛, 王群瑛, 高荣岐, 潘子龙. 高产夏玉米群体光合速率与产量关系的研究. 作物学报, 1993, 19(1): 63-69.
- HU C H, DONG S T, YUE S T, WANG Q Y, GAO R Q, PAN Z L. Studies on the relationship between canopy apparent photosynthesis rate and grain yield in high yielding summer corn. *Acta Agronomica Sinica*, 1993, 19(1): 63-69. (in Chinese)
- [10] 李登海, 张永慧, 杨今胜, 柳京国. 育种与栽培相结合紧凑型玉米创高产. 玉米科学, 2004, 12(1): 69-71.
- LI D H, ZHANG Y H, YANG J S, LIU J G. Combining breeding and cultivation, compact corn creates high yield. *Journal of Maize Sciences*, 2004, 12(1): 69-71. (in Chinese)
- [11] 张倩, 张洪生, 宋希云, 姜雯. 种植方式和密度对夏玉米光合特征及产量的影响. 生态学报, 2015, 35(4): 1235-1241.
- ZHANG Q, ZHANG H S, SONG X Y, JIANG W. The effects of planting patterns and densities on photosynthetic characteristics and yield in summer maize. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(4): 1235-1241. (in Chinese)
- [12] 郝兰春, 谭秀山, 毕建杰. 玉米产量与种植密度的相关性研究. 河北农业科学, 2009, 13(5): 9-10.
- HAO L C, TAN X S, BI J J. Research on the relationship between yield and planting density of maize. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2009, 13(5): 9-10. (in Chinese)
- [13] 张永科, 王立祥. 玉米蜂巢式高产栽培技术研究应用. 干旱地区农业研究, 2009, 27(5): 59-64.
- ZHANG Y K, WANG L X. The research and utilization of maize cellular planting technique. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2009, 27(5): 59-64. (in Chinese)
- [14] 段巍巍, 李慧玲, 肖凯, 李雁鸣. 密度对玉米光合生理特性和产量的影响. 玉米科学, 2007, 15(2): 98-101.
- DUAN W W, LI H L, XIAO K, LI Y M. Effects of density on photosynthetic physiological characteristics and yield of maize. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(2): 98-101. (in Chinese)
- [15] 吕丽华, 王璞, 鲁来清. 不同冠层结构下夏玉米产量形成的源库关系. 玉米科学, 2008, 16(4): 66-71.
- LÜ L H, WANG P, LU L Q. The relationship of source-sink for yield form in summer maize under different canopy structure. *Journal of Maize Sciences*, 2008, 16(4): 66-71. (in Chinese)
- [16] BOWERS G R, RABB J L, ASHLOCK L O. Row spacing in the early soybean production system. *Agronomy Journal*, 2000, 92: 524-531.
- [17] MADDONNI G A, OTEGUI M E, CIRILO A G. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Research*, 2001, 71: 183-193.
- [18] 吴霞, 隋鹏, 高旺盛, 阎鹏, 袁淑芬, 孔德超, 陶志强, 陈源泉. 种植方式对华北春玉米冠层结构与光合特性的影响. 玉米科学, 2014, 22(6): 91-96.
- WU X, SUI P, GAO W S, YAN P, YUAN S F, KONG D C, TAO Z Q, CHEN Y Q. Canopy structure and photosynthesis traits of spring maize in response to planting geometries in North China plain. *Journal of Maize Sciences*, 2014, 22(6): 91-96. (in Chinese)
- [19] 李艳华, 张鹏, 吴国良, 李金玲, 毕建杰, 刘建栋.“双行交错”种植方式玉米干物质积累动态变化的研究. 山东农业科学, 2011(6): 35-38.
- LI Y H, ZHANG P, WU G L, LI J L, BI J J, LIU J D. Research on dynamic variation of dry matter accumulation in maize cultivated by “double-row interlaced planting” method. *Shandong Agricultural*

- Sciences*, 2011(6): 35-38. (in Chinese)
- [20] 卫丽, 熊友才, 马超, 张慧琴, 邵阳, 李朴芳, 程正国, 王同朝. 不同群体结构夏玉米灌浆期光合特征和产量变化. *生态学报*, 2011, 31(9): 2524-2531.
- WEI L, XIONG Y C, MA C, ZHANG H Q, SHAO Y, LI P F, CHENG Z G, WANG T Z. Photosynthetic characterization and yield of summer corn (*Zea mays* L.) during grain filling stage under different planting pattern and population densities. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(9): 2524-2531. (in Chinese)
- [21] 张中东, 王璞, 何雪峰, 张红梅. 不同密度对农大 486 群体结构的影响. *耕作与栽培*, 2004(2): 19-20, 45.
- ZHANG Z D, WANG P, HE X F, ZHANG H M. Effect of different density on the group structure of Nongda 486. *Tillage and Cultivation*, 2004(2): 19-20, 45. (in Chinese)
- [22] 张宪政. 植物叶绿素含量测定—丙酮乙醇混合液法. *辽宁农业科学*, 1986(3): 26-28.
- ZHANG X Z. Determination of plant chlorophyll content-acetone-thanol mixture method. *Liaoning Agricultural Sciences*, 1986(3): 26-28. (in Chinese)
- [23] 刘伟, 张吉旺, 吕鹏, 杨今胜, 刘鹏, 董树亭, 李登海, 孙庆泉. 种植密度对高产夏玉米登海 661 产量及干物质积累与分配的影响. *作物学报*, 2011, 37(7): 1301-1307.
- LIU W, ZHANG J W, LÜ P, YANG J S, LIU P, DONG S T, LI D H, SUN Q Q. Effect of plant density on grain yield dry matter accumulation and partitioning in summer maize cultivar Denghai 661. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37(7): 1301-1307. (in Chinese)
- [24] 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)
- [25] 宋雪, 宋碧, 钱晓刚. 玉米群体整齐度对产量的影响. *贵州农业科学*, 2011, 39(5): 49-51.
- SONG X, SONG B, QIAN X G. Effect of uniformity on yield of maize. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2011, 39(5): 49-51. (in Chinese)
- [26] 吴雪梅. 不同种植方式对夏玉米群体光、水利用及生长发育的影响 [D]. 北京: 中国农业大学, 2012.
- WU X M. Influence of planting pattern on the light and water utilization, growth development, and grain yield of summer maize[D]. Beijing: China Agricultural University, 2012. (in Chinese)
- [27] 程绍义, 于翠芳, 刘绍棣. 紧凑型玉米株型及生理特性研究. *华北农学报*, 1990(3): 20-27.
- CHENG S Y, YU C F, LIU S D. Studies on the shape and the physiological characteristics of compact-type maize. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1990(3): 20-27. (in Chinese)
- [28] BERZONSKY W A, HAWK J A. Agronomic features of two maize synthetics selected for high and low stalk-crushing strength. *Crop Science*, 1986, 26(5): 871-875.
- [29] 吕丽华, 陶洪斌, 夏来坤, 张雅杰, 赵明, 赵久然, 王璞. 不同种植密度下的夏玉米冠层结构及光合特性. *作物学报*, 2008, 34(3): 447-455.
- LÜ L H, TAO H B, XIA L K, ZHANG Y J, ZHAO M, ZHAO J R, WANG P. Canopy structure and photosynthesis traits of summer maize under different planting densities. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(3): 447-455. (in Chinese)
- [30] 王向阳, 白金顺, 志水胜好, 曹卫东. 施肥对不同种植模式下春玉米光合特性的影响. *作物杂志*, 2012(5): 39-43.
- WANG X Y, BAI J S, ZHI S S H, CAO W D. Effects of fertilization on photosynthetic characteristics of spring maize in different planting patterns. *Crops*, 2012(5): 39-43. (in Chinese)
- [31] 刘铁东. 不同种植方式对玉米光截获及光合特性的影响[D]. 北京: 中国科学院, 2012.
- LIU T D. Light interception and photosynthesis of tow cultivars maize response to three planting patterns[D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2012. (in Chinese)
- [32] 王静静, 贺洪军, 张自坤, 戴忠民, 谭月强, 常培培. 宽行窄幅错位密播种植方式对夏玉米光合特性及产量的影响. *玉米科学*, 2017, 25(3): 65-72, 79.
- WANG J J, HE H J, ZHANG Z K, DAI Z M, TAN Y Q, CHANG P P. Effects of wide-narrow row interlaced thick-planting pattern on photosynthetic characteristic and yield in summer maize. *Journal of Maize Sciences*, 2017, 25(3): 65-72, 79. (in Chinese)
- [33] 张玉斌, 曹庆军, 张铭, 崔金虎. 施磷水平对春玉米叶绿素荧光特性及品质的影响. *玉米科学*, 2009, 17(4): 79-81.
- ZHANG Y B, CAO Q J, ZHANG M, CUI J H. Effects of phosphorus application on chlorophyll fluorescence characteristic and quality of spring maize. *Journal of Maize Sciences*, 2009, 17(4): 79-81. (in Chinese)
- [34] 姚万山, 宋连启, 郭宏敏, 张慎璞. 夏玉米高产群体形态质量指标的研究. *玉米科学*, 2004, 12(S2): 14-16.
- YAO W S, SONG L Q, GUO H M, ZHANG S P. Study on the morphological indexes of high-yield population in summer maize. *Journal of Maize Sciences*, 2004, 12(S2): 14-16. (in Chinese)

(责任编辑 杨鑫浩)