DOI: 10.3724/SP.J.1006.2020.93050

研究简报

http://zwxb.chinacrops.org/

E-mail: zwxb301@caas.cn

# 综合农艺管理对夏玉米叶片生长发育及内源激素含量的影响

于宁宁 张吉旺\* 任佰朝 赵 斌 刘 鹏

作物生物学国家重点实验室 / 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018

摘 要: 叶片可直接反映玉米植株的营养状况,是光合作用的主要场所,与干物质积累和产量形成密切相关。本研究以郑单958 (ZD958)为试验材料,以 T1 代表农民习惯处理; T2 代表在 T1 的基础上,增加种植密度,推迟收获,降低施肥量,并优化施肥时期; T3 代表在 T2 的基础上进一步增加种植密度和施肥量; T4 代表在 T3 的基础上,降低种植密度和施肥量; N 代表施氮量处理,设 N0、N1、N2 和 N3 分别为 0、129.0、184.5 和 300.0 kg N hm $^{-2}$ ,研究综合农艺管理对夏玉米叶片生长及内源激素的调控作用。综合农艺管理措施包括优化耕作方式、种植密度、施肥量、施肥时期和收获时间等。结果表明,施氮量不足导致 IAA、ZR 和 GA3 含量降低,ABA 含量升高,叶片 SPAD 值、叶面积指数(LAI)及比叶重均显著降低;随施氮量的增加,叶片 IAA、ZR 和 GA3 含量增加,ABA 含量降低,LAI、SPAD 和干物质积累量均显著增加。综合农艺管理处理可调节叶片内源激素含量,其中 T4 处理 IAA、ZR 和 GA3 含量较 T1 处理分别高 23.1%、9.8%和 14.7%;ABA 含量降低 12.4%;叶片 LAI 适宜,SPAD 值增加 4.2%,最终单株干物质积累量增加 12.6%。综合农艺管理在降低施氮量,配合最佳的农艺管理方式下,可调节内源激素含量,增加叶片 SPAD 和比叶重,有利于单株干物质积累,这可能是促进夏玉米产量增加的重要原因之一。

关键词:综合农艺管理;叶片内源激素;比叶重;叶面积指数;SPAD;干物质积累

# Effect of integrated agronomic managements on leaf growth and endogenous hormone content of summer maize

YU Ning-Ning, ZHANG Ji-Wang\*, REN Bai-Zhao, ZHAO Bin, and LIU Peng

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

Abstract: The leaves are the main place of photosynthesis directly related to the nutritional status, dry matter accumulation and yield formation of maize plants. The experiment was conducted using summer maize hybrid Zhengdan 958 with treatments of T1: local conventional cultivation practices; T2: based on T1, increasing planting density, delaying harvesting time, decreasing fertilizer application, and changing fertilization time; T3: based on T2, further increasing planting density, and further increasing fertilizer rate; T4: based on T3, decreasing planting density and the amount of fertilizer; and nitrogen treatments of N0, N1, N2, and N3, with 0, 129.0, 184.5, and 300.0 kg N hm<sup>-2</sup>, respectively. The contents of IAA, ZR, and GA<sub>3</sub> decreased and the content of ABA increased, resulting in the decreases of SPAD, leaf area index (LAI) and specific leaf mass, when nitrogen application was not enough. And the contents of IAA, ZR, and GA<sub>3</sub> increased, and ABA content decreased, and LAI, SPAD and dry matter accumulation per plant increased significantly with increasing nitrogen application. Integrated agronomic management practices could regulate the content of endogenous hormones in leaves. In T4 treatment, IAA, ZR, and GA<sub>3</sub> contents increased by 23.1%, 9.8%, and 14.7%, the ABA content decreased by 12.4%, resulting in a suitable LAI; SPAD and final dry matter accumulation per plant were by 4.2% and 12.6% higher, respectively, than those in T1 treatment. Integrated agronomic managements could coordinate endogenous hormone contents, increase leaf SPAD and specific leaf mass, and be beneficial to dry matter accumulation per plant under the condition of reducing nitrogen application combining with optimal agronomic managements, which might be one of the

第一作者联系方式: E-mail: 1015317619@qq.com

Received (收稿日期): 2019-09-14; Accepted (接受日期): 2020-01-15; Published online (网络出版日期): 2020-02-29.

URL: http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20200228.1812.002.html

本研究由国家重点研发计划项目(2017YFD0300304-02), 国家自然科学基金项目(31671629), 国家现代农业产业技术体系专项 (CARS-02-18)和山东省"双一流"奖补资金(SYL2017YSTD02)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0300304-02), the National Natural Science Foundation of China (31671629), the China Agricultural Research System (CARS-02-18), and the Funds of Shandong "Double Tops" Program (SYL2017YSTD02).

<sup>\*</sup> 通信作者(Corresponding author): 张吉旺, E-mail: jwzhang@sdau.edu.cn, Tel: 0538-8241485

important reasons for increasing summer maize yield.

**Keywords:** integrated agronomic management practices; leaf endogenous hormone; specific leaf mass; leaf area index; SPAD; dry matter accumulation

目前,传统农户种植玉米的密度普遍偏低,但田间施 肥量逐年升高、玉米产量没有持续提升、氮肥的过度施用 却对土壤和环境带来不同程度的破坏[1]。合理增加种植密 度、改麦套为直播、精确施肥、适时晚收等农艺措施将成 为提高夏玉米产量和生产效率的关键。叶面积指数和叶绿 素含量与叶片的光合能力密切相关<sup>[2]</sup>。合理的 LAI 和较高 的 SPAD 值可增加群体对光能的截获, 充分发挥产量潜力, 促进干物质积累和提高产量。植物激素在调控植物生长发 育中起重要作用。内源激素协调平衡, 可改善叶片结构, 增加叶绿素含量、提高光能截获率[3-4]、促进干物质积累 和籽粒产量形成。施氮可显著影响玉米内源激素的含量。 增加施氮量可以增加植株细胞分裂素含量[5-6]、降低叶片 内部 ABA 含量、促进叶片物质交换与气孔开放<sup>[7]</sup>、提高 叶片 LAI 和 SPAD 值, 进而促进光合作用。这可能与充足 的氮素供应使细胞分裂素合成关键基因上调表达密切相 关[8]。目前、有大量关于单一栽培管理措施对夏玉米叶片 生理特性影响的研究、但关于综合农艺管理措施对夏玉 米叶片生理特性及其内源激素含量变化的研究鲜见报道、 本研究通过大田试验、明确综合农艺管理对夏玉米叶片 内源激素含量的影响、为夏玉米的高产高效生产提供理 论依据。

#### 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

基于 2009 年起的长期定位试验[9-11], 本试验于 2016— 2017 年在山东省泰安市岱岳区大汶口镇(36°11'N, 117°06'E, 海拔 178 m)进行。以郑单 958 (ZD958)为试验材 料、设置综合农艺管理(将耕作方式、种植密度、施肥量、 施肥时期和收获时间等农艺管理措施进行系统性整合以 实现产量和效率的协同提升)和施氮量试验, 随机区组试 验设计, 等行距种植, 行距 60 cm, 小区面积为  $240 \text{ m}^2$ , 每个处理 4 个重复。综合农艺管理试验中以当地农民的种 植管理方式为 T1 (农民习惯处理); 在 T1 的基础上、增加 种植密度、降低施肥量、并优化施肥时期、适时推迟收获 为 T2 (高产高效处理); 在 T2 的基础上进一步增加种植密 度和施肥量、进一步延迟收获、创造高产为 T3 (超高产处 理); 在 T3 的基础上, 降低种植密度和施肥量, 进一步优 化施肥时期为 T4(优化综合农艺管理处理)。 具体的栽培管 理方式见表 1。同时设置 0、129、184.5 和 300 kg N hm<sup>-2</sup> 的 4 个施氮量试验、分别记为 N0、N1、N2 和 N3(根据玉 米生产的最佳施氮量设置 N2 处理, 在 N2 的基础上减氮 30%为N1, 过量施氮为N3, 以及不施氮对照为N0), 栽培

表 1 不同处理的栽培管理措施和肥料运筹

Table 1 Cultivation managements and fertilizer strategies for different treatments

处理	耕作方式 Tillage method	种植密度 Seeding rate	播种日期 Seeding date (m/d)	收获日期 Harvest date (m/d)	施肥时期及用量 Periods and rates of fertilizer application (kg hm <sup>-2</sup> )				
T1		秸秆覆盖免耕			6	6/15	9/20	N	
	Straw-covering No tilling				P		45		
					K		75		
T2	秸秆还田播前旋耕	6.75	6/15	10/1	N	45	115.5		
	Straw-covering Rotary tilling				P	45			
					K	45	30		
Т3	秸秆还田播前旋耕	8.7	6/15	10/6	N		135	225	90
	Straw-covering Rotary				P	60	90		
	tilling				K	150	150		
T4	秸秆还田播前旋耕	7.5	6/15	10/6	N	30	90	64.5	
	Straw-covering Rotary tilling				P	30	25.5		
					K	30	70.5	30	

播前 T3 基施  $30~kg~hm^{-2}$  的  $ZnSO_4$ 。 VT: 抽雄期。 T1、 T2、 T3 和 T4 分别代表农民习惯处理、高产高效处理、超高产处理和再高产高效处理。

Before sowing, T3 was applied with 30 kg hm<sup>-2</sup> ZnSO<sub>4</sub>. VT: tassel stage. T1, T2, T3, and T4 represent local conventional cultivation, an optimized combination of cropping system and fertilizer treatment, treatment based on high-yield studies, and further optimized combination of cropping system and fertilizer treatment, respectively. m/d: month/day.

管理方式和磷钾肥的施用量及时期同 T4。氮肥为尿素(含氮 46%),磷肥为过磷酸钙(含  $P_2O_5$  17%),钾肥为氯化钾(含  $K_2O$  60%)。各处理同一时间等量灌水。

#### 1.2 测定项目及方法

1.2.1 千物质积累量 分别于拔节期(V6)、大喇叭口期(V12)、抽雄期(VT)和乳熟期(R3)取有代表性的植株 5 株,置烘箱内 110 杀青 30 min 后 80 烘干至恒量,称重。1.2.2 叶面积指数(LAI) 分别于 V6、V12、VT、R3和 R6 (成熟期)选择有代表性的植株,每处理选 10 株,测量每片玉米叶的长度和最大叶宽值。

单叶叶面积 $(cm^2)$  = 叶长 $(cm) \times$  叶宽 $(cm) \times 0.75$ 

LAI = (单株叶面积 × 每个小区的植株数)/小区面积 1.2.3 功能叶片叶绿素含量 使用 SPAD-502 便携式叶绿素仪(Soil-plant Analysis Development Section, Minolta Camera Co., Osaka, Japan)测定叶绿素相对含量值(SPAD)。分别于 V6、V12、VT、R3 和 R6 选取 10 株生长一致的植株,避开叶脉,在上午 9:00—12:00 测定 SPAD 值(V6 和 V12 测定最新完全展开叶, VT、R3 和 R6 测穗位叶)。

1.2.4 叶片激素含量 分别于 V4 (四叶期)、V6、V9 (小

喇叭口期)和 V12 取最新完全展开叶,于 VT 和 R3 取穗位叶,液氮速冻后置-40 冰箱保存。用酶联免疫法测定 ZR、IAA、 $GA_3$ 和 ABA 含量 $^{[12]}$ ,酶联免疫试剂盒由中国农业大学提供,使用 Bio-TEK Elx-800 全自动酶标仪测定激素含量。

#### 1.3 数据分析

采用 SigmaPlot 10.0、CurveExpert 1.3 进行数据处理、 作图、采用 SPSS 17.0 软件进行数据统计和分析。

# 2 结果与分析

#### 2.1 LAI和 SPAD

如图 1 所示, 随施氮量的增加, 夏玉米植株的 LAI 值显著升高。VT 时, N2 较 N0 处理的 LAI 增加了 22.5%, N2 和 N3 处理之间无显著差异。综合农艺管理可显著提高夏玉米的叶面积指数, 总体趋势为 T3>T4>T2>T1。以 VT 为例, T2、T3 和 T4 处理的 LAI 值分别比 T1 高 9.4%、36.9%和 19.9%。

夏玉米功能叶片 SPAD 值, 呈单峰曲线变化, VT 时最高(图 1)。SPAD 随施氮量的增加逐渐增加, N2 和 N3 处理间无显著性差异; N1、N2 和 N3 处理的 SPAD 值较 N0 处

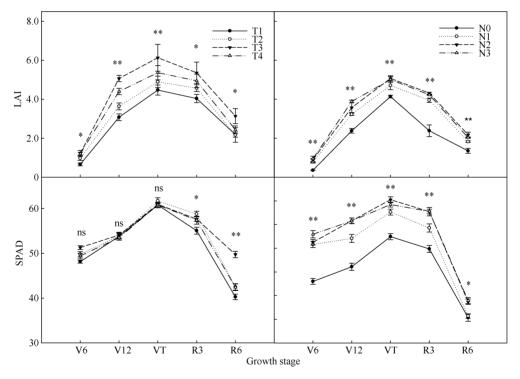


图 1 综合农艺管理对夏玉米 LAI 和 SPAD 的影响(2017)

Fig. 1 Effects of different integrated management practices on LAI and SPAD of summer maize (2017)

T1、T2、T3 和 T4 分别代表农民习惯处理、高产高效处理、超高产处理和再高产高效处理。N0、N1、N2 和 N3 分别表示施 0、129.0、184.5 和 300.0 kg N hm $^{-2}$ 。V6、V12、VT、R3 和 R6 分别为玉米拔节期、大喇叭口期、抽雄期、乳熟期和成熟期,大约分别为播种后 21、39、50、80 和 110 d。  $^*$ 和 $^{**}$ 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著,ns 表示处理之间差异不显著。

T1, T2, T3 and T4 are local conventional cultivation, an optimized combination of cropping system and fertilizer treatment, treatment based on high-yield studies, and further optimized combination of cropping system and fertilizer treatment, respectively. N0, N1, N2, and N3 are 0, 129.0, 184.5, and 300.0 kg N hm<sup>-2</sup>, respectively. V6, V12, VT, R3, and R6 are jointing stage, loudspeaker mouth period, tasseling stage, milking stage and maturation stage of summer maize, which are about 21, 39, 50, 80, and 110 days after sowing, respectively. \* and \*\*: significantly different at P < 0.05 and P < 0.01, respectively, ns: not significant.

理分别增加 9.9%、14.9%和 12.9%。综合农艺管理处理的 SPAD 在 V12 到 VT 之间差异不大; V6 时期 T2、T3 和 T4 处理分别比 T1 高 3.5%、6.7%和 2.7%; R3 时期 T2、T3 和 T4 处理分别比 T1 高 6.7%、4.7%和 4.2%; R6 时期 T2、T3 和 T4 处理分别比 T1 高 5.5%、23.5%和 5.3%。

#### 2.2 干物质积累和比叶重

由图 2 可知, 随施氮量的增加, 夏玉米的单株干物质积累呈先增加后降低的趋势, 2 年趋势一致, 其中收获时 N2 处理的单株干物质积累量较 N0 处理平均显著增加36.7%。综合农艺管理可显著提高夏玉米的干物质积累,

T2、T3 和 T4 处理分别较 T1 处理平均增加 12.3%、9.7% 和 12.6%。

随施氮量的增加,夏玉米比叶重显著增加。以 VT 为例, N1、N2 和 N3 处理的比叶重分别比 N0 高 9.8%、24.5%和 29.4%。综合农艺管理可显著提高夏玉米的比叶重(表 2)。 VT 时期 T2、T3 和 T4 处理的比叶重分别比 T1 高 23.9%、21.5%和 23.9%。抽雄后 15 d, T2、T3 和 T4 处理分别比 T1 高 19.6%、15.6%和 16.3%。 R3 时期 T2、T3 和 T4 处理分别比 T1 高 15.0%、17.1%和 6.4%。

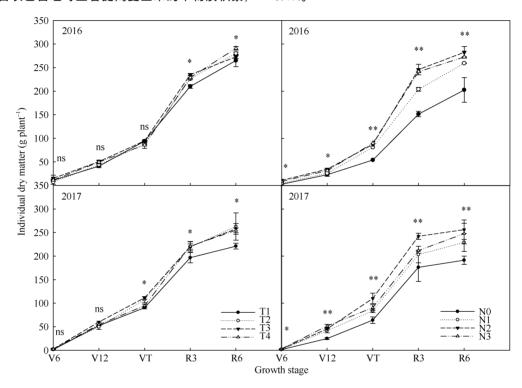


图 2 综合农艺管理对夏玉米单株干物质积累的影响(2016-2017)

Fig. 2 Effects of different integrated management practices on dry matter weight per plant of summer maize (2016–2017) 缩写和处理同图 1。\*和\*\*分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著, ns 表示处理之间差异不显著。

The abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 1. \* and \*\*: significantly different at P < 0.05 and P < 0.01, respectively, ns: not significant.

表 2 综合农艺管理对夏玉米比叶重的影响(2017)

Table 2 Effects of different integrated management practices on specific leaf mass (mg cm<sup>-2</sup>) of summer maize (2017)

处理 Treatment	VT	VT+15	R3
T1	2.09 b	3.26 c	2.34 с
T2	2.59 a	3.90 a	2.69 a
Т3	2.54 a	3.77 b	2.74 a
T4	2.59 a	3.79 b	2.49 b
N0	2.04 d	3.47 d	2.54 b
N1	2.24 c	3.58 c	2.64 b
N2	2.54 b	3.95 a	2.59 b
N3	2.64 a	3.66 b	2.79 a

缩写和处理同图 1。VT+15 代表玉米抽雄后 15 d。列内数值后的不同字母表示差异显著(P<0.05)。

The abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 1. VT+15 is 15 days after tasseling stage. Values within a column followed by different letters are significantly different at P < 0.05.

#### 2.3 叶片内源激素含量变化

2.3.1 IAA 由图 3 可知, 叶片中 IAA 的含量从 V4 到 VT 逐渐降低, VT 后略有升高, 各处理趋势一致。随施氮量的增加, 叶片中 IAA 呈先升高后降低的趋势, N1、N2 和 N3 分别较 N0 处理增加了 14.8%、29.7%和 25.8%; N3 较 N2 处理降低了 2.9%。综合农艺管理显著影响夏玉米叶片 IAA 含量, 整体趋势表现为 T4>T2>T3>T1。T2、T3 和 T4 处理的

IAA 总量分别较 T1 处理升高了 17.7%、9.3%和 23.1%。 2.3.2 ZR 在夏玉米的生长发育过程中,叶片中 ZR 的含量从 V4 到 V12 逐渐降低,到 VT 略有升高后又降低,各处理趋势一致(图 4)。 随施氮量的增加,叶片中 ZR 的含量先增加后降低。综合农艺管理对叶片中 ZR 的含量影响显著,其中 T4 处理的 ZR 总量最高,较 T1 处理升高了 9.8%; T2 和 T3 处理较 T1 处理升高了 5.6%和 3.3%。

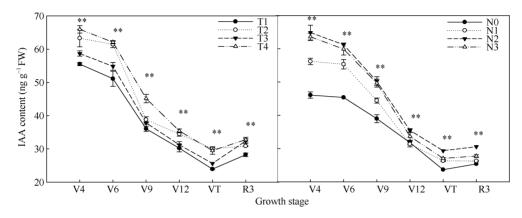


图 3 综合农艺管理对夏玉米叶片 IAA 含量的影响(2017)

Fig. 3 Effects of different integrated management practices on IAA content in leaf of summer maize (2017) V4 和 V9 为玉米四叶期和九叶期,为播种后 16 d 和 29 d。缩写和处理同图 1。\*\*表示在 0.01 水平上差异显著。

V4 and V9 are the fourth leaf stage and ninth leaf stage of summer maize, which are about 16 and 29 days after sowing. The abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 1. \*\*: significantly different at P < 0.01.

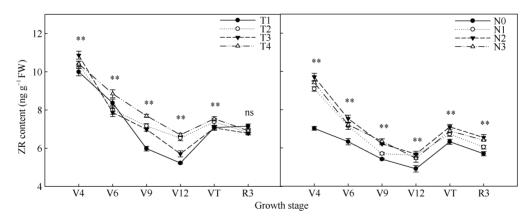


图 4 综合农艺管理对夏玉米叶片 ZR 含量的影响(2017)

Fig. 4 Effects of different integrated management practices on ZR content in leaf of summer maize (2017)

缩写和处理同图 1 和图 3。 \*\*表示在 0.01 水平上差异显著, ns 表示处理之间差异不显著。

The abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 1 and Fig. 3. \*\*: significantly different at P < 0.01; ns: not significant.

2.3.3  $GA_3$  在夏玉米的生长发育过程中,叶片中  $GA_3$ 的含量呈" M"型变化(图 5)。不同施氮量处理的  $GA_3$ 总量随施氮量的增加呈先增后降的趋势,N1、N2 和 N3 处理较 N0 处理分别增加了 17.7%、 32.7%和 25.9%。综合农艺管理能显著提高叶片中  $GA_3$  的含量,总体趋势表现为 T4>T2>T3>T1。 T2、 T3 和 T4 处理的  $GA_3$  总量分别较 T1 处理升高了 11.2%、 4.1%和 14.7%。

2.3.4 ABA 由图 6 可知, 叶片中的 ABA 含量在夏玉米 V4 到 V12 期间逐渐降低, 后逐渐升高, 各处理趋势一致。增施氮肥后, 叶片中 ABA 总量降低, 其中 N2 处理最低, 较 N0 降低 15.3%; N1 和 N3 处理分别降低了 7.9%和10.9%。综合农艺管理可显著降低叶片中 ABA 含量。T2、T3 和 T4 处理的 ABA 总量分别较 T1 处理降低了 4.7%、5.1%和 12.4%。

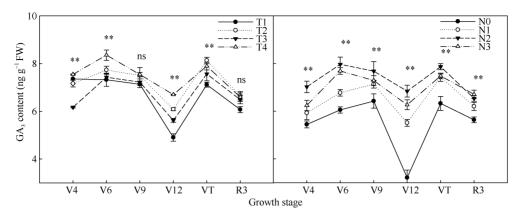


图 5 综合农艺管理对夏玉米叶片 GA<sub>3</sub>含量的影响(2017)

Fig. 5 Effects of different integrated management practices on GA<sub>3</sub> content in leaf of summer maize (2017) 缩写和处理同图 1 和图 3。\*\*表示在 0.01 水平上差异显著, ns 表示处理之间差异不显著。

The abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 1 and Fig. 3. \*\*: significantly different at P < 0.01, ns: not significant.

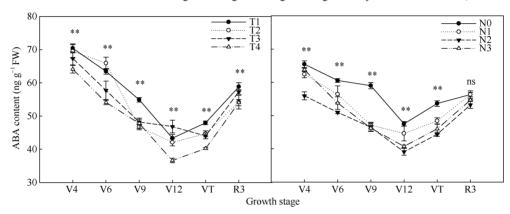


图 6 综合农艺管理对夏玉米叶片 ABA 含量的影响(2017)

Fig. 6 Effects of different integrated management practices on ABA content in leaf of summer maize (2017) 缩写和处理同图 1 和图 3。 \*\*表示在 0.01 水平上差异显著, ns 表示处理之间差异不显著。

The abbreviations and treatments are the same as those given in Fig. 1 and Fig. 3. \*\*: significantly different at P < 0.01, ns: not significant.

#### 2.4 相关性分析

由表 3 可知,产量与叶面积指数和单株干物质重呈显著正相关,相关系数分别为 0.764 和 0.841。叶片 LAI 和 SPAD 值与 IAA 和 ABA 含量呈显著负相关,与 ZR/ABA、  $GA_3/IAA$  和 ZR/IAA 呈显著正相关。单株干物质重与 IAA 含量呈显著负相关,与  $GA_3/IAA$ 、ZR/IAA 和  $ABA/(GA_3+IAA+ZR)$ 呈显著正相关。

# 3 讨论

叶面积指数可以反映作物植株的营养状况及潜在光合能力,且在生育后期维持较高的 LAI 有助于干物质的积累和产量的提高[13-14]。籽粒灌浆期间,较高的叶面积指数对最终干物质积累和产量有重要的作用。大量研究表明,种植密度过低,会增加漏光损失;但种植密度过高会导致

表 3 叶片性状、单株干物质重和产量与内源激素含量的相关系数

Table 3 Correlation coefficients of leaf characteristics, dry matter weight per plant, yield with endogenous hormone contents

相关性 Correlation	$GA_3$	IAA	ZR	ABA	ZR/ABA	GA <sub>3</sub> /IAA	ZR/IAA	ABA/(GA <sub>3</sub> +IAA+ZR)
LAI	-0.007	-0.807**	-0.311	-0.641**	0.361*	0.791**	0.759**	0.349
SPAD	0.434*	$-0.423^*$	0.113	$-0.437^{*}$	0.519**	0.680**	0.571**	0.064
单株干物质重 Dry matter weight per plant	-0.108	-0.634**	-0.176	0.093	-0.215	0.551**	0.623**	0.709**
产量 Yield	0.734*	0.753*	0.349	-0.682	0.550	0.356	0.603	$-0.755^*$

表中数据后\*\*和\*分别表示相关性达 0.01 和 0.05 显著水平。

<sup>\*\*</sup> and \* indicate significant correlation at P < 0.05 and P < 0.01, respectively.

群体郁闭、相互遮阴[15-16]。施肥量和施肥时期不合理、会 导致夏玉米生育后期的叶面积指数迅速下降、影响群体 光合, 进而减少干物质积累[17]。SPAD 值是叶片叶绿素含 量的相对值[18]。有研究表明、施氮水平不会影响叶片的 SPAD<sup>[19]</sup>, 但也有研究表明, 随施氮量的增加, 叶片 SPAD 值呈先增加后平稳的趋势[20]或随施氮量的增加呈上升趋 势[21]。本研究表明、随施氮量的增加、LAI 和 SPAD 值均 呈先增加后平稳的趋势。前期研究结果表明、施氮量不足 会导致叶肉细胞叶绿体超微结构变劣[17], 这是其叶片 SPAD 下降的重要原因。综合农艺管理可显著提高夏玉米 的 LAI 和 SPAD 值。T2、T3 和 T4 处理 LAI 的增加一部 分得益于种植密度的增加; 而 T3 处理在夏玉米生长后期 LAI 值迅速下降、主要是由于种植密度过高、前期过高的 叶面积指数导致群体郁闭, 使下部叶片早衰。T1 处理叶 片 SPAD 值在生育后期下降较快, 主要是肥料的一次性施 入, 后期脱肥导致的。

种植密度、施肥量和施肥时期等农艺管理措施均会影 响夏玉米的干物质积累。增加玉米的种植密度、在一定范 围内光能截获率提高、光温资源利用率增加、光合产物积 累量增加; 但是若超过玉米品种的适宜种植密度, 将导致 中下部叶层叶片早衰、群体光合能力下降、干物质积累降 低[22-23]。降低施氮量会造成养分供应不足,植株早衰;过 量施氮会导致作物徒长, 贪青晚熟, 营养器官干物质转运 率降低。同时、追氮和氮肥后移增加干物质最大增长速率、 但延后了干物质最大增长速率出现的天数[24]。本研究表 明、随施氮量的增加、夏玉米的单株干物质积累先增加后 降低、过量施氮不利于夏玉米干物质的积累、而过量施氮 叶片的比叶重增加可能是由于植株贪青晚熟,营养物质 向籽粒转运的效率下降、这可能是导致产量下降的重要 原因。综合农艺管理可显著提高夏玉米的干物质积累,但 T3 处理种植密度过高、导致单株干物质的积累量较 T2 和 T4 处理降低。T1 处理肥料一次性施入, 导致生育后期脱 肥, 更低的干物质积累量限制其产量的形成。T4 处理生 育后期比叶重下降迅速,说明叶片中的营养成分快速向 籽粒转运, 有利于产量的形成。

植物激素在调控植物生长发育中起着重要作用。氮素供应影响内源激素的合成代谢,施氮可明显降低叶片ABA的含量,促进细胞分裂素合成,增大叶片的气孔导度,提高净光合速率,增强硝酸还原酶活性,提高叶片氮素同化能力<sup>[25-28]</sup>。增施氮、钾肥料可提高叶片 CTK 含量,降低 ABA 含量,从而增加叶片叶绿素含量,延缓叶片衰老<sup>[29]</sup>。养分供应不足将导致植物叶片细胞分裂素含量降低,ABA含量增加,加速植物衰老<sup>[29-30]</sup>。本研究表明,叶片的生长发育需要多种激素协同作用,且与干物质积累和产量形成密切相关。IAA、ZR和 GA<sub>3</sub>的含量均随施氮量的增加呈现先升高后降低的趋势;且增施氮肥后 ABA含量降低。不施氮,叶片中 IAA、ZR和 GA<sub>3</sub>的含量显著降低、ABA含量显著升高,这可能破坏了叶片叶绿体光合

结构, 导致叶片 SPAD 值降低, 影响干物质积累和产量形成。综合农艺管理可增加叶片中 IAA、ZR 和 GA<sub>3</sub>含量, 降低 ABA 含量, 其中 T4 处理 IAA、ZR 和 GA<sub>3</sub>含量最高, ABA 含量最低, 这可能是 T4 处理叶片的 SPAD 值增加, 光合特性改善, 促进植株干物质积累和产量形成的重要原因。

#### References

- [1] Chen X P, Cui Z L, Fan M S, Peter V, Zhao M, Ma W Q, Wang Z L, Zhang W J, Yan X Y, Yang J C, Deng X P, Gao Q, Zhang Q, Guo S W, Ren J, Li S Q, Ye Y L, Wang Z H, Huang J L, Tang Q Y, Sun Y X, Peng X L, Zhang J W, He M R, Zhu Y J, Xue J Q, Wang G L, Wu L, An N, Wu L Q, Ma L, Zhang W F, Zhang F S. Producing more grain with lower environmental costs. *Nature*, 2014, 514: 486–489.
- [2] 张子山,杨程,高辉远,李耕,刘鹏.保绿玉米与早衰玉米叶片衰老过程中叶绿素降解与光合作用光化学活性的关系.中国农业科学,2012,45:4794-4800.
  - Zhang Z S, Yang C, Gao H Y, Li G, Liu P. Relationship between photochemistry activity and decrease in chlorophyll content during senescence in leaves of stay green and quick-leaf-senescence inbred line of maize. *Sci Agric Sin*, 2012, 45: 4794–4800 (in Chinese with English abstract).
- [3] Wang Y Y, Zhou R, Zhou X. Endogenous levels of ABA and cytokinins and their relation to stomatal behavior in dayflower (Commelina communis L.). J Plant Physiol, 1994, 144: 145–148.
- [4] 张志刚, 尚庆茂. 低温、弱光及盐胁迫下辣椒叶片的光合特性. 中国农业科学, 2010, 43: 123-131. Zhang Z G, Shang Q M. Photosynthetic characteristics of pepper leaves under low temperature, weak light and salt stress. *Sci Agric Sin*, 2010, 43: 123-131 (in Chinese with English abstract).
- [5] Wang X, Below F E. Cytokinins in enhanced growth and tillering of wheat induced by mixed nitrogen source. *Crop Sci*, 1996, 36: 121–126
- [6] Chen J G, Cheng S H, Cao W X, Zhou X. Involvement of endogenous plant hormones in the effect of mixed nitrogen source on growth and tillering of wheat. *J Plant Nutr*, 1998, 21: 87–97.
- [7] Radin J W, Ackerson R C. Water relation of cotton plants under nitrogen deficiency: III. Stomatal conductance, photosynthesis and ABA accumulation during drought. *Plant Physiol*, 1984, 67: 115–119.
- [8] Sakakibara H, Takei K, Hirose N. Interactions between nitrogen and cytokinin in the regulation of metabolism and development. *Trends Plant Sci*, 2006, 11: 440–448.
- [9] Jin L B, Cui H Y, Li B, Zhang J W, Dong S T, Liu P. Effects of integrated agronomic management practices on yield and nitrogen efficiency of summer maize in North China. *Field Crops Res*, 2012, 134: 30–35.
- [10] 朱昆仑, 靳立斌, 董树亭, 赵斌, 刘鹏, 张吉旺. 综合农艺管理对夏玉米叶片衰老特性的影响. 中国农业科学, 2014, 47: 2949-2959.
  - Zhu K L, Jin L B, Dong S T, Zhao B, Liu P, Zhang J W. Effects of integrated agronomic practices on leaf senescence physiological characteristics of summer maize. *Sci Agric Sin*, 2014, 47: 2949–2959 (in Chinese with English abstract).

- [11] 靳立斌, 崔海岩, 李波, 杨今胜, 董树亭, 赵斌, 刘鹏, 张吉旺 综合农艺管理对夏玉米氮效率和土壤硝态氮的影响. 作物学报, 2013, 39: 2009–2015.
  - Jin L B, Cui H Y, Li B, Zhang J W, Dong S T, Zhao B, Liu P, Zhang J W. Effects of integrated agronomic practices on nitrogen efficiency and soil nitrate nitrogen of summer maize. *Acta Agron Sin*, 2013, 39: 2009–2015 (in Chinese with English abstract).
- [12] Liu Y, Ding Y F, Wang Q S, Meng D, Wang S. Effects of nitrogen and 6-benzylaminopurine on rice tiller bud growth and changes in endogenous hormones and nitrogen. *Crop Sci*, 2011, 51: 786–792.
- [13] Gitelson A, Peng Y, Arkebauer T, Schepers J. Relationships between gross primary production, green LAI, and canopy chlorophyll content in maize: Implications for remote sensing of primary production. *Remote Sens Environ*, 2014, 144: 65–72.
- [14] Sade N, Umnajkitikorn K, Rubio M, Wright M, Wang S, Blumwald E. Delaying chloroplast turnover increases water-deficit stress tolerance through the enhancement of nitrogen assimilation in rice. *J Exp Bot*, 2017, 69: 867–878.
- [15] 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: 871–878.
  Chen C Y, Hou H P, Li Q, Zhu P, Zhang Z Y, Dong Z Q, Zhao M.
  - Effects of panting density on photosynthetic characteristics and changes of carbon and nitrogen in leaf of different corn hybrids. *Acta Agron Sin*, 2010, 36: 871–878 (in Chinese with English abstract).
- [16] 吴含玉, 张雅君, 张旺锋, 王克如, 李少昆, 姜闯道. 田间密 植诱导抽穗期玉米叶片衰老时的光合作用机制. 作物学报, 2019, 45: 248–255.
  - Wu H Y, Zhang Y J, Zhang W F, Wang K R, Li S K, Jiang K D. Photosynthetic characteristics of senescent leaf induced by high planting density of maize at heading stage in the field. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 248–255 (in Chinese with English abstract).
- [17] Liu Z, Gao J, Gao F, Ren B Z, Zhao B, Liu P, Zhang J W. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of summer maize response to different nitrogen supplies. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 576.
- [18] 艾天成,李方敏,周治安,张敏,吴海荣.作物叶片叶绿素含量与 SPAD 值相关性研究. 湖北农学院学报,2000,20:6-8. Ai T C, Li F M, Zhou Z A, Zhang M, Wu H R. Relationship between chlorophyll meter readings (SPAD Readings) and chlorophyll content of crop leaves. *J Hubei Agric Coll*, 2000, 20:6-8 (in Chinese with English abstract).
- [19] 唐延林, 王人潮, 王秀珍, 李云梅. 水稻叶面积指数和叶片生化成分的光谱法研究. 华南农业大学学报, 2003, 24(1): 4-7. Tang Y L, Wang R C, Wang X Z, Li Y H. Study on the leaf area index and biochemical contents of rice blade by the spectral method. *J South China Agric Univ*, 2003, 24(1): 4-7 (in Chinese with English abstract).
- [20] 谢华, 沈荣开, 徐成剑, 覃奇志. 水、氮效应与叶绿素关系试验研究. 中国农村水利水电, 2003, (8): 40-43. Xie H, Shen R K, Xu C J, Qin Q Z. Experimental study on the interaction of water and nitrogen and their relations with chlorophyll. *China Rural Water Hydropower*, 2003, (8): 40-43 (in Chinese with English abstract).

- [21] 葛君, 姜晓君. 施氮量对小麦旗叶光合特性、SPAD 值、籽粒产量及碳氮代谢的影响. 天津农业科学, 2019, 25(3): 1-4. Ge J, Jiang X J. Effects of nitrogen application on photosynthetic characteristics, SPAD value, grain yield and carbon and nitrogen metabolism of flag leaves in wheat. *Tianjin Agric Sci*, 2019, 25(3): 1-4 (in Chinese with English abstract).
- [22] 丰光, 李妍妍, 景希强, 王亮, 黄长玲. 玉米不同种植密度对主要农艺性状和产量的影响. 玉米科学, 2011, 19(1): 109–111. Feng G, Li Y Y, Jing X Q, Wang L, Huang C L. Effects on agronomic characteristics and yield of maize planting density. *J Maize Sci*, 2011, 19(1): 109–111 (in Chinese with English abstract).
- [23] Jampatong S, Darrah L L, Krause G F, Barry B D. Effect of one and two eared selection on stalk strength and other characters in maize. *Crop Sci*, 2000, 40: 605–611.
- [24] 高影. 施氮量和密度对超高产夏玉米碳氮代谢和产量形成的 影响. 河北农业大学硕士学位论文, 河北保定, 2014. Gao Y. Effects of Planting Density and Nitrogen Application Rate on Carbon and Nitrogen Metabolism and Grain Yield of Super High-yielding Summer Maize. MS Thesis of Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei, China, 2014 (in Chinese with English abstract).
- [25] 陈新红, 刘凯, 奚岭林, 王志琴, 杨建昌. 土壤水分与氮素对水稻地上器官脱落酸和细胞分裂素含量的影响. 作物学报, 2005, 31: 1406-1414.

  Chen X H, Liu K, Xi L L, Wang Z Q, Yang J C. Effects of soil moisture and nitrogen on abscisic acid and cytokinin contents in the aboveground plant parts of rice. *Acta Agron Sin*, 2005, 31: 1406-1414 (in Chinese with English abstract).
- [26] 刘瑞显, 郭文琦, 陈兵林, 周治国. 氮素对花铃期干旱及复水后棉花叶片保护酶活性和内源激素含量的影响. 作物学报, 2008, 34: 1598–1607.
  Liu R X, Guo W Q, Chen B L, Zhou Z G. Effects of nitrogen on the antioxidant enzyme activities and endogenous hormone contents of cotton leaf under drought stress and after soil re-watering during the flowering and boll-forming stage. *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 1598–1607 (in Chinese with English abstract).
- [27] Criado M V, Caputo C, Roberts I N, Castro M A, Barneix A J. Cytokinin-induced changes of nitrogen remobilization and chloroplast ultrastructure in wheat (*Triticum aestivum*). J Plant Physiol, 2009, 166: 1775–1785.
- [28] Kamada-Nobusada T, Makita N, Kojima M, Sakakibara H. Nitrogen-dependent regulation of de novo cytokine in biosynthesis in rice: The role of glutamine metabolism as an additional signal. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54: 425–432.
- [29] 赵平, 林克惠, 郑毅. 氮钾营养对烟叶衰老过程中内源激素与叶绿素含量的影响. 植物营养与肥料学报, 2005, 11: 379–384. Zhao P, Lin K H, Zheng Y. Effect of N and K nutrition on chlorophyll content and endogenous hormones in the process of tobacco senescence. *Plant Nutr Fert Sci*, 2005, 11: 379–384 (in Chinese with English abstract).
- [30] 邱德运, 胡立勇. 氮素水平对油菜功能叶内源激素含量的影响. 华中农业大学学报, 2002, 21: 213-216.
  Qiu D Y, Hu L Y. Effect of nitrogen levels on endogenous hormones content of rapeseed (*Brassica napus* L.). *J Huazhong Agric Univ*, 2002, 21: 213-216 (in Chinese with English abstract).