

氮素对开花期受旱玉米根系 特性及产量形成的影响

寸玉洁,郑大圣,王 瑞

(西北农林科技大学农学院,陕西 杨凌 712100)

摘要:以抗旱型玉米品种‘郑单 958’和干旱敏感型品种‘先玉 335’为试验材料,采用土柱栽培的方式探究不同水分处理(正常灌水 W1,干旱胁迫 W0)和不同氮素水平(N0:0 g·株⁻¹,N1:7.2 g·株⁻¹)对开花期受旱玉米根系形态结构和生理特性及地上部生长与籽粒产量的影响。结果表明:开花期干旱胁迫抑制气生根和浅层节根的发生与生长,导致根系的总根长、总根表面积和总根体积较正常灌溉处理分别下降 1.30%~38.73%、4.95%~42.42%和 17.69%~51.58%;氮素的施用促进气生根及浅层节根的生长,缓解了干旱胁迫对根系生长的不利影响。开花期干旱导致根系活跃吸收面积比例降低 5.56%~18.46%,施用氮肥后干旱处理下玉米根系活跃吸收面积比例和根系活力分别提升 7.54%~11.65%和 40.79%~44.84%。玉米地上部生长对干旱和氮素的响应规律与根系表现基本一致,干旱胁迫导致叶片 SPAD、叶面积、植株生物量显著降低,而施用氮肥后叶片 SPAD、叶面积、植株生物量分别提升 28.57%~31.25%、14.60%~35.76%、14.72%~42.63%;施氮处理的耐旱指数较不施氮处理提升 1.59 倍~3.52 倍。开花期干旱导致收获期玉米穗粒数降低 12.97%~30.69%,氮素亏缺主要影响百粒重(降幅 7.48%~38.94%),施用氮肥促进开花期受旱玉米籽粒产量提升 19.82%~166.47%。‘先玉 335’对干旱胁迫及氮素调节的响应较‘郑单 958’更为敏感。综上,适量施用氮肥促进了开花期受旱玉米根系的生长及生理活性提高,有利于植株对土壤水分和养分的吸收,同时促进地上部的物质生产和籽粒产量建成,从而有效提升玉米抗旱性能。

关键词:氮素;干旱胁迫;玉米;根系特性;产量

中图分类号:S513;Q945.15 **文献标志码:**A

Effects of nitrogen on root characteristics and yield formation in drought-stressed maize during the flowering stage

CUN Yujie, ZHENG Dasheng, WANG Rui

(Agronomy College of Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Two maize cultivars with differing drought sensitivities—drought-resistant ‘Zhengdan 958’ and drought-sensitive ‘Xianyu 335’—were grown in soil columns under varying water treatments (normal irrigation and drought stress) and nitrogen levels (0 and 7.2 g·plant⁻¹). The objective was to investigate the effects of these factors on root morphology, physiology, aboveground growth, and grain yield under drought stress during the flowering stage. The results showed that drought stress at the flowering stage inhibited the occurrence and growth of brace roots and shallow crown roots, leading to a decrease in total root length, total root surface area, and total root volume by 1.30%~38.73%, 4.95%~42.42%, and 17.69%~51.58%, respectively. N application promoted the growth of brace roots and shallow crown roots, alleviating the adverse effects of drought stress on root growth. Regarding the root physiological activity, drought reduced the proportion of active absorption area by 5.56%~18.46%, while N application increased the proportion of active absorption area and root activity under drought by 7.54%~11.65% and 40.79%~44.84%, respectively. The response of maize aboveground growth to drought and N

收稿日期:2024-05-10

修回日期:2024-06-21

基金项目:国家自然科学基金(31801300)

作者简介:寸玉洁(1999-),女,陕西宝鸡人,硕士研究生,研究方向为作物生理生态。E-mail:1654486825@qq.com

通信作者:王瑞(1988-),男,安徽宿州人,副教授,主要从事黄土旱塬区适水耕作与栽培技术的生理生态机制研究。E-mail:rico@nwsuaf.edu.cn

was generally consistent with that of the root system. Drought stress significantly reduced leaf SPAD, leaf area, and plant biomass, while N applications increased leaf SPAD, leaf area and plant biomass by 28.57% ~ 31.25%, 14.60% ~ 35.76% and 14.72% ~ 42.63%, respectively. The drought resistance index of N-treated plants was 1.59 ~ 3.52 times higher than that of plants without N application. Drought stress during the flowering stage resulted in a 12.97% to 30.69% reduction in the grain numbers per spike at harvest, whereas nitrogen deficiency primarily impacted the 100-grain weight, leading to a decrease of 7.48% to 38.94%. N application promoted grain yield of maize under drought stress at the flowering stage by 19.82% ~ 166.47%. 'Xianyu 335' was more sensitive to drought stress and N regulation than 'Zhengdan 958'. In conclusion, the application of nitrogen enhanced root growth and physiological activity in maize under drought stress during the flowering stage, improving soil water and nutrient absorption. It also promoted aboveground biomass production and grain yield formation, significantly boosting maize's drought resistance.

Keywords: nitrogen; drought stress; maize; root characteristics; yield

玉米 (*Zea mays* L.) 是我国的第一大粮食作物, 种植面积达 4 000 余万 hm^2 , 其中相当一部分分布在降水不足、无灌溉条件的平原旱地和丘陵旱地^[1-2]。即使在降水较多的主产区, 季节性干旱也时有发生, 严重威胁玉米的稳产高产^[3]。有统计资料表明, 我国玉米年受旱面积约占种植总面积的 40%, 一般会导致减产 20% ~ 30%^[1, 4]。开花期是玉米水分需求的关键时期, 此时干旱会严重影响植株授粉和籽粒灌浆, 导致玉米大幅减产。在全球气候变化的背景下, 我国玉米主产区季节性干旱呈加剧趋势^[5]。因此, 在有限水分条件下, 如何通过优化栽培措施和培育抗旱品种来提高玉米抗旱性, 进而保证其高产稳产, 已成为当前玉米生产研究的重点问题^[6]。

氮素是影响玉米生长发育和产量形成的关键养分元素。合理施用氮肥可显著改善受旱玉米的生理功能, 在一定程度上缓解干旱对植株生长的不利影响^[7-9]。有研究发现, 施用氮肥可以提高叶绿素含量、促进碳氮代谢关键酶活性, 从而缓解干旱对植物光合作用和物质生产的抑制^[10-11]; 也有研究表明, 施氮可诱导抗氧化保护酶活性, 减轻细胞膜脂过氧化伤害, 从而增强玉米对水分胁迫的耐受能力^[12]。还有研究则认为, 在干旱条件下施氮会加剧植株的脱水和氧化胁迫^[13], 不利于玉米碳氮同化和产量的提高^[14]。因此, 进一步研究氮素调控玉米抗旱性的作用效果和机制, 对指导玉米的栽培和抗旱品种选育具有重要意义。

在作物生长发育和产量形成过程中, 根冠的协调互动发挥着关键作用。作物对养分的吸收和利用效率不仅取决于土壤中养分的有效性, 还与根系的形态结构和生理活性密切相关^[15]。一般认为, 根系的大小、分布和吸收活性决定了其对水分和养分

的获取能力, 进而影响作物的抗逆性和产量潜力^[16]。关于根系性状与玉米抗旱性的关系, 前人研究结论不尽一致。有研究认为大根系有利于土壤水分和养分的获取, 从而增强玉米抗旱节水的功能^[17-18]。也有研究发现, 在干旱条件下, 根系过大会消耗更多的碳水化合物, 反而不利于玉米的抗旱性提高^[19]。此外, 根系通气组织的发达程度也被认为与玉米的抗旱性和氮效率有关^[20]。

前人研究多关注苗期或单一水分(氮素)处理下玉米根系的响应特征, 针对氮素与干旱互作下玉米根系生长和生理代谢及其与产量形成关系的研究相对较少, 氮素调控玉米抗旱性的作用效果和生理机制尚不明确, 尤其缺乏在产量形成关键时期从根冠角度对氮素与干旱互作的深入分析。因此, 本研究以抗旱性不同的两个玉米品种为试验材料, 通过土柱试验探究开花期不同水氮处理下玉米根冠生长和产量的响应, 探究氮素提高玉米抗旱性的机理, 并分析抗旱性与根系构型和生理活性之间的关系, 以期对抗旱玉米栽培和抗旱品种培育提供新的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2020 年 6—10 月在西北农林科技大学曹新庄试验农场进行, 该地区为暖温带半湿润季风气候。在可移动旱棚中, 采用土柱栽培的方法进行(图 1, 见 143 页)。将高 100 cm、直径 35 cm 的 PVC 管填埋于 90 cm 深的土坑中, 按照低氮表层土 50%、河砂 40%、蛭石 5%、珍珠岩 5% 的体积比例混匀基质后装入 PVC 管中进行土柱试验。混合基质的田间持水量为 22.4%, 容重为 $1.14 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 。可移动旱棚高 300 cm, 棚顶的无色透明塑料薄膜仅在降水时覆盖。

1.2 供试品种与试验设计

供试品种为抗旱性差异较大的两个玉米品种,即‘郑单 958’(ZD958,抗旱型)和‘先玉 335’(XY335,干旱敏感型)。

试验设置两个氮素水平,分别为不施氮肥(N0)和施氮量 $7.2 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ (N1),施氮量确定依据:施氮量=单株生物量(以 360 g 计) \times 氮素含量(以 1%计)/氮肥利用效率(以 50%计),以保证植株氮素需求; P_2O_5 、 K_2O 施用量均为 $3 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$,所有肥料均为播种前一次性基施。玉米于 6 月 15 日播种,10 月 5 日收获。玉米生长至十五叶期(开花前一周)开始进行土壤干旱处理,设置 0~20 cm 土层含水量为 $75\% \pm 10\%$ 田间持水量(正常灌溉对照,W1)和自然干旱至含水量为 45% 田间持水量(干旱胁迫,W0)两个水分水平。为确保干旱处理期间各处理的土壤含水量保持在规定的范围内,采用 TDR 土壤水分监测仪每 3 日检测 0~20 cm 土层土壤水分状况,W1 处理下各土柱根据测得的土壤含水量进行补充灌溉,而 W0 处理保持自然干旱,直至其水分降至目标控制水平,然后进行复水。试验共 4 个处理组合,分别为 W0N0(干旱胁迫且不施氮处理)、W0N1(干旱胁迫且施氮处理)、W1N0(灌水且不施氮处理)和 W1N1(灌水且施氮处理),各处理 6 个重复,干旱处理结束时取样 3 株用于表型、生物量及根系活力的测定,剩余 3 株复水后,在成熟期用于产量及其构成要素的测定。水分处理期间的土壤含水量变化情况见图 2。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 地上部农艺性状测定 干旱处理结束后,使用 SPAD 仪对各处理玉米棒三叶的 SPAD 值进行测

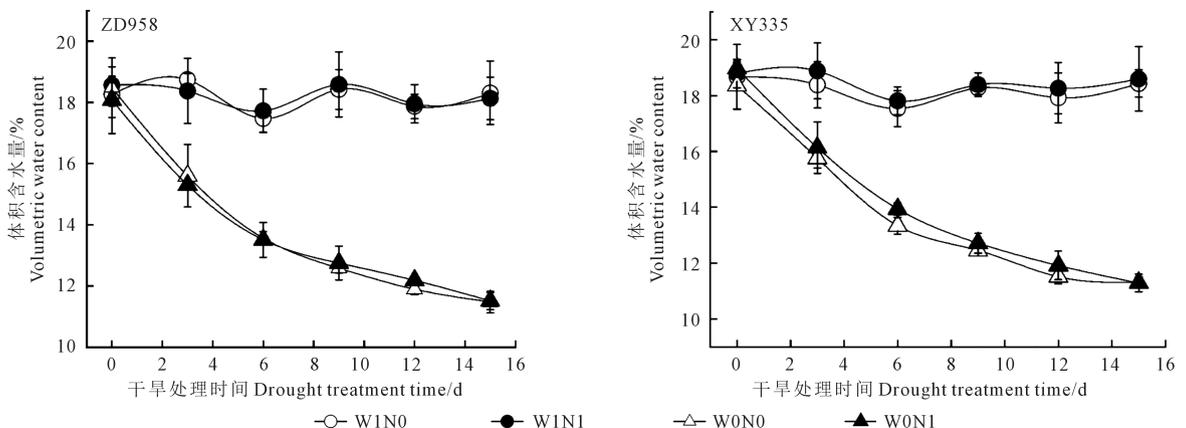
定;利用直尺分别测量单株所有叶的长和宽,从而计算单株叶面积,叶面积(cm^2)=长 \times 宽 $\times 0.75$;利用卷尺测量株高和茎的周长,并计算茎粗;从土壤表面处对各处理的植株进行切割,按照茎、叶、穗、根对各部位进行分剪,105℃ 杀青 30 min 后于 85℃ 烘至恒重,随后称取植株干物质质量。

1.3.2 根系样品采集 干旱处理结束后,将整根土柱从土壤中挖出,小心剥离栽培基质,获取较为完整的根系,每个处理 3 次重复。采集过程如图 3 所示。

1.3.3 根系生理指标测定 在干旱处理结束时,从土柱中取出根系,取根尖处 2 cm 样品 0.5 g,采用 TTC 还原法^[21]测定根系活力;利用甲烯蓝吸附法^[22]测定气生根、节根及整根的活跃吸收面积比例。

1.3.4 根系形态测定 玉米在其生命周期中长出约 70 条根,平均组织为 6 轮地下节根和 2~3 轮地上支撑根,前 4 个地下节间非常短,这些节紧密地排列在一起,较为致密;第 5 节和第 6 节由不同的节间组成,节点 6 大约位于土壤表面。本文根据着生节位,将根系分为 4 组(图 4):气生根(Q)、浅层节根(Gq,从下至上 5~6 层节根)、深层节根(Gs,从下至上 1~4 层节根)和种子根(Z),按组别分剪装袋,以研究根系构型差异。

利用 Epson 图像扫描仪(Epson Perfection V800 photo)扫描根系,然后采用根系分析软件 WinRHIZO v2.0 分析得到各处理不同组别根系长度(L)、根系表面积(SA)和根系体积(V)等形态指标。扫描后的根系 105℃ 杀青 30 min,然后 85℃ 烘至恒重,测定干物质质量。



注:ZD958;郑单 958;XY335;先玉 335。W0N0:干旱胁迫且不施氮处理;W0N1:干旱胁迫且施氮处理;W1N0:灌水且不施氮处理;W1N1:灌水且施氮处理。下同。

Note:ZD958;Zhengdan 958;XY335;Xianyu 335. W0N0;drought stress and no N application;W0N1;drought stress and N application;W1N0;irrigation but no N application;W1N1;irrigation and N application. The same below.

图 2 干旱处理周期内 0~20 cm 土层土壤含水量变化趋势

Fig.2 Trend plot of 0~20 cm soil water content during the drought treatment cycle

1.3.5 产量测定 于玉米成熟期测定各处理单株的籽粒产量、穗粒数和百粒重。

1.3.6 耐旱性鉴定 按照 Khatibi 等^[23]的方法,分别利用根系长度、表面积、SPDA 值、叶面积指数和生物量评估不同施氮水平下的耐旱指数(DTI),计算公式如下:

$$DTI = Y_s \times Y_p / \bar{Y}_p^2$$

式中, Y_s 为干旱胁迫下计算依据指标值; Y_p 为正常灌水条件下计算依据指标值; \bar{Y}_p 表示正常灌水条件下的所有处理(N0 和 N1 两个处理)计算依据指标的平均值,并计算不同氮肥处理间耐旱指数的比值。

1.4 统计分析

使用 Microsoft Excel 2016 对试验数据进行整理计算;利用 SPSS 24.0 (IBM SPSS Statistics 24.0) 对数据进行显著性差异分析 (Duncan 法);利用 OriginPro 2021 进行制图。

2 结果与分析

2.1 氮素对开花期受旱玉米根系形态的影响

品种、水分和氮素均对整个根系的长度、表面积产生显著影响(图 5、表 1)。品种间根系形态差异主要来源于深层节根及种子根,而水分和氮素处理主要影响气生根和浅层节根的生长。开花期干旱胁迫抑制气生根及浅层节根的发生与生长,导致根系的总根长、总根表面积和总根体积分别下降 1.30%~38.73%、4.95%~42.42% 和 17.69%~51.58%,‘先玉 335’(XY335)根系受到的影响大于‘郑单 958’(ZD958);氮素的施用缓解了干旱胁迫对根系生长的不利影响。

2.2 氮素对开花期受旱玉米根系构型的影响

气生根(Q)、浅层节根(G_q)和深层节根(G_s)的根系长度、表面积、体积的占比情况如图 6 所示。水分处理对 XY335 各层次根系占比影响相对较小,但在 N0 条件下,干旱处理(W0)导致 ZD958 根系中深层节根的长度、表面积和体积占比明显升高。干旱胁迫下施氮能促进玉米气生根生长,提高其占比,并降低深层节根占比;施氮后 XY335 的气生根长度、表面积和体积占比由 7.53%、15.58% 和 27.95% 分别提升至 40.10%、48.82% 和 62.99%,深层节根 3 个指标占比由 47.19%、37.71% 和 27.95% 分别降至 18.85%、15.12% 和 10.17%;ZD958 的气生根长度、表面积和体积占比由 3.43%、7.58% 和 16.07% 分别提升至 13.94%、24.71% 和 39.91%,深层节根 3 个指标占比由 78.66%、69.60% 和 56.25% 分别降至 14.61%、9.06% 和 5.04%。XY335 的浅层节根各指

标对氮素的响应不明显,而 ZD958 的浅层节根占比受到氮素的显著调控,干旱胁迫下施加氮肥后,ZD958 的浅层节根根长占比由 17.91% 提升至 71.44%,根表面积占比由 22.82% 提升至 66.23%,根体积占比由 27.68% 提升至 55.05%。在正常灌水条件下,根系构型对施氮的响应趋势表现一致。

2.3 氮素对开花期受旱玉米根系生理活性的影响

由表 2 可知,水分和氮素处理显著影响整根的根系活跃吸收面积比例,ZD958 的节根活跃吸收面积比例显著高于 XY335。与灌溉处理(W1)相比,干旱处理(W0)导致整根的根系活跃吸收面积比例降低 5.56%~25.65%。在干旱条件下,施用氮肥对根系活跃吸收面积比例和根系活力均产生显著影响,促使气生根和整根的根系活跃吸收面积比例及根系活力分别提升 9.54%~10.47% 和 40.79%~44.84%,XY335 根系生理活性对氮素的响应较 ZD958 更加明显。

2.4 氮素对开花期受旱玉米地上部农艺性状的影响

品种、水分和氮素处理均可显著影响棒三叶 SPAD 值(表 3)。ZD958 的 SPAD 值和叶面积显著高于 XY335。与灌溉处理(W1)相比,干旱处理(W0)的 SPAD 值、叶面积和茎粗显著降低,干旱处理下 XY335 的 3 个指标分别下降 7.90%~14.89%、14.18%~39.69% 和 5.47%~7.98%,ZD958 分别下降 1.86%~8.59%、20.62%~26.83% 和 3.96%~12.84%。氮素处理对 SPAD 值、叶面积、茎粗和株高均产生显著影响,N1 较 N0 处理 4 项农艺指标分别提升 21.28%~39.13%、14.60%~35.76%、15.26%~42.57% 和 11.31%~22.28%。

2.5 氮素对开花期受旱玉米植株干物质积累与分配的影响

品种、水分和氮素均对水分处理结束后的玉米整株干物质积累产生了显著影响(表 4)。ZD958 的干物质积累量受水氮处理的影响相对较小,其籽粒、穗轴、整株的干物质量显著高于 XY335。干旱处理(W0)较灌溉处理(W1)显著降低了籽粒、根系及整株的干物质量,降幅分别为 12.42%~52.84%、14.64%~43.01% 和 5.38%~33.27%,XY335 的干物质量降幅总体大于 ZD958。施用氮肥显著提升了叶、籽粒、穗轴、根系及整株的干物质量,干旱处理下 N1 较 N0 的各部分干物质量分别增加 15.43%~61.62%、65.18%~98.23%、17.90%~36.07%、28.89%~86.00% 和 14.72%~42.63%,且 XY335 的干物质量增幅总体大于 ZD958。

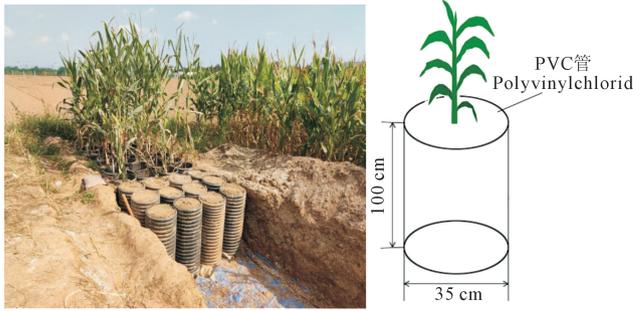


图 1 玉米土柱栽培实景与示意图
Fig.1 Real-life scene and schematic diagram of maize soil column cultivation



图 3 玉米根系样品采集
Fig.3 Maize root sample collection



注: (a)根系基部不同视角图; (b)种子根; (c)种子根+深层节根; (d)种子根+深层节根+浅层节根; (e)种子根+深层节根+浅层节根+气生根。

Note: (a) Different view chart of root base; (b) Primary root; (c) Primary root+deep crown root; (d) Primary root +deep crown root+shallow crown root; (e) Primary root+deep crown root+shallow crown root+brace root.

图 4 玉米根系分层示意图
Fig.4 Layered diagram of maize root system

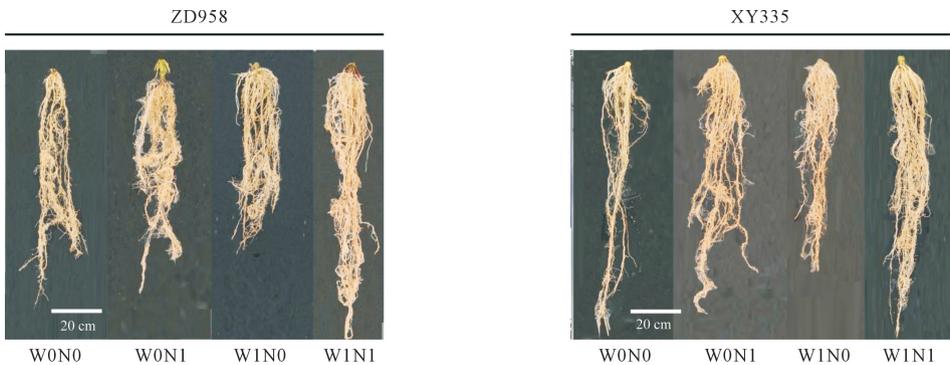


图 5 不同水氮处理下玉米根系生长情况
Fig.5 Root growth of maize under different water and nitrogen treatments

如图 7 所示,ZD958 的籽粒干物质占比(22%~32%)高于 XY335(14%~23%),而根系干物质占比略低于 XY335。与 W1 处理相比,W0 处理的籽粒和根系干物质占比略有降低,而茎秆干物质占比有所提升。N1 处理较 N0 提高了籽粒及根系的干物质占比,降低了茎秆的干物质质量占比,ZD958 植株干物质分配比例对氮素的响应大于 XY335。

2.6 氮素对开花期受旱玉米耐旱指数的影响

如表 5(见 147 页)所示,干旱胁迫下施加氮肥使得基于各指标的玉米耐旱指数提升 1.59 倍~3.52 倍,其中基于根系指标计算的耐旱指数提升幅度大于基于地上部及整株相关指标计算的耐旱指数。两品种耐旱指数受氮素调节的规律基本一致,但 ZD958 在 N0 和 N1 条件下的耐旱指数均高于 XY335,

表 1 水氮处理对玉米根形态指标的影响

Table 1 Effects of water and nitrogen treatments on maize root morphological parameters

品种(C) Variety	水分(W) Water		氮素(N) Nitrogen		气生根(Q) Brace root			浅层节根(Gq) Shallow crown root			深层节根(Gs) Deep crown root			种子根(Z) Primary root			整根 Whole root		
	L/cm	SA/cm ²	V/cm ³	L/cm	SA/cm ²	V/cm ³	L/cm	SA/cm ²	V/cm ³	L/cm	SA/cm ²	V/cm ³	L/cm	SA/cm ²	V/cm ³	L/cm	SA/cm ²	V/cm ³	
XY335	W0	N0	333±23d	136±43e	4.55±0.51c	2004±42c	408±65c	7.18±0.71bc	2089±329b	329±97ab	4.55±0.51c	110±48b	18.14±2.32b	0.24±0.05b	4537±162d	893±31c	16.52±1.24d		
		N1	3400±135b	725±51c	15.83±1.53b	3480±89b	535±24b	6.74±0.37c	1598±224c	224±47c	2.56±0.35d	83±17b	10.87±0.89c	0.11±0.02c	8562±376b	1495±241b	25.24±2.64bc		
	W1	N0	1187±69c	270±18c	5.14±0.42bcd	3168±29b	622±51ab	9.93±2.84b	2956±223ab	497±24ab	6.86±1.92ab	93±61b	15.16±1.43bc	0.2±0.061c	7406±582bc	1404±94b	22.13±2.47cd		
		N1	3914±194b	1084±89b	27.81±0.72ab	5182±23a	1036±362a	17.2±2.69a	2564±415b	461±29b	6.89±0.83ab	86±39b	16.12±2.01bc	0.24±0.02b	11747±461a	2598±189a	52.13±4.63a		
ZD958	W0	N0	208±43d	84±51e	2.88±0.18d	2089±24c	452±97b	8.96±2.19bc	3784±401a	571±54a	6.08±0.42bc	142±89ab	20.37±3.12b	0.23±0.09b	6224±731c	1128±93bc	18.15±4.12cd		
		N1	1189±78c	423±72d	12.36±0.537b	4094±32ab	834±63a	12.05±5.12ab	3246±613a	455±25b	6.56±1.72ab	242±79a	33.79±2.37a	0.38±0.07ab	8772±163b	1746±497b	31.35±5.11b		
	W1	N0	107±39d	65±9e	2.00±0.09d	3666±347ab	779±51a	13.72±4.28ab	2397±736b	323±49ab	6.11±0.88bc	135±25ab	19.39±1.81ab	0.22±0.02b	6306±183c	1187±69bc	22.05±2.11cd		
		N1	4895±452a	1319±231a	30.18±0.53a	3535±595b	733±48a	12.25±3.68ab	3786±826a	609±57a	8.10±1.67a	232±76a	39.85±3.12a	0.54±0.08a	12449±295a	2702±253a	51.07±5.12a		
品种 G	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	*	*	*	NS	*	*	NS			
水分 W	*	*	*	*	*	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS		
氮素 N	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	
G×W	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	
G×N	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS		
W×N	*	*	*	*	*	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS		

注: L:根长;SA:根表面积;V:根体积。同列数据后不同小写字母表示各处理间差异达 P<0.05 显著水平; * 代表 0.01 显著水平, * 代表 0.05 显著水平, NS 代表 0.05 水平不显著。下同。

Note: L: Root length; SA: Root surface area; V: Root volume. Different letters after the data in the same column indicate significant differences between treatments (P<0.05). * * stands for 0.01 significant level, * stands for 0.05 significant level, and NS stands for non-significant at 0.05 level. The same below.

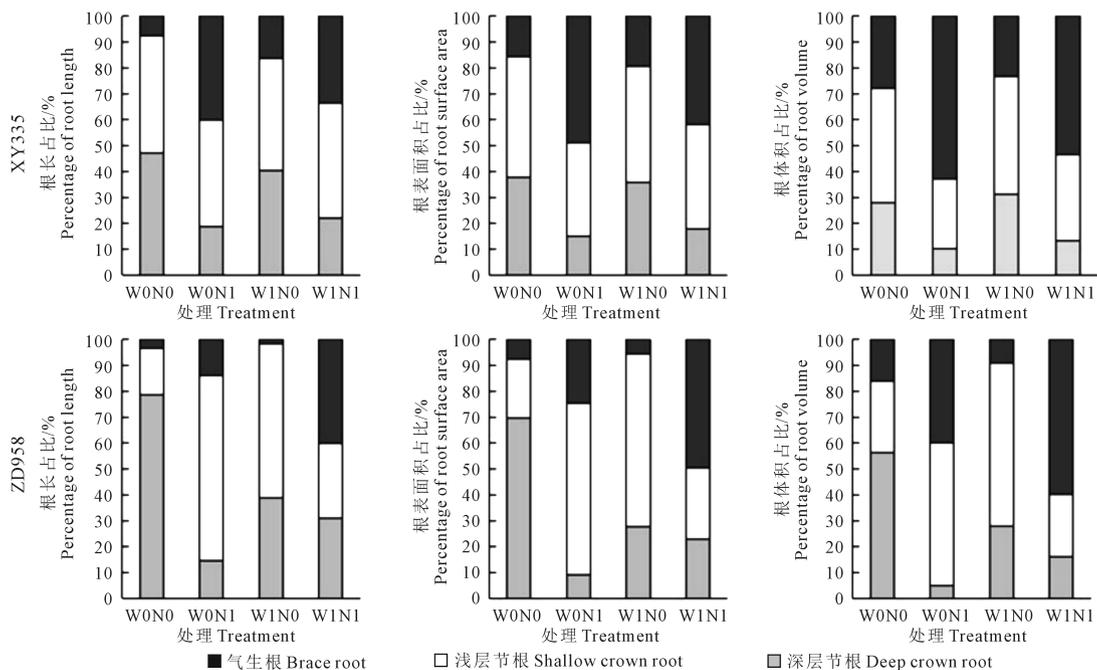


图 6 水氮处理对玉米根系构型的影响

Fig.6 Effects of water and nitrogen treatments on maize root configuration

表 2 水氮处理对玉米根系活跃吸收面积比例及根系活力的影响

Table 2 Effects of water and nitrogen treatments on the proportion of root active absorption area and root activity of maize

品种 (G) Variety	水分 (W) Water	氮素 (N) Nitrogen	根系活跃吸收面积比例/% Percentage of root active absorption area			根系活力 Root activity /(mg · g ⁻¹ · h ⁻¹)
			气生根 Brace root	节根 Crown root	整根 Whole root	
ZD958	W0	N0	49.74±1.25ab	37.63±3.19b	39.78±3.09c	92.98±9.41d
		N1	54.95±4.22a	34.21±3.73b	42.78±6.30c	130.91±3.53b
	W1	N0	55.19±2.67a	46.63±3.05a	48.79±2.16bc	90.88±12.61cd
		N1	58.19±3.51a	41.82±3.13ab	50.12±3.04b	130.81±16.17b
XY335	W0	N0	47.78±4.39b	36.45±2.48b	39.22±4.16c	113.25±11.31bc
		N1	52.34±4.82a	33.71±1.96b	43.79±3.09c	164.03±13.48a
	W1	N0	49.15±3.70ab	33.22±3.10b	41.53±3.47c	100.36±18.33cd
		N1	55.06±5.79a	37.90±2.97b	58.90±5.23a	142.21±12.22b
变异来源 Variation source	品种 G		NS	*	NS	NS
	水分 W		NS	NS	**	NS
	氮素 N		*	NS	*	**
	G×W		NS	*	NS	NS
	G×N		NS	NS	NS	NS
	W×N		NS	*	NS	NS

表 3 玉米地上部农艺性状对水分和氮素的响应

Table 3 Response of above-ground agronomic traits of maize to water and nitrogen

品种 (G) Variety	水分 (W) Water	氮素 (N) Nitrogen	SPAD 值 SPAD value	叶面积/cm ² Leaf area	茎粗/cm Stem diameter	株高/m Plant height
XY335	W0	N0	40.00±2.41e	2241.86±267.23c	1.90±0.07b	1.93±0.17b
		N1	52.50±1.71c	2569.24±242.24c	2.19±0.06b	2.36±0.21ab
	W1	N0	47.00±1.41d	2612.41±169.93c	2.01±0.34b	2.07±0.10b
		N1	57.00±1.41b	4260.37±332.85a	2.38±0.15ab	2.45±0.24ab
ZD958	W0	N0	45.50±0.71d	2451.78±231.15c	1.94±0.10b	2.21±0.15b
		N1	58.50±0.71b	3328.43±246.54b	2.51±0.36ab	2.46±0.38ab
	W1	N0	46.00±2.83d	3350.87±312.44b	2.02±0.26b	2.24±0.27b
		N1	64.00±3.41a	4193.34±200.19a	2.88±0.34a	2.52±0.09a
变异来源 Variation source	品种 G		*	*	NS	NS
	水分 W		*	*	*	NS
	氮素 N		**	**	*	**
	G×W		NS	NS	NS	NS
	G×N		NS	NS	NS	NS
	W×N		*	*	*	NS

表 4 水氮处理对玉米植株干物质积累的影响/g

Table 4 Effects of water and nitrogen treatments on plant dry matter accumulation of maize

品种(G) Variety	水分(W) Water	氮素(N) Nitrogen	茎 Stem	叶 Leaf	籽粒 Grain	穗轴 Spike	苞叶 Bract	根系 Root	整株 Whole plant
ZD958	W0	N0	64.43±3.95a	29.29±2.99bc	37.79±3.91cd	16.22±2.02c	12.66±3.25c	10.42±2.17bc	170.81±19.64bc
		N1	49.09±6.90bc	33.81±3.99b	62.42±8.37b	22.07±2.15ab	15.14±2.42bc	13.43±3.26b	195.96±16.43b
	W1	N0	57.37±3.97ab	28.94±2.74c	43.15±6.88c	16.19±4.40c	22.01±4.75a	12.87±3.64b	180.53±18.53b
		N1	61.84±8.62ab	39.22±3.05a	80.11±16.61a	25.43±3.23a	24.59±6.32a	20.30±4.25a	251.49±24.64a
XY335	W0	N0	42.63±3.02c	20.06±1.69d	16.43±2.84e	11.12±1.57d	16.25±2.07b	8.93±1.18c	115.42±16.41d
		N1	59.28±5.44ab	32.42±2.83b	32.57±2.52d	13.11±1.26d	10.81±3.92c	16.61±3.25ab	164.62±14.53c
	W1	N0	60.55±3.43ab	32.14±2.46b	34.84±3.34d	16.75±2.08bc	13.02±1.62c	15.67±2.02ab	172.97±15.74bc
		N1	64.71±2.67a	32.36±3.89b	43.66±5.71c	16.58±3.58bc	16.08±3.26b	19.46±3.15a	192.85±16.46b
变异来源 Variation source	品种 G		NS	NS	**	*	NS	NS	*
	水分 W		NS	NS	*	NS	NS	*	*
	氮素 N		NS	*	**	*	NS	**	*
	G×W		*	NS	NS	*	NS	NS	NS
	G×N		NS						
W×N		NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	

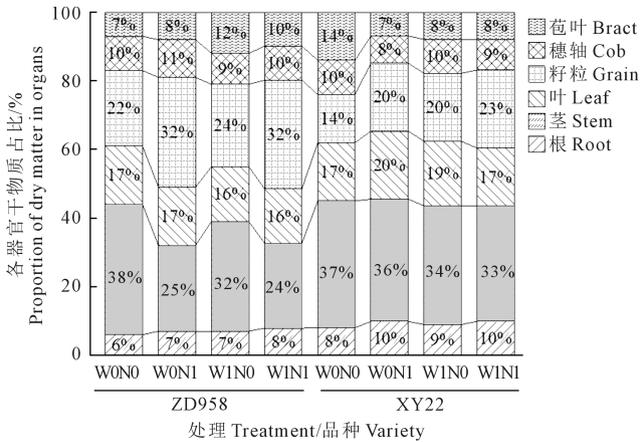


图 7 水氮处理对玉米干物质分配的影响

Fig.7 Effects of water and nitrogen treatments on dry matter distribution of maize

施用氮肥后耐旱指数的提升幅度总体上高于 XY335;特别是基于根系长度计算的耐旱指数, ZD958 较 XY335 提高 12.90%~27.84%。

2.7 氮素对开花期受旱玉米产量构成要素的影响

品种、水分和氮素处理均对单株玉米籽粒产量产生了显著影响(表 6)。ZD958 的单株籽粒产量、百粒重与穗粒数均高于 XY335,在干旱及低氮条件下表现尤为显著;不同水氮条件下 ZD958 的百粒重及籽粒产量保持相对稳定,而 XY335 的各产量构成要素受到的影响较大。开花期干旱(W0)导致玉米穗粒数显著降低,进而导致籽粒减产,对百粒重的影响不显著;其中,开花期干旱导致 XY335 的穗粒数降低 25.59%~30.69%,而 ZD958 仅降低 12.97%~18.12%。氮肥施用可显著提升各产量构成要素值,W0 处理下 N1 的百粒重、穗粒数和单株籽粒产量

分别较 N0 提升 8.08%~45.37%、10.95%~32.04%和 19.82%~166.47%,XY335 的百粒重、穗粒数和单株籽粒产量增幅均高于 ZD958。

3 讨论

3.1 氮素对开花期受旱玉米根系形态特征的调节机理

根系是植物吸收水分和养分的主要器官,其形态结构的可塑性是植物适应逆境胁迫的重要生存策略^[24]。施氮量、种植密度等农艺措施均可对玉米根系形态特征和籽粒产量的形成造成显著影响^[25]。本研究结果显示,开花期干旱胁迫显著抑制气生根和浅层节根的发生与生长,导致玉米根系的总根长、总根表面积和总根体积显著降低,而施氮处理有效促进气生根及浅层节根的生长,提高了根系的长度和表面积,缓解干旱对根系造成的不利影响(图 5、表 1)。究其原因,一方面可能是干旱胁迫下,植株体内的水分含量降低,根系生长所需的渗透势增大,根细胞伸长受阻,导致根系生长缓慢^[26];另一方面,开花期水分亏缺后,植株光合产物优先分配于籽粒灌浆,用于根系生长的碳水化合物供应不足;此外,干旱诱导植株体内 ABA 等激素合成增加,从而抑制根系的伸长生长^[27]。而氮素通过调节植株激素水平、渗透调节物质等生理过程,可在一定程度上缓解干旱对根系生长的抑制作用。吴龙龙等^[28]研究发现,干旱条件下,玉米根系中 IAA 和 ZR 含量随施氮量的增加显著提高,有利于根系的伸长和分枝。此外,富氮条件下根尖分生组织活跃,根冠向下扩展的同时向表层土壤生长,利于开花期干旱条件下玉米浅根系的生长^[29]。

表 5 不同氮素处理下根系和植株的耐旱指数

Table 5 Drought tolerance index of roots and shoots under different nitrogen treatments

品种 Variety	处理 Treatment	耐旱指数计算依据指标 Indicators that used for drought tolerance index calculate				
		根系长度 Root length	根系表面积 Root surface area	SPAD 值 SPAD value	叶面积 Leaf area	植株生物量 Plant biomass
ZD958	N0	0.35	0.44	0.69	0.58	0.66
	N1	1.24	1.24	1.24	0.98	1.06
	N1/N0	3.52	2.78	1.78	1.70	1.60
XY335	N0	0.31	0.36	0.69	0.50	0.59
	N1	0.97	1.10	1.11	0.93	0.99
	N1/N0	3.09	2.99	1.59	1.87	1.59

表 6 不同处理的产量构成要素

Table 6 Yield components of different treatments

品种 (G) Variety	水分 (W) Water	氮素 (N) Nitrogen	百粒重 100-grain weight/g	穗粒数 Grain numbers per spike	单株籽粒产量 Grain yield per plant/g
ZD958	W0	N0	27.84±1.98a	433.74±57.05bc	120.86±8.58b
		N1	30.09±1.26a	481.25±38.67b	144.81±13.99ab
	W1	N0	27.05±2.24ab	498.38±22.07b	134.59±39.19ab
		N1	29.99±1.39a	587.75±56.12a	176.21±25.45a
XY335	W0	N0	16.53±1.71c	292.14±41.81d	48.29±6.87c
		N1	24.03±2.49b	385.74±35.41c	128.68±11.17b
	W1	N0	16.89±1.13c	392.59±41.74c	66.31±7.08c
		N1	27.66±1.86ab	556.51±56.50a	153.93±9.07a
变异来源 Variation source	品种 G		* *	* *	* *
	水分 W		NS	* *	* *
	氮素 N		* *	* *	* *
	G×W		NS	*	NS
	G×N		* *	NS	NS
	W×N		NS	*	NS

3.2 氮素对开花期受旱玉米根系生理活性的提升机制

除根系形态结构特征外,根系生理活性也是决定作物抗旱性及养分吸收效率的重要因素。根系活力反映了根系生长发育状况及其功能的发挥程度,是根系吸收水分和养分的生理基础^[30]。研究表明,干旱胁迫下根系活力显著下降,适量施用氮肥可有效提高根系活力^[4]。一方面,可能是氮素参与根系活性吸收的相关酶蛋白(NR、GS等)合成,提高了根系对水分和养分的吸收效率^[31];另一方面,氮素还能提高根系通气组织的发达程度,促进根系呼吸代谢,为根系吸收提供能量基础^[32]。本研究发现,干旱导致玉米根系活跃吸收面积比例降低5.56%~25.65%,而施用氮肥后干旱条件下玉米根系活跃吸收面积比例和根系活力分别提升9.54%~10.47%和40.79%~44.84%(表2)。可见,施氮可通过改善开花期受旱玉米根系的生理活性提高根系对水分和养分的吸收效率,从而增强植株的抗旱能力。

3.3 氮素对开花期受旱玉米物质生产与分配的调控效应

前人研究表明,开花期干旱胁迫会导致玉米叶片水分亏缺,叶绿素降解,光合性能下降,同化物供应不足,抑制植株生长;而施用氮肥可显著提高叶绿素含量,延缓叶片衰老,提高光合效率,促进植株干物质积累^[33]。本研究发现,开花期干旱胁迫显著降低了玉米叶片 SPAD 值、叶面积和植株生物量,而施氮有效改善了受旱玉米地上部的生长状况,各器官的干物质质量提高 15.43%~98.23%(表4)。这可能有 3 个方面的原因:其一,氮素作为蛋白质及叶绿体的重要成分,其充足供应有利于叶绿素的合成与稳定,可延缓干旱诱导的叶片早衰^[11];其二,合理施氮提高了干旱胁迫下玉米叶片气孔导度和细胞膨压,从而增强 CO₂ 的同化效率,为植株生长提供更多碳源^[34];其三,施用氮肥促进了干旱条件下玉米根系的生长,为地上部生长提供充足的水分和矿质营养,为光合作用提供物质和能量基础。

3.4 氮素提升开花期受旱玉米籽粒产量的途径

穗粒数和百粒重是玉米产量的两个重要构成因素。开花期是玉米对水分最为敏感的时期,此时遭遇干旱,籽粒灌浆和体积膨大受阻,会导致百粒重和穗粒数下降,最终造成减产^[35]。前人对干旱条件下氮肥对玉米产量影响的研究结果不尽一致。有研究表明施氮可有效提高玉米籽粒产量和抗旱性^[36];也有研究发现干旱条件下过量施氮会引起植株徒长,加重干旱胁迫程度,不利于产量形成^[37]。本研究发现,开花期受旱会显著降低玉米穗粒数,而氮素亏缺则主要影响粒重;适量施用氮肥可显著提高两品种玉米的籽粒产量(表 6)。一方面,可能是施氮改善了开花期受旱玉米的根系性状,提高其生理活性,从而增强根系对水分和养分的吸收能力,缓解了干旱胁迫对植株碳水化合物合成及运转的不利影响,为籽粒灌浆提供充足的同化物基础;另一方面,开花期施氮延缓了叶片衰老,有利于植株维持较高的叶面积指数和光合效率,提高源-库比,促进籽粒灌浆,从而提高了粒重。本研究还发现,不同抗性品种对氮肥的响应差异显著,抗旱性较差的‘先玉 335’产量对施氮的响应更敏感,在干旱条件下施氮相较于不施氮的产量增幅高达 166.47%,而抗旱性较强的‘郑单 958’增幅相对较小,为 19.82%(表 6)。因此,应针对不同抗性类型的玉米品种采取相应的施氮策略,以达到增产增效的目标。

3.5 不同品种玉米对开花期干旱胁迫及氮素调节的响应差异

玉米产量随品种更替逐渐增长的同时,根系的时空分布和生理特性也逐渐优化^[38-39],对水肥环境的适应能力亦有所提升^[40-41]。不同品种玉米根系发育响应水分和养分的变化有所不同。研究表明,两玉米品种在根系特征、地上部生长及产量对干旱胁迫和氮素调控的响应程度存在显著差异。从根系形态看,抗旱性较弱的‘先玉 335’的气生根和浅层节根对干旱的敏感性高于抗旱性较强的‘郑单 958’,且施氮对前者根系生长的促进作用更为明显。这可能是由于抗旱性较差品种的根冠和根尖分生组织对水分亏缺更为敏感,且对氮素的依赖性更强。从根系活性看,遭遇干旱后,‘先玉 335’根系活力的降幅大于‘郑单 958’,且氮肥对其根系活力的提升效应也更为显著。这表明抗旱性较差品种的根系活性对环境胁迫的耐受能力较弱,更易受到干旱的抑制,但对氮素等外源调控因子的依赖性较强。从地上部生长看,‘先玉 335’的耐旱指数对氮

素的响应幅度高于‘郑单 958’,这可能是抗旱性较强的品种在干旱胁迫下仍能够维持较高的碳氮同化效率和生长素类物质的合成速率,故其对氮素的依赖性相对较弱^[42]。徐晨等^[43]的研究也表明,在水分胁迫条件下耐旱型玉米品种的生长素和细胞分裂素含量变化幅度低于敏感型玉米品种。Kamara 等^[44]研究也发现,耐旱玉米品种比非耐旱品种更耐受低氮条件。

从产量方面看,施氮后‘先玉 335’的增产幅度远高于‘郑单 958’,这可能是由于氮肥显著提高了前者的粒重,且在一定程度上缓解了干旱对穗粒数的不利影响。干旱胁迫下,耐旱型品种‘郑单 958’节根在形态、构型占比及活性指标方面均高于干旱敏感型品种‘先玉 335’,后者则生出更多气生根。可见,较强的节根生长与活性维持能力是提升玉米抗旱性的关键性状,较早的发生气生根不利于植株抗旱性提高。

4 结 论

1) 开花期干旱胁迫显著抑制了玉米根系的生长,导致根长、根表面积和根体积较正常灌溉处理分别下降 1.30%~38.73%、4.95%~42.42%和 17.69%~51.58%,同时根系活力下降,地上部生长受阻,叶片 SPAD 值、叶面积和植株生物量降低,进而造成穗粒数和粒重下降,玉米产量显著降低。且干旱敏感型品种‘先玉 335’对开花期干旱胁迫的响应更为敏感。

2) 合理施氮可有效缓解开花期干旱胁迫对玉米生长的不利影响,提高根系干物质量(28.89%~86.00%)、根系活跃吸收面积比例(7.54%~11.65%)和根系活力(40.79%~44.84%),提高叶绿素含量(28.57%~31.25%),增加叶面积(14.60%~35.76%),促进全株干物质积累(14.72%~42.63%),同时增加百粒重(8.08%~45.37%)和穗粒数(0.95%~32.04%),从而提高产量(19.82%~166.47%)。

3) 抗旱性不同的玉米品种对开花期干旱胁迫和施氮的响应差异显著。干旱敏感型品种根系和地上部生长对干旱胁迫的敏感性更高,减产幅度更大,但对施氮的响应更为积极,增产潜力更大;抗旱型品种开花期仍能维持较高的节根占比和节根生理活性。

参 考 文 献:

- [1] 吴凯, 卢布, 袁璋. 我国粮食作物优势产业带及其资源优势[J]. 中国农业资源与区划, 2006, 27(1): 9-12.
WU K, LU B, YUAN Z. The priority industrial belt of grain crops in

- China and its resources priority [J]. Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning, 2006, 27(1): 9-12.
- [2] 李叶蓓, 陶洪斌, 王若男, 等. 干旱对玉米穗发育及产量的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2015, (4): 383-391.
LI Y B, TAO H B, WANG R N, et al. Effect of drought on ear development and yield of maize [J]. Chinese Journal of Eco-agriculture, 2015, (4): 383-391.
- [3] 何斌, 刘志娟, 杨晓光, 等. 气候变化背景下中国主要作物农业气象灾害时空分布特征(II): 西北主要粮食作物干旱 [J]. 中国农业气象, 2017, 38(1): 31-41.
HE B, LIU Z J, YANG X G, et al. Temporal and spatial variations of agro-meteorological disasters of main crops in China in a changing climate(II): drought of cereal crops in northwest China [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2017, 38(1): 31-41.
- [4] 齐伟, 张吉旺, 王空军, 等. 干旱胁迫对不同耐旱性玉米杂交种产量和根系生理特性的影响 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(1): 48-52.
QI W, ZHANG J W, WANG K J, et al. Effects of drought stress on the grain yield and root physiological traits of maize varieties with different drought tolerance [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(1): 48-52.
- [5] 陈仕豪, 门宝辉, 庞金凤, 等. 黄河流域非平稳气象干旱特征的重构及时空演变规律 [J]. 水力发电学报, 2024, 43(7): 1-13.
CHEN S H, MEN B H, PANG J F, et al. Reconstruction of non-stationary meteorological drought series and its spatiotemporal patterns in Yellow River basin [J]. Journal of Hydroelectric Engineering, 2024, 43(7): 1-13.
- [6] 李少昆, 赵久然, 董树亭, 等. 中国玉米栽培研究进展与展望 [J]. 中国农业科学, 2017, 50(11): 1941-1959.
LI S K, ZHAO J R, DONG S T, et al. Advances and prospects of maize cultivation in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(11): 1941-1959.
- [7] PANDEY R K, MARANVILLE J W, ADMOU A. Deficit irrigation and nitrogen effects on maize in a Sahelian environment: I. grain yield and yield components [J]. Agricultural Water Management, 2000, 46(1): 1-13.
- [8] 朱娟娟. 玉米氮素营养无损诊断及水氮效应 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
ZHU J J. The non-destructive diagnosis of corn nitrogen status and the effects of soil moisture and nitrogen supply on corn [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2012.
- [9] MARIANO C C, SLAFER G A, SAVIN R. Nitrogen and water use efficiencies of wheat and barley under a Mediterranean environment in Catalonia [J]. Field Crops Research, 2012, 128: 109-118.
- [10] FRESNEAU C, GHASHGHAIE J, CORNIC G. Drought effect on nitrate reductase and sucrose-phosphate synthase activities in wheat (*Triticum durum* L.): role of leaf internal CO₂ [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(11): 2983-2992.
- [11] ZHOU X B, ZHANG Y M, JI X H, et al. Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China [J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 74: 1-8.
- [12] SANEOKA H, MOGHAIEB R E A, PREMACHANDRA G S, et al. Nitrogen nutrition and water stress effects on cell membrane stability and leaf water relations in *Agrostis palustris* Huds [J]. Environmental and Experimental Botany, 2004, 52(2): 131-138.
- [13] LIU B Y, LEI C Y, JIN J H, et al. Physiological responses of two moss species to the combined stress of water deficit and elevated nitrogen deposition. I. secondary metabolism [J]. International Journal of Plant Sciences, 2015, 176(5).
- [14] FRIEDRICH U, VON OHEIMB G, KRIEBITZSCH W U, et al. Nitrogen deposition increases susceptibility to drought-experimental evidence with the perennial grass *Molinia caerulea* (L.) Moench [J]. Plant and Soil, 2012, 353(1): 59-71.
- [15] LYNCH J P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture [J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(9): 1775-1784.
- [16] 李秀芳, 李淑文, 和亮, 等. 水肥配合对夏玉米养分吸收及根系活性的影响 [J]. 水土保持学报, 2011, 25(1): 188-191, 233.
LI X F, LI S W, HE L, et al. Effects of water and fertilizer cooperation on plant nutrient accumulation and root activity of summer maize [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2011, 25(1): 188-191, 233.
- [17] LIU J X, CHEN F J, OLOKHNUUD C, et al. Root size and nitrogen-uptake activity in two maize (*Zea mays*) inbred lines differing in nitrogen-use efficiency [J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2009, 172(2): 230-236.
- [18] 杨小丽. 施氮与环境互作对玉米水分生产效率及根系生长的影响 [D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
YANG X L. Effect of nitrogen×environment interaction on water productivity and root growth of maize (*Zea mays* L.) [D]. Beijing: China Agricultural University, 2017.
- [19] ZHAN A, SCHNEIDER H, LYNCH J P. Reduced lateral root branching density improves drought tolerance in maize [J]. Plant Physiology, 2015, 168(4): 1603-1615.
- [20] SAENGWILAI P, NORD E A, CHIMUNGU J G, et al. Root cortical aerenchyma enhances nitrogen acquisition from low-nitrogen soils in maize [J]. Plant Physiology, 2014, 166(2): 726-735.
- [21] 王韶唐, 荆家海, 丁钟荣, 等. 植物生理学实验指导 [Z]. 1987.
WANG S T, JING J H, DING Z R, et al. Guidelines for plant physiology experiments [Z]. 1987.
- [22] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 164.
LI H S, SUN Q, ZHAO S J, et al. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiments [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164.
- [23] KHATIBI A, OMRANI S, OMRANI A, et al. Response of maize hybrids in drought-stress using drought tolerance indices [J]. Water, 2022, 14(7): 1012.
- [24] LYNCH J P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems [J]. Annals of Botany, 2013, 112(2): 347-357.
- [25] LIU Z, ZHU K L, DONG S T, et al. Effects of integrated agronomic practices management on root growth and development of summer maize [J]. European Journal of Agronomy, 2017, 84: 140-151.
- [26] OGAWA A, KAWASHIMA C, YAMAUCHI A J P P S. Sugar accumulation along the seminal root axis, as affected by osmotic stress in

- maize; a possible physiological basis for plastic lateral root development[J]. *Plant Production Science*, 2005, 8(2): 173-180.
- [27] XU W F, JIA L G, SHI W M, et al. Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress[J]. *The New Phytologist*, 2013, 197(1): 139-150.
- [28] 吴龙龙, 田仓, 张露, 等. 稻田水氮氧环境因子对水稻生长发育、光合作用和氮利用的调控研究进展[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1498-1508.
- WU L L, TIAN C, ZHANG L, et al. Research advance in the roles of water-nitrogen-oxygen factors in mediating rice growth, photosynthesis and nitrogen utilization in paddy soils[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(4): 1498-1508.
- [29] ZHANG P, WANG Y Y, SHENG D C, et al. Optimizing root system architecture to improve root anchorage strength and nitrogen absorption capacity under high plant density in maize[J]. *Field Crops Research*, 2023, 303: 109109.
- [30] HAO Y B, YU Y, SUN G Y, et al. Effects of multi-walled carbon nanotubes and nano-silica on root development, leaf photosynthesis, active oxygen and nitrogen metabolism in maize[J]. *Plants (Basel, Switzerland)*, 2023, 12(8): 1604.
- [31] MAHIEU S, GERMON F, AVELINE A, et al. The influence of water stress on biomass and N accumulation, N partitioning between above and below ground parts and on N rhizodeposition during reproductive growth of pea (*Pisum sativum* L.)[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(2): 380-387.
- [32] POSTMA J A, LYNCH J P. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1190-1201.
- [33] ANJUM S A, XIE X, WANG L, et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(9): 2026-2032.
- [34] 刘瑞显. 花铃期干旱条件下氮素影响棉花(*Gossypium hirsutum* L.)产量与品质形成的生理生态基础研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- LIU R X. Effects of nitrogen on yield and fiber quality formation and its physio-ecological basis for cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under water stress during flowering and boll-forming stage[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2009.
- [35] Aslam M, Zamir M, Afzal I, et al. Drought stress, its effect on maize production and development of drought tolerance through potassium application[J]. *Cercetařri Agronomice În Moldova*, 2013, 46: 99-114.
- [36] MOSER S B, FEIL B, JAMPATONG S, et al. Effects of pre-anthesis drought, nitrogen fertilizer rate, and variety on grain yield, yield components, and harvest index of tropical maize[J]. *Agricultural Wa-*
- ter Management, 2005, 81(1): 41-58.
- [37] DI PAOLO E, RINALDI M. Yield response of corn to irrigation and nitrogen fertilization in a Mediterranean environment[J]. *Field Crops Research*, 2008, 105(3): 202-210.
- [38] 王空军, 董树亭, 胡昌浩, 等. 我国玉米品种更替过程中根系生理特性的演进I. 根系活性与 ATPase 活性的变化[J]. *作物学报*, 2002, 28(2): 185-189.
- WANG K J, DONG S T, HU C H, et al. The evolution of physiological characteristics of maize root during varieties replacing in China, 1950 s to 1990 s I. Changes of root vigor & ATPase activity[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(2): 185-189.
- [39] 王空军, 董树亭, 胡昌浩, 等. 我国玉米品种更替过程中根系生理特性的演进II. 根系保护酶活性及膜脂过氧化作用的变化[J]. *作物学报*, 2002, 28(3): 384-388.
- WANG K J, DONG S T, HU C H, et al. The evolution of physiological characteristics of maize root during varietal replace in China, 1950s to 1990s II. Changes of the protective enzyme activities and lipid peroxidation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(3): 384-388.
- [40] 刘梅, 吴广俊, 路笃旭, 等. 不同年代玉米品种氮素利用效率与其根系特征的关系[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(1): 71-82.
- LIU M, WU G J, LU D X, et al. Improvement of nitrogen use efficiency and the relationship with root system characters of maize cultivars in different years[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2017, 23(1): 71-82.
- [41] 牛平平, 穆心愿, 张星, 等. 不同年代玉米品种根系对低氮干旱胁迫的响应分析[J]. *作物学报*, 2015, (7): 1112-1120.
- NIU P P, MU X Y, ZHANG X, et al. Response of roots of maize varieties released in different years to low nitrogen and drought stresses[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, (7): 1112-1120.
- [42] REN J H, XIE T, WANG Y L, et al. Coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation confers drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 176: 104086.
- [43] 徐晨, 任景全, 张丽华, 等. 水分胁迫程度对不同耐旱型玉米品种强弱势籽粒发育的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2024, 42(6): 38-51.
- XU C, REN J Q, ZHANG L H, et al. Effects of water stress on development of superior and inferior grains in different drought tolerant maize varieties[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2024, 42(6): 38-51.
- [44] KAMARA A Y, SYLVESTER U E, ABDULLAHI I T. Yield, N uptake and N utilization of early maturing, drought and striga tolerant maize varieties under low N conditions[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2019, 50(4): 373-387.