

## 隔根对玉米||花生间作光合特性与间作优势的影响

焦念元<sup>1,2,\*</sup>, 李亚辉<sup>1\*</sup>, 刘领<sup>1</sup>, 齐付国<sup>1</sup>, 尹飞<sup>1</sup>, 宁堂原<sup>2</sup>, 李增嘉<sup>2</sup>, 付国占<sup>1</sup>

<sup>1</sup>河南科技大学农学院, 河南洛阳471003; <sup>2</sup>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:** 通过隔根消除玉米||花生间作地下种间作用, 研究了地上、地下种间作用对玉米||花生间作优势和功能叶片光合特性的影响, 分析了地上、地下种间效应的贡献。结果表明, 与不隔根相比, 隔根间作体系的土地当量比(LER)降低10.34%~12.30%, 地上、地下种间作用的贡献率分别为24.62%~33.49%和66.51%~75.38%。与不隔根相比, 隔根间作玉米的净光合速率( $P_n$ )、光饱和点(LSP)、光饱和时最大净光合速率(LSP<sub>n</sub>)、羧化效率(CE)、Rubisco最大羧化速率( $V_{cmax}$ )、最大电子传递速率( $J_{max}$ )和磷酸丙糖利用速率(TPU)明显降低, 隔根间作花生的 $P_n$ 、光系统II的实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )、表观量子效率(AQY)、LCP、LSP和LSP<sub>n</sub>也明显降低; 地上、地下种间作用对间作玉米 $P_n$ 、LSP、LSP<sub>n</sub>、CE、 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 和TPU的贡献为正效应, 对间作花生 $\Phi_{PSII}$ 和AQY的贡献为正效应, 地下种间作用对间作花生 $P_n$ 、LCP、LSP和LSP<sub>n</sub>的贡献为正效应, 地下种间作用则为负效应。可见, 玉米||花生间作优势来源于地上、地下种间作用, 对间作玉米贡献均为正效应, 对间作花生地上为负效应, 地下为正效应。

**关键词:** 玉米||花生间作; 隔根; 种间作用; 光合特性; 间作优势

玉米||花生间作是一种典型的豆科作物间作禾本科作物的种植方式, 在解决粮油争地矛盾中起着重要作用。研究证明, 石灰性土壤上, 玉米根系分泌的麦根酸等小分子有机物, 螯合土壤中难溶性铁, 不仅被玉米吸收利用, 还能被与其间作的花生吸收, 促进花生铁吸收和转运基因的表达(Xiong等2013a, b), 改善花生铁营养, 提高根瘤固氮活性(Zuo和Zhang 2011; 左元梅等2003); 豆科作物与禾本科作物间作, 禾本科作物竞争吸收豆科作物根区的氮, 降低豆科作物“氮阻遏”, 促进共生固氮活性, 固定的氮被与其间作的禾本科作物吸收(李玉英等2009; 杨学超等2012; 褚贵新等2004), 接种丛枝菌根能促进氮由豆科作物向禾本科作物的传递(艾为党等2000)。光是植物生长发育的基本环境因素, 光环境的特点直接影响着植物的光合特性(许大全等2015)。玉米||花生间作形成高矮相间伞状结构, 改变了作物冠层的光环境, 提高光能截获率(Awal等2006); 间作玉米穗位叶的光照强度比单作玉米高出22.85% (焦念元等2015), 相比单作吸收更多光能, 但其光系统II供体侧和受体侧并未受到伤害, 关键在于提高了CO<sub>2</sub>羧化固定的能力, 及时将优势光能转化为有机能, 从而增强了对强光的利用(焦念元等2013a, 2015), 而间作花生相对单作处于弱光环境中, 提高了叶绿素b含量, 改变叶绿素构成, 提高了光能吸收、传递效率, 增强了对弱光的利用, 实现了玉米||花生间作对光能的分层、立体利用(焦念元等2008, 2013b)。这说明玉

米||花生间作优势来源于地上种间作用和地下种间作用, 但是其贡献各有多大? 消除地下种间作用后间作玉米、花生功能叶的光合特性发生哪些变化? 地下部种间作用对其又会产生什么影响? 为了弄清以上问题, 本研究以玉米||花生2:4间作模式为研究对象, 通过根系分隔消除地下种间作用, 研究了隔根对玉米花生间作光合-光强响应曲线、光合-CO<sub>2</sub>响应曲线和产量的影响, 并分析地上、地下种间作用对其贡献, 为玉米花生间作高产高效提供理论依据。

## 材料与方法

### 1 材料

试验于2015年在河南科技大学农场进行, 以玉米(*Zea mays* L.)品种‘郑单958’和花生(*Arachis hypogaea* L.)品种‘花育16’为供试材料, 设玉米单作、花生单作、玉米||花生间作和玉米||花生间作隔根4种植方式, 分别施P0 [0 kg (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>)·hm<sup>-2</sup>]和P1 [180 kg (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>)·hm<sup>-2</sup>], 共8个处理, 南北行向种植。单作玉米行距60 cm, 株距25 cm, 单作花生行距30 cm, 株距20 cm; 玉米||花生间作为2:4模式(如图1所示), 即2行玉米间作4行花生, 间作玉米行距

收稿 2016-03-14 修定 2016-05-09

资助 国家自然科学基金(U1404315和31200332)和河南科技大学创新能力培育基金(2012ZCX020)。

\* 共同第一作者。

\*\* 通讯作者(E-mail: jiaony1@163.com)。

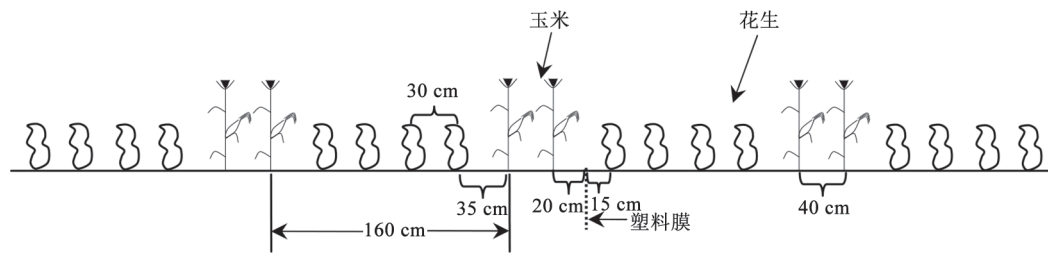


图1 玉米||花生间作模式田间种植示意图

Fig.1 Schematic illustration of field planting of maize || peanut intercropping system

40 cm, 株距20 cm, 间作花生行距30 cm, 株距20 cm, 玉米花生之间距离35 cm; 隔根处理是在玉米||花生间作体系中, 用长400 cm、宽60 cm的塑料膜将玉米、花生地下隔开, 即距玉米行15 cm花生15 cm处, 开挖宽5 cm, 深60 cm的窄槽, 将塑料膜靠花生行紧贴槽壁(塑料膜距玉米15 cm+5 cm=20 cm), 然后分层回填压实(焦念元等2012)。每个间作小区有3个带宽(2行玉米4行花生为1个带宽, 3个带宽即连续3个2行玉米4行花生)。磷肥一次性基施。花生单作、间作均基施90 kg (N)·hm<sup>-2</sup>; 玉米单作、间作均施180 kg (N)·hm<sup>-2</sup>, 按基追比1:1两次施用, 追肥于玉米大喇叭口期沟施。5月26日播种, 9月22日收获。其他管理同大田生产。

## 2 方法

### 2.1 净光合速率和光合响应曲线及相关参数测定

选择晴天, 在玉米乳熟期上午10:00~12:00使用便携式光合仪(LI-6400XT; LI-COR, Inc, Lincoln, NE, 美国)进行测定净光合速率( $P_n$ ), 单作玉米测定内行向东侧伸展穗位叶的中部, 间作玉米测定靠东侧1行向东侧伸展穗位叶的中部; 单作花生测定内行主茎倒数第3片叶, 间作花生靠西边1行主茎倒数第3片叶。光合-光强响应曲线测定: 设定光强梯度分别为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、50和0  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 在每个PFD下待 $P_n$ 稳定后记录数值。光合- $\text{CO}_2$ 响应曲线测定: 参照Long和Bernacchi (2003)法, 根据测得的光响应曲线确定饱和光强后设定固定PFD, 充分诱导后依次在 $\text{CO}_2$ 浓度为400、350、300、250、200、150、100和50  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 下测定 $P_n$ , 然后将 $\text{CO}_2$ 浓度调回400  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 待 $P_n$ 稳定后, 再以每次100~200  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 上调 $\text{CO}_2$ 浓度, 直至 $P_n$ 不再随 $\text{CO}_2$ 浓度增

加而升高为止。利用响应曲线数据借助Photosyn assistant软件分析计算光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、光饱和时最大净光合速率( $LSP_n$ )、表观量子效率(AQY)、羧化效率(CE)、 $\text{CO}_2$ 补偿点( $\Gamma$ )、 $\text{CO}_2$ 饱和点( $C_{\text{isat}}$ )、Rubisco最大羧化速率( $V_{\text{cmax}}$ )、最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ )和磷酸丙糖利用率(TPU)。

### 2.2 叶绿素荧光参数测定

在玉米乳熟期(花生荚果膨大期), 用超便携式调制叶绿素荧光仪MINI-PAM (WALZ, Erlangen, Germany) 测定光适应下最大荧光( $F_m'$ )、光适应下的稳态荧光( $F_s$ )和暗适应30 min后的最大荧光( $F_m$ )、初始荧光( $F_0$ )。计算PSII的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和实际光化学效率( $\Phi_{\text{PSII}}$ )公式分别为:  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 和 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$ 。测定部位同光合测定。

### 2.3 产量测定、土地当量比、间作优势和地上、地下贡献率分析

于收获期每个小区取长势均匀、具有代表性的4 m双行玉米果穗、花生荚果, 风干后测定其重量并计算产量。土地当量比(LE<sub>R</sub>)=( $Y_{\text{im}}/Y_{\text{sm}}$ )+( $Y_{\text{ip}}/Y_{\text{sp}}$ ), 式中 $Y_{\text{im}}$ 和 $Y_{\text{ip}}$ 分别代表间作玉米和间作花生产量,  $Y_{\text{sm}}$ 和 $Y_{\text{sp}}$ 分别为单作玉米和单作花生产量,  $LE_R > 1$ 则表现为产量间作优势,  $LE_R < 1$ 则表现为产量间作劣势(Willey和Rao 1980; Jensen 1996)。间作优势= $Y_i - (Y_{\text{sm}} \times F_m + Y_{\text{sp}} \times F_p)$ , 式中:  $Y_i$ 表示间作体系的产量,  $Y_i = Y_{\text{im}} + Y_{\text{ip}}$ ;  $F_m$ 和 $F_p$ 分别表示玉米和花生在间作系统中的面积比例。其中,  $F_m = M/(M+P)$ ,  $F_p = P/(P+M)$ , P、M分别为为间作系统中花生、玉米所占面积。地上种间作用对间作玉米(花生)产量(净光合速率、表观量子效率等参数)的贡献=[隔根间作玉米(花生)产量(光合速率、表观量子效率等参数)-单作玉米(花生)产量(光合速率、表

观量子效率等参数)]/[间作玉米(花生)产量(光合速率、表观量子效率等参数)-单作玉米(花生)产量(光合速率、表观量子效率等参数)] $\times 100\%$ ; 地下种间作用对间作玉米(花生)产量(净光合速率、表观量子效率等参数)的贡献=1-地上种间作用对间作玉米(花生)产量(净光合速率、表观量子效率等参数)的贡献。

## 2.4 数据统计分析

用Excel软件整理数据和作图,采用SPSS 19.0软件进行响应曲线的拟合和数据差异显著性检验。

## 实验结果

### 1 隔根对玉米||花生间作净光合速率的影响

由图2可得,与单作相比,间作玉米的净光合速率( $P_n$ )提高11.46%~11.74%,间作花生的 $P_n$ 降低

15.82%~17.28%,差异均达到显著水平( $P<0.05$ );隔根消除地下种间作用,只存地上种间作用时,间作玉米 $P_n$ 略有降低,但比单作高出7.62%~8.26%,而间作花生 $P_n$ 显著降低( $P<0.05$ ),比不隔根的降低26.07%~31.61%;进一步分析地上、地下种间作用对 $P_n$ 的贡献,结果表明,地上、地下种间作用对玉米 $P_n$ 的贡献分别为66.58%~70.39%和29.61%~33.42%,对花生 $P_n$ 的贡献分别为-238.71%~-251.28%和138.71%~151.28%。这说明在玉米花生间作体系中,地上、地下种间作用对玉米 $P_n$ 的贡献均为正效应,地上贡献大于地下;而花生则表现为地上种间作用为负效应,地下为正效应,地上种间负效应大于地下正效应,这为提高间作花生 $P_n$ 提供了调控思路,即抑制地上种间负效应、发挥地下种间正效应对花生的贡献。

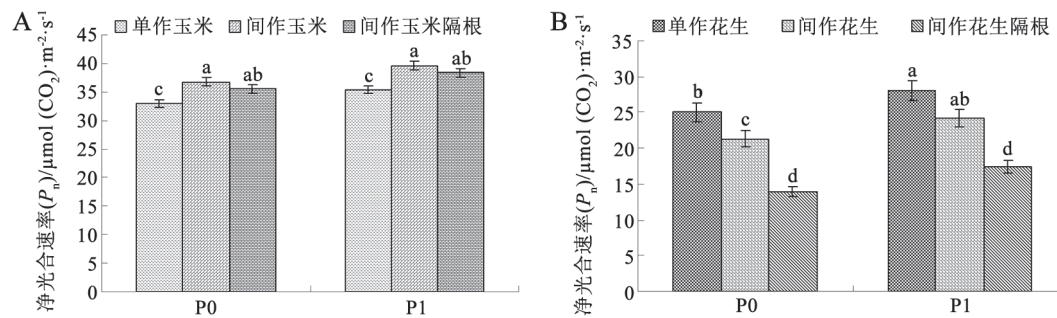


图2 隔根对玉米||花生间作净光合速率的影响

Fig.2 Effects of root barrier on net photosynthetic rate of maize (A) and peanut (B) intercropping system

P0: 施0 kg ( $\text{P}_2\text{O}_5$ ) $\cdot\text{hm}^{-2}$ ; P1: 施180 kg ( $\text{P}_2\text{O}_5$ ) $\cdot\text{hm}^{-2}$ ; 不同小写字母表示同一参数不同处理间存在显著性差异( $P<0.05$ )。下图如此。

### 2 隔根对间作玉米光合-光强响应曲线和光合- $\text{CO}_2$ 响应曲线的影响

图3为间作玉米的光合-光强响应曲线(A)和光合- $\text{CO}_2$ 响应曲线(B),由此可以看出,间作玉米的光饱和点、光饱和时 $P_n$ 、 $\text{CO}_2$ 光饱和点和 $\text{CO}_2$ 光饱和时的 $P_n$ 高于单作;隔根后,间作玉米的光饱和点、光饱和时最大 $P_n$ 、 $\text{CO}_2$ 光饱和点和 $\text{CO}_2$ 光饱和时的 $P_n$ 明显降低,但高于单作玉米,且施磷高于不施磷。说明地上、地下种间作用对间作玉米利用强光均为正效应,施磷有利于提高间作玉米对强光的利用。

表1表明:与不隔根相比,隔根间作玉米穗位叶的表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、光饱和时最大净光合速率( $LSP_n$ )、羧化效率(CE)、Ru-

bisco最大羧化速率( $V_{\text{cmax}}$ )、最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ )和磷酸丙糖利用速率(TPU)分别降低4.00%~4.17%、10.70%~14.90%、3.11%~3.34%、7.68%~8.78%、6.08%~8.75%、4.73%~8.77%和4.21%~7.32%,但明显高于单作玉米。地上种间作用对AQY、LSP、 $LSP_n$ 、CE、 $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 和TPU贡献率分别是60.00%~86.67%、52.75%~59.63%、66.58%~70.39%、56.90%~62.17%、55.25%~62.43%、67.83%~75.17%和65.00%~66.17%,则地下种间作用的贡献率分别是33.33%~40.00%、40.37%~47.25%、29.61%~33.42%、37.83%~43.10%、37.57%~44.75%、24.83%~32.17%和33.20%~35.00%;与不施磷相比,施磷提高地上种间作用对AQY、LSP、 $LSP_n$ 和CE的贡献,提高地下

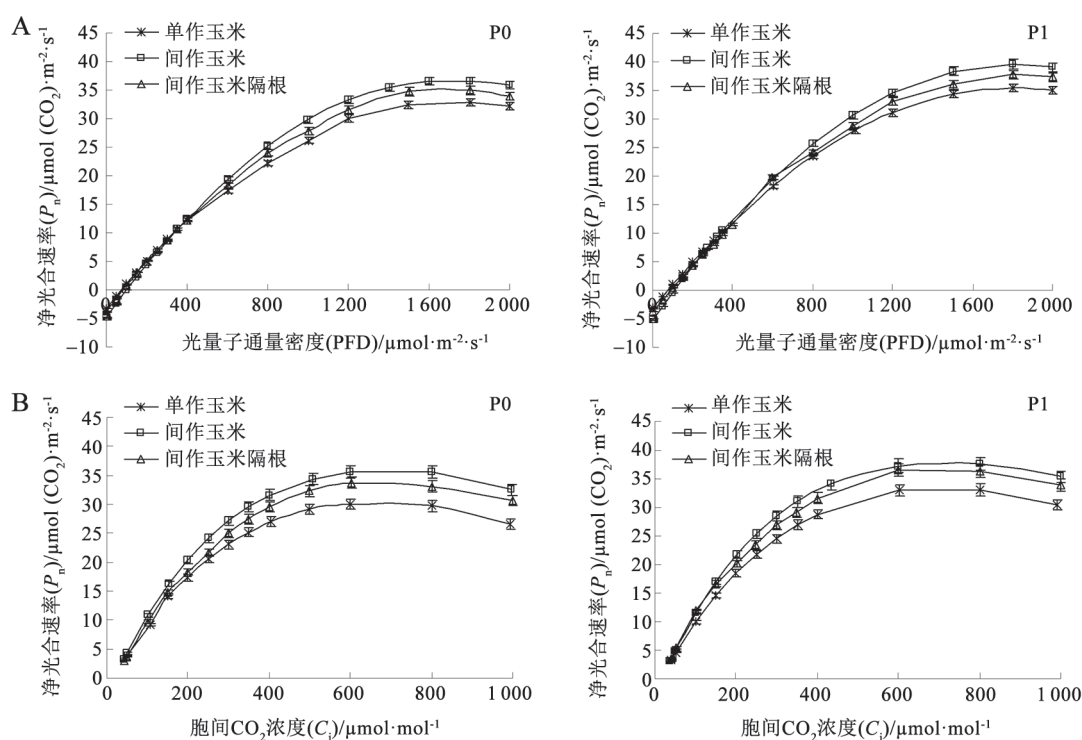


图3 隔根对间作玉米光合-光强响应曲线(A)、光合-CO<sub>2</sub>响应曲线(B)的影响

Fig.3 Effects of roots barrier on photosynthetic response curves to light (A) and to CO<sub>2</sub> (B) of intercropping maize

表1 隔根对间作玉米光合-光强、光合-CO<sub>2</sub>响应曲线相关参数的影响

Table 1 Effects of root barrier on relevant parameters of photosynthetic response curves to light and to CO<sub>2</sub> of intercropping maize

处理	表观量子效率(AQY)	光饱和点(LSP)/ μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>	最大净光合速率(LSP <sub>n</sub> )/ μmol·(CO <sub>2</sub> )·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>	羧化效率(CE)	Rubisco最大羧化速率(V <sub>max</sub> )/ μmol·mol <sup>-1</sup> ·s <sup>-1</sup>	最大电子传递速率(J <sub>max</sub> )/ μmol·mol <sup>-1</sup> ·s <sup>-1</sup>	磷酸丙糖利用速率(TPU)/ μmol·mol <sup>-1</sup> ·s <sup>-1</sup>
P0 单作玉米	0.043 <sup>d</sup>	1 650 <sup>c</sup>	32.99 <sup>c</sup>	0.137 <sup>d</sup>	46.65 <sup>d</sup>	35.11 <sup>d</sup>	7.38 <sup>c</sup>
间作玉米	0.048 <sup>ab</sup>	1 958 <sup>a</sup>	36.77 <sup>b</sup>	0.167 <sup>b</sup>	60.81 <sup>b</sup>	54.28 <sup>b</sup>	9.42 <sup>a</sup>
单作玉米隔根	0.046 <sup>bc</sup>	1 819 <sup>ab</sup>	35.50 <sup>b</sup>	0.154 <sup>c</sup>	55.49 <sup>c</sup>	49.52 <sup>c</sup>	8.73 <sup>b</sup>
P1 单作玉米	0.044 <sup>cd</sup>	1 760 <sup>c</sup>	35.42 <sup>b</sup>	0.140 <sup>d</sup>	55.12 <sup>c</sup>	50.00 <sup>c</sup>	8.77 <sup>b</sup>
间作玉米	0.050 <sup>a</sup>	1 924 <sup>a</sup>	39.57 <sup>a</sup>	0.182 <sup>a</sup>	63.79 <sup>a</sup>	58.61 <sup>a</sup>	9.97 <sup>a</sup>
单作玉米隔根	0.048 <sup>ab</sup>	1 863 <sup>ab</sup>	38.34 <sup>a</sup>	0.166 <sup>b</sup>	59.91 <sup>b</sup>	55.84 <sup>b</sup>	9.55 <sup>a</sup>

P0: 施0 kg (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>)·hm<sup>-2</sup>; P1: 施180 kg (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>)·hm<sup>-2</sup>, 不同小写字母表示同一参数不同处理间存在显著性差异(P<0.05)。下表如此。

种间作用对V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub>和TPU的贡献, 地上种间作用贡献率大于地下种间作用, 均为正效应。

### 2.3 隔根对间作花生光合-光强响应曲线的影响

图3为间作花生的光合-光强响应曲线, 由此可以看出, 在相同弱光(非光饱和时)下, 间作花生的P<sub>n</sub>高于单作, 但光饱和点及光饱和时的最大P<sub>n</sub>低于单作; 隔根间作花生弱光时的P<sub>n</sub>降低, 并逐渐低于单作花生, 光饱和点和光饱和时的最大P<sub>n</sub>降低, 显著低于单作花生。与不施磷肥相比, 施磷肥提

高隔根间作花生弱光时的P<sub>n</sub>、光饱和点和光饱和时的最大P<sub>n</sub>。

表2表明, 与单作相比, 玉米|花生间作提高了花生功能的光系统II的最大光化学效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)和实际光化学效率(Φ<sub>PSII</sub>), 分别提高3.47%~5.35%和15.74%~24.74%, 隔根间作花生的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>和Φ<sub>PSII</sub>明显降低, 其中Φ<sub>PSII</sub>的差异均达到显著水平(P<0.05); 与不隔根相比, 隔根间作花生功能叶的表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、光饱

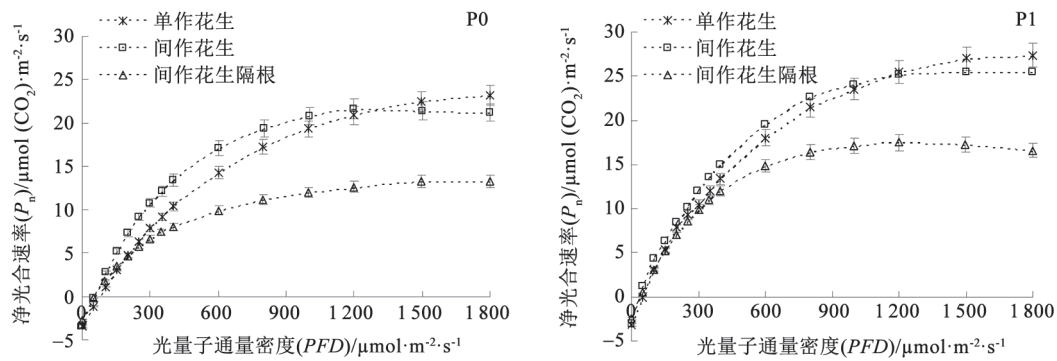


图4 隔根对间作花生光合-光强响应曲线的影响

Fig.4 Effects of root barrier on photosynthetic response curves to light of intercropping peanut

表2 隔根对间作花生荧光及光合-光强响应曲线相关参数关的影响

Table 2 Effects of root barrier on fluorescence and parameters of photosynthetic response curves to light of intercropping peanut

处理	PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )	PSII实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )	表观量子效率( $AQY$ )	光补偿点( $LCP$ )/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光饱和点( $LSP$ )/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	最大净光合速率( $LSP_n$ )/ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
P0	单作花生	0.766 <sup>b</sup>	0.562 <sup>d</sup>	0.047 <sup>c</sup>	75.6 <sup>a</sup>	1430 <sup>a</sup>
	间作花生	0.807 <sup>a</sup>	0.701 <sup>a</sup>	0.061 <sup>ab</sup>	57.6 <sup>b</sup>	1180 <sup>b</sup>
	间作花生隔根	0.789 <sup>ab</sup>	0.636 <sup>b</sup>	0.053 <sup>bc</sup>	54.2 <sup>b</sup>	930 <sup>c</sup>
P1	单作花生	0.776 <sup>ab</sup>	0.616 <sup>c</sup>	0.053 <sup>bc</sup>	74.3 <sup>a</sup>	1480 <sup>a</sup>
	间作花生	0.803 <sup>a</sup>	0.713 <sup>a</sup>	0.069 <sup>a</sup>	49.6 <sup>c</sup>	1210 <sup>b</sup>
	间作花生隔根	0.797 <sup>ab</sup>	0.655 <sup>b</sup>	0.059 <sup>b</sup>	46.8 <sup>c</sup>	1020 <sup>c</sup>

和时最大净光合速率( $LSP_n$ )分别降低13.11%~14.49%、5.65%~5.90%、15.70%~21.19%和29.84%~32.34%，除了 $LCP$ ，差异均达到显著水平( $P<0.05$ )。地上种间作用对 $AQY$ 、 $LCP$ 、 $LSP$ 和 $LSP_n$ 贡献率分别为37.50%~42.86%、-111.34%~-118.89%、-170.37%~-200.00%和-243.84%~-282.40%，地下种间作用的贡献率则分别为57.14%~62.50%、11.34%~18.89%、70.37%~100.00%和143.84%~182.40%。与不施磷相比，施磷提高地上种间作用对间作花生 $LCP$ 和 $LSP$ 的贡献，提高地下种间作用对间作花生 $AQY$ 和 $LSP_n$ 的贡献。这说明地上、地

下种间作用对间作花生 $AQY$ 为正效应；地上种间作用对间作花生 $LCP$ 、 $LSP$ 和 $LSP_n$ 为负效应，地下种间作用则为正效应，并且地上种间作用效果大于地下种间作用。

#### 2.4 隔根对玉米花生间作产量和土地当量比的影响

由表3可得，与单作相比，净面积上间作玉米产量提高76.24%~83.63%，花生产量降低23.75%~28.14%，差异均达到显著水平( $P<0.05$ )。与不隔根相比，隔根间作玉米产量降低12.92%~16.40%，间作花生产量降低8.06%~10.08%，地上、地下种间作用对玉米产量的贡献率分别为67.42%~71.63%

表3 隔根对玉米|花生间作产量和土地当量比的影响

Table 3 Effects of root barrier on grain yield and land equivalent ratio of maize and peanut intercropping system

处理	玉米/ $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$		花生/ $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$		间作优势/ $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$	土地当量比( $LER$ )
	单作	间作	单作	间作		
P0	隔根	10 408 <sup>f</sup>	15 758 <sup>d</sup>	3 752 <sup>b</sup>	2 711 <sup>d</sup>	1 515 <sup>c</sup>
	不隔根	10 408 <sup>f</sup>	18 343 <sup>c</sup>	3 752 <sup>b</sup>	2 840 <sup>d</sup>	2 627 <sup>b</sup>
P1	隔根	12 826 <sup>e</sup>	20 510 <sup>b</sup>	4 447 <sup>a</sup>	3 201 <sup>c</sup>	2 326 <sup>b</sup>
	不隔根	12 826 <sup>e</sup>	23 553 <sup>a</sup>	4 447 <sup>a</sup>	3 536 <sup>b</sup>	3 759 <sup>a</sup>

和28.37%~32.58%, 对花生产量的贡献率分别为-125.11%~-140.47%和25.11%~40.47%。不隔根与隔根的土地当量比(*LER*)分别为1.16~1.22和1.04~1.07, 地上、地下种间作用对其贡献分别为24.62%~33.49%和66.51%~75.38%。与不施磷相比, 施磷增强地上种间作用对产量的贡献。这说明地上种间作用对玉米、花生产量贡献均大于地下种间作用, 对玉米表现为正效应, 因而, 净面积上产量显著高于单作玉米; 而对于花生, 地上种间负效应大于地下种间正效应, 间作后花生产量显著低于单作花生; 间作体系表现为地下种间作用大于地上种间作用, 且均为正效应, 产量间作优势明显, 为2 627~3 759 kg·hm<sup>-2</sup>, 提高土地利用率15.9%~21.5%。

## 讨 论

合理的间套作集约利用光、热、水、肥等自然资源(刘巽浩等1981), 具有明显的间作优势, 这已被大量研究(李淑敏2004)证实。间作产量优势实际是间作作物地上和地下种间共同作用的结果(吕越等2014), 李来祥等(2008)研究表明, 小麦/玉米间作体系中地上、地下作用对间作产量优势的贡献分别为67%~75%和25%~33%, 大麦/玉米间作体系中分别为80%和20%(刘广才等2005), 本研究结果表明, 地上、地下种间作用对玉米|花生间作产量优势的贡献分别为24.62%~33.49%和66.51%~75.38%, 地上、地下种间作用均表现为正效应, 这与张福锁等(2001)研究结果相一致。地上、地下种间作用对间作玉米产量的贡献均为正效应, 并且地上作用大于地下作用, 而对于间作花生表现为地上种间作用为负效应, 地下种间作用为正效应, 因为玉米竞争吸收花生根区氮(李玉英等2009; 杨学超等2012; 褚贵新等2004), 根系分泌物的活化铁改善花生铁营养, 促进花生固氮(Zuo和Zhang 2011; 左元梅等2003), 固定的氮能被玉米吸收(艾为党等2000), 所以地下种间作用对间作玉米、间作花生产量表现为正效应; 在玉米花生间作共处后期, 间作玉米穗位叶的日均光照明显比单作玉米的高, 而间作花生冠层光照显著低于单作花生, 间作玉米、花生的光合特性发生了适应变化, 增强玉米对强光、花生对弱光的利用(焦念元等

2008, 2013a, 2013b, 2015), 但是间作花生的日均光照强度只有单作花生的49.1%~56.1%, 所以地上种间作用对间作玉米为正效应, 对间作花生为负效应。隔根处理后, 间作花生吸收不到玉米根系活化的铁, 根瘤固氮能力降低, 同样, 间作玉米也竞争吸收不到花生根区的氮和花生共生固定的氮(Zuo和Zhang 2011; 左元梅等2003; 李玉英等2009), 所以间作玉米穗位叶的*AQY*、*LSP*、*LSP<sub>n</sub>*、*CE*、*V<sub>cmax</sub>*、*J<sub>max</sub>*和*TPU*, 及间作花生功能叶光系统II的*F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>*、*Φ<sub>PSII</sub>*和*AQY*、*LCP*、*LSP*、*LSP<sub>n</sub>*明显减低, 降低了间作玉米对强光、间作花生对弱光的利用能力。由于间作玉米地上处于光竞争优势, 吸收相对单作玉米更多光能, 地下竞争吸收花生根区的氮和花生固定的氮, 所以地上、地下种间作用对间作玉米的*P<sub>n</sub>*、*AQY*、*LSP*、*LSP<sub>n</sub>*、*CE*、*V<sub>cmax</sub>*、*J<sub>max</sub>*和*TPU*的贡献为正效应; 间作花生地上受玉米遮阴影响、地下玉米改善铁营养的作用, 因而, 地上种间作用对间作花生的*P<sub>n</sub>*、*LCP*、*LSP*和*LSP<sub>n</sub>*的贡献为负效应, 地下种间作用则是正效应, 地上种间作用效果大于地下, 间作花生产量降低。

磷素直接参与光合作用的同化和光合磷酸化, 施用磷肥后能减少植物叶片光能的热耗散, 提高逆境下的光能利用能力(王竹等2007)和光能转化效率(王菲和曹翠玲2010)。本研究中, 施磷提高地上种间作用对间作玉米穗位叶*AQY*、*LSP*、*LSP<sub>n</sub>*和*CE*及间作花生功能叶*LCP*和*LSP*的贡献, 和地下种间作用对间作玉米穗位叶*V<sub>cmax</sub>*、*J<sub>max</sub>*和*TPU*及间作花生功能叶*AQY*和*LSP<sub>n</sub>*的贡献, 这说明施磷有利于增强间作玉米对强光、间作花生对弱光的利用。

综上所述, 玉米|花生间作的产量间作优势来源于地上、地下种间作用两个方面, 地下作用大于地上作用, 对间作玉米均为正效应, 并且地上作用大于地下作用, 而间作花生为地上作用为负效应, 地下作用为正效应。地上种间作用对增强间作玉米利用强光的贡献大于地下种间作用, 均为正效应, 所以间作玉米*P<sub>n</sub>*大于单作玉米; 地上种间作用对增强间作花生利用弱光的贡献为负效应, 地下种间作用为正效应, 但地上种间作用效果大于地下, 间作花生的*P<sub>n</sub>*低于单作花生, 施磷增强间作玉米对强光、间作花生对弱光的利用。

## 参考文献

- Ai WD, Li XL, Zuo YM, Li L (2000). Nitrogen transfer between maize and peanut by a common mycorrhizal fungi. *Acta Agron Sin*, 26 (4): 473–481 (in Chinese with English abstract) [艾为党, 李晓林, 左元梅, 李隆(2000). 玉米、花生根间菌丝桥对氮传递的研究. *作物学报*, 26 (4): 473–481]
- Awal MA, Koshi H, Ikeda T (2006). Radiation interception and use by maize/peanut intercrop canopy. *Agric For Mete*, 139 (S1-2): 74–83
- Chu GX, Shen QR, Li YL, Zhang J, Wang SQ (2004). Researches on Bi-directional N transfer between the intercropping system of groundnut with rice cultivated in aerobic soil using  $^{15}\text{N}$  foliar labelling method. *Acta Ecol Sin*, 24 (2): 278–284 (in Chinese with English abstract) [褚贵新, 沈其荣, 李奕林, 张娟, 王树起 (2004). 用 $^{15}\text{N}$ 叶片标记法研究旱作水稻与花生间作系统中氮素的双向转移. *生态学报*, 24 (2): 278–284]
- Duan DP, Xu BC, Niu FR, Xu WZ (2012). Effects of water and phosphorus on chlorophyll fluorescence characteristics of different position leaves in *Lespedeza daurica*. *Pratac Sci*, 29: 422–428 (in Chinese with English abstract) [段东平, 徐炳成, 牛富荣, 徐伟洲(2012). 水分和磷肥对达乌里胡枝子不同叶位叶绿素荧光参数特征的影响. *草业科学*, 29: 422–428]
- Jensen ES (1996). Grain yield, symbiotic  $\text{N}_2$  fixation and interspecific competition for inorganic N in pea-barley intercrops. *Plant Soil*, 182 (1): 25–38
- Jiao NY, Li YH, Li FP, Hu HB, Mu YD, Zhang YB, Zhang Y (2015). Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in ear leaves of intercropped maize. *Plant Physiol J*, 51 (7): 1029–1037 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 李亚辉, 李法鹏, 胡浩博, 穆耀东, 张煜帛, 张岳(2015). 间作玉米穗位叶的光合和荧光特性. *植物生理学报*, 51 (7): 1029–1037]
- Jiao NY, Ning TY, Yang MK, Fu GZ, Yin F, Xu GW, Li ZJ (2013a). Effects of maize-peanut intercropping on photosynthetic characters and yield forming of intercropped maize. *Acta Ecol Sin*, 33 (14): 4324–4330 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 宁堂原, 杨萌珂, 付国占, 尹飞, 徐国伟, 李增嘉(2013a). 玉米花生间作对玉米光合特性及产量形成的影响. *生态学报*, 33 (14): 4324–4330]
- Jiao NY, Xu XF, Ning TY, Yin F, Fu GZ, Xu GW (2012). An isolation root method of reseach interspecific rhizosphere effect for *in situ* filed interplanting system: China, ZL 2012 1 0010956.0 (in Chinese) [焦念元, 徐晓峰, 宁堂原, 尹飞, 付国占, 徐国伟(2012). 一种用于原位研究大田间套作体系种间根际效应的隔根方法: 中国, ZL 2012 1 0010956.0]
- Jiao NY, Yang MK, Ning TY, Yin F, Xu GW, Fu GZ, Li YJ (2013b). Effects of maize-peanut intercropping and phosphate fertilizer on photosynthetic characteristics and yield of intercropped peanut plants. *Chin J Plant Ecol*, 37 (11): 1010–1017 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 杨萌珂, 宁堂原, 尹飞, 徐国伟, 付国占, 李友军(2013b). 玉米花生间作和磷肥对间作花生光合特性及产量的影响. *植物生态学报*, 37 (11): 1010–1017]
- Jiao NY, Zhao C, Ning TY, Hou LT, Fu GZ, Li ZJ, Chen MC (2008). Effects of maize-peanut intercropping on economic yield and light response of photosynthesis. *Chin J Appl Ecol*, 19 (5): 981–985 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 赵春, 宁堂原, 侯连涛, 付国占, 李增嘉, 陈明灿(2008). 玉米花生间作对产量和光合作用光响应的影响. *应用生态学报*, 19 (5): 981–985]
- Li LX, Liu GC, Li L (2008). Intercropping advantage and contribution of above-ground and under-ground interactions in wheat-maize intercropping. *Agric Res Arid Areas*, 26 (1): 74–80 (in Chinese with English abstract) [李来祥, 刘广才, 李隆(2008). 小麦/玉米间作优势及地上部与地下部因素的相对贡献研究. *干旱地区农业研究*, 26 (1): 74–80]
- Li SM (2004). Mechanism of interspecific facilitation on phosphorus uptake by crops in intercropping system (PhD thesis). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [李淑敏(2004). 间作作物吸收磷的种间促进作用机制研究(博士学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Li YY, Sun JH, Li CJ, Li L, Cheng X, Zhang FS (2009). Effects of interspecific interactions and nitrogen fertilization rates on the agronomic and nodulation characteristics of intercropped faba bean. *Sci Agric Sin*, 42 (10): 3467–3474 (in Chinese with English abstract) [李玉英, 孙建好, 李春杰, 李隆, 程序, 张福锁 (2009). 施氮对蚕豆/玉米间作系统蚕豆农艺性状及结瘤特性的影响. *中国农业科学*, 42 (10): 3467–3474]
- Liu GC, Li L, Huang GB, Guo TW, Zhang FS (2005). Intercropping advantage and contribution of above-ground and below-ground interactions in the barley-maize intercropping. *Sci Agric Sin*, 38 (9): 1787–1795 (in Chinese with English abstract) [刘广才, 李隆, 黄高宝, 郭天文, 张福锁(2005). 大麦/玉米间作优势及地上部和地下部因素的相对贡献研究. *中国农业科学*, 38 (9): 1787–1795]
- Liu XH, Han XL, Zhao MZ, Kong YZ (1981). Studies on solar energy utilization, crop competition and yield analysis in double the North China Plain. *Acta Agron Sin*, 7 (1): 63–72 (in Chinese with English abstract) [刘翼浩, 韩湘玲, 赵明斋, 孔扬庄(1981). 华北平原地区麦田两熟的光能利用、作物竞争与产量分析. *作物学报*, 7 (1): 63–72]
- Long SP, Bernacchi CJ (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *J Exp Bot*, 54 (392): 2393–2401
- Lü Y, Wu PT, Chen XL, Wang YB, Zhao XN (2014). Effect of above- and below-ground interactions on maize/soybean intercropping advantage. *Trans Chin Soc Agric Mach*, 45 (1): 129–136, 142 (in Chinese with English abstract) [吕越, 吴普特, 陈小莉, 王玉宝, 赵西宁(2014). 地上部与地下部作用对玉米/大豆间作优势的影响. *农业机械学报*, 45 (1): 129–136, 142]
- Wang F, Cao CL (2010). Effects of phosphorus levels on chlorophyll fluorescence parameters of wheat (*Triticum aestivum*) with different phosphorus efficiencies. *Plant Nutr Fert Sci*, 16: 758–762 (in Chinese with English abstract) [王菲, 曹翠玲(2010). 磷水平对不同磷效率小麦叶绿素荧光参数的影响. *植物营养与肥料学报*, 16: 758–762]
- Wang Z, Yang WY, Wu QL (2007). Effects of shading in maize/soybean relay-cropping system on the photosynthetic characteristics and yield of soybean. *Acta Agron Sin*, 33 (9): 1502–1507 (in Chinese with English abstract) [王竹, 杨文钰, 吴其林(2007). 玉

- /豆套作荫蔽对大豆光合特性与产量的影响. 作物学报, 33 (9): 1502–1507]
- Wiley RW, Rao MR (1980). A competitive ratio for quantifying competition between intercrops. *Exp Agric*, 16: 117–125
- Xiong HC, Kakei Y, Kobayashi T, Guo XT, Nakazono M, Takahashi H, Nakanishi H, Shen HY, Zhang FS, Nishizawa NK, et al (2013a). Molecular evidence for phytosiderophore-induced improvement of iron nutrition of peanut intercropped with maize in calcareous soil. *Plant Cell Environ*, 36 (10): 1888–1902
- Xiong HC, Shen HY, Zhang LX, Zhang YX, Guo XT, Wang PF, Duan PG, Ji CQ, Zhong LN, Zhang FS, et al (2013b). Comparative proteomic analysis for assessment of the ecological significance of maize and peanut intercropping. *J Proemics*. 78: 447–460
- Xu DQ, Gao W, Ruan J (2015). Effects of light quality on plant growth and development. *Chin J Plant Ecol*, 51 (8): 1217–1234 (in Chinese with English abstract) [许大全, 高伟, 阮军(2015). 光质对植物生长发育的影响. *植物生态学报*, 51 (8): 1217–1234]
- Yang XC, Hu YG, Qian X, Ren CZ, Lin XY, Guo LC, Wang CL, Zeng ZH (2012). Effects of nitrogen application level on system production and cumulation in mung bean||oat intercropping system. *J Chin Agric Univ*, 17 (4): 46–52 (in Chinese with English abstract) [杨学超, 胡跃高, 钱欣, 任长忠, 林叶春, 郭来春, 王春龙, 曾昭海(2012). 施氮量对绿豆||燕麦间作系统生产力及氮吸收累积的影响. *中国农业大学学报*, 17 (4): 46–52]
- Zhang FS, Li L, Sun JH (2001). Contribution of above- and below-ground interactions to intercropping. In: Horst WJ, Schenk MK, Bürkert A, Claassen N, Flessa H, Frommer WB, Goldbach H, Olf HW, Römheld V, Sattelmacher B, et al (eds). *Plant Nutrition – Food Security and Sustainability of Agro-Ecosystems Through Basic and Applied Research*. the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 978–979
- Zuo YM, Liu YX, Zhang FS (2003). Effects of improvement of iron nutrition by mixed cropping with maize on nodule microstructure and leghaemoglobin content of peanut. *J Plant Physiol Mol Biol*, 29 (1): 33–38 (in Chinese with English abstract) [左元梅, 刘永秀, 张福锁(2003). 与玉米混作改善花生铁营养对其根瘤形态结构及豆血红蛋白含量的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 29 (1): 33–38]
- Zuo YM, Zhang FS (2011). Soil and crop management strategies to prevent iron deficiency in crops. *Plant Soil*, 339: 83–95



## Effects of root barrier on photosynthetic characteristics and intercropping advantage of maize||peanut intercropping

JIAO Nian-Yuan<sup>1,2,\*\*</sup>, LI Ya-Hui<sup>1,\*</sup>, LIU Ling<sup>1</sup>, QI Fu-Guo<sup>1</sup>, YIN Fei<sup>1</sup>, NING Tang-Yuan<sup>2</sup>, LI Zeng-Jia<sup>2</sup>, FU Guo-Zhan<sup>1</sup>

<sup>1</sup>College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China; <sup>2</sup>College of Agronomy, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China

**Abstract:** The effects of above-ground and below-ground interspecific interaction on maize||peanut intercropping advantage and photosynthetic characteristics of functional leaves were studied, and contribution of above-ground and below-ground to them were analysed by a field experiment with root barrier. Results showed that the land equivalent ratios (*LER*) of root barrier was lower than that of no root barrier by 10.34%–12.30%, the contribution of above-ground and above-ground interspecific interaction to *LER* were 24.62%–33.49% and 66.51%–75.38% in maize||peanut intercropping system, respectively. Compared with no root barrier, the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), light saturation point (*LSP*), maximum net photosynthetic rate of light saturation point ( $LSP_n$ ), carboxylation efficiency (*CE*), Rubisco maximum carboxylation rate ( $V_{cmax}$ ), maximum electron transfer rate ( $J_{max}$ ) and triose phosphate utilization rate (*TPU*) of intercropped maize were obviously reduced by root barrier, the actual photochemical efficiency of photosystem II ( $\Phi_{PSII}$ ), *LCP*, *LSP* and  $LSP_n$  of intercropped peanut were obviously reduced too by root barrier. The contribution of above-ground and below-ground interspecific interaction to  $P_n$ , *LSP*,  $LSP_n$ , *CE*,  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  and *TPU* of intercropped maize were positive effects, and to  $\Phi_{PSII}$  and *AQY* of intercropped peanut were positive effects. The contribution of below-ground interspecific interaction to  $P_n$ , *LCP*, *LSP* and  $LSP_n$  of intercropped peanut were positive effects, but the above-ground were negative effects. In summary, maize||peanut intercropping advantage came from above-ground and below-ground interspecific interaction, and the contribution to intercropping maize were positive effects. The contribution of above-ground interspecific interaction to intercropped peanut were negative effects, below-ground interspecific interaction were positive effects.

**Key words:** maize||peanut intercropping; root barrier; interspecific interaction; photosynthetic characteristics; intercropping advantage

Received 2016-03-14 Accepted 2016-05-09

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. U1404315 and 31200332) and Henan University of Science and Technology Innovation Ability Cultivation Fund (Grant No. 2012ZCX020).

\*Co-first author.

\*\*Corresponding author (E-mail: jiaony1@163.com).