



间作和轮作通过根冠互作调控作物产量形成的生理生态机制

吕晴晴^{1,2}, 何宁¹, 张永江^{1,*}, 迟宝杰^{3,*}, 张艳军², 张冬梅², 董合忠^{1,2,*}

¹河北农业大学农学院, 河北保定071000

²山东省农业科学院经济作物研究所, 济南250100

³山东农业工程学院, 济南250100

*共同通信作者: 张永江(yongjiangzh@sina.com)、迟宝杰(blchibaojie@126.com)、董合忠(donghezhong@163.com)

摘要: 作物轮作和间作是提高农业资源利用效率和作物生产力的重要途径。平衡协调的根冠关系是作物正常生长发育和产量品质形成的保证。轮作能增加土壤养分和有机质含量、改善土壤结构, 改变土壤微生物多样性及其生态功能, 影响根系形态和功能, 进而调控地上部冠层的生长发育和产量品质形成; 间作一方面改变地下部微生态, 并通过根系间的交流与互作, 影响根系形态和功能, 另一方面改变冠层小气候, 影响作物株型和群体结构特征, 调控地上部冠层光合生产、同化物分配和产量形成。间作和轮作通过改变根冠的生态生理打破了原有的根冠关系, 并通过根冠互作实现根冠关系再平衡来调控产量和品质的形成。以两种作物宽幅间作、年际种植位置互换为特征的交替间作新模式兼具轮作和间作的作用, 能更有效地调节和再平衡根冠关系, 促进作物产量形成。本文提出了根冠关系再平衡的观点, 并从这一角度论述了作物间作和轮作, 特别是交替间作促进作物产量形成的效应和机理。

关键词: 间作; 轮作; 生态生理; 根冠关系; 产量形成

Eco-physiological mechanism of crop yield formation regulated by intercropping and rotation through root-shoot interaction

LÜ Qingqing^{1,2}, HE Ning¹, ZHANG Yongjiang^{1,*}, CHI Baojie^{3,*}, ZHANG Yanjun², ZHANG Dongmei², DONG Hezhong^{1,2,*}

¹College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071000, China

²Institute of Industrial Crops, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China

³Shandong College of Agriculture and Engineering, Jinan 250100, China

*Co-corresponding authors: Zhang YJ (yongjiangzh@sina.com), Chi BJ (blchibaojie@126.com), Dong HZ (donghezhong@163.com)

Abstract: Crop rotation and intercropping are important ways to improve the utilization efficiency of agricultural resources and crop productivity. The balanced and coordinated root-shoot relationship is the guarantee for the normal growth and development of crops and the formation of yield and quality. Crop rotation can increase the content of soil nutrients and organic matter, improve soil structure, change soil microbial diversity and ecological function, affect root morphology and function, and then regulate the

收稿 2022-06-10 修定 2023-01-31

资助 国家自然科学基金(32101844)、国家重点研发计划(2020YFD1001002)、国家现代农业产业技术体系(CARS-15-15)、河北省重点研发计划项目(22326403D)和山东省自然科学基金(ZR2022MC103)。

growth and development of aboveground canopy and the formation of yield and quality. On the one hand, intercropping changes the underground micro ecology and affects the root morphology and function through the exchange and interaction between root systems. On the other hand, intercropping changes the canopy microclimate, affects the characteristics of plant architecture and population structure, and regulates the aboveground canopy photosynthetic production, assimilate partitioning and crop yield formation. Intercropping and crop rotation can break the original root-shoot relationship by changing the physiological ecology of root and shoot, and realizes the re-balancing of root-shoot relationship through root-shoot interaction to regulate the formation of yield and quality. The new alternate intercropping model characterized by wide-stripe intercropping and interannual exchange of planting position in two crops has double functions of rotation and intercropping, which can more effectively adjust and re-balance the root-shoot relationship and promote the formation of crop yield. This paper puts forward the viewpoint of root-shoot relationship re-balancing, and discusses the effects and mechanisms of intercropping, especially those of alternate intercropping to promote the yield formation.

Key words: intercropping; rotation; ecophysiology; root-shoot relationship; yield formation

间作是至少两种作物在同期或同季内成行或成带相间种植,轮作是在同一块田地上轮换种植不同的作物。间作和轮作能提高光、水、土壤等资源利用效率和生产力(Pelech等2021; Tan等2020),且能显著控制病虫害。近年在传统间作和轮作基础上发展起来的以两种作物宽幅间作、年际种植位置互换为特征的换位间作新模式,可同时发挥间作和轮作的优势,增产效果更为突出(Chi等2019; Cheriere等2020; Li等2021)。

早期对间作与轮作的研究主要是集中在地上部,侧重地上部生长发育和产量、效益等;近年来更加关注地下部分,特别重视根系与冠层的互动,而且随着分子生物学技术在根际微生物研究中的应用,将间作和轮作作物的生理生态研究推上了一个新高度。本文根据现有研究报道,结合笔者的相关研究,重点从根冠变化和根冠关系再平衡的角度总结评述了作物间作和换位间作的效应及其机理,以期作为作物间作复种技术的发展提供参考。

1 间作与轮作的生产力和效益

1.1 间作和轮作的生产力

生产力是衡量作物间作和轮作模式优劣最重要和最直接的指标,主要指生物产量、经济产量等。利用Web of Science和知网查阅了1980年至今有关作物间作和轮作的研究报道,共检索出相关文献

49 598篇,其中间作14 982篇、轮作34 610篇、换位间作6篇。在间作报道中,增产占78.2%、平产占3.2%、减产占1.9%、未涉及产量的占16.7%;在轮作报道中,增产占86.7%、平产占1.2%、减产占3.1%、未涉及产量的占9%;在换位间作文献中,换位间作皆比传统间作增产(图1和2)。

Li等(2020)对建立的论文数据库分析得知,作物间作较单作的产量平均增加1 500 kg·hm⁻²,土地当量比(LER)平均为1.22~1.30,其中87%的数据显示正效应。进一步在中国西北地区多年的研究表明,粮食作物与豆科作物间作较单作平均增产22%(Li等2021)。谷子(*Setaria italica*)//花生(*Arachis hy-*

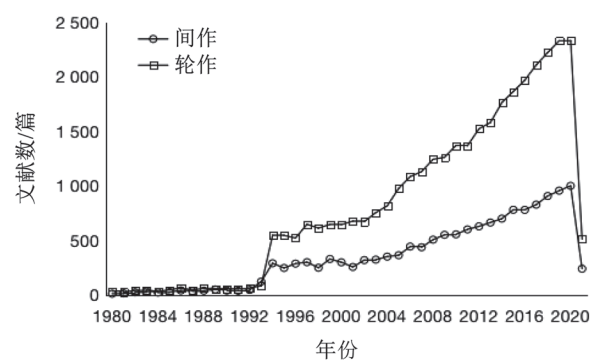


图1 1980年—2020年间轮作文献情况

Fig. 1 Literatures on intercropping and rotation from 1980 to 2020

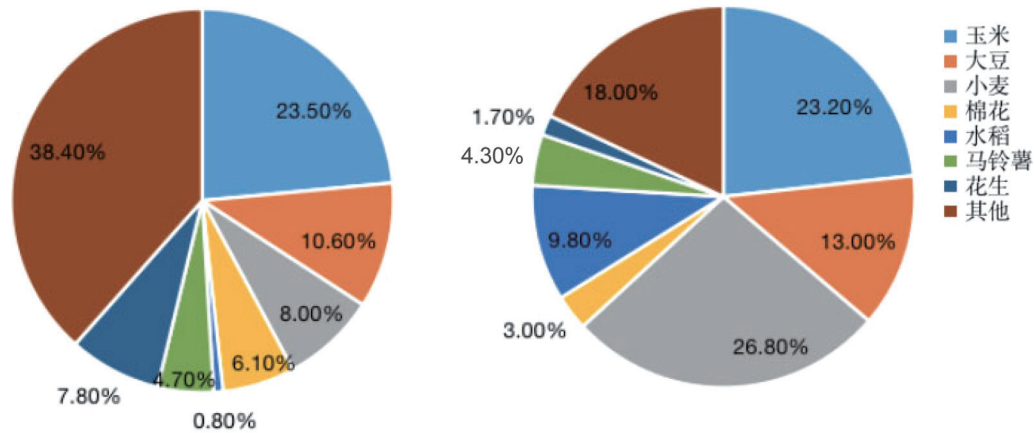


图2 不同作物间轮作模式下所占比例(左图为间作, 右图为轮作)

Fig. 2 Proportion of different crops under intercropping (the left) and rotation (the right) mode

pogaea)间作系统的土地当量比1.1~1.24, 单作需增加10%~24%的土地面积才能达到与间作相同的产量(李国瑜等2022); 棉花(*Gossypium hirsutum*)与豇豆(*Vigna unguiculata*) 1:1间作和2:1间作土地当量比分别为1.4和1.3, 虽在一定程度上降低了棉花产量, 但豇豆产量的增加足以弥补棉花产量的损失, 是印度小农户雨养农业的首选(Rusinamhodzi等2006)。不同作物组合以及不同空间布局的产量增益不同, 其中玉米(*Zea mays*)是理想的间作作物, 带有玉米的间作模式产量收益可以达到2 100 kg·hm⁻², 是无玉米的4倍(Li等2020), 如玉米//大豆(*Glycine max*)间作, 较单作分别增产38.2%~111.8%和22.2%~31.4%(覃潇敏等2022); 玉米//苜蓿(*Medicago sativa*)间作显著提高作物生产力, 但生产力的大小受幅宽的影响。不同类型作物间作, 特别是粮食、棉花与豆科作物间作, 常常能够提高单位面积土地的生产力, 但增产幅度受播种期、幅宽和密度等因素的影响(李艳君和高志英2022)。

同一地块连续种植同一作物会产生连作障碍, 导致减产。因此, 采取科学的轮作制度十分必要。与连作相比, 玉米→大豆轮作能够增产5%~8%(提俊阳等2022), 其中, 在东北地区, 轮作大豆产量提高325 kg·hm⁻², 玉米产量提高803 kg·hm⁻², 而且能减少化肥农药的施用(陈海江等2018)。豆科与小麦(*Triticum aestivum*)轮作可使小麦产量从500 kg·hm⁻²增加到1 200 kg·hm⁻²(Angus等2015); 加拿大西部

豌豆(*Pisum sativum*)→大麦(*Hordeum vulgare*)→油菜(*Brassica campestris*)轮作与油菜连作相比, 油菜种子产量增加了200~360 kg·hm⁻², 同时减少了病虫害危害(Harker等2015)。说明科学轮作不仅能够提高生产力, 而且可以节肥, 降低病虫害危害。

1.2 经济效益

间作作物之间会产生一定的时间差和空间差, 使系统产生互补效应, 光热、水分、养分等资源得到充分利用, 形成产量优势, 从而增加经济效益。与单作相比, 玉米//大豆间作能够更好地利用自然资源, 增收4 879~1 281元·kg⁻¹(田艺心等2020)。棉花//花生间作的总收益高于单作花生或棉花, 且以4:2间作的总收益最高(杨菲等2021); 甜玉米//大豆间作群体经济效益提高了24.08%(李志贤等2010)。不过, 轮作方式不同, 产值、收益和产投比会有差异。关中地区冬小麦→夏玉米轮作经济效益为27 534元·hm⁻², 其次为冬油菜→夏玉米(26 950元·hm⁻²)和冬小麦→夏大豆(19 675元·hm⁻²), 冬小麦→夏休闲纯收益最小, 为11 018元·hm⁻²(乔博2016)。江汉平原地区休闲→水稻(*Oryza sativa*)、小麦→水稻、油菜→水稻、蚕豆(*Vicia faba*)→水稻、紫云英(*As-tragalus sinicus*)→水稻、青饲小麦→水稻的六种轮作处理中, 蚕豆→水稻和紫云英→水稻两种轮作模式的经济收益较高, 同时温室气体排放量也少, 生态效益较高(岳骞等2022)。说明轮作制度必须因地制宜, 与当地自然、社会条件相适应。

1.3 水肥利用效率

不同物种之间的时空生态位分化、株高、光合作用、生根模式和物候等差异实现了间作条件下光照、水分和营养资源的互补(Li等2021)。在低投入(有机)农业中,以豆类为基础的间作不仅可以补偿较低外部投入,还能利用豆类的固氮来维持产量。甜玉米//大豆间作养分利用率提高了54%,并可以减少化肥用量(李志贤等2010)。玉米与豆科间作可促进玉米对氮素的吸收,如玉米//花生的间作系统氮素吸收量增加了7.4%~12.2% (Zhang等2022)。对934个间作系统的meta分析显示,有玉米的间作体系氮肥投入需要 $155 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,无玉米的间作体系施氮量 $46 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,但前者的作物产量却比后者提高了1.6倍;两种间作体系氮肥当量比(单作与间作获得相同作物产量所投入氮肥量的比值)分别为1.33和1.99,磷肥当量比(单作与间作获得相同作物产量所投入磷肥量的比值)分别为1.36和1.19,与单作相比,间作较单作节约了19%~36%的肥料,相应提高了肥料利用率(Li等2020)。

多样化的作物轮作可以优化资源利用效率(Wang等2018)。加拿大西部半干旱地区,以豆科为基础的3年轮作系统提高了36%的粮食总产量和33%的氮素利用效率,比夏季休耕更有效地利用了土壤资源(Gan等2015)。豆科作物与谷类作物轮作的效果也很显著,Preissel等(2015)通过对比分析欧洲的29个实验,发现与连续种植的谷类作物相比,前茬为豆类的小型谷类作物在低氮条件下产量最多能提高 $500 \sim 1\,600 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,还能减少 $23 \sim 31 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 氮肥施用。

在水分利用方面,有大豆的间作系统表现出正相互作用,大豆条带中的土壤水分可被间作小麦或玉米利用,从而显著提高了水分利用效率(Wang等2022)。玉米//豌豆、玉米//大豆间作皆显著提高了水分利用效率(任媛媛等2015;刘斌等2022)。棉花与绿豆(*Vigna radiata*)间作,土地总产出能提高16.6%~19.8%,氮肥和水分利用效率分别增加27.9%~45.3%和17.0%~36.3% (Liang等2020)。

轮作改善了土壤紧实度与孔隙度,促进了作物根系的发育,提高根系活跃度、固持能力及作物对土壤养分的吸收能力,增强土壤蓄水性和通气

性(杨扬等2019),如冬小麦在与阔叶作物轮作的过程中,水分利用效率增加了18%~56% (Liu等2022)。玉米→大豆轮作水分利用率均高于连作,分别提高16.3%和11.1%。在加拿大西部进行的一项为期8年的研究中(Archer等2018),多样化作物轮作制度的水分利用效率比低多样性轮作制度提高了166%。

1.4 光热利用效率

间作系统中不同作物在空间上的合理搭配可促进群体对光能的吸收。高秆的禾谷类作物和矮秆的豆科作物的间作模式在中国、印度及南非等地都非常普遍(苏本营等2013)。一方面是因为豆科作物的固氮作用可使整个间作群体养分的利用效率提高,另一方面是因为该群体可有效地吸收太阳辐射。处于高位的禾谷类作物的消光系数较小,有利于光能透射到低层,而处于低位的豆科作物一般叶片趋向于水平分布,消光系数较高,可使透射到底层的光能被充分吸收。如谷子//花生间作群体中,位于高位的谷子吸收的光能为单作谷子的2.12倍,位于低位的花生虽然长期被谷子遮挡,其吸收的光能也达到了单作花生的73% (王自奎等2015)。玉米//花生(张昆等2021)、玉米//大豆(Pelech等2021)及高粱(*Sorghum bicolor*)//花生(邹询等2021)等间作群体也具有类似的光能利用特点。

轮作模式虽在光热利用效率上没有间作明显,但也优于单作。常清等(2016)对27年的小麦→玉米轮作系统光能利用率(RUE)时空分布特征研究表明,该轮作系统年总辐射的RUE为0.75%~1.61%,转化为有效辐射的RUE为1.50%~3.22%,高于华北平原植被有效辐射的RUE最大值,这与小麦→玉米轮作系统比其他植被类型或单作的光能利用强度更高有关,说明轮作在一定程度上也能提高光能利用效率。

1.5 土壤改良效应

作物多样化对农业系统碳投入和碳产出有直接和间接的影响(Liu等2020)。土壤碳封存是由于微生物有机碳分解导致的碳输入(作物秸秆、有机肥等)和碳输出之间的平衡。因此,土壤碳输入的数量和质量是影响土壤物理、生物和化学性质的关键因素。轮作降低了碳足迹(Saha等2021),是提高土壤碳固存量和减少二氧化碳排放的有效策略。

中国北方平原的种植体系逐渐从小麦→玉米单一轮作形式转变为甘薯(*Ipomoea batatas*)→棉花→甘薯→小麦→玉米的多样化轮作形式, 五种作物轮作体系的年生物量碳足迹比前者降低了71.8% (Yang等2014)。在中国西北地区进行的一项为期12年的研究中, 小麦→玉米和小麦→豌豆间作比传统单一栽培提高了16%~50%的作物产量, 同时减少了17%的环境足迹(Chai等2021)。玉米→大豆轮作长期定位试验研究结果表明, 玉米→大豆轮作能够改善土壤物理结构, 有利于团聚体结构的形成、土壤中水稳性团聚体的增加和土壤稳定性的提高, 土壤容重下降10%左右, 土壤孔隙度上升8%左右, 大大改善了土壤生态效应(杨德光等2019)。

间作能够改善根际土壤的微生态环境。根际微生态环境因子主要包括根际土壤养分、酶活性和微生物等群落特征, 间作可以通过改善这些群落特征, 增加土壤微生物的多样性, 同时改善土壤理化性质及土壤生物活性, 进而促进作物的生长发育, 提升生态系统功能(赵雅姣2020)。其中玉米大豆间作效果最为明显, 通过田间径流小区试验发现玉米大豆间作处理产流量和土壤流失量比大豆单作、玉米单作分别减少了19.40%、23.01%和29.00%、32.52% (陈小强等2015)。红壤坡耕地原位种植条件下, 玉米大豆间作的根际微生态效应明显, 间作玉米根际土壤微生物群落碳源代谢功能Shannon指数提高了3.5%, Simpson指数降低了13.1%, 间作作物根际碱解氮含量均出现增加的趋势, pH、有机质和速效钾含量均出现玉米增加大豆降低的趋势(常换换等2022)。

2 间作和轮作对作物冠层的效应

作物生产是作物与环境相互作用的结果。在间作系统中, 不同种群、不同配置方式形成不同的群体结构, 改变了冠层小气候; 小气候的改变自然会影响冠层的生理活动和生长发育。轮作虽然不直接影响冠层小气候和冠层生长发育, 但可通过根系的变化影响冠层。

2.1 作物冠层环境效应

2.1.1 光照

合理间作能改善冠层小气候, 提高作物对不

同层次光的吸收利用, 实现对光的分层、立体高效利用。玉米与矮秆作物间作, 高矮相错的伞状群体结构, 改变了玉米生育后期单一群体的平面受光状态, 提高了功能叶片的光合速率(Banik和Sharma 2009)。其中, 玉米//花生间作改善了玉米功能叶光合作用(焦念元等2013); 玉米//大豆间作弱化了大豆的光合午休(李植等2010); 玉米//苜蓿间作可以提高群体光能利用效率, 进而提高作物生产力(李艳君和高志英2022)。豆科作物与燕麦(*Avena sativa*)间作提高了燕麦的叶绿素含量和净光合速率(冯晓敏等2015), 与谷子间作提高了谷子的净光合速率和蒸腾速率(李智等2020)。

2.1.2 温湿度

间作改变通风透光条件, 冠层内的温度和湿度也会相应变化。在以棉花为主的间作系统中, 夏季棉花冠层比较发达, 一定程度上会降低间作作物的冠层温度并减少空气流动, 从而减少蒸发损失而增加相对湿度。棉花//大豆、棉花//玉米和棉花//甘薯间作, 空气相对湿度日变化呈U形曲线, 温度先升后降, 较相应单作的相对湿度提高、温度降低(崔爱花等2021)。间作群体中的温湿度变化还受种植模式、种植密度和品种特性的影响(于晓波等2012)。玉米较高的茎叶可为与其间作的大豆防风, 减少大豆群体内的空气流动, 并降低系统水分散失, 增加空气湿度(刘晶等2008)。

2.1.3 CO₂浓度

间作改变了冠层结构, 通常也会因此改变冠层CO₂浓度(程玉柱2015)。由于高位作物和低位作物间作的通风条件得到改善(李植等2010), 群体内CO₂气体交换加快(贾士芳等2007), 而且由于间套作作物群体内的CO₂是以乱流的形式在群体间扩散, 作物和空气的接触面积加大, 促进了群体内外CO₂气体的交换, 有利于光合作用。另有研究表明结荚期和鼓粒期间作大豆与单作大豆相比, 叶片中积累的CO₂多, 胞间CO₂浓度也高(强森2018)。

2.2 冠层生长发育

间作改变株型和冠层结构。玉米//花生间作复合群体在生育后期具有较高的光合物质积累量, 最大叶面积指数也高于两种作物单作(焦念元等2007)。玉米//大豆间作复合群体中, 玉米的生长发

育比单作玉米有显著的优势,但大豆在生育前期受玉米遮蔽影响较大,植株徒长、营养生长旺盛,易倒伏(王一等2013);不过,在生育后期大豆的茎、柄生物量显著增加(范元芳等2017)。棉花//花生间作,棉花冠层干物质积累和结铃量显著高于单作,尤以边行棉花的优势最为明显;花生冠层干物质积累低于单作,尤以边行最低(Chi等2019)。由此可见,间作对冠层生长发育的影响因作物种类、配置方式和生育期而异,一般高位作物冠层生长发育增强,低位作物得到削弱。

3 间轮作对作物根系的效应

3.1 间作对作物根系的影响

间作作物存在种间交流、互作和竞争,其中矿物质养分、水分以及土壤微生物等资源的交流和竞争主要发生在地下部,尤以根际最为关键,它是植物-土壤-微生物生态系统物质交换的界面,也是土壤微生物非常活跃的区域(吴林坤等2014)。根际微生物直接参与土壤和作物根系养分的活化、转化、吸收、运输和利用等过程,而间作系统中地下部根系间的互作会改变根际微生物群落碳源和代谢功能。玉米//马铃薯(*Solanum tuberosum*)间作(覃潇敏等2015)、小麦//蚕豆间作(董艳等2013)皆可增强两种作物根际微生物的碳源利用强度,提高真菌和细菌群落功能多样性。甘蔗(*Saccharum officinarum*)//玉米间作通过地下部根系互作提高了甘蔗根际微生物的多样性和碳源底物的利用率(郑亚强等2016)。油菜//紫云英间作会导致油菜根际微生物群落功能多样性和代谢活性显著降低(周泉等2018);马铃薯与蚕豆或荞麦(*Fagopyrum esculentum*)间作较马铃薯单作,其根际微生物群落碳源代谢功能的丰富度均呈降低趋势(刘亚军等2018)。玉米//大豆间作,玉米根际呈现正效应,而大豆处于劣势表现为负效应,这种根系互作效应与两种作物冠层竞争的表现一致(常换换等2022)。作物间作根系的水平分布是呈偏态性的,根系密生区重叠会加速养分耗竭区根系的竞争,适当缩短两种作物的共生期或加大作物的间距可以缓解根系互作竞争和抑制(张恩和和胡华1997)。

从根际微生态系统的角度研究间作对地下部

效应是近年来的热点领域。根际微生态系统是以根为主导、根际为作用界面,植物-土壤-微生物及其环境条件相互作用的统一体(张新生和卢杰2021)。根系和微生物不断与周围的环境进行物质和能量交换,根际微生态因子的改变直接影响植物根系和地上部的生长(常换换等2022),且这种影响主要是通过根系(际)微生物来实现的。植物体内存在着类似动物肠道微生物与大脑间远程反馈调节的枢纽——根系微生物和植物地上部远程反馈调节枢纽,可以远程帮助植物应对地上部环境胁迫(Hou等2021),而间作可以通过改变根系(际)微生物来促进或抑制植物根系分泌物的产生。小麦与蚕豆间作降低了根际镰刀菌的数量,提高了根际土壤的蔗糖酶等活性,使根际土壤的微生态环境发生改变,提高了蚕豆地上部干重(胡国彬等2016)。棉花与花生间作改变了花生和棉花条带表层土壤细菌丰度组成,结荚期脂肪酸生物合成等代谢相关的花生根际细菌群落显著富集(Xie等2022)。麦//玉//豆间套模式中的小麦、玉米、大豆三季作物占据不同生态位,彼此共生时通过大豆根系对根际微生态环境的调控,改变了土壤中的氮素转化过程和氮素形态,改善了种间竞争和促进作用,最终提高了系统的氮素吸收和利用,实现增产增效(雍太文2009)。

3.2 轮作对作物根系的效应

与间作同时直接影响地上、地下两个部分所不同,轮作主要影响地下部。合理的轮作倒茬可以改善土壤结构(Mcdaniel等2013),提高土壤有机质含量、碳氮含量和相关酶的活性,进而缓解连作障碍。如苜蓿田轮作可以降低土壤容重、酸碱度,增加总孔隙度、提高有机质和碱解氮含量(武海杰等2015)。玉米和马铃薯轮作,土壤全氮、速效磷和速效钾含量升高,且土壤脲酶、过氧化氢酶和蔗糖酶活性升高更明显(万年鑫等2016)。

轮作使前茬作物根区土壤中的大量病原菌失去最佳的营养源,抑制土壤相关病原菌的繁殖,降低病原菌危害(张静文2009)。据meta分析,轮作平均增加了21%的根际微生物生物量,通过增加残留物的数量、质量和化学多样性,提高了土壤微生物多样性及其生态功能,对土壤肥力产生了积极影

响(Mcdaniel等2013)。烤烟(*Nicotiana tabacum*)田轮作可以增加土壤细菌和放线菌的数量,提高了化学成分比值,减少了真菌数量,降低了真菌型土壤对作物根系的危害(王蒙蒙等2015)。与棉花轮作的花生较连作花生的土壤有机碳、微生物生物量和相关酶活性显著增加,在一定程度上缓解了连作障碍(Xi等2021)。玉米大豆轮作也有相似的效果,轮作2年以及改变顺序轮作4年后,根际微生物群落随着轮作多样性和先前作物残留的变化而变化,轮作玉米通过根际吸收更多前茬作物养分而提高了产量(Benitez等2021)。大豆根际具有特定的微生物群落,不同大豆基因型间根际微生物群落存在差异,选择不同基因型大豆品种轮换种植,连作障碍减轻(Zheng等2022)。

4 根冠互作和根冠关系再平衡

根冠相互依赖、相互促进、相互制约,协调平衡的根冠关系缓和了养分资源的竞争,保障了作物的正常生理活动和产量品质的形成。间作或轮作改变了地上部和地下部微生态,原有的根冠关系被打破,必然通过一系列变化实现“再平衡”,在根冠相互拮抗时多表现为减产,而根冠相互协同时多表现为增产。为了更好地研究和认识作物间作体系中的互作效应,笔者总结提出了3个具体的“互作系统”,即种间的“地上互作系统”和“地下互作系统”以及种内的“根冠互作系统”。在小麦//大豆间作体系中,地下部互作提高了小麦对氮、磷的吸收,地上部互作优化了冠层结构,根冠间的互作促进了根冠关系的“再平衡”,实现了增产(Zhang等2001)。玉米//花生间作,地下部根际和根外土壤酸性磷酸酶活性及根系分泌的酸性磷酸酶活性均显著高于单作花生和玉米,提高了地上部冠层的锌、磷和钾营养,依靠根冠互作和交流改善了植物营养(Inal等2007)。

4.1 根对冠的调控

根系的生长发育、根系构型显著影响植株地上部冠层,间作条件下种间根系的相互影响及养分在土壤中的移动比地上部的相互影响更为重要(吕越等2014)。玉米//蚕豆间作扩大了两作物根系纵向和横向的空间生态位,增加了作物吸收养分

的有效空间,从而改善了作物地上部的营养环境(李玉英等2011)。玉米//大豆间作,玉米根系和冠层在与大豆竞争中处于优势,且地下部的竞争优势更大,促进了冠层的生长发育(刘均霞等2007)。间作通过增强根系对养分、水分的吸收,影响作物干物质积累和分配及产量构成(黄莹等2020)。与玉米间作的大豆根长密度显著增加,对根的同化物分配大于对冠层的分配,间作优势主要体现在根对冠的调节(Zhang等2022)。玉米//花生间作,地上、地下互作对玉米均为正效应,而对花生地上为负效应、地下为正效应(焦念元等2016)。

4.2 冠对根的调控

作物冠对根的调控,主要是通过光合产物分配、叶源信号分子传递等影响根系的构型和功能,反过来根系的变化又会反馈影响冠层,实现根冠关系的“再平衡”,调控作物产量和品质形成。玉米//大豆间作,玉米地上部对光热资源的竞争处于优势地位,同时大豆为玉米提供一定氮源,更利于玉米地上部的生长,使得间作玉米根系发达、根系活力增强,有利于氮素营养吸收,进而提高了玉米地上部生物量(张雷昌等2016)。小麦//玉米系统的生物产量和籽粒产量优势来自地上部种间相互作用和地下部种间相互作用两个方面,但地上部的相对贡献大于地下部,表明冠对根进行了有效调节(刘广才等2008)。

4.3 换位间作增强根冠互作

换位间作也称交替间作,是指两种作物宽幅间作、来年种植位置互换的间作模式。它将间作和轮作有机结合,实现了间作条件下的轮作,同时发挥了间作边际效应和轮作换茬增效等优势,既充分利用了自然资源,提高了经济效益,又有效缓解了连作障碍(Han等2023)。该模式中轮作和间作改变土壤微生物结构与功能,进而影响作物根系养分吸收;间作还改变冠层小气候,进而影响地上部光合生产和同化物分配。棉花花生换位间作比单作棉花增产20%以上,花生产量不减;比传统间作的生产力显著提高,增收20%以上(Chi等2019)。玉米和花生换位间作与单作相比,玉米增产19.68%、花生增产17.29%,两者经济效益分别提高23.14%(玉米)和13.99%(花生),而且降低了土壤侵蚀和碳

排放(Zou等2021)。说明换位间作使根系吸收和光合生产得以协同提高,促进了根冠关系的再平衡。

通过隔根处理发现,棉花花生换位间作模式下,间作促进了冠层光照资源的竞争,轮作加强根系对土壤中氮磷钾的吸收,使根际细菌群落的生物合成等代谢功能特征显著富集,之后又反馈并作用于地上部,实现了根冠关系再平衡,提高了间作系统的产出和收益(Xie等2022)。换位间作包含了间作和轮作两方面的作用,会更大程度地影响土壤微生物和冠层小气候,地上种间竞争优势改变冠层微环境,地下种间相互作用改善了根际微生物结构和功能,进而影响作物营养、生长发育、群体光合生产和同化物分配,调节地上地下的种内竞争,种间竞争和种内竞争相互协调,促进根冠关系的再平衡,提高产量品质(Zou等2021, 2023)。

作物地上部和地下部之间的信息传递主要依靠物质传递,当地上部受到胁迫时会产生一些信号物质,传递到根系,促进根系养分吸收,根系再把吸收的养分传递给地上部,以缓解胁迫改善作物生长环境,形成一个养分循环的平衡体系(张巧玉2017)。除此之外,根冠互作的信号调控也体现在作物叶片衰老上,在因缺钾导致的棉花叶片早衰过程中,主要参与调控的是冠-根反馈信号(Li等2012),进而改变根系对钾的吸收,之后又反馈到叶片来实现。棉花环割和嫁接试验表明,根对冠层叶片衰老的调控主要是通过根源细胞分裂素等激素作为信号分子向冠层运输而实现的(Dai和Dong 2011; Dong等2008)。间作和轮作能够促进土壤生态系统的多功能性,植物种类对根际微生物的影响受功能性状、植物功能型和根系分泌物的影响;根际微生物与根系互作影响冠层的形态和功能,而冠层的变化也会对根系和土壤产生影响。微生物种内和种间存在信号传递,植物分泌的小分子由植物向微生物传递信号,微生物产生的化合物向植物传递信号(Venturi等2016),根冠互作也必然有信号物质的参与,但迄今尚少见研究。

5 总结和展望

间作和轮作都是提高作物生产能力和生态效益的有效途径。轮作能增加土壤养分和有机质含

量,改变土壤微生物多样性及其生态功能,影响根系形态和功能,进而调控地上部冠层的生长发育和产量品质形成。间作一方面改变根区微生态,并通过间作作物根系间的交流与互作,影响根系形态和功能;另一方面改变冠层小气候,影响作物株型和冠层结构特征,调控地上部光合生产和同化物分配和作物产量形成。间、轮作通过改变根冠生理生态打破了原有的根冠关系,并通过根冠互作实现再平衡,调控作物产量和品质的形成(图3)。以两种作物宽幅间作、年际种植位置互换为特征的交替间作新模式兼具间作和轮作功能,能更有效地协调根冠关系,促进作物产量品质的形成。

轮作和间作复合种植体系能够充分挖掘自然资源的潜力,提高生产力,在未来农业生产和生态体系中会占有越来越重要的地位。其研究也会从侧重地上部转向地上部与地下部兼顾,从侧重地上部冠层间交流互作转向根区间、根冠间的交流与互作;分子生物学、智慧农业等先进技术和手段也必然应用于轮作和间作中。基于现实需要和发展趋势,今后应重点关注:一是间轮作模型研究,作物模型是管理和降低种植体系气候风险的有效工具,可以在农田和一定区域尺度上量化间套作地上部产量优势及地下部资源分配利用情况,从而实现大范围的应用评估,减少气候变化风险。因此,应针对需要开发新的间套轮作模型。二是根冠信号传递研究,要深化间作体系中根系分泌物的释放及其作用机制、养分高效利用的根际动态过程,特别是地下部根际(土壤)微生物多样性及其功能的研究;研究参与间作或轮作条件下根冠互作调控的信号分子及其作用机制,为协调和平衡根冠关系提供理论依据;研究在全球气候变化大背景下,间作轮作体系中信号分子在“地上部互作系统”、“地下部互作系统”和“根冠互作系统”的作用及其机制,为设计适应气候变化农业生态系统提供依据和支持。三是种法配套机艺融合研究,筛选利用合适的作物类型或者品种组合可以强化作物之间的交流和协作,减少种间竞争作用。作物间轮作比单作的操作要复杂得多,必须实行机械化才能可持续发展。当前正在推广的玉米大豆带状复合种植的土地当量可以达到1.5以上,玉米单产与单作

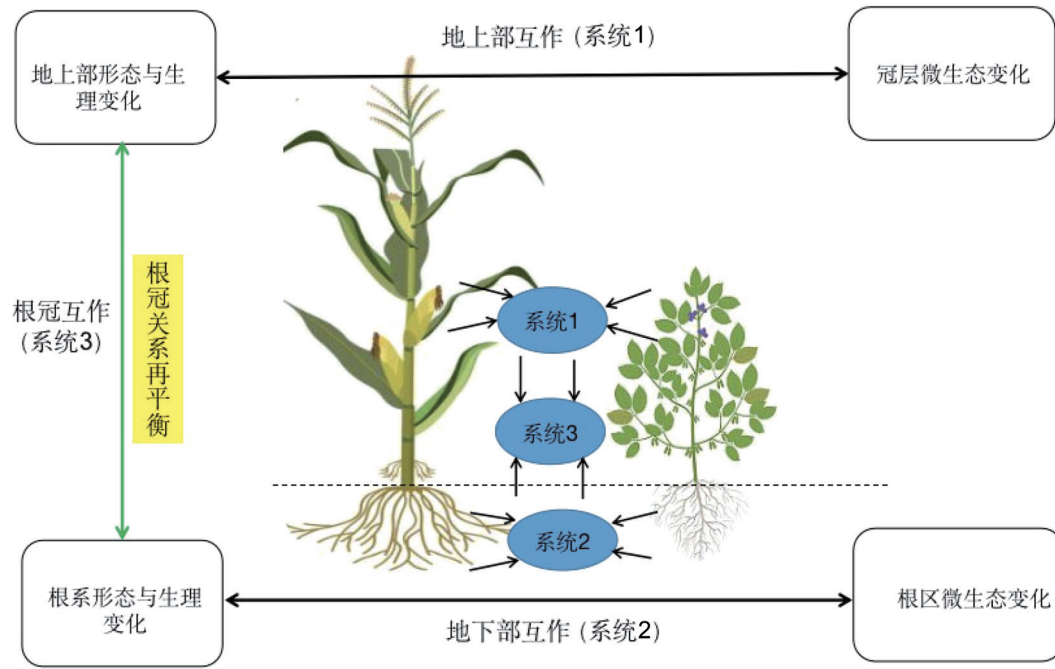


图3 间作和交替间作下作物根冠关系再平衡模式图

Fig. 3 Re-balancing model of crop root-shoot relationship under intercropping and alternate intercropping

相当, 多收一季大豆, 对于缓解粮油作物争地矛盾具有重要意义(Li等2020)。但在推广时必须因地制宜, 解决好种法配套、机艺融合的问题, 才能充分发挥这一技术的增产增效潜力。还要把智能化、数字化和地理空间信息技术等智慧农业技术引入到间作轮作的研究和实践中来, 促进间作和轮作技术的可持续发展。

总之, 间作和轮作通过影响根冠的生理生态及其根冠关系再平衡调控作物产量品质的形成, 换位间作是通过促进根冠关系再平衡实现增产增效的典型模式。在间作轮作系统内, 进一步研究揭示地上部和地下部互作对资源竞争交换的作用机制, 可以通过人工对复合群体结构以及结构走向进行主动调控, 利用间作作物存在时间和空间上的生态位差异以及各自对光热资源需求的特殊性, 深入挖掘作物轮作和间作在提高资源利用效率和作物生产力方面的潜力, 为作物生产的可持续发展提供新的理论和技术支持。

参考文献(References)

Angus JF, Kirkegaard JA, Hunt JR, et al (2015). Break crops

- and rotations for wheat. *Crop Pasture Sci*, 66: 523–552
- Archer DW, Liebig MA, Tanaka DL, et al (2018). Crop diversity effects on productivity and economics: a northern great plains case study. *Renew Agric Food Syst*, 35: 1–8
- Banik P, Sharma RC (2009). Yield and resource utilization efficiency in baby corn-legume-intercropping system in the eastern plateau of India. *J Sustain Agric*, 33 (4): 379–395
- Benitez MS, Ewing PM, Osborne SL, et al (2021). Rhizosphere microbial communities explain positive effects of diverse crop rotations on maize and soybean performance. *Soil Boil Biochem*, 159: 108309
- Chai Q, Nemecek T, Liang C, et al (2021). Integrated farming with intercropping increases food production while reducing environmental footprint. *Proc Natl Acad Sci USA*, 118 (38): e2106382118
- Chang HH, Su YB, Fan MP, et al (2022). Rhizospheric micro-ecological effects of corn and soybean intercropping in sloping farmland with red soil. *J Shanxi Agric Univ (Nat Sci Ed)*, 42 (2): 21–28 (in Chinese with English abstract)
- [常换换, 苏友波, 范茂攀等(2022). 红壤坡耕地玉米大豆间作的根际微生态效应. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 42 (2): 21–28]
- Chang Q, Wang J, Yu WD, et al (2016). Tempo-spatial characteristics and impact factors of radiation use efficiency of wheat-maize rotation system in Henan province. *Chin J Agro*, 37 (3): 316–325 (in Chinese with English abstract)

- [常清, 王靖, 余卫东等(2016). 河南省小麦-玉米轮作系统光能利用率时空分布及其变化原因分析. 中国农业气象, 37 (3): 316–325]
- Chen HJ, Si W, Wei D, et al (2018). Study on the effect of reducing fertilizer input and increasing efficiency of grain-soybean rotation technology: based on the rotation location experiment and the analysis of household survey in Northeast China. *Soybean Sci*, 37 (4): 545–550 (in Chinese with English abstract) [陈海江, 司伟, 魏丹 (2018). 粮豆轮作技术的“减肥增效”效应研究-基于东北地区轮作定位试验和农户调研分析. 大豆科学, 37 (4): 545–550]
- Chen XQ, Fan MP, Wang ZL, et al (2015). Effect of different planting patterns on soil and water conservation of sloping cropland in central Yunnan. *J Soil Water Conser*, 29 (4): 48–52, 65 (in Chinese with English abstract) [陈小强, 范茂攀, 王自林等(2015). 不同种植模式对云南省中部坡耕地水土保持的影响. 水土保持学报, 29 (4): 48–52, 65]
- Cheng YZ (2015). Effects of variety and field configuration on growth and yield of maize under maize/soybean intercropping system (dissertation). Nanjing: Nanjing Agric Univ (in Chinese with English abstract) [程玉柱(2015). 玉/豆间作下品种和田间配置对玉米生长和产量形成的影响(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Cheriere T, Lorin M, Corre-Hellou G (2020). Species choice and spatial arrangement in soybean-based intercropping: levers that drive yield and weed control. *Field Crop Res*, 256: 107963
- Chi BJ, Zhang YJ, Zhang DM, et al (2019). Wide-strip intercropping of cotton and peanut combined with strip rotation increases crop productivity and economic returns. *Field Crop Res*, 243: 107617
- Cui AH, Liu S, Huang GQ (2021). Microclimatic and photosynthetic characteristics of cotton field intercropping systems. *Hubei Agric Sci*, 60 (13): 18–25 (in Chinese with English abstract) [崔爱花, 刘帅, 黄国勤(2021). 棉田间作系统的农田小气候特征及光合特性. 湖北农业科学, 60 (13): 18–25]
- Dai JL, Dong HZ (2011). Stem girdling influences concentrations of endogenous cytokinins and abscisic acid in relation to leaf senescence in cotton. *Acta Physiol Plant*, 33: 1697–1705
- Dong HZ, Niu YH, Li WJ, et al (2008). Effects of cotton rootstock on endogenous cytokinins and abscisic acid in xylem sap and leaves in relation to leaf senescence. *J Exp Bot*, 59 (6): 1295–1304
- Dong Y, Dong K, Tang L, et al (2013). Relationship between rhizosphere microbial community functional diversity and faba bean fusarium wilt occurrence in wheat and faba bean intercropping system. *Acta Ecol Sin*, 33 (23): 7445–7454 (in Chinese with English abstract) [董艳, 董坤, 汤利等(2013). 小麦蚕豆间作对蚕豆根际微生物群落功能多样性的影响及其与蚕豆枯萎病发生的关系. 生态学报, 33 (23): 7445–7454]
- Fan YF, Liu QL, Wang R, et al (2017). Effects of shading on growth, photosynthetic fluorescence characteristics and yield of soybean in maize-soybean intercropping systems. *J Nuclear Agric Sci*, 31: 972–978 (in Chinese with English abstract) [范元芳, 刘沁林, 王锐等(2017). 玉米-大豆带状间作对大豆生长、光合荧光特性及产量的影响. 核农学报, 31: 972–978]
- Feng XM, Yang Y, Ren CZ, et al (2015). Effects of legumes intercropping with oat on photosynthesis characteristics of and grain yield. *Acta Agron Sin*, 41: 1426–1434 (in Chinese with English abstract) [冯晓敏, 杨永, 任长忠等(2015). 豆科-燕麦间作对作物光合特性及籽粒产量的影响. 作物学报, 41: 1426–1434]
- Gan Y, Hamel C, O'Donovan JT, et al (2015). Diversifying crop rotations with pulses enhances system productivity. *Sci Rep*, 5: 14625
- Han F, Guo R, Hussain S, et al (2023). Rotation of planting strips and reduction in nitrogen fertilizer application can reduce nitrogen loss and optimize its balance in maize-peanut intercropping. *Eur J Agron*, 143: 126707
- Harker KN, O'Donovan JT, Turkington TK, et al (2015). Canola rotation frequency impacts canola yield and associated pest species. *Plant Sci*, 95: 9–20
- Hou S, Wolinska KW, Hacquard S (2021). Microbiota-root-shoot-environment axis and stress tolerance in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 62: 102028
- Hu GB, Dong K, Dong Y, et al (2016). Effects of cultivars and intercropping on the rhizosphere microenvironment for alleviating the impact of continuous cropping of faba bean. *Acta Ecol Sin*, 36: 1010–1020 (in Chinese with English abstract) [胡国彬, 董坤, 董艳等(2016). 间作缓解蚕豆连作障碍的根际微生态效应. 生态学报, 36: 1010–1020]
- Huang Y, Wu Q, Deng ZY, et al (2020). Effects of root interaction on root growth, leaf photosynthetic characteristics and biomass of maize under two intercropping systems of maize and legumes. *J Sichuan Agric Univ*, 38: 513–519, 527 (in Chinese with English abstract) [黄莹, 吴强, 邓姝玥等(2020). 两种间作模式对玉米根系生长、叶片光合特性及生物量的影响. 四川农业大学学报, 38: 513–519, 527]
- Inal A, Gunes A, Zhang F, et al (2007). Peanut/maize intercropping induced changes in rhizosphere and nutrient concentrations in shoots. *Plant Physiol Bioch*, 45 (5): 350–356

- Jia SF, Dong ST, Wang KJ, et al (2007). Effects of weak light stress on grain yield and photosynthetic traits of maize. *Chin J Appl Ecol*, 18: 2456–2461 (in Chinese with English abstract) [贾士芳, 董树亭, 王空军等(2007). 弱光胁迫对玉米产量及光合特性的影响. *应用生态学报*, 18: 2456–2461]
- Jiao NY, Chen MC, Fu GF, et al (2007). Accumulation of photosynthetic substances and changes of leaf area index in maize intercropping complex population. *Crops*, 1: 34–35 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 陈明灿, 付国占等(2007). 玉米花生间作复合群体的光合物质积累与叶面积指数变化. *作物杂志*, 1: 34–35]
- Jiao NY, Li YH, Liu L, et al (2016). Effects of root barrier on photosynthetic characteristics and intercropping advantage of maize/peanut intercropping. *Plant Physiol J*, 52: 886–894 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 李亚辉, 刘领等(2016). 隔根对玉米//花生间作光合特性与间作优势的影响. *植物生理学报*, 52: 886–894]
- Jiao NY, Ning TY, Yang MK, et al (2013). Effects of maize//peanut intercropping on photosynthetic characters and yield forming of intercropped maize. *Acta Ecol Sin*, 33: 4324–4330 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 宁堂原, 杨萌珂等(2013). 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: 4324–4330]
- Li B, Wang Y, Zhang Z, et al (2012). Cotton shoot plays a major role in mediating senescence induced by potassium deficiency. *Plant Physiol*, 169: 327–335
- Li CJ, Hoffland E, Kuyper TW, et al (2020). Syndromes of production in intercropping impact yield gains. *Nat Plants*, 6: 653–660
- Li GY, Cong XJ, Li GQ, et al (2022). Effect of sowing date of foxtail millet on crop productivity in foxtail millet/peanut intercropping system. *J Nucl Agric Sci*, 36: 1008–1016 (in Chinese with English abstract) [李国瑜, 丛新军, 李国清等(2022). 谷子播期对谷子/花生间作系统生产力的影响. *核农学报*, 36: 1008–1016]
- Li XF, Wang ZG, Bao XG, et al (2021). Long-term increased grain yield and soil fertility from intercropping. *Nat Sustain*, 4: 943–950
- Li YJ, Gao ZY (2022). Effects of maize/alfalfa intercropping system and different fertilization methods on photosynthetic characteristics of maize. *J Northeast Normal Univ (Nat Sci Ed)*, 54: 119–125 (in Chinese with English abstract) [李艳君, 高英志(2022). 玉米/紫花苜蓿间作和不同施肥方式对玉米光合特性的影响. *东北师大学报(自然科学版)*, 54: 119–125]
- Li YY, Hu HS, Cheng X, et al (2011). Effects of interspecific interactions and nitrogen fertilization rates on above- and below- growth in faba bean/mazie intercropping system. *Acta Ecol Sin*, 31: 1617–1630 (in Chinese with English abstract) [李玉英, 胡汉升, 程序等(2011). 种间互作和施氮对蚕豆/玉米间作生态系统地上部和地下部生长的影响. *生态学报*, 31: 1617–1630]
- Li Z, Qin XY, Wang XG, et al (2010). Effect of intercropping with maize on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of soybean. *Soybean Sci*, 29: 808–811 (in Chinese with English abstract) [李植, 秦向阳, 王晓光等(2010). 大豆/玉米间作对大豆叶片光合特性和叶绿素荧光动力学参数的影响. *大豆科学*, 29: 808–811]
- Li Z, Wang HF, Wang YY, et al (2020). Impact of millet and soybean intercropping on their photosynthetic characteristics and yield. *J Agr Sci Tech*, 22 (6): 168–175 (in Chinese with English abstract) [李智, 王宏富, 王钰云等(2020). 谷子大豆间作对作物光合特性及产量的影响. *中国农业科技导报*, 22 (6): 168–175]
- Li ZX, Wang JW, Yang WT, et al (2010). Benefit of sweet corn/soybean intercropping in Guangdong province. *J Chin Eco-Agric*, 18: 627–631 (in Chinese with English abstract) [李志贤, 王建武, 杨文亭等(2010). 广东省甜玉米/大豆间作模式的效益分析. *中国生态农业学报*, 18: 627–631]
- Liang J, He Z, Shi W (2020). Cotton/mung bean intercropping improves crop productivity, water use efficiency, nitrogen uptake, and economic benefits in the arid area of Northwest China. *Agr Water Manage*, 240: 106277
- Liu B, Wei H, Kou YY, et al (2022). Effects of irrigation system on leaf water status and water use efficiency of melon/sunflower intercropping system. *Chin Agric Sci Bull*, 38 (2): 19–25 (in Chinese with English abstract) [刘斌, 魏慧, 寇燕燕等(2022). 灌溉制度对甜瓜/向日葵间作系统叶片水分状况和水分利用效率的影响. *中国农学通报*, 38 (2): 19–25]
- Liu C, Plaza-Bonilla D, Coulter JA, et al (2022). Diversifying crop rotations enhances agroecosystem services and resilience. *Adv Agron*, 173: 299–335
- Liu GC, Yang QL, Li L, et al (2008). Intercropping advantage and contribution of above- and below-ground interactions in wheat-maize intercropping. *J Plant Ecol (Chin Ver)*, 32: 477–484 (in Chinese with English abstract) [刘广才, 杨祁峰, 李隆等(2008). 小麦/玉米间作优势及地上部与地下部因素的相对贡献. *植物生态学报*, 32: 477–484]
- Liu J, Chen Y, Yuan YF, et al (2008). Effects of light, wind and air on population yield and ecological effects of maize and soybean intercropping. *Till Cult*, 2 (2): 13–15 (in Chinese with English abstract) [刘晶, 陈颖, 袁远峰等(2008). 光、风、气对玉米大豆间作群体产量及生态效应的影响. *耕作与栽培*, 2 (2): 13–15]
- Liu JX, Lu YG, Yuan HW, et al (2007). Studies on the efficient use of nutrients in maize/soybean intercropping. *J Mount Agric Bio*, 26: 105–109 (in Chinese with English abstract)

- abstract) [刘均霞, 陆引罡, 远红伟等(2007). 玉米/大豆间作条件下养分的高效利用机理. 山地农业生物学报, 26: 105–109]
- Liu K, Bandara M, Hamel C, et al (2020). Intensifying crop rotations with pulse crops enhances system productivity and soil organic carbon in semi-arid environments. *Field Crop Res*, 248: 107657
- Liu YJ, Ma K, Li Y, et al (2018). Effect of different intercropping cultivation patterns of potato on the structure and function of soil microorganism community. *J Nucl Agric Sci*, 32: 1186–1194 (in Chinese with English abstract) [刘亚军, 马琨, 李越等(2018). 马铃薯间作栽培对土壤微生物群落结构与功能的影响. 核农学报, 32: 1186–1194]
- Lü Y, Wu PT, Chen XL, et al (2014). Effect of above- and below-ground interactions on maize/soybean intercropping advantage. *Transact Chin Soc Agric Mach*, 45: 129–136, 142 (in Chinese with English abstract) [吕越, 吴普特, 陈小莉等(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: 129–136, 142]
- McDaniel MD, Tiemann LK, Grandy AS (2013). Does agricultural crop diversity enhance soil microbial biomass and organic matter dynamics? A meta-analysis. *Ecol Appl*, 24 (3): 560–570
- Pelech EA, Alexander BCS, Bernacchi CJ (2021). Photosynthesis, yield, energy balance, and water-use of intercropped maize and soybean. *Plant Direct*, 5 (12): e365
- Preissel S, Reckling M, Schläfke N, et al (2015). Magnitude and farm economic value of grain legume pre-crop benefits in Europe: a review. *Field Crop Res*, 175: 64–79
- Qiang S (2018). Study on canopy characteristics and nutrient accumulation of soybean under maize-soybean intercropping (dissertation). Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese with English abstract) [强森 (2018). 玉米大豆间作条件下大豆冠层特性和养分积累规律研究(学位论文). 沈阳: 沈阳农业大学]
- Qiao B (2016). The research of crops organic carbon sequestration and economic benefits under different rotation systems of Guanzhong Plain in Shanxi province (dissertation). Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [乔博(2016). 关中地区不同轮作制度农田作物有机碳吸收及经济效益研究(学位论文). 陕西杨凌: 西北农林科技大学]
- Qin XM, Pan HN, Xiao JX, et al (2022). Effects of phosphorus supply rates on phosphorus uptake and root growth in maize/soybean intercropping system. *Soil Fert Sci China*, (2): 116–122 (in Chinese with English abstract) [覃潇敏, 潘浩男, 肖靖秀等(2022). 玉米/大豆间作体系中供磷水平对玉米磷吸收及根系生长的影响. 中国土壤与肥料, (2): 116–122]
- Qin XM, Zheng Y, Tang L, et al (2015). Effects of maize potato intercropping on rhizosphere microbial community structure and diversity. *Acta Agron Sin*, 41: 919–928 (in Chinese with English abstract) [覃潇敏, 郑毅, 汤利等 (2015). 玉米与马铃薯间作对根际微生物群落结构和多样性的影响. 作物学报, 41: 919–928]
- Ren YY, Wang ZL, Wang XL, et al (2015). The effect and mechanism of intercropping pattern on yield and economic benefit on the Loess Plateau. *Acta Ecol Sin*, 35: 4168–4177 (in Chinese with English abstract) [任媛媛, 王志梁, 王小林等(2015). 黄土塬区玉米大豆不同间作方式对产量和经济收益的影响及其机制. 生态学报, 35: 4168–4177]
- Rusinamhodzi L, Murwira HK, Nyamangara J (2006). Cotton-cowpea intercropping and its N₂ fixation capacity improves yield of a subsequent maize crop under Zimbabwean rain-fed conditions. *Plant Soil*, 287 (1–2): 327–336
- Saha M, Das M, Sarkar A (2021). Distinct nature of soil organic carbon pools and indices under nineteen years of rice based crop diversification switched over from uncultivated land in eastern plateau region of India. *Soil Tillage Res*, 207: 104856
- Su BY, Chen SB, Li YG, et al (2013). Intercropping enhances the farmland ecosystem services. *Acta Ecol Sin*, 33 (14): 4505–4514 (in Chinese with English abstract) [苏本营, 陈圣宾, 李永庚等(2013). 间套作种植提升农田生态系统服务功能. 生态学报, 33 (14): 4505–4514]
- Tan MX, Gou F, Tjeerd JS, et al (2020). Dynamic process-based modelling of crop growth and competitive water extraction in relay strip intercropping: model development and application to wheat-maize intercropping. *Field Crops Res*, 246: 107613
- Ti JY, Zhang YQ, Yang HS, et al (2022). Research progress on effects of maize-soybean rotation on soil fertility and yield. *J Inner Mongolia Minzu University (Nat Sci Ed)*, 37 (2): 156–160 (in Chinese with English abstract) [提俊阳, 张玉芹, 杨恒山等(2022). 玉米-大豆轮作对土壤肥力及其产量影响的研究进展. 内蒙古民族大学学报(自然科学版), 37 (2): 156–160]
- Tian YX, Gao FJ, Cao PP (2020). Analysis on suitable model of summer maize/soybean intercropping in northwest Shandong province. *Soybean Sci*, 39 (4): 571–576 (in Chinese with English abstract) [田艺心, 高凤菊, 曹鹏鹏 (2020). 鲁西北地区夏玉米/大豆间作适宜模式分析. 大豆科学, 39 (4): 571–576]
- Venturi V, Keel C (2016). Signaling in the Rhizosphere. *Trends Plant Sci*, 21: 187
- Wan NX, Zheng SL, Zhou SM, et al (2016). Analysis of potato-maize rotation on rhizosphere soil nutrient and enzyme

- activity for potato. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 42 (1): 74–80 (in Chinese with English abstract) [万年鑫, 郑顺林, 周少猛等(2016). 薯玉轮作对马铃薯根区土壤养分及酶活效应分析. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 42 (1): 74–80]
- Wang L, Cutforth H, Lal R, et al (2018). ‘Decoupling’ land productivity and greenhouse gas footprints: a review. *Land Degr Dev*, 29: 4348–4361
- Wang MM, Zhu JF, Xu ZC, et al (2015). Effects of continuous cropping on soil microbial biomass of tobacco field and quality of flue-cured tobacco. *Acta Agric Jiangxi*, 12 (27): 50–54 (in Chinese with English abstract) [王蒙蒙, 朱金峰, 许自成等(2015). 烤烟连作土壤微生物数量及烤烟品质变化的比较. *江西农业学报*, 12 (27): 50–54]
- Wang W, Li MY, Gong DS, et al (2022). Water use of intercropped species: Maize-soybean, soybean-wheat and wheat-maize. *Agr Water Manage*, doi: 10.1016/j.agwat.2022.107690
- Wang Y, Yang WY, Zhang X, et al (2013). Effects of shading at different growth stages on different traits and yield of soybean. *Acta Agron Sin*, 39: 1871–1879 (in Chinese with English abstract) [王一, 杨文钰, 张霞等(2013). 不同生育时期遮阴对大豆形态性状和产量的影响. *作物学报*, 39: 1871–1879]
- Wang ZK, Wu PT, Zhao XN, et al (2015). A Review of light interception and utilization by intercropped canopies. *J Nat Resour*, 30 (6): 1057–1066 (in Chinese with English abstract) [王自奎, 吴普特, 赵西宁等(2015). 作物间套作群体光能截获和利用机理研究进展. *自然资源学报*, 30 (6): 1057–1066]
- Wu HJ, Yang GF, Sun J, et al (2015). The responses of soil structures and nutrients under different alfalfa-planting patterns. *Acta Agric Boreal-Sin*, 30 (5): 189–196 (in Chinese with English abstract) [武海杰, 杨国锋, 孙娟等(2015). 苜蓿不同种植模式下土壤结构及养分的响应. *华北农学报*, 30 (5): 189–196]
- Wu LK, Lin XM, Lin WX (2014). Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates. *Chin J Plant Ecol*, 38 (3): 298–310 (in Chinese with English abstract) [吴林坤, 林向民, 林文雄(2014). 根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望. *植物生态学报*, 38 (3): 298–310]
- Xi H, Zhang X, Qu Z, et al (2021). Effects of cotton-maize rotation on soil microbiome structure. *Mol Plant Pathol*, 22: 673–682
- Xie W, Zhang K, Wang XY, et al (2022). Peanut/cotton intercropping increases productivity and economic returns by regulating nutrient accumulation and soil microbial communities under both normal and saline soil conditions. *BMC Plant Biol*, 22: 121
- Yang DG, Wu Y, Song XL, et al (2019). Effects of crop rotation on soil fertility and growth and development of maize. *J Maize Sci*, 27 (4): 127–133 (in Chinese with English abstract) [杨德光, 吴玥, 宋秀丽等(2019). 轮作对土壤肥力及玉米生长发育的影响. *玉米科学*, 27 (4): 127–133]
- Yang F, Liu X, Li HT, et al (2021). Effects of peanut-cotton intercropping ratio on soil nutrient, crop yield and income. *Shandong Agric Sci*, 53 (8): 33–36 (in Chinese with English abstract) [杨菲, 刘霞, 李海涛等(2021). 不同花生棉花间作配比下的土壤养分、作物产量和收益研究. *山东农业科学*, 53 (8): 33–36]
- Yang X, Gao W, Zhang M, et al (2014). Reducing agricultural carbon footprint through diversified crop rotation systems in the North China Plain. *J Clean Prod*, 76: 131–139
- Yang Y, Zhang H, Gao LL, et al (2019). Study on soil moisture utilization in different rotation patterns of maize and soybean. *Anhui Agri Sci Bull*, 25 (24): 38–40 (in Chinese with English abstract) [杨扬, 张慧, 高莉莉等(2019). 玉米大豆不同轮作方式对水分利用和产量的影响. *安徽农学通报*, 25 (24): 38–40]
- Yong TW (2009). Analysis of the nitrogen uptake and utilization, rhizosphere micro-ecology in the wheat/maize/soybean relay-cropping system (dissertation). Chengdu: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [雍太文(2009). “麦/玉/豆”套作体系的氮素吸收利用特性及根际微生态效应研究(学位论文). 成都: 四川农业大学]
- Yu XB, Zhang MR, Wu HY, et al (2012). Agronomic characters and yield distribution of different shade tolerance soy-bean under monoculture and relay strip intercropping systems. *Soybean Sci*, 31: 757–761 (in Chinese with English abstract) [于晓波, 张明荣, 吴海英等(2012). 净套作下不同耐荫性大豆品种农艺性状及产量分布的研究. *大豆科学*, 31: 757–761]
- Yue Q, Wu SY, Zhang YF, et al (2022). Life cycle assessment on greenhouse effects and economic benefits for different paddy-upland crop rotations. *J Agro-Environ Sci*, 41: 1825–1835 (in Chinese with English abstract) [岳骞, 吴思远, 张岳芳等(2022). 不同水旱轮作模式全生命周期温室效应及经济效益评价. *农业环境科学学报*, 41: 1825–1835]
- Zhang BC, Zhou Y, Chen P, et al (2022). Maize-legume intercropping promote N uptake through changing the root spatial distribution, legume nodulation capacity, and soil N availability. *J Integ Agric*, 21 (6): 1755–1771
- Zhang EH, Hu H (1997). Studies on competition and compensation of the roots between spring wheat and spring corn on intercropping. *J Gansu Agric Univ*, 32 (4): 295–299 (in Chinese with English abstract) [张恩和, 胡华(1997). 小

- 麦玉米带田根系竞争和补偿效应研究. 甘肃农业大学学报, 32 (4): 295–299]
- Zhang FS, Li L, Sun JH (2001). Contribution of above- and below-ground interactions to intercropping. Netherlands: Springer, 978–979
- Zhang JW (2009). Soil microbial diversity analysis in cotton continuous fields under continuous and rotation cropping systems and screening of plant-growth promoting rhizobacteria strains (dissertation). Urumqi: Xinjiang Agricultural University (in Chinese with English abstract) [张静文(2009). 连作和轮作棉田土壤微生物多样性分析及PGPR菌株筛选(学位论文). 乌鲁木齐: 新疆农业大学]
- Zhang K, Wan YS, Liu FZ, et al (2021). Effects of different intercropping patterns of peanut and maize on canopy micro-environment and photosynthetic characteristics of peanut during pod-filling stage. Shandong Agric Sci, 53 (8): 28–32 (in Chinese with English abstract) [张昆, 万勇善, 刘凤珍等(2021). 不同玉米花生间作模式对饱果期花生冠层微环境及光合特性的影响. 山东农业科学, 53 (8): 28–32]
- Zhang LC, Tang L, Dong Y, et al (2016). Nitrogen absorption of crops affected by root interaction in maize and soybean intercropping. J Yunnan Agric Univ (Nat Sci), 31: 1111–1119 (in Chinese with English abstract) [张雷昌, 汤利, 董艳等(2016). 根系互作影响玉米大豆间作物氮吸收. 云南农业大学学报(自然科学), 31: 1111–1119]
- Zhang QY (2017). The Research of root-shoot interaction mechanism on cotton leaf senescence (dissertation). Beijing: China Agricultural University (in Chinese with English abstract) [张巧玉(2017). 棉花叶片衰老的根-冠互作机制研究(学位论文). 北京: 中国农业大学]
- Zhang XS, Lu J (2021). Research status of the interaction between plant root distribution and rhizosphere microecology. J Jilin For Sci Tech, 50 (6): 36–42 (in Chinese with English abstract) [张新生, 卢杰(2021). 植物根系分布与根际微生态互作研究现状. 吉林林业科技, 50 (6): 36–42]
- Zhang Y, Sun ZX, Su ZC, et al (2022). Root plasticity and interspecific complementarity improve yields and water use efficiency of maize/soybean intercropping in a water-limited condition. Field Crop Res, 282: 108523
- Zhao YJ (2020). Study on advantage of alfalfa/gramineae forage intercropping and mechanism of nitrogen efficiency and effect of soil microecologica (dissertation). Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese with English abstract) [赵雅姣(2020). 紫花苜蓿/禾本科牧草间作优势及其氮高效机理和土壤微生态效应研究(学位论文). 兰州: 甘肃农业大学]
- Zheng QU, Li YH, Xu WH, et al (2022). Different genotypes regulate the microbial community structure in the soybean rhizosphere. J Integr Agr, 2: 585–597
- Zheng YQ, Zhang LM, Yang JC, et al (2016). Effects of sugarcane and maize intercropping on sugarcane rhizosphere microbe metabolic function diversity. Chin J Eco-Agric, 24 (5): 618–627 (in Chinese with English abstract) [郑亚强, 张立敏, 杨进成等(2016). 甘蔗间作玉米对甘蔗根际微生物代谢功能多样性的影响. 中国生态农业学报, 24 (5): 618–627]
- Zhou Q, Wang LC, Xing Y, et al (2018). Effects of intercropping Chinese milk vetch on functional characteristics of soil microbial community in rape rhizosphere. Chin J Appl Ecol, 29 (3): 909–914 (in Chinese with English abstract) [周泉, 王龙昌, 邢毅等(2018). 间作紫云英下油菜根际土壤微生物群落功能特征. 应用生态学报, 29 (3): 909–914]
- Zou X, Wang YQ, Wang JX, et al (2021). Analysis of the effect of sorghum and peanut strip planting on the production of photosynthetic material. Liaoning Agric Sci, (3): 29–32 (in Chinese with English abstract) [邹询, 王艳秋, 王佳旭等(2021). 高粱-花生条带状种植群体光合物质生产效应分析. 辽宁农业科学, (3): 29–32]
- Zou XX, Liu Y, Huang MM, et al (2023). Rotational strip intercropping of maize and peanut enhances productivity by improving crop photosynthetic production and optimizing soil nutrients and bacterial communities. Field Crop Res, 291: 108770
- Zou XX, Shi PX, Zhang CJ, et al (2021). Rotational strip intercropping of maize and peanuts has multiple benefits for agricultural production in the northern agropastoral ecotone region of China. Eur J Agron, 129: 126304