

# 基于植株拓扑结构的生物量分配的玉米虚拟模型

宋有洪<sup>1</sup>, 郭 焱<sup>1\*</sup>, 李保国<sup>1</sup>, Philippe de Reffye<sup>2</sup>

(1. 中国农业大学资源与环境学院, 教育部植物-土壤相互作用重点实验室, 北京 100094; 2. 中国科学院自动化研究所中法联合实验室(LIAMA), 北京 100080)

**摘要:**依据植物结构-功能相互作用机理, 建立了能模拟玉米生长发育与形态结构建成的虚拟模型。该模型的重要部分为基于植株拓扑结构的生物量分配模块。叙述了该模块的构建原理, 以 2000 年田间试验数据提取了玉米的发育、生物量生产和生物量分配参数。模型模拟了 2001 年的玉米生长发育与生物量分配过程, 模拟结果与田间试验结果比较吻合。应用该模型模拟了 2001 年玉米不同生育阶段植株的生物量分配和各器官生物量积累动态。

**关键词:**玉米; 模型; 生物量分配; 形态结构; 虚拟植物

## Virtual maize model I. biomass partitioning based on plant topological structure

SONG You-Hong<sup>1</sup>, GUO Yan<sup>1\*</sup>, LI Bao-Guo<sup>1</sup>, Philippe de Reffye<sup>2</sup> (1. Key Laboratory of Plant-Soil Interactions, MOE, College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; 2. LIAMA, Institute of Automation, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(11): 2333~2341.

**Abstract:** Although there have been many models of maize growth, most of them have over-simplified the description of plant architecture. Not only is plant architecture a major attribute influencing maize eco-physiology function, it is also the interface between maize growth and environmental conditions. In order that maize growth and development be more accurately simulated, we present a maize model based on a feedback mechanism between plant architecture and physiological function. Here, we emphasize the method of biomass partitioning on the basis of plant topological structure.

Because maize is composed of metamers, and metamers comprise internodes, nodes and some affiliated organs (e. g. leaves), maize growth can be viewed as a process of the metamers' emergence and development. The time interval of emergence between two neighboring metamers is defined as the growth

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(39970428); 国家重点基础研究发展规划资助项目(G1999011709); 高等学校博士学科点专项科研基金资助项目(1999001009)

**收稿日期:**2003-01-13; **修订日期:**2003-09-02

**作者简介:**宋有洪(1974~), 男, 江西人, 博士生, 主要从事虚拟土壤-植物系统研究

\* 通信作者 Author for correspondence, E-mail: yan.guo@cau.edu.cn

**Foundation item:** National Natural Science Foundation of China (Grant No. 39970428), the National Key Fundamental Research Project (Grant No. G1999011709) and the Ph. D Special Foundation of High Education (Grant No. 1999001009)

**Received date:** 2003-01-13; **Accepted date:** 2003-09-02

**Biography:** SONG You-Hong, Ph. D. Main research interest: virtual soil-plant system

cycle (GC), and the metamer and growth cycles are the architectural and temporal scale for the model, respectively. The model predicts maize development based on a linear relationship between the increase of metamer numbers and the change of accumulative temperature. The model also estimates plant biomass yield on the basis of a linear relationship between the increase of net assimilate in aboveground part and the change of accumulative transpiration of the maize plant. For realizing the rational partition of newly produced biomass into individual organs of the plant, the model used sink strength  $P_o$  (o denoting blade, sheath, internode, ear and tassel) to express the matter acquisition ability of different type of organs. The model used an expansion rate function to express the variation of growth velocity for different type of organs. And, with the current matter demand of individual organs defined as the sink strength multiplied by the expansion rate, the biomass partitioning pattern was based on plant topological structure.

During the field experiment of maize growth conducted in 2000 and 2001, the fresh weight and geometric morphology of individual organs were measured. The development and biomass production parameters were obtained from experimental data of year 2000. Although the parameters for sink strength and expansion rate are difficult to be directly acquired from an experiment, they were estimated from the model that was developed based on the principle of non-linear least square and the experimental data. However, sink strengths extracted from the model are mean values spanning the growth process from seedling to a specific growth cycle. Hence, the biomass value for each cycle was used as a weighting factor in conjunction with the mean sink strength for every growth cycle to compute the real value of sink strength for each cycle. With these parameter values acquired from the data obtained in 2000, biomass partitioning to individual organs during 2001 was simulated using 2001 meteorological data. By comparing simulated results with experimental values obtained in 2001, the method of biomass partitioning was validated. The dynamics of biomass accumulation in individual organs during different growth stages in 2001 was successfully predicted.

This new method of biomass partitioning provides a realistic appraisal of matter allocation. With this quantitative analysis of biomass partitioning among the organs, a firm foundation has been established to enhance further research regarding maize growth and development at the organ level. It should be noted that the simulation of biomass yield was based on a linear relationship between the increase of the net assimilation in aboveground parts and the change of accumulative transpiration. Therefore, simulated biomass yields during some cycles deviate from reality, making biomass accumulation in some organs entirely too large or too small. Hence, further research is still needed to provide a more accurate biomass production model.

**Key words:** maize; model; biomass partitioning; architecture; virtual plant

文章编号:1000-0933(2003)11-2333-09 中图分类号:Q948 文献标识码:A

研究植物的形态结构对明确植物的生长发育规律有着重要意义。20世纪80年代以来发展起来的虚拟植物模型,基于从植物结构和形态测量数据提取的参数,能够精确地模拟植物的形态结构<sup>[1~4]</sup>。但由于这些模型不具有植物生理学机制,不能模拟植物生长随环境条件而改变的定量关系,在农业等领域应用时存在着很大的局限性<sup>[5]</sup>。

植物地上部的形态结构决定了叶的空间散布状态,从而通过影响植物的光截获而决定了植物的光合产量。而同化物在植物体内分配,使得植株已有器官继续生长,并产生新的器官,反过来又改变了植物的形态结构,植物的生长可以理解为是由一系列这样的过程构成<sup>[6]</sup>。若以这种植物结构-功能反馈机制构建模型,则模型将能够更准确地反映植物生长发育的内在规律<sup>[7]</sup>。

玉米是最重要的种植作物之一。其结构相对简单,因而也是被研究得最多的作物之一<sup>[8]</sup>。为解释植物

的生长机理,人们对同化物在植物体内的分配,如玉米干物质的分配已进行了大量研究<sup>[9,10]</sup>,这些工作主要是研究干物质在茎、叶和果穗等不同器官类型之间的分配,而不考虑同类型的不同器官个体之间的差别。如果基于上述的结构-功能反馈机制构建模型,则已有的这些同化物分配研究是不够的,因为模型需要考虑同化物向植株上每个器官的分配。

为此,本文构建的玉米虚拟模型在模拟任一阶段植株的生长时,基于植株当前的形态模拟其光合产量,依据积温模拟器官增加从而模拟植株拓扑结构的变化,并基于拓扑结构模拟同化物在植株各个器官(每个节间、叶片等)中的分配,从而实现植株体上各个位置器官的生物量分配与积累模拟。基于各个器官(如各个节间)的生物量与形态(如节间长度和直径)的关系,模型模拟该生长阶段植物形态的变化。从而使模型具有植物结构-功能反馈机制,能较精确地模拟玉米生长发育状况。本文重点为构建模型的植株生物量生产与分配模块,并以2000年玉米田间试验数据提取模型参数,通过对2001年的玉米田间试验与模型模拟结果比较,检验模型的有效性。

## 1 材料与方法

田间试验于2000~2001年在中国农业大学科学园进行。土壤类型为草甸褐土,土质为壤土。所用玉米品种为“农大108”,最大叶数为22。种植面积为200m<sup>2</sup>。为降低植株个体间的竞争,本试验的玉米种植行距和株距均为0.6m,其密度为该品种推荐种植密度的一半。施用磷酸二胺300kg/hm<sup>2</sup>作基肥,在播前整地时翻入土壤。在试验期间根据土壤含水量适时灌溉,保证植株生长不受干旱胁迫。经常进行田间除草,并及时除去由于种植间距较大而在植株上长出的分蘖。

植株测量从玉米苗期开始。2000年每周、2001年每2周随机取4棵植株带回实验室测定。测量每个节间的鲜重、长度和直径;每个叶片鲜重、叶面积、长度、最大宽度;每个叶鞘的鲜重、长度和展开宽度;若雌雄穗已长出则测定其鲜重。

鲜重称量使用精度为0.001g的电子天平。节间长度、叶鞘的长和宽用直尺测量(精度为0.1cm)。节间直径用电子数显卡尺测量(精度为0.001cm)。叶面积测量是先通过扫描仪以100dpi分辨率、256色模式扫描叶片,然后利用作者开发的软件对扫描图像进行像素点计数,从而计算出叶面积(误差低于1%)。气象数据来自试验地附近的气象站。

## 2 模型原理

### 2.1 植株拓扑结构的模拟

玉米地上部结构相对简单。茎秆为单一主茎,没有分枝(不考虑分蘖情况)。主茎由节间和节组成(在本模型中节被视为没有生物量与体积,只是相邻节间之间的分隔标记),每个节上着生一片叶。一般在茎秆中上部的节上着生雌穗,在最后一个节上长有雄穗。节间、节和着生在节上的侧生器官(叶,如有的话还包括着生在节上的雌穗或雄穗)构成一个节元(Metamer)。

在雄穗出现之前,玉米的生长是节元增加的过程。本模型以生长周期(Growth Cycle, GC)为模拟时间步长,并将相邻两个节元产生的时间间隔定义为一个生长周期。由于玉米的每个节元中叶片总是最先开始生长的,因此在试验中生长周期由相邻两个叶出现的时间间隔来确定。

温度是影响植物发育最主要的因子,积温被广泛用于植物发育速度预测<sup>[11,12]</sup>,本模型采用从出苗期开始的每日平均气温计算的积温预测玉米发育速度(基温为0°C)。图1为2000年试验的玉米节元数与积温的关系图,从图中可以看出,二者具有很好的线性相关关系。因此根据积温可以计算植株的节元数(同时也是植株的生长年龄),从而预测玉米生长过程中的拓扑结构变化。每个生长周期对应的实际时间一般为2~3d,随日气温高低而变化。

当雄穗出现后,玉米将不产生新的节元,即植株的拓扑结构不再改变。由于已产生的部分器官还将继续生长,模型仍依据此前已建立的节元数-积温关系,由积温计算的生长周期来表征其生长时间。

### 2.2 植株生物量生产的模拟

研究表明,对于某个特定品种的植物,在一定生态环境条件下,植物生产的生物量与累积蒸腾量成比例关系,即水分利用效率是一定的<sup>[13]</sup>。因此,如果已知植物的蒸腾量就能够计算出植物的生物量生产。本模

型根据每日气象数据,采用FAO推荐的Penman公式计算潜在蒸散(www.fao.org/docrep/X0490 E/x0490e00.htm#Contents),依据植株当前的形态(叶面积)计算出植物蒸腾量<sup>[14]</sup>,由植物蒸腾量和水分利用效率计算由积温确定的每个生长周期内的单棵植株生产的生物量,从而实现对植物生物量生产的模拟<sup>[15]</sup>。

植物器官的形态是与器官的鲜生物量紧密相关的,而生长中的植物器官的主要成分为水,且植物干物质与水分含量比例是相对稳定的(本文不考虑玉米成熟期的生长过程)。因此,可以通过由计算的植物蒸腾量与田间试验得到的植物生产的地上部鲜生物量计算出植物的水分利用效率。本模型使用的是2000年田间试验确定的植物水分利用效率。因此,模型依据植株每个生长周期的蒸腾量模拟出的是植株的每个生长周期生产的地上部净同化物(鲜重)。

### 2.3 基于植株拓扑结构的生物量分配

由于植物库之间的同化物分配比例主要是由库决定的,而源和运输途径并不是主要的控制因素<sup>[16,17]</sup>,因此本模型假定植株每个生长周期所生产的生物量先汇集于某一点,然后按器官汇强(Sink Strength) $P_o$ ( $o$ 分别对应叶片 $b$ 、叶鞘 $p$ 、节间 $e$ 、雌穗 $f$ 、雄穗 $m$ 等)分配到不同类型器官库中。汇强描述的是不同类型器官获取同化物的竞争能力,是一个相对量。在前面已提到模型模拟生物量生产时得到的是每个生长周期的植株地上部的生物量,因而模型只考虑在在地上部器官中的生物量分配。

研究表明,处于玉米植株某个位置的某个器官(如某个节间)从产生到完成生长需要几个生长周期的时间<sup>[18]</sup>,而在生长过程中其生长速率是变化的<sup>[19]</sup>。从生物量分配角度来说,该器官生长速率的变化原因是由于该器官获得生物量能力的变化,本模型使用扩展率(Expansion Rate)来表征这种变化,用符号 $f(t)$ 来表示,扩展率也反映了同类型但不同生长年龄的器官的生物量竞争能力。器官在充分扩展情况下,其扩展率 $f(t)$ 有如下特性:

$$0 \leq f(t) \leq 1, \quad \sum_{t=1}^T f(t) = 1 \quad (1)$$

式中, $t$ 为器官扩展时间(以生长周期数来表示), $T$ 为器官最大扩展时间。

由于不同类型器官的扩展率可能有很大的不同,需选用合适的数学模型才能实现多种曲线模式的表达,如二项式分布、贝塔分布等<sup>[7,20]</sup>。本文采用整数型贝塔分布来描述器官的扩展率,是因为它能表达更多的曲线模式。整数型贝塔分布概率密度函数 $p(t)$ 为:

$$p(t) = \left( \frac{t-0.5}{T} \right)^{a-1} \cdot \left( 1 - \frac{t-0.5}{T} \right)^{b-1} \cdot \left( \frac{1}{T} \right) \quad 0 < t \leq T \quad (2)$$

式中, $a, b, T$ 为参数,定义器官扩展率函数 $f_o(t)$ 如下:

$$f_o(t) = \frac{p(t)}{\sum_{t=1}^T p(t)} \quad (3)$$

从而 $f_o(t)$ 符合式(1)关系,这样可以用 $f_o(t)$ 表示器官扩展率。式(2)中概率密度函数有3个参数( $a, b, T$ ),定义 $p = \frac{a}{a+b}$ ,  $N = a+b$ ,这样如已知参数 $N, p, T$ 也可以确定扩展率函数。由于 $T$ 是器官最大扩展时间,对于某种类型的器官其扩展时间是一定的<sup>[18]</sup>,可以作为已知参数处理。而参数 $N$ 与 $p$ 是相互依赖的,如果固定 $N$ (如 $N=5$ ),那么又可以减少一个参数的确定。对于同类器官(如节间),本模型假设其有相同的扩展模式,在参数 $N, T$ 一定的情况下,只需确定 $p$ 就可以计算出参数 $a$ 和 $b$ ,从而确定该类型器官的扩展率 $f_o(t)$ 。

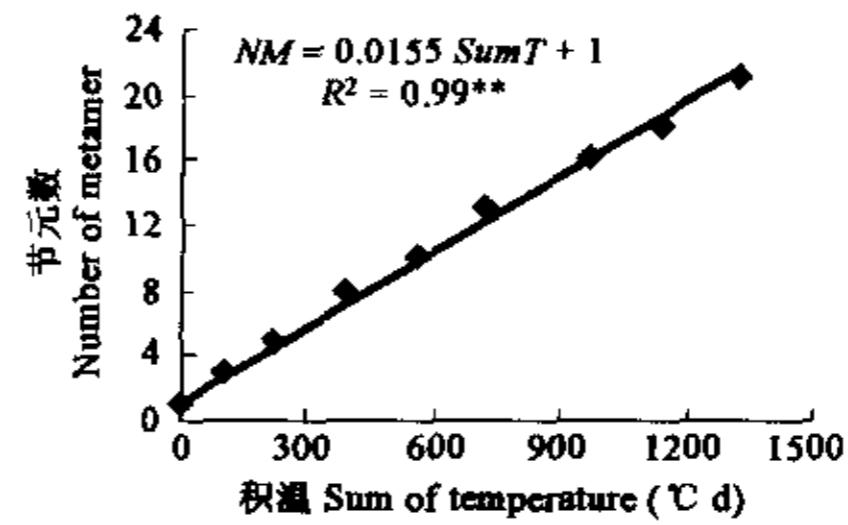


图1 玉米植株节元数与积温的关系(2000年)

Fig. 1 The relationship between number of metamers and sum of temperature(2000)

\*\* 为0.01水平上显著 Significant difference at 0.01 level

将器官汇强  $P_o$  与扩展率  $f_o(t)$  乘积定义为器官生物量需求,用来描述生长年龄为  $t$ GC 的某一器官对生物量的获取能力。这样第  $i$  个周期时第  $j$  个位置器官的生物量需求  $d_o(j,i)$  为:

$$d_o(j,i) = P_o(i) \cdot f_o(t) \tag{4}$$

其中,该器官的生长年龄为  $t=i-j+1$  个 GC。对于第  $i$  个生长周期,植株上所有器官生物量的需求累加构成总生物量需求  $D(i)$ ,即:

$$D(i) = \sum_{o=b,p,c,f,m} \sum_{j=1}^i d_o(j,i) \tag{5}$$

玉米为单轴连续生长的植物,新器官出现时间与其在拓扑结构中的位置序号一致。各个器官在第  $i$  个生长周期所获得的生物量可表示为:

$$\Delta q_o(j,i) = \frac{d_o(j,i)}{D(i)} \cdot Q(i) \quad 0 < j \leq i \tag{6}$$

式中, $Q(i)$  是第  $i$  个 GC 的生物产量。由于每个器官有其一定的生长时间,当器官完成其生长后(即生长年龄  $t$  大于该器官的最大扩展时间  $T$ ),其扩展率为零,因而分配给该器官的生物量也为零。

### 2.4 器官生物量的积累

生长了一定阶段后植株上的任一器官的生物量,是该器官在其生长过程中获得的生物量的总和。第  $i$  个 GC 时在位置  $j$  上的  $o$  类型器官的生物量积累为前  $i-1$  个 GC 积累的生物量与新分配的生物量之和:

$$q_o(j,i) = q_o(j,i-1) + \Delta q_o(j,i) \tag{7}$$

可以用矩阵将当前拓扑结构下的  $o$  类型各器官的生物量积累表示出来:

$$\begin{bmatrix} q_o(1,i) \\ q_o(2,i) \\ \vdots \\ q_o(i,i) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_o(1) \\ P_o(1) \\ \vdots \\ P_o(i) \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} \frac{f_o(1)}{D(1)} & \frac{f_o(2)}{D(2)} & \dots & \frac{f_o(i)}{D(i)} \\ 0 & \frac{f_o(1)}{D(2)} & \dots & \frac{f_o(i-1)}{D(i)} \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{f_o(1)}{D(i)} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} Q(1) \\ Q(2) \\ \vdots \\ Q(i) \end{bmatrix} \tag{8}$$

式中, $P_o(i)$  为第  $i$  个 GC 的器官汇强。这样,只要已知汇强参数  $P_o$ ,器官扩展率  $f_o(t)$ ,并能够计算出各个生长周期植株生产的生物量  $Q(i)$ ,模型就能够模拟任一生长阶段植株任一器官的生物量累积值。当玉米植株的生长周期大于最大节元数时(雄穗长出后),矩阵的列维数将保持不变。

## 3 结果与分析

### 3.1 模型参数的确定

由上可知,要实现基于植株拓扑结构的生物量分配模拟,首先需确定各类型器官的汇强和扩展率参数。这些参数不能从试验数据中直接求得,但可以应用基于最小二乘法原理开发的 Corner Fit 程序反求<sup>[20]</sup>。只要将基于植株拓扑结构测定的器官生物量和形态数据输入,CornerFit 就能反求出各类型器官汇强  $P_o$  和扩展率参数  $p_o$ 。2000-06-10~2000-07-29 每周取样对玉米植株进行了测定。测定时间分别对应于按

表 1 由 CornerFit 反求的玉米器官汇强和扩展率参数(2000 年)

Table 1 Organ sink strength and expansion rate parameters fitted by CornerFit(2000)

参数 Parameters	生长周期(GC)Growth cycle									
	7	10	13	16	19	22	25	28	31	
$\bar{P}_o$	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
$\bar{P}_p$	0.325	0.556	0.724	0.724	0.724	0.724	0.724	0.724	0.724	0.724
$\bar{P}_c$		0.000	0.326	1.172	1.864	1.880	1.880	1.880	1.880	1.880
$\bar{P}_f$		0.000	0.000	0.000	0.000	29.02	56.05	323.53	323.53	
$\bar{P}_m$		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	23.161	5.680	5.680	
$p_o$			0.580	0.580	0.590	0.600	0.670	0.650	0.620	
$p_f$						0.720	0.740	0.810	0.720	

积温计算的 7、10、13、16、19、22、25、28、31GC。将每次测定的 4 株植株的各项数据以位置对应进行平均,得到的目标文件输入 Corner Fit 反求参数。反求汇强参数时以叶片汇强  $P_b$  为 1,求出的其他类型器官汇强是与叶片比较的相对值。并设定叶片、叶鞘、节间、雌穗和雄穗的最大扩展时间  $T$  为 9、9、12、15、11 个 GC,  $N$  分别为 5、5、5、10 和 5。表 1 为根据各次试验数据反求出的器官汇强  $P$  和节间、雌穗扩展率参数  $p_e$ 、 $p_f$ 。而叶片、叶鞘和雄穗的扩展率系数分别为 0.45、0.5、0.5,在生长过程中保持不变。

将某一次的植株测量数据输入 CornerFit,所反求出的器官汇强实际上代表的是植株从出苗到测量时植株所经历各个生长周期的汇强平均值  $\bar{P}_o$ ,即:

$$\bar{P}_o(i) \cdot \sum_{j=1}^i Q(j) = \sum_{j=1}^i P_o(j) \cdot Q(j) \tag{9}$$

式中,  $i$  为当前生长周期,  $Q(j)$  为第  $j$  个生长周期的生物产量。将(9)式关系进一步扩充到每个周期,并以矩阵形式表示,即为:

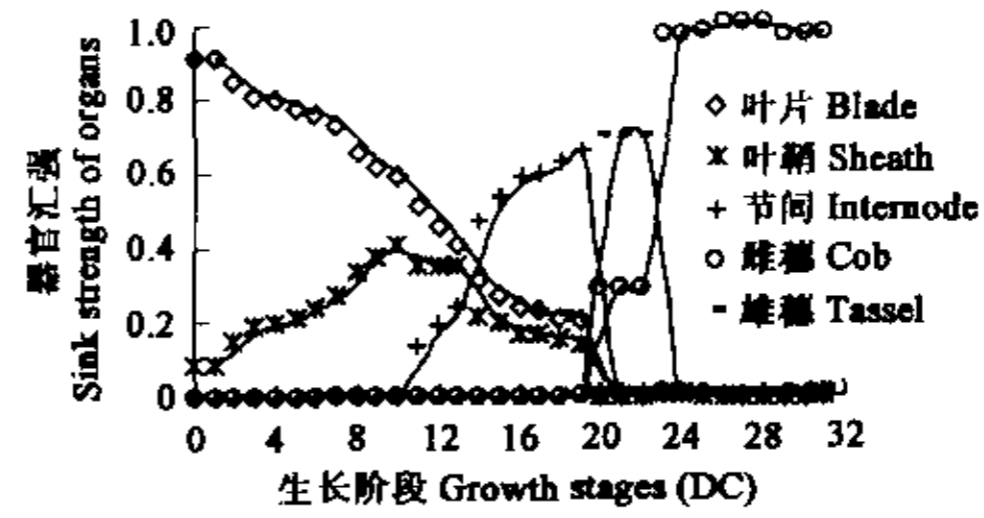


图 2 器官汇强随生长阶段的变化(2000 年)  
Fig. 2 Real values of sink strength of different organs varying with growth stages (2000)

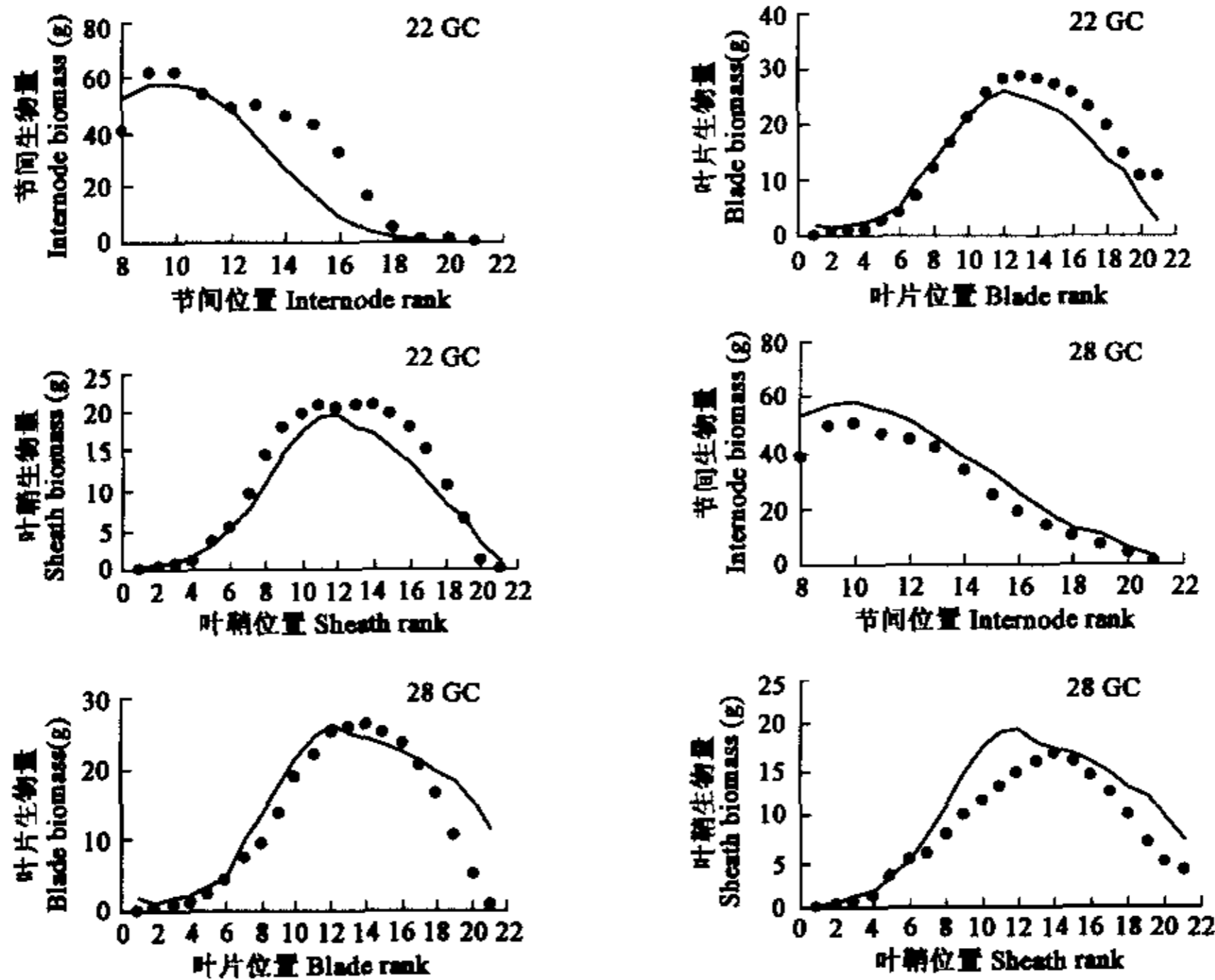


图 3 玉米不同生长阶段节间、叶片和叶鞘生物量的模拟(—)与试验结果(·)比较(2001 年)  
Fig. 3 Comparisons between simulated (—)and experimental result (·) of organs biomass during maize growth (2001)

$$\begin{bmatrix} \bar{P}(1) \\ \bar{P}(2) \\ \vdots \\ \bar{P}(n) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{Q(1)}{Q(1)} & 0 & \cdots & 0 \\ \frac{Q(1)}{\sum_{j=1}^2 Q(j)} & \frac{Q(2)}{\sum_{j=1}^2 Q(j)} & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ \frac{Q(1)}{\sum_{j=1}^n Q(j)} & \frac{Q(2)}{\sum_{j=1}^n Q(j)} & \cdots & \frac{Q(n)}{\sum_{j=1}^n Q(j)} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} P(1) \\ P(2) \\ \vdots \\ P(n) \end{bmatrix} \quad (10)$$

为获得每个生长周期器官汇强的实际值,先对表 1 中的器官汇强进行插值,求出每个生长周期的平均汇强  $\bar{P}_o(j)$  (1~31 个周期),对植株生物量同样处理得到每个周期植株生产的生物量  $Q(j)$ ,代入(10)式即可求出各生长周期各器官的实际汇强  $P_o(j)$ 。图 2 为求出的各生长周期器官汇强的实际值(已进行归一化处理,使每个生长周期各器官汇强之和为 1)。从图中可以看出,由于叶鞘、节间的延迟生长,在玉米生长初期生物量主要分配到叶片,之后叶片汇强逐渐降低,叶鞘汇强逐渐增加。当节间开始快速生长后,叶鞘汇强也降低,生物量主要分配到节间。当雌穗开始快速生长后,其他器官的汇强将变得很小,此时玉米进入生殖生长阶段,雌穗成为生物量分配的主要的器官。

### 3.2 模型的检验

根据 2000 年田间试验确定的玉米植株地上部净同化物累积量-累积蒸腾量关系、植株节元数-积温关系,反求的器官汇强和扩展率参数,模型依据 2001 年的气象数据模拟了玉米植株各生长周期的生物量生产、拓扑结构(当前生长周期的器官数量),实现了对器官的生物量分配与积累的模拟。图 3 为 2001 年玉米第 22 和 28GC 的各节间、叶片和叶鞘生物量的模拟值与试验测定值的比较。从图可以看出,模型模拟的节间、叶片和叶鞘的生物量累积值在第 22 GC 时略低于试验测定值,而在第 28GC 时则略高于试验测定值,但总体而言,模型的模拟结果较好地反映了玉米植株的生长规律。

### 3.3 植株器官生物量累积动态的模拟

由于本模型能够模拟每个生长周期向植株各个位置的不同器官分配的生物量,因而模型能够输出在玉米植株生长过程中地上部分各类型器官生物量的累积动态。图 4 所示为 2001 年玉米植株从出苗到 31GC 的生长过程中植株生产的总生物量和分配到叶片、叶鞘、节间、雌穗和雄穗的生物量累积量。从图中可以看出,在雌穗开始快速生长之前,叶片、叶鞘和节间是主要的库。从第 20GC 开始,雌穗开始进入快速生长阶段,此时植株上只有少数叶和节间未完成生长过程,因而只有少量同化物分配给它们,随着更多的叶和节间结束生长过程,植株分配到营养器官的同化物比例越来越少(在图 4 中表现为叶片、叶鞘和节间的同化物累积曲线逐渐变平),而雌穗成为最主要的库。

模型也能模拟生长在植株各个位置的器官的生长过程。图 5 给出了植株部分叶片、节间和叶鞘的生长过程模拟结果。从图可以看出,由于叶片的最大生长时间为 9GC,第 11 个叶片从第 11GC 开始生长,到第 20GC 时完成生长,此时第 12 叶片还要生长 1GC 才结束生长,而第 20 叶片则刚开始生长。在一个节元中叶片最先进入快速生长阶段,之后是叶鞘,而最后才是节间,反求出的器官扩展率曲线反映了这种规律。从模拟结果可以看出,第 11 节间尽管在第 11GC 开始生长,但由于扩展率函数的控制,在生长前期得到的生物量很少,从 14GC 才进入快速生长阶段,累积生物量明显增加。而第 11 个叶片在前 6GC 已基本完成生长过程,在余下的 3GC 生长时间里获得的生物量已很少。

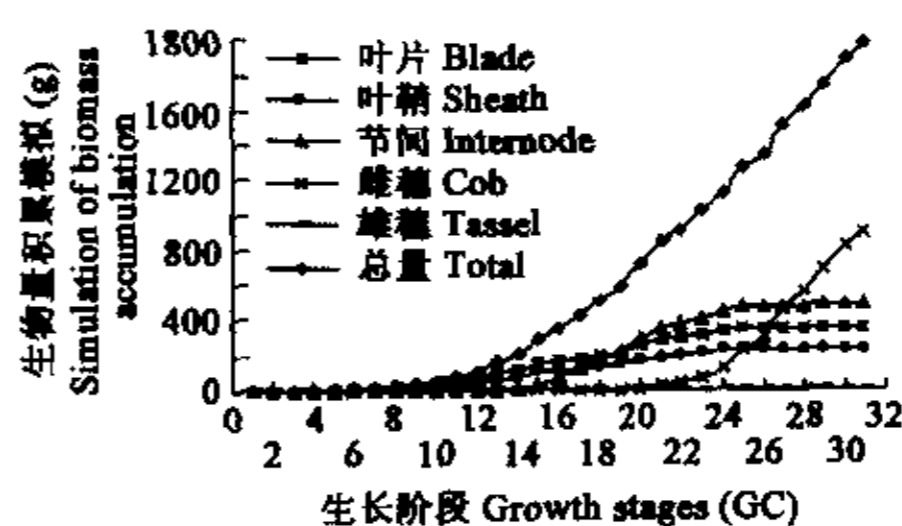


图 4 玉米植株各类型器官的生物量累积动态(2001 年)

Fig. 4 The biomass accumulation dynamics of maize plant organs(2001)

#### 4 结论与讨论

本文构建了基于玉米植株拓扑结构的生物量分配模型。基于2000年田间试验结果建立的玉米植株地上部净同化物累积量-累积蒸腾量关系、植株节元数-积温关系,以及反求的器官汇强和扩展率参数,模拟了2001年玉米不同生育阶段植株的生物量分配与器官生物量积累,模拟值与试验测定值比较吻合。

本文基于2000年的田间试验数据提取参数,通过模拟2001年玉米的生长来检验模型。而要使本模型应用于实际,还需要进行更多的田间试验,以检验参数的稳定性与变化范围。同时,为使本模型能够模拟不同环境条件下的玉米生长,还需要进行不同环境条件下的生长试验,建立参数与环境条件的定量关系。

另外,本文的工作主要是建立基于植株拓扑结构的生物量分配模型,模拟植株各个生长周期的生物量生产是基于田间试验结果建立的玉米植株地上部净同化物累积量与累积蒸腾量的统计关系,这样模拟出的生物量在一些生长周期会有一些的偏差。由于植株的器官生长过程要延续多个生长周期,生物量生产的模拟误差会使得器官的生物量出现总体偏大或偏小的现象,这在图3中有所体现。这需要建立更加精确的生物量生产模型予以解决。

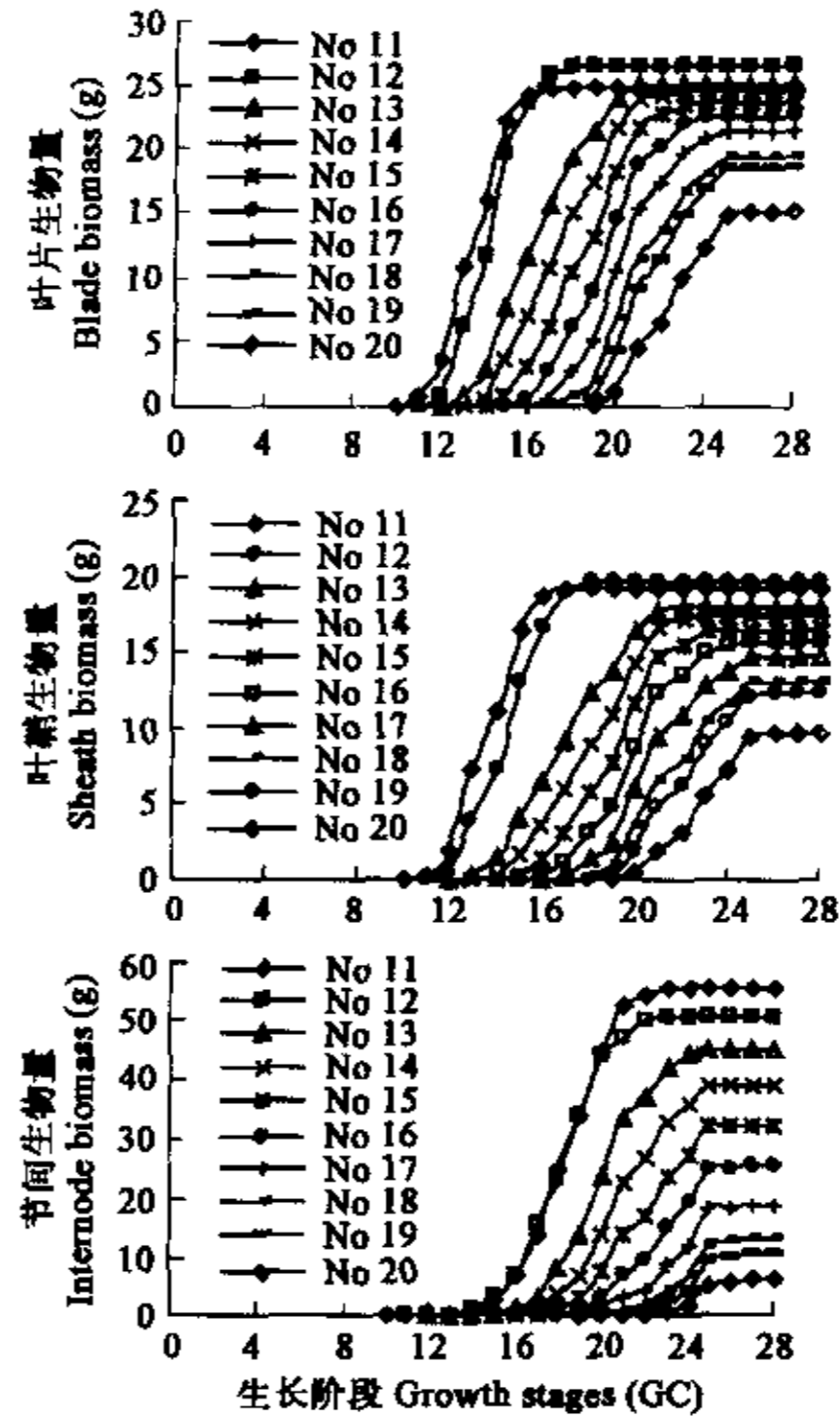


图5 单个器官生物量随生长阶段的变化(2001年)

Fig. 5 Dynamics of individual organs biomass accumulation(2001)

#### References:

- [1] Kurth W. Morphological models of plant growth: possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling*, 1994, 75/76: 299~308.
- [2] Prusinkiewicz P W, Remphrey W R, Davidson C G, et al. Modeling the architecture of expanding *Fraxinus pennsylvanica* shoots using L-systems. *Can. J. Bot.*, 1994, 72: 701~714.
- [3] de Reffye P and Houllier F. Modeling plant growth and architecture: some recent advances and applications to agronomy and forestry. *Current Science*, 1997, 73(11): 984~992.
- [4] Hu B G, Zhao X, Yan H P, et al. Plant growth modeling and visualization—review and perspective. *Acta Automatica Sinica*, 2001, 27(6): 816~835.
- [5] Guo Y and Li B G. New advances in virtual plant research. *Chinese Science Bulletin*, 2001, 46(11): 888~894.
- [6] Room P M, Hanan J S and Prusinkiewicz P. Virtual plants: New perspectives for ecologists, pathologists and agricultural scientists. *Trends in Plant Science*, 1996, 1(1), 33~38.
- [7] de Reffye P, Blaise F, Chemouny S, et al. Calibration of a hydraulic architecture-based growth model on the architecture of cotton plants. *Agronomie*, 1999, 19: 265~280.
- [8] Fournier C and Andrieu B. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Annals of Botany*, 1998, 81: 233~250.
- [9] Grant R F. Simulation of carbon assimilation and partitioning in maize. *Agronomy Journal*, 1989, 81: 563~571.
- [10] Zhang Y S, Yu Zh R, Driessen P M. Experimental study of assimilate production, partitioning and translocation among plant organs in summer maize (*Zea mays*) under various environmental and management conditions. *Acta*



- Agronomica Sinica*, 2002, **28**(1):104~109.
- [11] Grant R F. Simulation of maize phenology. *Agronomy Journal*, 1989, **81**:451~457.
- [12] Hodges T and David W E. Leaf emergence and leaf duration related to thermal time calculation in Ceres-Maize. *Agronomy Journal*, 1992, **84**:724~730.
- [13] Howell T A and Musick J T. Relationship of dry matter production of field crops to water consumption. Les besoins en eau des cultures, Conference International. Paris, 1984. 247~269.
- [14] Jones C A and Kiniry J R. *CERES-Maize: A simulation model of maize growth and development*. Texas A&M University Press, 1986.
- [15] Clausnitzer V and Hopmans J W. Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant and Soil*, 1994, **164**: 299~314.
- [16] Marcelis L F M. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany*, 1996, **47**: 1281~1291.
- [17] Farrar J F. Sinks-intergral parts of a whole plant. *Journal of Experimental Botany*, 1996, **47**: 1273~1279.
- [18] Robertson M J. Relationships between internode elongation, plant height and leaf appearance. *Field Crops Research*, 1994, **38**:135~145.
- [19] Morrison T A, Kessler J R and Buxton D R. Maize internode elongation patterns. *Crop Science*, 1994, **34**:1055~1060.
- [20] Zhan Zh G, Wang Y M, de Reffye P, et al. Morphological architecture-based growth model of winter wheat. *Transactions of the CSAE*, 2001, **17**(5):6~10.

#### 参考文献:

- [4] 胡包钢,赵星,严红平,等. 植物生长建模与可视化——回顾与展望. *自动化学报*, 2001, **27**(6):816~835.
- [10] 张银锁,宇振荣, Driessen P M. 环境条件和栽培管理对夏玉米干物质积累、分配及转移的试验研究. *作物学报*, 2002, **28**(1):104~109.
- [20] 展志岗,王一鸣, de Reffye P, 等. 冬小麦植株生长的形态构造模型研究. *农业工程学报*, 2001, **17**(5):6~10.