

基于器官生物量构建植株形态的玉米虚拟模型

宋有洪¹, 郭 焱^{1*}, 李保国¹, Philippe de Reffye²

(1. 中国农业大学资源与环境学院农业部土壤和水重点实验室, 北京 100094; 2. 中国科学院自动化研究所中法联合试验室(LIAMA), 北京 100080)

摘要:探讨了基于玉米器官生物量模拟其形态的方法,并应用 2000 年田间试验数据提取了玉米节间、叶鞘和叶片的形态构建参数。基于玉米虚拟模型生物量分配模块模拟的器官生物量积累和建立的形态构建方法与提取的参数,模拟了 2001 年玉米不同生长阶段的器官形态,模拟结果与田间试验数据吻合较好。应用本模型实现了玉米生长过程中植株各个器官形态变化以及植株高度、叶面积动态的模拟,并实现了植株形态的可视化。

关键词:玉米;模型;形态结构;可视化;虚拟植物

Virtual maize model I. plant morphological constructing based on organ biomass accumulation

SONG You-Hong¹, GUO Yan^{1*}, LI Bao-Guo¹, Philippe de Reffye² (1. *Key Laboratory of Soil and Water, MOA, 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(12): 2579~2586.

Abstract: Maize plant morphology directly influences its eco-physiological function (e. g. biomass production). With the morphology of organs changing as newly produced biomass is allocated into the organs, the maize eco-physiological function is continually modified during each new stage of plant growth and development. In order that maize growth and development be more accurately simulated, we present a maize model which integrates plant architecture and physiological function. We emphasize the development of organ morphology as biomass is accumulated.

Maize stem is composed of many internodes and nodes, with one leaf comprised of a blade and sheath attached to each node. Here we assume that the internode is a cylinder having a geometric morphology denoted by its length and diameter. The blade geometric morphology is denoted by its surface, length and maximal width. The sheath is a cuboid having a geometric morphology denoted by its length and unfolded

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39970428);国家“863”计划资助项目(2001AA245021);农业部引进国际先进农业科学技术资助项目(201069)

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。

* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: yan.guo@cau. edu. cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 39970428); 863 Project(No. 2001AA245021); the International Advanced Agriculture Science and Technology Project Introduced into by the Ministry of Agriculture (No. 201069)

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

Biography: SONG You-Hong, Ph. D., main research field: soil-plant system modeling.

width. From experimental observations, the plant morphology development is derived using a power function relationship between internode length and its cross-sectional area, blade length and its fresh weight, and sheath unfolded width and its fresh weight.

During the field experiment of maize growth conducted in 2000 and 2001, the fresh weight and geometric morphology of individual organs were measured. Internode and leaf morphological parameters were obtained using the data of year 2000 in the morphology development model described above. With a new method of biomass partitioning based on plant topological structure, biomass accumulation of individual organs during maize growth in 2001 was simulated. These biomass simulations and the morphological parameters were used to simulate geometric morphology of maize organs in 2001. By comparing simulated results with experimental values obtained in 2001, the method of morphology development was validated.

Geometric morphology changes of individual internodes, blade and sheath of growing maize plants were successfully simulated with the model. After the geometric morphology of individual organs was simulated, plant height and leaf area dynamics were easily calculated. And finally, visualization of an entire maize plant was achieved based on morphological simulation of its organs.

With this new method of morphological development providing realistic simulations of the geometric morphology of individual organs during maize growth, a firm foundation has been established to enhance further research regarding feedback mechanisms of architecture and function interactions. It should be noted that only the geometric morphology of organs was taken into account in the model, while excluding the spatial distribution characteristics of organs such as leaf orientation, which will limit the accurate simulation of plant architecture influencing eco-physiological function, it needs to be solved in the future research.

Key words: maize; model; morphological architecture; visualization; virtual plant

文章编号:1000-0933(2003)12-2579-08 中图分类号:S718 文献标识码:A

作物冠层的形态结构对物质(如 CO_2 、水汽)、能量(如光)流在农田生态系统中的传输与分布具有重要影响^[1,2],因而对植物形态结构的研究受到广泛的关注。自 20 世纪 80 年代发展起来的虚拟植物研究,建立了系统的植物形态结构测量、描述与模拟方法,所模拟的植物能精确反映植物的形态结构规律^[3~7]。但这些模型是纯形态结构模型,不具有植物生理学机制,因而在农业等领域应用具有明显的缺陷^[8]。

若基于植物结构-功能反馈机制构建模型,即依据当前植株的形态结构模拟植株生物量生产与基于植株拓扑结构的生物量分配,得到植株各个位置上器官的生物量;通过器官生物量-形态关系,实现各个器官的形态构建。之后根据植株更新后的形态结构模拟植株下一阶段的生物量生产与分配,从而在模型中实现植株结构-功能的并行模拟^[9~11]。以这种机制构建的模型,将能更合理的反映植物的生长机理,使模型更准确地模拟植物的生长发育过程。

玉米是主要的种植作物之一。其形态结构相对简单,因而也是研究得最多的作物之一,建立的玉米模型已能够模拟出玉米的形态结构^[12]。但已有的模型是基于统计规律建立的,模型并不具备明晰的植物生长机理。为此,基于植物结构-功能反馈机制,构建了玉米虚拟模型。在本模型的生物量生产与分配模块中实现了生物量在各器官之间的分配以及器官的生物量积累过程模拟,如何通过器官生物量构建器官形态则是本文的研究内容。本文将基于试验观测提出器官形态构建方法,并根据 2000 年试验数据提取器官形态构建参数。基于这些参数,并依据模型模拟的 2001 年玉米器官的生物量积累,模拟 2001 年玉米生长过程中器官的形态变化过程。

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 200m²。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 300 kg/hm² 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;每个叶片的鲜重、叶面积、长度、最大宽度;每个叶鞘的鲜重、长度和展开宽度;若雌雄穗已长出则分别测定其鲜重。

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%)。

2 器官形态构建原理

在不考虑分蘖的情况下,玉米地上部只有单一主茎。茎由节间和节组成,节上长有叶(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线)。在生长后期,茎中上部的节上还生长有雌穗,顶部长有雄穗。本文只探讨玉米地上部茎和叶形态的构建方法。

2.1 节间形态的构建方法

玉米茎的伸长除以顶端生长方式进行外,还有居间生长。玉米依靠节间的居间分生组织伸长而使玉米增高。玉米茎的维管束没有形成层,它借助增粗分生组织进行初生增粗生长。“农大 108”茎基部的 1~7 个节间非常短,且位于地下。本文只研究第 7 个节位以上的节间形态构建。

玉米植株茎上不同位置的节间其伸长模式不同^[13~15],所以针对不同位置的节间的形态构建要分别考虑。将节间近似看成圆柱体,则节间体积 V_e 可表示如下:

$$V_e(j,i) = \frac{q_e(j,i)}{\rho_e(j,i)} = l_e(j,i) \cdot s_e(j,i) \quad (1)$$

式中, j 为节间位置, i 为生长周期(Growth Cycle, GC), $q_e(j,i)$ 、 $\rho_e(j,i)$ 、 $l_e(j,i)$ 、 $s_e(j,i)$ 分别为第 j 个节间第 i 个生长周期时的生物量积累、密度、长度和横截面积。

由于玉米节间的居间生长和初生增粗生长,使得节间在伸长过程中其长度和横截面积均在改变,依据试验观测,对其可建立如下关系:

$$l_e(j,i) = k_e \cdot s_e(j,i)^\alpha \quad (2)$$

式中, k_e 、 α 为拟合系数(不同位置节间的 k_e 、 α 值可能不同)。若定义节间形态系数 β 和 b_e 如下:

$$\begin{cases} \beta = \frac{\alpha - 1}{\alpha + 1} \\ b_e = k_e^{1-\beta} \end{cases} \quad (3)$$

结合(1)、(2)、(3)式,则可计算出第 j 节间在第 i 生长周期的长度和横截面积:

$$\begin{cases} l_e(j,i) = \sqrt{b_e} \cdot \left(\frac{q_e(j,i)}{\rho_e(j,i)} \right)^{\frac{1+\beta}{2}} \\ s_e(j,i) = \sqrt{\frac{1}{b_e}} \cdot \left(\frac{q_e(j,i)}{\rho_e(j,i)} \right)^{\frac{1-\beta}{2}} \end{cases} \quad (4)$$

这样,若已知节间形态系数 β 、 b_e 和密度 ρ_e ,只要知道某个节间的生物量,就能够计算出该节间的长度和横截面积(直径)。从而依据该节间的生物量积累过程模拟出该节间的形态变化过程。节间形态系数 β 变化范围在 $[-1, 1]$ 之间, b_e 受 β 变化影响。若 β 取某些特殊值时,则节间的形态描述可进一步简化:

当 $\beta=0$ 时,节间在生长过程中长度与横截面积比为常数,即节间长度与横截面积的增长速度一致。

当 $\beta=1$ 时,节间在生长过程中长度与其生物量成正比例变化,横截面积保持不变。

当 $\beta=-1$ 时,节间在生长过程中横截面积与生物量成正比例变化,长度保持不变。

2.2 叶形态的构建方法

叶形态的构建包括叶片和叶鞘的形态构建两部分。叶片是光合作用的主要器官,叶片形态直接关系到冠层光截获效率;叶鞘包裹在节间外面,主要起支持叶片作用。在第 i 生长周期时第 j 位置叶片的面积 S_b 可根据其生物量 q_b 求得:

$$s_b(j, i) = \frac{q_b(j, i)}{\epsilon_b} \quad (5)$$

式中, ϵ_b 为比叶重。试验数据表明,叶片长度 l_b 与其鲜重 q_b 关系可由下式表示:

$$l_b(j, i) = k_l \cdot q_b(j, i)^\gamma \quad (6)$$

式中, k_l, γ 为拟合系数。农学上常应用叶片长度与其最大宽度的积并乘以系数 λ 来计算叶片面积^[12], 因而在模拟出某个叶片的面积与长度后,叶片最大宽度 w_b 可表示为:

$$w_b(j, i) = \frac{s_b(j, i)}{\lambda \cdot l_b(j, i)} \quad (7)$$

因此,在模拟出某个生长周期时植株各叶片的生物量积累后,在已知参数 $\epsilon_b, k_l, \gamma, \lambda$ 时,就可以得到此刻植株各叶片的面积、长度和最大宽度。

设叶鞘展开后其面积为 s_p , 叶鞘展开面积可以利用其鲜重 q_p 求得:

$$s_p(j, i) = \frac{q_p(j, i)}{\epsilon_p} \quad (8)$$

式中, ϵ_p 为叶鞘鲜重与展开面积比。同时,叶鞘展开宽度 w_p 与其鲜重 q_p 可建立如下关系:

$$w_p(j, i) = \mu \cdot q_p(j, i)^\eta \quad (9)$$

式中, μ, η 为拟合系数。若假设叶鞘展开面为长方形,则在其面积与宽度已求出的情况下,叶鞘长度 l_p 可以得到:

$$l_p(j, i) = \frac{s_p(j, i)}{w_p(j, i)} \quad (10)$$

这样,在模拟出某个生长周期时植株各叶鞘的生物量后,在已知参数 ϵ_p, μ, η 时,就可以得到此刻植株各叶鞘的长度和宽度。

3 结果与分析

3.1 参数确定

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积温计算的 7、10、13、16、19、22、25、28、31 生长周期,本文基于这些试验数据提取节间和叶的形态构建参数。

为获得节间形态参数 b_c 和 β , 首先需基于各个节间在生长过程中的形态测量数据应用式(2)拟合出 k_c, α 。图 1 为第 14 节间的拟合结果。在求出各个节间的 k_c, α 后,根据式(3)就可求得各个节间的形态系数 b_c 和 β (图 2)。从图 2 可以看出,除第 8 个节间比较特殊外,其他节间的 β 均比较接近。而 b_c 则随节位上升而呈增长趋势,特别是后长出的几个节间的 β 值急剧上升,从式(4)可以看出这表明上部的节间相对而言要更加细长。不同位置节间的形态参数不同,所以模型在构建节间形态时,需根据其位置采用相应的 b_c 和 β 值。

从式(4)可以看出,节间密度也是节间形态模拟的重要影响因子。将测定的节间鲜重与由节间直径和长度计算的体积比较可得到节间的密度(图 3)。从图上可以看出,在 19GC 时,各个节间的密度都约为 $1\text{g}/\text{cm}^3$, 之后中部节间密度开始下降(22GC 时第 11~14 节间密度平均值约为 $0.8\text{g}/\text{cm}^3$), 而到后期上部节间密度均明显低于下部节间密度。28GC 时第 14 节间以上的平均密度仅为 $0.55\text{g}/\text{cm}^3$ 。因此,模型在模拟节间形态时根据

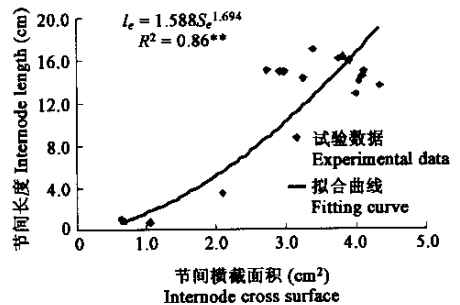


图 1 节间伸长过程中的长度与横截面积变化关系(第 14 节间)

Fig. 1 Relationship between internode length and cross section area during its elongation (14th internode)

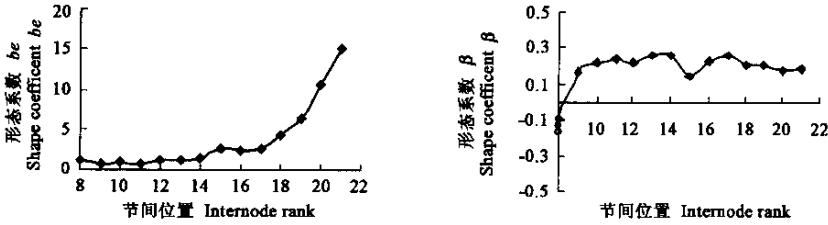


图 2 节间形态系数 b_e 和 β 随节位的变化

Fig. 2 Internode shape coefficient b_e and β varying with internode rank

植株的生长阶段使用了相应的节间密度。

将 2000 年试验测量的不同生育期不同叶位的完全展开叶的鲜重与其面积拟合分析,求得比叶重 ϵ_b 为 $0.0287\text{g}/\text{cm}^2$ (R^2 为 0.97^{**})。而对于不同生育期不同叶位的叶片长度与其鲜重以式(6)进行拟合(见图 4),求得系数 k_b 、 γ 分别为 20.74 和 0.4609 (R^2 为 0.92^{**})。将不同生育期不同叶位的叶面积与叶长和最大宽度乘积拟合分析,求出系数 λ 为 0.7233 (R^2 为 0.99^{**})。对不同生育期不同叶位的叶鞘鲜重与其展开面积进行拟合分析,求出拟合系数 ϵ_p 为 $0.083\text{g}/\text{cm}^2$ (R^2 为 0.85^{**})。对叶鞘展开宽度与其鲜重以式(9)进行拟合(见图 5),求得系数 μ 和 η 分别为 2.770 和 0.4642 (R^2 为 0.95^{**})。

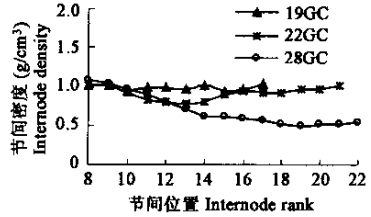


图 3 玉米节间的密度(2000 年)

Fig. 3 The density of maize internodes(2000)

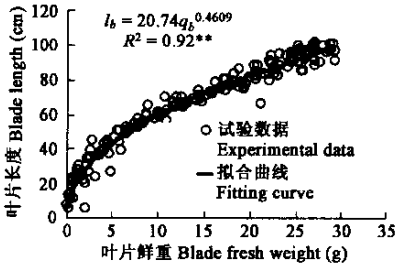


图 4 叶片长度与其鲜重关系(2000 年)

Fig. 4 Relationship between blade length and its fresh weight(2000)

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

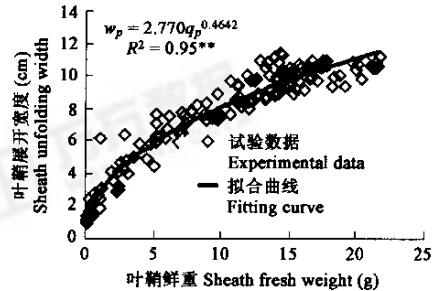
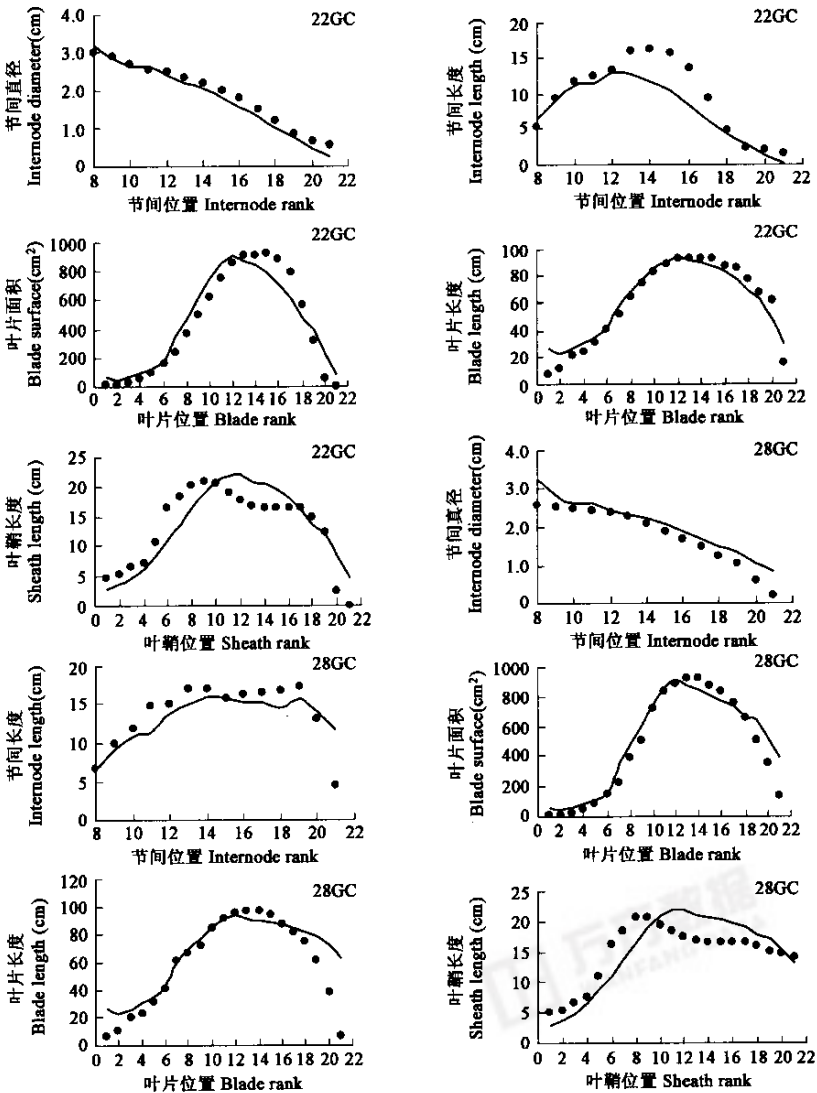


图 5 叶鞘展开宽度与其鲜重关系(2000)

Fig. 5 Relationship between sheath unfolding width and its fresh weight(2000)

3.2 模型的检验

为了检验模型对植株器官形态的模拟精度,将 2001 年的玉米生长过程的模拟结果与 2001 年的试验数据进行了比较。对于某个生长周期,模型首先在生物量生产与分配模块中模拟各节间、叶片和叶鞘等器官的生物量,然后在器官形态构建模块中依据本文建立的器官形态构建方法,模拟出各器官的形态。图 6 为第 22 和 28GC 的节间直径、长度、叶片面积、叶片长度和叶鞘长度的模拟值与实测值的比较。从图中可以看出,除第 22GC 的部分节间长度模拟值偏低、第 22 和 28GC 的叶鞘长度模拟值与实测值趋势有所偏差外,总的而言模拟结果与试验结果吻合较好,说明利用本文建立的形态构建方法实现基于器官生物量的器官形态构建是可行的。



— 模拟数据; ● 试验数据

图 6 玉米器官形态模拟结果与试验结果比较(2001 年)

Fig. 6 Comparisons between simulated and experimental results of maize organ geometric shape (2001)

3.3 植株器官形态变化过程的模拟

本模型是从器官尺度上模拟玉米的生长行为,因此模型能模拟玉米植株各个位置上的器官的形态变化过程。图 7 为植株第 11~第 20 叶片、节间和叶鞘生长过程中的长度变化。研究表明,在同一节元中叶片最先开始伸长,之后是叶鞘,之后才是节间^[13, 15]。从本模型的模拟结果可以看出模型很好地体现了这个规律。

植株高度对着生在茎上的叶的空间位置有很大影响,从而影响植株对光的截获效率;同时,植株高度也决定了雌穗的空间位置,从而影响雄穗的授粉成功率^[14]。而预测植株在生长过程中其高度的变化是困难的。Roberts 万方数据表明,基于植株各个节间和叶鞘的生长有可能更精确地模拟植株高度(植株上位置最

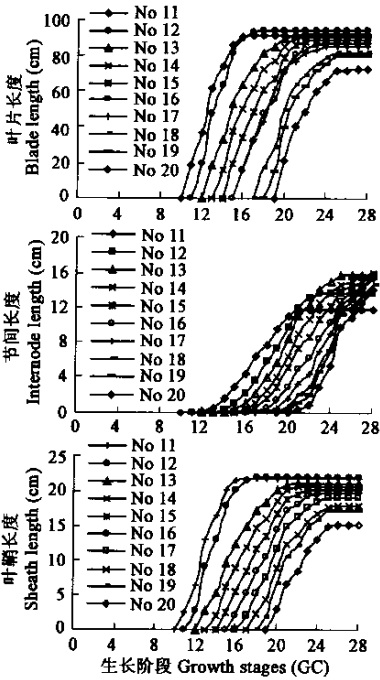


图 7 玉米植株不同位置上器官的几何形态动态模拟 (2001 年)

Fig. 7 Simulated dynamics of organs geometric shape simulation during maize growth (2001)

高的叶舌的高度^[13]。他同时指出,由于植株茎上各节间长度分布存在很大差异,由单个节间的生长模拟植株的高度有着很大困难。本模型通过模拟每个节间和叶鞘的生物量积累,并根据本文建立的形态建成方法,就能通过模拟每个节间和叶鞘长度实现玉米株高的模拟(图8)。同时,通过模拟每个叶片生长过程,也实现了玉米植株的叶面积动态变化的模拟(图9)。

3.4 植株形态的可视化

图10为模型模拟的2001年玉米生长30GC后的植株形态的可视化结果,可视化是依据模型对各个器官的形态模拟结果实现的。模型目前没有考虑植株各个位置叶片的方位角、叶曲线和叶形的差异,雌穗形态也没有考虑。对植株形态的模拟结果可视化,可方便研究人员检验、观察模拟结果。

4 结论与讨论

本文依据试验确立的器官生物量-形态关系,建立了器官形态构建模型,并根据2000年试验数据提取了玉米节间、叶片和叶鞘的形态构建参数。模型对2001年玉米的生长进行了模拟,依据模型生物量生产与分配模块模拟的2001年玉米植株各器官生物量分配与积累结果,在器官形态构建模块中实现了植株器

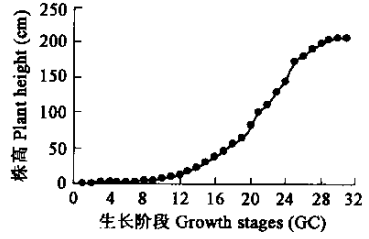


图 8 玉米植株高度的模拟(2001 年)

Fig. 8 Plant height simulation during maize growth (2001)

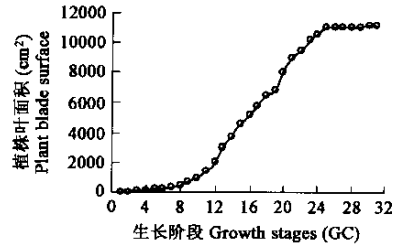


图 9 玉米叶面积动态的模拟(2001 年)

Fig. 9 Plant blade surface simulation during maize growth(2001)



图 10 玉米植株形态的可视化(30GC, 2001)

Fig. 10 The visualization of maize plant at 30GC (2001)

器官形态变化的模拟,模拟结果与试验结果吻合较好。应用本模型模拟了玉米生长过程中的各器官形态变化,模拟了植株株高和叶面积变化,并实现了植株形态的可视化。

本模型目前未考虑玉米植株器官的空间伸展特征。为使模型更准确地反映玉米植株的形态特征,首先需要玉米叶片的空间伸展状态进行进一步研究。通过应用三维数字化方法精确测定不同生育期玉米叶片的叶曲线和叶形的变化,采用适当的数学描述方法表征其变化过程,这样就能精确地模拟玉米叶片的空间伸展状况^[16]。模型在引入这些参数后,将能更准确的构建玉米植株的形态结构。

从试验结果分析可以看出,节间密度在植株生长过程中有着较大的变化。而从节间形态构建方法可以看出,节间密度的变化对节间形态构建具有较大的影响。由于节间伸长比较迅速,而田间试验是每周(或更长时间)取样,因而所获得数据不足以建立植株生长过程中节间密度的变化规律,使得在植株生长中期节间形态的模拟结果与试验结果有着一定的偏差,因而对节间密度的变化规律需要进一步研究。此外,在叶片完全展开之前只有叶尖部分为绿叶面积,而模型模拟的叶面积是通过该叶片生物量积累量与完全展开叶的比叶重计算的,因而存在一定的误差,该误差对下一阶段植株生物量生产的模拟会带来一定的影响,这都需要在今后进一步改进。

References:

- [1] Dautzat J and Eroty M N. Simulating light regime and intercrop yields in coconut based farming systems. *European Journal of Agronomy*, 1997, **7**: 63~74.
- [2] Chelle M and Andrieu B. The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecological Modelling*, 1998, **111**: 75~91.
- [3] Prusinkiewicz P, Lindenmayer A and Hanan J. Developmental models of herbaceous plants for computer imagery purposes. *Computer Graphics*, 1988, **22**(4): 141~150.
- [4] de Reffye P, Edelin C, Francon J, et al. Plant models faithful to botanical structure and development. *Computer Graphics*, 1988, **22**(4): 151~158.
- [5] Jaeger M and de Reffye P. Basic concepts of computer simulation of plant growth. *J. Biosci.*, 1992, **17**(3):275~291.
- [6] Room P M, Maillette L and Hanan J S. Module and metamer dynamics and virtual plants. *Adv. Ecol. Res.*, 1994,**25**: 105~157.
- [7] 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.
- [8] Guo Y and Li B G. New advances in virtual plant research. *Chinese Science Bulletin*,2001, **46**(11): 888~894.
- [9] 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.
- [10] Perttunen J, Sievänen R and Nikinmaa E. LIGNUM: a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling*, 1998, **108**: 189~198.
- [11] de Reffye P, Blaise F, Chemouny S, et al. Calibration of a hydraulic achitecture-based growth model of cotton plants. *Agronomie*, 1999,**19**:265~280.
- [12] Fournier C and Andrieu B. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Annals of Botany*, 1998, **81**:233~250.
- [13] Robertson M J. Relationships between internode elongation, plant height and leaf appearance in maize, *Field Crops Research*, 1994, **38**:135~145.
- [14] Morrison T A, Kessler J R and Buxton D R. Maize internode elongation patterns. *Crop Science*, 1994, **34**:1055~1060.
- [15] Fournier C and Andrieu B. Dynamics of the elongation of internode in maize(*Zea mays* L.): Analysis of phase of elongation and their relationships to phytomer development. *Annals of Botany*, 2000, **86**:551~563.
- [16] Guo Y and Li B G. Mathematical description and three-dimensional reconstruction of maize canopy. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, **10**(1):39~41.

参考文献:

- [16] 郭焱,李保国.玉米冠层的数学描述与三维重建研究.应用生态学报,1999,**10**(1):39~41.