

文章编号: 1005-0906(2005)02-0055-05

玉米冠层结构、光分布和光合作用研究综述

郭江^{1,2}, 肖凯², 郭新宇¹, 张凤路², 赵春江¹

(1. 国家农业信息化工程技术研究中心, 北京 100089; 2. 河北农业大学, 河北 保定 071001)

摘要: 玉米冠层结构的研究与光分布的研究相辅相成。叶片是玉米冠层结构中最主要的器官, 前人曾利用叶角分布来表示玉米的空间结构。对玉米冠层结构的描述也集中在叶曲线和叶形的描述上。三维重建技术给玉米冠层结构研究带来新的生机, 在此基础上, 利用投影 Z-Buffer 算法和 Turtle 模型也使冠层内光分布研究得到了发展, 弥补了指数模型应用假设的不足, 克服了 G 函数应用复杂和繁琐的缺点。这些研究为准确计算光合作用的研究打下了坚实的基础。玉米叶片空间结构和株型的差异使得光在冠层内的分布不同, 从而影响了光合作用。

关键词: 玉米; 冠层结构; 光分布; 光合作用

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Review on Maize Canopy Structure, Light Distributing and Canopy Photosynthesis

GUO Jiang^{1,2}, XIAO Kai², GUO Xin-yu¹, ZHANG Feng-lu², ZHAO Chun-jiang¹(1. *National Engineering Research Center for Information Technology in Agriculture, Beijing 100089, China;**2. Agriculture University of Hebei, Baoding 071001, China)*

Abstract: Studies on the structure of maize canopy and light distribution link to each other tightly. But the leaves are the most important apparatus in the structure of maize canopy. Forefathers ever took advantage of the leaf-angle distribution to express the structure of maize canopy in space. But the descriptions on the structure of maize canopy mainly centralized on the curvature and shape of maize leaf characterized. The technology of three-dimensional reconstruction has brought the new vital force to study the structure of maize canopy. Accordingly based on it, made using of projection Z-buffer arithmetic and the model of Turtle advanced the study of light distribution in maize canopy, which made up for hypothesis in applying the index model and overcame the shortcoming of complexity and fussiness in applying G-function. These researches offer a stable base for calculating photosynthesis exactly. The difference of leaves distribution in space or plant morphological patterns in maize make light distribution in maize canopy be different, thus it affects photosynthesis in maize.

Key words: Maize; Canopy structure; Light distribution; Canopy photosynthesis

玉米是我国第二大粮食作物, 并且具有增产潜力大的特点, 所以一直受到研究者的重视。玉米进行光合作用的主要器官是叶片, 可以认为玉米干物质积累绝大部分来自叶片^[1]。光合作用及其生产力的形成受玉米冠层结构的影响, 因为在一定环境条件下, 玉米光合作用产量取决于叶片吸收的光合有效辐射和叶片的光合特性, 而冠层内的辐射状况又表

现出空间上的异质性和时间上的动态特性。太阳辐射在玉米冠层中的分布除受太阳辐射变化影响外, 还受许多冠层结构等因素的影响, 如株型、叶面积指数、叶片的形状和大小、叶片方位角分布、叶片散射、吸收和反射、叶片空间分布的异质性等特性, 以及这些特性随玉米品种、生长发育阶段和种植密度的变化而变化。所以研究玉米冠层结构、冠层内光分布和光合作用之间的量化关系模拟计算是玉米生理生态学的一个热点和难点。

1 玉米冠层结构及其数学描述研究进展

收稿日期: 2004-07-26

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30030090)和北京市自然科学基金项目(4032011)资助

作者简介: 郭江(1978-), 男, 河北万全县人, 在读硕士。

E-mail: sldr23@sohu.com

郭新宇为本文通讯作者。Tel: 010-51503422

群体结构受作物自身遗传特性与生理生化过程的影响,同时也受人种植方式和环境状况的制约,二者的共同作用可形成各具特色的作物群体结构^[2]。玉米群体作为一个完整的光合作用、物质生产体系,其结构特点对功能的执行是至关重要的^[3]。对玉米冠层结构的研究大多都集中在群体结构的描述和与光分布相关的研究上。早在 1953 年, Monsi 和 Saeki 将 Beer-Lambert 均匀介质内光传输定律应用到植物冠层内光的分布中,假设叶片在冠层内均匀分布^[4],但在实际种植中,叶片的分布和假设是不相符的,因为在行播种植的玉米封垄以前叶片并不是随机的均匀分布。顺着这一思路,科研工作者尝试了不同角度的研究,有的对指数模型进行修订和改进,试图达到更准确的模拟结果。如在国外应用比较广泛的 SAIL (Scattering by Arbitrarily Inclined Leaves) 模型则是把水平分布较均匀的作物冠层沿垂直方向分成不同层次,假设每一层内叶片在水平方向上呈随机分布^[5]。这样处理虽然考虑了行间结构的差异性,但没考虑到群体内部如行内、株内或每层内的群体细节变化。为了更准确的模拟植株群体组分的非随机分布对光分布的影响, Ross^[6]在 20 世纪 70 年代建立了一套以叶方位角分布函数为特征的作物冠层结构分析和描述方法。叶方位角分布函数(即 G-函数)把植物的空间结构完全用叶片分布的角度来表达,使冠层内的叶片分布的描述得到细化,同时提出了许多有用的冠层分析方法和概念,在冠层结构研究上迈进了一大步。但在实际应用上存在同田间层切法一样的田间操作复杂和繁琐,取株时破坏性较大,并且仍然不能表达出叶片精确的三维空间属性,如位置、性状等。随着计算机应用领域的不断拓宽,人们开始利用绘图软件依据田间测量数据进行绘制玉米植株实体。如赵明^[3]依据层切法原理和仿“轨迹法”,采用植株调查和计算机绘图相结合编制了玉米结构绘图(MDSS),可直观的反映出玉米植株特征 4 种不同图形,并可进行群体结构的进一步分析。但在描述更精确的冠层结构就显得粗放了,也不能进行光在冠层内分布的扩展。随着数据采集手段的不断提高和计算机软硬件的飞速发展,郭焱^[7]利用空间数据采集系统和计算机可视化技术,实现了不同生育期玉米植株个体与群体结构的三维重建,可供研究人员从任意角度观察玉米群体,分析其空间结构特征。但在构建玉米植株时没有考虑叶缘的波动情况等细节,因此,在这方面的研究还有很大的空间。如使用空间坐标仪对植株群体全生育期进行定位监测,并实现动画显示,对我们研究作物群体结构将会更有裨益。

对玉米冠层结构的数学描述研究主要是叶片的数学描述。郭焱等^[8]采用 Lang 提出的原理开发了空间坐标仪,利用该仪器测定玉米冠层的空间坐标,以此提出了应用一般二次方程描述玉米叶曲线和叶形的数学方法,方程的系数由最小二乘回归方法得到,其中叶曲线系数由叶片主脉坐标决定,叶形系数由沿叶长方向叶宽测定值决定,从而使应用较少参数描述真实的玉米群体结构成为可能。另外,还实现了玉米冠层的计算机三维重建,为农业生态系统研究提供了新的手段^[8]。但该方法需要计算求解方程组,而且叶尖坐标不是最大的时候,不能很好的描述叶曲线。郑文刚等^[9]利用三次 B 样条曲线拟合克服了这一缺点,同时结合三角形曲面拟合,构造出了描述玉米叶片几何构型的数学模型,具有较高的拟合精度。

2 光分布及其模型研究进展

玉米冠层光合生产力的模拟研究是在光分布研究取得重大进展的情况下发展起来的,所以冠层内光的截获与分布是各种作物光合作用模型的中心变量。1953 年 Monsi 和 Saeki 最早将随机分布介质中的 Beer-Lambert 光传播定律应用到植物冠层内的光传输研究,假设作物冠层内叶片随机分布,按高度层切分成许多层,并测定每一层中的叶面积和光强,从实际测定和理论推导两个方面建立了光强对叶面积的依赖关系,说明光强随着光线的穿过冠层内深度的增加呈指数递减,穿过一定叶层的光通量为 $I_0 e^{-kL}$ ^[10],其中 I_0 为冠层以上的光通量, k 相当于 Beer-Lambert 定律中的消光系数, L 为光所穿过叶层的累积叶面积指数。随着研究的不断深入,人们对光在植物冠层中的分布状况的认识也越来越深刻。在实际中,叶片并不是均匀的分布在冠层内的,所以对基于作物冠层内叶片随机分布这一假设的光在冠层中的分布模式做了补充、修改^[11]。此后,基于植物冠层结构在时间和空间上的异质性,建立许多植物冠层光传输模型,特别是处理特定冠层结构的一些专门模型,例如, Allen^[12]建立有关作物的光传输模型; Acock 等^[13]有关叶片非随机空间分布的光传输模型; Norman 等^[14]有关作物和叶片规则排列的辐射模型; Grace^[15]关于不同植株冠层形状对辐射传输的影响研究。这些冠层中光传输模拟取得很大的进步,为冠层光合生产力的模拟计算奠定了基础,并广泛应用到各种作物^[16,17]的冠层光合生产力的模拟计算和产量预测中。Myneni 等^[18]对光在植物冠层中传输的数学描述作了详细的回顾和论述。为了更准确

的模拟植物群体组分的非随机分布对光分布的影响,基于叶方位角分布函数(G-函数)被建立并得到广泛的应用^[19,20]。以往的研究在空间上依然不能精确的表达具体位置的光分布状况。进入 90 年代后,随着 3D 数字化技术、计算机可视化和数值计算技术的提高,虚拟植物模型研究得以出现并迅速发展,人们可在三维空间上精确定量地表示出植株的拓扑结构和器官位置形状^[21],从而可以进行三维空间上的精确光分布模拟。近年来,人们将现代三维图形技术和虚拟现实技术中迅速发展起来的辐射度(Radiosity)和光线跟踪(Ray Tracing)技术引用到植物三维空间上的光模拟研究,在三维空间上实现植物群体内的辐射分布的精确模拟^[22]。这能使在玉米冠层内光合生产也得到空间分布,进而使得玉米在不同冠层内的光合生产力得到量化模拟计算。

辐射透过率和反射率是反映群体内辐射分布与群体结构之间关系的两个重要参数。章家恩等^[23]通过对辐射透过率与叶面积指数进行统计相关分析,得出太阳总辐射(或光量子通量)透射率与叶面积指数呈现负指数相关关系,即太阳辐射透射率随叶面积指数的增加而减小。莫兴国等^[24]对不同天气条件下光在夏玉米群体内透过率和反射率日变化进行了研究,结果表明,晴天以直接辐射为主,冠层群体透过率呈向上抛物线,中午高达 0.15,早晚低为 0.09,这种日变化型主要是由太阳高度角决定;阴天以散射辐射为主,透过率呈较平稳日变化过程。晴天时群体反射率日变化过程呈早晚高,入射角小,群体反射率达 0.23 以上,中午低,约 0.16,且变化较平稳;阴天时群体反射率稳定在 0.17 左右。张宏等^[25]对玉米单叶在不同波段光的反射率进行了研究,结果表明,玉米单叶在近红外线光波段区域的反射率要比在可见光波段区域的反射率高。这是由于叶绿素在可见光波段的吸收要比在近红外线波段的吸收强,所以使得反射率在可见光区域低,这有利于玉米对太阳可见光的吸收。

我国玉米模拟模型研究起步较晚,但最初的研究是在玉米冠层光分布方面上进行的。在 1987 年,山东省农业科学院高新学等^[26]发表了“玉米光强—光合速率的数学模型分析”的文章,进行了玉米冠层内光分布的研究和探讨,使得光强与光合速率之间的数学关系更加与实际接近,这一点早为赵明证实。丁希武等^[27]对不同生态类型的玉米光分布规律进行了研究,在太阳光进入不同密度群体冠层后,各叶层的透光率和光强随叶层的变化呈抛物线型变化,增加了光分布规律应用的普遍性。刘建栋等^[28]利用三

次样条函数法模拟了玉米冠层中的辐射传输,在各观测高度处的辐射模拟值与实测值严格相等,较好的反映出太阳辐射在玉米群体中的传输过程。该模拟曲线使各观测点处光滑连接,克服了已有研究中各观测值突变点的存在。郭焱^[7]对玉米冠层光分布的精确模拟进行了初步尝试,说明冠层不同高度平面的光分布具有很大的空间变异性。一天中辐射状况及消光系数均存在不同的变化,就此,刘建栋等^[29]利用气象学、天文学和农业气象学知识建立了用日辐射量反演辐射日变化过程来推算玉米冠层光分布状况的农业气象模型,克服了以往忽略消光系数日变化的缺点。但仍不能模拟出在田间某一点的光分布状况。随着测量手段的不断提高和计算机性能加强,王西平^[30]根据辐射度模型、光线跟踪模型、G 分布函数等现有的光模拟方法,从各种光传输模型中学习、借鉴,并移植、修正,利用计算机图形学中的投影和 Z-buffer 算法模拟太阳直接辐射的三维分布,用天空立体角积分的 Turtle 模型计算天空散射辐射的截获,最终建立了玉米冠层内 PAR 精确的三维空间分布模拟模型,达到了较为满意的效果。但在模型中的虚拟冠层方法、对次级辐射的忽略等造成了模型的误差,这有赖于田间测量手段的进一步提高和虚拟技术的不断完善。随着测量手段、方法和测量工具的不断提高以及辐射度和光线跟踪技术的进一步完善,光分布模拟研究越来越精确,所需的参数越来越少,从而越有利于实际应用。

3 玉米冠层结构和光分布对光合作用的影响

玉米光合作用性能主要取决于品种特性,但光合速率受叶位和株型的影响也较大。所以对玉米株型及其光合特性的研究是十分有意义的。玉米光合作用已经从器官水平、个体水平和群体水平不同层次进行了研究。据研究,玉米植株无论从光合强度还是就光合面积而言,叶片的光合几乎占据了植株的全部^[30]。由于叶片是玉米的主要光合器官,郑丕尧及其他研究者从叶片形态特征^[31]、内部结构^[32]、光合速率动态特征^[33]等方面进行了深入的研究,并从叶片的光合性能的各个角度进行了综合分析^[34,35],明确了光合速率在物质生产产量上的重要作用。人们从不同叶位、日变化和生育期变化规律对玉米光合速率进行研究。王珍等^[36]人研究表明,玉米冠层内单叶光合速率的变化规律是上层叶>中层叶>下层叶,而盛晋华等^[37]研究认为,玉米植株不同叶位叶片的光合速率表现为中位叶>上位叶>下位叶,光合速率在

不同研究中在空间分布上的差异原因可能是研究选用的品种不同所造成的,赵明^[3]研究也表明有这种差异。盛晋华^[37]和赵明^[3]研究结果表明,玉米叶片光合速率日变化呈单峰曲线。以往用单叶测定时光合速率有“午休”现象,这是群体光合速率和单叶光合速率日变化的不同之处^[38]。对于玉米群体全生育期光合速率变化规律研究有单峰^[39,40]、双峰^[41]、多峰型^[42],但由于测定时的环境条件的影响,各种结论难以相互比较。

玉米冠层中光分布造成的光合作用的差异远远大于其他因素造成的差异^[43]。光照强度是决定光合速率的主导因素^[37]。王庆成等^[38]研究结果表明,玉米群体光合速率的日变化与光照强度的日变化相一致,上午随光强增强而逐渐提高,中午达最大值,而下午随光照减弱而逐渐降低。光在玉米群体中的分布状况主要由冠层结构决定,在冠层结构中叶片起最主要的作用,与光分布及其对光能的利用有着密切的关系。丁希武等^[44]据 1994~1995 年对玉米生育时期的观测,表明不同玉米群体在同一生育阶段的叶层结构不尽相同,其透光率不同;同一玉米群体在不同生育阶段的透光率也不相同。近年来,人们通过育种技术培育出紧凑型玉米,使得玉米株型丰富了,同时由于不同的玉米株型也造成了不同的群体结构,从而对光在冠层中的分布也产生了影响。薛吉全等^[45]从不同层次的群体透光率研究表明,不同品种相比较,紧凑型玉米的上层透光率和地面透光率大于平展型玉米的上层透光率和地面透光率,而中层透光率差异则不大。这就说明紧凑型玉米由于叶片上挺,直立的叶片使上层光较多的漏射到下层,群体下部的叶片接受的光能较多,使群体下部叶片遮荫程度减弱^[44]。这种光分布特点决定了耐密的紧凑型玉米在高密度条件下,利用其株型结构把所接受的光能合理地分配到群体内各叶层,从而使群体内透光率还能维持较高水平^[45],满足了叶片光合作用对光能的需要。因此在生产中,首先要考虑群体结构,有了合理的群体结构,也就决定了合理的光分布,从而使玉米光能利用率达到最高,光合作用水平达到最佳状况,为玉米获得高产提供了优越的光环境。

参考文献:

- [1] 郑丕尧. 作物生理学导论[M]. 北京:北京农业大学出版社, 1992.
- [2] 章家恩. 作物群体结构的生态环境效应及其优化探讨[J]. 生态科学, 2000, 19(1): 30-35.
- [3] 赵明. 玉米群体光合模拟的研究[D]. 博士学位论文, 北京:北京农业大学, 1991.
- [4] Monsi M, Saeki T. Über den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion [J]. Bot., 1953, 14: 22-52.
- [5] Verhoef W. Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: The SAIL model, remote sens. Environ., 1984, 16, 125-141.
- [6] Ross J, Nilson T A. In rezhim solnechnoy radiatsii V. rastitel'nom pokrove (Solar Radiation Regime in Plant Canopy), IPA, Tartu, 1975.
- [7] 郭焱. 作物生长与模拟的可视化研究--以玉米为例[D]. 博士学位论文, 北京:中国农业大学, 1997, 6: 41-52.
- [8] 郭焱, 李保国. 玉米冠层的数学描述与三维重建研究[J]. 应用生态学报, 1999, 10(1): 39-41.
- [9] 郑文刚, 郭新宇, 赵春江, 等. 玉米叶片几何造型研究[J]. 农业工程学报, 2004, 20(1): 152-154.
- [10] 王天铎. 群体光能利用及其数学模拟. 光合作用研究进展(第二集)[M]. 北京:科学出版社, 1980. 188-211.
- [11] Lemeur R, et al. A critical review of light models for estimating the short-wave radiation regime of plant canopies. Agri. Meteorol., 1974, 14(1-2): 255-286.
- [12] Allen L H. Model of light penetration in to a wide-row crop. Agron. J., 1974, 66: 41-47.
- [13] Acock B, Thornley J H, Wilson J W. Spatial variation of light in the canopy. In: Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting. Wageningen: Pudoc., 1970, 91-102.
- [14] Norman J M, Welles J M. Radiative transfer in an array of canopies. Agron. J., 1983, 75: 481-488.
- [15] Grace J C, Jarvis P G, Norman J M. Modelling the interception of solar radiant energy in intensively managed stands. N. Z. J. For. Sci., 1987, 17: 193-209.
- [16] Fukai S, Loomis R S. Leaf display and light environment in row-planted cotton communities. Agric. Meteorol., 1976, 17: 353-379.
- [17] Gijzen H, Goudriaan J. A flexible and explanatory model of light distribution and photosynthesis in row crops. Agric. For. Meteorol., 1989, 48: 1-20.
- [18] Myneni R B, Ross J, Asrar G. A review on the theory of photo transport in leaf canopies. Agric. For. Meteorol., 1989, 45: 1-153.
- [19] Ross J. The radiation regime and architecture of plant stands. Hague: Junk Publisher, 1981.
- [20] Wei Gao, Richard H, Grant A. Geometric ultraviolet-B radiation transfer model applied to vegetation canopies. Agronomy Journal, 2002, 94: 475-482.
- [21] Reffye de P, Houllier F. Modelling plant growth and architecture: some recent advances and applications to agronomy and forestry. Curr. Sci., 1997, 73: 984-992.
- [22] Chelle M, Andrieu. The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. Ecological Modelling, 1998, 111: 75-91.
- [23] 章家恩, 黄润, 饶卫民, 刘子凡. 玉米群体内太阳光辐射垂直分布规律研究[J]. 生态科学, 2001, 20(4): 8-11.
- [24] 莫兴国, 林忠辉, 项月琴, 刘苏峡. 玉米群体辐射传输特征[J]. 生态农业研究, 2000, 8(1): 1-4.
- [25] Zhang Hong, Zhu Qijiang. The reflection characteristics of healthy green leaves[J]. 遥感学报, 1997, 增刊: 36-47.
- [26] 高新学, 等. 玉米光强-光合速率的数学模型分析[J]. 山东农业科学, 1987, (3): 1-3.

- [27] 丁希武,许晓明,王秉昆,等.不同生态类型玉米光分布规律的研究[J].黑龙江农业科学,1998,(1):5-9.
- [28] 刘建栋,樊广华,毕建杰.不同株型玉米光能利用状况的研究[J].玉米科学,1999,7(3):54-57.
- [29] 刘建栋,曹卫星,金之庆,等.玉米冠层光分布农业气象模式的研究[J].南京农业大学学报,1997,20(3):13-19.
- [30] Hesketh J D, Musgrave R B. Photosynthesis underfield conditions. IV Light studies with individual corn leaves. Crop Sci.,1962,2: 311-315.
- [31] 郑丕尧.关于玉米叶片组分的初步研究[J].北京农业科学,1981,7(1):101-103.
- [32] 郑丕尧,李小云.玉米不同叶位叶片解剖结构的研究 I.不同叶位叶片维管束的观察[J].中国农业科学,1986,19(6):41-47.
- [33] 李雁鸣.麦类作物燕麦和黍类作物高粱叶片解剖结构和光合性能的比较研究[D].北京农业大学博士论文,1990.
- [34] 郑丕尧.夏玉米“京黄 113”某些生物性状的观察[J].北京农业大学学报,1980,(1):47-54.
- [35] 李维岳,尹枝瑞,田海云,等.玉米叶片及其对果穗生育和产量的作用[A].北方玉米栽培学术讨论会论文[C].1981.
- [36] 王 珍,武志海,徐克章.玉米群体冠层光合速率与叶面积指数关系的初步研究[J].吉林农业大学学报,2001,23(2):9-12,16.
- [37] 盛晋华,刘克礼,吕凤山,等.春玉米叶片光合速率变化规律的研究[J].内蒙古农牧学院学报,1997,18(3):43-47.
- [38] 王庆成,刘开昌,张秀清,王春英.玉米的群体光合作用[J].玉米科学,2001,9(4):57-61.
- [39] 胡昌浩,董树亭,岳寿松,等.高产夏玉米群体光合速率与产量关系的研究[A].全国作物学会会议交流论文[C].1990.
- [40] Louwerse L.Sibma and van kleef, crop photosynthesis, respiration and matter production of maize.Netherlands Journal of Agricultural Science,1990,38(2):95-108.
- [41] 冯春生,尹芝瑞,赵述文,等.耐密型玉米光合速率与产量的关系[J].核农学报,1994,8(2):80-86.
- [42] 蒋钟怀,王经武,王瑞舫,郑丕尧.夏播“京早 7 号”玉米叶片净光合速率生产率消长规律的研究[J].北京农业大学学报,1988,14(3):251-257.
- [43] 于 强,王天铎,刘建栋,孙菽芬.玉米株型与冠层光合作用的数学模拟研究 I.模型与验证[J].作物学报,1998,24(1):7-15.
- [44] 丁希武,许晓明,郑玉龙,等.不同生态类型玉米光分布规律的研究[J].黑龙江农业科学,1998,(1):5-9.
- [45] 薛吉全,梁宗锁,马国胜,等.玉米不同株型耐密性的群体生理指标研究[J].应用生态学报,2002,13(1):55-59.