

不同光截获下番茄形态结构的动态模拟与比较

董乔雪¹ 王一鸣¹ Jean Francois Barczi² 贺超兴³

(1. 中国农业大学 信息与电气工程学院, 北京 100083;

2. 中国科学院 自动化研究所中法联合实验室, 北京 100080;

3. 中国农业科学院 蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要 为研究不同光截获对番茄植株形态结构的影响,基于结构-功能互反馈建模原理建立了番茄结构-功能模型。采用基于番茄拓扑结构的多目标估算方法,利用实验观测数据对模型进行多目标校准和验证。对局部遮阴和无遮阴栽培条件下番茄植株的生长过程进行动态模拟,并对不同生长阶段番茄植株的形态结构、器官周期累积生物量以及器官三维形态输出进行比较,结果表明:无遮阴栽培条件下,番茄植株茎秆节间短粗,叶片和果实较大,而局部遮阴栽培条件下番茄植株茎秆细长,叶片稀薄,果实较小。不同光截获下模型的输出结果与观测数据拟合较好,验证了模型的有效性。

关键词 番茄; 形态结构; 结构-功能; 模型; 无遮阴栽培; 局部遮阴栽培

中图分类号 S 126; TP 391.9

文章编号 1007-4333(2005)05-0026-06

文献标识码 A

Dynamic simulation of tomato's morphology structure under different light interception and its comparison study

Dong Qiaoxue¹, Wang Yiming¹, Jean Francois Barczi², He Chaoxing³

(1. College of Information and Electrical Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China;

2. LIAMA, Institute of Automation, Chinese Academy of Science, Beijing 100080, China;

3. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy Agricultural Science (CAAS), Beijing 100081, China)

Abstract Tomato structural-functional model was set up to investigate the effect of different light environment on tomato morphology structure. To calibrate the model, multi-targets estimating method, which was based on the description of plant topological structure, was adopted to fit the field data. Two cases, i. e. no-shading and local-shaded plants were simulated by the model, and the comparative results were presented in view of the following aspects: morphology at different growth stages, cumulated biomass into organs and 3D visual output. The results indicated that no-shading plants have shorter and stronger stem internodes, bigger leaf and fruit compared with local-shaded ones. By model, the characteristics of morphology structure under different light interception were well simulated and fitted the field data very well, which verified the model was accurate.

Key words tomato; morphological structure; structural-functional; model; no-shading plants; local-shaded plants

温室园艺作物生长模型在现代化农业环境控制管理中具有重要作用^[1]。目前,国内外学者利用番茄生长模型,从不同尺度和层次上研究了番茄的生长规律和产量形成过程:以群落或冠层为对象的机

理模型,主要用于对光合产量与环境因子如光照、温度、水分、CO₂浓度等的关系的模拟研究^[2-3];以器官为对象建立的经验模型,主要用于研究番茄器官大小、生长发育速度等与环境影响的关系^[4-5]。但

收稿日期: 2005-01-25

基金项目: 国家高技术研究发展计划课题(2003AA209020)和子课题(2002AA241221)资助项目;中-法国际合作研究项目

作者简介: 董乔雪, 博士研究生, 讲师, 主要从事植物生长的数学模拟、可视化和模型在农作物上的应用研究, E-mail: dongqiaoxue@163.com; 王一鸣, 教授, 博士生导师, 通讯作者, 主要从事传感器检测技术、数字农业等方面的研究, E-mail: ym-wang@263.net

是,这些模型均未对个体植株器官空间结构进行精确的描述^[6]。为此,笔者拟利用结构-功能互反馈建模技术^[6-8],对番茄植株个体形态及器官动态构建过程进行模拟,并研究不同光分布对植株形态的影响。

1 实验材料与方法

实验在中国农业大学环境可控的智能温室中进行,通过实测数据对不同光截获下番茄形态结构生长模型进行多目标校准,验证模型的有效性和正确性。番茄栽培试验采用盆栽方式,盆内径 25 cm,深 22.5 cm。试验分为 2 组:1) 无遮阴栽培 (no-shading plant)。番茄 60 株,株距和行距均 1 m,植株间及周围无遮阴影响。2) 局部遮阴栽培 (local-shaded plant)。由 2 个 8 株 × 8 株的番茄试验小区组成,盆与盆紧密相邻,株间距均 25 cm,取中间的 16 株进行测量,其中一个小区用来进行破坏性测量,每次被破坏测量的番茄用另一小区中相同位置的番茄替换。

对番茄植株进行非破坏性和破坏性测量。非破坏性测量主要确定器官的几何结构参数、器官最大扩展周期等,每次测量 6 棵;破坏性测量记录番茄植株体内每个叶元内的叶片质量和面积,叶柄和节间的质量、长度和直径,果实质量和直径等,每次测量 4 棵。器官质量、直径和长度分别使用电子天平(精度 0.01 g)、游标卡尺(精度 0.1 mm)、直尺(精度 1 mm)测量,叶片面积由叶面积测量仪(美国 LI-3000A,精度 2%(测量面积 > 50 cm²))测得。

智能控制系统对温室环境进行监控和数据采集,采样间隔 1 min,温室内平均温度 15 ~ 28 ℃,湿度白天 30% ~ 40%,夜晚 70% ~ 80%,自然光照 10 h/d,基质土壤水分测量采用中国农业大学传感器检测技术研究所研制的 SWR 土壤水分传感器(精度 2%)及其配套仪表。视需要给番茄植株浇水,其他按常规进行管理。温室内环境数据作为模型的输入条件,并用于理想受光条件下的蒸腾作用计算。

2 建模原理

番茄植株的形态结构由拓扑结构和几何结构 2 部分组成,其中拓扑结构描述了组成植株体的各器官之间的拓扑连接关系和器官的位置等信息,而几何结构则描述了器官的形状、器官的几何尺寸以及分枝角度等信息。拓扑结构的演变主要由作物内在

的遗传因素决定,而几何结构通常是生物量在器官体内分配和动态累积的结果,受外界环境的影响因素较大;因此番茄生长模型分为结构模型与功能模型两大模块。结构模型基于有限态自动机的随机理论构建^[9-10],主要生成植株的拓扑信息和器官空间三维几何信息;而功能模型则依据生长环境计算生物生产量及其在各器官中的分配和扩展,并动态地改变器官的几何形态尺寸。结构模型与功能模型相互影响(图 1),从而实现结构与功能相互作用、相互反馈的建模原理。

在功能模型中,生物生产量的生产模型是基于蒸腾作用原理建立的。研究表明,对于特定的品种,在一定的生态环境下,植物生物生产量与蒸腾成比例关系^[6],即水分利用效率是常数;而植物蒸腾受体内外的蒸汽压差和水阻抗的影响。根据这个原理,在单位时间内单位叶面积的生物生产量

$$Q = W / R \quad (1)$$

式中: Q , mg/(cm²·s); W 为水分利用效率, mg/mg; Δe 为叶内外蒸汽压差, mg/cm³; R 为叶片气孔阻力, s/cm。在此基础上,引入

$$E(t) = W(t) \Delta e(t) \quad t = 1, 2, \dots, T$$

式中: $E(t)$ 为第 t 个生长周期的鲜物质生长势, mg·s/cm²; T 为生长年龄; t 为第 t 个生长周期的持续时间, s, 取决于温室内的温度。在无水胁迫生长条件下,忽略空气湿度的影响,则 $W(t)$ 和 $\Delta e(t)$ 主要受该周期光照强度的影响。若定义理想条件下最大鲜物质生长势为 E_m ,则每个生长周期鲜物质生长势 $E(t)$ 与该周期太阳辐射照度的关系为

$$E(t) = \begin{cases} E_m \Delta e(t) / \Delta e_m & \Delta e(t) < \Delta e_m \\ E_m & \Delta e(t) > \Delta e_m \end{cases} \quad (2)$$

式中: Δe_m 为理想条件下最大太阳辐射照度, W/m²; $\Delta e(t)$ 为 t 时间内实际截获的太阳辐射照度;则式(1)变为

$$Q(t) = E(t) / R(t)$$

进一步考虑栽培密度和植物结构的影响,将水阻抗定义为

$$C(t) = 1 / R(t) = (S_p / r_1 r_2) (1 - \exp(-r_2 I_{LA}(t))) \quad (3)$$

式中: S_p 为植株的参考投影面积, cm², 实际栽培中 $S_p =$ 行距 × 株距, 即受种植密度的影响; r_1 为叶片蒸散阻抗, s/cm; r_2 为叶面积修正系数; I_{LA} 为叶面积指数, $I_{LA}(t) = \sum_{i=1, n} (S_i(t) / S_p)$ 。则第 t 个生长

周期植物体内的生物生产量

$$Q(t) = E(t) \cdot C(t) = E(t) (S_p / r_1 r_2) \left\{ (1 - \exp[-r_2 \sum_{i=1}^n (S_i / S_p)]) \right\} \quad (4)$$

番茄植物体的器官根据自身对同化物的竞争能力对每个周期的生物生产量进行分配

$$q_o(i, t) = Q(t) P_o F_o(i) / D(t) \quad (5)$$

式中:下标 o 表示器官类型,分别代表节间 e 、叶柄 p 、叶片 b 和果实 f ; $q(i, t)$ 表示生长年龄为 i 的器官在第 t 个生长周期所分配到的生物生产量; P_o 为各器官的基本汇强,表征器官对生物生产量的竞争能力; $F_o(i)$ 为器官随生长年龄变化的扩张能力。模型中用离散的贝塔分布模拟器官动态扩展规律, $F_o(i)$ 实际上是参数为 (T_o, A_o, B_o) 的随机分布,其中 T_o 表示各器官最大扩展周期, A_o 为 B_o 贝塔分布参数,决定贝塔分布曲线的形状,可模拟多种类型器官不同的扩展规律; $D(t)$ 为所有器官的总需求,

$$D(t) = \sum_{o=1}^t P_o \sum_{i=1}^t (F_o(i) \cdot N_o(t - i + 1)) \quad (6)$$

式中 N_o 为器官数。

生物生产量在器官内的循环累积使器官体积不断增长,为了模拟各器官形态的动态构建过程,将节间、叶柄等器官看作圆柱体,叶片看作密度为 1 的多边体,果实看作球体。实验结果表明,叶片面积与质量、果实体积与质量有较强的相关性,因此其几何尺寸可由器官内累积的生物生产量及器官几何形状直接获得,而节间的伸长和加粗则利用异速生长规则进行模拟,即

$$\left. \begin{aligned} S(i, t) &= \sqrt{1/\gamma} Q(i, t)^{(1-\gamma)/2} \\ L(i, t) &= \sqrt{Q(i, t)^{(1+\gamma)/2}} \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

式中: $S(i, t)$ 为第 i 个节间的横截面积, cm^2 ; $L(i, t)$ 为第 i 个节间的长度, cm ; γ 为平均异速生长参数,反映节间长度和横截面积与器官内生物量的变化关系; γ 反映节间长度与横截面积的比例; γ 反映节间长度与生物量的变化关系, γ 值越大,节间长度随生物量的增加变化越大,而节间横截面积的变化则相对较小。

分析发现,模型中一些与器官形态结构有关的参数,如器官汇强、叶片阻抗系数等,很难通过观测或统计分析获得,故称其为“隐含参数(hidden parameters)”。这些参数在理论上控制了模型的行为,

但其实际生物学意义还需依据植物进行检验,即模型不仅应能较好地拟合植物的实际生长,其参数的解还应能解释植物因环境影响而产生的形态结构差异以及影响程度;因此番茄生长模型的校准和验证是检验模型有效性不可缺少的重要组成部分。

考虑到番茄植株由于果实位置(尤其第 1 穗果)而引起的番茄拓扑结构的差异,本文中采用基于番茄拓扑结构的多目标估算方法,能同时根据多棵不同生长时期番茄的形态结构数据对模型进行校准,以获得相同品种、相同环境下的生长参数。这样获得的参数比单目标校准的结果更有意义。基于模型原理的软件系统(图 1),采用面向对象开发技术,在 Linux 操作系统下开发完成。

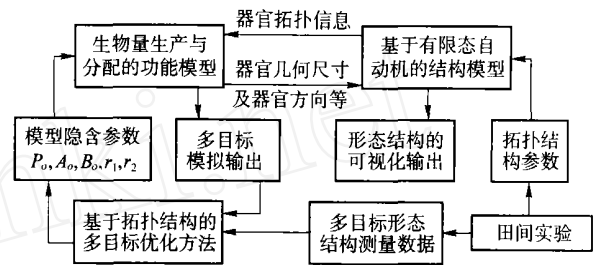


图 1 番茄形态结构模型计算机模拟软件系统结构框图

Fig. 1 Software architecture overview of tomato morphology developmental simulation

3 结果与分析

3.1 影响番茄生长的光温数据分析

模型以生长周期为步长,动态模拟植株生长过程。模型中定义每出现一个新的叶元标志一个新的生长周期开始。叶元出现速度由积温确定,每个生长周期内植株截获的太阳辐射照度作为驱动番茄生长的外界环境因子。为了确定模型生长周期的长度以及每个生长周期截获的太阳辐射照度,需对实验温室内光温数据进行分析。分析结果表明:植株的生长速度与积温基本呈线性关系,但在不同光截获条件下,由于遮阴的影响,生长速度略有差异。植株较矮时,2 组番茄生长速度基本一致,随着植株高度的增加,局部遮阴番茄比无遮阴的生长速度慢 2~3 个生长周期(图 2(a)),此时其植株生长所需冠层顶部太阳辐射照度大于无遮阴番茄植株(图 2(b)),无遮阴时太阳最大辐射照度 $I_m = 1.0 \text{ kW/m}^2$,局部遮阴时 $I_m = 1.2 \text{ kW/m}^2$ 。无遮阴栽培番茄植株从上至下截获的太阳辐射照度是均匀的,局部遮阴栽培番茄植株的太阳辐射照度采用指数衰减分布进行

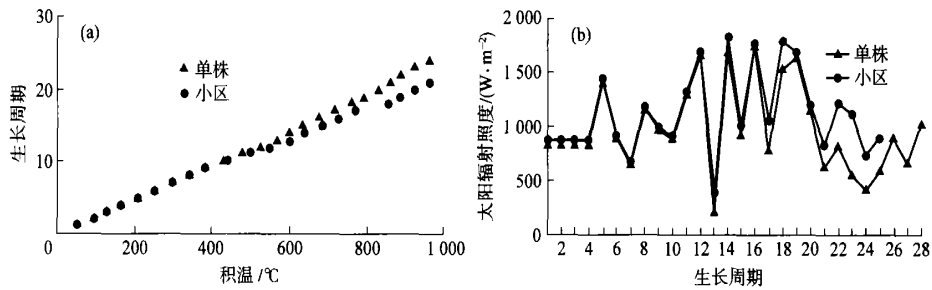


图 2 不同光截获下光温数据的分析对比

Fig. 2 Analysis on the effect of light energy and temperature on model under different light competition

模拟。

3.2 不同光截获下番茄器官生物量的动态累积

用番茄生长模型计算得到每个生长周期植物的生物生产量及其在植物体内的分配,并依据其模拟植物生长过程,即模拟植物已有器官的继续生长及新器官的产生,从而实现对番茄植株动态生长的模拟。生物生产量的生产和分配是基于拓扑结构计算

基础上的,因而可以实现对植物体不同位置、不同周期出现的器官的生物生产量的分配和积累的模拟。实验观测数据表明,不同光截获下番茄器官内生物量的累积差异明显。模型同时模拟无遮阴和局部遮阴栽培条件下不同生长阶段番茄植株不同位置器官形态的变化趋势和宏观形态结构特点,其结果与实验观测值拟合较好(图 3)。

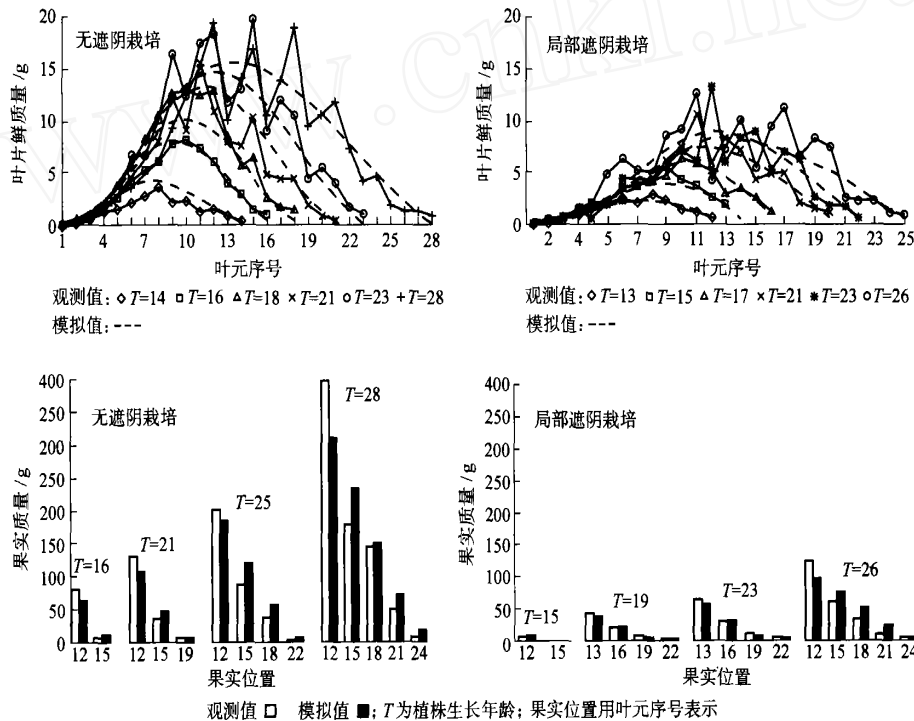


图 3 不同光截获下番茄形态结构的多目标拟合结果

Fig. 3 Comparison of multi-fitting on tomato morphology structure under different competition for light

模型的行为是由模型参数控制的,在 2 种光环境下,利用多目标校准方法均得到了稳定的模型参数(表 1)。实验结果表明:与局部遮阴番茄比较,种植密度小、受光较好的无遮阴番茄叶片和果实的竞争能力较强,而局部遮阴番茄节间和叶柄对生物量有较强的竞争能力;无遮阴番茄器官的扩展规律基

本符合正态分布,而局部遮阴番茄虽在开始几个生长周期生长较快,但随着植株的增高,光照不足使器官扩展速度逐步减慢。模型扩展率参数 A_0 、 B_0 较好地反映了这 2 种情况下番茄的形态结构特点(表 1)。校准结果说明模型定义的参数不仅能够模拟番茄的生长行为,还能较好体现参数与不同生长环境

表1 不同光截获下番茄生长的隐含参数

Table 1 Values of hidden parameters under different light competition

栽培方式	P_b	P_e	P_p	P_f^*	器官扩展律参数				叶片阻抗系数 r_1	叶倾角修正系数 r_2
					A_b, B_b	A_e, B_e	A_p, B_p	A_f, B_f		
无遮阴	1	3.2	3.9	39.2	5, 0.33	5, 0.25	5, 0.35	5, 0.38	25 584.4	0.51
局部遮阴	1	5.5	5.1	24.3	5, 0.26	5, 0.20	5, 0.26	5, 0.31	29 095.2	0.36

注: *基本汇强比, b, e, p, f 分别表示复叶片、节间、叶轴和果实。

番茄形态结构的关系,验证了模型的正确性和有效性。

利用模型对不同光截获下植株内不同类型器官累积生物量随周期变化的趋势进行了模拟比较,结

果与实际观测结果相符合(图4),并且可以看出2种光环境条件下植株内节间生物量的累积速度十分接近,而叶子和果实的累积速度却有较明显差异。

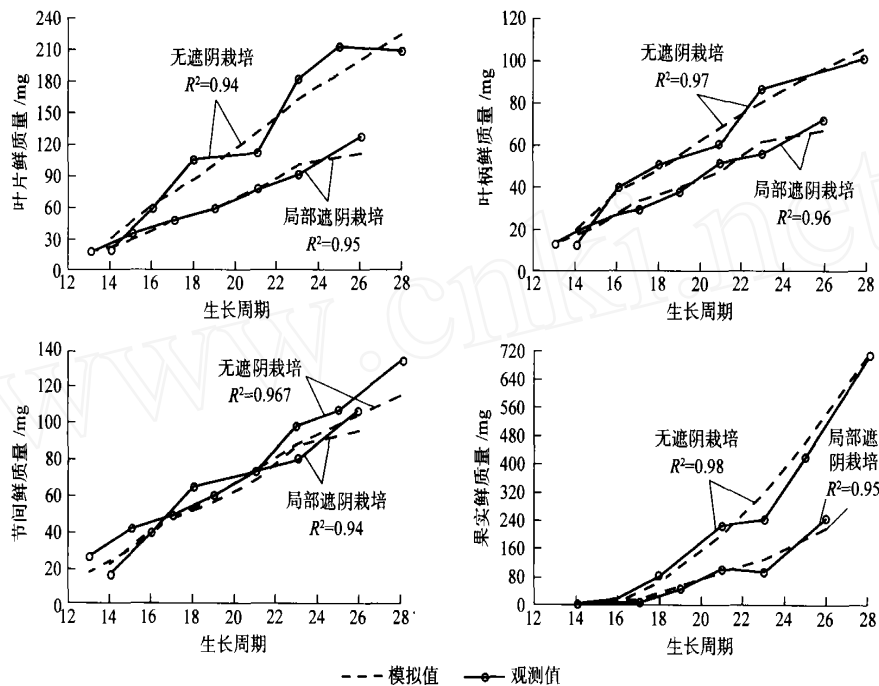


图4 不同光截获下番茄植株体内累积生物量的模拟

Fig. 4 Comparison of cumulative biomass of organs between observation and simulation under different light competition

3.3 不同光截获下植株形态结构模拟

模型中器官大小主要由直径、长度、面积、体积等几何尺寸来描述。受光竞争的影响,不同栽培方式下番茄茎杆直径、株高、叶片、叶柄以及果实大小等均呈现出不同程度的差异。统计分析结果显示,叶片质量与其面积具有显著的相关性,基本成线性关系,它们之间的比率 e 表示叶片厚度,无遮阴番茄 $e = 0.031$,局部遮阴番茄 $e = 0.02$ 。受光照影响最大的是节间形态,由图4(c)可以看出,2种光竞争情况下节间累积生物量十分接近,然而其几何尺寸却有明显差异。模型中利用异速生长规则 (allometric rule) 模拟节间几何尺寸与其生物量之间的关系,得

到无遮阴番茄节间平均异速生长参数 $\alpha = 6.71$ 、 $\beta = -0.11$,局部遮阴番茄 $\alpha = 10.8$ 、 $\beta = -0.05$,与番茄实际生长过程中因缺光而出现的“徒长”很相似,也说明模型采用异速生长定律模拟节间几何尺寸的变化是正确的。2种光竞争条件下不同生长时期番茄平均节间横截面积和株高的模拟值和实验观测值见图5,番茄三维形态结构见图6。可以看出,模型模拟得到的无遮阴番茄节间短而粗壮,叶片大,果实较大;而局部遮阴番茄茎杆细长,叶片小、果实也较小。

4 结束语

番茄生长模型将环境条件、生理生态过程和植

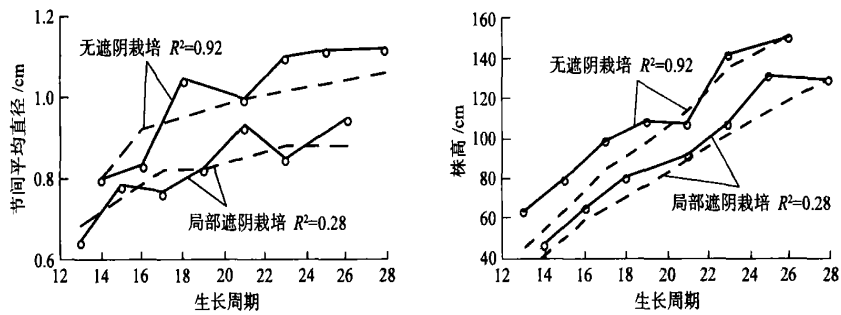


图 5 不同光截获下番茄植株节间异速生长的模拟值与观测值

Fig. 5 Comparison of inter-node allometric growth under different light competition

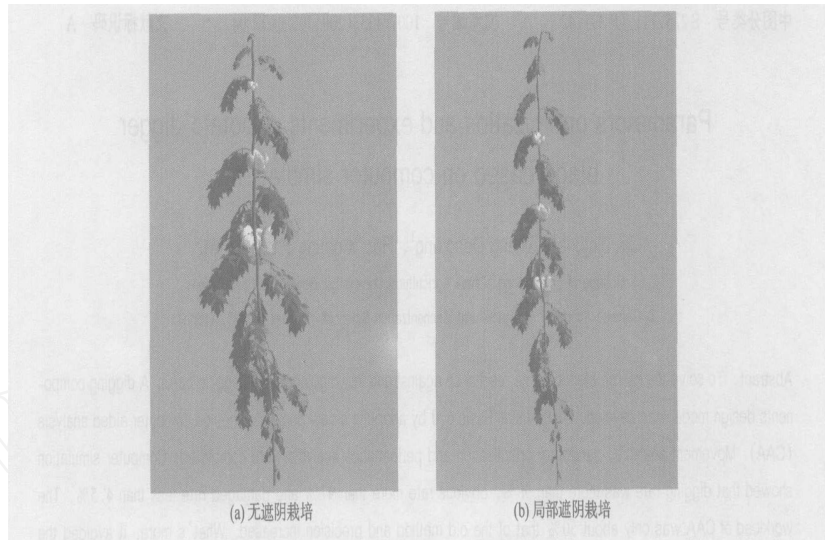


图 6 不同光截获下番茄的三维形态结构

Fig. 6 Comparison of 3D morphological visualization under different light competition

株的形态结构紧密结合,使模型具有结构 - 功能互反馈的能力,符合番茄生长机制,可以模拟不同光截获下番茄植株形态结构特点,模拟结果与实验观测值拟合较好,可用于对番茄个体和器官进行量化的模拟,并可为进一步利用模型技术研究环境对番茄生长的影响提供参考。

参 考 文 献

[1] 孙忠富, 陈人杰. 温室作物模型与环境控制管理研究[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(4): 1-3

[2] 孙忠富, 陈人杰. 温室番茄生长发育动态模型与计算机模拟系统初探[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(2): 84-88

[3] Heuvelink E. Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development[J]. Annals of Botany, 1999, 83: 413-422

[4] Cockshull K E, Ho L C. Regulation of tomato fruit size

by plant density and truss thinning [J]. Horticulture Science, 1995, 70: 395-400

[5] 齐维强, 贺超兴, 张志斌, 等. 温室番茄繁殖器官消长动态与有效积温的关系研究[J]. 陕西农业科学, 2004(2): 20-22

[6] de Reffye P, Houllier F. Modeling plant growth and architecture some recent advances and application to agronomy forestry[J]. Current Science, 1997, 73(11): 984-992

[7] 宋有洪, 郭焱, 李保国, 等. 基于植株拓扑结构的生物量分配的玉米虚拟模型[J]. 生态学报, 2003, 23(11): 2333-2341

[8] 展志岗, 王一鸣, de Reffye P, 等. 冬小麦植株生长的形态构造模拟研究[J]. 农业工程学报, 2001, 17(5): 6-10

[9] de Reffye P, Edelin C, Françon J, et al. Plant models faithful to botanical structure and development[J]. Computer Graphics, 1988, 22(4): 151-158

[10] 赵星, de Reffye P, 熊范纶, 等. 虚拟植物生长的双尺度自动机模型[J]. 计算机学报, 2001, 24(6): 609-615