论 文

油菜分枝拓扑结构随机模拟

王秀娟^{1,2}, 李冬³, 林宝刚⁴, 华净^{1,5}, 康孟珍^{1,2*}, 张冬青⁴, de Reffye Philippe⁶,
王飞跃^{1,5}

1. 中国科学院自动化研究所, 复杂系统管理与控制国家重点实验室, 北京 100190;
2. 青岛智能产业技术研究院, 平行农业技术创新中心, 青岛 266109;
3. 浙江省农业科学院数字农业研究所, 杭州 310021;
4. 浙江省农业科学院作物与核技术利用研究所, 杭州 310021;
5. 中国科学院自动化研究所, 北京市智能化技术与系统工程研究中心, 北京 100190;
6. 法国农业发展研究中心, UMR AMAP, 蒙彼利埃 F-34398, 法国

* 联系人, E-mail: mengzhen.kang@ia.ac.cn

收稿日期: 2018-05-02; 接受日期: 2018-08-01; 网络版发表日期: 2018-11-23

国家自然科学基金(批准号: 61533019, 31400623, 31700315)资助

摘要 油菜(*Brassica napus* L.)具有复杂的分枝结构, 其分枝为向顶式发生(出现)、向基式扩展, 这种独特的生长模式使得油菜个体植株间的构型存在很大的差异. 本研究利用与位置有关的生长延迟函数, 计算各分枝从发生到扩展的时间间隔, 来模拟油菜分枝这种独特的生长模式. 此外, 利用随机概率模型来模拟油菜植株间分枝数、主干和分枝的叶元数等. 通过实际测量的四个油菜品种(ZY18, ZY50, ZS72和ZS11)的数据, 采用最小二乘法对该模型的参数进行校准. 结果表明, 该随机模型能够模拟油菜植株拓扑结构, 并根据参数估计的结果分析不同品种的拓扑结构差异性. 本研究提出了新的简化方法模拟油菜分枝的生长模式, 该模型可与油菜生长模型相结合, 从而模拟油菜的动态生长过程.

关键词 油菜, 花序发育, 拓扑结构随机模拟, 生长延迟函数, 参数估计, 概率分布

自20世纪60年代以来, 油菜(*Brassica napus* L.)已成为世界四大油料作物之一, 其种植面积在逐渐扩大. 自1978年以来, 油菜在中国的种植面积和总产值都已跃居世界首位^[1]. 但目前我国油菜存在冬油菜覆盖率较小, 油菜的单位面积产量较低的问题, 影响综合效益. 因此, 油菜生长模拟模型研究, 特别是其生长过程中拓扑结构的动态变化, 对于研究如何提高其单位面积产量有重要意义.

油菜具有复杂的分枝结构, 其分枝为向顶式发生、向基式扩展, 即主干分生组织转变为花芽后, 分枝才自顶向下依次扩展. 这种独特的生态及生理特征, 使同一植株内甚至是同一花序内的角果在空间和时间上都有很大的差异. 由于同化物的产生及其在各器官间的分配受植株构型的影响, 油菜模型的构建需考虑结构因素, 这使得油菜模型的构建具有很大的挑战性.

引用格式: 王秀娟, 李冬, 林宝刚, 等. 油菜分枝拓扑结构随机模拟. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 67–76

Wang X J, Li D, Lin B G, et al. Stochastic simulation of branch morphological structure in oilseed rape (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 67–76, doi: 10.1360/N052018-00073

近年来, 油菜模型研究主要是基于生理生态过程的研究. Kiniry等人^[2]在EPIC模型的基础上构建了油菜模拟模型EPR95; Habekotté^[3]建立的LINTUL-BRASNAP模型能模拟最佳条件下油菜的生长和发育过程; Gabrielle等人^[4]基于CERES建立了CERES-Rape模型; Robertson等人^[5,6]建立了APSIM-Canola模型; Deligios等人^[7]基于DSSAT作物系统模型开发了油菜生长模型(CSM-CROPGRO); Gilardelli等人^[8]基于WOFOST模型建立了WOFOST-GTC模型, 模拟了油菜地上部生物量并能精确计算冠层不同深度的光合面积指数. 国内研究者刘洪等人^[9]和曹宏鑫等人^[10]基于CERES-Wheat春化模型建立了油菜发育动态模拟模型; 刘铁梅等人^[11]和汤亮等人^[12]建立了油菜生育期机理模型. 上述模型能较好地模拟油菜生长发育动态、器官光合物质积累与分配以及产量形成等过程, 但均未涉及与植株个体的空间结构相关的分枝、花序及角果等发育过程的研究内容. 而关于油菜的形态结构模型, 研究较多的是油菜花序、花朵及角果的可视化^[13-15]. 李冬等人采用三维扫描仪重建了油菜单株^[16]和群体^[17]结构. 这些研究均是油菜结构的建模, 很难与油菜的生理过程相结合. 在油菜功能与结构模型方面, 张伟欣等人^[18]通过分析油菜分枝及其上叶片的形态参数与其干物质量的关系, 构建了基于生物量的油菜植株分枝形态结构模型, 该模型主要是基于数据的经验模型, 不能反映油菜的动态生长过程. Jullien等人^[19,20]基于功能结构模型GreenLab从单个植株器官尺度上模拟了冬油菜结构与源库关系的发育动态, 但该模型将油菜的分枝发育看作是确定的, 未考虑主茎及分枝的随机发育过程, 不能模拟油菜植株个体的差异性.

植物的生长由于受环境的影响, 其结构具有随机性, 如侧芽是否产生分枝、分枝出现时间及分枝所含叶元数等, 都可以通过概率分布理论来进行描述. 例如, 张宝贵等人^[21]利用随机概率模型对冬小麦(*Arachis hypogaea* Linn.)根的生长规律进行了研究; de Reffye等人^[22,23]建立的咖啡树随机形态模型; 王锋等人^[24]建立的樟子松(*Pinus sylvestris* L.)随机形态结构模型; 刁军等人^[25]建立的桉树随机形态结构模型; Vavitsara等人^[26]建立的不同环境条件下金纽扣(*Spilanthes acmel-la*)的随机功能结构模型, 并分析了不同季节其结构及产量的差异性. 这种随机模型及校准方法在油菜结构模型的研究中尚未见报道.

本研究主要利用不同植株主茎及分枝上叶元数的变化, 将油菜的生长和分枝等过程用不同的概率来描述, 包括顶芽和侧芽的生长概率及分枝概率等^[25,27], 建立油菜主茎及分枝生长的随机模型, 并通过实测数据对模型进行校准. 再结合一个与位置有关的生长延迟函数^[28]来模拟油菜的结构, 反映油菜个体结构的差异性, 以期为油菜模型研究奠定基础.

1 材料与方法

1.1 试验点概况

两次试验分别于2012年10月至2013年6月(试验1)和2017年10月至2018年6月(试验2)在浙江省农业科学院试验地(30.2°N, 120.2°E)进行. 试验1于2012年10月7日播种, 11月20日移栽, 种植密度为15万株 hm^{-2} . 施肥为每公顷尿素300 kg、过磷酸钙750 kg、氯化钾120 kg和硼砂15 kg, 基肥和追肥各50%. 试验2于2017年10月10日播种, 11月20日移栽, 种植密度15万株 hm^{-2} . 施肥为每公顷施用湖北恩施壮油菜配方肥40%(NPK: 25-7-8) 750 kg做基肥、追施尿素150 kg. 两次试验施肥及中耕除草等田间管理按当地习惯进行, 整个田间种植过程没有水肥胁迫.

1.2 试验材料

试验材料为浙江省农业科学院培育的拓扑结构差异较大的四个油菜品种浙油18(ZY18)、浙油50(ZY50)、浙双72(ZS72)和中双11(ZS11). 四个品种均属甘蓝型中熟双低双高油菜. ZY18, 植株较高, 株型紧凑, 茎秆粗壮, 主花序及分枝较长, 分枝位较高, 叶片较窄且裂叶缺刻深, 角果多且较细, 千粒重较低, 属长荚果、中等籽粒类型. ZY50, 株型较紧凑, 茎秆粗壮, 株高适中, 分枝位低, 一次分枝多, 成枝率高, 叶片大而圆且裂叶缺刻浅少, 主花序较短, 单株角果数多, 丰产性好, 属高产高含油量品种. 与ZY50相比, ZY18的主花序及分枝花序较长, 有效分枝位较高, 荚果数较多, 而ZY50分枝稍短, 但分枝数较多. ZS72, 株高中等, 分枝性较强, 产量较高. ZS11, 匀生型分枝类型, 株高较高, 角果长, 但分枝数较少, 主花序和分枝较短.

1.3 试验测量

油菜结构的观测包括三个方面: (i) 从11月中旬

开始, 每个品种选取10株(试验1)和6株(试验2), 每隔3~4天观察并记录油菜主茎上的叶元数; (ii) 自植株分枝出现时开始, 每个品种选取5株, 每隔3~4天对植株上的所有分枝进行连续性观测, 测量其叶元数, 直到植株形态不再发生变化为止. (iii) 植株发育完成, 结构不再发生变化后, 2013年试验1的ZY18和ZY50两个品种分别选取20株, 2018年试验2的ZY18, ZY50, ZS72和ZS114四个品种分别选取50, 50, 20和20株, 测量其主茎及所有分枝的叶元数, 并记录各分枝在主茎上的位置. 采用Bonferoni(LSD)多重比较法分析四个品种主茎上叶元数、分枝数以及分枝上的叶元数的差异.

1.4 油菜分枝拓扑结构模拟模型

(1) 基本概念与定义. 本研究是基于植物结构的生物学研究^[22,29,30]及功能结构模型GreenLab所提出的概念^[31]. 叶元(phytomer)是植物结构的一个基本单元, 由一个节和节间, 以及节上的侧生器官(包括叶、腋芽、花或果实)所组成. 叶元是模拟植物结构发育的基本单元. 生成一个新的叶元所需的时间为一个生长周期, 用GC表示, 通常定义为主干上两个连续的叶元出现的时间间隔. 一个植物或器官的生长年龄(CA)定义为该植物或器官生长的周期数. 叶元的出现是芽的活动的结果. 一个给定的芽的活动, 由生理年龄PA来表示. 该系数是无单位的, 可以用来表示不同的轴或同一轴上不同的区域, 根据植物的生物学特性而定. 轴(axis)是植物结构的基本元素, 一般由连续的生长单元组成^[32]. 对于一个轴而言, 最大的PA即分化的最终状态: 通常由无分枝的短枝构成. 以油菜为例, PA可以设置为不同的分枝级别: 主干的PA为1, 一级分枝的PA为2, 二级分枝的PA为3. 叶元序号*K*用于决定分枝的位置, 即从轴的顶端向下至分枝所在的叶元的序号. 当相邻两个叶元均有分枝且分枝都存活的情况下, 这两个分枝就形成了组枝, 如图1所示.

(2) 分枝扩展模拟方法. 如前所述, 油菜的分枝为向顶式发生、向基式扩展, 即主茎开花后, 分枝才自顶向下依次扩展; 而每个花序内, 花和角果为向顶式发育, 从下向上依次开花和坐果. 其分枝的发生与扩展不同步, 有一段时间的休眠, 即生长延迟. 而这个延迟的数学描述, 对于器官数量的计算是必不可少的, 以便计算生物量在器官间的生产与分配.

康孟珍等人^[28,33]提出了模拟这种生长模式的方法, 将分枝从出现到扩展的这个时间间隔定义为生长延迟. 分枝在主茎上的位置越高, 其生长延迟越少. 由此可以定义一个与位置有关的生长延迟函数, 可以给出植株内的每个叶元的位置坐标. 坐标(*x*)表示该一级分枝在主茎上的位置, 且该分枝的最大叶元数为 $T_1(x)$. 二级分枝的坐标为(*x*, *y*), *y*是该分枝在母轴上的位置, *x*是它的母枝的坐标(图2), 该二级分枝的最大叶元数为 $T_2(x, y)$. 一级分枝的生长延迟周期, $d_o(x)$, 二级分枝的生长延迟周期, $d_o(x, y)$, 用递归的方法定义如下:

$$\begin{aligned} d_o(x) &= g_1 \cdot (T_o - x) \quad x \leq T_o, g_1 \geq 0 \\ d_o(x, y) &= d_o(x) + g_2 \cdot (T_1(x) - y) \\ y &\leq T_1(x), g_2 \geq 0, \end{aligned} \quad (1)$$

其中, *o*表示节间、叶片、叶柄及花; g_1 和 g_2 为一级和二级分枝的延迟系数, 控制分枝的扩展顺序. $g=0$, 出现与扩展无延迟; $g<1$, 自下向上扩展; $g>1$, 自顶向下扩展; $g<0$, 自主干上某个位置开始向两边扩展.

对于油菜, 其分枝花序为向顶式发生、向基式扩展; 而每个花序内, 花和角果为向顶式发育, 从下向上依次开花和坐果, 造成基部最先发生的花序有最晚发育的角果. 如图3所示, 植株内的花序主茎(R0)首先开花, 然后是侧枝花序从上到下依次扩展开花(向基式). 其开花顺序以生殖生长开始时的主茎生长点为中心, 呈离心式生长模式. 因此, 油菜分枝的生长延迟函数采用 $g<0$ 的模式即自主干顶部某个位置扩展生长, 但花序上的花的生长延迟函数为 $g<1$ 的模式即自基部向顶端生长. 在实际模拟植物生长时, g 值要根据实际观测的结果进行估算, 但要获取准确的 g 值较为困难. 因此, 实际应用中可通过实验观测结果进行估算, 再根据模拟的结果进行调整.

(3) 分枝拓扑结构随机模拟. 植物生长发育过程中, 植株个体间的叶元数有很大差异. 假设将一个叶元的生长作为一个事件, 叶元数服从一个离散的正态分布, 可近似为二项分布. 因此, 植物的随机发育可以用一个伯努利分布来模拟. 如前所述, 两个连续的叶元出现的时间间隔作为一个生长周期GC, 顶端分生组织有两种状态, 生长或不生长. 假设*N*是整个生长周期中已经生长的叶元数, *b*是每个生长周期中叶元生长的概率, 则整个生长周期中产生的叶元数服从一个二项分布, 用(*N*, *b*)表示. 由于植物个体间的主茎和分枝的顶

图1 植株分枝结构的简单示意图

Figure 1 Illustration of the simplified branch structure of the plant

图2 植物分枝生长模式示意图. 矩形表示一个叶元, 圆圈表示一个顶端花序. T_0 为主茎, $T_1(x)$ 为坐标为 x 的一级分枝, $T_2(x,y)$ 为坐标为 (x,y) 的二级分枝. x 和 y 表示母轴自下向上的叶元位置(网络版彩图)Figure 2 Topological description of the structure of a second-order branching oilseed rape plant and the associated growth delay of branches. Phytomers are represented by rectangles and apical flowers by circles. T_0 for the main stem; $T_1(x)$ for a first-order branch of coordinate (x) ; $T_2(x,y)$ for a second-order branch of coordinate (x,y) ; x and y are the phytomer ranks from the bottom of the mother axis (color online)

端分生组织活动的差异性, 将主茎、一级分枝和二级分枝的生长概率分别定义为 b_1 , b_2 和 b_3 . 而相应的分枝概率定义为 a_1 , a_2 和 a_3 .

本研究采用与芽的活动相关的两个概率来描述油菜分枝生长的随机性, 分别为分枝概率 a 和顶端分生组织的生长概率 b . 分枝概率指潜在侧芽发育成枝条的概率, 生长概率用来描述单位时间内枝条顶部形成叶元的概率. 另一个与枝条发育有关的重要参数为生长节律 w , 表示参考枝条(一般为主枝)每产生一个叶元时侧枝产生的叶元个数. 这些概率足以模拟植物个体间结构的差异性.

(4) 冠顶分析.

图3 油菜分枝及花的生长模式示意图(网络版彩图)

Figure 3 Growth patterns of inflorescences within a plant and flowers within an inflorescence in winter oilseed rape (color online)

(i) 分枝概率的计算. 假设分枝概率 A_K 为在叶元 K 处侧芽生长形成分枝的概率, 由该轴或者分枝在叶元 K 处的分枝数与所测植株中相同叶元 K 处分枝的最大值的比值来获得.

轴上所有位置的分枝概率 A_K 的平均值即为该轴或者分枝的分枝概率 a . 用 a_1 , a_2 , a_3 分别表示主干、一级枝和二级枝上的分枝概率, 计算公式如下:

$$A_K \approx \frac{1}{T} \sum n_K, \quad (2)$$

其中, T 为位置 K 处所观测的主干样本个数(即潜在芽的个数); n_K 为位置 K 处出现一级侧枝的样本个数(即实际的枝条个数). 油菜分枝概率的计算是自顶向下的.

(ii) 生长概率的计算. 植物冠层定义为主茎和它的分枝集合. 结构数据包括分枝在主干上的位置(自顶向下)和所包含的叶元数. 生长概率为在某一生长周期芽没有休眠或者死亡而形成新的叶元的概率. 用 b_1 , b_2 , b_3 分别表示主干、一级枝和二级枝上的生长概率. 生长概率的计算采用成对分析方法, 即分析主干和一级枝、一级枝和二级枝等. 由于方法相同, 仅以主干和一级枝为例进行介绍. 令 K 表示主干上自顶向下的叶元编号, X_K 表示位置 K 处的分枝所含的叶元数. 顶端分生组织活动可以用 X_K 的均值 M_K 和它的方差 V_K 来计算. 假设有 T 个测量的植物冠层, M_K 和 V_K 可以通过式(3)计算:

$$\begin{aligned} \bar{M}_K &\approx \frac{1}{T} \sum X_K^S \\ \bar{V}_K &= \frac{1}{T} \sum (X_K^S)^2 - (\bar{M}_K)^2, \end{aligned} \quad (3)$$

其中, X_K^S 为第 S 棵植株在位置 K 处的分枝所含的叶元数.

主干和一级分枝的生长概率 b_1 和 b_2 可看作是伯努利分布, 可由式(4)计算:

$$\tilde{b}_1 = 1 - \frac{\bar{V}_K}{\bar{M}_K}, \tilde{b}_2 = 1 - \frac{K(\bar{V}_K - \bar{v}_K)}{\bar{M}_K^2}, \quad (4)$$

对于二级分枝的生长概率 b_3 , 可采用相同的方法进行计算.

(iii) 生长节律的计算. 生长节律的估计值为

$$w = \frac{b_2}{b_1} \cdot \frac{X_K}{K}, \quad (5)$$

对于在不同的位置 K 处的计算结果取均值.

(5) 参数估计方法. 模型的参数根据实验测量的数据, 采用最小二乘法估计求得, 具体方法详见Cournède等人^[34]. 程序用Matlab实现. 假设要拟合的目标数据为 Z , 相应的模型输出为 $Y(\theta)$, θ 是模型参数的一个向量集, 包括各个概率. 加权最小二乘法的公式如下:

$$\varnothing(\theta) = [Z - Y(\theta)]^T W [Z - Y(\theta)], \quad (6)$$

通过计算该公式的最小值下的一组参数来获取参数值. 该方法的优点是收敛速度快且同时可得到参数的方差, 得知解的精度.

2 结果与分析

2.1 试验数据分析

(1) 油菜不同品种拓扑结构差异性. 根据试验测量的四个品种的主干及其上分枝及叶元的生长情况, 通过多重比较方法, 分析了四个品种主干上的叶元数、分枝数以及分枝上的叶元数的差异, 结果如表1所示. ZY18和ZY50在2013年的主干叶元数及分枝数与2018年的差异显著, 平均值均大于2018年. 2018年ZY18的主干叶元数和分枝数, 以及分枝上的叶元数均最大, 而ZS11的最小. 其中, 主干上的分枝数及分枝上的叶元数与ZS50差异不明显, 但与ZS72和ZS11两个品种差异显著.

(2) 主干上各节位分枝出现的频率. 四个品种的主干上各节位分枝出现的频率, 如图4所示. 基部位置基本无分枝出现, 且分枝出现的频率自基部向上逐渐增加并达到平稳(所有植株顶部位置上均有分枝). 植株

表1 四个油菜品种主干上的叶元数及分枝数与一级侧枝上的叶元数的差异性分析^{a)}

Table 1 Differences of numbers of phytomers and branches on the main stem and number of phytomers on the primary branches for the four cultivars

品种	主干叶元数	主干分枝数	分枝叶元数
ZY18 (2013)	31.6 ^a	9.7 ^a	3.3 ^a
ZY50 (2013)	31.5 ^a	9.8 ^a	3.3 ^a
ZY18 (2018)	27.0 ^b	7.8 ^b	3.8 ^b
ZY50 (2018)	24.0 ^c	7.2 ^{bc}	3.5 ^{ab}
ZS72 (2018)	24.0 ^c	6.7 ^{bc}	2.5 ^c
ZS11 (2018)	23.5 ^c	5.8 ^c	1.7 ^d

a) a, b, c表示差异显著($P < 0.01$)

图4 四个油菜品种主干上各节位分枝出现的频数. 分枝自顶向下排序, 2013年ZY18和ZY50的样本数为20, 2018年ZY18和ZY50的样本数为50, 而ZS72和ZS11的样本数为20

Figure 4 Branch frequency of the corresponding rank on the main stem for the four cultivars (From bottom to up). The samples are 20 in 2013 and 50 in 2018 for ZY18 and ZY50, and 20 in 2018 for ZS72 and ZS11

中部位置分枝出现的概率为ZY18和ZY50多于ZS72和ZS11. 由此可见, ZY18和ZY50两个品种的分枝生长情况明显优于其他两个品种. 此外, 由于2018年春季温度偏低, 油菜的生长受到影响, 其分枝情况与2013年相比明显偏低, 表明油菜的生长发育受环境条件的影响较大.

(3) 主干上各节位分枝上的叶元数分布. 四个品种的主干上各节位的分枝叶元数与其所在的叶元号 K 之间的关系, 如图5所示. ZY18和ZY50的分枝上的叶元数大于ZS72和ZS11, 且ZS11的叶元数最少, 表明ZS11的分枝最短, ZS72的次之, ZS18和ZS50的分枝较长. 四

图 5 四个油菜品种主干上各节位的分枝叶元数与其所在的叶元号K之间的关系. 分枝自顶向下排序

Figure 5 The relationships between the number of internodes on branches and the corresponding rank on the trunk for the four cultivars (From top to bottom)

个品种的分枝叶元数随位置的变化趋势均可以通过混合概率分布来模拟.

2.2 参数估计结果

由于油菜下部分枝的叶元数难以观测, 参数估计时仅考虑叶元数达到最大时的分枝, 此后叶元数减少的分枝不考虑. 四个品种的各概率值如表2所示. 其中, 2013年和2018年ZY18和ZY50两个品种的主干及分枝的生长概率(b_1 , b_2)、生长节律(w_2)和主干的分枝概率(a_1)均差别不大, 但2013年和2018年的结果差别明显. 2013年的生长概率大于2018年, 但生长节律小于2018年. ZS72和ZS11两个品种的主干生长概率均小于ZY18和ZY50, 特别是ZS11, 与其他三个品种差异明显, 但其分枝的生长概率明显大于其他3个品种, ZS72的分枝生长概率最小. 由此可见, 油菜的产量构成因素间存在补偿效应. 四个油菜品种的分枝概率随主干位置而变化. 基部均无分枝, 分枝从植株中间部位出现, 且随叶元位置的增加, 叶元数逐渐减少. 表2中的分枝概率 a_1 的值为未考虑下部叶元数减小的分枝的概率值. 四个品种的主干分枝概率(a_1)均可近似为1. 模型模拟的结果与试验观测结果一致.

2.3 油菜分枝拓扑结构随机模拟

(1) 油菜分枝延迟扩展的模拟. 通过生长延迟函数, 根据式(1), 可以模拟油菜分枝自出现到开始扩展

表 2 油菜主干与一级侧枝拓扑结构参数差异性

Table 2 Differences of topological parameters on the main stem and the primary branches for the four cultivars

参数	b_1	b_2	w_2	a_1
ZY18 (2013)	0.86	0.97	0.62	0.97
ZY50 (2013)	0.91	0.96	0.60	0.95
ZY18 (2018)	0.82	0.91	0.79	1.00
ZY50 (2018)	0.80	0.90	0.77	1.00
ZS72 (2018)	0.78	0.85	0.77	0.99
ZS11 (2018)	0.70	0.98	0.56	1.00

图 6 延迟函数 g 取不同值时的分枝生长模式. $g=-0.3$: 分枝自基部某个位置扩展; $g=-0.5$: 分枝自茎的中间某个位置扩展; $g=-0.8$: 分枝自顶部某个位置扩展(油菜的扩展模式) (网络版彩图)

Figure 6 Branching patterns controlled by different growth delay parameters (g) that control the expansion of organs with the same development pattern. $g=-0.3$: the expansion begins from the bottom; $g=-0.5$: the expansion begins from the middle of stem; $g=-0.8$: the expansion begins from the top of stem (the expansion of winter oilseed rape) (color online)

的生长情况. 根据不同的 g 值, 可以计算出各分枝开始扩展所需要的延迟时间, 从而模拟植物各位置上的分枝出现的顺序, 如图6所示, 为 g 取不同值时获得的植物分枝的生长模式. 根据油菜实验观测的结果, 其主干上分枝的扩展模式为自顶端转变为花序开始, 分枝

自顶部某个位置向上向下扩展, 因此, 其分枝扩展的 g 值应为负值, 即 $g < -0.8$, 而花的开花模式为自基部向顶端开花, g 的取值应为 $g < 1$. 此取值范围为编程时设定, 具体数值可根据试验观测的分枝生长情况进行调整, 以获取最优值.

(2) 油菜分枝拓扑结构的模拟. 为了排除年季效应的影响, 采用2018年种植四个品种(ZY18, ZY50, ZS72和ZS11)的连续性观测数据来比较不同品种拓扑结构的差异. 测量的数据包括主干上的叶元数、分枝数以及分枝上的叶元数, 通过式(2)可以计算出主干的分枝概率(a_1), 通过式(3)和(4)可以计算出主干和分枝的生长概率(b_1, b_2), 通过式(5)可以计算出分枝的生长节律(w_2)(表2). 本研究采用Matlab编写的计算机模拟程序, 基于试验测量的数据, 计算各个品种与油菜拓扑结构相关的三类参数的值. 假设主干的最大叶元数与最终发育完成时观测的数据相同(ZY18: 27, ZY50: 24, ZS72: 24, ZS11: 23), 图7分别给出了四个油菜品种的4棵植株的模拟结果图.

由图7可见, 四个油菜品种(A: ZY18, B: ZY50, C: ZS72, D: ZS11)主干上的有效分枝位有差异. 其中, ZY18和ZY50差别不大, ZY50分枝位稍低于ZY18, 但两个品种的分枝位都低于ZS72和ZS11. ZS11分枝位最高, 有效分枝数明显少于其他三个品种, 模拟结果与表1和图3的统计结果一致. 此外, 四个品种的拓扑结构差异还来自于主干及分枝的生长概率及分枝节律的差异(表2), 即主干和分枝上的叶元数也存在差异, ZS11的分枝最短, ZS72次之, ZS18和ZS50的分枝较长.

3 讨论

3.1 基于随机过程的油菜拓扑结构模型的适用性

本研究采用随机过程理论模拟了油菜分枝的拓扑结构, 并通过实验测量数据计算出该模型的参数, 从而模拟油菜分枝拓扑结构生长动态. 尽管油菜的生长过程及环境信息未知, 本文中的冠顶分析方法仍然可以模拟出主干及分枝的生长动态. 为了测试该模型是否具有广泛的适应性, 今后的研究可以通过设置不同环境条件如种植密度、播种时间、水肥管理等试验, 采用本文使用的方法, 计算不同环境条件下油菜作物的相应的模型参数, 分析分枝拓扑结构的差异. 通过与实验数据的对比分析, 可以验证该模型是否具有普

图7 油菜的分枝模拟结果(仅显示主干和分枝). A: ZY18; B: ZY50; C: ZS72; D: ZS11 (网络版彩图)

Figure 7 Simulations of branching for the four cultivars in winter oilseed rape (only the main stem and branches are displayed). A: ZY18; B: ZY450; C: ZS72; D: ZS11 (color online)

适性.

3.2 油菜功能机构模型的构建

在植物功能结构模型中, 已有研究表明了植物拓扑结构对于其功能的影响. Letort等人^[35]采用GreenLab模型分析了拓扑结构对于植物功能的重要性. 为了研究植物结构与环境间的关系, 油菜模型需同时考虑结构与功能两方面的因素及其二者的交互作用. 如GreenLab采用基于源库的方法来模拟植物的功能部分. 拓扑结构的参数对于估计植物库器官的需求是必不可少的. GreenLab模型由器官发生模型(双尺度自动机)和器官生长模型(生物量产生和分配)两个主要模块组成. 模型产生的器官个数影响生物量产生和分配, 从而建立植物结构和功能之间的联系. 通过本文所计算的随机拓扑结构参数(主干的分枝概率、主干和分枝

上的叶元的生长概率和生长节律, 以及分枝的延迟参数), 可以计算出随机生长的油菜植株的个体器官个数, 包括植物整个生命周期产生的叶元数, 由此可以用来计算总的生物量产生, 并根据各器官的库强来进行分配。此外, 利用该模型还可以分析植物结构与生物量分配间的相互作用^[24,36]。

3.3 油菜功能结构模型的应用

本研究的冠顶分析方法为GreenLab功能结构模型中器官发生模型参数的确定提供依据。GreenLab功能结构模型的优点之一在于它是少数可以通过实验测量数据对模型参数进行校准的作物模型之一, 而这是模型应用于实际的必要条件。此外, GreenLab模型可以对作物进行三维可视化显示, 从而直观展示出不同环境条件下油菜植株的结构差异。

Jullien等人^[20]利用功能结构模型GreenLab模拟了油菜的生长发育过程, 包括分枝的生长过程, 但未考虑角果及种子形成过程的模拟。王秀娟等人^[37~39]利用随

机概率模型模拟了油菜角果和种子的形成过程, 但未将其与油菜模型相结合。由于油菜生长及结构的独特性, 其建模研究应该综合考虑植株、分枝、角果及种子的发育过程, 将这些因素都考虑其中, 才能准确地模拟油菜的产量, 这将是今后工作的方向。

4 结论

本文采用了随机模拟方法来模拟油菜的拓扑结构, 并通过实测数据对模型的参数进行估计, 从而为GreenLab模型的构建提供结构参数。结果表明, 在生物学及统计学意义上, 该模型可以灵活地实现对真实的油菜拓扑结构的模拟。本研究的意义在于基于简化的样本数据, 通过采用芽的随机行为, 用3个参数(生长概率、分枝概率及生长节律)及一个生长延迟函数就可以随机模拟连续性生长的油菜的拓扑结构。该方法可以模拟油菜分枝的拓扑结构, 并与油菜生长模型相结合, 模拟油菜的动态生长过程。

参考文献

- 1 Guo Y Z, Yang Y L, Sun J M. The current situation and solutions of rapeseed industry development in China. *Agr Econ*, 2016, 7: 44–46
- 2 Kiniry J R, Williams J R, Major D J, et al. EPIC model parameters for cereal, oilseed, and forage crops in the northern great plains region. *Can J Plant Sci*, 1995, 75: 679–688
- 3 Habekotté B. A model of the phenological development of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Field Crops Res*, 1997, 54: 127–136
- 4 Gabrielle B, Denoroy P, Gosse G, et al. Development and evaluation of a CERES-type model for winter oilseed rape. *Field Crops Res*, 1998, 57: 95–111
- 5 Robertson M J, Holland J F, Kirkegaard J A, et al. Simulating growth and development of canola in Australia. In: 10th International Rapeseed Congress. Canberra: Organising Committee, 1999
- 6 Robertson M J, Lilley J M. Simulation of growth, development and yield of canola (*Brassica napus*) in APSIM. *Crop Pasture Sci*, 2016, 67: 332–344
- 7 Deligios P A, Farci R, Sulas L, et al. Predicting growth and yield of winter rapeseed in a mediterranean environment: model adaptation at a field scale. *Field Crops Res*, 2013, 144: 100–112
- 8 Gilardelli C, Stella T, Frasso N, et al. WOFOST-GTC: a new model for the simulation of winter rapeseed production and oil quality. *Field Crops Res*, 2016, 197: 125–132
- 9 Liu H, Jin Z Q. A phenological model to simulate rape development. *J Appl Meteor Sci*, 2003, 14: 634–640 [刘洪, 金之庆. 油菜发育动态模拟模型. 应用气象学报, 2003, 14: 634–640]
- 10 Cao H X, Zhang C L, Li G M, et al. Researches of simulation models of rape (*Brassica napus* L.) growth and development (in Chinese). *Acta Agron Sinica*, 2006, 32: 1530–1536 [曹宏鑫, 张春雷, 李光明, 等. 油菜生长发育模拟模型研究. 作物学报, 2006, 32: 1530–1536]
- 11 Liu T M, Hu L Y, Zhao Z H, et al. A mechanistic of phasic and phenological development in rape. I. description of the model (in Chinese). *Chin J Oil Crop Sci*, 2004, 26: 28–32 [刘铁梅, 胡立勇, 赵祖红, 等. 油菜发育过程及生育期机理模型的研究 I 模型的描述. 中国油料作物学报, 2004, 26: 28–32]
- 12 Tang L, Zhu Y, Liu T M, et al. A process-based model for simulating phenological development in rapeseed (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2008, 41: 2493–2498 [汤亮, 朱艳, 刘铁梅, 等. 油菜生育期模拟模型研究. 中国农业科学, 2008, 41: 2493–2498]

- 13 Yue Y B, Zhu Y, Cao H X, et al. Models and openGL-based visual technology for rapeseed (*Brassica napus* L.) flower (in Chinese). *Jiangsu Agric Sci*, 2011, 27: 264–270 [岳延滨, 朱艳, 曹宏鑫. 基于几何参数模型和OpenGL的油菜花朵可视化研究. *江苏农业学报*, 2011, 27: 264–270]
- 14 Yue Y B, Zhu Y, Cao H X, et al. Models and openGL-based visual technology for rapeseed (*Brassica napus* L.) pod (in Chinese). *Jiangsu Agric Sci*, 2011: 438–441 [岳延滨, 朱艳, 曹宏鑫. 基于几何参数模型和OpenGL的油菜角果可视化研究. *江苏农业科学*, 2011: 438–441]
- 15 Zhao L L, Guo X Y, Wen W L, et al. Research on digital design for 3D shape of the rape inflorescence (in Chinese). *J Agri Mechanization Res*, 2011, 33: 191–194 [赵丽丽, 郭新宇, 温维亮, 等. 油菜花序三维形态结构数字化设计技术研究. *农机化研究*, 2011, 33: 191–194]
- 16 Li D, Lin B G, Shi T X, et al. Modeling and visualization of 3D architecture of oilseed rape (*Brassica napus* L.) (in Chinese). *Acta Agric Zhejiangensis*, 2013, 25: 926–932 [李冬, 林宝刚, 史同鑫, 等. 油菜植株三维结构的测量与可视化建模研究. *浙江农业学报*, 2013, 25: 926–932]
- 17 Li D, Lin B G, Zhang D Q, et al. Three-dimensional modeling of oilseed rape (*Brassica napus* L.) and its application in canopy architecture analysis (in Chinese). *J Wuhan Univ (Philos Sci Ed)*, 2016, 62: 575–580 [李冬, 林宝刚, 张冬青, 等. 三维结构模型在油菜冠层分析中的应用. *武汉大学学报(理学版)*, 2016, 62: 575–580]
- 18 Zhang W X, Cao H X, Zhu Y, et al. Biomass-based rapeseed (*Brassica napus* L.) plant primary ramification morphological structural model. The proceedings of Annual Conference on Agricultural Electrification and Informatization Engineering and Discipline Innovation and Development, Lanzhou, 2014. 680–696 [张伟欣, 曹宏鑫, 朱艳, 等. 基于生物量的油菜植株分枝形态结构模型研究. 见: 2014年“农业电气化与信息化工程与学科创新发展”学术年会. 兰州, 2014. 680–696]
- 19 Jullien A, Mathieu A, Allirand J M, et al. Modelling of branch and flower expansion in GreenLab model to account for the whole crop cycle of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). In: *The Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA'09)*. Washington: IEEE Computer Society, 2009. 167–174
- 20 Jullien A, Mathieu A, Allirand J M, et al. Characterization of the interactions between architecture and source-sink relationships in winter oilseed rape (*Brassica napus*) using the GreenLab model. *Ann Bot*, 2011, 107: 765–779
- 21 Zhang B, De Reffye P, Liu L, et al. Analysis and modeling of the root system architecture of winter wheat seedlings. In: *International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and their Applications (PMA'03)*, Washington: IEEE Computer Society, 2003. 321–328
- 22 de Reffye P. Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au *Coffea robusta*. Centre d'Orsay, France: Université Paris-Sud, 1979
- 23 de Reffye P, Elguero E, Costes E. Growth units construction in trees: a stochastic approach. *Acta Biotheor*, 1991, 39: 325–342
- 24 Wang F, Kang M, Lu Q, et al. A stochastic model of tree architecture and biomass partitioning: application to Mongolian Scots pines. *Ann Bot*, 2011, 107: 781–792
- 25 Diao J, De Reffye P, Lei X, et al. Simulation of the topological development of young eucalyptus using a stochastic model and sampling measurement strategy. *Comput Electron Agr*, 2012, 80: 105–114
- 26 Vavitsara M E, Sabatier S, Kang M Z, et al. Yield analysis as a function of stochastic plant architecture: case of *Spilanthes acmella* in the wet and dry season. *Comput Electron Agr*, 2017, 138: 105–116
- 27 de Reffye P. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. 1ère Partie. *Café Cacao Thé*, 1981, 25: 83–104
- 28 Kang M Z, Heuvelink E, de Reffye P. Modelling the growth of inflorescence. In: *The Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA'09)*. Washington: IEEE Computer Society, 2009. 303–310
- 29 Barthélémy D, Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann Bot*, 2007, 99: 375–407
- 30 Jaeger M, De Reffye P H. Basic concepts of computer simulation of plant growth. *J Biosci*, 1992, 17: 275–291
- 31 Yan H P, Kang M Z, de Reffye P, et al. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Ann Bot*, 2004, 93: 591–602
- 32 Hallé F, Oldeman R A A, Tomlinson P B. *Tropical Trees and Forests*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1978
- 33 Kang M Z, Heuvelink E, Carvalho S M P, et al. A virtual plant that responds to the environment like a real one: the case for chrysanthemum. *New Phytol*, 2012, 195: 384–395
- 34 Cournède P H, Letort V, Mathieu A, et al. Some parameter estimation issues in functional-structural plant modelling. *Math Model Nat Phenom*, 2011, 6: 133–159

- 35 Letort V, Cournède P -H, de Reffye P. Impact of topology on plant functioning: a theoretical analysis based on the GreenLab model equations. In: The Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA'09). Washington: IEEE Computer Society, 2009. 341–348
- 36 Kang M Z, Evers J B, Vos J, et al. The derivation of sink functions of wheat organs using the GREENLAB Model. *Ann Bot*, 2008, 101: 1099–1108
- 37 Wang X J, Mathieu A, Cournède P -H, et al. Stochastic models in floral biology and its application to the study of oilseed rape (*Brassica napus* L.) fertility. In: The Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA'09). Washington: IEEE Computer Society, 2009. 175–182
- 38 Wang X J, Mathieu A, Cournède P H, et al. Application of a probabilistic model for analysing the abortion of seeds and pods in winter oilseed rape (*Brassica napus*). *Ann Appl Biol*, 2014, 165: 414–428
- 39 Wang X J, Mathieu A, Cournède P H, et al. Variability and regulation of the number of ovules, seeds and pods according to assimilate availability in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Field Crops Res*, 2011, 122: 60–69

Stochastic simulation of branch morphological structure in oilseed rape

WANG XiuJuan^{1,2}, LI Dong³, LIN BaoGang⁴, HUA Jing^{1,2}, KANG MengZhen^{1,2*},
ZHANG DongQing⁴, de Reffye Philippe⁶ & WANG Fei-Yue^{1,5}

1 The State Key Laboratory of Management and Control for Complex Systems, Institute of Automation, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China;

2 Innovation Center for Parallel Agriculture, Qingdao Academy of Intelligent Industries, Qingdao 266109, China;

3 Institute of Digital Agriculture, Zhejiang Academy of Agricultural Science, Hangzhou 310021, China;

4 Institute of Crop and Nuclear Technology Utilization, Zhejiang Academy of Agricultural Science, Hangzhou 310021, China;

5 Beijing Engineering Research Center of Intelligent Systems and Technology, Institute of Automation, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China;

6 Cirad-Amis, UMR AMAP, TA 4001 Avenue Agropolis, F-34398 Montpellier, Cedex 5, France

The structure of oilseed rape is complex due to the development patterns of inflorescence: initiate acropetally but expand basipetally. This unique physiological characteristic makes a big difference in the morphological structure of individual plants in oilseed rape. The time lag between the appearance and elongation of a branch, called “growth delay”, needs to be quantified in order to simulate the developmental pattern of oilseed rape. This study computes the time interval between the appearance and expansion of branches by using a growth delay function. Moreover, a stochastic probabilistic model is built to simulate the differences of the numbers of branches, phytomers of the stems and branches within and among plants for four cultivars. Furthermore, model parameters can be estimated using the experimental measurements for four cultivars (ZY18, ZY50, ZS72 and ZS11) with the generalized least square method. The results indicate that the differences of structure among individual plants for different cultivars can be simulated using the stochastic model. This work provides a new and simple method to describe the differences of structure among plants using a stochastic model. This method can simulate the branch development of oilseed rape, which can be combined to a functional-structural model to simulate the growth and development of oilseed rape.

oilseed rape, inflorescence development, topological structure stochastic simulation, growth delay function, parameter estimation, probabilistic distribution

doi: 10.1360/N052018-00073