均质壤土下玉米根系三维空间分布的 模拟与参数分析^{*}

张吴平^{1,2} 李保国^{1†}

(1 中国农业大学资源与环境学院,植物 —土壤相互作用教育部重点实验室,北京 100094)(2 山西农业大学动物科技学院,山西太谷 030801)

SIMULATION OF SPATIAL DISTRIBUTION AND PARAMETER ANALYSIS OF MAIZE ROOT SYSTEM IN HOMOGENEOUS LOAM SOIL

Zhang Wuping^{1,2} Li Baoguo^{1†}

(1 Key Laboratory of Plant-Soil Interactions of Ministry of Education,

College of Resources and Environment, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

(2 College of Animal Science and Technology, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China)

关键词	玉米根系;	空间分布 ;三维结构 ;重	建与模拟
中图分类号	Q654	文献标识码	А

根系三维结构的确定对研究原位状态下根系吸收 水分、养分有重要的意义^[1,2]。国内外很多研究者已经 将定量化模拟与分析根系三维结构作为培育资源高效 利用的作物新品种、提高 SPAC 系统中物质、能量运移 与分布模拟精度的重要突破手段与方法^[2~5]。

目前,关于根系结构研究多采用三种方式。第 一种方式,假设根系在水平方向均匀生长与分布,在 根系生长的垂直一维方向上把土壤空间划分为若干 层,来研究根系结构与生长的空间分布^[6]。第二种 方式采用三维根系生长模型,在试验测定或者人工 设定模型参数的条件下,实现以根段个体为研究对 象的根系生长的三维结构,如 Diggle^[7]构建的 RootMap 模型、Lynch等^[8]构建的 SimRoot 模型、Pages 等^[9]构建的 Root Typ 模型。第三种方式采用三维空 间数据采集技术,在原位状态下研究植物根系的三 维结构与空间分布^[10,11]。

本研究以苗期盆栽玉米为例,采用从单根到根 系进行描述、整合的方式,实现了根系三维空间伸 展与分布的重建与模拟以及三维动态分布的可视 化表达。

1 材料与方法

1.1 盆栽试验

2004年3月在中国农业大学资源与环境学院土 壤—植物系统模拟实验室进行了玉米苗期温室盆栽 试验,品种为农大108。供试土壤为中国农业大学科 学园区内0~20 cm的表层土,其类型为草甸褐土,土 质为壤土。土壤风干磨细经过2 mm 筛后,依据施肥 处理要求均匀加入复合化肥(司各特)1g kg⁻¹干土, 其主要成分为 N P₂O₅ K₂O = 15 15 15。施肥处理 后的土壤以1.2~1.3 g cm⁻³的容重装入高36 cm、上 口径35 cm、下口径28 cm 的塑料桶中,共30 桶,每 桶种植1 株玉米。实验期间用称重法控制土壤质量 含水量在16.5%~20%之间。室内光源采用钠灯, 光源光强度为400 μ mol PAR m⁻²s⁻¹,每天开灯时间 8 00~18 00,温度控制在18~25 之间。

1.2 测定项目与方法

从三叶期开始对根系进行取样测定,测定时间 分别为三叶期(出苗后第7天)、五叶期(出苗后第

^{*} 国家高技术研究发展计划(863)项目(2003AA209020)、长江学者和创新团队发展计划项目(IRT0412)资助

⁺ 通讯作者, Tel: 010-62732850, E-mail: libg @cau.edu.cn 作者简介:张吴平(1973~),男,山西长治人,博士,主要从事土壤—植物系统模型研究。E-mail: zwping @cau.edu.cn 收稿日期: 2006 - 03 - 10; 收到修改稿日期: 2006 - 06 - 28

13 天)、八叶期(出苗后第 20 天)以及十叶期(出苗 后第 30 天),每次随机取 6 株玉米进行测定。测定 时,用刀将塑料桶切开,将土体放入 10 % 的 NaCl 溶 液浸泡 3 h,随后用水冲干净附在根表的土粒。按照 根着生位置将种子根与不定根逐条剪下、标记,放入 装有去离子水的无色透明玻璃皿中,避免侧根之间 的交叉重叠;用扫描仪(型号为 Agfa Snapscan 1236), 以透射灰度模式扫描根(分辨率设为 400 dpi),并以 TIF 格式保存图像。采用 WinRhizo Pro 5.0a 根系分 析软件(加拿大 Reagent Instruments 公司),测定所获 取的根图像中每个根个体上产生的各侧根的位置及 其长度。

在玉米根系中,将从胚轴上产生的种子根与节上产生的不定根统称为玉米根系的轴根。十叶期测定了玉米根系各轴根的空间三维坐标。测量仪器选用美国 Polhemus 公司的 3Space Fastrak 三维数字化仪。为减少温室内电磁场和金属对测定结果的干扰,将植株移至室外,并在测量前1周(出苗后第24天)停止浇水。测量指标为各主轴根的空间位置坐标。坐标原点为最后一层不定节根所在平面与植株茎的交点,X轴正方向指向正北,Y轴正方向指向正东,Z轴正方向为垂直向上。测定过程中用软刷除去覆盖在轴根表面的土壤,每隔1 cm 左右测定轴根的坐标,每隔5 cm 左右测量其直径,按此方法获取根系中不同轴根的空间坐标。

1.3 根系三维空间分布的重建描述

玉米根系由多条轴根组成,每条轴根上发生一 级侧根,一级侧根上发生二级侧根,以此类推。由于 测定了轴根的三维空间坐标以及不同生长期轴根的 长度,因此,轴根三维空间伸展比较简单,即将描述 轴根的空间坐标点用多段圆柱体连接起来,圆柱体 的直径由测定值通过插值方法计算得到。发生于轴 根上的一级侧根以及发生于一级侧根上的二级侧根 等的三维空间伸展方法采用模拟的方法实现,下面 以轴根上发生的一级侧根的三维空间伸展为例,给 出采用模拟方法实现的一级侧根三维空间伸展的模 拟算法:

1) 确定侧根在轴根上发生的区域 L_b ;

2) 按照从根基部到根尖的方向,将侧根发生区 域平分为 *K* 等分,每段长 ,各段分别采用 1 到 *K* 数字作为侧根发生的归一化位置;

 3) 计算每个归一化位置的分支系数 b(i)、侧 根长度系数(定义为单位轴根分枝长度下侧根的平 均长) l(i); 4) 对每个位置,循环 b(i) 次;

5) 在每次循环中,再循环 *l*(*i*)/*unit-l*次(*unit-l*)为模拟侧根空间伸展单位的最小长度),确定侧根的空间位置,具体空间位置模拟方法采用 Pages 等^[9]、Lynch 等^[8]的方法。

1.4 根系空间分布模拟

根系空间分布模拟基于空间 Voxel 元技术^[11], 即将根系生长区域划分为若干小立方体,再把根系 生长分布到各空间 Voxel 元中,统计各空间 Voxel 元 中根系分布情况而实现根系空间分布的模拟。

设每个空间 Voxel 元对应一个三维数组(*i*, *j*, *k*), *N_x*、*N_y*、*N_z*为根系生长区域在三个方向分别划分的区间数, *x*、 *y*、 *z*为各个方向间隔大小, *i*[1,*N_x*], *j* [1,*N_x*], *k* [1,*N_x*]。

在确定空间 Voxel 元后,可以将根系的空间生 长理解为根系占据各个空间 Voxel 元的动态过程。 结合本文 1.3 节对根系三维空间伸展的描述,设定 组成根系的任一根段的始点与终点分别为 A(x_1 , Y_1 , Z_1)与 B(x_2 , Y_2 , Z_2),按照如下碰撞算法实现根 段占据相关的空间 Voxel 元过程:

1) 以(X₁/x, Y₁/y, Z₁/z)组成的三维数
 组确定根段占据的第一个空间 Voxel 元;

2) 计算根段向量 AB 的三个方向组分值 *D_x*, *D_y*, *D_z*以及根段 AB 的长度 *L_{AB}*;

3) 如果 D_x 0,计算根段 AB 与 X = *i* 平面的距 离,反之,计算根段 AB 与 X = *i* - 1 平面的距离,并记 该距离为 L_x ;采用同样方法,计算根段 AB 与相应 Y 平面的距离 L_y ,根段 AB 与相应 Z 平面的距离 L_z 。

4) 如果 L_X, L_Y, L_Z最小值小于 L_{AB}, 计算并记录该最小值所在的方向同相应的平面交点为
B₃(X₃, Y₃, Z₃);记录当前的空间 Voxel 元包含了根段 AB₃;同时设定 A 点的空间坐标等于 B₃点的空间
坐标,并转向第一步;

5) 如果 *L_x*, *L_y*, *L_z*中的最小值大于 *L_{AB}*,则记 录当前的空间 Voxel 元包含了根段 AB,结束根段 AB 占据空间 Voxel 元的过程。

对所有组成根系的根段,采用上述算法,可以实现根系占据各空间 Voxel 元的动态过程,进而实现根系空间生长分布的模拟。

2 结果与分析

2.1 不同生长期对根系结构的影响

表1给出了玉米根系生长在经历了不同的有效

积温(以6 为基温,从玉米出苗到取样时刻每日所 经历的有效积温之和)后各类轴根的基部长度、分枝 区域长度以及根尖不分枝区域长度的变化。结果表 明,各类轴根的基部不分枝区域在不同生长积温下 差异不显著。不同类型轴根的分枝区域与根尖不分 枝变化过程趋势基本相同,即分枝区域随着积温的 增加不断扩大,而根尖不分枝区域随着积温的增加, 逐渐变小,直至达到某个相对稳定的值。

不同类型根生长	根基部不分枝区域长度		分枝区域长度		根尖不分枝区域长度			
	平均值	标准差	平均值	标准差	平均值	标准差		
初生种子根								
124	0.10	0.01	15.94	1.77	10.28	1.23		
257	0.15	0.04	30.37	3.99	1.05	2.99		
410	0.16	0.19	30. 61	3.72	1.14	0.67		
次生种子根								
124	0.48	0.26	10.30	4.38	9.32	3.30		
257	0.36	0.11	18.23	6.54	2.31	3.46		
410	0.40	0.30	23.32	7.19	1.99	3.15		
第一层不定根								
257	0.82	0.26	12.05	7.59	11.4	2.83		
410	1.10	0.54	28.37	11.30	6.90	3.91		
第二层不定根								
410	0.71	0.40	12.52	8.09	12.49	7.05		

表 1 生长经历不同的有效积温后轴根基部不分枝区域、分枝区域以及根尖不分枝区域长度的变化 (cm)

图 1a 至图 1f 描述了各类轴根分枝过程模式, 即给出了发生于轴根分枝区域上的一级侧根发生的 强度以及一级侧根长度沿根轴分枝区域的长度变 化。结果表明,根系生长的初期,各类轴根的分枝强 度比较大,但是相应的侧根长度比较短;随着根系生 长经历的有效积温的增加,轴根分枝的强度逐渐减 弱,但是分枝产生的侧根长度明显呈增加的趋势。

在模拟一级侧根的空间伸展时,一级侧根发生的初始位置、长度可以通过前述的轴根空间位置、轴 根产生一级侧根的分枝系数与长度系数计算得到。 一级侧根由于其数量较多,而且其空间伸展的轴向 角与径向角与产生其的上级根的空间位置有关,因 此难以给出一级侧根空间变化的绝对轴向角与径向 角变化规律。通过实际观测,发现在均质土壤条件 下,一级侧根初始化时与其上级根之间的轴向角基 本上是垂直的,本研究设定一级侧根的轴向角在 80 ~ 90 之间随机变化;而径向角设定为 0 ~ 360 之 间随机变化。当一级侧根初始化以后,一级侧根生 长方向的轴向角变化较小,本研究设定为 0 ~ 10 之 间随机变化;一级侧根生长方向的径向角设定为 0 ~ 360 之间随机变化。

2.2 根系三维空间分布重建

2.2.1 轴根三维空间重建 轴根三维空间伸展 是根系三维空间伸展的基础,决定了整个玉米根系 整个生长期间获取土壤资源的潜在能力。以玉米 根系的初生种子根为例,描述了三个不同生长积温 下初生种子根在三维空间的伸展、根基部不分枝区 域、分枝区域以及根尖不分枝区域变化过程。在初 生种子根的分枝区域,模拟了一级侧根的发生强 度、一级侧根的长度以及一级侧根的空间位置(图 2)。图 2a 描述的是初生种子根在根系生长经历 d 有效积温后的三维结构,此时的初生种子 124 根产生一级侧根的强度较大,但是产生的一级侧根 较短。图 2b 是初生种子根生长经历 257 d 有效 积温后的三维结构,在此阶段,轴根的分枝区域不 断扩大,根尖不分支区域逐渐变小。图 2c 是初生 种子根生长经历 410 d 有效积温后的三维结构, 这一阶段处于玉米生长的七至八叶期,植株已经开 始自养生长阶段,叶片的光合生长能够为根系的生 长提供相对充足的生物量,在分枝强度变化不明显 的情况下,侧根较长,该阶段分枝区域进一步扩大, 根尖分枝区域进一步减少。



图 1 苗期玉米根系的分枝系数与长度系数沿轴根的位置随根系生长经历有效积温的变化



图 2 玉米根系初生种子根在 124 d (a)、257 d (b)、410 d (c) 积温下的三维空间分布重建 (X表示水平 X方向,Y表示水平 Y方向)

2.2.2 根系三维空间重建 在上述轴根三维空间伸展描述的基础上,遍历某生长时刻根系中所有的轴根,可以实现根系三维空间伸展过程的描述。以根系生长经历了257 d 后根系三维空间伸展描述为例,实现根系三维空间伸展模拟。首先根据表

1 确定轴根的长度,方法是采用各类轴根的均值与 方差,随机确定每条轴根长度,依据线性插值,补足 长度不够的轴根,截去轴根较长部分,得到根系中仅 包含的轴根三维空间结构(图 3a)。然后,依据各类 轴根的基部不分枝区域长度的均值与方差,随机模 拟得到轴根的基部不分枝长度,同样的方法随机模 拟轴根的分枝区域长度、根尖不分枝区域长度,在图 1所示的相应根系生长时刻各类根的归一化分支系 数与长度系数上,得到玉米根系在生长经历的有效 积温为257 d后的根系三维空间伸展的可视化模 拟。图 3b 以可视化的方式重建了根系生长的某一 时刻空间伸展分布,模拟结果显示了各轴根上产生 的一级侧根分枝系数与一级侧根长度较大的时空变 异性。



图 3 玉米根系在生长经历 257 d 有效积温后的三维空间分布重建与模拟 (a. 表示轴根的三维空间结构重建结果; b. 最终根系结构的三维空间结构重建与模拟结果; X 表示水平 X 方向; Y 表示水平 Y 方向)



图 4 根系生长经历 257 d 时不同土壤层空间根长密度的分布模拟结果 (X 表示水平 X 方向, Y 表示水平 Y 方向)



图 5 根系生长经历 257 d 时不同生长方向上根长密度分布的模拟 (a. 垂直 Z 方向上根长密度的分布; b. 水平 X 方向上根长密度分布; c. 水平 Y 方向上根长密度分布)

2.3 根系空间分布模拟

采用本文 1.4 节所述算法,以单位长度与单位 体积下的根长密度为例,研究了根系在某一生长时 刻下的空间分布的定量化描述。图 4 给出了根长密 度在根系生长的三个方向上的分布趋势。结果表 明,根长密度随着土壤深度增加,在 0~10 cm 逐渐 增加的趋势,从 10 cm 开始逐渐减少,而根系密度在 水平方向上基本呈对称分布(图 5),根系的这种空 间变化趋势与众多研究者结果趋势一致^[6,12]。

实际上由于土壤空间的变异性以及根系生长较 强的可塑性,在不同空间根系分布有较大差异。以 3 cm 间隔划分根系生长区域,并标记各空间 Voxel 体元,模拟根系在各空间 Voxel 体元中分布,最后统 计得到根系在以3 cm 为间隔的各土壤层中分布(图 4)。在 0~3 cm 土层中,根长密度值比较小,而且仅 有一个峰值,对应发生的一层节根,而且主要是基部 不分支区域。随着土壤深度增加,特别是在 3~12 cm 土层,根长密度值空间分布变异加剧,出现多个 根长密度的峰值。这个区间主要发生了根系次生种 子根、一层节根以及部分初生种子根、各次生种子根 与一层节根基本上"均匀"分布在玉米茎的周围,且 长势相差不大,因此出现多处峰值。从 21~30 cm 土层,根长密度逐渐减少,这个时期地上部约有7到 8 片可见叶,因此在 21~30 cm 的土层可能仅分布有 初生种子根,且种子根产生的一级侧根数量较少、比 较短,因此该层的根长密度很低,其值大概在 $0.2 \text{ cm cm}^{-3} \text{R}_{\circ}$

3 结 论

本研究结果表明:采用三维数字化仪,测定玉

米根系各轴根的三维空间坐标,可从整体空间结 构上实现原位状态下玉米根系占据土壤空间的动 态过程以及由主轴根组成的根系空间轮廓的实时 重建;基于根系形态结构分析,并考虑侧根空间生 长的局部规则,采用模拟的方式,实现了侧根的空 间伸展描述;最后,按照根系生长的真实方式与过 程,实现了单根到根系两个尺度下根的空间生长 分布的结合,从而可实现完整根系空间动态分布 的三维可视化。这为研究根土互作,制定科学的 灌溉、施肥措施,寻求资源高效利用的根系构型提 供参考方法。

参考文献

- Pages L, Jordan MO, Picard D. A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. Plant and Soil, 1989, 119:147 ~ 154
- [2] Ge Z Y, Gerardo R, Lynch J P. The importance of root gravitropism for inter-root competition and phosphorus acquisition efficiency: Results from a geometric simulation model. Plant and Soil, 2000, 218: 159~171
- [3] 廖红, 戈振扬, 严小龙. 水磷耦合胁迫下植物磷吸收的理想 根构型:模拟与应用. 科学通报, 2001,46:641~646
- [4] Clausnitzer V, Hopmans J W. Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. Plant and Soil, 1994, 164:299 ~ 314
- [5] Coelho MB, Villalobos FJ, Mateos L. Modeling root growth and the soil-plant-atmosphere continuum of cotton crops. Agricultural Water Management, 2003, 60:99 ~ 118
- [6] 张立桢,曹卫星,张思平,等.棉花根系生长与空间分布特征.植物生态学报,2005,29:266~273
- [7] Diggle A J. Rootmap: A model in three dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. Plant and Soil, 1988, 105: 169 ~ 178
- [8] Lynch J P, Nielsen KL, Davis R D, et al. SimRoot: Modelling

and visualization of root systems. Plant and Soil , $1997 \;,\; 188: \\ 139 \sim 151$

- [9] Pages L, Vercambre G, Drouet J L, et al. Root Typ: A generic model to depict and analyze the root system architecture. Plant and Soil, 2004, 258:103~119
- [10] Danjon F, Bert D, Godin C, et al. Structural root architecture of 5-

year-old Pinus pinaster measured by 3D digitizing and analysed with AMPAMod. Plant and Soil , 1999 , $217\,{:}49\sim63$

- [11] Jourdan C, Rey H. Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm root system. Plant and Soil , 1997 ,190: 235 ~ 246
- [12] 左强, 孟雷, 王东. 应用实测含水率剖面估算冬小麦相对根 长密度分布. 农业工程学报,2004,20:1~6