

文章编号: 1005-0906(2006)02-0104-04

作物冠层中叶片氮素垂直分布研究进展

庄克章^{1,2}, 郭新宇¹, 王纪华¹, 黄文江¹, 王空军²

(1. 国家农业信息化工程技术研究中心, 北京 100089; 2. 山东农业大学农学系, 山东 泰安 271018)

摘要: 作物冠层中叶片氮素含量沿冠层从上向下逐渐减少, 形成了氮素的垂直分布梯度。冠层中叶片氮素垂直分布是由于氮素向生长中心转运和叶片适应光在冠层中分布特征的结果, 这种分布有利于提高冠层和植株的光合速率。在综合评述前人研究的基础上, 对影响冠层叶片氮素垂直分布的主要因素进行了分析, 指出现有研究中存在的不足, 提出了下一步应重点解决的问题并对研究前景进行了展望。

关键词: 冠层; 氮素垂直分布; 叶面积指数; 叶片氮素含量; 消光系数

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Development of Leaf Nitrogen Vertical Distribution in Crop Canopy Research

ZHUANG Ke-zhang^{1,2}, GUO Xin-yu¹, WANG Ji-hua¹, HUANG Wen-jiang¹, WANG Kong-jun²(1. *National Agricultural Information Technology Research Center, Beijing 100089, China;**2. Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)*

Abstract: With the depth of canopy increases, leaf nitrogen content reduces gradually, thus vertical nitrogen gradient develops. Vertical leaf nitrogen distribution is the transference of nitrogen to growing center and an adaptation to the light distribution in canopy. This type of nitrogen distribution increases canopy and single plant photosynthesis rate. On a basis of comprehensively appraising published research, we analyzed several factors which affected the leaf nitrogen vertical distribution in crop canopy; we pointed out the disadvantages of published research and the key problems that ought to be solved and developing perspectives in research of vertical leaf nitrogen distribution in this study.

Key words: Canopy; Vertical nitrogen distribution; Cumulative area index; Leaf nitrogen concentration; Light extinction coefficient

氮素是作物生长发育必需的基本营养元素之一。植物体内的氮素来源主要是根系从土壤中吸收的硝态氮和氨态氮, 根系也可以吸收少量的氨基酸和尿素。氮素在植物体内合成酰胺、氨基酸、蛋白质及其它含氮化合物。冠层叶片中氮素主要以蛋白质(一些与光合作用有关的酶类)和游离氨基酸的形式存在^[1]。氮素吸收和分配一直是植物生理学研究的热点^[2-5]。作物对氮素的吸收和分配随着生育进程呈现出明显的阶段性, 一般在抽穗以前以吸收分配为主, 抽穗后以再分配为主^[6]。氮素在植株体内的转移不仅是作物生长的需要, 也是对外界环境条件做出的一种适应, 氮素在植株内各器官的分布是氮素分

配和转运的综合结果, 这些研究为揭示氮素对作物光合速率和干物质积累的影响提供了重要的参考价值。以往的大多数研究都把冠层叶片作为一个整体来考虑, 忽视了冠层氮素的空间分布存在较大差异性, 尤其是在冠层中的垂直分布。前人的研究证实了冠层中叶片氮素垂直梯度的存在^[6-10], 并对几种作物冠层中叶片氮素垂直分布进行了初步探讨。但这些研究主要针对一些冠层结构相对较为简单的单、双子叶草类和大豆, 而对小麦、棉花、玉米等作物冠层中叶片氮素分布研究较少。由于作物冠层结构本身的复杂性和一些因子(密度、氮素供应量、作物本身的氮素需求量等)的影响, 作物冠层中叶片氮素垂直分布规律和调控机制还不是很清楚, 对作物品质尤其是对蛋白质的影响研究较少, 需要做进一步研究。

1 氮素垂直分布梯度存在和形成

Hirose T 等(1987)较早地提出并且研究了冠层

收稿日期: 2005-03-23

基金项目: 国家“863”高技术研究发展计划课题(2003AA209021)、北京市自然科学基金项目(4042015)和北京市科技新星项目(2003B14)资助

作者简介: 庄克章, 男, 山东省青州市人, 在读硕士研究生。

Tel: 010-51503422 E-mail: zkz123456@126.com

叶片氮素的垂直分布^[9]。作物冠层氮素空间分布存在明显的垂直梯度。冠层中氮素含量垂直梯度是作物冠层的一个显著特点^[11]。已有大量的试验数据表明氮素在冠层叶片中是不均匀分布的^[12]。有报道显示:小麦^[10,13,14]、大豆^[9]、棉花^[15]、向日葵^[16]等作物冠层中氮素分布存在明显的垂直梯度。前人对冠层中氮素垂直分布描述主要是建立叶片中氮素含量与累积叶面积之间的函数关系式。在冠层发展的过程中,叶片氮素含量就会形成垂直梯度,冠层顶部叶片由于不遮荫而比冠层底部遮荫面积较大的叶片中氮素要高^[7]。小麦冠层中叶片氮素分布梯度形成可能在封垄以前,这时叶片迅速生长,冠层叶面积和叶倾角会发生变化^[10],形成明显的叶片氮素分布梯度。自冠层顶部开始向下逐层降低,同一物种不同品种之间存在差异^[9~14]。棉花是无限生长的作物,在主茎生长的同时也伴随着次生茎的生长,有相当一部分叶片是从次生茎中长出^[18],由于叶片生长时间不一致,出现了叶龄存在着差异的现象,下层叶片中的氮素为了供给新生叶片生长的需要和受光的调节,氮素垂直分布梯度更加明显。大豆冠层中氮素垂直分布梯度形成在封垄后,冠层成熟度对氮素垂直分布存在影响。Shiraiwa 等研究^[9]认为,大豆叶片含氮量随累积 LAI 增加呈线性降低,未成熟冠层中, LAI 在 1.5 ~ 2.0 范围内的冠层内叶片含氮量较为均一,下层则随累积 LAI 增加而线性降低。成熟冠层中氮素含量呈现从上到下随着累积 LAI 增加而连续降低,不存在氮素含量较为均匀一致的顶部区域。

2 冠层叶片氮素垂直分布的影响因素

氮素在冠层叶片中分布除了与光在冠层中的分布^[11,16,19]和冠层结构本身的特点^[7,17,20]有关外,氮素的供应量^[11,13,18]、叶片生理年龄^[4]等也能影响冠层叶片中氮素的垂直分布。

2.1 冠层光分布对叶片氮素垂直分布的影响

光对叶片中氮素分布起到重要的调控作用。冠层中叶片氮素垂直分布是对光在冠层中垂直分布的一种适应^[10]。入射光主要通过三种途径进入作物冠层内部:首先,入射光以直接辐射的形式,从冠层间隙和叶片边缘进入冠层内部;再次通过作物叶片和土壤表面反射后的散射光进入冠层内部;最后是通过透射叶片的光进入冠层内部^[21]。三种形式的入射光对叶片光能利用率有影响,处在较多散射光照射下的叶片光能利用率较高^[22],但未见不同形式的入射光对氮素的垂直梯度影响的报道。

光在冠层中传播时光强发生衰减,辐射衰减程

度主要决定于叶片密度、冠层内叶片的排列方式以及入射光的照射角度(主要由太阳高度角决定)^[23]。作物冠层中入射光的辐射强度随着冠层深度的增加而指数递减,符合朗伯—比尔定律^[24]。冠层中某一高度层次上的光强可用以下方程来计算: $I = I_0 \times e^{-K \times LAI}$,在这里, I 为冠层中某一高度层次上的光强, I_0 为冠层顶部的光强, K 为消光系数, LAI 为从冠层顶部算起的累积叶面积系数。禾谷类农田、草甸等冠层中的消光系数 K 通常在 0.3 ~ 0.5 之间,而一些阔叶草本、三叶草和向日葵等作物冠层中消光系数 K 能达到 0.7 以上^[21]。光在冠层中随着冠层深度增加而递减,顶部具有较高的光强,底部光强较弱,上层叶片光合速率相对较高,要合成较多的光合产物,对氮素需求量就较多,对叶片中氮素形成了一种“拉动”作用,促使下层叶片中的氮素上移到上层叶片中。

随着对氮素垂直分布研究的深入,科研工作者把光对氮素垂直分布影响的研究与氮素垂直分布对冠层的光合速率影响的研究结合起来。根据最优化理论,叶片中氮素含量随叶面积变化斜率(即 N_L -LAI 的回归斜率)与光随叶面积变化斜率(即 PDF-LAI 的回归斜率)相平行时,冠层光合速率达到最大。氮素在冠层中分布不均提高了 CO_2 羧化速率,冠层每日 CO_2 总羧化量大约提高了 20% ~ 50%。Hirose 的研究^[6]表明,冠层中叶片氮素垂直不均匀分布要比均匀分布时的 CO_2 羧化速率提高 23% ~ 48%; Pons 研究^[25]认为, CO_2 羧化速率提高 27%; 计算的结果与物种、每日辐射量和计算所采用的模型有关。

2.2 冠层结构对叶片氮素垂直分布的影响

冠层本身的结构特点对氮素垂直分布会有较大影响。有研究^[7]表明,草本作物有两种不同的冠层结构,双子叶草类的叶片是由顶端分生组织分化长出的,新生叶片在冠层的顶端,受光条件最好,而很多的单子叶作物的叶片是由基部分生组织分化长出,这样老叶片就相对地集中到冠层顶部,受到强光的照射。这两种草类不同的冠层结构的差异造成了氮素分布梯度的形成方式的不同^[26]:单子叶作物由于新生叶片从下端长出,叶片生长消耗了一部分氮素,使冠层下部的氮素含量降低,而冠层上部由于光分布的影响氮素含量上升。双子叶作物中上部冠层氮素含量高,不仅是因为光的调节,更重要的是由于下层叶片中的氮素为了供给叶片生长的需要转移到了上层叶片中。

冠层结构比较复杂,影响作物冠层结构主要是株型和密度^[27],有研究^[28]认为,平展型叶片中氮素含量随着叶面积减少而下降的速率要快于紧凑型。但

是研究株型对光和氮素在作物冠层分布影响的相关报道较少,没有形成一致的结论。密度也是影响冠层结构主要影响因子之一,前人研究了密度对氮素分布的影响^[7,9,17,29,30]。有些作物冠层中的氮素分布梯度随着密度增大而增大^[7,9,30],但对有些作物来说,密度对冠层中的氮素分布几乎没有影响^[17,29]。种植密度不会改变氮素含量随着累加叶面积增加而线性递减的趋势。对大部分的作物来说,种植密度较高时冠层中氮素含量随着累加叶面积增加而递减较快,下部冠层中叶片氮素含量较低,叶片氮素垂直分布梯度增大,与种植密度增加时光在冠层中分布相一致,随着种植密度增加,光在冠层中传播时,光强递减速度加快,冠层上部的消光系数会增大,使中下部的受光条件变差^[31-33]。这样要维持较高的整体光合速率,冠层下部叶片中氮素就会更多的转移到上层叶片中,相对冠层底部来说,顶部具有更高的光合速率,形成了更大的氮素垂直分布梯度。

2.3 氮素供应量对叶片氮素垂直分布的影响

一般来说,氮素供应量能较大地改变 $LAI-N_L$ 之间的回归函数关系^[4],但有些研究^[6,9]却认为,氮素供应量对冠层顶部的氮素含量影响不大,也有研究^[7]认为氮素供应量对冠层氮素分布几乎没有影响,更有研究^[19]表明随着施肥量的增加,氮素在冠层中的分布将更加均匀,氮素的垂直分布梯度减小。造成研究结果差异的原因可能是作物本身生长特性和氮素需要量等因素。对大多数作物来说,在一定的施肥量范围内,随着施肥量增加,氮素供应量增加,冠层中不同高度层次上叶片中氮素含量也会增加。植株叶面积也会增大,冠层中、上部叶片阻挡了大部分的入射光,冠层底部光强非常弱,下部的的光合速率就会较低。这样叶片中氮素也会自动调整,下部叶片中的氮素也会更多地转移到上部叶片中,使氮素垂直分布梯度增大。王纪华等研究^[14]也认为,在生育前期各层叶片的含氮量存在随着施氮水平的增加而增加,氮素垂直分布梯度基本维持不变,到生育后期,中下层的氮素含量的梯度逐渐增大,随着供氮水平的提高而升高。

在作物的灌浆期,冠层中叶片氮素含量降低,果实(种子)的氮素含量上升,有一部分冠层叶片氮素转移到了果实(种子)里,氮素转移是不可避免的,因为后期的氮素吸收量不能满足果实(种子)中蛋白质积累的需要^[34,35]。前人虽然对作物叶片氮素转移做了一些研究^[36,37],但是对于氮素转移对冠层叶片氮素分布影响的研究报道较少;由于氮素垂直分布梯度形成和调控机制还不很清楚,更缺乏对不同作物、不同

生育时期氮素垂直分布梯度的动态变化规律与子粒品质的关系进行研究^[38]。

随着叶片生理年龄的衰老,叶片氮素垂直分布梯度变小^[4],但也有研究^[39]认为,氮素供应量低时,叶片中氮素含量随着叶片年龄衰老而降低,氮素供应量充足时叶片中氮素含量不会由于叶片衰老而降低,叶片氮素分布梯度不会发生改变。研究结果的差异可能是不同的作物和环境条件造成的。

3 冠层氮素垂直分布梯度的研究方法

对冠层叶片氮素分布的研究主要采用了“分层切片法”,即把冠层分成若干个水平的高度层次,假定氮素在同一高度层次上含量是均匀一致的,测定各个高度层次上的氮素含量,然后建立氮素含量与叶面积、光强等因子的函数关系。随着冠层深度的增加,氮素含量逐渐降低。有些研究^[6,25,28]表明,冠层中氮素含量与累加叶面积之间存在着指数关系,但也有研究^[8,9,10]表明,氮素含量与叶面积之间存在着线性关系。Hirose 和 Werger 提出了冠层中氮素分布公式^[9]: $N_L = N_0 \exp(-K_0 \times F/F_t)$, 式中 N_0 为冠层顶部氮素含量, N_L 为所测冠层氮素含量, F 为从冠层顶部到所测高度的累积叶面积系数, F_t 为总叶面积系数, K_0 为叶片氮素分布系数。一般情况下, $K_0 > 0$, 当 $K_0 = 0$ 时,表示氮素在冠层中均匀分布,有力地推动了作物冠层中氮素分布研究。冠层中叶片主要受到直射光、散射光的照射,两种叶片氮素含量可能会有差异。Sinclair 等^[40]建立了一套冠层氮素分布模型,把受直射光和散射光照射的叶片中氮素含量区别开来。但是由于此模型只能计算两种光照射下叶片中氮素的平均含量,没有考虑叶片中氮素垂直分布高度上的差异性,因此其应用受到很大限制。

对影响冠层叶片氮素垂直分布因素(密度、氮素供应量等)进行研究后,科学工作者建立了对这些因素反应灵敏的氮素垂直分布模型^[7,9,11,13,18,30],模型的灵敏度提高。但总的说来,前人主要从一维的角度对作物冠层中叶片的垂直分布进行研究。但由于玉米冠层同一高度层次上差异性较大^[44],光在玉米冠层中分布会差异很大,从一维角度研究玉米冠层中叶片氮素分布时,与实际的氮素分布可能差距较大,氮素分布模型的模拟效果受到质疑。陈冠文^[45]在大田切片法的基础上建立了三维切片法,能对作物群体结构和群体内生态因子进行时空分布研究。但是由于其测定程序较为繁琐,采用这种三维切片法对冠层氮素分布进行冠层结构研究的还鲜见报道。随着计算机技术和测量技术的发展,三维数字化测量仪

器的出现,使人们能够对冠层中作物几何结构进行精确测量^[46~48]。科学工作者开始从三维角度来研究玉米冠层中叶片氮素分布^[49],使人们对玉米冠层中氮素分布的认识更加客观和直观化,基于冠层三维结构建立的模拟方程更符合实际的氮素分布情况,使模拟精度提高。

4 问题与展望

当前,作物冠层氮素的垂直分布已经引起研究者的关注,取得了一些进展,但是还存在一些问题,需要进一步研究探讨,主要表现在以下几方面:①冠层叶片氮素垂直分布梯度形成机制还不清楚;②现有报道大多只对作物某一生育时期的冠层中叶片氮素分布进行研究,从作物整个生育期来研究氮素分布的报道较少;③氮素垂直分布梯度与作物子粒品质,尤其与蛋白质之间的关系还缺乏研究。

随着遥感技术的发展,利用遥感手段对冠层中氮素分布进行分析,不仅可以大大减少测定的劳动量,并且是非接触式测量,不影响作物的生长。遥感技术作为一种新的研究手段已经引起农学研究者的关注。近几年来,国内外已经开展利用遥感技术对作物冠层中氮素分布进行研究。王纪华等利用常规取样分析和光谱分析相结合对小麦冠层中氮素分布进行研究^[14],谭昌伟等^[50]利用冠层光谱特征结合农学参数,建立了夏玉米叶片全氮、叶绿素及叶面积指数相应的光谱数据模型。利用遥感技术对作物的长势和营养状况做动态监测展示了良好的应用前景。今后,遥感和图形图像学方法将成为作物冠层氮素分布信息获取和解析的重要手段。

参考文献:

- [1] 郑丕尧. 作物生理学导论[M]. 北京:农业大学出版社,1990. 171.
- [2] 肖 凯,张树华,邹定辉,等. 不同氮素营养对小麦光合特性的影响[J]. 作物学报,2000,(1).
- [3] 杜金哲,李文雄,胡尚连,等. 春小麦不同品质类型氮的吸收、转化利用及子粒产量和蛋白质含量的关系[J]. 作物学报,2001,27(2): 253-260.
- [4] Gastal F, Lemaire G. N uptake and distribution in crops: an agronomical and ecophysiological perspective. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 789-799.
- [5] 庄恒扬,曹卫星,蒋思霞,等. 作物氮素吸收和分配的动态模拟[J]. 农业系统科学与综合研究,2004,(2).
- [6] Hirose T, Werger M J A. Maximising daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in a canopy. Oecologia, 1987, 72: 520-526.
- [7] Rien Aerts and Hannie DE Caluwe. Effects of nitrogen supply on canopy structure and leaf nitrogen distribution in carex species. Ecology, 1994, 75(5): 1482-1490.
- [8] Lemaire G, Onillon B, Gosse G, et al. Nitrogen distribution within a lucerne canopy during regrowth: relation with light distribution. Annals of Botany, 1991, 70: 429-435.
- [9] Shirawa T, Sinclair T R. Distribution of nitrogen among leaves in soybean canopies. Crop Sci., 1993, 33: 804-808.
- [10] Dreccer M F, Van Oijen M, Schapeendonk H C M, et al. Dynamics of vertical leaf nitrogen distribution in a vegetative wheat canopy. Impact on canopy photosynthesis. Annals of Botany, 2000, 86: 821-831.
- [11] Markus Lotscher, Katharina Stroh, Hans Schnyder. Vertical leaf nitrogen distribution in relation to nitrogen status in grassland plants. Annals of Botany, 2003, 92: 679-688.
- [12] Grindlay D J C. Towards an explanation of crop nitrogen demand based on the optimization of leaf nitrogen per unit leaf area. Journal of Agricultural Science, 1997, 128: 377-396.
- [13] 王之杰,王纪华,黄文江,等. 冬小麦冠层不同叶层和茎鞘氮素与子粒品质关系的研究[J]. 中国农业科学,2003,36(12): 1462-1468.
- [14] 王纪华,王之杰,黄文江,等. 冬小麦冠层氮素垂直分布及光谱相应[J]. 遥感学报,2004,(7).
- [15] Milroy S P, Bange M P, Sadras V O. Profiles of leaf nitrogen and light in reproductive canopies of cotton(*Gossypium hirsutum*). Annals of Botany, 2001, 87: 325-333.
- [16] Rousseaux M C, Hall A J, Sanchez R A. Light environment, nitrogen content and carbon balance of basal leaves of sunflower canopies. Crop Science, 1999, 39: 1093-1100.
- [17] Hirose T, Werger M J A, Pons T L, et al. Canopy structure and leaf nitrogen distribution in a stand of *Lysimachia vulgaris* L. as influenced by stand density. Oecologia, 1988, 77: 145-150.
- [18] Wullschlegel S D, Oosterhuis D M. Canopy leaf area development and age-class dynamics in cotton. Crop Science, 1992,32: 451-456.
- [19] Thornley J H M. Acclimation of photosynthesis to light and canopy nitrogen distribution: an interpretation. Annals of Botany, 2004, 93: 473-475.
- [20] Schieving F, Werger M J A, Hirose T. Canopy structure, nitrogen distribution and the whole canopy photosynthetic carbon gain growing and flowering stands tall herbs. Vegetatio, 1992, 102: 173-181.
- [21] Walter Larcher. 翟志席,郭玉海,等. 植物生态生理学[M]. 北京:中国农业大学出版社,1997. 30-31.
- [22] Sinclair T R, Horie T. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. Crop Sci., 1989, 29: 90-98.
- [23] Watson D J. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. Annals of Botany, 1947, 11: 41-76.
- [24] Monsi M, Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion. Jap. Bot, 1953, 14: 22 ~ 52.
- [25] Pons T L, Schieving F. Hirose and Werger Optimization of leaf nitrogen allocation for canopy photosynthesis in *Lysimachia vulgaris*, 1989. 175-186.
- [26] Hirose T, Werger M J A, Van Rheenen J W A. Canopy development and leafnitrogen in a stand of *Carex acutiformis*. Ecology, 1989, 70: 1610-1618.

(上接第 107 页)

- [27] 于强,王天绎,刘建栋,孙菽芬.玉米株型与光合作用的数学模拟研究 I. 模型与验证[J]. 作物学报, 1998, (1).
- [28] Anten N P R, Schieving F, Werger M J A. Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C_3 and C_4 Mono- and dicotyledonous species. *Oecologia*, 1995, 101: 504-513.
- [29] Sadras V O, Hall A J, Connor D J. Light-associated nitrogen distribution profile in flowering canopies of sunflower(*Helianthus annuus* L.) altered during grain growth. *Oecologia*, 1993, 95: 488-494.
- [30] Schieving F, Werger M J A, Hirose T. The vertical distribution of nitrogen and photosynthetic activity at different plant densities in *Carex acutiformis*. *Plant and Soil*, 1992, 14: 9-17.
- [31] 张艳敏,李晋生,钱维朴,等.小麦冠层结构与光分布[J]. 华北农学报, 1996, 11(1): 54-58.
- [32] 闫长生,肖世和,张秀英,等.冬小麦冠层内光分布[J]. 华北农学报, 2002, 17(3): 7-13.
- [33] 王鹏文,戴俊英.玉米群体光分布特征及其对产量和品质的影响[J]. 华北农学报, 1994, 14(3): 60-64.
- [34] Sinclair T R, de Wit C T. Photosynthesis and nitrogen requirement for seed production by various crops. *Science*, 1975, 189: 565-567.
- [35] Sinclair T R, de Wit C T. Analysis of the carbon and nitrogen limitation of soybean yield. *Agronomy Journal*, 1976, 68: 319-324.
- [36] 刘景辉.春玉米需肥规律的研究[D]. 内蒙古农业大学硕士论文. 1992.
- [37] 山东农业大学. 作物栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997. 97-98.
- [38] 王之杰.冬小麦冠层氮素分布与品质遥感的研究[D]. 北京: 中国农业大学博士论文. 2004.
- [39] Hikosaka K, Terashima I, Katoh S. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Oecologia*, 1994, 97: 451-457.
- [40] Thomas R. Sinclair and Tatsuhiko Shiraiwa. Soybean radiation-use efficiency as influenced by nonuniform specific leaf nitrogen distribution and diffuse radiation. *Crop Science*, 1993, 33: 808-812.
- [41] Thiagarajah M R, Hunt L A, Mahon J D. Effects of position and age on leaf photosynthesis in corn(*Zea mays* L.). *Canadian Journal of Botany*, 1981, 59: 28-33.
- [42] Drouet J L, Moulia B. Spatial re-orientation of maize leaves affected by initial plant orientation and density. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1997, 88: 85-100.
- [43] Muchow R C, Sinclair T R. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum. *Crop Science*, 1994, 34: 721-727.
- [44] Girardin P. Leaf azimuth in maize canopies. *European Journal of Agronomy*, 1992, (1): 91-97.
- [45] 陈冠文. 研究作物群体结构及生态因子时空分布的新方法[J]. 西北农业学报, 1998, 7(4): 10-14.
- [46] Polhemus, 3 SPACE Fastrak user's manual, revision F. Colchester Polhemus V t, USA. 1993.
- [47] Sinoquet H, Rivet P. Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitizing device. *Trees*, 1997, 11: 265-270.
- [48] Sinquet H, Bonhomme R. Modelling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1992, 62: 219-240.
- [49] Drouet J L, Bonhomme R. Do variations in local leaf irradiance explain changes to leaf nitrogen within row maize canopies. *Annals of Botany*, 1999, 84: 61-69.
- [50] 谭昌伟,王纪华,黄文江,等.夏玉米叶片全氮、叶绿素及叶面积指数的光谱相应研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(6): 1041-1046.