

基于可解释机器学习的冬油菜叶片氮、磷、钾含量遥感估测

朱格格¹ 王清华¹ 吴海亚² 任涛¹ 刘诗诗¹ 鲁剑巍¹

(1. 华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070; 2. 武穴市农业发展中心, 武穴 435400)

摘要: 通过高光谱遥感估测作物叶片养分含量,关键在于识别对养分缺乏敏感的波长范围。以往研究主要关注光谱数据与养分含量间的相关性,忽略了敏感波段与养分胁迫下表型变化间的关系,从而导致波段选择的解释性不足。本文提出了一种基于辐射传输模型和后解释算法的光谱特征选择方法,采用极端梯度提升模型结合后解释算法(Shapley additive explanations, SHAP)进行敏感表型筛选,使结果具有可解释性。随后将叶片光谱与表型变化相结合,以筛选对冬油菜氮、磷和钾胁迫敏感的光谱特征,并利用筛选的光谱特征估测油菜叶片氮、磷、钾含量,从而验证波段筛选有效性。研究结果表明,蛋白质 SHAP 值最高,表明其是氮养分缺乏的关键表型,花青素和类胡萝卜素次之,因此选择对这 3 个表型敏感的 400 ~ 720 nm 和 1 140 ~ 2 250 nm 间 43 个波段用于估算叶片氮含量(Leaf nitrogen concentration, LNC)。对于磷缺乏,SHAP 值最高的花青素是最重要表型,其次是蛋白质和叶绿素,对应选择了 400 ~ 810 nm 以及 1 140 ~ 2 250 nm 间 50 个波段用于估算叶片磷含量(Leaf phosphorus concentration, LPC)。此外,类胡萝卜素是对钾缺乏最敏感的表型,叶绿素和等效水厚度的 SHAP 值也较高,故选择与其密切相关的 450 ~ 810 nm 和 1 140 ~ 2 480 nm 间 32 个波段估算叶片钾含量(Leaf potassium concentration, LKC)。根据筛选的波段构建随机森林模型估测 LNC、LPC 和 LKC,模型在验证集上实现了对 LNC、LPC 和 LKC 的准确估算,其中 LNC 估算精度最高(决定系数(R^2)为 0.86,均方根误差(RMSE)为 0.37%,归一化均方根误差(NRMSE)为 0.11),其次为 LPC (R^2 = 0.83, RMSE 为 0.04%, NRMSE 为 0.10),而 LKC 精度相对较低(R^2 = 0.79, RMSE 为 0.35%, NRMSE 为 0.12)。研究结果突出体现了敏感光谱波段选择在叶片养分含量估算中的重要性,并揭示了这些波段与氮、磷、钾胁迫下表型特征间的关系。

关键词: 冬油菜; 叶片表型; 叶片养分含量; 高光谱遥感; 辐射传输模型

中图分类号: TP79; S565 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2026)08-0344-11

OSID:



Linking Leaf Phenotypes to Spectral Characteristics for Remote Estimation of Leaf Nitrogen, Phosphorous, and Potassium Concentration in Winter Oilseed Rape (*Brassica napus* L.)

ZHU Gege¹ WANG Qinghua¹ WU Haiya² REN Tao¹ LIU Shishi¹ LU Jianwei¹

(1. School of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

2. Wuxue Agricultural Development Centre, Wuxue 435400, China)

Abstract: The estimation of crop leaf nutrient content through hyperspectral remote sensing necessitates the identification of wavelength bands sensitive to nutrient deficiencies. Previous studies focused on correlating spectral data with nutrient content, neglecting the relationship between sensitive bands and phenotypic changes under nutrient stress, leading to less explainable band selection. Here, a spectral feature selection method was proposed, integrating a radiative transfer model with a post-explanation algorithm, specifically using the extreme gradient boosting model combined with Shapley additive explanations (SHAP) to enhance the interpretability of sensitive phenotypic selection. By linking leaf spectra with phenotypic changes, spectral features sensitive to nitrogen (N), phosphorus (P), and potassium (K) deficiencies in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) were identified. These selected

收稿日期: 2025-01-21 修回日期: 2025-04-09

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(42171350)和国家重点研发计划项目(2021YFD1600503)

作者简介: 朱格格(1996—),女,博士生,主要从事农业遥感研究, E-mail: gegezh@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 刘诗诗(1983—),女,教授,博士生导师,主要从事农业遥感研究, E-mail: sslu@mail.hzau.edu.cn

spectral features were subsequently used to estimate leaf nitrogen concentration (LNC), leaf phosphorus concentration (LPC), and leaf potassium concentration (LKC), thereby validating the effectiveness of the band selection process. The results revealed that protein, with the highest SHAP value, was the key phenotypic indicator for N deficiency, followed by anthocyanin and carotenoid, therefore, prompting the selection of 43 bands between 400 ~ 720 nm and 1 140 ~ 2 250 nm for estimating LNC. For P deficiency, anthocyanin, with the highest SHAP value, was the most critical phenotype, followed by protein and chlorophyll, resulting in the selection of 50 bands between 400 ~ 810 nm and 1 140 ~ 2 250 nm for estimating LPC. Furthermore, carotenoid was identified as the most sensitive phenotype to K deficiency, with chlorophyll and equivalent water thickness also showing high SHAP values, leading to the selection of 32 bands between 450 ~ 810 nm and 1 140 ~ 2 480 nm for estimating LKC. The selected bands were used to construct random forest models to estimate LNC, LPC, and LKC. These models demonstrated high accuracy on the validation dataset. The highest performance for LNC, with a coefficient of determination (R^2) of 0.86, a root mean square error (RMSE) of 0.37%, and a normalized root mean square error (NRMSE) of 0.11, followed by LPC (R^2 of 0.83, RMSE of 0.04%, and NRMSE of 0.10), and LKC (R^2 of 0.79, RMSE of 0.35%, and NRMSE of 0.12). Results underscored the significance of selecting sensitive wavelength bands for estimating leaf nutrient content and illuminated their relationship with phenotypes under N, P, and K deficiencies.

Key words: winter oilseed rape; leaf phenotype; leaf nutrient content; hyperspectral remote sensing; radiative transfer function

0 引言

油菜作为我国重要的经济作物之一,是食用油和植物蛋白的重要来源,在农业、食品工业及饲料生产等领域具有重要经济价值。中国是世界上最大的油菜生产国和菜籽油消费国,种植面积和产量均占世界前列^[1]。氮(Nitrogen, N)、磷(Phosphorous, P)、钾(Potassium, K)是油菜生长过程中必需的三大营养元素,其供应水平直接影响油菜的生长发育、产量和品质。施肥不足会导致产量下降,而过量施肥不仅降低肥料利用率,还可能造成土壤退化和水体富营养化^[2]。因此,精准养分管理对油菜的可持续生产至关重要。然而,传统养分诊断方法依赖于土壤或植株样品的化学分析,通常需较长试验周期,且成本较高,难以满足大尺度养分监测需求。遥感技术具有高效、准确、无损和大范围覆盖的优势,通过挖掘遥感数据中作物的光谱特征,可以实现对作物养分状态的快速、精准估测,从而为田间管理和农业生产决策提供科学依据。

植物在养分胁迫下发生的大多数表型变化均可明显识别。N是构成氨基酸的必需元素,而氨基酸又是蛋白质的基本组成单位,油菜在N胁迫下叶绿素含量会减少,生长受阻并引发叶片黄化^[3]。P在细胞分裂和根系生长起重要作用,油菜在缺P胁迫下会降低光合速率,并导致花青素积累使叶片呈深紫色^[4]。K有助于调节植物体内水分平衡,缺K则会导致叶片边缘变干并变成褐色^[5]。这些与养分胁迫相关的表型变化会影响叶片光谱中可见光、近红外和短波红外区域的反射率^[6]。因此,可使用高

光谱技术获取油菜叶片光谱,根据养分缺乏下不同波段反射率变化规律进行养分诊断。

基于遥感技术的植物养分含量估测侧重于N,主要因为N对植物叶片中叶绿素和蛋白质形成起关键作用^[7]。对叶绿素含量敏感的植被指数已广泛用于估算叶片氮含量(Leaf nitrogen concentration, LNC)^[8-9]。此外,也有研究尝试利用位于短波红外区域的蛋白质吸收特征估算LNC^[7],但以1 450、1 940 nm为中心的强水分吸收波段的干扰使得该方法具有一定挑战性。在油菜LNC研究中,LI等^[10]监测油菜不同N肥施用水平下的叶片光谱反射率与LNC,采用多种光谱分析方法估测LNC并取得较高精度。相比之下,有关其他养分含量的估测研究相对较少,尤其是在油菜作物上的相关研究更为有限。OSBORNE等^[11]发现,利用包含730、930 nm反射率的线性模型能估测玉米某一生长阶段的叶片磷含量(Leaf phosphorus concentration, LPC),但敏感波段会随着生长阶段的变化而有所不同。MAHAJAN等^[12]提出了基于1 080、1 460 nm反射率的归一化植被指数估算小麦LPC,并利用660、1 080 nm反射率所构建的植被指数估算叶片硫含量。除了线性模型和植被指数外,也有学者利用400 ~ 2 500 nm全光谱结合机器学习模型对LPC、叶片钾含量(Leaf potassium concentration, LKC)和其他养分含量进行估测^[13-16]。在使用全光谱进行养分含量估测时,机器学习模型通常会面临多重共线性问题。为此需通过波段选择挑选最具信息量的波段,从而减少变量数量。波段选择一般通过2种方法实现:一是分析光谱与叶片养分含量相关性,二是

评估光谱对机器学习模型的贡献度。尽管这些方法能有效筛选波段,但均基于光谱与叶片养分含量的直接关系,未考虑养分胁迫引发的植物表型变化,使其难以揭示光谱与叶片养分含量通过胁迫症状表现的关键联系。

因此,本研究提出一种新的特征波段选择方法,将叶片光谱与 N、P 和 K 养分胁迫下的表型变化相联系,结合辐射传输模型与模型后解释算法筛选特征波段。以湖北省广泛种植的冬油菜为研究对象,分别探究 N、P 和 K 养分胁迫下表型变化;基于表型变化筛选与各养分胁迫相关的敏感波段;利用不同地区和年份实测数据对筛选的敏感波段进行验证,构建随机森林模型估测油菜 LNC、LPC 和 LKC。以

揭示冬油菜叶片光谱与不同营养胁迫间的特征关联,并为利用高光谱数据估测叶片养分含量提供解释机制。

1 材料与方 法

1.1 试验设计

于 2021—2023 年,在湖北省武穴市、沙洋市和武汉市连续 3 个生长季开展了 4 次田间试验,各研究区试验田分布以及小区布设排列方式如图 1 所示。选用的油菜品种均为‘华油杂 9 号’,油菜采用育苗移栽的种植方式,9 月中旬播种育苗,11 月初移栽,密度为 112 500 株/hm²。田间管理、除草和病虫害防治一律按照当地的传统做法。

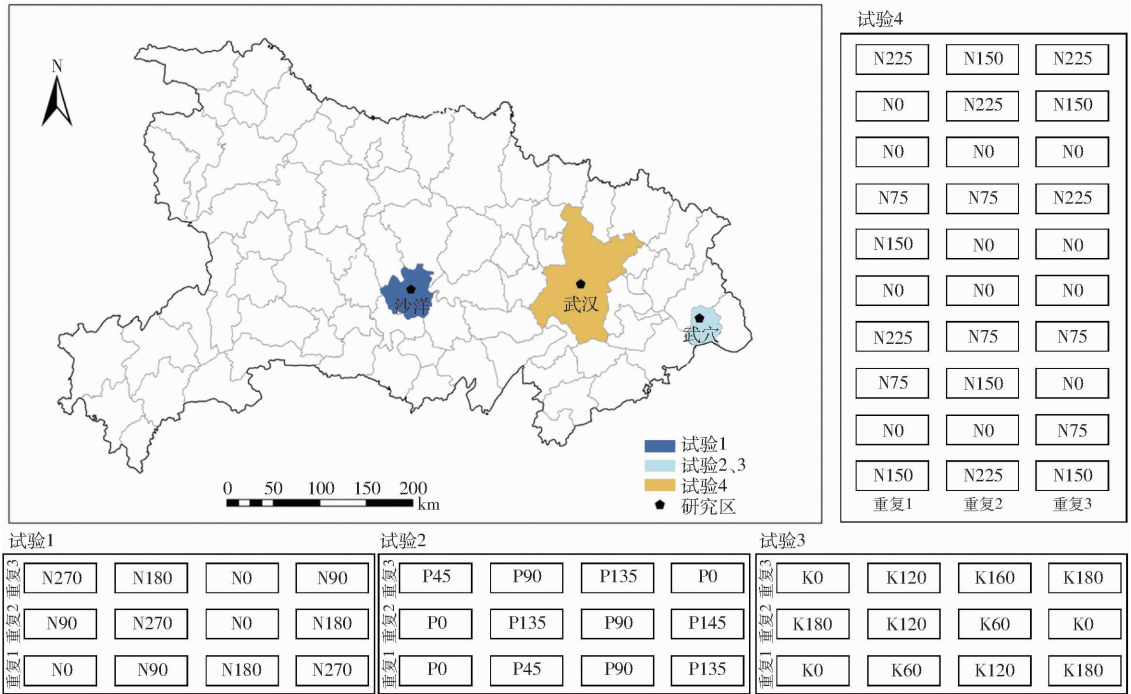


图 1 试验地点以及试验小区分布

Fig. 1 Locations of field experiments and distribution of experimental plots

表 1 为 4 个试验的详细信息。试验 1 为氮肥单因素梯度试验,设有 4 个氮肥处理,施用量分别为 0 (N0)、90 (N90)、180 (N180)、270 (N270) kg/hm²,其中 N0 为重度缺氮处理,N180 为适宜施肥处理(CK),每个处理 3 次重复,随机区组排列,共 12 个小区。试验 2 为磷肥单因素梯度试验,田间磷肥

施用量分别为 0 (P0)、45 (P45)、90 (P90)、135 (P135) kg/hm²,其中 P0 为重度缺磷处理,P90 为适宜施肥处理(CK),每个处理 3 次重复,随机区组排列,共 12 个小区。试验 3 为钾肥单因素梯度试验,田间设有 4 种钾肥梯度,施用量分别为 0 (K0)、60 (K60)、120 (K120)、180 (K180) kg/hm²,其中 K0 为

表 1 4 个田间试验详细信息

Tab. 1 Detailed information on four field experiments

试验序号	小区面积/ m ²	年份	地点	施肥处理			样本总数
				氮肥用量/(kg·hm ⁻²)	磷肥用量/(kg·hm ⁻²)	钾肥用量/(kg·hm ⁻²)	
1	20	2021—2023	沙洋	0、90、180、270	90	120	36
2	15	2021—2023	武穴	180	0、45、90、135	120	36
3	20	2021—2023	武穴	180	90	0、60、120、180	36
4	20	2023	武汉	0、75、150、225	90	120	30

重度缺钾处理, K120 为适宜施肥处理 (CK), 每个处理 3 次重复, 随机区组排列, 共 12 个小区。试验 4 也为氮肥单因素梯度试验, 但施用氮肥梯度不同, 施用量分别为 0 (N0)、75 (N75)、150 (N150)、225 (N225) kg/hm², 其中 N0 处理设置 12 个重复, N75、N150 和 N225 处理设置 6 个重复, 随机区组排列, 共有 30 个小区。在所有试验中, 施用氮肥为尿素 (含 N 46%), 磷肥为过磷酸钙 (含 P₂O₅ 12%), 钾肥为氯化钾 (含 K₂O 60%), 除对照肥料外其他肥料施用量相等。

1.2 数据采集

1.2.1 叶片样品采集与光谱测量

在 2021—2023 年每个生长季, 于越冬期对试验 1~试验 3 油菜进行数据采集; 试验 4 油菜数据采集仅在 2023 年越冬期进行。每次数据采集时, 依次对每个小区进行测量, 每个试验样本总数分别为 36、36、36 和 30。

叶片光谱采用 PSR + 3500 型便携式地物光谱仪 (Spectral Evolution, Haverhill, MA, 美国) 进行测定。光谱范围为 350 ~ 2 500 nm, 光谱分辨率为 1 nm。在测量光谱前, 使用标准白板进行校正以减少误差, 并用干净抹布拂去叶片表面浮尘。测量时尽量避开叶脉, 确保叶片平整且完全覆盖叶片夹中的叶室。每个小区随机选取 6 片完全展开叶进行测量, 测量结果取平均值作为该小区的光谱反射率。光谱测量结束后将已测量叶片采摘放入冰盒中带回实验室进行表型数据测量。

1.2.2 叶片表型数据测定

1.2.2.1 叶片色素含量

使用圆形软木钻 (直径 0.8 cm) 避开叶脉部位从油菜叶片上钻取叶盘。称取 1 g 叶盘, 测定其表面积后剪碎避光使用 80% 丙酮进行提取。使用分光光度计 (Model UV2550, Shimadzu Corporation, Tokyo, 日本) 在波长 470、646.8、663.2 nm 处测量提取液吸光度。参照 LICHTENTHALER^[17] 的方法, 计算叶片叶绿素含量 (Chlorophyll, Cab, μg/cm²) 和类胡萝卜素含量 (Carotenoid, Car, μg/cm²), 计算式为

$$C_{ab} = C_a + C_b \tag{1}$$

$$C_{ar} = \frac{(1\,000A_{470} - 1.82C_a - 85.02C_b)V}{198S} \tag{2}$$

其中
$$C_a = \frac{(12.25A_{663.2} - 2.79A_{646.8})V}{S} \tag{3}$$

$$C_b = \frac{(21.50A_{646.8} - 5.10A_{663.2})V}{S} \tag{4}$$

式中 A_{470} 、 $A_{646.8}$ 、 $A_{663.2}$ ——波长 470、646.8、663.2 nm 处吸光度

V ——浸提液体积, mL

S ——叶盘总表面积, cm²

C_a ——叶绿素 a 含量, μg/cm²

C_b ——叶绿素 b 含量, μg/cm²

C_{ar} ——类胡萝卜素含量, μg/cm²

C_{ab} ——叶绿素 a 与 b 总含量, μg/cm²

另外选择 0.5 g 叶盘, 使用 UV-VIS 分光光度计 (Ocean Optics, 美国) 参照 DRANCA 等^[18] 的方法测定花青素含量 (Anthocyanin, Anth, μg/cm²), 计算式为

$$A_{nth} = \frac{(A_{530} - 0.25A_{657}) \times 449.1D_FV}{29.6S} \tag{5}$$

式中 A_{530} 、 A_{657} ——波长 530、657 nm 处吸光度

D_F ——稀释因子

A_{nth} ——花青素含量, μg/cm²

1.2.2.2 单位面积叶片质量和等效水厚度

每个小区取 5 个叶盘测定叶片单位面积质量 (Leaf mass per area, LMA, g/cm²) 和等效水厚度 (Equivalent water thickness, EWT, g/cm²)。使用分析天平测量叶盘鲜质量后在 65℃ 干燥箱中干燥 72 h 至恒定质量, 再次称量叶盘以测量干质量。计算式为

$$L_{MA} = D_M/A_1 \tag{6}$$

$$E_{WT} = (F_W - D_M)/A_1 \tag{7}$$

式中 F_W ——鲜质量, g

D_M ——干质量, g

A_1 ——5 个叶盘总面积, cm²

L_{MA} ——叶片单位面积质量, g/cm²

E_{WT} ——等效水厚度, g/cm²

1.2.2.3 叶片蛋白质和碳基成分

根据文献 [19] 估算得出叶片蛋白质含量 (Protein, Prot, g/cm²)。碳基成分 (Carbon based constituent, CBC, g/cm²) 则由 LMA 和叶片蛋白质含量计算。计算式为

$$P_{rot} = (L_{NC}/100) \times 4.43L_{MA} \tag{8}$$

$$C_{BC} = L_{MA} - P_{rot} \tag{9}$$

式中 L_{NC} ——叶片氮含量, %

P_{rot} ——叶片蛋白质含量, g/cm²

C_{BC} ——碳基成分含量, g/cm²

1.2.2.4 LNC、LPC 和 LKC

剩余叶片样品由于干燥箱干燥至恒定质量后研磨成粉末, 使用 H₂SO₄-H₂O₂ 对其消化^[20]。LNC 和 LPC 采用流动注射分析仪 (AA3 型, Seal Analytical,

Inc., Southampton, 英国)进行测定,LKC 则通过火焰光度计(M-410 型,Cole-Parmer, Chicago, IL, 美国)^[21-22]进行测定。

1.3 养分缺乏下叶片表型特征识别

为识别养分胁迫下的叶片敏感表型,使用极端梯度提升算法(Extreme gradient boosting, XGBoost)对未受胁迫叶片与 N、P 和 K 养分胁迫叶片进行分类。XGBoost 是一种基于决策树的算法,通过梯度提升提高模型准确性^[23],因其高效性被广泛应用。该算法支持并行处理,能在大规模数据集上快速进行训练和推理。然而,与大多数机器学习算法相同,XGBoost 可解释性较低,难以解释特征含义以及特征值对模型的贡献。因此采用 LUNDBERG 等^[24]提出的 SHAP(Shapley additive explanations)方法解决这一问题。SHAP 是一种基于博弈论的机器学习模型解释方法,通过计算特征对模型输出的边际贡献解释“黑箱”模型,既可以从全局层面,也可以从局部层面进行解释。在完成分类后,使用 SHAP 模型对 XGBoost 模型输出进行解释,识别出在不同养分胁迫下变化最显著的叶片表型特征。表型特征识别均在 Python 3.6 环境完成。由于不同量纲的数据差异较大,在分类前对表型数据进行了预处理,使用均值方差归一化将所有表型特征数据映射到统一尺度使每个特征数据的影响力相同^[25]。

1.4 对 N、P 和 K 养分胁迫敏感的光谱特征

1.4.1 基于 PROSPECT-PRO 的辐射传递模型

本研究旨在通过各养分胁迫下表型特征识别冬油菜在养分胁迫下最敏感的光谱波段。为确保研究可靠性,使用 PROSPECT-PRO 模型构建了包含叶片表型和光谱数据的数据库。PROSPECT 是一种利用相对较少的物理和生化输入参数模拟叶片在 400~2 500 nm 范围内反射率和透光率的物理模型。PROSPECT-PRO 是在 PROSPECT 模型的基础上将氮基成分(蛋白质)与其他碳基成分(包括纤维素、木质素、半纤维素、淀粉和糖)分离,并通过迭代模型反演优化算法确定检索蛋白质和碳基成分的最佳光谱范围,该模型适用于所有类型的异面叶片,包括新鲜叶片以及衰老和干燥叶片^[26]。考虑到一些输入变量间可能存在相关性,为了更准确地模拟叶片光谱,参照 WOCHER 等^[27]的方法结合田间实测数据对参数分布间设立一些限定,从而使得生成的表型参数能够更好符合实测参数的生理、生化逻辑。表 2 为 PROSPECT-PRO 模型用于生成数据库的输入变量及其取值范围,所有变量均符合高斯分布。共模拟 5 000 条叶片光谱,随后将模拟出的原始光谱反射率平均到 10 nm。

表 2 PROSPECT-PRO 模型用于生成数据库的输入表型和数值范围
Tab.2 Input variables and value ranges used in PROSPECT-PRO model to generate database

参数	数值
叶绿素含量(Cab)/(μg·cm ⁻²)	30~80
类胡萝卜素含量(Car,μg/cm ²)	依赖于 Cab
花青素含量(Anth)/(μg·cm ⁻²)	0.5~6.5
等效水厚度(Cw/EWT)/(g·cm ⁻²)	0.03~0.07
干物质含量(Cm/LMA)/(g·cm ⁻²)	0.005 0~0.012 5
蛋白质含量(Prot,g/cm ²)	依赖于 Cab
碳基成分含量(CBC,g/cm ²)	$L_{MA}-P_{rot}$

1.4.2 竞争性自适应重加权算法

竞争性自适应重加权算法(Competitive adapative reweighted sampling, CARS)是一种新的变量选择算法^[28]。该方法与偏最小二乘法(Partial least squares, PLS)回归相结合,通过模仿达尔文进化论中“适者生存”的原则,每次采样过程中利用指数衰减函数(Exponentially decreasing function, EDP)和自适应重加权采样技术(Adaptive reweighted sampling, ARS)去除偏最小二乘回归模型中回归系数绝对值权重较小的变量,优选出回归系数绝对值权重较大的变量。在 N 次采样后得到 N 个变量子集,依据交互验证选出交互验证均方根误差(Root mean square error of cross validation, RMSECV)最小的变量子集,该子集所包含的变量即为最优特征波长变量组合。

利用 CARS 模型对 PROSPECT-PRO 模型模拟的光谱数据进行筛选以获取不同表型特征对应的敏感波段。CARS 方法提取的最大因子数由蒙特卡罗交叉验证决定,选取的波长变量采用 5 折 PLS 交叉验证建模。CARS 算法采样次数设为 50,选取 RMSECV 最小的一次为最优采样点。CARS 算法在 Matlab 的 R2017b 版完成。

1.5 基于随机森林模型的叶片养分含量估算

随机森林(Random forest, RF)是一种集成学习算法,通过构建多个决策树并结合其估测结果提高模型准确性和稳定性^[29]。随机森林模型的优势在于其对非线性和高维数据的强大适应能力,同时具有较好的抗过拟合性能,因此被广泛应用于高光谱和多光谱数据分析。随机森林模型通过选定波长反射率作为输入,估算冬油菜 LNC、LPC 和 LKC。模型参数优化采用网格搜索法,具体调整参数包括:树数量(n_estimators,取 10~120)、树最大深度(max_depth,取 None 到 10~20)、分割节点所需最小样本数(min_samples_split,取 2~10)以及叶节点所需最小样本数(min_samples_leaf,取 1~4)。通过交叉验

证确定参数最佳组合,从而在模型复杂性和泛化能力间实现最优平衡。随机森林模型的训练与验证在 Python 3.6 环境完成,随机抽取 70% 样本作为训练数据集,其余样本作为验证数据集。

1.6 精度验证

对于 XGBoost 分类模型,选用准确率 (Accuracy) 作为评价指标,准确率表示模型正确分类样本数占总样本数比例,准确率越高,说明模型分类性能越好。

对于随机森林回归模型,选用模型决定系数 (Coefficient of determination, R^2)、均方根误差 (Root mean square error, RMSE) 和归一化均方根误差 (Normalized root mean square error, NRMSE) 作为判别模型估测准确性的评价标准。 R^2 越接近 1,表示模型拟合效果越好;RMSE 越小,说明模型精度越高;NRMSE 越小,表明模型估测性能越好。

2 结果与分析

2.1 养分缺乏下叶片表型、养分含量和光谱特征

4 种施肥处理叶片表型特征和养分含量统计分析结果如表 3 所示,可以看出在不同养分胁迫下叶片表型和养分含量都产生了直接影响。与 CK 处理相比,N0 处理 Cab、Prot、LNC 显著降低,而 Anth 则升高。这可能是因为 N 缺乏影响了油菜根的发育和生长,减少了油菜的光合作用使得叶绿素含量降低,而 N 又是植物体内蛋白质的重要成分,N 缺乏使蛋白质含量大幅度降低。P0 处理对比 CK 处理也是 Anth 显著升高,同时 LPC 显著减少。因为油菜在缺 P 胁迫下体内碳水化合物代谢受阻,糖分积累易形成花青素,使叶片泛紫红色。油菜叶片在 K0 处理 LKC 显著降低,但其他表型与 CK 处理相比相差不大。

表 3 2021—2023 年越冬期油菜叶片表型和养分含量统计分析 ($n=66$)

Tab.3 Statistical analysis of leaf phenotype and nutrient content of oilseed rape during overwintering period from 2021 to 2023 ($n=66$)

参数	处理	平均值	标准差	参数	处理	平均值	标准差
Cab/($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	N0	34.84	8.85	Prot/($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	N0	0.00082	0.00017
	P0	44.55	13.93		P0	0.00138	0.00032
	K0	48.31	12.06		K0	0.00144	0.00022
	CK	46.24	14.58		CK	0.00145	0.00032
Car/($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	N0	10.06	2.83	CBC/($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	N0	0.00542	0.00148
	P0	13.06	4.00		P0	0.00597	0.00153
	K0	12.47	1.54		K0	0.00507	0.00122
	CK	12.66	3.82		CK	0.00484	0.00097
Anth/($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	N0	2.72	1.00	LNC/%	N0	3.11	0.82
	P0	3.68	1.27		P0	4.32	0.76
	K0	2.21	0.85		K0	5.08	0.60
	CK	2.18	0.83		CK	5.20	0.54
Cw/($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	N0	0.0415	0.0085	LPC/%	N0	0.45	0.09
	P0	0.0451	0.0090		P0	0.30	0.04
	K0	0.0420	0.0094		K0	0.48	0.07
	CK	0.0440	0.0088		CK	0.58	0.09
Cm/($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	N0	0.0062	0.0015	LKC/%	N0	2.98	0.51
	P0	0.0074	0.0017		P0	2.43	0.45
	K0	0.0065	0.0014		K0	0.95	0.26
	CK	0.0063	0.0012		CK	2.83	0.70

在不同施肥条件下,由于养分供给差异引起的叶片结构及生理特性改变,油菜叶片反射光谱也会发生相应变化(图 2,实线表示平均反射率,阴影表示标准偏差($n=66$))。4 种处理叶片光谱反射率在可见光区域和短波红外区域差异相对较小,而在近红外区域差异较显著。CK 处理可能是因为未受到养分胁迫,叶片结构更健康,细胞排列紧密,因此叶片光谱在近红外区域的平均反射率最高。P0 处理

叶片光谱反射率标准差最小,N0 处理叶片光谱反射率标准差最大,可能是因为缺 N 导致叶片发育不一致,结构差异更大,导致反射率波动大。

2.2 油菜叶片氮、磷、钾养分胁迫下的敏感表型

利用 XGBoost 模型和 SHAP 算法识别了在 N、P 和 K 胁迫下的敏感表型。模型区分 CK 处理与 N0、P0 和 K0 处理的准确率分别为 95%、93% 和 90%,表明模型在不同养分胁迫条件下均具有较

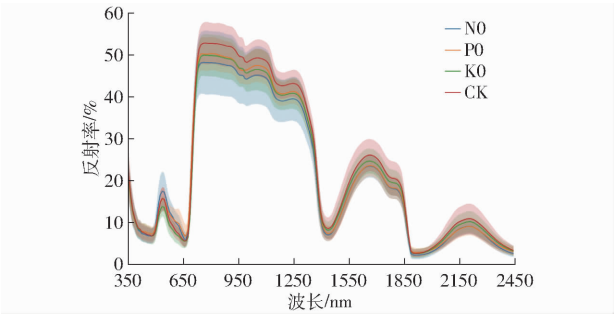


图2 2021—2023年越冬期油菜叶片反射光谱

Fig.2 Spectral characteristics of oilseed rape leaves during overwintering period from 2021 to 2023

高的分类性能。图3为不同表型特征对各养分胁迫的敏感性重要性排序。由图3可以看出,在N缺乏下,Prot是最敏感的表型特征,其次是Anth、Car和Cab,CBC和Cw对N的缺乏不敏感。Anth是对P缺乏最敏感的表型,其次为Prot、Cab、Cw和Car,而CBC同样表现出较低敏感性。在缺K的条件下,所有的表型特征均呈现出敏感性,其中Car是最敏感的表型特征。

2.3 对氮、磷、钾养分胁迫敏感的特征波段筛选

CARS模型提取的各表型敏感波段如图4所示。Cab敏感波段主要分布在650、660、670、680、700、710、720、730、800、810 nm,对应于红光、红边和近红外区域;Car敏感波段集中在450、470、480、500、510、520、540、550、560、580、600、690 nm;Anth敏感波段则集中在400、410、450、460、470、480、490、500、510、520、530、540、550、560、570、600、610、620、680、690、720 nm;Cw敏感波段主要位于短波红外区域,包括1140、1160、1280、1290、1360、2050、2080、2450、2460、2480 nm;Prot敏感波段主要集中在1140、1160、1170、1180、1200、1210、1300、

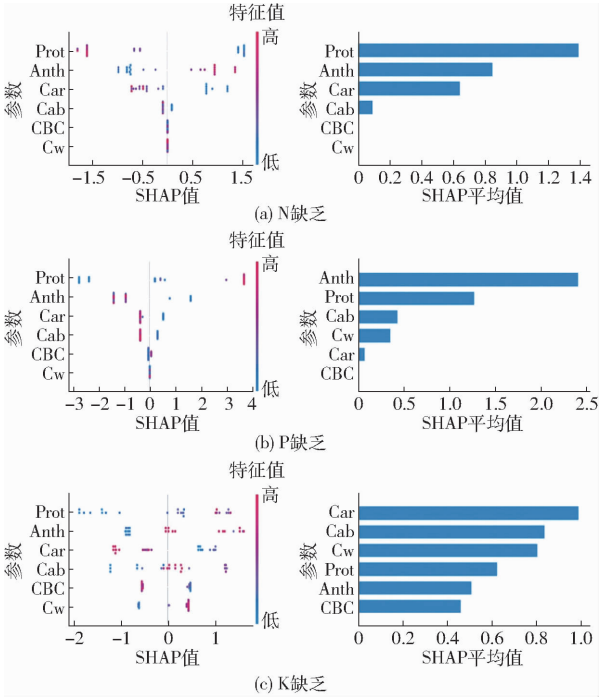


图3 养分缺乏下敏感表型的SHAP值和SHAP平均值

Fig.3 SHAP summary plots and mean SHAP values of phenotypes sensitive to nutrient deficiency

1310、1320、1350、1550、1560、1710、1880、1890、1970、2070、2090、2130、2170、2250 nm;CBC敏感波段则位于790、800、890、1090、1110、1120、1130、1140、1810 nm。

选取2.2节XGBoost-SHAP模型所提取的前3个敏感表型结合CARS挑选的对应敏感波段作为N、P和K养分胁迫下敏感波段(图5)。N胁迫下敏感波段分别位于400、410、450、460、470、480、490、500、510、520、530、540、550、560、570、580、600、610、620、680、690、720、1140、1160、1170、1180、1200、1210、1300、1310、1320、1350、1550、1560、1710、

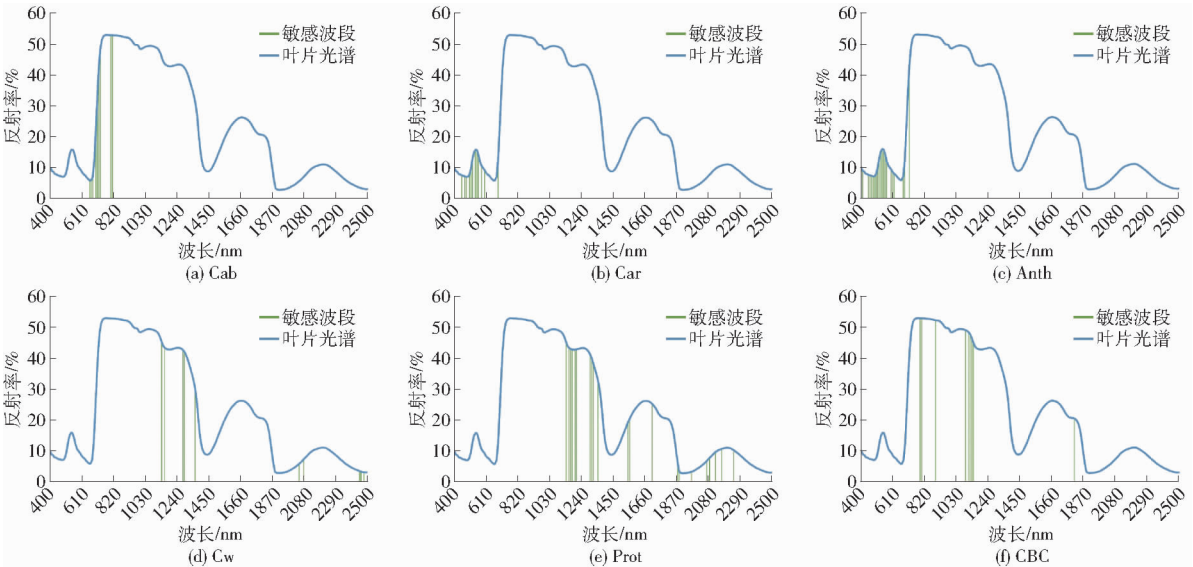


图4 不同叶片表型特征的敏感波段

Fig.4 Sensitive bands for different leaf phenotypic traits

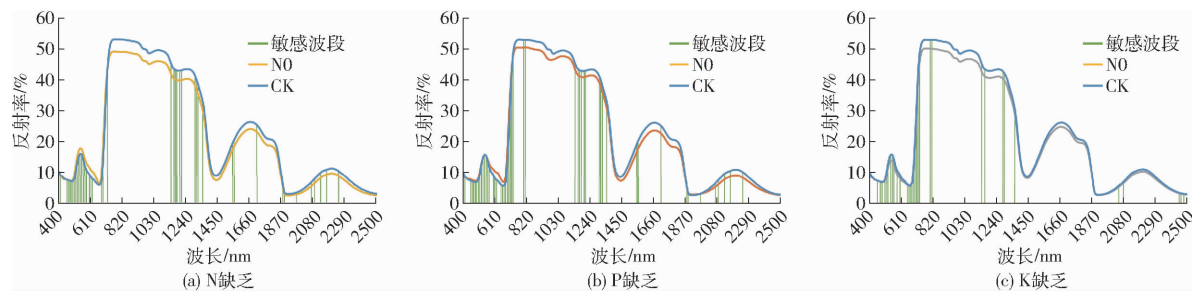


图 5 对 N、P、K 养分缺乏的敏感光谱波段

Fig.5 Sensitive bands to N, P, and K nutrient deficiency

1 880、1 890、1 970、2 070、2 090、2 130、2 170、2 250 nm；P 胁迫下敏感波段分布于 400、410、450、460、470、480、490、500、510、520、530、540、550、560、570、600、610、620、650、660、670、680、690、700、710、720、730、800、810、1 140、1 160、1 170、1 180、1 200、1 210、1 300、1 310、1 320、1 350、1 550、1 560、1 710、1 880、1 890、1 970、2 070、2 090、2 130、2 170、2 250 nm；而 K 胁迫下敏感波段分布于 450、470、480、500、510、520、540、550、560、580、600、650、660、670、680、690、700、710、720、730、800、810、1 140、1 160、1 280、1 290、1 360、2 050、2 080、2 450、2 460、2 480 nm。

2.4 基于敏感波段的养分含量估测

为评估 2.3 节筛选的敏感波段性能，使用随机森林算法分别建立基于敏感波段和全波段的叶片养分含量估测模型，并对模型精度进行对比，结果如图 6 所示。总体来看基于敏感波段的叶片养分含量

估测模型精度均大于基于全波段的估测模型，说明筛选的敏感波段能有效提升养分含量估测精度。在基于敏感波段的估测模型中，LNC 估测精度最高（验证集 $R^2 = 0.86$ ，RMSE 为 0.37%，NRMSE 为 0.11），LPC 估测精度其次（验证集 $R^2 = 0.83$ ，RMSE 为 0.04%，NRMSE 为 0.10），而对 LKC 的估测精度较低（验证集 $R^2 = 0.79$ ，RMSE 为 0.35%，NRMSE 为 0.12）。对比其他 2 个模型，LKC 估测模型也存在过拟合情况。

3 讨论

3.1 对养分缺乏敏感的表型特征

本研究全面分析了冬油菜在 N、P 和 K 养分胁迫下的表型变化，并根据这些表型变化筛选出估算叶片养分含量的最佳光谱波段，从而弥补作物养分缺乏的表型响应和光谱响应间的知识空白。研究结果表明，不同养分缺乏会导致不同表型变化。在 N

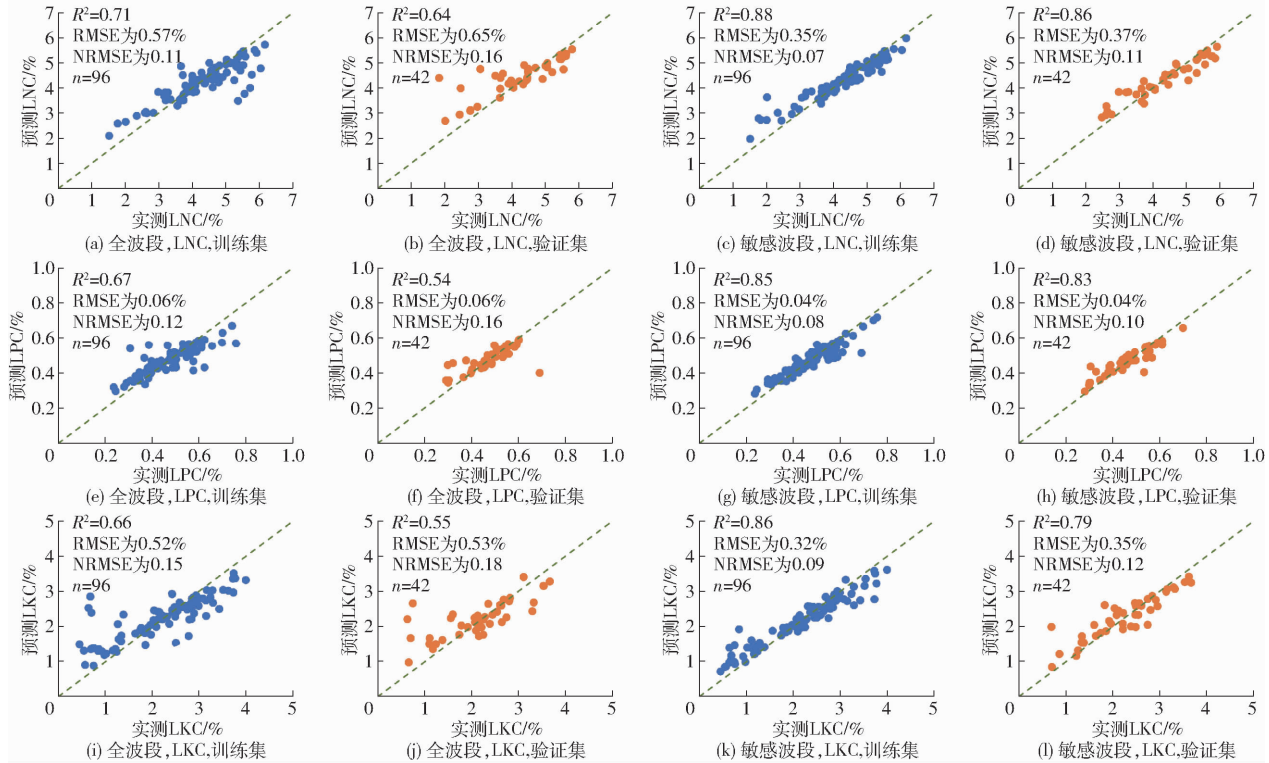


图 6 基于敏感波段和全波段模型的叶片实测养分含量和估测养分含量对比

Fig.6 Comparison of measured and estimated leaf nutrient contents based on models using sensitive bands and entire spectrum

缺乏下,Prot 敏感性最高,其次是 Anth、Car 和 Cab, N 是蛋白质的重要组成部分,因此 N 缺乏会显著降低油菜叶片蛋白质含量。Anth 是 N 缺乏下的第 2 敏感表型,这与此前的研究发现缺 N 会增加叶片中 Anth 的积累一致^[30]。P 缺乏会导致糖分积累并转化为花青素,使叶片呈紫红色^[31]。这一现象与本研究的发现相符合,表明花青素是油菜在 P 胁迫下最敏感的表型。K 在激活参与色素合成和稳定的酶中起着至关重要作用,同时 K 还影响细胞膨压维持和植物体内养分运输,从而间接影响叶绿素生成。在本研究中,Car 和 Cab 是对 K 缺乏最敏感的表型。这一结果进一步证明缺 K 会显著影响叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量。

3.2 敏感波段

分别基于敏感波段和全波段构建估测模型,结果显示基于敏感波段的模型在估测 LNC、LPC 和 LKC 方面均优于全波段模型,进一步验证了敏感波段选择的科学性和合理性。LNC 估测利用了对 Prot、Anth 和 Car 敏感的波段实现,这些波段主要分布在可见光和短波红外区域,其中波长 500、510、680、2 130、2 250 nm 和文献[32-33]研究结果一致。对于 LPC 估算,选定对 Anth、Prot 和 Cab 敏感的波段,这些波段主要分布在 400~810 nm 以及 1 140~2 250 nm 范围内。AZADNIA 等^[34]研究发现在波长 522、528、545、550、565、595、600、625、775、900、920、945、970、984、990 nm 范围内的反射率对 LPC 更为敏感。P 通过参与腺苷三磷酸合成等光合作用的能量代谢过程,为作物生长和代谢提供关键能量,从而影响叶片扩展和作物发育。因此,利用冠层光谱估算 LPC 主要取决于对叶面积指数敏感的近红外区域反射率。而目前使用叶片光谱估算 LPC 的研究较少,这些研究发现由于叶片颜色变化、叶片厚度增加以及淀粉积累,LPC 与 730~930 nm、1 400~1 500 nm、1 900~2 100 nm 范围内的反射率具有较强相关性,这与本研究选择的敏感波段范围相似^[35-36]。在本研究中选用对 Car、Cab 和 Cw 变化敏感的波段估算 LKC,部分敏感波段位于 450~810 nm 可见光-近红外区域,这与 PACUMBABA 等^[37]的研究结果类似。此外还发现部分敏感波段位于 1 140~2 480 nm 短波红外范围内,这可能与 K 在调节水分传输和渗透压方面的作用密切相关。

3.3 LNC、LPC 和 LKC 估测精度

研究结果表明,根据叶片表型确定的敏感波段在验证数据集上能准确估测叶片养分含量。3 种养分元素中,基于筛选的特征波段估测 LNC 精度最

高,而 LPC 和 LKC 估测精度相对较低,这与以往研究结果类似。例如,LIN 等^[38]通过连续小波变换对采集的光谱反射率进行处理,结合 PLS 回归模型,在玉米中准确估测了 LNC ($R^2 = 0.78$, RMSE 为 0.43%)、LPC ($R^2 = 0.70$, RMSE 为 0.05%) 和 LKC ($R^2 = 0.72$, RMSE 为 0.26%)。PANDEY 等^[39]也利用 PLS 回归模型成功对水培生菜 LNC ($R^2 = 0.88$, RMSE 为 0.37%)、LPC ($R^2 = 0.74$, RMSE 为 0.12%) 和 LKC ($R^2 = 0.69$, RMSE 为 1.50%) 进行了准确估测。

本研究证实了用于估算叶片养分含量的最佳波段与特定养分缺乏引起的表型特征间存在明确关联,并使用估测模型准确估算出油菜的 LNC、LPC 和 LKC。所提出的光谱特征选择方法具有较强的可解释性,并能有效地将表型变化与光谱数据相结合。此外,本研究所提方法不仅限于油菜,还可用于其他作物。通过分析不同作物的敏感表型,可使用相同的技术路径筛选敏感波段并进行养分估测,从而为作物的精准养分估测提供科学依据和技术支持。有助于减少化肥使用量,提高肥料利用效率,对我国农业生产绿色发展具有重要意义。但该模型的应用前提是作物未受到其他环境胁迫(如干旱或高温)或生物胁迫(如病虫害)的干扰,因为这些胁迫可能与养分缺乏的表型特征发生复杂交互,从而干扰敏感波段判别或模型估测精度。因此,未来研究需进一步探索如何通过光谱技术同时检测多种胁迫的可能性。

4 结论

(1)提出了基于可解释机器学习的特征波段筛选方法,通过植物表型特征揭示养分胁迫与光谱波段间的内在联系。结合 XGBoost 模型与 SHAP 算法分析并解释了不同养分胁迫下的特定表型特征,根据敏感表型特征选择最佳光谱波段,使筛选的波段具有可解释性。

(2)针对 N 缺乏,最敏感表型为 Prot,其次是 Anth 和 Car,筛选出主要分布在 400~720 nm 和 1 140~2 250 nm 的 43 个敏感波段。对于 P 缺乏,Anth 为最敏感表型,其次为 Prot 和 Cab,选用分布在 400~810 nm 以及 1 140~2 250 nm 的 50 个敏感波段估测 LPC。Car 是对 K 缺乏最敏感表型,Cab 和 Cw 敏感性紧随其后,故选用位于 450~810 nm 和 1 140~2 480 nm 的 32 个敏感波段。尽管这些波段的范围有所重叠,但每种养分缺乏下的敏感波段存在差异。

(3)基于敏感波段,构建了基于随机森林的估

测模型,在验证数据集上实现了对 LNC、LPC 和 LKC 的准确估算。其中,对 LNC 估算精度最高 ($R^2 = 0.86$, RMSE 为 0.37%, NRMSE 为 0.11),其次是 LPC ($R^2 = 0.83$, RMSE 为 0.04%, NRMSE 为 0.10) 和 LKC ($R^2 = 0.79$, RMSE 为 0.35%, NRMSE 为 0.12)。

参 考 文 献

[1] 陈魏涛, 曹宏鑫, 张保军, 等. 氮素营养诊断技术及其在油菜上的应用研究进展[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(4): 953–960.
CHEN Weitao, CAO Hongxin, ZHANG Baojun, et al. Research progresses in nitrogen diagnosis technology and its application in rapeseed[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2016, 32(4): 953–960. (in Chinese)

[2] WARAICH E A, AHMAD R, ASHRAF M Y, et al. Improving agricultural water use efficiency by nutrient management in crop plants[J]. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B–Soil & Plant Science, 2011, 61(4): 291–304.

[3] LAMB D W, STEYN-ROSS M, SCHAAARE P, et al. Estimating leaf nitrogen concentration in ryegrass (*Lolium* spp.) pasture using the chlorophyll red-edge: theoretical modelling and experimental observations [J]. International Journal of Remote Sensing, 2002, 23(18): 3619–3648.

[4] 李美清, 李晋阳, 毛罕平. 基于光谱特征和生理特征的番茄磷营养诊断方法[J]. 农业机械学报, 2016, 47(3): 286–291.
LI Meiqing, LI Jinyang, MAO Hanping. Tomatoes phosphorus nutrition diagnosis based on spectral and physiological characteristics[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2016, 47(3): 286–291. (in Chinese)

[5] FANAEI H, GALAVI M, GHANBARI B A, et al. Amelioration of water stress by potassium fertilizer in two oilseed species [J]. International Journal of Plant Production, 2012, 3(2): 41–54.

[6] FURBANK R T, TESTER M. Phenomics-technologies to relieve the phenotyping bottleneck[J]. Trends in Plant Science, 2011, 16(12): 635–644.

[7] WANG Z, SKIDMORE A K, DARVISHZADEH R, et al. Mapping forest canopy nitrogen content by inversion of coupled leaf-canopy radiative transfer models from airborne hyperspectral imagery[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 253–254: 247–260.

[8] 王莉雯, 卫亚星. 植被氮素浓度高光谱遥感反演研究进展[J]. 光谱学与光谱分析, 2013, 33(10): 2823–2827.
WANG Liwen, WEI Yaxing. Progress in inversion of vegetation nitrogen concentration by hyperspectral remote sensing[J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2013, 33(10): 2823–2827. (in Chinese)

[9] 冯惠芬, 李映雪, 吴芳, 等. 机器学习结合高光谱植被指数与 SPAD 值估算冬小麦氮含量[J]. 农业工程学报, 2024, 40(1): 227–237.
FENG Huifen, LI Yingxue, WU Fang, et al. Estimating winter wheat nitrogen content using SPAD and hyperspectral vegetation indices with machine learning[J]. Transactions of the CSAE, 2024, 40(1): 227–237. (in Chinese)

[10] LI L, LU J, WANG S, et al. Methods for estimating leaf nitrogen concentration of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) using in situ leaf spectroscopy[J]. Industrial Crops and Products, 2016, 91: 194–204.

[11] OSBORNE S L, SCHEPERS J S, FRANCIS D D, et al. Detection of phosphorus and nitrogen deficiencies in corn using spectral radiance measurements[J]. Agronomy Journal, 2002, 94(6): 1215–1221.

[12] MAHAJAN G, SAHOO R, PANDEY R, et al. Using hyperspectral remote sensing techniques to monitor nitrogen, phosphorus, sulphur and potassium in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Precision Agriculture, 2014, 15: 499–522.

[13] BELGIU M, MARSHALL M, BOSCHETTI M, et al. PRISMA and Sentinel-2 spectral response to the nutrient composition of grains[J]. Remote Sensing of Environment, 2023, 292: 113567.

[14] 叶林蔚, 唐荣年, 李创. 基于 AE-FFNN 神经网络的橡胶树叶片磷含量定性研究[J]. 中国农业科技导报, 2021, 23(7): 117–124.
YE Linwei, TANG Rongnian, LI Chuang. Qualitative study on phosphorus content in rubber leaves based on AE-FFNN neural network[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2021, 23(7): 117–124. (in Chinese)

[15] 黄林峰, 蒋雪松, 贾志成, 等. 基于深度学习的梨树养分含量高光谱监测[J]. 光谱学与光谱分析, 2024, 44(12): 3543–3552.
HUANG Linfeng, JIANG Xuesong, JIA Zhicheng, et al. Deep learning-based monitoring of nutrient content in pear trees[J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2024, 44(12): 3543–3552. (in Chinese)

[16] 亓慧敏, 陈昂, 杨秀春. 基于无人机高光谱的内蒙古天然牧草氮磷钾含量的反演[J]. 草地学报, 2024, 32(5): 1500–1512.
QI Huimin, CHEN Ang, YANG Xiuchun. Inversion of nitrogen, phosphorus and potassium content in natural grassland in Inner Mongolia based on UAV hyperspectral data[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(5): 1500–1512. (in Chinese)

[17] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [M] // Methods in enzymology. Academic Press, 1987: 350–382.

[18] DRANCA F, OROIAN M. Optimization of ultrasound-assisted extraction of total monomeric anthocyanin (TMA) and total phenolic content (TPC) from eggplant (*Solanum melongena* L.) peel[J]. Ultrasonics Sonochemistry, 2016, 31: 637–646.

[19] YEOH H H, WEE Y C. Leaf protein contents and nitrogen-to-protein conversion factors for 90 plant species[J]. Food Chemistry, 1994, 49(3): 245 – 250.

[20] THOMAS R L, SHEARD R W, MOYER J R. Comparison of conventional and automated procedures for nitrogen, phosphorus, and potassium analysis of plant material using a single digestion I[J]. Agronomy Journal, 1967, 59(3): 240 – 243.

[21] HALD P M. The flame photometer for the measurement of sodium and potassium in biological materials[J]. J. Biol. Chem. , 1946,167: 499 – 510.

[22] STEWART J W B, RUŽIČKA J. Flow injection analysis: Part V. Simultaneous determination of nitrogen and phosphorus in acid digests of plant material with a single spectrophotometer[J]. Analytica Chimica Acta, 1976, 82(1): 137 – 144.

[23] CHEN T, GUESTRIN C. XGBoost: a scalable tree boosting system[C]//Proceedings of the 22nd ACM SIGKDD International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining, 2016: 785 – 794.

[24] LUNDBERG S M, LEE S I. A unified approach to interpreting model predictions [C] // Advances in Neural Information Processing Systems 30 (NeurIPS 2017) , 2017: 4765 – 4774.

[25] AL SHALABI L, SHAABAN Z, KASASBEH B. Data mining: a preprocessing engine[J]. Journal of Computer Science, 2006, 2(9): 735 – 739.

[26] FÉRET J B, BERGER K, DE BOISSIEU F, et al. PROSPECT – PRO for estimating content of nitrogen-containing leaf proteins and other carbon-based constituents[J]. Remote Sensing of Environment, 2021, 252: 112173.

[27] WOCHER M, BERGER K, DANNER M, et al. RTM-based dynamic absorption integrals for the retrieval of biochemical vegetation traits[J]. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 2020, 93: 102219.

[28] LI H, LIANG Y, XU Q, et al. Key wavelengths screening using competitive adaptive reweighted sampling method for multivariate calibration[J]. Analytica Chimica Acta, 2009, 648(1): 77 – 84.

[29] BELGIU M, DRĂGUT L. Random forest in remote sensing: a review of applications and future directions[J]. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, 2016, 114: 24 – 31.

[30] JEZEK M, ALLAN A C, JONES J J, et al. Why do plants blush when they are hungry? [J]. New Phytologist, 2023, 239(2): 494 – 505.

[31] HELDT H W, CHON C J, MARONDE D, et al. Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts[J]. Plant Physiology, 1977, 59(6): 1146 – 1155.

[32] AXELSSON C, SKIDMORE A K, SCHLERF M, et al. Hyperspectral analysis of mangrove foliar chemistry using PLSR and support vector regression[J]. International Journal of Remote Sensing, 2013, 34(5): 1724 – 1743.

[33] VAN DEVENTER H, CHO M A, MUTANGA O, et al. Capability of models to predict leaf N and P across four seasons for six sub-tropical forest evergreen trees[J]. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, 2015, 101: 209 – 220.

[34] AZADNIA R, RAJABIPOUR A, JAMSHIDI B, et al. New approach for rapid estimation of leaf nitrogen, phosphorus, and potassium contents in apple-trees using Vis/NIR spectroscopy based on wavelength selection coupled with machine learning [J]. Computers and Electronics in Agriculture, 2023, 207: 107746.

[35] DE OLIVEIRA K M, FURLANETTO R H, RODRIGUES M, et al. Assessing phosphorus nutritional status in maize plants using leaf-based hyperspectral measurements and multivariate analysis[J]. International Journal of Remote Sensing, 2022, 43(7): 2560 – 2580.

[36] PIMSTEIN A, KARNIELI A, BANSAL S K, et al. Exploring remotely sensed technologies for monitoring wheat potassium and phosphorus using field spectroscopy[J]. Field Crops Research, 2011, 121(1): 125 – 135.

[37] PACUMBABA J R O, BEYL C A. Changes in hyperspectral reflectance signatures of lettuce leaves in response to macronutrient deficiencies[J]. Advances in Space Research, 2011, 48(1): 32 – 42.

[38] LIN D, CHEN Y, QIAO Y, et al. A study on an accurate modeling for distinguishing nitrogen, phosphorous and potassium status in summer maize using in situ canopy hyperspectral data[J]. Computers and Electronics in Agriculture, 2024, 221: 108989.

[39] PANDEY P, VEAZIE P, WHIPKER B, et al. Predicting foliar nutrient concentrations and nutrient deficiencies of hydroponic lettuce using hyperspectral imaging[J]. Biosystems Engineering, 2023, 230: 458 – 469.