文章编号:1674-7054(2020)04-0461-09

白掌叶片生长定量分析与生长模型的构建

李祥燕,郑妍妍,侯志文,张 欢,廖飞雄

(华南农业大学林学与风景园林学院/广东省森林植物种质资源创新与利用重点实验室,广州 510642)

摘 要: 以'美酒'(*Spathiphyllum* 'Mojo')、'绿巨人'(*Spathiphyllum* 'Sensation')、'皇后'(*Spathiphyllum* 'Queen') 3 个不同叶型的白掌 (*Spathiphyllum*) 品种为材料,测定了其叶片生长过程中叶片宽度、叶片长度、叶面积、叶 脉数、叶厚度、叶尖夹角和叶片全长,定量分析了叶片生长性状、不同品种间的差异,构建了主要性状的生长 模型。结果表明: 叶长度与宽度随时间变化的生长进程二维构图呈漏斗形; 叶片宽度、叶长、叶面积、叶全长 随时间进程而产生较大变化。生长完成的叶片形态在品种间差异显著,叶全长、叶片长度、叶厚度等是叶部 形态产生差异的主要性状。选择叶片宽度、叶长、叶面积、叶全长构建了 Logistic 生长模型 *y=K/*(1+*ae^{-b}*),这 几个性状生长方程的拟合度 *R*² 均超过 0.97,实测值与理论值相关系数超过 0.99,说明这个数学模型能很好地 揭示白掌叶片的生长规律。基于生长模型方程求导,结合叶片形态变化,可将白掌叶片生长过程分为生长 期、快速生长期、生长后期 3 个时期。3 个品种的 8 个叶片性状变异系数分布从 18.07% 到 88.85%, Shannon 遗传多样性指数 *H*在 2.94~3.28 之间,表明性状有遗传的多样性。 关键词: 白鹤芋; 叶片; Logistic 方程; 表型性状

中图分类号: S 682.36;Q 945.32 文献标志码: A DOI: 10.15886/j.cnki.rdswxb.2020.04.009

叶片是植物重要的组成部分和营养器官[1-2],承担着光合作用、气体交换、营养分布及水分运输等重 要生理功能[3-4]。为适应不同的生存环境,植物演化形成了变化极为复杂的叶片形态,形成了丰富的形态 多样性[5-6]。叶形态建成是植物形态建成的一个重要阶段,叶片的生长对植物株型、开花、结果等密切相 关。不同植物类型的叶片生长具有很大的差异,研究叶片生长和形成规律,是植物生长遗传分析、生长调 控和栽培技术研究的重要基础,也是近年来植物生长发育调控研究的热点[7-8]。通常用叶长、叶宽、叶 尖、叶面积等多个形态因子来界定植物的叶形,作为其形态构建的指标,而植物生长模型是对生物的生长 发育过程进行定量、准确描述的一种研究方法,常用来描述一种生物或一个种群随时间及环境变化的动 态过程的。生长模型的构建可为研究植物形态特征、生理特性和生长定量模拟和可视化研究提供定量化 分析数据和方法,有助于理解植物生长发育规律、株型构建、产量形成、环境的适应和对逆境胁迫的应 答^[10-11]。Logistic 模型具有饱和增长特征, 已广泛应用于描述植物生长变化规律, 预测植物的生长状 况[12]。通过叶片生长模型可以预测水稻生长与花期,指导制定相应的技术措施[13],精确确定甜瓜植株和 果实的生长时期^[14],量化揭示出兜兰叶片生长的"S"型规律^[15] 和判定兜兰植株是否完成幼年期进入成熟 期169。观叶植物是近 30 年来发展最快的花卉产业类别。叶片生长与形态的形成是其观赏性状形成关 键,掌握其调控的机理是进行品种改良的重要基础^[17]。白掌是原产南美热带雨林的天南星科 (Aracea) 白 鹤芋属(Spathiphyllum)多年生草本植物,广泛用于室内装饰和观赏,是重要的室内观叶植物,在荷兰花卉 拍卖市场上位列盆栽植物销量前茅,也是中国最大宗的观叶植物之一[18],2017年盆栽产量超过4000万 盆19。就观叶为主的草本植物而言,叶片生长是株型形成的重要决定因素,叶片形态是重要的观赏性

收稿日期: 2020-04-02 修回日期: 2020-05-03

基金项目:广东省国际科技合作项目(2016A050502051)

第一作者: 李祥燕(1994-), 女, 华南农业大学林学与风景园林学院 2017 级硕士研究生. E-mail: 1322301971@qq.com 通信作者: 廖飞雄(1963-), 男, 博士, 研究员. 研究方向: 热带亚热带观赏植物研究与应用. E-mail: fxliao@scau.edu.cn

状。研究表明,株型紧凑性、叶片亮度和叶色等是评价白掌观赏品质的主要指标^[20-21]。近年来,利用二次 多项式函数拟合白掌组织培养幼苗叶片生长及与时间的关系,开发了幼苗植株可视化鉴定技术^[22]。但总 体上对白掌等观叶植物叶片形态形成、生长规律和调控的研究不多。因此,笔者通过测定掌叶片生长过 程的主要性状,应用 Logistic 生长曲线方程构建了白掌叶片的生长模型,明确其生长规律和关键时间节 点,定量分析白掌品种间叶片形态的差异性,旨在精准掌握白掌的叶片形态形成及生长规律,为实施生 长、观赏性状形成调控、栽培技术优化、生长数字化和信息化分析等提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料 选择白掌不同叶型和大小的代表性品种进行研究, '美酒' (*Spathiphyllum* 'Mojo') 为小型叶片 品种, '绿巨人'(*Spathiphyllum* 'Sensation') 为大型卵形叶, '皇后'(*Spathiphyllum* 'Queen') 为宽叶型品种。 选择株龄为 2~3 年、生长正常的盆栽植株进行测定。植株均栽培于塑料大棚中, 栽培环境、管理条件相 同, 棚内光照度 5 000~8 000 lx, 相对湿度 80%~90%; 大棚温度 22~30 ℃, 栽培基质为泥炭土。

1.2 叶片生长测定 从叶芽萌发露芽开始,每隔2d测量1次,直到叶片完全展开,各生长性状测定数值 连续3次不变为止。所有测定重复3个植株,每株取3个芽或叶片以上进行测定。

1.3 叶片性状测定 随机选择不同生长季、不同叶龄和不同生长方位的成熟叶片进行测定,重复5个植 株,每株测定3~5片叶,统计分析前均对数据分布进行检查。选择测定的叶片性状是叶片宽度(leaf width)、叶全长(full leaf length)、叶片长度(leaf length)、叶面积(leaf area)、叶脉数(vein number)、叶尖夹 角(leaf apex angle)6个性状指标。叶片展开前,白掌叶片未完整露出,叶全长为从叶基部到叶尖的长度, 包含叶鞘部分长,用直尺测量;叶片宽度(展叶幅度)用游标卡尺于叶尖往下1~2 cm 处进行测量;展叶过 程中用直尺测量叶片展叶幅度最宽处长度;叶片完全展开后,用直尺进行直接测量叶片宽度、叶长、叶全 长;叶片厚度用游标卡尺进行测量;叶面积、叶尖夹角用 Digimizer 测量;叶脉数直接计数;叶绿色程度(叶 色)用叶片相对叶绿素含量反映,用手持 SPAD 仪测量。

1.4 叶片生长进程模拟 为模拟叶片的生长变化过程,叶片全长为纵轴、叶片宽度(展叶幅度)为横轴,用 Origin 2019 以生长的时间变化进行绘图,根据叶片实时颜色利用 Photoshop 进行上色,用以展示白掌叶片的生长二维进程。

1.5 模型拟合方法及差异性判断 选择 Logistic 生长模型,其表达式: *y*=*K*/(1+*a*e^{-b})。式中,*y* 为某一植物的生长特征; *K* 为常数; *t* 为该植物的生长时间; *a*, *b* 为待定系数(*a*, *b*>0); 模型拟合程度用拟合系数 *R*² 反映、实测值与预测间的相关程度用相关系数(*r*)计算,绘制标准化残差分布图用来判断方程拟合度 情况。

生长时期的求导参照文献 [23] 的方法, 对方程 y=K/(1+ae^{-b}) 进行 2 阶求导, 令 2 阶导数为 0, 可以得 到 t=ln a/b, 为生长变化最快时间点 t; 对曲线进行 3 阶求导, 令其三阶导数为 0, 可以得到 2 个生长拐点 t₁, t₂, 其中, t₁=(1na-1.317)/b, t₂=(1na+1.317)/b。

性状差异性分析参照文献 [24] 的方法,用变异系数(*CV* = *SD*/*X*×100%,式中,*SD* 为标准差,*X*为平均 值)来比较 2 个或多个样本的变异程度。

性状遗传多样性分析参照文献 [25] 的方法,用 Shannon 遗传多样性指数H'来揭示表型性状的多样性。

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} P_i \ln P_i,$$

式中, S=物种数, P_i =第 i 种个体占总个体数的比例($P_i = n_i/N$), ni=第 i 种个体数, N=总个体数。

1.6 数据处理 所测量的生长性状数据用 EXCEL 2010 进行整理和统计,计算叶片性状平均值 (Mean)、标准差 *SD*(Standard Deviation)、最小值(Minimum)、最大值(Maximum)、变异系数(*CV*)、

Shannon 遗传多样性指数(H')。采用 SPSS 23 软件进行单因素 ANOVA 方差分析及 Pearson 相关性分析; 在分析基础上选择能反映叶片生长变化的性状用于生长模型的建立。应用 Origin 2019 进行模型的 拟合及残差检验。

2 结果与分析

2.1 白掌叶片的生长及形态变化 对白掌叶片形 态变化的动态进程进行了分析,发现白掌叶芽于叶 片基部形成,由膜质叶鞘包裹,随着芽的增大,从母 叶叶鞘中露出,叶鞘起茎作用,与叶柄、叶片构成叶 全长,决定着植株高度。叶芽露白 8~13 d 后幼嫩 叶呈卷曲状态,叶片呈黄白色:之后叶片逐渐展开, 过程持续 10~16 d;, 23~24 d 后叶片开展与生长 变缓,叶色逐渐增绿变为黄绿色:经过10d左右的 叶色转变,叶片由黄绿色变为绿色,叶片生长完成, 叶片构成性状不再变化。以白掌品种'美酒'为例, 叶全长、叶宽以时间为轴线绘制生长的二维模式图 (图1),从中可以看出,白掌叶片大小的变化过程呈 漏斗形,前期以伸长生长为主,生长速率较快,中期 宽度增加显著,而后期则以叶色的变化为主,表明 叶片生长的完成。



图 1 '美酒'白掌叶片生长的形态变化模式图 不同颜色矩形代表叶片不同形态变化时期, 颜色代表所 在时期的叶色: 卷叶, 展叶, ■ 全展叶。 Fig. 1 Patterns of morphological change in the leaf growth of *Spathiphyllum* 'Mojo'

The rectangles with different colors represent the leaf growth stage. The color in the rectangle is close to the leaf color at the growth stag Rolled leaf, Expanded leaf, Fully-expanded leaf.

2.2 白掌叶片的性状变异系数及遗传多样性指数分析 对 3 种不同叶型白掌全展叶的 8 个叶片性状进行变异系数及 Shannon 遗传多样性指数 H'比较。从表 1 可知,变异系数 CV范围为 18.07%~88.85%,各个性状的变异程度依次为叶面积>叶尖夹角>叶宽>叶脉数>叶长>叶厚度,从结果可以看出白掌中叶片性状间差异性较大。其中,叶面积变异系数最大,在测定的叶片中最小值为 74.66 cm²,最大值达 621.22 cm²,说明叶面积离散程度最高;叶宽、叶脉数变异系数相近;相对叶绿素含量 SPAD(代表叶色)与叶片厚度差异较小,离散程度最低。H'测定值在 2.94~3.28 之间,其中 SPAD 多样性指数H'最大,其次为叶片厚度和株高,而叶面积H'值最小,表明在白掌叶片性状中叶面积的遗传变异最大。

2.3 不同品种白掌叶片的性状差异性分析 从图 2 中可以看出,'绿巨人'白掌各性状测定值均分于均值 上方,离散度也较大,属大叶型,不同叶片间各性状差异也较大。而其他 2 个品种的性状测定值均分布于 均值的下方,均属小叶型,多分布在相同或相近的区域,两者性状数值频率分布比较相近。'美酒'品种的 SPAD 测定值分布'绿巨人'与'皇后'之间,处在这一性状的均值区域,说明其绿色或叶绿素相对含量介于

Λ I I I I I I I I I I I I I I I I I I I	表1	白掌叶片表型性状的变异系数(CV)及 Shanno	n 遗传多样指数	(H')	分析
---	----	---------------------------	----------	------	----

Tab. 1	Coefficient of variation (CV) and Shannon genetic diversity index (H') analysis of
	phenotypic characters of leaves of Spathiphyllum 'Mojo'

性状 Characters	平均值±标准差 Mean±SD	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 CV/%	Shannon指数 H'
SPAD	63.24±11.43	47.90	80.40	18.07	3.28
叶厚度/mm	0.25±0.07	0.18	0.39	28.42	3.26
叶全长/cm	49.94±18.76	30.20	84.80	37.56	3.23
叶长/cm	29.94±12.80	14.60	51.30	42.75	3.21
叶脉数/对	17.56±9.97	9.00	34.00	56.82	3.15
叶宽/cm	11.17±6.61	4.20	22.40	59.16	3.14
叶尖夹角/(°)	41.55±29.43	18.88	89.72	70.82	3.07
叶面积/cm ²	242.88±215.80	74.66	621.22	88.85	2.94

2个品种之间。经 ANOVN 方差分析发现,'绿巨 人'、'皇后'之间叶片全长、叶片长度、叶厚度和 SPAD 值的差异性均达到极显著 (P<0.01) 水平;'美 酒'、'皇后'与'绿巨人'之间叶片宽度、叶面积、叶 厚度、叶尖夹角和叶脉数的差异性达到极显著 水平;'美酒'、'皇后'之间叶片宽度、叶面积、叶厚 度、叶尖夹角和叶脉数没有差异。品种间叶片差 异主要体现在叶全长、叶片长度、叶厚度和 SPAD 值上。

2.4 白掌叶片生长模型构建的性状选择 对白掌 叶片生长阶段的主要性状进行性状内单因素 ANOVN 方差分析并与时间进行相关性检验。从 表 2 可知,叶片生长期,叶片宽度、叶面积、叶全长 组内性状差异达到极显著差异,叶长、叶片宽度、 叶面积、叶全长性状随生长时间的变化而变化,在 生长期内与时间呈正相关关系,随时间增长而会发 生显著变化。各品种的叶片长度、叶片宽度、叶面 积以及叶全长与时间相关度不同,但均达到极显著 水准 (P<0.01)。说明在白掌展叶后叶长度变化不 明显,而叶脉数、叶厚度、叶尖夹角在生长期内不 会随时间产生明显的变化,这是叶片分化时确定



图 2 白掌叶片 8 个主要构成性状测定值分布、均值、 标准误

工示标准差;性状字母颜色与同颜色纵轴对应;图中标 注不同大写字母表示品种间性状在 P<0.01 水平上达到极显 著差异。

Fig. 2 The distribution, mean value and standard error of the measurement values of 8 main leaf characters from3 *Spathiphyllum* cultivars

 \square represents the *SD*. The vertical axis corresponds to the leafcharacters of the same color letter. Different capital letters mean significant difference in leaf characters between the *Spathiphyllum*cultivars at the level of *P*<0.01.

表 2 白掌叶片生长过程中主要性状的 ANOVA 检验及相关性分析

Tab. 2	ANOVA test a	and correlation analys	s of major lea	at characters d	luring the lea	f growth of dif	ferent Spathiphyllum cu	ltivars
--------	--------------	------------------------	----------------	-----------------	----------------	-----------------	-------------------------	---------

性状 Leaf characters	品种 Cultivar	平均值±标准差 Mean±SD	F	Р	r
叶厚度/mm	'美酒'	0.21±0.01	1.044	0.439	-0.072
	'绿巨人'	82.55±14.05	0.7	0.702	0.097
	'皇后'	0.19±0.01	1.264	0.334	0.36
叶脉数/对	'美酒'	11.33±0.48	0	1	0
	'绿巨人'	32.67±1.92	0	1	0
	'皇后'	11 ± 0.84	0	1	0
叶尖夹角/(°)	'美酒'	24.06±6.84	0.003	1	-0.021
	'绿巨人'	83.91±8.48	1.502	0.214	0.021
	'皇后'	22.98±2.3	0.811	0.578	-0.038
叶全长/cm	'美酒'	26.41±10.10	18.989**	8.40E-12	0.902**
	'绿巨人'	58.33±17.38	49.648**	3.27E-21	0.926**
	'皇后'	34.7±10.5	113.355**	1.20E-20	0.912**
叶宽/ cm	'美酒'	39.94±32.66	32.427**	4.12E-15	0.910**
	'绿巨人'	123.63±84.22	51.561**	6.44E-21	0.567**
	'皇后'	47.06±33.15	50.615**	6.20E-16	0.880**
叶长/cm	'美酒'	18.64 ± 1.14	35.333	0.114	0.632**
	'绿巨人'	45.75±2.32	2.132	0.227	0.567**
	'皇后'	25.04±1.2	2.745	0.056	0.638**
叶面积/cm ²	'美酒'	82.55±14.05	4.983	0.055	0.692**
	'绿巨人'	450.74±90.73	5.756**	0.001	0.827**
	'皇后'	94.42±20.22	5.561**	0.004	0.770**

的,与生长时间没有显著的相关性。

2.5 白掌叶片生长模型的建立 选择叶全长、叶片宽度、叶长、叶面积4个性状进行 Logistic 生长模型 拟合,3个不同叶型大小品种4个性状的拟合生长模型方程见表3。从表中可见,3个品种主要叶片性状 拟合方程的拟合系数(*R*²)均大于0.97,拟合度均非常高,显著性检验达到极显著水平。4个叶片生长性状 随时间的变化均呈"S"形规律(图3),前期生长较慢,中间有一快速生长过程,完全展开后进入成熟期。 各品种叶全长、叶片宽度、叶长、叶面积的实测值都位于曲线的两侧与拟合曲线十分接近,表明模型与实

Tab. 3 L	ogistic growth model	s of 4 leaf growth characters of the	three Spathiphy	llum cultivars	
性状 Leaf characters	品种 Cultivar	拟合方程 Fitting equation	R^2	r	Prob>F
叶全长/cm	'美酒'	$y=36.82/(1+3.64\times e^{-0.12t})$	0.995	0.998	6.43E-22
	'绿巨人'	$y=76.56/(1+2.30\times e^{-0.09t})$	0.997	0.999	7.61E-25
	'皇后'	$y=44.57/(1+2.47\times e^{-0.15t})$	0.993	0.997	1.58E-18
叶宽/mm	'美酒'	$y=73.05/1+1\ 165.09\times e^{-0.34t}$	0.998	0.999	1.15E-20
	'绿巨人'	$y=201.88/1+168.65 \times e^{-0.25t}$	0.993	0.997	7.71E-22
	'皇后'	y=73.82/(1+3 877.44×e ^{-0.60t})	0.999 6	0.999 8	1.10E-21
叶长/cm	'美酒'	$y=19.46/(1+11.57\times e^{-0.18t})$	0.988	0.996	3.64E-10
	'绿巨人'	$y=47.15/(1+6.81\times e^{-0.14t})$	0.977	0.991	4.97E-17
	'皇后'	$y=25.78/(1+8.35\times e^{-0.24t})$	0.989	0.996	1.29E-10
叶面积/cm ²	'美酒'	$y=94.49/(1+38.19\times e^{-0.18t})$	0.974	0.991	1.26E-07
	'绿巨人'	$y=575.06/(1+15.65\times e^{-0.10t})$	0.98	0.992	3.98E-12
	'皇后'	$y=110.63/(1+65.40\times e^{-0.24t})$	0.986	0.995	1.36E-07

表 3 3 个白掌品种 4 个叶片生长性状的 Logistic 生长模型



图 3 白掌生长过程的叶长、叶宽、叶面积和叶全长拟合曲线及动态变化图

Fig. 3 Fitting curves and dynamic changes of *Spathiphyllum* in full leaf length, leaf width, leaf length and leaf area during the leaf growth

际生长情况拟合非常好,可以很好反映叶片的生长规律。实测值与方程理论值之间高度相关,相关系数 (r)均大于 0.99,显著性检验达到极显著水平,两者高度吻合。应用标准化残差进一步检验模型拟合的情况,4个性状各时间实测值与预测值残差分布情况见图 4。从图 4 可知,叶全长、叶宽的标准化残差在 3 到-3 内变化,叶长和叶面积在 2 到-2 范围变化;无论拟合值的大小如何,拟合值都分布于"0"的两侧, 表明模型可以很好地描述白掌叶片性状的变化。





2.6 白掌叶片的生长期划分 以具典型"S"形生长曲线的叶宽变化来了解白掌叶片各生长时期的特点, 通过对生长方程求导推出,0~t₁为生长前期,t₁~t₂为快速生长期,t₃为快速生长时间点,t₄为快速生长期 持续时间,t₂以后为生长后期。求导结果表明,不同品种叶片各个生长阶段起始时间、持续时间不相同 (表 4),反映出生长过程的差异性。从表 4 可以看出,'美酒'从露芽到第 16 天为生长前期,第 16~24 天 为快速生长期,一共持续 7 d,第 20 天为生长变化最大时间点,第 24 天之后进入生长后期。叶片巨大的 '绿巨人'从露芽到第 15 天为生长前期,第 15~25 天为快速生长期,第 20 天为生长变化最大的时间点,一 共持续 10 d,第 25 天之后进入生长后期。'皇后'从露芽到第 11 天为生长前期,第 11~15 天为快速生长 期,一共持续 4 d,第 13 天为生长变化最大时间点,第 15 天之后进入生长后期。

	Tab. 4 Determination of leaf growth period of <i>Spathiphyllum</i> based on Logistics equation of leaf width				
見和	生长期(t ₁)/d	快速生长期 $(t_1 \sim t_2)/d$	生长变化最快时间点(t3)/d	快速生长期持续时间(t ₄)/d	生长后期(t ₂)/d
印印作 Start-up		Fast-growth	Maximum time point of	Duration of fast	Post-growth
stage stage growth change		growth stage	stage		
'美酒'	0~16.89	16.89 ~ 24.64	20.77	7.75	24.64 ~
'绿巨人'	0~15.24	15.24 ~ 25.78	20.51	10.54	25.78 ~
'皇后'	0~11.58	11.58 ~ 15.97	13.77	4.39	15.97 ~

表 4	基于叶宽变化的白掌叶片生长时期的确定

3 讨 论

作为草本植物的白掌,地上部分茎短缩,叶片是构成地上部分形态和株型的主要器官,叶片的生长和 形态决定着植株的生长和形态,也是组成观赏性状的重要部分^[26]。叶片生长是一个动态变化过程,为使 模型更好地反映出叶片的生长变化过程,选择适宜的叶片生长构成性状极为重要。白掌生长互动呈现漏 斗状,揭示前期生长叶宽变化幅度较小,以植株整体的伸长生长为主,后期叶片展开,逐渐成为完整叶片, 同时反映出叶全长在一定程度上可用于反映白掌的植株高度。白掌叶片在生长过程中,叶片长度、叶片 宽度及由其决定叶面积有显著的变化,用于构建模型能很好地反映出白掌的变化过程和状态,也是其它 植物生长模型构建中重要的性状选择^[27]。

对模式植物拟南芥^[28]、玉米^[29]、番茄^[30]的动态生长模型进行研究,结果发现,Logistic 模型比其他非 线性模型更适合对植物的生长模拟^[31]。在其他植物如圆齿野鸦椿幼苗生长^[32]、蓖麻叶片生长^[33]上研究上 得到证实。这个生长模型在叶片生长的细胞生长上也可得到说明和解释^[34]。在白掌组培苗可视化的模 拟中利用了二项式回归模型,也能反映出苗高等的生长特点^[22],但Logistic 模型拟合度更高,可体现叶片 生长"慢~快~慢"的生长节律和特征,应是更适宜的生长模型,可用于生长预测和评估白掌叶片生长时期, 定量地分析白掌叶片的生长。

叶片性状的变化反映出生长过程的变化程度,以及受环境影响的情况。总体上叶片性状的离散程度 较高,表明易受环境变化的影响,不同品种间叶片性状的差异性揭示不同品种叶片表现及遗传上的差异^[35]。 '美酒'、'皇后'2个品种间多个叶片性状差异没有达到显著性,这2个品种表型上的相同或相近暗示着在 遗传上可能有较密切的亲缘关系。叶面积变化幅度最大,最不稳定,这也与其易受气温、光、肥水等条件 影响有关^[36-37],这些结果与灰木莲叶片性状研究类似^[38]。SPAD 最稳定,表明白掌叶色变化幅度最小,这 与这属植物叶片都是稳定的绿色叶片、仅有深浅变化的情况相契合。不同品种间叶片这些构成性状 差异达到极显著水平,表明品种间叶片表型也存在较大的遗传差异,为筛选不同叶片性状的品种提供了 参考。

致谢:美国佛罗里达大学中佛研究与教育中心陈建军博士、海湾研究与教育中心邓占鳌博士对本研究给予了指导与建议。

参考文献:

- [1] CATARINO F, KUMMEROW J.Leaf Morphology [M]. London: Dr W. Junk Publishers, 1981.
- [2] BAR M, ORI N. Compound leaf development in model plant species [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2015, 23: 61-69.
- [3] 徐静, 王莉, 钱前, 等. 水稻叶片形态建成分子调控机制研究进展[J]. 作物学报, 2013, 39(5): 767 774.
- [4] 孙梅, 田昆, 张贇, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. 植物科学学报, 2017, 35(6): 940-949.
- [5] EFRONI I, ESHED Y, LIFSCHITZ E. Morphogenesis of simple and compound leaves: A critical review [J]. The Plant Cell, 2010, 22(4): 1019 – 1032.
- [6] NICOTRA A, LEIGH A, BOYCE C, et al. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms [J]. Functional Plant Biology, 2011, 38: 535 – 552.
- [7] DU F, GUAN C, JIAO Y. Molecular mechanisms of leaf morphogenesis [J]. Molecular Plant, 2018, 11(9): 1117 1134.
- [8] 杨会,曾红霞,张娜,等.植物叶发育分子遗传机制的研究进展[J].长江蔬菜,2019(18):44-48.
- [9] PRUSINKIEWICZ P. Modeling plant growth and development [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(1): 79 83.
- [10] ZEIDE B. Analysis of growth equations [J]. Forest Science, 1993, 39: 594 616.
- [11] 谭美, 王四清. 观赏植物生长模拟模型研究进展[J]. 园艺学报, 2010, 37(9): 1523-1530.
- [12] 莫红, 陈瑛. 基于 Logistic 方程的植物生长过程模型与最优分析[J]. 焦作大学学报, 2006(4): 70 71.
- [13] 严明建, 吕直文, 黄文章, 等. 水稻叶片生长动态模型的建立与应用[J]. 广西农业科学, 2005, 36(2): 97-98.
- [14] 马二磊, 黄芸萍, 臧全宇, 等. 甜瓜植株和果实生长模型的拟合与分析[J]. 南方农业学报, 2018, 49(7): 1358 1363.
- [15] 张英杰, 初美静, 刘学庆, 等. 肉饼兜兰叶片生长模型与解剖结构研究[J]. 热带作物学报, 2017, 38(7): 1230 1234.

- [16] 李雪, 严宁, 康志钰. 六种兜兰属植物的叶面积和叶幅与开花的关系[J]. 北方园艺, 2011(3): 63-67.
- [17] 关夏玉, 陈清西, 檀灵莹. 花叶观赏植物分子特征及叶斑形成机制研究进展[J]. 黑龙江生态工程职业学院学报, 2018, 31(3): 43-46.
- [18] 廖飞雄, 柯宣东, 于波, 等. 观叶植物白掌产业化生产现状与发展对策[J]. 广东园艺, 2011, 12(4): 16-18.
- [19] 中国花卉协会. 2017 年全国盆栽植物产销形势分析[J]. 中国花卉园艺, 2018(9): 30-33.
- [20] 岑彩娴. 白掌品种的观赏特性评价和杂交技术研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [21] 刘小飞, 廖飞雄, 李冬梅, 等. 基于 SRAP 标记的白鹤芋属资源鉴定与亲缘关系分析[J]. 广东农业科学, 2017, 44(11): 26-31.
- [22] 杨意, 初麒, 杨艳丽, 等. 白掌组培苗育苗期可视化建模研究[J]. 农机化研究, 2019, 41(9): 142-146.
- [23] 陈亚楠, 郭满才, 梁宗锁, 等. 丹参根部生长规律 Logistic 模型研究 [J]. 湖北农业科学, 2014, 53(7): 1583 1588.
- [24] 张申贵, 徐丽萍. 生物统计附试验设计[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [25] SHANNON C E. A mathematical theory of communication [J]. Bell System Technical Journal, 1948, 27(3): 379 423.
- [26] HENNY R J, CHEN J. Cultivar Development of Ornamental Foliage Plants [M]. Boston: Springer, 2010.
- [27] 石春林. 水稻形态建成模型及虚拟生长研究[D].南京: 南京农业大学, 2006.
- [28] JIAO X, ZHANG H, ZHENG J, et al. Comparative analysis of nonlinear growth curve models for *Arabidopsis thaliana* rosette leaves [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40(6): 114.
- [29] KARADAVUT U, PALTA C, KÖKTEN A, et al. Comparative study on some non-linear growth models for describing leaf growth of maize [J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2010(12): 227 – 230.
- [30] SARI B G, LÚCIO A D C, SANTANA C S, et al. Describing tomato plant production using growth models [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 246: 146 – 154.
- [31] RODRIGUEZ R E, DEBERNARDI J M, PALATNIK J F. Morphogenesis of simple leaves: regulation of leaf size and shape [J]. WIREs Developmental Biology, 2014, 3(1): 41 – 57.
- [32] 于志民, 康文娟, 涂淑萍. 基于 Logistic、Gompertz 模型的圆齿野鸦椿幼苗生长模拟与分析[J]. 江西农业大学学报, 2017, 39(6): 1187-1195.
- [33] 魏海林, 王小卉, 李绪孟, 等. 蓖麻叶片生长动态分析及数学模型构建[J]. 林业科技通讯, 2019(8): 11.
- [34] GRANIER C, TARDIE F. Multi-scale phenotyping of leaf expansion in response to environmental changes: The whole is more than the sum of parts [J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32: 1175 – 1184.
- [35] CHICKARMANE V, ROEDER A, TARR P, et al. Computational morphodynamics: A modeling framework to understand plant growth [J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 5 – 87.
- [36] 龙家焕, 浦敏, 黄志午, 等. 光谱调控植物生长发育的研究进展[J]. 照明工程学报, 2018, 29(4): 8-16.
- [37] LUSK C H, GRIERSON E R, LAUGHLIN D C. Large leaves in warm, moist environments confer an advantage in seedling light interception efficiency [J]. New Phytologist, 2019, 223(3): 1319 – 1327.
- [38] 文珊娜, 仲崇禄, 姜清彬, 等. 灰木莲种源幼苗叶片性状表型多样性分析[J]. 植物研究, 2017, 37(2): 288 297.

A Quantitative Analysis ofLeaf Growth and Establishment of Leaf Growth Logistics Model for *Spathiphyllum*

LI Xiangyan, ZHENG Yanyan, HOU Zhiwen, ZHANG Huan, LIAO Feixiong

(College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University/Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

Abstract: The leaf width, leaf length, leaf area, leaf vein number, leaf apex angle, fullleaf length and leaf SPAD of three Spathiphyllum cultivars, 'Mojo', 'Sensation' and 'Queen', with different leaf shapes were measured during the leaf growth stages, and the resultingdata were statistically analyzed to determine the quantitative leaf growth of the three cultivars, and fitted to the logistic equation as leaf growth models. A funnel-shaped plot presented a great change in a two-dimensional dynamic pattern of full leaf length and leaf width over time. Fully-expanded leaves were significantly different in leaf morphology among the three cultivars, and full leaf length, leaf length and leaf thickness were key characters that contributed to significant differences in leaf morphology among the cultivars. Full leaf length, leaf length, leaf width, leaf area were selected, based on which a Logistic growth model $y=K/(1+ae^{-bt})$ was established. Fitting degree R^2 of the Logistic growth equation for these four characters was above 0.97, and the coefficients between the measured and theoretical values were all above 0.99, which means the equation is suitable for fitting the growth of the Spathiphyllum leaves. Start-up growth stage, fast-growth stage and post-growth stage were deduced for Spathiphyllumleaf growth through the derivation of the Logistic growth equation combining with the leaf morphological changes. The coefficients of variation of the 8 main leaf characters of the three Spathiphyllum cultivars were distributed to a range between 18.07% and 88.85%, and the Shannon genetic diversity index H' was 2.94–3.28, indicating a genetic diversity of the leaf characters in *Spathiphyllum*. Keywords: Spathiphyllum; leaf; Logistic equation; phenotypic characters

(责任编辑:潘学峰)