引用:门庆美,卢宪菊,郭尚敬,等. 玉米六叶期叶片空间梯度特征及其与生物量积累关系的探究[J]. 聊城大学学报(自然科学版),2026,39(6):993-1001.

Citation: Men Qingmei, Lu Xianju, Guo Shangjing, Guo Xinyu, Zhang Ying. Spatial gradient characteristics of maize leaves at the V6 stage and their relationship with biomass accumulation[J]. Journal of Liaocheng University (Natural Science Edition), 2026,39(6):993-1001.

文章编号 1672-6634(2026)06-0993-09 **DOI** 10.19728/j.issn1672-6634.2026050001

玉米六叶期叶片空间梯度特征及其与生物量积累关系的探究

门庆美[1,2],卢宪菊[2],郭尚敬[3],郭新宇[2],张颖[2]

(1. 聊城大学 农业与生物学院,山东 聊城 252059;2. 数字植物北京市重点实验室 北京市农林科学院信息技术研究中心,北京 100097;3. 青岛农业大学 生命科学学院,山东 青岛 266109)

摘要 为揭示玉米苗期叶片发育模式与地上部生物量积累的关系,以玉米自然关联群体为材料,对六叶期叶片形态性状及干物质积累进行系统分析。基于描述性统计、相关性分析、主成分分析(PCA)、群体差异分析及叶位梯度分析,综合评估不同群体间叶片发育特征。结果表明:叶面积(LA)和叶长(LL)随叶位升高显著增加,其中 LA 呈非线性扩展趋势,LL 表现为近线性变化;干重(DW)与各叶位 LA 均呈显著正相关,且中后位叶片贡献更大。PCA 结果显示,群体变异主要由叶面积和叶长协同驱动。不同表型聚类类群在叶位梯度参数:叶面积梯度(LA_slope)、叶长梯度(LL_slope)上差异显著,且均与 DW 呈正相关关系,其中 LA_slope 与 DW 的关联更密切。研究表明,叶片沿叶位方向的空间扩展模式是影响玉米苗期生物量形成的重要结构性特征,可为早期表型评价提供新的分析视角。

关键词 玉米;苗期;叶位梯度;生物量;表型聚类

中图分类号 S513 **文献标志码** A

Spatial gradient characteristics of maize leaves at the V6 stage and their relationship with biomass accumulation

MEN Qingmei[1,2], LU Xianju[2], GUO Shangjing[3], GUO Xinyu[2], ZHANG Ying[2]

(1. College of Agriculture and Biology, Liaocheng University, Liao cheng 252059, China; 2. Beijing Key Lab of Digital Plant, National Engineering Research Center for Information Technology in Agriculture, Beijing 100097, China; 3. College of Life Science, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract To elucidate the relationship between leaf developmental patterns and aboveground biomass accumulation at the seedling stage in maize, a natural association panel was used to systematically analyze leaf morphological traits and dry matter accumulation at the V6 stage. Descriptive statistics, correlation a-

收稿日期:2026-05-02

基金项目:北京市自然科学基金杰出青年基金(JQ24037);北京市农林科学院作物表型协同创新中心(KJCX20240406)资助

通信作者:郭尚敬,男,汉族,博士,教授,研究方向:植物逆境生理及分子调控,E-mail:guoshangjing@qau.edu.cn;郭新宇,男,汉族,博士,研究员,博士生导师,研究方向:植物表型组学研究,E-mail:guoxy73@163.com;张颖,女,汉族,博士,副研究员,研究方向:作物显微表型及多组学研究,E-mail:zhangying2507@163.com。

nalysis, principal component analysis (PCA), group difference analysis, and leaf position gradient analysis were performed to comprehensively evaluate leaf developmental characteristics among different groups. The results showed that leaf area (LA) and leaf length (LL) increased significantly with leaf position. LA exhibited a nonlinear expansion pattern, whereas LL showed an approximately linear increase. Dry weight (DW) was significantly positively correlated with LA at all leaf positions, with a greater contribution from middle and upper leaves. PCA results indicated that phenotypic variation was primarily driven by the coordinated effects of LA and LL. Phenotypic clustering further revealed significant differences among groups in gradient parameters, including leaf area gradient (LA_slope) and leaf length gradient (LL_slope), both of which were positively correlated with DW, with LA_slope showing a closer association with DW. These findings suggest that the spatial expansion pattern of leaves along leaf positions is an important structural characteristic influencing biomass formation at the maize seedling stage, providing a new perspective for early phenotypic evaluation.

Keywords maize; seedling stage; leaf position gradient; biomass; phenotypic clustering

0 引言

玉米(*Zea mays* L.)是重要的粮食、饲料和工业原料作物,其苗期生长状况对后续群体结构建成、光能利用及产量形成具有重要影响[1-2]。苗期地上部生物量能够反映植株早期生长势,而叶片作为主要光合器官,其形态建成过程与干物质积累密切相关[3-5]。因此,从叶片结构性状角度分析玉米苗期生长差异,对于理解早期生长规律及开展种质资源评价具有重要意义。

叶长、叶宽和叶面积是表征玉米叶片形态的重要指标,其中叶面积常用于反映植株光截获能力和生长潜力。已有研究表明,玉米叶面积可通过叶长、最大叶宽及经验系数进行估算,且不同叶位叶面积的分布能够反映植株冠层结构及叶片发育模式[6-9]。同时,不同玉米材料在叶片形态结构及叶面积分布上存在明显差异,叶片在纵向与横向方向的扩展对植株形态建成具有不同作用[10-12]。然而,现有研究多集中于单一叶片、单一生育时期或冠层尺度指标,对苗期不同叶位叶片沿空间序列的变化特征关注相对较少。

随着作物表型组学的发展,多性状综合分析方法逐渐应用于复杂农艺性状的研究。相关性分析、主成分分析及聚类分析等方法能够从多维表型数据中提取主要变异信息,揭示性状间的关联结构及材料间的分化特征[13-16]。在玉米中,自然关联群体具有丰富的遗传多样性及群体结构差异,已被广泛用于复杂性状的表型分析研究[17-18]。利用该类群体开展苗期叶片形态与生物量关系研究,有助于从群体层面分析不同材料的生长特征。目前,关于玉米苗期叶片发育与生物量积累关系的研究多基于单一性状或单个叶位,针对不同叶位叶片沿空间序列变化特征的量化研究仍相对不足。

叶片在植株上按叶位顺序呈现出的形态递变规律,反映了植株在垂直方向上的资源分配策略与结构建成模式,这种"叶位梯度"特征可能是连接叶片发育模式与整体生长能力的重要结构参数。已有研究表明,不同玉米基因型在叶片的纵向扩展速率及叶面积空间分布上存在系统性差异,这些差异可能通过影响冠层光截获效率和光合产物分配格局,进而调控地上部生物量的积累[19-20]。然而,目前关于玉米苗期叶位梯度与生物量积累之间关系的系统量化研究仍较为缺乏。本文中,以玉米自然关联群体为材料,通过构建叶位梯度指标:叶面积梯度(LA_slope)和叶长梯度(LL_slope),系统探究叶片空间扩展模式对地上部干物质积累的影响。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究中的301份玉米实验材料来自华中农业大学严建兵教授课题组构建的玉米自然关联分析群体(http://www.maizego.org/Resources.html)。该群体中种质资源丰富,包含了温带、热带和亚热带玉米品种,能最大限度地代表玉米群体的遗传多样性,同时代表了整个玉米群体的地理分布。根据yang等[21]群体结构分析结果,该群体可划分为4个亚群:热带/亚热带(Tropical/Subtropical, TST)亚群有125个自交系、非坚秆(Non-stiff stalk, NSS)亚群有77个自交系、混合(Mixed)亚群有75个自交系、坚秆(Stiff stalk, SS)

亚群有 24 个自交系；根据原产地可分为四组：China（125 个）、USA（44 个）、CIMMYT（130 个）、Thailand（2 个）。

1.2　实验方法

1.2.1　实验设计与栽培管理。本实验于 2023 年 9 月 8 日在北京农林科学院温室进行。选择大小均匀、饱满、无病斑的玉米种子，播种于装有营养土的塑料盆（直径 30 cm，高度 35 cm）中，在每个盆中播种相同自交系的 3 粒种子，每个材料 3 盆重复。于三叶期间苗后，盆中保留 2 株实验材料，生长至六叶期时进行取样，测量表型。

1.2.2　六叶期表型测定。玉米植株地上部生物量采用人工分离称重方式测定。在六叶期以叶舌完全外露为判定标准，选取生长一致、无病虫害的植株进行取样。每个材料随机选取 3 株作为生物学重复。采样后使用剪刀将地上部和地下部分开，立即使用直尺测量每一片展叶的叶长（Leaf length，LL）和叶宽（Leaf width，LW），随后置于 105 ℃烘箱中固定 30 min，再转入 75 ℃恒温烘箱中干燥至恒重，使用精度 0.001 g 电子天平称量干重（Dry weight，DW）。

1.3　表型指标计算与数据处理

基于实测叶长和叶宽数据，采用经验公式对叶面积（Leaf area，LA）进行估算

$$LA = LL \times LW \times 0.75, \tag{1}$$

其中 LA 为叶面积（cm^2），LL 为该叶片的叶长（cm），LW 为该叶片的叶宽（cm），0.75 为玉米叶片形态修正系数。该方法已在作物表型研究中广泛应用，能够较为准确地反映叶片实际面积。计算得到的叶面积作为表征叶片扩展能力及生长状态的综合指标，用于后续统计分析。原始数据在分析前进行整理与质量控制，对缺失值（NA）进行识别与标记，确保数据结构完整性。为便于表述，不同叶位叶片性状采用统一命名规则：叶长（LL）、叶宽（LW）和叶面积（LA）后接叶位编号（1-6）表示对应叶位的性状。例如，LL1、LL2 分别表示第 1、2 叶位叶片的叶长，LW1、LW2 表示对应叶位的叶宽，LA1、LA2 表示对应叶位的叶面积，其余类推。

1.4　统计分析方法

所有数据统计分析在 R 软件（Version 4.3.2）中完成。

1.4.1　描述性统计分析。对地上部干重及叶片形态性状（LL、LW、LA）进行描述性统计分析，包括最小值（Minimum，Min）、最大值（Maximum，Max）、平均值（Mean）、标准差（Standard deviation，SD）及变异系数（Coefficient of variation，CV）。变异系数计算公式为

$$CV = (SD \div Mean) \times 100\%, \tag{2}$$

用于评价不同性状在群体中的离散程度。

1.4.2　相关性分析。采用 Pearson 相关系数分析地上部干物质（DW）与各叶位叶片性状之间的相关关系，计算相关系数（r）及显著性水平（P 值）。为提高多重比较的统计可靠性，采用假发现率（False Discovery Rate，FDR）方法对 P 值进行校正。相关性结果通过热图形式进行可视化展示。

1.4.3　主成分分析（PCA）。为揭示多性状数据的整体结构特征，对所有表型性状进行主成分分析（Principal Component Analysis，PCA）。在分析前，对各性状数据进行 Z-score 标准化处理，以消除量纲差异。根据特征值及方差贡献率筛选主要主成分，并结合载荷矩阵分析各性状对主成分的贡献程度，从而实现性状降维及关键性状筛选。

1.4.4　群体差异分析。基于材料来源（Origin）、遗传亚群（subpopulation）及表型聚类结果（Cluster）对各性状进行分组比较分析。采用 Kruskal-Wallis 非参数检验评估不同群体间差异显著性。当总体差异显著时，进一步采用 Dunn 检验进行多重比较，并通过 Benjamini-Hochberg 方法对 P 值进行校正。显著性水平设定为 $^{*}P < 0.05$ 为显著差异，$^{**}P < 0.01$ 为差异极显著，$^{***}P < 0.001$ 为差异极其显著。

1.4.5　叶位梯度分析。为定量描述叶片沿叶位方向的扩展模式，以叶位编号（1～6）为自变量 x，叶片性状（叶面积 LA 或叶长 LL）为因变量 y，对试验材料分别进行线性回归分析，该模型形式为

$$y = a + bx, \tag{3}$$

其中回归系数 b 表示性状随叶位变化的速率，即定义为叶位梯度指标，包括叶面积梯度（LA_slope）和叶长梯度（LL_slope）。该参数用于量化叶片沿叶位方向的扩展能力。所有回归分析基于每个材料的 6 个叶位观

测值独立进行,采用最小二乘法(ordinary least squares, OLS)进行拟合。为进一步评估叶面积沿叶位方向是否存在非线性扩展特征,在上述线性回归基础上进一步构建二次回归模型,其形式为

$$y = a + bx + cx^2, \tag{4}$$

其中二次项系数 c 用于表征叶面积沿叶位方向的非线性扩展特征。当 c 为正值时,表示叶面积随叶位升高呈现增幅逐渐扩大的变化趋势。

1.4.6 *梯度与生物量关系分析*。采用线性回归分析叶位梯度指标(LA_slope 和 LL_slope)与地上部干重(DW)之间的关系,以评估叶片空间扩展能力对生物量积累的影响。同时,在不同群体中分别构建回归模型,以比较不同群体间该关系的差异。

1.4.7 *数据可视化*。数据可视化基于 R 软件中的 ggplot2 等工具实现。箱线图用于展示不同群体间性状分布差异,散点图用于分析变量之间的相关关系,趋势图用于展示叶片性状随叶位变化的分布特征。图中数据以均值 ± 标准误(Mean ± SE)表示,其中标准误计算公式为

$$SE = \frac{SD}{\sqrt{n}}。 \tag{5}$$

2 结果与分析

2.1 玉米六叶期表型性状的变异特征

对玉米六叶期干物质及叶片形态性状进行描述性统计分析(表 1)。结果表明,各性状在群体内均表现出不同程度的变异。干重(DW)的变异范围为 1.39～8.37 g,平均值为 4.24 g,标准差为 1.43,变异系数为 33.70%,表明群体间干物质积累存在较大差异。叶片表型性状方面,各叶位的 LL、LW 及 LA 整体表现为随叶位升高逐渐增加的趋势。其中,叶面积由 LA1 的 11.84 cm^2 增加至 LA6 的 268.93 cm^2,而叶宽(LW)变化幅度相对较小(CV 为 11.56%～18.31%),叶长与叶面积的变异程度较高(LL 为 14.72%～23.27%,LA 为 25.15%～31.01%),表明叶片扩展主要通过纵向生长实现。此外,中部叶片(LA3、LA4)变异最为显著(CV 分别为 31.01%和 29.85%),反映该叶位在不同基因型间存在较强分化,可能在群体生长差异形成中发挥重要作用。总体而言,玉米六叶期表型性状具有较丰富的群体变异,其中叶面积性状变异最为显著,干物质积累亦表现出较高离散性,为后续相关性分析及生物量形成机制研究提供了基础。

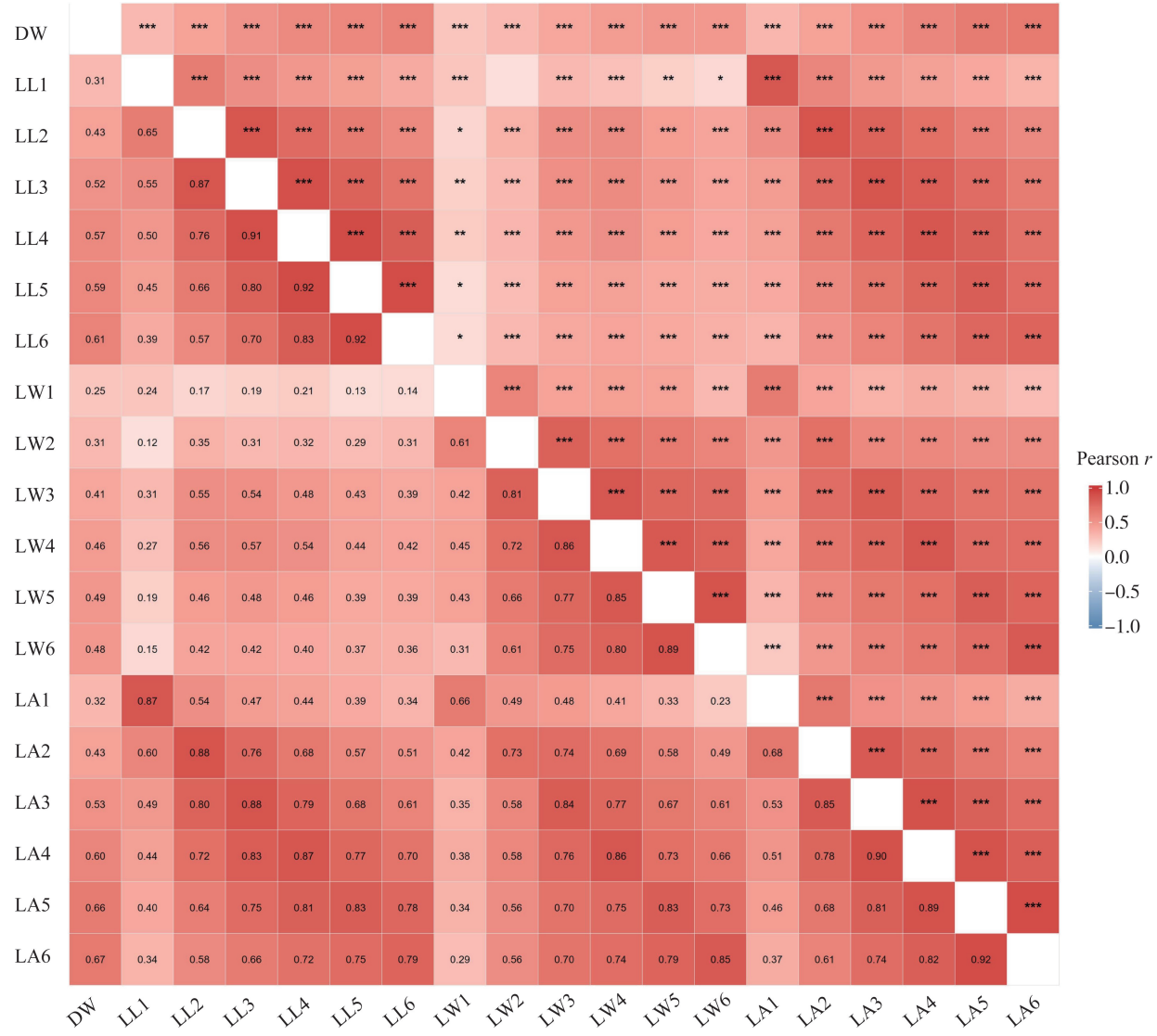
表 1 玉米关联分析群体 301 份材料六叶期表型描述性统计分析

Tab. 1 Descriptive statistics of phenotypic traits at the V6 stage in 301 maize lines from the association panel

表型	单位	最小值	最大值	平均值	标准差	变异系数/%
DW	g	1.39	8.37	4.24	1.43	33.70
LL1	cm	2.50	11.60	6.54	1.26	19.28
LW1	cm	1.20	3.13	2.38	0.27	11.56
LA1	cm^2	4.68	19.55	11.84	2.72	22.96
LL2	cm	4.00	25.85	15.49	3.61	23.27
LW2	cm	1.20	3.10	2.38	0.33	13.80
LA2	cm^2	5.62	48.41	28.64	7.77	27.12
LL3	cm	11.33	43.33	28.72	5.98	20.82
LW3	cm	1.15	4.00	2.65	0.46	17.46
LA3	cm^2	10.8	129.3	58.65	18.19	31.01
LL4	cm	22.0	65.00	43.15	7.96	18.45
LW4	cm	1.60	5.30	3.53	0.65	18.31
LA4	cm^2	29.10	213.14	117.27	35.00	29.85
LL5	cm	29.50	90.95	57.22	10.01	17.50
LW5	cm	2.35	6.25	4.43	0.78	17.67
LA5	cm^2	66.65	360.20	193.30	53.05	27.45
LL6	cm	39.00	96.20	69.00	10.16	14.72
LW6	cm	2.50	7.97	5.14	0.89	17.25
LA6	cm^2	86.69	471.38	268.93	67.64	25.15

2.2　叶片性状与干物质积累的相关性分析

为揭示玉米六叶期地上部各表型性状之间的协同变化关系，对 DW 与叶片形态性状进行 Pearson 相关性分析（图 1）。相关性热图显示，各性状之间总体呈显著正相关关系（$P<0.05$），表明不同性状在群体内具有较强的协同变化趋势。从生物量形成来看，DW 与各叶面积（LA1-LA6）均呈显著正相关（$r = 0.32\sim0.67$，$P<0.001$），且相关系数随叶位升高逐渐增强，其中与 LA5（$r = 0.66$，$P<0.001$）和 LA6（$r = 0.67$，$P<0.001$）的相关性最高，表明中后位功能叶面积对干物质积累具有更重要的贡献。相比之下，DW 与 LL 之间的相关性次之（$r = 0.31\sim0.61$，$P<0.001$），而与 LW 的相关性较弱（$r = 0.25\sim0.48$，$P<0.001$），表明六叶期叶面积是连接叶片形态与生物量积累的关键性状。不同叶片 LA 与对应 LL 之间呈现较强正相关，而与 LW 的相关性相对较低，表明叶面积的变异主要来源于叶长的扩展。这一结果与描述性统计分析中“叶面积随叶长显著增加”的规律一致。在叶片性状之间，各叶位表现出高度协同性。叶面积之间普遍具有较强相关性（大多数 $r > 0.70$，$P<0.05$），尤其在相邻叶位间（如 LA2-LA3、LA3-LA4）相关性最高（$r > 0.85$，$P<0.05$），表明叶片扩展过程具有明显的连续性与一致性；叶长之间亦表现出类似趋势，而叶宽性状之间相关性相对较低，提示其调控机制可能相对独立。由此可知，玉米六叶期地上部表型性状构成了以“叶



注：颜色表示 Pearson 相关系数（r）大小，下三角为相关系数值，上三角星号表示显著性水平（* $P < 0.05$，** $P < 0.01$，*** $P < 0.001$）。

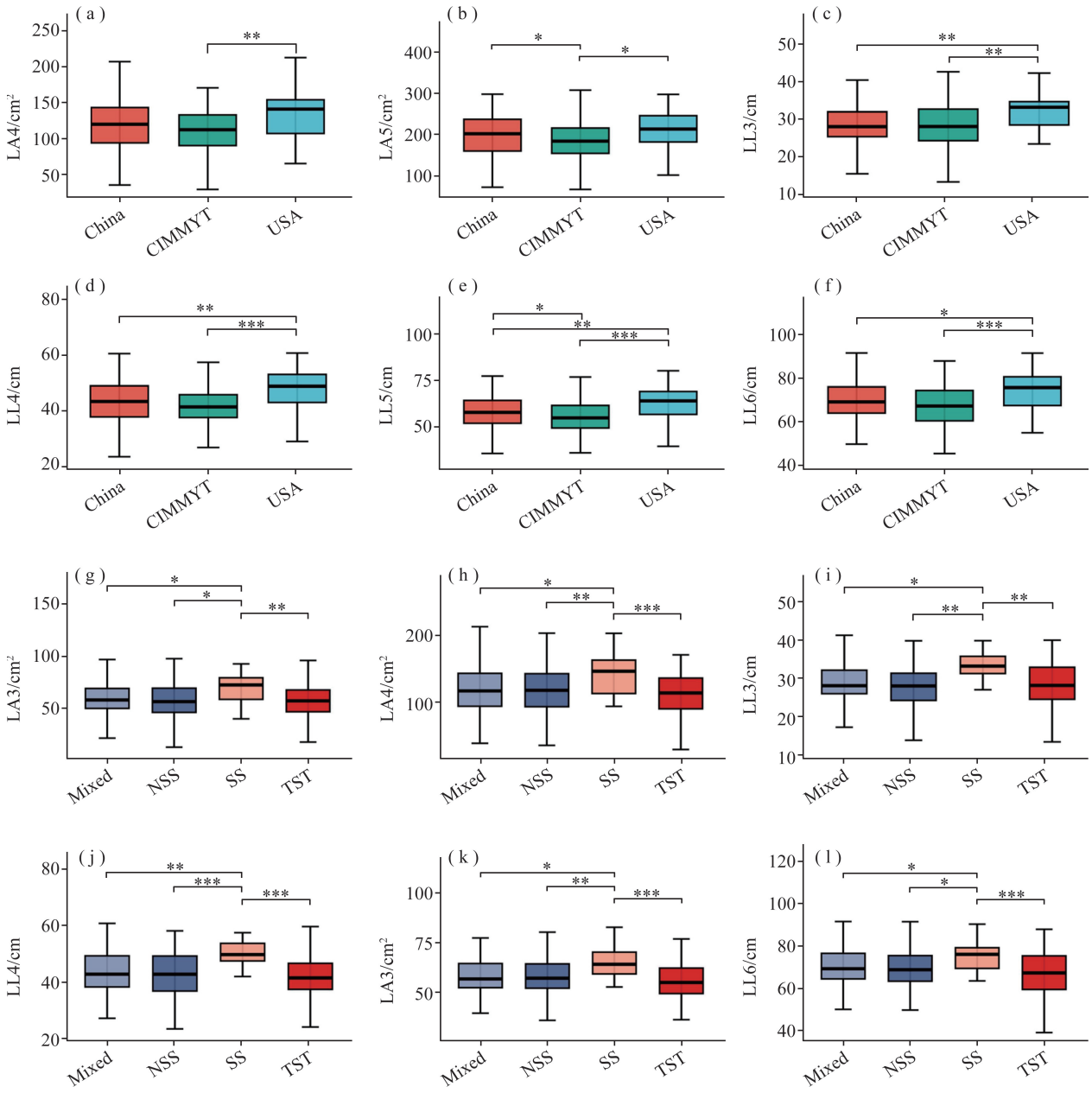
图 1　玉米六叶期地上部表型性状的 Pearson 相关性热图

Fig. 1　Heatmap of Pearson correlation coefficients for aboveground phenotypic traits at the six-leaf stage of maize

面积-叶长”为核心的协同关系,其中叶面积在连接叶片形态与生物量积累过程中发挥关键作用,而叶片纵向扩展是驱动该过程的主要结构基础。

2.3 不同群体间表型差异分析

为比较不同遗传背景材料的表型差异,对不同材料来源(Origin)及遗传亚群(Subpopulation)间的性状进行组间比较分析。由图 2 可知,叶片形态性状在不同群体之间存在不同程度的分化,而 DW 未表现出显著差异。在来源分组中,USA 材料在中后位叶片性状上整体较高,表现为 LA4、LA5 及 LL3-LL6 显著高于 China 和 CIMMYT 材料($P<0.05$),该群体在功能叶扩展能力方面具有一定优势,如图 2(a~f)。在遗传亚群分组中,SS 亚群在多个叶面积及叶长性状上显著高于 NSS 和 Mixed 亚群,呈现出更强的叶片扩展趋势,



注:箱体中间横线表示中位数,箱体上下边缘分别表示第 25 和第 75 百分位数,须线表示 1.5 倍四分位距范围。不同星号表示组间差异显著性水平(*$P<0.05$,**$P<0.01$,***$P<0.001$)。图中仅展示在不同分组间达到显著差异的叶片表型性状。(a~f) 为不同来源(Origin)群体间具有显著差异的叶片性状比较,分别为叶面积性状 LA4、LA5 以及叶长性状 LL3、LL4、LL5 和 LL6;(g~l) 为不同亚群(Subpopulation)间具有显著差异的叶片性状比较,包括叶面积性状 LA3、LA4 以及叶长性状 LL3、LL4、LL5 和 LL6。

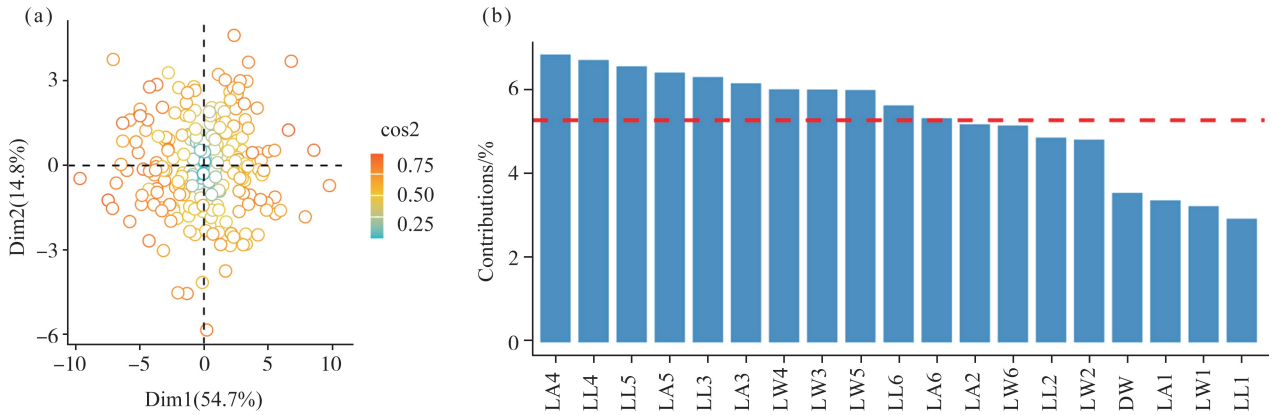
图 2 不同群体来源及亚群中叶片表型性状的差异分析

Fig. 2 Differences in leaf phenotypic traits among Origin and Subpopulation groups

而叶宽在不同群体间差异较小，如图 2(g～l)。值得注意的是，尽管叶片形态性状在不同群体间存在显著差异，但干重在来源及亚群间均未检测到显著差异。这反映了不同遗传背景材料在叶片结构建成路径上存在分化，其生物量积累结果趋于一致，表明结构性状与功能性状之间可能存在一定程度的调控协调关系。

2.4　六叶期表型性状的主成分结构特征

主成分分析(PCA)结果显示，前两个主成分累计解释了 69.5%的表型变异，其中 PC1 和 PC2 的解释率分别为 54.7%和 14.8%，表明原始多维表型数据能通过少数主成分有效表征，如图 3(a)。从图 3(a)中的样本分布来看，不同材料在 PCA 空间中呈连续分布，但在 PC1 方向上存在一定梯度差异，表明群体间存在连续的表型变异结构。由图 3(b)变量贡献度分析结果可知，LL4、LA4、LL5、LA5、LL3 和 LA3 等中后位叶片的叶长和叶面积性状对前两个主成分贡献度较高，表明 PCA1 主要反映由叶面积和叶长共同驱动的“生长量维度”。相比之下，LW 相关性状整体贡献度相对较低，表明叶宽对总体表型变异的解释能力较弱。总体而言，玉米六叶期地上部表型变异主要受叶面积与叶长协同变化的影响，而中后位叶片性状在群体分化过程中发挥重要作用。



注：(a)基于前两个主成分的样本分布图；(b)各性状对主成分的贡献度分析。

图 3　玉米六叶期地上部表型性状的主成分分析

Fig3.　Principal component analysis of aboveground phenotypic traits at the V6 stage in maize

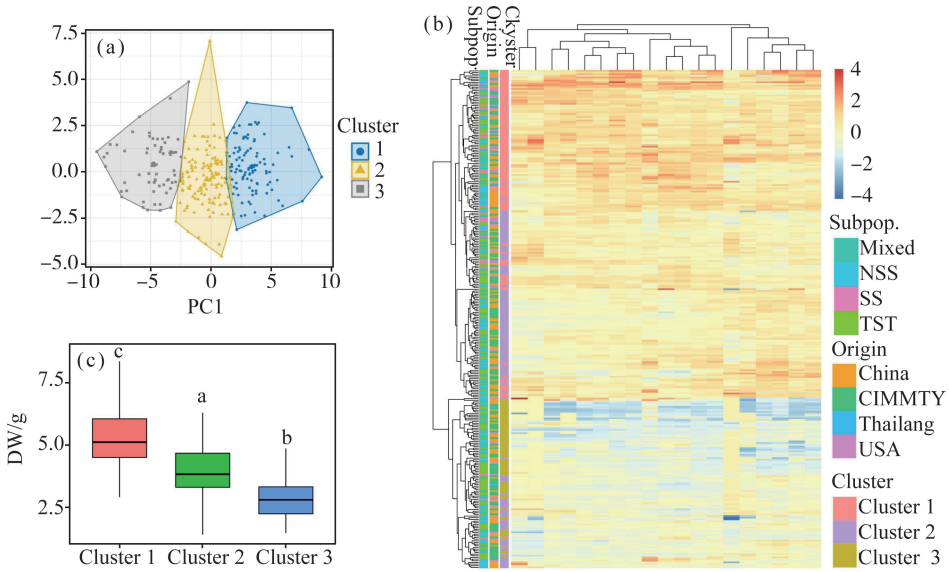
2.5　表型聚类分析

为进一步揭示玉米六叶期地上部表型的综合差异特征，基于标准化后的表型数据进行 K-means 聚类分析。通过肘部法与轮廓系数法综合评估，确定最优聚类数为 $K=3$，此时类内紧密性与类间分离度之间具有较优平衡。由图 4(a)聚类结果可知，不同类群在 PCA 二维空间中呈现明显的分离趋势。聚类热图表明，不同 Cluster 间整体表型水平存在明显差异，如图 4(b)。不同类群间 DW 存在显著差异，Cluster 1 的 DW 显著高于 Cluster 2 和 Cluster 3，且 Cluster 3 最低，呈现明显的梯度变化趋势，说明表型聚类能够有效区分不同生长水平的材料类型，如图 4(c)。总之，玉米六叶期材料可划分为三个具有不同生长类型的表型类型，其差异最终反映在干物质积累水平上。

2.6　叶位梯度变化及其与干物质积累的关系

如图 5(a～b)所示，不同 Cluster 分组材料在玉米六叶期叶片沿叶位方向呈现出稳定且具有规律性的梯度变化特征。其中，LL 随着叶位升高表现为近似线性递增，而 LA 则表现出非线性扩展特征，高叶位叶片的叶面积增长幅度更加明显。进一步对 LA 与叶位关系进行二次项回归分析发现，叶面积二次项系数整体为正值，表明叶面积沿叶位方向呈现明显的非线性扩展特征。基于叶位变化规律，本研究构建了叶面积梯度(LA_slope)和叶长梯度(LL_slope)以量化叶片沿叶位方向的扩展能力。相关性分析结果显示，LL_slope 与 DW 呈正相关，但其回归趋势相对平缓，如图 5(c)；相比之下，LA_slope 与 DW 之间存在稳定的正相关关系，且在不同聚类分组中均表现出一致的上升趋势，如图 5(d)。不同 Cluster 分组在叶位动态变化过程中均表现出较好的组内一致性，但不同分组间的叶片扩展能力存在明显差异。其中，Cluster 1 在叶长、叶面积及其对应梯度参数上整体高于 Cluster 2 和 Cluster 3，而 Cluster 3 整体水平最低。该差异不仅体现在梯度参

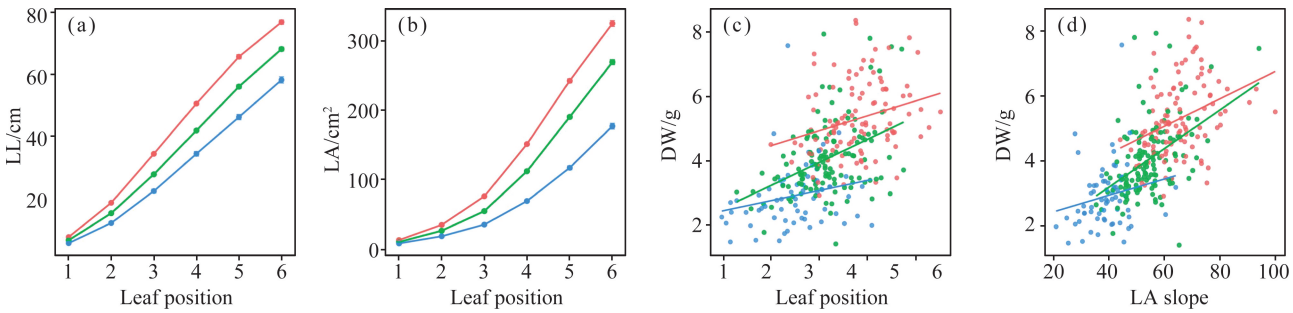
数本身(LA_slope 与 LL_slope),同时也体现在叶片沿叶位方向的整体扩展过程中,表明不同 Cluster 间的差异来源于整体叶序结构的系统性变化,而非单一叶位的局部波动。这表明基于综合表型特征构建的 Cluster 划分能够更有效地反映叶片空间扩展能力的差异。综合分析表明,玉米六叶期地上部生物量的形成不仅受单一叶片性状影响,更依赖于叶片沿叶位方向的协同扩展能力。其中,叶面积梯度作为关键结构性参数,对干物质积累具有更强的解释能力,反映"叶片空间梯度结构"可能是驱动早期生物量差异的重要机制。



注:(a) 主成分空间中的聚类分布;(b) 表型性状热图;(c) 不同类群干物质比较。

图 4 玉米六叶期表型聚类分析及类群差异特征

Fig4. Phenotypic clustering and trait differences at the V6 stage in maize



注:(a) 不同 Cluster 群体中叶长(LL)随叶位升高的变化趋势;(b) 不同 Cluster 群体中叶面积(LA)随叶位升高的变化趋势;(c) 叶长梯度参数(LL_slope)与地上部干重(DW)的关系;(d) 叶面积梯度参数(LA_slope)与地上部干重(DW)的关系。图中红色、绿色和蓝色分别表示 Cluster 1、Cluster 2 和 Cluster 3。折线图中的点表示各叶位对应性状的群体均值;散点图中的每个点表示一个玉米材料,实线表示线性拟合趋势。

图 5 不同 Cluster 群体中叶片沿叶位的动态变化及其梯度特征分析

Fig. 5 Dynamic variation and gradient characteristics of leaf traits across leaf positions among different Cluster groups

3 讨论

与单一叶片性状分析相比,本研究引入的叶位梯度指标(LA_slope 和 LL_slope)能综合反映叶片沿叶位的扩展模式。两指标均与地上部干重(DW)呈显著正相关,表明叶片空间扩展能力对生物量积累具有重要作用。不同聚类分组在梯度参数上差异极显著($P < 2.2\times10^{-16}$),且呈现 Cluster 1 大于 Cluster 2 大于 Cluster 3 的递减趋势,说明该差异源于整体叶序结构的系统性变化。从生长策略看,高梯度材料(Cluster 1)中高叶位叶片快速扩展,有利于增大光合面积,促进生物量积累;低梯度材料则表现为均匀缓慢的扩展模式。

叶位梯度较大的材料,其中高叶位叶片快速扩展有助于提高冠层上部光截获效率,增强群体光合能力,

从而促进干物质积累[22]。该结果与源库理论中“源强依赖于功能叶面积分布”的观点一致[23]。叶面积梯度与干重的正相关关系进一步表明，苗期叶片空间扩展策略可能通过影响光合产物分配格局来调控整体生长势。

综上，叶位梯度作为结构性综合指标，可作为玉米苗期生长势评价的新参数，辅助早期育种筛选。未来可结合多模态遥感技术实现叶位梯度的无损高通量获取[24]，且叶片垂直分布的遗传基础研究为其遗传改良提供了可能[25]。此外，线性梯度未能完全捕捉叶面积沿叶位的非线性加速特征，后续可结合更精细的曲线拟合参数，对叶面积沿叶位方向的变化特征进行进一步量化分析。

4　结论

（1）玉米六叶期叶片形态性状在群体内存在显著变异。LA 和 LL 随叶位升高呈递增趋势，其中 LA 增长幅度较大，是表征群体表型差异的重要性状。（2）地上部干物质积累（DW）与叶面积显著相关，且中后位叶片贡献更为明显。主成分分析结果表明，群体表型变异主要由叶面积与叶长的协同变化所驱动。（3）基于叶位序列构建的梯度指标（LA_slope 和 LL_slope）能够表征叶片沿叶位方向的空间扩展模式并与干物质积累显著相关。其中 LA_slope 与 DW 的相关性更强。该指标可用于区分不同群体的生长特征，是评价玉米苗期生长潜力的重要结构性参数。

参　考　文　献

[1] Poopter H，Niklas K J，Reich P B，et al. Biomass allocation to leaves，stems and roots：meta-analyses of interspecific variation and environmental control[J]. New Phytologist，2012，193(1)：30-50.

[2] Poorter H，Fiorani F，Pieruschka R，et al. Pampered inside，pestered outside? Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field[J]. New Phytologist，2016，212(4)：838-855.

[3] Yan S Y，Weng B S，Jing L S，et al. Effects of drought stress on water content and biomass distribution in summer maize(*Zea mays* L.)[J]. Frontiers in Plant Science，2023，14：1118131.

[4] 赵先丽，蔡福，谢艳兵，等. 辽西春玉米苗期地上部和根系生长对土壤温度与土壤湿度的响应[J]. 土壤通报，2025，56(2)：399-408.

[5] 刘梦洁，梁飞，李全胜，等. 膜下滴灌与细流沟灌对玉米生长及产量的影响[J]. 中国农业科学，2023，56(8)：1515-1530.

[6] Fan P P，Li Y Y，Evers J B，et al. A new empirical equation to describe the vertical leaf distribution profile of maize[J]. The Journal of Agricultural Science，2020，158：676-686.

[7] Zhen X X，Shao H，Zhang W N，et al. Testing a bell-shaped function for estimation of fully expanded leaf area in modern maize under potential production conditions[J]. The Crop Journal，2018，6(5)：527-537.

[8] Stewart D W，Dwyer L M. Mathematical characterization of leaf shape and area of maize hybrids[J]. Crop Science，1999，39(2)：422-427.

[9] 徐慧敏，蔡明蕾，李秧秧. 玉米叶片经济和水力性状及其关联性对氮肥和水分的响应[J]. 植物营养与肥料学报，2020，26(2)：223-232.

[10] Baute J，Herman D，Coppens F，et al. Correlation analysis of the transcriptome of growing leaves with mature leaf parameters in a maize RIL population[J]. Genome Biology，2015，16：168.

[11] Scanlon M J. Leaves of grass：focusing phenomics on maize leaf growth[J]. Genome Biology，2015，16：196.

[12] Strable J，Nelissen H. The dynamics of maize leaf development：patterned to grow while growing a pattern[J]. Current Opinion in Plant Biology，2021，63：102038.

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

[14] Yan J B，Shan T，Warburton M L，et al. Genetic characterization and linkage disequilibrium estimation of a global maize collection using SNP markers[J]. PLoS One，2009，4(12)：e8451.

[15] Fiorani F，Schurr U. Future scenarios for plant phenotyping[J]. Annual Review of Plant Biology，2013，64：267-291.

[16] Araus J L，Cairns J E. Field high-throughput phenotyping：the new crop breeding frontier[J]. Trends in Plant Science，2014，19(1)：52-61.

[17] Flint-garcia S A，Thuillet A C，Yu J M，et al. Maize association population：a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection[J]. The Plant Journal，2005，44(6)：1054-1064.

（下转第 1012 页）

[17]TER HORST J P, TURIMELLA S L, METSERS F, et al. Implementation of quality by design (QbD) principles in regulatory dossiers of medicinal products in the european union (EU) between 2014 and 2019[J]. Therapeutic Innovation & Regulatory Science, 2021, 55(3): 583-590.

[18]DAYYIH W A, AWAD R. Revolutionizing drug development: The role of quality by design QbD) in modern pharmaceutical analysis[J]. Journal of Pharmaceutical Sciences and Computational Chemistry, 2025, 1(1): 26-37.

[19]CHIRMULE N, GHALSASI V V. Approved: The life cycle of drug development[M]. Cham: Springer Nature Switzerland, 2025: 249-297.

[20]MASCARENHAS-MELO F, DIAZ M, GONÇALVES M B S, et al. An overview of biosimilars—development, quality, regulatory issues, and management in healthcare[J]. Pharmaceuticals, 2024, 17(2): 235.

[21]Wang X K, XU J, GUO Q C, et al. Improving product quality and productivity of an antibody-based biotherapeutic using inverted frusto-conical shaking bioreactors[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2024, 12: 1352098.

[22]Liu B N, GUO H Z, XU J, et al. Acid-induced aggregation propensity of nivolumab is dependent on the Fc[J]. mAbs, 2016, 8(6): 1107-1117.

[23]Liu T, XU J, GUO Q C, et al. Identification, efficacy, and stability evaluation of succinimide modification with a high abundance in the framework region of golimumab[J]. Frontiers in Chemistry, 2022, 10: 826923.

[24]徐梦娇, 刘涛, 徐进, 等. 英夫利西单抗糖化方法开发验证及其在抗体药物中的普适性[J]. 聊城大学学报(自然科学版), 2024, 37(5): 155-168.

[25]徐珺, 张大鹏, 王皓, 等. LC-MS对奥马珠单抗与其生物类似物CMAB007的分析与结构特征[J]. 生物工程学报, 2016, 32(4): 497-506.

[26]LAI K F, YAN Z J, Qian D H, et al. Benefits of CMAB007 in Chinese patients having inadequately controlled moderate/severe asthma with increased total IgE: a randomized phase 3 trial[J]. Allergy, Asthma & Immunology Research, 2026, 18(1): 39-54.

[27]郭怀祖, 杨美花, 杨汇川, 等. 生物制品病毒安全性控制的核心理念探讨[J]. 中国新药杂志, 2020, 29(24): 2781-2788.

[28]Li Z M, FAN Z L, Wang X Y, et al. Factors affecting the expression of recombinant protein and improvement strategies in Chinese Hamster ovary cells[J]. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 2022, 10: 880155.

[29]KIM S M, Chang K H, OH D J. Effect of environmental parameters on glycosylation of recombinant immunoglobulin G produced from recombinant CHO cells[J]. Biotechnology and Bioprocess Engineering, 2018, 23(4): 456-464.

(责任编辑:刘庆松)

(上接第1001页)

[18] Mcmullen M D, Kresovich S, Villeda H S, et al. Genetic properties of the maize nested association mapping population[J]. Science, 2009, 325(5941): 737-740.

[19] Ciganda V, Gitelson A, Schepers J. Vertical profile and temporal variation of chlorophyll in maize canopy: quantitative "crop vigor" indicator by means of reflectance-based techniques[J]. Agronomy Journal, 2008, 100: 1409-1417.

[20] Wang B Y, Gu S H, Wang J H, et al. Maximizing the radiation use efficiency by matching the leaf area and leaf nitrogen vertical distributions in a maize canopy: a simulation study[J]. Plant Phenomics, 2024, 6: 217.

[21] Yang X H, Gao S B, Xu S T, et al. Characterization of a global germplasm collection and its potential utilization for analysis of complex quantitative traits in maize[J]. Molecular Breeding, 2011,28(4): 511-526.

[22] Chen T W, Cabrera-bosquet L, Alvrez Pradao S, et al. Genetic and environmental dissection of biomass accumulation in multi-genotype maize canopies[J]. Journal of Experimental Botany, 2019,70(9): 2523-2534.

[23] Liu G Z, Yang Y S, Liu W M, et al. Leaf removal affects maize morphology and grain yield[J]. Agronomy, 2020, 10(2): 269.

[24] Nguyen C, Sagan V, BHADRA S, et al. UAV multisensory data fusion and multi-task deep learning for high-throughput maize phenotyping[J]. Sensors, 2023, 23(4): 1827.

[25] Tian J G, Wang C L, Chen F Y, et al. Maize smart-canopy architecture enhances yield at high densities[J]. Nature, 2024, 632(8025): 576-584.

(责任编辑:刘庆松)