

玉米抗旱性鉴定综合评价及遗传性研究进展^{*}

张树权¹, 魏 湜²

(1. 黑龙江省农科院嫩江农科所, 齐齐哈尔 161041; 2. 东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030)

摘要: 玉米抗旱性是一个复杂的综合特性。通过总结前人对玉米抗旱性的大量研究, 从形态结构、生理生化等角度阐述了抗旱性鉴定指标与玉米主要抗旱性状的遗传性, 旨在为玉米抗旱性鉴定及抗旱育种提供一些有益的参考。

关键词: 玉米; 抗旱性; 鉴定指标; 遗传力

中图分类号: S 513.034 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2007)01-0078-04

Evaluation of Drought Resistance Identification In Maize and Advances of Its Heredity

ZHANG Shu-quan¹, WEI Shi²

(1. Nenjiang Agricultural Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Qiqihaer 161041; 2. Agronomy College of Northeast Agricultural University, Harbin 150030)

Abstract: Drought resistance in maize is a synthesis character. In order to provide some useful references for drought resistance identification and its breeding, after summarized the former research, we clarified the identification index in maize and the heredity of some main characters from morphological, physiological and biochemical perspective.

Key words: maize; drought resistance; identification index; heretability

0 前言

我国的干旱半干旱地区约占国土面积的 52.5%^[1], 这严重束缚了我国农业可持续性发展。玉米作为我国第三大粮食作物, 同时也是旱地作物中需水量最大的农作物之一, 由于干旱, 每年造成玉米减产约 20%~30%。因而, 围绕玉米的抗旱性进行深入系统的研究, 对于玉米生产具有重要意义。在过去几十年中, 这方面的研究日益深化, 国内外诸多学者对玉米抗旱性与形态特征、生理生化特征、产量性状及与抗旱性有关性状的遗传性进行了大量的研究。

1 玉米抗旱性鉴定指标

1.1 外部形态特征与抗旱性的关系

在水分胁迫下, 植物体内细胞在结构、生理及生

物化学上会发生一系列适应性改变, 但最终表现在植株形态上的变化。玉米抗旱性既发生在生长发育的各个阶段, 又作用于植株的各个器官、组织, 最终决定产量, 因而有些形态指标可作为抗旱性的鉴定指标。采用形态指标简单易行, 并且多指标综合评价可提高其可靠性^[2]。

玉米根数、根体积、根长、根干重、根系发育延伸深度、宽度及根系分枝、叶面积大小、叶着生角度均属于外部形态特征。

根系是作物直接感受土壤水分信号并吸收土壤水分的器官, 许多学者对玉米根系及其与地上部生长发育、产量形成之间的关系作了大量研究^[3~7]。据研究表明, 玉米根体积和根的干物质重在各时期受旱均有明显下降, 根的多少也与抗旱性有关, 胚根

^{*} 收稿日期: 2006-09-29

第一作者简介: 张树权(1965-), 男, 黑龙江省安达市人, 硕士, 副研究员, 从事旱作农业研究。Tel: 0452-6981430; E-mail: zsqhlj@126.com。

通讯作者: 魏湜, E-mail: weishi253@126.com。

数较多的玉米品种存活率高, 幼苗抗旱性较强^[8], 因而初生根数可以作为干旱环境下玉米的抗旱指标。吴子恺认为理想的玉米抗旱品种首先是苗期有较高的根苗比。通过对根冠关系与抗旱性的研究结果表明, 较大的根冠比有利于植物抗旱, 但在干旱条件下过分庞大的根系会影响地上部分的生物学产量^[9]。因此有的研究认为培育根系发育程度较低, 使更多光合产物用于产量的形成^[10]。现代科学技术的应用使人们在根系研究方面取得长足发展, 但是迄今为止, 仍然缺乏在不破坏自然状态的情况下, 精确测定根系生长状况的简便而可靠的方法, 由于技术的困难, 涉及根系各个方面的研究仍然是最薄弱的环节。目前众多学者认为, 根系大、深、密是抗旱作物的基本特征, 较多的深层根、根系较长的品种的抗旱性较强。

干旱条件下, 单株叶片较小、叶片较厚、叶色浓绿、叶片直立、叶片与茎秆夹角较小、叶片具有表皮毛和蜡质且干旱时不卷叶, 植株萎蔫较轻等是抗旱作物地上形态指标。也有研究表明保绿型玉米品种具有较长的叶面积功能期, 茎秆生长更健壮, 提高品种的抗逆能力, 在干旱时尤为明显, 因此保绿度好的品种耐旱性强^[11, 12]。缩小雄穗能增强玉米的抗旱性, 在选择中适当降低植株的高度对增强玉米的抗旱性有利^[9]。

20 世纪 70 年代以来, 国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)根据多年的抗旱性研究, 把第二类性状纳入筛选的依据。第二类性状是指除产量性状外与植株生长发育有关的其它性状的总称。可以采用的第二类性状有: ASI(雌雄穗开花间隔)、单株穗数、叶片衰老指数、雄穗大小和叶片卷曲指数等。目前, 玉米抗旱性鉴定和抗旱育种常用散粉期、吐丝期和 ASI(散粉至吐丝期的间隔)作为性状指标。由于 ASI 是一个高度遗传的性状, 并且在干旱条件下仅有 ASI 表现出与产量高度一致的遗传相关, 同产量有相近的遗传力^[13], 因而研究人员一直将 ASI 视为玉米抗旱育种的重要选择。据研究^[14~16]表明: 在水分胁迫下, 播种至散粉期日数、播种至吐丝期和 ASI 均增加, 对于自交系而言, 耐旱性强的自交系延迟时间短, 耐旱性弱的自交系反之。

1.2 玉米抗旱性鉴定的生理生化指标

1.2.1 叶水势、相对含水量(RWC)、束缚水含量(Va) Kramer^[17]指出, 植物水分状况的可靠指标只能从作物本身的测定中得到, 因此叶水势是植物水分状况的最好度量。据研究结果表明, 水分胁迫

导致叶水势下降, 当土壤含水量接近饱和时, 玉米叶片水势为 $-0.5 \sim -1$ bar, 当土壤含水量下降到田间持水量的 45%~55% 时, 玉米叶片水势降低到 $-7 \sim -8$ bar。并且品种间差异很大, 抗旱性强的品种水势下降幅度小^[18, 19]。也有研究认为耐旱性的品种受低水势的影响不大。RWC 是指植物组织实际含水量占组织饱和含水量的百分比, 是一个常被用来表示植株在遭受水分胁迫后水分亏缺程度的参数。在同样的水分胁迫条件下, 人们一般认为, RWC 下降幅度越大的品种的抗旱性越差^[20]。Va 是一个重要的抗旱指标, 通常认为 Va 比例越大的品种越抗旱, 白守信等指出, 抗旱性品种 Va 含量高^[21]。

1.2.2 游离脯氨酸含量 脯氨酸作为一种重要的细胞内渗透调节物质, 其原因主要为(1)脯氨酸有较好的水合作用。脯氨酸在水中的溶解度高达 162.3 g/L, 比其它氨基酸的溶解度都要大。在正常情况下游离脯氨酸含量仅为 0.2~0.6 mg/g 干重, 占总游离氨基酸的百分之几; 而在干旱条件下它可成 10 倍地增加, 相对量可达到 30% 以上, 提高了原生质的渗透压, 防止水分散失, 因而对原生质起到保护作用与保水作用, 从而大大提高作物的抗旱性。(2)脯氨酸能提高原生质胶体的稳定性, 是稳定物质代谢的决定因素。

游离脯氨酸(Proline)在受水分胁迫时可出现大量积累。大量研究结果表明, 在干旱胁迫下, 玉米不同生育期的叶片中游离脯氨酸(Pro)含量均有明显增加^[17, 21, 22~26]。20 世纪 70 年代曾有人认为脯氨酸的积累是逆境表征, 可被作为选育耐旱品种的标准^[24, 26~28]。但也有人对此提出了疑议, 认为植物抗旱性差异与累积的游离脯氨酸的多少无关, 不宜将它作为筛选抗旱品种的指标^[21~25, 29, 30]。王邦锡^[24]等发现水分胁迫下植物累积脯氨酸并不是各类作物的普遍现象, 品种之间的抗旱性与脯氨酸积累并无相关关系, 脯氨酸虽有降低细胞渗透势维持膨压、保护和稳定大分子物质等多种功能, 但植物对干旱的适应性可能还受到其他因素的影响, 如体内具有相似功能的物质还包括甜菜碱、多胺、糖类、有机酸和盐类等, 说明作物的抗旱性难以用一种物质数量变化来概括。因此, 脯氨酸的累积速率和累积量, 与抗旱性之间的相关性还需进一步研究。

1.2.3 相对电导率 据研究结果表明: 干旱使玉米的质膜稳定性降低, 电解质外渗, 并且相对电导率提高, 抗旱性强的品种的质膜伤害率增值小, 抗旱性弱

的品种质膜伤害率增值大, 电解质渗漏率与抗旱性为极显著的负相关, 且灵敏度较高, 是鉴定玉米抗旱性的较好指标^[21, 17]。

1.2.4 脱落酸含量(ABA) 在逆境下, 植物常大量积累 ABA。ABA 是一种植物遭受逆境胁迫的信号物质并可诱导出一些胁迫蛋白以增强抗旱性。土壤干旱时, 植物根系可以通过合成 ABA 来感知土壤的干旱程度并作为植物根系与地上部通讯的化学信号, 因此根系 ABA 产生速度的大小直接反映着根系对土壤干旱的反映敏感性的大小, 而叶片中 ABA 浓度的大小又反映了根系产生及向地上部运输的水平。地上部分生长和细胞壁的弹性伸展, 增加有效膨压, 促进细胞生长。Ribaut 等发现, 玉米根系生长随水分胁迫强度增加而减慢, 根系中 IAA 含量增加, 且距根尖 5 mm 处积累最显著。水分胁迫 2~3 h 后根系 IAA 含量未进一步增加。水分胁迫时冠部 IAA 含量低于根系 IAA 含量, 表明水分胁迫下玉米根系 IAA 生物合成率较高, 故水分亏缺时 IAA 含量对调节玉米根系代谢及生长起到重要作用。有人研究发现, 干旱胁迫使玉米幼苗叶片和花期叶片中的脱落酸(ABA)成倍增加。丁雷等研究指出, 干旱诱导细胞内 ABA 含量增加, ABA 通过增加细胞质中 Ca^{2+} 的浓度, 而间接降低保卫细胞液中 K^{+} 的浓度, 导致保卫细胞膨压下降, 气孔关闭。说明干旱诱导产生的 ABA 对玉米的抗旱性并无直接作用, 而主要是通过调节细胞液内某些渗透调节物质的浓度来间接影响玉米的抗旱性的。也有人认为, 干旱诱导产生的 ABA 与植株的抗旱性无直接关系, ABA 可能是植株水分亏缺的一种化学信号, 这信号传递并启动了基因表达产生特异的干旱适应性蛋白质, 但在正常条件下, 这种基因不转录、翻译成蛋白质。所以在干旱条件下, ABA 含量能否作为玉米抗旱性鉴定指标还需进一步证实。

1.2.5 丙二醛(MDA)含量 MDA 是自由基进行细胞膜过氧化伤害的主要产物, 其含量高低反映着质膜过氧化程度。据研究表明, 在正常水分条件下, 不同玉米基因型叶组织中的 MDA 的含量无明显的差别; 在干旱条件下所有基因型叶组织中的 MDA 含量均大幅度增加, 而且增加的幅度存在着基因型间的差异, 抗旱性强的基因型增加的幅度小, 抗旱性弱的基因型增加的幅度大。并且 MDA 含量随水分胁迫程度的加剧而加剧; 随生育期的推进, 根系、叶片 MDA 含量均呈升—降—升的变化趋势, 叶片与根系比较, 根系 MDA 含量小于叶片 MDA 含量。

因此可以用 MDA 含量的变化作为鉴定抗旱基因型的指标之一。

1.2.6 硝酸还原酶(NR)、保护性酶类 硝酸还原酶 NR 是作物代谢中的关键酶, 它的活性水平反映了作物利用氮素的速度, 影响植株体内的多种代谢过程, 与植物生长关系密切。NR 又是一种对水分胁迫极为敏感的酶, 即使轻微的干旱也导致 NR 的活性下降。Mattas 和 Pauli 报道, 短期水分胁迫下, 玉米在水分状况没有明显变化之前, NR 活性已显著降低, 酶活性的降低导致 NO_3^- 的积累。抗旱性强的品种的 NR 活性下降较少, 抗旱性弱的品种的 NR 活性下降较多; 但是也有研究报道个别品种(自交系)的活性变化不规律。因此能否作为玉米抗旱性鉴定的生化指标, 尚待进一步的研究。

20 世纪 80 年代以来, 人们对干旱胁迫下植物体内抗氧化防御系统进行了大量研究。自从 Mo-Cord 和 Fridovich 提出生物自由基伤害学说以来, SOD、POD 和 CAT 作为防御活性氧自由基对细胞膜系统伤害的酶, 在抗旱性形成中的作用愈来愈受到重视。它们协同抵抗干旱胁迫诱导的氧化伤害, 而单一的抗氧化酶或抗氧化物不足以防御这种氧化胁迫。如 SOD 催化两个超氧自由基发生歧化反应形成 O_2 和 H_2O_2 , H_2O_2 再被 POD 和 CAT 催化除掉。

多数研究认为, 干旱伤害程度与这三种酶活力的提高呈负相关, 但也有些研究结果与之不同。孙彩霞等报道在水分胁迫下, SOD、POD 活性有上升的趋势, 而 CAT 活性有下降的趋势。葛体达的研究结果表明: 干旱使植株根系、叶片 SOD、POD 和 CAT 的活性在玉米生育的前中期升高而在后期降低, 这与韩建民的研究结果类似。王雁茅等的研究表明在实验室内 PEG(聚乙二醇)诱导的水分胁迫下, SOD 和 CAT 活力在不同抗旱性的玉米品种或杂交组合中均呈下降—上升—下降的趋势, 与品种抗旱性呈正相关, 从而认为 SOD 和 CAT 可作为玉米抗旱鉴定的生化指标, 而 POD 与上述膜系统的损伤程度及品种抗旱性相关不大。王振镒等对玉米的研究表明, 随土壤水势下降, 抗旱性玉米叶片的 SOD 活性明显上升, 不抗旱玉米则变化不大; 玉米 POD 活性虽均上升, 但不抗旱品种上升幅度小或上升后又下降。张敬贤等的研究表明, SOD 活性与丙二醛含量和膜透性呈极显著负相关, 说明 SOD 在清除因干旱胁迫而导致活性氧伤害细胞膜方面比 POD 和 CAT 起更为重要的作用。由于不同研究者

所采取的研究体系、植物材料、处理方法及生育时期的不同,使得研究结果存在差异。总之三种酶中,SOD与玉米的抗旱性关系最为密切,在整个氧化防御系统中,SOD是所有植物在氧化胁迫中起重要作用的抗氧化酶。

2 玉米抗旱主要性状遗传力分析

玉米的抗旱性属于受多基因控制的数量遗传性状,Sparanaai j等(1993)提出如果研究的性状是一个综合性状,也就是说该性状是由两个或多个简单性状的组合,将这种综合性状分解为各个组分,就能揭示在组分中潜在的加性基因效应。因此可以通过对抗旱性有关的单个基因具体性状进行遗传研究而实现对抗旱性的改良。遗传力是育种选择的重要依据,在干旱胁迫下,产量的遗传力较低,直接选择的效果不佳,引入遗传力高且与产量和抗旱性高度相关的第二类性状可以提高抗旱和产量的选择效率。众多学者认为,单株穗数是可供利用的第二类性状。试验表明与抗旱性有关但遗传力较低的第二类性状有:茎、叶的伸长速率,冠层的温度,叶片光氧化速率,叶绿素含量、傍晚前叶片的水势、干旱条件下幼苗的存活率。具可遗传性但在干旱条件下与产量无关的性状有:叶片的渗透调节能力和叶片的直立性。师公贤等研究结果表明在水分胁迫下穗长、结实长、穗行数和行粒数的狭义遗传力均在50%以上,早代选择效果好;百粒重和产量遗传力较低,只有在高代才能进行选择。

于海秋等对八个玉米自交系的播种至散粉期日数、播种至吐丝期和ASI在水分胁迫下的遗传行为研究表明:播种至散粉期日数的加性方差占其遗传方差的92.46%;播种至吐丝期的加性方差占其遗传方差的55.25%;ASI占其遗传方差的52.11%,由此表明三者均以加性基因效应为主,选择时GCA较为重要。其中ASI受环境影响较小,但这与前人的研究结果有一定的出入。此外,Edmeades和Bolanos等人均研究认为ASI与产量的相关性极为显著($r=0.77^*$),遗传变异系数最大,且在干旱条件下其遗传变异也能充分表现出来。

与抗旱性有关的生理生化特性一直是作物抗旱研究的特点。孙彩霞研究表明,RWC、叶片持水力、脯氨酸含量、外渗电导率、热稳定百分率、CAR含量均符合加性—显性模型,其中RWC的加性效应为主,这与Schonfeld、于海秋的研究结果一致。并且于海秋等指出,LWP、REC、MDA、Pro和Chl以显性效应为主;就狭义遗传力而言,LWP、REC、MDA、Pro和Chl的遗传力极低,且在水分胁迫下

明显下降。生理生化性状LWP、REC、Pro和Chl以基因的显性和上位性效应为主,要注重其特殊配合力的选择。对于生理生化指标而言,其性状主要决定于亲本特征,遗传力较低,在不同环境中对其性状选择效果均不大。

3 小结

干旱缺水对作物生理功能及产量有着严重影响,但不同作物对干旱有不同适应能力,有的可通过生育期差别而具有避旱性;有的可通过低耗节水而具有御旱性;有的则因耐亏缺、耐干化而具有耐旱性。了解作物对干旱的适应方式和能力就可以因地制宜布局作物,趋利避害,发挥作物固有的作用。作物的抗旱性是一个复杂的生理代谢过程,不同的基因型、不同的生育时期,其抗旱性不同。全面评价其抗旱性,不但需要多指标的综合鉴定,也需要不同生育时期抗旱性的综合评价。随着抗旱性生理机制研究的深入开展,人们对玉米抗旱性的生理生化反应有了越来越深刻的认识。

目前,玉米抗旱形态、生理生化的遗传研究已成为研究热点,近年来迅速发展的分子遗传学为进行抗旱性的遗传研究提供了有利的工具,尤其是已经创立的数量性状基因(quantitative trait locus, QTL)作图方法极大地促进作物抗旱性的遗传研究。Lebreton等人对玉米的研究指出,在染色体7上有控制气孔导度的最重要QTL,染色体3上有控制ABA含量、叶片水势和叶片膨压以及根系拉力的位点。因此,利用不同抗旱类型的品种及其亲本为材料,从分子水平上阐明抗旱性的物质基础及其生理功能,通过筛选与抗旱紧密连锁的遗传标记,从而间接地筛选出抗旱基因,为玉米抗旱分子育种提供有力的支持。

参考文献:

- [1] 汪洁. 保护性耕作的路还有多远[EB/OL]. <http://www.zgny.com.cn/ifm/consultation/show.asp>, 2005-07-31.
- [2] 刘学义. 作物抗旱鉴定方法评述[J]. 经济作物科技, 1985, (1): 144-136.
- [3] 任其云, 杜成贵, 孙正蒙. 玉米苗期根系生态生理研究[J]. 作物学报, 1982, 8(3): 169-176.
- [4] 戴俊英, 鄂玉江, 顾慰莲. 玉米根系的生长规律及其与产量关系的研究. 作物学报[J], 1988, 14(4): 310-314.
- [5] 张建华, 陈学留. 农作物根系生理研究的进展[J]. 莱阳农学院学报, 1992, 9(2): 100-103.
- [6] Fisher, R. S Edmeades, G. O., Johnson, E. C.. Selection for improvement in maize yield under moisture deficit[J]. Field crop Res. 1989, 22(4): 227-243.

(下转 85 页)

Soc HortSci, 1997, 122 (6): 808-812.

[6] Desprez T, Amsalem J, Caboche M, et al. The Arabidopsis thaliana cDNA sequencing project[J]. Plant J, 1998, 14 (5): 643-652.

[7] 骆蒙, 贾继增. 植物基因组表达序列标签(EST)计划研究进展[J]. 生物化学与生物物理进展, 2001, 28(4): 494-497.

[8] 李红, 卢孟柱, 蒋湘宁. 表达序列标签(EST)分析及其在林木研究中的应用[J]. 林业科学研究, 2004, 17(6): 804-809.

[9] Bennett M. D., I. J. Leitch. 2003 Plant DNA C—values database [DB/OL]. [http://www. rbgkew. org. uk/ cval/ home. page. html](http://www.rbgkew.org.uk/cval/home.page.html). 2003-01-10.

[10] G. R. Lazo, S. Chao, D. D. Hummel et al. Development of an Expressed Sequence Tag (EST) Resource for Wheat (Triticum aestivum L.); EST Generation, Unigene Analysis, Probe Selection and Bioinformatics for a 16, 000—Locus Bin—Delineated Map[J]. Genetics, 2004, 168: 585-593.

[11] L. L. Qi, B. Echaliér, S. Chao, et al. A Chromosome Bin Map of 16, 000 Expressed Sequence Tag Loci and Distribution of Genes Among the Three Genomes of Polyploid Wheat[J]. Genetics, 2004, 168: 701-712.

[12] J. H. Peng, H. Zadeh, G. R. Lazo, et al. Chromosome Bin Map of Expressed Sequence Tags in Homoeologous Group 1 of Hexaploid Wheat and Homoeology With Rice and Arabidopsis [J]. Genetics, 2004, 168: 609-623.

[13] E. J. Conley, V. Nduati, J. L. Gonzalez—Hernandez et al. A 2600—Locus Chromosome Bin Map of Wheat Homoeologous Group 2 Reveals Interstitial Gene—Rich Islands and Colinearity With Rice[J]. Genetics, 2004, 168: 625-637.

[14] J. D. Munkvold, R. A. Greene, C. E. Bermudez—Kandianis et al. Group 3 Chromosome Bin Maps of Wheat and Their Relationship to Rice Chromosome 1[J]. Genetics, 2004, 168: 639-650.

[15] Miftahudin, K. Ross, X. —F. Ma et al. Analysis of Expressed Sequence Tag Loci on Wheat Chromosome Group 4 [J]. Genetics, 2004, 168: 651-663.

[16] A. M. Linkiewicz, L. L. Qi, B. S. Gill et al. A 2500—Locus Bin Map of Wheat Homoeologous Group 5 Provides Insights on Gene Distribution and Colinearity With Rice[J]. Genetics, 2004, 168: 665-676.

[17] H. S. Randhawa, I. M. Dilbirligi, I. D. Sidhu, et al. Deletion Mapping of Homoeologous Group 6—Specific Wheat Expressed Sequence Tags[J]. Genetics, 2004, 168: 677-686.

[18] K. G. Hossain, V. Kalavacharla, G. R. Lazo, et al. A Chromosome Bin Map of 2148 Expressed Sequence Tag Loci of Wheat Homoeologous Group 7[J]. Genetics, 2004, 168: 687-699.

[19] 杨克强, 王跃进, 张今今, 等. 基于表达序列标签(EST)的基因克隆和基因表达分析研究进展[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2002, 30(4): 142

(上接 81 页)

[7] 陈学留, 张建华. 玉米根系生长与叶片衰老的相关观察. 莱阳农学院学报[J]. 1994, 11(1): 17-20.

[8] 王泽立. 玉米耐旱性性状遗传及对干旱的反应[A]. 山东省节水农业研究汇编[C], 山东: 山东农业出版社, 1995. 94-99.

[9] 朱志华. 不同抗旱性冬小麦幼苗根系对水分胁迫的反应[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32 (6): 410-413.

[10] Passioura J B. Roots and drought resistance[J]. Agric water management, 1983, 7: 265-280.

[11] 李运朝. 玉米抗旱性研究进展[J]. 玉米科学, 2004, 12(1): 63-68.

[12] 刘玉涛, 邱振英, 王宇先, 等. 春玉米抗旱性鉴定指标比较研究[J]. 玉米科学, 2006, 14(4): 117-120.

[13] Edmeades G O. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population[J]. Crop sci., 1993, 33(5): 1029-1035.

[14] 于海秋, 徐克章, 陈学求, 等. 玉米主要抗旱性状的配合力及遗传分析Ⅲ 生育时期[J]. 玉米科学, 2003, 11(3): 18-22.

[15] Hall A. J, Lemloff J. H, Jrapani N. Water stress before and during flowering in maize and its effects on yield, its components and their altermimants[J]. Mayolica 1981, 26: 19-38.

[16] DNN, E. W Daynard T, B Muldoon J, F, et, al. Resistance to drought and density stress in Canadian and European maize hybrids[J]. Plant Sci, 1984, 64: 575-5850.

[17] Kramer, P. J. Water relations of plants[M]. New York: Academic Press, 1983. 489.

[18] 罗淑平. 玉米抗旱性及鉴定指标的相关性分析[J]. 干旱地区农业研究, 1990, 8(3): 72-78.

[19] 张宝石, 徐世昌, 宋风斌, 等. 玉米抗旱基因型鉴定方法和指标的探讨[J]. 玉米科学, 1996, 4(3): 19.

[20] 黎裕. 作物抗旱鉴定的方法与指标[J]. 干旱地区农业研究, 1993, 3(1): 26-29.

[21] 林秋萍, 贡冬花, 李普安, 等. 夏玉米干旱适应性及其生理机制的研究[J]. 华北农学报, 1990, 5(4): 15-19.

[22] 王金胜. 水分胁迫对玉米幼苗几种生理生化指标的影响及其与抗旱性的关系[J]. 山西农业学报, 1992, 12(2): 137-140.

[23] 鲍巨松, 杨成书, 薛吉全, 等. 不同生育时期水分胁迫对玉米生理特性的影响[J]. 作物学报, 1991, 17 (4): 261-265.

[24] 王邦锡, 黄文常. 不同植物在水分胁迫条件下脯氨酸积累与抗旱性的关系[J]. 植物生理学报, 1989, 15(1): 46-51.

[25] 关义新, 戴俊英, 陈军, 等. 土壤干旱下玉米叶片游离脯氨酸积累及其与抗旱性的关系[J]. 玉米科学, 1996, 4(1): 43-45.

[26] Sincer, T. N. Changes in praline contraction exit plant tissues [J]. Austra Biol Sci., 1973, 26(1): 78-90.

[27] 张海明, 王茅雁, 侯建华, 等. 干旱对玉米过氧化氢酶、MDA 含量及 SOD、CAT 活性的影响[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1993, 14(4): 92-95.

[28] 侯建华, 吕凤山. 玉米苗期抗旱性鉴定的研究[J]. 华北农学报 1995, 10(3): 89-93.

[29] 马瑞昆. 综述麦类作物和干旱的农学及生理研究[J]. 农作物研究资料, 1986, 4(1): 73-81.

[30] HUJMACHER B. 气孔和非气孔因素对棉花光合速率的控制作用[J]. 国外农学—棉花, 1986, (1): 24-28.