

[文章编号] 1005-0906(2002)03-0013-06

玉米开花期耐旱相关性状的遗传及育种策略

刘贤德^{1, 2}, 李新海¹, 张世煌¹

(1. 中国农业科学院作物育种栽培研究所, 农业部作物遗传育种重点开放实验室, 北京 100081;

2. 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018)

[摘要] 玉米对干旱的反应取决于新陈代谢能力、形态结构和生育阶段。开花期遭遇干旱使玉米产量下降幅度最大。随着产量下降, 环境方差所占比例增大, 遗传力降低, 直接选择效率不高。在干旱条件下, 寻找遗传力高且与产量高度相关的第二类性状, 构建选择指标, 可提高耐旱选择效率。雌雄开花间隔天数(ASI)和单株穗数是可供利用的第二类性状, 对其选择所获得的产量增益, 在干旱和正常水分条件下均可表现出来。耐旱育种目的在于改变基因型对干旱环境的反应, 实现耐旱丰产目标。根据目标环境特征, 设计适宜的耐旱选择程序, 结合分子标记辅助选择技术, 鉴定和利用现有优良耐旱种质和 CIMMYT 耐旱群体, 是我国进行耐旱育种和种质改良的可选途径。

[关键词] 玉米; 干旱; 雌雄开花间隔天数; 单株穗数; 产量构成因子; 分子标记辅助选择

[中图分类号] S 513.03

[文献标识码] A

Inheritance of Drought Tolerant Traits and Breeding Strategy in Maize at Flowering Time

LIU Xian-de^{1, 2}, LI Xin-hai¹, ZHANG Shi-huang¹

(1. Institute of Crop Breeding and Cultivation, China Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Crop Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China;

2. College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Shandong Taian 271018, China)

Abstract: The responses of maize plant to drought stress depend on metabolism, morphology and growth stage. When drought stress occurs before or during flowering time, it strongly reduces grain yield in maize. The heritability and genetic variance for grain yield usually decrease as yield levels fall, while experimental variances remain the same or increase, resulting in efficient selection directly for grain yield. Under these conditions, selection for secondary traits, such as anthesis silking interval and ear per plant, may increase the selection efficiency. Breeding for drought tolerance is to improve the reaction of genotype to drought stress, and to reach high yielding ability. The conventional breeding approach combined with MAS for drought tolerance may efficiently work based on the major feature of target area. At present, identification and utilization of Chinese elite and CIMMYT drought germplasm is the fast and efficient way for maize breeding for drought tolerance in China.

Key words: *Zea mays* L.; Drought stress; Anthesis silking interval; Ear per plant; Yield component; Marker assisted selection

干旱是影响玉米产量的重要限制因素, 一般可使玉米减产 20% ~ 30%。玉米对干旱的反应取决于

于新陈代谢能力、形态结构和生育时期 (Ribaut 等 1996)。苗期对水分胁迫的抵抗力较强, 适度干旱处理可起到蹲苗作用; 拔节期干旱使根系和植株生长发育受阻, 影响形态建成; 开花期对水分胁迫反应最敏感, 使抽丝延迟, 花粉活力降低, 产量严重下降 (戴俊英等 1990) (图 1)。因此研究开花期玉米耐旱相关性状的遗传, 对耐旱育种及种质改良具有指导意义。

[收稿日期] 2002-01-11

[作者简介] 刘贤德(1974-), 男, 硕士研究生, 从事玉米生物技术与种质改良研究。

[基金项目] 本研究得到国家自然科学基金项目(39900089)资助。

1 开花期干旱对玉米生长发育的影响

Herrero 等(1981)和 Westgate 等(1986)指出干旱使玉米生殖器官受伤害的程度远远超过营养器官,快速且不可逆。开花期干旱,植株细胞中产生大量的活性氧,花粉和花丝中的 SOD、CAT 活性下降,膜脂过氧化作用增强,对生物膜系统产生直接伤害;线粒体和细胞质膜破坏,导致代谢紊乱,物质运输受阻(宋凤斌等 1998)。干旱胁迫严重影响玉米雌穗的小穗和小花分化发育,不育小花数增多,有效花粉数目减少和花丝生活力降低,出现大量的不育粒。植株变矮,叶片叶绿素含量明显减少,光合能力下降,有机质供应受到限制,子粒库得不到充分的营养,导致“库”容量减小,进而影响子粒灌浆和产量形成(徐世昌等 1995)。开花期干旱使玉米光合能力诸因素均大幅度降低,光合“源”严重受损,减少对生殖器官的供应,使花原始体的发育受阻或胚囊中卵细胞败育(宋凤斌等 2000, Claassen 等 1970, Westgate 等 1986, Zinselmeier 等 1995)。花原始体是积极代谢活动的中心,需要大量的光合产物,如果光合产物的供应减少,会导致细胞分裂受阻以及某些细胞最终死亡(Husain 等 1970)。Westgate(1986)和 Schussler 等(1995)研究表明正在发育的雌小穗生物量的主要来源是现合成的光合产物,受旱植株雌穗出现败育引起产量下降可能是因光合产物向雌小穗的转运减少所致。Ouattar 等(1987)指出玉米受精后第 2~12 天缺水子粒中胚乳细胞显著少于对照(减少 28%);而轻度缺水,子粒胚乳细胞数和对照相当;而生长速度慢、重量不足 100 mg 的受精胚一般都会败育。Grant 等(1989)亦指出玉米开花期植株出现水分亏缺,花丝伸长受到强烈抑制,导致雌穗吐丝延迟,花期严重不遇,受精结实率降低,穗粒数和有效穗数减少,子粒库容量减小,限制了子粒灌浆。这可能是由于干旱胁迫使叶和根中 ABA 浓度增加,转运并大量聚积在果穗顶部,抑制了胚乳细胞的分裂。Hall 等(1982)和 Dow 等(1984)发现花期遇干旱,抽丝延迟,导致雌雄开花间隔天数增加(Anthesis silking interval, ASI),子粒产量下降。

Duplessis 等(1967)最早报导了干旱胁迫引起 ASI 延长。当 ASI 由 0 延长到 28 天时,子粒产量下降 82%。较短的 ASI 表明开花期生长速度快;较长的 ASI 则表明对干旱敏感、收获指数低和果穗易发

生秃顶。Ribaut(1996)研究表明,在正常水分条件下 ASI 与抽雄期的相关性达到显著水平($r = -0.29$),与吐丝期的相关不显著($r = 0.29$);在水分胁迫条件下,ASI 与抽雄期不相关,但与抽丝期的相关性达到显著水平($r = 0.63$)。Bolanos 等(1993)研究认为干旱对抽雄影响较小,对抽丝期影响较大,ASI 变异主要来源于水分胁迫下雌穗抽丝延迟。Villegas 等(1985)也认为玉米花期遭遇干旱,不耐旱品种延迟抽丝的时间较长,耐旱品种延迟抽丝不明显,即保持较短的 ASI。

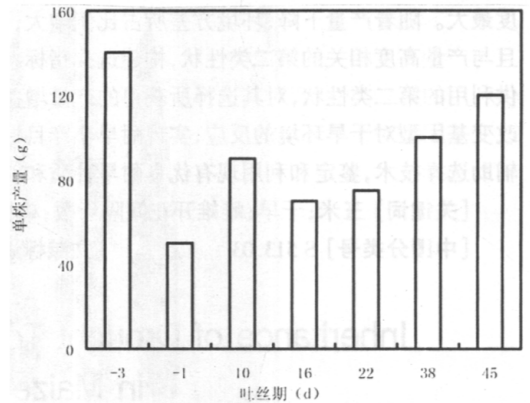


图 1 干旱胁迫下玉米吐丝期对子粒产量的影响(Grant 等 1989)

2 玉米开花期耐旱相关性状的遗传

Hall 等(1982)和 Dow 等(1984)研究表明,因干旱导致的粒重变化与降低产量的相关不显著,但穗粒数与产量呈显著正相关。罗淑平(1990)研究粒长、穗行数和行粒数与耐旱系数达高度正相关($r = 0.833, 0.779, 0.948$)。这说明保持单株穗数和粒数的稳定性,对增强玉米耐旱性,提高子粒产量是有益的。山军建等(1992)认为水分胁迫下单株产量及干旱指数均以遗传加性效应为主,但随胁迫增加,单株产量的非加性效应亦增大。Guei 等(1992)指出胁迫环境下基因加性效应比无胁迫环境中大,加性方差在胁迫下较稳定。Bolanos 等(1993)研究表明在干旱环境下,产量的增加归结于单株穗数和收获指数的增加,产量与植株总生物量的回归关系为 $GY = -1.85 + 0.47B$,决定系数 $R^2 = 0.94$,达极显著。这说明产量的增加主要取决于物质分配比例的变化。

在干旱胁迫条件下,遗传方差变小,产量的遗传力下降,因而选择效率降低,引入第二类耐旱相关性状可提高选择的准确性。这些性状应具备较高的遗传力,与产量高度相关,遗传变异丰富,测定成本低

廉且快速;在测定期内性状稳定;可在开花前观测,以淘汰非理想材料。

Guei 等(1992)发现在水分胁迫条件下 ASI 遗传力较高,遗传变异系数大,加性效应比显性效应重要。Ribaut 等(1996)认为在水分胁迫的条件下,ASI 广义遗传力为 78%,随胁迫加强,ASI 的遗传方差增大。Bolanos 等(1993)对 Tuxpeno Sequia 群体八轮耐旱改良研究发现,子粒产量及构成因素对 ASI 表现极强的选择响应,76%的产量变异可由 ASI 变异来解释,子粒产量与 ASI 的关系为 $y = e^{2.57 - 0.932RSQT(ASI + 1.1)}$,其 $R^2 = 0.76$,达极显著。Martiniello 等(1986)在田间和室内研究了 20 个基因型的耐旱性,发现 ASI 与子粒产量呈极显著负相关($r = -0.78$)。袁照年等(1995)指出 ASI 与干旱指数的相关程度与水分胁迫时期有关,在幼苗期胁迫两者相关不显著($r = 0.467$),但在抽雄期胁迫相关达极显著水平($r = 0.895$)。Edmeades 等(1995)指出,ASI 是遗传力很高的性状,是衡量单株对由很多因

素造成的光同化物是否有遗传耐性的敏感指标。在 CIMMYT 对早熟群体进行选择。ASI 与产量为弱相关($r = -0.34$)但晚熟群体相关达极显著水平($r = -0.51$)。ASI 与单株穗数的相关性在早熟群体($r = -0.83$)和晚熟群体内($r = -0.55$)均达极显著水平。

Bolanos 等(1996)在不同水分条件下对 6 个热带玉米群体的 3509 个植株的性状进行了综合评价,结果表明子粒产量、穗粒数和穗粒重随着胁迫加剧,其遗传方差愈来愈小;但是 ASI 与单株穗数的遗传方差却增加,在高产水平下,子粒产量的广义遗传力为 0.6;但在极低产量水平下,广义遗传力则降为 0.4。正常水浇条件下,ASI、单株穗数与子粒产量之间遗传相关性较低,但随胁迫加强,其遗传相关增强,且分别达到极显著水平($r = -0.6$; $r = 0.9$)。因此,在干旱胁迫条件下。ASI 和单株穗数是对产量进行间接选择的指标性状。

表 1 水分胁迫下 ASI 基因定位

作图群体	世代	群体大小	识别多态性位点	作图方法	覆盖基因组大小	主要标记位点	解释表型变异(%)	参考文献
$P_1 \times P_2$	$F_{2:3}$	234	142	IM	1760	umc174b bn16.29c umc68 csu116a umc120a np223b umc140	46.7	Ribaut 等 1996
SD34 $\times$ SD35	F_3	230	70	IM	-	umc96 umc46	38.4	Agrama 等 1996
B73 $\times$ H99	RILs	142	157	IM	2260	m7、m28 m115、m119 m125、m129 m134	49.5	Sari-Gorla 等 1999

注: P_1 : Ac7643S; P_2 : Ac7729/TZSRWS

近年来,分子标记在分析数量性状变异上日益起到重要作用(Paterson 等 1988)。利用分子标记技术对控制重要经济性状的基因进行定位,已经成为重要研究方向。Ribaut 等(1996)用 234 个 F_2 单株为作图群体,记载 $F_{2:3}$ 家系的 ASI 表现,在干旱条件下,将控制 ASI 的 QTL 定位于 1、2、5、6、8、10 染色体上;其中有 1 个 QTL 共同控制 ASI 与雄穗开花期,4 个 QTL 共同控制 ASI 与雌穗开花期。这说明在干旱条件下,ASI 增大主要取决于抽丝延迟。大约 47% 的表型方差可由 6 个 QTL 来解释(表 1)。Agrama 等(1996)以 SD34(TOR) $\times$ SD35(INTOR)为作图群体,在干旱条件下将控制 ASI 的 QTL 定位在 1、3、6 染色

体上,大约 38.4% 的表型方差可由 3 个 QTL 来解释(表 1)。Sari-Gorla 等(1999)用 B73 $\times$ H99 的 142 个重组自交系为作图群体,将控制 ASI 的 QTL 定位在 5、7、9 染色体上。

Veldboom 等(1996)对不同环境下控制产量和形态性状的 QTL 的一致性进行研究,发现大约 50% 的 QTL 在两种环境下可同时被检测到,但具有最大效应的 QTL 表现不一致。在非胁迫环境下,控制 ASI 的 QTL 位于 6、8 染色体上;在胁迫条件下,控制 ASI 的 QTL 位于 1、2、6、7 上,只有一个 QTL 在两种环境下可同时被检测到。M. Sari-Gorla 等(1999)在正常灌溉条件下,将控制 ASI 的 QTL 定位于 1、2、7、8、9

染色体上;而在胁迫条件下,控制 ASI 的 QTL 定位在 5、7、9 染色体上(表 2)。Ribaut 等(1996)发现在胁迫条件下检测到的 QTL 多于在正常灌溉条件下的,这

与 Sari-Gorla(1999)的研究结果相反,而与 Veldboom 等(1996)的研究结果相似。

表 2 不同环境下 ASI 基因定位

群 体	环境	染色体	主要标记位点	解释表型变异(%)
B73 × H99	正常灌溉	1、2、7、8、9	m7、m28、m115、m119、m125、m129、m134	49.5
	水分胁迫	5、7、9	m85、m107、m135	40.3
P ₁ × P ₂	正常灌溉	1、2、6、10	csu20、bn16.29c、csu60csu86	33.0
	中度胁迫	1、2、5、6、8、10	csu20、bn16.29c、umc68csu116a、umc120a、npi223b	37.4
	严重胁迫	1、2、5、6、8、10	umc174b、bn16.29c、umc68csu116a、umc120a、npi223b	46.7

以上分析表明,ASI 的 QTL 定位结果差异较大,其原因主要在于亲本来源,子代类型,基因型与环境互作效应及不同类型的遗传图谱的利用(Beavis 等 1994)。另外,群体大小也是造成这种差异的原因之一。环境对 QTL 定位结果影响较大。不同环境下,控制 ASI 的基因类型或表达方式可能不同,但这些研究为设计分子标记辅助选择方案提供了理论依据和技术支持。

3 耐旱育种策略

玉米耐旱育种目的在于改变基因型对干旱环境的反应,实现耐旱性和丰产性相结合。耐旱育种应创造和利用各种耐旱基因和丰产基因重组表达的环境条件。在干旱胁迫下,产量水平降低,遗传力下降,不同组合间差异不明显,选择增益比高产条件下低。由于存在显著的基因型与环境互作,试验结果可比性差,很难鉴定优异基因型。育种者通常期望在高产条件下获得的选择进展能够在干旱环境下得到保持,但这取决于目标环境。

为此,在设计耐旱育种程序时,需考虑两种不同情形:一如果目标环境偶而遭遇干旱影响,则应在正常灌溉条件下选择产量,然后在胁迫环境进行耐旱性评价;若干旱胁迫是目标环境的主要特征,则可直接在干旱条件下选择产量和进行耐旱性评价,同时利用与耐旱性有关的第二类性状进行辅助选择。这不仅可以大量筛选而且能准确地鉴定基因型,减少工作量。大田耐旱性鉴定与选择,宜在同一环境下设置多种胁迫处理。无胁迫处理可使高产基因型得以表现,并判断其稳产性。同时进行密植选择,为耐旱选择提供参考。中等胁迫处理有利于耐旱基因重组,创造丰富的遗传变异,为早代选择提供机会。严重胁迫处理下,ASI、单株穗数和收获指数得以充分表现,可筛选出耐旱基因型。开花期选择是关键时

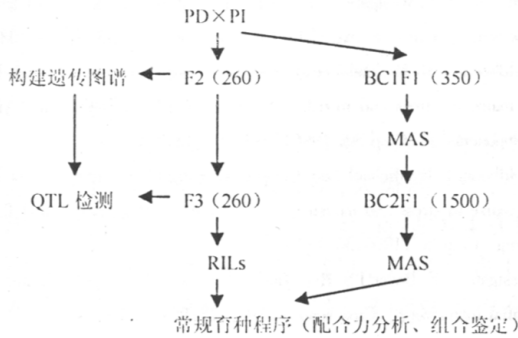
期,以较短的 ASI、较高的单株穗数和子粒产量为主要选择指标,参考叶片卷曲度、叶片保绿性、雄花损伤等进行选择。筛选耐旱资源时群体规模要大。

国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)用轮回选择法改良热带晚熟马齿型玉米群体 Tuxpeno Creml C11 的耐旱性,后定名为 Tuxpeno Sequia(Johnson 等 1986)。在墨西哥亚热带试验站 Tlaltizapan 的旱季种植 250 个全同胞家系,在水分适宜,中度干旱和严重胁迫处理下同时鉴定,选出在三种处理下都表现好的 120 个家系。然后,在热带低地试验站 Poza Rica 和 Tlaltizapan 两个地点于雨季分别进行鉴定。选出 80-90 个优良家系。用全同胞交配进行重组,每个家系选 3 穗共产生 250 个全同胞家系供下轮种植。选择指标是维持群体的成熟期和丰产性不变,提高群体在干旱下的产量和茎叶伸展率、降低叶片衰老速率和冠层温度、缩短 ASI。为了检验选择增益,在 12 个地点鉴定各轮入选基因型,其中 7 个为雨养环境。全部试验点平均产量增加 90 kg/hm²/轮,表明在干旱和非干旱条件下都有较好的产量增益。增产的主要原因是改良群体在干旱条件下减少了不育穗数、粒数,增加了收获指数,同时开花期果穗生物量增加以及雄穗分枝数减少,ASI 缩短 3 天/轮(Bolanos, 1993)。CIMMYT 从降雨量不到 500 mm 的拉丁美洲地区选择了 200 多个地方品种进行筛选。以在 Tlaltizapan 表现超级耐旱的材料为基础重组了 13 个种质。1987 年组成耐旱群体 DTP-1。经过几轮半同胞选择和进一步筛选,1990 年对 DTP-1 掺入另外 25 个优良种质,组建耐旱群体 DTP-2。这两个群体成熟度居中、粒型粒色混杂,种质构成为热带低地 60%,温带 20%,亚热带 15%。CIMMYT 对改良后的耐旱群体 La posta sequia Co-C3, Pool 26 C1-C3, TS6 C1 等在 19 个地点的评价表明,La posta sequia C3 和 DTP1 C5 是遗传基础广泛的高产稳产耐旱群体。对早熟

群体 Pool 18 和 Pool 16、DTP1 C5 等在 21 个地点的鉴定表明,DTP1 C5 表现良好.Pool 18 C3 和 Pool 16 C20 高产稳产(Edmeads 1995)。

用常规育种方法,在温带地区每年只能进行一次耐旱性选择,且需要仔细控制田间胁迫条件,速度慢,费时费力。随着胁迫程度增加,选择难度增大,群体内所有植株的耐旱性迅速下降,难以准确鉴别个体之间的差别。用分子标记对耐旱相关性状进行基因定位,可以深入研究相关基因的数目、在染色体上的位置及效应,鉴别出导致性状相关的遗传原因;基因定位后,可以借助紧密连锁的标记更有效地进行遗传操作。Ribaut 等(1996)在干旱条件下对控制 ASI 与产量性状的 QTL 进行比较,发现共有 4 个 QTL 位点共同控制 ASI 与产量,分别位于染色体 1、6、8、10 上,其中在任一 QTL 位点,所检测到的控制两个性状的 QTL 位点峰值之间的距离不超过 20cM。除第 10 染色体外,其它三条染色体上的 QTL 在减少 ASI 的同时增加了产量;然而,在第 10 条染色体上,来源于 P_1 的等位基因在减少 ASI 的同时也减少产量。因此,在干旱条件下,仅根据产量或 ASI 进行耐旱育种效果不够理想,需要建立包含控制 ASI、产量以及单株穗数的最佳 QTL 位点的选择指数,进行分子标记辅助育种。最优的 QTL 应对环境表现稳定,可解释大部分表型变异,直接参与产量或者相关性状的表达(Beck 等 1996)。

用分子标记辅助选择技术进行耐旱种质改良主要有两方面用途,一是培育耐旱回交导入系(图 2);二是耐旱群体改良(图 3)。



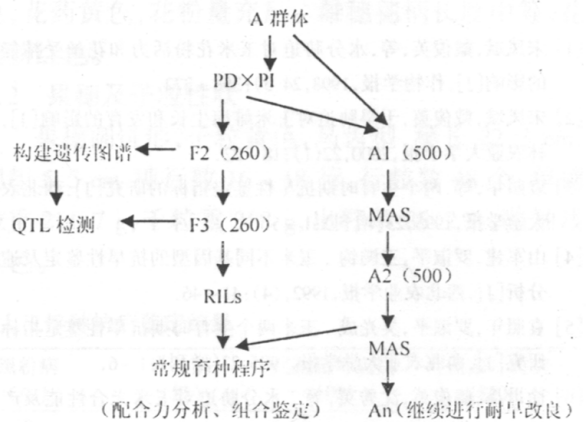
PD:耐旱基因供体;PI:改良受体。

括号内数字为两个世代分析的植株个体数

图 2 分子标记辅助选择回交耐旱导入系

图 2 说明:在耐旱鉴定的基础上,选择耐旱基因供体和改良受体。利用分子标记构建遗传图谱,结合田间试验评价耐旱相关性状(如 ASI、单株穗数、子粒产量等),进行 QTL 分析,研究控制耐旱相关性状的基因数目、效应、作用方式,获得连锁标记,构建包含最优 QTL 在内的选择指数。在 BC_1F_1 保持 350~400 植株群体数量,利用连锁标记选择目标基因型。同时结合遗传图谱选择核心位点,进行背景选择。在 BC_1F_2 世代同时进行正向目标性状选择和负向背景选择,入选材料进行配合力分析,配制杂交组合。

图 3 说明:在耐旱鉴定的基础上,从 A 群体中选择耐旱基因供体与不耐旱系配制组合。利用分子标记构建遗传图谱,结合田间试验评价耐旱相关性状(如 ASI、单株穗数、子粒产量等),进行 QTL 分析,构建包含最优 QTL 在内的选择指数。然后对 A 群体,通过目标基因位点的 MAS,结合农艺性状选择,筛选耐旱个体,重组后组建下一轮群体。



PD:耐旱基因供体;PI:改良受体。

括号内数字为每轮分析的植株个体数

图 3 分子标记辅助选择在耐旱群体改良中的应用

我国玉米耐旱育种研究尚处于起步阶段,对耐旱性的遗传研究明显不足,种质资源研究滞后,亟待挖掘耐旱基因、研究耐旱育种及种质改良方法。在常规育种材料中,耐旱性等位基因频率很高。因此在耐旱育种中,组建耐旱丰产基础材料时要充分考虑从当前广泛利用的自交系、杂交种中筛选优良耐旱资源。目前我国玉米育种水平较高,在推广的杂交种或亲本中存在较高频率的耐旱等位基因,对其进行耐旱性鉴定是实现高起点快速度选育耐旱玉米品种的有效途径。同时,要充分利用 CIMMYT 优良

耐旱群体,根据杂种优势模式导入高配合力的温带抗病种质,创建我国耐旱群体或基因库。中国农科院作物所对我国 38 份主要玉米自交系和 26 份杂交种分别在新疆和山西进行两年开花期耐旱性鉴定试验,依据 ASI、结穗率和子粒产量筛选出武 109 X178、SH15、P138、齐 319、K22 等 13 份优良耐旱自交系和豫玉 22、协单 969 等耐旱杂交种。在遗传多样性分析的基础上,正在组建耐旱群体或进行种质遗传改良。同时引进了 CIMMYT 的耐旱群体 Pool 18、Pool 16、La posta sequia、Pool 26 和 Tuxpeno Sequia,目前正在用中国标准测验种黄早 4、B73、Mo17、丹 340 和掖 478 进行配合力和杂种优势分析。采用分子标记构建遗传连锁图谱和 QTL 定位方法,以农大 178 × B73 的 F₂ 群体为作图群体,结合 F₃ 家系的耐旱性评价,对耐旱相关性状进行基因定位;同时建立 MAS 选择程序(Li 等 2001)。分子标记辅助选择技术为玉米耐旱育种提供了另一选择途径。

[参 考 文 献]

- [1] 宋凤斌,戴俊英,等.水分胁迫对玉米花粉活力和花丝受精能力的影响[J].作物学报,1998,24(3):368-372.
- [2] 宋凤斌,戴俊英.干旱胁迫对玉米雌穗生长和发育的影响[J].吉林农业大学学报,2000,22(1):18-22.
- [3] 袁照年,等.两个生育时期抗旱性鉴定指标的研究[J].西北农业大学学报,1995,23(增刊):1-6.
- [4] 山军建,罗淑平,王鸿钧.玉米不同基因型的抗旱性鉴定及遗传分析[J].西北农业学报,1992,(4):41-46.
- [5] 袁照年,罗淑平,吴光成.玉米两个生育时期抗旱性鉴定指标的研究[J].西北农业大学学报,1995,23(增刊):1-6.
- [6] 徐世昌,戴俊英,沈秀英,等.水分胁迫对玉米光合性能及产量的影响[J].作物学报,1990,21(3):356-363.
- [7] 戴俊英,顾慰连,沈秀英.玉米不同品种各生育时期干旱对生育及产量的影响[J].沈阳农业大学学报,1990,21(3):1-5.
- [8] Beck, et al. Progress in developing drought tolerance and low soil nitrogen tolerance in maize[C]. In: 51st Annual Corn & Sorghum Research Conference. 85-111.
- [9] Bolanos J, Edmeades G O, Martinez L. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize III Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits[J]. Fields Crops Res, 1993,31:269-286.
- [10] Bolanos J, Edmeades G O. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize[J]. Field Crop Res, 1996,48:65-80.
- [11] Bolanos J, Edmeades G O. Eight cycles of Selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior[J]. Field Crops Res, 1993a,31:233-252.
- [12] Bolanos J, Edmeades G O. Eight cycles of Selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior[J]. Field Crops Res, 1993b,31:253-268.
- [13] Dow E W, et al. Resistance to drought and density stress in Canadian and European Maize hybrids[J]. Can J Plant Sci, 1984,64:575-585.
- [14] Drplexis D P, Dijkuis F J. The influence of time lag between pollen-shedding and silking on the field of maize[J]. South African Journal of Agricultural Science, 1967,10:667-674.
- [15] Edmeades G O, Bolanos J, et al. Selection Improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gains in biomass, grain yield, and harvest index[J]. Crop science, 1999,39:1306-1314.
- [16] Grant R F, Jackson B S, Kiniry J R, Arkin G F. Water deficit timing effects in yield components in maize[J]. Agron J, 1989,81:61-65.
- [17] Grei R G, Wassom C E. Inheritance of some drought adaptive traits in maize: I interrelationships between yield, flowering, and ears per plant[J]. Maydica, 1992,37:157-164.
- [18] Hall A J, et al. The effect of water stress and genotype on the dynamics of pollen-shedding and silking in maize[J]. Fields Crops res, 1982,5:349-363.
- [19] Herrero M P, et al. Drought stress and its effect on maize reproductive system[J]. Crop Science, 1981,21:105-110.
- [20] Li X H, Zhang S H, Fu J H. Annual research report of AMBIONET-China projects[J]. Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2001.
- [21] Martiniello P, Lorenzini C. Response of maize genotypes to drought to larence tests. Maydica, 1985,30:4,361-370.
- [22] Paterson A H, et al. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms[J]. Nature, 1988,335:721-726.
- [23] Ribaut J M et al. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. I Flowering parameters and anthesis-silking interval[J]. Theor Appl Genet, 1996,92:905-914.
- [24] Sari-Gorla M, et al. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers[J]. II Plant height and flowering theor Appl Genet, 1999,99:289-295.
- [25] Schussler J R, Westgate M E. Assimilate flux determines kernel set at low water potential in maize[J]. Crop Science, 1995,35:1074-1080.
- [26] Veldboom L R, Michael Lee. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and monsters environments: I Grain yield and yield components[J]. Crop Sci, 1996,36:1310-1319.
- [27] Veldboom L R, Michael Lee. Genetic mapping of quantitative trait loci in maize in stress and monsters environments: II Plant height and flowering. Crop Sci, 1996,36:1320-1327.
- [28] Westgate M E, Boyer J S. Reproduction at low, silk and pollen water potential in maize[J]. Crop science, 1986,26:951-956.
- [29] Zinselmeier C, Schussler J R, Westgate M E, Jones R J. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize ovaries[J]. Plant Physiology, 1995,107:385-391.

联系电话:010-68918596