

文章编号: 1005-0906(2004)01-0063-06

玉米抗旱性鉴定研究进展

李运朝^{1,2}, 王元东², 崔彦宏¹, 赵久然²郭景伦², 段民孝², 杨国航², 邢锦峰²

(1. 河北农业大学, 河北 保定 071001; 2. 北京市农林科学院玉米研究中心, 北京 100089)

摘要: 介绍了国内外关于玉米抗旱性鉴定原理、方法、指标、研究的现状、进展和存在的问题, 并从作物遗传育种学的角度, 指出了今后玉米抗旱性鉴定研究的发展方向。

关键词: 玉米; 抗旱性鉴定; 指标; 方法

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Approach of Study on Maize Drought-resistance Identification

LI Yun-chao^{1,2}, WANG Yuan-dong², CUI Yan-hong¹, et al.

(1. Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China; 2. Maize Research Center, Beijing Academy of Agricultural & Forestry Sciences, Beijing 100089, China)

Abstract: The current situation, method and existent problems of mechanism, means and index of study on maize drought resistance identification were set forth in the paper. And the direction of study on maize drought resistance identification in future was indicated from the aspect of crop inheritance & breeding.

Key words: Maize; Drought resistance identification; Index; Method

干旱胁迫常常影响作物的生长发育, 造成作物严重减产。全球干旱、半干旱地区约占土地总面积的36%, 占耕地面积的43%。我国的干旱、半干旱地区主要分布在华北、西北和内蒙古等地区, 其面积约占全国土地面积的二分之一, 干旱对农作物造成的损失在所有非生物胁迫中占首位。玉米是我国的第三大粮食作物, 又是需水较多、对水分胁迫比较敏感的作物, 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%。因此, 如何尽快改良玉米品种, 提高其抗旱性和准确地鉴定其抗旱性, 成为玉米遗传育种工作者关注的重要课题。

前人对玉米的抗旱性做过大量的工作并提出了多种有关抗旱性鉴定的方法与指标, 这些指标与方法可从不同角度和程度上反映玉米品种的抗旱性。但是, 我们认为鉴定玉米品种的抗旱性的方法应简便直观, 易于育种者操作, 并应与其干旱胁迫下的产量密切相关。

1 作物适应干旱的机理

金善宝指出: 一个品种在特定地区的抗旱性表现是由自身的生理特性和结构特性以及生长发育的节奏与农业气候因素变化相配合的程度决定的。作物的抗旱性是由多基因控制的, 可以通过不同的途径来抵抗或适应干旱。Levitt认为作物适应干旱的机理可以分为三类: 避旱、御旱和耐旱, 其中又把御旱性和耐旱性统称为抗旱性。Leivtt和Turner在对作物适应干旱的机理进行了更进一步的分析之后指出: 避旱、高水势下耐旱和低水势下耐旱是作物适应干旱的三种方式。避旱是通过调节生长发育进程避免干旱的影响, 高水势下耐旱是通过减少失水或维持吸水达到的, 低水势下耐旱的途径是维持膨压或者是耐脱水或干化。其中减少失水或耐干化的耐旱性是以降低产量为代价的。Hall指出, 作物适应干旱的机理有三种: 御旱、耐旱和高水分利用效率。御旱主要通过扩展根系和调节气孔来维持体内的高水势, 耐旱的机制主要是通过渗透调节, 高水分利用效率的品种则能够在缺水的条件下形成较高的产量。May和Milthorper认为, 御旱是指在水分胁迫发生时, 植株通过维持组织的高水势或以组织水势略微

收稿日期: 2003-10-25

作者简介: 李运朝(1976-), 男, 河北农业大学在读硕士研究生, 从事玉米育种与栽培研究。Tel: 13931287748

E-mail: yameixisi@yahoo.com.cn

下降来忍受干旱的能力;耐旱则是随着水势的降低,作物组织的生理活动或代谢活动下降较低的能力,并在水分胁迫解除后,尽快恢复各种生理活动。几位学者对作物适应干旱的机理的认识各有千秋,又有许多共同之处,其中人们最常引用的是 Levitt 的分类。

2 作物抗旱性的鉴定方法

2.1 田间直接鉴定法

田间鉴定方法简单易行,抗旱鉴定结果与大田实际情况相似,与育种实践和生产上玉米品种的应用密切相关。该方法的关键是要求抗旱鉴定试验地降雨量少,气候干旱,可以用灌水来控制水分胁迫。但是受环境的影响大,所需时间长,工作量大,重复性差,而且大多数育种单位缺乏这种条件的试验地,难以进行有效的水分胁迫处理。

2.2 干旱棚、抗旱池、人工气候室法

将鉴定品种种子可以人工控制水分、温度、湿度和光照的干旱棚、抗旱池、人工气候室内,通过控制土壤水分含量造成土壤干旱和控制空气湿度造成大气干旱,进而研究不同生育期内水分胁迫对生长发育、生理生化过程和产量的影响来评价作物的抗旱性。此方法结果可靠,重复性好,但是投资较大。

2.3 盆栽法

通过控制盆栽作物的土壤含水量而造成植株水分胁迫来鉴定作物的抗旱性。

2.3.1 苗期反复干旱法 三叶期进行干旱处理,在50%幼苗达到永久萎焉时浇水使苗恢复,再干旱处理使之萎焉,重复2~3次,以最后存活苗的百分率来评价品种苗期的抗旱性。

2.3.2 土壤干旱法和土壤缓慢干旱法 从拔节初期开始控水至成熟,盆土含水量用称重法控制,将干旱处理分为对照、轻度干旱、中度干旱和严重干旱四种水分胁迫梯度。灌浆期用称重控水的方法,按土壤含水量每日减少7%~10%的脱水速率,经7~10d降至严重干旱。

土壤干旱法简便可靠,但结果说明的是个体而非群体,而且工作量大,与大田的实际情况存在一定的差异。苗期反复干旱法在“七五”期间被广泛用于粮食作物的苗期抗旱性鉴定,与生长后期的抗旱性还有一定的区别,所以还需进行全生育期的鉴定。

2.4 高渗溶液法

用聚乙二醇(PEG)、蔗糖、葡萄糖或甘露醇溶液等对种子萌发进行处理,造成作物的生理干旱,观察种子的萌发率,并结合测定一些指标来鉴定作物苗

期的抗旱性。此方法前苏联曾用来进行大规模抗旱性鉴定,但是此方法有较大的争议,因此应用此法时必须慎重。

综观大量文献,我们认为利用盆栽法和人工干旱棚对作物进行有效干旱胁迫处理,试验结果稳定性好;田间直接鉴定法接近大田实际情况,试验结果与育种实践和生产实际结合紧密。因此,二者相互结合,优势互补,是建立抗旱鉴定技术体系的最佳鉴定筛选方法。

3 玉米抗旱性鉴定的形态结构指标

形态结构是人们早期对作物抗旱性研究最多的方面,其中主要是地上部分形态。一般认为叶片较小、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、干旱时不卷叶、植株萎焉较轻等是抗旱的形态结构指标。

干旱条件下,单株叶片数目变化较小,对于玉米干旱条件下维持一定的光合面积,提高玉米品种的抗旱能力具有重要的作用。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。国际玉米小麦改良中心根据多年的抗旱性研究,把第二类性状纳入筛选的依据,并进行了量化。第二类性状是指除产量性状外与植株的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。经大田测定与抗旱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。

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。一些研究认为,根系大、深、密是抗旱作物的基本特征,较多的深层根、根系较长的品种抗旱性较强。玉米根的多少和重量与抗旱性有关,胚根数较多的玉米品种存活率高,幼苗抗旱性较强,因而初生根条数可以作为干旱环境下玉米的抗旱指标。吴子恺研究认为,理想的玉米抗旱品种首先是苗期有较高的根苗比。对根冠关系与抗旱性的研究结果表明,较大的根冠比虽然有利于植物抗旱,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。因此,有的研究认为,培育根系发育程度较低的品种,使更多光合产物用于产量的形成。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。

4 玉米抗旱性鉴定的生理生化指标

4.1 水分生理指标

4.1.1 叶水势 在干旱条件下维持较高叶片水势的能力是植物抗旱性的一个重要机制。裴英杰等测定了水分胁迫条件下 67 个玉米品种幼苗叶片的水势,表明水分胁迫导致叶水势下降,但是品种间差异很大,抗旱性强的品种水势下降幅度小。罗淑平测定了玉米叶片水势与抗旱性的关系后指出,叶片水势是玉米抗旱性鉴定的指标之一。但是有研究认为,耐旱性的品种受低水势的影响不大。

4.1.2 离体叶抗脱水能力 侯建华对 6 个玉米品种幼苗离体叶片的抗脱水性研究表明,抗旱品种叶片离体 24 h 后的保水率高于不抗旱的品种。张宝石的研究表明,不同玉米基因型叶片的保水能力与各自交系的抗旱系数呈极显著的相关。因此,认为可以用离体叶的抗脱水能力作为玉米抗旱性鉴定的一个指标。一般人们认为下部叶片的抗脱水能力大于上部叶片,抽雄期是用此指标鉴定抗旱性的最佳时期。

4.1.3 相对含水量(RWC) 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。

4.1.4 束缚水含量 (V_a) V_a 是一个重要的抗旱指标,通常认为 V_a 比例越大的品种越抗旱,白守信等(1981)指出,抗旱性强的品种 V_a 含量高。

4.2 气孔扩散阻力(RS)和蒸腾速率

关于作物受旱后 RS 的变化与抗旱性的关系,存在两种不同的观点。一种观点认为,干旱时 RS 增大,在减少水分蒸腾的同时,也减少了叶片对 CO_2 的吸收,降低了光合速率,因而干旱胁迫下 RS 增值较少的品种抗旱性较强。罗淑平对抗旱玉米自交系与不抗旱玉米自交系 RS 值的测定结果表明,抗旱玉米自交系缺水时,敏感指数较低(0.38 ~ 0.71),不抗旱玉米自交系缺水时敏感指数较高(1.43 ~ 13.65)。另一种观点认为,光合速率是由气孔导度和叶肉同化 CO_2 的能力共同控制的,并且在最适条件下气孔对光合作用的限制仅占一小部分。受旱后 RS 增大,能够有效控制体内水分的损失,可以保持体内较高的光合速率,因此,在干旱条件下 RS 增值较大的品种抗旱性较强。

4.3 脯氨酸含量

大量研究结果表明,在水分胁迫条件下,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。干旱下游离脯氨酸的累积与品种抗旱性的关系存在争议,归纳起来主要有以下 2 种观点:①认为植株在干旱条件下累积的游离脯氨酸和田间的抗旱性相关,游离脯氨酸可作为筛选抗旱品种的指标;②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。总之,脯氨酸的累积与抗旱性关系有待进一步研究。

4.4 相对电导率

王畅对抗旱性不同的 3 个玉米杂交种的试验结果表明,干旱使所有品种的质膜稳定性降低,电解质外渗,相对电导率提高;抗旱性强的品种的质膜伤害率增值小,抗旱性弱的品种的质膜伤害率增值大。裴英杰对 67 个玉米品种幼苗叶片的电解质渗漏率与抗旱性关系的分析表明,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。

4.5 脱落酸含量(ABA)

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。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(1993) 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 离子的浓度,而间接降低保卫细胞液中 K 离子的浓度,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。另有人认为,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。

4.6 丙二醛(MDA)含量

MDA 是质膜氧化的主要产物,其含量高低反映着质膜过氧化程度。张宝石对不同玉米基因型叶组织中的 MDA 含量的测定结果表明,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。张海明的研究表明,在正常水分条件下,MDA的含量无明显的差别;在水分胁迫处理后,不抗旱品种的MDA含量的增高幅度大于抗旱品种。陈军的研究也得出了相同的结论。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。

4.7 酶活性

4.7.1 硝酸还原酶(NR) 在干旱条件下玉米叶片的NR活性明显提高, NR参与植株体内的硝态氮代谢,其活性高低影响植株体内的多种代谢过程及作物产量;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。在水分胁迫条件下,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。

4.7.2 保护酶类 包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)。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。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、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、CAT可作为玉米抗旱鉴定的生化指标,而过氧化物酶活力与上述膜系统的损伤程度及品种抗旱性相关不大。韩建民等研究发现,SOD和POD活性随胁迫时间延长而增强,以后下降。总之3种酶中,SOD与玉米的抗旱性关系最为密切,POD和CAT与玉米抗旱性的关系各项研究结果存在差异。

大量资料表明,多数生理生化指标的研究还不完善,在与玉米抗旱性的相关研究中,经常得出相反的结论。玉米的抗旱性是一个复杂的生理生化过程,只用一两个指标难以准确的鉴定其抗旱性,应当注意的是植物生理学意义上的抗旱与作物育种学意义上的抗旱是两个不同的概念。前人对玉米等作物抗旱性生理生化指标研究较多,但多数着重于机制的研究,而对生理功能与抗旱性、产量关系等方面的研究极少,涉及育种实践的问题几乎没有,多数指标未

达到可以直接指导应用的阶段。

5 玉米开花期性状与抗旱性的关系

开花期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,出现大量的不孕小花。Hall等和Dow等指出,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,限制了子粒灌浆和产量形成。Duplessis等最早报道干旱胁迫引起ASI延长,当ASI由0延长至28天时,子粒产量下降82%。Bolanos等认为,干旱对抽雄影响较小,对吐丝期影响较大,ASI变异主要来源于水分胁迫下雌穗吐丝延迟。Herrero等和Grant等研究表明,玉米开花期间植株出现水分亏缺,花丝伸长受到强烈抑制,Hall等和Don等进一步研究发现,开花期遇干旱,吐丝延迟,导致ASI增加,子粒产量下降。Bolanos等和Edmeades等的研究结果证实了这一结论。Edmeades等还指出,开花期遇旱,果穗小穗生物量(y)与ASI(X)的增加表现为指数关系,即 $Y=e^{4.105-2.68x}$, $R^2=0.74$,达极显著。Martiniello等在田间和室内研究了20个基因型的一些性状与抗旱性的关系,发现ASI与子粒产量呈负相关, $r=-0.78$,达极显著。Guei等的研究结果表明,玉米基因型间ASI有着广泛的遗传变异,加性方差是该性状遗传变异的主要来源,他们主张在干旱条件下选择该性状将会获得更大的遗传增益。

6 玉米保绿性状与抗旱性的关系

保绿型玉米品种具有较长的叶面积功能期,灌浆期长,有更多的光合产物运送到根系和茎秆,从而使根系在后期保持较高的活力,茎秆生长更加健壮,进而提高了品种的抗逆能力。因此,保绿性好的品种通常优于保绿性差的品种,这种趋势在干旱条件下尤为明显。在水分胁迫下,保绿型高粱杂交种在开花后期比非保绿型杂交种多生产47%的生物量,并且杂交种保绿性能越好,子粒产量越高。

7 玉米产量性状指标与抗旱性的关系

抗旱系数(DC):Chionoy提出的抗旱系数(旱地产量/水地产量)虽然曾被许多研究者用来衡量作物的抗旱性,但该指标只能说明作物品种的稳产性,而不能说明高产性或高产潜力的可塑性,难以为育种工作者提供选择高产抗旱基因型的依据。

敏感指数(S):Fisher等提出的“敏感指数”S,它

的优点是引入了环境指数的概念,但它仅仅是抗旱系数的变型,仍然不能为育种工作者提供更多的信息。

抗逆指数:K.W.Finlay 等曾用品种的实际产量对环境指数的回归判别其适应性,后来又被 S.A. Eberhart 等做了较大的改进。Bidinger 等提出抗逆指数 $Index=(Y_a-Y_s)/SE_s$ 。但这些方法计算复杂,不易被接受,正像 Blum 所指出的,育种工作者总是习惯采用比较简单的方法来评定品种表现。

抗旱指数(DRI):兰巨生等对抗旱系数做了实质性改进,提出了简单实用的抗旱指数。在小麦抗旱鉴定工作中,收到了良好的效果。抗旱指数(drought resistant index-DRI):

$$DRI(DI) = Y_a \times (Y_a/Y_m) / \bar{Y}_a$$

式中 Y_a/Y_m 是抗旱系数, Y_a 是某品种的旱地产量, \bar{Y}_a 是参试品种的平均旱地产量, Y_m 是某品种的水地产量。

Fisher 等研究指出,多穗(或双穗)性能增强玉米适应不良环境包括干旱的能力,并强调在干旱和非干旱条件下反复鉴定产量的稳定性与抗旱性有关。罗淑平(1990)在人工抗旱棚内研究了 8 个玉米自交系粒长(结实深度),每穗行数和每行粒数与抗旱指数的关系,结果三个性状与抗旱指数的相关系数均达极显著。

综上所述,研究人员对玉米的形态学抗旱表现以及在玉米的抗旱生理生化方面进行了广泛的研究,提出了各种抗旱鉴定与评价的方法和指标,但是由于缺乏规范的鉴定技术体系,造成抗旱鉴定工作的混乱,使许多指标不能准确反映育种材料的抗旱性,在育种实践中难以有效发挥作用。因此,玉米育种工作者们迫切需要一套可靠、简单、经济、实用、规范的适于大规模鉴定的抗旱鉴定技术体系,来实现对大量育种材料的抗旱性鉴定,加速玉米抗旱育种的工作进程。

参考文献:

[1] 金善宝. 中国小麦学[M]. 北京:中国农业出版社,1996. 754-758.
 [2] Levitt J. Response of plants to environmental stresses[A]. water radiation, salt and other stresses [C]. New York: Academic Press, 1980. 325-328.
 [3] Turner N C. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants [A] In: Harry mussall [ed] stress physiology in crop plants [C]. New York: Wiley and Sons, 1979. 343-372.
 [4] Hall A. E physiological ecology of crops in relation to light, water, and temperature [A] In: Carroll. C. R vandermeer J. H, posset P[eds] Agroecology [C]. New York: MC Grav Hill Publishing Company, 1990.

191-233.
 [5] May L.H, Milthorpe P L. Drought resistance of crop plants. Field Crop Abstr, 1962, (15): 171-179.
 [6] 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).
 [7] 农业部科技司. 中国农业科技研究进展(第一分册)[M]. 北京:农业出版社, 1991. 54-56.
 [8] 李德全,等. 土壤干旱下不同抗旱性小麦品种的渗透调节和渗透调节物质[J]. 植物生理学报, 1992, 18(1): 37-44.
 [9] Ludlow M M, et al. Critical of possibilities for modifying crops for high production per unit of precipitation. In drought Research priorities for dryland tropics (eds F R et al) ICRISAT, 1988. 179-211.
 [10] Bolanos J, et al. Eight cycles of selection for drought tolerance in tropical maize. Z. Response in yield, biomass and radiation. Field Crop Res., 1993, 31 (3-4): 233-252.
 [11] Fisher R S, et al. Selection for improvement in maize yield under moisture deficit. Field Crop Res., 1989, 22(4): 227-243.
 [12] 王泽立. 玉米耐旱性状遗传及对干旱的反应[M]. 山东省节水农业研究汇编, 1995, 94-99.
 [13] 朱志华,等. 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.
 [14] Passioura J B, Roots and drought resistance[J]. Agric Water Management, 1983, 7: 265-280.
 [15] 梁银丽,陈培元. 旱地小麦的特征特性[A]. 见山仑、陈培元. 旱地农业生态基础[C]. 北京:科学出版社, 1998. 259-266.
 [16] Fischer K S, et al. Selection for improvement in maize yield under moisture deficit. Field Crop Res., 1989, 22 (4): 227-243.
 [17] 裴英杰,等. 用于玉米抗旱性鉴定的生理生化指标[J]. 华北农学报, 1992, 7 (1): 31-35.
 [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] 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.
 [20] 张宝石,徐世昌,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): 19-22.
 [21] 张荣芝. 旱地小麦抗旱性形态特征及生理特性的初步研究[J]. 河北农业大学学报, 1991, 14(2): 10-14.
 [22] 张海明,王茅雁,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.
 [23] 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.
 [24] 王畅,林秋萍,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).
 [25] 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.
 [26] 王金胜,等. 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.
 [27] 鲍巨松,杨成书,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.
 [28] 王邦锡,黄文常,等. 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.
 [29] 关义新,戴俊英,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.
 [30] Sincer T N. Changes in pralinc contraction exit plant tissues[J]. Austr

- Biol Sci., 1973, 26(1).
- [31] Zhang J, Davis W J. Does ABA in the xylem control the rate of leaf growth in soil -dries maize and sunflower plants [J]. Journal of Experimental Botany, 1990, 41(230): 1125-1132.
- [32] 王学臣,等.根芽交换对干旱的反应[J].植物生理学通讯,1992, 28(6).
- [33] 贾文锁,等.水分胁迫条件下 ABA 在玉米根芽间的运输及分配 [J].植物生理学报,1996,22(4).
- [34] Liang J, Zhang J, Nong M H. Can stomatal closure caused by xylem ABA explain the inhibition of leaf photosynthesis under soil dry [J]. Photoan Res., 1997, 51: 149-159.
- [35] 周 昕.玉米叶片 ABA 合成的遗传特征对快速干旱胁迫及田间条件的反应[J].国外农学-杂粮作物,1993,(4):12-14.
- [36] 魏良明,贾了然,等.玉米抗旱生理生化研究进展[J].干旱地区农业研究,1997,15(4).
- [37] 李 霞,李元萌,等.水分胁迫对抗旱性不同的小麦品种叶片蛋白影响的比较[J].华北农学报,1993,8(4).
- [38] 丁 雪,等.干旱胁迫下 ABA 对气孔运动的作用机制[J].干旱地区农业研究,1993,11(2).
- [39] 陈 军,戴俊英.干旱对不同耐性玉米品种光合作用及产量影响[J].作物学报,1996,22(6):757-762.
- [40] 李秧秧,等.快速干旱下钾对玉米叶片光合作用的影响[J].西北农业学报,1993,2(3).
- [41] 张敬贤,等.玉米细胞保护酶活性对苗期干旱的反应[J].华北农学报,1990,5(增刊):19-23.
- [42] 王振镒,等.水分胁迫对玉米 SOD 和 POD 活力及同工酶的影响 [J].西北农业大学学报,1989,17(1):48-49.
- [43] Edmeades G O, et al. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population, Crop Sci., 1993, 33(5): 1024-1035.
- [44] 王茅雁,等.水分胁迫对玉米保护酶活性及膜系统结构的影响 [J].华北农学报,1995,10(2).
- [45] 韩建民,等.渗透胁迫对玉米幼苗不同叶片、叶位水分状况及 SOD、POD 活性的影响[J].华北农学报,1995,10(1).
- [46] 宋凤斌,等.干旱胁迫对玉米雌穗生长及产量的影响[J].吉林农业大学学报,2000,22(1).
- [47] 宋凤斌,等.水分胁迫对玉米花粉活力和花丝营养的影响[J].作物学报,1998,24(3).
- [48] Herrero M P, Johnson R R. Drought stress and its effect on maize reproductive system. Crop Sci., 1981, 21: 105-110.
- [49] 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. Mayolica, 1981, 26: 19-38.
- [50] 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: 575-585.
- [51] Duplesiss P P, Dijkuius F J. The influence of time lag between pollen-shedding and silking on the field of maize. South African Journal of Agricultural Science, 1967, 10: 667-474.
- [52] Bolanos J, Edmeades G. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought to tolerance in tropical maize. Field Crop Res., 1996, 48: 65-80.
- [53] Herrero M P, et al. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. Crop Sci., 1981, 21 (1): 105-110.
- [54] Grant R F, et al. Water deficit timing effects on yield component in maize. Agro. J., 1989, 81 (1): 61-65.
- [55] 于久江.玉米不同基因型对耐旱性鉴定的反应[J].国外农学-杂粮作物,1987,(2).
- [56] 谢勤成.玉米某些干旱适应性状的遗传 I.产量、开花及每株果穗数的相互关系[J].国外作物育种,1993,(3):28-29.
- [57] Howard Thomas, et al. Crops that stay green. AM Biol., 1993, (123): 193-219.
- [58] Andrew R, Borrel l, et al. Does maintaining green leaf area in sorghum improved yield under drought? II. Dry Matter Production and Yield Crop Sci., 2000, (40): 1037-1048.
- [59] 兰巨生,等.作物抗旱指数的概念和统计方法[J].华北农学报,1990,5(2):20-25.
- [60] Fisher R A, Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars I. Grain yield responses[J]. Aust. J. Agric. Re: 1978, 29: 897-902.
- [61] Finlay K W, et al. The analysis of adaptation in plant breeding programme. Aust. J. Agric. Res., 1963, (14): 742-757.
- [62] Eberhart S A, et al. Stability parameters for comparing varieties. Crop Sci., 1966, (6): 36-40.
- [63] Blum A. Plant breeding for stress environment[M]. CRC Press, 1988. 43-77.
- [64] 张凤路.谈第二类性状在玉米抗逆筛选中的作用[J].作物杂志,2001,(2):40-41.