

옥수수 한발 내성에 관한 연구 현황

김경희* · 문준철** · 김재윤*** · 김호철* · 신승호* · 송기태* · 이병무*[†]

*동국대학교 생명과학과, **강원대학교 농업생명과학연구원, ***고려대학교 생명과학대학 생명공학부

Research Status for Drought Tolerance in Maize

Kyung-Hee Kim*, Jun-Cheol Moon**, Jae-Yoon Kim***, Hyo-Chul Kim*, Seung-Ho Shin*,
Ki-Tae Song*, and Byung-Moo Lee*[†]

*Department of Life Science, Dongguk University-Seoul, Seoul, 04620, Korea

**Agriculture and Life Sciences Research Institute, Kangwon National University, Chuncheon, 24341, Korea

***College of Life Science and Biotechnology, Korea University, Anam-dong, Seongbuk-gu, Seoul, 02841, Korea

ABSTRACT Drought stress has detrimental effects on the seedling development, vegetative/ reproductive growth, photosynthesis, root proliferation, anthesis, anthesis-silking interval (ASI), pollination and grain yield in maize. Typically, two weeks before silking through pollination are an important time in maize life. Here we reviewed the effects of drought stress on growth, physiological/ molecular researches for drought tolerance, and breeding to genomics in maize. Drought stress during kernel development increases leaf dying and lodging, decreases grain filling period and grain yield. Physiological factors of drought stress/ effects are water content, water deficits, and water potential. Nowadays molecular marker assisted breeding method is becoming increasingly useful in the improvement of new germplasm with drought stress tolerance.

Keywords : maize, drought tolerance, drought stress, anthesis-silking interval (ASI), molecular marker

옥수수(*Zea mays* L.)는 일반적으로 생육기간 동안 따뜻한 온도 및 기후 조건을 필요로 하는 식량작물이다. 옥수수는 식량과 사료용 외에도 각종 산업 및 공업용, 특히 바이오 에너지의 원료로서 많이 이용되고 있다(Chen *et al.*, 2013; Vohra *et al.*, 2014). 하지만 최근 지구온난화와 슈퍼 엘니노로 인한 기온 상승 및 급격한 기후 변화로 작물 생육에 재해 및 피해가 지구촌 곳곳에서 발생되고 있으며, 최근 지속되는 가뭄에 우리나라에서도 논 물 마름 현상, 작물 시듦, 생육저조 현상 등의 피해가 발생하고 있다. 기상이변 중 폭염과 가뭄은 심각한 한발 피해로

이어져 특히 옥수수의 생육을 저해하며, 수량 또한 현저히 감소시킨다.

한발은 장기간에 심한 강수량 부족으로 인하여 발생하는 기상재해로서, 비가 적게 내리거나 강한 햇볕이 계속되면 물의 균형이 깨지면서 물 부족 현상이 나타난다. 특히 옥수수는 키가 크고 잎이 넓은 작물로서 유묘기에 극심한 한발 스트레스를 받으면 잎말림 현상이 나타나 생육이 저조하며 (Song *et al.*, 2015), 생육기간 중 개화기 전후로 물 부족 현상은 수량에 큰 영향을 미치므로 가뭄이 들면 물을 대주어야 한다. 또한 수정 후 등숙 기간에 한발피해가 발생하면 옥수수 종실이 작고 수량이 현저히 감소하여 상품가치 하락으로 출하가 어렵게 된다. 하지만 토양이 과습 상태로 오랫동안 유지되면 습해를 받아 내부의 산소부족이 발생하여 뿌리가 썩게 될 수 있으므로, 장마철에는 배수관리에 신경을 써야 한다.

옥수수는 수분 부족으로 한발 스트레스를 받으면 유묘기 형성, 초기영양생장, 광합성능력, 생식생장, 유수형성, 수정, 종실 형성 및 수량 등에 상당한 영향을 미치게 된다(Aslam *et al.*, 2013). 옥수수 잎 발달이 저해되면 잎 면적이 감소하여 광합성 효율이 떨어지며, 유수형성기 이후에 한발 스트레스를 받으면 암이삭이 수꽃보다 늦게 발달하여 수분이 어려워 불임이삭이 발생한다. 또한 한발 스트레스로 인한 고온현상은 수꽃의 개화 유도를 방해하며, 꽃가루 발달을 저해하는 요인으로 나타날 수 있다(Herrero and Johnson, 1981).

일반적으로 옥수수 한발 내성에 관한 주요 관심은 anthesis-silking interval (ASI)과 종실 성숙에 집중되고 있으며, 특히 ASI는 전통적으로 한발과 연관된 지표로서 옥수수 연구자들에

[†]Corresponding author: (Phone) +82-31-961-5130 (E-mail) bmlee@dongguk.edu

<Received October 15, 2015; Revised November 5, 2015; Accepted November 11, 2015>

의해 사용되었다(Bolaños and Edmeades, 1996). ASI는 주로 수꽃과 암꽃의 개화기 차이를 나타내며, 특히 한발 스트레스 환경에서는 수꽃과 암꽃의 개화기가 정상환경 보다는 차이가 벌어지는 것으로 나타난다(NeSmith and Ritchie, 1992). 이러한 한발 스트레스를 줄이기 위해서 관개가 가장 효과적인 방법이지만, 한정된 물 자원과 비용 등에 대한 문제로 가뭄에 대한 충분한 관개가 쉽지 않다. 토양 수분 부족은 영양생장기와 수량관계에 상당히 영향을 미치는 것으로 나타났으며, 특히 수꽃의 발달 시기와 옥수수 형성 단계에서 수분 부족은 건물중 감소와 수량감소로 나타났다(Cakir, 2004). 최근에는 한발 피해를 줄이기 위해서 다양한 생장조절제를 이용한 처리 효과(Saruhan *et al.*, 2012; Zamaninejad *et al.*, 2013; Seo *et al.*, 2014), 고온 스트레스에서 포스파티드산(phosphatidic acid)의 발현양 연구(Chen *et al.*, 2010), 한발 저항성 및 감수성을 가진 옥수수에서 한발 처리를 통한 옥수수일 대사산물 비교 및 한발 반응연구(Barnaby *et al.*, 2013) 등이 있다.

한발에 대한 내성은 다양한 유전자가 연관되는 복잡한 특징을 가지고 있으며, 이러한 유전자원의 다양성과 계통 간의 유연관계는 유전체의 발달로 인하여 신종 품종 개발에 이용될 수 있다(Lee and Tracy, 2009). 유전체 기술은 한발 저항성 옥수수 육종과 선발에 이용할 수 있으며, 또한 분자 마커 및 형질전환 기술을 작물 육종에 적용하여 원하는 개체 선발이 가능하게 되었다(Cattivelli *et al.*, 2008; Langridge and Reynolds, 2015).

과거에는 표현형을 이용한 표지 인자를 통하여 선발하였으나, 현재는 DNA를 이용한 분자 마커 시스템이 활성화되면서 정밀한 유전자 지도와 분자 마커가 유전적 연관 등에 대한 연구가 활발하게 진행되고 있다.

본 논문에서는 가뭄 및 수분 부족으로 인하여 발생하는 옥수수 한발 관련 연구에 대하여 알아보고, 또한 한발에 대한 생리적 및 분자적 접근분석과 유전체 기술을 활용한 옥수수 연구 현황에 대한 정보를 제공하고자 한다.

한발이 옥수수 생육에 미치는 영향

옥수수는 다른 작물들과 달리 전 생육기간 동안 비교적 많은 양의 물을 필요로 하며, 토양수분이 부족할 경우에는 생육저조 및 수량에 큰 영향을 미친다. 옥수수는 생육초기에 극심한 수분 스트레스를 받으면 잎말림이 진행되어 생장이 지연되거나 억제되며, 수량감소의 원인이 되기도 한다. 특히 수꽃이 나오는 시기(tasseling)와 수정(pollination)이후 유숙기(milk stage)에 수분 스트레스를 받으면 잎 시듦 및 말림이 증가되고, 도복이 증가하여 수량 저조로 이어진다(Table 1, Rhoads and Bennett, 1990; Shaw, 1988).

영양생장 생육단계 중에서 V8~V16 (잎이 모두 나오고, tasseling 이 시작하는 단계: 식물 발생 후 4주에서 66일 사이)은 이삭 사이즈(ear size)와 알갱이 수를 결정하는 단계이다. 특히 이삭 사이즈는 V8~V14 단계에서 결정되는데, 이 시기에 한발 스트

Table 1. Estimated corn evapotranspiration and yield loss per stress day during various stages of growth.

Growth stage	Days after emergence	Evapotranspiration		Percent yield loss per day of stress (min-avg-max)
		mm. per day	Inches per day	%
Seedling to 4 leaf (V5)	14	1.52	0.06	---
4 leaf to 8 leaf (V8)	28	2.54	0.10	---
8 leaf to 12 leaf (V12)	42	4.57	0.18	---
12 leaf to 16 leaf (V16)	55	5.33	0.21	2.1 - 3.0 - 3.7
16 leaf to tasseling (VT)	55-65	8.38	0.33	2.5 - 3.2 - 4.0
Pollination (R1)	55-65	8.38	0.33	3.0 - 6.8 - 8.0
Blister (R2)	77	8.38	0.33	3.0 - 4.2 - 6.0
Milk (R3)	85	6.60	0.26	3.0 - 4.2 - 5.8
Dough (R4)	91	6.60	0.26	3.0 - 4.0 - 5.0
Dent (R5)	101	6.60	0.26	2.5 - 3.0 - 4.0
Maturity (R6)	115-120	5.84	0.23	0.0

Source: Rhoads and Bennett (1990) and Shaw (1988). Vegetative stages: V5; fifth leaf (14 days), V8; eighth leaf (28 days), V12; twelfth leaf (42 days), V16; sixteenth leaf (55 days), VT; tasseling (55~65 days). Reproductive stages: R1; silking (55~65 days), R2; blister (77 days), R3; milk (85 days), R4; dough (91 days), R5; dent (101 days), R6; physiological maturity (115~120 days).

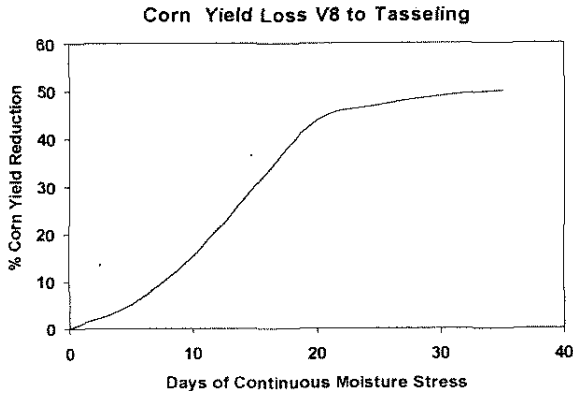


Fig. 1. Corn yield loss due to moisture stress from V8 to tasseling. Figure based on Heiniger (2000).

레스를 받으면 이삭 사이즈와 수량이 감소하게 되며, 잠재적으로 수량은 10~30% 정도 줄어들 수 있다(Heiniger, 2000). 그리고 V14-tasseling 단계는 수정이 될 수 있는 알갱이 수를 결정하는 시기이며, 이 때 한발 스트레스를 받으면 옥수수 수량은 최소 10%, 최대 50%까지 감소할 수 있다(Fig. 1, Heiniger, 2000). Fig. 1은 영양생장 V8~V16 (tasseling) 시기 동안에 수분 스트레스(한발 기간)와 잠재적 옥수수 수량 손실의 관계를 보여준다. Tasseling 단계는 한발에 민감한 시기이며(Westgate and Grant, 1989), tasseling 이전에 수분 스트레스를 받으면 tasseling과 silking의 발생이 2주 이상 지연되고, 90% 이상의 수량이 감소된다(NeSmith and Ritchie, 1992).

Udomprasert *et al.* (2005)은 tasseling 초기단계에 수분 스트레스를 받으면 ASI가 2~3일 증가하였고, 반면 개화기(anthesis) 단계에 수분이 부족하면 ASI는 0.75~1.25일 증가하였다. 결론적으로 수분이 부족하면 ASI는 증가하고, 이삭 둘레, silk 성장, 종자 무게, 곡실 수량, 수확 지수 등은 감소하는 것으로 나타났다.

생식생장 기간에 한발 스트레스로 인한 수량 손실을 살펴 보면, 개화 및 수정 단계에서 피해를 받을 때 출사기(silking)가 늦고, 옥수수 수염 길이가 줄어들고, 수정 후 배 발생이 억제된다(Westgate and Boyer, 1985; Lu *et al.*, 2011). 특히 수정을 하는 이 시기에 수분 스트레스를 받으면 화분(꽃가루) 방출과 옥수수 수염의 동시 발생이 억제 및 방해를 받아 옥수수 수량은 3~8% 감소한다(Table 1). 또한 등숙 기간에 한발 스트레스는 낱알 무게에 영향을 미친다. 이것은 수분 스트레스로 인하여 잎이 시들거나 죽어가고, 등숙 기간이 짧아지고, 도복이 증가하여 수량이 감소하기 때문이다. 결국 등숙기 동안에 수분 스트레스를 받으면 하루 수량 감소율이 3.0~5.8% 감소하며, 이 기간에 극심한 수분 스트레스를 받으면 옥수수 수량은

20~30%까지 감소 할 수 있다.

또한 옥수수 뿌리는 여러 가지 환경에서 중요한 구성요소로 작용하고 있는데, 식물이 물과 미네랄 등을 흡수할 수 있도록 도와 주며, 각 생장 및 생육 단계 중에서 유묘기의 뿌리는 한발 내성과 중요한 요소로 작용한다(Weerathaworn *et al.*, 1992). Morizet *et al.* (1983)은 수분 스트레스가 옥수수 뿌리 생장에 영향을 미치며, 특히 뿌리의 무게가 잎의 무게보다 더 증가하였음을 알아냈다. 뿐만 아니라 옥수수의 영양생장과 뿌리 생장 단계에서 한발 스트레스는 잎과 뿌리의 생장을 감소시키는 것으로 확인하였다(Ramadan *et al.*, 1985).

한발 관련 생리적 및 분자적 연구

Aslam *et al.* (2006)은 옥수수의 발아와 생육초기 단계에서 수분 스트레스의 저항성 평가를 위하여 relative cell membrane injury (RCI %age)와 stomatal conductance를 측정하였으며, 이들의 두 가지 지표는 내건성을 위한 선발기준으로 활용할 수 있는 것을 알아냈다. 한발에 영향을 주는 생리적으로 관련된 요인은 식물 조직의 수분 함량과 수분 포텐셜이다(Jones, 2007). Table 2는 수분 부족 및 한발 조건에 관련된 생리적 특성들을 다양한 범위로 보여주고 있으며, 모든 한발 환경조건에서는 수량과 매우 연관되어 있는 것을 알 수 있다(Cattivelli *et al.*, 2008).

수분부족은 광합성에 영향을 미쳐 식물생육과 수량에 영향을 주며(Schussler and Westgate, 1991), 특히유묘기 단계에서는 시들음, 발육 방해, 출엽 지연, 잎면적 감소 등의 원인이 된다(Abrecht and Carberry, 1993). 옥수수는 개화기 화분방출과 옥수수 수염 발생이 서로 밀접하게 연관되어 있기 때문에 이 시기에 수량의 정도가 결정되어지며, 최종 수량과 ASI 간격의 정도 사이에는 긴밀한 관계가 성립된다. 따라서 개화기에 한발 스트레스는 옥수수 수염의 발생을 늦춰주는 원인이 된다(Bolaños and Edmeades, 1993; Ribaut *et al.*, 1996). 많은 연구자들이 한발 내성 품종을 확인하기 위하여 CMMYT에서 제시된 방법을 이용하여 선발지표로 활용하고 있다. Bänziger *et al.* (2000)은 옥수수 한발 내성 선발을 효율적으로 돕기 위하여 다양한 이차 형질들을 제시하였다(Table 3).

Obeng-Bio *et al.* (2011)은 잎 상대 수분함량, 잎말림, 잎노화, ASI, 옥수수 이삭수, 수량 등의 이차 형질을 이용하여 한발 내성 옥수수 품종의 선발을 위한 효과적인 지표를 확인하였다. Song *et al.* (2015)은 옥수수 유묘기에서 수분 스트레스에 따른 잎말림을 측정하여 한발 내성 평가 및 선발을 위한 지표를 확인하였으며, 결과적으로 두 번째와 세 번째 잎의 잎말림 평균이 2.5 이하를 보이는 품종은 유묘기에 한발 내성이 강한 것으로 보였다. 이 밖에 한발 내성에 대한 간접적인 선발 지표로

Table 2. Physiological traits relevant for response to drought conditions.

Plant traits	Effects relevant for yield	Modulation under stress	References
Stomatal conductance/ leaf temperature	More/less rapid water consumption. Leaf temperature reflects the evaporation and hence is a function of stomatal conductance	Stomatal resistance increases under stress	Jones 1999, Lawlor and Cornic 2002
Photosynthetic capacity	Modulation of concentration of Calvin cycle enzymes and elements of the light reactions	Reduction under stress	Lawlor and Cornic 2002
Timing of phenological phases	Early/late flowering. Maturity and growth duration, synchrony of silk emergence and anthesis, reduced grain number	Wheat and barley advanced flowering, rice delayed, maize asynchrony	Slafer <i>et al.</i> , 2005, Richards 2006
Anthesis-silking interval (ASI) in maize	ASI is negatively associated with yield in drought conditions	Drought stress at flowering causes a delay in silk emergence relative to anthesis	Bolaños and Edmeades 1993, Edmeades <i>et al.</i> , 2000
Starch availability during ovary/embryo development	A reduced starch availability leads to abortion, reduced grain number	Inhibition of photosynthetic activity reduces starch availability	Boyer and Westgate 2004
Partitioning and stem reserve utilization	Lower/higher remobilization of reserves from stems for grain-filling, effecting kernel weight	Compensation of reduced current leaf photosynthesis by increased remobilization	Blum 1988, Slafer <i>et al.</i> , 2005
Stay green	Delayed senescence		Rajcan and Tollenaar 1999
Single plant leaf area	Plant size and related productivity	Reduced under stress (wilting, senescence, abscission)	Walter and Shurr 2005
Rooting depth	Higher/lower tapping of soil water resources	Reduced total mass but increased root/shoot ratio, growth into wet soil layers, regrowth on stress release	Hoad <i>et al.</i> , 2001, Sharp <i>et al.</i> , 2004
Cuticular resistance and surface roughness	Higher or lower water loss, modification of boundary layer and reflectance		Kerstiens 1996
Photosynthetic pathway	C ₃ /C ₄ /CAM, higher WUE and greater heat tolerance of C ₄ and CAM		Cushman 2001
Osmotic adjustment	Accumulation of solutes: ions, sugars, poly-sugars, amino acids, glycinebetaine	Slow response to water potential	Serraj and Sinclair 2002
Membrane composition	Increased membrane stability and changes in aquaporine function	Regulation in response to water potential changes	Tyerman <i>et al.</i> , 2002
Antioxidative defense	Protection against active oxygen species	Acclimation of defence systems	Reddy <i>et al.</i> , 2004
Accumulation of stress-related proteins	Involved in the protection of cellular structure and protein activities	Accumulated under stress	Ramanjulu and Bartels 2002 Cattivelli <i>et al.</i> , 2002

Source: Cattivelli *et al.* (2008)

서, antioxidant system (Li *et al.*, 1998; Chugh *et al.*, 2011), salicylic acid / abscisic (Saruhan *et al.*, 2012; Seo *et al.*, 2014), polyethylene glycol (PEG) (Khodarahmpour, 2011), oxidase oxalate activity / root elongation (Voothuluru *et al.*, 2013), phosphatidic acid (Chen *et al.*, 2010), potassium

(Aslam *et al.*, 2013) 등을 이용하여 다양한 선발 지표들을 제시하고 있다. 최근에는 옥수수 뿌리에 한발 스트레스를 받을 때 phytoalexin 물질이 유발되며, 이 물질은 한발과 관련 있다고 보고하였다(Vaughan *et al.*, 2015). Phytoalexin은 외부 독성에 대해 식물조직이 생산하는 독성 저항물질 및 항생물질로

Table 3. Secondary traits to identify drought tolerance.

Secondary traits	Measurement
Grain yield	Shelled, adjusted for grain moisture.
Ears per plant	Count the number of ears with at least one fully developed grain and divide by the number of harvested plants.
Anthesis-silking interval (ASI)	Determine the number of days from sowing until 50% of the plants have extruded anthers (anthesis date, AD), and the number of days from sowing until 50% of the plants show silks (silking date, SD); calculate: ASI=SD-AD.
Leaf senescence	Score on a scale from 0 to 10, dividing the percentage of estimated total leaf area that is dead by 10. 1=10% dead leaf area, 2=20% dead leaf area, 3=30% dead leaf area, 4=40% dead leaf area, 5=50% dead leaf area, 6=60% dead leaf area, 7=70% dead leaf area, 8=80% dead leaf area, 9=90% dead leaf area, 10=100% dead leaf area
Tassel size	Score on a scale from 1 (few branches, small tassel) to 5 (many branches, large tassel).
Leaf rolling	Score plots on a scale from 1 to 5. 1=unrolled, turgid, 2=leaf rim starts to roll, 3=leaf has a the shape of a V 4=rolled leaf rim covers part of leaf blade, 5=leaf is rolled like an onion

Source: Bänziger *et al.* 2000.

서, 옥수수 뿌리에서 한발상태가 계속 유지되는 동안 zealexins 와 kauralexins 물질의 양이 계속해서 증가하였으며, 이 물질들의 축적은 한발 내성과 관련 있는 것으로 밝혀냈다. 이러한 지표들은 이차 특성들과 비교했을 때, 연구자들이 많은 시간과 노동력이 필요하지 않아 한발 내성 평가에 많이 활용되고 있는 추세다.

유전체를 활용한 옥수수 한발 내성 연구

1980년대에는 DNA를 기본으로 한 분자 마커가 옥수수 육종을 향상시킬 수 있는 가능성을 확인하였으며(Helentjaris *et al.*, 1985; Paterson *et al.*, 1988), Botstein *et al.* (1980)에 의해 restriction fragment length polymorphisms (RFLPs)이 확인되어 일반적으로 분자 육종이라는 새로운 연구 분야를 발달시켰으며, 양적 형질을 위한 유전적 획득을 향상시키는데 이용하였다. 1990년대에는 양적 형질의 향상을 위해 marker assisted selection (MAS)을 이용한 연구가 시작되었으며, 이것은 표현형 및 유전형 정보를 합친 선발 방법으로서 엘리트 육종 집단에서 평균 성능을 증가시켰다(Lande and Thompson, 1990). 또한 Marker assisted breeding 프로그램은 전통적인 육종 프로그램과 비교하여 데이터와 분석의 양이 약 7배나 증가하였으며, 육종가들은 marker assisted recurrent selection (MARS)을 이용하여 일년에 한 두 번 실시했던 기존의 육종 방법보다 세네 번 정도 육종 선발을 결정할 수 있게 되었다(Eathington *et al.*, 2007). 이렇게 발전한 유전적 개량으로는 recombinant DNA technology, genomics, bioinformatics 등이 있으며, 이

것을 이용하여 작물의 품종 선별 및 육종에 다양하게 이용되고 있다.

한발 스트레스는 옥수수 육종 및 생산에 큰 영향을 미치는 스트레스 조건이다. 또한 기후온난화와 강수량이 불규칙해지면서 전세세계는 점차 한발에 견딜 수 있는 옥수수가 필요하게 되었다. 특히 영양 성장 기간에는 수분 스트레스에 민감한데, 이 시기에 수량이 결정되기 때문이다. 이와 같이 수량 관련 형질로 옥수수 QTL 연구가 시작 되었으며, 농업적으로 필요한 다양한 형질에 대한 분자 마커를 개발하였다(Stuber *et al.*, 1987). 분자 마커는 수량, 환경 스트레스, 병충해, 고온 및 한발 내성 등 다양한 형질에 연관된 유전적 정보를 관찰할 수 있으며, 특히 개체들 사이의 유전적 연관성을 추정할 수 있다 (maizeGDB, <http://www.maizegdb.org/assembly/>). 또한 QTL의 유전적 비교분석을 통하여 특정 형질에 연관된 유전자의 수, 염색체 상의 위치, 상위작용, 그리고 각 유전자의 영향력 등의 다양한 정보를 GRAMENE 웹사이트(<http://www.gramene.org/qlt/>)에서 확인 할 수 있다. QTL 분석을 이용한 한발 내성에 대한 유전적 분석은 1995년에 시작되었으며(Lebreton *et al.*, 1995), 이후 분자 마커를 이용하여 스트레스와 비 스트레스에 관여하는 유전체를 발굴하여 연구 목적에 맞는 집단을 찾을 수 있게 되었다. 또한 옥수수의 비 생물학적 환경스트레스 내성과 관련된 유전자 및 QTL 데이터를 Plantstress 웹사이트 (<http://www.plantstress.com/biotech/index.asp?Flag=1>)를 통하여 검색할 수 있으며, 이 사이트에서 수집된 데이터를 기반으로 하여 옥수수 한발 스트레스에 연관된 QTL 데이터 및 자

Table 4. Summary of QTLs identified for drought tolerance-related traits in maize.

Specific root and shoot responses under drought				
Trait	Population	Type	QTL	Reference
Leaf elongation rate in correspondence with ASI	Ac7643 and Ac7729/TZSR	RIL	5	Welcker <i>et al.</i> , 2007
Leaf elongation under stress in several populations	Several		19	Welcker <i>et al.</i> , 2011
Leaf temperature and seedling DM under drought stress	Zong3 x 87-1	RIL	9	Liu <i>et al.</i> , 2011
Roots traits and yield	Lo964 x Lo1016	F ₃	<11	Tuberosa <i>et al.</i> , 2002
Roots traits and yield	Lo964 x Lo1016	NIL	1	Landi <i>et al.</i> , 2010
Various root traits	3 populations	RIL	15	Burton <i>et al.</i> , 2014
Seedling root traits in PEG solution	Ac7643 x Ac7729/TZSRW	RIL	13	Ruta <i>et al.</i> , 2010
Seedling survival	BC inbred lines of 11 crosses	BC ₂ F ₂	7	Hao <i>et al.</i> , 2009
Various shoot & root traits	Tropical population	RIL	30	Messmer <i>et al.</i> , 2011
Whole plant and crop drought resistance				
Adaptive and constitutive traits	12 populatios x 22 locations		Many	Hao <i>et al.</i> , 2010
Flowering parameters under drought, ASI	Ac7643S5 X Ac7729/TZSRWS5	F ₂	7	Ribaut <i>et al.</i> , 1996
Plant height, ear number, days to silking, yield	SD34 X SD35	F ₃	5	Agrama and Moussa 1996
QTL × environment interaction		F ₂ -F ₃ -		Vargas <i>et al.</i> , 2006
Yield and ASI under field drought	X178 × B73	F ₂ -F ₃ -	2 clusters (45 & 60 QTLs)	Hao <i>et al.</i> , 2008
Grain yield and ASI over locations	3 populations		83 & 62	Almeida <i>et al.</i> , 2013
Grain yield and components	350 crosses		Many	Xue <i>et al.</i> , 2013
Hormonal responses under drought				
Leaf ABA concentration	Os420 X IABO78	F ₃	16	Tuberosa <i>et al.</i> , 1998
Leaf ABA concentration, yield	Os420 X IABO78	F ₄	17	Sanguineti <i>et al.</i> , 1999
Water-use and photosynthetic activity under drought				
Adventitious root formation under waterlogging	B64 × teosinte	F ₂	2	Mano <i>et al.</i> , 2005
Vacuolar invertase activity	F2 X Io	RIL	18	Pelleschi <i>et al.</i> , 1999

Source: Kim *et al.* 2014.

료를 Table 4에서 확인할 수 있다.

QTL은 양적 형질에 연관되어 개념적으로 한 개의 형질에 영향을 미치는 연관(linkage)된 유전자 집단이다. Sari-Gorla *et al.* (1999)은 옥수수 한발 내성 평가를 위하여 male flowering time (MFT), female flowering time (FFT), ASI, plant height (PH) 및 분자 마커 사이에서의 유전적 연관을 분석하였으며, MFT와 PH에서는 대부분의 QTL이 같은 염색체 상에서 발견

되었다. 그에 반해 FFT와 ASI는 한발 스트레스뿐만 아니라 정상 조건에서도 다양한 QTL이 연관지도에서 발견되었다. Ribaut *et al.* (1996)은 열대 옥수수를 이용하여 한발 상태에서 flowering parameter와 ASI의 관계를 QTL로 확인하였으며, 수분 스트레스 조건에서 male flowering (MFLW)와 female flowering (FFLW)은 4개의 QTL, ASI와 MFLW은 1개의 QTL, 그리고 ASI와 FFLW는 4개의 QTL이 공통적으로 나타났다. 한편 한

Table 5. Drought tolerance crops approved for cultivation.

Crop	Developer	Approved for cultivation	Date of approval	Gene	Function
Sugarcane	PT Perkebunan Nusantara XI	Indonesia	2013	EcBetA, Rm BetA	Osmoprotection, Glycine betaine production
Maize	Monsanto	Canada	2010	Cold shock protein B	Preserves RNA stability and translation
		Japan	2012		
		USA	2011		

Source: Langridge and Reynolds (2015) (information from ISAAA)

발 조건에서 잘 견디는 옥수수를 개발하기 위하여 ASI 기간을 단축 시키는 것은 효율적인 육종 선발 방법이다(Xiao *et al.*, 2004). 이 연구팀은 한발 스트레스를 받은 옥수수에서 flowering time QTL을 확인하기 위하여 simple sequence repeat (SSR) 마커를 이용하였으며, 결론적으로 한발 상태에서 MET는 9개, FFT는 6개, 그리고 ASI는 6개의 QTL이 확인되었다. 또한 한발 조건에서 한발 내성과 수량요소 관계를 QTL로 분석을 한 결과, 곡실 수량은 1개, 백립중은 5개, 이삭(ear) 당 낱알 수는 2개, 이삭당 옥수수속(cob) 무게는 6개, 이삭당 낱알 무게는 1개, 이삭무게는 3개, 한 개체당 이삭수는 2개 등의 QTL이 발견되었다(Xiao *et al.*, 2005). Gemenet *et al.*(2010)은 한발 감수성 품종(KCB)과 한발 내성 품종(GBK032357)을 교배하여 203개의 F₂ 집단을 선발하였으며, F₂ 집단의 short ASI(한발 내성)와 long ASI(한발 감수성)를 확인하기 위하여 bulked segregant analysis (BSA)으로부터 ASI와 연관된 SSR 마커를 선발하였다. 결과적으로 ASI에 관련된 4개의 마커는 *p-umc2189*, *p-umc1542*, *p-bnlg1179*, *p-bnlg1014* 등을 확인하였으며, QTL 분석을 통하여 *p-umc2189*와 *p-bnlg1014*는 FFT와 연관이 있으며, *p-umc1542*와 *p-bnlg1179*는 kernel number (KN)와 grain yield (GY)에 연관되어 있음을 확인하였다. 또한 한발 내성 형질을 가진 이 마커들은 엘리트 품종에 적용할 수 있는 MAS 개발에 유용하게 이용할 수 있다고 보고하였다.

과거에는 수분 부족 상태(수분 스트레스)에서 옥수수 잎과 뿌리의 전사 변화를 설명하기 위해서 microarray chip hybridization 방법을 주로 사용하였으며(Zheng *et al.*, 2004; Poroyko *et al.*, 2007; Spollen *et al.*, 2008), 최근에는 next-generation sequencing이 발달하여 RNA sequencing (RNA-Seq)을 이용한 양적 유전자의 발현을 분석하고 있다(Metzker, 2010). Opitz *et al.* (2014)은 low water potential에서 유묘기 옥수수 주근의 transcriptional response (전사반응)를 RNA-Seq을 이용하여 확인하였다. 단기 수분 스트레스(6 h)에서 약한 수분 부족 (-0.2 MPa)과 극심한 수분 부족(-0.8 MPa)은 각각 249와 3,000개의 유전자가 발현하였으며, 장기 수분 스트레스(24 h)

에서는 7,267(-0.2 MPa)과 12,838(-0.8 Mpa)개의 유전자가 단기 수분 스트레스에서 반응한 유전자의 80% 이상을 포함하였다. 한편 한발 내성을 위한 옥수수 phenotyping은 비용이 들거나 시간이 많이 소요된다. Ziyomo and Bernardo (2013)는 한발 조건에 있는 옥수수에서 수량과 이차 특성을 위하여 유전력, 유전분산, 유전상관 등을 밝혀냈고, 옥수수 한발 내성에 대하여 이차 특성과 Genomewide selection을 통하여 간접적인 선발의 효율성을 알아냈다. 결과적으로 한발 내성 선발을 위하여 phenotyping 보다는 마커를 기초로 한 genotyping이 효율적이며 비용도 감소하였다. 또한 genomewide selection은 1년에 3세대까지 최대로 수행할 수 있게 되었다(Bernardo and Yu, 2007; Eathington *et al.*, 2007; Bernardo, 2008). 한편, 몬산토에서는 유전자 조작 기술을 이용하여 가뭄 저항성의 특성을 가진 옥수수 제품인 Genuity® DroughtGard™을 개발 및 생산하고 있으며, 단 2개의 가뭄 내성을 지닌 GM 작물이 허가되었고, 상업적으로 생산하고 있다(Langridge and Reynolds, 2015, Table 5).

Gulli *et al.*(2015)은 GM 옥수수(DKC6575, Monsanto)와 near-isogenic non-GM 옥수수(cv. Tietar)에서 한발 스트레스 반응과 유전자 발현을 비교하였으며, 한발 스트레스를 받은 두 품종 모두 순광합성량, 기공전도, 엽면증산 등 크게 감소하였다. 또한 한발 스트레스에서 229개의 유전자가 up-regulated 하였으며, Tietar 품종에서 170개, DKC6575 품종에서 9개, 그리고 두 품종 모두 공통적으로 50개의 유전자가 발현되었다.

적 요

한발은 환경 스트레스에 미치는 자연재해로서, 장기간에 걸쳐 강수량 및 수분공급이 저하되면 수분이 결핍되어 작물이 정상적인 생리활동을 할 수 없고, 생육 또한 불량하여 수량감소에 큰 영향을 미친다. 모든 작물들이 한발의 영향을 크게 받지 만 어느 생육 단계에서 한발 스트레스를 받느냐에 따라서 피해가 달라진다. 일반적으로 옥수수는 한발 스트레스를 받으면 유

모기 형성, 영양 생장, 뿌리 발달, 광합성, 개화기, ASI, 종실 형성, 수량 등에 심각한 영향을 미치게 된다. 특히 영양생장에서 생식생장으로 전환되는 단계에 한발 스트레스를 받으면 수꽃 및 화분 방출이 늦어지고, 출사기 및 옥수수 수염 발생도 늦어져 ASI가 증가하여 수정이 불가능 하거나 수정이 되더라도 배 발생 억제 및 방해를 받아 수량 감소의 큰 원인이 된다. 이러한 한발에 대한 피해를 줄이기 위해서 1980년대부터 최근까지 마커와 표현형이 연관된 유전체를 바탕으로 다량의 분자적 데이터 분석을 통한 옥수수 한발 내성 품종 선별 및 육종에 대한 많은 연구들이 진행되고 있다. 또한 최근에는 수량 등 다양한 유전자들이 관여하고 환경 스트레스에 영향을 받는 양적형질 QTL에 관한 많은 연구들이 수행되고 있으며, genomics 분야에서 신기술인 MAS를 이용하여 목표유전자 이입 및 선발을 통해 또 다른 육종 선발 도구로 활용되고 있다. 뿐만 아니라 유전자 조작기술을 이용한 한발 내성 특징을 가진 옥수수를 개발하여 제품으로 생산 및 판매되고 있다. 과거 전통적인 육종 방법은 자식계통의 표현형 분석과 특별 조합을 통한 계통으로부터 데이터를 분석하여 품종을 육성하였으나, 현재는 모든 작물의 유전체 전체를 이용한 데이터 베이스와 분자 마커 기술을 한발 내성 육종에 활용하여 다양한 연구가 이루어지고 있다. 이러한 분자적 육종 기술의 발달은 우수한 연구 결과를 도출 및 확보할 수 있으며, 옥수수 한발 내성 신품종 개발에 있어서 새로운 육종 기술로 적용할 수 있을 것이다.

사 사

본 연구는 농림축산식품부 동남아시아 적응 수출용 옥수수 품종 및 수출 촉진화 기술 개발(213001-04-3-SB920)에 의해 이루어진 것임.

본 논문은 농촌진흥청 공동연구사업(과제번호: PJ00993903)의 지원에 의해 이루어진 것임.

인용문헌(REFERENCES)

- Abrecht, D. G. and P. S. Carberry. 1993. The influence of water deficit prior to tassel initiation on maize growth, development and yield. *Field Crops Res.* 31 : 55-59.
- Agrama, H. A. S. and M. E. Moussa. 1996. Mapping QTLs in breeding for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica.* 91 : 89-97.
- Almeida, G. D., D. Makumbi, C. Magorokosho, S. Nair, A. Borem, J. Ribaut, M. Bänziger, B. M. Prasanna, J. Crossa, and R. Rabu. 2013. QTL mapping in three tropical maize populations reveals a set of constitutive and adaptive genomic regions for drought tolerance. *Theor. Appl. Genet.* 126 : 583-600.
- Aslam, M., I. A. Khan, M. Saleem, and Z. Ali. 2006. Assessment of water stress tolerance in different maize accessions at germination and early growth stage. *Pak. J. Bot.* 38(5) : 1571-1579.
- Aslam, M., M. S. I. Zamir, I. Afzal, M. Yaseen, M. Mubeen, and A. Shoaib. 2013. Drought stress, its effect on maize production and development of drought tolerance through potassium application. *Cercetări Agronomice în Moldova.* Vol. XLVI, No.2 (154) : 99-114.
- Bänziger, M., G. O. Edmeades, D. Beck, and M. Bellon. 2000. Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize. From theory to practice. *CIMMYT, Mexico*, pp. 39-42.
- Barnaby, J. Y., M. Kim, G. Bauchan, J. Bubce, V. Reddy, and R. C. Sicher. 2013. Drought responses of foliar metabolites in three maize hybrids differing in water stress tolerance. *PLoS ONE* 8(10) : e77145.
- Bernardo, R. 2008. Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Sci.* 48 : 1649-1664.
- Bernardo, R. and J. Yu. 2007. Prospects for genomewide selection for quantitative traits in maize. *Crop Sci.* 47 : 1082-1090.
- Blum, A. 1988. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica* 100 : 77-83.
- Bolaños, J. and G. O. Edmeades. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. 1. Responses in grain-yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Res.* 31 : 233-252.
- Bolaños, J. and G. O. Edmeades. 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Res.* 48(1) : 65-80.
- Botstein, D., R. L. White, M. Skolnick, and R. W. Davis. 1980. Construction of genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.* 32 : 314-331.
- Boyer, J. S. and M. E. Westgate. 2004. Grain yields with limited water. *J. Exp. Bot.* 55 : 2385-2394.
- Burton, A. L., J. M. Jahns, J. M. Foerster, C. N. Hirsch, C. R. Buell, M. T. Hanlon, S. M. Kaeppler, K. M. Brown, and J. P. Lynch. 2014. QTL mapping and phenotypic variation for root architectural traits in maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.* 127 : 2293-2311.
- Cakir, R. 2004. Effect of water at different development stages on vegetative and reproductive growth of corn. *Field Crops Research.* 89 : 1-16.
- Cattivelli, L., P. Baldi, C. Crosatti, N. Di Fonzo, P. Faccioli, m. Grossi, A. M. Mastrangelo, N. Pecchioni, and A. M. Stance. 2002. Chromosome regions and stress-related sequences involved in resistance to abiotic stress in *Triticeae*. *Plant Mol. Biol.* 48 : 649-665.
- Cattivelli, L., F. Rizza, F.-W. Badeck, E. Mazzucotelli, A. M. Mastrangelo, E. Francia, C. Mare, A. Tondelli, and A. M. Stanca. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants:

- An integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*. 105 : 1-14.
- Chen, J., W. Xu, J. J. Burke, and Z. Xin. 2010. Role of phosphatidic acid in high temperature tolerance in maize. *Crop. Sci.* 50 : 2506-2515.
- Chen, M.-H., P. Kaur, B. Dien, F. Below, M. L. Vincent, and V. Singh. 2013. Use of tropical maize for bioethanol production. *World J Microbiol Biotechnol.* 29(8) : 1509-1515.
- Chugh, V., N. Kaur, and A. K. Gupta. 2011. Evaluation of oxidative stress tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedling response to drought. *Indian J. Biochem. Biophys.* 48 : 47-53.
- Cushman, J. C. 2001. Crasulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiol.* 127 : 1439-1448.
- Eathington, S. R., T. M. Crosbie, M. D. Edwards, R. S. Reiter, and J. K. Bull. 2007. Molecular markers in a commercial breeding program. *Crop Sci.* 47(S3) : S154-S163.
- Edmeades, G. O., J. Bolaños, A. Elings, J.-M. Ribaut, M. Bänziger, and M. E. Westgate. 2000. The role and regulation of the anthesis-silking interval in maize. In: Westgate, M. E., K. J. Boote (Eds.), *Physiology and modelling kernel set in maize*. CSSA special publication No. 29. CSSA, Madison, WI, pp. 43-73.
- Gemenet, D. C., F. N. Wachira, R. S. Pathak, and S. W. Munyiri. 2010. Identification of molecular markers linked to drought tolerance using bulked segregant analysis in Kenyan maize (*Zea mays* L.) landraces. *J. Anim. Plant Sci.* 9(1) : 1122-1134.
- Gulli, M., E. Salvatori, L. Fusaro, C. Pellacani, F. Manes, and N. Marmioli. 2015. Comparison of drought stress response and gene expression between a GM maize variety and a Near-Isogenic Non-GM variety. *Plos ONE* 10(2) : e0117073.
- Hao, Z. F., X. H. Li, C. X. Xie, M. S. Li, D. G. Zhang, L. Bai, and S. H. Zhang. 2008. Two consensus quantitative trait loci clusters controlling anthesis-silking interval, ear setting and grain yield might be related with drought tolerance in maize. *Ann. Appl. Biol.* 153 : 73-83.
- Hao, Z., X. Liu, X. Li, C. Xie, M. Li, D. Zhang, S. Zhang, and Y. Xu. 2009. Identification of quantitative trait loci for drought tolerance at seedling stage by screening a large number of introgression lines in maize. *Plant Breeding*. 128 : 337-341.
- Hao, Z., X. Li, X. Liu, C. Xie, M. Li, D. Zhang, and S. Zhang. 2010. Meta-analysis of constitutive and adaptive QTL for drought tolerance in maize. *Euphytica*. 174 : 165-177.
- Heiniger, R. W. 2000. Irrigation and drought management. Crop Science Department. Available from: <http://www.ces.ncsu.edu/plymouth/cropsci/cornguide/Chapter4.html>
- Helentjaris, T., G. King, M. Slocum, C. Siedenstrang, and S. Wegman. 1985. Restriction fragment length polymorphisms as probes for plant diversity and as tools for applied plant breeding. *Plant Mol. Biol.* 5 : 109-118.
- Herrero, M. P. and R. R. Johnson. 1981. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. *Crop Sci.* 21 (1) : 105-110.
- Hoad, S. P., G. Russell, M. E. Lucas, and I. J. Bingham. 2001. The management of wheat, barley and oat root systems. *Adv. Agron.* 74 : 193-246.
- ISAAA. <http://www.isaaa.org>.
- Jones, 1999. Use of thermography for quantitative studies of spatial and temporal variation of stomatal conductance over leaf surfaces. *Plant Cell Environ.* 22 : 1043-1055.
- Jones, H. G. 2007. Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 58 : 119-130.
- Kerstiens, G. 1996. Cuticular water permeability and its physiological significance. *J. Exp. Bot.* 47 : 1813-1832.
- Khodarahmpour, Z. 2011. Effect of drought stress induced by polyethylene glycol (PEG) on germination indices in corn (*Zea mays* L.) hybrids. *Afr. J. Biotechnol.* 10(79) : 18222-18227.
- Kim, J. Y., J.-C. Moon, S.-B. Beak, Y.-U. Kwon, K. Song, and B.-M. Lee. 2014. Genetic improvement of maize by marker-assisted breeding. *Korean J. Crop Sci.* 59 (2) : 109-127.
- Lande, R. and R. Thompson. 1990. Efficiency of marker assisted selection in the improvement of quantitative traits. *Genetics* 124(3) : 743-756.
- Landi, P., S. Giuliani, S. Salvi, M. Ferri, R. Tuberosa, and M. C. Sanguineti. 2010. Characterization of root-yield-1.06, a major constitutive QTL for root and agronomic traits in maize across water regimes. *J. Exp. Bot.* 61(13) : 3553-3562.
- Langridge, P. and M. P. Reynolds. 2015. Genomic tools to assist breeding for drought tolerance. *Current Opinion in Biotechnology*. 32 : 130-135.
- Lawlor, D. W. and G. Cornic. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25 : 275-294.
- Lebreton, C., V. Lazic-jancic, A. Steed, S. Pekic, and S. A. Quarrie. 1995. Identification of QTL for drought responses in maize and their use in testing causal relationships between traits. *J. Exp. Bot.* 46(7) : 853-865.
- Lee, E. and W. F. Tracy. 2009. Modern Maize Breeding. In: Bennetzen and S. Hake (eds). *Handbook of Maize; Vol. 2. Genetics and Genomics*. Springer Science, New York, NY. pp. 141-162.
- Li, L., V. Staden, and A. K. Jäger. 1998. Effects of plant growth regulators on the antioxidant system in seedling of two maize cultivars subjected to water stress. *Plant Growth Regul.* 25(2) : 81-87.
- Liu, Y., C. Subhash, J. Yan, C. Song, J. Zhao, and J. Li. 2011. Maize leaf temperature responses to drought: thermal imaging and quantitative trait loci (QTL) mapping. *Environ. Exp. Bot.* 71 : 158-165.
- Lu, Y., Z. Hao, C. Xie, J. Crossa, J.-L. Araus, S. Gao, B. S. Vivek, C. Magorokosho, S. Mugo, D. Makumbi, S. Taba, G. Pan, X. Li, T. Rong, S. Zhang, and Y. Xu. 2011. Large-scale screening for maize drought resistance using multiple selection criteria evaluated under water-stressed and well-watered environments.

- Field Crop Res. 124 : 37-45.
- Mano, Y., M. Muraki, M. Fujimori, T. Takamizo, and B. Kindiger. 2005. Identification of QTL controlling adventitious root formation during flooding conditions in teosinte (*Zea mays* ssp. *huehuetenangensis*) seedlings. *Euphytica*. 142 : 33-42.
- Messmer, R., Y. Fracheboud, M. Banziger, P. Stamp, and J. Ribaut. 2011. Drought stress and tropical maize: QTLs for leaf greenness, plant senescence, and root capacitance. *Field Crops Res.* 124 : 93-103.
- Metsker, M. L. 2010. Sequencing technologies – the next generation. *Nat. Rev. Genet.* 11(1) : 31-46.
- Morizet, T., M. Plucsk, and D. Togola. 1983. Drought tolerance in four varieties. *Field Crops Abst.* 39 : 306, 1986.
- NeSmith, D. S. and J. T. Ritchie. 1992. Effects of soil water-deficits during tassel emergence on development and yield component of maize (*Zea mays*). *Field Crops Res.* 28 (3) : 251-256.
- Obeng-Bio, E., M. Bonsu, K. Obeng-Antwi, and R. Akromah. 2011. Establishing the basis for drought tolerance in maize (*zea mays* L.) using some secondary traits in the field. *Afr. J. Plant Sci.* 5(12) : 702-709.
- Opitz, N., A. Paschold, C. Marcon, W. A. Malik, C. Lanz, H.-P. Piepho, and F. Hochholdinger. 2014. Transcriptomic comoplexity in young maize primary roots in response to low water potentials. *BMC genomics.* 15 : 741.
- Paterson, A. H., E. S. Lander, J. D. Hewitt, S. Peterson, S. Lincoln, and S. E. Tanksley. 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 335 : 721-726.
- Pelleschi, S., S. Guy, J. Kim, C. Pointe, A. Mahe, L. Barthes, A. Leonardi, and J. Prioul. 1999. *Ivr2*, a candidate gene for a QTL of vacuolar invertase activity in maize leaves. Gene-specific expression under water stress. *Plant Mol. Biol.* 39 : 373-380.
- Poroyko, V., W. Spollen, L. Hejlek, A. Hernandez, M. LeNoble, G. Davis, H. Hguyen, G. Springer, R. Sharp, and H. Bohnert. 2007. Comparing regional transcript profiles from maize primary roots under well-watered and low water potential conditions. *J. Exp. Bot.* 58(2) : 279-289.
- Rajcan, I. and M. Tollenaar. 1999. Source-sink ratio and leaf senescence in maize. I. Dry matter accumulation and partitioning during the grain-filling period. *Field Crop Res.* 90 : 245-253.
- Ramadan, H. A., S. N. Al-Niemi, and T. T. Handan. 1985. Water stress, soil type and phosphorus effects on corn and soybean, I. Effect on growth. *Iraqi. J. Agri. Sci. Sanco* 3 : 137-144.
- Ramanjulu, S. and D. Bartels. 2002. Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Environ.* 25 : 141-151.
- Reddy, A. R., K. V. Chaitanya, and M. Vivekanandan. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.* 161 : 1189-1202.
- Rhoads, F. M. and J. M. Bennett. 1990. Corn. Chapter 19 in *Irrigation of Agricultural Crops*. pp. 569-596. ASA-CSSA-SSSA, Mono No. 30, B.A. Stewart and D.R. Nielsen (Eds.).
- Ribaut, J. M., D. A. Hoisington, J. A. Deutsch, C. Jiang, and D. Gonzalez-de-Leon. 1996. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theor. Appl. Genet.* 92 : 905-914.
- Richards, R. A. 2006. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments. *Agric. Water Manage.* 80 : 197-211.
- Ruta, N., M. Liedgens, Y. Fracheboud, P. Stemp, and Z. Hund. 2010. QTLs for the elongation of axile and lateral roots of maize in response to low water potential. *Theor. Appl. Genet.* 120 : 621-631.
- Sanguineti, M. C., R. Tuberosa, P. Landi, S. Salvi, M. Maccaferri, E. Casarini, and S. Conti. 1999. QTL analysis of drought-related traits and grain yield in relation to genetic variation for leaf abscisic acid concentration in field-grown maize. *J. Exp. Bot.* 50(337) : 1289-1297.
- Sari-Gorla, M., P. Krajewski, N. Di Fonzo, M. Villa, and C. Frova. 1999. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers. II. Plant height and flowering. *Theor. Appl. Genet.* 99 : 289-295.
- Saruhan, N., A. Saglam, and A. Kadioglu. 2012. Salicylic acid pretreatment induces drought tolerance and delays leaf rolling by inducing antioxidant systems in maize genotypes. *Acta. Physiol. Plant.* 34 : 97-106.
- Schussler, J. R. and M. E. Westgate. 1991. Maize kernel set at low water potential: II. Sensitivity to reduced assimilates at pollination. *Crop Sci.* 31 : 1196-1203.
- Seo, Y, K. Park, E. Chang, S. Ryu, J. Park, and K. Kim. 2014. Effect of salicylic acid and abscisic acid on drought stress of waxy corn. *Korean J. Crop Sci.* 59(1) : 54-58.
- Serraj, R. and T. R. Sinclair. 2002. Osmolyte accumulation: can it really increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.* 25 : 333-341.
- Sharp, R. E., V. Poroyko, L. G. Hejlek, W. G. Spollen, G. K. Springer, H. J. Bohnet, and T. Nguyen. 2004. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *J. Exp. Bot.* 55 : 2343-2351.
- Shaw, R. H. 1988. Climate requirement. Chapter 10 in *corn and corn improvement*. Third Edition. Pp. 609-638. ASA-CSSA-SSSA, Mono No. 18, G.F. Sprague and J.W. Dudley (Eds.). 986 pp.
- Slafer, G. A., J. L. Araus, C. Royo, and L. F. G. Del Moral. 2005. Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments. *Ann. Appl. Biol.* 146 : 61-70.
- Song, K., K.-H. Kim, H. C. Kim, J.-C. Moon, J. Y. Kim, S.-B. Baek, Y.-U. Kwon, and B.-M. Lee. 2015. Evaluation of drought tolerance in maize seedling using leaf rolling. *Korean J. Crop Sci.* 60(1) : 8-16.
- Spollen, W., W. Tao, B. Valliyodan, K. Chen, L. Hejlek, J.-J. Kim, M. LeNoble, J. Zhu, H. Bohnert, D. Henderson, D. P.

- Schachtman, G. E. Davis, G. K. Springer, R. E. Sharp, and H. T. Nguyen. 2008. Spatial distribution of transcript changes in the maize primary root elongation zone at low water potential. *BMC Plant Biol.* 8(1) : 32.
- Stuber, C. W., M. D. Edwards, and J. F. Wendel. 1987. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. factors influencing yield and its component traits. *Crop Sci.* 27(4) : 639-648.
- Tuberosa, R., M. C. Sanguineti, P. Landi, S. Salvi, E. Casarini, and S. Conti. 1998. RFLP mapping of quantitative trait loci controlling abscisic acid concentration in leaves of drought-stressed maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.* 97 : 744-755.
- Tuberosa, R., M. C. Sanguineti, P. Landi, M. M. Giuliani, S. Salvi, and S. Conti. 2002. Identification of QTLs for root characteristics in maize grown in hydroponics and analysis of their overlap with QTLs for grain yield in the field at two water regimes. *Plant Mol. Biol.* 48 : 697-712.
- Tyerman, S. D., C. M. Niemietz, and H. Bramley. 2002. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant Cell Environ.* 25 : 173-194.
- Udomprasert, N., J. Kijjanon, K. Chusri-iam, and A. Machuay. 2005. Effects of water deficit at tasseling on photosynthesis, development, and yield of corn. *Kasetsart J. (Nat. Sci.)* 39 : 546-551.
- Vargas, M., F. A. Eeuwijk, J. Crossa, and J. Ribaut. 2006. Mapping QTLs and QTL×environment interaction for CIMMYT maize drought stress program using factorial regression and partial least squares methods. *Theor. Appl. Genet.* 112 : 1009-1023.
- Vaughan, M. M., S. Christensen, E. A. Schmelz, A. Huffaker, H. J. McAuslane, H. T. Alborn, M. Romero, L. H. Allen, and P. E. A. Teal. 2015. Accumulation of terpenoid phytoalexins in maize roots is associated with drought tolerance. *Plant Cell Environ.* doi: 10.1111/pce.12482.
- Vohra, M., J. Manwar, R. Manmode, S. Padgilwar, and S. Patil. 2014. Bioethanol production: Feedstock and current technologies. *J. of Environ. Chem. Eng.* 2(1) : 573-584.
- Voothuluru, P., H. J. Thompson, S. A. Flint-Garcia, and R. E. Sharp. 2013. Genetic variability of oxidase oxalate activity and elongation in water-stressed primary roots of diverse maize and rice lines. *Plant Signal. Behav.* 8(3) : e23454.
- Walter, A. and U. Shurr. 2005. Dynamics of leaf and root growth: endogenous control versus environmental impact. *Ann. Bot.* 95 : 891-900.
- Weerathaworn, P., A. Soldati, and P. Stamp. 1992. Anatomy of seedling roots of tropical maize (*Zea mays* L.) cultivars at low water supply. *J. Exp. Bot.* 43 : 1015-1021.
- Welcker, C., B. Boussuge, C. Bencivenni, J. Ribaut, and F. Tardieu. 2007. Are source and sink strengths genetically linked in maize plants subjected to water deficit? A QTL study of the responses of leaf growth and of anthesis-silking interval to water deficit. *J. Exp. Bot.* 58(2) : 339-349.
- Welcker, C., W. Sadok, G. Dignat, M. Renault, S. Salvi, A. Charcosset, and F. Tardieu. 2011. A common genetic determinism for sensitivities to soil water deficit and evaporative demand : meta-analysis of quantitative trait loci and introgression lines of maize. *Plant physiol.* 157 : 718-729.
- Westgate, M. E. and J. S. Boyer. 1985. Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta* 164 : 540-549.
- Westgate, M. E. and D. L. T. Grant. 1989. Water deficits and reproduction in maize: Response of the reproductive tissue to water deficits at anthesis and mild grainfill. *Plant Physiol.* 91 : 862-867.
- Xiao, Y.-N., X.-H. Li, S.-H. Zhang, X.-D. Wang, M.-S. Li, and Y.-L. Zheng. 2004. Identification of quantitative trait loci (QTLs) for flowering time using SSR marker in maize under water stress. *Korean J. Genetics.* 26(4) : 405-413.
- Xiao, Y. N., X. H. Li, M. L. George, M. S. Li, S. H. Zhang, and Y. L. Zheng. 2005. Quantitative trait locus analysis of drought tolerance and yield in maize in china. *Plant Mol. Biol. Report.* 23 : 155-165.
- Xue, Y., L. M. L. Warburton, M. Sawkins, X. Zhang, T. Setter, Y. Xu, P. Grudloyma, J. Gethi, J.-M. Ribaut, W. Li, X. Zhang, Y. Zheng, and J. Yan. 2013. Genome-wide association analysis for nine agronomic traits in maize under well-watered and water-stressed conditions. *Theor. Appl. Gene.* 126 : 2587-2596.
- Zamaninejad, M., S. K. Khorasani, M. J. Moeini, and A. R. Heidarian. 2013. Effect of salicylic acid on morphological characteristics, yield and yield components of Corn (*Zea mays* L.) under drought condition. *Euro. J. Exp. Bio.* 3(2) : 153-161.
- Zheng, J., J. Zhao, Y. Tao, J. Wang, Y. Liu, J. Fu, Y. Jin, P. Gao, J. Zhang, Y. Bai, and G. Wang. 2004. Isolation and analysis of water stress-induced genes in maize seedlings by subtractive PCR and cDNA macroarray. *Plant Mol. Biol.* 55(6) : 807-823.
- Ziyomo, C. and R. Bernardo. 2013. Drought tolerance in maize: Indirect selection through secondary traits versus genomewide selection. *Crop Sci.* 53 : 1269-1275.