

糯玉米籽粒主要品质性状研究进展

王小秋, 仇亮, 程玉静*, 翟彩娇, 宋旭东 (江苏沿江地区农业科学研究所, 江苏南通 226541)

摘要 糯玉米是一种胚乳突变型玉米, 所含淀粉几乎全部由支链淀粉组成, 蒸煮后糯、香、软、甜, 独特的浓郁风味和口感深受消费者青睐。综述了糯玉米籽粒淀粉、氨基酸、蛋白质和脂肪等营养品质性状的研究进展, 旨在更好地了解糯玉米营养品质, 为糯玉米品质育种及开发利用提供借鉴。

关键词 糯玉米; 品质; 淀粉; 氨基酸; 蛋白质; 脂肪

中图分类号 S513 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)12-0037-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.12.009



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Advance of Major Quality Traits in Waxy Corn Grain
WANG Xiao-qi, QIU Liang, CHENG Yu-jing et al (Institute of Agricultural Sciences in Riverside Region of Jiangsu, Nantong, Jiangsu 226541)

Abstract Waxy corn is a mutant corn with endosperm, almost all of the starch contained in it is composed of amylopectin. After cooking, it is waxy, fragrant, soft and sweet, and its unique rich flavor and taste are favored by consumers. The research progress on the nutritional quality traits of waxy maize grains, such as starch, amino acids, protein and fat, was reviewed in order to better understand the nutritional quality of waxy maize and provide reference for the breeding, development and utilization of waxy maize quality.

Key words Waxy corn; Quality; Starch; Amino acid; Protein; Fat

糯玉米是一种胚乳突变型玉米, 也称黏玉米^[1]。糯玉米籽粒中所含淀粉几乎完全为支链淀粉, 蒸煮后糯、香、软、甜, 浓郁风味和独特的口感深受消费者青睐。糯玉米具有丰富的营养品质, 正以保健粗粮的身份引领消费潮流。糯玉米品质主要涉及外观、营养物质、商品性状等, 其中营养品质具有重要地位。糯玉米营养丰富, 已有研究表明, 糯玉米含淀粉 70%~75%, 蛋白质≥10%, 脂肪 4%~5%, 维生素约 2%, 另外还含有钙、镁、硒等多种元素^[2], 是日常消费和食品加工的重要食品之一。该研究对糯玉米的淀粉、氨基酸、蛋白质和脂肪四大主要营养品质性状的研究进行概述, 为更好了解糯玉米营养品质, 利用其特点与优点, 进一步促进糯玉米的开发利用提供借鉴。

1 糯玉米籽粒淀粉研究进展

普通玉米籽粒中支链淀粉含量为 70%~85%, 而在糯玉米中支链淀粉的含量几乎达到 100%^[3]。籽粒总淀粉含量无论是在糯玉米还是非糯玉米中并不存在较大差异^[4], 因此在前期研究中, 有学者认为支链淀粉是由直链淀粉在一定条件下转化而来。Hassid^[5]认为是 Q 酶的作用, 但经过研究发现, Q 酶活性在两者之间并无差异。玉米籽粒中的淀粉合成十分复杂, 在这一过程中涉及多种淀粉合成酶, 包括蔗糖合成酶(sucrose synthase, SS)、ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)、可溶性淀粉合成酶(soluble starch synthase, SSS)、颗粒结合淀粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS, 包括 GBSSI 和 GBSSII)、淀粉脱支酶(starch debranching enzymes, DBE)和淀粉分支酶(starch branching enzymes, SBE)。在玉米籽粒胚乳中, 蔗糖先经过

SS、AGPase 的作用形成了 ADP-葡萄糖(ADP-glucose, ADPG), ADPG 是合成直链淀粉和支链淀粉的共同底物。然后 GBSSI 将 ADPG 合成为直链淀粉, SSS、SBE 以及 DBE 则将 ADPG 合成支链淀粉^[6]。在糯玉米第 9 号染色体 59 号位点上, 一对控制玉米胚乳直链淀粉合成的基因 *WaxyWaxy* 发生了隐性突变, 而正是由于这一隐性突变, 形成了玉米新品种——糯玉米。*waxy* 等位基因的突变位置遍布于整个 *Waxy* 基因, 主要类型为插入和缺失^[7-11]。在上述与淀粉合成相关的酶中, GBSSI 正是由 *Waxy* 基因编码。当 *Waxy* 基因发生突变时, 胚乳直链淀粉合成受阻, 最终支链淀粉含量增加。除了隐性突变基因 *waxy* 影响直链淀粉与支链淀粉含量外, GBSSI 酶活性降低或者缺少 SBE 也会导致直链淀粉的增加和支链淀粉的减少。目前玉米中 *Waxy* 基因已成功克隆, 该基因全长 3 718 bp, 包括 14 个外显子和 13 个内含子^[12]。

在对淀粉遗传规律的研究中, 刘鹏飞等^[13]发现在糯玉米中, 支链淀粉的一般配合力和特殊配合力在不同亲本间差异较大, 认为支链淀粉含量同时受到加性效应和非加性效应的共同作用。杂种优势这一育种手段在玉米中首次被发现并应用^[14], 之后在玉米以及其他作物育种中广泛应用并育成了多个优质高产品种。曾慕衡等^[15]指出糯玉米支链淀粉含量在亲本间的杂种优势较弱。因此对于支链淀粉含量这一性状的选育可能不能通过杂种优势得以实现。

2 糯玉米籽粒氨基酸研究进展

玉米籽粒含有种类丰富的游离氨基酸。陈超等^[16]利用氨基酸自动分析仪仅在 2 种玉米品种中就测定出了 17 种氨基酸, 并用雷达图和主成分分析可视化地反映了氨基酸含量及组成与类型之间的关系。孟强等^[17]对 60 多份糯玉米自交系进行氨基酸测定, 发现氨基酸种类最多可达 16 种, 最少 14 种。尽管在不同品种间^[16]、不同采收期^[18]、不同肥料施用条件下^[19]各氨基酸含量存在变化, 但在所有的氨基酸中以谷

基金项目 江苏省六大人才高峰项目(NY-165)。
作者简介 王小秋(1995—), 女, 浙江温州人, 研究实习员, 硕士, 从事作物遗传育种研究。* 通信作者, 副研究员, 硕士, 从事特色作物育种与栽培研究。
收稿日期 2021-08-11

氨酸含量最高^[20]。赖氨酸能够促进人体发育,属于必需氨基酸,但不能通过自身合成,必须从食物中摄取。糯玉米籽粒中赖氨酸含量高于普通玉米^[21],人们也在众多玉米突变体中发现了高赖氨酸含量玉米品种。研究发现,由于某些基因发生了突变,从而形成了高赖氨酸玉米。这些基因有 *o2*^[22]、*fl2*^[23]、*o6*^[24]、*o7*^[25]、*fl3*^[26] 等,*o2* 突变材料被广泛用作遗传改良和育种的主要资源。1964 年美国普渡大学 Mertz 等^[22] 在籽粒不透明、胚乳呈粉质的玉米突变体中率先发现 *o2* 基因,该基因位于玉米第 7 条染色体短臂上,是一个单隐性基因。*o2* 基因通过提升赖氨酸在酸中的可溶性以及在玉米醇中的占比,造成玉米醇向胶质甘的转化减少,从而使得籽粒中赖氨酸的含量显著增加^[22]。在野生型中,*O2* 基因编码 OPAQUE2 蛋白,该蛋白能够识别醇溶蛋白(Zein)基因启动子区的特定序列,从而在胚乳中特异性表达,使玉米胚乳具有正常的醇溶蛋白含量,最终使胚乳表现出硬质透明,但在 Zein 中赖氨酸含量极低。而在携带有隐性突变基因 *o2* 的突变体中,胚乳中与 Zein 合成相关的 22-kD zein 亚基由于受到 *o2* 基因的影响,22-kD zein 多肽部分或几乎完全受到抑制,合成量显著减少。Zein 的合成受阻,使得其他类型胚乳蛋白合成量得到提升,最终胚乳中的赖氨酸含量显著提高^[27-28]。尽管具有较高的赖氨酸含量,*o2* 突变玉米存在产量低、易感病、易破碎等缺陷,严重阻碍了其在玉米品种改良上的应用发展^[29]。因此,育种家们通过现代育种手段,利用 *o2* 高赖氨酸突变材料构建兼具高赖氨酸含量和农艺性状优良的玉米品种。王伟^[30] 通过分子标记辅助选择手段并结合传统育种方法,将 *o2* 基因成功渗入糯玉米材料中,获得的玉米籽粒赖氨酸的含量高于亲本。张文龙^[31] 将高赖氨酸基因 *o2* 和糯质基因 *wx* 聚合后发现,糯玉米赖氨酸含量得到了提高。进一步将 2 个高赖氨酸基因 *o2*、*o16* 和糯质基因 *wx* 聚合,赖氨酸含量得到了进一步地提升。

氨基酸含量的遗传规律较为复杂,为数量性状遗传,且同时受多基因的影响。柯永培等^[32] 研究发现,某些氨基酸如精氨酸等受到加性效应的影响;有些氨基酸受到非加性效应影响,如亮氨酸;有些则同时受到两者的影响,如赖氨酸的含量。孟强^[33] 对 50 份糯玉米自交系的游离氨基酸的组成与含量进行测定,发现不同来源的糯玉米自交系中氨基酸的种类和含量存在显著差异。同时有研究表明,当亲本在某一氨基酸含量上表现较好时,其子代也有极大的几率在对应的氨基酸含量上表现出高含量^[34]。

3 糯玉米籽粒蛋白质研究进展

玉米籽粒中蛋白质含量占 10% 左右,类型主要有 4 种:醇溶性蛋白、谷蛋白、白蛋白和球蛋白^[35]。糯玉米籽粒蛋白质中水溶性和盐溶性蛋白含量高,同时醇溶蛋白含量低,是获取优质蛋白质的不二选择^[36]。对于糯玉米籽粒在成熟期间蛋白质含量的变化研究结果不一。王忠孝等^[37] 对糯玉米籽粒灌浆过程中的蛋白质含量进行测定,发现蛋白质百分含量呈现出先增加后减少最后趋于稳定的变化。明建等^[38] 则发现不同品种的糯玉米籽粒蛋白质含量随着成熟度的增加

表现不同,既有增加的品种,也存在含量变化不显著的品种。赵国华等^[39] 则认为随着籽粒的成熟,蛋白质含量不断提升。笔者认为这可能与所用的玉米品种数量太少以及品种之间的差异有关。研究所选取的糯玉米品种都为各地区具有代表性的品种且往往数量较少,数量太少以及品种过强的区域性并不能代表糯玉米籽粒蛋白质含量的统一变化规律。同时,在糯玉米籽粒中不同类型的蛋白质含量也变化各异。许超等^[40] 发现可溶性蛋白质随着籽粒的成熟而增加,非可溶性蛋白质在不同品种间含量变化不一。Tsai 等^[41] 则发现在胚乳发育期间,特别是在授粉 22 d 后可溶性蛋白质含量逐渐减少,总蛋白含量则随着时间的推进呈线性增长。除了遗传因素外,环境因素对蛋白质含量的变化同样影响显著。温度尤其是授粉后的有效积温是影响蛋白质含量积累的重要因素^[42-43]。在不同生育期期间水分的变化也是影响因素之一。施龙建等^[44] 在开花期对供试糯玉米品种进行了干旱胁迫处理,发现籽粒中清蛋白、谷蛋白和醇溶蛋白含量显著降低,而灌浆结实期的水分胁迫则会造成蛋白质含量的升高^[45-46]。除温度和水分外,肥料的使用^[47]、种植密度^[48] 等也对蛋白质的含量及组成造成一定影响。

同氨基酸一样,糯玉米籽粒蛋白质含量也为数量性状,且受多基因控制^[49]。与玉米籽粒蛋白质含量相关的基因数量大约为 137 个,且大部分表现出累加效应^[50]。玉米胚乳中存在不少同时控制蛋白质的合成、特定氨基酸以及淀粉合成的基因。如 *o2* 基因,既能影响赖氨酸的含量,还具有增加谷蛋白、球蛋白以及白蛋白含量的作用^[51]。在遗传规律方面,糯玉米籽粒中蛋白质同时表现出较高的广义遗传率和狭义遗传率,受遗传因素较大。张晓芳^[52] 对千份玉米材料的分析结果显示,蛋白质含量与淀粉含量之间呈极显著正相关。与其他品质的相关性分析表明,蛋白质含量与赖氨酸呈显著正相关,与果皮厚度呈显著负相关^[53],因此在品种选育中,想要培育出兼具高赖氨酸含量和高蛋白,同时果皮厚度较薄的品种具有很大的可能性和可操作性。而在蛋白质和淀粉之间,由于存在原料和能量的竞争,两者在含量上密切相关。

4 糯玉米籽粒脂肪研究进展

玉米籽粒中的脂肪是比蛋白质含量更复杂的数量性状。玉米脂肪多为不饱和脂肪酸,包括亚油酸、油酸、软脂酸和硬脂酸。糯玉米籽粒脂肪含量略高于普通玉米,但两者之间未达到显著差异。美国伊利诺斯州农业试验站率先对玉米籽粒含油量进行了遗传研究,估计至少存在 54 个相关的基因位点^[54]。Dudley^[50] 估计可能存在 69 个控制玉米油分含量高低的基因。在之后的研究中,陆续发现了与玉米油分含量相关的 QTL^[55-58]。目前已成功克隆了部分与玉米籽粒油分相关的基因。Zheng 等^[59] 克隆了位于第 6 染色体上的 1 个控制籽粒中油酸比率的关键基因 *DGAT1-2*,该基因超表达时可将油分含量提高近 40%。Li 等^[60] 利用关联分析和连锁分析的方法精细定位到了 1 个控制软脂酸的 QTL:Pal9。另外,还有提高籽粒油分含量的转录因子 *ZmWII*^[61-62] 等。与籽粒油分含量相关的基因大部分为累加效应,只有少数为显性或

调节作用。玉米籽粒油分含量与产量之间存在负相关,高油分含量的玉米品种往往产量较低。鉴于此,有研究人员提出在育种过程中,在现代分子技术的辅助下可以有选择性地将有优良农艺性状的等位基因聚合,从而在获得高玉米籽粒油分含量的同时保持一定产量^[63]。可喜的是,在遗传表现上油分含量表现出较高的遗传力。研究表明,普通玉米与高油玉米进行杂交时,子代玉米籽粒中所含的油分遗传都符合加性-显性遗传模型^[64]。油分含量的杂种优势也仅次于淀粉含量(最高),在不同组合间和亲子之间也具有显著的相关性^[65]。同时,遗传力和配合力分析结果也证实了该性状具有较高的遗传力^[66]。在加性效应和显性效应上,普遍认为玉米籽粒油分含量主要以加性效应为主^[67-68]。王云美等^[69]进一步将加性效应确定在胚加性效应上。Miller 等^[70]也发现玉米籽粒油分含量与胚芽中蛋白质含量呈显著相关性。综上,玉米籽粒油分含量受到多方的影响,但还是主要受到多基因的控制^[71]。

5 小结

糯玉米籽粒营养丰富,因特有的黏糯口感和清甜味道受到消费者的喜爱。糯玉米一年可种植多季,尤其是在长江中下游平原。易管理、周期短、效益高使种植糯玉米成为许多农户的首选。糯玉米籽粒中淀粉几乎完全为支链淀粉,使得糯玉米的消化率比普通玉米高出 20% 及以上^[72]。同时含有蛋白质、氨基酸、脂肪和维生素等营养成分,因此目前对于玉米的主食化讨论十分热烈^[22,73]。研究人员对于糯玉米的研究也越来越深入,对于各营养组分的合成机理与调控方式也愈加明了,尤其是对于形成糯玉米特有的黏糯质地的 *wx* 基因。但是目前对于其他营养成分的研究尚且不足,在今后的研究中有待进一步深入。

参考文献

[1] 魏良明,胡学安,贾连章,等.糯玉米的遗传育种及加工利用[J].国外农学-杂粮作物,1999,19(3):12-14.

[2] 黄小兰,孙权星,姜健,等.糯玉米的应用与开发[J].现代农业科技,2012(2):85-86.

[3] NELSON O E, RINES H W. The enzymatic deficiency in the *waxy* mutant of maize[J]. Biochem Biophys Res Commun, 1962, 9(4): 297-300.

[4] KLÖSGEN R B, GIERL A, SCHWARZ-SOMMER Z, et al. Molecular analysis of the *waxy* locus of *Zea mays*[J]. Mol Gen Genet, 1986, 203(2): 237-244.

[5] HASSID W Z. Biosynthesis of complex saccharides[M]//GREENBERG D M. Chemical pathways of metabolism. New York: Academic Press, 1954: 235-275.

[6] LI C S, HUANG Y C, HUANG R D, et al. The genetic architecture of amylose biosynthesis in maize kernel[J]. Plant Biotechnol J, 2018, 16(2): 688-695.

[7] FEDOROFF N, WESSLER S, SHURE M. Isolation of the transposable maize controlling elements Ac and Ds[J]. Cell, 1983, 35(1): 235-242.

[8] WESSLER S R, VARAGONA M J. Molecular-basis of mutations at the *waxy* locus of maize: Correlation with the fine-structure genetic-map[J]. PNAS, 1985, 82(12): 4177-4181.

[9] WESSLER S, TARPLEY A, PURUGGANAN M, et al. Filler DNA is associated with spontaneous deletions in maize[J]. PNAS, 1990, 87(22): 8731-8735.

[10] MARILLONNET S, WESSLER S R. Retrotransposon insertion into the maize *waxy* gene results in tissue-specific RNA processing[J]. Plant Cell, 1997, 9(6): 967-978.

[11] LIU J, RONG T Z, LI W C. Mutation loci and intragenic selection marker of the granule-bound starch synthase gene in waxy maize[M]. Mol Breed,

2007, 20(2): 93-102.

[12] 田孟良. 中国糯玉米的分子系统学研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2005.

[13] 刘鹏飞, 王晓明, 曾慕衡, 等. 糯玉米支链淀粉含量和含糖量性状的配合力分析[J]. 甘肃农业大学学报, 2008, 43(3): 72-76.

[14] SHULL G H. The composition of a field of maize[J]. J Hered, 1908, 4(1): 296-301.

[15] 曾慕衡, 刘鹏飞, 蒋锋, 等. 鲜食型糯玉米果皮厚度和支链淀粉含量的遗传特性[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2010, 38(1): 97-103.

[16] 陈超, 唐洁, 姜涛, 等. 不同类型玉米氨基酸组成及含量的比较分析[J]. 粮食储藏, 2020, 49(4): 38-41.

[17] 孟强, 王薪洪, 宋轶群, 等. 糯玉米自交系中游离氨基酸的组成及含量分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2015, 43(3): 91-97, 104.

[18] 牛丽影, 刘春菊, 李大婧, 等. 不同采收期鲜食玉米氨基酸变化分析[J]. 食品与发酵工业, 2019, 45(6): 209-214.

[19] 戴志铤. 施肥量对糯玉米青食果穗氨基酸与可溶性糖的影响[J]. 现代农业, 2010(2): 12-13.

[20] 孙志东, 孙晓秋, 赵桐, 等. 糯玉米游离氨基酸含量与品质性状相关分析[J/O]. 吉林农业大学学报, 2021-04-21 [2021-04-22]. https://kns.cnki.net/kcms/detail/22.1100.S.20210421.1105.004.html.

[21] 龚魁杰, 刘治先, 陈利荣, 等. 鲜食糯玉米的主食化讨论[J]. 中国农学通报, 2012, 28(36): 312-316.

[22] MERTZ E T, BATES L S, NELSON O E. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm[J]. Science, 1964, 145(3629): 279-280.

[23] NELSON O E, MERTZ E T, BATES L S. Second mutant gene affecting the amino acid pattern of maize endosperm proteins[J]. Science, 1965, 150(3702): 1469-1470.

[24] ASHMAN R B. Gene linkages in translocation T9-10 a heterozygotes[J]. Maize Genet Coop Newslett, 1968, 42: 155-156.

[25] MCWHIRTER K S A. floury endosperm, high lysine locus on chromosome 10[J]. Maize Genet Coop Newslett, 1971, 45: 184.

[26] NELSON O E JR. The location of fl3 on chromosome 8[J]. Maize Genet Coop Newslett, 1976, 50: 114.

[27] MURPHY J J, DALBY A. Changes in the protein fraction of developing normal and opaque-2 maize endosperm[J]. Cereal Chem, 1971, 48: 336-349.

[28] SOAVE C, PIOLI F, VIOTTI A, et al. Synthesis and heterogeneity of endosperm proteins in normal and opaque-2 maize[J]. Maydica, 1975, 20: 83-94.

[29] CROW J F, KERMICLE J. Oliver Nelson and quality protein maize[J]. Genetics, 2002, 160(3): 819-821.

[30] 王伟. 玉米 *o2*, *o16* 和 *wx* 基因聚合提高赖氨酸含量的分子调控机理研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.

[31] 张文龙. 分子标记辅助选择聚合玉米两个高赖氨酸基因 *o2*, *o16* 及糯质基因 *wx* [D]. 重庆: 西南大学, 2010.

[32] 柯永培, 石海春, 牛应泽, 等. 玉米营养品质性状的遗传与配合力分析[J]. 四川大学学报(自然科学版), 2006, 43(5): 1146-1153.

[33] 孟强. 糯玉米种质 SSR 标记遗传分析及品质性状评价[D]. 长春: 吉林农业大学, 2014.

[34] 祁新, 赵颖君, 梁军, 等. 玉米氨基酸含量的杂种优势分析[J]. 吉林农业大学学报, 2001, 23(2): 17-20.

[35] GUPTA H O, LODHA M L, MEHTA S L, et al. Effect of amino acid(s) and pulse supplementation on nutritional quality of normal and modified opaque-2 maize (*Zea mays* L.) [J]. J Agric Food Chem, 1979, 27(4): 787-790.

[36] 丁照华, 孟昭东, 张发军, 等. 我国糯玉米育种现状及发展对策[J]. 玉米科学, 2006, 14(3): 46-48.

[37] 王忠孝, 杜成贵, 王庆成. 不同类型玉米籽粒灌浆过程中主要品质成分的变化规律(简报)[J]. 植物生理学通讯, 1990, 26(1): 30-33.

[38] 明建, 曾顺德, 郭英策, 等. 成熟度对糯玉米品质和风味的影响[J]. 食品科学, 2011, 32(23): 47-52.

[39] 赵国华, 赵小皖, 明建. 成熟度对渝甜糯玉米籽粒营养成分及色泽的影响[J]. 中国粮油学报, 2015, 30(6): 5-9, 14.

[40] 许超, 窦姣, 韩杨莹, 等. 糯玉米成熟过程中蛋白质及蛋白酶活力的变化[J]. 陕西农业科学, 2012, 58(5): 16-18.

[41] TSAI C Y, SALAMINI F, NELSON O E JR. Enzymes of carbohydrate metabolism in the developing endosperm of maize[J]. Plant Physical, 1970, 46: 299-306.

[42] 冯颖竹, 陈惠阳, 余土元, 等. 播种期对南方秋播糯玉米主要品质成分的影响[J]. 中国农业气象, 2006, 27(2): 142-146.

[43] 栾春荣, 鞠章网, 丁慧, 等. 鲜食糯玉米适宜采收期与有效积温的关系

- 研究[J].江苏农业科学,2004(2):22-23.
- [44] 施龙建,文章荣,张世博,等.开花期干旱胁迫对鲜食糯玉米产量和品质的影响[J].作物学报,2018,44(8):1205-1211.
- [45] 刘鹏,陆卫平,陆大雷.结实期渍水对糯玉米籽粒产量和品质的影响[J].中国农学通报,2016,32(15):49-54.
- [46] 孙旭利.灌浆结实期水分胁迫对糯玉米籽粒产量和淀粉品质的影响[D].扬州:扬州大学,2014.
- [47] 宋雪皎.氮、钾肥对糯玉米(中糯1号)鲜食品质影响研究[D].雅安:四川农业大学,2005.
- [48] 孙开春.种植密度对鲜食糯玉米鲜果穗主要营养成分的影响[J].北京农业,2011(3):22-23.
- [49] EAST E M, JONES D F. Genetic studies on the protein content of maize[J]. Genetics, 1920, 5(6): 543-610.
- [50] DUDLEY J W. Seventy generations of selection for oil and protein in maize[M]. Madison, Wisconsin: Crop Science Society of America, 1974: 81-87.
- [51] LODHA M L, SRIVASTAVA K N, GUPTA H O, et al. Nutritive value of normal and opaque-2 maize[J]. Curr Sci, 1976, 45(8): 287-289.
- [52] 张晓芳.玉米种质资源品质性状的鉴定与评价[J].玉米科学,2006,14(1):18-20.
- [53] 刘鹏飞.鲜食型糯玉米主要品质性状的遗传特性研究[D].兰州:甘肃农业大学,2008.
- [54] HOPKINS C G. Improvement in the chemical composition of the corn kernel[J]. J Am Chem Soc, 1899, 21(11): 1039-1057.
- [55] GOLDMAN I L, ROCHEFORD T R, DUDLEY J W. Molecular markers associated with maize kernel oil concentration in an Illinois high protein×Illinois low protein cross[J]. Crop Sci, 1994, 34(4): 908-915.
- [56] BERKE T G, ROCHEFORD T R. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize[J]. Crop Sci, 1995, 35(6): 1542-1549.
- [57] WASSOM J J, WONG J C, MARTINEZ E, et al. QTL associated with maize kernel oil, protein, and starch concentrations; kernel mass; and grain yield in Illinois high oil×B73 backcross-derived lines[J]. Crop Sci, 2008, 48: 243-252.
- [58] 赵韦.高油玉米突变体子粒油分 QTL 定位[J].玉米科学,2015,23(6):35-38,44.
- [59] ZHENG P Z, ALLEN W B, ROESLER K, et al. A phenylalanine in DGAT is a key determinant of oil content and composition in maize[J]. Nat Genet, 2008, 40(3): 367-372.
- [60] LI H, PENG Z Y, YANG X H, et al. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels[J]. Nat Genet, 2013, 45(1): 43-50.
- [61] SHEN B, ALLEN W B, ZHENG P Z, et al. Expression of *ZmLEC1* and *ZmWRI1* increases seed oil production in maize[J]. Plant Physiol, 2010, 153(3): 980-987.
- [62] POUVREAU B, BAUD S, VERNOUN V, et al. Duplicate maize Wrinkled1 transcription factors activate target genes involved in seed oil biosynthesis[J]. Plant Physiol, 2011, 156(2): 674-686.
- [63] IRIANY P N, AZRAI M, MAKULAWU A T. Genotypic diversity, heritability and agronomic performance high-oil maize populations[J]. IOP Conf Ser: Earth Environ Sci, 2020, 484: 1-11.
- [64] 刘文研.高油与普通玉米杂交组合的遗传参数分析及评价[D].大庆:黑龙江八一农垦大学,2009.
- [65] 王振华,王义波,王永普,等.普通玉米主要品质性状的杂种优势及优势相关性分析[J].玉米科学,1998(3):25-28.
- [66] 石德权,刘仁东,白丽,等.高赖氨酸玉米主要品质性状的配合力分析[J].作物学报,1994,20(4):446-452.
- [67] 刘仁东.玉米籽粒蛋白质、赖氨酸和油分含量的遗传成分的比较研究[J].作物学报,1994,20(1):93-98.
- [68] 祁新,赵颖君,李鹏志,等.玉米品质性状的遗传模型分析[J].吉林农业科学,2001,26(3):32-35,39.
- [69] 王云美,高祥扩,冯素芬,等.不同环境下玉米籽粒油分及饱和脂肪酸含量的遗传效应[J].华北农学报,2014,29(3):81-89.
- [70] MILLER P A, BRIMHALL B. Factors influencing the oil and protein content of corn grain[J]. Agron J, 1951, 43(7): 305-311.
- [71] DUDLEY J W, LAMBERT R J, DE LA ROCHE I A. Genetic analysis of crosses among corn strains divergently selected for percent oil and protein[J]. Corp Scim, 1977, 17(1): 111-117.
- [72] 王义发,汪黎明,沈雪芳,等.糯玉米的起源、分类、品种改良及产业发展[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2007,33(S1):97-102.
- [73] 袁华军.糯玉米主食化开发利用探讨——糯玉米与粮食供给侧改革[J].四川农业科技,2021(1):84-86.

(上接第 36 页)

- [18] 符政德,邓开清,唐志澄.芷江石榴品种资源及石榴繁育技术研究[J].湖南林业科技,1998,25(3):35-38.
- [19] 华北树木志编写组.华北树木志[M].北京:中国林业出版社,1983:531-533.
- [20] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志:第52卷第2分册[M].北京:科学出版社,1983:120-121.
- [21] 王泉水,龚沅.封丘的石榴品种[J].中国果树,1983(4):29-32.
- [22] 李秀娟,徐鹏,刘金勇.枣庄市石榴资源与产业化开发[J].中国林副特产,2005(1):54-55.
- [23] 张大东,孙松.万亩榴园跻身全国农业标准化示范区[N].枣庄日报,2010-11-26(A1).
- [24] 苑兆和,尹燕雷,朱丽琴,等.山东石榴品种遗传多样性与亲缘关系的荧光 AFLP 分析[J].园艺学报,2008,35(1):107-112.
- [25] 徐凯,钟家煌,杨军.安徽省石榴优良品种资源[J].作物品种资源,1997(3):48-50.
- [26] 汪小飞.石榴品种分类研究[D].南京:南京林业大学,2007.
- [27] 冯玉增,陈德均,宋梅亭,等.河南省石榴品种资源评价与利用[J].果树科学,1998,15(4):370-373,385.
- [28] 续九如,赵秉伦,王生民.临潼石榴遗传资源的研究[J].经济林研究,1993,11(1):13-17.
- [29] 徐迎碧,周先峰,殷彪,等.4种不同石榴品种同工酶分析[J].防护林科技,2006(2):17-19.
- [30] 巩雪梅.石榴品种资源遗传变异分子标记研究[D].合肥:安徽农业大学,2004.
- [31] 卢龙斗,刘素霞,邓传良,等.RAPD 技术在石榴品种分类上的应用[J].果树学报,2007,24(5):634-639.
- [32] 张四普,汪良驹,曹尚银,等.23个石榴基因型遗传多样性的 SRAP 分析[J].果树学报,2008,25(5):655-660.
- [33] 徐迎碧,丁之恩,姚玉敏,等.4个石榴品种的染色体核型分析[J].经济林研究,2008,26(1):47-52.
- [34] 丁之恩,徐迎碧,周先峰,等.石榴同工酶研究方法探讨[J].经济林研究,2004,22(4):35-38.
- [35] JAGTAP D B, DESAI U T, KALE P N. Assessment of pomegranate germplasm for important fruit physico-chemical characteristics[J]. Journal of maharashtra agricultural-universities, 1994, 17(3): 399-401.
- [36] GODARA R K, GODARA N R, JITTENDER K, et al. Quality assessment of pomegranate cultivars[J]. Research and development reporter, 1989, 6(2):76-80.
- [37] PLAMENAC M, POPOVIC V, POPOVIC R. New Yugoslavian pomegranate variety assortment[J]. Jugoslovensko vocarstvo, 1993, 27: 141-144.
- [38] SHARMA S D, SHARMA V K. Variation for chemical characters in some promising strains of wild pomegranate (*Punica granatum* L.)[J]. Euphytica, 1990, 49(2): 131-133.
- [39] 巩雪梅,张水明,宋丰顺,等.中国石榴品种资源经济性状研究[J].植物遗传资源学报,2004,5(1):17-21.
- [40] 张水明,朱立武,青平乐,等.安徽石榴品种资源经济性状模糊综合评价[J].安徽农业大学学报,2002,29(3):297-300.
- [41] 陆丽娟,巩雪梅,朱立武.中国石榴品种资源种子硬度性状研究[J].安徽农业大学学报,2006,33(3):356-359.
- [42] 苑兆和,尹燕雷,李自峰,等.石榴果实香气物质的研究[J].林业科学,2008(1):65-69.
- [43] 孙玉刚,张承安,史传铎,等.优质石榴新品种‘泰山大红’[J].园艺学报,2004,31(2):278.
- [44] 李宗圈.豫石榴一号、二号、三号新品种介绍[J].林业科技通讯,1996(1):11.
- [45] 朱立武,贾兵,张水明,等.优质大果石榴新品种——白玉籽[J].中国南方果树,2004,33(5):69-70.
- [46] 火艳,招雪晴,黄厚毅,等.观赏石榴表型遗传多样性分析[J].浙江农林大学学报,2020,37(5):939-949.
- [47] 张明.石榴种质资源研究进展[J].现代园艺,2019(14):11-12.
- [48] 罗华,侯乐峰,赵亚伟,等.“中国石榴种质资源圃”的建立及创新利用概况[C]//第二届中国石榴博览会暨第七届全国石榴生产与科研研讨会论文集.郑州:《果树学报》编辑部,2017.
- [49] 苑兆和,招雪晴.石榴种质资源研究进展[J].林业科技开发,2014,28(3):1-7.