

爆裂玉米研究进展

于典司, 王 慧, 郑洪建

(上海市农业科学院作物育种栽培研究所/CIMMYT-中国特用玉米研究中心, 上海 201403)

摘 要: 本文综述爆裂玉米的生物学特性、膨爆机制、品质性状、遗传多样性、功能基因挖掘以及爆裂玉米产业发展等方面的研究, 对今后我国爆裂玉米研究前景和方向进行展望。

关键词: 爆裂玉米; 膨爆机制; 品质性状; 遗传多样性

中图分类号: S513.033

文献标识码: A

A Brief Review of Advancement on Popcorn Research

YU Dian-si, WANG Hui, ZHENG Hong-jian

(Crop Breeding and Cultivation Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences/

CIMMYT-China Specialty Maize Research Center, Shanghai 201403, China)

Abstract: The biological characteristics, explosion mechanism, quality traits, genetic diversity, gene identification, and industrial development of popcorn were reviewed in this paper. At last, the article also prospected the developing foreground of the research in the field of popcorn in China.

Key words: Popcorn; Explosion mechanism; Quality trait; Genetic diversity

玉米(*Zea mays* L.)在漫长的驯化过程中,分化出许多适应不同生态环境类型的地方品种^[1,2]。爆裂玉米(*Zea mays* L. var. *everta*)起源于中、南美洲大陆,是一种古老的玉米地方品种类型,也是玉米进化过程中的重要环节^[3]。爆裂玉米因其子粒能够在加热后膨胀、爆裂,产生相对较大的玉米花而得名,现在作为一种营养丰富的休闲食品越来越受消费者的欢迎^[4]。我国消费者对爆裂玉米的需求逐年增加,但爆裂玉米的相关研究在实际育种生产方面仍存在较大差距^[5]。在中、南美洲考古遗址地区发现的史前玉米品种大多数被鉴定为爆裂玉米品种,与这些史前玉米同时被发现的还有用于制作玉米花的原始工具^[6,7]。原始玉米的子粒小而坚硬,古人在没有复杂工具的情况下很难食用没有经过人工驯化的原始玉

米。Mangelsdorf推测,古人意外发现坚硬且带有颖壳的原始玉米子粒遇火能够膨爆,变成柔软美味的食物,从此古人便开始人工驯化玉米的过程^[8]。在哥伦布到达美洲大陆之前,当地人就已经熟知爆裂玉米资源并加以利用。现在中美洲的一些偏远地区的居民仍然把爆裂玉米地方品种作为主食来源^[9]。本文综述国内外爆裂玉米研究的最新成果,为我国爆裂玉米膨爆分子机制研究和遗传育种工作提供理论参考。

1 爆裂玉米生物学特性

在植株形态上,爆裂玉米与其他类型玉米有较大的差异^[10]。与普通马齿型玉米相比,爆裂玉米植株雄花序更大,顶端下垂,形似垂柳,并且能够产生比马齿型玉米更多的花粉;爆裂玉米的穗位高度一般高于马齿型玉米,每株爆裂玉米植株一般结有两个以上完整发育的雌穗;爆裂玉米的果穗比马齿型玉米小很多,产量比马齿型玉米低^[11]。

爆裂玉米的商品性状主要体现在子粒上。爆裂玉米的子粒主要由胚、胚乳和种皮构成。胚是爆裂玉米子粒中油脂的主要储存部位。爆裂玉米胚乳由大量的角质胚乳和少量的粉质胚乳构成,其中,由直径为8~17 μm的多边形淀粉粒组成的角质胚乳主

录用日期: 2019-03-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31801364)、上海市科技兴农重点攻关项目[沪农科攻字(2015)第6-1-2号]、上海市农业科学院学科领域建设专项

作者简介: 于典司(1984-),助理研究员,博士,主要从事特用玉米遗传育种研究。Tel:021-37195373

E-mail:yds.bio@hotmail.com

郑洪建为本文通讯作者。E-mail:hjzh6188@163.com

要分布在子粒外部,由大小相近的球形淀粉粒组成的粉质胚乳在子粒中心围绕胚分布。爆裂玉米不同品种的子粒、果穗上不同部位的子粒以及子粒上不同的部位,其种皮的厚度都存在较大的差异^[12]。爆裂玉米子粒种皮的厚度一般在40~120 μm,同其他类型玉米相差不大,但是由于爆裂玉米的子粒一般较小,所以爆裂玉米种皮的相对厚度仍比其他类型玉米厚^[12-14]。爆裂玉米的种皮除了为胚和胚乳提供保护外,还能在子粒受热时提供一个类似于压力容器的密闭结构,使其能够膨爆产生较大的玉米花。实验表明,去除种皮的爆裂玉米,其中90.4%的子粒都不再具有膨爆性^[15]。

2 爆裂玉米膨爆机制

爆裂玉米的膨爆机制原理并不复杂,几乎所有的谷物子粒都有类似膨爆的特性^[16]。当含水量适当的爆裂玉米子粒达到临界温度,胚乳中的水分受热变成水蒸气,使子粒内某一点压强达到临界值进而使子粒发生膨爆^[17]。一些硬粒型玉米和马齿型玉米在加热之后也会产生小片的爆米花,但是,在相同条件下很难能获得同爆裂玉米同等大小的爆米花。美国早期广泛用于爆米花商业生产的品种“Spanish”实际上是一个能够爆裂的硬粒型玉米品种。通过对现代玉米最可能的祖先一大刍草进行膨爆实验发现,大刍草也同样具有膨爆的能力^[18]。

早期的研究已经深入探讨了各种爆裂玉米膨爆所必需的条件,包括子粒含水量、临界温度、种皮厚度和完整性等^[19]。通过对不同基因型的爆裂玉米进行膨爆特性检测,结果表明,淀粉是参与玉米子粒膨爆的主要物质^[20]。爆裂玉米淀粉膨胀过程与其他谷物膨化过程基本一致,可以概括为加热、形变、膨胀、爆裂共4个步骤^[21]。当爆裂玉米子粒受热时,果皮作为密封的压力容器限制子粒内水分的流失,有利于快速加热子粒内部水分形成水蒸气^[22]。对于完整的爆裂玉米子粒来说,在坚固的种皮保护下,子粒内部有大约16%~19%的水分在膨爆前蒸发,进而导致子粒内部压力增加^[22]。Da Silva等通过研究玉米种皮的热扩散率和热传导性发现,爆裂玉米的种皮比马齿型玉米的种皮具有更好的热扩散率和热传导性^[23]。随着子粒内部蒸汽压力和温度的升高,角质胚乳中的水蒸气在压强的作用下进入淀粉颗粒,使其结晶熔融并糊化。但是,水蒸气不能进入粉质胚乳的淀粉粒中,而是进入淀粉粒之间大量的开放空间,所以在膨爆过程中粉质胚乳的淀粉粒不经历糊化过程,而是在淀粉颗粒的周围空间不断捕获水蒸

气形成小气泡^[24]。在膨爆之前,种皮稍微膨胀,粉质胚乳中不断累积的水蒸气小气泡,最终在其中心合并形成1个直径约1 mm的中心孔。当子粒内部压力大于种皮能够承受范围后,种皮发生破裂,随后胚乳中的水蒸气迅速扩散,为胚乳的膨胀提供驱动力。胚乳中不同淀粉粒间水蒸气蒸发时的压力是不平衡的,这些淀粉粒的膨胀受单独的水蒸气气泡的影响。在膨爆的过程中,爆裂玉米子粒角质胚乳的淀粉颗粒高度膨胀并形成球形或蝶形的玉米花,粉质胚乳和糊粉层对膨胀体积的贡献很小。

爆裂玉米的膨爆受到多种条件的影响。对于含水量在11%~15%的子粒,膨爆发生的基本条件是子粒内部压强达到760~930 kPa,内部温度达到177℃~185℃^[25]。从种皮破裂到最后玉米花形成的整个膨胀过程小于50 ms^[26]。对于球形花爆裂玉米,子粒的含水量和成熟度均能够影响膨爆倍数以及球形玉米花的产出率。

3 爆裂玉米品质性状

用于商业生产的爆裂玉米有很多重要的品质性状,如膨爆特性(膨爆体积、膨爆率、爆花形状和种皮的分散程度等)和食味特性(口感、风味和营养成分等),不同品质性状指标之间也具有一定的相关性。膨爆体积、膨爆倍数和膨爆率等膨爆特性是爆裂玉米常规的品质评价指标。目前,多用于商业化的爆裂玉米子粒一般为黄色、白色的珍珠型和米粒型几种,一般按照每10 g所含子粒数划分子粒大小,其中,68~75粒为中等子粒,小于68粒为小粒,大于75粒为大粒,不同的消费群体偏爱不同的子粒大小^[27-29]。通常情况下,膨爆体积定义为膨爆之后的总体积与爆前样品的总重量的比值,通过该方法计算出的典型爆裂玉米膨爆体积为36~55 cm³/g。人们认为爆裂玉米的膨爆体积越大越符合商业化的需求。

爆裂玉米作为深受大众喜爱的休闲食品,也具有较高的营养品质^[30]。爆裂玉米子粒中淀粉和油脂的含量与其他类型玉米的含量基本相同,但蛋白质的含量较高。另外,爆裂玉米淀粉的凝胶温度、峰值温度、糊化温度等都较其他类型玉米低。Park等报道了6个爆裂玉米杂交品种子粒成分的构成情况,其中,粗脂肪含量占3.8%~4.6%,粗蛋白8.1%~10.5%,粗淀粉61%~67.9%,直链淀粉和支链淀粉的比例为27.5:72.5^[31]。Sweley等通过分析几种美国商品爆裂玉米杂交种的子粒成分表明,爆裂玉米子粒含有10.1%~11.4%的膳食纤维^[32]。爆裂玉米中

最主要的脂肪酸是亚油酸和油酸,分别占总脂肪酸的58.4%和25.5%,平均膳食纤维含量为17.79%,此外,爆米花含卡路里较低,每250 mL爆米花热量仅为25~55 kcal^[31]。Borras等检测阿根廷商品爆裂玉米子粒时也得到了相类似的结果^[33]。

4 爆裂玉米遗传多样性

由于爆裂玉米是对子粒膨爆这一单一性状的描述,所以在对爆裂玉米进行综合评价时会产生很大的多样性,尤其当对不同来源的群体进行比较时,爆裂玉米种质会表现出相当大的遗传变异。在美洲大陆发现的很多爆裂玉米都被描述为玉米起源地古老的地理宗,如墨西哥爆裂玉米“Palomero Toluqueño”、“Chapalote”、“Arrocillo Amarillo”和“Nal-Tel”等^[34,35]。“Palomero Toluqueño”是前哥伦布时代墨西哥中部高原地区的一种古老玉米类型,其植株主要特征是叶片宽、根系浅、雄花序粗壮,子粒呈米粒型^[36];墨西哥西部地区的“Chapalote”具有高大的植株、狭窄的叶片,其雄花序较长,子粒棕色;“Nal-Tel”是另外一种墨西哥爆裂玉米,形态与“Chapalote”相似,两者的差异是“Nal-Tel”子粒为黄色^[37]。在秘鲁、智利、巴西等拉美国家也有许多古老爆裂玉米种质资源的报道^[38-40]。对巴西西南部偏远农场进行调查时,收集到了70个爆裂玉米群体218份材料,通过对16个形态指标的多样性分析后发现了5个保守的爆裂玉米宗,其中有3个宗是新发现的,随着调查的深入,在该地区又陆续发现1 000余份爆裂玉米地方品种^[41]。

爆裂玉米在经过了近百年的商业化选育之后,目前商品化爆裂玉米育种群体遗传多样性已经远低于拉美地区的爆裂玉米群体。Santacruz-Varela利用29个形态指标、18个同工酶标记和31个SSR标记分析来自美国和拉丁美洲国家的爆裂玉米遗传多样性,结果显示,拉美地区的爆裂玉米地方种和北美地区的爆裂玉米商业品种具有非常明显的遗传多样性。Soni等利用RAPD标记对10份爆裂玉米自交系进行遗传多样性评价,从80个标记中选择到了效果最佳的15个标记,可以用于进一步的爆裂玉米遗传多样性评估^[42]。Dos Santos等利用SSR标记和形态学鉴定对18份爆裂玉米骨干材料进行遗传多样性分析,结果表明,分子生物学标记和形态学标记对于爆裂玉米遗传多样性分析来说都是不可或缺的^[43]。

5 爆裂玉米功能基因挖掘

越来越多的证据表明,爆裂玉米种质复杂程度远远大于硬粒型玉米、粉质型玉米和马齿型玉米。

针对爆裂玉米遗传基础研究工作也在逐渐深入,其中,爆裂玉米膨爆的分子机制及功能基因的挖掘一直是研究的焦点。很多研究表明,爆裂玉米的膨爆特性指标是数量性状,具有较高遗传力^[44]。Babu等以爆裂玉米与马齿型玉米和硬粒型玉米不同品种构建的F_{2:3}家系群体为材料,利用SSR标记进行膨爆体积相关的QTL分析,共发现4个QTLs分布于第1、3、8、10号染色体,可解释的表型变异为62%^[45]。同时还检测到4个QTLs调控玉米花体积,分布于第1、5、9、10号染色体,可解释的表型变异为44%;5个QTLs调控爆花率,分布于第1、3、4、5、9号染色体,可解释的表型变异为57%。Lu等利用马齿型玉米×爆裂玉米衍生160个BC₁S家系群体,分别在1S、3S、5S和5L染色体上鉴定出4个QTLs,这4个QTLs可解释爆裂玉米和马齿型玉米杂交后代中膨爆倍数表型变异的45%^[46]。

爆裂玉米其他子粒性状的QTLs也陆续被发现。Liu等利用马齿型玉米×爆裂玉米衍生的F_{2:3}和BC₁F₂家系群体,鉴定了淀粉含量、蛋白质含量和油含量这3个子粒组成性状的QTL^[47]。在两个群体中分别发现了4个和2个与淀粉相关的QTLs,可解释的表型变异的5.2%~10.6%;4个和3个与蛋白质相关的QTLs,可解释的表型变异的5.0%~14.3%;4个和1个与含油相关的QTLs,可解释的表型变异的6.2%~8.5%^[47]。Dong等利用258个重组自交系群体鉴定得到了23个与淀粉含量、蛋白质含量、油含量和赖氨酸含量这4种子粒组成性状相关的QTLs^[48]。但是对于不同的群体和不同的数量性状,QTL鉴定的结果很难直接进行比较和进行后续深入研究。

随着高通量测序技术的发展,爆裂玉米相关的组学研究也相继展开。Vega-Arreguín于2009年利用454测序策略对墨西哥爆裂玉米“Palomero Toluqueño”(基因型EDMX-2233)2周左右的植株进行了转录组测序,本次测序获得了大量的转录本数据信息,能够覆盖50%当时已经报道的非重复序列基因,并预测了86 069条(大约占测序读长的5.67%)新的玉米转录本信息^[49]。这一数据也表明,玉米地方品种的遗传多样性有待深入探索。“Palomero Toluqueño”的全基因组测序结果在同一年发表,通过与B73基因组数据进行比较,653个“Palomero”的基因片段能够完全匹配到B73基因组的全部染色体上,“Palomero”的基因组比B73基因组小约22%,同时重复DNA含量少20%^[50]。

6 爆裂玉米产业发展

美国是最早将爆裂玉米商业化的国家,在1880年以前爆裂玉米主要是作为一种园艺植物,农业文献和种子目录中并没有专门对爆裂玉米进行品种分类。十九世纪后期,爆裂玉米逐渐在美国家庭中流行起来,并开始商业化生产。当时的爆裂玉米商业品种主要为以“Japanese Hulless”(或“Jap Hulless”,一个爆裂玉米类型)为代表的爆裂玉米综合种和以“Spanish”为代表的硬粒型玉米^[51]。到了二十世纪30年代末,爆裂玉米杂交种开始大范围推广,“Japanese Hulless”、“White Rice”、“Queen’s Golden”、“Spanish”等爆裂玉米群体材料便成了最初选育自交系的主要种质资源。Eldredge按照子粒和果穗的形态特征将当时美国的爆裂玉米分成米粒型、珍珠型和日本无壳型3类。米粒型子粒顶端尖,多数子粒顶端呈钩状;珍珠型子粒短、厚、顶端呈圆形;日本无壳型子粒细长,顶端尖或圆,果穗短粗^[51]。随着育种工作的深入,育种工作者开始整理各种爆裂玉米种质资源群体,构建爆裂玉米杂种优势类群。Brewbaker通过对温带和热带爆裂玉米进行双列杂交,建议热带爆裂玉米应该在“Supergold”和“Japanese Hulless”背景下建立杂种优势群体,爆裂玉米自交系“128”(Yellow Pearl)、“KP58K”(South American)和“R18-1-9”(Supergold)是在此背景下最初建立的热带爆裂玉米杂种优势类群^[52]。上述杂优类群也是美国商业化育种中利用的杂种优势类群。

相较于美国爆裂玉米产业一百余年的发展,我国的爆裂玉米产业发展历史并不长,但是在短短的三十余年发展中,国内的育种工作者培育出了大量优异的爆裂玉米品种,目前我国部分爆裂玉米品种品质已经达到甚至超过了进口爆裂玉米品种^[53-56]。

7 展 望

近年来,爆裂玉米逐渐被大众所了解,但同青贮玉米、优质蛋白玉米、甜玉米等其他类型的特用玉米相比,其研究工作相对开展较少。国内外对爆裂玉米研究的重点主要集中在膨爆花型、膨爆倍数等子粒膨爆特性。到目前为止,爆裂玉米膨爆花型和膨爆倍数的控制机制还不明确。由于玉米子粒膨爆受多种条件的影响,所以膨爆表型鉴定的精准性和可靠性对研究爆裂玉米膨爆特性至关重要。从事爆裂玉米科研工作的团队受项目和经费等多方面的制约,缺乏膨爆表型精准鉴定评估体系。按目前的趋势来看,利用电子传感器进行快速、准确、高通量的表型组学测量是未来精准鉴定爆裂玉米膨爆特性的关键。另外,伴随高通量测序平台的发展,常规玉米

的基因组学研究已经取得了重要的进展,现在已发表了多种常规玉米的参考基因组信息,进而使全基因组选择辅助育种技术在常规玉米育种中逐步应用起来^[57,58]。纵观爆裂玉米的研究进程,目前为止还没有完善参考基因组的报道。爆裂玉米种质的遗传基础十分丰富,包含温、热带的地方品种和现代商业育种材料,参考基因组信息对爆裂玉米种质改良和创新研究不可或缺。

无论表型还是基因型的研究最终目的都是进行爆裂玉米种质创新、提高爆裂玉米育种进程。现代爆裂玉米商业育种种质大多来源于上世纪美国利用常规玉米材料改良爆裂玉米地方品种获得的温带材料。我国的爆裂玉米种质大部分来自美国,致使我国爆裂玉米育种的种质基础狭窄。一种策略是加强现有优异爆裂玉米种质资源的发掘,利用常规玉米研究中已经成熟的研究方法和手段开展爆裂玉米的相关研究;另一种策略是加强基于爆裂玉米地方品种的种质创新,除了引进爆裂玉米原产地的种质,更要搜集我国云南、贵州等地区的硬粒、爆裂类型玉米地方品种,构建本土地方品种的核心种质。另外,在育种目标上除了保证爆裂玉米膨爆品质,还可以尝试特色营养爆裂玉米品种的开发。目前,已经有关于在优质蛋白玉米的基础上开发出的优质蛋白爆裂玉米的报道,这些优质蛋白爆裂玉米的膨爆特性略低于常规爆裂玉米,但是赖氨酸含量要高出常规爆裂玉米4~12倍,有些品种的赖氨酸含量甚至超出常规的优质蛋白玉米^[59]。爆裂玉米在今后的研究中应该在传统的研究模式上更多的利用交叉学科,从多角度、动态深入的研究,以应对爆裂玉米遗传育种研究上的挑战。

参考文献:

- [1] Vigouroux Y, Glaubitz J C, Matsuoka Y, et al. Population structure and genetic diversity of New World maize races assessed by DNA microsatellites[J]. *American Journal of Botany*, 2008, 95(10): 1240-1253.
- [2] Matsuoka Y, Vigouroux Y, Goodman M M, et al. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, 99(9): 6080-6084.
- [3] Mangelsdorf P C. The origin of corn[J]. *Scientific American*, 1986, 255(2): 80-87.
- [4] Sweley J C, Rose D J, Jackson D S. Quality traits and popping performance considerations for popcorn(*Zea mays* *Everta*)[J]. *Food reviews international*, 2013, 29(2): 157-177.
- [5] 王志斌,史振声.我国爆裂玉米科研及产业发展问题探讨[J]. *玉米科学*, 2011, 19(6): 142-144.
Wang Z B, Shi Z S. Discussion on the problem of research and in-

- dustrial development of pop corn in China[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2011, 19(6): 142–144. (in Chinese)
- [6] Anderson E, Cutler H C. Methods of corn popping and their historical significance[J]. *Southwestern Journal of Anthropology*, 1950, 6(3): 303–308.
- [7] Mangelsdorf P C, MacNeish R S, Galinat W C. Domestication of corn [J]. *Science*, 1964, 143(3606): 538–545.
- [8] Mangelsdorf P C. The mystery of corn: new perspectives[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1983, 127(4): 215–247.
- [9] De Almeida Silva N C, Vidal R, Ogluari J B. New popcorn races in a diversity microcenter of *Zea mays* L. in the far west of santa catarina, southern brazil[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2017, 64(6): 1191–1204.
- [10] Eldredge J C, Lyerly P J. Popcorn in Iowa[J]. *Bulletin P*, 1943, 2(54): 753–778.
- [11] Hallauer A R. Specialty corns[M]. Boca Raton, Florida: CRC Press, 2000.
- [12] Mohamed A A, Ashman R B, Kirleis A W. Pericarp thickness and other kernel physical characteristics relate to microwave popping quality of popcorn[J]. *Journal of Food Science*, 1993, 58(2): 342–346.
- [13] Tracy W, Galinat W. Thickness and cell layer number of the pericarp of sweet corn and some of its relatives[J]. *Hortscience*, 1987, 22(4): 645–647.
- [14] Quinn Sr P V, Hong D C, Both J A. Increasing the size of a piece of popcorn[J]. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 2005, 353: 637–648.
- [15] Hosney R, Zeleznak K, Abdelrahman A. Mechanism of popcorn popping[J]. *Journal of Cereal Science*, 1983, 1(1): 43–52.
- [16] Baskaran V, Malleshi N, Shankara R, et al. Acceptability of supplementary foods based on popped cereals and legumes suitable for rural mothers and children[J]. *Plant Foods for Human Nutrition*, 1999, 53(3): 237–247.
- [17] Soyulu S, Tekkanat A. Interactions amongst kernel properties and expansion volume in various popcorn genotypes[J]. *Journal of Food Engineering*, 2007, 80(1): 336–341.
- [18] Santacruz-Varela A. Genetic diversity of North American popcorn and its relationship with Mexican and South American popcorns [D]. Ames, USA, Iowa State University, 2001.
- [19] 刘艳阳, 李玉玲, 余永亮, 等. 爆裂玉米膨爆机理的研究进展[J]. *玉米科学*, 2007, 15(2): 58–60.
Liu Y Y, Li Y L, Yu Y L, et al. Researches advances of the expansion mechanism in popcorn[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(2): 58–60. (in Chinese)
- [20] Schwartzberg H G, Wu J P C, Nussinovitch A, et al. Modelling deformation and flow during vapor-induced puffing[J]. *Journal of Food Engineering*, 1995, 25(3): 329–372.
- [21] Parker M L, Grant A, Rigby N M, et al. Effects of popping on the endosperm cell walls of sorghum and maize[J]. *Journal of Cereal Science*, 1999, 30(3): 209–216.
- [22] Wu P, Schwartzberg H. Popping behavior and zein coating of popcorn[J]. *Cereal Chemistry*, 1992, 65(5): 567–573.
- [23] Da Silva W J, Vidal B C, Martins M E Q, et al. What makes popcorn pop[J]. *Nature*, 1993, 362(6419): 417.
- [24] Reeve R M, Walker H G. The microscopic structure of popped cereals[J]. *Cereal Chemistry*, 1969, 46(3): 227–241.
- [25] Byrd J E, Perona M J. Kinetics of popping of popcorn[J]. *Cereal Chemistry*, 2005, 82(1): 53–59.
- [26] Virot E, Ponomarenko A. Popcorn: critical temperature, jump and sound[J]. *Journal of The Royal Society Interface*, 2015, 12(104): 20141247.
- [27] 史振声. 美国爆裂玉米的历史和发展[J]. *玉米科学*, 2001, 9(2): 8–10.
Shi Z S. History and development of popcorn in the United States [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2001, 9(2): 8–10. (in Chinese)
- [28] Lago C, Landoni M, Cassani E, et al. Study and characterization of a novel functional food: purple popcorn[J]. *Molecular Breeding*, 2013, 31(3): 575–585.
- [29] Severini A D, Borrús L, Westgate M E, et al. Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize[J]. *Field Crops Research*, 2011, 120(3): 360–369.
- [30] Paraginski R T, de Souza N L, Alves G H, et al. Sensory and nutritional evaluation of popcorn kernels with yellow, white and red pericarps expanded in different ways[J]. *Journal of Cereal Science*, 2016, 69: 383–391.
- [31] Park D, Allen K G D, Stermitz F R, et al. Chemical composition and physical characteristics of unpopped popcorn hybrids[J]. *Journal of Food Composition and Analysis*, 2000, 13(6): 921–934.
- [32] Sweley J C, Rose D J, Jackson D S. Hybrid and environment effects on popcorn kernel physiochemical properties and their relationship to microwave popping performance[J]. *Journal of Cereal Science*, 2012, 55(2): 188–194.
- [33] Borrás F, Seetharaman K, Yao N, et al. Relationship between popcorn composition and expansion volume and discrimination of corn types by using zein properties[J]. *Cereal Chemistry*, 2006, 83(1): 86–92.
- [34] Hufford M B, Martínez-Meyer E, Gaut B S, et al. Inferences from the historical distribution of wild and domesticated maize provide ecological and evolutionary insight[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(11): e47659.
- [35] Reif J C, Warburton M L, Xia X C, et al. Grouping of accessions of Mexican races of maize revisited with SSR markers[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(2): 177–185.
- [36] Contreras T R, Díaz L G, Reyes G R. Geografía e historia cultural del maíz palomero toluqueño(*Zea mays* everta)[J]. *Ciencia Ergo Sum*, 2006, 13(1): 47–56.
- [37] Mangelsdorf P C. Corn. Its origin, evolution and improvement[M]. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1974.
- [38] Paterniani E, Goodman M. Races of maize in Brazil and adjacent areas[M]. El Batán: CIMMYT, 1978.
- [39] Grobman A. Races of maize in Peru: their origins, evolution and classification[M]. Washington, D.C.: National Academies Press, 1961.
- [40] Timothy D H. Races of maize in Chile[M]. Washington, D.C.: National Academies Press, 1961.

- [41] Costa F M, Silva N C d A, Oglari J B. Maize diversity in southern Brazil: indication of a microcenter of *Zea mays* L[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2017, 64(4): 681–700.
- [42] Soni N, Patel N, Prajapati V, et al. Assessment of genetic diversity among popcorn(*Zea mays* var. *everta*) lines using random amplified polymorphic DNA(RAPD) markers[J]. Trends in Biosciences, 2014, 7(3): 216–220.
- [43] Dos Santos J F, Mangolin C A, Machado M, et al. Genetic variability among elite popcorn lines based on molecular and morphoagronomic characteristics[J]. Genet Mol Res, 2017, 16(2): 1–11.
- [44] 李玉玲,王延召,刘艳阳,等. 普×爆后代3个膨爆特性的遗传分析[J]. 玉米科学, 2007, 15(2): 23–25, 30.
Li Y L, Wang Y Z, Liu Y Y, et al. Genetic Analysis of three popping characteristics for the progenies derived from normal Corn× Popcorn inbred lines[J]. Journal of Maize Sciences, 2007, 15(2): 23–25, 30. (in Chinese)
- [45] Babu R, Nair S K, Kumar A, et al. Mapping QTLs for popping ability in a popcorn×flint corn cross[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112(7): 1392–1399.
- [46] Lu H J, Bernardo R, Ohm H. Mapping QTL for popping expansion volume in popcorn with simple sequence repeat markers[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(3): 423–427.
- [47] Liu Y, Dong Y, Niu S, et al. QTL identification of kernel composition traits with popcorn using both F2:3 and BC2F2 populations developed from the same cross[J]. Journal of Cereal Science, 2008, 48(3): 625–631.
- [48] Dong Y, Zhang Z, Shi Q, et al. QTL identification and meta-analysis for kernel composition traits across three generations in popcorn [J]. Euphytica, 2015, 204(3): 649–660.
- [49] Vega-Arreguín J C, Ibarra-Laclette E, Jiménez-Moraila B, et al. Deep sampling of the Palomero maize transcriptome by a high throughput strategy of pyrosequencing[J]. BMC Genomics, 2009, 10(1): 299.
- [50] Vielle-Calzada J-P, Martínez de la Vega O, Hernández-Guzmán G, et al. The Palomero genome suggests metal effects on domestication[J]. Science, 2009, 326(5956): 1078–1078.
- [51] Eldredge J C, Thomas W I. Popcorn. Its production, processing and utilization[J]. Bulletin P, 1959, 7(127): 1–16.
- [52] Brewbaker J, Burnham Larish L. Diallel analyses of temperate and tropical popcorns[J]. Maydica, 1999, 44(4): 279–284.
- [53] 史振声,钟雪梅,孙淑凤,等. 中美几个爆裂玉米品种产品品质的比较[J]. 玉米科学, 2018, 26(5): 7–13.
Shi Z S, Zhong X M, Sun S F, et al. Comparison of popcorn quality produced in China and USA[J]. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(5): 7–13. (in Chinese)
- [54] 于典司,王慧,卢有林,等. 爆裂玉米单交种“申科爆1号”的选育[J]. 上海农业学报, 2018, 34(3): 59–62.
Yu D S, Wang H, Lu Y L, et al. Breeding of a new single-cross hybrid variety of popcorn ‘Shenkebao No. 1’ [J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2018, 34(3): 59–62. (in Chinese)
- [55] 刘亚飞,杨引福,宋丽,等. 西北地区种植密度对夏播沈爆3号产量和品质的影响[J]. 玉米科学, 2014, 22(3): 103–108.
Liu Y F, Yang Y F, Song L, et al. Effects of planting density on the yield and the quality of Shenbao No.3 on summer sowing in north-west China[J]. Journal of Maize Sciences, 2014, 22(3): 103–108. (in Chinese)
- [56] 倪绯,史振声,王志斌,等. 沈爆3号在不同密度下的冠层结构和生理特征研究[J]. 玉米科学, 2011, 19(1): 83–86, 91.
Ni F, Shi Z S, Wang Z B, et al. Study on canopy structure and physiological characteristics of Shenbao No.3 in different densities[J]. Journal of Maize Sciences, 2011, 19(1): 83–86, 91. (in Chinese)
- [57] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics[J]. Science, 2009, 326(5956): 1112–1115.
- [58] Sun S, Zhou Y, Chen J, et al. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes[J]. Nature Genetics, 2018, 50(9): 1289–1295.
- [59] Ren Y, Yobi A, Marshall L, et al. Generation and evaluation of modified *Opaque-2* popcorn suggests a route to Quality Protein Popcorn[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9(1803): 1–11.

(责任编辑:朴红梅)