

大豆滞绿(stay-green)突变体诱变后代生理指标及品质分析

郑赞¹ 尹艺臻¹ 温宏伟^{1,2} 王鹏¹ 李贵全^{1*}

(1. 山西农业大学 农学院, 山西 太谷 030801;

2. 山西农业大学 小麦研究所, 山西 临汾 041000)

摘要 为研究大豆滞绿突变体后代中生理指标和品质性状的差异,利用经⁶⁰Co-γ诱变的大豆滞绿突变体‘Z-94320’的诱变后代M₆为试材,对后代不同种皮色不同子叶色大豆的各时期叶绿素含量、鼓粒期光合作用以及成熟期蛋白质和脂肪含量进行测定并分析。结果表明:滞绿型后代的叶绿素SPAD平均最高可达41.76±0.93,平均变化率可达(12.27±0.70)%,较普通型后代在衰老时期会出现明显的延迟;绿色种皮后代植株叶片的气孔导度会受到抑制,但各类群之间的光合参数无显著差异;滞绿型后代较普通型后代会出现显著的品质提升,且叶绿素变化率与蛋白质含量、脂肪含量呈现极显著的正相关,滞绿型类群中浅绿色种皮、绿色子叶大豆的蛋白质含量和脂肪含量比绿色种皮、子叶大豆分别高出(44.35±0.16)和(21.57±0.03)g/100g,因此,品质更优。

关键词 大豆; 滞绿突变体; 叶绿素含量; 光合作用; 品质分析

中图分类号 S326; S565.1

文章编号 1007-4333(2020)09-0027-09

文献标志码 A

Analysis of physiological indexes and quality in mutant progeny of soybean stay-green mutants

ZHENG Yun¹, YIN Yizhen¹, WEN Hongwei^{1,2}, WANG Peng¹, LI Guiquan^{1*}

(1. College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China;

2. Institute of Wheat Research, Shanxi Agricultural University, Linfen 041000, China)

Abstract In order to study the differences of physiological indexes and quality characters in the progenies of soybean green retarded mutant, the mutagenic progenies M₆ of soybean stay-green mutant ‘Z-94320’ induced by ⁶⁰Co-γ were used as test materials to measure and analyze the chlorophyll content in different stages, photosynthesis during the seed-filling period, protein and fat of soybeans with different seed coat color and cotyledon color. The results showed that the average content of chlorophyll of stay-green progenies in the senescence stage was 41.76 ± 0.93, and the average rate of change was (12.27 ± 0.70)%, which was significantly higher than that of the common progenies. The stomatal conductance of green seed coat progeny was inhibited, but there was no significant difference in photosynthetic parameters among different groups. The quality of the stay-green progenies was significantly higher than that of the common progenies, and the change rate of chlorophyll had a extremely significant positive correlation with protein content and fat content. In stay-green group, the protein content and fat content of light green seed coat and green cotyledon soybean were (44.35 ± 0.16) and (21.57 ± 0.03) g/100 g higher than those of green seed coat and cotyledon soybean, respectively.

Keywords soybean; stay-green mutant; chlorophyll content; photosynthesis; quality analysis

收稿日期: 2019-12-07

基金项目: 科技部中欧政府间科技合作重点专项(2017YFE0111000)

第一作者: 郑赞, 硕士研究生, E-mail: yunviking@163.com

通讯作者: 李贵全, 教授, 主要从事大豆遗传育种研究和植物遗传改良及种质创新研究, E-mail: li-gui-quan@126.com

在植物衰老过程中,会发生一系列生理生化变化导致叶绿素降解,发生黄化现象,进而使光合作用能力下降,光合产物的形成量也随之降低,生物量增加变得缓慢直至完全停止^[1]。在植株生育末期叶片衰老过程中,会出现叶绿素不降解或降解不明显的情况,叶片和果实仍然保持绿色及较强的光合作用,这种现象称为滞绿(stay-green)^[2]。大豆 [*Glycine max* (Linn.) Merr.] 种质资源丰富,存在功能型和非功能型2种滞绿突变体。功能型滞绿突变体的叶片衰老机制受损,叶绿素降解和衰老速率减慢,保持绿色,可进行较长时间的光合作用和生物产量的积累,其生物产量及抗逆能力显著高于野生型,这类突变体对提高作物产量具有重要的研究意义。陈骏伯^[3]研究发现“持绿型”小麦的叶片具有高光合活性,使合成的同化物持续大量地运输到籽粒中,从而提高产量。白红丹等^[4]研究“科丰14”大豆滞绿突变系,发现突变体成熟后期茎叶和籽粒种皮色均呈现绿色,叶绿素降解较慢,因此大豆滞绿突变体具有提高产量的潜力。非功能型滞绿突变体仅仅是叶绿素降解受到抑制,光合作用仍然随植物衰老而下降,因此是研究叶绿素降解的理想材料。

作为重要的油料、食用和饲料作物,大豆为全世界提供了30%的植物油脂及60%植物蛋白,其营养价值高,含量丰富^[5]。大豆蛋白质是重要的植物蛋白,含量高达种子干重的35%~40%^[6],是谷类作物蛋白含量的3~5倍^[7],主要由球蛋白(59%~81%)和白蛋白(8%~25%)组成^[8]。大豆蛋白质含有8种人体必需氨基酸,其中除蛋氨酸和半胱氨酸,其他氨基酸含量均达到了世界卫生组织推荐的标准^[9]。大豆脂肪含量高达20%^[10],在人体内的营养和消化率极高,是一种重要的优质食用油^[9],主要成分为游离脂肪酸、芳香油、固醇、色素和有机酸脂类等,不含胆固醇^[7],不饱和脂肪酸含量达到了脂肪酸总量的60%左右,其中亚油酸含量占50%以上^[11]。因此大豆具有预防高血压、肥胖、糖尿病、骨质疏松和心脑血管疾病等功效^[12-14]。

目前,由于作物本身特性及育种水平等因素的限制,我国大豆生产面临着单产、品质水平均较低等严峻问题,严重影响市场竞争力,高产优质大豆的选育受制于生态环境复杂、种质资源匮乏和杂交育种方法单一等因素^[5]。相关研究表明大豆产量与品质、蛋白质含量和脂肪含量间都存在一定程度上的负相关^[15-16],对双高品种的创制提出了较大的挑战。

大豆滞绿突变体的发现为大豆育种提供了新的研究思路,其独特的叶绿素不降解特性为选育兼顾双高品质及高产大豆品种提供了更多的可能。滞绿大豆的品质性状相关方面的研究鲜有报道。本研究以诱变得到的大豆滞绿突变体 M₆ 代作为试材,按照种皮色和子叶色进行分类,对各类群体的光合速率、叶绿素含量、蛋白质含量和脂肪含量进行测定并统计分析,并发掘其中潜在的优质品系,旨在阐明滞绿突变体中叶绿素降解和大豆品质的关系以及不同类型大豆光合作用的差异,以期为选育特色大豆、高品质大豆提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为大豆滞绿突变体‘Z-94320’(田间自然突变双青豆,来自山西农业大学大豆育种研究室)及其诱变获得的突变体 M₆ 代分离群体,总计108个分离单系。滞绿突变体大豆,种皮色和子叶色均为绿色,褐脐,灰茸毛,紫花,尖叶型,亚有限结荚习性,一般有效分枝0~2个,百粒重20.34 g左右,生育期一般在115~120 d,蛋白质含量44.9 g/100 g,脂肪含量21.4 g/100 g。

1.2 试验设计

2012年,在山西农业大学大豆遗传育种试验室中,利用剂量率为100 R/min的⁶⁰Co-γ射线对滞绿突变体‘Z-94320’的干种子进行辐射诱变处理,获得诱变新种质。

将诱变所得新种质种植于大田,进行连续5代目标性状的自交定向分离筛选,于2017年5月13日在山西农业大学农学院大豆育种试验田种植 M₅ 代诱变突变体种子,采收获得108个 M₆ 代的诱变突变体分离单系。依次以1,2,⋯,108进行编号,将各单系继续种植于大田,采用随机区组设计,行长5 m,行距0.5 m,株距0.25 m,重复3次,田间管理采用常规技术。

1.3 测定项目和测定方法

1.3.1 叶绿素含量(SPAD值)的测定

用SPAD-502叶绿素测定仪测定 M₆ 代群体的苗期、盛花期和衰老期的叶绿素含量,3次重复。测定时,随机选取诱变后代各分离单系3株,选取顶部同一部位叶片测定,每个叶片随机选取3个测量点,取其平均值。

选用叶绿素变化率来表示诱变后代材料的滞绿

性,以此更好地说明大豆滞绿突变体后代中不同种皮色(绿、浅绿、黄)滞绿的程度和子叶色(绿、黄)类型在衰老过程中与叶片叶绿素降解的关系,本研究中叶绿素变化率=(衰老期叶绿素含量-盛花期叶绿素含量)/盛花期叶绿素含量×100%。

1.3.2 光合参数的测定

大豆进入鼓粒期后,选光线好的晴天,9:00—15:00用CI-340 光合仪测定 M₆ 代各分离单系的光合参数,3 次重复,光照强度为 1 000 μmol/(m²·s)左右。

1.3.3 品质性状的测定

成熟后,将 M₆ 代植株上收获的籽粒晒干,置于 Infratec TM 1241 Grain Analyzer V5.00 品质分析仪中,检测籽粒中蛋白质和脂肪的含量,进行 3 次

重复。

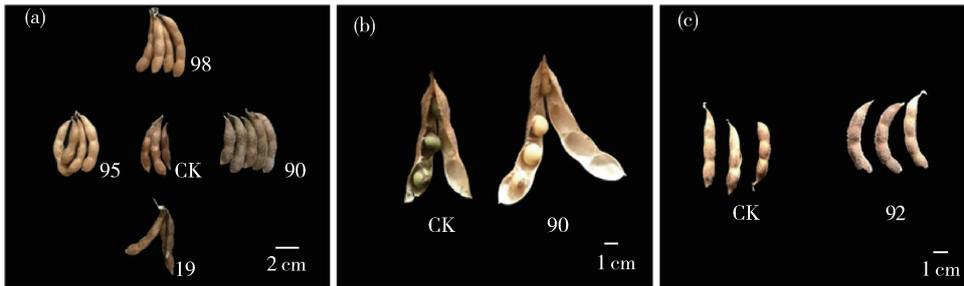
1.4 统计分析

用 Microsoft Excel 对统计记录的数据进行整理,用 SPSS 24.0 和 DPS 6.05 软件对数据进行处理分析。

2 结果与分析

2.1 滞绿突变体后代分离系的叶绿素含量比较

滞绿大豆诱变后代群体中出现了丰富的变异(图 1 和图 2),根据种皮色和子叶色将其分为 4 种类型,分别命名为 I、II、III 和 IV,其中 I 类种皮色绿色和子叶色绿色;II 类种皮色浅绿色和子叶绿色;III 类种皮色浅绿色和子叶色黄色;IV 类种皮色黄色和子叶色黄色。

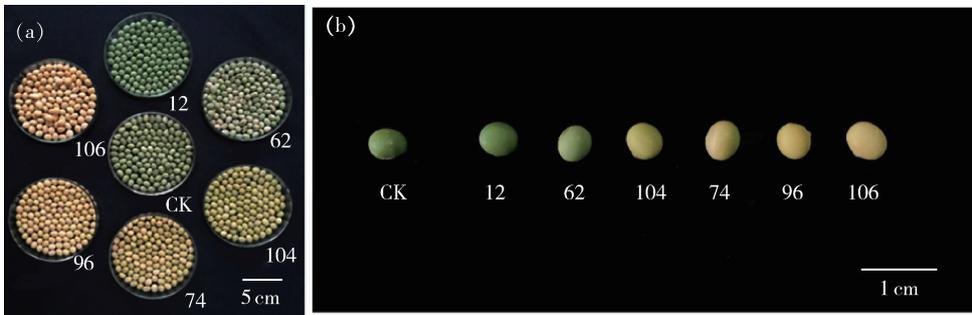


(a) 豆荚颜色的变异; (b) 荚粒数的变异; (c) 同色豆荚中的不同颜色籽粒

(a) Variation of pod color; (b) Variation of pod number; (c) Different color seeds of the same color pods

图 1 滞绿突变体后代豆荚的变异

Fig. 1 Variation of pods in the progenies of stay-green mutants



(a) 种皮色变异; (b) 籽粒颜色从绿变黄

(a) Variation of seed coat color; (b) Seed color changes from green to yellow

图 2 滞绿突变体后代的籽粒变异

Fig. 2 Seed variation of progenies of stay-green mutants

由表 1 可知,衰老期的叶绿素 SPAD 值, I、II 类群之间并无明显差异,但是都显著高于 III、IV 类群,叶绿素变化率在 4 个类群之间表现出显著差异 ($P < 0.05$)。I 类群叶绿素变化率的范围在

—28.57~31.20%,平均变化率为 12.27%,其中仅有材料 7、58、76 和 78 出现衰老期叶绿素下降的情况; II 类群叶绿素变化率的范围在 —21.62~44.85%,平均变化率为 10.85%,其中则出现了较

表1 不同类群的衰老期叶片 SPAD 值及变化率

Table 1 SPAD value during senescence and change rate of each group

I			II			III			IV		
材料 编号 Material number	SPAD	变化率/ % Change rate									
1(CK)	47.90	27.77	4	44.07	25.97	8	40.33	7.08	2	20.67	-39.28
7	41.00	-1.12	6	42.77	16.60	9	41.40	6.34	3	18.67	-49.00
12	50.63	31.20	10	41.97	22.54	14	36.97	-4.56	5	23.63	-34.83
19	47.30	22.27	11	38.90	-0.19	16	33.30	-17.44	22	15.23	-59.91
30	41.40	12.74	13	44.67	10.26	17	35.87	-3.58	24	10.27	-72.84
31	45.50	20.45	15	47.23	29.83	25	32.93	-13.18	35	26.17	-28.24
32	48.10	25.09	18	41.53	5.30	26	28.07	-15.38	55	25.40	-26.09
36	42.97	12.50	20	46.23	44.85	27	36.40	-0.55	57	4.67	-86.64
37	36.10	9.20	21	50.47	28.26	28	34.30	-21.81	68	18.00	-45.23
41	46.30	26.36	23	29.90	-21.11	38	32.01	-12.30	69	19.00	-52.78
47	40.10	6.50	29	40.00	17.14	42	46.83	31.80	85	20.33	-43.41
48	37.13	13.04	33	45.70	17.45	43	39.93	0.67	86	29.93	-21.50
49	31.17	12.87	34	40.63	7.09	44	33.00	-3.41	87	24.23	-27.30
52	38.23	6.38	39	46.73	38.74	45	34.90	-2.33	88	18.73	-47.87
53	49.80	23.76	40	30.10	-21.62	59	21.63	-39.74	92	20.23	-46.29
54	39.27	11.05	46	35.13	-8.52	74	35.60	-5.99	93	26.20	-35.04
56	44.83	24.25	50	39.90	-1.25	77	36.00	-5.10	95	19.00	-42.71
58	37.53	-10.99	51	34.63	-9.51	79	35.07	-7.31	96	26.30	-24.43
61	45.80	19.66	60	44.80	21.81	80	35.33	-2.48	97	29.10	-33.66
66	38.07	2.21	62	47.07	23.17	91	37.63	3.77	99	16.23	-55.53
67	37.13	5.04	63	34.20	-12.02	94	36.00	-5.26	100	16.83	-52.63
71	38.63	7.01	64	39.47	40.19	98	35.21	-3.45	105	5.60	-85.21
76	36.85	-1.56	65	38.33	-8.59	102	34.90	-2.33	106	12.00	-68.37
78	29.93	-28.57	70	36.00	-6.67	103	28.60	-13.88	107	15.07	-60.18
83	38.07	3.70	72	37.20	4.46	104	23.20	-29.41	108	19.33	-46.64
84	41.20	14.98	73	34.87	-3.17						
89	45.73	21.22	75	42.50	11.13						
90	47.40	14.84	81	45.27	21.32						
101	46.83	24.06	82	45.80	21.12						
均值 Mean	41.76± 0.93 a	12.27± 0.70 a	均值 Mean	40.90± 0.49 a	10.85± 0.76 b	均值 Mean	34.62± 0.63 b	-6.39± 0.62 c	均值 Mean	19.23± 0.56 c	-47.42± 0.87 d

注:SPAD 值表示衰老期叶绿素含量;小写字母表示各类群间的差异显著($P<0.05$)。下同。

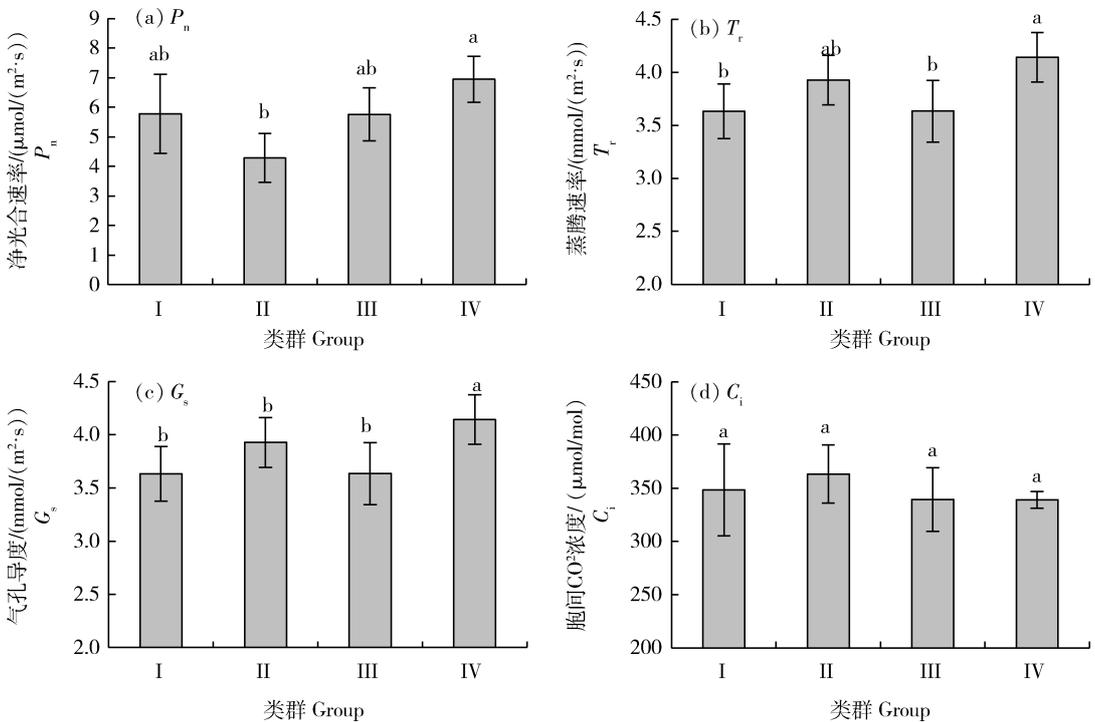
Note: The SPAD values indicate the chlorophyll content in senescence period. Lower-case letters indicate significant differences among groups ($P<0.05$). The same below.

I 类更多的叶绿素降低情况；Ⅲ类群体中衰老期叶片叶绿素 SPAD 值较前两类略低，且除 8、9、32、43、91 号材料其他都表现为下降，平均变化率为 -6.39%；Ⅳ类群体中衰老期叶片叶绿素 SPAD 平均值仅为 19.23，该类群的所有材料都表现出正常的下降情况，平均变化率达到 -47.42%。因此，将 I、Ⅱ类群划分为滞绿型，Ⅲ、Ⅳ划分为普通型。

2.2 滞绿突变体后代分离系的光合作用比较

由图 3 可知，类群 Ⅱ的净光合速率较其他类群显著低于Ⅳ类群，I、Ⅲ类群与其他类群的差异并不

显著，说明子叶色或种皮色的变化对净光合速率并无影响；Ⅳ类群的蒸腾速率显著高于 I、Ⅲ类群，Ⅱ类群则与其他类群无显著差异，说明子叶色或种皮色的变化可能对蒸腾速率也并无影响；Ⅳ类群的气孔导度显著高于其他 3 个类群，I、Ⅱ、Ⅲ类群间无显著差异，说明种皮色的变化可能会对气孔导度产生影响；4 个类群的细胞间 CO₂ 浓度并无差异，说明子叶色或种皮色的变化对胞间 CO₂ 浓度没有影响。综合光合作用指标发现除种皮滞绿会造成气孔导度的降低外，子叶滞绿或种皮滞绿对光合作用并未产生明显影响。



小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$).

Lower-case letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

图 3 各类群光合参数比较分析

Fig. 3 Comparison analysis of photosynthetic parameters of each group

2.3 滞绿突变体后代分离系的品质性状比较

从表 2 可知，滞绿型后代 I 和 Ⅱ类群之间的品质并无显著差异，滞绿型后代的蛋白质含量与普通型后代的差异极显著，脂肪含量则与 Ⅲ类群存在显著差异，与 Ⅳ类群存在极显著差异。

由图 4 可知，在蛋白质含量方面，各类群由大到小分别为：Ⅱ > I > Ⅲ > Ⅳ，滞绿型类群明显高于普通型类群，其中 I 类群的 84 号株系总蛋白质含量最高，达到 46.5 g/100 g，Ⅳ类群的 105 号株系含量最

低为 40.9 g/100 g。在大豆的脂肪含量方面，各类群由大到小分别为：Ⅱ > Ⅲ > I > Ⅳ，其中 Ⅲ类群的 91 号株系脂肪含量最高，达到 22.1 g/100 g，Ⅳ类群的 105 号株系含量最低为 20.6 g/100 g，滞绿型类群虽然高于普通型，但是 Ⅲ类群高于 I 类群的情况也不能忽略，这可能是由于蛋白质含量和脂肪含量存在负相关性的影响，过高的蛋白质积累抑制了脂肪含量的增长。通过与对照株系(CK)的蛋白质含量和脂肪含量相比较，各 M₀ 代株系的变化有增有

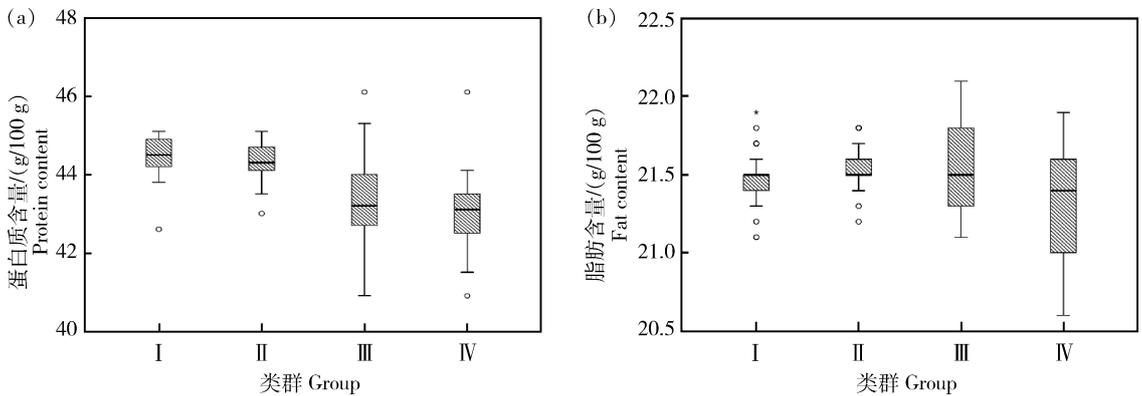
表2 各类群品质的差异显著性分析

Table 2 Analysis on the difference of quality of each group

类群 Group	蛋白质含量/(g/100 g) Protein content	脂肪含量/(g/100 g) Fat content
I	44.31±0.10 A	21.47±0.02 a
II	44.35±0.16 A	21.57±0.03 a
III	43.34±0.09 B	21.55±0.07 b
IV	43.00±0.01 C	21.31±0.03 c

注:大写字母表示差异极显著($P<0.01$)。

Note: Capital letters indicate extremely significant differences ($P<0.01$).



(a) 蛋白质含量的变化; (b) 脂肪含量的变化

(a) Changes in protein content; (b) Changes in fat content

图4 各类群的品质变化趋势

Fig. 4 Quality change trend of various groups

减,但是各类群的蛋白质含量平均水平则表现为全部降低,脂肪含量除类群IV降低其他三类均为增高。综合来看,滞绿性状对改善大豆品质有显著的影响,蛋白质和脂肪含量同时增加是存在可能的。

滞绿突变体生育期叶绿素的变化会影响到植物自身有机物的积累,因此叶绿素变化率和蛋白质、脂肪含量存在一定关系。由表3可知,在滞绿突变体后代中,叶绿素变化率、蛋白质含量、脂肪含量均与衰老期叶绿素含量存在着极显著的正相关($P<0.01$),蛋白质含量和脂肪含量均与叶绿素变化率存在着极显著的正相关($P<0.01$),说明叶绿素含量的增长会极显著促进蛋白质含量和脂肪含量的增加。滞绿型大豆则可以使叶绿素含量长期维持在较高水平,从而使蛋白质和脂肪含量均显著提高,由此推断,滞绿大豆可以作为培育双高(高蛋白高脂)大豆品种的种质材料。

3 讨论

近几年对滞绿突变体的鉴定和有关基因的克隆加快了对叶片叶绿素降解的研究,高等植物叶片叶绿素降解的脱镁叶绿酸氧化酶(Pheide a oxygenase, PaO)途径已经阐明^[17]。本研究中根据种皮色和子叶色将大豆滞绿突变体后代材料进行分类,主要侧重于从形态和生理水平上观察比较大豆滞绿和诱变后非滞绿大豆的差异及变化规律。通过研究4种类型诱变后代大豆的生育期叶绿素SPAD值的变化情况及叶绿素在衰老期降解幅度大小,发现种皮色和子叶色与叶片衰老期叶绿素降解程度存在着很大的关系。在大豆子叶色一致的情况下,种皮色越绿叶片叶绿素含量的变化率越大,滞绿性越强,反之则滞绿性较弱;种皮色一致(均为浅绿色)的情况下,在大豆衰老期,子叶色为绿色的突变系比黄

表3 蛋白含量、脂肪含量与叶绿素的相关性

Table 3 Correlation between protein content, fat content and chlorophyll

指标 Index	衰老期叶绿素含量 SPAD in senescence stage	叶绿素变化率 Change rate of chlorophyll
叶绿素变化率 Growth of chlorophyll	0.966**	
蛋白质含量 Protein content	0.436**	0.433**
脂肪含量 Fat content	0.319**	0.314**

注: ** 表示 $P < 0.01$ 为极显著。

Note: ** means extremely significant at the 0.01 level.

色的突变系叶片叶绿素含量高,叶绿素降解幅度大,滞绿性强。因此按照种皮和子叶都滞绿与仅种皮滞绿可以划分为2种大豆种子的滞绿基本类型^[18]。Spano等^[19]研究发现硬粒小麦功能性滞绿突变家系‘139’、‘142’、‘196’和‘504’相对于野生型,叶片叶绿素降解速率减缓,本研究中滞绿大豆相对于黄色大豆叶片叶绿素降解程度与Spano等^[19]的研究结果一致。Christopher等^[20]研究证实,滞绿小麦品种‘Seri M82’在灌浆期绿叶面积持续时间较长,叶绿素降解缓慢。植物滞绿突变体叶绿素降解机理已在分子基因水平上得以研究^[2],本研究的结果在生理水平上验证滞绿突变体叶绿素降解的变化情况。

滞绿大豆在逆境胁迫或衰老的情况下,由于自身叶绿素无法降解,可以延长抗逆或者衰老的时间,保证正常的光合作用进行,以此提高产量或品质。黄瑞冬^[21]在对干旱胁迫下滞绿作物的生理状况研究时发现,滞绿作物的叶片除叶绿素降解还保持着较强的光合作用。陈骏伯^[3]发现持绿小麦在灌浆后期叶片中的活性氧清除系统可以持续高效地清除活性氧(ROS)和 H_2O_2 ,从而使其在衰老时期依旧能够维持较高的光合速率,使同化物大量积累,从而使产量增加。本研究由于试验条件的限制和材料数量较多,只测定大豆鼓粒期的光合指标。作为决定豆科作物产量高低的关键时期^[22],鼓粒期会进行大豆生育期各阶段最多的籽粒干物质积累,且干物质积累的状况直接影响后期大豆产量的形成^[23]。按照种皮和子叶色划分的类群归类整理统计,对各类群大豆鼓粒期的光合指标情况进行测定分析。结果

发现,无论子叶或者种皮颜色如何,光合作用的强度并未由此造成直观的改变,但综合品质指标的情况发现,滞绿突变体类群的品质指标均优于黄色种皮黄色子叶的类群,这说明滞绿突变体类群的光合作用比普通大豆突变体类群持续更久,会产生更多的有机物积累,以此达到高产优质的特性。

⁶⁰Co- γ 诱变育种的重要目的是改善大豆品质^[24]。Hörtensteiner^[25]研究表明,光系统反应中心的叶绿素结合蛋白对氮源的高效再利用在植株的生长发育过程中起到重要作用。本研究中发现,无论滞绿与否,大豆叶片中叶绿素的含量与大豆蛋白质含量呈极显著正相关关系($P < 0.01$),与Hörtensteiner^[25]研究结果一致。任钧等^[20]在已有研究基础上推测大豆发育与成熟阶段需要从衰老的叶片中导入大量的氮素,因此滞绿性状虽然可以影响衰老叶片中蛋白降解与转运,但是对产量和品质性状的改良是不利的,本研究中类群I的滞绿性状与类群II相比更加明显,若按照滞绿性状可以使植物进行更多有机物积累的推测,类群I的蛋白质含量应该显著高于类群II,但是实际结果恰恰相反,印证了任钧等^[20]的推测。王玫等^[26]的研究中发现蛋白质含量的稳定性与产量、脂肪含量呈较强的负相关;李志刚等^[27]在对大豆籽粒中干物质、脂肪和蛋白质积累规律的研究中发现,在大豆籽粒形成前期,蛋白质积累量与脂肪积累量呈显著正相关,但从中期开始,脂肪积累量便随着蛋白质积累量增加开始出现减少的情况。因此籽粒形成过程中蛋白质和脂肪含量同时增高的情况并不常见,而本研究中的蛋白质含量、脂肪含量与叶绿素含量变化率均呈现显

著的正相关,虽然脂肪含量的增长状况并未表现十分明显,其中存在的机理也有待进一步试验探讨。

参考文献 References

- [1] 严波,陈国平,胡宗利,罗敏,陈绪清. 滞绿突变体的研究现状及应用前景[J]. 重庆大学学报: 自然科学版, 2007(7): 113-120
Yan B, Chen G P, Hu Z L, Luo M, Chen X Q. Research and application perspective of stay-green mutants[J]. *Journal of Chongqing University: Natural Science Edition*, 2007(7): 113-120 (in Chinese)
- [2] 孙佩光,吴琼,徐碧玉,苗红霞,金志强. 植物滞绿机理研究进展[J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(2): 438-448
Sun P G, Wu Q, Xu B Y, Miao H X, Jin Z Q. Research progress on the mechanism of stay-green in plant[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2015, 34(2): 438-448 (in Chinese)
- [3] 陈骏伯. “持绿型”小麦延缓衰老的光合作用机制[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010
Chen J B. The photosynthetic mechanism responsible for delay senescence in ‘stay-green’ wheat cultivars [D]. Ya’an: Sichuan Agricultural University, 2010 (in Chinese)
- [4] 白红丹,薛树鹏,张娇,郭远,王园清,倪资园,陈学珍,谢皓. 大豆科丰14持绿突变系的初步鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(4): 733-739
Bai H D, Xue S P, Zhang J, Guo Y, Wang Y Q, Ni Z Y, Chen X Z, Xie H. Preliminary identification of the stay green line derived from Kefeng 14 in soybean[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14(4): 733-739 (in Chinese)
- [5] 董丽杰,李盛有,王雅珍,宋书宏,王文斌,曹永强. 辐射诱变对不同遗传背景大豆杂交后代蛋白质和脂肪含量改良[J]. 大豆科学, 2018, 37(3): 337-341
Dong L J, Li S Y, Wang Y Z, Song S H, Wang W B, Cao Y Q. Improvement of protein and oil content in cross generations of soybean varieties with diverse genetic background in radiation-induced mutation[J]. *Soybean Science*, 2018, 37(3): 337-341 (in Chinese)
- [6] 王海岗,吕建珍,陈凌,王君杰. 不同甘薯品种的生态适应性比较[J]. 农业科技通讯, 2017(2): 59-60
Wang H G, Lv J Z, Chen L, Wang J J. Comparison of ecological adaptability of different sweet potato varieties[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2017(2): 59-60 (in Chinese)
- [7] 王德信,杨晓莹. 菏泽市7个大豆品种蛋白质与粗脂肪的含量及应用评价[J]. 贵州农业科学, 2018, 46(6): 60-62, 65
Wang D X, Yang X Y. Protein and crude fat content and application evaluation of seven soybean varieties in Heze[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2018, 46(6): 60-62, 65 (in Chinese)
- [8] 朱怡霖. 不同大豆品种蛋白质、脂肪、多酚组成成分及抗氧化活性研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2017
Zhu Y L. Study on the composition, antioxidant activity of protein, fat and polyphenol of different soybean varieties[D]. Xi’an: Shaanxi Normal University, 2017 (in Chinese)
- [9] 韩立德,盖钧镒,张文明. 大豆营养成分研究现状[J]. 种子, 2003(5): 58-60
Han L D, Gai J Y, Zhang W M. Research status of soybean nutritional components [J]. *Seed*, 2003(5): 57-59 (in Chinese)
- [10] 王茹芳,卢思慧,曹金锋,高广居. 夏大豆品种农艺性状及子粒品质分析[J]. 作物杂志, 2007(1): 25-27
Wang R F, Lu S H, Cao J F, Gao G J. Agronomic traits and grain quality analysis of summer soybean varieties[J]. *Crops*, 2007(1): 25-27 (in Chinese)
- [11] 刘澜. 大豆的营养成分及其综合利用前景[J]. 内蒙古民族大学学报: 自然科学版, 2014, 29(2): 175-178
Liu L. Preliminary review on the nutritional value of soybean and its development of comprehensive utilization[J]. *Journal of Inner Mongolia University for Nationalities: Natural Sciences*, 2014, 29(2): 175-178 (in Chinese)
- [12] 陈婉如,李利明,官琼. 大豆磷脂的开发及其在饲料工业中的应用[J]. 福建畜牧兽医, 2001, 23: 15-18
Chen W R, Li L M, Guan Q. Development of soybean phospholipids and its application in feed industry[J]. *Fujian Journal of Animal Husbandry and Veterinary Medicine*, 2001(S1): 15-18 (in Chinese)
- [13] 李里特,王海. 功能性大豆食品[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2002
Li L T, Wang H. *Functional Soy Food* [M]. Beijing: China Light Industry Press, 2002 (in Chinese)
- [14] 林成招. 大豆异黄酮植物雌激素对大鼠乳腺癌细胞和小肠上皮细胞生长的影响及其机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2004
Lin C Z. Effects of soy isoflavone phytoestrogens on the growth of rat breast carcinoma cell and small intestinal epithelial cell and mechanisms involved[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2004 (in Chinese)
- [15] 高凤菊. 影响大豆蛋白质形成和积累的因素研究现状[J]. 大豆科技, 2014(3): 14-19
Gao F J. Progress on factors influencing protein formation and accumulation in soybean[J]. *Soybean Science & Technology*, 2014(3): 14-19 (in Chinese)
- [16] 朱洪德,余建章,周可金,徐敏,李贺. 大豆F₂代主要品质性状与其它农艺性状的相关和通径分析[J]. 黑龙江农业科学, 1993(4): 10-15
Zhu H D, Yu J Z, Zhou K J, Xu M, Li H. Correlation and path analysis of main quality traits of F₂ generation and other agronomic traits in soybean[J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 1993(4): 10-15 (in Chinese)
- [17] Hörtensteiner S. Update on the biochemistry of chlorophyll breakdown[J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 82(6): 505-

517

- [18] 任钧, 王晓磊, 高炯, 周强, 徐永平, 蒯本科. 国内大豆品种资源中滞绿(stay-green)性状的初步研究[J]. 植物生理学报, 2014, 50(9): 1336-1346
- Ren J, Wang X L, Gao J, Zhou Q, Xu Y P, Kuai B K. A preliminary study on the stay-green traits of soybean varieties [J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(9): 1336-1346 (in Chinese)
- [19] Spano G, Di F N, Perrotta C, Platani C, Ronga G, Lawlor D W, Napier J A, Shewry P R. Physiological characterization of 'stay green' mutants in durum wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(386): 1415
- [20] Christopher J T, Manschadi A M, Hammer G L, Borrell A K. Developmental and physiological traits associated with high yield and stay-green phenotype in wheat [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2008, 59(4): 354-364
- [21] 黄瑞冬. 作物持绿性的遗传、生理基础及其应用前景[J]. 沈阳农业大学学报, 2008, 39(4): 387-391
- Huang R D. Genetics. Physiological basis of crop stay green and its application prospects [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2008, 39(4): 387-391 (in Chinese)
- [22] 曹亮, 王明瑶, 邹京南, 于奇, 金喜军, 张玉先. 外源褪黑素对于早胁迫下大豆鼓粒期生长特性的影响[J]. 大豆科学, 2019, 38(5): 747-753
- Cao L, Wang M Y, Zou J N, Yu Q, Jin X J, Zhang Y X. Effects of exogenous melatonin on the growth characteristics of soybean during seed-filling period under drought stress [J]. *Soybean Science*, 2019, 38(5): 747-753 (in Chinese)
- [23] 张琦, 潘忠. 不同种植方式的大豆籽粒干物质积累动态及产量分析[J]. 农业科技通讯, 2015(9): 122-125
- Zhang Q, Pan Z. Analysis of dry matter accumulation dynamics and yield of soybean seeds with different planting methods [J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2015(9): 122-125 (in Chinese)
- [24] Mudibu J, Nkongolo K, Mehes-Smith M, Kalonji-Mbuyi A. Genetic analysis of a soybean genetic pool using ISSR marker: Effect of gamma radiation on genetic [J]. *International Journal of Plant Breeding*, 2011, 5(3): 235-245
- [25] Hörtensteiner S. Chlorophyll degradation during senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 55-77
- [26] 王玫, 赵军. 大豆品种蛋白质和脂肪含量稳定性的研究[J]. 黑龙江农业科学, 1988(3): 9-12, 27
- Wang M, Zhao J. Study on stability of protein and fat content in soybean varieties [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 1988(3): 9-12, 27 (in Chinese)
- [27] 李志刚, 宋书宏, 李瑞平, 苏辉, 刘玉平. 大豆子粒中干物质、脂肪和蛋白质积累规律的研究[J]. 作物杂志, 2008(4): 52-54
- Li Z G, Song S H, Li R P, Su H, Liu Y P. Study on the accumulation regularity of soybean seeds dry matter, fat and protein [J]. *Crops*, 2008(4): 52-54 (in Chinese)

责任编辑: 吕晓梅