

# WRKY 转录因子在大豆响应生物和非生物胁迫中的功能研究进展

陈林英<sup>1</sup>, 李佳佳<sup>1</sup>, 王博<sup>1</sup>, 杜婉清<sup>1</sup>, 高梦雪<sup>1</sup>, 刘慧<sup>1</sup>, 檀淑琴<sup>1</sup>, 邱丽娟<sup>2</sup>, 王晓波<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>安徽农业大学农学院, 合肥 230036; <sup>2</sup>中国农业科学院作物科学研究所 / 农业部作物基因资源与遗传改良重大科学工程 / 农业部作物基因资源与种质创制重点实验室, 北京 100081)

**摘要:** 大豆是重要的油料作物, 在生长发育过程中易遭受各种胁迫影响而造成产量和品质损失。在作物响应逆境胁迫的研究中, 多数报道已证明 WRKY 转录因子 (TFs, transcription factors) 可以通过调节植物激素信号转导等途径来介导作物响应各种胁迫。WRKY 转录因子家族是植物界众多 TFs 家族中的一种, 包含 1 个或 2 个 WRKY 结构域, 约 60 个氨基酸组成, 主要参与作物的衰老、种子的发育、萌发和休眠等生物学过程, 进而调节植物对生物和非生物胁迫的适应性, 但在大豆研究中的系统性相对不足。本文主要阐述了大豆 WRKY 转录因子家族结构、调节大豆响应生物和非生物胁迫方面的研究进展, 展望了 WRKY 家族未来研究方向和热点, 旨在为进一步拓展和深化大豆 WRKY 基因家族生物学功能有针对性的开发利用提供理论基础。

**关键词:** 大豆; WRKY 转录因子; 生物胁迫; 非生物胁迫

## Research Progress on the Function of WRKY Transcription Factor Response to Biotic and Abiotic Stresses in Soybean

CHEN Lin-ying<sup>1</sup>, LI Jia-jia<sup>1</sup>, WANG Bo<sup>1</sup>, DU Wan-qing<sup>1</sup>, GAO Meng-xue<sup>1</sup>,  
LIU Hui<sup>1</sup>, TAN Shu-qin<sup>1</sup>, QIU Li-juan<sup>2</sup>, WANG Xiao-bo<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>College of Agriculture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036; <sup>2</sup>Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences/The National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement (NFCRI) / Key Laboratory of Crop Gene Resource and Germplasm Enhancement (MOA), Beijing 100081)

**Abstract:** Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) is an important oil crop and is often challenged by multiple stresses, thus resulting in loss of yield production and decrease of grain quality in lifecycle. WRKY transcription factors (TFs) are identified to involve into the responses to various stresses, for instance by regulating phytohormone-mediated signal transduction. The WRKY transcription factors belong to one of the TFs families found in plants. The family member generally contains one or two WRKY domain(s) which consists of approximately 60 amino acids. WRKY-TFs have been uncovered participating into the biological processes such as crop senescence, seed development, germination and dormancy, and have been also found to regulate the adaptability of plants response upon biotic and abiotic stresses. However, deciphering WRKY-TFs in soybean remains relatively insufficient. This

收稿日期: 2021-10-11 修回日期: 2021-11-06 网络出版日期: 2021-11-22

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20211011001>

第一作者研究方向为大豆耐逆遗传育种, Email: 1445766536@qq.com; 李佳佳、王博为共同第一作者

通信作者: 邱丽娟, 研究方向为大豆种质资源研究, Email: qjulijuan@caas.cn

王晓波, 研究方向为大豆分子遗传育种研究, E-mail: wxbphd@163.com

**基金项目:** 安徽省自然科学基金 (1908085QC105); 安徽省大学生创新创业计划项目 (S202010364130, S202010364128); 安徽省高校自然科学基金项目 (KJ2021A0200); 安徽省现代农业产业技术体系建设专项资金资助

**Foundation projects:** Natural Science Foundation of Anhui Province (1908085QC105), The Innovation and Entrepreneurship Program for College Students of Anhui Province (S202010364130, S202010364128), Anhui University Natural Science Foundation-funded Project (KJ2021A0200), Supported by the Special Fund for Anhui Agriculture Research System

study mainly elaborates on the research progress of the family structure/organization and their roles responding to biotic and abiotic stresses. Moreover, we propose future research focuses and hot spots to provide insights for unlocking the biological function of the WRKY family members in soybean.

**Key words:** soybean; WRKY transcription factor; biotic stress; abiotic stress

大豆是重要的经济作物<sup>[1]</sup>,我国对大豆需求量很高,但目前其年产量却满足不了国内需求,且每年因各种胁迫影响造成大豆产量与品质严重受损。非生物胁迫和生物胁迫造成植物减产已成为研究人员关注的焦点,据报道,植物每年因非生物胁迫会造成6%~20%的损失<sup>[2]</sup>。胁迫条件下,植株光合效率与蒸腾速率、抗氧化酶活系统等都会发生变化,进而造成植物生理过程异常,影响其株高、有效结荚数和百粒重等,对植物生长产生多种不利影响<sup>[3]</sup>,导致作物减产甚至绝收<sup>[4-5]</sup>。

长期胁迫条件下,植物能够通过改变基因表达模式和代谢途径来适应逆境<sup>[6]</sup>。Yu等<sup>[7]</sup>发现大豆 *gma-miR169c* 通过抑制靶基因的表达,在干旱胁迫响应中发挥负调控作用,另外脱落酸(ABA, abscisic acid)、水杨酸(SA, salicylic acid)和茉莉酸(JA, jasmonic acid)信号通路相互作用参与非生物胁迫调控途径<sup>[8]</sup>。Huang等<sup>[9]</sup>发现 *GmHsp90A2* 与 *GmHsp90A1* 互作调控大豆响应高温胁迫。由此可见,植物为了应对生长过程中遭受的生物和非生物胁迫,通过调控网络重新编程其转录组来适应逆境,大量报道已证明 WRKY 转录因子参与植物多种胁迫的调控网络并在其中充当激活剂或阻遏物(图1)<sup>[10]</sup>。

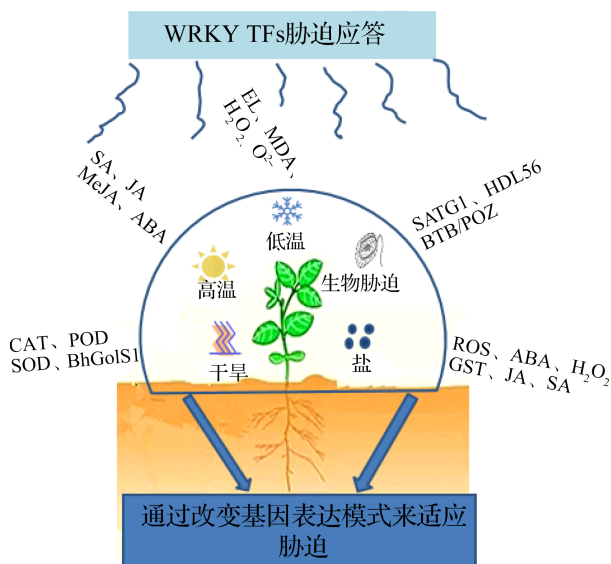


图1 WRKY 逆境应答机制

Fig. 1 Proposed model of WRKY TFs responses under stresses conditions

WRKY 基因是植物中特有的一类转录因子家族,已被证明在响应逆境中发挥重要作用,不仅对作物的生长发育有调控作用,还参与到糖类合成、器官发育和植物衰老等一系列生理活动以及对各种胁迫的抗性反应。自第一个编码 WRKY 蛋白 SPF1 的 cDNA 从甘薯中克隆出来<sup>[11]</sup>,随后许多编码 WRKY 蛋白的基因陆续从其他植物中被鉴定出来。大豆中有 182 个 WRKY 成员<sup>[12]</sup>,拟南芥中有 72 个成员<sup>[13]</sup>,水稻中约有 100 个成员<sup>[14-16]</sup>,该家族在生物胁迫和非生物胁迫应答、花和侧根生长以及衰老等各种生长发育过程中发挥重要作用。本文通过总结前人对 WRKY 转录因子响应大豆生物和非生物胁迫的研究进展,旨在为进一步研究大豆 WRKY 家族提供理论基础。

## 1 WRKY 转录因子结构特点

WRKY 蛋白是高度保守的,由 60 个氨基酸组成,其 N-末端含有保守的氨基酸序列基序 WRKYGQK, C-末端含有 C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> 或 C<sub>2</sub>HC 锌指基序<sup>[17]</sup>。所有已知 WRKY 蛋白都有 1 个或 2 个 WRKY 结构域<sup>[18]</sup>, WRKY 蛋白根据其锌指基序的数量和序列被分为 I、II 和 III 类,最大的类群是第 II 类<sup>[13]</sup>,I 类和 III 类 WRKY 蛋白含有 2 个 WRKY 结构域,II 类 WRKY 蛋白仅含有 1 个 WRKY 结构域,此外,II 类 WRKY 蛋白可进一步分为 5 个亚组 (IIa、IIb、IIc、IId 和 IIe)<sup>[15, 19]</sup>。WRKY 蛋白通过与包含 W-box 序列的启动子区域特异性结合来调节靶基因的表达,还可以作为转录激活因子与糖反应顺式元件 SURE 结合<sup>[20]</sup>。Yu 等<sup>[21]</sup>通过硅谱分析表明,大豆 WRKY 家族分布于大豆的 20 条染色体上,其中第 7 号染色体含 WRKY 基因最多,第 11、12 和 20 号染色体含 WRKY 基因最少。

## 2 大豆 WRKY 转录因子家族对非生物胁迫的响应

目前 WRKY 转录因子在大豆响应非生物胁迫中的报道较多,主要包括:干旱、盐、低温、磷和碱胁迫等方面(表 1)。

表 1 大豆 WRKY 转录因子响应非生物胁迫的研究进展

Table 1 Research progress of WRKY transcription factors in response to abiotic stress of soybean

基因名称 Gene name	WRKY 结构域个数 Number of WRKY domains	胁迫类型 Stress type	表达模式 Expression pattern	转入植物 Transferred plant	参考文献 Reference
<i>GmWRKY4</i>	2	干旱、盐	下调、上调	-	[ 22 ]
<i>GmWRKY6</i>	1	氮、磷、钾、铁、盐	上调	拟南芥、百脉根	[ 23-24 ]
<i>GmWRKY7</i>	1	低磷	上调	拟南芥	[ 25 ]
<i>GmWRKY12</i>	1	干旱、盐	上调	大豆	[ 26 ]
<i>GmWRKY13</i>	1	盐	上调	拟南芥	[ 18 ]
<i>GsWRKY15</i>	-	碱	上调	肇东苜蓿	[ 27 ]
<i>GmWRKY16</i>	2	干旱、盐	上调	拟南芥	[ 28 ]
<i>GmWRKY20</i>	1	干旱	上调	拟南芥	[ 29 ]
<i>GsWRKY20</i>	-	干旱、盐	上调	紫花苜蓿	[ 30-31 ]
<i>GmWRKY21</i>	2	低温	上调	大豆、拟南芥	[ 32 ]
<i>GmWRKY27</i>	2	干旱、盐	上调	大豆	[ 33 ]
<i>GmWRKY28-like</i>	1	干旱、盐	上调	拟南芥	[ 34 ]
<i>GmWRKY35</i>	1	干旱	上调	拟南芥	[ 35 ]
<i>GmWRKY45</i>	1	盐、低磷	上调	拟南芥	[ 18, 36 ]
<i>GmWRKY49</i>	1	盐	上调	拟南芥	[ 37-38 ]
<i>GmWRKY54</i>	1	干旱、盐	上调	拟南芥	[ 18, 39 ]
<i>GsWRKY57</i>	-	干旱	上调	拟南芥	[ 40 ]
<i>GmWRKY57B</i>	1	干旱	上调	烟草	[ 41 ]
<i>GmWRKY58</i>	1	干旱、盐、氮、铁、水分	上调	-	[ 42 ]
<i>GmWRKY71</i>	1	盐	下调	-	[ 21 ]
<i>GmWRKY75</i>	1	氮、磷、钾、铁	上调	拟南芥	[ 24, 43 ]
<i>GmWRKY92</i>	1	盐	上调	-	[ 44 ]
<i>GmWRKY111</i>	1	盐	上调	拟南芥、烟草	[ 38 ]
<i>GmWRKY144</i>	1	盐	上调	-	[ 44 ]
<i>GmWRKY165</i>	1	盐	上调	-	[ 44 ]

第二列中“-”表示该基因结构域未报道,第五列中“-”表示该基因未进行转基因实验

The “-” in the second column indicates that the gene domain is not reported, and the “-” in the fifth column indicates that the gene has not been transgenic

## 2.1 大豆 WRKY 转录因子对干旱胁迫的响应

干旱是限制大豆产量的主要因素之一,据报道,大豆鼓粒期受到干旱胁迫会造成籽粒蛋白含量、百粒重和产量降低,脂肪含量升高<sup>[45]</sup>;叶片叶绿素含量、净光合速率和蒸腾速率显著降低,而可溶性糖含量显著升高<sup>[46]</sup>。WRKY 家族中很多成员参与了干旱胁迫的响应。过表达 *GmWRKY35* 烟草受到干旱伤害的程度小于野生型<sup>[35]</sup>。张兰等<sup>[41]</sup>发现 *GmWRKY57B* 在大豆根、茎和叶中均有表达,并且

过表达 *GmWRKY57B* 转基因烟草的抗旱性显著提高。相较于对照植株,过表达野生大豆 *GsWRKY57* 转基因拟南芥受干旱胁迫的程度较小<sup>[40]</sup>。而野生大豆 *GsWRKY20* 基因通过促进 ABA 信号负调节因子 (*AtWRKY40*、*ABI1* 和 *ABI2*) 抑制 ABA 正调节因子 (*ABI5*、*ABI4* 和 *ABI4*) 的表达进而介导 ABA 代谢信号通路,增强植株的抗旱性<sup>[30]</sup>。Wei 等<sup>[39]</sup> 研究发现 *GmWRKY54* 可能通过激活 ABA 和  $Ca^{2+}$  信号通路并关闭气孔,从而赋予大豆植株较强的抗



旱性。

## 2.2 大豆 WRKY 转录因子对盐胁迫的响应

尽管大豆是中度耐盐作物,但盐胁迫仍然对其产生较大的影响,盐离子的过量积累会导致离子毒害<sup>[47]</sup>,一些大分子物质如蛋白质和脂类被破坏和水解<sup>[48]</sup>,给大豆各生育期带来危害,严重抑制其主根及侧根的生长<sup>[49]</sup>。Yu等<sup>[21]</sup>发现有66个大豆WRKY家族基因受盐胁迫影响被转录调控,其中65个基因上调表达,只有*GmWRKY71*下调,这些数据为进一步研究WRKY基因在大豆耐盐性中的功能提供了重要线索。Wang等<sup>[50]</sup>从紫花苜蓿中分离到植物特异性WRKY转录因子*MsWRKY11*,该基因可以降低大豆体内ROS含量,进而提高大豆的耐盐性,由此可见ROS在大豆抗盐反应中同样有着重要作用。基于前期研究结果,更多耐盐WRKY大豆基因被鉴定出来,*GmWRKY6*、*GmWRKY13*、*GmWRKY45*、*GmWRKY49*、*GmWRKY92*、*GmWRKY111*、*GmWRKY144*和*GmWRKY165*在大豆耐盐胁迫方面均起着重要作用<sup>[18,23,37,38,44]</sup>,为大豆WRKY基因在响应盐胁迫中的作用提供了新的认识。

## 2.3 大豆 WRKY 转录因子对盐与干旱复合胁迫的响应

盐分与干旱胁迫之间存在强烈相关性,二者在信号转导途径之间可能存在相互作用,大豆水势和渗透势在干旱和盐胁迫下均明显降低<sup>[51]</sup>,说明干旱和盐胁迫均引发了大豆的渗透调节。已有研究表明,WRKY家族基因在盐分与干旱复合胁迫过程中同样起到重要调节作用。Wang等<sup>[33]</sup>研究发现*GmWRKY27*过表达提高了转基因大豆毛状根的耐盐性和耐旱性。唐立郦<sup>[31]</sup>将野生大豆*GsWRKY20*基因导入豆科牧草紫花苜蓿中,结果显示转基因株系的耐盐性和耐旱性均显著提高。*GmWRKY54*可能通过调控*DREB2A*和*STZ/Zat10*基因,赋予拟南芥对盐胁迫和干旱胁迫的耐受性<sup>[18]</sup>。Shi等<sup>[26]</sup>发现*GmWRKY12*基因在正常条件下的大豆不同组织中表达都很低,但在盐和干旱胁迫下高表达,说明*GmWRKY12*对干旱与盐胁迫具有调控作用。同样,*GmWRKY4*、*GmWRKY16*、*GmWRKY58*、*GmWRKY28-like*和*GmWRKY86*在响应盐与干旱复合胁迫过程中均起着重要的调控作用<sup>[22,28,34,42,52]</sup>。

## 2.4 大豆 WRKY 转录因子对低温胁迫的响应

低温胁迫也是大豆生长发育过程中的主要胁迫之一,低温在很大程度上影响大豆的产量形成,

引起细胞膜冻结,并通过渗透、氧化影响植株正常结荚和籽粒形成以及叶片、子叶、茎、根系和鲜重<sup>[53-56]</sup>。过表达*GmWRKY21*转基因拟南芥植株仅对低温胁迫表现出较强的耐受性,而对于干旱和盐胁迫的耐受性较差<sup>[18]</sup>。随后,胡小丽等<sup>[32]</sup>进一步将*GmWRKY21*基因过表达转入大豆中,结果发现,相较于对照植株,转基因植株受低温胁迫程度较小,同时,对照在恢复生长的7~10d相继死亡,而过表达*GmWRKY21*转基因植株在正常环境下恢复正常生长,表明*GmWRKY21*基因参与了大豆对低温胁迫的应答,过表达该基因能够提高大豆对低温胁迫的耐受性。

## 2.5 大豆 WRKY 转录因子对磷胁迫的响应

磷是植物生长发育中必需元素之一,有着物质转化、运输以及促进电子传递等作用<sup>[57]</sup>,但是土壤对磷肥的吸收率很低,导致植物因缺磷而影响正常的生长发育,降低产量<sup>[58]</sup>。已有研究表明,WRKY转录因子参与了大豆低磷胁迫的调控。与野生型相比,过表达*GmWRKY45*转基因拟南芥增强了其对磷饥饿的适应性,磷浓度、鲜重和干重均高于对照,这可能与*GmWRKY45*能够促进侧根的发育有关<sup>[36]</sup>。徐影<sup>[24]</sup>将*GmWRKY75*和*GmWRKY6*转入拟南芥,发现在低磷环境中转基因植株比野生型长势好,而且有效磷含量比野生型高,说明*GmWRKY75*和*GmWRKY6*基因提高了拟南芥对磷胁迫的抗性。张璟曜<sup>[43]</sup>进一步证明了*GmWRKY75*可以与*GmPAP22-1*互作,过表达*GmWRKY75*降低了*GmPAP22-1*的表达量。彭俊楚<sup>[25]</sup>通过酵母单杂实验发现*GmWRKY7*可以与*GmALMT1*的启动子区域结合,从而降低在低磷胁迫下转基因拟南芥花青素的积累。

## 2.6 大豆 WRKY 转录因子对碱胁迫的响应

土壤酸碱度对大豆也有一定的影响,大豆在中性或近中性土壤中生长状况最好,遭受碱胁迫会影响根系呼吸和光合效率,导致蒸腾效率下降、矿物质营养缺乏以及能量不足,最终影响产量和品质<sup>[59]</sup>。面对碱性土壤,除了改良其碱性外,研究耐碱性作物也可以从根本上解决适应性问题。朱娉慧等<sup>[27]</sup>从野生大豆中克隆了*GsWRKY15*转化肇东苜蓿,结果发现,转基因苜蓿植株比非转基因植株生长状况好,说明过表达*GsWRKY15*提高了苜蓿对碱胁迫的抗性,但目前对转录因子在大豆碱胁迫方面的报道并不多,还需进一步挖掘并探究其响应机制。

### 3 大豆 WRKY 转录因子家族对生物胁迫的响应

相较于非生物胁迫, WRKY 转录因子在大豆响应生物胁迫中的研究报道相对较少,主要集中在大豆霜霉病、大豆锈病、大豆疫霉根腐病、大豆胞囊线虫等方面(表 2)。

表 2 WRKY 转录因子在大豆响应生物胁迫的研究进展  
Table 2 Research progress of WRKY transcription factors response to biotic stress in soybean

基因名称 Gene name	WRKY 结构域个数 Number of WRKY domains	胁迫类型 Stress type	参考文献 Reference
<i>GmWRKY27</i>	1	大豆锈病	[12]
<i>GmWRKY31</i>	1	大豆霜霉病、 疫霉根腐病	[60]
<i>GmWRKY40</i>	1	大豆疫霉菌	[61]
<i>GmWRKY53</i>	1	胞囊线虫	[62]
<i>GmWRKY86</i>	2	胞囊线虫	[62]
<i>GmWRKY136</i>	1	胞囊线虫	[62]
<i>GmWRKY139</i>	1	大豆锈病	[12]
<i>GmWRKY148</i>	1	疫霉根腐病	[63]
<i>GmWRKY81</i>	1	大豆霜霉病	[64]

#### 3.1 大豆 WRKY 转录因子对大豆霜霉病的响应

大豆霜霉病(SDM, soybean downy mildew)主要发生在东北和华北大豆生态区,造成大豆植株叶片早落或凋萎、种子霉烂等<sup>[65]</sup>。该病菌是影响大豆产量的主要原因之一,严重时会导致减产 30%~50%<sup>[66]</sup>。董航<sup>[64]</sup>从 7 个抗大豆霜霉病的候选基因中发现 *GmWRKY81* 能够在转录水平上调控 *GmSAGT1* 的表达,从而参与大豆霜霉病的抗性调控。Fan 等<sup>[60]</sup>发现 *GmWRKY31* 能够结合 *GmSAGT1* 基因启动子区的顺式作用 W-box 元件调控 *GmSAGT1* 的表达,参与 SA 介导的霜霉菌免疫应答。以上结果表明,WRKY 家族基因可能作为一个调控子在大豆响应 SDM 免疫应答中发挥重要作用。

#### 3.2 大豆 WRKY 转录因子对大豆锈病的响应

大豆锈病(PP, *phakopsora pachyrhizi*)是影响大豆生产的主要病害之一,由生物营养性病原真菌引起<sup>[67]</sup>,主要发生在叶片、叶柄部位,病叶变黄,造成病理性落叶<sup>[68]</sup>。大豆接种锈菌后,有 3 种反应类型:易感反应、抗性反应和无明显病变反应<sup>[69]</sup>。

Benckemalato 等<sup>[12]</sup>发现大豆 WRKY 家族成员中有 75 个在真菌感染过程中差异表达,进一步分析表明 *GmWRKY27* 和 *GmWRKY139* 参与了大豆锈菌感染的应答。

#### 3.3 大豆 WRKY 转录因子对大豆疫霉根腐病的响应

大豆疫霉根腐病(PS, *phytophthora sojae*)由大豆卵菌引起,可通过土壤、水和空气传播,对大豆各生长发育时期都有影响,导致其植株根和茎腐烂<sup>[70]</sup>。Fan 等<sup>[60]</sup>分析表明, *GmWRKY31* 与 *GmHDL56* 相互作用提高了大豆对疫霉根腐病的抗性。王莎莎等<sup>[63]</sup>发现 *GmWRKY148* 过表达大豆植株对大豆疫霉菌的抗性显著增强。*GmBTB/POZ* 可能通过促进 *GmAP2* 的泛素化降解激活 *GmWRKY33* 基因的表达,进而提高大豆对疫霉菌的抗性<sup>[71]</sup>。此外,崔晓霞<sup>[61]</sup>将 *GmWRKY40* 基因沉默表达后,发现 *GmWRKY40* 通过激活 SA 和 JA 的信号通路,调节过氧化氢的积累,参与大豆对大豆疫霉菌的响应,进而在大豆抵抗大豆疫霉菌的反应中起着积极调节作用。

#### 3.4 大豆 WRKY 转录因子对大豆胞囊线虫的响应

大豆胞囊线虫(SCN, soybean cyst nematode)是大豆生长发育过程中的毁灭性病害,可以在寄主大豆上完成生活周期,通过破坏根系导致大豆发育迟缓、萎蔫和产量下降,可造成减产 10%~20%<sup>[72-73]</sup>。Yang 等<sup>[62]</sup>在转基因毛状根中获得 11 个与胞囊线虫有关的 WRKY 基因,进一步筛选出 *GmWRKY136*、*GmWRKY53* 和 *GmWRKY86* 3 个稳定转基因系,分别过表达这 3 个转基因的大豆株系 SCN 数量比对照系低 40%~55%,说明该类基因可以提高大豆对胞囊线虫的抗性。

## 4 展望

#### 4.1 抗虫害大豆 WRKY 转录因子挖掘和利用

虫害是大豆生长过程中不可避免的危害之一,当前大豆生产中虫害防治措施基本为化学方法,通过喷洒农药起到杀虫效果,这种方法最大的弊端就是农药残留,费时费力且杀虫不彻底,而且与我国推广的绿色生产发展理念不符。因此,挖掘抗虫害相关基因及培育抗虫害新种质是实现农业绿色生产的重要方向之一。已有研究表明,WRKY 转录因子在防御虫害方面发挥重要作用。*OsWRKY24*、*OsWRKY70* 和 *OsNPR1* 3 个基因通过调控茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)和赤霉素(GA)参与水稻植食性昆虫诱导的防御反应<sup>[74]</sup>。常艳勤<sup>[75]</sup>发现过表达

*GhWRKY18* 和 *GhWRKY70* 棉花转基因株系不仅减弱了其对抗食性昆虫的抗性,而且影响了棉花的基础生长发育。*WRKY* 转录因子作为响应生物胁迫的一大家族之一,在大豆虫害领域中尚未见相关报道,因此挖掘抗虫害 *WRKY* 转录因子对大豆抗虫害育种有重要作用,从基因角度研究大豆抗虫害种质,减少农药使用的同时也响应了农业绿色生产发展理念。

#### 4.2 *WRKY* 转录因子在大豆响应热胁迫中的功能解析

温度是调控植物生长发育的关键环境因素,显著影响作物的产量形成和品质特性。为了应对温度胁迫,植物已经进化出多种信号转导途径以感知环境温度的变化,调节自身代谢状态和细胞功能来减轻或防止高(低)温损伤,提高对温度胁迫的抵抗力<sup>[76]</sup>。*WRKY* 转录因子在高温胁迫的研究中已取得一些重要进展,拟南芥 *AtWRKY25*、*AtWRKY26* 和 *AtWRKY33* 对乙烯活化蛋白和热休克蛋白之间的协同作用起到了积极的调节作用,介导了植物对热胁迫的反应<sup>[77]</sup>。*AtWRKY39* 通过调节 SA 和 JA 激活的信号通路赋予拟南芥高温耐受性,而 *AtWRKY30* 通过诱导小麦的气体交换特性、抗氧化机制、渗透压、细胞的生物合成和胁迫相关基因的表达,从而增强了小麦的耐热性<sup>[78]</sup>。以上结果证明 *WRKY* 家族确实参与了高温耐受性调控通路,但其在响应大豆高温胁迫领域的研究尚未见相关报道。挖掘大豆耐高温 *WRKY* 家族基因并解析其介导大豆响应高温胁迫的生物学功能、分子机制以及代谢调控网络,对更好的改良大豆种质在高温胁迫下的耐逆性,推动大豆产业化发展具有重要的实际意义。

#### 4.3 *WRKY* 转录因子在大豆生长发育中的功能挖掘和拓展

从种子萌发到凋零死亡,植物生长发育每一个阶段都会存在某些基因表达的变化,同时,这些基因也是调控植物生长发育的关键因子,因此,挖掘和利用调控生长发育的关键基因可以改变植物生长习性,培育优良性状新品种。Rinerson 等<sup>[79]</sup>从柳枝稷基因组中发现 23 个 *WRKY* 转录因子在旗叶衰老开始期间表达量升高,这些基因可作为改良柳枝稷生长的重要资源。Chen 等<sup>[80]</sup>揭示了 *AtWRKY46*、*AtWRKY54* 和 *AtWRKY70* 参与 BR 调节拟南芥生长的过程。*GmWRKY20* 基因在大豆开花前上调表达<sup>[29]</sup>; *GmWRKY13* 转基因大豆植株侧根比野生型多<sup>[18]</sup>; *GmWRKY86* 在大豆花中表达量最高<sup>[52]</sup>,但

是, *WRKY* 家族基因在大豆叶片生长、生育期、果实发育以及衰老等方面的研究报道尚未多见,这些生育时期对大豆生长发育至关重要。这些报道说明 *WRKY* 转录因子在植物生长发育中具有很大挖掘潜力,也为 *WRKY* 转录因子在大豆中的功能挖掘提供了依据。

## 5 总结

植物在生长发育过程中会受到各种非生物和生物胁迫的影响,为了应对这些不利情况,植物已经进化出可以通过改变基因表达情况以及基因间互作等机制调控对逆境的响应。前人已经明确了 *WRKY* 家族在植物生长发育、逆境响应等生命过程中具有重要作用,本文综述了该家族在大豆非生物胁迫(干旱、盐、水分、低温、磷、碱)和生物胁迫(大豆霜霉病、大豆锈菌、疫霉根腐病、胞囊线虫)等方面的研究进展,总结了 25 个与非生物胁迫相关、9 个与生物胁迫相关的 *WRKY* 转录因子,甚至某些成员可以复合响应多种胁迫,说明 *WRKY* 家族在植物抗逆方面具有重要的潜在作用,但其在大豆中的研究尚未系统化,仍需进一步探索。

#### 参考文献

- [1] Salem M A, Kakani V G, Koti S, Reddy K R. Pollen-based screening of soybean genotypes for high temperatures. *Crop Science*, 2007, 47(1): 219-231
- [2] 李金娜,李海英. 糖料作物抗氧化酶基因应答非生物胁迫的研究进展. *中国糖料*, 2021, 43(4): 42-47  
Li J N, Li H Y. Research progress of antioxidant enzyme gene response to abiotic stress in sugar crops. *Sugar Crops of China*, 2021, 43(4): 42-47
- [3] Krasensky J, Jonak C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(4): 1593-1608
- [4] 张任雨,李萍,宗毓铮,董琦,尹美强,胡晓雪,郝兴宇. 干旱对大豆生理及产量影响的研究. *华北农学报*, 2016, 31(5): 140-145  
Zhang Q Y, Li P, Zong Y Z, Dong Q, Yin M Q, Hu X X, Hao X Y. Research on the effect of drought on soybean physiology and yield. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31(5): 140-145
- [5] 孙恒伟,宁海龙,李海旭,桓海生,李文滨. 干旱胁迫对大豆产量的影响. *大豆科技*, 2010(5): 7-10  
Sun H W, Ning H L, Li H X, Huan H S, Li W B. Effects of drought stress on soybean yield. *Soybean Technology*, 2010(5): 7-10
- [6] 关淑艳,焦鹏,蒋振忠,齐拙,夏海丰,曲静,马义勇. MYB 转录因子在植物非生物胁迫中的研究进展. *吉林农业大学学报*, 2019, 41(3): 253-260  
Guan S Y, Jiao P, Jiang Z Z, Qing Z, Xiang H F, Qu J, Ma Y Y.



- Research progress of MYB transcription factors in abiotic stress of plants. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2019, 41 ( 3 ): 253-260
- [ 7 ] Yu Y H, Ni Z Y, Wang Y, Wan H, Hu Z, Jiang Q Y, Sun X J, Zhang H. Overexpression of soybean *miR169c* confers increased drought stress sensitivity in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 2019, 285: 68-78
- [ 8 ] Ku Y S, Sintaha M, Cheung M Y, Lam H M. Plant hormone signaling crosstalks between biotic and abiotic stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19 ( 10 ): 3206
- [ 9 ] Huang Y, Xuan H, Yang C, Guo N, Wang H, Zhao J, Xing H. *GmHsp90A2* is involved in soybean heat stress as a positive regulator. *Plant Science*, 2019, 285: 26-33
- [ 10 ] Bai Y, Sunarti S, Kissoudis C, Visser R G F, Linden C G V D. The role of tomato *WRKY* genes in plant responses to combined abiotic and biotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 801
- [ 11 ] Ishiguro S, Nakamura K. Characterization of a cDNA encoding a novel DNA-binding protein, SPF1, that recognizes SP8 sequences in the 5' upstream regions of genes coding for sporamin and  $\beta$ -amylase from sweet potato. *Molecular Genetics and Genomics*, 1994, 244 ( 6 ): 563-571
- [ 12 ] Benckemalato M, Cabreira C, Wiebkestrohm B, Buckerneto L, Mancini E, Osorio M B, Homrich M S, Turchettozolet A C, Carvalho M C, Stolf R, Weber R L, Westergaard G, Castagnaro A P, Abdelnoor R V, Marcelino-Guimarães F C, Margis-Pinheiro M, Bodanese-Zanettini M H. Genome-wide annotation of the soybean WRKY family and functional characterization of genes involved in response to phakopsora pachyrhizi infection. *BMC Plant Biology*, 2014, 14 ( 1 ): 1-18
- [ 13 ] Eulgem T, Rushton P J, Robatzek S, Somssich I E. The WRKY superfamily of plant transcription factors. *Trends in Plant Science*, 2000, 5 ( 5 ): 199-206
- [ 14 ] Xie Z, Zhang Z L, Zou X, Huang J, Ruas P, Thompson D, Shen Q J. Annotations and functional analyses of the rice *WRKY* gene superfamily reveal positive and negative regulators of abscisic acid signaling in aleurone cells. *Plant Physiology*, 2005, 137 ( 1 ): 176-189
- [ 15 ] Zhang Y J, Wang L J. WRKY transcription factor superfamily: Its origin in eukaryotes and expansion in plants. *BMC Evolutionary Biology*, 2005, 5 ( 1 ): 1-12
- [ 16 ] Wu K L, Guo Z J, Wang H H, Li J. The WRKY family of transcription factors in rice and *Arabidopsis* and their origins. *DNA Research*, 2005, 12 ( 1 ): 9-26
- [ 17 ] Ülker B, Somssich I E. WRKY transcription factors: From DNA binding towards biological function. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7 ( 5 ): 491-498
- [ 18 ] Zhou Q Y, Tian A G, Zou H F, Xie Z M, Lei G, Huang J, Wang C M, Wang H W, Zhang J S, Chen S Y. Soybean WRKY - type transcription factor genes, *GmWRKY13*, *GmWRKY21*, and *GmWRKY54*, confer differential tolerance to abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Biotechnology Journal*, 2008, 6 ( 5 ): 486-503
- [ 19 ] Rushton P J, Somssich I E, Ringler P, Shen Q J. WRKY transcription factors. *Trends in Plant Science*, 2010, 15 ( 5 ): 247-258
- [ 20 ] Sun C X, Palmqvist S, Olsson H, Boren M, Ahlandsberg S, Jansson C. A novel WRKY transcription factor, SUSIBA2, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the *iso1* promoter. *The Plant Cell*, 2003, 15 ( 9 ): 2076-2092
- [ 21 ] Yu Y C, Wang N, Hu R, Xiang F N. Genome-wide identification of soybean WRKY transcription factors in response to salt stress. *Springerplus*, 2016, 5 ( 1 ): 1-15
- [ 22 ] 王昭玉, 甄珍, 李雅琳, 王翠霞, 刘思敏, 郭芸彤, 闫瑞娟, 刘建凤. 大豆转录因子 GmWRKY4 分子克隆与表达分析. *大豆科学*, 2018, 37 ( 4 ): 539-544
- Wang Z Y, Zhen Z, Li Y L, Wang C X, Liu S M, Guo Y T, Yan R X, Liu J F. Molecular cloning and expression analysis of soybean transcription factor GmWRKY4. *Soybean Science*, 2018, 37 ( 4 ): 539-544
- [ 23 ] 柯丹霞, 彭昆鹏, 夏远君, 朱玉莹, 张丹丹. 盐胁迫应答基因 *GmWRKY6* 的克隆及转基因百脉根的抗盐分析. *草业学报*, 2018, 27 ( 8 ): 95-106
- Ke D X, Peng K P, Xia Y J, Zhu Y Y, Zhang D D. Cloning of salt stress response gene *GmWRKY6* and analysis of salt tolerance of transgenic lotus japonicus. *Acta Prata Sinica*, 2018, 27 ( 8 ): 95-106
- [ 24 ] 徐影. 大豆耐低磷相关转录因子 *GmWRKY75* 和 *GmWRKY6* 的克隆及功能分析. 南京: 南京农业大学, 2014
- Xu Y. Cloning and functional analysis of soybean transcription factors *GmWRKY75* and *GmWRKY6* related to low phosphorus tolerance. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014
- [ 25 ] 彭俊楚. 大豆 *GmWRKYs* 基因的克隆和功能研究. 广州: 华南农业大学, 2016
- Peng J C. Cloning and functional study of soybean *GmWRKYs* gene. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016
- [ 26 ] Shi W Y, Du Y T, Ma J, Min D H, Jin L G, Chen J, Chen M, Zhou Y B, Ma Y Z, Xu Z S, Zhang X H. The WRKY transcription factor *GmWRKY12* confers drought and salt tolerance in soybean. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19 ( 12 ): 4087
- [ 27 ] 朱娉慧, 陈冉冉, 于洋, 宋雪薇, 李慧卿, 杜建英, 李强, 丁晓东, 朱延明. 碱胁迫相关基因 *GsWRKY15* 的克隆及其转基因苜蓿的耐碱性分析. *作物学报*, 2017, 43 ( 9 ): 1319-1327
- Zhu P H, Chen R R, Yu Y, Song X W, Li H Q, Du J Y, Li Q, Ding X D, Zhu Y M. Cloning of alkaline stress related gene *GsWRKY15* and alkali tolerance analysis of transgenic plants. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43 ( 9 ): 1319-1327
- [ 28 ] Ma Q, Xia Z L, Cai Z D, Li L, Cheng Y B, Liu J, Nian H. *GmWRKY16* enhances drought and salt tolerance through an ABA-mediated pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 9: 1979
- [ 29 ] 宁文峰, 庞添, 杨艳玲, 张超, 柏锡. 大豆 *GmWRKY20* 基因表达特性研究. *大豆科学*, 2016, 35 ( 5 ): 748-753
- Ning W F, Pang T, Yang Y L, Zhang C, Bai X. Study on the expression characteristics of soybean *GmWRKY20* gene. *Soybean Science*, 2016, 35 ( 5 ): 748-753
- [ 30 ] Luo X, Bai X, Sun X L, Zhu D, Liu B, Ji W, Cai H, Cao L, Wu J, Hu M R, Liu X, Tang L L, Zhu Y M. Expression of wild soybean *WRKY20* in *Arabidopsis* enhances drought tolerance and regulates ABA signalling. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 ( 8 ): 2155-2169

- [31] 唐立娜. *GsZFP1* 和 *GsWRKY20* 基因转化苜蓿及耐盐耐旱性分析. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013  
Tang L L. Transformation of alfalfa with *GsZFP1* and *GsWRKY20* genes and analysis of salt and drought tolerance. Harbin: Northeast Agricultural University, 2013
- [32] 胡小丽, 董德坤, 杨海英, 杨清华, 朱丹华. 转化 *GmWRKY21* 基因提高大豆耐低温性的研究. 浙江农业学报, 2011, 23(4): 661-666  
Hu X L, Dong D K, Yang H Y, Yang Q H, Zhu D H. Study on improving low temperature tolerance of soybean by transforming *GmWRKY21* gene. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2011, 23(4): 661-666
- [33] Wang F, Chen H W, Li Q T, Wei W, Li W, Zhang W K, Ma B, Bi Y D, Lai Y C, Liu X L, Man W Q, Zhang J S, Chen S Y. *GmWRKY27* interacts with *GmMYB174* to reduce expression of *GmNAC29* for stress tolerance in soybean plants. The Plant Journal, 2015, 83(2): 224-236
- [34] 王婷婷, 丛亚辉, 柳聚阁, 王宁, 帅琴, 李艳, 盖钧镒. 大豆中一个 *WRKY28-like* 基因的克隆与功能分析. 作物学报, 2016, 42(4): 469-481  
Wang T T, Cong Y H, Liu J G, Wang N, Shuai Q, Li Y, Gai J Y. Cloning and functional analysis of a *WRKY28-like* gene in soybean. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(4): 469-481
- [35] 李大红, 王春弘, 刘喜平, 邬海燕, 李鸿雁. 大豆 *GmWRKY35* 基因的克隆及其增强烟草耐旱能力研究. 大豆科学, 2017, 36(5): 685-691  
Li D H, Wang C H, Liu X P, Wu H Y, Li H Y. Cloning of soybean *GmWRKY35* gene and its enhancement of drought tolerance in tobacco. Soybean Science, 2017, 36(5): 685-691
- [36] Li C, Liu X, Ruan H, Zhang J, Xie F, Gai J, Yang S. *GmWRKY45* enhances tolerance to phosphate starvation and salt stress, and changes fertility in transgenic *Arabidopsis*. Frontier in Plant Science, 2020, 10: 1714
- [37] Xu Z L, Raza Q, Xu L, He X L, Huang Y H, Yi X J, Zhang D Y, Shao H B, Ma H X, Ali Z. *GmWRKY49*, a salt-responsive nuclear protein, improved root length and governed better salinity tolerance in transgenic *Arabidopsis*. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 809
- [38] 徐照龙. 大豆盐胁迫表达谱分析及盐响应转录因子 *bZIP110*、*WRKY49* 和 *WRKY111* 的功能研究. 南京: 南京农业大学, 2013  
Xu Z L. Analysis of soybean salt stress expression profile and function study of salt response transcription factors *bZIP110*, *WRKY49* and *WRKY111*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013
- [39] Wei W, Liang D W, Bian X H, Shen M, Xiao J H, Zhang W K, Ma B, Lin Q, Lv J, Chen X, Chen S Y, Zhang J S. *GmWRKY54* improves drought tolerance through activating genes in abscisic acid and  $Ca^{2+}$  signaling pathways in transgenic soybean. The Plant Journal, 2019, 100(2): 384-398
- [40] 王岩岩, 张永兴, 郭葳, 代文君, 周新安, 矫永庆, 沈欣杰. 野生大豆转录因子 *GsWRKY57* 基因的克隆与抗旱性功能分析. 中国油料作物学报, 2019, 41(4): 524-530  
Wang Y Y, Zhang Y X, Guo W, Dai W J, Zhou X A, Jiao Y Q, Shen X J. Cloning and drought resistance function analysis of wild soybean transcription factor *GsWRKY57* gene. Chinese Journal of Oil Crop Science, 2019, 41(4): 524-530
- [41] 张兰, 王晓萍, 毕影东, 张春义, 范云六, 王磊. 大豆转录因子 *GmWRKY57B* 的基因克隆及功能分析. 科学通报, 2008, 53(21): 2604-2611  
Zhang L, Wang X P, Bi Y D, Zhang C Y, Fan Y L, Wang L. Gene cloning and functional analysis of soybean transcription factor *GmWRKY57B*. Chinese Science Bulletin, 2008, 53(21): 2604-2611
- [42] 张红梅, 刘晓庆, 陈华涛, 袁星星, 崔晓艳, 张智民, 黄中文, 陈新. 大豆转录因子 *GmWRKY58* 亚细胞定位及在非生物胁迫下的表达分析. 华北农学报, 2018, 33(2): 49-57  
Zhang H M, Liu X Q, Chen H T, Yuan X X, Cui X Y, Zhang Z M, Huang Z W, Chen X. Subcellular localization of soybean transcription factor *GmWRKY58* and its expression analysis under abiotic stress. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2018, 33(2): 49-57
- [43] 张璟曜. 大豆磷饥饿诱导相关基因 *GmSPX* 和 *GmWRKY75* 的功能研究. 南京: 南京农业大学, 2016  
Zhang J Y. Study on the function of soybean phosphorus starvation induction related genes *GmSPX* and *GmWRKY75*. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016
- [44] Song H, Wang P F, Hou L, Zhao S Z, Zhao C Z, Xia H, Li P C, Zhang Y, Bian X T, Wang X J. Global analysis of *WRKY* genes and their response to dehydration and salt stress in soybean. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 9
- [45] 江英泽, 董宇辰, 王文佳, 马泽众, 刘丽君, 董守坤. 鼓粒期干旱对春大豆品质和产量的影响. 中国农学通报, 2019, 35(22): 14-18  
Jiang Y Z, Dong Y C, Wang W J, Ma Z Z, Liu L J, Dong S K. The effect of drought on the quality and yield of spring soybean. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(22): 14-18
- [46] 卢琼琼, 宋新山, 严登华. 干旱胁迫对大豆苗期光合生理特性的影响. 中国农学通报, 2012, 28(9): 42-47  
Lu Q Q, Song X S, Yan D H. Effects of drought stress on photosynthetic and physiological characteristics of soybean seedlings. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(9): 42-47
- [47] 邵桂花, 万超文, 李舒凡. 大豆萌发期耐盐生理初步研究. 作物杂志, 1994, 10(6): 25-27  
Shao G H, Wan C W, Li S F. Preliminary study on salt tolerance physiology of soybean during germination. Crops, 1994, 10(6): 25-27
- [48] 姜佩弦, 张凯, 王艺桥, 张鸣, 曹一博, 蒋才富. 玉米耐盐分子机制研究进展. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1): 49-60  
Jiang P X, Zhang K, Wang Y Q, Zhang M, Cao Y B, Jiang C F. Research progress on molecular mechanism of salt tolerance in maize. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(1): 49-60
- [49] 马雅琴, 翁跃进, 赵勇, 郭宝生, 许兴. 植物耐盐相关基因克隆的研究进展. 植物遗传资源学报, 2004, 5(1): 81-86  
Ma Y Q, Weng Y J, Zhao Y, Guo B S, Xu X. Research progress on the identification of salt-regulated genes in higher plants. Journal of Plant Genetic Resources, 2004, 5(1): 81-86
- [50] Wang C T, Ru J N, Liu Y W, Li M, Zhao D, Yang J F, Fu J D, Xu Z S. Maize *WRKY* transcription factor *ZmWRKY106* confers drought and heat tolerance in transgenic plants. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(10): 3046



- [ 51 ] 柏新盛. 旱盐胁迫下大豆叶片渗透调节的适应性响应. 现代农业科技, 2019 ( 10 ): 5-6  
Bai X S. Adaptive response of soybean leaves to osmotic regulation under drought and salt stress. Modern Agricultural Science and Technology, 2019 ( 10 ): 5-6
- [ 52 ] 王静, 付晶, 李晓伟. 大豆 *GmWRKY86* 基因的克隆及表达. 食品与机械, 2020, 36 ( 2 ): 69-72  
Wang J, Fu J, Li X W. Cloning and expression of soybean *GmWRKY86* gene. Food and Machinery, 2020, 36 ( 2 ): 69-72
- [ 53 ] 潘晓雪, 张现伟, 李经勇, 雷开荣. 渝 17S 对低温胁迫的响应及耐冷机制初步研究. 植物遗传资源学报, 2021, 22 ( 1 ): 205-213  
Pan X X, Zhang X W, Li J Y, Lei K R. The effect of low temperature stress on the growth of Yu17S and a preliminary study of cold-resistance mechanisms. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22 ( 1 ): 205-213
- [ 54 ] 王萍, 宋海星, 马淑英. 花期低温对大豆荚和籽粒形成的影响. 中国油料作物学报, 2000, 22 ( 2 ): 31-33  
Wang P, Song H X, Ma S Y. Effects of low temperature at flowering stage on pod and grain formation of soybean. Chinese Journal of Oil Crops Sciences, 2000, 22 ( 2 ): 31-33
- [ 55 ] 盖志佳, 张敬涛, 刘婧琦, 蔡丽君, 杜佳兴, 孟庆英, 谷维, 陈磊. 低温胁迫对大豆幼苗形态生理指标及籽粒产量的影响. 农学学报, 2019, 9 ( 12 ): 1-4  
Gai Z J, Zhang J T, Liu J Q, Cai L J, Du J X, Meng Q Y, Gu W, Chen L. Effects of low temperature stress on morphological and physiological indexes and grain yield of soybean seedlings. Journal of Agriculture, 2019, 9 ( 12 ): 1-4
- [ 56 ] 王新欣, 赵晶晶, 冯乃杰, 郑殿峰. 低温胁迫对大豆花期不同冠层叶片生理活性及产量的影响. 大豆科学, 2020, 39 ( 2 ): 252-259  
Wang X X, Zhao J J, Feng N J, Zheng D F. Effects of low temperature stress on physiological activity and yield of leaves in different canopy at flowering stage of soybean. Soybean Science, 2020, 39 ( 2 ): 252-259
- [ 57 ] 刘春花, 谢富, 宋岩, 王健健, 张锐. 植物生长及生理生化特性对低磷胁迫的响应研究进展. 江西农业学报, 2020, 32 ( 2 ): 71-75  
Liu C H, Xie F, Song Y, Wang J J, Zhang R. Research progress in the response of plant growth and physiological and biochemical characteristics to low phosphorus stress. Jiangxi Journal of Agriculture, 2020, 32 ( 2 ): 71-75
- [ 58 ] 梁翠月, 廖红. 植物根系响应低磷胁迫的机理研究. 生命科学, 2015, 27 ( 3 ): 389-397  
Liang C Y, Liao H. Research on the mechanism of plant roots in response to low phosphorus stress. Life Science, 2015, 27 ( 3 ): 389-397
- [ 59 ] 任鹏飞, 尚丽霞, 蔡勤安, 于志晶, 马瑞. 植物耐碱性研究进展及其在大豆中的应用展望. 大豆科学, 2019, 38 ( 6 ): 977-985  
Ren P F, Shang L X, Cai Q A, Yu Z J, Ma R. Research progress of plant alkali tolerance and its application prospect in soybean. Soybean Science, 2019, 38 ( 6 ): 977-985
- [ 60 ] Fan S, Dong L, Han D, Zhang F, Wu J, Jiang L, Cheng Q, Li R, Lu W, Meng F, Zhang S, Xu P. *GmWRKY31* and *GmHDL56* enhances resistance to phytophthora sojae by regulating defense-related gene expression in soybean. Frontier in Plant Science, 2017, 8: 781
- [ 61 ] 崔晓霞. 大豆 *miR1510* 和 *GmWRKY40* 在抗疫霉根腐病中的功能与机制研究. 南京: 南京农业大学, 2017  
Cui X X. Function and mechanism of soybean *miR1510* and *GmWRKY40* in resistance to phytophthora root rot. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017
- [ 62 ] Yang Y, Zhou Y, Chi Y J, Fan B F, Chen Z X. Characterization of soybean WRKY gene family and identification of soybean WRKY genes that promote resistance to soybean cyst nematode. Scientific Reports, 2017, 7 ( 1 ): 1-13
- [ 63 ] 王莎莎, 崔晓霞, 黄颜众, 轩慧冬, 郭娜, 邢邯. 大豆 *GmWRKY148* 的克隆与功能分析. 中国农业科学, 2018, 51 ( 18 ): 3445-3454  
Wang S S, Cui X X, Huang Y Z, Xuan H D, Guo N, Xing H. Cloning and functional analysis of soybean *GmWRKY148*. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51 ( 18 ): 3445-3454
- [ 64 ] 董航. 大豆霜霉病抗病相关转录因子 WRKY 的筛选及功能分析. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017  
Dong H. Screening and functional analysis of transcription factor WRKY related to soybean downy mildew resistance. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017
- [ 65 ] 张兴政, 孙一闻, 吕世翔, 程云清. 大豆霜霉病抗病机制和防治研究. 大豆科学, 2020, 39 ( 1 ): 152-159  
Zhang X Z, Sun Y W, Lv S X, Cheng Y Q. Study on the mechanism and control of soybean downy mildew. Soybean Science, 2020, 39 ( 1 ): 152-159
- [ 66 ] 刘艳, 沙爱华, 陈海峰, 周蓉, 巴红平, 陈水莲, 杨中路, 邱德珍, 吴学军, 单志慧, 周新安. 大豆霜霉病菌 rDNA ITS 区的分子探针的设计与应用. 华北农学报, 2012, 27 ( 2 ): 230-233  
Liu Y, Sha A H, Chen H F, Zhou R, Ba H P, Chen S L, Yang Z L, Qiu D Z, Wu X J, Shan Z H, Zhou X A. Design and application of molecular probe for rDNA ITS region of soybean downy mildew. Journal of North China Agriculture, 2012, 27 ( 2 ): 230-233
- [ 67 ] Miles M R, Frederick R D, Hartman G L. Evaluation of soybean germplasm for resistance to phakopsora pachyrhizi. Plant Health Progress, 2008, 92 ( 1 ): 96-105
- [ 68 ] 贾冰. 大豆锈病的发生及防治. 现代农业, 2018 ( 5 ): 26-27  
Jia B. Occurrence and control of soybean rust. Modern Agriculture, 2018 ( 5 ): 26-27
- [ 69 ] Bromfield K R, Hartwig E E. Resistance to soybean rust and mode of inheritance. Crop Science, 1980, 20 ( 2 ): 254-255
- [ 70 ] 管凯, 徐淑霞, 季珊珊, 陈亚光, 周青, 张志民, 杨慧凤, 王凤菊, 郭海芳, 李明军. 大豆抗疫霉根腐病基因研究进展. 农业科技通讯, 2019 ( 10 ): 206-211  
Zan K, Xu S X, Ji S S, Chen Y G, Zhou Q, Zhang Z M, Yang H F, Wang F J, Guo H F, Li M J. Research progress of soybean resistance genes to phytophthora root rot. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2019 ( 10 ): 206-211
- [ 71 ] Zhang C Z, Cheng Q, Wang H Y, Gao H, Fang X, Chen X, Zhao M, Wei W L, Song B, Liu S S, Wu J J, Zhang S Z, Xu P F. *GmBTB/POZ* promotes the ubiquitination and degradation of LHP1 to regulate the response of soybean to *Phytophthora sojae*. Communications Biology, 2021, 4 ( 1 ): 1-15
- [ 72 ] 刘维志. 植物病原线虫学. 北京: 中国农业出版社, 2000  
Liu W Z. Plant pathogen nematology. Beijing: China Agriculture Press, 2000
- [ 73 ] Liu S, Kandath P K, Warren S D, Yeckel G, Heinz R, Alden J,

- Yang C, Jamai A, El-Mellouki T, Juvale P S, Hill J, Baum T J, Cianzio S, Whitham S A, Korkin D, Mitchum M G, Meksem K. A soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens. *Nature*, 2012, 492 ( 7428 ): 256-260
- [ 74 ] 李冉. 水稻抗虫相关基因 *OsWRKY24*、*OsWRKY70* 和 *OsNPR1* 的功能解析. 杭州: 浙江大学, 2012
- Li R. Functional analysis of rice insect resistance-related genes *OsWRKY24*, *OsWRKY70* and *OsNPR1*. Hangzhou: Zhejiang University, 2012
- [ 75 ] 常艳勤. 棉花与烟粉虱互作相关基因的克隆及功能验证. 武汉: 华中农业大学, 2018
- Chang Y Q. Cloning and functional verification of interaction related genes between cotton and *Bemisia tabaci*. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018
- [ 76 ] Liu Z S, Qin J X, Tian X J, Xu S B, Wang Y, Li H X, Wang X M, Peng H R, Yao Y Y, Hu Z R, Ni Z F, Xin M M, Sun Q X. Global profiling of alternative splicing landscape responsive to drought, heat and their combination in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16: 714-726
- [ 77 ] Li S, Fu Q, Chen L, Huang W, Yu D. *Arabidopsis thaliana* WRKY25, WRKY26, and WRKY33 coordinate induction of plant thermotolerance. *Planta*, 2011, 233 ( 6 ): 1237-1252
- [ 78 ] El-Esawi M A, Al-Ghamdi A A, Ali H M, Ahmad M. Overexpression of *AtWRKY30* transcription factor enhances heat and drought stress tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genes*, 2019, 10 ( 2 ): 163
- [ 79 ] Rinerson C I, Scully E D, Palmer N A, Donze-Reiner T, Rabara R C, Tripathi P, Shen Q J, Sattler S E, Rohila J S, Sarath G, Rushton P J. The WRKY transcription factor family and senescence in switchgrass. *BMC Genomics*, 2015, 16: 912
- [ 80 ] Chen J, Nolan T M, Ye H, Zhang M, Tong H, Xin P, Chu J, Chu C, Li Z, Yin Y. *Arabidopsis WRKY46*, *WRKY54*, and *WRKY70* transcription factors are involved in brassinosteroid-regulated plant growth and drought responses. *Plant Cell*, 2017, 29 ( 6 ): 1425-1439