

## 评述与展望

### Review and Progress

# 大豆抗旱生物学研究进展

谢羽辉<sup>✉</sup>, 束永俊<sup>✉</sup>, 郭长虹<sup>✉</sup>

哈尔滨师范大学生命科学与技术学院, 黑龙江省分子细胞遗传与遗传育种重点实验室, 哈尔滨, 150025

✉ 通讯作者: kaku3008@yahoo.com.cn    ✉ 作者

分子植物育种, 2012 年, 第 10 卷, 第 53 篇    doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0053

收稿日期: 2012 年 11 月 05 日

接受日期: 2012 年 11 月 21 日

发表日期: 2012 年 12 月 11 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

谢羽辉等, 2012, 大豆抗旱生物学研究进展, 分子植物育种(online) Vol.10 No.53 pp.1390-1395 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0053)

引用格式(英文):

Xie et al., 2012, Research Progress on Drought-resistant Biology in Soybean, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.53 pp.1390-1395 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0053)

**摘要** 干旱、缺水是作物生产面临的一个重要挑战。由于全球水资源的匮乏, 包含大豆在内的作物生产都受到了干旱胁迫的影响。本文从大豆抗旱性状的生理和生化基础出发, 探究了大豆抗旱性状的形成机理以及影响因素, 论述了基因组测序及基因工程等新技术在大豆抗旱的性状改良方面的应用, 并对大豆抗旱生物学研究的前景进行了展望。

**关键词** 干旱胁迫; 分子育种; 基因工程; 大豆

## Research Progress on Drought-resistant Biology in Soybean

Xie Yuhui<sup>✉</sup>, Shu Yongjun<sup>✉</sup>, Guo Changhong<sup>✉</sup>

College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Laboratory of Molecular Cytogenetics and Genetic Breeding of Heilongjiang Province, Harbin, 150025, P.R. China

✉ Corresponding author, kaku3008@yahoo.com.cn;    ✉ Authors

**Abstract** Drought and water shortage are a major challenge in crop production. Due to the lack of global water resource, crop production is subject to the effects of drought stress. In this paper authors focused on the physiological and biochemical basis of soybean drought-resistant traits to discuss the formation mechanism of soybean drought resistance traits and influencing factors, and reviewed the application of the drought trait improvement by using new technologies such as genome sequencing and genetic modified soybean as well as the prospects of the research on soybean drought biology.

**Keywords** drought stress; molecular breeding; genetic engineering; soybean

### 研究背景

大豆是重要的粮食作物, 是人类以及其它动物的植物油和植物蛋白的重要来源。大豆已经渗透到国民生产的各个领域, 严重影响农业、食品等相关行业的经济。但是我国现在的大豆产量远远不够供给人民的生活需求。

在自然界中, 由于广泛存在一些生物和非生物胁迫因素, 使得作物的生长受到严重的抑制, 作物产量水平一直不高。这些外界环境的胁迫在大豆生产中表现尤为严重, 导致大豆的产量一直远低于其它作物(如水稻, 小麦, 玉米等)。在大豆生产中, 水分是一个重要的因素, 由缺水导致的干旱胁迫将会严重制约大豆的产量。每年因干旱胁迫而导致的大豆减产高达 40% (Specht et al., 1999), 2009~2010 年度, 世

界大豆产量只有  $2.6 \times 10^8$  kg (Vidal et al., 2012), 不足以满足人们的需求, 因此, 提高大豆抗旱性对提高大豆产量具有重要意义。

植物由于缺乏运动性, 只能通过调节自身代谢来适应周围的环境变化。在干旱胁迫中, 植物可以采取多种方式来减轻环境胁迫对植物体的伤害。例如, 植物可以调节生长周期, 在水分充足时完成整个生长周期或重要的生长周期, 从而避免了干旱胁迫对其生长的影响; 植物也可以通过提高根系的水分吸收能力或者降低地上部分的蒸腾速率, 来保持整个植株的高水分含量, 维持植物体内新陈代谢系统酶类的活性, 减轻干旱胁迫对植物体的损害; 另外, 植物还可以直接产生一些抗旱的代谢酶类, 使得机体在低水分环境下能够维持正常的新陈代谢, 从

而降低干旱胁迫对机体的伤害(Turner et al., 2001)。这些耐干旱胁迫植物在长期的适应过程中逐渐形成了一些相关的性状, 如光周期的敏感性、叶片的形态和状态、根系的形态等等, 这些新的性状也将帮助植物抵御外界干旱胁迫的伤害。

因此, 本文将综述大豆抗旱相关性状的形成、结构和状态等特征, 探讨这些性状的产生对大豆抗旱育种的影响, 概述大豆抗旱生物学育种取得的进展及其对今后大豆遗传改良育种的意义。

## 1 大豆抗旱的生理基础

### 1.1 大豆根的形态和特征

植物根系是最直接感受土壤水分信号的器官, 并且能够吸收土壤水分。正常栽培的条件下, 由于表层土壤中的水分极易蒸发, 导致浅层土壤的水资源极其匮乏。因此, 大多数植物都是通过生长出较长的直根, 深入到土壤中吸收深层的水分, 或者形成庞大的须根系形态, 大大提高根部的水分吸收面积, 加大植株对水分的吸收, 维持整个植物的水分代谢需求。在大豆的根部, 这两种方式都会存在, 即它通常会产一个很长的直根, 深入到深层土壤以吸取更多的水分资源, 帮助大豆适应干旱胁迫。同时, 大量纤维状的根毛系统也可以帮助大豆根部高效地吸收深层土壤中的水分和营养。

抗旱型大豆种子的胚根比非抗旱型生长速度快, 能够迅速从土壤表层吸收水分以免芽枯, 所以胚根伸长速度快慢就能够作为苗期抗旱的一个参考。任冬莲等(1993)的研究表明, 干旱胁迫下, 在幼苗期抗旱性强的品种与弱的相比, 发根早主根长而且侧根数量多发达, 所以成苗率高。而且刘学义等(1996)认为, 在干旱胁迫下, 根毛密度也可作为大豆抗旱成苗期的鉴定指标, 抗旱品种对胁迫的适应表现在表层根系的根毛长密度大, 抗旱性越强的类型增加幅度越大。在大豆根部, 直根的长度和侧根的数量这两个性状都是受到一些遗传位点的控制而形成的, 它们都是可遗传的, 因此, 研究人员可以根据根部的特征进行大豆抗旱性状的选择, 选育高抗旱的大豆品种。

### 1.2 大豆叶片的形态和特征

植物叶片是蒸腾作用的主要场所, 是植物体内水分散失的主要部位。在叶片上, 水分主要通过气孔的蒸腾作用进行挥发, 因此气孔是影响植物蒸腾速率的主要因素, 在降低蒸腾方面起着重要的作

用, 可以作为作物抗旱性的一个调节因素。

大豆气孔保卫细胞的关闭主要受到水、湿度、CO<sub>2</sub> 等的影响。水分胁迫能引起气孔的不均匀关闭, 证明大豆叶片气孔的数量、开张度和气孔阻力都与抗旱性有关。高素华等(2000)研究表明, 叶片气孔阻力随 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而增大, 气孔个数随 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而减少, 从而导致蒸腾速率下降, 尤其是发生在水分胁迫时, 气孔阻力、蒸腾速率变化更加显著。

植株丧失水分的快慢会影响植株的抗旱性, 这说明叶片表皮茸毛也是水分蒸腾的一个重要场所。在大豆缺水的情况下, 叶片茸毛密度是一个很重要的适应特性, 密度高可以增加叶片的折光率, 从而导致叶片在高辐照度下也能够维持低的叶片温度。研究者通过扫描电镜观察到: 抗旱性强的品种茸毛比较粗壮, 茸毛基部有根状突出物, 呈辐射状固着于叶面; 抗旱性弱的品种茸毛纤细, 基部也没有根状突出物(谢晨等, 2008)。

进一步研究表明, 渗透调节是作物适应干旱胁迫的另一个重要生理机制。在干旱的条件下, 为增强细胞渗透调节能力, 关键就是细胞内渗透调节物质的主动积累, 它有降低渗透势、维持膨压的作用。在水势减少时, 渗透调节不仅有维持气孔的电导率和蒸腾的作用, 还可以延迟叶子的衰老、死亡和减少花的败育, 以及在水缺乏的情况下, 能改善根的生长并促进从土壤中萃取水分。植物的水分利用效率(water use efficiency, WUE)也是影响大豆是否抗旱的一个重要因素。在干旱环境下, 水分利用效率高就能够提高农作物产量。

除了上述的特征变化外, 还有一些微观水平上的改变, 例如细胞壁的弹性作用。细胞壁是作为维持渗透势最重要的调控手段之一, 也是相当重要的抗旱功能(李岩等, 1998), 而其弹性的适度能减少细胞中的水分流失(relative water content, RWC), 从另一个意义上实现了抗旱。

## 2 大豆抗旱的功能基因组研究方法

植物功能基因组学是一个与基因研究相关的新方法。在过去的十年中, 大豆基因组资源已迅速发展, 这对抗旱功能基因组学是十分有利的, 例如精确的遗传和物理图谱, 在大豆基因组的遗传和染色体的分析上就是非常重要的。目前已报导多种分子标记, 并应用于各个方向, 例如限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism,

RFLP), 扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)简单序列重复(simple sequence repeat, SSR), 多态随机扩增 DNA(random amplified polymorphic, DNA, RAPD), 标记等等(Shinozaki, 2007)。

如今, 大豆的 EST 测序工程已经获得大量的基因表达序列信息, 由大豆根尖抗旱胁迫文库分离出来的 EST, 丰富了大豆的功能基因组, 加深了大豆根系的抗旱机制的认识(Valliyodan and Nguyen, 2008)。全长 cDNA 序列是基因功能分析的一个重要工具, Umezawa 等人(2008)已获得了 6 570 个新的大豆 cDNA 全长序列, 它们来自于不同非生物胁迫处理的组织, 这也使大豆遗传改良和生物抗旱技术有了进一步提高。为了鉴定在干旱胁迫下大豆基因的表达, 研究人员对两个截然不同的品种(干旱敏感的 BR16 和耐旱的 Embrapa48)进行了评估, 得到了 2 222 个大豆上调基因, 在这两个品种与干旱胁迫相关的基因中确定了 6 000 多个 SNPs, 其中 165 个定位在大豆染色体末端, 包括转录因子 MYB、WRKY, 都与抵抗非生物胁迫有关(Vidal et al., 2012)。

即使在大豆遗传工程的功能基因组和候选基因的筛选上有了一定进展, 但在整合转录组学, 蛋白质组学和代谢组学这些功能基因组学这些前沿方向, 也仍存在很多不足。通过对大豆根系、叶子、种子抗旱处理的蛋白质分析, 对研究大豆根系水分胁迫下新陈代谢调控的特异性区域有很大作用。除了脱落酸(ABA), 各种各样的渗透剂, 包括各种糖(例如蔗糖, 海藻糖), 糖醇(如甘露糖醇), 氨基酸(如脯氨酸)和胺类(如甘氨酸), 都会在生长发育中积聚, 对干旱胁迫产生影响(Seki et al., 2007)。而且现在基因工程中与干旱压力相关代谢途径的基因编码部分, 也显示有提高重要农作物(水稻, 小麦和大豆)抗旱性的潜力(De Ronde et al., 2004), 因此, 除了转录组学和蛋白质组学, 代谢组学也为解析大豆以及后基因组时代抗旱胁迫反应的特性研究提供了重要的工具。

伴随着全基因组序列的逐渐注释, 这些功能基因组学方法和工具都使大豆的遗传研究更加全面。从利用突变品种、选择辅助标记和大豆遗传转化等主要方面分析, 来研究和阐述相关抗旱性基因, 从而可以提高大豆的产量。

### 3 大豆抗旱基因工程

植物在胁迫条件下会激活一系列的防御机制

来增加对不利条件的耐受性, 激活的大量基因产生特定蛋白质, 从而使耐逆代谢途径增强。植物对干旱胁迫的反应是非常复杂的, 它包含了许多生物化学和分子生物学机制(Valliyodan and Nguyen, 2006)。虽然机制中被激活的那些基因, 大部分在植物适应环境胁迫方面上所起的作用仍需探究, 但是一些编码转录因子的调节基因和编码代谢的功能基因的作用已经有了初步的了解。例如在水稻中引入 SNAC1 和在玉米中引入 ZmNF-YB2 转录因子可以增强转基因植物的耐旱性, 这些就是利用基因工程提高粮食作物耐旱性的成功实例(Nakashima et al., 2007; Nelson et al., 2007)。

目前已经报道了许多通过基因工程来改良一些重要经济作物耐旱性的成功事例, 转基因油菜就是一个实例, 这种成熟的转基因油菜增强了对 ABA 的敏感性, 在干旱的条件下, 蒸腾作用会明显减弱, 从而提高其耐旱能力(Wang et al., 2005)。

在豆类植物分离出来根瘤土壤农杆菌, 将其中由 SARK 启动的异戊烯转移酶转入烟草, 并在干旱胁迫诱导下成功的过表达, 使转基因烟草在干旱的条件下, 依然保持较高的含水量, 维持正常的光合作用, 进而实现了耐旱(Rivero et al., 2007)。

最近研究发现, 过表达 *GsGST* 基因的烟草中 GST 活性比野生型高 6 倍, 不但耐脱水能力增强, T<sub>2</sub> 代植株在苗期就表现出对盐和甘露醇的高抗性, 与野生型比较有较长的根及较少的生长迟缓, 也体现了转基因能够提高植物的抗旱能力(Ji et al., 2010)。

从大豆中克隆出的泛素结合酶基因(*GmUBC2*), 在大豆的所有组织都可表达而且在干旱和盐胁迫下显示上调。拟南芥植物过表达 *GmUBC2* 与对照组比较显示更耐旱耐盐, 结果还表明, 调节泛素化途径对于基因工程可能是一种有效提高植物耐旱的手段(Zhou et al., 2010)。大豆 *GmbZIP1* 基因的表达能够高度诱导 ABA、干旱、高盐和低温, 并且在大豆根茎叶中表达应力条件不同。过表达 *GmbZIP1* 的转基因植物在胁迫下能触发气孔关闭。此外, *GmbZIP1* 过表达并未导致转基因植物的生长迟缓, 这表明 *GmbZIP1* 可能是一个宝贵的抗旱基因资源(Gao et al., 2011)。这些转基因植物的实例也都是通过基因工程方法维持高的水分含量和光合速率来提高植物的耐旱性的。

虽然大部分文献都提到基因工程对于提高转基因作物的抗旱性是一个很好的方法, 但迄今为止, 关于转基因大豆抗旱的报道依然很少。转基因





大豆超表达拟南芥的 $\Delta 1$ -二氢吡咯-5-羧酸合酶基因(*P5CR*), 可提高干旱胁迫的抗性, 这是因为它提高了游离脯氨酸水平和相对含水量, 及减少了活性氧种类, 特别是过氧化氢(Kocsy et al., 2005)。

大豆过表达结合蛋白 BiP 也可以提高其抗旱能力。在干旱的情况下, 野生型的叶片水势大幅下降并且叶子萎蔫, 而转基因型的叶片不但没有萎蔫, 水势也只是下降不多。转基因大豆的气孔不但比野生型关闭少, 而且和光合作用和蒸腾速率都比野生型强很多, 没有受到强烈的抑制(Maria et al., 2009)。

以上基因工程的实例都能够指导分离干旱胁迫的相关基因、转录因子及它们各自的激活子, 这将为发展大豆抗旱改良工程提供新的工具和资源。此外, 还发现几个克隆于大豆的基因编码 bZIP 转录因子, 也与抗干旱和高盐环境胁迫有关。研究人员还发现, 一部分基因在拟南芥中的过量表达可以增强转基因植物耐寒和耐盐, 但在耐旱上没有显著差异(Liao et al., 2008)。

在最近的两个研究中, 发现 GmERF 转录因子家族成员在干旱胁迫下超表达。大豆中分离的 *Gm-ERF3* 基因是 AP2/ERF 转录因子家族的新成员, 诱导表达 *GmERF3* 不但可以抵御干旱, 而且对水杨酸、脱落酸、乙烯及大豆花叶病毒有作用(Zhang et al., 2009), *GmERF089* 基因和低温诱导的 *GmCHI* 基因, 在马铃薯和拟南芥中表达时会增强其抗旱性(Chen et al., 2009)。

NAC 家族是一个重要的转录因子家族, 具有使植物根生长和耐胁迫的作用(Hu et al., 2008), 最近, 有 31 个 *GmNAC* 基因(包括以前鉴定过的 6 个基因)从大豆中克隆出来, 通过对这 31 个 *GmNAC* 基因进行系统表达分析, 证明有 9 个基因是可以诱导脱水的(Tran et al., 2009), 它们将是对于基因工程中改进大豆抗旱上的有力工具。

#### 4 展望

目前, 耐旱大豆种质还很少。就大豆对全球经济的重要性而言, 鉴定大豆对于抗旱的适应特性和基因型是非常必要的。应该努力致力于筛选抗性种质, 发现新的候选基因使大豆更加抗旱高产。最近, 大豆基因序列及基因组技术研究的进步, 为了解基因表达及其相关表型提供了机会, 即使在不利的环境下, 也能够通过分子育种和转基因方法来改善栽培植物基因组。随着全部大豆基因组表达序列数据的完善, 鉴定抗旱基因有望尽快实现。整合基因

组学、蛋白质组学和系统生物学平台将成为抗旱候选基因发现的捷径, 这将促进大豆产业再次飞跃, 以满足人类对大豆的需求。

#### 作者贡献

谢羽辉和郭长虹完成了论文初稿的写作; 郭长虹及束永俊参与指导了论文的修改、校对与定稿。全体作者都阅读并同意最终的文本。

#### 致谢

本研究由国家转基因生物新品种培育重大专项(2011ZX08004-002)资助。感谢同行评审人的评审建议和修改建议。

#### 参考文献

- Cheng L.B., Huan S.T., Sheng Y.D., Hua X.J., Shu Q.Y., Song S.Q., and Jing X.M., 2009, GMCHI, cloned from soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) enhances survival in transgenic *Arabidopsis* under abiotic stress, *Plant Cell Reports*, 28(1): 145-153 <http://dx.doi.org/10.1007/s00299-008-0617-7> PMID:18825384
- De Ronde J.A., Cress W.A., Krüger G.H., Strasser R.J., and Van Staden J., 2004, Photosynthetic response of transgenic soybean plants, containing an *Arabidopsis P5CR* gene during heat and drought stress, *J. Plant. Physiol.*, 161(11): 1211-1224 <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.014> PMID:15602813
- Gao S.H., and Guo J.P., 2000, The response of winter wheat and soybean to drought stress under the increased CO<sub>2</sub> concentration, *Huanjing Kexue Xuebao (Acta Scientiae Circumstantiae)*, 20(5): 648-650 (高素华, 郭建平, 2000, 高CO<sub>2</sub>浓度条件下小麦、大豆对土壤水分胁迫的响应, *环境科学学报*, 20(5): 648-650)
- Gao S.Q., Chen M., Xu Z.S., Zhao C.P., Li L.C., Xu H.J., Tang Y.M., Zhao X., and Ma Y.Z., 2011, The soybean GmbZIP1 transcription factor enhances multiple abiotic stress tolerances in transgenic plants, *Plant. Mol. Biol.*, 75(6): 537-553 <http://dx.doi.org/10.1007/s11103-011-9738-4> PMID:21331631
- Hu H.H., You J., Fang Y.J., Zhu X.Y., Qi Z.Y., and Xiong L.Z., 2008, Characterization of transcription factor gene *SNAC2* conferring cold and salt tolerance in rice, *Plant. Mol. Biol.*, 67(1-2): 169-181 <http://dx.doi.org/10.1007/s11103-008-9309-5> PMID:18273684
- Ji W., Zhu Y.M., Li Y., Yang L., Zhao X.W., Cai H., and Bai X., 2010, Over-expression of a glutathione S-transferase gene, *GsGST*, from wild soybean (*Glycine soja*) enhances drought and salt tolerance in transgenic tobacco, *Biotechnol. Lett.*, 32(8): 1173-1179 <http://dx.doi.org/10.1007/s10529-010-0269-x> PMID:20383560

- Kocsy G., Laurie R., Szalai G., Szilágyi V., Simon-Sarkadi L., Galiba G., and De Ronde J.A., 2005, Genetic manipulation of proline levels affects antioxidants in soybean subjected to simultaneous drought and heat stresses, *Plant Physiology*, 124(2): 227-235 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00504.x>
- Liao Y., Zou H.F., Wei W., Hao Y.J., Tian A.G., Huang J., Liu Y.F., Zhang J.S., and Chen S.Y., 2008, Soybean *GmbZIP44*, *GmbZIP62* and *GmbZIP78* genes function as negative regulator of ABA signaling and confer salt and freezing tolerance in transgenic *Arabidopsis*, *Planta*, 228(2): 225-240 <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-008-0731-3> PMID:18365246
- Liu X.Y., Ren D.L., Li J.M. and Cao X., 1996, Study on the relation between drought-resistance and root hair of soybeans in seedling stage, *Shanxi Nongye Kexue (Journal of Shanxi Agricultural Sciences)*, 24(1): 27-30 (刘学义, 任冬莲, 李晋明, 曹雄, 1996, 大豆成苗期根毛与抗旱性的关系研究, *山西农业科学*, 24(1): 27-30)
- Li Y., Li D.Q., Pan H.C., Wang W., and Zou Q., 1998, Relations of cell wall elastic adjustment of various position leaves to drought resistance in soybean, *Zhiwuxue Tongbao (Chinese Bulletin of Botany)*, 15(3): 38-42 (李岩, 李德全, 潘海春, 王伟, 邹琦, 1998, 不同叶位大豆叶片细胞壁弹性调节与抗旱性关系, *植物学通报*, 15(3): 38-42)
- Maria Anete S.V., Jerusa A.Q.A.F., Juliana R.L.S.R., Pedro A.B.R., Guilherme L.P., Newton D.P., Angélica T.M., Carlos C.M., Marco A.O.C., Luciano G.F., Marcelo E.L., Francisco J.L.A., and Elizabeth P.B.F., 2009, The ER luminal binding protein (BiP) mediates an increase in drought tolerance in soybean and delays drought-induced leaf senescence in soybean and tobacco, *J. Exp. Bot.*, 60(2): 533-546 <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ern296> PMID:19052255 PMCid:2651463
- Nakashima K., Tran L.S., Van Nguyen D., Fujita M., Maruyama K., Todaka D., Ito Y., Hayashi N., Shinozaki K., and Yamaguchi-Shinozaki K., 2007, Functional analysis of a NAC-type transcription factor *OsNAC6* involved in abiotic and biotic stress responsive gene expression in rice, *Plant J.*, 51(4): 617-630 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03168.x> PMID: 17587305
- Nelson D.E., Repetti P.P., Adams T.R., Creelman R.A., Wu J., Warner D.C., Anstrom D.C., Bensen R.J., Castiglioni P.P., Donnarummo M.G., Hinchey B.S., Kumimoto R.W., Maszle D.R., Canales R.D., Krolikowski K.A., Dotson S.B., Gutterson N., Ratcliffe O.J., and Heard J.E., 2007, Plant nuclear factor Y (NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited acres, *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.*, 104(42): 16450-16455 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0707193104> PMID:17923671 PMCid:2034233
- Ren D.L., Lu G.H., and Liu X.Y., 1993, Study on the Relationship Between Tolerance to Drought and Growth of Roots of Soybeans in Seedling Stage, *Zhongguo Youliao Zuowu Xuebao (Chinese Journal of Oil Crop Sciences)*, 1: 37-39 (任冬莲, 路贵和, 刘学义, 1993, 大豆成苗期抗旱性与根系生长的关系, *中国油料作物学报*, 1: 37-39)
- Rivero R.M., Kojima M., Gepstein A., Sakakibara H., Mittler R., Gepstein S., and Blumwald E., 2007, Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant, *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.*, 104(49): 19631-19636 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0709453104> PMID:18048328 PMCid:2148340
- Seki M., Umezawa T., Urano K., and Shinozaki K., 2007, Regulatory metabolic networks in drought stress responses, *Curr. Opin. Plant. Biol.*, 10(3): 296-302 <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2007.04.014> PMID:17468040
- Shinozaki K., 2007, Acceleration of soybean genomics using large collections of DNA markers for gene discovery, *DNA. Res.*, 14(6): 235 <http://dx.doi.org/10.1093/dnares/dsm031> PMID:18180258 PMCid:2779909
- Specht J.E., Hume D.J., and Kumudini S.V., 1999, Soybean yield potential-a genetic and physiological perspective, *Crop. Sci.*, 39(6): 1560-1570 <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1999.3961560x>
- Tran L.S.P., Quach T.N., Guttikonda S.K., Aldrich D.L., Kumar R., Neelakandan A., Valliyodan B., and Nguyen H.T., 2009, Molecular characterization of stressinducible *GmNAC* genes in soybean, *Mol. Genet. Genomics.*, 281(6): 647-664 <http://dx.doi.org/10.1007/s00438-009-0436-8> PMID:19277718
- Turner N.C., Wright G.C., and Siddique K.H.M., 2001, Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments, *Adv. Agron.*, 71: 193-231 [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113\(01\)71015-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2113(01)71015-2)
- Umezawa T., Sakurai T., Totoki Y., Toyoda A., Seki M., Ishiwata A., Akiyama K., Kurotani A., Yoshida T., Mochida K., Kasuga M., Todaka D., Maruyama K., Nakashima K., Enju A., Mizukado S., Ahmed S., Yoshiwara K., Harada K., Tsubokura Y., Hayashi M., Sato S., Anai T., Ishimoto M., Funatsuki H., Teraishi M., Osaki M., Shinano T., Akashi R., Sakaki Y., Yamaguchi-Shinozaki K., and Shinozaki K., 2008, Sequencing and analysis of approximately 40 000 soybean cDNA clones from a full-length-enriched cDNA library, *DNA. Res.*, 15(6): 333-346 <http://dx.doi.org/10.1093/dnares/dsn024> PMID:18927222 PMCid:2608845

- Valliyodan B., and Nguyen H.T., 2006, Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants, *Curr. Opin. Plant. Biol.*, 9(2): 189-195 <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2006.01.019> PMID:16483835
- Valliyodan B., and Nguyen H.T., 2008, Genomics of abiotic stress in soybean, In: Stacey G.(eds.), *Genetics and Genomics of Soybean*, Springer, GER, pp.343-372.
- Vidal R.O., do Nascimento L.C., Mondego J.M., Pereira G.A.G., and Carazzolle M.F., 2012, Identification of SNPs in RNA-seq data of two cultivars of *Glycine max* (soybean) differing in drought resistance, *Genet. Mol. Biol.*, 35(1): 331-334 <http://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572012000200014> PMID:22802718 PMCid:3392885
- Wang Y., Ying J., Kuzma M., Chalifoux M., Sample A., McArthur C., Uchacz T., Sarvas C., Wan J., Dennis D.T, McCourt P., and Huang Y., 2005, Molecular tailoring of farnesylation for plant drought tolerance and yield protection, *Plant. J.*, 43(3): 413-424 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02463.x> PMID:16045476
- Xie C., Xie H., and Chen X.Z., 2008, Advance on the Morphologic Characteristic and Physiological Index in the Drought-resistance Soybean, *Beijing Nongxueyuan Xuebao (Journal of Beijing University of Agriculture)*, 23(4): 74-76 (谢晨, 谢皓, 陈学珍, 2008, 大豆抗旱形态和生理生化指标研究进展, *北京农学院学报*, 23(4): 74-76)
- Zhang G.Y., Chen M., Li L.C., Xu Z.S., Chen X.P., Guo J.M., and Ma Y.Z., 2009, Overexpression of the soybean *GmERF3* gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco, *J. Exp. Bot.*, 60: 3781-3796 <http://dx.doi.org/10.1093/jxb/erp214> PMID:19602544 PMCid:2736888
- Zhou G.A., Chang R.Z., and Qiu L.J., 2010, Overexpression of soybean ubiquitin-conjugating enzyme gene *GmUBC2* confers enhanced drought and salt tolerance through modulating abiotic stress-responsive gene expression in *Arabidopsis*, *Plant. Mol. Biol.*, 72(4-5): 357-367 <http://dx.doi.org/10.1007/s11103-009-9575-x> PMID:19941154 PMCid:2816239