



# 干旱诱导基因 *GmNF-YA7* 克隆及植物表达载体构建

殷书欣<sup>1</sup>, 计俊杰<sup>1</sup>, 肖 倩<sup>1</sup>, 李铭杨<sup>1</sup>, 何佳琦<sup>1</sup>, 张 军<sup>2</sup>, 翟 莹<sup>1</sup>

(1. 齐齐哈尔大学 生命科学与农林学院/抗性基因工程与寒地生物多样性保护黑龙江省重点实验室, 黑龙江 齐齐哈尔 161006; 2. 黑龙江省农业科学院 畜牧兽医分院, 黑龙江 齐齐哈尔 161005)

**摘 要:**为了鉴定大豆核因子 YA (Nuclear Factor YA, NF-YA) 与非生物胁迫的关系, 本研究检测大豆干旱胁迫下 *GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8* 的表达量情况, 克隆 *GmNF-YA7* 基因并构建植物表达载体, 同时获得其转基因工程菌株。qRT-PCR 结果显示, *GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8* 均可以被干旱胁迫诱导表达, 且 *GmNF-YA7* 对干旱胁迫的应答更明显。从大豆中克隆出 *GmNF-YA7* 基因, 其位于大豆 8 号染色体上, 编码含有 336 个氨基酸的蛋白质, 预测分子量为 37.06 kDa, pI 6.11。GmNF-YA7 蛋白氨基酸序列中含有 1 个 CBF 保守结构域。亚细胞定位预测结果显示, GmNF-YA7 定位于细胞核中。蛋白系统进化分析表明 GmNF-YA7 蛋白与拟南芥 AtNF-YA1 蛋白的亲缘关系较近。利用限制性内切酶 *Nde* I 和 *Sal* I 将 *GmNF-YA7* 与植物表达载体 pRI101 连接并转化农杆菌 EHA105, 获得转基因工程菌株。

**关键词:** 大豆; *GmNF-YA7*; 干旱响应; 植物表达载体; 转基因工程菌

## Cloning and Plant Expression Vector Construction of Drought-Induced *GmNF-YA7*

YIN Shu-xin<sup>1</sup>, JI Jun-jie<sup>1</sup>, XIAO Qing<sup>1</sup>, LI Ming-yang<sup>1</sup>, HE Jia-qi<sup>1</sup>, ZHANG Jun<sup>2</sup>, ZHAI Ying<sup>1</sup>

(1. College of Life Science and Agro-Forestry of Qiqihar University/Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Resistance Gene Engineering and Biodiversity Protection in Cold Regions, Qiqihar 161006, China; 2. Branch of Animal Husbandry and Veterinary, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Qiqihar 161005, China)

**Abstract:** In order to identify the relationship between soybean nuclear factor YA (NF-YA) and abiotic stress, we detected the expression levels of *GmNF-YA7* and *GmNF-YA8* in soybean under drought stress, cloned the *GmNF-YA7*, constructed the plant expression vector, and obtained genetically engineered strain in this reaserch. qRT-PCR results showed that both expression levels of *GmNF-YA7* and *GmNF-YA8* could be induced by drought stress, and the response of *GmNF-YA7* to drought stress was more obvious. *GmNF-YA7* was cloned from soybean, it was located on chromosome 8 of soybean and encoded a protein containing 336 amino acids. The predicted molecular weight of GmNF-YA7 protein was 37.06 kDa and the pI was 6.11. The amino acid sequence of GmNF-YA7 protein contained a conserved CBF domain. Subcellular localization prediction results showed that GmNF-YA7 protein was localized in the nucleus. Phylogenetic analysis showed that GmNF-YA7 protein was closely related to *Arabidopsis* AtNF-YA1 protein. *GmNF-YA7* was constructed into plant expression vector pRI101 with restriction endonucleases *Nde* I and *Sal* I and transformed into *Agrobacterium* EHA105. This study showed that the *GmNF-YA7* gene was up regulated by drought, and we constructed plant expression vector with *GmNF-YA7* and genetically obtained engineered *Agrobacterium* strain with this vector.

**Keywords:** soybean; *GmNF-YA7*; drought response; plant expression vector; genetically engineered strain

核因子(Nuclear Factor Y, NF-Y)是一类广泛存在于真核生物中的转录因子基因家族<sup>[1]</sup>。NF-Y 通常由 NF-YA、NF-YB 和 NF-YC 三个亚基构成<sup>[2]</sup>。NF-YA、NF-YB 和 NF-YC 首先形成异源三聚体复合物,通过复合物与启动子区域中的 CCAAT 盒结合,从而调控靶基因的表达<sup>[3]</sup>。因此 NF-Y 也被称为 CCAAT 盒结合因子(CCAAT-Binding Factor, CBF)。CCAAT 盒是真核生物启动子中最常见的元件之一,25%的真核基因启动子区域均存在该元件<sup>[1]</sup>,表明 NF-Y 转录因子在调控真核生物基因表达方面具有非常广泛及重要的作用,包括动物的胚胎发育,植

物的光合作用、花期调控和逆境胁迫响应等诸多方面<sup>[1,4,6]</sup>。

研究发现,植物中的每种 NF-Y 亚基由多个基因编码,且单个 NF-Y 亚基在植物生长发育及逆境胁迫应答过程中发挥重要作用,例如 NF-YA 家族成员与植物干旱胁迫耐受性之间的关系已被鉴定。拟南芥中含有 10 个 NF-YA 基因<sup>[7]</sup>。干旱胁迫可以通过脱落酸(ABA)信号途径诱导 *AtNF-YA5* 的表达,*AtNF-YA5* 的过表达可以使转基因拟南芥植株叶片失水减少,抗旱能力增强<sup>[8]</sup>。同样,干旱胁迫也可以诱导水稻 *OsNF-YA7* 的表达,但这种诱导不依

收稿日期:2021-08-26

基金项目:黑龙江省大学生创新创业训练计划(202110232069);黑龙江省普通本科高等学校青年创新人才培养计划(UNPYSCT-2017153);齐齐哈尔大学研究生创新科研项目(YJSCX2020041)。

第一作者:殷书欣(2001—),女,本科生,专业为生物科学。E-mail:3057939605@qq.com。

通讯作者:翟莹(1982—),女,博士,教授,主要从事大豆分子遗传育种研究。E-mail:fairy39809079@126.com。

赖 ABA 信号途径,原因在于 *OsNF-YA7* 启动子中存在 3 个不依赖于 ABA 的 DRE/CTR 元件。在转基因水稻中存在 48 个 *OsNF-YA7* 调控的下游靶基因,这些基因参与了 *OsNF-YA7* 介导的耐旱途径<sup>[9]</sup>。14 个玉米 NF-YA 中的 7 个能够被干旱胁迫诱导表达<sup>[10]</sup>。其中,玉米 ZmNF-YA3 通过与 *bHLH92* 和 *FAMA* 的启动子区结合参与 ABA 信号途径,通过与茉莉酸激活剂 *MYC4* 的启动子区结合参与茉莉酸信号途径,提高抗旱和耐高温能力<sup>[11]</sup>。过表达毛果杨 *PtNF-YA9* 的转基因拟南芥株系在种子萌发期表现出对干旱、ABA 和盐胁迫的敏感性,但在营养期转基因株系通过促进气孔关闭减少水分流失,提高水分利用效率,增强了植株的抗旱性<sup>[12]</sup>。

大豆是世界上最重要的油料作物之一。干旱作为非生物胁迫中最常见的类型,是限制大豆产量和种植区域的重要因素<sup>[13]</sup>。大豆中含有 21 个 NF-YA 基因<sup>[14]</sup>,但到目前为止仅 *GmNF-YA3* 的功能被鉴定,它的表达受 ABA、干旱、高盐和低温诱导,过表达 *GmNF-YA3* 转基因拟南芥植株的抗旱性提高,但对高盐和外源 ABA 的敏感性增强<sup>[15]</sup>。这些研究结果表明,大豆中的部分 NF-YA 可以在大豆应对干旱胁迫过程中发挥重要的转录调控作用。本研究从在线数据库中获得了两个大豆 NF-YA 基因, *GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8*,根据 qRT-PCR 结果选择

干旱胁迫诱导表达的 *GmNF-YA7* 进行克隆,并构建其植物表达载体,为后续的基因功能鉴定奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试大豆为北豆 9 号;大肠杆菌 DH5 $\alpha$  菌株和根癌农杆菌 EHA105 菌株均来自齐齐哈尔大学植物分子育种研究室。

### 1.2 试验设计

大豆幼苗干旱胁迫处理:使用沙土与草炭土(1:1)混合土种植大豆种子,根长至 5 cm 左右时移入 Hoagland 营养液中,水培至幼苗第一片三出复叶完全展开,将幼苗移至 20% PEG8000 的营养液中进行干旱处理。分别在处理 0,1,2,5,10 和 24 h 剪取 0.1 g 第一片三出复叶,每个时间点重复 3 次,迅速置于液氮中保存备用。

### 1.3 方法

1.3.1 基因表达量检测 使用 RNAiso Plus 试剂盒(Takara)提取各时间点样品 RNA 并使用 cDNA 反转录试剂盒(Novoprotein)反转录成第一链 cDNA。

从 NCBI 数据库中获取 *GmNF-YA7* (Genebank 登录号 XM006586118) 和 *GmNF-YA8* (Genebank 登录号 NM001362821)序列。使用 Primer Premier 5 软件设计 qRT-PCR 引物(表 1)。

表 1 qPCR 和基因扩增的引物序列  
Table1 Primer sequences for qPCR and gene amplification

| 引物名称<br>Primer name | 上游引物(5'-3')<br>Forward primer(5'-3') | 下游引物(5'-3')<br>Reverse primer(5'-3') | 用途<br>Usage |
|---------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-------------|
| GmNF-YA7            | TGCGTCCAATTCGTCGTCTC                 | GTGGCATCATCATCTTCCTCATTC             | qRT-PCR     |
| GmNF-YA8            | AGACAGTCCCGTGCTAAAGC                 | CGACCTCCACATCCTCTTGC                 | qRT-PCR     |
| $\beta$ -Tubuin     | ATGAGAGACTGCATATCGAT                 | TTCACTGAAGAAGGTGTTGAA                | qRT-PCR     |
| GmNF-YA7-1          | ATGCAGTCCAAGTCTGAAACTG               | TCAATTGTGGTTCAGCTGCTG                | 基因克隆        |

以 cDNA 为模板,以大豆  $\beta$ -Tubuin 为内参基因<sup>[16]</sup>,使用 TB Green Premix Ex *Taq* II (Takara),通过 qRT-PCR 方法检测 *GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8* 基因的相对表达量,反应体系和程序参照何佳琦等<sup>[17]</sup>。各样品 3 次重复,采用  $2^{-\Delta\Delta CT}$  法<sup>[18]</sup>计算基因相对表达量。

1.3.2 基因克隆 从 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 数据库搜索并下载 *GmNF-YA7* (XM006586118) 和 *GmNF-YA8* (NM001362821) 基因及其编码蛋白序列。使用 Primer Premier 5 软件设

计基因扩增引物,在 *GmNF-YA7* 引物两端添加 *Nde* I 和 *Sal* I 酶切位点(表 1),以大豆叶片 cDNA 为模板,退火温度均为 58  $^{\circ}\text{C}$ ,扩增 *GmNF-YA7* 基因编码序列。PCR 产物回收后连接 pMD18-T 克隆载体(Takara),重组质粒经双酶切验证后送生工生物公司测序验证。

1.3.3 生物信息学分析 使用 Expasy 在线软件([https://web.expasy.org/compute\\_pi/](https://web.expasy.org/compute_pi/))预测蛋白分子量及等电点。使用 SMART 在线软件([http://smart.embl-heidelberg.de/smart/set\\_mode.cgi?](http://smart.embl-heidelberg.de/smart/set_mode.cgi?)

NORMAL = 1) 预测蛋白保守结构域。使用 PSORT 在线软件 (<https://www.genscript.com/psort.html>) 预测亚细胞定位。于 NCBI 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 下载拟南芥 NF-YA 蛋白序列和 *GmNF-YA7* 蛋白序列,并使用 MEGA5 软件构建系统进化树。

1.3.4 植物表达载体构建 根据引物两端的限制性内切酶位点 *Nde* I 和 *Sal* I 对测序后的 pMD18-T-*GmNF-YA7* 重组质粒进行双酶切,酶切产物回收后连接至植物表达载体 pRII01 (Takara 公司)。重组质粒经双酶切验证后转化根癌农杆菌 EHA105 感受态细胞。挑取单克隆菌落经菌液 PCR 验证后保存于 -80 ℃ 超低温冰箱中。

1.4 数据分析  
使用 Excel 2010 绘制基因表达量柱状分析图。

2 结果与分析

2.1 *GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8* 干旱胁迫诱导表达分析

qRT-PCR 结果显示,*GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8* 的表达量均在干旱胁迫处理后升高,*GmNF-YA7* 的表达量在干旱处理后 1 h 即达到最大值,是未处理对照 (0 h) 的 52.3 倍,而 *GmNF-YA8* 的表达量在干旱处理后 2 h 达到最大值,仅为对照的 7.9 倍(图 1)。由于 *GmNF-YA7* 对干旱胁迫的应答较明显,因此后续选择 *GmNF-YA7* 进行克隆并构建其植物表达载体。

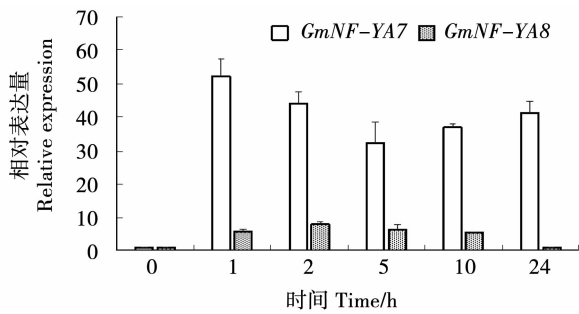
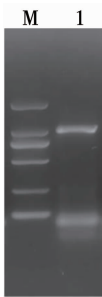


图 1 *GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8* 在干旱胁迫下的表达量

Fig.1 The expressions of *GmNF-YA7* and *GmNF-YA8* under drought stress

2.2 *GmNF-YA7* 克隆及生物信息学分析

2.2.1 *GmNF-YA7* 克隆 使用 *GmNF-YA7* 特异引物从大豆叶片 cDNA 中扩增获得 1 011 bp 的扩增片段(图 2),将该片段与克隆载体连接后测序,比对结果显示扩增片段与 NCBI 数据库中 *GmNF-YA7* 基因序列一致,说明成功克隆获得 *GmNF-YA7* 基因。



注:M.2 000 bp marker; 1. PCR 扩增条带。  
Note:M.2 000 bp marker; 1. Products of PCR amplification.

图 2 *GmNF-YA7* 的 PCR 扩增

Fig.2 The PCR amplification of *GmNF-YA7*

2.2.2 *GmNF-YA7* 序列基本信息分析 分析结果显示;*GmNF-YA7* 基因位于大豆 8 号染色体上,编码

含有 336 个氨基酸的蛋白质(图 3),预测分子量为 37.06 kDa,等电点 (PI) 为 6.11。*GmNF-YA7* 氨基酸序列中含有 1 个由 62 个氨基酸组成的 CBF 保守结构域,它是 NF-YA 家族特有的结构域。亚细胞定位预测结果显示,*GmNF-YA7* 氨基酸序列中含有 1 个核定位信号,*GmNF-YA7* 蛋白定位于细胞核中。  
2.2.3 NF-YA 蛋白系统进化分析 *GmNF-YA7* 与 *GmNF-YA3* 蛋白及拟南芥 10 个 NF-YA 蛋白的系统进化树如图 4 所示,*GmNF-YA7* 与 *GmNF-YA3* 亲缘关系较远,与 *AtNF-YA1* 的亲缘关系最近,推测它们的功能可能存在相似性。

2.3 *GmNF-YA7* 植物表达载体构建

借助引物两端的酶切位点将 *GmNF-YA7* 与植物表达载体连接,双酶切鉴定结果显示,能够从重组质粒中酶切出 1 011 bp 的目的基因条带(图 5),说明 *GmNF-YA7* 被连接到 pRII01 植物表达载体上。EHA105 农杆菌菌液 PCR 结果显示,转化菌液中能够扩增出 1 011 bp 的 *GmNF-YA7* 基因条带(图 5),表明含有 *GmNF-YA7* 基因的转基因工程菌株构建成功。

|     |  |
|-----|--|
| 1   | ATGCAGTCCAAGTCTGAAACTGCAAAATCGGCTGAGGTCAGATCCTCATTCTTCAACCTGGCGGTGTTATTCT    |
| 1   | M Q S K S E T A N R L R S D P H S F Q P G G V Y S                            |
| 76  | GAGCCTTGGTGGCGTGGTATTGGGTACAATCCCATGGCCAAACAATGGCTGGGGCAAATGCGTCCAATTGCTGC   |
| 26  | E P W W R G I G Y N P M A Q T M A G A N A S N S S                            |
| 151 | TCTCTTGAATGCCCTAATGGTGATTCTGAATCCAATGAAGAGGGCCAGTCTTTGTCCAATAGCGGGATGAATGAG  |
| 51  | S L E C P N G D S E S N E E G Q S L S N S G M N E                            |
| 226 | GAAGATGATGATGCCACTAAGGATTGGAAGCCTGCTGCTCCTAATGAAACAGGAAAATTATGAGCAAGAACAGCAA |
| 76  | E D D D A T K D S K P A A P N E T G N Y E Q E Q Q                            |
| 301 | GGGATGCAGCATACTGCATCATCTCCACCATCCATGCGTGAAGAATGCCTTACTCAGACACCACAGCTGGAAC    |
| 101 | G M Q H T A S S P P S M R E E C L T Q T P Q L E L                            |
| 376 | GTTGGTCATTCAATTGCATGTTCTACAAATCCTTACCAGGATCCGTATTATGGGGGCATGATGCGAGCTTATGGT  |
| 126 | V G H S I A C S T N P Y Q D P Y Y G G M M A A Y G                            |
| 451 | CACCAACAGTTGGGATATGCTCCTTTTATAGGAATGCCTCATGCCAGAATGCCTTTGCCCTTGAGATGGCTCAA   |
| 151 | H Q Q L G Y A P F I G M P H A R M P L P L E <u>M A Q</u>                     |
| 526 | GAACCTGTGTATGTGAATGCCAAACAGTACCAAGGAATTCTGAGGCGAAGACAGGCTCGTGCTAAAGCTGAGCTT  |
| 176 | <u>E P V Y V N A K Q Y Q G I L R R R Q A R A K A E L</u>                     |
| 601 | GAAAGGAAGCTCATAAAATCTAGAAAGCCATATCTTCATGAATCTAGGCATCAGCATGTATGAGAAGGGCAAGG   |
| 201 | <u>E R K L I K S R K P Y L H E S R H Q H A M R R A R</u>                     |
| 676 | GGTACCGGAGGACGATTGCAAAGAAAAGTACCGGTGAGGGCTCAAAACCACTTAGGCAAGGAAAAGGATAATGGT  |
| 226 | <u>G T G G R F A K K</u> T D G E G S N H L G K E K D N G                     |
| 751 | ACTGATTCTGTCCAATCAATTAGTTCATCTGGTTCTGAACCTTTGCATTCTGACTCTGCCGAAACCTGGAATTCT  |
| 251 | T D S V Q S I S S S G S E P L H S D S A E T W N S                            |
| 826 | CCTAACATGCAACAAGATGCAAGAGCATAAAAGTGCACAACAGCAGGTTGCAAGCACCCAGTTACCAAAATGGC   |
| 276 | P N M Q Q D A R A S K V H N S R F E A P S Y Q N G                            |
| 901 | AGTGGCTCTACCATAACCATAATGGATTGCAATCTTCAGTGTACCATTATCCTCAGGTGAAAGAGTGGAGGAA    |
| 301 | S G S Y H N H N G L Q S S V Y H S S S G E R V E E                            |
| 976 | AGGGACTGTTCAGGTGACGAGCTGAACCACAATTGA   |
| 326 | R D C S G Q Q L N H N *  |

注:下划线代表 CBF 结构域;黑体代表预测的核定位信号; \* 代表终止密码子。

Note:The CBF domain is underlined; The nuclear localization signal is in bold; The termination codon is denoted by an asterisk.

图 3 GmNF-YA7 的核苷酸及氨基酸序列

Fig. 3 The nucleotide and amino acid sequence of GmNF-YA7

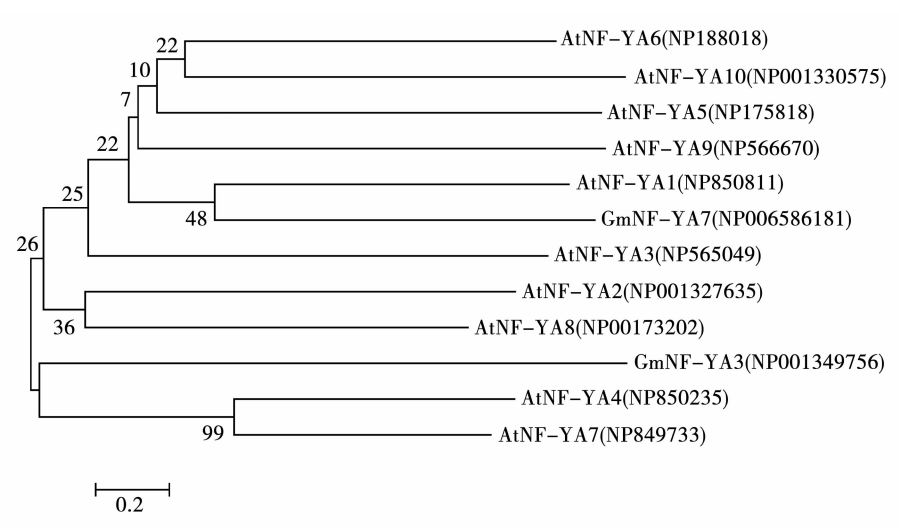
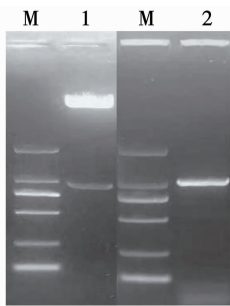


图 4 蛋白质系统进化树

Fig. 4 The phylogenetic tree of the proteins





注:M. 2 000 bp marker; 1. 双酶切; 2. PCR。  
Note:M. 2 000 bp marker; 1. Double digestion; 2. PCR.

图5 植物表达载体双酶切及农杆菌菌液 PCR 电泳检测  
Fig.5 The electrophoretic detection on double enzyme digestion of plant expression vector and PCR of *Agrobacterium tumefaciens* liquid

3 讨论

转录因子通过与启动子中的顺式元件结合调节下游基因表达,对植物各生长阶段以及逆境胁迫响应等具有重要作用。目前,已发现 NF-Y 类转录因子在调控植物胚胎发育、种子萌发、开花、光合作用及逆境胁迫响应中都起到重要的作用<sup>[19]</sup>。其功能的多样性与其调控的靶基因具有的多样性相关,因为 NF-Y 三聚体复合物结合的顺式作用元件在功能基因启动子中广泛存在。

为了适应复杂的生存环境,NF-Y 家族基因在进化过程中出现了遗传冗余和功能差异。本研究从大豆中克隆了干旱胁迫诱导表达的 *GmNF-YA7*。预测结果显示 *GmNF-YA7* 蛋白定位于细胞核中,符合大多数 NF-YA 蛋白的亚细胞定位情况。也有报道显示 NF-YA 蛋白可以位于细胞膜上,可能后续会经过某些蛋白的修饰最终进入细胞核中行使功能<sup>[20]</sup>。*GmNF-YA7* 蛋白与拟南芥 *AtNF-YA1* 蛋白的亲缘关系较近。*AtNF-YA1* 在拟南芥中可以应答 ABA、盐和干旱胁迫,且与拟南芥的盐胁迫耐受性相关<sup>[21]</sup>。*GmNF-YA7* 同样可以应答干旱胁迫,但 *GmNF-YA7* 是否可以应答盐胁迫还有待进一步鉴定。*GmNF-YA7* 蛋白与 *GmNF-YA3* 蛋白亲缘关系较远,说明 NF-YA 基因家族的分化可能早于大豆和拟南芥物种的分化。

某些 NF-YA 转录因子可单独在植物逆境胁迫应答过程中发挥作用<sup>[8,9,11-12]</sup>。但也有例外,例如谷子 *SiNF-YA6* 基因虽然能够响应高盐和干旱胁迫,但其过表达并未提高转基因植株对于高盐和干旱胁迫的抗性。这表明某些单独的 NF-YA 并不具有独立调节植株对于胁迫响应过程的功能,需要与 NF-Y 的另外 2 个亚基(NF-YB 和 NF-YC)结合形成三聚

体复合物后才能行使功能<sup>[20]</sup>。*GmNF-YA7* 能否独立地调节转基因植株的抗旱性也值得进一步研究。此外,NF-YA 类转录因子调控植物抗性的途径也存在差异,同时存在 ABA 依赖型和 ABA 非依赖型的胁迫信号调控途径<sup>[8-9,22]</sup>。本研究中 *GmNF-YA7* 对干旱胁迫的应答具体属于哪种类型也有待于进一步鉴定。

4 结论

干旱胁迫可以诱导 *GmNF-YA7* 和 *GmNF-YA8* 表达,且 *GmNF-YA7* 对干旱胁迫的应答更明显。*GmNF-YA7* 位于大豆 8 号染色体上,编码含有 336 个氨基酸的蛋白质,预测其定位于细胞核中。*GmNF-YA7* 蛋白与拟南芥 *AtNF-YA1* 蛋白的亲缘关系较近。构建 pRI101-*GmNF-YA7* 植物表达载体并转化农杆菌,获得 *GmNF-YA7* 转基因工程菌株。

参考文献

[1] LEE H, FISCHER R L, GOLDBERG R B, et al. *Arabidopsis* LEAFY COTYLEDON1 represents a functionally specialized subunit of the CCAAT binding transcription factor [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(4): 2152-2156.

[2] MANTOVANI R. The molecular biology of the CCAAT-binding factor NF-Y[J]. Gene, 1999, 239(1): 15-27.

[3] CERIBELLI M, DOLFINI D, MERICO D, et al. The histone-like NF-Y is a bifunctional transcription factor [J]. Molecular and Cellular Biology, 2008, 28(6): 2047-2058.

[4] KWONG R W, BUI A Q, LEE H, et al. LEAFY COTYLEDON1-LIKE defines a class of regulators essential for embryo development [J]. The Plant Cell, 2003, 15(1): 5-18.

[5] WARPEHA K M, UPADHYAY S, YE H J, et al. The GCR1, GPA1, PRN1, NF-Y signal chain mediates both blue light and abscisic acid responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2007, 143(4): 1590-1600.

[6] 李娟, 高凯, 安新民. 转录因子 NF-Y 在植物生长发育和逆境胁迫响应中的作用 [J]. 中国细胞生物学学报, 2019, 41(12): 188-196. (LI J, GAO K, AN X M, et al. Roles of transcription factor NF-Y in plant growth, development and response to stress [J]. Chinese Journal of Cell Biology, 2019, 41(12): 188-196.)

[7] PETRONI K, KUMIMOTO R W, GNESUTTA N, et al. The promiscuous life of plant NUCLEAR FACTOR Y transcription factors [J]. The Plant Cell, 2012, 24(12): 4777-4792.

[8] LI W X, OONO Y, ZHU J, et al. The *Arabidopsis* NFYA5 transcription factor is regulated transcriptionally and post transcriptionally to promote drought resistance [J]. The Plant Cell, 2008, 20(8): 2238-2251.

[9] LEE D K, KIM H, JANG G, et al. The NF-YA transcription factor *OsNF-YA7* confers drought stress tolerance of rice in an abscisic acid independent manner [J]. Plant Science, 2015, 241: 199-210.

[10]

LUAN M, XU M, LU Y, et al. Family-wide survey of miR169s and NF-YAs and their expression profiles response to abiotic stress in maize roots[J]. PLoS One, 2014, 9(3): e91369.

[11]

SU H, CAO Y, KU L, et al. Dual functions of ZmNF-YA3 in photoperiod-dependent flowering and abiotic stress responses in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69 (21): 5177-5189.

[12]

LIAN C, LI Q, YAO K, et al. *Populus trichocarpa* PtNF-YA9, a multifunctional transcription factor, regulates seed germination, abiotic stress, plant growth and development in *Arabidopsis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 954.

[13]

杨如萍, 包振贤, 陈光荣, 等. 大豆抗旱性研究进展[J]. 作物杂志, 2012(5): 8-12. (YANG R P, BAO Z X, CHEN G R, et al. The research progress in drought resistance of soybean[J]. Crops, 2012(5): 8-12. )

[14]

QUACH T N, NGUYEN H T, VALLIYODAN B, et al. Genome-wide expression analysis of soybean NF-Y genes reveals potential function in development and drought response [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2015, 290(3): 1095-1115.

[15]

NI Z, HU Z, JIANG Q, et al. *GmNFYA3*, a target gene of miR169, is a positive regulator of plant tolerance to drought stress [J]. Plant Molecular Biology, 2013, 82(1-2): 113-129.

[16]

QIU S, ZHANG J, HE J, et al. Overexpression of GmGals2-1, a soybean galactinol synthase gene, enhances transgenic tobacco drought tolerance [J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture, 2020, 143(3): 507-516.

[17]

何佳琦, 翟莹, 张军, 等. 大豆转录因子 GmDof1.5 的克隆及非生物胁迫诱导表达[J]. 浙江农业学报, 2021, 33(1): 1-7. (HE J Q, ZHAI Y, ZHANG J, et al. Cloning and expression analysis of GmDof1.5 in soybean under abiotic stress [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2021, 33(1): 1-7. )

[18]

LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the  $2^{-\Delta\Delta CT}$  method[J]. Methods, 2001, 25(4): 402-408.

[19]

丁慧霞, 刘凤, 张利娟, 等. 植物中 NF-Y 转录因子的结构和功能研究进展[J]. 分子植物育种, 2017, 15(5): 105-115. (DING H X, LIU F, ZHANG L J, et al. The structure and function of NF-Y in plants[J]. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(5): 1691-1701. )

[20]

方广宁, 胡利芹, 王二辉, 等. 谷子转录因子 SiNF-YA6 的过表达提高转基因植株对低氮胁迫的抗性[J]. 中国农业科学, 2015, 48(20): 3989-3997. (FANG G N, HU L Q, WANG E H, et al. Overexpression of a transcription factor gene SiNF-YA6 from millet (*Setaria italica*) enhanced the resistance of transgenic plants to nitrogen starvation [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(20): 3989-3997. )

[21]

LI Y J, FANG Y, FU Y R, et al. NFYA1 is involved in regulation of postgermination growth arrest under salt stress in *Arabidopsis*[J]. PLoS One, 2013, 8(4): e61289.

[22]

黄锁, 胡利芹, 徐东北, 等. 谷子转录因子 SiNF-YA5 通过 ABA 非依赖途径提高转基因拟南芥耐盐性[J]. 作物学报, 2016, 42(12): 1787-1797. (HUANG S, HU L Q, XU D B, et al. Transcription factor SiNF-YA5 from foxtail millet (*Setaria italica*) conferred tolerance to high-salt stress through ABA-independent pathway in transgenic *Arabidopsis* [J]. Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(12): 1787-1797. )

## 协办单位

中国作物学会大豆专业委员会  
黑龙江省农业科学院大豆研究所  
东北农业大学大豆研究所  
吉林省农业科学院大豆研究所  
南京农业大学大豆研究所  
辽宁省农业科学院作物研究所  
河北省农林科学院粮油作物研究所