

# 大豆光周期适应性的调控机制及基因编辑改良研究进展

李新茹<sup>1,2</sup>, 姚瑶<sup>2</sup>, 邢国杰<sup>2</sup>, 李冰杨<sup>2</sup>, 郭东全<sup>2</sup>, 钱雪艳<sup>2\*</sup>

(1. 吉林师范大学生命科学学院, 吉林 四平 136500; 2. 吉林省农业科学院农业生物技术研究所, 长春 130033)

**摘要:**大豆不仅为人类和动物提供丰富的蛋白质和油脂, 还是重要的经济作物。大豆为光周期敏感型短日照作物, 光周期敏感性对其开花期、生育期以及产量有直接影响。因此, 光周期适应性成为影响大豆在不同纬度种植的关键因素。随着基因编辑技术的飞速发展, 对大豆光周期适应性的分子调控机制有了更加深入的了解。本文综述了大豆光周期适应性的分子调控网络研究进展, 重点分析了光周期感应与基因表达调控的互作机制及其对大豆光周期适应性的影响。此外, 还探讨了CRISPR/Cas9等基因编辑技术在改良大豆光周期适应性方面的最新研究进展及应用前景。

**关键词:**大豆; 光周期; 基因编辑; CRISPR/Cas9; 育种应用

中图分类号: S565.1

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2025)03-0041-09

## Research Progress on the Regulatory Mechanisms of Photoperiod Adaptation and Gene Editing Improvement in Soybean

LI Xinru<sup>1,2</sup>, YAO Yao<sup>2</sup>, XING Guojie<sup>2</sup>, LI Bingyang<sup>2</sup>, GUO Dongquan<sup>2</sup>, QIAN Xueyan<sup>2\*</sup>

(1. College of Life Sciences, Jilin Normal University, Siping 136500; 2. Institute of Agricultural Biotechnology, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

**Abstract:** Soybean is not only a source rich in protein and oil for humans and animals, but also an important cash crop. As a photoperiod-sensitive short-day crop, the photoperiod sensitivity of soybean directly influences flowering period, growth period and yield, so photoperiod adaptability has become a key factor affecting soybean in different latitudinal planting environments. With the rapid development of gene editing technology, scientists have a deeper understanding of the molecular regulatory mechanism of photoperiod adaptation in soybean. This article will review the research progress of molecular regulatory networks for the photoperiodic adaptability of soybeans, with a focus on analyzing the interaction mechanism between photoperiodic sensing and gene expression regulation and its influence on the photoperiodic adaptability of soybeans. Additionally, recent advancements and application prospects of gene editing technologies such as CRISPR/Cas9 for enhancing photoperiod adaptability in soybean were discussed.

**Key words:** Soybean; Photoperiod; Gene editing; CRISPR/Cas9; Breeding application

光照是植物生长发育的必要条件, 不仅提供植物生长和生理活动所需的能量, 还作为一种信号调控植物的生长发育和形态建成<sup>[1-2]</sup>。大豆 (*Glycine max* L. Merrill) 作为典型的光周期敏感型短日照作物, 是全球重要的粮食和油料作物, 是植物蛋白质来源之一。其光周期响应机制对开花期和地理适应性具有决定性影响, 相较于长日

照 (LD $\geq$ 14 h) 条件, 短日照 (SD $\leq$ 12 h) 条件能显著促进其成花诱导<sup>[3-5]</sup>。光周期现象最早于1920年由Garner和Allard在比较SD或LD条件下生长的植物(包括大豆)开花时间时发现<sup>[6]</sup>, 这一发现为植物昼夜节律研究奠定了理论基础。由于大豆种植区横跨北纬20°~55°, 其光周期适应性的遗传改良对拓宽大豆种植区域及显著提升产量潜力具有重要的战略意义<sup>[7]</sup>。我国是全球大豆第一消费国, 随着人们生活水平的不断提高, 对大豆的需求量与日俱增, 每年消耗量约1亿t, 但我国大豆自给率却不足20%, 提高大豆产量是亟待解决的问题<sup>[8-9]</sup>。因此, 系统解析大豆光周期适应性的分子调控网络, 能够为广域适应性分子设计育种提供关键理论

收稿日期: 2025-03-07

基金项目: 吉林省科技厅农业关键技术重点研发项目 (20240303012NC); 吉林省农业创新工程项目 (GXGC2024RCY00)

作者简介: 李新茹 (1999-), 女, 在读硕士, 主要从事植物学研究。

通信作者: 钱雪艳, E-mail: xueyanqian@126.com

支撑。

基因编辑技术(Gene Editing Technology)是一种对生物体基因组DNA序列进行人工干预的靶向修饰技术,其演进历程深刻革新了生命科学研究范式。自20世纪70年代重组DNA技术问世以来,基因编辑技术历经四代革新,从低效的同源重组发展为精准的CRISPR/Cas9系统,显著提升了基因功能解析与遗传改良效率。同源重组技术(Homologous Recombination, HR)作为分子克隆的基础技术,通过引入外源DNA片段与目标基因组中的同源序列进行交换,实现了基因的插入、删除或替换<sup>[10]</sup>。1996年,锌指核酸酶技术(Zinc Finger Nucleases, ZFN)的诞生成为靶向基因编辑的里程碑<sup>[11]</sup>。2010年,转录激活因子样效应物核酸酶(Transcription Activator-Like Effector Nucleases, TALEN)技术的出现解决了ZFN存在的序列依赖性问题<sup>[12]</sup>。2012年CRISPR/Cas9系统的发现彻底重塑了基因编辑领域,该系统由CRISPR RNA(crRNA)与Cas9核酸酶组成,通过crRNA靶向引导Cas9蛋白至靶标DNA位点,产生双链断裂(DSB),随后依赖细胞非同源末端连接(NHEJ)或同源定向修复(HDR)机制完成编辑过程<sup>[13]</sup>。CRISPR/Cas9技术是目前应用最为广泛的基因编辑工具,具有设计简单、成本低、编辑效率高等优点<sup>[14-15]</sup>。除CRISPR/Cas9系统外,新型核酸酶工具也不断涌现,其中,CRISPR/Cas12系统(如Cas12a/Cpf1)因其独特的分子机制备受关注。与CRISPR/Cas9不同,CRISPR/Cas12具有更广泛的靶向范围和独特的切割特性。它不仅能对双链DNA进行高效切割,还展现出对单链DNA的切割活性,这一特性使其在核酸检测领域具有巨大应用潜力。随着对CRISPR/Cas12研究的深入,有望在基因治疗、农业育种、生物检测等多个领域发挥重要作用,为解决人类健康和生物产业发展中的诸多问题提供新的途径<sup>[16-19]</sup>。

近年来,基因编辑技术在大豆领域的应用取得了显著进步,通过对特定性状的改良,培育出一批基因编辑大豆新材料,提高了大豆生产的稳定性和可持续性<sup>[20-21]</sup>。利用CRISPR/Cas9基因编辑技术对控制大豆光周期的基因进行定点编辑,可以获得生育期改良的大豆新材料,不仅能够改变开花期,还可以改变株型,提高大豆的产量和品质。大量研究成果证实了该技术在大豆基因编辑中的可行性。本文介绍了大豆光周期基因的遗传基础,重点综述了近年来基因编辑技术在改良

大豆农艺性状方面的应用进展。通过对基因编辑技术在大豆光周期性状研究中的应用进行系统总结,以期后续利用基因编辑技术加快大豆遗传改良提供理论依据和参考。这将会推动大豆的遗传改良工作更快、更高效地进行,为农业生产带来更大的经济效益和社会价值。

### 1 大豆光周期适应性的基因表达调控网络

光周期适应性涉及复杂的表达调控网络(图1),由多个基因和数量性状基因座调控。在大豆中利用全基因组关联分析、高通量测序等方法,克隆并解析出大量与大豆光周期响应相关的基因。迄今为止,已经鉴定了十多个与开花时间相关的主要基因座和基因:*E1*和*E2*<sup>[22-24]</sup>,*E3*<sup>[25-26]</sup>,*E4*<sup>[27-30]</sup>,*E5*<sup>[31]</sup>,*E6*<sup>[32-34]</sup>,*E7*<sup>[35]</sup>,*E8*<sup>[36]</sup>,*E9*<sup>[37-38]</sup>,*E10*<sup>[39]</sup>,*E11*<sup>[40]</sup>,*J*<sup>[41-42]</sup>,*Tof4*<sup>[43]</sup>,*Tof5*<sup>[44]</sup>,*Tof11*、*Tof12*<sup>[45]</sup>,*Tof16*<sup>[46]</sup>和*Tof18*<sup>[47]</sup>等。这些基因在不同光周期条件下表现出不同的表达模式,涉及光周期感应、信号传导以及生理和生化过程的调控。

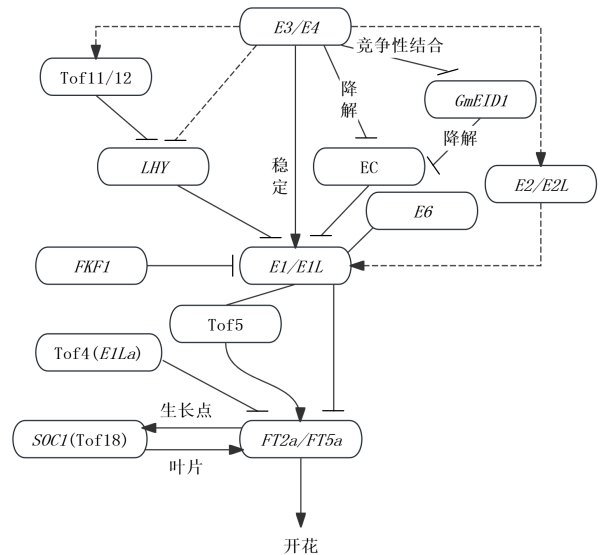


图1 大豆光周期基因调控网络图

Fig.1 Regulation network of photoperiod gene in soybean

#### 1.1 大豆中两个重要开花促进基因 *GmFT2a* 和 *GmFT5a*

FT(FLOWERING LOCUS T)蛋白作为植物成花整合因子,在光周期信号转导与成花诱导中发挥核心作用<sup>[48]</sup>。Nan等<sup>[49]</sup>首先通过大豆遗传转化的方法在大豆品种Williams 82中证明*GmFT2a*和*GmFT5a*能够促进大豆开花,并发现*GmFT2a*和*GmFT5a*促进大豆成花相关基因(*GmAPI*、*GmSOCl*

和 *GmLFY*) 的表达。在 LD 条件下, *GmFT2a* 与 *GmFT5a* 过表达植株均呈现显著的早花现象, 在 SD 条件下, 仅 *GmFT2a* 过表达导致早花, 而 *GmFT5a* 过表达植株未出现显著表型变化, 表明其功能依赖光周期信号的精确调控。进一步利用 CRISPR/Cas9 敲除突变体验证, *Gmft2a/Gmft5a* 双突变体在长日照下完全丧失成花能力, 且无法恢复, 证实两者存在功能冗余性与协同效应。

### 1.2 *E1* 基因是大豆光周期响应的核心调控因子

大豆生育期基因 *E1* 编码一个含有 B3 结构域的转录因子, 通过直接抑制下游的成花素基因 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 的表达来调控大豆的开花时间, 从而影响大豆对不同纬度的适应性<sup>[23]</sup>。*E1* 在长日照条件下维持低水平表达, 而在短日照或持续黑暗条件下显著下调, 解除对成花素的抑制以促进开花<sup>[23]</sup>。进化过程中, *E1* 基因家族通过亚功能分化出 *E1La* 和 *E1Lb* 两个同源基因: *E1La* 作为保守转录因子, 通过结合 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 的顺式作用元件激活其转录, 主要在短日照条件下促进开花<sup>[50]</sup>; *E1Lb* 则编码光周期响应基因 *Tof4b*, 通过竞争性结合 *GmFT2a/GmFT5a* 启动子区域解除 *E1* 抑制, 在长日照下上调并与纬度正相关, 增强了高纬度适应性<sup>[51]</sup>。利用 CRISPR/Cas9 敲除 *E1* 基因后, *E1La* 和 *E1Lb* 表达量上调, 表明三者构成可变冗余调控网络; 尽管 *E1* 缺失导致光周期敏感性降低(开花天数较野生型提前 12~15 d), 但植株仍保留对光周期变化的响应能力, 可能与 *E1La* 和 *E1Lb* 的时序差异及 *Tof4b* 选择性激活 *GmFT5a* 的非对称调控有关<sup>[52]</sup>。

### 1.3 大豆中高纬度适应性相关基因

大豆中高纬度适应性相关基因通过多层次调控网络协同作用, 其核心机制包括光周期信号转导、转录因子互作及基因家族功能分化。*E2* 家族基因通过功能冗余调控开花, 其中 *E2* 发挥主导作用, 两个 *E2-like* 基因依赖 *E2* 功能<sup>[53]</sup>。在高纬度地区, *e2* 突变体通过促进开花提高产量, 为育种提供了优异等位变异。ZHAO 等<sup>[54]</sup>揭示了大豆独特的“光周期太极环”机制。长日照条件下, 生育期蛋白 *E2* 与蓝光受体 *FKF1* 形成复合体, 该复合体与晚间复合体 (EC) 的 *J/ELF3* 亚基相互作用促进其降解; 同时, EC 作为转录复合体结合至 *E2* 基因区域抑制其转录, 两者通过共同调控下游 *E1* 基因决定开花时间。

*E3* 和 *E4* 作为拟南芥光敏色素 A (phyA) 的直向同源物, 通过感知红光-远红光 (R:FR) 量子比

调控开花。长日照条件下, *E3* 和 *E4* 均可诱导 *E1* 表达<sup>[55]</sup>, 其功能缺失导致大豆光周期不敏感性及开花时间不受光照调控<sup>[56]</sup>, 而在 *E3* 或 *E4* 单独发生突变的条件下, *E1* 基因的抑制作用可能会被部分解除, 从而导致开花时间的提前, 决定了大豆的高纬度光周期适应性<sup>[57]</sup>。通过遗传学与生物信息学方法, 鉴定出调控野生大豆开花期的新位点 *Tof4* 和 *Tof5*, 分别由 *E1La* 和 *FUL2a* 编码<sup>[43-44]</sup>。长日照条件下, *Tof4* 的功能缺失等位变异及 *Tof5* 的功能获得等位变异显著促进开花: *Tof4* 直接调控 *GmFT2a*、*GmFT5a* 和 *Tof5* 表达<sup>[58]</sup>, 而 *E1* 通过调控 *Tof5* 间接激活成花素基因 *FT* 表达, 形成级联调控网络以提高高纬度适应性。

*Tof11* 和 *Tof12* 属于 PRR 家族, 通过调控生物钟基因 *LHY* 和 *E1* 表达影响开花时间。长日照条件下, *Tof11/Tof12* 减弱 *LHY* 对 *E1* 的抑制, 导致 *FT* 表达下调并延迟开花。驯化过程中, *tof12* 功能缺失突变被优先选择以提前开花, 随后在 *tof12* 背景下的 *tof11* 缺失突变进一步缩短生育期, 扩大适应性范围<sup>[45]</sup>。*Tof18 (SOC1a)* 在短日照和长日照条件下都能够促进大豆的开花, 并通过叶片和生长点的 *FT-SOC1* 正反馈环确保开花诱导<sup>[47]</sup>。此外, *SOC1a* 与 *Dt2* 互作抑制 *Dt1* 转录以调控单株荚数, 而 *SOC1b* 虽不直接结合 *Dt1* 启动子, 但通过蛋白互作辅助 *SOC1-Dt2* 复合体抑制活性, 暗示其功能分化机制。这些基因通过级联调控、正反馈环及转录抑制网络协同作用, 显著提升大豆对高纬度环境的适应性, 其分子育种潜力可通过导入自然变异或基因组编辑创制新突变体实现。

### 1.4 大豆中低纬度适应性相关基因

大豆光周期调控网络的解析为理解其适应不同纬度环境的分子机制提供了重要框架。2017 年, LU 等<sup>[42]</sup>解析了大豆长童期 (Long Juvenile) 关键基因 *J* 的克隆及其进化机制, 揭示了大豆特异的光周期调控开花的 *PHYA (E3E4)-J-E1-FT* 遗传网络, 阐明了 *J* 基因提高大豆低纬度适应性的机制。FANG 等<sup>[34]</sup>的研究对另一长童期位点 *E6* 进行了图位克隆, 发现该位点为 *J* 基因的新等位变异, 且由生物钟夜间复合体成员 *ELF3* 编码, 进一步暗示了 EC 复合体在大豆光周期响应中的核心作用。

在低纬度适应机制方面, *Tof16* 被鉴定为新位点, 负责在短日照条件下控制开花期和产量。分子机制解析表明, *Tof16* 通过直接结合 *E1* 基因的启动子, 抑制 *E1* 基因的转录, 从而促进大豆开花,

这一机制揭示了大豆在低纬度环境中适应的复杂性,因为超过80%的低纬度品种携带Tof16和J的功能缺失等位变异,显示二者在适应过程中独立但协同地发挥作用<sup>[46,59]</sup>。*GmEID1*作为连接光信号与生物钟的重要介质,提供了光周期调控的新视角。*GmEID1*通过与*E3/E4*及EC复合体互作,介导光信号对*E1*表达的抑制,从而延迟开花。这一机制不仅完善了光信号从*PHYA*到EC-J-*E1*的传导路径,也为靶向编辑*E1*表达提供了潜在靶点<sup>[60]</sup>。*COL3a*基因的过表达研究揭示了其对大豆产量和开花的双重调控作用:*COL3a*通过直接激活*E1*启动子促进其表达,同时抑制成花素基因*GmFT2a/GmFT5a*的转录,延迟开花但增加分枝数,以提高产量<sup>[61]</sup>。该研究首次证实*COL3a*作为正向调控*E1*表达的基因,为培育低纬度高产品种提供了新的遗传资源。

大豆的光周期调控机制呈现明显的纬度特异性,这种差异源于光周期信号的层级调控—光敏色素(*PHYA/E3-E4*)感知环境信号后,通过EC-J-*E1-FT*通路协调开花时间与地理适应性。基因冗余(如*E3/E4*、*Tof16/J*)与功能分化(如*E1La/Lb*亚功能)共同增强了大豆对光周期波动的缓冲能力,为分子设计育种提供了重要理论依据。这些研究

不仅系统解析了大豆光周期调控网络的分子结构,还揭示了基因功能与环境选择的协同进化机制,为通过基因编辑(如CRISPR/Cas9靶向修饰*E1*、*Tof16*或*GmEID1*)和传统育种手段(如筛选功能缺失等位变异)培育适应不同光周期条件的优质高产大豆品种奠定了坚实的基础。

## 2 基因编辑技术在改良大豆光周期适应性中的应用

### 2.1 高纬度适应性改良

为提升大豆在高纬度地区的适应性,利用CRISPR/Cas9技术对多种光周期相关基因进行了精准编辑,取得了一系列重要成果(表1)。这些研究不仅深化了对大豆光周期调控机制的理解,也为培育早熟、高产品种提供了宝贵的基因资源。WAN等<sup>[52]</sup>对大豆品种天隆1号中的*E1*基因进行编辑,成功获得了e1突变体。结果表明,e1突变体对光周期的敏感性显著下降,开花时间提前,且结荚习性从无限变为有限。WU等<sup>[62]</sup>定点敲除大豆品种“Jack”中的*E4*基因,得到的e4突变体在长短日照条件下均比野生型提前成熟,特别是在长日照条件下,开花时间提前约11 d,这种现象与*GmFT1a*基因的下调有关。

表1 基因编辑技术在改良大豆生育期方面的应用

Table 1 Application of gene editing technology in improving soybean growth period

表型 Phenotype	靶基因/位点 Target gene/Locus	编辑系统 Editing system	参考文献 Reference
茎顶端提前开花,变为有限结荚习性,同时分枝数显著降低	<i>E1</i>	CRISPR/Cas9	[52]
纯合e4突变体的成熟期提前	<i>E4</i>	CRISPR/Cas9	[62]
长日照条件下早花早熟	<i>GmNF-YC4</i>	CRISPR/Cas9	[63]
长日照条件下开花提前,短日照条件下,没有显著变化	<i>GmPRR37</i>	CRISPR/Cas9	[64]
长日照条件下提前开花,株高、节数、单株粒重没有显著变化	<i>qFT13-3</i>	CRISPR/Cas9	[65]
长日照条件下,提前开花,节间长度变长,植株变高	<i>TOE4b</i>	CRISPR/Cas9	[66]
长日照条件下,提前开花	<i>LNK2</i>	CRISPR/Cas9	[67]
长日照条件下,提前开花、成熟	<i>GmphyA2</i>	CRISPR/Cas9	[69]
生育期缩短,株高降低	<i>E1</i> 和 <i>E1Lb</i> 基因的NLS	CRISPR/Cas9	[70]
开花期延迟5 d,成熟期延迟9 d	<i>GmELF3a</i>	CRISPR/Cas9	[71]
开花期延迟;主茎粗壮、节间变短、节数和分枝增多	<i>GmEID1</i>	CRISPR/Cas9	[60]
晚开花约31 d,株高和节数提高,单株荚数和粒数显著增加	<i>GmFT2a</i> , <i>GmFT5a</i>	CRISPR/Cas9	[72]
单突变体与野生型同时开花,双突变体比野生型提前开花	<i>FKF1a</i> , <i>FKF1b</i>	CRISPR/Cas9	[73]
大豆延迟开花	<i>LUX</i>	CRISPR/Cas9	[75]
延迟开花,提高产量	<i>Tof16</i>	CRISPR/Cas9	[59]
在长日照条件下表现出晚花表型	<i>GmFT5b</i>	CRISPR/Cas9	[74]
长日照条件下,开花和成熟提前	<i>GmFULc</i>	CRISPR/Cas9	[77]
长日照或短日照条件下,与野生型之间没有显著差异	<i>COL3a</i>	CRISPR/Cas9	[61]

CAI等<sup>[63]</sup>鉴定出了新的长日照开花抑制因子 *GmNF-YC4*, 利用 CRISPR/Cas9 技术获得的 *Gmnyf-yc4* 突变体在长日照条件下开花时间较野生型提前 31 d, 同时表现出更高的株高和单株荚数, 这表明 *GmNF-YC4* 能够抑制 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 的表达, 从而延迟开花和成熟。

*GmPRR37* 基因的研究也提供了新的见解。对该基因的功能探究表明, 突变体在长日照条件下开花提前, 而其过表达植株则开花延迟, 指出 *GmPRR37* 在大豆的长日照依赖性开花途径中起到了抑制作用<sup>[64]</sup>。

LI等<sup>[65]</sup>创制了 *qft13-3* 突变体。短日照条件下, 该突变体与野生型无明显差异, 但在长日照条件下, 其开花时间约提前 8 d, 且主要产量性状保持稳定, 这为高纬度地区早熟高产品种的培育提供了新材料。LI等<sup>[66]</sup>结合基因组学和生物信息学挖掘出了新的转录因子 TOE4b, 发现其敲除突变体在长日照条件下开花时间更早, 植株更加高大。通过对 *LNK2* 基因进行 CRISPR/Cas9 敲除, 发现该基因在长日照条件下对开花期的调控具有重要作用<sup>[67]</sup>。此外, *GmphyA2* 基因的编辑成功创造出早熟且产量稳定的突变体, 使得大豆对光周期的敏感性降低, 能够更早地进入生殖生长阶段<sup>[68-69]</sup>。

这些研究展示了利用 CRISPR/Cas9 技术对大豆光周期基因进行精准编辑的潜力, 强调了通过调控成花素基因(如 *GmFT1a*、*GmFT2a*、*GmFT5a*)的表达及转录复合体的活性(例如 EC-*JELF3* 降解)来实现花期调控的可能性。

## 2.2 低纬度适应性优化

改良大豆的光周期对于提高其在低纬度地区的产量至关重要。研究表明, 通过基因编辑技术, 尤其是 CRISPR/Cas9 系统, 科学家们能够精确调控大豆的开花时间和生育期, 进而提高其适应性。GAO等<sup>[70]</sup>对 *E1* 和 *E1Lb* 基因的核定位信号(NLS)进行了突变处理, 成功创制了一系列成熟期缩短、株高降低的新种质。这些新材料显示, *E1* 和 *E1Lb* 调控的下游开花促进基因 *FT2a*、*FT5b* 和 *API* 的表达水平提高, 而结荚习性调控基因 *DTI* 的表达水平则降低。这种基因调控机制为培育适合低纬度地区的高效大豆品种提供了潜在的遗传调控靶点。

其他研究同样证实了基因编辑技术的有效性。例如, 利用 CRISPR/Cas9 技术对 *GmELF3a* 基因进行编辑, 研究发现长童期大豆 25T93-1 的开花期延迟 5 d, 成熟期延迟 9 d, 这有助于将优良品

种从高纬度地区推广到低纬度地区<sup>[71]</sup>。*GmEID1* 与生物钟夜间复合物(EC)的关键组分 J 蛋白互作, 抑制 *E1* 基因的转录。研究人员创制的 *Gmeid1* 突变体开花期延迟且表现出更粗壮的茎秆和更多的分枝, 展现出良好的产量潜力与环境适应性<sup>[60]</sup>。

进一步的研究中, CAI等<sup>[72]</sup>通过定点敲除 *GmFT2a* 和 *GmFT5a* 成功获取突变体材料, 其在短日照条件下的开花时间比野生型延迟约 31 d, 同时株高、节数、单株荚数和单株粒数显著增加, 这为低纬度地区的大豆育种提供了重要的基因资源。LI等<sup>[73]</sup>通过全基因组关联分析鉴定出 *Tof8* 位点, 表明该位点能够促进开花并增强栽培大豆区域的适应性。研究人员发现 *FKF1a* 和 *FKF1b* 基因在调控开花时间方面具有功能冗余的特性。Su等<sup>[74]</sup>通过敲除 *GmFT5b* 得到的 *ft5b* 突变体在长日照条件下表现出显著的晚花现象, 而 *ft5a* 和 *ft5b* 双突变体则表现更为明显, 表明 *GmFT5a* 能够部分补偿 *GmFT5b* 的功能缺失。

王大伟等<sup>[75]</sup>利用 CRISPR/Cas9 技术敲除 *GmLux* 基因, 突变体表现出开花时间延迟及主茎变粗壮的特征, 这进一步验证了 *GmLux* 基因在开花调控中的重要作用。而 WANG等<sup>[76]</sup>创制的 *zt2* 突变体在田间种植时表现出植株较高、开花时间较晚以及产量较高的特点。通过对 *Tof16* 位点的 CRISPR/Cas9 敲除, 证实了其 *LHY1a* 基因编码的功能缺失型等位变异在短日照条件下能够延长大豆开花期并提高产量。其具体机制为 *Tof16* 直接结合 *E1* 基因启动子, 抑制 *E1* 转录, 从而调节光周期, 影响开花<sup>[59]</sup>。

利用 CRISPR/Cas9 技术编辑 *GmFULc* 基因, 观察到 *fulc* 突变体的开花和成熟时间显著延迟的现象, 表明 *GmFULc* 通过调控 *GmZTL4* 基因的表达影响大豆开花<sup>[77]</sup>。*COL3a* 基因通过同时调控大豆开花期和分枝数进而提高大豆单株产量, 但 *COL3a* 基因的功能缺失并未引起明显的表型差异, 这可能与同源基因家族的功能冗余有关, 在评估功能丧失突变体时需谨慎考虑基因冗余<sup>[61]</sup>。

CRISPR/Cas9 技术通过精准编辑关键基因及位点(如 *E1/NLS*、*GmEID1*、*Tof16*), 实现了对大豆开花时间、株型及产量的定向调控。这些研究为大豆的区域化育种提供了有效的策略与方法, 并为未来改良大豆的光周期敏感性、提高产量和适应性奠定了基础。未来的研究需进一步探讨光周期与其他环境因子(如温度和水分)的交互关系, 并探索多基因协同编辑策略, 以提升大豆在极端

环境下的适应能力。

### 3 结论与展望

本文综述了大豆光周期适应性的分子调控网络以及光周期相关基因编辑的研究进展。在提高大豆的产量和适应性方面,光周期基因的精准编辑显得尤为重要。尽管已有大量研究关注大豆的光周期适应性,但仍存在一些局限性,例如环境因素的复杂互动、基因间的互动及其对表型的影响。未来的研究需深入探讨光周期适应性基因被编辑后所带来的表型变化,包括开花时间、生育期、株型与产量等关键性状的协同变化。这些变化常常不是单向的,而是涉及复杂的调控网络。例如,*GmEID1*与*FT*家族成员的相互作用可能会显著改变开花的时间与机制,导致表型的显著变化。对于这些基因之间复杂的互动以及不同环境因素的影响,需采用系统生物学的方法,从多层次网络的角度进行综合分析,以揭示基因如何在不同环境条件下协同或拮抗影响大豆的生长表现。基因冗余现象在大豆基因组中普遍存在,这为研究不同基因间的互动网络提供了丰富的遗传资源。通过精细化的全基因组关联分析和基因编辑技术,可以更好地解析这些冗余基因在光周期响应中的具体功能与互动机制,从而为大豆分子育种提供更多可行的策略。

在大豆育种过程中,适应性与产量之间的平衡关系也非常重要。尽管基因编辑能够有效提高适应性,但仍需确保和提升产量。基于基因编辑技术创制的突变体材料,能够在提高环境适应性的同时,保留或提高大豆的生产潜力。比如,通过调控涉及开花时间的基因如*E1*、*GmFT*系列,可以获得在更广泛的气候条件下表现优异的高产大豆品种。大豆光周期基因编辑的研究为育种和农业生产提供了新的机遇与挑战。展望未来,随着基因编辑技术的不断进步,结合系统生物学的方法,构建大豆光周期调控网络的完整模型,将有望为大豆的精准育种开辟新的路径。此外,需重视多基因协同编辑策略及其在极端环境适应性提高中的应用,期待为大豆产业的可持续发展贡献更多成果。

#### 参考文献:

- [ 1 ] 刘佩, 郭玉芬, 王肖峰, 等. 荫蔽环境下植物生理形态及光响应机制研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2024, 41(6): 1313-1322.  
LIU P, WU Y F, WANG X F, et al. Research progress on plant physiological morphology and light response mechanism in shaded environment[J]. Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University, 2024, 41(6): 1313-1322. (in Chinese)
- [ 2 ] 刘鑫, 田岗, 王玉文, 等. 遮光对谷子植株农艺性状及干物质质量的影响[J]. 东北农业科学, 2023, 48(3): 10-14.  
LIU X, TIAN G, WANG Y W, et al. Effects of shading on agronomic traits and dry matter mass of millet plants[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2023, 48(3): 10-14. (in Chinese)
- [ 3 ] WATANABE S, HARADA K, ABE J. Genetic and molecular bases of photoperiod responses of flowering in soybean[J]. Breeding Science, 2012, 61(5): 531-543.
- [ 4 ] 吴律, 辛贵民, 刘威, 等. 大豆种质资源苗期对氟磺胺草醚耐受性初步评价[J]. 东北农业科学, 2024, 49(5): 46-50.  
WU L, XIN G M, LIU W, et al. Preliminary evaluation of the tolerance of soybean germplasm resources to sulfadiazine at seedling stage[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2024, 49(5): 46-50. (in Chinese)
- [ 5 ] 侯云龙, 陈健, 崔正果, 等. 大豆种子蛋白组分研究及育种应用进展[J]. 东北农业科学, 2023, 48(6): 59-63.  
HOU Y L, CHEN J, CUI Z G, et al. Research on protein components of soybean seeds and progress in breeding applications[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2023, 48(6): 59-63. (in Chinese)
- [ 6 ] GARNER W W, ALLARD H A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants I[J]. Journal of Agricultural Research, 1920, 18(2): 157-158.
- [ 7 ] 赖笔威, 陈磊, 芦思佳. 大豆光周期适应性研究进展[J]. 遗传, 2023, 45(9): 793-800.  
LAI B W, CHEN L, LU S J. Research progress on photoperiodic adaptability of soybeans[J]. Genetics, 2023, 45(9): 793-800. (in Chinese)
- [ 8 ] 程彤, 吕紫佳, 于德彬, 等. 东北地区大豆种质资源耐密抗倒性综合评价及品种筛选[J]. 东北农业科学, 2024, 49(6): 11-17.  
CHENG T, LYU Z J, YU D B, et al. Comprehensive evaluation and variety screening of soybean germplasm resources for density tolerance and lodging resistance in Northeast China[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2024, 49(6): 11-17. (in Chinese)
- [ 9 ] 雷蕾, 刘浩, 崔卓灵, 等. 吉林省大豆育成品种的遗传多样性分析[J]. 东北农业科学, 2022, 47(3): 1-4, 20.  
LEI L, LIU H, CUI Z L, et al. Genetic diversity analysis of soybean breeding varieties in Jilin Province[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2022, 47(3): 1-4, 20. (in Chinese)
- [ 10 ] RUDIN N, HABER J E. Efficient repair of HO-induced chromosomal breaks in *Saccharomyces cerevisiae* by recombination between flanking homologous sequences[J]. Molecular and Cellular Biology, 1988, 8(9): 3918-3928.
- [ 11 ] KIM Y G, CHA J, CHANDRASEGARAN S. Hybrid restriction enzymes: zinc finger fusions to Fok I cleavage domain[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1996, 93(3): 1156-1160.

- [12] CHRISTIAN M, CERMAK T, DOYLE E L, et al. Targeting DNA double-strand breaks with TAL effector nucleases[J]. *Genetics*, 2010, 186(2): 757-761.
- [13] MAKAROVA K S, HAFT D H, BARRANGOU R, et al. Evolution and classification of the CRISPR-Cas systems[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(6): 467-477.
- [14] 薛珊,王淑雅,刘丽,等.基于CRISPR/Cas9的精准基因编辑技术研究进展[J].*生物工程学报*,2023,39(7):2566-2578.  
XUE S, WANG S Y, LIU L, et al. Research progress of precision gene editing technology based on CRISPR/Cas9[J]. *Journal of Bioengineering*, 2023, 39(7): 2566-2578. (in Chinese)
- [15] 邢国杰,李桐,郑慧瑾,等. CRISPR/Cas9介导的基因组编辑技术及研究进展与应用[J].*东北农业科学*,2017,42(6):28-30,35.  
XING G J, LI T, ZHENG H J, et al. CRISPR/ Cas9-mediated genome editing technology and its research progress and application[J]. *Northeast Agricultural Sciences*, 2017, 42(6): 28-30, 35. (in Chinese)
- [16] ZETSCHKE B, GOOTENBERG J S, ABUDAYYEH O O, et al. *Cpf1* is a single RNA-guided endonuclease of a class 2 CRISPR-Cas system[J]. *Cell*, 2015, 163(3): 759-771.
- [17] CHEN J S, MA E, HARRINGTON L B, et al. CRISPR-Cas12a target binding unleashes indiscriminate single-stranded DNase activity[J]. *Science*, 2018, 360(6387): 436-439.
- [18] LI S Y, CHENG Q X, LIU J K, et al. CRISPR-Cas12a has both cis- and trans-cleavage activities on single-stranded DNA[J]. *Cell Research*, 2018, 28(4): 491-493.
- [19] KRUGLOVA N, SHEPELEV M. Increasing gene editing efficiency via CRISPR/Cas9- or Cas12a-Mediated Knock-In in Primary Human T Cells[J]. *Biomedicines*, 2024, 12(1):119.
- [20] JINEK M, CHYLINSKI K, FONFARA I, et al. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity[J]. *Science*, 2012, 337(6096): 816-821.
- [21] 朱宗财,王志军,高能,等. CRISPR/Cas9基因编辑技术在植物抗病性改良中的应用综述[J].*江苏农业科学*,2024,52(3):1-11.  
ZHU Z C, WANG Z J, GAO N, et al. Review on the application of CRISPR/Cas9 gene editing technology in the improvement of plant disease resistance[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(3): 1-11. (in Chinese)
- [22] BERNARD R L. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans[J]. *Crop Science*, 1971, 11(2): 242-244.
- [23] WATANABE S, XIA Z, HIDESHIMA R, et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering[J]. *Genetics*, 2011, 188(2): 395-407.
- [24] XIA Z, WATANABE S, YAMADA T, et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(32): 2155-2164.
- [25] BUZZELL R I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions[J]. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1971, 13(4): 703-707.
- [26] WATANABE S, HIDESHIMA R, XIA Z, et al. Map-based cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3*[J]. *Genetics*, 2009, 182(4): 1251-1262.
- [27] BUZZELL R I, VOLDENG H D. Inheritance of insensitivity to long daylength[J]. *Soybean Genetics Newsletter*, 1980, 7(1): 26-29.
- [28] SAINDON G, BEVERSDORF W D, VOLDENG H D. Adjustment of the soybean phenology using the *E4* locus[J]. *Crop Science*, 1989, 29(6): 1361-1365.
- [29] SAINDON G, VOLDENG H D, BEVERSDORF W D, et al. Genetic control of long daylength response in soybean[J]. *Crop Science*, 1989, 29(6): 1436-1439
- [30] LIU B, KANAZAWA A, MATSUMURA H, et al. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of the phytochrome *a* gene[J]. *Genetics*, 2008, 180(2): 995-1007.
- [31] MCBLAIN B, BERNARD R. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybeans[J]. *Journal of Heredity*, 1987, 78(3): 160-162.
- [32] BONATO E R, VELLO N A. *E6*, A dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans[J]. *Genetics & Molecular Biology*, 1999, 22(2): 229-232
- [33] LI X, FANG C, XU M, et al. Quantitative trait locus mapping of soybean maturity gene *E6*[J]. *Crop Science*, 2017, 57(5): 2547-2554.
- [34] FANG C, LIU J, ZHANG T, et al. A recent retrotransposon insertion of *J* caused *E6* locus facilitating soybean adaptation into low latitude[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*/*Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(6): 995-1003.
- [35] COBER E R, VOLDENG H D. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to *E1* and *T1*[J]. *Crop Science*, 2001, 41(6): 698-701.
- [36] COBER E R, MOLNAR S J, CHARETTE M, et al. A new locus for early maturity in soybean[J]. *Crop Science*, 2010, 50(2): 524-527.
- [37] KONG F, NAN H, CAO D, et al. A new dominant gene *E9* conditions early flowering and maturity in soybean[J]. *Crop Science*, 2014, 54(6): 2529-2535.
- [38] ZHAO C, TAKESHIMA R, ZHU J, et al. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus *E9* is a leaky allele of *FT2a*, a FLOWERING LOCUS T ortholog[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(704): 1-12.
- [39] SAMANFAR B, MOLNAR S J, CHARETTE M, et al. Mapping and identification of a potential candidate gene for a novel maturity locus, *E10*, in soybean[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(2): 377-390.
- [40] WANG F, NAN H, CHEN L, et al. A new dominant locus, *E11*, controls early flowering time and maturity in soybean[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(5): 704.
- [41] RAY J D, HINSON K, MANKONO J E B, et al. Genetic control of a Long-Juvenile trait in soybean[J]. *Crop Science*, 1995, 35(4): 101-106.
- [42] LU S, ZHAO X, HU Y, et al. Natural variation at the soybean *J*

- locus improves adaptation to the tropics and enhances yield[J]. *Nature Genetics*, 2017, 49(5): 773–779.
- [43] DONG L, LI S, WANG L, et al. The genetic basis of high-latitude adaptation in wild soybean[J]. *Current Biology*, 2023, 33(2): 252–262.
- [44] DONG L, CHENG Q, FANG C, et al. Parallel selection of distinct *Tof5* alleles drove the adaptation of cultivated and wild soybean to high latitudes[J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(2): 308–321.
- [45] LU S, DONG L, FANG C, et al. Stepwise selection on homeologous *PRR* genes controlling flowering and maturity during soybean domestication[J]. *Nature Genetics*, 2020, 52(4): 428–436.
- [46] DONG L, FANG C, CHENG Q, et al. Genetic basis and adaptation trajectory of soybean from its temperate origin to tropics[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 5445.
- [47] KOU K, YANG H, LI H, et al. A functionally divergent *SOCI* homolog improves soybean yield and latitudinal adaptation[J]. *Current Biology*, 2022, 32(8): 1728–1742.
- [48] 李球红, 费元, 庞基良. 植物开花整合子基因 *FT* 的研究进展[J]. *北方园艺*, 2014(18): 210–213.  
LI Q H, FEI Y, PANG J L. Research progress of plant flowering integrin gene *FT*[J]. *Northern Horticulture*, 2014(18): 210–213. (in Chinese)
- [49] NAN H, CAO D, ZHANG D, et al. *GmFT2a* and *GmFT5a* redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the bZIP transcription factor *GmFDL19* in soybean[J]. *Public Library of Science ONE*, 2014, 9(5): 97669.
- [50] DIETZ N, COMBS-GIROIR R, COOPER G, et al. Geographic distribution of the *EI* family of genes and their effects on reproductive timing in soybean[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 1–12.
- [51] FANG C, SUN Z, LI S, et al. Subfunctionalisation and self-repression of duplicated *EI* homologues finetunes soybean flowering and adaptation[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 6184.
- [52] WAN Z, LIU Y, GUO D, et al. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutation of the *EI* decreases photoperiod sensitivity, alters stem growth habits, and decreases branch number in soybean[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1066820.
- [53] WANG L, LI H, HE M, et al. GIGANTEA orthologs, *E2* members, redundantly determine photoperiodic flowering and yield in soybean[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(1): 188–202.
- [54] ZHAO X, LI H, WANG L, et al. A critical suppression feedback loop determines soybean photoperiod sensitivity[J]. *Developmental Cell*, 2024, 59(13): 1750–1763.
- [55] SU T, WANG Y, LI S, et al. A flowering time locus dependent on *E2* in soybean[J]. *Molecular Breeding*, 2021, 41(5): 1–14.
- [56] LU S, LI Y, WANG J, et al. QTL mapping for flowering time in different latitude in soybean: QTL mapping for flowering time[J]. *Euphytica*, 2015, 206(3): 725–736.
- [57] XU M, XU Z, LIU B, et al. Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and *PHYA*-regulated post-flowering responses of soybean[J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 13(1): 91.
- [58] 侯智红. 大豆高纬度适应性相关位点 *Tof5* 的克隆与功能研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2022.  
HOU Z H. Cloning and functional study of *Tof5* locus related to high latitude adaptability of soybeans[D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2022. (in Chinese)
- [59] 苏彤. 大豆适应低纬度关键位点 *Tof16* 的图位克隆与功能研究[D]. 长春: 中国科学院大学(中国科学院东北地理与农业生态研究所), 2021.  
SU T. Map cloning and functional study of *Tof16*, key site for soybean adaptation to low latitude[D]. Changchun: University of Chinese Academy of Sciences (Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences), 2021. (in Chinese)
- [60] QIN C, LI H, ZHANG S, et al. *GmEID1* modulates light signaling through the evening complex to control flowering time and yield in soybean[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(15): e2212468120.
- [61] GAO C, YUAN J, LU J, et al. *COL3a* simultaneously regulates flowering and branching to improve grain yield in soybean[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(1): 201–203.
- [62] WU S, CHEN L, GUO M, et al. CRISPR/Cas9-mediated knockout of *E4* gene promotes maturation in soybean[J]. *Oil Crop Science*, 2024, 9(3): 170–176.
- [63] CAI Y, CHEN L, LIU X, et al. *GmNF-YC4* delays soybean flowering and maturation by directly repressing *GmFT2a* and *GmFT5a* expression[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(7): 1370–1384.
- [64] WANG L, SUN S, WU T, et al. Natural variation and CRISPR/Cas9-mediated mutation in *GmPRR37* affect photoperiodic flowering and contribute to regional adaptation of soybean[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(9): 1869–1881.
- [65] LI Y F, ZHANG L, WANG J, et al. Flowering time regulator *qFT13-3* involved in soybean adaptation to high latitudes[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(5): 1164–1176.
- [66] LI H, DU H, HUANG Z, et al. The AP2/ERF transcription factor *TOE4b* regulates photoperiodic flowering and grain yield per plant in soybean[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(8): 1682–1694.
- [67] LI Z, CHENG Q, GAN Z, et al. Multiplex CRISPR/Cas9-mediated knockout of soybean *LNK2* advances flowering time[J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(4): 10–19.
- [68] ZHAO F, LYU X, JI R, et al. CRISPR/Cas9-engineered mutation to identify the roles of phytochromes in regulating photomorphogenesis and flowering time in soybean[J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(6): 1654–1664.
- [69] 张祥, 韩佳楠, 于莉莉, 等. 利用 CRISPR/Cas9 技术编辑 *Gm-phyA2* 基因创制大豆早熟突变体[J]. *植物遗传资源学报*, 2025, 26(3): 602–610.  
ZHANG X, HAN J N, YU L L, et al. Editing the *GmphyA2* gene using CRISPR/Cas9 technology to create early soybean mutant

- [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2025, 26(3): 602–610. (in Chinese)
- [70] GAO Y, ZHANG Y, MA C, et al. Editing the nuclear localization signals of *E1* and *E1Lb* enables the production of tropical soybean in temperate growing regions[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(8):2145–2156.
- [71] YUAN S, WANG Y, WANG J, et al. *GmFT3a* fine-tunes flowering time and improves adaptation of soybean to higher latitudes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 929747.
- [72] CAI Y, WANG L, CHEN L, et al. Mutagenesis of *GmFT2a* and *GmFT5a* mediated by CRISPR/Cas9 contributes for expanding the regional adaptability of soybean[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(1): 298–309.
- [73] LI H, DU H, HE M, et al. Natural variation of *FKF1* controls flowering and adaptation during soybean domestication and improvement[J]. *New Phytologist*, 2023, 238(4): 1671–1684.
- [74] SU Q, CHEN L, CAI Y, et al. The *FLOWERING LOCUS T 5b* positively regulates photoperiodic flowering and improves the geographical adaptation of soybean[J]. *Plant Cell and Environment*, 2024, 47(1): 246–258.
- [75] 王大伟. *GmLUX* 调控大豆生育期的分子功能验证[D]. 长春: 中国科学院大学(中国科学院东北地理与农业生态研究所), 2019.
- WANG D W. Molecular function verification of *GmLUX* regulating soybean growth period[D]. Changchun: University of Chinese Academy of Sciences (Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences), 2019. (in Chinese)
- [76] WANG F, LIU S, LI H, et al. Artificial selection of two antagonistic *E3* ubiquitin ligases finetunes soybean photoperiod adaptation and grain yield[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(45): e2321473121.
- [77] SUN J, LIU Y, ZHENG Y, et al. The MADS-box transcription factor *GmFULc* promotes *GmZTL4* gene transcription to modulate maturity in soybean[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(8): 1603–1619.

(责任编辑:范杰英)