植物遗传资源学报
Journal of Plant Genetic Resources DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20231028001

大豆 MADS-box 基因功能研究进展

姚晓琳[1]，张晓芳[1]，王铮[1]，郝俊莹[1]，郑荣繁[1]，张沿政[1]，李帅[1,2]
（[1]青岛农业大学生命科学学院，山东青岛266109；[2]东营青农大盐碱地高效农业技术产业研究院，山东东营 257000）

摘要：MADS-box 是植物体内一种重要的转录因子，其家族成员具有典型的 MIKC 结构、高度保守的 N 端 MADS 以及保守性较低的 I 域和 C 端。MADS-box 基因广泛表达于植物的根、茎、叶、花、芽等营养组织部位，并参与调控花期、花器官发育、种子发育及非生物胁迫响应等过程。近年来的研究报道显示，不同 MADS-box 基因的表达模式不尽相同，其功能也存在较大差异。本文概述了大豆 MADS-box 基因家族的结构及分类，总结了大豆 MADS-box 基因家族花发育 ABCDE 模型中相关成员及 *SVP*、*SOC1*、*FLC* 等基因的研究进展。最后对大豆 MADS-box 的研究提出了展望，为今后进一步挖掘和利用该类转录因子基因进行大豆遗传改良和种质创新提供参考依据。

关键词：大豆; MADS-box; ABCDE模型; 转录因子

Research Progress on MADS-box Gene Function in Soybean

YAO Xiaolin[1]，ZHANG Xiaofang[1]，WANG Zheng[1]，HAO Junying[1]，ZHENG Rongfan[1]，ZHANG Yanzheng[1]，LI Shuai[1,2]
（*[1]College of Life Sciences, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109,Shandong；[2]Academy of Dongying Efficient Agricultural Technology and Industry on Saline and Alkaline Land in Collaboration with Qingdao Agricultural University, Dongying 257000, Shandong*）

Abstract: MADS-box is an important transcription factor in plants, and its family members have a typical MIKC structure, highly conserved N-terminal MADS, and less conserved I domains and C-terminals. MADS-box genes are widely expressed in the roots, stems, leaves, flowers, buds and other trophic tissue parts of plants, and are involved in regulating the flowering time, flower development, seed development and abiotic stress response. In recent years, researches have shown that the expression patterns of different MADS-box genes are distinct, and their functions are also quite different. This review introduces the structure and classification of soybean MADS-box gene family, and summarizes the research progress of related members of MADS-box genes in ABCDE model, such as *SVP*, *SOC1*, *FLC* and other genes in the flower development. Finally, the research on soybean MADS-box is prospected, which provides an essential information for further utilization of such transcription factor genes for soybean genetic improvement and germplasm innovation in the future.

Key words: Soybean; MADS-box; ABCDE model; Transcription factor

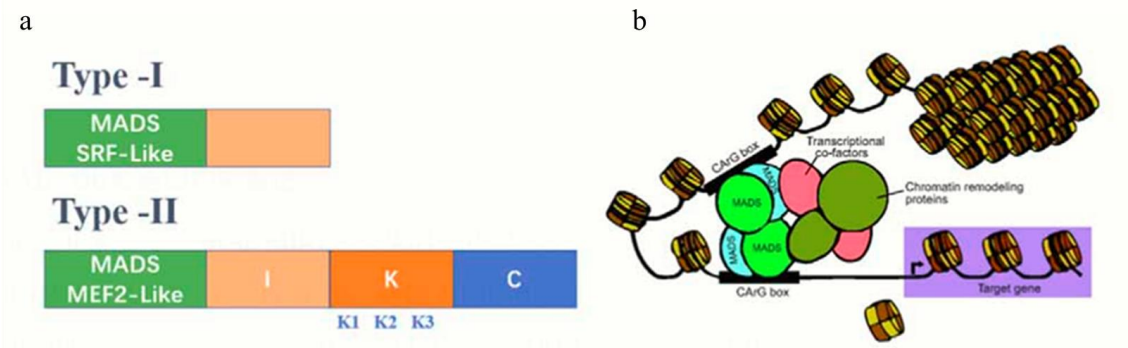
MADS-box基因家族是众多转录因子家族之一，其广泛存在于动物、植物和真菌中，主要参与生长发育、次生代谢调控以及生物和非生物胁迫响应等重要生物学过程[1]。在植物中，MADS-box基因主要功能表现在对花器官发育、植株形态以及开花时间的调节。之后有研究证实MADS-box基因在植物根、茎、叶、花、种子等部位的发育中均具有不同形式的时空表达模式，在调控过程中发挥了不同的功能[2]。大豆[*Glycine max* (L.) Merr.]是一类重要的粮油作物[3]，MADS-box基因在调节大豆生长发育过程中发挥作用，例如参与调控大豆开花时间、花器官发育、种子发育及其他生理过程[4-6]。随着相关研究的深入，大豆MADS-box基因家族成员*SHORT VEGETATIVE PHASE*（*SVP*）、*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1*（*SOC1*）、*FLOWERING LOCUS C*（*FLC*）、*FRUITFULL*（*FUL*）、*APETALA1*（*AP1*）及*SEPALLATA*

收稿日期：2023-10-30 修回日期：网络出版日期：
URL：
第一作者研究方向为大豆功能基因组学，E-mail: 18272633992@163.com
通信作者：李帅，研究方向为豆科作物分子生物学，E-mail:li2014shuai@qau.edu.cn
基金项目：山东省高等学校“青创科技支持计划”(2021KJ029); 山东省优秀青年基金（ZR2022YQ21); 山东省泰山学者青年专家项目(tsqn202211190)；黄三角国家农高区科技专项（2022SZX36）
Foundation projects：Scientific Research Innovation Team of Young Scholar in Colleges and Universities of Shandong Province, China (2021KJ029); Natural Science Foundation of Shandong Province, China (ZR2022YQ21); Taishan Scholars Program of Shandong Province (tsqn202211190)；Science & Technology Specific Projects in Agricultural High-tech Industrial Demonstration Area of the Yellow River Delta （2022SZX36）

（*SEP*）等基因的功能和分子机制逐渐被揭示[7-8]。本文主要对大豆MADS-box基因家族不同成员的功能和相关分子机制的研究进展进行了综述，旨在全面挖掘MADS-box基因家族在大豆生长发育中的调控功能和分子机制，为大豆遗传改良和种质创新提供参考依据。

1 MADS-box 基因结构及其分类

MADS由4个蛋白的首字母组成，即酵母的*MCMI*基因、拟南芥的*AG*基因、金鱼草的*DEFA*基因和人的*SRF*基因。这四个蛋白均有一个由56-58个氨基酸组成的高度保守结构域，通常将含有此类保守结构域的基因称为MADS-box基因[2]。现有研究表明，MADS-box基因根据不同的保守结构域分为Type I和Type II[9]（图1）。Type I基因通常含有1-2个外显子，其编码蛋白具有一个高度保守的SRF-like MADS-domain和一个不保守的C-terminal domain；Type II基因一般含有6个外显子和7个内含子，且MADS-box蛋白在结构上都含有高度保守的MEF2-like MADS-domain和K-domain，以及一个不保守的C-domain和I-domain，因此Type IIMADS-box蛋白又被称为MIKC型转录因子[10-11]。Type I基因根据其M区可分为Mα、Mβ、Mγ和Mδ四个亚类；Type II基因可根据I区序列的不同分为MIKC^{c}和MIKC*两个亚家族[12]。目前所有已知表达模式和突变表型的植物MADS-box基因绝大多数都属于MIKC^{c}型亚家族[4]。MADS-box蛋白N-端均含有56～58个氨基酸组成的高度保守结构域[4]，这个结构域可以和CArG（CC[A/T]6GG）结合[13-14]。在MADS-box结构域中，不保守的I结构域可以促进蛋白质与DNA结合及二聚化[15]，C结构域在转录激活及形成转录因子多聚体中起重要作用[16]。高度保守的K结构域主要在MADS-box蛋白的二聚化过程中起重要作用[17]。



a：MADS-box 结构及分类；b：MADS-box 蛋白与 DNA 结合示意图

a：MADS-box classification and structure；b：Schematic diagram of MADS-box protein binding to DNA

图 1 MADS-box 示意图[4]

Fig.1 Schematic diagram of MADS-box

2 大豆 MADS-box 基因家族研究进展

根据大豆 MADS-box 基因的相关报道，MIKC^{c}又可根据其序列特征和发育关系分为：*GmSOC1s*、*GmSVPs*、*AGAMOUS-like 15* (*GmAGL15*)、*AGAMOUS-like 17* (*GmAGL17*)、*GmFLCs* 以及拟南芥中花器官模型 ABCDE 模型中的 A-E 类等亚家族[18-21]。根据拟南芥中花器官模型 ABCDE 模型的提出，将大豆参与花器官发育的基因同样归类于 5 个亚家族中，主要以 A 类 *GmAP1s*、B 类 *GmAP3s /PIs*、C/D 类 *GmAGs*/*STKs*/*SHPs*、E 类 *GmSEPs* 等亚家族基因在大豆中的研究较为深入且多与花器官发育息息相关。

2.1 大豆 MADS-box 基因家族 ABCDE 模型

随着对MIKC^{c}亚家族研究的不断深入，Theissen在2001年提出了著名的花器官发育遗传调控机制-ABCDE模型[22]（图2）。该模型提出A（*AP1*）、B（*AP3*/*PI*）、C/D（*AG*/*STK*/*SHP*）和E（*SEP*）这五类基因以组合方式调控不同花器官的发育进而影响植株萼片、花瓣、雄蕊、心皮及胚珠的形成[11,23-25]。其中，

A+E调控萼片发育，A+B+E调控花瓣发育，B+C+E调控雄蕊发育，C+E调控雌蕊发育，D+E调控胚珠发育。*AP1*被归类为A类基因，是一种促进花瓣和萼片发育的分生组织和花器官识别基因[26]。*PI*和*AP3*属于B类基因。过表达*GmAP3*基因侵染*Atap3*突变体可导致拟南芥花瓣转化为花蕾，过表达*GmPI*基因转化*Atpi*突变体则会使拟南芥雄蕊变为心皮[27]。*AG*、*SHP1*、*AGL1*、*SHP2*和*STK*属于C/D类基因，主要与雄蕊、心皮和果实的发育相关。E类基因*SEP*可进一步分为*SEP1*、*SEP2*、*SEP3*和*SEP4*这四种类型，它们同样参与调控花发育过程[28]。

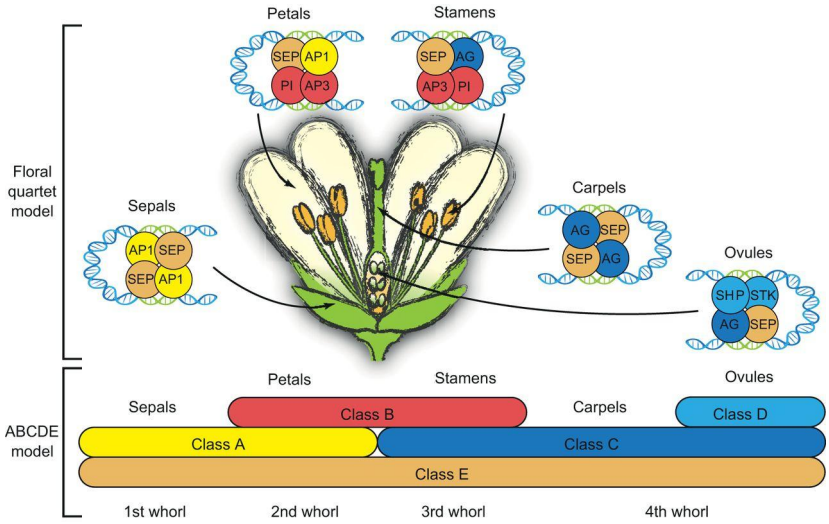


图 2 花发育 ABCDE 模型[29]

Fig. 2 ABCDE model of flower development

2.1.1 大豆 MADS-box 基因家族 AP1 及 FUL 基因功能

AP1 是 MADS-box 基因家族重要成员之一，在 ABCDE 花器官发育模型中属于 A 类基因，主要决定拟南芥花分生组织，花瓣及萼片的分化。2011 年，Chi 等在研究中证实 *GmAP1* 是一个核定位转录激活因子，通过 qRT-PCR 分析发现 *GmAP1* 存在于大豆花发育的整个过程，且只在完全盛开的花瓣和萼片中高度表达，进而推测 *GmAP1* 可能参与调控花器官的发育以及开花时间。在后续研究中证实 *GmAP1* 的异位表达会导致拟南芥开花时间、花分生组织和花器官的改变[30]。2020 年，Chen 等确定了四个 *GmAP1s* 同源基因：*GmAP1a*、*GmAP1b*、*GmAP1c* 和 *GmAP1d*，对大豆不同组织的 qRT-PCR 分析证实 *GmAP1s* 基因在茎尖中高度表达。研究采用 CRISPR/Cas9 技术获得了大豆 *GmAP1* 的四重突变体，在此基础上进一步探索了 *GmAP1s* 在开花时间和株高方面的功能，结果表明四种 *GmAP1s* 同源基因的功能丧失导致开花延迟和花器官形态的改变，在植株主茎节数和株高方面也具有一定的促进作用。进一步的分析表明 *GmAP1s* 可以通过调节开花基因 *GmSVP*、*GmSOC1*、*GmAGL24*、*GmSEP* 等和 *Gibberellic Acid*（*GA*）代谢途径相关基因 *Dwarf 1* (*DW1*)、*Gibberellic Acid 1* (*GA1*)等的表达，从而揭示大豆 *GmAP1s* 基因介导的开花时间和株高调节网络[31]。

FUL 是 *AP1* 同源基因，在多种发育过程中发挥着重要的作用，包括芽起始，生殖过渡，花序分化和果实发育[32-34]。2015 年，Jia 等在大豆中发现了四个 *FUL-like* 基因，其中包含 *GmFULa*、*GmFULb*、*GmFULc* 和 *GmFULd*，并对 *GmFULa* 进行了系统研究。*GmFULa* 具有多效性作用，参与大豆生殖过渡和花器官发育。*GmFULa* 在开花和结荚初期的花瓣和豆荚中高度表达，且早熟品种中 *GmFULa* 表达水平增加幅度较大，这表明 *GmFULa* 在果实发育中起着至关重要的作用。并且 *GmFULa* 在植株根系中表达量最高，因而推测 *GmFULa* 参与大豆根系的生长，维持根系的结构。此外，光周期对 *GmFULa* 表达也具有一定影响，在长日照和短日照条件下 *GmFULa* 的表达有差异[35]。2018 年，岳等对 *GmFULa* 进一步研究发现过表达 *GmFULa* 促进了植株营养生长，积累生物量增多，分枝数、豆荚数增加，最终提高了大豆产量[36]。Sun 等

将 *GmFULc* 异源转化拟南芥，数据显示 *GmFULc* 可以降低 *TOPLESS*（*TPL*）的转录活性，提高 *AtFT*、*AtSOC1* 和 *AtLFY* 表达量，导致拟南芥开花提前[37]。2021 年，黎永力等人利用蛋白质同源比对和进化树分析的方法对大豆基因组重新进行了鉴定。结果发现大豆中含有 6 个 *GmFULs* 基因，将其命名为 *GmFUL1a*、*GmFUL1b*、*GmFUL2a*、 *GmFUL2b*、*GmFUL3a*、*GmFUL3b*。通过对这 6 个基因的生物信息学分析发现，FUL 基因家族是一类典型的 MADS-box 基因家族成员，其在豆荚中高度表达，可能参与调控大豆种子相关性状。然而六个基因中只有 *GmFUL3b* 基因在叶片中高度表达，推测该基因在进化过程中功能可能产生了分化[38]。

2.1.3 大豆 MADS-box 基因家族 AP3 基因功能

AP3 在 ABCDE 花器官发育模型中作为 B 类基因发挥作用，参与调控开花时间、花分生组织形成和胚珠的发育。B 类基因的突变会导致花器官结构的变化，进而影响种子的发育过程[17]。何浩博研究发现 *GmAP3* 是一个促进开花的基因，可以通过影响开花相关基因 *GmFUL*、*GmSOC1*、*GmSEP*、*GmAP1* 和 *LEAFY* (*LFY*)的表达水平进而调控大豆开花途径，并与 *GmAP1* 相互作用共同调控花瓣和雄蕊发育[4]。Wu 等在研究中指出 *GmAP3* 同源基因 *GmNMH7* 可以通过参与光周期途径协调结节形成和花发育过程[39]。同时有其他研究初步证实了 *GmAP3* 基因不仅可以调控大豆花器官发育，还可以影响大豆种子发育和荚粒的形成[40]。

2.1.3 大豆 MADS-box 基因家族 C/D 类基因功能

C/D 类基因的功能主要与雄蕊、心皮和果实的发育相关。有研究推测 C 类基因 *GmAG* 可能参与大豆生殖器官的发育调控，该基因在花原基、花粉和胚珠中表达量较高，短日照条件下 *GmAG* 在花分生组织发育和花器官起作用导致开花提前[41]。D 类基因 *GmSHPa* 在雌蕊和荚中特异表达，异源转化导致拟南芥花瓣退化、果实变小、果面皱缩、炸荚提前等现象[42]。Xu 等发现 *GmSHPa* 可以与 *GmMADS28* 和 *GmMADS29* 形成互作蛋白进而调控大豆的生长发育[43-44]。*AGL11*/*STK* 的同源基因 *GmAGL2* 在花和荚中高度表达，异源转化拟南芥后发现其通过促进关键开花基因 *CONSTANS*(*CO*)和 *FLOWERING LOCUS T*(*FT*)表达及降低成花抑制因子 *AtFLC* 的表达，从而促进开花[31]。MADS-box 基因 *GmAGL1* 转录本在大豆不同阶段的花和豆荚中均有表达，但在心皮中表达量最高。进一步研究发现其可以直接与 *GmSEP* 蛋白相互作用进而影响花瓣发育在拟南芥[45]和大豆中并促进开花致使大豆早熟[46]。

2.1.4 大豆 MADS-box 基因家族 SEP 基因功能

SEP 属于 E 类基因，分为 *SEP1*、*SEP2*、*SEP3* 和 *SEP4* 四种类型，它们参与调节拟南芥的花发育，对植物的生殖生长尤其是花器官的发育起着至关重要的作用[47-48]。*SEP* 基因主要在花组织中表达，它们冗余地参与花分生组织的确定，是花器官发育的必需基因，参与植物成花的整个生长过程[49-50]。*GmSEP1* 是 *AtAGL2*/*SEP* 的同源基因，*GmSEP1* 在花瓣、萼片、雄蕊、心皮和种子等生殖器官中特异性表达。研究发现 *GmSEP1* 在大豆突变体 NJS-10Hfs 的雄蕊中表达量较低，过表达 *GmSEP1* 基因导致植株部分雄蕊转化为花瓣结构。此外还有研究发现在种子发育早期的种皮薄壁组织中，*GmSEP1* 表达量较高。这些结果表明 *GmSEP1* 可能在大豆的花瓣和种皮发育中起调控作用[51]。Huang 等在研究中发现了 *AtSEP3* 同源基因 *GmMADS28*，*GmMADS28* 的过表达导致烟草花器官发育异常、花粉活性低及植株不育等性状，进而推测这个基因可能参与细胞增殖，种子早期发育和末期调控[52]。

2.2 大豆 *SVP* 与 *AGL24* 基因功能

GmSVPs 是II型的 MADS-box 转录因子，广泛表达于植物的根、茎、叶、芽和花等营养组织部位。在大豆中，*GmSVPs* 的表达模式及功能存在一定差异，主要参与调控植物生长发育及花期、花器官发育等过程[53]。Zhang 等对大豆的不同组织进行 qRT-PCR 检测发现，*GmSVPs* 在大豆花器官、雄蕊和雌蕊中有大量表达，但在发育中的种子和荚皮中没有表达[53]。Fan 等研究证实 *GmSVPs* 的表达模式存在差异，*GmSVPb2* 和 *GmSVPb5* 在大豆胚胎或种子发育中均有表达，而 *GmSVPb4* 则在早期营养生长中起作用[54]。张月等通过研究发现，*GmSVPs* 基因在大豆幼苗期的表达量远远高于其他时期，这可能是因为 *SVP* 亚家族在调控大豆幼苗的生长发育过程中具有重要作用[55]。由此推测 *GmSVPs* 在调控大豆花器官的发育中起着独特的作用。

在拟南芥中，*AtSVP* 与 STMADS11 亚家族的 *AGAMOUS-LIKE24*（*AGL24*）关系最为密切、序列高度相似[56]，但 *AtAGL24* 和 *AtSVP* 在调节植物开花方面却具有相反的作用。过表达 *AtSVP* 同源基因延迟开花，而过表达 *AtAGL24* 同源基因促进开花，两者在植物早期花发育过程中均起着关键作用[57]。Michaels 等研究指出，*AtSVP* 负调控 *AtFT* 与 *AtSOC1*，而过表达 *AtSOC1* 会导致 *AtAGL24* 表达上调，因此 *AtAGL24* 和 *AtSOC1* 之间可能存在正向调控的关系[58]。李雅茹研究发现 *SVP* 同源基因 *GmSVP01*、*GmSVP02* 以及 *AGL24* 同源基因 *GmSVP06* 均具有延迟开花的功能，其中 *GmSVP06* 与拟南芥 *AGL24* 在调控开花时间方面具有相反作用。研究还指出 *GmSVP06* 可能通过参与光周期途径影响 *GmFT2a*、*GmFT5a*、*GmSOC1a*、*GmSOC1b* 等的表达水平，进而调控大豆开花时间[59]。

2.3 大豆 *SOC1* 与 *Dt2* 基因功能

SOC1 也属于 MIKC^c 型转录因子，参与并整合多条开花信号通路，从而调控开花时间和花器官形态[60]。*AtSOC1* 的功能丧失可以导致拟南芥开花延迟，过表达则导致开花提前[61-62]。已经有研究证实 *SOC1* 在多物种进化过程中发生功能分歧。目前，在大豆中鉴定出四个 *GmSOC1* 基因：*GmSOC1a*、*GmSOC1b*、*GmSOC1c*、*GmSOC1d*。Zhong 等发现 *AtSOC1* 同源基因 *GmAGL1* 在植物发育方面的功能是保守的，但又不完全相同。长日照条件下 *GmAGL1* 诱导开花，且部分回复拟南芥突变体晚花表型。此外，*GmAGL1* 还受生物钟基因调控。*GmAGL1* 基因作为开花途径的关键整合因子，与拟南芥同源基因 *AtSOC1* 功能的相似[63]。Na 等在研究中指出，过表达 *GmSOC1* 和 *GmSOC1-like* 使大豆开花时间提前，进而推测 *GmSOC1* 和 *GmSOC1*-like 可能在大豆开花过程中起促进作用。在枝条顶端，*GmSOC1* 在 25 天时上调，而 *GmSOC1-like* 在 17 天时就被诱导并在开花后下调，由此推测 *GmSOC1* 和 *GmSOC1-like* 通过不同的转录调节机制参与大豆开花的启动和维持[64]。Kou 等对 *GmSOC1*a 功能丧失突变体分析证实，*GmSOC1a* 对大豆开花时间有正向调控作用，对茎节数有负调控作用，从而影响籽粒产量和适应性[65]。

Determinate stem (*Dt2*）是控制大豆分支数的显性基因，参与营养生殖转变过程。张等发现 *GmDt2* 不仅可以作为 *GmDt1* 的直接抑制因子，阻止末端开花，而且还可以通过调控 *GmSOC1*、*GmAP1* 和 *GmFUL* 的表达促进开花。这与先前 *GmDt2* 互作基因和下游调控基因的研究结果相一致，充分证实 *Dt2* 可以参与植物开花的调控途径[66-69]。此外，*GmDt2* 还可以影响植物的水分利用效率，分生组织维持以及气孔密度等[70]。2022 年，Liang 等提出 *GmDt2* 调节大豆分支工作模型。GmDt2 与 GmAGL22、GmSOC1 相互作用以激活 *GmAP1* 的转录。*GmAP1* 促进腋生分生组织向花序分生组织的过渡，在营养生长向生殖生长的过渡中发挥正调节作用。*Dt2* HapII 启动子比 *Dt2* HapI 具有更高的转录活性，增强 *GmAP1* 的表达从而促进营养生长到生殖生长的早期过渡，导致开花提前和分枝减少[71]。Kong 等发现在大豆顶端分生组织中，GmDt2 可以与 GmSOC1a 形成复合物直接抑制 *GmDt1* 基因的表达，形成大豆亚有限结荚习性[72]。此外，Ma 等发现 Gm*SOC1s* 还可以形成 GmSOC1a-GmSOC1b-GmDt2 复合物通过抑制 *GmDt1* 的转录控制茎生长习性[73]。

2.4 大豆 *FLC* 基因功能

目前，已经报道了多种调节 *FLC* 的染色质途径和共转录机制，其中最主要的是春化途径。拟南芥 *FLC* 是一种开花抑制因子，春化抑制了 *FLC* 的表达[74]。大豆虽然是非春化植物，但温度作为影响其开花时间的主要环境因素之一，低温可能会延迟大豆的开花时间。在拟南芥中，开花基因 *AtFT* 和 *AtSOC1* 是开花的正调节因子，过表达 *AtFLC* 晚开花表型可能是由于 *AtFLC* 特异性降低了 *AtFT* 和 *AtSOC1* 的表达[75-78]。杨璧泽等通过分析蛋白同源性和基因组织特异性发现大豆含有 2 个 *GmFLCs* 基因，并且这两个大豆 *GmFLCs* 基因功能可能存在差异，并不是完全冗余的[79]。Jing 等发现在各种持续低温的处理过程中，*GmFLCs* 延迟植物开花时间，充当开花抑制剂。在低温条件下 *GmFLCs* 通过抑制 *GmFTs* 基因表达使植物延迟开花，将 *GmFLC* 异源转化拟南芥，导致拟南芥延迟开花。*GmFLC-like* 可以通过与启动子区域发生物理相互作用而抑制 *GmFT2a* 的表达，进而在延迟开花时间和提供低温保护机制中发挥作用[80]。值得一提的是，*GmFLD* 可以通过抑制 *GmFLC* 的表达致使拟南芥开花时间提前[81]。*FLC* 在大豆和拟南芥中都是开花抑制因子，在大豆中过表达 *GmFLC* 会使植物开花延迟，但持续低温处理则会导致拟南芥中 *AtFLC* 表达水平降低，产生早花表型[82-83]。

2.5 大豆其他 MADS-box 基因功能

GmAGL15 在大豆中过表达不仅可以使大豆提早开花，并且还影响大豆胚胎的发育过程[84]。随后研究发现其可以通过调控大豆生长素信号通路，限制信号传递，进而影响大豆体细胞胚胎发育[85]。Zheng 等研究发现 GmAGL15 及其亲缘关系最近的 GmAGL18 可显著调控胚胎发育，提高大豆转基因外植体发育能力[86]。有趣的是，Zhao 等在 NJCMS2A 品种的花蕾中克隆出一个 MADS-box 基因。该基因在细胞质雄性不育系大豆花蕾中表达水平较高，这表明该基因的显著表达可能导致大豆细胞质雄性不育[87]。

AtAGL17 同源基因 *GmNMHC5* 在自贡东豆品种根瘤中首次发现，qRT-PCR 分析表明 *GmNMHC5* 在根和结节中的表达水平远高于其他部位，过表达 *GmNMHC5* 显著促进了侧根发育和根瘤的形成。在这项研究中还发现过表达 *GmNMHC5* 植株表现出早花的表型，而 *Gmnmhc5* 植株表现出相反的表型，并且过表达植株中开花抑制剂 *GmFT1a* 和 *GmFT4* 的表达受到抑制。以上结果表明 *GmNMHC5* 在调节开花和结瘤过程中具有双重功能[88]。

此外，还发现了一些新的大豆 MADS-box 成员，例如 *GmNMH7*，其能够抑制结瘤相关基因的表达，负调控根瘤的形成和发育过程[39]。AtAGL12 不仅可以调节根分生组织细胞增殖，还在开花过渡方面起作用[89-90]；而 Wong 等在大豆中发现 GmAGL12 亚家族仅在大豆的根中表达，推测它们在花调控中的功能可能已经丧失。此外，wong 等还发现 AtAGL6 同源基因 GmMADS3 在大豆中执行与 GmAP1 相似的功能，并在花序分生组织中的广泛表达以确保 SAM 的所有营养活动被分生组织侧翼的花分生组织所取代，推测 GmAGL6 亚分支的成员与关键的花调控因子（如 GmAP1 或 GmFLC）合作，可能有助于发育可塑性[91]。目前大豆 MADS-box 其他基因的研究相对较少，全面解析大豆 MADS-box 家族基因的功能和分子机制仍需进一步探讨。

3 展望

通过多年的研究，MADS-box 基因家族已经在越来越多的作物中被鉴定并对该家族基因的功能和作用方式进行阐述。在大豆的生长发育中，MADS-box 基因家族在大豆开花时间、花形态发育、种子发育、大豆不育性等方面发挥着重要作用。其中，*GmSVPs*、*GmSOC1s* 和 *GmFLCs* 主要参与调控大豆的开花时间[53,63,81]；*GmAP1*、*GmAP3*、*GmSHP* 等基因主要参与大豆的花器官发育过程[30,39,46]；*GmFULs* 对大豆的种子相关性状具有显著调控作用[37]；*GmDT2* 主要调控大豆的植株形态[71]。

大豆 MADS-box 基因家族有 100 多个成员，包含 *GmSVP*、*GmSOC1*、*GmFLC* 等多个亚家族。随着近

些年国家对大豆产业的重视以及生物技术的发展，大豆 MADS-box 基因家族功能的研究已经得到了长足的发展，但是目前还有很多不足。如目前研究的基因还比较少，并且大部分基因的功能验证还停留在转化拟南芥方面，导致一部分基因功能的鉴定会不准确，因为大豆是短日照植株而拟南芥是长日照植物。此外同一亚家族的 MADS-box 基因在大豆中是否发生功能分歧以及该基因家族的分子调控机制有待进一步探究。比如 *AtSVP* 和 *AtAGL24* 是亲缘关系最接近的一个转录因子，但它们在对 *AtSOC1* 的调节中却表现出相反的作用机制[57]；并且，有趣的是目前已经报道了多个不同 MADS-box 亚家族基因参与 *Dt2* 工作模型，这表明不同 MADS-box 转录因子基因之间也存在复杂的调控网络。因此，对更多的 MADS-box 成员进行进一步研究是非常有意义的，揭示这一重要转录因子基因家族在大豆中更详细的调控网络，为大豆遗传育种和种质改良提供更多的途径。

参考文献

[1] De Bodt S, Raes J, Van de Peer Y, Theissen G. And then there were many: MADS goes genomic. Trends in Plant Science, 2003, 8(10):475-83.

[2] Ma H, Yanofsky M F, Meyerowitz E M. *AGL1-AGL6*, an *Arabidopsis* gene family with similarity to floral homeotic and transcription factor genes. Genes Development, 1991, 5(3):484-95.

[3] 李傲辰. 大豆的主要营养成分及营养价值研究进展. 现代农业科技, 2020, (23):213-214+218.
Li A C. Research progress on main nutritional components and nutritional value of soybean. Modern Agricultural Science and Technology, 2020, (23):213-214+218.

[4] 何浩博. 大豆 MADS-box 家族 *GmAP3* 基因在花发育中的功能分析. 吉林农业大学, 2022.
He H B. Functional analysis of *GmAP3* gene in flower development of soybean MADS-box family. Jilin Agricultural University, 2022.

[5] Zhai H, Wan Z, Jiao S, Zhou J, Xu K, Nan H, Liu Y, Xiong S, Fan R, Zhu J, Jiang W, Pang T, Luo X, Wu H, Yang G, Bai X, Kong F, Xia Z. *GmMDE* genes bridge the maturity gene *E1* and florigens in photoperiodic regulation of flowering in soybean. Plant Physiol, 2022, 189(2):1021-1036.

[6] Misra VA, Wang Y, Timko MP. A compendium of transcription factor and Transcriptionally active protein coding gene families in cowpea (*Vigna unguiculata L.*). BMC Genomics, 2017, 18(1):898.

[7] 王莹,穆艳霞,王锦. MADS-box 基因家族调控植物花器官发育研究进展. 浙江农业学报, 2021, 33(6):1149-1158.
Wang Y, Mu Y X, Wang J. Research progress on the regulation of plant flower organ development by MADS-box gene family. Zhejiang Journal of Agricultural Sciences, 2021, 33(6):1149-1158.

[8] Hecht V, Foucher F, Ferrándiz C, Macknight R, Navarro C, Morin J, Vardy ME, Ellis N, Beltrán JP, Rameau C, Weller JL. Conservation of *Arabidopsis* flowering genes in model legumes. Plant Physiol, 2005, 137(4):1420-34.

[9] Arora R, Agarwal P, Ray S, Singh A K, Singh V P, Tyagi A K, Kapoor S. MADS-box gene family in rice: genome-wide identification, organization and expression profiling during reproductive development and stress. BMC Genomics, 2007, 8:242.

[10] 栾雨濛. 植物 MADS-box 基因家族与山核桃雌雄转录组分析. 浙江农林大学, 2021.
Luan Y M. Plant MADS-box gene family and analysis of male and female transcriptomes in Hickory walnut. Zhejiang Agriculture and forestry University, 2021.

[11] Theissen G, Kim J, Saedler H. Classification and phylogeny of the MADS-box multigene family suggest defined roles of MADS-box gene subfamilies in the morphological evolution of eukaryotes. Journal of Molecular Evolution, 1996, 43(5): 484-516

[12] 黄方, 迟英俊, 喻德跃. 植物 MADS-box 基因研究进展. 南京农业大学学报, 2012, 35(5):9-18.
Huang F, Chi Y J, Yu D Y. Research Progress on MADS-Box Genes in Plants. Journal of Nanjing Agricultural University, 2012, 35(5):9-18.

[13] Norman C, Runswick M, Pollock R, Treisman R. Isolation and properties of cDNA clones encoding SRF, a transcription factor that binds to the c-fos serum response element. Cell, 1988, 55(6):989–1003.

[14] Yanofsky M F, Ma H, Bowman J L, Drews G N, Feldmann K A, Meyerowitz E M. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic gene agamous resembles transcription factors. Nature, 1990, 346(6279):35–39

[15] Henschel K, Kofuji R, Hasebe M, Saedler H, Mu¨nster T, Theißen G. Two ancient classes of MIKC-type MADS-box genes are present in the moss Physcomitrella patens. Molecular Biology and Evolution, 2002, 19(6):801–814

[16] Kramer E M, Irish V F. Evolution of genetic mechanisms controlling petal development. Nature, 1999, 399(6732):144–148

[17] Callens C, Tucker M R, Zhang D, Wilson Z A. Dissecting the role of MADS-box genes in monocot floral development and diversity. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(10):2435-2459.

[18] Becker A, Theißen G. The major clades of MADS-box genes and their role in the development and evolution of flowering plants. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2003, 29(3): 464-489.

[19] Coen E S, Meyerowitz E M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. Nature, 1991, 353(6339):31-7.

[20] Nam J, dePamphilis CW, Ma H, Nei M. Antiquity and evolution of the MADS-box gene family controlling flower development in plants. Molecular Biology and Evolution, 2003, 20(9):1435-1447.

[21] Shu Y, Yu D, Wang D, Guo D, Guo C. Genome-wide survey and expression analysis of the MADS-box gene family in soybean. Molecular Biology Reports, 2013, 40(6):3901-3911.

[22] Pelaz S, Ditta G S, Baumann E, Wisman E, Yanofsky M F. B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes. Nature, 2000, 405(6783):200-203.

[23] Ditta G, Pinyopich A, Robles P, Pelaz S, Yanofsky M F. The *SEP4* gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity. Current Biology, 2004, 14(21):1935-1940.

[24] Pinyopich A, Ditta G S, Savidge B, Liljegren S J, Baumann E, Wisman E, Yanofsky M F. Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development. Nature, 2003, 424(6944):85-8.

[25] Favaro R, Pinyopich A, Battaglia R, Kooiker M, Borghi L, Ditta G, Yanofsky M F, Kater M M, Colombo L. MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*. The Plant Cell, 200, 15(11):2603-2611.

[26] Irish V F, Sussex I M. Function of the apetala-1 gene during *Arabidopsis* floral development. The Plant Cell, 1990, 2(8):741-753.

[27] Tzeng T Y, Yang C H. A MADS box gene from lily (*Lilium Longiflorum*) is sufficient to generate dominant negative mutation by interacting with *PISTILLATA* (*PI*) in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Physiology, 2001, 42(10):1156-1168.

[28] Bowman J L, Smyth D R, Meyerowitz E M. The ABC model of flower development: then and now. Development, 2012, 139(22):4095-8.

[29] Mandel M A, Gustafson-Brown C, Savidge B, Yanofsky M F. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1*. Nature, 1992, 360(6401):273-277.

[30] Chi Y, Huang F, Liu H, Yang S, Yu D. An *APETALA1-like* gene of soybean regulates flowering time and specifies floral organs. Journal of Plant Physiology, 2011, 168: 2251–2259.

[31] Chen L, Nan H, Kong L, Yue L, Yang H, Zhao Q, Fang C, Li H, Cheng Q, Lu S, Kong F, Liu B, Dong L. Soybean *AP1* homologs control flowering time and plant height. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(12):1868-1879.

[32] Di Marzo M, Herrera-Ubaldo H, Caporali E, Novák O, Strnad M, Balanzà V, Ezquer I, Mendes M A, de Folter S, Colombo L. SEEDSTICK Controls *Arabidopsis* Fruit Size by Regulating Cytokinin Levels and FRUITFULL. Cell Reports. 2020, 30(8):2846-2857.

[33] Martínez-Fernández I, Menezes de Moura S, Alves-Ferreira M, Ferrándiz C, Balanzà V. Identification of Players Controlling Meristem Arrest Downstream of the FRUITFULL-APETALA2 Pathway. Plant Physiol. 2020, 184(2):945-959.

[34] Balanzà V, Martínez-Fernández I, Sato S, Yanofsky M F, Ferrándiz C. Inflorescence Meristem Fate Is Dependent on Seed Development and FRUITFULL in *Arabidopsis thaliana*. Frontiers in Plant Science. 2019, 10:1622.

[35] Hu Q, Jin Y, Shi H, Yang W. *GmFLD*, a soybean homolog of the autonomous pathway gene *FLOWERING LOCUS D*, promotes flowering in *Arabidopsis thaliana*. BMC Plant Biology, 2014, 14:263.

[36] Lü J, Suo H, Yi R, Ma Q, Nian H. *Glyma11g13220*, a homolog of the vernalization pathway gene *VERNALIZATION* 1 from soybean [*Glycine max (L.)* Merr.], promotes flowering in *Arabidopsis thaliana*. BMC Plant Biology, 2015, 15: 232.

[37] Zhang J, Xu M, Dwiyanti M S, Watanabe S, Yamada T, Hase Y, Kanazawa A, Sayama T, Ishimoto M, Liu B, Abe J. A soybean deletion mutant that moderates the repression of flowering by cool temperatures. Frontiers in Plant Science, 2020, 11:429.

[38] 黎永力,杜浩,李泰, 甘卓然;侯智红;董利东;刘宝辉;程群.大豆 FUL 基因家族进化规律分析及基因编辑靶点鉴定.植物遗传资源学报, 2021, 22(4):1120-1132.

Li Y L, Du H, Li T, Gan Z R; Hou Z H; Dong L D; Liu B H; Cheng Q. Analysis of *FUL* gene family evolution and identification of gene editing targets in soybean. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(4):1120-1132.

[39] Wu C, Ma Q, Yam KM, Cheung M Y, Xu Y, Han T, Lam H M, Chong K. In situ expression of the *GmNMH7* gene is photoperiod-dependent in a unique

soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) flowering reversion system. Planta, 2006, 223(4):725-35.

[40] 杨桐珲, 刘占柱, 管翊君, 焦苏琪, 李广隆, 姚丹. MADS-box 基因 *GmAP3* 的克隆及生物信息学分析. 分子植物育种, 2020, 18(3):729-736.
Yang T H, Liu Z Z, Guan Y J, Jiao S Q, Li G L, Yao D. Cloning and bioinformatics analysis of MADS-box gene *GmAP3*. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(3):729-736.

[41] 姜妍. 光周期对大豆花序分化的影响及 *AGAMOUS* 基因的表达. 东北农业大学, 2009.
Jiang Y. Effect of photoperiod on inflorescence differentiation of soybean and expression of *AGAMOUS* gene. Northeast Agricultural University, 2009.

[42] 迟英俊. 大豆 MADS-box 基因家族成员的鉴定及 *GmAP1* 和 *GmSHPa* 基因的功能研究. 南京农业大学, 2011.
Chi Y J. Identification of members of MADS-box gene family and functional study of *GmAP1* and *GmSHPa* genes in soybean. Nanjing Agricultural University, 2011.

[43] Xu J, Zhong X, Zhang Q, Li H. Overexpression of the *GmGAL2* gene accelerates flowering in *Arabidopsis*. Plant Molecular Biology Reporter, 2010, 28(4):704-711.

[44] 许光莉. 大豆裂荚关联分析及裂荚相关基因 *GmSHPα*的功能分析. 南京农业大学, 2014.
Xu G L. Analysis of pod splitting association and functional analysis of pod splitting related gene *GmSHPα* in soybean. Nanjing Agricultural University, 2014.

[45] Chi Y, Wang T, Xu G, Yang H, Zeng X, Shen Y, Yu D, Huang F. *GmAGL1*, a MADS-box gene from soybean, is involved in floral organ identity and fruit dehiscence. Frontiers in Plant Science, 2017, 8:175.

[46] Zeng X, Liu H, Du H, Wang S, Yang W, Chi Y, Wang J, Huang F, Yu D. Soybean MADS-box gene *GmAGL1* promotes flowering via the photoperiod pathway. BMC Genomics, 2018, 19(1):51.

[47] 杜朝金, 张汉尧, 罗心平, 宋云连, 毕珏, 王跃全, 张惠云. 基因调控植物花器官发育的研究进展. 植物遗传资源学报, 2023.Du Z J, Zhang H Y, Luo X P, Song Y L, Bi J, Wang Y Q, Zhang H Y. Advances in gene regulation of floral organ development in plants. Journal of Plant Genetic Resources, 2023.

[48] Joshi S, Keller C, Perry S E. The EAR motif in the *Arabidopsis* MADS transcription factor *AGAMOUS-Like 15* is not necessary to promote somatic embryogenesis. Plants, 2021, 10(4):758.

[49] Ma Y Q, Pu Z Q, Tan X M, Meng Q, Zhang K L, Yang L, Ma Y Y, Huang X, Xu Z Q. *SEPALLATA*--like genes of *Isatis indigotica* can affect the architecture of the inflorescences and the development of the floral organs. PeerJ, 2022, 10: e13034.

[50] Theißen G, Melzer R, Rümpler F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: linking plant development and evolution. Development, 2016, 143(18): 3259-3271

[51] Huang F, Chi Y J, Gai J, Yu D Y. Identification of transcription factors predominantly expressed in soybean flowers and characterization of *GmSEP1* encoding a SEPALLATA1-like protein. Gene, 2009, 438(1–2): 40-44

[52] Huang F, Xu G, Chi Y, Liu H, Xue Q, Zhao T, Gai J, Yu D. A soybean MADS-box protein modulates floral organ numbers, petal identity and sterility. BMC Plant Biology, 2014, 14(1):89.

[53] Zhang H, Yan H, Zhang D, Yu D Y. Ectopic expression of a soybean SVP-like gene in tobacco causes abnormal floral organs and shortens the vegetative phase. Plant Growth Regulation, 2016, 80(3):345-353.

[54] Fan C M, Wang X, Wang Y W, Hu R B, Zhang X M, Chen J X, Fu Y F. Genome-wide expression analysis of soybean MADS genes showing potential function in the seed development. Plos One, 2013, 8(4):e62288.

[55] 张月, 王佳琪, 于子建, 许强, 张岚, 潘玉欣.豆科 MIKC 型 MADS-box 基因家族生物信息学分析. 中国油料作物学报, 2022, 44(4): 798-809.
Zhang Y, Wang J Q, Yu Z J, Xu Q, Zhang L, Pan Y X. Bioinformatics analysis of MIKC MADS-box gene family in legumes. Chinese Journal of Oil Crops, 2022, 44(4): 798-809.

[56] Hartmann U, Hhmann S, Nettesheim K, Wisman E, Saedler H, Huijser P. Molecular cloning of SVP: a negative regulator of the floral transition in *Arabidopsis*. The Plant Journal, 2000, 21(4):351-360.

[57] Gregis V, Sessa A, Colombo L, Kater M M. *AGAMOUS-LIKE24* and *SHORT VEGETATIVE PHASE* determine floral meristem identity in *Arabidopsis*. The Plant Journal, 2008, 56(6):891-902.

[58] Michaels S D, Ditta G, Gustafson-Brown C, Pelaz S, Yanofsky M, Amasino R M. *AGL24* acts as a promoter of flowering in *Arabidopsis* and is positively regulated by vernalization. The Plant Journal, 2003, 33(5): 867-874.

[59] 李雅如. 大豆 *SVP* 同源基因的开花功能研究. 广州大学, 2023.

Li Y R. Study on flowering function of *SVP* homologous gene in soybean. Guangzhou University, 2023.

[60] Hiraoka, K., Yamaguchi, A., Abe, M., and Araki, T. The florigen genes *FT* and *TSF* modulate lateral shoot outgrowth in *Arabidopsis thaliana*. Plant and Cell Physiology, 2013, 54(3):352-368

[61] Borner R, Kampmann G, Chandler J, Gleissner R, Wisman E, Apel K, Melzer S. A MADS domain gene involved in the transition to flowering in *Arabidopsis*. The Plant Journal, 2000, 24:591–599.

[62] Lee H, Suh S S, Park E, Cho E, Ahn J H, Kim S G, Lee J S, Kwon Y M, Lee I. The *AGAMOUS-LIKE 20* MADS domain protein integrates floral inductive pathways in *Arabidopsis*. Genes & Development, 2000, 14(18):2366-2376.

[63] Zhong X, Dai X, Xv J, Wu H, Liu B, Li H. Cloning and expression analysis of *GmGAL1*, *SOC1* homolog gene in *soybean*. Molecular Biology Reports, 2012, 39:6967-6974.

[64] Na X, Jian B, Yao W, Wu C, Hou W, Jiang B, Bi Y, Han T. Cloning and functional analysis of the flowering gene *GmSOC1-like*, a putative *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION CO1/AGAMOUS-LIKE 20* (*SOC1/AGL20*) ortholog in soybean. Plant Cell Reports, 2013, 32:1219-1229.

[65] Kou K, Yang H, Li H, Fang C, Chen L, Yue L, Nan H, Kong L, Li X, Wang F, Wang J, Du H, Yang Z, Bi Y, Lai Y, Dong L, Cheng Q, Su T, Wang L, Li S, Hou Z, Lu S, Zhang Y, Che Z, Yu D, Zhao X, Liu B, Kong F. A functionally divergent *SOC1* homolog improves soybean yield and latitudinal adaptation. Current Biology. 2022, 32(8):1728-1742.

[66] Richter R, Kinoshita A, Vincent C, Martinez-Gallegos R, Gao H, van Driel AD, Hyun Y, Mateos JL, Coupland G. Floral regulators *FLC* and *SOC1* directly regulate expression of the B3-type transcription factor *TARGET OF FLC* AND *SVP 1* at the *Arabidopsis* shoot apex via antagonistic chromatin modifications. Plos Genetics, 2019, 15:e1008065.

[67] Méndez-Vigo B, Martínez-Zapater J M, Alonso-Blanco C. The flowering repressor SVP underlies a novel Arabidopsis thaliana QTL interacting with the genetic background. Plos Genetics, 2013, 9: e1003289.

[68] Tao Z, Shen L, Liu C, Liu L, Yan Y, Yu H. Genome-wide identification of *SOC1* and *SVP* targets during the floral transition in *Arabidopsis*. The Plant Journal, 2012, 70:549–561.

[69] Yue L, Li X, Fang C, Kong F. *FT5a* interferes with the *Dt1-AP1* feedback loop to control flowering time and shoot determinacy in soybean. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63:1004–1020.

[70] Zhang D, Wang X, Li S, Wang C, Gosney M J, Mickelbart M V, Ma J. A post-domestication mutation, *Dt2*, triggers systemic modification of divergent and convergent pathways modulating multiple agronomic traits in soybean. Molecular Plant, 2019, 12(10):1366-1382.

[71] Liang Q, Chen L, Yang X, Yang H, Liu S, Kou K, Fan L, Zhang Z, Duan Z, Yuan Y, Liang S, Liu Y, Lu X, Zhou G, Zhang M, Kong F, Tian Z. Natural variation of *Dt2* determines branching in soybean. Nature Communications, 2022,13(1):6429.

[72] Takeshima R, Nan H, Harigai K, Dong L, Zhu J, Lu S, Xu M, Yamagishi N, Yoshikawa N, Liu B, Yamada T, Kong F, Abe J. Functional divergence between soybean *FLOWERING LOCUS T* orthologues *FT2a* and *FT5a* in post-flowering stem growth. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(15):3941-3953.

[73] Liu Y, Zhang D, Ping J, Li S, Chen Z, Ma J. Innovation of a regulatory mechanism modulating semi-determinate stem growth through artificial selection in soybean. Plos Genetics, 2016, 12(1): e1005818.

[74] Michaels S D, Amasino R M. *FLOWERING* LOCUS *C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering. The Plant Cell, 1999, 11(5):949-56.

[75] Hepworth S R, Valverde F, Ravenscroft D, Mouradov A, Coupland G. Antagonistic regulation of flowering-time gene *SOC1* by *CONSTANS* and *FLC* via separate promoter motifs. The EMBO Journal, 2002, 21 (16):4327-37.

[76] Helliwell C A, Wood C C, Robertson M, James Peacock W, Dennis E S. The *Arabidopsis FLC* protein interacts directly in vivo with *SOC1* and *FT* chromatin and is part of a high-molecular-weight protein complex. The Plant Journal, 2006, 46 (2):183-92.

[77] Searle I, He Y, Turck F, Vincent C, Fornara F, Kröber S, Amasino R A, Coupland G. The transcription factor *FLC* confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. Genes & Development, 2006, 20(7):898–912.

[78] Lai Z, Schluttenhofer C M, Bhide K, Shreve J, Thimmapuram J, Lee S Y, Yun D J, Mengiste T. *MED18* interaction with distinct transcription factors regulates multiple plant functions. Nature Communications, 2014, 5:3064.

[79] 杨璧泽, 刘宝辉, 汤杨. 大豆 *FLC-like* 基因生物信息学分析及开花调控功能解析. 大豆科学, 2022, 41(4):427-437.

Yang B Z, Liu B H, Tang Y. Bioinformatics analysis of *FLC-like* gene and its flowering regulation function in *soybean*. Soybean Science, 2019, 41(4):427-

437.

[80] Lyu J, Cai Z, Li Y, Suo H, Yi R, Zhang S, Nian H. The floral repressor *GmFLC-like* is involved in regulating flowering time mediated by low temperature in soybean. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(4):1322.

[81] Jia Z, Jiang B, Gao X, Yue Y, Fei Z, Sun H, Wu C, Sun S, Hou W, Han T. *GmFULa*, a *FRUITFULL* homolog, functions in the flowering and maturation of soybean. Plant Cell Reports, 2015, 34(1):121-132.

[82] Yue Y, Sun S, Li J, Yu H, Wu H, Sun B, Li T, Han T, Jiang B. *GmFULa* improves soybean yield by enhancing carbon assimilation without altering flowering time or maturity. Plant Cell Reports, 2021, 40(10):1875-1888.

[83] Sun J, Wang M, Zhao C, Liu T, Liu Z, Fan Y, Xue Y, Li W, Zhang X, Zhao L. *GmFULc* is induced by short days in soybean and may accelerate flowering in transgenic *Arabidopsis thaliana*. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(19):10333-10333.

[84] Huang F, Chi Y, Gai J, Yu D. Identification of transcription factors predominantly expressed in soybean flowers and characterization of *GmSEP1* encoding a SEPALLATA1-like protein. Gene, 2009, 438(1):40-44.

[85] Zheng Q, Zheng Y, Ji H, Burnie W, Perry S E. Gene regulation by the *AGL15* transcription factor reveals hormone interactions in somatic embryogenesis. Plant Physiology, 2016, 172(4):2374-2387.

[86] Zheng Q, Perry S E. Alterations in the transcriptome of soybean in response to enhanced somatic embryogenesis promoted by orthologs of Agamous-like15 and Agamous-like18. Plant Physiol. 2014 Mar;164(3):1365-77.

[87] Zhao T J, Gai J Y. Discovery of new male-sterile cytoplasm sources and development of a new cytoplasmic-nuclear male-sterile line *NJCMS3A* in soybean. Euphytica, 2006, 152(3):387-396.

[88] Wang W, Wang Z, Hou W, Chen L, Jiang B, Liu W, Feng Y, Wu C. *GmNMHC5*, A neoteric positive transcription factor of flowering and maturity in soybean. Plants, 2020, 9(6):792.

[89] Tapia-Lopez R, Garcia-Ponce B, Dubrovsky J G, Garay-Arroyo A, Perez-Ruiz R V, Kim S H, Acevedo F, Pelaz S, Alvarez-Buylla E R. An AGAMOUS-related MADS-box gene, *XAL1* (*AGL12*), regulates root meristem cell proliferation and flowering transition in *Arabidopsis*. Plant Physiol. 2008, 146(3):1182–1192.

[90] Rounsley S D, Ditta G S, Yanofsky M F. Diverse Roles for MADS Box Genes in *Arabidopsis* Development. Plant Cell. 1995, 7(8):1259–1269.

[91] Wong C E, Singh M B, Bhalla P L. Novel members of the *AGAMOUS LIKE 6* subfamily of MIKCC-type MADS-box genes in soybean. BMC Plant Biol. 2013, 13:105.