

DOI: 10.12731/2658-6649-2021-13-1-35-57

УДК 577.29:633.8

## АНАЛИЗ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ СОИ КАК ОСНОВА ДЛЯ РАЗРАБОТКИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ СКОРОСПЕЛОСТИ

*А.И. Катыхиев, Н.Б. Катыхиева, И.В. Федосеева,  
А.В. Поморцев, В.Н. Дорофеев*

**Обоснование.** Одной из наиболее ценных в хозяйственном отношении сельскохозяйственных культур является соя (*Glycine max (L.) Merr.*). Интерес к этой культуре у аграриев связан с тем, что соя широко используется как продовольственная, кормовая и техническая культура. Соя является короткодневным растением, чувствительным к интенсивности освещения и продолжительности дня. В связи с этим сорта сои занимают ограниченный ареал возделывания и имеют высокую продуктивность в узком диапазоне агроклиматических условий. Поскольку для условий Иркутской области на сегодняшний день нет рекомендованных сортов сои к возделыванию, представляется важным разработать маркеры скороспелых сортов и сортообразцов сои, способных давать стабильный урожай в условиях длинного светового режима и сниженной суммы активных температур.

**Цель.** Целью данной работы был сравнительный анализ уровней экспрессии генов – потенциальных молекулярных маркеров скороспелости сои в различающихся по скороспелости сортах и сортообразцах сои. В исследование были взяты представляющие на наш взгляд наиболее перспективные с этой точки зрения гены на основе полученных нами ранее данных, а также на основе литературных данных.

**Материалы и методы.** Растения сои сортообразцов №15, 3169/14 и сортов Алтом и Вилана для экспериментов выращивались в контролируемых условиях станции искусственного климата «Фитотрон» на базе СИФИБР СО РАН. Растения выращивались индивидуально в вегетационных сосудах при температурном режиме: день/ночь – 22/16°C; фотопериод – день/ночь – 16,5/7,5 часов; освещенность – 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; влажность – 60%. Для выделения РНК отбирали не развитые до конца вторые тройчатые листья растений сои. РНК с помощью реактивов из набора GeneJET Plant RNA Purification Mini Kit (ThermoScientific, Литва), согласно инструкции производителя.

*Синтез первой цепи кДНК осуществляли с использованием набора реактивов ThermoScientific (Литва), согласно рекомендациям фирмы производителя.*

*ПЦР-РВ проводили на приборе CFX96™ Real-Time PCR Detection System (Bio-Rad, США), используя набор реактивов qPCR mix-HS SYBR (Евроген, Россия), согласно инструкции производителя. Анализ данных ПЦР-РВ проводили с помощью программного обеспечения SFX Manager (Bio-Rad, Германия). Все эксперименты проводились в двух аналитических и трех биологических повторностях. В качестве референсного гена использовали ген, кодирующий актин – Act11.*

**Результаты.** *С помощью метода ПЦР в реальном времени показано, что из числа исследованных нами генов повышенные уровни экспрессии в скороспелых сортообразцах сои по сравнению с таковыми на стадии V2 – начала развития второго тройчатого листа сои – в позднеспелых сортах наблюдаются преимущественно для генов, кодирующих транскрипционные факторы, преимущественно, содержащие MADS-box. Из этой группы генов в качестве потенциальных маркеров скороспелости сои наиболее перспективными представляются гены, кодирующие ортологи SEP3 арабидопсиса. Отдельно стоит отметить наблюдаемую в нашей работе повышенную в тысячи раз экспрессию гена с неизвестной функцией – ортолога MEE18 арабидопсиса в более скороспелых генотипах сои. Такая гиперэкспрессия этого гена должна определять фенотипические различия между сортами и сортообразцами сои, возможно, и скороспелость растений. Помимо показанной более высокой экспрессии в скороспелых сортообразцах сои хорошо известных регуляторных генов, вовлеченных в реализацию перехода растений от вегетативной к генеративной фазе развития, отдельный интерес представляет выявленная нами повышенное содержание транскрипта гена, возможное участие которого в созревании растений сои пока не показано – гена секойсоларицирезинол дегидрогеназы. Все вышеперечисленные гены являются потенциальными кандидатами в молекулярные маркеры селекции скороспелых сортов и сортообразцов сои, выращиваемых в условиях длинного светового дня Иркутской области.*

**Заключение.** *Таким образом, в результате проведенных исследований выявлены гены сои, экспрессия которых достоверно повышена в более скороспелых сортах и сортообразцах сои на стадии V2 развития растений, предшествующей стадии бутонизации. Очевидно, что те гены, функция которых по литературным данным связана с регуляцией процессов цветения, являются перспективными молекулярными маркерами скороспелости растений сои.*

**Ключевые слова:** *соя (Glycine max (L.) Merr.); скороспелость; экспрессия генов; транскрипционные факторы*

*Для цитирования.* Катышев А.И., Катышева Н.Б., Федосеева И.В., Поморцев А.В., Дорофеев В.Н. Анализ дифференциальной экспрессии генов *soi* как основа для разработки генетических маркеров скороспелости // *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2021. Т. 13, № 1. С. 35-57. DOI: 10.12731/2658-6649-2021-13-1-35-57

## ANALYSIS OF DIFFERENTIAL EXPRESSION OF SOYBEAN GENES AS BASIS FOR DEVELOPMENT OF GENETIC MARKERS OF EARLY RIPENING

*A.I. Katyshev, N.B. Katysheva, I.V. Fedoseeva,  
A.B. Pomortsev, V.N. Dorofeev*

**Background.** *One of the most economically valuable agricultural crops is soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). The interest in this crop is due to the fact that soybean is widely used as a food, feed and technical culture. Soy is a short-day plant that is sensitive to light intensity and the length of the day. In this regard, soybean varieties occupy a limited area of cultivation and have high productivity in a narrow range of agro-climatic conditions. Since there are currently no recommended soybean varieties for cultivation in the Irkutsk region, it is important to develop early-ripening soybean varieties and cultivars that can produce a stable crop under long light conditions and a reduced amount of active temperatures.*

**Purpose.** *The purpose of this work was to compare the expression levels of genes – potential molecular markers of early ripening soybean varieties and cultivars. The study was performed with the most promising genes in our opinion from this point of view based on the data we obtained earlier, as well as from literary data.*

**Materials and methods.** *Soybean plants of samples No. 15, 3169/14 and varieties Altom and Vilana for experiments were grown under controlled conditions of the SIFIBR SB RAS Fitotron climate station. Plants were grown individually in growing vessels at a temperature: day/night - 22/16 °C; photoperiod - day/night - 16.5/7.5 hours; illumination - 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; humidity - 60%. To isolate RNA from the second not fully unfolded trifoliolate leaves of soybean the GeneJET Plant RNA Purification Mini Kit (ThermoScientific, Lithuania) was used, according to the manufacturer's instructions.*

*The first strand of cDNA was synthesized using the ThermoScientific reagent kit (Lithuania), according to the manufacturer's recommendations. RT-PCR was carried out on the CFX96™ Real-Time PCR Detection System (Bio-Rad, the USA), using a qPCR mix-HS SYBR reagent kit (Evrogen, Russia) according to the manufacturer's*

instructions. The analysis of RT-PCR data was performed using the SFX Manager software (Bio-Rad, Germany). All experiments were carried out in two analytical and three biological replicates. A gene encoding actin, *Act11*, was used as a reference gene.

**Results.** Using the real-time PCR method, it was shown that among the genes we studied, increased levels of expression in early-ripening soybean cultivars compared to those at stage V2 in late-ripening varieties are observed mainly for genes encoding transcription factors, mainly MADS-box containing ones. Of this group of genes, the genes encoding *Arabidopsis* *SEP3* orthologs are the most promising as potential markers of soybean early ripening. We should also note the thousands-fold increased expression of a gene with an unknown function – the ortholog of *MEE18* *arabidopsis* gene in early ripening soybean genotypes. Such overexpression of this gene should determine the phenotypic differences between soybean varieties and cultivars, and possibly the early maturity of the plants. In addition to the shown higher expression of well-known regulatory genes involved in the transition of plants from vegetative to generative phase of plant development, of particular interest is identified elevated levels of transcripts of the gene, the possible participation of which in the maturation of the soybean plants have not yet shown – *secoisolariciresinol* dehydrogenase gene. All of the above-mentioned genes are potential candidates for molecular markers of selection of early-ripening varieties and cultivars of soybeans grown in the long day conditions of the Irkutsk region.

**Conclusion.** Thus, as a result of the studies carried out, soybean genes have been identified, the expression of which is significantly increased in more early ripening soybean samples and varieties at the V2 stage of plant development, preceding the budding stage. It is obvious that those genes, the function of which, according to the literature data, is associated with the regulation of flowering processes, are promising molecular markers of early ripening of soybean plants.

**Keywords:** soybean (*Glycine max* (L.) Merr.); early ripening; gene expression; transcription factors

**For citation.** Katyshev A.I., Katysheva N.B., Fedoseeva I.V., Pomortsev A.V., Dorofeev V.N. Analysis of differential expression of soybean genes as basis for development of genetic markers of early ripening. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 2021, vol. 13, no. 1, pp. 35-57. DOI: 10.12731/2658-6649-2021-13-1-35-57

## Введение

Одной из наиболее ценных в хозяйственном отношении сельскохозяйственных культур является соя (*Glycine max* (L.) Merr.) Интерес к этой культуре у аграриев связан с тем, что соя широко используется как продовольственная, кормовая и техническая культура [3]. На сегодняшний

день геном сои секвенирован [19], что открывает исследователям широкий простор для изучения молекулярно-генетических механизмов, реализующихся в процессе развития этих растений, реакции растений на действие стрессовых факторов различной природы и т.д. Изучение этих механизмов необходимо для направленной модификации генома сои с целью улучшения ценных в хозяйственном отношении признаков сои, а также для разработки различного рода генетических маркеров. Значительное количество исследований сконцентрировано на поиске генов сои, определяющих устойчивость к биотическому и абиотическому стрессам [4, 11, 21, 28], а также генов, определяющих высокие качества соевого зерна [14], эффекта гетерозиса [30].

Соя является короткодневным растением, чувствительным к интенсивности освещения и продолжительности дня [7]. В связи с этим сорта сои занимают ограниченный ареал возделывания и имеют высокую продуктивность в узком диапазоне агроклиматических условий [2, 23, 27]. Цветение является ключевым этапом при переходе от вегетативной к генеративной фазе развития растений. У наиболее исследованного модельного растения арабидопсиса детально охарактеризованы основные пути регуляции и молекулярно-генетические механизмы фазы цветения [9, 17, 25]. В тоже время арабидопсис относится к числу длиннодневных растений, а соя к числу существенно менее изученных короткодневных растений. У сои генетическими методами было выявлено 10 ключевых генов (9 генов E и локус J), играющих важную роль в регуляции процессов цветения и созревания растений, часть которых идентифицированы как ортологи хорошо изученных генов арабидопсиса [10, 12, 16]. Всего в геноме сои выявлено 118 ортологов генов арабидопсиса, участвующих в реализации процессов цветения [12]. Для ряда таких генов-ортологов показана их существенная роль в регуляции цветения в сое [6, 12, 15, 16, 29]. Выявленные мутации в последовательностях ряда этих генов, приводящие к изменению срока вегетативного периода развития растений сои и созревания могут быть использованы в качестве генетических маркеров в селекционных программах [10,27]. Генетическая трансформация растений сои такими регуляторными генами также может приводить к улучшению хозяйственных характеристик сои [29].

В связи с тем, что для условий Иркутской области на сегодняшний день нет рекомендованных сортов сои к возделыванию, представляется важным разработать маркеры скороспелых сортов и сортообразцов сои, способных давать стабильный урожай в условиях длинного светового ре-

жима и сниженной суммы активных температур. С целью поиска таких генетических маркеров нами ранее было проведено сравнительное изучение профилей экспрессии генов сои в различающихся по скороспелости сортах и сортообразцах с помощью технологии ДНК-микрочипирования (данные готовятся к публикации). В контрастных по признаку скороспелости растениях наблюдали дифференциальную экспрессию 1417 генов сои, из которых экспрессия 723 генов в скороспелых сортообразцах была достоверно выше, чем в позднеспелых сортах, а 694 – достоверно ниже.

Целью данной работы был сравнительный анализ уровней экспрессии генов – потенциальных молекулярных маркеров скороспелости сои в различающихся по скороспелости сортах и сортообразцах сои. В исследовании были взяты представляющие на наш взгляд наиболее перспективные с этой точки зрения гены на основе полученных нами данных, а также на основе литературных данных.

### **Материалы и методы исследования**

Растения сои сортообразцов №15, 3169/14 и сортов Алтом и Вилана для экспериментов выращивались в контролируемых условиях станции искусственного климата «Фитотрон» на базе СИФИБР СО РАН. Растения выращивались индивидуально в вегетационных сосудах при температурном режиме: день/ночь – 22/16°C; фотопериод – день/ночь – 16,5/7,5 часов; освещенность – 500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; влажность – 60%. Использовали серую лесную среднесуглинистую почву агроэкологического стационара СИФИБР СО РАН с добавлением торфа в соотношении 2:1. Уровень увлажнения воздушно-сухой почвы моделировали добавлением и тщательным перемешиванием расчетного количества воды, исходя из 60% от ППВ в сосуде. Влажность почвы в течение эксперимента поддерживали путем ежедневного полива с поверхности и через трубку до достижения поливного веса.

Для выделения РНК отбирали не развитые до конца вторые тройчатые листья растений сои. РНК с помощью реактивов из набора GeneJET Plant RNA Purification Mini Kit (ThermoScientific, Литва), согласно инструкции производителя.

Синтез первой цепи кДНК осуществляли с использованием набора реактивов ThermoScientific (Литва), согласно рекомендациям фирмы производителя.

ПЦР-РВ проводили на приборе CFX96™ Real-Time PCR Detection System (Bio-Rad, США), используя набор реактивов qPCR mix-HS SYBR (Евроген, Россия), согласно инструкции производителя. Анализ данных

ПЦР-РВ проводили с помощью программного обеспечения SFX Manager (Bio-Rad, Германия). Все эксперименты проводились в двух аналитических и трех биологических повторностях. В качестве референсного гена использовали ген, кодирующий актин – *Act11* [22].

Последовательности использованных в работе олигонуклеотидов приведены в Таблице 1.

Таблица 1.

**Олигонуклеотиды, использованные в экспериментах по определению уровней экспрессии потенциальных маркерных генов скороспелости сои с помощью ПЦР в реальном времени**

Наименование олигонуклеотида	Последовательность, 5'->3'
PRR95n74L	CAAGGTGCGACAAAACCTTCTGAATTA
PRR95n74R	CATCATACTAACATGAGAATTGTCTCCGT
PRR95n98L	CCATCGATTACATTTCTGAAAGTAAACAA
PRR95n98R	TCTCCAGGTTCTGATTTGAGCCA
MEE18nL	TCCACTGCAAGCTAAATCAGAATGAA
MEE18nR	TAGTGAGCAGATGCCACCTTGGTT
Rev04L	TTCAAAAACCAGGTGACAAAAAGGAAGT
Rev04R	AGTGTTTTGACTGGATGATGCATCTGT
Rev70L	AAAACCAGGTGACAAAAAGGATGCT
Rev70R	GTTTTGACTTGATGATGCATCTGCA
PSDnL	CCGTAAACACAGCGATTTCCAAGTAT
PSDnR	TCCCAGAAAAGGACCAACCAAGTT
AGL1L	CAACAACAGTGTTAGGGCCACCATT
AGL1R	CTTCAGATACGGATTCTGCGTTTGAA
GOX2L	CCACACCTCCAACCACTCTTTCAA
GOX2R	TTAATTTGAAGTGCACAACAACAGCTAA
AGL5L	AACTGAGTGCGAGTCAACCATACCTAA
AGL5R	CCATAGAAAAGGTTGTGCCATGCAT
Caul48L	AAATGTAATGAAGAAAACCTCCAACGTCGA
Caul48R	ATGCAGTCAGAAACGTCACACAGAGAT
Caul51L	GCAGAGCGTAGAAGGAAATCAAACA
Caul51R	GCATGGATTTAACCCACGTATGCTT
GOX1L	TTGACCTCTCCTTTTCTCTCTCTCTCTCT
GOX1R	GCATCAAAGATTCATCAAAGTGGTGTA
VRNL	AAGGGTTGGAAGGAGTATGCCACA
VRNR	CTGTTGTCTGAATATGTGCACGTCAA

*Продолжение табл. 1.*

AB15L	CAGAATGTTGAAGAATCGAGAATCAGCT
AB15R	CTTGTTTTCTCTTGCCTCAGCTTCA
GIL66L	CGATTGCTTCAGCCAATACCACGA
GIL66R	AAATGGCACGTTGGTAAAACCTCCGA
GIL03L	AGTACGCCCTTGAATCCTACATCTACAA
GIL03R	AATTACACGTTGCTAAAACCTCCTCCAAT
LATE18L	GGCCCATTTTGATTCTTCTTCCA
LATE18R	GGACGTTAGGAGCAGATTGCAGTACAGA
SOC1cL	CAGCAACAAAGGATCCGAAAGAAAT
SOC1cR	GTAGTCCAATGAACAATTCAGTCTCCACT
AGL62L	TCACTTGAAGGCTACACTTGTGGCTA
AGL62R	CACTAAGAAGACCAAAGGTCGGCAA
PRR518L	CCGTGTTCCCTTGTGAGATGCCAATA
PRR518R	TGATGACCATAAGATGTTCCCTGTTGTT
PRR522L	ACACACACAGGCATTGGTACGGAA
PRR522R	TGAGAAATGTGAGGAGGAGGACATATTGA
AS1cL	GCAGCACTTGGAGTGCATGCAT
AS1cR	TGGTATGATCTTCTCTGGTTCTACAGCTT
ACT1L	CCAGCTCGTCTGTGGAGAAGAGCTAT
ACT1R	GAATGCCTGAAGCTTCCATTCCA
GI3L	TGAGTTGGGAGAATCTGGACTTGGA
GI3R	TGAGAAAGGCATCTGATTGTAGCTGGT
GIE2L	TCAAAAATACCTAGCTGGCATAGGCTT
GIE2R	CATGATTCTAAGAAGAGTGAATGAACCATT
GI1L	GCTTCAGTTGTTCCCTTTGATTTTCATGT
GI1R	TTGCTAAAATTCTGTGAGTATGACGCAT
FT2aL	GATGGCGCCAGAATTTCAACACTAA
FT2aR	CAGAACCAGATTCCTCTGAATGTTGA
FT5aL	CTCAAGTTGTTAATCGCCCTAGGGTT
FT5aR	GCATCTGCATCCACCATAACCAGA
FULcL	TGGAGGAAGTTGTTGAAGCACGAA
FULcR	TTATCTTGTAATGGATGCAGCATCCAT
SEP1cL	GCCAAGACACTTGAACGGTATCACA
SEP1cR	TCTCTATTTTCAGGTTGGTGCTGGACTT
SEP1n49L	CAAATCAGGTCAAACAAGACACAACAA
SEP1n49R	CTCCCTAGTTTCCCATGTTGGTTGA
SEP3_11cL	GCCTGAGGACAATGTGGCAACAAA



*Окончание табл. 1.*

SEP3_11cR	CATAACGTGCTTTTCAGCCTCAAGTATTCT
SEP3_11L29	CCTGAGGACAATGTGGCAACAAAT
SEP3_11R29	CATAAGGTTCTTTTGAGAACGCTGA
SEP3_08L78	CACACAGGGTTTTGGTTATTATTCCAA
SEP3_08R78	TTCCCTTCCCATTTCTCTCTCTCT
SEP3_08L31	AATATTCACAGGGTTTGGTTTATTCCAA
SEP3_08R31	CTTCTCTTCCCATTTCTCTCTCTCT
SEP3_08cL	GCACTTGCTAAGTGAGGCTAACAGGT
SEP3_08cR	CCTGCCATATCCCATCTCTTCAACT
SEP3_20L	AAACAACCTGGATAGAACGCTTGCACA
SEP3_20R	CCAGGCTATGCACCTTCCATGTAAT
SEP3_20L	GACGAATTACATGGAAAGGTGCACAA

### Результаты исследования и их обсуждение

На основании полученных ранее данных полевых исследований [1] в качестве различающихся по скороспелости сортов и сортообразцов сои были выбраны следующие:

– Сортообразец №15 – наиболее скороспелый и стабильный в условиях Иркутской области, вегетационный период составляет 100 дней. Создан в СИФИБР СО РАН, г. Иркутск.

– Алтом – среднеспелый сорт в условиях Иркутской области, вегетационный период составляет 119 дней. Сорт создан методом массового отбора и объединения однотипных линий из гибридной комбинации (Амурская 3501 x Мутант 69/805) x Амурская 2728) ФГБНУ Алтайский НИИСХ, ГНУ СибНИИСХ.

– 3169/14 – среднепозднеспелый сортообразец в условиях Иркутской области. Вегетационный период в условиях Иркутской области в 2018 г. составил 137 дней. Создан ВНИИМК им. Пустовойта г. Краснодар.

– Вилана – позднеспелый сорт, в условиях Иркутской области не вызревает, имеет затяжной период перехода к цветению и формированию бобов. Создан ВНИИМК им. Пустовойта г. Краснодар.

Для исследования в качестве потенциальных маркеров скороспелости сои были выбраны ортологи генов арабидопсиса, кодирующих белки, вовлеченные в различные пути регуляции процесса цветения, а также гены-мишени этих факторов [17]. Так, из группы генов, связанных с циркадной регуляцией цветения были выбраны гены GmFT2a, GMFT5a – ортологи гена AtFT арабидопсиса [30], а также гены GmGI – ортологи гена GI арабидопсиса [24]. В число связанных с фотопериодической регуляцией цве-

тения генов попали ортологи SEPALLATA1 и SEPALLATA3 арабидопсиса [18], FRUITFULL, AS1 [29]. Из группы ассоциированных с яровизацией генов был выбран только ген ортолог REDUCED VERNALIZATION RESPONSE 1 (VRN1) арабидопсиса. В качестве представляющих группу генов, участвующих в гибберелиновой регуляции цветения были выбраны гены, кодирующие ферменты метаболизма гибберелинов, такие как гибберелин 20-оксидаза 1 и 2.

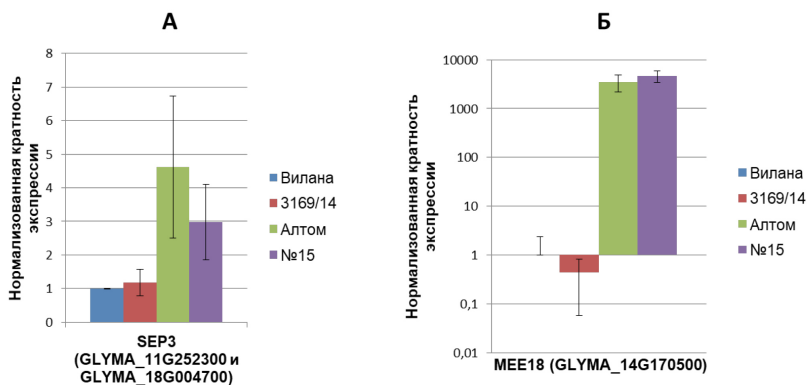
Отдельный интерес представляют и не имеющие прямого отношения к вышеперечисленным путям регуляции цветения транскрипционные факторы, принимающие, тем не менее, участие в развитии цветков, плодов, играя таким образом также важную роль в процессах цветения и созревания у растений. Наибольший интерес из числа таких факторов представляют MADS-box содержащие транскрипционные факторы [29]. Так, Zeng с соавторами показали, что повышенная экспрессия в растениях сои гена GmAGL1, кодирующего MADS-box-содержащий транскрипционный фактор, приводит к ускорению созревания и цветению растений в условиях длинного светового дня [29].

В наше исследование были взяты гены сои, кодирующие следующие транскрипционные факторы: А) Agamous-подобные MADS-box содержащие транскрипционные факторы – AGL1, AGL5, AGL62. Б) SOC1 (от англ. SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1) – MADS-box содержащий транскрипционный фактор, играет ключевую роль у арабидопсиса в координации контролируемых фотопериодом клеточных процессов. SOC1 ген люцерны может ускорять цветение в трансгенных растениях арабидопсиса [8]. В) Представители генного семейства PRR (от англ. PSEUDO RESPONSE REGULATOR) – ортологи генов PRR95 и PRR5 арабидопсиса. Согласно литературным данным, белки данного семейства участвуют в циркадной регуляции клеточных процессов, взаимодействии с другими генами в период цветения [20]. Г) Ортолог Revoluta – представителя CLASS III HOMEODOMAIN LEUCINE ZIPPER (HD-ZIPIII) транскрипционных факторов, играющих важную роль в развитии эмбрионов, стеблей и корней растений. На стадии вегетации HD-ZIPIII факторы контролируют разнополярные процессы в листьях и сосудах растений [5].

Помимо вышеперечисленных генов в качестве потенциальных маркеров скороспелости были выбраны и ряд генов с неизвестной функцией, экспрессия которых существенно выше в скороспелых сортообразцах сои, согласно полученным нами ранее данным микроэРрей-анализа. В число таких генов – потенциальных маркеров скороспелости попали ортолог

гена MEE18 арабидопсиса (ген, мутация которого приводит к неразвитию эмбрионов у арабидопсиса); ген с неизвестной функцией, экспрессия которого не регулируется абсцизовой кислотой (Abscisic acid insensitive – ABI5), ортолог фактора позднего цветения – LATE (LATE FLOWERING). Также исследовали экспрессию гена секойсоларицирезинол дегидрогеназы PSD, кодирующего короткоцепочечную дегидрогеназу/редуктазу. Представитель этого суперсемейства ферментов HSD1 у арабидопсиса вовлечен в процессы ускоренного созревания семян [13].

В качестве стадии развития растений сои, на которой исследовали экспрессию генов выбрали фазу V2, на которой наблюдается индукция процессов цветения в апикальной меристеме [26].

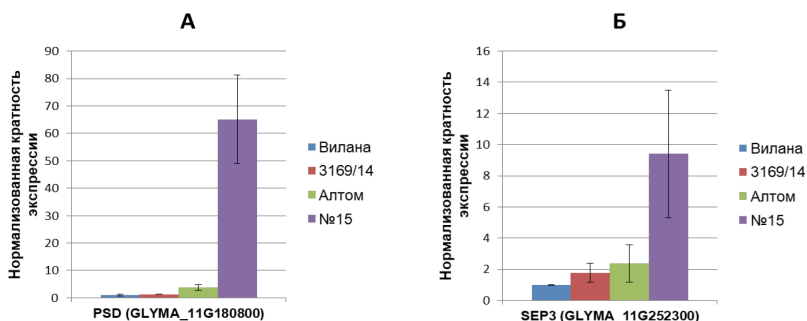


**Рис. 1.** Дифференциальная экспрессия генов – ортологов SEP3 арабидопсиса, локализованных на 11 и 18 хромосомах сои (А), гена – ортолога MEE18 в различающихся по скороспелости сортах и сортообразцах соиразцов сои (Б)

По результатам сравнительного анализа с помощью ПЦР-ПВ дифференциальной экспрессии интересующих нас генов сои в различающихся по скороспелости сортах и сортообразцах сои можно выделить две группы генов, повышенная экспрессия которых может быть связана со скороспелостью растений. В первую группу генов по результатам анализа включены гены, экспрессия которых значительно и достоверно была выше на изучаемой фазе развития растений в скороспелом сортообразце сои №15 и относительно скороспелом сорте Алтом в сравнении с уровнем экспрессии в более позднеспелых сорте Вилана и сортообразце 3169/14. В число таких генов попали ортологи гена SEP1 арабидопсиса (GLYMA\_02G121500), отдельные гены-ортологи SEP3 (GLYMA\_11G252300 и GLYMA\_18G004700)

ген ортолог MEE18 (GLYMA\_14G170500); один из ортологов LATE (GLYMA\_19G214600), один ген-ортолог PRR5 (GLYMA\_05G239800), а также ортолог гена ABI5 (GLYMA\_13G317000). Уровни различий экспрессии этих генов в скороспелых растениях и более позднеспелых существенно отличались. Так, количество транскриптов ортологов гена SEP3 было выше в 3-5 раз в более скороспелых образцах (Рисунок 1А), а количество мРНК ортолога гена MEE18 – в несколько тысяч раз (Рисунок 1Б).

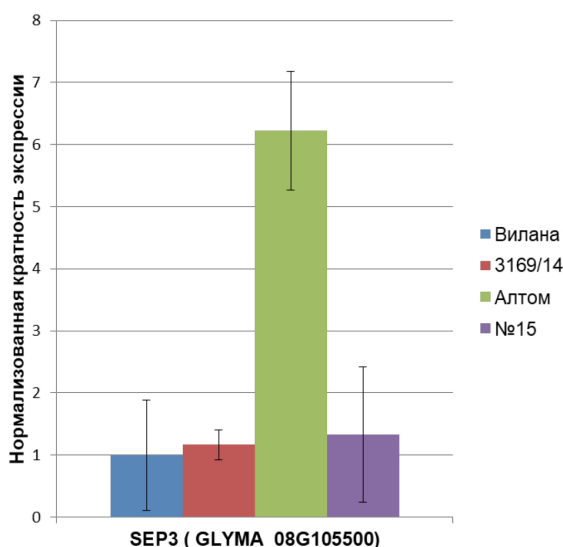
Еще больший интерес представляет вторая группа генов, экспрессия которых была значительно выше в самом скороспелом из исследуемых соотобразцов – соотобразце №15. Пожалуй, эти гены являются наиболее перспективными в качестве маркеров для отбора наиболее скороспелых сортов сои. В их число вошли гены, кодирующие MADS-box-содержащие транскрипционные факторы AGL62 (GLYMA\_02G179300), AGL1 (GLYMA\_14G027200), AGL5 (GLYMA\_02G287700), CAULIFLOWER A-подобный транскрипционный фактор (GLYMA\_17G081200), FT2a (GLYMA\_16G150700), секойсоларицирезинол дегидрогеназу PSD (GLYMA\_11G180800, Рисунок 2А), ортологи SEP3 транскрипционного фактора (GLYMA\_08G105500 и GLYMA\_05G148800, GLYMA\_11G252300, Рисунок 2Б). Как видно из представленных на рисунке 2 данных, степень различий в уровне экспрессии генов в соотобразце 15 и более позднеспелых сортах и соотобразце сои существенно отличается.



**Рис. 2.** Дифференциальная экспрессия гена секойсоларицирезинол дегидрогеназы PSD и одного из ортологов гена SEP3, локализованного на 11 хромосоме сои в различающихся по скороспелости сортах и соотобразцах сои

Интересно, что различные паралогичные гены сои, являющиеся ортологами гена SEP3 арабидопсиса, попадают в разные выделенные нами группы генов. Так, при определении с помощью ПЦР-РВ количества

транскриптов паралогов SEP3, локализованных на хромосоме 11 сои, в совокупности показывает повышенную их экспрессию в обоих скороспелых сортообразцах, а экспрессия одного из генов (GLYMA\_11G252300) значительно выше только в самом скороспелом сортообразце №15. Очевидно, что гены этой группы имеют различную роль в регуляции процессов развития растений. Более того, в отдельную группу выделяется ортолог гена SEP3, локализованный на хромосоме 8 сои (GLYMA\_08G105500) – его экспрессия на изучаемой фазе развития растений сои была выше в сорте Алтом, но не в самом скороспелом из исследуемых сортообразце 15 (Рисунок 3). Такой результат кажется неудивительным, с учетом наблюдаемой в работе Zeng с соавторами [30] дифференциальной экспрессии различных генов-ортологов SEP3 в трансгенных растениях сои на разных этапах развития растений.



**Рис. 3.** Дифференциальная экспрессия гомолога гена SEP3, локализованного на 8 хромосоме сои (GLYMA\_08G105500) в различающихся по скороспелости сортах и сортообразцах сои

Суммируя полученные результаты, можно заключить, что из числа исследованных в качестве потенциальных генетических маркеров скороспелости сои выделены две группы перспективных генов, экспрессия которых существенно отличается в скороспелых сортах сои от таковой в более

позднеспелых сортах/сортообразцах. Большая часть этих генов кодируют специфические транскрипционные факторы, участие которых в регуляции процессов развития растений подтверждается литературными данными [30]. Причем, наиболее перспективной с этой точки зрения представляется группа генов, кодирующих ортологи SEP3 арабидопсиса, повышенная экспрессия различных представителей которой наблюдалась в скороспелых сортообразцах сои.

Наблюдаемая в нашей работе повышенная в тысячи раз экспрессия гена MEE18 в более скороспелых генотипах сои, очевидно должна определять фенотипические различия между сортами и сортообразцами сои, в том числе и скороспелость растений. Интересно, что помимо хорошо известных регуляторных генов, вовлеченных в реализацию перехода растений от вегетативной к генеративной фазе развития растений, обнаружена повышенная экспрессия гена, возможное участие которого в созревании растений сои пока не показано – гена секойсоларицирезинол дегидрогеназы. На сегодняшний день известно лишь, что представитель суперсемейства короткоцепочечных дегидрогеназ/редуктаз HSD1 у арабидопсиса участвует в процессах ускоренного созревания семян [13].

**Информация о конфликте интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Благодарности.** Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП «Биоаналитика» и коллекций ЦКП «Биоресурсный центр» СИФИБР СО РАН.

**Информация о спонсорстве.** Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Иркутской области в рамках научного проекта № 20-416-380003 р\_а.

**Acknowledgments.** This research was done using the equipment of The Core Facilities Center “Bioanalitika” and the collections of The Core Facilities Center “Bioresource Center” at the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS (Irkutsk, Russia).

**Conflict of interest information.** We have no conflict of interest to declare.

**Sponsorship information.** The study was carried out with the financial support of the RFBR and the Government of the Irkutsk Region, project № 20-416-380003 r\_а.

### *Список литературы*

1. Сравнительная характеристика продолжительности вегетационного периода различных сортов и сортообразцов сои в условиях Иркутской области с целью выбора контрастных по признаку скороспелости / Катыхшева Н.Б.,

- Поморцев А.В., Дорофеев Н.В., Соколова Л.Г., Зорина С.Ю., Катъшев А.И. // Актуальные проблемы науки Прибайкалья. Сборник статей. Ответственные редакторы И.В. Бычков, А.Л. Казаков. Иркутск, 2020. С. 109-112.
2. Перспективы и резервы расширения производства масличных культур в Российской Федерации / В.М. Лукомец, С.В. Зеленцов, К.М. Кривошлыков // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2015 Вып. 4 (164). С. 81–102.
  3. Accelerating yield potential in soybean: potential targets for biotechnological improvement / Ainsworth E.A., Yendrek C.R., Skoneczka J.A., Long S.P. // *Plant Cell Environment*, 2012, vol. 35, no. 1, pp. 38–52. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02378.x>
  4. Genome-wide annotation of the soybean WRKY family and functional characterization of genes involved in response to *Phakopsora pachyrhizi* infection / Bencke-Malato M., Cabreira C., Wiebke-Strohm B., Bücken-Neto L., Mancini E., Osorio M.B., Homrich M.S., Turchetto-Zolet A.C., De Carvalho M.C., Stoff R., Weber R.L., Westergaard G., Castagnaro A.P., Abdelnoor R.V., Marcelino-Guimarães F.C., Margis-Pinheiro M., Bodanese-Zanettini M.H. // *BMC Plant Biology*, 2014, vol. 14, pp. 236. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0236-0>
  5. Genome-wide binding-site analysis of REVOLUTA reveals a link between leaf patterning and light-mediated growth responses / Brandt R., Salla-Martret M., Bou-Torrent J., Musielak T., Stahl M., Lanz C., Ott F., Schmid M., Greb T., Schwarz M., Choi S.B., Barton M. K., Reinhart B.J., Liu T., Quint M., Palauqui J.C., Martínez-García J.F., Wenkel S. // *Plant Journal*, 2012, vol. 72, no. 1, pp. 31–42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05049.x>
  6. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of GmFT2a delays flowering time in soya bean / Cai Y., Chen L., Liu X., Guo C., Sun S., Wu C., Jiang B., Han T., Hou W. // *Plant Biotechnology Journal*, 2018, vol. 16, no. 1, pp. 176–185. <https://doi.org/10.1111/pbi.12758>
  7. Photoperiodism and genetic control of the long juvenile period in soybean: a review / Destro D., Carpentieri-Pipolo V., Kiihl R.A.S., Almeida L.A. // *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 2001, vol. 1, no. 1, pp. 72–92. <https://doi.org/10.13082/1984-7033.V01N01A10>
  8. Medicago truncatula SOC1 Genes Are Up-regulated by Environmental Cues That Promote Flowering / Fudge J.B., Lee R.H., Laurie R.E., Mysore K.S., Wen J., Weller J.L., Macknight R.C. // *Frontiers in Plant Science*, 2018, vol. 9, article number: 496. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00496>
  9. Regulation of flowering time by Arabidopsis photoreceptors / Guo H., Yang H., Mockler T.C., Lin C. // *Science*, 1998, vol. 279, no. 5355, pp. 1360-1363. <https://doi.org/10.1126/science.279.5355.1360>

10. Genetic analyses for deciphering the status and role of photoperiodic and maturity genes in major Indian soybean cultivars / Gupta S., Bhatia V., Kumawat G., Thakur D., Singh G., Tripathi R., Chand S. // *Journal of Genetics*, 2017, vol. 96, pp. 147–154. <https://doi.org/10.1007/s12041-016-0730-2>
11. Comparative analysis of root transcriptomes from two contrasting drought-responsive Williams 82 and DT2008 soybean cultivars under normal and dehydration conditions / Ha C.V., Watanabe Y., Tran U.T., Le D.T., Tanaka M., Nguyen K.H., Seki M., Nguyen D.V., Tran L.-S. // *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, article number: 551. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00551>
12. Divergence of flowering genes in soybean / Kim M.Y., Shin J.H., Kang Y.J., Shim S.R., Lee S.-H. // *Journal of Bioscience*, 2012, vol. 37, pp. 857–870. <https://doi.org/10.1007/s12038-012-9252-0>
13. A putative hydroxysteroid dehydrogenase involved in regulating plant growth and development / Li F., Asami T., Wu X., Tsang E.W.T., Cutler A.J. // *Plant Physiology*, 2007, vol. 145, no. 1, pp. 87-97. <https://doi.org/10.1104/pp.107.100560>
14. Lin R., Glazebrook J., Katagiri F., Orf J.H., Gibson S.L. Identification of differentially expressed genes between developing seeds of different soybean cultivars. // *Genomic Data*, 2015, vol. 6, pp. 92-98. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2015.08.005>
15. Functional diversification of Flowering Locus T homologs in soybean: GmFT1a and GmFT2a/5a have opposite roles in controlling flowering and maturation / Liu W., Jiang B., Ma L., Zhang S., Zhai H., Xu X., Hou W., Xia Z., Wu C., Sun S., Wu T., Chen L., Han T. // *New Phytologist*, 2018, vol. 217, no. 3, pp. 1335–1345. <https://doi.org/10.1111/nph.14884>
16. Association mapping of loci controlling genetic and environmental interaction of soybean flowering time under various photo-thermal conditions / Mao T., Li J., Wen Z., Wu T., Wu C., Sun S., Jiang B., Hou W., Li W., Song Q., Wang D., Han T. // *BMC Genomics*, 2017, vol. 18, article number: 415. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3778-3>
17. Mutasa-Göttgens E., Hedden P. Gibberellin as a factor in floral regulatory networks // *Journal of Experimental Botany*, 2009, vol. 60, no. 7, pp. 1979-1989. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp040>
18. APETALA1 and SEPALLATA3 interact to promote flower development / Pelaz S., Gustafson-Brown C., Kohalmi S.E., Crosby W.L., Yanofsky M.F. // *Plant Journal*, 2001, vol. 26, no. 4, pp. 385-394. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.2641042.x>
19. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean / Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., Ma J., Mitros T., Nelson W., Hyten D., Song Q., Thelen J.J.,



- Cheng J. et al. // *Nature*, 2010, vol. 463, pp. 178–183. <https://doi.org/10.1038/nature08670>
20. Similarities in the circadian clock and photoperiodism in plants / Song Y. H., Ito S., Imaizumi T. // *Current Opinions in Plant Biology*, 2010, vol. 13, no. 5, pp. 594-603. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.05.004>
  21. Tripathi P., Rabara R.C., Rushton P.J. Transcriptomics analyses of soybean leaf and root samples during water-deficit // *Genomics data*, 2015, vol. 5, pp. 164-166. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2015.05.036>
  22. Stability evaluation of reference genes for gene expression analysis by RT-qPCR in soybean under different conditions / Wan Q., Chen S., Shan Z., Yang Z., Chen L., Zhang C., et al. // *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, no. 12, e0189405. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189405>
  23. Molecular and geographic evolutionary support for the essential role of GIGANTEA in soybean domestication of flowering time / Wang Y., Gu, Y., Gao H., Qiu L., Chang R., Chen S., He C. // *BMC Evolutionary Biology*, 2016, vol. 16, article number: 79. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0653-9>
  24. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the GIGANTEA gene is involved in soybean maturity and flowering / Watanabe S., Xia Z., Hideshima R., Tsubokura Y., Sato S., Yamanaka N., Takahashi R., Anai T., Tabata S., Kitamura K. // *Genetics*, 2011, vol. 188, no. 2, pp. 395-407. <https://doi.org/10.1534/genetics.110.125062>
  25. Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis* / Wigge P.A., Kim M.C., Jaeger K.E., Busch W., Schmid M., Lohmann J.U., Weigel D. // *Science*, 2005, vol. 309, no. 5737, pp. 1056-1059. <https://doi.org/10.1126/science.1114358>
  26. Photoperiodically sensitive interval in time to flower of soybean / Wilkerson G., Jones J., Boote K., Buol G. // *Crop Science*, 1989, vol. 29, no. 3, pp. 721–726. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900030037x>
  27. Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and PHYA-regulated post-flowering responses of soybean / Xu M.L., Xu Z.H., Liu B.H., Kong F.J., Tsubokura Y., Watanabe S., Xia Z.J., Harada K., Kanazawa A., Yamada T., Abe J. // *BMC Plant Biology*, 2013, vol. 13, article number: 91. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-91>
  28. Yadav R.K., Chattopadhyay D. Differential soybean gene expression during early phase of infection with Mungbean yellow mosaic India virus. // *Molecular Biology Reports*, 2014, vol. 41, pp. 5123-5134. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3378-0>
  29. Soybean MADS-box gene GmAGL1 promotes flowering via the photoperiod pathway / Zeng X., Liu H., Du H., Wang S., Yang W., Chi Y., Wang J.,

- Huang F., Yu D. // *BMC Genomics*, 2018, vol. 19, article number: 51. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4402-2>
30. Comparative transcriptome analysis of flower heterosis in two soybean F1 hybrids by RNA-seq / Zhang C., Lin C., Fu F., Zhong X., Peng B., Yan H. et al. // *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, article number: e0181061. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181061>

### References

1. Katysheva N.B., Pomortsev A.V., Dorofeev N.V., Sokolova L.G., Zorina S. Yu., Katyshev A.I. Sravnitel'naya kharakteristika prodolzhitel'nosti vegetatsionnogo perioda razlichnykh sortov i sortoobraztsov soi v usloviyakh Irkutskoy oblasti s tselyu vybora kontrastnykh po priznaku skorospelosti [Comparative characteristics of the duration of the growing season of different varieties and varieties of soybeans in the Irkutsk region in order to select contrasting according to early maturity]. *Aktualnye problemy nauki Pribaykalya. Sbornik statey* [Actual problems of science in the Baikal region. Digest of articles]. Executive editors I.V. Bychkov, A.L. Kazakov. Irkutsk, 2020, pp. 109-112.
2. Lukomets V.M., Zelentsov S.V., Krivoshlykov K.M. Perspektivy i rezervy rasshireniya proizvodstva maslichnykh kultur v Rossiyskoy Federatsii [Prospects and reserves for expanding the production of oilseeds in the Russian Federation]. *Maslichnye kultury* [Oil Crops], 2015, no. 4 (164), pp. 81-102.
3. Ainsworth E.A., Yendrek C.R., Skoneczka J.A., Long S.P. Accelerating yield potential in soybean: potential targets for biotechnological improvement. *Plant Cell Environment*, 2012, vol. 35, no. 1, pp. 38-52. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02378.x>
4. Bencke-Malato M., Cabreira C., Wiebke-Strohm B., Bucker-Neto L., Mancini E., Osorio M.B., Homrich M.S., Turchetto-Zolet A.C., De Carvalho M.C., Stolf R., Weber R.L., Westergaard G., Castagnaro A.P., Abdelnoor R.V., Marcelino-Guimarães F.C., Margis-Pinheiro M., Bodanese-Zanettini M.H. Genome-wide annotation of the soybean WRKY family and functional characterization of genes involved in response to *Phakopsora pachyrhizi* infection. *BMC Plant Biology*, 2014, vol. 14, pp. 236. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0236-0>
5. Brandt R., Salla-Martret M., Bou-Torrent J., Musielak T., Stahl M., Lanz C., Ott F., Schmid M., Greb T., Schwarz M., Choi S.B., Barton M. K., Reinhart B.J., Liu T., Quint M., Palauqui J.C., Martínez-García J.F., Wenkel S. Genome-wide binding-site analysis of REVOLUTA reveals a link between leaf patterning and light-mediated growth responses. *Plant Journal*, 2012, vol. 72, no. 1, pp. 31-42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05049.x>

6. Cai Y., Chen L., Liu X., Guo C., Sun S., Wu C., Jiang B., Han T., Hou W. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of GmFT2a delays flowering time in soya bean. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, vol. 16, no. 1, pp. 176–185. <https://doi.org/10.1111/pbi.12758>
7. Destro D., Carpentieri-Pipolo V., Kiihl R.A.S., Almeida L.A. Photoperiodism and genetic control of the long juvenile period in soybean: a review. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 2001, vol. 1, no. 1, pp. 72–92. <https://doi.org/10.13082/1984-7033.V01N01A10>
8. Fudge J.B., Lee R.H., Laurie R.E., Mysore K.S., Wen J., Weller J.L., Macknight R.C. Medicago truncatula SOC1 Genes Are Up-regulated by Environmental Cues That Promote Flowering. *Frontiers in Plant Science*, 2018, vol. 9, article number: 496. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00496>
9. Guo H., Yang H., Mockler T.C., Lin C. Regulation of flowering time by Arabidopsis photoreceptors. *Science*, 1998, vol. 279, no. 5355, pp. 1360–1363. <https://doi.org/10.1126/science.279.5355.1360>
10. Gupta S., Bhatia V., Kumawat G., Thakur D., Singh G., Tripathi R., Chand S. Genetic analyses for deciphering the status and role of photoperiodic and maturity genes in major Indian soybean cultivars. *Journal of Genetics*, 2017, vol. 96, pp. 147–154. <https://doi.org/10.1007/s12041-016-0730-2>
11. Ha C.V., Watanabe Y., Tran U.T., Le D.T., Tanaka M., Nguyen K.H., Seki M., Nguyen D.V., Tran L.-S. Comparative analysis of root transcriptomes from two contrasting drought-responsive Williams 82 and DT2008 soybean cultivars under normal and dehydration conditions. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, article number: 551. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00551>
12. Kim M.Y., Shin J.H., Kang Y.J., Shim S.R., Lee S.-H. Divergence of flowering genes in soybean. *Journal of Bioscience*, 2012, vol. 37, pp. 857–870. <https://doi.org/10.1007/s12038-012-9252-0>
13. Li F., Asami T., Wu X., Tsang E.W.T., Cutler A.J. A putative hydroxysteroid dehydrogenase involved in regulating plant growth and development. *Plant Physiology*, 2007, vol. 145, no. 1, pp. 87–97. <https://doi.org/10.1104/pp.107.100560>
14. Lin R., Glazebrook J., Katagiri F., Orf J.H., Gibson S.L. Identification of differentially expressed genes between developing seeds of different soybean cultivars. *Genomic Data*, 2015, vol. 6, pp. 92–98. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2015.08.005>
15. Liu W., Jiang B., Ma L., Zhang S., Zhai H., Xu X., Hou W., Xia Z., Wu C., Sun S., Wu T., Chen L., Han T. Functional diversification of Flowering Locus T homologs in soybean: GmFT1a and GmFT2a/5a have opposite roles in controlling flowering and maturation. *New Phytologist*, 2018, vol. 217, no. 3, pp. 1335–1345. <https://doi.org/10.1111/nph.14884>

16. Mao T., Li J., Wen Z., Wu T., Wu C., Sun S., Jiang B., Hou W., Li W., Song Q., Wang D., Han T. Association mapping of loci controlling genetic and environmental interaction of soybean flowering time under various photo-thermal conditions. *BMC Genomics*, 2017, vol. 18, article number: 415. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3778-3>
17. Mutasa-Göttgens E., Hedden P. Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, 2009, vol. 60, no. 7, pp. 1979-1989. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp040>
18. Pelaz S., Gustafson-Brown C., Kohalmi S.E., Crosby W.L., Yanofsky M.F. APETALA1 and SEPALLATA3 interact to promote flower development. *Plant Journal*, 2001, vol. 26, no. 4, pp. 385-394. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.2641042.x>
19. Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., Ma J., Mitros T., Nelson W., Hyten D., Song Q., Thelen J.J., Cheng J. et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*, 2010, vol. 463, pp. 178–183. <https://doi.org/10.1038/nature08670>
20. Song Y. H., Ito S., Imaizumi T. Similarities in the circadian clock and photoperiodism in plants. *Current Opinions in Plant Biology*, 2010, vol. 13, no. 5, pp. 594-603. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.05.004>
21. Tripathi P., Rabara R.C., Rushton P.J. Transcriptomics analyses of soybean leaf and root samples during water-deficit. *Genomics data*, 2015, vol. 5, pp. 164-166. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2015.05.036>
22. Wan Q., Chen S., Shan Z., Yang Z., Chen L., Zhang C., et al. Stability evaluation of reference genes for gene expression analysis by RT-qPCR in soybean under different conditions. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, no. 12, e0189405. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189405>
23. Wang Y., Gu Y., Gao H., Qiu L., Chang R., Chen S., He C. Molecular and geographic evolutionary support for the essential role of GIGANTEA in soybean domestication of flowering time. *BMC Evolutionary Biology*, 2016, vol. 16, article number: 79. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0653-9>
24. Watanabe S., Xia Z., Hideshima R., Tsubokura Y., Sato S., Yamanaka N., Takahashi R., Anai T., Tabata S., Kitamura K. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the GIGANTEA gene is involved in soybean maturity and flowering. *Genetics*, 2011, vol. 188, no. 2, pp. 395-407. <https://doi.org/10.1534/genetics.110.125062>
25. Wigge P.A., Kim M.C., Jaeger K.E., Busch W., Schmid M., Lohmann J.U., Weigel D. Integration of spatial and temporal information during floral induction in Arabidopsis. *Science*, 2005, vol. 309, no. 5737, pp. 1056-1059. <https://doi.org/10.1126/science.1114358>

26. Wilkerson G., Jones J., Boote K., Buol G. Photoperiodically sensitive interval in time to flower of soybean. *Crop Science*, 1989, vol. 29, no. 3, pp. 721–726. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900030037x>
27. Xu M.L., Xu Z.H., Liu B.H., Kong F.J., Tsubokura Y., Watanabe S., Xia Z.J., Harada K., Kanazawa A., Yamada T., Abe J. Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and PHYA-regulated post-flowering responses of soybean. *BMC Plant Biology*, 2013, vol. 13, article number: 91. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-91>
28. Yadav R.K., Chattopadhyay D. Differential soybean gene expression during early phase of infection with Mungbean yellow mosaic India virus. *Molecular Biology Reports*, 2014, vol. 41, pp. 5123–5134. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3378-0>
29. 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, vol. 19, article number: 51. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4402-2>
30. Zhang C., Lin C., Fu F., Zhong X., Peng B., Yan H. et al. Comparative transcriptome analysis of flower heterosis in two soybean F1 hybrids by RNA-seq. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, article number: e0181061. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181061>

### ДААННЫЕ ОБ АВТОРАХ

**Катышев Александр Игоревич**, канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологической генетики  
*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук*  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
[byasky78@mail.ru](mailto:byasky78@mail.ru)

**Катышева Наталья Баировна**, канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории физиолого-биохимической адаптации растений  
*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук*  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
[mitanova2014@yandex.ru](mailto:mitanova2014@yandex.ru)

**Федосеева Ирина Владимировна**, канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологической генетики

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
fedoseeva.irina2009@yandex.ru*

**Поморцев Анатолий Владимирович**, канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории физиолого-биохимической адаптации растений  
*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
pomorcevanatolii@mail.ru*

**Дорофеев Николай Владимирович**, канд. биол. наук, заместитель директора  
*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
nikolay.v.dorofeev@gmail.com*

#### **DATA ABOUT THE AUTHORS**

**Katyshev Alexander I.**, Cand. Sc. (Biology), Senior Researcher of the Laboratory of Physiological Genetics  
*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS  
132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation  
byacky78@mail.ru  
SPIN-code: 7140-4427  
ORCID: 0000-0001-7856-0460  
ResearcherID: F-8419-2016  
Scopus Author ID: 13408667600*

**Katysheva Natalia B.**, Cand. Sc. (Biology), Researcher of the Physiological and Biochemical Adaptation of Plants  
*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS  
132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation  
mitanova2014@yandex.ru*

*ORCID: 0000-0002-5847-1695*  
*Scopus Author ID: 57202500144*

**Fedoseeva Irina V.**, Cand. Sc. (Biology), Senior Researcher of the Laboratory of Physiological Genetics

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS*  
*132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation*  
*fedoseeva.irina2009@yandex.ru*  
*ORCID: 0000-0001-6529-9304*  
*ResearcherID: J-4468-2018*  
*Scopus Author ID: 22956847000*

**Pomortsev Anatoly V.**, Cand. Sc. (Biology), Researcher of the Laboratory of Physiological and Biochemical Adaptation of Plants

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS*  
*132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation*  
*pomorceanatolii@mail.ru*  
*SPIN-code: 8948-3841*  
*ORCID: 0000-0001-8025-7647*  
*ResearcherID: J-3596-2018*  
*Scopus Author ID: 57191967733*

**Dorofeev Nikolay V.**, Cand. Sc. (Biology), Head of the Laboratory of Physiological and Biochemical Adaptation of Plants

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS*  
*132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation*  
*nikolay.v.dorofeev@gmail.com*  
*SPIN-code: 5727-2339*  
*ORCID: 0000-0002-0005-0134*  
*Scopus Author ID: 6603839198*