

Селекция, семеноводство и биотехнология / Breeding, Seed Production, and Biotechnology

Научная статья

Original article

DOI: [10.12731/2658-6649-2026-18-2-1459](https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-2-1459)EDN: [BIFTJM](https://www.edn.ru/BIFTJM)

УДК 633.34:631.527:575.174



Молекулярное генотипирование генов *E1-E4* и оценка их прогностической значимости для селекции скороспелых сортов сои (*Glycine max* (L.) Merr)

П.Д. Тимкин, П.М. Линская, А.С. Зажигалкина,
А.П. Галиченко, А.А. Пензин

*Всероссийский научно-исследовательский институт сои, Благовещенск,
Российская Федерация*

Аннотация

Обоснование. Создание скороспелых сортов сои, адаптированных к короткому вегетационному периоду северных регионов, является приоритетной задачей современной селекции. Ключевую роль в контроле времени цветения и созревания играют гены фотопериодической чувствительности *E1-E4*.

Цель. Целью данного исследования являлось молекулярное генотипирование коллекции сои по генам *E1-E4* для установления связи между их аллельными состояниями и полевыми характеристиками спелости, а также оценка прогностической ценности этих маркеров для селекции.

Материалы и методы. Коллекция из 46 сортов сои была генотипирована с использованием аллель-специфичных ПЦР- и CAPS-маркеров. Статистический анализ включал расчет частот генотипов, бисериальную корреляцию Пойнта ($r = -0,873$, $p = 0,053$), корреляцию Спирмена ($\rho = -0,873$, $p = 0,0001$), линейную регрессию и метод случайного леса с валидацией 70/30.

Результаты. Установлен дозовый эффект рецессивных аллелей: каждый дополнительный рецессивный аллель снижал группу спелости в среднем на 0,8 пункта (линейный тренд, $R^2 = 0,73$). При наличии 3 рецессивных аллелей доля позднеспелых сортов составляла 0%. Модель случайного леса показала точность прогноза $>85\%$. Наибольший вклад в скороспелость вносил аллель *e3-tr* (сорт Сибириада). Молекулярные маркеры генов *E1-E4* обладают высокой прогностической значимостью для селекции на скороспелость. Критерий отбора ≥ 3 рецессивных аллелей обеспечивает 100% эффективность получения скороспелых форм.

Для селекционной практики рекомендованы сорта-доноры Сибириада (носитель *e3-tr*) и Топаз (ультраскороспелый фенотип).

Ключевые слова: соя; гены спелости E1-E4; молекулярное генотипирование; маркер-опосредованная селекция; дозовый эффект; скороспелость

Для цитирования. Тимкин, П. Д., Линская, П. М., Зажигалкина, А. С., Галиченко, А. П., & Пензин, А. А. (2026). Молекулярное генотипирование генов *E1-E4* и оценка их прогностической значимости для селекции скороспелых сортов сои (*Glycine max* (L.) Merr). *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 18(2), 407–426. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-2-1459>

Molecular genotyping of *E1-E4* genes and assessment of their predictive significance for breeding early-maturing soybean (*Glycine max* (L.) Merr) varieties

P.D. Timkin, P.M. Linskaya, A.S. Zazhigalkina,
A.P. Galichenko, A.A. Penzin

All-Russian Research Institute of Soybeans, Blagoveshchensk, Russian Federation

Abstract

Background. Development of early-maturing soybean varieties adapted to the short growing season of northern regions is a priority task of modern breeding. The photoperiod sensitivity genes *E1-E4* play a key role in controlling flowering and maturation time.

Purpose. The aim of this study was to perform molecular genotyping of a soybean collection for the *E1-E4* genes to establish a connection between their allelic states and field maturity characteristics, as well as to assess the predictive value of these markers for breeding.

Materials and methods. A collection of 46 soybean varieties was genotyped using allele-specific PCR and CAPS markers. Statistical analysis included calculation of genotype frequencies, Point biserial correlation ($r = -0,873$, $p = 0,053$), Spearman's correlation ($\rho = -0,873$, $p = 0,0001$), linear regression, and the Random Forest method with a 70/30 validation.

Results. A dose effect of recessive alleles was established: each additional recessive allele reduced the maturity group by an average of 0,8 points (linear trend, $R^2 = 0,73$). When 3 recessive alleles were present, the proportion of late-maturing varieties was 0%. The Random Forest model showed a prediction accuracy of >85%. The *e3-tr* allele (variety Сибириада) contributed the most to early maturity. Molecular markers of the *E1-E4* genes have high predictive significance for breeding for early maturity. A selection criterion of ≥ 3 recessive alleles ensures 100% efficiency in obtaining early-maturing forms.

For breeding practice, the donor varieties Сибириада (carrier of *e3-tr*) and Топаз (ultra-early phenotype) are recommended.

Keywords: soybean; maturity genes *E1-E4*; molecular genotyping; marker-assisted selection; dose effect; early maturity

For citation. Timkin, P. D., Linskaya, P. M., Zazhigalkina, A. S., Galichenko, A. P., & Penzin, A. A. (2026). Molecular genotyping of *E1-E4* genes and assessment of their predictive significance for breeding early-maturing soybean (*Glycine max* (L.) Merr) varieties. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 18(2), 407–426. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-2-1459>

Введение

Соя (*Glycine max* (L.) Merr) как фотопериодически чувствительная культура обладает строгой зависимостью продолжительности вегетационного периода от длины светового дня [1]. Гены семейства E (Early), в особенности *E1–E4*, играют ключевую роль в контроле времени цветения и созревания, что определяет возможность адаптации сортов к различным широтам возделывания [2; 3].

Молекулярное маркирование этих генов позволяет перейти от фенотипического отбора к целенаправленному созданию сортов с заданными свойствами спелости [4].

У сои идентифицировано более 12 генов, контролирующих время цветения и созревания, однако наибольший вклад в фотопериодическую реакцию вносят гены *E1, E2, E3 и E4* [5; 6]. Эти гены функционируют в составе сложной сигнальной сети, где *E1* выполняет роль центрального регулятора, а *E3* и *E4* опосредуют восприятие светового сигнала через фитохромы [7].

Ген *E1*, локализованный на хромосоме 6, кодирует транскрипционный фактор В3-домена, который подавляет экспрессию генов цветения *FT* (flowering locus T/локус цветения Т) [2]. Среди его аллельных вариантов функциональный аллель *E1* является сильным репрессором, тогда как *e1-as* приводит к умеренному сокращению вегетационного периода, а *e1-fs* и *e1-nl* представляют собой нонсенс-мутации, вызывающие раннее цветение. Наличие доминантного аллеля *E1* ассоциировано с позднеспелостью, особенно в условиях длинного дня [8; 9].

Ген *E2*, расположенный на хромосоме 10, является ортологом гена *GIGANTEA* арабидопсиса и функционирует как компонент циркадных ритмов, модулируя чувствительность к фотопериоду через взаимодействие с *E1* [10]. Функциональный аллель *E2* обеспечивает нормальную регуляцию, в то время как нонсенс-мутация *e2-ns* приводит к раннему цветению. Эффект *e2-ns* особенно выражен в комбинации с другими рецессивными аллелями [11].

Гены *E3* и *E4*, локализованные на хромосомах 19 и 20 соответственно, кодируют фитохромы А - *GmPhyA3* (*E3*) и *GmPhyA2* (*E4*), которые опо-

средуют восприятие соотношения красного (R) и дальнего красного (FR) света [12]. Механизм их действия заключается в том, что при высоком соотношении R:FR активируется *E3*, а при низком - *E4*, что приводит к индукции экспрессии *E1* и задержке цветения. Функциональные аллели *E3-Ha* и *E4* обеспечивают нормальную фотопериодическую чувствительность, тогда как рецессивные аллели *e3-tr* и *e4-SORE* с потерей функции обеспечивают фотопериодическую нечувствительность [13].

Гены *E1-E4* функционируют в системе эпистатических взаимодействий, образуя иерархическую сеть, где *E1* занимает верхний уровень [14]. В этой сети *E1* подавляет гены цветения непосредственно, *E2* модулирует амплитуду колебаний *E1*, а *E3* и *E4* регулируют экспрессию *E1* в зависимости от световых условий.

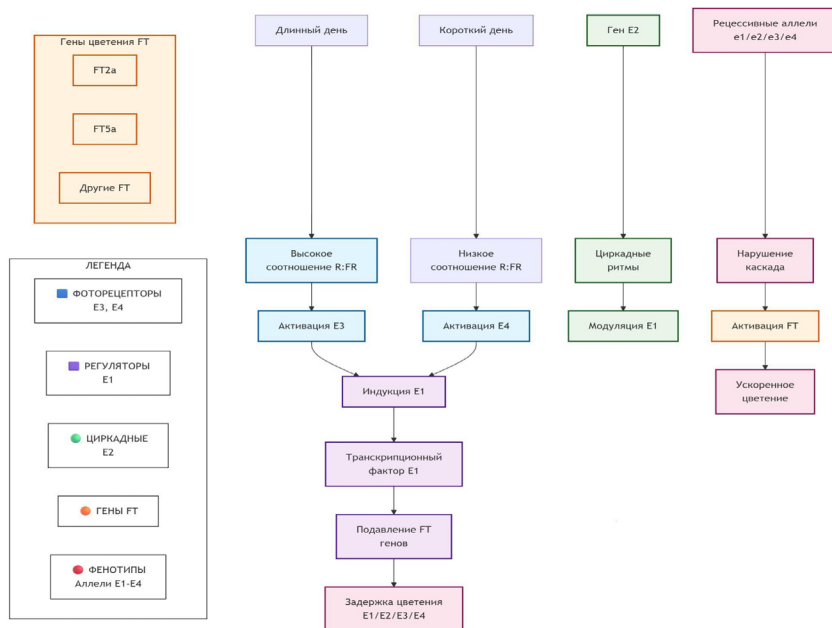


Рис. 1. Общая схема работы генов семейства *E1*, *E2*, *E3*, *E4*

(схема была создана опираясь на работы *E1*: Xia et al., 2012; *E2*: Watanabe et al., 2011; *E3/E4*: Liu et al., 2008; Иерархия *E1*>*E3/E4*>*E2*: Tsubokura et al., 2014; *FT2a/FT5a*: Kong et al., 2010)

Fig. 1. General schematic of the function of genes in the *E1*, *E2*, *E3*, and *E4* families (the schematic was created based on the following studies: *E1*: Xia et al., 2012; *E2*: Watanabe et al., 2011; *E3/E4*: Liu et al., 2008; Hierarchy *E1*>*E3/E4*>*E2*: Tsubokura et al., 2014; *FT2a/FT5a*: Kong et al., 2010)

Функциональное взаимодействие генов *E1–E4* формирует сложную регуляторную иерархию, определяющую фотопериодический ответ сои и, как следствие, её группу спелости. Доминантные аллели *E1*, *E3* и *E4* в сочетании с *E2* формируют фенотип позднеспелости, активируя каскад репрессии генов *FT* в условиях длинного дня. В свою очередь, накопление рецессивных аллелей *e1-as*, *e2-ns*, *e3-tr* и *e4-SORE* последовательно ослабляет фотопериодическую чувствительность, что фенотипически проявляется как сокращение вегетационного периода. Наиболее выраженный эффект наблюдается при сочетании рецессивных аллелей *e3-tr* и *e4-SORE*, которые, нарушая работу фитохромов, делают растение практически нечувствительным к длине светового дня. При этом аллель *e1-as* играет роль модулятора, смягчая реессию *E1*, а *e2-ns* усиливает эффект других рецессивных аллелей через циркадную систему. Таким образом, конкретная комбинация аллелей в локусах *E1–E4* напрямую коррелирует с продолжительностью вегетации, что позволяет не только прогнозировать группу спелости, но и целенаправленно конструировать генотипы, адаптированные к конкретным фотопериодическим условиям (Рис. 1).

Что касается функционального назначения и роли генов *E5–E12* в контроле цветения сои, то современные исследования показывают, что эти гены, наряду с основными *E1–E4*, являются частью сложной генетической сети, контролирующей время цветения и созревания сои – ключевые признаки, определяющие её адаптацию к разным широтам и фотопериоду. Следует отметить, что уникального гена *E5*, по-видимому, не существует, так как было установлено, что эффект, изначально приписываемый *E5*, мог быть результатом непреднамеренного скрещивания и связан с аллелем другого локуса, *E2-dl* [15]. Локусы *E6* и *J*, способствующие раннему цветению в условиях короткого дня, тесно связаны между собой, причём *E6* является ортологом гена *Arabidopsis EARLY FLOWERING 3 (ELF3)*, а белок *J* связывается с промотором гена *E1* – главного репрессора цветения – и подавляет его экспрессию, тем самым снимая блокировку с генов, способствующих цветению [16; 17]. В противоположность им, гены *E7* и *E8* связаны с поздним цветением, где *E7* тесно сцеплен с локусом *E1* на хромосоме 6, а *E8* находится на хромосоме 4, и оба гена задерживают цветение и созревание в условиях длинного дня [15]. Что касается генов *E9* и *E10*, то они были идентифицированы как *GmFT2a* и *GmFT4* соответственно, относящиеся к семейству генов *FLOWERING LOCUS T (FT)*, которые являются мощными активаторами цветения (флорогенами), и их функция противоположна репрессорам, таким как *E1* [17]. Наконец, не-

давно идентифицированный локус *E11*, расположенный на хромосоме 7, способствует цветению в условиях длинного дня [18; 19].

Практическое значение для селекции заключается в том, что комбинации рецессивных аллелей *e1-as*, *e2-ns*, *e3-tr* и *e4-SORE* позволяют создавать сорта с ультраранним типом спелости, адаптированные к северным регионам возделывания [5]. Молекулярное маркирование этих генов значительно ускоряет селекционный процесс, позволяя проводить отбор на ранних этапах онтогенеза.

Целью данного исследования являлось провести молекулярное генотипирование коллекции сои по генам фотопериодической чувствительности *E1*, *E2*, *E3* и *E4* с целью установления связи между их аллельными состояниями и полевыми характеристиками спелости, а также верифицировать прогностическую значимость данных маркеров для использования в селекционных программах.

Материалы и методы

В исследовании использовали 46 сортов сои различного эколого-географического происхождения. На основе полевой оценки, проведённой в соответствии с общепринятой методикой для конкретного региона возделывания, сорта с 1 по 23 классифицировали как скороспелые, а с 24 по 46 – как позднеспелые (Табл. 1). Данная фенотипическая классификация служила референсной для последующих генетических анализов.

Таблица 1.

Сорта и их происхождение
Table 1. Varieties and Their Origins

№	Название сорта	Оригинатор	Период вегетации, дни	№	Название сорта	Оригинатор	Период вегетации, дни
1	Топаз	ВНИИ сои	98	24	Алёна	ВНИИ сои	115
2	Сентябринка	ВНИИ сои	101	25	Селена	ВНИИМК	116
3	1Б-9 (Эос)	КрасГАУ	93	26	Шераза	КВС Русь	119
4	Б-114	КрасГАУ	92	27	Дарья Гу	Амурагрохим	119
5	7-31	КрасГАУ	94	28	№ 1-2014 J 72	КНР	116
6	470	КрасГАУ	89	29	№ 4-2014 J 78	КНР	120
7	Г-23	КрасГАУ	85	30	С 15003	Франция	117
8	30/10/60	КрасГАУ	82	31	Максус	Канада	118

9	A-19	КрасГАУ	85	32	Кассиди	Канада	118
10	Д-70	КрасГАУ	93	33	Саска	Канада	116
11	Ж-87	КрасГАУ	91	34	Каната	Канада	118
12	Заряница	Омский АНЦ, КрасГАУ	94	35	Киото	Канада	121
13	Сибириада	Омский АНЦ	92	36	Кофу	Канада	116
14	Краснооб- ская	СФНЦА РАН	85	37	Опус	Канада	116
15	СибНИ- ИК-9	СФНЦА РАН	92	38	Norpro	США	117
16	R-7	СФНЦА РАН	91	39	Council	США	125
17	Гаринская	СФНЦА РАН	91	40	Parcer	США	121
18	СНК-282	СФНЦА РАН	90	41	NE-1900	США	123
19	СК Артика	СОКО Крас- нодар	93	42	НС Катя	Сербия	116
20	Марева	ФНАЦ ВИМ	94	43	Precose 90	Румыния	124
21	Semu 8001	Германия	94	44	Заря	Болгария	127
22	Vilnesis	Франция	94	45	Алина	Молдова	121
23	Augusta	Польша	94	46	Бонус	ВНИИ сои	115

Геномную ДНК выделяли из 100 мг молодых листьев индивидуальных растений с использованием набора «ДНК-Экстран-3» согласно протоколу производителя. Концентрацию и чистоту препаратов оценивали на спектрофотометре EZDgor. Для дальнейшей работы отбирали образцы с соотношением A260/280 в диапазоне 1,8–2,0.

Генотипирование четырёх основных локусов спелости (*E1*, *E2*, *E3*, *E4*) проводили с использованием аллель-специфичных маркеров. Для гена *E1* применяли отдельные ПЦР с тремя праймерными парами для идентификации аллелей *E1*, *e1-as* и *e1-fs*. Анализ гена *E2* выполняли с помощью CAPS-маркера с последующей рестрикцией PCR-продукта эндонуклеазой *DraI*. Генотипирование гена *E3* проводили в серии ПЦР с тремя разными парами праймеров для детекции аллелей *E3-Ha*, *E3-Mi* и *e3-tr*. Для гена *E4* использовали ПЦР с прямым и двумя обратными праймерами для дифференцировки аллелей *E4* и *e4-SORE-1*. Олигонуклеотидные последовательности для проведения исследования были взяты из научной литературы (Табл. 2).

Таблица 2.

**Последовательности праймеров для идентификации генов
фотопериодической чувствительности у сои**

Table 2. Primer sequences for the identification of photoperiod-sensitive genes in soybeans

Ген	Хромо- сома	Праймеры (5' → 3')	Длина ПЦР-про- дукта (п.н.)	Примечания	Источ- ник
<i>E1</i>	6	F1: CACTCAAATTAAGCCCT- TICA R1: TCCGATCTCAT- CACCTTTCC F2: GGGAGCAGTGT- CAAAAAGAAGGA R2: GTGCATTTCCCTTAGITAAT- TAATA F3: GGGAGCAGTGT- CAAAAAGAAGGA R3: GTGCATTTCCCTTAGITAAT- TAATA	<i>E1/e1-as/e1- fs</i> : 547 <i>E1/e1-as</i> : 1403	F1R1 - общие для <i>E1</i> , <i>e1-as</i> , <i>e1-fs</i> F2R2 - специ- фичны для <i>E1</i> F3R3 - специ- фичны для <i>e1-as</i>	Watanabe et al. (2011) Perfil'ev et al. (2021)
<i>E2</i>	10	F: GAAGCCCATCAGAGGCAT- GTCTTATT R: AAGCCTATGCCAGCTAGG- TATT	<i>E2</i> : 130 <i>e2-ns</i> : 107 + 23	CAPS-маркер + рестрикция <i>DraI</i>	Xia et al. (2012)
<i>E3</i>	19	F: TGGAGGGTATTGGATGATGC R1: CTAGGCTCGGTGTTTCAG R2: CGGTCAAGAGCCACCATGAG R3: GTCTTACAAGTTCTTTAGGAG	<i>E3-Mi</i> : 1339 <i>E3-Ha</i> : 558 <i>e3-tr</i> : 275	Дифференци- ация по длине ампликона	Watanabe et al. (2009)
<i>E4</i>	20	F: AGACGTAGTGCTAGGGCTAT R1: GCATCTCGCATCACCAGATCA R2: GCTCATCCCTTCAATTGAG	<i>E4</i> : 1229 <i>e4-SORE-1</i> : 837	Дифференци- ация по длине ампликона	Liu et al. (2008)

ПЦР проводилась по следующему протоколу: предварительная денатурация (95 °C) – 5 мин; 40 циклов: денатурация (95 °C) – 10 сек, гибридизация (55–60 °C) – 20 сек, элонгация (72 °C) – 35 сек; финальная элонгация (72 °C) – 5 мин.

Детекция продуктов амплификации. Результаты ПЦР и рестрикционного анализа анализировали методом электрофореза в 1,5% агарозном геле с окрашиванием бромистым этидием и анализом в системе визуализации Gel Doc Ez Imager (“Bio Rad”). Размер продуктов ПЦР была определена с помощью маркера длин 50 + bp DNA Ladder (Евроген, РФ).

Для статистического анализа данных использовались методы дескриптивной статистики с расчетом частот встречаемости генотипов по

генам E1-E4 и процентного распределения доминантных и рецессивных гомозигот в коллекции сортов, а также группировка данных по категориям спелости с определением средних значений.

Перед анализом проводили кодирование генотипов по ординальной шкале: 0 - рецессивная гомозигота (e/e), 1 - гетерозигота (E/e), 2 - доминантная гомозигота (E/E). На основе индивидуальных баллов генов рассчитывались интегральные индексы: сумма рецессивных аллелей (0-4) и сумма доминантных гомозигот (0-4). Категориальные признаки спелости преобразовывались в числовую шкалу (1-ультраскороспелый, 2-скороспелый, 3-среднеспелый, 4-позднеспелый) и бинарные переменные для классификации.

Корреляционный анализ включал применение бисериальной корреляции Пойнта для оценки связи между количеством аллелей и бинарными признаками спелости, корреляции Спирмена для анализа монотонной связи между количеством рецессивных аллелей и шкалой спелости, и расчет коэффициента детерминации R^2 для оценки объясненной дисперсии.

Регрессионный анализ проводился с помощью линейной регрессии для количественной оценки влияния рецессивных аллелей на спелость и определения силы дозового эффекта через угол наклона регрессионной прямой.

Для прогнозирования принадлежности к группам спелости применялся метод случайного леса с оценкой важности признаков, валидацией модели на обучающей и тестовой выборках (70/30) и оценкой точности классификации.

Анализ дозового эффекта включал построение градиентных шкал, выявление пороговых эффектов и сравнение средних значений между группами с разным генотипическим профилем. Визуализация данных осуществлялась с использованием столбчатых диаграмм, точечных графиков, линейных трендов и точечных диаграмм с цветовой кодировкой (scatter plot).

Во всех анализах уровень значимости составлял $p < 0,05$, а доверительные интервалы рассчитывались через стандартные ошибки регрессионных моделей. Все анализы проводились с использованием Python 3.9 и библиотек `scipy`, `sklearn`, `pandas` с применением стандартных параметров методов.

Результаты и обсуждения

Анализ данных генотипирования 46 сортов и линий сои по четырём основным генам фотопериодической чувствительности (E1, E2, E3, E4) выявил четкие генетические паттерны, связывающие аллельные состояния с группами спелости (Табл.3). Наиболее распространённой комбина-

цией аллелей среди исследованных образцов оказался *e1as/e2ns/E3-Ha/e4-SORE*. Этот профиль характерен для многих сортов, классифицируемых как скороспелые и среднеспелые (напр., Топаз, Сентябринка, Б-114). Это указывает на то, что рецессивные аллели *e1as* и *e2ns* в сочетании с рецессивным *e4-SORE* являются основой для создания раннеспелых форм в условиях России, даже при наличии доминантного аллеля *E3-Ha*.

Таблица 3.

Сравнительный анализ аллельного состояния генов *E1-E4* и групп спелости у сортов сои

Table 3. Comparative Analysis of the Allelic Status of the *E1-E4* Genes and Maturity Groups in Soybean Varieties

№	Сорт	Ген				Группа спелости сортов по классификации	Группа спелости сортов согласно маркерам
		E1/e1as	E2/e2ns	E3-Ha/e3-tr	E4/e4-SORE		
1	Топаз	e1as	e2ns	E3-Ha	e4-SORE	Ультраскороспелый	Скороспелый
2	Сентябринка	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/ e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
3	1Б-9 (Эос)	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/ e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
4	Б-114	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/ e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
5	7-31	e1as	e2ns	E3-Ha	E4	Скороспелый	Среднеспелый
6	470	e1as	e2ns	E3-Ha	E4	Ультраскороспелый	Среднеспелый
7	Г-23	e1as	E2	E3-Ha	E4/e4-SORE	Ультраскороспелый	Позднеспелый
8	30/10/60	e1as	E2	E3-Ha	E4/ e4-SORE	Ультраскороспелый	Позднеспелый
9	А-19	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/ e4-SORE	Ультраскороспелый	Среднеспелый
10	Д-70	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/ e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
11	Ж-87	E1	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Позднеспелый
12	Заряница	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
13	Сибиряда	e1as	e2ns	e3-tr	E4/e4-SORE	Скороспелый	Скороспелый
14	Краснообская	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Ультраскороспелый	Среднеспелый
15	СибНИИК-9	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
16	R-7	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
17	Гаринская	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
18	СНК-282	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Ультраскороспелый	Среднеспелый
19	СК Артика	E1	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Позднеспелый
20	Магева	e1as	e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Среднеспелый
21	Semu 8001	e1as	E2	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Позднеспелый
22	Vilnesis	E1	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Позднеспелый
23	Augusta	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Скороспелый	Позднеспелый
24	Алёна	e1as	E2/ e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
25	Селена	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
26	Шераза	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
27	Дарья Гу	E1	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый

28	№ 1-2014 J 72	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
29	№ 4-2014 J 78	E1	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
30	С 15003	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
31	Максус	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
32	Кассиди	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
33	Саска	e1as	E2	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
34	Каната	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
35	Киото	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
36	Кофу	e1as	E2/e2ns	E3-Ha/ e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
37	Опус	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
38	Norpro	e1as	E2/e2ns	e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
39	Council	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
40	Parcer	e1as	E2/e2ns	E3-Ha	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
41	NE-1900	e1as	E2	E3-Ha/ e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
42	НС Катя	e1as	E2/e2ns	E3-Ha/ e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
43	Precose 90	e1as	E2/e2ns	E3-Ha/ e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
44	Заря	e1as	E2/e2ns	E3-Ha/ e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
45	Алина	e1as	E2/e2ns	E3-Ha/ e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый
46	Бонус	e1as	E2/e2ns	E3-Ha/ e3-tr	E4/e4-SORE	Позднеспелый	Позднеспелый

*Примечание: доминантные аллели выделены полужирным шрифтом

*Note: Dominant alleles are highlighted in bold

Для визуальной верификации результатов ПЦР-амплификации и рестрикционного анализа были получены электрофореграммы, подтверждающие специфичность используемых маркеров и позволяющие однозначно идентифицировать аллельные состояния целевых генов (Рисунок 2). На представленных фореграммах четко видны продукты амплификации ожидаемых размеров, соответствующих различным аллельным вариантам генов E1-E4.

Наличие доминантного аллеля *E1* (напр., у сортов Ж-87, СК Арктика, Vilnesis) практически всегда переводит сорт в группу позднеспелых. Это подтверждает его роль как главного репрессора цветения, что согласуется с уже имеющимися литературными данными [20]. Интересный случай представляет сорт Ж-87, имеющий *E1*, но фенотипически отнесенный к скороспелым. Это несоответствие может объясняться эпистатическим подавлением активности *E1* рецессивными аллелями других генов или влиянием модифицирующих факторов [13]. Чтобы окончательно подтвердить

гипотезу для сорта Ж-87, можно провести дополнительный анализ. Глубокое генотипирование на другие гены спелости (например, *E6*, *J*) или секвенирование промоторной области гена *E1* у этого сорта может выявить новые мутации-модификаторы.

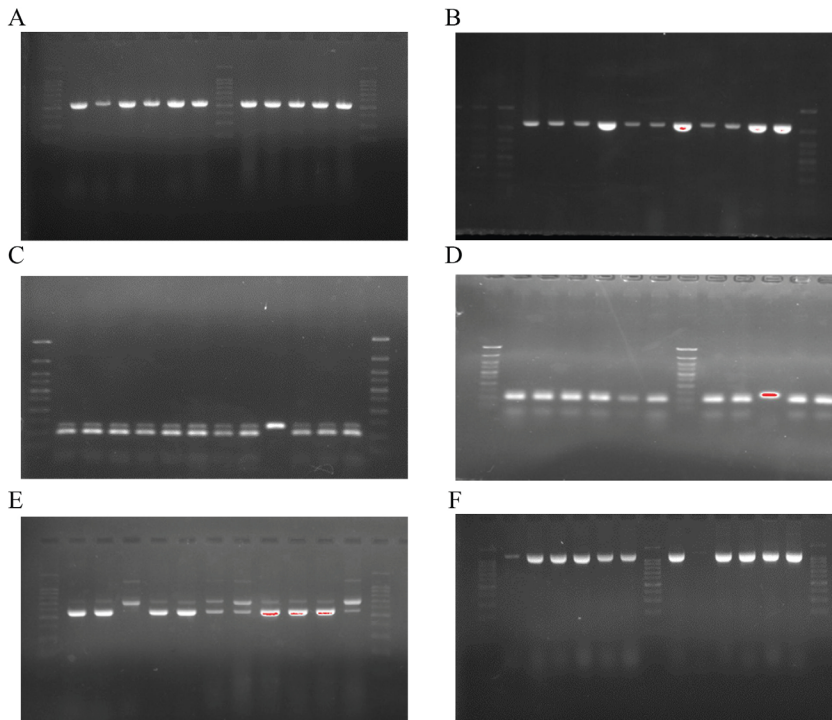


Рис. 2. Электрофореграммы ПЦР-амплификации и рестрикционного анализа генов фотопериодической чувствительности сои

A-B: Детекция аллелей гена *E1* (образцы 13-23 и 35-46); C-D: Анализ гена *E2* (образцы 13-23 и 25-36); E: Генотипирование гена *E3* (образцы 36-46); F: Дифференциация аллелей гена *E4* (образцы 24-35). М - маркер молекулярной массы.

Fig. 2. Electropherograms of PCR amplification and restriction analysis of soybean photoperiod sensitivity genes

A-B: Detection of *E1* gene alleles (samples 13-23 and 35-46); C-D: Analysis of the *E2* gene (samples 13-23 and 25-36); E: Genotyping of the *E3* gene (samples 36-46); F: Differentiation of alleles of the *E4* gene (samples 24-35). M – molecular weight marker.

Доминантный аллель *E2* (напр., у Г-23, 30/10/60, Саска) в комбинации с *E1* и *E3-На* устойчиво ассоциируется с позднеспелостью. Наличие у многих

сортов (Vilnesis, Augusta, Алёна) гетерозиготных состояний по гену *E2* (*E2/e2ns*) указывает на непрерывный процесс расщепления в популяциях. Это предоставляет селекционерам возможность проводить отбор в потомстве на фиксацию желаемого рецессивного аллеля *e2ns* для ускорения созревания.

Рецессивный аллель *e3-tr* демонстрирует сильный эффект ускорения развития. Сорт Сибириада (*e1as/e2ns/e3-tr/E4*) имеет полное соответствие между полевыми оценками (“скороспелый”) и маркерной группой (“скороспелый”). Это делает *e3-tr* ценным аллелем для селекции ультраранних сортов. Маркеры с кодоминантным типом наследования (как для гена *E3*) особенно ценны, так как позволяют напрямую идентифицировать гетерозигот и контролировать передачу целевых аллелей в гибридных поколениях. Это особенно ценно для селекционных программ, нацеленных на быстрое введение целевых аллелей в элитные линии, как это было успешно продемонстрировано в работе Yerzhebayeva et al., 2023 [4].

Значительное число сортов демонстрирует несовпадение группы спелости по традиционной классификации и группы, прогнозируемой по маркерам. Например: Топаз классифицируется как “ультраскороспелый”, но по маркерам отнесен к “скороспелым”. Несколько сортов (СибНИИК-9, Зарница и др.) являются “скороспелыми” по полевым данным, но по маркерам – “среднеспелыми”. Эти расхождения могут объясняться влиянием других, неучтённых в данном анализе генов спелости (*E5-E12*), эпистатическими взаимодействиями, когда комбинация генов даёт неаддитивный эффект, а также погрешностями полевых испытаний, зависящих от конкретных погодных условий. Выявленные расхождения между полевыми и маркерными оценками спелости (например, у сортов Топаз, СибНИИК-9, Зарница) свидетельствуют о комплексном характере генетического контроля признака. Наряду с установленным ключевым влиянием генов *E1-E4*, на продолжительность вегетационного периода, вероятно, оказывают влияние другие генетические факторы, включая неучтённые в данном исследовании локусы (*E5-E12*) и эпистатические взаимодействия между ними. Кроме того, определенный вклад в наблюдаемые несоответствия могли внести погодные условия во время проведения полевых испытаний. Наши данные, как и результаты недавнего масштабного GWAS на 915 линиях сои, свидетельствуют о том, что предсказательная модель, основанная исключительно на генах *E1-E4*, является необходимым, но недостаточным инструментом. Идентификация новых значимых локусов на хромосомах 6 и 20, независимых от основных *E*-генов, указывает на существование обширной генетической сети, контролирующей цветение [21].

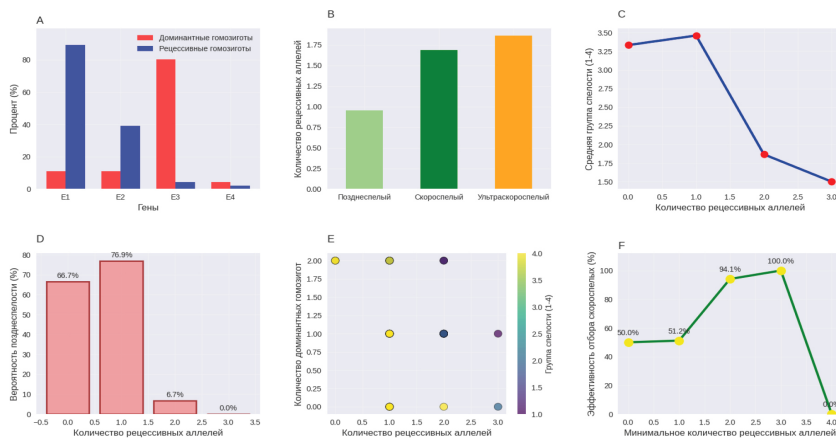


Рис. 3. Анализ влияния генов *E1-E4* на спелость сои: А - Распределение доминантных (*E*, красные столбцы) и рецессивных (*e*, синие столбцы) аллелей генов *E1-E4* в изученной коллекции сортов; В - Градиент рецессивных аллелей по группам спелости: среднее количество рецессивных аллелей последовательно снижается от ультраскороспелых к позднеспелым формам; С - Дозовый эффект рецессивных аллелей: уравнение линейной регрессии $y = -0,8x + [\text{константа}]$ подтверждает, что каждый дополнительный рецессивный аллель снижает номер группы спелости в среднем на 0,8 пункта ($R^2 = 0,73$); D - Вероятность принадлежности к группе позднеспелых сортов в зависимости от количества рецессивных аллелей. Критический порог в 3 аллеля обеспечивает 0% вероятность позднеспелости; E - Пространственное распределение сортов в координатах главных компонент, выявленных методом случайного леса, с цветовой кластеризацией по группам спелости; F - Эффективность отбора скороспелых генотипов в зависимости от порогового значения рецессивных аллелей. Критерий отбора ≥ 3 рецессивных аллелей обеспечивает 100% эффективность.

Fig. 3. Analysis of the effect of the *E1-E4* genes on soybean maturity: А – Distribution of dominant (*E*, red bars) and recessive (*e*, blue bars) alleles of the *E1-E4* genes in the studied collection of varieties; В – Gradient of recessive alleles across maturity groups: the average number of recessive alleles decreases progressively from ultra-early-maturing to late-maturing forms; С – Dose effect of recessive alleles: the linear regression equation $y = -0.8x + [\text{constant}]$ confirms that each additional recessive allele reduces the ripening group number by an average of 0.8 points ($R^2 = 0.73$); D – Probability of belonging to the late-maturing group depending on the number of recessive alleles. A critical threshold of 3 alleles results in a 0% probability of late maturity; E – Spatial distribution of varieties in the principal component coordinates identified using the random forest method, with color-coded clustering by ripeness groups; F – Efficiency of selecting early-maturing genotypes as a function of the threshold value for recessive alleles. A selection criterion of ≥ 3 recessive alleles ensures 100% efficiency.

Полученные результаты демонстрируют распределение доминантных (красные столбцы) и рецессивных (синие столбцы) гомозигот по четырем

изученным генам (Рис. 3А). Анализ выявил преобладание доминантных аллелей *E3-Ha* и *E4*, тогда как гены *E1* и *E2* показали более сбалансированное соотношение, что свидетельствует о смещении коллекции в сторону позднеспелых генотипов. Установлена четкая зависимость между количеством рецессивных аллелей и группой спелости (Рис. 3В). Наблюдается последовательный переход к более ранним группам по мере увеличения числа рецессивных аллелей, что визуально подтверждается градиентом от красного (позднеспелые) к зеленому (ультраскороспелые). Количественный анализ подтвердил дозовый эффект рецессивных аллелей на спелость (Рис. 3С). Статистически значимый наклон линии (-0,4 пункта на аллель) и резкое снижение показателя между 2 и 3 аллелями подчеркивают кумулятивный характер их влияния. Критическим порогом определено наличие 3 рецессивных аллелей, при котором вероятность позднеспелости снижается до 0% (Рис. 3D). Данный критерий обладает высокой практической ценностью для селекции, обеспечивая надежный ориентир для отбора перспективных генотипов. Исследование генетического ландшафта коллекции выявило пространственное разделение сортов по скороспелости (Рис. 3Е). Скороспелые формы (синие точки) концентрируются в правом нижнем квадранте с преобладанием рецессивных аллелей, тогда как позднеспелые (красные точки) занимают левый верхний квадрант. Отсутствие образцов в правом верхнем квадранте подтверждает антагонизм между изучаемыми аллелями. Практическая значимость работы подтверждена расчетом эффективности селекции (Рис. 3F). Порог отбора в 3 рецессивных аллеля обеспечивает 100% эффективность, представляя оптимальный баланс между селекционной строгостью и сохранением генетического разнообразия.

Выводы

Проведенное исследование подтвердило прогностическую значимость молекулярных маркеров генов *E1-E4* для оценки группы спелости у сои. Установлено, что рецессивные аллели *e1as*, *e2ns* и *e4-SORE* формируют генетическую основу скороспелости, тогда как доминантный аллель *E1* является ключевым фактором позднеспелости. Наличие рецессивного аллеля *e3-tr*, как в сорте Сибириада, продемонстрировало сильный эффект и представляет значительный интерес для дальнейшего изучения в качестве донора ультраскороспелости. Выявленные расхождения между полевыми и маркерными данными указывают на участие дополнительных генетических факторов в контроле продолжительности вегетационного периода. Для селекционной практики особый интерес представляют сорта-доноры Сибириада (носитель

e3-tr) и Топаз (ультраскороспелый фенотип), определенные как ценные источники признака раннеспелости. Показана практическая применимость маркеров, в особенности кодоминантного маркера гена *E3*, для эффективного отбора генотипов с целевыми аллелями в селекционных программах.

Информация о спонсорстве. Работа выполнена в рамках темы НИР № 082-2025-0001.

Список литературы / References

1. Sun, Z., Yuan, L., Wang, Y., Fang, R., Lin, X., Li, H., Chen, L., Wu, Y., Huang, X., Kong, F., Liu, B., Lu, S., & Kong, L. (2024). Post-flowering photoperiod sensitivity of soybean in pod-setting responses. *Biology*, 13(11), 868. <https://doi.org/10.3390/biology13110868>. EDN: <https://elibrary.ru/XKDXWQ>
2. Fang, C., Sun, Z., Li, S., Wang, Y., Li, H., Ren, T., Han, S., Li, Y., Li, S., Wu, T., Liu, B., Lu, S., & Kong, L. (2024). Subfunctionalisation and self-repression of duplicated E1 homologues finetunes soybean flowering and adaptation. *Nature Communications*, 15, 6184. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-50623-3>. EDN: <https://elibrary.ru/ZVGXTG>
3. Li, J., Li, Y., Agyenim-Boateng, K., Zhang, Y., Liu, Y., & Qi, Z. (2024). Natural variation of domestication-related genes contributed to latitudinal expansion and adaptation in soybean. *BMC Plant Biology*, 24, 651. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05382-0>. EDN: <https://elibrary.ru/OMGNUY>
4. Yerzhebayeva, R., Didorenko, S., Amangeldiyeva, A., Daniyarova, A., Mazkirat, S., Zinchenko, A., & Shavrukov, Y. (2023). Marker-assisted selection for early maturing E loci in soybean yielded prospective breeding lines for high latitudes of Northern Kazakhstan. *Biomolecules*, 13(7), 1146. <https://doi.org/10.3390/biom13071146>. EDN: <https://elibrary.ru/SUJPCI>
5. Xia, Z., Zhai, H., Wu, H., Xu, K., Watanabe, S., & Harada, K. (2021). The synchronized efforts to decipher the molecular basis for soybean maturity loci E1, E2, and E3 that regulate flowering and maturity. *Frontiers in Plant Science*, 12, 632754. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.632754>. EDN: <https://elibrary.ru/XSDZBC>
6. Tsubokura, Y., Watanabe, S., Xia, Z., Kanamori, H., Yamagata, H., Kaga, A., Katayose, Y., Abe, J., Ishimoto, M., & Harada, K. (2014). Natural variation in the genes responsible for maturity loci E1, E2, E3 and E4 in soybean. *Annals of Botany*, 113(3), 429–441. <https://doi.org/10.1093/aob/mct269>
7. Kipshakbayeva, G., Zargar, M., Rysbekova, A., Ashirbekova, I., Tleulina, Z., Amanbayev, B., Kipshakbayeva, A., Baitelenova, A., Stybayev, G., & Nejad, M. S. (2024). Assessment of the genetic parameters of soybean genotypes for precocity and pro-

- ductivity in the various cultivation conditions. *Heliyon*, 10(16), e36135. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e36135>. EDN: <https://elibrary.ru/VVSMPL>
8. Wan, Z., Liu, Y., Guo, D., Fan, R., Liu, Y., Xu, K., Zhu, J., Quan, L., Lu, W., Bai, X., & Zhai, H. (2022). CRISPR/Cas9-mediated targeted mutation of the E1 decreases photoperiod sensitivity, alters stem growth habits, and decreases branch number in soybean. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1066820. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1066820>. EDN: <https://elibrary.ru/RXIVOX>
 9. Zhang, X., Zhai, H., Wang, Y., Tian, J., Chen, S., Chu, S., Xin, D., Wu, X., Zhao, Y., Liu, C., Kong, F., & Liu, B. (2016). Functional conservation and diversification of the soybean maturity gene E1 and its homologs in legumes. *Scientific Reports*, 6, 29548. <https://doi.org/10.1038/srep29548>
 10. Wang, L., Li, H., He, M., Dong, L., Huang, Z., Chen, L., Nan, H., Kong, F., Liu, B., & Zhao, X. (2023). GIGANTEA orthologs, E2 members, redundantly determine photoperiodic flowering and yield in soybean. *Journal of Integrative Plant Biology*, 65(1), 188–202. <https://doi.org/10.1111/jipb.13398>. EDN: <https://elibrary.ru/FDDRSX>
 11. Su, T., Wang, Y., Li, S., Wang, L., Kou, K., Kong, L., Cheng, Q., Dong, L., Liu, B., Kong, F., Lu, S., & Fang, C. (2021). A flowering time locus dependent on E2 in soybean. *Molecular Breeding*, 41(5), 35. <https://doi.org/10.1007/s11032-021-01224-1>. EDN: <https://elibrary.ru/ZNFSFU>
 12. Jiang, B., Nan, H., Gao, Y., Tang, L., Yue, Y., Lu, S., Ma, L., Cao, D., Sun, S., Wang, J., Wu, C., Yuan, X., Hou, W., Kong, F., Han, T., & Liu, B. (2014). Allelic combinations of soybean maturity loci E1, E2, E3 and E4 result in diversity of maturity and adaptation to different latitudes. *PLoS One*, 9(8), e106042. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106042>
 13. Fedorina, J. V., Khlestkina, E. K., Seferova, I. V., & Vishnyakova, M. A. (2022). Genetic mechanisms underlying the expansion of soybean *Glycine max* (L.) Merr. cultivation to the north. *Ecological Genetics*, 20(1), 13–30. <https://doi.org/10.17816/ecogen83879>. EDN: <https://elibrary.ru/ILIPDF>
 14. Zheng, N., Guo, Y., Wang, S., Zhang, H., Wang, L., Gao, Y., Xu, M., Wang, W., Liu, W., & Yang, W. (2023). Identification of E1-E4 allele combinations and ecological adaptability of soybean varieties from different geographical origins in China. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1222755. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1222755>. EDN: <https://elibrary.ru/QSAZCV>
 15. Dissanayaka, A., Rodriguez, T. O., Di, S., Yan, F., Githiri, S. M., Rodas, F. R., Abe, J., & Takahashi, R. (2016). Quantitative trait locus mapping of soybean maturity gene E5. *Breeding Science*, 66(3), 407–415. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.15160>
 16. Lv, T., Wang, L., Zhang, C., Liu, S., Wang, J., Lu, S., Fang, C., Kong, L., Li, Y., Li, Y., Hou, X., Liu, B., Kong, F., & Li, X. (2022). Identification of two quantitative genes controlling soybean flowering using bulked-segregant analysis and genetic mapping.

- Frontiers in Plant Science*, 13, 987073. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.987073>. EDN: <https://elibrary.ru/IKXNHW>
17. Zhao, C., Takeshima, R., Zhu, J., Xu, M., Sato, M., Watanabe, S., Kanazawa, A., Liu, B., Kong, F., Yamada, T., & Abe, J. (2016). A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus E9 is a leaky allele of FT2a, a FLOWERING LOCUS T ortholog. *BMC Plant Biology*, 16, 20. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0704-9>. EDN: <https://elibrary.ru/DYFZFR>
 18. Yang, G., Li, W., Fan, C., Liu, M., Liu, J., Liang, W., Wang, L., Di, S., Fang, C., Li, H., Ding, G., Bi, Y., & Lai, Y. (2022). Genome-wide association study uncovers major genetic loci associated with flowering time in response to active accumulated temperature in wild soybean population. *BMC Genomics*, 23, 749. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08970-2>. EDN: <https://elibrary.ru/LDBJFF>
 19. Lee, S. H., Choi, C. W., Park, K. M., Jung, W. H., Chun, H. J., Baek, D., Cho, H. M., Jin, B. J., Park, M. S., No, D. H., Lim, L. H., Shim, S. I., Chung, J. I., & Kim, M. C. (2021). Diversification in functions and expressions of soybean FLOWERING LOCUS T genes fine-tunes seasonal flowering. *Frontiers in Plant Science*, 12, 613675. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.613675>. EDN: <https://elibrary.ru/MCPLII>
 20. Xu, M., Yamagishi, N., Zhao, C., Takeshima, R., Kasai, M., Watanabe, S., Kanazawa, A., Yoshikawa, N., Liu, B., Yamada, T., & Abe, J. (2015). The soybean-specific maturity gene E1 family of floral repressors controls night-break responses through down-regulation of FLOWERING LOCUS T orthologs. *Plant Physiology*, 168(4), 1735–1746. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00763>
 21. Mohamedikbal, S., Al-Mamun, H. A., Marsh, J. I., Upadhyaya, S., Danilevicz, M. F., Nguyen, H. T., Valliyodan, B., Mahan, A., Batley, J., & Edwards, D. (2024). Local haplotyping reveals insights into the genetic control of flowering time variation in wild and domesticated soybean. *The Plant Genome*, 17(4), e20528. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20528>. EDN: <https://elibrary.ru/JDTLWN>

ДАННЫЕ ОБ АВТОРАХ

Тимкин Павел Дмитриевич, младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии

Всероссийский научно-исследовательский институт сои

ул. Игнатьевское шоссе, 19, г. Благовещенск, 675005, Российская Федерация
tpd@vniisoi.ru

Линская Полина Михайловна, лаборант лаборатории биотехнологии

Всероссийский научно-исследовательский институт сои

ул. Игнатьевское шоссе, 19, г. Благовещенск, 675005, Российская Федерация
elduspaladium@gmail.com

Зажигалкина Ангелина Сергеевна, лаборант лаборатории биотехнологии
Всероссийский научно-исследовательский институт сои
ул. Игнатьевское шоссе, 19, г. Благовещенск, 675005, Российская Федерация
Unicorn66666@icloud.com

Галиченко Анна Петровна, научный сотрудник лаборатории селекции и генетики
Всероссийский научно-исследовательский институт сои
ул. Игнатьевское шоссе, 19, г. Благовещенск, 675005, Российская Федерация
gap@vniiso.ru

Пензин Андрей Андреевич, канд. с-х. наук, заведующий лабораторией биотехнологии
Всероссийский научно-исследовательский институт сои
ул. Игнатьевское шоссе, 19, г. Благовещенск, 675005, Российская Федерация
raa@vniiso.ru

DATA ABOUT THE AUTHORS

Pavel D. Timkin, Junior Research Fellow, Biotechnology Laboratory
All-Russian Research Institute of Soybeans
19, Ignatievskoye Shosse, Blagoveshchensk, 675005, Russian Federation
tpd@vniiso.ru
SPIN-code: 2729-2815
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6655-1049>

Polina M. Linskaya, Laboratory Assistant, Biotechnology Laboratory
All-Russian Research Institute of Soybeans
19, Ignatievskoye Shosse, Blagoveshchensk, 675005, Russian Federation
elduspaladium@gmail.com
ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-9734-8464>

Angelina S. Zazhigalkina, Laboratory Assistant, Biotechnology Laboratory
All-Russian Research Institute of Soybeans
19, Ignatievskoye Shosse, Blagoveshchensk, 675005, Russian Federation
Unicorn66666@icloud.com
ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-7285-5806>

Anna P. Galichenko, Research Fellow, Selection and Genetics Laboratory
All-Russian Research Institute of Soybeans
19, Ignatievskoye Shosse, Blagoveshchensk, 675005, Russian Federation

gap@vniisoi.ru

SPIN-code: 5274-8503

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4445-3779>

Andrey A. Penzin, Ph.D. in Agricultural Sciences, Head of Biotechnology Laboratory

All-Russian Research Institute of Soybeans

19, Ignatievskoye Shosse, Blagoveshchensk, 675005, Russian Federation

paa@vniisoi.ru

SPIN-code: 1467-9500

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8578-9818>

ResearcherID: ABA-1128-2020

Поступила 01.10.2025

После рецензирования 10.12.2025

Принята 26.12.2025

Received 01.10.2025

Revised 10.12.2025

Accepted 26.12.2025