

## ДЕТЕРМИНАНТНЫЙ ХАРАКТЕР РОСТА ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР: РОЛЬ В ДОМЕСТИКАЦИИ И СЕЛЕКЦИИ, ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ

© Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева, М.А. Вишнякова

ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург

Для цитирования: Крылова Е.А., Хлесткина Е.К., Бурляева М.О., Вишнякова М.А. Детерминантный характер роста зернобобовых культур: роль в доместикации и селекции, генетический контроль // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 43–58. <https://doi.org/10.17816/ecogen16141>.

Поступила: 18.09.2019

Одобрена: 10.01.2020

Принята: 19.03.2020

✿ Настоящий обзор посвящен анализу молекулярно-генетических механизмов контроля типа роста зернобобовых культур (горох, соя, фасоль, вигна), представлены сведения об известных генах-гомогах *TFL1*, *LFY*, *API*, *FUL*, *FT* и *FD*. В процессе доместикации зернобобовых происходили значительные изменения в архитектонике растений. Для многих диких родичей бобовых культур характерен индетерминантный тип роста, для введенных в культуру — ин- и детерминантный. У растений с детерминантным типом роста переход из вегетативной стадии в репродуктивную происходит при формировании терминальной цветочной кисти, флоральная меристема образуется из верхушечной. Они характеризуются комплексом ценных признаков: дружным созревaniem бобов, устойчивостью к полеганию и др. При индетерминантном типе роста верхушечная меристема побега сохраняет свою активность на протяжении всей жизни. Основные гены, отвечающие за переход растения к цветению, — гомологи генов арабидопсиса *LFY*, *TFL1*, *API*. За поддержание роста апикальной меристемы побега отвечает ген *TFL1*, гомологи которого выявлены у гороха (*PsTFL1a*), сои (*Dt1/GmTFL1*), фасоли (*PvTFL1y*) и вигны (*VuTFL1*). Идентификация и характеристика генов, отвечающих за тип роста стебля, — необходимое условие для успешной селекции современных сортов, пригодных для механизированного возделывания. В связи с этим разработка молекулярных маркеров, диагностирующих данный селекционно важный признак, поможет на ранних стадиях определить тип роста стебля.

✿ **Ключевые слова:** тип роста; зернобобовые; *TFL1*; горох; соя; фасоль; вигна.

## DETERMINATE GROWTH HABIT OF GRAIN LEGUMES: ROLE IN DOMESTICATION AND SELECTION, GENETIC CONTROL

© E.A. Krylova, E.K. Khlestkina, M.O. Burlyaeva, M.A. Vishnyakova

Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Krylova E.A., Khlestkina E.K., Burlyaeva M.O., Vishnyakova M.A. Determinate growth habit of grain legumes: role in domestication and selection, genetic control. *Ecological genetics*. 2020;18(1):43-58. <https://doi.org/10.17816/ecogen16141>.

Received: 18.09.2019

Revised: 10.01.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ This review is devoted to the analysis of molecular genetic mechanisms of controlling the type of growth habit of grain legumes (pea, soybean, common bean, vigna); it provides information about known homologous genes *TFL1*, *LFY*, *API*, *FUL*, *FT*, and *FD*. Significant changes in plant architecture were during domestication of grain legumes. Many wild relatives of legumes are characterized by an indeterminate growth habit type, cultivated plants are characterized by indeterminate and determinate types. In plants with a determinate growth habit type, terminal inflorescence is formed at transition from the vegetative phase to the reproductive phase. These plants are characterized by a complex of features: simultaneous maturation of beans, resistance to lodging, etc. In indeterminate type of growth habit, the apical shoot meristem remains active during plant life. The main genes responsible for the plant transition to flowering are the homologs of the Arabidopsis genes *LFY*, *TFL1*, *API*. *TFL1* gene is responsible for maintenance of growth of the shoot apical meristem; its homologs were identified in pea (*PsTFL1a*), soybean (*Dt1/GmTFL1*), common bean (*PvTFL1y*), cowpea (*VuTFL1*). The identification and characterization of the genes responsible for the type of stem growth habit are necessary for the successful selection of modern varieties suitable for mechanized cultivation. Design of molecular markers that diagnose this important breeding trait at early plant development stages, will help to determine the type of stem growth habit.

✿ **Keywords:** growth habit; grain legumes; *TFL1*; pea; soybean; common bean; cowpea.

## ВВЕДЕНИЕ

Зернобобовые культуры составляют 27 % мирового производства сельскохозяйственных культур и обеспечивают 33 % белка, потребляемого человеком [1]. По данным FAO (Food and Agriculture Organization — Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН) [2], общее производство зернобобовых в мире увеличилось за последние полвека более чем в 1,5 раза и составило в 2013 г. более 71 млн т. В мировом земледелии зернобобовые занимают около 13–14 % посевных площадей. Большинство зернобобовых относится к культурам многоцелевого использования. Сорта с детерминантным типом роста стебля чаще культивируют ради семян, они имеют продовольственное значение. Сорта с индетерминантным (незаконченным) типом роста стебля выращиваются на корм скоту, реже для пищевых целей. Растения с этим типом роста характеризуются недружным созреванием бобов, что влечет за собой невозможность механизированной уборки и снижает эффективность возделывания данных сортов на семена. Поэтому их чаще используют в качестве силоса, фуража, зеленого корма, комбикорма и на сидераты.

Культивируемые виды отличаются от диких родичей по многим признакам, совокупность которых называют «синдромом доместикиции» [3]. Один из признаков «синдрома доместикиции» у сельскохозяйственных культур — более компактная форма куста растений. У зернобобовых это выражается в уменьшении ветвистости, числа узлов, степени завивания верхушки главного побега и свойственном целому ряду видов бобовых детерминированном типе роста стебля [4]. В то время как дикие родичи зернобобовых, как правило, вьющиеся, травянистые растения со множеством ветвей и узлов. Вьющийся тип роста позволяет диким видам бобовых конкурировать с окружающими растениями за свет в кустарниковых или древесных ценозах, где они произрастают в природе [5, 6]. Культурные же растения должны иметь форму куста, удобную для уборки, будь то примитивные орудия древних земледельцев, либо современные уборочные комбайны. Растения с детерминантным типом роста, которые в случае фасоли и вигны называют «кустовыми», приспособлены к механизированной уборке в гораздо большей степени, чем вьющиеся

с неограниченным ростом. Поэтому детерминантный характер роста стебля можно считать одним из важных признаков «синдрома доместикиции» зернобобовых культур.

Понимание генетических механизмов, лежащих в основе формирования свойств, которые способствовали доместикиции и распространению зернобобовых культур, полезно сегодня для повышения эффективности их селекции. Это важно и для освоения новых ареалов возделывания видами, востребованность которых в качестве источника пищи и кормов возрастает в Российской Федерации. Кроме того, знания о «генах доместикиции» могут быть полезны для более интенсивного вовлечения в селекционный процесс диких видов вторичного и третичного генпулов.

## ДОМСТИКАЦИЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР

Зернобобовые культуры возделывают в условиях умеренного, субтропического, а также тропического климата. Широкий спектр изменчивости морфологических и хозяйственно ценных признаков позволяет включать их в различные системы земледелия во многих странах мира. Большинство зернобобовых культур — самоопылители. Для некоторых видов в пределах рода отмечено перекрестное опыление.

По данным Дж. Харлана [7], представители семейства бобовых были одомашнены одними из первых. Главные центры формообразования связаны с распределением основных очагов человеческой культуры. Горох (*Pisum sativum* L.), бобы (*Vicia faba* L.), чечевица (*Lens culinaris* Medik.), чина (*Lathyrus sativus* L.), нут (*Cicer arietinum* L.) являются культурами, которые были доместичированы одними из первых среди зернобобовых [1]. Эти культуры наряду со злаками входили в основной рацион древних цивилизаций на Ближнем Востоке и в Средиземноморье. Н.И. Вавилов связывал происхождение этих культур со Среднеазиатским очагом происхождения, отмечая важность этого региона как «родины всех важнейших зерновых бобовых <...> представленных исключительным богатством генов» [8, с. 28]. В качестве вторичных центров происхождения нута и гороха Н.И. Вавилов рассматривал Переднеазиатский очаг происхождения. Для многих важнейших культурных растений, в том числе и для зерновых бобовых,

Н.И. Вавилов считал Средиземноморский очаг как вторичный [8]. Он отмечал, что «многие из культурных растений Средиземноморья, как, например, лен, ячмень, бобы, нут, отличаются крупнозерностью и крупноплодностью в отличие от мелкозерных форм Средней Азии, где находится их основная родина. В последнем же очаге сосредоточены преимущественно доминантные гены этих растений. По всем культурам Средиземноморья можно проследить большую роль человека в отборе наиболее культурных форм» [8, с. 36]. Кроме того, в качестве одного из очагов происхождения нута, чечевицы, гороха и бобов Вавилов рассматривал и Абиссинский очаг.

Данные археологических раскопок свидетельствуют об использовании гороха на Ближнем Востоке и в Центральной Азии 10000 лет до н. э. В Европе горох стали выращивать, начиная с каменного века [9]. Бобы *Vicia faba* также являются исторически важной культурой и относятся к числу древнейших возделываемых растений. Бобы, обнаруженные на северо-западе Сирии в археологических раскопках, датированы десятым тысячелетием до н. э. Остатки крупных семян бобов были найдены на территории Средиземноморья — предполагаемого вторичного центра доместикации бобов [1]. Из Средиземноморской области бобы распространились на территорию Европы. Чечевица является также древнейшим культурным растением. Семена этой культуры, идентифицированные на территории древних поселений Ближнего Востока, датированы восьмым-седьмым тысячелетиями до н. э. [1].

Происхождение одной из важнейших зернобобовых культур — сои (*Glycine max* (L.) Merr) связывают с Китаем. Эволюция культурного вида сои тесно сопряжена с историей древней китайской цивилизации. Соя упоминается во многих древних китайских книгах. Именно Китайский очаг происхождения Н.И. Вавилов рассматривал в качестве первичного для сои, отмечая большое разнообразие форм этой культуры на данной территории [8]. В настоящее время вопрос о точном месте доместикации сои в Китае остается дискуссионным.

Относительно центров происхождения фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) ведутся споры. Н.И. Вавилов считал центрами происхождения фасоли Южнотексасский и Центральноамери-

канский очаги [8]. Он отмечал, что «здесь <...> родина основных американских видов фасоли» [8, с. 41]. Южноамериканский очаг он рассматривал как вторичный центр происхождения фасоли. В настоящее время различают два географически изолированных генофонда фасоли: Андийский и Центральноамериканский. На основе морфологического анализа и молекулярно-генетических исследований было предположено, что доместикация видов фасоли происходила независимо в Центральной и Южной Америке [10]. Ранние археологические находки в пещерах регионов Аякучо (Ayacucho) и Герреро (Guerrero) на территории Перу и Мексики соответственно позволяют предположить, что доместикация фасоли произошла еще 10000 лет назад в Андах и около 7500 лет назад в Центральной Америке [1]. Дикие виды фасоли встречаются на территории от севера Мексики до северо-запада Аргентины [11]. Территория Колумбии рассматривается как самостоятельный центр доместикации [12].

Процессы доместикации видов одного из наиболее близких фасоли рода *Vigna* Savit происходили на территории стран Старого Света [13]. Наибольший интерес представляют сорта вигны *Vigna unguiculata* suspb. *sesquipedalis* (L.) Verdc., отличающиеся высокой продуктивностью. Н.И. Вавилов выделял три очага происхождения вигны, а именно Китайский, Индийский и Абиссинский [8]. При этом Китайский очаг рассматривается в качестве вторичного центра происхождения для спаржевой вигны *V. unguiculata* suspb. *sesquipedalis*.

Происхождение адзуки (*V. angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi) Н.И. Вавилов связывал с Китайским очагом происхождения [8]. Одним из вероятных центров доместикации адзуки считается территория Японии. Остатки семян этого вида вигны, обнаруженные на территории Японии, датированы 5000 гг. до н. э., найденные в Китае — 3000 гг. до н. э. [14]. Обсуждение точного места доместикации адзуки еще не завершено.

Виды вигны маш (*V. radiata* (L.) R. Wilczek), урд (*V. mungo* (L.) Herper) и др. были доместичированы в Юго-Восточной Азии [1]. Эти виды также имеют древнейшую историю возделывания. Н.И. Вавилов считал Индийский и Среднеазиатский очаги местами происхождения

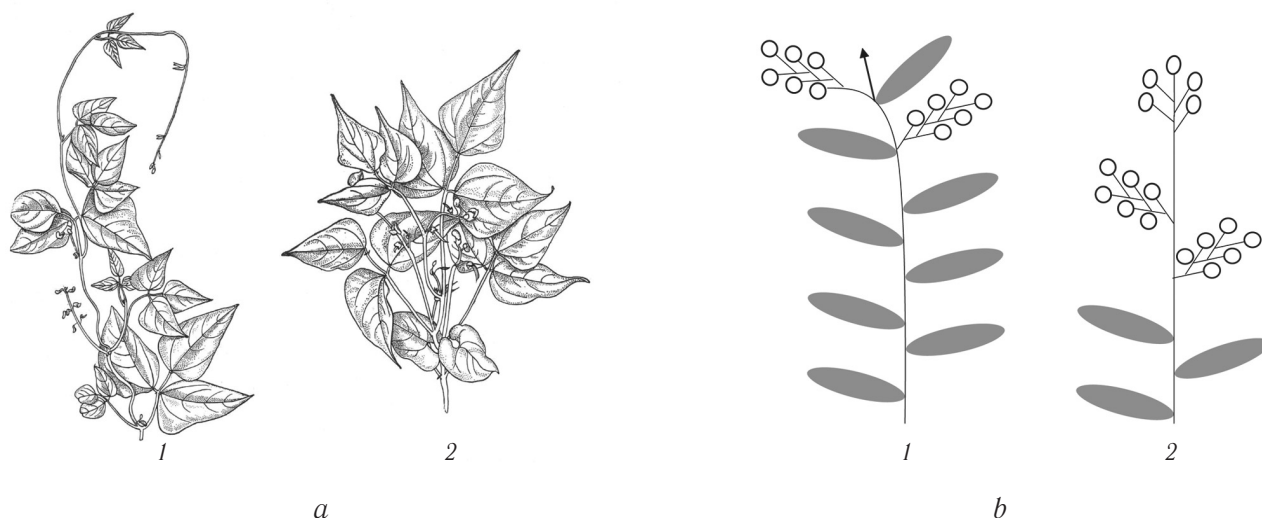


Рис. 1. Растения с разным типом роста. *a* — тип роста растений фасоли [17]; *b* — схематическое изображение. 1 — индетерминантный, 2 — детерминантный

этих культур [8]. Остатки азиатских видов вигны, датированные 3500–3000 гг. до н. э., были обнаружены в археологических раскопках на территории Центральной Индии [1].

В процессе domestikации и распространения растений из центров первичного происхождения образовались значительные изменения в архитектонике растений, фотопериодической чувствительности, наряду с этим менялись морфологические и физиологические признаки семян (увеличение размера, потеря покоя семян и механизмы их распространения). Изменения затронули и характер роста стебля. Для многих диких родичей зернобобовых культур характерно большое число междуузлий, сильное ветвление, выющийся характер роста, продолжающийся и после начала цветения вплоть до наступления момента старения растения. Такой тип роста называют индетерминантным. В то время как при детерминантном типе происходит ограничение роста стебля, переход с вегетативной стадии в репродуктивную с образованием хорошо развитой терминальной цветочной кисти (рис. 1). У таких растений образуется меньшее число бобов с более высокой массой семян, они имеют более короткий период до цветения, устойчивы к полеганию и пригодны для механизированной уборки.

Для стебля диких видов фасоли характерно большое число длинных междуузлий, при этом сам стебель очень тонкий и может достигать 3 м в длину [15]. В то время как у культурных

образцов фасоли встречаются формы как с детерминантным, так и с индетерминантным типом роста [16]. В случае перехода к репродуктивной фазе на ранней стадии развития формируется карликовое растение с несколькими междуузлиями, число которых менее 10. Однако если переход существенно задерживается, образуется растение с большим числом междуузлий (более 20) [15]. Самая простая система классификации фасоли, основанная, главным образом, на морфологических характеристиках роста стебля, была предложена S.P. Singh [16]. Выделено 4 типа роста. Для растений типа I характерен детерминантный тип роста, при этом образуется небольшое число коротких междуузлий. Растения с типами II, III и IV отличаются индетерминантным типом роста, но различаются между собой по длине стебля, его прочности, а также числу ветвей [16].

При выращивании коровьего гороха (*Vigna unguiculata*) на семена фермеры отдают предпочтение улучшенным сортам с кустовой формой растения и детерминантным типом роста стебля. Такие сорта характеризуются более коротким периодом созревания (65–75 дней) в отличие от позднеспелых сортов, для которых характерен период цветения более 90 дней [18]. Репродуктивная фаза у индетерминантных форм может продолжаться длительно, бобы созревают неодновременно, что требует дополнительных неоднократных сборов и мало технологично для механизированной уборки.

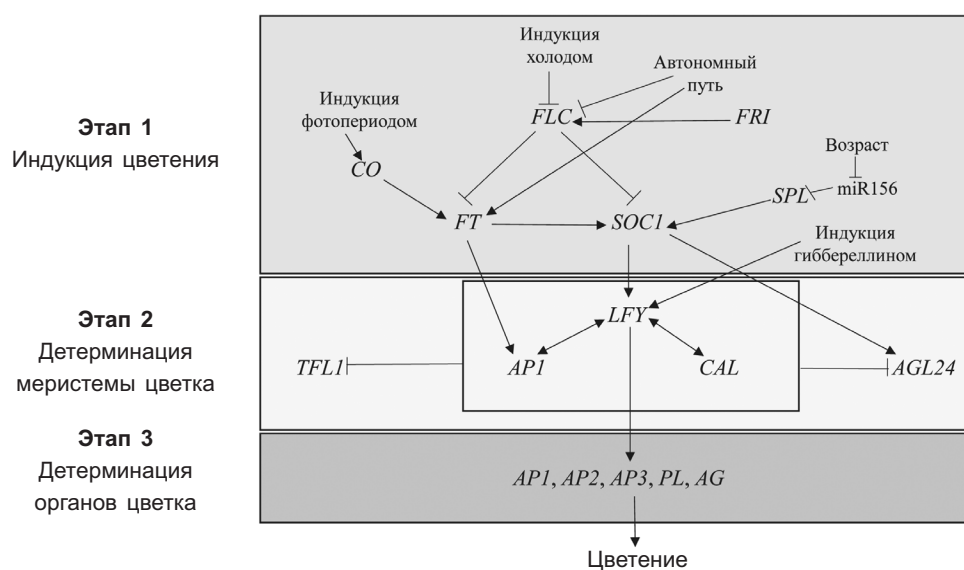


Рис. 2. Этапы развития цветка *Arabidopsis thaliana* и основные гены контроля [19]

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ДЕТЕРМИНАНТНОГО ТИПА РОСТА

Молекулярные механизмы и структура локусов, контролирующих детерминантный характер роста стебля зернобобовых, оставались неясными до начала XXI в. Исследование данных вопросов продвинулось на многих культурах вслед за изучением на молекулярном уровне генетических факторов, инициирующих переход растения от вегетативного развития к генеративной стадии на модельном растительном объекте арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.).

Архитектоника растения напрямую связана с функционированием апикальной меристемы побега, из которой происходит формирование большинства надземных органов растения. По мере развития растения происходит переход к цветению, при этом апикальная меристема побега дает начало меристеме соцветия и цветка. Переход от вегетативной к репродуктивной стадии развития контролируется взаимодействием положительных и отрицательных регуляторов [19, 20]. Образование самого цветка можно разделить на несколько этапов — индукция цветения, детерминация меристемы цветка и детерминация органов самого цветка (рис. 2). Индукция самого цветения представляет собой запуск генетической программы развития растения. На этом этапе в клетках растения происходит запуск каскада физиологических процессов, основой которых являются молекулярно-генетические взаимосвязи [19].

Апикальная меристема побега состоит из недифференцированных клеток, дальнейший путь развития которых находится под контролем ряда экзогенных и эндогенных факторов. К внешним факторам можно отнести фотопериод и температуру окружающей среды, а к эндогенным — фитогормоны, циркадные ритмы, старение. Сигнальные пути, реагирующие на различные экзогенные и эндогенные факторы, сводятся к нескольким интегральным генам, отвечающим за переход растения к цветению. Это гены идентичности цветковых меристем *LFY* (*LEAFY*), *TFL1* (*TERMINAL FLOWER1*) и *AP1* (*APETALA1*) [19]. Растение переходит на следующий этап развития, происходит запуск формирования меристемы цветка. У растений с индетерминантным типом роста апикальная меристема побега сохраняет свою активность на протяжении всей жизни растения, флоральные меристемы при этом образуются на периферии апикальной меристемы побега. Растения с детерминантным типом заканчивают свой рост образованием из вегетативного апекса побега флоральной меристемы.

Ген *TFL1* является антагонистом гена *LFY*, основного гена — интегратора информации, поступающей от разных путей инициации цветения растения. Функция *TFL1* заключается в поддержании развития апикальной меристемы побега на протяжении всего жизненного цикла растения. В течение вегетативной стадии уровень экспрессии гена поддерживается на низком уровне. Экспрес-

сия усиливается при переходе растения к цветению. *TFL1* действует как репрессор начала цветения путем подавления экспрессии гена *LFY*, то есть является его негативным регулятором. В растениях дикого типа экспрессия гена *TFL1* продолжается на достаточно низком уровне в клетках апикальной меристемы побега на протяжении всей стадии вегетации. У мутантов *tfl1* индетерминантный тип роста стебля меняется на детерминантный, для таких растений характерен ранний переход к цветению [21].

В отличие от *API* и *LFY*, продукт гена *TFL1* не является фактором транскрипции. *TFL1* — гомолог белка, связывающего фосфатидилэтаноламин (ПЕВР), участвующий в сигнальных каскадах регуляции роста и дифференциации у животных, дрожжей и бактерий. *TFL1* относится к небольшому семейству генов *CENTRORADIALIS / TERMINAL FLOWER 1 / SELF-PRUNING (CETS)*, в состав которого входят гены, контролирующие время перехода от индетерминантного типа роста к детерминантному. Всего в состав семейства *CETS* входит 6 генов, все они участвуют в регуляции контроля цветения — *TERMINAL FLOWER 1 (TFL1)*, *TWIN SISTER OF FT (TSF)*, *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)*, *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG (ATC)*, *MOTHER OF FT AND TFL1 (MFT)*, *FLOWERING LOCUS T (FT)*. Необходимо отметить, эти же гены принимают участие не только в контроле цветения. Например, ген *TSF* регулирует открытие устьиц путем активации  $H^+$ -АТФаз в защитных клетках в ответ на синий свет [22]. Ген *BFT* участвует в контроле цветения в условиях избыточного засоления, задерживая переход к цветению [23]. Ген *MFT* усиливает прорастание семян путем взаимодействия сигнальных путей гибберелловой и абсцизовой кислот [24]. Был проведен поиск гомологов гена львиного зева *CENTRORADIALIS / гена TERMINAL FLOWER1* арабидопсиса (*CEN/TFL1*). Ортологи гена *CEN* были обнаружены у многих видов: *SELF-PRUNING (SP)* у томата (*Solanum lycopersicum* L.) [25], *CET* у табака *Nicotiana tabacum* L. [26]. У томата продукт гена *SP* взаимодействует со многими белками, участвуя в сигнальных процессах [27].

Первые работы по изучению характера наследования типа роста стебля у бобовых были проведены еще в начале прошлого века. Эмерсен один

из первых изучил наследование трех, как считалось в то время, наиболее важных признаков для культуры фасоли, а именно длина растения, выющийся или прямостоячий стебель и признак расположения бобов (терминальное или боковое) [28]. Было отмечено, что характер наследования этих признаков подчинялся законам Менделя, наблюдалось расщепление 3 : 1. Дальнейшие исследования типа роста у растений фасоли *Phaseolus vulgaris* были проведены в 1915 г. Дж.Б. Нортоном [29]. В своей работе Нортон придерживался схемы исследований, проведенных ранее Эмерсеном, однако обозначил каждый из перечисленных выше признаков своей «буквой» и прослеживал наследование каждого признака. Так, признак длины растения был обозначен как «L», что соответствовало растениям с длинным стеблем, и «l» — растения с коротким стеблем. Характер наследования данного признака был установлен при проведении множественных скрещиваний. По результатам своих исследований Нортон делает вывод, что наличие у растения терминального соцветия приводит к ограничению роста всего растения, в то время как образование многочисленных боковых соцветий наблюдается при неограниченном росте основного стебля. Нортон высказывает предположение, что длина растений находится под контролем нескольких факторов, которые он обозначает как  $L_1$ ,  $L_2$  и т. д. Контроль характера роста стебля (выющийся или прямостоячий) Нортон связывал с другим фактором. Таким образом, Нортон одним из первых предположил моногенное наследование признака типа роста, указывая, что незаконченный тип роста является доминантным признаком.

Следующий блок работ по изучению характера наследования большого числа морфологических признаков у фасоли был осуществлен немецким исследователем Лампрехтом. Впервые ген, контролирующий тип роста фасоли *P. vulgaris*, был обозначен как *FIN* (от лат. *finitis* — законченный) [30]. Было высказано предположение, что именно этот локус отвечает за проявление детерминантного типа роста у большинства сортов фасоли. При этом для сортов с выющимся стеблем был предложен контроль геном *Tor* (от лат. *torquere* — выющийся) [31]. В дальнейшем активные исследования наследования типа роста у фасоли продолжались и было показано, что контроль типа роста

растений с вьющимся стеблем находится также под контролем *FIN*, этот ген был картирован на первой хромосоме Pv01 [32]. Было выявлено, что детерминантный тип роста контролируется единственной рецессивной аллелью гена *fin*. Индетерминантный же тип является доминантным признаком.

Еще одной из наиболее изученных в генетическом отношении культурой является соя. Необходимо отметить, что большинство исследователей у сои выделяют три типа роста стебля: индетерминантный, детерминантный и промежуточный, или полудетерминантный, характеризующийся более поздним прекращением роста стебля по сравнению с детерминантным типом. Такие растения менее склонны к полеганию, образуют большее число бобов [33].

Первые работы по изучению характера наследования признака типа роста у сои были проведены с использованием методов классического генетического анализа [34]. Анализ гибридов второго поколения при скрещивании растения сорта Евопу с законченным типом роста с растением сорта Манчу с незаконченным типом роста показал расщепление в соотношении 3 : 1 (индетерминантный к детерминантному). На основе полученных результатов было высказано предположение о моногенном характере наследования данного признака. С.М. Woodworth предложил название для типов роста — детерминантный (рецессивный) и индетерминантный (доминантный), впервые ввел обозначение гена, контролирующего данный признак — *Dt* [34]. В последующих работах были обнаружены переходные формы типа роста, характеризующиеся более поздним прекращением роста по сравнению с законченным типом (растения с генотипом *dt1dt1*). R.L. Bernard [35] предположил дигенный характер наследования типа роста стебля у сои, обозначив второй ген как *Dt2*. Автором был предложен термин полудетерминантный для таких растений с промежуточным типом роста. Bernard провел множественные скрещивания, которые показали, что тип роста стебля у сои регулируется эпистатическим взаимодействием двух генов *Dt1* и *Dt2* [35, 36]. Ген *Dt1* (= *Dt* по Woodworth [34]) определяет индетерминантный тип роста, в то время как растения с генотипом *dt1dt1* имеют детерминантный тип. Однако ген *Dt2* в присутствии доминантной аллели *Dt1* определяет полудетер-

минантный тип. В связи с тем, что аллель *Dt1* не полностью доминанта над *dt1*, растения с генотипом *Dt1dt1* также имеют полудетерминантный тип роста, в то время как аллель *Dt2* полностью доминирует над *dt2*.

Известны примеры зависимости характера роста стебля от условий произрастания у представителей трибы *Phaseoleae* Вронп., к которой относятся виды фасоли, вигны, сои, гиацинтовые бобы и др. Стебель с детерминантным типом роста у коровьего гороха (*V. unguiculata*) удлиняется и начинал индетерминантный тип роста при ночной температуре 24 °С и длине дня 12 часов [37]. Аналогично у гиацинтовых бобов (*Lablab purpureus* (L.) Sweet), детерминантный характер роста менялся на индетерминантный при длине дня 13 часов и дневной температуре 25 °С или при длине дня 10–11 часов, при 30 °С, в то время как при 20 °С и разной продолжительности светового дня он оставался постоянным [38]. При изучении образцов сои с детерминантным типом роста растения разделились на две группы. У первой группы образцов при изменении температуры и продолжительности светового дня не происходило перехода к индетерминантному типу роста, а число междоузлий при переходе к цветению у таких растений было стабильно — 10. Однако у части изученных образцов при повышении температуры тип роста стебля изменялся на индетерминантный, число междоузлий увеличивалось [39].

В состав семейства генов *CETS* помимо гена *TFL1* входит ген *FT*, продукт которого инициирует переход к детерминантному типу роста и цветению. При этом гены *TFL1* и *FT* арабидопсиса оказывают противоположное действие на инициацию цветения: *TFL1* задерживает цветение, в то время как *FT* его ускоряет [20, 33]. Продукты обоих генов способны взаимодействовать с продуктом другого гена *FLOWERING LOCUS D* (*FD*), который является транскрипционным фактором с доменом лейциновая молния и экспрессируется преимущественно в апексе побега. Связывание белков приводит к образованию гетеродимера. В неиндуктивных условиях короткого дня белок *FT* не образуется, при этом появляется комплекс *FD* с *TFL1*, блокирующий активаторную функцию *FD*, и цветение задерживается. В условиях короткого дня белок *FT* образует гетеродимер с *FD*,

который активирует экспрессию генов, отвечающих за развитие меристемы цветка, запускает транскрипцию гена *API*.

У большинства двудольных в геноме присутствует одна копия гена *TFL1*. У представителей однодольных растений также были описаны паралоги *TFL1/CEN* — гены *ROOTS CURL IN NPA* (*RCN1* и *RCN2*), выполняющие сходную функцию и имеющие похожий паттерн экспрессии с геном *TFL1* [40]. Гены *FT* и *TFL1* возникли путем дубликации одной предковой копии и кодируют небольшие белки, в составе которых 175 и 177 аминокислотных остатков соответственно. Продукты этих генов имеют всего 60 % идентичности [41, 42]. В исследованиях по изучению белковой структуры было показано, что замена всего одной аминокислоты приводит к изменению функции продуктов этих генов. Так, замена Tyr85His в *FT* и His88Tyr в *TFL1* приводит к изменению функциональной значимости белков на противоположную. Гены *FT* и *TFL1* имеют высококонсервативные последовательности и состоят из интронов и четырех экзонов [42]. Экзоны 1–3 имеют высококонсервативные последовательности. Было установлено, что длина экзонов является консервативным признаком, не было выявлено значимых различий и между паралогами. Экзон 4 является наиболее вариабельным [40, 42]. В отличие от экзонов длины интронов сильно варьировали у разных представителей. Для гена *RCN1* однодольных растений отмечены относительно короткие интроны с постоянной длиной. Кроме того, гены *RCN* разных представителей однодольных более полиморфны по признаку длины интрона, в отличие от интронов генов *TFL1/CEN* двудольных растений [40].

При изучении сверхэкспрессии химерных белков у разных растений было показано, что принципиальная разница в строении белков *FT* и *TFL1* заключается в составе небольшого участка (128–145-й аминокислотный остаток), в пределах которого локализован сегмент из 14 аминокислотных остатков. Этот участок образует петлю с изменчивой конформацией. Было высказано предположение, что замена аминокислоты в составе петли может приводить к изменению функции белка на противоположную. Анализ белковой структуры ортологов белков *FT* и *TFL1* проведен у множества растений. В результате было пока-

зано, что сегмент, образующий петлю, быстро эволюционирует у *TFL1*-ортологов, однако практически не меняется у *FT*-ортологов. По итогам изучения белковой структуры был сделан вывод, что замена одной аминокислоты (Gln140 в составе *FT* и Asp144 в составе *TFL1*) приводит к изменению функции белка на противоположную. Указанные аминокислоты расположены в начале петли, которая, по-видимому, является лиганд-связывающей областью. Gln140/Asp144 непосредственно связываются с функционально значимыми аминокислотами Tyr85/His88. Таким образом, пары Tyr85–Gln140 и His88–Asp144 у белков *FT* и *TFL1* играют ключевую роль в определении функции белков [41, 42].

Поиск ортологов генов *FT* и *TFL1* проводился в разных систематических группах [43]. У зернобобовых лучше всего изучены гены ортологи *TFL1* и *FT* у гороха (*Pisum sativum*), сои (*Glycine max*) и фасоли (*Phaseolus vulgaris*).

Комплексное исследование (определение нуклеотидных последовательностей, кодирующих фактор, влияющий на тип роста гороха, анализ экспрессии и картирование выделенных генов) позволило выявить три гомолога гена *TFL1* — *PsTFL1a*, *PsTFL1b*, *PsTFL1c* [43, 44]. Гены *PsTFL1a* и *PsTFL1c* кодируют белковые продукты длиной 174 и 173 аминокислотных остатка соответственно. Белки имеют высокий уровень гомологии между собой (около 70 %) и высокую идентичность белку *TFL1* арабидопсиса (72 и 65 % соответственно). По результатам анализа филогенетического сходства гены гомологи *TFL1* объединяются в несколько групп. Гены *PsTFL1a* и *PsTFL1c* кластеризуются вместе с *TFL1*, в то время как ген *PsTFL1b* образует одну группу с генами *CEN* и *SP*. Паттерн экспрессии трех генов гороха был различен. Так, экспрессия гена *PsTFL1a* не детектировалась в апексе побега до начала инициации цветения, накопление транскрипта было обнаружено в апексе только после начала цветения и продолжалось в течение всей репродуктивной стадии растения. Экспрессия *PsTFL1b* была отмечена в апексе в течение вегетативной и репродуктивной фаз развития. Экспрессия гена была зафиксирована в корнях и тканях междоузлий, но не детектировалась в цветках. Для гена *PsTFL1c* не было обнаруже-



но тканеспецифичного паттерна экспрессии [44]. Из трех генов только *PsTFL1a* является гомологом *DETERMINATE (DET)*. Фенотип мутантов *det* гороха был схожим с фенотипами мутантов *tfl1* и *cen*. У всех трех мутантных растений был отмечен детерминантный тип роста [45]. Ген *PsTFL1c* соответствует гену *LATE FLOWERING (LF)* и является паралогом *DET/PsTFL1a*. У гороха белковый продукт гена *LF* вероятно является регулятором продолжительности вегетативной фазы, задерживает переход к стадии инициации цветения растения. Низкий уровень накопления транскрипта стимулировал более ранний переход к цветению, в то время как высокий уровень экспрессии гена приводил к задержке. Мутанты *lf* раньше переходили к цветению. У двойных мутантов гороха *det lf* наблюдался более ранний переход к цветению и детерминантный тип роста, такой фенотип очень похож на мутантов *tfl1* арабидопсиса.

Таким образом, у гороха в отличие от арабидопсиса контроль перехода от вегетативной стадии к инициации цветения регулируется двумя генами *DET/PsTFL1a* и *LF* [44].

В работах отечественных исследователей описано два гена *DET* и *DEH*, мутации которых связаны с детерминантным типом роста стебля растений гороха [46–51]. У мутантов по гену *DET (DETERMINATE)* апикальная меристема полностью переходит в терминальное соцветие. По результатам множественных скрещиваний было показано, что ген *DET* локализован в 7-й группе сцепления и тесно сцеплен с геном *R*. Мутанты *det r* имели детерминантный тип роста стебля и семена с морщинистой поверхностью [46, 50]. У мутантов по гену *DEH (DETERMINATE HABIT)*, начиная с первого продуктивного узла, формируются прилистники небольших размеров. В результате в верхней части побега из-за уменьшения площади фотосинтезирующей поверхности закладывается слабо-развитая вегетативная почка, которая в неблагоприятных условиях отмирает [48]. Таким образом рост растения заканчивается. Такой тип детерминантного роста в работах отечественных селекционеров обозначен как «самарский тип» [48]. Мутантные растения этого типа были устойчивы к полеганию, имели верхушечное расположение бобов. Ген *DEH* предположительно локализован в третьей хромо-

соме, структура гена неизвестна, данные по типу наследования достаточно противоречивы.

Необходимо отметить, что кроме апикальной меристемы соцветия у растений функционируют вторичные меристемы, определение идентичности которых связано с функционированием комплекса генов *VEG1*, *GIGAS* и *VEG2* (см. таблицу, рис. 3). Ген *VEG1* относится к группе генов *API/SQUA/FUL* и является гомологом гена *AGL79* [52], контролирует определение идентичности меристем вторичных соцветий, экспрессируется после перехода растения к цветению в зоне апекса вторичных соцветий. Мутантные растения гороха *veg1* не цветут, у них не происходит закладка органов цветка, заблокирован переход к стадии цветения [52]. У мутантов *veg1* была отмечена экспрессия гена *DET* в латеральных меристемах по бокам от апикальной меристемы. Экспрессия гена *VEG1* необходима для активации таких латеральных меристем путем прямого или опосредованного подавления экспрессии *DET*.

У гороха выявлено три группы генов *FT* — *FTa*, *FTb* и *FTc*, и определена комплексная регуляция зависимости начала цветения от длины светового дня [53]. Вероятно, имеется взаимная регуляция транскрипции в пределах семейства генов *FT* [54]. При этом необходимо заметить, что экспрессия *FT*-гомологов отмечалась в листьях, а также в апексе растений. В тканях листьев растений при переходе к цветению экспрессировался только ген *FTb2*. Экспрессия генов *FTa1* и *FTa2* также наблюдалась в листьях, однако, в отличие от экспрессии *FTb2*, являлась независимой от длины светового дня. Два главных гена *FT* группы *FTa1*

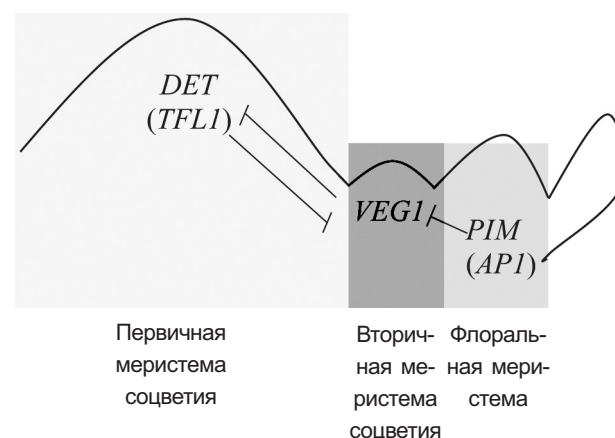


Рис. 3. Модель генетического контроля идентичности меристем соцветия у гороха [33]

## Гомологи главных регуляторных генов, участвующих в развитии соцветия и типа роста у бобовых растений

Название гена араби-дописа	Вид	Название гена у бобовых	Мутант	Фенотип мутантного растения	Идентификационный номер в базе NCBI	Литературная ссылка
LEAFY (LFY)	<i>Lotus japonicus</i> L.	<i>LjLFY</i>	<i>proliferating floral meristem (pfm)</i>	Дефекты в развитии сложных листьев, у взрослых растений образуются простые листья. Формируются структуры похожие на соцветия. Морфология цветков аномальная, отсутствуют лепестки и тычинки. Цветки стерильные	AY770393	[71]
	<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	<i>SGL1</i>	<i>single leaflet1 (sgl1)</i>		AY928184	[72]
	<i>Pisum sativum</i>	<i>UNI</i>	<i>unifoliata (uni)</i>		AF010190	[73]
	<i>Vigna radiata</i>	<i>VrLFY</i>	<i>unifoliata leaf (un)</i>		XP014491863	[74]
API	<i>Glycine max</i>	<i>GmAPI</i>	—	Морфология цветков аномальная. У первых цветков чашелистики заменены листьями (брактееми), лепестки полностью отсутствуют. Кроме этого отмечены цветки, состоящие из внешних прицветников, лепестков и скопления центральных тычинок. В пазухах измененных чашелистиков закладываются дополнительные цветки с измененной морфологией	XM003547744	[75]
	<i>L. japonicus</i>	<i>LjAPIa, LjAPIb</i>	—		AY770395, AY770396	[71]
	<i>M. truncatula</i>	<i>MtPIM</i>	<i>mtpim</i>		DQ139345	[76]
	<i>P. sativum</i>	<i>PEAM4/PIM</i>	<i>proliferating inflorescence meristem (pim)</i>		AJ279089; AF461740	[77, 78]
TFL1	<i>G. max</i>	<i>Dt1 (GmTFL1)</i>	<i>dt1</i>	Индетерминантный тип роста стебля меняется на детерминантный, растения рано переходят к цветению	AB511820, AB511821	[56]
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>PvTFL1y (FIN)</i>	<i>fin</i>		JN418219-418266	[30, 65]
	<i>P. sativum</i>	<i>PstTFL1a</i>	<i>det</i>		AY340579	[44]
	<i>Vigna unguiculata</i>	<i>VuTFL1</i>	—		KJ569520-KJ569525	[69]
	<i>P. sativum</i>	<i>DEH</i>	<i>determinate habit (deh)</i>	Растения имеют короткий репродуктивный период, дружное созревание бобов. Образуется небольшое количество соцветий, уменьшенные прилистники. Данная мутация отмечена у некоторых российских сортов (Орловчанин 2, Батрак, Флагман 5 и др.)	Первичная структура не известна	[47–49, 51]
	<i>G. max</i>	<i>Dt2</i>	<i>dt2</i>	Полудетерминантный тип роста стебля	KF908014	[58]
	<i>P. sativum</i>	<i>VEG1</i>	<i>vegetative 1 (veg1)</i>	Растения не цветут, не происходит закладка органов цветка	JN974184	[52]
FT	<i>G. max</i>	<i>GmFT1a</i>	—	—	AB550124	[60]
	<i>P. sativum</i>	<i>GIGAS</i>	<i>gigas</i>	Растения не цветут	HQ538822	[53]
FD	<i>P. sativum</i>	<i>VEG2</i>	<i>vegetative 2 (veg2)</i>	У растений происходит задержка цветения	KP739949	[55]

и *FTb2*, экспрессирующиеся в листьях, имеют разные функции в процессе развития растения. Наконец, ген *FTc* экспрессируется только в апексе побега и является интегратором сигналов от генов *FT*, экспрессия которых определена в листьях. Ген *GIGAS* гороха соответствует *FTa1* и является ортологом гена *FT* арабидопсиса (см. таблицу).

Ген гороха *VEG2* — ортолог транскрипционного фактора *FD* [55]. Продукт гена *VEG2* взаимодействует с белковым продуктом *GIGAS/FTa1* с образованием гетеродимера, который регулирует экспрессию *VEG1*.

У растений сои было идентифицировано два ортолога гена *TFL1* — *GmTFL1a* и *GmTFL1b* [56, 57]. Белки, кодируемые этими генами, имеют высокий уровень гомологии с белковым продуктом *PsTFL1a* (около 85 %) (см. таблицу). Анализ транскрипционного профиля *GmTFL1a* и *GmTFL1b* в разных тканях растения выявил различия в уровне транскрипции. Так, для гена *GmTFL1a* был зафиксирован высокий уровень транскрипции в незрелых семенах, в то время как в семядолях и верхушке побега экспрессия гена была значительно ниже. Для гена *GmTFL1b* была выявлена обратная тенденция. На основании результатов картирования и анализа экспрессии генов на роль гена — кандидата гена *Dt1* был предложен ген *GmTFL1b* [56]. При анализе полиморфизма нуклеотидной последовательности *GmTFL1b* у растений с разными типами роста было обнаружено 4 однонуклеотидных замены в четвертом экзоне. Переход растений с недетерминантного типа роста на детерминантный связывают с искусственным отбором в процессе доместикации сои по четырем точечным мутациям в гене *Dt1*. Ген *Dt1* (= *GmTFL1b*) является ортологом *TFL1*, локализован в хромосоме 19 [51]. Ген *Dt2* картирован в дистальном районе хромосомы 18 [57]. Промежуточный тип роста связан с доминантной мутацией, приводящей к увеличению уровня экспрессии гена *Dt2* в апексе соцветия [58]. Растения с генотипом *Dt2Dt2* имеют полудетерминантный рост, в то время как индетерминантный тип роста отмечен для растений *dt2dt2*.

Уровень экспрессии *Dt1* у образцов сои с детерминантным типом роста значительно уменьшался при переходе к цветению, в то время как у растений с индетерминантным типом роста уро-

вень экспрессии не меняется после начала репродуктивной стадии [59]. Уровень экспрессии *Dt1* в верхушке побега у 12-дневных растений, выращенных в условиях короткого светового дня, не менялся и на последующих стадиях развития растения. У образцов с индетерминантным типом роста наблюдалось значительное увеличение уровня экспрессии *Dt1* через 7 дней после перевода растений в условия длинного светового дня, оставаясь на относительно высоком уровне и спустя 21 день после перевода растений в другие световые условия. Экспрессия *Dt1* находится под контролем генов *E3* и *E4*, кодирующих изоформы фитохрома А (phyA) *GmPHYA3* и *GmPHYA2* соответственно [59]. Основной функцией фитохрома является оценка соотношения красного (К) и дальнего красного света (ДКС) при естественном освещении. При различном соотношении К — ДКС происходит активация транскрипции *E3* и *E4* в условиях длинного светового дня.

У сои идентифицировано 10 гомологов *FT*, которые объединены в 5 пар в различных гомеологических хромосомных участках [60]. Было выявлено два гена *FT* (*FT2a* (*FTa*-ген) и *FT5a* (*FTc*-ген)), которые усиливают переход к цветению. Экспрессия запускается в условиях короткого светового дня, имеет суточный паттерн с максимальным уровнем через 4 ч после темноты [60–62]. В условиях же длинного дня суточный паттерн экспрессии не отмечался. Для двух других генов *FTa* (*FT3a* и *FT3b*) также был определен высокий уровень экспрессии в листьях в условиях короткого дня [60]. Только один ген *FTb* (*FT4*) блокировал цветение, экспрессия гена запускалась в условиях длинного дня и регулировалась геном *E1* [63]. Ген *E1* относится к комплексу генов, контролирующих продолжительность периода вегетации и реакцию на фото-период.

Современные методы молекулярной генетики позволили идентифицировать у фасоли 3 гомолога гена арабидопсиса *TFL1* — *PvTFL1x*, *PvTFL1y* и *PvTFL1z*. С использованием различных подходов была показана роль гена *PvTFL1y* в определении типа роста [64–66] (см. таблицу). Белковый продукт гена *PvTFL1y* состоит из 173 аминокислотных остатков и имеет гомологию 75 % с белком *TFL1* арабидопсиса. Ген состоит из интронов и четырех экзонов. У образца с детерминантным типом

роста в составе четвертого экзона был обнаружен ретротранспозон размером 4100 пар оснований. У другого образца была найдена однонуклеотидная замена T453A в предполагаемом сайте сплайсинга, локализованном на конце второго экзона [66]. При изучении образцов разного географического происхождения (центральноамериканских и индийских) были идентифицированы различные мутации гена *PvTFL1y* [65]. Так, были обнаружены однонуклеотидные замены, а также инсерции и делеции. При этом необходимо отметить инсерцию размером 4171 пар оснований в четвертом экзоне.

Работы по изучению молекулярных механизмов контроля инициации цветения у видов рода вигна немногочисленны. В настоящее время завершены работы по секвенированию генома двух видов вигны — маша (*Vigna radiata* var. *radiata* VC1973A) [67] и адзуки (*Vigna angularis*) сорт Shumari [68]. Впервые представлена геномная база данных для рода вигны — Vigna Genome Server ('VigGS', <http://viggs.dna.aifrc.go.jp>), продолжается работа по секвенированию геномов других видов этого рода. Коровий горох по систематическому положению наиболее близок к роду *Phaseolus*. Ортолог гена *TFL1* у образцов *Vigna unguiculata* был впервые идентифицирован в 2014 г. [69]. Нуклеотидная последовательность длиной 1291 пн гена *VuTFL1* высоко гомологична (90 %) последовательности гена *PvTFL1y* фасоли, последовательности гена *Dt1* сои — 82 %. У мутантов по гену *VuTFL1* определена однонуклеотидная замена в четвертом экзоне, приводящая к замене аминокислоты пролина на гистидин. Эта замена приводит к изменению функции белка.

Большинство ценных для сельского хозяйства признаков наследуется полигенно. В настоящее время активно проводятся работы по картированию локусов, ответственных за селекционно значимые признаки. Группой ученых проведено картирование таких локусов у вида *V. unguiculata* [70]. QTL-анализ (от англ. Quantitative Trait Loci) был проведен для ряда важных количественных признаков (вес семян, процент прорастания семян, дни до наступления цветения и т. д.), а также для 4 качественных признаков (тип роста растений, растрескиваемость и окраска бобов, архитектоника корневой системы). QTL, контролирующий тип роста, был картирован в группе сцепления LG1

между маркерами SSR7079 и SSR7068. Расположение данного локуса совпадает с позицией одного из семи QTL, контролирующих вес семян.

Для правильной дифференцировки соцветий у растений необходимо нормальное функционирование генов, отвечающих за сохранение активности меристемы апекса, а также генов, отвечающих за формирование меристемы цветка. Гены идентичности цветковых меристем *LFY*, *API* и *TFL1* рассматриваются как основные гены инициации цветения. Экспрессия генов *LFY* и *API* подавляется белком TFL1, который блокирует активатор транскрипции *FD*. В связи с этим клетки апикальной меристемы продолжают пролиферацию, у растений с индетерминантным типом роста стебля этот процесс продолжается весь жизненный цикл.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Идентификация и анализ генов, отвечающих за характер типа роста стебля, необходимы для успешной селекции современных сортов. Тип роста стебля — хозяйственно ценный признак, взаимосвязанный с ростом растения в длину, продолжительностью цветения, урожайностью, устойчивостью к полеганию, а также пригодностью к механизированному возделыванию. У ряда сортов трудно различить тип роста в условиях короткого светового дня, а также в неблагоприятных условиях произрастания. В связи с этим разработка новых молекулярных маркеров, диагностирующих данный селекционно значимый признак, поможет на ранних стадиях определить тип роста стебля. Выявление молекулярных механизмов, связанных с развитием растения и переходом его к цветению, позволит перейти к более эффективному и быстрому созданию новых сортов посредством маркер-ориентированной селекции.

Статья подготовлена в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР по теме № 0481-2019-0001 «Геномные и постгеномные технологии для выявления новых генетических маркеров селекционно значимых свойств и новых аллельных вариантов хозяйственно ценных генов в генофонде культурных растений и их диких родичей».

## ЛИТЕРАТУРА

1. Smýkal P, Coyne CJ, Ambrose MJ, et al. Legume crops phylogeny and genetic diversity for science and

- breeding. *Crit Rev Plant Sci.* 2015;34(1-3):43-104. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.897904>.
2. FAO Departments and Offices. FAO; 2019 [cited 2019 July 7]. Available from: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC>.
  3. Hammer K. Das Domestikation syndrom. *Die Kulturpflanze.* 1984;32(1):11-34. <https://doi.org/10.1007/bf02098682>.
  4. Cober ER, Tanner JW. Performance of related indeterminate and tall determinate soybean lines in short-season areas. *Crop Science.* 1995;35(2):361-364. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500020011x>.
  5. Debouck DG, Toro O, Paredes OM, et al. Genetic diversity and ecological distribution of *Phaseolus vulgaris* (*Fabaceae*) in Northwestern South America. *Econ Bot.* 1993;47(4):408-423. <https://doi.org/10.1007/bf02907356>.
  6. Freyre R, Rios R, Guzman L, et al. Ecogeographic distribution of *Phaseolus* ssp. (*Fabaceae*) in Bolivia. *Econ Bot.* 1996;50(2):195-215. <https://doi.org/10.1007/bf02861451>.
  7. Harlan JR. Crops and Man. 2<sup>nd</sup> ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Madison; 1992. 284 p. <https://doi.org/10.1017/s0889189300004938>.
  8. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. — 60 с. [Vavilov NI. Botaniko-geograficheskie osnovi selekzii. Moscow; Leningrad: Sel'hozgiz; 1935. 60 p. (In Russ.)]
  9. De Candolle A. Origin of cultivated plants. London: K. Paul, Trench; 1884. 468 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.13795>.
  10. Debouck DG. Biodiversity, ecology, and genetic resources of *Phaseolus* beans — Seven answered and unanswered questions. In: K. Oono, ed. Wild Legumes. MAFF International Workshop on Genetic Resources, Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat and National Institute of Agrobiological Resources (NIAR), Tsukuba, Japan; 1999. P. 95-123.
  11. De Ron AM, Papa R, Bitocchi E, et al. Common bean. In: Grain Legumes. 2015;1-36. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5_1).
  12. Chacon MI, Gonzalez AV, Gutierrez JP, et al. Increased evidence for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) domestication in Colombia. *Annu Rep Bean Improv Coop.* 1996;39:201-202.
  13. Павлова А.М. Вigna. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 80. — Л.: ВИР, 1972. — 29 с. [Pavlova AM. Vigna. Katalog mirovoy kollektсии VIR. Issue 80. Leningrad: VIR; 1972. 29 p. (In Russ.)]
  14. Kaga A, Isemura T, Tomooka N, et al. The genetics of domestication of the azuki bean (*Vigna angularis*). *Genetics.* 2008;178(2):1013-1036. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.078451>.
  15. Kelly JD. Remaking bean plant architecture for efficient production. *Advances in Agronomy.* 2001;71:109-143. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(01\)71013-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(01)71013-9).
  16. Singh SP. A key for identification of different growth habits of *Phaseolus vulgaris* L. *Annu Rep Bean Improv Coop.* 1982;25:92-94.
  17. Буданова В., Лагутина Л., Корнейчук В., и др. Международный классификатор СЭВ рода *Phaseolus* L. — Л., 1985. — 47 с. [Budanova V, Lagutina L, Korneichuk V. Mezhdunarodnyy klassifikator SEV roda *Phaseolus* L. Leningrad; 1985. 47 p. (In Russ.)]
  18. Boukar O, Fatokun CA, Roberts PA, et al. Cowpea. In: Grain Legumes. Springer New York; 2015. P. 219-50. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5_7).
  19. Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., и др. Генетика развития растений. — СПб.: изд-во Н-Л, 2010. — 432 с. [Lutova LA, Ezhova TA, Dodueva IE, et al. Genetika razvitiya rasteniy. Saint Petersburg: izd-vo N-L; 2010. 432 p. (In Russ.)]
  20. Benlloch R, Berbel A, Serrano-Mislata A, et al. Floral initiation and inflorescence architecture: a comparative view. *Mol Plant.* 2007;100(3):659-676. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm146>.
  21. Wickland DP, Hanzawa Y. The *FLOWERING LOCUS T / TERMINAL FLOWER 1* gene family: functional evolution and molecular mechanisms. *Mol Plant.* 2015;8(7):983-997. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.01.007>.
  22. Ando E, Ohnishi M, Wang Y, et al. *TWIN SISTER OF FT, GIGANTEA*, and *CONSTANS* have a positive but indirect effect on blue light-induced stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2013;162(3):1529-38. <https://doi.org/10.1104/pp.113.217984>.
  23. Ryu JY, Park CM, Seo PJ. The floral repressor *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)* modulates flowering initiation under high salinity in *Arabidopsis*. *Mol Cells.* 2011;32(3):295-303. <https://doi.org/10.1007/s10059-011-0112-9>.
  24. Xi W, Liu C, Hou X, Yu H. *MOTHER OF FT AND TFL1* regulates seed germination through a negative

- feedback loop modulating ABA signaling in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2010;22(6):1733-1748. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.073072>.
25. Pnueli L, Carmel-Goren L, Hareven D, et al. The *SELF-PRUNING* gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*. *Development*. 1998;125(11):1979-1989.
  26. Amaya I, Ratcliffe OJ, Bradley DJ. Expression of *CENTRORADIALIS (CEN)* and *CEN*-like genes in tobacco reveals a conserved mechanism controlling phase change in diverse species. *The Plant Cell*. 1999;11(8):1405-1418. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.8.1405>.
  27. Pnueli L, Gutfinger T, Hareven D, et al. Tomato SP-interacting proteins define a conserved signaling system that regulates shoot architecture and flowering. *The Plant Cell*. 2001;13(12):2687-2702. <https://doi.org/10.1105/tpc.010293>.
  28. Emerson RA. The inheritance of sizes and shapes in plants. A preliminary note. *Am Natur*. 1910;44(528):739-746. <https://doi.org/10.1086/279188>.
  29. Norton JB. Inheritance of habit in the common bean. *Am Natur*. 1915;49(585):547-561. <https://doi.org/10.1086/279499>.
  30. Lamprecht H. Zur genetik von *Phaseolus vulgaris*. *Hereditas*. 2010;20(1-2):71-93. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1935.tb03180.x>.
  31. Lamprecht H. The inheritance of the slender-type of *Phaseolus vulgaris* and some other results. *Agri Hort Genet*. 1947;5:72-84.
  32. Koinange EM, Singh SP, Gepts P. Genetic control of the domestication syndrome in common bean. *Crop Science*. 1996;36(4):1037-1045. <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600040037x>.
  33. Benlloch R, Berbel A, Ali L, et al. Genetic control of inflorescence architecture in legumes. *Frontiers in Plant Sci*. 2015;6:1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00543>.
  34. Woodworth CM. Genetics and breeding in the improvement of the soybean. *Illinois Agr Exp Sta Bull*. 1932;384:297-404.
  35. Bernard RL. Two genes affecting stem termination in soybeans. *Crop Science*. 1972;12(2):235-239. <https://doi.org/10.2135/cropsci1972.0011183X001200020028x>.
  36. Thompson JA, Bernard RL, Nelson RL. A third allele at the soybean *dt1* locus. *Crop Science*. 1997;37(3):757-762. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030011x>.
  37. Summerfield RJ, Wein HC. Effects of photoperiod and air temperature on growth and yield of economic legumes. In: R.J. Summerfield, A.H. Bunting, eds. *Advances in legumes science*. Kew, England: Royal Botanic Garden; 1981. P. 17-36.
  38. Kim SE, Okubo H. Control of growth habit in determinate lablab bean (*Lablab purpureus*) by temperature and photoperiod. *Scientia Horticulturae*. 1995;61(3-4):147-55. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(94\)00740-7](https://doi.org/10.1016/0304-4238(94)00740-7).
  39. Inouye J, Shanmugasundaram S, Masuyama T. Effects of of temperature and daylength soybean on the flowering some photo-insensitive varieties. *Japan J Trop Agr*. 1979;22(4):167-171.
  40. Gao J, Huang B-H, Wan Y-T, et al. Functional divergence and intron variability during evolution of angiosperm *TERMINAL FLOWER1 (TFL1)* genes. *Scientific Reports*. 2017;7(1):14830. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13645-0>.
  41. Ahn JH, Miller D, Winter VJ, et al. A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1. *EMBO J*. 2006;25(3):605-614. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600950>.
  42. Hanzawa Y, Money T, Bradley D. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. *Proc National Acad Sci*. 2005;102(21):7748-53. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500932102>.
  43. Tahery Y, Abdul-Hamid H, Tahery E, et al. Terminal Flower 1 (*TFL1*) homolog genes in dicot plants. *World Appl Sci J*. 2011;12(4):545-551.
  44. Foucher F, Morin J, Courtiade J, et al. *DETERMINATE* and *LATE FLOWERING* are two *TERMINAL FLOWER1 / CENTRORADIALIS* homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea. *Plant Cell Online*. 2003;15(11):2742-2754. <https://doi.org/10.1105/tpc.015701>.
  45. Singer SR, Hsiung LP, Huber SC. Determinate (*det*) mutant of *Pisum sativum (Leguminosae: Papilionoideae)* exhibits an indeterminate growth pattern. *Am J Bot*. 1990;77(10):1330-1335. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb11384.x>.
  46. Волчков Ю.А., Дрозд А.М. Наследование признака «тип роста стебля» у гороха // Селекционные и генетические исследования овощных и плодовых культур на Северном Кавказе: сб. науч. трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 101 / под ред. С.П. Дикого. — Л.: ВИР, 1986. — С. 46–48. [Volchkov YuA, Drozd AM. Nasledovaniye priznaka "tip rosta steb-

- lya” u gorokha. In: Seleksionnyye i geneticheskiye issledovaniya ovoshchnykh i plodovykh kul'tur na Severnom Kavkaze: sb. nauch. trudov po prikladnoi botanike, genetike i seleksii. Vol. 101. Ed by S.P. Dikiy. Leningrad: VIR; 1986. P. 46-48. (In Russ.)]
47. Синюшин А.А., Воловиков Е.А., Аш О.А., Хартина Г.А. Мутация *determinate habit* у гороха является полудоминантной // Зернобобовые и крупяные культуры. — 2016. — № 4. — С. 15–22. [Sinjushin AA, Volovikov EA, Ash OA, Khartina GA. Mutation *determinate habit* has a semidominant mode of inheritance in pea. *Zernobobovye i krupyanye kultury*. 2016;4:15-22. (In Russ.)]
  48. Кондыков И.В., Зотиков В.И., Зеленев А.Н., и др. Биология и селекция детерминантных форм гороха. — Орел: Картуш, 2006. — 120 с. [Kon-dykov IV, Zotikov VI, Zelenov AN, et al. *Biologiya i selektsiya determinantnykh form gorokha*. Орел: Kartush; 2006. 120 p. (In Russ.)]
  49. Kof EM, Kondykov IV. Pea (*Pisum sativum* L.) growth mutants. *Int J Plant Dev Biol*. 2007;1(1):141-146.
  50. Makasheva RKh, Drozd AM. Determinate growth habit (det) in peas: isolation, symbolization and linkage. *PNL*. 1987;19:31-32.
  51. Sinjushin A. Mutation genetics of pea (*Pisum sativum* L.): what is done and what is left to do. *Ratar Povrt*. 2013;50(2):36-43. <http://doi.org/10.5937/ratpov50-4191>.
  52. Berbel A, Ferrándiz C, Hecht V, et al. *VEGETATIVE1* is essential for development of the compound inflorescence in pea. *Nat Com*. 2012;3(1):797. <https://doi.org/10.1038/ncomms1801>.
  53. Hecht V, Laurie RE, Vander Schoor JK, et al. The pea *GIGAS* gene is a *FLOWERING LOCUS T* homolog necessary for graft-transmissible specification of flowering but not for responsiveness to photoperiod. *Plant Cell*. 2011;23(1):147-61. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.081042>.
  54. Weller JL, Ortega R. Genetic control of flowering time in legumes. *Front Plant Sci*. 2015;6:1-13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00207>.
  55. Sussmilch FC, Berbel A, Hecht V, et al. Pea *VEGETATIVE2* is an *FD* homolog that is essential for flowering and compound inflorescence development. *Plant Cell*. 2015;27(4):1046-1060. <https://doi.org/10.1105/tpc.115.136150>.
  56. Liu B, Watanabe S, Uchiyama T, et al. The soybean stem growth habit gene *Dt1* is an ortholog of *Arabidopsis TERMINAL FLOWER1*. *Plant Physiol*. 2010;153(1):198-210. <https://doi.org/10.1104/pp.109.150607>.
  57. Tian Z, Wang X, Lee R, et al. Artificial selection for determinate growth habit in soybean. *Proc Nat Acad Sci*. 2010;107(19):8563-8568. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000088107>.
  58. Ping J, Liu Y, Sun L, et al. *Dt2* is a gain-of-function MADS-domain factor gene that specifies semideterminacy in soybean. *Plant Cell*. 2014;26(7):2831-42. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.126938>.
  59. Xu M, Xu Z, Liu B, et al. Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and *PHYA*-regulated post-flowering responses of soybean. *BMC Plant Biol*. 2013;13(1):91. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-91>.
  60. Kong F, Liu B, Xia Z, et al. Two coordinately regulated homologs of *FLOWERING LOCUS T* are involved in the control of photoperiodic flowering in soybean. *Plant Physiol*. 2010;154(3):1220-31. <https://doi.org/10.1104/pp.110.160796>.
  61. Nan H, Cao D, Zhang D, et al. *GmFT2a* and *GmFT5a* redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the *bZIP* transcription factor *GmFDL19* in soybean. *PLoS ONE*. 2014;9(5): e97669. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097669>.
  62. Sun H, Jia Z, Cao D, et al. *GmFT2a*, a soybean homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is involved in flowering transition and maintenance. *PLoS ONE*. 2011;6(12): e29238. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029238>.
  63. Zhai H, Lü S, Liang S, et al. *GmFT4*, a homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is positively regulated by *E1* and functions as a flowering repressor in soybean. *PLoS ONE*. 2014;9(2): e89030. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089030>.
  64. Kwak M, Velasco D, Gepts P. Mapping homologous sequences for determinacy and photoperiod sensitivity in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *J Heredity*. 2008; 99(3):283-291. <https://doi.org/10.1093/jhered/esn005>.
  65. Kwak M, Toro O, Debouck DG, et al. Multiple origins of the determinate growth habit in domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Ann Botany*. 2012;110(8):1573-1580. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs207>.
  66. Repinski SL, Kwak M, Gepts P. The common bean growth habit gene *PvTFL1y* is a functional homolog of *Arabidopsis TFL1*. *Theoret App Gen*.

- 2012;124(8):1539-1547. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1808-8>.
67. Kang YJ, Kim SK, Kim MY, et al. Genome sequence of mungbean and insights into evolution within *Vigna* species. *Nat Com*. 2014;5(1):5443. <https://doi.org/10.1038/ncomms6443>.
68. Sakai H, Naito K, Takahashi Y, et al. The *Vigna* genome server, 'VigGS': a genomic knowledge base of the genus *Vigna* based on high-quality, annotated genome sequence of the azuki bean, *Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi. *Plant Cell Physiol*. 2016;57(1): e2 (1-9). <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv189>.
69. Dhanasekar P, Reddy KS. A novel mutation in *TFL1* homolog affecting determinacy in cowpea (*Vigna unguiculata*). *Mol Gen Genom*. 2015;290(1):55-65. <https://doi.org/10.1007/s00438-014-0899-0>.
70. Andargie M, Pasquet RS, Gowda BS, et al. Molecular mapping of QTLs for domestication-related traits in cowpea (*V. unguiculata* (L.) Walp.). *Euphytica*. 2014;200(3):401-412. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1170-9>.
71. Dong Z, Zhao Z, Liu C, et al. Floral patterning in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol*. 2005;137(4):1272-1282. <https://doi.org/10.1104/pp.104.054288>.
72. Wang H, Chen J, Wen J, et al. Control of compound leaf development by *FLORICAULA/LEAFY* ortholog *SINGLE LEAFLET1* in *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*. 2008;146(4):1759-1772. <http://doi.org/10.1104/pp.108.117044>.
73. Hofer JM, Noel Ellis T. Developmental specialisations in the legume family. *Curr Opin Plant Biol*. 2014;17(1):153-158. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2013.11.014>.
74. Jiao K, Li X, Su S, et al. Genetic control of compound leaf development in the mungbean (*Vigna radiata* L.). *Hortic Res*. 2019;6:23. doi: 10.1038/s41438-018-0088-0.
75. Chi Y, Huang F, Liu H, et al. An *APETALA1*-like gene of soybean regulates flowering time and specifies floral organs. *Plant Physiol*. 2011;168(18):2251-2259. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2011.08.007>.
76. Benlloch R, D'Erfurth I, Ferrandiz C, et al. Isolation of *mtpim* proves *Tnt1* a useful reverse genetics tool in *Medicago truncatula* and uncovers new aspects of *API*-like functions in legumes. *Plant Physiol*. 2006;142(3):972-983. <http://doi.org/10.1104/pp.106.083543>.
77. Berbel A, Navarro C, Ferrándiz C, et al. Analysis of *PEAM4*, the pea *API* functional homologue, supports a model for *API*-like genes controlling both floral meristem and floral organ identity in different plant species. *Plant J*. 2001;25(4):441-451. <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-313x.2001.00974.x>.
78. Taylor SA, Hofer JM, Murfet IC, et al. *PROLIFERATING INFLORESCENCE MERISTEM*, *MADS*-box gene that regulates floral meristem identity in pea. *Plant Physiol*. 2002;129(3):1150-1159. <http://doi.org/10.1104/pp.001677>.

✿ Информация об авторе

**Екатерина Александровна Крылова** — научный сотрудник, лаборатория постгеномных исследований. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 5424-9513. E-mail: e.krylova@vir.nw.ru.

**Елена Константиновна Хлесткина** — д-р биол. наук, профессор, директор. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 3061-1429. E-mail: director@vir.nw.ru.

**Марина Олеговна Бурляева** — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов зерновых бобовых культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 7298-0174. E-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru.

**Маргарита Афанасьевна Вишнякова** — д-р биол. наук, профессор, гл. научный сотрудник, рук. отдела генетических ресурсов зерновых бобовых культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 2802-9614. E-mail: m.visnyakova.vir@gmail.com.

✿ Author and affiliations

**Ekaterina A. Krylova** — Researcher, Laboratory of Postgenomic Researches. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 5424-9513. E-mail: e.krylova@vir.nw.ru.

**Elena K. Khlestkina** — Doctor of Science, Director. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 3061-1429. E-mail: director@vir.nw.ru.

**Marina O. Burlyaeva** — PhD, Leading Researcher, Department of Grain Legumes Genetic Resources. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 7298-0174. E-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru.

**Margarita A. Vishnyakova** — Professor, Chief Researcher, Head of the Department of Grain Legumes Genetic Resources. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 2802-9614. E-mail: m.visnyakova.vir@gmail.com.