

粮食作物和豆类作物的有限生长型: 驯化和选育的作用, 遗传控制 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

✧ 本文对粮食作物和豆类作物(豌豆、大豆、菜豆、豇豆)生长的分子遗传机制进行了分析,介绍了著名TFL1、LFY、AP1、FUL、FT和FD的基因同系物的信息。在粮食作物和豆类作物的驯化过程中,植物的构造设计发生了重大变化。对于许多豆科植物的野生亲缘来说,无限生长型方式是其特有的,而对于那些引入到作物是有限生长型。在有限生长型的植物中,从营养阶段到生殖阶段的转变发生在末端花刷形成的时候,花分生组织由顶端分生组织形成。它们的特点是具有丰富的营养价值;有利于豆类的成熟,抗倒伏等。在无限生长型方式中,茎的顶端分生组织在一生中都是活跃的。植物向开花期转变的主要基因是拟南芥LFY、TFL1和AP1基因的同系物。TFL1基因负责茎的顶端分生组织,其同系物于在豌豆(*PsTFL1a*)、大豆(*Dt1/GmTFL1*)、菜豆(*PvTFL1y*)和豇豆(*VuTFL1*)中都发现了。识别和鉴定与茎生长类型负责的基因是选择适合机械化栽培的现代品种的必要条件。在这方面,分子标记的发展,其诊断这一选择性的性状将有助于确定类型的茎生长在早期阶段。

✧ **关键词:** 生长类型; 粮食作物和豆类作物; TFL1; 豌豆; 大豆; 菜豆; 豇豆

✧ 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, vicia); it provides information about known homologous genes *TFL1*, *LFY*, *AP1*, *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*, *AP1*. *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.

粮食作物和豆类作物占全球作物产量的27%,为人类提供了33%的蛋白质[1]。根据联合国粮农组织的数据[2],在过去的半个世纪里,全球粮食作物和豆类作物的总产量增加了1.5倍多,2013年达到了7100多万吨。在世界农业中,粮食作物和豆类作物约占13-14%的播种面积。大多数粮食作物和豆类作物是多用途作物。具有有限生长型茎生长的品种通常是为了种子而栽培的,并其有食物价值。具有无限生

长型(不完全)的茎生长的品种用于牲畜饲料,较少用于食品。具有这种生长方式的植物的特点是不成熟的豆子,这导致了机械化收割的无能为力,并降低了中耕这些品种作为种子的有效性。因此,它们常被用作青贮饲料、饲料、绿色饲料、混合饲料和绿肥作物。

栽培种在许多方面与野生种不同,它们的组合被称为《驯化的综合症》[3]。在农业作物中,《驯

化的综合症》的一个标志是一种更紧密的灌木植物。在粮食作物和豆类作物中,这表现为枝干度、节数和主茎的顶端卷曲度的减少,并以及几种豆科植物的茎生长特征的确定性[4]。粮食作物和豆类作物的野生亲缘一般是攀缘草本植物具有许多分枝和节。这种攀缘式的生长方式使野生的豆科植物能够与周围的植物竞争太阳光在灌木或树木生物群落中,其这些植物生长在自然环境中[5,6]。栽培植物应该是灌木状的,便于清洁,无论是古代农民的原始工具,还是现代收割机。具有有限生长型的植物,就菜豆和豇豆而言被称为《灌木的》,与无限生长的攀缘植物相比,更适合机械化收割。因此,茎无限生长型方式可以被认为是粮食作物和豆类作物《驯化的综合症》的重要标志之一。

了解促进粮食作物和豆类作物驯化和传播的性状形成的遗传机制,对提高其育种的效率具有重要意义。这对开发新的种植区也很重要,因为在俄罗斯联邦对作为食物和饲料来源的作物的需求正在增加。此外,有关《驯化基因》的知识可以帮助更深入地参与第二代和第三代基因库野生物种的育种过程。

粮食作物和豆类作物的驯化过程

粮食作物和豆类作物在温带、亚热带和热带气候下种植。形态和生产价值特征的广泛变化使它们能够被包括在世界许多国家的各种农业系统中。大多数豆科植物是自花传粉。已观察到该属内某些物种的异花授粉。

J. Harlan [7]说,豆类作物的代表是最早被驯化的。主要的形成中心与人类文化的主要来源地的分布有关。豌豆 (*Pisum sativum* L.)、蚕豆 (*Vicia faba* L.)、小扁豆 (*Lens culinaris* Medik.)、草豌豆 (*Lathyrus sativus* L.)、鹰嘴豆 (*Cicer arietinum* L.) 是最早被驯化的粮食作物和豆类作物[1]。这些农作物和谷类同样,是中东和地中海古代文明的主要食物。N. I. Vavilov 将这些作物的起源与中亚起源发源地联系起

来,指出该地区作为“所有最重要的粮食作物和豆类作物的故乡”的重要性.....以异常丰富的基因为代表的 [8,28 页]。作为鹰嘴豆和豌豆的次级起源中心,N. I. Vavilov 认为中亚发源地。对于许多最重要的栽培植物,粮食作物和豆类作物,N. I. Vavilov 认为地中海的发源地是次要的[8]。他指出,“地中海的许多栽培植物,如亚麻、大麦、豆类、鹰嘴豆等,其特征是粗粒和大果,这与它们的主要故乡中亚的细粒形式形成对比。在后者发源地中,这些植物的优势基因主要集中。对于地中海的所有栽培植物,可以追溯人类在选择最栽培植物所起的巨大作用” [8,36页]。此外,作为鹰嘴豆、小扁豆、豌豆和蚕豆的发源地之一,Vavilov 认为阿比西尼亚发源地。

考古发掘的数据表明,早在公元前一万年,中东和中亚就使用了豌豆。在欧洲,从石器时代就开始种植豌豆[9]。蚕豆 *Vicia faba* 也是一种具有重要历史意义的作物,并是最古老的栽培植物之一。在叙利亚西北部考古发掘中发现的蚕豆可以追溯到公元前十世纪。在地中海地区发现了大粒蚕豆种子的遗迹,被认为是蚕豆驯化的第二中心[1]。来自地中海地区的蚕豆散布到欧洲领土上。小扁豆也是最古老的栽培植物。这种栽培植物的种子,发现在中东古代定居点的领土上,可以追溯到公元前八和七千年的 [1]。

最重要的粮食作物和豆类作物之一大豆 (*Glycine max* (L.) Merr) 的起源和中国有关。大豆栽培植物的演变与中国古代文明史密切相关。大豆提及到了在许多中国古籍中。N. I. Vavilov 认为中国发源地是大豆的主要来源,并注意到这一地区栽培植物形式的多样性[8]。目前,大豆驯化在中国的确切位置仍是一个有争议的问题。

关于油豆角 (*Phaseolus vulgaris* L.) 的原产地,一直存在争议。N. I. Vavilov 认为油豆角的起源中心是墨西哥南部和中美洲的发源地[8]。

他注意到了“这里.....是主要美国油豆角品种的发源地” [8,41页]。南美洲发源地被认为是油豆角的次要产地中心。目前,有两个地理上隔离的油豆角基因库:安第斯和中美洲。通过形态学分析和分子遗传学研究,认为油豆角品种的驯化是在中南美洲独立发生的[10]。秘鲁的阿亚库乔(Ayacucho)和墨西哥的格雷罗(Guerrero)地区在山洞里的早期考古发现表明,早在一万年前的安第斯山脉和7500年前的中美洲就出现了油豆角驯化[1]。从墨西哥北部到阿根廷西北部都发现了野生油豆角的品种 [11]。哥伦比亚领土被认为是一个独立的驯化中心[12]。

在旧世界国家的领土上,出现一种最接近油豆角的 *Vigna Savi* 植物的驯化过程[13]。最有趣的品种是 *Vigna unguiculata* suspb. *sesquipedalis* (L.) Verdc. 的豇豆,其特点是生产率高。N. I. Vavilov 确定了豇豆的三个发源地,即中国、印度和阿比西尼亚的[8]。在这种情况下,中国发源地被认为是长豇豆 *V. unguiculata* suspb. *sesquipedalis* 的次要起源中心。

N. I. Vavilov 将赤豆 (*V. angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi) 的起源与中国发源地连起来[8]。日本领土被认为是赤豆驯化的可能中心之一。在日本发现的这种豇豆种子的遗迹可以追溯到公元前5000年,而在中国发现的一公元前3000年[14]。关于赤豆驯化的确切位置的讨论还没有完成。

豇豆的品种是绿豆 (*V. radiata* (L.) R. Wilczek)、黑吉豆 (*V. mungo* (L.) Hepper) 等在东南亚被驯化[1]。这些品种也有一个古老的栽培历史。N. I. Vavilov 认为印度和中亚发源地是这些栽培植物的原产地 [8]。在印度中部领土的考古发掘中发现了可追溯到公元前3500-3000年的亚洲豇豆品种的遗迹[1]。

在驯化和从原始起源中心扩展植物的过程中,在植物的构造设计、光周期敏感性方面形

成了显着的变化,与此同时,种子的形态和生理特征也发生了变化(大小的增加、种子休眠的丧失以及它们扩展的机制)。这些变化也影响了茎的生长方式。粮食作物和豆类作物的许多野生亲缘具有节间数量多、分枝力强、植物卷曲生长的特性,其花期后开始一直延续到植物衰老的过程。这种植物生长方式称为无限生长型的。当有限生长型方式时限制了茎的生长,从营养阶段到生殖阶段的转变伴随着一个育种良好的末端花刷的形成(图1)。这种植物形成的豆子较少,但种子质量较高,开花期前的时间较短,抗倒伏,适合机械化采收。

野生菜豆植物的茎有大量的长节间,而茎本身很薄,长度可达3米[15]。而菜豆的栽培植物样品则同时具有有限生长型和无限生长型两种生长类型[16]。在育种早期向生殖阶段过渡时,形成数个节间,节间数小于10。但是,如果过渡明显延迟,则会形成具有大量节间的植物(超过20个)[15]。由S.P. Singh 提出了最简单的基于茎生长形态特征的菜豆分类系统[16]。有四种生长方式。I型植物的特征是一种有限生长型,并有少量的短节间形成。II、III 和 IV 类型的植物特点是无限生长型,但在茎的长度、强度和分枝数量上有所不同[16]。

当种植用于种子的豇豆 (*Vigna unguiculata*) 时,农民更喜欢具有浓密植物形状和茎有限生长型的改良品种。这些品种的成熟期较短(65-75天),而晚熟品种的花期超过90天[18]。无限生长型品种的生殖阶段可以持续很长时间,豆子在不同的时间成熟,这需要额外的重复收集,并且对于机械化收获技术不是很先进。

有限生长型的遗传控制

直到21世纪初,控制粮食作物和豆类作物茎生长有限生长型的分子机制和位点结构仍不清楚。通过对拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) 的模型植物对象上从营养发育到生殖



图1 不同生长类型的植物。a 一菜豆植物生长类型[17]; b 一意象图式。1 — 无限生长型, 2 — 有限生长型

阶段的遗传因子的分子水平的研究, 这些问题的研究在许多栽培植物中都取得了进展。

植物的构造设计直接关系到茎的顶端分生组织的功能, 大部分地上植物器官是由顶芽分生组织形成的。随着植物的生长, 向开花期的转变发生了, 在这种情况下, 茎的顶端分生组织产生花序和花的分生组织。从营养状态到生殖发育阶段的转变受正调节因子和负调节因子的相互作用控制[19,20]。花分的形成可分为几个阶段: 诱导开花, 花分生组织的确定, 花器官的确定(图2)。开花诱导就是植物发育基因程序的启动。在这个阶段, 植物细胞开始一系列基于分子遗传关系的生理过程[19]。

茎的顶端分生组织由未分化的细胞组成, 其进一步的发育路径受多种外源性和内源性因素的控制。外部因素包括光周期和环境温度, 而内源性因素包括植物激素、昼夜节律和衰老。响应各种外源和内源因子的信号通路被简化为几个负责植物向开花期过渡的完整基因。这些是花分生组织 *LFY* (*LEAFY*), *TFL1* (*TERMINAL FLOWER1*) 和 *API* (*APETALA1*) 的同源基因[19]。植物进入下一个生长阶段, 开始花分生组织的形成。在无限生长型的植物中, 茎的顶端分生组织在植物的整个生命周期中

都是活跃的, 而花分生组织则是在茎的顶端分生组织的周围形成的。具有有限生长型的植物在花分生组织的茎的营养顶点的形成时停止生长。

TFL1 基因是 *LFY* 基因的拮抗剂, 主要信息整合基因, 其来自不同的开花植物的起始方式加入。*TFL1* 的作用是在整个植物生命周期中保持茎的顶端分生组织的发展。在营养阶段, 基因表达水平维持在一个较低的水平。表达增强在植物的开花转变过程中。*TFL1* 通过抑制 *LFY* 基因的表达, 作为花期开始的抑制因子, 即是其负调控因子。在野生型植物中, *TFL1* 基因的表达在整个营养阶段的茎的顶端分生组织细胞中持续处于一个相当低的水平。在 *tfl1* 突变体中, 茎的无限生长型转变为有限生长型, 这种植物的特征是提前转变为开花的[21]。

与 *API* 和 *LFY* 不同, *TFL1* 基因的产物并不是转录因子。*TFL1* 是磷脂酰乙醇胺结合蛋白 (PEBP) 的同源, 参与动物、酵母和细菌生长调节和分化的信号级联。*TFL1* 属于一个小的基因 *CENTRORADIALIS / TERMINAL FLOWER 1 / SELF-PRUNING (CETS)* 家族, 其中包括控制从无限生长型到有限生长型转变时间的基因。*CETS* 家族一共包括6个基因, 它们都参与了开

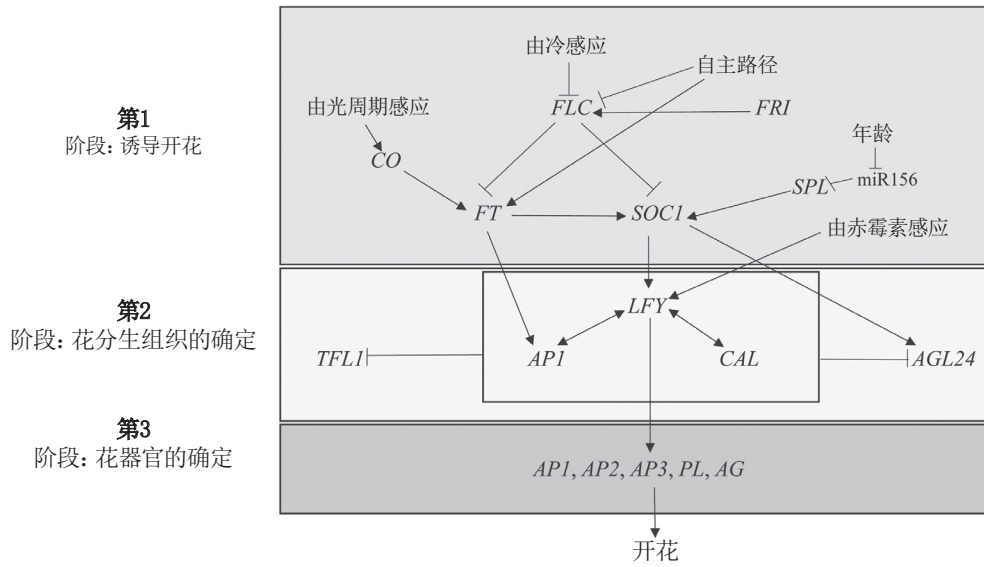


图2 *Arabidopsis thaliana* 花的发育阶段及主要控制基因[19]

花的调控 — *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)*。值得注意的是，这些基因不仅参与了开花的控制。例如，*TSF*基因通过激活保护细胞中的H⁺-ATP酶对蓝光的反应来调节气孔的开放[22]。*BFT*基因参与了在高盐度条件下控制开花期，延缓花期向的转变[23]。*MFT*基因通过与赤霉素和脱落酸信号通路相互作用促进种子萌发[24]。对金鱼草*CENTRORADIALIS*同系物的基因/拟南芥(*CEN/TFL1*) *TERMINAL FLOWER1*同系物的基因进行了搜索。*CEN*直接同源的基因都已在许多物种中被发现：*SELF-PRUNING (SP)*于番茄(*Solanum lycopersicum* L.) [25]中，*CET*于烟草*Nicotiana tabacum* L. 中[26]。在番茄中，*SP*基因的产物与许多蛋白质相互作用，参与信号传递过程[27]。

上个世纪初，首次对豆科植物中茎生长类型的遗传性质进行了研究。Emersen 是最早研究菜豆植物正如人们所看到的那样三个最重要性状遗传的学者之一，即植物的长度，攀缘茎或直立茎，以及豆子位置（末端或侧面）的标志 [28]。注意到的是，该性状的遗

传性质符合Mendel定律，出现3:1的分裂。1915年，J.B. Norton对菜豆植物 *Phaseolus vulgaris*的生长类型进行了进一步的研究[29]。在他的研究中，Norton循了Emersen 早期的研究模式，但用其《字母》标记了上述每个特征，并追踪了每个特征的遗传。因此，植物长度的符号被指定为《L》，其对应长茎的植物，而《l》为短茎的植物。这特征的遗传本质是在多次杂交过程中形成的。根据他的研究结果，Norton得出结论，在植物中出现末端花序会限制整个植物的生长，而侧边花序的形成出现于主茎无限生长。Norton认为植物的长度是由几个因素控制的，其他指出为L₁、L₂等。对茎（攀缘或直立）生长模式的控制Norton将其与另一个因素联系起来。因此，Norton是第一个提出生长型性状的单基因遗传的人之一，这表明不完全生长型是显性性状。

下一个关于菜豆中大量形态特征遗传性质的研究是由德国研究人员Lamprecht进行的。首次将控制寻常菜豆*P. vulgaris*生长类型的基因命名为*FIN*（源于拉丁语*finitis* — 完成的）[30]。有研究表明，在大多数菜豆的品种中，这一位点是决定生长类型的主要因素。同时，对具有攀缘茎的品种提出了*Tor*基因的控制（源于拉丁语*torquere* — 扭曲）[31]。今后，对菜豆生长型遗

传的积极研究仍在继续,结果表明,对攀缘茎的植物生长型的控制也 *FIN* 的控制,该基因被定位在Pv01的第一条染色体上[32]。结果发现,有限生长型是由 *fin* 基因的一个隐性等位基因控制的。无限生长型是其显性特征。

另一种研究最多的作物是大豆。值得注意的是,大多数研究人员在大豆区分三种类型的茎生长:无限生长型,有限生长型,过渡生长型,或半有限生长型,其特征是茎生长后期终止与有限生长型相比。这些植物不会倒伏,而形成大量的豆子[33]。

利用经典遗传分析方法对大豆生长型性状的遗传性质进行了初步研究[34]。第二代杂种在与生长类型完全的Ebony株系与生长类型不完全的Manchu株系杂交时,其分裂率为3:1(无限生长型与有限生长型之比)。结果表明,该性状具有单基因遗传特性。C.M. Woodworth提出了一个生长类型的名称为有限生长型(隐性的)和无限生长型(显性的),并首次引入了控制这一性状的基因的名称为*Dt*[34]。在随后的研究中,发现了生长类型的过渡形式,其特征是与已完成的生长类型(带有 *dt1dt1* 基因型的植物)相比有生长后期终止。R.L. Bernard [35]提出大豆茎生长类型遗传性质为二基因型的,将第二个基因命名为*Dt2*。作者提出了半有限生长型这个术语来描述这种过渡生长类型的植物。Bernard进行了多个杂交,表明大豆中茎的生长类型受两个*Dt1*和*Dt2*基因上位相互作用的调控[35,36]。*Dt1*基因(=*Dt*根据Woodworth [34])决定了无限生长型,而带有*dt1dt1*基因型的植物具有有限生长型。然而,存在显性*Dt1*等位基因的*Dt2*基因决定了半有限生长型。由于*Dt1*等位基因并不完全支配*dt1*,所以具有*Dt1dt1*基因型的植物也具有半有限生长型,而*Dt2*等位基因完全支配*dt2*。

有一些已知的关于茎的生长特性依赖于 *Phaseoleae* Bronn. 部落的代表中生长条件的例子,其中包括各类菜豆、豇豆、大豆、扁豆等。具

有限生长型茎的豇豆 (*V. unguiculata*),在24 °C夜间温度和12小时日长下开始无限生长[37]。同样地,在扁豆中 (*Lablab purpureus* (L.) Sweet),在日长13小时、日温度25 °C或日长10-11小时、温度30 °C时,有限生长型变为无限生长型,而在20 °C和不同的日照时间下,保持不变[38]。在研究具有有限生长型的大豆样本时,该植物被分为两组。在第一组样品中,当温度和日照时间发生变化时,不存在向无限生长型的转变,在向开花期转变的过程中节间数量稳定— 10。然而,在一些研究样品中,随着温度的升高,茎的生长类型变得为无限生长型,并节间数量增加了[39]。

除了*TFL1*基因外,*CETS*基因家族还包括*FT*基因,其产物开始向有限生长型和开花期的转变。在这种情况下,拟南芥的*TFL1*和*FT*基因对开花期的起始作用相反:*TFL1*延迟开花期,而*FT*加速它[20,33]。这两个基因的产物都能与另一个基因的产物 *FLOWERING LOCUS D* (*FD*)相互作用,其是一种具有亮氨酸闪电域的转录因子,主要在茎尖的表达。蛋白质结合导致异二聚体的形成。在短时间的无感条件下,*FT*蛋白没有形成,而含有*TFL1*的*FD*复合物出现,阻断了*FD*的激活剂功能,并延缓开花期。在短时间内,*FT*蛋白与*FD*形成异源二聚体,其激活了负责花分生组织育种的基因表达,触发*API*基因的转录。

大多数双子叶植物的基因组中都有一个*TFL1*基因的拷贝。*ROOTS CURL IN NPA* (*RCN1*和*RCN2*) 基因中*TFL1/CEN*的旁系同源对单子叶植物的代表中被描述,具有与*TFL1*基因相似的功能和表达模式[40]。*FT*和*TFL1*基因的来源是通过复制一个祖先副本,并编码小蛋白,其分别含有175和177个氨基酸残基。这些基因的产物只有60%的同一性[41,42]。在蛋白质结构的研究中,已经表明,仅仅替换一个氨基酸就会导致这些基因产物功能的改变。因此,在*FT*中Tyr85His和在*TFL1*中His88Tyr

的替换导致蛋白质的功能意义发生了相反的变化。*FT*和*TFL1*基因有高度保守的序列,由内含子和四个外显子组成[42]。外显子1-3具有高度保守序列。结果发现,外显子的长度是一个保守的特征,而旁系同源之间没有显著差异。外显子4是最易变的[40,42]。与外显子相比,不同代表的内含子长度差异很大。单子叶植物的*RCN1*基因,内含子相对较短,长度恒定。此外,单子叶植物不同代表的*RCN*基因在内含子长度上比双子叶植物的*TFL1/CEN*基因的内含子更具有多态性[40]。

在研究不同植物中嵌合蛋白的过表达时,发现*FT*和*TFL1*蛋白结构的根本区别在于一小段(128–145个氨基酸残基)的组成,其中含有14个氨基酸残基。本小段形成一个具有可变构造的循环。有人认为,循环中氨基酸的取代可能导致蛋白质的功能发生相反的变化。分析了不同植物中*FT*和*TFL1*的蛋白质直接同源的结构。结果表明,形成循环的小段在*TFL1*-直接同源中迅速进化,而在*FT*-直接同源中几乎保持不变。根据对蛋白质结构的研究结果,结论是,一种氨基酸(*FT*中的Gln140和*TFL1*中的Asp144)的替换导致了蛋白质功能的相反变化。该氨基酸位于循环的开始,看来是一个配体结合区域。Gln140/Asp144直接与功能显著的氨基酸Tyr85/His88结合。因此,*FT*和*TFL1*蛋白中Tyr85–Gln140和His88Asp144对决定蛋白的功能起关键作用[41,42]。

在不同系统组中进行寻找*FT*和*TFL1*基因的直接同源[43]。在粮食作物和豆类作物中,*TFL1*和*FT*基因的直接同源在豌豆(*Pisum sativum*)、大豆(*Glycine max*)和菜豆(*Phaseolus vulgaris*)中研究得最好。

一项全面的研究(确定核苷酸序列编码的一个因素,其影响豌豆生长的类型、表达分析和所选基因的定位)揭示了*TFL1*基因的三个同源—*PsTFL1a*、*PsTFL1b*、*PsTFL1c* [43,44]。*PsTFL1a*和*PsTFL1c*基因分别编码长度分别为

174和173个氨基酸残基的蛋白产物。这些蛋白之间的同源性很高(约70%),而与拟南芥*TFL1*蛋白高度一致(分别为72%和65%)。根据系统发育相似性分析结果,将*TFL1*同源基因分为几个类群。*PsTFL1a*和*PsTFL1c*基因与*TFL1*基因聚在一起,而*PsTFL1b*基因与*CEN*和*SP*基因形成单组。个豌豆基因的表达模式不同。因此,*PsTFL1a*基因在开花期开始之前并没有在茎端检测到表达,而转录本的积累只是在开花期开始之后才在茎端检测到,并一直持续在植株的整个生殖阶段。*PsTFL1b*在营养发育和生殖发育阶段的顶端均有表达。在根和节间组织中检测到基因表达,而没有检测到在花中。*PsTFL1c*基因未发现组织特异性表达模式[44]。在这三个基因中,只有*PsTFL1a*是 *DETERMINE (DET)*的同源基因。*Det*豌豆突变体的表型与*tfli*和*cen*突变体的表型相似。这三种突变植物都有有限生长型[45]。*PsTFL1c*基因与*LATE FLOWERING (LF)*基因相对应,是*DET/PsTFL1a*基因的同源基因。在豌豆中,*LF*基因的蛋白产物可能是营养期的调节因子,延缓了豌豆向开花期植物起始期的过渡。转录积累低水平刺激了花期提前,而较高基因表达的高水平则导致花期延迟。*LF*突变体开始开花较早。豌豆*det lf*双突变体较早转变为开花期以及具有有限生长型,这种表型与*tfli*拟南芥突变体非常相似。

因此,豌豆与拟南芥相比,营养阶段到开花起始阶段的转变控制是由*DET/PsTFL1a*和*LF*两个基因调节的[44]。

在国内研究者的工作中,已经描述了 *DET*和*DEH*两个基因,其突变与豌豆植物茎生长的有限生长型有关[46-51]。在*DET (DETERMINE)*基因突变体中,顶端分生组织完全转变成末端花序。多重杂交结果表明,*DET*基因定位于第7个偶联组,与*R*基因密切相关。*Det r*突变体具有茎有限生长型和表面皱折的种籽[46,50]。在*DEH (DETERMINE HABIT)*基因的突变体中,从第一个生产节点开始,形

成小的托叶。结果,由于光周同化面积的减少,发育不良营养的芽奠定在芽的上部,其在不利条件下死亡[48]。这样,植物的生长就结束了。这种有限生长型方式在国内育种家的研究中被指定为《萨马拉型》[48]。这种类型的突变植株有抗倒伏能力,并有一个顶端排列的豆类。*DEH* 基因可能定位在第三条染色体上,基因结构未知,而关于遗传类型的数据也很矛盾。

值得注意的是,除了花序顶端分生组织外,植物还有次生分生组织,其鉴定与*VEG1*、*GIGAS*和*VEG2*基因复合体的功能有关(见表3)。*VEG1*基因属于*API/SQUA/FUL*基因群,是*AGL79*基因的同源基因[52],其控制次生花序分生组织的鉴定,并在植物向开花期过渡后在次生花序顶区表达。*Veg1* 豌豆的突变株不开花,它们无奠定花器官的基础,向花期的过渡被阻断了[52]。在*veg1*突变体中,在顶端分生组织的侧生分生组织的侧面中出现*DET*基因的表达。*VEG1*基因的表达是通过直接或间接抑制*DET*表达来激活这种侧面分生组织所必需的。

在豌豆中鉴定了*FT* — *FTa*、*FTb*和*FTc* 的三组基因,并确定了花期开始时间对光照长度的复杂调控依赖性[53]。在*FT*基因家族中可能存在转录的相互调控[54]。值得注意的是,*FT* — 同源物的表达不仅在植物的顶端,而且在叶片中也能观察到。在花期转化过程中,植物叶片组织中只有*FTb2*基因表达。在叶片中也观察到*FTa1*和*FTa2*基因的表达,但与*FTb2*的表达相比,它与光照时间长短无关。在叶子中表达的*FTa1*和*FTb2*组两个*FT*基因,在植物发育过程中具有不同的功能。最后,*FTc*基因仅在茎的顶点表达,并且是来自*FT*基因信号的积分器,其表达由在叶子中决定的。豌豆的*GIGAS*基因对应于*FTa1*,是拟南芥*FT*基因的同源基因(见表)。

豌豆*VEG2*基因是一种*FD*转录因子的直接同源[55]。*VEG2*基因产物与*GIGAS/FTa1*

蛋白产物相互作用,形成调节*VEG1*表达的异质二聚体。

在大豆植株中鉴定出两个*TFL1*同源基因:*GmTFL1a*和*GmTFL1b*[56,57]。这些基因编码的蛋白与蛋白产物Ps*TFL1a*有高度同源性(约85%) (见表)。通过对不同植物组织中*GmTFL1a*和*GmTFL1b*转录谱的分析,发现其转录水平存在差异。因此,对于*GmTFL1a*基因在未成熟种子中记录了较高转录水平,而在子叶和植物顶端,该基因的表达明显较低。对于*GmTFL1b*基因则呈现相反的趋势。基于基因表达的定位和分析结果,提出了*GmTFL1b*基因作为*Dt1*候选基因的作用[56]。在分析不同生长类型植物*GmTFL1b*核苷酸序列多态性时,在第四个外显子中发现了4个单核苷酸替换。在大豆驯化过程中,植物从无限生长型向有限生长型的转变与*Dt1*基因四点突变的人工选择有关。*Dt1*基因(=*GmTFL1b*)是*TFL1*的同源基因,定位于19号染色体上[51]。*Dt2*基因定位于18号染色体的远端区域上[57]。中间生长类型与显性突变相关,导致花序顶端中*Dt2*基因表达水平升高[58]。带有*Dt2Dt2*基因型的植物具有半有限生长型,而*dt2dt2*植物则标记为无限生长型。

有限生长型的大豆样品中*Dt1*的表达水平在向开花期转变的过程中显著降低,而在无限生长型的植物中,在生殖阶段开始后,表达水平没有变化[59]。在短日照条件下生长的12日龄植株,其顶芽*Dt1*表达水平在随后的植物发育过程中没有发生变化。在7天后将植物转移到长日照条件下,无限生长型样本的*Dt1*表达水平显著升高,保持在一个相对较高的水平,并在21天后将植株转移到其他光照条件下。*Dt1*的表达由分别编码光敏色素A(*phyA*)同等型*GmPHYA3*和*GmPHYA2*的*E3*和*E4*基因控制[59]。光敏色素的主要作用是评价自然光中红光(R)与远光红灯(HBRL)的比值。当R — HBRL比例不同时,在长日照条件下*E3*和*E4*转录激活起来。

在大豆中,共鉴定出10个*FT*同源基因,并在不同的同源染色体区域被组合成5对[60]。确定了*FT*(*FT2a*(*Ftagen*)和*FT5a*(*Ftcgen*))两个基因,以加强向开花期的转变。表达在短白天时间内被触发,并在天黑后4小时内达到日间型最高水平[60-62]。在长天的条件下,日间型的表达没有观察到的。另外*FTa*两个基因(*FT3a*和*FT3b*)在短日条件下的叶片中也有高水平的表达[60]。只有一个*FTb*(*FT4*)基因阻止了开花期,基因表达在长日条件下被触发,并受*E1*基因调控[63]。*E1*基因属于一个其控制营养阶段的持续时间和对光周期反应的复杂基因。

现代分子遗传学方法已经能够识别菜豆的拟南芥*TFL1*基因——*PvTFL1x*、*PvTFL1y*和*PvTFL1z*的3个同源基因。通过各种方法,在决定生长类型中证明了*PvTFL1y*基因的作用[64-66](见表)。*PvTFL1y*基因的蛋白产物由173个氨基酸残基组成,与拟南芥*TFL1*蛋白具有75%的同源性。该基因由内含子和四个外显子组成。在第四个外显子的有限生长型的样本中发现了一个包含4100个碱基对的反转录转座子。在另一个样本中,在第二个外显子末端可疑的剪接位点发现了T453A的单核苷酸替换物[66]。在研究不同地理起源(中美洲和安第斯)的样本时,发现了*PvTFL1y*基因的各种突变[65]。因此,单核苷酸取代,以及插入和删除被发现。需要注意的是,第四个外显子中4171个碱基对的插入。

目前对豇豆属的品种开花期起始控制的分子机制研究较少。目前,绿豆(*Vigna radiata* var. *radiata* VC1973A) [67]和赤豆(*Vigna angularis* Shumari 品种[68]这两个的基因组测序研究已经完成了。首次提出了豇豆属的基因组数据库 Vigna Genome Server (“VigGS”, <http://viggs.dna.affrc.go.jp>),并对该属其他物种的基因组测序研究仍在继续。豇豆是在其系统位置上最接近于*Phaseolus*属的。2014年,*TFL1*同源基因首次

在*Vigna unguiculata*标本中得到了识别 [69]。*VuTFL1*基因的1291个PN核苷酸序列与菜豆*PvTFL1y*基因序列高度同源(90%),大豆*Dtl*基因序列为82%。在*VuTFL1*基因突变体中,第四个外显子中确定了一个单核苷酸置换,导致氨基酸脯氨酸被组氨酸取代。这种替代导致了蛋白质功能的改变。

大多数对农业有价值的性状都是多基因遗传的。目前,各项研究正在以基因座的定位积极开展,其负责重要的育种特性。一组科学家在*V. unguiculata*物种中进行了这中基因座的定位[70]。QTL分析(源于英文—Quantitative Trait Loci)对一些重要的数量性状(种子重量、种子发芽率、开花期前天数等),以及4个定性特征(植物生长类型、豆类裂化和颜色、根系结构)进行了QTL分析。控制生长类型的QTL被定位到SSR7079和SSR7068标记之间的LG1偶联组。该基因座的位置与控制种子重量的七个QTL之一的位置一致。

为了使植物花序正确分化,负责维持顶端分生组织活动的基因以及负责形成花分生组织的基因的正常功能是必要的。花分生组织的同源基因*LFY*、*API*和*TFL1*被认为是开花期起始的主要基因。*LFY*和*API*基因的表达被*TFL1*蛋白抑制的,其阻断了FD转录激活因子的表达。在这方面,顶端分生组织的细胞继续激增,在具有无限生长型的茎生长的植物中,这个过程在整个生命周期中都是持续的。

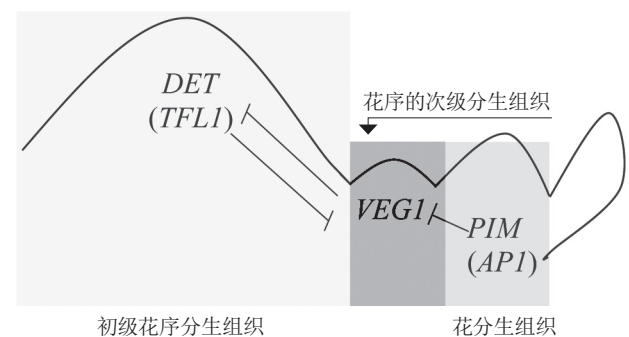


图3 豌豆花分生组织鉴定的遗传控制模型[33]

参与豆类作物花发育和生长类型的主要调控基因同源物

拟南芥基因的名称	品种	豆类基因的名称	突变体	突变植物的表型	NCBI数据库中的识别号	文学参考	
LEAFY (LFY)	<i>Lotus japonicus</i> L.	<i>LjLFY</i>	<i>proliferating floral meristem (pfm)</i>	复杂叶子发育过程中的缺陷,成熟的植物产生简单的叶子。形成类似于花序的结构。花的形态异常,无花瓣和雄蕊。这些花是不育的	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>	—	花的形态异常。首次花中,萼片被叶(苞片)替换,完全没有花瓣。此外,标记了有外部苞片、花瓣和中心雄蕊簇组成的花。在变形萼片的腋中被奠定了有形态变化额外的花	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>	茎无限生长型转变为有限生长型的,植物早开花	AB511820, AB511821	[56]	
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>PvTFL1y (FIN)</i>	<i>fin</i>		JN418219-418266	[30, 65]	
	<i>P. sativum</i>	<i>PsTFL1a</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>	植物繁殖期短,豆类相继成熟。形成了少量的花序和退化的托叶。在一些俄罗斯品种(如Orlovchanin 2 Batrak Flagman 5等)中观察到这种突变。		其主要结构尚不清楚	[47-49, 51]
	<i>G. max</i>	<i>Dt2</i>	<i>dt2</i>	半有限生长型的茎生长型	KF908014	[58]	
	<i>P. sativum</i>	<i>VEG1</i>	<i>vegetative 1 (veg1)</i>	植物不开花,无出现花器官的奠定	JN974184	[52]	
FT	<i>G. max</i>	<i>GmFT1a</i>	—	—	AB550124	[60]	
	<i>P. sativum</i>	<i>GIGAS</i>	<i>gigas</i>	植物不开花	HQ538822	[53]	
FD	<i>P. sativum</i>	<i>VEG2</i>	<i>vegetative 2 (veg2)</i>	植物开花有延迟	KP739949	[55]	

结论

识别和分析与茎生长类型有关的基因是成功选择现代品种的必要条件。茎的生长类型是一个有生产价值的特征,与植物的生长长度、开花时间、产量、抗倒伏能力以及机械化栽培的适宜性有关。在许多品种中,在白天时间短和在不利生长条件下很难区分生长的类型。在这方面,新分子标记的发展,其诊断这一选择性的性状将有助于确定类型的茎生长在早期阶段。鉴定与植物育种及其向开花期过渡有关的分子机制,将使能够通过以标记为导向的选择更有效和更迅速地创造新品种。

本文是在国家VIR任务的框架内编写的,根据研究主题的专题计划№ 048120190001《在栽培植物及其野生亲缘的基因库中基因组和后基因组技术为新的遗传标记有选择性的重要属性识别以及具有经济价值的基因的新等位变异》。

REFERENCES

- 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>.
- FAO Departments and Offices. FAO; 2019 [cited 2019 July 7]. Available from: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC>.
- Hammer K. Das Domestikation syndrom. *Die Kulturpflanze*. 1984;32(1):11-34. <https://doi.org/10.1007/bf02098682>.
- 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>.
- 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>.
- 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>.
- Harlan JR. Crops and Man. 2nd ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Madison; 1992. 284 p. <https://doi.org/10.1017/s0889189300004938>.
- 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.)]
- De Candolle A. Origin of cultivated plants. London: K. Paul, Trench; 1884. 468 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.13795>.
- 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.
- 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.
- 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.
- Павлова А.М. Вигна. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 80. — Л.: ВИР, 1972. — 29 с. [Pavlova AM. Vigna. Katalog mirovoy kollektzii VIR. Issue 80. Leningrad: VIR; 1972. 29 p. (In Russ.)]
- 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>.
- 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).
- Singh SP. A key for identification of different growth habits of *Phaseolus vulgaris* L. *Annu Rep Bean Improv Coop*. 1982;25:92-94.
- Буданова В., Лагутина Л., Корнейчук В., и др. Международная 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.)]
- 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.
- 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. Ge-

- netika 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 steblya” 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., Зеленов А.Н., и др. Биология и селекция детерминантных форм гороха. — Орел: Картуш, 2006. — 120 с. [Kondykov IV, Zotikov VI, Zelenov AN, et al. *Biologiya i selektsiya determinantnykh form gorokha*. Orel: 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/rat-pov50-4191>.
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.1365-3113x.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>.

✉ 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.vishnyakova.vir@gmail.com.