

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen83879>

Обзорная статья



# Молекулярно-генетические механизмы, лежащие в основе продвижения ареала возделывания сои к северу

Я.В. Федорина<sup>1</sup>, Е.К. Хлесткина<sup>2</sup>, И.В. Сеферова<sup>2</sup>, М.А. Вишнякова<sup>2</sup><sup>1</sup> Научно-технологический университет «Сириус», Сочи, Россия;<sup>2</sup> Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Сою [*Glycine max* (L.) Merr.] производят в 93 странах мира на 120,5 млн га. Возделывание этой культуры осуществляют между 56° с. ш. (Российская Федерация) и 35–37° ю. ш. (Аргентина). В генофонде сои большое разнообразие генотипов разных групп спелости, каждой из которых необходимы определенные тепло- и влагообеспеченность, а также продолжительность светового дня. Площадь выращивания конкретных сортов, как правило, ограничена узким широтным интервалом. Актуальная проблема современности — создание скороспелых сортов, позволяющих расширять производственные посевы к северу. К настоящему времени у сои определено 12 главных локусов (*E1–E11* и *J*), контролирующих сроки цветения и реакцию на фотопериод. От аллельных комбинаций и взаимодействия этих локусов зависят сроки созревания и, в конечном счете, адаптация культуры к разным широтам. Эти локусы картированы, и для части из них идентифицированы гены, охарактеризовано их аллельное разнообразие, описаны механизмы их функционирования и взаимодействия. В данном обзоре изложены современные представления о структуре и характере взаимодействия молекулярно-генетических детерминант скороспелости сои, регулирующих сроки ее цветения и созревания при разном фотопериоде и их влияние на другие признаки, включая характер роста и продуктивность. В итоге сформировано представление об оптимальном для северных широт генотипе, с сочетанием аллелей, обеспечивающих самое раннее цветение и созревание в сравнительно северных областях с длинным световым днем.

**Ключевые слова:** соя; *Glycine max*; скороспелость; локусы; фотопериод; аллельные комбинации; северные широты.

## Как цитировать:

Федорина Я.В., Хлесткина Е.К., Сеферова И.В., Вишнякова М.А. Молекулярно-генетические механизмы, лежащие в основе продвижения ареала возделывания сои к северу // Экологическая генетика. 2022. Т. 20. № 1. С. 13–30. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen83879>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen83879>

Review Article

# Genetic mechanisms underlying the expansion of soybean *Glycine max* (L.) Merr. cultivation to the north

Jaroslava V. Fedorina<sup>1</sup>, Elena K. Khlestkina<sup>2</sup>, Irina V. Seferova<sup>2</sup>, Margarita A. Vishnyakova<sup>2</sup><sup>1</sup> Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia;<sup>2</sup> N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint Petersburg, Russia

Soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] is produced in 93 countries of the world on 120.5 million hectares. The production area of the crop is located between 56°N. (Russian Federation) and 35–37°S (Argentina). In the gene pool of the crop, there is a wide variety of genotypes of different maturity groups, which every has a relatively narrow latitudinal adaptability, which depends on heat and moisture supply and the duration of photoperiod. An urgent problem of our time is the creation of early matured varieties which allow to expand soybean cultivation to the north. In soybean 12 major loci (*E1–E11* and *J*) have been identified, which control the flowering initiation and the response to the photoperiod. The time of maturation, photothermal response and, ultimately, the adaptation of the crop to different latitudes also depend on various allelic combinations and the interaction of these loci. All these loci have been mapped, and for some of them genes have been identified, their allelic diversity has been characterized and the mechanisms of their functioning and interaction have been described. But the molecular-genetic nature of the early maturity of soybean has not yet been revealed in detail. This review presents the current understanding of the structure and nature of the interaction of molecular genetic determinants of early maturity of soybean, which regulate the timing of its flowering and maturation at different photoperiods and their influence on other plant traits, including the type of growth and productivity. As a result, an idea of the optimal genotype for northern latitudes was proposed, with a combination of alleles providing the earliest flowering and maturation in relatively northern regions with a long day.

**Keywords:** soybean; *Glycine max*; early maturity; loci; photoperiod; allelic combinations; northern latitudes.

## To cite this article:

Fedorina JV, Khlestkina EK, Seferova IV, Vishnyakova MA. Genetic mechanisms underlying the expansion of soybean *Glycine max* (L.) Merr. cultivation to the north. *Ecological genetics*. 2022;20(1):13–30. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen83879>

Received: 20.01.2022

Accepted: 04.02.2022

Published: 29.03.2022

## ВВЕДЕНИЕ

Сою [*Glycine max* (L.) Merr.] выращивают в обширном диапазоне географических широт в обоих полушариях земного шара в 93 странах на площади более 120,5 млн га [1]. Ее современной северной границей можно считать 56-ю параллель северной широты в Российской Федерации, а южной — 35–37° ю. ш. в Аргентине. Центр происхождения культуры — южная зона умеренного климатического пояса Северо-Восточного Китая [2]. История сои — это расселение культуры к северу и к югу от центра происхождения и адаптация вида к условиям различной длины дня, различных режимов увлажнения и температуры, других агроклиматических параметров. Главные лимитирующие факторы производства сои на разных широтах — тепло-, влагообеспеченность и продолжительность светового дня [3–5]. Продвижение сои к северу определяется созданием скороспелых сортов, что затрудняется тем, что соя — короткодневное растение с явно выраженной фотопериодической чувствительностью (ФПЧ). При удлинении светового дня начало цветения задерживается, а наиболее чувствительные к фотопериоду сорта остаются на вегетативной стадии. При этом усиливается рост вегетативной массы. Однако существуют формы со слабой или почти нейтральной ФПЧ [6]. Поэтому при поиске сортов сои для продвижения ее ареала возделывания к северу необходимо идентифицировать генетические детерминанты ее чувствительности/нечувствительности к фотопериоду.

Противоположная осеверению задача в мировом растениеводстве — продвижение сои в тропические широты, где большинство сортов резко сокращают продолжительность периода до цветения, рост и семенную продуктивность. Ключевую роль для продвижения сои в эти регионы сыграло придание сортам признака длинного ювенильного периода (LJ) в конце 1970-х годов [7, 8].

*Цель данной работы* — провести обзор генетических механизмов, определяющих скороспелость сои и позволяющих расширить ареал ее производства к северу.

### 1. Разнообразие генофонда сои по срокам созревания и реакции на фотопериод

По используемому в ВИРе Международному классификатору СЭВ рода *Glycine* Willd. у сортов сои проходит от 80 до 150 и более дней от всходов до созревания [9]. По классификации, созданной в США, различают 13 групп спелости, что соответствует широтному производству различных сортов. Изначально в США, основываясь на имеющемся генофонде, различали 7 групп спелости (MG — maturity group) — MG I–VII. По мере создания скороспелых сортов для продвижения на север страны и в Канаду были добавлены еще три: MG 0, MG 00, MG 000. Для продвижения в более низкие южные широты группы спелости увеличили так же на три ранга — MG VIII–X. В коллекции США к различным группам спелости отнесено

следующее число образцов: 000 — 147, 00 — 536, 0 — 1176, I — 1745, II — 2071, III — 1985, IV — 4108, V — 2721, VI — 1551, VII — 944, VIII — 913, IX — 0, X — 1 [10].

Выявление образцов более раннеспелых, чем MG 000, в генофонде североазиатских сортов и сортов из Амурской области России привело к предложению еще одного ранга скороспелости — MG 0000. Такие генотипы исследователи назвали сортами холодных регионов высоких широт (HCR — high-latitude cold regions) [11].

Следует отметить, что американскую и российскую классификации соотнести не просто, поскольку, как сказано выше, конкретные сорта имеют ограниченный широтный диапазон, что связано как с фотопериодом, так и суммой активных температур в конкретном широтном поясе. Это сопоставление затруднительно уже потому, что соевый пояс в США располагается в диапазоне широт 27–49° с. ш., то есть его северная граница находится на широте Волгограда. Следовательно, северные пределы соевосеяния в США, Китае и РФ разные.

В генофонде сои существует большое разнообразие по отношению к длине дня. В Международном классификаторе различают 5 групп ФПЧ: от очень высокой до очень низкой [9]. В коллекции сои ВИР насчитывается 7 тыс. образцов культурной сои. По результатам оценки коллекции в условиях Краснодарского края как скороспелые (созревающие за период до 110 дней) были охарактеризованы 2,5 тыс. образцов. Из них в полевом опыте в Ленинградской области было изучено более 2000 образцов из 43 стран мира, и только 400 образцов (из 33 стран) оказались способны сформировать в этих условиях всхожие семена, что указывает на их слабую ФПЧ и не высокие требования к теплу [6].

В фотопериодическом опыте, выполненном в Ленинградской области, коэффициент ФПЧ, оцениваемый как отношение продолжительности периода от всходов до цветения на естественном длинном дне (ДД), достигающем 18 ч 46 мин, и на 12-часовом коротком дне (КД) варьировал от 1,0 до 2,4. Из 94 изученных образцов наименьшую ФПЧ (от 1,0 до 1,15) имели 35 образцов, в том числе сорт Светлая, созданный в Рязанской области, и выделенные в Ленинградской области в результате многократных отборов экспериментальные образцы ПЭП 17, ПЭП 18 [12].

### 2. Гены, определяющие скороспелость сои

К настоящему времени большинство исследователей выделяют 12 локусов, контролирующих время цветения и созревания у сои — *E1–E11* и *J*. Из них *E1*, *E2* и *E3* были описаны в 70-х годах XX в [13, 14], *E4* и *E5* — в 80-х [15, 16], *E6* и *J* — в 90-х [17, 18]. В начале двухтысячных был описан ген *E7* [19], с 2010 по 2017 г. — гены *E8*, *E9* и *E10* [20–24], а в 2019 г. — *E11* [25]. Положение этих локусов на хромосомах картировано [26]. Для локусов *E1–E4*, *E9*, *E10* идентифицированы гены и охарактеризовано их аллельное разнообразие, описаны механизмы их функционирования и взаимодействия [24, 27, 28].

В 2010 г. был секвенирован геном сои (*G. max*) американского сорта Williams 82. Он состоит из 20 хромосом ( $2n = 40$ ). Размер генома составляет 1115 Мб [29]. Из 1,1 млрд пар оснований ДНК сои описаны и аннотированы 85 %. Выяснено, что 78 % генов расположены в дистальных районах хромосом, что составляет менее половины всего генома, но отвечает почти за всю генетическую рекомбинацию. Секвенирование выявило, что соя палеополиплоид. В процессе эволюции геном гипотетического предка сои претерпел две полногеномные дупликации — 59 и 13 млн лет назад, в результате чего почти 75 % генов вида присутствуют в геноме в нескольких экземплярах. Гомологичные блоки, в среднем содержащие 75 генов (от 8 до 1377), наблюдаются в двух-трех хромосомах. Два события дупликации генома сопровождалось диверсификацией и потерей некоторых генов, а также многочисленными перестройками хромосом, поэтому в настоящее время геном сои организован, как у диплоидных организмов [30]. Показано, что геномы дикой (*G. soja* Sieb. et Zucc.) и культурной сои отличаются не более чем на 0,31 %, и дикая соя так же палеополиплоид [31]. Большинство из идентифицированных генов культурной сои имеют гомеологичные копии, образовавшиеся при полиплоидизации предка сои [30]. Дупликация и дальнейшая диверсификация дублированных копий в настоящее время рассматриваются как основа гибкости и разнообразия реакций, определяющих сроки начала цветения в различных условиях среды.

В дополнение к основным генам выявлено множество *QTL* (от англ. *Quantitative Trait Loci* — локусы количественных признаков), контролирующих время цветения и созревания. В 1990-х годах появились данные о связи определенных *QTL* со сроками созревания сои [32, 33], при этом некоторые *QTL* имели плейотропное влияние не только на даты цветения и созревания, но и на ряд морфологических признаков [34]. Затем в первом десятилетии XXI в. было показано, что среди *QTL*, влияющих на сроки цветения и созревания, могут быть выделены основные и менее значимые, вносящие модифицирующий эффект [35], а также продолжался анализ плейотропного действия выявленных *QTL* [36–38]. Выявлялась привязка *QTL* к участкам хромосом [39, 40] и зависимость от одних и тех же *QTL* одновременно очень разных признаков (например, сроков созревания и проявления пигментации на семенах или сроков цветения и клейстогамного опыления в бутонах) [41, 42]. Дальнейшие исследования показали возможность сопоставления генов фотопериодической чувствительности и *QTL*, определяющих сроки цветения и созревания [43–45]. Было показано, что схожий контроль сроков цветения у сортов различного происхождения могут осуществлять разные *QTL* [46]. Продолжалось сопоставление *QTL* и известных генов фотопериодической чувствительности [46–49]. Показано, что главный *QTL*, определяющий задержку цветения у дикой сои, оказывает схожее воздействие на культурную сою

(при межвидовом скрещивании) [50]. Для гена, удлиняющего ювенильную стадию, так же выявлены соответствующие *QTL* [51].

Набор генов, контролирующих время цветения, эволюционно консервативен. На модельных растениях (арабидопсис и рис) достигнуты большие успехи в понимании механизмов, контролирующих цветение в ответ на сезонные изменения продолжительности дня и температуры [52–54]. Для арабидопсиса создана база данных, включающая более 300 генов, регулирующих время цветения [55]. В геномной последовательности сои по гомологии с данными генами арабидопсиса выявлено 844 гена, найдены гены-кандидаты для некоторых локусов, контролирующих цветение сои [26, 56, 57]. На основе анализа нуклеотидного полиморфизма были разработаны аллель-специфичные маркеры для определения генотипов *E1–E4* [58–62] и аналогично для *E7* [63], *E8* [64], *E9* [22], *E10* [24, 65] и *J* [66, 67] (рис. 1).

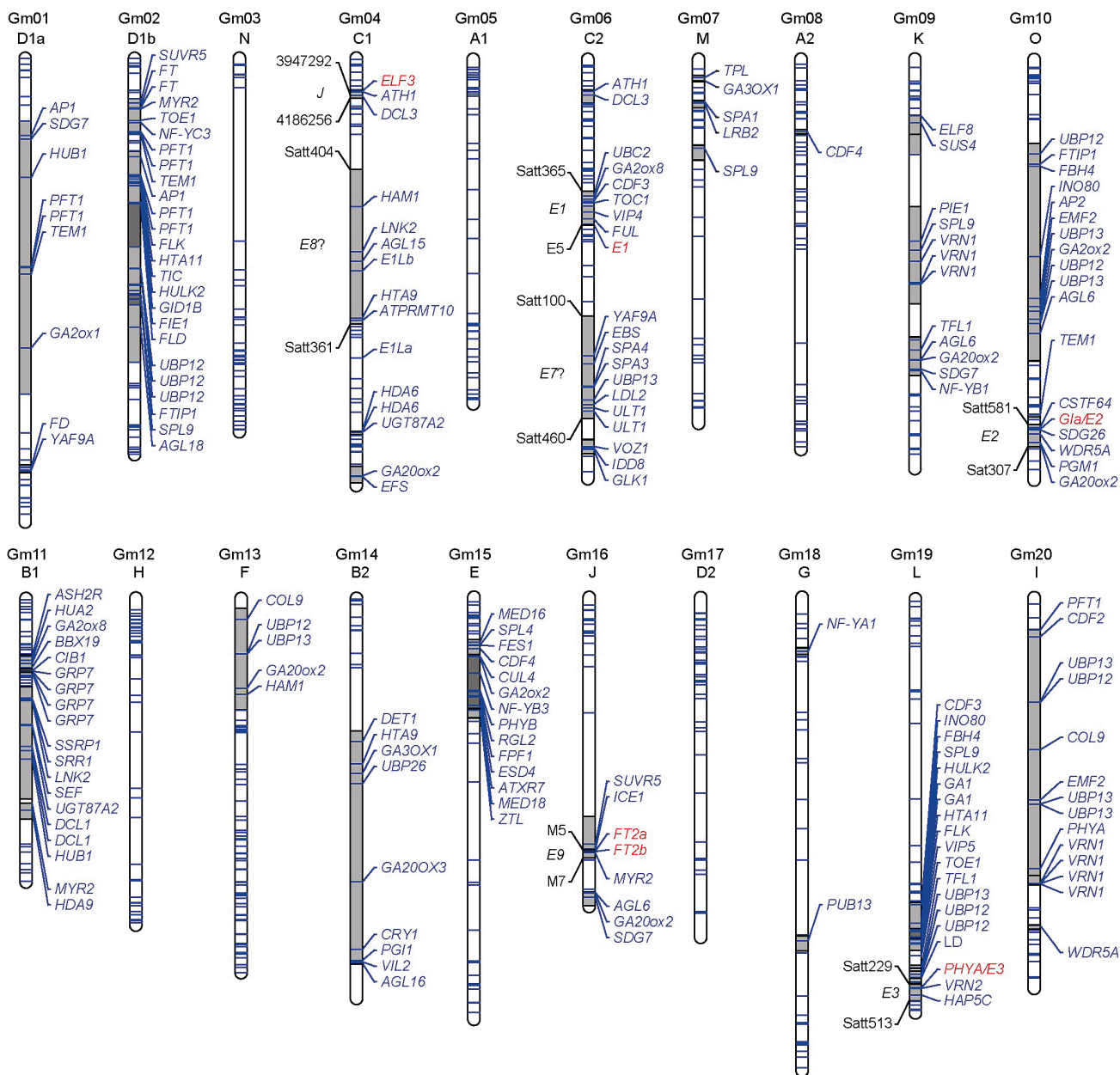
Указанные гены и *QTL* оказывают различное влияние на цветение сои и играют разную роль в фотопериодической реакции [68, 69]. Кроме того, взаимодействуя друг с другом и со средой, они оказывают сильное влияние не только на время цветения и созревания, но и на морфологию растений, их продуктивность и толерантность к стрессорам. Период вегетации, то есть общее время развития растения, делится на вегетативную и репродуктивную стадии, при этом их соотношение отражает факт соответствия развития сои температуре и фотопериоду [70, 71], определяя ее адаптацию к месту возделывания. Это предполагает очень тонкую настройку генетического аппарата сои. Для максимально точного соответствия длительности отдельных стадий и всего периода вегетации к местному климату необходимо использовать генетическую изменчивость, имеющуюся в генофонде.

В 2010 г. был создан атлас транскриптома сои [72]. Были секвенированы кДНК 57 352 генов из 14 различных тканей сои. Выявлены тканеспецифичные различия в уровне экспрессии разных генов. Атлас экспрессии генов сои используется в сравнительных исследованиях с модельными объектами *Medicago truncatula* Gaertn., *Lotus japonicus* (Regel) K. Larsen, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. [73].

### 3. Молекулярно-генетические механизмы, детерминирующие время цветения и созревания сои

Доминантные аллели в локусах *E1–E4*, *E7*, *E8*, *E10* задерживают время цветения и созревания, а доминантные аллели в локусах *E6*, *E9*, *E11* и *J*, наоборот, способствуют раннему цветению.

**Ген *E1*.** Среди выявленных генов *E1* оказывает самое выраженное воздействие на инициацию цветения [28, 68, 74]. Он кодирует бобово-специфичный транскрипционный фактор, содержащий В3-домен, который выполняет роль репрессора цветения. Для локуса *E1*



**Рис. 1.** Распределение генов-кандидатов, определяющих начало цветения и связанных с ними *QTL*, в геноме сои. Столбцы представляют хромосомы сои. Серым цветом обозначены области, содержащие *QTL*, а более темные участки показывают перекрытия между различными *QTL*. Локусы *E1*, *E2*, *E3*, *E7*, *E8*, *E9* и *J* показаны с левой стороны хромосом, а соответствующие молекулярные маркеры обозначены черным. Знаки вопроса рядом с локусами указывают на то, что соответствующие гены этих *QTL* остаются неизвестными. Синие линии на хромосомах указывают на положение соевых ортологов генов цветения у арабидопсиса. Ортологи, расположенные в *QTL*, помечены как символы гена *Arabidopsis* синим цветом, а красные буквы обозначают охарактеризованные гены, соответствующие *QTL* (по: Zhang и соавт., 2017 [26])

было идентифицировано 6 аллелей *e1-as*, *e1-fs*, *e1-n1*, *e1-re*, *e1-p* [27, 28], две из которых — нефункциональные аллели *e1-nl*, *e1-fs* — ассоциированы с ранним цветением в условиях ДД [27, 75]. Влияние аллелей *e1-re*, *e1-p* на цветение не определено [28]. Нефункциональные аллели *E1* интенсивно отбирались в сравнительно северных широтах Азии: в Северном и Северо-Восточном Китае, а также на севере США [27, 76].

В исследовании Z. Xia и соавт. [27] образцы с аллелью *e1-as* проявляли средний срок цветения — средний фенотип между активной аллелью *E1* и неактивными аллелями *e1*.

Таким образом *e1-as* была определена, как частично сохраняющая функцию активной аллели *E1*. Частично функциональная аллель *e1-as* встречается всегда в раннеспелых и среднеспелых сортах (MG000–MGIV), в том числе в сортах, адаптированных к северным широтам [77].

В геноме сои найдены 2 гомолога *E1* — *E1-La* и *E1-Lb*, располагающихся в прицентромержной области хромосомы 4, которая гомологична области хромосомы 6, где локализован *E1*. Гены *E1-L* ингибируют цветение, подавляя экспрессию генов *FT* (*Flowering locus T*), но влияние *E1-L* слабее, чем у *E1* [78]. Нефункциональная аллель *e1-lb*,

несущая однонуклеотидную делецию в кодирующей части, определяет нечувствительность к фотопериоду независимо от гена *E1* и выявлена среди сортов Дальнего Востока России, слабо чувствительных к фотопериоду [79]. Экспрессия *E1*, *E1La* и *E1Lb* активируется в условиях ДД и сильно подавляется в условиях КД, причем ингибирование зависит от продолжительности темновой фазы при КД, а ее прерывание приводит к реактивации генов и, как следствие, позднему цветению [27, 78, 80].

У арабидопсиса и риса гомологи гена *E1* идентифицированы не были [27]. Однако у *M. truncatula* был найден гомолог *E1* (*MtEL1*), который также ингибирует цветение, а у *Phaseolus vulgaris* L. установлен гомолог (*PvE1L*), не оказывающий влияния на цветение [81].

**Ген *E2*.** Локус *E2* — ингибитор цветения, при ДД обуславливает позднее цветение. Рецессивная аллель *e2-ns* имеет нонсенс-мутацию, приводящую к появлению преждевременного стоп-кодона. Локус *E2* — второй по значимости в регулировании фотопериодической чувствительности цветения, ортолог гена *GIGANTEA* арабидопсиса (*GmGla*) [60].

У сои выявлено всего 3 ортолога *GIGANTEA* (*GmGla*, *GmGlb* и *GmGlc*), их функции различаются, при этом *GmGla* (*E2*) вовлечен в регуляцию циркадного ритма и процессов цветения [60, 82]. У сортов с генотипом *e2e2* наблюдалась ответная реакция на световое воздействие, что свидетельствовало о компенсаторной функции ортологов, либо о том, что *E2* не вовлечен в светочувствительный контроль фотопериодизма [78]. В популяционно-генетических исследованиях в Китае было выявлено 3 гаплотипа *E2* (нефункциональный *H1* и функциональные *H2*, *H3*) как среди селекционных сортов *G. max* (*GmGla*), так и диких образцов сои *G. soja* (*GsGla*), из них *H1*, несущий стоп-кодон в 10-м экзоне, наиболее распространен в Китае и наиболее эффективен для раннего цветения и, возможно, способствовал распространению domesticiрованной сои [82].

**Гены *E3* и *E4*** кодируют изоформы фитохрома А — *GmPhyA3* и *GmPhyA2* — и контролируют цветение при высоком и низком соотношении красного света к дальнему красному (R/FR) соответственно. Высокое значение R/FR наблюдается днем при хорошем освещении, а низкое — в сумерках, на закате, на восходе и при затенении. Высокое значение R/FR в условиях ДД увеличивает эффекты аллелей *E3*, низкое R/FR активирует *E4* [19, 58, 59, 83]. Непункциональные аллели локусов *E3* и *E4* возникли недавно и независимо в разных сортах сои Восточной Азии [61, 84].

У сои известно еще 2 гена семейства *PHYA* — *GmPHYA4* — гомолог *E3* и *GmPHYA1* — гомолог *E4*, функции которых требуют изучения [26, 58, 59, 85]. Было выявлено, что неактивные аллели *GmphyA1* тоже контролируют нечувствительность к фотопериоду в условиях ДД [58, 86].

Доминантные аллели *E3* и *E4* активируют экспрессию *E1* и определяют позднее цветение в условиях как КД, так и ДД. Рецессивные аллели *e3*, *e4* контролируют нечувствительность к ДД и приводят к повышению экспрессии генов *FT*, что способствует цветению при ДД [58, 59, 78].

**Локус *E5*** замедляет цветение и созревание на ДД [16]. На основе QTL-анализа было определено расположение *E5* сходное с *E2*. При картировании локуса *E5* популяция  $F_2$  не расщеплялась ожидаемым образом, что позволило усомниться в существовании гена *E5* и предположить, что это лишь аллель *E2* [87].

**Локусы *E6* и *J*** картированы в хромосоме 4 и тесно сцеплены [66, 67, 88], генотип с доминантными аллелями *E6E6* определяет раннее цветение и созревание. Механизмы функционирования *E6* мало изучены, ген-кандидат пока не выявлен. Локус *E6* подавляет экспрессию локуса *E1*, причем активную аллель *E1* подавляет сильнее, чем аллель *e1-as*. В свою очередь функционирование *E6* зависит от активной аллели *E1* (то есть доминантная аллель *E1* оказывает эпистатический эффект на *E6*). В генотипах с аллелями *e1-ts/e1-fs* локус *E6* теряет контроль над цветением [22, 88].

**Локус *J*** — ортолог гена арабидопсиса *Early Flowering 3* (*ELF3*) [66, 89]. *ELF3* это высоко консервативный растительный ядерный белок, который играет важную роль в поддержании циркадных ритмов и контроле времени цветения у разных видов: и модельного арабидопсиса, и различных сельскохозяйственных культур. У ДД-растений (например, арабидопсиса) ген *ELF3* выполняет функцию задержки цветения путем косвенного подавления экспрессии ключевого активатора цветения и его основной мишени *FT* [90]. У КД-растений *ELF3* индуцирует цветение, подавляя экспрессию ключевых *FT*-репрессоров (у сои прежде всего *E1*). Активная аллель *J* контролирует раннее цветение сои. Неактивная аллель *j* отвечает за признак длинной ювенильной стадии (LJ) — позднее цветение и высокую продуктивность в условиях КД. *J* имеет 6 нефункциональных аллелей *j1–6* и 2 слабые аллели *j7–8*. Белок *ELF3* связывается с промотором гена *E1* и подавляет транскрипцию *E1*, что ослабляет репрессию геном *E1* двух важных генов *FT* (*GmFT2a*, *GmFT5a*) и способствует раннему цветению в условиях КД. Когда аллель *J* ослаблена, *E1* выходит из-под репрессирующего действия и подавляет экспрессию *FT*, в результате вегетативная фаза удлиняется. *J* функционирует в каскаде генов после *E3* и *E4*. При КД фитохромные белки *PHYA* (*E3*, *E4*) подавляют экспрессию *J* [66].

***E7*** — локус позднего цветения и созревания, однако этот локус оказывает наименьшее воздействие на задержку цветения. Был идентифицирован в условиях ДД. При ДД линии *E7E7* характеризовались поздним цветением. *E7* картирован в хромосоме 6, на расстоянии 6,2 сМ от локуса *E1* [19, 26]. Маркерами для локуса *E7* являются *Satt100*, *Satt319* и *Satt460* [63]. В этой области

располагаются 8 гомологов генов цветения, включая два гомолога *SPA1* — ключевого регулятора пути передачи сигнала PHYA — *Glyma06G241900* и *Glyma06G242100*. Предположительно, эти два гомолога могут быть кандидатами на роль гена *E7* [26].

**E8** — локус имеет функцию подавления цветения. Сорта с генотипом *E8E8*, позднеспелые, сорта с неактивными аллелями *e8e8* отличаются ранним созреванием. *E8* картирован в прицентромержной области хромосомы 4 [26, 65]. В этой области располагаются 6 генов цветения, включая гомолог гена *E1* (*E1Lb*), подходящих на роль кандидатов для *E8*, а также QTL-продолжительности репродуктивного периода (QTL-3-4, QTL-2-2), на проявление которых может влиять ген *E8* [20, 78].

*E8* может быть также связан и с проявлением локуса *qRP-c-1*, который был обнаружен в небольшой области 1,8 сМ в группе сцепления C1 между маркерами *Sat\_404* и *Satt136*. Ближайший маркер к обоим локусам — *Sat\_085* [20, 38], который, в свою очередь, тесно связан с геном *GmCRY1a*, участвующим в процессе регуляции начала цветения сои [91, 92]. *GmCRY1a* контролирует выработку криптохромов, которые предположительно опосредуют регулируемое светом развитие и рост растений [93]. Следовательно, *qRP-c-1*, скорее всего, связан с *GmCRY1a* и играет важную роль в развитии сои в течение репродуктивного периода [45].

**Локус E9** обуславливает раннее цветение и созревание. Был картирован в хромосоме 16 и определен как ортолог гена арабидопсиса *FT* (*GmFT2a*). У арабидопсиса *FT* — ключевой активатор цветения. У сои выявлено 12 гомологов *FT* [94, 95]. Из них 6 генов в эксперименте проявили способность активировать цветение у *ft*-мутанта арабидопсиса. Их профили экспрессии различаются в зависимости от ткани и стадии роста, что указывает на их субфункционализацию при цветении сои. Из этих 6 гомологов были изучены два: *FT2a* и *FT5a*, так как их экспрессия связана с изменениями фотопериода. *GmFT5a* способствует раннему цветению при ДД, тогда как *GmFT2a* — при КД [94–96]. *GmFT2a* и *GmFT5a* были секвенированы, проведен анализ их экспрессии. Разные уровни совместной экспрессии *FT2a* и *FT5a* напрямую регулируют естественную вариацию времени цветения сои [96]. В *GmFT2a* всего обнаружено 17 полиморфных сайтов (10 SNPs, 2 инсерции, 5 SSRs). У раннеспелых сортов выявлено 3 аллели: *FT2a-TO*, *FT2a-HA*, *FT2a-HY*. Аллель *FT2a-TO* имеет делецию длиной 10 пн в промоторе 5'-UTR и SNP, которые не влияют на экспрессию. В первом интроне выявлена инсерция ретротранспозона SORE-1, которая ослабляет экспрессию гена, и цветение задерживается [22]. CRISPR-индуцированные мутанты по гену *GmFT2a* отличаются задержкой цветения как в условиях ДД, так и КД [97]. Для *GmFT5a* было выявлено 13 гаплотипов, для *GmFT2a* — 7 гаплотипов, из них *GmFT5a-Hap2* / *GmFT2a-Hap2* характеризуется самым ранним цветением [96].

Цветение, индуцированное белками FT, может начинаться независимо от количества транскриптов *GmFT2a*, *GmFT5a*. Гены *GmFT2a*, *GmFT5a* по-разному влияют на фотопериод. Экспрессия *GmFT2a* строго регулируется фотопериодическими изменениями и активируется сразу за установлением КД. У *GmFT5a* ответ на изменения фотопериода постепенный: экспрессия вначале сохраняется на низком уровне даже в условиях ДД и активируется позднее в процессе развития [21, 94].

*GmFT2a*, *GmFT5a* у сои были определены основными мишенями сигнала в контроле цветения. Их продукты имеют флориген-подобные функции, то есть ускоряют начало цветения. Белки *GmFT2a* и *GmFT5a* взаимодействуют с фактором транскрипции bZIP *GmFDL19*, который способен связываться с цис-элементом ACGT промотора *GmAP1*. Далее комплекс FT/FD запускает трансформацию вегетативной меристемы во флоральную, активирует экспрессию гомологов генов формирования цветка *APETALA1* (*GmAP1*) и *LEAFY* (*GmLFY*) и *GmSOC1*, запускающих цветение. Гомолог у сои — *AP1*, *GmAP1*, экспрессируется в цветке, особенно в чашелистиках и лепестках. Предполагаемая модель цветения FT/FD-AP1 консервативна, и *GmFDL19* может действовать как ключевой компонент в фотопериод-регулируемом пути цветения, контролируемым *GmFT2a* и *GmFT5a*. Экспрессия *FT2a*, *FT5a* регулируется локусом *E1* (PHYA-опосредованная фотопериод-зависимая регуляция — E1-PHYA-путь) и его гомологами (*E1La*, *E1Lb*), которые в свою очередь контролируются локусами *E3* и *E4* [23, 27, 78, 94].

В условиях ДД *E2* ингибирует экспрессию *FT2a*, вероятно, через путь GI-Co, что приводит к позднему цветению. У сои 26 Co-подобных генов (*CONSTANS*), из которых четыре (*GmCOL1a*, *GmCOL1b*, *GmCOL2a*, *GmCOL2b*) имеют наибольшее сходство последовательности с Co-генами арабидопсиса [23]. *GmCOL1a*, *GmCOL1b* являются ключевыми активаторами цветения при КД, увеличивая экспрессию *GmFT5a* в утренние часы и репрессорами при ДД [98]. Механизмы функционирования модуля GI-Co в регуляции генов FT мало изучены. На экспрессию *GmFT5a* влияния *E2* не было выявлено. Таким образом, *GmFT2a* и *GmFT5a* имеют частично сходные и частично отличающиеся пути регуляции [96, 98].

Ген *GmFT1a* — активируется в условиях ДД и ингибирует цветение и созревание, поддерживая вегетативный рост сои, что является полной противоположностью как по характеру экспрессии, так и по функции известным активаторам цветения *GmFT2a* и *GmFT5a*. Ген *GmFT1a* экспрессируется в листьях [50].

**Ген GmFT2b** имеет высокую гомологию с *GmFT2a*, его сверхэкспрессия способствует цветению в условиях ДД, неактивная аллель ингибирует цветение только в условиях ДД. Для *GmFT2b* было определено 4 гаплотипа (Hap1–4), из них Hap3 характеризуется самым ранним цветением. Было выявлено активирующее влияние гена на экспрессию *GmFT2a* и *GmFT5a* в условиях ДД [99].

**Локус E10** картирован в хромосоме 8. В локусе *E10* был найден ген-кандидат — *FT4* [24]. *FT4* экспрессируется параллельно с *E1*, активируется под действием ДД, приводя к позднему цветению, и блокируется в условиях КД, что приводит к раннему цветению. Функционирует *FT4* после *E1* как репрессор начала цветения сои [100].

Ген *FT4* секвенирован. Выявлены несколько SNP между рецессивной и доминантной аллелями в интронах и единичные SNP в нетранслируемом районе, UTR (GM08:44608620), 3'UTR (GM08:46607056) и в 4-м экзоне. SNP в 4-м экзоне (*E10* — АСТ, *e10* — АТТ) приводит к замене треонина на изолейцин, что ведет к изменению функции белка. Эта аминокислотная замена располагается очень близко к внешней петле, кодируемой 4-м экзоном. Данная замена в генах *FT* и *TFL1* (ген окончания цветения) выявляется во всех видах цветковых растений [101]. Такая замена в неактивной аллели *e10* индуцирует раннее цветение. Однако генотип *e10e10* редко выявлялся при изучении 300 канадских скороспелых образцов сои, и механизмы, способствующие их цветению, определены не были [24].

**Локус E11** индуцирует раннее цветение и созревание в условиях ДД, играет важную роль в регуляции цветения и функционирует не зависимо от *E1*. Картирован в хромосоме 7. Возможными генами-кандидатами были определены: *Glyma07g48500*, *Glyma07g049000* и *Glyma07g049200* — гомологи *LHY* (*LATEELONGATEDHYPOCOTYL*), *CURT1B* (*CURVATURETHYLAKOID1B*) и *МТР3* (*METALTOLERANCEPROTEIN3*) арабидопсиса соответственно [25].

Недавно показана явная связь ускорения начала цветения сои геном *GmFT2b-ox* в условиях ДД [99]. Предполагается, что регуляция осуществляется за счет стимулирующего воздействия на гены-активаторы цветения *GmFT2a/2b*.

#### 4. Идентификации и изучение QTL, влияющих на сроки начала цветения

Имеется множество указаний на *QTL*, влияющих на сроки начала цветения сои [38, 40, 102]. Есть вероятность идентичности некоторых из выделенных *QTL* и известных генов *E1* [41, 102], *E3* [42, 43], *E4* [42], *E7* [44], *E11* [25] и *LJ* [51]. Данные о *QTL* сои описаны в базе данных SoyBase [103].

Для *QTL* (*qDTF-J*), найденного в хромосоме 16 рядом с *GmFT5a*, была выявлена редкая аллель *ef* (early flowering), встречающаяся в популяциях и культурной, и дикой сои и активирующая экспрессию *GmFT5a* в условиях ДД независимо от аллельного состояния локуса *E1*, что может способствовать приспособлению сои к северным широтам. Предположительно, ген *GmFT5a* может быть кандидатом для *qDTF-J* [104].

Был идентифицирован ген *GmPRR37* (qFT12-2) на хромосоме 12, гомолог гена арабидопсиса *APRR7*, участвующего в регуляции времени цветения. Ген *GmPRR37* при ДД подавляет экспрессию генов *GmFT2a* и *GmFT5a*

и активирует экспрессию *GmFT1a*, что приводит к задержке инициации цветения. Не было выявлено влияния гена *GmPRR37* на экспрессию генов *J* (*GmELF3*), *E2* (*GmGla*), *GmCOL1a* и *GmCOL1b* при ДД. В условиях ДД у мутантов с выключенным геном, полученных методом CRISPR/cas9, наблюдалось раннее цветение. При КД фенотипических различий по времени цветения между образцами с активными и неактивными аллелями гена практически не наблюдалось, также, как и различий в уровне экспрессии генов *GmFT2a*, *GmFT5a*, *GmFT1a*, *J* (*GmELF3*), *E2* (*GmGla*), *GmCOL1a* и *GmCOL1b*. Среди китайских сортов были выявлены образцы с рецессивными аллелями, несущими нонсенс мутацию, приводящую к потере ССТ домена в белке *GmPRR37*, которые также отличались ранним цветением [105].

Основные гены и *QTL*, контролирующие время цветения, часто имеют плейотропное действие на другие агрономически важные признаки, например высоту и продуктивность растений [37, 39, 65], степень самоопыления [42], пигментацию и растрескивание оболочки семян, вызванных стрессом от охлаждения [41, 106]. В недавнем исследовании были выявлены новые локусы, которые действуют неплейотропным образом: *R1-1* на хромосоме 9, контролирующей в основном цветение, и *R8-1* и *R8-2* в хромосомах 13 и 18 соответственно, контролирующей созревание. Однако *R1-1* также перекрывался с контролирующими другие агрономические признаки *QTL*. Плейотропия цветения и созревания может быть генетически разделена, однако искусственный отбор во время окультуривания сои, возможно, благоприятствовал плейотропным локусам, таким как *E*, которые контролируют как процессы цветения, так и созревания [107].

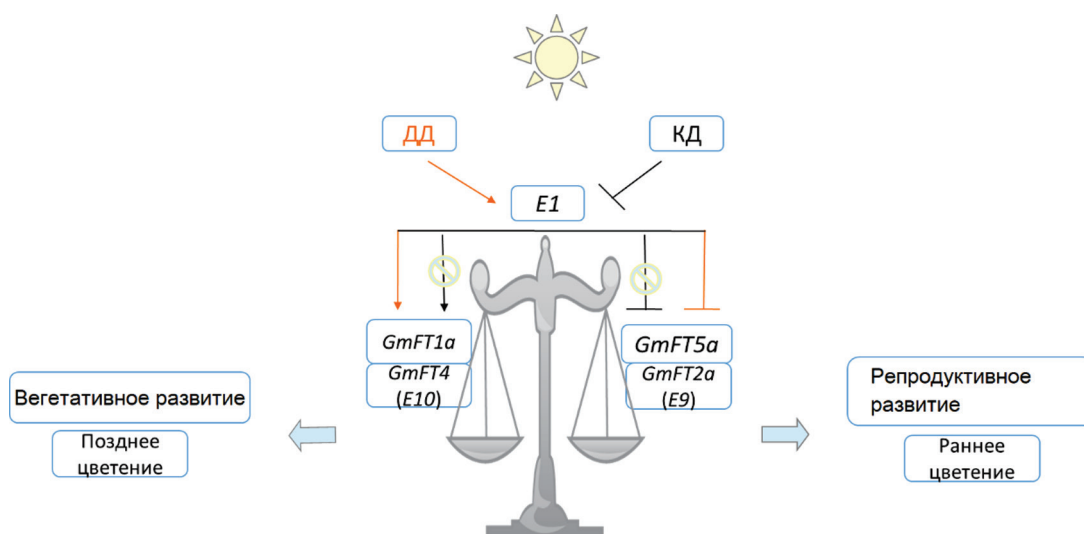
В общей сложности у сои было зарегистрировано 228 *QTL*, контролирующих фотопериодические реакции [25, 51, 88, 103]. Генетическая система, детерминирующая время цветения, представляет собой комплекс *QTL*/генов, работающих вместе как генные сети, включающие ряд биологических процессов, прямо или косвенно связанных с временем цветения [108].

#### 5. Генотипы, перспективные для продвижения сои к северу

Для описания перехода от вегетативного к репродуктивному развитию сои были предложены графические модели [99, 109]. В этих моделях локус *E1* действует как фотопериод-зависимый переключатель, который может усиливать экспрессию генов ингибиторов цветения (*GmFT1a* и *GmFT4*) и подавлять экспрессию генов активаторов цветения (*GmFT2a* и *GmFT5a*). На рис. 2 мы предлагаем собственную модификацию этих моделей.

У сои генетический контроль времени цветения используется в классических селекционных программах на протяжении многих лет и имеет важное значение для эффективного создания сортов для сравнительно северных областей возделывания, преимущественно





**Рис. 2.** Регуляция перехода развития от вегетативного к репродуктивному у сои в условиях длинного (ДД) и короткого дня (КД). Стрелки — стимуляция экспрессии генов под влиянием ДД. Серая Т-образная — ингибирование экспрессии генов под влиянием ДД. Перечеркнутая черная стрелка — отсутствие стимулирования генов на КД. Перечеркнутая Т-образная линия — отсутствие ингибирования генов на КД. Черная Т-образная линия — отсутствие влияния КД на ген *E1*. Широкие стрелки — итоговое влияние генов на развитие растений

расположенных в Северо-Восточном Китае, высоких широтах России и Северной Америки [11, 65, 110].

Известно, что сорта сои, адаптированные к северным широтам, слабо чувствительны к фотопериоду, что определяется многократно возникавшими различными комбинациями независимо появившихся мутантных аллелей в локусах *E1*, *E2*, *E3*, *E4* [11, 28, 62, 111].

В анализе генотипов, отличающихся по локусам *E1–E4*, включающих образцы всех групп по срокам созревания, эти активные аллели всегда обнаруживались в средне- и позднеспелых образцах. Рецессивные аллели *e1–e4* чаще встречались в скороспелых сортах, созданных для северных частей ареала возделывания [77, 88, 112]. Чувствительность к фотопериоду снижается по мере увеличения количества рецессивных аллелей. При сравнении различных генотипов для *E1/E2/E3/E4* была выявлена максимальная ФПЧ, которая снижалась у генотипов *e1-as/E2/E3/E4*, *e1-as/e2/E3/E4* и *e1-as/e2/e3/E4*. Также при сравнении генотипов *E1/e2/E3/E4*, *e1-as/E2/E3/E4* и *E1/E2/E3/E4* было установлено, что нефункциональная аллель *e1* снижает ФПЧ значительно, чем нефункциональная аллель *e2*, что свидетельствует о более значимой роли локуса *E1* в контроле времени цветения [112].

Были установлены три аллельные комбинации, определяющие снижение ФПЧ: *e2/e3/e4*, *e1/e3* или *e1/e2/e4*, *e1-as/e2/e3/E4*. Среди низкочувствительных генотипов наиболее часто встречался вариант с двумя неактивными аллелями *e3* и *e4*, то есть нефункциональность фитохромных белков PHYA становится основным механизмом нечувствительности к фотопериоду у сои. Нефункциональные аллели локуса *E1* играют аналогичную роль в ослаблении или отключении фотоперио-

дических ответов, регулируемых аллелями *E3* и *E4*. Среди проанализированных образцов, нечувствительных к фотопериоду до цветения, как правило, обнаруживались неактивные аллели в локусах *E3* или *E4* (*e3* и *e4*), и если одна из этих аллелей была активной (*E3/E4*), то в локусе *E1* всегда обнаруживалась неактивная аллель *e1-fs/e1-nl* или гипоморфная *e1-as*. В случае активной аллели *E1*, она была в комбинации с неактивными *e3* и *e4*. Для комбинации аллелей *e1-as/e2/e3/E4* нечувствительность к фотопериоду определяется неизвестными генами [62]. Так, нечувствительный к фотопериоду японский сорт Sakamotowase имеет генотип одинаковый с изогенной линией сорта Harosoy — NIL-*e3*, *e1e1e2e2e3E4E4* [113]. Однако в отличие от Sakamotowase NIL-*e3* не формирует бутоны в условиях ДД, так как нефункциональная аллель *e1* в присутствии функциональной аллели *E4* не может индуцировать нечувствительность к фотопериоду [86]. На основании отличий между Sakamotowase и NIL-*e3* было предположено наличие еще какого-то локуса, функционирующего самостоятельно или вместе с аллелью *e1*, способствующего цветению сои с генотипом *e1e1e2e2e3E4E4* в условиях ДД [44, 62, 114].

В ряде исследований было выявлено, что раннеспелые образцы имели одинаковые вегетационные периоды, но различались по продолжительности репродуктивных периодов [11, 62]. Было предположено, что фотопериодические реакции после цветения играют наиболее важную роль для созревания семян сои в условиях ДД, а продолжительность репродуктивной стадии роста довольно независима от времени начала цветения. [11, 115, 116].

Реакции на фотопериод на стадиях цветения и созревания контролируются фитохром-кодирующими (PHY) локусами *E3* и *E4*, тогда как локусы *E1* и *E2* оказывают

значительное воздействие на фазу до цветения. Гены *E3* и *E4* также активируют экспрессию гена *Dt1* (в доминантном состоянии, определяющем индетерминантный тип роста) на стадии после начала цветения, что приводит к увеличению времени формирования бобов, числа узлов и бобов на побеге, формированию более длинного главного побега [62]. Таким образом, локусы *E3* и *E4* имеют большое значение для повышения продуктивности сои.

Было обнаружено, что сорта, имеющие один и тот же генотип *E1–E4*, различались по времени цветения и скорости созревания. Это предполагает либо вклад других локусов *E* в эти различия, либо может быть следствием влияния температуры [117]. Показано, что в сортах, выращиваемых в относительно северных условиях, фитохром-кодирующие гены *E3* и *E4* имеют противоположное влияние на скорость созревания, вероятно из-за низких средних температур. Активная аллель *E3* активирует созревание, но замедляет начало цветения, *e3* способствует цветению. *E4* замедляет созревание, но обе аллели *E4/e4* в гетерозиготе не влияют на цветение [11]. Было предположено, что среди нечувствительных к фотопериоду линий температура играет важную роль в регуляции экспрессии *GmFT2a*. Экспрессия *GmFT2a* в невосприимчивом к фотопериоду сорте Heihe 27 была значительно выше при высоких температурах и в условиях ДД. Для сортов, чувствительных к фотопериоду, играющему главную роль в регуляции экспрессии *GmFT2a*, наоборот, высокая температура подавляла его экспрессию [118].

Таким образом, можно сделать вывод, что генотипы с наибольшим количеством неактивных аллелей (*e1*, *e2*, *e3*, *e4*, *e7*, *e9*) обеспечивают самое раннее цветение и созревание в сравнительно северных областях с ДД. Наилучшим генотипом для селекции сои в условиях ДД можно считать комбинации аллелей *e9(FT2a-TO)/e1-nl/e2/e3/e4* [28, 77, 88, 119]. То есть, для осеверения сои у сортов с наиболее часто встречаемыми генотипами *e1e1e2e2E3E3E4E4*, *e1e1E2E2e3e3E4E4*, *e1e1E2E2E3E3E4E4* перспективной является замена функциональных аллелей *E3E3* и *E4E4* на нефункциональные, чему могут способствовать маркер-ориентированная селекция и направленный мутагенез [120].

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Faostat [Интернет]. Crops and livestock products [дата обращения: 01.01.2021]. Доступ по ссылке: [www.fao.org/faostat/en/#data/QCL](http://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL)
2. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. Москва; Ленинград: Сельхозгиз, 1935. 60 с.
3. Garner W.W., Allard H.A. Photoperiodic response of soybeans in relation to temperature and other environmental factors // J Agric Res. 1930. Vol. 41, No. 10. P. 719–735.
4. Board J.E., Hall W. Premature flowering in soybean yield reductions at non optimal planting dates as influenced by tempera-

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последнее десятилетие был достигнут значительный прогресс в изучении молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе регуляции фотопериод-зависимых процессов цветения и созревания сои. Был секвенирован геном сорта Williams 82, выявлены основные гены и множество локусов количественных признаков, ассоциированных со временем цветения и созревания. Однако далеко не все механизмы их взаимодействия определены. По всему миру проводят эксперименты по определению ФПЧ генотипов сои, выращиваемых в различных фотопериодических и температурных условиях разных широт, а также на основе моделирования различной продолжительности дня. Выявлен определенный генофонд, отличающийся пониженной ФПЧ, ранним цветением и созреванием. Создано представление о генотипе, оптимальном для северных широт: *e9(FT2a-TO)/e1-nl/e2/e3/e4*.

Необходимы дальнейшие исследования идентифицированных генов и поиск новых локусов для лучшего понимания регуляторных механизмов, контролирующих ФПЧ и время цветения у сои. Это оптимизирует создание сортов с определенной региональной адаптацией и высокой продуктивностью и расширит генофонд культуры для продвижения ее в сравнительно северные регионы.

## ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

**Вклад авторов.** Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией.

**Конфликт интересов.** Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

**Источник финансирования.** Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0481-2022-0007 «Выявление новых генетических маркеров селекционно значимых свойств и новых аллельных вариантов хозяйственно ценных генов в генофонде культурных растений и их диких родичей при помощи геномных и постгеномных технологий».

5. Seddigh M., Jolliff G.D., Orf J.H. Night temperature effects on soybean phenology // Crop Sci. 1989. Vol. 29, No. 2. P. 400–406. DOI: 10.2135/cropsci1989.0011183X002900020033x
6. Сеферова И.В. Соя в условиях северо-запада Российской Федерации // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК. 2016. № 3. С. 101–105.
7. Neumaier N., James A.T. Exploiting the long-juvenile trait to improve adaptation of soybeans to the tropics // ACIAR Food Legume Newsletter. 1993. Vol. 18. P. 12–14.

8. Destro D., Carpentieri-Pipolo V., Kiihl R.A.S., Almeida L.A. Photoperiodism and genetic control of the long juvenile period in soybean: a review // *Crop Breed Appl Technol*. 2001. Vol. 1, No. 1. P. 72–92. DOI: 10.13082/1984-7033.v01n01a10
9. Щелко Л., Седова Т., Корнейчук В., и др. Международный классификатор СЗВ рода *Glycine* Willd. Ленинград: ВИР, 1990. 38 с.
10. Training.ars-grin.gov [Интернет]. Soybean. Descriptor: Maturity group (MATGROUP). Agricultural Research Service. United States Department of Agriculture [дата обращения: 12.07.2021]. Доступ по ссылке: [training.ars-grin.gov/gringlobal/descriptor/detail?id=51055](https://training.ars-grin.gov/gringlobal/descriptor/detail?id=51055)
11. Jia H., Jiang B., Wu C., et al. Maturity group classification and maturity locus genotyping of early-maturing soybean varieties from high-latitude cold regions // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, No. 4. P. 1–9. DOI: 10.1371/journal.pone.0094139
12. Сеферова И.В. Ультраскороспелые сорта сои на северной границе потенциально возможного вызревания семян // Труды научной конференции «125 лет прикладной ботаники в России»; 25–28 ноября 2019 г.; Санкт-Петербург. Санкт-Петербург: ВИР, 2019. С. 186. DOI: 10.30901/978-5-907145-39-9
13. Bernard R.L. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans // *Crop Sci*. 1971. Vol. 11, No. 2. P. 242–244. DOI: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100020022x
14. Buzzell R.I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent day length conditions // *Can J Genet Cytol*. 1971. Vol. 13, No. 4. P. 703–707. DOI: 10.1139/g71-100
15. Buzzell R.I., Voldeng H.D. Inheritance of insensitivity to long day length // *Soybean Genet Newsl*. 1980. Vol. 7, No. 1. P. 26–29.
16. McBlain B.A., Bernard R.L. A new gene affecting the time of flowering maturity in soybeans // *J Hered*. 1987. Vol. 178, No. 3. P. 160–162. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110349
17. Ray J.D., Hinson K., Mankono J.E.B., Malo M.F. Genetic control of a long-juvenile trait in soybean // *Crop Sci*. 1995. Vol. 35, No. 4. P. 1001–1006. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183X003500040012x
18. Bonato E.R., Vello N.A. *E6* a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans // *Genet Mol Biol*. 1999. Vol. 22, No. 2. P. 229–232. DOI: 10.1590/s1415-47571999000200016
19. Cober E.R., Voldeng H.D. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to *E1* and *T1* // *Crop Sci*. 2001. Vol. 41, No. 3. P. 698–701. DOI: 10.2135/cropsci2001.413698x
20. Cober E.R., Molnar S.J., Charette M., Voldeng H.D. A New Locus for Early Maturity in Soybean // *Crop Sci*. 2010. Vol. 50, No. 2. P. 524–527. DOI: 10.2135/cropsci2009.04.0174
21. Kong F., Nan H., Cao D., et al. A new dominant gene *E9* conditions early flowering and maturity in soybean // *Crop Sci*. 2014. Vol. 54, No. 6. P. 2529–2535. DOI: 10.2135/cropsci2014.03.0228
22. Zhao C., Takeshima R., Zhu J., et al. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus *E9* is a leaky allele of *FT2a*, a *Flowering Locus T* ortholog // *BMC Plant Biol*. 2016. Vol. 16, No. 1. P. 20. DOI: 10.1186/s12870-016-0704-9
23. Cao D., Takeshima R., Zhao C., et al. Molecular mechanisms of flowering under long days and stem growth habit in soybean // *J Exp Bot*. 2017. Vol. 68, No. 8. P. 1873–1884. DOI: 10.1093/jxb/erw394
24. Samanfar B., Molnar S.J., Charette M., et al. Mapping and identification of a potential candidate gene for a novel maturity locus, *E10*, in soybean // *Theor Appl Genet*. 2017. Vol. 130. P. 377–390. DOI: 10.1007/s00122-016-2819-7
25. Wang F., Nan H., Chen L., et al. A new dominant locus, *E11*, controls early flowering time and maturity in soybean // *Mol Breed*. 2019. Vol. 39. ID70. DOI: 10.1007/s11032-019-0978-3
26. Zhang S.-R., Wang H., Wang Z., et al. Photoperiodism dynamics during the domestication and improvement of soybean // *Sci China Life Sci*. 2017. Vol. 60. P. 1416–1427. DOI: 10.1007/s11427-016-9154-x
27. Xia Z., Watanabe S., Yamada T., Harada K. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2012. Vol. 109, No. 32. P. E2155–E2164. DOI: 10.1073/pnas.1117982109
28. Tsubokura Y., Watanabe S., Xia Z., et al. Natural variation in the genes responsible for maturity loci *E1*, *E2*, *E3* and *E4* in soybean // *Ann Bot*. 2014. Vol. 113, No. 3. P. 429–441. DOI: 10.1093/aob/mct269
29. Sequence Read Archive [Интернет]. National Center for Biotechnology Information [дата обращения: 12.07.2021]. Доступ по ссылке: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/>
30. Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean // *Nature*. 2010. Vol. 463, No. 7278. P. 178–183. DOI: 10.1038/nature08670
31. Kim M.Y., Lee S., Van K., et al. Whole-genome sequencing and intensive analysis of the undomesticated soybean (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) genome // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2010. Vol. 107, No. 51. P. 22032–22037. DOI: 10.1073/pnas.1009526107
32. Keim P., Diers B.W., Olson T.C., Shoemaker R.C. RFLP mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits // *Genetics*. 1990. Vol. 126, No. 3. P. 735–742. DOI: 10.1093/genetics/126.3.735
33. Orf J.H., Chase K., Jarvik T., et al. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations // *Crop Sci*. 1999. Vol. 39, No. 6. P. 1642–1651. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961642x
34. Lee S.H., Bailey M.A., Mian M.A.R., et al. Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations // *Crop Sci*. 1996. Vol. 36, No. 3. P. 728–735. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183x003600030035x
35. Tasma I.M., Lorenzen L.L., Green D.E., Shoemaker R.C. Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean // *Mol Breed*. 2001. Vol. 8, No. 1. P. 25–35. DOI: 10.1023/A:1011998116037
36. Yamanaka N., Ninomiya S., Hoshi M., et al. An informative linkage map of soybean reveals QTLs for flowering time, leaflet morphology and regions of segregation distortion // *DNA Res*. 2001. Vol. 8, No. 2. P. 61–72. DOI: 10.1093/dnares/8.2.61
37. Wang D., Graef G.L., Procopiuk A.M., Diers W.B. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean back-cross populations // *Theor Appl Genet*. 2004. Vol. 108. P. 458–467. DOI: 10.1007/s00122-003-1449-z
38. Watanabe S., Tadjuddin T., Yamanaka N., et al. Analysis of QTLs for reproductive development and seed quality traits in soybean using recombinant inbred lines // *Breed Sci*. 2004. Vol. 54, No. 4. P. 399–407. DOI: 10.1270/jsbbs.54.399
39. Zhang W.-K., Wang Y.-J., Luo G.-Z., et al. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers // *Theor Appl Genet*. 2004. Vol. 108. P. 1131–1139. DOI: 10.1007/s00122-003-1527-2
40. Funatsuki H., Kawaguchi K., Matsuba S., et al. Mapping of QTL associated with chilling tolerance during reproductive growth in

- soybean // *Theor Appl Genet.* 2005. Vol. 111. P. 851–861. DOI: 10.1007/s00122-005-0007-2
41. Githiri S.M., Yang D., Khan N.A., et al. QTL analysis of low temperature induced browning in soybean seed coats // *J Hered.* 2007. Vol. 98, No. 4. P. 360–366. DOI: 10.1093/jhered/esm042
42. Khan N.A., Githiri S.M., Benitez E.R., et al. QTL analysis of cleistogamy in soybean // *Theor Appl Genet.* 2008. Vol. 117. P. 479–487. DOI: 10.1007/s00122-008-0792-5
43. Liu B., Fujita T., Yan Z.-H., et al. QTL Mapping of Domestication-related Traits in Soybean (*Glycine max*) // *Ann Bot.* 2007. Vol. 100, No. 5. P. 1027–1038. DOI: 10.1093/aob/mcm149
44. Liu B., Abe J. QTL mapping for photoperiod insensitivity of a Japanese soybean landrace Sakamotowase // *J Hered.* 2010. Vol. 101, No. 2. P. 251–256. DOI: 10.1093/jhered/esp113
45. Cheng L., Wang Y., Zhang C., et al. Genetic analysis and QTL detection of reproductive period and post-flowering photoperiod responses in soybean // *Theor Appl Genet.* 2011. Vol. 123. P. 421–429. DOI: 10.1007/s00122-011-1594-8
46. Liu W., Kim M.Y., Kang Y.J., et al. QTL identification of flowering time at three different latitudes reveals homeologous genomic regions that control flowering in soybean // *Theor Appl Genet.* 2011. Vol. 123. P. 545–553. DOI: 10.1007/s00122-011-1606-8
47. Komatsu K., Hwang T.-Y., Takahashi M., et al. Identification of QTL controlling post-flowering period in soybean // *Breed Sci.* 2012. Vol. 61, No. 5. P. 646–652. DOI: 10.1270/jsbbs.61.646
48. Lu S., Li Y., Wang J., et al. QTL mapping for flowering time in different latitude in soybean // *Euphytica.* 2015. Vol. 206. P. 725–736. DOI: 10.1007/s10681-015-1501-5
49. Kong L., Lu S., Wang Y., et al. Quantitative trait locus mapping of flowering time and maturity in soybean using next-generation sequencing-based analysis // *Front Plant Sci.* 2018. Vol. 9. P. 1–20. DOI: 10.3389/fpls.2018.00995
50. Liu D., Yan Y., Fujita Y., et al. A major QTL (*qFT12.1*) allele from wild soybean delays flowering time // *Mol Breed.* 2018. Vol. 38, No. 4. DOI: 10.1007/s11032-018-0808-z
51. Fang C., Chen L., Nan H., et al. Rapid identification of consistent novel QTLs underlying long-juvenile trait in soybean by multiple genetic populations and genotyping-by-sequencing // *Mol Breed.* 2019. Vol. 39. ID80. DOI: 10.1007/s11032-019-0979-2
52. Hayama R., Coupland G. The Molecular Basis of Diversity in the Photoperiodic Flowering Responses of Arabidopsis and Rice // *Plant Physiol.* 2004. Vol. 135, No. 2. P. 677–684. DOI: 10.1104/pp.104.042614
53. Valverde F., Mouradov A., Soppe W., et al. Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering // *Science.* 2004. Vol. 303, No. 5660. P. 1003–1006. DOI: 10.1126/science.109176
54. Tsuji H., Taoka K.-I., Shimamoto K. Regulation of flowering in rice: two florigen genes, a complex gene network, and natural variation // *Curr Opin Plant Biol.* 2011. Vol. 14, No. 1. P. 45–52. DOI: 10.1016/j.pbi.2010.08.016
55. Bouche F., Lobet G., Tocquin P., Perilleux C. FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana* // *Nucleic Acids Res.* 2016. Vol. 44, No. D1. P. D1167–D1171. DOI: 10.1093/nar/gkv1054
56. Jung C.-H., Wong C.E., Singh M.B., Bhalla P.L. Comparative genomic analysis of soybean flowering genes // *PLoS One.* 2012. Vol. 7, No. 6. P. e38250. DOI: 10.1371/journal.pone.0038250
57. Kim M.Y., Shin J.H., Kang Y.J., et al. Divergence of flowering genes in soybean // *J Biosci.* 2012. Vol. 37. P. 857–870. DOI: 10.1007/s12038-012-9252-0
58. Liu B., Kanazawa A., Matsumura H., et al. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of phytochrome A gene // *Genetics.* 2008. Vol. 180, No. 2. P. 996–1007. DOI: 10.1534/genetics.108.092742
59. Watanabe S., Hideshima R., Xia Z., et al. Map-based cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3* // *Genetics.* 2009. Vol. 182, No. 4. P. 1251–1262. DOI: 10.1534/genetics.108.098772
60. Watanabe S., Xia Z., Hideshima R., et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering // *Genetics.* 2011. Vol. 188, No. 2. P. 395–407. DOI: 10.1534/genetics.110.125062
61. Tsubokura Y., Matsumura H., Xu M., et al. Genetic variation in soybean at the maturity locus *E4* is involved in adaptation to long days at high latitudes // *Agronomy.* 2013. Vol. 3, No. 1. P. 117–134. DOI: 10.3390/agronomy3010117
62. 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. Vol. 13. ID91. DOI: 10.1186/1471-2229-13-91
63. Molnar S.J., Rai S., Charette M., Cober E.R. Simple sequence repeat (SSR) markers linked to *E1*, *E3*, *E4*, and *E7* maturity genes in soybean // *Genome.* 2003. Vol. 46, No. 6. P. 1024–1036. DOI: 10.1139/g03-079
64. Watanabe S., Tsukamoto C., Oshita T., et al. Identification of quantitative trait loci for flowering time by a combination of restriction site-associated DNA sequencing and bulked segregant analysis in soybean // *Breed Sci.* 2017. Vol. 67, No. 3. P. 277–285. DOI: 10.1270/jsbbs.17013
65. Cober E.R., Morrison M.J. Regulation of seed yield and agronomic characters by photoperiod sensitivity and growth habit genes in soybean // *Theor Appl Genet.* 2010. Vol. 120, No. 5. P. 1005–1012. DOI: 10.1007/s00122-009-1228-6
66. Lu S., Zhao X., Hu Y., et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield // *Nat Genet.* 2017. Vol. 49. P. 773–779. DOI: 10.1038/ng.3819
67. Yue Y., Liu N., Jiang B., et al. A single nucleotide deletion in *J* encoding GmELF3 confers long juvenility and is associated with adaptation of tropic soybean // *Molecular Plant.* 2017. Vol. 10, No. 4. P. 656–658. DOI: 10.1016/j.molp.2016.12.004
68. McBlain B.A., Hesketh J.D., Bernard R.L. Genetic effect on reproductive phenology in soybean isolines differing in maturity genes // *Can J Plant Sci.* 1987. Vol. 67, No. 1. P. 105–115. DOI: 10.4141/cjps87-012
69. Wang Y., Wu C.X., Zhang X.M., et al. Effects of soybean major maturity genes under different photoperiods // *Acta agronomica sinica.* 2008. Vol. 34, No. 7. P. 1160–1166. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2008.01160
70. Whigham D.K., Minor H.C., Carmen S.G. Effects of environment and management on soybean performance in the tropics1 // *Agronomy J.* 1978. Vol. 70, No. 4. P. 587–592. DOI: 10.2134/agronj1978.00021962007000040017x
71. Egli D.B. Seed biology and the yield of grain crops. Wallingford, UK: CAB International, 1998.
72. Severin A.J., Woody J.L., Bolon Y.-T., et al. RNA-Seq Atlas of *Glycine max*: A guide to the soybean transcriptome // *BMC Plant Biol.* 2010. Vol. 10. ID160. DOI: 10.1186/1471-2229-10-160
73. Libault M., Farmer A., Joshi T., et al. An integrated transcriptome atlas of the crop model *Glycine max*, and its use in comparative analyses in plants // *Plant J.* 2010. Vol. 63, No. 1. P. 86–99. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2010.04222.x

74. Upadhyay A.P., Ellis R.H., Summerfield R.J., et al. Characterization of photothermal flowering responses in maturity isolines of soyabean [*Glycine max* (L.) Merrill] cv. Clark // *Ann Bot.* 1994. Vol. 74, No. 1. P. 87–96. DOI: 10.1093/aob/74.1.87
75. Thakare D., Kumudini S., Dinkins R.D. Expression of flowering-time genes in soybean *E1* near-isogenic lines under short and long day conditions // *Planta.* 2010. Vol. 231. P. 951–963. DOI: 10.1007/s00425-010-1100-6
76. Zhou Z., Jiang Y., Wang Z., et al. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean // *Nat Biotechnol.* 2015. Vol. 33. P. 408–414. DOI: 10.1038/nbt.3096
77. Langewisch T., Zhang H., Vincent R., et al. Major soybean maturity gene haplotypes revealed by SNPviz analysis of 72 sequenced soybean genomes // *PLoS One.* 2014. Vol. 9, No. 4. P. e94150. DOI: 10.1371/journal.pone.0094150
78. Xu M., Yamagishi N., Zhao C., et al. The soybean-specific maturity gene *E1* family of floral repressors controls night-break responses through down-regulation of *Flowering Locus T* orthologs // *Plant Physiol.* 2015. Vol. 168, No. 4. P. 1735–1746. DOI: 10.1104/pp.15.00763
79. Zhu J., Takeshima R., Harigai K., et al. Loss of function of the *E1-Like-b* gene associates with early flowering under long-day conditions in soybean // *Front Plant Sci.* 2019. Vol. 9. P. 1867. DOI: 10.3389/fpls.2018.01867
80. Zhai H., Lü S., Wu H., et al. Diurnal expression pattern, allelic variation, and association analysis reveal functional features of the *E1* gene in control of photoperiodic flowering in soybean // *PLoS One.* 2015. Vol. 10, No. 8. P. e0135909. DOI: 10.1371/journal.pone.0135909
81. Zhang X., Zhai H., Wang Y., et al. Functional conservation and diversification of the soybean maturity gene *E1* and its homologs in legumes // *Sci Rep.* 2016. Vol. 6. ID29548. DOI: 10.1038/srep29548
82. Wang Y., Gu Y., Gao H., et al. Molecular and geographic evolutionary support for the essential role of GIGANTEA in soybean domestication of flowering time // *BMC Evol Biol.* 2016. Vol. 16. ID79. DOI: 10.1186/s12862-016-0653-9
83. Cober E.R., Tanner J.W., Voldeng H.D. Soybean photoperiod-sensitivity loci respond differentially to light quality // *Crop Sci.* 1996. Vol. 36, No. 3. P. 606–610. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183x003600030014x
84. Kanazawa A., Liu B., Kong F., et al. Adaptive evolution involving gene duplication and insertion of a novel Ty1/copia-like retrotransposon in soybean // *J Mol Evol.* 2009. Vol. 69. P. 164–175. DOI: 10.1007/s00239-009-9262-1
85. Li Y., — H., Zhou G., Ma J., et al. *De novo* assembly of soybean wild relatives for pan-genome analysis of diversity and agronomic traits // *Nat Biotechnol.* 2014. Vol. 32. P. 1045–1052. DOI: 10.1038/nbt.2979
86. Cober E.R., Tanner J.W., Voldeng H.D. Genetic control of photoperiod response in early-maturing near-isogenic soybean lines // *Crop Sci.* 1996. Vol. 36, No. 3. P. 601–605. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183x003600030013x
87. Dissanayaka A., Rodriguez T.O., Di S., et al. Quantitative trait locus mapping of soybean maturity gene *E5* // *Breed Sci.* 2016. Vol. 66, No. 3. P. 407–415. DOI: 10.1270/jsbbs.15160
88. Li X., Fang C., Xu M., et al. Quantitative trait locus mapping of soybean maturity gene *E6* // *Crop Sci.* 2017. Vol. 57, No. 5. P. 2547–2554. DOI: 10.2135/cropsci2017.02.0106
89. Zagotta M.T., Hicks K.A., Jacobs C.I., et al. The *Arabidopsis* *ELF3* gene regulates vegetative photomorphogenesis and the photoperiodic induction of flowering // *Plant J.* 1996. Vol. 10, No. 4. P. 691–702. DOI: 10.1046/j.1365-3113x.1996.10040691.x
90. Yu J.-W., Rubio V., Lee N.-Y., et al. COP1 and ELF3 control circadian function and photoperiodic flowering by regulating GI stability // *Mol Cell.* 2008. Vol. 32, No. 5. P. 617–630. DOI: 10.1016/j.molcel.2008.09.026
91. Matsumura H., Kitajima H., Akada S., et al. Molecular cloning and linkage mapping of cryptochrome multigene family in soybean // *The Plant Genome.* 2009. Vol. 2, No. 3. P. 271. DOI: 10.3835/plantgenome.2009.06.0018
92. Zhang Q., Li H., Li R., et al. Association of the circadian rhythmic expression of *GmCRY1a* with a latitudinal cline in photoperiodic flowering of soybean // *Proc Natl Acad Sci USA.* 2008. Vol. 105, No. 52. P. 21028–21033. DOI: 10.1073/pnas.0810585105
93. Guo H., Yang H., Mockler T.C., Lin C. Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors // *Science.* 1998. Vol. 279, No. 5355. P. 1360–1363. DOI: 10.1126/science.279.5355.1360
94. 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. Vol. 154, No. 3. P. 1220–1231. DOI: 10.1104/pp.110.160796
95. Wu F., Sedivy E.J., Price W.B., et al. Evolutionary trajectories of duplicated *FT* homologues and their roles in soybean domestication // *Plant J.* 2017. Vol. 90, No. 5. P. 941–953. DOI: 10.1111/tj.13521
96. Cai Y., Wang L., Chen L., et al. Mutagenesis of *GmFT2a* and *GmFT5a* mediated by CRISPR/Cas9 contributes for expanding the regional adaptability of soybean // *Plant Biotechnol J.* 2020. Vol. 18, No. 1. P. 298–309. DOI: 10.1111/pbi.13199
97. Cai Y., Chen L., Liu X., et al. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of *GmFT2a* delays flowering time in soya bean // *Plant Biotechnol J.* 2018. Vol. 16, No. 1. P. 176–185. DOI: 10.1111/pbi.12758
98. Cao D., Li Y., Lu S., et al. *GmCOL1a* and *GmCOL1b* function as flowering repressors in soybean under long-day conditions // *Plant Cell Physiol.* 2015. Vol. 56, No. 12. P. 2409–2422. DOI: 10.1093/pcp/pcv152
99. Chen L., Cai Y., Qu M., et al. Soybean adaption to high-latitude regions is associated with natural variations of *GmFT2b*, an ortholog of *Flowering Locus T* // *Plant Cell Environ.* 2020. Vol. 43, No. 4. P. 934–944. DOI: 10.1111/pce.13695
100. 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. Vol. 9, No. 2. P. e89030. DOI: 10.1371/journal.pone.0089030
101. Wickland D.P., Hanzawa Y. The *Flowering Locus T/Terminal Flower 1* gene family: functional evolution and molecular mechanisms // *Mol Plant.* 2015. Vol. 8, No. 7. P. 983–997. DOI: 10.1016/j.molp.2015.01.007
102. Yamanaka N., Watanabe S., Toda K., et al. Fine mapping of the *FT1* locus for soybean flowering time using a residual heterozygous line derived from a recombinant inbred line // *Theor Appl Genet.* 2005. Vol. 110. P. 634–639. DOI: 10.1007/s00122-004-1886-3
103. Soybase.org [Интернет]. SoyBase, Integrating Genetics and Genomics to Advance Soybean Research [дата обращения: 12.07.2021]. Доступ по ссылке: <https://www.soybase.org/soybaselist/index.php>
104. Takeshima R., Hayashi T., Zhu J., et al. A soybean quantitative trait locus that promotes flowering under long days is identified as *FT5a*, a *Flowering Locus T* ortholog // *J Exp Bot.* 2016. Vol. 67, No. 17. P. 5247–5258. DOI: 10.1093/jxb/erw283

- 105.** Wang L., Sun S., Wu T., et al. Natural variation and CRISPR/Cas9-mediated mutation in *GmPRR37* affect photoperiodic flowering and contribute to regional adaptation of soybean // *Plant Biotechnol J*. 2020. Vol. 18, No. 9. P. 1869–1881. DOI: 10.1111/pbi.13346
- 106.** Takahashi R., Abe J. Soybean maturity genes associated with seed coat pigmentation and cracking in response to low temperatures // *Crop Sci*. 1999. Vol. 39, No. 6. P. 1657–1662. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961657x
- 107.** Sedivy E.J., Akpertey A., Vela A., et al. Identification of non-pleiotropic loci in flowering and maturity control in soybean // *Agronomy*. 2020. Vol. 10, No. 8. P. 1204. DOI: 10.3390/agronomy10081204
- 108.** Pan L., He J., Zhao T., et al. Efficient QTL detection of flowering date in a soybean RIL population using the novel restricted two-stage multi-locus GWAS procedure // *Theor Appl Genet*. 2018. Vol. 131. P. 2581–2599. DOI: 10.1007/s00122-018-3174-7
- 109.** Liu W., Jiang B., Ma L., et al. Functional diversification of *Flowering Locus T* homologs in soybean: *GmFT1a* and *GmFT2a/5a* have opposite roles in controlling flowering and maturation // *New Phytologist*. 2017. Vol. 217, No. 3. P. 1335–1345. DOI: 10.1111/nph.14884
- 110.** Saindon G., Beversdorf W.D., Voldeng H.D. Adjustment of the soybean phenology using the *E4* locus // *Crop Sci*. 1989. Vol. 29, No. 6. P. 1361–1365. DOI: 10.2135/cropsci1989.0011183x002900060006x
- 111.** Zhai H., Lü S., Wang Y., et al. Allelic variations at four major maturity *e* genes and transcriptional abundance of the *E1* gene are associated with flowering time and maturity of soybean cultivars // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, No. 5. P. e97636. DOI: 10.1371/journal.pone.0097636
- 112.** Jiang B., Nan H., Gao Y., et al. Allelic combinations of soybean maturity loci *E1*, *E2*, *E3* and *E4* result in diversity of maturity and adaptation to different latitudes // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, No. 8. P. e106042. DOI: 10.1371/journal.pone.0106042
- 113.** Voldeng H.D., Saindon G. Registration of seven long-daylength insensitive soybean genetic stocks // *Crop Sci*. 1991. Vol. 31, No. 5. P. 1399. DOI: 10.2135/cropsci1991.0011183x003100050095x
- 114.** Abe J., Xu D., Miyano A., et al. Photoperiod-insensitive Japanese soybean landraces differ at two maturity loci // *Crop Sci*. 2003. Vol. 43, No. 4. P. 1300–1304. DOI: 10.2135/cropsci2003.1300
- 115.** Han T.F., Wang J.L. Studies on the post flowering photoperiodic responses in soybean // *Acta Bot Sin*. 1995. Vol. 37, No. 11. P. 863–869.
- 116.** Egli D.B. Time and the productivity of agronomic crops and cropping systems // *Agron J*. 2011. Vol. 103, No. 3. P. 743–750. DOI: 10.2134/agronj2010.0508
- 117.** Kurasch A.K., Hahn V., Leiser W.L., et al. Identification of mega-environments in Europe and effect of allelic variation at maturity *E* loci on adaptation of European soybean // *Plant Cell Environ*. 2017. Vol. 40, No. 5. P. 765–778. DOI: 10.1111/pce.12896
- 118.** 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. Vol. 6, No. 12. P. 18–20. DOI: 10.1371/journal.pone.0029238
- 119.** Kumawat G., Yadav A., Satpute G.K., et al. Genetic relationship, population structure analysis and allelic characterization of flowering and maturity genes *E1*, *E2*, *E3* and *E4* among 90 Indian soybean landraces // *Physiol Mol Biol Plants*. 2019. Vol. 25. P. 387–398. DOI: 10.1007/s12298-018-0615-3
- 120.** Герасимова С.В., Хлесткина Е.К., Кочетов А.В., Шумный В.К. Система CRISPR/CAS9 для редактирования геномов и особенности ее применения на однодольных растениях // *Физиология растений*. 2017. Т. 64, № 2. С. 92–108. DOI: 10.1134/S1021443717010071

## REFERENCES

- 1.** Faostat [Internet]. Crops and livestock products [cited: 2021 Jan 1]. Available from: [www.fao.org/faostat/en/#data/QCL](http://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL)
- 2.** Vavilov N.I. *Botaniko-geograficheskie osnovy seleksii*. Moscow; Leningrad: Sel'khozgiz, 1935. 60 p. (In Russ.)
- 3.** Garner WW, Allard HA. Photoperiodic response of soybeans in relation to temperature and other environmental factors. *J Agric Res*. 1930;41(10):719–735.
- 4.** Board JE, Hall W. Premature flowering in soybean yield reductions at non optimal planting dates as influenced by temperature and photoperiod. *Agron J*. 1984;76(4):700–704. DOI: 10.2134/agronj1984.00021962007600040043x
- 5.** Seddigh M, Jolliff GD, Orf JH. Night temperature effects on soybean phenology. *Crop Sci*. 1989;29(2):400–406. DOI: 10.2135/cropsci1989.0011183X002900020033x
- 6.** Seferova IV. Soybean in the north-west of the Russian Federation. *Maslichnye kul'tury. Nauchno-tekhnicheskii byulleten' VNIIMK*. 2016;(3):101–105. (In Russ.)
- 7.** Neumaier N, James AT. Exploiting the long-juvenile trait to improve adaptation of soybeans to the tropics. *ACIAR Food Legume Newsletter*. 1993;18:12–14.
- 8.** Destro D, Carpentieri-Pipolo V, Kiihl RAS, Almeida LA. Photoperiodism and genetic control of the long juvenile period in soybean: a review. *Crop Breed Appl Technol*. 2001;1(1):72–92. DOI: 10.13082/1984-7033.v01n01a10
- 9.** Shchelko L, Sedova T, Korneichuk V, et al. *Mezhdunarodnyi klasifikator SEHV roda Glycine Willd.* Leningrad: VIR, 1990. 38 p. (In Russ.)
- 10.** Training.ars-grin.gov [Internet]. Soybean. Descriptor: Maturity group (MATGROUP). Agricultural Research Service. United States Department of Agriculture [cited: 2021 Jul 12]. Available from: [training.ars-grin.gov/gringlobal/descriptordetail?id=51055](http://training.ars-grin.gov/gringlobal/descriptordetail?id=51055)
- 11.** Jia H, Jiang B, Wu C, et al. Maturity group classification and maturity locus genotyping of early-maturing soybean varieties from high-latitude cold regions. *PLoS One*. 2014;9(4):1–9. DOI: 10.1371/journal.pone.0094139
- 12.** Seferova IV. Ultra early soybean cultivars on the northern border of potentially possible seed maturation. *Book of abstracts of the International Conference "125 Years of Applied Botany in Russia"*. 25–28 Nov 2019; Saint Petersburg. Saint Petersburg: VIR, 2019. P. 186. (In Russ.) DOI: 10.30901/978-5-907145-39-9
- 13.** Bernard RL. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans. *Crop Sci*. 1971;11(2):242–244. DOI: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100020022x
- 14.** Buzzell RI. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent day length conditions. *Can J Genet Cytol*. 1971;13(4):703–707. DOI: 10.1139/g71-100

15. Buzzel RI, Voldeng HD. Inheritance of insensitivity to long day length. *Soybean Genet Newsl.* 1980;7(1):26–29.
16. McBlain BA, Bernard RL. A new gene affecting the time of flowering maturity in soybeans. *J Hered.* 1987;178(3):160–162. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110349
17. Ray JD, Hinson K, Mankono JEB, Malo MF. Genetic control of a long-juvenile trait in soybean. *Crop Sci.* 1995;35(4):1001–1006. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183X003500040012x
18. Bonato ER, Vello NA. *E6* a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans. *Genet Mol Biol.* 1999;22(2):229–232. DOI: 10.1590/s1415-47571999000200016
19. Cober ER, Voldeng HD. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to *E1* and *T*. *Crop Sci.* 2001;41(3):698–701. DOI: 10.2135/cropsci2001.413698x
20. Cober ER, Molnar SJ, Charette M, Voldeng HD. A New Locus for Early Maturity in Soybean. *Crop Sci.* 2010;50(2):524–527. DOI: 10.2135/cropsci2009.04.0174
21. Kong F, Nan H, Cao D, et al. A new dominant gene *E9* conditions early flowering and maturity in soybean. *Crop Sci.* 2014;54(6):2529–2535. DOI: 10.2135/cropsci2014.03.0228
22. Zhao C, Takeshima R, Zhu J, et al. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus *E9* is a leaky allele of *FT2a*, a *Flowering Locus T* ortholog. *BMC Plant Biol.* 2016;16(1):20. DOI: 10.1186/s12870-016-0704-9
23. Cao D, Takeshima R, Zhao C, et al. Molecular mechanisms of flowering under long days and stem growth habit in soybean. *J Exp Bot.* 2017;68(8):1873–1884. DOI: 10.1093/jxb/erw394
24. Samanfar B, Molnar SJ, Charette M, et al. Mapping and identification of a potential candidate gene for a novel maturity locus, *E10*, in soybean. *Theor Appl Genet.* 2017;130:377–390. DOI: 10.1007/s00122-016-2819-7
25. Wang F, Nan H, Chen L, et al. A new dominant locus, *E11*, controls early flowering time and maturity in soybean. *Mol Breed.* 2019;39:70. DOI: 10.1007/s11032-019-0978-3
26. Zhang S-R, Wang H, Wang Z, et al. Photoperiodism dynamics during the domestication and improvement of soybean. *Sci China Life Sci.* 2017;60:1416–1427. DOI: 10.1007/s11427-016-9154-x
27. Xia Z, Watanabe S, Yamada T, Harada K. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2012;109(32):E2155–E2164. DOI: 10.1073/pnas.1117982109
28. Tsubokura Y, Watanabe S, Xia Z, et al. Natural variation in the genes responsible for maturity loci *E1*, *E2*, *E3* and *E4* in soybean. *Ann Bot.* 2014;113(3):429–441. DOI: 10.1093/aob/mct269
29. Sequence Read Archive [Internet]. National Center for Biotechnology Information [cited: 2021 Jul 12]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/>
30. Schmutz J, Cannon SB, Schlueter J, et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature.* 2010;463(7278):178–183. DOI: 10.1038/nature08670
31. Kim MY, Lee S, Van K, et al. Whole-genome sequencing and intensive analysis of the undomesticated soybean (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) genome. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2010;107(51):22032–22037. DOI: 10.1073/pnas.1009526107
32. Keim P, Diers BW, Olson TC, Shoemaker RC. RFLP mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits. *Genetics.* 1990;126(3):735–742. DOI: 10.1093/genetics/126.3.735
33. Orf JH, Chase K, Jarvik T, et al. Genetics of soybean agronomic traits: I. Comparison of three related recombinant inbred populations. *Crop Sci.* 1999;39(6):1642–1651. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961642x
34. Lee SH, Bailey MA, Mian MAR, et al. Molecular markers associated with soybean plant height, lodging, and maturity across locations. *Crop Sci.* 1996;36(3):728–735. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183x003600030035x
35. Tasma IM, Lorenzen LL, Green DE, Shoemaker RC. Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean. *Mol Breed.* 2001;8(1):25–35. DOI: 10.1023/A:1011998116037
36. Yamanaka N, Ninomiya S, Hoshi M, et al. An informative linkage map of soybean reveals QTLs for flowering time, leaflet morphology and regions of segregation distortion. *DNA Res.* 2001;8(2):61–72. DOI: 10.1093/dnares/8.2.61
37. Wang D, Graef GL, Procopiuk AM, Diers WB. Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean back-cross populations. *Theor Appl Genet.* 2004;108:458–467. DOI: 10.1007/s00122-003-1449-z
38. Watanabe S, Tadjuddin T, Yamanaka N, et al. Analysis of QTLs for reproductive development and seed quality traits in soybean using recombinant inbred lines. *Breed Sci.* 2004;54(4):399–407. DOI: 10.1270/jsbbs.54.399
39. Zhang W-K, Wang Y-J, Luo G-Z, et al. QTL mapping of ten agronomic traits on the soybean (*Glycine max* L. Merr.) genetic map and their association with EST markers. *Theor Appl Genet.* 2004;108:1131–1139. DOI: 10.1007/s00122-003-1527-2
40. Funatsuki H, Kawaguchi K, Matsuba S, et al. Mapping of QTL associated with chilling tolerance during reproductive growth in soybean. *Theor Appl Genet.* 2005;111:851–861. DOI: 10.1007/s00122-005-0007-2
41. Githiri SM, Yang D, Khan NA, et al. QTL analysis of low temperature induced browning in soybean seed coats. *J Hered.* 2007;98(4):360–366. DOI: 10.1093/jhered/esm042
42. Khan NA, Githiri SM, Benitez ER, et al. QTL analysis of cleistogamy in soybean. *Theor Appl Genet.* 2008;117:479–487. DOI: 10.1007/s00122-008-0792-5
43. Liu B, Fujita T, Yan Z-H, et al. QTL Mapping of Domestication-related Traits in Soybean (*Glycine max*). *Ann Bot.* 2007;100(5):1027–1038. DOI: 10.1093/aob/mcm149
44. Liu B, Abe J. QTL mapping for photoperiod insensitivity of a Japanese soybean landrace Sakamoto-wase. *J Hered.* 2010;101(2):251–256. DOI: 10.1093/jhered/esp113
45. Cheng L, Wang Y, Zhang C, et al. Genetic analysis and QTL detection of reproductive period and post-flowering photoperiod responses in soybean. *Theor Appl Genet.* 2011;123:421–429. DOI: 10.1007/s00122-011-1594-8
46. Liu W, Kim MY, Kang YJ, et al. QTL identification of flowering time at three different latitudes reveals homeologous genomic regions that control flowering in soybean. *Theor Appl Genet.* 2011;123:545–553. DOI: 10.1007/s00122-011-1606-8
47. Komatsu K, Hwang T-Y, Takahashi M, et al. Identification of QTL controlling post-flowering period in soybean. *Breed Sci.* 2012;61(5):646–652. DOI: 10.1270/jsbbs.61.646
48. Lu S, Li Y, Wang J, et al. QTL mapping for flowering time in different latitude in soybean. *Euphytica.* 2015;206:725–736. DOI: 10.1007/s10681-015-1501-5
49. Kong L, Lu S, Wang Y, et al. Quantitative trait locus mapping of flowering time and maturity in soybean using next-generation se-

- quencing-based analysis. *Front Plant Sci.* 2018;9:1–20. DOI: 10.3389/fpls.2018.00995
50. Liu D, Yan Y, Fujita Y, et al. A major QTL (*qFT12.1*) allele from wild soybean delays flowering time // *Mol Breed.* 2018;38:4. DOI: 10.1007/s11032-018-0808-z
51. Fang C, Chen L, Nan H, et al. Rapid identification of consistent novel QTLs underlying long-juvenile trait in soybean by multiple genetic populations and genotyping-by-sequencing. *Mol Breed.* 2019;39:80. DOI: 10.1007/s11032-019-0979-2
52. Hayama R, Coupland G. The Molecular Basis of Diversity in the Photoperiodic Flowering Responses of Arabidopsis and Rice. *Plant Physiol.* 2004;135(2):677–684. DOI: 10.1104/pp.104.042614
53. Valverde F, Mouradov A, Soppe W, et al. Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science.* 2004;303(5660):1003–1006. DOI: 10.1126/science.109176
54. Tsuji H, Taoka K-I, Shimamoto K. Regulation of flowering in rice: two florigen genes, a complex gene network, and natural variation. *Curr Opin Plant Biol.* 2011;14(1):45–52. DOI: 10.1016/j.pbi.2010.08.016
55. Bouche F, Lobet G, Tocquin P, Perilleux C. FLOR-ID: an interactive database of flowering-time gene networks in *Arabidopsis thaliana*. *Nucleic Acids Res.* 2016;44(D1):D1167–D1171. DOI: 10.1093/nar/gkv1054
56. Jung C-H, Wong CE, Singh MB, Bhalla PL. Comparative genomic analysis of soybean flowering genes. *PLoS One.* 2012;7(6): e38250. DOI: 10.1371/journal.pone.0038250
57. Kim MY, Shin JH, Kang YJ, et al. Divergence of flowering genes in soybean. *J Biosci.* 2012;37:857–870. DOI: 10.1007/s12038-012-9252-0
58. Liu B, Kanazawa A, Matsumura H, et al. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of phytochrome A gene. *Genetics.* 2008;180(2):996–1007. DOI: 10.1534/genetics.108.092742
59. Watanabe S, Hideshima R, Xia Z, et al. Map-based cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3*. *Genetics.* 2009;182(4):1251–1262. DOI: 10.1534/genetics.108.098772
60. Watanabe S, Xia Z, Hideshima R, et al. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering. *Genetics.* 2011;188(2):395–407. DOI: 10.1534/genetics.110.125062
61. Tsubokura Y, Matsumura H, Xu M, et al. Genetic variation in soybean at the maturity locus *E4* is involved in adaptation to long days at high latitudes. *Agronomy.* 2013;3(1):117–134. DOI: 10.3390/agronomy3010117
62. 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;13:91. DOI: 10.1186/1471-2229-13-91
63. Molnar SJ, Rai S, Charette M, Cober ER. Simple sequence repeat (SSR) markers linked to *E1*, *E3*, *E4*, and *E7* maturity genes in soybean. *Genome.* 2003;46(6):1024–1036. DOI: 10.1139/g03-079
64. Watanabe S, Tsukamoto C, Oshita T, et al. Identification of quantitative trait loci for flowering time by a combination of restriction site-associated DNA sequencing and bulked segregant analysis in soybean. *Breed Sci.* 2017;67(3):277–285. DOI: 10.1270/jsbbs.17013
65. Cober E.R., Morrison M.J. Regulation of seed yield and agronomic characters by photoperiod sensitivity and growth habit genes in soybean. *Theor Appl Genet.* 2010;120(5):1005–1012. DOI: 10.1007/s00122-009-1228-6
66. Lu S, Zhao X, Hu Y, et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nat Genet.* 2017;49:773–779. DOI: 10.1038/ng.3819
67. Yue Y, Liu N, Jiang B, et al. A single nucleotide deletion in *J* encoding GmELF3 confers long juvenility and is associated with adaptation of tropic soybean. *Molecular Plant.* 2017;10(4):656–658. DOI: 10.1016/j.molp.2016.12.004
68. McBlain BA, Hesketh JD, Bernard RL. Genetic effect on reproductive phenology in soybean isolines differing in maturity genes. *Can J Plant Sci.* 1987;67(1):105–115. DOI: 10.4141/cjps87-012
69. Wang Y, Wu CX, Zhang XM, et al. Effects of soybean major maturity genes under different photoperiods. *Acta agronomica sinica.* 2008;34(7):1160–116. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2008.01160
70. Whigham DK, Minor HC, Carmen SG. Effects of environment and management on soybean performance in the tropics1. *Agronomy J.* 1978;70(4):587–592. DOI: 10.2134/agronj1978.00021962007000040017x
71. Egli DB. *Seed biology and the yield of grain crops.* Wallingford, UK: CAB International, 1998.
72. Severin AJ, Woody JL, Bolon Y-T, et al. RNA-Seq Atlas of *Glycine max*: A guide to the soybean transcriptome. *BMC Plant Biol.* 2010;10:160. DOI: 10.1186/1471-2229-10-160
73. Libault M, Farmer A, Joshi T, et al. An integrated transcriptome atlas of the crop model *Glycine max*, and its use in comparative analyses in plants. *Plant J.* 2010;63(1):86–99. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2010.04222.x
74. Upadhyay AP, Ellis RH, Summerfield RJ, et al. Characterization of photothermal flowering responses in maturity isolines of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] cv. Clark. *Ann Bot.* 1994;74(1):87–96. DOI: 10.1006/anbo.1994.1097
75. Thakare D, Kumudini S, Dinkins RD. Expression of flowering-time genes in soybean *E1* near-isogenic lines under short and long day conditions. *Planta.* 2010;231:951–963. DOI: 10.1007/s00425-010-1100-6
76. Zhou Z, Jiang Y, Wang Z, et al. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. *Nat Biotechnol.* 2015;33:408–414. DOI: 10.1038/nbt.3096
77. Langewisch T, Zhang H, Vincent R, et al. Major soybean maturity gene haplotypes revealed by SNPviz analysis of 72 sequenced soybean genomes. *PLoS One.* 2014;9(4): e94150. DOI: 10.1371/journal.pone.0094150
78. Xu M, Yamagishi N, Zhao C, et al. The soybean-specific maturity gene *E1* family of floral repressors controls night-break responses through down-regulation of *Flowering Locus T* orthologs. *Plant Physiol.* 2015;168(4):1735–1746. DOI: 10.1104/pp.15.00763
79. Zhu J, Takeshima R, Harigai K, et al. Loss of function of the *E1-Like-b* gene associates with early flowering under long-day conditions in soybean. *Front Plant Sci.* 2019;9:1867. DOI: 10.3389/fpls.2018.01867
80. Zhai H, Lü S, Wu H, et al. Diurnal expression pattern, allelic variation, and association analysis reveal functional features of the *E1* gene in control of photoperiodic flowering in soybean. *PLoS One.* 2015;10(8): e0135909. DOI: 10.1371/journal.pone.0135909
81. Zhang X, Zhai H, Wang Y, et al. Functional conservation and diversification of the soybean maturity gene *E1* and its homologs in legumes. *Sci Rep.* 2016;6:29548. DOI: 10.1038/srep29548



82. Wang Y, Gu Y, Gao H, et al. Molecular and geographic evolutionary support for the essential role of GIGANTEA in soybean domestication of flowering time. *BMC Evol Biol.* 2016;16:79. DOI: 10.1186/s12862-016-0653-9
83. Cober ER, Tanner JW, Voldeng HD. Soybean photoperiod-sensitivity loci respond differentially to light quality. *Crop Sci.* 1996;36(3):606–610. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183x003600030014x
84. Kanazawa A, Liu B, Kong F, et al. Adaptive evolution involving gene duplication and insertion of a novel Ty1/copia-like retrotransposon in soybean. *J Mol Evol.* 2009;69:164–175. DOI: 10.1007/s00239-009-9262-1
85. Li Y-H, Zhou G, Ma J, et al. *De novo* assembly of soybean wild relatives for pan-genome analysis of diversity and agronomic traits. *Nat Biotechnol.* 2014;32:1045–1052. DOI: 10.1038/nbt.2979
86. Cober ER, Tanner JW, Voldeng HD. Genetic control of photoperiod response in early-maturing near-isogenic soybean lines. *Crop Sci.* 1996;36(3):601–605. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183x003600030013x
87. Dissanayaka A, Rodriguez TO, Di S, et al. Quantitative trait locus mapping of soybean maturity gene *E5*. *Breed Sci.* 2016;66(3):407–415. DOI: 10.1270/jsbbs.15160
88. Li X, Fang C, Xu M, et al. Quantitative trait locus mapping of soybean maturity gene *E6*. *Crop Sci.* 2017;57(5):2547–2554. DOI: 10.2135/cropsci2017.02.0106
89. Zagotta MT, Hicks KA, Jacobs CI, et al. The *Arabidopsis* *ELF3* gene regulates vegetative photomorphogenesis and the photoperiodic induction of flowering. *Plant J.* 1996;10(4):691–702. DOI: 10.1046/j.1365-3113x.1996.10040691.x
90. Yu J-W, Rubio V, Lee N-Y, et al. COP1 and ELF3 control circadian function and photoperiodic flowering by regulating GI stability. *Mol Cell.* 2008;32(5):617–630. DOI: 10.1016/j.molcel.2008.09.026
91. Matsumura H, Kitajima H, Akada S, et al. Molecular cloning and linkage mapping of cryptochrome multigene family in soybean. *The Plant Genome.* 2009;2(3):271. DOI: 10.3835/plantgenome.2009.06.0018
92. Zhang Q, Li H, Li R, et al. Association of the circadian rhythmic expression of *GmCRY1a* with a latitudinal cline in photoperiodic flowering of soybean. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2008;105(52):21028–21033. DOI: 10.1073/pnas.0810585105
93. Guo H, Yang H, Mockler TC, Lin C. Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science.* 1998;279(5355):1360–1363. DOI: 10.1126/science.279.5355.1360
94. 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):1220–1231. DOI: 10.1104/pp.110.160796
95. Wu F, Sedivy EJ, Price WB, et al. Evolutionary trajectories of duplicated *FT* homologues and their roles in soybean domestication. *Plant J.* 2017;90(5):941–953. DOI: 10.1111/tpj.13521
96. Cai Y, Wang L, Chen L, et al. Mutagenesis of *GmFT2a* and *GmFT5a* mediated by CRISPR/Cas9 contributes for expanding the regional adaptability of soybean. *Plant Biotechnol J.* 2020;18(1):298–309. DOI: 10.1111/pbi.13199
97. Cai Y, Chen L, Liu X, et al. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of *GmFT2a* delays flowering time in soya bean. *Plant Biotechnol J.* 2018;16(1):176–185. DOI: 10.1111/pbi.12758
98. Cao D, Li Y, Lu S, et al. *GmCOL1a* and *GmCOL1b* function as flowering repressors in soybean under long-day conditions. *Plant Cell Physiol.* 2015;56(12):2409–2422. DOI: 10.1093/pcp/pcv152
99. Chen L, Cai Y, Qu M, et al. Soybean adaption to high-latitude regions is associated with natural variations of *GmFT2b*, an ortholog of *Flowering Locus T*. *Plant Cell Environ.* 2020;43(4):934–944. DOI: 10.1111/pce.13695
100. 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. DOI: 10.1371/journal.pone.0089030
101. 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. DOI: 10.1016/j.molp.2015.01.007
102. Yamanaka N, Watanabe S, Toda K, et al. Fine mapping of the *FT1* locus for soybean flowering time using a residual heterozygous line derived from a recombinant inbred line. *Theor Appl Genet.* 2005;110:634–639. DOI: 10.1007/s00122-004-1886-3
103. Soybase.org [Internet]. SoyBase, Integrating Genetics and Genomics to Advance Soybean Research [cited: 2021 Jul 12]. Available from: <https://www.soybase.org/soybaselist/index.php>
104. Takeshima R, Hayashi T, Zhu J, et al. A soybean quantitative trait locus that promotes flowering under long days is identified as *FT5a*, a *Flowering Locus T* ortholog. *J Exp Bot.* 2016;67(17):5247–5258. DOI: 10.1093/jxb/erw283
105. Wang L, Sun S, Wu T, et al. Natural variation and CRISPR/Cas9-mediated mutation in *GmPRR37* affect photoperiodic flowering and contribute to regional adaptation of soybean. *Plant Biotechnol J.* 2020;18(9):1869–1881. DOI: 10.1111/pbi.13346
106. Takahashi R, Abe J. Soybean maturity genes associated with seed coat pigmentation and cracking in response to low temperatures. *Crop Sci.* 1999;39(6):1657–1662. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961657x
107. Sedivy EJ, Akperter A, Vela A, et al. Identification of non-pleiotropic loci in flowering and maturity control in soybean. *Agronomy.* 2020;10(8):1204. DOI: 10.3390/agronomy10081204
108. Pan L, He J, Zhao T, et al. Efficient QTL detection of flowering date in a soybean RIL population using the novel restricted two-stage multi-locus GWAS procedure. *Theor Appl Genet.* 2018;131:2581–2599. DOI: 10.1007/s00122-018-3174-7
109. Liu W, Jiang B, Ma L, et al. Functional diversification of *Flowering Locus T* homologs in soybean: *GmFT1a* and *GmFT2a/5a* have opposite roles in controlling flowering and maturation. *New Phytologist.* 2017;217(3):1335–1345. DOI: 10.1111/nph.14884
110. Saindon G, Beversdorf WD, Voldeng HD. Adjustment of the soybean phenology using the *E4* locus. *Crop Sci.* 1989;29(6):1361–1365. DOI: 10.2135/cropsci1989.0011183x002900060006x
111. Zhai H, Lü S, Wang Y, et al. Allelic variations at four major maturity genes and transcriptional abundance of the *E1* gene are associated with flowering time and maturity of soybean cultivars. *PLoS One.* 2014;9(5): e97636. DOI: 10.1371/journal.pone.0097636
112. Jiang B, Nan H, Gao Y, et al. Allelic combinations of soybean maturity loci *E1*, *E2*, *E3* and *E4* result in diversity of maturity and adaptation to different latitudes. *PLoS One.* 2014;9(8):e106042. DOI: 10.1371/journal.pone.0106042
113. Voldeng HD, Saindon G. Registration of seven long-daylength insensitive soybean genetic stocks. *Crop Sci.* 1991;31(5):1399. DOI: 10.2135/cropsci1991.0011183x003100050095x
114. Abe J, Xu D, Miyano A, et al. Photoperiod-insensitive Japanese soybean landraces differ at two maturity loci. *Crop Sci.* 2003;43(4):1300–1304. DOI: 10.2135/cropsci2003.1300

- 115.** Han TF, Wang JL. Studies on the post flowering photoperiodic responses in soybean. *Acta Bot Sin.* 1995;37(11):863–869.
- 116.** Egli DB. Time and the productivity of agronomic crops and cropping systems. *Agron J.* 2011;103(3):743–750. DOI: 10.2134/agronj2010.0508
- 117.** Kurasch AK, Hahn V, Leiser WL, et al. Identification of mega-environments in Europe and effect of allelic variation at maturity *E* loci on adaptation of European soybean. *Plant Cell Environ.* 2017;40(5):765–778. DOI: 10.1111/pce.12896
- 118.** 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):18–20. DOI: 10.1371/journal.pone.0029238
- 119.** Kumawat G, Yadav A, Satpute GK, et al. Genetic relationship, population structure analysis and allelic characterization of flowering and maturity genes *E1*, *E2*, *E3* and *E4* among 90 Indian soybean landraces. *Physiol Mol Biol Plants.* 2019;25:387–398. DOI: 10.1007/s12298-018-0615-3
- 120.** Gerasimova SV, Khlestkina EK, Kochetov AV, Shumny VK. Genome editing system CRISPR/CAS9 and peculiarities of its application in monocots. *Fiziologiya rastenij.* 2017;64(2):92–108. (In Russ.) DOI: 10.1134/S1021443717010071

## ОБ АВТОРАХ

**Ярослава Вячеславовна Федорина**, научн. сотр.; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0215-7928>; eLibrarySPIN: 7993-4540; Scopus: 57105740200; e-mail: f.jaroslava@gmail.com

**Елена Константиновна Хлесткина**, д-р биол. наук, профессор, директор; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>; eLibrarySPIN: 3061-1429; Scopus: 6603368411; e-mail: director@vir.nw.ru

**\*Ирина Владимировна Сеферова**, канд. биол. наук, вед. научн. сотр.; адрес: Россия, 190031, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42-44; eLibrary SPIN: 5061-9712; Scopus: 57144617000; e-mail: i.seferova@vir.nw.ru

**Мargarita Афанасьевна Вишнякова**, д-р биол. наук, гл. научн. сотр., заведующая отделом ГР зерновых бобовых культур; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2808-7745>; eLibrary SPIN: 2802-9614; Scopus: 6603209207; e-mail: m.vishnyakova@vir.nw.ru

## AUTHORS' INFO

**Jaroslava V. Fedorina**, Researcher; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0215-7928>; eLibrary SPIN: 7993-4540; Scopus: 57105740200; e-mail: f.jaroslava@gmail.com

**Elena K. Khlestkina**, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Director; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>; eLibrary SPIN: 3061-1429; Scopus: 6603368411; e-mail: director@vir.nw.ru

**\*Irina V. Seferova**, Cand. Sci. (Biol.), Researcher; address: 42-44, Bolshaya Morskaya st., Saint Petersburg, 190031, Russia; eLibrary SPIN: 5061-9712; Scopus: 57144617000; e-mail: i.seferova@vir.nw.ru.

**Margarita A. Vishnyakova**, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Head of Department; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2808-7745>; eLibrary SPIN: 2802-9614; Scopus: 6603209207; e-mail: m.vishnyakova@vir.nw.ru

\* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author