

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.34:575.113.1
DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-03



Геномные районы сои, ассоциированные со сроками цветения

М. Т. Меньков^{1,2}, И. В. Сеферова², Е. А. Лепилова¹, Н. А. Швачко², А. П. Бойко³, Е. К. Хлесткина^{1,2}, И. В. Розанова¹

¹ Научно-технологический университет «Сириус», Центр генетики и наук о жизни, Краснодарский край, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Адлерская опытная станция – филиал ВИР, Сочи, Россия

Автор, ответственный за переписку: Михаил Тимофеевич Меньков, menkov.mt@talantiuspeh.ru

Актуальность. Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) – один из наиболее значимых объектов мирового сельского хозяйства. Важным направлением в селекции сои является оптимизация продолжительности вегетационного периода. Современные методы, включая использование ДНК-маркеров, позволяют ускорить отбор нужных генотипов. Одним из инструментов для выявления маркеров является полногеномный анализ ассоциаций (GWAS). Целью статьи было выявление локусов, ассоциированных с продолжительностью периода от всходов до цветения.

Материалы и методы. Был выполнен GWAS на данных трехлетнего полевого изучения (2023–2025) на Адлерской опытной станции – филиале ВИР (43.450° N, 39.933° E) и данных GBS (genotyping by sequencing) выборки из 169 образцов сои коллекции ВИР разного эколого-географического происхождения. Анализ выполнен с использованием программного обеспечения Tassel 5.0, реализующего смешанную линейную модель (MLM).

Результаты. Выявлено 48 значимых SNP, распределенных по 14 хромосомам. Среди них присутствуют известные QTL, участвующие в регуляции цветения, и потенциально новые локусы на хромосомах Gm1 (115 cM), Gm6 (117 cM), Gm7 (34–36 cM), Gm8 (116 cM), ранее не описанные в литературе.

Заключение. Помимо известных QTL, участвующих в регуляции цветения, в ходе исследования выявлены новые локусы, ранее не описанные в литературе. Изучение сортов сои, имеющих различное географическое происхождение, в условиях прибрежной зоны Черного моря позволило выявить новые маркеры, ассоциированные со сроком цветения.

Ключевые слова: соя, *Glycine max*, маркеры SNP, GWAS, фенология, сроки цветения

Благодарности: полногеномный анализ ассоциаций и анализ структуры популяции выполнены в рамках государственной программы федеральной территории «Сириус» «Научно-технологическое развитие федеральной территории “Сириус”» (соглашение № 18-03 от 10.09.2024). Формирование выборки сои осуществлено в рамках темы ВИР (FGEM-2022-0002), а ее генотипирование – в рамках программы Центра «Агротехнологии будущего» ВИР. Авторы выражают признательность К. С. Клемешовой (Субтропический научный центр РАН, Сочи) за предоставление данных о погодных условиях.

Для цитирования: Меньков М.Т., Сеферова И.В., Лепилова Е.А., Швачко Н.А., Бойко А.П., Хлесткина Е.К., Розанова И.В. Геномные районы сои, ассоциированные со сроками цветения. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2026;187(2):114-127. DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-03

Прозрачность финансовой деятельности: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-03

Genomic regions associated with flowering dates in soybean

Mikhail T. Menkov^{1,2}, Irina V. Seferova², Ekaterina A. Lepilova¹, Natalia A. Shvachko², Alexander P. Boyko³, Elena K. Khlestkina^{1,2}, Irina V. Rozanova¹¹ Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, Krasnodar Territory, Russia² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia³ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Adler Experiment Station – branch of VIR, Sochi, Russia**Corresponding author:** Mikhail T. Menkov, menkov.mt@talantiuspeh.ru

Background. Soybean (*Glycine* L.) Merr.) is one of the most important crops worldwide. Optimizing the growing season is a key focus in soybean breeding. Modern methods, including the use of DNA markers, make it possible to accelerate selection of desired genotypes. One of the marker identification tools is a genome-wide association study (GWAS). The research objective was to pinpoint the loci associated with the duration of the germination-to-flowering period.

Materials and methods. The GWAS utilized the data from a three-year field study (2023–2025) conducted at Adler Experiment Station of VIR (43.450° N, 39.933° E), and the GBS data for a set of 169 soybean accessions from the VIR collection (origin: China, Russia, USA, Moldova, Canada, etc.). The Tassel 5.0 software was employed, implementing a mixed linear model (MLM).

Results. Forty-eight significant SNPs distributed across 14 chromosomes were identified. These included the known QTLs involved in flowering regulation and the potentially novel chromosome loci Gm1 (115 cM), Gm6 (117 cM), Gm7 (34–36 cM), and Gm8 (116 cM), previously undescribed in the literature.

Conclusion. The study of soybean cultivars of various geographic origin in the coastal zone of the Black Sea resulted in identifying new markers associated with flowering schedules.

Keywords: soybean, *Glycine max*, SNP markers, GWAS, phenology, flowering times

Acknowledgments: GWAS and population structure analyses were performed within the state program for the Sirius Federal Territory “Scientific and technological development of the Sirius Federal Territory” (Agreement No. 18-03 dated Sept. 10, 2024). Soybean accessions were sampled under the thematic plan of VIR (FGEM-2022-0002), and genotyped in the framework of the program for the *Agrotechnologies for the Future* Center.

The authors are grateful to K. S. Klemeshova (Subtropical Scientific Center of the RAS, Sochi) for providing data on weather conditions.

For citation: Menkov M.T., Seferova I.V., Lepilova E.A., Shvachko N.A., Boyko A.P., Khlestkina E.K., Rozanova I.V. Genomic regions associated with flowering dates in soybean. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2026;187(2):114-127. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-03

Financial transparency: the authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal’s opinion is neutral to the presented materials, the authors or their employers.

Введение

Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) – один из наиболее важных объектов мирового сельского хозяйства. Являясь представителем семейства Бобовые, это однолетнее травянистое растение характеризуется облигатным самоопылением и высокой адаптивностью к условиям среды.

Соя выращивается в широком диапазоне широт, от 56° северной широты до 35–37° южной широты, в более чем 60 странах (Fedorina et al., 2022). Будучи культурой короткого светового дня, соя демонстрирует удлинение вегетационного периода при выращивании в северных широтах, однако селекционерами выведены сорта, приспособленные к широкому спектру климатических зон (Qin et al., 2023).

Большое разнообразие генотипов сои является результатом пройденных исторических селекционных этапов. В процессе доместикации растений отбиралась форма, наиболее полно обеспечивающая человека надежным источником питания. Культурная соя (*G. max*) произошла от дикой сои (*G. soja* Sieb. & Zucc.) в Китае примерно 5000 лет назад, после чего она распространилась по всему миру (Wang L. et al., 2016). На первых этапах доместикации человек не создавал новых форм, а отбирал варианты, предоставленные ему природой. Сознательный отбор появился в последние столетия: человек, не зная законов генетики, выбирал формы с более выраженными полезными свойствами, сохраняя наиболее приспособленные растения, дающие стабильный урожай. Однако с начала XX века отбор сменили методы искусственной гибридизации, массовый отбор сменился индивидуальным, стали применять целенаправленные скрещивания. Первые сорта, созданные путем контролируемого скрещивания, появились в 1940-х годах и позволили значительно расширить генетическое разнообразие культуры. Произошло повышение урожайности, уменьшение полеглости, снижение растрескиваемости бобов и др. Были выделены источники и доноры для селекционной работы (Specht et al., 2015). Исторически отбор шел на повышение содержания масла в семенах, но в последние десятилетия приоритетным стало создание высокобелковых, а не высокомасличных сортов (Novikova et al., 2018).

Одним из ключевых направлений современной селекции сои является оптимизация вегетационного периода: в зонах рискованного земледелия (северные широты, горные регионы) предпочтением отдается раннеспелым сортам (75–90 дней), способным завершить цикл развития до наступления заморозков, минимизируя риски потерь урожая. Позднеспелые сорта (свыше 120 дней) преобладают в южных регионах с продолжительным теплым периодом, длинный период вегетации способствует накоплению биомассы и повышению продуктивности (Qin et al., 2023).

Генетическое разнообразие сои возникло в значительной степени на базе древних полногеномных дупликаций. Это дает возможность селекционерам находить и использовать гомеологичные гены, полученные от разных геномов, связанных с важными признаками, такими как длительность вегетационного периода, стрессоустойчивость и продуктивность растения. Благодаря этому можно более эффективно выбирать генотипы с нужными свойствами (Schmutz et al., 2010).

Публикация референсного генома сорта сои 'Williams 82' в 2010 г. (Schmutz et al., 2010) стала значимым событием в геномике бобовых, раскрыв особенности

структуры генома ($2n = 40$, ~1115 Мб). В настоящее время усилия направлены на ускорение селекции сои с помощью ДНК-маркеров, которые позволяют идентифицировать нужные генотипы. Одним из методов для поиска и выявления маркеров является полногеномный анализ ассоциаций (GWAS) (Stupar et al., 2024). В отличие от метода, где используется скрещивание (например, QTL-анализ), GWAS работает с естественным генетическим разнообразием культуры, что ускоряет процесс селекции на 30–50% (Bhat, Yu, 2021). Для проведения GWAS необходимы данные фенотипирования и генотипирования выборки образцов. Одним из способов генотипирования выборки является метод GBS (Poland, Rife, 2012). Это секвенирование ограниченного набора репрезентативных участков генома, который отбирается с помощью ферментов рестрикции, разрезающих ДНК в специфических местах. Такой подход позволяет существенно уменьшить объем анализируемых данных и заметно снижает финансовые и временные затраты по сравнению с полногеномным секвенированием. Фенотипирование выборки проводят, как правило, в полевых условиях в течение трех лет, чтобы нивелировать влияние окружающей среды на проявление признаков (Rozanova et al., 2023). Таким образом, подход GWAS демонстрирует высокую практическую значимость в селекции, позволяет ускорить отбор перспективных генотипов без необходимости многократного скрещивания в полевых условиях.

В литературных источниках описан ряд локусов генома сои, связанных с регуляцией времени цветения, большая часть которых являются ортологами известных генов цветения, выявленных ранее у арабидопсиса. На сегодняшний день известно 12 основных генов, контролирующих время цветения и созревания (*E1–E11* и *J*). Их продукты задействованы в контроле фотопериода и циркадных ритмов, а также связывают внешние сигналы среды с внутренними механизмами регуляции. Так, *E1* кодирует V3-содержащий транскрипционный фактор, подавляющий экспрессию генов *GmFT2a* и *GmFT5a* и тем самым задерживающий цветение в условиях длинного дня; *E2* (*GmGla*) участвует в работе циркадных часов; *J* (*GmELF3*) вовлечен в контроль циркадных ритмов и чувствительности фотопериода; ряд локусов *E3*, *E4* кодируют фитохромы, воспринимающие световые сигналы. Взаимодействие доминантных и рецессивных аллелей этих генов (особенно *E1–E4*) определяет фенологические фазы цветения и сроки созревания. Доминантные аллели локусов *E1–E4*, *E7*, *E8* и *E10* ассоциированы с поздним временем цветения и созревания, в то время как доминантные аллели локусов *E6*, *E9*, *E11* и *J* – с более ранним цветением (Fedorina et al., 2022).

В настоящее время прослеживается тенденция к увеличению площадей сои и ее валовому сбору (Menkov et al., 2025). Растущая востребованность сои требует увеличения ее производства, что обычно решается за счет расширения посевных площадей. Поэтому очень важны селекционные программы, направленные на создание сортов с заданными свойствами, одним из которых являются оптимальные сроки созревания. Показатель «дни до цветения» (days to flowering, DTF) является ключевым индикатором агрономически значимых признаков, включая скороспелость, напрямую влияющим на адаптацию сортов к короткому вегетационному периоду (северные регионы, высокогорье). Учитывая, что DTF напрямую связан с проявлением аллелей генов, контролирующих фотопериодическую реакцию и чувствительность к температуре, выявление локусов, ассоциирован-

ных с этим признаком, представляет собой важную задачу для селекции. С учетом изложенного актуальной целью является выявление геномных локусов, определяющих продолжительность межфазного периода «всходы – цветение» в разнообразной выборке образцов сои, с использованием современных методов генотипирования и ассоциативного анализа.

Цель исследования – выявить с помощью GWAS ключевые SNP-маркеры и геномные локусы, ассоциированные с продолжительностью периода «всходы – цветение» у сои, и оценить их потенциал для использования в селекции сортов с оптимальными сроками созревания.

Материалы и методы

Растительный материал

Для выявления геномных локусов, контролирующих срок цветения, создали выборку из 169 образцов сои из коллекции ВИР (Electronic Supplementary Materials, Table S1)¹. Структуру выборки составили 163 образца (*G. max*), имеющих происхождение из 23 стран (Австралия, Аргентина, Беларусь, Бельгия, Венгрия, Германия, Канада, Китай, Колумбия, Латвия, Литва, Мексика, Молдова, Польша, Россия, США, Узбекистан, Украина, Франция, Чехия, Швеция, Южная Корея, Япония) (рис. 1), 2 образца (*G. gracilis* Skvortsov), произрастающих в провинциях Китая, и 4 образца (*G. soja*), произрастающих на Дальнем Востоке. Выборка формировалась с учетом разнообразия по происхождению и контрастности по признакам (морфологические признаки, группы спелости, продуктивность и т. д.) (см. рис. 1).

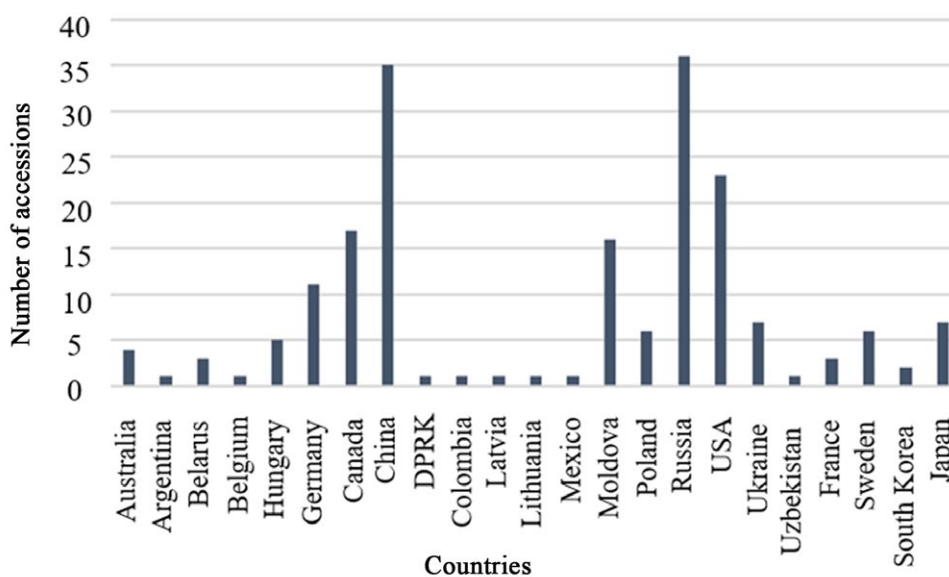


Рис. 1. Число проанализированных образцов сои из разных стран
Fig. 1. Number of the analyzed soybean accessions from various countries

Полевой эксперимент и фенотипирование

Эксперимент проводился в течение трех лет (2023, 2024 и 2025) с мая по октябрь в условиях прибрежной зоны Черного моря на Адлерской опытной станции – филиале ВИР (43.450° N, 39.933° E).

¹ Приложение Таблица S1 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-2-03> / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1. The online version of this article: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-2-03>

Образцы высевали в оптимальное время. Растения выборки, состоявшей из 169 образцов, высевались рядами по 2 метра на каждый образец (10 см между растениями). Расстояние между рядами составляло 70 см.

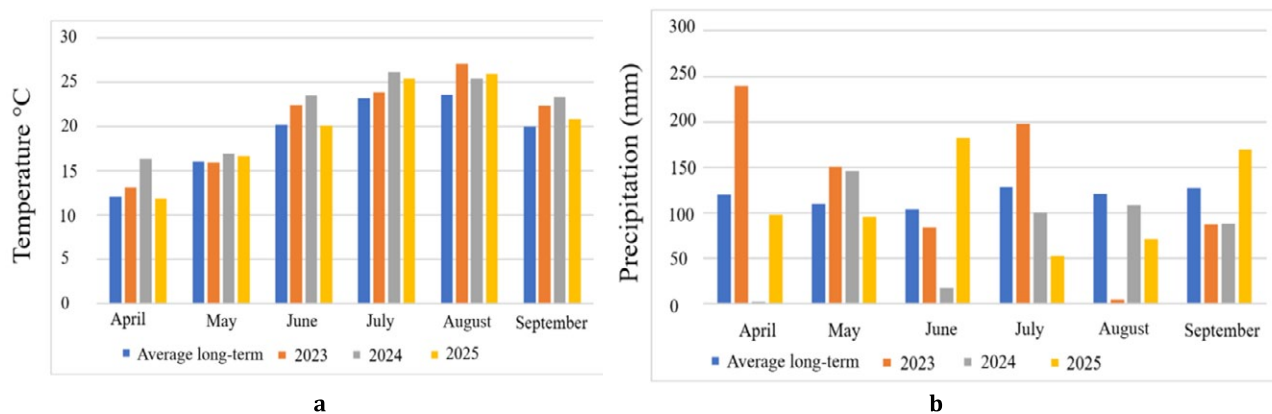
Погодные показатели в течение сезонов 2023–2025 гг. были в пределах нормальных климатических условий для данного региона (рис. 2). Различия по температуре между годами носят умеренный характер (см. рис. 2, а). Количество осадков заметно колебалось по месяцам относительно многолетней нормы, что свидетельствует о контрастных климатических условиях вегетационного периода. В апреле 2023 г. отмечен выраженный избыток влаги по сравнению со средними значениями, тогда как в мае – июне осадки были ближе к норме или несколько ниже. В июле 2023 г. количество осадков вновь значительно превышало многолетние показатели. В 2024 г. в апреле наблюдался минимум осадков, а в мае и августе их количество приблизилось к многолетнему. В июне – июле и сентябре наблюдалось снижение по сравнению с «нормой», что указывает на более сухие условия в середине лета. В 2025 г. осадки в апреле – мае были сопоставимы с многолетними значениями, в июне отмечен их избыток, а июль характеризовался умеренно пониженным уровнем влаги (см. рис. 2, б). Погодные показатели предоставлены К. В. Клемешовой (Субтропический научный центр РАН, г. Сочи).

Показатель «дни до цветения» (DTF) определяли в полевых условиях как количество дней от даты всходов до момента, когда 50% растений сорта показали первый цветок. Наблюдения проводились ежедневно на опытном поле (Vishniyakova et al., 2018). Описательная стати-

стика (среднее, минимум и максимум) признака DTF по годам (2023–2025) выполнена в программном пакете Excel.

Данные генотипирования

Выделение геномной ДНК производилось из листьев 14-дневных растений с использованием набора DNeasy-PlantMiniKit (QIAGEN, Венло, Нидерланды, Cat. No. 69106) в соответствии с инструкцией производителя.



a

b

Рис. 2. Погодные условия проведения опыта

(Адлерская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край, 2023–2025 гг.)

Fig. 2. Weather conditions during the experiment (Adler Experiment Station of VIR, Krasnodar Territory, 2023–2025)

Генотипирование проведено методом высокопроизводительного секвенирования (GBS) в рамках реализации программы Центра «Агротехнологии будущего» ВИР. Секвенирование осуществлялось в научно-исследовательском центре «Курчатовский институт». После строгого контроля качества (частота минорных аллелей $MAF > 0,05$, частота делеции генотипа $< 20\%$) в конечном итоге было получено 20 620 высококачественных локусов SNP. Во всех образцах регистрировалась низкая доля гетерозиготных генотипов (в среднем 0,025% от числа SNP), что соответствует уровню самоопыления у сои.

Популяционная структура

Анализ популяционной структуры исследуемой выборки сои рассчитывался с помощью программного пакета STRUCTURE v 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Популяционная структура анализировалась на основе данных генотипирования набора из 20 620 маркеров. Чтобы рассчитать количество популяций (K), использовалась смешанная модель (admixture model) с коррелирующими частотами аллелей. Длину периода разогрева (burn-in) задавали равной 5000 итерациям, которые исключали из анализа для достижения стационарного распределения, после чего выполняли еще 5000 повторов марковской цепи Монте-Карло (MCMC) для получения окончательных оценок параметров.

Для определения числа популяций использовали анализ графика логарифмической зависимости $\log Pr(X|K)$ от числа кластеров K (Pritchard et al., 2000). Величина $\log Pr(X|K)$ представляет собой оценку логарифма правдоподобия наблюдаемых данных при фиксированном числе популяционных кластеров K; по изменению этого показателя судили о том, какое значение K лучше описывает структуру выборки. Дополнительно оптимальное значение K оценивали с использованием критерия ΔK , отражающего максимум изменения $\log Pr(X|K)$ между соседними K (Evanno et al., 2005).

Ассоциативный анализ

После проверки нормальности распределения данных по признаку DTF данные фенотипирования включили в геномный ассоциативный анализ (GWAS), который провели с использованием программного обеспечения Tassel 5.0, реализующего смешанную линейную модель (MLM), учитывающую эффекты, обусловленные родством между сортами на основе матрицы родства. Для визуализации распределения значимости ассоциаций построили графики Q-Q plot и Manhattan plot на основе

полученных значений p -value (Electronic Supplementary Materials, Figure S2)². Для выявления значимых SNP использовали поправку на множественное тестирование: 5-процентный порог Бонферрони, установленный на уровне $2,4 \cdot 10^{-6}$, то есть уровень значимости (0,05), деленный на эффективное количество независимых тестов (20 620) (Sobota et al., 2015). Таким образом, в качестве порога значимости использовался $-\log_{10}(p\text{-value}) = 5.6$. Кроме того, был установлен предполагаемый порог $p < 10^{-4}$ для выявления маркеров с достаточно низким значением p -value, но не достигших порогового уровня статистической значимости.

Результаты

Фенотипирование

Погодные условия вегетационного периода характеризовались умеренными отклонениями от многолетних температурных норм и заметными колебаниями количества осадков по месяцам относительно многолетней нормы (см. рис. 2).

Такие условия вегетации позволили оценить вклад генотипа и среды в формирование исследуемого признака. В таблице 1 указаны основные статистические показатели для признака DTF по трем годам наблюдений: среднее значение со стандартным отклонением, а также минимальные и максимальные значения, отражающие межгодовую изменчивость – от 18 до 73 дней в 2023 г., от 20 до 70 дней в 2024 и от 21 до 68 дней в 2025 г. Среднее время до цветения (DTF) в 2025 г. – 41 день, в 2023 и 2024 г. – 35 дней. Выявленный широкий диапазон значений (18–73 дня) для продолжительности межфазного периода от всходов до цветения отражает генетическое и адаптационное разнообразие изучаемых образцов (см. табл. 1; рис. 3). Распределение по количеству генотипов, начавших цветение в различное время после всходов, представлено на рисунке 4. Данные по признаку DTF использовались далее в ассоциативном анализе отдельно за каждый год наблюдений, без усреднения.

Популяционная структура

Исследование структуры популяции проведено в программе Structure v 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Проанализирована структура популяции 169 образцов сои из раз-

² Приложение Рисунок S2 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-2-03> / Electronic Supplementary Materials, Figure S2. The online version of this article: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2026-2-03>

Таблица 1. Описательная статистика по признаку «дни до цветения» (DTF) по годам изучения
Table 1. Descriptive statistics for the days-to-flowering (DTF) character across the years of research

Признак / Character	2023			2024			2025		
	Mean ± SD	Min	Max	Mean ± SD	Min	Max	Mean ± SD	Min	Max
DTF	34,8 ± 10,2	18	73	34,7 ± 11,7	20	70	41,6 ± 14,1	21	68

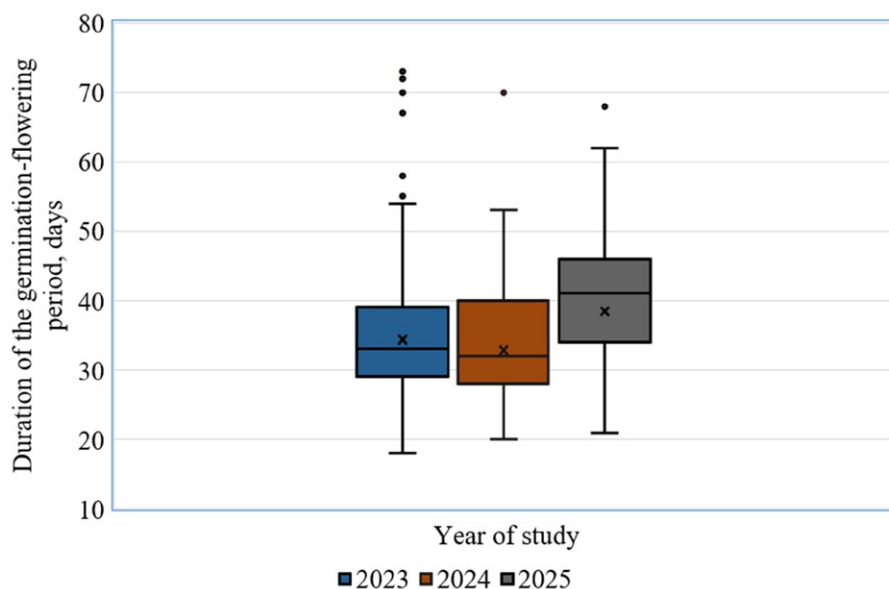


Рис. 3. Изменчивость продолжительности периода от всходов до цветения у образцов сои в 2023–2025 гг.
 Диаграмма размаха, показывающая межквартильный размах (расстояние от нижней границы ящика, Q1, до верхней границы, Q3), медиану (горизонтальная линия внутри прямоугольника), среднее значение (x), минимальные и максимальные значения выбросов (усы), индивидуальные выбросы за пределами межквартильного размаха (точки)

Fig. 3. Variability of the germination-to-flowering period duration in soybean accessions in 2023–2025.
 Box plot showing the interquartile range (distance from the lower edge of the box, Q1, to the upper edge, Q3), the median (horizontal line inside the rectangle), the mean (x), the minimum and maximum non-outlier values (whiskers), and individual outliers beyond the interquartile range (dots)

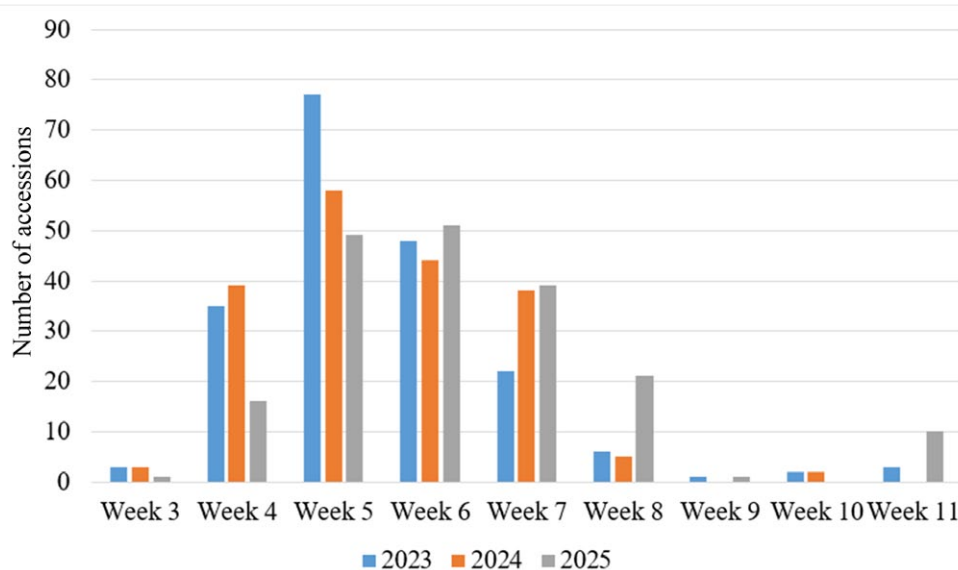


Рис. 4. Распределение образцов по неделям наступления цветения после всходов в 2023–2025 гг.
Fig. 4. Distribution of accessions over the weeks of the onset of flowering after germination in 2023–2025

ных стран для каждого числа субпопуляций K от 2 до 10 (рис. 5). Для выбора оптимального количества K использовались два независимых критерия. Анализ кластеров вероятности [$\text{LnP}(D)$] показал формирование «плато» начиная с $K = 4 \dots 6$, после чего дальнейшее увеличение числа кластеров не добавило информативности. После $K = 9$ существенной структуры в данных не наблюдается (см. рис. 5, а).

Для более точного определения количества кластеров применялся метод ΔK Эванно (Evanno et al., 2005), согласно которому первый выраженный локальный максимум

принимается за наиболее вероятное число субпопуляций в выборке. Пик ΔK наблюдался при $K = 6$. При дальнейшем увеличении значения K последующие колебания ΔK рассматриваются как вторичные и не отражают появления новой устойчивой структуры (см. рис. 5, б).

В последующем анализе структуры популяции использовался диапазон значений $K = 6$, как показано на рисунке 6. Анализ структуры популяции выявил наличие примесей всех однородных полиморфных локусов в различных кластерах, что свидетельствует о сложной родословной исследуемых образцов сои (см. рис. 6).

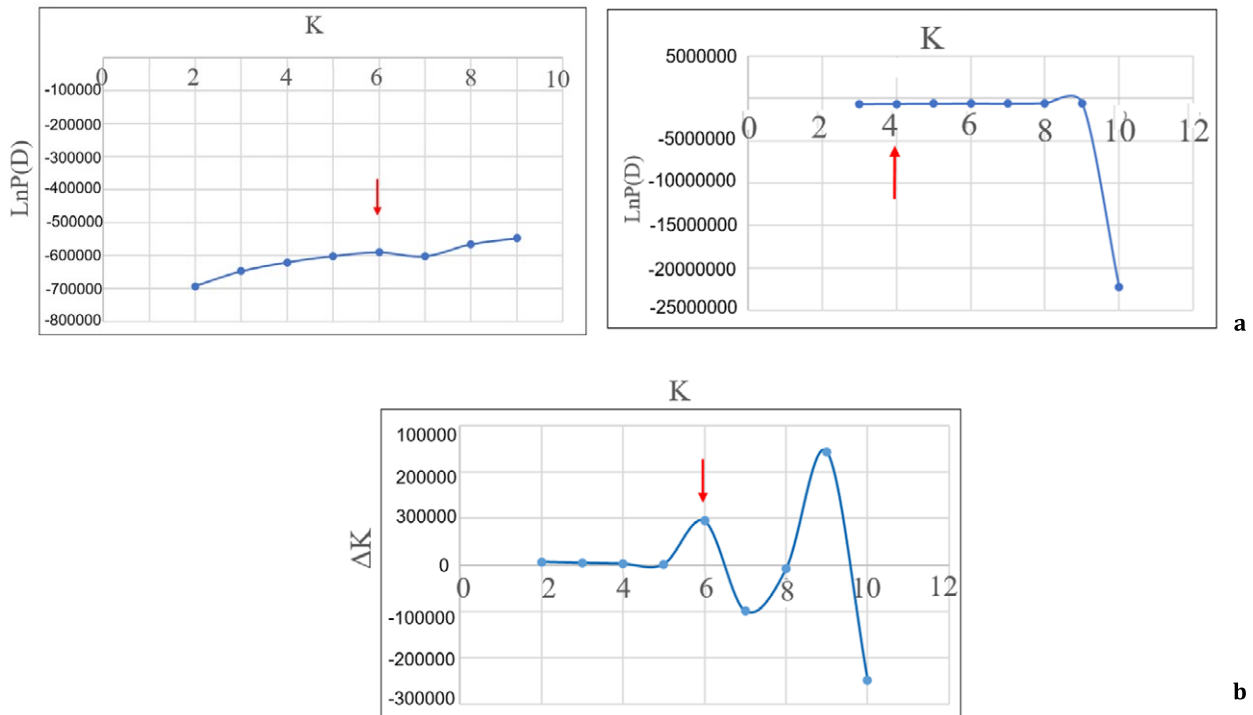


Рис. 5. Графики, показывающие оптимальное количество субпопуляций в изучаемой выборке сои. Стрелки указывают наилучшее значение K ; **а)** анализ кластеров вероятности [$\text{LnP}(D)$]; **б)** определение кластеров по методу ΔK Эванно

Fig. 5. Plots showing the optimal number of subpopulations in the studied set of soybean accessions. The arrows indicate the best value of K ; **a)** probability cluster analysis [$\text{LnP}(D)$]; **b)** clustering by the Evanno ΔK method

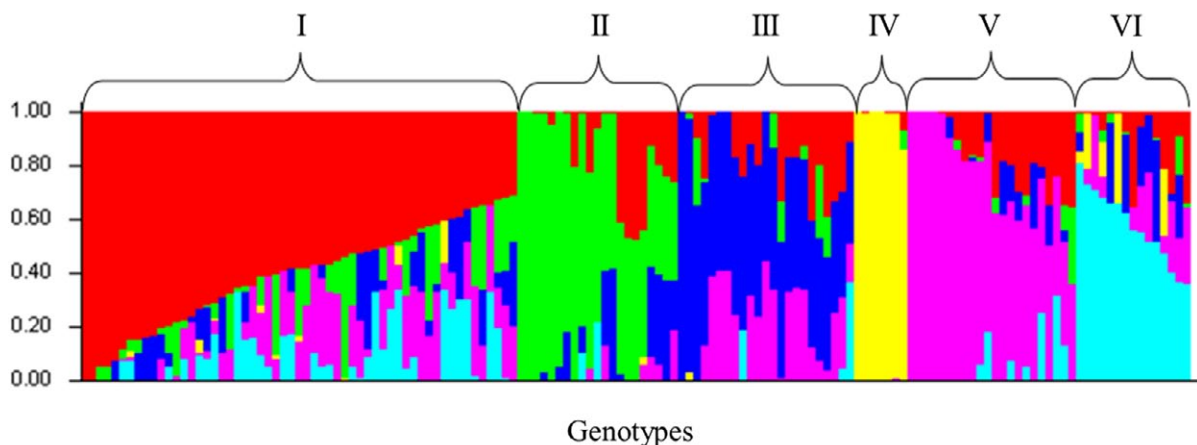


Рис. 6. Столбчатая диаграмма распределения генотипов выборки сои при $K = 6$ на основе 20620 SNP. Разные цвета представляют разные кластеры. Каждая вертикальная полоса представляет собой отдельный образец, полоса разделена на пропорции, основанные на доле частот аллелей, соответствующей каждой генетической группе

Fig. 6. Bar plots of the distribution in the studied set of soybean genotypes at $K = 6$, based on 20620 SNPs. Different colors represent different clusters. Each vertical bar represents an individual accession; bars are divided into proportions based on the share of allele frequencies corresponding to each genetic group

Использование параметров, полученных с помощью анализа популяционной структуры, в качестве ковариат в моделях GWAS позволяет исключить эффект, обусловленный популяционным происхождением.

Ассоциативный анализ

Графики Q-Q plot показали различия в количестве выявленных значимых SNP и в распределении значений *p*-value, что хорошо отражает влияние окружающей среды на результаты GWAS (рис. 7).

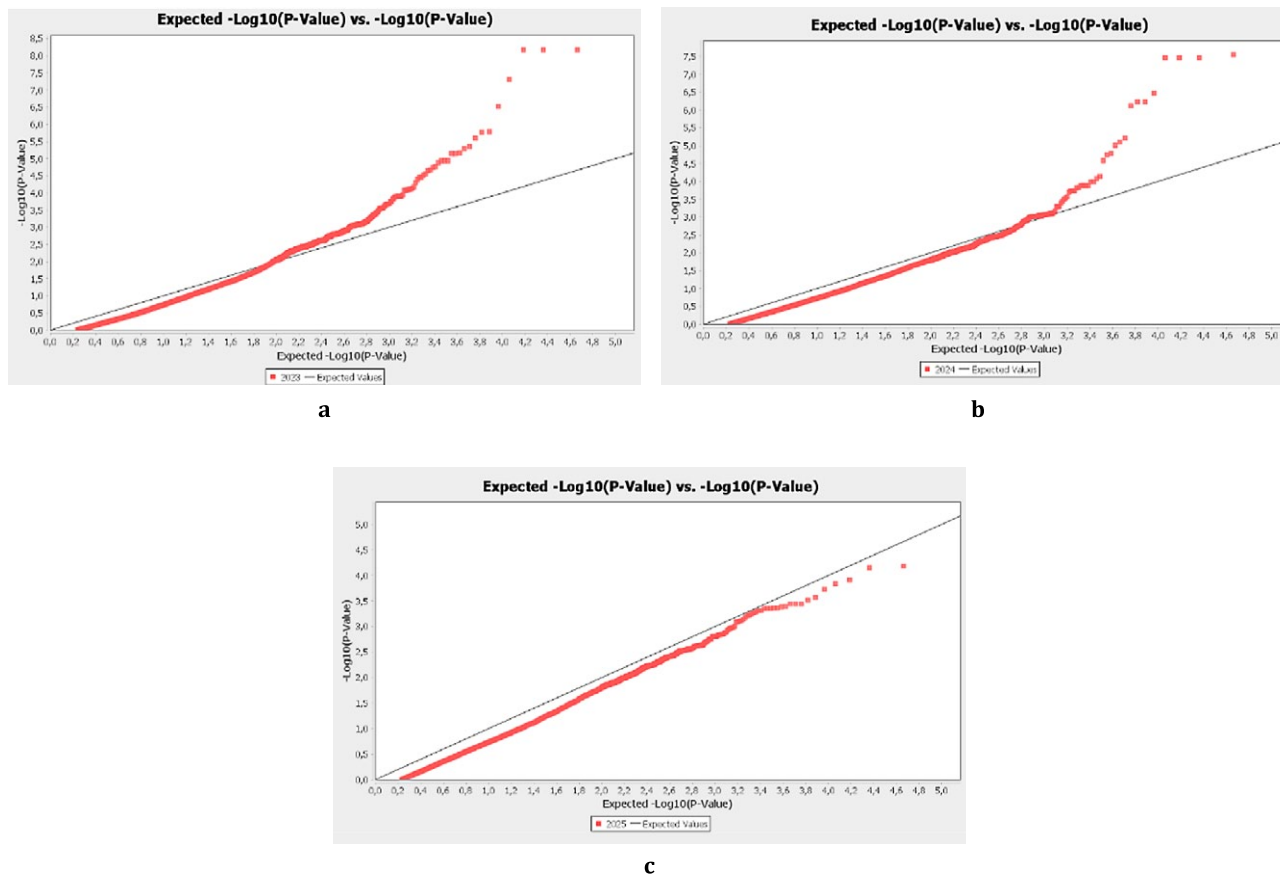


Рис. 7. Графики Q-Q plot продолжительности периода от всходов до цветения (DTF): а – 2023; б – 2024; в – 2025 год

Fig. 7. Q-Q plots of the germination-to-flowering period duration (days to flowering, DTF): a – 2023; b – 2024; c – 2025

Результаты за 2023 и 2024 г. более информативны: на графиках наблюдается четко выраженное отклонение верхних точек от диагонали, что указывает на наличие значимых маркеров. График Q-Q plot за 2025 г. показывает точечное распределение с минимальным отклонением, что говорит об отсутствии значимых SNP. Вероятно, на такой результат повлияли погодные условия: 2025 г. на фоне остальных отличался выраженным избытком осадков в июне и одновременным дефицитом в июле, что привело к сглаживанию фенотипических различий между генотипами.

В итоге ассоциативный анализ выявил 48 маркеров на 14 хромосомах, ассоциированных с признаком «дни до цветения» (DTF) (табл. 2).

Обсуждение

В текущем исследовании мы проанализировали выборку образцов сои из коллекции ВИР. Использование ресурсов доступного генетического разнообразия пред-

ставляет собой перспективное направление, которое обеспечивает ценный источник новых локусов, контролирующих срок цветения.

В нашей работе была сформирована выборка сои из образцов разного регионального происхождения, включавшая как местные формы, так и селекционные сорта, созданные в различные периоды прошлого и нынешнего веков. Также для сравнения были добавлены образцы *G. gracilis* и *G. soja*. Такой подход позволил получить выборку с высоким уровнем гетерогенности, что дает осно-

вания ожидать, что данные, полученные в работе, будут новыми и достоверными.

Выявленные по результатам GWAS локусы, ассоциированные со временем цветения, были нанесены на хромосомную карту. Дополнительно на карту были нанесены гены и QTL, описанные ранее в литературе как ассоциированные с цветением на соответствующих хромосомах, и «якорные маркеры», то есть маркеры, которые имеют точное, максимально близкое положение на хромосоме, полученное с помощью ресурса SoyBase (<https://www.soybase.org>) (рис. 8). В настоящее время известно 12 классических генов, связанных с цветением и созреванием у сои (*E1-E11* и *J*), а также гены *GmAP1a*, *GmAP1d* и *GmFTIP09*. Под «классическими генами» в данном контексте подразумевается гены, определяющие признаки путем наследования по законам Менделя, без исследования молекулярных механизмов.

На хромосоме 1 отсутствуют классические гены *E* (*E1-E11*), однако в ее регионах идентифицированы гены, влияющие на циркадные ритмы и фотопериодическую

Таблица 2. SNP-маркеры, ассоциированные с признаком «дни до цветения» (DTF)

Table 2. SNP markers associated with the days-to-flowering (DTF) character

Название маркерного локуса / Name of the marker locus (SNP)	Chr	Позиция, пн / Position, bp	Позиция, см ^b / Position, cm ^b	<i>p</i> -value – log10 ^a	Алель / Allele	MAF	Эффекторный аллель / Effector allele ^c
SNC_016088.4_3857705 ^{2023, 2024}	1	3857705	49.8	6.49	C/A	0.1	(C)↓
SNC_016088.4_56332376 ^{2023, 2024}	1	56332376	115	7.33	G/A	0.12	(A)↑
SNC_016089.4_6649740 ^{2023, 2024}	2	6649740	29	7.47	T/C	0.1	(C)↑
SNC_016089.4_11057744 ^{2023*}	2	11057744	44	5.45	A/T	0.25	(T)↑
SNC_016089.4_12439788 ^{2023*}	2	12439788	50	4.07	G/A	0.29	(A)↓
SNC_016089.4_42976100 ^{2023*}	2	42976100	97	4.06	T/C	0.14	(C)↑
SNC_016089.4_42976210 ^{2023*, 2024*}	2	42976210	97	4.71	C/T	0.14	(T)↑
SNC_016089.4_42976228 ^{2023*, 2024*}	2	42976228	97	4.71	T/C	0.14	(C)↑
SNC_016091.4_9121348 ^{2023*, 2024*}	4	9121348	71	5.23	T/G	0.22	(G)↓
SNC_016091.4_42679481 ^{2023, 2024*}	4	42679481	76	5.68	A/G	0.24	(G)↓
SNC_038241.2_398023 ^{2023, 2024}	5	398023	1	6.51	A/T	0.25	(T)↓
SNC_038241.2_3868513 ^{2023, 2024*}	5	3868513	3	5.59	T/A	0.12	(A)↓
SNC_038241.2_3883871 ^{2023*}	5	3883871	3	4.27	T/A	0.24	(A)↓
SNC_038242.2_10830042 ^{2024*}	6	10830042	63	4.04	T/C	0.21	(C)↑
SNC_038242.2_11739905 ^{2024*}	6	11739905	70	4.01	C/T	0.15	(T)↑
SNC_038242.2_44649723 ^{2023, 2024*, 2025*}	6	44649723	117	6.21	G/A	0.11	(A)↑
SNC_038242.2_44649758 ^{2023*, 2024*, 2025*}	6	44649758	117	5.09	G/A	0.49	(A)↓
SNC_038243.2_4863854 ^{2023, 2024, 2025*}	7	4863854	34	7.37	G/A	0.11	(A)↑
SNC_038243.2_5045449 ^{2024*}	7	5045449	36	5.34	C/T	0.15	(T)↑
SNC_038243.2_44621865 ^{2023, 2024, 2025*}	7	44621865	140	7.3	G/A	0.18	(A)↑
SNC_038244.2_7804208 ^{2023*, 2024*}	8	7804208	51	4.63	A/G	0.18	(G)↓
SNC_038244.2_8259265 ^{2023*, 2024*}	8	8259265	51	5.57	C/G	0.1	(G)↓
SNC_038244.2_8927481 ^{2024*}	8	8927481	51	4.14	G/A	0.14	(A)↑
SNC_038244.2_14450708 ^{2023*}	8	14450708	83	5.5	C/T	0.1	(T)↑
SNC_038244.2_14450763 ^{2023*}	8	14450763	83	5.5	A/G	0.1	(G)↑
SNC_038244.2_14450797 ^{2023*}	8	14450797	83	5.5	C/T	0.1	(T)↑
SNC_038244.2_37316051 ^{2023, 2024}	8	37316051	117	5.96	G/A	0.12	(A)↑
SNC_038244.2_40375184 ^{2023, 2024}	8	40375184	116	6.85	G/A	0.14	(G)↓
SNC_038244.2_40375533 ^{2023, 2024, 2025*}	8	40375533	116	7.23	C/T	0.2	(C)↓
SNC_038245.2_994445 ^{2023, 2024}	9	994445	0	7.44	A/C	0.1	(C)↑
SNC_038245.2_44083476 ^{2023, 2024}	9	44083476	81.48	7.32	A/G	0.07	(G)↑
SNC_038245.2_44083655 ^{2023, 2024}	9	44083655	81.48	7.32	G/A	0.07	(A)↑
SNC_038245.2_44083659 ^{2023, 2024}	9	44083659	81.48	7.32	A/G	0.07	(G)↑

Таблица 2. SNP-маркеры, ассоциированные с признаком «дни до цветения» (DTF)

Table 2. SNP markers associated with the days-to-flowering (DTF) character

Название маркерного локуса / Name of the marker locus (SNP)	Chr	Позиция, пн / Position, bp	Позиция, сМ ^b / Position, cM ^b	p -value $-\log 10^a$	Алель / Allele	MAF	Эффекторный аллель / Effector allele ^c
SNC_038246.2_4725027 ^{2023, 2024*}	10	4725027	38.09	5.23	G/C	0.08	(C)↑
SNC_038246.2_39936162 ^{2023, 2024}	10	39936162	74.05	6.38	C/A	0.18	(A)↑
SNC_038246.2_42322144 ^{2024*}	10	42322144	95.74	4.8	C/A	0.11	(A)↑
SNC_038246.2_42322275 ^{2024*}	10	42322275	95.74	4.8	A/T	0.11	(T)↑
SNC_038249.2_24665912 ^{2023*, 2024*}	13	24665912	50.24	4.08	T/C	0.17	(C)↓
SNC_038249.2_44235606 ^{2023*, 2024*}	13	44235606	142	5.26	C/T	0.12	(T)↑
SNC_038250.2_5720325 ^{2023*}	14	5720325	34	4.43	A/G	0.21	(G)↑
SNC_038250.2_5720640 ^{2023*}	14	5720640	34	4.12	A/G	0.2	(G)↑
SNC_038253.2_2895066 ^{2023, 2024}	17	2895066	11.77	6.55	C/G	0.16	(G)↑
SNC_038253.2_2895119 ^{2023, 2024}	17	2895119	11.77	7.59	G/A	0.15	(A)↑
SNC_038254.2_7324797 ^{2023, 2024*}	18	7324797	41.24	5.84	T/A	0.27	(A)↓
SNC_038255.2_2857271 ^{2023, 2024}	19	2857271	19	6.26	G/C	0.11	(C)↑
SNC_038255.2_2857305 ^{2023, 2024}	19	2857305	19	8.41	T/C	0.12	(C)↑
SNC_038255.2_2857479 ^{2023, 2024}	19	2857479	19	8.41	T/A	0.12	(A)↑
SNC_038255.2_2857525 ^{2023, 2024*}	19	2857525	19	8.41	G/A	0.12	(A)↑

Примечание: ^a – указан отрицательный десятичный логарифм наименьшего из полученных значений p -value; ^b – генетические позиции были определены с использованием электронного ресурса SoyBase (www.soybase.org); ^c – эффекторный аллель, ассоциированный со сроком цветения; ↓ – укорачивает время до цветения, ↑ – увеличивает время до цветения; * – предполагаемый (значения достаточно низкие, но не превышающие пороговое)

Note: ^a – the negative decimal logarithm of the smallest among the obtained p -values is indicated; ^b – the genetic positions were identified using the SoyBase electronic resource (www.soybase.org); ^c is an effector allele associated with the flowering period; ↓ – shortens the days to flowering, ↑ – extends the days to flowering; * – expected (values are low enough, but not exceeding the threshold)

индукцию цветения. Гены *GmAP1a* и *GmAP1d* (гомологи *AP1* и *FUL* у *Arabidopsis thaliana*) расположены в области 44–46 сМ и участвуют в индукции цветения через путь SOC1/FT. В настоящей работе выявлены два локуса на позициях ~49,8 сМ и ~115 сМ. Первый из них совпадает с областью, описанной ранее в литературе (Yang et al., 2017; Guo et al., 2024), тогда как второй локус идентифицирован впервые. Оба локуса стабильно выявлялись два года подряд.

На второй хромосоме обнаружено 6 SNP, сгруппированных в три геномных района: ~29,2 сМ, 43,19–53,02 сМ и ~97 сМ. Несмотря на отсутствие генов *E* на хромосоме 2, ранее сообщалось о наличии QTL, ассоциированных с цветением (Yang et al., 2017). Ген *Glyma.02G139200*, являющийся ортологом гена *PFT1/MED25* у *Arabidopsis*, локализуется в позиции 59,61 сМ и участвует в регуляции экспрессии *CONSTANS* через взаимодействие с *E2*. В нашем исследовании обнаружен локус, расположенный всего в 6 сМ от *Glyma.02G139200*, что свидетельствует о возможном сходстве регуляторных механизмов.

На хромосоме 4 расположены важные гены *J* (*GmELF3*) (~42,9 сМ) (Lu et al., 2017) и *E8*, картированный между

маркерами Sat_404 и Satt136 (приблизительно 73,84–75,11 сМ) (Cober et al., 2010). Оба локуса участвуют в регуляции цветения и продолжительности репродуктивного периода (Samanfar et al., 2017; Kong et al., 2018). В нашем исследовании обнаружено 2 локуса на хромосоме 4 в позициях 71 сМ и 76 сМ. Оба локуса проявлялись 2 года из трех лет исследования.

Классических генов, регулирующих цветение, на хромосоме 5 не выявлено. В нашем исследовании обнаружен значимый локус в позиции 1–3 сМ, включающий 4 SNP, которые проявлялись в течение двух лет.

Хромосома 6 содержит основной регулятор цветения *soi* – локус *E1*. Он расположен в периферической области этой хромосомы. Согласно опубликованным данным (Xia et al., 2012), *E1* картирован рядом с маркером Satt365 на расстоянии 0,1 сМ, что по карте SoyBase (LG C2) (www.soybase.org) соответствует позиции 111,68 сМ. Локус *E1* кодирует В3-содержащий транскрипционный фактор, который подавляет экспрессию генов *GmFT2a* и *GmFT5a* и тем самым задерживает наступление цветения (Tsubokura et al., 2014). Рядом с *E1*, на расстоянии около 6,2 сМ, расположен локус *E7*, картированный между мар-

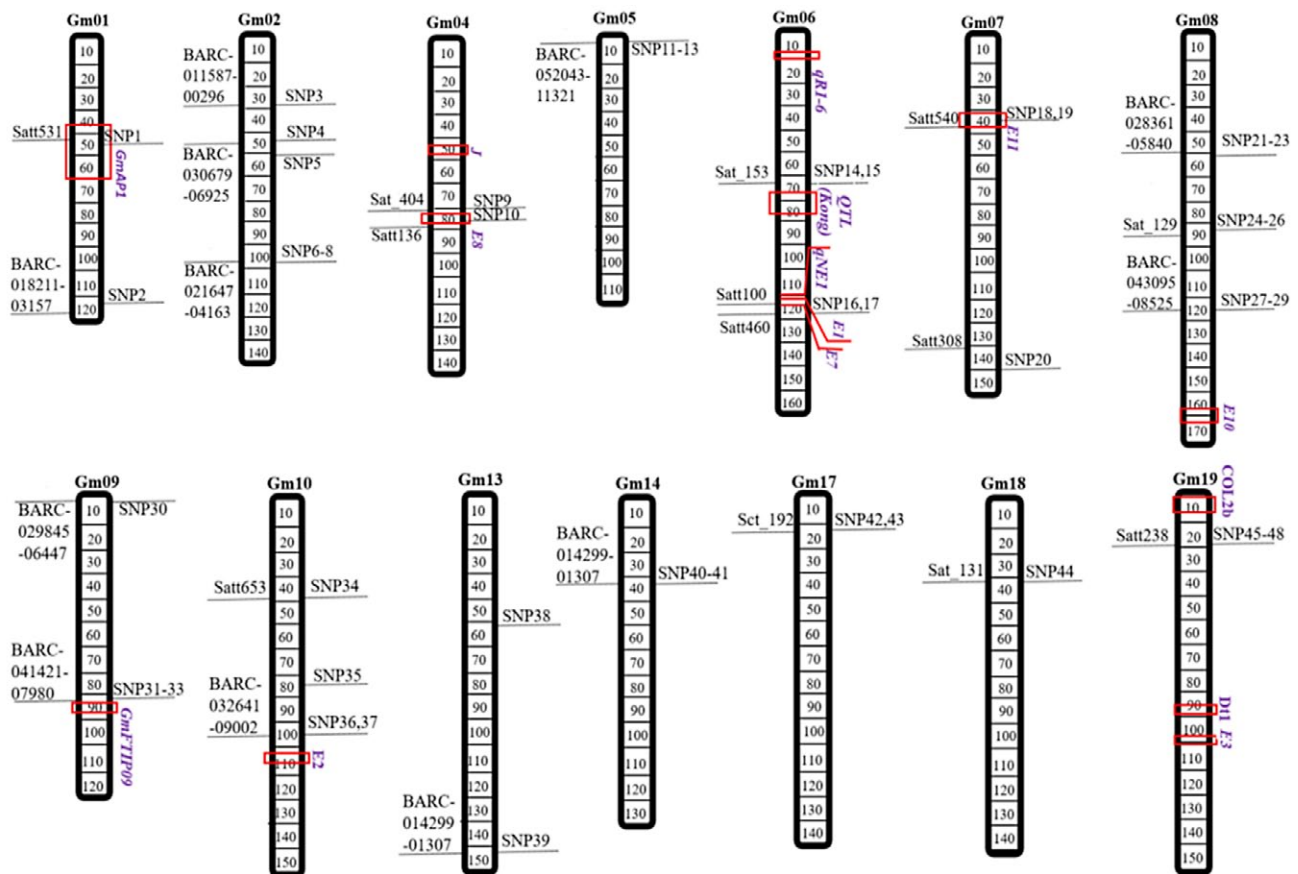


Рис. 8. Локализация геномных районов, выявленных в настоящей работе и ассоциированных с цветением. С левой стороны хромосомы нанесены якорные маркеры по базе SoyBase (www.soybase.org). С правой стороны от хромосом показаны SNP-маркеры, ассоциированные со временем цветения и выявленные в работе. Ранее описанные в литературе локусы нанесены справа фиолетовым цветом, а места их локализации отмечены красными квадратами

Fig. 8. Localization of genomic regions identified in this study and associated with flowering.

Anchor markers from the SoyBase database (www.soybase.org) are plotted on the left side of the chromosome. SNP markers associated with flowering time and identified in the study are shown on the right side of the chromosome. Previously reported loci are plotted in purple on the right, and their locations are marked with red squares

керами Satt100 (113,95 cM), Satt319 (113,41 cM) и Satt460 (117,76 cM), вовлеченный в задержку цветения при длинном дне (Cober, Voldeng, 2001). Помимо классических генов, на хромосоме 6 описаны дополнительные QTL, такие как *qNE1* (кандидатом для которого рассматривается ген *Glyma.06G204300*; ~110,84 cM) (Xia et al., 2022) и *qR16* в интервале 8,60–9,22 cM (Yang et al., 2017). Ранее в области 77,66–87,4 cM идентифицировали достоверный QTL, для которого в качестве кандидатов были предложены гены: *Glyma.06G238800*, *Glyma.06G239700*, *Glyma.06G241900*, *Glyma.06G242100* и *Glyma.06G248100*, ассоциированные с фотопериодической регуляцией цветения (Kong et al., 2018). В настоящем исследовании выявлены два значимых локуса на хромосоме 6: в интервале 63–70,55 cM и в позиции 117,87 cM, при этом локус в районе 117 cM стабильно выявлялся во все три года наблюдений, что подчеркивает его связь с исследуемым признаком.

На хромосоме 7 локализован локус *E11* (30–38 cM), который идентифицировали сравнительно недавно и ассоциировали его с ранним цветением и созреванием в условиях длинного дня. Этот локус играет важную роль в регуляции цветения и функционирует независимо от *E1* (Wang F. et al., 2019). В нашем исследовании выявлены

два достоверных локуса на противоположных дистальных участках хромосомы 7 – приблизительно в интервалах 34 cM и 140 cM. При этом локус, обнаруженный в позиции около 34 cM, полностью совпадает с описанной ранее хромосомной локализацией *E11*.

На хромосоме 8 картирован локус *E10* (168–171 cM), ассоциированный со сроком созревания сои. В качестве гена-кандидата для локуса *E10* предложен *FT4* (*Glyma.08g363100*), экспрессия которого зависит от гена *E1* и возрастает при его активации. Ген *FT4* секвенирован, в четвертом экзоне выявлена замена С→Т, приводящая к аминокислотной замене треонина на изолейцин, вследствие чего изменяются свойства белка. Аллель *e10* ассоциирован с более ранним наступлением цветения и созревания по сравнению с *E10*, что, вероятно, связано с измененной регуляцией экспрессии *FT4* (Samanfar et al., 2017). В данном исследовании выявлено 9 маркеров, распределенных по трем геномным участкам (~51 cM; ~83 cM; 116–117 cM), однако они не совпали с картированной областью локуса *E10*.

На хромосоме 9, согласно Chen Lei с соавторами, локализован ген *GmFTIP09* (81,48–85,19 cM), который регулирует время цветения и массу семян (Chen et al., 2025). В нашем исследовании обнаружено два геномных рай-

она на противоположных концах хромосомы (0–1,46 cM и 81,48 cM). Один локус новый, а второй совпадает с положением известного *GmFTIP09*.

На хромосоме 10 расположен ключевой элемент регуляции цветения – локус *E2* (*Glyma.10g221500*, *GmGla*) на интервале ~102–105 cM. Этот ген является ортологом гена *Arabidopsis GIGANTEA* (Watanabe et al., 2011), контролирует чувствительность к длине дня и при удлинении световом дне способствует более позднему наступлению фазы цветения. В нашем исследовании значимые ассоциации выявлены в трех интервалах данной хромосомы: около 38 cM; 74,05 и 94,69 cM, причем только последний локус находится относительно недалеко от картированного *E2*.

На хромосоме 17 классические гены, контролирующие срок цветения, отсутствуют. В нашем исследовании выявлены два маркера в геномном локусе 11,77 cM.

На хромосоме 19 локализируются важные гены *E3* (*GmPhyA3*; 97,28–100,53 cM) и *Dt1* (*Glyma.19G194300*; 87,41–89,22 cM), участвующие в регуляции реакции на свет и формировании соцветия (Kong et al., 2018). Там же, в верхней части хромосомы 19 (0–5 cM), расположен ген *COL2b* (*Glyma.19G039000*), который участвует в регуляции цветения в ответ на низкие температуры окружающей среды (Zhang et al., 2020). В настоящем исследовании выявлен один геномный район в позиции ~19 cM, который не перекрывается ни с одним из ранее описанных регионов.

Анализ структуры популяции показал, что лучшее разбиение по кластерам наблюдается при $K = 6$, что подтверждает сложную структуру популяции в исследуемой выборке.

Итого в результате GWAS выявлены SNP-маркеры, распределенные по 14 хромосомам, среди которых присутствуют как известные QTL, ассоциированные с генами регуляции цветения, так и потенциально новые локусы, уникальные для исследованной выборки образцов из коллекции ВИР. Данная работа показала успешность метода GWAS с применением GBS для анализа сложного количественного признака. В то же время идентификация новых участков, ассоциированных с исследуемым признаком, на хромосомах Gm1, Gm6 и Gm9 позволяет предположить наличие дополнительных регуляторных элементов, участвующих в контроле перехода к цветению. Выявлены новые регионы на хромосомах Gm1: локус в позиции около 115 cM, который не описывался ранее и выявлялся стабильно два года подряд; Gm5: значимый локус в интервале 1–3 cM, проявлявшийся два года; Gm6: локус в интервале 63–70,55 cM и локус в районе 117 cM, стабильно выявлявшийся все три года (возможно, расширяет уже известный регион вокруг *E7*); Gm8 (116 cM); Gm19: локус в позиции около 19 cM, которые ранее не описывались в литературе и могут включать гены, участвующие в регуляции цветения.

Заключение

В данном исследовании проведен полногеномный анализ ассоциаций образцов сои из коллекции ВИР, объединяющий данные генотипирования методом GBS и трехлетнего полевого фенотипирования. В результате выявлены значимые SNP, ассоциированные с локусами регуляции сроков цветения на 14 хромосомах, в том числе и три локуса, ранее указанные в литературе. Также выявлены новые регионы на хромосомах Gm1 (локус в позиции около 115 cM), Gm5 (1–3 cM), Gm6 (63–70,55 cM

и локус в районе 117 cM), Gm8 (116 cM), Gm19 (19 cM), которые ранее не описывались и могут включать гены, участвующие в регуляции цветения. Полученные SNP-маркеры обладают практической ценностью для дальнейших селекционных программ, позволяя оптимизировать отбор по агрономическим признакам без длительных скрещиваний.

References / Литература

- Bhat J.A., Yu D. High-throughput NGS-based genotyping and phenotyping: Role in genomics-assisted breeding for soybean improvement. *Legume Science*. 2021;3(3):e81. DOI: 10.1002/leg3.81
- Chen L., Chen J., Liu C., Li H., You M., Chen Q. et al. *GmFT-IP09* regulated flowering time and seed weight. *Frontiers in Plant Science*. 2025;16:1640116. DOI: 10.3389/fpls.2025.1640116
- Cober E.R., Molnar S.J., Charette M., Voldeng H.D. A new locus for early maturity in soybean. *Crop Science*. 2010;50(2):524–527. DOI: 10.2135/cropsci2009.04.0174
- Cober E.R., Voldeng H.D. Low R:FR light quality delays flowering of *E7E7* soybean lines. *Crop Science*. 2001;41(6):1823–1826. DOI: 10.2135/cropsci2001.1823
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*. 2005;14(8):2611–2620. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Fedorina J.V., Khlestkina E.K., Seferova I.V., Vishnyakova M.A. Genetic mechanisms underlying the expansion of soybean *Glycine max* (L.) Merr. cultivation to the north. *Ecological Genetics*. 2022;20(1):13–30. [in Russian] (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;20(1):13–30). DOI: 10.17816/ecogen83879
- Guo S., Li Y., Qiu H., Hu G., Zhao C., Wang R. et al. *GmAP1d* regulates flowering time under long-day photoperiods in soybean. *The Crop Journal*. 2024;12(3):845–855. DOI: 10.1016/j.cj.2024.03.004
- Kong L., Lu S., Wang Y., Fang C., Wang F., Nan H. et al. Quantitative trait locus mapping of flowering time and maturity in soybean using next-generation sequencing-based analysis. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:995. DOI: 10.3389/fpls.2018.00995
- Lu S., Zhao X., Hu Y., Liu S., Nan H., Li X. et al. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nature Genetics*. 2017;49(5):773–779. DOI: 10.1038/ng.3819
- Menkov M.T., Rozanova I.V., Evlash A.Ya., Khlestkina E.K. Next-generation sequencing in soybean breeding and genetic research. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):252–263. [in Russian] (Меньков М.Т., Розанова И.В., Евлаш А.Я., Хлесткина Е.К. NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях сои. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):252–263). DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-252-263
- Novikova L.Yu., Seferova I.V., Nekrasov A.Yu., Perchuk I.N., Shelenga T.V., Samsonova M.G. et al. Impact of weather and climate on seed protein and oil content of soybean in the North Caucasus. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(6):708–715. [in Russian] (Новикова Л.Ю., Сеферова И.В., Некрасов А.Ю., Перчук И.Н., Шеленга Т.В., Самсонова М.Г. и др. Влияние погодных-климатических усло-

- вий на содержание белка и масла в семенах сои на Северном Кавказе. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(6):708-715. DOI: 10.18699/VJ18.414
- Poland J.A., Rife T.W. Genotyping-by-sequencing for plant breeding and genetics. *The Plant Genome*. 2012;5(3):92-102. DOI: 10.3835/plantgenome2012.05.0005
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 2000;155(2):945-959. DOI: 10.1093/genetics/155.2.945
- Qin C., Li Y.H., Li D., Zhang X., Kong L., Zhou Y. Et al. PH13 improves soybean shade traits and enhances yield for high-density planting at high latitudes. *Nature Communications*. 2023;14(1):6813. DOI: 10.1038/s41467-023-42608-5
- Rozanova I.V., Grigoriev Y.N., Efimov V.M., Igoshin A.V., Khlestkina E.K. Genetic dissection of spike productivity traits in the Siberian collection of spring barley. *Biomolecules*. 2023;13(6):909. DOI: 10.3390/biom13060909
- Samanfar B., Molnar S.J., Charette M., Schoenrock A., Dehne F., Golshani A. et al. Mapping and identification of a potential candidate gene for a novel maturity locus, E10, in soybean. *Theoretical and Applied Genetics*. 2017;130(2):377-390. DOI: 10.1007/s00122-016-2819-7
- Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., Ma J., Mitros T., Nelson W. et al. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*. 2010;463(7278):178-183. DOI: 10.1038/nature08670
- Sobota R.S., Shriner D., Kodaman N., Goodloe R., Zheng W., Gao Y.T. et al. Addressing population-specific multiple testing burdens in genetic association studies. *Annals of Human Genetics*. 2015;79(2):136-147. DOI: 10.1111/ahg.12095
- SoyBase: [website]. Available from: <https://www.soybase.org> [accessed Oct. 20, 2025].
- Specht J.E., Diers B.W., Nelson R.L., de Toledo J.F.F., Torrion J.A., Grassini P. Soybean. In: S. Smith, B. Diers, J. Specht, B. Carver (eds). *Yield Gains in Major U.S. Field Crops. Vol. 33*. Madison, WI: American Society of Agronomy; Crop Science Society of America; Soil Science Society of America; 2015. p.311-355. DOI: 10.2135/cssaspecpub33.c12
- Stupar R.M., Locke A.M., Allen D.K., Stacey M.G., Ma J., Weiss J. et al. Soybean genomics research community strategic plan: A vision for 2024–2028. *The Plant Genome*. 2024;17(4):e20516. DOI: 10.1002/tpg2.20516
- Tsubokura Y., Watanabe S., Xia Z., Kanamori H., Yamagata H., Kaga A. et al. Natural variation in the genes responsible for maturity loci E1, E2, E3 and E4 in soybean. *Annals of Botany*. 2014;113(3):429-441. DOI: 10.1093/aob/mct269
- Vishnyakova M.A., Seferova I.V., Buravtseva T.V., Burylaeva M.O., Semenova E.V., Filipenko G.I., Aleksandrova T.G., Egorova G.P., Yankov I.I., Bulyntsev S.V., Gerasimova T.V., Drugova E.V. VIR global collection of grain legume crop genetic resources: replenishment, conservation and studying: (guidelines). 2nd ed. M.A. Vishnyakova (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Вишнякова М.А., Сеферова И.В., Буравцева Т.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Филипенко Г.И., Александрова Т.Г., Егорова Г.П., Яньков И.И., Булынтцев С.В., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение: (методические указания). 2-е изд. / под ред. М.А. Вишняковой. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-79-5
- Wang F., Nan H., Chen L., Fang C., Zhang H., Su T. et al. A new dominant locus, E11, controls early flowering time and maturity in soybean. *Molecular Breeding*. 2019;39(5):70. DOI: 10.1007/s11032-019-0978-3
- Wang L., Lin F., Li L., Li W., Yan Z., Luan W. et al. Genetic diversity center of cultivated soybean (*Glycine max*) in China – New insight and evidence for the diversity center of Chinese cultivated soybean. *Journal of Integrative Agriculture*. 2016;15(11):2481-2487. DOI: 10.1016/S2095-3119(15)61289-8
- Watanabe S., Xia Z., Hideshima R., Tsubokura Y., Sato S., Yamanaka N. 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
- Xia Z., Watanabe S., Yamada T., Tsubokura Y., Nakashima H., Zhai H. et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus E1 that regulates photoperiodic flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012;109(32):E2155-E2164. DOI: 10.1073/pnas.1117982109
- Xia Z., Zhai H., Zhang Y., Wang Y., Wang L., Xu K. et al. QNE1 is a key flowering regulator determining the length of the vegetative period in soybean cultivars. *Science China Life Sciences*. 2022;65(12):2472-2490. DOI: 10.1007/s11427-022-2117-x
- Yang G., Zhai H., Wu H.Y., Zhang X.Z., Lü S.X., Wang Y.Y. et al. QTL effects and epistatic interaction for flowering time and branch number in a soybean mapping population of Japanese×Chinese cultivars. *Journal of Integrative Agriculture*. 2017;16(9):1900-1912. DOI: 10.1016/S2095-3119(16)61539-3
- Zhang J., Xu M., Dwiyantri M.S., Watanabe S., Yamada T., Hase Y. et al. A soybean deletion mutant that moderates the repression of flowering by cool temperatures. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:429. DOI: 10.3389/fpls.2020.00429

Информация об авторах

Михаил Тимофеевич Меньков, младший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, menkov.mt@talantiuspeh.ru, <https://orcid.org/0009-0005-7915-441X>

Ирина Владимировна Сеферова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, i.seferova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3308-9198>

Екатерина Анатольевна Лепилова, магистр, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, ek.lepilova@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0009-0455-7168>

Наталья Альбертовна Швачко, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.shvachko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1958-5008>

Александр Петрович Бойко, доктор сельскохозяйственных наук, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Адлерская опытная станция – филиал ВИР, 353340 Россия, Сочи, ул. Ленина, 95, aos.vir@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1510-8546>

Елена Константиновна Хлесткина, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, руководитель направления, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Ирина Вениаминовна Розанова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, rozanova.iv@talantiuspeh.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4341-0766>

Information about the authors

Mikhail T. Menkov, Associate Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settle., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, menkov.mt@talantiuspeh.ru, <https://orcid.org/0009-0005-7915-441X>

Irina V. Seferova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.seferova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3308-9198>

Ekaterina A. Lepilova, MSc, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settle., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, ek.lepilova@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0009-0455-7168>

Nataliya A. Shvachko, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.shvachko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1958-5008>

Alexander P. Boyko, Dr. Sci. (Agriculture), Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Adler Experiment Station – branch of VIR, 95 Lenina St., Sochi 353340, Russia, aos.vir@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1510-8546>

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Corresponding Member of the RAS, Research Area Manager, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settle., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Irina V. Rozanova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settle., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, rozanova.iv@talantiuspeh.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4341-0766>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 01.11.2025; одобрена после рецензирования 19.12.2025; принята к публикации 08.04.2026. The article was submitted on 01.11.2025; approved after reviewing on 19.12.2025; accepted for publication on 08.04.2026.