

ТРЕБОВАНИЯ К ИСХОДНОМУ МАТЕРИАЛУ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ СОИ В КОНТЕКСТЕ СОВРЕМЕННЫХ БИОТЕХНОЛОГИЙ* (обзор)

М.А. ВИШНЯКОВА¹, И.В. СЕФЕРОВА¹, М.Г. САМСОНОВА²

Соя — стратегическая культура многоцелевого назначения. Производство и потребление сои возрастают год от года. Появляются инновационные отрасли ее использования. Соя может стать одним из ключевых растительных объектов развивающейся биоэкономики. Использование культуры в продовольственных, кормовых, технических, медицинских и фармацевтических целях диверсифицируется и требует создания специализированных сортов с целевыми признаками, затребованными той или иной сферой применения. Это ставит новые задачи перед селекционерами и, соответственно, перед держателями коллекций гермоплазмы, поставляющими исходный материал для селекции. Коллекция сои ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова) многие годы служит источником такого материала. На основе многолетнего фенотипирования она систематизирована по целому ряду признаков. Бурное развитие в мире новых молекулярных технологий — маркер-опосредованной (marker-assisted selection, MAS) и геномной селекции, пока еще находящихся в стадии становления в нашей стране, оптимизирует как процесс создания новых сортов, так и поиск нужных генотипов в коллекции. У сои найдено множество локусов количественных признаков (QTL), важных для селекции (Y. Xu, J.H. Crouch, 2008; D.C. Leite с соавт., 2016; Y. Ma с соавт., 2016; H. Liu с соавт., 2017), выявлены потенциальные гены-кандидаты (E.Y. Hwang с соавт., 2014; J. Zhang с соавт., 2015; J. Zhang с соавт., 2016) целого ряда селекционно значимых признаков. Все это открывает перспективы для быстрого и целевого поиска генотипов в коллекции, но делает еще более актуальным знание возможностей генофонда: размаха изменчивости признаков, отрасли индустрии, в которой они могут быть применены, включая использование их альтернативных значений. Цель этой статьи — сделать обзор генетического разнообразия коллекции сои ВИР в связи с современными потребностями селекции, в частности создания сортов целевого использования, с учетом мировых достижений в изучении и диверсификации применения культуры, а также развивающихся новых селекционных технологий. Показано наличие в коллекции материала для селекции сортов с высоким качеством зерна: с повышенным содержанием белка и низким накоплением антипитательных веществ, сортов для производства масла с улучшенными характеристиками, соевого молока и т.п. Создание скороспелых сортов для всех соеосеющих районов страны как одна из насущных потребностей и поиск необходимого исходного материала уже давно в центре внимания кураторов коллекции сои ВИР. Для всех рассмотренных в обзоре признаков приводятся современные данные их генетической детерминированности, степени изученности геномной организации соответствующих генов, сведения об определенных QTL и их картировании. Сделано заключение, что основное требование к исходному материалу для современной селекции сои заключается в том, что спектр направлений использования культуры должен базироваться на разнообразии специализированных сортов с заданными параметрами для конкретных целей применения и с разными адаптационными возможностями.

Ключевые слова: *Glycine max* (L.) Merr., соя, коллекция ВИР, исходный материал, QTL, гены, селекция, направления использования, качество зерна, скороспелость.

Соя *Glycine max* (L.) Merr. — стратегическая культура многоцелевого использования. Производство сои поступательно возрастает в мире и в Российской Федерации. В 2016 году мировые посевные площади сои составили 120,31 млн га (1). В РФ за последние 10 лет они увеличились почти на 1500000 га (до 2228485 га в 2016 году). Производственные посевы расширились в том числе за счет регионов, для которых соя ранее не была традиционной культурой. За 10 лет повысилась и урожайность культуры — с 9,2 ц/га в 2007 году до 15,6 ц/га в 2016 году (Официальный интернет-портал Федеральной службы государственной статистики <http://www.gks.ru/>). В большой степени это происходит благодаря успехам селекции.

В настоящее время в Государственном реестре селекционных до-

* Работа поддержана субсидией в целях реализации Федеральной целевой программы «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2014–2020 годы» (соглашение № 14.575.21.0136 от 26.09.2017).

стижений, допущенных к использованию в РФ, зарегистрировано 210 сортов сои. Их значительную долю (32 %) составляют сорта зарубежной селекции (2). Между тем, в РФ работает не менее 43 учреждений, занимающихся селекцией культуры. География этих учреждений, как и посевные площади сои, имеет определенную динамику. С 1990-х годов преобладающая часть учреждений, работающих с соей, находится в европейской части России, в то время как ранее производство и селекция сои в нашей стране считались прерогативой Дальнего Востока. Увеличивающееся разнообразие почвенно-климатических условий предъявляет конкретные требования к исходному материалу в связи с необходимостью создания адаптивных сортов: для каждого региона нужны генотипы с определенной фотопериодической чувствительностью, требованиями к теплу, влаге, толерантностью к эдафическим стрессорам местности и т.п.

По мере развития науки, а также новых производственных и перерабатывающих мощностей возникают новые направления использования сои. Диверсифицируется применение культуры и в пределах ее традиционного использования как продовольственной, кормовой и технической, увеличивается потребность в ней для фармацевтических и медицинских целей. Соя может стать одним из ключевых растительных объектов в развивающейся биоэкономике, поскольку представляет собой сырье для производства биотоплива и органических волокон. По данным ученых и департамента энергетики США, биодизель из сои — единственная альтернатива топлива, удовлетворяющего всем требованиям экологии (3). Производство волокон из белка сои давно стало реальностью. Ткани из него называют текстилем XXI века (4, 5). Все эти инновации требуют создания новых сортов, определяющих качество получаемой продукции. В продовольственной сфере нужны сорта для расширения производства соевого молока, окары и продуктов на основе тофу, которые находят все большее признание у населения, особенно в южных районах России. Во многих странах мира возрождается интерес к популярному в древности на Востоке использованию соевых бобов в качестве овощной культуры — направлению, пока мало известному в РФ. Зерно сои подходит и для создания ряда продуктов с функциональными свойствами, способных оказывать профилактическое и терапевтическое действие при ряде заболеваний. Поэтому с 1990 года соя отнесена к функциональным продуктам питания (6, 7). Наряду с использованием традиционных кормов из сои (шрота, жмыха, полножирной соевой муки, кормовых фосфатидов, дерти, соломы, мякины, зеленой массы и т.п.) для многих видов сельскохозяйственных животных и птицы, такие корма находят все более широкое применение в беспрецедентно быстро развивающейся индустрии рыбозаводства, о чем ярко свидетельствуют доклады прошедшей в начале 2017 года в Техасе международной конференции «Аквакультура Америки 2017» (8).

Мы привели далеко не полный перечень областей использования сои, но уже перечисленные заставляют пересмотреть устоявшуюся практику получения новых сортов на основе имеющихся, хорошо зарекомендовавших себя в том или ином регионе и часто называемых универсальными. Селекция должна ориентироваться на специализированные сорта с высоким качеством, с повышенным содержанием целевых ингредиентов. Все это требует исходного материала с выявленными специфическими именно для поставленной цели свойствами. Селекционеры нашей страны уже осознали эти требования, и целый ряд таких исследований проведен во Всероссийском НИИ масличных культур (ВНИИМК) — одном из основных селекционных центров сои в нашей стране (9, 10).

Но, пожалуй, главная причина, вызывающая в настоящее время необходимость знать направления использования имеющегося разнообразия генофонда, заключается в коренном изменении методов селекции, на пороге которого мы стоим, с неизбежным переходом от традиционной селекции к применению геномных технологий. Трансгенным манипуляциям соя подвергается давно, но в рамках этого обзора мы сосредоточимся на тех молекулярные технологии, которые переводят на качественно новый уровень поиск целевых генотипов для селекции в коллекциях гермоплазмы. Соя уже стала объектом MAS, основанной на том, что в геноме вида *Glycine max* описано и картировано множество локусов количественных признаков (QTL), определяющих, в частности, качество зерна, устойчивость к ряду болезней, толерантность к некоторым абиотическим стрессорам, содержание витамина Е, массу семян и др. (11-14). Заложено начало геномной селекции сои (15). К настоящему времени с помощью полногеномного секвенирования у сои выявлены гены-кандидаты, определяющие содержание белка и масла в семенах (16), крупность семян (17), а у скороспелых образцов сои обнаружены несколько новых локусов и уточнены группы сцепления известных локусов, связанных с признаками раннего цветения, скороспелости и высоты растения (18).

В нашей стране эти технологии пока не применяются. Тем не менее, сохраняемый в коллекции ВИР генофонд систематизируется на основе фенотипических данных, полученных в результате многолетнего изучения образцов коллекции в разных почвенно-климатических условиях и при лабораторном анализе. Перед кураторами стоит задача знать мировые тенденции использования культуры и приоритеты ее селекции — как современные, так и на перспективу. Это необходимо для предметного поиска исходного материала, который можно предложить для селекции сортов целевого использования. Возможность такого поиска определяются широкой изменчивостью признаков, выявленной в коллекции генетических ресурсов сои ВИР, и знанием дифференциации генофонда по таким признакам.

Цель представленного обзора — описать спектр генетического разнообразия коллекции сои ВИР, многие годы служащей источником исходного материала для селекции, в контексте ее современных потребностей (в частности, создания сортов целевого использования) с учетом мировых достижений в изучении и диверсификации применения культуры, а также развивающихся современных селекционных технологий.

Качество сырья сельскохозяйственных культур — основное требование, актуальное для всех направлений их использования. У сои это прежде всего качество зерна: состав и содержание белка и масла, антипитательных веществ. В ВИР образцы сои традиционно оцениваются по содержанию в семенах белка, масла и ингибиторов трипсина. Очень часто селекционеры хотят найти в генофонде источники для выведения сорта с высоким содержанием белка и масла одновременно, используя их суммарный показатель. Установлено, что за последние 30-40 лет он увеличился с 49,7 до 66,3 % (главным образом за счет снижения доли семенной оболочки) и практически достиг пределов возможности культуры (9). Однако накопление белка и масла в семени сои обычно обнаруживает сильную отрицательную связь, которую не удается разорвать (19). Установлено, что отрицательная корреляция между признаками может варьировать от значений $r = -0,25$ до $r = -0,93$ (20) и имеет высокий коэффициент наследуемости — 0,89-0,93 (21). Более того, общая продуктивность растения часто отрицательно коррелирует с содержанием белка, хотя эта связь слабее, чем между белковостью и масличностью (22, 9). Показано, однако, что непреодолимых метаболических барьеров между этими признаками не суще-

ствуется. Количество белка в семенах можно повысить посредством бек-кроссирования. Так, для его увеличения на 4,7 % потребовалось восемь циклов рекуррентной селекции (23). Также сообщалось о повышении доли белка на 5,6-6,9 % без снижения масличности и продуктивности при одностороннем внутрисортном отборе (24).

Известно, что содержание в семенах белка и масла подвержено высокой модификационной изменчивости, причем влияние среды на масличность значительно менее существенно, чем на белок (25). По данным оценки биохимических показателей 936 образцов сои, выращенных в условиях Кубанского филиала ВИР (степная зона Прикубанской равнины Краснодарского края), содержание белка в семенах варьировало от 23,5 до 48,0 %, масла — от 13,8 до 27,2 %. Связь между содержанием белка и масла была отрицательной ($r = -0,57$). Выделены 24 источника высокого содержания белка (45,1-50,0 %), и 111 — высокого содержания масла (24,1-27,1 %). Одновременно высокое содержание белка и среднее содержание масла (от 20,1 до 22,0 %) имели 12 образцов. Высокое содержание масла и высокую семенную продуктивность показали 22 образца разных групп спелости, а все образцы с высоким содержанием белка имели среднюю или низкую продуктивность (26). При оценке 189 образцов в Адлерском филиале ВИР (Черноморское побережье Краснодарского края) содержание белка в семенах сои было выше (34,4-51 %), а масличность ниже, чем в условиях Кубанского филиала (14,7-24,8 %). Связь между содержанием белка и масла была также отрицательной ($r = -0,63$). Явной зависимости между продуктивностью семян и содержанием белка и масла в семенах не обнаружили (27, 28).

Поскольку содержание белка в семенах обусловлено взаимодействием различных генов и локусов и подвержено влиянию среды, традиционная селекция на этот признак в ряде мировых селекционных центров сопровождается анализом групп сцепления с целью идентификации QTL, определяющих содержание масла и белка у различных генотипов и в разных условиях среды (29-31). Обнаружено несколько QTL, влияющих на содержание белка в семенах, причем локусы, картирующиеся на хромосоме Gm20, выявлены во многих картирующих популяциях. Гены, находящиеся в этих локусах, охарактеризованы в потомстве от скрещивания линий NIL (near-isogenic lines) с контрастными значениями признака (32). В частности, были идентифицированы гены, кодирующие потенциальный белок-регулятор семейства Mov34-1, белок теплового шока Hsp22.5 и АТ-синтазу. Использование QTL синтеза белка и связанных с ним признаков в сочетании с геномным анализом сои могут способствовать быстрому выбору QTL, значимых для накопления белка, и идентификации генов-кандидатов, регулирующих содержание белка в семенах (33).

Как отмечалось, дифференциация, определяющая назначение сорта, существует и в пределах определенного использования, например продовольственного. Разнообразные продукты из сои трудно перечислить. Это масло, соевое молоко и его производные, мука, а также белковые концентраты, изоляты, текстураты, лецитин и др. Однако соответствующие специализированные сорта до сих пор зачастую создаются на основе любых высокопродуктивных форм. В частности, для получения сортов, пригодных для производства соевого молока, селекционеры используют крупносемянные образцы со светлой семенной оболочкой, светлым рубчиком и высоким содержанием белка. Именно этими признаками обладают сорта сои Донская, которую в обиходе называют «молочная» (Всероссийский НИИ зернового хозяйства) и Лакта (ВНИИМК). Такие сорта должны также обладать низкой трипсинингибирующей активностью, хорошей экс-

трагируемостью сухих веществ и улучшенными вкусовыми качествами. Оценка по перечисленным признакам достаточно затратна по времени. Более конструктивным следует, по-видимому, признать массовый скрининг коллекции для выявления полиморфизма генофонда сои по содержанию и соотношению белковых фракций глицинина (11S) и β -конглицинина (7S), составляющих 70 % всего соевого белка. Необходимость такой оценки определяется тем, что производству соевого молока должны удовлетворять сорта, содержащие больше конглицинина, поскольку он обладает эмульгирующими свойствами. Сорта с альтернативным признаком, в свою очередь, должны быть пригодными для производства текстуратов белка из семян сои (34). Так, тофу следует готовить только из сортов с преобладанием 11S фракций (35). Показан значительный полиморфизм сортов сои по содержанию белков этих фракций (36-39) и сделано заключение о возможности селекции на преобладание той или иной фракции и даже ее субъединиц без снижения общего количества белка. Эти данные могут быть полезны и для определения тактики кормопроизводства, так как сорта, содержащие больше конглицинина, более удовлетворяют требованиям откорма свиней, в то время как крупному рогатому скоту более необходимы глицининовые фракции (40). Для оценки изменчивости по содержанию указанных фракций возможен молекулярный скрининг генофонда сои, поскольку семейства генов, определяющих эти белки, хорошо известны, изучена их геномная организация, найдены и картированы QTL (41-43).

При создании масличных сортов также не всегда учитывается характеристика исходного материала по качеству масла. В коллекции ВИР выявлены источники ценных признаков и идентифицированные генотипы для оптимизации селекции масличных сортов: с высоким содержанием масла (выше 25 %), с повышенным содержанием линолевой кислоты (50-52 %), с повышенным содержанием полиненасыщенных кислот, с рецессивным аллелем гена *fan*, контролирующим содержание линоленовой кислоты в семенах, с рецессивным аллелем гена *fat1*, определяющим содержание пальмитиновой кислоты в семенах (43). Накопление масла в семенах сои контролируется большим количеством генов. Так, картированы порядка 110 соответствующих QTL, а на участках, где находятся QTL, ассоциированные с этим признаком, идентифицированы 14 генов, аллели которых контролируют существенные различия по содержанию жирных кислот, причем оно повышается с увеличением числа так называемых аллелей высокого содержания масла (44). Интересно, что у образцов, адаптированных к высоким широтам, содержание масла в семенах было выше, чем у образцов, произрастающих в низких, что также коррелировало с числом аллелей генов высокого содержания масла. Это указывает на аддитивность действия генов, контролирующих синтез и качество масла у сои. Изучение 10 наиболее распространенных в Китае сортов показало, что они не несут все аллели идентифицированных генов высокомасличности, что открывает возможность введения дополнительных аллелей с помощью пирамидирования.

Современные технологии повышения стабильности и улучшения вкусовых и питательных качеств соевого масла предполагают регулирование соотношения тех или иных жирных кислот. Поэтому скрининг генофонда для выявления его полиморфизма по содержанию жирных кислот, а также токоферола (витамина E) — конструктивный подход при поиске исходного материала для селекции масличных сортов сои. В семенах сои присутствуют γ -, δ - и α -токоферолы, доля которых составляет 60-70, 20-25 и менее 10 % от общего количества токоферолов в семенах (45, 46). Именно α -токоферол имеет наибольшую активность как витамин E у млекопитаю-

ших. К настоящему времени идентифицирован QTL высокого содержания α -токоферола и выполнено тонкое картирование этого района, что позволило идентифицировать ген γ -TMT3, который, по всей видимости, отвечает за повышенное накопление α -токоферола (47). В коллекции ВИР поиск генотипов с высоким содержанием α -токоферола на основе идентификации γ -TMT3 и QTL — дело близкого будущего.

Качество соевого масла во многом определяется концентрацией в нем липоксигеназы (кофермент Q). Липоксигеназа катализирует образование из ненасыщенных жирных кислот перекисных продуктов (гексанала и др.), которые обуславливают «бобовый» привкус сырой сои. Семена сои считаются самым богатым природным источником липоксигеназы (48). Описаны три изофермента липоксигеназы, из которых основной вклад в формирование привкуса вносит липоксигеназа 2. Низкое содержание или инактивация хотя бы одного изофермента устраняет горький привкус, улучшая органолептические характеристики соевых продуктов. Формы с низким количеством липоксигеназы также используются для селекции эдамаме — овощной сои, очень популярной в настоящее время в Японии и США (49). Наличие фракций липоксигеназ контролируется доминантным геном *Lx*, а низкое их содержание или отсутствие — рецессивным аллелем *lx*. В коллекции ВИР имеются образцы с рецессивными аллелями гена *lx*, включение которых в генотипы коммерческих сортов сои будет способствовать снижению липоксигеназной активности и получению продуктов, в меньшей степени подверженных нежелательному окислению. К настоящему времени эти гены секвенированы, и молекулярное маркирование может быть применено для ускоренного поиска нужных генотипов (50).

Количество сахаров тоже имеет значение для оценки качества зерна сои. Из водорастворимых сахаров в сое присутствуют в основном дисахарид сахароза и трисахариды стахиоза и рафиноза. У большей части сортов содержание сахарозы составляет 4,0-4,5 %, достигая у некоторых 7-11 % от сухого вещества. Повышенное содержание сахарозы желательно как для сортов, используемых на овощные и кормовые цели (51, 52).

До настоящего времени целенаправленная селекция на изменение содержания сопутствующих маслу соединений (фосфолипидов, токоферолов), биологически активных веществ (олигосахаридов, изофлавонов) и на улучшение ряда органолептических показателей (9) не проводилась, а скрининг коллекции сои по этим показателям в ВИР не осуществлялся.

Повышение питательной и кормовой ценности сельскохозяйственных культур, наделение продовольственных сортов качествами высокофункциональных продуктов — прерогатива селекционных технологий, объединенных термином «биофортификация». Создание сортов, содержащих больше витаминов, биологически активных веществ, антиоксидантов, масла с оптимизированным составом жирных кислот, уменьшением содержания антипитательных веществ и т.п., направлено на борьбу с так называемым скрытым голодом. Этому способствует высокая изменчивость содержания в растительном материале макро- и микронутриентов. К сожалению, в России это направление еще не нашло должного развития и не проводится скрининг генофонда по названным признакам. Однако известны впечатляющие результаты биофортификации зернобобовых, полученные за рубежом (в том числе методами традиционной селекции). В отношении сои самый известный пример биофортификации — высокоолеиновое масло, а также масло с пониженным содержанием насыщенных жирных кислот. Сорт-продуцент высокоолеинового масла (80-85 %) для пищевых целей получен в компании DuPont Pioneer посредством трансгенеза. Для технических целей

созданы сорта, из семян которых выделяют масло с содержанием линоленовой кислоты до 50 %, в то время как в сортах, предназначенных для пищевых целей, оно составляет до 3 %. Высокоолеиновые сорта не отличаются от контрольных (обычно доля олеиновой кислоты в масле сои не превышает 23 %) по общему содержанию белка, масла, углеводов, грубого волокна, некоторых аминокислот, витаминов, золы, минералов, ингибиторов трипсина, олигосахаров (53). Посредством традиционной селекции созданы линии с низким содержанием пальмитиновой кислоты в семенах (54, 55). В Японии после химического мутагенеза и рентгеновского облучения семян выделены линии сои с высоким содержанием насыщенных жирных кислот для увеличения стабильности масла и производства маргарина и других твердых и полутвердых жиров. Суммарно доля пальмитиновой и стеариновой кислот у сои обычно составляет 5 %, достигая у новых линий 38 % (55). В США с помощью физического мутагенеза получена форма с повышенным содержанием витамина E, более устойчивая к гербицидам (56).

Молекулярные технологии применяют для изучения генетической основы накопления минеральных веществ в семенах сои. Определены 35 QTL, связанных с аккумуляцией Ca, Mg, Fe, Zn и P, что создает предпосылки для биофортификации методами MAS (57). Кроме того, исследуются возможности более эффективной утилизации растением этих элементов из почвы. Так, на хромосоме GM08 идентифицирован QTL qPE8, содержащий, в том числе, потенциальный ген-кандидат высокой эффективности утилизации фосфора — ген, кодирующий кислотную фосфатазу *GmACP1*. Сверхэкспрессия этого гена в корневых волосках сои влечет за собой увеличение активности кислотной фосфатазы в 2,3 раза и повышение эффективности утилизации фосфора на 11–20 % по сравнению с контролем (58).

Этот краткий экскурс в успехи биофортификации сои предпринят нами для того, чтобы подчеркнуть необходимость изучения ее генофонда: размаха изменчивости признаков, отрасли индустрии, в которой они могут быть использованы, включая применение их альтернативных значений. В этой связи можно привести в пример изменчивость содержания ингибиторов протеиназ в семенах сои. Проведенное ранее в ВИР исследование образцов коллекции показало высокую активность этих антипитательных веществ у образцов культурной и уссурийской сои и низкую (в несколько раз меньшую) — у дикорастущих австралийских видов (59, 60). Эти виды, составляющие третичный генпул, часто рассматривались в качестве агрономического потенциала для скрещиваний с культурной соей (61). Однако на современном этапе важное значение могут приобрести образцы с альтернативным (высоким) показателем активности ингибиторов трипсина, поскольку показано участие ингибиторов протеиназ в механизмах защиты растений от вредителей и болезней, а главное, доказаны их антиканцерогенные и радиопротекторные функции (62, 63). Оба эти свойства наиболее ярко выражены у ингибитора Баумана-Бирка. В отделе биохимии ВИР описан полиморфизм сортов сои по содержанию ингибиторов Баумана-Бирка и Куница и предложены методические подходы к массовому скринингу коллекции по этому признаку. Выявлены источники, которые могут быть перспективны в качестве сырья для фармацевтической промышленности. Кроме того, показано, что по электрофоретическим спектрам ингибиторов протеиназ можно идентифицировать сорта сои с большей надежностью, чем по запасным белкам или фрагментам ДНК, выявляемым методом RAPD (random amplification of polymorphic DNA) (64).

Ключевую роль для расширения географии посевов сои играет создание высокопродуктивных сортов с укороченным периодом вегетации.

Проблема скороспелости актуальна для всех регионов выращивания сои в России. В южных районах скороспелость сои позволит оптимизировать сроки уборки сортов разных групп спелости. Скороспелость может обеспечить выращивание сои в более увлажненных северных районах. Эта задача, поставленная Н.И. Вавиловым в начале 1930-х годов (65), становится особенно актуальной сейчас из-за потепления климата и частых засух.

Расширение посевов сои к северу — общемировая тенденция. Основная соеяющая страна мира — США давно пришла к необходимости создания скороспелых сортов, что привело к появлению новой классификации групп спелости. Если в 1980-е годы таких групп было 10 и классификация начиналась с MG1 (maturity group 1), то создание скороспелых форм привело к увеличению числа групп спелости до 13 и появлению групп MG0, MG00, MG000 (66). В последние годы продвижение посевов сои в высокоширотные регионы Китая позволило добавить в эту классификацию самую скороспелую на сегодняшний день категорию MG0000 (67).

Адаптацию культуры к зонам возделывания обеспечивают время цветения и созревания. Молекулярно-генетическая основа скороспелости пока до конца не ясна, но классическими методами идентифицировано 10 локусов, определяющих сроки цветения и созревания и обозначенных как *E* локусы. Из них четыре (*E1*, *E3*, *E4* и *E7*) классифицированы как гены фотопериодичности. Сделано предположение, что аллельные варианты и комбинации этих генов определяют разнообразие продолжительности периода созревания (68). Доминантные аллели *E6*, *E9* и *J* приводят к раннему цветению, в то время как доминантные аллели других генов, наоборот, замедляют зацветание и наступление спелости (69). Локусы *E1*, *E2*, *E3*, *E4* и *E9* были картированы как QTL. Казуальные гены этих локусов — соответственно гены ДНК-связывающего белка *Q3*, *GIGANTEA*, *Phytochrome A3*, *Phytochrome A2* и *GMFT2a* (69-73). Казуальные гены других локусов не идентифицированы. В полевых условиях наибольшее влияние на время цветения оказывает локус *E1* (74). Таким образом, молекулярный скрининг по признаку скороспелости пока остается делом будущего. Но в ВИР на сегодняшний день имеются результаты фенотипической оценки на скороспелость в разных регионах нашей страны и даже в самой северной точке мирового соеведения — в Ленинградской области. Селекционерам предоставляются сорта соответствующих тому или иному региону групп спелости, в том числе ультраскороспелые генотипы «северного экотипа», что, по нашему представлению, соответствует американским группам спелости MG00-MG000 (75-77).

Итак, на современном этапе развития молекулярных технологий селекции разнообразие генетических ресурсов сои из коллекции ВИР должно использоваться более эффективно. Изменчивость признаков в генофонде и молекулярные методы, оптимизирующие выявление его дифференциации по целевым свойствам, необходимым для создания специализированных сортов, способствуют подбору исходного материала для селекции целенаправленно и адресно. Спектр областей применения сои должен базироваться на разнообразии сортов с заданными параметрами для разных направлений использования и различными адаптационными возможностями.

¹ФГБНУ ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42-44, e-mail: m.vishnyakova.vir@gmail.com;

²ФГАОУ ВО Санкт-Петербургский политехнический университет им. Петра Великого, 195251 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Политехническая, 29,

Поступила в редакцию
11 июня 2017 года

GENETIC SOURCES REQUIRED FOR SOYBEAN BREEDING IN THE CONTEXT OF NEW BIOTECHNOLOGIES (review)

M.A. Vishnyakova¹, I.V. Seferova¹, M.G. Samsonova²

¹Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Federal Agency of Scientific Organizations, 42-44, ul. Bol'shaya Morskaya, St. Petersburg, 190000 Russia, e-mail m.vishnyakova.vir@gmail.com (corresponding author);

²Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, 29, ul. Politechnicheskaya, St. Petersburg, 195251 Russia, e-mail m.g.samsonova@gmail.com

ORCID:

Vishnyakova M.A. orcid.org/0000-0003-2808-7745

Seferova I.V. orcid.org/0000-0003-3308-9198

The authors declare no conflict of interests

Supported by a subsidy from Federal Target Program (agreement No. 14.575.21.0136 of 26.09.2017)

Received June 11, 2017

doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.905eng

Abstract

Soybean is a strategic crop of multipurpose use. Production and consumption of soybeans are increasing year by year, with new uses appeared. Soybean can become one of the key plants in bioeconomics. Food, fodder, technical, medical and pharmaceutical use of soybeans is diversified and requires specialized varieties with the target traits. This poses new challenges for breeders and, accordingly, for holders of germplasm collections that supply source material for breeding. VIR soybean collection for many years serves as a genetic source for breeding. Based on long-term phenotyping, the accessions are systematized by a number of traits. Rapid development of new molecular technologies, e.g. marker-assisted selection (MAS) and genomic breeding are targeted to optimize both creation of new varieties and searching for the necessary genotypes. A number of agronomically important quantitative trait loci (QTL) have been found for soybean (Y. Xu, J.H. Crouch, 2008; D.C. Leite et al., 2016; Y. Ma et al., 2016; H. Liu et al., 2017), and putative candidate genes have been determined (E.Y. Hwang et al., 2014; J. Zhang et al., 2015; J. Zhang et al., 2016). This allows quick and targeted search for genotypes in germplasm collections, and necessitates relevant knowledge of the gene pool, i.e. the trait variability, the industrial uses, including the use of alternative values, etc. The purpose of this paper is an overview of the genetic diversity of VIR soybean collection in the context of modern breeding needs, in particular the creation of specialized varieties for target use, taking into account the crop studying and diversifying in the world, as well as developing new breeding technologies. It is shown that the VIR soybean collection contains genetic sources for high grain quality, i.e. high in protein and low in antinutritional substances, improved in oil and soy milk characteristics, etc. Breeding early matured varieties for all soybean producing regions based on relevant gene sources is urgent. For all the traits discussed, the paper gives the modern data on genetic control, genomic organization and mapping genes and QTL. It is concluded that the range of soybeans uses should be based on a diversity of specialized varieties with specified parameters for target use and different adaptive abilities.

Keywords: *Glycine max* (L.) Merr., soybean, VIR collection, genetic resources, initial material, QTL, genes, breeding, specific uses, grain quality, early maturation.

REFERENCES

1. WAP 09-17. September 2017. Circular Series. USDA, Foreign Agr. Service. Available <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/production.pdf>. Accessed August 22, 2017.
2. Gosudarstvennyi reestr selektsionnykh dostizhenii, dopushchennykh k ispol'zovaniyu [State Register of Breeding Achievements]. Moscow, 2017 (in Russ.).
3. Hill J., Nelson E., Tilman D., Polasky S., Tiffany D. Environmental, economic, and energetic costs, and benefits of biodiesel and ethanol biofuels. *PNAS USA*, 2006, 103: 11206-11210 (doi: 10.1073/pnas.0604600103).
4. Yi-you L. The soybean protein fibre — a healthy and comfortable fibre for the 21st century. *Fibres and Textiles in Eastern Europe*, 2004, 12(2/46): 8-9.
5. Brooks M.M. Soybean protein fibres — past, present and future. In: *Woodhead publishing series in textiles. V. 47. Biodegradable and sustainable fibres*. Cambridge, 2005: 398-440 (doi: 10.1533/9781845690991.398).
6. Petibskaya V.S. *Nauchno-tehnicheskii byulleten' VNIIMK*, 2002, 126: 76-83 (in Russ.).
7. Nekrasova T.E. *Masla i zhiry*, 2005, 11(57): 2-4 (in Russ.).
8. Forging new frontiers. Aquaculture America. *Int. Conf. and Exposition*. Texas, USA, 2017. Available <http://www.aquafeed.com>. Accessed August 22, 2017.

9. Petibskaya V.S., Kucherenko L.A., Zelentsov S.V. *Nauchno-tekhnicheskii byulleten' VNIIMK*, 2006, 2(135): 115-116 (in Russ.).
10. Zaitsev N.I., Bochkarev N.I., Zelentsov S.V. *Maslichnye kul'tury*, 2016, 2(166): 3-11 (in Russ.).
11. Xu Y., Crouch J.H. Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Sci.*, 2008, 48: 391-407 (doi: 10.2135/cropsci2007.04.0191).
12. Leite D.C., Pinheiro J.B., Campos J.B., Di Mauro A.O., Unêda-Trevisoli S.H. QTL mapping of soybean oil content for marker-assisted selection in plant breeding program. *Genet. Mol. Res.*, 2016, 15(1): gmr.15017 (doi: 10.4238/gmr.15017685).
13. Ma Y., Kan G., Zhang X., Wang Y., Zhang W., Du H., Yu D. Quantitative Trait Loci (QTL) mapping for glycinin and β -conglycinin contents in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *J. Agric. Food Chem.*, 2016, 64(17): 3473-3483 (doi: 10.1021/acs.jafc.6b00167).
14. Liu H., Cao G., Han Y., Jiang Z., Zhao H., Li W. Identification of the QTL underlying the vitamin E content of soybean seeds. *Plant Breeding*, 2017, 136(2): 147-154 (doi: 10.1111/pbr.12454).
15. Heffner E.L., Sorrells M.E., Jannink J.-L. Genomic selection for crop improvement. *Crop Sci.*, 2009, 49: 1-12 (doi: 10.2135/cropsci2008.08.0512).
16. Hwang E.Y., Song Q.J., Jia G.F., Specht J.E., Hyten D.L., Costa J., Cregan P.B. A genome-wide association study of seed protein and oil content in soybean. *BMC Genomics*, 2014, 15: 1 (doi: 10.1186/1471-2164-15-1.10.1186/1471-2164-15-11).
17. Zhang J., Song Q., Cregan P., Jiang G.-L. Genome-wide association study, genomic prediction and marker-assisted selection for seed weight in soybean (*Glycine max*). *Theor. Appl. Genet.*, 2016; 129: 117-130 (doi: 10.1007/s00122-015-2614-x).
18. Zhang J., Song Q., Cregan P.B., Nelson R.L., Wang X., Wu J., Jiang G.L. Genome-wide association study for flowering time, maturity dates and plant height in early maturing soybean (*Glycine max*) germplasm. *BMC Genomics*, 2015, 16: 217 (doi: 10.1186/s12864-015-1441-4).
19. Wilson R.F. Seed composition. In: *Soybeans: improvement, production and uses*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America. Madison, Wisconsin, USA, 2004: 621-677.
20. Korsakov N.I., Myakushko Yu.P. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii*, 1976, 57: 13-19 (in Russ.).
21. Stobaugh B., Florez-Palacios L., Chen P., Orazaly M. Agronomic evaluation of high-protein and high-oil soybean genotypes for specialty markets. *Journal of Crop Improvement*, 2017, 31(2): 247-260 (doi: 10.1080/15427528.2017.1287807).
22. Chung J., Babka H.L., Graef G.L., Staswick P.E., Lee D.J., Cregan P.B., Shoemaker R.C., Specht J.E. The seed protein, oil and yield QTL on soybean linkage group I. *Crop Sci.*, 2003, 43(3): 1053-1067 (doi: 10.2135/cropsci2003.1053).
23. Wilcox J.R. Increasing seed protein in soybean with eight cycles of recurrent selection. *Crop Sci.*, 1998, 38(6): 1536-1540 (doi: 10.2135/cropsci1998.0011183X003800060021x).
24. Myakushko Yu.P. *Selektsiya i semenovodstvo soi na Severnom Kavkaze. Avtoreferat doktorskoi dissertatsii* [Soya: breeding and seed production]. Leningrad, 1976 (in Russ.).
25. Bellaloui N., Reddy K.N., Bruns A., Gillen A. M., Mengistu A., Zobiolo L.H.S., Fisher D.K., Abbas H.K., Zablotowicz R., Kremer R.J. Soybean seed composition and quality: interactions of environment, genotype, and management practices. In: *Soybeans: cultivation, uses and nutrition*. J. Maxwell (ed.). Nova Science Publishers, 2011: 1-42.
26. Seferova I.V., Nekrasov A.Yu., Silaeva O.I., Kiyashko N.I., Teter Z.Yu., Kiva T.I., Nikishkina M.A. *Soya. Iskhodnyi material dlya selektsii soi v Krasnodarskom krae. Katalog mirovoi kollektzii VIR* [Soya. Genetic resources for use in breeding in the Krasnodra Territory]. St. Petersburg, 2008, vypusk 782 (in Russ.).
27. Seferova I.V., Boiko A.P., Shelenga T.V., Sholukhova T.A. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii*, 2014, 175(3): 34-41 (in Russ.).
28. Boiko A.P., Seferova I.V., Shelenga T.V., Sholukhova T.A., Andreeva T.M. *Soya. Iskhodnyi material dlya selektsii v yuzhnykh regionakh Rossiiskoi Federatsii. Katalog mirovoi kollektzii VIR*. St. Petersburg, 2014, vypusk 817 (in Russ.).
29. Jun T.H., Van K., Kim M.Y., Lee S.H., Walker D.R. Association analysis using SSR markers to find QTL for seed protein content in soybean. *Euphytica*, 2008, 162: 179-191 (doi: 10.1007/s10681-007-9491-6).
30. Phansak P., Soonswon W., Hyten D.L., Song Q., Cregan P.G., Graef G.L., Specht J.E. Multi-population selective genotyping to identify soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] seed protein and oil QTLs. G3. *Genes, Genomes, Genetics*, 2016, 6(6): 1635-1648 (doi: 10.1534/g3.116.027656).
31. Cao Y., Li S., Wang Z., Chang F., Kong J., Gai J., Zhao T. Identification of major quantitative trait loci for seed oil content in soybeans by combining linkage and genome-wide association mapping. *Front. Plant Sci.*, 2017, 8: 1222 (doi: 10.3389/fpls.2017.01222).
32. Bolon Y.T., Joseph B., Cannon S.B., Graham M.A., Diers B.W., Farmer A.D., May G.D., Muehlbauer G.J., Specht J.E., Tu Z.J., Weeks N., Xu W.W., Shoemaker R.C., Vance C.P. Complementary genetic and genomic approaches help to characterize the linkage group I seed protein QTL in soybean. *BMC Plant Biol.*, 2010, 10: 41 (doi:

- 10.1186/1471-2229-10-41).
33. Patil G., Mian R., Vuong T., Pantalone V., Song Q., Chen P., Shannon G.J., Carter T.C., Nguyen H.T. Molecular mapping and genomics of soybean seed protein: a review and perspective for the future. *Theor. Appl. Genet.*, 2017, 130(10): 1975-1991 (doi: 10.1007/s00122-017-2955-8).
 34. Wolf W.J. Soybean proteins: their functional, chemical, and physical properties. *J. Agr. Food Chem.*, 1970, 18(6): 969-976 (doi: 10.1021/jf60172a025).
 35. Onodera Y., Ono T., Nakasato K., Toda K. Homogeneity and microstructure of tofu depends on 11S/7S globulin ratio in soymilk and coagulant concentration. *Food Sci. Technol. Res.*, 2009, 15(3): 265-274 (doi: 10.3136/fstr.15.265).
 36. Adamovskaya V.G., Molodchenkova O.O., Sichkar' V.I., Kartuzova T.V., Bezkravnaya L.YA., Lavrova G.D. *Visnik Urains'kogo tovaristva genetiv i seleksioneriv*, 2016, 14(2): 163-167 (in Russ.).
 37. Khatib K.A., Herald T.J., Aramouni F.M., MacRithie F., Schapaugh W.T. Characterization and functional properties of soy β -conglycinin and glycinin of selected genotypes. *J. Food Sci.*, 2002, 67: 2923-2929 (doi: 10.1111/j.1365-2621.2002.tb08839.x).
 38. Kyoko S., Watanabe T. Differences in functional properties of 7S and 11S soybean proteins. *Journal of Texture Studies*, 1978, 9(1-2): 135-157 (doi: 10.1111/j.1745-4603.1978.tb01298.x).
 39. Li J., Matsumoto S., Nakamura A., Maeda H., Matsumura Y. Characterization and functional properties of sub-fractions of soluble soybean. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 2009, 73: 2568-2575 (doi: 10.1271/bbb.70799).
 40. Yaklich R.W. β -Conglycinin and glycinin in high-protein soybean seeds. *J. Agric. Food Chem.*, 2001, 49(2): 729-735 (doi: 10.1021/jf001110s).
 41. Beilinson V., Chen Z., Shoemaker R.C., Fischer R.L., Goldberg R.B., Nielsen N.C. Genomic organization of glycinin genes in soybean. *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 104: 1132-1140 (doi: 10.1007/s00122-002-0884-6).
 42. Li C., Zhang Y.-M. Molecular evolution of glycinin and β -conglycinin gene families in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Heredity*, 2011, 106(4): 633-641 (doi: 10.1038/hdy.2010.97).
 43. Vishnyakova M.A., Seferova I.V. V knige: *Identifitsirovannyi genofond v kollektzii VIR i ego ispol'zovanie v seleksii*. St. Petersburg, 2005: 841-850 (in Russ.).
 44. Fang C., Ma Y., Wu S., Liu Z., Wang Z., Yang R., Hu G., Zhou Z., Yu H., Zhang M., Pan Y., Zhou G., Ren H., Du W., Yan H., Wang Y., Han D., Shen Y., Liu S., Liu T., Zhang J., Qin H., Yuan J., Yuan X., Kong F., Liu B., Li J., Zhang Z., Wang G., Zhu B., Tian Z. Genome-wide association studies dissect the genetic networks underlying agronomical traits in soybean. *Genome Biol.*, 2017, 18: 161 (doi: 10.1186/s13059-017-1289-9).
 45. Van Eenennaam A.L., Lincoln K., Durrett T.P., Valentin H.E., Shewmaker C.K., Thorne G.M., Jiang J., Baszis S.R., Levering C.K., Aasen E.D., Hao M., Stein J.C., Norris S.R., Last R.L. Engineering vitamin E content: from *Arabidopsis* mutant to soy oil. *Plant Cell*, 2003, 15: 3007-3019 (doi: 10.1105/tpc.015875).
 46. Ujiie A., Yamada T., Fujimoto K., Endo Y., Kitamura K. Identification of soybean varieties with high α -tocopherol content. *Breed. Sci.*, 2005, 55: 123-125 (doi: 10.1270/jsbbs.55.123).
 47. Dwiyantri M.S., Yamada T., Sato M., Abe J., Kitamura K. Genetic variation of γ -tocopherol methyltransferase gene contributes to elevated α -tocopherol content in soybean seeds. *BMC Plant Biol.*, 2011, 11: 152 (doi: 10.1186/1471-2229-11-152).
 48. Axelrod B., Cheesbrough T.M., Laakso S. Lipoxygenase from soybeans. *Methods Enzymol.*, 1981, 71: 441-451 (doi: 10.1016/0076-6879(81)71055-3).
 49. Rackis J.J., Hoing D.H., Sessa D.S., Moser H.A. Lipoxygenase and peroxidase activities of soybeans as related to flavor profile during maturation. *Cereal Chemistry*, 1972, 49: 586-597.
 50. Reinprecht Y., Luk-Labey S.Y., Yu K., Rajcan I., Ablett G.R., Peter Pauls K. Molecular basis of seed lipoxygenase null traits in soybean line OX948. *Theor. Appl. Genet.*, 2011, 122(7): 1247-1264 (doi: 10.1007/s00122-011-1528-5).
 51. Kumar V., Rani A., Goyal L., Dixit A.K., Manjaya J.G., Dev J., Swamy M. Sucrose and raffinose family oligosaccharides (RFOs) in soybean seeds as influenced by genotype and growing location. *J. Agric. Food Chem.*, 2010, 58(8): 5081-5085 (doi: 10.1021/jf903141s).
 52. Santana A.C., Carrao-Panizzi M.C., Mandarino J.M.G., Leite R.S., Silva J.B., Ida E.I. Effect of harvest at different times of day on the physical and chemical characteristics of vegetable-type soybean. *Cienc. Tecnol. Aliment.*, 2012, 32(2): 351-356 (doi: 10.1590/S0101-20612012005000044).
 53. Cahoon E.B. Genetic enhancement of soybean oil for industrial uses: prospects and challenges. *AgBioForum*, 2003, 6(1-2): 11-13.
 54. Burton J., Wilson R., Brim C. Registration of N79-2077-12 and N87-2122-4, two soybean germplasm lines with reduced palmitic acid in seed oil. *Crop Sci.*, 1994, 34: 313 (doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400010080x).
 55. Rahman S.M., Anai T., Kinoshita T., Takagi Y. A novel soybean germplasm with elevated saturated fatty acids. *Crop Sci.*, 2003, 43: 527-531 (doi: 10.2135/cropsci2003.5270).
 56. Stacey M.G., Cahoon R.E., Nguyen H.T., Cui Y., Sato S., Nguyen C.T., Phoka N., Clark K.M., Liang Y., Forrester J., Batek J., Do P.T., Slepser D.A., Clemente T.E.,

- Cahoon E.B., Stacey G. Identification of homogentisate dioxygenase as a target for vitamin E biofortification in oilseeds. *Plant Physiol.*, 2016, 172(3): 1506-1518 (doi: 10.1104/pp.16.00941).
57. Ning L., Sun P., Wang Q., Ma D., Hu Z., Zhang D., Zhang G., Cheng H., Yu D. Genetic architecture of biofortification traits in soybean (*Glycine max* L. Merr.) revealed through association analysis and linkage mapping. *Euphytica*, 2015, 204: 353-369 (doi: 10.1007/s10681-014-1340).
 58. Zhang D., Song H., Cheng H., Hao D., Wang H., Kan G., Jin H., Yu D. The acid phosphatase-encoding gene *GmACP1* contributes to soybean tolerance to low-phosphorus stress. *PLoS Genet.*, 2014, 10: 1004061 (doi: 10.1371/journal.pgen.1004061).
 59. Benken I.I., Tomilina T.B. *Nauchno-tekhnicheskii byulleten' VIR*, 1985, 149: 3-10 (in Russ.).
 60. Benken I.I., Nikishkina M.A., Shchelko L.G., Serova T.S. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii*, 1997, 152: 129-133 (in Russ.).
 61. Singh R.J., Hymowitz T. Exploitation of the wild perennial *Glycine* species for improving the soybean. In: *Harnessing the soy potential for health and wealth*. The Soybean Processors Association of India, 2001: 58-61.
 62. Yavelow J., Finlay T.H., Kennedy A.R., Troll W. Bowman-Birk soybean protease inhibitor as an anticarcinogen. *Cancer Res.*, 1983, 43(5 Suppl): 2454-2459.
 63. Kobayashi H. Prevention of cancer and inflammation by soybean protease inhibitors. *Front. Biosci.*, 2013, 5: 966-73 (doi: 10.2741/E676).
 64. Komissarova Yu.V. *Geterogennost' i polimorfizm inhibitorov proteinaz soi i gorokha*. Avtoreferat kandidatskaya dissertatsiya [Heterogeneity and polymorphism of soybean and pea proteins. PhD Thesis]. St. Petersburg, 1998 (in Russ.).
 65. Vavilov N.I. V knige: *Trudy Noyabr'skoi sessii Akademii nauk SSSR 25-30/XI 1931 g* [Proc. November's session of Academy of Sciences of the USSR, 25-30/XI 1931]. Leningrad, 1932: 250-264 (in Russ.).
 66. Fehr W.R. *Principles of cultivar development. V. 1. Theory and technique*. Macmillan, NY, 1991.
 67. Jia H., Jiang B., Wu C., Lu W., Hou W., Sun S., Yan H., Han T. Maturity group classification and maturity locus genotyping of early-maturing soybean varieties from high-latitude cold regions. *PLoS ONE*, 2014, 9(4): e94139 (doi: 10.1371/journal.pone.0094139).
 68. Jiang B., Nan H., Gao Y., Tang L., Yue Y., Lu S., Ma L., Cao D., Sun S., Wang J., Wu C., Yuan X., Hou W., Kong F., Han T., Liu B. 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).
 69. Zhao C., Takeshima R., Zhu J., Xu M., Sato M., Watanabe S., Kanazawa A., Liu B., Kong F., Yamada T., Abe J. 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: 20 (doi: 10.1186/s12870-016-0704-9).
 70. Liu B., Kanazawa A., Matsumura H., Takahashi R., Harada K., Abe J. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of *phytochrome A* gene. *Genetics*, 2008, 180: 996-1007 (doi: 10.1534/genetics.108.092742).
 71. Watanabe S., Hideshima R., Xia Z., Tsubokura Y., Sato S., Nakamoto Y., Yamanaka N., Takahashi R., Ishimoto M., Anai T., Tabata S., Harada K. Map-based cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3*. *Genetics*, 2009, 182: 1251-1262 (doi: 10.1534/genetics.108.098772).
 72. Watanabe S., Xia Z., Hideshima R., Tsubokura Y., Sato S., Harada K. 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: 395-407 (doi: 10.1534/genetics.110.125062).
 73. Xia Z., Watanabe S., Yamada T., Tsubokura Y., Nakashima H., Zhai H., Anai T., Sato S., Yamazaki T., Lü S., Wu H., Tabata S., Harada K. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering. *PNAS*, 2012, 109(32): E2155-E2164 (doi: 10.1073/pnas.1117982109).
 74. Stewart D.W., Cober E.R., Bernard R.L. Modeling genetic effects on the photo-thermal response of soybean phenological development. *Agron. J.*, 2003, 95: 65-70 (doi: 10.2134/agronj2003.0065).
 75. Seferova I.V., Misyurina T.V., Nikishkina M.A. Ecologo-geographic estimation of biological potential of early varieties in soya north advance. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]*, 2007, 5: 42-47 (in Russ.).
 76. Vishnyakova M., Seferova I. Soybean genetic resources for the production in the Non-Chernozem zone of the Russian Federation. *Legume perspectives (The journal of the International Legume Society, Novi Sad, Serbia)*, 2013, 1: 7-9.
 77. Seferova I.V. *Maslichnye kul'tury*, 2016, 3(167): 101-105 (in Russ.).