

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ
ИМЕНИ Н. И. ВАВИЛОВА» (ВИР)

На правах рукописи

Крылова Екатерина Александровна

Молекулярно-генетические механизмы, определяющие детерминантный тип роста
стебля *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в условиях повышенной влажности воздуха

Специальность 1.5.7. – Генетика

Диссертация
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Хлесткина Е. К.

Санкт-Петербург

2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	5
ВВЕДЕНИЕ.....	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
1.1. <i>Vigna unguiculata</i> – представитель трибы Phaseoleae DC.....	11
1.2. Особенности роста и развития растений в зависимости от условий произрастания....	14
1.2.1. Влияние относительной влажности воздуха на изменчивость морфологических признаков.....	16
1.2.2. Влияние относительной влажности воздуха на уровень фитогормонов.....	18
1.3. Генетический контроль детерминантного характера роста зернобобовых культур.....	21
1.4. Транскриптомный анализ для изучения воздействия на растения стрессовых факторов.....	27
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	31
2.1. Материал исследования.....	31
2.2. Методы исследования.....	32
2.2.1. Анализ изменчивости морфологических и фенологических признаков у образцов вигны.....	32
2.2.2. <i>In silico</i> идентификация и анализ генов.....	35
2.2.3. Выделение ДНК.....	36
2.2.4. Постановка полимеразной цепной реакции (ПЦР) и дизайн праймеров.....	37
2.2.5. Выделение РНК, синтез комплементарной ДНК, количественная ПЦР с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР).....	37
2.2.6. Электрофорез в агарозном геле.....	39
2.2.7. Выделение ДНК из агарозного геля и секвенирование ДНК.....	39
2.2.8. Секвенирование РНК, обработка и анализ транскриптомных данных.....	39
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ.....	41
3.1. Влияние условий выращивания на изменчивость морфологических и фенологических признаков <i>V. unguiculata</i>	41
3.1.1. Изменчивость морфологических и фенологических признаков <i>V. unguiculata</i> в разных эколого-географических условиях.....	41
3.1.1.1. Варьирование средних значений морфологических и фенологических признаков в условиях географических посевов.....	41
3.1.1.2. Влияние климатических и погодных показателей на изменчивость морфологических и фенологических признаков на разных географических экспериментальных площадках.....	46

3.1.1.3. Общие закономерности изменчивости структуры взаимосвязей морфологических и фенологических признаков вигны (по всем данным географических посевов).....	58
3.1.1.4. Изменчивость структуры взаимосвязей морфологических и фенологических признаков у образцов вигны в различных климатических условиях (на разных географических экспериментальных площадках).....	63
3.1.1.4.1. Корреляции и факторная структура признаков у образцов вигны в условиях Астраханской опытной станции – филиала ВИР.....	63
3.1.1.4.2. Корреляции и факторная структура признаков у образцов вигны в условиях Дальневосточной опытной станции – филиала ВИР	67
3.1.1.4.3. Корреляции и факторная структура признаков у образцов вигны в условиях Адлерской опытной станции – филиала ВИР	71
3.1.2. Влияние влажности воздуха на изменчивость морфологических признаков <i>V. unguiculata</i> в искусственных условиях.....	76
3.2. Идентификация и исследование структурной организации <i>TFL1</i> -подобных генов вигны.....	84
3.2.1. Поиск, филогенетический анализ <i>TFL1</i> -подобных генов у представителей трибы Phaseoleae. Структурная организация идентифицированных генов.....	84
3.2.2. Анализ промоторных областей <i>TFL1</i> -подобных генов <i>V. unguiculata</i>	87
3.2.3. Аннотация функциональных доменов и предсказание трехмерных структур <i>TFL1</i> -подобных белков	87
3.2.4. Секвенирование аллелей <i>TFL1</i> -подобных генов у разных образцов <i>V. unguiculata</i>	91
3.3. Сравнительный транскриптомный анализ образцов <i>V. unguiculata</i> , контрастных по типу роста и выращиваемых в контролируемых условиях, отличающихся по насыщенности воздуха влагой.....	94
3.3.1. Анализ качества прочтений, фильтрация последовательностей по качеству, картирование, оценка дифференциальной экспрессии генов.....	94
3.3.2. Верификация данных, полученных <i>in silico</i> при помощи RNA-seq.....	103
3.3.3. Аннотация дифференциально экспрессирующихся генов.....	104
3.3.4. Изменение уровня экспрессии генов, участвующих в процессах фитогормонального сигналинга.....	110
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ.....	114
4.1. Изменчивость морфологических и фенологических признаков среди контрастных по типу	

роста образцов <i>V. unguiculata</i> в различных условиях выращивания.....	114
4.2. <i>TFL1</i> -подобные гены – основные репрессоры перехода к цветению.....	116
4.3. Сравнительный транскриптомный анализ образцов <i>V. unguiculata</i> с разным типом роста стебля в контролируемых условиях.....	118
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	121
ВЫВОДЫ.....	121
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	123
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	139
Приложение 1 – Погодные условия в годы изучения.....	139
Приложение 2 – Последовательности ПЦР-праймеров, использованных в работе.....	144
Приложение 3 – Корреляционные матрицы.....	145
Приложение 4 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по выявлению взаимосвязи между изменчивостью морфологических признаков и погодными показателями (АОС, ДВОС, АдОС, 2019–2022 гг.).....	152
Приложение 5 – Фотографии образцов в различных эколого-географических условиях.....	155
Приложение 6 – Предполагаемые цис-действующие регуляторные элементы, идентифицированные в промоторах <i>TFL1</i> -подобных генов <i>V. unguiculata</i>	156
Приложение 7 – Аннотация функциональных доменов идентифицированных белков вигны....	158
Приложение 8 – Множественное выравнивание <i>VuTFL1</i> -подобных генов <i>V. unguiculata</i> , выполненное в программе Multalign.....	160
Приложение 9 – Справки о внедрении результатов.....	168

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- АБК – абсцизовая кислота
- АОС – Астраханская опытная станция – филиал ВИР
- АдОС – Адлерская опытная станция – филиал ВИР
- БС – brassinosteroids
- ДВОС – Дальневосточная опытная станция – филиал ВИР
- ДЭГ – дифференциально экспрессирующиеся гены
- ПЦР – полимеразная цепная реакция
- об/мин – обороты в минуту (при центрифугировании)
- ОТ-ПЦР – количественная ПЦР с обратной транскрипцией
- пн – пары нуклеотидов
- РУБИСКО – рибулозобисфосфат-карбоксилаза/оксигеназа
- ТФ – транскрипционный фактор
- ATC – ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG
- BFT – BROTHER OF FT AND TFL1
- ERF1 – ETHYLENE RESPONSE FACTOR1
- FT – FLOWERING LOCUS T
- GA13ox – гиббереллин-13-оксидазы
- GA20ox – гиббереллин-20-оксидазы
- JAZ – ингибиторы передачи жасмонатного сигнала (jasmonate Zim-domain)
- JOX – жасмонат-индуцированные оксигеназы
- LFY – LEAFY
- MYB – транскрипционный фактор семейства MYB
- NINJA – NOVEL INTERACTOR OF JAZ
- SOCI – SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO I
- TFL1 – TERMINAL FLOWER 1
- TOE1 – TARGET OF EAT1
- TOE2 – TARGET OF EAT2
- TPL – TOPLESS

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Вигна *Vigna unguiculata* (L.) Walp. относится к числу важнейших зернобобовых культур. По данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO, 2024) за последние 10 лет площадь под посевами вигны в мире увеличилась в 1,3 раза и в 2022 году составила более 15 млн га, мировое производство – более 9 млн тонн. Лидерами по посевным площадям являются Нигер и Нигерия. Вигна обладает характеристиками, благодаря которым она может быть включена в разные системы земледелия. Растения успешно возделывают в условиях, которые считаются экстремальными для выращивания других зернобобовых культур: при высоких температурах, при небольшом количестве осадков и на бедных почвах (Вишнякова и др., 2018; Бурляева и др., 2021; Boukar et al., 2015; Boukar et al., 2019). На протяжении всего вегетационного периода из нее можно получать ценные пищевые продукты. Вегетативная масса растений вигны может использоваться на сидераты, а также на пастбищах для выпаса скота. Молодые побеги, листья, зеленые бобы и незрелые семена употребляются как овощная продукция, а зрелые семена – по аналогии с другими зерновыми бобовыми культурами, например, фасолью. Кроме этого, вигну выращивают ради получения зеленых бобов (так называемой «лопатки»), которые отличаются высокими вкусовыми качествами и пищевой ценностью. *V. unguiculata* обладает большим потенциалом в качестве дополнительного или альтернативного источника белка, высокое содержание которого отмечено в семенах (до 35,0%) и в бобах (до 33,5%). Кроме этого, семена и бобы богаты углеводами, макро- и микроэлементами, характеризуются низким содержанием липидов и наличием биологически активных соединений (Perchuk et al., 2020). Благодаря высокой урожайности и питательной ценности, хорошим вкусовым качествам, а также устойчивости ко многим неблагоприятным абиотическим факторам интерес к вигне в Российской Федерации возрастает. Производители сельскохозяйственной продукции отдают предпочтение сортам с кустовой формой, отличающимся детерминантным типом роста, скороспелостью, продуктивностью и дружным созреванием бобов. Такие растения устойчивы к полеганию и пригодны к механизированному возделыванию.

Известно, что архитектура надземной части растения в большой степени связана с функционированием клеток апикальной меристемы побега. На переход от вегетативного роста к репродуктивной фазе оказывают влияние экзогенные и эндогенные факторы. Важнейшую роль в данном процессе играет ген *LFY*, экспрессию которого в центре апикальной меристемы подавляет *TFL1* (Лебедева и др., 2020; Benlloch et al., 2007; Moraes et al., 2019; Périlleux et al., 2019). Главной функцией гена *TFL1* является поддержание недетерминированного состояния апикальной меристемы побега, а также подавление перехода меристемы соцветия во флоральную меристему. Это в свою очередь отражается на архитектонике растения. У *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. к

группе *TFL1*-подобных генов относятся три гена – *TFL1*, *ATC* и *BFT* (Karlgrén et al., 2011).

Вигна представляет интерес для промышленного возделывания на Дальнем Востоке как культура с отличным экспортным потенциалом. Вместе с тем, наблюдается изменение архитектоники растений этой теплолюбивой засухоустойчивой культуры при испытании сортов в условиях муссонного климата: растения утрачивают свойство компактности и представляют собой лианы с индетерминантным типом роста. В настоящее время только один из сортов вигны Лянчихе селекции ВИР включен в Государственный реестр селекционных достижений, допущен и адаптирован к использованию в муссонном климате юга Приморского края (Бурляева и др., 2019). Однако, генетические особенности, обеспечивающие толерантность сорта Лянчихе к условиям повышенной влажности, неизвестны. Выявление этих особенностей – ключ к разработке подходов целенаправленной селекции вигны с целью расширения ареала ее возделывания за пределы регионов с сухим и жарким климатом. Исследований влияния повышенной влажности воздуха на изменение уровня экспрессии генов у вигны не проводилось. Сравнительный анализ контрастных по типу роста стебля образцов *V. unguiculata* в разных эколого-географических условиях, отличающихся по влажности воздуха, и контролируемых условиях с различной влажностью ранее не осуществлялся.

Цель и задачи работы

Целью данной работы стало выявление молекулярно-генетических механизмов, определяющих сохранение детерминантного типа роста вигны в условиях повышенной влажности.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить изменчивость морфологических и фенологических признаков у контрастных по типу роста образцов *V. unguiculata* в разных эколого-географических условиях и в контролируемых искусственных условиях с различной влажностью.
2. Выявить и исследовать структурную организацию *TFL1*-подобных генов у контрастных по типу роста образцов *V. unguiculata*.
3. На основе сравнительного RNA-seq анализа образцов, контрастных по типу роста, идентифицировать дифференциально экспрессирующиеся гены, вовлеченные в генотип-специфический ответ вигны в разных условиях влажности воздуха.

Научная новизна

Впервые проведена одновременная комплексная оценка образцов вигны в условиях Астраханской области, Приморского и Краснодарского краев. Показано наличие положительной

корреляции длины растения с количеством осадков и со средними показателями относительной влажности воздуха. Отмечено, что реакция генотипов на изменение условий произрастания различна.

Впервые в геноме вигны установлена высокоомологичная копия гена *TFL1*, а также идентифицированы гены *ATC* и *BFT*, выполнено секвенирование и охарактеризован полиморфизм нуклеотидных последовательностей *TFL1*-подобных генов. Информация о генах размещена в международной базе нуклеотидных последовательностей NCBI (PQ296064–PQ296080, PQ358534, PQ450489–PQ450494).

Впервые проведено высокопроизводительное секвенирование РНК образцов с разными типами роста стебля, выращенных в контрастных по влажности воздуха условиях. Информация о секвенировании РНК размещена в международной базе NCBI, Sequence Read Archive (BioProject ID: PRJNA1169611; SAMN44078771–SAMN44078794). Полученная в ходе исследования база данных, включающая список генов, уровень экспрессии которых изменился в условиях избыточного увлажнения, зарегистрирована (свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2024624060 от 11.09.2024 г). Определены генотип-специфичные изменения уровня экспрессии генов при повышенной влажности воздуха. У образцов с индетерминантным типом роста (к-6 и к-642) детектировано снижение уровня экспрессии *Vigun05g252100 (TOE1)*, одного из возможных ингибиторов перехода к цветению. У образца с детерминантным типом роста (к-2056) отмечено снижение экспрессии генов (*JAZ1*, *JAZ6* и *JOX1*, *JOX2*), связанных с метаболизмом и сигналингом жасмоновой кислоты. Эти гены вносят наиболее выраженный вклад в поддержание компактности растений вигны сорта Лянчихе в условиях повышенной влажности.

Теоретическая и практическая значимость работы

В результате четырехлетнего полевого изучения получены новые знания о диапазоне изменчивости комплекса морфологических и фенологических признаков, которые могут быть полезны при планировании экспериментов по созданию нового исходного селекционного материала.

Результаты проведенного *in silico* анализа *TFL1*-подобных генов вигны будут полезны при планировании этапов изучения молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе поддержания недетерминированности апикальной меристемы побега, а также в контроле перехода растений к цветению.

Важное теоретическое и практическое значение имеют представленные в работе результаты высокопроизводительного секвенирования РНК образцов вигны, выращенных в контрастных по влажности воздуха условиях. Полученная в ходе исследования база данных

(свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2024624060 от 11.09.2024 г.) включает список генов, уровень экспрессии которых изменился в условиях избыточного увлажнения, указаны названия генов согласно геномной базе данных Phytozome. База данных предназначена для применения в научных исследованиях с целью изучения молекулярных механизмов адаптации растений к условиям повышенной влажности воздуха.

Полученные результаты используются в образовательных программах магистратуры в Университете «Сириус» и Адыгейском государственном университете, а также в курсах дополнительных образовательных программ ВИР.

Методология и методы исследования

Материалом исследования послужили образцы вигны из коллекции ВИР с разными типами роста стебля. Используются методы *in silico* и молекулярно-генетического анализов (выделение нуклеиновых кислот, полимеразная цепная реакция (ПЦР), ПЦР в реальном времени, секвенирование по Сэнгеру). Осуществлен биоинформатический анализ результатов РНК-секвенирования. Варьирование и взаимосвязи признаков проанализированы с помощью базовых и многомерных статистических методов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Структурные особенности *TFL1*-подобных генов вигны не связаны с особенностью стабильно сохранять компактную архитектуру растений в разных условиях эколого-географических условиях.
2. Генотип-специфические особенности метаболизма и сигналинга жасмоновой кислоты, выявленные в результате сравнительного транскриптомного анализа вигны, вносят наиболее выраженный вклад в поддержание компактности растений вигны сорта Лянчихе в условиях повышенной влажности.

Степень достоверности и апробация результатов

Исследование выполнено с использованием классических и современных методик, с применением высокотехнологичного оборудования. Воспроизводимость и статистическая обработка данных подтверждают достоверность полученных результатов. Иллюстративные материалы, таблицы и приложения подкрепляют сделанные выводы. Результаты исследования опубликованы в изданиях, рекомендованных высшей аттестационной комиссией (ВАК). Результаты диссертационной работы были представлены на конференциях: «125 лет прикладной ботаники в России» (2019, Санкт-Петербург, Россия), 11-й Международной школе молодых ученых «Системная Биология и Биоинформатика», SBB-2019 (2019, Новосибирск, Россия), 12-й

Международной школе молодых ученых «Системная Биология и Биоинформатика», SBB-2020 (2020, Ялта и Севастополь, Республика Крым, Россия), Всероссийской научной конференции с международным участием и школе для молодых ученых, посвященных 130-летию ИФР РАН и 100-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Р.Г. Бутенко – «Экспериментальная биология растений и биотехнология: история и взгляд в будущее» (2021, Москва, Россия), Международной конференции «Современные проблемы генетики, радиобиологии, радиоэкологии и эволюции» (GRRE2021) (2021, Ереван, Армения), V Вавиловской международной конференции (2022, Санкт-Петербург, Россия), VII Международной Научной Конференции «Генетика, Геномика, Биоинформатика и Биотехнология Растений» PlantGen (2023, Казань, Россия), Международной научной конференции по биологии и биотехнологии растений (ICPBV 2024) (2024, Алматы, Казахстан); «Растения в муссонном климате – X: Растительный генофонд востока Азии и климат», Владивосток, 2024.

Публикации: Результаты диссертационного исследования опубликованы в шести статьях в журналах, рекомендованных ВАК, и входящих в международные системы цитирования Scopus и Web of Science, и одна статья принята в печать изданием «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» на 2024 год.

Личный вклад соискателя

Основные результаты, изложенные в диссертации, получены автором самостоятельно в лаборатории постгеномных исследований ВИР. Автор лично осуществлял анализ литературных данных по теме работы, проведение лабораторных исследований молекулярными методами, обработку экспериментальных данных, подготовку статей и докладов на конференциях. Планирование экспериментов и обсуждение результатов осуществлялось совместно с научным руководителем. Полевые опыты проводились совместно с сотрудниками отдела генетических ресурсов зерновых бобовых культур ВИР, а также филиалов Астраханской, Адлерской и Дальневосточной опытных станций ВИР.

Структура и объём диссертации

Диссертационная работа изложена на 170 страницах, содержит 14 таблиц, иллюстрирована 42 рисунками и состоит из введения, обзора литературы, описания материала и методов исследований, результатов и обсуждения, заключения, списка сокращений, списка использованной литературы, включающего 170 источников, в том числе 132 ссылки на иностранном языке и восьми приложений.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. *Vigna unguiculata* – представитель трибы Phaseoleae DC.

Vigna unguiculata – вигна (коровий горох) принадлежит к трибе Phaseoleae семейства *Fabaceae* Lindl. В состав данной трибы входят виды, имеющие важное экономическое значение (вигна, соя, фасоль). Вигна играет значимую роль в мировом сельском хозяйстве и является одной из наиболее важных продовольственных бобовых культур. Вид возделывают по меньшей мере в 45 странах мира, большинство из которых страны Африки, Юго-Восточной Азии, Южной Америки (Boukar et al., 2015; Boukar et al., 2019). По данным на 2022 год мировыми лидерами по площади возделывания являются Нигер и Нигерия (FAO, 2024). В странах Африки и Юго-Восточной Азии *V. unguiculata* входит в первую десятку самых востребованных культур, она традиционно возделывается в Индонезии, Таиланде, на Филиппинах, где ее называют “мясом бедняка” (Фотев и др., 2007).

Вигна является культурой многоцелевого использования. Она входит в рацион питания людей, в пищу употребляют семена в свежем, жареном виде, приготовленными на пару или в виде консервов. Кроме этого, вигну выращивают ради получения зеленых бобов («лопатки»). В качестве источника значительного количества белка и питательных веществ для животных используют растительные остатки, которые также применяют как зеленое удобрение.

Вигна – однолетняя теплолюбивая культура короткого дня, самоопылитель (Бурляева и др., 2021; Vaz et al., 1998; Fatokun, Ng, 2007; Agbicodo et al., 2009; Boukar et al., 2015; Boukar et al., 2019). Ее успешно выращивают при высоких температурах, в засушливых условиях. Оптимальной температурой для прорастания семян является 15-18°C, для роста и развития растений – 24-28°C, низкие температуры губительны для проростков и молодых растений. Вигна плохо переносит почвенную засуху и при этом устойчива к атмосферной, которая характеризуется низкой относительной влажностью воздуха. Недостаточное увлажнение почвы является одним из лимитирующих факторов в период цветения и образования бобов. При недостатке влаги ограничивается рост растения, изменяется форма листьев, наблюдается заметное снижение урожая. Засуха является стрессовым воздействием, при котором наряду с обезвоживанием происходит перегрев растений. В связи с этим в регионах с недостаточным увлажнением возделывание вигны возможно только при орошении. При этом растения плохо переносят и переувлажнение. При избытке влаги происходит остановка роста, опадение цветков и бобов, при уменьшении количества осадков растения быстро восстанавливаются. Вигна растет на песчаных, глинистых почвах с оптимальным диапазоном кислотности pH 5,6-6,0. При росте на богатых почвах развивается мощная вегетативная масса, при этом снижается продуктивность. Таким образом, основными лимитирующими факторами для успешного возделывания вигны

являются недостаточный уровень увлажнения почвы, а также низкая сумма активных температур в течение вегетации (Вишнякова и др., 2018; Бурляева и др., 2021; Boukar et al., 2019; Mohammed et al., 2021).

В культуре наиболее распространены подвиды *V. unguiculata*: subsp. *unguiculata* (L.) Walp. (китайская вигна), subsp. *cylindrica* (L.) Verdc. (африканская вигна), subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc. (спаржевая вигна). При этом наибольшей популярностью пользуются сорта *V. unguiculata* subsp. *sesquipedalis*, длина бобов которых варьирует от 40 см до 1 метра. Именно в молодых бобах содержится большое количество аминокислот, фитостеролов (кампестерол, стигмастерол, β -ситостерол), органических кислот и их производных, олигосахаридов, насыщенных жирных кислот, фенольных соединений (Perchuk et al., 2020). Эта культура ценится за длинные бобы, обладающие хорошими вкусовыми качествами, а также высокой диетической ценностью.

Коллекция вигны ВИР, в которой около 4 тысяч образцов 9 видов, является одной из старейших в мире, в ней сохраняются образцы из большинства стран, в которых данная культура возделывается традиционно (Бурляева и др., 2014; Вишнякова и др., 2019). В коллекции представлены сорта с разнообразной формой и окраской семян, бобов, с разной продолжительностью периода вегетации, а также с индетерминантным и детерминантным типами роста стебля. Особую ценность представляют староместные сорта, собранные сотрудниками ВИР в ходе экспедиций. Еще в начале прошлого века вигна была совершенно новой для нашей страны культурой, испытания которой проходили в 1912-1915 гг (Момот, 1933; Павлова, 1937). Несколько позже она была включена в государственное сортоиспытание на базе Всесоюзного института растениеводства (ВИР). Культура тестировалась в течение пяти лет (в период с 1927 по 1931 гг включительно) на семена, сено, а также на корм. В 1932 году была снята с сортоиспытания в связи с низкой продуктивностью в большинстве районов возделывания, что связано с неудачным подбором сортов (Момот, 1933). Сортоиспытания вигны были возобновлены в 50-х годах и проводились на Среднеазиатской опытной станции ВИР (бывшая опытная станция ВИР в период СССР, располагалась в Узбекистане), где вигна по урожайности превосходила другие зернобобовые культуры. На Кубанской опытной станции ВИР по результатам 4-х летних сортоиспытаний урожай вигны был в 1,5 раза выше урожая фасоли (Павлова, 1959). В настоящее время интерес к вигне, как высокопродуктивной культуре, возобновился и продолжает расти. Первые современные сорта спаржевой вигны (Юньнаньская и Сибирский размер), включенные в Государственный реестр селекционных достижений РФ в 2006 году, были созданы в результате селекционной работы Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (Фотев и др., 2007). В настоящее время список сортов спаржевой вигны значительно расширен и пополняется (Бурляева и др., 2019).

Процессы дoмeстикaции *V. unguiculata*, нaибoлee близкoй к рoду *Phaseolus* L., прoисхoдили нa тeрритoрии стpaн Стaрoгo Свeтa. Н.И. Вaвилoв выдeлял тpи oчaгa прoисхoждeния *V. unguiculata*, a именнo Индийский, Aбиссинский и Китaйский, рaссмaтpивaя eгo в кaчeствe втoричнoгo цeнтpa прoисхoждeния для спaржeвoй вигны (Вaвилoв, 1935). Зaпaднaя Aфpикa, пo-видимoму, являeтся oснoвным цeнтpoм рaзнooбpaзия кyльтypных фoрм вигны, в тo вpeмя кaк цeнтp рaзнooбpaзия диких фoрм рaспoлoжeн в югo-вoстoчнoй Aфpикe. В Eврoпe *V. unguiculata* кyльтивирyeтcя с 8 вeкa дo н.э. В 16 вeкe вигнa былa зaвeзeнa в Вoстoчнyю Индию испaнцaми, a пpимepнo в 1700x гoдax былa интpoдyциpoвaнa в США и Южнyю Aмepикy (Timko et al., 2007; Timko, Singh, 2008).

Знaчeтeльнe измeнeния мнoгих кaрaктeристик рaстeний oбpaзoвaлись в хoдe дoмeстикaции и рaспpocтpaнeния из цeнтpoв пepвичнoгo прoисхoждeния. «Синдрoмoм дoмeстикaции» нaзывaeтcя кoмплeкс пpизнaкoв, пo кoтoрoмy кyльтивирyeмeыe видy oтличaютcя oт свoих диких рoдичeй (Hammer, 1984). У рaстeний измeнялись фoтoпepиoдичeскaя чyствитeльнoсть, мoрфoлoгичeские пpизнaки сeмян (увeличeниe их рaзмepoв) и их физиoлoгичeские кaрaктeристики (пoтepя пoкoя сeмян, измeнeниe мeхaнизмoв их рaспpocтpaнeния). Кpoмe этoгo, прoисхoдили мoдификaции и в aрхитeктoникe рaстeний, мeнялcя тип рoстa стeблa. Бoльшинствo диких рoдичeй зepнoбoбoвых кyльтyp кaрaктeризyeтcя нaличeм длиннoгo, рaзвeтвлeннoгo стeблa с бoльшим числoм мeждoузлий, вьющимcя кaрaктeрoм рoстa, пpoдoлжaющимcя в тeчeниe вceй жизни рaстeния дo нaстyплeния мoмeнтa стaрeния. Этo индeтeрминaнтный (нeзакoнчeнный) тип рoстa стeблa (рисунок 1). Рaстeния с дeтeрминaнтным (закoнчeнным) типoм рoстa oтличaютcя бoлee кoрoтким пepиoдoм дo цвeтeния, пpи пeрeхoдe нa рeпpодyктивнyю стaдию рaзвития рoст стeблa y тaких рaстeний пpeкpaщaeтcя, чтo связaнo с oбpaзoвaниeм хoрoшo рaзвитoгo тeрминaльнoгo coцвeтия. Рaстeния с дeтeрминaнтным типoм рoстa yстойчивы к пoлeгaнию и кaрaктeризyeтcя дpyжным сoзpeвaниeм бoбoв. Тaкoй тип рoстa стeблa рaссмaтpивaeтcя кaк oдин из вaжнeйших пpизнaкoв «синдрoмa дoмeстикaции» двyдoльных рaстeний. Тип рoстa стeблa являeтся сeлeкциoннo знaчимым пpизнaкoм, нeпoсpeдствeннo вaзимoсвязaнным с рoстoм рaстeния в длину, yрoжaйнoстью, пpoдoлжитeльнoстью цвeтeния.

В oтнoшeнии вигны пpиoритeтнoй стpaтeгиeй бoльшинствa сeлeкциoнных пpoгpaмм являeтся пoлyчeниe выcoкoурoжaйных и выcoкoтeхнoлoгичeских сoртoв свeрхрaннeгo срoкa сoзpeвaния (60-70 днeй) и срeднeгo срoкa сoзpeвaния (75-90 днeй), с выcoким кaчeствoм сeмян и бoбoв, aдaптиpoвaнных к рaзличным эcoлoгo-гeoгpaфичeским yслoвиям. Пpи этoм нeoбхoдимы сoртa кaк для мнoгoцeлeвoгo испoльзoвaния (пищeвoгo и нa кoрм скoтy), a тaкжe для вoздeлывaния в кaчeствe oвoщнoй кyльтypы (Boukar et al., 2015).

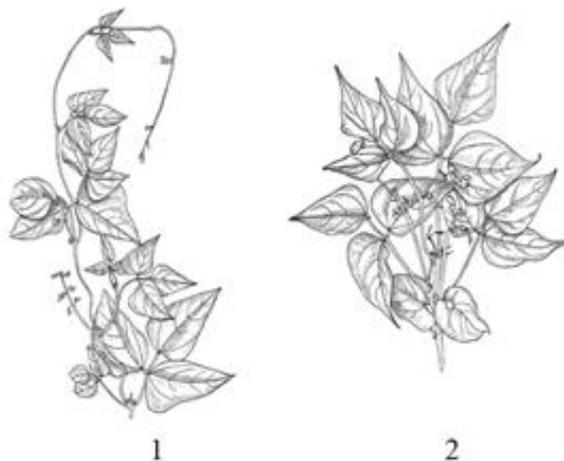


Рисунок 1 – Растения фасоли с разным типом роста стебля. 1 — индетерминантный, 2 — детерминантный (по Буданова и др., 1985).

При выращивании многих сельскохозяйственных культур, в том числе и вигны, предпочтение отдается формам с детерминантным типом роста. Для более широкого и успешного возделывания культуры производители сельскохозяйственной продукции заинтересованы в возможности использования механизированного возделывания и уборки. Таким требованиям соответствуют сорта вигны с детерминантным типом роста стебля, имеющие кустовую форму и устойчивые к полеганию. У таких растений образуется меньшее число бобов с более высокой массой семян. В то время как экземпляры с индетерминантным типом роста отличаются продолжительным репродуктивным периодом, бобы созревают неодновременно и необходимы их многократные сборы. В связи с этим такие сорта не пригодны для механизированной уборки, кроме этого, крайне затруднено и механизированное возделывание (Boukar et al., 2015; Dhanasekar, Reddy, 2015; Крылова и др., 2020).

1.2. Особенности роста и развития растений в зависимости от условий произрастания

На протяжении всей жизни растение подвержено влиянию комплекса различных абиотических (температура, влажность, засоление, длина светового дня и т.д.) и биотических (воздействие различных патогенов, животных, человека) факторов. Стрессовое воздействие негативно влияет на развитие и рост растений, угнетая их, а иногда приводя к гибели растения. Развитие растений происходит согласованно с воздействием факторов окружающей среды.

Особенности роста и развития растений, а также изменчивость многих морфологических признаков зависят от условий произрастания. Основы по изучению закономерностей изменчивости культурных растений в зависимости от эколого-географических факторов были

заложены академиком Н.И. Вавиловым при проведении серии географических опытов, целью которых являлось выявление возможных пределов распространения культур (Вавилов, 1928). В работах сотрудников института был проведен анализ варьирования целого комплекса морфологических признаков (Фортунатова, 1928; Кузнецова, 1929, 1952; Глушенкова, 1962; Лузина, 1962). По результатам географических посевов были определены стабильные, а также сильно изменяющиеся признаки в зависимости от эколого-географических условий, при этом один и тот же признак может быть стабильным у одних образцов, но при этом отличаться вариабельностью у других.

В настоящее время активно ведется изучение фенотипической изменчивости образцов многих зернобобовых культур в зависимости от условий произрастания (Бурляева и др., 2014; 2015; Гуркина, 2018, 2019; Stoilova, Pereira, 2013; Gerrano et al., 2015). У представителей трибы Фасолиевые, к которой относятся вигна, фасоль, соя, гиацинтовые бобы и др., известны примеры вариабельности морфологических признаков от условий произрастания. У сои при продолжительном периоде светового дня отмечалось увеличение длины стебля, его разветвленности, для растений был характерен более поздний переход к цветению (Huxley et al., 1976). Кроме этого, у растений некоторых образцов при повышении дневной температуры изменялась архитектура, увеличивалось число междоузлий, происходило изменение типа роста стебля с детерминантного на индетерминантный (Inouye et al., 1979).

Продолжительность светового дня и высокие температуры изменяли характер роста растений гиацинтовых бобов (*Lablab purpureus* (L.) Sweet) (Kim, Okubo, 1995). При температуре 20°C вне зависимости от длины дня не происходило никаких изменений. Однако, при длине дня 13 часов и дневной температуре 25°C или длине дня 10-11 часов при температуре 30°C детерминантный тип роста стебля менялся на индетерминантный. У таких растений наблюдалось увеличение длины междоузлий и количества узлов. Авторы предположили, что продолжительность светового дня влияет на длину междоузлий, а в то время как основным фактором, определяющим количество узлов, является температура.

Для вигны также было изучено влияние комплекса абиотических условий (продолжительность светового дня, ночная и дневная температура) на изменчивость морфологических признаков (Huxley, Summerfield, 1976; Summerfield et al., 1978). Увеличение длины стебля *V. unguiculata* наблюдалось в случае выращивания при более высоких дневных температурах. При изменении продолжительности светового периода и увеличении ночной температуры до 24°C стебель удлинялся, менялся тип роста с детерминантного на индетерминантный (Summerfield, Wien, 1980). По результатам серии полевых опытов было установлено, что для некоторых образцов критическую роль имели показатели температуры, а не продолжительности дня (Wien, Summerfield, 1980; Dow El-Madina, Hall, 1986). Низкий

коэффициент вариации и средние показатели изменчивости отмечены для продолжительности фаз вигны (Stoilova, Pereira, 2013; Гуркина, 2019). Степень варьирования количественных признаков сильно зависела от условий произрастания растений. К числу наиболее стабильных признаков относятся длина боба, количество семян на боб, вес 1000 семян (Stoilova, Pereira, 2013), в то время как наиболее переменными признаками являются длина растения, форма куста, длина стебля до первого боба.

1.2.1. Влияние относительной влажности воздуха на изменчивость морфологических признаков

Исследования влияния повышенной влажности воздуха ($\geq 85\%$) на рост и развитие растений не столь многочисленны по сравнению с изучением воздействия других факторов (засухи, высоких или низких температур и т.д.). Растения, выращиваемые при высокой относительной влажности воздуха, часто проявляют признаки быстрого увядания по сравнению с растениями в условиях более низкой относительной влажности воздуха ($\approx 60\%$) (Fanourakis et al., 2020).

Н.И. Вавилов отмечал, что высота растений варьирует в зависимости от количества осадков, выпавших за вегетационный период (Вавилов, 1928). По результатам четырехлетнего полевого изучения в разных эколого-географических условиях с использованием обширного материала (185 различных сортов разных культур) О.К. Фортунатова подтвердила вывод Н.И. Вавилова. Ею была зафиксирована прямая зависимость высоты растения от суммы осадков, выпадающих за период вегетации растения, при этом четкие закономерности были показаны для большинства изученных культур (Фортунатова, 1928). Высота растений нута варьировала от 26 см в зоне с суммой осадков менее 100 мм за период вегетации до 59 см в зоне с максимальным увлажнением, где сумма осадков более 250 мм за период вегетации. Сходные тенденции были отмечены и для образцов других культур. На продолжительность периода вегетации, высоты растений, а также высоты завязывания первого боба у образцов чечевицы влияли абиотические факторы (Лузина, 1962). В период до цветения решающую роль играет продолжительность светового дня, в то время как в период от цветения до созревания большое значение уже имеет температура, количество осадков, а также относительная влажность воздуха. В условиях сильного переувлажнения муссонного климата Владивостока полный вегетационный период образцов чечевицы удлинялся по сравнению с условиями сухого горного климата. Высота растений по-прежнему варьировала в зависимости от количества осадков, выпавших за период вегетации. Длина растений чечевицы, а также высота завязывания нижнего боба менялись у одних и тех же образцов в зависимости от географического положения пункта посева. Так,

например, у растений сорта Петровская 4/105 в засушливых условиях Саратова длина стебля была 22 см, в то время как во влажном климате Владивостока – 87 см (Лузина, 1962). Сходные тенденции отмечены для растений сои (Бурляева, Ростова, 2019).

Необходимо отметить, что реакция разных растений на повышенную влажность воздуха различна. У некоторых в условиях избыточного увлажнения изменяется длина стебля и междоузлий, площадь листовых пластинок, уровень транспирации (Mortensen, 2000; Chia, Lim, 2022). У растений киноа через 14 дней в условиях повышенной влажности наблюдалось уменьшение высоты растений и площади листьев, в то время как для другого образца значительных изменений отмечено не было (Li et al., 2023b). Для молочая и каланхоэ в условиях повышенной влажности наблюдалось увеличение сухого веса, в то время как у бегонии напротив происходило уменьшение этого показателя (Mortensen, 2000). Автор подчеркивает, что растения в более засушливых условиях отличались компактной архитектоникой. Для растений хризантемы в контролируемых искусственных условиях при 95% относительной влажности воздуха в течение первых двух недель было характерно наличие крупных листьев, отмечался ускоренный рост, увеличенный сухой вес листьев, стеблей и корней (Gislerod, Nelson, 1989). На шестой неделе авторы уже не отмечали влияния влажности воздуха на изменение этих показателей. Сходные тенденции зафиксированы при выращивании салата при относительной влажности воздуха 85%, у растений наблюдались более длинные и широкие листья, а также ускоренный рост (Chia, Lim, 2022). Число цветков и листьев, продолжительность цветения различались незначительно у растений в разных условиях влажности (Giday et al., 2013b; Fanourakis et al., 2019). У томата в условиях избыточного увлажнения отмечалось увеличение длины стебля и листьев (Arve, Torge, 2015).

При выращивании фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) в климатических камерах при относительной влажности воздуха 35-40%, 70-75%, 95-100% не было отмечено значительной разницы в сухом весе растений и бобов, а также в росте и урожайности. Авторы исследования отмечают только различия в весе семян, собранных при 35-40% и 70-75% показателях влажности (O'Leary, Knecht, 1971). Изменение длины стебля в зависимости от количества осадков, выпавших за вегетационный период, наблюдалось у гороха (Кондыков и др., 2006). В засушливые годы длина стебля была меньше примерно в два раза по сравнению этим же показателем в годы более благоприятные по количеству выпавших осадков. Растения становились карликами с длиной стебля менее 50 см, отмечалось снижение длины и общего числа междоузлий, а число продуктивных узлов в значительной степени зависело от условий выращивания.

Кроме перечисленных выше морфологических признаков влажность воздуха оказывает влияние на количество жилок и устьиц (Giday et al., 2013a; Fanourakis et al., 2019). Формирование

более крупных устьиц с увеличенной устьичной щелью является наиболее универсальной реакцией растений на повышенную относительную влажность воздуха, при этом плотность устьиц, по-видимому, зависит от видовой принадлежности и стороны листа (Nejad, van Meeteren, 2005; Fanourakis et al., 2020; Innes et al., 2021). У растений *Tradescantia virginiana* L. в условиях повышенной влажности замыкающие клетки на 29% длиннее (Nejad, van Meeteren, 2005). При этом влажность оказывает значительное влияние на устьичные движения, которые контролируются одним из фитогормонов – абсцизовой кислотой (АБК).

1.2.2. Влияние относительной влажности воздуха на уровень фитогормонов

Повышенная относительная влажность воздуха влияет на фитогормональный статус растений (Okamoto et al., 2009; Giday et al., 2013b; Arve, Torre, 2015; Driesen et al., 2020; Innes et al., 2021). Однако исследований по изменению уровня фитогормонов в условиях избыточного увлажнения недостаточно.

Абсцизовая кислота играет важнейшую роль в механизме закрывания устьиц. В первую очередь в условиях засухи при обезвоживании и снижении водного потенциала растений регистрируется резкое повышение уровня АБК и уже после этого закрывание устьиц. В условиях повышенной влажности воздуха отмечается значительное снижение концентрации АБК (Giday et al., 2013b), при этом наблюдается увеличение уровня экспрессии генов *CYP707A1* и *CYP707A3*, кодирующих ферменты 8'-гидролазы и участвующих в катаболизме АБК. В ответ на повышенную влажность белок *CYP707A3* снижает концентрацию активной АБК в сосудах, в то время как *CYP707A1* инактивирует локальные запасы АБК в замыкающих клетках устьиц. Таким образом, за счет контроля распада АБК как в сосудах, так и в замыкающих клетках осуществляется системное действие АБК, контролирующее движение устьиц в ответ на повышенную влажность (Okamoto et al., 2009). Однако, различные виды растений по-разному реагируют как на повышенный уровень влажности, так и на дефицит АБК. При изучении мутантов томата *flacca* и ячменя *Az34*, у которых нарушены определенные этапы биосинтеза АБК, были отмечены сходные фенотипические реакции на дефицит гормона. У этих видов были идентифицированы различные механизмы, лежащие в основе ответных реакций. В условиях повышенной влажности у мутантов томатов устьица увеличивались в размерах, а у ячменя – уменьшались. При этом плотность устьиц томата уменьшалась, у ячменя осталась без изменений (Innes et al., 2021). Изменение в движении устьиц практически не влияли на интенсивность фотосинтеза мутантов томатов, в то время как у ячменя в условиях повышенной влажности отмечалось снижение фотосинтеза, предположительно, связанное со снижением активности фермента РУБИСКО. У мутантов *flacca* наблюдалось увеличение урожайности по сравнению с растениями дикого типа, для мутантов ячменя такой закономерности не выявлено. По

результатам проведенного исследования авторы подчеркивают, что разные растения с одинаковыми нарушениями процесса биосинтеза АБК по-разному реагируют на повышенную влажность воздуха. Сходные фенотипические реакции на дефицит АБК не обязательно указывают на одинаковые механизмы (Innes et al., 2021). Предположительно в условиях повышенной влажности устьица теряют чувствительность к АБК (Driesen et al., 2020). У томата и конских бобов в условиях избыточного увлажнения не наблюдалось значительных изменений концентрации АБК (Arve et al., 2014; Arve, Torre, 2015). У киноа наблюдалось уменьшение концентрации АБК, а также снижение экспрессии генов, кодирующих 9-cis-эпоксикаротиноид-диоксигеназу и АБК-8'-гидролазу (Li et al., 2023b).

Спектр физиологических процессов, находящихся под контролем этилена, очень широк, а в условиях переувлажнения наблюдается увеличение концентрации этого фитогормона. Вне зависимости от уровня влажности у АБК-дефицитных мутантов *flacca* фиксировались повышенные концентрации этилена (Arve, Torre, 2015). Повышение уровня фитогормона приводило к увеличению устьичных отверстий и изменению электропроводности. Этилен препятствовал закрыванию устьиц путем ингибирования передачи сигнала АБК, в то время как экзогенная обработка АБК мутантов *flacca* блокировала открытие устьиц. Таким образом, в условиях повышенной влажности воздуха баланс между этиленом и АБК важен для контроля движения устьиц томата (Arve, Torre, 2015; Fanourakis et al., 2019).

При повышенной влажности наблюдалось снижение уровня салициловой кислоты – «гормона иммунитета», отмечалось изменение уровня экспрессии гена *NPR1* (*NIM1 – NON-INDUCIBLE IMMUNITY 1*), кодирующего основной белок-рецептор этого фитогормона, нарушался сигналинг. У растений в условиях избыточного увлажнения снижалась устойчивость к патогенам (Yao et al., 2023). При этом необходимо подчеркнуть, что изменение уровня салицилата влияет на передачу сигнала другого фитогормона – жасмоновой кислоты. В случае отсутствия салициловой кислоты запускаются процессы протеолиза ингибитора жасмонатного сигнала. Белок NPR1 блокирует этот процесс, происходит накопление ингибитора и подавление экспрессии жасмонат-регулируемых генов. Соответственно, при повышении уровня салициловой кислоты наблюдается блокировка процессов, индуцируемых жасмонатом (Spoel et al., 2003). В условиях повышенной влажности отмечалось увеличение концентрации жасмоната, усиление экспрессии гена *JAR1*, кодирующего моноацилсинтетазу, которая участвует в процессах биосинтеза жасмонил-изолейцина (Li et al., 2023b). При этом экспрессия других генов, связанных с сигналингом жасмоновой кислоты, снижалась, уменьшалось содержание жасмонил-аминосинтетазы, белка COI1 (*coronatine insensitive1*), а также белков-ингибиторов жасмонатного сигнала – JAZ белков, транскрипционного фактора MYC2 (Li et al., 2023b).

Данные об изменении уровня ауксина в ответ на повышенную влажность воздуха

немногочисленны. Известно, что этот фитогормон способствует открытию устьиц. Мутанты со сверхсинтезом ауксина обладали повышенной устойчивостью к засухе благодаря улучшенному закрыванию устьиц (Ullah et al., 2018). У образцов киноа при повышенной влажности воздуха наблюдалось значительное снижение концентрации ауксина на 14 день, отмечалось уменьшение уровня экспрессии гена *AUX1* (auxin resistant 1), кодирующего белок, обеспечивающий поступление ауксина в клетку. Кроме этого, было отмечено снижение концентрации белков Аук/IAA, белков-чувствительных к ауксину и продуктов генов *SAUR* (Small Auxin Up-regulated RNAs). Экспрессия генов *GH3*, которые позитивно регулируются ауксинами, была увеличена (Li et al., 2023b).

Об изменении уровня цитокининов при повышенной влажности воздуха известно недостаточно. Показано, что в условиях засухи происходит снижение концентрации цитокининов (Davies et al., 2005; Navlová et al., 2008), при этом у растений, вероятно, повышается чувствительность к АБК-индуцированному закрыванию устьиц (Wilkinson et al., 2012). У трансгенных растений со сверхэкспрессией гена кодирующего, транс-зеатин-О-гликозилтрансферазу, отмечалась задержка увеличения концентрации АБК (Navlová et al., 2008).

Также как для ауксина и цитокининов, недостаточно данных о влиянии повышенной влажности воздуха на уровень гиббереллинов, одним из наиболее характерных эффектов которых является удлинение стебля. В условиях засухи у некоторых растений наблюдалось уменьшение концентрации гиббереллинов. У мутантов томата с дефицитом гиббереллинов не было отмечено существенной разницы в транспирации по сравнению с листьями контрольных растений. Таким образом, было высказано предположение о том, что уровень этих фитогормонов не играет решающего значения при дефиците воды (Acharya, Assmann, 2008).

Брассиностероиды (БС), также, как и другие фитогормоны, являются многофункциональными и необходимы для нормального роста и развития растений, повышая устойчивость к стрессовым воздействиям (засуха, колебания температур, засоление и др.). Растения, у которых нарушен биосинтез БС, карлики с укороченными междоузлиями, поздно переходящие к цветению. Растения с повышенным уровнем БС, напротив, имеют длинные междоузлия и увеличенную высоту (Manghwar et al., 2022). При передаче БС-сигналов ингибируется переход к цветению, происходит изменение уровня экспрессии *FLOWERING LOCUS C (FLC)*, кодирующего репрессор цветения (Li et al., 2018b). *WRKY46*, *WRKY54* и *WRKY70* – специфичная для растений группа транскрипционных факторов, которые контролируют экспрессию генов, связанных главным образом с ответными реакциями на стрессовые факторы. У тройного мутанта *wrky46wrky54wrky70* отмечены нарушения в БС-зависимом росте и повышенная устойчивость к засухе (Manghwar et al., 2022). Данных об изменении уровня БС в условиях избыточного увлажнения найдено не было.

Таким образом, в условиях повышенной влажности воздуха происходят гормональные перестройки, в первую очередь связанные с изменением уровня абсцизовой кислоты, этилена, жасмоновой кислоты и ауксина. Вопрос о варьировании концентрации других фитогормонов остается открытым.

1.3 Генетический контроль детерминантного характера роста зернобобовых культур

Гены и молекулярные механизмы, контролирующие детерминантный тип роста стебля, были установлены при изучении модельных объектов, в первую очередь *A. thaliana*. Архитектоника растений в большей степени связана с функционированием клеток апикальной меристемы побега. Будет ли растение переходить к этапу индукции цветения, а затем детерминации меристемы цветка и в последующем детерминации органов самого цветка или будет продолжаться вегетативный рост, удлинение стебля – является результатом запуска каскада различных реакций. Если апикальная меристема побега сохраняет пролиферативную активность в течение всей жизни, а флоральные меристемы закладываются на периферии апикальной, то растение долго сохраняет вегетативный рост, отличается длинным стеблем с индетерминантным (незаконченным) типом роста. У растений с детерминантным (законченным) типом роста стебля переход к репродуктивной стадии связан с закладкой хорошо развитого терминального соцветия, при этом ограничивается рост стебля в длину.

В начале прошлого века были начаты исследования характера наследования типа роста стебля у бобовых. Так, Р. Эмерсен изучил наследование следующих признаков у растений фасоли: длина растения, вьющийся или прямостоячий стебель, терминальное или боковое расположение бобов (Emerson, 1910). Далее опыты с фасолью были продолжены Дж. Нортоном, который обозначил каждый признак своей «буквой» и отслеживал их наследование (Norton, 1915). У растений с длинным стеблем признак длины растения был обозначен как «L», у растений с коротким стеблем – «l». Было отмечено, что ограничение роста стебля происходит в случае формирования терминального соцветия, а для растений с многочисленными боковыми соцветиями характерен неограниченный рост стебля. Именно Дж. Нортон первым предположил моногенный характер наследования признака типа роста, подчеркивая при этом, что незаконченный тип роста является доминантным признаком. В последующих работах Лампрехта ген, контролирующий тип роста, был обозначен им *FIN* (от лат. Finitis — законченный) (Lamprecht, 1935). При этом для сортов с вьющимся стеблем был предложен контроль другим геном *Tor* (от лат. Torquere — вьющийся) (Lamprecht, 1947). При анализе гибридов второго поколения от скрещивания растений сои с незаконченным и законченным типами роста наблюдалось расщепление 3:1 (индетерминантный к детерминантному). С.М. Woodworth (1932)

предложил название для типов роста — детерминантный и индетерминантный. Позже было показано наличие промежуточного типа роста у сои – полудетерминантного (Bernard, 1972).

Тип роста стебля определяет архитектуру растения, кроме этого, данный признак связан с переходом растения на следующую стадию развития – от вегетативного роста к репродуктивной стадии. В настоящее время рассматриваются несколько путей регуляции цветения: гормональная, связанная в первую очередь с гиббереллинами; фотопериодическая, связанная с продолжительностью светового дня; индукция холодом; автономный путь индукции и онтогенетическая регуляция. У арабидопсиса одним из ключевых регуляторов цветения является белок FLOWERING LOCUS T (FT) – флориген, существование которого было предсказано М.Ф. Чайлахяном (1937). Белком с противоположной функцией блокировки перехода к цветению является белок TERMINAL FLOWER 1 (TFL1), который является антифлоригеном и является негативным регулятором экспрессии гена *LEAFY* (*LFY*), играющего ключевую роль при формировании флоральных меристем (Лебедева и др., 2020). Белки FT и TFL1 относятся к небольшому семейству фосфатидилэтанолламин-связывающих белков (phosphatidylethanolamine-binding proteins, PEBP). В состав данного семейства у арабидопсиса кроме в FT и TFL1 входят еще четыре белка, а именно MOTHER OF FT AND TFL1 (MFT), TWIN SISTER OF FT (TSF), BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT), ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG (ATC). Белки этого семейства можно разделить на три клады: группа MFT, группа FT-подобных (FT и TSF) – активаторы цветения, группа TFL1-подобных (TFL1, ATC, BFT) – ингибиторы цветения (рисунок 2) (Karlgrén et al., 2011; Wang et al., 2022). Только белок MFT является слабым индуктором цветения, мутация в гене *MFT* приводит к нарушению покоя семян (Xi et al., 2010). Наиболее древней является группа MFT-подобных белков, гомологи которых идентифицированы у мхов.

В группе TFL1-подобных белков достаточно хорошо изучена только функция белка, кодируемого геном *TFL1*, транскрипция которого детектирована в нижней части центральной зоны апикальной меристемы главного и боковых побегов, но не во флоральных меристемах. *TFL1* подавляет экспрессию *LFY* в центральной зоне апикальной меристемы. При этом продукт гена способен перемещаться из центральной области апикальной меристемы в ее периферические зоны (Лебедева и др., 2020).

У мутантов арабидопсиса *tfl1* наблюдается более ранний переход к цветению, вскоре происходит превращение меристемы соцветия во флоральную меристему, закладка небольшого соцветия, заканчивающегося терминальным цветком. У таких растений образуется соцветие закрытого типа, при этом блокируется дальнейший рост растения в длину (Alvarez et al., 1992; Ratcliffe et al., 1998; Benlloch et al., 2007; Moraes et al., 2019; Périlleux et al., 2019). У мутантов наблюдается изменение пространственного паттерна экспрессии генов *LFY* и *API* (*APETALA1*), ответственных

за закладку флоральных меристем, накопление транскриптов которых отмечается не только в периферических зонах, но и в центре апикальной меристемы. Для растений со сверхэкспрессией *TFL1* характерна продолжительная вегетативная стадия развития, более поздний переход к цветению и образование сильно разветвленных соцветий (Ratcliffe et al., 1998).

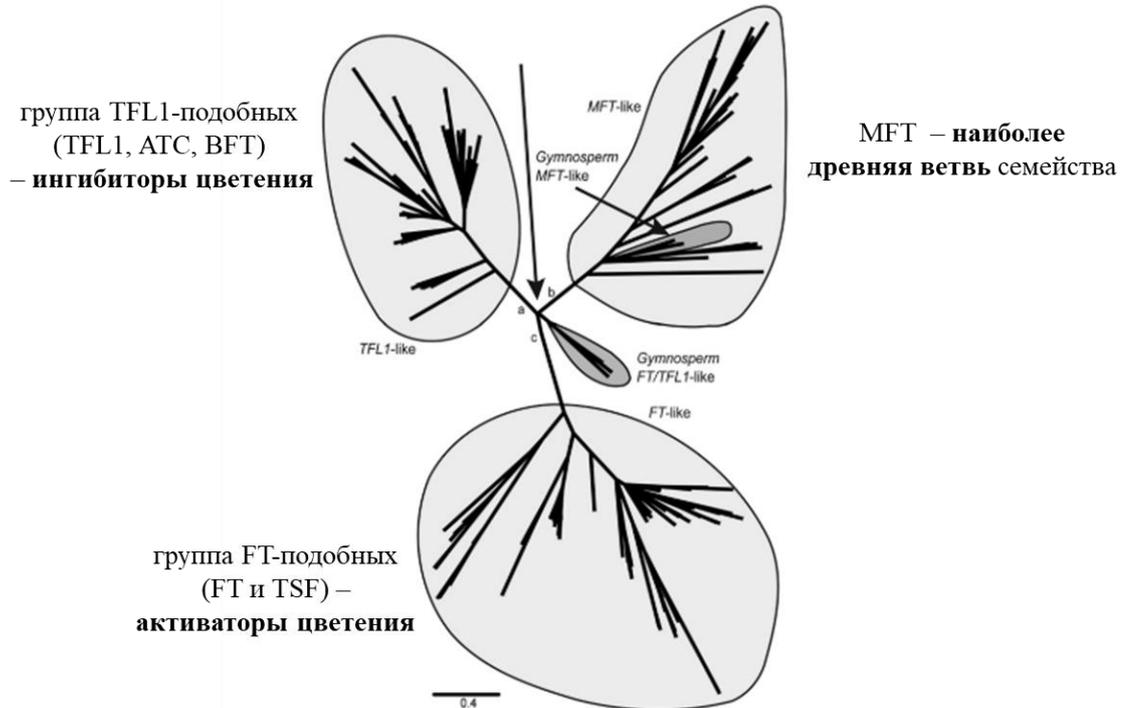


Рисунок 2 – Белки семейства РЕВР (по Karlgren et al., 2011).

Для установления специфичности транскрипции гена *TFL1* необходимо функционирование пяти главных регуляторных цис-элементов (Serrano-Mislata et al., 2016). Для обеспечения правильного уровня экспрессии необходимы элементы в 5'-области, в то время как элементы 3'-области обеспечивают пространственно-временной паттерн экспрессии гена. Участок, расположенный на расстоянии 1000/1300 пар нуклеотидов (пн) после старт-кодона гена *TFL1*, необходим для экспрессии гена в вегетативных меристемах, а также для регуляции транскрипции в меристеме (Serrano-Mislata et al., 2016). В клетках белковый продукт детектируется в ядре и цитоплазме, где вероятно, участвует в эндомембранном переносе белков к запасным везикулам. В ядре TFL1 взаимодействует с транскрипционным фактором из семейства bZIP FLOWERING LOCUS D (FD), при этом посредниками этого взаимодействия являются белки-адапторы семейства 14-3-3, происходит образование флориген-активирующего комплекса (Florigen Activating Complex, FAC) (рисунок 3). Соответственно, в случае образования в центре апикальной меристемы TFL1-содержащего комплекса FAC происходит блокировка перехода к цветению. Также, как и TFL1 в индуктивных условиях белок FT способен взаимодействовать с FD и в случае формирования FT-содержащего комплекса FAC наблюдается

активация экспрессии гена *AP1*, одного из ключевых регуляторов развития цветка.

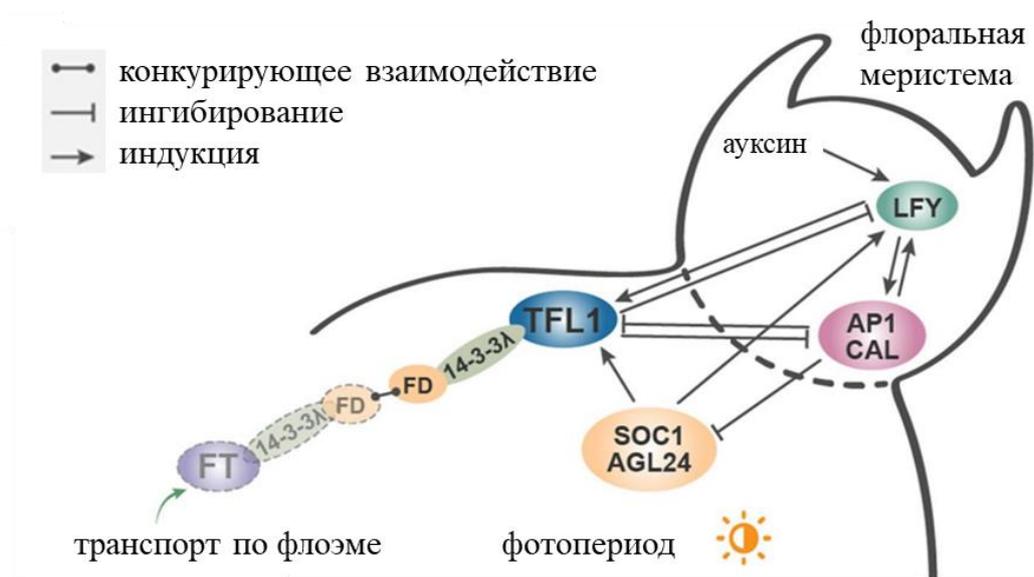


Рисунок 3 – Схема регуляции транскрипции генов семейства FT/TFL1 у арабидопсиса (по Wang et al., 2022)

С помощью реакции иммунопреципитации хроматина было показано, что белковые комплексы, в составе которых TFL1, связываются с промоторными регуляторными элементами, содержащими G-бокс (CACGTG), характерной особенностью которых является связывание с FD. Так, было показано связывание с геном *LFY* и еще со 115 другими генами-мишенями (Goretti et al., 2020). Среди этих генов были идентифицированы компоненты циркадных часов *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1 (CCA1)*, *LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)* и *NUCLEAR FACTOR-YB2 (NF-YB2)*, ген *CONSTANS (CO)* – ключевой регулятор фотопериодической регуляции инициации цветения, *TREHALOSE-6-PHOSPHATE PHOSPHATASE H (TPPH)* и *PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR5 (PIF5)*, белковые продукты которых вовлечены в различные метаболические процессы. Кроме этого, было показано, что TFL1 способен связываться с генами, кодирующими белки метаболизма фруктозо-1,6-дифосфата (*CHLOROPLASTIC FRUCTOSE-1,6-BISPHOSPHATASE1* и *CYTOSOLIC FRUCTOSE-1,6-BISPHOSPHATASE*), а также метаболизма трегалозы (*TPPA*, *TPPE*, *TPPJ*, *TPPH* и *TREHALOSE-6-PHOSPHATE SYNTHASE6*). Кроме этого, были проанализированы гены-мишени, с которыми специфически способны связываться и TFL1, и FD. Среди этих генов были детектированы участники фотопериодической регуляции индукции цветения (*CCA1*, *LHY* и *NF-YB2*), гены морфогенеза (*HOMEODOMAIN GLABROUS5*, *MONOPTEROS*, *SEUSS-LIKE1* и *CYCLING DOF FACTOR5*), а также гены, участвующие в контроле трансдукции сигнала жасмоновой кислоты

(*JASMONATE-ZIM-DOMAIN PROTEIN3 (JAZ3)*, *MYC2*, *ETHYLENE-RESPONSIVE ELEMENT BINDING FACTOR4*, *UBIQUITIN-SPECIFIC PROTEASE13* и *JASMONATE RESISTANT1*) (Goretti et al., 2020). Полученные результаты позволяют предположить, что в зоне апикальной меристемы TFL1 может входить в состав различных комплексов, контролирующих многочисленные аспекты инициации цветения и развития соцветия (Goretti et al., 2020).

Функция белка АТС из группы TFL1-подобных белков изучена недостаточно. В отличие от TFL1 накопление транскриптов АТС не было детектировано в апикальной меристеме, при этом было отмечено только в гипокотилиях молодых растений арабидопсиса (Mimida et al., 2001; Huang et al., 2012). Фенотип трансгенных растений, у которых ген *ATC* конститутивно экспрессировался под контролем промотора гена 35S вируса мозаики цветной капусты, был схожим с растениями арабидопсиса со сверхэкспрессией *TFL1*. У мутантов *atc* не закладывался терминальный цветок, время перехода к цветению у таких растений не менялось по сравнению с растениями дикого типа, в то время как у двойных мутантов *atc tfl1*, напротив, отмечалось формирование терминального цветка и наблюдался более ранний переход к цветению. На основании полученных результатов было высказано предположение о том, что ген *ATC* не принимает участия в регуляции идентичности меристемы соцветия (Mimida et al., 2001).

Экспрессия гена *BFT*, входящего в состав группы *TFL1*-подобных генов, детектировалась в условиях осмотического стресса, засоления и засухи (Chung et al., 2010; Ryu et al., 2011). У растений со сверхэкспрессией этого гена отмечалась задержка перехода к цветению (Ryu et al., 2011). Позже было показано, что в условиях засоления *BFT* блокировал переход к цветению (Ryu et al., 2014). Экспрессия этого гена имеет суточный паттерн, при этом в условиях длинного дня отмечалось усиление. Накопление транскриптов детектировалось в апикальной меристеме побега, молодых листьях, а также в меристемах пазушных соцветий (Yoo et al., 2010). В геноме *Actinidia chinensis* Planch. был идентифицирован гомолог гена арабидопсиса – *AcBFT2*, при экспрессии которого блокировался переход к цветению пазушных почек (Voogd et al., 2017). При этом повышенное накопление транскриптов наблюдалось зимой, достигая максимума в период опадания листьев. С использованием технологии CRISPR-Cas9 было показано, что растения *Acbft* характеризовались продолжительным периодом цветения и усиленным ветвлением. Авторы исследования предполагают, что редактирование гена *AcBFT2* может сократить период покоя растений без негативного влияния на цветение, что позволит получить сорта, лучше адаптированные к условиям изменяющегося климата (Herath et al., 2022).

Относящийся к семейству РЕВР белок FT, является активатором цветения (Лебедева и др., 2020). В индуктивных условиях FT синтезируется в листьях и затем по флоэме перемещается в апикальную меристему, запуская экспрессию целого ряда генов-мишеней, которые детерминируют закладку меристемы цветка (рисунок 3). Влияние внешних, эндогенных, в том

числе и гормональных сигналов точно регулирует пространственно-временную экспрессию гена *FT* в клетках-спутниках флэемы листьев и переход к цветению арабидопсиса (рисунок 4). *CO* активирует экспрессию *FT* в нужное время для стимуляции цветения. CYCLING DOF FACTORS (CDFs) непосредственно связываются с проксимальной областью промотора *FT*, блокируя при этом его транскрипцию. Кроме этого, компоненты циркадных часов, белки ответной реакции на температуру и синий свет GIGANTEA (*GI*), BR ENHANCED Production 1 (*BEE1*), PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 4 (*PIF4*), CIB (cryptochrome-interacting basic-helix-loop-helix) связываются с *FT* и запускают его экспрессию. TEMPRANILLO (*TEM*), TARGET OF EAT 1 (*TOE1*), *TOE2*, SCHAFLMütZE (*SMZ*), SCHNARCHZAPFEN (*SNZ*), SHORT VEGETATIVE PHASE (*SVP*), напротив, блокируют экспрессию *FT*. Было показано, что при воздействии низких температур ТФ *FLC*, *SVP*, FLOWERING LOCUS M (*FLM*), MADS AFFECTING FLOWERING (*MAF*), связываясь с областью первого интрона *FT*, также блокируют экспрессию гена (Wang et al., 2022). Белок *ERF1*, являющийся ключевым элементом пути передачи этиленового сигнала, связывается непосредственно с промотором *FT* и также ингибирует его транскрипцию (Chen et al., 2021).

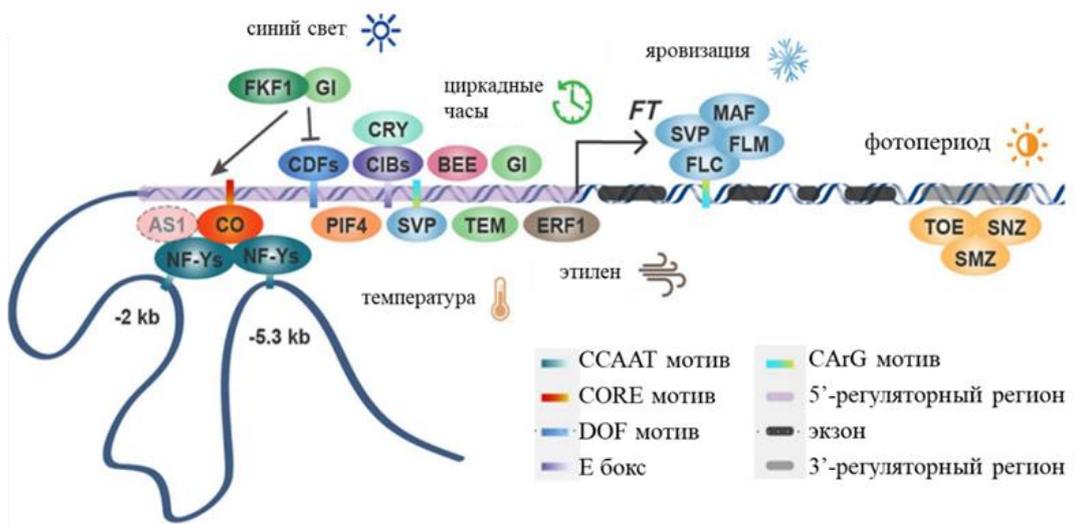


Рисунок 4 – Схема регуляции транскрипции *FT* у арабидопсиса (по Wang et al., 2022)

Белки *TFL1* и *FT* имеют около 60% гомологии. При этом замена всего одной аминокислоты (*His88Tyr* в *TFL1* и *Tyr85His* в *FT*) приводит к изменению функции белков на противоположную (Hanzawa et al., 2005; Ahn et al., 2006; Wickland, Hanzawa, 2015). Кроме этого, было отмечено, что замена *Gln140* в составе *FT* и *Asp144* в составе *TFL1* также изменяет функцию белков. Эти аминокислоты расположены в начале лиганд-связывающей области и непосредственно связываются с аминокислотными остатками в консервативных позициях (*Tyr85/His88*). Пары *Tyr85–Gln140* у *FT* и *His88–Asp144* у *TFL1* играют ключевую роль в

определении функции этих белков (Hanzawa et al., 2005; Ahn et al., 2006). Скоординированное действие и баланс между ними регулируют и определяют закономерности формирования вегетативных и репродуктивных органов, а также контролируют архитектуру. У растений с ранним сроком цветения или с продолжительным цветением отмечены изменения в последовательностях этих генов. У сортов розы с неоднократным и продолжительным цветением во втором интроне гена *RoKSN*, гомологе *TFL1* арабидопсиса, детектирован ретротранспозон, наблюдалась блокировка транскрипции гена и потеря функции репрессора цветения. У нейтральнодневных сортов земляники (*Fragaria vesca* L.) обнаружена делеция в кодирующей области *FvKSN*, гомологе *TFL1*, наблюдался сдвиг рамки считывания и растения приобретали способность к цветению несколько раз в течение вегетационного периода. Таким образом, в результате мутаций в генах *RoKSN*, *FvKSN* происходило изменение сезонности цветения и сокращение сроков вегетации (Iwata et al., 2012; Wang et al., 2012).

В настоящее время у многих покрытосеменных растений идентифицированы ортологи гена *TFL1* арабидопсиса, при этом отмечена их высококонсервативная структура (Tahery et al., 2009; 2011). У зернобобовых ортологи *TFL1* изучены у гороха (*Pisum sativum* L.), сои (*Glycine max* (L.) Merr) и фасоли (*P. vulgaris*), описаны у вигны и маша (*V. radiata* (L.) R. Wilczek) (Foucher et al., 2003; Kwak et al., 2008; Liu et al., 2010; Tian et al., 2010; Kwak et al., 2012; Repinski et al., 2012; Dhanasekar, Reddy, 2015; Li et al., 2018a; Wang et al., 2023b). Пространственно-временной паттерн экспрессии генов идентичности флоральных меристем является решающим. Основная функция *TFL1* заключается в поддержании недетерминированности роста апикальной меристемы побега, а также в контроле перехода на репродуктивную фазу развития, что представляется важным при адаптации растений к различным условиям окружающей среды. Экспрессия генов *FT/TFL1* находится под контролем множества факторов, таких как фотопериод, яровизация и температура окружающей среды. В ходе эволюции растений менялись не только функции белков FT и TFL1, но и их регуляторов. Идентификация механизмов регуляции генов *FT/TFL1*, находящихся под контролем различных факторов, будет способствовать разработке эффективных методик контроля инициации цветения. Использование современных методов геномного редактирования, высокопроизводительного фенотипирования, геномной селекции и анализа функций генов, позволит получить новую информацию о функции белков FT и TFL1.

1.4. Транскриптомный анализ для изучения воздействия на растения стрессовых факторов

В настоящее время секвенирование транскриптома (всех транскрибируемых РНК организма) является одним из наиболее эффективных подходов анализа экспрессии генов различных культур с целью поиска генов, имеющих важное значение для перехода на другую

стадию развития, для ответов на стимулы, для формирования тех или иных признаков и свойств (Mironova et al., 2015; Hu et al., 2022; Tyagi et al., 2022; Kang et al., 2023; Li et al., 2023a; Li et al., 2023b). Информация о транскрибируемых последовательностях имеет фундаментальное значение и может быть использована в различных областях биологии, в таких как филогенетика, обратная генетика, а также маркер-ориентированная селекция (Tyagi et al., 2022). РНК-секвенирование (англ. RNA-seq) используется чаще по сравнению с технологией анализа экспрессии генов на микрочипах (microarray technology). Благодаря высокой чувствительности метода RNA-seq возможно детектировать до 90 % всех экспрессирующихся генов (Жуков и др., 2015; Mironova et al., 2015). Несомненно, одним из преимуществ данного подхода является возможность анализа экспрессии любых генов, что позволяет анализировать изменения уровня экспрессии генов, последовательность которых неизвестна до начала эксперимента. Благодаря использованию метода RNA-seq исследователь может изучать альтернативный сплайсинг, а также аллель-специфичную экспрессию генов. Секвенирование РНК проводится на специальных приборах секвенаторах, которые предназначены для секвенирования молекул ДНК. Первым этапом анализа является создание библиотек для секвенирования, которые подготавливаются на основе кДНК, матрицей для которой выступала тотальная РНК. После этого кДНК случайным образом фрагментируется и лигируется со специальными последовательностями, которые называются адаптеры. Затем выполняется секвенирование, в результате которого секвенатор генерирует огромное количество единичных последовательностей или прочтений. Полученные «сырые» данные требуют специальной обработки, без которой невозможна интерпретация полученных результатов. На первом этапе проводят оценку качества «сырых» прочтений, а затем выполняют фильтрацию по качеству для удаления адаптерных последовательностей, а также прочтений низкого качества. После повторной оценки качества прочтений приступают к картированию полученных прочтений на референсный геном или транскриптом, осуществляется поиск соответствия прочтений соответствующим им транскриптам. На следующем этапе обработки данных проводят подсчет прочтений, а затем нормализация числа прочтений, картированных на каждый транскрипт, относительно общего числа прочтений. Далее выполняется статистический анализ для определения числа транскриптов, для которых отмечено статистически достоверное различие уровня экспрессии при сравнении анализируемых проб (Жуков и др., 2015; Mironova et al., 2015).

Транскриптом изменяется во времени и пространстве, происходят изменения уровня экспрессии генов в различных клетках, на разных стадиях развития, при воздействии стрессовых воздействий. Накопление биологически активных соединений в различных тканях растений зависит от уровня экспрессии генов в этих тканях, а также от времени их выработки. В настоящее время транскриптомный анализ широко используется при изучении модельных объектов

(арабидопсиса, риса, кукурузы) (Yang et al., 2015; Zhang et al., 2015; Li et al., 2017; Verma et al., 2022), а также культур, для которых имеется качественная сборка генома (Быкова и др., 2017; Шмаков, 2021; Jia et al., 2013; Wang et al., 2023a). В случае отсутствия референсного генома, транскриптом может использоваться для оценки общей транскрипционной активности организма. Поэтому для немодельных объектов, геном которых не секвенирован или плохо аннотирован, метод RNA-seq тоже используют.

Транскриптомный анализ широко применяют для поиска генов-кандидатов, контролируемых устойчивостью к различным стрессовым воздействиям, чаще всего это низкие/высокие температуры, засуха, засоление, отсутствие или недостаток света, воздействие тяжелых металлов, недостаток минерального питания. При этом можно выделить два основных подхода – выявить у культивируемых растений изменение экспрессии генов в ответ на стресс; изучить транскриптом видов, хорошо адаптированных к стрессовым воздействиям (Mironova et al., 2015). Так, было показано, что у растений маша в условиях засухи и при щелочном стрессе усиливалась экспрессия гена *bZIP68*, в то время как при воздействии низких температур и засухе – снижалась. При этом уровень экспрессии в листьях и корнях изменялся неодинаково. Для большинства генов, кодирующих транскрипционные факторы семейства bZIP, отмечалось увеличение экспрессии в листьях в любых стрессовых условиях (Zhang et al., 2022). При изучении транскриптома образцов *V. unguiculata* в условиях засоления было выделено два гена-кандидата (*Vigun_02G076100* и *Vigun_08G125100*), кодирующих белки устойчивости к солевому стрессу (Kang et al., 2023). У растений маша были идентифицированы гены-кандидаты, контролируемые ответную реакцию растений на воздействие низких температур (Hu et al., 2022).

Исследования изменения уровня экспрессии генов в условиях повышенной влажности воздуха немногочисленны. Комплексное изучение изменения концентрации метаболитов и транскриптов у образцов киноа в условиях избыточного увлажнения показало значительное увеличение уровня липидов и флавоноидов. Гены, связанные с передачей сигналов ауксина, абсцизовой и жасмоновой кислот, вероятно являются ключевыми в ответной реакции на повышенную влажность воздуха. Транскрипционные факторы семейства AP2/ERF, по-видимому, играют важную роль при ответе растений киноа на стресс (Li et al., 2023b).

С использованием результатов транскриптомного анализа возможно более углубленное изучение молекулярно-генетических основ реакции растений на сигналы окружающей среды. Метод секвенирования РНК позволяет получить представление об экспрессии генов в различных условиях, дает возможность идентифицировать ключевые гены. При этом возможно проводить сравнение паттерна экспрессии генов у разных образцов в различных условиях.

Таким образом, краткий обзор имеющихся литературных данных показывает, что влияние повышенной влажности на рост и развитие растений изучено недостаточно. Комплексный подход, включающий изучение изменчивости морфологических признаков, а также транскриптомный анализ, позволит перейти к более эффективному и быстрому созданию новых сортов вигны устойчивых к избыточному увлажнению. Включение в изучение сорта Лянчихе, в настоящий момент единственного адаптированного к условиям муссонного климата, может помочь выявить изменения в метаболических путях, которые происходят при воздействии повышенной влажности воздуха, а также установить гены-кандидаты, кодирующие белки, благодаря которым обеспечивается стабильность типа роста вне зависимости от условий произрастания.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Материал исследования

Материалом для исследования послужили образцы *V. unguiculata* из коллекции вигны ВИР (таблица 1). В изучение включены староместные сорта *V. unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (к-639 и к-640 – место сбора г. Кульджа; к-642 – г. Урумчи), собранные в 1929 году в ходе экспедиции по Китаю Н.И. Вавиловым. Современный сорт Лянчихе (к-2056), как результат многократных отборов из образцов китайского происхождения, был создан на Дальневосточной опытной станции ВИР (на юге Дальнего Востока России). Сорт Clay (к-6, *V. unguiculata* subsp. *unguiculata*) был получен по выписке в 1921 году из США. Образец к-1783, относящийся к *V. unguiculata* subsp. *cylindrica*, поступил в коллекцию в 1985 г. из Германии. Экспериментальные образцы характеризовались разными типами роста стебля, а также отражали весь спектр изменчивости этого признака в различных климатических условиях. Включенные в изучение образцы были отобраны по результатам многолетнего исследования коллекции вигны на опытных станциях ВИР (Бурляева и др., 2014).

Таблица 1 – Образцы вигны, включенные в изучение

№ п/п	Номер по каталогу ВИР	Название образца	Происхождение	Год включения в коллекцию	Подвид	Тип роста стебля
1	к-6	Сорт Clay	США	1921	<i>unguiculata</i>	индетерминантный
2	к-639		Китай	1929	<i>sesquipedalis</i>	индетерминантный*
3	к-640		Китай	1929	<i>sesquipedalis</i>	индетерминантный*
4	к-642		Китай	1929	<i>sesquipedalis</i>	индетерминантный*
5	к-2056	Сорт Лянчихе	Россия, Приморский край	2018	<i>sesquipedalis</i>	детерминантный
6	к-1783		Германия	1985	<i>cylindrica</i>	индетерминантный**

* - в условиях Астраханской опытной станции растения кустовые с вьющейся верхушкой, в условиях Дальневосточной опытной станции – лианы

** - в условиях Астраханской опытной станции растения кустовые, в условиях Дальневосточной опытной станции – кустовые с вьющейся верхушкой

Фенотипическая оценка в контролируемых условиях влажности проводилась у образцов к-639, к-640, к-642, к-2056, в эколого-географическом опыте к ним добавили образцы к-6 и к-1783, затем на основе результатов фенотипического анализа были выбраны образцы для транскриптомного анализа (к-6, к-642, к-1783, к-2056).

2.2. Методы исследования

2.2.1. Анализ изменчивости морфологических и фенологических признаков у образцов вигны

Для проведения эколого-географического изучения образцы вигны высевали в Астраханской области на Астраханской опытной станции – филиале ВИР (далее – АОС), в Приморском крае на Дальневосточной опытной станции – филиале ВИР (далее – ДВОС), а также в Краснодарском крае на Адлерской опытной станции – филиале ВИР (далее – АдОС). Наблюдения проводили в 2019–2022 гг. на АОС ВИР и ДВОС ВИР, а также в 2020–2022 гг. на АдОС ВИР.

На опытных станциях образцы выращивали в условиях открытого грунта. Подготовка почвы и агротехника на опытных участках соответствовала требованиям культуры и рекомендациям для возделывания овощных пропашных культур. Посев проводили вручную в соответствии с «Методическими указаниями по изучению коллекции зерновых бобовых культур» (Вишнякова и др., 2018), в хорошо прогретый слой почвы, при средней дневной температуре воздуха 14–16°C. Ширина междурядий составляла 70 см, расстояние между семенами в ряду 10 см, глубина заделки семян 3–5 см, длина опытных делянок 4 м.

АОС расположена в Камызякском районе в пределах Прикаспийской низменности в юго-восточной части Астраханской области. Климат засушливый и резко континентальный, характерны суточные колебания температуры воздуха и небольшое количество осадков, распределение которых в течение одного вегетационного периода, а также по годам крайне неравномерное. Почвы аллювиально-луговые, тяжелосуглинистые, слабозасоленные с типом засоления хлоридно-сульфатным, слабозакисленные и с небольшим содержанием гумуса. На АОС образцы вигны выращивали с использованием капельного орошения. Всего в зависимости от года репродукции в период вегетации проводили от 11 до 15 поливов в следующие периоды развития растений: во время посева, всходов, роста вегетативной массы до начала цветения, завязывания и налива бобов. В среднем расход воды на полив опытного участка составил около 3000 литров.

ДВОС находится на юге Приморского края. Климат муссонный, летние месяцы характеризуются обильными осадками, относительная влажность воздуха в отдельные дни превышает 95%. Сильное воздействие на климат региона оказывают Японское море и хребет Сихотэ-Алинь, выполняющий роль климатической границы между предгорными и прибрежными районами. Почва на опытном участке дерново-подзолистая. В связи с климатическими особенностями региона (повышенная влажность воздуха и обильные осадки), на ДВОС образцы вигны культивировали на шпалерах.

АдОС расположена на побережье Черного моря в Адлерском районе города Сочи

Краснодарского края. Регион отличается субтропическим климатом, на который оказывают значительное влияние близость моря и гор. На АдОС образцы вигны выращивали без дополнительного полива.

Описание образцов проводили по общепринятым в ВИР методикам (Бурляева и др., 2016; Вишнякова и др., 2018). Растения оценивали по следующим признакам: длина растения, толщина растения, число узлов на главном стебле, число ветвей первого порядка, длина первого междоузлия, длина второго междоузлия, длина примордиального листа, ширина примордиального листа, длина среднего листочка, ширина среднего листочка, длина черешка, длина рахиса среднего листочка, длина бокового листочка, ширина бокового листочка, длина рахиса бокового листочка, число цветоносов с бобами на растении, длина цветоноса, число бобов на растении, длина боба, толщина боба. Кроме этого, отмечали продолжительность межфазных периодов (длительность периодов «посев-всходы», «посев-цветение», «посев-налив бобов»). Изменчивость морфологических и фенологических признаков в полевом опыте на экспериментальных станциях ВИР была изучена у 442 растений шести образцов вигны (к-6, к-639, к-640, к-642, к-1783 и к-2056).

Анализ метеорологических данных проводили с использованием материалов сайта <http://pogodaiklimat.ru> (Погода и климат..., 2024), а также архивных данных Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации – Мирового центра данных (ВНИИГМИ-МЦД) (Специализированные массивы для климатических исследований, 2024). Источниками погодных данных для АОС являлась метеостанция с индексом Всемирной метеорологической организации (ВМО) 34880 (46,3° с. ш.; 47,9° в. д.), для ДВОС – метеостанция с индексом ВМО 31960 (43,1° с. ш.; 131,9° в. д.), для АдОС – метеостанция с индексом ВМО 37099 (43,6° с. ш.; 39,8° в. д.). За месяцы вегетационного периода (при изучении на АОС и АдОС с апреля по сентябрь включительно, в случае ДВОС, где для вигны отмечен более продолжительный вегетационный период – с апреля по октябрь включительно) анализировали данные о сумме активных температур выше 15°C, количестве осадков, а также показатели относительной влажности воздуха (рисунок 5). Расчет расхода воды, поступающей на делянки при капельном поливе на АОС, проводили согласно методике государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур, 2019). Основные метеорологические показатели в годы проведения изучения представлены в Приложении 1.

Для исследования изменчивости морфологических признаков образцов экспериментальной выборки в контролируемых искусственных условиях растения выращивали в готовом универсальном питательном грунте (TerraVita, Россия). В сосудах объемом 0,4 литра высевали по 2 растения. Показатели содержания основных питательных элементов в грунте были

следующими: азот ($\text{NH}_4 + \text{NO}_3$) – не менее 150 мг/л, фосфор (P_2O_5) – не менее 270 мг/л, калий (K_2O) – не менее 300 мг/л, рН солевой суспензии 6,0–6,5. Дополнительные обработки на этапе всхода и всего вегетационного периода растений не применяли. Растения выращивали на световых установках при продолжительности светового дня 12 ч и температуре воздуха 25°C. Все образцы анализировали в двух опытах. В первом опыте влажность воздуха была равной 60%, во втором – 90%. Таким образом, каждый образец был высажен в условиях контрастных по влажности воздуха. Всего было изучено 109 растений четырех образцов вигны (к-639, к-640, к-642 и к-2056): 55 из них было в условиях 60% влажности (группа 1), 54 – при повышенной влажности (группа 2). Растения изучали по 14 морфологическим признакам: длина растения, степень развития вьющего побега, длина первого междоузлия, длина второго междоузлия, длина первого листа, ширина первого листа, длина черешка первого листа, длина примордиального листа, ширина примордиального листа, длина среднего листочка, ширина среднего листочка, длина рахиса среднего листочка, длина боба, толщина боба.



Рисунок 5 – Количество осадков (А), сумма активных температур (Б), а также средние показатели относительной влажности воздуха (В) в течение вегетационного периода в годы изучения на АОС, ДВОС и АдОС (Погода и климат..., 2024; Специализированные массивы для климатических исследований, 2024).

*расчет количества осадков на АОС с учетом дополнительного капельного полива.

Базовый статистический анализ (с использованием программы Statistica for Windows 7.0) проводили по каждому признаку для каждого из образцов: рассчитывали средние арифметические значения признаков, стандартные отклонения, коэффициент вариации, стандартную ошибку среднего, доверительный 95%-ный интервал. Для признаков анализировали минимальные и максимальные значения и, таким образом, была определена амплитуда их изменчивости в пределах каждого образца. Для установления взаимной согласованности в изменчивости признаков был осуществлен корреляционный анализ (ранговые коэффициенты корреляции – Spearman Rank Order Correlations). Значения коэффициента корреляции $r \geq 0,70$ считали высокими, значения r в диапазоне от 0,50 до 0,70 – средними, значения $r \leq 0,50$ – низкими (Шмидт, 1984). Учитывали коэффициенты корреляции достоверно значимые на 5% уровне ($p < 0,05$). Проводили анализ взаимосвязей между изученными признаками и погодными показателями, анализировали взаимосвязи между признаками. Такие же сравнения выполнили для каждой станции отдельно.

Для проверки статистической значимости ассоциаций между условиями выращивания, генотипом и изменчивостью морфологических и фенологических признаков проводили однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализы. Долю влияния фактора (η^2 – intraclass correlation, выраженный в %) по Фишеру вычисляли по формуле:

$$\eta^2 = \frac{SS_{\text{factor}}}{SS_{\text{total}}} \times 100\%$$

где: η^2 , % – доля влияния фактора, SS_{factor} – факторная сумма квадратов отклонений, SS_{total} – общая сумма квадратов отклонений (Шмидт, 1984, Ивантер, Коросов, 2011).

Изучение изменчивости признаков и их взаимосвязей в разных условиях роста проводили посредством факторного анализа (методом главных компонент/главных факторов) с использованием метода вращения (Varimax raw). Число факторов определяли с помощью критерия «каменистой осыпи» Р. Кеттелла. Варьирование значений факторных нагрузок, рассчитанных по изученным морфологическим и фенологическим признакам образцов, выращенных в разных эколого-географических условиях, оценивали при помощи дисперсионного анализа в модуле ANOVA.

2.2.2. *In silico* идентификация и анализ генов

Поиск последовательностей гомологичных генам арабидопсиса проводили с использованием алгоритма BLASTN в базах данных геномных последовательностей EnsemblPlants (<http://plants.ensembl.org/index.html>), Phytozome v13 (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) (Goodstein et al., 2012), Vigna Genome Server (<https://viggs.dna.affrc.go.jp/>) и LIS – Legume Information System (<https://legumeinfo.org>) (Dash et al., 2016) в геномах основных

представителей трибы Phaseoleae: каянуса *Cajanus cajan* (L.) Millsp., сои *G. max*, фасоли обыкновенной *P. vulgaris*, адыки *V. angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi, маша *V. radiata*, вигны *V. unguiculata*. Выравнивание нуклеотидных и аминокислотных последовательностей осуществляли с использованием программы MULTALIN v5.4.1 (<http://multalin.toulouse.inra.fr/multalin/>) (Corpet, 1988). Кластерный анализ выполняли с помощью программного обеспечения MEGAX, построение филогенетического дерева осуществляли методом Neighbour-joining с бутстрэп поддержкой 1000 (Felsenstein, 1985; Saitou and Nei, 1987; Tamura et al., 2004; Kumar et al., 2018). Анализ промоторных последовательностей проводили с помощью баз данных New PLACE (<https://www.dna.affrc.go.jp/PLACE/?action=newplace>) (Higo et al., 1999). Аннотацию функциональных доменов белков осуществляли с помощью базы InterPro: protein sequence analysis & classification (Finn et al., 2016). Моделирование третичной структуры предсказанных аминокислотных последовательностей выполняли с помощью SWISSMODEL (<https://swissmodel.expasy.org/interactive>) (Waterhouse et al., 2018). Для множественного структурного выравнивания 3D белковых структур использовали базу PDBeFold (<https://www.ebi.ac.uk/msd-srv/ssm/>). Расчет идентичности аминокислотных последовательностей проводили с использованием программы LALIGN (https://fasta.bioch.virginia.edu/fasta_www2/fasta_www.cgi?rm=lalign&pgm=lal). Предсказание стабильности третичных структур выполняли с помощью Protein Homology/analogY Recognition Engine V 2.0 (PHYRE) (Kelley et al., 2015).

2.2.3. Выделение ДНК

Геномную ДНК выделяли из листьев проростков с использованием набора «Сорб-ГМО-Б» (Синтол, Москва) с модификациями. Ткань листьев замораживали в жидком азоте, а затем измельчали в фарфоровых ступках с помощью фарфоровых пестиков в жидком азоте. Около 100 мг измельченной до порошкообразного состояния ткани переносили в пробирки типа Eppendorf (1,5–2,0 мл) и добавляли 15 мкл протеиназы К и 500 мкл лизирующего буфера, предварительно нагретого до 65°C. Содержимое микропробирки тщательно перемешивали, затем инкубировали в твердотельном термостате при 60°C в течение 15 минут, перемешивая каждые 5 минут. Затем пробирки охлаждали до комнатной температуры и добавляли 700 мкл экстрагирующего буфера, в составе которого хлороформ и изоамиловый спирт. Содержимое пробирок плавно перемешивали до получения однородной эмульсии. Затем смесь центрифугировали на скорости при 10–12 тыс об/мин в течение 15 минут при комнатной температуре. По завершении центрифугирования отмечалось разделение содержимого пробирок на две фазы и интерфазу. Верхнюю фазу (около 300 мкл), в составе которой ДНК с примесями аккуратно переносили в

новую серию микропробирок. Для осаждения ДНК добавляли 1,4 мл предварительно охлажденного до -20°C 96% этанола. Затем полученную смесь тщательно плавно перемешивали и оставляли минимум на 1 час при температуре -20°C для формирования осадка. Смесь центрифугировали при 10–12 тыс об/мин в течение 15 минут при комнатной температуре, после чего удаляли надосадочную жидкость. К осадку добавляли 1 мл предварительно охлажденного до -20°C 70% этанола, пробирку переворачивали несколько раз, промывая осадок. Затем центрифугировали при 10–12 об/мин в течение 15 минут при комнатной температуре и удаляли надосадочную жидкость. Этап промывки осадка повторяли дважды. Осадок высушивали на воздухе до полного испарения спирта, а затем растворяли в 30 мкл буфера TE (10 мМ трис-НСl, рН 8,0; 1 мМ ЭДТА). Измерение концентрации выделенной ДНК проводилось с помощью спектрофотометра NanoDrop™ 2000/2000c (Thermo Fisher Scientific Inc.). Оценку качества проводили с использованием метода электрофореза в 1% агарозном геле. Полученные препараты ДНК хранили при -20°C .

2.2.4. Постановка полимеразной цепной реакции (ПЦР) и дизайн праймеров

Аmplификацию геномной ДНК проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 50–100 нг ДНК матрицы, 1x реакционный ПЦР-буфер-Б (67мМ трисНСl, рН 8,8; 2мМ MgCl_2 ; 18мМ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; 0,01% Tween 20), 1,5 мМ MgCl_2 , 0,25 мМ дезоксинуклеозидтрифосфатов, по 0,5 мкМ прямого и обратного праймера, 1 ед. Таq-полимеразы (Синтол, Москва).

Программа амплификации состояла из первоначальной денатурации при 95°C в течение 2 минут, а затем 35 циклов при 95°C в течение 30 секунд, $50\text{--}62^{\circ}\text{C}$ в течение 30 секунд и 72°C в течение 1–2 минут, последующая финальная элонгация при 72°C в течение 5 минут. Для каждой пары праймеров подбиралась оптимальная температура отжига с учетом нуклеотидного состава.

На основании идентифицированных последовательностей генов-интереса был проведен дизайн праймеров с использованием он-лайн ресурса IDT PrimerQuest software (<http://eu.idtdna.com/PrimerQuest/Home/>). Последовательности использованных в работе праймеров приведены в Приложении 2.

2.2.5. Выделение РНК, синтез комплементарной ДНК, количественная ПЦР с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР)

В качестве модели для сравнительных транскриптомных исследований были выбраны четыре образца вигны (к-6, к-642, к-1783, к-2056). Для выделения РНК растения выращивали в контролируемых искусственных условиях в двух идентичных климатических камерах (ООО «Волтех», Волгоград) при 12-часовом световом дне, освещенности 3 клк, при температуре 25°C . Растения разделили на две опытные группы, в первом опыте влажность воздуха была равной

60%, во втором – 90%. Таким образом, каждый образец был высажен в контрастных по влажности воздуха условиях. Всего было получено 160 растений (по 40 растений каждого образца в двух экспериментальных условиях).

Выделение суммарной РНК проводили с использованием набора Rneasy Plant Mini Kit (QIAGEN) в соответствии с инструкцией производителя с последующей обработкой ДНКазой набором Rnase-free Dnase set (QIAGEN). Тотальную РНК выделяли из первого настоящего листа в трёх биологических повторностях для каждого эксперимента. Концентрацию выделенной РНК измеряли с помощью спектрофотометра NanoDrop™ 2000/2000c (Thermo Fisher Scientific Inc.). По матрице РНК синтезировали одноцепочечную кДНК с использованием набора ОТ М-MuLV-RN (Биолабмикс, Новосибирск) согласно протоколу производителя. Продукт реакции обратной транскрипции напрямую использовали в качестве матрицы для ОТ-ПЦР.

Количественную оценку уровней экспрессии генов проводили с помощью метода ПЦР в реальном времени (ПЦР-РВ), который позволяет оценить относительный уровень экспрессии изучаемого гена по отношению к уровню экспрессии референсного гена. В качестве референсного гена использовали ген, кодирующий убиквитин (Amorim et al., 2018). Количественную ПЦР проводили с использованием набора SYNTOL SYBR Green I + ROX (Синтол, Москва) на приборе CFX-96 Touch Real-Time PCR Detection System (BioRad). ПЦР проводили в 15 мкл реакционной смеси, состоящей из 6 мкл 2,5х реакционной смеси SYBR Green I + ROX (2,5х ПЦР-буфер Б (KCl, трисHCl, pH 8,8; 6,25 mM MgCl₂), Taq-полимераза, дезоксирибонуклеозидтрифосфаты, глицерол, Tween 20), 1,5 мкл 15 mM MgCl₂, по 0,2 мкл 0,5 mM прямого и обратного праймера. Программа амплификации состояла из денатурации в течение 15 минут при 95°C; затем денатурации 15 секунд при 94°C; отжига матрицы с праймерами в течение 30 секунд при 60°C; полимеризации в течение 30 секунд при 72°C; число циклов – 40; а затем снимались показания для построения кривых плавления продуктов ПЦР в условиях: 15 секунд при 95°C; 15 секунд при 58–64°C; 15 секунд при 95°C. Данные по расчету пороговых циклов (Ct) были получены с помощью программы Bio-Rad CFX Manager, которая входит в стандартное программное обеспечение прибора. На основе трёх последовательных 3-кратных разведений были построены графики зависимости порогового цикла от исходной концентрации матрицы. Каждый образец амплифицировался в трех технических повторностях, данные по экспрессии изучаемых генов усредняли. Данные количественной оценки экспрессии генов представляли в относительных единицах, рассчитанных при сравнении с уровнями экспрессии референсного гена, кодирующего убиквитин. Учитывали достоверно значимые различия при $p \leq 0,05$ и $p \leq 0,001$.

Последовательности праймеров, используемых для определения относительного уровня экспрессии генов, приведены в Приложении 2.

2.2.6. Электрофорез в агарозном геле

Электрофоретический анализ геномной ДНК, тотальной РНК, а также разделение продуктов амплификации выполняли в 1-3% агарозных гелях, приготовленных на основе буфера TAE (40 mM Трис-НСl, pH 8,0; 20 mM ацетат натрия; 1mM ЭДТА). В качестве интеркалирующего красителя использовали бромистый этидий в конечной концентрации 0,01 мкг/мл. Для визуализации полученных результатов использовали гель-документирующую систему BioRad ChemiDoc MP, в качестве маркеров молекулярного веса – маркеры «Step 100», «Step 250», «Sky-High 250 b – 10 kb» (Биолабмикс, Новосибирск).

2.2.7. Выделение ДНК из агарозного геля и секвенирование ДНК

Выделение амплифицированных фрагментов из 1% агарозного геля проводили с использованием набора реагентов “diaGene” (Диаэм, Москва) согласно инструкции производителя. Секвенирование ДНК выполняли с помощью набора для секвенирования «BigDye™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit». Секвенирующую реакцию проводили в 15 мкл реакционной смеси, содержащей 1 мкл 0,5 mM праймера, 1,5 мкл 5x Big Dye 3.1 и 3 мкл 5x буфера. Необходимое количество ДНК матрицы рассчитывали в зависимости от длины ПЦР-продукта согласно протоколу производителя. Условия секвенирующей реакции были следующими: первый этап – 1 минута при 96°C; второй этап – денатурация – 10 сек при 96°C; отжиг – 10-30 сек при 55-65°C; полимеризация – 4 минуты при 60°C; число циклов – 25. По завершении секвенирующей реакции проводили очистку продуктов. Для этого полученные продукты осаждали добавлением 15 мкл бидистиллированной воды, 6 мкл 10 M ацетата аммония и 90 мкл 96% этанола; через 15 минут полученную смесь центрифугировали при 12 тыс об/мин в течение 15 минут при комнатной температуре. Затем осадок дважды промывали 250 мкл 70% этанола и высушивали до полного испарения спирта на воздухе при комнатной температуре. Осадок растворяли в 10 мкл формамида (Hi-Di™ Formamide, Thermo Fisher Scientific Inc.). Секвенирование осуществляли на генетическом анализаторе 3500 Genetic Analyzer Series Applied Biosystems™. Анализ полученных секвенограмм выполняли с помощью программного обеспечения Unipro UGENE v39.0 (Okonechnikov et al., 2012).

2.2.8. Секвенирование РНК, обработка и анализ транскриптомных данных

С использованием набора TruSeq mRNA Stranded (Illumina) согласно инструкции производителя в образцах тотальной РНК проводили обогащение по поли(А+) фракции, а затем выполняли синтез кДНК с рассеянной затравки с использованием Superscript II Reverse Transcriptase. Полученную кДНК использовали для подготовки библиотек, совместимых с технологией секвенирования Illumina. Качество полученных библиотек проверяли при помощи

прибора Fragment Analyzer (Agilent, Москва). Количественный анализ выполняли методом ПЦР в реальном времени. После контроля качества и оценки количества ДНК пул библиотек секвенировали на приборе Illumina NovaSeq 6000, длина прочтений составляла 100 пн с одной стороны фрагментов.

Файлы FASTQ получали с помощью программного обеспечения bcl2fastq v2.20 Conversion Software (Illumina). Формат записи строки данных о качестве – Phred 33. Оценка качества «сырых» прочтений выполняли при помощи программы FASTQC v.0.12.1 (Andrews, 2015). Фильтрацию прочтений по длине и качеству, а также удаление адаптерных последовательностей проводили с использованием программы fastp v.0.23.2 с указанием следующих параметров «-1 50 -cut_front -trim_front1=20 -cut_right» (Chen et al., 2018). Затем выполняли повторную оценку качества прочтений, которые прошли процедуру фильтрации. Объединение отчетов по оценке качества проводили с использованием программы MultiQC v.1.10.1 (Ewels et al., 2016).

Фильтрованные прочтения картировали на референсную сборку генома *V. unguiculata* v1.2 с сервера Phytozome database (<http://phytozome.jgi.doe.gov/> (дата обращения 02 сентября 2023 г.)). Для картирования на референсный геном использовали программу STAR v.2.7.10b со стандартными параметрами (Dobin et al., 2013). Подсчет числа прочтений, приходящихся на ген, проводили с использованием программы FeatureCounts v.2.0.1 (Liao et al., 2014). Оценку качества повторностей проводили с использованием иерархической кластеризации профилей экспрессии на основе матрицы дистанций между нормализованными значениями количества прочтений для каждого гена. Матрицу дистанций вычисляли с использованием функции dist и последующей визуализацией с помощью пакета pheatmap v.1.0.12. Пакет DESeq2 v.1.38.3 со стандартными параметрами в среде R использовали для оценки уровня дифференциальной экспрессии генов (Love et al., 2014). Гены с порогом FDR<0,05 (False Discovery Rate – ожидаемая доля ложных отклонений) и логарифмом изменения экспрессии (logFC)>1 или < -1 были признаны дифференциально экспрессирующимися. Гены с низкой экспрессией (нормализованное количество прочтений которых было ниже 1) были исключены. Анализ методом главных компонент (ГК) выполняли при помощи функции plotPCA. Анализ основан на экспрессии генов со статистически значимой экспрессией (FDR<0,05). Диаграмму Volcano, демонстрирующую распределение дифференциально экспрессирующихся генов (ДЭГ) в зависимости от *p*-value, строили при помощи пакета EnhancedVolcano (Blighe et al., 2022). Для аннотации генов использовали BioMart tool (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/biomart/martview>). Аннотация была выполнена в терминах онтологии генов (GO, Gene Ontology). GO – биоинформатический проект, посвященный созданию унифицированной терминологии для аннотации генов и генных продуктов всех биологических видов. Анализ обогащения терминов генной онтологии (GO SEA) проводили при помощи пакета GSEAbase v.1.60.0 (Morgan et al., 2019), а также при помощи AgriGO v. 2 (Tian et al., 2017).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Влияние условий выращивания на изменчивость морфологических и фенологических признаков *V. unguiculata*

С целью изучения влияния условий выращивания на изменчивость морфологических и фенологических признаков *V. unguiculata* были проведены географические посевы для того, чтобы исследовать изменчивость в естественных условиях (3.1.1), кроме этого, был поставлен опыт в контролируемых условиях с контрастной влажностью воздуха (3.1.2).

3.1.1. Изменчивость морфологических и фенологических признаков *V. unguiculata* в разных эколого-географических условиях

3.1.1.1. Варьирование средних значений морфологических и фенологических признаков в условиях географических посевов

В ходе исследования была выявлена значительная изменчивость морфологических признаков растений. Средние показатели и диапазон варьирования изученных признаков представлены в таблице 2. В изучение были включены образцы с различной архитектурой – вьющиеся растения с индетерминантным типом роста главного стебля, а также растения с детерминантным типом роста. Длина стебля варьировала от 13 до 380 см, длина первого и второго междоузлия — от 1 до 5 см и от 0,8 до 5 см соответственно. Длина примордиального листа изменялась в пределах 2-7,5 см, а ширина — от 1 до 4,5 см. Листочки тройчатых листьев имели копьевидную форму, при этом длина среднего листочка колебалась в диапазоне от 3,5 до 15 см, ширина — от 2 до 10,5 см. Длина бобов варьировала от 7 до 48 см, ширина — от 0,4 до 1,5 см. Бобы отличались окраской (светло-зеленые у образцов к-639, к-640 и к-642, зеленые у к-6, вишневые у к-2056 и соломенные у образца к-1783).

При изучении влияния места репродукции на изменчивость фенологических и морфологических признаков были отмечены различия (таблица 3, рисунок 6). Самый короткий период от посева до всходов наблюдался на АОС, средняя продолжительность которого составила 7 суток. Наибольшие различия наблюдались по продолжительности периодов от посева до цветения и от посева до налива бобов, при этом самые протяженные межфазные периоды были отмечены на ДВОС – 68 и 89 суток, соответственно. Наименьшее среднее значение по длине растения (82 см) было зафиксировано для АОС. Экземпляры, выращенные на ДВОС, отличались максимальными значениями длины растения (до 380 см), толщины стебля (до 2 см), имели наибольшее число узлов на главном стебле и ветвей первого порядка. Для растений репродукции АдОС характерны длинные первое и второе междоузлия, а также наибольшее число бобов. Размеры листьев (среднего и бокового листочков, черешков) также варьировали.

Анализ изменчивости изученных признаков в зависимости от генотипа выявил

значительное варьирование показателей фенологических и морфологических характеристик (рисунок 7). Самые продолжительные периоды от посева до всходов, от посева до цветения и от посева до налива бобов (8, 67 и 81 день соответственно) отмечались у образца к-6, для растений которого характерно наличие толстого стебля с наибольшим числом узлов и ветвей первого порядка, широкого примордиального листа, а также широких средних листочков с длинными рахисами. Этот образец отличался наименьшей продуктивностью, формировал небольшое число недлинных, широких бобов (среднее число бобов с растения составило 7,7, средняя длина боба – 12,0 см). Данный образец характеризовался значительной вегетативной массой и индетерминантным типом роста стебля. Минимальные показатели длины растения (47,6 см), числа узлов (10) и ветвей первого порядка (2) наблюдались у образца к-2056. При этом было собрано сравнимое с другими образцами число бобов (в среднем 12,6 с растения), длина которых варьировала от 9,5 до 27 см. Для к-1783 характерен недлинный стебель с короткими первым и вторым междоузлиями, некрупными примордиальными листьями. Образец отличался наибольшим числом бобов, максимальное число которых достигало 90. Причем бобы у него были короткие и узкие (9,4 см и 0,5 см соответственно). Для других трех образцов (к-639, к-640 и к-642) не отмечалось большого размаха изменчивости по изученным признакам.

Таблица 2 – Изменчивость средних значений фенологических и морфологических признаков у образцов вигны (АОС, ДВОС, АдОС, 2019–2022 гг.)

Признак	Число измерений	Mean	Min	Max	Std. Err
Число дней от посева до всходов, сутки	442	7,9	3,0	14,0	0,15
Число дней от посева до цветения, сутки	442	57,1	38,0	87,0	0,53
Число дней от посева до налива бобов, сутки	442	72,3	44,0	112,0	0,78
Длина растения, см	442	120,9	12,8	380,0	3,53
Толщина стебля, см	442	0,8	0,4	2,0	0,01
Число узлов на главном стебле, штук	442	14,9	5,0	35,0	0,22
Число ветвей первого порядка, штук	438	2,4	1,0	7,0	0,05
Длина первого междоузлия, см	415	2,5	1,0	5,0	0,04
Длина второго междоузлия, см	415	2,9	0,8	5,0	0,05
Длина примордиального листа, см	442	4,9	1,9	7,5	0,05
Ширина примордиального листа, см	442	3,0	1,0	4,2	0,03
Длина среднего листочка, см	436	9,9	3,5	15,0	0,10
Ширина среднего листочка, см	436	5,8	2,0	10,5	0,06
Длина рахиса среднего листочка, см	441	2,9	0,8	5,0	0,03
Длина бокового листочка, см	436	9,1	4,0	14,0	0,08
Ширина бокового листочка, см	436	5,5	2,0	9,0	0,05
Длина черешка, см	441	10,0	3,0	20,5	0,13
Число цветоносов	423	9,2	1,0	39,0	0,29
Длина цветоноса, см	415	21,2	6,5	57,0	0,34
Число бобов	437	14,0	1,0	90,0	0,56
Длина боба, см	398	22,1	6,8	48,0	0,45
Ширина боба, см	398	0,8	0,4	1,50	0,01

Mean – среднее значение; Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; Std.Err. – стандартная ошибка среднего.

Таблица 3 – Изменчивость средних значений фенологических и морфологических признаков у образцов вигны на опытных станциях (АОС, ДВОС, АД ОС, 2019–2022 гг.)

Место репродукции	Mean ± Std. Err.	Min	Max	Mean ± Std. Err.	Min	Max
Признак	Число дней от посева до всходов			Число дней от посева до цветения		
АОС	6,69±0,21	3,00	11,00	48,86±0,40	38,00	64,00
ДВОС	8,47±0,27	5,00	14,00	68,16±0,77	54,00	87,00
АдОС	10,05±0,22	6,00	11,00	57,49±0,52	50,00	70,00
Признак	Число дней от посева до налива бобов			Длина растения, см		
АОС	61,47±0,83	44,00	87,00	82,51±2,92	12,80	210,00
ДВОС	89,60±0,82	77,00	112,00	167,02±6,72	13,00	380,00
АдОС	67,60±0,63	56,00	84,00	131,35±7,50	20,00	310,00
Признак	Толщина стебля, см			Число узлов на главном стебле		
АОС	0,75±0,01	0,40	1,60	13,44±0,29	5,00	27,00
ДВОС	0,83±0,02	0,40	2,00	17,19±0,38	7,00	35,00
АдОС	0,70±0,02	0,40	1,20	14,35±0,41	7,00	24,00
Признак	Число ветвей первого порядка			Длина первого междоузлия, см		
АОС	2,27±0,08	1,00	6,00	2,20±0,04	1,00	3,20
ДВОС	2,77±0,08	1,00	7,00	2,36±0,06	1,00	3,50
АдОС	2,27±0,11	1,00	5,00	3,65±0,10	1,80	5,00
Признак	Длина второго междоузлия, см			Длина примордиального листа, см		
АОС	3,08±0,07	0,80	4,80	5,15±0,06	3,50	6,80
ДВОС	2,04±0,05	1,30	3,80	4,36±0,07	3,00	6,00
АдОС	3,76±0,06	2,30	5,00	5,40±0,18	1,90	7,50
Признак	Ширина примордиального листа, см			Длина среднего листочка, см		
АОС	3,19±0,05	2,00	4,20	10,32±0,12	5,60	15,00
ДВОС	2,76±0,05	1,70	4,00	8,72±0,16	3,50	13,30
АдОС	2,83±0,08	1,00	3,60	10,80±0,23	6,00	14,40
Признак	Ширина среднего листочка, см			Длина рахиса среднего листочка, см		
АОС	6,10±0,07	3,80	8,40	3,07±0,04	2,00	5,00
ДВОС	5,18±0,11	2,00	10,50	2,69±0,05	1,40	4,50
АдОС	5,91±0,16	2,00	8,90	2,95±0,07	0,80	4,00
Признак	Длина бокового листочка, см			Ширина бокового листочка, см		
АОС	9,54±0,11	6,00	14,00	5,90±0,07	3,70	8,50
ДВОС	8,00±0,12	4,00	11,50	4,89±0,09	2,00	9,00
АдОС	10,01±0,16	5,00	13,00	5,65±0,12	2,3	7,70
Признак	Длина черешка, см			Число цветоносов		
АОС	10,66±0,15	3,00	20,50	7,99±0,3	2,00	37,00
ДВОС	8,38±0,20	3,20	17,50	11,87±0,64	2,00	39,00
АдОС	11,50±0,26	6,50	17,00	7,77±0,50	1,00	29,00
Признак	Длина цветоноса, см			Число бобов		
АОС	23,83±0,38	12,30	40,00	12,01±0,78	1,00	66,00
ДВОС	17,01±0,60	6,5	57,00	12,24±0,63	1,00	42,00
АдОС	21,46±0,77	7,50	43,00	22,08±1,67	2,00	90,00
Признак	Длина боба, см			Ширина боба, см		
АОС	21,44±0,59	6,80	36,44	0,83±0,01	0,43	1,50
ДВОС	22,27±0,84	7,50	48,00	0,86±0,02	0,40	1,50
АдОС	23,27±1,01	8,00	44,30	0,78±0,02	0,39	1,20

Mean – среднее значение; Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; Std.Err. – стандартная ошибка среднего.

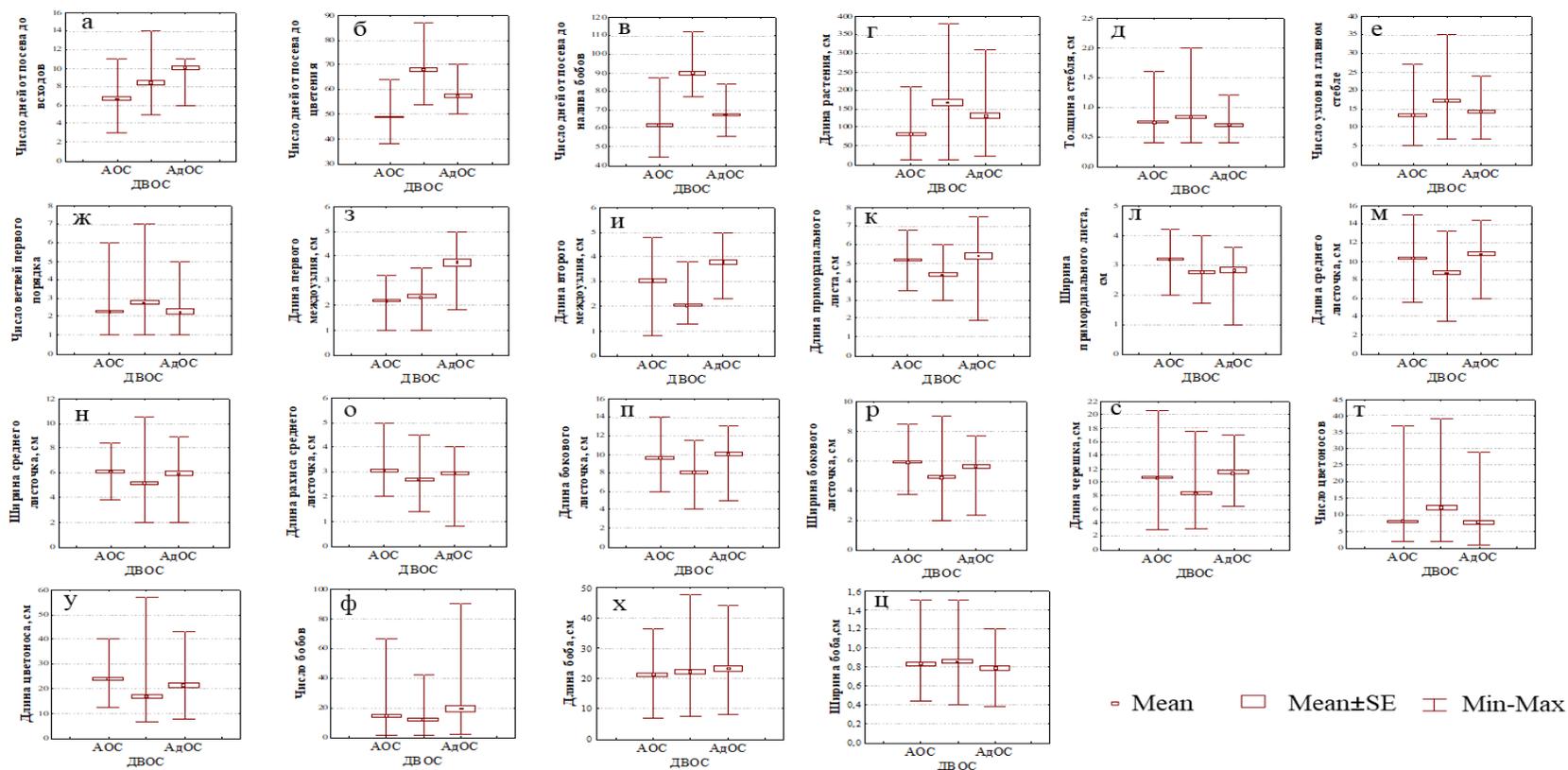
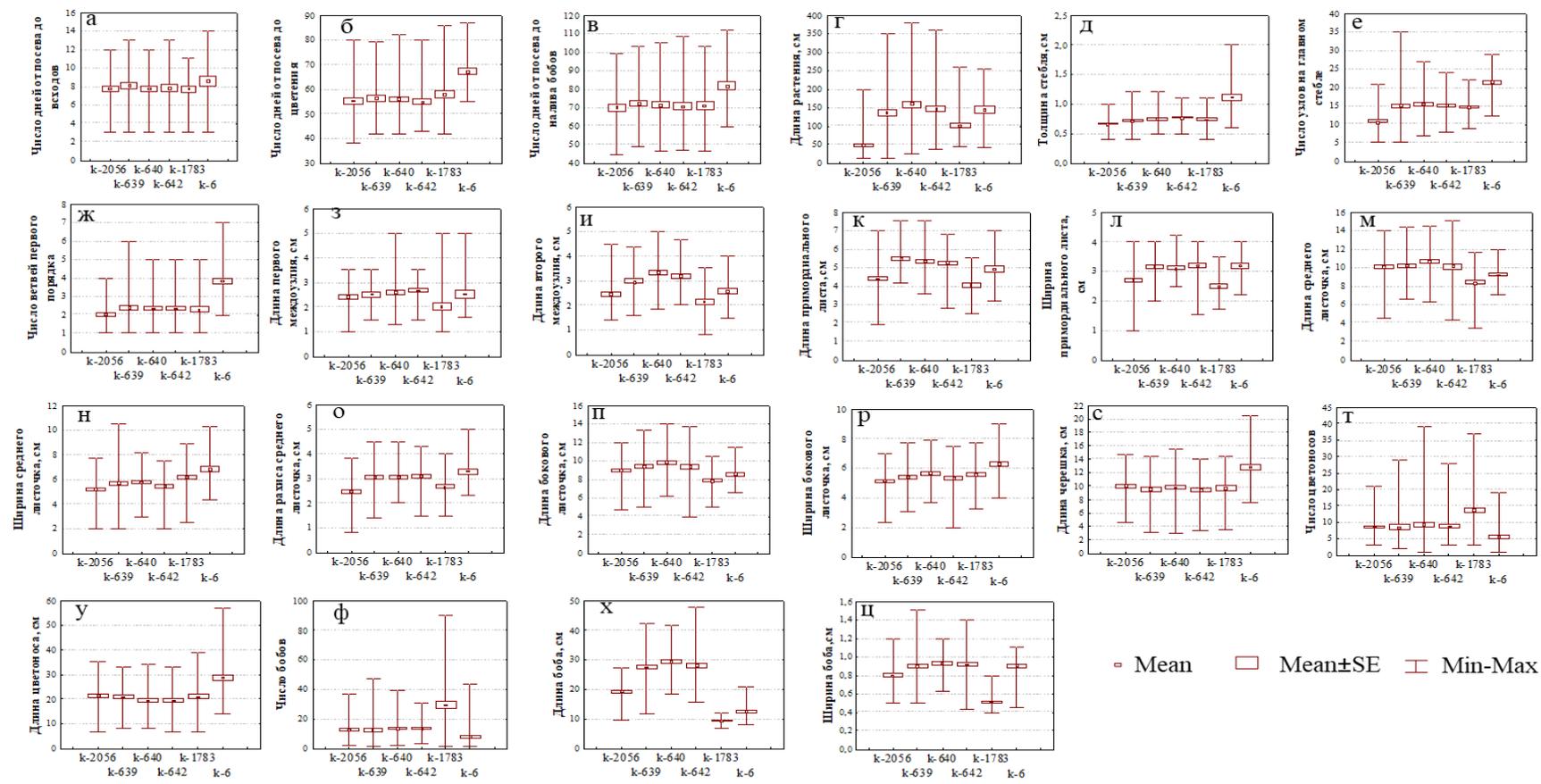


Рисунок 6 – Средние показатели изменчивости фенологических и морфологических признаков у вичны в разных эколого-географических условиях (АОС, ДВОС, АдОС, 2019–2022 гг.). а – число дней от посева до всходов, б – число дней от посева до цветения, в – число дней до налива бобов, г– длина растения, д – толщина стебля, е – число узлов на главном стебле, ж – число ветвей первого порядка, з – длина первого междоузлия, и – длина второго междоузлия, к – длина примордиального листа, л – ширина примордиального листа, м – длина среднего листочка, н – ширина среднего листочка, о – длина рахиса среднего листочка, п – длина бокового листочка, р – ширина бокового листочка, с – длина черешка, т – число цветоносов, у – длина цветоноса, ф – число бобов, х – длина боба, ц – ширина боба. Mean – среднее значение, Mean±SE – среднее ± стандартная ошибка среднего, Min – минимум, Max – максимум.



■ Mean □ Mean±SE ┆ Min-Max

Рисунок 7 – Средние показатели изменчивости фенологических и морфологических признаков у разных образцов (генотипов) вичны. а – число дней от посева до всходов, б – число дней от посева до цветения, в – число дней до налива бобов, г – длина растения, д – толщина стебля, е – число узлов на главном стебле, ж – число ветвей первого порядка, з – длина первого междоузлия, и – длина второго междоузлия, к – длина примордиального листа, л – ширина примордиального листа, м – длина среднего листочка, н – ширина среднего листочка, о – длина рахиса среднего листочка, п – длина бокового листочка, р – ширина бокового листочка, с – длина черешка, т – число цветоносов, у – длина цветоноса, ф – число бобов, х – длина боба, ц – ширина боба. Mean – среднее значение, Mean±SE – среднее ± стандартная ошибка среднего, Min – минимум, Max – максимум.

3.1.1.2. Влияние климатических и погодных показателей на изменчивость морфологических и фенологических признаков на разных географических экспериментальных площадках

Во время проведения эколого-географического изучения образцов погодные условия значительно варьировали в зависимости от года и места репродукции (рисунок 5, Приложение 1).

За все годы изучения на АОС показатель количества осадков характеризовался относительно невысокой изменчивостью. Однако летом 2021 года наблюдалась сильная засуха, сумма активных температур за вегетационный период составила 3785°C, а количество осадков – 98,8 мм, при этом аномально жарко было в наиболее важный для развития вигны период цветение-начало налива бобов. Жаркая и сухая погода не способствовала развитию растений. В остальные годы показатели температуры и осадков приближались к средним значениям (рисунок 5, Приложение 1). Относительная влажность воздуха в этом регионе не превышала 65%, в месяцы активного роста и развития растений варьировала от 40 до 56% (Приложение 1).

На ДВОС вегетационный период 2019 года отличался большим количеством осадков (1035 мм). Показатель относительной влажности воздуха в этот год незначительно превышал средние значения. В 2021 году сумма активных температур составила 2068°C, а количество осадков за вегетационный период – всего 462 мм. Этот год оказался аномально засушливым для данного региона, количество осадков было ниже средних показателей при сумме активных температур близкой к среднему значению. В этом же году значения относительной влажности воздуха в месяцы активного роста растений (в июне 89%, в июле 95% и в августе 83%) приближались к средним значениям. Необходимо подчеркнуть, что максимальные показатели относительной влажности воздуха во все годы изучения были зафиксированы для ДВОС. В периоды активного роста растений, закладки и развития репродуктивных органов (июнь-август) влажность воздуха в этом регионе достигала 89-96%.

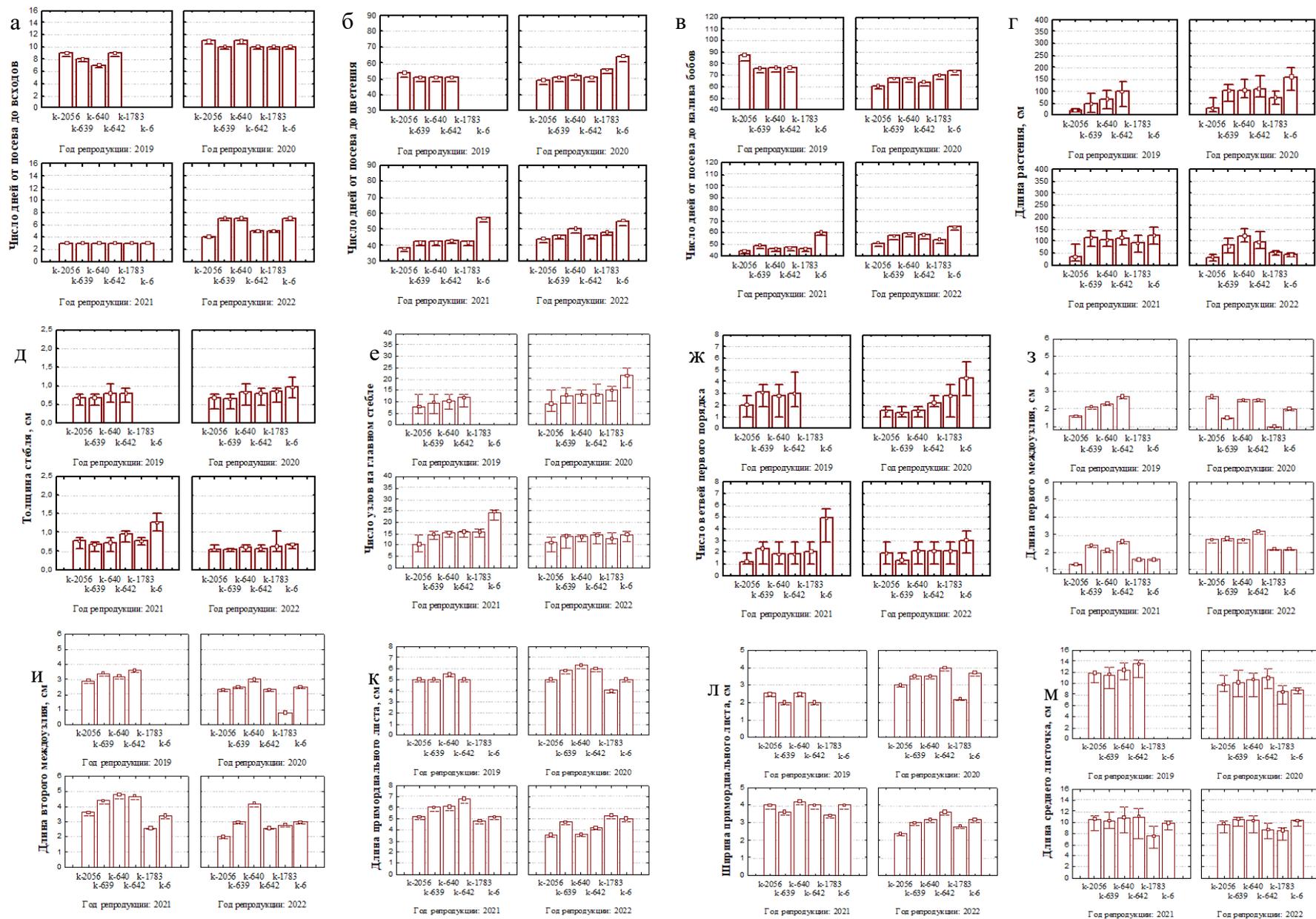
Нестабильность погодных показателей в годы проведения экспериментов также была отмечена для АдОС. Летом 2020 года наблюдалась засуха, сумма выпавших осадков составила 280 мм при показателях суммы активных температур 3300°C. В 2021 году в зоне АдОС выпало большое количество осадков (968 мм), что даже превысило в два раза значения этого показателя, зафиксированного в этом же году на ДВОС (462 мм), которая расположена в регионе с муссонным климатом. Показатели за 2022 год приближались к средним значениям. Относительная влажность воздуха в периоды активного роста и развития растений варьировала в диапазоне от 70 до 85% (Приложение 1).

Все эти погодные изменения отразились на росте и развитии растений. В самый засушливый 2021 год в условиях АОС для всех образцов были характерны непродолжительные межфазные периоды вегетационного периода (рисунок 8А). В разные годы изучения у всех

генотипов наблюдалось варьирование признака длины стебля растений. Однако необходимо подчеркнуть, что вне зависимости от погодных показателей в годы проведения эксперимента только образец к-2056 характеризовался стабильными показателями длины стебля, которая была наименьшая по сравнению с другими образцами. У других образцов отмечалось значительное варьирование показателей этого признака. Также вне зависимости от года исследования образец к-1783 имел короткие и неширокие бобы. Самые длинные бобы были характерны для группы образцов к-639, к-640 и к-642. В связи с неблагоприятными погодными условиями в 2021 году у всех образцов было собрано наименьшее число бобов по сравнению с другими годами изучения (рисунок 8А).

На ДВОС у всех генотипов самый продолжительный период от посева до всходов (12,5 суток) наблюдался в 2021 году (рисунок 8Б). Это связано с более низкими по сравнению с другими годами изучения температурами в период всходов. Кроме этого, в этот же год наблюдались самые короткие периоды от посева до цветения и от посева до налива бобов (59 и 81 день соответственно). Это видимо было связано с тем, что в месяцы, когда растения находились на этих стадиях вегетации, были зафиксированы наибольшие показатели по сумме активных температур. Следует отметить, что в самый засушливый 2021 год образец к-2056 характеризовался наименьшими показателями длины стебля (34,7 см). Причем данный показатель был сопоставим со значениями этого признака при возделывании к-2056 на АОС (22,6 см).

2021 год также отличался по погодным характеристикам и на АдОС. В течение вегетационного периода этого года выпало большое количество осадков, в связи с этим многие растения сильно пострадали, большая часть из них не дошла до фазы цветения и погибла в середине вегетационного периода. Погодные условия отразились на изменчивости всех признаках. В этот год также, как и для АОС отмечен короткий период от посева до всходов (рисунок 8В). Растения имели длинный стебель с большим количеством узлов и ветвей, некрупные примордиальные листья, увеличенные размеры среднего и боковых листочков. Несмотря на избыток влаги, удалось собрать бобы, среднее число (31 боб с растения) которых было наибольшим по сравнению с двумя другими годами изучения.



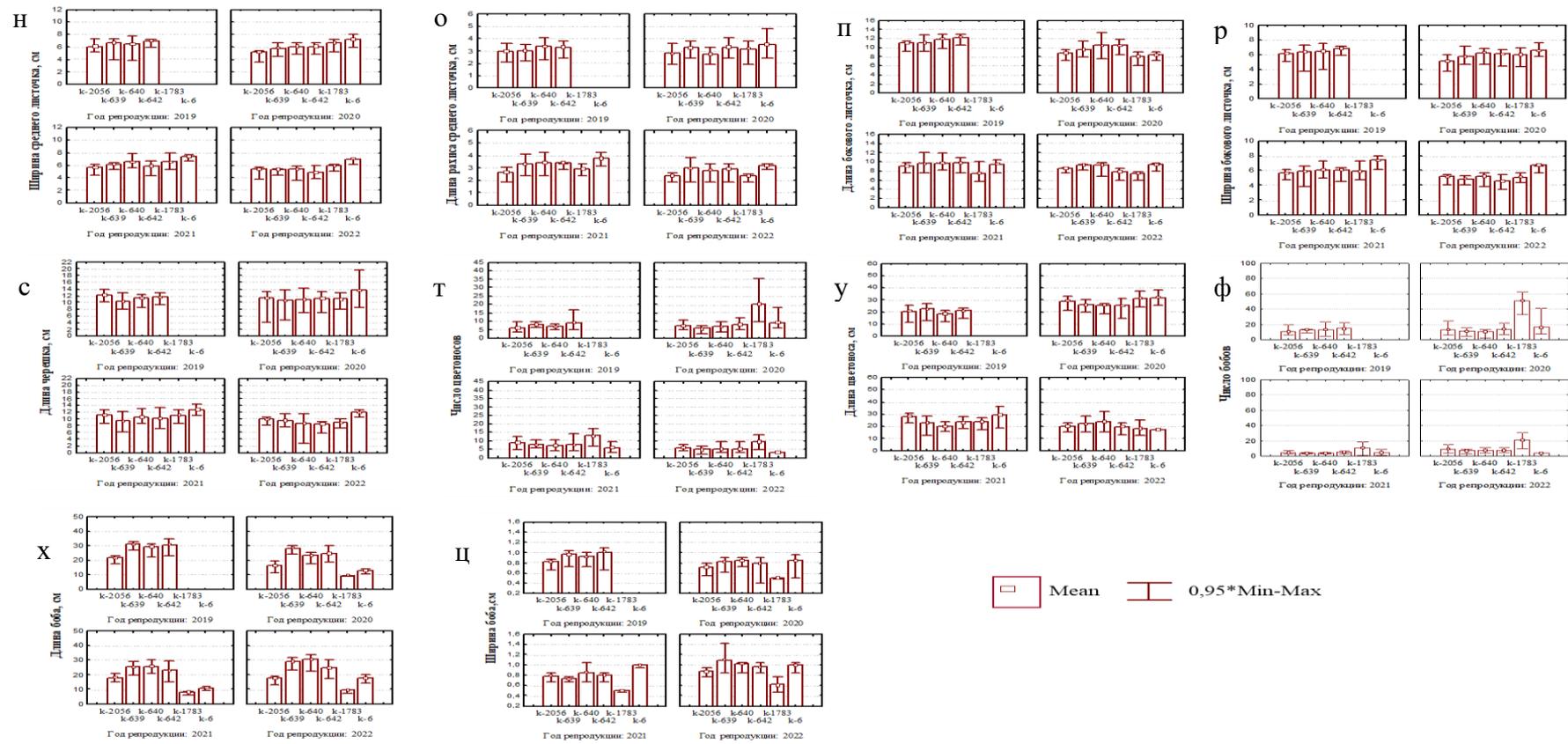
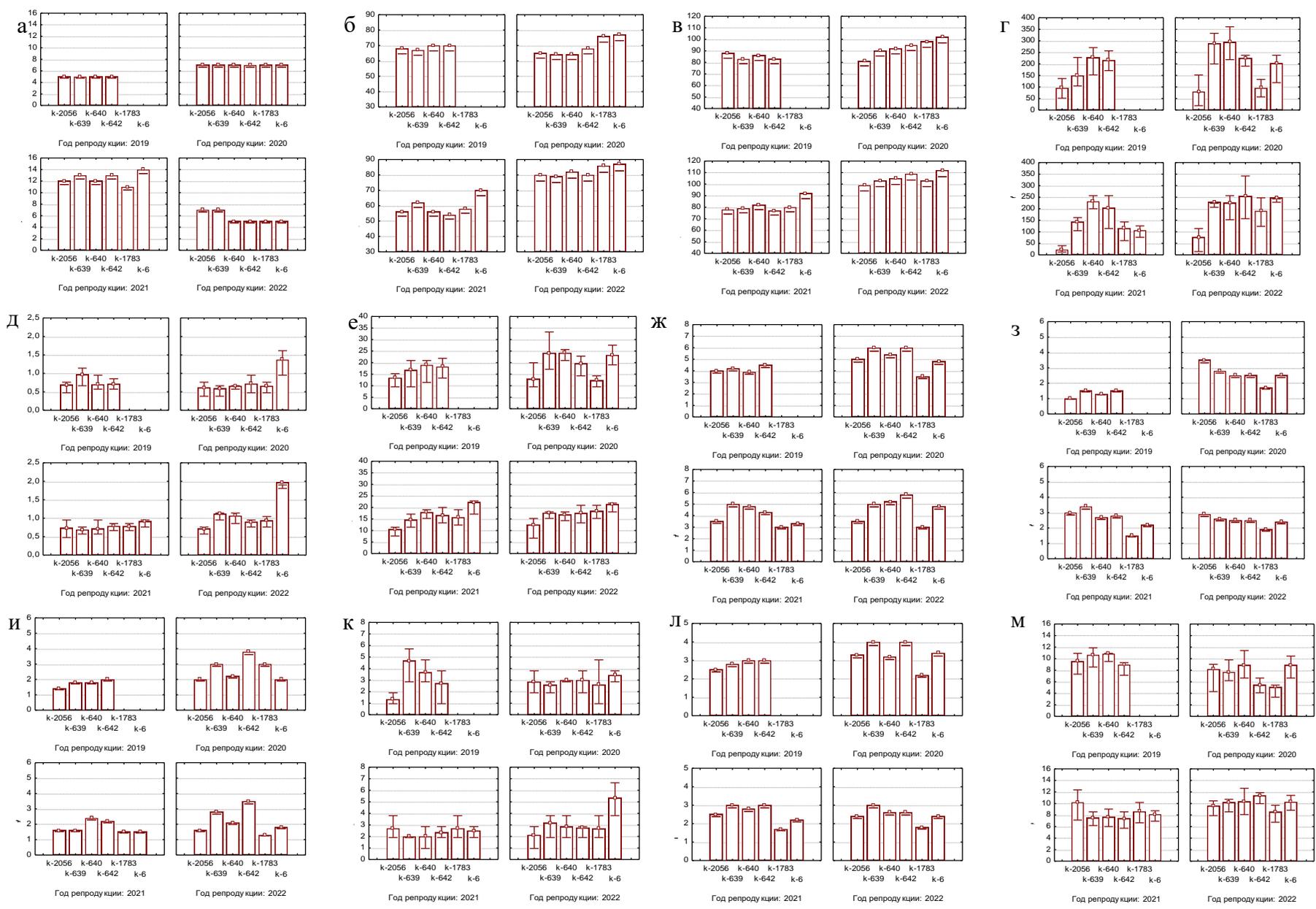


Рисунок 8А – Изменчивость фенологических и морфологических признаков у образцов вигны в 2019–2022 гг. в условиях Астраханской опытной станции ВИР. а – число дней от посева до всходов, б – число дней от посева до цветения, в – число дней до налива бобов, г– длина растения, д – толщина стебля, е – число узлов на главном стебле, ж – число ветвей первого порядка, з – длина первого междоузлия, и – длина второго междоузлия, к – длина примордиального листа, л – ширина примордиального листа, м – длина среднего листочка, н – ширина среднего листочка, о – длина рахиса среднего листочка, п – длина бокового листочка, р – ширина бокового листочка, с – длина черешка, т – число цветоносов, у – длина цветоноса, ф – число бобов, х – длина боба, ц – ширина боба. Mean – среднее значение, Min – минимум, Max – максимум.



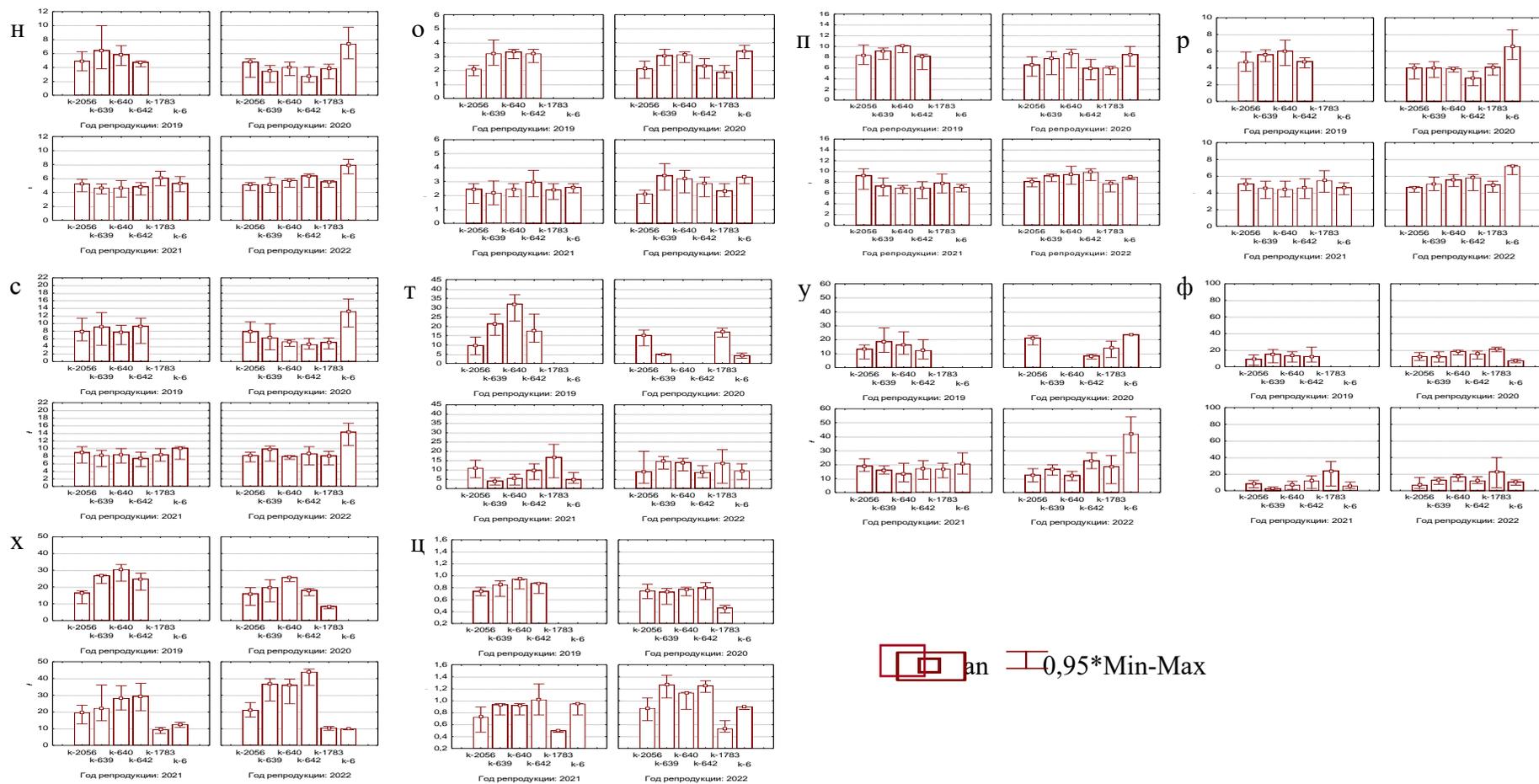
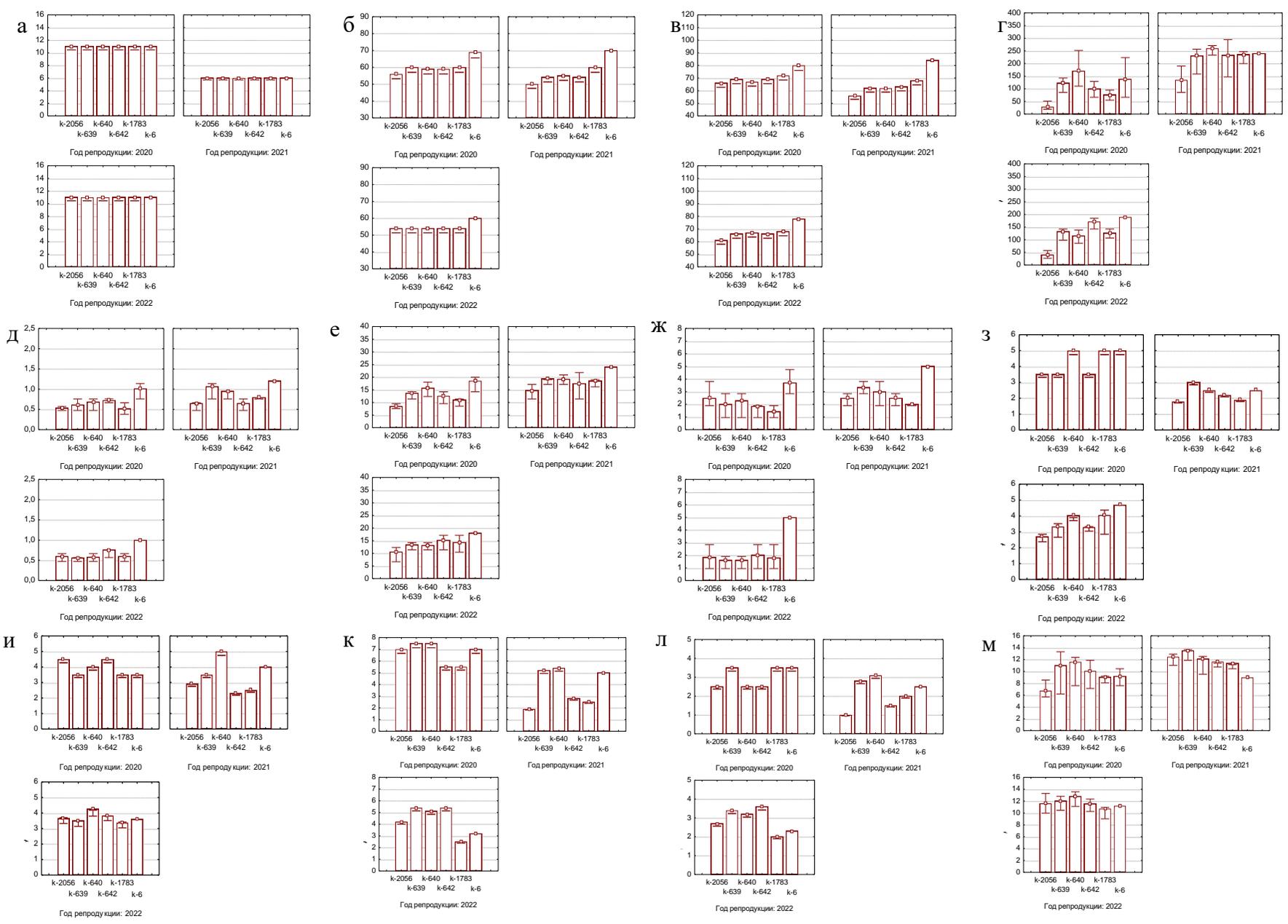


Рисунок 8Б – Изменчивость фенологических и морфологических признаков у образцов вигны в 2019–2022 гг. в условиях Дальневосточной опытной станции ВИР. а – число дней от посева до всходов, б – число дней от посева до цветения, в – число дней до налива бобов, г – длина растения, д – толщина стебля, е – число узлов на главном стебле, ж – число ветвей первого порядка, з – длина первого междоузлия, и – длина второго междоузлия, к – длина примордиального листа, л – ширина примордиального листа, м – длина среднего листочка, н – ширина среднего листочка, о – длина рахиса среднего листочка, п – длина бокового листочка, р – ширина бокового листочка, с – длина черешка, т – число цветоносов, у – длина цветоноса, ф – число бобов, х – длина боба, ц – ширина боба. Mean – среднее значение, Min – минимум, Max – максимум.



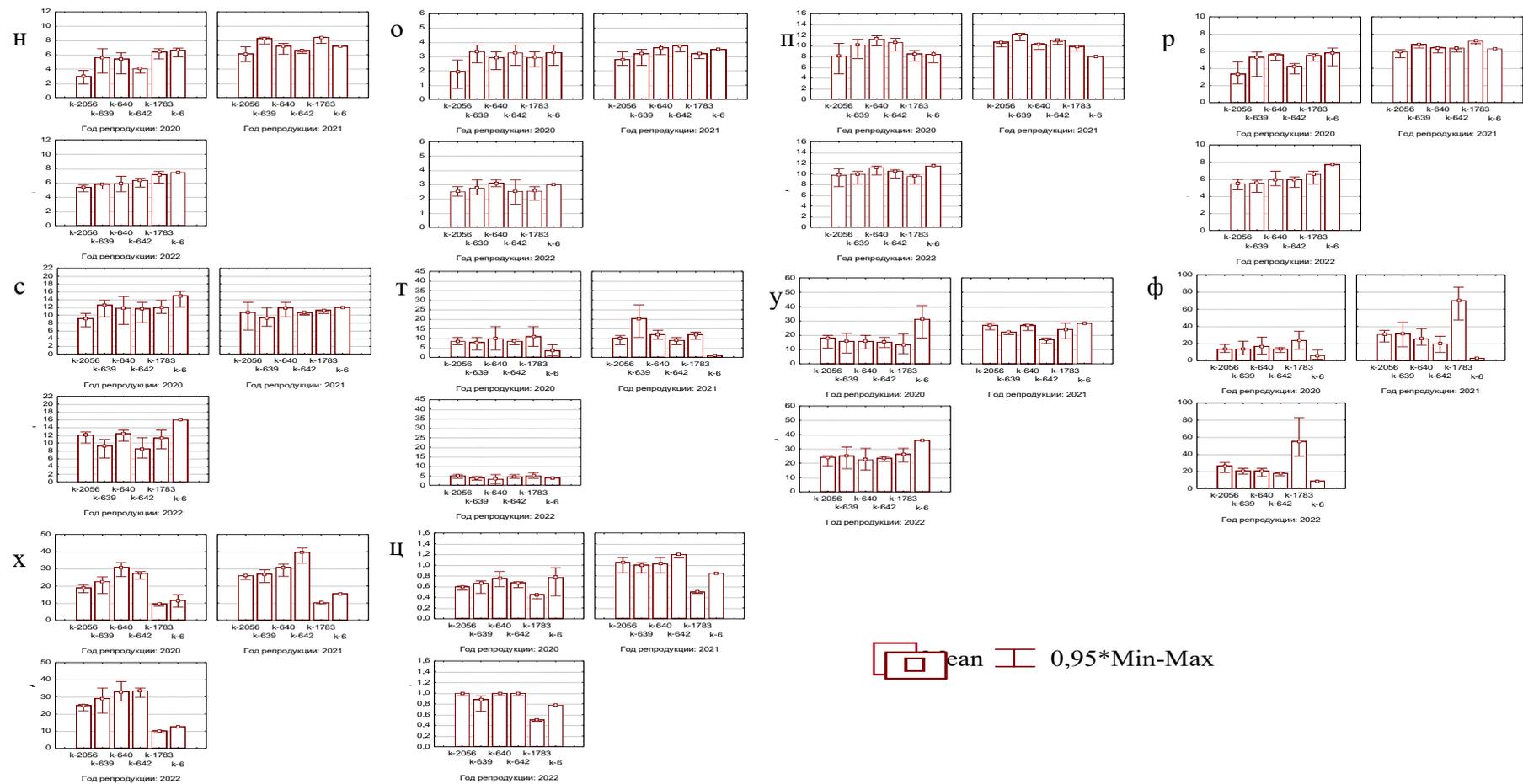


Рисунок 8В – Изменчивость фенологических и морфологических признаков у образцов вигны в 2020–2022 гг. в условиях Адлерской опытной станции ВИР. а – число дней от посева до всходов, б – число дней от посева до цветения, в – число дней до налива бобов, г – длина растения, д – толщина стебля, е – число узлов на главном стебле, ж – число ветвей первого порядка, з – длина первого междоузлия, и – длина второго междоузлия, к – длина примордиального листа, л – ширина примордиального листа, м – длина среднего листочка, н – ширина среднего листочка, о – длина рахиса среднего листочка, п – длина бокового листочка, р – ширина бокового листочка, с – длина черешка, т – число цветоносов, у – длина цветоноса, ф – число бобов, х – длина боба, ц – ширина боба. Mean – среднее значение, Min – минимум, Max – максимум.

Для выяснения достоверности влияния на изучаемые признаки генотипа и места репродукции был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (таблица 4).

Таблица 4 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по выявлению ассоциаций между генотипом, местом репродукции и изменчивостью морфологических признаков по итогам эколого-географического испытания образцов на разных станциях ВИР

Факторы	Df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Признак		Число дней от посева до всходов				Число дней от посева до цветения			
Генотип	5	47,0	9,4	1,10	0,36	3107,8	621,6	14,10	0,00
Место репродукции	2	653,6	326,8	38,12	0,00	20882,4	10441,2	236,80	0,00
Совместное влияние*	10	192,5	19,3	2,25	0,01	530,6	53,1	1,20	0,29
Остаточная изменчивость	356	2984,9	8,4			18416,7	51,7		
Общая изменчивость	373	3878,0				42937,6			
η^2 генотипа, %						7,2			
η^2 места репродукции, %		16,9				48,6			
Признак		Число дней от посева до налива бобов				Длина растения			
Генотип	5	2488,9	497,8	4,95	0,00	543710	108741,9	61,08	0,00
Место репродукции	2	46263,9	23131,9	230,03	0,00	358807	179403,3	100,77	0,00
Совместное влияние	10	2237,3	223,7	2,22	0,02	147039	14703,9	8,26	0,00
Остаточная изменчивость	356	36843,2	103,5			713527	2004,3		
Общая изменчивость	373	87833,3				1763082			
η^2 генотипа, %		2,8				30,8			
η^2 места репродукции, %		52,7				20,4			
Признак		Толщина стебля				Число узлов на главном стебле			
Генотип	5	4,2	0,84	27,26	0,00	2407,9	481,6	63,86	0,00
Место репродукции	2	0,7	0,36	11,53	0,00	483,5	241,8	32,06	0,00
Совместное влияние	10	0,7	0,07	2,29	0,01	308,5	30,9	4,09	0,00
Остаточная изменчивость	356	11,6	0,03			3447,5	9,7		
Общая изменчивость	373	17,3				6647,5			
η^2 генотипа, %		24,4				36,2			
η^2 места репродукции, %		4,1				7,3			
Признак		Число ветвей первого порядка				Длина первого междоузлия			
Генотип	5	82,4	16,5	19,68	0,00	8,5	1,7	5,29	0,00
Место репродукции	2	6,1	3,0	3,62	0,03	128,6	64,3	199,29	0,00
Совместное влияние	10	40,5	4,1	4,84	0,00	56,7	5,7	17,58	0,00
Остаточная изменчивость	356	324,4	0,9			107,3	0,3		
Общая изменчивость	373	453,4				301,2			
η^2 генотипа, %		18,2				2,8			
η^2 места репродукции, %		1,3				42,7			
Признак		Длина второго междоузлия				Длина примордиального листа			
Генотип	5	42,4	8,5	23,63	0,00	116,3	23,3	30,52	0,00
Место репродукции	2	157,0	78,5	218,95	0,00	91,1	45,6	59,80	0,00
Совместное влияние	10	14,1	1,4	3,94	0,00	38,2	3,8	5,01	0,00
Остаточная изменчивость	356	146,9	0,4			247,1	0,7		
Общая изменчивость	373	360,3				492,6			
η^2 генотипа, %		11,8				23,6			
η^2 места репродукции, %		43,6				18,5			
Признак		Ширина примордиального листа				Длина среднего листочка			
Генотип	5	24,1	4,8	17,46	0,00	185,8	37,2	14,43	0,00
Место репродукции	2	27,0	13,5	48,85	0,00	164,2	82,1	31,89	0,00
Совместное влияние	10	22,9	2,3	8,30	0,00	80,6	8,1	3,13	0,00
Остаточная изменчивость	356	92,1	0,3			984,9	2,8		
Общая изменчивость	373	166,1				1415,5			
η^2 генотипа, %		14,5				13,1			
η^2 места репродукции, %		16,2				11,6			

Признак		Ширина среднего листочка				Длина рахиса среднего листочка			
		Генотип	5	62,8	12,6	12,36	0,00	19,9	4,0
Место репродукции	2	47,1	23,6	23,19	0,00	10,9	5,5	17,79	0,00
Совместное влияние	10	25,1	2,5	2,48	0,01	5,1	0,5	1,65	0,09
Остаточная изменчивость	356	353,3	1,0			110,4	0,3		
Общая изменчивость	373	488,3				146,3			
η^2 генотипа, %		12,9				13,6			
η^2 места репродукции, %		9,7							
Признак		Длина бокового листочка				Ширина бокового листочка			
Генотип	5	140,3	28,1	14,33	0,00	26,7	5,3	6,47	0,00
Место репродукции	2	192,5	96,3	49,15	0,00	60,0	30,0	36,39	0,00
Совместное влияние	10	51,0	5,1	2,60	0,00	20,78	2,1	2,52	0,01
Остаточная изменчивость	356	747,6	2,1			286,9	0,8		
Общая изменчивость	373	1131,4				394,3			
η^2 генотипа, %		12,4				6,8			
η^2 места репродукции, %		17,0				15,2			
Признак		Длина черешка				Число цветоносов			
Генотип	5	242,1	48,4	11,86	0,00	1369,0	273,8	10,46	0,00
Место репродукции	2	490,0	245,0	60,01	0,00	1138,8	569,4	21,75	0,00
Совместное влияние	10	61,3	6,1	1,50	0,14	811,89	81,2	3,10	0,00
Остаточная изменчивость	356	1448,9	4,1			9870,6	27,7		
Общая изменчивость	373	2242,3				13190,3			
η^2 генотипа, %		10,8				10,4			
η^2 места репродукции, %		21,9				8,6			
Признак		Длина цветоноса				Число бобов			
Генотип	5	2535,3	507,1	15,51	0,00	16545,8	3309,2	38,64	0,00
Место репродукции	2	2908,0	1454,0	44,46	0,00	4551,8	2275,9	26,58	0,00
Совместное влияние	10	411,5	41,1	1,26	0,25	2100,6	210,1	2,45	0,01
Остаточная изменчивость	356	11796,3	33,1			32571,7	91,5		
Общая изменчивость	373	17651,1				55769,9			
η^2 генотипа, %		14,4				29,7			
η^2 места репродукции, %		16,5				8,2			
Признак		Длина боба				Ширина боба			
Генотип	5	21203,4	4240,7	222,43	0,00	7,8	1,55	74,56	0,00
Место репродукции	2	290,9	145,4	7,63	0,00	0,3	0,16	7,82	0,00
Совместное влияние	10	715,4	71,5	3,75	0,00	0,7	0,07	3,34	0,00
Остаточная изменчивость	356	8311,8	23,2			8,0	0,02		
Общая изменчивость	373	30521,5				16,8			
η^2 генотипа, %		69,5				46,2			
η^2 места репродукции, %		1,0				1,9			

*Совместное влияние – взаимодействие двух изученных факторов (генотипа и места репродукции), SS – сумма квадратов, MS – средние квадраты (отклонений), F – значение критерия Фишера, p – уровень значимости, df – число степеней свободы, η^2 – доля влияния, %. В таблице приведены показатели доли влияния только для признаков, на которые достоверно оказывали действие факторы (генотип и место репродукции).

Изменчивость практически всех признаков была связана с этими двумя факторами. Далее в скобках указаны значения доли влияния факторов на признаки. Генотип в большей степени достоверно оказывал влияние на варьирование длины растения (30,8%), толщины стебля (24,4%), числа узлов на главном стебле (36,2%), числа ветвей первого порядка (18,2%), числа цветоносов (10,4%) и бобов (29,7%), а также на длину и ширину бобов (69,5% и 46,2% соответственно). На

изменчивость признаков продолжительности периодов от посева до цветения (48,6%), от посева до налива бобов (52,7%), а также на длину первого и второго междоузлий (42,7 и 43,6%) в большей степени действовало место репродукции. На продолжительность периода от посева до всходов достоверно влияло только место репродукции (16,9%). На варьирование признаков листьев (длина и ширина примордиального листа, длина и ширина среднего и бокового листочков, длина рахиса среднего листочка, длина черешка) влияли все изученные факторы. Полученные результаты свидетельствуют о том, что наиболее зависимы от места репродукции признаки продолжительности межфазных периодов. Архитектоника растения (длина растения, толщина стебля, число узлов и ветвей первого порядка), а также продуктивность (число бобов, их длина и ширина) в большей степени зависимы от генотипа. Однако при этом не стоит исключать и действие второго фактора – места репродукции.

Анализ эффектов взаимодействия изученных факторов (генотипа и места репродукции) на изменчивость признаков показал достоверное совместное влияние на варьирование большинства изученных признаков (исключением являются продолжительность периода от посева до цветения, длина рахиса среднего листочка, длина черешка и длина цветоноса).

Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствуют, что на изменчивость всех признаков достоверно воздействовали сумма активных температур, количество выпавших осадков, а также показатели относительной влажности воздуха (Приложение 4).

Корреляционный анализ, проведенный по показателям суммы активных температур, количеству осадков, относительной влажности воздуха, морфологическими и фенологическими признаками, выявил взаимосвязь между ними (Приложение 3.1). Продолжительность всех межфазных периодов («посев-всходы», «посев-цветение», «посев-налив бобов») коррелировала с количеством осадков ($0,47 \leq r \leq 0,58$), со средними показателями относительной влажности воздуха ($0,49 \leq r \leq 0,64$). Длительность периодов «посев-всходы» и «посев-цветение» связана сильной обратной корреляционной связью с суммой активных температур. Длина растения положительно коррелировала с количеством осадков ($r=0,53$), со средними показателями относительной влажности воздуха ($r=0,49$). Кроме этого, отмечена слабая отрицательная взаимосвязь с суммой активных температур ($r=-0,44$). Корреляций между количеством осадков, показателем относительной влажности и другими морфологическими признаками отмечено не было. Только длина второго междоузлия была взаимосвязана положительной корреляцией с суммой активных температур ($r=0,57$). Для других морфологических признаков были выявлены слабые корреляционные связи с количеством осадков и показателем относительной влажности воздуха ($r < 0,5$).

Анализ взаимосвязей между изученными признаками и количеством осадков, суммой активных температур, показателями относительной влажности воздуха в различные месяцы вегетации растений также выявил несколько значимых корреляций между ними (Приложение 3.2). На АОС в июле количество осадков и показатели относительной влажности воздуха были связаны обратной корреляционной связью с числом узлов главного стебля ($r = -0,46$) и его толщиной ($r = -0,45$). Кроме этого, толщина стебля положительно коррелировала с суммой активных температур ($r = 0,46$) и отрицательно с влажностью воздуха в мае ($r = -0,53$). Корреляций между длиной стебля и количеством осадков, суммой активных температур, а также показателем относительной влажности воздуха отмечено не было.

На ДВОС толщина стебля была взаимосвязана положительной корреляцией с количеством осадков в июне ($r = 0,45$) и отрицательной связью с суммой активных температур в мае ($r = -0,46$). Других взаимосвязей между признаками архитектоники растения и проанализированными показателями температуры, осадков и влажности воздуха на ДВОС не было выявлено (Приложение 3.3).

В отличие от АОС и ДВОС, на АдОС длина растений была взаимосвязана с количеством осадков в июне ($r = 0,53$) и августе ($r = 0,62$), а также с показателями относительной влажности воздуха в августе ($r = 0,55$) и сентябре ($r = 0,62$) (Приложение 3.4). Кроме этого, отмечена обратная корреляция с суммой активных температур в июне ($r = -0,53$) и сентябре ($r = -0,54$), а также количеством осадков в мае ($r = -0,59$). Сходные корреляционные связи отмечены и для числа узлов на главном стебле. Варьирование показателей толщины стебля и числа ветвей первого порядка не коррелировало с осадками, влажностью воздуха и суммой активных температур.

По результатам корреляционного анализа, проведенного по усредненным данным выборок из разных мест репродукции, можно отметить значительную зависимость длины растения от суммы осадков ($r = 0,86$) (рисунок 9А). Длина растения также положительно коррелировала с показателем относительной влажности воздуха ($r = 0,81$) (рисунок 9Б). Средняя длина растений в условиях АОС (при незначительной сумме осадков и низких показателях относительной влажности воздуха) не превышала 100 см. Структура взаимосвязей, отмеченная для растений репродукции АдОС, более сложная. В 2022 году на АдОС выпало сопоставимое с ДВОС количество осадков, однако при более высоких температурах. Растения имели среднюю длину. Растения репродукции на ДВОС во все годы изучения отличались длинным стеблем. Исключением является только 2021 год, который отличался аномально небольшим для этого региона количеством осадков (рисунок 9А).

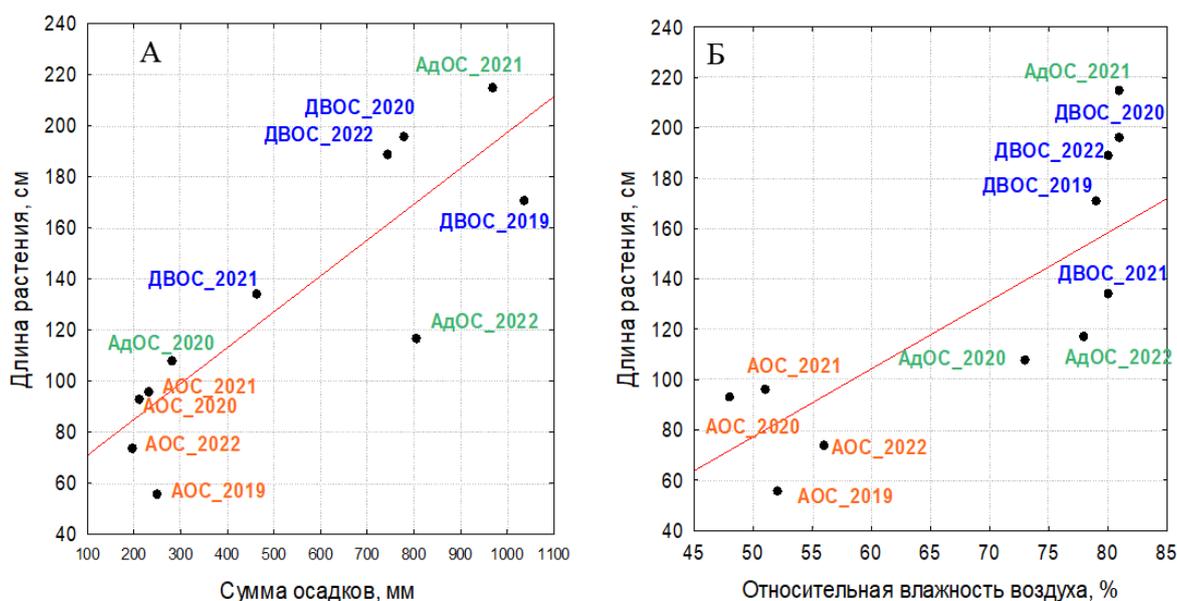


Рисунок 9 – Зависимость длины растения от суммы осадков (А) и относительной влажности воздуха (Б) (АОС, ДВОС и АдОС, 2019-2022 гг.)

По результатам проведенного анализа было показано достоверно влияние на изменчивость изученных фенологических и морфологических признаков комплекса факторов (эколого-географических условий). Варьирование некоторых признаков в большей степени было обусловлено местом репродукции образца, в то время как изменчивость других была связана с генотипом. Кроме этого, на варьирование признаков влияли погодные показатели. Стоит подчеркнуть, что из всех изученных морфологических признаков только длина растения была взаимосвязана с показателями насыщенности воздуха влагой (количеством осадков и относительной влажностью воздуха). Для всех образцов отмечена изменчивость признака длины стебля в зависимости от погодных показателей. Образцы к-639, к-640 и к-642 при выращивании в условиях повышенной влажности воздуха (на ДВОС) характеризовались индетерминантным типом роста стебля, у растений отмечалось формирование вьющейся верхушки. В засушливых условиях (на АОС) такой особенности зафиксировано не было (они имели относительно короткий стебель). Только сорт Лянчixe (к-2056), несмотря на небольшое увеличение длины стебля на ДВОС, сохранял компактность, в отличие от других образцов, для которых в условиях этой станции отмечалось значительное (в 1,5-2,0 раза) удлинение стебля (Крылова и др., 2024).

3.1.1.3. Общие закономерности изменчивости структуры взаимосвязей морфологических и фенологических признаков вигны (по всем данным географических посевов)

Для выявления закономерностей изменчивости и структуры связей комплекса изученных признаков у образцов вигны был проведен корреляционный и факторный анализ (по методу

главных компонент), анализ проводили по всем данным, полученным в результате эколого-географического испытания.

Корреляционный анализ выявил сильную взаимосвязь между продолжительностью периодов от посева до цветения и налива бобов ($r=0,89$) (Приложение 3.1). Длина растения была связана корреляцией с числом узлов на главном стебле ($r=0,69$) и более слабой с продолжительностью периода от посева до цветения ($r=0,47$). Толщина стебля была взаимосвязана с числом узлов ($r=0,52$) и ветвей первого порядка ($r=0,56$). Длина и ширина примордиального листа коррелировали с коэффициентом $r=0,60$. Показатели среднего и боковых листочков взаимодействовали между собой с коэффициентом $r>0,51$. Длина боба была связана с шириной ($r=0,7$).

Компонентный анализ выявил 4 фактора, отражающих 60% дисперсии признаков (таблица 5, рисунок 10).

Таблица 5 – Факторные нагрузки признаков у образцов вигны, выращенных в полевых условиях на АОС, АдОС и ДВОС в 2019–2022 гг.

Признак	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число дней от посева до всходов	-0,15	-0,16	-0,38	0,26
Число дней от посева до цветения	-0,22	0,68	-0,48	0,15
Число дней от посева до налива бобов	-0,23	0,59	-0,56	0,26
Длина растения	-0,10	0,78	0,06	0,24
Толщина стебля	0,36	0,68	0,03	-0,14
Число узлов на главном стебле	-0,03	0,83	0,15	-0,11
Число ветвей первого порядка	0,26	0,64	-0,12	-0,13
Длина первого междоузлия	-0,13	-0,14	0,16	0,45
Длина второго междоузлия	0,22	-0,23	0,65	0,34
Длина примордиального листа	0,06	-0,01	0,70	0,27
Ширина примордиального листа	-0,05	0,11	0,87	-0,06
Длина среднего листочка	0,74	-0,20	-0,02	0,43
Ширина среднего листочка	0,84	0,12	-0,04	-0,16
Длина рахиса среднего листочка	0,59	0,30	0,30	0,07
Длина бокового листочка	0,76	-0,19	0,01	0,43
Ширина бокового листочка	0,89	0,06	0,04	-0,06
Длина черешка	0,67	-0,09	0,13	-0,04
Число цветоносов	0,08	0,30	-0,40	-0,26
Длина цветоноса	0,46	0,02	0,21	-0,34
Число бобов	0,25	-0,02	-0,50	-0,25
Длина боба	0,09	0,07	0,07	0,84
Ширина боба	0,11	0,26	0,08	0,65
Дисперсия, %	19	16	14	11

В первый фактор (F1 – 19 % общей дисперсии) с положительной корреляцией объединились длина и ширина среднего и бокового листочков, длина черешка и рахиса среднего листочка. Это фактор отражает формирование/развитие листа. Во второй фактор (F2 – 16% дисперсии) входили с положительной взаимосвязью длина и толщина стебля, число узлов и ветвей первого порядка, а также продолжительность периодов от посева до цветения, от посева до налива бобов. Его можно обозначить как фактор архитектоники/развития растения. В третий фактор, объясняющий 14 % общей дисперсии, с положительной взаимосвязью сгруппировались длина и ширина примордиального листа, длина второго междоузлия, а также в отрицательной корреляции к ним длительность периода от посева до налива бобов. Третий фактор можно интерпретировать как фактор развития проростка или растения на ранних стадиях онтогенеза. Четвертый фактор (F4 — 11 % общей дисперсии) можно обозначить как фактор варьирования признаков боба, в нем объединились с положительной корреляцией показатели его длины и ширины.

Были выявлены следующие закономерности в варьировании признаков: для растений с длинным, ветвистым главным стеблем характерны продолжительные периоды от посева до цветения и от посева до налива бобов, а также короткий период от посева до всходов. У образцов с крупными средними листьями формируются листочки, рахис и черешок большего размера, чем у сортов мелкими листочками. Для образцов с крупными примордиальными листьями и длинным вторым междоузлием свойственно небольшое число цветоносов и бобов, короткие периоды от посева до цветения и от посева до налива бобов.

Рассматривая распределение изученных образцов в системе двух первых факторов, можно отметить тенденцию к группировке растений, выращенных на ДВОС, в области, характеризующейся более длинным стеблем с большим числом узлов и ветвей. Кроме этого, для многих растений были характерны некрупные листочки (рисунок 10А). В то время как большинство растений на АОС и АдОС на графике заняли область, характеризующуюся небольшой длиной стебля и междоузлий. Однако, следует отметить, что некоторые экземпляры, выращенные на АОС и АдОС, были близки к растениям, формировавшимся в условиях Приморского края.

В пространстве первого и третьего факторов также можно заметить, что образцы репродукции ДВОС располагаются рядом. Растения, выращенные на ДВОС, отличаются по третьему фактору (длина второго междоузлия и размеры примордиальных листьев) от растений АОС и АдОС (рисунок 10Б). Растения репродукции АОС и АдОС располагаются на графике вместе в одной области. При этом по-прежнему некоторые экземпляры, выращенные в условиях Астраханской области и Адлера, были близки к растениям, формировавшимся в Приморском крае.

При анализе распределения разных генотипов можно отметить, что растения сорта Лянчихе (к-2056) отличались от других по второму фактору и заняли область на графике, для которой характерен недлинный стебель с небольшим числом узлов и ветвей (рисунок 10В). Растения образца к-1783 разделились на две группы по третьему фактору развития проростка или растения на ранних стадиях онтогенеза (рисунок 10Г). Экземпляры, выращенные на АдОС и АОС, образовали две группы, к одной из которой присоединились растения репродукции ДВОС. Для других образцов такой дифференцировки по признакам не наблюдалось.

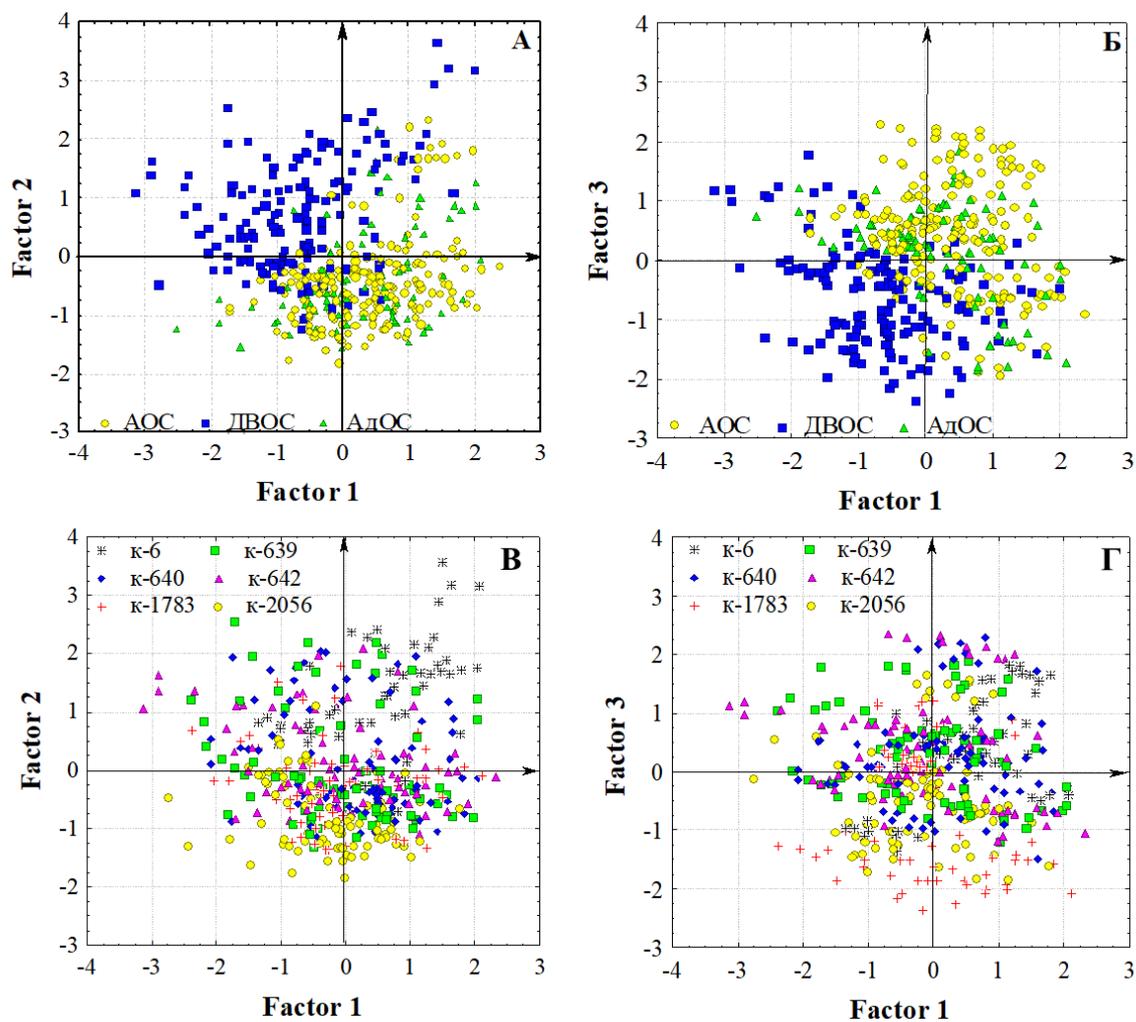


Рисунок 10– Распределение образцов в пространстве факторов (репродукция АОС, АдОС и ДВОС в 2019–2022 гг.): (А, Б) – распределение образцов по месту репродукции, (В, Г) – распределение изученных генотипов. Factor 1, Factor 2 – два первых фактора, Factor 3 – третий фактор.

Факторный анализ выявил изменчивость взаимосвязей между изученными признаками у образцов в различных условиях роста (рисунок 11). Причем реакция разных образцов на условия выращивания была не одинаковой (Приложение 5). Растения пяти образцов (за исключением

к- 6), выращенные в условиях Приморского края, образовывали отдельную группу по второму фактору (фактору развития и архитектоники растения), в то время как в другую группу объединялись экземпляры репродукции АОС и АдОС. На графиках растения этой группы невозможно разделить в зависимости от места репродукции (АОС или АдОС).

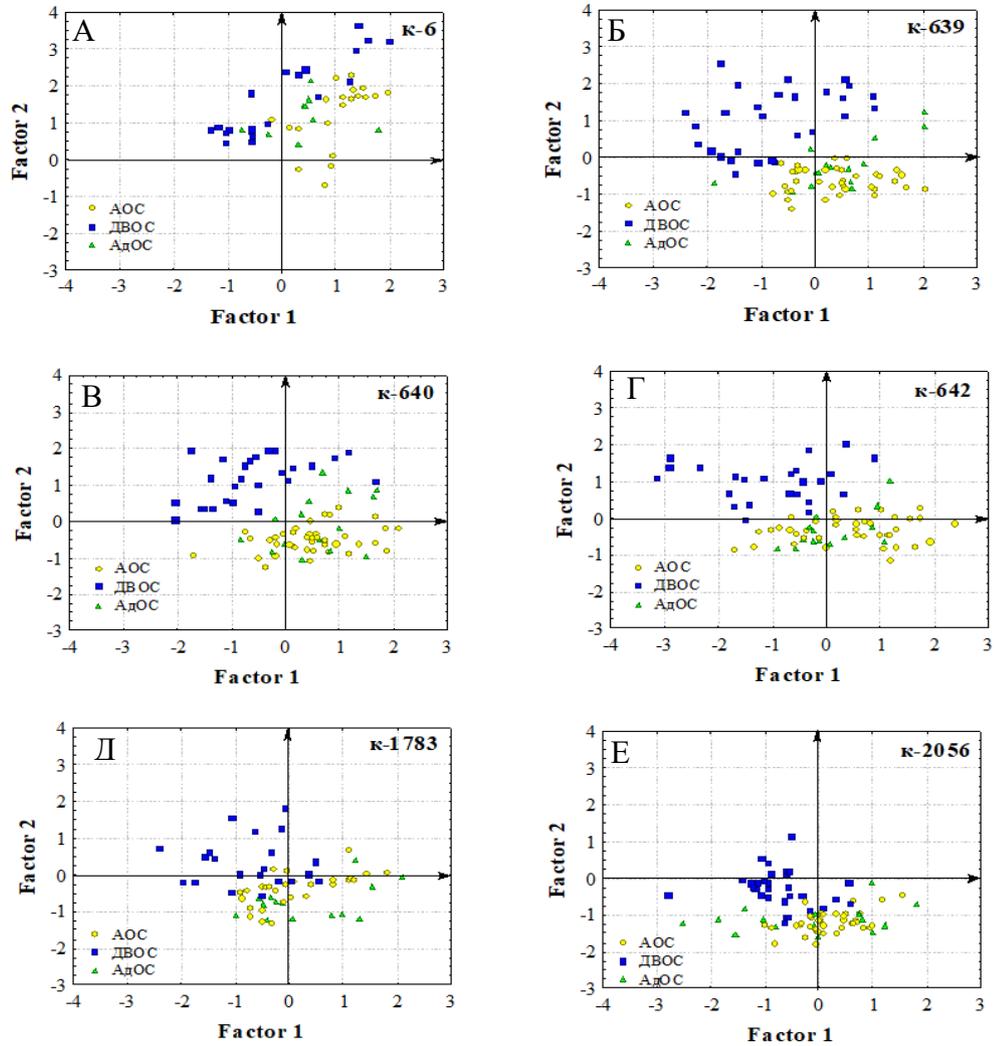


Рисунок 11 – Распределение растений к-6 (А), к-639 (Б), к-640 (В), к-642 (Г), к-1783 (Д) и к-2056 (Е) (АОС, АдОС и ДВОС в 2019–2022 гг.) в пространстве первых двух факторов. Factor 1, Factor 2 – два первых фактора.

У растений образцов к-639, к-640 и к-642 выявлено заметное изменение по признакам длины растения, толщины стебля, числа узлов и ветвей (Factor 2) при выращивании в условиях ДВОС. На графике наблюдается наличие двух групп (рисунок 11Б, В, Г). Экземпляры, сформировавшиеся в условиях АОС и АдОС, вошли в первую группу и заняли на графике центральную область, характеризующуюся средними размерами листочков, а также средней

длиной стебля. Растения, выращенные в условиях Приморского края, объединились во вторую группу и отличались от первой по фактору архитектоники/развития растений (Factor 2), т.е. по признаку длины растения, толщины стебля, числа узлов и ветвей, а также продолжительности периодов от посева до цветения и от посева до налива бобов. Максимальная длина растения (350-380 см) среди всех изученных растений была отмечена именно для экземпляров этих трех образцов (к-639, к-640 и к-642) в условиях ДВОС. Схожую тенденцию можно проследить для к-1783. Растения репродукции ДВОС имели длинный стебель (до 260 см), однако у некоторых растений, выращенных на АдОС, длина стебля достигала сходных показателей. У к-6 варьирования изменчивости по второму фактору не отмечалось. Растения этого образца имели длинный и ветвистый стебель вне зависимости от места репродукции (рисунок 11А).

Растения сорта Лянчихе (к-2056) на графике образовали достаточно компактную группу и заняли центральную область, для которой характерны средние размеры листьев, а также средняя длина стебля (рисунок 11Е). При этом по второму фактору, растения этого образца заметно отличались от других. Как и для других образцов (кроме к-6) отмечается наличие двух групп по второму фактору. Растения, выращенные в условиях Приморского края, характеризовались более длинным стеблем по сравнению с сформировавшимися в условиях АОС и АдОС (Приложение 5). Некоторые растения на ДВОС оказались близки к растениям репродукции в Адлере и Астраханской области. Однако стоит подчеркнуть, что варьирование показателя этого признака у к-2056 не столь значительно по сравнению с образцами к-639, к-640 и к-642 (Крылова и др., 2024).

3.1.1.4. Изменчивость структуры взаимосвязей морфологических и фенологических признаков у образцов вигны в различных климатических условиях (на разных географических экспериментальных площадках)

Для уточнения результатов корреляционного и факторного анализов, полученных при эколого-географическом испытании, в котором сравнивали данные 4-х лет изучения вигны в разных точках (Краснодарский и Приморский край, Астраханская область), была проведена оценка изменчивости структуры взаимосвязей морфологических и фенологических признаков отдельно для каждого определенного пункта исследования (АОС, АдОС, ДВОС).

3.1.1.4.1. Корреляции и факторная структура признаков у образцов вигны в условиях Астраханской опытной станции – филиала ВИР

Корреляционный анализ признаков, проведенный на выборке образцов, выращенных в 2019–2022 гг. на АОС, выявил взаимосвязь всех фаз вегетационного периода между собой с

коэффициентом корреляции $r > 0,6$ (Приложение 3.2). Кроме этого, продолжительность периода от посева до цветения коррелировала с числом ветвей первого порядка ($r=0,50$). Длина растения была связана средней корреляцией с числом узлов на главном стебле ($r=0,70$), а также более слабой взаимосвязью с шириной примордиального листа ($r=0,50$). Толщина стебля коррелировала с целым комплексом признаков: с числом узлов ($r=0,53$) и ветвей первого порядка ($r=0,52$), шириной среднего ($r=0,55$) и бокового листочков ($r=0,60$). Длина среднего и боковых листочков взаимодействовали между собой с коэффициентом $r=0,87$. Признаки длины и ширины боба были связаны слабыми взаимосвязями с длиной первого, второго междуузлий, а также сильной корреляцией между собой ($r=0,64$). Число цветоносов коррелировало с числом бобов ($r=0,77$). Факторный анализ морфологических и фенологических признаков, изученных на АОС, выявил 4 основных фактора, определяющих 67% общей дисперсии признаков (таблица 6).

Таблица 6 – Факторные нагрузки признаков вигны в условиях АОС (2019-2022 гг.)

Признак	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Число дней от посева до всходов	0,08	0,05	0,80	-0,13
Число дней от посева до цветения	0,15	-0,04	0,82	0,39
Число дней от посева до налива бобов	0,34	0,15	0,85	-0,11
Длина растения	0,04	0,21	-0,08	0,80
Толщина стебля	0,43	-0,26	-0,04	0,60
Число узлов на главном стебле	-0,03	-0,13	-0,11	0,90
Число ветвей первого порядка	0,24	-0,11	0,35	0,59
Длина первого междуузлия	-0,24	0,72	-0,03	-0,04
Длина второго междуузлия	0,32	0,51	-0,63	0,12
Длина примордиального листа	0,47	0,09	-0,45	0,13
Ширина примордиального листа	-0,05	0,06	-0,67	0,50
Длина среднего листочка	0,75	0,44	0,08	-0,25
Ширина среднего листочка	0,71	-0,27	0,15	0,37
Длина рахиса среднего листочка	0,53	-0,01	0,01	0,45
Длина бокового листочка	0,82	0,36	0,17	-0,18
Ширина бокового листочка	0,82	-0,12	0,11	0,32
Длина черешка	0,58	-0,24	0,16	0,11
Число цветоносов	0,09	-0,73	0,20	0,07
Длина цветоноса	-0,01	-0,34	0,19	0,36
Число бобов	-0,01	-0,62	0,58	-0,02
Длина боба	0,26	0,78	0,10	-0,21
Ширина боба	0,14	0,79	0,14	0,14
Дисперсия, %	18	17	17	15

С первым фактором (F1 – 18% от общей изменчивости признаков) тесно связаны признаки листьев: длина, ширина среднего листочка и бокового листочков, длина черешка листа и рахиса среднего листочка. Во втором факторе (F2 – 17%) с положительной корреляцией сгруппировались длина первого междуузлия, длина и ширина боба, а также в отрицательной

взаимосвязи с ними число цветоносов и бобов. В третьем факторе (F3 – 17%) объединились с положительной корреляцией число бобов, а также продолжительность периодов от посева до всходов, от посева до цветения и от посева до стадии налива бобов. С этими признаками отрицательной корреляцией связаны длина второго междоузлия и ширина примордиального листа. Необходимо отметить, что признак числа бобов является трансгрессивным и взаимосвязан как со вторым, так и с третьим фактором. Таким образом, число бобов зависело от согласованной изменчивости нескольких групп скоррелированных признаков. Четвертый фактор (F4 – 15%) включал признаки длины растения, толщины стебля, число узлов и ветвей. Его можно обозначить как фактор архитектуры растения.

Рассматривая распределение изученных образцов в системе двух первых факторов, можно заметить, что растения к-1783 образовали отдельную группу по второму фактору (размеру бобов и длине первого междоузлия) (рисунок 12-А1). Кроме этого, наблюдалась тенденция к объединению растений репродукции 2022 года по первому фактору, где ведущими признаками являлись длина и ширина бокового листочка (рисунок 12-Б1). В этот год у всех образцов формировались некрупные листья. При распределении образцов по третьему фактору, связанному с продуктивностью, можно отметить наличие двух групп, при этом в состав каждой из них входили разные генотипы. Разделение образцов произошло по разным годам изучения. Так в отдельную группу объединились растения репродукции 2021 года (рисунок 12-Б2). На графике они заняли область, характеризующуюся непродолжительностью всех межфазных периодов. Вегетационный период 2021 года отличался небольшим количеством осадков при высоких значениях суммы активных температур, все образцы отличались скороспелостью.

Растения образца к-6 четко дифференцировались от других по четвертому фактору (рисунок 12-А3). На графике они заняли область, характеризующуюся длинным, толстым стеблем с большим числом узлов и ветвей. Для растений сорта Лянчихе (к-2056) отмечалась тенденция к группировке в отдельную группу в области, для которой характерен недлинный стебель с небольшим числом узлов и ветвей. Другие образцы не разделялись по этим признакам и находились на графике в центральной области.

Исследование изменчивости средних значений факторных нагрузок признаков, рассчитанных по разным годам изучения на АОС, с помощью однофакторного дисперсионного анализа, выявило достоверность их различий (рисунок 13). Образцы 2019 года изучения достоверно отличались от образцов 2020 и 2021 годов репродукции по средним значениям всех факторных нагрузок. Растения этого года отличались крупными листьями (F1), некрупными бобами (F2), имели низкую продуктивность (F3), а также длинный и ветвистый стебель (F4). Растения репродукции 2022 года также достоверно отличались от образцов репродукции 2020 и 2021 годов. При этом в отличие от 2019 года, у растений наблюдались мелкие листья (F1), также

некрупные бобы (F2), большая по сравнению с 2019 годом продуктивность (F3) и также длинный, ветвистый стебель (F4). Растения 2021 года достоверно отличались от всех других по средним значениям по фактору продуктивности.

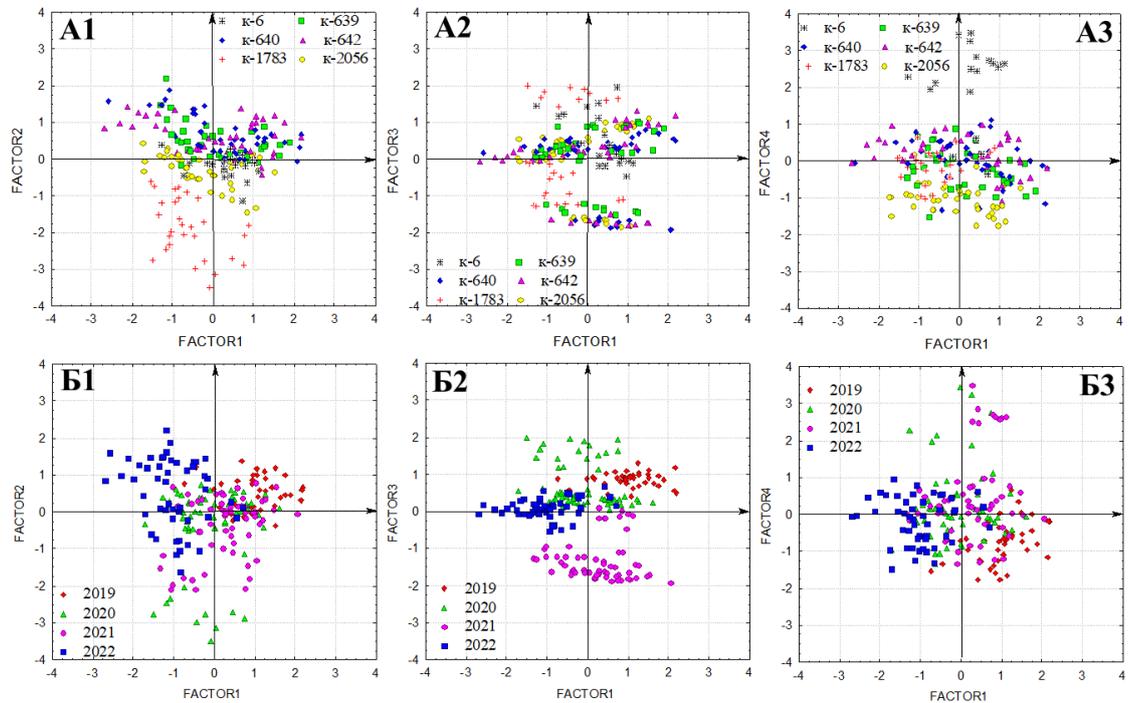


Рисунок 12 – Распределение образцов в факторном пространстве признаков (АОС, 2019-2022 гг.). (A1-3) – распределение изученных генотипов, (B1-3) – распределение образцов по годам изучения. Factor 1, Factor 2 – два первых фактора, Factor 3 – третий фактор, Factor 4 – четвертый фактор.

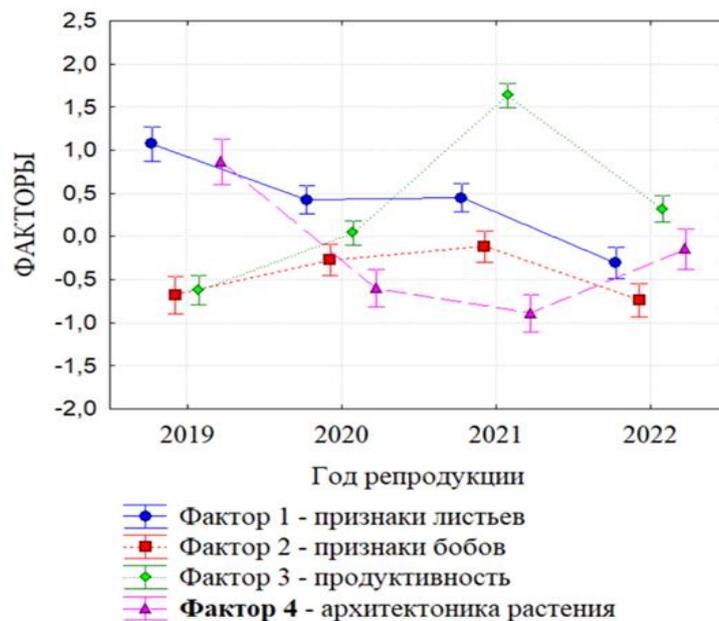


Рисунок 13 – Средние значения факторных нагрузок по годам исследования на АОС. Факторы – факторные нагрузки.

Таким образом, несмотря на некоторые колебания количества выпавших за вегетационный период осадков, погодные характеристики Астраханской области во все годы проведения изучений засушливые, степень влагообеспеченности крайне низка. При незначительном варьировании погодных показателей на АОС, наблюдаемое разделение образцов по длине растения в большей степени связано с индивидуальными особенностями реакции изученных генотипов на условия роста.

3.1.1.4.2. Корреляции и факторная структура признаков у образцов вигны в условиях Дальневосточной опытной станции – филиала ВИР

Корреляционный анализ взаимосвязей признаков на ДВОС выявил другую структуру связей, чем на АОС (Приложение 3.3). Сильная положительная корреляция наблюдалась между двумя фенологическими признаками – продолжительностью периода от посева до цветения и от посева до налива бобов ($r=0,94$), с этими же признаками отрицательной корреляцией была взаимосвязана продолжительность периода от посева до всходов ($r= -0,72$ и $r= -0,61$, соответственно). Длина растения была взаимосвязана с числом узлов ($r=0,57$), длиной второго междоузлия ($r=0,60$) и примордиального листа ($r=0,59$), а также с признаками бобов – длиной и шириной ($r \geq 0,48$). Кроме этого, признаки бобов были связаны сильной корреляцией с длиной второго междоузлия, признаками примордиальных листьев ($r > 0,7$) и сильной взаимосвязью между собой ($r=0,78$). Число цветоносов коррелировало с числом бобов ($r=0,64$) и числом ветвей первого порядка ($r=0,51$).

Факторный анализ всех характеристик образцов, изученных на ДВОС за все годы исследований, показал, что изменчивость морфологических признаков связана с 4 основными факторами, определяющими 64% общей дисперсии признаков (таблица 7). В первом факторе (F1 – 19% от общей изменчивости признаков) с положительной корреляцией сгруппировались признаки листьев: длина и ширина среднего листочка, а также длина его рахиса, длина и ширина бокового листочка, длина черешка. Во втором факторе (F2 – 19%) с положительной взаимосвязью объединились длина растения, длина второго междоузлия, длина и ширина примордиальных листьев (ведущие признаки), а также длина и ширина бобов. С третьим фактором (F3 – 14%) тесно связаны продолжительность периодов от посева до цветения, от посева до стадии налива бобов, а также толщина стебля. В четвертом факторе (F4 – 12%) объединились число цветоносов и бобов, а также в отрицательной корреляции с этими признаками длина первого междоузлия, длительность периода от посева до всходов, длина первого междоузлия.

Анализируя распределение образцов в пространстве первых двух факторов можно заметить, что довольно компактную группу образовали растения образца к-1783 (рисунок 14А1).

На графике они заняли область, характеризующуюся недлинным стеблем, а также вторым междоузлем, небольшими размерами примордиальных листьев, короткими и узкими бобами, для большинства растений характерны средние размеры среднего и боковых листочков. Растения сорта Лянхиче (к-2056) отличались от других образцов по второму фактору (длине растения, длине второго междоузлия, по размерам примордиальных листьев и бобов). На графике они заняли область, характеризующуюся небольшой длиной стебля растения и второго междоузлия. Для других образцов дифференцировки не наблюдалось. Кроме этого, можно отметить разделение по второму фактору на две группы растений образца к-6.

Таблица 7 – Факторные нагрузки признаков вигны в условиях ДВОС (2019-2022 гг.)

Признак	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Число дней от посева до всходов	-0,10	-0,24	-0,48	-0,62
Число дней от посева до цветения	0,14	0,01	0,83	0,18
Число дней от посева до налива бобов	0,08	0,16	0,88	0,06
Длина растения	0,00	0,70	0,34	0,18
Толщина стебля	0,49	0,00	0,68	-0,17
Число узлов на главном стебле	0,00	0,40	0,45	-0,02
Число ветвей первого порядка	0,36	0,08	0,33	0,34
Длина первого междоузлия	-0,10	0,33	-0,17	-0,66
Длина второго междоузлия	-0,35	0,73	0,17	0,10
Длина примордиального листа	-0,14	0,89	0,11	-0,12
Ширина примордиального листа	-0,18	0,81	-0,07	-0,10
Длина среднего листочка	0,80	0,03	-0,04	0,19
Ширина среднего листочка	0,81	-0,23	0,23	-0,01
Длина рахиса среднего листочка	0,52	0,45	0,18	0,11
Длина бокового листочка	0,78	0,14	-0,01	0,29
Ширина бокового листочка	0,86	-0,13	0,20	0,05
Длина черешка	0,65	-0,15	0,28	-0,35
Число цветоносов	0,18	-0,01	-0,11	0,87
Длина цветоноса	0,31	-0,12	0,35	-0,16
Число бобов	-0,09	-0,12	0,15	0,73
Длина боба	0,27	0,75	-0,11	0,07
Ширина боба	0,26	0,67	0,06	-0,22
Дисперсия, %	19	19	14	12

В пространстве первого и третьего факторов растения образца к-6 заняли область, для которой характерен более продолжительные периода от посева до цветения и от посева до налива бобов, толстый стебель, более крупные размеры среднего и боковых листочков (рисунок 14-А2). Кроме этого, наблюдалось объединение в отдельную группу по третьему фактору большинства растений, выращенных в 2021 году (рисунок 14-Б2). На графике они заняли область с непродолжительным периодом от посева до цветения и от посева до стадии налива бобов.

Условия этого года (небольшое количество осадков, значительная сумма активных температур) вызвали сокращение периода вегетации у растений, в том числе и у позднеспелого образца к-6.

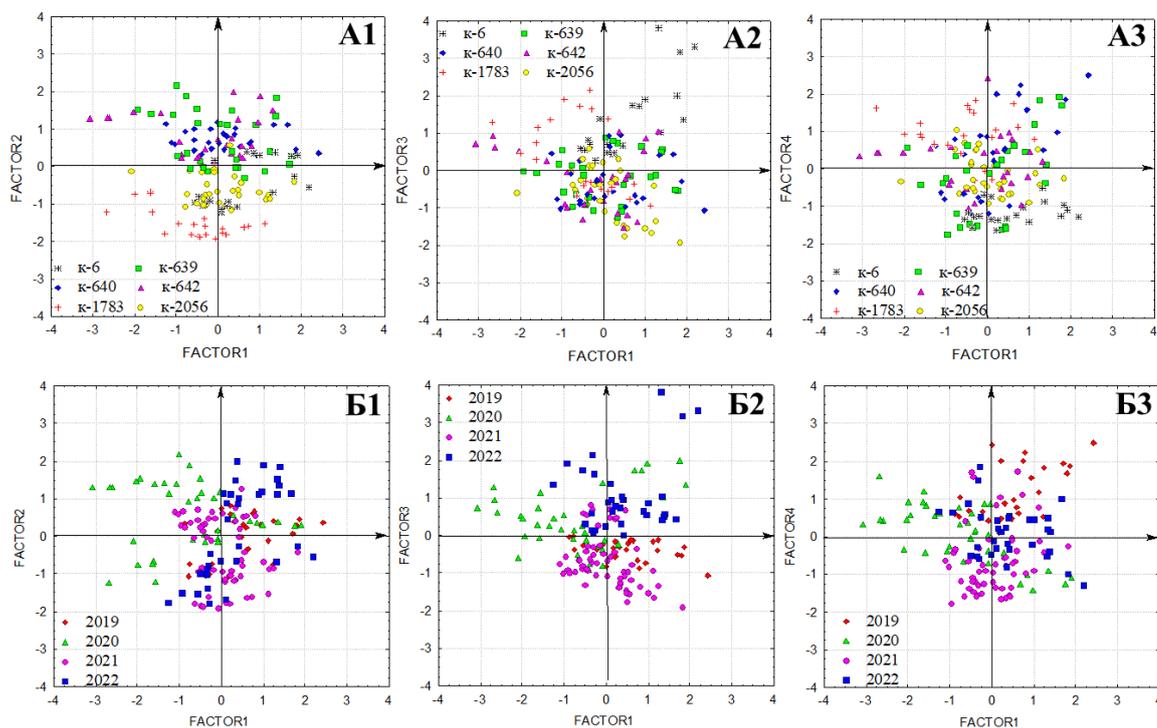


Рисунок 14 – Распределение образцов в факторном пространстве (ДВОС, 2019-2022 гг.). (А1-3) – распределение изученных генотипов, (Б1-3) – распределение образцов по годам изучения. Factor 1, Factor 2 – два первых фактора, Factor 3 – третий фактор, Factor 4 – четвертый фактор.

При анализе распределения образцов в пространстве первого и четвертого факторов можно отметить, что растения к-6 объединились в группу по фактору продуктивности (четвертый фактор) и расположились на графике в зоне низкопродуктивных растений с длинным первым междоузлем и продолжительным периодом от посева до всходов (рисунок 14-А3). В то время как большинство растений образца к-1783 заняли область высокопродуктивных растений с коротким первым междоузлем и непродолжительным периодом от посева до всходов. Растения сорта Лянчихе (к-2056) заняли центральную область на графике. Для других образцов (к-639, к-640, к-642) дифференцировки не отмечалось. Кроме этого, наблюдалась тенденция группировки большинства растений репродукции 2021 года в отдельную группу по четвертому фактору (рисунок 14-Б3). Условия этого года не способствовали повышению урожайности всех образцов.

Исследование изменчивости средних значений факторных нагрузок признаков, рассчитанных по разным годам изучения на ДВОС, с помощью однофакторного дисперсионного анализа, выявило достоверность их различий (рисунок 15).

Достоверные различия по значениям нагрузок по F1 (фактору признаков листьев) были выявлены для растений репродукции 2019 и 2022 гг. по сравнению с экземплярами 2020 и 2021 гг. возделывания (растения характеризовались наличием некрупных средних и боковых листочков). По F2 (фактору длины растения, размеров примордиальных листьев и бобов) достоверно отличались растения репродукции 2021 года. В этот год они отличались недлинным стеблем, некрупными примордиальными листьями, а также узкими и короткими бобами. Растения репродукции 2022 года достоверно обособляются от других по третьему фактору, связанному с длительностью вегетационного периода, и характеризуются продолжительными периодами от посева до цветения и от посева до налива бобов. По значениям нагрузок F4 (фактор продуктивности) достоверно отличаются растения репродукции 2020 года.

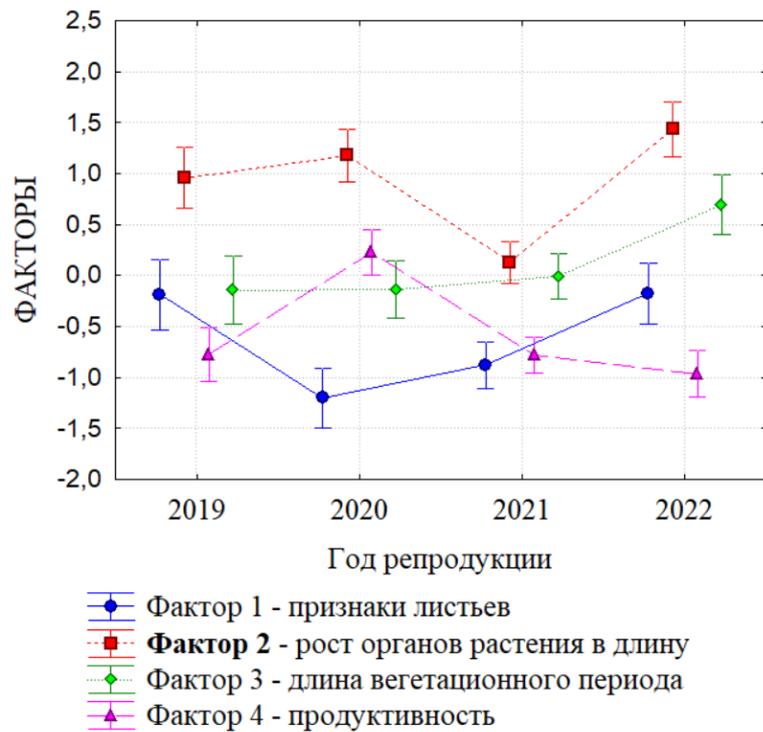


Рисунок 15 – Средние значения факторных нагрузок по годам исследования на ДВОС. Факторы – факторные нагрузки.

Несмотря на некоторое варьирование погодных показателей на ДВОС (влажные и холодные условия 2019 года, засушливая погода 2021 года), разница по фактору, связанному с длиной растения, не выражена. Однако отмеченное разделение образцов по длине стебля в большей степени связано с особенностями изученных генотипов на изменение условий роста. Для всех образцов отмечено увеличение длины стебля, при этом варьирование показателя этого признака было минимальным у растений сорта Лянчихе. Образцы (к-639, к-640 и к-642),

характеризующиеся небольшой длиной стебля в засушливых условиях АОС, превращались во вьющиеся лианы в условиях муссонного климата Приморского края.

3.1.1.4.3. Корреляции и факторная структура признаков у образцов вигны в условиях Адлерской опытной станции – филиала ВИР

Корреляционный анализ выявил особенности взаимодействия признаков на АдОС, отличные от корреляций между признаками, выявленными при выращивании вигны на других станциях (Приложение 3.4). Продолжительность периодов от посева до цветения и от посева до налива бобов коррелировали между собой ($r=0,90$), а также с длиной первого междоузлия ($r\geq 0,54$) и примордиальных листьев ($r\geq 0,41$). Длина растения согласованно изменялась с толщиной стебля ($r=0,57$), числом узлов ($r=0,85$), шириной средних и боковых листочков ($r=0,57$). Длина первого междоузлия коррелировала с продолжительностью всех межфазных периодов ($r\geq 0,54$), а также с длиной примордиального листа ($r=0,50$). Признаки листочков взаимодействовали между собой с коэффициентом корреляции $r>0,5$. Длина бобов была связана сильной корреляцией с его шириной ($r=0,75$).

Факторный анализ морфологических признаков, изученных на АдОС, выявил 4 основных фактора, определяющих 66% общей дисперсии признаков (таблица 8). В первом факторе (F1 – 19% от общей изменчивости признаков) с положительной корреляцией объединились продолжительность межфазных периодов «посев-всходы», «посев-цветение» и «посев-налив бобов», длина первого междоузлия, размеры примордиальных листьев, длина черешка, а также в отрицательной взаимосвязи к ним число бобов. Во втором факторе (F2 – 18%), который можно интерпретировать, как фактор архитектоники растения, сгруппировались признаки длина растения, толщина стебля, число узлов и ветвей первого порядка, а также в отрицательной корреляции к ним признак продолжительности периода от посева до всходов, который является трансгрессивным и взаимосвязан, как с первым, так и со вторым фактором. В третий фактор (F3 – 15%) входили длина и ширина среднего листочка (ведущий признак), ширина бокового листочка, а также в отрицательной корреляции к ним длина второго междоузлия. Этот фактор можно обозначить как фактор признаков листьев. В четвёртом факторе (F4 – 14%) сгруппировались длина и ширина бобов, длина среднего и бокового листочков, а также в отрицательной взаимосвязи к ним продолжительность периода от посева до налива бобов.

Анализируя распределение изученных образцов в пространстве первых двух факторов, можно заметить, что большинство растений к-6 образовали группу (рисунок 16-А1). На графике они заняли область, характеризующуюся крупными примордиальными листьями, небольшим числом бобов, а также продолжительными периодами от посева до всходов, от посева до цветения и от посева до налива бобов. Эти растения отличались наличием длинного и ветвистого

главного стебля с большим числом узлов. Растения сорта Лянчихе (к-2056) дифференцировались по первому фактору, отличаясь небольшими размерами примордиальных листьев, а также более высокой продуктивностью. По второму фактору (архитектонике растений) растения Лянчихе на графике заняли область, отличающуюся средними показателями длины растения. Большинство растений остальных изученных образцов сгруппировалось на графике в центральной области.

Таблица 8 – Факторные нагрузки признаков вигны в условиях АдОС (2020-2022 гг.)

Признак	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Число дней от посева до всходов	0,62	-0,59	-0,20	-0,16
Число дней от посева до цветения	0,72	0,37	-0,04	-0,48
Число дней от посева до налива бобов	0,75	0,23	0,06	-0,53
Длина растения	-0,08	0,73	0,33	0,30
Толщина стебля	0,13	0,89	0,07	-0,01
Число узлов на главном стебле	0,08	0,84	0,36	0,11
Число ветвей первого порядка	0,11	0,81	-0,05	-0,11
Длина первого междоузлия	0,75	-0,13	-0,02	-0,31
Длина второго междоузлия	0,26	0,03	-0,59	0,27
Длина примордиального листа	0,72	0,06	-0,52	0,07
Ширина примордиального листа	0,73	-0,06	-0,07	0,06
Длина среднего листочка	-0,10	0,04	0,58	0,68
Ширина среднего листочка	-0,03	0,38	0,83	0,01
Длина рахиса среднего листочка	0,32	0,38	0,35	0,29
Длина бокового листочка	-0,10	0,06	0,27	0,72
Ширина бокового листочка	-0,09	0,32	0,77	0,13
Длина черешка	0,55	0,12	0,39	-0,03
Число цветоносов	-0,32	0,33	-0,09	0,06
Длина цветоноса	-0,08	0,36	0,43	-0,08
Число бобов	-0,57	-0,09	0,50	-0,20
Длина боба	-0,15	0,06	-0,24	0,88
Ширина боба	-0,25	0,29	0,02	0,68
Дисперсия, %	19	18	15	14

При распределении образцов в пространстве первого и третьего факторов большая часть растений к-6 расположилась на графике в области, отличающейся крупными примордиальными листьями и небольшими размерами средних листочков (рисунок 16-А2). Экземпляры образца к-1783 дифференцировались по третьему фактору и расположились на графике в области, для которой характерны большие размеры средних листочков, широкие боковые листочки и короткое второе междоузлие (рисунок 16-А2). В пространстве первого и четвертого факторов дифференцировались в отдельную группу растения образца к-6, для которых характерно наличие небольшого числа коротких и нешироких бобов (рисунок 16-А3). Экземпляры к-1783 также отличались по четвертому фактору, для этих растений отмечалось значительное число коротких

и узких бобов. Большая часть растений других образцов на графике расположилась в центральной области, для к-639, к-640 и к-642 характерно средняя продуктивность, при этом бобы длинные и более широкие по сравнению с к-1783 и к-6. Сорт Лянчихе в условиях АдОС отличался средними показателями продуктивности, некрупными бобами.

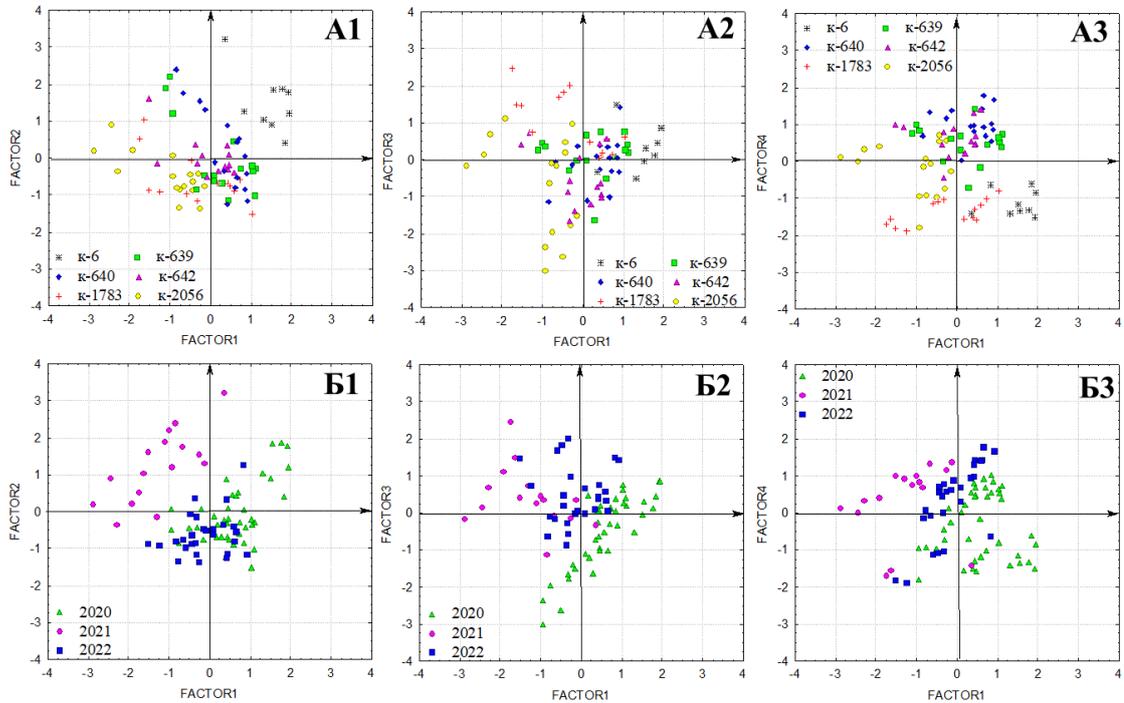


Рисунок 16 – Распределение образцов в факторном пространстве (АдОС, 2020-2022 гг.). (А1-3) – распределение изученных генотипов, (Б1-3) – распределение образцов по годам изучения. Factor 1, Factor 2 – два первых фактора, Factor 3 – третий фактор, Factor 4 – четвертый фактор.

При анализе распределения образцов в пространстве четырех основных факторов можно отметить, что растения разделились на нечеткие группы, перекрывающиеся между собой, в них расположились образцы в соответствии с годом исследования (рисунок 16-Б). В пространстве первых двух факторов можно выделить две группы. В первую вошли растения, выращенные в 2021 году. Они заняли на графике область, для которой характерны высокая продуктивность, некрупные примордиальные листья, недлинные первое междоузлие и черешки листьев, при этом длинный, ветвистый главный стебель с большим числом узлов. Растения репродукции 2020 года и 2022 года объединились во вторую группу и отличались по первому фактору, т.е. по длительности межфазных периодов и размерам примордиальных листьев. При этом большинство растений всех образцов репродукции 2022 года отличались более коротким стеблем и, в целом, более компактной архитектурой растений.

В пространстве первого и третьего факторов растения дифференцировались на три группы (рисунок 16-Б2). При этом большинство экземпляров, выращенных в 2022 году, заняло центральную область на графике, отличаясь средними размерами примордиальных листьев, средних листочков, средними показателями продуктивности. Для растений 2020 года репродукции отмечалось наличие более крупных примордиальных листьев и варьирование размеров средних листочков (фактор 3). Растения 2021 года репродукции отличались по двум факторам и заняли на графике область, характеризующуюся крупными размерами средних листочков и широкими боковыми листочками, а также небольшими примордиальными листьями. В пространстве первого и четвертого факторов отмечалось дифференцировка растений 2021 года репродукции по размерам бобов.

При анализе достоверности различий средних значений факторных нагрузок в зависимости от года изучения было отмечено, что 2020 год достоверно отличался от других лет по значениям нагрузок по первому (продолжительность вегетационного периода, размеры примордиальных листьев), второму (архитектоника растения) и третьему факторам (признаки листьев). У растений в этот год наблюдался непродолжительный вегетационный период, средние показатели продуктивности, компактная архитектура растений, крупные листья. 2021 год достоверно отличался по значениям нагрузок по первым двум факторам. Для этих растений был характерен продолжительный период вегетации, самые низкие показатели продуктивности (по сравнению с другими годами изучения), длинный стебель с большим числом узлов и ветвей. Растения репродукции 2022 года достоверно были обособлены от других по первому фактору и характеризовались самым коротким вегетационным периодом и высокой продуктивностью (рисунок 17).

Несмотря на контрастные погодные показатели в годы проведения исследований на АдОС, основные закономерности, отмеченные для генотипов при их изучении на АОС и ДВОС, сохранились. Наибольшее варьирование по длине стебля отмечено в 2021 году, когда растения всех образцов пострадали от большого количества осадков. Однако, даже в этих условиях для растений сорта Лянчихе отмечалась минимальная изменчивость по длине стебля, в то время как экземпляры к-6 с индетерминантным типом роста в этот год отличались коротким стеблем именно по причине избыточного увлажнения. Таким образом, несмотря на колебания погодных характеристик на АдОС, разделение по длине растения было связано в большей степени с генотипом растения, точнее с его индивидуальной реакцией на условия роста.

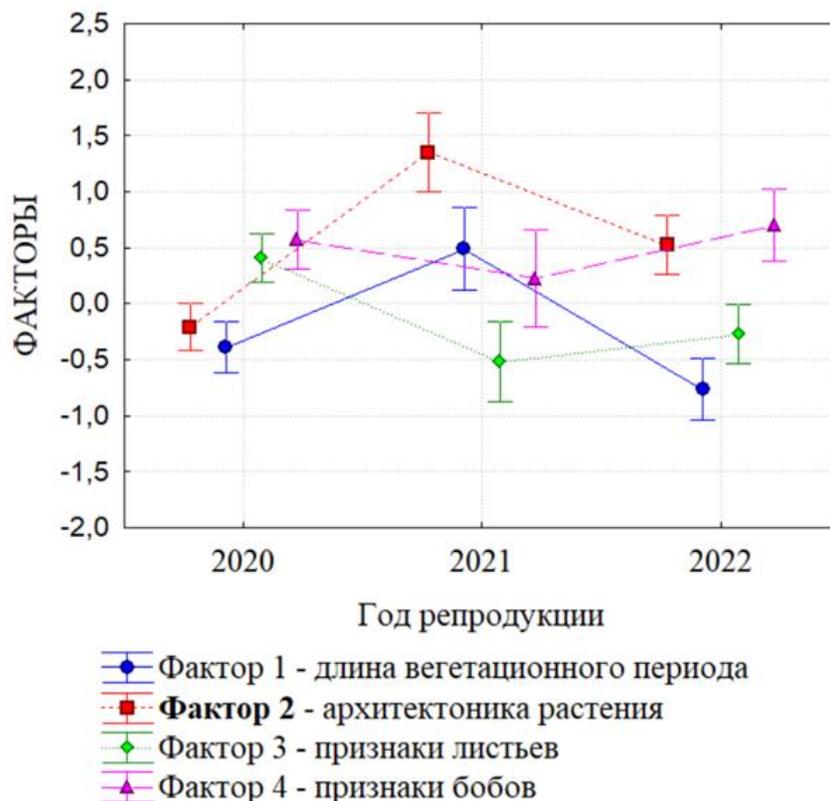


Рисунок 17 – Средние значения факторных нагрузок по годам исследования на АдОС. Факторы – факторные нагрузки.

Факторный анализ данных выявил влияние климатических условий на изменчивость структуры взаимосвязей морфологических признаков. Продуктивность растений была связана с различным комплексом признаков в разных климатических условиях. Так, на АОС продуктивность зависела от согласованной изменчивости нескольких комплексов скоррелированных признаков (факторов, главных компонент): с фактором продолжительности вегетационного периода и фактором длины первого и второго междоузлий, ширины примордиальных листьев, длины и ширины боба. В условиях Астраханской области большее число бобов формируется у образцов с длительным периодом вегетации, неширокими примордиальными листьями, с короткими первым и вторым междоузлиями.

На АдОС продуктивность была взаимосвязана также с комплексом признаков: длительностью межфазных периодов («посев-всходы», «посев-цветение», «посев-налив бобов»), размером примордиальных листьев, а также длиной первого междоузлия и черешка листьев. Кроме этого, число бобов было связано невысокой, но значимой корреляцией с размерами листочков, а также с длиной второго междоузлия. В этих условиях большее число бобов с растения было собрано у скороспелых образцов, с короткими первыми междоузлиями и небольшими примордиальными листьями.

На ДВОС показатели продуктивности были взаимосвязаны с длительностью периода «посев-всходы», а также длиной первого междоузлия.

Таким образом, важнейшими признаками при отборе образцов по продуктивности в условиях АОС являются длительность вегетационного периода, длина и ширина бобов, а также признаки примордиальных листьев. В то время как, в Адлере кроме длительности периода вегетации в качестве одного из критериев отбора на продуктивность следует учитывать размеры листьев. Признак длины первого междоузлия может служить признаком-индикатором при косвенной оценке образцов на продуктивность в условиях ДВОС.

Нами было установлено, что изменчивость структуры взаимосвязей морфологических и фенологических признаков вигны была неодинаковой в различных климатических условиях. Варьирование показателей, связанных с общей архитектоникой растений, в первую очередь с длиной растения, менялось в зависимости от места выращивания образцов. Результаты факторного и корреляционных анализов показали, что структура связей на АОС и АдОС была сходной. Длина растения согласованно варьировала с толщиной стебля, числом узлов и ветвей первого порядка. Кроме этого, на АОС этот признак коррелировал с шириной примордиального листа, а в Адлере – с шириной средних и боковых листочков. В то время как на ДВОС структура связей признаков была иной. На Дальнем Востоке длина растения согласованно изменялась с длиной второго междоузлия, размерами примордиальных листьев, размерами бобов, а также коррелировала с числом узлов на главном стебле. При этом самая высокая дисперсия фактора, в который входит длина растения, отмечалась именно для ДВОС (второй фактор – 19%), в то время как для АОС и АдОС дисперсия фактора была меньше (четвертый фактор – 15% и второй фактор – 18%, соответственно).

3.1.2. Влияние влажности воздуха на изменчивость морфологических признаков

***V. unguiculata* в искусственных условиях**

Нами было проведено исследование варьирования морфологических признаков вигны в искусственных условиях контрастных по влажности воздуха. В первом опыте растения выращивали при влажности равной 60%, во втором при – 90%. Такие показатели влажности воздуха были выбраны не случайно, они наиболее приближены к параметрам влажности воздуха в условиях естественного выращивания вигны в Прикаспийской низменности и Приморского края. В ходе изучения была выявлена значительная изменчивость морфологических признаков растений (Крылова и др., 2022). Длина стебля варьировала в пределах от 80 до 510 мм, а длина первого и второго междоузлия – от 5 до 95 мм и от 52 до 140 мм соответственно. Длина примордиального листа изменялась в диапазоне от 40 до 80 мм, ширина – от 22 до 42 мм.

Листочки тройчатых листьев имели копьевидную форму, при этом длина среднего листочка колебалась в пределах от 40 до 94 мм., а ширина – от 8 до 44 мм. Длина бобов варьировала от 92 до 231 мм, а толщина – от 3 до 11 мм (рисунок 18).

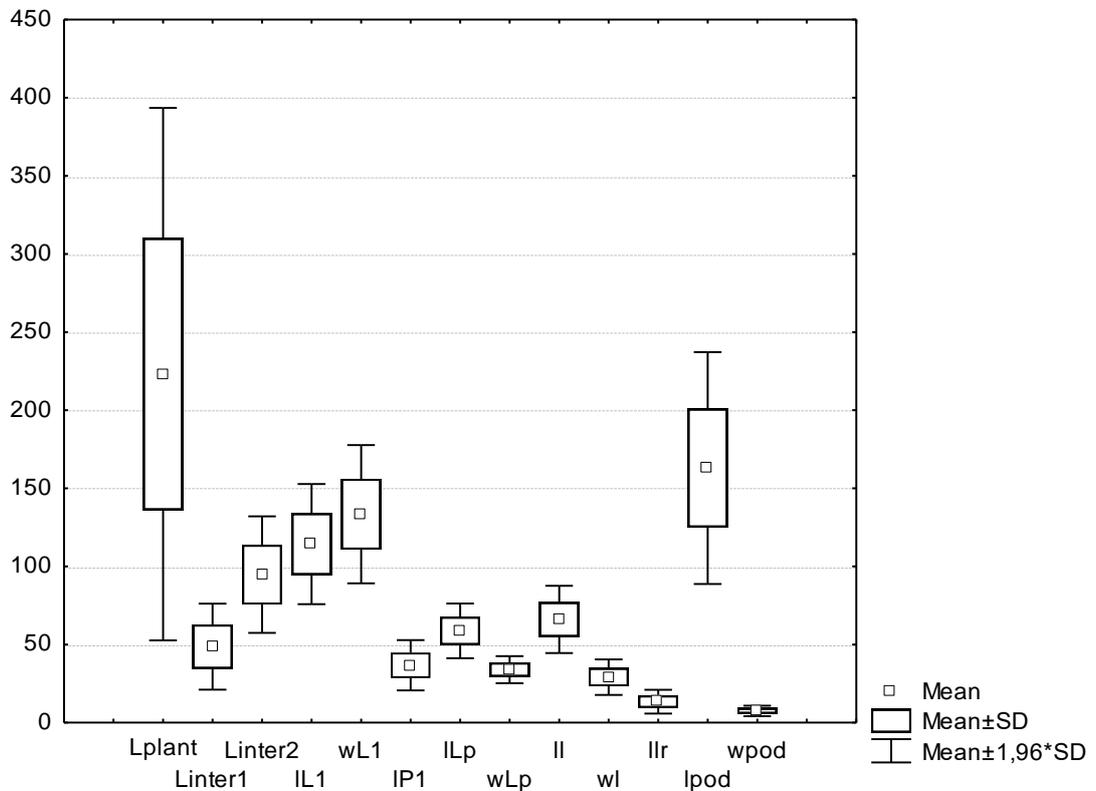


Рисунок 18 – Изменчивость морфологических признаков образцов вигны в искусственных условиях. Mean – средние значения, Mean±SD – среднее + стандартное отклонение и Mean±1,96*SD – среднее + интервал 1,96* стандартного отклонения. По оси абсцисс – название признаков: Lplant — длина растения, Linter1 — длина первого междоузлия, Linter2 — длина второго междоузлия, IL1 — длина первого листа, wL1 — ширина первого листа, IP1 — длина черешка первого листа, ILp — длина примордиального листа, wLp — ширина примордиального листа, ll — длина среднего листочка, wl — ширина среднего листочка, llr — длина рахиса среднего листочка, lpod — длина боба, wpod — ширина боба. По оси ординат – варьирование признаков.

При анализе изменчивости изученных морфологических признаков было отмечено, что влажность воздуха оказывала значительное влияние (рисунок 19). Однако, реакция разных образцов на изменение условий была различной. Для выяснения достоверности влияния на изучаемые признаки генотипа, а также условий (влажности воздуха) был проведен двухфакторный дисперсионный анализ. Далее в скобках указаны значения доли влияния (д.в.) факторов на признаки. Изменчивость длины первого и второго междоузлий (д.в. – 17% и 34% соответственно), длины (д.в. – 14%) и ширины (д.в. – 18%) среднего листочка и длины его рахиса

(д.в. – 19%), длины боба (38%) определял генотип/образец. Варьирование длины растения (д.в. – 39% и 16%), степень развития выющегося побега (д.в. – 9% и 25%), длины первого листа (д.в. – 15% и 8%) и его черешка (д.в. – 32% и 11%) было обусловлено комплексным влиянием генотипа и влажности воздуха соответственно. Во влажных условиях растения чаще формировали выющийся побег. Изменчивость ширины первого листа (д.в. – 11%) и длины примордиального листа (д.в. – 5%) определялась условиями. На варьирование ширины примордиального листа и боба достоверно не влиял ни один из изученных факторов (таблица 9). Достоверное совместное влияние эти факторы оказывали только на варьирование длины растения и длины примордиального листа.

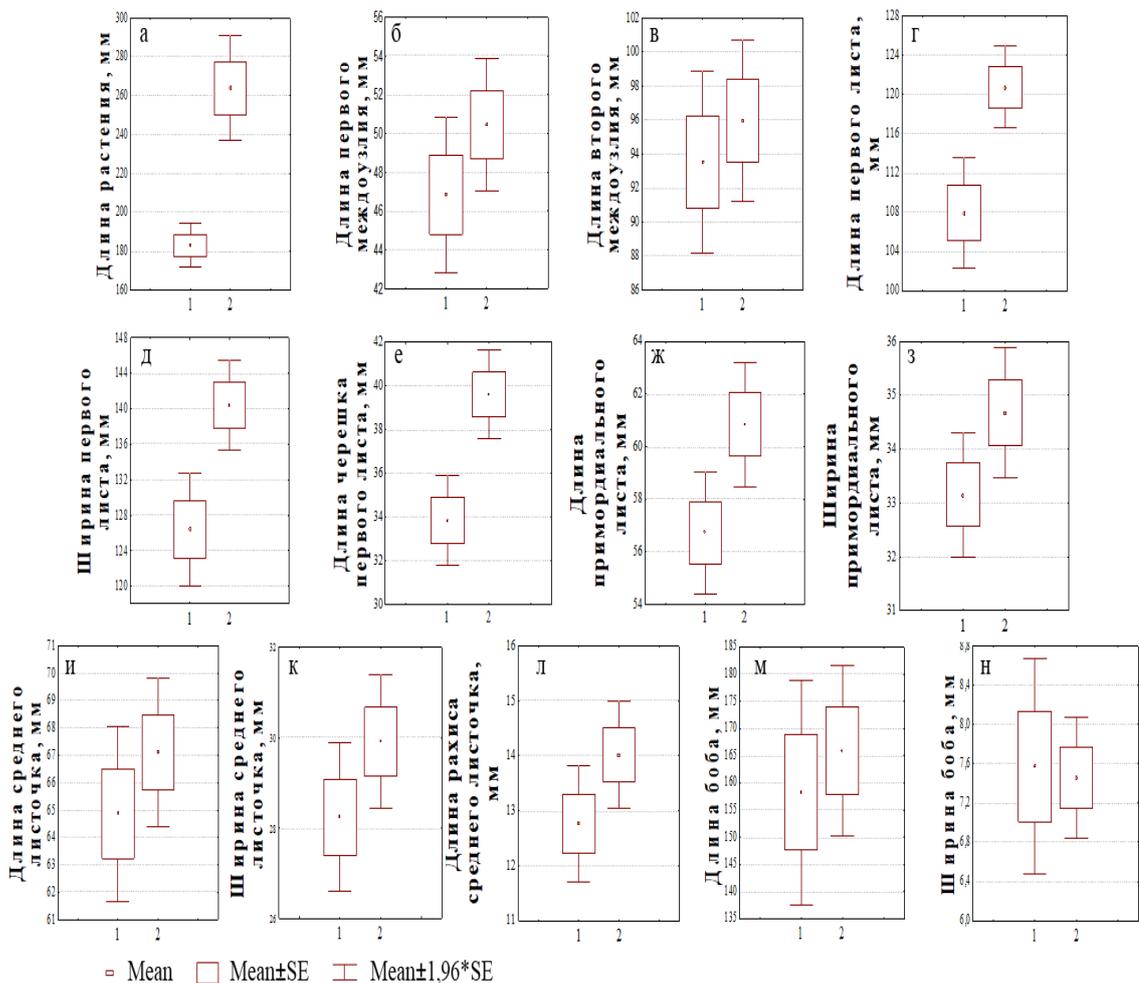


Рисунок 19 – Изменчивость морфологических признаков образцов в искусственных условиях при разной влажности воздуха. Цифрами обозначены две группы образцов, выращенных при разных показателях влажности воздуха (1 – при пониженной, 2 – при повышенной влажности). а – длина растения, б – длина первого междоузлия, в – длина второго междоузлия, г – длина первого листа, д – ширина первого листа, е – длина черешка первого листа, ж – длина примордиального листа, з – ширина примордиального листа, и – длина среднего листочка, к – ширина среднего листочка, л – длина рахиса среднего листочка, м – длина боба, н – ширина боба. Mean — средние значения, Mean ± SE — среднее +

стандартная ошибка среднего, Mean \pm 1,96SE — среднее + интервал 1,96 ошибки среднего.

Таблица 9 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по выявлению ассоциаций между генотипом, показателем влажности воздуха и изменчивостью морфологических признаков (искусственные условия)

Параметр	Df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	
Признак		Длина растения					Степень развития вьющего побега			
Генотип	3	294960,7	98320,2	37,04	0,00	2,02	0,67	4,35	0,01	
Условия	1	117476,5	117476,5	44,26	0,00	5,68	5,68	36,67	0,00	
Совместное влияние	3	90987,4	30329,1	11,43	0,00	0,39	0,13	0,83	0,48	
Остаточная изменчивость	94	249523,5	2654,5			14,57	0,16			
Общая изменчивость	101	752948,1				22,67				
η^2 генотипа, %		39,2				8,9				
η^2 условий, %		15,6				25,1				
Признак		Длина первого междоузлия					Длина второго междоузлия			
Генотип	3	3372,0	1124,0	6,69	0,00	11758,2	3919,4	17,41	0,00	
Условия	1	123,8	123,8	0,74	0,39	12,4	12,4	0,06	0,82	
Совместное влияние	3	620,5	206,8	1,23	0,30	1495,3	498,4	2,21	0,09	
Остаточная изменчивость	94	15790,1	168,0			21161,4	225,1			
Общая изменчивость	101	19906,4				34427,3				
η^2 генотипа, %		16,9				34,2				
η^2 условий, %										
Признак		Длина первого листа					Ширина первого листа			
Генотип	3	4064,0	1354,7	6,15	0,00	2200,0	733,3	1,61	0,19	
Условия	1	2287,0	2287,0	10,38	0,00	5335,0	5335,0	11,73	0,00	
Совместное влияние	3	110,6	36,9	0,17	0,92	754,4	251,5	0,55	0,65	
Остаточная изменчивость	94	20706,3	220,3			42741,2	454,7			
Общая изменчивость	101	27167,8				51030,7				
η^2 генотипа, %		15,0								
η^2 условий, %		8,4				10,5				
Признак		Длина черешка первого листа					Длина примордиального листа			
Генотип	3	2214,7	738,2	17,96	0,00	126,6	42,2	0,60	0,61	
Условия	1	773,8	773,8	18,83	0,00	430,3	430,3	6,15	0,01	
Совместное влияние	3	126,8	42,3	1,03	0,38	991,5	330,5	4,73	0,00	
Остаточная изменчивость	94	3863,6	41,1			6573,9	69,9			
Общая изменчивость	101	6978,9				8122,3				
η^2 генотипа, %		31,7								
η^2 условий, %		11,1				5,3				
Признак		Ширина примордиального листа					Длина среднего листочка			
Генотип	3	88,4	29,5	1,56	0,20	1733,9	578,0	5,47	0,00	
Условия	1	46,7	46,7	2,48	0,12	239,0	239,0	2,26	0,14	
Совместное влияние	3	73,8	24,6	1,30	0,28	166,8	55,6	0,53	0,67	
Остаточная изменчивость	94	1770,9	18,8			9932,9	105,7			
Общая изменчивость	101	1979,8				12072,7				
η^2 генотипа, %						14,4				
η^2 условий, %										
Признак		Ширина среднего листочка					Длина рахиса среднего листочка			
Генотип	3	622,5	207,5	7,46	0,00	277,4	92,5	7,43	0,00	
Условия	1	105,9	105,9	3,80	0,05	20,7	20,7	1,66	0,20	
Совместное влияние	3	33,7	11,2	0,40	0,75	6,8	2,3	0,18	0,91	
Остаточная изменчивость	94	2616,2	27,8			1170,3	12,5			
Общая изменчивость	101	3378,3				1475,1				
η^2 генотипа, %		18,4				18,8				
η^2 условий, %										
Признак		Длина боба					Ширина боба			
Генотип	3	19052,1	6350,7	6,41	0,00	9,36	3,12	1,02	0,40	
Условия	1	1052,1	1052,1	1,06	0,31	0,19	0,19	0,06	0,80	
Совместное влияние	3	2307,4	769,1	0,78	0,52	7,74	2,58	0,84	0,48	
Остаточная изменчивость	28	27760,2	991,4			85,70	3,06			
Общая изменчивость	35	50171,9				103,00				
η^2 генотипа, %		38,0								
η^2 условий, %										

SS – сумма квадратов, MS – средние квадраты (отклонений), F – значение критерия Фишера, p – уровень значимости, df – число степеней свободы, η^2 – доля влияния, %. В таблице приведены показатели доли

влияния только для признаков, на которые достоверно оказывали действие факторы (генотип и условия).

Корреляционный анализ по всем полученным данным выявил взаимосвязь между длиной растения и способностью к формированию выющейся верхушки ($r=0,50$), длиной первого ($r=0,50$) и второго междоузлий ($r=0,67$). Длина первого листа была связана сильной корреляцией с длиной черешка ($r=0,75$), длиной среднего листочка ($r=0,79$), более слабой – с шириной листа ($r=0,56$) и длиной рахиса среднего листочка ($r=0,60$). Показатели длины и ширины среднего листочка ($r=0,52$), а также длина и ширина бобов ($r=0,5$) коррелировали между собой. Кроме этого, длина боба была взаимосвязана с длиной второго междоузлия ($r=0,60$) (Приложение 3.5).

В условиях пониженной влажности воздуха также была выявлена взаимосвязь между длиной растения и длиной первого и второго междоузлий ($r=0,55$ и $r=0,57$ соответственно). Параметры листьев коррелировали между собой с коэффициентом $r>0,5$. Длина и ширина бобов взаимодействовали между собой ($r=0,56$) (Приложение 3.6).

При повышенных показателях влажности воздуха длина растения коррелировала со способностью к формированию выющейся верхушки ($r=0,52$), длиной первого ($r=0,51$) и второго междоузлий ($r=0,72$). Длина первого листа была связана сильной корреляцией с длиной черешка ($r=0,81$) и рахиса среднего листочка ($r=0,76$), кроме этого, эти показатели были взаимосвязаны между собой ($r=0,59$) (Приложение 3.7).

Закономерности изменчивости изученных признаков анализировали при помощи факторного анализа (по методу главных компонент). Было выявлено 3 значимых фактора, определяющих 48% общей дисперсии признаков (таблица 10). Факторный анализ позволил нам выделить морфологические признаки, играющие наибольшую роль в вариабельности растений в разных условиях среды, и дифференцировать изученные образцы по реакции на изменения влагообеспеченности. В первом факторе (F1 – 20% от общей изменчивости признаков) ведущими признаками являлись длина и ширина первого листа, а также длина и ширина среднего листочка. Во втором факторе (F2 – 17%) с положительной корреляцией сгруппировались длина растения, длина первого и второго междоузлия, длина черешка первого листа, а также длина рахиса среднего листочка. Этот фактор можно интерпретировать как фактор способности роста растений в длину. Третий фактор (F3 – 11%) можно обозначить как фактор варьирования признаков боба, в нем объединились с положительной взаимосвязью показатели его длины и ширины.

Факторный анализ по методу главных компонент выявил закономерности изменчивости морфологических признаков у образцов в контрастных условиях роста и позволил дифференцировать образцы по их реакции на различную влажность воздуха (рисунок 20, 21). В пространстве первых двух факторов растения большинства изученных образцов (к-639, к-642, к-640), распределились не четко, только растения сорта Лянчихе (к-2056) достаточно сильно

отличались от других образцов по второму фактору (по длине растения, длине первого и второго междоузлий) (рисунок 20, 21). На графике они заняли область, характеризующуюся небольшой длиной стебля растения и междоузлий. У образцов с индетерминантным типом роста (к-639, к-642, к-640), такой дифференцировки не наблюдалось. Причем реакция разных образцов на пониженную и повышенную влажность была не одинаковой. Только у 2-х образцов (к-642, к-2056) наблюдалась зависимость параметров морфологических признаков от изученных факторов.

Таблица 10 – Факторные нагрузки признаков у образцов вигны, выращенных в искусственных условиях

Признак	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Длина растения	-0,003	0,685	0,026
Степень развития вьющего побега	-0,131	0,270	-0,021
Длина первого междоузлия	0,002	0,558	0,092
Длина второго междоузлия	-0,151	0,727	0,256
Длина первого листа	0,692	0,423	0,118
Ширина первого листа	0,693	0,123	-0,117
Длина черешка первого листа	0,182	0,558	-0,031
Длина примордиального листа	0,283	-0,065	0,020
Ширина примордиального листа	0,417	-0,053	0,052
Длина среднего листочка	0,878	0,003	0,009
Ширина среднего листочка	0,801	-0,108	0,046
Длина рахиса среднего листочка	0,291	0,620	-0,108
Длина боба	-0,085	0,325	0,772
Толщина боба	0,082	-0,070	0,905
Дисперсия, %	20	17	11

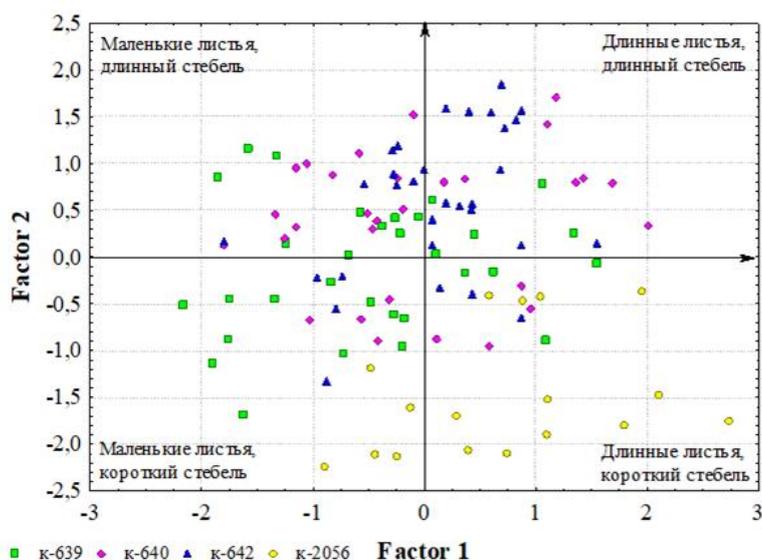


Рисунок 20 – Распределение образцов вигны, выращенных в искусственных условиях в пространстве первых двух факторов. Factor 1, Factor 2 – два первых фактора

Для к-639 и к-640 такая тенденция в варьировании характеристик не была выявлена. Растения к-639 и к-640 с индетерминантным типом роста стебля оказались рассеянными по всему пространству графика. На изменчивость морфологических признаков этих образцов влажность не оказывала значительного влияния, на графике растения невозможно разделить на группы в зависимости от насыщенности воздуха влагой (рисунок 21). Растения к-642 имеющие также индетерминантный тип роста на графике разделились на две группы, соответствующие условиям выращивания. В первую группу вошли растения, формирующиеся при 60% влажности. На графике они заняли область в центре, характеризующуюся средними размерами листьев, а также средней длиной стебля. Растения, выращенные при 90%, объединились во вторую группу и отличались от первой по второму фактору (Factor 2), т.е. по признаку длины стебля, длине первого и второго междоузлия, длине черешка первого листа и длине рахиса среднего листочка. Максимальная длина стебля (51 см) среди всех изученных растений была отмечена именно для этого образца.

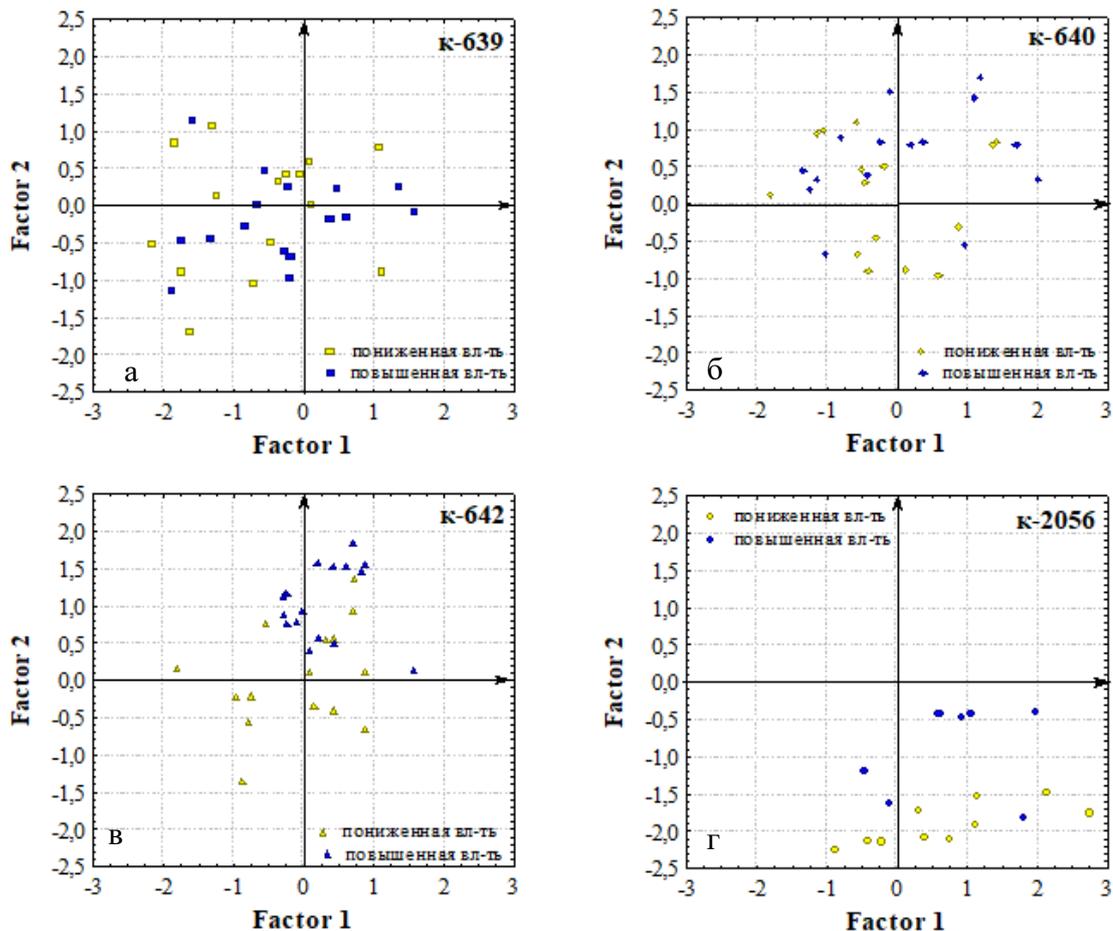


Рисунок 21 – Распределение к-639 (а), к-640 (б), к-642 (в), к-2056 (г) в пространстве первых двух факторов. Factor 1, Factor 2 – два первых фактора

Довольно компактную группу образовали растения Лянчихе (к-2056). На графике они заняли область, для которой характерны длинные листья и листочки, но в то же время короткий стебель и междоузлия (на графике справа внизу зона низкорослых растений). По этим признакам они резко отличались от других изученных образцов. Однако на графике можно заметить, что растения Лянчихе также дифференцируются на 2 группы. Экземпляры, выращенные при повышенной влажности воздуха, отличаются более длинным стеблем по сравнению с растениями, сформировавшимися в более сухих условиях (рисунок 21). Следует отметить, что варьирование показателя этого признака не столь значительно по сравнению с к-642. Таким образом, только у сорта Лянчихе (к-2056) отмечена стабильная низкорослость, которая сохраняется вне зависимости от влажности воздуха (Крылова и др., 2022).

Таким образом, по результатам изучения в 2019-2022 гг. образцов вигны в условиях Астраханской области и Приморского края, трехлетнего проведения эксперимента в Адлере (Краснодарский край), а также по результатам исследования изменчивости комплекса признаков в искусственных условиях контрастных по влажности воздуха, можно отметить, что реакция образцов / генотипов на изменение условий выращивания была различной. В связи с этим выявление молекулярно-генетических механизмов, обеспечивающих стабильность типа роста стебля вне зависимости от условий выращивания, позволит разработать подходы к направленной селекции вигны для расширения ареала ее возделывания за пределами районов с сухим и жарким климатом.

3.2. Идентификация и структурная организации *TFL1*-подобных генов вигны

3.2.1. Поиск, филогенетический анализ *TFL1*-подобных генов у представителей трибы Phaseoleae. Структурная организация идентифицированных генов

В геномах *V. unguiculata*, а также основных представителей трибы Phaseoleae был проведен поиск гомологов гена *TFL1* арабидопсиса. Всего в геномах *C. cajan*, *P. vulgaris*, *V. radiata* и *V. unguiculata* было идентифицировано по 4 последовательности *TFL1*-подобных генов, в геноме *V. angularis* – 3, а в геноме *G. max* – 8 последовательностей (таблица 11) (Krylova et al., 2021).

Таблица 11 – Список идентифицированных гомологичных последовательностей *TFL1*-подобных генов в геномах основных представителей трибы Phaseoleae

Ген арабидопсиса	Вид	Гомологичный ген	Последовательность	Хромосома
<i>TFL1</i> (AT5G03840)	<i>Cajanus cajan</i>	<i>CcTFL1.1</i>	C.cajan10074	3
	<i>Glycine max</i>	<i>GmDt1 / GmTFL1b / GmTFL1.1.1</i>	AB 511820 * / Glyma19g194300	19
		<i>GmTFL1.1.2</i>	Glyma03g194700	3
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>PvTFL1y / PvTFL1.1</i>	JN418231* / Phvul.001G189200	1
	<i>V. angularis</i>	<i>VaTFL1.1</i>	Vigan04g345000	4
	<i>V. radiata</i>	<i>VrDet1 / VrTFL1.1</i>	Vigrad03g04510	3
	<i>V. unguiculata</i>	<i>VuTFL1 / VuTFL1.1</i>	KJ569523* / Vigun01g173000	1
	<i>C. cajan</i>	<i>CcTFL1.2</i>	C.cajan36529	Scaffold137665:134,613..135,92
	<i>G. max</i>	<i>GmTFL1.2.1</i>	Glyma10g071400	10
		<i>GmTFL1.2.2</i>	Glyma11g209500	11
	<i>P. vulgaris</i>	<i>PvTFL1.2</i>	Phvul007g229300	7
<i>V. radiata</i>	<i>VrTFL1.2</i>	Vigrad08g05490	8	
<i>V. unguiculata</i>	<i>VuTFL1.2</i>	Vigun07g059700	7	
<i>ATC</i> (AT2G27550)	<i>C. cajan</i>	<i>CcATC</i>	C.cajan31760	Scaffold132593:212,899..214,119
	<i>G. max</i>	<i>GmATC1.1</i>	Glyma12g184000	12
		<i>GmATC1.2</i>	Glyma13g317100	13
	<i>P. vulgaris</i>	<i>PvATC</i>	Phvul005g124600	5
	<i>V. angularis</i>	<i>VaATC</i>	Vigan07g072900	7
	<i>V. radiata</i>	<i>VrATC</i>	Vigrad04g03610	4
<i>V. unguiculata</i>	<i>VuATC</i>	Vigun05g236900	5	
<i>BFT</i> (AT5G62040)	<i>C. cajan</i>	<i>CcBFT</i>	C.cajan16048	8
	<i>G. max</i>	<i>GmBFT1.1</i>	Glyma09g143500	9
		<i>GmBFT1.2</i>	Glyma16g196300	16
	<i>P. vulgaris</i>	<i>PvBFT</i>	Phvul04g119700	4
	<i>V. angularis</i>	<i>VaBFT</i>	Vigan11g190300	11
	<i>V. radiata</i>	<i>VrBFT</i>	Vigrad01g14660	1
<i>V. unguiculata</i>	<i>VuBFT</i>	Vigun04g159500	4	

На рисунке 22 представлены результаты анализа филогенетического сходства *TFL1*-подобных генов. Все идентифицированные последовательности разделились на три кластера, выделенные на рисунке желтым, розовым и зеленым цветами. В состав первого кластера

объединились последовательности, высокоомологичные гену *TFL1* (GenBank: AT5G03840) арабидопсиса (рисунок 22, желтый цвет). Оказалось, что у всех изученных видов в геноме находятся две копии *TFL1*, которые мы обозначили как *TFL1.1* и *TFL1.2*. Исключением являются *V. angularis* и *G. max*, в геноме которых один и четыре гена *TFL1*, соответственно (таблица 11). При этом последовательность *VaTFL1.1* у *V. angularis*, согласно базе Vigna Genome Server, находится в хромосоме 4. Однако, в соответствии с данными базы EnsemblPlants, этот ген расположен в хромосоме 3, в базе данных LIS – в хромосоме 6. В нашем исследовании мы приводим данные по поиску гомологичных последовательностей согласно геномной базе данных этого вида Vigna Genome Server (таблица 11). Остальные два кластера включают гены, гомологичные генам *ATC* (GenBank: AT2G27550) и *BFT* (GenBank: AT5G62040) арабидопсиса (рисунок 22, розовый и зеленый кластеры, соответственно). У всех изученных видов, кроме *G. max*, обнаружено по одной последовательности генов *ATC* и *BFT*; в геноме *G. max* выявлено по две копии данных генов (таблица 11).

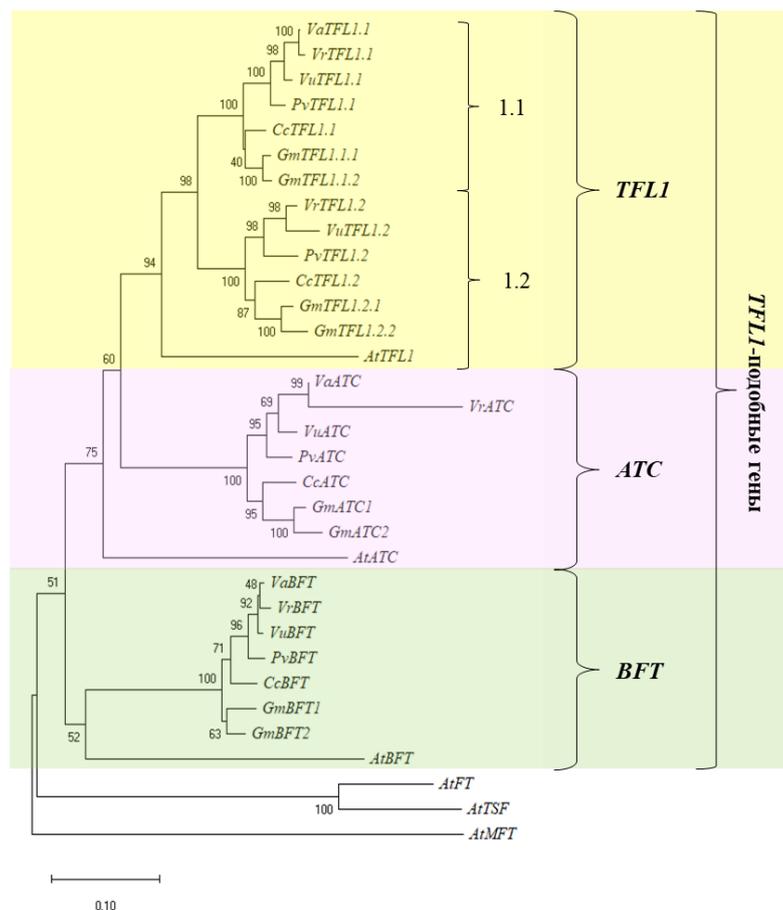


Рисунок 22 – Анализ филогенетического сходства *TFL1*-подобных генов (CDS) Реконструкция филогенетического дерева была сделана в MEGA X с использованием метода Neighbor-Joining с бутстреп-поддержкой 1000. Гены высокоомологичные гену *TFL1* – выделены желтым прямоугольником, гену *ATC* – розовым, гену *BFT* – зеленым

Экзон-интронная структура большинства обнаруженных *TFL1*-подобных генов одинакова у всех изученных представителей трибы, за исключением *G. max*. Большинство идентифицированных генов *G. max*, *C. cajan*, *P. vulgaris*, а также *V. radiata*, *V. angularis* и *V. unguiculata* состоят из 4 экзонов и 3 интронов (рисунок 23). Исключением является ген *VrATC*, состоящий из 2 экзонов и одного интрона. Кроме этого, ген *VaATC*, согласно геномной *Vigna* Genome Server, состоит из 4 экзонов и 3 интронов. Второй и третий экзоны имеют высоко консервативные последовательности, у всех идентифицированных генов их длина составила 62 и 41 пн, соответственно (рисунок 23). Наиболее вариабельным по длине оказался первый экзон. В отличие от экзонов, длины интронов сильно варьировали у всех идентифицированных генов, при этом длинные интроны отмечены у *C. cajan*.

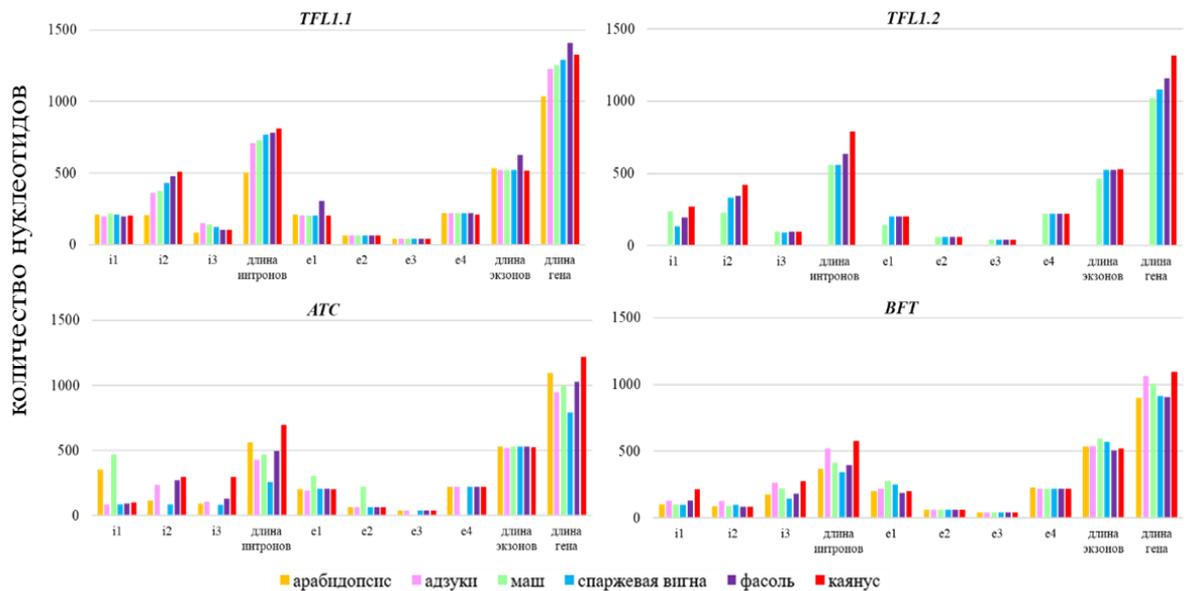


Рисунок 23 – Полиморфизм длин экзонов и интронов у идентифицированных *TFL1*-подобных генов. i1, i2, i3 – длина первого, второго и третьего интронов, соответственно; e1, e2, e3, e4 – длина первого, второго, третьего и четвертого экзонов, соответственно.

Анализ идентифицированных генов *G. max* показал, что их экзон-интронная структура неодинакова. Среди *TFL1*-подобных генов, согласно сборке генома *Glyma.Wm82.a2.v1*, *Glyma03g194700* (*GmTFL1.1.2*) состоит из пяти экзонов и четырех интронов. В сборке *Glyma.Wm82.a1.v1.1* ему соответствует последовательность *Glyma03g35250*, состоящая из четырех экзонов и трех интронов. Кроме этого, подобная структура отмечена для идентифицированных генов *GmATC* – для этих генов также характерно наличие пяти экзонов и четырех интронов.

3.2.2. Анализ промоторных областей *TFL1*-подобных генов *V. unguiculata*

Анализ промоторов (~1000 пн от старт-кодона) всех идентифицированных *TFL1*-подобных генов (*VuTFL1.1*, *VuTFL1.2*, *VuATC*, *VuBFT*) показал, что все последовательности имеют консервативные мотивы, такие как СААТ-бокс и ТАТА-бокс, а также множество мотивов связывания транскрипционных факторов, сайтов активации транскрипции, индуцированных светом и гормонами (рисунок 24, Приложение 6).

Среди мотивов связывания факторов транскрипции (ТФ) больше всего идентифицировано сайтов связывания с белками, содержащими домен bHLH (basic helix-loop-helix), ТФ семейства bZIP и AP2-подобными ТФ, одним из представителей которого является белок ERF, регулирующий ответ растения на этилен. Во всех промоторных областях идентифицированы сайты связывания с ТФ семейства RAV1, которые участвуют в регуляции различных процессов роста и развития. Кроме этого, во всех промоторах обнаружены множественные сайты связывания с белками ARR, представляющими регуляторы экспрессии генов первичного ответа на цитокинины. Также во всех промоторных последовательностях найдены области, соответствующие W-боксу, необходимому при ответе на салициловую кислоту.

Среди сайтов активации транскрипции, индуцированных гормонами обнаружены сайты, связывания с цитокинин-связывающим белком, сайты, характерные для гиббереллин-регулируемых генов, а также сайты, характерные для генов, регулируемых абсцизовой кислотой. При этом, в отличие от промотора гена *TFL1* арабидопсиса, у анализируемых промоторных областей *TFL1*-подобных генов *V. unguiculata* не найдено сайтов связывания с транскрипционными факторами ARF, выполняющими функцию активаторов или репрессоров транскрипции ауксин-регулируемых генов.

3.2.3. Аннотация функциональных доменов и предсказание трехмерных структур *TFL1*-подобных белков

Все идентифицированные белки *V. unguiculata* относятся к семейству фосфатидилэтанолламин-связывающих белков (Phosphatidylethanolamine-binding proteins, PEBP). В составе всех белков можно выделить несколько доменов: PEBP (IPR008914) – домен характерный для белков семейства PEPB, домен PEBP_euk CDD (IPR035810), присутствующий в белках PEPB эукариот, а также консервативный домен (IPR001858) (Приложение 7). На схемах белков обозначены аминокислоты, замена которых может критически повлиять на функцию белка. Известно, что аминокислоты His86, Asp70, Glu110 и Tyr120 играют критическую роль при связывании лиганда белками PEBP млекопитающих, сходная структура была показана и для белков растений TFL1 и FT. Выступая в роли как активаторов, так и репрессоров цветения, FT- и TFL1-подобные белки отличаются друг от друга наличием определенных аминокислотных

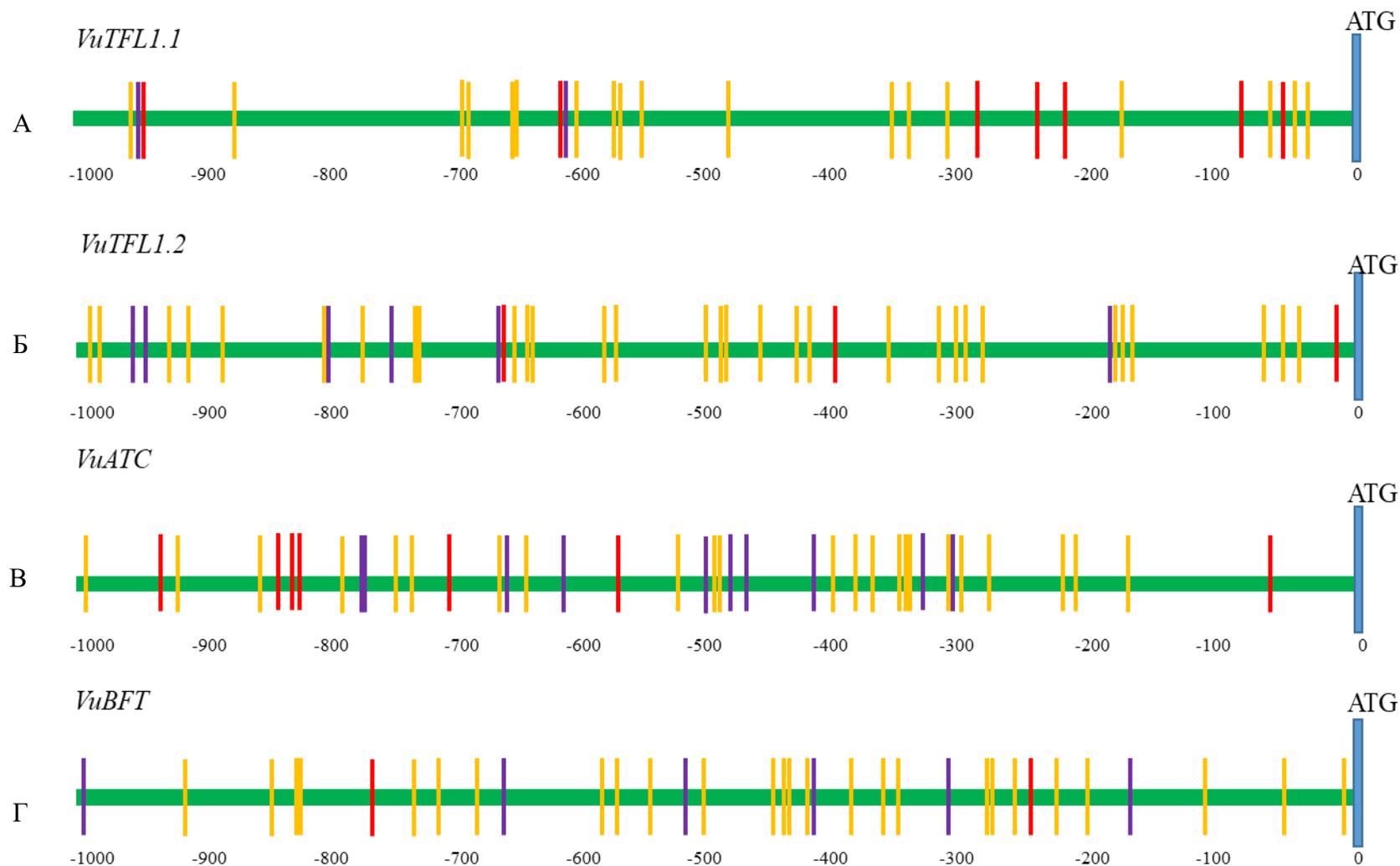


Рисунок 24 – Локализация промоторных мотивов в области 1000 нуклеотидов с 5'-конца (красным цветом обозначены мотивы связывания с транскрипционными факторами, красным – сайты активации транскрипции, индуцированные светом, фиолетовым – сайты активации транскрипции, индуцированные фитогормонами). (А) – *VuTFL1.1*, (Б) – *VuTFL1.2*, (В) – *VuATC*, (Г) – *VuBFT*.

остатков в консервативных позициях, а изменения аминокислотного состава могут объяснять функциональную диверсификацию гомологов FT из активаторов цветения в репрессоры.

Проведенный нами анализ аминокислотных последовательностей TFL1 у *V. unguiculata* и множественное выравнивание показал наличие всех ключевых аминокислот – Asp71, His85, His87, Glu109, Phe120, Asp140 (рисунок 25А, Приложение 7.1, 7.2). Для идентифицированных белков характерна делеция аспарагина в позиции, соответствующей Asn139 белка AtTFL1. Кроме этого вместо фенилаланина в позиции, соответствующей Phe137 белка AtTFL1, во идентифицированных белках *V. unguiculata* выявлен треонин, что не скажется на функциональности белка (согласно результатам программы PHYRE). В позиции Ser142 AtTFL1 у всех белков сохраняется серин. В Tyr134 и Trp138 в соответствии с FT аминокислоты отличаются, что позволяет предположить функцию белков VuTFL1.1 и VuTFL1.2 как репрессоров цветения.

Поскольку в настоящее время АТС рассматривается как наиболее вероятный ортолог гена *CEN* львиного зева *Antirrhinum majus* L., то мы рассматриваем АТС в сравнении с *CEN* (Приложение 7.3). В составе VuАТС ключевые аминокислоты His87-Asp143, определяющие специфичность функции белка, а также другие важные аминокислоты (Asp73, His89, Glu111, Phe122), сохранены. У белка VuАТС в позициях, соответствующих Tyr134 и Trp138 у FT, расположены аминокислоты, также отличные от тирозина и триптофана (рисунок 25Б).

Анализ аминокислотных последовательностей идентифицированного белка VuBFT показал, что пара консервативных аминокислот His88-Asp144 (в соответствии с AtTFL1), определяющая специфичность функции белка как репрессора цветения, сохранена (Приложение 7.4). Кроме этого, в позициях, гомологичных Tyr134 и Trp138 белка FT, расположены отличные от тирозина и триптофана аминокислоты (рисунок 25В). Таким образом, данный белок, как TFL1 и АТС, может являться репрессором цветения.

Для предсказания трехмерных моделей белков TFL1 был использован шаблон 1wko.1.A базы PDB, соответствующий со 100% идентичностью белку TFL1 арабидопсиса. Процент идентичности с шаблоном 1wko.1.A для 3D структур белков VuTFL1.1 и VuTFL1.2 составил 74% и 71% соответственно (рисунок 26А). С использованием базы PDBeFold проводили множественное структурное выравнивание 3D структур идентифицированных белков при совмещении координат атомов и расчет наименьшего значения среднеквадратичного отклонения (RMSD). При проведении структурного выравнивания третичных структур AtTFL1 и VuTFL1.1, а также AtTFL1 и VuTFL1.2 значение RMSD составило 0,19 Å. Идентичность аминокислотных последовательностей VuTFL1.1 и VuTFL1.2 составила 95%, минимальное значение RMSD

(0.034 Å) получено при выравнивании белков VuTFL1.1 и VuTFL1.2, что указывает на их высокий уровень гомологии их 3D структур.

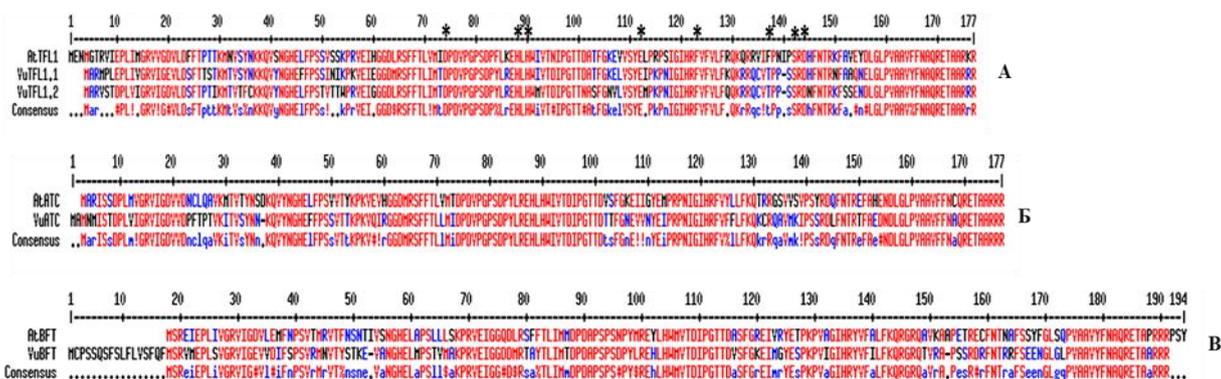


Рисунок 25 – Множественное выравнивание TFL1-подобных белков *V. unguiculata*, полученное с помощью алгоритма ClustalW в программе Multalign. Цвет аминокислотных остатков отражает степень консервативности последовательности – красным выделены идентичные аминокислотные остатки; * отмечены аминокислоты, замена которых приводит к нарушению функции белка. А – TFL1-подобные белки, Б — АТС-подобные белки, В — BFT-подобные белки.

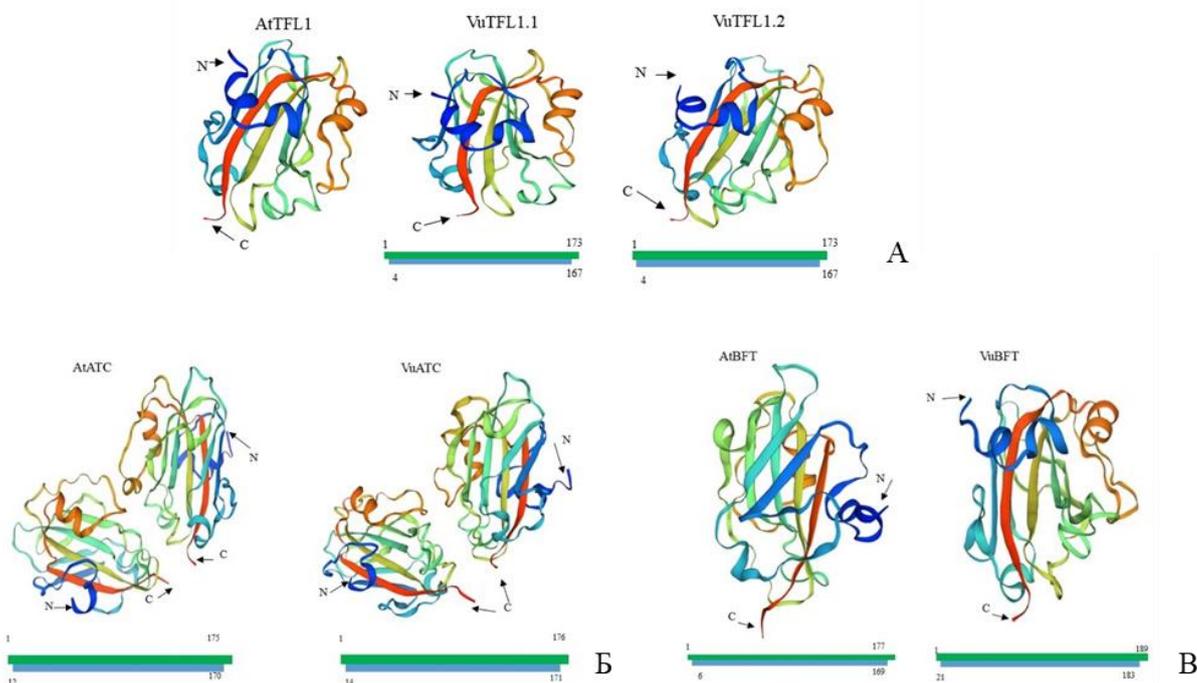


Рисунок 26 – Предсказанные 3D-структуры идентифицированных белков *V. unguiculata*. А – трехмерные модели TFL1-подобных белков, в качестве шаблона использован 1wko.1.А. Б – 3D-структуры AtATC и VuATC белков, шаблон 1qou.1, В – трехмерные модели AtBFT и VuBFT белков, шаблон bigi.1. Зеленой линией обозначена аминокислотная последовательность, голубой – покрытие участка шаблоном. Стрелками обозначены N и С концы последовательности.

Для предсказания 3D структуры белков АТС был использован шаблон 1qou.1, соответствующий белку СЕН львиного зева, который представлен в виде димера (Banfield and Brady, 2000). Шаблон 1qou.1 со 78.61% идентичности соответствует белку АТС арабидопсиса, а также с 76.61% белку VuАТС (рисунок 26Б). При выравнивании третичных структур наименьшее значение RMSD было получено для белков СЕН и VuАТС, составило 0.187 Å. При множественном структурном выравнивании 3D-структур VuАТС и AtАТС было получено высокое значения RMSD (0.433 Å), что свидетельствует о низкой гомологии полученных структур. При попарном сравнении аминокислотных последовательностей белка VuАТС и белков AtАТС и СЕН было установлено, что их гомология превышает 90%.

Для предсказания 3D структуры белковых продуктов ВFT был использован шаблон bigi.1, который соответствует белку FT арабидопсиса и представлен в виде мономера. Шаблон bigi.1 со 61.11% идентичности соответствует белку ВFT арабидопсиса, а белку VuВFT – с 60% (рисунок 26В). При проведении множественного структурного выравнивания третичных структур ВFT-подобных белков были получены высокие значения RMSD, что свидетельствует о высокой степени расхождения этих выравниваемых 3D структур (>0.5 Å). Однако при сравнении аминокислотных последовательностей AtВFT и VuВFT было отмечено около 87% идентичности (Krylova et al., 2021). На основании результатов *in silico* анализа, можно предположить, что все идентифицированные TFL1-подобные белки вигны могут обладать функцией блокаторов перехода растений к цветению, в структуре всех белков сохранены ключевые аминокислоты, показан высокий уровень гомологии 3D структур белков VuTFL1.1 и VuTFL1.2

3.2.4. Секвенирование аллелей *TFL1*-подобных генов у разных образцов

V. unguiculata

На следующем этапе работы было выполнено секвенирование по Сэнгеру аллелей всех *TFL1*-подобных генов, а также промоторной зоны (примерно 500 пн от старт-кодона) у шести экспериментальных образцов вигны с разным типом роста стебля. Для этого были разработаны праймеры, последовательности которых приведены в Приложении 2, выполнена амплификация с последующим секвенированием полученных ампликонов. С целью поиска аллельных различий все полученные после секвенирования последовательности были выровнены на референсные из базы данных Phytozome database (Приложение 8). Все полученные в данном исследовании последовательности *TFL1*-подобных генов экспериментальных образцов депонированы в международную базу NCBI (National Center for Biotechnology Information).

Ген *VuTFL1.1*. Полученные секвенограммы последовательностей гена *TFL1.1* были выровнены на референсную последовательность гена *Vigun01g173000* (Приложение 8.1). У всех образцов детектированы различные перестройки в интронах. У всех изученных образцов

обнаружена инсерция цитозина в третьем интроне (в положении 973 от старт-кодона, в положении 972 от старт-кодона у к-1783) (рисунок 27А). Кроме этого, у всех образцов кроме к-1783 была обнаружена тринуклеотидная инсерция (GTT) в 5'-нетранслируемой области гена (рисунок 27Б), а также инсерция тимина во втором интроне (в положении 609 от старт-кодона у группы образцов к-639, к-640, к-642 и к-2056 и в положении 607 от старт-кодона у к-6) (рисунок 27В). Только у образца к-6 дополнительно были обнаружены две однонуклеотидные инсерции (С и А, в положении 773 и 883 от старт-кодона) в третьем интроне, а также двунуклеотидная делеция (ТА) в первом интроне в положении 334 от старт-кодона. Только у группы образцов к-639, к-640, к-642 и к-2056, относящихся к группе *sesquipedalis*, детектирована однонуклеотидная замена (А/Т) в промоторной области.

Последовательности *TFL1.1* генов шести экспериментальных образцов депонированы в международную базу NCBI под следующими номерами: PQ296068 (*VuTFL1.1*, к-6), PQ358534 (*VuTFL1.1*, к-639), PQ296065 (*VuTFL1.1*, к-640), PQ296064 (*VuTFL1.1*, к-642), PQ296067 (*VuTFL1.1*, к-1783), PQ296066 (*VuTFL1.1*, к-2056).

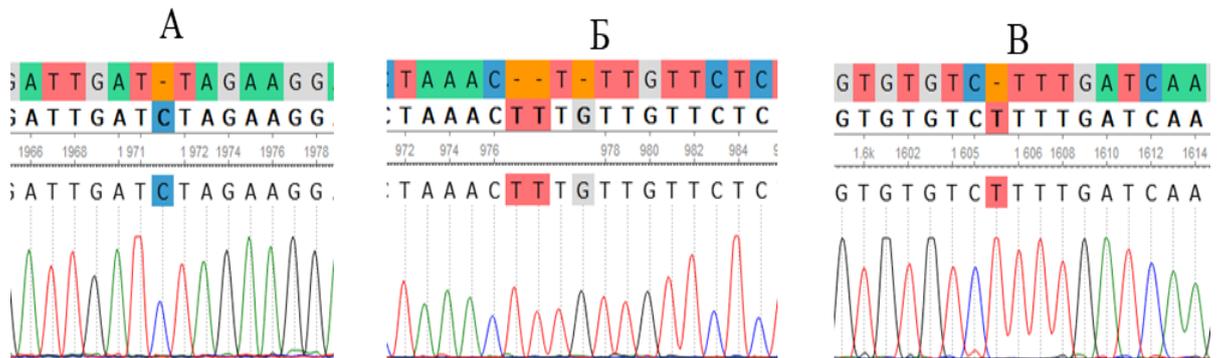


Рисунок 27 – Анализ полученных секвенограмм гена *VuTFL1.1*. (А) – инсерция цитозина в третьем интроне, (Б) – тринуклеотидная инсерция в 5'-нетранслируемой области, (В) – инсерция тимина во втором интроне.

Ген *VuTFL1.2*. При выравнивании полученных секвенограмм относительно референса *Vigun07g059700* только у образца к-1783 была детектирована двунуклеотидная делеция во втором интроне (в положении 667 от старт-кодона) (рисунок 28А). Кроме этого, только у образца к-642 детектирована однонуклеотидная замена (А/Г) в промоторной области. Других изменений нуклеотидной последовательности относительно референса не было обнаружено (Приложение 8.2). Последовательности *TFL1.2* генов шести экспериментальных образцов депонированы в международную базу NCBI под следующими номерами: PQ296074 (*VuTFL1.2*, к-6), PQ296069 (*VuTFL1.2*, к-639), PQ296070 (*VuTFL1.2*, к-640), PQ296071 (*VuTFL1.2*, к-642), PQ296073 (*VuTFL1.2*, к-1783), PQ296072 (*VuTFL1.2*, к-2056).

Ген *VuATC*. Выравнивание полученных секвеннограмм было выполнено относительно референсной последовательности *Vigun05g236900*. У всех образцов за исключением к-6 было идентифицировано 3 однонуклеотидных замены в промоторной области гена (рисунок 27Б). (Приложение 8.3). Последовательности *ATC* генов шести экспериментальных образцов депонированы в международную базу NCBI под следующими номерами PQ296080 (*VuATC*, к-6), PQ296075 (*VuATC*, к-639), PQ296076 (*VuATC*, к-640), PQ296077 (*VuATC*, к-642), PQ296079 (*VuATC*, к-1783), PQ296078 (*VuATC*, к-2056).

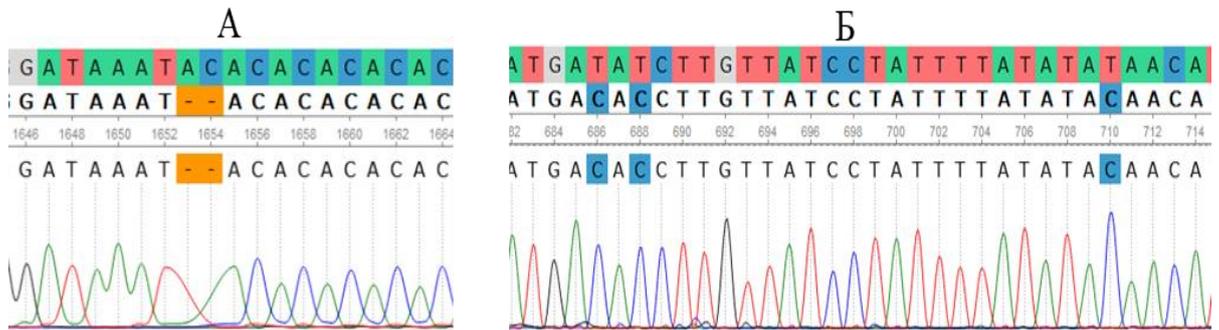


Рисунок 27 – Анализ полученных секвеннограмм генов *VuTFL1.2* и *VuATC*. (А) – делеция у образца к-1783 в гене *VuTFL1.2*, (Б) – однонуклеотидная замена в промоторной области гена *VuATC*.

Ген *VuBFT*. Полученные секвеннограммы были выровнены относительно референса *Vigun04g159500* (Приложение 8.4). У пяти образцов (кроме к-1783) была обнаружена делеция размером 9 нуклеотидов в области 3'-нетранслируемой области гена (рисунок 28А). Кроме этого, у большинства образцов (кроме к-1783) во втором интроне были идентифицированы вставка тимина в позиции 453 от старт-кодона, а также однонуклеотидная замена G/A в 459 позиции от сайта начала транскрипции (рисунок 28Б). Последовательности *BFT* генов шести экспериментальных образцов депонированы в международную базу NCBI под следующими номерами: PQ450489-PQ450494.

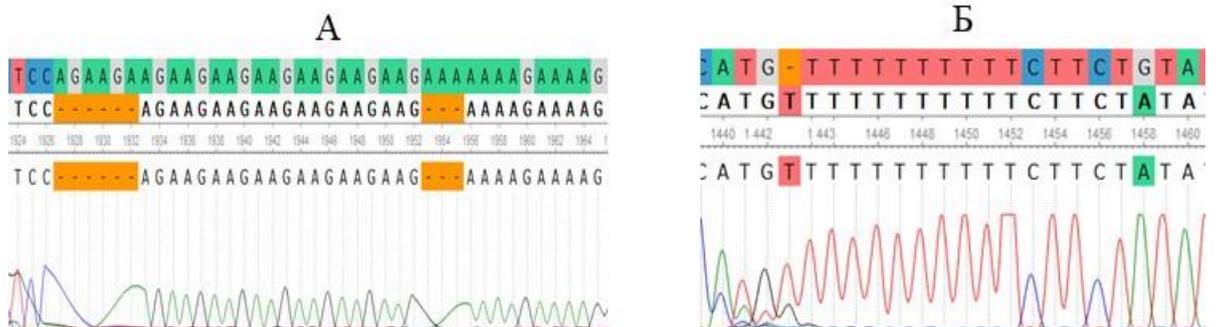


Рисунок 28 – Анализ полученных секвеннограмм гена *VuBFT*. (А) – делеция в 3'-UTR, (Б) – инсерция и однонуклеотидный полиморфизм во втором интроне.

Таким образом, по результатам секвенирования нами не было детектировано изменений в кодирующей части всех идентифицированных *VuTFL1*-подобных генов (Крылова, Хлесткина, 2024). Уникальных перестроек, характерных только для сорта Лянчихе с наиболее стабильной архитектурой вне зависимости от погодных и климатических условий, а также только для группы образцов к-639, к-640, к-642, для которых отмечено значительное варьирование длины стебля при изменении условий репродукции, нами не было обнаружено. В связи с этим на следующем этапе исследования необходимо провести поиск других генов, определяющих изменение типа роста при репродукции в условиях муссонного климата.

3.3. Сравнительный транскриптомный анализ образцов *V. unguiculata*, контрастных по типу роста и выращиваемых в контролируемых условиях, отличающихся по насыщенности воздуха влагой

3.3.1. Анализ качества прочтений, фильтрация последовательностей по качеству, картирование, оценка дифференциальной экспрессии генов

Образцы для сравнительных транскриптомных исследований были отобраны по результатам эколого-географического изучения, а также исследования изменчивости комплекса признаков в искусственных условиях контрастных по влажности воздуха. В качестве модели для поиска дифференциально экспрессирующихся генов были выбраны 4 образца вигны:

- к-6 с сильно выраженным проявлением индетерминантного типа роста вне зависимости от климатических условий,
- к-642, характеризующийся заметным увеличением длины стебля в условиях муссонного климата (растения превращаются во вьющиеся лианы с длиной стебля более 2,5 метров, в то время как в условиях АОС растения кустовые с вьющейся верхушкой),
- к-1783 с детерминантным типом роста в засушливых условиях, но со склонностью к формированию вьющейся верхушки и удлинения стебля при повышенной влажности воздуха,
- сорт Лянчихе (к-2056), отличающийся наиболее стабильной архитектурой вне зависимости от погодных и климатических условий.

Растения каждого образца выращивали в контролируемых искусственных условиях при разной влажности воздуха – в первом опыте влажность воздуха была равной 60%, во втором – 90%. Для поиска дифференциально экспрессирующихся генов были созданы библиотеки кДНК (всего 24 библиотеки – 4 генотипа × 2 типа условий влажности × 3 повторности) и проведен их анализ при помощи системы высокопроизводительного полногеномного секвенирования Illumina NovaSeq 6000. Всего было получено 1 016 216 189 одноконцевых прочтений длиной 100 нуклеотидов (таблица 12).

Таблица 12 – Статистика прочтений

N п/п	Образец	Условия по влажности	Обозначение эксперимента	Кол-во прочтений до фильтрации	Результаты фильтрации		Результаты картирования		
					прочтения после фильтрации	прочтения после фильтрации, %	уникально картированные прочтения, %	множественно картированные прочтения, %	некарти- рованные прочтения, %
1	к-6	Пониженная влажность	k6_low1	46008204	44003014	95,6	93,2	4,8	2,0
2			k6_low2	47278301	45550353	96,3	90,2	5,5	4,3
3			k6_low3	47278301	43440299	91,9	91,5	5,6	2,9
4		Повышенная влажность	k6_high1	36286812	35092293	96,7	93,9	4,6	1,5
5			k6_high2	35806149	33501844	93,6	92,0	5,4	2,6
6			k6_high3	43384420	41794933	96,3	91,0	7,2	1,8
7	к-642	Пониженная влажность	k642_low1	33505812	31303135	93,4	91,2	5,8	3,0
8			k642_low2	51121766	49413349	96,7	88,7	6,8	4,5
9			k642_low3	46817112	45361761	96,9	26,1	15,4	58,5
10		Повышенная влажность	k642_high1	42412579	41097489	96,9	92,7	5,7	1,6
11			k642_high2	45760343	44286460	96,8	91,8	6,7	1,5
12			k642_high3	40019321	38 794 942	96,9	92,6	6,2	1,2
13	к-2056	Пониженная влажность	k2056_low1	40979007	39612689	96,7	93,5	4,9	1,6
14			k2056_low2	49119195	47517145	96,7	92,7	5,9	1,4
15			k2056_low3	39581556	38144850	96,4	91,0	6,9	2,1
16		Повышенная влажность	k2056_high1	45559043	44120008	96,8	93,4	5,4	1,2
17			k2056_high2	34999165	33545679	95,8	88,4	7,9	3,7
18			k2056_high3	39337975	37475510	95,3	90,9	6,9	2,2
19	к-1783	Пониженная влажность	k1783_low1	43793399	42403860	96,8	92,9	5,5	1,6
20			k1783_low2	35242686	33966813	96,4	92,6	5,6	1,8
21			k1783_low3	40010454	38714799	96,8	94,4	4,4	1,2
22		Повышенная влажность	k1783_high1	44766202	43144575	96,4	93,0	5,6	1,4
23			k1783_high2	38761243	37458285	96,6	92,9	5,1	2,0
24			k1783_high3	48387144	46764011	96,6	93,2	5,2	1,6
Итого				1016216189	976508096	96,6	89,3	6,2	4,5

Информация о секвенировании РНК размещена в международной базе NCBI, Sequence Read Archive (BioProject ID: PRJNA1169611; SAMN44078771–SAMN44078794).

Анализ качества результатов секвенирования, выполненный в программе FastQC (Andrews, 2015) показал высокое качество чтений и наличие в них незначительного количества адаптерных последовательностей. Исходные файлы были отфильтрованы по качеству и длине, прочтения с длиной менее 50 нуклеотидов были удалены. Всего после фильтрации общее число прочтений составило 976 508 096 (96%) (таблица 12). Повторный контроль качества показал отсутствие адаптеров, длина прочтений составила 74-77 нуклеотидов. Распределение GC% библиотек унимодальное, в диапазоне 43-45%, что подтверждает отсутствие контаминаций. Исключением являлась одна библиотека образца k-642 (k642_low3, таблица 12), для которой после этапа фильтрации отмечался сдвиг по GC-составу (54%), что свидетельствует о возможной контаминации. Кроме этого, наблюдалось большое количество перепредставленных последовательностей, после проверки которых с использованием алгоритма BLASTN в базе данных NCBI было установлено, что они относятся к рРНК. Фильтрованные прочтения были картированы на сборку генома *V. unguiculata* v1.2 с соответствующей аннотацией из геномной базы данных Phytozome database (<http://phytozome.jgi.doe.gov/> (дата обращения 02 сентября 2023 г.)). Размер представленного в базе генома вигны 519,4 млрд. пн, аннотировано 31948 белок-кодирующих генов, число транскриптов – 54484. В результате картирования было получено в среднем 37,3 миллионов (89,3%) высококачественных уникально картированных чтений (рисунок 29). Исключением являлась по-прежнему библиотека образца k-642 (k642_low3), для которой отмечен низкий процент картирования – 26,1%, большая часть прочтений не картировалась (58,5%) (таблица 12).

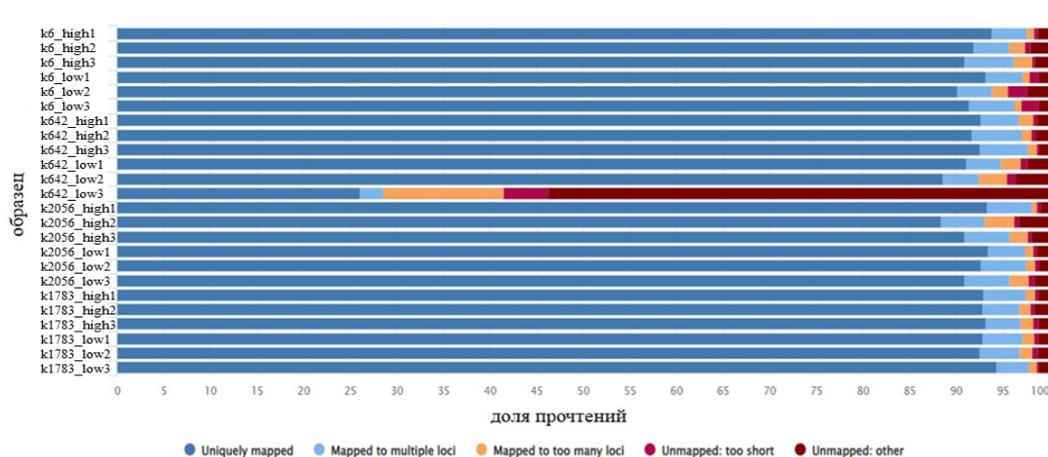


Рисунок 29 – Контроль качества картирования прочтений на референсный геном вигны *V. unguiculata* v1.2. Синим цветом отмечена доля уникально картировавшихся прочтений, голубым и оранжевым - доля множественно картировавшихся прочтений, бордовым цветом – доля не картировавшихся прочтений.

На следующем этапе была выполнена квантификация картированных прочтений при помощи функции `featureCounts` из пакета `Subread`. После фильтрации низкоэкспрессирующихся генов, на которые по всем образцам попало меньше одного прочтения, общее число генов сократилось до 24370 из числа 31948 аннотированных. Далее был выполнен анализ методом главных компонент (ГК), основанный на экспрессии 7542 генов со статистически значимой экспрессией ($FDR < 0,05$). Сравнительный ГК-анализ экспрессии генов продемонстрировал высокий уровень статистически значимых различий между исследованными вариантами с долей объясненной дисперсии 60%, при этом 35% различий связано с условиями (влажностью воздуха), а 25% объясняется различиями между генотипами (рисунок 30).

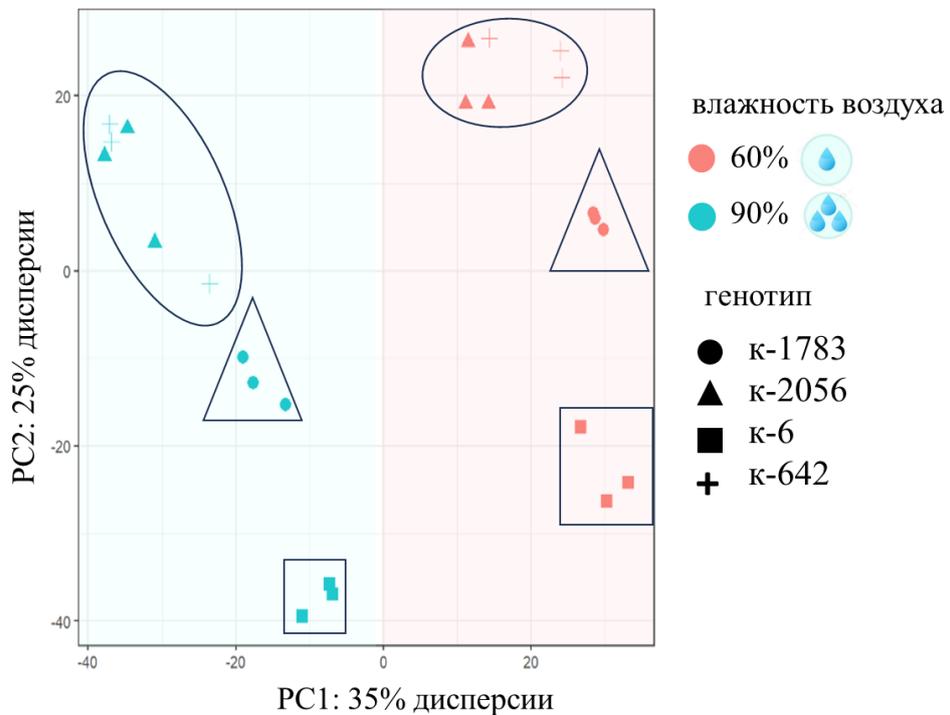


Рисунок 30 – Распределение профилей экспрессии генов у образцов в контрастных по влажности воздуха условиях на плоскости в координатах 1-й и 2-й главной компонент (PC1 и PC2, соответственно), рассчитанное по методу главных компонент. Анализ основан на экспрессии 7542 генов. Доля объясненной дисперсии – 60%. Розовым цветом – обозначены образцы, выращенные в условиях пониженной влажности воздуха, голубым цветом – образцы, сформировавшиеся при повышенной влажности воздуха.

Растения всех образцов четко дифференцировались на две группы в соответствии с экспериментальными условиями (рисунок 30). В состав первой вошли растения всех изученных генотипов, выращенные при повышенной влажности воздуха (маркированы голубым цветом), а во второй группе объединились экземпляры, сформировавшиеся при пониженной влажности

(отмечены розовым цветом). Кроме этого, наблюдалось наличие кластеризации трех повторностей для каждого образца. Так, отдельные группы образовали повторности образцов к-6 (на графике маркированы квадратом) и к-1783 (на графике отмечены треугольником). Генотипы к-642 и к-2056 (Лянчихе) объединились вместе и были более близки между собой, чем с другими образцами. При этом такое разделение наблюдалось в рамках каждой группы (как в первой группе растений, выращенных при повышенной влажности воздуха, так и во второй группе экземпляров, сформировавшихся в более сухих условиях).

Результаты иерархической кластеризации приведены на рисунке 31. Можно заметить, что образцы разделились на два отдельных кластера: в составе первого кластера (1) растения, выращенные при пониженной влажности воздуха (low), во втором кластере (2) сгруппировались экземпляры этих же образцов, сформировавшиеся при 90% влажности (high).

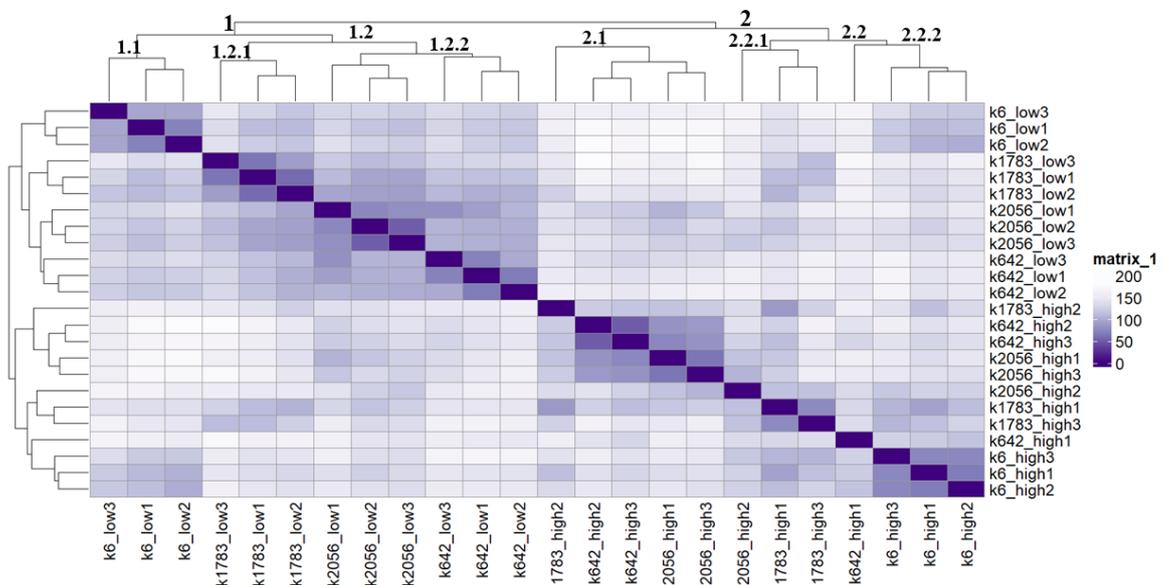


Рисунок 31 – Визуализация (тепловая карта) и иерархическая кластеризация изученных генотипов. Цвет означает уровень экспрессии (чем более светлый цвет, тем более высокий уровень экспрессии). При кластеризации использован алгоритм Euclidean distance.

В рамках первого кластера в отдельный подкластер 1.1 выделились три повторности образца к-6. Во втором подкластере 1.2 сгруппировались все оставшиеся экземпляры, выращенные в условиях пониженной влажности, при этом три повторности каждого из генотипов образовали отдельные группы. В подкластере 1.2.1 объединились повторности образца к-1783, в то время как образцы к-2056 и к-642 выделились в отдельную группу 1.2.2.

Кластер 2 также разделился на два подкластера: в 2.1 сгруппировались по две повторности образцов к-642 и к-2056, а также в качестве внешней группы одна повторность образца к-1783

(k1783_high2). Подкластер 2.2 разделился на две группы. В составе 2.2.1 объединились две повторности образца к-1783, а также одна к-2056 (k2056_high2). Подкластер 2.2.2 образован тремя повторностями образца к-6, кроме этого, в качестве внешней группы k642_high1 (рисунок 31).

Анализ дифференциальной экспрессии генов был выполнен в рамках сравнения экспрессии генов у группы образцов, выращенных в условиях повышенной влажности по сравнению с генотипами при пониженной влажности воздуха. Диаграмма Volcano демонстрирует распределение дифференциально экспрессирующихся генов (ДЭГ) в зависимости от p-value. Всего было проанализировано 7542 генов, из которых экспрессия 1697 генов возрастала ($\log_2FC > 1$), а 1933 генов снижалась более чем в 2 раза ($\log_2FC < -1$). Гены со значимым изменением экспрессии показаны на диаграмме красными и синими точками (рисунок 32).

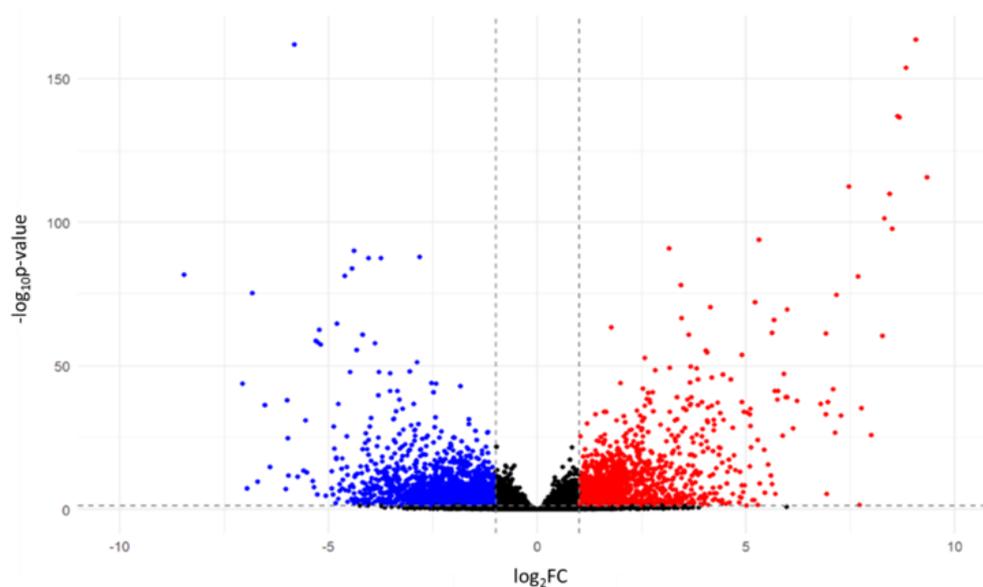


Рисунок 32 – Диаграмма Volcano, характеризующая различия в дифференциальной экспрессии генов у группы образцов, выращенных при повышенной влажности воздуха по сравнению с образцами при пониженной влажности: Ось X – двоичный логарифм кратных изменений (FC) в экспрессии генов. Ось Y – десятичный логарифм p-значения с пороговым уровнем меньше 0,05. Пунктирные вертикальные линии – пороги \log_2FC , пунктирная горизонтальная линия – порог FDR. Красные точки – гены со значимым увеличением экспрессии, синие точки – со значимым снижением экспрессии. Черные точки – гены, которые не прошли порог по \log_2FC и FDR.

На следующем этапе исследования поиск ДЭГ осуществлялся в рамках четырех групп сравнения (каждый образец в условиях повышенной влажности против этого же образца в условиях пониженной влажности).

Сравнительный анализ методом главных компонент (ГК), основанный на экспрессии 3363

генов образца к-6 со статистически значимой экспрессией ($FDR < 0,05$), продемонстрировал высокий уровень статистически значимых различий между исследованными вариантами с долей объясненной дисперсии 88%, при этом 67% различий связано с условиями (влажностью воздуха), а 21% объясняется различиями между повторностями (рисунок 33-1А). Изменение паттерна экспрессии генов у растений в зависимости от влажности воздуха представлено на тепловой карте (рисунок 33-1Б). Всего было проанализировано 3363 генов, из которых экспрессия 1284 генов возрастала, а 1482 генов снижалась более чем в 2 раза (рисунок 34).

Для образца к-642 было изучено 4583 генов со статистически значимой экспрессией. По результатам анализа методом ГК был установлен высокий уровень различий между растениями в разных условиях влажности воздуха (рисунок 33-2А). Доля объясненной дисперсии составила 89% (71% различий связан с условиями выращивания, 18% обусловлено разницей между биологическими повторностями). Из проанализированных генов экспрессия 1886 увеличивалась, а 1083 генов снижалась более чем в 2 раза в условиях повышенной влажности воздуха (рисунок 34).

Для образца к-1783 было детектировано 3794 генов со статистически значимым уровнем экспрессии. Между растениями, выращенными в разных экспериментальных условиях, был обнаружен высокий уровень различий с долей общей дисперсии 91% (рисунок 33-3А). При этом 73% было связано с разными условиями по влажности воздуха. Из изученных генов экспрессия 1306 из них возрастала, а 1374 генов снижалась более чем в 2 раза (рисунок 34).

Сравнительный ГК-анализ, основанный на экспрессии 3678 генов у образца к-2056, установил высокий уровень различий между исследованными растениями (дисперсия 93%, из которых 72% обусловлено разными условиями выращивания) (рисунок 33-4А). У растений в условиях повышенной влажности по сравнению с экземплярами при 60% влажности, уровень экспрессии 1242 генов увеличивался, а 1715 снижался более чем в 2 раза (рисунок 34).

Таким образом, проведенный сравнительный ГК продемонстрировал высокий уровень различий между растениями всех четырех образцов, выращенными при пониженной и повышенной влажности воздуха (рисунок 33-1А-4А). На графиках прослеживается четкое разделение растений на две группы, соответствующих экспериментальным группам в зависимости от влажности. У растений всех изученных образцов наблюдалось резкое изменение паттерна экспрессии генов в контрастных по влажности воздуха условиях (рисунок 33-1Б-4Б), при этом наибольшее число ДЭГ идентифицировано для образца к-642 (рисунок 34).

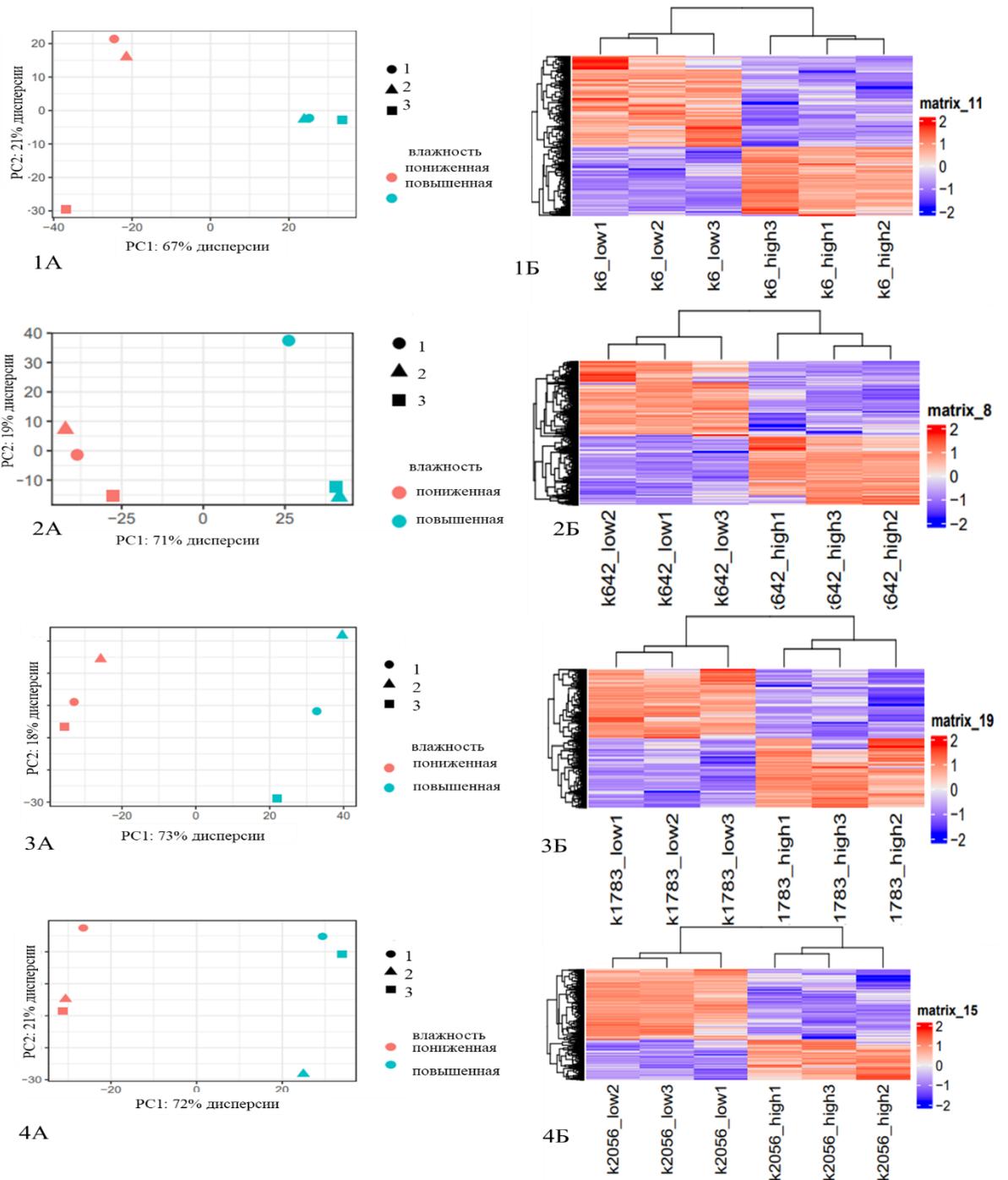


Рисунок 33 –Результаты (А) Распределение профилей экспрессии генов у образцов в контрастных по влажности воздуха условиях на плоскости в координатах 1-й и 2-й главной компонент (PC1 и PC2, соответственно), рассчитанное по методу главных компонент. Розовым цветом – обозначены растения, выращенные в условиях пониженной влажности воздуха, голубым цветом – растения, сформировавшиеся при повышенной влажности воздуха. 1-3 – биологические повторности, (Б) - визуализация (тепловая карта) и иерархическая кластеризация уровня экспрессии генов. Цвет означает уровень экспрессии (красный и синий – высокая и низкая экспрессия, соответственно). 1А-Б – результаты для образца к-6; 2А-Б – результаты для образца к-642; 3А-Б – результаты для образца к-1783; 4А-Б – результаты для образца к-2056.

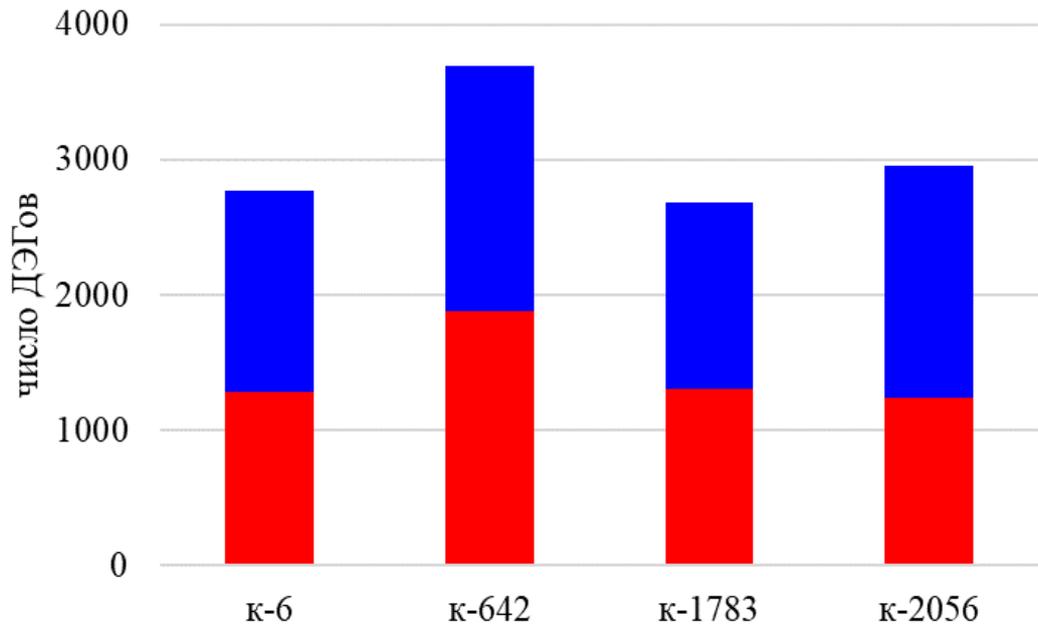


Рисунок 34 – Число идентифицированных ДЭГ у каждого образца. Красным цветом обозначено число генов со значимым увеличением экспрессии, синим – со значимым снижением экспрессии.

Полученная в ходе исследования база данных (свидетельство о государственной регистрации № 2024624060 от 11.09.2024) включает список генов, уровень экспрессии которых изменился в условиях избыточного увлажнения, указаны названия генов согласно геномной базе данных Phytozome.

При сравнении числа ДЭГ между образцами было обнаружено 471 ген, экспрессия которых увеличилась и 390 генов со сниженной экспрессией (рисунок 35). Эти гены были общими для всех образцов. Для образцов к-6 и к-2056 число уникальных генов с увеличенной экспрессией было меньше числа общих для четырех образцов генов (256 и 363, соответственно). В то время как число уникальных генов, экспрессия которых снижалась только у этих образцов, было напротив больше числа общих генов (430 и 502, соответственно). Для образца к-1783 число уникальных генов было меньше числа общих. Число уникальных генов, уровень экспрессии которых значимо изменился только у образца к-642 в условиях повышенной влажности было значительно больше числа общих генов (экспрессия 752 генов повышалась и 654 – снижалась). Для этого образца идентифицировано наибольшее число уникальных ДЭГ. Вероятно, это связано с тем, что именно этот генотип характеризуется наиболее нестабильной архитектурой и самым значительным увеличением длины стебля в условиях повышенной влажности воздуха (по результатам эколого-географического изучения).

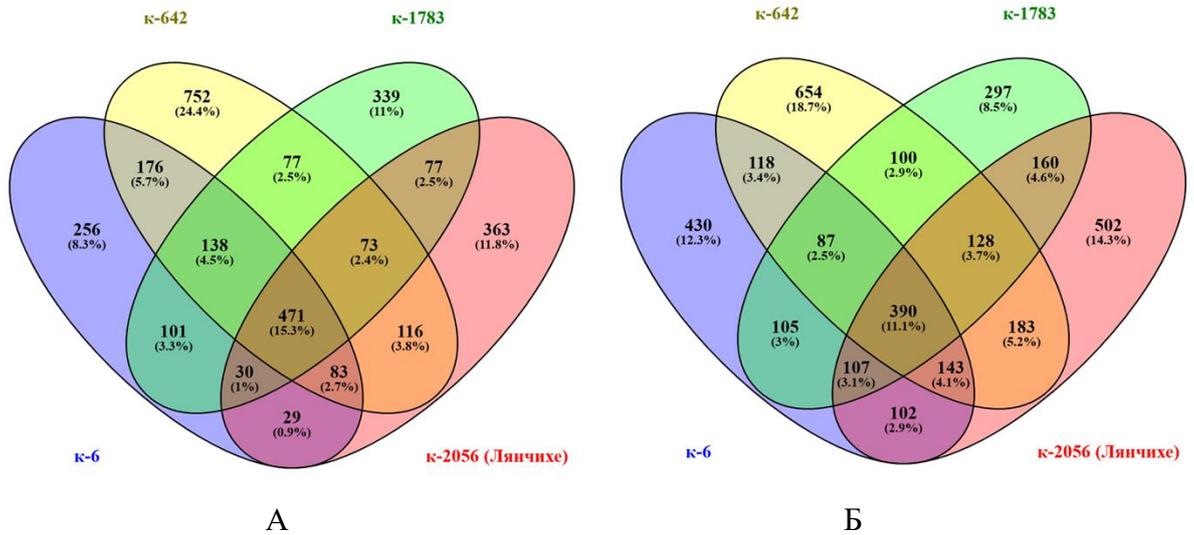


Рисунок 35 – Диаграмма Венна, отражающая количество общих и уникальных ДЭГ у проанализированных образцов. Отдельно представлены диаграммы для генов, экспрессия которых повышалась (А) и снижалась (Б).

3.3.2. Верификация данных, полученных *in silico* при помощи RNA-seq

Для верификации данных, полученных с помощью *in silico* анализа, случайным образом было выбрано 9 генов, уровень экспрессии которых был проанализирован у образца к-2056 (Лянчихе) в условиях контрастных по влажности воздуха. Согласно геномной базе данных Phytozome это гены, кодирующие белки, связывающие хлорофиллы (*Vigun04g129200*, *Vigun05g198900*, *Vigun08g216300*), триптофансинтазу (*Vigun02g200300*), белок, содержащий ССТ мотив (*Vigun07g270500*), регулятор конденсации хромосом (*Vigun08g151600*), а также гены *Vigun01g020000*, *Vigun11g007900*, *Vigun11g015600*. Полученные результаты демонстрируют высокий уровень корреляции между значениями экспрессии генов, полученными *in silico* и *in vitro* (рисунок 36, таблица 13).

Таблица 13 – Значения \log_2 (FC) и p-value, предсказанные по данным RNA-seq. Данные представлены для генов, участвующих в верификации результатов *in silico* анализа

Ген	\log_2 (FC) (данные RNA-seq)	p-value (данные RNA-seq)
<i>Vigun01g020000</i>	9,40	$3,27 \cdot 10^{-92}$
<i>Vigun02g200300</i>	-6,08	$1,61 \cdot 10^{-13}$
<i>Vigun04g129200</i>	8,26	$1,89 \cdot 10^{-36}$
<i>Vigun05g198900</i>	8,18	$4,61 \cdot 10^{-73}$
<i>Vigun07g270500</i>	-7,32	$3,02 \cdot 10^{-74}$
<i>Vigun08g151600</i>	9,42	$1,59 \cdot 10^{-125}$
<i>Vigun08g216300</i>	7,16	$6,73 \cdot 10^{-24}$
<i>Vigun11g007900</i>	7,88	$1,13 \cdot 10^{-62}$
<i>Vigun11g015600</i>	7,02	$7,05 \cdot 10^{-73}$

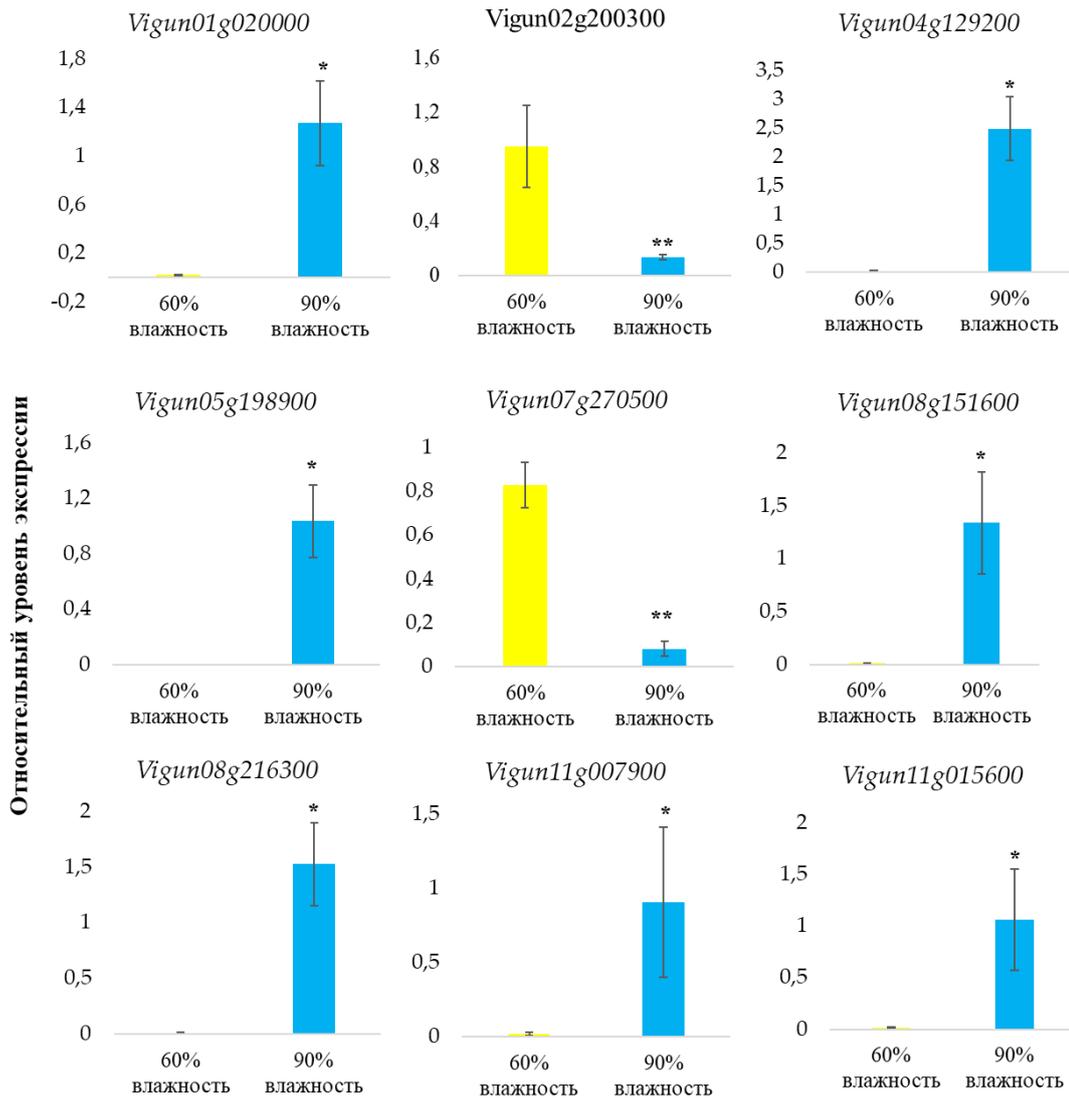


Рисунок 36 – Сравнительный анализ экспрессии генов у сорта Лянчихе в условиях пониженной (желтый цвет) и повышенной (голубой цвет) влажности воздуха, полученный при помощи количественной ПЦР (*in vitro*). В качестве референсного использовали ген *Vigun07g012200*, кодирующий убиквитин. Данные представлены по трем биологическим повторностям. Достоверно значимые различия при $**p \leq 0,05$ и $*p \leq 0,001$.

3.3.3. Аннотация дифференциально экспрессирующихся генов

Анализ уникального обогащения терминов генной онтологии (GO SEA) был проведен для полученных списков ДЭГ при сравнении экспрессии генов у группы образцов, выращенных в контрастных условиях влажности воздуха (рисунок 37). Количество успешно аннотированных генов, экспрессия которых возрастала, было равно 918 (54,1%), при этом было установлено 71 статистически значимых ($FDR < 0,05$) терминов генной онтологии трех категорий: биологические процессы (biological process), клеточные компоненты (cellular component) и молекулярная

функция (molecular function) (рисунок 37А).

В категории биологические процессы в условиях повышенной влажности наблюдалась активация (более чем в 2 раза) различных генов. Одновременно происходило резкое изменение паттерна и расширение спектра экспрессии генов, связанных с адаптацией к абиотическим факторам, в особенности к разным световым спектрам различной степени интенсивности. При этом увеличивалась экспрессия генов, ответственных за процессы фотосинтеза, а также биосинтеза пигментов и липидов. Кроме этого, наблюдалось изменение уровня экспрессии генов, связанных с процессами биосинтеза и метаболизма различных фитогормонов (ауксинов, гиббереллинов, этилена). В категории клеточные компоненты ДЭГ относились к терминам генной онтологии, связанным с особенностями мембран тилакоидов и хлоропластов. В категории молекулярные функции отмечалась активация генов, кодирующих оксидоредуктазы, гликозилтрансферазы, белки, связывающие пигменты, а также белки, обладающие киназной активностью.

Анализ обогащения для успешно аннотированных 909 генов (47%), экспрессия которых снижалась в условиях повышенной влажности воздуха, идентифицировал 99 статистически значимых терминов генной онтологии трех категорий (рисунок 37Б). У образцов в условиях повышенной влажности воздуха уменьшалась экспрессия генов, контролирующей устойчивость к ряду стрессовых факторов, отмечалось снижение биосинтеза флавоноидных соединений, а также ряда метаболических процессов. Среди генов, связанных с биосинтезом, метаболизмом и сигналингом фитогормонов, были идентифицированы гены ответа на жасмоновую и салициловые кислоты, биосинтеза ауксинов и этилена, метаболизма брассиностероидов. В категории, относящейся к молекулярным функциям, отмечалось уменьшение уровня экспрессии генов, кодирующих гликозилтрансферазы, монооксигеназы, лиазы, глутатионтрансферазы. Таким образом, происходило изменение спектра генов, связанных с ответом на различные факторы. С одной стороны, в условиях повышенной влажности снижалась экспрессия значительного количества генов, связанных с ответом на абиотические и биотические стрессоры. С другой стороны, в этом же функциональном кластере повышалась экспрессия других генов, то есть происходила генетическая перестройка механизмов реакции клеток на стрессовые воздействия. При выращивании в условиях повышенной влажности снижалась устойчивость к биотическому стрессу, вызываемому грибами, бактериями, вирусами, путем снижения уровня экспрессии генов ответа на салициловую кислоту, а также синтеза ряда вторичных веществ.

Далее был проведен анализ обогащения терминов генной онтологии для списка общих для всех генотипов генов (всего 471 ген, экспрессия которых увеличилась и 390 генов со сниженной экспрессией) (рисунок 35). У всех образцов отмечалась активация генов, связанных с фотосинтезом, процессами биосинтеза хлорофиллов и других пигментов, ответом на

гиббереллины и этилен, происходило увеличение экспрессии генов, кодирующих оксидоредуктазы и гликозилтрансферазы (рисунок 38А, 39А). Среди общих генов, экспрессия которых снизилась, отмечены гены ответа на различные биотические и абиотические факторы, ответа на этилен, биосинтеза ауксина, идентифицированы гены, кодирующие трансмембранные транспортеры (рисунок 38Б, 39Б).

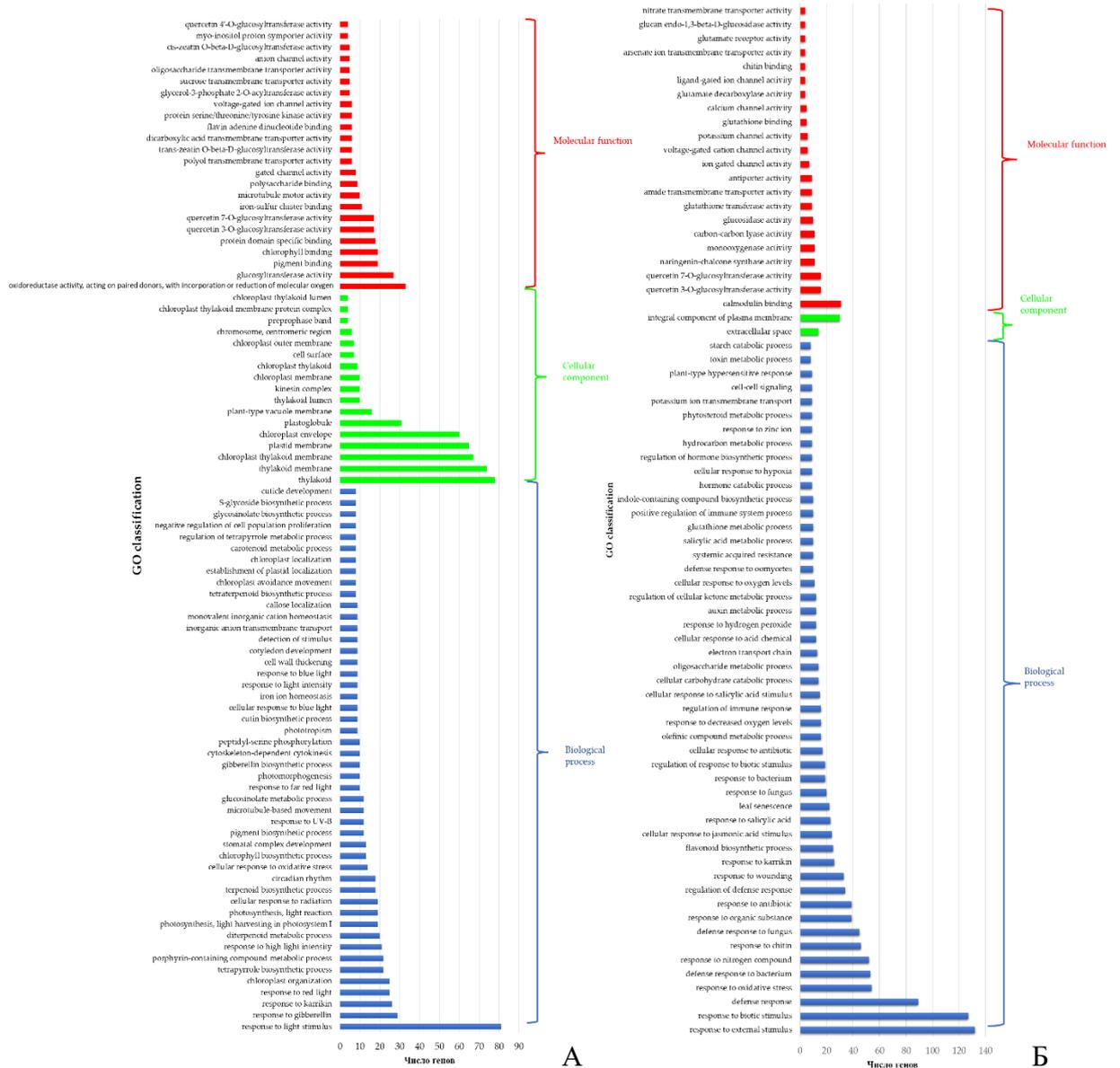


Рисунок 37 – Анализ уникального обогащения терминов генной онтологии для генов, экспрессия которых увеличивалась (А) и снижалась (Б), сравнение четырех образцов в условиях контрастных по влажности воздуха. Представлены данных для трех категорий: биологические процессы (biological process), клеточные компоненты (cellular component) и молекулярная функция (molecular function). Для категории биологические процессы на диаграмме представлены только 50 наиболее обогащенных терминов.

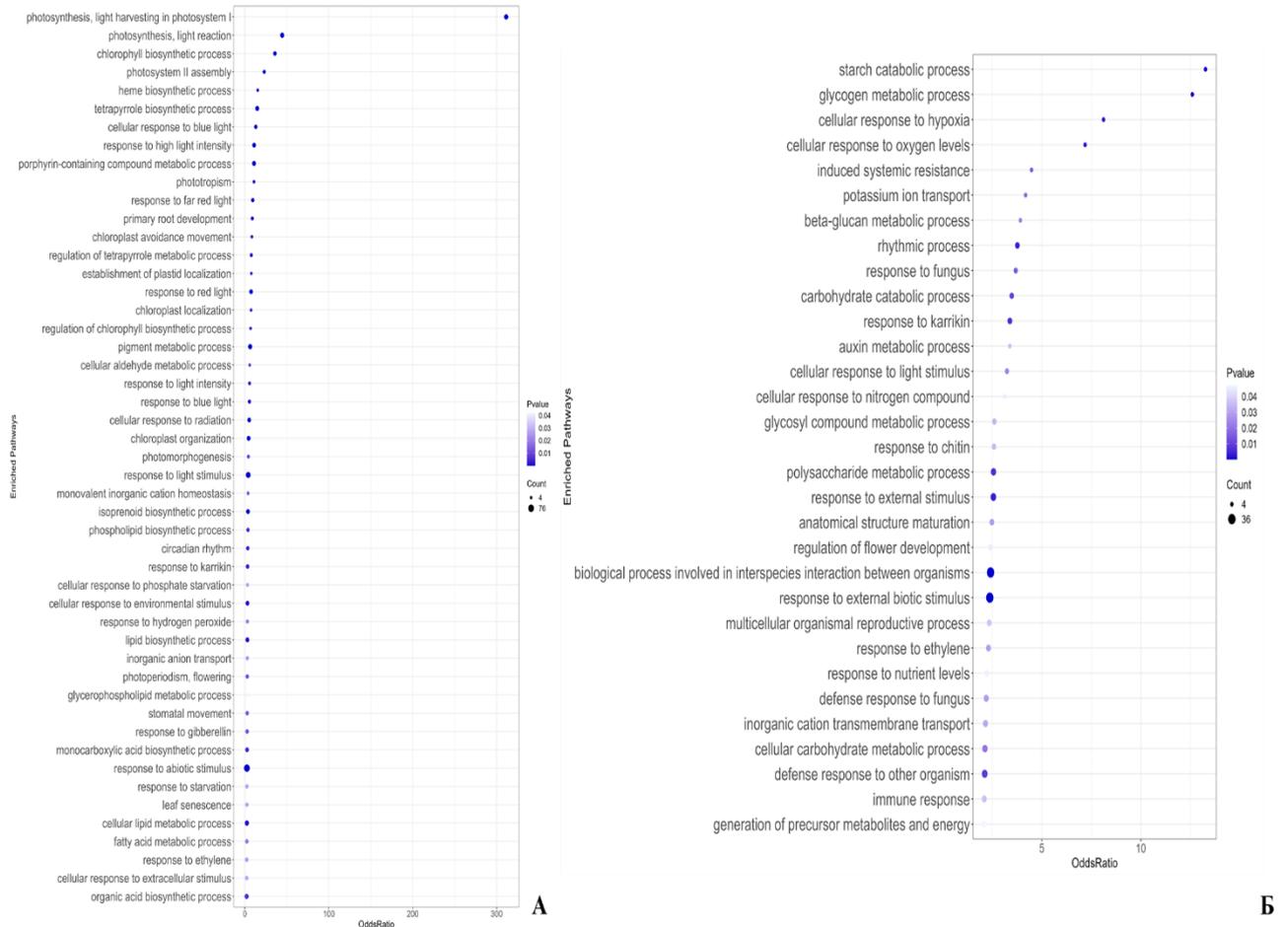


Рисунок 38 – Функциональная классификация генов в терминах генной онтологии (GO) категории биологические процессы (biological process), экспрессия которых повышалась увеличилась (А) и снижалась (Б) во всех образцах при повышенной влажности по сравнению с образцами при пониженной влажности воздуха

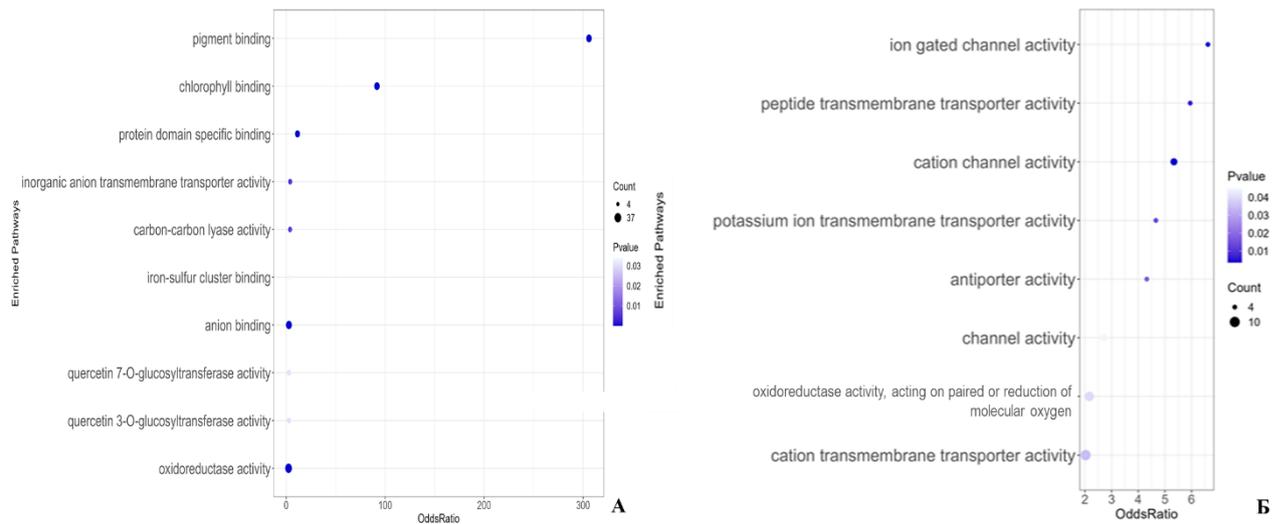


Рисунок 39 – Функциональная классификация генов в терминах генной онтологии (GO) категории молекулярные функции (molecular function), экспрессия которых повышалась увеличилась (А) и снижалась (Б) во всех образцах при повышенной влажности по сравнению с образцами при пониженной влажности воздуха.

Для определения генотип-специфичных особенностей реакции на воздействие повышенной влажности воздуха был проведен анализ обогащения терминов генной онтологии для списка уникальных генов, экспрессия которых значительно изменилась у каждого образца в условиях повышенной влажности.

У образца к-6 в условиях повышенной влажности воздуха отмечалось изменение уровня экспрессии генов, связанных с ответом на различные абиотические стимулы, процессами метаболизма пигментов, генов, ответственных за формирование мембран органелл, кодирующих различные пигменты, белки связывающие кальмодулин, гликозилтрансферазы.

В условиях повышенной влажности воздуха у растений к-1783 наблюдалось увеличение уровня экспрессии генов, связанных с ответом на различные световые стимулы, процессами метаболизма пигментов и изопреноидных соединений, дефосфорилированием. Кроме этого, отмечалось изменение уровня экспрессии генов, кодирующих транскрипционные факторы, различные мембранные переносчики, киназы, оксидоредуктазы.

В условиях повышенной влажности воздуха у растений к-642 происходила активация генов, связанных с ответом растения на различные абиотические факторы, генов, контролирующих биосинтез и метаболизм различных пигментов, метаболизм и биосинтез тетрапирролов, биосинтез порфиринов-содержащих веществ, а также соединений, связанных с развитием кутикулы, с процессом фотосинтеза, а также с биосинтезом различных кофакторов, терпеноидных соединений. Кроме этого, наблюдалось увеличение экспрессии генов, связанных с трансмембранным транспортом протонов, а также участвующих в световом сигналинге. В категории клеточные процессы термины генной онтологии связаны с апопластом, тилакоидами, мембранами хлоропластов, а также клеточной стенкой. Кроме этого, отмечалось увеличение экспрессии генов, обладающих ДНК-связывающим доменом (в категории молекулярная функция), генов, кодирующих эндонуклеазы, серин-треониновые киназы, гликозилтрансферазы, изомеразы, различные белки-переносчики. В условиях повышенной влажности у растений отмечалось снижение экспрессии генов, связанных с клеточным морфогенезом, метаболизмом липидов и фосфорсодержащих веществ, генов, ответственных за адаптацию к абиотическим и биотическим стрессовым факторам, а также участвующих в процессах межклеточной сигнальной трансдукции, формировании клеточной стенки. В категории клеточные процессы термины генной онтологии связаны с процессами межклеточных взаимодействий, мембранами митохондрий, эндоплазматического ретикулума. Кроме этого, наблюдалось снижение уровня экспрессии, кодирующих монооксигеназы, протеинкиназы, оксидоредуктазы, фосфатазы, трансферазы, гидролазы, различные транскрипционные факторы.

У растений сорта Лянчихе наблюдалось увеличение уровня экспрессии генов, ответственных за ответ на световые стимулы, за процессы фотосинтеза, метаболизма пигментов

и изопреноидных соединений, дефосфорилирования. В категории клеточные процессы термины геной онтологии связаны с тилакоидами, мембранами хлоропластов. Кроме этого, отмечалась активация генов, кодирующих оксидоредуктазы, фосфатазы, белки, связывающие пигменты (рисунок 40А). Среди генов, экспрессия которых снизилась в условиях избыточного увлажнения, гены, кодирующие гликозилтрансферазы, белки, связывающие кальмодулин, трансмембранные рецепторы (рисунок 40Б).

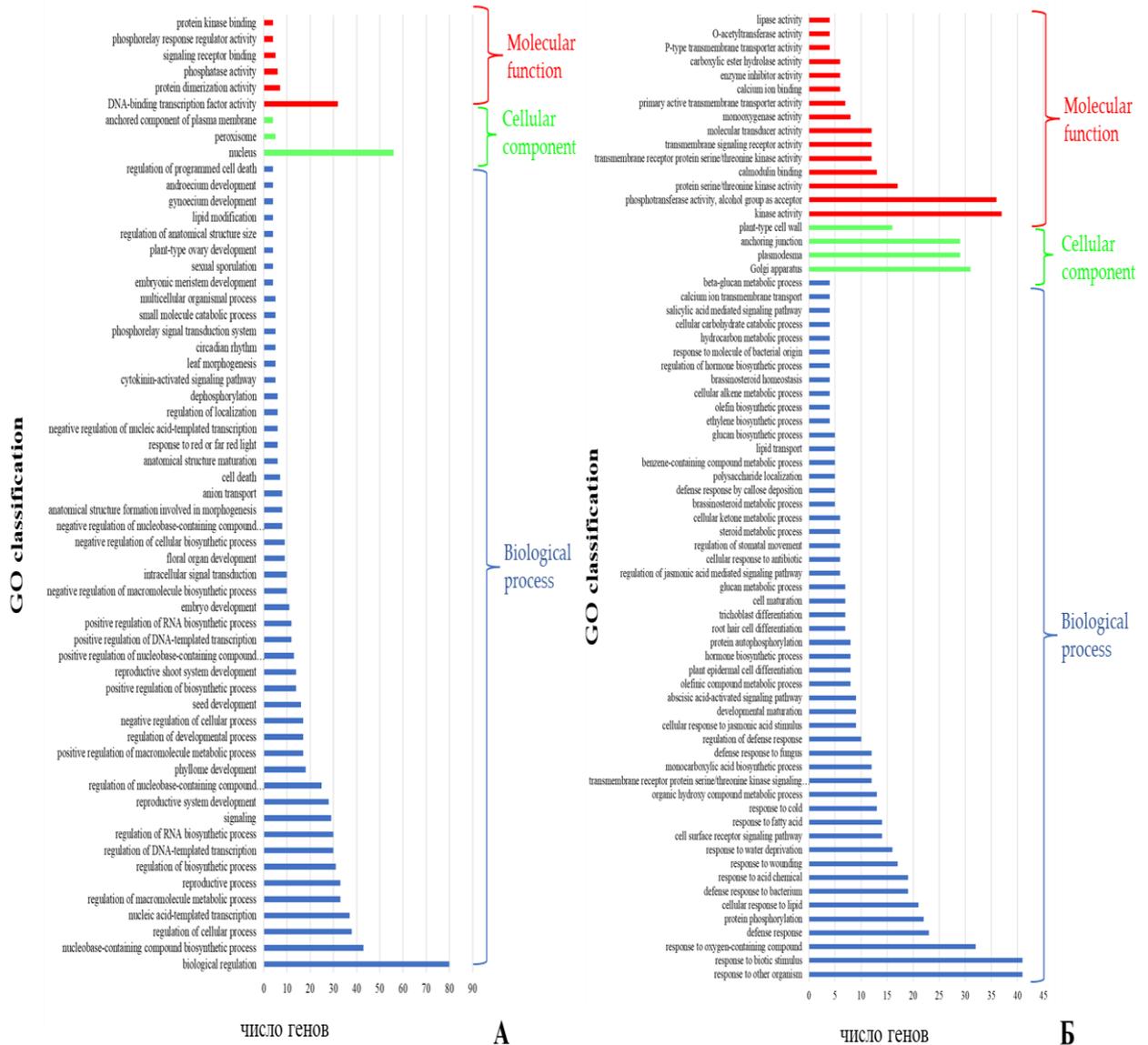


Рисунок 40 – Анализ уникального обогащения терминов геной онтологии для генов, экспрессия которых увеличивалась (А) и снижалась (Б) только у сорта Лянчихе. Представлены данные для трех категорий: биологические процессы (biological process), клеточные компоненты (cellular component) и молекулярная функция (molecular function).

Таким образом, для всех четырех изучаемых образцов термины геной онтологии в условиях повышенной влажности воздуха были в основном связаны с реакцией на абиотические

стрессовые факторы и световые стимулы, с мембраной органелл (в том числе и хлоропластов), с белками, связывающими хлорофилл и активностью гликозилтрансфераз.

В категории биологические процессы среди генов, увеличение экспрессии которых отмечалось у всех четырех образцов при повышенной влажности воздуха (471 ген), идентифицированы гены, кодирующие белки, участвующие в реакции растений на абиотические воздействия и световые стимулы. В числе общих генов удалось детектировать гены, связанные с фотопериодизмом, цветением (GO:0048573), среди которых *Vigun05g024400* (*AT5G15850*, кодирующий белок CONSTANS (CO) и играющий решающую роль в фотопериодической регуляции цветения), *Vigun09g004100* и *Vigun10g153300*, которые предположительно кодируют MYB-подобные факторы транскрипции, участвующие в контроле циркадного ритма и *Vigun07g078900* – MYB-подобный фактор транскрипции. Кроме того, в категории молекулярная функция в основном идентифицированные дифференциально экспрессирующиеся гены кодировали белки с оксидоредуктазной активностью.

Большинство генов, экспрессия которых снизилась у всех образцов (390 генов), контролируют реакцию на внешние биотические стимулы и защитную реакцию при воздействии других организмов.

В числе генов со сниженной экспрессией был детектирован *Vigun03g011300* (*AT1G68050*), кодирующий белок FLAVIN-BINDING KELCH REPEAT F-BOX1 (FKF1), участвующий в рецепции синего света и образующий комплекс с ядерным белком GIGANTEA, который опосредует деградацию репрессора транскрипции гена CO. Кроме этого в функциональном кластере GO:0009909 (regulation of flower development) детектирован ген *Vigun01g227200* (*AT2G40080*), кодирующий белок EARLY FLOWERING 4 (ELF4). В категории молекулярная функция идентифицированы гены, связанные с активностью трансмембранного транспортера катионов и обладающие оксидоредуктазной активностью.

3.3.4. Изменение уровня экспрессии генов, участвующих в процессах фитогормонального сигналинга

В условиях повышенной влажности воздуха у всех четырех образцов отмечалось изменение уровня экспрессии генов, связанных с процессами биосинтеза, метаболизма и трансдукции фитогормонального сигнала. В числе генов, идентифицированных у четырех образцов, наблюдалась активация генов, связанных с биосинтезом, метаболизмом и сигналингом этилена и гиббереллинов. В то время как, для всех образцов отмечалось снижение уровня экспрессии генов, связанных с ауксином и этиленом (Krylova et al., 2024). Изменений в экспрессии генов, связанных с сигнальными путями других фитогормонов, не наблюдалось.

Далее был проведен анализ списков уникальных генов, экспрессия которых значительно изменилась у каждого образца в условиях повышенной влажности.

У всех изученных генотипов были идентифицированы связанные с фитогормональным сигналом гены, экспрессия которых увеличилась или снизилась (рисунок 41А, 41Б соответственно).

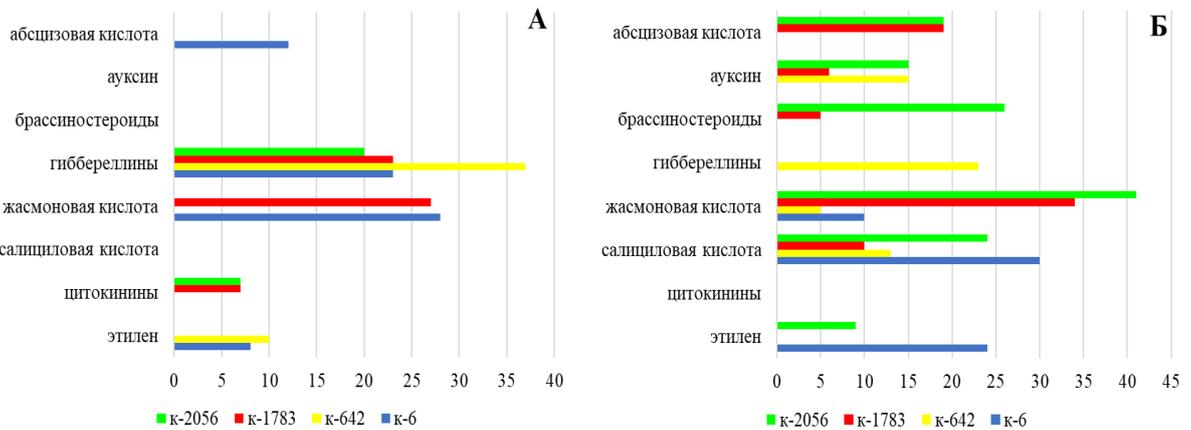


Рисунок 41 – Число уникальных ДЭГ, идентифицированных у четырех образцов вигны и связанных с биосинтезом, метаболизмом и путями передачи сигнала фитогормонов. А – гены, уровень экспрессии которых увеличился в условиях повышенной влажности воздуха, Б – гены, экспрессия которых снизилась.

У всех образцов наблюдалась активация генов, связанных с ответом на гиббереллины, при этом самое большое число генов из этой группы было идентифицировано для образца к-642 (37 генов). В условиях повышенной влажности не отмечалось увеличение уровня экспрессии генов, связанных с ауксином, брасиностероидами и салициловой кислотой. Среди генов, связанных с рецепцией, сигналингом, синтезом и метаболизмом фитогормонов, происходила активация генов, связанных с ответом на цитокинины, а также принимающих участие в метаболизме этих фитогормонов, только у образцов к-1783 и к-2056. Увеличение уровня экспрессии этилен-зависимых детектировалось только у к-6 и к-642, жасмонат-зависимых – у к-6 и к-1783, АБК-зависимых – только у к-6.

Число генов, уровень экспрессии которых снизился в условиях повышенной влажности воздуха, было в 1.5 раза больше по сравнению с числом генов, экспрессия которых увеличилась. Не было идентифицировано цитокинин-зависимых генов ни у одного образца, в то время как были детектированы гены, связанные с ауксином (у к-642, к-1783 и к-2056) и брасиностероидами (у к-1783 и к-2056). Гены, связанные с сигналингом гиббереллинов, были идентифицированы только у образца к-642. У всех образцов отмечалось снижение уровня экспрессии генов, участвующих в процессах сигналинга салициловой и жасмоновой кислот.

Самые значительные изменения паттерна экспрессии фитогормон-зависимых генов наблюдались у растений сорта Лянчихе. Всего в условиях избыточного увлажнения изменилась экспрессия 161 гена, из которых для 27 генов отмечалась активация, а для 134 генов – снижение экспрессии. При этом у к-2056 наибольшее число идентифицированных генов было связано с метаболизмом и передачей жасмонатного сигнала. При анализе уникальных генов было отмечено, что только у растений Лянчихе в функциональных кластерах GO:2000022 (regulation of jasmonic acid mediated signaling pathway) и GO:0071395 (cellular response to jasmonic acid stimulus) наблюдалось снижение уровня экспрессии трех генов (*Vigun03g399500*, *Vigun10g161900* и *Vigun02g160700*), кодирующих ингибиторы передачи жасмонатного сигнала – белки семейства JAZ (jasmonate ZIM domain-containing protein) (таблица 14, рисунок 42). Гены *Vigun01g228500* и *Vigun10g080400* кодируют жасмонат индуцированные оксигеназы (JOX1 и JOX2), ферменты превращающие жасмоновую кислоту в неактивный 12-гидроксижасмонат. Кроме этого, в этих же функциональных кластерах отмечено снижение экспрессии следующих генов: *Vigun08g027900*, кодирующий транскрипционный фактор семейства MYB; ген *Vigun07g178200*, кодирующий транскрипционный фактор ERF1 (ethylene response factor1) и являющийся геном первичного ответа на этилен (рисунок 42); *Vigun06g026800* (семейство белков цитохром P₄₅₀, подсемейство CYP2) и *Vigun11g098600*, кодирующий тиоредоксин (Krylova et al., 2024).

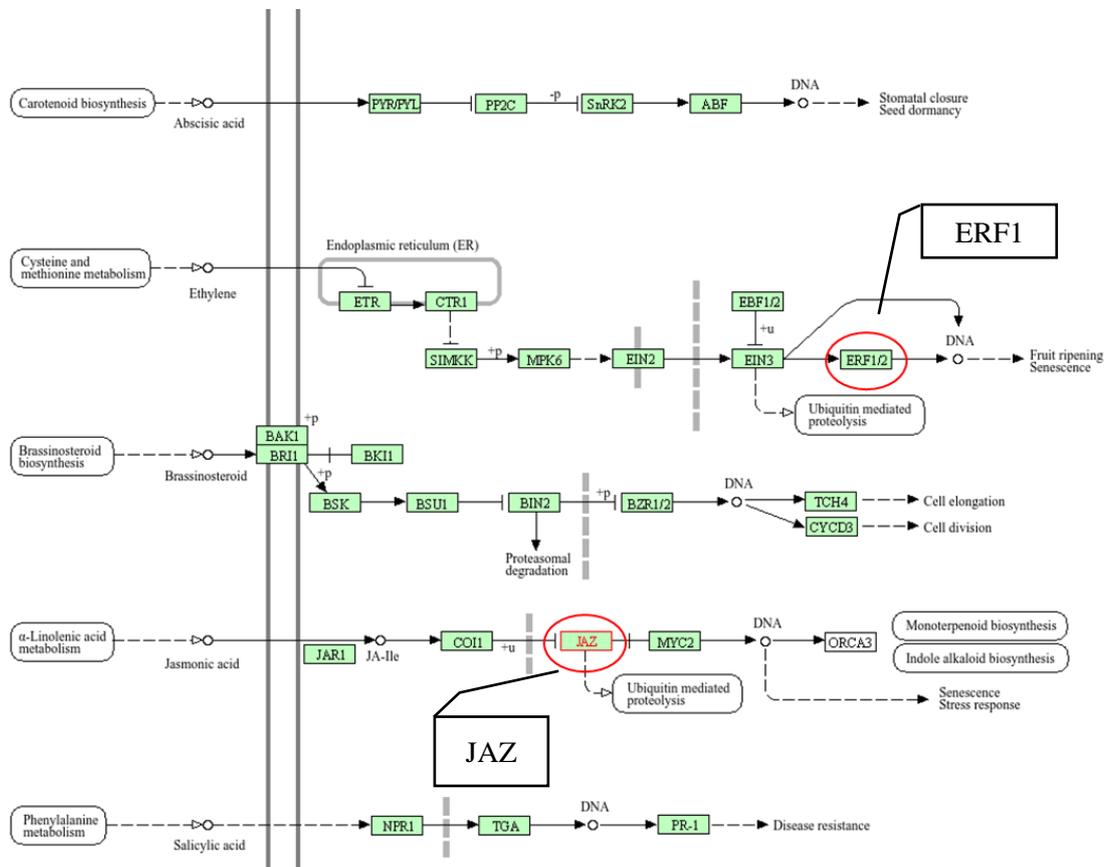


Рисунок 42 – Пути сигнальной трансдукции гормонального сигнала (данные представлены согласно базе KEGG, pathway id vun04075).

Таблица 14 – Гены из функциональных кластеров GO:2000022 и GO:0071395, экспрессия которых снижалась только у растений сорта Лянчихе в условиях повышенной влажности воздуха

№ п/п	Ген	GO-термин	log ₂ (FC) (данные RNA-seq)	p-value (данные RNA-seq)	Белок	Гомолог у арабидопсиса
1	<i>Vigun01g228500</i>	2000022 0071395	-3,1	$6,7 \cdot 10^{-16}$	жасмонат индуцированная оксигеназа	<i>AT3G11180 (JOX1)</i> , <i>AT5G05600 (JOX2)</i>
2	<i>Vigun02g160700</i>	2000022 0071395	-2,4	$3,4 \cdot 10^{-22}$	JAZ	<i>AT1G74950 (JAZ2)</i>
3	<i>Vigun03g399500</i>	2000022 0071395	-1,6	$6,4 \cdot 10^{-4}$	JAZ	<i>AT1G19180 (JAZ1)</i>
4	<i>Vigun06g026800</i>	0071395	-3,4	$1,0 \cdot 10^{-3}$	семейство цитохром P ₄₅₀ , подсемейство CYP2	<i>AT1G13110 (CYP71B7)</i>
5	<i>Vigun07g178200</i>	0071395	-2,2	$2,2 \cdot 10^{-5}$	этилен-зависимый ТФ	<i>AT3G23240 (ERF1)</i>
6	<i>Vigun08g027900</i>	2000022 0071395	-2,4	$2,4 \cdot 10^{-9}$	ТФ семейства MYB	<i>AT4G37260 (MYB73)</i>
7	<i>Vigun10g080400</i>	2000022, 0071395	-2,6	$2,5 \cdot 10^{-19}$	жасмонат индуцированная оксигеназа	<i>AT3G11180 (JOX1)</i> , <i>AT5G05600 (JOX2)</i>
8	<i>Vigun10g161900</i>	2000022 0071395	-2,2	$1,1 \cdot 10^{-10}$	JAZ	<i>AT1G72450 (JAZ6)</i>
9	<i>Vigun11g098600</i>	0071395	-1,8	$4,1 \cdot 10^{-4}$	тиоредоксин	<i>AT1G28480 (GRX480)</i>

Таким образом, в условиях повышенной влажности воздуха у всех образцов отмечалась изменение паттерна экспрессии генов, связанных с процессами биосинтеза, метаболизма и трансдукции фитогормонального сигнала. Значительные изменения в уровне экспрессии генов, связанных с передачей сигнала жасмоновой кислоты, наблюдались у растений сорта Лянчихе (к-2056) в условиях избыточного увлажнения. Гены, вовлеченные в процессы метаболизма и сигналинга жасмоната, вносят выраженный вклад в поддержание стабильности типа роста у вигны в условиях повышенной влажности воздуха.

ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1. Изменчивость морфологических и фенологических признаков среди контрастных по типу роста образцов *V. unguiculata* в различных условиях выращивания

Оценка степени варьирования комплекса признаков у различных культур проводилась разными исследовательскими группами и по-прежнему является одним из необходимых этапов в селекции сортов. По результатам комплексного изучения (полевая оценка в 2019-2022 гг. в условиях Астраханской области и Приморского края, трехлетний эксперимент в Адлере (Краснодарский край), а также изучение в искусственных условиях контрастных по влажности воздуха) изменчивости морфологических и фенологических признаков образцов вигны контрастных по типу роста стебля можно отметить, что реакция образцов/генотипов на изменение условий выращивания была различной (Крылова и др., 2022; 2024). На вариабельность изученных признаков достоверно влиял комплекс факторов, а именно генотип и место изучения. Кроме этого, погодные условия (количество осадков, сумма активных температур, относительная влажность воздуха) также влияли на изменчивость признаков. Продолжительность межфазных периодов в большей степени обусловлена влиянием места репродукции, а в меньшей степени связана с генотипическими свойствами изученных образцов. По результатам полевой оценки было отмечено, что варьирование комплекса признаков, связанных с общей архитектоникой растения (длина растения, число узлов и ветвей первого порядка, толщина стебля) связано с генотипом, местом репродукции, а также погодными условиями. Результаты изучения образцов в искусственных условиях согласуются с полученными при полевой оценке. Длина растения зависела как от генотипа, так и от условий выращивания образцов. В условиях повышенной влажности воздуха чаще наблюдалось формирование вьющегося побега. Изменчивость параметров листьев обусловлена комплексным влиянием всех климатических факторов. Полевые эксперименты показали, что варьирование числа и признаков бобов (длины и ширины) зависело от генотипа и лишь незначительно от условий развития растений.

При изучении взаимосвязей изученных признаков в разных условиях выращивания было выявлено несколько независимых групп согласованно изменяющихся признаков (главных компонент). В одной из таких групп были связаны между собой длина и ширина бобов. Варьирование этих показателей было минимальным, данные признаки были стабильны вне зависимости от климатических условий, а изменчивость была связана с индивидуальными особенностями изученных генотипов. В другой группе были взаимосвязаны признаки листьев, диапазон изменчивости которых был максимальным. Архитектоника растения (длина и толщина стебля, число узлов и ветвей), а также длительность периодов «посев-цветение» и «посев-налив бобов» объединились в отдельную группу и согласованно изменялись.

Для большей части образцов было показано увеличение длины стебля, а также изменение

архитектоники растения в целом при выращивании растений в условиях муссонного климата Приморского края, а также в контролируемых условиях при повышенной влажности воздуха. Показатели увеличивались при возделывании вигны на ДВОС, однако степень их варьирования строго зависела от генотипа.

В нашем эксперименте участвовали образцы с разными типами роста стебля, реакция которых на изменение условий выращивания была неодинаковой. Кроме этого, наблюдалось варьирование показателя длины растения в зависимости от погодных условий. Длина растения коррелировала с разным комплексом признаков в зависимости от климатических и от погодных условий, при этом сила этих корреляций была различна.

Вне зависимости от условий выращивания образец к-6 характеризовался индетерминантным типом роста, отличался большой вегетативной массой с незначительным числом бобов. Исключение составили растения, изучаемые в 2021 году, когда они в большей степени по сравнению с другими пострадали от аномальных погодных условий и часть растений не достигла своих типичных размеров. Для образца к-1783 в условиях Астраханской области и Адлера характерен детерминантный тип роста стебля, в то время как в условиях Приморского края у растений наблюдалось формирование вьющейся верхушки и увеличение длины растения. Более заметные изменения в разных климатических условиях были отмечены для трех образцов к-639, к-640 и к-642. Эксперимент в искусственных условиях не продемонстрировал изменения типа роста растения в зависимости от влажности воздуха у образцов к-639 и к-640, растения сохраняли индетерминантный тип роста. В то время как для образца к-642 было отмечено значительное влияние влажности воздуха на показатель длины растения. Однако результаты полевого исследования показали сходную тенденцию у этих трех образцов к-639, к-640 и к-642. В условиях муссонного климата заметно изменялась архитектура. У растений в условиях избыточного увлажнения главный стебель значительно удлинялся (более чем в 2 раза) и достигал более 3 метров, характеризовался наличием большего числа узлов и ветвей по сравнению с экземплярами, выращенными в засушливом климате. По результатам полевого изучения, а также эксперимента в искусственных условиях было отмечено, что реакция сорта Лянчихе отличалась от экземпляров всех других образцов. Растения вне зависимости от условий репродукции, а также погодных условий отличались самым коротким стеблем с меньшим числом узлов и ветвей первого порядка. Необходимо подчеркнуть, что варьирование показателей этих признаков также отмечалось, однако не столь значительное по сравнению с образцами к-639, к-640 и к-642. Этот образец (к-2056) сохранял компактную форму куста вне зависимости от погодных условий. В условиях муссонного климата Дальнего Востока растения значительно отличались от других изученных образцов в первую очередь по архитектуре и типу роста стебля (Приложение 5).

Исследование влияния погодных условий на изучаемые признаки определило совместное

действие количества осадков, выпавших в течение вегетационного периода, а также суммы активных температур. При этом необходимо учитывать и показатель относительной влажности воздуха. Вероятно, мы можем говорить именно о комплексном действии этих факторов на изменчивость всех изученных признаков, в особенности на варьирование длины стебля и изменение архитектоники растения. Однако только длина растения была взаимосвязана с показателями насыщенности воздуха влагой (количеством осадков и относительной влажностью воздуха).

Одной из специфических особенностей климатических условий Дальнего Востока является повышенная относительная влажность воздуха, в месяцы наиболее активного роста растений (июль, август) этот показатель достигает 93-96%. При выращивании вигны в Приморье образцы, имеющие в условиях Астраханской области достаточно компактную архитектуру, становятся лианами с индетерминантным типом роста, что затрудняет процесс культивирования культуры в условиях муссонного климата. Сорта с детерминантным типом роста, несомненно, обладают рядом преимуществ (возможность механизированного возделывания, устойчивость к полеганию, дружное созревание бобов) и более востребованны фермерами. Особую ценность они представляют в регионах с избыточным увлажнением. В настоящее время только сорт Лянчихе характеризуется стабильностью типа роста стебля, что, несомненно, отличает его от других образцов.

4.2. *TFL1*-подобные гены – основные репрессоры перехода к цветению

В настоящее время хорошо известно, что архитектура растения связана с функционированием апикальной меристемы побега. На переход от вегетативного роста к репродуктивной фазе оказывают влияние экзогенные и эндогенные факторы. Важнейшую роль в данном процессе играет ген *LFY*, негативным регулятором экспрессии которого является ген *TFL1* (Лебедева и др., 2020; Alvarez et al., 1992; Benlloch et al., 2007; Moraes et al., 2019; Périlleux et al., 2019). Главной функцией гена *TFL1* является поддержание недетерминированности и меристематической активности в зоне апекса на протяжении всего жизненного цикла, что непосредственно и отражается на архитектонике растения (Крылова, 2020).

В результате проведенного анализа в геномах основных представителей трибы Phaseoleae (у всех кроме адзуки) была выявлена дополнительная копия гена *TFL1* (рисунок 22, подкластер 1.2). Гены, входящие в состав данной группы, являются результатом дупликации генов *TFL1* и расположены в других хромосомах (таблица 11). На основе результатов *in silico* анализа последовательностей этих генов, в том числе цис-регуляторных регионов (рисунок 23), можно предположить, что данные гены поддерживаются в функциональном состоянии. Это может быть обусловлено их предполагаемой субфункционализацией. Кроме этого, во всех геномах

изученных представителей трибы Phaseoleae было идентифицировано по одному гену *ATC* и *BFT* (исключением является соя, у которой обнаружено по 2 гомолога *ATC* и *BFT*). Экзон-интронная структура большинства обнаруженных *TFL1*-подобных генов одинакова у всех представителей трибы, за исключением *G. max*. Большинство идентифицированных генов *G. max*, *C. sajan*, *P. vulgaris*, а также *V. radiata*, *V. angularis* и *V. unguiculata* состоят из 4 экзонов и 3 интронов (Krylova et al., 2021). В геноме *V. unguiculata* ранее был идентифицирован и описан только один гомолог гена *TFL1* – *VuTFL1* (Dhanasekar, Reddy, 2015). Впервые в данной работе в хромосоме 7 была выявлена последовательность, гомологичная гену *VuTFL1*, данная копия была обозначена нами как *VuTFL1.2*. Анализ промоторных областей всех *TFL1*-подобных генов вигны показал наличие множества мотивов связывания транскрипционных факторов, а также сайтов активации транскрипции, индуцированной светом, и гормон-чувствительных сайтов. Было отмечено сходный паттерн расположения цис-регуляторных элементов в промоторах *VuTFL1.1* и *VuTFL1.2*.

При анализе белковых моделей в составе белка TFL1, репрессора перехода растений к цветению, и FT, флоригена, была обнаружена лиганд-связывающая область (Banfield, Brady, 2000; Ahn et al., 2006). При изучении кристаллической структуры белков было показано, что замена гистидина в 88-й позиции в аминокислотной последовательности TFL1 и тирозина в 85-й позиции в FT критически влияют на функции белков. Замены His88Tyr в TFL1 и Tyr85His в FT приводят к изменению функциональной значимости белков на противоположную, TFL1 становится активатором цветения, в то время как белок FT приобретает функцию репрессора (Hanzawa et al, 2005). Аминокислоты Tyr85 в FT и His88 в TFL1 расположены в начале лиганд-связывающего домена и образуют водородную связь с Glu109 и Glu112, соответственно. По результатам серии опытов с химерными белками было показано, что изменение последовательности, кодируемой четвертым экзоном генов *TFL1* и *FT*, существенно меняло функции белков (Ahn et al., 2006). При дальнейших исследованиях белковых структур FT и TFL1 были определены дополнительные ключевые для правильного функционирования белков аминокислоты. Так, было показано, что у FT-подобных белков, обладающих функцией активаторов цветения, в 134й позиции расположен тирозин, а у TFL1-подобных белков, репрессоров цветения, в этой позиции аминокислота, отличная от тирозина. Кроме этого, у FT-подобных белков в 138й позиции – триптофан, а у TFL1-подобных белков – другая аминокислота (Ho and Weigel, 2014; Wickland, Hanzawa, 2015).

У *V. unguiculata* в идентифицированных в данной работе последовательностях белковых гомологов TFL1 сохранены все ключевые аминокислоты, важные для функционирования белков (рисунок 25А). Была выявлена высокая степень гомологии трехмерных структур *VuTFL1.1* и

VuTFL1.2. По результатам *in silico* анализа аминокислотной последовательности VuATC в позициях 134 и 138 расположены аминокислоты отличные от тирозина, а также сохранены все критичные для функционирования аминокислоты (рисунок 25Б). Работы по изучению функций белка BFT немногочисленны, роль белка по-прежнему до конца не установлена (Yoo et al., 2010; Chung et al., 2010; Ryu et al., 2011, 2014; Herath et al., 2022). Две аминокислоты, которые характерны для белков-активаторов цветения (134Tyr, 138Trp у FT), в составе VuBFT не отмечены (рисунок 25В). Консервативная аминокислота Asn152, характерная для FT-белков, в составе BFT заменена на глицин.

На основании полученных данных *in silico* анализа, можно предположить, что все идентифицированные TFL1-подобные белки (VuTFL1.1, VuTFL1.2, VuATC, VuBFT) могут обладать функцией блокаторов перехода растений вигны к цветению (Krylova et al., 2021). В ходе данной работы не было выявлено изменений в кодирующей части и в области промоторов всех идентифицированных *VuTFL1*-подобных генов (Крылова, Хлесткина, 2024). В настоящее время известно, что изменения в интронах могут влиять на протекание сплайсинга, например, перестройки в донорных и акцепторных сайтах влияют на последующий ход данного процесса, а в последующем и на образование белкового продукта (Sun et al., 2020). Детектированные в интронах перестройки не расположены в донорных или акцепторных участках. Полученные результаты свидетельствуют о высокой эволюционной консервативности группы *TFL1*-подобных генов.

4.3. Сравнительный транскриптомный анализ образцов *V. unguiculata* с разным типом роста стебля в контролируемых условиях

С помощью сравнительного транскриптомного анализа образцов вигны, отличающихся по признаку тип роста стебля и выращенных при контрастных значениях влажности воздуха, показано изменение экспрессии генов множества генов, вовлеченных в различные ответные реакции растения (Krylova et al., 2024). При этом, в данной работе было отмечено изменение спектра генов, связанных с ответом на абиотический и биотический стрессоры. С одной стороны, в условиях повышенной влажности снижалась экспрессия генов, связанных с ответом на абиотические стрессоры. С другой стороны, в этом же функциональном кластере повышалась экспрессия других генов. Сходные изменения происходили и с ферментами, наблюдалась активация генов, кодирующих ферменты, в то время как снижалась экспрессия других генов, кодирующих ферменты этого же класса. Таким образом, происходила генетическая перестройка многих механизмов реакции клеток при повышенной влажности воздуха.

В условиях избыточного увлажнения наблюдалось изменение уровня экспрессии многих генов, связанных с процессами биосинтеза, метаболизма и сигналинга фитогормонов. Среди

общих для всех образцов генов, экспрессия которых увеличилась, были идентифицированы гены, связанные с биосинтезом, метаболизмом и сигналингом этилена и гиббереллинов. При этом среди генов, активация которых наблюдалась, наибольшее число генов, вовлеченных в гиббереллин-зависимые процессы было идентифицировано у образца к-642 в условиях повышенной влажности воздуха. Общими генами со сниженным уровнем экспрессии были гены, вовлеченные в этилен- и ауксин-зависимые реакции. Фитогормон-зависимых генов, экспрессия которых уменьшилась, было идентифицировано больше, чем генов, для которых было отмечено увеличение уровня экспрессии. Для brassinosteroid- и ауксин-зависимых генов обнаружено только снижение уровня экспрессии.

В условиях повышенной влажности воздуха у растений сорта Лянчихе наблюдалось снижение уровня экспрессии жасмонат-зависимых генов, при этом в числе уникальных для этого образца генов с увеличением экспрессии таких генов, связанных с жасмоновой кислотой обнаружено не было. В данной работе только у этого образца было идентифицировано 9 генов в функциональных кластерах GO:2000022 (jasmonic acid mediated signaling pathway) и GO:0071395 (cellular response to jasmonic acid stimulus). Только у растений Лянчихе было снижение уровня экспрессии *Vigun08g027900*, кодирующего транскрипционный фактор MYB73; *Vigun06g026800* (кодирует белок CYP71B7); *Vigun11g098600* (GRX480), а также *Vigun07g178200*, кодирующего этилен-специфичный фактор транскрипции ERF1, который связывается с GCC-боксом генов вторичного ответа и инициирует их транскрипцию, а также может принимать участие в регуляции жасмонат-индуцибельных генов. Кроме этого, только у Лянчихе наблюдалось уменьшение экспрессии генов, кодирующих ингибиторы передачи жасмонатного сигнала (белки JAZ – *Vigun03g399500* (JAZ1), *Vigun10g161900* (JAZ6) и *Vigun02g160700* (JAZ2)), генов *Vigun01g228500* и *Vigun10g080400*, кодирующих жасмонат-индуцированные оксигеназы (JOX1 и JOX2), катализирующих реакцию превращения жасмоната в его неактивную форму 12-гидроксижасмонат (Krylova et al., 2024).

Жасмоновая кислота контролирует устойчивость растений к различным патогенам и кроме этого, к спектру абиотических факторов (засухе, повреждению ультрафиолетом, тяжелыми металлами). Как и другие фитогормоны, жасмоновая кислота полифункциональна и влияет на различные физиологические процессы. При этом один и тот же процесс находится под контролем нескольких фитогормонов. Жасмонаты участвуют в развитии цветков, индуцируют старение листьев, подавляют раскрытие лепестков, рост корней и гипокотилия, ингибируют переход арабидопсиса от вегетативной к репродуктивной стадии развития (Howe et al., 2018; Wang et al., 2020; Sohn et al., 2022).

В нормальных условиях уровень жасмонатов в цитоплазме очень низок, а гены, участвующие в биосинтезе, неактивны. JAZ-белки (ингибиторы передачи жасмонатного сигнала)

связаны с белками NOVEL INTERACTOR OF JAZ (NINJA, белок-адаптер) и TOPLESS (TPL; ко-репрессор) и блокируют работу различных транскрипционных факторов. Переход растений к цветению находится под контролем множества генов, в числе которых гены *TARGET OF EAT1, 2* (*TOE1* и *TOE2*). Было показано, что цветение ингибируется взаимодействием белков CO11 и JAZ, а связывание TOE1, TOE2 с JAZ блокирует переход к цветению путем ингибирования транскрипции *FLOWERING LOCUS T* (Zhai et al., 2015) В нашей работе было идентифицировано снижение уровня экспрессии *Vigun05g252100* (*TOE1*) только у растений к-6 и к-642 в условиях повышенной влажности воздуха. Эти два образца характеризуются индетерминантным типом роста, а в условиях муссонного климата наблюдалось значительное удлинение стебля и более поздний переход растений к цветению.

Белки JAZ играют ключевую роль в передаче жасмонатного сигнала (Guan et al., 2021). Было показано, что при сверхэкспрессии JAZ-подобного гена у *Chrysanthemum morifolium* отмечалось увеличение экспрессии *CmTOE3* и *CmTEM1*, запуск экспрессии *CmFLC*, *CmSVP*, *CmFTL3* и *CmSOC1*, что в результате приводило к более позднему переходу к цветению (Guan et al., 2021). В нашем исследовании снижение уровня экспрессии *Vigun03g399500* (гомолога *AtJAZ1*) было детектировано только у растений к-2056 в условиях избыточного увлажнения. Кроме этого, в данной работе среди уникальных генов со сниженной экспрессией у к-2056 были идентифицированы гены *JOX1* и *JOX2*, кодирующие ферменты пути метаболизма жасмоновой кислоты. У мутантов по этим генам отмечался повышенный уровень жасмоновой кислоты и замедленный рост (Caarls et al., 2017). Растения с нарушениями процессов биосинтеза и сигналинга жасмонатного сигнала отличались мужской стерильностью, повышенной чувствительностью к патогенам, при этом имели нормальный вегетативный рост. При повышенных концентрациях жасмоната растения обладали повышенной устойчивостью к патогенам и насекомым, при этом отличаясь замедленным ростом. На мутантах табака *Nicotiana attenuate* было показано, что при увеличении концентрации жасмоната наблюдалось ингибирование транскрипции ключевых генов, участвующих в процессах биосинтеза гиббереллинов (*GA20ox* и, возможно, *GA13ox*), блокировалось накопление гиббеллинов, замедлялся рост стебля растений (Heinrich et al., 2013).

Полученные в данной работе результаты свидетельствуют о том, что у растений Лянчихе, в отличие от трех других изученных генотипов, в условиях повышенной влажности воздуха, снижается экспрессия генов, участвующих в процессах метаболизма и сигналинга жасмоновой кислоты (Krylova et al., 2024). Детектированное снижение экспрессии JAZ у растений Лянчихе способствует более раннему переходу к цветению по сравнению с другими образцами. В условиях засухи уровень экспрессии этих генов, напротив, увеличивается, что в свою очередь, активирует экспрессию целого каскада генов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная комплексная оценка изменчивости морфологических и фенологических признаков у образцов вигны в различных эколого-географических условиях и в контролируемых искусственных условиях выращивания показала, что при повышенной относительной влажности воздуха и большом количестве осадков происходит значительное увеличение длины главного стебля, заметное изменение архитектоники, у некоторых образцов меняется тип роста главного стебля. Только один сорт Лянчихе имел стабильный тип роста и высоту растения вне зависимости от насыщенности воздуха влагой. Впервые в геноме вигны идентифицирована высокогомологичная копия гена *TFL1*, главной функцией которого является поддержание недетерминированности и меристематической активности в зоне апекса на протяжении всего жизненного цикла, проведен *in silico* анализ нуклеотидных последовательностей и цис-регуляторных элементов *TFL1*-подобных генов, а также аннотация функциональных доменов и предсказание трехмерных структур белков, секвенированы аллели этого гена у исследуемых образцов вигны, однако отличий в структуре *TFL1*-подобных генов сорта Лянчихе, которые объясняли бы сохранение этим сортом своей компактной архитектоники, не выявлено. Для установления метаболических путей, связанных с особенностями архитектоники растений вигны в ответ на изменение условий влажности воздуха, выполнен сравнительный транскриптомный анализ. Его результаты указывают на кардинальные перестройки паттерна экспрессии генов при повышенной влажности воздуха. Особенности, выявленные в транскриптоме сорта Лянчихе позволяют предположить, что гены, вовлеченные в метаболизм и сигналинг жасмоновой кислоты вносят наиболее выраженный вклад в поддержание детерминантного типа роста стебля этого образца вигны в условиях повышенной влажности воздуха.

ВЫВОДЫ

1. На основе комплексной оценки контрастных по типу роста образцов *V. unguiculata* в различных эколого-географических условиях и в контролируемых искусственных условиях с различной влажностью установлено, что только сорт Лянчихе сохранял детерминантный тип роста независимо от условий, тогда как у остальных образцов в условиях высокой влажности воздуха выявлено значительное увеличение длины стебля.
2. При помощи сравнительного анализа *TFL1*-подобных генов у контрастных по типу роста образцов вигны установлено, что данная группа генов не связана с фенотипическими отличиями, наблюдаемыми между сортом Лянчихе и другими исследуемыми образцами в части архитектоники растений.
3. На основе сравнительного RNA-seq анализа образцов вигны, контрастных по типу роста и выращиваемых в контролируемых условиях, отличающихся по насыщенности воздуха влагой,

выявлены дифференциально экспрессирующиеся гены. ДЭГ, связанные с метаболизмом и сигналингом жасмоновой кислоты, вносят наиболее выраженный вклад в поддержание стабильности типа роста у вигны в условиях повышенной влажности.

Список опубликованных работ в журналах, рекомендованных ВАК РФ и индексируемых в базах WOS/Scopus:

1. Крылова, Е.А. Детерминантный характер роста зернобобовых культур: роль в доместикации и селекции, генетический контроль / Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева, М.А. Вишнякова // Экологическая генетика. – 2020. – Т. 18. – № 1. – С. 43-58. <https://doi.org/10.17816/ecogen16141>
2. Крылова, Е.А. Роль ортологов гена *TFL1* в определении архитектоники растений / Е.А. Крылова // Генетика. – 2020. – Т. 56. – № 11. – С. 1262-1278. – <https://doi.org/10.31857/S0016675820110053>
3. Krylova, E. Structural organization of *TFL1*-like genes in representatives of the tribe Phaseoleae DC. / E. Krylova, K. Strygina, E. Khlestkina // Biological Communications. – 2021. – Vol. 66. – № 2. – P. 85-108. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.201>
4. Крылова, Е.А. Влияние влажности воздуха на изменчивость морфологических признаков *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в искусственных условиях / Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева // Экологическая генетика. – 2022. – Т. 20. – № 3. – С. 215-229. <https://doi.org/10.17816/ecogen108877>
5. Крылова, Е.А. Изменчивость морфологических и фенологических признаков среди контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в разных эколого-географических условиях / Е.А. Крылова, О.А. Чунихина, А.П. Бойко, Е.В. Мирошниченко, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева // Биотехнология и селекция растений. – 2024. – Т. 7. – № 2. – С. 16-30. <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2024-2-07>
6. Крылова, Е.А. База данных «Транскриптом вигны 1.0» / Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева // Свидетельство о регистрации базы данных № 2024624060 от 11.09.2024 г.
7. Krylova, E.A. Contrast relative humidity response of diverse cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes: deep study using RNAseq approach / E.A. Krylova, M. O. Burlyaeva, V.E. Tvorogova, E.K. Khlestkina // International Journal of Molecular Sciences. – 2024. – Vol. 25. – P. 11056. <https://doi.org/10.3390/ijms252011056>
8. Крылова, Е.А. *TFL1*-подобные гены у контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. / Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2024. – Т. 185. – № 4. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-...-....> (в печати, принята к публикации 15.10.2024).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буданова, В. Международный классификатор СЭВ рода *Phaseolus* L. / В. Буданова, Л. Лагутина, В. Корнейчук, М. Пасторек, М. Ужик, П. Гофирек, И. Моравец. – Л.: 1985. – 47 с.
2. Бурляева, М.О. Скрининг образцов спаржевой вигны (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc.) из коллекции ВИР на устойчивость к абиотическим и биотическим стрессорам / М.О. Бурляева, М.В. Гуркина, П.А. Чебукин // Селекция и семеноводство овощных культур. – 2014. – Т. 45. – С. 131-141.
3. Бурляева, М.О. Изучение спаржевой вигны из коллекции ВИР и перспективы ее возделывания в России / М.О. Бурляева, М.В. Гуркина, П.А. Чебукин // Земледелие. – 2015. – Т. 1. – С. 45-48
4. Бурляева, М.О. Международный классификатор видов рода *Vigna* Savi / М.О. Бурляева, М.В. Гуркина, П.А. Чебукин, Н.А. Киселева. – СПб.: ВИР, – 2016. – 90 с.
5. Бурляева, М.О. Изменчивость структуры корреляций морфологических и хозяйственных признаков у сои с разным типом роста и характером ветвления / М.О. Бурляева, Н.С. Ростова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. – Т. 23. – № 6. – С. 708-716. <https://doi.org/10.18699/VJ19.544>
6. Бурляева, М.О. Новые сорта вигны (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc.) овощного использования, перспективные для возделывания в южных регионах России / М.О. Бурляева, М.В. Гуркина, П.А. Чебукин, И.Н. Перчук, Е.В. Мирошниченко // Овощи России. – 2019. – № 5. – С. 33–37. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-5-33-37>
7. Бурляева, М.О. Применение многомерного анализа для выявления взаимосвязей хозяйственно ценных признаков вигны и дифференциации сортов по овощному и зерновому направлениям использования / М.О. Бурляева, М.В. Гуркина, Е.В. Мирошниченко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2021. – Т. 182. – № 4. – С. 36-47. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-4-36-47>
8. Быкова, И.В. Достижения и перспективы использования методов высокопроизводительного секвенирования в генетике и селекции картофеля / И.В. Быкова, Н.А. Шмаков, Д.А. Афонников, А.В. Кочетов, Е.К. Хлесткина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21. – № 1. – С. 96-103. <https://doi.org/10.18699/VJ17.227>
9. Вавилов, Н.И. Географическая изменчивость растений / Н. И. Вавилов // Научное слово. 1928. – 1. – С. 23-33
10. Вавилов, Н.И. Ботанико-географические основы селекции / Н. И. Вавилов – М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. – 60 с.

11. Вишнякова, М.А. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение: (методические указания). / М.А. Вишнякова, И.В. Сеферова, Т.В. Буравцева, М.О. Бурляева, Е.В. Семенова, Г.И. Филипенко, Т.Г. Александрова, Г.П. Егорова, И.И. Яньков, С.В. Булынец, Т.В. Герасимова, Е.В. Другова; под ред. М.А. Вишняковой. – Санкт-Петербург: ВИР, 2018. – 143 с. <https://doi.org/10.30901/978-5-905954-79-5>
12. Вишнякова, М.А. Видовое разнообразие коллекции генетических ресурсов зернобобовых вир и его использование в отечественной селекции (обзор). / М.А. Вишнякова, Т.Г. Александрова, Т.В. Буравцева, М.О. Бурляева, Г.П. Егорова, Е.В. Семенова, И.В. Сеферова, Г.Н. Суворова // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 2019. – Т. 180. – № 2. – С. 109-123. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-2-109-123>
13. Глушенкова, Н.И. Влияние длины дня на рост и развитие маша / Н.И. Глушенкова // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 1962. – Т. 34. – Вып. 1. – С.152-157.
14. Гуркина, М.С. Оценка коллекционных образцов спаржевой вигны как исходного материала для селекции в Астраханской области / М.С. Гуркина // Вестник. Прикаспия. – 2018. – № 3. – С. 27-32.
15. Гуркина, М.С. Изменчивость и связи хозяйственно ценных признаков спаржевой вигны из коллекции ВИР в условиях Астраханской области / М.С. Гуркина // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 2019. – Т. 180. – Вып. 1. – С. 59-65. <https://doi.org/10.30901.2227-8834-2019-1-59-65>
16. Жуков, В.А. Секвенирование следующего поколения» для изучения транскриптомных профилей тканей и органов гороха посевного (*Pisum sativum* L.) / В.А. Жуков, О.А. Кулаева, А.И. Жернаков, И.А. Тихонович // Сельскохозяйственная Биология. – 2015. – Т. 50. – № 3. – С. 278-287. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.3.278rus>
17. Ивантер, Э.В. Введение в количественную биологию / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ; – 2011. — 302 с.
18. Кондыков, И.В. Биология и селекция детерминантных форм гороха / И.В. Кондыков, В.И. Зотиков, А.Н. Зеленев, Н.Н. Кондыкова, В.Н. Уваров– Орел: Картуш; – 2006. – 120 с.
19. Крылова, Е.А. Детерминантный характер роста зернобобовых культур: роль в доместикации и селекции, генетический контроль / Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева, М.А. Вишнякова // Экологическая генетика. – 2020. – Т. 18. – № 1. – С. 43–58. <https://doi.org/10.17816/ecogen16141>.
20. Крылова, Е.А. Роль ортологов гена *TFL1* в определении архитектоники растений / Крылова Е.А. // Генетика. – 2020. – Т. 56. – № 11. – С. 1262-1278. <https://doi.org/10.31857/S0016675820110053>

21. Крылова, Е.А. Влияние влажности воздуха на изменчивость морфологических признаков *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в искусственных условиях / Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева // Экологическая генетика – 2022. – Т. 20. – № 3. – С. 215-229. <https://doi.org/10.17816/ecogen108877>
22. Крылова, Е.А. Изменчивость морфологических и фенологических признаков среди контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в разных эколого-географических условиях / Е.А. Крылова, О.А. Чунихина, А.П. Бойко, Е.В. Мирошниченко, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева // Биотехнология и селекция растений. – 2024. – Т. 7. – № 2. – С. 16-30. <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2024-2-07>
23. Крылова, Е.А. *TFL1*-подобные гены у контрастных по типу роста образцов *Vigna unguiculata* (L.) Walp. / Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2024. – Т. 185. – № 4. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-...-....> (в печати, принята к публикации 15.10.2024).
24. Кузнецова, Е.С. Географическая изменчивость вегетационного периода культурных растений / Е.С. Кузнецова // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 1929. – Т. 21. – Вып. 1. – С. 21-446.
25. Кузнецова, Е.С. Некоторые закономерности географической изменчивости вегетационного периода культурных растений / Е.С. Кузнецова // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 1952. – Т. 29. – Вып. 3. – С. 27-41.
26. Лебедева, М.А. Эволюционные аспекты регуляции цветения: “флоригены” и “антифлоригены” / М.А. Лебедева, И.Е. Додуева, М.С. Ганчева, В.Е. Творогова, К.А. Кузнецова, Л.А. Лутова // Генетика. – 2020. – Т. 56. – № 11. – С. 1279-1303. <https://doi.org/10.31857/S0016675820110065>
27. Лузина, З.А. О географической изменчивости биологических и хозяйственных признаков чечевицы / З.А. Лузина // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 1962. – Т. 34. – № 1. – С. 164-175
28. Момот, Я.Г. Коровий горох / Я.Г. Момот – Ленинград: ВИР, 1933. – 100 с.
29. Павлова, А.М. Вигна / Павлова А.М. // Культурная Флора СССР. Т. 4. Зернобобовые – М.-Л.: Сельхозгиз, 1937. – С. 623–646.
30. Павлова, А.М. Значение спаржевой вигны для селекции / Павлова А.М. // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 1959. – Т. XXXII. – Вып. 3. – С. 228–232. 7.
31. Погода и климат: справочно-информационный портал. [электронный ресурс]: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 20.01.2024)
32. Специализированные массивы для климатических исследований. ВНИИГМИ-МЦД: [сайт]. URL: <http://aisori-m.meteo.ru/waisori/index0.shtml> (дата обращения: 30.01.2024)

33. ФГБУ «Госсорткомиссия», Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Выпуск первый – Общая часть, Москва, 2019 329 С.
34. Фортунатова, О.К. Зависимость высоты растений от географических факторов произрастания / О.К. Фортунатова // Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике. – 1928. – Т. 19. – Вып. 1. – С. 385-466
35. Фотев, Ю.В. Биологические особенности и продуктивность вигны овощной в условиях Сибири / Ю.В. Фотев, Г.А. Кудрявцева, В.П. Белоусова // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2007. – № 4. – С. 32-36.
36. Чайлахян, М.Х. Гормональная теория развития растений / М.Х. Чайлахян – М.–Л.: 1937. – 200 с.
37. Шмаков, Н.А. Улучшение качества сборки de novo транскриптомов ячменя на основе гибридного подхода для линий с изменениями окраски колоса и стебля / Шмаков Н.А. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2021. – Т. 25. – № 1. – С. 30-38. <https://doi.org/10.18699/VJ21.00>
38. Шмидт, В.М. Математические методы в ботанике. Учеб. пособие. / В.М. Шмидт– Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. — 288 с.
39. Acharya, B.R. Hormone interactions in stomatal function / B.R. Acharya, S.M. Assmann // Plant Molecular Biology. – 2008. – Vol. 69. – № 4. – P. 451–462. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9427-0>
40. Agbicodo, E.M. Breeding drought tolerant cowpea: constraints, accomplishments, and future prospects / E.M. Agbicodo, C.A. Fatokun, S. Muranaka, R.G.F. Visser, C.G. Linden van der // Euphytica. – 2009. – Vol. 167. – P.353–370. <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9893-8>
41. Ahn, J.H. Divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1 / J.H. Ahn, D. Miller, V.J. Winter, M.J. Banfield, J.H. Lee, S.Y. Yoo, S.R. Henz, R.L. Brady, D. Weigel // The EMBO journal. – 2006. – Vol. 25. – № 3. – P. 605– 614. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600950>
42. Alvarez, J. terminal flower: a gene affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana* / J. Alvarez, C.L. Guli, X.-H. Yu, D.R. Smyth // The Plant Journal. – 1992. – Vol. 2. – № 1. –P. 103–116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.1992.00103.x>
43. Amorim, L.L.B. Cowpea and abiotic stresses: identification of reference genes for transcriptional profiling by qPCR. / L.L.B. Amorim, J.R.C. Ferreira-Neto, J.P. Bezerra-Neto, V. Pandolfi, F.T. de Araújo, M.K. da Silva Matos, M.G. Santos, E.A. Kido, A.M. Benko-Iseppon // Plant Methods. – 2018. – Vol. 14. – P. 88. <https://doi.org/10.1186/s13007-018-0354-z>
44. Andrews, S. FASTQC: a quality control tool for high throughput sequence data [электронный ресурс]: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc> 2015.
45. Arve, L.E. ABA induces H₂O₂ production in guard cells, but does not close the stomata on *Vicia faba* leaves developed at high air humidity / L.E. Arve, D.R. Carvalho, J.E. Olsen, S. Torre // Plant

Signaling & Behavior. – 2014. – Vol. 9. – P.e29192. <https://doi.org/10.4161/psb.29192>

46. Arve, L.E. Ethylene is involved in high air humidity promoted stomatal opening of tomato (*Lycopersicon esculentum*) leaves / L.E. Arve, S. Torre // *Functional Plant Biology*. – 2015. – Vol. 42. – P. 376–386. <https://doi.org/10.1071/FP14247>
47. Banfield, M.J. The structure of Antirrhinum centroradialis protein (CEN) suggests a role as a kinase regulator / M.J. Banfield, R.L. Brady // *Journal of molecular biology*. – 2000. – Vol. 297. – №5. – P. 1159–1170. <https://doi.org/10.1006/jmbi.2000.3619>
48. Benlloch, R. Floral initiation and inflorescence architecture: a comparative view / R. Benlloch, A. Berbel, A. Serrano-Mislata, F. Madueno // *Molecular Plant*. – 2007. – Vol. 100. – № 3. – P. 659–676. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm146>
49. Bernard, R.L. Two genes affecting stem termination in soybeans / R.L. Bernard // *Crop Science*. 1972. – Vol. 12. – № 2. – P. 235-239. <https://doi.org/10.2135/cropsci1972.0011183X001200020028x>.
50. Blighe, K. EnhancedVolcano: Publication-ready volcano plots with enhanced colouring and labeling. R package version 1.10.0. [электронный ресурс] / K. Blighe, S. Rana, M. Lewis // 2022. – Режим доступа: <https://github.com/kevinblighe/EnhancedVolcano>.
51. Boukar, O. Cowpea / O. Boukar, C.A. Fatokun, P.A. Roberts, M. Abberton, Bao Lam Huynh, T.J. Close, S. Kyei-Boahen, T.J.V. Higgins, J. D. Ehlers // *Grain Legumes*. – 2015. – P. 219–250. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5_7
52. Boukar, O. Cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) breeding / O. Boukar, A. Togola, S. Chamarthi, N. Belko, H. Ishikawa, K. Suzuki, C. Fatokun // *Advances in Plant Breeding Strategies: Legumes*. – 2019. – Vol. 7. – P. 201–243. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-23400-3>
53. Caarls, L. *Arabidopsis* JASMONATE-INDUCED OXYGENASES down-regulate plant immunity by hydroxylation and inactivation of the hormone jasmonic acid / L. Caarls, Y. Elberse, M. Awwanah, N.R. Ludwig, M. de Vries, T. Zeilmaker, S.C.M. Van Wees, R.C. Schuurink, G. van den Ackerveken // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2017. – Vol. 114. – P. 6388-6393. <https://doi.org/10.1073/pnas.1701101114>
54. Chen, S. fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. / S. Chen, Y. Zhou, Y. Chen, J. Gu // *Bioinformatics*. – 2018. – Vol. 34. – Issue 17. – P. i884–i890, <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty560>
55. Chen, Y. ERF1 delays flowering through direct inhibition of FLOWERING LOCUS T expression in *Arabidopsis*. / Y. Chen, L. Zhang, H. Zhang, L. Chen, D. Yu // *Journal of Integrative Plant Biology*. – 2021. – Vol. 63. – № 10. – P. 1712–23. <https://doi.org/10.1111/jipb.13144>
56. Chia, Y. A critical review on the influence of humidity for plant growth forecasting / Y. Chia, M.W. Lim // *IOP Conference Series: Materials Science and Engineering*. – 2022. – Vol. 1257. – P. 012001

<https://doi.org/10.1088/1757-899X/1257/1/012001>

57. Chung, K.S. BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT), a member of the FT/TFL1 family, shows distinct pattern of expression during the vegetative growth of *Arabidopsis* / K.S. Chung, S.Y. Yoo, S.J. Yoo, J.S. Lee, J.H. Ahn // *Plant signaling & behavior*. – 2010. Vol. 5. – № 9. – P. 1102–1104. <https://doi.org/10.4161/psb.5.9.12415>
58. Corpet, F. 1988. Multiple sequence alignment with hierarchical clustering / F. Corpet // *Nucleic Acids Research*. – 1988. – Vol. 16. – № 22. – P. 10881–10890. <https://doi.org/10.1093/nar/16.22.10881>
59. Dash, S. Legume information system (LegumeInfo. org): a key component of a set of federated data resources for the legume family / S. Dash, J.D. Campbell, E.K. Cannon, A.M. Cleary, W. Huang, S.R. Kalberer, V. Karingula, A.G. Rice, J. Singh, P.E. Umale, N.T. Weeks, A.P. Wilkey, A.D. Farmer, S.B. Cannon // *Nucleic Acids Research*. – 2016. – Vol. 44. – P. D1181-D1188. <https://doi.org/10.1093/nar/gkv1159>
60. Davies, W.J. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought / W.J. Davies, G.R. Kudoyarova, W. Hartung // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2005. – Vol. 24. – P. 285–295. <https://doi.org/10.1007/s00344-005-0103-1>
61. Dhanasekar, P. A novel mutation in *TFL1* homolog affecting determinacy in cowpea (*Vigna unguiculata*) / P. Dhanasekar, K.S. Reddy // *Molecular Genetics and Genomics*. – 2015. – Vol. 290. – № 1. – P. 55-65. <https://doi.org/10.1007/s00438-014-0899-0>.
62. Dobin, A. STAR: ultrafast universal RNA-seq aligner / A. Dobin, C.A. Davis, F. Schlesinger, J. Drenkow, C. Zaleski, S. Jha, P. Batut, M. Chaisson, T.R. Gingeras // *Bioinformatics*. – 2013. – Vol. 29. – № 1. – P. 15-21. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts635>.
63. Dow El-Madina, I.M. Flowering of contrasting cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes under different temperatures and photoperiods / I.M. Dow El-Madina, A.E. Hall // *Field Crops Research*. – 1986. – Vol. 14. – P. 87–104. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(86\)90049-3](https://doi.org/10.1016/0378-4290(86)90049-3)
64. Driesen, E. Influence of environmental factors light, CO₂, temperature, and relative humidity on stomatal opening and development: A Review / E. Driesen, W. Van den Ende, M. De Proft, W. Saeys // *Agronomy*. – 2020. – Vol. 10. – P. 1975. <https://doi.org/10.3390/agronomy10121975>
65. Emerson, R.A. The inheritance of sizes and shapes in plants. A preliminary note / R.A. Emerson // *American Naturalist*. – 1910. – Vol. 44. – № 528. – P. 739-746. <https://doi.org/10.1086/279188>.
66. Ewels, P. MultiQC: summarize analysis results for multiple tools and samples in a single report / P. Ewels, M. Magnusson, S. Lundin, M. Käller // *Bioinformatics*. – 2016. – Vol. 32. – Issue 19. – P. 3047–3048. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btw354>
67. Fanourakis, D. Low air humidity during growth promotes stomatal closure ability in roses / D.

- Fanourakis, H. Giday, B. Hyldgaard, D. Bouranis, O. Körner, C.O. Ottosen // *European Journal of Horticultural Science*. – 2019. – Vol. 84. – P. 245–252.
68. Fanourakis, D. Stomatal behavior following mid- or long-term exposure to high relative air humidity: A review / D. Fanourakis, S. Aliniaiefard, A. Sellin, H. Giday, O. Körner, A.R. Nejad, C. Delis, D. Bouranis, G. Koubouris, E. Kambourakis, N. Nikoloudakis, G. Tsaniklidis // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2020. – Vol. 153. – P. 92–105. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.024>.
69. FAO. Land statistics 2001–2022. Global, regional and country trends. / FAO // *FAOSTAT Analytical Briefs*. – 2024 – No. 88.
70. Fatokun, C.A. Outcrossing in cowpea / C.A. Fatokun, Q. Ng // *Journal of Food Agriculture and Environment*. – 2007. – Vol. 5. – P. 334–338.
71. Felsenstein, J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap / J. Felsenstein // *Evolution*. – 1985. – Vol. 39. – P. 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
72. Finn, R. D. InterPro in 2017-beyond protein family and domain annotations / R. D. Finn, T. K. Attwood, P. C. Babbitt, A. Bateman, P. Bork, A. J. Bridge, H. Y. Chang, Z. Dosztányi, S. El-Gebali, M. Fraser, J. Gough, D. Haft, G. L. Holliday, H. Huang, X. Huang, I. Letunic, R. Lopez, S. Lu, A. Marchler-Bauer, H. Mi, J. Mistry, D. A. Natale, M. Necci, G. Nuka, C. A. Orengo, Y. Park, S. Pesseat, D. Piovesan, S. C. Potter, N. D. Rawlings, N. Redaschi, L. Richardson, C. Rivoire, A. Sangrador-Vegas, C. Sigrist, I. Sillitoe, B. Smithers, S. Squizzato, G. Sutton, N. Thanki, P. D. Thomas, S. C. E. Tosatto, C. H. Wu, I. Xenarios, Yeh L. S., S. Y. Young, A. L. Mitchell // *Nucleic Acids Research*. – 2017. – Vol. 45(D1). – P. D190–D199. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw1107>
73. Foucher, F. DETERMINATE and LATE FLOWERING are two TERMINAL FLOWER1/CENTRORADIALIS homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea / F. Foucher, J. Morin, J. Courtiade, S. Cadioux, N. Ellis, M.J. Banfield, C. Rameau // *Plant Cell Online*. – 2003. – Vol. 15. – № 11. – P. 2742-2754. <https://doi.org/10.1105/tpc.015701>.
74. Gerrano, A.S. Genetic variability in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes / A.S. Gerrano, P.O. Adebola, W.S. Jansen van Rensburg, S.M. Laurie // *South African Journal of Plant and Soil*. – 2015. – Vol. 32. – № 3. – P. 165-174. <https://doi.org/10.1080/02571862.2015.1014435>
75. Giday, H. Foliar abscisic acid content underlies genotypic variation in stomatal responsiveness after growth at high relative air humidity / H. Giday, D. Fanourakis, K.H. Kjaer, I.S. Fomsgaard, C.O. Ottosen // *Annals of Botany*. – 2013a. – Vol. 112. – № 9. – P. 1857–1867. <https://doi.org/10.1093/aob/mct220>
76. Giday, H. Smaller stomata require less severe leaf drying to close: A case study in *Rosa hybrida* / Giday H., K.H. Kjaer, D. Fanourakis, C.O. Ottosen // *Plant Physiology*. – 2013b. – Vol. 170. – P. 1309–1316.

77. Gislerod, H.R. The interaction of relative air humidity and carbon dioxide enrichment in the growth of *Chrysanthemum × morifolium* / H.R. Gislerod, P.V. Nelson // *Ramat. Scientia Horticulturae*. – 1989. – Vol. 38. – P. 305- 313.
78. Goodstein, D. M., Shu, S., Howson, R., Neupane, R., Hayes, R. D., Fazo, J., Mitros, T., Dirks, W., Hellsten, U., Putnam, N., and Rokhsar, D. S. 2012. Phytozome: a comparative platform for green plant genomics / D. M. Goodstein, S. Shu, R. Howson, R. Neupane, R. D. Hayes, J. Fazo, T. Mitros, W. Dirks, U. Hellsten, N. Putnam, D. S. Rokhsar // *Nucleic Acids Research*. – 2012. – Vol. 40 (Database issue). – P. D1178–D1186. <https://doi.org/10.1093/nar/gkr944>
79. Goretti, D. TERMINAL FLOWER1 Functions as a Mobile Transcriptional Cofactor in the Shoot Apical Meristem / D. Goretti, M. Silvestre, S. Collani, T. Langenecker, C. Méndez, F. Madueño, M. Schmid // *Plant Physiology*. – 2020. – Vol. 182. – № 4. – P. 2081–2095. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00867>
80. Guan, Y. Overexpression of the *CmJAZ1*-like gene delays flowering in *Chrysanthemum morifolium* / Y. Guan, L. Ding, J. Jiang, Y. Shentu, W. Zhao, K. Zhao, X. Zhang, A. Song, S. Chen, F. Chen // *Horticulture Research*. – 2021. – Vol. 8. – P. 87. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00525-y>.
81. Hammer, K. Das Domestikation syndrome / K. Hammer // *Die Kulturpflanze*. – 1984. – Bd. 32. – № 1. – S. 11-34. <https://doi.org/10.1007/bf02098682>.
82. Hanzawa, Y. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering / Y. Hanzawa, T. Money, D. Bradley // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2005. – Vol. 102. – № 21. – P. 7748– 7753. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500932102>
83. Havlová, M. The role of cytokinins in responses to water deficit in tobacco plants over-expressing trans-zeatin O-glucosyltransferase gene under 35S or SAG12 promoters / M. Havlová, P.I. Dobrev, V. Motyka, H. Storchová, J. Libus, J. Dobrá, J. Malbeck, A. Gaudinová, R. Vanková // *Plant, cell & environment*. – 2008. – Vol. 31. – № 3. – P. 341–353. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01766.x>
84. Heinrich, M. High levels of jasmonic acid antagonize the biosynthesis of gibberellins and inhibit the growth of *Nicotiana attenuata* stems / M. Heinrich, C. Hettenhausen, T. Lange, H. Wunsche, J. Fang, I.T. Baldwin, J. Wu // *The Plant Journal*. – 2013. – Vol. 73. – P. 591–606.
85. Herath, D. CRISPR-Cas9-mediated mutagenesis of kiwifruit *BFT* genes results in an evergrowing but not early flowering phenotype / D. Herath, C. Voogd, M. Mayo-Smith, B. Yang, A.C. Allan, J. Putterill, E. Varkonyi-Gasic // *Plant biotechnology journal*. – 2022. – Vol. 20. – № 11. – P. 2064–2076. <https://doi.org/10.1111/pbi.13888>
86. Higo, K. Plant cis-acting regulatory DNA elements (PLACE) database / K. Higo, Y. Ugawa, M. Iwamoto, T. Korenaga // *Nucleic Acids Research*. – 1999. – Vol. 27. – № 1. – P. 297–300. <https://doi.org/10.1093/nar/27.1.297>

87. Ho, W.W. Structural features determining flower-promoting activity of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T / W.W. Ho, D. Weigel // *The Plant cell*. – 2014. – Vol. 26. – № 2. – P. 552–564. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.115220>
88. Howe, G.A. Modularity in Jasmonate Signaling for Multistress Resilience / G.A. Howe, I.T. Major, A.J. Koo // *Annual Review of Plant Biology*. – 2018. – Vol. 69. – № 1. – P. 387–415. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040047>
89. Hu, H. Transcriptomic analysis of *Vigna radiata* in response to chilling stress and uniconazole application / H. Hu, N. Feng, X. Shen, L. Zhao, D. Zheng // *BMC genomics*. – 2022. – Vol. 23. – № 1. – P. 205. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08443-6>
90. Huang, N.C. *Arabidopsis thaliana* CENTRORADIALIS homologue (ATC) acts systemically to inhibit floral initiation in *Arabidopsis* / N.C. Huang, W.N. Jane, J. Chen, T.S. Yu // *The Plant journal*. – 2012. – Vol. 72. – P. 175–184. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05076.x>
91. Huxley, P.A. Growth and development of soyabean cv. TK5 as affected by tropical daylengths, day/night temperatures and nitrogen nutrition / P.A. Huxley, R.J. Summerfield, A.P. Hughes // *Annals of Applied Biology*. – 1976. – Vol. 82. – № 1. – P. 117–133. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb01679.x>
92. Huxley, P.A. Effects of daylength and day/night temperatures on growth and seed yield of cowpea cv. K 2809 grown in controlled environments / P.A. Huxley, R.J. Summerfield // *Annals of Applied Biology*. – 1976. – Vol. 83. – № 2. – P. 259–271. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb00605.x>
93. Innes, S.N. Different abscisic acid-deficient mutants show unique morphological and hydraulic responses to high air humidity / S.N. Innes, K.A. Solhaug, S. Torre, I.C. Dodd // *Physiologia plantarum*. – 2021. – Vol. 172. – № 3. – P. 1795–1807. <https://doi.org/10.1111/ppl.13417>
94. Inouye, J. Effects of temperature and daylength soybean on the flowering some photinsensitive varieties / J. Inouye, S. Shanmugasundaram, T. Masuyama // *Japanese Journal of Tropical Agriculture*. – 1979. – Vol. 22. – № 4. – P. 167–171. <https://doi.org/10.11248/JSTA1957.22.167>
95. Iwata, H. The TFL1 homologue KSN is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry / H. Iwata, A. Gaston, A. Remay, T. Thouroude, J. Jeauffre, K. Kawamura, L.H. Oyant, T. Araki, B. Denoyes, F. Foucher // *The Plant journal*. – 2012. – Vol. 69. – P. 116–125. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04776.x>
96. Jia, J. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation / J. Jia, S. Zhao, X. Kong, Y. Li, G. Zhao, W. He, R. Appels, M. Pfeifer, Y. Tao, X. Zhang, R. Jing, C. Zhang, Y. Ma, L. Gao, C. Gao, M. Spannagl, K.F. Mayer, D. Li, S. Pan, F. Zheng, Q. Hu, H. Xia, J. Li, Q. Liang, J. Chen, T. Wicker, C. Gou, H. Kuang, G. He, Y. Luo, B. Keller, Q. Xia, P. Lu, J. Wang, H. Zou, R. Zhang, J. Xu, J. Gao, C. Middleton, Z. Quan, G. Liu, J. Wang, *International Wheat Genome*

- Sequencing Consortium, H. Yang, X. Liu, Z. He, L. Mao, J. Wang // *Nature*. – 2013. – Vol. 496. – P. 91–95. <https://doi.org/10.1038/nature12028>
97. Kang, B.H. Transcriptome Analysis of Differentially Expressed Genes Associated with Salt Stress in Cowpea (*Vigna unguiculata* L.) during the Early Vegetative Stage / B.H. Kang, W.J. Kim, S. Chowdhury, C.Y. Moon, S. Kang, S.H. Kim, S.H. Jo, T.H. Jun, K.D. Kim, B.K. Ha // *International journal of molecular sciences*. – 2023. – Vol. 24. – № 5. – P. 4762.
98. Karlgren, A. Evolution of the PEBP gene family in plants: Functional diversification in seed plant evolution / A. Karlgren, N. Gyllenstrand, T. Källman, J.F. Sundstrom, D. Moore, M. Lascoux, U. Lagercrantz // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 156. – Issue. 4. – P. 1967–1977. <https://doi.org/10.1104/pp.111.176206>
99. Kelley, L. The Phyre2 web portal for protein modeling, prediction and analysis / Kelley L., S. Mezulis, C. Yates, M.N. Wass, M.J.E. Sternberg // *Nature protocols*. – 2015. – Vol. 10. – P. 845–858. <https://doi.org/10.1038/nprot.2015.053>
100. Kim, S.E. Control of growth habit in determinate lablab bean (*Lablab purpureus*) by temperature and photoperiod / S.E. Kim, H. Okubo // *Scientia Horticulturae*. – 1995. – Vol. 61. – № 3-4. – P. 147-55. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(94\)00740-7](https://doi.org/10.1016/0304-4238(94)00740-7).
101. Krylova, E. Structural organization of *TFL1*-like genes in representatives of the tribe Phaseoleae DC. / E. Krylova, K. Strygina, E. Khlestkina // *Biological Communications*. – 2021. – Vol. 66. – № 2. – P. 85-108. <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.201>
102. Krylova, E.A. Contrast relative humidity response of diverse cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes: deep study using RNAseq approach / E.A. Krylova, M.O. Burlyaeva, V.E. Tvorogova, E.K. Khlestkina // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2024. – Vol. 25. – P. 11056. <https://doi.org/10.3390/ijms252011056>
103. Kumar, S. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms / S. Kumar, G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, K. Tamura // *Molecular Biology and Evolution*. – 2018. – Vol. 35. – № 6. – P. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
104. Kwak, M. Mapping homologous sequences for determinacy and photoperiod sensitivity in common bean (*Phaseolus vulgaris*) / M. Kwak, D. Velasco, P. Gepts // *The Journal of heredity*. – 2008. – Vol. 99. – № 3. – P. 283-291. <https://doi.org/10.1093/jhered/esn005>.
105. Kwak, M. Multiple origins of the determinate growth habit in domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris*) / M. Kwak, O. Toro, D.G. Debouck, P. Gepts // *Annals of Botany*. – 2012. – Vol. 110. – № 8. – P. 1573-1580. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs207>.
106. Lamprecht, H. Zur genetik von *Phaseolus vulgaris* / H. Lamprecht // *Hereditas*. – 1935. – Vol. 20. – № 1-2. – P.71-93. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1935.tb03180.x>.

107. Lamprecht, H. The inheritance of the slender-type of *Phaseolus vulgaris* and some other results / H. Lamprecht // *Agri Hortique Genetica*. – 1947. – Vol. 5. – P. 72-84.
108. Li, P. Transcriptomic Profiling of the Maize (*Zea mays* L.) Leaf Response to Abiotic Stresses at the Seedling Stage / P. Li, W. Cao, H. Fang, S. Xu, S. Yin, Y. Zhang, D. Lin, J. Wang, Y. Chen, C. Xu, Z. Yang // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – Vol. 8. – P. 290. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00290>
109. Li, S. Parallel domestication with a broad mutational spectrum of determinate stem growth habit in leguminous crops / S. Li, Y. Ding, D. Zhang, X. Wang, X. Tang, D. Dai, H. Jin, S.H. Lee, C. Cai, J. Ma // *The Plant journal: for cell and molecular biology*. – 2018a. – Vol. 96. – № 4. – P. 761–771. <https://doi.org/10.1111/tpj.14066>
110. Li, Z. Brassinosteroid signaling recruits histone 3 lysine-27 demethylation activity to FLOWERING LOCUS C chromatin to inhibit the floral transition in *Arabidopsis* / Z. Li, Y. Ou, Z. Zhang, J. Li, Y. He // *Molecular plant*. – 2018b. – Vol. 11. – P. 1135–1146. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.06.007>
111. Li, L. Comprehensive Transcriptome Analysis of Responses during Cold Stress in Wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. Li, C. Han, J. Yang, Z. Tian, R. Jiang, F. Yang, K. Jiao, M. Qi, L. Liu, B. Zhang, J. Niu, Y. Jiang, Y. Li, J. Yin // *Genes*. – 2023a. – Vol. 14. – № 4. – P. 844. <https://doi.org/10.3390/genes14040844>
112. Li, X. Integrated metabolomic and transcriptomic analysis of the quinoa seedling response to high relative humidity stress / X. Li, P. Zhang, J. Liu, H. Wang, J. Liu, H. Li, H. Xie, Q. Wang, L. Li, S. Zhang, L. Huang, L. Liu, P. Qin // *Biomolecules*. – 2023b. – Vol. 3. – P. 1352. <https://doi.org/10.3390/biom13091352>
113. Liao, Y. featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features / Y. Liao, G.K. Smyth, W. Shi // *Bioinformatics*. – 2014. – Vol. 30. – № 7. – P. 923–930. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt656>
114. Liu, B. The soybean stem growth habit gene Dtl is an ortholog of *Arabidopsis TERMINAL FLOWER1* / B. Liu, S. Watanabe, T. Uchiyama, F. Kong, A. Kanazawa, Z. Xia, A. Nagamatsu, M. Arai, T. Yamada, K. Kitamura, C. Masuta, K. Harada, J. Abe // *Plant Physiology*. – 2010. – Vol. 153. – № 1. – P. 198-210. <https://doi.org/10.1104/pp.109.150607>.
115. Love, M.I. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2 / M.I. Love, W. Huber, S. Anders // *Genome Biology*. – 2014. – Vol. 15. – № 12. – P. 550. <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>.
116. Manghwar, H. Brassinosteroids (BRs) Role in Plant Development and Coping with Different Stresses / H. Manghwar, A. Hussain, Q. Ali, F. Liu // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2022. – Vol. 23. – P. 1012. <https://doi.org/10.3390/ijms23031012>

117. Mimida, N. Functional divergence of the *TFL1*-like gene family in *Arabidopsis* revealed by characterization of a novel homologue / N. Mimida, K. Goto, Y. Kobayashi, T. Araki, J.H. Ahn, D. Weigel, M. Murata, F. Motoyoshi, W. Sakamoto // *Genes to Cells*. – 2001. – Vol. 6. – P. 327–336. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2443.2001.00425.x>
118. Mironova, V.V. RNA-seq data analysis for studying abiotic stress in horticultural plants. / V.V. Mironova, C. Weinholdt, I. Grosse // *Abiotic Stress Biology in Horticultural Plants*. Y. Kanayama, A. Kochetov (eds.) – 2015. – P. 197–220. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55251-2_14
119. Mohammed, I. Effect of climate variation on the yield of cowpea (*Vigna unguiculata*). / I. Mohammed, D.A. Alawa, J.S. Mshelia, J.A. Betiang, S.B. Azu, S.S. Bishie-Unung // *African Journal of Agricultural Research*. – 2021. – Vol. 17. – № 3. – P. 456-462. <https://doi.org/10.5897/AJAR2020.14960>
120. Moraes, T.S. FT/TFL1: calibrating plant architecture / T.S. Moraes, M.C. Dornelas, A.P. Martinelli // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – V. 10. – P. 1–6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00097>
121. Morgan M. GSEABase: Gene set enrichment data structures and methods. R package version 1.47.0. 2019. / Morgan M., Falcon S., Gentleman R.
122. Mortensen, L.M. Effects of air humidity on growth, flowering, keeping quality and water relations of four short-day greenhouse species / L.M. Mortensen // *Scientia Horticulturae*. – 2000. – Vol. 86. – P. 299–310.
123. Nejad, A.R. Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity / A.R. Nejad, U. van Meeteren // *Physiol. Plant*. – 2005. – Vol. 125. – P. 324–332. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00567.x>
124. Norton, J.B. Inheritance of habit in the common bean / J.B. Norton // *American Naturalist*. – 1915. – Vol. 49. – № 585. – P. 547-561. <https://doi.org/10.1086/279499>.
125. Okamoto, M. High humidity induces abscisic acid 8'-hydroxylase in stomata and vasculature to regulate local and systemic abscisic acid responses in *Arabidopsis* / M. Okamoto, Y. Tanaka, S.R. Abrams, Y. Kamiya, M. Seki, E. Nambara // *Plant Physiology*. – 2009. – Vol. 149. – № 2. – P. 825–834. <https://doi.org/10.1104/pp.108.130823>
126. Okonechnikov, K. the UGENE team. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit / K. Okonechnikov, O. Golosova, M. Fursov // *Bioinformatics*. – 2012. – Vol. 28. – P. 1166-1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>
127. O'Leary J.W. The Effect of relative humidity on growth, yield, and water consumption of bean plants. / J.W. O'Leary, G.N. Knecht // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. – 1971. – Vol. 96. – № 3. – P. 263-265. <https://doi.org/10.21273/JASHS.96.3.263>
128. Perchuk, I. Composition of primary and secondary metabolite compounds in seeds and pods of asparagus bean (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) from China / I. Perchuk, T. Shelenga, M. Gurkina,

- E. Miroshnichenko, M. Burlyaeva // *Molecules*. – 2020. – Vol. 25. – P. 3778. <https://doi.org/10.3390/molecules25173778>
129. Périlleux, C. Turning meristems into fortresses / C. Périlleux, F. Bouché, M. Randoux, B. Orman-Ligeza // *Trends in Plant Science*. – 2019. Vol. 24. – № 5. – P. 431–442. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.02.004>
130. Ratcliffe, O.J. A common mechanism controls the life cycle and architecture of plants / O.J. Ratcliffe, I. Amaya, C.A. Vincent, S. Rothstein, R. Carpenter, E.S. Coen, D.J. Bradley // *Development*. – 1998. – Vol. 125. – P. 1609–1615.
131. Repinski, S.L. The common bean growth habit gene *PvTFL1y* is a functional homolog of *Arabidopsis TFL1* / S.L. Repinski, M. Kwak, P. Gepts // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2012. – Vol. 124. – № 8. – P. 1539–1547. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1808-8>.
132. Ryu, J.Y. The floral repressor BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT) modulates flowering initiation under high salinity in *Arabidopsis* / J.Y. Ryu, C.M. Park, P.J. Seo // *Molecular Cells*. – 2011. – Vol. 32. – № 3. – P. 295–303. <https://doi.org/10.1007/s10059-011-0112-9>.
133. Ryu, J.Y. The *Arabidopsis* floral repressor BFT delays flowering by competing with FT for FD binding under high salinity / J.Y. Ryu, H.J. Lee, P.J. Seo, J.H. Jung, J.H. Ahn, C.M. Park // *Molecular plant*. – 2014. – Vol. 7. – № 2. – P. 377–387. <https://doi.org/10.1093/mp/sst114>
134. Saitou, N. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees / N. Saitou, M. Nei // *Molecular Biology and Evolution*. – 1987. – Vol. 4. – № 4. – P. 406–425. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454>
135. Serrano-Mislata, A. Separate elements of the *TERMINAL FLOWER 1* cis-regulatory region integrate pathways to control flowering time and shoot meristem identity / A. Fernández-Nohales, M.J. Doménech, Y. Hanzawa, D. Bradley, F. Madueño // *Development*. – 2016. – Vol. 143. – P. 3315–3327. <https://doi.org/10.1242/dev.135269>
136. Sohn, S.-I. Jasmonates in plant growth and development and elicitation of secondary metabolites: An updated overview / S.-I. Sohn, S. Pandian, K. Rakkammal, M.J.V. Largia, S.K. Thamilarasan, S. Balaji, Y.A.B. Zoclanclounon, J. Shilpha, Ramesh M. / *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – Vol. 13. – P. 942789. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.942789>
137. Spoel, S.H. NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol / S.H. Spoel, A. Koornneef, S.M.C. Claessens, J.P. Korzelius, J.A. Van Pelt, M.J. Mueller, A.J. Buchala, J.P. Métraux, R. Brown, K. Kazan, L.C. Van Loon, X. Dong, C.M. Pieterse // *Plant Cell*. – 2003. – Vo. 15. – P. 760–770. <https://doi.org/10.1105/tpc.009159>
138. Stoilova, T. Assessment of the genetic diversity in a germplasm collection of cowpea (*Vigna*

- unguiculata* (L.) Walp.) using morphological traits / T. Stoilova, G. Pereira // African Journal of Agricultural Research. – 2013. – Vol. 82. – P. 208-215. <https://doi.org/10.5897/AJAR12.1633>
139. Summerfield, R.J. Growth, reproductive development and yield of effectively nodulated cowpea plants in contrasting aerial environments / R.J. Summerfield, F.R. Minchin, K.A. Stewart, B.J. Ndunguru // Annals of Applied Biology. – 1978. – Vol. 90. – № 2. – P. 277–291. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1978.tb02636.x>
140. Summerfield, R.J. Effects of photoperiod and air temperature on growth and yield of economic legumes / R.J. Summerfield, H.C. Wien // Advances in legumes science. – 1980. – P. 17–36.
141. Sun, Y. A mutation in the intron splice acceptor site of a GA3ox gene confers dwarf architecture in watermelon (*Citrullus lanatus* L.) / Y. Sun, H. Zhang, M. Fan, Y. He, P. Guo // Scientific Reports. – 2020. – Vol. 10. – P. 14915. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71861-7>
142. Tahery, Y. *Terminal Flower 1 (TFL1)* Homolog Genes in Monocots / Y. Tahery, M.P. Abdullah, B. Norlia, F. Kafilzadeh, N.A.A. Shukor // European Journal of Scientific Research. – 2009. – Vol. 38. – № 1. – P. 26-37.
143. Tahery, Y. *Terminal Flower 1 (TFL1)* homolog genes in dicot plants / Y. Tahery, H. Abdul-Hamid, E. Tahery, E. Deljoo, M. Mogrilan // World Applied Sciences Journal. – 2011. – Vol. 12. – № 4. – P. 545-551.
144. Tamura, K. Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method / K. Tamura, M. Nei, S. Kumar // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 2004. – Vol. 101. – № 30. – P. 11030–11035. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404206101>
145. Tian, Z. Artificial selection for determinate growth habit in soybean / Z. Tian, X. Wang, R. Lee, Y. Li, J.E. Specht, R.L. Nelson, P.E. McClean, L. Qiu, J. Ma // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2010. – Vol. 107. – № 19. – P. 8563-8568. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000088107>.
146. Tian, T. agriGO v2.0: a GO analysis toolkit for the agricultural community, 2017 update / T. Tian, Y. Liu, H. Yan, Q. You, X. Yi, Z. Du, W. Xu, Z. Su // Nucleic Acids Research. – 2017. – Vol. 45. – W122–W129. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx382>.
147. Timko, M.P. Cowpea / M.P. Timko, J.D. Ehlers, P.A. Roberts // Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants. – 2007. – Vol. 3. – P. 49-67. https://doi.org/10.1007/978-3-540-34516-9_3
148. Timko, M.P. Cowpea, a Multifunctional Legume / M.P. Timko, B.B. Singh P.H. // Genomics of Tropical Crop Plants. – 2008. – P. 227-258.
149. Tyagi, P. Upcoming progress of transcriptomics studies on plants: An overview / P. Tyagi, D. Singh, S. Mathur, A. Singh, R. Ranjan // Frontiers in Plant Science. – 2022. – Vol. 13. – P. 1030890. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1030890>
150. Ullah, A. Phytohormones enhanced drought tolerance in plants: A coping strategy / A. Ullah, H.

- Manghwar, M. Shaban, A.H. Khan, A. Akbar, U. Ali, E. Ali, S. Fahad // Environmental Science and Pollution Research. – 2018. – Vol. 25. – P. 33103–33118. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3364-5>
151. Vaz, C.G. Pollinator contribution to the production of cowpea in the Amazon. / C.G. Vaz, D. de Oliveira, O.S. Ohashi // Horticultural Science. 1998. – Vol. 33. – P. 1157–1159. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.33.7.1157>
152. Verma, S. Transcriptional control of *Arabidopsis* seed development / S. Verma, V.P.S. Attuluri, H.S. Robert // Planta. – 2022. – Vol. 255. – P. 90. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03870-x>
153. Voogd, C. Three FT and multiple CEN and BFT genes regulate maturity, flowering, and vegetative phenology in kiwifruit / C. Voogd, L.A. Brian, T. Wang, A.C. Allan, E. Varkonyi-Gasic // Journal of experimental botany. – 2017. – Vol. 68. – № 7. – P. 1539–1553. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx044>
154. Wang, L.N. The expression level of *Rosa Terminal Flower 1 (RTFL1)* is related with recurrent flowering in roses / L.N. Wang, Y.F. Liu, Y.M. Zhan, R.X. Fang, Q.L. Liu // Molecular biology reports. – 2012. – Vol. 39. – P. 3737–3746. <https://doi.org/10.1007/s11033-011-1149-8>
155. Wang, J. Functions of Jasmonic Acid in Plant Regulation and Response to Abiotic Stress / J. Wang, L. Song, X. Gong, J. Xu, M. Li // International Journal of Molecular Sciences. – 2020. – Vol. 21. – P. 1446. <https://doi.org/10.3390/ijms21041446>
156. Wang, S. Functional diversification and molecular mechanisms of FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1 family genes in horticultural plants / S. Wang, Y. Yang, F. Chen, J. Jiang // Molecular Horticulture. – 2022. – Vol. 2. – P. 19. <https://doi.org/10.1186/s43897-022-00039-8>
157. Wang, J. Transcriptome Analysis Reveals Key Genes and Pathways Associated with the Regulation of Flowering Time in Cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) / J. Wang, B. Zhang, H. Guo, L. Chen, F. Han, C. Yan, L. Yang, M. Zhuang, H. Lv, Y. Wang, J. Ji, Y. Zhan // Plants. – 2023a. – Vol. 12. – № 19. – P. 3413. <https://doi.org/10.3390/plants12193413>
158. Wang, L. Two soybean homologues of TERMINAL FLOWER 1 control flowering time under long day conditions / L. Wang, C. Lin, B. Li, T. Su, S. Li, H. Li, F. He, C. Gou, Z. Chen, Y. Wang, J. Qin, B. Liu, F. Kong, L. Yue, S. Lu, C. Fang // The Crop Journal. – 2023b. – Vol. 11. – P. 704-711. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.01.008>
159. Waterhouse, A. SWISS-MODEL: homology modelling of protein structures and complexes / A. Waterhouse, M. Bertoni, S. Bienert, G. Studer, G. Tauriello, R. Gumienny, F. T Heer, T. A.P. de Beer, C. Rempfer, L. Bordoli, R. Lepore, T. Schwede // Nucleic Acids Research. – 2018. – 46(W1) – P. W296–W303. <https://doi.org/10.1093/nar/gky427>
160. Wickland, D.P. The FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1 gene family: functional evolution and molecular mechanisms / D.P. Wickland, Y. Hanzawa // Molecular plant. – 2015. – Vol. 8.

– P. 983–997. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.01.007>

161. Wien, H.C. Adaptation of cowpeas in West Africa: effects of photoperiod and temperature responses in cultivars of diverse origin / H.C. Wien, R.J. Summerfield // *Advances in legume science*. – 1980. – P. 405–417.

162. Wilkinson, S. Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management / S. Wilkinson, G.R. Kudoyarova, D.S. Veselov, T.N. Arkhipova, W.J. Davies // *Journal of experimental botany*. – 2012. – Vol. 63. – № 9. – P. 3499–3509. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers148>

163. Woodworth, C.M. Genetics and breeding in the improvement of the soybean / C.M. Woodworth // *University of Illinois agricultural experiment station*. – 1932. – Bulletin. 38. – P. 297–404.

164. Yang, J. RNA-seq reveals differentially expressed genes of rice (*Oryza sativa*) spikelet in response to temperature interacting with nitrogen at meiosis stage / J. Yang, X. Chen, C. Zhu, X. Peng, X. He, J. Fu, L. Ouyang, J. Bian, L. Hu, X. Sun, J. Xu, H. He // *BMC Genomics*. – 2015. – Vol. 16. – P. 959. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-2141-9>

165. Yao, L. High air humidity dampens salicylic acid pathway and plant resistance via targeting of NPR1 / L. Yao, Z. Jiang, Y. Wang, S. Wan, X.-F. Xin // *The EMBO journal*. – 2023. – Vol. 42. – P.e113499. <https://doi.org/10.1101/2022.10.28.514180>

166. Yoo, S.J. *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)* has *TFL1*-like activity and functions redundantly with *TFL1* in inflorescence meristem development in *Arabidopsis* / S.J. Yoo, K.S. Chung, S.H. Jung, S.Y. Yoo, J.S. Lee, J.H. Ahn // *Plant Journal*. – 2010. – Vol. 63. – P. 241–253. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04234.x>

167. Xi, W. *MOTHER OF FT AND TFL1* regulates seed germination through a negative feedback loop modulating ABA signaling in *Arabidopsis* / W. Xi, C. Liu, X. Hou, H. Yu // *The Plant Cell*. – 2010. – Vol. 22. – № 6. – P. 1733–1748. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.073072>.

168. Zhai, Q. Transcriptional mechanism of Jasmonate receptor COI1-mediated delay of flowering time in *Arabidopsis* / Q. Zhai, X. Zhang, F. Wu, H. Feng, L. Deng, L. Xu, M. Zhang, Q. Wang, C. Li // *Plant Cell*. – 2015. – Vol. 27. – tpc.15.00619–tpc.15.02828. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00619>

169. Zhang, L. Analysis of *Arabidopsis* floral transcriptome: detection of new florally expressed genes and expansion of *Brassicaceae*-specific gene families / L. Zhang, L. Wang, Y. Yang, J. Cui, F. Chang, Y. Wang, H. Ma // *Frontiers in plant science*. – 2015. – Vol. 5. – P. 802. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00802>

170. Zhang, W. Identification and Expression Analysis of bZIP Members under Abiotic Stress in Mung Bean (*Vigna radiata*) / W. Zhang, S. Ye, Y. Du, Q. Zhao, J. Du, Q. Zhang // *Life*. – 2022. – Vol. 12. – № 7. – P. 938. <https://doi.org/10.3390/life12070938>

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1 – Погодные условия в годы изучения

Приложение 1.1 – Сумма осадков в течение вегетационного периода в годы изучения на АОС, ДВОС и АдОС

Год	Сумма осадков, мм																							
	апрель			май			июнь			июль			август			сентябрь			октябрь			вегетационный период		
	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС
2019	55	11	59	26	166	87	19	79	88	17	131	161	1	522	164	16	44	102		82		135	1035	660
2020	3	25	26	31	72	102	5	281	25	2	30	86	20	197	11	7	136	31		36		68	777	281
2021	11	37	165	10	62	90	28	103	144	2	23	159	0	64	182	48	119	229		54		99	463	968
2022	12	21	127	32	66	98	2	190	83	11	176	270	0	98	31	33	156	196		38		91	744	805
среднее	20	23	94	25	91	94	14	163	85	8	90	169	5	220	97	26	114	139		52		98	755	679

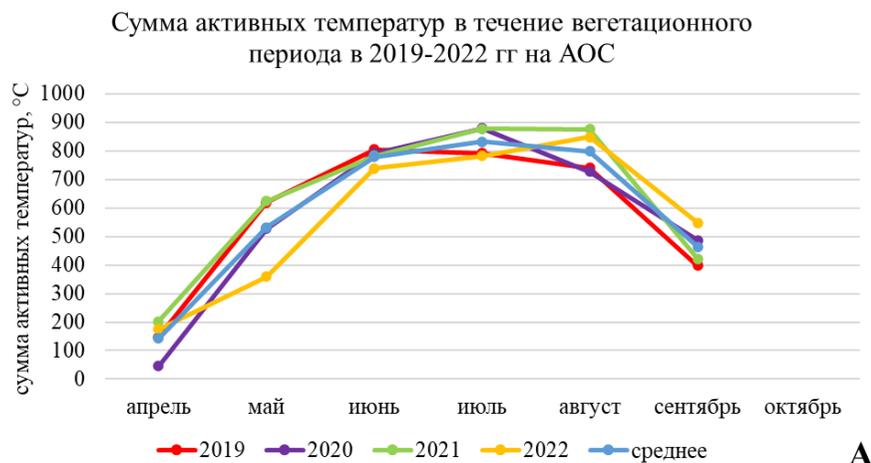
Приложение 1.2 – Сумма активных температур в течение вегетационного периода в годы изучения на АОС, ДВОС и АдОС

Год	Сумма активных температур, °С																							
	апрель			май			июнь			июль			август			сентябрь			октябрь			вегетационный период		
	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС
2019	148		119	619	36	492	805	77	727	792	393	693	741	607	748	397	424	576		52		3501	1588	3354
2020	46		17	528	66	367	792	204	685	879	556	779	728	629	753	487	358	714				3460	1814	3314
2021	203		119	624	34	450	782	272	594	878	601	766	876	654	777	422	474	493		33		3785	2068	3199
2022	176		174	360	15	214	739	240	641	782	592	697	848	642	810	549	375	612		33		3453	1897	3147
среднее	143		107	533	38	381	779	198	662	833	536	734	798	633	772	464	408	598		39		3550	1852	3253

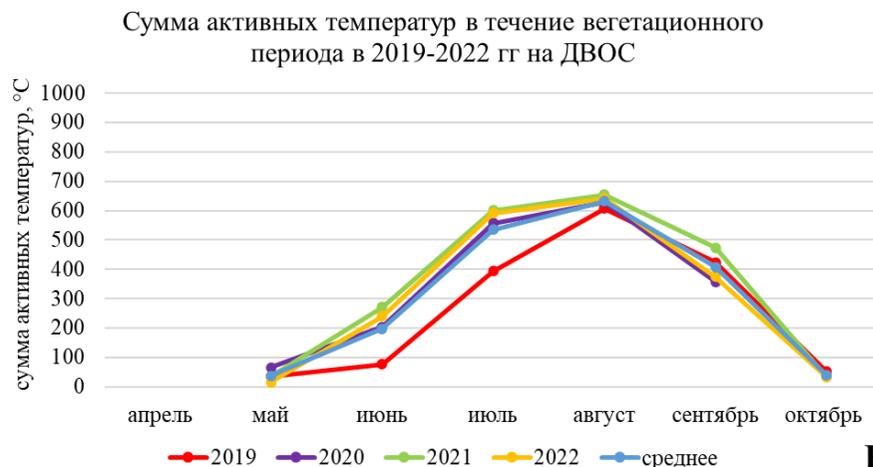
Приложение 1.3 – Показатели относительной влажности воздуха в течение вегетационного периода в годы изучения на АОС, ДВОС и АдОС

Год	Относительная влажность воздуха, %																				
	апрель			май			июнь			июль			август			сентябрь			октябрь		
	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС	АОС	ДВОС	АдОС
2019	61	58	73	56	72	74	40	93	82	52	96	82	46	93	80	58	73	76	69	69	79
2020	51	65	69	55	78	75	41	91	73	41	91	77	50	92	70	52	88	72	59	65	64
2021	54	61	80	53	80	76	50	95	85	42	95	80	44	83	82	61	83	81	61	66	77
2022	62	67	72	58	74	80	48	95	84	56	95	84	47	82	75	65	81	73	76	70	81
среднее	57	63	74	56	76	77	45	94	81	48	94	80	47	88	76	59	81	75	66	68	74

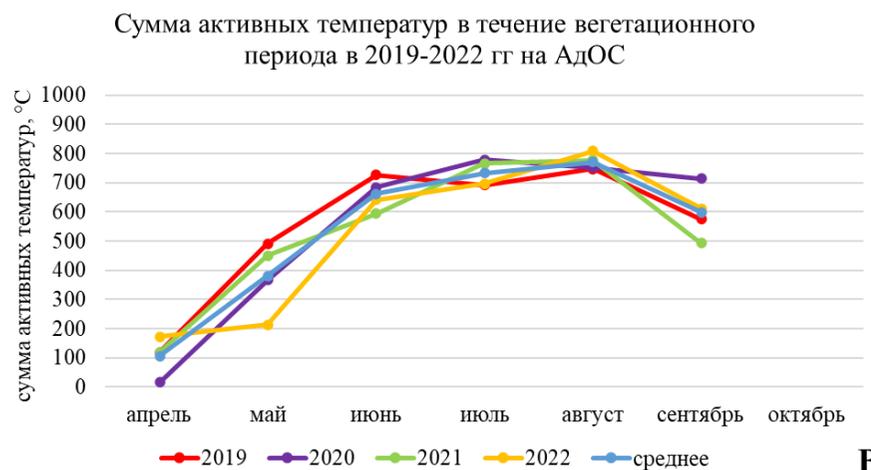
Приложение 1.4 – Сумма активных температур в течение вегетационного периода в годы изучения на АОС (А), ДВОС (Б), АдОС (В) и средние значения (Г)



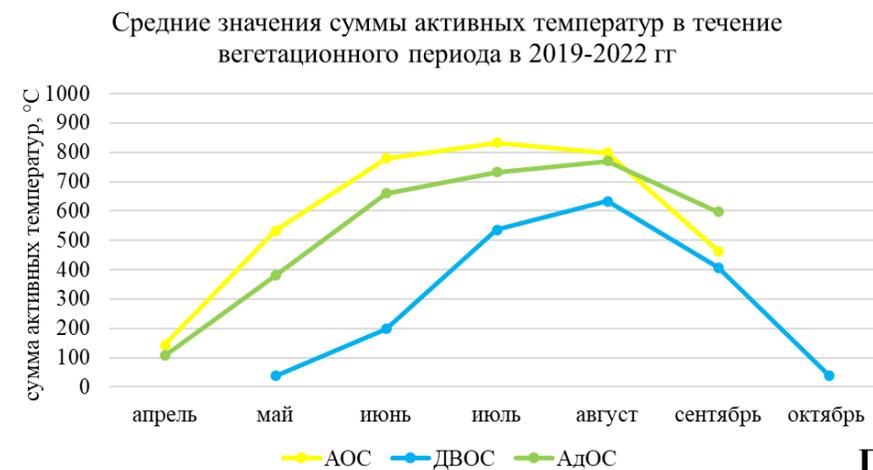
А



Б

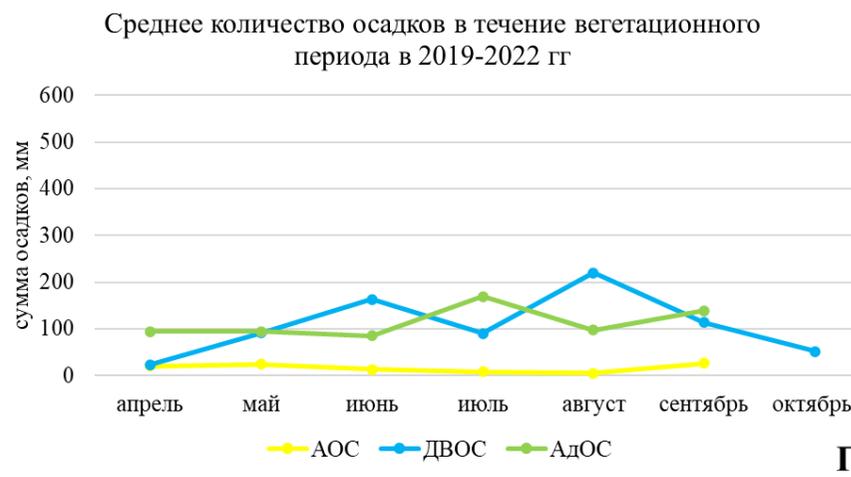
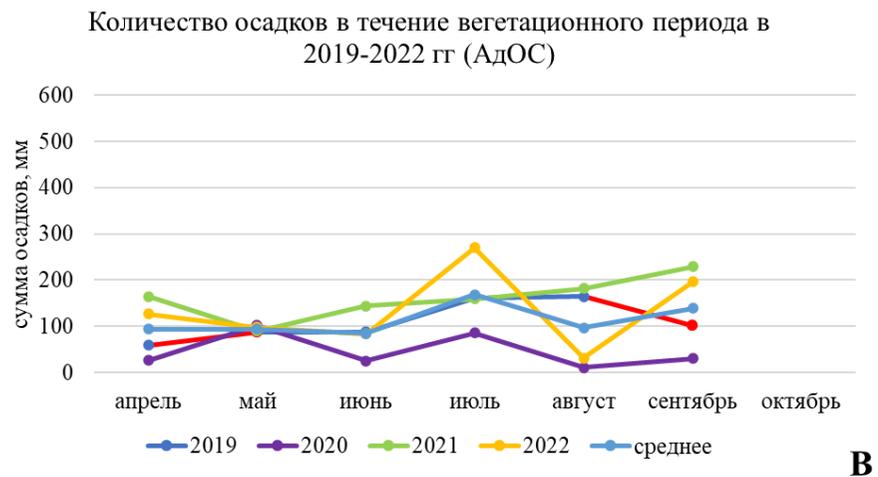
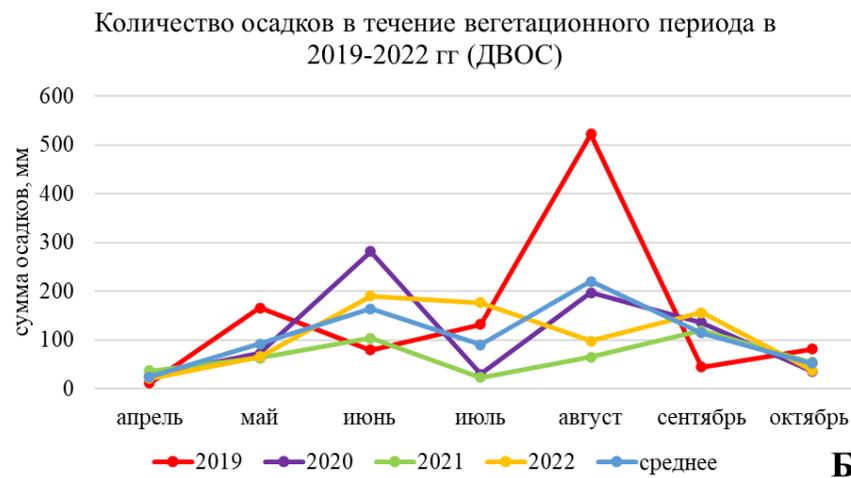
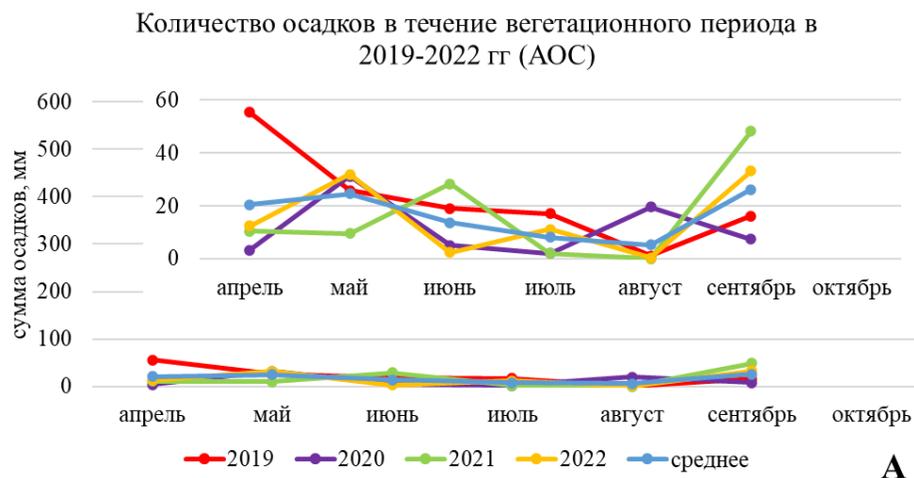


В

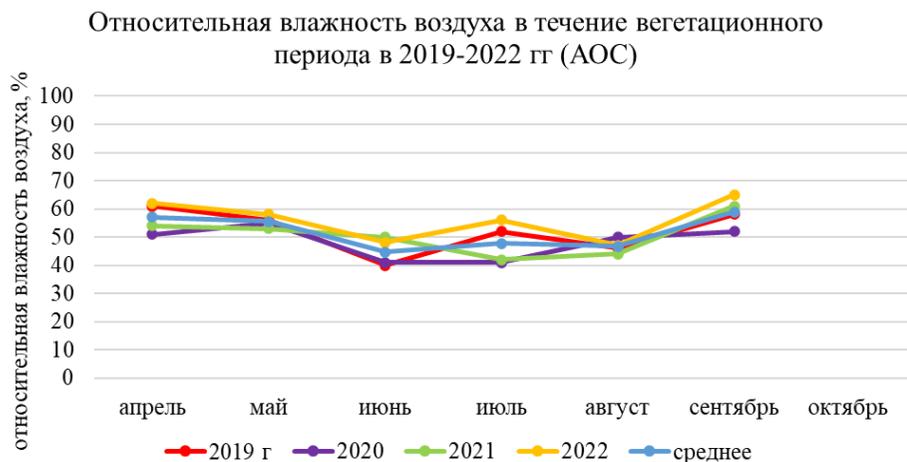


Г

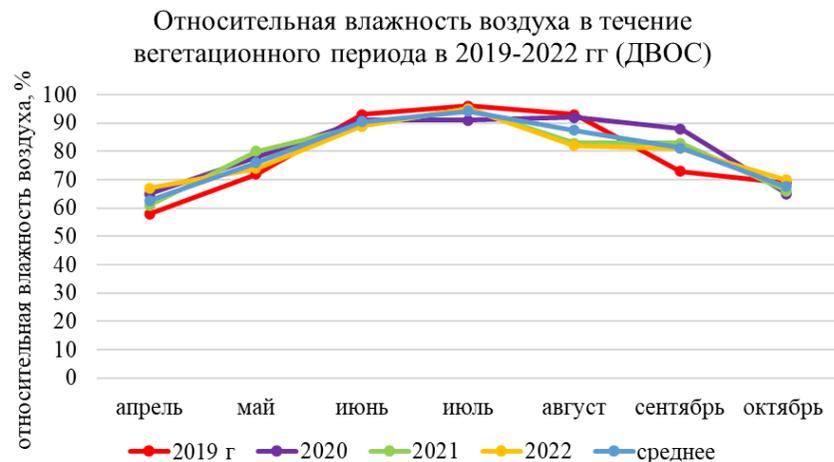
Приложение 1.5 – Сумма осадков в течение вегетационного периода в годы изучения на АОС (А), ДВОС (Б), АдОС (В) и среднее количество (Г)



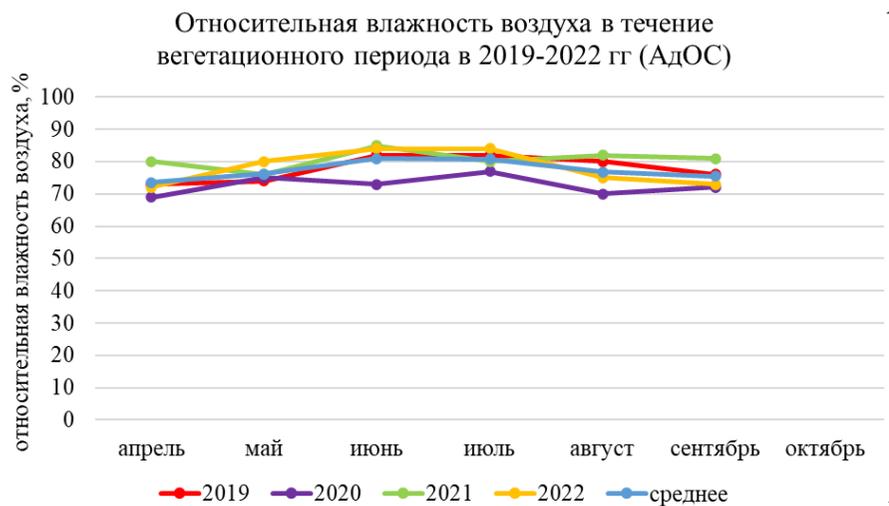
Приложение 1.6 – Относительная влажность воздуха в течение вегетационного периода в 2019–2022 гг на АОС (А), ДВОС (Б), АдОС (В) и средние значения (Г)



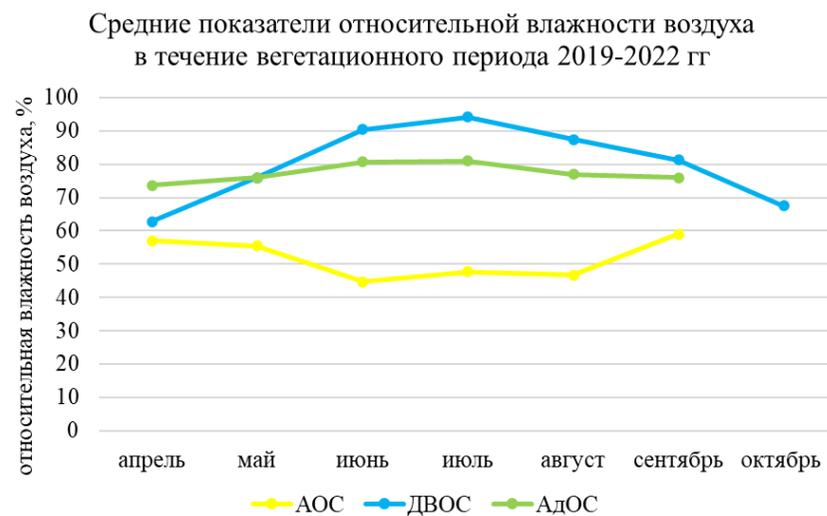
А



Б



В



Г

Приложение 2 – Последовательности ПЦР-праймеров, использованных в работе

Ген	Прямой праймер (5'→3')	Обратный праймер (5'→3')	Цель
<i>Vigun01g173000</i>	CACTTGGTTTCTGAGCAGGAC	TCACCACCCTCAATCTCAAC	секвенирование
	GGTTGAGATTGAGGGTGGTG	CATCTGTTGTGCCTGGAATG	секвенирование
	CATTCCAGGCACAACAGATG	AGAGCAAGCAGGAGCAGAAG	секвенирование
	ATGGCAAGAATGCCTTTAGAACC	CTAGCGTCTTCTTGCAGCTGTTT	секвенирование
	AGGACCCACAAACAGGATTAC	CTCTCTCACTCACACACTCTTTC	секвенирование
	TGCGGTGTAGACAAGAAAGAG	TTGGGTGCGACTAGGATGTTTG	секвенирование
	ACCCACAAACAGGATTACAC	TGATTGGCTCTACACAGATG	секвенирование
	TTTCAGCACAAACATCCTAGTC	GGGTAAGAGAACAAGTTTAGAGAG	секвенирование
<i>Vigun07g059700</i>	TTCTTCTGTTTCCTCCTTCACC	TCAAATCTCCTCCACCAATCTC	секвенирование
	AGATTGGTGGAGGAGATTTGAG	ACCAGTGCAGATGTTCTCTCAG	секвенирование
	TCTGAGAGAACATCTGCACTGG	CATTTGTTGTGCCTGGTATGTC	секвенирование
	CAGACATAACCAGGCACAAC	GTCTTCTAGCAGCAGTTTCC	секвенирование
	TTCTTCTGTTTCCTCCTTCACC	ATTTCTGCGAGCTATTTCAAGC	секвенирование
	TAGGTTAGAGTAGCGGAGAAGAG	AAGGTGAAGGAGGAAACAGAAG	секвенирование
	CCAAACACCCGAATCTTCAAGC	CCGCTACTCTAACCTACAGAAATG	секвенирование
<i>Vigun05g236900</i>	TCTTGTGATTGGGAGGGTGA	TGCCCCACAAACCCTTAGAA	секвенирование
	ACCGTCTCCTACAACAATAAGC	GTGTAAGTGTTCCTGAGATATGG	секвенирование
	TGCTCAGCAGAAGACAACAC	TCATAGTGGGAAGCCAGAAATC	секвенирование
	GTTGAAGTCATGTCAAGGTAAC	GAAGTCATAGTGGGAAGCC	секвенирование
<i>Vigun04g159500</i>	TCCCTTCATAAACCTTTTGGC	CCCTAAGAAAACCAGAGAAACA	секвенирование
	GGAAGAGTGATAGGAGAAGTGG	CTAGGACTTGGAGCATCTGG	секвенирование
	GAGTTAGTACGAACGGTCTCTC	TTTCCACAAGGTGCTCAATTAC	секвенирование
	TCGGGACAAATAGCACAAATTC	AGAGAGATTCCATACACGCTTATC	секвенирование
<i>Vigun07g244400*</i>	GTCTAAGGGGAGGAATGCAGAT	CAAAGATCAACCTCTGCTGGTC	количественная ПЦР
<i>Vigun01g020000</i>	ACTCAGGTTCAAAGGATTTCCC	CTGTCCAATGACCATCTCAAG	количественная ПЦР
<i>Vigun04g129200</i>	CACTGACCCAATCTACCCG	GTGACAATGGCTTGAACGAAG	количественная ПЦР
<i>Vigun05g198900</i>	TGGGACACTGCTGGTTTATCTG	GTCCACTCTCAACCACTTCTC	количественная ПЦР
<i>Vigun06g012500</i>	GGGCATAACCAGATGTTCAATTC	ACTTTTCTCCAAGGTTCCATCA	количественная ПЦР
<i>Vigun07g270500</i>	GACCACTCCTGACAAACCAA	TCTGCCTCCGTCAATTATCAC	количественная ПЦР
<i>Vigun08g151600</i>	CGGTTGTGGATTTCGCTATTGC	TTCAGTTGGAAGAGGGAAAGG	количественная ПЦР
<i>Vigun08g216300</i>	TCAATGAGTTTCGTCCGCAAG	CTCAGAGAATGGACCCAAGTAC	количественная ПЦР
<i>Vigun11g007900</i>	AGGACGTAGAAAAGCAAGGTG	TCTTTGGAAGACCACAACCTCAG	количественная ПЦР
<i>Vigun11g015600</i>	TCTTGGACCCTTTTGAGCAG	AAACAGGGCATCTCGGAAG	количественная ПЦР

*Amorim et al., 2018

Приложение 3 – Корреляционные матрицы

Приложение 3.1 – Корреляционная матрица взаимосвязей признаков вигны и погодных показателей (АОС, ДВОС, АдОС, 2019–2022 гг.)

	Количество осадков	Σ активных температур	Сред. показ-ль влажности воздуха за вегетац. период	Число дней от посева до всходов	Число дней от посева до цветения	Число дней от посева до налива бобов	Длина растения	Толщина стебля	Число узлов на главном стебле	Число ветвей первого порядка	Длина первого междоузлия	Длина второго междоузлия	Длина примордиального листа	Ширина примордиального листа	Длина среднего листочка	Ширина среднего листочка	Длина рахиса среднего листочка	Длина бокового листочка	Ширина бокового листочка	Длина черешка	Число цветоносов	Длина цветоноса	Число бобов	Длина боба	Ширина боба
Количество осадков	1,00	-0,68	0,78	-0,05	0,58	0,47	0,53	0,16	0,29	0,19	-0,03	-0,16	-0,38	-0,32	0,10	0,02	-0,08	-0,02	-0,05	-0,22	0,35	-0,19	0,25	0,21	0,20
Σ активных температур	-0,68	1,00	-0,79	-0,22	-0,75	-0,77	-0,44	-0,17	-0,27	-0,18	0,06	0,57	0,42	0,37	0,28	0,29	0,24	0,36	0,35	0,42	-0,36	0,41	0,03	-0,09	-0,14
Сред. показ-ль влажности воздуха за вегетац. период	0,78	-0,79	1,00	0,29	0,64	0,56	0,49	0,08	0,28	0,11	0,32	-0,18	-0,32	-0,38	-0,14	-0,23	-0,23	-0,23	-0,31	-0,26	0,19	-0,38	0,12	0,11	0,10
Число дней от посева до всходов	-0,05	-0,22	0,29	1,00	0,14	0,29	-0,03	-0,16	-0,10	-0,15	0,40	-0,18	0,03	-0,18	-0,13	-0,22	-0,14	-0,07	-0,21	0,06	-0,19	-0,03	0,11	0,00	-0,08
Число дней от посева до цветения	0,58	-0,75	0,64	0,14	1,00	0,89	0,47	0,40	0,38	0,34	0,05	-0,37	-0,17	-0,30	-0,16	-0,08	-0,04	-0,18	-0,14	-0,11	0,28	-0,20	0,07	0,01	0,11
Число дней от посева до налива бобов	0,47	-0,77	0,56	0,29	0,89	1,00	0,36	0,32	0,19	0,28	-0,02	-0,43	-0,20	-0,45	-0,08	-0,09	-0,07	-0,09	-0,12	-0,16	0,22	-0,25	0,02	0,14	0,18
Длина растения	0,53	-0,44	0,49	-0,03	0,47	0,36	1,00	0,39	0,69	0,29	0,06	0,01	0,02	0,04	-0,03	0,11	0,22	-0,05	0,05	-0,15	0,25	-0,07	0,10	0,32	0,30
Толщина стебля	0,16	-0,17	0,08	-0,16	0,40	0,32	0,39	1,00	0,52	0,56	-0,20	-0,09	0,07	0,06	0,03	0,36	0,27	0,05	0,35	0,13	0,22	0,29	0,03	-0,08	0,16
Число узлов на главном стебле	0,29	-0,27	0,28	-0,10	0,38	0,19	0,69	0,52	1,00	0,43	-0,11	-0,12	-0,09	0,12	-0,18	0,23	0,22	-0,21	0,13	-0,02	0,17	0,09	0,04	-0,10	0,16
Число ветвей первого порядка	0,19	-0,18	0,11	-0,15	0,34	0,28	0,29	0,56	0,43	1,00	-0,14	-0,08	-0,07	-0,10	0,02	0,33	0,27	0,06	0,29	0,13	0,36	0,20	0,09	-0,07	0,12
Длина первого междоузлия	-0,03	0,06	0,32	0,40	0,05	-0,02	0,06	-0,20	-0,11	-0,14	1,00	0,39	0,32	0,13	0,06	-0,15	-0,06	0,07	-0,15	0,13	-0,35	-0,14	-0,07	0,14	0,03
Длина второго междоузлия	-0,16	0,57	-0,18	-0,18	-0,37	-0,43	0,01	-0,09	-0,12	-0,08	0,39	1,00	0,54	0,35	0,40	0,12	0,24	0,44	0,20	0,26	-0,33	0,09	-0,14	0,34	0,17
Длина примордиального листа	-0,38	0,42	-0,32	0,03	-0,17	-0,20	0,02	0,07	-0,09	-0,07	0,32	0,54	1,00	0,60	0,18	0,05	0,28	0,30	0,12	0,29	-0,20	0,06	-0,27	0,23	0,02
Ширина примордиального листа	-0,32	0,37	-0,38	-0,18	-0,30	-0,45	0,04	0,06	0,12	-0,10	0,13	0,35	0,60	1,00	-0,02	0,05	0,22	-0,01	0,09	0,14	-0,21	0,18	-0,37	0,04	0,07
Длина среднего листочка	0,10	0,28	-0,14	-0,13	-0,16	-0,08	-0,03	0,03	-0,18	0,02	0,06	0,40	0,18	-0,02	1,00	0,50	0,32	0,82	0,54	0,33	-0,05	0,13	0,07	0,43	0,30
Ширина среднего листочка	0,02	0,29	-0,23	-0,22	-0,08	-0,09	0,11	0,36	0,23	0,33	-0,15	0,12	0,05	0,05	0,50	1,00	0,40	0,43	0,84	0,38	0,13	0,38	0,30	-0,11	-0,02
Длина рахиса среднего листочка	-0,08	0,24	-0,23	-0,14	-0,04	-0,07	0,22	0,27	0,22	0,27	-0,06	0,24	0,28	0,22	0,32	0,40	1,00	0,42	0,48	0,47	0,13	0,21	0,05	0,17	0,13
Длина бокового листочка	-0,02	0,36	-0,23	-0,07	-0,18	-0,09	-0,05	0,05	-0,21	0,06	0,07	0,44	0,30	-0,01	0,82	0,43	0,42	1,00	0,63	0,42	-0,03	0,15	0,06	0,40	0,22
Ширина бокового листочка	-0,05	0,35	-0,31	-0,21	-0,14	-0,12	0,05	0,35	0,13	0,29	-0,15	0,20	0,12	0,09	0,54	0,84	0,48	0,63	1,00	0,47	0,06	0,39	0,20	0,00	0,07
Длина черешка	-0,22	0,42	-0,26	0,06	-0,11	-0,16	-0,15	0,13	-0,02	0,13	0,13	0,26	0,29	0,14	0,33	0,38	0,47	0,42	0,47	1,00	-0,15	0,34	0,08	-0,12	-0,09
Число цветоносов	0,35	-0,36	0,19	-0,19	0,28	0,22	0,25	0,22	0,17	0,36	-0,35	-0,33	-0,20	-0,21	-0,05	0,13	0,13	-0,03	0,06	-0,15	1,00	-0,07	0,45	-0,06	-0,16
Длина цветоноса	-0,19	0,41	-0,38	-0,03	-0,20	-0,25	-0,07	0,29	0,09	0,20	-0,14	0,09	0,06	0,18	0,13	0,38	0,21	0,15	0,39	0,34	-0,07	1,00	0,17	-0,20	-0,03
Число бобов	0,25	0,03	0,12	0,11	0,07	0,02	0,10	0,03	0,04	0,09	-0,07	-0,14	-0,27	-0,37	0,07	0,30	0,05	0,06	0,20	0,08	0,45	0,17	1,00	-0,18	-0,30
Длина боба	0,21	-0,09	0,11	0,00	0,01	0,14	0,32	-0,08	-0,10	-0,07	0,14	0,34	0,23	0,04	0,43	-0,11	0,17	0,40	0,00	-0,12	-0,06	-0,20	-0,18	1,00	0,70
Ширина боба	0,20	-0,14	0,10	-0,08	0,11	0,18	0,30	0,16	0,16	0,12	0,03	0,17	0,02	0,07	0,30	-0,02	0,13	0,22	0,07	-0,09	-0,16	-0,03	-0,30	0,70	1,00

Примечание: коэффициенты корреляции значимы при $r > 0,14$ на 5% уровне

Приложение 3.2 – Корреляционная матрица взаимосвязей признаков вигны в условиях АОС, 2019-2022 гг.

	Количество осадков	Апр_осадки	Май_осадки	Июнь_осадки	Июль_осадки	Авг_осадки	Сент_осадки	Σ активных температур	Апр_тем	Май_тем	Июнь_тем	Июль_тем	Авг_тем	Сент_тем	Апр_влаж	Май_влаж	Июнь_влаж	Июль_влаж	Авг_влаж	Сент_влаж	Сред. показ-ль влажности воздуха за вегет. период	Число дней от посева до выходов	Число дней от посева до цветения	Число дней от посева до налива бобов	Длина растения	Толщина стебля	Число узлов на главном стебле	Число ветвей первого порядка	Длина первого междоузлия	Длина второго междоузлия	Длина примордиального листа	Ширина примордиального листа	Длина среднего листочка	Ширина среднего листочка	Длина рамки среднего листочка	Длина бокового листочка	Ширина бокового листочка	Длина черешка	Число цветоносов	Длина цветоноса	Число бобов	Длина боба	Ширина боба
Количество осадков	1,00	0,76	-0,55	0,82	0,32	-0,29	0,02	0,45	0,21	0,90	0,78	0,05	-0,21	-0,98	0,04	-0,50	-0,30	-0,16	-0,52	-0,18	-0,27	-0,06	0,06	0,43	-0,12	0,31	-0,15	0,26	-0,33	0,37	0,37	-0,26	0,50	0,44	0,26	0,56	0,49	0,29	0,08	-0,09	-0,10	0,20	0,05
Апр_осадки	0,76	1,00	-0,04	0,39	0,86	-0,49	-0,12	-0,07	0,28	0,41	0,42	-0,59	-0,26	-0,62	0,61	0,18	-0,41	0,48	-0,39	0,12	0,24	0,05	0,11	0,63	-0,31	-0,05	-0,41	0,19	0,03	0,28	-0,02	-0,65	0,57	0,21	0,08	0,57	0,27	0,10	-0,10	-0,38	-0,07	0,43	0,31
Май_осадки	-0,55	-0,04	1,00	-0,93	0,31	0,45	-0,72	-0,99	-0,59	-0,66	-0,24	-0,42	-0,56	0,64	0,22	0,79	-0,54	0,40	0,80	-0,21	0,13	0,69	0,40	0,44	-0,14	-0,41	-0,32	-0,17	0,35	-0,51	-0,35	-0,40	-0,03	-0,31	-0,18	-0,04	-0,29	-0,13	-0,07	-0,02	0,32	0,21	0,15
Июнь_осадки	0,82	0,39	-0,93	1,00	-0,03	-0,48	0,53	0,88	0,54	0,83	0,48	0,27	0,32	-0,86	-0,09	-0,73	0,26	-0,30	-0,80	0,11	-0,16	-0,53	-0,26	-0,12	0,03	0,40	0,14	0,23	-0,37	0,53	0,38	0,14	0,25	0,40	0,22	0,28	0,41	0,20	0,07	-0,06	-0,28	-0,05	-0,06
Июль_осадки	0,32	0,86	0,31	-0,03	1,00	-0,56	-0,09	-0,39	0,34	-0,12	-0,05	-0,92	-0,12	-0,14	0,89	0,65	-0,26	0,85	-0,25	0,41	0,62	0,03	0,05	0,52	-0,36	-0,31	-0,46	0,07	0,31	0,18	-0,33	-0,71	0,42	-0,05	-0,10	-0,37	-0,01	-0,10	-0,22	-0,50	-0,07	0,46	0,43
Авг_осадки	-0,29	-0,49	0,45	-0,48	-0,56	1,00	-0,77	-0,42	-0,97	0,01	0,36	0,61	-0,71	0,20	-0,77	-0,19	-0,59	-0,64	0,89	-0,89	-0,79	0,78	0,48	0,26	0,16	0,10	0,04	-0,99	-0,19	-0,57	0,25	0,15	-0,15	0,01	0,10	-0,06	0,02	0,18	0,24	0,51	0,40	-0,13	-0,29
Сент_осадки	0,02	-0,12	-0,72	0,53	-0,09	-0,77	1,00	0,76	0,91	-0,02	-0,48	-0,07	0,97	-0,04	0,27	-0,21	0,94	0,16	-0,85	0,79	0,53	-0,96	-0,63	-0,74	0,08	0,08	0,31	0,02	0,03	0,52	-0,09	0,37	-0,18	-0,02	-0,08	-0,26	-0,07	-0,18	-0,13	-0,23	-0,43	-0,20	0,03
Σ активных температур	0,45	-0,07	-0,99	0,88	-0,39	-0,42	0,76	1,00	0,59	0,59	0,16	0,46	0,62	-0,54	-0,25	-0,78	0,62	-0,42	-0,77	0,24	-0,11	-0,72	-0,43	-0,53	0,17	0,40	0,36	0,14	-0,34	0,49	0,33	0,47	-0,04	0,27	0,15	-0,04	0,24	0,10	0,07	0,04	-0,32	-0,26	-0,17
Апр_тем	0,21	0,28	-0,59	0,54	0,34	-0,97	0,91	0,59	1,00	-0,01	-0,42	-0,43	0,85	-0,16	0,61	0,03	0,76	0,48	-0,93	0,90	0,73	-0,90	-0,57	-0,46	-0,07	-0,03	0,10	0,07	0,13	0,58	-0,19	0,04	0,03	-0,01	-0,10	-0,06	-0,04	-0,18	-0,21	-0,43	-0,44	0,01	0,20
Май_тем	0,90	0,41	-0,66	0,83	-0,12	0,01	-0,02	0,59	-0,01	1,00	0,88	0,48	-0,24	-0,96	-0,40	-0,81	-0,27	-0,57	-0,36	-0,44	-0,61	0,00	0,09	0,27	0,03	0,46	0,03	0,24	-0,49	0,26	0,54	0,03	0,34	0,48	0,33	0,44	0,52	0,36	0,19	0,15	-0,03	0,01	-0,15
Июнь_тем	0,78	0,42	-0,24	0,48	-0,05	0,36	-0,48	0,16	-0,42	0,88	1,00	0,44	-0,66	-0,83	-0,46	-0,61	-0,68	-0,57	0,08	-0,75	-0,77	0,45	0,37	0,59	-0,01	0,36	-0,12	0,20	-0,44	-0,01	0,51	-0,15	0,39	0,43	0,32	0,51	0,49	0,40	0,23	0,24	0,17	0,11	-0,14
Июль_тем	0,05	-0,59	-0,42	0,27	-0,92	0,61	-0,07	0,46	-0,43	0,48	0,44	1,00	-0,12	-0,23	-0,98	-0,85	0,00	-0,99	0,21	-0,64	-0,85	0,11	0,08	-0,25	0,32	0,44	0,37	0,02	-0,46	-0,13	0,51	0,59	-0,22	0,22	0,22	-0,13	0,21	0,24	0,29	0,54	0,11	-0,37	-0,44
Авг_тем	-0,21	-0,26	-0,56	0,32	-0,12	-0,71	0,97	0,62	0,85	-0,24	-0,66	-0,12	1,00	0,19	0,29	-0,06	0,99	0,23	-0,72	0,84	0,61	-0,93	-0,63	-0,81	0,09	-0,01	0,32	-0,04	0,12	0,43	-0,19	0,39	-0,28	-0,12	-0,14	-0,38	-0,19	-0,24	-0,16	-0,23	-0,40	-0,23	0,03
Сент_тем	-0,98	-0,62	0,64	-0,86	-0,14	0,20	-0,04	-0,54	-0,16	-0,96	-0,83	-0,23	0,19	1,00	0,14	0,65	0,26	0,33	0,49	0,27	0,40	0,07	-0,05	-0,35	0,06	-0,38	0,06	-0,26	0,41	0,13	-0,45	0,13	-0,44	-0,46	-0,29	-0,52	-0,51	-0,32	-0,12	0,00	0,09	-0,12	0,03
Апр_влаж	0,04	0,61	0,22	-0,09	0,89	-0,77	0,27	-0,25	0,61	-0,40	-0,46	-0,98	0,29	0,14	1,00	0,74	0,17	0,98	0,41	0,76	0,91	-0,31	-0,20	0,13	-0,30	-0,38	-0,31	0,00	0,43	0,26	-0,48	-0,52	0,22	-0,18	-0,21	0,12	-0,18	-0,25	-0,30	-0,57	-0,20	0,34	0,43
Май_влаж	-0,50	0,18	0,79	-0,73	0,65	-0,19	-0,21	-0,78	0,03	-0,81	-0,61	-0,85	-0,06	0,65	0,74	1,00	-0,10	0,87	0,28	0,42	0,70	0,18	0,07	0,21	-0,23	-0,53	-0,33	-0,15	0,53	-0,19	-0,57	-0,48	0,00	-0,38	-0,29	-0,08	-0,38	-0,29	-0,24	-0,35	0,06	0,28	0,34
Июнь_влаж	-0,30	-0,41	-0,54	0,26	-0,26	-0,59	0,94	0,62	0,76	-0,27	-0,68	0,00	0,99	0,26	0,17	-0,10	1,00	0,13	-0,63	0,77	0,52	-0,89	-0,61	-0,87	0,14	0,01	0,37	-0,06	0,10	0,37	-0,17	0,48	-0,35	-0,14	-0,44	-0,21	-0,24	-0,13	-0,15	-0,37	-0,29	-0,02	
Июль_влаж	-0,16	0,48	0,40	-0,30	0,85	-0,64	0,16	-0,42	0,48	-0,57	-0,57	-0,99	0,23	0,33	-0,98	0,87	0,13	1,00	-0,23	0,72	0,91	-0,20	-0,14	0,13	-0,29	-0,45	-0,32	-0,05	0,49	-0,14	-0,55	-0,51	0,14	-0,27	-0,25	0,04	-0,27	-0,29	-0,30	-0,54	-0,14	0,32	0,42
Авг_влаж	-0,52	-0,39	0,80	-0,80	-0,25	0,89	-0,85	-0,77	-0,93	-0,36	0,08	0,21	-0,72	0,49	-0,41	0,28	-0,63	-0,23	1,00	-0,68	0,45	0,84	0,50	0,35	0,05	-0,14	-0,11	-0,15	0,06	-0,64	-0,02	-0,07	-0,15	-0,17	-0,03	-0,09	-0,15	0,04	0,12	0,34	0,42	0,00	-0,12
Сент_влаж	-0,18	0,12	-0,21	0,11	0,41	-0,89	0,79	0,24	0,90	-0,44	-0,75	-0,64	0,84	0,27	0,76	0,42	0,77	0,72	-0,68	1,00	0,94	-0,79	-0,53	-0,49	-0,10	-0,24	0,04	-0,04	0,35	0,41	-0,42	-0,02	-0,09	-0,21	-0,23	-0,22	-0,26	-0,32	-0,28	-0,47	-0,37	0,03	0,26
Сред. показ-ль влажности воздуха за вегетат. период	-0,27	0,24	0,13	-0,16	0,62	-0,79	0,53	-0,11	0,73	-0,61	-0,77	-0,85	0,61	0,40	0,91	0,70	0,52	0,91	-0,45	0,94	1,00	-0,54	-0,38	-0,26	-0,19	-0,39	-0,12	-0,07	0,47	0,27	-0,54	-0,24	-0,03	-0,29	-0,28	-0,16	-0,32	-0,35	-0,31	-0,52	-0,27	0,16	0,35
Число дней от посева до выходов	-0,06	0,05	0,69	-0,53	0,03	0,78	-0,96	-0,72	-0,90	0,00	0,45	0,11	-0,93	0,07	-0,31	0,18	-0,89	-0,20	0,84	-0,79	-0,54	1,00	0,62	0,71	-0,03	-0,08	-0,28	-0,07	-0,01	-0,43	0,10	-0,29	0,19	-0,01	0,08	0,26	0,06	0,17	0,10	0,28	0,38	0,22	0,01
Число дней от посева до цветения	0,06	0,11	0,40	-0,26	0,05	0,48	-0,63	-0,43	-0,57	0,09	0,37	0,08	-0,63	-0,05	-0,20	0,07	-0,61	-0,14	0,50	-0,53	-0,38	0,62	1,00	0,74	0,24	0,35	0,28	0,50	-0,25	-0,32	-0,02	-0,18	0,04	0,35	0,31	0,16	0,35	0,34	0,12	0,35	0,37	-0,09	0,11
Число дней от посева до налива бобов	0,43	0,63	0,44	-0,12	0,52	0,26	-0,74	-0,53	-0,46	0,27	0,59	-0,25	-0,81	-0,35	0,13	0,21	-0,87	0,13	0,55	-0,49	-0,26	0,71	0,74	1,00	-0,10	0,07	-0,25	0,26	-0,14	-0,20	0,03	-0,54	0,41	0,23	0,21	0,50	0,31	0,27	0,02	0,04	0,27	0,31	0,22
Длина растения	-0,12	-0,31	-0,14	0,03	-0,36	0,16	0,08	0,17	-0,07	0,03	-0,01	0,32	0,09	0,06	-0,30	-0,23	0,14	-0,29	0,05	-0,10	-0,19	-0,03	0,24	-0,10	1,00	0,36	0,70	0,31	0,08	0,24	0,23	0,49	-0,07	0,28	0,40	-0,01	0,22	-0,01	0,03	0,19	-0,07	0,10	0,13
Толщина стебля	0,31	-0,05	-0,41	0,40	-0,31	0,10	0,08	0,40	-0,03	0,46	0,36	0,44	-0,01	-0,38	-0,38	-0,53	0,01	-0,45	-0,14	-0,24	-0,39	-0,08	0,35	0,07	0,36	1,00	0,53	0,52	-0,33	0,07	0,28	0,26	0,08	0,55	0,38	0,16	0,60	0,30	0,27	0,31	0,14	-0,26	-0,01
Число узлов на главном стебле	-0,15	-0,41	-0,32	0,14	-0,46	0,																																					

Приложение 3.3 – Корреляционная матрица взаимосвязей признаков вигны в условиях ДВОС, 2019-2022 гг.

	Количество осадков	Апр_осадки	Май_осадки	Июнь_осадки	Июль_осадки	Авг_осадки	Сент_осадки	Окт_осадки	Σ активных температур	Май_темп	Июнь_темп	Июль_темп	Авг_темп	Сент_темп	Окт_темп	Апр_влаж	Май_влаж	Июнь_влаж	Июль_влаж	Авг_влаж	Сент_влаж	Окт_влаж	Сред. показ-ль влажности воздуха за вегет. период	Число дней от посева до всходов	Число дней от посева до цветения	Число дней от посева до налива бобов	Длина растения	Толщина стебля	Число узлов на главном стебле	Число ветвей первого порядка	Длина первого междоузлия	Длина второго междоузлия	Длина примордиального листа	Ширина примордиального листа	Длина среднего листочка	Ширина среднего листочка	Длина рахиса среднего листочка	Длина бокового листочка	Ширина бокового листочка	Длина черешка	Число цветоносов	Длина цветоноса	Число бобов	Длина боба	Ширина боба
Количество осадков	1,00	-0,99	0,85	0,08	0,78	0,87	-0,51	0,47	-0,99	-0,20	-0,92	-0,86	-0,96	-0,66	0,83	-0,06	-0,96	0,83	0,83	0,76	-0,94	0,80	-0,28	-0,90	0,55	0,36	0,28	0,16	0,10	0,38	-0,59	0,09	0,16	0,24	0,49	0,22	0,35	0,47	0,28	0,04	0,60	-0,07	0,20	0,28	0,14
Апр_осадки	-0,99	1,00	-0,77	-0,22	-0,86	-0,80	0,39	-0,34	0,96	0,33	0,86	0,78	0,91	0,76	-0,75	-0,08	0,99	-0,75	-0,75	-0,67	0,88	-0,87	0,15	0,94	-0,64	-0,47	-0,31	-0,22	-0,09	-0,38	0,54	-0,13	-0,18	-0,21	-0,52	-0,24	-0,35	-0,49	-0,29	-0,05	-0,57	0,05	-0,21	-0,30	-0,17
Май_осадки	0,85	-0,77	1,00	-0,45	0,34	1,00	-0,88	0,86	-0,93	0,34	-0,99	-1,00	-0,97	-0,17	1,00	-0,57	-0,69	1,00	1,00	0,99	-0,98	0,37	-0,74	-0,58	0,09	-0,13	-0,14	-0,09	0,09	0,32	-0,68	-0,08	0,04	0,32	0,30	0,12	0,30	0,31	0,18	0,02	0,60	-0,12	0,12	0,14	-0,01
Июнь_осадки	0,08	-0,22	-0,45	1,00	0,69	-0,41	0,82	-0,84	0,08	-0,99	0,31	0,44	0,20	-0,80	-0,49	0,99	-0,34	-0,49	-0,49	-0,58	0,27	0,66	0,93	-0,43	0,77	0,87	0,22	0,45	0,00	0,04	0,28	0,30	0,20	-0,20	0,26	0,14	0,04	0,21	0,13	0,04	-0,12	0,11	0,12	0,21	0,26
Июль_осадки	0,78	-0,86	0,34	0,69	1,00	0,38	0,14	-0,19	-0,67	-0,77	-0,47	-0,34	-0,57	-0,99	0,30	0,58	-0,92	0,30	0,30	0,19	-0,51	1,00	0,39	-0,93	0,89	0,81	0,34	0,40	0,07	0,30	-0,25	0,25	0,24	0,05	0,52	0,25	0,28	0,47	0,29	0,05	0,36	0,02	0,22	0,34	0,26
Авг_осадки	0,87	-0,80	1,00	-0,41	0,38	1,00	-0,86	0,84	-0,94	0,30	-0,99	-1,00	-0,98	-0,22	1,00	-0,53	-0,72	1,00	1,00	0,98	-0,99	0,41	-0,71	-0,61	0,12	-0,10	0,15	-0,07	0,09	0,33	-0,68	-0,07	0,05	0,32	0,32	0,13	0,30	0,33	0,19	0,02	0,60	-0,12	0,12	0,15	0,00
Сент_осадки	-0,51	0,39	-0,88	0,82	0,14	-0,86	1,00	-1,00	0,64	-0,74	0,80	0,88	0,73	-0,31	-0,90	0,89	0,27	-0,90	-0,90	-0,94	0,78	0,11	0,97	0,15	0,35	0,54	0,02	0,30	-0,06	-0,19	0,59	0,21	0,08	-0,31	-0,06	-0,01	-0,17	-0,09	-0,05	0,01	-0,45	0,14	-0,01	0,02	0,15
Окт_осадки	0,47	-0,34	0,86	-0,84	-0,19	0,84	-1,00	1,00	-0,60	0,77	-0,77	-0,86	-0,70	0,35	0,88	-0,91	-0,22	0,88	0,88	0,93	-0,74	-0,16	-0,98	-0,10	-0,39	-0,58	-0,04	-0,31	0,05	0,17	-0,57	-0,22	-0,09	0,31	0,03	-0,01	0,16	0,07	0,04	-0,01	0,43	-0,14	0,00	-0,03	-0,16
Σ активных температур	-0,99	0,96	-0,93	0,08	-0,67	-0,94	0,64	-0,60	1,00	0,04	0,97	0,93	0,99	0,53	-0,91	0,21	0,91	-0,91	-0,91	-0,86	0,98	-0,69	0,43	0,83	-0,43	-0,22	-0,25	-0,09	-0,10	-0,38	0,64	-0,04	-0,12	-0,27	-0,45	-0,20	-0,35	-0,44	-0,26	-0,04	-0,62	0,09	-0,18	-0,25	-0,10
Май_темп	-0,20	0,33	0,34	-0,99	-0,77	0,30	-0,74	0,77	0,04	1,00	-0,19	-0,33	-0,08	0,87	0,38	-0,97	0,45	0,38	0,38	0,48	-0,15	-0,75	-0,88	0,54	-0,83	-0,90	-0,25	-0,46	-0,01	-0,08	-0,20	-0,31	-0,21	0,17	-0,32	-0,17	-0,08	-0,27	-0,16	-0,04	0,04	-0,10	-0,15	-0,24	-0,27
Июнь_темп	-0,92	0,86	-0,99	0,31	-0,47	-0,99	0,80	-0,77	0,97	-0,19	1,00	0,99	0,99	0,32	-0,98	0,44	0,79	-0,98	-0,98	-0,95	1,00	-0,51	0,63	0,69	-0,22	0,00	-0,19	0,02	-0,09	-0,35	0,67	0,03	-0,07	-0,31	-0,37	-0,16	-0,32	-0,37	-0,22	-0,03	-0,62	0,11	-0,14	-0,19	-0,03
Июль_темп	-0,86	0,78	-1,00	0,44	-0,34	-1,00	0,88	-0,86	0,93	-0,33	0,99	1,00	0,97	0,18	-1,00	0,56	0,69	-1,00	-1,00	-0,99	0,98	-0,38	0,74	0,58	-0,09	0,13	-0,14	0,09	-0,09	-0,33	0,68	0,08	-0,04	-0,32	-0,31	-0,13	-0,30	-0,31	-0,19	-0,02	-0,60	0,12	-0,12	-0,14	0,01
Авг_темп	-0,96	-0,91	-0,97	0,20	-0,57	-0,98	0,73	-0,98	0,99	-0,08	0,99	0,97	1,00	0,42	-0,95	0,33	0,85	-0,95	-0,95	-0,91	1,00	-0,60	0,54	0,76	-0,32	-0,11	-0,22	-0,03	0,05	0,17	-0,57	-0,22	-0,09	0,31	0,03	-0,01	0,16	0,07	0,04	-0,01	0,43	-0,14	0,00	-0,03	-0,16
Сент_темп	-0,66	0,76	-0,17	-0,80	-0,99	-0,22	-0,31	0,35	0,53	0,87	0,32	0,18	0,42	1,00	-0,13	-0,71	0,84	-0,13	-0,13	-0,02	0,36	-0,98	-0,53	0,87	-0,91	-0,87	-0,33	-0,44	-0,06	-0,26	0,14	-0,28	-0,24	0,01	-0,49	-0,24	-0,24	-0,44	-0,27	-0,05	-0,27	-0,04	-0,21	-0,33	-0,28
Окт_темп	0,83	-0,75	1,00	-0,49	0,30	1,00	-0,90	0,88	-0,91	0,38	-0,98	-1,00	-0,95	-0,13	1,00	-0,60	-0,65	1,00	1,00	0,99	-0,97	0,33	-0,77	-0,55	0,05	-0,17	0,13	-0,11	0,08	0,32	0,28	0,11	0,29	0,29	0,17	0,02	0,59	-0,12	0,11	0,13	-0,03	-0,03			
Апр_влаж	-0,06	-0,08	-0,57	0,99	0,58	-0,53	0,89	-0,91	0,21	-0,97	0,44	0,56	0,33	-0,71	-0,60	1,00	-0,21	-0,60	-0,60	-0,69	0,40	0,55	0,97	-0,31	0,70	0,82	0,18	0,43	-0,01	-0,02	0,36	0,29	0,18	-0,23	0,19	0,11	-0,01	0,15	0,09	0,03	-0,20	0,12	0,10	0,17	0,24
Май_влаж	0,96	0,99	-0,69	-0,34	-0,92	-0,72	0,27	-0,22	0,91	0,45	0,79	0,69	0,85	0,84	-0,65	-0,21	1,00	-0,65	-0,65	-0,57	-0,81	0,93	0,02	0,96	-0,72	-0,57	-0,33	-0,27	-0,09	-0,37	0,48	-0,16	-0,20	-0,17	-0,53	-0,25	-0,34	-0,50	-0,30	-0,05	-0,53	0,04	-0,22	-0,32	-0,20
Июнь_влаж	-0,83	-0,75	1,00	-0,49	0,30	1,00	-0,90	0,88	-0,91	0,38	-0,98	-1,00	-0,95	-0,13	1,00	-0,60	-0,65	1,00	1,00	0,99	-0,97	0,33	-0,77	-0,55	0,05	-0,17	0,13	-0,11	0,08	0,32	0,28	0,11	0,29	0,29	0,17	0,02	0,59	-0,12	0,11	0,13	-0,03	-0,03			
Июль_влаж	0,83	-0,75	1,00	-0,49	0,30	1,00	-0,90	0,88	-0,91	0,38	-0,98	-1,00	-0,95	-0,13	1,00	-0,60	-0,65	1,00	1,00	0,99	-0,97	0,33	-0,77	-0,55	0,05	-0,17	0,13	-0,11	0,08	0,32	0,28	0,11	0,29	0,29	0,17	0,02	0,59	-0,12	0,11	0,13	-0,03	-0,03			
Авг_влаж	0,76	-0,67	0,99	-0,58	0,19	0,98	-0,94	-0,86	0,48	-0,95	-0,99	-0,91	-0,12	0,99	-0,69	0,57	0,99	1,00	1,00	0,99	-0,97	0,33	-0,77	-0,55	0,05	-0,17	0,13	-0,11	0,08	0,32	0,28	0,11	0,29	0,29	0,17	0,02	0,59	-0,12	0,11	0,13	-0,03	-0,03			
Сент_влаж	-0,94	0,88	-0,98	0,27	-0,51	-0,99	0,78	-0,74	0,98	-0,15	1,00	0,98	1,00	0,36	-0,97	0,40	0,81	-0,97	-0,97	-0,94	1,00	-0,54	0,59	0,72	-0,26	-0,04	-0,20	0,00	-0,09	-0,36	0,67	0,02	-0,08	0,30	-0,38	-0,16	-0,33	-0,38	-0,23	-0,03	-0,62	0,11	-0,15	-0,20	-0,04
Окт_влаж	0,80	-0,87	0,37	0,66	1,00	0,41	0,11	-0,16	-0,69	-0,75	-0,51	-0,38	-0,60	-0,98	0,33	0,55	-0,93	0,33	0,33	0,22	-0,54	1,00	0,35	-0,94	0,88	0,79	0,34	0,39	0,07	0,31	-0,28	0,25	0,24	0,06	0,53	0,25	0,29	0,48	0,29	0,05	0,38	0,02	0,23	0,10	0,20
Сред. показ-ль влажности воздуха за вегет. период	-0,28	0,15	-0,7	0,93	0,39	-0,71	0,97	-0,98	0,43	-0,88	0,63	0,7	0,54	-0,53	-0,77	0,97	0,02	-0,77	-0,77	-0,83	0,59	0,35	1,00	-0,09	0,55	0,71	0,11	0,38	-0,03	-0,10	0,48	0,26	0,13	-0,28	0,07	0,06	-0,09	0,04	0,02	0,02	-0,33	0,13	0,05	0,31	0,18
Число дней от посева до всходов	-0,90	0,94	-0,58	-0,43	-0,93	-0,61	0,15	-0,10	0,83	0,54	0,69	0,58	0,76	0,87	-0,55	-0,31	0,96	-0,55	-0,55	-0,45	0,72	-0,94	-0,09	1,00	-0,72	-0,61	-0,35	-0,31	-0,04	-0,38	0,49	-0,19	-0,20	-0,04	-0,56	-0,31	-0,31	-0,53	-0,37	-0,02	-0,54	0,01	-0,34	-0,30	-0,10
Число дней от посева до цветения	0,55	-0,64	0,09	0,77	0,89	0,12	0,35	-0,39	-0,43	-0,83	-0,22	-0,09	-0,32	-0,91	0,05	0,70	-0,72	0,05	0,05	-0,05	-0,26	0,88	0,55	-0,72	1,00	0,94	0,26	0,50	0,25	0,24	-0,16	0,09	0,11	-0,16	0,39	0,25	0,17	0,33	0,23	0,15	0,14	0,15	0,14	0,11	0,24
Число дней от посева до налива бобов	0,36	-0,47	-0,13	0,87	0,81	-0,10	0,54	-0,																																					

Приложение 3.4 – Корреляционная матрица взаимосвязей признаков вигны АдОС 2020-2022 гг.

	Количество осадков	Апр_осадки	Май_осадки	Июнь_осадки	Июль_осадки	Авг_осадки	Сент_осадки	Σ активных температур	Апр_тем	Май_тем	Июнь_тем	Июль_тем	Авг_тем	Сент_тем	Апр_влажн	Май_влаж	Июнь_влажн	Июль_влажн	Авг_влажн	Сент_влажн	Сред. показ-ль влажности воздуха за вегетат. период	Число дней от посева до всходов	Число дней от посева до цветения	Число дней от посева до налива бобов	Длина растения	Толщина стебля	Число узлов на главном стебле	Число ветвей первого порядка	Длина первого междоузлия	Длина второго междоузлия	Длина примордиального листа	Ширина примордиального листа	Длина среднего листочка	Ширина среднего листочка	Длина бокового листочка	Ширина бокового листочка	Длина черешка	Число цветоносов	Длина цветоноса	Число бобов	Длина боба	Ширина боба	
Количество осадков	1,00	0,00	-0,87	0,96	0,77	0,72	1,00	-0,90	0,89	-0,18	-0,95	-0,61	0,78	-0,95	0,84	0,64	0,99	0,78	0,93	0,72	0,99	-0,62	-0,64	-0,55	0,41	0,13	0,31	0,07	-0,67	-0,20	-0,72	-0,35	0,53	0,49	-0,07	0,29	0,54	-0,29	-0,01	0,44	0,45	0,31	0,57
Апр_осадки	1,00	1,00	-0,88	0,97	0,74	0,75	1,00	-0,89	0,87	-0,15	-0,96	-0,59	0,76	-0,96	0,86	0,62	0,99	0,76	0,94	0,74	0,99	-0,65	-0,63	-0,55	0,43	0,14	0,32	0,08	-0,68	-0,20	-0,72	-0,36	0,53	0,50	-0,05	0,29	0,54	-0,29	0,01	0,44	0,45	0,31	0,57
Май_осадки	-0,87	-0,88	1,00	-0,97	-0,34	-0,97	-0,83	0,57	-0,54	-0,33	0,98	0,14	-0,37	-1,00	-0,17	-0,79	-0,37	-0,99	-0,97	-0,93	0,93	0,45	0,52	-0,59	-0,30	-0,48	-0,24	0,74	0,21	0,62	0,47	-0,45	-0,53	-0,16	-0,28	-0,50	0,20	-0,29	-0,34	-0,39	-0,26	-0,51	
Июнь_осадки	0,96	0,97	-0,97	1,00	0,54	0,89	0,93	-0,74	0,72	0,12	-1,00	-0,36	0,57	-1,00	0,96	0,39	0,91	0,57	1,00	0,89	0,99	-0,83	-0,55	0,53	0,23	0,42	0,17	-0,74	-0,21	-0,69	-0,43	0,50	0,53	0,06	0,30	0,54	-0,25	0,17	0,40	0,43	0,29	0,55	
Июль_осадки	0,77	0,74	-0,34	0,54	1,00	0,11	0,81	-0,97	0,97	-0,77	-0,54	-0,98	1,00	-0,52	0,30	0,98	0,84	1,00	0,47	1,00	0,67	0,03	-0,62	-0,37	0,02	-0,15	-0,40	-0,17	-0,32	-0,09	-0,57	-0,06	0,42	0,24	-0,33	0,19	0,36	-0,29	-0,38	0,40	0,35	0,26	0,42
Авг_осадки	0,72	0,75	-0,97	0,89	0,11	1,00	0,68	-0,36	0,33	0,55	-0,90	0,10	0,14	-0,91	0,98	-0,06	0,62	0,14	0,93	1,00	0,81	-0,99	-0,31	-0,45	0,62	0,36	0,52	0,29	-0,70	-0,20	-0,51	-0,48	0,37	0,50	0,25	0,25	0,44	-0,14	0,40	0,25	0,33	0,21	0,43
Сент_осадки	1,00	1,00	-0,83	0,93	0,81	0,68	1,00	-0,93	0,92	-0,24	-0,93	-0,66	0,82	-0,92	0,81	0,69	1,00	0,82	0,90	0,67	0,98	-0,57	-0,65	-0,55	0,38	0,10	0,28	0,05	-0,65	-0,19	-0,72	-0,33	0,53	0,48	-0,09	0,29	0,53	-0,30	0,04	0,45	0,45	0,31	0,57
Σ активных температур	-0,90	-0,89	-0,57	-0,74	-0,97	-0,36	-0,93	1,00	-1,00	-0,58	0,73	0,89	-0,97	0,72	-0,53	-0,91	-0,95	-0,97	-0,68	-0,35	-0,84	0,23	0,67	0,47	-0,17	0,05	-0,10	0,08	0,48	0,14	0,66	0,18	-0,49	-0,36	0,25	-0,24	-0,45	0,31	-0,26	-0,44	-0,41	-0,30	-0,51
Апр_тем	0,89	0,87	-0,54	0,72	0,97	0,33	0,92	1,00	1,00	0,61	-0,71	-0,91	0,98	-0,69	0,50	0,92	0,94	0,98	0,65	0,32	0,82	-0,20	-0,66	-0,46	-0,16	0,07	0,08	-0,09	-0,46	-0,13	-0,65	-0,17	0,48	0,34	-0,26	0,23	0,44	-0,31	0,27	0,44	0,40	0,29	0,50
Май_тем	-0,18	-0,15	-0,33	0,12	-0,77	0,55	-0,24	0,58	-0,61	1,00	-0,12	0,89	-0,75	-0,15	0,38	-0,87	-0,31	-0,75	0,20	0,55	-0,04	-0,66	0,32	0,03	0,38	0,36	0,36	0,33	-0,18	-0,05	0,15	-0,25	-0,12	0,11	0,44	0,00	-0,02	0,16	0,57	-0,18	-0,08	-0,09	-0,08
Июнь_тем	-0,95	-0,96	0,98	-1,00	-0,54	-0,90	-0,93	0,73	-0,71	-0,12	1,00	0,35	-0,56	1,00	-0,97	-0,39	0,91	-0,56	1,00	-0,89	-0,99	0,83	0,54	0,55	-0,53	-0,24	-0,42	0,17	0,74	0,21	0,69	0,43	-0,80	-0,53	-0,04	0,30	0,54	0,25	-0,17	-0,39	-0,43	-0,29	-0,55
Июль_тем	-0,61	-0,59	0,14	-0,36	-0,98	0,10	-0,66	0,89	-0,91	0,89	0,35	1,00	-0,97	0,33	-0,09	-1,00	-0,71	-0,97	-0,27	0,11	-0,50	-0,23	0,56	0,28	0,11	0,23	0,15	0,23	0,17	0,05	0,46	-0,04	-0,34	-0,14	0,39	-0,14	-0,27	0,26	0,46	-0,35	-0,28	-0,22	-0,33
Авг_тем	0,78	0,76	-0,37	0,57	1,00	0,14	0,82	-0,97	0,98	-0,75	-0,56	-0,97	1,00	-0,54	0,33	0,98	0,86	1,00	0,49	0,13	0,69	0,00	-0,63	-0,39	0,04	-0,14	-0,02	-0,16	0,34	-0,10	-0,58	-0,08	0,43	0,26	-0,32	0,19	0,38	-0,29	-0,37	0,41	0,35	0,27	0,44
Сент_тем	-0,95	-0,96	0,98	-1,00	-0,52	-0,91	-0,92	0,72	-0,69	-0,15	1,00	0,33	-0,54	1,00	-0,97	-0,36	-0,89	-0,54	1,00	-0,90	-0,98	0,84	0,53	0,55	-0,54	-0,25	-0,43	-0,18	0,74	0,21	0,68	0,44	-0,49	-0,53	-0,08	-0,29	-0,53	0,24	-0,18	-0,39	-0,43	-0,29	-0,55
Апр_влажн	0,84	0,86	-1,00	0,96	0,30	0,98	0,81	-0,53	0,50	0,38	-0,97	-0,09	0,33	-0,97	1,00	0,13	0,76	0,33	0,98	0,98	0,91	-0,95	-0,42	-0,51	0,60	0,32	0,49	0,25	-0,74	-0,21	-0,60	-0,47	0,43	0,53	0,18	0,28	0,49	-0,19	0,31	0,32	0,38	0,25	0,49
Май_влаж	0,64	0,62	-0,17	0,39	0,98	-0,06	0,69	-0,91	0,92	-0,87	-0,39	-1,00	0,98	-0,36	0,13	1,00	0,74	0,98	0,31	-0,07	0,53	0,20	-0,57	-0,30	-0,09	-0,22	-0,13	-0,22	-0,20	-0,06	-0,48	0,02	0,36	0,16	-0,38	0,15	0,29	-0,27	-0,45	0,36	0,29	0,23	0,35
Июнь_влажн	0,99	0,99	-0,79	0,91	0,84	0,62	1,00	-0,95	0,94	-0,31	-0,91	-0,71	0,86	-0,89	0,76	0,74	1,00	0,86	0,87	0,62	0,96	-0,51	-0,66	-0,54	0,35	0,07	-0,25	0,03	-0,63	-0,18	-0,72	-0,31	0,53	0,46	-0,12	0,28	0,52	-0,30	-0,08	0,45	0,45	0,31	0,56
Июль_влажн	0,78	0,76	-0,37	0,57	1,00	0,14	0,82	-0,97	0,98	-0,75	-0,56	-0,97	1,00	-0,54	0,33	0,98	0,86	1,00	0,49	0,13	0,69	0,00	-0,63	-0,39	0,04	-0,14	-0,02	-0,16	0,34	-0,10	-0,58	-0,08	0,43	0,26	-0,32	0,19	0,37	-0,29	-0,37	0,41	0,35	0,26	0,43
Авг_влажн	0,93	0,94	-0,99	1,00	0,47	0,93	0,90	-0,68	0,65	0,20	-1,00	-0,27	0,49	-1,00	0,98	0,31	0,87	0,49	1,00	0,93	0,97	-0,87	-0,51	-0,54	0,55	0,26	0,45	0,20	-0,74	-0,22	-0,67	-0,45	0,48	0,53	0,10	0,29	0,53	-0,23	0,21	0,37	0,42	0,28	0,54
Сент_влажн	0,72	0,74	-0,97	0,89	0,10	1,00	0,67	-0,35	0,32	0,55	-0,89	0,11	0,13	-0,90	0,98	-0,07	0,62	0,13	0,93	1,00	0,81	-0,99	-0,31	-0,45	0,62	0,36	0,52	0,29	-0,70	-0,20	-0,51	-0,48	0,36	0,50	0,26	0,25	0,44	-0,13	0,40	0,25	0,32	0,20	0,43
Сред. показ-ль влажности воздуха за вегетат. период	0,99	0,99	-0,93	1,0	0,67	0,81	0,98	-0,84	0,82	-0,04	-1,0	-0,50	0,69	-1,0	0,91	0,53	0,96	0,69	0,97	0,81	1,00	-0,7	-0,60	-0,56	0,47	0,18	0,36	0,12	-0,71	-0,21	-0,72	-0,39	0,52	0,52	-0,01	0,30	0,54	-0,27	0,08	0,43	0,45	0,31	0,57
Число дней от посева до всходов	-0,62	-0,65	0,93	-0,83	0,03	-0,99	-0,57	0,23	-0,20	-0,66	0,83	-0,23	0,00	0,84	-0,95	0,20	-0,51	0,00	-0,87	-0,99	-0,73	1,00	0,23	0,40	-0,62	-0,38	-0,52	-0,32	0,66	0,19	0,44	0,47	-0,31	-0,47	-0,30	-0,23	-0,39	0,10	-0,45	-0,20	-0,28	-0,17	-0,37
Число дней от посева до цветения	-0,64	-0,63	0,45	-0,55	-0,62	-0,31	-0,65	0,67	-0,66	0,32	0,54	0,56	-0,63	0,53	-0,42	-0,57	-0,66	-0,63	-0,51	-0,31	-0,60	0,23	1,00	0,90	0,03	0,43	0,28	0,39	0,54	-0,01	0,54	0,38	-0,48	0,01	0,24	-0,35	-0,04	0,46	-0,13	0,02	-0,39	-0,49	-0,38
Число дней от посева до налива бобов	-0,55	-0,55	0,52	-0,55	-0,37	-0,45	-0,55	0,47	-0,46	0,03	0,55	0,28	-0,39	0,55	-0,51	-0,30	-0,54	-0,39	-0,54	-0,45	-0,56	0,40	1,00	-0,04	0,31	0,19	0,28	0,67	-0,01	0,41	0,44	-0,49	0,05	0,13	-0,37	0,02	0,38	-0,30	0,07	-0,33	-0,55	-0,45	
Длина растения	0,41	0,43	-0,59	0,53	0,02	0,62	0,38	-0,17	0,16	0,38	-0,53	0,11	0,04	-0,54	0,60	-0,09	0,35	0,04	0,55	0,62	0,47	-0,62	0,03	0,04	1,00	0,57	0,85	0,44	-0,22	-0,07	-0,08	-0,11	0,36	0,57	0,40	0,37	0,57	-0,03	0,26	0,24	0,11	0,28	0,32
Толщина стебля	0,13	0,14	-0,30	0,23	-0,15	0,36	0,10	0,05	-0,07	0,36	-0,24	0,23	-0,14	-0,25	0,32	-0,22	0,07	-0,14	0,26	0,36	0,18	-0,38	0,43	0,31	1,00	0,76	0,71	-0,03	0,11	0,12	0,05	0,04	0,37	0,33	0,12	0,33	0,15	0,22	0,36	-0,08	0,00	0,21	
Число узлов на главном стебле	0,31	0,32	-0,48	0,42	-0,04	0,52	0,28	-0,10	0,08	0,																																	

Приложение 3.5 – Корреляционная матрица взаимосвязей признаков образцов вигны, выращенных в искусственных условиях

	Длина растения	Степень развития вьющего побега	Длина первого междоузлия	Длина второго междоузлия	Длина первого листа	Ширина первого листа	Длина черешка первого листа	Длина примордиального листа	Ширина примордиального листа	Длина среднего листочка	Ширина среднего листочка	Длина рахиса среднего листочка	Длина боба	Толщина боба
Длина растения	1,00	0,50	0,50	0,67	0,40	0,19	0,38	0,32	0,34	0,23	-0,16	0,30	0,38	0,12
Степень развития вьющего побега	0,50	1,00	0,18	0,34	-0,08	-0,10	0,01	0,10	0,01	-0,16	-0,08	0,06	0,19	0,17
Длина первого междоузлия	0,50	0,18	1,00	0,30	0,17	0,02	-0,06	0,19	0,28	0,22	0,03	0,18	0,24	0,03
Длина второго междоузлия	0,67	0,34	0,30	1,00	0,09	-0,05	0,26	0,10	-0,17	-0,16	-0,43	0,24	0,60	0,27
Длина первого листа	0,40	-0,08	0,17	0,09	1,00	0,56	0,75	0,35	0,33	0,79	0,37	0,60	0,10	0,09
Ширина первого листа	0,19	-0,10	0,02	-0,05	0,56	1,00	0,42	0,08	0,10	0,49	0,29	0,23	-0,02	-0,12
Длина черешка первого листа	0,38	0,01	-0,06	0,26	0,75	0,42	1,00	0,19	0,03	0,26	0,07	0,49	0,29	0,11
Длина примордиального листа	0,32	0,10	0,19	0,10	0,35	0,08	0,19	1,00	0,51	0,25	0,08	0,35	-0,11	0,37
Ширина примордиального листа	0,34	0,01	0,28	-0,17	0,33	0,10	0,03	0,51	1,00	0,53	0,27	-0,08	-0,09	0,19
Длина среднего листочка	0,23	-0,16	0,22	-0,16	0,79	0,49	0,26	0,25	0,53	1,00	0,52	0,15	-0,16	0,09
Ширина среднего листочка	-0,16	-0,08	0,03	-0,43	0,37	0,29	0,07	0,08	0,27	0,52	1,00	0,02	-0,17	0,22
Длина рахиса среднего листочка	0,30	0,06	0,18	0,24	0,60	0,23	0,49	0,35	-0,08	0,15	0,02	1,00	0,27	-0,04
Длина боба	0,38	0,19	0,24	0,60	0,10	-0,02	0,29	-0,11	-0,09	-0,16	-0,17	0,27	1,00	0,46
Толщина боба	0,12	0,17	0,03	0,27	0,09	-0,12	0,11	0,37	0,19	0,09	0,22	-0,04	0,46	1,00

Примечание: коэффициенты корреляции значимы при $r > 0,19$ на 5% уровне

Приложение 3.6 – Корреляционная матрица взаимосвязей признаков образцов вигны, выращенных при пониженной влажности воздуха (искусственные условия)

	Длина растения	Степень развития вьющего побега	Длина первого междоузлия	Длина второго междоузлия	Длина первого листа	Ширина первого листа	Длина черешка первого листа	Длина примордиального листа	Ширина примордиального листа	Длина среднего листочка	Ширина среднего листочка	Длина рахиса среднего листочка	Длина боба	Толщина боба
Длина растения	1,00	-0,10	0,55	0,57	0,26	0,42	0,50	-0,05	0,04	-0,09	-0,14	0,39	0,43	0,03
Степень развития вьющего побега	-0,10	1,00	-0,05	0,02	-0,49	-0,41	-0,11	-0,44	-0,60	-0,62	-0,01	0,15	0,26	0,02
Длина первого междоузлия	0,55	-0,05	1,00	-0,04	0,23	0,18	-0,15	0,12	0,29	0,25	0,48	0,27	0,41	0,31
Длина второго междоузлия	0,57	0,02	-0,04	1,00	0,06	0,03	0,44	-0,40	-0,43	-0,21	-0,48	0,19	0,47	0,12
Длина первого листа	0,26	-0,49	0,23	0,06	1,00	0,73	0,48	0,69	0,55	0,83	0,45	0,44	0,13	0,52
Ширина первого листа	0,42	-0,41	0,18	0,03	0,73	1,00	0,60	0,58	0,37	0,51	0,28	0,25	0,00	0,30
Длина черешка первого листа	0,50	-0,11	-0,15	0,44	0,48	0,60	1,00	0,00	-0,02	0,04	-0,18	0,16	0,36	0,28
Длина примордиального листа	-0,05	-0,44	0,12	-0,40	0,69	0,58	0,00	1,00	0,73	0,72	0,40	0,35	-0,31	0,17
Ширина примордиального листа	0,04	-0,60	0,29	-0,43	0,55	0,37	-0,02	0,73	1,00	0,75	0,46	-0,11	-0,32	0,24
Длина среднего листочка	-0,09	-0,62	0,25	-0,21	0,83	0,51	0,04	0,72	0,75	1,00	0,66	0,05	-0,17	0,50
Ширина среднего листочка	-0,14	-0,01	0,48	-0,48	0,45	0,28	-0,18	0,40	0,46	0,66	1,00	0,00	-0,21	0,38
Длина рахиса среднего листочка	0,39	0,15	0,27	0,19	0,44	0,25	0,16	0,35	-0,11	0,05	0,00	1,00	0,38	0,02
Длина боба	0,43	0,26	0,41	0,47	0,13	0,00	0,36	-0,31	-0,32	-0,17	-0,21	0,38	1,00	0,56
Толщина боба	0,03	0,02	0,31	0,12	0,52	0,30	0,28	0,17	0,24	0,50	0,38	0,02	0,56	1,00

Примечание: коэффициенты корреляции значимы при $r > 0,19$ на 5% уровне

Приложение 3.7 – Корреляционная матрица взаимосвязей признаков образцов вигны, выращенных при повышенной влажности воздуха (искусственные условия)

	Длина растения	Степень развития выющего побега	Длина первого междоузлия	Длина второго междоузлия	Длина первого листа	Ширина первого листа	Длина черешка первого листа	Длина примордиального листа	Ширина примордиального листа	Длина среднего листочка	Ширина среднего листочка	Длина рахиса среднего листочка	Длина боба	Толщина боба
Длина растения	1,00	0,52	0,51	0,72	0,32	-0,04	0,23	0,33	0,36	0,26	-0,32	0,19	0,44	0,27
Степень развития выющего побега	0,52	1,00	0,19	0,42	-0,14	-0,20	-0,15	0,22	0,15	-0,05	-0,21	-0,14	0,16	0,34
Длина первого междоузлия	0,51	0,19	1,00	0,47	-0,05	-0,34	-0,20	0,15	0,22	0,10	-0,54	-0,03	0,10	-0,13
Длина второго междоузлия	0,72	0,42	0,47	1,00	0,05	-0,16	0,18	0,26	-0,12	-0,18	-0,48	0,26	0,66	0,38
Длина первого листа	0,32	-0,14	-0,05	0,05	1,00	0,32	0,81	0,05	0,15	0,76	0,28	0,63	0,07	-0,06
Ширина первого листа	-0,04	-0,20	-0,34	-0,16	0,32	1,00	0,17	-0,40	-0,17	0,40	0,26	0,03	-0,07	-0,37
Длина черешка первого листа	0,23	-0,15	-0,20	0,18	0,81	0,17	1,00	0,16	-0,06	0,30	0,18	0,59	0,26	0,13
Длина примордиального листа	0,33	0,22	0,15	0,26	0,05	-0,40	0,16	1,00	0,37	-0,17	-0,24	0,28	-0,02	0,58
Ширина примордиального листа	0,36	0,15	0,22	-0,12	0,15	-0,17	-0,06	0,37	1,00	0,38	0,12	-0,17	0,01	0,22
Длина среднего листочка	0,26	-0,05	0,10	-0,18	0,76	0,40	0,30	-0,17	0,38	1,00	0,34	0,13	-0,18	-0,22
Ширина среднего листочка	-0,32	-0,21	-0,54	-0,48	0,28	0,26	0,18	-0,24	0,12	0,34	1,00	-0,03	-0,16	0,09
Длина рахиса среднего листочка	0,19	-0,14	-0,03	0,26	0,63	0,03	0,59	0,28	-0,17	0,13	-0,03	1,00	0,18	0,00
Длина боба	0,44	0,16	0,10	0,66	0,07	-0,07	0,26	-0,02	0,01	-0,18	-0,16	0,18	1,00	0,42
Толщина боба	0,27	0,34	-0,13	0,38	-0,06	-0,37	0,13	0,58	0,22	-0,22	0,09	0,00	0,42	1,00

Примечание: коэффициенты корреляции значимы при $r > 0,19$ на 5% уровне

Приложение 4 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по выявлению взаимосвязи между изменчивостью морфологических признаков и погодными показателями (АОС, ДВОС, АдОС, 2019–2022 гг.)

Приложение 4.1 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по выявлению взаимосвязи между изменчивостью морфологических признаков и количеством осадков

Фактор	Df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Признак		Число дней от посева до всходов				Число дней от посева до цветения			
Количество осадков	10	3684,1	368,4	689,9	0,00	36614,1	3661,4	210,2	0,00
Остаточная изменч-ть	363	193,8	0,5			6323,5	17,4		
Общая изменч-ть	373	3878,0				42937,6			
η^2		95,0				85,3			
Признак		Число дней от посева до налива бобов				Длина растения			
Количество осадков	10	80352,4	8035,2	389,9	0,00	672640,6	67264,1	22,4	0,0
Остаточная изменч-ть	363	7480,9	20,6			1090441,4	3004,0		
Общая изменч-ть	373	87833,3				1763082,0			
η^2		91,5				38,2			
Признак		Толщина стебля				Число узлов на главном стебле			
Количество осадков	10	4,79	0,48	13,93	0,00	1895,81	189,58	14,48	0,00
Остаточная изменч-ть	363	12,48	0,03			4751,68	13,09		
Общая изменч-ть	373	17,26				6647,49			
η^2		27,7				28,5			
Признак		Число ветвей первого порядка				Длина первого междоузлия			
Количество осадков	10	56,39	5,64	5,16	0,00	198,52	19,85	70,22	0,00
Остаточная изменч-ть	363	397,02	1,09			102,63	0,28		
Общая изменч-ть	373	453,40				301,15			
η^2		12,4				65,9			
Признак		Длина второго междоузлия				Длина примордиального листа			
Количество осадков	10	226,66	22,67	61,57	0,00	250,26	25,03	37,48	0,00
Остаточная изменч-ть	363	133,63	0,37			242,38	0,67		
Общая изменч-ть	373	360,29				492,64			
η^2		62,9				50,8			
Признак		Ширина примордиального листа				Длина среднего листочка			
Количество осадков	10	85,10	8,51	38,14	0,00	577,88	57,79	25,04	0,00
Остаточная изменч-ть	363	81,00	0,22			837,63	2,31		
Общая изменч-ть	373	166,09				1415,52			
η^2		51,2				40,8			
Признак		Ширина среднего листочка				Длина рахиса среднего листочка			
Количество осадков	10	133,24	13,32	13,62	0,00	27,27	2,73	8,32	0,00
Остаточная изменч-ть	363	355,09	0,98			119,01	0,33		
Общая изменч-ть	373	488,33				146,29			
η^2		27,3				18,6			
Признак		Длина бокового листочка				Ширина бокового листочка			
Количество осадков	10	507,94	50,79	29,58	0,00	134,62	13,46	18,82	0,00
Остаточная изменч-ть	363	623,43	1,72			259,72	0,72		
Общая изменч-ть	373	1131,37				394,34			
η^2		44,9				34,1			
Признак		Длина черешка				Число цветоносов			
Количество осадков	10	691,06	69,11	16,17	0,00	4823,66	482,37	20,93	0,00
Остаточная изменч-ть	363	1551,25	4,27			8366,61	23,05		
Общая изменч-ть	373	2242,32				13190,27			
η^2		30,8				36,6			
Признак		Длина цветоноса				Число бобов			
Количество осадков	10	5893,13	589,31	18,19	0,00	15266,75	1526,68	13,68	0,00
Остаточная изменч-ть	363	11758,00	32,39			40503,13	111,58		
Общая изменч-ть	373	17651,13				55769,88			
η^2		33,4				27,4			
Признак		Длина боба				Ширина боба			
Количество осадков	10	5576,89	557,69	8,12	0,00	3,76	0,38	10,48	0,00
Остаточная изменч-ть	363	24944,57	68,72			13,04	0,04		
Общая изменч-ть	373	30521,45				16,80			
η^2		18,3				22,4			

Приложение 4.2 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по выявлению взаимосвязи между изменчивостью морфологических признаков и средним показателем относительной влажности воздуха

Фактор	Df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p	
Признак		Число дней от посева до всходов					Число дней от посева до цветения			
Влажность воздуха	10	2784,5	348,1	116,2	0,0	25653,0	3206,6	67,7	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	1093,5	3,0			17284,6	47,4			
Общая изменч-ть	373	3878,0				42937,6				
η^2		71,8				59,7				
Признак		Число дней от посева до налива бобов					Длина растения			
Влажность воздуха	10	67996,4	8499,6	156,4	0,0	586148,9	73268,6	22,7	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	19836,9	54,3			1176933,1	3224,5			
Общая изменч-ть	373	87833,3				1763082,0				
η^2		77,4				33,2				
Признак		Толщина стебля					Число узлов на главном стебле			
Влажность воздуха	10	3,6	0,5	12,2	0,0	1836,3	229,5	17,4	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	13,6	0,0			4811,2	13,2			
Общая изменч-ть	373	17,3				6647,5				
η^2		21,1				27,6				
Признак		Число ветвей первого порядка					Длина первого междоузлия			
Влажность воздуха	10	51,4	6,4	5,8	0,0	198,4	24,8	88,1	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	402,0	1,1			102,8	0,3			
Общая изменч-ть	373	453,4				301,2				
η^2		11,3				65,9				
Признак		Длина второго междоузлия					Длина примордиального листа			
Влажность воздуха	10	222,8	27,9	73,9	0,0	246,4	30,8	45,6	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	137,5	0,4			246,3	0,7			
Общая изменч-ть	373	360,3				492,6				
η^2		61,8				50,0				
Признак		Ширина примордиального листа					Длина среднего листочка			
Влажность воздуха	10	84,6	10,6	47,4	0,0	435,9	54,5	20,3	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	81,5	0,2			979,7	2,7			
Общая изменч-ть	373	166,1				1415,5				
η^2		50,9				30,8				
Признак		Ширина среднего листочка					Длина рахиса среднего листочка			
Влажность воздуха	10	104,2	13,0	12,4	0,0	23,0	2,9	8,5	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	384,1	1,1			123,3	0,3			
Общая изменч-ть	373	488,3				146,3				
η^2		21,3				15,7				
Признак		Длина бокового листочка					Ширина бокового листочка			
Влажность воздуха	10	423,3	52,9	27,3	0,0	118,1	14,8	19,5	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	708,1	1,9			276,2	0,8			
Общая изменч-ть	373	1131,4				394,3				
η^2		37,4				30,0				
Признак		Длина черешка					Число цветоносов			
Влажность воздуха	10	635,6	79,5	18,0	0,0	4526,8	565,9	23,8	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	1606,7	4,4			8663,4	23,7			
Общая изменч-ть	373	2242,3				13190,3				
η^2		28,3				34,3				
Признак		Длина цветоноса					Число бобов			
Влажность воздуха	10	5752,7	719,1	22,1	0,0	14714,0	1839,2	16,4	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	11898,4	32,6			41055,9	112,5			
Общая изменч-ть	373	17651,1				55769,9				
η^2		32,6				26,4				
Признак		Длина боба					Ширина боба			
Влажность воздуха	10	3856,6	482,1	6,6	0,0	2,9	0,4	9,4	0,0	
Остаточная изменч-ть	363	26664,8	73,1			13,9	0,0			
Общая изменч-ть	373	30521,5				16,8				
η^2		12,6				17,0				

Приложение 4.3 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа по выявлению взаимосвязи между изменчивостью морфологических признаков и суммой активных температур

Фактор	Df	SS	MS	F	p	SS	MS	F	p
Признак		Число дней от посева до всходов				Число дней от посева до цветения			
∑ активных температур	10	3684,1	368,4	689,9	0,0	36614,1	3661,4	210,2	0,0
Остаточная изменч-ть	363	193,8	0,5			6323,5	17,4		
Общая изменч-ть	373	3878,0				42937,6			
η ²		95,0				85,3			
Признак		Число дней от посева до налива бобов				Длина растения			
∑ активных температур	10	80352,4	8035,2	389,9	0,0	672640,6	67264,1	22,4	0,0
Остаточная изменч-ть	363	7480,9	20,6			1090441,4	3004,0		
Общая изменч-ть	373	87833,3				1763082,0			
η ²		91,5				38,2			
Признак		Толщина стебля				Число узлов на главном стебле			
∑ активных температур	10	4,8	0,5	13,9	0,0	1895,8	189,6	14,5	0,0
Остаточная изменч-ть	363	12,5	0,0			4751,7	13,1		
Общая изменч-ть	373	17,3				6647,5			
η ²		27,7				28,5			
Признак		Число ветвей первого порядка				Длина первого междоузлия			
∑ активных температур	10	56,4	5,6	5,2	0,0	198,5	19,9	70,2	0,0
Остаточная изменч-ть	363	397,0	1,1			102,6	0,3		
Общая изменч-ть	373	453,4				301,2			
η ²		12,4				65,9			
Признак		Длина второго междоузлия				Длина примордиального листа			
∑ активных температур	10	226,7	22,7	61,6	0,0	250,3	25,0	37,5	0,0
Остаточная изменч-ть	363	133,6	0,4			242,4	0,7		
Общая изменч-ть	373	360,3				492,6			
η ²		62,9				50,8			
Признак		Ширина примордиального листа				Длина среднего листочка			
∑ активных температур	10	85,1	8,5	38,1	0,0	577,9	57,8	25,0	0,0
Остаточная изменч-ть	363	81,0	0,2			837,6	2,3		
Общая изменч-ть	373	166,1				1415,5			
η ²		51,2				40,8			
Признак		Ширина среднего листочка				Длина рахиса среднего листочка			
∑ активных температур	10	133,2	13,3	13,6	0,0	27,3	2,7	8,3	0,0
Остаточная изменч-ть	363	355,1	1,0			119,0	0,3		
Общая изменч-ть	373	488,3				146,3			
η ²		27,3				18,6			
Признак		Длина бокового листочка				Ширина бокового листочка			
∑ активных температур	10	507,9	50,8	29,6	0,0	134,6	13,5	18,8	0,0
Остаточная изменч-ть	363	623,4	1,7			259,7	0,7		
Общая изменч-ть	373	1131,4				394,3			
η ²		44,9				34,1			
Признак		Длина черешка				Число цветоносов			
∑ активных температур	10	691,1	69,1	16,2	0,0	4823,7	482,4	20,9	0,0
Остаточная изменч-ть	363	1551,3	4,3			8366,6	23,0		
Общая изменч-ть	373	2242,3				13190,3			
η ²		30,8				36,6			
Признак		Длина цветоноса				Число бобов			
∑ активных температур	10	5893,1	589,3	18,2	0,0	15266,8	1526,7	13,7	0,0
Остаточная изменч-ть	363	11758,0	32,4			40503,1	111,6		
Общая изменч-ть	373	17651,1				55769,9			
η ²		33,4				27,4			
Признак		Длина боба				Ширина боба			
∑ активных температур	10	5576,9	557,7	8,1	0,0	3,8	0,4	10,5	0,0
Остаточная изменч-ть	363	24944,6	68,7			13,0	0,0		
Общая изменч-ть	373	30521,5				16,8			
η ²		18,3				22,4			

Приложение 5 – Фотографии образцов в различных эколого-географических условиях. Над фотографиями приведены средние значения длины растения \pm стандартная ошибка среднего (за все годы изучения), длина линейки на фотографиях – 30 см.

Образец	к-6	к-639	к-640	к-642	к-1783	к-2056 (Лянчихе)
Место репродукции АОС 	$121,1 \pm 11,3$ 	$86,2 \pm 5,9$ 	$99,0 \pm 5,0$ 	$104,0 \pm 4,2$ 	$72,7 \pm 3,8$ 	$29,0 \pm 2,5$ 
АдОС 	$155,4 \pm 19,4$ 	$147,4 \pm 13,5$ 	$175,8 \pm 16,7$ 	$144,6 \pm 16,5$ 	$116,4 \pm 15,4$ 	$59,8 \pm 12,7$ 
ДВОС 	$161,3 \pm 14,3$ 	$199,0 \pm 13,5$ 	$241,0 \pm 9,1$ 	$219,0 \pm 9,5$ 	$132,2 \pm 12,0$ 	$64,8 \pm 7,4$ 

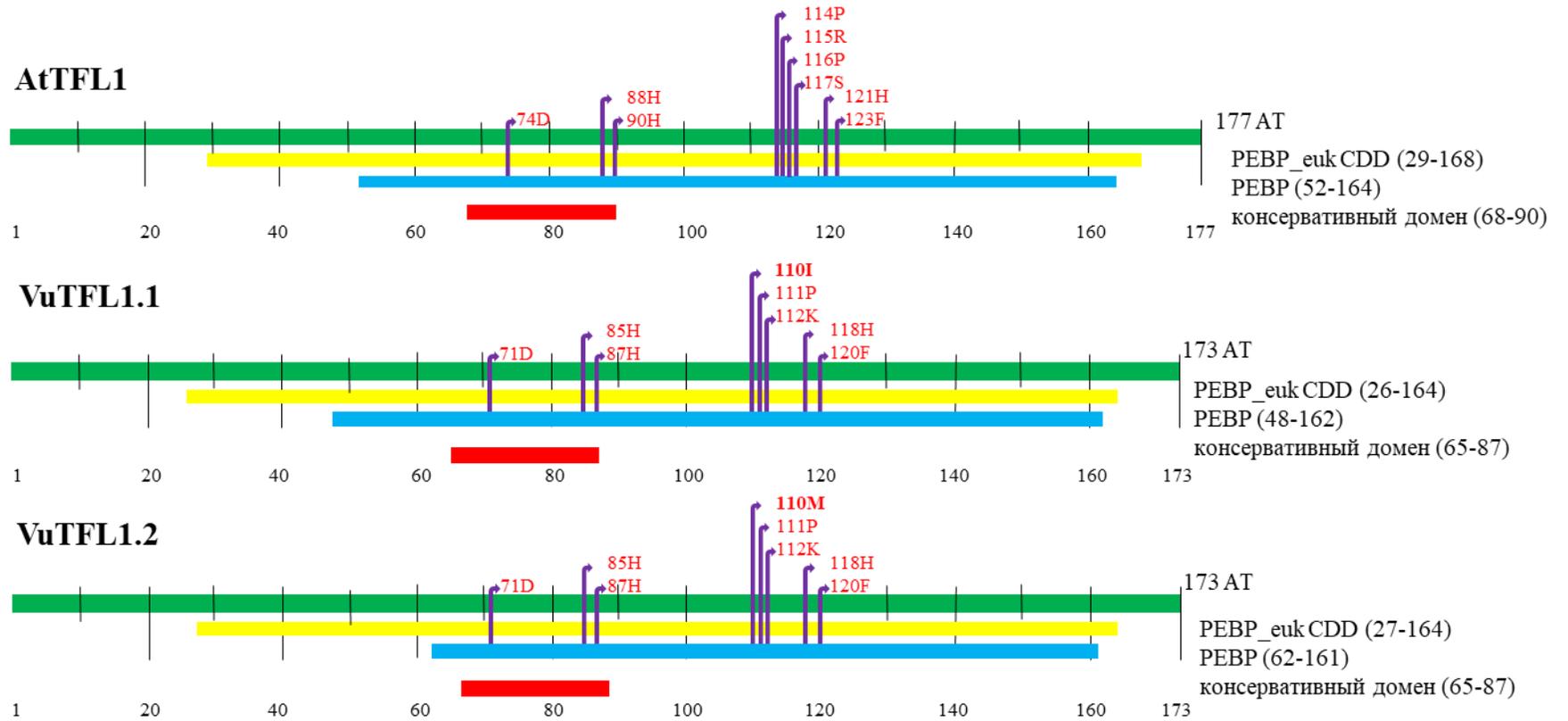
Приложение 6 – Предполагаемые цис-действующие регуляторные элементы, идентифицированные в промоторах *TFL1*-подобных генов *Vigna unguiculata* (1000 пн от старт-кодона ATG). Промоторный анализ был выполнен с использованием базы данных New PLACE, "+" - кодирующая цепь, "-" - некодирующая цепь

	Мотив	Последовательность	Ген	Положение	Описание
СВЕТО-ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ САЙТЫ	GATABOX	GATA	<i>TFL1.1</i>	67 (-) 347 (+) 654 (-) 956 (+)	S000039
			<i>TFL1.2</i>	70 (-) 289 (-) 366 (+) 437 (+) 439 (+) 505 (+) 576 (+) 588 (+) 646 (-) 648 (+) 658 (+) 731 (+) 807 (+) 929 (+) 990 (+)	
			<i>ATC</i>	219 (+) 283 (-) 306 (-) 314 (-) 316 (+) 378 (-) 498 (-) 500 (+) 666 (+) 739 (+) 750 (+) 859 (-) 920 (+)	
			<i>BFT</i>	115 (+) 231 (+) 265 (+) 282 (-) 357 (-) 369 (+) 429 (-) 434 (+) 454 (+) 576 (-) 588 (-) 688 (-) 715 (+) 733 (+) 826 (-) 911 (+)	
	GT1CONSENSUS	GRWAAW	<i>TFL1.1</i>	179 (-) 180 (-) 317 (-) 347 (+) 360 (+) 489 (+) 559 (-) 578 (+) 606 (-) 696 (-) 697 (-) 874 (+)	S000198
			<i>TFL1.2</i>	42 (-) 43 (-) 59 (-) 174 (+) 184 (+) 291 (-) 306 (+) 325 (+) 366 (+) 463 (+) 492 (-) 578 (-) 658 (+) 779 (-) 807 (+) 912 (+) 981 (-) 990 (+)	
			<i>ATC</i>	174 (-) 228 (-) 347 (-) 353 (-) 406 (-) 407 (+) 527 (+) 649 (-) 791 (-) 920 (+) 992 (+)	
			<i>BFT</i>	56 (-) 208 (-) 231 (+) 284 (-) 396 (+) 429 (+) 443 (-) 508 (-) 735 (-) 828 (-)	
	IBOX	GATAAG	<i>TFL1.1</i>	656 (-)	S000124
			<i>BFT</i>	115 (+) 454 (+)	
	IBOXCORE	GATAA	<i>TFL1.1</i>	347 (+) 655 (-)	S000199
			<i>TFL1.2</i>	71 (-) 290 (-) 366 (+) 506 (-) 577 (-) 658 (+) 733 (-) 990 (-)	
			<i>ATC</i>	307 (-) 920 (+)	
			<i>BFT</i>	115 (+) 231 (+) 283 (-) 429 (+) 454 (+) 734 (-) 827 (-)	
	IBOXCORENT	GATAAGR	<i>BFT</i>	454 (+)	S000424
	INRNTPSADB	YTCANTYY	<i>TFL1.1</i>	37 (+) 44 (+)	S000395
<i>TFL1.2</i>			189 (-) 311 (-) 429 (-) 497 (-) 886 (+)		
<i>ATC</i>			350(+) 390 (-)		
<i>BFT</i>			9 (+) 446 (+) 550 (+) 847 (-)		

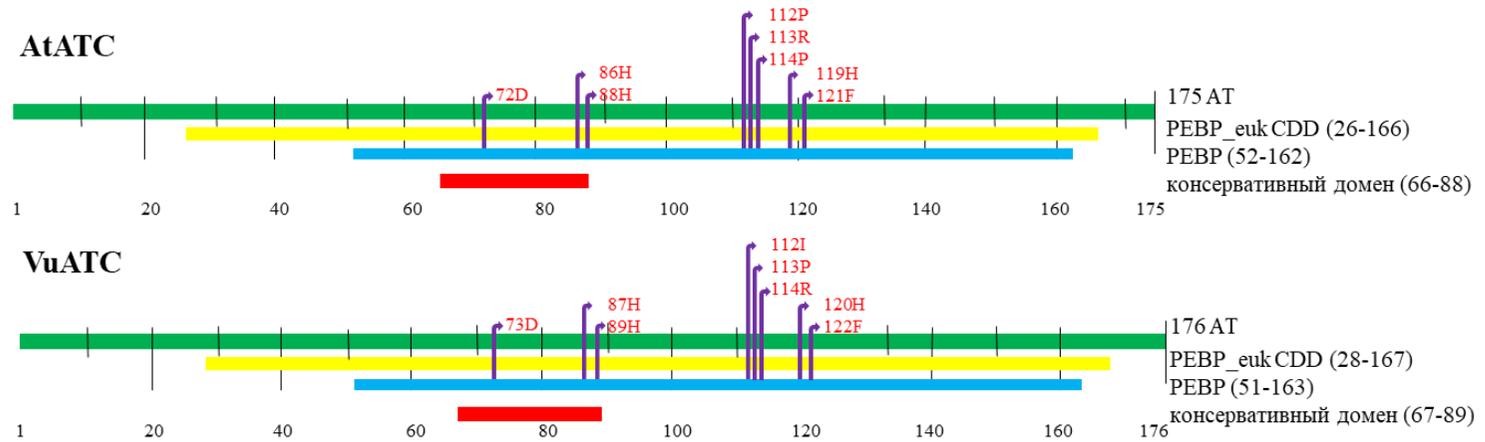
гормон-чувствительные сайты	SORLREP3AT	TGTATATAT	<i>BFT</i>	264 (-)	S000488
	ASF1MOTIFCAMV	TGACG	<i>ATC</i>	777 (+)	S000024
	CPBCSPOR	TATTAG	<i>TFL1.2</i>	946 (-) 958 (-)	S000491
			<i>ATC</i>	617 (-)	
			<i>BFT</i>	521 (+)	
	ERELEE4	AWTTCAAA	<i>ATC</i>	338 (+)	S000037
	GAREAT	TAACAAR	<i>TFL1.2</i>	193 (+) 801 (-)	S000439
			<i>ATC</i>	311 (-) 473 (-) 489 (-)	
	GARE2OSREP1	TAACGTA	<i>BFT</i>	314 (-)	S000420
	MYCATRD22	CACATG	<i>TFL1</i>	616 (+) 950 (-)	S000174
<i>ATC</i>			662 (+)		
<i>BFT</i>			422 (-)		
PROXBBNAPA	CAAACACC	<i>TFL1.2</i>	752 (+)	S000263	
WBOXATNPR1	TTGAC	<i>TFL1.2</i>	670 (-)	S000390	
		<i>ATC</i>	421 (-) 505 (-) 778 (+)		
		<i>BFT</i>	173 (+) 663 (+) 992 (-)		
мотивы связывания с транскрипционными факторами	ARR1AT	NGATT	<i>TFL1.1</i>	169 (-) 219 (+) 320 (+) 443 (-) 622 (+) 862 (-) 892 (-)	S000454
			<i>TFL1.2</i>	489 (-) 595 (-) 743 (-) 787 (-) 834 (+) 867 (+)	
			<i>ATC</i>	8 (-) 141 (+) 259 (+) 331 (-) 409 (+) 540 (+) 572 (+) 582 (+) 621 (-) 793 (+) 837 (+) 848 (+) 936 (-)	
			<i>BFT</i>	12 (-) 100 (-) 295 (+) 425 (-) 450 (+) 466 (-) 498 (+) 696 (-) 789 (-) 798 (-)	
	ATHB1ATCONSENSUS	CAATWATTG	<i>TFL1.2</i>	668 (-)	S000317
	ATHB5ATCORE	CAATNATTG	<i>TFL1.2</i>	668 (-)	S000371
	CRTDREHVCBF2	GTCGAC	<i>TFL1.1</i>	296 (-)	S000411
	DPBFCOREDCDC3	ACACNNG	<i>TFL1.1</i>	53 (-) 89 (+) 617 (+) 950 (-)	S000292
	HDZIP2ATATHB2	TAATMATTA	<i>ATC</i>	932 (-)	S000373
			<i>BFT</i>	769 (+)	
RAV1AAT	CAACA	<i>TFL1.1</i>	223 (+) 246 (-)	S000314	
		<i>TFL1.2</i>	12 (-) 408 (+)		
		<i>ATC</i>	66 (+) 577 (-) 703 (+) 825(-) 830 (-) 840 (-)		
		<i>BFT</i>	252 (+)		

Приложение 7 – Аннотация функциональных доменов идентифицированных белков вигны

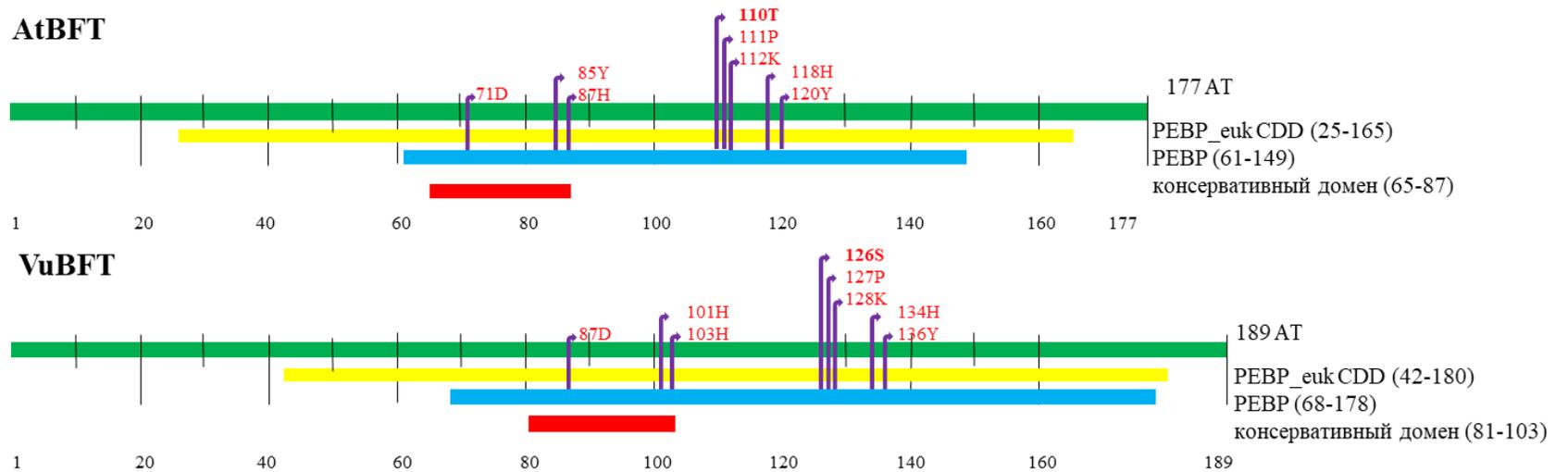
Приложение 7.1 – Аннотация функциональных доменов TFL1-подобных белков



Приложение 7.2 – Аннотация функциональных доменов АТС-подобных белков



Приложение 7.3 – Аннотация функциональных доменов BFT-подобных белка



Приложение 8 – Множественное выравнивание *VuTFL1*-подобных генов *V. unguiculata*, выполненное в программе Multalign. Красным

выделены идентичные нуклеотиды.

Приложение 8.1 – Множественное выравнивание *VuTFL1.1* генов *V. unguiculata*

	1	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	
Vigun01g173000_VuTFL	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
k-1783	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
k-639	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
k-640	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
k-642	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
k-6	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
k-2056	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
Consensus	GAATTATAAAGAAAATGCTTTATTGAGTGAGAGTCCATGCATCTGTGTAGAGCCARTCAATTAGAGRCCATTTCGAAAGGGGCCATCATCTCTGTGTTTATGACRAGGAGAGAGAGAAAGAGTGTGTGAGTGAGAGGAGAAAGGGAA																
	151	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300	
Vigun01g173000_VuTFL	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
k-1783	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
k-639	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
k-640	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
k-642	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
k-6	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
k-2056	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
Consensus	AGGATATTTGTCACATTCATGAGTARTGTGATTTTCAGCACAAACATCCTAGTCGACCCAAAGGCARTTATGAARTGTGCCAARTTAAATATATATAGAGTGTGGCAGAACCTGCACGGATGCACCTGATTTATTAACCATGT																
	301	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	410	420	430	440	450	
Vigun01g173000_VuTFL	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
k-1783	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
k-639	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
k-640	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
k-642	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
k-6	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
k-2056	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
Consensus	TTTATTTAGCTTTTGTATTTTCCCTAAATCTAAATATGTAAATGTCAGCATATTTAAAGGGGGTGAACACTCTACCTTGGAGAGCATTAAATATGGAGCTCACACTGGTTTCTGAGCAGGACTATCAAGTTGTGTTCTTG																
	451	460	470	480	490	500	510	520	530	540	550	560	570	580	590	600	
Vigun01g173000_VuTFL	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
k-1783	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
k-639	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
k-640	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
k-642	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
k-6	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
k-2056	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
Consensus	TGTTCTCAGTTTTCACTCTCAACCTTTGTTTCTTACCTTATTTGCAATGGCAGAAATGCCCTTAGAACCTCTATAGTGGGGAGAGTCATAGGAGAGGTTCTTGACTCTTCCACCACAGCACAARAATGACTGTGAGTTATA																
	601	610	620	630	640	650	660	670	680	690	700	710	720	730	740	750	
Vigun01g173000_VuTFL	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
k-1783	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
k-639	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
k-640	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
k-642	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
k-6	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
k-2056	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
Consensus	ACAAAAGCAGTCTACAAATGGCCATGAGTTTTCCCTTCATCTATCAACATCAARCCCAAGGTTGAGATGAGGGTGGTGATGAGATCCTTTTCCACACTGGTATCTATTTTTTCCCTTCTCTCTCTCTCTCTCTCTCTTTTCTTTA																
	751	760	770	780	790	800	810	820	830	840	850	860	870	880	890	900	
Vigun01g173000_VuTFL	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																
k-1783	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																
k-639	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																
k-640	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																
k-642	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																
k-6	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																
k-2056	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																
Consensus	AACCCAAATTAAGCTTTTAAAAGGAAAATATGCTTCAGCTGTATTTGTTGTCATATATATCTTARTCATGCTCAGCATTATGTCCTTTTARTGAAAGTTTGCCCTTACAAAACAAACACTGAATCATTAACATARTGTCT																

Продолжение

	901	910	920	930	940	950	960	970	980	990	1000	1010	1020	1030	1040	1050
Vigun01g173000_VuTFL	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
k-1783	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
k-639	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
k-640	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
k-642	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
k-6	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
k-2056	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
Consensus	CCCTTTTTGGCGCAGATCATGACAGACCCCTGATGTTCCAGGCCCTAGTGACCCCTTATCTGAGAGACACTTGCACCTGGTATACCTTACACARAAGATAAACCCTTTGTTTAAACTTAAACCCACCCACCCCTAAACAACTTAAATGAAACAT															
	1051	1060	1070	1080	1090	1100	1110	1120	1130	1140	1150	1160	1170	1180	1190	1200
Vigun01g173000_VuTFL	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
k-1783	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
k-639	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
k-640	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
k-642	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
k-6	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
k-2056	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
Consensus	TTTGAAGTAATGAACCGGTTATATACCATCCGACATCTTGTAGATGTTGTTGCTTTT-GATCAAGTTTAAAAATTTTGCAGGACATATGCATTCCTTTCATCGCATCAACACACAGAGGTACAAACATGTATACATATACATATA															
	1201	1210	1220	1230	1240	1250	1260	1270	1280	1290	1300	1310	1320	1330	1340	1350
Vigun01g173000_VuTFL	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
k-1783	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
k-639	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
k-640	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
k-642	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
k-6	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
k-2056	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
Consensus	CATATACATACCTTTGTTGATATATCTGTAAGGTTGTAAGGTTGTCAGCTACCATCGTTTTCTCCACCCACCC-TAAACCAAAAACAGTTTTAAGGGTGATTAATCTCGGTGACTGACACACAAACATACACAGACTGCATAG															
	1351	1360	1370	1380	1390	1400	1410	1420	1430	1440	1450	1460	1470	1480	1490	1500
Vigun01g173000_VuTFL	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
k-1783	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
k-639	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
k-640	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
k-642	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
k-6	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
k-2056	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
Consensus	GAGATATAGGTAAGTAGCGATTCTTAGGTATCTAA-CAGACAAATATTTTGTTTTTGCAGGATAGTGACAGACATTCAGGCACACACAGATGCTACATTTGGTAGGTTGATGTAATGATTGAT-TAGAGGAAAATGTGGGAACT															
	1501	1510	1520	1530	1540	1550	1560	1570	1580	1590	1600	1610	1620	1630	1640	1650
Vigun01g173000_VuTFL	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
k-1783	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
k-639	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
k-640	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
k-642	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
k-6	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
k-2056	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
Consensus	TACTTGCCTGTGTGTGGTGCATCGGATGCATGATGAGAGAGACTGACAAATGAAAATGATGTTTTTTCTTTTGTAGGGAAAGAGTTGGTAGCTATGAGATCCCAAACCTTAATATTTGGGATTCATAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCA															
	1651	1660	1670	1680	1690	1700	1710	1720	1730	1740	1750	1760	1770	1780	1790	1800
Vigun01g173000_VuTFL	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
k-1783	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
k-639	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
k-640	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
k-642	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
k-6	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
k-2056	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
Consensus	AGCAAAGCGTAGACAGTGTGTACTCCACCTAGTTCAGGGATCACTTCACACACGCARATTCGCAGCAGACAGACGAGCTTGGCTCCCAAGTGGCTGCTGCTACTTCAATGACACAGAGGAAACGGCTGCAAGAGACGCTAGCTTC															
	1801	1810	1820	1830	1840	1847										
Vigun01g173000_VuTFL	CTATACCTATAGTTCCCTATAGCTATAGCTTCTGCTCCTGCTTGCCT															
k-1783	CTATACCTATAGTTCCCTATAGCTATAGCTTCTGCTCCTGCTTGCCT															
k-639	CTATACCTATAGTTCCCTATAGCTATAGCTTCTGCTCCTGCTTGCCT															
k-640	CTATACCTATAGTTCCCTATAGCTATAGCTTCTGCTCCTGCTTGCCT															
k-642	CTATACCTATAGTTCCCTATAGCTATAGCTTCTGCTCCTGCTTGCCT															
k-6	CTATACCTATAGTTCCCTATAGCTATAGCTTCTGCTCCTGCTTGCCT															
k-2056	CTATACCTATAGTTCCCTATAGCTATAGCTTCTGCTCCTGCTTGCCT															
Consensus	ct.at.acct.at.agtt.cct.at.agct.at.agct.t.ct.gct.cct.gctt.gctc.															

Приложение 8.2 – Множественное выравнивание *VuTFL1.2* генов *V. unguiculata*

	1	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	
Vigun07g059700	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----																
k-639	TGAAATTGAAATCTCTTTACAAATTAATTC TAACGGAATATACACACGTATTGAAAGATATCGTTGGAAGTGAAGAATGTGCTTTGCACACATTTCTGTAGGTTAGAGTAGCGGAGAGAGGGGGAAACGATATAATATATTA																
k-6	TGAAATTGAAATCTCTTTACAAATTAATTC TAACGGAATATACACACGTATTGAAAGATATCGTTGGAAGTGAAGAATGTGCTTTGCACACATTTCTGTAGGTTAGAGTAGCGGAGAGAGGGGGAAACGATATAATATATTA																
k-640	TGAAATTGAAATCTCTTTACAAATTAATTC TAACGGAATATACACACGTATTGAAAGATATCGTTGGAAGTGAAGAATGTGCTTTGCACACATTTCTGTAGGTTAGAGTAGCGGAGAGAGGGGGAAACGATATAATATATTA																
k-2056	TGAAATTGAAATCTCTTTACAAATTAATTC TAACGGAATATACACACGTATTGAAAGATATCGTTGGAAGTGAAGAATGTGCTTTGCACACATTTCTGTAGGTTAGAGTAGCGGAGAGAGGGGGAAACGATATAATATATTA																
k-642	TGAAATTGAAATCTCTTTACAAATTAATTC TAACGGAATATACACACGTATTGAAAGATATCGTTGGAAGTGAAGAATGTGCTTTGCACACATTTCTGTAGGTTAGAGTAGCGGAGAGAGGGGGAAACGATATAATATATTA																
k-1783	TGAAATTGAAATCTCTTTACAAATTAATTC TAACGGAATATACACACGTATTGAAAGATATCGTTGGAAGTGAAGAATGTGCTTTGCACACATTTCTGTAGGTTAGAGTAGCGGAGAGAGGGGGAAACGATATAATATATTA																
Consensus	TGAAATTGAAATCTCTTTACAAATTAATTC TAACGGAATATACACACGTATTGAAAGATATCGTTGGAAGTGAAGAATGTGCTTTGCACACATTTCTGTAGGTTAGAGTAGCGGAGAGAGGGGGAAACGATATAATATATTA																
	151	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300	
Vigun07g059700	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----																
k-639	CTATAAATAGTGAGAAATTCGACAGGTAARACAGGACAAATGAAAAAAGAATAACTTTATCTCTTCTCTCTGAGTCTGAATAAATAAARACCAATTTATTCATTTATGTTTATTCACGTAATGCATGCATTTTCGTTTAAATTA																
k-6	CTATAAATAGTGAGAAATTCGACAGGTAARACAGGACAAATGAAAAAAGAATAACTTTATCTCTTCTCTCTGAGTCTGAATAAATAAARACCAATTTATTCATTTATGTTTATTCACGTAATGCATGCATTTTCGTTTAAATTA																
k-640	CTATAAATAGTGAGAAATTCGACAGGTAARACAGGACAAATGAAAAAAGAATAACTTTATCTCTTCTCTCTGAGTCTGAATAAATAAARACCAATTTATTCATTTATGTTTATTCACGTAATGCATGCATTTTCGTTTAAATTA																
k-2056	CTATAAATAGTGAGAAATTCGACAGGTAARACAGGACAAATGAAAAAAGAATAACTTTATCTCTTCTCTCTGAGTCTGAATAAATAAARACCAATTTATTCATTTATGTTTATTCACGTAATGCATGCATTTTCGTTTAAATTA																
k-642	CTATAAATAGTGAGAAATTCGACAGGTAARACAGGACAAATGAAAAAAGAATAACTTTATCTCTTCTCTCTGAGTCTGAATAAATAAARACCAATTTATTCATTTATGTTTATTCACGTAATGCATGCATTTTCGTTTAAATTA																
k-1783	CTATAAATAGTGAGAAATTCGACAGGTAARACAGGACAAATGAAAAAAGAATAACTTTATCTCTTCTCTCTGAGTCTGAATAAATAAARACCAATTTATTCATTTATGTTTATTCACGTAATGCATGCATTTTCGTTTAAATTA																
Consensus	CTATAAATAGTGAGAAATTCGACAGGTAARACAGGACAAATGAAAAAAGAATAACTTTATCTCTTCTCTCTGAGTCTGAATAAATAAARACCAATTTATTCATTTATGTTTATTCACGTAATGCATGCATTTTCGTTTAAATTA																
	301	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	410	420	430	440	450	
Vigun07g059700	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----																
k-639	AGGTGGTAACAARATGAAARACATTGAAAAACTACAGTGAAGTAGCCTCGAAGAGGAGAACCTACTTAATAGTAGCCTTGAAGAGGCTATAAATATGTAGTTCATGCTTCCATTCTCTCCACGTTATCAACCAATATTTCTAGT																
k-6	AGGTGGTAACAARATGAAARACATTGAAAAACTACAGTGAAGTAGCCTCGAAGAGGAGAACCTACTTAATAGTAGCCTTGAAGAGGCTATAAATATGTAGTTCATGCTTCCATTCTCTCCACGTTATCAACCAATATTTCTAGT																
k-640	AGGTGGTAACAARATGAAARACATTGAAAAACTACAGTGAAGTAGCCTCGAAGAGGAGAACCTACTTAATAGTAGCCTTGAAGAGGCTATAAATATGTAGTTCATGCTTCCATTCTCTCCACGTTATCAACCAATATTTCTAGT																
k-2056	AGGTGGTAACAARATGAAARACATTGAAAAACTACAGTGAAGTAGCCTCGAAGAGGAGAACCTACTTAATAGTAGCCTTGAAGAGGCTATAAATATGTAGTTCATGCTTCCATTCTCTCCACGTTATCAACCAATATTTCTAGT																
k-642	AGGTGGTAACAARATGAAARACATTGAAAAACTACAGTGAAGTAGCCTCGAAGAGGAGAACCTACTTAATAGTAGCCTTGAAGAGGCTATAAATATGTAGTTCATGCTTCCATTCTCTCCACGTTATCAACCAATATTTCTAGT																
k-1783	AGGTGGTAACAARATGAAARACATTGAAAAACTACAGTGAAGTAGCCTCGAAGAGGAGAACCTACTTAATAGTAGCCTTGAAGAGGCTATAAATATGTAGTTCATGCTTCCATTCTCTCCACGTTATCAACCAATATTTCTAGT																
Consensus	AGGTGGTAACAARATGAAARACATTGAAAAACTACAGTGAAGTAGCCTCGAAGAGGAGAACCTACTTAATAGTAGCCTTGAAGAGGCTATAAATATGTAGTTCATGCTTCCATTCTCTCCACGTTATCAACCAATATTTCTAGT																
	451	460	470	480	490	500	510	520	530	540	550	560	570	580	590	600	
Vigun07g059700	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----																
k-639	TTTTTTTTTCCATTCTCTGTTTCCCTCCACCTTGTGCTGCACCAATGGCAGAGATATCCACAGATCCACTGGTATTGGGAGAGTGATAGGAGATGTTCTTGATCTTTTCACTCCACCAATAAARATGACTGTACATTTCTGTA																
k-6	TTTTTTTTTCCATTCTCTGTTTCCCTCCACCTTGTGCTGCACCAATGGCAGAGATATCCACAGATCCACTGGTATTGGGAGAGTGATAGGAGATGTTCTTGATCTTTTCACTCCACCAATAAARATGACTGTACATTTCTGTA																
k-640	TTTTTTTTTCCATTCTCTGTTTCCCTCCACCTTGTGCTGCACCAATGGCAGAGATATCCACAGATCCACTGGTATTGGGAGAGTGATAGGAGATGTTCTTGATCTTTTCACTCCACCAATAAARATGACTGTACATTTCTGTA																
k-2056	TTTTTTTTTCCATTCTCTGTTTCCCTCCACCTTGTGCTGCACCAATGGCAGAGATATCCACAGATCCACTGGTATTGGGAGAGTGATAGGAGATGTTCTTGATCTTTTCACTCCACCAATAAARATGACTGTACATTTCTGTA																
k-642	TTTTTTTTTCCATTCTCTGTTTCCCTCCACCTTGTGCTGCACCAATGGCAGAGATATCCACAGATCCACTGGTATTGGGAGAGTGATAGGAGATGTTCTTGATCTTTTCACTCCACCAATAAARATGACTGTACATTTCTGTA																
k-1783	TTTTTTTTTCCATTCTCTGTTTCCCTCCACCTTGTGCTGCACCAATGGCAGAGATATCCACAGATCCACTGGTATTGGGAGAGTGATAGGAGATGTTCTTGATCTTTTCACTCCACCAATAAARATGACTGTACATTTCTGTA																
Consensus	TTTTTTTTTCCATTCTCTGTTTCCCTCCACCTTGTGCTGCACCAATGGCAGAGATATCCACAGATCCACTGGTATTGGGAGAGTGATAGGAGATGTTCTTGATCTTTTCACTCCACCAATAAARATGACTGTACATTTCTGTA																
	601	610	620	630	640	650	660	670	680	690	700	710	720	730	740	750	
Vigun07g059700	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----																
k-639	AGAGCAGTCTACAAATGGCCATGAACTCTTTCCTTCCACAGTTACCCATGGCCAGGGTGGAGATTGGTGGAGGAGATTGAGATCCTTCTTTACACTGGTATATATATTTATTTCCCTTTATTTATGAAACAAAAAGAACTTTATA																
k-6	AGAGCAGTCTACAAATGGCCATGAACTCTTTCCTTCCACAGTTACCCATGGCCAGGGTGGAGATTGGTGGAGGAGATTGAGATCCTTCTTTACACTGGTATATATATTTATTTCCCTTTATTTATGAAACAAAAAGAACTTTATA																
k-640	AGAGCAGTCTACAAATGGCCATGAACTCTTTCCTTCCACAGTTACCCATGGCCAGGGTGGAGATTGGTGGAGGAGATTGAGATCCTTCTTTACACTGGTATATATATTTATTTCCCTTTATTTATGAAACAAAAAGAACTTTATA																
k-2056	AGAGCAGTCTACAAATGGCCATGAACTCTTTCCTTCCACAGTTACCCATGGCCAGGGTGGAGATTGGTGGAGGAGATTGAGATCCTTCTTTACACTGGTATATATATTTATTTCCCTTTATTTATGAAACAAAAAGAACTTTATA																
k-642	AGAGCAGTCTACAAATGGCCATGAACTCTTTCCTTCCACAGTTACCCATGGCCAGGGTGGAGATTGGTGGAGGAGATTGAGATCCTTCTTTACACTGGTATATATATTTATTTCCCTTTATTTATGAAACAAAAAGAACTTTATA																
k-1783	AGAGCAGTCTACAAATGGCCATGAACTCTTTCCTTCCACAGTTACCCATGGCCAGGGTGGAGATTGGTGGAGGAGATTGAGATCCTTCTTTACACTGGTATATATATTTATTTCCCTTTATTTATGAAACAAAAAGAACTTTATA																
Consensus	AGAGCAGTCTACAAATGGCCATGAACTCTTTCCTTCCACAGTTACCCATGGCCAGGGTGGAGATTGGTGGAGGAGATTGAGATCCTTCTTTACACTGGTATATATATTTATTTCCCTTTATTTATGAAACAAAAAGAACTTTATA																

Продолжение

751 760 770 780 790 800 810 820 830 840 850 860 870 880 890 900
Vigun07g059700 TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG
k-639 TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG
k-6 TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG
k-640 TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG
k-2056 TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG
k-642 TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG
k-1783 TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG
Consensus TATATTTCTTTCAAACCTCAATCATGTAGGCATGAAAAAARACCTTCARTCATTTGAAATAAATGTCTCCTTTTCTCTTTGACAGATATGACAGACCCGTATGTCCCAGGACCTAGTGACCCCTATCTGAGAGAACATCTGCACCTG

901 910 920 930 940 950 960 970 980 990 1000 1010 1020 1030 1040 1050
Vigun07g059700 TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT
k-639 TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT
k-6 TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT
k-640 TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT
k-2056 TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT
k-642 TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT
k-1783 TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT
Consensus TACTTTAAACAGATATGCTTGAATTAACCGTTTGTATTTTCTTCATTTATGGCTGAATATATATTTACCTGAAARCCAAACCAATTCRAACTGAGAGAGGAAARACTCTGAACAGTTATAAATATTTTAAACATCAAAATTTT

1051 1060 1070 1080 1090 1100 1110 1120 1130 1140 1150 1160 1170 1180 1190 1200
Vigun07g059700 GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG
k-639 GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG
k-6 GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG
k-640 GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG
k-2056 GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG
k-642 GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG
k-1783 GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG
Consensus GACATTGAAATCAATTCATGCACCAAAATGGTTTTCCATGAAGGGTTATAAAGTCTCAGTTCTAACCAAGACCTAAATTTTACTGTGTGGTAAATACACACACACACACACTACTGTGCAAAATCAAGCAAAAGAAATTTTCAG

1201 1210 1220 1230 1240 1250 1260 1270 1280 1290 1300 1310 1320 1330 1340 1350
Vigun07g059700 GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT
k-639 GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT
k-6 GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT
k-640 GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT
k-2056 GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT
k-642 GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT
k-1783 GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT
Consensus GTTTCAGCTGAAATGTGCCCTTTTGCAGGATGGTGACAGACATACAGGCACACAAATGCTTCATTTGGTAACTTTATATTTATTTAAGATGTACTAAAAAATGTATGATCAGAAATATACCTTAATCCATGTTTTGTCCGTTCT

1351 1360 1370 1380 1390 1400 1410 1420 1430 1440 1450 1460 1470 1480 1490 1500
Vigun07g059700 TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC
k-639 TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC
k-6 TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC
k-640 TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC
k-2056 TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC
k-642 TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC
k-1783 TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC
Consensus TTTTGGGGTAGGGAAATGTGTTGGTTAGCTATGAATGCCAAGGCTTACATAGGGATACACAGGTTTGTGTTTGTCTGTTCCAGCAAAACCTAGGACAGTGTGTTACTCCACCTTCTTCGAGGGACAACTTTAACACTCGAAATTTTC

1501 1510 1520 1530 1540 1550 1560 1570 1580 1590 1600 1605
Vigun07g059700 ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR
k-639 ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR
k-6 ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR
k-640 ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR
k-2056 ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR
k-642 ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR
k-1783 ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR
Consensus ATCCGAGAACGACCTTGGACTCCCTGTTGCTGCTGCTACTTCARTGCACAGAGGGAACTGCTGCTAGAGACGCTAATATATATGGCTACTTCTGCARTGCAR

Приложение 8.3 – Множественное выравнивание *VuATC* генов *V. unguiculata*

	1	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150
<i>Vigun05g236900_VuATC</i>	-----															
k-640	GTTATGTC AAGATATCACAACTTTGTTATGGAGAAGTTTTGTTAAGATGACATAATTTAGTTTAAATATTTTAAAGTTGAAGTCATGTC AAGGTARCATGATTTCC TTCAGAGTTAAATGAAGTCGATCATTTTTAATTGGC															
k-1783	GTTATGTC AAGATATCACAACTTTGTTATGGAGAAGTTTTGTTAAGATGACATAATTTAGTTTAAATATTTTAAAGTTGAAGTCATGTC AAGGTARCATGATTTCC TTCAGAGTTAAATGAAGTCGATCATTTTTAATTGGC															
k-642	GTTATGTC AAGATATCACAACTTTGTTATGGAGAAGTTTTGTTAAGATGACATAATTTAGTTTAAATATTTTAAAGTTGAAGTCATGTC AAGGTARCATGATTTCC TTCAGAGTTAAATGAAGTCGATCATTTTTAATTGGC															
k-639	GTTATGTC AAGATATCACAACTTTGTTATGGAGAAGTTTTGTTAAGATGACATAATTTAGTTTAAATATTTTAAAGTTGAAGTCATGTC AAGGTARCATGATTTCC TTCAGAGTTAAATGAAGTCGATCATTTTTAATTGGC															
k-6	GTTATGTC AAGATATCACAACTTTGTTATGGAGAAGTTTTGTTAAGATGACATAATTTAGTTTAAATATTTTAAAGTTGAAGTCATGTC AAGGTARCATGATTTCC TTCAGAGTTAAATGAAGTCGATCATTTTTAATTGGC															
k-2056	GTTATGTC AAGATATCACAACTTTGTTATGGAGAAGTTTTGTTAAGATGACATAATTTAGTTTAAATATTTTAAAGTTGAAGTCATGTC AAGGTARCATGATTTCC TTCAGAGTTAAATGAAGTCGATCATTTTTAATTGGC															
Consensus	GTTATGTC AAGATATCACAACTTTGTTATGGAGAAGTTTTGTTAAGATGACATAATTTAGTTTAAATATTTTAAAGTTGAAGTCATGTC AAGGTARCATGATTTCC TTCAGAGTTAAATGAAGTCGATCATTTTTAATTGGC															
	151	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300
<i>Vigun05g236900_VuATC</i>	-----															
k-640	TTTCCATTTTTTCATTTTC AATATTTCAAATCACTTTAGAGATGATCTTGGTTATCCATTTTATATATACATGATCTAAAATGACATTAATATTAAGATTTATTTAATATATGCTATTTATATTTTTTTTCC TAGATATGTTA															
k-1783	TTTCCATTTTTTCATTTTC AATATTTCAAATCACTTTAGAGATGATCTTGGTTATCCATTTTATATATACATGATCTAAAATGACATTAATATTAAGATTTATTTAATATATGCTATTTATATTTTTTTTCC TAGATATGTTA															
k-642	TTTCCATTTTTTCATTTTC AATATTTCAAATCACTTTAGAGATGATCTTGGTTATCCATTTTATATATACATGATCTAAAATGACATTAATATTAAGATTTATTTAATATATGCTATTTATATTTTTTTTCC TAGATATGTTA															
k-639	TTTCCATTTTTTCATTTTC AATATTTCAAATCACTTTAGAGATGATCTTGGTTATCCATTTTATATATACATGATCTAAAATGACATTAATATTAAGATTTATTTAATATATGCTATTTATATTTTTTTTCC TAGATATGTTA															
k-6	TTTCCATTTTTTCATTTTC AATATTTCAAATCACTTTAGAGATGATCTTGGTTATCCATTTTATATATACATGATCTAAAATGACATTAATATTAAGATTTATTTAATATATGCTATTTATATTTTTTTTCC TAGATATGTTA															
k-2056	TTTCCATTTTTTCATTTTC AATATTTCAAATCACTTTAGAGATGATCTTGGTTATCCATTTTATATATACATGATCTAAAATGACATTAATATTAAGATTTATTTAATATATGCTATTTATATTTTTTTTCC TAGATATGTTA															
Consensus	TTTCCATTTTTTCATTTTC AATATTTCAAATCACTTTAGAGATGATCTTGGTTATCCATTTTATATATACATGATCTAAAATGACATTAATATTAAGATTTATTTAATATATGCTATTTATATTTTTTTTCC TAGATATGTTA															
	301	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	410	420	430	440	450
<i>Vigun05g236900_VuATC</i>	-----															
k-640	CCAATATTTTGTAAATGTGA AAGCAACTTGAGCCTTTTTCAATGTTCCACTTTTCCCTATCTTGATTTCTGGCTCCCACTATGACTTCTAATTAATAATATAGGGTTTCTACTCATATTCACACACAGCAAGCAGCAACAT															
k-1783	CCAATATTTTGTAAATGTGA AAGCAACTTGAGCCTTTTTCAATGTTCCACTTTTCCCTATCTTGATTTCTGGCTCCCACTATGACTTCTAATTAATAATATAGGGTTTCTACTCATATTCACACACAGCAAGCAGCAACAT															
k-642	CCAATATTTTGTAAATGTGA AAGCAACTTGAGCCTTTTTCAATGTTCCACTTTTCCCTATCTTGATTTCTGGCTCCCACTATGACTTCTAATTAATAATATAGGGTTTCTACTCATATTCACACACAGCAAGCAGCAACAT															
k-639	CCAATATTTTGTAAATGTGA AAGCAACTTGAGCCTTTTTCAATGTTCCACTTTTCCCTATCTTGATTTCTGGCTCCCACTATGACTTCTAATTAATAATATAGGGTTTCTACTCATATTCACACACAGCAAGCAGCAACAT															
k-6	CCAATATTTTGTAAATGTGA AAGCAACTTGAGCCTTTTTCAATGTTCCACTTTTCCCTATCTTGATTTCTGGCTCCCACTATGACTTCTAATTAATAATATAGGGTTTCTACTCATATTCACACACAGCAAGCAGCAACAT															
k-2056	CCAATATTTTGTAAATGTGA AAGCAACTTGAGCCTTTTTCAATGTTCCACTTTTCCCTATCTTGATTTCTGGCTCCCACTATGACTTCTAATTAATAATATAGGGTTTCTACTCATATTCACACACAGCAAGCAGCAACAT															
Consensus	CCAATATTTTGTAAATGTGA AAGCAACTTGAGCCTTTTTCAATGTTCCACTTTTCCCTATCTTGATTTCTGGCTCCCACTATGACTTCTAATTAATAATATAGGGTTTCTACTCATATTCACACACAGCAAGCAGCAACAT															
	451	460	470	480	490	500	510	520	530	540	550	560	570	580	590	600
<i>Vigun05g236900_VuATC</i>	-----															
k-640	TAACTATTTGGTTGCA A AAGCTTGA AAGTAAAGTGTAGCTAGCATTTTAACTAATCTTTCCATGGCCATGAACTATGATATCAACAGATCCCTCTTGTGATTGGGAGGGTGATCGGAGATGTTGTCGATCCTTTCACTCCAACCGTCAAAT															
k-1783	TAACTATTTGGTTGCA A AAGCTTGA AAGTAAAGTGTAGCTAGCATTTTAACTAATCTTTCCATGGCCATGAACTATGATATCAACAGATCCCTCTTGTGATTGGGAGGGTGATCGGAGATGTTGTCGATCCTTTCACTCCAACCGTCAAAT															
k-642	TAACTATTTGGTTGCA A AAGCTTGA AAGTAAAGTGTAGCTAGCATTTTAACTAATCTTTCCATGGCCATGAACTATGATATCAACAGATCCCTCTTGTGATTGGGAGGGTGATCGGAGATGTTGTCGATCCTTTCACTCCAACCGTCAAAT															
k-639	TAACTATTTGGTTGCA A AAGCTTGA AAGTAAAGTGTAGCTAGCATTTTAACTAATCTTTCCATGGCCATGAACTATGATATCAACAGATCCCTCTTGTGATTGGGAGGGTGATCGGAGATGTTGTCGATCCTTTCACTCCAACCGTCAAAT															
k-6	TAACTATTTGGTTGCA A AAGCTTGA AAGTAAAGTGTAGCTAGCATTTTAACTAATCTTTCCATGGCCATGAACTATGATATCAACAGATCCCTCTTGTGATTGGGAGGGTGATCGGAGATGTTGTCGATCCTTTCACTCCAACCGTCAAAT															
k-2056	TAACTATTTGGTTGCA A AAGCTTGA AAGTAAAGTGTAGCTAGCATTTTAACTAATCTTTCCATGGCCATGAACTATGATATCAACAGATCCCTCTTGTGATTGGGAGGGTGATCGGAGATGTTGTCGATCCTTTCACTCCAACCGTCAAAT															
Consensus	TAACTATTTGGTTGCA A AAGCTTGA AAGTAAAGTGTAGCTAGCATTTTAACTAATCTTTCCATGGCCATGAACTATGATATCAACAGATCCCTCTTGTGATTGGGAGGGTGATCGGAGATGTTGTCGATCCTTTCACTCCAACCGTCAAAT															
	601	610	620	630	640	650	660	670	680	690	700	710	720	730	740	750
<i>Vigun05g236900_VuATC</i>	-----															
k-640	CACCGTCTCTACAC AATAGCAGGCTATACAGGTCATGAGTTTTCCCTTCCAGTAAACCACCAAGCCAGGTTCAAGTTCTGTTGAGGCGCAGCATGAGATCCTTCTCACCCCTGTAACCATCTCTTTCCCTCCACTCTCCTTCA															
k-1783	CACCGTCTCTACAC AATAGCAGGCTATACAGGTCATGAGTTTTCCCTTCCAGTAAACCACCAAGCCAGGTTCAAGTTCTGTTGAGGCGCAGCATGAGATCCTTCTCACCCCTGTAACCATCTCTTTCCCTCCACTCTCCTTCA															
k-642	CACCGTCTCTACAC AATAGCAGGCTATACAGGTCATGAGTTTTCCCTTCCAGTAAACCACCAAGCCAGGTTCAAGTTCTGTTGAGGCGCAGCATGAGATCCTTCTCACCCCTGTAACCATCTCTTTCCCTCCACTCTCCTTCA															
k-639	CACCGTCTCTACAC AATAGCAGGCTATACAGGTCATGAGTTTTCCCTTCCAGTAAACCACCAAGCCAGGTTCAAGTTCTGTTGAGGCGCAGCATGAGATCCTTCTCACCCCTGTAACCATCTCTTTCCCTCCACTCTCCTTCA															
k-6	CACCGTCTCTACAC AATAGCAGGCTATACAGGTCATGAGTTTTCCCTTCCAGTAAACCACCAAGCCAGGTTCAAGTTCTGTTGAGGCGCAGCATGAGATCCTTCTCACCCCTGTAACCATCTCTTTCCCTCCACTCTCCTTCA															
k-2056	CACCGTCTCTACAC AATAGCAGGCTATACAGGTCATGAGTTTTCCCTTCCAGTAAACCACCAAGCCAGGTTCAAGTTCTGTTGAGGCGCAGCATGAGATCCTTCTCACCCCTGTAACCATCTCTTTCCCTCCACTCTCCTTCA															
Consensus	CACCGTCTCTACAC AATAGCAGGCTATACAGGTCATGAGTTTTCCCTTCCAGTAAACCACCAAGCCAGGTTCAAGTTCTGTTGAGGCGCAGCATGAGATCCTTCTCACCCCTGTAACCATCTCTTTCCCTCCACTCTCCTTCA															

Приложение 8.4 – Множественное выравнивание *VuBFT* генов *V. unguiculata*

	1	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150
<i>Vigun04g159500_VuBFT</i>	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----															
k-1783	TAGATTTTGTGTTGTCGCGTGAATTTAAATAGAAATCCTAARCTTGATAGATTTTCATTTTCATTTGATATGATAAATCATGTGCATGTAATGAGCACCTTGTGGAAAGTGAATTCATTCCGCAAGATATAAATATGATCGGGA															
k-639	TAGATTTTGTGTTGTCGCGTGAATTTAAATAGAAATCCTAARCTTGATAGATTTTCATTTTCATTTGATATGATAAATCATGTGCATGTAATGAGCACCTTGTGGAAAGTGAATTCATTCCGCAAGATATAAATATGATCGGGA															
k-640	TAGATTTTGTGTTGTCGCGTGAATTTAAATAGAAATCCTAARCTTGATAGATTTTCATTTTCATTTGATATGATAAATCATGTGCATGTAATGAGCACCTTGTGGAAAGTGAATTCATTCCGCAAGATATAAATATGATCGGGA															
k-2056	TAGATTTTGTGTTGTCGCGTGAATTTAAATAGAAATCCTAARCTTGATAGATTTTCATTTTCATTTGATATGATAAATCATGTGCATGTAATGAGCACCTTGTGGAAAGTGAATTCATTCCGCAAGATATAAATATGATCGGGA															
k-642	TAGATTTTGTGTTGTCGCGTGAATTTAAATAGAAATCCTAARCTTGATAGATTTTCATTTTCATTTGATATGATAAATCATGTGCATGTAATGAGCACCTTGTGGAAAGTGAATTCATTCCGCAAGATATAAATATGATCGGGA															
k-6	TAGATTTTGTGTTGTCGCGTGAATTTAAATAGAAATCCTAARCTTGATAGATTTTCATTTTCATTTGATATGATAAATCATGTGCATGTAATGAGCACCTTGTGGAAAGTGAATTCATTCCGCAAGATATAAATATGATCGGGA															
Consensus	TAGATTTTGTGTTGTCGCGTGAATTTAAATAGAAATCCTAARCTTGATAGATTTTCATTTTCATTTGATATGATAAATCATGTGCATGTAATGAGCACCTTGTGGAAAGTGAATTCATTCCGCAAGATATAAATATGATCGGGA															
	151	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300
<i>Vigun04g159500_VuBFT</i>	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----															
k-1783	CAATAGCACAARCTCTTGAGTCTGCTTCAGCCAAATACGTTAAGGACACATAGTAGATTTACGGTTTATCAGACACAAAACATGATATATCAATACACATCARGCTTTTCAGAGCGATAAATAAATAATGTGTAGCATTTTTCATC															
k-639	CAATAGCACAARCTCTTGAGTCTGCTTCAGCCAAATACGTTAAGGACACATAGTAGATTTACGGTTTATCAGACACAAAACATGATATATCAATACACATCARGCTTTTCAGAGCGATAAATAAATAATGTGTAGCATTTTTCATC															
k-640	CAATAGCACAARCTCTTGAGTCTGCTTCAGCCAAATACGTTAAGGACACATAGTAGATTTACGGTTTATCAGACACAAAACATGATATATCAATACACATCARGCTTTTCAGAGCGATAAATAAATAATGTGTAGCATTTTTCATC															
k-2056	CAATAGCACAARCTCTTGAGTCTGCTTCAGCCAAATACGTTAAGGACACATAGTAGATTTACGGTTTATCAGACACAAAACATGATATATCAATACACATCARGCTTTTCAGAGCGATAAATAAATAATGTGTAGCATTTTTCATC															
k-642	CAATAGCACAARCTCTTGAGTCTGCTTCAGCCAAATACGTTAAGGACACATAGTAGATTTACGGTTTATCAGACACAAAACATGATATATCAATACACATCARGCTTTTCAGAGCGATAAATAAATAATGTGTAGCATTTTTCATC															
k-6	CAATAGCACAARCTCTTGAGTCTGCTTCAGCCAAATACGTTAAGGACACATAGTAGATTTACGGTTTATCAGACACAAAACATGATATATCAATACACATCARGCTTTTCAGAGCGATAAATAAATAATGTGTAGCATTTTTCATC															
Consensus	CAATAGCACAARCTCTTGAGTCTGCTTCAGCCAAATACGTTAAGGACACATAGTAGATTTACGGTTTATCAGACACAAAACATGATATATCAATACACATCARGCTTTTCAGAGCGATAAATAAATAATGTGTAGCATTTTTCATC															
	301	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	410	420	430	440	450
<i>Vigun04g159500_VuBFT</i>	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----															
k-1783	ATTTCTCTACTCTAGCATGTTCCCTTGACAAATTTGAGAACCCAAATGCTTACTTAAACAGTGTGTTCTTCCCAAATAGATAGCGGTGATGGAAATCTCTCTTTATGCTTCAAAACAGCCAGTTCATGGTTTTATTCC															
k-639	ATTTCTCTACTCTAGCATGTTCCCTTGACAAATTTGAGAACCCAAATGCTTACTTAAACAGTGTGTTCTTCCCAAATAGATAGCGGTGATGGAAATCTCTCTTTATGCTTCAAAACAGCCAGTTCATGGTTTTATTCC															
k-640	ATTTCTCTACTCTAGCATGTTCCCTTGACAAATTTGAGAACCCAAATGCTTACTTAAACAGTGTGTTCTTCCCAAATAGATAGCGGTGATGGAAATCTCTCTTTATGCTTCAAAACAGCCAGTTCATGGTTTTATTCC															
k-2056	ATTTCTCTACTCTAGCATGTTCCCTTGACAAATTTGAGAACCCAAATGCTTACTTAAACAGTGTGTTCTTCCCAAATAGATAGCGGTGATGGAAATCTCTCTTTATGCTTCAAAACAGCCAGTTCATGGTTTTATTCC															
k-642	ATTTCTCTACTCTAGCATGTTCCCTTGACAAATTTGAGAACCCAAATGCTTACTTAAACAGTGTGTTCTTCCCAAATAGATAGCGGTGATGGAAATCTCTCTTTATGCTTCAAAACAGCCAGTTCATGGTTTTATTCC															
k-6	ATTTCTCTACTCTAGCATGTTCCCTTGACAAATTTGAGAACCCAAATGCTTACTTAAACAGTGTGTTCTTCCCAAATAGATAGCGGTGATGGAAATCTCTCTTTATGCTTCAAAACAGCCAGTTCATGGTTTTATTCC															
Consensus	ATTTCTCTACTCTAGCATGTTCCCTTGACAAATTTGAGAACCCAAATGCTTACTTAAACAGTGTGTTCTTCCCAAATAGATAGCGGTGATGGAAATCTCTCTTTATGCTTCAAAACAGCCAGTTCATGGTTTTATTCC															
	451	460	470	480	490	500	510	520	530	540	550	560	570	580	590	600
<i>Vigun04g159500_VuBFT</i>	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----															
k-1783	TTCATAAACCCCTTTGGCGCCTATAAATGCTTCAAATCTCACTTCTCATGTGCCCTTCTCACAAAGTTTTCCCTTTTCTTAGTTTCATTCARATTCATGTCATAGGTCATGGAACCTTTCTGTGGGAGAGTGATAGGAGAG															
k-639	TTCATAAACCCCTTTGGCGCCTATAAATGCTTCAAATCTCACTTCTCATGTGCCCTTCTCACAAAGTTTTCCCTTTTCTTAGTTTCATTCARATTCATGTCATAGGTCATGGAACCTTTCTGTGGGAGAGTGATAGGAGAG															
k-640	TTCATAAACCCCTTTGGCGCCTATAAATGCTTCAAATCTCACTTCTCATGTGCCCTTCTCACAAAGTTTTCCCTTTTCTTAGTTTCATTCARATTCATGTCATAGGTCATGGAACCTTTCTGTGGGAGAGTGATAGGAGAG															
k-2056	TTCATAAACCCCTTTGGCGCCTATAAATGCTTCAAATCTCACTTCTCATGTGCCCTTCTCACAAAGTTTTCCCTTTTCTTAGTTTCATTCARATTCATGTCATAGGTCATGGAACCTTTCTGTGGGAGAGTGATAGGAGAG															
k-642	TTCATAAACCCCTTTGGCGCCTATAAATGCTTCAAATCTCACTTCTCATGTGCCCTTCTCACAAAGTTTTCCCTTTTCTTAGTTTCATTCARATTCATGTCATAGGTCATGGAACCTTTCTGTGGGAGAGTGATAGGAGAG															
k-6	TTCATAAACCCCTTTGGCGCCTATAAATGCTTCAAATCTCACTTCTCATGTGCCCTTCTCACAAAGTTTTCCCTTTTCTTAGTTTCATTCARATTCATGTCATAGGTCATGGAACCTTTCTGTGGGAGAGTGATAGGAGAG															
Consensus	TTCATAAACCCCTTTGGCGCCTATAAATGCTTCAAATCTCACTTCTCATGTGCCCTTCTCACAAAGTTTTCCCTTTTCTTAGTTTCATTCARATTCATGTCATAGGTCATGGAACCTTTCTGTGGGAGAGTGATAGGAGAG															
	601	610	620	630	640	650	660	670	680	690	700	710	720	730	740	750
<i>Vigun04g159500_VuBFT</i>	----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- ----- -----															
k-1783	TGGTTGACATTTTCAGCCCAAGTGTGAGARTGAATGTGACATATCCACCAAGGAGTGTGCTARTGGTCATGAGTTARTGCTTCTACTGTTATGGCCAAACACGCGTGGAGATTGGTGGTGTGACATGAGACTGCTTATACCTTGG															
k-639	TGGTTGACATTTTCAGCCCAAGTGTGAGARTGAATGTGACATATCCACCAAGGAGTGTGCTARTGGTCATGAGTTARTGCTTCTACTGTTATGGCCAAACACGCGTGGAGATTGGTGGTGTGACATGAGACTGCTTATACCTTGG															
k-640	TGGTTGACATTTTCAGCCCAAGTGTGAGARTGAATGTGACATATCCACCAAGGAGTGTGCTARTGGTCATGAGTTARTGCTTCTACTGTTATGGCCAAACACGCGTGGAGATTGGTGGTGTGACATGAGACTGCTTATACCTTGG															
k-2056	TGGTTGACATTTTCAGCCCAAGTGTGAGARTGAATGTGACATATCCACCAAGGAGTGTGCTARTGGTCATGAGTTARTGCTTCTACTGTTATGGCCAAACACGCGTGGAGATTGGTGGTGTGACATGAGACTGCTTATACCTTGG															
k-642	TGGTTGACATTTTCAGCCCAAGTGTGAGARTGAATGTGACATATCCACCAAGGAGTGTGCTARTGGTCATGAGTTARTGCTTCTACTGTTATGGCCAAACACGCGTGGAGATTGGTGGTGTGACATGAGACTGCTTATACCTTGG															
k-6	TGGTTGACATTTTCAGCCCAAGTGTGAGARTGAATGTGACATATCCACCAAGGAGTGTGCTARTGGTCATGAGTTARTGCTTCTACTGTTATGGCCAAACACGCGTGGAGATTGGTGGTGTGACATGAGACTGCTTATACCTTGG															
Consensus	TGGTTGACATTTTCAGCCCAAGTGTGAGARTGAATGTGACATATCCACCAAGGAGTGTGCTARTGGTCATGAGTTARTGCTTCTACTGTTATGGCCAAACACGCGTGGAGATTGGTGGTGTGACATGAGACTGCTTATACCTTGG															

Приложение 9 – Справки о внедрении результатов

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО
ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ЦЕНТР
ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ
ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ
имени Н.И.ВАВИЛОВА»



MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER EDUCATION
OF THE RUSSIAN FEDERATION

FEDERAL STATE BUDGETARY SCIENTIFIC
INSTITUTION

FEDERAL RESEARCH CENTER

THE N.I.VAVILOV ALL-RUSSIAN INSTITUTE
OF PLANT GENETIC RESOURCES

Ул. Большая Морская, д.42,44, Санкт-Петербург,
190031 Россия
Дирекция: Тел.: (812) 312-51-61; (812) 314-2234
Факс: (812) 570-4770
secretary@vir.nw.ru
http://www.vir.nw.ru

42,44, Bolshaya Morskaya Str., 190031,
St. Petersburg, Russia
Management: Tel.: +7 (812) 312-5161; (812) 314-2234
Fax: +7 (812) 570-4770
secretary@vir.nw.ru
http://www.vir.nw.ru

09.10.2021 № 01/1630
На _____

В Диссертационный совет
по защите диссертаций на соискание ученой
степени кандидата биологических наук,
доктора биологических наук
(24.1.235.01) при ФГБНУ «Федеральный
исследовательский центр
Всероссийский Институт генетических
ресурсов растений имени Н.И. Вавилова»,
ул. Большая Морская, д.42, 44,
Санкт-Петербург, 190031,
Тел. 8(812) 314-78-36

СПРАВКА О ВНЕДРЕНИИ

Настоящим подтверждаем научно-практическое использование результатов диссертационной работы Крыловой Екатерины Александровны «Молекулярно-генетические механизмы, определяющие детерминантный тип роста стебля *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в условиях повышенной влажности воздуха», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.7 Генетика.

Экспериментальные данные и теоретические выводы работы Крыловой Е.А., опубликованные в журналах «Генетика» (2020, Т. 56, С. 1262-1278), «Biological Communications» (2021, V. 66, P. 85-108), использовались в сентябре 2024 года при проведении дополнительной образовательной программы (программы повышения квалификации) «Методические подходы к *ex situ* сохранению и изучению генетических ресурсов растений», проведенной в соответствии с планом реализации Программы развития Национального центра генетических ресурсов растений на 2023 - 2030 годы, утвержденной распоряжением Правительства Российской Федерации от 16.09.2023 № 2496-р.

И.о. директора

Исполнитель:
Лешин А.А.
89213302959



Ю.В. Ухатова

Министерство науки и высшего образования
Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение
высшего образования

«АДЫГЕЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»
(ФГБОУ ВО «АГУ»)



Управление Федерального государственного
научного центра «ВАСКНИИС» и Министерства

Федерального государственного бюджетного
научного центра «ВАСКНИИС» государственного
научного центра «ВАСКНИИС»

«АДЫГЕЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»
(ФГБОУ ВО «АГУ»)

АДРЕС: 385000, Республика Адыгея, г. Майкоп, ул. Первомайская, 208. Тел/факс: 8(8772) 57-02-71. E-mail: aduga@adugou.ru

№ 1980
На _____ от _____

В Диссертационный совет
по защите диссертаций на соискание
ученой
степени кандидата биологических наук,
доктора биологических наук
(24.1.235.01) при ФГБНУ «Федеральный
исследовательский центр
Всероссийский Институт генетики»
ресурсов растений имени Н.И. Вавилова»,
ул. Большая Морская, д.42, 44,
Санкт-Петербург, 190031,
Тел. 8(812) 314-78-36

Справка о внедрении

Настоящим подтверждаем научно-практическое использование результатов диссертационной работы Крыловой Екатерины Александровны «Молекулярно-генетические механизмы, определяющие детерминативный тип роста стебля *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в условиях повышенной влажности воздуха», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.7, – генетика.

Экспериментальные данные и теоретические выводы работы Крыловой Е.А., опубликованные в журналах «Генетика» (2020, Т. 56, С. 1262-1278), «Biological Communications» (2021, V. 66, P. 85-108), использовались в 2021 году при чтении курса «Введение в генетику» для студентов 1 и 2 курсов бакалавриата, а также в 2022 и 2023 гг. при чтении спецкурса «Генетика развития растений» для студентов 1-го курса магистратуры (06.04.01 Биология магистерская программа (направленность) «Генетика растений и агробиотехнология»).

Заведующая кафедрой ботаники
факультета естественных наук



Чернявская И.В.

Директор Научно-образовательного кластера
«Институт живых систем и инженерии здоровья»

Заболотный А.Г.



АВТОНОМНАЯ НЕКОММЕРЧЕСКАЯ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ВЫСШЕГО
ОБРАЗОВАНИЯ «НАУЧНО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ «СИРИУС»

Олимпийский пр-кт, д. 1 г.п.т. Сириус,
федеральная территория «Сириус»,
Краснодарский край, 354340.
ОГРН 1182375046930. ИНН 2367010021

Тел./факс: (800) 100 41 55
e-mail: info@talantiuspeh.ru сайт: talantiuspeh.ru

30.09.2024 № 0/12.18-LL

№ _____ от _____

В Диссертационный совет
по защите диссертаций на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук
доктора биологических наук
(24.1.235.01) при ФГБНУ «Федеральный
исследовательский центр
Всероссийский Институт генетических
ресурсов растений имени
Н.И. Вавилова»

ул. Большая Морская, д. 42, 44,
Санкт-Петербург, 190031,

Справка о внедрении

Настоящим подтверждаем научно-практическое использование результатов диссертационной работы Крыловой Екатерины Александровны «Молекулярно-генетические механизмы, определяющие детерминантный тип роста стебля *Vigna unguiculata* (L.) Walp. в условиях повышенной влажности воздуха», представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.7. – генетика.

Экспериментальные данные и теоретические выводы работы Крыловой Екатерины Александровны опубликованные в журналах «Генетика» (2020, Т. 56, С. 1262–1278), «Biological Communications» (2021, V. 66, P. 85–108), использовались при чтении лекций в Научно-технологическом университете «Сириус» в модуле «Генетические ресурсы и генетика растений» в 2021 году.

Исполняющий обязанности Директора
АНОО ВО «Университет «Сириус»

А.С. Гусев