



Генетика и селекция растений Genetics and plant breeding

DOI: 10.22363/2312-797X-2026-21-2-234-248

EDN JIHMQW

УДК 633.34:575.113

Научная статья / Research article

Анализ дифференциальной экспрессии генов глицининов и β -конглицининов сортов сои европейской и канадской селекции

А.А. Катрушенко  , А.А. Иваний , А.А. Пензин ,
А.П. Галиченко , П.Д. Тимкин 

Всероссийский научно-исследовательский институт сои, г. Благовещенск, Российская
Федерация
 lsi@vniisoi.ru

Аннотация. Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) является одним из основных источников высококачественного белка для пищевых и кормовых целей. Запасные белки семян — глицинин (11S) и β -конглицинин (7S) — различаются по аминокислотному составу и функциональным свойствам, а их соотношение выступает ключевым фактором качества сои. Цель исследования — оценить белковый профиль сортов сои европейской и канадской селекции на основе анализа дифференциальной экспрессии генов глицининов и β -конглицининов. Шесть сортов сои (ЕСГ 1813, РТЖ Спида, Ме 5, Мю 5 — Франция; Н.С. Катя — Сербия; Кассиди — Канада) выращивали в 2023–2024 гг. на базе ФГБНУ ФНЦ ВНИИ сои (Амурская область). Из зрелых семян выделяли тотальную РНК, синтезировали кДНК и анализировали уровень экспрессии генов *Gy1–Gy5*, *Gy7*, *Cg1*, *Cg3* и *Cg4* методом количественной ПЦР в реальном времени. В качестве референтного гена использовали *Tubulin*. Относительную экспрессию рассчитывали методом $2^{-\Delta\Delta C_t}$. Все праймеры показали высокую специфичность, подтвержденную единичными пиками плавления. Экспрессия гена *Gy7* не обнаружена ни у одного из сортов, что согласуется с его утратой или супрессией в процессе селекции. Большинство сортов характеризовались консервативными профилями экспрессии генов *Gy1*, *Gy2* и *Gy3*. У двух сортов выявлены уникальные паттерны экспрессии: Кассиди (Канада) — достоверно повышенная экспрессия гена *Gy4*, Мю 5 (Франция) — достоверно повышенная экспрессия гена *Gy5*.

© Катрушенко А.А., Иваний А.А., Пензин А.А., Галиченко А.П., Тимкин П.Д., 2026



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/legalcode>

($p < 0,05$). Сорт РТЖ Спида (Франция) продемонстрировал достоверно повышенную экспрессию гена *Cg3*. По суммарному соотношению транскриптов глицининов и β -конглицининов сорта четко разделились на высокоглицининовые (Мю 5 — 86 %, Кассиди — 82 %, Ме 5 — 64 %) и высоко- β -конглицининовые (Н.С. Катя — 67 %, РТЖ Спида — 63 %, ЕСГ 1813 — 53 %). Выявленный диапазон соотношения 11S/7S (0,5...6,1) существенно превышает ранее опубликованные данные для американских и бразильских сортов. Идентифицированные сорта-доноры (Кассиди — высокая экспрессия *Gy4*, Мю 5 — высокая экспрессия *Gy5*, РТЖ Спида — высокая экспрессия *Cg3*) представляют собой ценный генетический материал для российских селекционных программ. Они могут быть использованы для интрогрессии регуляторных аллелей, обеспечивающих направленное изменение состава запасных белков, что позволит создавать новые сорта сои с оптимизированным качеством белка и улучшенными технологическими свойствами, адаптированные к агроклиматическим условиям Российской Федерации.

Ключевые слова: *Glycine max*, кПЦР, запасные белки семян, гены *Gy* (1–5), *Gy7*, гены *Cg1*, *Cg3*, *Cg4*

Вклад авторов: А.А. Катрушенко — проведение ПЦР-анализа в реальном времени, выделение тотальной РНК, синтез кДНК, написание первоначального текста рукописи; А.А. Иваний — выделение тотальной РНК, синтез кДНК, подготовка реакционных смесей, участие в проведении ПЦР-анализа; А.А. Пензин — статистическая обработка данных, визуализация результатов, подготовка графических материалов; А.П. Галиченко — предоставление растительного материала, организация и проведение полевых экспериментов, выращивание исследуемых сортов сои; П.Д. Тимкин — разработка концепции исследования, научное руководство, планирование эксперимента, подбор и валидация праймеров, оптимизация протоколов ПЦР-РВ, анализ и интерпретация полученных данных, написание и критическое редактирование рукописи, формулирование выводов. Все авторы ознакомлены с окончательной версией статьи и одобрили ее.

Финансирование. Исследование выполнено в рамках темы научно-исследовательской работы № 082–2025–0001.

Заявление о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

История статьи: поступила в редакцию 14 ноября 2025 г., принята к публикации 24 февраля 2026 г.

Для цитирования: Катрушенко А.А., Иваний А.А., Пензин А.А., Галиченко А.П., Тимкин П.Д. Анализ дифференциальной экспрессии генов глицининов и β -конглицининов сортов сои европейской и канадской селекции // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство. 2026. Т. 21. № 2. С. 234–248. doi: 10.22363/2312-797X-2026-21-2-234-248 EDN: JIHMQW

Analysis of differential expression of glycinin and β -conglycinin genes in European and Canadian soybean varieties

Anastasiya A. Katrushenko  , Alena A. Ivaniy ,
Andrei A. Penzin , Anna P. Galichenko , Pavel D. Timkin 

All-Russian Research Institute of Soybean, Blagoveshchensk, Russian Federation
 lsi@vniisoi.ru

Abstract. Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) is a major source of high-quality protein for food and feed. The seed storage proteins, glycinin (11S) and β -conglycinin (7S), differ in amino acid composition and functional properties, and their ratio is a key determinant of soybean quality. This study aimed to analyze the differential

expression of glycinin and β -conglycinin genes in European and Canadian soybean varieties to assess their storage protein profiles. Six European and Canadian soybean varieties (ESG 1813, RTZh Spida, Me 5, Mu 5 — France; N.S. Katya — Serbia; Cassidy — Canada) were grown in 2023–2024 at All-Russian Research Institute of Soybean, Amur region. Total RNA was isolated from mature seeds, cDNA was synthesized, and expression levels of *Gy1*–*Gy5*, *Gy7*, *Cg1*, *Cg3*, and *Cg4* genes were analyzed by quantitative real-time PCR. The *Tubulin* gene was used as an internal reference. Relative expression was calculated using the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method. All primers showed high specificity confirmed by single melting peaks. *Gy7* gene expression was not detected in any variety, consistent with its loss or suppression during breeding. Most varieties displayed conserved expression profiles for *Gy1*, *Gy2*, and *Gy3*. Two varieties exhibited unique expression patterns: Cassidy (Canada) showed significantly increased *Gy4* expression, and Mu 5 (France) showed significantly increased *Gy5* expression ($p < 0.05$). RTZh Spida (France) demonstrated significantly elevated *Cg3* expression. Based on total glycinin/ β -conglycinin transcript ratios, varieties were clearly divided into high-glycinin (Mu 5 — 86%, Cassidy — 82%, Me 5 — 64%) and high- β -conglycinin (N.S. Katya — 67%, RTZh Spida — 63%, ESG 1813 — 53%) groups. The observed 11S/7S ratio range (0.5–6.1) substantially exceeded previously reported values for American and Brazilian cultivars. The identified donor varieties (Cassidy — high *Gy4* expression, Mu 5 — high *Gy5* expression, RTZh Spida — high *Cg3* expression) represent valuable genetic resources for Russian breeding programs. They can be used to introgress regulatory alleles for targeted manipulation of storage protein composition, enabling the development of new soybean cultivars with optimized protein quality and technological properties adapted to agroclimatic conditions of the Russian Federation.

Keywords: *Glycine max*, qPCR, seed storage proteins, PCR, *Gy* (1–5), *Gy7* genes, *Cg1*, *Cg3*, *Cg4* genes

Author' Contribution: Katrushenko A.A. — performing real-time PCR analysis, total RNA isolation, cDNA synthesis, writing the manuscript; Ivaniy A.A. — total RNA isolation, cDNA synthesis, preparation of reaction mixtures, participation in PCR analysis; Penzin A.A. — statistical data processing, data visualization, preparation of graphic materials; Galichenko A.P. — provision of plant material, organization and conduct of field experiments, cultivation of the studied soybean varieties; Timkin P.D. — conceptualization of the research, scientific supervision, experimental design, primer selection and validation, optimization of real-time PCR protocols, analysis and interpretation of obtained data, writing and critical revision of the manuscript, formulation of conclusions. All authors read and approved the final manuscript.

Funding. The study was conducted within the framework of research project no. 082–2025–0001.

Conflict of interest. The authors declare that they have no conflicts of interest.

Article history: received 14 November 2025; accepted 24 February 2026.

For citation: Katrushenko AA, Ivaniy AA, Penzin AA, Galichenko AP, Timkin PD. Analysis of differential expression of glycinin and β -conglycinin genes in European and Canadian soybean varieties. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2026;21(2):234–248. (In Russ.). doi: 10.22363/2312-797X-2026-21-2-234-248 EDN: JIHMOW

Введение

Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) — одна из ключевых зернобобовых культур в мировом масштабе — служит основным источником высококачественного белка для пищевых и кормовых продуктов [1, 2]. Питательная и технологическая ценность получаемых из сои производных напрямую определяется составом и соотношением ее запасных белков [3, 4].

Основную долю (до 70...80 %) семенного протеина составляют два глобулина — глицинин (11S) и β -конглицинин (7S) [5, 6]. Эти белки имеют принципиальные структурные и функциональные различия. Глицинин, обладая более сбалансированным аминокислотным составом с высоким содержанием серосодержащих аминокислот, определяет высокую питательную ценность. В то же время β -конглицинин, практически лишенный цистеина и метионина, оказывает значительное

влияние на функционально-технологические свойства, такие как эмульгирующая и гелеобразующая способность [7, 8]. Таким образом, соотношение глицинина и β -конглицинина — критически важный параметр качества семян, определяющий их дальнейшее целевое использование [9].

Данное соотношение носит генетически детерминированный характер и контролируется активностью мультигенных семейств. Субъединицы глицинина кодируются генами *Gy1–Gy5* и *Gy7*, а β -конглицинина — генами *Cg1*, *Cg3* и *Cg4* [10, 11]. Дифференциальная экспрессия этих генов лежит в основе межсортовой изменчивости белкового профиля. Для точного количественного анализа экспрессии в современной молекулярной биологии стандартом является метод количественной полимеразной цепной реакции в реальном времени (кПЦР) [12].

Несмотря на значительный объем исследований в области генетики и протеомики сои, систематические данные по сравнительному анализу экспрессии генов запасных белков у современных зарубежных сортов, представляющих интерес для селекционных программ в специфических агроклиматических условиях России, остаются фрагментарными. Международные сорта часто используются в мировой практике в качестве генетических доноров ценных признаков и референтных образцов для сравнительных исследований. Их детальная молекулярная характеристика необходима для эффективного использования в российской селекции, направленной на создание высокопродуктивных сортов с адаптивным потенциалом и заданным качеством белка.

Цель исследования — сравнительный анализ профилей экспрессии генов глицининов (*Gy1*, *Gy2*, *Gy3*, *Gy4*, *Gy5*, *Gy7*) и β -конглицининов (*Cg1*, *Cg3*, *Cg4*) у набора перспективных сортов сои из Франции, Сербии и Канады.

Материалы и методы исследования

Полевой опыт был заложен в 2023 и 2024 гг. на опытном поле ФГБНУ ФНЦ ВНИИ сои (село Садовое, Тамбовский район, Амурская область) на участках полевого севооборота. В исследовании использовали семена шести сортов европейской и канадской селекции, отобранные в фазе полной спелости (стадия R8): ЕСГ 1813, РТЖ Спиды, Ме 5 и Мю 5 (Франция), Н.С. Катя (Сербия) и Кассиди (Канада). Выбирали исследуемые объекты в соответствии со стратегией привлечения сортов-доноров с целевыми хозяйственно ценными признаками. Такие сорта служат в мировой практике референтными образцами для сравнительного анализа генетического разнообразия и профилей экспрессии генов, контролирующих важные компоненты качества, такие как белковый состав [13]. Для повышения надежности результатов анализ проводили по материалу, собранному в течение двух последовательных вегетационных сезонов (2023 и 2024 гг.). Для каждого сорта и каждого года выращивания сформировали отдельный биологический повтор.

Для выделения тотальной РНК зрелые семена каждого сорта от каждого года исследований измельчали в порошок в жидком азоте. Из навески массой 0,05 г тотальную РНК выделяли с использованием набора HiPure Plant RNA Mini Kit

(Magen Biotechnology, Китай) в строгом соответствии с инструкцией производителя. Концентрацию и чистоту полученной РНК оценивали на спектрофотометре NanoDrop (Thermo Fisher Scientific, США); для всех образцов соотношение A260/A280 находилось в диапазоне 1,8...2,0. На основе выделенной РНК синтезировали первую цепь кДНК с использованием набора для обратной транскрипции М–MuLV–РН (Биолабмикс, Россия) и олиго(dT)16-праймера. Стандартная реакционная смесь объемом 30 мкл содержала: 4 мкл матричной РНК, 4 мкл олиго(dT)16-праймера, 8 мкл 5× реакционного буфера, 2 мкл 10 mM dNTP, 4 мкл 0,1 М ДТТ, 2 мкл ревертазы М–MuLV–РН (100 ед./мкл) и 6 мкл воды, обработанной ДЭПК. Перед добавлением фермента смесь РНК и праймера инкубировали 3 минуты при 70 °С для денатурации вторичных структур, затем быстро охлаждали на льду. Реакцию обратной транскрипции проводили при 42 °С в течение 30 минут. Полученную кДНК использовали в качестве матрицы для последующего ПЦР-анализа.

Анализ экспрессии генов глицининов (*Gy1*, *Gy2*, *Gy3*, *Gy4*, *Gy5*, *Gy7*) и β-конглицининов (*Cg1*, *Cg3*, *Cg4*) проводили методом количественной ПЦР в реальном времени на амплификаторе CFX96 (Bio-Rad Laboratories, США). Для каждого гена использовали специфичные пары праймеров (табл.).

Последовательности пар праймеров

Локус (номер пары праймеров)	ID транскрипта	Прямой праймер	Обратный праймер	Длина ампликона
Gy1	KRH67385	GAAGAGGATGAGAAGCCACA	TGTCAGGTGATGAAGTCTGG	151
Gy2	KRH67383	AGACCGTCACCAAAAGGTA	CAACAACAGGAGTGTCTTCA	104
Gy3	KRG95667	ACAACACAAACATTCTCTCCA	CTCTCTGAAACTGAAAGCGA	118
Gy4	KRH32185	ACAAGCATGATGGTGTGAGG	CGATTGAAAGGTACAACGCC	142
Gy5	KRH19559	TGGAAGAGGATGTCAGACTA	AGACTGTTGAGGGTGCTAAT	135
Gy7	KRG95666	TGAAGGTGGGGATAACAAAG	GGGTCTTGGGTTTTTCTTCT	138
Cg-1	KRH35498	CACCAACCTCATCAAAAGGA	TCTTTGTCTTGCTCCTCATC	122
Cg-3	KRG91330	TACTATGATGAGAGCACGGT	TGGAGACACTTGTGTGTTT	123
Cg-4	KRG91303	GAACAAATTCGGCAACTGAG	CAGGGGTGATCTCAAGAAC	139

Источник: выполнено А.А. Катрушенко, П.Д. Тимкиным.

Sequences of primer pairs

Locus (number of the primer pair)	Transcript ID	Forward primer	Reverse primer	Amplicon length
Gy1	KRH67385	GAAGAGGATGAGAAGCCACA	TGTCAGGTGATGAAGTCTGG	151
Gy2	KRH67383	AGACCGTCACCAAAAGGTA	CAACAACAGGAGTGTCTTCA	104
Gy3	KRG95667	ACAACACAAACATTCTCTCCA	CTCTCTGAAACTGAAAGCGA	118
Gy4	KRH32185	ACAAGCATGATGGTGTGAGG	CGATTGAAAGGTACAACGCC	142
Gy5	KRH19559	TGGAAGAGGATGTCAGACTA	AGACTGTTGAGGGTGCTAAT	135

Ending of table

Gy7	KRG95666	TGAAGGTGGGGATAACAAAG	GGGTCTTGGGTTTTCTTCT	138
Cg-1	KRH35498	CACCAACCTCATCAAAAGGA	TCTTTGTCTTGCTCCTCATC	122
Cg-3	KRG91330	TACTATGATGAGAGCACGGT	TGGAGACACTTGTGTGTTT	123
Cg-4	KRG91303	GAACAAATTCGGCAACTGAG	CAGGGGTGATCTCAAAGAAC	139

Source: compiled by A.A. Katrushenko, P.D. Timkin.

В качестве референтного гена для нормализации данных использовали ген *Tubulin* (*TUB*), характеризующийся стабильным уровнем экспрессии [15]. Реакционная смесь объемом 25 мкл содержала: 12,5 мкл реакционной смеси БиоМастер HS-qPCR SYBR Blue (2×) (Биолабмикс, Россия), по 1,25 мкл прямого и обратного праймеров (конечная концентрация 0,5 мкМ), 1 мкл кДНК и 9 мкл стерильной воды. Протокол амплификации включал начальную денатурацию при 96 °С в течение 2 минут, затем 32 цикла: денатурация при 94 °С — 30 секунд, отжиг праймеров при 66 °С — 40 секунд, элонгация при 70 °С — 1 минута. Завершающая элонгация проводилась при 70 °С в течение 2 минут. После амплификации для каждого образца регистрировали кривую плавления для подтверждения специфичности реакции. Для каждого образца кДНК (сорт × год) анализ проводили в двух аналитических повторностях (технических репликах).

Относительный уровень экспрессии каждого целевого гена рассчитывали методом $2^{-\Delta\Delta Ct}$ с использованием гена *TUB* в качестве эндогенного контроля [14]. Статистическую обработку данных проводили с использованием библиотек pandas, scipy.stats и statsmodels в среде программирования Python 3.9. Для оценки достоверности различий в уровне экспрессии между сортами и между годами применяли двухфакторный дисперсионный анализ (Two-way ANOVA) с учетом факторов «сорт» и «год выращивания», а также их взаимодействия. Предварительно проверяли соответствие данных допущениям ANOVA: нормальность распределения с помощью критерия Шапиро — Уилка; гомогенность дисперсий — критерия Левена. В случае значимого основного эффекта для попарного сравнения средних использовали post-hoc тест Тьюки (Tukey's HSD). Различия считали статистически значимыми при уровне $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

На первом этапе исследования оценивали специфичность разработанных праймеров методом анализа кривых плавления (рис. 1).

Для всех исследуемых генов — *Gy1*, *Gy2*, *Gy3*, *Gy4*, *Gy5*, *Cg1*, *Cg3*, *Cg4* — зарегистрированы единичные пики (66 °С). Ген *Gy7* в анализ не включен в связи с низкой экспрессионной активностью.

Анализ относительной экспрессии генов глицининов выявил консервативность экспрессионных профилей у большинства исследованных сортов (рис. 2).

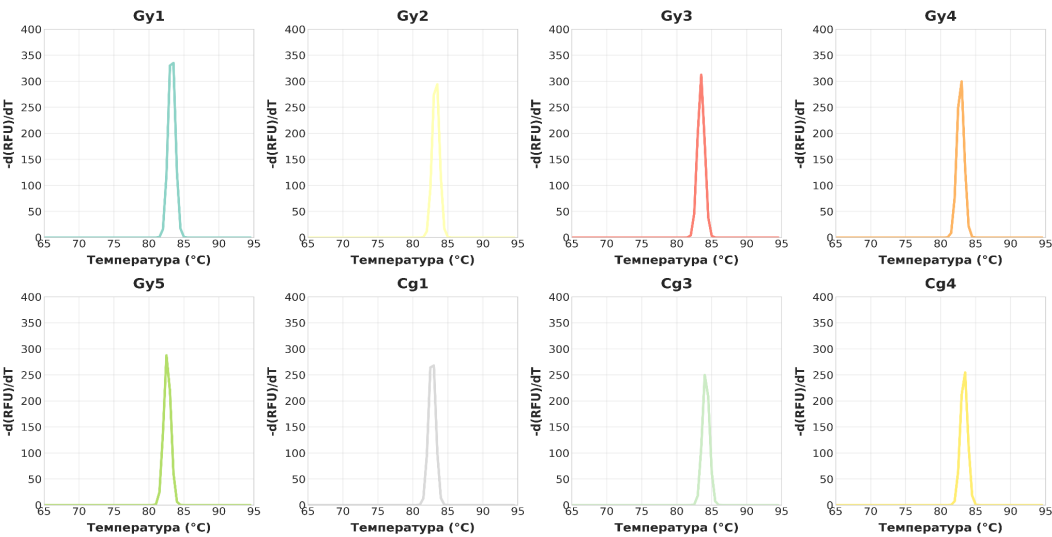


Рис. 1. Кривые плавления праймеров
Источник: выполнено П.Д. Тимкиным.

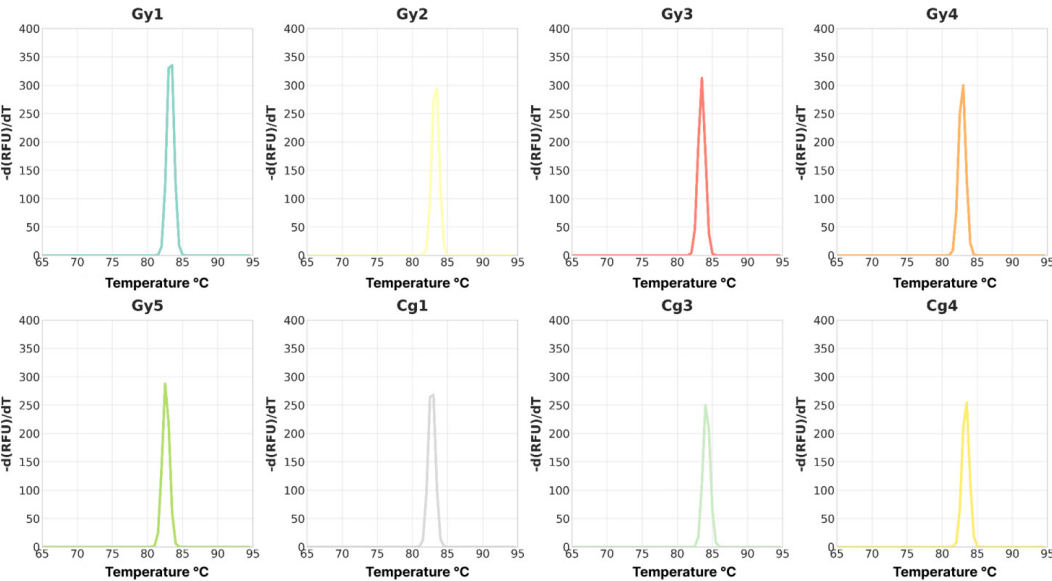


Fig. 1. Primer melting curves
Source: compiled by P.D. Timkin.

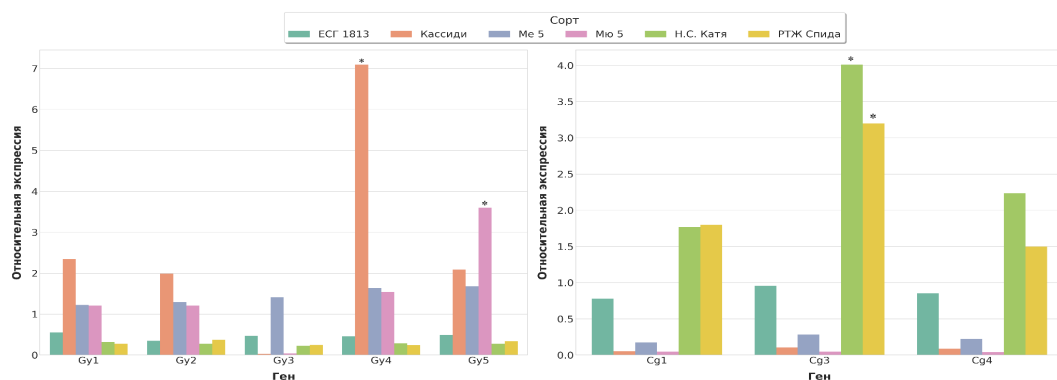


Рис. 2. Уровень экспрессии генов глицининов и β -конглицининов:

* – уровень достоверности при $p < 0,05$

Источник: выполнено П.Д. Тимкиным.

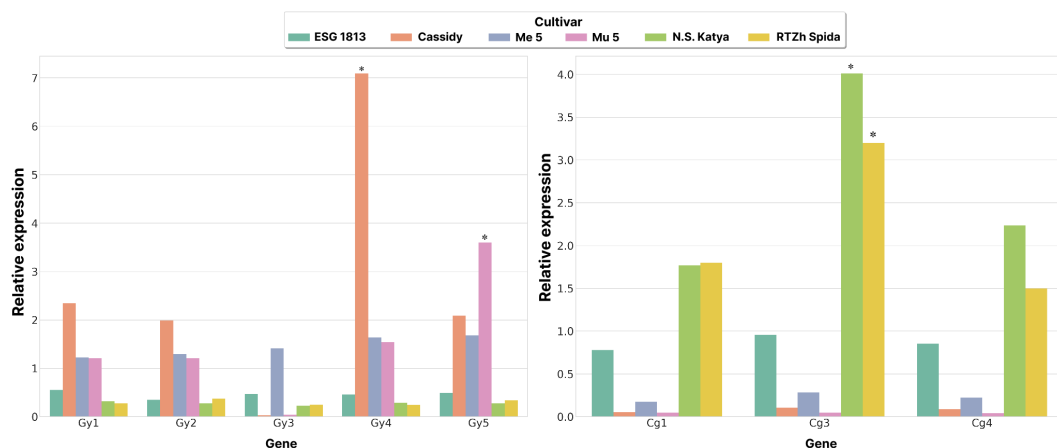


Fig. 2. Expression level of glycinin and β -conglycinin genes: * – confidence level at p -value < 0.05

Source: compiled by P.D. Timkin.

Сорта ЕСГ 1813, РТЖ Спида, Н.С. Катя и Ме 5 демонстрируют сходные уровни экспрессии всех пяти генов семейства *Gy*, что указывает на стабильность регуляторных механизмов, контролирующих биосинтез глицининов. Исключениями стали два сорта: Кассиди (Канада) демонстрирует достоверно повышенную экспрессию гена *Gy4* ($p = 0,023$), а Мю 5 (Франция) — достоверно повышенную экспрессию гена *Gy5* ($p = 0,017$).

Анализ экспрессии генов β -конглицининов (см. рис. 2) также показал высокую стабильность у большинства сортов. Уровни транскриптов генов *Cg1* и *Cg4* варьируют незначительно между образцами. Единственным статистиче-

ски значимым исключением являются сорта РТЖ Спида (Франция) и Н.С. Катя (Сербия). У РТЖ Спида зарегистрирована достоверно повышенная экспрессия гена *Cg3* ($p = 0,008$). В данном сорте уровень экспрессии *Cg3* в 1,8 раза превышает показатели других сортов. Для Н.С. Катя наблюдалось аналогичное повышение экспрессии *Cg3* в 2,2 раза ($p = 0,012$).

На основании суммарной экспрессии генов рассчитано процентное соотношение двух классов запасных белков для каждого сорта (рис. 3).

Сорта Мю 5 и Кассиди характеризуются максимальным содержанием глицининов, 86 и 82 % соответственно. Сорт Н.С. Катя демонстрирует наибольшее содержание β -конглицининов (67 %), тогда как сорт ЕСГ 1813 занимает промежуточное положение с незначительным преобладанием β -конглицининов (53 %).

Единичные пики плавления для всех исследуемых генов подтверждают высокую специфичность разработанных праймеров и корректность выбранного температурного режима. Отсутствие экспрессии гена *Gy7* у всех шести сортов согласуется с данными о его крайне низкой экспрессионной активности и предрасположенности к утрате в процессе селекции [16]. Это позволяет предположить, что в исследованных сортах данный ген либо полностью утрачен, либо находится в состоянии устойчивой супрессии, закрепленной в ходе длительных селекционных программ, ориентированных на иные хозяйственно ценные признаки.

Выявленная сходная экспрессия *Gy1*, *Gy2* и *Gy3* у большинства сортов имеет четкое молекулярно-генетическое обоснование. Тандемное расположение *Gy1* и *Gy2* на одном локусе и их общий регуляторный контроль объясняют синхронный характер экспрессии, наблюдаемый в нашем эксперименте. Крайне низкий уровень экспрессии *Gy3* относительно других генов группы I подтверждает его статус эволюционно консервативного признака, не зависящего от сортовой принадлежности и условий выращивания [17].

Исключение, представляющее наибольший интерес для селекции, составили два сорта. Канадский сорт Кассиди демонстрирует достоверно повышенную экспрессию гена *Gy4*, кодирующего субъединицу A5A4B3 глицинина. Ранее в [18] описывались аллельные варианты *Gy4*, приводящие к полному отсутствию субъединицы, однако в нашем случае мы наблюдаем противоположную ситуацию — значительное усиление экспрессии. Важно отметить, что локус *Gy4* ассоциирован не только с содержанием 11S фракции, но и с уровнем 7S глобулинов, что указывает на его вовлеченность в сложные регуляторные взаимодействия, контролирующие общий белковый пул семян. Высокая экспрессия *Gy4* у сорта Кассиди может быть обусловлена специфическими полиморфизмами в промоторной области, по аналогии с ранее описанными регуляторными вариантами гена *Gy1* [19]. Однако точная идентификация конкретных причин будет требовать дополнительных исследований с использованием технологии секвенирования.

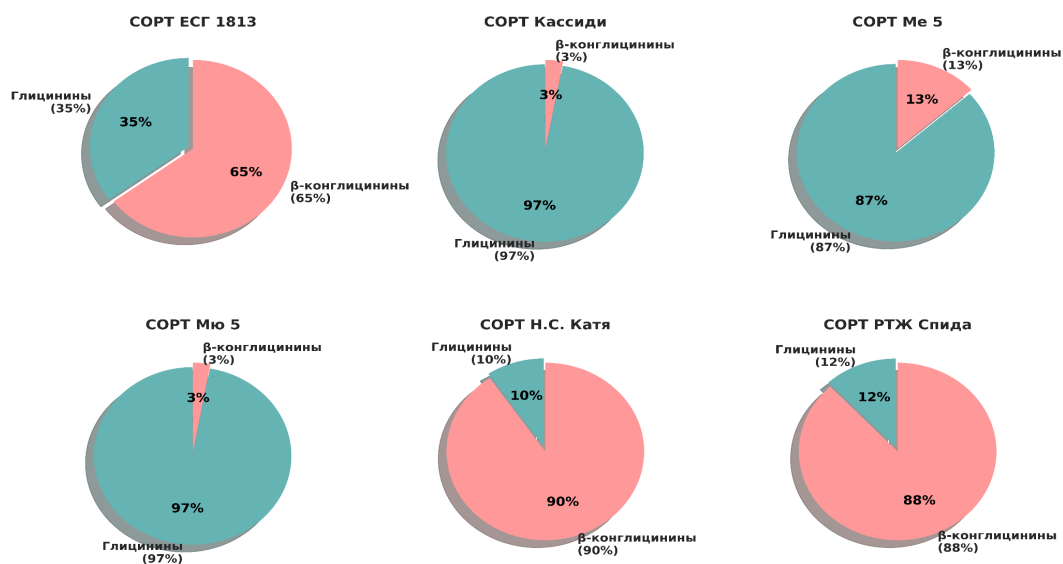


Рис. 3. Соотношение глицининов и β -конглицининов

Источник: выполнено П.Д. Тимкиным.

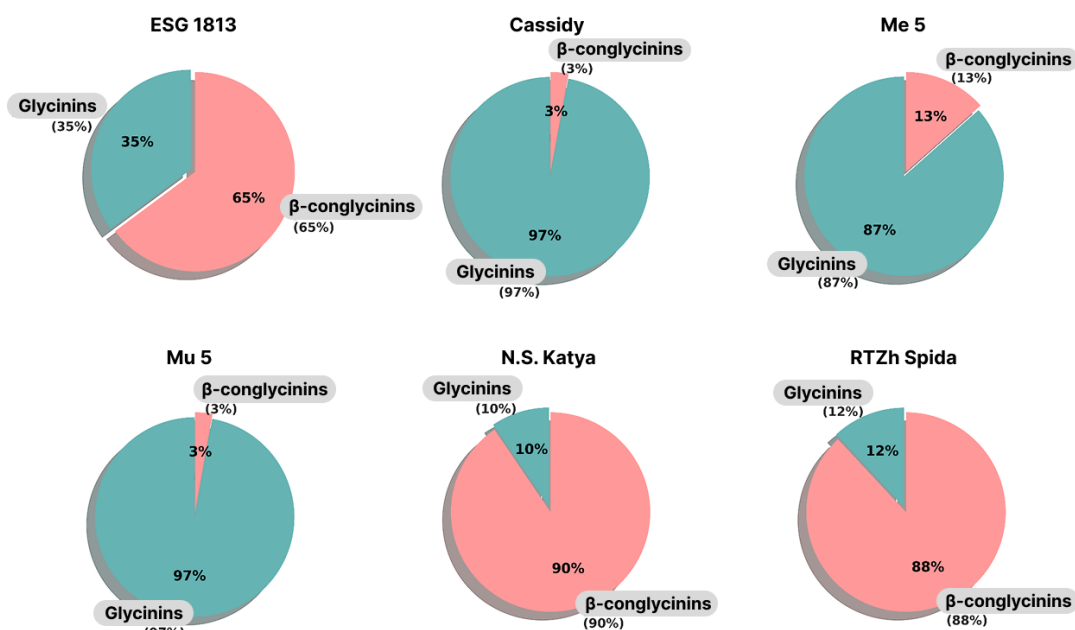


Fig. 3. Ratio of glycines and β -conglycinins

Source: compiled by P.D. Timkin.

Французский сорт Мю 5 характеризуется достоверно повышенной экспрессией гена *Gy5*, кодирующего субъединицу АЗВ4. Несмотря на то, что субъединицы, кодируемые *Gy4* и *Gy5*, способны к образованию гибридных тримеров и функционально совместимы, наши данные свидетельствуют о независимых селекционных событиях, закрепивших различные регуляторные мутации в разных генетических фонах. Сорта французской селекции (Мю 5, Ме 5, РТЖ Спида) в целом характеризуются выраженной сортовой специфичностью экспрессионных профилей, что отражает направленность европейских селекционных программ на различные целевые признаки.

Сорт РТЖ Спида и Н.С. Катя представляют собой уникальный случай сортоспецифичной активации транскрипции гена *Cg3*, кодирующего α' -субъединицу β -конглицинина. Это позволяет предположить закрепление определенного регуляторного аллеля, возможно, связанного с цис-элементами промотора или транс-факторами, специфичными для данного гена. Консервативность экспрессии *Cg1* и *Cg4* объясняется их критической ролью в раннем морфогенезе семян, тогда как *Cg3* демонстрирует большую пластичность и, следовательно, подвержен селекционному давлению.

По суммарному соотношению транскриптов глицининов и β -конглицининов исследованные сорта четко разделяются на две контрастные группы. К глицининовым сортам относятся Мю 5 (86 %), Кассиди (82 %) и Ме 5 (64 %). Полученные для Мю 5 и Кассиди значения — одни из наиболее высоких среди когда-либо опубликованных для европейских и североамериканских сортов сои. β -конглицининовую группу представляют Н.С. Катя (67 %), РТЖ Спида (63 %) и ЕСГ 1813 (53 %), последний занимает промежуточное положение и может рассматриваться как референтный образец с типичным для умеренно-белковых сортов соотношением фракций.

Высокое содержание глицининов имеет принципиальное технологическое значение, поскольку этот белок благодаря повышенному содержанию серосодержащих аминокислот определяет питательную ценность соевого протеина и является критическим параметром для гелеобразующей способности при производстве тофу и других соевых продуктов. В свою очередь, β -конглицинины, уступая глиципинам по сбалансированности аминокислотного состава, обеспечивают превосходные эмульгирующие свойства, востребованные при производстве белковых изолятов и концентратов.

Выявленный нами диапазон соотношения 11S/7S (от 0,5 до 6,1 в пересчете на глицинин/ β -конглицинин) существенно превышает опубликованные ранее данные для бразильских и американских сортов (1,31...2,21) [20]. Столь широкая вариабельность может быть обусловлена тремя факторами: во-первых, уникальными генетическими особенностями исследованных европейских и канадских сортов, ранее не подвергавшихся столь детальному экспрессионному анализу; во-вторых, различными методическими подходами; в-третьих, специфическими условиями вегетации в Амурской области, которые могут модулировать экспрессионные профили интродуцированных сортов.

Проведение анализа в течение двух вегетационных сезонов позволило минимизировать влияние межгодовой климатической вариабельности на интерпретацию сортовых различий. Тем не менее многочисленные исследования убедительно

доказали, что содержание белка и его фракционный состав подвержены значительному влиянию абиотических стрессов, включая засуху, температурные аномалии и засоление. Один и тот же сорт, выращенный в разных географических локациях, может демонстрировать различные соотношения глицинина и β -конглицинина [21]. В этой связи полученные нами данные следует рассматривать как характеристику экспрессионных профилей именно в условиях Амурской области, которые могут не полностью совпадать с потенциальными профилями этих же сортов в странах их происхождения. Это обстоятельство не снижает ценности полученных результатов, а напротив, позволяет оценить стабильность экспрессионных фенотипов при интродукции в новые агроклиматические условия [22].

Идентифицированные сорта-доноры представляют собой исключительную ценность для российских селекционных программ. Сорт Кассиди (донор высокой экспрессии *Gy4*) и сорт Мю 5 (донор высокой экспрессии *Gy5*) могут быть непосредственно использованы в скрещиваниях с российскими сортами для интрогрессии соответствующих регуляторных аллелей. Учитывая, что в современной литературе описано более 60 QTL, ассоциированных с содержанием глицинина, β -конглицинина и их соотношением, а также локализованы гены-кандидаты, становится возможным переход от традиционной селекции к маркер-опосредованной (MAS) [23].

Сорта РТЖ Спида и Н.С. Катя с уникально высокой экспрессией *Cg3* представляют интерес для селекции на технологические свойства, поскольку β -конглицинин и особенно его α' -субъединица играют ключевую роль в формировании реологических характеристик соевых изолятов. Комбинация доноров высокой экспрессии различных субъединиц в одном генотипе открывает возможность создания сортов с заданным, прогнозируемым соотношением запасных белков и, следовательно, с целевыми показателями пищевой ценности и технологической пригодности.

Заключение

Исследование дифференциальной экспрессии генов глицининов и β -конглицининов у европейских и канадских сортов сои позволило установить, что разработанные праймеры обладают высокой специфичностью, подтвержденной единичными пиками плавления, а отсутствие экспрессии гена *Gy7* у всех изученных сортов согласуется с данными о его низкой экспрессионной активности и предрасположенности к утрате в процессе селекции. Выявлено, что большинство сортов (ЕСГ 1813, РТЖ Спида, Н.С. Катя, Ме 5) характеризуются сходными, эволюционно консервативными профилями экспрессии генов *Gy1*, *Gy2* и *Gy3*, при этом низкий уровень экспрессии *Gy3* является стабильным сортонезависимым признаком.

Идентифицированы сорта с уникальными селекционно-ценными экспрессионными фенотипами: сорт Кассиди (Канада) демонстрирует достоверно повышенную экспрессию гена *Gy4*, сорт Мю 5 (Франция) — гена *Gy5*, сорт РТЖ Спида (Франция) — гена *Cg3*. По соотношению суммарной экспрессии генов запасных белков сорта четко разделены на глицининовые (Мю 5 — 86, Кассиди — 82 и Ме 5 — 64 %) и β -конглицининовые (Н.С. Катя — 67, РТЖ Спида — 63, ЕСГ 1813 — 53 %).

Выявленный диапазон соотношения 11S/7S (0,5...6,1) существенно превышает опубликованные ранее данные для американских и бразильских сортов, что свидетельствует о значительном генетическом потенциале исследованных европейских и канадских генотипов.

Двухлетний период исследований подтвердил стабильность и воспроизводимость экспрессионных профилей в условиях Амурской области. Идентифицированные сорта-доноры (Кассиди — Gy4, Мю 5 — Gy5, РТЖ Спида — Cg3) рекомендованы для использования в российских селекционных программах в качестве источников ценных регуляторных аллелей. Применение маркер-опосредованной селекции с учетом эпистатических взаимодействий позволит создавать новые сорта сои с заданным соотношением запасных белков, повышенной пищевой ценностью и улучшенными технологическими свойствами, адаптированные к агроклиматическим условиям Российской Федерации.

Список литературы / References

1. Duan Z, Li Q, Wang H, He X, Zhang M. Genetic regulatory networks of soybean seed size, oil, and protein content. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1160418. doi: 10.3389/fpls.2023.1160418
2. Liu S, Liu Z, Hou X, Li X. Genetic mapping and functional genomics of soybean seed protein. *Molecular Breeding*. 2023;43(4):29. doi: 10.1007/s11032-023-01373-5 EDN: JNNPZF
3. Liu S, Zhang M, Feng F, Tian Z. Toward a “green revolution” for soybean. *Molecular Plant*. 2020;13(5):688–697. doi: 10.1016/j.molp.2020.03.002 EDN: QYFLTY
4. Cabanos C, Matsuoka Y, Maruyama N. Soybean proteins/peptides: a review on their importance, biosynthesis, vacuolar sorting, and accumulation in seeds. *Peptides*. 2021;143:170598. doi: 10.1016/j.peptides.2021.170598 EDN: LYDRAD
5. Kim W, Nott J, Kim S, Krishnan HB. Soybean seed proteomics: Methods for the isolation, detection, and identification of low abundance proteins. In: Jez J. (ed.) *Methods in Enzymology*. Volume 676. Academic Press; 2022. p.325–345. doi: 10.1016/bs.mie.2022.07.001
6. Wijewardana C, Reddy KR, Bellaloui N. Soybean seed physiology, quality, and chemical composition under soil moisture stress. *Food Chemistry*. 2019;278:92–100. doi: 10.1016/j.foodchem.2018.11.035
7. Hu Y, Liu Y, Wei JJ, Zhang WK, Chen SY, Zhang JS. Regulation of seed traits in soybean. *ABIOTECH*. 2023;4(4):372–385. doi: 10.1007/s42994-023-00122-8
8. Zhang S, Du H, Ma Y, Li H, Kan G, Yu D. Linkage and association study discovered loci and candidate genes for glycinin and β -conglycinin in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2021;134(4):1201–1215. doi: 10.1007/s00122-021-03766-6 EDN: XKUIJX
9. Guo B, Sun L, Jiang S, Ren H, Sun R, Wei Z, et al. Soybean genetic resources contributing to sustainable protein production. *Theoretical and Applied Genetics*. 2022;135(11):4095–4121. doi: 10.1007/s00122-022-04222-9 EDN: FZJUTT
10. Song B, An L, Han Y, Gao H, Ren H, Zhao X, et al. Transcriptome profile of near-isogenic soybean lines for β -conglycinin α -subunit deficiency during seed maturation. *PLoS One*. 2016;11(8): e0159723. doi: 10.1371/journal.pone.0159723
11. Lee S, Van K, Sung M, Nelson R, LaMantia J, McHale LK, et al. Genome-wide association study of seed protein, oil and amino acid contents in soybean from maturity groups I to IV. *Theoretical and Applied Genetics*. 2019;132(6):1639–1659. doi: 10.1007/s00122-019-03304-5 EDN: OTMCPE
12. Diamond JS. Explanatory chapter: quantitative PCR. In: *Methods in Enzymology*. Volume 529. Academic Press; 2013. p.279–289. doi: 10.1016/B978-0-12-418687-3.00023-9
13. Assfaw AT, Bunmi O, Paterne A, Chigeza G, Mushoriwa H. Genetic diversity and population structure analysis of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] genotypes based on agro-morphological traits and SNP markers. *PLoS One*. 2025;20(10):e0332895. doi: 10.1371/journal.pone.0332895 EDN: OSNCCJ
14. Libault M, Thibivilliers S, Bilgin DD, Radwan O, Benitez M, Clough SJ, et al. Identification of four soybean reference genes for gene expression normalization. *Plant Genome*. 2008;1(1):44–54. doi: 10.3835/plantgenome2008.02.0091

15. Rao X, Huang X, Zhou Z, Lin X. An improvement of the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method for quantitative real-time polymerase chain reaction data analysis. *Biostatistics, Bioinformatics and Biomathematics*. 2013;3(3):71–85.
16. Li C, Zhang YM. Molecular evolution of glycinin and β -conglycinin gene families in soybean (*Glycine max* L. Merr.). *Heredity*. 2011;106(4):633–641. doi: 10.1038/hdy.2010.97
17. Beilinson V, Chen Z, Shoemaker R, Fischer R, Goldberg R, Nielsen N. Genomic organization of glycinin genes in soybean. *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;104:1132–1140. doi: 10.1007/s00122-002-0884-6 EDN: BDTIRL
18. Kim WS, Gillman JD, Krishnan HB. Identification of a plant introduction soybean line with genetic lesions affecting two distinct glycinin subunits and evaluation of impacts on protein content and composition. *Molecular Breeding*. 2013;32(2):291–298. doi: 10.1007/s11032-013-9870-8
19. Hou Y, Huang L, Xing G, Yuan X, Zhang X, Dai D, et al. Structure and functional properties of proteins from different soybean varieties as affected by the 11S/7S globulin ratio. *Foods*. 2025;14(5):755. doi: 10.3390/foods14050755 EDN: IHRJWH
20. Galão OF, Teixeira AI, Moreira MA, Carrão-Panizzi MC, Visentainer JV. Variation in genetic and environmental effects of beta-conglycinin (7S) and glycinin (11S) protein fractions in conventional and GM soybean cultivars grown in Southern Brazil. *Semina: Ciências Agrárias*. 2013;34(2):683–692.
21. Lakhssassi N, El Baze A, Knizia D, Salhi Y, Embaby MG, Anil E, et al. A sucrose-binding protein and β -conglycinins regulate soybean seed protein content and control multiple seed traits. *Plant Physiology*. 2024;196(2):1298–1321. doi: 10.1093/plphys/kiae307 EDN: FHSBTJ
22. Yang Z, Li D, Chen L, Zhang W, Jiang L, Huang Z, et al. Structural characteristics, techno-functionalities, innovation applications and future prospects of soybean β -conglycinin/glycinin: a comprehensive review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2025;65(29):6410–6427. doi: 10.1080/10408398.2024.2440601
23. Yang Y, Zhang L, Zuo H, Yang Y, Hu D, Zhang S, et al. GmGASA12 coordinates hormonal dynamics to enhance soybean water-soluble protein accumulation and seed size. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2025;67(9):2401–2415. doi: 10.1111/jipb.13952 EDN: CKJKRX

Об авторах:

Катрушенко Анастасия Андреевна — младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии, ФГБНУ ФНИЦ «Всероссийский научно-исследовательский институт сои», Российская Федерация, 675027, Амурская область, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19; e-mail: lsi@vniisoi.ru

ORCID: 0009-0008-3104-1696 SPIN-код: 8077-7588

Иванов Алена Андреевна — младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии, ФГБНУ ФНИЦ «Всероссийский научно-исследовательский институт сои», Российская Федерация, 675027, Амурская область, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19; e-mail: iaa@vniisoi.ru

ORCID: 0009-0004-7304-7771 SPIN-код: 2512-8754

Пензин Андрей Андреевич — кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией биотехнологии, ФГБНУ ФНИЦ «Всероссийский научно-исследовательский институт сои», Российская Федерация, 675027, Амурская область, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19; e-mail: paa@vniisoi.ru

ORCID: 0000-0002-8578-9818 SPIN-код: 1467-9500

Галиченко Анна Петровна — старший научный сотрудник лаборатории селекции, ФГБНУ ФНИЦ «Всероссийский научно-исследовательский институт сои», Российская Федерация, 675027, Амурская область, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19; e-mail: gap@vniisoi.ru

ORCID: 0000-0002-4445-3779 SPIN-код: 5274-8503

Тимкин Павел Дмитриевич — младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии, ФГБНУ ФНИЦ «Всероссийский научно-исследовательский институт сои», Российская Федерация, 675027, Амурская область, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19; e-mail: tpd@vniisoi.ru

ORCID: 0000-0001-6655-1049 SPIN-код: 2729-2815

About the authors:

Katrushenko Anastasia Andreevna — Junior Researcher, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybean, 19 Ignatyevskoye highway, Blagoveshchensk, Amur Region, 675027, Russian Federation; e-mail: lsi@vniisoi.ru

ORCID: 0009-0008-3104-1696 SPIN-code: 8077-7588

Ivaniy Alena Andreevna — Junior Researcher, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybean, 19 Ignatyevskoye highway, Blagoveshchensk, Amur Region, 675027, Russian Federation; e-mail: iaa@vniisoi.ru

ORCID: 0009-0004-7304-7771 SPIN-code: 2512-8754

Penzin Andrey Andreevich — PhD in Agricultural Sciences, Leading Researcher, Head of the Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybean, 19 Ignatyevskoye highway, Blagoveshchensk, Amur Region, 675027, Russian Federation; e-mail: paa@vniisoi.ru

ORCID: 0000-0002-8578-9818 SPIN-code: 1467-9500

Galichenko Anna Petrovna — Senior Researcher, Breeding Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybean, 19 Ignatyevskoye highway, Blagoveshchensk, Amur Region, 675027, Russian Federation; e-mail: gap@vniisoi.ru

ORCID: 0000-0002-4445-3779 SPIN-code: 5274-8503

Timkin Pavel Dmitrievich — Junior Researcher, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybean, 19 Ignatyevskoye highway, Blagoveshchensk, Amur Region, 675027, Russian Federation; e-mail: tpd@vniisoi.ru

ORCID: 0000-0001-6655-1049 SPIN-code: 2729-2815