

## Современные аспекты изучения свеклы (*Beta L.*) молекулярно-генетическими методами для селекции в пищевых и кормовых целях

### Modern aspects of the study of beets (*Beta L.*) by molecular genetic methods for breeding for food and feed purposes

Панченко К. С.<sup>1</sup>, Силантьева М. М.<sup>1</sup>, Соколова Д. В.<sup>2</sup>, Зыков Д. И.<sup>1</sup>

Panchenko K. S.<sup>1</sup>, Silantyeva M. M.<sup>1</sup>, Sokolova D. V.<sup>2</sup>, Zykov D. I.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия  
E-mails: kseniya.potapova.00@yandex.ru, msilan@mail.ru, danilzykov1405@gmail.com  
<sup>1</sup> Altai State University, Barnaul, Russia

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: dianasokol@bk.ru

<sup>2</sup> Federal Research Center the N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources», St. Petersburg, Russia

**Реферат.** Свекла является традиционной сельскохозяйственной культурой, которая находит применение не только в пищевой промышленности, но и используется в кормовых и технических целях. Начиная с древних времен люди употребляли в пищу дикую свеклу, ценящуюся за питательные листья и черешки, богатые витаминами, минералами и аминокислотами, также за лекарственные свойства. Первой человеком стала использоваться листовая разновидность свеклы (мангольд). По мере продвижения культуры на север появились корнеплодные формы – примитивная кормовая и столовая свекла. Наиболее молодая сахарная разновидность возникла в начале XVIII в. в результате отбора из естественных гибридов листовой и кормовой корнеплодной свеклы. Она является основным источником сахара в странах с умеренным климатом, побочные продукты переработки используются для получения спирта, в производстве кормов и силоса, биотоплива и др. Несмотря на обширные посевные площади культуры в Российской Федерации, урожайность часто уступает зарубежным показателям. Урожайность свеклы зависит от множества факторов, включая погодные-климатические условия, патогены, болезни и качество семенного материала. Методы молекулярной генетики и селекции играют ключевую роль в создании высокоурожайных и устойчивых сортов, сокращая время и затраты на селекционный процесс. В статье приведены актуальные направления исследований сахарной свеклы различными методами, включающими использование полиморфных ДНК-маркеров различных типов и маркер-опосредованной селекции (MAS), разработку геномных ресурсов и дальнейшее расширение геномной селекции, идентификацию генов устойчивости к биотическим и абиотическим стресс-факторам.

**Ключевые слова.** Геном свеклы, семейство Амарантовые, транскриптом, устойчивость к стрессу, филогенетика, Amaranthaceae.

**Summary.** Beet is a traditional agricultural crop that is used not only in the food industry, but also for feed and technical purposes. Since ancient times people have eaten wild beet, valued for its nutritious leaves and stalks, rich in vitamins, minerals and amino acids, also for medicinal properties. Later, the root forms were cultivated, the youngest among which was sugar beet – a result of the hybridization of forage and leaf varieties. It is the main source of sugar in temperate countries, by-products are used to produce alcohol, feed and silage production, biofuels, etc. Despite the large area planted in the Russian Federation, yields are often lower than abroad. Beet yield depends on many factors, including weather conditions, pathogens, diseases and seed quality. Molecular genetics and breeding techniques play a key role in creating high-yielding and sustainable varieties, reducing the time and cost of the breeding process. The article gives current directions of research on sugar beet by various methods, including the use of polymorphic DNA markers of different types and marker-mediated selection (MAS), development of genome resources and further expansion of genomic selection, identification of resistance genes to biotic and abiotic stress factors.

**Key words.** Amaranthaceae, beetroot genome, phylogenetics, stress resistance, transcriptome.

Свекла является ценным пищевым, кормовым и техническим растением. С древних времен до окультуривания люди употребляли в пищу дикую свеклу, которую до сих пор можно встретить на Черноморском побережье, в Иране, Индии и Китае. Первой в культуру была введена листовая свекла (мангольд) в III тыс. до н. э. Первоначально это было овощное и лекарственное растение. Его часто применяли для лечения заболеваний, связанных с нарушением работы желудочно-кишечного тракта и сердечно-сосудистой системы (Орлова, 1986). В пищу используют листья и черешки мангольда, которые содержат большое количество витаминов В и С, богатый минеральный комплекс, белки и сахара. При этом углеводный состав мангольда хорошо сбалансирован по содержанию моносахаров и имеет меньшее количество сахарозы, чем у столовой свеклы. Также листовая свекла значительно опережает столовую по богатству и разнообразию аминокислотного состава (Соколова и др., 2019). Корнеплодная разновидность свеклы была окультурена около I тыс. до н. э. в Передней Азии, откуда она позднее распространилась в Персию, Афганистан и Китай. На Руси она возделывалась, начиная с XI в. И только в XVIII–XIX вв. произошло разделение на листовые, столовые, кормовые и сахарные разновидности (Орлова, 1986). Одной из самых молодых форм считается сахарная, которая выведена в результате отбора генотипов с высоким содержанием сахара в корнеплодах из естественных гибридов обычной кормовой свеклы и мангольда путем селекции линий с высоким содержанием сахара в корнеплодах (Xiaodong et al., 2022). Это сельскохозяйственная культура, переработка которой происходит практически без отходов. Ее используют не только для получения сахара и спирта: патока пригодна в кондитерском деле, жом в животноводческой промышленности, ботва в виде органического удобрения. В Российской Федерации средняя посевная площадь сахарной свеклы в 2017–2022 гг. составила 1,1 млн га, но несмотря на это урожайность на 20–30 % меньше, чем в европейских странах и США, с меньшими объемами посевов (ФАОСТАТ. URL: <https://www.fao.org>). В рамках Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства на 2017–2025 гг., подпрограммы «Развитие селекции и семеноводства сахарной свеклы в Российской Федерации», государством определены ориентиры на селекцию конкурентоспособных отечественных гибридов, создание качественного семенного материала, усовершенствование технологий возделывания культуры в местных условиях (Кузьмин и др., 2023; Крупина и др., 2024). В Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию, по состоянию на 2024 г., включено 408 сортов сахарной свеклы, из них 14 – новых (Государственный реестр сортов..., 2024).

Урожайность свеклы зависит от множества факторов: погодных-климатических условий, влияния различных патогенов (в том числе бактерий, грибов, вирусов, нематод), болезней, качества семенного материала и т. д. Методы молекулярной генетики и селекции позволяют создавать высокоурожайные, устойчивые к перечисленным факторам сорта при значительном сокращении усилий, времени и затрат. Целью написания статьи является обзор современных молекулярно-генетических исследований свеклы для селекции в пищевых и кормовых целях.

В настоящее время род свекла относится к семейству Амарантовые (Amaranthaceae Juss.) и включает 13 видов, разделенных В. Т. Красочкиным (1971) на 3 секции:

1. Секция *Patellares* Tran. – свекла стелющаяся (*Beta procumbens* Chr. Sm.), свекла чашевидная (*B. patellaris* Moq.), свекла Вебба (*B. webbiana* Moq.). Представители этой секции имеют наиболее короткие хромосомы и максимальную устойчивость к свекловичной нематодe, что ценно для селекции рода. Распространены на Канарских островах, в Марокко и на юге Испании.

2. Секция *Corollinae* Tran. – свекла крупнокорневая (*B. macrorrhiza* Stev.), свекла каемчатоплодная (*B. lomatogona* Fisch. et Mey.), свекла промежуточная (*B. intermedia* Bunge), свекла трехстолбиковая (*B. trigyna* Waldst. et Kit.), свекла венчиковидная (*B. corolliflora* Zoss.). Это виды высокогорных территорий: Малая Азия, Закавказье, Крым, Балканы, север Сирии. Важными селекционными признаками этой группы являются односемянность, засухоустойчивость, зимостойкость, замедленный темп развития семян.

3. Секция *Beta* Tran. – свекла приморская (*B. maritima* L.), свекла раскидистая (*B. patula* Ait.), свекла восточная (*B. orientalis* Roth.), свекла листовая (*B. cicla* L.), свекла обыкновенная корнеплодная (*B. vulgaris* L.). Секция отражает широкое разнообразие всех культурных форм свеклы. Виды наиболее полиморфны по морфо-биологическим, физиологическим и генотипическим особенностям ( $2n = 18$ ). Распространены повсеместно.

Н. И. Буренин (2007) в пределах этих же секций приводил 15 видов. Он выделил свеклу карликовую (*B. nana* Boiss. et Heldr.), свеклу многолетнюю (*B. perennis* (L.) Freyn.), свеклу крупноплодную

(*B. macrocarpa* Guss.) как самостоятельные виды, а свеклу восточную как разновидность приморской (*B. maritima* L. subsp. *orientalis* (Roth.) Buren.). Свеклу обыкновенную он подразделяет на 2 подвида и 5 групп разновидностей, среди которых наибольшее значение для хозяйственной деятельности человека имеют: группа разновидностей столовой свеклы (convar. *vulgaris*); группа разновидностей кормовой свеклы (convar. *crassa* Alef.); группа разновидностей сахарной свеклы (convar. *saccharifera* Alef.).

В 2014 г. учеными Всесоюзного научно-исследовательского института сахарной свеклы им. А. Л. Мазлумова сформулированы семь приоритетных направлений по генетике и селекции сахарной свеклы на XXI в., где были объединены методы классических и молекулярных исследований (Корниенко и др., 2014). Ниже приведены современные данные по некоторым из них, получившим развитие в последние годы.

**Изучение генетической изменчивости популяций, линий, сортов сахарной свеклы с использованием различных типов маркеров и маркер-опосредованная селекция (MAS).** Методы с использованием ДНК-маркеров дают возможность быстрого и качественного изучения полиморфизма видов свеклы и генетического разнообразия рода в целом. Выявление наиболее полиморфных RAPD и SSR маркеров является ценным инструментом для идентификации селекционного материала и точного подбора родительских форм для скрещиваний, что позволяет ускорять селекционные процессы и создавать сорта с желаемыми признаками (Федулова и др., 2023).

Для сахарной свеклы разработан банк генетических и физических карт генов всех девяти хромосом на основе 1127 маркеров однонуклеотидного полиморфизма (SNP), полученных из экспрессируемых последовательностей и концевых последовательностей бактериальных искусственных хромосом (BAC). Окончательная физическая карта включала 535 закреплённых на хромосомах контигов, содержащих 8361 зонд и 22 815 BAC-клонов. Это позволит в дальнейших исследованиях картировать необходимые признаки с высоким разрешением, сопоставлять гены с участками других видов растений (Dohm et al., 2012). В 2014 г. группой ученых под руководством D. Holtgrawe автоматизирован процесс анализа данных секвенирования по Сэнгеру и второго поколения для обнаружения и определения новых маркеров SNP для сахарной свеклы. В новую генетическую карту благодаря этому было добавлено около 307 новых маркеров (Holtgrawe et al., 2014).

**Расширение геномной селекции сахарной свеклы.** Первый эталонный транскриптом сахарной свеклы создан в 2012 г. с помощью технологии RNA-Seq нового поколения. Это позволило без готовой платформы данных изучить транскрипционные реакции верхушек побегов на яровизацию и обработку гиббереллином, что впоследствии послужило фундаментом для создания сортов, устойчивых к стрелкованию. Определен белок с доменом AP2/B3, подобный RAV1, который, вероятно, участвует в процессе яровизации и реакции на гиббереллин (Mutasa-Göttgens et al., 2012).

Первичная сборка генома сахарной свеклы произведена десять лет назад, и последовательность генома составила 567 мегабайт (Мб). Для сравнения предполагаемый размер ее генома 714–758 Мб (Flavell et al., 1974). Для исследования использованы инструменты Roche/454, Illumina и секвенирование по методу Сэнгера. В качестве эталонного генотипа выступила двойная гаплоидная линия KWS2320. В рамках этого же исследования ученые провели филогенетическую реконструкцию. Она подтвердила, что порядок Гвоздичноцветные (Caryophyllales Perleb), к которому относится семейство Амарантовые, отделился от порядка Розоцветные (Rosales Perleb) до разделения астеридов (Asteridae) и розид (Rosidae). Проанализированный геном прародительницы всех культурных форм свеклы – свеклы морской и 4 образцов сахарной свеклы, позволил доказать искусственное происхождение последней (Dohm et al., 2014). В 2022 г. на основе китайской линии сахарной свеклы IMA1 с помощью платформ IlluminaHiseq, PacBio SEQUEL и Hi-C разработан новый геном культуры, который превысил известные на 220 Мб, размер 50 пар расшифрованных нуклеотидов при этом стал больше в 1,6 раз (Li et al., 2022).

**Селекция на устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам.** Изучение сахарной свеклы методами транскриптомного анализа позволило раскрыть сущность многих метаболических процессов в растениях и расшифровать молекулярные механизмы их устойчивости к стрессу. Так, например, в 2019 г. проведен эксперимент по сравнению солечувствительного и солеустойчивого сортов свеклы. В листьях первого было выявлено 1714 дифференциально экспрессируемых генов, а в листьях солеустойчивого сорта определено 2912. Многие из указанных генов обеспечивают защитную реакцию на стресс растений, участвуют в метаболических процессах, транспорте и синтезе веществ. Это основа для создания генетических маркеров по определению солеустойчивости сорта (Geng et

al., 2019). Немногим позднее по аналогии выполнен анализ транскриптома листьев сахарной свеклы, обработанной щелочным раствором, так как не менее сильное влияние на рост и развитие растений оказывает щелочная среда. В результате определено в сумме 1358 дифференциально экспрессируемых генов, которые позволяют вести селекцию на повышение устойчивости растений к щелочному стрессу (Zou et al., 2020). Кроме описания транскриптомов в масштабах всего генома идентифицированы важнейшие функциональные гены. Например, Stracke S. и др. в 2014 г. определили около 70 генов транскрипционных факторов R2R3-MYB, которые регулируют развитие растений, накопление метаболитов и защитные реакции. На основе существующих транскриптомов проведен сравнительный геномный анализ генов семейства Brassinazole-Resistant (BZR), кодирующих факторы транскрипции. Они играют значимую роль в росте растений, в том числе в удлинении клеток, устойчивости растений к стрессам окружающей среды и патогенам (Wang et al., 2019). Также были обнаружены 58 предполагаемых генов BvWRKY, которые обеспечивают адаптацию свеклы к щелочной среде (Wu et al., 2019).

К настоящему времени открыто большое количество генов сахарной свеклы, которые позволяют модифицировать сорта для повышения сопротивляемости растений биотическим факторам. В 1997 г. был определен ген Hs1(pro-1), обеспечивающий устойчивость к свекловичной нематоде, с помощью клонирования геномными спутниковыми маркерами и анализа хромосомных разрывов (Cai et al., 1997). Дальнейшее изучение чувствительности сахарной свеклы к свекловичной и галловой нематоде позволило разработать аллель-специфичные праймеры Nem06, NEM06 и nem06, которые необходимы для поиска гена R6m-1, экспрессирующего протеиназы вредителей (Klein et al., 1998; Weiland, Yu, 2003; Налбандян и др., 2019). Также расшифрован ген устойчивости к мучнистой росе (Pm), вызываемой грибом *Erysiphe betae* (Vanha) Weltzien. Существует 5 генов устойчивости к мучнистой росе, которые обеспечивают разный уровень резистентности. Разработка SNP-картирования у сахарной свеклы позволила точно определить расположение доминантных генов на 2 и 4 хромосомах и подобрать к ним специфические SNP маркеры (Grimmer et al., 2007). Это дало возможность значительно сократить количество обработок посевов для борьбы с болезнью.

Таким образом, наиболее актуальными направлениями исследований в области изучения генетического разнообразия сахарной свеклы являются: выявление полиморфных ДНК-маркеров различных типов и дальнейшее расширение генома, идентификация генов устойчивости к биотическим и абиотическим стресс-факторам. Методы молекулярной генетики играют важную роль в ускорении селекционного процесса, позволяя быстро и качественно отобрать селекционный материал для создания новых сортов и гибридов с необходимыми хозяйственно ценными признаками.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Буренин В. И.** Генетические ресурсы рода *Beta* L. (Свекла). – СПб.: ВНИИ растениеводства, 2007. – 274 с.
- Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию: официальное издание. – М.: ФГБНУ «Росинформагротек», 2024. – 620 с.
- Корниенко А. В., Подвигина О. А., Жужжалова Т. П., Федулова Т. П., Богомолов М. А., Ошевнев В. П., Буторина А. К.** Приоритетные направления исследований по генетике и селекции сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) в XXI веке // Генетика, 2014. – Т. 50, № 11. – С. 1286–1298.
- Красочкин В. Т.** Корнеплодные растения (семейство Маревых – свекла, семейство Зонтичных – морковь, петрушка, сельдерей, пастернак) // Культурная флора СССР. – Л.: Колос, 1971. – Т. 19. – 436 с.
- Крупина А. Ю., Крупин П. Ю., Карлов Г. И., Дивашук М. Г.** Цветущность сахарной свеклы: причины, генетические механизмы и предотвращение // Сельскохозяйственная биология, 2024. – Т. 29, № 1. – С. 73–91. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2024.1.73rus>
- Кузьмин В. Н., Валеева А. И., Горяева А. В., Маринченко Т. Е., Юданова А. В., Моторин О. А.** Технологии в развитии комплексных научно-технических проектов в контексте ФНТП // Агрориск, 2023. – № 4(50). – С. 103–118. <https://doi.org/10.53988/24136573-2023-04-10>
- Налбандян А. А., Федулова Т. П., Хуссейн А. С.** Молекулярный отбор селекционного материала сахарной свеклы с генами устойчивости к биотическим стрессорам // Российская сельскохозяйственная наука, 2019. – № 1. – С. 16–20. <https://doi.org/10.31857/S2500-26272019116-20>
- Орлова Ж. И.** Всё об овощах. – М.: Агропромиздат, 1986. – 222 с.
- Соколова Д. В., Шеленга Т. В., Соловьева А. Е.** Сравнительная характеристика биохимического состава образцов мангольда и свеклы столовой коллекции ВИР // Овощи России, 2019. – Вып. 5. – С. 77–83. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-5-77-83>
- ФАОСТАТ. URL: <https://www.fao.org/faostat/ru/#data/QCL> (Дата обращения 05 августа 2025).

**Федулова Т. П., Хуссейн А. С., Налбандян А. А.** Перспективная стратегия применения молекулярных маркеров в селекции *Beta vulgaris* L. (обзор) // Аграрный вестник Урала, 2023. – № 2(231). – С. 71–82. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2023-231-02-71-82>

**Cai D., Kleine M., Kifle S., Harloff H. J., Sandal N. N., Marcker K. A., Klein-Lankhorst R. M., Salentijn E. M., Lange W., Stiekema W. J., Wyss U., Grundler F. M., Jung C.** Positional cloning of a gene for nematode resistance in sugar beet // Science, 1997. – Vol. 275. – P. 832–834. <https://doi.org/10.1126/science.275.5301.832>.

**Dohm J., Minoche A., Holtgrawe D., Capella-Gutierrez S., Zakrzewski F., Tafer H., Rupp O., Sorensen T. R., Stracke R., Reinhardt R., Goesmann A., Kraft T., Schulz B., Stadler P. F., Schmidt T., Gabaldon T., Lehrach H., Weisshaar B., Himmelbauer H.** The genome of the recently domesticated crop plant sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // Nature, 2014. – Vol. 505. – P. 546–549.

**Dohm J. C., Lange C., Holtgrawe D., Sorensen T. R., Borchardt D., Schulz B., Lehrach H., Weisshaar B., Himmelbauer H.** Palaeohexaploid ancestry for Caryophyllales inferred from extensive gene-based physical and genetic mapping of the sugar beet genome (*Beta vulgaris* L.) // Plant Journal, 2012. – Vol. 70(3). – P. 528–540. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2011.04898.x>

**Flavell R. B., Bennett M. D., Smith J. B., Smith D. B.** Genome size and the proportion of repeated nucleotide sequence DNA in plants // Biochemical genetics, 1974. – Vol. 12. – P. 257–264.

**Geng G., Lv C., Stevanato P., Li R., Liu H., Yu L., Wang Y.** Transcriptome analysis of salt-sensitive and tolerant genotypes reveals salt-tolerance metabolic pathways in sugar beet // International Journal of Molecular Sciences, 2019. – Vol. 20(23) – P. 5910. <https://doi.org/10.3390/ijms20235910>

**Grimmer M. K., Bean M. R., Asher M. J. C.** Mapping of five resistance genes to sugar-beet powdery mildew using AFLP and anchored SNP markers // Theoretical and Applied Genetics, 2007. – Vol. 115. – P. 67–75.

**Holtgrawe D., Sorensen T. R., Viehover P., Schneider J., Schulz B., Borchardt D.** Reliable in silico identification of sequence polymorphisms and their application for extending the genetic map of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // PLoS One, 2014. – Vol. 9(10) – e110113. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110113>

**Klein M., Voss H., Gai D., Jung C.** Evaluation of nematode-resistance sugar beet (*Beta vulgaris* L.) lines by molecular analysis // Theoretical and Applied Genetics, 1998. – Vol. 97. – P. 896–904.

**Li X., He W., Fang J., Liang Y., Zhang H., Chen D., Wu X., Zhang Z., Wang L., Han P., Zhang B., Xue T., Zheng W., He J., Bai C.** Genomic and transcriptomic-based analysis of agronomic traits in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) pure line IMA1 // Frontiers in plant science, 2022. – Vol. 13. – P. 1418–1423. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1028885>

**Mutasa-Gottgens E. S., Joshi A., Holmes H. F., Hedden P., Gottgens B.** A new RNASeq-based reference transcriptome for sugar beet and its application in transcriptome-scale analysis of vernalization and gibberellin responses // BMC Genomics, 2012. – Vol. 13 (99). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-99>

**Stracke R., Holtgrawe D., Schneider J., Pucker B., Sorensen T. R., Weisshaar B.** Genome-wide identification and characterisation of R2R3-MYB genes in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // BMC Plant Biology, 2014. – Vol. 14 (249) – P. 13–99. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0249-8>

**Wang W., Sun Y., Li G., Zhang S. Y.** Genome-wide identification, characterization, and expression patterns of the BZR transcription factor family in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // BMC Plant Biology, 2019. – Vol. 19(1). <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1783-1>

**Weiland J., Yu M.** A Cleaved Amplified Polymorphic Sequence (CAPS) Marker Associated with Root-Knot Nematode Resistance in Sugarbeet // Crop Sci., 2003. – Vol. 43. – P. 1814–1818.

**Wu G. Q., Li Z. Q., Cao H., Wang J. L.** Genome-wide identification and expression analysis of the WRKY genes in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) under alkaline stress // Peer Journal, 2019. – Vol. 7. [https://doi.org/10.7717/peerj.7817\(2019a\)](https://doi.org/10.7717/peerj.7817(2019a))

**Xiaodong L., Wenjin H., Jingping F., Yahui L., Huizhong Zh., Duo Ch., Xingrong W., Ziqiang Zh., Liang W., Pingan H., Bizhou Zh., Ting X., Wenzhe Zh., Jiangfeng H., Chen B.** Genomic and transcriptomic-based analysis of agronomic traits in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) pure line IMA1 // Frontiers in Plant Science, 2022. – Vol. 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1028885>

**Zou C., Liu D., Wu P., Wang Y., Gai Z., Liu L., Yang F., Li C., Guo G.** Transcriptome analysis of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) in response to alkaline stress // Plant Molecular Biology, 2020. – Vol. 102(6). – P. 645–657. <https://doi.org/10.1007/s11103-020-00971-7>