

А.А. Налбандян, кандидат биологических наук
Т.П. Федулова, доктор биологических наук
Е.А. Тороп, доктор биологических наук
О.В. Ткаченко, младший научный сотрудник
Т.Н. Дуванова, младший научный сотрудник

Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара имени А.Л. Мазлумова
РФ, 396030, Воронежская обл., Рамонский р-н, п. ВНИИСС, 86
E-mail: arpnal@rambler.ru

УДК 633.63:631.52

DOI: 10.30850/vrsn/2022/2/33-37

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГАПЛОИДНЫХ ЛИНИЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Цель исследований – проведение молекулярно-генетического изучения гаплоидных растений-регенерантов сахарной свеклы, полученных в культуре in vitro путем прямой регенерации. Представлены результаты молекулярной оценки линий по пяти микросателлитным локусам (SSR-маркеры – Unigenes: 24552, 14805, 16898, 22373 и 27833) и трем минисателлитным (TRs). Получены экспериментальные данные, характеризующие исходные линии сахарной свеклы по молекулярно-генетическим маркерам и позволяющие четко их дифференцировать. Определены генетические расстояния (Эвклидовы) между изученными генотипами. Осуществлена кластеризация микроклонов сахарной свеклы, составлены уникальные ДНК-профили для селекционных образцов. Установлено, что ДНК-маркеры митохондриального генома сахарной свеклы, относящиеся к семейству минисателлитов TRs (TR1 и TR3), позволяют с высокой эффективностью идентифицировать микроклональные растения как MS- и O-тип формы. Выявлено, что для растений-опылителей (закрепители стерильности) O-типа характерно наличие ДНК-ампликонов длиной 700 (TR1) и 500 п.н. (TR3). У растений-регенерантов MS-форм фрагменты размером 400 п.н.

Ключевые слова: сахарная свекла, растения-регенеранты, цитоплазматическая мужская стерильность, праймеры, микросателлиты, минисателлиты, ПЦР-анализ.

A.A. Nalbandyan, *PhD in Biological sciences*
T.P. Fedulova, *Grand PhD in Biological sciences*
E.A. Torop, *Grand PhD in Biological sciences*
O.V. Tkachenko, *Junior Researcher*
T.N. Duvanova, *Junior Researcher*

A. Mazlumov All-Russian Research Institute of Sugar Beet and Sugar
RF, 396030, Voronezhskaya obl., Ramonskij r-n, p. VNIISS, 86
E-mail: arpnal@rambler.ru

MOLECULAR-GENETIC CHARACTERIZATION OF HAPLOID SUGAR BEET LINES

Aim of the investigations is to carry out molecular-genetic study of sugar beet haploid plants-regenerants obtained by direct regeneration under in vitro culture. Results of these sugar beet lines' molecular evaluation according to five microsatellite loci (SSR-markers – Unigenes: 24552, 14805, 16898, 22373 and 27833) and three minisatellites (TRs). As a result of the studies, experimental data characterizing initial sugar beet lines according to these molecular-genetic markers and allowing their clear differentiation have been obtained. Genetical distances (Euclidean) between the studied genotypes have been determined. The obtained sugar beet microclones have been clustered, and unique DNA-profiles for these breeding individuals have been made. From the results of the conducted molecular-genetic analysis of haploid plants-regenerants, it has been determined that DNA-markers of sugar beet mitochondrial genome belonging to the family of TRs minisatellites (TR1 and TR3) allow high-reliable identification of microclonal plants as MS and O-type forms. It has been revealed that plants-pollinators (sterility maintainers) of O-type are characterized by presence of DNA-amplicons: 700 bp in length when using the primer TR1 and 500 bp in length when using the primer TR3. The fragments of 400 bp are typical of MS plants-regenerants.

Keywords: sugar beet, plants-regenerants, cytoplasmic male sterility, primers, microsatellites, minisatellites, PCR-analysis.

На современном этапе развития селекции растений наиболее результативный метод повышения продуктивности – гетерозис. Однако резкое повышение продуктивности наблюдается только в первом поколении гибрида, а в последующих – столь же резкое ее падение. Семена гибридов применяют один раз и их требуется производить вновь. Поэтому необходимо разработать альтернативные пути использования гетерозиса. На наш взгляд, подходит метод закрепления гетерозиса, предложенный В.А. Струнниковым. [4] Согласно автору, высокая

продуктивность гетерозисного гибрида первого поколения – это результат концентрации в генотипе гибрида скоординированного комплекса благоприятных генов (ККГ-комплекс), подавляющих действие неблагоприятных рецессивных леталей и полuletалей. Следовательно, для «закрепления гетерозиса» в последующих поколениях необходимо очистить генотип исходного гибрида от летальных, «неэффективно действующих генов», сохранив комплекс благоприятных, повышающих продуктивность генов путем создания гомозиготных особей

на основе генотипа гетерозисного гибрида. Наиболее эффективно «очищают» генотип исходного высокопродуктивного гибрида технологии получения линий удвоенных гаплоидов (ДН-технологии). [6] Главная ценность – отсутствие у них летальных и полублетальных генов, и возможность перевода гаплоидов на диплоидный уровень (гомозиготные ДН-линии). Важнейшая задача в селекции сахарной свеклы – оценка генетического разнообразия с помощью микросателлитных (SSR) маркеров. [11] Предварительный анализ линий и гибридов молекулярными маркерами перед посевом помогает в планировании полевых испытаний, дает первое представление об однородности и отличимости линий при условии достаточного количества маркеров. [5] Развитие методов молекулярного анализа генов высших растений позволило изучать не только ядерные, но и митохондриальные и хлоропластные геномы. Цитоплазматические детерминанты системы ЦМС, использование которой в селекции сахарной свеклы имеет большое значение, находятся в митохондриальном геноме. Наличие митохондриального гена, обеспечивающего стерильность у растений-регенерантов, изучали микросателлитными праймерами (повторяющиеся фрагменты ДНК длиной от 9...10 и более нуклеотидов семейства TR: TR1, TR2, TR3 и TR4). [10]

Выявление локус-специфических ДНК-маркеров для молекулярного генотипирования и идентификации локусов, сцепленных с признаком ЦМС – актуальное направление исследований.

Цель работы – молекулярно-генетические изучение гаплоидных растений-регенерантов сахарной свеклы, полученных в культуре *in vitro* путем прямой регенерации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для получения в культуре *in vitro* гаплоидных микроклонов использовали неоплодотворенные семязачатки растения МС-формы (№ 709) высокопродуктивного гибрида РМС-137 в фазе формирования бутонов. Получено девять - линий растений-регенерантов. ДНК экстрагировали наборами для выделения геномной ДНК (ЗАО «Синтол»). Качество образцов оценивали электрофорезом в 1,2 % агарозном геле, концентрацию – набором HS QubitR (Thermo Fisher Scientific, США), ПЦР – на приборе SimpliAmp (Thermo Fisher Scientific, США). Протокол ПЦР: 1) предварительная денатурация 94°C, 4 мин.; 2) 30 циклов: денатурация 94°C – 35 с; отжиг – 45 с; элонгация при 72°C – 60 с; 3) заключительная элонгация при 72°C – 4 мин. Состав ПЦР-смеси: 1×ПЦР-буфер, 2,5 мМ MgCl₂, по 0,2 мМ смеси dНТФ, 1 ед. Таq ДНК-полимеразы, ДНК 500 нг, праймеры 0,5 мкМ.

В работе по генотипированию полученных гаплоидных линий, созданию генетических паспортов и штрих-кодов применяли пять SSR-праймеров к микросателлитным локусам генома сахарной свеклы: Unigene 24552, Unigene 14805, Unigene 16898, Unigene 22373, Unigene 27833. [7] Также протестировали вышеуказанные образцы на цитоплазматическую мужскую стерильность, которая кон-

Таблица 1.
Нуклеотидные последовательности и характеристики пяти микро-и трех минисателлитных праймеров

Праймер	Последовательность 5' – 3'	T _m °C	Ссылка
Unigene 24552	F: AACAACTCACTCATCCTTCTTC R: ATGAAAGCAAACGACTAGCAG	54,5	Fugate, 2014
Unigene 14805	F: ACATGTCAACTCTCAACAATCC R: TCACTAGGAGAAAACCTTC	--/--	--/--
Unigene 16898	F: AGAACTTAGATTGTGACCTGCT R: GATGGGAAGAGAGAGATTAGTG	--/--	--/--
Unigene 22373	F: AAAGGAAACTACCCCTACACTT R: AAAGGAGAAAAGACGATGAG	--/--	--/--
Unigene 27833	F: GAGTCATCAACACCAAACTACA R: ATTAGCCAAGAAAATCACCC	--/--	--/--
TR1	F: AGAACTTCGATAGGCGAGAGG R: GCAATTTTCAGGGCATGAACC	59	Nishizawa, 2000
TR2	F: TTAATTGCCAGACCGGAGGC R: GAGCTTGCTCGCAGCTTATG	57	--/--
TR3	F: AGATCAAACAGAGGGACTG R: CGGATCACCTATTCAATTG	56	--/--

Таблица 2.
Характеристика пяти SSR-праймеров к микросателлитным локусам генома

SSR-локус	Мотив	Число аллелей	Размер фрагментов, п.н.	PIC
Unigene 24552	(CTT)14	29	50...600	0,71
Unigene 14805	(TCA)7	45	100...1500	0,85
Unigene 16898	(CAA)8	37	220...1000	0,82
Unigene 22373	(CCA)4	24	200...600	0,75
Unigene 27833	(ATA)7	63	200...1200	0,88

тролируется митохондриальными генами, потребовалось три пары минисателлитных праймеров семейства TR. [10]

Нуклеотидные последовательности и характеристики пар праймеров представлены в таблице 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено генотипирование девяти гаплоидных растений-регенерантов сахарной свеклы по пяти SSR-маркерам, всего выявлено 198 ДНК-ампиконов, рассчитан PIC (показатель информационного полиморфизма) каждого маркера (табл. 2). Чем выше PIC, тем «ценнее» маркер, так как он отражает способность устанавливать полиморфизм популяции в зависимости от числа обна-

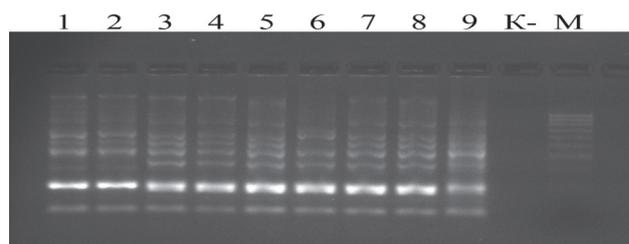


Рис. 1. Электрофоретическое разделение ПЦР-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусу Unigene 27833 F/R: 1...9 – анализируемые линии; К – отрицательный контроль (без ДНК); М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™ (Thermo Fisher Scientific, США) (то же на рис. 2).

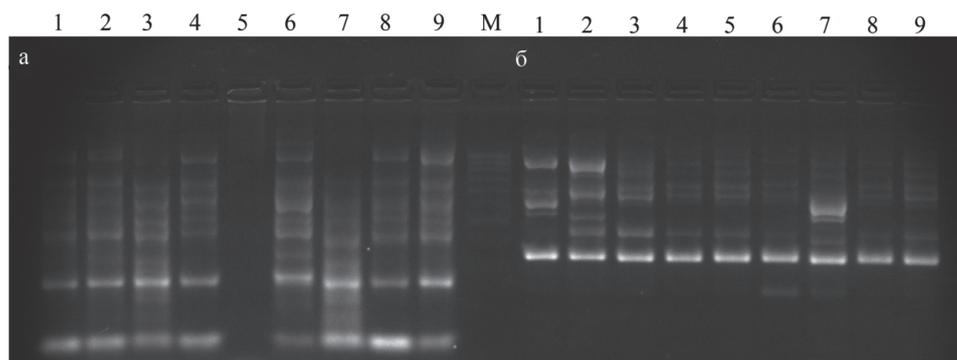


Рис. 2. Электрофоретическое разделение ПЦП-продуктов, полученных с праймерами к SSR-локусам Unigene 24552 F/R (а) и Unigene 14805 F/R (б).

руживаемых аллелей и распределения их частот. Величину PIC находили по формуле:

$$PIC_j = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2,$$

где i – i -й аллель j -го маркера, n – число аллелей j -го маркера, P – частота аллелей. [9]

Так, по локусу Unigene 27833 F/R обнаружено 63 ПЦП-продукта, длиной от 200 до 1200 п.н. (рис. 1). Он оказался высокополиморфным, PIC – 0,88.

По праймерам Unigene 24552 F/R и Unigene 14805 F/R выявлено 29 (50...600 п.н.) и 45 (100...1500 п.н.) ПЦП-продуктов соответственно (рис. 2). Полиморфизм составляет 0,71 и 0,85 соответственно, что свидетельствует о возможности использования данных маркеров для генотипирования.

Полукусам Unigene 22373 F/R и Unigene 16898 F/R обнаружено 26 и 35 ПЦП-продуктов длиной от 100 до 1500 п.н. соответственно. Оба высокополиморфные, PIC – 0,75 и 0,82 соответственно.

На основе выявленных аллелей рассчитали матрицу генетической близости исследуемых образцов сахарной свеклы (табл. 3). Наибольшее установленное генетическое расстояние $D_N = 4,123$.

По рассчитанным генетическим расстояниям дифференцировали линии сахарной свеклы методом кластерного анализа (рис. 3).

Изучаемые линии сахарной свеклы разделили на дивергентные кластеры в соответствии с алгоритмом PAST. Выявленный уровень генетической дифференциации наглядно иллюстрирует их расположение на дендрограмме, полученной при многомерном шкалировании матрицы корреляционного сходства. Образцы 1 и 2, имеющие сходную генетическую структуру по изученным микросателлитным локусам ядерной ДНК, близко расположены друг к другу. Образец 6 удален от других образцов, что свидетельствует о генетическом отличии данного генотипа от других номеров.

По результатам молекулярного анализа составлены мультилокусные генетические паспорта и штрих-коды линий (рис. 4).

Микроклоны протестировали на наличие митохондриальных локусов, ответственных за мужскую стерильность. Известно, что минисателлиты – высоковариабельные тандемные повторы, применяются для оценки полиморфизма митохондриаль-

ного генома. Ранее в исследованиях иностранными авторами обнаружены и описаны четыре локуса тандемных повторов (TR1, TR2, TR3, TR4) в митохондриальном геноме сахарной свеклы. Семейство минисателлитов TR состоит из тандемных повторов длиной 30...32 п.н., количество варьирует от 2 до 13 генотипов. Маркеры TR1 и TR3 сцеплены с генами, контролирующими ЦМС. [8] Признак цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) – один из немногих, связанный с генами митохон-

Таблица 3. Матрица генетической близости линий

Образец	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	–	1,732	3,464	3,464	3,872	4,123	3,605	3,316	3,741
2	1,732	–	3,316	3,316	4,000	4,000	3,464	3,162	3,316
3	3,464	3,316	–	2,000	3,000	3,605	2,645	1,732	2,449
4	3,464	3,316	2,000	–	3,000	3,605	3,316	1,732	2,449
5	3,872	4,000	3,000	3,000	–	3,741	2,828	2,828	3,000
6	4,123	4,000	3,605	3,605	3,741	–	3,464	3,464	3,316
7	3,605	3,464	2,645	3,316	2,828	3,464	–	2,828	3,000
8	3,316	3,162	1,732	1,732	2,828	3,464	2,828	–	1,732
9	3,741	3,316	2,449	2,449	3,000	3,316	3,000	1,732	–

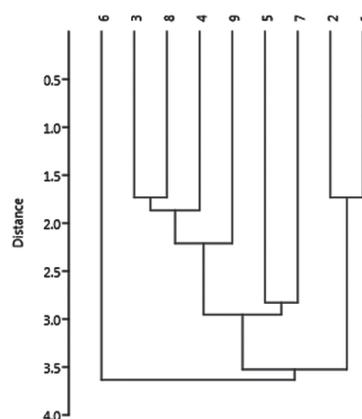


Рис. 3. Генетические взаимоотношения линий на основе межгрупповых связей.

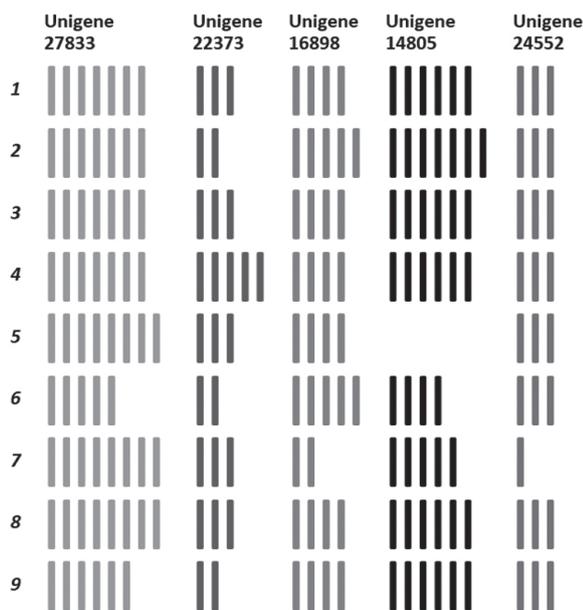


Рис. 4. Штрих-коды линий сахарной свеклы на основе SSR-анализа.

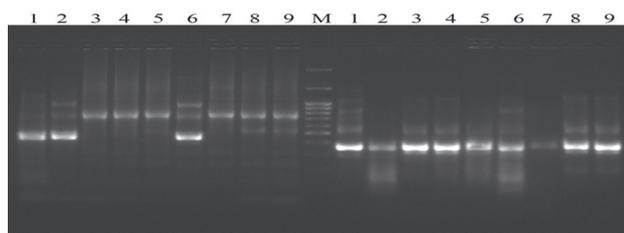


Рис. 5. Электрофореграмма продуктов ПЦР с праймерами TR1 (слева) и TR2 (справа): 3...5 и 7...9 – для форм закрепителя стерильности О-типа; 1...2 – МС-форма, 6 – микс (Оп). М – маркер молекулярных масс ДНК GeneRuler™, 100...3000 п.н. (Thermo Fisher Scientific, США) (то же на рис. 6).

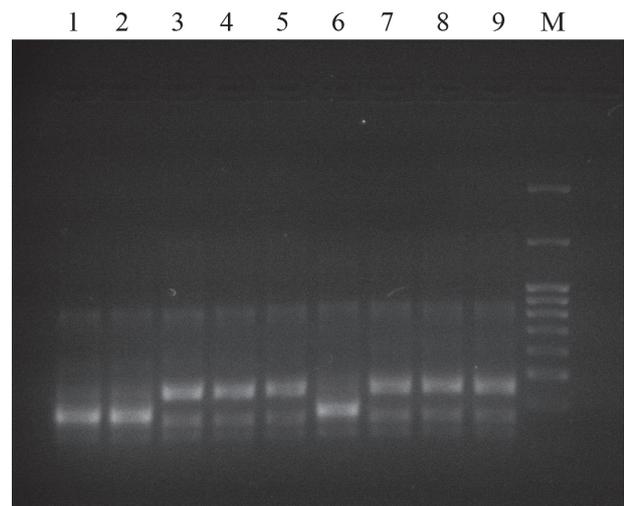


Рис. 6. Электрофореграмма продуктов ПЦР с праймером TR3.

дрий у высших растений, выражается в формировании пыльников со стерильной пылью.

Для подтверждения молекулярно-генетическими методами принадлежности девяти исследуемых гаплоидных регенерантов к МС- и О-тип формам,

заранее ранжированных методами классической селекции, проведена амплификация ДНК образцов с праймерами TR1, TR2 и TR3. С TR1 – фрагменты длиной ~700 п.н. (О-тип) у образцов 3...5 и 7...9; длиной ~400 п.н. (МС-форма) у 1, 2 и 6. У образца 6 обнаружено оба вышеуказанных ампликона. Так как в его геноме амплифицируются оба фрагмента, то однозначно говорить о его принадлежности к МС- или О-типу нельзя. А.Г. Брагин [1] показал, что N- и *Svulg*-специфичные маркеры повсеместно присутствуют в цитоплазмах растений как с оуэновским плазмотипом, так и плазмотипом, который обеспечивает образование фертильной пыльцы. Данные, полученные автором, свидетельствуют в пользу независимого сосуществования митохондриальных геномов N- и *Svulg*-типов в пределах митохондрий растений одной линии. Предположительно, это и объясняет неоднородность данного образца.

Маркер TR2 при амплификации не выявил разнообразия (мономорфный). Обнаружен ПЦР-фрагмент размером ~400 п.н. у всех генотипов (рис. 5).

Амплификация ДНК с праймером TR3 показала наличие фрагментов длиной ~500 п.н. (О-тип) у образцов 3...5, 7...9, длиной ~400 (МС-форма) у 1, 2 и 6 (рис. 6).

Таким образом, данные праймеры позволяют на ранних этапах разделять гаплоидные растения-регенеранты на МС- и О-тип формы, что имеет важную теоретическую и практическую значимость для селекции.

Выводы. На базе высокоурожайного гибрида сахарной свеклы отечественной селекции РМС-137 получено девять гаплоидных линий растений-регенерантов, путем культивирования неоплодотворенных семязачатков в культуре *in vitro*.

Молекулярно-генетические исследования позволили дифференцировать эти линии на МС- и О-типы, создать на основе SSR-анализа уникальные генетические профили (паспорта), штрих-коды для каждой гаплоидной линии, что помогает идентифицировать их при использовании в селекции. С помощью апробированных праймеров TR1 и TR3 можно на ранних этапах разделять гаплоидные растения-регенеранты на МС- и О-тип формы. Линии растений-регенерантов, отобранные по молекулярно-генетическим признакам, будут вовлечены в дальнейшую работу по получению высокопродуктивных гибридов с закрепленным уровнем гетерозиса.

Интенсивное развитие молекулярно-генетических технологий помогает выявить новые подходы для определения генетических детерминант фенотипических признаков, их картирование с помощью молекулярных маркеров, наряду с классическими методами генетики и селекции. Создание новых генетически маркированных гаплоидных линий сахарной свеклы, полученных на базе высокопродуктивных гибридов, внесет вклад в развитие отечественных прикладных молекулярно-генетических и селекционных исследований.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Брагин, А.Г. Анализ гетероплазматического состояния митохондриальной ДНК фертильных и мужско-стерильных растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) /

- А.Г. Брагин, М.К. Иванов, Л.А. Федосеева, Г.М. Дымшиц // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2011. — Т. 15. — № 3. — С. 585—590.
2. Васильченко, Е.Н. Технология создания реституционных линий сахарной свеклы / Е.Н. Васильченко, Т.П. Жужжалова, Т.Г. Ващенко // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. — 2018. — № 1 (56). — С. 56—64. DOI: 10.17238/issn2071-2243.2018.1.56.
 3. Налбандян, А.А. Микросателлитные маркеры в селекции сахарной свёклы / А.А. Налбандян, Т.П. Федуллова, Н.Р. Михеева, А.В. Корниенко // Сахар. — 2021. — № 3. — С. 37—40.
 4. Струнников, В.А. Гетерозис можно закрепить в потомстве / В.А. Струнников, Л.В. Струнникова // Природа. — 2003. — № 1. — С. 3—7.
 5. Шилов, И.А. Создание современных гибридов сахарной свёклы с применением микросателлитного анализа / И.А. Шилов, Ю.В. Анискина, Т.В. Шалаева и др. // Сахар. — № 8. — 2020. — С. 32—36.
 6. Dunwell, J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation / J.M. Dunwell // Plant Biotechnology Journal. — 2010. — V. 8. — P. 377—424. DOI 10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x.
 7. Fugate, K. Generation and Characterization of a Sugarbeet Transcriptome and Transcript-Based SSR Markers / K. Fugate, D. Fajardo, B. Schlautman et al. // The Plant Genome. — 2014. — V. 7. — № 2. — P. 1—13. DOI:10.3835/plantgenome2013.11.0038.
 8. Liu, Q. Analysis of Cytoplasm Polymorphism on the TR2 Locus of Mitochondria Genome in Leaf Beet Line SK-5 / Q. Liu, L. Liu, Ch. Luo et al. // Advances in Biological Sciences Research. — 2017. — 4. — P. 292—296.
 9. Nei, M. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases / M. Nei, W.H. Li // PNAS USA. — 1979. — V. 76. — P. 5269—5273.
 10. Nishizawa, S. Variable number of tandem repeat loci in the mitochondrial genomes of beets / S. Nishizawa, T. Kubo, T. Mikami // Current Genetics. — 2000. — V. 37. — P. 34—38. DOI 10.1007/s002940050005.
 11. Surinder, K. Profiling of sugar beet genotypes for agronomical, sugar quality and forage traits and their genetic diversity analysis using SSR markers / K. Surinder, K. Navraj, G. Meenakshi et al. // Electronic Journal of Plant Breeding. — 2016. — V. 7. — P. 253—266.
 12. Taški-Ajdković, K. Estimation of genetic diversity and relationship in sugar beet pollinators based on SSR markers / K. Taški-Ajdković, N. Nagl, Ž. Čurčić, M. Zorić // Electronic Journal of Biotechnology. — 2017. — No. 27. — P. 1—7.
 13. Xia, H. Microhomologies Are Associated with Tandem Duplications and Structural Variation in Plant Mitochondrial Genomes / H. Xia, W. Zhao, Y. Shi et al. // Genome Biol. Evol. — 2020. — V. 12. — № 11. — P. 1965—1974. DOI 10.1093/gbe/evaa/172.
- LIST OF SOURCES**
1. Bragin, A.G. Analiz geteroplazmatskogo sostoyaniya mitochondrial'noj DNK fertil'nyh i muzhskosteril'nyh rastenij saharnoj svekly (*Beta vulgaris*) / A.G. Bragin, M.K. Ivanov, L.A. Fedoseeva, G.M. Dymshic // Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. — 2011. — T. 15. — № 3. — S. 585—590.
 2. Vasil'chenko, E.N. Tekhnologiya sozdaniya restitucionnyh linij saharnoj svekly / E.N. Vasil'chenko, T.P. Zhuzhhalova, T.G. Vashchenko // Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. — 2018. — № 1 (56). — S. 56—64. DOI: 10.17238/issn2071-2243.2018.1.56.
 3. Nalbandyan, A.A. Mikrosatellitnye markery v selekcii saharnoj svyokly / A.A. Nalbandyan, T.P. Fedulova, N.R. Miheeva, A.V. Kornienko // Sahar. — 2021. — № 3. — S. 37—40.
 4. Strunnikov, V.A. Geterozis mozhno zakrepit' v potomstve / V.A. Strunnikov, L.V. Strunnikova // Priroda. — 2003. — № 1. — S. 3—7.
 5. Shilov, I.A. Sozdanie sovremennyh gibridov saharnoj svyokly s primeneniem mikrosatellitnogo analiza / I.A. Shilov, Yu.V. Aniskina, T.V. Shalaeva i dr. // Sahar. — № 8. — 2020. — S. 32—36.
 6. Dunwell, J.M. Haploids in flowering plants: origins and exploitation / J.M. Dunwell // Plant Biotechnology Journal. — 2010. — V. 8. — P. 377—424. DOI 10.1111/j.1467-7652.2009.00498.x.
 7. Fugate, K. Generation and Characterization of a Sugarbeet Transcriptome and Transcript-Based SSR Markers / K. Fugate, D. Fajardo, B. Schlautman et al. // The Plant Genome. — 2014. — V. 7. — № 2. — P. 1—13. DOI:10.3835/plantgenome2013.11.0038.
 8. Liu, Q. Analysis of Cytoplasm Polymorphism on the TR2 Locus of Mitochondria Genome in Leaf Beet Line SK-5 / Q. Liu, L. Liu, Ch. Luo et al. // Advances in Biological Sciences Research. — 2017. — 4. — P. 292—296.
 9. Nei, M. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases / M. Nei, W.H. Li // PNAS USA. — 1979. — V. 76. — P. 5269—5273.
 10. Nishizawa, S. Variable number of tandem repeat loci in the mitochondrial genomes of beets / S. Nishizawa, T. Kubo, T. Mikami // Current Genetics. — 2000. — V. 37. — P. 34—38. DOI 10.1007/s002940050005.
 11. Surinder, K. Profiling of sugar beet genotypes for agronomical, sugar quality and forage traits and their genetic diversity analysis using SSR markers / K. Surinder, K. Navraj, G. Meenakshi et al. // Electronic Journal of Plant Breeding. — 2016. — V. 7. — P. 253—266.
 12. Taški-Ajdković, K. Estimation of genetic diversity and relationship in sugar beet pollinators based on SSR markers / K. Taški-Ajdković, N. Nagl, Ž. Čurčić, M. Zorić // Electronic Journal of Biotechnology. — 2017. — No. 27. — P. 1—7.
 13. Xia, H. Microhomologies Are Associated with Tandem Duplications and Structural Variation in Plant Mitochondrial Genomes / H. Xia, W. Zhao, Y. Shi et al. // Genome Biol. Evol. — 2020. — V. 12. — № 11. — P. 1965—1974. DOI 10.1093/gbe/evaa/172.