

ЦВЕТУШНОСТЬ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* var. *altissima* Döll): ПРИЧИНЫ, ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ И ПРЕДОТВРАЩЕНИЕ*
(обзор)

А.Ю. КРУПИНА ✉, П.Ю. КРУПИН, Г.И. КАРЛОВ, М.Г. ДИВАШУК

Сахарная свекла — важная сельскохозяйственная культура, продукты переработки которой используются в производстве сахара и спирта, животноводческой, кондитерской и других отраслях промышленности. Будучи двулетним растением, сахарная свекла в первый год формирует корнеплод, а во второй год, после зимнего хранения, — цветонос и соцветия. Способность формировать цветонос в первый год жизни называется цветущностью. Образование цветоноса у сахарной свеклы происходит в результате воздействия низких положительных температур (яровизация) и длинного светового дня. Цветущность актуальна для регионов свеклосеяния с холодными веснами и длинным световым днем и приводит к потере урожая и сахара. С точки зрения генетики цветущность обусловлена работой сложной системы генов перехода из вегетативной фазы развития в генеративную, центральное место в которой занимает взаимодействие генов *BvBTC1* и *BvBBX19*. Функциональные продукты экспрессии стимулируют ген-индуктор цветения *BvFT2* и подавляют экспрессию гена-репрессора цветения *BvFT1* (N. Dally с соавт., 2018). В геноме свеклы среди генов цветения идентифицировано множество генов-ортологов арабидопсиса, характеризующихся дифференциальной экспрессией и метилированием в результате яровизации и различающихся у устойчивых и неустойчивых к цветущности генотипов (M.-V. Trap-Gentil с соавт., 2011; Z. Pi с соавт., 2021). Главный физиологический регулятор перехода к цветению у сахарной свеклы — гибберелловая кислота, гены-регуляторы синтеза которой также участвуют в яровизации (E. Mutasa-Gottgens с соавт., 2009). Главные методы борьбы с цветущностью состоят в использовании соответствующих агротехнических приемов и в создании устойчивых сортов и гибридов селекционно-генетическими методами. Агротехнические методы подразумевают правильную дату сева, при которой растения не подвергаются воздействию низких положительных температур, выбор сортов, рекомендованных для зоны возделывания, уничтожение раннецветущих растений, использование химической обработки семян и вегетирующих растений (И.А. Оксененко с соавт., 1987; К.С. Девликамов с соавт., 2016; M. Sadeghi-Shoae с соавт., 2017). Селекционные методы предполагают создание аналитического фона для негативного отбора цветущего материала: сверххранний и подзимний посевы, отбор в условиях длинного дня, посев яровизированными семенами, посев в почву, обработанную гербицидами (А.В. Корниенко с соавт., 1983; А.В. Логвинов с соавт., 2021, 2022). Важно проводить оценку генетических ресурсов из мировых коллекций как культурных, так и дикорастущих образцов для поиска новых доноров устойчивости к цветущности (Е.С. Кутяхова с соавт., 2016; В.И. Буренин с соавт., 2018). Важным методом при создании новых ценных аллелей нецветущности служит мутагенез на основе этилметансульфоната. Маркеры для аллельных вариантов (гаплотипов) функциональных генов цветения, а также найденные локусы количественных признаков и однонуклеотидные полиморфизмы, ассоциированные с устойчивостью к цветущности, могут быть использованы в маркер-опосредованной селекции (B. Büttner с соавт., 2010; Y. Kuroda с соавт., 2019; S. Ravi с соавт., 2021). Для ускоренной селекции и семеноводства по схеме «от семени до семени» перспективна стимуляция цветущности растений сахарной свеклы в условиях искусственного климата за счет правильно подобранной температуры, фенофазы начала яровизации, продолжительности и качества светового периода.

Ключевые слова: сахарная свекла, яровизация, цветение, стрелкование, селекция, маркер-опосредованный отбор, генные сети, агротехника, ускоренная селекция.

Сахарная свекла (*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* var. *altissima* Döll) — универсальная техническая сельскохозяйственная культура. Несмотря на то, что, по сути, единственная цель ее выращивания — получение сахара из корнеплодов, растение перерабатывается практически без отходов. Так, оставшуюся при уборке ботву закладывают в почву как органическое удобрение, отправляют на корм крупному рогатому скоту и свиньям; патоку используют в кондитерском деле, в производстве дрожжей, спирта, лимонной

* Исследование выполнено при финансовой поддержке Государственных заданий FGUM-2023-0002 и FGUM-2022-0004.

кислоты и т.д.; жом и патока также идут на корм; дефекаат можно использовать в качестве известкового удобрения (1).

Сахарная свекла имеет огромное значение в севообороте и служит предшественником для таких сельскохозяйственных культур, как кукуруза, зернобобовые, однолетние травы, просо, ранние яровые зерновые, которые дают более высокие урожаи из-за почвоулучшающего и фитосанитарного положительного действия сахарной свеклы (2). Вместе с тем ценность сахарной свеклы как предшественника зависит от климатических и почвенных условий.

Сахарную свеклу разделяют на три группы: урожайная (крупные корнеплоды с низким содержанием сахарозы), урожайно-сахаристая (среднего размера корнеплоды со средним показателем по сахарозе) и сахаристая (относительно небольшие корнеплоды с повышенным накоплением сахарозы). Благодаря работе селекционеров содержание сахара в корнеплодах свеклы поднялось с 1,3 % с того времени, когда его обнаружили в корнях, до 17-20 % (3, 4).

В 2017-2022 годах в мире в среднем ежегодно производили 275 млн т сахарной свеклы при общей посевной площади около 4,6 млн га (5, 6). Хотя статистические данные за этот период показывают, что Европейский союз в целом можно назвать лидером по производству сахарной свеклы (средний валовый сбор около 113 млн т при средней посевной площади 1,5 млн га), при анализе вклада каждого государства в отдельности первенство в этой отрасли демонстрирует Российская Федерация (средний валовый сбор около 44 млн т при средней посевной площади 1,1 млн га) (5-7). Во Франции за тот же период ежегодный сбор этого корнеплода составил примерно 36 млн т, в Германии и США — около 30 млн т (6). На долю сахарной свеклы приходится примерно 20 % мирового производства сахара (5), а в России эта культура остается единственным источником отечественного сырья для производства сахара (8).

В 2022-2023 годах в России сахарную свеклу выращивали в 24 регионах и перерабатывали на 65 сахарных заводах в 18 регионах. Валовой сбор сахарной свеклы в РФ вырос на 15 % и вернулся к значениям 2011 года (первый постсоветский пик) (9). Наиболее благоприятные регионы для культуры — черноземы на юге страны (Краснодарский край, Поволжье, Черноземье), Северный Кавказ и Приволжье.

Одна из актуальных проблем полевого фабричного двухлетнего возделывания культуры — так называемая цветущность, то есть стрелкование и цветение в первый год жизни растения. Если в процессе производства семян сахарной свеклы цветение необходимо, то при выращивании культуры на корнеплоды нужны сорта, которые не вступают в эту стадию развития.

Нашей целью был систематический обзор публикаций по проблеме цветущности, причинам ее возникновения и методам борьбы с ней у сахарной свеклы.

Задачи и проблемы селекции и семеноводства сахарной свеклы в России. Сахар — незаменимый ресурс быстродеятельной энергии для человека. С ростом населения планеты увеличивается и мировой спрос на сахар. Несмотря на то, что в РФ под сахарной свеклой заняты самые большие в мире посевные площади, урожай с них собирается в разы меньший, чем в странах с меньшими площадями посевов. Так, в среднем за 2017-2022 годы урожайность сахарной свеклы в России составила 425 ц/га, в то время как во Франции — 812 ц/га, в Германии — 745 ц/га (в среднем по Европейскому союзу — 735 ц/га), в США — 682 ц/га, то есть

примерно в 1,5-2 раза выше, чем в России (5-7).

Кроме того, при лидирующих позициях России по площади посевов сахарной свеклы в последние годы более 90 % из них засеваются импортным семенным материалом (10). Это обусловлено, в том числе, зарубежными прогрессивными агротехнологиями, исключаящими ручной труд, и вытекающими из этого требованиями к подготовке и качеству семян (шлифовка, калибровка, дражирование, приближающаяся к стопроцентной всхожесть и т.д.) (11).

Однако при том, что урожайность у импортных гибридов и сортов выше, чем у отечественных, оказалось, что зарубежные гибриды подвержены болезням, например корневым гнилям в условиях избыточного увлажнения, и не накапливают в корнеплодах заявленный производителем процент сахаристости. Отечественные сорта и гибриды по сравнению с зарубежными характеризуются большей устойчивостью к абиотическим и биотическим стрессовым факторам среды и имеют лучшую лежкоспособность, то есть потери сахара при хранении у них меньше (12, 13). Такой селекционный потенциал должен быть использован. Следовательно, отставание в методологии научных исследований и торможение практического применения селекционных и семеноводческих разработок недопустимы, так как это увеличит зависимость наших хозяйств от зарубежных поставщиков семян и негативно скажется на экономической и технологической устойчивости свеклосахарного комплекса страны (10, 14). В 2016 году из 33 новых гибридов, включенных в Государственный реестр селекционных достижений, только три были отечественными: Азимут (создан на Первомайской селекционно-опытной станции сахарной свеклы, Краснодарский край) рекомендован для возделывания на Кубани, средняя урожайность 496 ц/га; Конкурс (выведен на Льговской опытно-селекционной станции, Курская обл.) предназначен для выращивания в Центрально-Черноземном районе, имеет урожайность 421 ц/га; РМС 127 (зарегистрирован ВНИИ сахарной свеклы им. А.Л. Мазлумова, Воронежская обл.) характеризуется урожайностью от 324 до 720 ц/га в зависимости от района возделывания (15).

В настоящее время государственные цели и задачи ориентированы на селекцию конкурентоспособных гибридов, не уступающих зарубежным аналогам или превосходящих их по урожайности и качеству, устойчивых к абиотическим стрессам и болезням, на разработку эффективных технологий возделывания, хранения и переработки сахарной свеклы и на обеспечение отрасли качественными семенами для уменьшения зависимости от иностранных гибридов (КПНИ РФ «Развитие селекции и семеноводства сахарной свеклы», подпрограммы «Развитие селекции и семеноводства сахарной свеклы в Российской Федерации» Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства на 2017-2025 годы). При создании односемянных гибридов на основе цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) важно достигнуть уровня урожайности многоростковых сортов и гибридов по таким показателям, как форма семян, энергия прорастания и полевая всхожесть (16-18). Агрохимически активные сорта сахарной свеклы позволят получить больше органического вещества на единицу внесенных удобрений (19). Толерантность гибридов к конкретному гербициду позволит сократить объемы применения гербицидов (20), а толерантность к стрессовым кислым почвам, засухе и тяжелым металлам — расширить ареал возделывания культуры (21, 22). Для создания сортов, устойчивых к болезням и неблагоприятным условиям, в скрещиваниях используются дикорастущие сородичи свеклы в качестве доноров ценных признаков (23, 24). Важный инструмент селекции сахарной свеклы — разработка молекулярных маркеров

для генотипирования линий и гибридов, что помогает усовершенствовать селекционный процесс (25). Нужны гибриды с широким географическим ареалом возделывания, в том числе в северных районах (проблема холодоустойкости), с высокой продуктивностью, качеством продукции и не склонные к цветущности (26).

Проблема цветущности сахарной свеклы. Сахарная свекла характеризуется двухлетним циклом развития: в первый год жизни она образует вегетативные органы (укороченный стебель, корнеплод, листья), во второй — формирует цветонос, на котором образуются семена. При традиционной промышленной селекции сахарной свеклы получили распространение безвысадочный, высадочный и пересадочный (штеклинговый) способы получения семян, когда в первый год жизни из высеянных семян получают маточные корнеплоды (маточники), а на второй — семена (11). Обычно листья и цветоносные побеги отрастают у высаженных в почву корнеплодов на второй год вегетации из спящих пазушных почек, заложенных в первый год при высокой температуре. Дальнейшее понижение температуры до 0...+8 °С провоцирует развитие последних. В естественных условиях это понижение происходит зимой, а весной второго года почки дают цветоносные побеги. Однако в некоторых случаях процесс может протекать и в первый год жизни растений, что приводит к стрелкованию и последующему цветению, то есть к цветущности.

На каждый 1 % цветух приходится снижение урожайности на 0,5-0,7 % (27). В корнеплодах цветущей свеклы уплотняются клеточные стенки с образованием повышенного количества лигнина. Такие корнеплоды плохо изрезаются в стружку из-за избыточной волокнистости. Корнеплоды цветущей свеклы значительно отличаются от обычных не только по химическому составу, но и увеличенной массой головки (20-22 % массы корнеплода против 11-13 %), повышением деревянистости и содержания мелассообразующих веществ, снижением сахаристости и меньшей чистотой свекловичного сока. Цветущая свекла, особенно ранняя, более подвержена болезням и неустойчива при хранении из-за большего поражения кагатной гнилью (28-30).

Непосредственно на полях даже незначительное, на первый взгляд, количество цветущих растений может создать большие проблемы. Особенно опасна ранняя цветуха, которая становится предшественником злостного сорняка — сорной (дикой) свеклы, поскольку осыпавшиеся семена могут пребывать в почве десятки лет без потери всхожести. Семена, прошедшие яровизацию, произвольно прорастают в рядках и междурядьях, стрелкуются в 100 % случаях, образуют многочисленные семенники и вновь многократно засоряют поля, выигрывая в борьбе за питательные вещества и угнетая растения культурной свеклы. Это приводит к потере продуктивности и может парализовать переработку корнеплодов на заводе. На зараженных сорняком полях распространяются специфические свекловичные болезни и вредители (31).

Исследования на модельных растениях показали, что регуляция цветения сложна и включает множество путей, которые зависят как от экологических, так и от эндогенных сигналов (32). Причины цветущности могут быть внешними (влияние температурного и светового режимов, минерального питания, гербицидов и т.д.) и внутренними (генетически обусловленными).

Внешние факторы возникновения цветущности. Цветущность сахарной свеклы может быть обусловлена сверххранним посевом, продолжительным низкотемпературным влиянием, так называемой ярови-

заций (0...+10 °С в течение 1-6 нед, часто в низинах, особенно в период развертывания семядольных листьев и появления настоящих) (33), продолжительностью освещения более 12 ч, качеством и интенсивностью освещения (34).

Одна из основных причин появления цветущности свеклы — чрезмерно ранний посев, затяжные холодные весны с резким похолоданием без осадков. В этом случае высеянные семена лежат в земле до 40 сут и успевают пройти стадию яровизации — приобретения или ускорения способности к побегообразованию и цветению в результате длительного пребывания при низких температурах. Например, в 1974 году в Винницкой области Украины весна была сухой и холодной. Поле засеяли свеклой 28 марта, затем из-за плохих всходов частично пересеяли 13 мая. При уборке на участке раннего посева обнаружили 27 % цветущей свеклы, а на пересеянных участках ее не было вовсе (28).

По данным Всесоюзного НИИ сахарной свеклы (2), с распространением посевов на север цветущность повышается из-за понижения температуры воздуха, удлинения светового дня и насыщения света длинными волнами (так называемый дальний красный спектр), что провоцирует синдром избегания тени, когда стебель резко вытягивается по направлению к источнику света. Например, при посеве одного и того же сорта свеклы в Вологодской области (продолжительность светового дня в июне 20 ч 05 мин) и в Киргизстане (15 ч 10 мин) цветущность составила соответственно 10,2 и 0,01 % (28).

Несколько исследователей указывают на связь между ростом и развитием растения и преждевременным стрелкованием. Например, существует положительная корреляция между долей цветущих растений и плодородием почвы или между долей цветущих растений и поливом. Кроме того, замечена связь между внесением удобрений, гербицидов, минеральным питанием (35, 36), особенно после яровизации, и развитием цветоносов, причем наиболее сильное влияние оказывают азотные удобрения (28). Также сообщается о том, что снижение плотности растений приводит к большему количеству стрелкующихся (37). Складывается впечатление, что благоприятные условия выращивания, в особенности после яровизационного воздействия, способствуют преждевременному стрелкованию сахарной свеклы, причем цветущность сильнее проявляется при более высоком урожае (36, 38). И хотя существует несколько указаний на взаимосвязь между быстрым ростом и цветением, производители вряд ли будут ограничивать цветение посредством радикального изменения методов выращивания, так как меры против цветения могут снизить урожайность.

Важно отметить, что помимо яровизации установлен феномен деярвизации («обращения вспять»). В годы с возвратом весенних заморозков после появления всходов, но с последующим быстрым наступлением теплого периода процент цветух оказался ниже, чем в годы, когда заморозков не было, но растения длительно находились при пониженных температурах (36).

У односемянных сортов и гибридов свеклы холодостойкость ниже и цветущность, соответственно, выше, чем у многосемянных (28). Наиболее цветущими оказываются односемянные тетраплоидные формы, за ними следуют односемянные диплоидные формы, многосемянные тетраплоидные (в литературе наряду с понятием одно- и многосемянности можно встретить термины раздельно- и сростноплодность, одно- и многоростковость). Многосемянные диплоидные сорта наименее склонны к цветущности из-за лучшей селекционной проработки (18). Кроме того, отмечено

влияние величины плодиков на проявление цветущности: крупные раньше формируются, развивающиеся из них проростки быстрее прорастают и дольше яровизируются (38).

Математические модели предсказания цветущности. Прогнозирование процента цветущности в посевах в зависимости от внешних факторов, таких как длина светового дня и температура, во многом зависящих от даты посева, — важная задача для планирования агротехнических мероприятий. Время высева может влиять на сахаристость, урожайность и время уборки, которое, в свою очередь, связано с работой сахарных заводов (39-41).

В Великобритании для определения ожидаемой пропорции стрелкующихся растений сахарной свеклы в поле применяли модель «прохладного дня», в которой процент стрелкующихся растений объясняется числом суток с максимальной температурой воздуха меньше 12 °C (27).

Позже G.F.J. Milford с соавт. (34) предложил следующие уравнение, для расчета поправочного коэффициента продолжительности яровизации (vernalization weighting) [1]:

$$y = -1,256 + (1,260 + 0,131x) \cdot 0,9357^x, \quad [1]$$

где y — поправочный коэффициент продолжительности воздействия, на который умножается время (часы) яровизации; y зависит от x — реальной температуры в конкретный час (34).

Обычно массовый переход растений на делянке или в вегетационном опыте к стрелкованию происходит после некоего порогового значения суммы взвешенных часов яровизации, когда пропорция стрелкующихся растений резко возрастает. Этот параметр назван «требованием яровизации» (vernalization requirment, VR).

Ожидаемая пропорция стрелкующихся растений (y) определяется согласно уравнениям [2] и [3]:

$$y = 0, \text{ когда } VI \leq VR, \quad [2]$$

$$y = BS (VI \cdot VR), \text{ когда } VI > VR, \quad [3]$$

где BS (чувствительность к стрелкованию, bolting sensitivity) — пропорциональное увеличение стрелкующихся растений с каждым 10-часовым увеличением сверхпороговой яровизации, VI (интенсивность яровизации, vernalization intensity) — накопленное число взвешенных часов яровизации между посевом и концом июня.

T. Chiurugwi с соавт. (42) с помощью этой модели определили максимально раннее время посева сахарной свеклы в Великобритании, позволяющее с 95 % вероятностью избежать цветущности. Отметим, что для использования модели в условиях России необходим перерасчет показателей. Кроме того, модель требует включения новых коэффициентов, таких как продолжительность светового дня, чтобы ее можно было использовать как для полевых прогнозов, так и для опытов в контролируемых условиях камер искусственного климата.

E. Mutasa-Gottgens с соавт. (43) определяли время стрелкования как функцию от высоты цветоноса и накопления теплового времени при температурном пороге 3 °C (thermal time accumulation, число суток после яровизации с температурой выше 3 °C, помноженное на среднюю температуру за сутки), используя уравнение [4], разработанное J. Goudriaan с соавт. (44):

$$H = (c/r) \ln(1 + \exp[r(\theta - \theta_b)]), \quad [4]$$

где H — высота цветоноса, θ — накопленное тепловое время с момента окончания яровизации, r — начальная относительная скорость роста, c — максимальная абсолютная скорость роста, θ_b — накопленное тепловое

время, при котором цветонос переходит от экспоненциального роста к линейному.

Модель может быть полезна в экспериментах с различными генотипами для определения теплового времени, необходимого для стрелкования после яровизации.

Внутренние факторы возникновения цветущности. Генетический контроль цветения у сахарной свеклы сложен и пока что изучен не полностью, несмотря на значительный объем данных, полученных разными группами исследователей. К настоящему времени предложено несколько моделей генных сетей, регулирующих цветение, в которых помимо генов и белков-регуляторов, взаимно терминирующих или активирующих друг друга при цис- и транс-взаимодействиях, участвуют эпигенетические и гормональные механизмы, запускаемые внешними сигналами, такими как фотопериод и яровизация.

Центральным геном в генетической системе перехода к цветению у сахарной свеклы считается *VvBTC1* (*BOLTING TIME CONTROL 1*), расположенный в локусе *B*. *VvBTC1* относится к генам-регуляторам псевдоответа (*PRR*) и гомологичен гену арабидопсиса *PSEUDO RESPONSE REGULATOR 7* (*PRR7* — ближайший гомолог гена чувствительности к фотопериодизму у злаков *PPD1*). *VvBTC1* кодирует белок, несущий домен регулятора ответа *receiver* (*REC*) (45), а также домены чувствительности к фотопериодизму *CONSTANS* (*CO*), *CONSTANS-Like* и *TOC1* (*CCT*) (46).

Другой ген, связанный со стрелкованием, был клонирован из локуса *B2* и назван *VvBBX19* (*DOUBLE B-BOX TYPE ZINC FINGER*). В генной сети *VvBBX19* является вышестоящим относительно *VvBTC1* и влияет на него эпистатически (47). Однолетним жизненным циклом характеризуются растения, несущие одновременно функциональные аллели *VvBTC1* и *VvBBX19*. Как *VvBBX19*, так и *VvBTC* гомологичны белку *CO* арабидопсиса, индуцирующему экспрессию гена *FT*. Однако в отличие от *CO*, *VvBBX19* несет два домена типа цинковых пальцев (*B-box*), но у него отсутствует домен *CCT*; белок *VvBTC*, наоборот, несет домен *CCT*.

Два гена *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) — *VvFT1* и *VvFT2* относятся к семейству генов фосфатидилэтаноламин-связывающего белка (*PEBP*), расположены в генной сети ниже *VvBTC1* и *VvBBX19*, следовательно, экспрессия *VvFT1* и *VvFT2* контролируется продуктами экспрессии *VvBTC1* и *VvBBX19* (47, 48). *VvFT1* и *VvFT2* — это гены-антагонисты: в то время как *VvFT2* способствует цветению и необходим для развития цветков (подобно его гену-ортологу у арабидопсиса *FT*), *VvFT1* действует как репрессор цветения (в отличие от *FT* арабидопсиса). N. Dally с соавт. (49) предположили, что функциональные белки *VvBTC* и *VvBBX19* образуют гетеродимер, содержащий одновременно как *CCT*-, так и *B-box* домены. Он приобретает способность повышать экспрессию гена-индуктора цветения *VvFT2* и ингибировать экспрессию гена-репрессора цветения *VvFT1*, что обуславливает однолетний тип развития. При дисфункциональных мутациях *VvBTC* и *VvBBX19* утрачивают эту способность, что приводит либо к двухлетнему фенотипу, либо к полной потере способности формировать цветонос.

На основе анализа коэкспрессии множества генов сахарной свеклы в листьях была предложена модель из двух модулей для описания перехода растений к цветению (50). Первый модуль включает четыре гена фотопериодического пути (*VvELF3*, *VvGI*, *VvTOC1* и *VvBOA*), три гена автономного пути (*VvFVE1*, *VvFLD* и *VvFCA*) и *VvBTC1*. Все гены служат позитивными регуляторами друг относительно друга, за исключением *VvFVE1*, экспрессия которого негативно коррелировала с *VvELF3* (51). Во втором модуле *VvFT1*

и *BvFT2* были связаны с *BvLHY*, *BvGATA22* и *BvFVE2*. *BvGATA22* показал отрицательную обратную связь с активатором цветения *BvFT2* и положительную обратную связь с ингибитором цветения *BvFT1*. Экспрессия последнего также положительно коррелировала с экспрессией *BvLHY* и *BvFVE2*.

Также установлено, что гены сахарной свеклы, ортологи которых у арабидопсиса связаны с гормональным статусом, меняют уровень экспрессии при яровизации и/или устойчивости генотипов к цветущности. Среди них — гены гиббереллинового пути *BvGA20ox1*, *BvGA20ox2*, *BvRAV1-like*, *BvRAV1*, *BvDELLA* и *BvRGA*, а также цитокинин-зависимый ген *BvGATA22* (42, 51-53).

Показано, что в ответ на яровизацию наблюдается дифференциальная экспрессия генов пути яровизации, таких как *BvVRN1*, *BvVRN1-like*, *BvVAL1*, *BvVAL2*, *BvVIN3* (54, 55). Кроме того, продемонстрировано участие малой интерферирующей РНК miR156 и длинной некодирующей РНК MSTRG.26204.1 в процессах яровизации (56, 57). Выявлено, что в процессе яровизации участвуют метилтрансферазы *BvDNMT* и *BvRNMT*, представляющие собой факторы эпигенетических модификаций соответственно ДНК и РНК (54, 58, 59). На основании комплексного подхода, учитывающего как дифференциальное метилирование, так и экспрессию, была составлена модель, в центре которой находится “ядро” *BvBTC1-BvFT1-BvFT2*. Выше располагается блокатор цветения *BvFL1*, активируемый *BvRNMT* и ингибируемый *BvFVE* и длительной яровизацией (9 нед). *BvFT2* (активатор цветения) положительно регулируется *BvCOL1* и положительно регулирует экспрессию *BvAGL24* и *BvFUL*. *BvCOL1* и *BvBTC1* также положительно регулируются продолжительностью светового периода. При этом у неустойчивых к цветущности генотипов гены *BvRNMT*, *BvFVE*, *BvFL1*, *BvFT1* и *BvFT2* гиперметилированы (59).

Изучение линий, полученных с помощью мутагенеза, индуцированного этилметансульфонатом (ЭМС), и естественного аллельного разнообразия сахарной свеклы и ее дикорастущего сородича — морской свеклы (*Beta maritima* L.) позволило найти новые локусы, определяющие требования к яровизации, одно- или двухлетний жизненный цикл или сроки цветения. На II хромосоме были выявлены два несцепленных между собой локуса, *LB* и *LB2*, в рецессивном состоянии формирующие позднецветущий фенотип (60, 61). В. Büttner с соавт. (62) выявили два локуса *B3* и *B5*, влияющие на сроки цветения, не сцепленные с локусом *BvBTC1*. S.F. Abou-Elwafa с соавт. (63) обнаружили на расстоянии 11 сМ от локуса *B* на II хромосоме локус *B4*, определяющий требования к яровизации. Y. Kuroda с соавт. (64) выявили доминантный ген *BLOND*, носители которого формируют семена за 4 мес при 24-часовом световом дне без яровизации. N. Pfeiffer с соавт. (65) выявили на IX хромосоме QTL (quantitative trait loci) *BRI*, ассоциированный с устойчивостью к цветущности после зимы, для которого C. Tränkle с соавт. (66) назвали *BvCPSF73-1a* наиболее вероятным геном-кандидатом, а также обнаружили дополнительный ген-компенсатор *BvCPSF73-1b*.

N. Pfeiffer с соавт. (67) выявили три QTL, на III (*DTBnat1-DTBart1*), V (*DTBnat2-DTBart2*) и IX (*DTBnat3*) хромосомах, которые влияли на время перехода к стрелкованию. У свеклы на VI хромосоме был обнаружен tandemно дублированный локус *Bv_22330_orky*, в интроне которого SNP183 (single nucleotide polymorphism) оказался ассоциирован с предрасположенностью сахарной свеклы к цветущности (68). Y. Kuroda (69) в непосредственной близости от этого SNP выявил QTL qB6, ассоциированный с устойчивостью к цветущности, который, как полагает автор, может соот-

ветствовать ранее описанным генам *BvFL1* или *Bv_22330_orky*. S. Ravi с соавт. (70) нашли в геноме сахарной свеклы два SNP, ассоциированных с низкой склонностью к цветущности: SNP_36780842 на I хромосоме в 3' UTR гена, гомологичного генам суперсемейства chaperone-J-domain, которые участвуют в контроле цветения, и SNP_48607347 на II хромосоме в экзоне 3 гена изомеразы сахарозы, вероятно, участвующей в модуляции эндогенного количества сахаров, важного для сигналинга при переходе к цветению. Y. Kuroda (69) показал минорные QTL, ассоциированные с цветущностью, в том числе *qB1* на I хромосоме рядом с QTL SNP_36780842. Также были найдены минорные QTL *qB8* на VIII хромосоме и *qB9* на IX хромосоме.

Кроме ядерных генов, у митохондриальных генов *ORF152*, *ORF102b*, *ORF192*, *ORF104* и *COX2* также установлена дифференциальная экспрессия и/или метилирование (59).

Переход к цветению сопровождается комплексными изменениями гормонального статуса растения. Среди гормонов, связанных с яровизацией, значительная роль принадлежит гибберелловой кислоте (ГК). Это показано в работах, посвященных влиянию гормонов на переход растений сахарной свеклы к стрелкованию и цветению в зависимости от генотипа и условий выращивания, особенно температуры и длины светового дня.

E.S. Mutasa-Gottgens с соавт. (71) продемонстрировали, что генотипам *BB* и *Bb* для стрелкования требуется длинный световой день, независимо от гиббереллинового статуса, в то время как двухлетние генотипы *bb* требуют яровизации для ГК-обусловленного перехода к стрелкованию. Для перехода от стрелкования к цветению обоим генотипам требуется длинный световой день, при этом содержание ГК не служит лимитирующим фактором. Y. Koda с соавт. (72) установили, что экзогенная жасмоновая кислота (ЖК) приводит к утолщению главного и в большей степени боковых корней, ингибированию стрелкования, вызванного обработкой ГК и яровизацией. Содержание ЖК в верхушечных листьях у растений в поле повышалось в течение лета, достигая пика в августе и снижаясь в сентябре. N. Liang с соавт. (73) продемонстрировали на растениях, выращенных из яровизированных корнеплодов, что после яровизации наблюдается повышение количества ГК и индолилуксусной кислоты, сопряженное с накоплением белков ауксинового сигналинга GH3.1 и гиббереллинового сигналинга GA3OX1. Стрелкование происходит, вероятно, по достижении определенной концентрации этих гормонов.

Экспрессия гена *BvRAVI-like* возрастала после яровизации в 2,5 раза и дополнительно в 3 раза после обработки растений сахарной свеклы гиббереллинами. В отсутствие яровизации обработка гиббереллинами снижала экспрессию этого гена (53). E.S. Mutasa-Gottgens с соавт. (53) выявили 19 генов, дифференциально экспрессирующихся под воздействием ГК-обработки. Согласно L. Zhao с соавт. (52), яровизация подавляет экспрессию *BvABFs* и *BvMYC2s*, что подразумевает ингибирование сигналинга асбцизовой и жасмоновой кислот.

Агротехнические приемы борьбы с цветущностью. Основными методами борьбы с цветущностью сахарной свеклы остаются оптимальные сроки посева, соблюдение требований агротехники, использование устойчивых гибридов и сортов в регионах согласно рекомендациям (28). Даже самый продуктивный по генотипу гибрид будет показывать неудовлетворительные характеристики, если использовать семена, плохо подготовленные на семенном заводе и полученные с нарушениями агротехнических требований (74).

Российская Федерация — страна с неодинаковыми почвенно-климатическими условиями в каждой зоне свеклосеяния, то есть сорта и гибриды должны, помимо прочего, отвечать определенным специфическим требованиям. Для Центрально-Черноземной зоны необходимы засухоустойчивые и скороспелые сорта, для южных территорий — отзывчивые на орошение, позднеспелые и устойчивые к церкоспорозу, для северных регионов — нецветушные (18). Установлено, что сорта свеклы, которые создавались для северных широт, не образуют цветущих растений, тогда как произведенные для средних широт могут давать до 10 % цветухи, происходящие из южных стран — 10-50 %, а из наиболее южных и жарких стран — до 100 % (36). Как правило, своевременное уничтожение на полях ранних цветущих растений в период от стрелкования до бутонизации избавляет севооборот от засорения дикой свеклой. Это эффективный и дешевый способ, аналогичный ручной прополке на зерновых культурах. Также при испытаниях целесообразно выявлять и учитывать цветущие растения наряду с оценкой продуктивности (31).

Запатентовано несколько способов химической обработки семян сахарной свеклы для борьбы с цветущностью и выведения устойчивых к преждевременному зацветанию образцов. Сюда входит обработка семян раствором трефлана с хранением при +8...+10 °С и последующим подзимним посевом: весной происходит элиминация цветущих растений, а нецветущие сохраняются до конца вегетации и используются в качестве исходного материала с устойчивостью к цветущности (75). Другим вариантом служит обработка семян раствором хлорхолинхлорида (ретардант ТУР), которая задерживает первоначальное формирование проростка, в результате чего весеннее развитие свеклы происходит уже при более высокой температуре и число цветущих растений снижается в 1,6-4,2 раза, а урожай увеличивается. Способ рекомендован для северных районов (76). Предлагается также использование паклбутразола — регулятора роста растений и ингибитора гибберелловой кислоты, что снижает процент стрелкования, увеличивает содержание сахара и улучшает качество корнеплодов в зависимости от генотипа сахарной свеклы (77, 78).

Селекционные методы создания сортов, устойчивых к цветущности. В селекционной практике применяются несколько методов для отбора нецветущего материала: подзимний посев, когда температура воздуха держится около 0 °С, а температура почвы снижается до +2...+4 °С (такой способ используют во ВНИИСС им. А.Л. Мазлумова на некоторых опытно-селекционных станциях); метод сверххранного посева; отбор на яровизированной рассаде в условиях длинного дня (разработка Н.А. Неговского); посев длительно яровизированными (от 45 до 60 сут) семенами (особенно эффективен в западных и северо-западных районах); негативный отбор скороспелых посадков; отбор в условиях полярного дня на полярной станции ВИР. Наиболее эффективен отбор внутри популяции (18).

А.В. Логвинов с соавт. (36) разработали и применили на практике в условиях Краснодарского края надежные способы оценки и отбора устойчивого к цветущности исходного селекционного материала и коммерческих гибридов. Использовали подзимний и ранневесенний сроки посева. Цветущие растения учитывали в июне и в сентябре перед уборкой. Раздельноплодные формы проявляли цветущность (в основном раннюю) в большей степени, чем сростноплодные. Среди гибридов лучшие результаты по устойчивости к цветущности показали Вектор и Атаманша (0 %). Дальнейшие исследования продемонстрировали, что эффективным приемом оценки и

получения селекционного материала, устойчивого к цветущности, служит провокационный ранневесенний посев семенами, пророщенными при +9 °С или обработанными водным раствором гербицида Бурфен ФД-11 (концентрат эмульсии, действующее вещество десмедифам 80 г/л и фенмедифам 80 г/л, ФГУП «ВНИИХСЗР», Россия) при концентрации рабочего раствора 5 мл/л (36).

Сравнительное изучение и оценку селекционного материала сахарной свеклы по устойчивости к цветущности провели А.В. Логвинов с соавт. (30) (ФГБНУ Первомайская селекционно-опытная станция сахарной свеклы, Краснодарский край и РУП Опытная научная станция по сахарной свекле, Республика Беларусь) с помощью специально разработанной методики провокационных фонов. Подзимний и ранневесенний посевы осуществляли семенами, предварительно замоченными в воде и выдержанными в течение 20 сут при +3 °С. Наибольшую устойчивость к цветущности отмечали у гибридов Первомайский и Корвет (30). Также можно использовать посев яровизированных пророщенных семян в теплице при дополнительном освещении для выделения из популяции свеклы нецветущие формы (38). А.В. Корниенко с соавт. (79) предлагают создавать провокационный фон посредством внесения в почву смеси гербицидов эптама и ленацила, что усиливает проявление цветущности на 20 %, и отбирать нецветущие формы. Для поддержания в генетических коллекциях так называемых упрямец разработан способ культивирования с многоуровневой системой отбраковки (80).

Изучение генетического разнообразия сахарной свеклы позволяет выявить новые доноры устойчивости к цветущности. Е.С. Кутняхова с соавт. (81) в 2012-2014 годах в результате оценки гибридов сахарной свеклы селекции компании «Lion Seeds Co., Ltd.» (Таиланд) и ВНИИСС им. А.Л. Мазлумова установили, что у половины образцов проявлялась цветущность (от 0,4 до 1 %). В.И. Буренин с соавт. (82) при оценке коллекции ВИР установили, что наибольшей устойчивостью к цветущности характеризуются образцы из Швеции; также отмечаются успехи селекционеров из Германии в создании раздельноплодных (односемянных) образцов, устойчивых к цветущности.

Маркер-опосредованный отбор устойчивых к цветущности растений. Маркер-опосредованная селекция по какому-либо признаку опирается либо на функциональные маркеры аллельных полиморфизмов генов с известными последовательностями, либо на маркеры, сцепленные (ассоциированные) с признаками. Если в первом случае последовательность генов и фенотипическое проявление аллелей известны, то во втором информация о структуре гена и функциональной роли найденного нуклеотидного полиморфизма чаще всего отсутствует. Особенностью изученных функциональных генов, регулирующих цветение у сахарной свеклы, служит наличие множества полиморфизмов между аллельными вариантами, включая SNP и инделы, что позволяет называть их гаплотипами.

В. Büttner с соавт. (83) разработали кодоминантный маркер GJ1001c16, который позволяет отличать доминантный аллель *VvBTC1* (однолетний жизненный цикл) от рецессивного; маркер был апробирован во многих работах с расщепляющимися популяциями для поиска альтернативных генов яровизации (53, 63, 67, 84).

Для аллеля, полученного в результате ЭМС-индуцированного мутагенеза и приводящего к двухлетнему фенотипу, был разработан CAPS маркер CAU4206 (праймеры NH619 + NH620 и рестриктаза *HinfI*) (85). Y. Kuroda с соавт. (86) разработали праймеры F2/R2, которые дают воз-

возможность амплифицировать последовательность между экзонами 7 и 9. Использование рестриктазы *NhaI* позволило различать аллели *a* (двухлетний тип развития), *g* и *o* (однолетний тип развития). У сахарной свеклы хорошо описано аллельное разнообразие *BvBTC1*, его нуклеотидные последовательности находятся в публичном доступе (85-88), поэтому будут разрабатываться новые молекулярные маркеры полиморфизмов, характерных для тех или иных аллелей. Для анонимных участков генома, ассоциированных с устойчивостью к цветущности, можно отметить TaqMan-маркер однонуклеотидного полиморфизма SNP18 (аллельный вариант *T* ассоциирован с устойчивостью к цветущности, *C* — с неустойчивостью) (68), а также два HRM (high resolution melting) маркера — SNP/SNP_36780842 (аллель *G* ассоциирован с устойчивостью к цветущности, аллель *C* — с неустойчивостью) и SNP21/SNP_48607347 (аллель *C* ассоциирован с устойчивостью к цветущности, аллель *A* — с неустойчивостью) (70).

Мутагенез и генная инженерия при создании устойчивых к цветущности растений. Для создания новых высокоадаптивных селекционных форм сахарной свеклы необходимо расширить ее аллельное разнообразие, в том числе по генам, определяющим требования к яровизации, чувствительность к длинному световому дню и устойчивость к стрелкованию. Создавать принципиально новые аллели или использовать новые гены в геноме свеклы можно с помощью мутагенеза, генной инженерии и геномного редактирования.

Мутагенез — фундаментальный метод для изучения структурно-функциональных характеристик гена, а также один из доступных приемов увеличения генетического разнообразия и получения новых перспективных селекционных форм, в частности сахарной свеклы (89).

Метод TILLING (the targeting-induced local lesions in genomes, целенаправленно индуцированные локальные повреждения в геномах) основан на получении с помощью ЭМС точечных мутаций с их последующей идентификацией и использованием полученных линий для изучения целевого гена методом обратной генетики (90).

У. Hohmann с соавт. (91) с помощью ЭМС-индуцированного мутагенеза создали коллекцию линий сахарной свеклы на основе раннецветущей линии 930190. В экспериментах с использованием мутантных линий были выявлены локусы *B2*, *B3*, *B4* и *B5* (62, 63, 85). Построена модель взаимодействия между белками *BvBTC1* и *BvBBX19* (47, 49), получен новый аллель *BvBBX19h* (49). S.L. Frerichmann с соавт. (92) методом EcoTILLING с применением рестриктазы *CEL I* для поиска мутаций детектировали 20 молчащих SNP и один несинонимичный SNP в генах *BTC1*, *BvFL1* и *BvFT1*, в результате чего было получено 55 гаплотипов. Также авторы обнаружили ассоциации нуклеотидного полиморфизма в *BvFL1* с подзимним стрелкованием и зимостойкостью.

Еще один подход к улучшению сахарной свеклы — создание трансгенных растений. С целью изучения влияния гормонального статуса на стрелкование и цветение Е. Mutasa-Gottgens с соавт. (43) получили трансгенные линии сахарной свеклы с генами гормонального метаболизма фасоли и арабидопсиса. Трансгенная линия сахарной свеклы с геном фасоли *PcGA2ox1*, участвующим в деградации биологически активных форм ГК, требовала дополнительных 20 сут для перехода к стрелкованию, имела карликовый фенотип и была стерильной, однако мужскую фертильность удалось восстановить опрыскиванием ГК. Трансген арабидопсиса *gai*, представляющий собой аллельный вариант белка DELLA, лишенный DELLA-домена и слабо чувствительный к ГК, вызвал задержку стрелкования у

растения сахарной свеклы на 11-14 сут при сохранении фертильности (43).

Геномное редактирование позволяет создавать новые аллели на основе существующих генов, при этом полученные растения не несут трансгенов. К настоящему времени имеется только одно сообщение о CRISPR/Cas9 редактировании сахарной свеклы в связи с устойчивостью к вирусу курчавости верхушки свеклы (beet curly top virus) (93). Поскольку аллельные варианты, которые приводят к формированию двухлетнего фенотипа, требующего яровизации, возникают в результате нарушения функциональности белков, участвующих в переходе к стрелкованию и цветению, геномное редактирование как инструмент получения нефункциональных аллелей перспективно для создания форм сахарной свеклы, устойчивых к цветущности.

Подводя итоги, следует отметить, что свекловодство остается одной из наиболее востребованных, наукоемких, технологически и организационно сложных отраслей. Проблема импортозамещения семенного и сортового материала сахарной свеклы требует эффективного взаимодействия между представителями различных научных направлений. Сочетание современных агротехнических, биотехнологических, молекулярно-генетических методов (включая геномику и эпигеномику, транскриптомику, метаболомику и протеомику), speed breeding технологий и методов классической селекции при создании и выращивании гибридов сахарной свеклы повысит их продуктивность и качество производимого отечественного семенного материала. Перспективными приемами представляются яровизация семян в материнском растении и биотехнологический метод спасения эмбрионов.

Таким образом, цветущность — это проблема, с которой сталкиваются многие производители корнеплодов сахарной свеклы. Наиболее эффективным решением служит получение генотипов, у которых устойчивость к цветущности сочетается с комплексом других полезных признаков (урожайность, сахаристость, устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам в период вегетации, односемянность/раздельноплодность, лежкоспособность, технологические качества и т.д.). Использование сортов, рекомендованных для конкретной зоны, и соблюдение регламентов их возделывания, включая обработку семян, позволяет избежать зацветания растений при выращивании на корнеплод. Цветущность представляет собой сложное природное явление, физиологические и молекулярно-генетические механизмы которого продолжают изучать. Их понимание и оценка генетических коллекций возделываемых сортов и дикорастущих видов позволит выявлять и получать новые аллели устойчивости к цветущности. При создании гаплотипов, пригодных для селекции, наряду с классическим мутагенезом может применяться геномное редактирование. Необходимо продолжить изучение аллельного разнообразия генов, регулирующих переход к цветению, и поиск ценных нуклеотидных полиморфизмов с помощью геномной селекции. Следует уделить особое внимание технологии ускоренной селекции (speed breeding), которая позволяет получать семенной материал в контролируемых условиях благодаря способности сахарной свеклы формировать цветonoсный побег из розетки под влиянием яровизации и длинного светового дня.

ФГБНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии,

127550 Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42,
e-mail: annshirley@yandex.ru ✉, pavelkroupin1985@gmail.com,
karlov@iab.ac.ru, divashuk@gmail.com

*Поступила в редакцию
27 сентября 2023 года*

BOLTING IN SUGAR BEET (*Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* var. *altissima* Döll): TRIGGERING, GENETIC MECHANISMS AND PREVENTION (review)

A.Yu. Kroupina ✉, P.Yu. Kroupin, G.I. Karlov, M.G. Divashuk

All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology, 42, ul. Timiryazevskaya, Moscow, 127550 Russia, e-mail annshirley@yandex.ru (✉ corresponding author), pavelkroupin1985@gmail.com, karlov@iab.ac.ru, divashuk@gmail.com
ORCID:

Kroupina A.Yu. orcid.org/0000-0003-3654-8310

Karlov G.I. orcid.org/0000-0002-9016-103X

Kroupin P.Yu. orcid.org/0000-0001-6858-3941

Divashuk M.G. orcid.org/0000-0001-6221-3659

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by the State assignments FGUM-2023-0002 and FGUM-2022-0004

Final revision received September 27, 2023

doi: 10.15389/agrobiology.2024.1.73eng

Accepted November 15, 2023

Abstract

Sugar beet is a significant crop that is used in the production of sugar, alcohol, livestock feed, confectionery, etc. Sugar beet is a biennial plant that form a root-crop in the first year. In the second year, after winter storage, it produces a bolt with inflorescences. Bolting refers to the ability to form both peduncle and flowers within the first year of life. The formation of bolts in sugar beets is triggered by vernalization (exposure to low positive temperatures) and long daylight hours. Flowering is significant in beet-growing regions with cold springs and long daylight hours as it can result in reduced yield and sugar content. From a genetic perspective, flowering is controlled by a complex system of genes that regulate the transition from the vegetative phase to the generative phase of development. The interaction between the *BvBTC1* and *BvBBX19* genes plays a central role in this process. The functional products of these genes stimulate the expression of the flowering inducer gene *BvFT2* and inhibit the expression of the flowering repressor gene *BvFT1* (N. Dally et al., 2018). In the beet genome, several Arabidopsis orthologue flowering genes have been identified. These genes are characterized by differential expression and methylation, which are influenced by vernalization and vary between flowering-resistant and non-flowering genotypes (M.-V. Trap-Gentil et al., 2011; Z. Pi et al., 2021). The main physiological regulator of flowering in sugar beets is gibberellic acid, which is also involved in vernalization through the regulation of synthesis regulator genes (E. Mutasa-Gottgens et al., 2009). The primary methods for controlling flowering involve implementing suitable agrotechnical practices and developing resistant varieties and hybrids through breeding and genetic techniques. Agrotechnical practices include selecting the appropriate sowing date to avoid exposing plants to low temperatures, choosing recommended varieties for the cultivation zone, removing early flowering plants, and using chemical treatments on seeds and vegetative plants (I.A. Oksenenko et al., 1987; K.S. Devlikamov et al., 2016; M. Sadeghi-Shoae et al., 2017). Breeding methods involve creating an analytical framework for the negative selection of flowering material. This includes practices such as ultra-early and sub-winter sowing, selection under long-day conditions, sowing with vernalized seeds, and sowing in soil treated with herbicides (A.V. Kornienko et al., 1983; A.V. Logvinov et al., 2021, 2022). It is crucial to assess genetic collections from global repositories of cultivated and wild accessions in order to identify new sources of resistance to flowering (E.S. Kutnyakhova et al., 2016; V.I. Burenin et al., 2018). An important method for generating new non-flowering alleles is mutagenesis using ethyl methanesulfonate. Markers for allelic variants (haplotypes) of functional flowering genes, as well as quantitative trait loci and single-nucleotide polymorphisms associated with resistance to bolting can be used in marker-assisted selection (B. Büttner et al., 2010; Y. Kuroda et al., 2019; S. Ravi et al., 2021). Great prospects for accelerated sugar beet selection and seed production can be achieved through the "seed to seed" scheme. This involves stimulation of bolting under artificial climate conditions by carefully controlled growing parameters, including the vernalization stage. Important parameters for successful vernalization are temperature, the phenophase of vernalization initiation, and the duration of the photoperiod.

Keywords: sugar beet, vernalization, flowering, bolting, selection, marker-mediated selection, gene networks, agricultural technology, accelerated selection.

REFERENCES

1. Niklyaev V.S., Kosinskiy V.S., Tkachev V.V., Suchilina A.A. *Osnovy tekhnologii sel'skokhozyaystvennogo proizvodstva. Zemledelie i rastenievodstvo* /Pod redaktsiyey V.M. Niklyaeva [Fundamentals of agricultural production technology. Agriculture and crop production. V.M. Niklyaev (ed.)]. Moscow, 2000 (in Russ.).

2. Vavilov P.P., Gritsenko V.V., Kuznetsov V.S. et al. *Rastenievodstvo /Pod redaktsiyey P.P. Vavilova [Crop production. P.P. Vavilov (ed.)]. Moscow, 1986: 200-242 (in Russ.)*.
3. Borel' A.N. *Sakhar*, 2016, 8: 30-31 (in Russ.).
4. Bulatov R.K. *Istoriya proiskhozhdeniya sakharnoy svekly. NovaInfo*, 2016, 44: 67-69 (in Russ.).
5. Soare E., Dobre I., David L. Research on sugar beet production and trade — worldwide overview. *Scientific Papers Series Management, Economic Engineering in Agriculture and Rural Development*, 2021, 21(4): 533-540.
6. FAOSTAT. Food and Agriculture Organization. *Crops and livestock products* Available: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>. Accessed: 20.09.2023.
7. Federal'naya sluzhba gosudarstvennoy statistiki (Rosstat). Glavnyy mezhregional'nyy tsentr. *Povseynnye ploshchadi, valovye sbory i urozhaynost' sel'skokhozyaystvennykh kul'tur v Rossiyskoy Federatsii v 2022 godu (predvaritel'nye dannye)* [Sown areas, gross yields and crop yields in the Russian Federation in 2022 (preliminary data)]. Available: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/29_cx_predv_2022.xlsx. Accessed: 20.09.2023 (in Russ.).
8. Karamnova N.V. *Teoriya i praktika mirovoy nauki*, 2017, 7: 31-35 (in Russ.).
9. *Itoги 2022: sakhar i sakharnaya svekla* [Results 2022: sugar and sugar beets]. Institut kon'yunktury agrarnogo rynka (IKAR), 2022. Available: <http://ikar.ru/lenta/752.html>. Accessed: 20.09.2023 (in Russ.).
10. Logvinov A.V., Neshchadim N.N., Gorpichenko K.N. *Politematicheskii setevoy elektronnyy nauchnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2022, 183: 194-203 (in Russ.).
11. Kukharev O.N., Starostin I.A., Semov I.N. *Vestnik Kazanskogo GAU*, 2019, 14(4-2): 25-30 (in Russ.).
12. Apasov I.V., Bartenev I.I., Putilina L.N., Selivanova G.A., Smirnov M.A., Podosinnikov I.V. *Zemledelie*, 2013, 4: 43-46 (in Russ.).
13. Oshevnev V.P., Griбанова N.P. *Zemledelie*, 2013, 4: 39-41 (in Russ.).
14. Logvinov A.V. *Nauchnye osnovy sozdaniya tolerantnykh k tserkosporozy i gerbitsidam linii i gibridov sakharnoy svekly: fenotipicheskoe proyavlenie, genotipicheskie osobennosti i prakticheskoe ikh ispol'zovanie. Doktorskaya dissertatsiya* [Scientific basis for the creation of sugar beet lines and hybrids tolerant to cercospora and herbicides: phenotypic manifestation, genotypic characteristics and their practical use. DSc Thesis]. Krasnodar, 2022 (in Russ.).
15. Bikchurina E. *Agroinvestor*, 2017, 2. Available: <https://www.agroinvestor.ru/technologies/article/25823-ukhod-ot-semennoy-zavisimosti/>. Accessed: 20.09.2023 (in Russ.).
16. Karakotov S.D., Apasov I.V., Nalbandyan A.A., Vasil'chenko E.N., Fedulova T.P. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii*, 2021, 25(4): 394-400 (doi: 10.18699/VJ21.043) (in Russ.).
17. Oshevnev V.P., Griбанова N.P., Vasil'chenko E.N., Berdnikov R.V. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*, 2018, 20(2(2)): 186-191 (in Russ.).
18. Pyl'nev V.V., Konovalov Yu.B., Khupatsariya V.I., Buko O.A., Pyl'nev V.M., Rubets V.S., Pyl'neva E.V., Konorev P.M., Bazhenova S.S., Berezkina L.L. *Chastnaya selektsiya polevykh kul'tur /Pod redaktsiyey V.V. Pyl'neva* [Private selection of field crops. V.V. Pyl'nev (ed.)]. Moscow, 2016: 467-500 (in Russ.).
19. Kukharev O.N., Kasynkina O.M., Koshelyaev V.V. *Niva Povolzh'ya*, 2017, 2(43): 29-33 (in Russ.).
20. Logvinov A.V., Mishchenko V.N., Logvinov V.A., Moiseev V.V., Shevchenko A.G. *Sakhar*, 2019, 3: 44-51 (in Russ.).
21. Cherkasova N.N., Zhuzhzhhalova T.P., Kolesnikova E.O. *Sakhar*, 2018, 10: 43-45 (in Russ.).
22. Khusseyin A.S., Mikheeva N.R., Nalbandyan A.A., Cherkasova N.N. *Biotekhnologiya*, 2021, 37: 14-19 (doi: 10.21519/0234-2758-2021-37-4-14-19) (in Russ.).
23. Chesnokov Yu.V., Burenin V.I., Ivanov A.A. RAPD analysis of collection accessions of the genus *Beta* L. species. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2013, 3: 28-36 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.3.28eng).
24. Sashchenko M.N., Podvigina O.A., Vashchenko T.G. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2015, 2(45): 14-20 (in Russ.).
25. Shalaeva T.V., Aniskina Yu.V., Kolobova O.S., Velishaeva N.S., Logvinov A.V., Mishchenko V.N., Shilov I.A. Investigation of the sugar beet (*Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris*) microsatellite loci structure to develop a technology for genetic analysis of sugar beet lines and hybrids. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2023, 58(3): 483-493 (doi: 10.15389/agrobiology.2023.3.483eng).
26. Abekova A.M., Erzhebaeva R.S., Ageenko A.V., Konysbekov K.T., Bersimbaeva G.Kh. *Sibirskiy vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki*, 2020, 50(5): 94-102 (doi: 10.26898/0370-8799-2020-5-11) (in Russ.).
27. Jaggard K.W., Wickens R., Webb D.J., Scott R.K. Effects of sowing date on plant establishment and bolting and the influence of these factors on yields of sugar beet. *The Journal of Agricultural Science*, 1983, 101(1): 147-161 (doi: 10.1017/S0021859600036479).
28. Sapronov A.R. *Tekhnologiya sakharnogo proizvodstva* [Sugar production technology]. Moscow,

- 1999 (in Russ.).
29. Rezaei J., Fasahat P. Autumn-sown sugar beet cultivation in semiarid regions. In: *Sugar beet cultivation, management and processing*. V. Misra, S. Srivastava, A.K. Mall (eds.). Springer, Singapore, 2023: 275-290 (doi: 10.1007/978-981-19-2730-0_14).
 30. Logvinov A.V., Tsatsenko L.V., Mishchenko V.N., Zhabatinskaya Yu.V. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2022, 101: 168-174 (doi: 10.21515/1999-1703-101-168-174) (in Russ.).
 31. Devlikamov K.S., Devlikamov D.K. *Nashe sel'skoe khozyaystvo. Agronomiya*, 2016, 9: 10-14 (in Russ.).
 32. Melzer S., Müller A.E., Jung C. Genetics and genomics of flowering time regulation in sugar beet. In: *Genomics of plant genetic resources. Vol. 2. Crop productivity, food security and nutritional quality*. R. Tuberosa, A. Graner, E. Frison (eds.). Springer, Dordrecht, 2014: 3-26 (doi: 10.1007/978-94-007-7575-6_1).
 33. Chechetkina I., Gulyaka M. *Nashe sel'skoe khozyaystvo. Agronomiya*, 2021, 5: 42-44 (in Russ.).
 34. Milford G.F.J., Jarvis P.J., Walters C. A vernalization-intensity model to predict bolting in sugar beet. *The Journal of Agricultural Science*, 2010, 148(2): 127-137 (doi: 10.1017/S0021859609990323).
 35. Abu-Ellail F.F.B., Salem K.F.M., Saleh M.M., Alnaddaf L.M., Al-Khayri J.M. Molecular breeding strategies of beetroot (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* var. *conditiva* Alefeld). In: *Advances in plant breeding strategies: vegetable crops*. J.M. Al-Khayri, S.M. Jain, D.V. Johnson (eds.). Springer, Cham, 2021: 157-212 (doi: 10.1007/978-3-030-66965-2_4).
 36. Logvinov A.V., Suslov V.I. *Materialy Mezhdunarodnoy zaochnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Nauka XXI veka: Aktual'nye voprosy, problemy i perspektivy»* [Proc. Int. Conf. «Science of the 21st century: Current issues, problems and prospects»]. Neftekamsk, 2021: 30-39 (in Russ.).
 37. Smit A.L. *Influence of external factors on growth and development of sugar beet (Beta vulgaris L.)*. Wageningen, 1983.
 38. Suslov V.I., Logvinov V.A., Mishchenko V.N., Suslov A.V., Logvinov A.V., Titarenko A.I., Kologanov V.V. *Sakharnaya svekla*, 2012, 6: 12-15 (in Russ.).
 39. Hoffmann C.M., Kluge-Severin S. Light absorption and radiation use efficiency of autumn and spring sown sugar beets. *Field Crops Research*, 2010, 119(2-3): 238-244 (doi: 10.1016/j.fcr.2010.07.014).
 40. Enikiev R.I., Kamilanov A.A. *Ural'skiy nauchnyy vestnik*, 2022, 8(3): 81-84 (in Russ.).
 41. Curcic Z., Ciric M., Nagl N., Taski-Ajdukovic K. Effect of sugar beet genotype, planting and harvesting dates and their interaction on sugar yield. *Front. Plant Sci.*, 2018, 9: 1041 (doi: 10.3389/fpls.2018.01041).
 42. Chiurugwi T., Holmes H.F., Qi A., Chia T.Y.P., Hedden P., Mutasa-Göttgens E.S. Development of new quantitative physiological and molecular breeding parameters based on the sugar-beet vernalization intensity model. *The Journal of Agricultural Science*, 2013, 151(4): 492-505 (doi: 10.1017/S0021859612000573).
 43. Mutasa-Göttgens E., Qi A., Mathews A., Thomas S., Phillips A., Hedden P. Modification of gibberellin signalling (metabolism & signal transduction) in sugar beet: analysis of potential targets for crop improvement. *Transgenic Res.*, 2009, 18: 301-308 (doi: 10.1007/s11248-008-9211-6).
 44. Goudriaan J., Monteith J.L. A mathematical function for crop growth based on light interception and leaf area expansion. *Annals of Botany*, 1990, 66(6): 695-701 (doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a088084).
 45. Gao R., Bouillet S., Stock A.M. Structural basis of response regulator function. *Annual Review of Microbiology*, 2019, 73: 175-197 (doi: 10.1146/annurev-micro-020518-115931).
 46. Brambilla V., Fornara F. Y flowering? Regulation and activity of CONSTANS and CCT-domain proteins in Arabidopsis and crop species. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms*, 2016, 1860(5): 655-660 (doi: 10.1016/j.bbagr.2016.10.009).
 47. Dally N., Xiao K., Holtgräwe D., Jung C. The B2 flowering time locus of beet encodes a zinc finger transcription factor. *PNAS*, 2014, 111(28): 10365-10370 (doi: 10.1073/pnas.1404829111).
 48. Pin P.A., Benlloch R., Bonnet D., Wremerth-Weich E., Kraft T., Gielen J.J.L., Nilsson O. An Antagonistic pair of FT homologs mediates the control of flowering time in sugar beet. *Science*, 2010, 330(6009): 1397-1400 (doi: 10.1126/science.1197004).
 49. Dally N., Eckel M., Batschauer A., Höft N., Jung C. Two CONSTANS-LIKE genes jointly control flowering time in beet. *Sci. Rep.*, 2018, 8: 16120 (doi: 10.1038/s41598-018-34328-4).
 50. Kim D.-H. Current understanding of flowering pathways in plants: focusing on the vernalization pathway in Arabidopsis and several vegetable crop plants. *Hortic. Environ. Biotechnol.*, 2020, 61: 209-227 (doi: 10.1007/s13580-019-00218-5).
 51. Pi Z., Xing W., Zhu X., Long J., Zou Y., Wu Z. Temporal expression pattern of bolting-related genes during vernalization in sugar beet. *Sugar Tech*, 2021, 23: 146-157 (doi: 10.1007/s12355-020-00886-z).

52. Zhao L., Li S., Yu Q., Zhang C., Wang L., Jiang Y., Wu Z., Pi Z. Vernalization promotes GA-mediated bolting initiation via the inhibition of ABA and JA biosynthesis. *Agronomy*, 2023, 13(5): 1251 (doi: 10.3390/agronomy13051251).
53. Mutasa-Göttgens E.S., Joshi A., Holmes H.F., Hedden P., Göttgens 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, 13: 99 (doi: 10.1186/1471-2164-13-99).
54. Trap-Gentil M.-V., Hébrard C., Lafon-Placette C., Delaunay A., Hagège D., Joseph C., Brignolas F., Lefebvre M., Barnes S., Maury S. Time course and amplitude of DNA methylation in the shoot apical meristem are critical points for bolting induction in sugar beet and bolting tolerance between genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2585-2597 (doi: 10.1093/jxb/erq433).
55. Liang N., Cheng D., Zhao L., Lu H., Xu L., Bi Y. Identification of the genes encoding B3 domain-containing proteins related to vernalization of *Beta vulgaris*. *Genes*, 2022, 13(12): 2217 (doi: 10.3390/genes13122217).
56. Asgari M., Mirzaie-asl A., Abdollahi M.R., Khodaei L. Flowering time regulation by the miRNA156 in the beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*). *Research Square*, 2022, 150: 361-370 (doi: 10.21203/rs.3.rs-865214/v1).
57. Liang G., He H., Li Y., Wang F., Yu D. Molecular mechanism of microRNA396 mediating pistil development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2014, 164(1): 249-258 (doi: 10.1104/pp.113.225144).
58. Hébrard C., Trap-Gentil M.-V., Lafon-Placette C., Delaunay A., Joseph C., Lefebvre M., Barnes S., Maury S. Identification of differentially methylated regions during vernalization revealed a role for RNA methyltransferases in bolting. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(2): 651-663 (doi: 10.1093/jxb/ers363).
59. Hébrard C., Peterson D.G., Willems G., Delaunay A., Jesson B., Lefebvre M., Barnes S., Maury S. Epigenomics and bolting tolerance in sugar beet genotypes. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(1): 207-225 (doi: 10.1093/jxb/erv449).
60. Shavrukov Y.N. Localization of new monogerm and late-bolting genes in sugarbeet using RFLP markers. *Journal of Sugarbeet Research*, 2000, 37(4): 107-115.
61. Abou-Elwafa S.F., Hamada A., Mehareb E.M. Genetic identification of a novel locus (*LB2*) regulates bolting time in *Beta vulgaris*. *International Journal of Agricultural Science and Technology*, 2014, 2(1): 48-52 (doi: 10.14355/ijast.2014.0301.07).
62. Büttner B., Abou-Elwafa S.F., Zhang W., Jung C., Müller A.E. A survey of EMS-induced biennial *Beta vulgaris* mutants reveals a novel bolting locus which is unlinked to the bolting gene *B*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121: 1117-1131 (doi: 10.1007/s00122-010-1376-8).
63. Abou-Elwafa S.F., Büttner B., Kopisch-Obuch F.J., Jung C., Müller A.E. Genetic identification of a novel bolting locus in *Beta vulgaris* which promotes annuality independently of the bolting gene *B*. *Molecular Breeding*, 2012, 29: 989-998 (doi: 10.1007/s11032-011-9671-x).
64. Kuroda Y., Kuranouchi T., Okazaki K., Takahashi H., Taguchi K. Biennial sugar beets capable of flowering without vernalization treatment. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2023, 71: 823-834 (doi: 10.1007/s10722-023-01662-0).
65. Pfeiffer N., Tränkner C., Lemnian I., Grosse I., Müller A.E., Jung C., Kopisch-Obuch F.J. Genetic analysis of bolting after winter in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127: 2479-2489 (doi: 10.1007/s00122-014-2392-x).
66. Tränkner C., Lemnian I.M., Emrani N., Pfeiffer N., Tiwari S.P., Kopisch-Obuch F.J., Vogt S.H., Müller A.E., Schilhabel M., Jung C., Grosse I. A detailed analysis of the *BR1* locus suggests a new mechanism for bolting after winter in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Front. Plant Sci.*, 2016, 7: 1662 (doi: 10.3389/fpls.2016.01662).
67. Pfeiffer N., Müller A.E., Jung C., Kopisch-Obuch F.J. QTL for delayed bolting after winter detected in leaf beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Breed*, 2017, 136(2): 237-244 (doi: 10.1111/pbr.12452).
68. Broccanello C., Stevanato P., Biscarini F., Cantu D., Saccomani M. A new polymorphism on chromosome 6 associated with bolting tendency in sugar beet. *BMC Genet.*, 2015, 16: 142.
69. Kuroda Y. Key quantitative trait loci controlling bolting tolerance in sugar beet. *Research Square*, 2023 (doi: 10.21203/rs.3.rs-3271143/v1).
70. Ravi S., Campagna G., Della Lucia M.C., Broccanello C., Bertoldo G., Chiodi C., Maretto L., Moro M., Eslami A.S., Srinivasan S., Squartini A., Concheri G., Stevanato P. SNP alleles associated with low bolting tendency in sugar beet. *Front. Plant Sci.*, 2021, 12: 693285 (doi: 10.3389/fpls.2021.693285).
71. Mutasa-Göttgens E.S., Qi A., Zhang W., Schulze-Buxloh G., Jennings A., Hohmann U., Müller A.E., Hedden P. Bolting and flowering control in sugar beet: relationships and effects of gibberellin, the bolting gene *B* and vernalization. *AoB PLANTS*, 2010, 2010: plq012 (doi: 10.1093/aobpla/plq012).

72. Koda Y., Ohkawa-Takahashi K., Kikuta Y. Stimulation of root thickening and inhibition of bolting by jasmonic acid in beet plants. *Plant Production Science*, 2001, 4(2): 131-135 (doi: 10.1626/ppls.4.131).
73. Liang N., Cheng D., Liu Q., Cui J., Luo C. Difference of proteomics vernalization-induced in bolting and flowering transitions of *Beta vulgaris*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 123: 222-232 (doi: 10.1016/j.plaphy.2017.12.017).
74. Logvinov V.A., Moiseev V.V., Mishchenko V.N., Logvinov A.V., Moiseev A.V. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2018, 71: 45-52 (doi: 10.21515/1999-1703-71-45-52) (in Russ.).
75. Kornienko A.V., Lyushnyak V.P., Osadchiy A.S., Makogon A.M. *Sposob otbora rasteniy sakharnoy svekly na ustoychivost' k tsvetushnosti. A.s. SU1237126 A1 (SSSR) MKI A 01 H 1/04, A 01 G 7/00. Tsentr. sel.-genet. st. Nauch.-proizv. ob'ed. "Sakhsvekla" (SSSR). № 3638987/30-15. Zayavl. 29.06.83. Opubl. 15.06.86. Byul. № 22 [Method for selecting sugar beet plants for resistance to bolting. Appl. 06/29/83. Publ. 06/15/86. Bull. No. 22] (in Russ.)*.
76. Oksenenko I.A., Shuklina I.A., Grekov V.E. *Sposob bor'by s tsvetushnost'yu rasteniy svekly. AC SU646483A (SSSR) MKI A 01 N 33/08. Kurskiy s.-kh. institut im. prof. I.I. Ivanova (SSSR). № 2444237/23-04. Zayavl. 18.01.77. Opubl. 30.09.87. Byul. № 36 [Method for combating bolting of beet plants. Appl. 01/18/77. Publ. 09/30/87. Bull. No. 36] (in Russ.)*.
77. Sadeghi-Shoae M., Habibi D., Taleghani D.F., Paknejad F., Kashani A. Evaluation the effect of paclobutrazol on bolting, qualitative and quantitative performance in autumn sown-sugar beet genotypes in Moghan region. *International Journal of Biosciences*, 2014, 5: 346-354 (doi: 10.13140/RG.2.1.4715.5366).
78. Sadeghi-Shoae M., Taleghani D.F., Habibi D. Some reactions of physiological and morphological characteristics to foliar application of paclobutrazol in autumn sugar beet (*Beta vulgaris*). *Biosci. Biotech. Res. Asia*, 2017, 14(1): 225-231 (doi: 10.13005/bbra/2439).
79. Kornienko A.V., Osadchiy A.S., Makogon A.M. *Sposob otbora rasteniy sakharnoy svekly na ustoychivost' k tsvetushnosti. A.s. SU993886A1 (SSSR) MKI A01H 1/04. Umanskiy selektsionnyy punkt Nauch.-proizv. ob'ed. "Sakhsvekla" (SSSR). № 3314603/30-15. Zayavl. 01.04.81. Opubl. 07.02.83. Byul. № 5 [Method for selecting sugar beet plants for resistance to bolting. Appl. 04/01/81. Publ. 02/07/83. Bull. No. 5] (in Russ.)*.
80. Shchepetnev P.E., Shchepetneva A.S. *Sposob vyvedeniya form sakharnoy svekly s povyshennoy sakharistost'yu i ustoychivyykh k tsvetukhe. A.s. SU383435A1 (SSSR) MKI A01H 1/04. Vseros. ord. Trud. Kr. Znameni NII sakharnoy svekly i sakhara (SSSR). № 1701512/30-15. Zayavl. 23.09.71. Opubl. 23.05.73. Byul. № 24 [Method for breeding forms of sugar beet with increased sugar content and resistant to bolting. Appl. 09/23/71. Publ. 0523/73. Bull.No. 24] (in Russ.)*.
81. Kutnyakhova E.S., Tsykalov A.N. *Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii molodykh uchenykh i spetsialistov «Innovatsionnye tekhnologii i tekhnicheskie sredstva dlya APK» [Proc. Int. Conf. «Innovative technologies and technical means for the agro-industrial complex»]. Voronezh, 2016: 51-54 (in Russ.)*.
82. Burenin V.I., Piskunova T.M. *Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 90-letiyu RUP «Opytnaya nauchnaya stantsiya po sakharnoy svekle», «Nauchnoe obespechenie otrasli sveklovodstva» [Proc. Int. Conf. "Scientific support for the beet growing industry"]*. Minsk, 2018: 26-32 (in Russ.).
83. Büttner B., Abou-Elwafa S.F., Zhang W., Jung C., Müller A.E. A survey of EMS-induced biennial *Beta vulgaris* mutants reveals a novel bolting locus which is unlinked to the bolting gene *B*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, 121: 1117-1131 (doi: 10.1007/s00122-010-1376-8).
84. Tränkner C., Pfeiffer N., Kirchoff M., Kopisch-Obuch F.J., van Dijk H., Schilhabel M., Hasler M., Emrani N. Deciphering the complex nature of bolting time regulation in *Beta vulgaris*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130: 1649-1667 (doi: 10.1007/s00122-017-2916-2).
85. Höft N., Dally N., Jung C. Sequence variation in the bolting time regulator *BTC 1* changes the life cycle regime in sugar beet. *Plant Breed.*, 2018, 137(3): 412-422 (doi: 10.1111/pbr.12579).
86. Kuroda Y., Takahashi H., Okazaki K., Taguchi K. Molecular variation at *BvBTC1* is associated with bolting tolerance in Japanese sugar beet. *Euphytica*, 2019, 215: 43 (doi: 10.1007/s10681-019-2366-9).
87. Höft N., Dally N., Hasler M., Jung C. Haplotype variation of flowering time genes of sugar beet and its wild relatives and the impact on life cycle regimes. *Front. Plant Sci.*, 2018, 8: 2211 (doi: 10.3389/fpls.2017.02211).
88. Pin P.A., Zhang W., Vogt S.H., Dally N., Büttner B., Schulze-Buxloh G., Jelly N.S., Chia T.Y.P., Mutasa-Göttgens E.S., Dohm J.C., Himmelbauer H., Weisshaar B., Kraus J., Gielen J.J.L., Lommel M., Weyens G., Wahl B., Schechert A., Nilsson O., Jung C., Kraft T., Müller A. The role of a pseudo-response regulator gene in life cycle adaptation and domestication of beet. *Current Biology*, 2012, 22(12): 1095-1101 (doi: 10.1016/j.cub.2012.04.007).
89. Kornienko A.V. *Osnovy mutatsionnoy selektsii svekly [Basics of mutation breeding of beets]*. Moscow, 1990 (in Russ.).

90. Kornienko A. V., Butorina A.K. Induced mutagenesis in sugar beet (*Beta vulgaris* L.): obtained results and prospects for use in development of TILLING project. *Biology Bulletin Reviews*, 2013, 3: 152-160 (doi: 10.1134/S2079086413020059).
91. Hohmann U., Jacobs G., Jung C. An EMS mutagenesis protocol for sugar beet and isolation of non-bolting mutants. *Plant Breed.*, 2005, 124(2): 317-321 (doi: 10.1111/j.1439-0523.2005.01126.x).
92. Frerichmann S.L., Kirchoff M., Müller A.E., Scheidig A.J., Jung C., Kopisch-Obuch F.J. Eco-TILLING in *Beta vulgaris* reveals polymorphisms in the FLC-like gene BvFL1 that are associated with annuality and winter hardiness. *BMC Plant Biol.*, 2013, 13: 52 (doi: 10.1186/1471-2229-13-52).
93. Yıldırım K., Kavas M., Küçük İ.S., Seçgin Z., Saraç Ç.G. Development of highly efficient resistance to *Beet Curly Top Iran Virus (Becurtovirus)* in sugar beet (*B. vulgaris*) via CRISPR/Cas9 system. *Int. J. Mol. Sci.*, 2023, 24(7): 6515 (doi: 10.3390/ijms24076515).