



SBSI



انجمن علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران

A review of genetic insights into bolting in sugar beet (*Beta vulgaris* L.)

Mohsen Aghaezadeh^{1*}, Saeed Sadeghzadeh Hemayati¹, Parviz Fasahat¹

(Received: 19 April. 2025 ; Accepted: 27 Sep. 2025)

How to cite this article:

Aghaezadeh M, Sadeghzadeh Hemayati S, Fasahat P. A review of genetic insights into bolting in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Journal of Sugar Beet. 2025; (41)1. 1-16. (In Persian with English abstract). DOI: 10.22092/jsb.2025.369201.1387.

Extended Abstract

Introduction

Sugar beet (*Beta vulgaris* L.) is a biennial crop that accumulates sucrose in its storage root during the first growing season. However, under specific environmental and genetic conditions, premature bolting may occur in the first year, leading to significant reductions in root yield and sugar content. Bolting tolerance is thus a key breeding objective, especially for autumn-sown cultivars in regions with mild winters. This study aimed to review and elucidate the genetic mechanisms governing bolting and flowering in sugar beet, with a focus on the role of major and minor genes, regulatory pathways, and molecular markers associated with this trait.

Materials and Methods

A comprehensive review and synthesis of published research on the inheritance and molecular genetics of bolting tolerance in sugar beet were conducted. Studies involving classical breeding, genetic mapping, QTL analysis, gene expression profiling, and molecular marker development were critically examined. Particular attention was given to the function of B, BTC1, BvFT1, BvFT2, and related genes, as well as the interaction of environmental cues (vernalization and photoperiod) with genetic regulators of the bolting process.

Results and discussion

Bolting tolerance in sugar beet is a polygenic trait influenced by both genetic and environmental factors. Early research identified the B gene as a dominant locus controlling annual habit, while subsequent mapping studies revealed additional loci (B2, B3, B4) contributing to flowering regulation. The BTC1 gene plays a central role by coordinating the expression of BvFT1 and BvFT2 under photoperiodic and vernalization control. Vernalization suppresses BvFT1

expression, allowing BvFT2 activation and transition to reproductive growth. Moreover, epigenetic mechanisms such as DNA methylation in shoot apical meristems are associated with differential bolting responses between tolerant and susceptible genotypes.

Molecular marker studies demonstrated strong associations with bolting tendency and offer valuable tools for marker-assisted selection (MAS). Breeding programs in Iran and other countries have successfully developed bolting-tolerant genotypes suitable for autumn planting without adverse effects on root yield or sugar productivity.

Conclusion

The transition from vegetative to reproductive growth in sugar beet is governed by complex genetic, epigenetic, and environmental interactions. Advances in molecular genetics and genomics have significantly improved the understanding of bolting control, enabling targeted breeding strategies for bolting tolerance. Integrating traditional selection with molecular tools such as QTL mapping and marker-assisted selection will accelerate the development of stable, high-yielding cultivars adapted to diverse agro-climatic regions. Enhanced knowledge of the genetic basis of bolting not only contributes to crop improvement but also provides a model for studying flowering regulation in biennial plants.

Keywords

Bolting tolerance, Photoperiod, Vernalization

References

- Zhang C, Li S, Wang Y, Long J, Li X, Ke L, Xu R, Wu Z, Pi Z. Vernalization promotes bolting in sugar beet by inhibiting the transcriptional repressors of BvGI Plant Molecular Biology. 2024; 114(3):67.
Doi:<http://doi.org/10.1007/s11103-024-01460-x>
Vogt SH, Weyens G, Lefebvre M, Bork B, Schechert A, Muller AE. The FLC-like gene BvFL1 is not a major

1. Sugar Beet Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran.

*Corresponding author: mohsen_agh@yahoo.com



- regulator of vernalization response in biennial beets. *Frontiers in Plant Sciences*. 2014; Vol. 5: 23. Doi:<http://doi.org/10.3389/fpls.2014.00146>
- Abou-Elwafa SF. A new locus suppresses bolting under shortening daylength in sugar beet. *World Journal of Agricultural Research*. 2015; 3(5):179-184. Doi:<https://doi.org/10.12691/wjar-3-5-5>
- Suarez-Lopez P, Wheatley K, Robson F. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in Arabidopsis. *Nature*. 2001; 410:1116–1120. Doi:<http://doi.org/doi.org/10.1038/35074138>
- Turck F, Fornara F, Coupland G. Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage. *Annual Review of Plant Biolpgy*. 2008; 59:573–594. Doi:<http://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092755>
- Simpson GG. The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of Arabidopsis flowering time. *Curr Opin Plant Biol*. 2004; 7:570–574. Doi:<http://doi.org/doi.org/10.1016/j.pbi.2004.07.002>

مروری بر یافته‌های ژنتیکی مرتبط با ساقه‌روی در چغندرقد (*Beta vulgaris L.*)[†]

محسن آقایی‌زاده^{۱*}، سعید صادق‌زاده حمایتی^۲، پرویز فصاحت^۱

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۱/۳۰ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۷/۵

نوع مقاله: مروری

DOI: 10.22092/jsb.2025.369201.1387

م. آقایی‌زاده، س. صادق‌زاده حمایتی و پ. فصاحت، ۱۴۰۴. مروری بر یافته‌های ژنتیکی مرتبط با ساقه‌روی در چغندرقد (*Beta vulgaris L.*). چغندرقد ۴۱(۱): ۱۶-۱

چکیده

چغندرقد در کنار نیشکر دو منبع تأمین‌کننده‌ی شکر و یک محصول ریشه‌ای مهم با چرخه‌ی زندگی دوساله است. در اغلب کشورها زراعت این محصول به صورت بهاره و فصل رشد آن مصادف با ماه‌های بهار و تابستان است اما در برخی موارد در صورت فراهم بودن شرایط اقلیمی مساعد می‌توان زراعت این محصول را به صورت پاییزه انجام داد. چغندرقد در سال اول چرخه‌ی زندگی خود، مقادیر زیادی برگ به همراه ریشه تولید می‌کند که برای تولید شکر و بیواتانول، خوراک دام، شیرینی‌ها و داروها، کودها و ترمیم خاک استفاده می‌شود. چغندرقد به طور معمول، پس از قرار گرفتن در معرض دمای سرد در طول ذخیره‌سازی زمستانی، در سال دوم چرخه زندگی خود وارد مرحله تولیدمثلی خود می‌شود. با این حال، در طول سال اول رشد، گیاه ممکن است به دلیل بهاره‌سازی و شرایط روزبند، مستعد تولید شاخه‌های گل‌دار یا ساقه‌روی باشد. این پدیده موجب عدم رشد و نمو طبیعی ریشه و کاهش عملکرد آن می‌شود. از سوی دیگر به دلیل مصرف مواد قندی به منظور رشد ساقه، درصد قند ریشه و در نهایت عملکرد شکر نیز کاهش می‌یابد لذا زراعت پاییزه چغندرقد نیازمند استفاده از ارقام متحمل به ساقه‌روی است. تحمل به ساقه‌روی صفت پیچیده‌ای است که به صورت چندژنی کنترل شده و تا حد زیادی متأثر از شرایط محیطی نظیر تاریخ کاشت، سن گیاه، تراکم، درجه حرارت و عرض جغرافیایی است. در این مقاله عوامل محیطی مؤثر بر گل‌دهی، مکانیسم‌های ژنتیکی و فیزیولوژیکی تنظیم‌کننده‌ی گذار به مرحله تولیدمثلی و روش‌های کشاورزی و به‌نژادی برای جلوگیری از گل‌دهی بررسی شده‌اند. بررسی حاضر می‌تواند برای پرورش‌دهندگان چغندرقد و به‌نژادگرانی که روی توسعه ارقام و هیبریدهای مقاوم به ساقه‌روی کار می‌کنند و زیست‌شناسان مولکولی که مکانیسم‌های ژنتیکی و فیزیولوژیکی زیربنایی انتقال گیاهان به مرحله گل‌دهی را مطالعه می‌کنند، مفید باشد.

واژه‌های کلیدی: بهاره‌سازی، تناوب نوری، متحمل به ساقه‌روی.

۱. استادیار مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه بذر چغندرقد، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.

*- نویسنده مسئول: mohsen_agh@yahoo.com

۲. دانشیار مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه بذر چغندرقد، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.

مقدمه

چغندرقد (*Beta vulgaris L.*) به‌طور معمول به‌عنوان یک گیاه دوساله شناخته می‌شود که در سال اول، رشد رویشی داشته و در اندام ریشه‌ی توسعه‌یافته‌ی خود مواد قندی را به شکل ساکارز ذخیره می‌نماید. پس از سپری شدن زمستان در بهار سال دوم، گیاه به‌اصطلاح ورنالیزه یا بهاره شده، تولید ساقه‌ی گل‌دهنده نموده و پس از گرده‌افشانی، بذر تولید می‌کند. در برخی موارد بوته‌های چغندرقد همانند یک گیاه یک‌ساله رفتار کرده و در نخستین سال زراعت به ساقه می‌روند که به آن‌ها ساقه‌رونده‌ها می‌گویند. بسته به زمان ساقه‌روی این بوته‌ها، آن‌ها را به دو گروه ساقه‌رونده‌های زود هنگام و دیر هنگام تقسیم می‌نمایند. به‌طور کل، ساقه‌روی در نخستین سال زراعت یک پدیده نامطلوب به شمار می‌رود زیرا موجب عدم رشدنمو طبیعی ریشه شده و کاهش عملکرد ریشه را به دنبال خواهد داشت. از سوی دیگر به دلیل مصرف مواد قندی به‌منظور رشد ساقه، درصد قند ریشه نیز کاهش می‌یابد که در نهایت بر عملکرد شکر تأثیر می‌گذارد. بوته‌های به ساقه‌رفته معمولاً به بذر می‌نشینند که اغلب مقداری از این بذرها ریزش کرده و در سال بعد به‌عنوان علف‌هرز می‌بایست با آن‌ها مبارزه شود. همچنین، ساقه‌روی موجب خشبی شدن بافت ریشه چغندرقد شده که استحصال شکر را با مشکل مواجه می‌سازد و موجب خسارت مکانیکی در زمان استحصال می‌گردد. تأثیر ساقه‌روی در کشت بهاره بیشتر از کشت پاییزه است زیرا در کشت پاییزه، فاصله زمانی میان شروع ساقه‌روی و برداشت ریشه‌ها کوتاه است و گیاه فرصت چندانی برای کاهش عملکرد ندارد اما در کشت بهاره پس از شروع ساقه‌روی تا زمان برداشت چند ماه فاصله وجود دارد که در این مدت رشدنمو طبیعی گیاه مختل شده و در نتیجه عملکرد کمی و کیفی آن کاهش می‌یابد. بر اساس مطالعات لانگدن (Longden et al. 1975)، به‌ازای هر ۴ درصد ساقه‌روی، مقدار عملکرد ریشه حدود یک درصد کاهش می‌یابد. همچنین به‌ازای هر یک درصد ساقه‌روی از میزان درصد قند حدود ۰/۵ واحد کاسته می‌شود. در این مقاله تلاش شده است تا مکانیسم‌های ژنتیکی تأثیرگذار بر رشد و توسعه‌ی ساقه‌روی به‌طور جامع مورد بررسی قرار گیرند.

هدف اصلی، شناسایی و تحلیل ژن‌ها، مسیرهای بیوشیمیایی و عوامل تنظیمی مؤثر بر شکل‌گیری و عملکرد این اندام گیاهی است تا از این طریق، درک بهتری از نقش ژنتیک در فرآیندهای رشدی حاصل شود.

مقاومت به ساقه‌روی در چغندرقد

اگرچه اثرات محیطی تأثیر به‌سزائی در پدیده‌ی ساقه‌روی چغندرقد ایفا می‌نماید اما میان ژنوتیپ‌ها و ارقام مختلف چغندرقد؛ از نظر میزان ساقه‌روی، تفاوت قابل ملاحظه‌ای به چشم می‌خورد که می‌توان آن را به ریخته‌ اثری گیاه نسبت داد. مطالعات محققین مختلف نشان داده است که در مواد به‌نژادی چغندرقد، تنوع زیادی از نظر تحمل به ساقه‌روی وجود دارد (Lasa and Sanz 1976; Rezaei and Fasahat 2022). این بدان معنی است که: ژن‌های کنترل‌کننده‌ی ساقه‌روی چغندرقد در طبیعت کمیاب نیستند و می‌توان با استفاده از آن‌ها ترکیبات اصلاحی گوناگونی برای این صفت فراهم نمود. به‌طور کل صفت ساقه‌روی در چغندرقد به لحاظ تأثیر توأم محیط و ژنتیک بر آن، پدیده‌ای بسیار پیچیده محسوب می‌شود و از نظر ژنتیکی مطالعات گسترده‌ای در خصوص نحوه‌ی بروز این پدیده در چغندرقد صورت گرفته است.

به لحاظ ژنتیکی کنترل این صفت در چغندرقد توسط چندین ژن صورت می‌گیرد و در واقع پدیده‌ی ساقه‌روی در گروه صفت‌های چندژنی (پلی‌ژنیک) قرار دارد. مطالعات اولیه بر روی ژنتیک مقاومت به ساقه‌روی نشان داد که این صفت تحت کنترل چندین ژن با درجات متفاوتی از غالبیت است (Lysgaard 1978). در حالی که بر اساس نتایج بررسی‌های برخی محققین دیگر، مقاومت به ساقه‌روی تحت کنترل ژن‌های مغلوب بوده و حساسیت به ساقه‌روی غالب است (Marcum 1948). به‌منظور مطالعه‌ی نحوه‌ی مقاومت به ساقه‌روی، سه لاین مقاوم، نیمه‌مقاوم و حساس به ساقه‌روی انتخاب و کلیه تلاقی‌های ممکن میان آن‌ها انجام گردید. پس از تهیه نسل‌های تلاقی، میزان ساقه‌روی نتایج و والدین مورد ارزیابی قرار گرفت. بر اساس نتایج به‌دست‌آمده، اثر افزایشی ژن‌ها در القاء ساقه‌روی بسیار حائز اهمیت بود هرچند

به‌نژادگران با استفاده از روش‌های متداول اصلاح نبات اقدام به تهیه ژنوتیپ‌های مقاوم نمودند.

با این‌که ساقه‌روی صفتی چندژنی و به‌شدت متأثر از عوامل محیطی است اما شواهد امر حاکی از پاسخ خوب آن به امر گزینش است. به‌نژادگران پیش از اشراف کامل به ژنتیک ساقه‌روی در چغندر قند، با استفاده از روش‌های متداول اصلاح نباتات کلاسیک موفق به تهیه ارقام متحمل به ساقه‌روی و مناسب برای کشت پاییزه شده‌اند (Aghaeizadeh 2019).

به‌نژادگران اروپائی بذر ژنوتیپ‌های چغندر قند را در ماه‌های بهمن و اسفند در مزرعه کشت می‌کردند و در طول فصل رشد، بوته‌های به ساقه رفته به‌تدریج حذف می‌شدند سپس بوته‌های مقاوم هر ژنوتیپ در انتهای فصل برداشت و پس از سرمادهی کامل از آن‌ها بذرگیری به عمل می‌آمد و به این ترتیب تمایل به ساقه‌روی در ژنوتیپ مورد نظر کاهش می‌یافت. به این ترتیب و به‌مرور زمان می‌توان به ژنوتیپ‌هایی دست یافت که شرایط سرمائی منطقه مورد نظر و مناطق دیگری که اقلیم ملایم‌تری نسبت به منطقه گزینش را دارا هستند تحمل کرده و به ساقه نروند.

به‌عنوان مثال در یک برنامه اصلاحی ۱۵ ساله گزینش برای مقاومت به ساقه‌روی با استفاده از فامیل‌های نیمه‌خواهری چهار جمعیت تتراپلوئید متحمل به ساقه‌روی در منطقه دزفول شروع شد و به‌تدریج در هر دوره اصلاحی پس از تهیه فامیل‌های جدید از فامیل‌های منتخب قبلی و گزینش آن‌ها در مناطقی با زمستان سخت‌تر از منطقه دزفول نظیر مناطق داراب، کاشمر و گلستان، در انتهای برنامه فامیل‌هایی به دست آمد که توانستند شرایط کشت پاییزه در منطقه مغان را به‌خوبی تحمل کرده و میزان ساقه‌روی بسیار کمی نشان دهند. درحالی‌که در همین شرایط چهار جمعیت اولیه دارای ساقه‌روی بسیار بالائی بوده و در منطقه مغان کاملاً حسّاس بودند (Aghaeizadeh et al. 2018).

شرایط اقلیمی مساعد برای کشت پاییزه در برخی از مناطق کشور موجب شده است تا اصلاح و تهیه ارقام متحمل به ساقه‌روی در ایران پیشینه‌ای طولانی مدت داشته باشد. اصلاح و معرفی نخستین هیبرید متحمل داخلی به اوایل دهه شصت بازمی‌گردد. طی این سال‌ها، در قالب برنامه‌های اصلاحی مستمر تلاش برای

که اثر غالبیت نیز نقش مهمی در این مسأله ایفا می‌کرد. در این بررسی میزان وراثت‌پذیری خصوصی برای مقاومت به ساقه‌روی بین ۹۳ تا ۹۶ درصد تخمین زده شد (Sadeghian et al. 1993). البته در این تحقیق، تیمار سرمایی به مدت ۱۰ هفته اعمال گردید که این میزان کمترین حد زمانی لازم برای بهاره‌سازی است که شامل ۱۴-۱۰ هفته است. در مطالعه‌ای توسط کردا و همکاران (Kuroda et al. 2024a) دو لاین آزمایشی چغندر قند به‌طور اولیه تحت شرایط طول روز ۲۴ ساعته و بدون نیاز به مواجهه با دوره سرمادهی، گل‌دهی زودرس را نشان دادند. به‌منظور تأیید پایه ژنتیکی این پدیده، تلاقی‌هایی میان این دو لاین و چغندرهای دوساله‌ی معمولی انجام شد و نسل‌های هیبریدی F1، F2 و BC1F1 تولید گردیدند. وراثت‌پذیری عمومی یکی از لاین‌ها نسبتاً بالا (۰/۶۶) و دیگری بسیار بالا برابر (۱/۰) به دست آمد. هر دو لاین آزمایشی نشان دادند که عوامل ژنتیکی در بروز بیشتر ویژگی‌های گل‌دهی زود هنگام تحت شرایط طول روز ۲۴ ساعته دخیل‌اند.

در یک برنامه تحقیقاتی، یک لاین بسیار مقاوم به ساقه‌روی با یک لاین حسّاس تلاقی داده شد و فامیل‌های F3 جهت تهیه نقشه ژنتیکی تولید گردید. فامیل‌ها به مدت ۱۶ هفته در گلخانه سرمادهی شده و سپس بوته‌ها به مزرعه منتقل گردیدند. تعداد بوته‌ی به ساقه‌رفته هر دو هفته یک‌بار در طول مدت اردیبهشت تا مهرماه یادداشت‌برداری گردید. برای بررسی میزان مقاومت فامیل‌ها دو شاخص در نظر گرفته شد: یکی تأخیر در ساقه‌روی (تعداد روز تا شروع ساقه‌روی پس از سرمادهی) و دیگری مقاومت به ساقه‌روی (تعداد بوته به ساقه‌رفته پس از سرمادهی). بر اساس نتایج، برای هر یک از شاخص‌ها یک جایگاه QTL تعیین گردید که ۶۵ درصد از تغییرات فنوتیپی را توجیه می‌کرد. هر دو جایگاه در یک ناحیه از کروموزوم شماره ۹ قرار داشتند و آللهائی با مغلوبیت نسبی موجب افزایش میزان مقاومت به ساقه‌روی و تأخیر در شروع ساقه‌روی می‌شدند (Pfeiffer et al. 2014). علی‌رغم پیچیدگی موضوع و پیش از آن‌که نحوه‌ی کنترل مقاومت به ساقه‌روی و ژنتیک آن به‌طور کامل مشخص شود،

تشکیل اندام‌های گل‌دهی است (Wellensiek 1964). در برخی گونه‌ها، اثر بهاره‌سازی را می‌توان از طریق پس‌گشت بهاره‌سازی (De-vernalization) که شامل قرارگیری ناگهانی در معرض دامنه دمایی بین ۲۵ تا ۳۵ درجه سانتی‌گراد است، معکوس کرد (Purvis et al. 1952). خنثی‌سازی اثر سرما می‌تواند در طول دوره سرمادهی و یا بلافاصله پس از اتمام دوره سرمادهی رخ دهد. به اعتقاد بسیاری از محققین گیاه چغندرقد می‌تواند به ساقه برود بدون این‌که گل‌دهی کند اما به ندرت بدون ساقه‌روی به گل می‌رود (Mutasa-Gottgens et al. 2009a).

اکتساب توانایی گل‌دهی به صورت میتوزی پایدار بوده و به منزله‌ی شکلی از حافظه سلولی است که برای هفته‌ها تا زمان بروز شرایط نوری مطلوب برای القاء ساقه‌روی پایدار می‌ماند (Metzger 1988)؛ بنابراین، تحت شرایط روزهای بلند، ساقه‌روی با استفاده از ساکارز ذخیره‌شده در چغندرقد بهاره شده، به وقوع پیوسته و به دنبال آن توسعه نامشخص گل‌آذین روی می‌دهد.

اما در اجداد وحشی چغندرقد شرایط به گونه دیگری است و تنوع درون‌گونه‌ای قابل توجهی بر طبق شیب عرض جغرافیایی گزارش شده است (Fasahat et al. 2023). چغندرهای وحشی منطقه مدیترانه یک‌ساله بوده و بدون نیاز به بهاره‌سازی به گل رفته و چرخه‌ی زندگی خود را در طول یک‌سال به اتمام رسانده و می‌توانند تا سه سال متوالی به رشد و گل‌دهی ادامه دهند. در مقابل، چغندرهای وحشی مناطق شمالی دوساله بوده و نیاز به دماهای پائین مشخصی برای گل‌دهی دارند. علاوه بر این، چغندرهای چندساله که در زیرگونه ماریتیم قرار دارند، در چرخه‌های پیاپی تولید نتاج می‌کنند (Hautekeete et al. 2002). علی‌رغم تفاوت در طول دوره رشد، تمام گونه‌های جنس *Beta* به شدت روزبلند هستند. نور برای آغاز ساقه‌روی لازم نیست اما برای رشد سریع گیاهان به ساقه‌رفته بعد از طویل شدن ساقه لازم است که می‌تواند بعد از یک دوره طولانی القای حرارتی بدون در نظر گرفتن طول روز رخ دهد (Dally et al. 2014). اوون (Owen et al. 1940) اصطلاح القای گرما - نوری را برای توصیف اثرات القایی دماهای پائین و دوره نوری

دستیابی به پایه‌های گرده‌افشان دیپلوئید و تتراپلوئید و همچنین پایه‌های مادری متحمل به ساقه‌روی ادامه داشته و هرساله از تلاقی پایه‌های والدینی مورد نظر هیبریدهای امیدبخش متنوعی تهیه می‌شد که در مناطق هدف و در شرایط کشت پاییزه مقایسه عملکرد و مقاومت می‌شدند (Orazizadeh et al. 2011; Aghaeizadeh et al. 2017). ماحصل این تلاش‌ها دستیابی به چندین رقم هیبرید تک‌جوانه متحمل به ساقه‌روی بود که طی این سال‌ها معرفی و در اختیار کشاورزان قرار گرفت (Hoseinpour et al. 2020).

یکی دیگر از مسائلی که ذهن محققین را مشغول کرده بود، احتمال تأثیر منفی گزینش برای مقاومت به ساقه‌روی بر توان تولید محصول ژنوتیپ‌ها بود. اسمیت (Smit 1983) در یک مطالعه میدانی، سه جمعیت تتراپلوئید را از نظر مقاومت به ساقه‌روی تحت گزینش قرار داد و سپس جمعیت‌های مقاوم جدید را به همراه سه جمعیت اولیه با یک سینگل کراس نرعیقیم تلاقی داد. شش هیبرید حاصل در سه تاریخ کاشت متفاوت در پنج منطقه مقایسه عملکرد شدند و در نهایت بر اساس تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها، مشخص گردید: گزینش برای مقاومت به ساقه‌روی تأثیر منفی بر توان تولید محصول پایه‌های والدینی ندارد.

چرخه زندگی گونه‌های جنس *Beta*

چغندرقد معمولاً به صورت بهاره کشت شده و در پائیز برداشت می‌شود به طوری که کل دوره رشد اولیه گیاه به رشد رویشی و تولید ساکارز و ذخیره‌ی آن اختصاص می‌یابد اما پس از قرارگیری در معرض دماهای پائین، به خصوص پس از سپری کردن فصل زمستان، چغندرقد وارد مرحله‌ی زایشی می‌شود. برای القای ساقه‌روی (به عبارت دیگر افزایش طول ساقه و به دنبال آن گل‌دهی)، چغندرقد احتیاج به قرارگیری طولانی مدت (۱۴-۱۰ هفته) در معرض دماهای بین ۲ تا ۱۰ درجه سانتی‌گراد دارد (Lexander 1980)؛ پدیده‌ای که از آن تحت عنوان بهاره‌سازی (ورنالیزاسیون) یاد می‌شود. این فرایند نیازمند فعالیت میتوزی سلول‌های غیرجنسی موجود در مریستم انتهایی ساقه برای

آبگ (Abegg 1936) نشان داد که ژن B در اجداد گیاهان یکساله به عامل رنگ هیپوکوتیل (ژن R) متصل است. درصد پیوستگی بین این دو ژن ۱۵/۵ درصد محاسبه گردید. با استفاده از یک جمعیت حاصل از تلاقی برگشتی بین والد دوساله و یک جمعیت یکساله، میزان پیوستگی بین ژن یکساله B و ژن R تأیید شد و چندین نشانگر (Restriction Fragment Length Polymorphism) (RFLP) که به شدت به ژن B متصل بودند به دست آمد (Boudry et al. 1994).

در مطالعه‌ای توسط ابوالوفا (Abou-Elwafa et al. 2011)، یک لاین چغندر قند دیپلوئید دوساله با چغندر وحشی B. vulgaris ssp. maritima تلاقی داده شد. گیاهان نسل اول (F1) تحت سه شرایط مختلف شامل بهاره‌سازی و سپس روزهای بلند، روزهای بلند بدون بهاره‌سازی و طول روز کوتاه از نظر گل‌دهی ارزیابی شدند. همان‌گونه که انتظار می‌رفت وراثت غالب - مغلوبی صفت ساقه‌روی گیاهان یکساله باعث شد که تمام گیاهان نسل اول (F1) و همین‌طور والد یکساله تحت هر سه شرایط، گل دهند. در گیاهان نسل دوم (F2)، برای تیمار بهاره‌سازی و سپس روزهای بلند تعداد ۱۷۵ بوته، برای تیمار روزهای بلند بدون بهاره‌سازی تعداد ۱۹۰ بوته و سرانجام برای تیمار طول روز کوتاه تعداد ۱۹۳ بوته، مورد ارزیابی قرار گرفت (شکل ۱). در شرایط بهاره‌سازی و سپس روزهای بلند کلیه گیاهان به ساقه رفتند. در تیمار روزهای بلند بدون بهاره‌سازی نسبت ۳ به ۱، ساقه‌روی در مقابل عدم ساقه‌روی به دست آمد که نشان‌دهنده‌ی وراثت تک‌ژنی ساقه‌روی گیاهان یکساله و تأییدی بر غلبه کامل آلل B بر آلل b است اما در وضعیت طول روز کوتاه نسبت ۱ به ۳ ساقه‌روی در مقابل عدم ساقه‌روی مشاهده شد. علاوه بر ساقه‌روی، زمان لازم برای گل‌دهی نیز در هر سه گروه مورد بررسی فنوتیپی قرار گرفت. در گروه اول (بهاره‌سازی و سپس روزهای بلند) همه گیاهان ظرف مدت ۱۵ روز (۴۵-۵۹ روز پس از کاشت) به ساقه رفتند. در گروه دوم (روزهای بلند بدون بهاره‌سازی) بازه زمانی برای ساقه‌روی بیشتر بود و گیاهان یکساله ظرف مدت ۲۶ روز (۳۹-۶۴ روز پس از کاشت) به ساقه رفتند. در حالی که در گروه سوم گیاهان یکساله

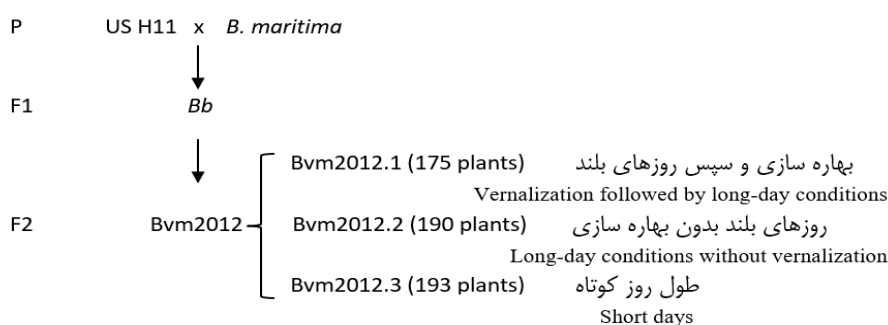
طولانی بر ساقه‌روی چغندر قند پیشنهاد و نشان داد که اگرچه چغندرهای یکساله به دلیل ماهیت طبیعی‌شان به بهاره‌سازی احتیاج ندارند اما قرارگیری در معرض دمای سرد باعث تسریع ساقه‌روی در آن‌ها می‌شود.

ژنتیک ساقه‌روی

با این‌که چغندر قند در حال حاضر در زمره گیاهان دوساله محسوب می‌شود اما اجداد وحشی آن دارای عادت رشد یکساله بوده‌اند یعنی بدون نیاز به سرمادهی به ساقه‌رفته، گل داده و تولید بذر می‌کردند. از نظر ژنتیکی، عادت رشد یکساله تحت کنترل یک ژن غالب به نام ژن ساقه‌روی یا ژن B قرار دارد (Abegg 1936). گیاهانی که از تلاقی بین هموزیگوس یکساله (BB) و چغندرهای دوساله (bb) حاصل می‌شوند در جایگاه ژن B هتروزیگوس (Bb) بوده و تحت شرایط مطلوب مانند گیاهان یکساله رفتار می‌کنند اما در مقایسه با گیاهان هموزیگوس یکساله دیرتر به ساقه می‌روند (Abegg 1936). این تأخیر به غالبیت ناقص ژن B (با توجه به زمان ساقه‌روی) و یا وجود ژن‌های دیگر که کنترل ساقه‌روی توسط ژن B را تحت تأثیر قرار می‌دهند، نسبت داده شده است (Alimirzaee et al. 2017). گیاهان هتروزیگوس ممکن است تحت شرایط گرما - نوری نامطلوب مانند کشت در اواخر بهار، تابستان یا پائیز قادر به ساقه‌روی در سال اول نباشند (Abe et al. 1997). علاوه بر شرایط محیطی مناسب، تجلی صفت یکساله بودن تحت تأثیر ژن‌های تغییردهنده (Modifier genes) نیز قرار دارد (Buttner et al. 2010). اوون (Owen et al. 1940) فرضیه‌ای مبنی بر وجود یک جایگاه ژنی دیگر برای تمایل به ساقه‌روی آسان تحت عنوان ژن B' در جد چغندرهای دوساله پیشنهاد داد که به واسطه آن بوته‌ها بدون بهاره‌سازی تحت شرایط مزرعه به ساقه نرفته اما تحت دماهای نسبتاً پائین و دوره نوری طولانی در گلخانه، بدون نیاز به بهاره‌سازی، به آسانی و سریع به ساقه می‌روند. بر اساس داده‌های پیوستگی بین جایگاه ژن B و ژن R (برای رنگ هیپوکوتیل) و بین ژن B' و R، محققان نتیجه گرفتند که B' آلل B است.

کشف این موضوع که هورمون رشد جیبرلین در گونه‌های مختلف گیاهی می‌تواند بدون نیاز به شرایط القایی موجب گل‌دهی شود (Zeevaart 1983) بسیاری از به‌نژادگران چغندرقد را امیدوار ساخت تا با جایگزین کردن این هورمون به اصلاح چغندرقد شتاب بیشتری ببخشند اما کاربرد انواع جیبرلین بر روی گیاهان چغندرقد بهاره‌نشده، علی‌رغم تأثیر بر رشد سلولی مریستم انتهائی نتوانست موجب القاء ساقه‌روی و یا گل‌دهی معنی‌داری شود (Sadeghian et al. 1993). مطالعات بیشتر نشان داد که در گیاهان بهاره‌سازی شده هورمون جیبرلین مستقل از ژن B ساقه‌روی را کنترل می‌نماید، در نتیجه آلل غالب B احتمالاً بر ساقه‌روی گیاهانی که بهاره شده‌اند تأثیر مستقیمی نداشته باشد (Mutasa-Gottgens et al. 2010).

تأخیر معنی‌داری در زمان ساقه‌روی نشان داده و در یک بازه زمانی ۴۴ روزه (۴۳-۸۷ روز پس از کشت) به ساقه رفتند. اگرچه رفتار چغندرهای هتروزیگوس از نظر ساقه‌روی تحت شرایط مطلوب علی‌رغم وقفه زمانی همانند والد یک‌ساله بود اما چغندرهای یک‌ساله زودتر از گیاهان نسل اول (F1) و دوم (F2) به ساقه رفتند. نتایج به‌دست‌آمده از این آزمایش نشان داد که یک ژن تنظیم کننده القای نوری (و نه القای حرارتی) که بسیار به ژن B نزدیک است مانع از ساقه‌روی شده و به‌راحتی می‌تواند تحت طول‌روز کوتاه اثر ژن B را تغییر داده و فعالیت آن را مهار نماید. بنابراین، ژن B مسئول القای حرارتی ساقه‌روی است؛ به‌عبارت دیگر در صورت حضور ژن ساقه‌روی B گیاهان حامل ژن بدون نیاز به سپری کردن دوره سرمادهی و در شرایط روزهای بلند به ساقه‌رفته و دارای عادت رشد یک‌ساله خواهند بود.



شکل ۱ جمعیت مورد استفاده در مطالعه (Abou-Elwafa, 2015).

Fig 1 Population used in the study (Abou-Elwafa, 2015)

چندین جمعیت F2 مورد استفاده برای نقشه‌یابی که از تلاقی بین ژنوتیپ‌های دوساله (جهش یافته) و اجداد وحشی یک‌ساله حاصل شده بودند، فنوتیپ ساقه‌روی یک‌ساله با جایگاه ژنی B تجزیه تفرق هم‌زمان داشت و به‌جای آن یک جایگاه ژنی جدید بر روی کروموزوم شماره ۹ به نام B2 مکان‌یابی گردید (Buttner et al. 2010). به علت آن که تمام گیاهان این جمعیت‌ها حامل آلل غالب یک‌سالگی در جایگاه ژنی B بوده اما تقریباً یک‌چهارم آن‌ها قادر به ساقه‌روی بدون بهاره‌سازی نبودند، محققان نتیجه گرفتند که ژن B2 مستقل از بهاره‌سازی به‌صورت اپیستازی نسبت به ژن B برای تنظیم ساقه‌روی عمل می‌کند. داده‌های ژنتیکی و فنوتیپی هم‌چنین نشان دادند که ژن B2، همانند ژن B،

در کنار ژن اصلی ساقه‌روی (B)، دو تحقیق دیگر منجر به شناسایی یک جایگاه ژنی ناشناخته‌ی دیگر شد که به ساقه‌روی چغندرهای وحشی یک‌ساله کمک می‌کرد (Buttner et al. 2010). ارزیابی گیاهان یک‌ساله‌ی جهش یافته برای ساقه‌روی که از طریق به‌کارگیری اتیل متان سولفات Ethyl methane sulfonate در آن‌ها جهش صورت گرفته و برای نقشه‌یابی دقیق ژن B استفاده شده بودند، منجر به شناسایی پنج خانواده از نسل سوم جهش گردید که تنها پس از بهاره‌سازی به ساقه‌رفته و بنابراین مانند گیاهان دوساله رفتار می‌کردند (Hohmann et al. 2005). مطلب شگفت‌انگیز این بود که در دو جمعیت از

بیان ژن BvFL1 در چغندر قند به دنبال بهاره سازی متوقف شده اما برخلاف معادل آن؛ در گیاه آرابیدوپسیس، این خاموشی بعد از بهاره سازی پایدار نیست. به علاوه ژن BvFL1 در چغندرهای یک ساله؛ بدون نیاز به بهاره سازی و دوساله؛ که نیازمند بهاره سازی هستند، به صورت مساوی بیان می شود و این نشان می دهد: تفاوت در نیاز به بهاره سازی بستگی به فراوانی رونویسی BvFL1 ندارد (Reeves et al. 2007).

بنابراین به نظر نمی رسد که ژن BvFL1 هدف اولیه برای واکنش به بهاره سازی در چغندر قند های دوساله باشد. در چغندرهای حساس به ساقه روی، بیان ژن BvFL1 در زمان بهاره سازی کاهش می یابد اما در طول مدت بعد از بهاره سازی افزایش می یابد. به نظر می رسد دلیل افت در اوایل بهاره سازی به علت حساسیت نسبتاً بالای این ژنوتیپ ها به ساقه روی است. در مقابل، ژنوتیپ های دوساله ای مقاوم به ساقه روی که به یک دوره نسبتاً طولانی بهاره سازی احتیاج دارند، افزایش تدریجی را در بیان این ژن نشان می دهند (Trap-Gentil et al. 2011). به علاوه، در مریستم انتهایی ساقه ژنوتیپ های مقاوم، نشانه های متیل گذاری آر-ان-ای پیام رسان ژن BvFL1 پس از بهاره سازی مشاهده شد که به نظر می رسد با کنترل پاسخ به بهاره سازی در چغندر قند مرتبط باشد (Hebrard et al. 2013). مشخص شده است که خاموشی ژن BvFL1 توسط آر-ان-ای مداخله گر؛ نه تنها نیاز به بهاره سازی را در چغندرهای دوساله از بین نبرد بلکه تأثیری بر زمان ساقه روی پس از بهاره سازی نیز نداشت، در حالی که بیان بالای این ژن منجر به تأخیر زمانی در ساقه روی به میزان یک هفته گردید؛ علاوه بر کاهش بیان BvFL1 به وسیله آر-ان-ای مداخله گر، افزایش بیان آن نیز نتوانست تأثیری بر بیان تنظیم کننده های مرکزی گل دهی شامل ژن های BvBTC1، BvFT1 و BvFT2 بگذارد. این نتایج نشان می دهد که BvFL1 تنها تنظیم کننده ای اصلی پاسخ به بهاره سازی در چغندر قند نیست (Vogt et al. 2014; Kroupin et al. 2023).

در آرابیدوپسیس، ژن FLC توسط تعدادی از ژن های مرتبط با مسیر مستقل گل دهی نیز تنظیم می شود (Simpson 2004).

به صورت غالب- مغلوبی به ارث می رسد. ارزیابی تجزیه تفرق جمعیت های باقی مانده که برای صفت یک سالگی تفرق نشان می دادند، فاش کرد که جدّ طبیعی که به عنوان والد یک ساله استفاده شده بود دارای جایگاه ژنی B3 بود که متصل به ژن های B یا B2 نبوده و رفتار ساقه روی را به طور مستقل از B تنظیم می کرد (Abou-Elwafa et al. 2012). ادامه ی نقشه یابی ژنومی منجر به شناسایی یک جایگاه ژنی دیگر به نام B4 گردید که برخلاف ژن B2 به صورت مستقل از ژن B عمل کرده و دارای اثر ژن غالبیت بود (Abou-Elwafa et al. 2012). جایگاه ژنی B4 از نظر ژنتیکی به جایگاه ژنی B متصل بوده و بر روی کروموزوم شماره ۹ در فاصله ژنتیکی ۱۱ سانتی مورگان از آن قرار دارد (Kuroda 2024b).

ژن های مسئول تنظیم زمان گل دهی در چغندر قند

بهاره سازی که شامل قرارگیری طولانی مدت گیاهان در معرض دماهای پائین در طی فصل زمستان است، برای بسیاری از گیاهان یک پیش نیاز گل دهی در فصل بهار یا تابستان پیش رو به شمار می رود. کنترل ژنتیکی گل دهی برای نخستین بار در گیاه مدل یک ساله آرابیدوپسیس تالیانا (*Arabidopsis thaliana*) مورد مطالعه قرار گرفت (Andres and Coupland 2012). استفاده از گیاه آرابیدوپسیس به عنوان یک مدل، منجر به شناسایی چهار مسیر عمده ی تنظیم کننده؛ شامل: بهاره سازی، تناوب نوری، مستقل و اسید جیبرلیک گردید که ساقه روی و زمان گل دهی را از طریق مجموعه ای از ژن های درگیر در گل دهی کنترل می کنند (Baurle and Dean 2006). در این گیاه، سه ژن: جایگاه گل دهی C (FLC)، کنستانس (CO) و جایگاه گل دهی T (FT)، ژن های کلیدی کنترل گل دهی هستند. در سال های اخیر، چندین ژن مرتبط با بهاره سازی در چغندر قند از طریق همسانی با توالی آرابیدوپسیس شناسایی شده اند. حفاظت جزئی و تنوع در اساس ژنتیکی ساقه روی و گل دهی میان این دو گیاه یافت شده است (Reeves et al. 2007). استفاده از روش ژنتیک معکوس، امکان شناسایی ژن همانند FLC به نام BvFL1 بر روی کروموزوم شماره ۶ چغندر قند را فراهم نمود.

هرچند که هیچ‌کدام از نزدیک‌ترین ژن‌های متناظر ژن CO آراییدوپسیس که تاکنون در چغندرقد شناسایی شده‌اند همسان واقعی ژن CO نیستند اما در عوض هم‌خوانی بسیار نزدیکی با ژن‌های CO-LIKE 1 (COL1) و CO-LIKE 2 (COL2) در آراییدوپسیس دارند. محققین موفق به شناسایی سه ژن متفاوت در چغندرقد شدند که در جعبه B- و دامنه CCT باهم اختلاف دارند (Chia et al. 2008). ژن BvCOL1 به‌عنوان مهم‌ترین جزء مسیر تناوب نوری در چغندرقد شناسایی گردید. نحوه‌ی بیان روزانه ژن BvCOL1 همواره شبیه نحوه‌ی بیان ژن‌های COL1 و COL2 بوده و مشخص شده است که ژن BvCOL1 برخلاف ژن CO در انتهای فاز روشنایی در روزهای بلند یا بیان نمی‌شود و یا بیان آن بسیار ضعیف است (Chia et al. 2008). چنین به نظر می‌رسد که ژن BvCOL1 مکمل تأخیر در گل‌دهی در گیاه جهش یافته فاقد عملکرد ژن CO بوده و در فعال‌سازی بیان ژن FT نقش دارد. با این وجود، بیان بالای ژن BvCOL1 در گیاه جهش یافته آراییدوپسیس فاقد بیان ژن COL 2 باعث فعال شدن و بیان ژن FT گردید که نشان می‌دهد تأثیر محصول ژن BvCOL1 به‌صورت کاربردی تا حدّ مورد نیاز حفظ می‌شود (Chia et al. 2008)؛ مانند جایگاه ژن‌های B و B4، مکان ژن BvCOL1 بر روی کروموزوم شماره ۲، اما در فاصله ژنتیکی تقریباً بزرگ‌تری در حدود ۲۲ تا ۲۴ سانتی‌مورگان در بالادست ژن B و ۳۵ تا ۳۸ سانتی‌مورگان در بالادست ژن B4 نقشه‌یابی شده است (Abou-Elwafa et al. 2011; Chia et al. 2008).

دو نسخه از ژن‌های متناظر FT با عملکرد متفاوت در چغندرقد

پروتئین FT با پروتئین اتّصالی فسفاتیدیل اتانول آمین (Phosphatidylethanol-Amine-Binding Protein; PEBP) در پستانداران شباهت ساختاری دارد (Kobayashi et al. 1999). در آراییدوپسیس، پروتئین خانواده فسفاتیدیل اتانول آمین؛ متشکل از ۳ گروه فیلوژنتیکی مجزاً با نام‌های FT و TFL1 (Terminal Flower 1)، (Flowering Locus T)

همولوگ‌های متناظر این ژن‌ها در چغندرقد با نام‌های BvFLK، BvFVE1، BvLD و BvLDL1 شناسایی شده‌اند (Abou-Elwafa et al. 2011). تحقیقات حاکی از آن است که بیان بالای ژن BvFLK منجر به گل‌دهی زود هنگام در چغندرقد می‌شود، یعنی همان کاری که ژن جهش یافته flk در آراییدوپسیس انجام می‌دهد. ژن BvFLK پس از انتقال آن به آراییدوپسیس توانست بیان ژن FLC را در گیاهان تراریخته آراییدوپسیس سرکوب کند که نشانگر عملکرد حفاظت شده‌ی این ژن در دو گیاه آراییدوپسیس و چغندرقد است. هرچند که محققان نشانه‌هایی از انشعاب تکاملی در ژن‌های متناظر مسیر مستقل در آراییدوپسیس و چغندرقد یافته‌اند، بیان بالای ژن BvFVE1 در گیاه آراییدوپسیس حامل ژن جهش یافته fve باعث جلوگیری از تأخیر در گل‌دهی نگردید. علاوه بر این، ژن BvFVE1 در تضاد آشکار با ژن متناظر خود در آراییدوپسیس، تحت کنترل ساعت شبانه‌روزی است. از آنجائی که چغندر، واجد دومین همولوگ بسیار نزدیک به ژن FVE به‌نام ژن BvFVE2 است، قابل تصور است که BvFVE1 و BvFVE2 دارای تنوع عملکردی بوده و BvFVE2 ارتولوگ کاربردی FVE باشد (Abou-Elwafa et al. 2011; Zhang et al. 2024).

مسیر تناوب نوری و همولوگ‌های ژن CO

درحالی که تنظیم‌کننده‌های کلیدی فرایند بهاره‌سازی و واکنش به آن در گونه‌های با خویشاوندی دور؛ از قبیل آراییدوپسیس و غلات، با یکدیگر تفاوت دارند به نظر می‌رسد که جزء اصلی تنظیم‌کننده‌ی مسیر تناوب نوری دخیل در گل‌دهی تا حدّ زیادی در میان گیاهان گل‌دار حفظ شده است. تنظیم‌کننده‌ی مرکزی مسیر تناوب نوری در آراییدوپسیس CONSTANS، CONSTANS-LIKE و TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (CCT) هستند که دامنه عامل رونویسی ژن (CO) CONSTANS محسوب شده و در واکنش به شرایط روزهای بلند سبب گل‌دهی گیاه می‌شوند (Suarez-lopez et al. 2001)؛ مانند گونه‌های دیگر، مجموعه‌ای از ژن‌های متناظر ژن CO در چغندرقد نیز شناسایی شده‌اند (Chia et al. 2008).

BvFT1 و اوج بیان ژن BvFT2 بعد از ۱۲ ساعت قرارگیری در یک دوره نوری ۱۸ ساعته همراه است اما در چغندره‌های دوساله بهاره‌سازی نشده، روند بیان ژن در شرایط روز بلند متفاوت بود، به گونه‌ای که ژن BvFT2 بیان نگردید اما ژن BvFT1 همانند شرایط روزهای کوتاه غیر القایی سطح بیان بالایی را در ابتدای روز نشان داد. در خلال بهاره‌سازی، بیان ژن BvFT1 سرکوب شده و بیان ژن BvFT2 افزایش می‌یابد. علاوه بر این، زمانی که گیاهان دوساله بهاره شده به شرایط روز کوتاه منتقل شدند که سبب پس‌گشت بهاره‌سازی (De-vernalization) و توقف ساقه‌روی گردید، ژن BvFT1؛ بیان و ژن BvFT2؛ سرکوب گردید. سرانجام، همبستگی مشاهده شده بین بیان ژن BvFT2 و شروع گل‌دهی در چغندره‌های یک‌ساله و دوساله و ارزیابی‌های تکمیلی در گیاهان آرابیدوپسیس که ژن ft در آن‌ها جهش یافته بود نشان داد که ژن BvFT2 همتای کاربردی ژن FT در چغندر قند است (Pin et al. 2012).

در روش‌های تراریختی، بیان بالای ژن BvFT2 از طریق کنترل آغازگر 35S یا سرکوب بیان این ژن از طریق آر-ان-ای مداخله‌گر نشان داد که ژن BvFT2 برای گل‌دهی در چغندر قند الزامی است. گیاهان دوساله 35S:BvFT2 در سیستم کشت بافت، بدون نیاز به بهاره‌سازی قبل از موعد مقرر گل دادند و گیاهان یک‌ساله که در آن‌ها ژن BvFT2 از طریق آر-ان-ای مداخله‌گر خاموش شده بود قادر به ساقه‌روی نبوده و تا ۴۰۰ روز به تولید برگ تحت روزهای بلند ادامه دادند. از آنجایی که در این گیاهان تغییر یافته، بیان ژن BvFT1 تغییر نیافت، می‌توان نتیجه گرفت که دست‌ورزی در زمان گل‌دهی از طریق تنظیم مستقیم ژن BvFT2 و به‌طور غیرمستقیم به واسطه‌ی تنظیم بیان ژن BvFT1 از طریق نحوه‌ی عمل ژن BvFT2 امکان‌پذیر است. این حقیقت که چغندره‌های یک‌ساله تراریخت که در واقع فقط ژن BvFT1 در آن‌ها بیان می‌شود قادر به ساقه‌روی نبوده و بیان ژن BvFT2 در آن‌ها به‌شدت سرکوب می‌شود، بیانگر آن است که ژن BvFT1 بیان ژن BvFT2 را تحت کنترل خود دارد. چغندره‌های دوساله تراریخت بهاره‌شده که دارای سطح بیان بالایی از ژن BvFT1 بودند، علی‌رغم قرارگیری در معرض

MFT (Mother of FT) است. پروتئین‌های FT و TSF اجزای علائم گل‌دهی طولانی‌مدت هستند که در گیاه آرابیدوپسیس موجب گل‌دهی تحت روزهای بلند می‌شوند اما علائم مسیرهای دیگر تنظیم گل‌دهی را نیز پوشش می‌دهند درحالی‌که TFL1 برخلاف آن‌ها مانع گل‌دهی می‌شود. به‌طور کل، ژن‌های زیرخانواده FT به‌عنوان فعال‌کننده‌ی گل‌دهی و ژن‌های موجود در زیرخانواده TFL به‌عنوان بازدارنده‌ی گل‌دهی عمل می‌کنند (Kobayashi et al. 1999). نشان داده شده است که در گونه‌های دیگر (شامل گیاهان روز بلند و روز کوتاه) بیان ژن‌های مشابه ژن FT در واکنش به القای تناوب نوری افزایش می‌یابد و این افزایش بیان سبب تسریع گل‌دهی می‌گردد، درحالی‌که بروز جهش در این دسته از ژن‌ها سبب تأخیر در گل‌دهی می‌شود. همان‌طور که انتظار می‌رفت، پروتئین FT پس از تولید در برگ‌ها به سمت انتهای گیاه، جایی که گل‌دهی آغاز می‌شود، انتقال می‌یابد (Turck et al. 2008).

پین و همکاران (Pin et al. 2012) دو همسان ژن FT را در چغندر قند شناسایی کردند. به‌طور شگفت‌انگیزی این دو ژن که BvFT1 و BvFT2 نامیده می‌شوند دارای عملکرد متضاد یکدیگرند و به‌ترتیب بر روی کروموزوم‌های شماره ۹ و ۴ قرار دارند. ژن‌های BvFT1 و BvFT2 بخشی از مجموعه ژن‌های سنتز کننده‌ی پروتئین فسفاتیدیل اتانول آمین در گیاهان به شمار می‌روند. این دو ژن نزدیک‌ترین وابسته به ژن FT محسوب می‌شوند (Pin et al. 2012). اگرچه ژن BvFT1 متعلق به زیرخانواده FT است اما به‌عنوان بازدارنده‌ی گل‌دهی عمل می‌کند و ژن BvFT2 سبب گل‌دهی می‌شود. بعد از بهاره‌سازی، چغندر قند‌های دوساله در رقابت برای گل‌دهی‌اند اما هنوز احتیاج به روزهای بلند برای القای گل‌دهی دارند. مطالعه میزان بیان روزانه ژن در گیاهان یک‌ساله، دوساله و دوساله‌بهاره‌سازی شده‌ی تحت شرایط نوری متفاوت، نشان داد که تحت شرایط غیر القایی روز کوتاه، بیان ژن BvFT2 به‌سختی قابل تشخیص است درحالی‌که ژن BvFT1 در ابتدای روز از بالاترین سطح بیان برخوردار بود. بدون بهاره‌سازی، تنها چغندره‌های یک‌ساله تحت روزهای بلند به ساقه می‌روند که با کاهش شدید بیان ژن

روزهای بلند به مدت ۶ ماه به دلیل سرکوب شدید ژن BvFT2 به ساقه نرفتند. این نتایج نشان می‌دهد که ژن BvFT1 تحت شرایط غیر القایی مانع از گل‌دهی می‌گردد که حداقل بخشی از آن ممکن است به واسطه‌ی سرکوب بیان ژن BvFT2 باشد. در خلال بهاره‌سازی، بیان ژن BvFT1 به حداقل می‌رسد که اثر مهارکنندگی آن بر روی ژن BvFT2 از بین می‌رود و به گیاهان چغندرقد اجازه واکنش به شرایط روز بلند القایی داده می‌شود (Pin et al. 2012). به طرز قابل‌توجهی، غازیغی قرمز (*Falcaria vulgaris*) که یک گیاه روز کوتاه و خویشاوند نزدیک چغندر است حامل دو ژن متناظر و بسیار مشابه ژن FT با نحوه‌ی بیان متفاوت است که نشان‌دهنده‌ی عملکرد متفاوت پروتئین‌های گذشته است (Chab et al. 2008). از آنجایی که BvFT1 و BvFT2 خویشاوندان یکدیگرند و درجه بالایی از شباهت توالی را نشان می‌دهند، ارزیابی محصولات پروتئینی آن‌ها با توجه به نقش سرکوب‌گر یا القاگرشان جالب توجه است. مطالعات پیشین در آراییدوپسیس نشان داده است که مبادله اگسون چهارم ژن FT (به‌عنوان آغازگر گل‌دهی) با ژن TFL (به‌عنوان سرکوب‌گر)، عمل ژن FT را به TFL و برعکس، تغییر داد (Ahn et al. 2006). به طرز شگفت‌انگیزی، این کار از طریق مبادله تنها یک اسیدآمینه حلقه خارجی اگسون ۴ قابل انجام است (Hanzawa et al. 2005). حلقه خارجی گذشته از طریق اگسون ۴ ژن‌های BvFT1 و BvFT2 تنها در ۳ اسیدآمینه از ۱۴ اسیدآمینه موجود تفاوت دارد. تبادل اگسون ۴ یا فقط مناطق حلقه خارجی بین ژن‌های BvFT1 و BvFT2 نیز، منجر به عمل متفاوت پروتئین گردید که نشان می‌دهد نحوه‌ی اثربخشی برای سرکوب یا القاء گل‌دهی از طریق پروتئین‌های PEBP در گونه‌های مختلف دولپه‌ای به‌خوبی محافظت شده است (Pin et al. 2012).

زمانی که در گیاهان یک‌ساله بیان ژن BvFT2 توسط آر-ان-ای مداخله‌گر مهار گردید، این گیاهان تحت روزهای بلند دارای رشد رویشی مداوم شدند که نشان می‌دهد وجود این ژن برای گل‌دهی الزامی است. برخلاف انتظار، زمانی که BvFT1

به‌صورت نابجا در گیاهان آراییدوپسیس و چغندرقد تراریخت بیان گردید، از گل‌دهی ممانعت به عمل آورد. پین و همکاران (Pin et al. 2012) ژن B را کلون کرده و آن را ژن کنترل زمان ساقه‌روی (Bolting Time Control 1; BTC1) نامیدند. ژن BTC1 متناظر؛ ژن تنظیم ساعت شبانه‌روزی آراییدوپسیس با نام تنظیم‌کننده‌ی پاسخ کاذب و ژن تعیین‌کننده‌ی اصلی پاسخ به طول روز بلند در جو (PPD-H1) است. این محققان نشان دادند که اهمیت ژن BTC1 برای گل‌دهی در چغندرقد از طریق تعامل آن با ژن‌های BvFT1 و BvFT2 است. بر طبق مدل پیشنهادشده، در چغندرهای یک‌ساله، آلل غالب BTC1 فعالیت ژن BvFT1 را سرکوب می‌کند که در نتیجه آن بیان ژن BvFT2 افزایش یافته که به‌نوبه خود موجب گل‌دهی بدون بهاره‌سازی می‌شود (Pin et al. 2012).

در مقابل، ژن BvFT1 در چغندرهای دوساله‌ی بهاره‌نشده که حامل آلل مغلوب btc1 (که تا حدودی عملکرد خود را از دست داده) هستند، بیان می‌شود. قرار گرفتن طولانی‌مدت گیاهان در معرض سرما منجر به مهار ژن BvFT1 و افزایش بیان ژن BvFT2 می‌شود (Pin et al. 2012)؛ بنابراین یک مدل ممکن برای بهاره‌سازی در چغندرقد‌های دوساله وجود آلل Bvbtc1 است که تنها می‌تواند ژن BvFT1 را پس از تیمار سرمایی سرکوب کند. تیمار سرمایی منجر به کارایی کافی ژن Bvbtc1 برای سرکوب و مهار ژن BvFT1 و بیان هرچه بیشتر ژن BvFT2 می‌شود. پین و همکارانش (Pin et al. 2012) از طریق خاموشی ژن btc1 با به‌کارگیری آر-ان-ای مداخله‌گر، چغندرهای تراریختی به دست آوردند که پس از ۱۲ هفته تیمار سرمایی در زمستان، به‌طور کامل مقاوم به ساقه‌روی بودند.

انجام همانندسازی مبتنی بر مکان‌یابی جایگاه ژنی B2 و سپس توالی‌یابی آن منجر به شناسایی ژن عامل رونویسی انگشت‌روی تحت عنوان BvBBX19 گردید که به‌صورت روزانه تنظیم شده و مانند ژن BvBTC1 در بالادست ژن‌های BvFT1 و BvFT2 قرار گرفته و عمل می‌کند. به‌نظر می‌رسد ژن BvBBX19 مانع از رونویسی ژن BvFT1 شده و در عوض

رونویسی از ژن BvFT2 را افزایش می‌دهد که منجر به گل‌دهی در چغندر قند می‌گردد (Dally et al. 2014).

مطالعات فراژنتیکی کنترل گل‌دهی

مانند آراییدوپسیس؛ کنترل فراژنتیکی بهاره‌سازی، در چغندر قند مورد مطالعه قرار گرفته است. به‌ویژه دوره زمانی و تغییرات فراوانی متیل‌گذاری DNA در مریستم انتهایی ساقه که به‌شدت با القای ساقه‌روی در چغندر قند در ارتباط بوده و بیانگر جزء فراژنتیکی تحمل به ساقه‌روی است (Trap-Gentil et al. 2011). ژنوتیپ‌ها با سطوح مختلف تحمل به ساقه‌روی از طریق میزان متیل‌گذاری DNA در مریستم انتهایی ساقه قابل تمایزند به‌گونه‌ای که ژنوتیپ‌های حسّاس دارای گروه‌های متیل بسیار نسبت به انواع مقاوم‌اند. در آزمایشی توسط هبرارد و همکاران (Hebrard et al. 2013) میزان بیان ژن و متیل‌گذاری DNA در مریستم انتهایی سه ژنوتیپ حسّاس و سه ژنوتیپ مقاوم پس از بهاره‌سازی بررسی گردید و بر اساس نتایج تعداد ۱۶۹ جایگاه با بیان ژن متفاوت و ۱۱۱ جایگاه با میزان متیل‌گذاری متفاوت در میان ژنوتیپ‌های بهاره‌سازی‌شده مقاوم و حسّاس، شناسایی شدند. تعداد ۱۴ توالی مشخص گردید که میان بیان ژن و متیل‌گذاری آن‌ها، تفاوت وجود داشت. در تمامی ۱۱۱ جایگاهی که از نظر میزان متیل‌گذاری با یکدیگر تفاوت داشتند، سطح متیل‌گذاری در ارقام حسّاس نسبت به ارقام متحمل، نسبتاً بالاتر بود که با نتایج تحقیقات قبلی هم‌خوانی داشت. این نتایج نشان می‌دهد که در ارقام حسّاس و مقاوم، الگوی متیل‌گذاری DNA در هنگام بهاره‌سازی با یکدیگر متفاوت است و باعث تمایز زودهنگام آن‌ها می‌شود.

متابولیسم جیبرلین و ساقه‌روی زودهنگام

مطالعات زیادی بر روی آغاز طویل‌شدن ساقه با استفاده از جیبرلین انجام شده است. جیبرلین سبب تسریع در ساقه‌روی و گل‌دهی در چغندرهای بهاره‌سازی شده می‌شود. جیبرلین هم‌چنین در صورت عدم بهاره‌سازی، باعث القای ساقه‌روی شده و به‌طور مستقل از تناوب نوری عمل می‌کند اما نمی‌تواند سبب

گل‌دهی شود (Mutasa-Gottgens et al. 2010). در نتیجه و در مقایسه با سایر گیاهانی که در آن‌ها جیبرلین می‌تواند عدم بهاره‌سازی و یا فقدان علائم نوری را جبران نماید، در چغندر قند به‌تنهایی قادر به کنترل گل‌دهی نیست. بر اساس مطالعات انجام‌شده، در صورت قرارگیری در معرض ۲۲ ساعت طول دوره نوری بعد از بهاره‌سازی، زمان ساقه‌روی و گل‌دهی افزایش می‌یابد که نشان می‌دهد مقدار دز نوری در انتقال به ساقه‌روی یا گل‌دهی مؤثر است (Pin et al. 2012).

مقدار جیبرلین پس از بهاره‌سازی و در خلال ساقه‌روی به‌طور معنی‌داری افزایش می‌یابد (Sorce et al. 2002). کاربرد خارجی جیبرلین می‌تواند رشد سلول را به‌طور مشخص در ژنوتیپ تحریک کند اما سطوح درونی جیبرلین مانع ساقه‌روی نشده و کاربرد خارجی آن بدون بهاره‌سازی قادر به القاء ساقه‌روی و گل‌دهی نیست (Mutasa-Gottgens et al. 2009a). اهمیت جیبرلین در چغندر قند بیشتر برای رشد زایشی است. در *B. maritima* کاربرد جیبرلین باعث القاء ساقه‌روی و به دنبال آن گل‌دهی تحت روزهای بلند گردید ولی تحت شرایط روزهای کوتاه تنها موجب ساقه‌روی گیاهان شد. بر اساس نتایج مطالعات مارگارا (Margara 1960)، در گیاهانی که تحت شرایط روزهای کوتاه رشد کرده بودند، حتی پس از تیمار بهاره‌سازی و استفاده از جیبرلین نیز، گل‌دهی مشاهده نشد که نشان می‌دهد روزهای بلند برای گل‌دهی چغندر قند الزامی است و قابل جایگزینی با جیبرلین و بهاره‌سازی نیست. جیبرلین سبب طویل شدن سلول می‌شود که برای ساقه‌روی لازم است و به همین دلیل معمولاً به‌عنوان مانع ساقه‌روی در نظر گرفته نمی‌شود زیرا تحت روزهای بلند، فراوانی ساقه‌روی در میان گیاهانی که میزان جیبرلین در آن‌ها پایین بود تحت تأثیر قرار نگرفت. ژن B و مسیرهای اثرگذاری جیبرلین به‌طور مستقل از یکدیگر عمل می‌کنند. در گیاهان غالب خالص (BB) و یا ناخالص (Bb) موجود در یک جمعیت نسل دوم (F2)، آلل B عمدتاً فراوانی ساقه‌روی و گل‌دهی و زمان به‌ساقه‌رفتن را تحت تأثیر قرار داد اما تأثیری بر زمان به‌گل‌رفتن نداشت. کاربرد جیبرلین یا حضور آلل B هریک توانست به‌طور مستقل موجب ساقه‌روی گیاهان شود. در غیاب آلل B، کاربرد

(2015) شناسایی شد. همبستگی معنی‌داری میان چندریختی این نشانگر و گرایش به ساقه‌روی در چغندرقد مشاهده شد. این همبستگی در ابتدا بر روی ۱۹ جمعیت گرده‌افشان و سپس بر روی ۱۱ جمعیت خالص مستقل امتحان گردید. در هر دو مورد همبستگی میان ژنوتیپ‌های SNP183 و صفت ساقه‌روی معنی‌دار بود. این یافته حضور یک جایگاه ژنی فعال در کنترل ساقه‌روی بر روی کروموزوم شماره ۶ در ژنوم چغندرقد را نوید می‌دهد که در برنامه‌های انتخاب به کمک نشانگر قابل استفاده است. این نشانگر بر روی اینترون Bv_22330_orky که ژن همسان MMP در آرابیدوپسیس است و در گل‌دهی دخالت دارد، واقع شده است. این جایگاه ژنی دلالت بر ماهیت چندژنی کنترل گل‌دهی در چغندرقد دارد (Broccanello et al. 2015).

نتیجه‌گیری

گذار به مرحله‌ی گل‌دهی در چغندرقد فرآیندی چندوجهی و پیچیده است که تحت تأثیر عوامل متعددی در سطوح مختلف تنظیمی قرار دارد و با وجود پیشرفت‌های علمی هنوز جنبه‌های ناشناخته زیادی باقی مانده است. علاوه بر این، تفاوت در روش‌های تحقیق و نمونه‌های مورد استفاده ممکن است نتایج مطالعات مختلف را ناسازگار سازد. در همین حال، مسأله ساقه‌روی در چغندرقد اهمیت ویژه‌ای دارد، این پدیده می‌تواند در شرایط محیطی نامطلوب مانند هوای سرد و روزهای بلند، عملکرد محصول را کاهش دهد اما با استفاده از روش‌های کشاورزی مناسب و انتخاب ارقام مقاوم، می‌توان آن را کنترل کرد. فهم عمیق فیزیولوژی و مکانیسم‌های ژنتیکی مرتبط با گل‌دهی و ساقه‌روی به به‌زادگران کمک می‌کند تا با بهره‌گیری از فناوری‌های نوین، نسل‌های جدید و مقاومی از چغندرقد را توسعه دهند و این امر بهبود عملکرد و پایداری محصول را تسریع می‌کند.

تعارض منافع

هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسندگان بیان نشده است.

جیبرلین سبب رشد ساقه تنها در گیاهان بهاره‌نشدۀ علی‌رغم سپری شدن دوره نوری شد. تحت روزهای بلند، تأثیر جیبرلین بر ارتفاع ساقه قبل از گل‌دهی در گیاهانی که حامل آلل B بودند (Bb/BB) معنی‌دار نبود و زمان و فراوانی گل‌دهی تحت تأثیر آلل B بدون تعامل با جیبرلین بود. نتایج حاکی از آن است که در چغندرقد، جیبرلین به‌طور مستقل از آلل B و دوره نوری برای القای ساقه‌روی عمل می‌کند. بهاره‌سازی باعث استقلال عمل جیبرلین از آلل B شده، بنابراین آلل غالب B به‌واسطه بهاره‌سازی به‌طور مستقیم در القای ساقه‌روی شرکت نمی‌کند.

استفاده از نشانگرهای مولکولی

با توجه به فعل‌وانفعالات بسیار پیچیده میان ژنوتیپ و محیط، پیشرفت اولیه در تحمل به ساقه‌روی از طریق انتخاب گونه‌های خاص برای شرایط اقلیمی که در آن رشد می‌کنند صورت گرفت، این انتخاب صرفاً بر پایه مشاهدات فنوتیپی با حذف گیاهان دارای ساقه‌روی زودرس که برای جایگاه ژن B ناخالص و یا خالص غالب بودند انجام می‌شد. استفاده از نشانگرهای مولکولی می‌تواند در تشخیص آلل‌های نامطلوب مرتبط با گرایش به ساقه‌روی کمک کرده و به انتخاب سریع‌تر و دقیق‌تر گیاهان مقاوم به ساقه‌روی بیانجامد. استفاده از روش‌های انتخاب به کمک نشانگر در برنامه‌های اصلاحی چغندرقد برای کاهش گرایش به ساقه‌روی بسیار سودمند است زیرا کارآمدتر، سریع‌تر و اغلب مطمئن‌تر و ارزان‌تر از انتخاب فنوتیپی بوده و امکان اصلاح صفت‌های پیچیده‌ای همانند تحمل به ساقه‌روی را برای به‌زادگران فراهم می‌نماید. امروزه از نشانگرهای مولکولی برای ارزیابی ژرم‌پلاسِم چغندرقد از نظر حضور یک‌ساله‌هایی که به ساقه می‌روند استفاده می‌شود. چندین چندریختی در ژن BTC1، تمایز میان گیاهان یک‌ساله و چندساله را ممکن می‌سازد. هرچند که این نشانگرها قادر به تمایز میان چغندرهای دوساله از نظر گرایش زیاد یا کم به ساقه‌روی؛ پس از سپری کردن یک دوره سرما، نیستند که نشان‌دهندۀ وجود ژن‌های مؤثر دیگر بر گرایش به ساقه‌روی است. نشانگر SNP183 بر روی کروموزوم شماره ۶ توسط بروکانلو و همکاران (Broccanello et al.

References

منابع مورد استفاده

- Abe J, Guan GP, Shimamoto Y. A gene complex for annual habit in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Euphytica*. 1997; 94:129-135. Doi: <https://doi.org/10.1023/A:1002963506818>
- Abegg FA. A genetic factor for the annual habit in beets and linkage relationship. *Journal of Agricultural Research*. 1936; 53:493-511. Doi: <https://doi.org/10.12691/wjar-3-5-5>
- Abou-Elwafa SF, Büttner B, Chia T. Conservation and divergence of autonomous pathway genes in the flowering regulatory network of *Beta vulgaris*. *Journal of Experimental Botany*. 2011; 62:3359-3374. Doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erq321>
- Abou-Elwafa SF, Büttner B, Kopisch-Obuch FJ, Jung C, Müller AE. 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: <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9671-x>
- Abou-Elwafa SF. A new locus suppresses bolting under shortening daylength in sugar beet. *World Journal of Agricultural Research*. 2015; 3(5):179-184. Doi: <https://doi.org/10.12691/wjar-3-5-5>
- Aghaeizadeh M, Ahmadi M, Azizpour MH, Moharamzadeh M, Bazrafshan M. Development and evaluation of sugar beet monogerm triploid hybrids resistant to bolting. Final report of research. Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO). 2017; Report No. 51230. (In Persian, English abstract).
- Aghaeizadeh M, Moharamzadeh M. Screening of tetraploid half sib families for resistance to bolting in Moghan region. Final report of research. Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO). 2018; Report No. 53279. (In Persian with English abstract).
- Aghaeizadeh M. Sugar beet breeding. Technical leaflet. Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO). 2019; Report No. 56864. (In Persian).
- Ahn JH, Miller D, Winter VJ. A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1. *The EMBO Journal*. 2006; 25:605-614. Doi: <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600950>
- Alimirzaee M, Mirzaie-Asl A, Abdollahi MR, Kolaei HE, Fasahat P. The mRNA sequence polymorphisms of flowering key genes in bolting sensitive or tolerant sugar beet genotypes. *BioTechnologia*. 2017; 98(3). Doi: <https://doi.org/10.5114/bta.2017.70799>
- Andrés F, Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nature Reviews Genetics*. 2012; 13:627-639. Doi: <https://doi.org/10.1038/nrg3291>
- Baurle I, Dean C. The timing of developmental transitions in plants. *Cell*. 2006; 125:655-664. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.05.005>
- Boudry P, Wieber R, Saumitou-Laprade P. Identification of RFLP markers closely linked to the bolting gene B and their significance for the study of the annual habit in beets (*Beta vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 1994; 88:852-858. Doi: <https://doi.org/10.1007/BF01253996>
- Broccanello C, Stevanato P, Biscarini F, Cantu D, Saccomani M. A new polymorphism on chromosome 6 associated with bolting tendency in sugar beet. *BMC Genetics*. 2015; 16:142. Doi: <https://doi.org/10.1186/s12863-015-0300-2>
- Buttner B, Abou-Elwafa SF, Zhang W, Jung C, Muller AE. 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: <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1376-8>
- Chab D, Kolar J, Olson M, Storchova H. Two FLOWERING LOCUS T (FT) homologs in *Chenopodium rubrum* differ in expression patterns. *Planta*. 2008; 228:929-940. Doi: <https://doi.org/10.1007/s00425-008-0792-3>
- Chia TYP, Muller A, Jung C, Mutasa-Gottgens ES. Sugar beet contains a large CONSTANS-LIKE gene family including a CO homologue that is independent of the early bolting (B) gene locus. *Journal of Experimental Botany*. 2008; 59:2735-2748. Doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/ern129>
- Dally N, Xiao K, Holtgräwe D, Jung C. The B2 flowering time locus of beet encodes a zinc finger transcription factor. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2014; 111:10365-10370. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1404829111>
- Fasahat P, Hosseinpour M, Kakueinezhad M, Hemayati SS, Laidig F. Effect of latitude on sugar beet bolting occurrence. *Poljoprivreda i Sumarstvo*. 2023; 69(2):181-190. Doi: <https://doi.org/10.17707/AgricultForest.69.2.14>
- Hanzawa Y, Money T, Bradley D. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2005; 102:7748-7753. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0500932102>
- Hautekeete NC, Piquot Y, Van Dijk H. Life span in *Beta vulgaris* ssp *maritima*: the effects of age at first reproduction and disturbance. *Journal of Ecology*. 2002; 90:508-516. Doi: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00688.x>
- Hébrard C, Trap-Ecoly MV, Lafon-Placette C, Delaunay A, Joseph C, Lefebvre M, Barnes S, Maury S. Identification of differentially methylated regions during vernalization revealed a role of RNA methyltransferase in bolting. *Journal of Experimental Botany*. 2013; 64:651-663. Doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers363>
- Hebrard C, Peterson DG, 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: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv449>
- Hohmann U, Jacobs G, Jung C. An EMS mutagenesis protocol for sugar beet and isolation of non-bolting mutants. *Plant Breeding*. 2005; 124:317-321. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2005.01126.x>
- Hoseinpour M, Taleghni D, Aghaeizadeh M. Release report of sugar beet monogerm hybride resistant to bolting and *Cercospora* leaf spot disease. Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO). 2020; Report No. 56864. (In Persian).
- Kobayashi Y, Kaya H, Goto K, Iwabuchi M, Araki T. A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals. *Science*. 1999; 286:1960-1962. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.286.5446.1960>
- Kroupin PY, Kroupina AY, Karlov GI, Divashuk MG. Root causes of flowering: two sides of bolting in sugar beet. *Agronomy*. 2023; 13(11):2671. Doi: <https://doi.org/10.3390/agronomy13112671>
- Kuroda Y, Kuranouchi T, Okazaki K, Takahashi H, Taguchi K. Biennial sugar beets capable of flowering without vernalization treatment. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2024a; 71(2):823-834. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10722-023-01662-0>
- Kuroda Y. Key quantitative trait loci controlling bolting tolerance in sugar beet. *Euphytica*. 2024b; 220(4):47. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10681-024-03304-7>

- Lasa JM, Sanz JM. Bolting variability in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Estacion Experimental de Aula Dei. Zaragoza. 1976. <https://digital.csic.es/bitstream/10261/21743/1/VOL.13-%20N%C2%BA3-4Lasa,Sanzpag%20345.pdf>
- Lexander K. Present knowledge of sugar beet bolting mechanisms. Proceedings of the 43rd Winter Congress of the International Institute of Sugar Beet Research. 1980; 245-258. Doi:<https://doi.org/10.12691/wjar-3-5-5>
- Longdon PC, Scott RK, Tylderley JB. Bolting of sugar beet grown in England. Outlook Agric. 1975; 8(4):188-193. Doi: <https://doi.org/10.1177/003072707500800406>
- Lysgaard CP. Selection for reduced bolting susceptibility in beet and Swedes and the influence of environmental factors on bolting. Arsskr. K. Vet. Landbohøjsk. 1978; 135-158.
- Marcum WB. Inheritance of bolting resistance. Proceedings of the American Society of Sugar Beet Technologists. 1948; 5:154-155.
- Margara J. Recherches sur le déterminisme de l'élongation et de la floraison dans le genre Beta. Annales Amélioration des Plantes. 1960; 10:362-471.
- Metzger JD. Localization of the site of perception of thermoinductive temperatures in *Thlaspi arvense* L. Plant Physiology. 1988; 88:424-428. <https://www.jstor.org/stable/4271589>
- Mutasa-Gottgens ES, Hedden P. Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. Journal of Experimental Botany. 2009a; 60:1979-1989. Doi:<https://doi.org/10.1093/jxb/erp040>
- Mutasa-Gottgens ES, Qi A, Zhang W, Schulze-Buxloh G, Jennings A, Hohmann U, Muller AE, Hedden P. Bolting and flowering control in sugar beet: relationships and effects of gibberellin, the bolting gene B and vernalization. AoB PLANTS plq012. 2010. Doi:<https://doi.org/10.1093/aobpla/plq012>
- Orazizadeh MR, Azizpour MH, Moharamzadeh M, Vahedi S, Aghaeizadeh M, Fathi MR. Development and evaluation of bolting resistant single crosses in sugar beet. Final report of research. Agricultural research, education and extension organization (AREEO). 2011; Report No. 40246 (In Persian with English abstract).
- Owen FW, Carsner E, Stout M. Photothermal induction of flowering in sugar beets. Journal of Agricultural Research. 1940; 61:101-124.
- Pfeiffer N, Trankner C, Lemnian I, Grosse I, Muller AE, Jung C, Kopisch-Obuch FJ. Genetic analysis of bolting after winter in sugar beet (*Beta vulgaris*). Theoretical and Applied Genetics. 2014; 127:2479-2489. Doi:<http://doi.org/10.1007/s00122-014-2392-x>
- Pin PA, Zhang W, Vogt SH, Dally N, Buttner B, Schulze-Buxloh G, Jelly NS, Chia TYP, Mutasa-Gottgens ES, Dohm JC, Himmelbauer H, Weisshaar B, Kraus J, Gielen JJ, Lommel M, Weyens G, Wahl B, Schechert A, Nilsson O, Jung C, Kraft T, Müller AE. The role of a pseudo-response regulator gene in life cycle adaptation and domestication of beet. Current Biology. 2012; 22:1095-1101. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.007>
- Purvis ON, Gregory FG. Studies in vernalization of cereals. XII. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye. Annals of Botany. 1952; 16:1-21.
- Rezaei J, Fasahat P. Autumn-sown sugar beet cultivation in semiarid regions. In: Sugar beet cultivation, management and processing. Singapore: Springer Nature Singapore; 2022. p. 275-290. Doi:http://doi.org/10.1007/978-981-19-2730-0_14
- Reeves PA, He Y, Schmitz RJ. Evolutionary conservation of the FLOWERING LOCUS C-mediated vernalization response: evidence from the sugar beet (*Beta vulgaris*). Genetics. 2007; 176:295-307. Doi:<http://doi.org/10.1534/genetics.106.069336>
- Sadeghian SY, Becker HC, Johansson E. Inheritance of bolting in three sugar-beet crosses after different periods of vernalization. Plant Breeding. 1993; 110:328-333. Doi:<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1993.tb00597.x>
- Simpson GG. The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of Arabidopsis flowering time. Curr Opin Plant Biol. 2004; 7:570-574. Doi:<http://doi.org/doi.org/10.1016/j.pbi.2004.07.002>
- Smit AL. Influence of external factors on growth and development of sugar beet (PhD thesis). Department of field crops and grassland science. Agricultural University Wageningen; 1983.
- Sorce C, Stevanato P, Biancardi E, Lorenzi R. Physiological mechanisms of floral stem elongation (bolting) control in sugar beet (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris* L.). Agroindustria. 2002; 1:87-91.
- Suarez-Lopez P, Wheatley K, Robson F. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in Arabidopsis. Nature. 2001; 410:1116-1120. Doi:<http://doi.org/doi.org/10.1038/35074138>
- Trap-Gentil MV, 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; 62:2585-2597. Doi:<http://doi.org/10.1093/jxb/erq433>
- Turck F, Fornara F, Coupland G. Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage. Annual Review of Plant Biolpgy. 2008; 59:573-594. Doi:<http://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092755>
- Vogt SH, Weyens G, Lefebvre M, Bork B, Schechert A, Muller AE. The FLC-like gene BvFL1 is not a major regulator of vernalization response in biennial beets. Frontiers in Plant Sciencs. 2014; Vol. 5: 23. Doi:<http://doi.org/10.3389/fpls.2014.00146>
- Wellensiek SJ. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. Plant Physiology. 1964; 39:832-835. Doi:<http://doi.org/10.1104/pp.39.5.832>
- Zeevaart JAD. Gibberellins and flowering. pp. 333-374. In: Crozier A, (Ed). The biochemistry and physiology of gibberellins. New York: Praeger; 1983..
- Zhang C, Li S, Wang Y, Long J, Li X, Ke L, Xu R, Wu Z, Pi Z. Vernalization promotes bolting in sugar beet by inhibiting the transcriptional repressors of BvGI Plant Molecular Biology. 2024; 114(3):67. Doi:<http://doi.org/10.1007/s11103-024-01460-x>