

Разнообразии фотопериодической чувствительности у овса

И.Г. Лоскутов^{1, 2}✉, В.А. Кошкин¹, И.И. Матвиенко¹, Е.В. Блинова¹, И.А. Косарева¹

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

² Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

✉ e-mail: i.loskutov@vir.nw.ru

В статье изложены результаты изучения скороспелости и фотопериодической чувствительности длиннодневной культуры овса различного географического происхождения. Материалом для исследования послужили 139 образцов овса из мировой коллекции генетических ресурсов растений Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), в том числе местные селекционные сорта и линии. Кроме того, в анализ были взяты доноры слабой чувствительности к фотопериоду, созданные в ВИР. Предварительное полевое исследование коллекции овса на скороспелость и выращивание растений в вегетационном опыте проводили по методикам ВИР. Изученные в полевых условиях скороспелые образцы коллекции овса ВИР показали большое разнообразие по чувствительности к фотопериоду в вегетационном опыте в фотопериодическом павильоне. Большинство образцов, охарактеризованных в вегетационном опыте как скороспелые и слабочувствительные к фотопериоду, происходят из Бразилии (66 %), также были образцы из США, Португалии, Турции, Колумбии и Австралии. Большая часть изученных российских сортов (77 %) оказалась чувствительной к короткому фотопериоду. Среди доноров с различной фотопериодической чувствительностью слабочувствительными к фотопериоду были Скороспелый 1 и Скороспелый 2, а среднечувствительными – Среднеспелый 1 и Среднеспелый 2. В результате многолетнего полевого и вегетационного изучения генетического разнообразия образцов из коллекции ВИР выделены генотипы со скороспелостью и слабой фотопериодической чувствительностью, представляющие особую селекционную ценность, которые в настоящее время вовлекаются в процесс создания новых скороспелых продуктивных сортов овса. Ключевые слова: овес; скороспелость; доноры; фотопериодическая чувствительность; фотопериод.

Для цитирования: Лоскутов И.Г., Кошкин В.А., Матвиенко И.И., Блинова Е.В., Косарева И.А. Разнообразие фотопериодической чувствительности у овса. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(6):723-729. DOI 10.18699/VJ19.546

Diversity of photoperiodic responses in oats

I.G. Loskutov^{1, 2}✉, V.A. Koshkin¹, I.I. Matvienko¹, E.V. Blinova¹, I.A. Kosareva¹

¹ Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

² St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

✉ e-mail: i.loskutov@vir.nw.ru

The article presents the results of an evaluation of the earliness and photoperiodic response (PPR) in the long-day oat accessions of various geographic origin. The material for this study were 139 oat accessions from the global collection of plant genetic resources maintained by the Vavilov Institute (VIR), which included landraces, breeding cultivars, and lines. In addition, the donors of low sensitivity to photoperiod developed at VIR were tested. A preliminary field study of the oat collection for early maturity and growing plants in the vegetation experiment was carried out according to the VIR Guidelines. The early accessions from VIR's oat collection identified in the field showed a great diversity of their photoperiodic responses during the vegetation experiment in a photoperiod facility. By origin, most of the accessions described in the vegetation experiment as earliness and weakly responsive to photoperiod were from Brazil (66 %); others from the USA, Portugal, Turkey, Colombia and Australia. Most of the Russian cultivars studied (77 %) were sensitive to a short photoperiod. Among donors with different photoperiodic responses, Skorospely 1 and Skorospely 2 were weakly responsive to photoperiod, while Srednespely 1 and Srednespely 2 showed medium responses. Many years of field studies and vegetation experiments with the oat genetic diversity from the VIR global collection have resulted in identifying genotypes characterized by earliness and weak photoperiodic responses. These accessions are of special value for breeders and currently being used to develop new early and productive oat cultivars.

Key words: oats; earliness; donors; photoperiodic sensitivity; photoperiod.

For citation: Loskutov I.G., Koshkin V.A., Matvienko I.I., Blinova E.V., Kosareva I.A. Diversity of photoperiodic responses in oats. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(6):723-729. DOI 10.18699/VJ19.546 (in Russian)

Введение

Наиболее важные факторы, влияющие на длину вегетационного периода растений, особенно на его первую половину, – продолжительность светового дня и температурный режим. Исследование фотопериодизма, начатое в начале

XX в., позволило понять и подробнее изучить механизмы развития многих культур (Garner, Allard, 1920, 1923; Gilbert, 1926).

С начала 20-х годов XX в. активно проводилось изучение влияния внешних факторов на рост и развитие раз-

личных видов растений. Этими работами по инициативе Н.И. Вавилова руководил известный физиолог растений Н.А. Максимов. На основании анализа литературы и исследования внутривидового разнообразия ряда культур Н.А. Максимовым (1929) были сделаны выводы о влиянии длины светового дня и температурного режима на продолжительность периода от всходов до цветения и продолжительность всего вегетационного периода. Географические опыты Н.И. Вавилова (1928) подтвердили роль фотопериода в развитии растений. В дальнейшем В.И. Разумов, ученик и последователь Н.А. Максимова, изучая внутривидовое разнообразие культур из коллекции ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова), выделил виды растений, сильно и слабо реагирующих на длину светового дня (Разумов, 1961). Причем он отметил, что их реакция на длину дня не всегда была связана с их географическим происхождением, а также могла быть обусловлена конкретными условиями произрастания.

К тому времени уже было установлено, что большинство зерновых культур относится к растениям длинного дня, для перехода к цветению им необходимы определенный температурный режим, длинный день и короткая ночь (Wiggans, Frey, 1955). Было также показано, что длина светового дня и яровизация – два наиболее важных фактора, влияющих на процесс цветения и, таким образом, на формирование урожая (Sorrells, Simmons, 1992; Summerfield et al., 1997).

Некоторые исследователи отмечают влияние длины дня на прохождение отдельных фаз развития овса (Родионова и др., 1994). Изучение фотопериодической реакции на большой выборке сортов посевного овса позволило выявить как сильно реагирующие на продолжительность светового дня и температурный режим, так и слабо реагирующие образцы, которые рекомендовано использовать в селекции на скороспелость (Мережко, 1980; Родионова и др., 1985; Мережко, Иванова, 1989; Иванова и др., 1990; Кошкин и др., 2003, 2010).

Начальные фазы развития большинства диких видов овса имеют свои особенности реакции на факторы внешней среды, в том числе на фотопериод и температуру (Paterson et al., 1976). Изучение онтогенеза диких видов рода *Avena* L. в условиях длинного (ДД) и короткого (КД) дней показало, что после 40-дневной яровизации слабая фотопериодическая реакция была типичной для некоторых образцов диплоидных и тетраплоидных видов, сильную фотопериодическую реакцию демонстрировали разные образцы диплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных видов овса (Loskutov, 2001). Среди этих образцов наибольший интерес представляют яровые скороспелые и слабочувствительные к длине дня генотипы, которые происходили с Канарских островов (Испания), островов Корсика (Франция), Крит (Греция), из Турции, Туниса, Ливана и Эфиопии. Все они могут быть потенциально исходным материалом для селекции новых скороспелых сортов овса (Loskutov, 2007; Loskutov, Rines, 2011).

При анализе образцов культурных видов овса был выделен уникальный слабочувствительный к фотопериоду местный сорт из Турции (CAV 2700) (Sampson, Burrows, 1972). В Канаде на его основе был получен ряд слабочув-

ствительных к фотопериоду сортов овса (Burrows, 1984, 1990, 1992). Слабая фотопериодическая реакция описана также у образцов, относящихся к эндемичному тетраплоидному культурному виду из Эфиопии *A. abyssinica* (Разумов, 1961; Arias, Frey, 1973).

Для гена *Dil*, отвечающего за проявление фотопериода у овса, обнаружены два маркера с помощью RAPD-анализа (Wight et al., 1994). Эти молекулярные маркеры были использованы для идентификации доминантного аллеля гена *Dil* у селекционных линий овса.

В Бразилии при изучении линий овса были применены молекулярные маркеры (AFLP), связанные со временем цветения. Кроме того, проведено сравнение их местоположения на генетической карте с другими локусами, которые могут также влиять на время цветения. Эти результаты были использованы при создании селекционных линий овса с оптимальным набором аллелей, обуславливающих скороспелость в условиях короткого дня южного полушария (Locatelli et al., 2006). Время цветения – важный фактор для адаптации овса к условиям выращивания. Генотипы, различающиеся по реакции на фотопериод и яровизацию, могут быть задействованы при подборе родительских пар для создания новых сортов, которые более эффективно будут использовать продолжительность периода вегетации (Locatelli et al., 2008). Некоторые сорта овса требуют низкой температуры (яровизации) для инициации цветения. Для исследования этого фактора у сортов овса были клонированы гены, связанные с яровизацией овса, и идентифицированы маркеры (QTL), связанные с реакцией на яровизацию (Nava et al., 2012). Кроме того, были картированы локусы количественных признаков (QTL), контролирующие период цветения у овса при разной продолжительности фотопериода и яровизации (Holland et al., 1997, 2002).

Изучение фотопериодической реакции и реакции на яровизацию имеет важное практическое значение, так как данные признаки тесно связаны с продолжительностью вегетационного периода. В то же время эти факторы могут влиять на отдельные этапы развития растений, особенно на продолжительность периодов всходы–выход в трубку и всходы–выметывание, что важно учитывать при использовании конкретных образцов в качестве исходного материала для селекции (Кошкин и др., 2003, 2009, 2013).

Цель настоящей работы – дать характеристику большому набору образцов коллекции овса по реакции на фотопериод и выделить истинно скороспелый со слабой чувствительностью к фотопериоду исходный материал для применения в селекции в различных регионах Российской Федерации.

Материалы и методы

Опыты по изучению фотопериодической реакции растений проводили в вегетационных и фотопериодических павильонах отдела физиологии ВИР на территории лабораторий ВИР (г. Пушкин) в 2011–2018 гг.

Материалом для исследования были 139 образцов овса из мировой коллекции генетических ресурсов растений ВИР: местные, селекционные сорта и линии из России, Украины, Норвегии, Словакии, Германии, Турции, Алжи-

ра, Португалии, Италии, Китая, Японии, Эфиопии, Канады, США, Мексики, Эквадора, Колумбии, Перу, Бразилии и Австралии. В качестве стандартного использовали сорт Привет (к-14787, Московская область).

Кроме того, в анализ были взяты доноры слабой чувствительности к фотопериоду, созданные на основе скрещиваний между двумя стандартными для вегетационного эксперимента сортами: мексиканским сортом Chihuahua (к-12230) со слабой фотопериодической чувствительностью (ФПЧ) и местным сортом Anatolisher (к-14668, Турция) с сильной ФПЧ. В условиях короткого дня в вегетационном эксперименте были отобраны скороспелые, слабочувствительные к фотопериоду линии (к-15547, Скороспелый 1, к-15548, Скороспелый 2), среднечувствительные к фотопериоду (к-15549, Среднеспелый 1, к-15550, Среднеспелый 2) и позднеспелая, сильночувствительная к фотопериоду линия (к-15551, Позднеспелый). В этом вегетационном эксперименте в качестве стандартных использовали скороспелый сорт Chihuahua (к-12230, Мексика) и позднеспелый сорт Anatolischer (к-14668, Турция).

Предварительное полевое изучение коллекции овса на скороспелость проводили по методике ВИР (Лоскутов и др., 2012). В вегетационном опыте растения выращивали согласно методике, описанной в (Кошкин и др., 2013). Фенотипическое описание выполняли следующим образом: у каждого растения отмечали дату выметывания после выхода половины метелки главного стебля из влагалища флагового листа, маркировали стебель бумажными этикетками и вычисляли продолжительность периода всходы–выметывание.

ФПЧ оценивали по величине задержки выметывания на КД (T_2) по сравнению с ДД (T_1) и коэффициента ФПЧ ($K_{ФПЧ}$), вычисляемого по формуле ($K_{ФПЧ} = T_2/T_1$), где T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–выметывание (сут) у растений овса, выращенных, соответственно, в условиях длинного естественного (17–18 ч) и короткого 12-часового дня. Образцы овса, задерживающие выметывание на КД по сравнению с ДД в пределах 1–20 сут и имеющие $K_{ФПЧ} = 1.00–1.30$, классифицировали как слабочувствительные к фотопериоду (Кошкин и др., 1994). К сильночувствительным к фотопериоду сортам относили образцы с $K_{ФПЧ}$ более 1.75. Ошибки средних величин определяли по (Доспехов, 1979).

Результаты

По данным предварительного полевого изучения (2010–2017 гг.), в условиях лабораторий ВИР (г. Пушкин) все образцы имели сокращенные на 8–15 дней периоды всходы–выметывание и всходы–созревание во все годы исследования по сравнению со стандартным для полевого эксперимента сортом Привет. Но при анализе в условиях короткого дня фотопериодического павильона они показали значительное различие по срокам выметывания.

В изучении фотопериодической реакции образцов овса в вегетационном эксперименте стандарты представили следующие результаты: скороспелый мексиканский сорт Chihuahua имел во все годы исследования задержку выметывания на коротком дне по сравнению с длинным на 8.1 (5.8–9.3) дня и $K_{ФПЧ}$ 1.21 (1.17–1.26), позднеспелый турецкий местный сорт Anatolischer также был с задерж-

Таблица 1. Распределение изученных образцов овса по странам происхождения (Пушкин, 2011–2018 гг.)

Происхождение	Число образцов		Среднее значение $K_{ФПЧ}$	Разброс $K_{ФПЧ}$
	изученных	нечувствительных		
Россия	13	3	1.39	1.20–1.85
Норвегия	5	0	1.85	1.76–2.07
Португалия	2	1	1.56	1.23–1.88
Италия	1	0	1.38	1.38
Германия	1	0	1.46	1.46
Словакия	1	0	1.73	1.73
Украина	1	0	1.31	1.31
Турция	3	1	1.58	1.16–2.23
Индия	1	0	1.68	1.68
Китай	7	1	1.46	1.29–1.63
Япония	1	0	1.58	1.58
Алжир	1	0	1.57	1.57
Эфиопия	1	0	1.49	1.49
Канада	2	0	1.38	1.32–1.43
США	25	6	1.48	1.07–1.94
Мексика	3	1	1.37	1.19–1.60
Эквадор	1	0	1.57	1.57
Перу	6	0	1.65	1.30–1.90
Колумбия	1	1	1.24	1.21–1.27
Бразилия	57	31	1.33	1.02–1.91
Австралия	6	2	1.39	1.2–1.69

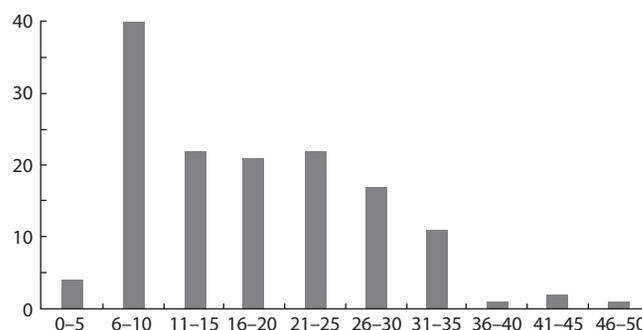


Рис. 1. Распределение задержки выметывания на коротком дне по сравнению с таковой на длинном дне у изученных образцов коллекции ярового овса (Пушкин, 2011–2018 гг.).

кой выметывания на 35.8 (28.3–49.5) дня и $K_{ФПЧ}$ 1.79 (1.61–2.23).

В нашей работе все образцы различного географического происхождения выметывались раньше в условиях ДД по сравнению с КД. Коэффициент фотопериодической чувствительности ($K_{ФПЧ}$) у изученной выборки образцов овса варьировал от 1.02 до 2.23, задержка выметывания на коротком дне по сравнению с длинным составляла в среднем от 0.7 до 49.5 дня (табл. 1, рис. 1, 2).

Таблица 2. Характеристика слабочувствительных к фотопериоду образцов овса по ФПЧ (Пушкин, 2011–2018 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Всходы–выметывание, сут		T ₂ –T ₁	K _{ФПЧ}
			T ₁	T ₂		
12230	Chihuahua, st.	Мексика	37.3±0.55	44.5±1.00	8.1	1.21
14668	Anatolischer, st.	Турция	46.6±0.43	82.3±2.07	35.8	1.79
15316	Даст	Россия	33.6±0.16	43.5±0.82	9.9	1.29
15547	Скороспелый 1	Россия	36.0±0.33	40.7±0.41	4.7	1.21
15548	Скороспелый 2	Россия	33.9±0.10	40.8±0.47	6.9	1.27
15106	St. Romao	Португалия	39.1±0.38	48.1±0.11	9.0	1.23
7751	Местный	Турция	37.4±0.82	43.4±0.67	6.0	1.16
4403	Common	США	32.1±0.23	34.5±0.73	2.4	1.07
12836	C.I. 4627	США	34.8±0.55	41.5±0.68	6.7	1.19
15153	B 525-336	США	38.8±0.61	48.5±0.68	9.7	1.25
15216	Pl. 629063	США	38.7±0.26	48.6±0.52	9.9	1.26
15111	L-15	Колумбия	37.8±0.40	45.8±0.52	8.7	1.24
14009	UPF 77S090	Бразилия	37.1±0.23	43.2±0.32	6.1	1.16
14010	UPF 798369-1-2	Бразилия	39.5±0.52	45.9±0.91	6.4	1.16
14011	UPF 477S030	Бразилия	37.0±0.15	46.4±0.92	9.4	1.26
15481	URS Corona	Бразилия	37.6±0.43	46.0±1.07	8.4	1.22
15482	URS Guara	Бразилия	34.7±0.21	40.4±0.54	5.7	1.16
15483	URS Penca	Бразилия	34.1±0.38	42.6±0.94	8.5	1.25
15484	URS Guana	Бразилия	39.2±0.92	46.2±0.46	7.0	1.18
15485	URS Tarimba	Бразилия	32.9±0.35	42.3±0.30	9.4	1.29
15486	URS Charrua	Бразилия	34.8±0.33	39.9±0.62	5.1	1.15
15487	URS Guria	Бразилия	38.4±0.52	46.1±0.69	7.7	1.20
15488	URS Toprena	Бразилия	41.3±1.24	50.1±1.39	8.8	1.21
15490	URS Brava	Бразилия	38.9±0.39	47.4±0.78	8.5	1.22
15491	URS Estampa	Бразилия	38.7±0.30	48.6±0.60	9.9	1.26
15492	UFRGS 017129-1	Бразилия	35.1±0.67	43.4±0.82	8.3	1.24
15493	UFRGS1061503	Бразилия	38.3±0.62	43.9±0.88	5.6	1.15
15533	UFRGS 8	Бразилия	43.0±0.26	52.7±0.91	9.7	1.23
15534	UFRGS 9	Бразилия	37.5±0.34	46.8±1.06	9.3	1.25
15541	UFRGS 17	Бразилия	44.5±0.58	52.9±0.59	8.4	1.19
15543	UFRGS 19	Бразилия	47.3±1.71	51.4±1.16	4.1	1.09
15544	UFRGS 20	Бразилия	36.1±0.28	42.9±0.35	6.8	1.19
15546	UFRGS 22	Бразилия	36.6±0.60	46.0±1.42	9.4	1.26
15598	UFRGS 077026-2	Бразилия	39.2±1.36	44.5±0.37	5.3	1.14
15600	UFRGS 086208-3	Бразилия	33.6±0.45	43.1±1.21	9.5	1.28
15609	UFRGS 953195	Бразилия	36.2±1.23	44.1±0.59	7.9	1.22
15678	UFRGS 086004-1	Бразилия	35.6±1.12	42.1±0.87	6.5	1.18
15681	UFRGS 086092-2	Бразилия	35.4±1.30	42.6±1.41	7.2	1.20
15682	UFRGS 086136-5	Бразилия	40.3±2.05	41.0±0.62	0.7	1.02
15683	UFRGS 086183-2	Бразилия	33.4±0.38	41.6±0.58	8.2	1.25
8271	Gidgee	Австралия	31.3±0.30	37.6±0.43	6.3	1.20
15173	Mitika	Австралия	38.4±0.68	46.4±0.40	8.0	1.21

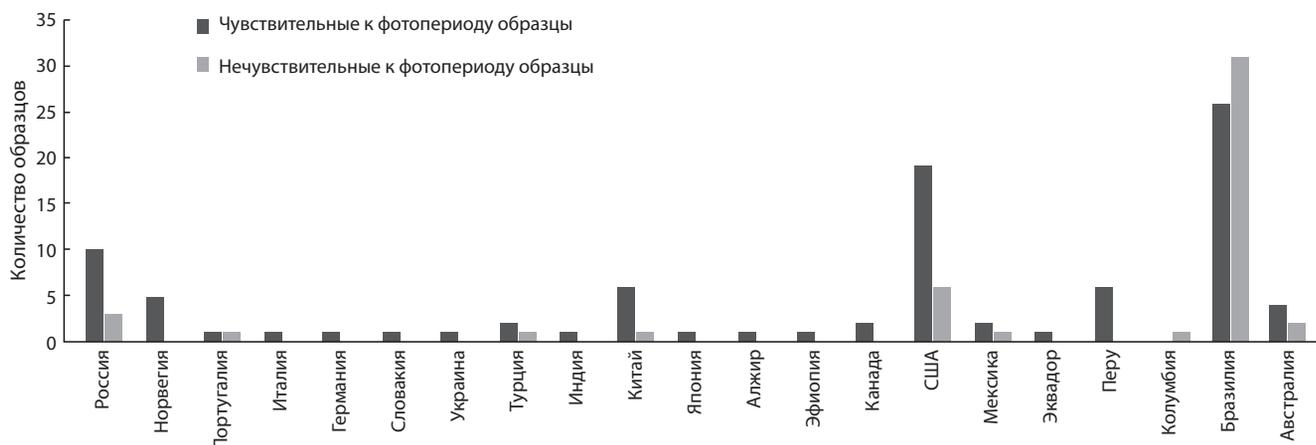


Рис. 2. Распределение чувствительных и нечувствительных образцов овса по географическому происхождению (Пушкин, 2011–2018 гг.).

Таблица 3. Характеристика доноров овса с различной фотопериодической чувствительностью по $K_{ФПЧ}$ (Пушкин, 2016–2018 гг.)

№ по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Всходы–выметывание, сут		$T_2 - T_1$	$K_{ФПЧ}$
			T_1	T_2		
12230	Chihuahua, st.	Мексика	37.3 ± 0.55	44.5 ± 1.00	8.1	1.21
14668	Anatolischer, st.	Турция	46.6 ± 0.43	82.3 ± 2.07	35.8	1.79
15547	Скороспелый 1	Россия	37.8 ± 0.58	46.5 ± 0.87	8.4	1.22
15548	Скороспелый 2	Россия	34.9 ± 0.45	48.3 ± 0.85	11.3	1.30
15549	Среднеспелый 1	Россия	39.4 ± 0.37	57.6 ± 0.68	14.7	1.46
15550	Среднеспелый 2	Россия	36.2 ± 0.39	65.3 ± 1.77	22.9	1.56
15551	Позднеспелый	Россия	40.1 ± 0.53	64.9 ± 0.72	26.9	1.65

Результаты многолетнего изучения показали, что сильно-нечувствительными к фотопериоду были следующие образцы: к-15357, GN 08207, к-15361, GN 09146, к-15361, GN 09146 (Норвегия), к-15369, St. Aleixo (Португалия), к-15226, MF 9521-462; к-15258, PA 7836-2701 (США), к-12235, Desnuda (Перу), к-15031, Portuguesa (Бразилия).

Слабочувствительные к фотопериоду скороспелые образцы, отобранные в полевом эксперименте и выделенные в многолетнем вегетационном опыте, приведены в табл. 2. Большинство из них происходит из Бразилии – это сорта URS Corona, URS Guara, URS Pena, URS Guana, URS Charrua, URS Guria, URS Brava и др. и селекционные линии UPF 77S090, UPF 798369-1-2, UFRGS 1061503, UFRGS 20, UFRGS 077026-2, UFRGS 086004-1 и др. Четыре образца происходят из США – Common, селекционная линия из штата Миссури С.И. 4627 и др., остальные образцы – из Португалии, Турции, Колумбии и Австралии.

Большинство образцов, охарактеризованных в вегетационном опыте как скороспелые и слабочувствительные к фотопериоду, происходят из Бразилии (66 %). Основная часть изученных российских сортов (77 %) оказалась чувствительной к короткому фотопериоду.

Кроме образцов доноров коллекции овса, в 2016–2018 гг. изучали набор доноров различной фотопериодической чувствительности (табл. 3). В него входили две слабочувстви-

тельные к фотопериоду линии, Скороспелый 1 и Скороспелый 2, которые имели в среднем небольшую задержку на коротком дне по сравнению с длинным днем (8.4 и 11.3) и низкий $K_{ФПЧ} = 1.22$ и 1.30, в то время как средне-чувствительные к фотопериоду линии – Среднеспелый 1 и Среднеспелый 2 – значительно задерживали свое развитие на коротком дне и имели более высокий $K_{ФПЧ} = 1.46$ и 1.56. Наиболее высокий $K_{ФПЧ} = 1.65$ был у позднеспелой линии Позднеспелый.

Заключение

Изученные в полевых условиях скороспелые образцы коллекции овса ВИР показали большое разнообразие по чувствительности к фотопериоду в вегетационном опыте в фотопериодическом павильоне. Выявленные в ходе нашего исследования скороспелые и слабочувствительные к фотопериоду сорта, а также созданные доноры представляют особую селекционную ценность и в настоящее время вовлекаются в процесс создания новых скороспелых продуктивных сортов овса.

Список литературы / References

- Вавилов Н.И. Географическая изменчивость растений. Научное слово. 1928;1:23-33.
[Vavilov N.I. Geographical variability of plants. Nauchnoe Slovo = Scientific Word. 1928;1:23-33. (in Russian)]

- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Колос, 1979.
[Dospikhov B.A. Methods of Field Experiments. Moscow: Kolos Publ., 1979. (in Russian)]
- Иванова О.А., Мережко В.Е., Костина Е.Д., Кузнецова О.И. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности). Вып. 558. Л.: ВИР, 1990.
[Ivanova O.A., Merezko V.E., Kostina E.D., Kuznetsova O.I. Catalog of VIR World Collection. Oat: Characterization of Accessions by Photoperiodic Reaction. Issue 558. Leningrad: VIR, 1990. (in Russian)]
- Кошкин В.А., Кошкина А.А., Матвиенко И.И., Прядекина А.К. Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий. Докл. РАСХН. 1994;2:8-10.
[Koshkin V.A., Koshkina A.A., Matvienko I.I., Pryadekhina A.K. Use of initial forms with low photoperiodic sensitivity for development of early high-yielding spring wheat lines. Doklady Rossiyskoy Akademii Selskokhozyaystvennykh Nauk = Proceedings of the Russian Academy of Agricultural Sciences. 1994;2:8-10. (in Russian)]
- Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Матвиенко И.И., Смирнова Л.О., Звейнек И.А., Блинова Е.В., Ковалева О.Н., Терентьева И.А. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес и ячмень (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности). СПб.: ВИР, 2010;801:37.
[Koshkin V.A., Loskutov I.G., Matvienko I.I., Smirnova L.O., Zveynek I.A., Blinova E.V., Kovaleva O.N., Terent'eva I.A. Catalog of VIR World Collection. Barley and Oats: Characterization of Accessions by Photoperiodic Reaction. St. Petersburg: VIR Publ., 2010; 801:37. (in Russian)]
- Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Смирнова Л.О., Матвиенко И.И. Исследование фотопериодической чувствительности овса и отбор скороспелых слабочувствительных и позднеспелых сильночувствительных к фотопериоду форм. Докл. РАСХН. 2009; 2:9-12.
[Koshkin V.A., Loskutov I.G., Smirnova L.O., Matvienko I.I. Investigation of photoperiod sensitivity in oats and selection of early weakly photoperiod-sensitive and late strongly photoperiod-sensitive forms. Russian Agricultural Sciences. 2009;35(2):77-80. DOI 10.3103/S1068367409020037.]
- Кошкин В.А., Лоскутов И.Г., Солдатов В.Н., Матвиенко И.И. Каталог мировой коллекции ВИР. Овес (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности). СПб.: ВИР, 2003; 739:19.
[Koshkin V.A., Loskutov I.G., Soldatov V.N., Matvienko I.I. Catalog of VIR world collection. Oat: Characterization of Accessions by Photoperiodic Reaction. St. Petersburg: VIR, 2003;739:19. (in Russian)]
- Кошкин В.А., Матвиенко И.И., Лоскутов И.Г., Смирнова Л.О. Фотопериодическая чувствительность образцов овса различного географического происхождения. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 2013;171:96-99.
[Koshkin V.A., Matvienko I.I., Loskutov I.G., Smirnova L.O. Photoperiodic sensitivity of oats samples of different geographical origin. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2013;171:96-99. (in Russian)]
- Лоскутов И.Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2007.
[Loskutov I.G. Oat (*Avena L.*): Distribution, Taxonomy, Evolution, and Breeding Value. St. Petersburg: VIR, 2007. (in Russian)]
- Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. СПб.: ВИР, 2012.
[Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Guidelines for the Study and Preservation of the World Collection of Barley and Oat. St. Petersburg: VIR, 2012. (in Russian)]
- Максимов Н.А. Физиологические факторы, определяющие длину вегетационного периода. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1929;20:169-212.
[Maksimov N.A. Physiological factors determining the duration of the vegetation period. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 1929;20:169-212. (in Russian)]
- Мережко В.Е. Фотопериодическая реакция некоторых сортов овса. Научно-технический бюллетень ВИР. 1980;104:39-45.
[Merezko V.E. Photoperiodic reaction of some oat varieties. Nauchno-tehnicheskii Bulletin VIR = Scientific and Technological Bulletin of the VIR. 1980;104:39-45. (in Russian)]
- Мережко В.Е., Иванова О.А. Особенности развития овса в условиях разного фотопериода и характер наследования данного признака. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1989;121: 82-87.
[Merezko V.E., Ivanova O.A. Features of the development of oat at different photoperiods and the inheritance of this trait. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 1989;121:82-87. (in Russian)]
- Разумов В.И. Среда и развитие растений. М., Л.: Сельхозиздат, 1961.
[Razumov V.I. Environment and Plant Development. Moscow, Leningrad: Selkhozizdat Publ., 1961. (in Russian)]
- Родионова Н.А., Мережко В.Е., Иванова О.А. Биологические особенности возделываемых и дикорастущих видов овса. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1985;95:74-80.
[Rodionova N.A., Merezko V.E., Ivanova O.A. Biological features of cultivated and wild species of oat. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 1985;95:74-80. (in Russian)]
- Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобылянский В.Д. Овес. В: Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. М.: Колос, 1994.
[Rodionova N.A., Soldatov V.N., Merezko V.E., Yarosh N.P., Kobylanskii V.D. Oat. In: Cultivated Flora. Vol. 2. Part 3. Moscow: Kolos Publ., 1994. (in Russian)]
- Arias J., Frey K.J. Selection for seed set crosses of *Avena sativa* L. × *A. abyssinica* Hochst. Euphytica. 1973;22:413-422.
- Burrows V.D. Donald oats. Can. J. Plant Sci. 1984;64:411-413.
- Burrows V.D. Breeding oats for food and feed: conventional and new techniques and materials. In: Webster F.H. (Ed.). Oats: Chemistry and Technology. St. Paul: Am. Assoc. Cereal Chem. MN, 1986;13-46.
- Burrows V.D. Newman oat. Can. J. Plant Sci. 1990;70:533-535.
- Burrows V.D. AC Lotta oat. Can. J. Plant Sci. 1992;72:443-445.
- Garner W.W., Allard H.A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Monthly Weather Rev. 1920;7:415.
- Garner W.W., Allard H.A. Further studies in photoperiodism: the response of the plant to relative length of day and night. US Government Printing Office, 1923.
- Gilbert B.E. Interrelation of relative day length and temperature. Bot. Gaz. 1926:81.
- Holland J.B., Moser H.S., O'Donoghue L.S., Lee M. QTLs and epistasis associated with vernalization responses in oat. Crop Sci. 1997;37:1306-1316.
- Holland J.B., Portyanko V.A., Hoffman D.L., Lee M. Genomic regions controlling vernalization and photoperiod responses in oat. Theor. Appl. Genet. 2002;105:113-126. DOI 10.1007/s00122-001-0845-5.
- Locatelli A.B., Federizzi L.C., Milach S.C.K., McElroy A.R. Flowering time in oat: Genotype characterization for photoperiod and vernalization response. Field Crops Res. 2008;106:242-247. DOI 10.1016/j.fcr.2007.12.006.
- Locatelli A.B., Federizzi L.C., Milach S.C.K., Wight C.P., Molnar S.J., Chapados J.T., Tinker N.A. Loci affecting flowering time in oat under short day conditions. Genome. 2006;49:1528-1538. DOI 10.1139/G06-108.

- Loskutov I.G. Influence of vernalization and photoperiod to the vegetation period of wild species of oats (*Avena* spp.). *Euphytica*. 2001; 117:125-131. DOI 10.1023/A:1004073904939.
- Loskutov I.G., Rines H.W. *Avena* L. In: Kole C. (Ed.). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Vol. 1. Cereals. Heidelberg, Berlin, New York: Springer, 2011;109-184.
- Nava I.C., Pacheco M.T., Federizzi L.C., Tinker N.A. Tagging and mapping candidate loci for vernalization and flower initiation in hexaploid oat. *Mol. Breed.* 2012;30:1295-1312. DOI 10.1007/s11032-012-9715-x.
- Paterson J.G., Boyd W.J.R., Goodchild N.A. Vernalization and photoperiod requirement of naturalized *Avena fatua* and *Avena barbata* Pott ex Link. in Western Australia. *J. Appl. Ecol.* 1976;13:265-272.
- Sampson D.R., Burrows V.D. Influence of photoperiod, short-day vernalization, and cold vernalization on days to heading in *Avena* species and cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 1972;52:471-482.
- Sorrells M.E., Simmons S.R. Influence of environment on the development and adaptation of oat. In: Marshall H.G., Sorrells M.E. (Eds.). *Oat Science and Technology*. Madison, Wisconsin, 1992; 115-164.
- Summerfield R.J., Ellis R.H., Craufurd P.O. Phenological adaptation to cropping environment. From evaluation descriptors of time to flowering to the genetic characterisation of flowering responses to photoperiod and temperature. In: Tigerstedt P.M.A. (Ed.). *Adaptation in Plant Breeding*, 1997;303-308.
- Wiggans S.C., Frey K.J. Photoperiodism in oats. *Proc. Iowa Acad. Sci.* 1955;62:125-130.
- Wight C.P., Penner G.A., O'Donoghue L.S., Burrows V.D., Molnar S.J., Fedak G. The identification of random amplified polymorphic DNA markers for daylength insensitivity in oat. *Genome*. 1994;37:910-914.

ORCID ID

I.G. Loskutov orcid.org/0000-0002-9250-7225
I.I. Matvienko orcid.org/0000-0002-1576-8771
E.V. Blinova orcid.org/0000-0002-8898-4926
I.A. Kosareva orcid.org/0000-0001-9654-7235

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания № 0662-2019-0006. Авторы выражают благодарность профессору Федерального университета Рио Гранде де Сул Карлосу Луису Федерizzi (Бразилия) за переданный в коллекцию овса ВИР сортовой для изучения и селекционный материал.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 29.04.2019. После доработки 22.07.2019. Принята к публикации 01.08.2019.