

УДК 581.131:633.11

АЗОТ ЛИСТА: ФОТОСИНТЕЗ И РЕУТИЛИЗАЦИЯ

Д.А. КИРИЗИЙ

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: kiriziy@gmail.com*

В обзоре приведены литературные данные и результаты, полученные автором, касающиеся эффективности использования азота в процессах фотосинтетической ассимиляции CO_2 и реутилизации этого элемента из вегетативных органов в семена в ходе их созревания. Указанные показатели обсуждены с привлечением данных как для модельных растений, так и широкого спектра сельскохозяйственных культур, в том числе пшеницы, и их диких предшественников. Показано, что культурные растения не превысили биологических пределов эффективности использования азота, наблюдаемых у диких видов. Вместе с тем, по данным автора, эффективность использования азота в процессах фотосинтетической ассимиляции CO_2 в листьях пшеницы современных высокоинтенсивных сортов и показатели реутилизации азота в период налива зерна выше, чем у менее продуктивного сорта более ранней селекции. Выявлена тесная корреляционная связь между валовым количеством в листьях азота в период цветения и белковостью зерна при полной спелости. Анализ представленных результатов подтвердил предположение о том, что процессы использования азота при фотосинтезе и его последующей реутилизации в семена не полностью оптимизированы, поэтому существует возможность повышения урожайности сельскохозяйственных культур без снижения качества продукции путем улучшения этих физиологических параметров с привлечением современных генно-инженерных, биотехнологических и селекционных методов.

Ключевые слова: фотосинтез, азот, эффективность использования, реутилизация.

Ассимиляция CO_2 растением лежит в основе его продукционного процесса. Благодаря фотосинтезу образуется почти 90 % сухого вещества растительного организма [6], поэтому фотосинтез рассматривается как решающая составляющая при формировании урожайности сельскохозяйственных культур [1, 42, 54]. В то же время высокоактивный фотосинтетический аппарат требует согласованного функционирования большого количества пигмент-белковых, мембранных, свободных и связанных ферментных комплексов, веществ различной химической природы и т.д. [6]. В состав этих молекулярных и надмолекулярных структур кроме углерода и кислорода входят азот, фосфор, сера, многие другие микро- и макроэлементы. Поэтому обеспеченность растений элементами минерального питания во многом определяет полноту реализации генетического потенциала продуктивности сортов культурных растений через формирование соответствующего фотосинтетического аппарата [11].

Среди элементов минерального питания по своей значимости азот занимает ведущее место, поскольку является необходимым компонентом

аминокислот, а следовательно — и белков. Именно белки-ферменты обеспечивают как синтез всех составляющих фотосинтетического аппарата, так и его дальнейшее функционирование. Известно, что интенсивность фотосинтеза листьев подавляющего большинства видов растений, измеренная при световом насыщении, тесно коррелирует с содержанием в них азота [30]. Эта связь обусловлена тем, что большая часть азота листа задействована в структурах и биохимических циклах, обеспечивающих выполнение фотосинтетической функции [46]. Основными азотсодержащими веществами в листе являются белки и в меньшей степени — фотосинтетические пигменты, причем около половины растворимого белка листа составляет РБФК/О — ключевой фермент ассимиляции CO_2 [16, 69].

Довольно много азота содержится в хлорофилл-белковых комплексах тилакоидов и других мембранных структурах хлоропластов. Поэтому вопрос связи между обеспеченностью растений азотом и активностью их фотосинтетического аппарата давно привлекает внимание исследователей [20, 21, 56]. Вместе с тем характер этой связи (угол наклона, диапазон варьирования показателей) существенно отличается между видами растений. Это обусловлено неодинаковой эффективностью использования азота для фотосинтетической ассимиляции CO_2 (ЭИАФ), что связано как с разным распределением азота между собственно фотосинтетическими и другими структурами клетки, так и с эффективностью работы самого фотосинтетического аппарата [31, 58, 64, 66]. По литературным данным, показатель ЭИАФ варьирует от >200 у быстрорастущих однолетних травянистых видов до <50 мкмоль CO_2 /(моль $\text{N} \cdot \text{с}$) у древесных пород [41, 63]. Очевидно, что у культурных растений должны существовать и сортовые различия по этому показателю.

Масштабными исследованиями с привлечением большого количества литературных данных показано, что культивируемые виды растений не превосходили биологический предел использования азота для фотосинтеза, наблюдаемый у диких сородичей [68]. Так, при всестороннем скрининге культивируемых растений и их диких предков показано, что дикие предшественники современных культур уже имеют оптимизированные стратегии использования ресурсов [50]. Например, у дикой сои наблюдалась более высокая ЭИАФ по сравнению с культурными сортами [67]. Преимущество последних, по-видимому, обусловлено изменениями других специфических признаков, связанных с образованием семян, распределением биомассы и чувствительностью к фотопериоду [79].

Сравнение 14 основных культивируемых видов растений с соответствующими группами диких показало, что разница между культивируемыми и дикими видами по показателю отношения интенсивности фотосинтеза к содержанию листового азота зависела от каждого конкретного параметра [68]. Во-первых, по интенсивности фотосинтеза при максимальном содержании азота в листе только кукуруза и сорго превосходили дикие виды; он был ниже у пшеницы, риса, хлопка, картофеля и грейпфрута и не отличался у остальных восьми культивируемых видов. Во-вторых, кривизна функции, описывающей это соотношение, была выше у пяти культивируемых видов (пшеница, рис, подсолнечник, хлопок, картофель и миндаль) по сравнению с дикими аналогами. Повышенная кривизна функции обычно связана с увеличением интенсивности фотосинтеза при средних значениях содержания азота в листе. Отбор

на повышенную интенсивность фотосинтеза при промежуточных значениях содержания азота в листе может быть полезным для роста урожайности, поскольку не сопровождался бы уменьшением листового индекса, снижающим поглощение света. Наконец, минимальное количество листового азота, необходимое для фотосинтеза, у большинства изученных культивируемых видов было выше по сравнению с дикими видами, кроме четырех, которые не отличались от их диких сородичей (пшеница, кукуруза, сорго, картофель) [68].

За немногими исключениями, значения ЭИАФ культивируемых видов были ниже или не отличались от значений этого показателя у диких видов. Пшеница и рис имели более крутой начальный наклон связи ЭИАФ с содержанием азота, чем дикие виды, определяющий высокую ЭИАФ при относительно низком содержании азота ($<2 \text{ г N/m}^2$). Как правило, содержание азота в листьях пшеницы и риса изменяется от ранних стадий до зрелости соответственно от 2,0 до 0,9 и от 1,7 до 0,8 г N/m^2 [19, 57]. Эти диапазоны соответствуют таким значениям содержания азота, при которых ЭИАФ приближается к максимуму для данных культур. Высокая интенсивность фотосинтеза, наблюдаемая у обеих культур, может быть связана с увеличением распределения азота в РБФК/О [48].

Кукуруза и сорго имели более низкие значения ЭИАФ при содержании азота $<1 \text{ г N/m}^2$ по сравнению с дикими C_4 -злаками [68]. Показано, что кукуруза и сорго различаются по содержанию азота в листьях (в среднем соответственно 1,8 и 1,3 г N/m^2) [52]. В обоих случаях эти значения содержания азота находятся в пределах диапазона, определяющего аналогичные значения ЭИАФ для диких C_4 -злаков.

Двудольные однолетние культуры C_3 -типа имели сходные с дикими видами значения ЭИАФ, по крайней мере, начиная от значений 1 г N/m^2 [68]. Исключениями были соя и картофель, имевшие более низкую ЭИАФ, чем дикие виды, в широком диапазоне содержания азота в листьях. В листьях сои синтезируются и депонируются богатые азотом белки, которые используются потом для налива семян [73]. Наличием богатых азотом запасных белков можно объяснить низкую ЭИАФ, наблюдающуюся для этой культуры. Картофель также был отмечен как вид с более низкой ЭИАФ, чем у других культур [81]. Невысокой ЭИАФ можно объяснить низкую эффективность использования азота, наблюдающуюся на уровне урожая [59].

Для пшеницы эти проблемы особенно актуальны, поскольку она составляет основу пищевого рациона большей части человечества [8, 11, 62]. Хотя в их исследовании достигнуты значительные успехи, они продолжают активно изучаться. Новый толчок для этого дали «зеленая революция» и появление высокоинтенсивных сортов, которые хорошо отзываются на повышенные дозы внесения элементов минерального питания, а для реализации своего потенциала продуктивности требуют, в частности, большого количества азотных удобрений [9]. По результатам наших исследований и имеющимся в литературе данным, сорта пшеницы различаются по интенсивности фотосинтеза флагового листа, измеренной при насыщающем освещении, и содержанию в них хлорофилла [6]. Особенно заметна эта разница при сравнении сортов селекции 1950—1960-х годов и современных высокопродуктивных сортов, созданных в процессе «зеленой революции».

Много работ посвящено изучению эффективности использования внесенного или поглощенного растениями азота при формировании биологической или зерновой продуктивности различных сортов пшеницы в зависимости от условий внешней среды [33, 37, 47]. Вместе с тем гораздо меньше известно об эффективности использования азота непосредственно в процессах фотосинтетической ассимиляции CO_2 листьями пшеницы. Существование генотипических различий по интенсивности фотосинтеза, а также потребности растений в минеральных удобрениях предполагает различия и по ЭИАФ.

Нами проведен цикл исследований интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы разных сортов, выращенной при разных уровнях минерального питания ($\text{N}_{160}\text{P}_{160}\text{K}_{160}$ и $\text{N}_{32}\text{P}_{32}\text{K}_{32}$ мг/кг почвы). Измерениями световых кривых интенсивности фотосинтеза флагового листа пшеницы выявлено, что этот показатель у новых высокоинтенсивных сортов (Фаворитка, Смуглянка) выше, чем у старого менее продуктивного сорта (Мироновская 808) как при высоком, так и низком уровнях минерального питания [2]. При этом растения новых сортов демонстрировали более высокие интенсивности фотосинтеза во всем исследованном диапазоне плотности потока фотосинтетически активной радиации (50—500 Вт/м²).

Снижение уровня минерального питания привело к уменьшению интенсивности фотосинтеза при всех значениях освещения, причем разница между сортами проявилась более отчетливо. Так, на высоком уровне питания интенсивность фотосинтеза листьев растений сорта Мироновская 808 при максимальной освещенности была примерно на треть меньше, чем у сорта Фаворитка, а на низком фоне — вдвое [2].

В фазу молочно-восковой спелости интенсивность фотосинтеза при насыщающем освещении уменьшается почти в 2 раза по сравнению с периодом цветения. Динамика количества азота в расчете на единицу площади флагового листа также характеризуется снижением этого показателя в фазу молочно-восковой спелости, а его максимум наблюдается в фазу цветения [2, 7]. В оптимальных условиях питания растения сортов Фаворитка и Смуглянка по количеству азота на единицу площади флагового листа практически не различались, а у сорта Мироновская 808 этот показатель был заметно меньше. Снижение обеспеченности растений элементами минерального питания привело к уменьшению количества азота в листьях с сохранением указанных межсортных особенностей.

Между содержанием азота во флаговом листе и интенсивностью фотосинтеза в период колошение—восковая спелость зерна найдена тесная линейная корреляционная связь [7]. Нижний физиологический предел содержания азота в листе для фотосинтетической ассимиляции CO_2 , по нашим данным, составляет около 0,7 % массы сухого вещества.

Известно, что в период налива зерна после цветения в растениях пшеницы происходит ремобилизация азота из вегетативных органов в зерновки и отложение его в составе запасных белков [33, 47]. При этом белки листа, большая часть которых относится к фотосинтетическому аппарату, подвергаются гидролизу и образующиеся азотсодержащие соединения по проводящей системе транспортируются в колос. Именно уменьшением содержания азота в листьях обусловлено снижение интенсивности фотосинтеза в фазу молочно-восковой спелости [2, 7].

Итак, с понижением уровня азотного питания растений пшеницы уменьшается интенсивность фотосинтеза флагового листа, а световые

кривые ассимиляции CO_2 выходят на насыщение при меньшей освещенности. Это свидетельствует об ухудшении эффективности усвоения энергии света азотдефицитными растениями. Вместе с тем при одинаковом фоне минерального питания новые высокопродуктивные сорта имели преимущество по интенсивности фотосинтеза над сортом более ранней селекции, обусловленное прежде всего высоким содержанием азота в их листьях.

Определение количества азота, которое приходится на единицу площади флагового листа, одновременно с измерением интенсивности фотосинтетической ассимиляции CO_2 позволило рассчитать ЭИАФ для разных сортов и условий обеспеченности растений пшеницы азотом. Полученные данные подтвердили, что у растений новых высокоинтенсивных сортов Фаворитка и Смуглянка ЭИАФ выше, чем у менее продуктивного сорта старой селекции Мироновская 808 [3]. Общая динамика этого показателя характеризовалась уменьшением в течение периода налива зерна. В фазу цветения растения вариантов с оптимальным и низким фоном минерального питания почти не различались по ЭИАФ, а в фазу молочно-восковой спелости эффективность использования азота на низком фоне минерального питания была выше, чем на высоком.

Такой характер динамики свидетельствует, что в период созревания зерновок интенсивность фотосинтеза листьев снижается быстрее, чем содержание в них азота. Очевидно, это связано с началом реутилизации азотсодержащих соединений в зерновки, что сопровождается гидролизом белков. В этот период в листе повышается содержание свободных аминокислот и амидов — основных транспортных форм азота в проводящей системе [32]. В результате содержание общего азота в листе еще может быть достаточно высоким, но уменьшается его доля, задействованная в фотосинтетических процессах, что и проявляется в снижении эффективности его использования. Это касается как общей динамики ЭИАФ, так и дифференциации вариантов с разным фоном минерального питания.

Вероятно, на оптимальном фоне больше азота было накоплено в виде РБФК/О (которая некоторыми исследователями рассматривается как своеобразное депо азота в листьях [32]), но ее гидролиз в процессе налива зерна, с одной стороны, повышал долю «нефотосинтетического» азота, а с другой — уменьшал интенсивность фотосинтеза. У растений на низком фоне минерального питания резервов депонированного азота гораздо меньше, поэтому с началом гидролиза доля «нефотосинтетического» азота у них ниже, но ЭИАФ выше, чем на высоком фоне питания.

Вместе с тем поддержание интенсивности фотосинтеза листьев на высоком уровне после цветения рассматривается как один из приемов повышения урожайности, так как образованные в этот период ассимиляты на 80—90 % обеспечивают конечную зерновую продуктивность растений (при отсутствии воздействия неблагоприятных факторов) [6, 8, 10, 62].

Во второй половине XX ст. программы селекции растений и технологический прогресс, достигнутый в развитых странах, привели к созданию высокопродуктивных сортов культурных растений. К сожалению, этот успех в повышении урожайности сопровождался снижением содержания белка или масла в зерне у многих культур [76, 77]. Сильные отрицательные связи, существующие между урожаем и содержанием белка в зерне, были подтверждены для пшеницы [83] и сои [71] с помо-

пью генетических исследований, в которых картирование локусов количественных признаков для зерновой продуктивности и белковости обнаружило такие локусы, где аллель, который увеличивал первый признак, уменьшал второй. Гипотезы, предложенные для объяснения этой отрицательной взаимосвязи, заключались в разбавлении белков углеводами [13] и конкуренции между метаболизмом углерода и азота за энергию [53].

Накопление белка в зерне происходит за счет использования двух источников азотистых соединений: реутилизации азота, накопленного в вегетативных органах (преимущественно в листьях и стебле) до цветения, и поглощения азота из почвы в период созревания зерна [18, 36, 43, 45]. Лист и стебель имеют наивысшую эффективность реутилизации азота в зерно [85], тогда как вклад корней в ремобилизацию этого элемента на порядок меньше, чем органов побега [14]. Первостепенное значение имеет их поглощающая способность и ее поддержание в течение периода налива зерна на высоком уровне. Поэтому повышение урожайности путем создания новых сортов должно сопровождаться увеличением поглощения азота и эффективности его использования растениями пшеницы [27, 35, 80].

Поскольку белковость зерна зависит от баланса между реутилизацией азота и его поглощением после цветения, на нее могут влиять изменения обоих параметров. Четкая отрицательная корреляция между реутилизацией азота и его поглощением после цветения отмечена для пшеницы [22], кукурузы [25] и сорго [24]. Сравнение сортов пшеницы, выращенных при разных режимах азотного питания, показало, что как поглощение после цветения, так и ремобилизация азота сильно влияли на белковость [35], а также на связь между белковостью и урожайностью [74]. Аналогичные результаты получены для ячменя, сорго и кукурузы [25, 51].

Несмотря на важность формирования белковости зерна, генетический контроль координации потоков азота через поглощение и ремобилизацию остается слабоизученным. В отличие от углеводов, главным источником которых при нормальных условиях в течение налива зерна пшеницы является текущий фотосинтез листьев, а резервы стебля играют вспомогательную роль, перераспределение азотсодержащих соединений имеет свои особенности. В общих чертах известно, что у большинства видов растений доля азота в семенах, обеспечиваемая ремобилизацией из вегетативных тканей, намного выше (70 % и более), чем доля, полученная в результате его поглощения после цветения [29, 44, 70]. Поэтому на протяжении многих лет интерес исследователей в основном был сосредоточен на роли ремобилизации азота в снабжении семян этим элементом, а не на роли его поглощения [40]. Отбор ремонтантных растений с замедленным старением листьев представлялся альтернативным подходом к управлению поглощением и реутилизацией азота [75]. Действительно, у многих культур создание ремонтантных сортов положительно повлияло на урожайность [38, 44], но ремобилизация азота у растений этих сортов обычно была ниже ожидаемой [25].

Известно, что факторы транскрипции *NAC* (*NAM*, *ATAF* и *CUC*) играют определенную роль в регуляции старения листьев. В пшенице клонирован *NAC*-транскрипционный фактор, ответственный за локус *NAM-B1* — локус количественного признака повышения содержания белка в зерне без снижения урожайности [78]. Гомологичный ген, обна-

руженный в ячмене, подтвердил его роль в старении листьев и ремобилизации азота, а ближайший гомолог в арабидопсисе, называемый *AtNAP*, контролирует старение листьев так же, как и в пшенице [28, 88]. Значение роли факторов *NAC* в контроле старения листьев и регулировании перераспределения азота на сегодня подтверждено у нескольких других видов растений, включая просо и ячмень [61, 86].

Сложность наследования признаков в сочетании с сильными взаимодействиями между генотипом и окружающей средой затрудняет исследование отрицательных связей между белковостью зерна и урожайностью [60]. Поэтому использование модельных растений, таких как *Arabidopsis thaliana*, выращиваемых в контролируемых условиях, может быть важным инструментом для определения генетической основы этих связей [40]. Сравнение эффектов локусов количественных признаков в трех связанных рекомбинантных популяциях инбредных линий арабидопсиса показало, что старение листьев может сильно влиять на соотношение между продуктивностью и содержанием азота в семенах [23]. Отрицательная корреляция между этими признаками, обнаруженная в двух популяциях арабидопсиса, резко изменялась в популяции, где сегрегация локусов старения листьев была наиболее значимой. Поскольку огромные геномные средства, доступные для арабидопсиса, намного облегчают клонирование локусов количественных признаков по сравнению с сельскохозяйственными культурами, ожидается, что можно будет быстро обнаружить наиболее важные гены, связанные с ремобилизацией азота в семена и старением листьев [40]. Обнаружение генов, связанных с эффективностью использования азота, особенно участвующих в его ремобилизации, в значительной степени будет зависеть от совместного прогресса исследований как культурных, так и модельных растений, а также в области трансляционной биологии [15, 39].

Поскольку белковость зерна является одним из определяющих факторов его рыночной цены, а белки представляют собой основные азотсодержащие соединения, то исследования особенностей поглощения и распределения азота в растениях пшеницы несомненно актуальны [12]. У пшеницы реутилизация азота из стебля и листьев в зерно зависит от экологических факторов, внесения удобрений и генотипа [17, 34, 35, 84]. С укорочением стебля азотный индекс урожая (т.е. эффективность использования поглощенного растением азота на формирование массы зерна) увеличивается [27]. Повышение эффективности использования азота является важным условием создания новых сортов пшеницы. Для этого надо ослабить конкуренцию между вегетативными и генеративными органами за азот после цветения и усилить его поглощение [55]. Последнее особенно важно для формирования урожайности, так как растущее зерно является мощным акцептором азота и переключает на себя его ремобилизацию из вегетативных органов [19]. Это снижает интенсивность фотосинтеза посева и ускоряет старение листьев, что отрицательно сказывается на зерновой продуктивности.

По литературным данным, повышение урожайности новых высокобелковых сортов канадской пшеницы произошло благодаря большому продуктивности колоса, интенсивности его наполнения и эффективной ремобилизации углеводов и азота в зерно [82]. Новые сорта накапливали больше азота во флаговом листе и эффективнее его ремобилизовывали в течение периода налива зерна.

Вместе с тем вследствие известной отрицательной корреляции между урожаем зерна и содержанием в нем белка трудно улучшить эти параметры у сортов, приближающихся по своему генетическому потенциалу к максимальным значениям одного из этих признаков [12]. Компромиссным путем решения проблемы может быть повышение урожайности без снижения приемлемого уровня белковости зерна, что даст возможность увеличить сбор белка с единицы площади посева [26].

Проведенные нами расчеты валовых количеств азота в частях побега пшеницы показали, что в период цветения главным депо этого элемента является стебель [4, 5]. Это обусловлено тем, что хотя относительное содержание азота в листьях больше, чем в стебле, их масса значительно меньше. Аналогичный результат о ведущей роли стебля в накоплении азота в период цветения был получен при изучении 20 сортов озимой пшеницы на Ротамстедской исследовательской станции (Великобритания) [18]. Вместе с тем в литературе имеются указания, что содержание азота во флаговом листе в период цветения хорошо коррелирует с белковостью зерна [72]. Британские и французские исследователи считают, что отбор на накопление азота во флаговом листе в период цветения и его дальнейшую ремобилизацию может быть важным в селекционных программах по оптимизации продолжительности старения, повышению урожайности, эффективности использования азота и белковости зерна [34]. Об этом свидетельствуют и результаты наших опытов.

Так, между валовым количеством азота в листьях пшеницы со всего побега в период цветения и белковостью зерна при полной спелости выявлена тесная корреляционная связь [4]. Она обусловлена, в первую очередь, высоким содержанием этого элемента в листьях, которые в фазу цветения превосходили по данному показателю все остальные органы. И хотя валовое количество азота в стебле больше, чем в листьях (что объясняется его большей массой), последние имеют преимущество по коэффициенту реутилизации, который отражает эффективность эвакуации азотсодержащих соединений и тем больше, чем выше исходное содержание элемента в сухом веществе органа в период цветения и меньше его остаток при полной спелости. Полученные результаты хорошо согласуются с данными других авторов о решающем вкладе листьев в обеспечение зерна пшеницы азотом [87].

Коэффициенты реутилизации азота в процессе налива зерна (K_p), рассчитанные для целого побега, у растений новых высокоинтенсивных сортов при оптимальном фоне минерального питания были выше, чем у старого сорта [4, 5]. Снижение уровня питания привело к уменьшению K_p у всех сортов примерно на четверть, однако преимущество высокоинтенсивных сортов над сортом более ранней селекции по этому показателю сохранилось.

Вместе с тем на высоком фоне минерального питания разница между сортами по K_p для листьев была не такой значительной, как для целого побега [4, 5]. Снижение уровня минерального питания привело к уменьшению K_p как для листьев, так и для стебля, однако у разных сортов по-разному. В этих условиях K_p листьев новых сортов преобладали над сортом более ранней селекции, однако для стебля такое преимущество не наблюдалось.

Итак, селекция современных высокоинтенсивных сортов пшеницы сопровождалась улучшением их физиологических характеристик, в част-

ности интенсивности фотосинтеза, эффективности использования азота при ассимиляции CO_2 , накопления в вегетативных органах и реутилизации этого элемента в зерно. По нашему мнению, возможности совершенствования этих параметров еще не исчерпаны, что должно быть учтено при разработке программ по дальнейшему повышению продуктивности и качества пшеницы. Особого внимания заслуживает такой показатель, как содержание азота в листьях и динамика его реутилизации, поскольку он является ключевым в решении противоречия между урожайностью и белковостью зерна пшеницы.

В целом полученные данные подтверждают активно дискутирующееся в литературе предположение о том, что процесс фотосинтеза не полностью оптимизирован, и существует возможность повышения урожайности сельскохозяйственных культур путем его улучшения [8, 62]. Вполне вероятно, что в ближайшем будущем новые биотехнологии откроют альтернативные способы увеличения интенсивности фотосинтеза и ЭИАФ культурных растений на уровне клеток, включая синтетические пути фиксации углерода, заимствованные у разных таксонов [49, 65].

1. Гуляев Б.И. Фотосинтетическая продуктивность агроэкосистем // Физиология и биохимия культ. растений. — 2003. — 35, № 5. — С. 371—381.
2. Кірізій Д.А. Інтенсивність фотосинтезу та продуктивність рослин озимої пшениці залежно від азотного статусу листків // Там само. — 2012. — 44, № 5. — С. 399—407.
3. Киризий Д.А. Эффективность использования азота при фотосинтетической ассимиляции CO_2 в листьях пшеницы // Физиология растений и генетика. — 2013. — 45, № 4. — С. 296—305.
4. Киризий Д.А. Азотний статус листків, фотосинтез і перерозподіл азоту в період наливу зерна пшениці // Физиология растений: досягнення і нові напрямки розвитку. — К.: Логос, 2017. — С. 230—243.
5. Кірізій Д.А., Рижикова П.Л. Сортові особливості реутилізації азоту з вегетативних частин пагона пшениці за різного рівня мінерального живлення // Физиология растений и генетика. — 2017. — 49, № 1. — С. 15—24.
6. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO_2 и механизмы ее регуляции. — К.: Логос, 2014. — 480 с.
7. Кірізій Д.А., Стасик О.О., Рижикова П.Л., Троценко В.А. Онтогенетична динаміка газообміну листків верхніх ярусів у рослин пшениці // Физиология растений и генетика. — 2017. — 49, № 3. — С. 265—274.
8. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — 44, № 6. — С. 463—483.
9. Моргун В.В., Санін Є.В., Швартау В.В. Клуб 100 центнерів. Сорти озимої пшениці Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та система захисту компанії «Сингента». — К.: Логос, 2015. — 146 с.
10. Моргун В.В., Стасик О.О., Франтийчук В.В. и др. Анализ связи фотосинтетических показателей флагового листа с компонентами зерновой продуктивности колоса у сортов озимой пшеницы разных периодов селекции // Физиология растений и генетика. — 2016. — 48, № 4. — С. 356—365.
11. Моргун В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 5. — С. 371—392.
12. Починок В.М., Кірізій Д.А. Продуктивність і якість зерна пшениці у зв'язку з особливостями розподілу азоту в рослині // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 5. — С. 393—402.
13. Acreche M.M., Slafer G.A. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005 // Field Crops Res. — 2009. — 110. — P. 98—105.
14. Allard V., Martre P., Le Gouis J. Genetic variability in biomass allocation to roots in wheat is mainly related to crop tillering dynamics and nitrogen status // Eur. J. Agr. — 2013. — 46. — P. 68—76.

15. *Araus V., Vidal E., Puelma T. et al.* Members of BTB gene family of scaffold proteins sullress nitrate uptake and nitrogen use efficiency // *Plant Physiol.* — 2016. — **171**. — P. 1523–1532.
16. *Archontoulis S.V., Yin X., Vos J. et al.* Leaf photosynthesis and respiration of three bioenergy crops in relation to temperature and leaf nitrogen: how conserved are biochemical model parameters among crop species? // *J. Exp. Bot.* — 2012. — **63**, N 2. — P. 895–911.
17. *Barbottin A., Lecomte C., Bouchard C., Jeuffroy M.H.* Nitrogen remobilization during grain filling in wheat: Genotypic and environmental effects // *Crop Sci.* — 2005. — **45**, N 3. — P. 1141–1150.
18. *Barraclough P.B., Lopez-Bellido R., Hawkesford M.J.* Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilisation of nitrogen during grain-filling in wheat // *Field Crops Res.* — 2014. — **156**. — P. 242–248.
19. *Bertheloot J., Martre P., Andrieu B.* Dynamics of light and nitrogen distribution during grain filling within wheat canopy // *Plant Physiol.* — 2008. — **148**, N 3. — P. 1707–1720.
20. *Bindraban P.S.* Impact of canopy nitrogen profile in wheat on growth // *Field Crops Res.* — 1999. — **63**, N 1. — P. 63–77.
21. *Blum A.* Variation among wheat cultivars in the response of leaf gas exchange to light // *J. Agr. Sci.* — 1990. — **115**. — P. 305–311.
22. *Bogard M., Allard V., Brancourt-Hulmer M. et al.* Deviation from the grain protein concentration-grain yeild negative relationship is highly correlated to post-anthesis N uptake in winter wheat // *J. Exp. Bot.* — 2010. — **61**. — P. 4303–4312.
23. *Chardon F., Jasinski S., Durandet M. et al.* QTL meta-analysis in Arabidopsis reveals an interaction between leaf senescence and resource allocation to seeds // *Ibid.* — 2014. — **65**. — P. 3949–3962.
24. *Ciampitti I.A., Prasad P.V.V.* Historical synthesis-analysis of changes in grain nitrogen dynamics in sorghum // *Front. Plant Sci.* — 2016. — **7**. — P. 3275.
25. *Ciampitti I.A., Vyn T.J.* Grain nitrogen source changes over time in maize: a review // *Crop Sci.* — 2013. — **53**. — P. 366–377.
26. *Cormier F., Faure S., Dubreuil P. et al.* A multi-environmental study of recent breeding progress on nitrogen use efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* — 2013. — **126**, N 12. — P. 3035–3048.
27. *Diekmann F., Fischbeck G.* Differences in wheat cultivar response to nitrogen supply. II. Differences in N-metabolism-related traits // *J. Agr. Crop Sci.* — 2005. — **191**, N 5. — P. 362–376.
28. *Distelfeld A., Awni R., Fischer A.* Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley // *J. Exp. Bot.* — 2014. — **65**. — P. 3783–3798.
29. *Dordas C.* Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source-sink relations // *Eur. J. Agr.* — 2009. — **30**, N 2. — P. 129–139.
30. *Evans J.R.* Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants // *Oecologia.* — 1989. — **78**. — P. 9–19.
31. *Evans J.R., Seemann J.R.* The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control // *Towards a Broad Understanding of Photosynthesis.* — New York, 1989. — P. 183–205.
32. *Feller U., Anders I., Mae T.* Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated // *J. Exp. Bot.* — 2008. — **59**, N 7. — P. 1615–1624.
33. *Foulkes M.J., Hawkesford M.J., Barraclough P.B. et al.* Identifying traits to improve the nitrogen economy of wheat: Recent advances and future prospects // *Field Crops Res.* — 2009. — **114**, N 3. — P. 329–342.
34. *Gaju O., Allard V., Martre P. et al.* Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars // *Ibid.* — 2014. — **155**. — P. 213–223.
35. *Gooding M.J., Gregory P.J., Ford K.E., Pepler S.* Fungicide and cultivar affect post-anthesis patterns of nitrogen uptake, remobilization and utilization efficiency in wheat // *J. Agr. Sci.* — 2005. — **143**. — P. 503–518.
36. *Gooding M.J., Gregory P.J., Ford K.E., Ruske R.E.* Recovery of nitrogen from different sources following applications to winter wheat at and after anthesis // *Field Crops Res.* — 2007. — **100**. — P. 143–154.
37. *Gorjanovic B., Kraljevic-Balalic M., Jankovic S.* Environmental effects on associations among nitrogen use efficiency traits in wheat // *Cereal Res. Communic.* — 2010. — **38**, N 1. — P. 146–153.
38. *Gregersen P., Culetic A., Boschian L., Krupinska K.* Plant senescence and crop productivity // *Plant Mol. Biol.* — 2013. — **82**. — P. 603–622.

39. Han Y.-L., Song H.-X., Liao Q. et al. Nitrogen use efficiency is mediated by vacuolar nitrate sequestration capacity in roots of *Brassica napus* // *Plant Physiol.* — 2016. — **170**. — P. 1684–1698.
40. Have M., Marmagne A., Chardon F., Masclaux-Daubresse C. Nitrogen remobilisation during leaf senescence: lessons from *Arabidopsis* to crops // *Exp. Bot.* — 2016. — doi:10.1093/jxb/erw365
41. Hikosaka K., Handa Y.T., Hirose T., Terashima I. Photosynthetic nitrogen use efficiency in leaves of woody and herbaceous species // *Funct. Ecol.* — 1998. — **12**. — P. 896–905.
42. Horton P. Prospects for crop improvement through the genetic manipulation of photosynthesis: morphological and biochemical aspects of light capture // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**, SI. — P. 474–485.
43. Kade M.A., Barneix J., Olmos S., Dubcovsky J. Nitrogen uptake and remobilization in tetraploid ‘Langdon’ durum wheat and a recombinant substitution line with the high grain protein gene Gpc-B1 // *Plant Breed.* — 2005. — **124**, N 4. — P. 343–349.
44. Kichey T., Hirel B., Heumez E. et al. In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers // *Field Crops Res.* — 2007. — **102**. — P. 22–32.
45. Kindred D.R., Gooding M.J. Heterotic and seed rate effects on nitrogen efficiencies in wheat // *J. Agr. Sci.* — 2004. — **142**. — P. 639–657.
46. Lawlor D.W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems // *J. Exp. Bot.* — 2002. — **53**, N 370. — P. 773–787.
47. Madani A., Makarem A.H., Vazin F. et al. The impact of post-anthesis nitrogen and water availability on yield formation of winter wheat // *Plant Soil Environ.* — 2012. — **58**, N 1. — P. 9–14.
48. Makino A., Sakashita H., Hidema J. et al. Distinctive responses of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO₂ transfer resistance // *Plant Physiol.* — 1992. — **100**. — P. 1737–1743.
49. McGrath J.M., Long S.P. Can the cyanobacterial carbon-concentrating mechanism increase photosynthesis in crop species? A theoretical analysis // *Ibid.* — 2014. — **164**. — P. 2247–2261.
50. Milla R., Osborne C.P., Turcotte M.M., Violle C. Plant domestication through an ecological lens // *Trends Ecol. Evol.* — 2015. — **30**. — P. 463–469.
51. Montemurro F., Maiorana A., Ferri D., Convertini G. Nitrogen indicators, uptake and utilization efficiency in a maize and barley rotation cropped at different levels and sources of N fertilization // *Field Crops Res.* — 2006. — **99**. — P. 114–124.
52. Muchow R.C., Sinclair T.R. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum // *Crop Sci.* — 1994. — **34**. — P. 721–727.
53. Munier-Jolain N.G., Salon C. Are the carbon costs of seed production related to the quantitative and qualitative performance? An appraisal for legumes and other crops // *Plant Cell Environ.* — 2005. — **28**. — P. 1388–1395.
54. Murchie E., Pinto M., Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research // *New Phytol.* — 2009. — **181**, N 3. — P. 532–552.
55. Muurinen S., Kleemola J., Peltonen-Sainio P. Accumulation and translocation of nitrogen in spring cereal cultivars differing in nitrogen use efficiency // *Agr. J.* — 2007. — **99**, N 2. — P. 441–449.
56. Oaks A. Efficiency of nitrogen utilization in C₃ and C₄ cereals // *Plant Physiol.* — 1994. — **106**. — P. 407–414.
57. Ohsumi A., Hamasaki A., Nakagawa H. et al. A model explaining genotypic and ontogenetic variation of leaf photosynthetic rate in rice (*Oryza sativa*) based on leaf nitrogen content and stomatal conductance // *Ann. Bot.* — 2007. — **99**. — P. 265–273.
58. Onoda Y., Hikosaka K., Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency // *Funct. Ecol.* — 2004. — **18**. — P. 419–425.
59. Ospina C.A., Lammerts van Bueren E.T., Allefs J.J.H.M. et al. Diversity of crop development traits and nitrogen use efficiency among potato cultivars grown under contrasting nitrogen regimes // *Euphytica*. — 2014. — **199**. — P. 13–29.
60. Oury F.-X., Godin C. Yield and grain protein concentration in bread wheat: how to use the negative relationship between the two characters to identify favourable genotypes? // *Ibid.* — 2007. — **157**. — P. 45–57.
61. Palmer N.A., Donze-Reiner T., Horvath D. et al. Switchgrass (*Panicum virgatum* L.) flag leaf transcriptomes reveal molecular signatures of leaf development, senescence, and mineral dynamics // *Funct. Integr. Genomics*. — 2015. — **15**. — P. 1–16.

62. Parry M.A., Reynolds M., Salvo M.E. et al. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // J. Exp. Bot. — 2011. — **62**, N 2. — P. 453–467.
63. Pons T.L., Westbeek M.H.M. Analysis of differences in photosynthetic nitrogen-use efficiency between four contrasting species // Physiol. Plant. — 2004. — **122**. — P. 68–78.
64. Poorter H., Evans J.R. Photosynthetic nitrogen use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area // Oecologia. — 1998. — **116**. — P. 26–37.
65. Raines C.A. Increasing photosynthetic carbon assimilation in C3 plants to improve crop yield: current and future strategies // Plant Physiol. — 2011. — **155**. — P. 36–42.
66. Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis nitrogen relations evidence from within and across species and functional groups // Funct. Ecol. — 1998. — **12**. — P. 948–958.
67. Rotundo J.L., Borrás L. Reduced soybean photosynthetic nitrogen use efficiency associated with evolutionary genetic bottlenecks // Funct. Plant Biol. — 2016. — **43**. — P. 862–869.
68. Rotundo J.L., Cipriotti P.A. Biological limits on nitrogen use for plant photosynthesis: a quantitative revision comparing cultivated and wild species // New Phytol. — 2016. — doi: 10.1111/nph.14363
69. Sage R.F., Way D.A., Kubien D.S. Rubisco, Rubisco activase, and global climate change // J. Exp. Bot. — 2008. — **59**, N 7. — P. 1581–1595.
70. Schiltz S., Munier-Jolain N., Jeudy C. et al. Dynamics of exogenous nitrogen partitioning and nitrogen remobilization from vegetative organs in pea revealed by ¹⁵N in vivo labeling throughout seed filling // Plant Physiol. — 2005. — **137**. — P. 1463–1473.
71. Sebolt A.M., Shoemaker R.C., Diers B.W. Analysis of a quantitative trait locus allele from wild soybean that increases seed protein concentration in soybean // Crop Sci. — 2000. — **40**. — P. 1438–1444.
72. Shi R.L., Tong Y.P., Jing R.L. et al. Characterization of quantitative trait loci for grain minerals in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // J. Integr. Agricult. — 2013. — **12**, N 9. — P. 1512–1521.
73. Staswick P.E. Storage proteins of vegetative plant-tissue // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1994. — **45**. — P. 303–322.
74. Taulemesse F., Gouis J., Gouache D. et al. Bread wheat (*Triticum aestivum* L.) grain protein concentration is related to early post-flowering nitrate uptake under putative control of plant satiety level // PLoS One. — 2016. — **11**. — e0149668.
75. Thomas H. Senescence, ageing and death of the whole plant // New Phytol. — 2013. — **197**. — P. 696–711.
76. Triboui E., Martre P., Girousse C. Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat // European J. Agronomy. — 2006. — **25**, N 2. — P. 108–118.
77. Triboui E., Blondel A.-M. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem // Eur. J. Agr. — 2002. — **16**. — P. 163–186.
78. Uauy C., Distelfeld A., Fahima T. et al. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat // Science. — 2006. — **314**. — P. 1298–1301.
79. Ulukan H. The evolution of cultivated plant species: classical plant breeding versus genetic engineering // Plant Syst. Evol. — 2009. — **280**. — P. 133–142.
80. Vaguseviciene I., Burbulis N., Jonytiene V., Vasinauskiene R. Influence of nitrogen fertilization on winter wheat physiological parameters and productivity // J. Food Agricult. Environ. — 2012. — **10**, N 3–4. — P. 733–736.
81. Vos J., van der Putten P.E.L. Effect of nitrogen supply on leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in potato // Field Crops Res. — 1998. — **59**. — P. 63–72.
82. Wang H., McCaig T.N., DePauw R.M. et al. Flag leaf physiological traits in two high-yielding Canada Western Red Spring wheat cultivars // Can. J. Plant Sci. — 2008. — **88**, N 1. — P. 35–42.
83. Wang L., Cui F., Wang J. et al. Conditional QTL mapping of protein content in wheat with respect to grain yield and its components // J. Genet. — 2012. — **91**. — P. 303–312.
84. Wang Z.J., Wang J.H., Zhao C.J. Vertical distribution of nitrogen in different layers of leaf and stem and their relationship with grain quality of winter wheat // J. Plant Nutr. — 2005. — **28**, N 1. — P. 73–91.
85. Xu Z.Z., Yu Z.W., Wang D., Zhang Y.L. Nitrogen accumulation and translocation for winter wheat under different irrigation regimes // J. Agr. Crop Sci. — 2005. — **191**, N 6. — P. 439–449.
86. Yang J., Worley E., Ma Q. et al. Nitrogen remobilization and conservation, and underlying senescence-associated gene expression in the perennial switchgrass *Panicum virgatum* // New Phytol. — 2016. — **211**. — P. 75–89.

87. Zhang Y.H., Sun N.N., Hong J.P. et al. Effect of source-sink manipulation on photosynthetic characteristics of flag leaf and the remobilization of dry mass and nitrogen in vegetative organs of wheat // J. Integr. Agric. — 2014. — 13, N 8. — P. 1680—1690.
88. Zhao D., Derckx A.P., Liu D.C. et al. Overexpression of a NAC transcription factor delays leaf senescence and increases grain nitrogen concentration in wheat // Plant Biol. — 2015. — 17. — P. 904—913.

Получено 26.09.2017

АЗОТ ЛИСТКА: ФОТОСИНТЕЗ І РЕУТИЛІЗАЦІЯ

Д.А. Кірізії

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

В огляді наведено літературні дані і результати, отримані автором, стосовно ефективності використання азоту в процесах фотосинтетичної асиміляції CO₂ і реутилізації цього елемента з вегетативних органів у насіння в ході його дозрівання. Зазначені показники обговорено із залученням даних як для модельних рослин, так і широкого спектра сільськогосподарських культур, у тому числі пшениці, та їхніх диких попередників. Показано, що культурні рослини не перевищили біологічних меж ефективності використання азоту, які спостерігаються у диких видів. Разом з тим, за даними автора, ефективність використання азоту в процесах фотосинтетичної асиміляції CO₂ в листках пшениці сучасних високоінтенсивних сортів і показники реутилізації азоту в період наливання зерна вищі, ніж у менш продуктивного сорту ранішої селекції. Виявлено тісний кореляційний зв'язок між валовою кількістю в листках азоту в період цвітіння і білковістю зерна за повної стиглості. Аналіз наведених результатів підтвердив припущення про те, що процеси використання азоту при фотосинтезі та його подальшій реутилізації в насіння не повністю оптимізовані, тому існує можливість підвищення врожайності сільськогосподарських культур без зниження якості продукції шляхом поліпшення цих фізіологічних параметрів із залученням сучасних генно-інженерних, біотехнологічних і селекційних методів.

LEAF NITROGEN: PHOTOSYNTHESIS AND REMOBILIZATION

D.A. Kiriziy

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The review considers the literature data and the results obtained by the author concerning the efficiency of nitrogen use in the processes of CO₂ photosynthetic assimilation and the remobilization of this element from vegetative organs into seeds during their maturation. These indices are discussed with the data for model plants and a wide range of crops, including wheat, and their wild ancestors. It is shown that cultivated plants did not exceed the biological limits of the nitrogen use efficiency observed in wild species. At the same time, according to the author's data, the efficiency of nitrogen utilization in the processes of photosynthetic assimilation of CO₂ in the leaves of wheat of modern high-intensity varieties and the efficiency of nitrogen remobilization during the period of grain filling are higher than in the less productive variety of earlier selection. A close correlation was established between the total amount of nitrogen in leaves during the flowering period and the grain protein content at full ripeness. The analysis of the presented results confirms the assumption that processes of nitrogen using in photosynthesis and its subsequent remobilization into seeds are not fully optimized, and it is possible to increase the yield of agricultural crops without reducing the quality of products by improving these physiological parameters with the use of modern genetic engineering, biotechnology and breeding methods.

Key words: photosynthesis, nitrogen, efficiency, remobilization.