

<https://doi.org/10.15407/frg2019.02.114>

УДК 581.131:633.11

## РОЗПОДІЛ АЗОТУ В ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНІЙ СИСТЕМІ РОСЛИН ТА ЙОГО РОЛЬ У ПРОДУКЦІЙНОМУ ПРОЦЕСІ

Д.А. КІРІЗІЙ, І.М. ШЕГЕДА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: kiriziy@gmail.com*

В огляді на основі даних літератури і результатів власних досліджень авторів проаналізовано питання зв'язку фотосинтезу й азотного статусу рослинного організму стосовно проблем формування продуктивності та якості сільсько-господарських рослин. Особливу увагу приділено головному хлібному злаку — пшениці. Розглянуто питання розподілу азоту між компонентами фотосинтетичного апарату та ефективністю його використання в процесі асиміляції  $\text{CO}_2$ . Показано, що ефективність використання азоту для фотосинтезу новими високоінтенсивними сортами пшениці вища, ніж сортом ранішньої селекції. Висвітлено особливості перерозподілу азоту між органами рослин пшениці в процесі дозрівання зерна у зв'язку з інтенсивністю фотосинтезу, продуктивністю та білковістю зерна. Продемонстровано, що у формуванні білковості вирішальне значення має ефективність реутилізації азотовмісних сполук із вегетативних органів, а також підтримання вбирної здатності коренів після цвітіння пшениці. Останньому сприяє стимуляція інтенсивності фотосинтезу позакореневим підживленням. Цей захід поліпшує загальну ефективність використання рослинами пшениці азоту для наливання зерна як накопиченого в пагоні до цвітіння, так і внесеного у ґрунт. Наголошено, що проблема підвищення ефективності використання азоту в донорно-акцепторній системі культурних рослин має дві складові: ефективність його використання у фізіологічних процесах, насамперед при фотосинтезі, та повнота реутилізації в запасуючі тканини при дозріванні, яка визначає якість продукції. Між цими складовими існують певні протиріччя, на вирішенні яких як генетичними, так і технологічними шляхами зосереджена увага дослідників.

*Ключові слова:* азот, фотосинтез, реутилізація, пшениця, продуктивність, якість.

Фотосинтез — первинний донор асимілятів у рослинному організмі, акцепторами яких є різноманітні фізіологічні процеси (передусім — дихання і біосинтез складних органічних сполук), а також тканини й органи проміжного депонування і кінцевого запасання (плоди). Продуктивність як окремої рослини, так і агроценозу є інтегральною функцією фотосинтетичних процесів протягом усього терміну їх функціонування. Наразі оптимізацію перебігу фотосинтезу в

© Д.А. КІРІЗІЙ, І.М. ШЕГЕДА, 2019

сільськогосподарських культур розглядають як найперспективніший шлях підвищення їх урожайності для вирішення продовольчої проблеми у зв'язку з ростом народонаселення [1]. Іншим аспектом цієї проблеми є поліпшення якості рослинної продукції, зокрема білковості зерна [2], ключову роль у формуванні якої відіграють процеси перерозподілу азотовмісних сполук протягом онтогенезу рослини. Мета нашого огляду полягає у висвітленні питання, як саме дослідження зв'язку фотосинтезу й азотного статусу рослинного організму вирішують ці завдання.

Відомо, що для здійснення фотосинтезу потрібна система, що складається з багатьох білків і включає більшу частину азоту рослини. Саме велика потреба в азоті для формування фотосинтетичної системи зумовлює потребу високопродуктивних культур в азотних добривах [3]. У світовій економіці давно простежується тісна кореляція між виробництвом азотних добрив і валовим збором зерна трьох основних культур, які домінують у харчуванні людини (пшениця, рис, кукурудза) (<http://www.fao.org/faostat>).

За вмістом азоту та масою сухої речовини листків у розрахунку на одиницю площі листової поверхні можна прогнозувати здатність до фотосинтезу як окремої рослини, так і посіву в цілому. Проте між видами рослин у співвідношенні між фотосинтезом і вмістом азоту в листках існують відмінності [4]. Вони відображають відмінність в розподілі азоту між білками, їх властивостях, або анатомічні особливості листків. Аналізом численних публікацій [5] виявлено чотири тенденції, пов'язані зі збільшенням питомої маси листка (ПМЛ) на одиницю площі в різних видів рослин. По-перше, зменшується кількість азоту, що розподіляється в Рубіско. По-друге, знижується провідність мезофілу в розрахунку на одиницю поверхні клітин, експонованої до міжклітинного простору. По-третє, зі збільшенням ПМЛ зростає падіння парціального тиску  $\text{CO}_2$  між міжклітинним простором і сайтами карбоксилювання всередині хлоропластів під час фотосинтезу. По-четверте, підвищується частка листового азоту, зв'язаного з клітинною стінкою. Поєднання цих тенденцій знижує фотосинтетичну продуктивність у розрахунку на одиницю вмісту листового азоту у видів з високою ПМЛ. Оскільки ПМЛ позитивно корелює з тривалістю життя листка, такі види замість того, щоби швидко досягати високого рівня фотосинтезу на одиницю листового азоту, можуть забезпечити більшу тривалість фотосинтетичної віддачі від певного запасу цього елемента в листку.

У межах хлоропласта комплекси білків тилакоїдних мембран беруть участь у збиранні світла, фотосинтетичному транспорті електронів від води до НАДФ та синтезі АТФ. Відносна кількість цих білкових комплексів залежить від освітлення, що також змінює здатність до транспорту електронів на одиницю хлорофілу. Тилакоїдний азот можна розділити між двома пулами: світлозбиральним і біоенергетичним. Обидва реакційні центри фотосистем II та I переносять електрони, але за відсутності стресових умов не визначають здатність до транспорту електронів. Тому їх доцільно розглядати у пулі, пов'язаному зі збиранням світла, разом зі світлозбиральними комплексами (СЗК) хлорофілів *a/b*. Розподіл хлорофілів між цими

комплексами можна використати для оцінювання азоту, зв'язаного з кожним із них, якщо відома хлорофіл/білкова стехіометрія. За літературними даними, середня кількість азоту, пов'язаного зі збиранням світла, становить близько 37,3 моль N/моль хлорофілу [6].

Другий, біоенергетичний, тилакоїдний азотний пул пов'язаний із фотосинтетичним транспортом електронів і синтезом АТФ. Відносна кількість комплексів цитохрому  $b_6f$  та АТФ-синтази коваріює залежно від умов освітлення і безпосередньо пов'язана зі здатністю до транспорту електронів [7, 8]. Отже, вміст цитохрому  $f$  пов'язує фотосинтетичну продуктивність із кількістю азоту цих комплексів, що становить 10,86 моль N/ммоль цит  $f$ .

Загалом у листках, що ростуть на сонячному світлі, в тилакоїдних мембранах хлоропластів міститься близько 55 моль N/моль хлорофілу.

За допомогою мас-спектрометрії було визначено тисячі білків та їх відносний вміст у низці організмів. За ресурсом PaxDb [9] оцінено відносний вміст білків, отриманий зі спектральних показників у багатьох експериментах і типах тканин. База даних *Arabidopsis thaliana* складається із 46 груп, що охоплюють 76 % очікуваного протеома. Понад 90 % білка припадає на 1000 найбагатших на азот білків. Розподіл азоту між різними пулами розглядають з різних позицій. На клітинному рівні можна розділити розчинні й мембранні фракції з пулу клітинної стінки. Крім того, можна аналізувати розподіл азоту між різними органелами. Ці два підходи залежать від різних методологій, і загалом жодним із них не можна визначити всю кількість азоту. Так, Рубіско становить близько 40 % розчинного білка [10] або 20 % азоту листків [11], що приблизно дорівнює 119 000 ppm азоту на кожну субодиницю. Тому об'єднання настільки неоднорідних даних потребує коригування для отримання середнього значення [12]. Це значення не можна застосовувати до окремого листка через вплив середовища, вікові й видові особливості, але воно є спільною відправною точкою для  $C_3$ -видів.

Відносний розподіл азоту між клітинними органелами для зрілих листків  $C_3$ -рослин у середньому становить, %: хлоропласт — 75, мітохондрії — 5, пероксисоми — 2,5, цитозоль — 7,5, клітинні стінки — 10 [5, 9, 12, 13]. Відносний розмір пулу, пов'язаного із фотосинтезом, загалом відповідає 54 % листового азоту. В межах хлоропласта близько 16 % азоту входить до складу протеїнів, які безпосередньо не пов'язані з фотосинтезом і синтезом білка. Щодо решти клітини, ще 13 % азоту залишається в іншій категорії, яка включає ядро, цитозоль і не пов'язані з фотодиханням мітохондріальні процеси.

Вимірюванням газообміну можна встановити зв'язок між кількістю Рубіско та вмістом азоту в листках, хоча це не завжди відображає фактичний розподіл азоту [14]. Характер зв'язку (кут нахилу, діапазон варіювання показників) між фотосинтетичною здатністю та вмістом азоту в листках на одиницю площі різняться у різних видів рослин [4]. Це зумовлено неоднаковою ефективністю використання азоту для фотосинтетичної асиміляції  $CO_2$  (ЕВАФ), що пов'язано як із різним розподілом азоту між власне фотосинтетичними та іншими структурами клітини, так і з ефективністю роботи самого фотосинте-

тичного апарату [15–18]. За літературними даними, показник ЕВАФ варіює від понад 200 мкмоль  $\text{CO}_2$ /(моль N · с) в однорічних трав'янистих видів, що швидко ростуть, до менш як 50 мкмоль  $\text{CO}_2$ /(моль N · с) у деревних порід [19, 20]. Очевидно, що в культурних рослин мають існувати й сортові відмінності за цим показником.

Масштабними дослідженнями із залученням великої кількості літературних даних показано, що культивовані види рослин не перевершили біологічну межу використання азоту для фотосинтезу, що спостерігається у диких родичів [21]. Так, при всебічному скринінгу культурних рослин і диких предків показано, що дикі попередники сучасних культур вже мають оптимізовані стратегії використання ресурсів [22]. Наприклад, у дикої сої вища ЕВАФ порівняно з культурними сортами [23]. Перевага останніх очевидно зумовлена змінами інших специфічних ознак, пов'язаних з утворенням насіння, розподілом біомаси у донорно-акцепторній системі рослин і чутливістю до фотоперіоду [24].

Порівнянням 14 основних культурних видів рослин з відповідними групами диких встановлено, що відмінність між ними за відношенням інтенсивності фотосинтезу до вмісту листкового азоту залежала від конкретного параметра, що розглядався [21]. Так, за інтенсивністю фотосинтезу за максимального вмісту азоту в листку тільки кукурудза і сорго перевищували дикі види; вона була нижчою у пшениці, рису, бавовнику, картоплі, грейпфрута і не відрізнялася в інших восьми культивованих видів. При цьому мінімальна кількість листкового азоту для фотосинтезу в більшості вивчених культивованих видів була вищою порівняно з дикими видами, крім чотирьох, які не відрізнялися від своїх диких аналогів (пшениця, кукурудза, сорго, картопля) [21].

За небагатьма винятками, значення ЕВАФ культивованих видів були нижчими або не відрізнялися від цього показника у диких видів. Пшениця і рис мали крутіший початковий нахил зв'язку ЕВАФ із вмістом азоту, ніж дикі види, що визначає високу ЕВАФ за відносно низького вмісту азоту ( $<2 \text{ г N/m}^2$ ). Як правило, вміст азоту в листках пшениці і рису змінюється від ранніх стадій до зрілості відповідно від 2,0 до 0,9  $\text{г N/m}^2$  і від 1,7 до 0,8  $\text{г N/m}^2$  [25, 26]. Такі діапазони відповідають вмісту азоту, де ЕВАФ наближається до максимуму для цих культур. Висока інтенсивність фотосинтезу в обох культур може бути пов'язана зі збільшенням розподілу азоту в Рубіско [27].

Кукурудза і сорго мали нижчі ЕВАФ за вмісту азоту  $<1 \text{ г N/m}^2$  порівняно з дикими  $\text{C}_4$ -злаками [21]. Показано, що кукурудза і сорго відрізняються за вмістом азоту в листках (у середньому відповідно 1,8 і 1,3  $\text{г N/m}^2$ ) [28]. В обох випадках вміст азоту знаходиться в межах діапазону, що визначає аналогічні значення ЕВАФ для диких  $\text{C}_4$ -злаків.

Дводольні однорічні культури  $\text{C}_3$ -типу мали подібні з дикими видами ЕВАФ, принаймні, починаючи від значень 1  $\text{г N/m}^2$  [21]. Винятками були соя і картопля, які мали нижчу ЕВАФ, ніж дикі види, в широкому діапазоні вмісту азоту в листках. У листках сої синтезуються і депонуються багаті на азот білки, які використовуються потім для наливання зерна [29]. Ці білки можуть становити майже 50 % загального розчинного білка в листку. Взагалі наявністю багатих на

азот запасних білків у листках можна пояснити низьку ЕВАФ, що спостерігається і в інших культур. Це також може бути однією з причин зменшення ефективності використання азоту за внесення високих його доз, що позначається на рівні врожаю [30].

Для пшениці ці проблеми особливо актуальні, оскільки вона є основою харчового раціону більшої частини людства [31]. Хоча в їх дослідженні досягнуто значних успіхів, їх продовжують активно вивчати. Новий поштовх для цього дала «зелена революція» і поява високоінтенсивних сортів, які добре відгукуються на внесення підвищених доз елементів мінерального живлення, а для реалізації свого потенціалу продуктивності потребують, зокрема, великої кількості азотних добрив [32]. За результатами наших досліджень і наявними в літературі даними, сорти пшениці різняться за інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка і вмістом у ньому хлорофілу [33]. Особливо помітна ця відмінність при порівнянні сортів селекції 1950—1960-х років і сучасних високопродуктивних сортів, створених у процесі «зеленої революції».

Багато праць присвячено вивченню ефективності використання внесеного або поглиненого рослинами азоту при формуванні біологічної чи зернової продуктивності різних сортів пшениці залежно від умов зовнішнього середовища [34—36]. Значно менше відомо про ефективність використання азоту безпосередньо в процесах фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$  листками пшениці. Існування генотипних відмінностей за інтенсивністю фотосинтезу, а також за потребою рослин у мінеральних добривах передбачає відмінності й за ЕВАФ.

Ми провели цикл досліджень інтенсивності фотосинтезу листків пшениці різних сортів, вирощеної за різних рівнів мінерального живлення. Вимірюванням світлових кривих інтенсивності фотосинтезу прапорцевого листка пшениці виявлено, що цей показник у нових високоінтенсивних сортів (Фаворитка, Смуглянка) вищий, ніж у старого менш продуктивного сорту (Миронівська 808) як за високого, так і низького рівнів мінерального живлення [33]. При цьому рослини нових сортів демонстрували вищу інтенсивність фотосинтезу в усьому дослідженому діапазоні густини потоку фотосинтетично активної радіації (50—500 Вт/м<sup>2</sup>).

Зниження рівня мінерального живлення призвело до зменшення інтенсивності фотосинтезу, причому відмінність між сортами виявилася чіткіше. Так, за високого рівня живлення інтенсивність фотосинтезу листків рослин сорту Миронівська 808 за максимальної освітленості була приблизно на третину меншою, ніж у сорту Фаворитка, а за низького рівня — вдвічі [33].

За оптимальних умов живлення рослини сортів Фаворитка і Смуглянка за кількістю азоту на одиницю площі прапорцевого листка практично не різнилися, а в сорту Миронівська 808 цей показник був помітно меншим. Зниження забезпеченості рослин елементами мінерального живлення призвело до зменшення кількості азоту в листках зі збереженням зазначених міжсорткових особливостей.

Між вмістом азоту в прапорцевому листку й інтенсивністю фотосинтезу в період колосіння—воскова стиглість зерна виявлено

тісний лінійний кореляційний зв'язок [37]. Нижня фізіологічна межа вмісту азоту в листку пшениці для фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$ , за нашими даними, становить близько 0,7 % маси сухої речовини.

Відомо, що в період наливання зерна після цвітіння в рослинах пшениці відбувається ремобілізація азоту з вегетативних органів у зернівки і накопичення його в складі запасних білків [34, 36]. При цьому білки листка, велика частина яких, як зазначалося вище, належить до фотосинтетичного апарату, піддаються гідролізу, й утворені азотовмісні сполуки транспортуються в колос. Саме зменшенням вмісту азоту в листках зумовлене зниження інтенсивності фотосинтезу в фазу молочно-воскової стиглості [33].

Отже, зі зниженням рівня азотного живлення рослин пшениці інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка зменшується, а світлові криві асиміляції  $\text{CO}_2$  виходять на насичення за меншої освітленості. Це свідчить про погіршення ефективності засвоєння енергії світла азотдефіцитними рослинами. Разом з тим за однакового фону мінерального живлення нові високопродуктивні сорти мали перевагу за інтенсивністю фотосинтезу над сортом більш ранньої селекції, що зумовлено, насамперед високим вмістом азоту в їхніх листках.

За визначеною кількістю азоту, що припадає на одиницю площі прапорцевого листка, й вимірною інтенсивністю фотосинтетичної асиміляції  $\text{CO}_2$  розраховано ЕВАФ для різних сортів та умов забезпеченості рослин пшениці азотом. Отримані дані підтвердили, що ЕВАФ у рослин нових високоінтенсивних сортів Фаворитка і Смуглянка вища, ніж у менш продуктивного сорту ранньої селекції Миронівська 808 [33]. Цей показник зменшувався протягом періоду наливання зерна. У фазу цвітіння рослини варіантів з оптимальним і низьким фоном мінерального живлення майже не різнилися за ЕВАФ, а у фазу молочно-воскової стиглості ефективність використання азоту за низького фону мінерального живлення була більшою, ніж за високого.

Така динаміка свідчить, що в період дозрівання зернівок інтенсивність фотосинтезу листків зменшується швидше, ніж вміст у них азоту. Очевидно, це пов'язано з початком реутилізації азотовмісних сполук у зернівки, що супроводжується гідролізом білків. У цей період в листках збільшується вміст вільних амінокислот і амідів — основних транспортних форм азоту в провідній системі [38]. У результаті вміст загального азоту в листку ще може бути досить високим, але зменшується його частка, задіяна у фотосинтетичних процесах, що і виявляється в зниженні ефективності його використання. Це стосується як загальної динаміки ЕВАФ, так і диференціації варіантів з різним фоном мінерального живлення.

Ймовірно, за оптимального фону більше азоту накопичується у вигляді Рубіско (її деякі дослідники розглядають як своєрідне депо азоту в листках [38]), однак її гідроліз у процесі наливання зерна, з одного боку, підвищує частку «нефотосинтетичного» азоту, а з іншого — зменшує інтенсивність фотосинтезу. В рослин за низького фону мінерального живлення резервів депонованого азоту набагато менше, тому з початком гідролізу частка «нефотосинтетичного» азоту в них нижча, але ЕВАФ вища, ніж за високого фону.

Разом з тим підтримання інтенсивності фотосинтезу листків на високому рівні після цвітіння розглядають як один із прийомів підвищення врожайності, оскільки утворені в цей період асиміляти забезпечують значну частку кінцевої зернової продуктивності рослин [1, 31, 39].

За даними ФАО (<http://www.fao.org/faostat/en/#data>) стосовно динаміки світового виробництва основних зернових культур — пшениці, рису і кукурудзи, а також кількості вироблених азотних добрив, з урахуванням середнього вмісту азоту в листках [40—42], автори праці [6] дійшли висновку, що на зібране зерно у світі припадає чверть азоту, внесеного з добривами. Це відмінний результат, якщо врахувати, що добрива застосовують не тільки до цих трьох зернових культур, що зібране зерно відповідає лише частині азоту в урожаї на стадії зрілості, що частина азоту втрачається при вимиванні, ерозії та денітрифікації, а також залишається в ґрунті. Проте екологічні ризики, пов'язані з втратами азоту, викликають занепокоєння й потребують підвищення ефективності використання азоту для зменшення екологічної шкоди, економічних втрат і наслідків викидів парникових газів у атмосферу як при виробництві добрив, так і при виділенні  $\text{NO}_x$  з полів.

Рослини мають збалансовувати асиміляцію вуглецю із синтезом органічних сполук азоту. Нова біомаса потребує фіксації 33 молекул вуглецю для кожної нової молекули азоту, якщо рослина містить у середньому 2 % N, 40 % C і виділяє за добу 30 % фіксованого вуглецю при виробництві цієї нової біомаси [43—45]. Включення амонію до складу органічних сполук під час фотодихання або включення de novo в листках використовує однаковий ферментативний шлях глутамінсинтетаза—глутаматсинтаза, який є головним в асиміляції азоту рослинами [46]. У рослин, які перетворюють неорганічний азот у своїх листках на органічні сполуки, 85 % потоку глутамінсинтетаза—глутаматсинтаза в середньому пов'язані з фотодиханням. Однак ця пропорція може змінюватися, оскільки на неї впливають температура, освітлення та концентрація  $\text{CO}_2$ . Так, одним із наслідків підвищення концентрації  $\text{CO}_2$  в атмосфері є те, що в рослинній тканині змінюється баланс C : N. Підвищений вміст  $\text{CO}_2$  ослаблює фотодихання, і за винятком бобових культур, які здатні фіксувати атмосферний азот симбіотично, рослини, вирощені за підвищеного рівня атмосферного  $\text{CO}_2$ , містять менше азоту [47]. Це призводить до зниження вмісту білка в зерні, що може негативно позначатися на якості харчів у майбутньому [48, 49].

У результаті детального вивчення фотосинтезу було виявлено багато білків, модифікація яких може стимулювати приріст асиміляції вуглецю. Початкове підтвердження цієї концепції було отримано за допомогою трансформованих модельних рослин [50—53]. З урахуванням головної ролі Рубіско у визначенні рівнів асиміляції  $\text{CO}_2$  та фотодихання й того, що на цей білок припадає велика кількість азоту листків, дослідники зосередили увагу на способах підвищення ефективності його функціонування. Підходи поділяють на дві категорії. По-перше, ті, в яких змінюються каталітичні властивості Рубіско (наприклад, у  $\text{C}_4$ -видів чи інших організмів [54]). По-друге, ті, в яких

збільшується парціальний тиск  $\text{CO}_2$  навколо Рубіско (наприклад, механізми концентрування  $\text{CO}_2$ , такі як карбоксисоми [55–57], підвищується провідність мезофілу [58] або вмикається обхідний шлях фотодихання [59]).

У результаті широкомасштабних досліджень виявлено певну варіацію кінетичних властивостей Рубіско між родичами пшениці [60], проте необхідне детальне моделювання культури, щоб оцінити вплив і вартість/вигоду від генно-інженерної розробки альтернативної форми для отримання елітної пшениці. Хоча існує кілька моделей культур [61, 62], робота з функціями рослин, які не повністю параметризовані, є складним завданням. Триває багатолітня дискусія, чим визначаються ріст рослин і врожайність — фотосинтезом як джерелом асимілятів, чи запитом на них із боку акцепторів. У випадку з рисом збільшення потужності акцепторів привело до різкого підвищення врожайності [63]. Сучасна увага до поліпшення фотосинтезу зумовлена тим, що приріст індексу врожайності (урожай зерна/надземна біомаса), пов'язаний з уведенням у культурні рослини генів карликовості, практично досягнув максимуму. Не менш важливим є також підтримання забезпечення асимілятами посиленої атрагувальної здатності акцепторів.

Підвищення ефективності використання азоту при фотосинтезі, з одного боку, сприяє збільшенню продуктивності культурних рослин та економії азотних добрив, з іншого — посилення асиміляції вуглецю без додаткового поглинання азоту призводить до зниження його вмісту в тканинах. Зростання засвоєння вуглецю на одиницю азоту фотосинтетичного апарату може вивільнити цей елемент для включення в нові тканини в іншому місці та посилення росту. Це спостерігають за вирощування рослин за підвищеного рівня  $\text{CO}_2$  в атмосфері [64]. Однак, якщо додатковий органічний азот включається в інші тканини, посилення ростових процесів підвищить урожайність, але призведе до зниження вмісту білка в зерні.

Проблема полягає в тому, що в зернових культурах азот ремобілізується з листків і стебел під час наливання зерна. На стадії зрілості в зерні може міститися 80–90 % азоту, ремобілізованого з надземних органів [65, 66]. Для урожаю 10 т/га із вмістом азоту в зерні 2,5 % це становить 250 кг N/га. Щоб накопичити таку кількість азоту в посіві за листового індексу 7 [67], вміст азоту в листках має становити 3,6 г/м<sup>2</sup>. Це близько до максимального вмісту азоту в листках [68]. Якщо збільшення інтенсивності фотосинтезу на одиницю азоту призведе до зменшення його вмісту на одиницю площі листка, то більша частка здатного до ремобілізації азоту має бути накопичена у листовій піхві та стеблі, оскільки для підвищення врожайності за збереження білковості зерна потрібно збільшити кількості як фотосинтетично асимільованого вуглецю, так і поглиненого азоту. До того ж посів має містити переважну більшість цього азоту в листках, щоб забезпечити його ефективну ремобілізацію в зерно, що розвивається. Альтернативою цьому є продовження асиміляції азоту рослиною під час наливання зерна, що потребує підтримання функціонування коренів і поглинання азоту та включення його в білок зерна протягом періоду старіння листків.



Згідно з останнім положенням, процеси поглинання азоту коренями потребують забезпечення пластичними речовинами та енергією, постачальниками яких є листки. Саме пригніченням фотосинтетичної функції листків унаслідок деградації білкових структур і ремобілізації азотовмісних сполук у зерно пояснюють зниження функціональної активності коренів рослин пшениці після цвітіння. Це також є однією з причин зменшення ефективності використання азоту ґрунту, частина якого залишається не утилізованою. Однак підтримання життєдіяльності листків після цвітіння через гальмування їх старіння, наприклад у ремонтантних сортів, або обробкою фізіологічно активними речовинами приводить, як правило, до підвищення зернової продуктивності, але супроводжується зниженням білковості зерна внаслідок затримання ремобілізації азоту з листків та зниження її ефективності, а також «розбавляння» азотовмісних сполук у зерні крохмалем.

Отже, логічно припустити, якщо зниження асиміляційної активності листків після цвітіння є наслідком відтоку з них азоту, то їх додаткове забезпечення цим елементом сприятиме підтриманню функціонального стану, але не вплине на його ремобілізацію. З цього погляду найефективнішим заходом є позакореневе підживлення рослин азотом, яке широко застосовують у виробництві, але його фізіологічні механізми, на наш погляд, розкриті далеко не повністю [69].

Перше, що спадає на думку — позакореневе внесення азоту із листків надходить у зерно, що сприяє підвищенню його білковості. Перевага ж власне позакореневого підживлення полягає у більшій ефективності використання цього елемента, оскільки виключаються його втрати у ґрунті. Разом з тим позакореневе внесення високих доз азоту обмежується небезпекою опіків листків, що потребує зменшення концентрації робочого розчину або вжиття різних захисних заходів, які ускладнюють технологію. При цьому поза увагою залишається зазначена вище «багатофункціональність» азоту як елемента, що активно залучається в метаболізм і входить до складу численних сполук, які стосуються практично всіх ланок життєдіяльності рослинного організму, але перш за все — фотосинтезу.

Для з'ясування фізіологічних механізмів впливу позакореневого підживлення азотом рослин пшениці на їх продуктивність і накопичення білка в зерні ми провели цикл досліджень із низкою сортів урожайного і білкового спрямування. Рослини вирощували в умовах вегетаційного дослідження на двох контрастних фонах мінерального живлення: оптимальному ( $N_{160}P_{160}K_{160}$ ) і зниженому ( $N_{32}P_{32}K_{32}$  мг/кг ґрунту), позакореневе азот вносили наприкінці фази цвітіння у вигляді розчину карбаміду з розрахунку 7 кг/га діючої речовини. Таку дозу було обрано, виходячи з міркувань, що, по-перше, вона за будь-яких умов не спричинить опіків, а по-друге, якщо вже для неї будуть виявлені певні фізіологічні ефекти, то їх із високою вірогідністю можна віднести й до вищих доз.

Ми встановили, що позакореневе підживлення рослин пшениці карбамідом сприяє збереженню вмісту хлорофілу та інтенсивності фотосинтезу прапорцевих листків триваліший час протягом наливан-

ня зерна порівняно з необробленими рослинами [70]. Цікаво зазначити, що за високого фону мінерального живлення позитивний ефект цього заходу ліпше виявився у фазу молочно-воскової стиглості, тоді як у рослин за низького фону живлення він спостерігався вже у фазу молочної стиглості. За високого фону мінерального живлення найсильніший ефект від обробки карбамідом щодо інтенсивності фотосинтезу спостерігався в рослин високобілкового сорту Малинівка, за низького — в урожайного сорту Астарта. Рослини, які вирощували за низького фону мінерального живлення, загалом мали нижчу інтенсивність фотосинтезу, менші масу зерна, вміст і збір білка. За цих умов підживлення карбамідом також чинило позитивний вплив, але недостатній, щоб компенсувати нестачу азоту в ґрунті. Ці результати узгоджуються з припущенням, що у сортів білкового напрямку реутилізація азоту з листків у зерно починається раніше, ніж у сортів урожайного напрямку. Тому зазвичай у перших білковість зерна вища, а продуктивність нижча. Водночас додаткове внесення азоту в сортах білкового напрямку сильніше зменшує напруженість донорно-акцепторних відносин листки—колос, ніж в урожайних, де азот у листках і так зберігається довше.

Проведені нами детальні дослідження особливостей реутилізації азоту підтвердили провідну роль пулу цього елемента, накопиченого у пагоні пшениці до цвітіння, у формуванні його запасів у зерні [71]. Разом із цим досліджені сорти помітно різнилися за внеском резервів азоту пагона у загальну кількість його в зерні. Пояснити це можна лише генетично зумовленою відмінністю здатності до додаткового поглинання азоту рослинами з ґрунту після цвітіння. Найсильніше ця здатність виявилась у рослин сорту Наталка, білковість зерна яких була найвищою. Проте однозначного зв'язку цієї ознаки з білковістю не виявлено. Наприклад, у рослин сорту Київська остиста з досить високою білковістю зерна понад 90 % азоту в ньому накопичувалося саме внаслідок реутилізації. Те саме спостерігалось в рослин сорту Астарта, білковість зерна яких була найменшою. Очевидно, генетично детермінована ознака білковості зерна може реалізуватися за різними фізіологічними механізмами, характерними для вихідних форм-попередників певного сорту.

Цікаво, що жорсткий дефіцит мінерального азоту нівелював міжсорткову різницю за білковістю зерна, але в сортів із сильніше вираженою здатністю до додаткового поглинання азоту після цвітіння майже не впливав на внесок резервів пагона у винесення цього елемента із зерном. Разом з тим ефективність реутилізації азоту з листків і стебел за цих умов помітно зменшувалась, а в елементів колоса — збільшувалась. Підвищення ефективності реутилізації азоту з елементів колоса за низького фону мінерального живлення можна пояснити тим, що реутилізація — це енергозалежний процес, в якому значну роль відіграють енерговитрати на транспорт органічних азотвмісних речовин по флоемі. Оскільки за низького фону мінерального живлення внаслідок зменшення інтенсивності фотосинтезу енергозабезпеченість рослин значно гірша, ніж за високого [33], колоскові луски як найближчі до зернівок частини потребують наймен-

ших транспортних витрат на реутилізацію азоту, й атрагувальна здатність зернівок сильніше стимулює цей процес.

Позакореневе підживлення карбамідом у застосованій нами дозі на білковість зерна впливало неістотно, однак у більшості сортів помітно підвищувало зернову продуктивність і винесення білка із зерном з усього колоса. При цьому підвищувалась ефективність реутилізації азоту, особливо за низького фону мінерального живлення, але внесок резервів пагона у накопичення азоту в зерні або не змінювався, або мав тенденцію до зменшення. Зазначені ефекти позакореневого підживлення можна пояснити тим, що азот у застосованій нами дозі чинив швидше не трофічний, а регуляторний фізіологічний вплив на рослини. Як уже зазначалося, обробка карбамідом стимулює фотосинтетичну активність листків унаслідок компенсації процесів реутилізації азоту з початком наливання зерна. З одного боку, це сприяє підвищенню зернової продуктивності, з іншого — збільшує ефективність реутилізації азоту через ліпшу енергозабезпеченість фізіолого-біохімічних процесів, які беруть у ній участь. У зв'язку з цим збільшення було особливо виразним за низького фону мінерального живлення, оскільки за високого енергозабезпеченість рослин не така критична. Відомо, що стимулювання активності фотосинтетичного апарату сприяє посиленню вбирної здатності коренів та активізації відновлення нітратів і включення азоту до складу органічних сполук [72]. Саме цим можна пояснити зменшення внеску азоту, накопиченого в пагоні до цвітіння, у формування його пулу в зерні у варіантах із підживленням карбамідом.

Відомо, що крім азотовмісних сполук у стеблі пшениці в період колосіння—цвітіння накопичується значна кількість вуглеводів (переважно у вигляді фруктанів), які потім також використовуються на наливання зерна. За результатами, отриманими в цій серії дослідів, виявлено досить тісний позитивний кореляційний зв'язок ( $r = 0,84$ ) між депонувальною здатністю стебла і масою зерна з колоса головного пагона. Слід наголосити, що дані, використані для побудови цієї залежності, отримані на різних сортах, вирощених у контрастних умовах мінерального живлення, що підтверджує її універсальний характер як однієї зі складових продукційного процесу пшениці.

Зрозуміло, що маса зерна була значно більшою за кількість асимілятів, ремобілізованих зі стебла, оскільки головним джерелом вуглеводів у процесі наливання зерна все ж є поточний фотосинтез. Згідно з розрахованими нами рівняннями регресії, внесок депонованих у стеблі асимілятів у формування маси зерна варіював від 15 до 30 %, що добре узгоджується з літературними даними [73]. При цьому менше значення стосувалося варіантів із низьким фоном мінерального живлення, більше — із високим. У першому випадку через нестачу елементів живлення (особливо азоту) фотосинтез рослин, починаючи з фази виходу в трубку, сповільнювався [33], що призводило до скорочення резервів асимілятів, які можуть бути депоновані в стеблі (до того ж і депонувальна здатність останнього, що визначається товщиною шару паренхіми, також скорочена).

За високого фону мінерального живлення рослини пшениці в період колосіння—цвітіння мали вже остаточно сформований

повноцінний фотосинтетичний апарат. Однак головний акцептор асимілятів — зерно — ще не з'явився, тому, щоб запобігти пригніченню фотосинтезу надлишком асимілятів, вони експортуються з листків і тимчасово депонуються в стеблі, звідки з початком росту зернівок ремобілізуються для їх наливання додатково до поточного фотосинтезу [33]. У літературі є повідомлення про збільшення внеску в зернову продуктивність депонованих у стеблі асимілятів у разі настання несприятливих умов для фотосинтезу після цвітіння, наприклад термінальної посухи [74]. Однак отримані нами дані свідчать про підвищення ролі депонувальної здатності стебла в продукційному процесі пшениці також і за оптимізації умов мінерального живлення, що необхідно враховувати при плануванні селекційних програм.

Стосовно іншого важливого показника — білковості зерна, виходячи з міркувань, що велика частка азоту в зерні накопичується в результаті його реутилізації з вегетативних органів, причому найвищий вміст цього елемента в період колосіння—цвітіння спостерігається в листках, очевидно, має існувати залежність між зазначеними параметрами. Однак роботи в цьому напрямі поки нечисленні [66, 75]. За результатами наших досліджень виявлено кореляційний зв'язок між вмістом азоту в листках головного пагона в період цвітіння і вмістом цього елемента у зрілому зерні. Для всього масиву даних (24 варіанти — 6 сортів, 2 рівні мінерального живлення та позакоренева обробка карбамідом) коефіцієнт кореляції становив 0,98, хоча слід зауважити, що цей досить високий показник зумовлений, головним чином, великим розривом між групами даних, що стосуються різного фону мінерального живлення. Однак і всередині кожної групи простежувалась досить значуща позитивна кореляція між вмістом азоту в листках у період цвітіння рослин та його вмістом у зерні за повної стиглості, причому за високого фону мінерального живлення коефіцієнт кореляції був більшим ( $r = 0,82$ ), ніж за низького ( $r = 0,69$ ). Очевидно, це пояснюється згаданим вище збільшенням ефективності реутилізації азоту з вегетативних частин пагона (і листків — зокрема) за оптимальних умов мінерального живлення. В цьому разі про підвищену ефективність використання азоту з листків свідчить також вдвічі більший кут нахилу лінії тренду для варіантів із високим фоном мінерального живлення (0,68) порівняно з низьким (0,34).

Оскільки ми проводили досліди на шести різних за продуктивністю та якістю зерна сортах пшениці, можна стверджувати, що показник вмісту азоту в листках у період колосіння—цвітіння є фізіологічною ознакою, пов'язаною з білковістю зерна. Отже, ефективність використання депонованих у стеблі асимілятів та азотовмісних сполук із листків є важливими фізіологічними складовими продукційного процесу пшениці, оскільки значуще корелюють із найважливішими господарсько-цінними ознаками цієї культури — зерновою продуктивністю і вмістом азоту (отже і білка) в зерні.

Показником, який інтегрує продуктивність і білковість, є виведення азоту із зерном (тобто кількість азоту в зерні з усього колоса). Результати його розрахунку для шести сортів і різних варіантів мінерального живлення свідчать, по-перше, про існування значних

міжсорткових відмінностей, по-друге — про істотний вплив як фону мінерального живлення, так і позакореневого внесення карбаміду.

За високого фону мінерального живлення винесення азоту із зерном було найбільшим у рослин сортів Достаток і Наталка — у першого за рахунок продуктивності, у другого — через найвищу серед досліджених сортів білковість. Інші сорти за цим показником розмістились у ряд: Куяльник > Астарта > Київська остиста > Малинівка. Зниження рівня мінерального живлення в 5 разів зменшило винесення азоту із зерном головного пагона в 1,8—2,6 раза. При цьому міжсорткова відмінність майже нівелювалась. Непропорційність змін винесення азоту і фону мінерального живлення пояснюється розвитком продуктивних бічних пагонів за високого фону мінерального живлення, тоді як за низького фону кушіння пригнічувалося, в рослин був тільки один пагін, у зерно якого спрямовувалися всі резерви азоту.

За позакореневого підживлення карбамідом підвищилось винесення азоту із зерном головного пагона в рослин усіх сортів. Цей ефект спостерігався за обох фонів мінерального живлення. Слід зазначити, що приріст винесення азоту як за високого (2,25—7,69 мг/колос), так і низького (2,01—4,53 мг/колос) рівня мінерального живлення був істотно більшим за кількість азоту, внесеного при позакореновому підживленні (в середньому 1,6 мг на пагін). Одне з пояснень цього полягає в підвищенні ефективності реутилізації азоту з вегетативних частин пагона в процесі наливання зерна, про що свідчило помітне зменшення залишку азоту в соломі (з половиною включно) у варіантах з обробкою карбамідом порівняно з необробленими. Однак тільки цим пояснити приріст винесення азоту із зерном неможливо, особливо у рослин за високого фону мінерального живлення. Можна припустити, що стимуляція інтенсивності фотосинтезу позакореновим підживленням після цвітіння сприяла посиленню додаткового поглинання азоту з ґрунту, його відновленню і включенню до складу органічних сполук, які потім транспортувалися в зернівки. Такий захід поліпшує загальну ефективність використання рослинами пшениці азоту для наливання зерна як накопиченого в пагоні до цвітіння, так і внесеного у ґрунт. Це сприяє реалізації генетично зумовленої ознаки білковості зерна за помірного дефіциту азоту в ґрунті, але за високого фону мінерального живлення або його жорсткої нестачі впливатиме насамперед на зернову продуктивність рослин.

Отже, проблема підвищення ефективності використання азоту в донорно-акцепторній системі культурних рослин має дві складові: по-перше, ефективність його використання у фізіологічних процесах, передусім при фотосинтезі, по-друге — повнота реутилізації в запасуючі тканини при дозріванні, яка визначає якість продукції. Наш огляд продемонстрував, що між цими складовими можуть існувати певні протиріччя, які ускладнюють вирішення проблеми в цілому. На сьогодні увага дослідників зосереджена на розв'язанні цих протиріч як генетичними, так і технологічними шляхами, що мають виступати у комплексі й доповнювати один одного. В кінцевому підсумку це

дасть змогу зменшити кількість азотних добрив, необхідних для отримання одиниці рослинної продукції (а звідси — її собівартість), та ослабити негативний тиск на довкілля.

## REFERENCES

1. Morgun, V.V. & Kiriziy, D.A. (2012). Prospects and modern strategies of wheat physiological traits improvement for increasing productivity. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 44, No. 6, pp. 463-483 [in Ukrainian].
2. Morgun, V.V. & Rybalka, O.I. (2017). Strategy of genetic improvement of cereals for the purpose of food safety, medical and preventive nutrition and needs of the processing industry. *Visnyk Natsionalnoyi akademiyi nauk Ukrayiny*, No. 3, pp. 54-64 [in Ukrainian].
3. Morgun, V.V., Schwartau, V.V. & Kiriziy, D.A. (2010). Physiological fundamentals of grain cereals high productivity forming. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 42, No. 5, pp. 371-392 [in Russian].
4. Kattge, J., Knorr, W., Raddatz, T. & Wirth, C. (2009). Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology*, 15, pp. 976-991.
5. Onoda, Y., Wright, I.J., Evans, J.R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, U., Poorter, H., Tosens, T. & Westoby, M. (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 214, pp. 1447-1463. doi: <https://doi.10.1111/nph.14496>
6. Evans, J.R. & Clarke, V.C. (2019). The nitrogen cost of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 70, No. 1, pp. 7-15. doi: <https://doi.10.1093/jxb/ery366>
7. Evans, J.R. (1987). The relationship between electron transport components and photosynthetic capacity in pea leaves grown at different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology*, 14, pp. 157-170.
8. Yamori, W., Takahashi, S., Makino, A., Price, G.D., Badger, M.R. & von Caemmerer, S. (2011). The roles of ATP synthase and the cytochrome b6/f complexes in limiting chloroplast electron transport and determining photosynthetic capacity. *Plant Physiology*, 155, pp. 956-962. doi: <https://doi.10.1104/pp.110.168435>
9. Wang, M.C., Herrmann, C.J., Simonovic, M., Szklarczyk, D. & von Mering, C. (2015). Version 4.0 of PaxDb: Protein abundance data, integrated across model organisms, tissues, and cell-lines. *Proteomics*, 15, pp. 3163-3168. doi: <https://doi.10.1002/pmic.201400441>
10. Eckardt, N.A., Snyder, G.W., Portis, A.R. & Ogren, W.L. (1997). Growth and photosynthesis under high and low irradiance of *Arabidopsis thaliana* antisense mutants with reduced ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase content. *Plant Physiology*, 113, pp. 575-586.
11. Evans, J.R. & Seemann, J.R. (1984). Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose-H, 5-bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis. *Plant Physiology*, 74, pp. 759-765.
12. Li, L., Nelson, C.J., Trosch, J., Castleden, I., Huang, S.B. & Millar, A.H. (2017). Protein degradation rate in *Arabidopsis thaliana* leaf growth and development. *Plant Cell*, 29, pp. 207-228. doi: <https://doi.10.1105/tpc.16.00768>
13. Makino, A. & Osmond, B. (1991). Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiology*, 96, pp. 355-362.
14. Bahar, N.H.A., Ishida, F.Y., Weerasinghe, L.K., Guerrieri, R., O'Sullivan, O.S., Bloomfield, K.J., Asner, G.P., Martin, R.E., Lloyd, J., Malhi, Y., Phillips, O.L., Meir, P., Salinas, N., Cosio, E.G., Domingues, T.F., Quesada, C.A., Sinca, F., Escudero Vega, A., Zuloaga Corimanya, P.P., del Aguila-Pasquel, J., Quispe Huaypar, K., Cuba Torres, I., Butron Loayza, R., Pelaez Tapia, Y., Huaman Ovalle, J., Long, B.M., Evans, J.R. & Atkin, O.K. (2017). Leaf-level photosynthetic capacity in lowland Amazonian and high-elevation Andean tropical moist forests of Peru. *New Phytologist*, 214, pp. 1002-1018. doi: <https://doi.10.1111/nph.14079>

15. Evans, J.R. & Seemann, J.R. (1989). The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. *Towards a Broad Understanding of Photosynthesis*. New York, pp. 183-205.
16. Onoda, Y., Hikosaka, K. & Hirose, T. (2004). Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Funct. Ecol.*, 18, pp. 419-425.
17. Poorter, H. & Evans, J.R. (1998). Photosynthetic nitrogen use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116, pp. 26-37.
18. Reich, P.B., Ellsworth, D.S. & Walters, M.B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis nitrogen relations evidence from within and across species and functional groups. *Funct. Ecol.*, 12, pp. 948-958.
19. Hikosaka, K., Hanba, Y.T., Hirose, T. & Terashima, I. (1998). Photosynthetic nitrogen use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. *Funct. Ecol.*, 12, pp. 896-905.
20. Pons, T.L. & Westbeek, M.H.M. (2004). Analysis of differences in photosynthetic nitrogen-use efficiency between four contrasting species. *Physiol. Plant*, 122, pp. 68-78.
21. Rotundo, J.L. & Cipriotti, P.A. (2016). Biological limits on nitrogen use for plant photosynthesis: a quantitative revision comparing cultivated and wild species. *New Phytologist*, 214, pp. 120-131. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.14363>
22. Milla, R., Osborne, C.P., Turcotte, M.M. & Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology and Evolution*, 30, pp. 463-469. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.006>
23. Rotundo, J.L. & Borrás, L. (2016). Reduced soybean photosynthetic nitrogen-use efficiency associated with evolutionary genetic bottlenecks. *Functional Plant Biology*, 43, pp. 862-869. doi: <https://doi.org/10.1071/FP16018>
24. Ulukan, H. (2009). The evolution of cultivated plant species: classical plant breeding versus genetic engineering. *Plant Systematics and Evolution*, 280, pp. 133-142.
25. Ohsumi, A., Hamasaki, A., Nakagawa, H., Yoshida, H., Shiraiwa, T. & Horie, T. (2007). A model explaining genotypic and ontogenetic variation of leaf photosynthetic rate in rice (*Oryza sativa*) based on leaf nitrogen content and stomatal conductance. *Annals of Botany*, 99, pp. 265-273.
26. Bertheloot, J., Martre, P. & Andrieu, B. (2008). Dynamics of light and nitrogen distribution during grain filling within wheat canopy. *Plant Physiol.*, 148, No. 3, pp. 1707-1720.
27. Makino, A., Sakashita, H., Hidema, J., Mae, T., Ojima, K. & Osmond, B. (1992). Distinctive responses of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and carbonic anhydrase in wheat leaves to nitrogen nutrition and their possible relationships to CO<sub>2</sub> transfer resistance. *Plant Physiol.*, 100, pp. 1737-1743.
28. Muchow, R.C. & Sinclair, T.R. (1994). Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum. *Crop Science*, 34, pp. 721-727.
29. Staswick, P.E. (1994). Storage proteins of vegetative plant-tissue. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45, pp. 303-322.
30. Ospina, C.A., Lammerts van Bueren, E.T., Allefs, J.J.H.M., Engel, B., van der Putten, P.E.L., van der Linden, C.G. & Struik, P.C. (2014). Diversity of crop development traits and nitrogen use efficiency among potato cultivars grown under contrasting nitrogen regimes. *Euphytica*, 199, pp. 13-29. doi: <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1203-4>
31. Morgun, V.V. & Pryadkina, G.A. (2014). Efficiency of photosynthesis and prospects of increasing the productivity of winter wheat. *Fiziol. rast. genet.*, 46, No. 4, pp. 279-301 [in Russian].
32. Morgun, V.V., Sanin, Y.V. & Schwartz, V.V. (2015). The club 100 centners. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
33. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchina, T.M. (2014). Photosynthesis. Vol. 2. Assimilation of CO<sub>2</sub> and the mechanisms of its regulation. Kyiv, Logos [in Russian].
34. Foulkes, M.J., Hawkesford, M.J. & Barraclough, P.B. (2009). Identifying traits to improve the nitrogen economy of wheat: Recent advances and future prospects. *Field Crops Research*, 114, No. 3, pp. 329-342.
35. Gorjanovic, B., Kraljevic-Balalic, M. & Jankovic, S. (2010). Environmental effects on associations among nitrogen use efficiency traits in wheat. *Cer. Res. Com.*, 38, No. 1, pp. 146-153. doi: <https://doi.org/10.1556/CRC.38.2010.1.15>

36. Madani, A., Makarem, A.H. & Vazin, F. (2012). The impact of post-anthesis nitrogen and water availability on yield formation of winter wheat. *Plant Soil Envir.*, 58, No. 1, pp. 9-14. doi: <https://doi.10.17221/299/2011-PSE>
37. Kirisiy, D.A., Stasik, O.O., Ryzhikova, P.L. & Trotsenko, V.A. (2017). Ontogenetic dynamics of gas exchange in the wheat top tier leaves. *Fiziol. rast. genet.*, 49, No. 3, pp. 265-274 [in Ukrainian].
38. Feller, U., Anders, I. & Mae, T. (2008). Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated. *J. Exp. Bot.*, 59, No. 7, pp. 1615-1624.
39. Parry, M.A., Reynolds, M. & Salvucci, M.E. (2011). Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J. Exp. Bot.*, 62, No. 2, pp. 453-467. doi: [10.1093/jxb/erq304](https://doi.10.1093/jxb/erq304)
40. Jaksomsak, P., Rerkasem, B. & Prom-u-thai, C. (2017). Responses of grain zinc and nitrogen concentration to nitrogen fertilizer application in rice varieties with high-yielding low-grain zinc and low-yielding high grain zinc concentration. *Plant and Soil*, 411, pp. 101-109. doi: <https://doi.10.1007/s11104-016-3056-1>
41. Rapp, M., Lein, V., Lacoudre, F., Lafferty, J., Muller, E., Vida, G., Bozhanova, V., Ibraliu, A., Thorwarth, P., Piepho, H.P., Leiser, W.L., Wurschum, T. & Longin, C.F.H. (2018). Simultaneous improvement of grain yield and protein content in durum wheat by different phenotypic indices and genomic selection. *Theoretical and applied genetics*, 131, pp. 1315-1329. doi: <https://doi.10.1007/s00122-018-3080-z>
42. Uribelarrea, M., Crafts-Brandner, S.J. & Below, F.E. (2008). Physiological N response of field-grown maize hybrids (*Zea mays* L.) with divergent yield potential and grain protein concentration. *Plant and Soil*, 316, p. 151.
43. Abadie, C., Lothier, J., Boex-Fontvieille, E., Carroll, A. & Tcherkez, G. (2017). Direct assessment of the metabolic origin of carbon atoms in glutamate from illuminated leaves using <sup>13</sup>C-NMR. *New Phytologist*, 216, pp. 1079-1089. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.14719>
44. Bloom, A.J. & Lancaster, K.M. (2018). Manganese binding to Rubisco could drive a photorespiratory pathway that increases the energy efficiency of photosynthesis. *Nature Plants*, 4, No. 7, pp. 414-422. doi: <https://doi.10.1038/s41477-018-0191-0>
45. Busch, F.A., Sage, R.F. & Farquhar, G.D. (2018). Plants increase CO<sub>2</sub> uptake by assimilating nitrogen via the photorespiratory pathway. *Nature Plants*, 4, pp. 46-54. doi: <https://doi.10.1038/s41477-017-0065-x>
46. Stasik, O.O. (2014). Photorespiration: metabolism and the physiological role. In: Allahverdiev, S.I., Rubin, A.B. & Shuvalov, V.A. (eds.), *Modern Photosynthetic Problems*, Vol. 2, Institute for Computer Research, Moscow-Izhevsk, pp. 505-535 [in Russian].
47. Feng, Z.Z., Rutting, T., Pleijel, H., Wallin, G., Reich, P.B., Kammann, C.I., Newton, P.C.D., Kobayashi, K., Luo, Y.J. & Uddling, J. (2015). Constraints to nitrogen acquisition of terrestrial plants under elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 21, pp. 3152-3168. doi: <https://doi.10.1111/gcb.12938>
48. Myers, S.S., Zanobetti, A., Kloog, I., Huybers, P., Leakey, A.D.B., Bloom, A.J., Carlisle, E., Dietterich, L.H., Fitzgerald, G., Hasegawa, T., Holbrook, N.M., Nelson, R.L., Ottman, M.J., Raboy, V., Sakai, H., Sartor, K.A., Schwartz, J., Seneweera, S., Tausz, M. & Usui, Y. (2014). Increasing CO<sub>2</sub> threatens human nutrition. *Nature*, 510, p. 139. doi: [10.1038/sdata.2015.36](https://doi.10.1038/sdata.2015.36)
49. Zhu, C., Kobayashi, K., Loladze, I., Zhu, J., Jiang, Q., Xu, X., Liu, G., Seneweera, S., Ebi, K.L., Drewnowski, A., Fukagawa, N.K. & Ziska, L.H. (2018). Carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) levels this century will alter the protein, micronutrients, and vitamin content of rice grains with potential health consequences for the poorest rice-dependent countries. *Science Advances*, 4. doi: <https://doi.10.1126/sciadv.aag1012>
50. Driever, S.M., Simkin, A.J., Alotaibi, S., Fisk, S.J., Madgwick, P.J., Sparks, C.A., Jones, H.D., Lawson, T., Parry, M.A.J. & Raines, C.A. (2017). Increased SBPase activity improves photosynthesis and grain yield in wheat grown in greenhouse conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372. doi: <https://doi.10.1098/rstb.2016.0384>
51. Kromdijk, J., Glowacka, K., Leonelli, L., Gabilly, S.T., Iwai, M., Niyogi, K.K. & Long, S.P. (2016). Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating



- recovery from photoprotection. *Science*, 354, pp. 857-861. doi: <https://doi.org/10.1126/science.aai8878>
52. Lopez-Calcagno, P.E., Fisk, S., Brown, K.L., Bull, S.E., South, P.F. & Raines, C.A. (2018). Overexpressing the H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> protein of the glycine cleavage system increases biomass yield in glasshouse and field grown transgenic tobacco plants. *Plant Biotechnology Journal*, 17, No. 1, pp. 141-151. doi: <https://doi.org/10.1111/pbi.12953>
  53. Salesse-Smith, C.E., Sharwood, R.E., Busch, F.A., Kromdijk, J., Bardal, V. & Stern, D.B. (2018). Overexpression of Rubisco subunits with RAF1 increases Rubisco content in maize. *Nature Plants*, 4, pp. 802-810. doi: <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0252-4>
  54. Orr, D.J., Alcantara, A., Kapralov, M.V., Andralojc, P.J., Carmo-Silva, E. & Parry, M.A.J. (2016). Surveying Rubisco Diversity and Temperature Response to Improve Crop Photosynthetic Efficiency. *Plant Physiol.*, 172, pp. 707-717. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.16.00750>
  55. Hanson, M.R., Lin, M.T., Carmo-Silva, A.E. & Parry, M.A.J. (2016). Towards engineering carboxysomes into C<sub>3</sub> plants. *Plant Journal*, 87, pp. 38-50. doi: <https://doi.org/10.1111/tj.13139>
  56. Long, B.M., Hee, W.Y., Sharwood, R.E., Rae, B.D., Kaines, S., Lim, Y.L., Nguyen, N.D., Massey, B., Bala, S., von Caemmerer, S., Badger, M.R. & Price, G.D. (2018). Carboxysome encapsulation of the CO<sub>2</sub>-fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts. *Nature Communications*, 9, No. 1, p. 3570. doi: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06044-0>
  57. Rae, B.D., Long, B.M., Forster, B., Nguyen, N.D., Velanis, C.N., Atkinson, N., Hee, W.Y., Mukherjee, B., Price, G.D., McCormick, A.J. (2017). Progress and challenges of engineering a biophysical CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism into higher plants. *J. Exp. Bot.*, 68, pp. 3717-3737. doi: [10.1093/jxb/erx133](https://doi.org/10.1093/jxb/erx133)
  58. Groszmann, M., Osborn, H.L. & Evans, J.R. (2017). Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins. *Plant Cell Environmental*, 40, pp. 938-961. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12844>
  59. Peterhansel, C. & Maurino, V.G. (2011). Photorespiration redesigned. *Plant Physiology*, 155, pp. 49-55. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.110.165019>
  60. Prins, A., Orr, D.J., Andralojc, P.J., Reynolds, M.P., Carmo-Silva, E. & Parry, M.A.J. (2016). Rubisco catalytic properties of wild and domesticated relatives provide scope for improving wheat photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 67, pp. 1827-1838. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv574>
  61. Wu, A., Doherty, A., Farquhar, G.D. & Hammer, G.L. (2018). Simulating daily field crop canopy photosynthesis: an integrated software package. *Functional Plant Biology*, 45, pp. 362-377. doi: <https://doi.org/10.1071/FP17225>
  62. Yin, X.Y. & Struik, P.C. (2017). Can increased leaf photosynthesis be converted into higher crop mass production? A simulation study for rice using the crop model GECROS. *J. Exp. Bot.*, 68, pp. 2345-2360. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erx085>
  63. Ashikari, M., Sakakibara, H., Lin, S.Y., Yamamoto, T., Takashi, T., Nishimura, A., Angeles, E.R., Qian, Q., Kitano, H. & Matsuoka, M. (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 309, pp. 741-745. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1113373>
  64. Ainsworth, E.A. & Long, S.P. (2005). What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy. *New Phytologist*, 165, pp. 351-371.
  65. Barraclough, P.B., Howarth, J.R., Jones, J., Lopez-Bellido, R., Parmar, S., Shepherd, C.E. & Hawkesford, M.J. (2010). Nitrogen efficiency of wheat: Genotypic and environmental variation and prospects for improvement. *European Journal of Agronomy*, 33, pp. 1-11. doi: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.01.005>
  66. Gaju, O., Allard, V., Martre, P., Le Gouis, J., Moreau, D., Bogard, M., Hubbart, S. & Foulkes, M.J. (2014). Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Research*, 155, pp. 213-223. doi: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.003>
  67. Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K. & Foulkes, M.J. (2005). Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science*, 45, pp. 175-185.
  68. Silva-Perez, V., Molerio, G., Serbin, S.P., Condon, A.G., Reynolds, M.P., Furbank, R.T. & Evans, J.R. (2018). Hyperspectral reflectance as a tool to measure biochemical and

- physiological traits in wheat. *J. Exp. Bot.*, 69, pp. 483-496. doi: <https://doi.10.1093/jxb/erx421>
69. Vaguseviciene, I., Burbulis, N., Jonytiene, V. & Vasinauskiene, R. (2012). Influence of nitrogen fertilization on winter wheat physiological parameters and productivity. *J. Food Agricult. Environ.* 10, No. 3-4, pp. 733-736.
  70. Sheheda, I.M., Pochinok, V.M., Kirizy, D.A. & Mamenko, T.P. (2018). Influence of nitrogen supply on photosynthesis, grain productivity and protein content of winter wheat. *Fiziol. rast. genet.*, 50, No. 2, pp. 105-114 [in Ukrainian].
  71. Sheheda, I.M., Kiriziy, D.A., Ivanitska, A.P. & Senina, L.V. (2018). Nitrogen reutilization to grain in different wheat varieties depending on conditions of mineral nutrition. *Visnyk Kharkivskoho Natsionalnoho ahrarnoho universytetu. Seriya Biolohiya*, No. 2, pp. 69-80 [in Ukrainian].
  72. Lawlor, D.W. (2002). Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *J. Exp. Bot.*, 53, No. 370, pp. 773-787.
  73. Ehdai, B., Alloush, G. A. & Waies, J. G. (2008). Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*, 106, No. 1, pp. 34-43.
  74. Asseng, S. & van Herwaarden, A.F. (2003). Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments. *Plant and Soil*, 256, No. 1, pp. 217-229.
  75. Shi, R.L., Tong, Y.P., Jing, R.L., Zhang, F.S., Zou, C.Q. (2013). Characterization of quantitative trait loci for grain minerals in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Integrative Agriculture*, 12, No. 9, pp. 1512-1521.

Received 04.03.2019

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АЗОТА В ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНОЙ СИСТЕМЕ РАСТЕНИЙ И ЕГО РОЛЬ В ПРОДУКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

*Д.А. Киризий, И.Н. Шегада*

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

В обзоре на основе данных литературы и результатов собственных исследований авторов проанализированы вопросы связи фотосинтеза и азотного статуса растительного организма относительно проблем формирования продуктивности и качества сельскохозяйственных растений. Особое внимание уделено главному хлебному злаку — пшенице. Рассмотрены вопросы распределения азота между компонентами фотосинтетического аппарата и эффективность его использования в процессе ассимиляции CO<sub>2</sub>. Показано, что эффективность использования азота для фотосинтеза новыми высокоинтенсивными сортами пшеницы выше, чем сортом более ранней селекции. Освещены особенности перераспределения азота между органами растений пшеницы в процессе созревания зерна в связи с интенсивностью фотосинтеза, продуктивностью и белковостью зерна. Продемонстрировано, что в формировании белковости решающее значение имеет эффективность реутилизации азотсодержащих соединений из вегетативных органов, а также поддержание поглощающей способности корней после цветения пшеницы. Последнему способствует стимуляция интенсивности фотосинтеза внекорневой подкормкой. Это мероприятие улучшает общую эффективность использования растениями пшеницы азота для налива зерна как накопленного в побегах до цветения, так и внесенного в почву. Отмечено, что проблема повышения эффективности использования азота в донорно-акцепторной системе культурных растений имеет две составляющие: эффективность его использования в физиологических процессах, прежде всего при фотосинтезе, и полнота реутилизации в запасующие ткани при созревании, которая определяет качество продукции. Между этими составляющими существуют определенные противоречия, на решении которых как генетическими, так и технологическими путями сосредоточено внимание исследователей.

*Ключевые слова:* азот, фотосинтез, реутилизация, пшеница, продуктивность, качество.

NITROGEN DISTRIBUTION IN THE SOURCE-SINK SYSTEM OF PLANTS AND ITS ROLE IN THE PRODUCTION PROCESS

*D.A. Kiriziy, I.M. Sheheda*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17, Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine  
e-mail: kiriziy@gmail.com

In the review, on the basis of literature data, as well as the results of own research, the relationships between photosynthesis and the nitrogen status of a plant organism in the aspect of the problems of agricultural plants productivity and quality formation have been analyzed. Particular attention is paid to the main cereal — wheat. The distribution of nitrogen between the components of the photosynthetic apparatus and the efficiency of its use in the process of CO<sub>2</sub> assimilation are considered. It is shown that nitrogen use efficiency during photosynthesis in new high-intensive wheat varieties is higher than in the variety of the earlier selection. The features of the reallocation of nitrogen between the wheat plants organs in the process of maturation in relation with assimilation rate, productivity and grain protein content are highlighted. It has been demonstrated that in the formation of the latter, the efficiency of the nitrogen-containing compounds remobilization from vegetative organs, as well as the maintenance of the roots absorptive capacity after flowering, are of crucial importance. Stimulation of the assimilation rate with foliar feeding favors the latter. Such treatment improves in wheat plants the overall nitrogen use efficiency for grain forming, both accumulated in the shoot before flowering and introduced into the soil. It is noted that the problem of nitrogen use efficiency increasing in the source-sink system of cultivated plants has two components. First, the effectiveness of its use in physiological processes, primarily in photosynthesis. Secondly — the completeness of remobilization into storage tissues during maturation, which determines the production quality. There are certain contradictions between these components, on the solution of which both by genetic and technological ways the attention of researchers is focused.

*Key words:* nitrogen, photosynthesis, remobilization, wheat, productivity, quality.