

УДК 581.134

## ПРОДУКТИВНІСТЬ І ЯКІСТЬ ЗЕРНА ПШЕНИЦІ У ЗВ'ЯЗКУ З ОСОБЛИВОСТЯМИ РОЗПОДІЛУ АЗОТУ В РОСЛИНІ

В.М. ПОЧИНОК, Д.А. КІРІЗІЙ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: pochinok\_v@ukr.net*

Висвітлено проблеми формування продуктивності та якості зерна пшениці з погляду взаємодії фотосинтетичного апарату й процесів накопичення та перерозподілу азоту в рослині. Наголошено, що системний підхід до підвищення якості зерна має полягати у використанні заходів з поліпшення поглинання і розподілу азоту між органами рослини, інтенсифікації роботи фотосинтетичного апарату та її узгодження з ремобілізацією азоту із вегетативних частин у зерно в процесі його наливу для підтримання здатності до засвоєння азоту в період росту зернівок, що сприяє підвищенню азотного індексу врожаю.

*Ключові слова:* пшениця, продуктивність, фотосинтез, азот, ремобілізація.

Серед провідних сільськогосподарських культур пшениця посідає чільне місце і становить основу харчового раціону населення багатьох країн [5]. Тому дослідження активності її фотосинтетичного апарату і азотного статусу особливо актуальні, оскільки несуть цінну інформацію про перебіг продукційного процесу та формування якості зерна. Проте аналіз цієї інформації утруднюється великим різноманіттям генотипів (сортів, гібридів, ліній), створених у процесі селекції, що різняться за характером росту та розвитку, продуктивністю, якістю, стійкістю до несприятливих чинників довкілля, ефективністю використання добрив і багатьма іншими фізіологічними ознаками [7].

У рослинному організмі існує складна система зв'язків між фотосинтезом та азотним обміном. Ця проблема потребує вивчення, особливо для такої важливої культури, як пшениця, оскільки фотосинтез є основою продуктивності рослинного організму, а особливості асиміляції та розподілу між органами сполук азоту багато в чому визначають вміст білка в зерні, й отже — його харчову і хлібопекарську цінність. Разом із тим добре відома негативна кореляція між врожайністю пшениці та білковістю зерна спонукає дослідників до подолання цього протиріччя у зв'язку з необхідністю збільшення виробництва продовольства [5].

Відомо, що білковість зерна залежить від генотипних особливостей та забезпеченості рослин азотом. Якщо підживлювати рослини азотом у пізні фази розвитку (цвітіння — молочна стиглість), то відтік азотистих речовин із вегетативних органів зменшується і більша частина білка в зерні синтезується внаслідок поглинання азоту в період наливу зерна [25]. Власна здатність коренів поглинати азот із ґрунту залежить від генотипних особливостей сорту. Деякі генотипи пшениці з високою про-

дуктивністю мають високий вміст хлорофілу в листках та інтенсивність фотосинтезу впродовж тривалого часу після цвітіння в період наливу зерна навіть без додаткового підживлення азотом, що зумовлено підвищеною здатністю кореневої системи поглинати азот із ґрунту в пізні стадії розвитку рослин [38]. Крім того, корені також здатні ремобілізувати азот до надземних частин [8, 9]. У коренях пшениці міститься 10–20 % загальної кількості азоту цілої рослини [9].

Екологічні чинники також впливають на білковість зерна, наприклад, за умов посухи на фоні загального зниження врожайності білковість зерна може навіть дещо підвищитись [6]. За низьких температур у період наливу зерна та за високої забезпеченості рослин азотом у зерні збільшується вміст вільних амінокислот при зменшенні вмісту білка [29, 40]. Отже, у пшениці ремобілізація азоту зі стебла та листків до зерна залежить від екологічних чинників, внесених добрив та генотипу [11, 23, 32, 42]. Пильну увагу дослідників привертають пошуки зв'язку між різними фізіологічними показниками й врожайністю та якістю зерна пшениці або окремими господарсько-цінними ознаками [39].

Коли доступність азоту для коренів варіює так, що неможливо забезпечити його стабільне постачання для ростових процесів безпосередньо із ґрунту, тоді велику роль починає відігравати тимчасове запасання цього елемента у вигляді різних азотовмісних сполук (депонування) для забезпечення біохімічних потреб різних органів, особливо в процесі наливу зерна [4]. Проте для ефективного використання тимчасово депонованого азоту потрібне поліпшення механізмів його ремобілізації [40, 45].

Це питання наразі є дуже актуальним і привертає увагу багатьох дослідників. Головне завдання, яке стоїть перед ученими, полягає в пошуку шляхів керування співвідношенням між продукційним процесом і асиміляцією азоту з метою збільшення врожаю і вмісту азоту в зерні. На сьогодні можна виділити три основні постулати цієї проблеми: існує негативне співвідношення між врожаєм зерна і вмістом білка, яке багато в чому визначається координацією депонувальних процесів на рівні стебла; зернова продуктивність більше обмежена синтезом крохмалю в зернівках, ніж синтезом білка; збільшення врожайності супроводжується підвищенням ефективності використання азоту [41].

Фаза цвітіння рослин пшениці значною мірою є визначальною для майбутнього врожаю. Показано, що фотосинтетична активність і азотний статус рослини впливають на накопичення сухої речовини й азоту в колосі перед цвітінням і під час його, причому обидва параметри корелюють із кількістю зав'язей [17].

Італійські вчені виявили сповільненням старіння листків після цвітіння за тривалої селекції твердої пшениці на підвищення врожайності, причому цей ефект корелював із більшим надходженням азоту в зерно [21]. Припускають, що певну роль у сповільненні старіння може відігравати більш раннє цвітіння. Збільшення врожаю корелювало в часі зі зниженням продихового опору і питомого вмісту азоту в листках.

У гібридів пшениці встановлено існування ефекту гетерозису для азотного індексу врожаю, який є відношенням кількості азоту, що міститься у зерні з усього колоса, до кількості цього елемента в усьому пагоні (враховуючи і колос) за повної стиглості. Збільшення числа зернівок у колосі прискорює накопичення азоту в зерні, але його тривалість при цьому зменшується. При підживленні рослин азотним добривом кількість азоту в урожаї збільшувалась паралельно з озерненістю,

тоді як за нестачі азотного живлення відповідність збору азоту до озерненості порушувалась [30]. Виявлено, що гібриди пшениці мали більшу тривалість наповнення зерна азотом, ніж інбредні лінії [36]. При цьому різниці за ремобілізацією із вегетативних частин між гібридами і батьківськими формами не спостерігалось, проте асиміляція азоту після періоду цвітіння була більшою у гібридів, ніж у їх батьківських форм.

Порівняльними дослідженнями двох ліній пшениці з однаковою зерновою продуктивністю, які різнилися вмістом білка в зерні, виявлено, що низькобілкова лінія характеризувалася меншою здатністю транспортувати амінокислоти (глутамін, аспарагін і гліцин) до флоєми [16]. Водночас досліджені генотипи не відрізнялися за здатністю до поглинання азоту, активністю нітратредуктази та загальним вмістом азоту в рослині, хоча у високобілкової лінії за повної стиглості вміст азоту у вегетативних частинах був нижчим, ніж у низькобілкової. Це свідчить, що нижчий вміст білка у зерні зумовлений порушенням здатності до ремобілізації азоту внаслідок пригнічення транспорту амінокислот протягом наливу зерна із листків і стебел, що старіють.

Вміст азоту в листках рослин озимої пшениці різних ярусів є неоднаковим. Зазвичай він зменшується зверху донизу [43]. У стеблі цей градієнт виражений менше. Листки верхнього ярусу роблять суттєвий внесок у формування білковості зерна. До того ж у рослин високобілкового сорту ремобілізація азоту стебла та листків нижніх ярусів відіграла більшу роль у формування якості зерна, ніж у низькобілкового.

Німецькі вчені показали, що високобілковий сорт озимої пшениці мав вищу інтенсивність азотного метаболізму, ніж менш білковий, а також краще реагував на підживлення азотом у період наливу зерна [18]. У нього також ефективніше відбувалася ремобілізація, хоча маса 1000 зерен була меншою, що пов'язано з обмеженою атрагувальною здатністю зернівок. Підживлення азотом несуттєво впливало на масу 1000 зерен. Цей показник більше залежав від забезпеченості рослин асимілятами в період колосіння — цвітіння, що, у свою чергу, визначалося погодними умовами.

У дослідженнях, проведених американськими вченими на восьми генотипах ярої м'якої пшениці з метою пошуку селекційних критеріїв для одночасного поліпшення врожаю та білковості зерна, виявлено високу кореляцію вмісту білка в зерні з азотним індексом врожаю [34]. Рослини двох генотипів, що поєднували високу врожайність та білковість зерна, характеризувалися активним поглинанням азоту після цвітіння, високими ефективністю ремобілізації та азотним індексом врожаю. Автори дійшли висновку, що одночасне поліпшення врожайності та якості зерна можливе, якщо спочатку вести селекцію на мінімально прийнятні рівні врожайності або вмісту білка із наступною селекцією на збір білка із зерном у популяціях, створених зі схрещувань, які поєднують високий вміст загального азоту в рослині за повної стиглості, азотний індекс та  $K_{\text{тосп}}$ .

Висока температура повітря в період наливу зерна значно зменшує ефективність ремобілізації азоту в пшениці, однак збільшує ефективність ремобілізації неструктурних вуглеводів [40]. Ефективність ремобілізації азоту суттєво корелювала з урожаєм зерна, масою зернівок, індексом врожаю та тривалістю наливу зерна. Швидкість зменшення вмісту хлорофілу у прапорцевому листку позитивно корелювала з ремобілізацією азоту і вуглеводів, що підтверджує зв'язок між старінням листків і ефективністю ремобілізації.

Серед різних генотипів м'якої та твердої пшениці виявлено кілька таких, що мали вищі за середні значення врожаю зерна, вмісту в ньому азоту,  $K_{\text{госп}}$  та азотного індексу врожаю [19]. Автори цього дослідження наголошують, що потрібна зародкова плазма пшениці, рослини з якою можуть легко накопичувати азот до і після цвітіння та ефективно ремобілізувати його у зернівки. Припускається, що подальше поліпшення поглинання та розподілу азоту в рослині може бути досягнуте селекцією пшениці при вирощуванні за умов низького забезпечення азотом. Доведено, що у м'якої пшениці показники накопичення сухої речовини та поглинання азоту після цвітіння були більшими, ніж у твердої пшениці, і значною мірою зумовлювали утворення більшого врожаю зерна і виносу азоту з ним за повної стиглості [10].

Водночас на кількох нових і старих канадських сортах пшениці показано, що більший винос азоту із зерном у нових сортів пояснюється ефективнішим використанням і кращим розподілом азоту в рослині, а не збільшенням поглинання його з ґрунту [37]. При цьому низький вміст азоту у вегетативних частинах за повної стиглості пов'язаний перш за все з поліпшенням показника ремобілізації азоту та підвищенням азотного індексу врожаю. Аналогічні дані стосовно важливості ефективної ремобілізації азоту із листків до колоса в період наливу зерна отримано у дослідях із рослинами тетраплоїдної твердої пшениці двох генотипів, які різнилися за білковістю [28].

Отже, передумовою збільшення кількості азоту в зерні озимої пшениці та поліпшення його якості є ефективність ремобілізації азоту, з якою корелює азотний індекс урожаю. Зазвичай ремобілізація азоту є найкращою за оптимального водозабезпечення, однак обмежується за недостатнього або надмірного зволоження [45].

Між азотним індексом урожаю і азотним індексом цілої рослини, а також кількістю азоту в коренях була виявлена негативна кореляція [8]. З огляду на це припускається, що низький вміст азоту в коренях може бути використаний як ознака для селекції на підвищення азотного індексу врожаю.

Порівняльні дослідження нових і старих сортів ярої м'якої пшениці канадської селекції показали, що підвищення врожайності нових сортів пов'язано переважно з більшою продуктивністю колоса, інтенсивністю його наливу та ефективнішим розподілом вуглеводів і азоту в зерно [44]. Посилена ремобілізація азоту із прапорцевого листка разом із підвищеною ремобілізацією з інших органів у нових сортів ослабила небажаний негативний зв'язок між урожаем зерна та вмістом білка у зерні, що дало змогу збільшити врожайність без зниження якості зерна.

Вважається, що більшість вуглеводів зерна утворюється із фотоасимілятів, які синтезуються в листках упродовж його наливу. Внесок ремобілізації вуглеводів у врожай зерна становить близько 30 %, тоді як більшість азоту і фосфору в зерні походить від ремобілізації цих елементів, накопичених у вегетативних частинах до цвітіння. Внесок ремобілізації азоту за даними деяких авторів становить 73–82 %, а ремобілізації фосфору — 56–63 % загальної кількості цих елементів у стиглому зерні [33, 35].

Таким чином, підвищення врожайності та якості зерна пшениці у разі її захисту впродовж вегетації від шкідників та хвороб відбувається саме завдяки поліпшенню поглинання азоту з ґрунту, збільшенню його кількості в надземній частині рослин і кращому перерозподілу в зерно

[26]. У нестійких до хвороб генотипів озимої пшениці ефективність ремобілізації значно менша за однакових умов вирощування, порівняно з більш стійкими [11, 22].

Японські вчені [24], які проводили досліди із затіненням рослин ярої пшениці кількох сортів у різні фази наливу зерна, дійшли висновку, що для отримання високої врожайності та білковості зерна необхідно, по-перше, щоб велика кількість азоту була зосереджена у вегетативних органах і розподілена в активно фотосинтезуючі органи до цвітіння, по-друге, більше азоту має поглинатись із ґрунту на ранніх фазах наливу зерна, по-третє, на заключних фазах досягання весь азот із вегетативних частин рослини якнайповніше має переміщуватись до зернівок.

Порівняльним вивченням кількох генотипів озимої пшениці американського (високобілкових) і шведського (врожайних) походження виявлено, що рослини американських генотипів мали кращу здатність поглинати азот із ґрунту впродовж наливу зерна, хоча їхня фотосинтетична активність була меншою [12]. Цікаво, що різниці за ремобілізацією азоту між дослідженими генотипами не спостерігалось. Автори дійшли висновку, що вища білковість зерна у рослин пшениці американських генотипів зумовлена їх меншою продуктивністю.

Отже, накопичення азоту в зернівках пшениці, переважна більшість якого знаходиться у складі різних форм білка, відбувається завдяки взаємодії процесів його поглинання з ґрунту та перерозподілу протягом онтогенезу між органами і тканинами рослинного організму як донорно-акцепторної системи. При цьому роль фотосинтезу полягає, по-перше, у забезпеченні енергією процесів поглинання мінеральних форм азоту, відновлення нітратів та включення відновленого азоту в органічні сполуки, а також їх транспорту до місць утилізації або проміжного депонування (оскільки це все — енергозалежні процеси). По-друге, фотосинтез забезпечує надходження вуглецевих скелетів для синтезу амінокислот та інших азотовмісних сполук. По-третє, фотосинтетичний апарат сам по собі є дуже містким резервуаром різних органічних форм азоту, починаючи з хлорофілу і закінчуючи головним ферментом асиміляції  $\text{CO}_2$  — РБФК/О. Останній може містити до 30 % загальної кількості азоту в листку [32].

Ці особливості перерозподілу азоту між фотосинтетичним апаратом і зерном, на нашу думку, багато в чому зумовлюють відоме протиріччя між зерною продуктивністю та білковістю пшениці. Адже високу зернову продуктивність останнім часом тісно пов'язують із тривалістю життя листків після цвітіння [7], що означає підтримання їх в активному функціональному стані упродовж періоду наливу зерна, а головна функція листків — фотосинтез. З одного боку, це забезпечує надходження великої кількості вуглеводів у зерно, синтез крохмалю, добру виповненість окремої зернівки, максимальне наближення маси 1000 зерен до потенційної для конкретного генотипу. Проте з іншого боку затримання великої кількості сполук азоту в листках утруднює їх ремобілізацію до зернівок наприкінці наливу, оскільки зерно за таких умов досягає швидше, ніж у листках починаються процеси старіння, які власне і супроводжуються гідролізом високомолекулярних форм органічних сполук та ремобілізацією корисних речовин. Атрагувальна здатність зернівок зменшується з їх досяганням, тому значна кількість азотовмісних сполук залишається у листках, тобто зменшується ефективність ре-

мобілізації. У поєднанні із виповненістю зернівки крохмалем це призводить до зменшення вмісту в ній білка.

Ефективна ремобілізація, очевидно, потребує більше часу, що за умови фіксованої тривалості періоду наливу зерна означає раніший початок відтоку з листків азотовмісних сполук, й отже — швидшу деградацію їхнього фотосинтетичного апарату, тобто старіння. Безумовно, це збільшує вміст у зернівці азоту, однак зменшує надходження вуглеводів і утворення крохмалю. Останній є головною сполукою, яка формує масу зернівки, оскільки крохмаль становить 60—70 % її сухої речовини. Тому раннє старіння, яке посилює ефективність ремобілізації сполук азоту із листків, підвищує білковість зерна, але зменшує масу зернівок.

Таке протиріччя певною мірою може бути усунуте завдяки інтенсифікації додаткового поглинання азоту рослиною після цвітіння. Відомо, що позакореневе підживлення азотом у цей період сприяє підвищенню його вмісту в зерні та подовженню активності фотосинтетичного апарату внаслідок зменшення конкуренції за азотовмісні сполуки між ним і зернівками [5]. Це збільшує масу останніх без зниження або навіть із підвищенням вмісту білка. Однак, якщо цей додатковий азот буде зосереджений в альбумінах і глобулінах, то хлібопекарські якості борошна з такого зерна не поліпшаться, але все ж таки загальний збір білка суттєво зросте.

З огляду на це важливо, щоб здатність до додаткового поглинання азоту після цвітіння була детермінована в рослинах пшениці генетично, оскільки за перебігу цього процесу білково-клейковинний комплекс формується у сприятливіших умовах, ніж за штучного підживлення. Прикладом рослин із таким генотипом є досліджений нами сорт MVM 52—91, якому притаманна висока білковість зерна, чітко виражене додаткове поглинання азоту після цвітіння, підвищена інтенсивність фотосинтезу і низький коефіцієнт ремобілізації [1].

Іншими за стратегією формування високої білковості були рослини лінії Київська остиста високобілкова. Вони поглинали азот переважно до фази цвітіння, запасали істотні його кількості у листках і стеблах (значно більші, ніж у MVM 52—91) й ефективно ремобілізували у зерно.

У дослідженого нами для порівняння низькобілкового сорту Півна додаткове поглинання азоту після цвітіння також було незначним. Однак у нього спостерігалась нижча ефективність ремобілізації, ніж у рослин лінії Київська остиста високобілкова, оскільки значна частка азоту залишилася у вегетативних органах і за повної стиглості, тобто в рослин Півної, як і Київської остистої високобілкової, майже весь азот зернівок надходив із запасу, тимчасово депонованого у вегетативних органах до початку їх наливу, однак ступінь використання цього запасу у Півної був значно менший, тому й вміст азоту в зерні нижчий. До того ж фотосинтетичний апарат у Півної, очевидно, «працював» на постачання зернівок вуглеводами, що зумовило додаткове «розбавляння» азотовмісних сполук крохмалем.

У рослин інших досліджених нами сортів накопичення азоту в зерні відбувалося шляхом комбінації у різних співвідношеннях як ремобілізації цього елемента з вегетативних частин, так і додаткового поглинання в період наливу зерна [2, 3]. Мабуть, це є найуніверсальніший шлях формування білковості зернівки, оскільки він забезпечує підвищення пластичності рослин у змінних умовах навколишнього середовища. Так, якщо несприятливі умови, наприклад посуха, припадуть на фазу наливу

зерна, то накопичення в ньому білка відбудеться завдяки ремобілізації азоту, депонованого у листках і стеблах до фази цвітіння. При цьому білковість зерна може навіть підвищитись, хоча його маса зменшиться, оскільки інтенсивність фотосинтезу в період наливу зерна буде пригніченою. Посуха у фазу виходу в трубку або колосіння — цвітіння зазвичай зменшує накопичення азоту у вегетативних частинах рослин. Однак, якщо фотосинтетичний апарат листків не був незворотно пошкоджений і його функціонування відновиться у фазу наливу зерна, то накопичення азоту в зернівках може відбутись внаслідок його додаткового поглинання у цей період.

Тому для формування високобілкового зерна без зменшення врожайності важлива оптимізація взаємодії процесів попереднього (до початку росту зернівок) накопичення азоту у вегетативних частинах та додаткового поглинання цього елемента в процесі їх наливу. Про велике значення проміжного депонування асимілятів, і зокрема азотовмісних сполук, у стеблі пшениці для формування майбутнього врожаю свідчить виявлена у наших дослідах значна кореляція між кількістю азоту, накопиченого у стеблі до фази цвітіння, та кількістю цього елемента у зерні з усього колоса [3].

Очевидно, що така депонувальна здатність стебла притаманна не тільки сполукам азоту, а й іншим органічним речовинам, в першу чергу вуглеводної природи. Останні у стеблах пшениці накопичуються у вигляді різних сахаридів, у тім числі їх полімерних форм, переважно — фруктанів. Ці сполуки також ремобілізуються у зернівки в процесі їх наливу. У наших дослідах не виявлено суттєвої кореляції між питомим вмістом азоту в тканинах стебла і зерні, а спостерігалась кореляція за його кількістю (вміст  $\times$  маса) [3].

Такі інтегральні показники, як загальна кількість азоту (білка), що виноситься із зерном з одиниці площі посіву, або азотний індекс врожаю розглядаються у сучасній літературі як ознаки, що повніше характеризують параметри зернової продуктивності пшениці, ніж тільки маса зерна або тільки його білковість. Більше того, азотний індекс урожаю певною мірою також характеризує ефективність ремобілізації азоту із вегетативних частин. Вважається, що врахування цих показників може сприяти подоланню селекційним шляхом протиріччя між продуктивністю та якістю зерна пшениці.

Таким чином, системний підхід до підвищення якості зерна пшениці має полягати у використанні заходів з поліпшення поглинання і розподілу азоту між органами рослини, інтенсифікацію роботи фотосинтетичного апарату та її узгодження з ремобілізацією азоту із вегетативних частин у зерно в процесі його наливу, а також підтримання здатності до поглинання азоту в період росту зернівок. Необхідним є підвищення ефективності ремобілізації азотовмісних сполук із вегетативних органів наприкінці вегетації і контроль фракціонування азотовмісних сполук у зерні між різними формами білка для поліпшення хлібопекарської якості борошна.

1. Кірізій Д.А., Лісневич Л.О., Починок В.М. Продуктивність та особливості реутилізації азоту в контрастних за якістю зерна рослин озимої пшениці різних генотипів // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — 40, № 1. — С. 23—32.
2. Кірізій Д.А., Починок В.М. Фотосинтез і накопичення азоту в рослин озимої пшениці різних сортів // Там само. — 2008. — 40, № 4. — С. 338—345.

3. Кірізій Д.А., Починок В.М. Вміст азоту та функціональна активність листків і стебел озимої пшениці різних генотипів // Там само. — 2008. — **40**, № 5. — С. 403—410.
4. Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи отримання високих врожаїв пшениці // Там само. — 2008. — **40**, № 6. — С. 463—479.
5. Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи формування високої продуктивності зернових злаків // Фізіологія рослин: Проблеми та перспективи розвитку. Т. 1. — К.: Логос, 2009. — С. 11—42.
6. Павлов А.Н. Закономерности накопления белка в зерне пшеницы и их значение для селекции на качество урожая // Физиология растений в помощь селекции. — М.: Наука, 1974. — С. 178 — 192.
7. Применение физиологии растений в селекции пшеницы / Пер. с англ. под ред. В.В. Моргуна — К.: Логос, 2007. — 492 с.
8. Andersson A., Johansson E. Nitrogen partitioning in entire plants of different spring wheat cultivars // J. Agron. Crop Sci. — 2006. — **192**, N 2. — P. 121—131.
9. Arora A., Mohan J. Expression of dwarfing genes under nitrogen and moisture stress in wheat (*Triticum* spp.): Dry matter partitioning, root growth and leaf nitrogen // Ibid. — 2001. — **186**, N 2. — P. 111—118.
10. Ashraf M., Farooq-e-Azam. Fate and interaction with soil N of fertilizer <sup>15</sup>N applied to wheat at different growth stages // Cereal Res. Commun. — 1998. — **26**, N 4. — P. 397—404.
11. 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.
12. Bertholdsson N.O., Stoy V. Accumulation of biomass and nitrogen during plant growth in highly diverging genotypes of winter wheat // J. Agron. Crop Sci. — 1995. — **175**, N 3. — P. 167—182.
13. Bindaban P.S. Impact of canopy nitrogen profile in wheat on growth // Field Crops Res. — 1999. — **63**, N 1. — P. 63—77.
14. Blum A. Variation among wheat cultivars in the response of leaf gas exchange to light // J. Agr. Sci. (Cambridge). — 1990. — **115**. — P. 305—311.
15. Borghi B., Corbellini M., Minoia C. et al. Effects of Mediterranean climate on wheat bread-making quality // Eur. J. Agron. — 1997. — **6**, N 3—4. P. — 145—154.
16. Caputo C., Fatta N., Barneix A.J. The export of amino acid in the phloem is altered in wheat plants lacking the short arm of chromosome 7B // J. Exp. Bot. — 2001. — **52**, N 362. — P. 1761—1768.
17. Demotes-Mainard S., Jeuffroy M.H. Effects of nitrogen and radiation on dry matter and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat // Field Crops Res. — 2004. — **87**, N 2—3. — P. 221—233.
18. Diekmann F., Fischbeck G. Differences in wheat cultivar response to nitrogen supply. II: Differences in N-metabolism-related traits // J. Agron. Crop Sci. — 2005. — **191**, N 5. — P. 362—376.
19. Ehdiaie B., Waines I.G. Sowing date and nitrogen rate effects on dry matter and nitrogen partitioning in bread and durum wheat // Field Crops Res. — 2001. — **73**, N 1. — P. 47—61.
20. Engels C., Marschner H. Plant uptake and utilization of nitrogen // Nitrogen Fertilization and the Environment / P.E. Bacon ed. — N. Y.: Marcel Dekker, 1995. — P. 41—83.
21. Giunta F., Motzo R., Pruneddu G. Has longterm selection for yield in durum wheat also induced changes in leaf and canopy traits? // Field Crops Res. — 2008. — **106**, N 1. — P. 68—76.
22. Gooding M.J., Gregory P.J., Ford K.E., Pepler S. Fungicide and cultivar affect postanthesis patterns of nitrogen uptake, remobilization and utilization efficiency in wheat // J. Agr. Sci. — 2005. — **143**. — P. 503—518.
23. 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**, N 2—3. — P. 143—154.
24. Grain filling mechanisms in spring wheat. 6. Cultivar variation in nitrogen metabolism and changes in assimilate shortages / T. Takahashi, K. Nagao, H. Itagaki et al. // Jap. J. Crop Sci. — 1996. — **65**, N 2. — P. 289—295.
25. Gyuga P., Demagante A.L., Paulsen G.M. Photosynthesis and grain growth of wheat under extreme nitrogen nutrition regimes during maturation // J. Plant Nutr. — 2002. — **25**, N 6. — P. 1281—1290.
26. Impact of crop protection on nitrogen utilisation and losses in winter wheat production / S. Delin, A. Nyberg, B. Linden et al. // Eur. J. Agron. — 2008. — **28**, N 3. — P. 361—370.
27. Jukanti A.K., Fischer A.M. A highgrain protein content locus on barley (*Hordeum vulgare*) chromosome 6 is associated with increased flag leaf proteolysis and nitrogen remobilization // Physiol. plant. — 2008. — **132**, N 4. — P. 426—439.

28. *Kade M., Barneix A.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.
29. *Keeney D.R.* Nitrogen management for maximum efficiency and minimum pollution // *Nitrogen in Agricultural Soils.* — 1982.
30. *Kindred D.R., Gooding M.J.* Heterotic and seed rate effects on nitrogen efficiencies in wheat // *J. Agr. Sci.* — 2004. — **142**. — P. 639–657.
31. *Kleemola J., Teittinen M., Karvonen T.* Modelling crop growth and biomass partitioning to shoots and roots in relation to nitrogen and water availability, using a maximization principle. 1. Model description and validation // *Plant and Soil.* — 1996. — **185**, N 1. — P. 101–111.
32. *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.
33. *Masoni A., Ercoli L., Mariotti M., Arduini I.* Post-anthesis accumulation and remobilization of dry matter, nitrogen and phosphorus in durum wheat as affected by soil type // *Eur. J. Agron.* — 2007. — **26**, N 3. — P. 179–186.
34. *McKendry A.L., Mcvetty R.B.E., Evans I.E.* Selection criteria for combining high grain-yield and high grain protein-concentration in bread wheat // *Crop Sci.* — 1995. — **35**, N 6. — P. 1597–1602.
35. *N- and S-fertiliser effects on grain composition, industrial quality and end-use in durum wheat / S. E. Lerner, M. L. Seghezzo, E. R. Molfese // J. Cereal Sci.* — 2006. — **44**. — P. 2–11.
36. *Oury F.X., Triboi E., Berard P. et al.* Carbon and nitrogen flows in hybrid wheats and their parents during grain filling // *Agronomie.* — 1995. — **15**, N 3–4. — P. 193–204.
37. *Physiological characteristics of recent Canada Western Red Spring wheat cultivars: Components of grain nitrogen yield / H. Wang, T.N. McCaig, R.M. DePauw et al. // Canad. J. Plant Sci.* — 2003. — **83**, N 4. — P. 699–707.
38. *Physiological characterization of 'stay green' mutants in durum wheat / G. Spano, N. Di Fonzo, C. Perrotta et al. // J. Exp. Bot.* — 2003. — **54**, N 386. — P. 1415–1420.
39. *Slafer G.A., Araus J.L.* Physiological traits for improving wheat yield under a wide range of conditions // *Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations.* — N. Y.: Springer, 2007. — P. 147–156.
40. *Tahir I., Nakata N.* Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling // *J. Agron. Crop Sci.* — 2005. — **191**, N 2. — P. 106–115.
41. *Triboi E., Martre P., Girousse C.* Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat // *Eur. J. Agron.* — 2006. — **25**, N 2. — P. 108–118.
42. *Van Sanford D.A., MacKown C.T.* Variation in nitrogen use efficiency among soft red winter wheat genotypes // *Theor. Appl. Genet.* — 1986. — **72**. — P. 158–163.
43. *Vertical distribution of nitrogen in different layers of leaf and stem and their relationship with grain quality of winter wheat / Z. J. Wang, J. H. Wang, C. J. Zhao et al. // J. Plant Nutr.* — 2005. — **28**, N 1. — P. 73–91.
44. *Wang H., McCaig T.N., DePauw R.M., Clarke J.M.* Flag leaf physiological traits in two high-yielding Canada Western Red Spring wheat cultivars // *Canad. J. Plant Sci.* — 2008. — **88**, N 1. — P. 35–42.
45. *Xu Z.Z., Yu Z.W., Wang D., Zhang Y.L.* Nitrogen accumulation and translocation for winter wheat under different irrigation regimes // *J. Agron. Crop Sci.* — 2005. — **191**, N 6. — P. 439–449.

Отримано 16.03.2010

#### ПРОДУКТИВНОСТЬ И КАЧЕСТВО ЗЕРНА ПШЕНИЦЫ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АЗОТА В РАСТЕНИИ

*В.М. Починок, Д.А. Кириций*

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Освещены проблемы формирования продуктивности и качества зерна пшеницы с точки зрения взаимодействия фотосинтетического аппарата, процессов накопления и перераспределения азота в растении. Подчеркнуто, что системный подход к повышению качества зерна должен включать мероприятия по улучшению поглощения и распределения азота между органами растения, интенсификации работы фотосинтетического аппарата и ее со-

гласования с ремобилизацией азота из вегетативных частей в зерно в процессе его налива для поддержания способности к усвоению азота в период роста зерновок, что благоприятствует повышению азотного индекса урожая.

PRODUCTIVITY AND QUALITY OF WHEAT GRAIN RELATED TO PECULIARITIES OF NITROGEN PARTITIONING IN PLANT

*V.M. Pochinok, D.A. Kiriziy*

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

The review is devoted to questions of formation of productivity and quality of wheat grain from the standpoint of co-operation of photosynthetic apparatus and processes of nitrogen accumulation and partitioning between plant organs. It is emphasised that system approach to grain quality enhancement must include measures on improvement of nitrogen uptake and partitioning between plant organs, intensification of photosynthetic apparatus functioning and its co-ordination with nitrogen remobilization from vegetative parts into grain during its filling for maintenance of ability to nitrogen uptake in period of grain growth, what is favour for enhancement of yield nitrogen index.

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