

УДК 581.134

## ГЕНОТИПНІ ОСОБЛИВОСТІ РЕМОБІЛІЗАЦІЇ АЗОТУ В ПРОЦЕСІ НАЛИВУ ЗЕРНА ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

В.М. ПОЧИНОК, Д.А. КІРІЗІЙ

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

*У рослин озимої м'якої пшениці п'яти генотипів, що різнилися за продуктивністю та білковістю зерна, вивчали накопичення та перерозподіл азоту між органами головного пагона при досяганні. Показано, що рослини лінії Київська остиста високобілкова найкраще збалансовані за елементами зернової продуктивності та накопиченню і реутилізацією азоту з вегетативних органів, хоча здатність до додаткового поглинання азоту після цвітіння у них була виражена слабше, ніж у рослин сорту Панна. Обговорюються фізіологічні ознаки, поліпшення яких генетичним шляхом сприятиме підвищенню білковості зерна без зменшення врожайності.*

*Ключові слова:* *Triticum aestivum L.*, озима пшениця, азот, ремобілізація, білок, продуктивність.

**Вступ.** Останнім часом у зв'язку із селекцією на високу врожайність гостро постала проблема якості зерна [1]. Ще академік М.І. Вавилов [2] визначив основні вимоги до сорту пшениці, серед яких поряд з високою продуктивністю стоїть і такий якісний показник як підвищений вміст білка та клейковини в зерні.

Відомо, що накопичення білка в зернівках пшениці відбувається завдяки взаємодії процесів поглинання азоту коренями та перерозподілу азотовмісних сполук протягом онтогенезу між органами та тканинами рослинного організму як донорно-акцепторної системи [3]. Показано, що фотосинтетична активність та азотний статус рослини впливають на накопичення сухої речовини і азоту в колосі в період цвітіння, причому обидва ці параметри корелюють із кількістю зав'язей [4]. Накопичений у листках та стеблах рослини азот потім ремобілізується в процесі наливу зерна [5].

Проте для ефективного використання тимчасово депонованого азоту необхідне поліпшення механізмів його ремобілізації [6–8]. Наприклад, на кількох нових і старих канадських сортах пшениці показано, що більший винос азоту із зерном у нових високоякісних сортів пояснюється ефективнішим використанням і кращим розподілом азоту в рослині [9]. При цьому низький вміст азоту у вегетативних частинах за повної стиглості пов'язаний перш за все з покращенням показника ремобілізації азоту та підвищенням азотного індексу врожаю. У літературі наголошується, що для селекції на білковість потрібна зародкова плазма пшениці, рослини з якою можуть інтенсивно накопичувати азот до і після цвітіння та ефективно ремобілізувати його у зернівки [10].

Метою нашої роботи було дослідити особливості ремобілізації азоту у генотипів озимої м'якої пшениці, що різняться за якістю зерна та продуктивністю,

© В.М. ПОЧИНОК, Д.А. КІРІЗІЙ, 2011

для виявлення оптимального співвідношення цих показників.

### **Матеріали і методи**

Рослини вирощували у польових дослідах на ділянках Дослідного сільськогосподарського виробництва Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. Грунт сірий опідзолений, мінеральні добрива вносили восени і навесні із розрахунку загальних доз  $N_{120}P_{90}K_{90}$  за вегетацію. У дослід були залучені рослини таких генотипів: сорт Панна (середньорослий, Селекційно-генетичний інститут УААН), сорт Шарада (короткостебловий, Краснодарський науково-дослідний інститут сільського господарства), сорт MVM 52–91 (середньорослий, CIAN, Угорщина), сорт Пивна (середньорослий, Інститут фізіології рослин і генетики НАН України), лінія Київська остиста високобілкова (середньорослий, Інститут фізіології рослин і генетики НАН України). Три з вивчених генотипів характеризуються високим вмістом білка у зерні (MVM 52–91, Київська остиста високобілкова та Шарада), один сорт належить до категорії сильних пшениць (Панна) і один – низькобілковий але врожайний сорт спеціального призначення (Пивна).

У фазу цвітіння відбирали проби на розподіл сухої речовини по органам головного пагона, фіксували у сушильній шафі при 105 °С протягом 1 год і досушували до постійної ваги при 70 °С. За повної стиглості також відбирали проби (при цьому зерно вилущували з колоса) і висушували до постійної ваги при 70 °С. Визначали суху масу органів у розрахунку на 1 пагін, та вміст у ній загального азоту. Визначення вмісту азоту проводили згідно з ГОСТ 10846–91. На основі цих первинних даних були розраховані валові кількості азоту (вміст × маса) в окремих органах головного пагона, зерні та елементах колоса (колоскові луски, стрижень колоса та бічні гілочки). Крім того були визначені елементи структури зерно-

вої продуктивності – маса 1000 зерен і кількість зерен у колосі. Все це дозволило отримати коефіцієнти реутилізації азоту з вегетативних органів протягом наливу зерна за формулами:

$$K_p = (N_n - n)/N_n \text{ і}$$

$$K_{pz} = (N_n - n)/N_z,$$

де  $N_n$  – валова кількість азоту в цілому пагоні в період цвітіння;

$n$  – залишок азоту у вегетативних частинах рослини за повної стиглості;

$N_z$  – валова кількість азоту в зерні з усього колоса.

$K_p$  показує, яка частка азоту, накопиченого у вегетативних частинах на час цвітіння, відтекла із них протягом досягання.  $K_{pz}$  свідчить, яка частка валової кількості азоту, що накопичився у стиглому зерні, була ремобілізована із вегетативних частин рослини. Проби відбирали у 5-кратній повторності, біохімічні аналізи проводили у 3-кратній повторності. Дані обробляли статистично за допомогою електронних таблиць Microsoft Excel. У таблицях наведено середні значення та їхні стандартні відхилення.

### **Результати та обговорення**

Найвища зернова продуктивність була у рослин сорту Пивна, а найменша – у сорту Шарада (табл. 1). Висока продуктивність Пивної обумовлена найбільшою озерненістю колоса, тоді як у Шаради цей показник був найменшим серед досліджених генотипів. Маса зерна з колоса у рослин сорту Панна і лінії Київська остиста високобілкова була практично однаковою, а у MVM 52–91 дещо нижчою, ніж у останніх двох генотипів.

Маса стебла за повної стиглості в усіх досліджених генотипів, як правило, була суттєво меншою, ніж у фазу цвітіння. Це пояснюється тим, що в процесі наливу зерна відбувається реутилізація накопичених

**Таблиця 1.** Продуктивність головного пагона рослин озимої пшениці різних генотипів

Генотип	Маса на 1 пагін, г			
	Листки	Стебло	Елементи колоса	Зерно
<i>Цвітіння</i>				
Панна	0,470±0,023	1,630±0,082	0,440±0,023	-
Пивна	0,490±0,025	1,740±0,087	0,490±0,026	-
MVM 52–91	0,310±0,016	1,320±0,068	0,400±0,024	-
Київська остиста високобілкова	0,400±0,020	1,540±0,077	0,380±0,021	-
Шарада	0,300±0,015	1,290±0,065	0,320±0,019	-
<i>Повна стиглість</i>				
Панна	0,335±0,017	0,925±0,050	0,455±0,028	1,510±0,076
Пивна	0,230±0,012	1,065±0,055	0,475±0,025	2,200±0,115
MVM 52–91	0,330±0,017	0,760±0,042	0,460±0,023	1,245±0,065
Київська остиста високобілкова	0,305±0,015	1,080±0,056	0,485±0,026	1,490±0,075
Шарада	0,230±0,014	0,630±0,032	0,270±0,015	0,930±0,047

у стеблі до цвітіння пластичних речовин – вуглеводів та азотовмісних сполук [11]. Вони зазнають гідролізу до первинних складових, із яких утворюються транспортні форми, і через провідну систему спрямовуються до зернівок, де з них синтезуються запасні речовини ендосперму – крохмаль і білок. Взагалі, вміст вуглеводів у стеблі пшениці у фазу цвітіння найвищий з-поміж інших органів. А от вміст азоту в цей період найбільший у листках (табл. 2). Це обумовлено їхньою високою метаболічною активністю як основних фотосинтезуючих органів, оскільки у процесі фотосинтезу задіяна велика кількість ферментів, мембранних структур, пігментів та інших азотовмісних сполук як білкової, так і небілкової природи. Відомо, що основний фермент відновлювального пентозофосфатного циклу РБФК/О, який власне відповідає за зв'язування CO<sub>2</sub> у органічні сполуки, може становити до 50 % розчинного білка у листку [12]. Тому вміст азоту в листках пшениці у фазу цвітіння майже втричі вищий, ніж у стеблі, і вдвічі, ніж у колосі, який теж має власний фотосинтетичний апарат. За повної стиглості вміст азоту в листках і стеблах зменшується у 3–4 рази внаслідок відтоку азотовмісних сполук у

зерно. В елементах колоса цей показник також знижується, але в меншій мірі. Отже у пшениці листки є важливим депо азоту. Наприклад показано, що посиленна ремобілізація азоту із прапорцевого листка разом із підвищеною ремобілізацією із інших органів у нових сортів канадських пшениць послабила небажаний негативний зв'язок між урожаєм зерна та вмістом білка у ньому, що дозволило збільшити врожайність без зниження якості зерна [13].

Депонувальну здатність органа визначають дві основні складові – вміст (на одиницю маси) речовини, що запасується, та маса цілого органа. Їхній добуток репрезентує валову кількість речовини, що міститься в усьому органі (аналог продуктивності, але за певною речовиною). Наші розрахунки свідчать, що валові кількості азоту в листках і стеблах рослин пшениці у фазу цвітіння є порівняно близькими (в межах одного генотипу), тоді як у колосі вони майже вдвічі менші (табл. 3). Хоча маса листків пагона менша за масу стебла, вміст азоту в них вищий і навпаки – у стебла маса більша, але вміст нижчий. Маса колоса у фазу цвітіння близька до маси листків, але вміст азоту в ньому нижчий, ніж в листках, хоча і вищий, ніж у стеблі. Отже, основними

**Таблиця 2.** Вміст азоту в сухій речовині органів головного пагона рослин озимої пшениці різних генотипів

Генотип	Вміст азоту, %			
	Листки	Стебло	Елементи колоса	Зерно
<i>Цвітіння</i>				
Панна	3,47±0,17	1,18±0,06	1,94±0,09	-
Пивна	3,54±0,18	1,02±0,05	1,78±0,08	-
MVM 52–91	3,56±0,19	1,20±0,07	1,90±0,09	-
Київська остиста високобілкова	3,90±0,18	1,51±0,08	1,75±0,08	-
Шарада	3,43±0,16	0,91±0,05	2,11±0,10	-
<i>Повна стиглість</i>				
Панна	1,13±0,06	0,39±0,03	1,20±0,07	2,81±0,14
Пивна	0,98±0,05	0,34±0,02	1,30±0,06	1,76±0,09
MVM 52–91	0,82±0,04	0,34±0,02	1,10±0,05	3,20±0,16
Київська остиста високобілкова	0,86±0,04	0,30±0,02	0,50±0,02	3,03±0,15
Шарада	0,96±0,05	0,36±0,03	0,90±0,05	3,07±0,15

**Таблиця 3.** Валова кількість азоту (мг) в органах головного пагона рослин озимої пшениці різних генотипів

Генотип	Листки	Стебло	Елементи колоса	Зерно	Цілий пагін
<i>Цвітіння</i>					
Панна	16,3±0,8	19,2±1,0	8,5±0,4	-	44,1±2,2
Пивна	17,3±0,9	17,7±0,9	8,7±0,5	-	43,8±2,1
MVM 52–91	11,0±0,6	15,8±0,8	7,6±0,3	-	34,5±1,2
Київська остиста високобілкова	15,6±0,8	23,3±1,2	6,7±0,3	-	45,5±2,3
Шарада	10,3±0,5	11,7±0,6	6,8±0,3	-	28,8±1,4
<i>Повна стиглість</i>					
Панна	3,8±0,2	3,6±0,2	5,5±0,3	42,4±2,12	55,3±2,8
Пивна	2,3±0,1	3,6±0,2	6,2±0,3	38,7±1,94	50,8±2,5
MVM 52–91	2,7±0,2	2,6±0,1	5,1±0,2	39,8±1,99	50,2±2,5
Київська остиста високобілкова	2,6±0,1	3,2±0,2	2,4±0,1	45,1±2,26	53,4±2,7
Шарада	2,2±0,1	2,3±0,1	2,4±0,1	28,6±1,43	35,5±1,8

аккумуляторами азоту в пагоні пшениці є стебло і листки, які віддають його в колос по мірі старіння рослини та дозрівання зернівок.

Як і очікувалось, досліджені генотипи різнилися за вмістом азоту в зерні (див. табл. 2). Найвищим цей показник був у сорту MVM 52–91, найнижчим – у Пивної. Дещо нижчим за MVM 52–91 і приблизно

на одному рівні був вміст азоту в зерні Київської остистої високобілкової та Шаради, і ще нижчим – у Панни, хоча і в останнього сорту цей показник відповідав високій якості. Валова кількість азоту в зерні з усього колоса була найбільшою у Київської остистої високобілкової і Панни, а у MVM 52–91, незважаючи на найвищий вміст азоту, його валова кількість в зерні з колоса

**Таблиця 4.** Показники реутилізації азоту у рослин озимої пшениці різних генотипів

Генотип	Кількість зерен на колос, шт.	Вміст білка в зерні, %	Кількість азоту на 1 зернівку, мг	$K_p$	$K_{pз}$
Панна	39±2	16,0±0,4	1,09±0,05	0,71	0,74
Пивна	55±3	10,0±0,3	0,70±0,04	0,72	0,82
MVM 52–91	32±2	18,2±0,4	1,26±0,06	0,70	0,61
Київська остиста високобілкова	35±2	17,3±0,5	1,28±0,06	0,82	0,82
Шарада	30±1	17,5±0,5	0,95±0,05	0,76	0,77

була меншою внаслідок нижчої зернової продуктивності.

Розрахована за вмістом азоту білковість зерна досліджених генотипів в цілому відповідала їхнім паспортним характеристикам (табл. 4). Найвищий коефіцієнт реутилізації азоту з вегетативних органів ( $K_p$ ) був у рослин Київської остистої високобілкової (0,82). У інших генотипів він був помітно нижчим і коливався у межах 0,70 (MVM 52–91) – 0,76 (Шарада). Це підтверджує отримані нами раніше дані про високу ефективність відтоку азоту з вегетативних частин у процесі дозрівання у рослин лінії Київська остиста високобілкова [14], оскільки за літературними даними середнім для пшениці вважається значення коефіцієнта реутилізації на рівні 0,70–0,73. Але цей показник не дає відповіді на запитання яка, власне, частка азоту, що міститься у зрілому зерні, була накопичена завдяки реутилізації цього елемента з вегетативних частин рослини. Тому ми розраховували показник  $K_{pз}$ , який точніше характеризує фізіологічні джерела формування білковості зерна. Цікаво, що у Київської остистої високобілкової  $K_p$  і  $K_{pз}$  практично не різнилися. Це свідчить про те, що більша частина азоту в зерні рослин зазначеного генотипу мала походження із його запасів, створених у вегетативних органах до періоду цвітіння включно, і менше 20 % загальної кількості азоту в зернівках накопичувалося за рахунок додаткового поглинання в період наливу зерна. У рослин сорту Пивна  $K_{pз}$  також був високим, але ниж-

чий  $K_p$  свідчить про менш ефективну реутилізацію з вегетативних частин, ніж у Київської остистої високобілкової. Разом із високою зерновою продуктивністю, яка забезпечується в першу чергу накопиченням у зернівках крохмалю, це обумовлює зменшення білковості окремої зернівки, що добре видно із розрахунку кількості азоту, яка припадає на 1 зернівку (див. табл. 4). У високобілкового сорту MVM 52–91, навпаки,  $K_{pз}$  був нижчим за  $K_p$ , що свідчить про високий внесок процесів додаткового поглинання азоту рослиною протягом періоду наливу зерна в його білковість.

Отже, розрахунки коефіцієнтів реутилізації є досить ефективним інструментом аналізу фізіологічних шляхів формування фонду азоту в зернівках пшениці різних генотипів, або залежно від умов вирощування, проте ці показники прямо не пов'язані із абсолютною кількістю азоту в зерні чи його білковістю. Остання визначається співвідношенням у зернівці білка і крохмалю, тому зменшення з якихось причин накопичення останнього може призводити до підвищення білковості. Очевидно порівняно невисока зернова продуктивність та інтенсивне поглинання азоту протягом наливу зерна й обумовлює його високу білковість у рослин сорту MVM 52–91.

У рослин сортів Панна та Шарада  $K_p$  і  $K_{pз}$  мало різнилися між собою, хоча в останнього ці показники були дещо вищими. Тобто у рослин цих сортів процеси реутилізації та додаткового поглинання азоту після цвітіння були досить збалансованими,

але загальна маса пагона та зернова продуктивність у Панни були набагато вищими, ніж у Шаради. Тому, незважаючи на досить великий вміст азоту в зерні останнього сорту, валова кількість цього елемента в зерні з усього колоса у Панни також була набагато більшою, хоча його кількість у розрахунку на 1 зернівку суттєво не відрізнялась від цього показника у Шаради. Найвища кількість азоту, що припадала на 1 зернівку, була у рослин MVM 52–91 та Київської остистої високобілкової, проте загальний збір азоту, а отже і білка, з усього колоса найбільший у рослин останнього генотипу. На другому місці за цим показником був сорт Панна, а Шарада внаслідок невисокої продуктивності була на останньому.

### Висновки

Таким чином, рослини лінії Київська остиста високобілкова найкраще збалансовані за елементами зернової продуктивності та накопиченням і реутилізацією азоту з вегетативних органів, хоча при цьому здатність до додаткового поглинання азоту після цвітіння у них була виражена слабше, ніж у рослин сорту Панна. Зернова продуктивність високобілкових сортів MVM 52–91 і Шарада була нижчою, ніж у двох зазначених вище генотипів, тому загальний збір азоту з колоса у них був менший.

Отже, врожайний високоякісний сорт пшениці має поєднувати в собі такі фізіологічні ознаки як здатність до накопичення великої кількості азоту у вегетативних частинах до фази цвітіння, ефективну його реутилізацію у зерно в процесі дозрівання, що повинно супроводжуватись додатковим поглинанням азоту з ґрунту, а також високу озерненість колоса. При цьому показник білковості зерна має бути вище середнього, але не максимальним, оскільки остання ознака характерна для генотипів із невисокою зерновою продуктивністю.

### Перелік літератури

1. Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи отримання високих врожаїв пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 6. – С. 463–479.
2. Вавилов Н. И. Избранные сочинения. Генетика и селекция. – М.: Колос, 1966. – 559 с.
3. Павлов А.Н. Физиологические причины, определяющие уровень накопления белка в зерне различных генотипов пшеницы // Физиология растений. – 1982. – Т. 24, № 4. – С. 767–780.
4. 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. – Vol. 87, № 2–3. – P. 221–233.
5. 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 // Europ. J. of Agron. – 2007. – Vol. 26, № 3. – P. 179–186.
6. Tahir I., Nakata N. Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling // J. of Agron. and Crop Sci. – 2005. – Vol. 191, № 2. – P. 106–115.
7. Xu Z. Z., Yu Z. W., Wang D., Zhang Y. L. Nitrogen accumulation and translocation for winter wheat under different irrigation regimes // J. of Agron. and Crop Sci. – 2005. – Vol. 191, № 6. – P. 439–449.
8. 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 Breeding. – 2005. – Vol. 124, № 4. – P. 343–349.
9. Wang H., McCaig T. N., DePauw R. M. et al. Physiological characteristics of recent Canada Western Red Spring wheat cultivars: Components of grain nitrogen yield // Canad. J. of Plant Sci. – 2003. – Vol. 83, № 4. – P. 699–707.
10. Ehdai 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. – Vol. 73, № 1. – P. 47–61.
11. Ehdai B., Aloush G.A., Waines J.G. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat // Field Crops Res. – 2008. – Vol. 106, № 1. – P. 34–43.
12. Lawlor D.W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems // J. Exp. Bot. – 2002. – Vol. 53, № 370. – P. 773–787.

13. 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. of Plant Sci.* – 2008. – Vol. 88, № 1. – P. 35–42.
14. 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. – Т. 40, № 1. – С. 23–32.

*Представлено О.В. Дубровною  
Надійшла 28.01.2011*

**ГЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
РЕМОБИЛИЗАЦИИ АЗОТА В ПРОЦЕССЕ  
НАЛИВА ЗЕРНА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ**

*В.М. Починок, Д.А. Киризий*

Институт физиологии растений и генетики НАН  
Украины  
Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17  
e-mail: pochinok\_v@ukr.net

У растений озимой мягкой пшеницы пяти генотипов, различающихся по продуктивности и белковости зерна, изучали накопление и перераспределение азота между органами главного побега при созревании. Показано, что растения линии Киевская остистая высокобелковая лучше всего сбалансированы по элементам зерновой продуктивности и накоплению и реутилизации азота из вегетативных органов, хотя способность к дополнительному поглощению азота после цветения у них была выражена слабее, чем у растений сорта Панна. Обсуж-

даются физиологические признаки, улучшение которых генетическим путем будет способствовать повышению белковости зерна без снижения урожайности.

*Ключевые слова:* *Triticum aestivum* L., озимая пшеница, азот, ремобилизация, белок, продуктивность.

**GENOTYPICAL PECULIARITIES OF NITROGEN  
REMOBILIZATION DURING GRAIN FILLING  
IN WINTER WHEAT**

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

Institute of Plant Physiology and Genetics NAS of  
Ukraine  
Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylykivska st., 31/17  
e-mail: pochinok\_v@ukr.net

Nitrogen accumulation and redistribution among organs of main stem of five bread winter wheat genotypes differed in productivity and protein content have been investigated during maturation. It was shown that plants of line Kievskaya ostistaya vysokobelkovaya are balanced the best in indices of grain productivity and nitrogen accumulation and remobilization from vegetative organs, though their ability to nitrogen additional absorption after anthesis was less than that in variety Panna. Physiological traits those genetical improvement will promote enhancement of grain protein content without decrease of productivity are discussed.

*Key words:* *Triticum aestivum* L., winter wheat, nitrogen, remobilization, protein, productivity.