

УДК 581.131: 633.11

РЕУТИЛІЗАЦІЯ АЗОТУ В ЗЕРНО У РІЗНИХ СОРТІВ ПШЕНИЦІ ЗАЛЕЖНО ВІД УМОВ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ

© 2018 р. І. М. Шегеда¹, Д. А. Кірізій¹,
А. П. Іваницька², Л. В. Сеніна¹

¹Інститут фізіології рослин і генетики
Національної академії наук України
(Київ, Україна)

²Український інститут експертизи сортів рослин
(Київ, Україна)

Досліджено особливості реутилізації азоту з вегетативних частин пагона й елементів колоса у процесі наливу зерна залежно від сорту, фону мінерального живлення й позакореневого підживлення карбамідом. Рослини озимої пшениці шести сортів – Астарта, Київська остиста, Малинівка, Достаток, Куяльник, Наталка – вирощували у вегетаційному досліді на двох фонах мінерального живлення – $N_{160}P_{160}K_{160}$ і $N_{32}P_{32}K_{32}$ мг/кг ґрунту. Наприкінці фази цвітіння частину рослин позакоренево підживили розчином карбаміду з розрахунку 7 кг/га азоту. У фазі цвітіння і за повної стиглості визначали масу сухої речовини органів головного пагона, елементи зернової продуктивності, вміст азоту у вегетативних органах і зерні. Показано, що провідну роль у накопиченні азоту в зерні пшениці відіграють запаси цього елемента, акумульовані в пагоні до цвітіння, однак існує міжсортowa різниця за ефективністю його реутилізації з різних органів у зерно. Досліджені сорти різнилися також за внеском азоту, реутилізованого з пагона, у загальний його пул в зерні, що пояснюється різною здатністю до поглинання цього елемента з ґрунту після цвітіння. Рослини сорту Наталка із найвищою білковістю зерна характеризувалися найбільшим внеском додатково поглинутого після цвітіння азоту в накопичення його в зерні. За значного дефіциту мінерального живлення виявлено зниження ефективності реутилізації азоту з листків та стебла і підвищення – з елементів колоса. Позакоренево підживлення карбамідом позитивно впливало на ефективність реутилізації азоту з пагона, що сприяло збільшенню збору білка з колоса. Такий захід поліпшує загальну ефективність використання рослинами пшениці азоту для наливу зерна.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, пшениця озима, мінеральне живлення, азот, реутилізація, продуктивність

Головним показником якості зерна пшениці озимої є вміст білка (Рибалка, 2011). Накопичення білка в зерні безпосередньо пов'язане з азотним живленням. Цей макроелемент забезпечує найбільший приріст урожаю та покращення якості зерна (Моргун и др., 2010). Азот у зерні у складі білка нагромаджується як за рахунок реутилізації цього елемента, накопиченого до цвітіння, з вегетативних частин пагона, так і внаслідок поглинання з ґрунту. Накопичення та перерозподіл азоту є важливими

процесами, що визначають урожайність і якість зерна (Hirel et al., 2007; Gaju et al., 2011).

Одним із чинників, що визначають ефективність використання азоту рослиною, є ступінь його перерозподілу між вегетативними органами та зерном (Andersson, 2005). На вміст азоту в зерні сильно впливає кількість цього елемента, асимільованого до цвітіння і згодом ремобілізованого (Dupont, Altenbach, 2003; Ciampitti, Vun, 2013). Існує значна генетична варіабельність за продуктивністю (урожайність зерна, частка у зерні й загальне поглинання азоту і, зокрема, його поглинання після цвітіння), вмістом азоту в окремих органах на стадіях цвітіння і стиглості й ремобілізацією азоту з

Адреса для кореспонденції: Шегеда Ігор Миколайович,
Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, вул.
Васильківська, 31/17, Київ, 03022, Україна;
e-mail: igor.shegeda@ukr.net

окремих вегетативних органів до зерна протягом наливу.

Відомо, що у пшениці близько 50-95% азоту, що міститься в зерні на момент збирання, надходить внаслідок ремобілізації азоту, накопиченого в пагонах до цвітіння (Kichey et al., 2007). Найважливішими джерелами азоту для зерна є листки і стебла (Critchley, 2001). Вміст азоту у прапорцевому листку на стадії цвітіння значимо та позитивно корелює з його вмістом у зерні (Shi et al., 2013). Показано, що збільшення кількості азоту в листках сприяє стабільності врожаю зерна (DeBruin et al., 2013). За умов високого і середнього забезпечення рослин азотом накопичення його до цвітіння має більший вплив на врожайність зерна та частку азоту у ньому, ніж його поглинання після цвітіння (Gaju, 2014). Якщо умови навколишнього середовища не обмежують налив зерна, відмінності за кількістю ремобілізованого азоту залежать переважно від здатності рослин накопичувати його в запасуючих органах протягом періоду наливу (Barbottin et al., 2005). Завдяки використанню міченого азоту було виявлено вищий коефіцієнт ефективності ремобілізації азоту у листків (0,76) порівняно зі стеблами та лусками (до 0,73) (Kichey et al., 2007). Внесок коренів у ремобілізацію азоту до зерна порівняно із листками і стеблом незначний (Allard, 2013).

Вивчення особливостей перерозподілу азоту між частинами пагона і зерном важливе як для розуміння фундаментальних закономірностей накопичення білка, так і для розробки практичних підходів до посилення надходження азотовмісних речовин до зерна. Зв'язок кількості білка в зерні зі змінами вмісту азоту у вегетативних органах є підставою для поглибленого вивчення генотипних особливостей цих показників та пошуку засобів оптимізації азотного живлення. Серед останніх найбільш ефективним і широкоживаним є позакоренево підживлення рослин. Однак його вплив на процеси розподілу азоту між вегетативними і генеративними органами залишається недослідженим.

Метою нашої роботи було дослідити генотипні особливості реутилізації азоту з різних частин пагона пшениці, у зв'язку з накопиченням його в зерні залежно від фону мінерального живлення та позакореневого підживлення карбамідом.

МЕТОДИКА

Рослини шести сортів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) – Астарта, Київсь-

ка остиста, Малинівка, Достаток, Куяльник, Наталка – після перезимівлі у природних умовах пересаджували навесні у стадії кушніня у вегетаційні посудини на 10 кг субстрату (по 20 рослин у посудину). Склад ґрунтової суміші – 8 кг сірого опідзоленого легкосуглинкового ґрунту та 2 кг піску. Рослини вирощували на двох фонах мінерального живлення – оптимальному та низькому. В першому випадку у посудини при набиванні вносили мінеральні добрива у вигляді нітроамфоски у розрахунку $N_{160}P_{160}K_{160}$ мг/кг ґрунтової суміші. У посудини із низьким фоном мінерального живлення при набиванні вносили $N_{32}P_{32}K_{32}$ мг/кг ґрунтової суміші. Посудини розміщували на стелажі вегетаційного майданчика за природного освітлення, вологість ґрунту підтримували на рівні 60-70 % ПВ поливом зверху і в трубку.

Наприкінці цвітіння частину рослин позакоренево підживили азотом шляхом обприскування розчином карбаміду із розрахунку 7 кг/га діючої речовини (виходячи з кількості оброблених рослин). Таким чином, у другій половині вегетації для кожного сорту було сформовано по чотири варіанти: 1) високий фон мінерального живлення; 2) високий фон мінерального живлення, обробка карбамідом; 3) низький фон мінерального живлення; 4) низький фон мінерального живлення, обробка карбамідом.

У фазі цвітіння та за повної стиглості відбирали зразки для визначення маси сухої речовини окремих органів головного пагона рослин (листки, стебло, колос) та вмісту в ній загального азоту. Проби фіксували у сушильній шафі при 105°C і досушували при 70°C до сталої маси. У фазі цвітіння аналізували масу сухої речовини цілого колоса, за повної стиглості – масу незернових елементів (стрижень, колоскові луски). Вміст азоту визначали за методом К'ельдаля зі спалюванням за методом Починка (Починок, 1976). Визначали також зернову продуктивність головного колоса та вміст білка в зерні на приладі Inframatic 8600. За масою зерна і вмістом білка розраховували показники збору білка з колоса.

За відносним вмістом азоту (% сухої речовини) та масою органів розраховували валові кількості азоту в окремих частинах головного пагона рослин пшениці в період цвітіння та за повної стиглості за формулою:

$$N_b = N_{\%} m / 100,$$

де N_b – валова кількість азоту, мг; $N_{\%}$ – вміст азоту в сухій речовині, %; m – маса сухої речовини, мг.

За валовими кількостями азоту обчислювали коефіцієнти реутилізації цього елемента в період наливання зерна за формулами:

$$K_p = (N_{\text{ц}} - N_{\text{п}})/N_{\text{ц}} \text{ (Павлов, 1982),}$$

$$K_{\text{рз}} = (N_{\text{ц}} - N_{\text{п}})/N_3 \text{ (Кірівій, Рижикова, 2017),}$$

де K_p – коефіцієнт реутилізації, відповідає частці азоту, що містився у частинах пагона, яка відтекла із них у процесі наливання зерна; $K_{\text{рз}}$ – коефіцієнт реутилізації в зерно, показує, яка частка азоту, що міститься в зерні, надійшла до нього з вегетативних частин пагона або елементів колоса; $N_{\text{ц}}$ – валова кількість азоту (маса) в цілому пагоні чи його частині в період цвітіння, мг; $N_{\text{п}}$ – валова кількість азоту (маса) у вегетативних частинах пагона та елементах колоса за повної стиглості, мг; N_3 – валова кількість азоту (маса) в зерні з цілого колоса, мг.

Повторність дослідів 6-разова, аналізів – 3-разова. Отримані дані оброблені статистично за допомогою комп'ютерної програми Microsoft Excel методом кореляційного аналізу, на рисунках і в таблиці наведено середні значення та їх стандартні відхилення. Достовірність різниці між варіантами обговорюється за рівня значущості $P \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Перед початком аналізу отриманих результатів слід наголосити, що застосована у наших дослідях доза, еквівалентна 7 кг/га азоту, за нормальної густини посіву (4-5 млн. стебел на га) забезпечує додаткове надходження азоту 1,4-1,8 мг на пагін. Порівняно із середньою кількістю азоту, яка, за нашими даними, містилася в усьому пагоні в період цвітіння, ця доза становила прибавку близько 3% у рослин на високому фоні мінерального живлення і близько 6% – на низькому фоні, тобто була незначною.

Разом з тим, дані, наведені у таблиці, свідчать про помітний вплив позакореневого підживлення карбамідом на зернову продуктивність досліджених сортів пшениці. У рослин п'яти сортів прибавка маси зерна з колоса головного пагона за підживлення становила 10-20% порівняно із необробленими рослинами залежно від сорту і умов ґрунтового живлення. Лише у сорту Астарта позакоренево підживлення карбамідом у застосованій нами дозі практично не вплинуло на зернову продуктивність головного пагона.

Слід зазначити, що зменшення фону мінерального живлення у п'ять разів в умовах ве-

гетаційного дослідження призвело до зниження зернової продуктивності головного пагона рослин пшениці лише на 10-50% залежно від сорту. В першу чергу це пояснюється інгібуванням кушіння на низькому фоні, де формувався лише один пагін, тоді як на високому фоні у рослин, крім головного, було ще 1-2 продуктивні пагони. Тому в останньому випадку зернова продуктивність цілої рослини насправді була в 1,5-2 рази вищою, ніж на низькому фоні живлення. Проте ми наводимо дані для головного пагона, оскільки подальші розрахунки показників реутилізації азоту проведені саме для нього.

Вміст білка в зерні рослин на низькому фоні живлення був меншим, ніж на високому, але знову ж таки не в п'ять разів, а на 40-80% (відн.). Це пояснюється як згаданим інгібуванням кушіння, так і зниженням маси зерна з колоса, що дозволило підтримати його білковість на рівні близько 10% (абс.) для формування мінімально необхідного забезпечення зародка азотом у разі проростання. Не виявлено істотного впливу позакореневого підживлення карбамідом у застосованій дозі на вміст білка в зерні досліджених сортів пшениці, хоча у більшості випадків спостерігалася тенденція до підвищення цього показника. Лише у рослин сортів Малинівка і Куяльник на високому фоні живлення за обробки карбамідом білковість зерна дещо знизилася (на 0,7-0,9 % абс.), що, очевидно, було зумовлено значним підвищенням зернової продуктивності в цих варіантах, тобто ефектом «розбавлення». Збір білка з колоса був помітно вищим в усіх варіантах з обробкою рослин карбамідом на обох фонах мінерального живлення, крім варіантів з сортом Астарта. Збільшення збору білка зумовлено в першу чергу підвищенням зернової продуктивності за збереження рівня білковості. При цьому підвищення виносу азоту з білком зерна було значно вищим, ніж його доза, внесена за позакоренево підживлення. Це свідчить про підвищення ефективності використання азоту з ґрунту та його перерозподілу в рослині.

Найвища білковість зерна за високого фону мінерального живлення спостерігалася у рослин сорту Наталка, а найнижча – у сорту Астарта, що цілком відповідає їх сортовим особливостям. Зменшення фону мінерального живлення практично нівелювало різницю між сортами за цим показником. Очевидно, вміст білка у зерні пшениці близько 10% – це фізіологічний мінімум, нижче якого воно втрачає життєздатність, і який рослина намагається забезпечити всіма доступними способами (в першу

ШЕГЕДА та ін.

Зернова продуктивність головного пагона, вміст білка в зерні та збір білка з колоса у різних сортів озимої пшениці на високому (В) і низькому (Н) фоні мінерального живлення та за позакореневого підживлення карбамідом (К)

Сорт	Варіант	Маса зерна		Вміст білка, %	Збір білка	
		г	% варіанта без обробки		мг	% варіанта без обробки
Астарта	В	1,80±0,05		14,4±0,4	259±8	
	ВК	1,77±0,05	98	14,6±0,4	258±8	100
	Н	1,43±0,04		9,8±0,3	140±4	
	НК	1,44±0,04	101	10,0±0,3	144±4	103
Достаток	В	2,13±0,06		15,5±0,5	330±10	
	ВК	2,21±0,07	104	16,0±0,5	354±11*	107
	Н	1,32±0,04		9,9±0,3	131±4	
	НК	1,46±0,04*	111	10,0±0,3	146±4*	112
Наталка	В	1,85±0,05		17,8±0,5	329±10	
	ВК	2,05±0,06*	111	18,2±0,5	373±11*	113
	Н	1,31±0,04		10,1±0,3	132±4	
	НК	1,49±0,04*	114	10,3±0,3	153±5*	116
Київська остиста	В	1,25±0,04		16,3±0,5	204±6	
	ВК	1,36±0,04*	109	17,9±0,5*	243±7*	119
	Н	1,11±0,03		10,2±0,3	113±3	
	НК	1,35±0,04*	122	10,3±0,3	139±4*	123
Малинівка	В	1,10±0,03		16,5±0,5	182±5	
	ВК	1,34±0,04*	122	15,6±0,5	209±6*	115
	Н	1,02±0,03		9,7±0,3	99±3	
	НК	1,21±0,04*	119	9,9±0,3	120±4*	121
Куяльник	В	1,75±0,05		17,2±0,5	301±9	
	ВК	1,90±0,06*	109	16,5±0,5	314±9	104
	Н	1,16±0,03		10,0±0,3	116±3	
	НК	1,25±0,04*	108	10,2±0,3	128±4*	110

Примітка. * – Різниця із відповідним варіантом живлення без обробки карбамідом істотна за $P \leq 0,05$.

чергу обмеженням вегетативного росту і зменшенням кількості і маси зерен у колосі). За оптимальних умов живлення мінеральним азотом повною мірою реалізується генетичний потенціал сорту і проявляється міжсортowa диференціація за білковістю зерна.

З літератури відомо, що переважна кількість азоту, що накопичується у зерні при його досяганні у складі білків різних фракцій, забезпечується реутилізацією цього елемента з вегетативних частин рослини (Barraclough et al., 2007). Виходячи з даних щодо маси сухої речовини окремих частин пагона та вмісту в ній азоту, ми розрахували валову кількість цього елемента (мг) в усьому пагоні в період цвітіння та за повної стиглості (листки + стебло + елементи колоса за виключенням зерна), а також у зерні з усього колоса. Виявилось, що кількість азоту в частинах пагона в процесі наливу зерна зменшується у 3-4 рази внаслідок його реутилізації. При цьому між різницею кількості азоту в

усьому пагоні в період цвітіння і за повної стиглості та кількістю азоту в зерні з усього колоса спостерігався досить тісний кореляційний зв'язок (рис. 1, А). Зрозуміло, що п'ятиразова різниця у забезпеченні рослин мінеральним азотом призвела до деякого розриву між точками, які належать до варіантів з низьким і високим фоном живлення, але в межах цих груп також добре простежується тренд до підвищення кількості азоту в зерні зі збільшенням різниці між його кількістю у пагоні в період цвітіння та за повної стиглості.

Привертають увагу точки, що належать до сорту Наталка в контролі і за обробки карбамідом (позначені сірим), які за помірної кількості реутилізованого азоту відповідають високим рівням накопичення цього елемента в зерні. Якщо вилучити ці точки, то кореляція стає ще тіснішою (рис. 1, Б). Це свідчить, що на фоні загальної тенденції до підвищення накопичення азоту в зерні зі збільшенням обсягу його

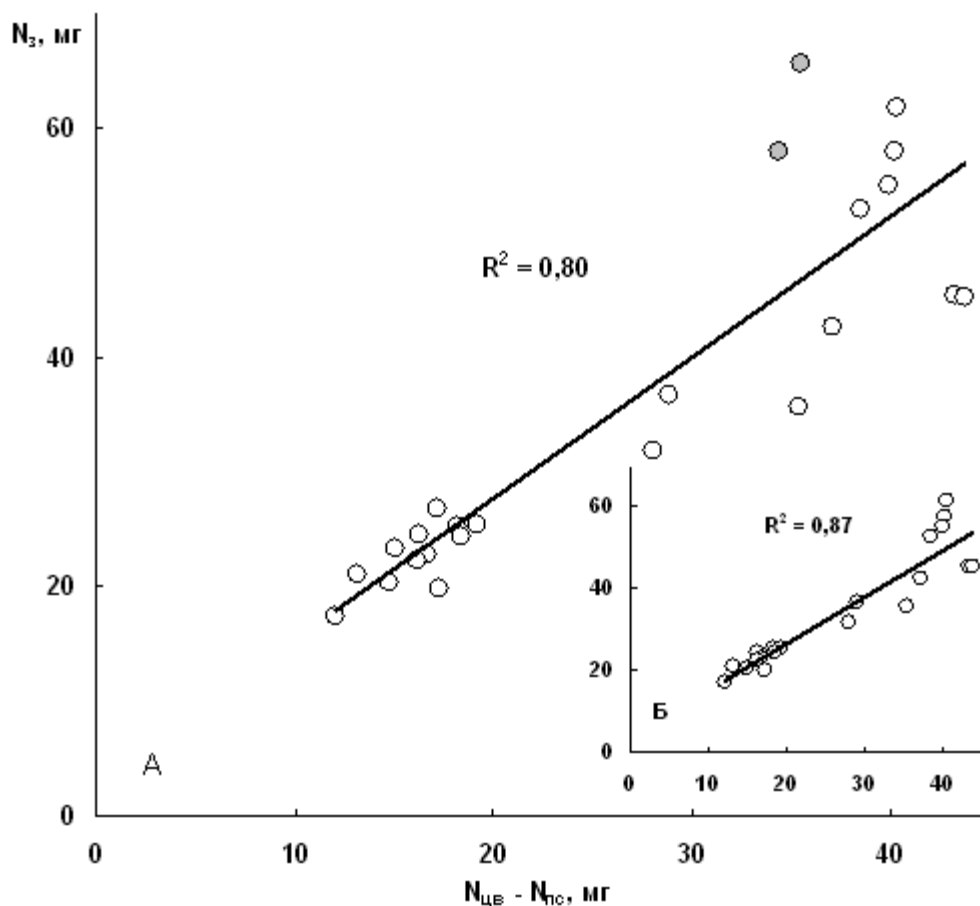


Рис. 1. Залежність між різницею кількості азоту в цілому пагоні в період цвітіння і за повної стиглості ($N_{цв} - N_{пс}$) та кількістю азоту в зерні з усього колоса (N_3). А – за всіма дослідженими сортами і варіантами живлення; Б – з вилученням даних для сорту Наталка.

реутилізації існує міжсортowa різниця за ефективністю функціонування інших механізмів забезпечення зерна азотом.

Розрахунки коефіцієнтів реутилізації азоту з усього пагона та його частин дозволили детальніше проаналізувати ефективність використання азоту, накопиченого до початку наливу зерна (рис. 2). Виявилось, що K_p з цілого пагона у досліджених сортів пшениці на високому фоні мінерального живлення варіював у межах 0,71-0,74. Зниження рівня ґрунтового живлення призвело до зменшення цього показника до 0,62-0,66. Позакоренеve підживлення карбамідом на високому фоні у більшості випадків спричинило неістотне підвищення K_p , тоді як на низькому фоні підвищення в разі обробки було достовірним і наближало цей показник до такого у рослин на високому фоні без обробки. У рослин сортів Наталка, Київська остиста і Малинівка K_p з листків був найвищим порівняно з іншими частинами стебла, а у сортів Астарт, Достаток і Куяльник K_p з листків і стебла був майже однаковим і помітно перевищував

цей показник для елементів колоса. Зниження фону мінерального живлення призвело до зменшення K_p як з листків, так і стебла, в усіх досліджених сортів, хоча і різною мірою. У листків це зменшення було найсильнішим у сорту Астарт, а найменш вираженим – у сортів Наталка і Куяльник. Проте в останнього найсильнішим було зменшення K_p із стебла, а найменш вираженим воно було у рослин сорту Київська остиста.

Позакоренева обробка карбамідом майже не впливала на K_p із листків і стебла на високому фоні мінерального живлення і у більшості випадків істотно підвищувала цей показник на низькому фоні.

У елементів колоса K_p був значно нижчим порівняно з таким у листків і стебла, однак, на відміну від них, цей показник у елементів колоса рослин усіх сортів помітно підвищувався зі зменшенням фону мінерального живлення. Позакоренева обробка карбамідом підвищувала

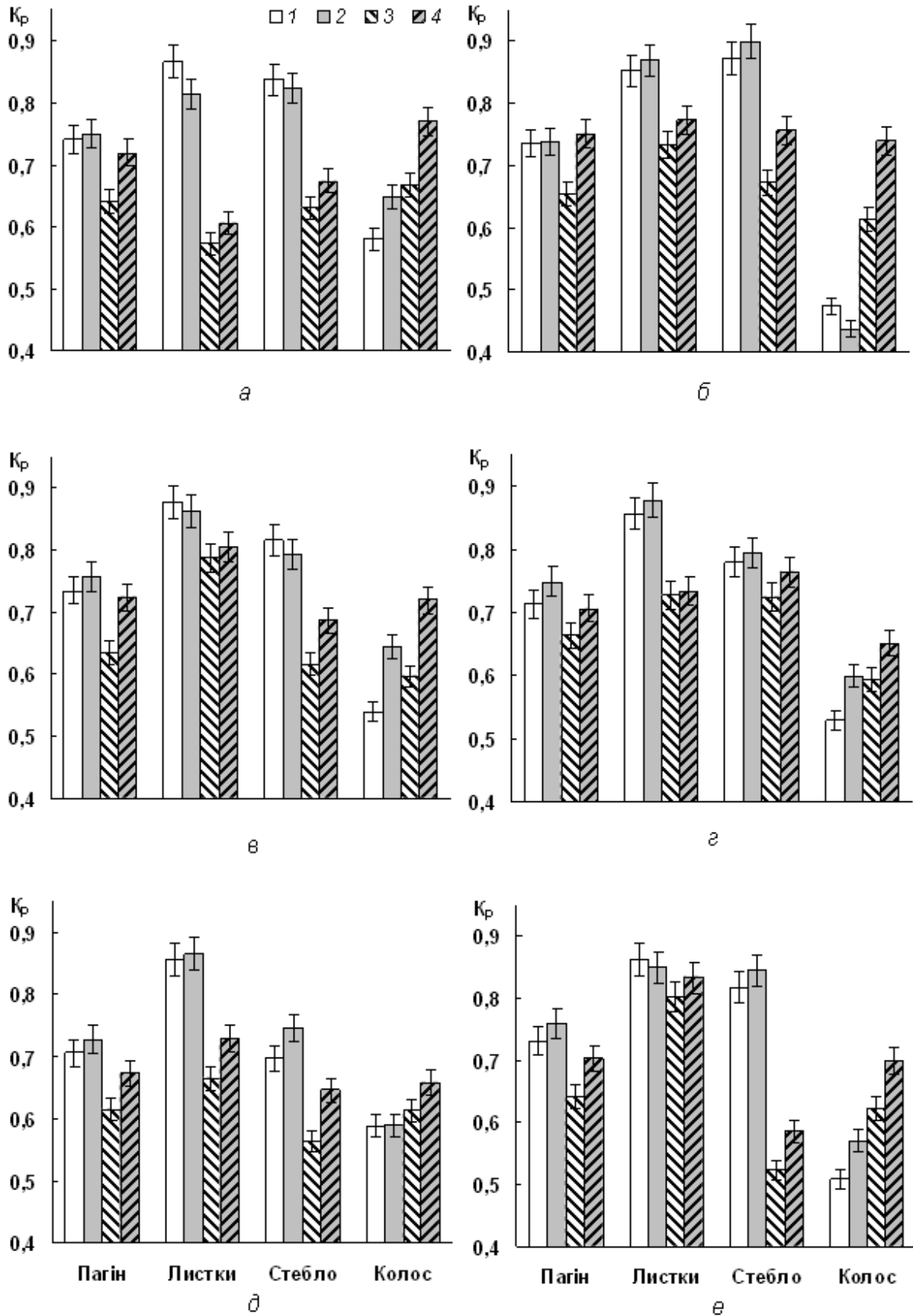


Рис. 2. Коефіцієнти реутилізації азоту з цілого пагона та його частин у процесі наливу зерна у різних сортів пшениці. Тут і на рис. 3: *a* – Астарта, *б* – Достаток, *в* – Наталка, *г* – Київська остиста, *д* – Малинівка, *е* – Куяльник; 1 – високий фон мінерального живлення; 2 – високий фон + позакоренева обробка карбамідом; 3 – низький фон; 4 – низький фон + обробка карбамідом.

K_p елементів колоса, особливо на низькому фоні живлення. Підвищення ефективності реутилізації азоту з елементів колоса на низькому фоні мінерального живлення можна пояснити тим, що реутилізація – це енергозалежний процес, в якому значну роль відіграють енергетичні витрати на транспорт органічних азотовмісних речовин флоємою. Оскільки на низькому фоні мінерального живлення внаслідок зменшення інтенсивності фотосинтезу енергозабезпеченість рослин значно гірша, ніж на високому (Киризий и др. 2014), колоскові луски, як найближчі до зернівок частини, потребують найменших транспортних витрат на реутилізацію азоту, і атрагувальна здатність зернівок сильніше стимулює цей процес.

У листків і стебла зменшення K_p на низькому фоні мінерального живлення зумовлено як зменшенням кількості азоту, накопиченого в цих органах, так і обмеженням його відтоку через зниження енергетичної забезпеченості цього процесу та більшу довжину транспортних шляхів до зернівок. Нестача азоту також обмежує вплив атрагувальної сили останніх на повноту реутилізації азотовмісних сполук з органів-донорів.

Слід зазначити, що показник K_p , розрахований за звичайною методикою (Павлов, 1982), характеризує ефективність чи повноту реутилізації азоту з цілого пагона або окремих його частин безвідносно щодо того, куди він надходить. Звісно, що азот з пагона реутилізується саме в зерно, але такий спосіб розрахунку не дає інформації про безпосередній внесок азоту, накопиченого в пагоні до періоду цвітіння, в акумуляцію цього елемента в зерні. Тому ми розраховували коефіцієнт K_{p3} , що являє собою відношення кількості азоту, який реутилізувався з пагона після цвітіння, до кількості азоту, накопиченого в зерні з усього колоса. Виявилось, що на відміну від K_p , досліджені сорти значно різнилися за K_{p3} , що залежав також від умов мінерального живлення та позакореневого внесення карбаміду (рис. 3).

Найбільшим цей показник для цілого пагона був у рослин сорту Київська остиста на високому фоні мінерального живлення (0,99), а найменшим – у рослин сорту Наталка (0,59). Це означає, що в останнього сорту лише приблизно 60% пулу азоту зерна забезпечується завдяки реутилізації з вегетативних частин пагона, а 40% надходить з іншого джерела, яким може бути тільки додаткове поглинання цього елемента з ґрунту після цвітіння. Цікаво, що за показником K_{p3} для цілого пагона реакція досліджу-

ваних сортів на зниження фону мінерального живлення була не такою однозначною, як за K_p . Так, у рослин сортів Астарта, Київська остиста і Малинівка K_{p3} за цих умов зменшувався (як і K_p), а у рослин сортів Достаток, Наталка і Куяльник майже не змінювався. За позакореневого підживлення карбамідом K_{p3} пагона зменшувався у рослин сортів Київська остиста і Малинівка, і майже не змінювався в інших.

Взагалі, K_{p3} цілого пагона складається із суми K_{p3} окремих його частин. Досліджені сорти різнилися за внеском окремих органів у накопичення азоту в зерні. У рослин сортів Астарта, Наталка, Київська остиста і Куяльник внесок стебла був дещо більшим, ніж листків, а у сортів Достаток і Малинівка – практично однаковим. Внесок елементів колоса на високому фоні мінерального живлення у більшості випадків був на рівні такого для листків. За зниженого фону мінерального живлення у листків і стебла рослин всіх сортів проявлялася однозначна тенденція до зменшення показника K_{p3} , а у елементів колоса навпаки – він підвищувався. Разом з тим, ступінь прояву зазначених змін в різних органах був сортоспецифічним. Тому зміни K_{p3} для цілого пагона залежно від рівня мінерального живлення визначалися співвідношенням K_{p3} окремих органів.

Наприклад, у рослин сорту Астарта зниження рівня мінерального живлення призвело до більш як дворазового зменшення K_{p3} листків і стебла, що супроводжувалось підвищенням K_{p3} елементів колоса лише на 37%. В результаті K_{p3} пагона у цього сорту зі зниженням рівня мінерального живлення істотно зменшився. У сорту Достаток, навпаки, K_{p3} листків і стебла зменшився на 30-35%, а K_{p3} елементів колоса зріс у 2,4 раза. Це компенсувало зменшення внеску листків і стебла, і в результаті K_{p3} цілого пагона за зниженого фону мінерального живлення практично не змінився. Така сама компенсація зменшення внеску листків і стебла в накопичення азоту в зерні за рахунок дворазового підвищення K_{p3} елементів колоса спостерігалася і у сортів Наталка та Куяльник. У трьох інших сортів (Астарта, Київська остиста і Малинівка) підвищення K_{p3} елементів колоса було не таким сильним і не компенсувало зменшення K_{p3} листків і стебла, що призвело до падіння K_{p3} цілого пагона за зниженого фону мінерального живлення. Слід відзначити, що це явище було характерним для сортів з високим K_{p3} цілого пагона ($> 0,8$), тоді як менша залежність цього показника від рівня живлення спостерігалася у сортів з $K_{p3} < 0,8$.

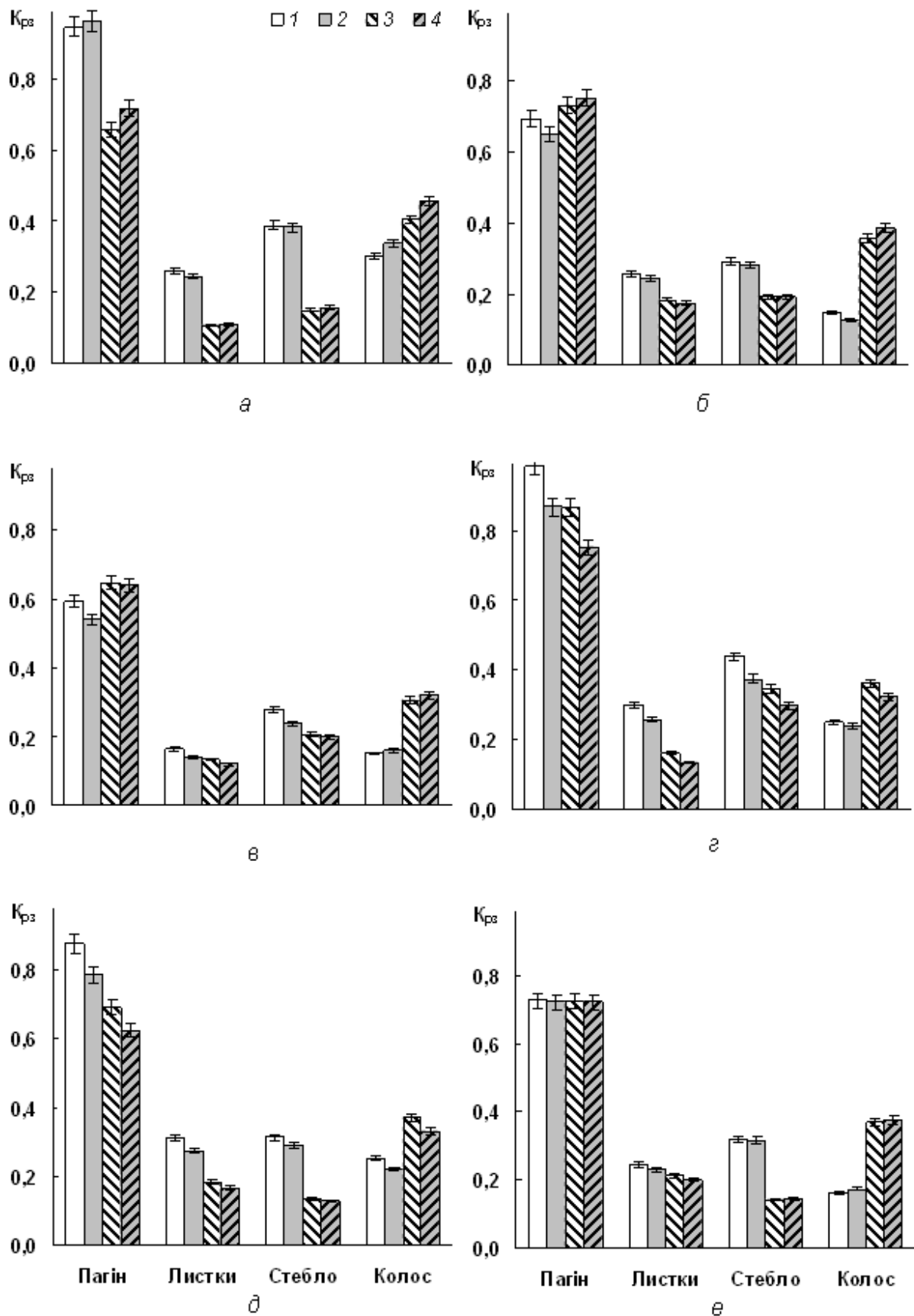


Рис. 3. Внесок азоту, накопиченого у цілому пагоні та окремих його частинах, у формування запасів цього елемента в зерні.

Очевидно, така закономірність пов'язана із різною здатністю сортів до поглинання азоту із ґрунту після цвітіння. Сорти, що менш до цього здатні, накопичують багато азоту в пагоні до цвітіння, а потім реутилізують його в зерно. Зменшення рівня мінерального живлення призводить до нестачі азоту в пагоні. Це стимулює подовження його поглинання і після цвітіння, що проявляється у зниженні K_{p3} . Сорти, у яких краще виражена функція поглинання азоту після цвітіння, менше залежать від резервів цього елемента у вегетативних частинах пагона. Тому внесок пагона у накопичення азоту в зерні у них менше залежав від фону мінерального живлення. Проте на внесок окремих органів останній мав вплив. За умов дефіциту азоту особливо підвищувався внесок елементів колоса.

Позакоренева обробка карбамідом у більшості випадків мало впливала на K_{p3} пагона, а у сортів Київська остиста і Малинівка навіть проявилася досить чітка тенденція до зменшення цього показника як на високому, так і низькому фоні мінерального живлення.

Отже, отримані нами результати ще раз засвідчують провідну роль запасів азоту, накопиченого у пагоні пшениці до цвітіння, у формуванні запасів цього елемента в зерні. Разом з тим, досліджені сорти помітно різнилися за внеском резервів азоту пагона у загальну кількість його в зерні. Очевидно, це зумовлено різницею здатності до додаткового поглинання азоту рослинами з ґрунту після цвітіння. Нагадаємо, що найсильніше ця здатність виявилася 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 більше 90% азоту в ньому накопичувалося саме за рахунок реутилізації. Те саме спостерігалось у 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 міжсортову різницю за білковістю зерна, але у сортів із сильніше вираженою здатністю до додаткового поглинання азоту після цвітіння майже не впливав на внесок резервів пагона у винос цього елемента із зерном. Разом з тим, ефективність реутилізації азоту з листків і стебел за цих умов помітно зменшувалася, а у елементів колоса – збільшу-

валася, можливі причини чого обговорювались вище.

Позакореневе підживлення карбамідом майже не впливало на білковість зерна, однак у більшості сортів (крім Астарти) помітно підвищувало зернову продуктивність і винос білка із зерном з усього колоса. При цьому підвищувалася ефективність реутилізації азоту, особливо на низькому фоні 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 було показано нами раніше (Шегеда та ін. 2018), обробка карбамідом стимулює фотосинтетичну активність листків завдяки компенсації процесів реутилізації азоту з початком наливу зерна. Це, з одного боку, сприяло підвищенню зернової продуктивності, а з другого – збільшувало ефективність реутилізації азоту внаслідок кращої енергозабезпеченості фізіолого-біохімічних процесів, які беруть в ній участь. Тому збільшення було особливо виразним на низькому фоні мінерального живлення, оскільки на високому енергозабезпеченості рослин не така критична. Відомо, що стимуляція активності фотосинтетичного апарату сприяє посиленню поглинальної здатності коренів та активізації відновлення нітратів і включення азоту в органічні сполуки (Lawlor, 2002). Саме цим можна пояснити зниження внеску азоту, накопиченого в пагоні до цвітіння, у формування його пулу в зерні у варіантах із підживленням карбамідом.

Таким чином, наші дослідження показали, що провідну роль у накопиченні азоту в зерні пшениці відіграють запаси цього елемента, акумульовані в пагоні до цвітіння, однак існує міжсортова різниця за ефективністю його реутилізації з різних органів у зерно. Досліджені сорти різнилися також за внеском азоту, реутилізованого з пагона, у загальний його пул у зерні, що пояснюється різною здатністю до поглинання цього елемента з ґрунту після цвітіння. Не знайдено зв'язку між генетично зумовленою ознакою білковості зерна та виявленими сортовими особливостями формування пулу азоту в зерні в період його наливу. Разом з тим, рослини сорту Наталка із найвищою у наших дослідах білковістю зерна характеризувалися найбільшим внеском додатково поглинутого після цвітіння азоту в накопичення його в зерні.

За значного дефіциту мінерального живлення зменшувались зернова продуктивність і вміст білка в зерні, при цьому міжсортowa різниця за білковістю практично нівелювалася. За цих умов виявлено зниження ефективності реутилізації азоту з листків та стебла і підвищення – з елементів колоса.

Позакореневе підживлення карбамідом у розрахунковій дозі 7 кг/га азоту позитивно впливало на ефективність реутилізації цього елемента з пагона, особливо за нестачі мінерального живлення. При цьому істотно підвищувалася зернова продуктивність за сталого вмісту азоту в зерні, що сприяло збільшенню збору білка з колоса. Такий захід поліпшує загальну ефективність використання рослинами пшениці азоту для наливу зерна, як накопиченого в пагоні до цвітіння, так і внесеного у ґрунт, завдяки стимуляції поглинання цього елемента в період після цвітіння. Це може сприяти реалізації генетично зумовленої ознаки білковості зерна за помірного дефіциту азоту в ґрунті, але за високого фону мінерального живлення або його жорсткої нестачі буде впливати в першу чергу на зернову продуктивність рослин.

ЛІТЕРАТУРА

- Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. 2014. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции. Киев : 480 с. (Kiriziy D.A., Stasik O.O., Pryadkina G.A., Shadchina T.M. 2014. Fotosintez. T. 2. Assimilyatsiya CO₂ i mekhanizmy yeye regulyatsii. Kiev : 480 p.)
- Кірізій Д.А., Рижикова П.Л. 2017. Сортові особливості реутилізації азоту з вегетативних частин пагона пшениці за різного рівня мінерального живлення. Физиология растений и генетика. 49 (1) : 15-24. (Kiriziy D.A., Ryzhikova P.L. 2017. Varietal peculiarities of nitrogen remobilization from the vegetative parts of wheat shoot under different levels of mineral nutrition. Fiziologiya Rastenii i Genetica. 49 (1) : 15-24.)
- Моргун В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А. 2010. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков. Физиология и биохимия культ. растений. 42 (5) : 371-392. (Morgun V.V., Schwartau V.V., Kiriziy D.A. 2010. Physiological fundamentals of grain cereals high productivity forming. Fiziologiya Rastenij i Genetica. 42 (5) : 371-392.)
- Павлов А.Н. 1982. Физиологические причины, определяющие уровень накопления белка в зерне различных генотипов пшеницы. Физиология растений. Pavlov A.N. 1982. Physiological causes that determine the level of protein accumulation in the grain of different wheat genotypes. Fiziologiya Rastenii. 24 (4) : 767-780.
- Починок Х.Н. 1976. Методы биохимического анализа растений. Киев : 333 с. (Pochinok H.N. 1976. Metody biochimicheskogo analiza rastenii. Kiev : 333 p.)
- Рибалка О.І. 2011. Якість пшениці та її поліпшення. Київ : 496 с. (Rybalka O.I. 2011. Yakist' pshenytsi ta ii polipshennya. Kyiv : 496 p.)
- Шегеда І.М., Починок В.М., Кірізій Д.А., Маменко Т.П. 2018. Вплив умов азотного живлення на фотосинтез, продуктивність і білковість зерна озимої пшениці. Физиология растений и генетика. 50 (2) : 105-114. Sheheda I.M., Pochinok V.M., Kiriziy D.A., Mamenko T.P. 2018. Influence of nitrogen supply on photosynthesis, grain productivity and protein content of winter wheat. Fiziologiya Rastenii i genetica. 50 (2) : 105-114.)
- Allard V. 2013. Genetic variability in biomass allocation to roots in wheat is mainly related to crop tillering dynamics and nitrogen status. Eur. J. Agron. 46 : 68-76.
- Andersson A. 2005. Nitrogen redistribution from the roots in post-anthesis plants of spring wheat. Plant Soil. 269 : 321-332.
- Barracough P.B., Lopez-Bellido R., Hawkesford M.J. 2007. Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilization of nitrogen during grain-filling in wheat. Field Crops Research. 156 : 242-148.
- Barbottin A., Lecomte C., Bouchard C., Jeuffroy M.H. 2005. Nitrogen remobilization during grain filling in wheat: genotypic and environment effects. Crop Sci. 45 : 141-150.
- Ciampitti I.A., Vyn T.J. 2013. Grain nitrogen source changes over time in maize: a review. Crop Sci. 53 : 366-377.
- Critchley C.S. 2001. A physiological explanation for the canopy nitrogen requirement of winter wheat : PhD Thesis : University of Nottingham, UK : 257 p.
- DeBruin J., Messina C.D., Munaro E., Thompson K., Conlon-Beckner C., Fallis L., Sevenich D.M., Gupta R., Dhugga K.S. 2013. N distribution in maize plant as a marker for grain yield and limits on its remobilization after flowering. Plant breeding. 132 : 500-505.
- Dupont F.M., Altenbach S.B. Molecular and biochemical impacts of environmental factors on wheat grain development and protein synthesis 2003. J. Cereal Sci. 38 : 133-146.
- Gaju O. 2014. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. Field Crop Res. 126 : 213-223.
- Gaju O., Allard V., Martre P., Snape J.W., Heumez E., Le Gouis J., Bogard M., Griffiths S., Orford S., Hubbart S., Foulkes M.J. 2011. Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency of wheat genotypes. Field Crop Res. 123 : 139-152.

- Hirel B., Le Gouis J., Ney B., Gallais A. 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *J. Exp. Bot.* 58 : 2369-2387.
- Kichey T., Hirel B., Heumez E., Dubois F., Le Gouis J. 2007. In winter wheat (*Triticum aestivum* L.) post-anthesis nitrogen uptake and remobilization to the grain correlate with agronomic traits and nitrogen physiological markers // *Field Crop Res.* 102 : 22-32.
- Lawlor D.W. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *J. Exp. Bot.* 53. 773-787.
- Shi R.L., Ton Y.P., Jin R.L., Zhang F.S., Zou C.Q. 2013. Characterization of Quantitative Trait Loci for Grain Minerals in Hexaploid Wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Integr. Agricult.* 12 : P. 1512-1521.

Надійшла до редакції
18.04.2008 р.

NITROGEN REUTILIZATION INTO GRAIN IN DIFFERENT WHEAT VARIETIES DEPENDING ON CONDITIONS OF MINERAL NUTRITION

I. M. Sheheda¹, D. A. Kiriziy¹, A. P. Ivanytska², L. V. Senina¹

¹*Institute of Plant Physiology and Genetics
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

E-mail: igor.sheheda@ukr.net

²*Ukrainian Institute for Plant Variety Examination
(Kyiv, Ukraine)*

The peculiarities of nitrogen reutilization from the vegetative parts of the shoot and from the elements of the ear during the grain filling, depending on the variety, the mineral background, and the leaf-feeding with the carbamide were investigated. The plants of six winter wheat varieties – Astarta, Kyivska ostysta, Malynivka, Dostatok, Kuyalnyk, Nataalka – were grown in a pot experiment on two mineral backgrounds – N₁₆₀P₁₆₀K₁₆₀ and N₃₂P₃₂K₃₂ mg/kg of soil. At the end of flowering, part of the plants was treated with urea solution at the dose of 7 kg/ha of nitrogen. The dry mass of the main shoot parts, the elements of grain yield, and the content of nitrogen in the vegetative organs and the grain were determined at the stages of flowering and of full ripeness. It has been shown that the reserves of nitrogen, which have been accumulated in the shoots until flowering, play the leading role in the accumulation of this element in grain, but there was a difference between the varieties on the efficiency of its remobilization from different organs into grain. The investigated varieties also differed in the contribution of nitrogen, reutilized from the shoots, to its total pool in grain, which is explained by the various capacity to absorption of this element from the soil after flowering. Plants of the 'Nataalka' variety with the highest grain protein content were characterized by the largest contribution of nitrogen, that was additionally absorbed after the flowering, to its accumulation in grain. Under significant deficiency of mineral nutrition nitrogen reutilization efficiency from the leaves and stems decreased and from the elements of the ear increased. Foliar treatment with the urea had a positive influence on the efficiency of nitrogen reutilization from the shoots, which contributed to the increase of the protein gather from the ear. Such a measure improves the overall efficiency of nitrogen use by wheat plants for grain filling.

Key words: *Triticum aestivum*, winter wheat, mineral nutrition, nitrogen, reutilization, productivity

**РЕУТИЛИЗАЦИЯ АЗОТА В ЗЕРНО
У РАЗНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ В ЗАВИСИМОСТИ
ОТ УСЛОВИЙ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ**

И. Н. Шегеда¹, Д. А. Киризий¹, А. П. Иваницкая², Л. В. Сенина¹

¹*Институт физиологии растений и генетики
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

E-mail: igor.shegeda@ukr.net

²*Украинский институт экспертизы сортов растений
(Киев, Украина)*

Исследованы особенности реутилизации азота из вегетативных частей побега и элементов колоса в процессе налива зерна в зависимости от сорта, фона минерального питания и внекорневой подкормки карбамидом. Растения озимой пшеницы шести сортов – Астарты, Киевская остистая, Малиновка, Достаток, Куяльник, Наталка – выращивали в вегетационном опыте на двух фонах минерального питания – $N_{160}P_{160}K_{160}$ и $N_{32}P_{32}K_{32}$ мг/кг почвы. В конце фазы цветения часть растений опрыскали раствором карбамида из расчета 7 кг/га азота. Во время фаз цветения и полной спелости определяли массу сухого вещества органов главного побега, элементы зерновой продуктивности, содержание азота в вегетативных органах и в зерне. Показано, что ведущую роль в накоплении азота в зерне пшеницы играют запасы этого элемента, аккумулированные в побеге до цветения, однако существуют межсортовые различия по эффективности его реутилизации из разных органов в зерно. Исследованные сорта различались также по вкладу азота, реутилизированного из побега, в общий его пул в зерне, что объясняется разной способностью к поглощению этого элемента из почвы после цветения. Растения сорта Наталка с самой высокой белковостью зерна характеризовались наибольшим вкладом дополнительно поглощенного после цветения азота в его накопление в зерне. При значительном дефиците минерального питания обнаружено снижение эффективности реутилизации азота из листьев и стебля и повышение – из элементов колоса. Внекорневая подкормка карбамидом положительно влияла на эффективность реутилизации азота из побега, что способствовало увеличению сбора белка с колоса. Этот прием улучшает общую эффективность использования растениями пшеницы азота для налива зерна.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, пшеница озимая, минеральное питание, азот, реутилизация, продуктивность