

## ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИН

---

---

УДК 582.131

### ЗВ'ЯЗОК МІЖ АКТИВНІСТЮ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ ПШЕНИЦІ ТА РЕМОБІЛІЗАЦІЄЮ АЗОТУ В ПРОЦЕСІ НАЛИВУ ЗЕРНА

© 2011 р. В. М. Починок, Д. А. Кірізій

*Інститут фізіології рослин і генетики*

*Національної академії наук України*

*(Київ, Україна)*

В умовах вегетаційного дослідження на рослинах озимої м'якої пшениці шести генотипів, що різнилися за висотою стебла, продуктивністю та білковістю зерна, вивчали фізіологічні характеристики фотосинтетичного апарату, розподіл сухої речовини за органами, вміст у ній азоту та ефективність його ремобілізації при досяганні. Виявлено кореляційний зв'язок між інтенсивністю фотосинтезу рослин пшениці та ефективністю ремобілізації азоту із вегетативних органів у період наливу зерна, який свідчить про зменшення частки азоту, що відтікає, зі збільшенням активності фотосинтетичного апарату. Висловлено припущення, що ця залежність є однією зі складових негативної кореляції між урожайністю пшениці та її білковістю.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum L.*, хлорофіл, фотосинтез, вміст азоту, продуктивність

Пшениця є зерновим злаком, який становить основу харчового раціону більшої частини людства (Моргун та ін., 2010). Вміст і співвідношення різних форм білка у зерні пшениці визначають його цінність та хлібопекарські якості. Оскільки білковість зерна є одним із визначальних чинників його ринкової ціни, а білки є основними азотовмісними сполуками, то генотипні особливості поглинання і розподілу азоту в рослинах пшениці привертають увагу дослідників (Починок, Кірізій, 2010).

На відміну від вуглеводів, головним джерелом яких за нормальних умов протягом наливу зерна є прапорцевий листок, а резерви стебла відіграють допоміжну роль, перерозподіл азотовмісних сполук має свої особливості. У загальних рисах відомо, що більше 60-70 % азоту, який міститься у стиглому зерні, забезпечується завдяки ремобілізації цього елемента,

накопиченого в різних органах рослини перед цвітінням (Dordas, 2009).

Хоча генетичні і молекулярні механізми, що регулюють поглинання азоту коренями, досліджені досить добре, механізми регуляції і фізіологічні особливості транспорту азоту із листків до зерна залишаються менш з'ясованими. Вважається, що синтез білка в зерні рослин конкретного генотипу обмежується донором, і що накопичення білка лімітується постачанням амінокислот з флоєми (Barneix, 2007). Показано, що немає обмежень у співвідношенні амінокислоти/цукри, що можуть бути експортовані донорами до флоєми. З іншого боку, відповідальні за поглинання  $\text{NO}_3^-$  переносники депресуються, коли вміст амінокислот у рослині збільшується. Виявлено, що посилення азотного живлення підвищує вміст цитокінінів, що запобігає старінню і протеолізу (Forde, 2002). Виходячи з цього, в літературі висувають два основні положення про регуляторні механізми, які діють протягом наливу зерна при високому забезпеченні рослини азотом. З одного боку, транспортери азоту в коренях інгібуються підви-

---

*Адреса для кореспонденції:* Починок Віталій Михайлович, Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, вул. Васильківська, 31/17, Київ, 03022, Україна; e-mail: pochinok\_v@ukr.net

## **ЗВ'ЯЗОК МІЖ АКТИВНІСТЮ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ**

щеним вмістом амінокислот у тканинах, і поглинання азоту зменшується. З іншого боку, підвищений вміст амінокислот підтримує високий вміст цитокінінів, інгібуючи деградацію білків листків і зменшуючи експорт амінокислот до флоєми, тобто їх ремобілізацію. Як наслідок, вміст білка в зерні не збільшується, незважаючи на високе азотне живлення (Tribou, Tribou-Blondel, 2002).

Не відкидаючи справедливості цих положень для кожного конкретного генотипу, зауважимо, що слід враховувати генотипні відмінності атрагувальної здатності акцептора. Обговорені механізми справедливі, коли вона досягає насичення і флоєма не може ефективно розвантажуватись. Якщо підвищити здатність окремої зернини накопичувати білок, або кількість зернин у колосі (в першу чергу генетичним шляхом), то можна збільшити ефективність використання підвищених доз азоту. З цього випливає, що генотипи пшениці, які різняться за здатністю накопичувати білок у зерні, будуть відрізнятися і за ефективністю використання підвищеного рівня азотного живлення.

Збільшення ефективності використання азоту є важливою умовою створення нових сортів пшениці. Для цього треба зменшити конкуренцію між вегетативними та генеративними органами за азот після цвітіння, та посилити його поглинання (Muurinen et al., 2007).

Однак внаслідок відомої негативної кореляції між урожаєм зерна і вмістом у ньому білка, важко покращити ці параметри у сортів, що наближаються до максимальних показників. За літературними даними, підвищення урожайності у нових високобілкових сортів канадських пшениць відбулося завдяки більшій продуктивності колоса, інтенсивності його наповнення і ефективнішій ремобілізації вуглеводів та азоту в зерно (Wang et al., 2008). Нові сорти накопичували більше азоту в прапорцевому листку і ефективніше його ремобілізували протягом наливу зерна. Це також спостерігалось і для інших органів.

Важливим депо азоту у вегетативних частинах рослини, який у процесі дозрівання ремобілізується до плодів, є ключовий фермент циклу Кальвіна – РБФК/О (Feller et al., 2008). Вміст РБФК/О у листках становить до 50% всього розчинного білка. Амінокислоти, що утворюються при його деградації в процесі старіння, транспортуються до акцепторів (листіків, що розвиваються, плодів). Катаболізм РБФК/О контролюється не тільки запитом з боку акцеп-

тора. Накопичення вуглеводів у тканинах також може прискорити старіння і деградацію РБФК/О за певних умов. Амінокислоти, утворені при протеолізі, швидко перерозподіляються у рослині у відповідності з донорно-акцепторними відносинами. У листках рослин пшениці з редукованою здатністю акцептора (наприклад, видалення колоса, переривання флоєми) РБФК/О деградує і накопичуються вільні амінокислоти. Вони навіть можуть вимиватися дощем з тканин старіючих рослин.

Літературні дані свідчать про наявність генетичної програми старіння у клітинах (Gregersen, Holm, 2007). Методами молекулярної генетики виявлено більш ніж 140 генів, залучених до регуляції старіння листків пшениці, зокрема деградації макромолекул і ремобілізації поживних речовин, в тому числі азоту через метаболізм амінокислот. Припускається участь цитозольно-пероксисомних циклів в інтеграції/деградації вуглеводів, жирних кислот і білків.

Як зазначається в літературі, у монокарпічних видів протягом репродуктивної стадії зерно, що росте, являє собою потужний акцептор азоту і переключає на себе його ремобілізацію із вегетативних органів (Bertheloot et al., 2008). Це зменшує інтенсивність фотосинтезу посіву і прискорює старіння листків. Розроблено модель розподілу азоту в рослині пшениці протягом наливу зерна, яка враховує вміст цього елемента в кожному листку пагона (Bertheloot et al., 2008). Таким чином, реутилізація азоту розглядається як комплекс локальних процесів на рівні окремих органів.

На нашу думку, саме подвійна роль РБФК/О (фотосинтетична та депонувальна) лежить в основі певного протиріччя між підтриманням активності фотосинтетичного апарату листків на високому рівні протягом наливу зерна, що сприяє збільшенню врожайності, та швидкістю і ефективністю ремобілізації азотомісних сполук із вегетативних органів, що зі свого боку визначає вміст білка у зерні, але прискорює деградацію фотосинтетичного апарату.

Мета нашої роботи полягала у вивченні фізіологічних характеристик фотосинтетичного апарату, розподілу сухої речовини за органами, вмісту в ній азоту у рослин озимої пшениці різних за продуктивністю та білковістю генотипів для виявлення зв'язків між інтенсивністю фотосинтезу та ефективністю ремобілізації азоту при досяганні зерна.

**МЕТОДИКА**

В експерименті використовували рослини озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) таких генотипів: MVM 52-91 (високобілкова), Пивна (низькобілкова, високопродуктивна), лінія Київська остиста високобілкова, Смуглянка (короткостеблова, інтенсивного типу), Миронівська 808 (високоросла, напівінтенсивного типу), селекційна лінія УК 273В (короткостеблова). Рослини вирощували за природного освітлення у вегетаційних посудинах на 10 кг сірого опідзоленого ґрунту з додаванням 10 г нітроамфоски. В одній посудині розміщувалось 20 рослин. У фазі виходу в трубку всі рослини підживлювали  $KNO_3$  та  $K_2HPO_4$  в розрахунку по 2 г кожної солі на посудину. Вологість ґрунту підтримували на рівні 60-70 % ПВ шляхом поливу зверху і в трубку.

У фазах колосіння, цвітіння та молочної стиглості проводили вимірювання інтенсивності газообміну прапорцевих листків. Показники газообміну реєстрували за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ПІАМ-5М, увімкненого за диференційною схемою. Невідокремлені від рослин прапорцеві листки (по два паралельно) розміщували у термостатованій (+25 °С) камері розміром 3 × 7 см та освітлювали лампою розжарювання КГ-2000 через водяний фільтр для усунення надлишку інфрачервоної радіації у спектрі її випромінювання. Густина променевого потоку на рівні листків становила 400 Вт/м<sup>2</sup> ФАР. Через камеру продували атмосферне повітря зі швидкістю 1 л/хв.

Інтенсивність фотосинтезу реєстрували через 40-50 хв після розміщення листка у камері, коли показники газообміну виходили на стаціонарний рівень. Інтенсивність транспірації вимірювали термоелектричним мікропсихрометром за різницею вологості повітря на вході та виході із камери. Інтенсивність фотодихання оцінювали за викидом  $CO_2$  листком протягом 1 хв після вимкнення світла, а темного дихання – через 10 хв після вимкнення світла. Розрахунки показників газообміну проводили згідно зі стандартною методикою (Фотосинтез ..., 1989).

У фазі цвітіння відбирали проби на визначення маси сухої речовини в органах та вмісту в ній загального азоту, фіксували у сушильній шафі при 105°C і досушували до постійної маси при 60°C. Вміст азоту в сухій речовині визначали за Починком (1976).

У фазі цвітіння також визначали вміст у прапорцевих листках хлорофілів *a*, *b* і суму каротиноїдів згідно з методикою Wellburn (1994). Визначення проводили безмацераційним методом шляхом екстракції пігментів із висічок диметилсульфоксидом при 67°C із наступним визначенням коефіцієнтів екстинкції отриманих розчинів на спектрофотометрі СФ-26 за відповідних довжин хвиль.

Наприкінці вегетації з настанням повної стиглості зерна визначали розподіл маси сухої речовини за органами, вміст у ній азоту та зернову продуктивність.

Дослід проводили у 5-разовому біологічному повторенні, вимірювання інтенсивності газообміну – у 5-6-разовому. Біохімічні аналізи проводили у триразовому повторенні. Дані обробляли статистично за допомогою електронних таблиць Microsoft Excel. У таблицях і на графіках наведені середні арифметичні значення показників та їх стандартні похибки.

**РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ**

Дослідження вмісту фотосинтетичних пігментів у прапорцевих листках виявило, що за кількістю хлорофілу *a* у розрахунку на грам сирової речовини досліджені генотипи різнилися мало (табл. 1). За вмістом хлорофілу *b* різниця була більш помітною. Найменшим цей показник був у MVM 52-91, а найбільшим – в УК 273В. Відповідно відношення хлорофілів *a/b* у цих двох генотипів також суттєво різнилося. У MVM 52-91 воно було майже в два рази більшим, ніж в УК 273В. Рослини інших чотирьох генотипів за цим показником посідали проміжне місце і мало різнилися між собою.

Вміст суми каротиноїдів у розрахунку на грам сирової речовини був найбільшим у MVM 52-91, а найменшим в УК 273В. Серед інших генотипів можна відзначити Миронівську 808, яка за цим показником перевищувала Пивну, Київську остисту високобілкову та Смуглянку, різниця між якими була несуттєвою.

При розрахунках вмісту хлорофілів на дм<sup>2</sup> листової поверхні спостерігалася дещо інша картина, ніж за вмістом на одиницю маси. Це зумовлено впливом на показник, що розглядається, таких параметрів листової пластинки, як її товщина та питома поверхнева щільність. Листки з однаковим вмістом хлорофілу на одиницю маси сирової речовини але з більшою питомою поверхневою щільністю будуть мати відповідно

## ЗВ'ЯЗОК МІЖ АКТИВНІСТЮ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ

**Таблиця 1. Вміст фотосинтетичних пігментів у прапорцевих листках рослин озимої пшениці різних генотипів у фазі цвітіння.**

Генотип	мг/г				мг/дм <sup>2</sup>				a/b
	хл a	хл b	хл a+b	каротиноїди	хл a	хл b	хл a+b	каротиноїди	
MVM 52-91	3,07±0,14	0,63±0,05	3,69±0,20	0,84±0,13	6,11±0,07	1,25±0,05	7,36±0,09	1,66±0,17	4,91
Пивна	2,91±0,07	0,88±0,09	3,78±0,16	0,59±0,02	5,22±0,08	1,58±0,14	6,80±0,20	1,05±0,05	3,33
Київська остиста високобілкова	3,00±0,14	0,84±0,08	3,84±0,12	0,56±0,02	5,42±0,18	1,51±0,15	6,92±0,05	1,01±0,04	3,63
Смуглянка	2,77±0,06	0,80±0,02	3,57±0,07	0,62±0,09	5,88±0,14	1,70±0,06	7,58±0,19	1,32±0,18	3,47
Миронівська 808	2,93±0,10	0,81±0,08	3,74±0,15	0,69±0,12	5,51±0,19	1,53±0,11	7,03±0,20	1,29±0,21	3,61
УК 273В	2,77±0,19	1,05±0,04	3,82±0,22	0,52±0,02	5,98±0,06	2,26±0,12	8,24±0,18	1,12±0,08	2,65

і більший вміст хлорофілу в розрахунку на дм<sup>2</sup> листової пластинки.

За вмістом хлорофілу на одиницю площі листової поверхні досліджені генотипи можна умовно поділити на дві групи. До першої групи з більшим вмістом хлорофілу входять генотипи MVM 52-91, Смуглянка та УК 273В, серед яких остання вирізнялась найбільшим значенням цього показника. До другої групи можна віднести генотипи Пивна, Київська остиста високобілкова та Миронівська 808, вміст хлорофілу в прапорцевих листках яких у розрахунку на дм<sup>2</sup> був меншим, ніж у рослин першої групи. При цьому різниці за обговорюваним показником між рослинами другої групи практично не було.

Сумарний вміст каротиноїдів у розрахунку на дм<sup>2</sup> листової поверхні був найбільшим у листках MVM 52-91, дещо меншим він був у сортів Смуглянка та Миронівська 808. Рослини трьох інших генотипів мало різнилися між собою за цим показником.

Отже у результаті проведених досліджень були виявлені відмінності за вмістом фотосинтетичних пігментів у прапорцевих листках рослин озимої пшениці різних генотипів. Показано, що різниця за вмістом хлорофілів у розрахунку на одиницю площі визначається переважно питомою поверхневою щільністю листків, тоді як за вмістом хлорофілів у розрахунку на одиницю маси листової тканини відмінності між рослинами були менш значними. Високобілковий MVM 52-91 суттєво вирізнявся підвищеним вмістом каротиноїдів серед усіх досліджених генотипів за обох способів розрахунку цього показника.

Прапорцеві листки рослин MVM 52-91, Смуглянки та УК 273В мали високу інтенсив-

ність фотосинтезу у фазі колосіння, причому різниця між рослинами цих генотипів була несуттєвою (табл. 2). Рослини трьох інших генотипів можна розташувати у порядку зменшення цього показника таким чином: Пивна, Київська остиста високобілкова та Миронівська 808. У фазі цвітіння сорт Смуглянка вирізнявся найбільшою інтенсивністю фотосинтезу серед усіх досліджених генотипів, а найменшим цей показник був у Миронівської 808. Генотипи Пивна, MVM 52-91, Київська остиста високобілкова та УК 273В утворювали середню групу. При цьому у MVM 52-91 та УК 273В інтенсивність фотосинтезу була трохи вищою від сорту Пивна та лінії Київська остиста високобілкова. У фазі молочної стиглості найвища інтенсивність фотосинтезу була у MVM 52-91. У сорту Смуглянка та лінії УК 273В цей показник був дещо меншим, а далі у порядку зменшення розташовувалися генотипи Пивна, Київська остиста високобілкова та Миронівська 808.

Загалом сорт Смуглянка вирізнявся серед рослин досліджених генотипів високою інтенсивністю фотосинтезу у фазах колосіння і цвітіння, а MVM 52-91 – у фазі молочної стиглості. Інтенсивність фотосинтезу прапорцевих листків Миронівської 808 була найнижчою в усі три досліджені фази розвитку рослин. Крім того, слід відзначити, що у рослин всіх досліджених генотипів максимальна інтенсивність фотосинтезу спостерігалася у фазі колосіння із поступовим зниженням у фазі цвітіння та молочної стиглості.

Інтенсивність фотодихання також була найнижчою у фазі молочної стиглості, різниця за величиною цього показника у рослин досліджених генотипів у фазах колосіння – цвітіння переважно була недостовірною. Найвища інтенсивність фотодихання спостерігалася у сорту

**ПОЧИНОК, КІРІЗІЙ**

**Таблиця 2. Параметри газообміну прапорцевих листків рослин озимої пшениці різних генотипів (Ф/ФД – відношення інтенсивності фотосинтезу до фотодихання,  $r_0$  – загальний опір дифузії  $CO_2$ ,  $r_1$  - листковий опір дифузії  $CO_2$ ,  $r_m$  – опір мезофілу).**

Генотип	Фаза розвитку	Фото-синтез	Фото-дыхання	Темнове дихання	Транспірація	Ф/ФД	$r_0$	$r_1$	$r_m$
		мг $CO_2/(дм^2 \text{ год})$			г $H_2O/(дм^2 \text{ год})$				
MVM 52-91	Колосіння	26,0±1,3	4,8±0,3	3,0±0,2	1,65±0,13	5,4	7,53	6,80	0,73
	Цвітіння	22,7±1,4	5,5±0,3	3,8±0,6	1,59±0,15	4,1	8,72	7,08	1,64
	Молочна стиглість	21,4±0,9	3,4±0,5	2,1±0,4	1,52±0,12	6,3	9,31	7,44	1,87
Пивна	Колосіння	24,0±1,6	6,3±0,5	2,8±0,5	1,61±0,15	3,8	8,21	6,99	1,22
	Цвітіння	21,1±1,8	5,8±0,9	2,1±0,6	1,46±0,13	3,6	9,45	7,77	1,68
	Молочна стиглість	17,0±1,9	3,3±0,9	2,0±0,6	1,25±0,13	5,2	11,88	9,16	2,72
Київська остиста високобілкова	Колосіння	20,9±1,8	4,5±0,7	3,0±0,4	1,38±0,15	4,6	9,52	8,26	1,26
	Цвітіння	20,3±1,5	5,3±0,4	3,7±0,6	1,37±0,12	3,8	9,82	8,33	1,49
	Молочна стиглість	14,9±1,8	2,9±0,5	2,9±0,2	1,22±0,19	5,2	13,62	9,42	4,20
Смуглянка	Колосіння	27,2±1,7	7,2±0,5	3,6±0,6	1,90±0,01	3,8	7,17	5,81	1,36
	Цвітіння	25,3±1,4	6,3±0,4	3,4±0,4	1,79±0,19	4,0	7,76	6,22	1,54
	Молочна стиглість	19,8±0,7	4,7±0,2	2,1±0,4	1,44±0,16	4,3	10,12	7,91	2,21
Миронівська 808	Колосіння	18,4±1,4	5,3±0,4	2,2±0,6	1,33±0,09	3,5	10,90	8,60	2,30
	Цвітіння	17,3±1,7	5,3±0,5	2,7±0,3	1,28±0,11	3,3	11,68	8,98	2,70
	Молочна стиглість	11,2±1,5	3,8±0,6	1,7±0,5	0,81±0,18	2,9	18,38	14,64	3,73
УК 273В	Колосіння	27,0±1,1	7,1±0,5	3,5±0,0	1,77±0,15	3,8	7,24	6,27	0,98
	Цвітіння	23,4±1,5	6,6±0,6	3,7±0,4	1,81±0,04	3,5	8,44	6,14	2,30
	Молочна стиглість	20,6±0,8	4,4±0,1	2,2±0,2	1,64±0,06	4,7	9,68	6,85	2,83

Смуглянка, що й не дивно, оскільки цей процес зумовлений оксигеназною функцією РБФК/О і поєднаний метаболічним ланцюжком із фотосинтезом. Збалансованість цих процесів краще характеризує відношення інтенсивності фотосинтезу до фотодихання. Видно, що цей показник найменший у Миронівської 808 і найбільший у MVM 52-91. Це свідчить, що у MVM 52-91 карбоксилазна функція РБФК/О оптимізована краще, ніж у рослин інших генотипів, а у Миронівської 808 ефективність роботи фотосинтетичного апарату невисока, оскільки втрачається значна частина асимільованого вуглецю. Генотипи Пивна, Київська остиста високобілкова та Смуглянка також мали досить високі значення цього показника.

Темнове дихання листків визначається переважно пулом асимільатів, утворених в процесі фотосинтезу на світлі та енерговитратами на їх відтік з листків. Тому найменшим воно було у Миронівської 808, а підвищеним у MVM 52-91, Смуглянки, УК 273В.

Показники інтенсивності транспірації в цілому були у відповідності зі значеннями інтенсивності фотосинтезу. Це свідчить, що переважну роль у поглинанні вуглекислого газу листками пшениці відіграла ефективність роботи продигового апарату. Таке твердження добре ілюструють розрахунки опорів дифузії  $CO_2$  в листок. З них видно, що продиговий опір був у кілька разів більшим від опору мезофілу у рослин всіх досліджених генотипів і значною мірою визначав різницю між генотипами за інтенсивністю асиміляції  $CO_2$ .

Відомо, що більшу частину опору мезофілу становить опір карбоксилювання, який, у свою чергу, зумовлений активністю РБФК/О. Звідси можна припустити, що на рівні біохімічних процесів фіксації  $CO_2$  у хлоропластах рослин пшениці обмеження потоку вуглекислого газу до центрів карбоксилювання значно менші, ніж на шляху від атмосфери до клітин мезофілу, обмеження на якому визначаються анатомо-морфологічною структурою листків, і в першу чергу – продигового апарату.

### ЗВ'ЯЗОК МІЖ АКТИВНІСТЮ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ

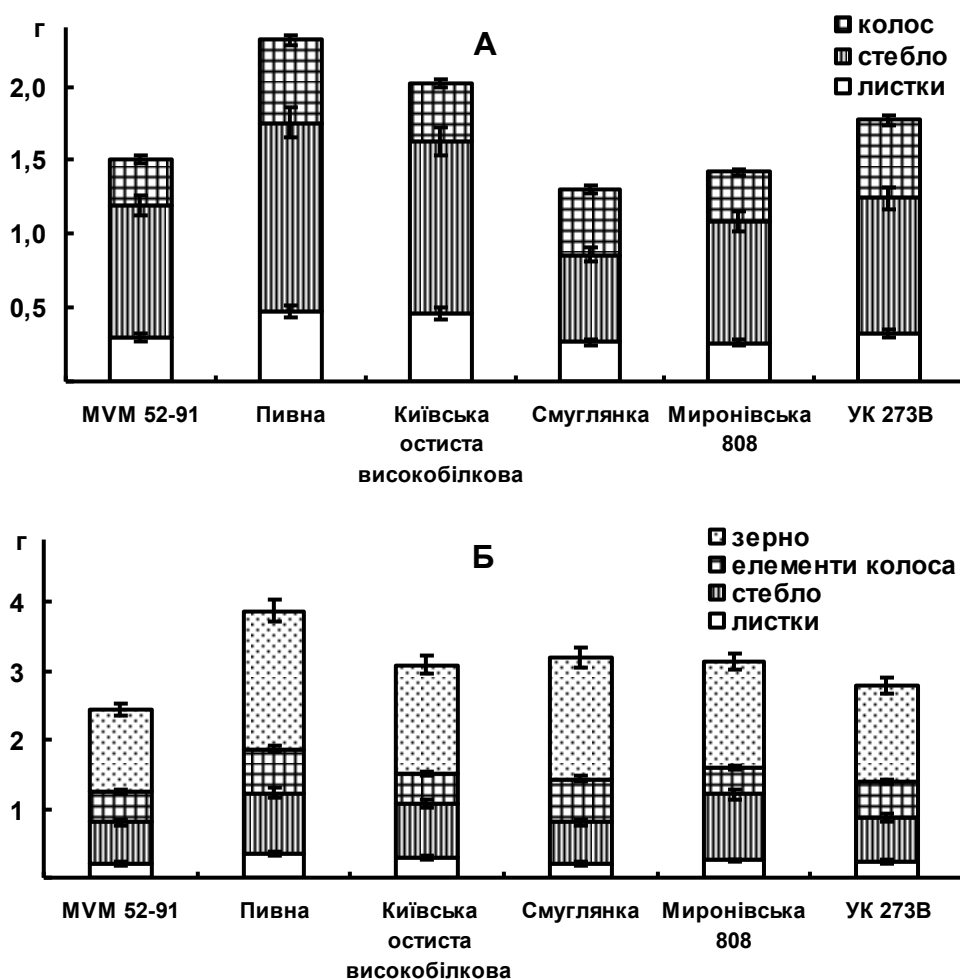


Рис 1. Розподіл маси сухої речовини (г) між частинами головного пагона рослин озимої пшениці різних генотипів у фазі цвітіння (А) та за повної стиглості (Б).

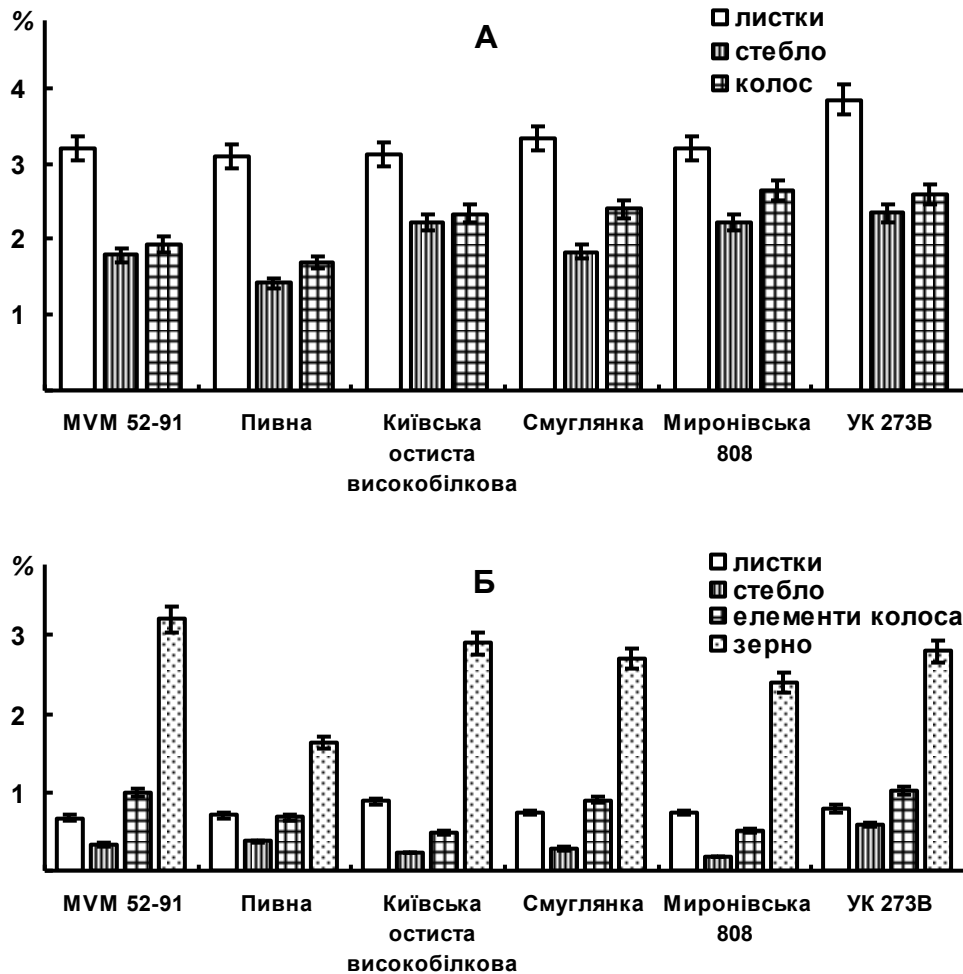
Дифузійний опір продохів при вимірюваннях газообміну листової поверхні зумовлений як кількістю продохів на одиницю площі, так і їх апертурою, тобто ступенем відкритості продохової щілини. Можна припустити, що добір генотипів пшениці за цими показниками сприятиме поліпшенню асиміляційної активності нових сортів. Проте при цьому слід завжди враховувати принаймні два моменти: характер розподілу асимільованого вуглецю між органами рослини та збільшення витрат води зі зменшенням опору продохів. Останнє може негативно позначитися на стійкості рослин до посухи, що зведе нанівець переваги від підвищення інтенсивності фотосинтезу. Очевидно, це є однією із складових відомого протиріччя між продуктивністю рослин та їхньою стійкістю до стресів.

Аналіз розподілу сухої речовини між надземними органами рослин озимої пшениці різних генотипів у фазі цвітіння свідчить, що

більша її частина (приблизно половина) була зосереджена у стеблі (рис. 1, А). Інша частина розподілялась між листками та колосом, при цьому у MVM 52-91, Київської остистої високобілкової та Миронівської 808 – майже порівну, тоді як у сортів Пивна, Смуглянка та лінії УК 273В маса колоса була приблизно на 20 % більшою від маси листків. Загальна маса пагона у фазі цвітіння була найбільшою у сорту Пивна, а найменшою – у Смуглянки, проте частка маси колоса в загальній масі пагона останньої була найвищою.

Для рослин за повної стиглості характерне зосередження більшої частини маси сухої речовини пагона у зерні, при цьому маса стебел і листків скоротилася порівняно з такою у фазі цвітіння (рис. 1, Б). Це свідчить про відтік до зерна в процесі його наливу речовин, депонованих у стеблі до цвітіння, а також про реутилізацію із листків вуглецевих та азотовмісних сполук внаслідок деградації їх структурної та

## ПОЧИНОК, КІРІЗІЙ



**Рис. 2.** Вміст азоту (%) в сухій речовині органів головного пагона рослин озимої пшениці різних генотипів у фазі цвітіння (А) та за повної стиглості (Б).

метаболічної організації при старінні та відмиранні. Найбільша зернова продуктивність одного пагона була у сорту Пивна. Інші генотипи розташувалися у порядку зменшення цього показника так: Смуглянка, Київська остиста високобілкова, Миронівська 808, УК 273В, MVM 52-91.

Загальна маса пагона за повної стиглості була найбільшою у сорту Пивна, проте, на відміну від фази цвітіння, на друге місце серед рослин досліджених генотипів за цим показником вийшов сорт Смуглянка. Нагадаємо, що рослини цього сорту мали високі показники активності фотосинтетичного апарату, чим зумовлене скорочення відставання за накопиченням сухої речовини пагоном від рослин інших генотипів. Слід також наголосити, що у сорту Смуглянка переважна частина маси сухої речовини зерна забезпечувалась інтенсивним надходженням продуктів фотосинтезу після цвітіння, а реути-

лізація із листків та стебел відігравала другорядну роль.

Разом з тим, на прикладі MVM 52-91 видно, що висока інтенсивність фотосинтезу не завжди супроводжується високою зерною продуктивністю. Очевидно, у рослин цього генотипу підвищена активність фотосинтетичного апарату спрямована на забезпечення енергією якихось інших метаболічних процесів. Зауважимо, що лінія MVM 52-91 вирізнялася серед рослин досліджених генотипів високим вмістом в зерні азоту (а отже – й білка, див. нижче), поглинання та асиміляція якого, як відомо, потребує значних енерговитрат.

За вмістом азоту в листках у фазі цвітіння рослини досліджених генотипів різнилися мало (рис. 2, А). Тільки в УК 273В цей показник був дещо вищим. Вміст азоту в стеблах Київської остистої високобілкової, Миронівської 808 та УК 273В був приблизно однаковим, а у Смуг-

### ЗВ'ЯЗОК МІЖ АКТИВНІСТЮ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ

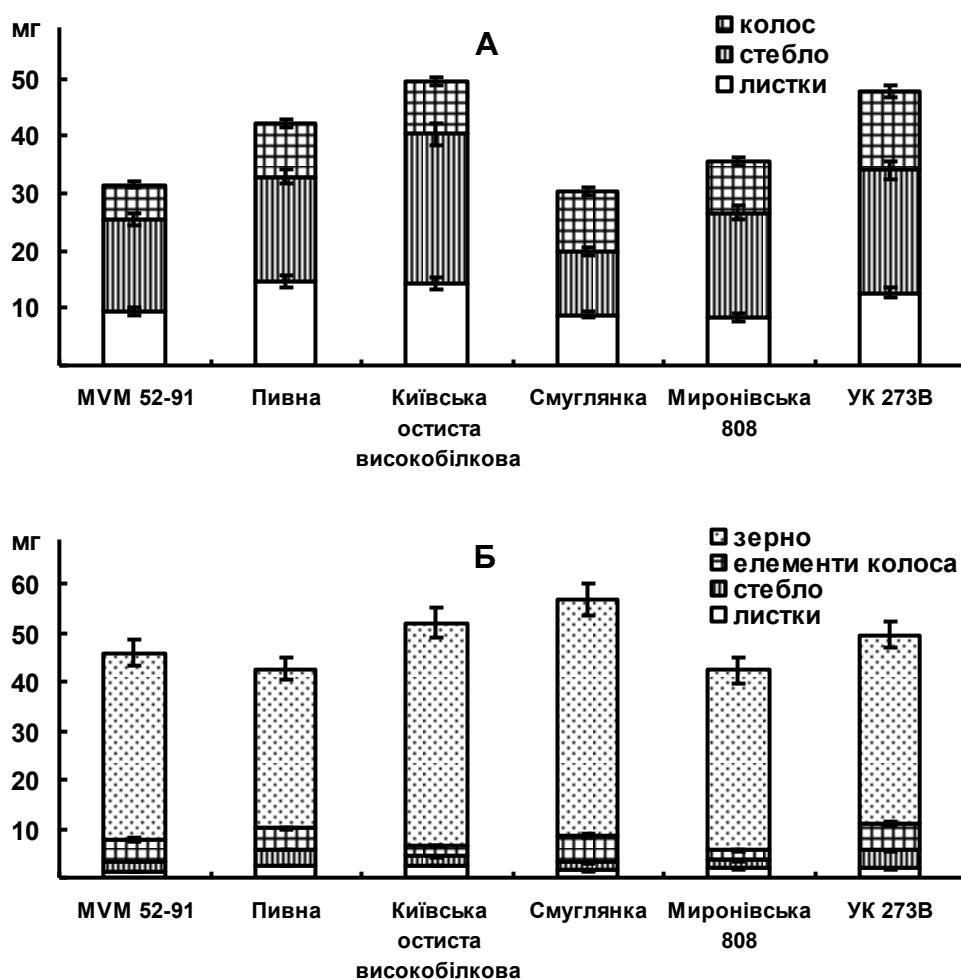


Рис. 3. Валові кількості азоту (мг) в частинах головного пагона рослин озимої пшениці різних генотипів у фазі цвітіння (А) та за повної стиглості (Б).

лянки і MVM 52-91 трохи нижчим. Найменший вміст азоту в стеблах та елементах колоса у фазі цвітіння спостерігався у сорту Пивна.

Для повної стиглості характерним було сильне (у 4-5 разів) зменшення вмісту азоту в листках та стеблах і накопичення значної його кількості у зерні (рис. 2, Б). В елементах колоса також спостерігалось зменшення вмісту азоту, хоча і не таке різке, як у вегетативних частинах. Все це є наслідком процесів реутилізації азоту, які активізуються в період наливу зерна, що є характерним для багатьох зернових культур. Найбільший вміст азоту в зерні спостерігався, як вже згадувалося, у MVM 52-91, а найменший – у сорту Пивна. Київська остиста високобілкова посідала друге місце за цим показником, далі в порядку зменшення йшли генотипи УК 273В, Смуглянка та Миронівська 808.

На підставі даних щодо розподілу маси сухої речовини між органами і частинами пагонів рослин пшениці та вмісту в ній азоту були

розраховані валові кількості азоту (вміст × маса) в окремих частинах рослини та цілому пагоні (рис. 3). У фазі цвітіння азот був розподілений між частинами пагона досить рівномірно, хоча можна відзначити, що у MVM 52-91, Київської остистої високобілкової та Миронівської 808 значна частка цього елемента (до половини загальної кількості) була зосереджена в стеблі. Для фази повної стиглості характерне накопичення переважної кількості азоту (80 % і більше) в зерні. Залишок азоту у вегетативних органах та елементах колоса становив 10-15% від його валової кількості в надземній частині рослини.

Ці результати дали змогу розрахувати коефіцієнти ремобілізації азоту із вегетативних частин в процесі наливу зерна за формулами:

$$K_p = (N_n - n)/N_n \text{ та } K_{pz} = (N_n - n)/N_z,$$

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



## ПОЧИНОК, КІРІЗІЙ

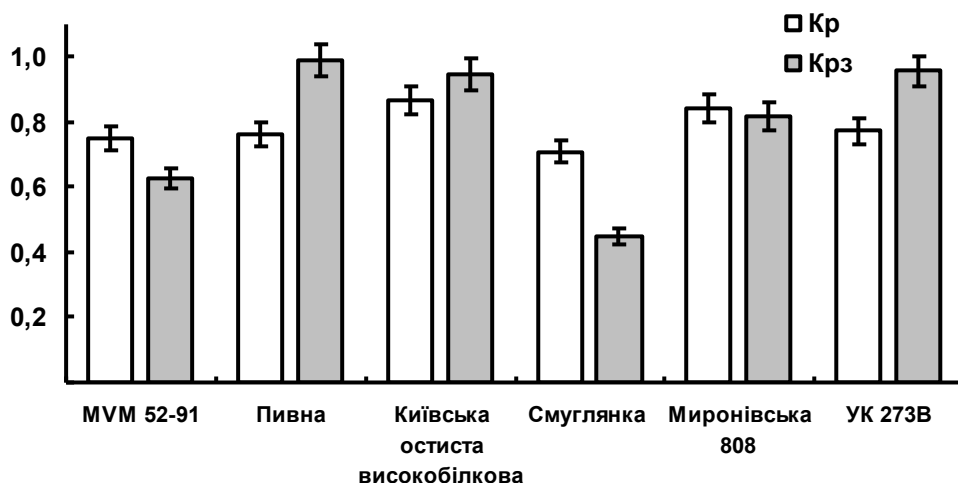


Рис. 4. Коефіцієнти реутилізації азоту із вегетативних частин пагонів озимої пшениці різних генотипів у процесі наливу зерна (пояснення у тексті).

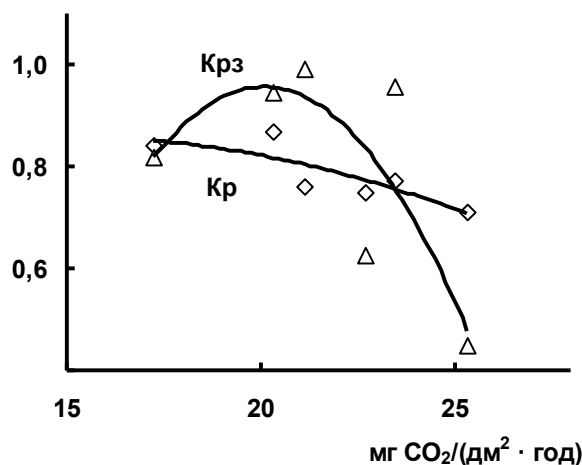


Рис. 5. Залежність між інтенсивністю фотосинтезу прапорцевих листків рослин озимої пшениці різних генотипів та коефіцієнтами реутилізації азоту в процесі наливу зерна.

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

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

Коефіцієнт  $K_p$  показує, яка частина азоту, накопиченого у вегетативних частинах на час цвітіння, відтекла з них протягом досягання (Павлов, 1982). Однак цей коефіцієнт не дає інформації про те, куди подівся ремобілізований азот. Тому ми запропонували коефіцієнт  $K_{pz}$ , що показує, яка частка азоту, накопиченого у стиглому зерні, була ремобілізована із вегетативних частин рослини.

Оскільки базовою величиною для розрахунку цих коефіцієнтів була валова кількість азоту в пагоні у період цвітіння, їх менші значення свідчать про посилене додаткове погли-

нання азоту рослиною в період молочної – молочно-воскової стиглості (рис. 4). Особливо це було характерним для сорту Смуглянка та лінії MVM 52-91, валова кількість азоту в пагонах яких у період цвітіння була порівняно з рослинами інших генотипів невисокою, проте за повної стиглості вони зрівнялися з іншими (MVM 52-91) або випередили їх (Смуглянка).

Показано, що між інтенсивністю фотосинтезу та коефіцієнтами ремобілізації азоту існують певні зв'язки, які апроксимуються поліноміальними функціями другого ступеня (рис. 5). Зв'язок між фотосинтезом та  $K_p$  був тіснішим ( $R^2 = 0,71$ ), ніж між фотосинтезом та  $K_{pz}$  ( $R^2 = 0,63$ ). Головна особливість виявленої залежності полягала у зменшенні коефіцієнта ремобілізації азоту зі збільшенням інтенсивності фотосинтезу. Очевидно, це зумовлено тим, що

## ЗВ'ЯЗОК МІЖ АКТИВНІСТЮ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ

підвищена інтенсивність фотосинтезу супроводжується активнішим поглинанням рослиною азоту в період наливу зерна, що виявляється у зменшенні коефіцієнта ремобілізації з вегетативних органів, особливо при розрахунку цього показника відносно вмісту азоту в зерні. Крім того, зрозуміло, що підтримання високої активності фотосинтетичного апарату потребує його забезпечення азотовмісними сполуками (в першу чергу білками), а отже їх затримки в листках.

Таким чином, у результаті проведених досліджень виявлено кореляційний зв'язок між інтенсивністю фотосинтезу рослин пшениці та ефективністю ремобілізації азоту із вегетативних органів у період наливу зерна, який свідчить про зменшення частки азоту, що відтікає, зі збільшення активності фотосинтетичного апарату. Можна припустити, що ця закономірність є однією зі складових добре відомої негативної кореляції між урожайністю пшениці та її білковістю.

## ЛІТЕРАТУРА

- Моргун В.В., Швартау В.В., Киризи Д.А.* Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42, № 5. – С. 371-392.
- Павлов А.Н.* Физиологические причины, определяющие уровень накопления белка в зерне различных генотипов пшеницы // Физиология растений. – 1982. – Т. 24, № 4. – С. 767-780.
- Починок В.М., Кірізі Д.А.* Продуктивність і якість зерна пшениці у зв'язку з особливостями розподілу азоту в рослині // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42, № 5. – С. 393-402.
- Починок Х.Н.* Методы биохимического анализа растений. – Киев: Наук. думка, 1976. – 333 с.
- Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения* / Ред. А.Т. Мокроносов, А.Г. Ковалева. – М.: Агропромиздат, 1989. – 460 с.
- Barneix A.J.* Physiology and biochemistry of source-regulated protein accumulation in the wheat grain // J. Plant Physiol. – 2007. – V. 164. – P. 581-590.
- Bertheloot J., Martre P., Andrieu B.* Dynamics of light and nitrogen distribution during grain filling within wheat canopy // Plant Physiol. – 2008. – V. 148. – P. 1707-1720.
- Bertheloot J., Andrieu B., Fournier C., Martre P.* A process-based model to simulate nitrogen distribution in wheat (*Triticum aestivum*) during grain-filling // Func. Plant Biol. – 2008. – V. 35. – P. 781-796.
- Dordas C.* Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source-sink relations // Eur. J. Agron. – 2009. – V. 30. – P. 129-139.
- Feller U., Anders I., Mae T.* Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated // J. Exp. Bot. – 2008. – V. 59. – P. 1615-1624.
- Forde B.G.*, The role of long-distance signalling in plant responses to nitrate and other nutrients // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53. – P. 39-43.
- Gregersen P.L., Holm P.B.* Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Biotech. J. – 2007. – V. 5. – P. 192-206.
- Muurinen S., Kleemola J., Peltonen-Sainio P.* Accumulation and translocation of nitrogen in spring cereal cultivars differing in nitrogen use efficiency // Agron. J. – 2007. – V. 99. – P. 441-449.
- Triboi E, Triboi-Blondel A.M.* Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem // Eur. J. Agron. – 2002 – V. 16. – P. 163-186.
- Wang H., McCaig T.N., DePauw R.M. et al.* Flag leaf physiological traits in two high-yielding Canada Western Red Spring wheat cultivars // Can. J. Plant Sci. – 2008. – V. 88. – P. 35-42.
- Wellburn A.R.* The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // Plant Physiol. – 1994. – V. 144. – P. 307-313.

Надійшла до редакції  
10.12.2010 р.

**ПОЧИНОК, КІРІЗІЙ**

**RELATIONSHIP BETWEEN ACTIVITY  
OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF WHEAT AND NITROGEN  
REMOBILIZATION DURING GRAIN FILLING**

V. M. Pochinok, D. A. Kiriziy

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

In pot experiment with winter bread wheat plants of six genotypes differed in stem height, productivity and grain protein content, physiological characteristics of photosynthetic apparatus, dry matter distribution among organs, nitrogen content and effectiveness of it remobilization at maturing were investigated. It was shown the correlation between net assimilation rate of wheat plants and effectiveness of nitrogen remobilization from vegetative organs during grain filling that indicates about decrease of flowing off nitrogen with increasing of photosynthetic apparatus activity. It was assumed that this relationship is one of components of negative correlation between wheat yield and protein content.

**Key words:** *Triticum aestivum L., chlorophyll, photosynthesis, nitrogen content, productivity*

**СВЯЗЬ МЕЖДУ АКТИВНОСТЬЮ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО  
АППАРАТА ПШЕНИЦЫ И РЕМОБИЛИЗАЦИЕЙ АЗОТА  
В ПРОЦЕССЕ НАЛИВА ЗЕРНА**

В. М. Починок, Д. А. Киризий

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

В условиях вегетационного опыта на растениях озимой мягкой пшеницы шести генотипов, различающихся по высоте стебля, продуктивности и белковости зерна, изучали физиологические характеристики фотосинтетического аппарата, распределение сухого вещества по органам, содержание в нем азота и эффективность его ремобилизации при созревании. Выявлена корреляционная связь между интенсивностью фотосинтеза растений пшеницы и эффективностью ремобилизации азота из вегетативных органов в период налива зерна, которая свидетельствует об уменьшении доли оттекающего азота с увеличением активности фотосинтетического аппарата. Высказано предположение, что эта зависимость является одной из составляющих отрицательной корреляции между урожайностью пшеницы и ее белковостью.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum L., хлорофилл, фотосинтез, содержание азота, продуктивность*