

Сортовые различия в эффективности использования азота растениями пшеницы и существующий потенциал улучшения сортов

М.Дж. Хокесфорд

Эффективность использования азота растениями – это комплексный показатель, и ее следует оценивать исходя из совокупности простых показателей, которые легко интерпретируются и определяются. При выведении новых сортов данные показатели могут быть улучшены посредством направленной селекции. Цель текущих исследований, проводимых Ротамстедским исследовательским центром, – выявление основных признаков, способствующих формированию урожая и повышению эффективности использования азота растениями, а также проведение количественной оценки существующего сортового разнообразия. Дальнейшее развитие данных исследований включает проведение генетических и молекулярных анализов, направленных на идентификацию специфических маркеров и генов, отвечающих за усвоение азота растениями.

Для обеспечения глобальной продовольственной безопасности требуется повышение урожайности сельскохозяйственных культур либо расширение площади сельскохозяйственных земель. Кроме того, важно отметить и такое необходимое условие устойчивого развития, как повышение эффективности использования всех имеющихся ресурсов до оптимального уровня. Применение азотных удобрений – основной фактор повышения урожайности, особенно в условиях интенсивного растениеводства. Азот необходим для роста зеленой массы растений, и именно от интенсивности фотосинтеза зависит урожайность сельскохозяйственных культур. В зеленой массе растений накапливаются азот и другие элементы питания, которые затем реутилизуются в зерно. Для данного процесса характерна потенциально высокая эффективность. Неправильное применение азотных удобрений, особенно избыточное или несвоевременное их внесение, может привести к снижению потребления азота растениями и нерациональному использованию всех остальных ресурсов. Кроме того, возможно и причинение ущерба окружающей среде. Высокий уровень образования агрономического персонала крайне важен для того, чтобы оптимизировать применение удобрений и максимально использовать потенциал урожайности современных сортов. Повышение эффективности использования азота растениями требует создания улучшенных сортов с более эффективным потреблением азота и формированием растительной биомассы.

Определение понятия «эффективность использования элемента питания»

Существуют различные интерпретации понятия «эффективность использования элемента питания» (особенно, азота) растениями. Коэффициент использования элемента питания из удобрений показывает долю его потребления растениями от количества, внесенного с удобрениями. Однако, исходя из процесса формирования биомассы, эффективность использования азота (или другого элемента питания) – это выход биомассы в зависимости от доступного растениям количества азота (или другого элемента питания). Основные аспекты данного подхода отражены на рис.

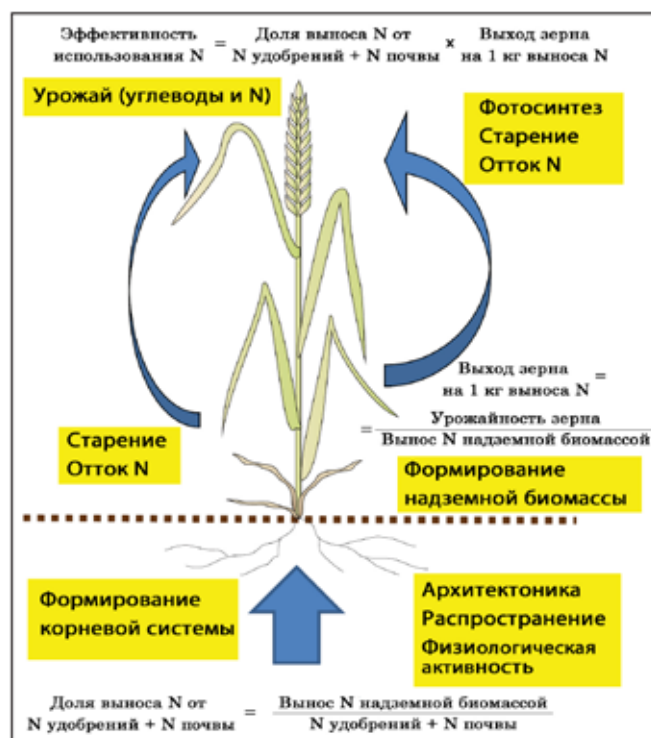


Рис. 1. Схематичное представление основных показателей, используемых для описания эффективности использования азота растениями. Указаны соответствующие физиологические процессы.

1. Эффективность использования азота растениями пшеницы – это отношение урожайности зерна к сумме азота удобрений и минерального азота почвы. Эффективность использования азота растениями может быть рассчитана исходя из двух независимых показателей: 1) доли выноса азота надземной биомассой от суммы азота удобрений и минерального азота почвы и 2) выхода зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой. Доля выноса азота надземной биомассой от суммы азота удобрений и почвы – показатель, который дает количественную оценку способности культуры поглощать доступный азот. Данный показатель главным образом зависит от глубины проникновения корневой системы и характера ее распространения по горизонтам, а также от физиологической активности корневой системы (например, эффективности функционирования ион-транспортных систем). Размер

потребляющих органов, то есть надземной биомассы, может оказывать влияние на поглощение азота растениями, однако формирование биомассы, в свою очередь, непосредственно зависит от поглощения азота растениями. Выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой – показатель, отражающий функциональные свойства надземной биомассы растений. Он рассчитывается как отношение урожайности зерна к выносу элемента питания надземной биомассой (зерно + солома). Архитектура, функционирование растительного организма, включая продолжительность жизненного цикла, имеют большое значение для синтеза углеводов, необходимых для налива зерна, а, следовательно, для формирования урожая. Сложность здесь состоит в том, что азот требуется в период налива зерна. Это достигается главным образом за счет реутилизации азота из стареющих (следовательно, теряющих функциональную активность) частей растения. Таким образом, индекс урожайности¹ и относительный вынос азота с урожаем зерна² – важные показатели оценки эффективности продукционного процесса у сельскохозяйственных культур.

Азот и урожайность

Эффективность использования азота и урожайность пшеницы изучаются в опытах Сети по генетическому улучшению пшеницы (<http://www.wgin.org.uk/>). Цель работы – анализ и оценка варьирования таких показателей, как эффективность использования азота растениями, доля выноса азота надземной биомассой от суммы азота удобрений и почвы и выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой у современных сортов пшеницы. В настоящее время возделывается много хороших коммерческих сортов пшеницы (главным образом, карликовые или короткостебельные сорта), включая сорта, созданные в Великобритании за последние 25 лет в результате отбора из континентальных европейских и старых высокостебельных сортов. Сорта различаются по качеству зерна – у одних оно пригодно для хлебопечения, у других идет на фураж. В качестве азотного удобрения в опытах используется аммиачная селитра в дозах от 0 до 350 кг N/га (5 доз). Предварительные результаты, полученные за первые 4 года вышеуказанного 10-летнего проекта, были опубликованы Барраклаухом с соавт. (Barraclough и др., 2010). Урожайность зерна изменялась в диапазоне от 2.1 до 11.8 т/га (влажность – 15%), содержание общего азота в зерне – от 1.1 до 2.8% (а.с.в.), вынос азота надземной биомассой – от 31 до 264 кг N/га, а выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой – от 27 до 77 кг а.с.в./кг N. Что касается таких показателей, как вынос азота надземной биомассой и выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой, были выявлены значимые различия как между карликовыми и обычными сортами, так и внутри группы карликовых со-

ртов. Лучшие карликовые сорта потребляли на 31-38 кг/га больше азота по сравнению с худшими сортами. При этом у лучших сортов выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой был выше на 24-42% в зависимости от применяемой дозы азота. Фактор урожайности определял до 77% варьирования вышеуказанного показателя. Взаимодействие между изученными факторами, включая сорта, агрометеорологические условия года и дозы азота, было достоверным при высоком уровне значимости.

Выявлена обратная зависимость между урожайностью зерна и содержанием общего азота в зерне, а также между выходом зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой и содержанием общего азота в зерне. Высокая урожайность достигается за счет повышения содержания углеводов в зерне и эффекта «биологического разбавления» азота (белка) и других элементов. У высококачественных сортов пшеницы (с высоким содержанием общего азота в зерне) из-за низкой урожайности (меньшего содержания углеводов в зерне) получается низкий выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой. Для повышения содержания белка в зерне данным сортам зачастую требуется даже больше азотных удобрений. При фиксированных значениях таких показателей, как доля выноса азота надземной биомассой от суммы азота удобрений и почвы и относительный вынос азота с урожаем зерна, повышения выхода зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой можно добиться только за счет изменения содержания общего азота в зерне. Повышение выхода зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой без изменения содержания общего азота в зерне требует одновременного увеличения относительного выноса азота с урожаем зерна и повышения содержания крахмала в зерне, однако этого трудно добиться на практике.

На рис. 2 представлена характеристика 39-ти сортов пшеницы исходя из 4-х основных признаков. Для каждого признака дана квантильная оценка. Сорта, пригодные для хлебопечения (1-я группа согласно классификации НАБИМ), характеризовались в целом низкой урожайностью, но отличались высоким содержанием общего азота в зерне. Сорта, идущие на фуражные цели и используемые в кондитерской промышленности (3-я и 4-я группы), наоборот, обладали высокой урожайностью и имели низкое содержание общего азота в зерне. Такие показатели, как вынос азота надземной биомассой и выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой, отражают данные закономерности. У идеального сорта, пригодного для хлебопечения, хорошо было бы получить 0.75-квантиль по всем признакам, однако при высоком содержании крахмала у сортов, идущих на мукомольные и хлебопекарные цели, высокое потребление азота может быть отрицательным моментом. В каждом опыте проводился детальный анализ биохимического состава белков, и изучались реологические свойства теста, а также хлебопекарные качества пшеницы (данные не представлены). Содержание белка в зерне и биохимический состав белка – фундаментальные факторы, от которых зависят качественные показатели пшеничной муки. По каждому из вышеуказанных признаков

¹ Индекс урожайности - отношение массы зерна к надземной биомассе в пересчете на а.с.в. (здесь и далее – примечания переводчица)

² Относительный вынос азота с урожаем зерна - отношение выноса азота зерном к выносу азота надземной биомассой.

Сорт	Группа согласно НАБИМ	Кол-во лет	Урожайность зерна	Содержание общего азота в зерне	Вынос азота надземной биомассой	Выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой
Авалон	1	5				
Фландерс	1	1				
Хивард	1	5				
Хурлей	1	5				
Малакка	1	5				
Мерсия	1	4				
Марис Видгеон	1	5				
Шамрок	1	4				
Солстис	1	5				
Спарк	1	1				
Хі 19	1	5				
Каденза	2	5				
Кордиале	2	3				
Эйнштейн	2	1				
Линкс	2	5				
Риальто	2	1				
Скорпион	2	1				
Соиссонс	2	5				
Бивер	3	4				
Клаире	3	4				
Рибанд	3	5				
Робигус	3	4				
Истабрак	4	4				
Напиер	4	3				
Саваннах	4	4				
Парагон (яровая)	1	5				
Чаблис (яровая)	2	1				
Арче	Ф	1				
Батис	Г	5				
Кафорн	Ф	1				
Капелле Деспрез	Ф	1				
Энорм	Г	1				
Айсенгрейн	Ф	1				
Монополь	Г	5				
Опус	Г	1				
PVis	Г	1				
Петрус	Г	1				
Сократ	Г	5				
Зита	П	1				

0.75- квантиль

0.5-квантиль

0.5-квантиль

0.25-квантиль

Рис. 2. Характеристика 39-ти сортов пшеницы по четырем основным признакам (урожайность зерна, содержание общего азота в зерне, вынос азота надземной биомассой и выход зерна на 1 кг выноса азота надземной биомассой). Группировка сортов дана согласно классификации Национальной ассоциации британских и ирландских мукомолов (НАБИМ) за исключением сортов из Франции (Ф), Германии (Г) и Польши (П). Приведена квантильная оценка. Данные используются с разрешения Барраклауха с соавт. (2010).

были выявлены генетические вариации. В этой связи стратегия улучшения данных признаков должна четко определить все составляющие, которые следует учитывать в селекционной работе, и обозначить специфические генетические вариации для каждого признака. Взаимодействие между вышеуказанными факторами и почвенно-климатическими условиями также должно приниматься во внимание.

Важно отметить, что проведение широкомасштабных полевых опытов облегчает оценку стабильности признаков, и эта необходимая составная часть работы имеет огромное экономическое значение. Степень проявления признаков сильнее всего зависит от почвенно-климатических условий. Это важный экспериментальный параметр, хотя при этом и существуют трудности, связанные с необходимостью использования повторностей. За 8 лет исследований урожайность зерна сильно варьировала в варианте с внесением 200 кг N/га. Наиболее стабильным по урожайности был сорт Каденза (8.3-10.2 т/га), а наименее стабильным – Соиссонс (5.8-15.5 т/га). Временная изменчивость урожайности была главным образом связана с распределением осадков в течение вегетационного сезона, что, соответственно, сказывалось на продолжительности периода налива зерна.

Факторы, лимитирующие урожайность

На рис. 3 показана зависимость между выносом азота надземной биомассой и урожайностью зерна, построенная по данным Сети по генетическому улучшению пшеницы (2004-2007 гг.). Внесение азотных удобрений в дозах до 200 кг N/га в целом способствовало повышению потребления азота растениями и росту урожайности. Применение азотных удобрений в дозах от 200 до 350 кг N/га не приводило к дальнейшему росту урожайности, однако способствовало увеличению потребления азота растениями – повышалось содержание общего азота в зерне. Как правило, дозы азотных удобрений оказывали слабое влияние на относительный вынос азота с урожаем зерна (Barraclough и др., 2010). Линия тренда выходит на плато при внесении более 200 кг N/га, что ведет к снижению эффективности использования азота растениями, но способствует повышению содержания белка в зерне, а также качества белка. Очевидно, однако, что поступление азота в растения не лимитирует урожайность. Здесь задействованы другие лимитирующие факторы. Хотя урожайность слабо изменялась при внесении азота в дозах более 200 кг N/га, повышение содержания белка в зерне (содержания общего азота в зерне) оказывало положительное влияние на качество муки и технологические свойства теста (Godfrey и др., 2010). Данное улучшение качества достигается за счет снижения эффективности использования азота растениями при внесении высоких доз азотных удобрений. Кроме того, важно отметить и усиление вымывания азота из растений. Благодаря достижениям земледелия и генетики, урожайность пшеницы в Великобритании в течение последних 20-ти лет росла примерно на 0.1 т/га в год. В то же время применение азотных удобрений по-прежнему остается на уровне 190 кг N/га в основном в результате законодательного

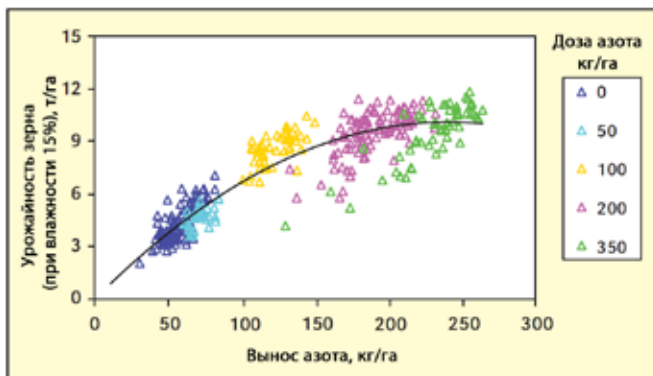


Рис. 3. Влияние азотных удобрений на урожайность зерна и вынос азота надземной биомассой у 39-ти сортов пшеницы, возделываемых в Ротамстеде в 2004-2007 гг. Линия тренда описывается нелинейной функцией. Адаптировано из Барраклауха с соавт. (2010) и используется с разрешения авторов.

регулирования (ограничений по применению азотных удобрений в зонах с высоким риском вымывания нитратов в Великобритании). Эти данные свидетельствуют о том, что прирост урожайности происходил за счет снижения содержания общего азота в зерне. Кроме того, следует отметить, что увеличение доз азотных удобрений не будет оказывать непосредственного влияния на урожайность современных сортов.

Перспективы

Улучшение основных признаков, рассмотренных выше, с целью повышения эффективности использования азота связано с усилением поступления азота в растения. Это подразумевает увеличение проникновения корневой системы в глубину и ее распространения в горизонтальном направлении, а также, возможно, усиление функционирования корневой системы. Повышение урожайности связано с продолжительностью жизненного цикла – более ранним цветением или более поздним созреванием, что дает определенные преимущества. Однако при этом возникает и высокий риск гибели посевов. Скрининг сортов сфокусирован на анализе сравнительно ограниченного количества сортов и картирующих популяций с ограниченным сортовым разнообразием. Существуют различные подходы, например, в рамках Программы стратегического улучшения пшеницы (<http://www.wheatisp.org>) и других проектов изучаются старые сорта, которые характеризуются большим сортовым разнообразием. Также создаются новые сорта посредством получения синтетических гексаплоидов или интрогрессии сегментов хромосом с использованием родственных видов пшеницы. Объединение скрининговых программ с транскриптомным анализом и генотипированием высокой плотности потенциально перспективно для идентификации специфических генов и аллелей, включая гены, отвечающие за поглощение элементов питания и урожайность. Это ускорит селекцию растений.

Выводы

Несколько усилия по эффективному использованию минеральных удобрений согласуются с необхо-

димостью повышения производства растениеводческой продукции и обеспечения продовольственной безопасности? В данном случае преследуются две взаимосвязанные цели, поскольку эффективное использование азотных удобрений – важная составляющая производства сельскохозяйственной продукции. Согласно имеющимся в мире оценкам, с урожаем зерна выносятся только 30% от внесенного с удобрениями азота. Это затратно с экономической точки зрения и, кроме того, представляет потенциальную угрозу для окружающей среды. В связи с этим, эффективность использования азота растениями – это основной показатель, который требует улучшения как за счет оптимизации агротехнологий, так и подбора сортов.

Д-р Хокесфорд – ведущий научный сотрудник, зам. главы отдела биологии растений и растениеводства, а также зам. руководителя Программы по пшенице 20:20 (20:20 Wheat®), Ротамстедский исследовательский центр, г. Харпенден, Хартфордшир, AL5 2JQ, Великобритания; e-mail: malcolm.hawkesford@rothamsted.ac.uk.

Благодарности

Ротамстедский исследовательский центр и Программа стратегического улучшения пшеницы финансируются Научно-исследовательским советом по биотехнологии и биологическим наукам Великобритании. Программа стратегического улучшения пшеницы финансируются также Департаментом окружающей среды, продовольствия и сельского хозяйства Правительства Великобритании.

Частично данный материал была ранее опублико-



Фото: Аэроснимок опытов в Ротамстеде, где изучается эффективность использования азота растениями.

Фотография предоставлена М. Хокесфордом.

ван в следующей статье: Barraclough, P.B., J.R. Howarth, J. Jones, R. Lopez-Bellido, S. Parmar, C.E. Shepherd, and M.J. Hawkesford. 2010. Nitrogen efficiency of wheat: Genotypic and environmental variation and prospects for improvement, *Eur J Agron* 33, 1-11. Переиздается с разрешения издательства «Эльзевир» (Elsevier).

Литература

- Barraclough, P.B., J.R. Howarth, J. Jones, R. Lopez-Bellido, S. Parmar, C.E. Shepherd, and M.J. Hawkesford. 2010. *Eur J Agron* 33, 1-11.
- Godfrey, D., M.J. Hawkesford, S. Powers, S. Millar, and P.R. Shewry. 2010. *J Agric Food Chem* 58, 3012-3021
- Hawkesford, M.J. and P. Barraclough. 2011. *The Molecular and Physiological Basis of Nutrient Use efficiency in Crops*. Wiley-Blackwell.

Перевод с английского и адаптация: В.В. Носов.

Примечание: показатели, которые применяются для описания эффективности использования элементов питания растениями

Для оценки эффективности использования элементов питания растениями применяется целый ряд показателей в зависимости от целей использования полученных данных. В данной статье эффективность использования азота растениями оценивается при помощи двух показателей. В нижеприведенной таблице обобщены все показатели, которые обычно применяются для оценки эффективности использования элементов питания растениями.

Показатель	Формула
Доля выноса элемента питания надземной биомассой от суммы его внесения с удобрениями и содержания в почве	$= V/(D + П)$
Выход зерна на 1 кг выноса элемента питания надземной биомассой	$= У/V$
Коэффициент использования элемента питания из удобрений (КИУ)	$= (V - V_0)/D$ (надземная биомасса) $= (V_z - V_{0z})/D$ (зерно)
Физиологическая эффективность применения удобрений (ФЭ)	$= (У - У_0)/(V - V_0)$
Агрономическая эффективность применения удобрений (АЭ)	$= (У - У_0)/D = КИУ$ (надземная биомасса) \times ФЭ
Балансовый коэффициент использования элемента питания из удобрений (отношение выноса элемента питания зерном к внесению элемента питания с удобрениями)	$= V_z/D$
Выход зерна на 1 кг д.в. удобрений	$= У/D$

У – урожайность зерна при внесении элемента питания с удобрениями; U_0 – урожайность зерна без внесения элемента питания с удобрениями; D – доза элемента питания; П – содержание доступных форм элемента питания в почве; V – вынос элемента питания надземной биомассой (в фазу созревания) при его внесении с удобрениями; V_0 – вынос элемента питания надземной биомассой без его внесения с удобрениями; V_z – вынос элемента питания зерном при внесении данного элемента питания с удобрениями; V_{0z} – вынос элемента питания зерном без внесения данного элемента питания с удобрениями.