

<https://doi.org/10.15407/frg2025.05.426>

УДК 581.131:633.11

ЕФЕКТИВНІСТЬ ВИКОРИСТАННЯ ВОДИ ТА ЛИСТКОВОГО АЗОТУ ПРИ ФОТОСИНТЕЗІ ПШЕНИЦІ ЗА РІЗНИХ УМОВ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ

І.М. ШЕГЕДА, Н.В. САНДЕЦЬКА, Д.А. КІРІЗІЙ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17*

e-mail: igor.shegeda@ukr.net

У вегетаційному досліді із сортами пшениці м'якої озимої Достаток, Астарта, Малинівка, Наталка, Куяльник, Київська остиста створювали різні фони мінерального живлення: 1) високий фон ($N_{160}P_{160}K_{160}$ діючої речовини на 1 кг ґрунту); 2) високий фон із позакореневим підживленням 5 %-м розчином карбаміду наприкінці цвітіння (ВВСН 69); 3) низький фон мінерального живлення ($N_{32}P_{32}K_{32}$); 4) низький фон із позакореневим підживленням карбамідом. Показано, що на функціонування фотосинтетичного апарату позитивно впливають високий фон азотного живлення та позакоренева обробка карбамідом. Виявлено, що у фазу молочної стиглості (ВВСН 75) інтенсивність фотосинтезу у рослин окремих сортів тісно позитивно корелювала з продиховою провідністю. Разом з тим, сортоспецифічність кореляційних залежностей свідчить про генотипні відмінності реакції фотосинтетичного апарату рослин різних сортів на умови азотного живлення. Ефективність використання води (ЕВВ) варіювала у досить широкому діапазоні — від 4,14 у рослин сорту Наталка до 7,55 мкмоль CO_2 /ммоль H_2O у сорту Малинівка. Загалом на високому фоні мінерального живлення ЕВВ була вищою, ніж на низькому, а ефективність використання азоту при фотосинтезі (ЕВАФ) навпаки — меншою. Останній показник на високому фоні варіював у діапазоні 76,9—121,5, а на низькому — 115,8—262,8 мкмоль CO_2 /(моль N · с) залежно від сорту та позакореневого підживлення карбамідом. Цей прийом підвищив ЕВАФ листків як на високому, так і низькому фонах живлення, в останньому випадку ефект був виражений сильніше внаслідок відносно більшого підвищення інтенсивності фотосинтезу. Рослини високопродуктивних сортів в середньому характеризувались вищою ЕВАФ порівняно з високобілковими. Між інтенсивністю фотосинтезу і ЕВАФ виявлено тісний кореляційний зв'язок як на високому ($r = 0,89$), так і низькому ($r = 0,91$) фонах мінерального живлення. Виявлена висока генотипна варіабельність за різних умов мінерального живлення таких важливих фізіологічних параметрів рослин озимої пшениці, як ефективність використання води та азоту при фотосинтезі, припускає перспективність поліпшення цих ознак генетичним шляхом з метою оптимізації використання водних і мінеральних ресурсів у продукційному процесі пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., озима пшениця, мінеральне живлення, фотосинтез, продихова провідність, транспірація, азот, ефективність використання води, ефективність використання азоту при фотосинтезі.

Цитування: Шегеда І.М., Сандецька Н.В., Кірізій Д.А. Ефективність використання води та листкового азоту при фотосинтезі пшениці за різних умов мінерального живлення. *Фізіологія рослин і генетика*. 2025. 57, № 5. С. 426—442. <https://doi.org/10.15407/frg2025.05.426>

Пшениця забезпечує значну частину харчового раціону людства [1], тому дослідження складових її продукційного процесу та їх оптимізація надзвичайно актуальні. Насамперед це стосується фотосинтезу як основи продуктивності рослинного організму [2]. За результатами наших досліджень та наявними в літературі даними, сорти пшениці різняться за інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка, вимірюною при насичувальному освітленні, та вмістом у них хлорофілу [3]. Особливо помітна ця різниця при порівнянні сортів селекції 1950—1960-х років і сучасних високопродуктивних сортів, створених у процесі «зеленої революції».

Головними зовнішніми чинниками, які визначають інтенсивність фотосинтезу листків сільськогосподарських культур, є температура, освітленість, забезпеченість водою і елементами живлення. До внутрішніх належать генотипні особливості будови та функціонування фотосинтетичного апарату клітин мезофілу. Вуглекислий газ, з якого в процесі фотосинтезу утворюються органічні сполуки, потрапляє у листки через продихи по градієнту концентрації між атмосферою і центрами карбоксилування у хлоропластах. Водночас відбувається зустрічний витік водяної пари з листків. Головна функція продихів полягає в оптимізації балансу між цими двома процесами, з одного боку — підтриманні концентрації CO_2 у міжклітинниках листка, необхідної для нормального перебігу фотосинтезу, а з іншого — обмеженні непродуктивних втрат води рослиною [4]. Тому продихова провідність (g_s) є одним із ключових параметрів у дослідженні особливостей фотосинтетичного газообміну листків залежно від зовнішніх і внутрішніх чинників [4].

Внаслідок зазначеної різноспрямованості потоків вуглекислого газу і води при фотосинтезі постає питання ефективності використання останньої, оскільки, на відміну від першого, її доступність часто обмежена. На ефективність використання води (ЕВВ) впливають багато чинників, як-от фенотип, генотип і середовище, і дослідження цього параметра не втрачає актуальності упродовж понад століття [5—8]. ЕВВ може бути визначена як відношення кількості утвореної біомаси чи врожайності до кількості води, випаруваною рослинами впродовж вегетаційного сезону або, з погляду перебігу фотосинтезу на рівні листка — як відношення інтенсивності фотосинтезу до транспірації, тобто кількості асимільованого CO_2 на одиницю випаруваної води. Цей параметр називають миттєвою ЕВВ, яка відображає взаємодію продихової та внутрішньоклітинної (метаболічної) регуляції фотосинтезу [9—10]. Власне показник ефективності використання води під час фотосинтезу характеризує стійкість фотосинтетичного апарату на клітинному рівні та його адаптаційну здатність [8, 9, 11].

Вища g_s , за звичай, призводить до зниження ЕВВ [12]. За умов посухи трансгенні рослини з нижчою продиховою провідністю демонстрували покращення показників росту завдяки високій ЕВВ [13]. Разом з тим, збереження низької продихової провідності упродовж тривалого часу призводить до зниження фотосинтезу та швидкості росту рослин [6]. Дослідження показують, що підвищення рівня атмосферного CO_2 може частково полегшити дефіцит води. Це відбу-

вається переважно завдяки закриттю продихів, що зменшує транспірацію, і, відповідно, споживання води рослинами, залишаючи більше води у ґрунті [14]. Було висунуто припущення, що збільшення карбоксилазної активності в поєднанні зі зменшенням продихової провідності може покращити ЕВВ без потенційного негативного впливу на кількість CO_2 , що фіксується у процесі фотосинтезу, та врожайність [15].

Для покращення ЕВВ сільськогосподарських культур використовуються різні методики — від агрономічних до генетичних і трансгенних. Численні дослідження показали ефективність різних методів зрошення та підживлення добривами в підвищенні ЕВВ сільськогосподарських рослин [16—17]. Одним із ключових чинників, які впливають на транспірацію та ефективність використання води, є контроль за внесенням азотних добрив [18—19]. Активно вивчаються можливості генетичного підвищення ЕВВ у сільськогосподарських культур з метою збільшення врожайності. Наприклад, досліджуються генні модифікації, які зменшують споживання води рослинами під час посухи [8, 20].

Інтенсивність фотосинтезу листків переважної більшості видів рослин, виміряна за світлового насичення, тісно корелює з вмістом у них азоту. Цей зв'язок зумовлений тим, що більша частина азоту листків задіяна в структурах та біохімічних циклах, що забезпечують виконання фотосинтетичної функції [21]. Основними азотовмісними речовинами в листку є білки та меншою мірою фотосинтетичні пігменти, причому близько половини розчинного білка листка становить Рубіско — ключовий фермент асиміляції CO_2 [22, 23]. Досить багато азоту міститься в хлорофіл-білкових комплексах тилакоїдів та інших мембранних структурах хлоропластів [24]. Ефективність використання азоту при фотосинтезі (ЕВАФ) є одним із важливих чинників, які характеризують ефективність фотосинтезу і використання поживних речовин рослинами [25, 26]. Зі збільшенням рівня азоту його розподіл у системі карбоксилювання й транспорту електронів спочатку зростає, а потім знижується, тоді як розподіл у систему депонування поступово збільшується. Це вказує на те, що надлишок азоту може призвести до його накопичення в нефотосинтетичних компонентах, знижуючи ЕВАФ [21].

Показано, що ефективність використання азоту в процесах асиміляції CO_2 у листках пшениці сучасних високоінтенсивних сортів вища, ніж у менш продуктивного сорту старої селекції [27]. Між ефективністю використання азоту та інтенсивністю фотосинтезу існує позитивний кореляційний зв'язок, опосередкований загальною провідністю мезофілу для CO_2 , а отже — активністю Рубіско [27—29]. Чим вища інтенсивність фотосинтезу за сталого вмісту азоту в листку, тим вища ЕВАФ; крім того, висока ЕВАФ пов'язана з високою продиховою провідністю, високою транспірацією та питомою масою листка [30].

Дослідження 2024—2025 років підкреслюють важливість ідентифікації й використання генів, які регулюють поглинання, засвоєння, реутилізацію та депонування азоту, а також його оптимальне використання у фотосинтетичному апараті [31, 32].

Застосування різних стратегій управління агрономічними та фізіологічними показниками рослин має особливе значення для підвищення ЕВАФ і ЕВВ сільськогосподарських культур [33–35]. Покращення цих параметрів надзвичайно важливе для продовольчої безпеки, якій загрожує дедалі більший дефіцит води внаслідок глобальних змін клімату, а також стрімке зростання цін на мінеральні добрива.

Мета нашої роботи полягала у вивченні ефективності використання води й азоту за фотосинтезу листків пшениці різних сортів, вирощених на високому і низькому фонах мінерального живлення та за позакореневого підживлення карбамідом.

Методика

Рослини пшениці після перезимівлі в природних умовах на початку квітня у фазі весняного кушіння пересадити у вегетаційні посудини (10 кг суміші сірого опідзоленого ґрунту — рН (KCl) 5,8, вміст органічної речовини — 1,8 %, азоту — 30 мг/кг, фосфору — 25, калію — 30 мг/кг, який у співвідношенні 3 : 1 змішували з піском). Рослини вирощували на двох фонах мінерального живлення — оптимальному та низькому. В першому випадку в посудини при заповненні вносили мінеральні добрива у вигляді нітроамофоски в розрахунку $N_{160}P_{160}K_{160}$ мг/кг ґрунту. У посудини із низьким фоном мінерального живлення вносили $N_{32}P_{32}K_{32}$ мг/кг ґрунту. Посудини розміщували на стелажі вегетаційного майданчика за природного освітлення і температури, вологість ґрунту підтримували на рівні 60–70 % ПВ поливом зверху і в трубку впродовж вегетаційного сезону.

Наприкінці фази цвітіння (ВВСН 69) частину рослин позакоренево підживили азотом обприскуванням 5 %-м розчином карбаміду до повного змочування листків. Контрольні рослини обприскували відстояною водопровідною водою. Таким чином, для кожного сорту було сформовано по 4 варіанти: а) високий фон мінерального живлення; б) високий фон мінерального живлення, обробка карбамідом; в) низький фон мінерального живлення; г) низький фон мінерального живлення, обробка карбамідом. Фізіологічні показники визначали у фазу молочної стиглості (ВВСН 75).

Показники газообміну прапорцевих листків реєстрували за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М, увімкненого за диференційною схемою. Невідокремлені від рослин листки вміщували у термостатовану (+ 25 °C) камеру розміром 3 × 7 см (по 2 листки з різних рослин паралельно). Густина променевого потоку на рівні листків становила 1400 мкмоль/(м² · с) фотосинтетично активної радіації. Через камеру продували атмосферне повітря зі швидкістю 1 л/хв, яке потім подавали на газоаналізатор. Інтенсивність фотосинтезу реєстрували через 50 хв після розміщення листків у камері, коли відбувалася їх адаптація до умов експерименту, і показники поглинання CO₂ виходили на стаціонарний рівень. Інтенсивність транспірації розраховували за показниками термоелектричного мікропсихрометра, який реєстрував різницю вологості повітря на

вході та виході листкової камери. Розрахунки показників газообміну проводили згідно зі стандартними методиками [36].

Ефективність використання води (ЕВВ) за фотосинтезу розраховували як відношення інтенсивності фотосинтезу ($\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$) до інтенсивності транспірації ($\text{ммоль H}_2\text{O}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$), виміряних одночасно. Отримана розмірність становила $\text{мкмоль CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$. Визначення вмісту загального азоту в сухій речовині прাপорцевих листків проводили за методом К'ельдаля і розраховували на площу листкової пластинки. Ефективність використання азоту за фотосинтезу (ЕВАФ) розраховували як відношення інтенсивності фотосинтезу ($\text{мкмоль CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$) до вмісту азоту в листку ($\text{моль N}/\text{м}^2$). Отримана розмірність становила $\text{мкмоль CO}_2/(\text{моль N} \cdot \text{с})$.

Повторність досліду становила 5 посудин на варіант, визначення параметрів газообміну листків та вмісту в них азоту — чотириразова. На рисунках і в таблицях наведено значення середньоарифметичних і стандартних похибок середнього. Результати оброблено статистично за програмою Microsoft Excel. Статистичну вірогідність різниці між варіантами оцінено за ANOVA-тестом за $p < 0,05$.

Результати та обговорення

Виявлено, що на низькому фоні мінерального живлення інтенсивність фотосинтезу листків була в 1,5—2 рази меншою, ніж на високому. За оптимального фону живлення відносно високим значенням цього показника вирізнялись рослини сортів Достаток, Астарта та Київська остиста (табл. 1). Через тиждень після позакореневого підживлення карбамідом інтенсивність фотосинтезу оброблених рослин була істотно вищою, ніж необроблених (крім сорту Достаток). Найсильніше цей ефект був виражений у сорту Астарта на низькому, у сорту Малинівка на високому й у сорту Наталка на обох фонах мінерального живлення.

На низькому фоні живлення спостерігалось зменшення інтенсивності транспірації порівняно з високим, але меншою мірою, ніж фотосинтезу (див. табл. 1). Очевидно, це зумовлено меншою залежністю продихового апарату від азотного статусу рослини, ніж клітин мезофілу [37]. Цей показник також підвищився за обробки карбамідом у рослин усіх сортів на обох рівнях мінерального живлення. Найпомітнішим це підвищення було в сортів Куяльник і Київська остиста на високому фоні живлення. Підвищення інтенсивності транспірації за позакореневої обробки карбамідом, очевидно, спричинене збільшенням інтенсивності фотосинтезу, що потребує посилення надходження CO_2 всередину листка, яке може бути забезпечене лише збільшенням відкриття продохів [12, 15].

Інтенсивність фотосинтезу у рослин окремих сортів тісно позитивно корелювала з продиховою провідністю (g_s), що свідчить про високу узгодженість функціонування їх фотосинтетичного і продихового апаратів (рис. 1). Оскільки кореляційні залежності були побудовані ґрунтуючись на змінах досліджуваних параметрів внаслідок варіювання умов азотного живлення, їх сортоспецифічність характеризує генотипні відмінності реакції рослин різних сортів на цей чин-

ЕФЕКТИВНІСТЬ ВИКОРИСТАННЯ ВОДИ ТА ЛИСТКОВОГО АЗОТУ

ТАБЛИЦЯ 1. Показники газообміну в листках різних сортів озимої пшениці на високому (В) і низькому (Н) фонах мінерального живлення та за позакореневого підживлення карбамідом (К)

Сорт	Варіант	Фотосинтез, мкмоль CO ₂ /(м ² · с)	Транспірація, ммоль H ₂ O/(м ² · с)	Продихова провідність (g _s), ммоль CO ₂ /(м ² · с)
Достаток	В	16,07±0,48	4,15±0,12	584±18
	ВК	16,73±0,50	4,51±0,14 [#]	694±21 [#]
	Н	10,58±0,32 [*]	3,44±0,10 [*]	413±12 [*]
	НК	11,06±0,33 [*]	3,79±0,11 ^{**}	492±15 ^{**}
Астарта	В	14,65±0,44	3,44±0,10	413±12
	ВК	15,91±0,48 [#]	3,79±0,11 [#]	492±15 [#]
	Н	8,03±0,24 [*]	2,49±0,07 [*]	250±8 [*]
	НК	11,5±0,35 ^{**}	2,73±0,08 ^{**}	286±9 ^{**}
Наталка	В	12,57±0,38	3,79±0,11	492±15
	ВК	14,65±0,44 [#]	4,39±0,13 [#]	655±20 [#]
	Н	9,54±0,29 [*]	3,2±0,10 [*]	367±11 [*]
	НК	11,91±0,36 ^{**}	3,56±0,11 ^{**}	438±13 ^{**}
Київська остиста	В	14,65±0,44	3,08±0,09	345±10
	ВК	16,07±0,48 [#]	3,79±0,11 [#]	492±15 [#]
	Н	7,56±0,23 [*]	2,37±0,07 [*]	234±7 [*]
	НК	8,35±0,25 ^{**}	2,49±0,07 [*]	250±8 [*]
Малинівка	В	11,03±0,33	2,96±0,09	325±10
	ВК	14,49±0,43 [#]	3,32±0,10 [#]	389±12 [#]
	Н	5,67±0,17 [*]	2,13±0,06 [*]	202±6 [*]
	НК	6,46±0,19 ^{**}	2,37±0,07 ^{**}	234±7 ^{**}
Куяльник	В	12,1±0,36	3,44±0,10	413±12
	ВК	13,89±0,42 [#]	4,15±0,12 [#]	584±18 [#]
	Н	7,37±0,22 [*]	2,73±0,08 [*]	286±9 [*]
	НК	9,07±0,27 ^{**}	3,08±0,09 ^{**}	345±10 ^{**}

Примітка: * — різниця між показниками на високому і низькому фонах живлення вірогідна для кожного сорту за $p \leq 0,05$; # — різниця за обробки карбамідом на одному фоні живлення вірогідна для кожного сорту за $p \leq 0,05$.

ник. При цьому кут нахилу лінії тренду для кожного сорту зумовлений переважно різницею показників газообміну на високому і низькому фонах мінерального живлення, а в межах кожного рівня — підживленням карбамідом. Чим більший цей кут, тим сильніша відповідь рослин певного сорту на умови живлення. Кількісно він характеризується коефіцієнтом при аргументі функції, що апроксимує лінію тренду (табл. 2). Найвищим цей показник був у сорту Малинівка. Далі в порядку зменшення розташувались сорти Наталка, Астарта, Достаток, Куяльник і Київська остиста.

На високому фоні мінерального живлення ефективність використання води (ЕВВ) була найвищою в сортів Астарта та Київська ос-

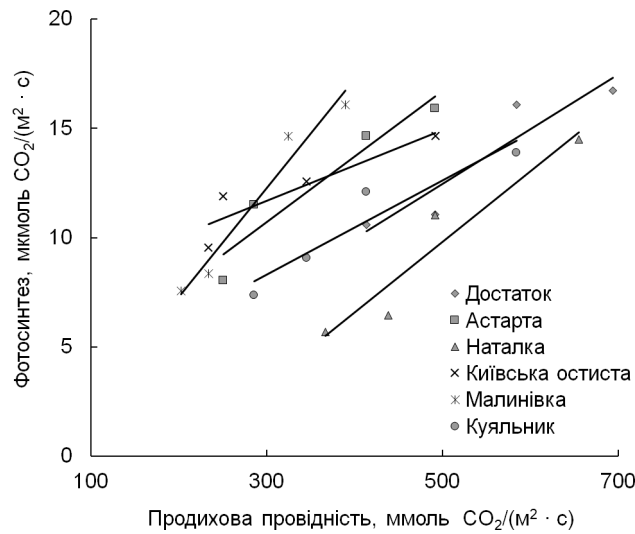


Рис. 1. Зв'язок між продиховою провідністю та інтенсивністю фотосинтезу листків пшениці для різних сортів та умов мінерального живлення

тиста (рис. 2), які мали високі показники фотосинтезу. Натомість у сорту Достаток, який переважав їх за інтенсивністю фотосинтезу на обох фонах мінерального живлення, й у сорту Наталка, який виділявся цим показником на низькому фоні, він урівноважувався високою транспірацією. Підживлення карбамідом на високому фоні вірогідно підвищило ЕВВ лише у рослин сорту Малинівка. Загалом на високому фоні мінерального живлення ЕВВ була вищою, ніж на низькому. Це зумовлено тим, що інтенсивність фотосинтезу більше залежить від фону живлення, ніж інтенсивність транспірації, що, як було згадано, зумовлено меншою залежністю продихового апарату від азотного статусу рослини, ніж клітин мезофілу. Позакореневе підживлення карбамідом на низькому фоні живлення істотно підвищило ЕВВ у рослин сортів Астарта та Наталка. В рослин інших сортів (крім Достатку) спостерігалася лише тенденція до підвищення цього показника.

Отже, отримані результати свідчать про сортоспецифічність як абсолютних значень показника ЕВВ, так і його змін залежно від умов

ТАБЛИЦЯ 2. Зв'язок між продиховою провідністю (x) та інтенсивністю фотосинтезу (y) листків пшениці для різних сортів та умов мінерального живлення

Сорт	Рівняння апроксимації лінії тренду	Вірогідність апроксимації, R^2	Коефіцієнт кореляції, r
Достаток	$y = 0,025x - 0,020$	0,869	0,932
Астарта	$y = 0,030x + 1,752$	0,906	0,952
Наталка	$y = 0,032x - 6,351$	0,919	0,959
Київська остиста	$y = 0,016x + 6,818$	0,832	0,912
Малинівка	$y = 0,05x - 2,603$	0,961	0,980
Куяльник	$y = 0,022x + 1,812$	0,901	0,949

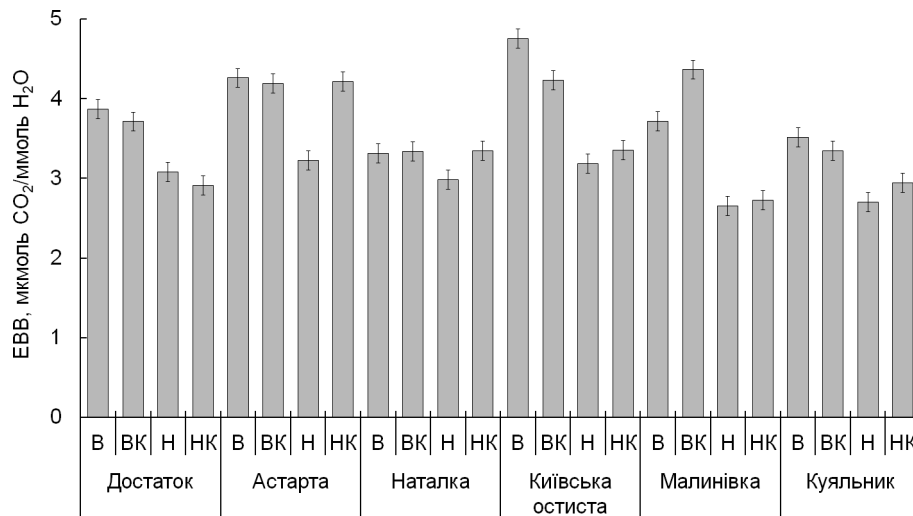


Рис. 2. Ефективність використання води (ЕВВ) при фотосинтезі прапорцевих листків озимої пшениці різних сортів на високому (В) і низькому (Н) фонах мінерального живлення та за позакореневого підживлення карбамідом (К)

мінерального живлення. Це ілюструє рис. 3, на якому представлені залежності інтенсивності фотосинтезу від транспірації окремо для кожного сорту за різних умов живлення. При цьому кут нахилу лінії тренду є відношенням інтенсивності фотосинтезу до транспірації і по суті характеризує генотипну ЕВВ [38, 39].

Слід зазначити, що отримані значення ЕВВ були миттєвими, тобто не відображають її динаміку впродовж життєвого циклу культури. ЕВВ дуже мінлива упродовж дня та періоду вегетації залежно від генотипних особливостей [40]. Однак у наших досліджах вимірювання проводились у контрольованих умовах, а зміни інтенсивності фотосинтезу та транспірації були отримані внаслідок варіювання

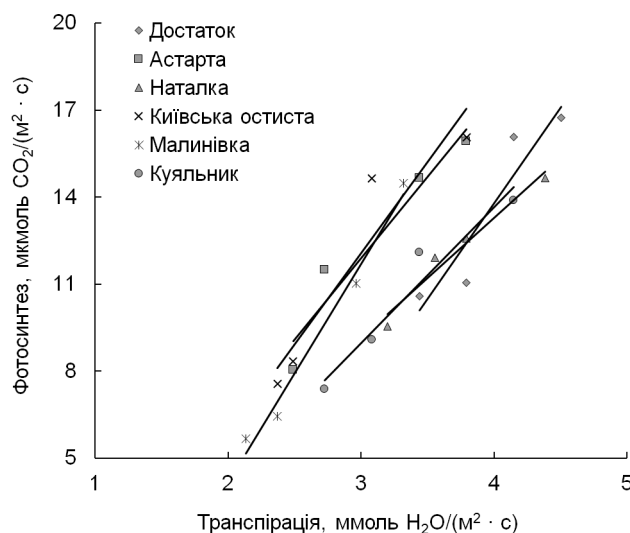


Рис. 3. Зв'язок між інтенсивністю фотосинтезу і транспірації листків пшениці для різних сортів та умов мінерального живлення

умов мінерального живлення. Тому значення при аргументах функцій, що апроксимують лінії трендів для кожного сорту, можна вважати цілком репрезентативними щодо генотипних особливостей ЕВВ у пшениці за умов оптимального водозабезпечення (табл. 3). Видно, що цей показник варіював у досить широкому діапазоні — від 4,14 у рослин сорту Наталка до 7,55 мкмоль CO_2 /ммоль H_2O у сорту Малинівка, що свідчить про наявність хороших перспектив для його поліпшення генетичним шляхом.

Виявлено, що за умов високого фону мінерального живлення ЕВАФ була найвищою у високопродуктивних сортів Астарта і Достаток (рис. 4). Дещо нижчим цей показник був у сортів Київська остиста і Малинівка, а найменшим — у високобілкових сортів Наталка і Куяльник. Цю різницю можна пояснити тим, що листок, окрім реалізації фотосинтетичної функції, є також основним депо азоту, який у процесі наливання зерна реутилізується до зернівок. Очевидно, у високобілкових сортів у період молочної стиглості, коли реутилізація з листків тільки починається, у загальному вмісті азоту в листку ви-

ТАБЛИЦЯ 3. Зв'язок між інтенсивністю транспірації (x) і фотосинтезу (y) листків пшениці для різних сортів та умов мінерального живлення

Сорт	Рівняння апроксимації лінії тренду	Вірогідність апроксимації, R^2	Коефіцієнт кореляції, r
Достаток	$y = 6,59x - 12,56$	0,874	0,935
Астарта	$y = 5,59x - 4,88$	0,931	0,965
Наталка	$y = 4,14x - 3,31$	0,965	0,982
Київська остиста	$y = 6,28x - 6,77$	0,897	0,947
Малинівка	$y = 7,55x - 10,96$	0,984	0,992
Куяльник	$y = 4,68x - 5,08$	0,940	0,970

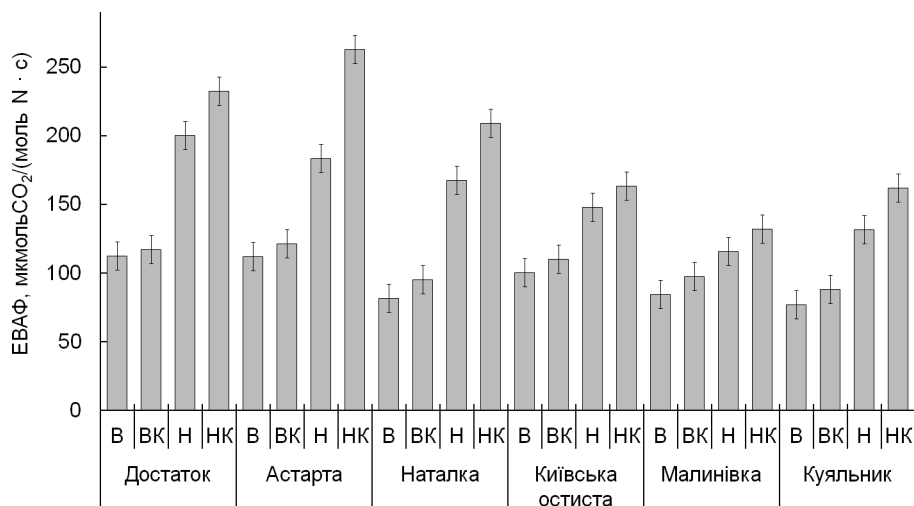


Рис. 4. Ефективність використання азоту при фотосинтезі (ЕВАФ) прапорцевих листків озимої пшениці різних сортів на високому (В) і низькому (Н) фонах мінерального живлення та за позакореневого підживлення карбамідом (К)

ща частка депонованого, що не бере безпосередньої участі у процесах асиміляції CO_2 .

На низькому фоні мінерального живлення ЕВАФ була в 1,5–2 рази вищою, ніж на високому. Тобто внаслідок зменшення вмісту азоту в листку він весь був задіяний у фотосинтезі за мінімальної «балансної» частки цього елемента [41]. Вважається, що ЕВАФ визначається активністю ключового ферменту циклу Кальвіна — Рубіско, через підвищення карбоксилазної активності якого молекулярно-генетичними шляхами можна поліпшити цей показник [42]. За високих рівнів азотного живлення у хлоропластах накопичується значна кількість цього ферменту, який, на думку деяких дослідників, і відіграє роль депо азоту [43], але його загальна активність при цьому зменшується.

Позакореневе підживлення карбамідом підвищило ЕВАФ листків як на високому, так і низькому фонах живлення (див. рис. 4). На високому фоні ефект був сильніше виражений у сортів Наталка, Малинівка, Куяльник (підвищення в середньому на 16 % порівняно з необробленими рослинами), ніж у сортів Достаток, Астарт та Київська остиста (в середньому на 8 %). На низькому фоні живлення ефект був сильніший у сортів Астарт, Наталка і Куяльник (підвищення в середньому на 30 %), ніж у сортів Достаток, Малинівка і Київська остиста (в середньому на 13 %). Помітна відмінність між рівнями ефектів на високому і низькому фонах живлення зумовлена тим, що підвищення інтенсивності фотосинтезу внаслідок обробки карбамідом на високому фоні живлення в середньому по всіх сортах становило 14 % порівняно з варіантами без підживлення, а на низькому фоні — 20 %. Водночас вміст азоту в листках на низькому фоні живлення був у 3 рази менший, ніж на високому.

Між інтенсивністю фотосинтезу і ЕВАФ виявлено досить тісний кореляційний зв'язок як на високому ($r = 0,89$), так і низькому ($r = 0,91$) фонах мінерального живлення (рис. 5, а). В останньому випадку діапазон варіювання ЕВАФ був ширший, ніж у рослин на високому фоні, але кут нахилу лінії тренду — менший. Водночас кореляційний зв'язок інтенсивності транспірації з ЕВАФ був значно нижчий (рис. 5, б). На високому фоні живлення коефіцієнт кореляції становив усього $r = 0,33$, а на низькому був дещо більший — $r = 0,61$. Це ще раз підтверджує, що продиховий апарат менше залежить від азотного живлення, ніж фотосинтетичний. Ширший діапазон варіювання ЕВАФ на низькому фоні мінерального живлення порівняно з високим свідчить, що за стресових умов (до яких можна віднести і нестачу мінерального живлення) сильніше проявляються генотипні особливості регуляції фізіологічних процесів.

Таким чином, у результаті проведених досліджень виявлено, що інтенсивність фотосинтезу в рослин окремих сортів тісно позитивно корелювала з продиховою провідністю, що підтверджує високу узгодженість функціонування їх фотосинтетичного і продихового апаратів. Разом з тим, сортоспецифічність кореляційних залежностей свідчить про генотипні відмінності реакції рослин різних сортів на умови азотного живлення. Миттева ЕВВ при фотосинтезі варіювала у до-

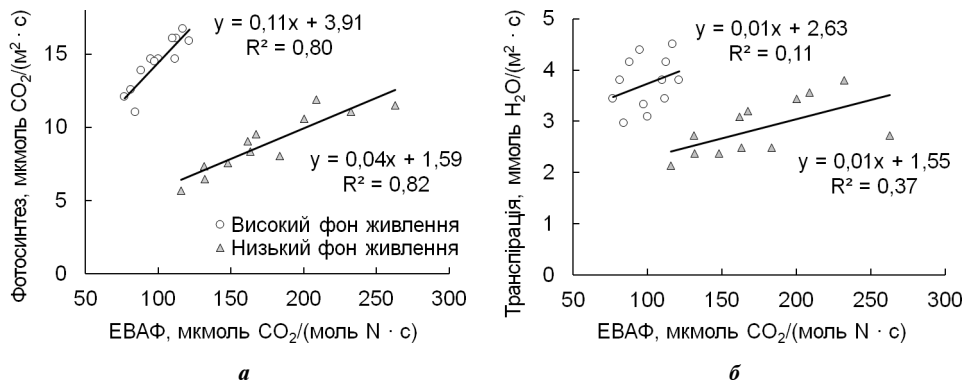


Рис. 5. Зв'язок між ефективністю використання азоту (ЕВАФ) та інтенсивністю фотосинтезу (а) і транспірації (б) листків пшениці різних сортів і умов мінерального живлення

сильно широкому діапазоні — від 4,14 у рослин сорту Наталка до 7,55 ммоль $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$ у сорту Малинівка. Загалом на високому фоні мінерального живлення ЕВВ була вищою, ніж на низькому, а ЕВАФ навпаки — меншою. Останній показник на високому фоні варіював у діапазоні 76,9—121,5, а на низькому — 115,8—262,8 ммоль $\text{CO}_2/(\text{моль N} \cdot \text{с})$ залежно від сорту та позакореневого підживлення карбамідом. Цей прийом підвищив ЕВАФ листків як на високому, так і низькому фоні живлення, в останньому випадку ефект був виражений сильніше внаслідок відносно більшого підвищення інтенсивності фотосинтезу. Рослини високопродуктивних сортів у середньому характеризувались вищою ЕВАФ порівняно з високобілковими. Між інтенсивністю фотосинтезу і ЕВАФ виявлено тісний кореляційний зв'язок як на високому ($r = 0,89$), так і низькому ($r = 0,91$) фонах мінерального живлення.

Виявлена за різних умов мінерального живлення висока генотипна варіабельність важливих фізіологічних параметрів рослин озимої пшениці — ефективності використання води та азоту при фотосинтезі — дає підстави припустити перспективність їх поліпшення генетичним шляхом з метою оптимізації використання цих ресурсів у продукційному процесі пшениці.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Моргун В.В., Рибалка О.І. Стратегія генетичного поліпшення зернових злаків з метою забезпечення продовольчої безпеки, лікувально-профілактичного харчування та потреб переробної промисловості. *Вісн. НАН України*. 2017. № 3. С. 54—64.
2. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення її продуктивності. *Фізіологія і біохімія культ. рослин*. 2012. **44**, № 6. С. 463—483.
3. Кірізій Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляція CO_2 і механізми її регуляції. Київ: Логос, 2014. 480 с.
4. Busch F.A., Ainsworth E.A., Amtmann A., Cavanagh A.P., Driever S.M., Ferguson J.N., Kromdijk J., Lawson T., Leakey A.D.B., Matthews J.S.A., Meacham-Hensold K., Vath R.L., Vialet-Chabrand S., Walker B.J., Papanatsiou M. A guide to photosynthetic gas exchange measurements: Fundamental principles, best practice and potential pitfalls. *Plant Cell Environ.* 2024. **47**, N 9. P. 3344—3 364. <https://doi.org/10.1111/pce.14815>

5. Arab M.M., Marrano A., Abdollahi-Arpanahi R., Leslie C.A., Cheng H., Neale D.B., Vahdati K. Combining phenotype, genotype, and environment to uncover genetic components underlying water use efficiency in Persian walnut. *J. Exp. Bot.* 2020. **71**, N 3. P. 1107–1127. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz467>
6. Condon A.G. Drying times: plant traits to improve crop water use efficiency and yield. *J. Exp. Bot.* 2020. **71**, N 7. P. 2239–2252. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa002>
7. Kang J., Hao X., Zhou H., Ding S. An integrated strategy for improving water use efficiency by understanding physiological mechanisms of crops responding to water deficit: Present and prospect. *Agric. Water Manag.* 2021. **255**. 107008. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107008>
8. Wientjes E., Seijger C. Less water in agriculture? Potential and challenges in optimizing water use efficiency. *J. Exp. Bot.* 2024. **75**, N 13. P. 3754–3757. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae227>
9. Vadez V., Kholova J., Medina S., Kakkera A., Anderberg H. Transpiration efficiency: new insights into an old story. *J. Exp. Bot.* 2014. **65**, N 21. P. 6141–6153. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru040>
10. Gobu R., Dash G.K., Lal J.P., Swain P., Mahender A., Anandan A., Ali J. Unlocking the nexus between leaf-level water use efficiency and root traits together with gas exchange measurements in rice (*Oryza sativa* L.). *Plants*. 2022. **11**, N 9. 1270. <https://doi.org/10.3390/plants11091270>
11. Bertolino L.T., Caine R.S., Gray J.E. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Front. Plant Sci.* 2019. **10**. 225. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00225>
12. Kimura H., Hashimoto-Sugimoto M., Iba K., Terashima I., Yamori W. Improved stomatal opening enhances photosynthetic rate and biomass production in fluctuating light. *J. Exp. Bot.* 2020. **71**. P. 2339–2350. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa090>
13. Caine R., Yin X., Sloan J., Harrison E.L., Mohammed U., Fulton T., Biswal A.K., Dionora J., Chater C.C., Coe R.A., Bandyopadhyay A., Murchie E.H., Swarup R., Quick W.P., Gray J.E. Rice with reduced stomatal density conserves water and has improved drought tolerance under future climate conditions. *New Phytol.* 2018. **221**. P. 371–384. <https://doi.org/10.1111/nph.15344>
14. Stacey J., Betts R., Hartley A., Mercado L., Gedney, N. Future global water scarcity partially alleviated by vegetation responses to atmospheric CO₂ and climate change [preprint]. 2025. EGU sphere. <https://doi.org/10.5194/egusphere-2025-51>
15. Flexas J., Niinemets U., Galle A., Barbour M.M., Centritto M., Dias-Espejo A., Douthe C., Galmes J., Ribas-Carbo M., Rodrigues P., Rossello F., Soolanayakanahally R., Tomas M., Wright I.J., Farquhar G.D., Medrano H. Diffusional conductances to CO₂ as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynth. Res.* 2013. **117**. P. 45–49. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9844-z>
16. Yan S., Wu Y., Fan J., Zhang F., U K.T.P., Zheng J., Qiang S., Guo J., Zou H., Xiang Y., Wu L. A sustainable strategy of managing irrigation based on water productivity and residual soil nitrate in a no-tillage maize system. *J. Clean. Prod.* 2020. **262**. 121279. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.121279>
17. Yan F., Zhang F., Fan X., Fan J., Wang Y., Zou H., Wang H., Li G. Determining irrigation amount and fertilization rate to simultaneously optimize grain yield, grain nitrogen accumulation and economic benefit of drip-fertigated spring maize in northwest China. *Agric. Water Manag.* 2021. **243**. 106440. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106440>
18. Bardhan K., York L.M., Hasanuzzaman M., Parekh V., Jena S., Pandya M.N. Can smart nutrient applications optimize the plant's hidden half to improve drought resistance? *Physiol. plant.* 2021. **172**, N 2. P. 1007–1015. <https://doi.org/10.1111/ppl.13332>
19. Bilotto F., Harrison M.T., Migliorati M.D.A., Christie K.M., Rowlings D.W., Grace P.R., Smith A.P., Rawnsley R.P., Thornburn P.J., Eckard R.J. Can seasonal soil N mineralisation trends be leveraged to enhance pasture growth? *Sci. Total Environ.* 2021. **772**. 145031. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145031>
20. Turc B., Sahay S., Haupt J., de Oliveira Santos T., Bai G., Glowacka K. Up-regulation of non-photochemical quenching improves water use efficiency and reduces whole-plant water consumption under drought in *Nicotiana tabacum*. *J. Exp. Bot.* 2024. **75**. P. 3959–3972. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae113>

21. Li K., Liu D.-N., Li L.-Y., Gao Y., Gao W.-J., Chen B.-W., Luo F., Yao Y. Effects of nitrogen application amount on nitrogen distribution and photosynthesis in tea leaves. *Front. Plant Sci.* 2025. **16**. 1575317. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1575317>
22. Archontoulis S.V., Yin X., Vos J., Danalatos N.G., Struik P.C. Leaf photosynthesis and respiration of three bioenergy crops in relation to temperature and leaf nitrogen: how conserved are biochemical model parameters among crop species? *J. Exp. Bot.* 2021. **63**, N 2. P. 895–911. <https://doi.org/10.1093/jxb/err321>
23. Wang Q., Li S., Li J., Huang D. The utilization and roles of nitrogen in plants. *Forests*. 2024. **15**, N 7. 1191. <https://doi.org/10.3390/F15071191>
24. Wei X., Han L., Xu N., Sun M., Yang X. Nitrate nitrogen enhances the efficiency of photoprotection in *Leymus chinensis* under drought stress. *Front. Plant Sci.* 2024. **15**. 1348925. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1348925>
25. Lei Z.Y., Wang H., Wright I.J., Zhu X.G., Niinemets Ü., Li Z.L., Sun D.S., Dong N., Zhang W.F., Zhou Z.L., Liu F., Zhang Y.Li. Enhanced photosynthetic nitrogen use efficiency and increased nitrogen allocation to photosynthetic machinery under cotton domestication. *Photosynth. Res.* 2021. **150**. P. 239–250. <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00872-w>
26. Nasar J., Wang G.-Y., Ahmad S., Muhammad I., Zeeshan M., Gitari H., Adnan M., Fahad S., Khalid M.H.B., Zhou X.-B., Abdelsalam N.R., Ahmed G.A., Hasan M.E. Nitrogen fertilization coupled with iron foliar application improves the photosynthetic characteristics, photosynthetic nitrogen use efficiency, and the related enzymes of maize crops under different planting patterns. *Front. Plant Sci.* 2022. **13**. 988055. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.988055>
27. Киризий Д.А. Эффективность использования азота при фотосинтетической ассимиляции CO₂ в листьях пшеницы. *Физиология растений и генетика*. 2013. **45**, № 4. С. 296–305.
28. Стасик О.О., Киризий Д.А., Прядкна Г.А. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений. *Физиология растений и генетика*. 2016. **48**, № 3. С. 232–251.
29. Zhang Y., Wang J., Gong S., Xu D., Sui J. Nitrogen fertigation effect on photosynthesis, grain yield and water use efficiency of winter wheat. *Agric. Water Manag.* 2017. **179**. P. 277–287. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.08.007>
30. Ye M., Peng S.B., Li Y. Intraspecific variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency is positively related to photosynthetic rate in rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Photosynth.* 2019. **57**, N 1. P. 311–319. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.011>
31. Hong M.J., Kim D.Y. Recent advances in nitrogen use efficiency (NUE) research in wheat. *Korean J. Breed. Sci.* 2025. **57**, N 3. P. 251–270. <https://doi.org/10.9787/KJBS.2025.57.3.251>
32. Lal S.K., Gaggar P., Kumar S., Mallikarjuna M.G., Vishwakarma C., Rakshit, S., Pandey A., Achary V.M.M., Mehta S. Recent Advancements in Nitrogen Use Efficiency in Crop Plants Achieved by Genomics and Targeted Genetic Engineering Approaches. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2024. **42**. P. 435–449. <https://doi.org/10.1007/s11105-024-01439-4>
33. Ali A., Jabeen N., Farruhbek R., Chachar Z., Laghari A.A., Chachar S., Ahmed N., Ahmed S., Yang Z. Enhancing nitrogen use efficiency in agriculture by integrating agronomic practices and genetic advances. *Front. Plant Sci.* 2025. **16**. 1543714. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1622>
34. Ren W., Li X., Liu T., Chen N., Xin M., Qi Q., Liu B. Controlled-release fertilizer affects leaf nitrogen allocation and photosynthesis to improve nitrogen use efficiency and yield in the sunflower field. *Front. Plant Sci.* 2025. **16**. 1622766. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1622766>
35. Zhang Z., Zhang Y., Shi Y., Yu Z. Optimized split nitrogen fertilizer increase photosynthesis, grain yield, nitrogen use efficiency and water use efficiency under water-saving irrigation. *Sci. Rep.* 2020. **10**. 20310. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75388-9>
36. Laik A., Oja V. Dynamics of leaf photosynthesis: rapid response measurements and their interpretations. Collingwood: CSIRO Publishing, 1998. 176 p.
37. Шегеда І.М., Починок В.М., Кірізій Д.А., Маменко Т.П. Вплив умов азотного живлення на фотосинтез, продуктивність і білковість зерна озимої пшениці. *Физиология растений и генетика*. 2018. **50**, № 2. С. 105–114.
38. Endres L., Silva J.V., Ferreira V.M., De Souza Barbosa G.V. Photosynthesis and water relations in brazilian sugarcane. *Open Agric. J.* 2010. N 4. P. 31–37. <https://doi.org/10.2174/1874331501004010031>

39. Li S., Xie Y., Liu G., Wang J., Lin H., Xin Y., Zhai, J. Water Use efficiency of soybean under water stress in different eroded soils. *Water*. 2020. **12**. 373. <https://doi.org/10.3390/w12020373>
40. Lopez M.A., Xavier A., Rainey K.M. Phenotypic variation and genetic architecture for photosynthesis and water use efficiency in soybean (*Glycine max* L. Merr). *Front. Plant Sci.* 2019. **10**. 680. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00680>
41. Кірізі́й Д.А., Шегеда І.М. Розподіл азоту в донорно-акцепторній системі рослин та його роль у продукційному процесі. *Фізіологія рослин і генетика*. 2019. **51**, № 2. С. 114—132. <https://doi.org/10.15407/frg2019.02.114>
42. Tian Z., Chai H., Guo H., Lu Y., Yang S., Liu X., Jiang D., Cao W., Dai T. Genetic improvement of photosynthetic nitrogen use efficiency of winter wheat in the Yangtze River Basin of China. *Field Crops Res.* 2024. **305**. 109199. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109199>
43. Feller U., Anders I., Mae T. Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated. *J. Exp. Bot.* 2008. **59**, N 7. P. 1615—1624. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm242>

Отримано 23.10.2025

REFERENCES

1. Morgun, V.V. & Rybalka, O.I. (2017). A strategy for the genetic improvement of cereals in order to ensure food security, medical and preventive nutrition and the needs of the processing industry. *Visn. NAN Ukrainy*, No. 3, pp. 54-64 [in Ukrainian].
2. Morgun, V.V. & Kiriziy, D.A. (2012). Prospects and modern strategies for improving the physiological traits of wheat to increase productivity. *Fiziol. i biokhimiya kult. rast.*, 44, No. 6, pp. 463-483 [in Ukrainian].
3. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, H.O. & Shadchyna, T.M. (2014). Photosynthesis. V. 2. CO₂ assimilation and mechanisms of its regulation. Kyiv: Logos.
4. Busch, F.A., Ainsworth, E.A., Amtmann, A., Cavanagh, A.P., Driever, S.M., Ferguson, J.N., Kromdijk, J., Lawson, T., Leakey, A.D.B., Matthews, J.S.A., Meacham-Hensold, K., Vath, R.L., Violet-Chabrand, S., Walker, B.J. & Papanatsiou, M. (2024). A guide to photosynthetic gas exchange measurements: Fundamental principles, best practice and potential pitfalls. *Plant Cell Environ.*, 47, No. 9, pp. 3344-3364. <https://doi.org/10.1111/pce.14815>
5. Arab, M.M., Marrano, A., Abdollahi-Arpanahi, R., Leslie, C.A., Cheng, H., Neale, D.B. & Vahdati, K. (2020). Combining phenotype, genotype, and environment to uncover genetic components underlying water use efficiency in Persian walnut. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 3, pp. 1107-1127. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz467>
6. Condon, A.G. (2020). Drying times: plant traits to improve crop water use efficiency and yield. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 7, pp. 2239-2252. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa002>
7. Kang, J., Hao, X., Zhou, H. & Ding, S. (2021). An integrated strategy for improving water use efficiency by understanding physiological mechanisms of crops responding to water deficit: Present and prospect. *Agric. Water Manag.*, 255, 107008. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107008>
8. Wientjes, E. & Seijger, C. (2024). Less water in agriculture? Potential and challenges in optimizing water use efficiency. *J. Exp. Bot.*, 75, No. 13, pp. 3754-3757. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae227>
9. Vadez, V., Kholova, J., Medina, S., Kakker, A. & Anderberg, H. (2014). Transpiration efficiency: new insights into an old story. *J. Exp. Bot.*, 65, No. 21, pp. 6141-6153. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru040>
10. Gobu, R., Dash, G.K., Lal, J.P., Swain, P., Mahender, A., Anandan, A. & Ali, J. (2022). Unlocking the nexus between leaf-level water use efficiency and root traits together with gas exchange measurements in rice (*Oryza sativa* L.). *Plants*, 11, No. 9, 1270. <https://doi.org/10.3390/plants11091270>
11. Bertolino, L.T., Caine, R.S. & Gray, J.E. (2019). Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Front. Plant Sci.*, 10, 225. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00225>

12. Kimura, H., Hashimoto-Sugimoto, M., Iba, K., Terashima, I. & Yamori, W. (2020). Improved stomatal opening enhances photosynthetic rate and biomass production in fluctuating light. *J. Exp. Bot.*, 71, pp. 2339–2350. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa090>
13. Caine, R., Yin, X., Sloan, J., Harrison, E.L., Mohammed, U., Fulton, T., Biswal, A.K., Dionora, J., Chater, C.C., Coe, R.A., Bandyopadhyay, A., Murchie, E.H., Swarup, R., Quick, W.P. & Gray, J.E. (2018). Rice with reduced stomatal density conserves water and has improved drought tolerance under future climate conditions. *New Phytol.* 221, pp. 371-384. <https://doi.org/10.1111/nph.15344>
14. Stacey, J., Betts, R., Hartley, A., Mercado, L. & Gedney, N. (2025). Future global water scarcity partially alleviated by vegetation responses to atmospheric CO₂ and climate change [preprint]. *EGUsphere*. <https://doi.org/10.5194/egusphere-2025-51>
15. Flexas, J., Niinemets, U., Galle, A., Barbour, M.M., Centritto, M., Dias-Espejo, A., Douthe, C., Galmes, J., Ribas-Carbo, M., Rodrigues, P., Rossello, F., Soolanayakanahally, R., Tomas, M., Wright, I.J., Farquhar, G.D. & Medrano, H. (2013). Diffusional conductances to CO₂ as a target for increasing photosynthetic and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynth. Res.*, 117, pp. 45-49. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9844-z>
16. Yan, S., Wu, Y., Fan, J., Zhang, F., U, K.T.P., Zheng, J., Qiang, S., Guo, J., Zou, H., Xiang, Y. & Wu, L. (2020). A sustainable strategy of managing irrigation based on water productivity and residual soil nitrate in a no-tillage maize system. *J. Clean. Prod.*, 262, 121279. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2020.121279>
17. Yan, F., Zhang, F., Fan, X., Fan, J., Wang, Y., Zou, H., Wang, H. & Li, G. (2021). Determining irrigation amount and fertilization rate to simultaneously optimize grain yield, grain nitrogen accumulation and economic benefit of drip-fertigated spring maize in northwest China. *Agric. Water Manag.*, 243, 106440. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106440>
18. Bardhan, K., York, L.M., Hasanuzzaman, M., Parekh, V., Jena, S. & Pandya, M.N. (2021). Can smart nutrient applications optimize the plant's hidden half to improve drought resistance? *Physiol. Plant.*, 172, No. 2, pp. 1007-1015. <https://doi.org/10.1111/ppl.13332>
19. Bilotto, F., Harrison, M.T., Migliorati, M.D.A., Christie, K.M., Rowlings, D.W., Grace, P.R., Smith, A.P., Rawnsley, R.P., Thornburn, P.J. & Eckard, R.J. (2021). Can seasonal soil N mineralisation trends be leveraged to enhance pasture growth? *Sci. Total Environ.*, 772, 145031. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145031>
20. Turc, B., Sahay, S., Haupt, J., de Oliveira Santos, T., Bai, G. & Glowacka, K. (2024). Up-regulation of non-photochemical quenching improves water use efficiency and reduces whole-plant water consumption under drought in *Nicotiana tabacum*. *J. Exp. Bot.*, 75, pp. 3959-3972. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae113>
21. Li, K., Liu, D.-N., Li, L.-Y., Gao, Y., Gao, W.-J., Chen, B.-W., Luo, F. & Yao, Y. (2025). Effects of nitrogen application amount on nitrogen distribution and photosynthesis in tea leaves. *Front. Plant Sci.*, 16, 1575317. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1575317>
22. Archontoulis, S.V., Yin, X., Vos, J., Danalatos, N.G. & Struik, P.C. (2012). Leaf photosynthesis and respiration of three bioenergy crops in relation to temperature and leaf nitrogen: how conserved are biochemical model parameters among crop species? *J. Exp. Bot.*, 63, No. 2, pp. 895-911. <https://doi.org/10.1093/jxb/err321>
23. Wang, Q., Li, S., Li, J. & Huang, D. (2024). The utilization and roles of nitrogen in plants. *Forests*, 15, No. 7, 1191. <https://doi.org/10.3390/F15071191>
24. Wei, X., Han, L., Xu, N., Sun, M. & Yang, X. (2024). Nitrate nitrogen enhances the efficiency of photoprotection in *Leymus chinensis* under drought stress. *Front. Plant Sci.*, 15, 1348925. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1348925>
25. Lei, Z.Y., Wang, H., Wright, I.J., Zhu, X.G., Niinemets, Ü., Li, Z.L., Sun, D.S., Dong, N., Zhang, W.F., Zhou, Z.L., Liu, F. & Zhang, Y.Li. (2021). Enhanced photosynthetic nitrogen use efficiency and increased nitrogen allocation to photosynthetic machinery under cotton domestication. *Photosynth. Res.*, 150, pp. 239-250. <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00872-w>
26. Nasar, J., Wang, G.-Y., Ahmad, S., Muhammad, I., Zeeshan, M., Gitari, H., Adnan, M., Fahad, S., Khalid, M.H.B., Zhou, X.-B., Abdelsalam, N.R., Ahmed, G.A. & Hasan, M.E. (2022). Nitrogen fertilization coupled with iron foliar application improves

- the photosynthetic characteristics, photosynthetic nitrogen use efficiency, and the related enzymes of maize crops under different planting patterns. *Front. Plant Sci.*, 13, 988055. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.988055>
27. Kiriziy, D.A. (2013). Nitrogen use efficiency during photosynthetic CO₂ assimilation in wheat leaves. *Fiziol. rosl. genet.*, 45, No. 4, pp. 296-305 [in Russian].
 28. Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Pryadkina, H.O. (2016). Photosynthesis and productivity of agricultural plants. *Fiziol. rosl. genet.*, 48, No. 3, pp. 232-251 [in Russian].
 29. Zhang, Y., Wang, J., Gong, S., Xu, D. & Sui, J. (2017). Nitrogen fertigation effect on photosynthesis, grain yield and water use efficiency of winter wheat. *Agric. Water Manag.*, 179, pp. 277-287. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.08.007>
 30. Ye, M., Peng, S.B. & Li, Y. (2019). Intraspecific variation in photosynthetic nitrogen-use efficiency is positively related to photosynthetic rate in rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Photosynth.*, 57, No. 1, pp. 311-319. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.011>
 31. Hong, M.J. & Kim, D.Y. (2025). Recent advances in nitrogen use efficiency (NUE) research in wheat. *Korean J. Breed. Sci.*, 57, No. 3, pp. 251-270. <https://doi.org/10.9787/KJBS.2025.57.3.251>
 32. Lal, S.K., Gaggar, P., Kumar, S., Mallikarjuna, M.G., Vishwakarma, C., Rakshit, S., Pandey, A., Achary, V.M.M. & Mehta, S. (2024). Recent Advancements in Nitrogen Use Efficiency in Crop Plants Achieved by Genomics and Targeted Genetic Engineering Approaches. *Plant Mol. Biol. Rep.*, 42, pp. 435-449. <https://doi.org/10.1007/s11105-024-01439-4>
 33. Ali, A., Jabeen, N., Farruhbek, R., Chachar, Z., Laghari, A.A., Chachar, S., Ahmed, N., Ahmed, S. & Yang, Z. (2025). Enhancing nitrogen use efficiency in agriculture by integrating agronomic practices and genetic advances. *Front. Plant Sci.*, 16, 1543714. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1622>
 34. Ren, W., Li, X., Liu, T., Chen, N., Xin, M., Qi, Q. & Liu, B. (2025). Controlled-release fertilizer affects leaf nitrogen allocation and photosynthesis to improve nitrogen use efficiency and yield in the sunflower field. *Front. Plant Sci.*, 16, 1622766. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1622766>
 35. Zhang, Z., Zhang, Y., Shi, Y. & Yu, Z. (2020). Optimized split nitrogen fertilizer increase photosynthesis, grain yield, nitrogen use efficiency and water use efficiency under water-saving irrigation. *Sci. Rep.*, 10, 20310. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75388-9>
 36. Laisk, A. & Oja, V. (1998). Dynamics of leaf photosynthesis: rapid response measurements and their interpretations. Collingwood: CSIRO Publishing.
 37. Sheheda, I.M., Pochynok, V.M., Kiriziy, D.A. & Mamenko, T.P. (2018). Effect of nitrogen fertilization conditions on photosynthesis, productivity and protein content of winter wheat grain. *Fiziol. rosl. genet.*, 50, No. 2, pp. 105-114 [in Ukrainian].
 38. Endres, L., Silva, J.V., Ferreira, V.M. & De Souza Barbosa, G.V. (2010). Photosynthesis and water relations in brazilian sugarcane. *Open Agric. J.*, No. 4, pp. 31-37. <https://doi.org/10.2174/1874331501004010031>
 39. Li, S., Xie, Y., Liu, G., Wang, J., Lin, H., Xin, Y. & Zhai, J. (2020). Water Use efficiency of soybean under water stress in different eroded soils. *Water*, 12, 373. <https://doi.org/10.3390/w12020373>
 40. Lopez, M.A., Xavier, A. & Rainey, K.M. (2019). Phenotypic variation and genetic architecture for photosynthesis and water use efficiency in soybean (*Glycine max* L. Merr). *Front. Plant Sci.*, 10, 680. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00680>
 41. Kiriziy, D.A. & Sheheda, I.M. (2019). Distribution of nitrogen in the donor-acceptor system of plants and its role in the production process. *Fiziol. rosl. genet.*, 51, No. 2, pp. 114-132 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.02.114>
 42. Tian, Z., Chai, H., Guo, H., Lu, Y., Yang, S., Liu, X., Jiang, D., Cao, W. & Dai, T. (2024). Genetic improvement of photosynthetic nitrogen use efficiency of winter wheat in the Yangtze River Basin of China. *Field Crops Res.*, 305, 109199. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109199>
 43. Feller, U., Anders, I. & Mae, T. (2008). Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated. *J. Exp. Bot.*, 59, No. 7, pp. 1615-1624. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm242>

Received 23.10.2025

WATER AND LEAF NITROGEN USE EFFICIENCY AT PHOTOSYNTHESIS IN
WHEAT UNDER DIFFERENT CONDITIONS OF MINERAL NUTRITION

I.M. Sheheda, N.V. Sandetska, D.A. Kiriziy

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: igor.shegeda@ukr.net

In pot experiment with bread winter wheat varieties Dostatok, Astarta, Malynivka, Natalka, Kuyalnik, Kyivska ostysta there were created different levels of mineral nutrition: 1) high level ($N_{160}P_{160}K_{160}$ active substances per 1 kg of soil); 2) high level with foliar treatment by 5 % carbamide solution at the end of anthesis (BBCH 69); 3) low mineral nutrition level ($N_{32}P_{32}K_{32}$); 4) low level with foliar treatment with carbamide. It was shown that functioning of the photosynthetic apparatus is positively influenced by a high level of nitrogen nutrition and foliar treatment with carbamide. At the milk ripeness stage (BBCH 75), it was found that photosynthetic rate in leaves of individual varieties closely positively correlated with stomatal conductance. At the same time, the varietal specificity of the correlation dependences indicates genotypic differences in the response of the photosynthetic apparatus of plants of different varieties to the conditions of nitrogen nutrition. Water use efficiency (WUE) varied in a fairly wide range — from 4.14 in plants of the Natalka variety to 7.55 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ in the Malynivka variety. In general, on a high level of mineral nutrition, WUE was higher than on a low level, and the photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE), on the contrary, was lower. The last index on a high level varied in the range of 76.9—121.5, and on a low level — 115.8—262.8 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{mol N} \cdot \text{s})$ depending on the variety and foliar treatment with carbamide. This treatment increased the PNUE of leaves at both high and low nutrition levels, in the latter case the effect was more pronounced due to a relatively greater increase in the photosynthetic rate. Plants of high-yielding varieties on average were characterized by higher PNUE compared to high-protein varieties. A close correlation was found between the photosynthetic rate and PNUE both on a high ($r = 0.89$) and low ($r = 0.91$) level of mineral nutrition. The revealed high genotypic variability in winter wheat plants under different conditions of mineral nutrition such important physiological parameters as the water and nitrogen use efficiency during photosynthesis suggests the prospect of improving these traits by genetic means in order to optimize the use of water and mineral resources in the wheat production process.

Key words: *Triticum aestivum* L., winter wheat, mineral nutrition, photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, nitrogen, photosynthetic nitrogen use efficiency, water use efficiency.

ORCID

I.M. ШЕГЕДА — I.M. Sheheda <https://orcid.org/0009-0000-9115-2867>

Н.В. САНДЕЦЬКА — N.V. Sandetska <https://orcid.org/0000-0002-0558-2295>

Д.А. КІРІЗІЙ — D.A. Kiriziy <https://orcid.org/0000-0001-6079-893X>