

<https://doi.org/10.15407/frg2026.03.187>

УДК 581.131:633.11

ФІЗІОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ ФОРМУВАННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ЯКОСТІ ЗЕРНА ПШЕНИЦІ ЗА РІЗНИХ УМОВ АЗОТНОГО ЖИВЛЕННЯ

І.М. ШЕГЕДА, Д.А. КІРІЗІЙ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: igor.shegeda@ukr.net*

В огляді на підставі даних літератури і власних досліджень авторів проаналізовано питання зв'язку фотосинтетичної активності й розподілу азоту по органах рослин стосовно проблем формування врожайності та якості зерна. Особливу увагу приділено пшениці озимій — найпоширенішій і одній із найважливіших сільськогосподарських культур у світі. Розглянуто питання ролі азоту як ключового елемента, що входить до складу багатьох органічних речовин, необхідних для життєдіяльності рослин. Показано вплив азоту на розвиток кореневої системи й листової поверхні та його роль в оптимізації ефективності використання води. Висвітлено зв'язок вмісту азоту з інтенсивністю фотосинтезу, роль листків у формуванні врожайності зерна та ферменту Рубіско як депо азоту, а також процес перерозподілу цього елемента до зерна. Продемонстровано, що зі збільшенням рівня азоту його розподіл у систему асиміляції вуглецю спочатку зростає, а потім знижується, тоді як розподіл у систему депонування поступово збільшується. Формуванню якості зерна, збільшенню вмісту в ньому білка і врожайності сприяє позакореневе підживлення. Цей захід підвищує ефективність використання азоту при фотосинтезі (ЕВАФ) і позитивно впливає на водний режим рослин. Наголошено, що формування продуктивності та якості зерна пшениці має дві складові: генотипні особливості фотосинтетичної активності й пов'язаних із нею процесів реутилізації й накопичення азоту в зерні різних сортів, а також вплив на ці процеси основного та позакореневого внесення азотовмісних добрив. Увага дослідників зосереджена на пошуку шляхів поєднання цих складових з метою пом'якшення протиріччя між продуктивністю зерна і вмістом у ньому білка.

Ключові слова: пшениця, азот, фотосинтез, реутилізація, продуктивність, якість.

Пшениця (*Triticum aestivum* L.) є найпоширенішою й однією з найважливіших сільськогосподарських культур у світі, щорічне виробництво якої перевищує 770 мільйонів т, забезпечуючи близько 20 % калорій і білків для населення світу [1—3]. Понад 85 % зібраного зерна пшениці переробляється на борошняні продукти для споживання

Цитування: Шегеда І.М., Кірізій Д.А. Фізіологічні механізми формування продуктивності та якості зерна пшениці за різних умов азотного живлення. *Фізіологія рослин і генетика*. 2026. 58, № 3. С. 187—205. <https://doi.org/10.15407/frg2026.03.187>

This is open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>)

завдяки унікальним властивостям тіста [4]. Зі зростанням населення світу та попиту на продукти харчування підвищення як врожайності, так і якості пшениці стало головним завданням сучасного сільськогосподарського виробництва. Таким чином, існує потреба підвищення якості зерна пшениці для покращення харчової цінності продуктів переробки і збільшення рентабельності виробництва.

Якість зерна пшениці змінюється залежно від багатьох чинників: елементів агротехнології, переробки, сорту тощо [5]. Харчова цінність зазвичай залежить від біохімічного складу зерна, зокрема вмісту в ньому білка й амінокислот. Біохімічна складова зерна пшениці впливає на технологічні властивості, які визначають напрям його використання [6]. Білки зерна є важливим показником для оцінки харчової якості пшениці, їх можна розділити на дві категорії: розчинні білки, які легко розчиняються у воді, етанолі й інших розчинниках (альбуміни і глобуліни), та запасні білки (гліадіни й глютеніни) [3, 7]. У зрілому зерні запасні білки становлять понад 80 % від загального білка, утворюючи клейковину, яка відіграє важливу роль у формуванні якості борошна. Після змішування з водою клейковинні білки можуть утворювати безперервну тривимірну мережу завдяки міжмолекулярним і внутрішньомолекулярним силам, що визначає специфічні властивості клейковини — в'язкість та еластичність [8].

Роль азоту як ключового елемента. На сьогодні висока продуктивність пшениці забезпечується вирощуванням сучасних високопродуктивних сортів у поєднанні з використанням великої кількості азотних добрив [9]. Через значну площу вирощування та потребу в азоті 18 % від загального обсягу азотних добрив, вироблених у світі, вносяться під пшеницю, що є найбільшою кількістю цього елемента, яка використовується в рослинництві. Азот — один з найнеобхідніших поживних елементів для рослин, що впливають на ріст і розвиток культур, врожайність і якість зерна [10–16]. Як необхідний макроелемент, він потрібен у більших кількостях, ніж будь-який інший поживний елемент [17]. Азот є ключовим елементом, який входить до складу мінеральних поживних речовин, і основним компонентом молекул, необхідних для росту рослин, таких як нуклеїнові кислоти, амінокислоти, хлорофіл і деякі рослинні гормони, та відіграє ключову роль у процесах синтезу білка, зокрема в утворенні глютенівих білків, які визначають якість зерна пшениці [15, 18, 19]. Він також відіграє важливу роль у покращенні структури та метаболізму рослин [20]. Так, синтез хлорофілу й активність ферментів, що мають прямий вплив на розвиток насіння, здебільшого зумовлені азотом [21]. Він бере участь у різних фізіологічних процесах, впливаючи на функцію листків і загальну врожайність [22]. Тому добрива на основі азоту становлять близько 70 % добрив, які застосовуються в усьому світі [23]. Пшениця потребує високого рівня внесення азоту, для досягнення як високої врожайності, так і відповідного вмісту білка в зерні.

Азот істотно впливає на розвиток листової поверхні, поглинання світла, ефективність фотосинтезу та накопичення сухої речовини в сільськогосподарських рослинах [24]. Крім того, він необхідний для розвитку коренів, що сприяє видовженню, розгалуженню та накопиченню біомаси і, як наслідок, покращує поглинання води та поживних

речовин [25]. Розвинена коренева система, у свою чергу, поліпшує вегетацію й врожайність пшениці [26, 27]. Таким чином, доступність азоту часто є лімітувальним чинником для багатьох аспектів росту й розвитку рослин [28]. Покращення поглинання та використання азоту посівами пшениці було визнано ефективним і практичним підходом до підвищення її врожайності та якості [29–32].

Азот відіграє вирішальну роль в оптимізації ефективності використання води рослинами, особливо в умовах обмеженого водопостачання [33, 34]. На ефективність використання води (ЕВВ) впливають багато чинників, особливо генотип і середовище. Вивчення цього параметра не втрачає актуальності упродовж понад століття [35–38]. Численні дослідження показали ефективність різних методів зрошення та підживлення добривами в підвищенні ЕВВ сільськогосподарських рослин [39, 40]. Одним із ключових чинників, які впливають на транспірацію та ефективність використання води, є контроль за внесенням азотних добрив [41–43].

Зв'язок азоту з фотосинтезом. Азот є важливим чинником досягнення високої врожайності сільськогосподарських культур завдяки його впливу на фотосинтетичну функцію листків. У пшениці суха речовина, що накопичується в зерні, походить переважно з двох джерел, а саме: фотосинтетичної асиміляції після цвітіння і транслокації асимілятів, які зберігаються у вегетативних органах. 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, які забезпечують виконання фотосинтетичної функції [44]. Досить багато азоту міститься в хлорофіл-білкових комплексах тилакоїдів і мембранних структурах хлоропластів [45]. Збільшення поглинання й накопичення азоту сприяє розвитку фотосинтетичних систем та ферментів, що покращує асиміляційну здатність і транспорт сполук із зелених органів до зерна, створюючи матеріальну основу для збільшення кількості зерен і підвищення загальної врожайності. Оптимізоване внесення азотних добрив сприяє підвищенню поглинання світлової енергії та її ефективному перетворенню в хімічну, також збільшує площу листової поверхні й загальну ефективність використання азоту і сонячної радіації посівами. Поєднання всіх цих чинників забезпечує вищу врожайність зерна [46–53]. Результати низки досліджень показали, що асиміляційна здатність листків після цвітіння багато в чому визначає кінцеву врожайність зерна пшениці [48, 54, 55]. Домінуючу роль у цьому відіграють прапорцеві листки [56].

Ефективність використання азоту при фотосинтезі. Yang et al. [57] повідомляли про важливість покращення фотосинтезу в поєднанні з ефективністю використання азоту, що включає ефективність його використання й поглинання. Ефективність використання азоту при фотосинтезі (ЕВАФ) є одним із важливих чинників, які характеризують ефективність фотосинтезу і використання поживних речовин рослинами [58, 59]. Зі збільшенням рівня азоту його розподіл у системи карбоксилювання й транспорту електронів спочатку зростає, а потім знижується, тоді як розподіл у систему депонування поступо-

во збільшується. Так, у рослин пшениці головним депо азоту до початку наливання зерна є Рубіско. За високих рівнів мінерального живлення цей фермент накопичується в листках у великій кількості, при цьому його питома карбоксилувальна активність зменшується [44]. Показано, що ефективність використання азоту в процесах асиміляції CO_2 у листках пшениці сучасних високоінтенсивних сортів вища, ніж у менш продуктивного сорту старої селекції [60].

Вплив старіння листків на використання азоту рослиною. Тривалість фотосинтетичної активності тісно корелює зі старінням листків. Дослідження Alpuerto et al. [61] показало, що прискорене старіння разом із посиленням розщеплення білка у прапорцевому листку та ремобілізацією з нього азоту корелювало з вищою врожайністю зерна й ефективністю використання азоту. За обмеженого рівня азоту прискорене старіння може сприяти його ефективній ремобілізації. Збільшення врожайності зерна значною мірою залежить від кількості вуглецю, який транспортується з рослинних тканин, оскільки основна частина зерна пшениці — це крохмаль. Критично важливими для наливання зерна пшениці за низького рівня азоту є як асиміляція щойно поглинутого азоту після цвітіння, так і його ремобілізація. Ці процеси потребують притоку та відтоку мобільних форм азоту в старіючих листках [61].

Процес перерозподілу азоту до зерна. Процес наливання зерна пшениці та накопичення в ньому азоту забезпечується як його поточним поглинанням із ґрунту, так і реутилізацією запасів, акумульованих у вегетативних органах пагона переважно до фази цвітіння, що відіграють у цьому процесі провідну роль [62]. У період наливання зерна відбувається інтенсивний перерозподіл (реутилізація) азоту з вегетативних органів у зернівки, що формуються. Кількість азоту, який реутилізується з вегетативних органів, може становити 60—90 % його загального вмісту в зерні на момент стиглості. Вважають, що листки є основним джерелом реутилізованого азоту, оскільки саме в них зосереджена більша частина білків рослини, які в період старіння піддаються протеолізу з утворенням амінокислот, що транспортуються в зерно. У пшениці зрілі листки слугують акцепторами для зберігання азоту до цвітіння. Однак у наступні фази розвитку вони стають його донорами для підтримки наливу зерна [45].

У сільськогосподарських культур ремобілізація азоту після цвітіння та під час дозрівання насіння тісно пов'язана з врожайністю і якістю зерна. З початком старіння або внаслідок стресу від посухи підвищується експресія кількох генів, пов'язаних зі старінням. За цих умов білки в листках розщеплюються й ремобілізуються у вигляді амінокислот і амідів до запасаючих тканин та органів [63].

Найважливішими джерелами азоту для зерна є листки і стебла. Зниження маси цих органів у період дозрівання пов'язане з тим, що в донорно-акцепторній системі пшениці колос із зернівками є головним акцептором асимілятів із найбільшою атрагувальною силою, що ініціює ремобілізацію запасних речовин із місць їхнього тимчасового депонування (з листків — переважно азотовмісних, зі стебла — вуглеводів), а також запускає процеси старіння, пов'язані з реутилізацією пластичних речовин із вегетативних органів у зерно. Ефективність реутилізації азо-

ту з вегетативних частин пагона підвищується у процесі наливання зерна. У період дозрівання вміст азоту в листках і стеблах знижується в 2—3 рази внаслідок його відтоку в зерно [62]. Вміст азоту в прапорцевому листку у фазу цвітіння значущо та позитивно корелює з його вмістом у зерні. Результати наших дослідів [62] підтвердили кореляційний зв'язок між вмістом азоту в листках головного пагона в період цвітіння та вмістом цього елемента в повністю дозрілому зерні.

Стебло також виконує роль тимчасового депо не лише вуглеводів, а й азотних сполук, які згодом переміщуються до колоса [64]. Зменшення вмісту азоту в стеблі упродовж періоду від цвітіння до повної стиглості свідчить про його участь у забезпеченні потреб зерна у пластичних речовинах [62]. За результатами наших дослідів [62], внесок депонованих у стеблі асимілятів у формування маси зерна варіював від 15 до 30 % на низькому та високому фоні мінерального живлення, відповідно. У першому випадку внаслідок нестачі елементів живлення (особливо азоту) фотосинтез рослин, починаючи з фази виходу в трубку, сповільнюється [65], що призводить до скорочення резервів асимілятів, які можуть бути депоновані у стеблі (до того ж депонування здатність останнього, яка визначається товщиною шару паренхіми, також редукована). На високому фоні мінерального живлення рослини пшениці в період колосіння—цвітіння мають уже остаточно сформований повноцінний фотосинтетичний апарат. Однак головний акцептор асимілятів — зерно — ще не з'явився і щоб запобігти пригніченню фотосинтезу надлишком асимілятів у листках, вони експортуються та тимчасово депонуються у стеблі, звідки з початком росту зернівок ремобілізуються для їхнього наливання на додаток до поточного фотосинтезу [66].

Відомо про збільшення внеску в зернову продуктивність депонованих у стеблі асимілятів у випадку настання несприятливих умов для фотосинтезу після цвітіння, наприклад термінальної посухи. Під час термінальних стадій росту та наливання зерна в умовах стресу толерантні генотипи можуть використовувати ремобілізацію запасів стебла для постачання вуглецю й азоту, необхідних для наливання зерна [63].

Таким чином, ефективність використання депонованих у стеблі асимілятів й азотовмісних сполук із листків є важливими фізіологічними складовими продукційного процесу пшениці, оскільки значущо корелюють із такою господарсько-цінною ознакою, як вміст азоту (отже й білка) в зерні. Важливою є також реутилізація азоту з лусок і остей колоса, які знаходяться безпосередньо біля зерна, що дозріває [62].

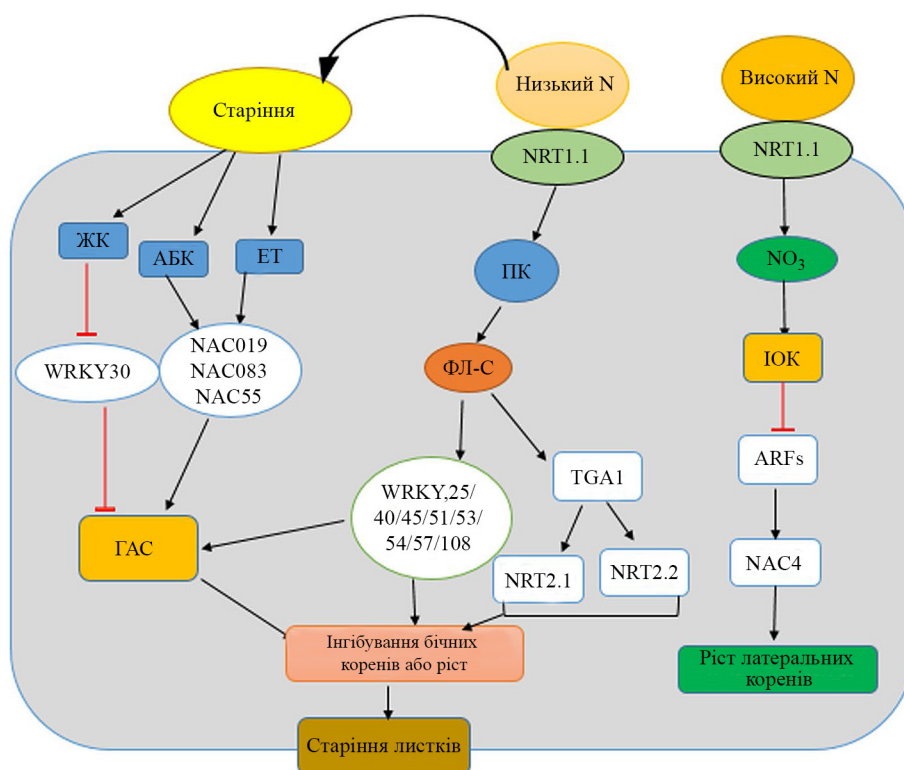
Стратегії азотного удобрення. Проблема забезпечення посівів пшениці азотом є ключовою для отримання високих і якісних врожаїв, а ефективність використання азоту важлива для досягнення рентабельного виробництва [67]. Одним із способів підвищення врожайності зерна є застосування азотних добрив. Внесення добрив є важливим чинником, який може значно збільшити кількість колосків, кількість зерен у колосі, масу 1000 зерен, загальну продуктивність пшениці й покращити якість зерна [52, 55, 68—70]. Дослідження на пшениці показали, що внесення азоту в поєднанні з органічними добривами посилює поглинання азоту та накопичення біомаси, відтак збільшується врожайність зерна [71]. Підвищення врожайності зерна озимої

пшениці досягається покращенням її фізіологічної активності, накопиченням сухої речовини та наливанням зерна [43]. Також відомо, що оптимізація азотного живлення рослин озимої пшениці — один із найдієвіших заходів підвищення якості зерна, насамперед збільшення вмісту білкових сполук [70]. Внесення азоту забезпечує більшу кількість поживних речовин для колоса, покращуючи швидкість зав'язування насіння та масу тисячі зерен, тим самим збільшуючи врожайність [43, 72].

Збільшене внесення азоту значно поліпшує просторову організацію судинних пучків, ефективність транспорту асимілятів і оптимізує їхній розподіл до зерна, що зрештою підвищує швидкість наливання зерна і врожайність [73]. Кількість днів, необхідних для досягнення максимальної швидкості наливання зерна, тривалість наливання та період активного наливання збільшувалися з підвищенням надходження азоту, тоді як маса зерна за максимальної швидкості наливання і середня швидкість наливання спочатку підвищувалися, а потім незначно знижувалися. Ці результати свідчать, що високий рівень азоту подовжує тривалість наливання зерна, водночас зменшуючи його швидкість, імовірно, через посилений метаболізм азоту і споживання вуглеводів тканинами рослини у поєднанні зі зменшенням надходження вуглеводів до зерна [74, 75].

Оптимізоване внесення азоту істотно підвищує антиоксидантну активність у прапорцевих листках пшениці й уповільнює їхнє старіння. Численні дослідження показали, що раціональне постачання азоту поліпшує ріст пшениці, підтримуючи ефективне кущення, продовжує період наливання зерна, збільшує його швидкість і сприяє перенесенню поживних речовин до зерна, а також збільшує кількість колосків, зерен на колос і масу 1000 зерен, що підвищує загальну врожайність [76, 77]. Азотні добрива недоцільно застосовувати у високих дозах до посіву, оскільки підвищені концентрації азоту в ґрунті можуть несприятливо вплинути на рослини на початкових етапах їх розвитку. Водночас не слід допускати й азотного голодування рослин пшениці на початку вегетації [78]. За низького надходження азоту його кількість недостатня для задоволення потреб репродуктивного розвитку, що потенційно призводить до передчасного старіння листків під час наливання зерна через сигнали старіння, опосередковані АБК (рисунок) [63, 79].

Wang et al. [80] виявили, що зі збільшенням дози внесення азоту врожайність зерна демонструвала тенденцію спочатку до зростання, а потім до зниження. У дослідженнях Li et al. [81] не виявлено значного покращення фотосинтетичної здатності при внесенні дози азоту, яка перевищувала 210 кг/га. Результати цих досліджень показують, що внесення азоту на рівні 210 кг/га досягає максимального балансу між підтримкою фотосинтетичної здатності й ефективністю розподілу асимілятів у донорно-акцепторній системі пшениці. Така доза збільшує транспорт асимілятів після цвітіння, оптимізуючи розподіл сухої речовини в зерно у момент дозрівання, тоді як доза N_{270} , навпаки, призводить до розподілу більшої частини сухої речовини у вегетативні органи, обмежуючи потенційне збільшення врожайності зерна. Максимальні значення кількості зерен на колос, маси зерна і



Схематична діаграма, яка показує регуляцію кількох шляхів у відповідь на високий та низький рівень нітратів у рослин. Сигнальні шляхи призводять до початку старіння листків. Чорні стрілки вказують на позитивну регуляцію червоні лінії — на негативну як інгібувальний ефект:

АБК — абсцизова кислота; ІОК — індол-3-оцтова кислота; ЖК — жасмонова кислота; ЕТ — етилен; ГАС — гени, асоційовані зі старінням; TGA1 — фактор зв'язування мотивів TGACG; NRT — транспортер нітратів; ПК — протеїнкіназа; ФЛ-С — фосфоліпаза С; WRKY, NAC — транскрипційні фактори; ARF — транскрипційні фактори відповіді на ауксин.

Низький та надзвичайно низький рівень нітратів чинять стимулювальний та інгібувальний вплив на розвиток бічних коренів відповідно, тоді як високий рівень NO₃ чинить інгібувальний вплив на ріст бічних коренів [63]

врожайності були досягнуті за внесення дози N₂₁₀. Збільшення дози до N₂₇₀ призвело до значного зниження цих параметрів. Це узгоджується з працями інших авторів, які спостерігали зниження врожайності, коли внесення азоту перевищувало 240 кг/га [27, 82—84],

Ризики надмірного підживлення. Надходження надмірної кількості азоту може спричинити затримку старіння внаслідок підтримки рівня цитокінінів і пригнічення генів, пов'язаних зі старінням, й тим самим затримати дозрівання врожаю, зменшити інтенсивність наливання зерна, через накопичення неструктурних вуглеводів у соломі й перешкоджаючи ремобілізації сухої речовини з вегетативних органів у зерно [85—91]. Надмірне внесення азоту також може спровокувати надмірне кушіння на ранній стадії росту, що призводить до недостатнього наливання зерна і зниження швидкості зав'язування насіння й маси 1000 зерен [92]. Таким чином, забезпечення належної ефективності використання ґрунтового азоту й уникнення надлишкового удобрення є ключовими для покращення живлення і досягнення ви-

сокої врожайності пшениці. Ці результати підкреслюють необхідність збалансування надходження азоту з потребами культури за допомогою точних стратегій контролю.

Терміни і способи внесення азотних добрив. Раціональне внесення азотних добрив на різних стадіях розвитку пшениці за певних норм підживлення має важливе значення для її росту. Zain et al. [93] виявили, що належне управління часткою внесення азоту і застосування його більшої кількості на пізніх стадіях росту пшениці сприяє підвищенню кількості зерен у колосі й маси 1000 зерен. Liu et al. [94] також повідомили, що збільшення норми внесення азоту на етапах виходу в трубку та колосіння істотно покращує компоненти продуктивності й, таким чином, підвищує врожайність зерна.

Дослідження показали, що позакореневе внесення добрив може підвищити врожайність зерна й ефективність використання азоту порівняно з лише основним внесенням. З іншого боку, надмірне позакореневе удобрення збільшує накопичення біомаси, проте призводить до надмірного посилення вегетативного росту за рахунок зменшення репродуктивного, що в результаті зменшує врожайність [95]. Результати досліджень Zhang et al. [47] і Hamani et al. [45] свідчать, що співвідношення роздільного внесення азоту за основного та позакореневого підживлення N_{50-50} у поєднанні зі зрошенням покращують ефективність роботи ФС II, що може збільшити інтенсивність фотосинтезу. Раціональне співвідношення основного та позакореневого внесення азотних добрив забезпечує краще накопичення азоту й підвищення вмісту хлорофілу в листках, що поліпшує фотосинтетичну здатність, подовжує період їхнього функціонування і, як наслідок, істотно збільшує врожайність пшениці [95, 96].

Таким чином, оптимізація норм внесення азоту є найефективнішим підходом до підвищення врожайності зерна [97].

Вплив підживлення на білковий комплекс. Дослідження показують, що стратегії управління нормами внесення азотних добрив важливі не лише для підвищення врожайності пшениці, а й для оптимізації основних агрономічних практик, які впливають на вміст і склад білка в зерні [10, 99–103]. Утворення загального білка зерна тісно пов'язане з поглинанням азоту і його ремобілізацією після цвітіння. Внесення азоту збільшує вміст амінокислот, змінюючи активність нітратредуктази і глутамінсинтетази в листках пшениці, що підвищує вміст білка. У певному діапазоні, зі збільшенням рівня внесення азоту, вміст білка в зерні пшениці підвищується, проте надмірне або недостатнє внесення зменшує транспортування накопиченого до цвітіння азоту до зерен та негативно впливає на вміст у них білка [103–105].

Wang et al. [106, 107] повідомляли, що зі збільшенням норми внесення азоту вміст запасного білка збільшується, тоді як вміст розчинного значно зменшується. Внесення азоту збільшує час утворення і стабільності пшеничного тіста та покращує його характеристики [108, 109]. Тому наявність додаткового азоту впродовж усієї фази наливання зерна є критично важливою для досягнення високого рівня білка [32, 110–113].

Якщо внесення азоту на ранніх фазах у першу чергу покращує вегетативний ріст і потенціал врожайності, то підживлення на пізніх

фазах є ефективнішим у підтриманні накопичення білка в зерні. Примітно, що внесення азоту після появи прапорцевого листка (GS 37) підвищує вміст білка в зерні, сприяючи його синтезу під час репродуктивної фази. У пізню фазу репродуктивного росту азот, поглинений рослинами, може бути використаний для задоволення потреб, пов'язаних з ростом і розвитком зерна [114], що сприяє накопиченню в ньому білка. Внесення азоту у ранні фази може певною мірою збільшити чисту продуктивність фотосинтезу та сприяти перенесенню азоту в зерно. Це допоможе зменшити «ефект розбавлення» білка крохмалем [115] і, зрештою, одночасно підвищити врожайність і якість пшениці.

Дози внесення азоту, кратність і терміни внесення узгоджують із величинами доступної для рослин пшениці вологи [67]. Високі норми внесення азоту за певного дефіциту води зменшили втрати врожаю зерна та збільшили накопичення білка в зерні [51]. Навіть за недостатнього поливу ця подвійна перевага може бути пов'язана зі збільшенням метаболічної активності в рослинах та вищою ефективністю використання азоту за помірного забезпечення цим елементом. Крім того, за умов посухи помірний рівень азоту стимулює розвиток коренів і підвищує ефективність використання води, сприяючи наливанню зерна та накопиченню білка [51, 98].

Використання азотних добрив впливає також на рівень мікроелементів у зерні пшениці [116, 117] і зменшує молярне співвідношення фітинової кислоти до мікроелементів, тим самим збільшуючи їхню біодоступність. Це пов'язане з підвищенням активності та кількості транспортних білків, які стимулюються азотним живленням [118].

Фізіологічне значення позакореневого внесення азоту. Результативною стратегією покращення вмісту та якості білка в зерні пшениці є позакореневе внесення азоту (ПВА). Воно є ефективним для швидкого вирішення проблеми недостатнього живлення культури на пізніх стадіях росту, коли доступність поживних речовин у ґрунті може знизитися через старіння коренів і посушливу погоду. ПВА поліпшує синтез ключових ферментів метаболізму азоту — нітратредуктази, глутамінсинтетази і глутаматпіруватамінотрансферази, що сприяє кращому синтезу в зерні проламінів і глютенінів, тим самим збільшуючи загальний вміст білка [109]. Rekowski et al. [119] повідомили, що позакореневе внесення азоту у фазу колосіння значно підвищило як урожайність пшениці, так і концентрацію білка. Також є дані, що азот, який вноситься між фазами кушіння та виходу в трубку, сприяє розвитку куща та колоса, які є вирішальними факторами формування врожайності зерна [120]. Інші дослідження показали, що оптимальний час для позакореневого внесення азоту коливається від цвітіння до середини наливання зерна [121]. Внесення азоту під час цвітіння привело до найбільшого підвищення як врожайності, так і вмісту білка, тоді як внесення у фазу виходу в трубку або після цвітіння переважно збільшило вміст білка з мінімальним впливом на врожайність [122]. У фазу цвітіння пшениця має високу потребу в азоті, а його ремобілізація в кінці сезону стає ефективнішою, що поліпшує розвиток зерна та накопичення білка [123].

Позакореневе підживлення азотом у період після цвітіння сприяє підвищенню його вмісту в зерні й подовженню активного

функціонування фотосинтетичного апарату внаслідок зменшення конкуренції за азотовмісні сполуки між ним і зернівками [124]. Також цей прийом корисний для зменшення втрат азоту й екологічного ризику, викликаного здебільшого денітрифікацією та вимиванням азоту [125]. Результати досліджень Wu et al. [122] свідчать, що пізньосезонне позакореневе внесення азоту пом'якшило традиційну негативну кореляцію між врожайністю пшениці й вмістом білка, значно збільшивши порівняно з контрольними варіантами як перший, так і другий показники, що дало змогу покращити якість зерна без зниження потенціалу врожайності.

Постачання азоту в кінці сезону зміщує його транслокацію на стадію наливання зерна [126] та посилює поглинання азоту зерном, тим самим підтримуючи синтез і накопичення білка [127]. Збільшення норми позакореневого удобрення підвищує чисту продуктивність фотосинтезу й параметри флуоресценції хлорофілу прапорцевого листка після цвітіння, що сприяє накопиченню сухої речовини і зрештою збільшує врожайність зерна [128].

Вплив позакореневого внесення різних форм азотних добрив на формування якості зерна. Luu et al. [111] проведено порівняльне дослідження позакореневого внесення різних форм азоту (NO_3^- , карбамід (сечовина), NH_4^+) під час цвітіння, щоб оцінити їхній вплив на накопичення білка в зерні пшениці, формування якості й механізми, які лежать у його основі. Позакореневе внесення трьох форм азоту показало різний вплив на збільшення вмісту білків клейковини зерна та покращення якісних ознак. За внесення NH_4^+ спостерігалось більше поглинання азоту для наливання зерна після цвітіння з відносно сильним підвищенням активності ферментів і експресії генів, пов'язаних з метаболізмом азоту в прапорцевому листку на 8–20-ту добу після цвітіння, тоді як його сприяння метаболізму азоту в зерні стало слабшим після 20-ї доби, ніж за обробки NO_3^- та сечовиною. Натомість, позакореневе внесення NO_3^- та сечовини під час цвітіння посилює активність метаболізму азоту в зерні та накопичення білка. Гени, котрі контролюють синтез клейковинних білків і утворення дисульфідних зв'язків, мали підвищену експресію під впливом NO_3^- та сечовини на 20–28-му добу після підживлення, що сприяло збільшенню вмісту і якості білка в зерні. Загалом, позакореневе внесення NO_3^- та сечовини було ефективнішим, ніж NH_4^+ , для збільшення наповнення зерна азотом [13, 111].

Головним сучасним напрямом розвитку систем живлення рослин і створення вискоєфективних добрив є розробка комплексних складних препаративних форм. Найбільшу увагу приділяють створенню комплексних добрив для позакореневого підживлення, що дає змогу значно підвищити коефіцієнти засвоєння поживних речовин і знизити надходження пестицидів у навколишнє середовище [78]. Результати, опубліковані Dong et al. [129], свідчать, що рослини пшениці та кукурудзи краще росли при застосуванні змішаних форм азоту, ніж за застосування однієї форми.

Підсумки. Отже, питання формування продуктивності та якості зерна пшениці має дві складові: по-перше, генотипні особливості фотосинтетичної активності й пов'язаних із нею процесів реутиліза-

ції й накопичення азоту в різних сортів, по-друге — вплив на ці процеси основного та позакореневого внесення азотовмісних добрив. Наш огляд показав, що ці складові мають адитивний вплив на показники врожайності й вмісту білка в зерні пшениці. Натепер увага дослідників зосереджена на вирішенні проблеми негативної кореляції між продуктивністю і якістю зерна пошуком технологічних способів пом'якшення цього протиріччя. У кінцевому підсумку це дасть змогу збільшити кількість та підвищити якість сільськогосподарської продукції з метою забезпечення харчових потреб населення України і світу.

Внесок авторів: концепція та дизайн дослідження — І.М. Шегеда, Д.А. Кірізій; пошук, відбір та аналіз літературних даних — І.М. Шегеда; підготовка рукопису — написання первинного тексту статті — І.М. Шегеда; підготовка рукопису — перегляд і редагування — Д.А. Кірізій.

Всі автори переглянули і схвалили остаточну версію рукопису.

Конфлікт інтересів: автори декларують відсутність конфлікту інтересів.

REFERENCES

1. Zhong, Y., Wang, W., Huang, X., Liu, M., Hebelstrup, K.H., Yang, D., Cai, J., Wang, X., Zhou, Q., Cao, W., Dai, T. & Jiang, D. (2019). Nitrogen topdressing timing modifies the gluten quality and grain hardness related protein levels as revealed by iTRAQ. *Food Chem.*, 277, pp. 135-144. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.10.071>
2. FAOSTAT (2022). Food and Agricultural Organization of the United Nations. FAOSTAT Food Balance Sheets. Retrieved from: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/FBS>
3. Sandetska, N.V. & Dubrovna, O.V. (2025). Current state of research on wheat grain quality. *Fiziol. rosl. genet.*, 57, No. 3, pp. 187-222 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2025.03.187>
4. Wang, S., Zhang, X., Liu, K., Fei, P., Chen, J., Li, X., Ning, P., Chen, Y., Shi, J. & Tian, X. (2019). Improving zinc concentration and bioavailability of wheat grain through combined foliar application of zinc and pesticides. *Agron. J.*, 111, pp. 1478-1487. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.09.0597>
5. Stankevych, G., Kats, A. & Vasyliiev, S. (2018). Investigation of hygroscopic properties of the spelt grain. *Technol. Audit Prod. Reserves*, 43, No. 5/3, pp. 37-41. <https://doi.org/10.15587/2312-8372.2018.146600>
6. Liubych, V. & Zheliezna, V. (2020). Effect of water heat treatment on spelt grain flour quality. *Grain Products and Mixed Fodder's*, 20, No. 2, pp. 19-25. <https://doi.org/10.15673/gpmf.v20i2.1761>
7. Hacini, N., Djelloul, R., Hadeif, A., Samson, M.F. & Desclaux, D. (2022). Comparative characterization of grain protein content and composition by chromatography-based separation methods (SE-HPLC and RP-HPLC) of ten wheat varieties grown in different agro-ecological zones of Algeria. *Separations*, 9, No. 12, 443. <https://doi.org/10.3390/separations9120443>
8. Pronin, D., Borner, A., Weber, H. & Scherf, K.A. (2020). Wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding from 1891 to 2010 contributed to increasing yield and glutenin contents but decreasing protein and gliadin contents. *J. Agric. Food Chem.*, 68, No. 26, pp. 13247-13256. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c02815>
9. Bazzo, J.H.B., Garcia, E.B., Cardoso, C.P. & Zucareli C. (2020). Physiological quality of wheat seeds in response to different nitrogen levels applied by soil and leaves. *Rev. Terra Cult. Cad. Ensino e Pesqui*, 36, pp. 145-156. <http://publicacoes.unifil.br/index.php/Revistateste/article/view/1115/1258>
10. Giordano, N., Sadras, V.O. & Lollato, R.P. (2023). Late-season nitrogen application increases grain protein concentration and is neutral for yield in wheat. A global meta-analysis. *Field Crops Res*, 290, No. 2-3, 108740. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108740>
11. Morgun, V.V. & Kots, S.Ya. (2018). The role of biological nitrogen in nitrogen nutrition of plants. *Visn. Nats. Akad. Nauk Ukr.*, No. 1, pp. 62-74 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/vsn2018.01.062>

12. Zörb, C., Ludewig, U. & Hawkesford, M.J. (2018). Perspective on wheat yield and quality with reduced nitrogen supply. *Trends Plant Sci.*, 23, No. 11, pp. 1029-1037. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.08.012>
13. Hussain, A., Azeem, N., Riaz, T., Khan, T.Y., Pehlwan, B., Amjad, T., Muzammal, M., Sani, I.A., Umm-E-Habiba & Sarfraz, B. (2025). Impact of various nitrogenous fertilizers on wheat crop yield and growth. *Indus J. Biosci. Res.*, 3, No. 3, pp. 364-369. <https://doi.org/10.70749/ijbr.v3i3.886>
14. Li, J., Wang, Y., Zhang, M., Liu, Y., Xu, X. & Lin, G. (2019). Optimized micro-sprinkling irrigation scheduling improves grain yield by increasing the uptake and utilization of water and nitrogen during grain filling in winter wheat. *Agric. Water Manage.*, 211, pp. 59-69. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.09.047>
15. Zhang, G.X., Liu, S.J., Dong, Y.J., Liao, Y.C. & Han, J. (2022). A nitrogen fertilizer strategy for simultaneously increasing wheat grain yield and protein content: Mixed application of controlled-release urea and normal urea. *Field Crops Res.*, 277, 108405. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108405>
16. Rosculete, E., Paunescu, R.A., Rosculete, C.A., Paunescu, G., Bonciu, E., Olaru, A.L. & Murtaza, D.F. (2025). Nitrogen management of variety screening of winter wheat cultivated on chernozem soil for yield optimization. *Plants*, 14, No. 23, 3580. <https://doi.org/10.3390/plants14233580>
17. Pan, J., Zhao, J., Liu, Y., Huang, N., Tian, K. & Shah, F. (2019). Optimized nitrogen management enhances lodging resistance of rice and its morpho-anatomical, mechanical, and molecular mechanisms. *Sci. Rep.*, 9, pp. 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56620-7>
18. Chen, X., Wang, M., Kroeze, C., Chen, X., Ma, L., Chen, X., Shi, X. & Strokal, M. (2022). Nitrogen in the Yangtze River Basin: Pollution reduction through coupling crop and livestock production. *Environ. Sci. Technol.*, 56, No. 24, pp. 17591-17603. <https://doi.org/10.1021/acs.est.1c08808>
19. Gong, X., Li, L., Qin, L., Huang, Y., Ye, Y., Wang, M., Wang, Y., Xu, Y., Luo, F. & Mei, H. (2022). Targeted metabolomics reveals impact of N application on accumulation of amino acids, flavonoids and phytohormones in tea shoots under soil nutrition deficiency stress. *Forests*, 13, No. 10, 1629. <https://doi.org/10.3390/f13101629>
20. Liu, J., Zhang, J., Zhu, G., Zhu, D. & Yan, Y. (2022). Effects of water deficit and high N fertilization on wheat storage protein synthesis, gluten secondary structure, and bread-making quality. *Crop J.*, 10, No. 1, pp. 216-223. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.04.006>
21. Muhammad, I., Yang, L., Ahmad, S., Farooq, S., Al-Ghamdi, A.A., Khan, A., Zeeshan, M., Elshikh, M.S., Abbasi, A.M. & Zhou, X.-B. (2022). Nitrogen fertilizer modulates plant growth, chlorophyll pigments and enzymatic activities under different irrigation regimes. *Agronomy*, 12, No. 4, 845. <https://doi.org/10.3390/agronomy12040845>
22. Drobniitch, S.T., Donovan, T.C., Wenz, J.A., Flynn, N.E., Schipanski, M.E. & Comas, L.H. (2024). Can nitrogen availability impact plant performance under water stress? A review of traits, mechanisms, and whole plant effects. *Plant Soil*, 511, No. 1, pp. 45-67. <https://doi.org/10.1007/s11104-024-07006-w>
23. Pasa, E.H., Weinert, C., Ferreira, J.P., Ferreira, H.T., Martinez, F.P., Pado, T., Pasa, M. da S. & Carlos, F.S. (2024). Ammonium nitrate fertilization increases the crude protein content and wheat grain yield in subtropical conditions. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 24, No. 3, pp. 4952-4964. <https://doi.org/10.1007/s42729-024-01884-w>
24. Srivastava, R., Panda, R., Chakraborty, A. & Halder, D. (2018). Enhancing grain yield, biomass and nitrogen use efficiency of maize by varying sowing dates and nitrogen rate under rainfed and irrigated conditions. *Field Crop. Res.*, 221, pp. 339-349. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.06.019>
25. Li, G., Niu, W., Sun, J., Zhang, W., Zhang, E. & Wang, J. (2021). Soil moisture and nitrogen content influence wheat yield through their effects on the root system and soil bacterial diversity under drip irrigation. *Land Degrad. Dev.*, 32, No. 10, pp. 3062-3076. <https://doi.org/10.1002/ldr.3967>
26. Tahir, M., Arshad, M.A., Akbar, B.A., Bibi, A., Ain, Q.U., Bilal, A., Arqam, S.M., Asif, M., Ishtiaq, M.H. & Rasheed, H.U. (2024). Integrated nitrogen and irrigation management strategies for sustainable wheat production: Enhancing yield and environmental efficiency. *J. Pharmacogn. Phytochem.*, 13, No. 4, pp. 209-222. <https://doi.org/10.22271/phyto.2024.v13.i4c.15012>
27. Si, Z.Y., Zain, M., Faisal, M., Wang, G.H., Gao, Y. & Duan, A.W. (2020). Effects of nitrogen application rate and irrigation regime on growth, yield, and water-nitrogen use

- efficiency of drip-irrigated winter wheat in the North China Plain. *Agr. Water Manage.*, 231, 106002. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106002>
28. Fradgley, N.S., Bentley, A.R. & Swarbreck, S.M. (2021). Defining the physiological determinants of low nitrogen requirement in wheat. *Biochem. Soc. Trans.*, 49, No. 2, pp. 609-616. <https://doi.org/10.1042/BST20200282>
29. Yao, C., Li, J., Gao, Y., Zhang, Z., Liu, Y., Sun, Z., Wang, Z. & Zhang, Y. (2024). Delayed application of water and fertilizer increased wheat yield but did not improve quality parameters. *Field Crops Res.*, 319, No. 2, 109649. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2024.109649>
30. Tong, J., Xiong, Y., Lu, Y., Li, W., Lin, W., Xue, J., Sun, M., Wang, Y. & Gao, Z. (2024). Drip fertigation enhances the responses of grain yield and quality to nitrogen topdressing rate in irrigated winter wheat in North China. *Plants*, 13, No. 11, 1439. <https://doi.org/10.3390/plants13111439>
31. Tong, J., Xiong, Y., Lu, Y., Li, W., Lin, W., Xue, J., Sun, M., Wang, Y. & Gao, Z. (2025). Drip fertigation with moderate nitrogen topdressing rate achieves high nitrogen and water use efficiencies for irrigated wheat. *Agronomy*, 15, No. 2, 259. <https://doi.org/10.3390/agronomy15020259>
32. Cui, H., Luo, Y., Li, C., Chang, Y., Jin, M., Li, Y. & Wang, Z. (2023). Effects of nitrogen forms on nitrogen utilization, yield, and quality of two wheat varieties with different gluten characteristics. *Eur. J. Agron.*, 149, No. 6, 126919. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.126919>
33. Chawla, R. & Balasaheb, K.S. (2023). Optimizing water use efficiency and yield of wheat crops through integrated irrigation and nitrogen management: A comprehensive review. *Int. J. Environ. Clim. Change*, 13, No. 11, pp. 4059-4067. <https://doi.org/10.9734/IJECC/2023/v13i113585>
34. Hamani, A.K.M., Abubakar, S.A., Fu, Y., Kpalari, D.F., Wang, G., Duan, A., Gao, Y. & Ju, X. (2025). The coupled effects of various irrigation scheduling and split nitrogen fertilization modes on post-anthesis grain weight variation, yield, and grain quality of drip-irrigated winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in the North China Plain. *J. Integr. Agric.*, 24, No. 6, pp. 2123-2137. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2023.12.037>
35. 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>
36. 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>
37. 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>
38. 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>
39. 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>
40. 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>
41. 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>
42. 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>

43. 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>
44. Stasik, O.O., Pryadkina, G.O., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergiienko, O.G., Sytnyk S.K., Kapitanska, O.S. & Zborivska, O.V. (2021). Photosynthesis and production process of high-intensity varieties of winter wheat in connection with mineral nutrition conditions. Kyiv: Interservice.
45. 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>
46. Hamani, A.K.M., Abubakar, S.A., Si, Z., Kama, R., Gao, Y. & Duan, A. (2023). Suitable split nitrogen application increases grain yield and photosynthetic capacity in drip-irrigated winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under different water regimes in the North China Plain. *Front. Plant Sci.*, 13, 1105006. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1105006>
47. Shehab, A.E.S. A.E. & Guo Y. (2021). Effects of nitrogen fertilization and drought on hydrocyanic acid accumulation and morpho-physiological parameters of sorghums. *J. Sci. Food Agric.*, 101, No. 8, pp. 3355-3365. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10965>
48. 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, No. 1, pp. 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75388-9>
49. Zhang, H., Zhao, Q., Wang, Z., Wang, L., Li, X. & Fan, Z. (2021). Effects of nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristics, biomass, and yield of wheat under different shading conditions. *Agronomy*, 11, No. 10, 1989. <https://doi.org/10.3390/agronomy11101989>
50. Zhang, X., Du, S., Xu, Y., Qiao, Y., Cao, C. & Li, W. (2022). Response of canopy photosynthesis, grain quality, and harvest index of wheat to different nitrogen applications methods. *Plants*, 11, No. 18, 2328. <https://doi.org/10.3390/plants11182328>
51. Zhou, Q., Wang, Q., Zheng, Z. & Liu, W. (2023). Carbon neutrality and nitrogen remediation in agricultural grain production. *J. Agric. Environ. Sci.*, 42, No. 1, pp. 1-10. <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-1253>
52. Ali, N. & Akmal, M. (2022). Wheat growth, yield, and quality under water deficit and reduced nitrogen supply. A Review. *Gesunde Pflanz*, 74, No. 2, pp. 371-383. <https://doi.org/10.1007/s10343-021-00615-w>
53. Noor, H., Yan, Z., Sun, P., Zhang, L., Ding, P., Li, L., Ren, A., Sun, M. & Gao, Z. (2023). Effects of nitrogen on photosynthetic productivity and yield quality of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agronomy*, 13, No. 6, 1448. <https://doi.org/10.3390/agronomy13061448>
54. Li, H.R., Wang, H.G., Fang, Q., Jia, B., Li, D.X. & He, J.N. (2023). Effects of irrigation and nitrogen application on NO_3^- — N distribution in soil, nitrogen absorption, utilization and translocation by winter wheat. *Agr. Water Manage.*, 276, 108058. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2022.108058>
55. Fan, Y.H., Qin, B.Y., Yang, J.H., Ma, L.L., Cui, G.J. & He, W. (2024). Night warming increases wheat yield by improving pre-anthesis plant growth and post-anthesis grain starch biosynthesis. *J. Integr. Agr.*, 23, No. 2, pp. 6563-6578. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2023.06.024>
56. Noor, H., Ding, P.C., Ren, A.X., Sun, M. & Gao, Z.Q. (2023). Effects of nitrogen fertilizer on photosynthesis characteristics and yield. *Agronomy*, 13, No. 6, 1550. <https://doi.org/10.3390/agronomy13061550>
57. Yang, H., Fang, C., Li, Y., Wu, Y., Fransson, P. & Rillig, M.C. (2022). Temporal complementarity between roots and mycorrhizal fungi drives wheat nitrogen use efficiency. *New Phytol.*, 236, pp. 1168-1181. <https://doi.org/10.1111/nph.18419>
58. 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.L. (2021). Enhanced photosynthetic nitrogen use efficiency and increased nitrogen allocation to photosynthetic machinery under cotton domestication. *Photosynth. Res.*, 150, No. 1-3, pp. 239-250. <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00872-w>
59. 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>
60. Kiriziy, D.A. (2013). Nitrogen use efficiency during photosynthetic CO₂ assimilation in wheat leaves. *Fiziol. rast. genet.*, 45, No. 4, pp. 296-305 [in Russian].
61. Alpuerto, J.B., Brasier, K.G., Griffey, C.A., Thomason, W.E. & Fukao, T. (2021). Accelerated senescence and nitrogen remobilization in flag leaves enhances nitrogen use efficiency in soft red winter wheat. *Plant Prod. Sci.*, 24, No. 4, pp. 490-504. <https://doi.org/10.1080/1343943X.2020.1869044>
62. Sheheda, I.M., Kiriziy, D.A., Ivanytska, A.P. & Senina, L.V. (2018). Nitrogen reutilization into grain in different wheat varieties depending on conditions of mineral nutrition. *Visn. Kharkiv. nats.ahrar.univ. Ser. Biol.*, 44, No. 2, pp. 69-80 [in Ukrainian].
63. Hajibarat, Z. & Saidi, A. (2022). Senescence-associated proteins and nitrogen remobilization in grain filling under drought stress condition. *J. Genet. Eng. Biotechnol.*, 20, No. 1, p. 101. <https://doi.org/10.1186/s43141-022-00378-5>
64. Sheheda, I.M., Sandetska, N.V., Ivanytska, A.P. & Kiriziy, D.A. (2025). Nitrogen content in dry matter and parameters of its remobilization during the grain filling in different winter wheat varieties. *Fiziol. rosl. genet.*, 57, No. 6, pp. 521-531 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2025.06.521>
65. Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.A. & Shadchina, T.M. (2014). CO₂ Assimilation and Mechanisms of its Regulation. *Photosynthesis (V. 2)*. Kyiv: Logos.
66. Kiriziy, D.A. (2015). Photosynthesis and source-sink relations between the organs as components of the production process of wheat. *Fiziol. rast. genet.*, 47, No. 5, pp. 393-419.
67. Morgun, V.V., Shwartau, V.V., Konovalov, D.V., Mykhalska, L.V. & Skryplov, V.O. (2022). 100 Centners Club. Modern Varieties and Systems of Winter Wheat Nutrition and Protection. 11th edition. Sci. Edition. Kyiv: Vistka, 106 p. [in Ukrainian].
68. Yao, C., Li, J., Zhang, Z., Liu, Y., Wang, Z., Sun, Z. & Zhang Y. (2023). Improving wheat yield, quality and resource utilization efficiency through nitrogen management based on micro-sprinkler irrigation. *Agric. Water Manag.*, 282, 108277. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.108277>
69. Liu, Y., Han, M., Zhou, X., Li, W., Du, C., Zhang, Y., Zhang, Y., Sun, Z. & Wang Z. (2022). Optimizing nitrogen fertilizing application under reduced irrigation strategies for winter wheat of the north China plain. *Irrig. Sci.*, 40, pp. 255-265. <https://doi.org/10.1007/s00271-021-00764-w>
70. Hasanova, I.I., Yerashova, M.V. & Pedash, O.O. (2023). Influence of nitrogen feeding on winter wheat grain yield and quality. *Ahronom*, 79, No. 1, pp. 58-60.
71. Shwartau, V.V., Mykhalska, L.M. & Miroshnichenko, I.M. (2016). Physiological role of amino acids in the nutrition of highly productive varieties of winter wheat. *Sortovyvčennâ ohor. prav sorti roslin*, No. 3, pp. 52-57. [https://doi.org/10.21498/2518-1017.3\(32\).2016.75980](https://doi.org/10.21498/2518-1017.3(32).2016.75980)
72. Liu, X., Yang, Y., Wu, B., Lv, C., Wei, H., Gao, P., Zhang, H., Dai, Q. & Chen, Y. (2025). Effects on nitrogen application on crop production and nitrogen use in rice—wheat rotation. *Agronomy*, 15, No. 5, 1047. <https://doi.org/10.3390/agronomy15051047>
73. Ren, H., Jiang, Y., Zhao, M., Qi, H. & Li, C.F. (2021). Nitrogen supply regulates vascular bundle structure and matter transport characteristics of spring maize under high plant density. *Front. Plant Sci.*, 11, 602739. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.602739>
74. Liu, P.Z., Guo, X.Y., Zhou, D., Zhang, Q., Ren, X.L. & Wang, R. (2023). Quantify the effect of manure fertilizer addition and optimal nitrogen input on rainfed wheat yield and nitrogen requirement using nitrogen nutrition index. *Agr Ecosyst. Environ.*, 345, 108319. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108319>
75. Ravier, C., Meynard, J.M., Cohan, J.P., Gate, P. & Jeuffroy, M.H. (2017). Early nitrogen deficiencies favor high yield, grain protein content and N use efficiency in wheat. *Eur. J. Agron.*, 89, pp. 16-24. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.06.002>
76. Liu, Z.X., Gao, F., Yang, J.Q., Zhen, X.Y., Li, Y., Zhao, J.H., Li, J.R., Qian, B.C., Yang, D.Q. & Li, X.D. (2019). Photosynthetic characteristics and uptake and translocation of nitrogen in peanut in a wheat-peanut rotation system under different fertilizer management regimes. *Front. Plant Sci.*, 10, p. 86. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00086>

77. Chen, L., Liu, X.F. & Fei, L.J. (2020). Evaluating the effects of regulated deficit irrigation on soil water movement, nitrate transport, photosynthetic characteristics, grain yield, water and N use efficiency under furrow irrigation. *Int. J. Environ. Polut.*, 67, No. 2-4, pp. 143-181. <https://doi.org/10.1504/IJEP.2020.117791>
78. Schwartau, V.V., Mykhalska, L.M. (2016). Physiological basis of high-yielded cereals nutrition. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 4, pp. 298-309.
79. Ma, Q., Sun, Q., Zhang, X.B., Li, F.J., Ding, Y.G. & Tao, R.R. (2022). Controlled-release nitrogen fertilizer management influences grain in winter wheat by regulating flag leaf senescence post-anthesis and grain filling. *Food Energy Secur.*, 11, e361. <https://doi.org/10.1002/fes3.361>
80. Wang, L., Liu, S., Ma, G., Wang, C. & Sun, J. (2022). Soil organic carbon and nitrogen storage under a wheat (*Triticum aestivum* L.)-maize (*Zea mays* L.) cropping system in Northern China was modified by nitrogen application rates. *Peer J.*, 10, e13568. <https://doi.org/10.7717/peerj.13568>
81. Li, C., Shi, Y., Yu, Z., Zhang, Y. & Zhang, Z. (2025). Optimizing nitrogen application strategies can improve grain yield by increasing dry matter translocation, promoting grain filling, and improving harvest indices. *Front. Plant Sci.*, 16, 1565446. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1565446>
82. Tian, Z.-W., Liu, X.-X., Gu, S.-L., Yu, J.-H., Zhang, L. & Zhang, W.-W. (2018). Postponed and reduced basal nitrogen application improves nitrogen use efficiency and plant growth of winter wheat. *J. Integr. Agric.*, 17, No. 12, pp. 2648-2661. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62086-6](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62086-6)
83. Zhao, F., Zou, G., Shan, Y., Ding, Z., Dai, M. & He, Z. (2019). Coconut shell derived biochar to enhance water spinach (*Ipomoea aquatica* forsk.) growth and decrease nitrogen loss under tropical conditions. *Sci. Rep.*, 9, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56663-w>
84. Hafiza, B.S., Ishaque, W., Akhtar, M., Shani, M.Y., Azmat, M., Bauerle, W.L., Rahimi, M. & Ashraf, M.Y. (2025). Optimizing nitrogen management for sustainable wheat production in semi-arid subtropical environments: impact on growth, physio-biochemical, and yield attributes. *Nitrogen*, 6, No. 2, p. 36. <https://doi.org/10.3390/nitrogen6020036>
85. Liang, W.X., Zhang, Z.C., Wen, X.X., Liao, Y.C. & Liu, Y. (2017). Effect of non-structural carbohydrate accumulation in the stem pre-anthesis on grain filling of wheat inferior grain. *Field Crop Res.*, 211, pp. 66-76. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.06.016>
86. Luo, Y.L., Li, W.Q., Huang, C., Yang, J.H., Jin, M. & Chen, J. (2021). Exogenous abscisic acid coordinating leaf senescence and transport of assimilates into wheat grains under drought stress by regulating hormones homeostasis. *Crop J.*, 9, No. 4, pp. 901-914. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.08.012>
87. Liu, Y., Liao, Y.C. & Liu, W.Z. (2021). High nitrogen application rate and planting density reduce wheat grain yield by reducing filling rate of inferior grain in middle spikelets. *Crop J.*, 9, No. 2, pp. 412-426. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.06.013>
88. Yue, K., Li, L.L., Xie, J.H., Liu, Y.Q., Xie, J.H. & Anwar, S. (2022). Nitrogen supply affects yield and grain filling of maize by regulating starch metabolizing enzyme activities and endogenous hormone contents. *Front. Plant Sci.*, 12, 798119. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.798119>
89. Fang, L., Struik, P.C., Girusse, C., Yin, X.Y. & Martre, P. (2024). Source-sink relationships during grain filling in wheat in response to various temperature, water deficit, and nitrogen deficit regimes. *J. Exp. Bot.*, 75, No. 20, pp. 6563-6578. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae310>
90. Du, K., Zhao, W.Q., Lv, Z.W., Xu, B., Hu, W. & Zhou, Z.G. (2024). Optimal rate of nitrogen fertilizer improves maize grain yield by delaying the senescence of ear lives and thereby altering their nitrogen remobilization. *Field Crop Res.*, 310, 109359. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2024.109359>
91. Meng, F.G., Zhao, L.D., Li, W.L. & Zhao, C.X. (2024). Optimizing nitrogen application for enhanced yield and quality of strong-gluten wheat: A case study of Zhongmai 578 in the north China plain. *Agronomy*, 14, No. 6, 1301. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061301>
92. Ye, J.Y., Zhong, X.F., Harrison, M.T., Kang, K., Sheng, T., Shang, C., Wang, C.H., Deng, J., Huang, L.Y. & Tian, X.H. (2023). Towards improved grain yield and soil microbial communities of super hybrid rice through sustainable management. *Agronomy*, 13, No. 9, 2259. <https://doi.org/10.3390/agronomy13092259>

93. Zain, M., Si, Z., Li, S., Gao, Y., Mehmood, F. & Rahman S.-U. (2021). The coupled effects of irrigation scheduling and nitrogen fertilization mode on growth, yield and water use efficiency in drip-irrigated winter wheat. *Sustainability*, 13, No. 5, 2742. <https://doi.org/10.3390/su13052742>
94. Liu, Z., Gao, F., Liu, Y., Yang, J., Zhen, X. & Li, X. (2019). Timing and splitting of nitrogen fertilizer supply to increase crop yield and efficiency of nitrogen utilization in a wheat—peanut relay intercropping system in China. *Crop J.*, 7, No. 1, pp. 101-112. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.08.006>
95. Zhang, Y., Wang, H., Wang, R., He, F., Jiang, G. & Xu, J. (2025). Improvement of the photosynthetic characteristics and yield of wheat by regulating the proportion of nitrogen fertilizer base and topdressing. *Agronomy*, 15, No 4, 899. <https://doi.org/10.3390/agronomy15040899>
96. Chen, X.G. (2018). Optimized nitrogen fertilizer application mode increased culms lignin accumulation and lodging resistance in culms of winter wheat. *Field Crops Res.*, 228, pp. 31-38. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.08.019>
97. Yao, C.S., Li, J.P., Gao, Y.M., Zhang, Z., Liu, Y., Sun, Z.C., Wang, Z.M. & Zhang, Y.H. (2024). Delayed application of water and fertilizer increased wheat yield but did not improve quality parameters. *Field Crops Res.*, 319, 109649. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2024.109649>
98. Wang, L., Palta, J.A., Chen, W., Chen, Y. & Deng X. (2018). Nitrogen fertilization improved water-use efficiency of winter wheat through increasing water use during vegetative rather than grain filling. *Agric. Water Manag.*, 197, pp. 41-53. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2017.11.010>
99. Ju, X.T. & Zhang, C. (2021). The principles and indicators of rational N fertilization. *Acta Pedol. Sin.*, 58, pp. 1-13. <https://doi.org/10.11766/trxb202006220322>
100. Trevisan, S., Khorshidi, A.S. & Scanlon, M.G. (2022). Relationship between nitrogen functionality and wheat flour dough rheology: Extensional and shear approaches. *Food Res. Int.*, 162, No. 8, 112049. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2022.112049>
101. Wu, W., Wang, Y., Wang, L., Xu, H.S., Zorb, C., Geilfus, G.M., Xue, C., Sun, Z.M. & Ma, W.Q. (2022). Booting stage is the key timing for split nitrogen application in improving grain yield and quality of wheat — A global meta-analysis. *Field Crops Res.*, 287, 108665. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108665>
102. An, H.-Y., Han, J.-J., He, Q.-N., Zhu, Y.-L., Wu, P., Wang, Y.-C., Gao, Z.-Q., Du, T.-Q. & Xue, J.-F. (2024). Influence of nitrogen application rate on wheat grain protein content and composition in China: A meta-analysis. *Agronomy*, 14, No. 6, 1164. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061164>
103. Abdelrhman, A.A., Abdel-Fattah, I.M., Mostafa, M.O., Fadl, M.E., Drosos, M. & Scopa, A. (2025). Optimizing drip irrigation and nitrogen fertilization for sustainable wheat production in arid soils: Water—nitrogen use efficiency. *Water*, 17, No. 18, 2708. <https://doi.org/10.3390/w17182708>
104. Horvat, D., Simic, G., Dvojkovic, K., Ivik, M., Plavsin, I. & Novoselovic, D. (2021). Gluten protein compositional changes in response to nitrogen application rate. *Agronomy*, 11, No. 2, p. 325. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020325>
105. Sun, M., Feng, H., Zhang, X., Liu, S., Han, Z., Hao, X., Ma, G., Wang, L. & Wang C. (2022). Effects of nitrogen rates on wheat yield and quality under different soil fertility regimes. *J. Triticaceae Crops*, 42, pp. 826-834.
106. Wang, W.Z., Li, Y.J., Zhang, M., Bi, J.X., Yang, M., Guo, Z.Q. & Cai, R.Q. (2024). Effects of nitrogen application rate on photosynthesis characteristics, yield, protein content, and processing quality of strong gluten wheat. *J. Triticaceae Crops*, 44, pp. 462-471.
107. Wang, J.J., Sun, X., Hussain, S., Yang, L.H., Gao, S.S., Zhang, P., Chen, X.L. & Ren, X.L. (2024). Reduced nitrogen rate improves post-anthesis assimilates to grain and ammeolirates grain-filling characteristics of winter wheat in dry land. *Plant Soil*, 499, No. 1-2, pp. 91-112. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06276-0>
108. Kozłowski, O., Balik, J., Cerny, J., Kulhanek, M., Kos, M. & Prasilova, M. (2022). Regulation of nitrogen application on grain yield and quality of strong-gluten wheat in Huaibei region. *J. Triticaceae Crops*, 42, pp. 99-112.
109. Gu, X., Yang, X., Jiang, L. & Huang, S. (2023). Nitrogen foliage application at anthesis improves grain yield and quality of wheat in genotype-dependent manner. *Agronomy*, 13, No. 12, 3077. <https://doi.org/10.3390/agronomy13123077>

110. Maignan, V., Coquerel, R., Geliot, P. & Avice, J.C. (2021). VNT4, a derived formulation of glutacetine biostimulant, improved yield and N-related traits of bread wheat when mixed with urea-ammonium-nitrate solution. *Agronomy*, 11, No. 5, 1013. <https://doi.org/10.3390/agronomy11051013>
111. Lyu, X., Liu, Y., Li, N., Ku, L., Hou, Y. & Wen, X. (2022). Foliar applications of various nitrogen (N) forms to winter wheat affect grain protein accumulation and quality via N metabolism and remobilization. *Crop J.*, 10, No. 4, pp. 1165-1177. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.10.009>
112. Ochieng', I.O., Gitari, H.I., Mochoge, B., Rezaei-Chiyaneh, E. & Gweyi-Onyango, J.P. (2021). Optimizing maize yield, nitrogen efficacy and grain protein content under different N forms and rates. *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 21, pp. 1867-1880. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00486-0>
113. Yao, Y., Ma, W., Jin, X., Liu, G., Li, Y., Liu, B. & Cao, D. (2025). Foliar nitrogen application enhances nitrogen assimilation and modulates nitrogen expression in spring wheat leaves. *Agronomy*, 15, No. 7. 1688. <https://doi.org/10.3390/agronomy15071688>
114. Mi, X.T., Bai, N., Liu, Y.R., He, G. & Wang, Z.H. (2023). Exploring nitrogen management methods for depressing the decline of wheat grain protein in plastic film mulch via ¹⁵N-labeling technique. *Soil Tillage Res.*, 228, 105632. <https://doi.org/10.1016/j.still.2022.105632>
115. Chen, Y.F., Chen, H.L., Chen, R.H., Yang, H.K., Zheng, T., Huang, X.L. & Fan, G.Q. (2023). The impacts of nitrogen accumulation, translocation, and photosynthesis on simultaneous improvements in the grain yield and gluten quality of dryland wheat. *Agronomy*, 13, No. 5, 1283. <https://doi.org/10.3390/agronomy13051283>
116. Xia, H.Y., Li, X.J., Qiao, Y.T., Xue, Y.H., Yan, W., Ma, L., Zhao, Q.Y., Kong, L.A., Xue, Y.F. & Cui, Z.L. (2023). Dissecting the relationship between yield and mineral nutriome of wheat grains in double cropping as affected by preceding crops and nitrogen application. *Field Crops Res.*, 293, 108845. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.108845>
117. Ben Marien, S., Gonzales-Torralba, J., Collar, C., Aranjuelo, I. & Morales, F. (2020). Durum wheat grain yield and quality under low and high nitrogen conditions: Insights into natural variation in low- and high-yielding genotypes. *Plants*, 9, No. 12, 517313. <https://doi.org/10.3390/plants9121636>
118. Shiwakoti, S., Jeliakzov, V., Gollany, H., Kleber, M. & Xing, B. (2019). Micronutrients decline under long-term tillage and nitrogen fertilization. *Sci. Rep.*, 9, No. 1, 12020. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48408-6>
119. Rekowski, A., Wimmer, M.A., Henkelmann, G. & Zörb, C. (2019). Is a change of protein composition after lane application of nitrogen sufficient to improve the baking quality of winter wheat? *Agriculture*, 9, No. 5, p. 101. <https://doi.org/10.3390/agriculture9050101>
120. Shang, Y., Wang, S., Lin, X., Gu, S. & Wang, D. (2023). Supplemental irrigation at jointing improves spike formation of wheat tillers by regulating sugar distribution in ear and stem. *Agr. Water Manage.*, 279, 108160. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.108160>
121. Roy, S. & Verma, O. (2018). Seed quality and storage of wheat (*Triticum aestivum* L.) as influenced by basal and foliar application of nitrogen. *Natl. Acad. Sci. Lett.*, 41, No. 6, pp. 337-340. <https://doi.org/10.1007/s40009-018-0688-0>
122. Wu, W., Wang, Y., Xu, H., Liu, M. & Xue, C. (2025). Enhancing wheat yield and quality through late-season foliar nitrogen application: A global meta-analysis. *Agronomy*, 15, No. 5, 1058. <https://doi.org/10.3390/agronomy15051058>
123. Roychowdhury, R., Zilberman, O., Chandrasekhar, K., Kurzon, A.Y., Nashef, K., Abbo, S., Slafer, G.A., Bonfil, D.J. & Ben-David, R. (2023). Pre-anthesis spike growth dynamics and its association to yield components among elite bread wheat cultivars (*Triticum aestivum* L. spp.) under Mediterranean climate. *Field Crops Res.*, 298, 108948. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.108948>
124. Morgun, V.V., Schwartau, V.V. & Kiriziy, D.A. (2009). Physiological bases of formation of high productivity of grain cereals. In *Fiziologiya roslin: Problemy i perspektivy rozvytku* (Vol. 1) (pp. 11-42). Kyiv: Lohos [in Ukrainian].
125. Rossman, A., Buchner, P., Savill, G.P., Hawkesford, M.J., Scherf, K.A. & Mühling, K.H. (2019). Foliar N application at anthesis alters grain protein composition and enhances baking quality in winter wheat only under a low N fertilizer regimen. *Eur. J. Agron.*, 109, p. 4. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.04.004>

126. Tedone, L., Alhajj, Ali, S., Verdini, L. & De Mastro, G. (2018). Nitrogen management strategy for optimizing agronomic and environmental performance of rainfed durum wheat under Mediterranean climate. *J. Clean. Prod.*, 172, p. 2058-2074. <https://doi.org/10.1016/j.clepro.2017.11.215>
127. Pan, Y., Han, X., Xu, H., Wu, W., Liu, X., Li, Y. & Xue, C. (2023). Elevated atmospheric CO₂ delays the key timing for split N applications to improve wheat (*Triticum aestivum* L.) protein composition. *Front. Plant Sci.*, 14, 1186890. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1186890>
128. Hou, P., Hu, C., Yu, J., Gao, Q., Zhou, M., Gao, L., Jiang, D., Dai, T. & Tian, Z. (2024). Increasing topdressing ratio of nitrogen fertilizer improves grain yield and grain use efficiency of winter wheat under winter and spring night-warming. *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 24, No. 2, pp. 3459-3473. <https://doi.org/10.1007/s42729-024-01767-0>
129. Dong, L., Li, Y., Li, P., Liu, Y., Ma, F., Hao, X. & Guo, L. (2023). Growth response of wheat and maize to different nitrogen supply forms under the enrichment of atmospheric CO₂ concentrations. *Agronomy*, 13, No. 2, 485. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020485>

Отримано 05.05.2026. Схвалено до друку 12.05.2026. Опубліковано 16.06.2026

PHYSIOLOGICAL MECHANISMS OF WHEAT GRAIN PRODUCTIVITY AND QUALITY FORMATION UNDER VARIOUS CONDITIONS OF NITROGEN NUTRITION

I.M. Sheheda, D.A. Kiriziy

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

The review, based on literature data and the authors' own research, analyzes the issue of relationship between photosynthetic activity and nitrogen distribution in plant organs in connection to the problems of grain yield and quality formation. Special attention is paid to winter wheat, one of the most widespread and important agricultural crops in the world. The role of nitrogen as a key element that is part of many organic compounds necessary for plant life is considered. The influence of nitrogen on the development of root system and leaf surface, and its role in optimizing water use efficiency are shown. The relationship between nitrogen content and photosynthesis, the role of leaves in the formation of grain yield, and the Rubisco enzyme as a nitrogen depot, as well as the process of redistribution of this element to the grain, are highlighted. It is demonstrated that as the nitrogen level increases, its distribution into the carbon assimilation system first increases and then decreases, while the distribution into the deposition system gradually increases. Foliar fertilization contributes to the formation of grain quality, an increase in its protein content and yield. This measure increases the photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) and has a positive effect on the water regime of plants. It is emphasized that the issue of the formation of wheat grain productivity and quality has two components: genotypic features of photosynthetic activity and the associated processes of nitrogen remobilization and accumulation in grain, as well as the influence of the main and foliar application of nitrogen-containing fertilizers on these processes. Researchers are focused on finding ways to combine these components to mitigate the contradiction between grain productivity and protein content.

Key words: wheat, nitrogen, photosynthesis, remobilization, productivity, quality.

ORCID

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

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